

干湿条件下土壤容重对玉米根系 导水率的影响*

刘晚苟[†] 山 仑 邓西平

(中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

EFFECTS OF SOIL BULK DENSITY ON HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF MAIZE ROOTS UNDER DRYING AND WET CONDITIONS

Liu Wan-gou Shan Lun Deng Xi-ping

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources,
Yangling, Shaanxi 712100, China)

关键词 土壤容重, 土壤水分, 土壤机械阻力, 玉米, 根系导水率

中图分类号 Q945.17

根系吸水是陆地高等植物赖以生存的基础, 其吸水能力是决定蒸腾和植株水分状况平衡的关键, 而其吸水能力的大小取决于导水率的大小, 因此根系导水率(Root hydraulic conductivity)成为研究水分在 SPAC 传输中的热点。关于环境因素对根系吸水的影响有不少报道, 如干旱^[1]、温度^[2]、土壤通气状况^[3]都影响根系导水率。缺 N、P 降低小麦根的导水率^[4]; 缺 S 降低大麦根的导水率^[5]; N、P、S 有利于水孔蛋白的形成或提高水孔蛋白的活性^[6]等等。土壤容重是土壤的一项重要特性, 它与土壤其它特性如土壤硬度直接相关, 土壤容重提高, 土壤硬度也增大。土壤硬度用土壤机械阻力(Soil mechanical resistance)或贯入阻力(Penetration resistance)表示, 关于土壤容重或机械阻力对根系生长的影响有不少报道, 如高容重土壤使根生长及伸长速度减慢^[7], 生长在高容重土壤中的根变短变粗^[8]等等。但土壤容重或土壤机械阻力对根系导水率的影响还未见报道。本研究通过分析不同土壤水分条件下容重对玉米根系导水率的影响, 探讨土壤容重或机械阻力对根系吸收水分影响的原因。

1 材料与方法

1.1 土壤和装土

收集中国科学院水土保持研究所实验田表土(耕层土), 风干过 2 mm 筛, 土壤有机质含量为 16.74 g kg⁻¹, 有效 N 93.48 mg kg⁻¹, 有效 P 149.5 mg kg⁻¹, 速效 K 217.5 mg kg⁻¹。为了便于压实土壤, 装土前使土壤吸湿到含水量 0.08 g g⁻¹左右(干土重)。土壤装入直径 18 cm、高 26 cm 的铁皮桶中。土壤分别压实至干容重 1.20 g cm⁻³(低容重)、1.33 g cm⁻³(中容重)和 1.45 g cm⁻³(高容重)。每种容重土壤 14 桶。

1.2 植株种植和水分控制

播种前, 每种容重的土壤 7 桶加水使土壤基质势分别为 -0.86 MPa(干旱处理)和 -0.17 MPa(湿润处理)。玉米种子(*Zea mays* L. 陕单 9 号正交种子)用 0.5% 的硫酸铜溶液消毒 3 min 后放在吸水纸上吸

* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999011708)资助

[†] 现在广东省湛江师范学院生物系工作(邮编: 524048)

收稿日期: 2001-11-14; 收到修改稿日期: 2002-04-19

水发芽,待种子根伸长到 2 cm 后,选均匀一致的播在铁桶中间,播种深度 2 cm,每桶 1 株。对于压实的土壤,疏松种子周围 2 cm 范围的土壤。播种后玉米移入步入式生长箱中(Conviron PGV36 controlled environments, Asheville, North Carolina, USA),生长箱内相对湿度为 75%,光照长度为 12 h,光合有效辐射为 $500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,光期/暗期温度为 28/ 23℃。用称重法使土壤水分保持恒定($\pm 5\text{ g}$)。对于干旱处理的,前 5 d 每天用吸管加少量水在种子周围,以保持种子周围土壤湿润,促使其生长,上下午各一次,以免在早期与湿处理的生长不一致。植株在生长箱中共生长 60 d。

1.3 根系导水率的测定

植株在生长箱中生长 60 d,从生长箱取出,加水使土壤饱和 24 h 后,离土面 20 cm 高处切除地上部,铁桶立即放入自制的大压力室中,切口通过带垫圈的孔露在室外,缓慢加压到 0.2 MPa(即高于外界大气压 0.2 MPa),当切口木质部汁液达到稳态流时用吸水纸吸渗出汁液 60 s,收集 3 次,通过精密电子天平(感量为 0.000 1 g)称吸水纸吸水前后重量,得到该压力下达到稳态流时单位时间内木质部汁液流量($Q, \text{cm}^3 \text{s}^{-1}$,汁液的密度近似等于 1 g cm^{-3})。然后每次增加 0.2 MPa 直到 1 MPa。用上述方法测定每个压力下达到稳态流时的单位时间木质部汁液流量。而后打开压力室,根系冲洗干净后用 0.5% 甲基蓝染色 12 h,扫描仪扫描染色根系的图象,再用图象分析软件(Image Analysis Software, CID, Inc Vancouver, WA)测定根系的周长和横切面积,据此可以计算出根系表面积、根平均直径等。流量除以根表面积即得流速($\text{flux}(J_v), \text{m s}^{-1}$)。用流速 J_v 对压力梯度 ΔP 作图,回归直线斜率即为根系导水率 L_{pr} (Hydraulic conductivity, $\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)。每处理测定 7 株。

1.4 土壤机械阻力的测定

用直径 10 cm、高 20 cm 的 PVC 管,装入上述土壤作成人工土柱,干容重分别为 1.2、1.33 和 1.45 g cm^{-3} ,每种土柱含水量分别配成 0.10、0.14、0.18、0.22 和 0.26 g g^{-1} ,重复 2 次。加水后用塑料薄膜盖严,放置 30 d 后用于测定土壤机械阻力。机械阻力用土壤硬度计(TE 3,南京土壤仪器厂)测定。硬度计插杆长 20 cm,插杆移动时可旋转,前端有一直径 11.2 mm、锥角 45° 的探头,当土壤具有一定阻力时,阻止探头嵌入土壤,迫使弹簧压缩,弹簧的压缩量反映探头遇到的土壤机械阻力大小,由记录笔记录在记录纸的纵坐标上。可连续测定 20 cm 土体上探头遇到的阻力,测完后,每 5 cm 土柱取土, 105°C 烘 24 h 以测定土壤含水量,用记录纸上对应区间的土壤机械阻力与土壤含水量作图,求出某一容重不同含水量下的水分—土壤机械阻力曲线。

2 结果与分析

2.1 土壤容重和水分对土壤机械阻力的影响

从图 1 可以看出,在同样土壤含水量下,土壤机械阻力随土壤容重的增大而增大,在低含水量下这种差异更明显。土壤含水量对高容重土壤机械阻力的影响远大于对低容重的影响。通过计算,本实验不同水分条件下各容重土壤的机械阻力见表 1。

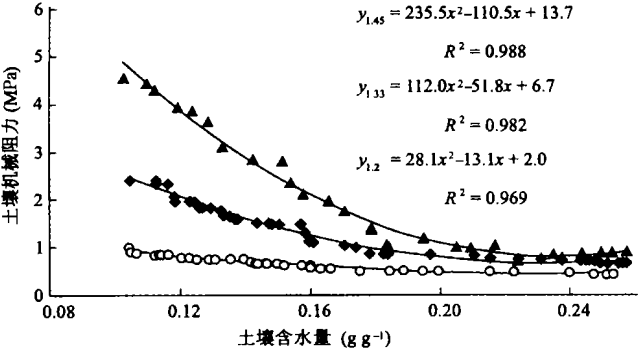


图 1 土壤含水量与土壤机械阻力的相关关系分析

表 1 两种土壤基质势下不同容重土壤的含水量(干土)和土壤机械阻力

土壤容重 (g cm^{-3})	土壤基质势 ($-\text{MPa}$)	土壤含水量 (g g^{-1})	土壤机械阻力 (MPa)
1. 20	0. 86	0. 141	0. 68
	0. 17	0. 182	0. 51
1. 33	0. 86	0. 133	1. 74
	0. 17	0. 183	0. 93
1. 45	0. 86	0. 130	3. 37
	0. 17	0. 185	1. 38

2.2 土壤机械阻力对根系平均直径的影响

结果显示, 根平均直径与土壤机械阻力存在较高的正相关关系($y = 0.0042x + 0.0479$, $R^2 = 0.705$), 说明机械阻力使根变粗。

2.3 干湿条件下不同容重土壤对根系导水率的影响

湿处理玉米根系的导水率($y = -0.1274x + 2.0996$, $R^2 = 0.9896$)明显大于干旱处理的($y = -0.2444x + 1.8561$, $R^2 = 0.9999$)。从土壤容重对导水率的影响来看, 总的趋势是, 导水率随土壤容重的增大而下降, 但干旱处理间的差异更明显。

2.4 根系导水率与根直径的关系

根系导水率与根的平均直径呈较好的线性负相关($y = -56.3x + 4.7$, $R^2 = 0.89$), 说明根直径增大, 导水率减小。

3 讨 论

根导水阻力包括径向导水阻力和轴向导水阻力。径向阻力指水流由根表进入根木质部导管过程中受到的阻力; 轴向阻力指水在根木质部向上运输过程中受到的阻力。Steadle 和 Peterson^[9]报道, 径向阻力是根吸收水分的主要阻力所在, 而轴向运输阻力可以忽略不计。Rieger 和 Litvin^[10]比较两种木本植物和三种草本植物根的解剖结构与根系导水率的关系后, 也认为导水率的大小与根的直径($R^2 = 0.39$)特别是皮层的厚度($R^2 = 0.55$)呈负相关。因此本实验中根系导水阻力主要来自根表到根木质部导管之间的径向阻力。关于导水阻力在根径向的分布, 早期曾把根内皮层上的凯氏带视为不透水层, 认为内皮层上的凯氏带是限制水分和物质进出根的主要阻力所在^[11]。但是后来有证据表明, 至少在幼根中, 凯氏带不是导水的主要阻力所在^[12]。现在一般认为幼根的径向运输阻力平均分布在各组织中, 但如果内皮层和外皮层上的细胞壁已栓质化或木质化, 则运输阻力主要集中在这两层上^[9]。因此对幼根来说, 根直径大小与根导水阻力有直接关系, 直径大, 阻力也大。对于较老的根来说, 还要考虑内皮层和外皮层上的凯氏带。

本研究结果显示, 高容重土壤和干旱都使根系导水率降低。在相同土壤基质势下, 土壤容重提高, 土壤机械阻力增大(图 1), 高机械阻力使根的直径变粗(见 2.2), 而根直径与根系导水率呈负相关关系(见 2.4)。因此认为容重以机械阻力的形式影响根直径的大小, 继而影响根的导水率($y = -0.28x + 2.01$, $R^2 = 0.818$)。土壤干旱使根系导水率降低除干旱使土壤机械阻力增大继而使根的直径增大原因外, 干旱还可能导致根的内部结构发生变化, 如加快内皮层和外皮层细胞的栓质化或木质化, 增加根系导水阻力, 这方面已有报道。如干旱胁迫下, 玉米和洋葱幼根内皮层上的凯氏带形成速度加快^[13]。North 和 Nobel^[14]也报道, 土壤干旱促使根木质化和栓质化, 从而降低根的径向导度。

参考文献

1. North G B, Nobel P S. Hydraulic conductivity of concentric root tissues of *Agave deserti* Engelm. under wet and drying conditions. New Phytol., 1995, 130: 47~ 57

2. Cochard H, Martin R, Gross P, *et al.* Temperature effects on hydraulic conductance and water relation of *Quercus robur* L. J. Exp. Bot., 2000, 51: 1 255~ 1 259
3. Kramer P J, Boyer J S. Water relation of plant and soil. Orlando: Academic Press, 1995
4. Quintero J M, Fournier J M, Benlloch M. Water transport in sunflower root system: Effects of ABA, Ca^{2+} status and HgCl_2 . J. Exp. Bot., 1999, 50: 1 607~ 1 612
5. Kamoker J L, Clarkson D T, Saker L R, *et al.* Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. Planta, 1991, 185: 269~ 278
6. Clarkson D T, Carvajal M, Henzler T, *et al.* Root hydraulic conductance: Diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. J. Exp. Bot., 2000, 51: 61~ 67
7. Bengough A G, Young I M. Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances. Plant Soil, 1993, 149: 129~ 139
8. Materechera S A, Dexter A R, Alston A M. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. Plant Soil, 1991, 135: 31~ 41
9. Steudle E, Peterson C A. How does water get through roots? J. Exp. Bot., 1998, 49: 775~ 788
10. Rieger M, Litvin P. Root hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. J. Exp. Bot., 1999, 50: 201~ 209
11. Esua K. Anatomy of Seed Plant. 2nd ed. New York: Wiley, 1965
12. Steudle E, Mummarn M, Peterson C A. Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis: Further evidence for the composite transport model of the root. Plant Physiol., 1993, 103: 335~ 349
13. Perumalla C J, Peterson C A. Deposition of casparian bands and suberin lamellae in the exodermis and endodermis of young corn and onion roots. Can. J. Bot., 1986, 64: 1 873~ 1 878
14. North G B, Nobel P S. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave desertii* (Agavaceae). Am. J. Bot., 1991, 78: 906~ 915