

75-81

植物根系提水作用 干旱半干旱地区 土壤水分

第25卷 第5期
1997年10月西北农业大学学报
Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalisVol. 25 No. 5
Oct. 1997

15

植物根系的提水作用

樊小林 李生秀

(西北农业大学资源与环境科学系, 陕西杨陵 712100)

摘 要 在查阅国外大量研究资料的基础上,结合作者几年来的研究成果,对根系提水作用的概念、鉴定、发生数量、研究方法和测定方法以及影响因素进行了论述。并结合中国西北地区干旱半干旱特点和土壤养分与水分分布的空间变异性,探讨了根系提水作用的农学意义,提出了今后开展根系提水作用研究的方向。

关键词 根系提水作用,干旱半干旱,水分养分有效性,水分养分空间变异

中图分类号 Q945.12, Q945.171

众所周知,根系的作用通常是吸水,而不是释水。然而,在蒸腾量低的条件下,一般是晚间,深层根系从下层土壤吸收的水分,能通过根系运输由浅层根系释放到表层或亚表层较干土壤中,从而使土壤水分状况改变。Caldwell 和 Richards 把这一现象称为根系“提水作用”(Hydraulic lift)^[1]。虽然这一概念首次由 Caldwell 和 Richards 定义,但是有人早就提出了这一现象的猜想^[2]。在根系提水作用名称提出以前,文献中称这一现象为根系吸水和释水现象(Water uptake and release)。也有文献称之为水分负向流(Negative water transport)^[3-4]。通过实践观察和研究,目前人们已认识到,根系提水作用对于深入探讨干旱半干旱地区(存在土壤养分和水分空间变异)的深层土壤水分与上层土壤养分间的水肥相互作用,具有重大的理论价值和现实意义^[5-9]。

1 根系吸水与释水的理论分析

定量描述植物根系吸水的数学模型有两种:微观模型和宏观模型。宏观模型把整个根系看作是扩散吸水器,各个土层中的根系是均匀分布的,而且整个根区根系密度分布可以不同。整个根系以不同的速度 S_r 从不同体积的土壤中吸收水分,根系吸水速率依赖于土壤含水量、植物特性等因素,也和气象条件有关。但是宏观模型忽略了水分向个别根的流动。微观模型研究水分的流向和进入典型单根的径向流,它假定单根是无限长的、半径均匀的和具有均匀吸水特性的圆柱体,由一系列的单根组成根系。微观模型能够定量描述根区微域内土壤水分运动规律。故该模型用于分析根系吸水机理、根水势和土水势的关系以及蒸腾时土壤和根水势变化的特点,具有一定的作用,因此可以认为微观模型适于研究根系提水作用。理论上^[10],水分进入根系的通量 F 可以表示如下:

$$F = (\psi_s - \psi_r) / R$$

式中 ψ_s 和 ψ_r 分别为土壤水势和根水势, R 为水流阻力。当 $\psi_s > \psi_r$ 时, F 值为正,表明水分

收稿日期 1997-05-22

课题来源 国家自然科学基金、黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室资助课题

作者简介 樊小林,男,1958年生,副教授,博士

抵抗水分阻力 R 从土壤流向根系,即根系从土壤吸收水分;当 $\phi_r < \phi_s$ 时, F 值为负,说明根系向土壤释放水分。很多研究已表明^[2,4~6,8,9,11~15],深根从下层湿润土壤中吸收的水分向上运输时,在植物蒸腾量小的情况下,处于上部较干土层的浅根能向土壤释水。

2 根系提水作用的鉴定和数量

早在1929年, Magistad 和 Breazeale 就假定,在干旱条件下,深根(直根)植物可能从下层土壤提取水分,然后将一部分水分释放到表层干土中,他们进一步猜想与深根植物生长在一起的浅根植物可能会由土壤剖面的水分再分配而受益^[2]。直到70年代中期的30多年中,很多学者对这种水分负向流进行了试验研究^[3,16~20]。Borman 报道^[20],灌溉西红柿与不灌溉小麦幼苗之间有水分传递。但是早期的研究结果都不能给出定论。

70年代后期以来,许多学者对这一现象进行了定量研究,以确定在农业生态环境条件下,根系提水作用的大小及其对作物生长的效应。Molz 率先用盆栽棉花试验证明,水分负向流与水分正向流的比率很小,仅为1:36^[4]。Corak 等人用分根培养(Split-root culture)试验研究发现,将玉米与苜蓿种植在一起,苜蓿深层根系吸收的氘水能在玉米叶中鉴定出,而且随着时间的延长,玉米中氘水的数量愈来愈多^[21]。证明苜蓿根系与玉米根系间发生了水分传递。同年 Richards 和 Caldwell 用田间实验也证实苜蓿可以吸收下层水分并释放到上层土壤,供浅根作物玉米吸收利用^[22]。Baker 等观察到,一半根系生长在干土中,另一半根系在湿土中的棉花,在干旱阶段,4株棉花每晚上可使干区土壤增加0.13~0.37 kg水分,相当于每株每晚上提水32.5~92.5 g^[23]。

Caldwell 报道^[1],深根植物三齿蒿(*Artemisia tridentata*)根系在深层土壤吸收的氘水,可以在相邻植物 *Agropyron desertorum* 草的茎秆中观测到,说明三齿蒿在深层土壤中吸收的水分,通过根系运输由浅根释放到上部较干土层,且释放的这部分水能被相邻植物吸收利用。当限制光照时,三齿蒿根系提水作用会增强,三齿蒿在以后几天的蒸腾量下降25%~50%,蒸腾量为正常昼夜日照平均值的59%。Vetterlein 测得^[5,6],谷子(珍珠米)生长至37 d时,一株珍珠米一夜间的释水量可高达0.27 cm³/cm³土壤,相当于上部10 cm土层增加10.8 mL水。Wan 等用盆栽实验证明^[24],浅根植物金雀花拳参(*Gutierrezia sarothrae*)根系,每晚每盆每棵植物的释水量可达271 g,它相当于整个植物蒸腾量的15.3%。樊小林等研究结果表明^[8],在人工气候室培养条件下,谷子根系提水作用、根系吸收对土壤水分变异、土壤墒情均有影响。在黑夜蒸腾蒸发量小的情况下,深层的根(隔水层下)可以吸收深层(隔水层下)土壤水分,并释放到上部干土层,增加土壤含水量。但是,静态观测结果为,黑夜12 h根箱10 cm²地表10 cm土壤剖面中仅增加了2.69 mL水。

3 根系提水作用的研究方法

一般而言,根系提水作用包括根系水分传递和水分释放两个过程。研究根系提水作用相应地分为两个方面:一方面是“根系释水”,即根系从深层吸收的水分经过体内运输,由浅根向土壤释放水的情况;另一方面是“水分传递”,即深根植物吸收的水分释放到浅层土壤中后,被另一种浅根植物吸收的情况。

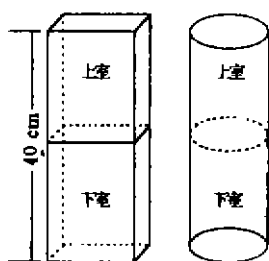


图1 根系提水作用根系释水
测定普通根箱示意图

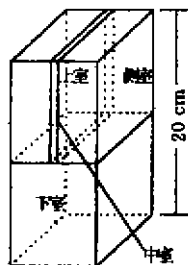


图2 根系提水作用根系释水
测定双层三室根箱示意图

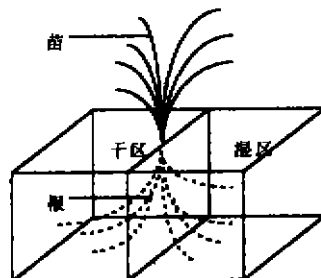


图3 根系提水作用水分
传递测定根箱

3.1 根系释水

一般将研究的土壤分为干湿两个区域,两个区域上下排列或者左右排列。通常采用普通根箱加隔水层(图1),这一方法的优点是操作简单,但是只能将研究区域分为上下两个室。我们在近几年的研究中设计了三室双层根箱(图2),根箱由上下两层构成,上下层均宽10 cm,长11 cm,高10 cm。上室又分为左中右三室,左右两室均宽5 cm,中室宽1 cm,中室和两个侧室间用0.044 mm的尼龙网分隔^[9]。这一根箱法的特点是不仅能排除土壤水流毛细作用的干扰,而且也能方便地分离土壤和根系,但是操作比较困难。利用根箱法研究根系提水作用的关键是保证干湿两个区域间没有毛管水流发生,而根系却能穿过干湿分界线。在此述条件下,只要测定昼夜期间干区土壤含水量的变化,即可确定根系释水量。

另一种测定根系释水的方法是分根根箱法(图3),这一方法将干湿区域左右排列,彼此以不透水隔板隔开,植物正好栽在隔板之上,并将根系平均分于干湿区域各一半^[23]。然后定量测定昼夜干区土壤水势变化。

3.2 水分传递

研究水分传递必须严格掌握两种植物根系出现的深度。在深层应控制只有深根植物的根系出现,上下土壤之间也要隔断土壤毛管水流。在上层干旱的条件下,向深层土壤注入氚水,经过一段生长时间后,然后测定浅根植物组织中³H的辐射强度即可^[21]。

3.3 土壤含水的测定量

定量测定根系提水作用诱导的土壤含水量变化的方法多种多样^[25,26]。但是由于这些方法受到测量时间、空间、范围、精度、设备费用等因素的制约,特别是需要在几个不同部位同时测定时间问题更为突出,而无一方法可以通用。如果采用现行的直接测量土壤含水量的方法研究根系提水作用,那么根系提水作用以及数量就显得没有说服力。早先研究根系提水作用都采用 γ -射线密度计或湿度计直接测定^[23,26~28],但是 γ -射线密度计测定结果受活体根系的影响。也有学者采用重氢测定水分传递量^[1,21],然而应用放射性同位素测定时又不能区分由根系分支和菌根传递,并又重新释放到土壤中的水分。近年来,随着技术进步,在根系提水作用研究中,测定根系诱导的土壤水分多采用微张力计法^[29],或时域反

射仪法(TDR)^[24]。我们经过实际测定,认为根箱法也能满意地用于静态测定根系提水作用,同时利用根箱法研究根系提水作用还具有操作方便、结果可靠的特点,它易于普遍应用,但是该法测定手续繁杂^[8]。用 TDR 仪比较理想,但费用昂贵,不便于普遍应用。而应用的微张力计可以自动监测、测定结果既精确,又准确^[5]。微张力计的应用简介如下。

微张力计技术提出后^[29],最早由 Vetterlein 和 Marschner 用于根系提水作用的研究^[5,8]。这一方法的应用使得根系提水作用的研究能够精确的、直接地测量某一特定部位任一时刻土壤的基质势和含水量。实地测定土壤基质势的微张力计是用长 5 mm,直径 1 mm,厚 0.3 mm 的陶瓷毛细管(P80-陶瓷毛管)精制而成的陶瓷元件。把它装入长 20 mm,外径 3 mm 的玻璃管,并使之和玻璃融合,再通过有机玻璃体和压力传感器(16PC15GF)相联。用根箱培养法(图 1,2),测定土壤含水量时,把微张力计呈水平状插入根箱背面特定部位。张力计和孔间间隙用胶密封,以防水分损失,然后定期读取微张力计的读数。

4 影响根系提水作用的因素

4.1 光周期

根系提水作用一般只发生在夜间,因为夜间植物的蒸腾作用很小或为零,在这种条件下,根中的水势有可能大于土水势,水分进入根系的通量 F 为负。研究结果证明^[24],即使在白天,如果将植物遮蔽起来,抑制其蒸腾作用,也会观测到根系提水作用。可见光照周期对植物根系提水作用的影响,实际上也是蒸腾作用对根系提水作用的效应。

4.2 植物种类

已经发现,苜蓿^[21,28]、番茄^[20]、棉花^[23]、谷子^[6]、三齿蒿^[1]、菜豆^[30]、杨树^[31]等植物有根系提水作用,故一般认为深根植物有根系提水作用。但是也有研究证明,浅根植物金雀花拳参(*Gutierrezia Sarothrae*)也有根系提水作用^[24]。由此可以推论,根系提水作用可能是自然界植物普遍存在的现象,然而,是否所有植物都具有提水作用,尚未定论。

4.3 土壤水分条件

当土壤水势低于一定数值时才会发生根系释水。一种观点认为,只有当土壤比较干时才会发生根系提水作用。Richards 和 Caldwell 报道^[22],当土壤基质势低于 -0.5 MPa 时,三齿蒿根系才发生提水作用;Baker 和 van Bavel 发现^[23],只有当土壤基质势小到 -0.5 以下至 -1.3 MPa 以上时,才可以测到根系提水作用。另一种观点则认为,根系提水作用虽然只有在土壤干旱条件下发生,但是土壤水势不能过低,水势过低时,干土的阻力 R 会限制根系中水分向土壤扩散^[21]。据 Vetterlein^[5,6],当土壤基质势小于 -10 MPa 时,就可观测到谷子根系提水作用。究竟土壤基质势低于多少,植物根系才会有提水作用,目前尚无系统的研究结果定论。但是,可以肯定的是,只有当根系周围土壤比较干旱时,才会发生提水作用。

4.4 土壤性质

Schippers 观察到^[30],菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)下胚轴释放给砂壤土的水分是释放给砂土的 10 倍;释放给结块粉壤土的水分是释放给未结块粉壤土的 34 倍。这一研究结果说明,至少土壤因子部分地控制根系向土壤释水。如果释放的水分被相邻的浅根植物吸收,那么土壤的这种控制作用会减小。

5 根系提水作用的意义及研究展望

5.1 根系提水作用的农学意义

根系提水作用使表层或亚表层土壤水分含量增加,必定会对旱地植物的水分吸收、养分吸收;相邻植株间的竞争作用;依附作用;植物与土壤的水肥有效性等有重要的意义。首先,根系提水作用是一种生存机制。在干旱逆境下,根系提水作用可以保证根系整夜从深层相对较湿土层吸收水分,从而保持较干表层根系不致死亡,以继续从养分相对丰富的表层土壤中吸收养分^[1]。其次,根系提水作用可以增加土壤养分有效性。已有研究表明^[32~34],当下层有较多的有效水,表层或亚表层养分缺乏的程度,特别是磷素的缺乏程度将会因土壤含水量增加而减少。樊小林等研究结果表明^[9],根系提水作用对活化上层养分氮磷钾,特别是磷,提高上层肥料肥效有明显的增产效果。第三,根系提水作用除能对大量元素,如氮磷钾产生肯定的营养效果外,还有利于植物从表层干土中吸收微量元素。据 Nambiar 研究结果证明了这一点^[35,36]。由此可见,根系提水作用对改善表层干土中大量和微量元素养分的有效性有一定的作用,特别是旱地农业生产中更应重视到这一点。

5.2 根系提水作用研究展望

干旱和半干旱地区占我国总耕地面积的30%,约3千万hm²。我国干旱和半干旱地区水源不足,大多数地区只能靠天然降水维持农业生产。研究表明,同一降水和自然条件下,施肥与不施肥田块的产量迥然不同,生产水平和增产潜力也相差1倍以上。这有力地说明了该地区施肥增产潜力很大。进入80年代以来,旱地农业水肥互作效应的研究一直是一个重要课题。李玉山把地处干旱和半干旱地区的黄土高原的黄土视为“土壤水库”的观点指出^[37],2 m深土层的蓄水量可达450~600 mm,其所储水分可以长期保存,并在旱地作物供水起调节作用。在宁夏固原的试验结果表明,一般收成年份农作物对2 m土层内的降水利用率为38%,最好年份也不过59%,其原因是在干旱条件下,根系浅,利用深层水分能力差。因此,通过施肥、培育壮苗壮根,可扩大吸水深度,发挥土壤深层储水对作物的增产效应。大多数土壤养分,包括氮、磷、钾和微量元素,主要存在于土壤耕层^[36],施肥也多集中在耕层以内,然而干旱和半干旱地区表层或亚表层土壤常常因蒸发首先失水干旱,使耕层养分有效性降低。李玉山、韩仕峰研究表明^[37,38],旱地作物的主要供水层已扩展到1~2 m,虽然深层水多可以使养分活化,但是深层养分总量有限,有效养分数量更少。由此可见,根系提水作用的研究和研究成果的应用,有望解决土壤有效养分(主要在表层)和水分分布(主要在深层)部位与植物吸收部位(主要在表层或亚表层)之间空间分布矛盾,为解决我国干旱半干旱地区水肥矛盾,促进以水促肥、以肥调水提供有效的途径。

根据根系提水和水分传递作用,可以进行种植制度的选择和调整。例如,草原可采用苜蓿和根系较浅的牧草混作制度。其机理在于,利用苜蓿的深根从深层吸收水分,并释放到上部较干土层,供给浅根草本利用。虽然苜蓿传递给草的水分可能不足于促进草生长,但是它能维持其生存到下次降雨的来临。又如,在干旱半干旱地区,进行深根与浅根作物间作套种,可能将是充分利用该区土壤养分和自然降雨资源的有效途径。

目前,人们对根系提水作用的认识还很肤浅,建议今后开展以下几项研究:①干旱半干旱地区植物“根系提水作用”诱导条件的探讨;②“提水作用”和植物生长关系,特别是提

水作用优势作物种类的鉴定;③“提水作用”与种植制度选择和调整的研究;④“根系提水作用”调控的研究;⑤“提水作用”的田间效应等,以丰富植物营养的理论,并解决我国农业生产实际问题。

参 考 文 献

- 1 Caldwell M M, Richards J H. Hydraulic lift: Water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 1989, 79: 1~5
- 2 Magistad O C, Breazeale J F. Plant and soil relations at and below the wilting percentage. *Ariz. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.*, 1929
- 3 Jensen R D, Taylor S A, Wiebe H H. Negative transport and resistance to water flow through plant. *Plant Physiol.*, 1961, 36: 633~638
- 4 Molz F J, Pierson C M. Water transport from root to soil. *Agron. J.* 1976, 68: 901~904
- 5 Vetterlein D, Marschner H, Hom R. Microtensiometer technique for in situ measurement of soil matric potential and root water extraction from a sandy soil. *Plant and Soil*, 1993, 149(2): 263~274
- 6 Vetterlein D, Marschner H. Use of microtensiometer technique to study hydraulic lift in a sandy soil planted with pearl millet. *Plant and Soil*, 1993, 149(2): 275~282
- 7 樊小林, 张福锁. 微型张力计在植物根系提水作用及养分效应研究中的应用. 见: 张福锁, 樊小林和李小林主编. 土壤与植物营养研究新动态(第2卷). 北京: 北京农业大学出版社, 1995
- 8 樊小林, 石卫国, 曹新华等. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 I. 谷子根系提水作用及根系吸收对土壤水分变异的影响. *水土保持学报*, 1995, 9(4): 36~42
- 9 樊小林, 曹新华, 郭立彬等. 根系提水作用的土壤水分变异及养分有效性 II. 黄土性土壤水肥交互和根系提水作用与作物生长效应. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1996, 2(4): 71~76
- 10 Kramer P J. Water relation of plants. New York: Academic Press, 1983
- 11 Breazeale J F. Maintenance of moisture equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage. *Ariz. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.* 1930
- 12 Breazeale J F, Crider F J. Plant association and survival and the buildup of moisture in semiarid soils. *Ariz. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.* 1934
- 13 Hunier A S, Kelley O I. The extension of plant roots into dry soil. *Plant Physiol.*, 1946, 21: 445~451
- 14 Volk G M. Significance of moisture translocation from soil zones of low moisture tension to zones of high tension by plant roots. *J Am. Soc. Agron.*, 1947
- 15 Mulier Stoll W R. The problem of water outflow from root. In B. Slavik, ed. Water stress in plants. Czechoslovak Academy of Sciences. Prague, 1965
- 16 Hagan R M. Autonomic diurnal cycles in the water relations of nonexuding detopped root systems. *Plant Physiol.*, 1949, 24: 441~454
- 17 Breazeale E L, McGeorge W T, Breazeale J F. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.*, 1950, 25: 413~419
- 18 Breazeale E L, McGeorge W T, Breazeale J F. Water absorption and transpiration by leaves. *Soil Sci.*, 1951, 72: 239~244
- 19 Slater R O. Absorption of water from atmospheres of different humidity and its transport through plants. *Aust. J. Biol. Sci.*, 1956, 9: 552~558
- 20 Borman F H. Moisture transfer between plants through intertwined root systems. *Plant Physiol.*, 1957, 32: 48~55
- 21 Corak S J, Blevins D G, Pallardy S G. Water transfer in an alfalfa/maize association. *Plant Physiol.*, 1987, 84: 582~586
- 22 Richards J H, Caldwell M M. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia (Berlin)*, 1987, 73: 486~489

- 23 Baker J M, Van C, Bavel H M. Water transfer through cotton plants connecting soil regions of differing water potential. *Agron. J.*, 1988, 80: 993~997
- 24 Wan C, Sosebee R E, McMichael B L. Dose hydraulic lift exist in shallow rooted species? A quantitative examination with a halfshrub *Gutierrezia sarothrae*. *Plant and Soil*, 1993, 153: 11~17
- 25 Campbell G S. Soil water potential measurement: an overview. *Irrig. Sci.*, 1989, 9: 265~273
- 26 Wraith J M, Baker J M. High resolution measurement of root water uptake using automated time domain reflectometry. *Soil. Sci. Soc. Am. J.*, 1991, 55: 928~932
- 27 Mooney H A, Gulman S L, Ehleringer J. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama desert. *Oecologia*, 1980, 44: 177~180
- 28 Dirksen C, Raats P A. Water uptake and release by alfalfa roots. *Agron. J.*, 1985, 77: 621~626
- 29 Gunzelmann M, Hell U, Horn R. Die Bestimmung der Wasserspannungs Wasserleitfähigkeits Beziehung in Bodennaggregaten. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.*, 1987, 150: 400~402
- 30 Schppers B, Schroth M N, Hildebrand D C. Emanation of water from underground plant parts. *Plant and Soil*, 1967, 27: 81~91
- 31 Hansen E A, Dickson R E. Water and mineral nutrient transfer between root systems of juvenile *Populus*. *Forest Sci.*, 1979, 25: 247~252
- 32 Kaspar T C, Zahler J B, Timmons D R. Soybean response to phosphorus and potassium fertilizers as affected by soil drying. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1989, 53: 1448~1454
- 33 Pan W L, Hopkins A G. Plant development and N and P use of winter barley. I. Evidence of water stress induced P deficiency in an eroded toposequence. *Plant and Soil*, 1991, 61: 135~149
- 34 Simpson J R, Pinkerton A. Fluctuations in soil moisture, and plant uptake of surface applied phosphate. *Fertil. Res.*, 1989, 20: 101~108
- 35 Nambiar E K S. The effect of drying of the topsoil and of micronutrients in the subsoil on micronutrient uptake by an intermittently defoliated ryegrass. *Plant and Soil*, 1977, 46: 185~193
- 36 Nambiar E K S. The effect of water content of the topsoil on micronutrient availability and uptake in a siliceous sandy soil. *Plant and Soil*, 1977, 46: 175~183
- 37 朱显谟主编. 黄土高原土壤与农业. 北京: 农业出版社, 1989
- 38 山 仑, 陈国良主编. 黄土高原旱地农业的原理与实践. 北京: 科学出版社, 1993

Hydraulic Lift of Plant Root System

Fan Xiaolin Li Shengxiu

(Department of Natural Resource and Environment Protection, Northwestern
Agricultural University, Yangling Shaanxi 712100)

Abstract With the combination of our studies in recent years and the research results of the others, we review the conception, identification, amount, determining and testing methods, the significance of the hydraulic lift, as well as the factors affecting the hydraulic lift. Also with the combination of the characteristics of arid and semiarid areas in the northwestern part of China with the spatial variations of soil nutrients and moisture distribution, the agrosignificance of hydraulic lift is discussed and the research trend of hydraulic lift suggested.

Key words hydraulic lift of root system, arid and semiarid, nutrient and water availability, spatial variation of nutrient and water