

底土胁迫效应与植物根系的适应性*

申建波 张福锁 毛达如

(中国农业大学资源与环境学院植物营养系 北京 100094)

摘 要 系统分析了底土的物理、化学和生物特性及养分资源状况,阐述了底土对植物根系生长的直接和间接影响,探讨了植物根系生长对底土性质的影响,明确了底土改良方法主要包括常规方法和生物学改良方法,讨论了植物根系的生物穿孔效应对底土的改良作用及其影响因素,指出利用植物对底土环境胁迫的适应性和抗逆能力,采用遗传工程技术选育抗性品种,是持续改良底土的有效方法。研究底土胁迫效应及植物的适应性对合理开发底土资源,提高农业生产潜力,发展可持续农业具有重要意义。

关键词 植物根系 适应性 底土胁迫 底土改良 生物穿孔

Subsoil stress and adaptation of plant roots. SHEN Jian-Bo, ZHANG Fu-Suo, MAO Da-Ru (Department of Plant Nutrition, College of Resources and Environment Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094), *CJEA*, 2001, 9(2): 60~63

Abstract The physical, chemical and biological properties of subsoil and its nutrient resource characteristics were systematically analyzed. The direct or indirect impact of subsoil on root growth was discussed. Effect of plant roots growth on the property of subsoil was explored. The methods for improving subsoil included conventional and biological amelioration. The effect of biological drilling on subsoil amelioration and its affecting factors were discussed. To utilize plant adaptation and resistance to subsoil stress and to select the stress-resistance cultivar by genetic engineering were the effective approach to sustainable amelioration of subsoil. These related studies can contribute to putting the subsoil resource to rational use and exploitation, to increasing potential to agricultural production, and developing sustainable agriculture.

Key words Plant roots, Adaptation, Subsoil stress, Subsoil amelioration, Biological drilling

土壤的物理、化学和生物特性决定了农业潜在的生产力及农业系统的可持续性。过去人们的研究重点仅局限于耕层土壤,这是由于耕层土壤水分状况变异较大,富含土壤养分和有机质,并直接为植物的根提供所需物质和环境条件,而人们对耕层以下底土层的土壤条件、性质及作用特点研究甚少。越来越多的证据表明,底土层的物理、化学和生物特性能深刻影响植物的生长^[6],特别是在旱作条件下由于严重缺水,耕层土壤对植物的生长已失去意义,植物的生长更多地依赖于底土层,因而底土层中的养分与水分状况决定了植物的生长。反之,根的生长也影响着底土的性质,植物的根在底土不良条件的长期胁迫下逐步形成了对底土环境胁迫的适应能力,以便高效利用底土中的水分和养分。

1 底土的特性及其对植物根生长的胁迫效应

底土(Subsoil)是指耕层(或 A1 层)以下所有物

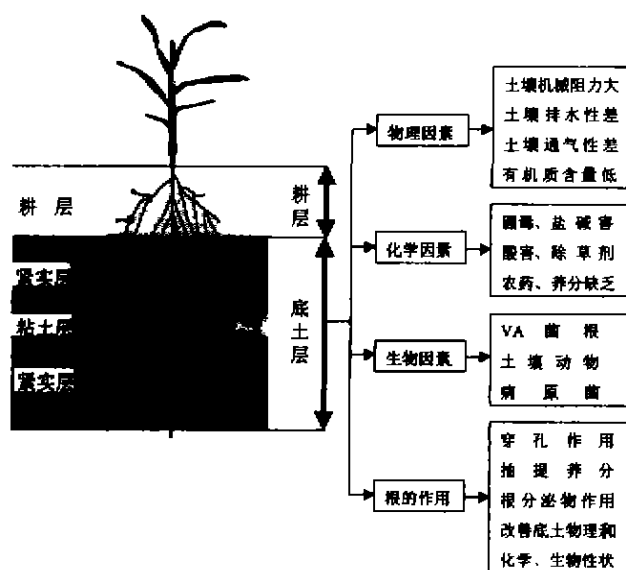


图1 底土特性与根生长剖面图

Fig. 1 Properties of subsoil and root growth

质的总和,耕层通常不超过15~30cm,因此耕层以下的亚表层(A2层)、淀积层(B层)和母质层(C层)均包括在底土范围内。底土的物理、化学和生物特性强烈影响植物根的生长,制约着根的生产力(见图1)。

1.1 底土的物理特性及其对植物根生长的限制作用

底土中的土壤颗粒、岩石和不透水层阻止了根的生长,同时也限制了根向下伸长。土壤机械强度对根的建成和扩张有着极为重要的影响,底土的机械强度越高,其阻抗越大。研究表明,小麦产量与土壤表层以下25cm处土壤的阻抗呈明显负相关关系,Passioura J. B. 研究了土壤阻抗与根伸长和叶面积之间的关系^[10],证明随着土壤阻抗的增加,棉花和花生的根生长率明显降低,小麦叶面积也迅速下降。Materechera S. A. 研究了22种植物对土壤紧实度的反应,证明紧实土壤可使根生长减少90%,根的直径增加;双子叶植物比单子叶植物穿透紧实土壤的能力强;在底土胁迫条件下根的直径与根穿透力存在明显的正相关。试验还证明,白羽扇豆、苜蓿、蚕豆根的穿透能力强于小麦、大麦等禾本科植物,这种穿透能力与种子的重量无关^[7]。根的穿透能力常用相对根直径(RRD)表示,即胁迫条件下根的直径与正常生长条件下根的直径之比。土壤机械强度对根的影响受激素调节,根感受到的胁迫信号抑制了地上部的生长,试验证明乙烯抑制根生长与紧实土壤对根的抑制作用效果相同^[10]。研究发现种在大盆比种在小盆中植物的根生长速率更快,这是由于种植在小盆的植物生长空间狭窄,根以为小盆的土壤紧实,通过激素调节减少了根与地上部的生长。根对土壤机械强度的感受机制可能与膨大细胞壁微纤丝的合成方向有关。

底土的通气状况和氧扩散率制约着根系及土壤微生物的呼吸作用,与此密切相关的土壤物理特性包括土壤孔隙状况和土壤容重的大小。土壤温度直接影响着根的生长和养分的吸收,同时温度也影响土壤中碳酸钙和碳酸氢钙之间的转化,从而制约着底土中P的生物有效性。此外底土中的淹水条件严重阻碍根的生长和根的代谢活性,研究表明,小麦营养生长期淹水26d可使小麦总生物量减少1/2,产量由2730kg/hm²减至1330kg/hm²,同时小麦穗数、粒数和粒重均受不同程度的影响。不良的土壤结构造成底土导水率很低,也是影响根系生长的重要因素之一,较低的导水率限制了植物的根向下伸长,也导致小麦产量由3200kg/hm²降至1300kg/hm²^[2]。一般认为底土的物理限制因子比化学限制因子更难改良,且改良的成本较高,收益也低。因此,充分理解和揭示植物对底土逆境胁迫的适应性、改良植物品种及结合应用适宜的农艺措施,是提高底土胁迫下植物产量的有效途径^[1]。

1.2 底土的化学特性及其对植物根生长的限制作用

底土中的硼(B)毒害。20世纪80年代初一些学者在澳大利亚发现了底土的B毒害现象,澳大利亚广阔的干旱地区有超过1亿hm²的土地受到高B胁迫,其中10%的土地受到B毒的严重影响,产量损失达30%,底土中B毒害比盐毒害对根生长的影响更为严重^[5]。研究发现耐B品种在B毒胁迫的土壤上可增产5%,这显示了生物学改良底土B毒的前景。

底土的盐害。Epstein认为底土盐害是世界上最广泛的营养毒害,也是半干旱地区最主要的植物生长限制因素。Holloway认为盐害与碱害显著减少了根长密度,地上部对盐害比根部敏感得多,在低度盐害时大麦根生长不受影响,而地上部受到明显的抑制。当土壤总含盐量(通常用土壤浸出液的电导率表示)>8.0dS/m时,根的反应比地上部更敏感,而当土壤浸出液的电导率由1.7dS/m增至11dS/m时,根的干物质量减少了46%,在盐碱胁迫下小麦根的伸长增加而根的质量减少,0.2%氯化钠(NaCl)可有效减少根的穿透深度^[5]。对植物本身进行遗传学改良是解决底土盐害的有效方法,尽管在植物的王国中耐盐品种广泛存在,但在实际育种中耐盐与养分高效潜力通常很难平衡在1个品种中,因而培育高产耐盐品种不仅是育种学家的工作重点,也是植物营养学家重要的研究方向之一。

底土中的除草剂与农药污染。底土中的除草剂和农药被认为是新型的化学污染,对根生长有着严重的影响。研究认为磺酰脲(Sulfonylureas)在pH8~9的土壤上可引起严重毒害,由于底土中高pH和水分含量、适宜温度和较低的微生物降解速度使有毒物质的活性与耕层相比可提高近20倍,如何解除底土中有害物质的毒性,土壤学家和遗传学家面临着新的挑战。

底土中的酸害。酸性底土中常常存在复杂的化学反应,其化学环境又为Al毒和Mg毒所主宰,有时也伴随着Ca和其他养分的缺乏。Foy C. D.等^[4]发现,在深松底土时施用石灰可有效提高底土的环境质量。McLaughlin M. J.和James T. R.发现,表层施P可有效刺激根在底土中的生长,减轻Al和酸的毒害。研究表明,降水量为500~600mm的条件下每hm²土壤施用8t石灰,5年后石灰仅向下淋溶6cm,因而认为施用石灰不是1种有效的改良方法^[6],目前酸性底土的改良研究仍处于探索阶段。

底土中的养分缺乏。一般而言,底土中的养分有效性远远低于耕层土壤,这是由于植物根从底土吸收养分,通过养分循环归还到耕层土壤,且耕层大量施用化肥,底土中高的 pH 和大量的活性胶体物质把养分固定起来,很难被植物的根所利用。研究证明,在不良淋溶和排水条件下可溶性的 B 和钠盐在底土形成累积。在广大干旱和半干旱地区由于植物的根不能从干燥的耕层土壤吸收水分和养分,充分利用深层底土中的水分和养分成为植物适应干旱胁迫的重要选择。但底土中水分和养分一般不能完全满足植物的需求,试验证明,在干旱条件下把化肥施入底土层比施入耕层其增产效果更显著。

1.3 底土的生物特性及其对植物根生长的影响

底土与植物的根表面存在各种微生物,VA 菌根可对植物的根产生重要影响,它浸染到根的内部,从土壤中吸收养分供给植物生长。微生物可刺激根的形态建成,影响根的生长。Foster R. C. 和 Dormaar J. F. 发现,变形虫通过吞食细菌促进根对 N 的吸收,各种病菌如线虫和真菌也深刻影响植物根的生长。此外底土不良的物理和化学性状常导致根产生各种疾病,如 *Rhizoctonia* 严重影响根的扩展,*Gaeumannomyces* 阻碍木质部运输,相邻植物根的竞争是显著影响根扩展的重要因素^[3]。

2 根的功能及其对底土胁迫的适应性

植物的根具有多种功能,它除对植物体具有支撑作用外,还可从土壤中吸收养分,通过代谢活动产生植物激素调节植物的生长,根的呼吸可促进养分的吸收。植物根系的发展取决于植物本身的特性,植物根对养分的吸收能力则取决于根的数量、形态以及植物类型和根的年龄。土壤的物理、化学和生物因子在很大程度上决定着植物根的生长速率,在生长过程中根可以绕过土壤中的障碍物沿较细的孔隙继续生长,且产生很大的膨胀压力,压破土粒和细小的孔隙,使根沿土壤剖面继续向下生长。此外许多植物品种长期进化形成了适应缺氧条件的能力,如水稻中的通气组织或不定根的形成,在生理代谢方面也形成了厌氧呼吸的多条途径,这表明植物根对底土胁迫具有较强的适应能力,根的生物穿孔效应对底土的物理性状有着深刻影响,许多研究证明生物穿孔有助于后茬作物的生长。

对于底土的化学胁迫,植物的根适应性表现出明显的基因型差异,不同植物对于 B 和 Al 毒的忍受能力不同,某些毒害如 Cd 毒可刺激植物根分泌大量络合物质来减轻 Cd 毒的危害,底土中养分的缺乏同样可促使根分泌光合产物,如缺 P 时白羽扇豆可分泌大量柠檬酸活化土壤中的 P,禾本科植物缺 Fe 时根部可分泌出大量非蛋白类氨基酸(PS)以高效摄取土壤中的难溶性 Fe。此外,养分的缺乏可刺激植物产生更多更密的根来加强对养分的摄取能力,保证地上部的正常生长。植物的根对底土生物因素的胁迫也具有多种适应能力,当有毒物质或病原菌刺激植物根时,植物会产生大量的根抵制或忍受外界的干扰,并通过合成木栓层有效阻止病原菌的入侵,同时底土中各种微生物对农药或除草剂的生物降解也促进了根的生长。

3 底土的改良途径

干旱条件下当耕层的资源潜力无法利用或开发达到极限时,底土的改良将成为提高农业生产力、持续增加粮食产量的重要措施。底土的改良途径归纳起来有 2 种,即常规改良途径和生物学改良途径;底土的常规改良途径是通过人为方法来调节或改善底土环境条件以利于植物根的正常生长,通常采用深松和开凿客土的方法改良底土酸害、碱害和盐害,深松(Ripping)是在不改变土壤上下层的情况下,疏松耕层以下的土壤,从而粉碎或消除人为或自然因素形成的紧实底土层。若在深松土壤时注入液体肥料或其他改良剂,还可为植物根提供更多养分。开凿客土的方法是在需改良的土地上相隔一定距离开挖深沟,将挖出的土壤疏松后回填入沟内或将土壤、化肥和改良剂搅拌后填入沟内,也可换用其他地方的土壤,常规改良方法可迅速取得增产效果,但耗能费时并不同程度地破坏生态环境。底土的生物学改良途径是利用生物自身的适应能力,揭示植物抗逆机制,培育高效基因型植物,从而改善底土的不良物理化学性状,提高农业生产力,它包括根对底土的直接改良作用和高效基因型植物筛选。根对底土的直接改良,拥有强大根系的植物品种可通过“生物穿孔”效应改善底土的不良环境条件,还可促进后茬作物的生长。所谓“生物穿孔”效应是指在底土中由于强大根系的生长,沿根形成了许多小通道(即根腐烂后遗留下来的开放生物孔道)。试验证明,底土中的“生物穿孔”可为后茬作物生长、水分和养分的吸收提供良好的通道,植物根适于在疏松土壤上生长,在紧实底土中生物孔可能有助于整个根系的发展。由于遗传和环境因素的影响,植物的根在形态建成方面存在较大差异,根对紧实土层的穿透力与植物类型(多年生或 1 年生)、根系形态(直根系或须根系)和根的形态学特征密切相关,如多年生的苜蓿根可扎入 2~3m 深的土壤中,在底土中形成广泛的生物孔^[9],多年生这一属性使植物根可以连

续生长,穿过不同含水量的土层,在生长中不断适应底土环境,这可能是多年生植物适应能力的重要属性之一。直根系的豆科植物在利用生物穿孔改良底土的能力方面远远优于草本植物,大豆比玉米对底土具有更强的忍耐力^[12]。Materechera S. A. 等认为双子叶植物品种在穿透底土的能力方面优于单子叶植物^[7]。根的穿透力可能与根皮层下面的纤维鞘有关。在受到胁迫时根变粗是适应反应的结果,根系对底土胁迫的适应性与根内源生长调节作用密切相关。许多学者认为“生物穿孔”效应有助于作物的生长,尽管根的生长可临时侧向压实土壤,但当根腐烂后土壤的渗水和透气性明显增强,特别是当底土中的生物孔与表层土壤孔隙形成连续体时通气效果更好,可明显促进后季作物的生长。免耕制(耕层)对保护生物孔的连续性具有重要意义,因此耕层与底土层的综合管理能有效发挥土地的生产潜力,大幅度提高农作物产量。另外有些研究表明,生物孔对作物的生长存在负效应,如由于生物孔周围的土壤被压实,使根对孔侧壁的穿透力受到影响,生物孔可能导致养分、除草剂、农药和微生物直接淋失到地下水中。尽管生物孔的作用存在很大争议,但在底土胁迫下“生物穿孔”效应对后茬作物的潜在有利性是不容置疑的,它的影响主要取决于植物类型、生物孔的大小和分布状况。高效基因型植物筛选,选育抗逆性品种,特别是对底土中微生物的抗性,已成为育种项目的重要内容。澳大利亚在很多植物中建立了抗 Al 毒品种的筛选方法,最近小麦抗 Al 毒的单基因也被发现^[11],选育 P、Fe 高效基因型植物也取得了重要进展,学者们期望不久能筛选出耐 B 植物品种,从而改良大面积的高 B 土壤。植物对底土胁迫适应性的遗传学改良为遗传育种学家、土壤与植物营养学家提供了新的机遇,对底土实施多学科联合开发对于节约资源、保护环境,充分发掘土地生产潜力,大幅度提高农业生产效率具有重要的现实意义。

4 小结与展望

底土是一个巨大的养分资源库,它的物理、化学和生物性质深刻影响着根系的生长,从而制约着整个植株的生产力水平,特别是在干旱条件下底土对植物的生长起着决定性作用。同时根也影响着底土的性质,根的“生物穿孔”效应对底土具有明显的改良作用,且可促进后茬作物的生长。根分泌物一方面可以活化土壤难溶性养分,另一方面也促进了根际微生物的活性,从而有利于根的生长。尽管对底土实施常规改良可取得短期效果,但这种方法往往浪费资源、污染环境、破坏土壤的生态平衡。利用植物自身的抗逆能力,通过遗传工程技术,选育抗逆性品种,将从根本上可持续性地改善底土的不良环境条件,提高作物产量。

参 考 文 献

- 1 Anderson W. K., French R. J., Seymour M. Yield response of wheat and other crops to agronomic practices on duplex soils compared with other soils in Western Australia. *Aust. J. Expt. Agric.*, 1992, 32: 963~970
- 2 Belford R. K., Dracup M., Tennant D. Limitations to growth and yield of cereal and lupin crops on duplex soils. *Aust. J. Expt. Agric.*, 1992, 32: 29~45
- 3 Foster R. C., Dormaar J. F. Bacteriagrazing amoebae in situ in the rhizosphere. *Biol. Fertil. Soils*, 1991, 11: 83~87
- 4 Foy C. D., da Silva A. R. Tolerances of wheat germplasm to acid subsoil. *J. Plant Nutr.*, 1991, 14(12): 1277~1295
- 5 Holloway R. E., Alston A. M. The effects of salt and boron on growth of wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 1992, 43: 987~1001
- 6 Kuhlmann H., Baumgartel G. Potential importance of the subsoil for the P and Mg nutrition of wheat. *Plant and Soil*, 1991, 137: 226
- 7 Materechera S. A., Alston A. M., Kirby J. M., Dexter A. R. Field evaluation of laboratory techniques for predicting the ability of roots to penetrate strong soil and of the influence of roots on water sorptivity. *Plant and Soil*, 1993, 149: 149~158
- 8 McLaughlin M. J., James T. R. Effect of phosphorus supply to the surface roots of wheat on root extension and rhizosphere chemistry in an acidic subsoil. *Plant and Soil*, 1991, 134: 73~82
- 9 Meek B. D., Detar W. R., Rolph D., Reche E. R., Carter L. M. Infiltration rate as affected by an alfalfa and no-till cotton cropping system. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 54: 505~508
- 10 Passioura J. B. Soil structure and plant growth. *Australian Journal of Soil Research*, 1991, 29: 717~728
- 11 Scott B. J., Fisher J. A., Spohr L. J. Tolerance of Australian wheat varieties to aluminium toxicity. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.*, 1992, 23: 500~526
- 12 Voorhees W. B., Johnson J. F. Relative effects of surface and subsoil compaction on growth and yield of maize and soybeans. In 'Soil Compaction is a Factor Determining Plant Productivity'. Abstracts of International Lublin, Poland. 1989: 159~160