

土壤水分有效性对梭梭苗根系导水率的动态影响*

姚立民¹ 李伏生² 佟玲³ 谢恒星¹

(1. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室,陕西杨凌 712100; 2. 广西大学农学院, 南宁 530005;
3. 中国农业大学中国农业水问题研究中心, 北京 100083)

【摘要】 为探讨土壤水分有效性和萌芽后天数对梭梭苗根系导水率的影响,进行了盆栽试验。试验结果表明,梭梭苗的根系总导水率随土壤水分有效性和萌芽后天数的增加均呈线性增加;梭梭苗的单位面积根系导水率随土壤水分有效性的增加呈先增后减的抛物线变化,随萌芽后天数的增加呈线性递减。获得的梭梭苗根系导水率的动态变化规律,可用于根系吸水动力学模型和植物体水分传输规律的研究。

关键词: 梭梭 根系导水率 土壤水分有效性 萌芽后天数
中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2011)05-0068-05

Dynamic Influence of Soil Water Effectiveness on Root Hydraulic Conductivity of *Haloxylon ammodendron* Sapling

Yao Limin¹ Li Fusheng² Tong Ling³ Xie Hengxing¹

(1. Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China 2. Agricultural College, Guangxi University, Nanning 530005, China 3. Center for Agricultural Water Research in China, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

Abstract

The effects of soil water availability and the days after budbreak on the root hydraulic conductivity in *Haloxylon ammodendron* sapling with potted plants was quantitatively analyzed. The results showed that the entire root hydraulic conductivity of *Haloxylon ammodendron* sapling increased linearly with soil water availability and the days after budbreak; the root hydraulic conductivity per unit root surface area of *Haloxylon ammodendron* sapling increased at first and then decreased according to parabola with soil water availability, and the root hydraulic conductivity per unit root surface area of *Haloxylon ammodendron* sapling decreased linearly with the days after budbreak. The obtained quantitative relationships between root hydraulic conductivity of *Haloxylon ammodendron* sapling and soil water availability and the days after budbreak can be applied to the research of root water uptake dynamic models and the research of plant water transfer.

Key words *Haloxylon ammodendron*, Root hydraulic conductivity, Soil water effectiveness, Days after budbreak

引言

根系导水率是衡量根系吸水能力和根系活力的重要指标,也是研究土壤-植物-大气系统水分传输的重要水力学参数。目前,对根系导水率的研究主

要集中在两方面:一方面是研究引起根系导水率变化的生理学机制,例如:根系形态、根系解剖结构、水分传输途径和水通道蛋白等^[1~3],这方面的研究已经取得不少进展,特别是水通道蛋白的发现和根系解剖结构的研究,能够深入揭示引起根系导水率变

收稿日期: 2010-10-08 修回日期: 2010-12-13
* 国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2006CB403406)、国家自然科学基金资助项目(40771034,50869001)、国家高技术研究发展计划(863 计划)资助项目(2006AA100203)和水利部公益性行业科研专项(200801104-2)
作者简介: 姚立民,讲师,博士生,主要从事农业水土资源与环境研究,E-mail: 1970ylm@sina.com.cn

化的内在机理;第二方面是研究根系导水率对环境因素(水分、养分、盐分、微生物等)的响应规律^[4-8],这方面的研究目前多限于单一因素的定性影响,而系统化、定量化的成果很少。另有研究表明,根系导水率会随时间发生变化^[9-10];然而,已有的文献在研究环境因素对根系导水率的影响时,极少同时考虑根系导水率随时间的变化^[1-8]。本文以梭梭(梭梭柴, *Haloxylon ammodendron*)为研究对象,进行盆栽试验,探究土壤水分有效性和萌芽后天数对梭梭苗根系导水率的动态影响。

1 材料与方法

1.1 试验地点和试验设计

1.1.1 试验地点

试验于2009年3月至2009年9月在中国农业大学石羊河农业与生态节水试验站进行。该试验站位于腾格里沙漠边缘(北纬37°52'20",东经102°50'50",海拔1581 m),属于典型的内陆干旱气候,年平均降水164 mm,年平均水面蒸发量大于2000 mm。

1.1.2 试验材料

梭梭的生态幅较宽,不仅能生长在基质中等、水分较好的风成沙丘、沙地和淤积、湖积龟裂粘土上,也能生长在基质极端粗糙、水分异常缺乏的洪积砾质戈壁和剥蚀石质山坡、山谷^[11]。梭梭的凋萎水势在-2.9 MPa左右^[12],远低于一般植物凋萎水势。

选择健康生长的民勤种源梭梭苗为试验对象,研究其苗龄由13个月增至18个月期间的根系导水率与土壤水分及萌芽后天数的定量关系。采用盆栽试验,盆尺寸为:直径31.5 cm,深度30.5 cm,盆内土壤为沙质粘壤土,干土质量27 kg,干容积密度为1.43 g/cm³,田间持水量为0.34 cm³/cm³。

1.1.3 试验设计

针对试验所用土壤,当其含水率低至20%田间持水量时,对应的土壤水势已达2.48 MPa,接近梭梭的凋萎水势,因此在试验中将土壤含水率控制在20%田间持水量以上。

试验设5个土壤含水率水平,分别为田间持水量的30%~40%、40%~50%、50%~60%、60%~70%和20%~80%。然后,分别在萌芽后46 d(6月5日)、76 d(7月5日)、107 d(8月4日)、138 d(9月4日)测定根系导水率和根系表面积。每个处理各3个重复。

试验过程中,在每个盆的土壤表面覆5 cm的细沙,用于减少表土蒸发并保证土壤通气。每个盆的外侧面贴反光膜,减少侧面热通量的影响。盆内土面与地面平齐。试验期间如遇降雨,及时用塑料薄

膜包裹树干和盆的上口,防止雨水影响盆内土壤水分。试验树苗自2009年3月28日移栽到盆内,所有盆内土壤初始含水率控制在田间持水量的20%~80%,待盆栽树苗普遍萌芽后,从4月20日开始按试验设计进行控制。当土壤含水率达到控制下限时,灌水至控制的含水率上限。

1.2 观测方法

盆栽试验的土壤含水率采用精度20 g的电子挂钩秤测定(OCS-4, SETP, 广州),每1~2 d测一次。土壤田间持水量用“Wilcox”法测定。根系导水率用HPFM仪器(HPFM, Dynamax, USA)的瞬态模式测定^[13]。

根系导水率测定完后,将土壤中直径小于2 mm的根系用水洗出,放入有机玻璃盘中。然后,用根系扫描仪对盘中的根系进行扫描,再用WinRHIZO根系分析软件(REGENT, Canada)分析扫描图片,最终获得根系表面积。

1.3 单位面积根系导水率

由HPFM仪器直接测定的根系导水率为整株植物根系的总导水率 K_r 。为便于根系导水率在根系吸水模型及植物体水分传输研究中的应用,需要将总导水率 K_r 换算为单位面积根系的导水率,即

$$K_{rA} = \frac{K_r}{A_r} \quad (1)$$

式中 K_{rA} ——单位面积根系导水率, kg/(s·MPa·m²)
 K_r ——整株植物根系的总导水率(均换算为HPFM仪器标定温度23℃下的导水率值), kg/(s·MPa)
 A_r ——根系表面积, m²

1.4 土壤水分指标选择

为使试验结果能够应用于不同质地的土壤,选择土壤水分有效性作为土壤水分指标,即

$$A_w = \frac{\theta - \theta_{wp}}{\theta_f - \theta_{wp}} \quad (2)$$

式中 A_w ——以田间持水量计的土壤水分有效性
 θ ——土壤体积含水率, cm³/cm³
 θ_f ——田间持水量, cm³/cm³
 θ_{wp} ——凋萎含水率, cm³/cm³

1.5 数据分析

采用SPSS 13.0软件和STATISTICA软件对试验数据作统计分析。

2 结果分析

2.1 土壤水分有效性对根系总导水率的动态影响

通过土壤水分影响试验,分别获得梭梭苗萌芽后46 d、76 d、107 d、138 d时的根系总导水率 K_r 与土

壤水分有效性 A_w 的关系 (图 1)。

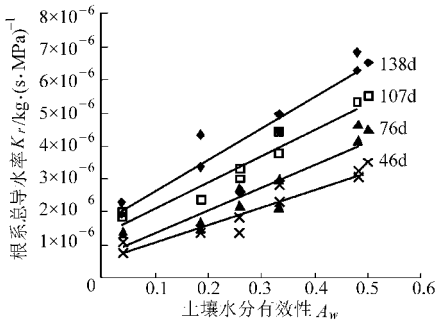


图 1 梭梭苗根系总导水率与土壤水分有效性的关系

Fig. 1 Relationship between soil water availability and root hydraulic conductivity of *Haloxylon ammodendron* sapling

图 1 表明,在不同萌芽后天数下,梭梭苗的根系总导水率随土壤水分有效性的增加均呈线性增加规律,增加的原因主要与根系量随土壤水分有效性的增加有关(图 2)。图 1 中的线性回归关系均可达 0.05 的显著水平。由图 1 还可得 $A_w = 0.1, 0.3, 0.6$ 时根系总导水率随萌芽后天数的变化(图 3)。图 3 表明,当土壤水分有效性一定时,梭梭苗的根系总导水率随萌芽后天数的增加也呈线性增加规律,增加的原因与根系量随时间的增加有关。

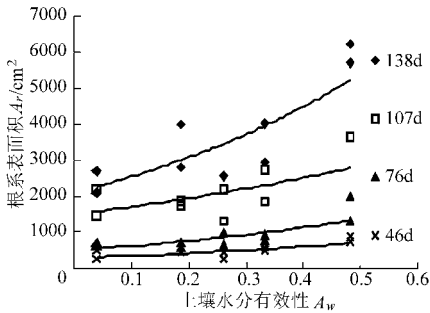


图 2 梭梭苗根系表面积与土壤水分有效性的关系

Fig. 2 Relationship between soil water availability and root surface area of *Haloxylon ammodendron* sapling

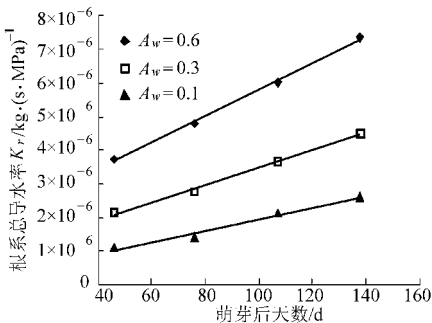


图 3 梭梭苗根系总导水率与萌芽后天数的关系

Fig. 3 Changes of root hydraulic conductivity with the days after budbreak of *Haloxylon ammodendron* sapling

由图 3 可得 $A_w = 0.6$ (相当于 73% 田间持水量) 时的根系总导水率 $K_{0.6}(t)$ 的表达式。如果以 $K_{0.6}(t)$ 为基准,结合图 1 的分析结果(土壤水分有效性对根系总导水率的影响为线性函数关系),通

过给 $K_{0.6}(t)$ 乘以一个土壤水分影响系数 $\alpha(A_w)$,则同时受水分胁迫和萌芽后天数影响的根系总导水率 $K_r(A_w, t)$ 可表示为

$$K_r(A_w, t) = \alpha(A_w) K_{0.6}(t) = (aA_w + b)(3.92t + 187.06) \times 10^{-8} \quad (3)$$

式中 $K_r(A_w, t)$ ——受水分胁迫和萌芽后天数影响的根系总导水率, $\text{kg}/(\text{s} \cdot \text{MPa})$

t ——萌芽后天数, d

$\alpha(A_w)$ ——土壤水分对根系总导水率的影响系数

a, b ——经验系数

根据试验测定的 $K_r(A_w, t)$, 采用 STATISTICA 软件确定式(3)中的经验系数, 可得

$$K_r(A_w, t) = (1.35A_w + 0.20)(3.92t + 187.06) \times 10^{-8} \quad (R^2 = 0.90, n = 38) \quad (4)$$

式(4)可综合反映土壤水分有效性和萌芽后天数对梭梭苗根系总导水率的影响。

2.2 土壤水分有效性对单位面积根系导水率的动态影响

通过土壤水分影响试验, 分别获得梭梭苗萌芽后 46 d、76 d、107 d、138 d 时的单位面积根系导水率 K_{rA} 与土壤水分有效性 A_w 的关系(图 4)。图 4 表明, 梭梭苗的单位面积根系导水率随土壤水分有效性的增加呈先增后减的抛物线变化, 即单位面积根系导水率随土壤水分有效性的增加而增加, 当土壤水分有效性超过 0.41 以后, 单位面积根系导水率则随土壤水分有效性的增加而降低。图 4 中的抛物线回归关系均可达 0.05 的显著水平。其中 4 个抛物线的极值 K_{mA} 对应的横坐标基本相同 ($A_w = 0.40, 0.43, 0.44, 0.43$), 当土壤水分有效性高于或低于该数值范围时, 对应的单位面积根系导水率的值均低于 K_{mA} 。因此, K_{mA} 可代表根系不受土壤水分胁迫时的单位面积根系导水率。

通过分析 K_{mA} 随萌芽后天数的变化规律, 得到

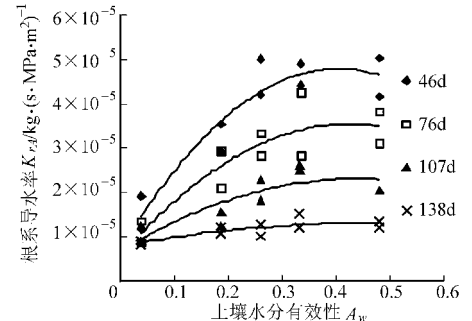


图 4 梭梭苗单位面积根系导水率与土壤水分有效性的关系

Fig. 4 Relationship between soil water availability and root hydraulic conductivity per unit root surface of *Haloxylon ammodendron* sapling

$K_{mA}(t)$ 的表达式(图5)。图5表明, K_{mA} 随萌芽后天数呈线性降低,这可能与根系随时间的成熟与老化有关^[14]。

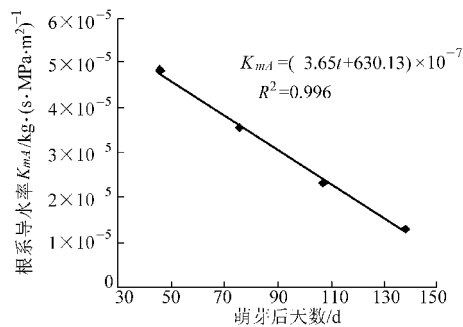


图5 根系不受水分胁迫时的单位面积根系导水率随萌芽后天数的变化

Fig. 5 Changes of root hydraulic conductivity per unit root surface with the days after budbreak when root growing with no water and salinity stress

根据图4的分析可知,单位面积根系导水率随土壤水分有效性呈抛物线变化。如果以 $K_{mA}(t)$ 为基准,通过给 $K_{mA}(t)$ 乘以一个土壤水分影响系数 $\beta(A_w)$,则同时受水分胁迫和萌芽后天数影响的单位面积根系导水率可表示为

$$K_{rA}(A_w, t) = \beta(A_w) K_{mA}(t) = [1 - a_1(A_w - b_1)^2] (630.13 - 3.65t) \times 10^{-7} \quad (5)$$

式中 $K_{rA}(A_w, t)$ ——同时受水分胁迫和萌芽后天数影响的单位面积根系导水率, $kg/(s \cdot MPa \cdot m^2)$

$\beta(A_w)$ ——土壤水分影响系数

a_1, b_1 ——经验系数

根据 $K_{rA}(A_w, t)$ 的试验数据,采用 STATISTICA 软件确定式(5)中的经验系数,可得

$$K_{rA}(A_w, t) = [1 - 4.89(A_w - 0.41)^2] (630.13 - 3.65t) \times 10^{-7} \quad (R^2 = 0.92, n = 38) \quad (6)$$

式(6)可综合反映土壤水分有效性和萌芽后天数对梭梭苗单位面积根系导水率的影响。

2.3 讨论

梭梭苗的根系总导水率随土壤水分有效性的增加呈线性增加规律(图1),这与单位面积根系导水率和根系量随土壤水分有效性的变化有关(图2、图4)。图4中的单位面积根系导水率随土壤水分有效性的增加呈总体上升趋势,只是当 A_w 超过0.41后,才开始降低;而图2中的根系量随土壤水分有效性的增加则一直呈上升趋势,并且 A_w 越高时,根系量增加速度越快。二者共同作用的结果,形成根系总导水率随土壤水分有效性的增加呈线性增加规律。

梭梭苗根系总导水率随萌芽后天数的增加也呈线性增加规律(图3),这与根系量随时间的增加有

关(图2),因为根系总导水率与单位面积根系导水率和根系量有关,而试验结果表明(图5和式(6))单位面积根系导水率随萌芽后天数的增加不断降低,因此根系总导水率随萌芽后天数增加的原因只能与根系量的增加有关。文献[14]在研究玉米根系导水率时也发现,玉米的根系总导水率随时间的增加也呈线性增加规律,而单位面积根系导水率随时间则呈逐渐降低的趋势。单位面积根系导水率随时间降低的原因与根系的成熟与老化有关^[14]。因为在实际根系生长过程中,土壤水分不是固定不变的,而是有一个变动范围,在该变动范围的上、下限,根系生长仍然可能受到一定程度的胁迫作用;另外,根组织的发育和细胞的生长均有其内在的生命规律^[15]。这些都是导致根系导水率随萌芽后天数降低的原因。

图4显示,梭梭苗的单位面积根系导水率随土壤水分有效性的增加呈先增后减的抛物线变化。类似的现象在玉米和向日葵等植物的研究中也发现^[16]。图4和图1规律不同的原因是由于与根系总导水率有关的根系量受土壤水分的影响(图2)。图4中单位面积根系导水率出现极值的原因,可用植物生理学知识解释:当土壤含水率较低时,根组织会发生栓化、木质化现象,根细胞膜系统上的水通道蛋白活动受抑制,根木质部会产生栓塞现象,这些都会引起单位面积根系导水率降低^[6,17~18];而当土壤含水率较高时,由于水分占据了越来越多的土壤孔隙,根系呼吸会受到逐渐增强的抑制作用,根系呼吸受抑制则会引起细胞内一系列不利变化,影响水通道蛋白的活动,并最终引起单位面积根系导水率降低^[17]。文献[19]的研究表明,即使短期的水分过多供应,也对梭梭的细胞结构造成破坏。文献[20]以盆栽梭梭为试验材料,分别使土壤相对含水率为70%、40%、20%田间持水量,处理12 d后,通过测定发现,土壤相对含水率为40%时膜伤害率最低。这同样说明土壤含水率过高会对梭梭的新陈代谢过程产生不利影响。

3 结束语

通过盆栽试验,定量研究了土壤水分有效性和萌芽后天数对梭梭苗根系导水率的动态影响关系。文中获得的式(4)和式(6),能够定量表达一个生长季内梭梭苗根系导水率对土壤水分有效性及萌芽后天数的响应规律。该关系式可用于动力学机制根系吸水模型和植物体水分传输规律的研究。虽然该关系式是针对苗龄13~18个月的梭梭提出的,有一定的适用范围,但该关系式反映的基本规律和建立该关系式的方法却具有一定的参考价值。

参 考 文 献

- 1 Christensen-Dalsgaard K K, Ennos A R, Fournier M. Are radial changes in vascular anatomy mechanically induced or an ageing process? Evidence from observations on buttressed tree root systems [J]. *Trees-structure and Function*, 2008, 22(4): 543 ~ 550.
- 2 Nardini A, Pitt F. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture [J]. *New Phytologist*, 1999, 143(3): 485 ~ 493.
- 3 Zhao C X, Shao H B, Chu L Y. Aquaporin structure-function relationships: water flow through plant living cells [J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2008, 62(2): 163 ~ 172.
- 4 Garcia-Franco J G, Lopez-Portillo J, Angeles G. The holoparasitic endophyte *Bdallophyton americanum* affects root water conductivity of the tree *Bursera simaruba* [J]. *Trees-structure and Function*, 2007, 21(2): 215 ~ 220.
- 5 Martinez-Ballesta M C, Aparicio F, Pallas V, et al. Influence of saline stress on root hydraulic conductance and PIP expression in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(6): 689 ~ 697.
- 6 Martre P, North G B, Nobel P S. Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting [J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(1): 352 ~ 362.
- 7 Murai-Hatano M, Kuwagata T, Sakurai J, et al. Effect of low root temperature on hydraulic conductivity of rice plants and the possible role of aquaporins [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(9): 1 294 ~ 1 305.
- 8 Reinbott T M, Blevins D G. Phosphorus nutritional effects on root hydraulic conductance, xylem water flow and flux of magnesium and calcium in squash plants [J]. *Plant and Soil*, 1999, 209(2): 263 ~ 273.
- 9 Henzler T, Waterhouse R N, Smyth A J, et al. Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus* [J]. *Planta*, 1999, 210(1): 50 ~ 60.
- 10 Nardinil A, Lo Gullo M A, Salleol S. Seasonal changes of root hydraulic conductance (K_{rt}) in four forest trees: an ecological interpretation [J]. *Plant Ecology*, 1998, 139(1): 81 ~ 90.
- 11 贾志清, 卢琦, 郭保贵, 等. 沙生植物——梭梭研究进展 [J]. *林业科学研究*, 2004, 17(1): 125 ~ 132.
Jia Zhiqing, Lu Qi, Guo Baogui, et al. Progress in the study of Psammophyte-*Haloxylon* [J]. *Forest Research*, 2004, 17(1): 125 ~ 132. (in Chinese)
- 12 郭泉水, 谭德远, 刘玉军, 等. 梭梭对干旱的适应及抗旱机理研究进展 [J]. *林业科学研究*, 2004, 17(6): 796 ~ 803.
Guo Quanshui, Tan Deyuan, Liu Yujun, et al. Advance in studies of *Haloxylon* Bunge's mechanism of adaptation and resistance to drought [J]. *Forest Research*, 2004, 17(6): 796 ~ 803. (in Chinese)
- 13 Bogeat-Triboulot M B, Martin R, Chatelet D, et al. Hydraulic conductance of root and shoot measured with the transient and dynamic modes of the high-pressure flow meter [J]. *Annals of Forest Science*, 2002, 59(4): 389 ~ 396.
- 14 胡田田, 康绍忠. 局部灌水方式对玉米不同根区土-根系统水分传导的影响 [J]. *农业工程学报*, 2007, 23(2): 11 ~ 16.
- 15 张国平, 周伟军. 植物生理生态学 [M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2005.
- 16 康绍忠, 张建华, 梁建生. 土壤水分与温度共同作用对植物根系水分传导的效应 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23(3): 211 ~ 219.
Kang Shaozhong, Zhang Jianhua, Liang Jiansheng. Combined effects of soil water content and temperature on plant root hydraulic conductivity [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(3): 211 ~ 219. (in Chinese)
- 17 Vandeleur R, Niemietz C, Tilbrook J, et al. Roles of aquaporins in root responses to irrigation [J]. *Plant and Soil*, 2005, 274(1 ~ 2): 141 ~ 161.
- 18 Franke R, Schreiber L. Suberin—a biopolyester forming apoplastic plant interfaces [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(3): 252 ~ 259.
- 19 侯彩霞, 周培之. 水分胁迫下超旱生植物梭梭的结构变化 [J]. *干旱区研究*, 1997, 14(4): 23 ~ 25.
- 20 马娉婷, 齐曼·尤努斯, 魏岩. 水分胁迫对两种梭梭幼苗部分生理指标的影响 [J]. *新疆农业大学学报*, 2006, 29(2): 51 ~ 53.
Ma P T, Qiman U, Wei Y. Effect of water stress on some physiological indexes in two *Haloxylon* species of seedling [J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2006, 29(2): 51 ~ 53. (in Chinese)