

局部恢复供水对苗期玉米生长、根系吸收能力及解剖结构的影响

牛晓丽¹, 胡田田², 张富仓², 段爱旺¹, 刘战东¹, 申孝军¹

(¹中国农业科学院农田灌溉研究所/农业部作物需水与调控重点开放实验室, 河南新乡 453002; ²西北农林科技大学水利与建筑工程学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:【目的】作物对局部灌溉的响应研究已受到广泛关注, 能否采用局部灌溉还需考虑局部灌溉前的土壤水分状况。研究水分亏缺后局部恢复供水下玉米生长、水分吸收的动态变化以及补偿效应的生理机制有重要意义。**【方法】**以聚乙二醇 6000 (polyethylene glycol 6000, PEG-6000) 调控营养液的渗透势模拟水分亏缺, 采用分根技术, 通过水培试验模拟前期水分亏缺后局部根区恢复供水, 设置 3 个水分亏缺程度 (-0.2、-0.4、-0.6 MPa) 和 1 个对照 (无 PEG), 于处理后 0、0.25、0.5、1、3、5、7、9 d 连续动态监测各根区根系的生长和导水率状况, 玉米干物质累积以及叶水势。并在此基础上, 于处理后 0、1、5、9 d 连续动态测定对照和 -0.2 MPa 两个处理各根区根系解剖结构特征。**【结果】**水分亏缺 6 d 后局部恢复供水, 恢复供水区根干重和导水率平均增长速率显著大于持续胁迫区 ($P < 0.05$); -0.2 MPa 亏缺后局部恢复供水下, 0—0.25 d 时, 恢复供水区根干重平均增长速率较对照明显增大 ($P < 0.05$), 且持续到局部恢复供水后 5 d, 表现出根系生长的补偿效应; -0.4 和 -0.6 MPa 亏缺后局部恢复供水处理分别于 0.25—0.5 d 和 0.5—1 d 时恢复供水区根干重平均增长速率较对照明显增大 ($P < 0.05$), 产生根系生长的补偿效应, 可见, 根系生长的补偿效应发生随水分亏缺程度增大而延迟; -0.2 MPa 亏缺后局部恢复供水 5 d 时, 恢复供水区根系导水率平均增加速率恢复到对照水平, 产生根系吸水的补偿效应, 继续增大亏缺程度或延长恢复供水时间, 补偿效应均消失, 说明局部恢复供水有效刺激恢复供水区根系吸水补偿效应的临界水分亏缺程度为 ≥ -0.2 MPa。此外, -0.2 MPa 亏缺后局部恢复供水 5 d, 恢复供水区根系直径与导管直径显著小于 1 d ($P < 0.05$), 但仍维持或超过对照水平, 皮层厚度占根系直径的比例与对照无显著差异 ($P > 0.05$), 9 d 时, 根系直径与导管直径明显减小 ($P < 0.05$), 较对照减小 19%, 皮层厚度占根系直径的比例仍显著大于对照 ($P < 0.05$), 与根系吸水补偿效应的产生与消失同步, 从根系解剖结构特征方面揭示了恢复供水区根系吸水补偿效应的生理机制。**【结论】**局部恢复供水可有效刺激恢复供水区根系生长和吸水的补偿效应, 但与局部恢复供水前水分亏缺程度和局部恢复供水时间有关, 恢复供水区根系解剖结构的变化是补偿效应产生或消失的一个生理机制。该研究可为更好的发挥局部灌溉在农业节水中的作用提供理论依据。

关键词: 玉米幼苗; 水分亏缺程度; 局部恢复供水; 根系导水率; 叶片水分状况; 干物质累积分配; 根系解剖结构

Effect of Partial Water Resupply at Seedling Stage on Maize Growth, Water Absorption Capacity and Anatomical Structure

NIU XiaoLi¹, HU TianTian², ZHANG FuCang², DUAN AiWang¹, LIU ZhanDong¹, SHEN XiaoJun¹

(¹Farmland Irrigation Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory for Crop Water Requirement and Its Regulation, Ministry of Agriculture, Xinxiang 453002, Henan; ²College of Water Resources and Architectural Engineering, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi)

收稿日期: 2016-12-08; 接受日期: 2017-01-16

基金项目: 中央级科研院所基本科研业务费专项 (中国农业科学院农田灌溉研究所) 资助项目 (1610262016003)、国家自然科学基金 (51079124, 51309227)、国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-3-1)、河南省科技攻关项目 (162102110017)

联系方式: 牛晓丽, E-mail: niuxiaoli88@126.com。通信作者胡田田, E-mail: hutiant@nwafu.edu.cn。通信作者张富仓, E-mail: zhangfc@nwafu.edu.cn

Abstract: 【Objective】 Response of crops to partial water resupply has attracted more attention. It is necessary to investigate soil moisture condition previous partial root-zone irrigation when the technology of partial root-zone irrigation is applied. This study was aimed to identify the dynamics of maize growth and water absorption capacity under partial water resupply and the physiological mechanism of compensation effect. 【Method】 With the split-root technology, a hydroponic experiment was conducted to analyze non-stressed and stressed sub-root under partial water resupply, where the water stress was simulated by the osmotic potential of a nutrient solution (PEG-6000). There were three water stress levels, i.e., -0.2 MPa, -0.4 MPa, -0.6 MPa and a control treatment (no PEG). The maize growth, root hydraulic conductance and leaf water potential were measured on the 0, 0.25, 0.5, 1, 3, 5, 7 and 9 day after partial water resupply (DAT). 【Result】 Root growth rate and hydraulic conductance in non-stressed sub-root were higher than that in stressed sub-root under partial water resupply. Compared to control treatment, root dry weight growth rate in non-stressed sub-root was significantly enhanced during 0-5 DAT, 0.25-0.5 DAT and 0.5-1 DAT in -0.2, -0.4 and -0.6 MPa treatments, respectively. Average increase rate of root hydraulic conductance in non-stressed had no significant difference at 5 DAT in -0.2 MPa treatment if compared to control treatment, whereas it was significantly reduced in the whole treatment period in -0.4 and -0.6 MPa treatments, indicating that the threshold of water stress previous partial water resupply for the compensatory effect of water uptake in non-stressed sub-root system was ≥ -0.2 MPa. Moreover, root diameter and vessel diameter in non-stressed sub-root was significantly reduced at 5 DAT compared with that of 1 DAT in -0.2 MPa treatment, but it was maintained or higher than the level of control treatment. There was no significant difference in root cortex thickness/diameter ratio in non-stressed sub-root at 5 DAT between -0.2 MPa and control treatments. At 9 DAT, compared to control treatment, root diameter and vessel diameter in non-stressed sub-root was significantly decreased by 19%, but cortex thickness/diameter ratio showed a reverse trend. 【Conclusion】 The compensatory effects of root growth and water uptake in non-stressed sub-root under partial water resupply were closely related to water stress severity and water resupply duration, which depended on root anatomical structure in non-stressed sub-root. Thus, the above conclusion provides theoretical support for regulating the interaction between plants and soil environment and making use of the potential plant response to soil water stress.

Key words: maize seedling; water stress severity; partial water resupply; root hydraulic conductance; leaf water status; accumulation and allocation of dry mass; root anatomical structure

0 引言

【研究意义】在诸多的节水灌溉方式中,局部根区灌溉越来越受到国内外的广泛关注^[1-3]。局部灌溉条件下,由于干燥侧的根系产生水分胁迫信号(如ABA),可以调节气孔开度以及蒸腾作用,从而提高作物产量和水分利用效率^[4-6]。已有研究多集中在局部灌溉对作物生长、产量和水肥利用效率的影响效果上,但植物对环境因子如水分、养分的胁迫有一定的适应性,通过自身调节,可以减少甚至消除胁迫的影响。因此,如何合理调控局部根区灌溉,充分挖掘根系自身对土壤水分环境变化适应的潜力已是亟待解决的问题。**【前人研究进展】**局部灌溉造成土壤水分的时空变异,进而影响根系生长和分布,导致根系在水分有效区域大量增殖,根长密度和干重增加^[3, 7-8],脱落酸诱导的根系导水率明显改善^[9-11],养分吸收能力也显著提高^[12],但局部灌溉对灌溉区根系生长和水分吸收的影响并非一直都是正效应,也有研究发现,在局部灌溉的一定时间内影响不显著甚至产生负效应^[11, 13-14]。这可能与土壤类型、新生根数量、试验和环境条件^[15-17]、根系的导水阻力、

结构特性以及生理代谢活动^[18]有密切关系。KANG等^[2]、Martre等^[19]的研究还发现,水分胁迫后复水根系二级侧根明显增加,根系吸水速率很快恢复,株高和地上部分干重可以恢复至对照处理,叶片的伸展速率大大增加^[20],其恢复程度与胁迫程度以及胁迫历时有关,胁迫程度越重,持续的时间越长,复水后恢复越慢^[21]。可见,作物对旱后复水的响应与前期土壤水分状况有关。**【本研究切入点】**目前,关于水分亏缺后复水的研究,或集中于均匀亏水和均匀复水条件下,或集中于局部灌溉后作物各种生长生理反应以及产生这种反应的可能机制,尚未考虑局部灌溉前土壤的水分状况,难于进一步理解或认识局部灌溉下植物与土壤环境的相互作用。**【拟解决的关键问题】**本研究以水培玉米进行分根试验,两侧根区受水分亏缺后一半根区恢复供水,研究前期不同水分亏缺程度后局部恢复供水对各根区根系导水率、叶片水分状况以及干物质积累等参数的变化规律,并在上述研究的基础上,选择轻度亏缺处理,进一步研究不同根区根系解剖结构特征,探索局部恢复供水根系补偿机制及其影响因素,以期为更好地发挥局部灌溉在节水农业中的作用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

采用分根法进行控制条件下玉米水培模拟试验，供试玉米品种为“奥玉3007”。玉米种子播种在沙盘中，在恒温培养箱中催芽（25℃，每天适量浇水，黑暗中培养），之后继续在室内培育（25—28℃，每天适量浇水，接受光照时间为6:00—20:00）。待玉米幼苗第3片真叶长出时，选取长势基本一致的幼苗，剪掉种子根，将其余根系均等地分为两部分，移栽至自制的分根装置（长14.8 cm、宽7.7 cm、高11.4 cm，中间隔开，每部分盛液0.5 L）中，每个容器移植1株（图1）。所用营养液组成为($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)： K_2SO_4 0.75、 KH_2PO_4 0.25、 KCl 0.1、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 4.0、 MgSO_4 0.6、Fe-EDTA 0.1、 H_3BO_3 1.0×10^{-3} 、 MnSO_4 1.0×10^{-3} 、 ZnSO_4 1.0×10^{-3} 、 CuSO_4 1.0×10^{-4} 、 Na_2MoO_4 3.5×10^{-4} ，pH用NaOH和HCl调至5.7—6.0。用气泵持续24 h通气，维持营养液溶氧浓度为8—10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 。营养液每隔3 d换1次。

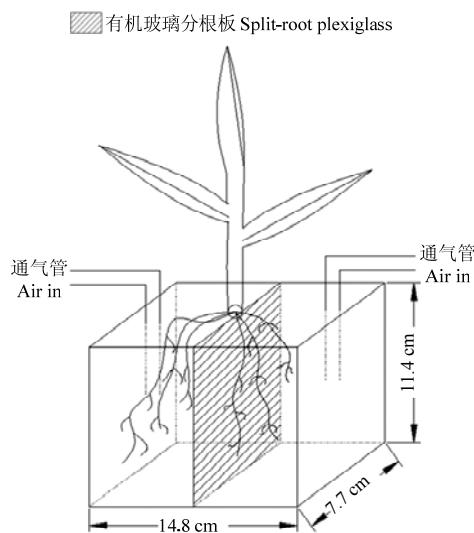


图1 分根装置

Fig. 1 Split-root containers

1.2 试验处理

缓苗6 d后，试验分前期亏缺处理和后期局部恢复供水两个阶段。亏缺处理阶段，两侧根系水分供应状况相同，进行相同程度的亏缺处理6 d，即采用PEG 6000模拟水分亏缺，分对照（无PEG）、-0.2、-0.4和-0.6 MPa 4个水分亏缺水平。预处理6 d后，开始局部

恢复供水的正式处理阶段：即一侧根系维持相同程度的亏缺水平（持续胁迫区），另一侧根系恢复充分供水（恢复供水区，无PEG）。共4个处理，各处理编号分别为：SPW_c、SPW_{0.2}、SPW_{0.4}和SPW_{0.6}，每个处理重复48次。具体试验处理以及各处理编号见图2。

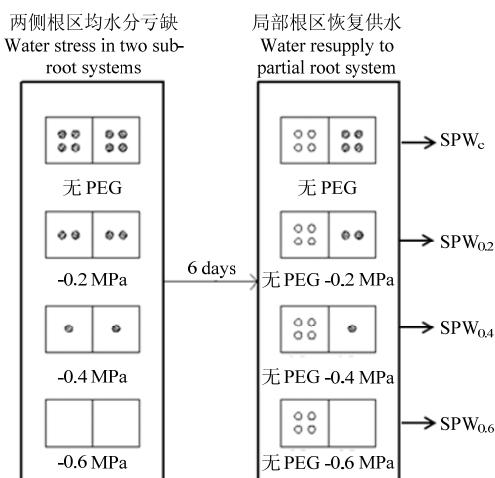


图2 试验设计

Fig. 2 The experimental design

1.3 测定项目与方法

在局部恢复供水0、0.25、0.5、1、3、5、7、9 d时，每个取样时间各处理均取6株玉米，测定叶水势。之后，其中3株玉米，从根基部剪掉持续胁迫区的根系（切口处用固体石蜡密封），留下恢复供应区的根系，测定其根系导水率；取另外3株玉米，从根基部剪掉恢复供应区的根系（切口处用固体石蜡密封），留下持续胁迫区的根系，测定其根系导水率。之后，分别测定6株玉米恢复供水区和持续胁迫区根系的干重、长度、面积和解剖结构等参数，同时测定其地上部干重。

1.3.1 根系导水率的测定 采用压力室法进行，在刘晚苟等^[22]测定方法的基础上略有改动，具体步骤如下：将玉米植株从茎基部5 cm处剪断，装入Model 600型压力室（PMS公司，美国）中，根系浸入营养液中。用高压氮气缓慢加压，用放大镜观察刚有液汁渗出时的压力作为与根系水势相平衡的压力（ P_0 ），然后，在此基础上每次逐渐增压0.2 MPa，压力从 P_0 (MPa)增加到 $P_0+1.0$ (MPa)，共加压5次，在每一压力下等切口处渗出汁液流速稳定时（约需2 min），用装有吸水纸的EP管收集从茎基部剪断处渗出的液汁（V, m^3 ），每次收集2 min，采用万分之一天平称量

渗出汁液的重量, 计算其每一压力水平下单位时间流出的水量 $J_v (\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}) = V/120\text{s}$, 根系总导水率 (L_p , $\text{m}^3 \cdot (\text{MPa} \cdot \text{s})^{-1}$) 即为水流通量 (J_v) 与压力差 ($(P_0 + 1.0 \text{ MPa}) - P_0$) 关系曲线上的斜率, 即 $L_p = J_v/\Delta P$ 。为了尽可能消除温度等非试验因素的影响^[23], 测定在 (25±2) °C 的室温下进行。

单位根长导水率 $L_r (\text{m}^2 \cdot (\text{MPa} \cdot \text{s})^{-1}) = \text{根系总导水率 } L_p / \text{根长}$

单位根面积导水率 $L_{pr} (\text{m} \cdot (\text{MPa} \cdot \text{s})^{-1}) = \text{根系总导水率 } L_p / \text{根表面积}$

1.3.2 叶水势 在局部恢复供水后 0、0.25、0.5、1、3、5、7、9 d 时, 选取顶部第 1 张完全展开的叶片采用压力室法测定叶水势 (MPa)^[24]。

1.3.3 根系长度、表面积以及根系和地上部干重的测定 将不同根区的根系小心地分散在根系盒中, 用 V700 型爱普生扫描仪 (EPSON 公司, 日本) 进行根系扫描后, 用 WinRHIZO 软件计算根系的长度 (cm) 和表面积 (cm^2)。同时采用烘干法测定不同根区根系及地上部的干重 (g)。

1.3.4 根系解剖结构 上述研究的基础上, 选择对照 (SPW_c) 和 -0.2 MPa 水分胁迫后局部恢复供水 (SPW_{0.2}) 两个处理, 在局部恢复供水后 0、1、5、9 d 时, 选取不同根区根尖后 3—8 mm 的根系放入 FAA 固定液 (50% 酒精 90 mL, 冰醋酸 5 mL, 福尔马林 5 mL) 中固定 48 h 以上。做常规石蜡切片^[25], 番红-固绿染色, 用 RM2235 型轮转切片机 (Leica 公司, 德国) 切片, 切片厚度为 10 μm , 中性树胶封片。用带拍照系统的 Axiolab A1 型数码摄影显微镜 (ZEISS 公司, 德国) 在 40 倍下观察照相。用电子尺 ImageJ32 测量根系直径 (μm)、导管直径 (μm)、皮层厚度 (根表皮到中柱鞘的径向距离, μm), 并计算皮层厚度占根系直径的比例。

1.4 数据统计与分析

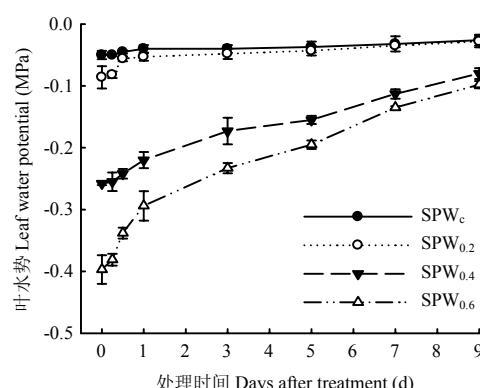
用 SPSS17.0 统计分析软件对试验数据进行方差分析与多重比较。方差分析用单因素方差分析方法 one-way analysis of variance, 多重比较用 Duncan 法进行。用 SigmaPlot10.0、AutoCAD2009 和 Microsoft Excel 2010 软件进行图和表的制作。

2 结果

2.1 局部恢复供水对玉米叶片水分状况的影响

图 3 表明, 前期水分亏缺 6 d 后 (局部恢复供水 0 d), 叶水势随亏缺程度增加而明显减小 ($P < 0.05$)。

随着局部恢复供水后时间的延长, 叶水势不断增大, SPW_c、SPW_{0.2}、SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理 1 d 的叶水势较 0 d 分别增大 20.0%, 38.4%, 14.7% 和 25.9%; 局部恢复供水 1 d 后, SPW_{0.2} 处理叶水势的绝对值基本恢复到 SPW_c 水平, SPW_{0.6} 处理随恢复供水时间增加幅度明显大于 SPW_{0.4} 处理 ($P < 0.05$), 9 d 时与 SPW_{0.4} 处理无显著差异 ($P > 0.05$), 但二者仍显著小于 SPW_c 和 SPW_{0.2} ($P < 0.05$)。说明前期水分亏缺后局部恢复供水能明显增加叶水势, 但叶水势恢复程度受前期程度亏缺影响, 超过 -0.2 MPa 亏缺程度, 叶水势不能恢复到对照水平。



表中 SPW_c 表示对照, 两侧根区均充分供应水分; SPW_{0.2}、SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 分别表示前期 -0.2、-0.4 和 -0.6 MPa 水分亏缺后局部恢复供水处理; 数据是 6 个重复的平均值, 误差线表示 6 个重复的标准误。下同 SPW_c, control treatment (both sides of the root-zone supplied sufficient water); SPW_{0.2}, SPW_{0.4}, SPW_{0.6} indicated -0.2, -0.4 and -0.6 MPa treatments under partial water resupply; Data in the figures are means of 6 replicates; Error bars mean standard deviation of 6 replicates. The same as below

图 3 局部恢复供水条件下各处理玉米叶片水分状况的动态变化

Fig. 3 Change of leaf water potential with partial water resupply duration

2.2 局部恢复供水对玉米根系吸水能力的影响

前期亏缺 6 d 后局部恢复供水, 两个 1/2 根区根系导水率在局部恢复供水前后变化如表 1 所示。0—0.25 和 0.25—0.5 d 时, SPW_{0.2} 处理恢复供水区和持续胁迫区根系总导水率和单位根面积导水率平均增加速率均显著小于 SPW_c ($P < 0.05$), 但在 0.25—0.5 d 时, 恢复供水区单位根长导水率平均增加速率为 $0.149 \times 10^{-11} (\text{m}^2 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$, 较 SPW_c 增大, 且差异显著 ($P < 0.05$)。SPW_{0.4} 处理各根区根系总导水率、单位根长和单位根面积导水率平均增加速率均显著小于 SPW_c ($P < 0.05$)。0—0.25 和 0.25—0.5 d 时, SPW_{0.6}

处理恢复供水区和持续胁迫区根系总导水率平均增加速率分别为 1.667×10^{-12} 、 $1.333 \times 10^{-12} (\text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$ 和 3.800×10^{-12} 、 $0.500 \times 10^{-12} (\text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$ ，较SPW_c明显增大($P < 0.05$)，单位根长和根面积导水率则显著小于SPW_c($P < 0.05$)。从表1还可以看出，SPW_{0.2}、

SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处理恢复供水区根系导水率平均增加速率均较持续胁迫区明显增大($P < 0.05$)。说明局部恢复供水后，根系吸水速率较之前亏缺时大幅度增加，与对照接近甚至高于对照，且恢复供水区增加幅度显著大于持续胁迫区。

表1 局部恢复供水下各处理两个1/2根区根系导水率平均增加速率

Table 1 Average increase rate of root hydraulic conductance in each sub-root for all treatments under partial water resupply

指标 Item	处理阶段 Treatment periods (d)	SPW _c		SPW _{0.2}		SPW _{0.4}		SPW _{0.6}	
		SPW _{c-c1}	SPW _{c-c2}	SPW _{0.2-c}	SPW _{0.2-0.2}	SPW _{0.4-c}	SPW _{0.4-0.4}	SPW _{0.6-c}	SPW _{0.6-0.6}
根系总导水率 ($\times 10^{-12} (\text{m}^3 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$)	0-0.25	0.063c	0.067c	0.033d	0.017e	0.029d	0.012f	1.667a	1.333b
	0.25-0.5	0.038c	0.037c	0.027d	0.013f	0.023e	0.014f	3.800a	0.500b
Root hydraulic conductance									
单位根长导水率 ($\times 10^{-11} (\text{m}^2 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$)	0-0.25	0.073a	0.076a	0.057b	0.030d	0.043c	0.024e	0.021e	0.011f
	0.25-0.5	0.115b	0.111b	0.149a	0.037d	0.058c	0.023e	0.025e	0.014f
Hydraulic conductance per root length									
单位根面积导水率 ($\times 10^{-8} (\text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}) \cdot \text{h}^{-1}$)	0-0.25	0.191a	0.187a	0.083b	0.055d	0.069c	0.041e	0.057d	0.028f
	0.25-0.5	0.260a	0.273a	0.153b	0.064d	0.126c	0.052e	0.028f	0.029f
Hydraulic conductance per root area									

SPW_{c-c1}和SPW_{c-c2}表示SPW_c处理的一半根区；SPW_{0.2-c}、SPW_{0.4-c}和SPW_{0.6-c}分别表示SPW_{0.2}、SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处理的恢复供水区；SPW_{0.2-0.2}、SPW_{0.4-0.4}和SPW_{0.6-0.6}分别表示SPW_{0.2}、SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处理的持续胁迫区；数据是3个重复的平均值；同一行数据后不同字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

SPW_{c-c} indicated each half of root-zone for SPW_c treatment; SPW_{0.2-c}, SPW_{0.4-c} and SPW_{0.6-c} indicated non-stressed sub-roots for SPW_{0.2}, SPW_{0.4} and SPW_{0.6} treatments, respectively; SPW_{0.2-0.2}, SPW_{0.4-0.4} and SPW_{0.6-0.6} indicated stressed sub-roots for SPW_{0.2}, SPW_{0.4} and SPW_{0.6} treatments, respectively; Data in the table are means of 3 replicates; Values followed by different letters in a row mean significant difference among treatments ($P < 0.05$). The same as below

图4表明，前期亏缺6 d后局部恢复供水3 d，SPW_{0.2}、SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处理恢复供水区根系总导水率的平均增加速率均显著小于SPW_c($P < 0.05$)，但较持续胁迫区分别增大141.2%、55.1%和401.3%，且差异显著($P < 0.05$)。可见，前期水分亏缺程度明显影响局部恢复供水后根系吸水能力的恢复程度。延长

恢复时间到5 d，SPW_{0.2}处理恢复供水区恢复到SPW_c水平，且与SPW_c无显著差异($P > 0.05$)，持续胁迫区较恢复供水区明显减小71.7%($P < 0.05$)；SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处理恢复供水区仍明显小于SPW_c($P < 0.05$)，但显著大于持续胁迫区($P < 0.05$)。7 d和9 d时，随亏缺水平增加，SPW_{0.2}、SPW_{0.4}和SPW_{0.6}处

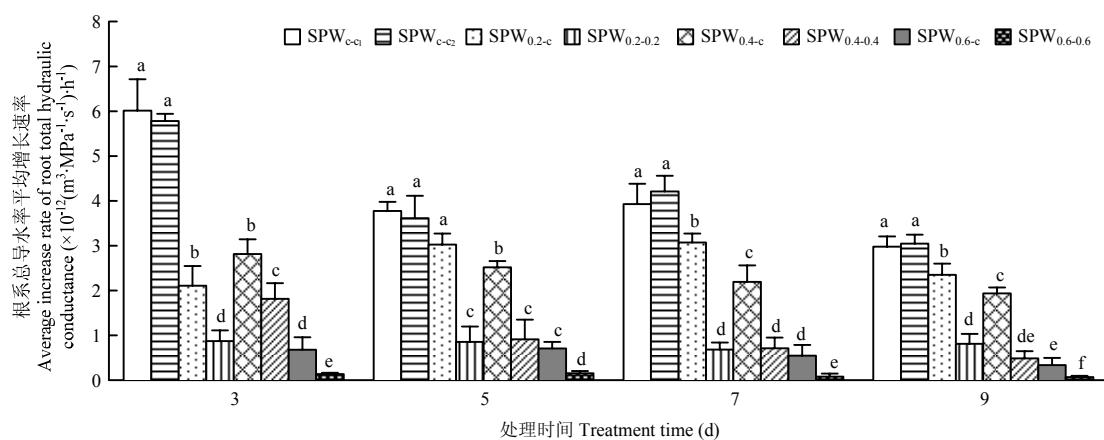


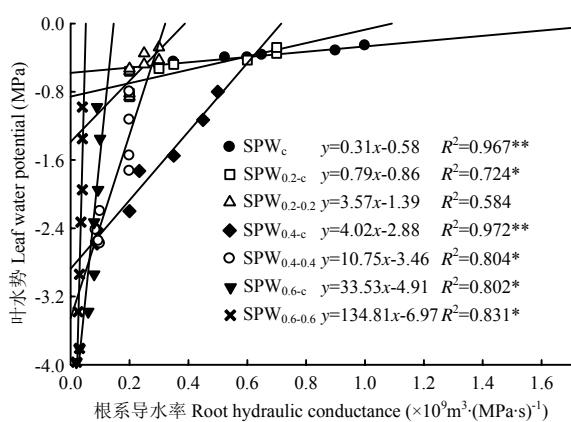
图4 局部恢复供水下各处理两个1/2根区根系导水率的平均增加速率(3—9 d)

Fig. 4 Average increase rate of root total hydraulic conductance in each sub-root under partial water resupply (3—9 d)

理恢复供水区均呈逐渐降低的趋势, 且显著小于 SPW_c ($P<0.05$)。说明前期-0.2 MPa 亏缺 6 d, 局部恢复供水 5 d 时根系吸水存在明显的补偿效应, 但增大亏缺程度和恢复供水 5 d 后, 补偿效应不复存在。

2.3 玉米叶片水分状况与根系吸水能力的关系

局部恢复供水下, 各处理叶片水分状况与根系吸水能力的关系如图 5 所示。SPW_{0.2} 处理叶水势仅与恢复供水区根系导水率有密切关系, 相关系数为 0.724, 而与持续胁迫区根系导水率关系不密切, 相关系数为 0.584。SPW_{0.4} 处理叶水势与恢复供水区根系导水率的相关系数显著大于持续胁迫区 ($P<0.05$), 说明轻度的水分亏缺 (-0.2 和 -0.4 MPa) 后局部恢复供水, 恢复供水区根系导水率对作物水分吸收的贡献更大。而 SPW_{0.6} 处理叶水势与两个 1/2 根区根系导水率均有密切关系, 两个根区相关系数差异不大, 持续胁迫区略大于恢复供水区, 说明前期-0.6 MPa 水分亏缺后局部恢复供水, 两个 1/2 根区根系导水率对作物水分吸收的贡献均较大。各处理两个 1/2 根区根系导水率与叶水势的线性回归方程的一致表现为, 亏缺处理的斜率明显大于 SPW_c ($P<0.05$), 且随亏缺程度而逐渐增大, 但截距则相反, 进一步说明增大水分亏缺程度明显影响作物水分状况, 持续胁迫区根系导水率是引起各处理叶水势差异的主要原因。



* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平的相关性显著; 样本量为 8 ($R^2_{0.05,6}=0.707$, $R^2_{0.01,6}=0.834$)

* and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively; Sample size is 8 ($R^2_{0.05,6}=0.707$, $R^2_{0.01,6}=0.834$)

图 5 局部恢复供水下叶水势与各根区根系导水率的关系

Fig. 5 Relationship between leaf water potential and root hydraulic conductance in each sub-root under partial water resupply

2.4 局部恢复供水对苗期玉米干物质积累影响

2.4.1 根系干物质 各处理根干重平均增长速率如表 2 所示, SPW_c 处理两个 1/2 根区之间无显著差异 ($P>0.05$)。0—0.25 d, SPW_{0.2} 和 SPW_{0.6} 处理恢复供水区显著大于持续胁迫区 ($P<0.05$), SPW_{0.4} 处理恢复供水区较持续胁迫区表现出增大的趋势; 0.25—0.5 d, SPW_{0.2}、SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理恢复供水区均显著大于持续胁迫区 ($P<0.05$), 甚至 SPW_{0.2} 和 SPW_{0.4} 处理恢复供水区较 SPW_c 明显增大 ($P<0.05$), 增大幅度分别为 34.2% 和 12.5%。可见, 同一处理的两个根区根系生长与水分供应状况有关, 前期水分亏缺后局部恢复供水明显提高根系生长速率, 甚至超过对照水平。

从表 2 还可以看出, 恢复供水区根干重平均增大速率恢复程度与亏缺程度有关。随着亏缺程度增大, 恢复供水区根干重平均增大速率逐渐减小, 0—0.25 d, SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理较 SPW_{0.2} 处理分别减小 65.7% 和 80.4%; 7—9 d 时, 分别减小 41.6% 和 76.2%。恢复供水区根干重平均增大速率恢复程度受恢复供水后时间影响, 0—5 d 时, SPW_{0.2} 处理可达到甚至超过 SPW_c ($P<0.05$), 表现出根系生长的补偿效应, 5 d 后则较 SPW_c 明显减小 ($P<0.05$), 补偿效应消失; 0.25—0.5 d, SPW_{0.4} 处理显著大于 SPW_c ($P<0.05$), 其他处理时间均显著小于 SPW_c ($P<0.05$); 0.5—1 d 时, SPW_{0.6} 处理恢复到 SPW_c 水平, 其他处理时间均显著小于 SPW_c ($P<0.05$)。说明前期水分亏缺后局部恢复供水可明显刺激恢复供水区根系生长的补偿效应, 增大亏缺程度, 延迟补偿效应的发生。

2.4.2 地上部干物质和根冠比 图 6-A 表明, 水分亏缺 6 d (局部恢复供水 0 d) 明显减小地上部干重 ($P<0.05$), 且亏缺程度越大, 地上部干重越小。延长局部恢复供水时间, SPW_{0.2} 处理在 0.25—1 d 与 SPW_c 持平, 1 d 后增加幅度明显小于 SPW_c ($P<0.05$), 其绝对值也较 SPW_c 显著减小 ($P<0.05$); SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理增加幅度较小, 地上部干重始终显著小于 SPW_c ($P<0.05$)。说明前期水分亏缺后局部恢复供水明显影响地上部生长, 地上部干重的恢复程度与亏缺程度以及恢复供水后的时间有关。

图 7 表明, 9 d 时, SPW_{0.2}、SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理的恢复供水区根干重均显著小于 SPW_c ($P<0.05$), 且减小幅度随亏缺程度而增大; 持续胁迫区根干重显著小于 SPW_c 和恢复供水区 ($P<0.05$)。

各处理根冠比随时间变化 (图 6-B) 表明, 水分亏缺 6 d (局部恢复供水 0 d) 时, SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6}

表2 局部恢复供水下各处理两个1/2根区根干重平均增长速率较对照的相对值

Table 2 Relative root dry weight increase rate in each sub-root for all treatments under partial water resupply

处理时间 Treatment period	SPW _c		SPW _{0.2}		SPW _{0.4}		SPW _{0.6}	
	SPW _{c-c₁}	SPW _{c-c₂}	SPW _{0.2-c}	SPW _{0.2-0.2}	SPW _{0.4-c}	SPW _{0.4-0.4}	SPW _{0.6-c}	SPW _{0.6-0.6}
0-0.25	1.000a	1.000a	0.797a	0.568c	0.273d	0.260d	0.156e	0.094f
0.25-0.5	1.000f	1.000f	1.342d	0.996f	1.125e	0.919g	0.232h	0.083i
0.5-1	1.000c	1.000c	1.634a	1.071c	0.724d	0.538e	1.233c	1.097c
1-3	1.000c	1.000c	0.985c	0.874d	0.277f	0.220g	0.162h	0.143i
3-5	1.000c	1.000c	1.47b	0.197h	0.561f	0.142i	0.279g	0.099j
5-7	1.000b	1.000b	0.632d	0.251i	0.571e	0.497f	0.423g	0.346h
7-9	1.000b	1.000b	0.303e	0.159fg	0.177f	0.134g	0.072g	0.131g

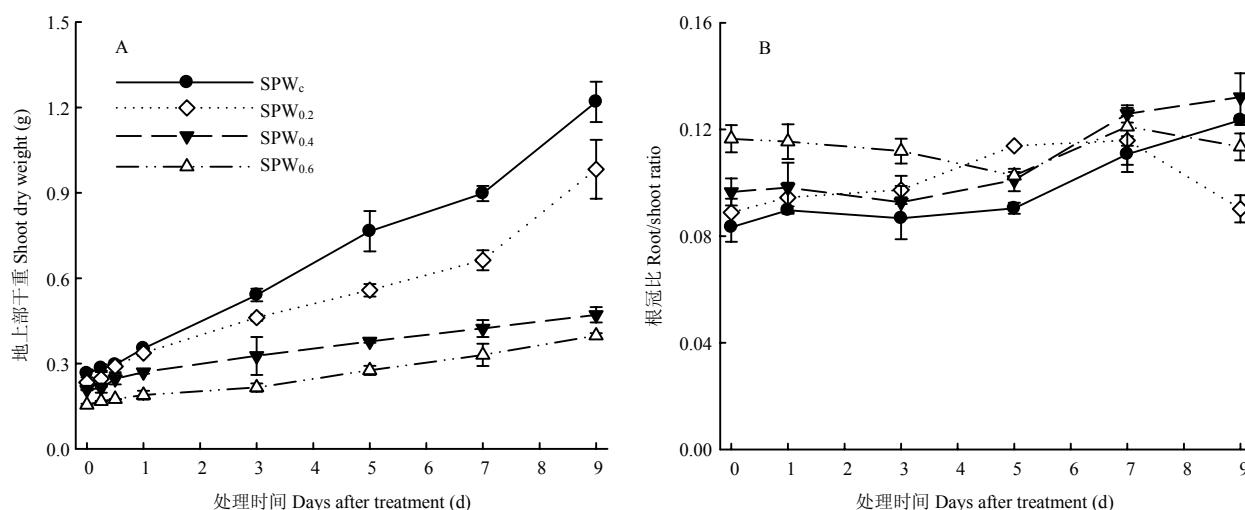


图6 局部恢复供水下各处理地上部干物重(A)和根冠比(B)的动态变化

Fig. 6 Changes in shoot dry weight (A) and root/shoot ratio (B) for all treatments under partial water resupply

处理根冠比较 SPW_c 增大 15.8% 和 39.7%，显著大于 SPW_c ($P<0.05$)；SPW_{0.2} 处理与 SPW_c 无明显差异，说明水分亏缺程度超过 -0.2 MPa 时，作物表现出对水分亏缺的适应性，促进干物质向根系中分配。随着局部恢复供水时间的延长，1—3 d 时，SPW_{0.2} 处理根冠比维持 SPW_c 水平，3 d 后明显增大，5 d 时显著大于 SPW_c 和其他处理 ($P<0.05$)，之后有所减小，7 d 时与 SPW_c 持平，9 d 时显著小于 SPW_c ($P<0.05$)；1 d 后，SPW_{0.4} 处理与 SPW_c 无明显差异 ($P>0.05$)，3 d 后较 SPW_c 显著增大 ($P<0.05$)，5—7 d 其绝对值显著大于 SPW_c ($P<0.05$)，9 d 时又恢复到 SPW_c 水平；0—5 d 时，SPW_{0.6} 处理显著大于 SPW_c ($P<0.05$)，但随处理时间延长根冠比逐渐减小，7 d 时恢复到 SPW_c 水平，9 d 时显著小于 SPW_c ($P<0.05$)。说明

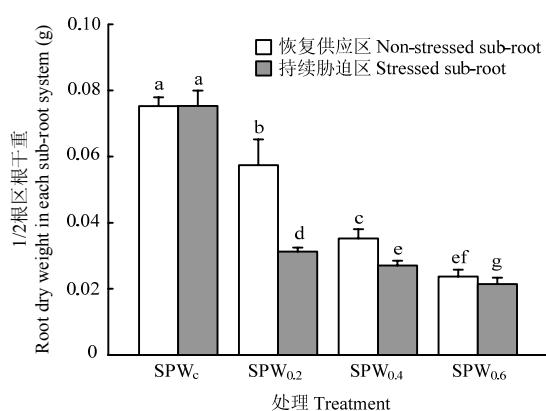


图7 处理9 d时各处理两个1/2根区根干重

Fig. 7 Root dry weight in each sub-root system for all treatments at 9 DAT

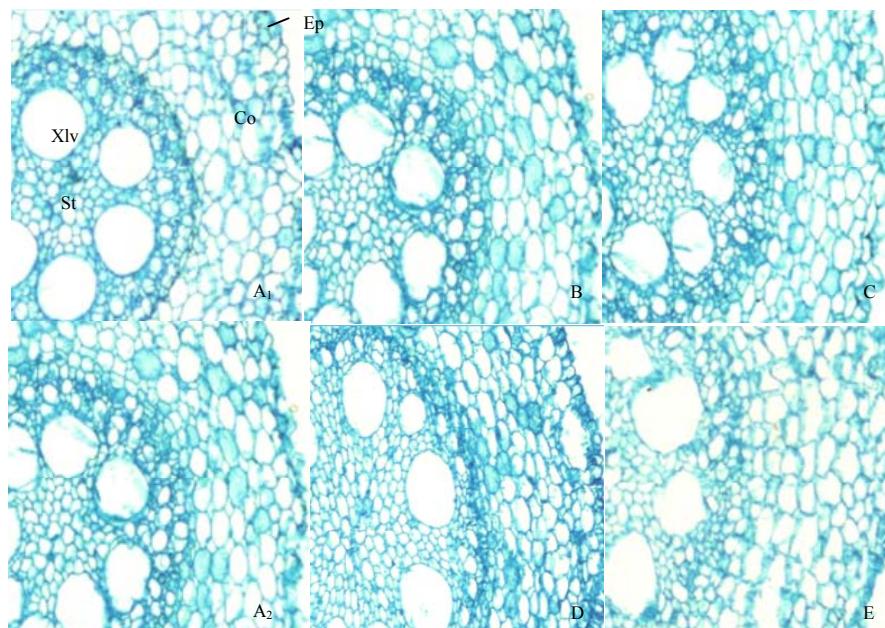
水分亏缺促使干物质向根系中分配增多, 局部恢复供水后得到缓解, 根冠比可维持甚至小于对照水平, 但与水分亏缺程度和恢复局部供水后的时间有关。

2.5 局部恢复供水对玉米各根区根系解剖特征的影响

表 3 和图 8 表明, $SPW_{0.2}$ 处理各根区根系解剖结构与局部恢复供水后的时间有关。水分亏缺 6 d 后(局部恢复供应 0 d), 根系直径较 SPW_c 减小 10%, 显著小于 SPW_c ($P<0.05$), 皮层厚度和其占根系直径的比例较 SPW_c 明显增大 ($P<0.05$), 增大幅度分别为 7.5% 和 22%, 根系导管直径则与 SPW_c 无明显差异 ($P>0.05$)。局部恢复供水后, 恢复供水区根系解剖结构表现为局部恢复供水 1 d 的根系直径与导管直径显著大于 0 d ($P<0.05$), 增大幅度分别为 23.8% 和 51%, 且较 SPW_c 明显增大 12% 和 54% ($P<0.05$), 皮层厚度与 0 d 时无明显差异 ($P>0.05$), 但显著大于 SPW_c ($P<0.05$), 而皮层厚度占根系直径的比例较 0 d 明显减小 18.9% ($P<0.05$), 且与 SPW_c 无明显差异 ($P>0.05$); 5 d 时, 根系直径与导管直径显著小于 1 d ($P<0.05$), 分别减小 19% 和 23%, 但仍维持或超过 SPW_c 水平, 皮层厚度与 1 d 无明显差异 ($P>0.05$); 皮层厚度占根系直径的比例较 1 d 显著增大 8% ($P<0.05$),

与 SPW_c 无显著差异; 9 d 时, 根系直径与导管直径明显减小 ($P<0.05$), 较 SPW_c 减小 19%, 根系皮层厚度与 SPW_c 无明显差异 ($P>0.05$), 皮层厚度占根系直径的比例仍显著大于 SPW_c ($P<0.05$)。综上所述, 一定的水分亏缺减小根系直径并增大皮层厚度占根系直径的比例, 影响根系吸水能力; 局部恢复供水 1 d 时, 恢复供水区根系直径明显增大, 且皮层厚度占根系直径的比例与对照无明显差异, 根系水分吸收能力恢复, 随着恢复供水后时间的延长, 根系解剖结构发生变化, 根系直径和导管直径显著减小, 皮层厚度明显增大, 且其占根系直径的比例显著增大, 限制根系水分吸收。

持续胁迫区根系解剖结构表现为(表 3 和图 8)持续胁迫区根系直径显著小于恢复供水区 ($P<0.05$), 且减小幅度随处理时间而减小; 与 SPW_c 相比显著减小 ($P<0.05$), 减小幅度则随处理时间而增大。除局部恢复供水 1 d 外, 持续胁迫区根系导管直径均显著小于恢复供水区和 SPW_c ($P<0.05$)。持续胁迫区皮层厚度和其占根系直径的比例均显著大于恢复供水区和 SPW_c 。可见, 根系的解剖结构与水分状况有密切关系, 水分亏缺显著增加皮层厚度和其占根系直径的比例, 减小根系直径和导管直径。



A₁ 和 A₂: SPW_c 处理两个根区根系横截面; B, C: 局部恢复供水 1 d 时, $SPW_{0.2}$ 处理的恢复供水区和持续胁迫区根系横截面; D, E: 局部恢复供水 5 d 时, $SPW_{0.2}$ 处理的恢复供水区和持续胁迫区根系横截面; Ep: 表皮; Co: 皮层; Xlv: 木质部导管; St: 中柱
A₁, A₂: Root cross-section for SPW_c treatment; B, C indicated that root cross-section in non-stressed and stressed sub-roots at 1 d after $SPW_{0.2}$ treatment; D, E indicated that root cross-section in non-stressed and stressed sub-roots at 5 d after $SPW_{0.2}$ treatment. Ep: Epidermis, Co: Cortex, Xlv: Xylem vessel, St: Stele

图 8 前期-0.2 MPa 亏缺后局部恢复供水 1 d 和 5 d 时各根区根系横截面

Fig. 8 Root cross-section on the 1 d and 5 d after partial water resupply under previous -0.2 MPa water stress

表3 前期-0.2 MPa 水分亏缺后局部恢复供水下各根区根系解剖结构参数占其对照的相对量

Table 3 Relative root anatomical parameters in each sub-root under previous -0.2 MPa water stress

SPW _{c-c}	0 d		1 d		5 d		9 d	
	SPW _{0.2-c}	SPW _{0.2-0.2}						
根系直径 Root diameter	1.00c	0.90e	0.91e	1.12a	0.96d	1.02b	0.90e	0.81f
根系皮层厚度 Root cortex thickness	1.00c	1.09b	1.06b	1.11b	1.11b	1.10b	1.22a	1.01c
根系导管的直径 Root vessel diameter	1.00bc	1.01b	1.03b	1.54a	0.97bc	0.92cd	0.85d	0.77e
皮层厚度占根系直径的比例 Root cortex thickness/diameter ratio	1.00ef	1.21cd	1.23cd	0.99f	1.16d	1.08e	1.36b	1.25c

3 讨论

根系导水率是表征根系对水分吸收和运输能力的重要指标,与土壤的水分状况有密切关系^[26]。本研究表明,局部恢复供水条件下,持续胁迫区根系导水率均显著小于恢复供水区($P<0.05$),减小程度随水分亏缺程度而增大(表1,图4)。这与YANG等^[27]和牛晓丽等^[28]关于局部亏缺条件下的研究结果一致。本研究也发现,持续胁迫区根系生长速率较恢复供水区也明显降低(表2)。持续胁迫区根系生长和吸收功能减缓是植物应对水分亏缺的一种自我防御机制^[29]。研究认为,根系结构特性和输导效率是植物功能适应的两个重要方面。本研究通过组织切片观察表明,局部恢复供水1、5和9 d时,持续胁迫区根系直径以及导管直径均较恢复供水区显著减小,且降低幅度随持续时间而减小,且持续胁迫区根系皮层厚度与其占根系直径的比例从1 d开始即显著大于SPW_c(表3)。根系直径和导管直径减小是导致根系生长和吸收能力减弱的主要原因^[30],同时根系皮层厚度和其占根系直径比例增大,从而使得根系在传输水分过程中,皮层部分对根系水分运输有一定的阻碍效应,因此,根系皮层越厚其对水分传输的阻力则越大,水分吸收速率越小^[30-33]。

前人研究指出,局部根区灌溉可有效刺激灌溉区根系吸水的补偿效应^[11, 27-28]。本研究发现,当-0.2 MPa水分亏缺后局部恢复供水5 d时,恢复供水区根系总导水率的平均增加速率恢复到SPW_c水平,产生根系吸水的补偿效应(图4),同时,0—5 d时,恢复供水区根干重平均增长速率达到或超过SPW_c水平,产生根系生长的补偿效应,这些反应可补偿水分非均匀供应的影响,从而维持叶片水分状况(图3, 5)。增大恢复供应时间(如9 d时),补偿效应可能消失(图4)。

根系解剖结构特征的变化可能在根系生理可塑性方面扮演重要角色^[34-35]。本研究发现,局部恢复供水5 d时,恢复供水区根系直径显著大于SPW_c,且皮层厚度占根系直径的比例与SPW_c无明显差异,9 d时,恢复供水区根系直径较SPW_c明显减小,皮层厚度占根系直径的比例显著大于SPW_c(表3),这可能是造成5 d时补偿效应产生且9 d时消失的一个生理机制,即根系直径越大,皮层在根系中的比重越小,根系导水能力越大,相反则越小。NEWMAN^[36]认为,根系的水流导度与根系直径无关,根系的内皮层才是根系内部的水流阻力,RIEGER等^[37]研究表明,根系的水流导度与根系直径以及根系的皮层厚度有关,王周锋等^[30]则认为,根系水分吸收的阻力不仅存在于一层细胞上,水流到根系木质部导管的距离越长,水流导度越小,皮层对根系水流导度的影响较大。本研究中恢复供水区根系直径较对照变化显著,不能仅对皮层厚度和根系导水率进行比较来说明补偿效应发生的生理机制,采用皮层厚度在根系中的比重更能说明问题,得出的结论也较科学。

牛晓丽等^[28]在局部亏水条件下研究发现,供水区产生根系吸水能力补偿效应的临界水分胁迫程度为 ≥ -0.4 MPa,当局部水分亏缺程度为-0.2 MPa时,在0.5 d时表现出单位根系吸水速率的补偿效应;亏缺程度为-0.4 MPa水平时,在持续胁迫9 d时表现出补偿效应。本研究发现,-0.2 MPa亏缺后局部恢复供水5 d可有利于恢复供水区产生根系吸水能力的补偿效应,增大亏缺程度则无补偿现象(图4)。可见,局部灌溉前植物体内水分状况不同,灌溉区发生根系吸水补偿效应的大小和时间也不同。前期水分亏缺后,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性受抑制,根木质部会产生栓塞现象,这些都会引起根系导水率降低,进而影响局部恢复供水后

根系吸水能力的恢复程度^[38-40]。前期水分亏缺 6 d 后(处理时间为 0 d 时), 叶水势随亏缺程度也明显减小(图 3), 叶水势的变化进一步说明前期水分亏缺 6 d 影响了植物体内水分状况。

局部恢复供水影响地上部和根系之间干物质分配比例。本研究表明, 水分亏缺程度超过-0.2 MPa 时, 根冠比显著大于 SPW_c(图 6-B)。较多的干物质分配到根系使得地上部干重较 SPW_c 明显减小(图 6-A)。DU 等^[41]和 ZHOU 等^[42]研究表明, 干旱胁迫下, 根源信号传递到地上部进而调节地上部生长。同时, 增加亏缺程度影响根系分生组织活性, 在严重的亏缺程度下, 调节生物量分配^[43], 产生较大的根冠比(图 6-B)。植物通过增大根冠比, 可使植物资源的分配和利用实现最佳化, 以利于最大限度的吸收水分和养分^[44-45]。局部恢复供水 9 d 时, SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理的根冠比恢复到甚至小于 SPW_c 水平(图 6-B), 说明局部恢复供水后地上部干物质向根系分配状况得到缓解, 但与局部恢复供水后的时间有关, 其生理机制需进一步研究。

4 结论

4.1 水分亏缺后局部恢复供水可有效刺激恢复供水区根系生长和水分吸收的补偿效应, 但受水分亏缺程度和局部恢复供水后的时间影响。恢复供水区根系产生水分吸收补偿效应的临界亏缺程度 ≥ -0.2 MPa, 恢复供水时间超过 5 d, 补偿效应消失; SPW_{0.2}、SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理恢复供水区根干重平均增长速率分别于 0—0.25 d, 0.25—0.5 d 和 0.5—1 d 达到或超过 SPW_c 水平($P < 0.05$), 产生根系生长的补偿效应, 但随亏缺程度增大, 出现补偿效应的时间延迟。可见, 在大田条件下能否采用局部灌溉还需考虑局部灌溉前土壤的水分状况。

4.2 水分亏缺 6 d 后, 叶水势显著小于 SPW_c, 减小幅度随亏缺程度而增大; 局部恢复供水后, -0.2 MPa 水平下, 叶水势快速增大, 1 d 后与 SPW_c 无明显差异($P > 0.05$); SPW_{0.4} 和 SPW_{0.6} 处理在试验结束时均无法恢复到 SPW_c 水平, 显著减小玉米叶水势($P < 0.05$), 且叶水势与根系导水率存在显著的正相关关系($P < 0.05$), SPW_{0.2} 和 SPW_{0.4} 处理恢复供水区根系导水率与叶水势的相关系数均显著大于持续胁迫区($P < 0.05$), 其对叶水势的贡献较大, SPW_{0.6} 处理恢复供水区和持续胁迫区根系导水率对叶水势的贡献相当。将本研究中叶片水分状况与田间实际作物水分状

况相结合才能指导田间局部灌溉。

4.3 水分亏缺 6 d(局部恢复供水 0 d) 明显减小地上部干重($P < 0.05$), 且亏缺程度越大, 地上部干重越小, 根冠比越大, 干物质向根系中分配增多, 局部恢复供水后得到缓解, 根冠比可维持甚至小于 SPW_c 水平, 但与水分亏缺程度和恢复局部供水后的时间有关。

4.4 前期-0.2 MPa 水分亏缺后局部恢复供水 5 d 时, 恢复供水区根系直径与导管直径显著小于 1 d ($P < 0.05$), 但仍维持或超过 SPW_c 水平, 皮层厚度占根系直径的比例与 SPW_c 无显著差异($P > 0.05$), 此时, 发生根系吸水的补偿效应; 9 d 时, 根系直径与导管直径明显减小($P < 0.05$), 较 SPW_c 减小 19%, 皮层厚度占根系直径的比例仍显著大于 SPW_c ($P < 0.05$), 根系吸水的补偿效应消失。从根系解剖结构特征方面揭示了恢复供水区根系吸水补偿效应的生理机制。

References

- DOS SANTOS T P, LOPES C M, RODRIGUES M L, DE SOUZA C R, MAROCO J P, PEREIRA J S, SILVA J R, CHAVES M M. Partial rootzone drying: Effects on growth and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis Vinifera*). *Functional Plant Biology*, 2003, 30(6): 663-671.
- KANG S Z, ZHANG J H. Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(407): 2437-2446.
- MINGO D M, THEOBALD J C, BACON M A, DAVIES W J, DODD I C. Biomass allocation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown under partial rootzone drying: Enhancement of root growth. *Functional Plant Biology*, 2004, 31(10): 971-978.
- VANDELEUR R K, SULLIVAN W, ATHMAN A, JORDANS C, GILLIHAM M, KAISER B N, TYERMAN S D. Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conductance via aquaporins. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(2): 520-538.
- BRAY E A. Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the arabidopsis genome. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 153-161.
- LIU F L, SHAHNAZARI A, ANDERSEN M N, JACOBSEN S E, JENSEN C R. Physiological responses of potato (*Solanum Tuberosum* L.) to partial root-zone drying: ABA signalling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(14): 3727-3735.
- BENJAMIN J G, NIELSEN D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. *Field Crops Research*,

- 2006, 97(2): 248-253.
- [8] SONGSRI P, JOGLOY S, VORASOOT N, AKKASAENG C, PATANOTHAI A, HOLBROOK C C. Root distribution of drought-resistant peanut genotypes in response to drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2008, 194(2): 92-103.
- [9] TAIZ L, ZEIGER E. *Plant Physiology*. 4th Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 2006: 763-764.
- [10] THOMPSON A J, ANDREWS J, MULHOLLAND B J, MCKEE J M T, HILTON H W, HORRIDGE J S, FARQUHAR G D, SMEETON R C, SMILLIE I R A, BLACK C R. Overproduction of abscisic acid in tomato increases transpiration efficiency and root hydraulic conductivity and influences leaf expansion. *Plant Physiology*, 2007, 143(4): 1905-1917.
- [11] HUTT T, KANG S Z, LI F S, ZHANG J H. Effects of partial root-zone irrigation on hydraulic conductivity in the soil-root system of maize plants. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(12): 4163-4172.
- [12] WANG H Q, LIU F L, ANDERSEN M N, JENSEN C R. Comparative effects of partial root-zone drying and deficit irrigation on nitrogen uptake in potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Irrigation Science*, 2009, 27(6): 443-448.
- [13] LIANG H L, LI F S, NONG M L. Effects of alternate partial root-zone irrigation on yield and water use of sticky maize with fertigation. *Agricultural Water Management*, 2013, 116(1): 242-247.
- [14] SAMPATHKUMAR T, PANDIAN B J, MAHIMAIRAJA S. Soil moisture distribution and root characters as influenced by deficit irrigation through drip system in cotton-maize cropping sequence. *Agricultural Water Management*, 2012, 103: 43-53.
- [15] CHAVES M M, SANTOS T P, SOUZA C R, ORTUNO M F, RODRIGUES M L, LOPES C M, MAROCO J P, PEREIRA J S. Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology*, 2007, 150(2): 237-252.
- [16] DE SOUZA C R, MAROCO J P, DOS SANTOS T P, RODRIGUES M L, LOPES C M, PEREIRA J S, CHAVES M M. Grape berry metabolism in field-grown grapevines exposed to different irrigation strategies. *Vitis*, 2005, 44(3): 103-109.
- [17] RODRIGUES M L, SANTOS T P, RODRIGUES A P, DE SOUZA C R, LOPES C M, MAROCO J P, PEREIRA J S, CHAVES M M. Hydraulic and chemical signalling in the regulation of stomatal conductance and plant water use in field grapevines growing under deficit irrigation. *Functional Plant Biology*, 2008, 35(7): 565-579.
- [18] SMART D R, CARLISLE E, GOEBEL M, NUNEZ B A. Transverse hydraulic redistribution by a grapevine. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(2): 157-166.
- [19] 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. *Plant Physiology*, 2001, 126(1): 352-362.
- [20] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 张烈君, 王琴, 王青梅. 胁迫后复水对水稻叶面积的补偿效应. *灌溉排水学报*, 2005, 24(4): 19-32.
- HAO S R, GUO X P, WANG W M, ZHANG L J, WANG Q, WANG Q M. The compensation effect of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of rice. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2005, 24(4): 19-32. (in Chinese)
- [21] 刘展鹏. 模拟干旱胁迫及复水条件下玉米生长补偿效应[D]. 南京: 河海大学, 2007.
- LIU Z P. Research on compensatory effects of growth under simulated water stress and rewatering on maize[D]. Nanjing: Hohai University, 2007. (in Chinese)
- [22] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 干湿条件下土壤容重对玉米根系导水率的影响. *土壤学报*, 2003, 40(5): 779-782.
- LIU W G, SHAN L, DENG X P. Effects of soil bulk density on hydraulic conductivity of maize roots under drying and wet conditions. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(5): 779-782. (in Chinese)
- [23] 康绍忠, 张建华. 不同土壤水分与温度条件下土根系统中水分传导的变化及其相对重要性. *农业工程学报*, 1997, 13(2): 76-81.
- KANG S Z, ZHANG J H. Hydraulic conductivities in soil-root system and relative importance at different soil water potential and temperature. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 1997, 13(2): 76-81. (in Chinese)
- [24] TURNER N C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*, 1988, 9(4): 289-308.
- [25] 李和平. 植物显微技术. 北京: 科学出版社, 2009: 9-23.
- LI H P. *Plant Microscopy Techniques*. Beijing: Science Press, 2009: 9-23. (in Chinese)
- [26] DRAYE X, KIM Y, LOBET G, JAVAUX M. Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(8): 2145-2155.
- [27] YANG Q L, ZHANG F C, LI F S, LIU X G. Hydraulic conductivity and water-use efficiency of young pear tree under alternate drip irrigation. *Agricultural Water Management*, 2013, 119(1): 80-88.
- [28] 牛晓丽, 胡田田, 刘亭亭, 吴雪, 冯璞玉, 刘杰, 李康, 张富仓. 适度局部水分胁迫提高玉米根系吸水能力. *农业工程学报*, 2014, 30(22): 80-86.
- NIU X L, HU T T, LIU T T, WU X, FENG P Y, LIU J, LI K, ZHANG

- F C. Appropriate partial water stress improves maize root absorbing capacity. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, 30(22): 80-86. (in Chinese)
- [29] LINDORF H. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal*, 1994, 15(4): 361-376.
- [30] 王周锋, 张岁岐, 刘小芳. 玉米根系水流导度差异及其与解剖结构的关系. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2349-2352.
- WANG Z F, ZHANG S Q, LIU X F. Root system hydraulic conductivity of different genotype maize and its relationship with root anatomy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12): 2349-2352. (in Chinese)
- [31] BOUGHALLEB F, ABDELLAOUI R, BEN-BRAHIM N, NEFFATI M. Anatomical adaptations of *Astragalus gombiformis* Pomed. Under drought stress. *Central European Journal of Biology*, 2014, 9(12): 1215-1225.
- [32] ENSTONE D E, PETERSON C A, MA F S. Root endodermis and exodermis: Structure, function, and responses to the environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2002, 21(4): 335-351.
- [33] MIYAMOTO N, STEUDLE E, HIRASAWA T, LAFITTE R. Hydraulic conductivity of rice roots. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52 (362): 1835-1846.
- [34] PERUMALLA C J, PETERSON C A. Deposition of Caspary bands and suberin lamellae in the exodermis and endodermis of young corn and onion roots. *Canadian Journal of Botany*, 1986, 64(9): 1873-1878.
- [35] SCHREIBER L, HARTMANN K, SKRABS M, ZEIER J. Apoplastic barriers in roots: Chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(337): 1267-1280.
- [36] NEWMAN E I. Permeability to water of the roots of five herbaceous species. *New Phytologist*, 1973, 72(3): 547-555.
- [37] RIEGER M, LITVIN P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(331): 201-209.
- [38] FRANKE R, SCHREIBER L. Suberin—a biopolyester forming apoplastic plant interfaces. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(3): 252-259.
- [39] LO GULLO M A, NARDINI A, SALLEO S, TYREE M T. Changes in root hydraulic conductance (K_R) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation. *New Phytologist*, 1998, 140(1): 25-31.
- [40] VANDELEUR R, NIEMIETZ C, TILBROOK J, TYERMAN S D. Roles of aquaporins in root responses to irrigation. *Plant and Soil*, 2005, 274 (1): 141-161.
- [41] DU N, GUO W H, ZHANG X R, WANG R Q. Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(5): 839-848.
- [42] ZHOU Q, RAVNSKOV S, JIANG D, WOLLENWEBER B. Changes in carbon and nitrogen allocation, growth and grain yield induced by arbuscular mycorrhizal fungi in wheat (*Triticum aestivum* L.) subjected to a period of water deficit. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(3): 751-760.
- [43] LEI Y B, YIN C Y, LI C Y. Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(2): 182-191.
- [44] BEN-ASHER J, SILBERBUSH M. Root distribution under trickle irrigation: Factors affecting distribution and comparison among methods of determination. *Journal of Plant Nutrition*, 1992, 15(6/7): 783-794.
- [45] GALLARDO M, TURNER N C, LUDWIG C. Water relations, gas exchange and abscisic acid content of *Lupinus cosentinii* leaves in response to drying different proportions of the root system. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45(7): 909-918.

(责任编辑 杨鑫浩)