

不同抗旱型冬小麦品种根系水力导度与解剖结构的关系

杨晓青^{1,2}, 张岁岐¹, 刘小芳^{1,2}, 慕自新³

(1 中国科学院水利部水土保持与生态环境研究中心, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
2 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘要] 为了了解冬小麦根系水力导度(L_{pr})根系解剖结构以及品种抗旱性三者之间的关系,在人工气候室水培条件下,研究了长武 134、陕 253 和小偃 6 号 3 个不同抗旱类型冬小麦品种根系水力导度的变化及其与解剖结构之间的关系。结果发现,水分胁迫下,冬小麦各品种的根系 L_{pr} 与木质部中央大导管直径均降低,而根系直径和皮层厚度则增加。但总体上抗旱性越强的冬小麦品种根系 L_{pr} 越低,木质部中央导管直径越小,根系直径与皮层厚度越大,冬小麦根系 L_{pr} 与木质部中央大导管直径呈显著正相关关系,与根系直径及皮层厚度均呈显著负相关关系。该结果为提高冬小麦品种水分利用效率与抗旱性的遗传育种研究提供了理论依据。

[关键词] 冬小麦;根系水力导度;解剖结构;抗旱性

[中图分类号] S512.1⁺10.1 [文献标识码] A [文章编号] 1671-9387(2007)08-0160-05

Relationship between roots hydraulic conductivity and root anatomy of winter wheat (T. aestivum)

YANG Xiao-qing^{1,2}, ZHANG Sui-qi¹, LIU Xiao-fang^{1,2}, MU Zi-xin³

(1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming of the Loess Plateau, Research Center of Soil and Water Conservation and Eco Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China;

3 College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract : In this study, three varieties of winter wheat (Changwu 134, Xiaoyan 6 and Shaan 253) with different drought-resistance were used to understand the relationships among roots L_{pr} , roots anatomy and drought-resistance under the condition of solution culture in climatron. The results indicated that under water stress condition, roots L_{pr} and xylem vessel diameter decreased compared with control, while roots diameter and cortex width increased for all the varieties of winter wheat. Under the same water treatments, the wheat varieties with stronger drought-resistance had the lower L_{pr} ; the smaller xylem vessel diameter, showed the bigger root diameter and cortex width. Roots L_{pr} was obviously positively correlated with the xylem vessel diameter ($r=0.86$), and obviously negatively correlated with the root diameter ($r=0.76$) and cortex width ($r=0.79$). This result will provide scientific references for genetic breeding to improve the water use efficiency (WUE) and drought-resistance of winter wheat.

Key words : winter wheat; hydraulic conductivity (L_{pr}); anatomy; drought-resistance

[收稿日期] 2006-07-05

[基金项目] 国家“863”计划项目(2006AA100202);中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-444);中国科学院水利部水土保持研究所创新领域前沿项目(SW05101)

[作者简介] 杨晓青(1979-),女,陕西延安人,在读博士,主要从事植物生理生态研究。E-mail: yxqing029@126.com

[通讯作者] 张岁岐(1967-),男,陕西岐山人,研究员,博士,主要从事植物生理生态研究。E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

在土壤-植物-大气连续(SPAC)系统中,植物根系是液态水分流动的最大阻力所在。因此,根系的水力导度(L_{pr} ,单位时间单位面积的水流速率)受到了人们的普遍关注。根系的水流阻力可分为径向阻力和轴向阻力,其中轴向阻力是水分沿木质部管道运输的阻力,在解剖结构上主要与根系木质部导管直径有关;径向阻力是水分从根-土界面到根系木质部的吸收阻力,在根阻力中占主导地位,在解剖结构上主要与根系直径及皮层厚度有关。水分的径向传输主要依靠质外体(沿细胞壁和细胞间隙)、共质体(通过细胞质)和跨细胞(通过液泡)3个途径,由于后两者在实验上很难区分,故统称为细胞-细胞途径。传统的观点认为,质外体途径是水分径向流动的主要途径,但 Boyer^[1]用压力探针技术的测定表明,细胞膜的水流阻力也很小,因此他认为至少在薄壁组织中,水流主要产生于细胞-细胞途径,而不是质外体途径。对于水流运输的径向阻力,无论以哪种途径占主导地位,Steudle等^[2]认为两种途径上的水力导度都与水流所经过的横截面积成反比。Rieger等^[3]在对具有不同根系解剖结构的2种木本植物和3种草本植物的研究中发现,根系水力导度与根系直径和皮层厚度呈显著负相关,且皮层厚度对根系水力导度的影响较根系直径大,这说明具有较细根系或较薄皮层根系的植物具有较高的水力导度。还有研究表明,春小麦的抗旱能力与根皮层的厚度直接相关^[4],随着水分胁迫的加剧,春小麦可以通过增加其皮层的厚度、加大根对水分横向运输的阻力、提高贮水能力,来对水分亏缺作出一定的反应^[5]。对于水流运输的轴向阻力,Richards等^[6]在研究小麦种子根的形态学及水分利用时指出,春小麦种子根上部的木质部通常是水分向上流动的瓶颈,木质部导管直径较小的品种,由于其对水流阻力大,当土壤水分不足时,它可以在植物营养生长期内节省大量水分供以后开花期和灌浆期使用,以提高作物的水分利用效率(WUE),犹如安装了一个“节水器”,使小麦能更有效地利用有限的水分,增加其抗旱能力,在干旱条件下获得较高的产量。Pasioura^[7]认为,禾谷类作物中抗旱性强的品种具有较大的轴向阻力,能确保深层土壤水分被缓慢消耗,以留供花期等敏感期使用,并从而提高作物产量和水分利用效率。由于作物根木质部导管与其生长期水分供应密切相关,因此作物根木质部导管与其抗旱性的关系至关重要^[5]。

从目前的研究可知,冬小麦根系水力导度与根

系径向、轴向解剖结构以及不同品种的抗旱性均有关联。但由于研究手段及种间差异性的不同,以往研究仅限于对其中两者关系的研究,而未同时考虑根系径向与轴向解剖结构对水力导度的影响。因此,本试验在水分胁迫下将不同抗旱类型冬小麦品种的根系水力导度与解剖结构结合起来,分析两者间的相关性及品种间的差异性,以期为提高水分利用效率及抗旱品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验选用3个不同抗旱类型的冬小麦品种,分别是抗旱性强的长武134,抗旱性中等的小偃6号与抗旱性弱的陕253。试验材料购于杨凌种子公司。

1.2 小麦培养方法

小麦种子经2 g/L的HgCl₂溶液消毒20 min后,用蒸馏水冲洗几遍,在日产KG206SHI-D型人工气候室中25℃下暗中萌发。发芽后将小麦幼苗移入塑料桶(高20 cm,直径18 cm)中培养(苗基部用脱脂棉包裹,桶上部用带孔的泡沫板作支持物),每桶留苗5株。人工气候室培养条件为:白天光照强度为250~300 μmol/(m²·s),光照时间为13 h,白天温度为25℃,夜晚温度为15℃,空气相对湿度(RH)为60%~70%。最初在桶中装入蒸馏水,使根部完全浸入水中,植株适应生长24 h后换成1/2 Hoagland营养液。

在营养液中生长至苗龄25 d时,每品种设两个水分处理:正常水分处理(CK),1/2 Hoagland营养液培养;胁迫水分处理(S),1/2 Hoagland营养液加入PEG6000培养以模拟干旱胁迫, $s = -0.5$ MPa。每处理为3桶。每天用加氧泵向溶液中通气3~4次,每次1 h,每3 d换1次培养液,保证根系生长良好。水分胁迫处理1周后,选取根系生长良好,各处理根系生长基本一致的植株作为试验材料。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 冬小麦整株根系水力导度的测定 冬小麦整株根系水力导度采用压力室(3005型,美国产)测定,按Miller^[8]的方法略加改进。根系水力导度(L_{pr})的计算公式为:

$$L_{pr} = V \times S^{-1} \times P^{-1} \times t^{-1} \quad (1)$$

式中: L_{pr} 为根系水力导度(m/(s·MPa)), V 为根系在测定的 t (s)时间内的总吸水量(以体积(m³)计), S 为根系的表面积(m²), P 为达到出流稳态时

的平衡压(即外界所加压力, MPa), t 为测定时间(s)。

将植株从茎基部 1 cm 处剪去地上部分后放入压力室中,在压力室内预先放入高 12 cm,口径 5 cm 的有机玻璃杯,加入营养液至杯口 1~2 cm,使杯口恰好与压力室盖接触,密封后用高压氮气慢慢加压。每 0.1 MPa 加压 1 次,直至压力加到 0.5 MPa,等每个压力下达到出流稳态后(大约 1 min),用 1.5 mL 塑料离心管放入吸水纸吸取汁液,吸取时间均为 60 s,然后在万分之一天平上准确称量吸取汁液前后吸水纸的质量,吸水纸的质量差即为 60 s 内通过测试根段的水流量(或体积)。完成上述操作以后,将根系从压力室中拿出,用 5 g/L 的亚甲基蓝溶液染色,应用数字化扫描仪将根系图存入计算机,然后在 CF-400 型根系图像分析系统上测定根系表面积,即可代入式(1)计算根系水力导度。一般用整株根系水流量与压力差关系曲线的斜率表示整株根系的水力导度。

1.3.2 冬小麦根系解剖结构的测定 根系测定水力导度后,选冬小麦 1 条初生根,截取距根尖 30~50 mm 的根段(这段根应为设水分处理后的新生根),放入 FAA 固定液中保存。然后做石蜡切片,切片厚度为 12 μm ,用番红-固绿染色,中性树脂胶封片,制成永久切片。在 Olympus JNOEC xs-212-201 40 倍物镜下,用测微尺测量中央大导管直径、根系直径和皮层厚度等。

2 结果与分析

2.1 不同抗旱型冬小麦品种根系水力导度的差异

由图 1 可见,与对照相比,水分胁迫条件下,各冬小麦品种的根系水力导度均明显降低,其中抗旱性强的品种长武 134 降低了 62.7%,抗旱性一般的小偃 6 号降低了 60.8%,抗旱性较弱的品种陕 253 降低了 54.1%。无论在正常水分或胁迫水分条件

下,抗旱性越强的小麦品种根系水力导度越低,且品种之间的差异明显。这说明抗旱性较强的冬小麦品种,对水分的需求较少,而且在水分亏缺的情况下根系能迅速作出反应,降低了根系水力导度,提高了其抗旱能力。

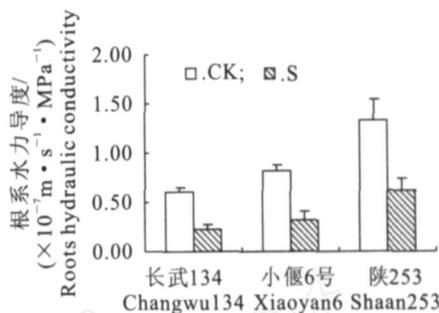


图 1 不同抗旱型冬小麦品种根系水力导度的差异

Fig. 1 Diversity of roots hydraulic conductivity of different drought-resistance winter wheat varieties

2.2 不同抗旱型冬小麦品种根系解剖结构的差异

图 2 表明,在水分胁迫条件下,与对照相比,冬小麦各品种根系木质部中央大导管直径均有所下降,但下降幅度较小;在同等水分条件下,抗旱性强的长武 134 中央大导管直径明显小于抗旱性弱的陕 253,小偃 6 号介于两者之间。这说明不同抗旱性的冬小麦品种,根系水分轴向运输阻力受水分胁迫的影响较小,水分轴向传输能力的不同主要是由于品种间根系木质部导管直径的差异引起的。

由图 2 还可知,与对照相比,水分胁迫条件下,冬小麦的根系直径和皮层厚度均增加。在同等水分条件下,冬小麦品种间根系直径与皮层厚度差异明显,且与品种的抗旱性密切相关,即抗旱性强的品种长武 134 根系直径与皮层厚度较大,抗旱性弱的陕 253 根系直径与皮层厚度较小,抗旱性中等的小偃 6 号介于两者之间。这说明抗旱性不同的冬小麦品种间水分运输存在着径向阻力的差异,且皮层厚度相对于根系直径更易受水分的影响。

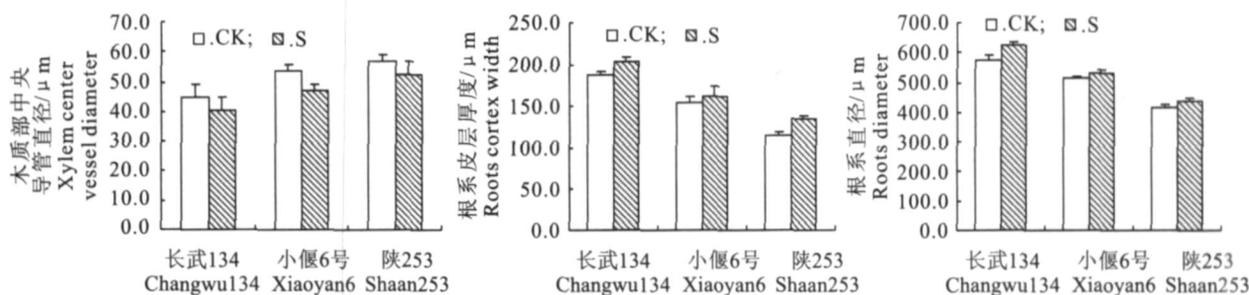


图 2 不同抗旱型冬小麦品种根系解剖结构的差异

Fig. 2 Diversity of roots anatomy of different drought-resistance winter wheat varieties

2.3 不同抗旱型冬小麦品种根系水力导度与根系解剖结构的关系

由图 2 和图 3 可知,抗旱性强的品种长武 134 木质部中央大导管直径较小,对水流的轴向阻力较大, L_{pr} 较低。3 个冬小麦品种的 L_{pr} 与木质部中央大导管直径呈显著正相关关系,相关系数 $r = 0.86$,回归分析得其决定系数 $R^2 = 0.74$ 。此外,本研究并未发现水分胁迫下 3 个冬小麦品种根系导管数目有较大变化,木质部小导管数目均为 6~8 个,

直径为 12~18 μm 。这排除了由木质部小导管数目所导致的轴向阻力差异对 L_{pr} 的影响。

由图 2 和图 3 还可知,抗旱性强的冬小麦品种根系直径与皮层厚度均较大,对水流的径向阻力也较大, L_{pr} 较低。3 个冬小麦品种的 L_{pr} 与根系直径呈显著负相关关系,相关系数 $r = 0.76$,回归分析得其决定系数 $R^2 = 0.61$; L_{pr} 与根系皮层厚度也呈显著负相关关系,相关系数 $r = 0.79$,回归分析得其决定系数 $R^2 = 0.63$ 。

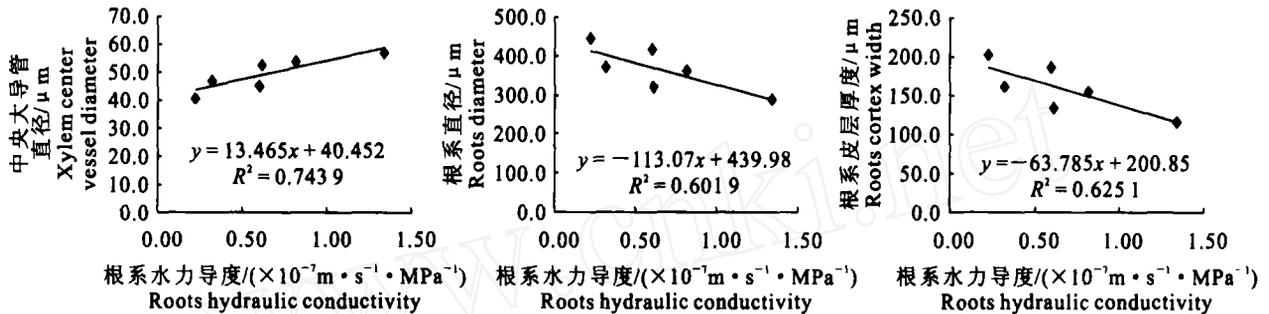


图 3 不同抗旱型冬小麦品种根系水力导度与根系解剖结构的关系

Fig. 3 Relationship of roots hydraulic conductivity and roots anatomy of different winter wheat varieties

3 讨论

本研究发现,冬小麦根系 L_{pr} 与木质部中央大导管直径呈显著正相关关系,这说明木质部中央大导管直径在一定程度上可以调节水分运输的轴向阻力。根木质部导管直径较小,对水流的阻力就较大。虽然正常情况下,根系的轴向阻力可忽略不计,但在干旱条件下,根系木质部导管直径减小,导管产生气泡形成栓塞等反应会极大地降低根系的轴向导度^[9-10]。旱地小麦的生长依靠土壤的储存水,其产量的高低与开花后土壤中储存水的含量密切相关。根系保持较低的轴向传导速率,对于减少开花前土壤储存水的消耗是比较有利的^[11]。Richards 等^[6,12]对小麦进行亲子回归研究的结果表明,导管直径遗传力较高,在不同群体中对导管直径进行选择会取得明显效果,并且已经将该法用于小麦育种,获得了木质部导管直径不同的品系,且在干旱条件下木质部导管直径小的品系的产量,较木质部导管直径大的品系高 5%~10%。因此,根系木质部导管直径可以作为小麦耐旱品种的选择指标^[12]。本研究结果也证实了这一点。

Rieger 等^[3]发现,根系水力导度与根系直径和皮层厚度呈显著负相关,决定系数 R^2 分别为 0.39 和 0.55;具有不同根系直径与木栓化细胞层数,但皮层厚度相近的植物根系 L_{pr} 也相近;而具有相似

根系直径且均有两层木栓化细胞层,皮层厚度不同的植物中以皮层较薄植物的根系 L_{pr} 较高,因此他认为,皮层厚度对根系水力导度的影响大于根系直径,即较粗的根系或皮层较厚的根系具有较低的水力导度。本试验发现,冬小麦根系 L_{pr} 与根系直径及皮层厚度均有显著负相关关系。这表明水分径向流动的主要阻力并不仅仅存在于一层细胞,因为水分从根表到木质部的径向通道越长, L_{pr} 越小,而且皮层厚度与 L_{pr} 关系更为密切(相关系数较大)。这表明根系皮层较厚的冬小麦,其根系对水分运输的径向阻力增加,同时皮层细胞吸收与储藏的水分在根中也可能起着“小水库”的作用,从而减小了水分的消耗速率,提高了其抗旱能力与 WUE^[13]。

本研究还发现,冬小麦品种抗旱性与根系水力导度及其解剖结构密切相关。抗旱性较强的品种,根系 L_{pr} 较低,木质部中央导管直径较小,根系直径与皮层厚度较大。王敏等^[14]研究表明,小麦抗旱性强的品种初生根直径大、皮层厚、中央大导管直径小,有利于小麦抵御干旱的影响。另外,王静等^[15]对不同抗旱性春小麦品种种子根解剖结构的研究发现,尽管各品种的导管类型无多大差异,但抗旱性强的品种的导管直径明显减小,这种结构有利于小麦更有效地利用土壤水分。欧巧明等^[5]对不同春小麦品种的研究发现,随着水分胁迫的加剧或抗旱性的增强,根系木质部导管直径减小,根平均直径略有波

动,且趋于增大;对于春小麦总根直径而言,抗旱性强的品种,其总根直径相对较大,这可能是由作物根皮层相对增厚造成的。以上研究说明,抗旱性强的品种由于其根系解剖结构方面的特征,使得水分在根系传输中的径向与轴向阻力加大,从而使根系水力导度低于其他品种,使小麦能更有效地节约利用有限的水分资源,提高 WUE,增加其抗旱能力,这充分体现了根系结构与功能的统一。但以上理论能否用于其他作物耐旱品种的选育,尚需进一步研究证实。

以上结果表明,可以通过选育冬小麦根系木质部中央导管直径、根系直径与皮层厚度的大小,增加根木质部传导阻力和根系直径来达到对根系水力导度的有效调节,进而培育出抗旱节水高产的优良品种,为现代抗旱节水小麦育种和栽培提供理论指导。

[参考文献]

- [1] Boyer J S. Water transport[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1985, 36:473-516.
- [2] Steudle E, Frensch J. Water transport in plants: role of the apoplast[J]. *Plant and Soil*, 1996, 187:67-79.
- [3] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy[J]. *J Exp Bot*, 1999, 50: 201-209.
- [4] 李鲁华,李世清,翟军海,等. 小麦根系与土壤水分胁迫关系的研究进展[J]. *西北植物学报*, 2001, 21(1):1-7.
- [5] 欧巧明,倪建福,马瑞君. 春小麦根系木质部导管与其抗旱性的关系[J]. *麦类作物学报*, 2005, 25(3):27-31.
- [6] Richards R A, Passioura J B. Seminal root morphology and water use of wheat[J]. *Genetic variation Crop Sci*, 1981, 21:253-255.
- [7] Passioura J B. Root and drought-resistance [J]. *Agri Water Manag*, 1983, 7:265-280.
- [8] Miller D M. Studies of root function in *Zea mays*. Apparatus and methods[J]. *Can J Bot*, 1980, 59:811-818.
- [9] Cruz R T, Jordan W R, Drew M. Structural changes and associated reduction of hydraulic conductance in roots of *Sorghum bicolor* L. following exposure to water deficit[J]. *Plant Physiol*, 1992, 99:203-212.
- [10] Tyree M T, Yang S. Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*[J]. *Plant Physiol*, 1992, 100:669-676.
- [11] 吴永成,周顺利,王志敏. 小麦与抗旱性有关的根系遗传改良研究进展[J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(3):101-104.
- [12] Richards R A, Passioura J. A breeding programme to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rainfed environments[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1989, 40:943-950.
- [13] 马元喜. 小麦的根[M]. 北京:中国农业出版社, 1999.
- [14] 王敏,姚维传,张从宇,等. 小麦抗旱性的形态性状及初生根解剖结构研究[J]. *种子*, 2002(6):14-18, 25.
- [15] 王静,黄薇. 不同品种春小麦种子根的解剖结构与抗旱性关系的初步研究[J]. *兰州大学学报*, 1998, 34(4):154-156.

欢迎订阅 2008 年《畜牧兽医学报》(月刊)

《畜牧兽医学报》是由中国科协主管,中国畜牧兽医学会主办,《畜牧兽医学报》编委会、中国农业科学院畜牧研究所编辑出版的畜牧兽医学学术性期刊。创刊于 1956 年 7 月,读者对象为大、专院校的师生和各级畜牧兽医生产、科研工作者等。刊登较高水平的学术论文和专业研究报告以及对生产实践具有指导性和启发性的文章。

《畜牧兽医学报》是行业内创刊早、学术水平高、影响大的全国中文核心期刊,现被国内外多家数据库及文摘期刊收录。

- | | | |
|-----------------|----------------------------|-------------|
| · 中国科技论文统计源期刊 | · 中国科学引文数据库 CSCD | · 中文科技期刊数据库 |
| · 中国学术期刊综合评价数据库 | · 中国学术期刊(光盘版) | · 中国期刊网 |
| · 中国农业科技文献数据库 | · CAB 数据库 | · CAB 各文摘分册 |
| · 中文核心期刊要目总览 | · 中国生物学文摘 | · 中国学术期刊文摘 |
| · 中国畜牧兽医文摘 | · 中国万方数据(ChinaInfo)系统科技期刊群 | |

本刊 2008 年为月刊,大 16 开。邮发代号:82-453。国外代号:BM446。定价 20 元,全年 240 元。全国各地邮局均可订阅。漏订的用户请直接将款汇至本刊编辑部补订。

地 址:北京市海淀区圆明园西路 2 号中国农业科学院畜牧所《畜牧兽医学报》编辑部 100094
电 话:010-62815987 E-mail:xmsyxb@263.net http://www.xmsyxb.com