

水分胁迫下磷营养对玉米苗期根系导水率的影响^{*}

沈玉芳¹, 王保莉², 曲 东¹, 陈荣府¹

(1 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100;

2 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨陵 712100)

[摘 要] 采用室内水培试验法, 选择高水肥型玉米品种, 以 PEG6000 模拟干旱胁迫, Hoagland 全营养液和无磷营养液控制磷素水平, 用压力室法测定了三叶期的玉米根系导水率(L_{pr})的变化规律。结果表明: 缺磷植株根系的导水率显著降低, 但在复磷后 4~24 h 内导水率能恢复到与供磷对照植株接近的数值; 干旱胁迫可导致玉米根系导水率急剧降低, 但供磷处理的导水率仍然大于无磷处理; 复水后, 供磷植株 L_{pr} 恢复能力较无磷植株强, 表明磷处理植株对干旱有较强的忍受能力和恢复能力。HgCl₂ 处理表明磷营养可通过影响水通道蛋白的活性或表达量来调节根系导水率。

[关键词] 磷营养; 水分胁迫; 根系导水率; 玉米

[中图分类号] S513.06; Q945.17⁺ 1

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2002)05-0011-05

根系是作物吸收水分和养分的主要器官, 其活力变化以及不同环境条件下的形态变化直接影响着地上部分作物群体结构与经济产量的构成。因此, 对根系的研究非常活跃。特别是在目前, 已由过去的根系形态研究转向根系对水肥吸收、根冠信号传递、根系生理生化活性等的机理研究领域^[1]。

导水率(L_{pr})表示根系运输传导水分的能力, 其高低直接影响到根系吸收水分的多少, 是根系感受土壤水分变化的最直接生理指标之一。根系的水分运输可分为轴向途径和径向途径(包括质外体途径、共质体途径和跨细胞途径), 而径向阻力是水分传导的主要阻力。因此, 径向途径导水率的高低直接决定了根系的导水性。在旺盛蒸腾条件下, 质外体途径占主导地位, 而在蒸腾作用很小时, 主要是细胞到细胞途径(共质体途径和跨细胞途径)起作用。此时水分运输则主要是通过一类专一性运输水的通道蛋白(水通道蛋白 Aquaporins, 简称 AQP)来完成^[2], AQP 能够在渗透势或水势梯度下使水快速跨膜转运^[3]。在一些逆境条件下, 细胞通过调节膜上 AQP 的含量或活性控制水的跨膜运输^[4~7]。通常认为, 汞是 AQP 的专一性抑制剂, 因此常用 HgCl₂ 处理研究 AQP 的水分运输能力^[5,8]。本试验以玉米幼苗为试材, 研究了水分胁迫条件下, 磷营养对玉米苗期根系 L_{pr} 的影响, 并分析了磷营养对 AQP 可能的调控

作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料及试验方案

以高水肥型玉米品种陕单 911 为供试材料, 精选后用体积分数为 5% NaClO 消毒, 吸胀 24 h, 25℃ 萌发。挑选均匀一致的幼苗切去胚乳, 在 550 mL 培养钵中水培。用 1/2 强度 Hoagland 全营养液和 Hoagland 无磷营养液控制磷素水平, PEG6000 模拟干旱胁迫($\Psi_s = -0.3$ MPa)。控制每天 12 h 光照, 并通气 2 次, 定期更换营养液。试验共设 4 个处理: H(+P)、H(-P) 表示有磷和无磷供水处理, D(+P)、D(-P) 表示有磷和无磷干旱处理。

玉米幼苗生长至三叶一心时开始干旱胁迫, 分别测定胁迫 2, 4, 8, 24 及 60 h 时的根系水流速率, 并计算其导水率。为了比较根系受胁迫后水分传导能力的变化, 分别在含 PEG 和不含 PEG 的营养液中测定根系的水流速率。当干旱胁迫持续 60 h 后复水, 分别测定复水后 1, 2, 5, 6 及 11 h 的根系导水率, 以有磷干旱胁迫 60 h、无磷干旱胁迫 60 h、有磷供水、无磷供水处理下的根系导水率作为复水前后的对照。对无磷供水植株培养 20 d 后恢复磷素供应, 测定复磷后 1, 4, 8, 24 h 的 L_{pr} 。对有磷和无磷供水处理, 分别在培养液中添加 HgCl₂ (添加 HgCl₂ 后

^{*} [收稿日期] 2002-07-03

[基金项目] 国家自然科学基金重大项目(49890330)

[作者简介] 沈玉芳(1975-), 女, 江苏建湖人, 在读硕士, 主要从事作物养分机理研究。

营养液中 Hg 浓度为 0.05 mmol/L [5]) 作为 AQP 抑制剂, 观测不同抑制时间对根系水流速率的影响及抑制 35 min 后根系 L_{pr} 的变化。

1.2 根系导水率测定

导水率的测定参考刘晚苟等提出的降压法 [9]。从第一叶叶基剪去幼苗地上部分, 将整个根系放入压力室内(室内有各处理相应的培养液), 密封, 缓慢加压至 0.5 MPa (干旱处理加压至 0.7 MPa), 然后采用降压法, 用内装吸水纸的 EP 管分别收集 0.5 , 0.4 , 0.3 , 0.2 , 0.1 MPa (干旱胁迫下收集 $0.7 \sim 0.1 \text{ MPa}$) 时流出的汁液, 每个压力下至少收集 3 次, 每次收集 1 min, 两个压力之间有 5 min 平衡时间以确保达到稳定流 [8]。用分析天平称量 EP 管吸水前后的重量, 计算不同压力下达到稳态流时单位时间的水流量 Q (mg/min)。清洗并称量根鲜重 (g), 计算水流速率 (用 J_v 表示, 单位为 $\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{min})$)。水流速率与压力相关曲线的斜率即为根系导水率 (L_{pr})。

2 结果与分析

2.1 玉米根系水流速率 (J_v) 与压差 (ΔP) 的关系

Hoarau 等 [10] 认为, 根系导水率可用根系水流速率和根表与根木质部间水势差的关系表示。利用

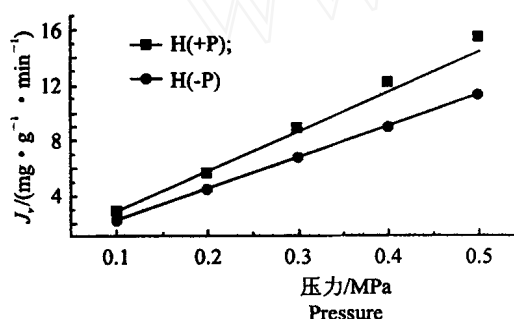


图 1 供水处理静水压力与根系水流速率的关系

Fig. 1 The relation between ΔP to J_v of water supplied in maize root system

2.2 磷营养对水分胁迫下玉米根系导水率的影响

在含 PEG 及不含 PEG 的营养液中, 分别测定供磷及无磷干旱处理时玉米根系的导水率, 其结果在图 3 中分别用 D(+P)、D(-P)、D(+P)-H 和 D(-P)-H 表示, 以 H(+P) 和 H(-P) 处理作为对照。由图 3 可见, 在水分胁迫的 2~60 h, D(+P) 处理的 L_{pr} 为 $12.3 \sim 35.6 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$, 而 D(-P) 处理的 L_{pr} 为 $6.88 \sim 0.40 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$; D(+P)-H 处理的 L_{pr} 为 $36.2 \sim 9.99 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$, 而 D(-P)-H

压力室可增加根表与根木质部间的压差, 促使水分在根中的流动。由于水分胁迫及磷胁迫对根系生长的影响, 必然导致根系水流速率的差异。根系导水率由测定水流速率与压力差相关曲线的斜率确定, 即 $L_{pr} = J_v / \Delta P$, 其中, J_v 为切口木质部静水压力引起的水流速率, ΔP 为根表与根木质部水势差 (即试验中所加的静水压力)。

磷胁迫及水分胁迫对不同静水压力下水流速率的影响如图 1, 2 所示。整体而言, 水流流速 (J_v) 与一定范围内的静水压力 (ΔP) 有较好的线性关系, 且有磷处理的水流速率显著大于无磷处理。在胁迫强度为 -0.3 MPa 的 PEG 溶液中, 当外压 $\leq 0.3 \text{ MPa}$ 时不能产生根系内的水分流动, 当压力差 $\geq 0.4 \text{ MPa}$ 时, J_v 与 ΔP 呈显著的线性关系。故试验中对水分胁迫处理均采用 $\geq 0.4 \text{ MPa}$ 下的压力差与测定的 J_v 值来计算导水率。比较有磷和无磷处理间的差异发现, 无磷处理的线性关系更优。其原因是, 磷营养使玉米根系具有随蒸腾拉力增加而增加其导水率的能力, 增加的 L_{pr} 可能是细胞到细胞途径 AQP 导水力作用的结果 [11]。所以, 图 1, 2 中供磷处理都表现出高压下水流速率略有上升的趋势。

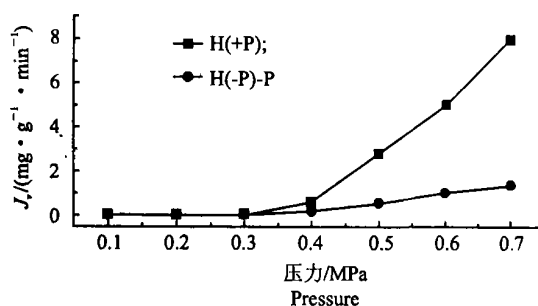


图 2 干旱胁迫下静水压力与根系水流速率的关系

Fig. 2 The relation between ΔP to J_v of water stress in maize root system

处理的 L_{pr} 为 $20.8 \sim 0.51 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$, 可见有磷植株的 L_{pr} 均明显高于无磷植株, 表明磷营养对作物根系导水率具有促进作用。干旱胁迫将导致根系 L_{pr} 快速下降, 说明玉米根系对干旱十分敏感, 并且干旱胁迫对玉米根系导水率的影响大于磷营养胁迫。干旱胁迫 2 h 时, 尽管无磷干旱处理在含 PEG 的营养液中测定的 L_{pr} 只有 $6.88 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$, 但其在不含 PEG 的营养液中的测定值仍然高达 $20.8 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{min} \cdot \text{MPa})$ (与无磷供水对照接近), 这表明, 干旱伤害较轻的根系仍

然具有较强的导水能力; 随着干旱胁迫时间的增加, 根系 L_{pr} 迅速降低, 至 24 h 后 D(-P) 处理与 D(-P)-H 处理之间相差不大, 说明幼苗根系的木质化或栓质化程度已很高, 使得质外体途径的导水能力已很弱。对有磷干旱植株而言, 随着干旱胁迫时间的延长, 其根系 L_{pr} 下降比较平缓。D(+P)-H 处理的 L_{pr} 在干旱胁迫 4 h 内与正常供水对照接近, 其后尽管也迅速下降, 但始终大于 D(+P) 处理。以上

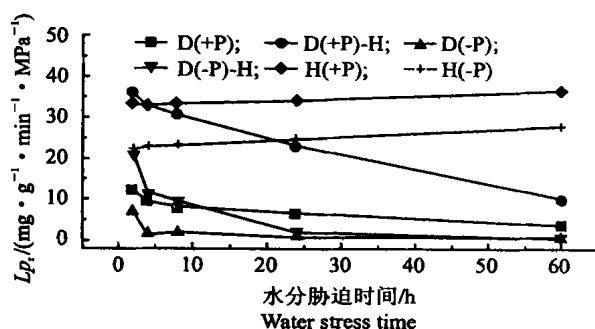


图3 干旱处理下 L_{pr} 随时间的变化

Fig 3 Hydraulic conductivity (L_{pr}) variation VS time under water stress

2.4 干旱复水过程中磷营养对根系导水率的影响

干旱复水过程中 L_{pr} 的变化如图5所示。图5中用 D 60 h 表示干旱 60 h 的有磷及无磷处理, H 表示正常供水下有磷及无磷处理, HRS 1 h, HRS 2.5 h, HRS 6 h, HRS 11 h 分别表示不同复水时间。

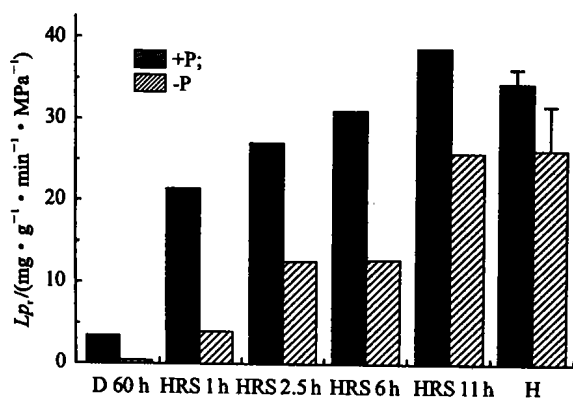


图5 供磷及无磷处理不同复水时间 L_{pr} 的变化

Fig 5 Time course of recovery of root hydraulic conductivity after pre-stressed roots were resupplied with water

图5结果表明, 有磷干旱处理下的玉米根系在复水后 L_{pr} 有较强的恢复能力。复水 1 h 时与有磷干旱 60 h 的值相比已有明显升高, 随着复水时间的延长, 其 L_{pr} 值持续上升, 且复水 6 h 已接近对照

结果证明, 供磷处理的植株对干旱胁迫具有较强的适应能力, 磷营养可提高玉米的御旱和耐旱能力。

2.3 复磷对玉米根系导水率的影响

无磷处理植株恢复供磷后的 L_{pr} 变化如图4所示。在复磷后 1~4 h 内, L_{pr} 变化不大, 但 4 h 后 L_{pr} 迅速上升, 24 h 已达到与有磷有水处理接近的水平。表明磷缺乏对根系 L_{pr} 的影响可以在磷素重新供应后得以恢复。

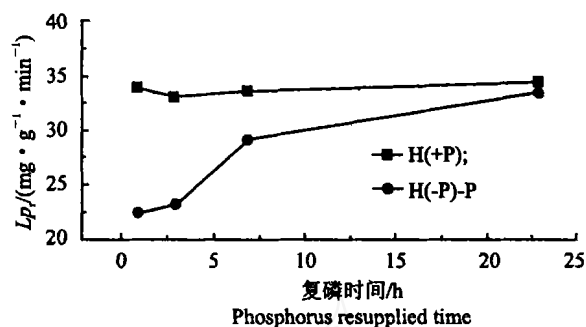


图4 复磷后玉米根系导水率随时间的变化

Fig 4 Hydraulic conductivity variation VS time after pre-starved roots were resupplied with phosphorus

值, 复水 11 h 后的 L_{pr} 值比有磷有水对照处理还略有增加, 这一测定结果体现出磷素对干旱胁迫的补偿效应。而无磷处理植株 L_{pr} 恢复能力相对较弱, 复水 6 h 后 L_{pr} 也只恢复到对照的 50% 左右, 在 11 h 后才基本恢复到对照水平。

2.5 磷营养对 AQP 导水能力的调节作用

对有磷和无磷正常供水处理, 分别在培养液中添加 $HgCl_2$ 作为 AQP 抑制剂, 观测其水流速率的变化。由图6可以看出, $HgCl_2$ 可导致根系水流速率降低。对无磷处理植株, 在 $HgCl_2$ 抑制 5 min 时 J_v 下降近 43%, 抑制 8 min 时基本达到最低点 (8 846 $mg/(g \cdot min)$); 有磷处理植株, 在抑制 5 min 时 J_v 下降近 35%, 抑制 20 min 时基本达到最低点 (9 222 $mg/(g \cdot min)$)。两种处理的 J_v 下降速度不同, 有磷处理表现出抗抑制剂作用, 表明磷营养可抵御环境对 AQP 的影响。图7为 $HgCl_2$ 抑制前后 L_{pr} 的变化, 图中直线斜率即为导水率。有磷植株加 $HgCl_2$ 前的根系导水率为 35.22 $mg/(g \cdot min \cdot MPa)$, 加 $HgCl_2$ 后降为 18.04 $mg/(g \cdot min \cdot MPa)$; 而无磷植株加 $HgCl_2$ 前后的根系导水率分别为 29.74 和 17.49 $mg/(g \cdot min \cdot MPa)$ 。表明用 $HgCl_2$ 处理, 通过对 AQP 活性的抑制, 可实现对根

系导水率的控制。加 HgCl_2 前, 有磷植株根系导水率比无磷植株增加 18.42%, 这是磷营养对 AQP 表达或活性正向调节的结果; 而加 HgCl_2 后供磷与无磷

处理的差异仅为 3.14%, 表明 HgCl_2 抑制了 AQP 活性, 使得其导水率趋于一致。

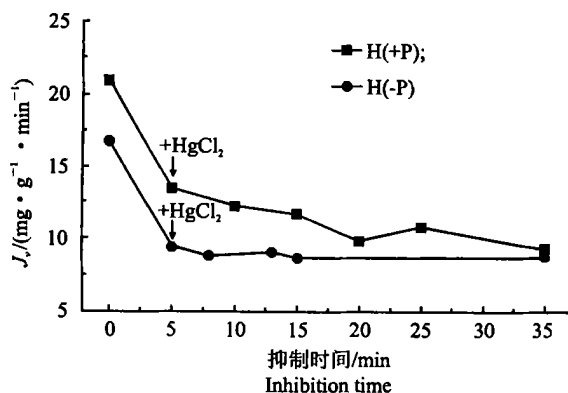


图 6 HgCl_2 作用下水流速率随时间的变化

Fig 6 Pressure-induced water flux through HgCl_2 -treated corn root systems

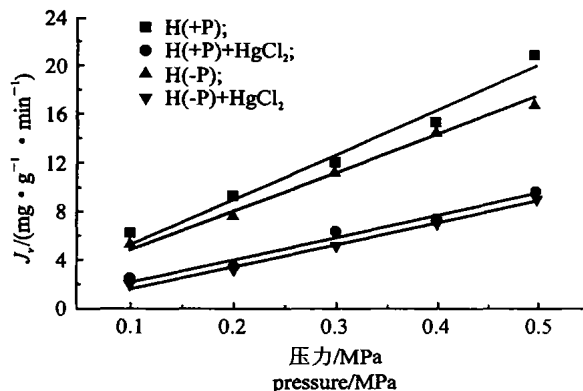


图 7 HgCl_2 抑制前后根系导水率的变化

Fig 7 Variation of J_v pre-and post- HgCl_2 control

3 讨论

从以上分析可以看出, 根系运输途径在水分吸收调节中起着重要的作用。North 等研究认为^[13, 14], 干旱条件下根系 L_{pr} 的显著降低主要是根解剖结构发生了变化, 干旱使根木质化或栓质化。但是植物对水分胁迫的反应是通过形态、生理、代谢和细胞水平的多种变化来实现的^[15]。干旱初期的 L_{pr} 具有较高的恢复能力是因为其木质化程度较低, 而长时间的水分胁迫导致根系形态结构的变化, 使得因木质化或栓质化而阻断的根系导水能力几乎无法恢复。North 等提出^[13], 整个植株的 L_{pr} 的恢复并非原有

组织或细胞导水率的恢复, 而是根系新生长的幼嫩部位组织或细胞产生的导水率, 所以, 磷营养充足的情况下, 有利于根系生长, 导致根系的导水率恢复能力增强, 甚至出现了一定的补偿效应。对于磷缺乏导致 L_{pr} 下降的机理, 已有报道^[16]认为是因磷营养缺乏导致根细胞质膜上的水通道蛋白的活性或丰度下降。本试验中, 缺磷处理导致 L_{pr} 下降, 可能是 AQP 活性或丰度降低所致, HgCl_2 的抑制试验佐证了上述推测。因为, 汞被认为是大多数 AQP 的专一性阻塞剂, 当加入 HgCl_2 作为 AQP 抑制剂后, 供磷处理的根系导水率失去了原来的优势, 与无磷处理间无明显的差异。

[参考文献]

- [1] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 55- 76
- [2] Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1997, 48: 399- 429
- [3] 张军峰, 邓西平, 慕小倩. 植物的水通道蛋白[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(1): 88- 91
- [4] 朱美君, 王学臣, 陈 珈. 水通道蛋白的研究进展[A]. 阎隆飞, 王学臣. 生命科学研究进展(第 1 集)[C]. 北京: 中国农业大学出版社, 1996: 58- 72
- [5] Carvasal M, Cooke D T, Clarkson D T. Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function[J]. Planta, 1996, 199: 372- 381
- [6] Radin J W, Eidenbock M P. Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion in phosphorus-deficient cotton plants[J]. Plant Physiology, 1984, 75: 372- 377
- [7] 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 roots[J]. Planta, 1991, 185: 269- 278
- [8] Maggio A, Joly R J. Effect of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root system[J]. Plant Physiology, 1995, 109: 331-

335

- [9] 刘晚苟, 山 仑, 邓西平. 压力室法测定根系导水率方法探讨[J]. 西北植物学报, 2001, 21(4): 761- 765
- [10] Hoarau J, Barthes L, Bousser A. Effect of nitrate on water transfer across roots of nitrogen pre-starved maize seedlings[J]. Planta, 1996, 200: 405- 415
- [11] Steudle E. Water uptake by roots: effects of water deficit[J]. J Exp Bot, 2000, 51(350): 1531- 1542
- [12] Steudle E, Murman 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[J]. Plant physiology, 1993, 103: 335- 349
- [13] North G B, Nobel P S. Drought-induced hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica* [J]. New Phytol, 1992, 120: 9- 19
- [14] Lo Gullo M A, Nardini A, Salleo S, et al. Changes in root hydraulic conductance of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation[J]. New Phytol, 1998, 140: 25- 31
- [15] 颜 华, 贾良辉, 王根轩. 植物水分胁迫诱导蛋白的研究进展[J]. 生命的化学, 2002, 22(2): 165- 168
- [16] Clarkson D T, Carvajal M, Henzler T, et al. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress [J]. J Exp Bot, 2000, 51(342): 61- 70

Effects of phosphorus on root hydraulic conductance of corn under water stress

SHEN Yu-fang¹, WANG Bao-li², QU Dong¹, CHEN Rong-fu¹

(1 College of Resources and Environmental Science, 2 College of Life Science, Northwest Sci-Tech University of
Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: With PEG 6000 water stress cultivation to simulate drought stress and Hoagland whole nutrient solution and P-free solution to control phosphate levels, high water and fertilizer requirement type of corn variety was selected and planted in doors in aquasolution. The hydraulic conductance (L_{pr}) of corn root was determined in pressure chamber, and the abilities of Aquaporin (AQP) transporting water was tested with mercuric chloride. The results showed that L_{pr} decreased markedly in the roots of P-free plants, but it recovered to the values similar to those of control plants between 4- 24 hours after phosphorus was resupplied; Though under the drought stress, L_{pr} of all plants decreased rapidly, L_{pr} of P-free plants were still smaller. After water was resupplied, the treatment with P showed strong recovering ability, that is, the treatment of P showed strong toleration and recovering ability. Inhibition of HgCl₂ between two treatments identified that phosphorus nutrient could increase the L_{pr} level, by adjusting the activity of AQP in corn root.

Key words: phosphorus nutrient; water stress; root hydraulic conductance (L_{pr}); corn