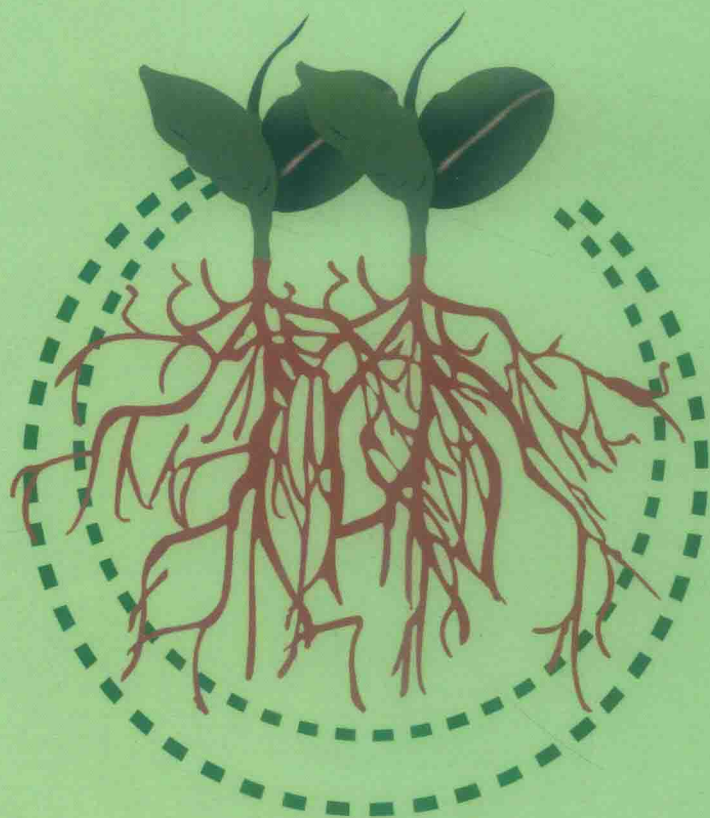


作物根系对水氮空间异质性的响应规律

牛晓丽 著



作物根系对水氮空间异质性的 响应规律

牛晓丽 著

煤炭工业出版社

· 北 京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

作物根系对水氮空间异质性的响应规律/牛晓丽著.

-- 北京: 煤炭工业出版社, 2018

ISBN 978-7-5020-6880-6

I. ①作… II. ①牛… III. ①作物—根系—氮化处理—植物生理学—生理机制—研究 IV. ①S311

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 208854 号

作物根系对水氮空间异质性的响应规律

著 者 牛晓丽
责任编辑 成联君
责任校对 李新荣
封面设计 陈 成

出版发行 煤炭工业出版社 (北京市朝阳区芍药居 35 号 100029)
电 话 010-84657898 (总编室) 010-84657880 (读者服务部)
网 址 www.cciph.com.cn
印 刷 北京虎彩文化传播有限公司
经 销 全国新华书店

开 本 710mm × 1000mm¹/₁₆ 印张 9 字数 152 千字
版 次 2018 年 12 月第 1 版 2018 年 12 月第 1 次印刷
社内编号 20181097 定价 27.00 元

版权所有 违者必究

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,本社负责调换,电话:010-84657880

前 言

针对水分、养分资源紧缺与浪费矛盾的不断加剧，作物对水分和养分资源的高效利用研究越来越受到人们的重视。如何利用作物根系的适应性反应去充分挖掘植物自身对水分、养分等调控因子的适应潜力，是近年来农业水土工程、植物生理生态学等学科关注的热点问题。为此，本书以玉米幼苗为供试作物，采用分根水培试验，以 PEG 6000 模拟水分胁迫，不同的供氮水平模拟氮素胁迫，针对前期两侧根系均正常供应水氮和经受相同程度的水氮胁迫两种情况，在局部供应后动态监测作物不同根区根系的生长及水分与氮素的吸收作用等，研究局部分氮素供应条件下，胁迫程度、局部供应时间以及前期供应状况对根系生长和吸收功能的影响。在此基础上，研究不同局部供应水氮条件下根系解剖结构的变化，并探索其与根系生长及吸收功能间的关系。通过水肥措施调控根系，提高根系对土壤水分、养分的吸收能力，为提高水肥利用效率奠定基础。

本书共分为 7 章，第 1 章为概述，主要介绍研究背景、国内外研究现状、主要研究内容；第 2 章主要介绍试验材料和研究方法；第 3 章主要介绍局部水分、氮素胁迫程度和胁迫持续时间以及前期水分或氮素供应状况对根系导水率的影响；第 4 章主要介绍在局部水氮供应前设置前期正常供应和前期水氮双重胁迫两种情况下，采用同位素示踪技术动态监测不同根区氮素吸收速率，研究水氮双重胁迫程度和局部供应时间对根系吸收能力的影响；第 5 章主要介绍局部水分、氮素以及水氮同时供应下，胁迫程度、胁迫持续时间以及局部供应前水分或养分状况对根系生长的影响；第 6 章主要介绍局部水分、氮素胁迫时间以及前期水分或氮素供应状况对根系解剖结构的影响，以期为进一步探索植物根系形态特征、解剖结构以及生理代谢等指标之间关系提供理论依据；第 7 章对全书进行了总结和展望。

本书汇聚了作者多年的研究成果，在研究过程中得到了许多专家和学者的大力支持和帮助。在此由衷地感谢西北农林科技大学水利与建筑工程学院胡田田教授对本研究工作的指导和帮助！感谢延安大学王秀康副教授、邢英英博士，河

南科技大学周罕觅、赵娜、尹冬雪、王升升、金鑫、庞靖、解晓琳博士的支持和帮助！本书得到了国家自然科学基金项目（51709263, 51669034、51079124）、河南省科技攻关计划项目（182102310836）和河南省高等学校重点科研项目（16A416005）的资助，在此一并表示感谢。

感谢书中所有引用文献的各位著、编、译者。由于作者水平有限，书中不妥之处，敬请批评指正。

著者

2018年8月13日

1 概 述	1
1.1 研究现状	2
1.2 研究内容与技术路线	15
2 材料与方 法	17
2.1 试验材料	17
2.2 试验设计	18
2.3 测定指标与方法	20
2.4 数据统计分析	23
3 局部水氮供应对玉米不同根区根系吸水的影响	24
3.1 局部水分供应对根系水分吸收的影响	25
3.2 局部氮素供应对不同根区根系吸水的影响	37
3.3 局部水氮供应对根系吸水的影响	48
4 局部水氮供应对玉米不同根区根系氮素吸收的影响	56
4.1 局部氮素供应对不同根区根系氮素吸收的影响	57
4.2 局部水氮供应对不同根区根系氮素吸收的影响	72
5 局部水氮供应对玉米根系及地上部生长的影响	83
5.1 局部水分供应对玉米根系及地上部生长的影响	84
5.2 局部氮素供应对不同根区根系生长状况的影响	93

5.3 局部水氮供应对玉米生长的影响	106
6 玉米根系解剖结构对局部水氮供应的响应	114
6.1 局部水分供应对根系解剖结构的影响	115
6.2 局部氮素供应对根系解剖结构的影响	117
6.3 局部水氮供应对根系解剖结构的影响	119
6.4 本章总结	121
7 总结与展望	124
7.1 总结	124
7.2 创新点	129
7.3 不足与展望	129
参考文献	130

1 概 述

水分和养分资源的有效利用越来越引起人们的重视,土壤水分和养分贫乏,已成为农业发展的重要障碍。干旱作为一种主要的非生物因素逆境,严重影响着农业生产。干旱对作物造成的伤害体现在延缓作物的生长发育,最终影响产量,但是如果在生长发育的一定阶段经受适度的水分亏缺,复水后作物则存在短暂快速的生长,以弥补前期供水不足产生的不利影响。在这种情况下,作物水分关系研究变得越来越重要,而作为水分吸收的主要器官,根系已经成为作物抗旱性研究的重点。同时,氮营养也能够显著影响植物的生长,与植物抗旱性关系密切。在农业生产中,水肥之间存在明显的交互作用。水分不足会限制肥效的正常发挥,水分过多则易导致肥料的淋溶损失和减产;养分不足既降低作物的产量,又限制作物对水分的充分吸收利用,施肥过量或不足,都将影响水分利用率的提高,并影响作物的产量。研究表明,在水分胁迫条件下,调节氮素供应可以通过改善作物的水分关系,提高其对水分胁迫环境的适应能力。因此,研究水分和养分(尤其是氮)综合利用已成为人们关注的热点问题。目前,这些研究主要集中在灌水对肥料效果的影响和施肥对灌水增产的促进作用以及水分利用效率的影响上,多从改善环境条件以适应作物生长发育的角度出发,提高作物的水肥利用效率。

随着对植物抗逆性研究的发展,关于植物可塑性的研究越来越多,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,可以减小甚至消除胁迫的影响。当植物处于干旱、盐碱等不利环境下,植物体内脱落酸大量增加。脱落酸的增加,使植物对不利环境产生抗性。尤其是脱落酸的增加和气孔的关闭一致时,对植物抗旱是非常有利的。另外,脱落酸能促进芽的休眠,使生长速度下降,促进同化物质积累,这些都可以降低植物蒸腾作用,提高植物保水能力。可塑性反应使得植物在长期的适应和进化过程中,不仅逐渐形成了对干旱、缺氧、盐渍、冷、热等各种逆境的抵抗能力,而且在逆境改善后其生理生化功能、生长发育、产量品质等能得到一定的恢复,这种恢复有时甚至可以达到或

超过未经胁迫或伤害下的情形，从而弥补逆境造成的伤害。

近年来，从传统的丰水高产型灌溉模式到节水优产型灌溉模式的转变，局部根区灌溉作为一种新的节水灌溉技术，已经越来越受到关注。研究表明，局部根区湿润可以减小作物的奢侈蒸腾、刺激根系吸水功能的补偿效应。目前，对于固定一侧根系灌溉条件下植物的反应以及水肥高效利用的研究相对较少，且国内外对这方面的研究多是集中在交替灌溉、常规灌溉的节水效应和水肥吸收利用效率方面的探讨，而且，水分和养分是相互作用、相互影响、紧密联系的两大作物生长因子。水分的非均匀分布必然导致养分的时空变异。处于养分非均匀分布环境中的植物根系生长和发育、吸收功能、植株养分含量、根冠分配以及整个植株生长均会表现出相应的适应性变化。另外，很多研究将局部根区灌水技术与肥料相结合。与均匀灌水相比，交替灌水和固定灌水均可提高作物的氮素生产效率。交替隔沟灌溉在维持作物产量的同时，可使土壤氮的吸收增加 21%，且能减少肥料淋溶的可能性。交替灌水时，不同根区有同等贡献；固定灌水时，作物吸收的氮素绝大部分来自灌水区。根系的氮素吸收速率和根长均表现为：交替灌水两根区趋于相同；固定灌水的非灌水区明显小于灌水区。谭军利等研究发现水肥异区交替灌溉的产量效应、灌溉效率以及肥料利用率比均匀灌水高，水肥异区交替灌溉是一种较好的水氮空间耦合形式。但目前国内外对这方面的研究多是集中在局部根区灌溉下不同水氮耦合（供应量、供应部位）的节水效应、对水肥吸收利用效率以及氮的土壤残留等方面的探讨，而对于局部根区水、氮胁迫条件下，植物根系生长和吸收功能方面的影响因素以及作用机理尚缺少研究。

本书研究了在水分和氮素二因素同时局部供应的双重胁迫条件下根系生长与吸收功能的动态变化，揭示影响根系生长和吸收功能的因素；揭示作物根系对水分、氮素局部供应的交叉适应性和生理机制，从而为通过水肥措施调控根系，提高根系对土壤水分、养分的吸收能力，提高水肥利用效率奠定基础。

1.1 研究现状

根系是植物的重要组成部分，是植物直接与土壤接触的器官，地表的生长状况、土壤环境条件、介质层次等因素均会影响根系的生长发育，而且根系具有明显的适应性和可塑性，对养分和水分资源的吸收具有重要作用，下面综合评述国内外在根系可塑性、根系生长和吸收功能研究的重要性，水分、养分对根系生

长和吸收能力的影响,以及根系对土壤水分和养分胁迫的响应机制等方面的研究进展。

1.1.1 根系的可塑性

自然界中生物或非生物环境条件存在明显的时空变化,如光照、气体、水分和养分以及动植物活动等。面对各种生物和非生物因素的影响,根系常常表现出各种适应性反应。越来越多的研究表明,根系从形态、生理到发育均表现出明显的可塑性反应,在资源供应充足的条件下,根系可以最大限度地获取土壤资源,在资源供应不足的情况下,根系也能维持必要的生长发育。然而,直到20世纪80年代,关于植物可塑性的研究才越来越受到学者们的重视,且可塑性作为植物界一种普遍存在的现象被人们广泛接受。因此,如何在理解根系生长发育的基础上,充分挖掘根系高效利用水分和养分的潜力已经成为调控植物水分和养分状况的热点研究问题。目前对于根系可塑性的研究主要围绕以下两个方面来展开。

1.1.1.1 形态可塑性

根系形态可塑性是指生长在资源多变环境下的根系形态学形状应对不同的环境状况而发生的变化,是植物面临各环境因素的改变做出的最直观的适应策略。植物根系并不能通过真正意义的行为来避开不利环境变化的影响,但可以通过分生组织促进根系生长发育,并通过根系形态特征的消长来应对环境变化。一般认为,根系的形态特征包括根系的体积、长度、表面积、干重、分布和分枝状况,侧根和根毛的数量、密度以及根尖数等,其与养分和水分吸收能力密切相关。在植物营养研究中,常用到的根系形态参数为根系的长度、面积、干重、根长密度、根尖和根毛数量以及根冠比。根系对外界环境变化的形态可塑性反应是由遗传基因和环境因素综合决定的。研究表明,速生型植物的根系在环境变化时,其根系长度以及新根出生速度增加,同时根系死亡速度下降,而慢生型植物则未表现出明显的形态可塑性。光照对根系形态可塑性反应也有一定影响,光强度增大明显促进根系分枝,且侧根数目增多,生长速度加快。大量研究表明,根系形态可塑性与土壤水分、养分状况的关系也很大。可见,对于不同的环境条件,根系表现出不同的形态适应性反应。

1.1.1.2 生理可塑性

生理可塑性指植物通过改变自身生理机能来适应环境变化,评价根系生理生化特性的指标主要有:根系活力、根系吸收速率、根系分泌物、根际pH以及

水分和养分吸收动力学参数等。生理可塑性通常发生在形态可塑性之前，可能在短期内起重要作用。有研究表明，植物生理可塑性对移动性强的离子如 NO_3^- 吸收有重要作用。当植物根系处于非均匀养分或水分供应条件下，根系能够大幅度地、迅速地调整其在养分或水分供应区中的吸收能力。影响根系生理可塑性的因素为植物的遗传特性，环境特征以及植物对水分和养分的需求状况，具体表现有：慢生型的植物比速生型的植物有更大的生理可塑性；养分非均匀供应条件下，供应区根系吸收能力的增加；当温度升高时，根系水分吸收能力在 1 h 内恢复以及水分胁迫后复水根系水分传导高于未受胁迫的数值等。

1.1.2 根系生长和吸收功能对作物养分、水分吸收的作用

根系除对地上部生长起固定和支撑作用外，还是植物进行水分和养分吸收的主要部位。因此，根系生长状况（如根系大小和结构以及根系直径、根毛、簇根等）和吸收能力（如根系导水率、单位根长或根面积养分吸收速率）对水分和养分吸收具有重要作用，从而决定植物体内水分和养分状况。

1.1.2.1 对养分吸收的作用

土壤养分资源包括移动性大的养分（如氮）和移动性小的养分（如磷）。根系的形态特征影响不同类型养分的吸收利用情况。研究表明，浅根有利于作物对磷的吸收，具有较多侧根以及较长根毛的根系更适合获取移动性较弱且分布于土壤表层的养分。与其他的根系形态特征相比，根毛具有最高的磷吸收潜力，且随着根毛长度以及寿命增加，根系对磷的吸收能力不断增加，而增加根毛密度未发现此规律。廖红等（2001）描述了直根系和须根系植物根构型与磷吸收的关系，研究发现，直根系的植物主根下扎入土越深，基根向地性越低，根系越浅，这种“伞状”根构型有利于对土壤磷的吸收，而须根系植物有所不同，不定根及次生侧根适当分散、均匀分布，多数根系留在表层，少数根系深扎更有利于吸收土壤中的磷。Lynch（2013）提出农田土壤中氮吸收的理想根构型：“steep, cheap and deep”，说明深根更有利于氮素的吸收利用，从而减少氮素淋溶损失，并提高养分利用率。这种根系特征主要包括以下几个方面：①主根直径较大，且具有少且长的侧根。直径大的主根具有穿透坚硬土壤的能力，由于移动性强的养分在土壤中分布得比较分散，少且长的侧根更有利于对移动性强养分的吸收；②种子根应具备的特征为，直径小，分布浅且有较多的侧根和长的根毛，或拥有粗且分布较深、分枝较少的种子根；③具有分布深、少且长分枝的节根；④比节根分布

更浅的支柱根；⑤具有丰富的皮层通气组织，皮层通气组织可明显增加玉米对氮、磷、钾等养分的吸收，特别是在低肥力且氮素淋溶较高的土壤中，具有丰富的皮层通气组织的玉米有较长的根系长度、高的植物水分状况和产量；⑥根系表皮细胞对氮素有更高的亲和力和吸收能力。同时，培育较深且分布广根系的玉米品种不仅有利于水分和氮素吸收，对高效地吸收其他容易淋失的养分如硫，降低土壤污染以及增大土壤碳的固定均有重要意义。单位根系养分吸收速率是植物根系响应土壤水分和养分变化的重要指标，对根系吸收养分也具有重要作用。早在 20 世纪 50 年代就已将 Michaelis-Menten 方程应用到描述根系养分吸收特性这一理论中。70 年代初，Classen 和 Barber (1974) 建立了根系养分吸收动力学方程，该方程中定量描述植物吸收养分离子的两个参数分别为离子最大吸收速率 (I_{\max}) 和米氏常数 (K_m)， I_{\max} 越大，离子吸收的内在潜力越大； K_m 值越小，根系对离子的亲和力越大。Cacco 等 (1980) 提出具有高 I_{\max} 和低 K_m 值的植物根系能适应广泛的养分条件；高 I_{\max} 和高 K_m 值的植物根系最能适应高水平的养分条件；低 I_{\max} 和低 K_m 值的植物根系最能适应低水平的养分条件；低 I_{\max} 和高 K_m 值的植物根系在任何养分浓度下都是不利的。张熙灵等 (2014) 研究表明蘆草对 H_2PO_4^- 、 NH_4^+ 和 NO_3^- 的最大吸收速率大于芦苇，而其 K_m 值则小于芦苇，因此在较低 H_2PO_4^- 、 NH_4^+ 和 NO_3^- 浓度的土壤中仍能继续吸收该养分离子。可见，根系的形态特征和养分吸收速率明显影响根系对养分离子的吸收。

1.1.2.2 对水分吸收的作用

根系主要作用是从土壤中吸收水分满足地上部生长所需。根系导水率是表征植物根系吸水能力的一个重要生理指标，表示单位时间单位压力梯度下流经单位根表面积（或长度）的水流量。根系导水阻力增加，根系导水率降低，从而明显影响根系吸水。根系导水率主要受径向和轴向阻力影响，径向阻力决定单根吸收水分的能力，而轴向阻力决定根系输导水分的能力。水通道蛋白的表达和活性在短时间内可调控根系导水率，且活性氧和脱落酸对根系导水率调控方面也有作用。研究发现，根系导水率与根系的直径以及皮层厚度呈显著负相关，说明皮层较薄时，根系导水率较大。从长期来看，根系生长和分化调控根系导水率，从而影响根系吸水。整株水平上的根系吸水除受根系导水率的影响外，还受根系大小、根系组成、形态结构等的影响。North 等 (1991) 发现，幼根和侧根对根系水分吸收的贡献大于老根，因为老根的周皮或栓质的内皮层不透性很强，表明不

同根龄的根系吸水能力存在差异。也有研究表明,在距根尖 100 mm 以外的老根区有大量水分吸收,中间根区和老根区吸收水分较幼根区增加 60% 和 87%,说明同一根系不同部位根系吸水能力有明显差异。根毛多的植株根表皮的吸收面积较大,输导组织发达,增加亚表层土壤水分吸收。Passioura (1983) 研究发现小麦根系至少应为 1 cm 时才能吸收 1 cm³ 土中的有效水分,而在表土层中小麦的根长密度为 3~5 cm/cm³,大于其需要值,但若在此基础上减小小麦根长明显影响根系对养分的吸收。邵明安等研究发现整个根系吸水速率与有效根密度(吸水根系的根长密度)成正比。另外,比根长和比表面积高的植物呼吸作用强,生理代谢旺盛,植物能高效的吸收利用水分和养分。综上所述,根系导水率、根系构型和形态特征共同影响了根系的吸水能力。

1.1.3 水分供应对根系生长和吸收功能的影响

1.1.3.1 水分对根系生长的影响

截至目前,关于水分供应对根系生长的影响研究很多。水分胁迫时,根系会改变自身形态结构和构型,根系活力下降,干物质积累也会发生相应的变化,最终影响地上部“光系统”的建成和产量的形成。在一定的土壤水分范围内,根系生长与土壤水分状况之间有正相关关系。土壤水分不足或过量都会改变玉米根系数量及分布,使根系生长异常或抑制根系的生长,从而影响到冠层生长发育和籽粒产量。土壤含水量下降时,根系生长加快,地上部生长明显减慢,使根冠比增大,此时根系的绝对量并不增加,只是根系长度增加量下移,而根系总长和总量减小。水分胁迫对根系生长的影响不都是负效应。不同生境下植物的根系产生一系列的适应性机制,表现在根系上的明显特征是其生长和代谢呈现出“补偿效应”。这种补偿效应的表现形式主要有根系长度、直径、数量和根长密度等方面。研究发现,持续的干旱抑制主根的伸长、生长,但同时促进了侧根的伸长、生长,进而使得根系总长度增加,影响程度随胁迫程度加剧而增大,水分条件相同时,主根生长的抑制程度随生长年限的增加而减弱,对侧根生长的促进作用增强。张喜英(1999)认为,根系为提高土壤水分的供应能力会增加在土壤中所占的体积和根长密度,且土壤水分减少会促进根系纵深生长,增加根系表面积和直径 ≥ 1 mm 的侧根数目,主根变细、生物量下降,变化幅度也随生长年限的增长而减弱。有研究表明,前期水分胁迫受抑制的根系,恢复供水时其生长和吸收均表现出明显的补偿效应。郝树荣等(2007)认为,干旱胁迫诱导根系变长,胁

胁迫重根系越长,复水后根长远大于对照;同时,干旱胁迫加剧了对根重的影响,胁迫越重抑制作用越强,复水使得根重大大增加。刘庚山等对玉米的调亏试验表明,玉米苗期有较强的耐旱性,水分亏缺虽降低根系干重,但根冠比、平均根长提高。灌溉时间越早,根系发育越大,拔节期水分对根系影响最大;灌水定额相同时,影响根系生长的因素主要为灌水时间和灌水周期。也有研究发现,土壤由湿变干(-7.5~-175 kPa)时,新生根单位根长上的根毛密度和有根毛根长所占总根长的百分数均成倍增加;相反,土壤由干变湿(-175~-7.5 kPa)时,新生根上的根毛生长则显著减小,但两种处理均不影响处理前已有根上的根毛形态。不同灌水次序对根毛发育的影响不同,采用湿—干—湿的方法,根毛生长先增加而后减小;采用干—湿—干的方法,根毛生长先减小而后增大。可见,根系形态的变化是植物对干旱环境的适应策略,但这种适应能力存在限度。

1.1.3.2 水分对根系吸收功能的影响

根系导水率是评价单根或整株根系吸水能力的重要指标,研究发现根系导水率与根系吸收能力存在正相关关系,且受土壤的水分状况的影响。土壤水分含量过高或过低均不利于植物对水分的吸收。过高的土壤水分含量使得土壤通透性较差,土壤呼吸强度降低等。通气状况较差会降低根对水分的吸收,主要表现为根的径向水流阻力增大,根系呼吸强度降低,根区 CO_2 浓度增大, O_2 含量降低;而较高浓度的 CO_2 比缺氧更容易导致根系导水率降低。土壤水分状况良好的条件下,作物单位根系水分吸收能力在灌浆期及以前均比较稳定,仅在收获前有短时间的降低,但植物经受干旱胁迫时,根系导水率明显降低。干旱胁迫条件下根系导水率的降低是植物为避免根系中的水分损失的一种保护机制,此时,土壤中的水势逐渐降低,为抵御干旱的伤害,深土层中根系大量增加,从而使水分从深土层向上传导。同时,水分胁迫也能降低水孔蛋白的活性,加剧木质部空穴和栓塞化程度,减少根的径向水力导度,引起根系水分运输传导能力降低。也有研究发现,在特定的水分胁迫条件下,根系导水率增加。Singh 和 Sale (2000) 研究表明干旱胁迫(土壤水势为-1.5 MPa)后供磷可明显增加根系导水率。Siemens 和 Zwiazek (2004) 发现轻度的水分胁迫明显提高根系导水率2倍多,这可能在于土壤水分胁迫后其水势仍大于根系水势。而且,植物在经受适度干旱后普遍存在着补偿效应。胁迫后复水又可使根系水分传导高于未受胁迫的数值,表现出明显的补偿效应,胁迫程度越高,持续的时间越长,复水后根系吸水功能恢复得越慢。刘晓英和罗远培(2002)研究发现,早期干旱后复水,即使严重的胁迫程

度也不会影响根系吸水能力的恢复,原因可能是,重度水分胁迫后复水新根数量或新根活性的大幅度增加。Green 等(1995)也证实干旱胁迫下已失活的根系在复水后能很快恢复活性,即使失活长达 24 d 的根系,复水之后也有较高的吸水速率。Gregory 等(1978)研究指出根系经受严重干旱胁迫后复水 7 d 后,根系生长虽未增加,但根系吸水能力明显提高。以上研究表明,即使干旱胁迫限制根系吸水,但复水后根系的活性仍可被重新激发,且根系吸水能力的恢复程度与干旱胁迫程度和胁迫时间有关。

1.1.3.3 根系对局部水分供应的响应

部分根区干燥是有效提高水分利用效率的节水灌溉技术,既能提高水分从水源到植物根区土壤的运输转化效率,也可以增加植物本身的水分利用效率,将农业灌溉技术与植物生理生化及分子生物学的研究很好地统一起来,因此研究和应用均较多。土壤水分的时空变异影响根系生长和分布,作物为了维持地上部的生理活性进而调节根系对水分和养分的吸收。土壤水分胁迫较轻时,根系在土壤水分有效区域大量增生,根长密度增加,根系水分吸收能力也明显增大。前期研究表明,局部根区干燥可增加一级和二级侧根的数量、根系长度和干物质,改善 ABA 诱导的根系导水率。当部分根系处于干旱条件时,植物体内会诱导产生干旱信号 ABA,而 ABA 具有调节水通道蛋白活性、增加根系水分传导的功能,水通道蛋白能够可逆地调节植物体水分传导,在不利条件下促进根系的吸水能力。研究表明,局部根区灌溉明显促进灌溉区根系生长和吸收能力,甚至大于对照区和非灌水区,产生补偿效应,但这种效应与处理时间有关,超过 5 d 时,补偿效应消失。许多研究已经证实,与传统灌溉相比,局部根系灌溉的养分吸收速率明显增大,但与非灌溉区根系受的干旱程度有关,中度干旱(土壤重量含水量为 10%)即使持续 10 d 后根系吸收氮素的能力未受影响,当含水量降到 5% 时氮素吸收能力为对照的 20%,而且 5% 土壤重量含水量持续 8 d 后复水 3 d,根系氮素吸收能力可以恢复。

1.1.4 养分供应对根系生长和吸收功能的影响

1.1.4.1 养分对根系生长的影响

土壤养分状况明显影响作物根系生长发育,养分亏缺对植物发育最明显的影响是根冠比的增大。当植物处于养分含量较高的营养液中时,根系变短、变粗且分枝较多;在低浓度的营养液中时,根系细长且很少分枝。养分对根系的影响与

养分的种类和用量有关。大量研究表明,磷亏缺时,根系会发生适应性改变,表现在新根增加、根系变细长、侧根与根毛数量和长度均增加、根体积增大以及簇生根发育,也有研究表明,低磷胁迫下,根系生长角度变小,菜豆整体根系变浅,促进根系对表层土壤中磷的吸收,磷高效基因型的作物通过根长和根面积的维持来吸收土壤中的磷素,其根毛数、根长、侧根数量、根密度均比磷低效基因型作物大。周文君(2005)也证实,主根长度与磷浓度成反比,在低磷环境下,主根长度增大。当磷的浓度大于 $100 \mu\text{mol/L}$ 时,根毛少且短,当磷的浓度小于 $<100 \mu\text{mol/L}$ 时,根毛长且密。López-Bucio 等则研究发现,磷供应水平为 $1 \mu\text{M}$ 时对主根生长和根毛的增加无明显影响,侧根的数量比 1mM 磷供应水平下多 5 倍。研究发现,植物生长素和乙烯对侧根数量和长度的增加起重要作用, $1 \mu\text{M}$ 供磷水平下,植物生长素抑制主根的生长,但促进侧根密度的增加。低氮条件下,植物地上部生长受到抑制,更多的碳水化合物分配给根系,进而促进根系生长,根冠比明显增加,总根长、根轴长增加,而侧根数目减少。也有研究表明,氮素亏缺对根系长度和干物重的增加(胁迫时间为 11 d)与氮素持续时间有关。氮素用量过高时,抑制根系长度增加,降低作物对深层土壤中养分和水分的吸收利用,甚至使根系完全停止生长。因此,养分种类、养分供应水平、供应时间等都是影响作物根系生长发育的因素,都是养分调控中需考虑的范围。

1.1.4.2 养分对根系吸收功能的影响

植物的水分、养分状况在一定的程度上受土壤氮素水平的影响,土壤中养分的充足供应是保证植物能够正常生长发育的前提,养分亏缺常常会导致植物的许多代谢和生理过程发生改变,其中较为显著的是对植物水分、养分关系的影响。养分亏缺可以降低植物根系的导水率,质膜导水率比充足供应养分条件下减小 60%,玉米单根的径向和轴向导度明显下降。增施氮肥可以显著增加玉米根系的导水能力。当氮素供应过多时,对根系可能表现为负效应,抑制作物对水分的吸收,造成玉米减产。缺氮的根系在供应 NO_3^- 和 NH_4^+ 后,根系导水率快速增加,而供应 NO_3^- 的根系水分吸收速率比供应 NH_4^+ 增加 104%,而供应 NH_4^+ 后的总水分消耗大大降低,氮形态对根系吸水很可能与膜的渗透性有关。也有研究表明,氮形态在短时间内(2 d)不会影响根系水分吸收速率,这可能与作物生长阶段、品种以及氮素供应水平有关。在氮素浓度低(0.2mM)的营养液中的根系供应氮素后根系导水阻力明显降低,但生长在氮素浓度高的营养液中的根系继续增加氮素供应对根系导水阻力无明显影响。

有研究发现,根系导水率不仅对氮亏缺敏感,对磷和硫亏缺也非常敏感,磷亏缺导致叶片生长受到限制,气孔导度降低,根系导水率减小,但并未影响叶水势,磷亏缺比磷充足供应导水率减少85%,当温度大于30℃时,磷对根系导水率的影响减弱,硫亏缺4d根系导水率仅为对照的20%。钾对根系导水率影响的报道则很少。因此,明确养分对植物导水率的影响,有利于提高植物根系对水分资源的利用效率。根系养分吸收能力通常用根系吸收动力来表示,即单位根系的养分吸收速率。研究表明,根系在高浓度营养液中的养分吸收速率比在低浓度营养液中高80%,且在3d内即达到最大吸收。也有研究表明,氮素亏缺(NO_3^- 浓度为500~1000 μM)时,氮素吸收速率增加,在高的氮素供应水平下,氮素吸收能力明显降低。而且,Garnett等(2013)研究发现,氮素胁迫程度对根系氮素吸收为正效应,低氮处理根系氮素吸收速率增大。Fernandes等(2014)对磷胁迫下根系磷素吸收速率的研究也有类似发现,即与充足的磷供应相比,磷胁迫处理降低根系表面积,占对照的60%,但根系磷素吸收速率增大86%。可见,根系表现出一系列生理可塑性以应对土壤养分状况变化对其造成的影响。

1.1.4.3 根系对养分非均匀供应的响应

土壤养分在自然系统中存在空间上的复杂性和变异性,并随时间而变化,造成土壤养分非均匀分布的原因,包括黏土矿物和腐殖质对养分离子的吸附与排斥、植物根际微生物的存在、肥料的施用方式、植物秸秆腐烂、动物排泄物以及土壤水分运动。养分非均匀分布对植物影响的试验研究起始于20世纪初。20世纪70年代,Drew等研究 NO_3^- 、 NH_4^+ 、 PO_4^{3-} 、 K^+ 局部供应对根系生长的影响,发现养分供应区根系大量增殖而胁迫区根系生长受到抑制,表现出根系对养分非均匀分布的补偿效应。自此,关于植物对养分非均匀供应响应的研究越来越受到重视,主要包括以下方面:处于养分非均匀分布的植物其根系生长发育、吸收功能、植物养分含量、根冠分配以及整个植株生长的适应性变化。

养分(硝态氮、铵态氮、磷)局部供应下根系在养分供应区大量增生,且初生根上一级和二级侧根明显增多,侧根密度和长度明显高于养分缺乏区域,弥补养分亏缺区对根系生长的抑制作用,这可能是由于养分供应区根系吸收速率明显增大,或是侧根生长速率较对对照明显增加,有较大的根系吸收面积,便于根系可以探索更多的土壤空间。Hodge(2004)指出在养分供应区,侧根密度的增加比侧根的伸长在根系增生中占有更重要的地位,侧根密度增大更容易对局部养分供应做出反应,关于比根长的研究也受到重视,研究发现比根长大的根系增生速