

旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究

梁爱华^{1,2}, 马富裕¹, 梁宗锁², 慕自新²

(1 石河子大学 新疆绿洲生态农业重点实验室, 新疆 石河子 832003;

2 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】揭示干湿交替环境下植物或栽培作物发生补偿效应的生理学机制, 为现代生物学节水的实践研究以及植物抗旱机制的理论研究提供理论依据。【方法】在琼脂-聚乙二醇(Agar-PEG)培养介质中, 从根系结构变化、C、N代谢、渗透调节以及活性氧防御系统的优化等方面, 对旱后复水诱导玉米根系功能发生补偿效应的生理学机制进行初探。【结果】干旱胁迫下玉米根系活力明显减弱, 而复水后, 随着复水时间的推移, 诱发出大量的新侧根和根毛, 代谢功能增强, 补偿或部分补偿了干旱胁迫造成的危害。可溶性糖在体内进行了重新分配, 运往根系的可溶性糖显著增多。除 Gly 和 Ala 含量在干湿交替处理和干旱胁迫处理中无差异外, 复水处理的其他游离氨基酸及其总量均介于一直胁迫和一直湿润处理之间, 而且两两间的差异达显著水平。复水处理在维持根系较低的 O_2^- 和 H_2O_2 含量的同时, 提高了 SOD 和 CAT 的活性, 减小了膜脂过氧化危害和离子泄露, 具有预警作用。【结论】旱后复水玉米光合产物向根系的重新分配、Pro 和其他游离氨基酸含量的增加、活性氧清除和防御系统的优化、以及新生侧根和根毛的形成, 可能正是干湿交替水环境下玉米根系功能产生补偿效应的生理学基础。

【关键词】玉米; 干湿交替; 新生细根; 相溶性溶质; 补偿效应

【中图分类号】Q948.112⁺.3

【文献标识码】A

【文章编号】1671-9387(2008)04-0058-07

Studies on the physiological mechanism of functional compensation effect in maize root system induced by re-watering after draught stress

LIANG Ai-hua^{1,2}, MA Fu-yu¹, LIANG Zong-suo², MU Zi-xin²

(1 Key Laboratory of Oasis Ecology Agriculture of Xinjiang Bingtuan,

Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2 College of Life

Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract:【Objective】It has a great practical and theoretical meaning to explore the compensation mechanism resulted from dry-wet alteration water conditions. 【Method】Under Agar-PEG conditions, the compensation mechanism of maize root function at root system architecture, C and N metabolism and enzyme defense system were studied. 【Result】The results showed that the active root genesis was induced gradually. Under water-stress conditions the root activity reduced. After re-watering, a great deal of new lateral roots and root hairs were induced, the root activity recovered gradually, and compensated or partially compensated the adverse effect induced by water stress. Furthermore, the soluble carbohydrate was rear-

* [收稿日期] 2007-04-17

[基金项目] 国家高技术研究计划项目(2006AA100218); 教育部新世纪优秀人才项目; 西北农林科技大学专项基金项目

[作者简介] 梁爱华(1978—), 女, 新疆石河子人, 博士, 主要从事植物抗旱生理生态研究。E-mail: aiai_1025@163.com

[通讯作者] 马富裕(1967—), 男, 甘肃环县人, 教授, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: mafuyu403@163.com

ranged; the percent in root system was obviously higher than that in both water-stress treatment and control. Except for Gly and Ala, the contents of other single amino acid as well as total amino acids in dry-wet alteration treatment were between water-stress treatment and control. It also illustrated that the dry-wet alteration treatment increased both SOD and CAT activity while maintaining a lower O_2^- and H_2O_2 content. 【Conclusion】 It is concluded that the soluble carbohydrate rearrange ment in root, the increase of Pro-line and other free amino acids content, new lateral root and root fair initiation, and enzyme defense system optimization may be the mechanism for compensation effect under dry-wet alteration treatment.

Key words: maize; re-watering; active root; compatible solute; compensative effect

降雨不足或降雨不均干旱半干旱地区的普遍特征,其结果是造成土壤的干湿交替。在此生境下植物在长期进化过程中产生了一系列的适应性机制,补偿或部分补偿了水分逆境对植物代谢功能以至生长发育造成的不利影响,维持了物种的繁衍和生产力的相对稳定,此即植物抗旱性的“补偿效应”^[1-2]。

由于变水环境的普遍性,即旱地农业中的雨季和非雨季间、补充灌溉前后、灌溉农业中的灌水前后,因此研究干湿交替环境下植物或栽培作物发生补偿效应的生理学机制,对现代生物学节水的实践研究以及植物抗旱机制的理论研究均具有重要指导意义。从生产实践(蹲苗)到严密的科学试验(控制水分供应,人为造成干湿交替)均证明了补偿效应的存在,涉及到代谢功能、生长发育和农艺性状等方面^[3-8]。近年来,各种节水灌溉技术(如调亏灌溉、分根交替灌溉)也正是利用了植物响应变水环境的这种特征,实现了节水和高产的双重目标^[9]。虽然有研究者从学科领域对“补偿效应”概念作了阐明,如Turner^[10]认为,干旱缺水不总是降低产量,一定时期的有限水分亏缺可能对增产和节水都有利;Shan^[1]认为,干旱缺水对作物的影响有一个从“适应”到“伤害”的过程,不超过适应范围的缺水,往往在复水后可产生生理上和产量形成上的“补偿效应”,在节约大量用水的同时,可获得较高产量。

有关补偿效应发生的机理或者植物旱后复水生理修复机制的研究,在植物抗旱机制研究领域还很薄弱,因此现代节水农业还远远未达到真正的“生物化”(依据作物的生命活动规律,即生物学节水)和“精准化”。由于陆生植物根系感知土壤水分变化的第一性,决定了首先研究根系响应土壤干湿交替变化并产生功能补偿效应的迫切性。由根系到其他器官,再到整个植物体有望彻底揭示补偿效应的生理学机制。本研究在琼脂-聚乙二醇(Agar-PEG)培养基中,从根系结构的变化、C、N代谢、渗透调节以

及活性氧防御系统的优化等方面,对旱后复水诱导玉米根系功能发生补偿效应的生理学机制进行了初探,以期对生物学节水提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试品种

选用黄土高原主栽玉米品种杂交种户单4号作为研究材料,种子由陕西杨凌西北农林科技大学玉米研究所提供。

1.2 培养方法

用琼脂-聚乙二醇(Agar-PEG)培养法,参考Verslues等^[11]的方法并略作修改。取配制好的MS培养液,以4.2 g/L的量加入MES,以避免加入PEG后对溶液pH值产生影响。再用1 mol/L HCl或NaOH溶液调pH值至5.7。之后,将此溶液分为体积相等的两份,一份用来制作固体琼脂培养基,另一份用来配制上层的PEG混合液。在用来制作固体琼脂培养基的MS培养液中,琼脂粉加入量为15 g/L,在电炉上加热使之完全溶解,溶解后的液体琼脂培养基分装入200 mL烧杯中,每瓶分装体积均为60~70 mL。这些烧杯与用来配制PEG混合液的MS培养液共同放入高压灭菌锅内灭菌20 min左右。凉置灭菌后的琼脂培养基使之完全凝固。灭菌后的MS培养液趁热加入250 g/L的固体PEG8000制成水势 -0.5 MPa的上层溶液。将已经充分溶解混匀的PEG混合液平缓地倒在凝固后的琼脂板上(琼脂培养基与加入PEG上层溶液的体积比为2:3),静置过夜12~15 h,使PEG充分渗入琼脂板中,达到完全平衡。在使用前,小心倒去未渗入培养基的上层溶液(当使用尼龙网作为种子的支撑物时,可保留1/3的上层溶液以便于尼龙网展平于琼脂板上)。用体积分数70%酒精浸泡玉米种子2 min,再用1 g/L $HgCl_2$ 溶液浸泡消毒10 min,最后用无菌水冲洗3~4次,28℃恒温下无菌水中浸泡24 h(通气),最后用消毒过的镊子将种子置于

尼龙网上,并保证其与琼脂板充分接触。上述操作均应保证培养基及溶液不被污染。烧杯放置在无菌培养间的人工气候室中,人工气候室及无菌培养间随时用高锰酸钾-甲醛熏蒸法灭菌。人工气候室中培养条件为:种子萌发前保持 28 ℃ 恒温,萌发后(大约 3 d)光暗周期 14 h/10 h,昼夜温度 28 ℃/18 ℃,昼夜相对湿度 70%/60%,光照强度 5 级。

1.3 试验设计

试验设 3 个处理:① PEG 胁迫处理,一直在 -0.5 MPa PEG 培养基中培养;② 对照,一直在 MS 培养基中培养;③ 复水处理,将玉米在 MS 培养基中培养到二叶一心→移入 -0.5 MPa PEG 培养基中培养 48 h→再转入 MS 培养基中,继续培养 72 h。每烧杯留苗 4~5 株,每处理 5 个重复,培养过程中及测定时均剔除被污染的植株。在不同时间重复试验 3 次。

1.4 根系指标的测定

1.4.1 根毛的电子显微观察 取主根根尖向上 3 cm 处根毛区的一段 0.5 cm 根,放电镜固定液中保存。将保存在固定液中的根小心地在 0.1 mL/L 磷酸缓冲液中漂洗,共重复 3 次。然后在梯度酒精中逐步脱水(体积分数 30% 酒精 10 min、体积分数 50% 酒精 10 min、体积分数 60% 酒精 10 min、体积分数 70% 酒精 10 min、体积分数 80% 酒精 10 min、体积分数 90% 酒精 10 min、体积分数 100% 酒精 20 min(2 次))。脱水后在醋酸异戊酯中过度 2×30 min,液化 CO₂ HCP-2 临界点干燥后用 IB25 离子溅射仪镀金属膜(铂金),最后在日立 S-450 扫描电镜观察、照相。随机选取 6 个视野,记数每个视野下根毛数,6 个视野下根毛数的平均值即为根毛密度。

手工计数侧根数。

1.4.2 根系吸收面积、可溶性糖及丙二醛含量的测定 根系吸收面积用甲烯蓝染色法测定,可溶性糖含量用蒽酮比色法测定,丙二醛含量用硫代巴比妥酸(TBA)显色法测定^[12]。

1.4.3 游离氨基酸含量的测定 称取 1.0 g(鲜重)玉米根系置于研钵中,加入 10 mL 体积分数 80% 酒精研磨,提取 30 min 后过滤,将滤液于 80 ℃ 水浴蒸干,用 pH 2.2 的柠檬酸缓冲液溶解,高速离心后取上清液,于 Beckman121MB 型氨基酸自动分析仪上测定游离氨基酸含量。每样品重复 3 次,计算时根据根系含水量换算成干重。

1.4.4 活性氧含量及抗氧化酶活性的测定 (1)

SOD(EC1.1.5.1.1)活性的测定。参照 Jiang 等^[13]的方法并略作修改。3 mL 反应液中含磷酸缓冲液 50 mmol/L(pH 7.8),甲硫氨酸 13 mmol/L,氯化硝基四氮唑蓝(NBT)75 mmol/L,核黄素 16.7 mmol/L,EDTA 0.1 mol/L 和 100 mL 酶提取液。以抑制 NBT 光氧化还原反应 50 % 酶量为 1 个酶活单位,用 U/(g·h)表示酶活性。

(2) CAT(EC1.11.1.6)活性的测定。参照 Jiang 等^[13]的方法并略作修改。用紫外吸收法。H₂O₂ 在 240 nm 波长下有强吸收,过氧化氢酶能分解过氧化氢,使反应溶液吸光度(A₂₄₀)随反应时间而降低。根据测量的吸光率的变化速度,计算出 CAT 的活性。以每分钟减少 0.1 个 A₂₄₀ 值所需的酶量为一个酶活力单位。

(3) O₂⁻ 和 H₂O₂ 含量的测定。O₂⁻ 含量的测定按照王爱国等^[14]的方法进行;H₂O₂ 含量的测定按照文献[12]的方法进行。

1.4.5 根系离子泄露的测定 按照 Aroca 等^[15]的方法并略作修改。每处理取 6 个根,用去离子水冲洗干净后放入盛有去离子水(10~20 mL,具体用量视根系大小而定)的大试管中室温下浸泡 3 h,拿出根系,测定外界溶液的电导值(C₁)。然后再将根系放入原溶液中,将试管放入 100 ℃ 水浴锅中煮沸 10 min,室温下冷却 2~3 h 后测定外界溶液的电导值(C₂)。去离子水的电导值计为 C₀,根系离子泄露(EL)按下式计算:EL/%=(C₁-C₀)/(C₂-C₀)×100%。

1.5 数据处理

采用 SPSS 12.0 统计分析软件对试验数据进行相关分析,并采用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理条件下根系形态结构及代谢活性的变化

由表 1 可见,与正常供水(对照)相比,干旱胁迫(PEG 胁迫)使细根(侧根和根毛)数目、根系生物量(根系面积)和根系代谢活性(活跃吸收面积)均显著降低,而复水处理的根系总吸收面积虽然也减小,但由于大量侧根和根毛(图 1)的诱发,表现在活性吸收面积绝对值与对照相比差异不显著,因此使其活性吸收面积百分比显著增加(表 1)。可见,复水处理明显改变了根系的功能效率,即根系总量减小,但活性根比例增加,代谢活性增强。

表 1 不同水分处理条件下玉米根系形态结构及代谢活性的变化($n=6$)

Table 1 Changes of maize roots architecture and metabolism under three different water treatments($n=6$)

处理 Water treatment	侧根数 No. lateral root	根毛密度 Root hair density	根系活性吸收 面积/ m^2 Active root area	根系总吸收 面积/ m^2 Total root area	活性吸收面积百分比/% The percentage of active root area
对照 CK	95±5 b	50±4 b	0.266±0.050 a	0.602±0.240 a	44b
PEG 胁迫 Water stress	74±5 c	25±4 c	0.146±0.100 b	0.358±0.150 c	40 b
复水 Re-watering	130±20 a	101±11 a	0.255±0.150 a	0.478±0.100 b	54 a

注: 同列数据后标相同字母者表示差异不显著($P>0.05$), 标不同字母者表示差异显著($P<0.05$)。下表同。
Note: Values within a column followed by the same letter are not significantly different at $P<0.05$ according to LSD's Multiple tests. The same below.

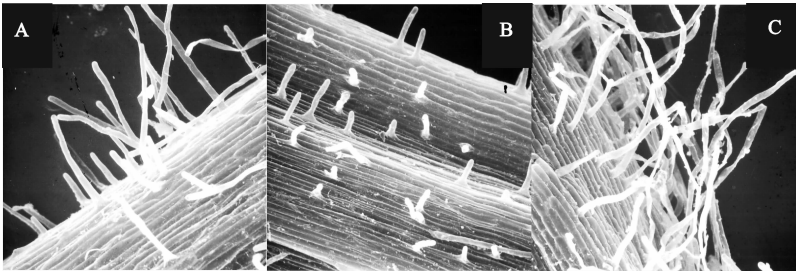


图 1 不同水分处理条件下玉米主根上根毛的显微观察($\times 200$)
A. 对照; B. PEG 胁迫; C. 复水

Fig. 1 Changes of root hair development in maize primary roots under three different water treatments($\times 200$)
A. Control; B. PEG stress; C. Re-watering

2.2 不同水分处理条件下植株可溶性糖含量的变化

由表 2 可以看出, 与对照相比, 干旱胁迫使玉米幼苗叶片和根系中可溶性糖含量均显著降低, 复水 72 h 后根系中可溶性糖含量恢复到对照水平, 而叶

片中的恢复相对滞后, 表现在根系中可溶性糖所占百分比明显升高。说明在干旱胁迫下, 玉米植株的可溶性糖在地上和地下部的分配模式发生了变化, 运往根系的可溶性糖相对增加。

表 2 不同水分处理条件下玉米植株可溶性糖含量的变化($\bar{x}\pm SD, n=6$)

Table 2 Changes of soluble sugar content in maize roots under three different water treatments($\bar{x}\pm SD, n=6$)

处理 Water treatment	叶片/ $(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$ Leaves	根系/ $(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$ Root system	总量/ $(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$ Total	根系中所占百分比/% The percentage of sugar in root
对照 CK	7.60±1.0 a	4.20±0.6 a	11.80±1.6 a	35.6 b
PEG 胁迫 Water stress	3.50±0.5 c	2.60±0.3 b	6.10±0.8 c	42.6 a
复水 Re-watering	5.20±0.7 b	4.10±0.5 a	9.30±1.2 b	44.1 a

2.3 不同水分处理条件下根系中游离氨基酸的变化

图 2 表明, 与正常供水相比, 干旱胁迫使单个游离氨基酸及游离氨基酸总量均显著增加, 复水 72 h

后, 除甘氨酸(Gly)和丙氨酸(Ala)含量维持变化不大外, 其他游离氨基酸及其总量减少, 但仍然显著高于对照, 即介于持续湿润(对照)和持续干旱处理之间, 且两两间的差异达到显著水平。

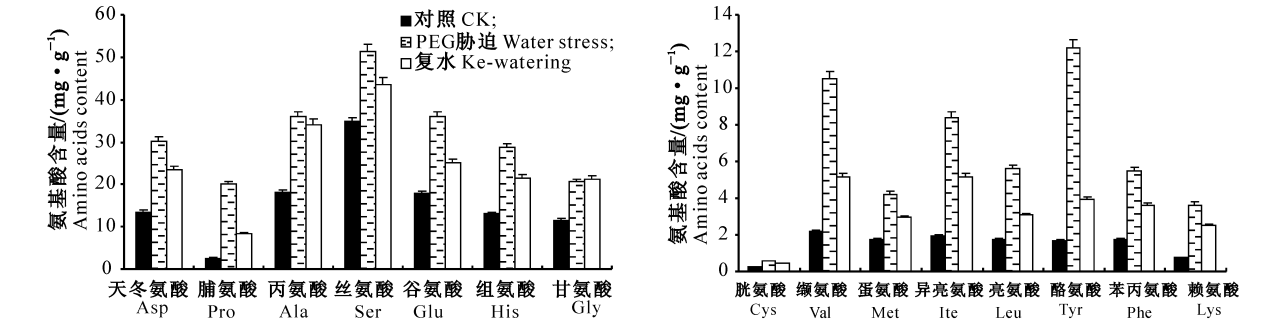


图 2 不同水分处理条件下玉米根系中游离氨基酸含量的变化

Fig. 2 Changes of free amino acid in maize roots under three different water treatments

根据玉米根系中各个游离氨基酸含量的不同,可将其归为以下 3 类。① 高含量氨基酸:Asp、Ala、Ser、Glu、His、Gly(>10 mg/g)。② 低含量氨基酸:Cys、Met、Ile、Leu、Phe、Lys(<10 mg/g)。③ 低-高-低氨基酸,即正常水分条件下含量<10 mg/g,而干旱胁迫后含量急剧增加,成为高含量氨基酸,复水后又急剧降低。如 Pro、Tyr 和 Val,正常水分条件下其含量分别为 2.65,1.7 和 2.18 mg/g,而-0.5 MPa PEG 溶液渗透胁迫下为 20.02, 12.18 和 10.5 mg/g,分别增加了 7.6, 7.2 和 4.8 倍,平均增加 5 倍以上。关于 Pro 代谢与玉米植物对干旱胁迫的响应已有大量报道^[16],而 Tyr 和 Val 的作用,即对水

分状况的急剧反应在其他作物和研究中还未见报道,有待进一步深入研究。

2.4 不同水分处理条件下根系活性氧及酶促防御系统的变化

SOD、CAT 是植物清除 O₂⁻ 和 H₂O₂ 的重要酶类。由图 3 可知,-0.5 MPa 的 PEG 溶液渗透胁迫使活性氧 O₂⁻ 和 H₂O₂ 含量均增加,相应的使保护酶 SOD 和 CAT 活性升高,由于持续的水分胁迫或水分胁迫未及时解除,所以保护酶活性的升高并未使活性氧含量降低。而复水处理在维持较高 SOD 和 CAT 活性的同时,保持了较低水平的 O₂⁻ 和 H₂O₂,表现出明显的预警作用。

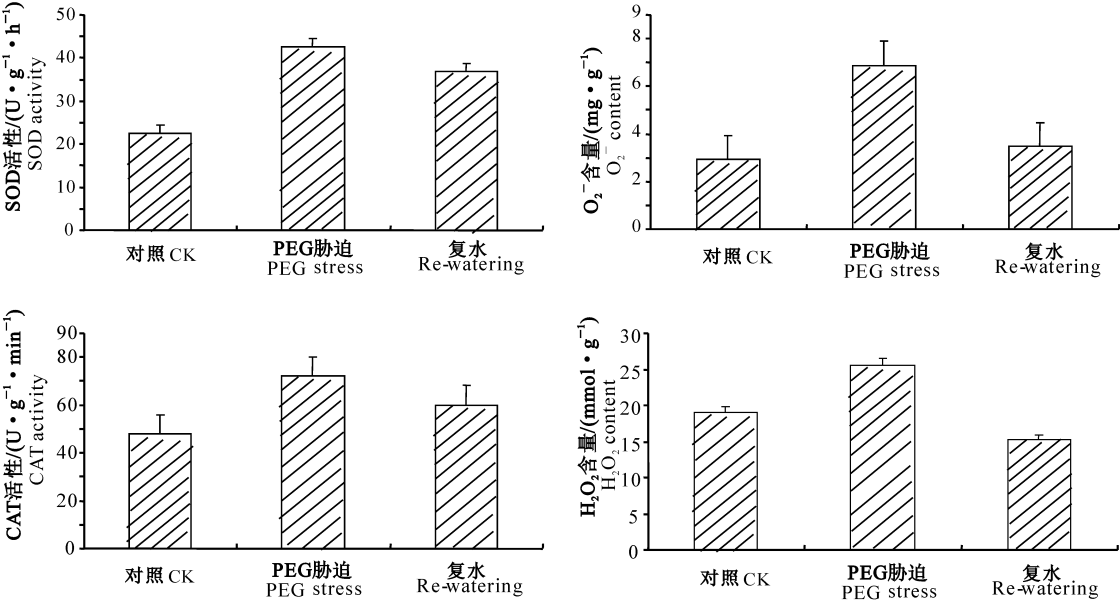


图 3 不同水分处理条件下玉米根系中保护酶活性及活性氧含量的变化

Fig. 3 The activity of antioxidant enzymes and content of reactive oxygen species in maize roots under three water treatments

2.5 不同水分处理条件下根系离子泄漏和丙二醛含量的变化

由图 4 可以看出,与 PEG 持续胁迫相比,复水处理使玉米根系离子泄漏和膜脂过氧化产物丙二醛含量显著降低,甚至低于正常水分处理的对照。这

可能是由于经过了干旱阶段的适应,使可溶性糖、Pro 和其他游离氨基酸含量增加,保护酶活性增强,因此复水后膜稳定性得到增强所致,即膜稳定性得到优化。

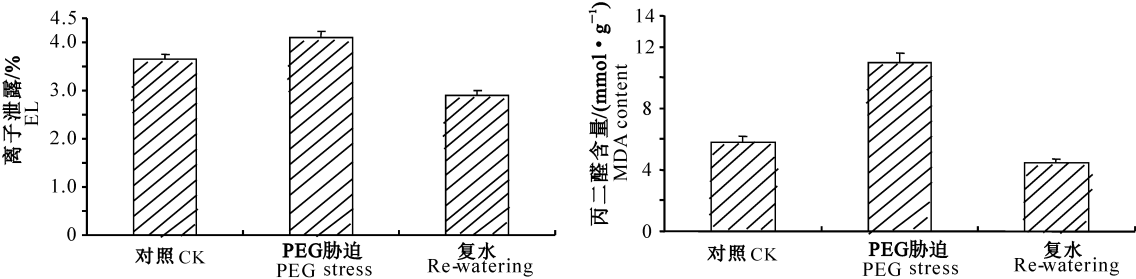


图 4 不同水分处理条件下玉米根系离子泄漏和丙二醛含量的变化

Fig. 4 The MDA content and electrolyte leakage(EL) and MDA content in maize roots under three water treatments

3 结论与讨论

形态适应是植物在器官乃至整体水平响应逆境的重要机制之一^[17]。根系中的细根在抗旱和复水过程中起着重要作用,如在 *Brassicaceae* 属植物中,当遇到干旱时,植物发育出具有基部中空、木质部早熟和分生组织非激活的短根(长度 <2 mm),这些根系能够抗旱;当重新复水后,这些小根很快发育出大量的根毛,且恢复延伸生长。在另一些植物品种中,干旱诱导细根原基的发育是对母根根冠分生组织死亡或灭绝的响应,而这种细根原基也是抗旱的,且复水后能够很快发育成细根,后者恢复了对水分和营养的重新吸收^[18]。本研究发现,农作物玉米的细根也具有在干旱胁迫下停止生长、衰老甚至脱落,而恢复供水后又诱发出大量新细根的特性。可见,与相对恒定的种子根相比,细根(侧根和根毛)的消长对多变水环境的响应具有普遍意义。

渗透调节是植物在细胞水平对水分胁迫的响应,即在低水势下通过主动的溶质积累,从而降低渗透势来维持膨压的相对恒定。可溶性糖是常见的 C 代谢类渗透调节物质,除作为相溶性溶质参与渗透调节作用外,脱水胁迫下可溶性糖的积累还有两方面意义:一是代替水分子与蛋白质和脂类相互作用,维持生物大分子结构的完整,从而使膜和酶的功能得以度过干旱状态;二是可溶性糖形成玻璃状,即一种非晶体状的固态,将分子运动高度限制在这种状态中,进一步稳定细胞结构。而复水后,根系仍维持高的可溶性糖浓度似乎是一种生存策略,以避免根系早熟和再次脱水伤害(因为高浓度的糖类可以对干旱胁迫作出快速响应)^[19-21]。最近研究又发现,可溶性糖尤其是其中的蔗糖、葡萄糖和果糖对维持逆境下植物体活性氧的平衡具有重要意义^[22-23]。本研究发现,变水环境下可溶性糖在叶片和根系的分配比例较其绝对值对植物的响应可能更重要,复水后根系中可溶性糖相对比例的增加,为新生细根的发生提供了物质保障。

氨基酸是 N 代谢相关渗透调节物质。干旱胁迫后游离氨基酸的增加除了作为相溶性溶质参与渗透调节,维持膨压之外,还与保持生物大分子和细胞结构的稳定有关,此外作为碳源和氮源以便水分恢复后重新利用^[20-21]。Ala、Pro 和 Asp 一起是构成干旱响应蛋白——水孔蛋白的基序 Asp-Pro-Ala (NPA)。已有研究认为,水孔蛋白在植物复水响应过程中发挥着重要作用^[24]。本研究从氨基酸构成

上进一步对此结论提供了证明,如 Gly 和 Ala 在水分胁迫后含量显著增加,复水后仍维持很高水平。Gly 是构成甘氨酸甜菜碱的主要成分,水分胁迫下含量急剧增加,复水后几乎维持不变,即使复水后甜菜碱含量仍维持在高水平,优化了植物的抗旱抗逆性。与可溶性糖一样,复水后玉米根系仍维持较高的游离氨基酸含量,这可能是玉米植株为适应干旱环境而做出的补救措施,有利于根系免受再次干旱胁迫的伤害,同时还保证了复水后植株生长和代谢的快速恢复。

氧化胁迫是普遍伴随着其他非生物逆境的级联胁迫。根据活性氧伤害学说^[25],当逆境胁迫程度超过植物所忍耐的阈值时,细胞内活性氧产生与清除平衡失调,从而使膜脂发生过氧化作用,形成 MDA,膜结构的完整性破坏,离子泄露增加,使植物受到伤害。 O_2^- 是活性氧的主要成员,既可以直接启动膜脂过氧化,又可以与 H_2O_2 通过 Haber-Weiss 反应生成化学性质更加活泼、伤害更大的 $OH^\cdot$,加剧膜系统的破坏。生物通过酶促和非酶促两类系统来清除活性氧,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)是两种重要的活性氧清除酶类,其含量及活性的消长与植物对各种生物及非生物逆境引起的氧化胁迫响应具有显著相关性。植物主动(actively)生成 ROS 作为信号分子调控诸如程序化细胞死亡、非生物逆境响应以及病原防御等过程。如本研究发现,与对照相比,干旱胁迫使玉米根系中活性氧 O_2^- 和 H_2O_2 积累增加,诱导抗氧化酶 SOD 和 CAT 活性提高。而复水后,尽管活性氧含量降低,但抗氧化酶活性仍维持在较高水平,优化了植物的抗逆性。

总之,当玉米植株经历不超过植物忍耐阈值的干旱胁迫复水后,其根系从形态适应、渗透调节、碳氮代谢、酶促防御等方面得到了优化,补偿了干旱逆境对植物的伤害。

[参考文献]

- [1] Shan L. Developmental tendency of dry land farming technologies [J]. Agricultural Sciences in China, 2002, 1: 934-944.
- [2] 山 仑,邓西平,苏 佩,等. 挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节[J]. 中国农业科技导报, 2000, 2 (2): 66-70.
Shan L, Deng X P, Su P, et al. Exploitation of crop draught resistance and water——saving potential-adaptability of the crops to the low and variable water conditions [J]. Review of China Agricultural Science and Technology, 2000, 2(2): 66-70.

(in Chinese)

[3] North G B,Nobel P S. Change in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (*Agavaceae*) [J]. Amer J Bot,1991,78:906-915.

[4] North G B,Nobel P S. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical *Epiphytic* acts as soil moisture varies [J]. A-mer J Bot,1994,81:46-53.

[5] Asseng S,Ritchie J T,Smucker A J M,et al. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat [J]. Plant and Soil,1998,201:265-273.

[6] Lo-Gullo M A,Nardini A,Salleo S. Changes in root hydraulic conductance of *Olea oleaster* seedlings following draught stress and irrigation [J]. New Phytol,1998,140:25-31.

[7] Joslin J D,Wolfe M H,Hanson P J. Effects of altered water re-gimes on forest root systems [J]. New Phytol,2000,147:117-129.

[8] Norwood M,Toldi O,Richter A,et al. Investigation into the a-bility of roots of the poikilohydric plant *Craterostigma plan-tagineum* to survive dehydration stress [J]. J Exp Bot,2003,54:2313-2321.

[9] Kang S Z,Zhang J H. Controlled alternate partial root-zone ir-rigation:its physiological consequences and impact on water use efficiency [J]. J Exp Bot,2004,55:2437-2446.

[10] Turner N C. Further progress in crop water relations [J]. Ad-vances in Agronomy,1997,58:293-338.

[11] Verslues P E,Agarwal M,Katiyar-Agarwal S,et al. Methods and concepts in quantifiying resistance to drought, salt and freezing,abiotic stresses that affect plant water status [J]. Plant J,2006,45:523-539.

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京:高等教育出版社,2006.

Gao J F. Experimental direction of plant physiology [M]. Bei-jing:High Education Press,2006. (in Chinese)

[13] Jiang M Y,Zhang J H. Water stress-induced abscisic acid ac-cumulation triggers the increased generation of reactive oxy-gen species and up-regulates the activities of antioxidant en-zymes in maize leaves [J]. J Exp Bot,2002,53:2401-2410.

[14] 王爱国,罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯,1990,39:55-57.

Wang A G,Luo G H. Quantitative relation between the reac-tion of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants [J]. Plant Physiology Communications,1990,39:55-57. (in Chinese)

[15] Aroca R,Amodeo G,Fernandez-Illescas S,et al. The role of aquaporins and membrane damage in chilling and hydrogen peroxide induced changes in the hydraulic conductance of maize roots [J]. Plant Physiol,2005,137:341-353.

[16] Raymond M J,Smirnoff N. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential [J]. Annals of Bota-ny,2002,89:813-823.

[17] Potters G,Pasternak T P,Guisez Y,et al. Stress-induced mor-phogenic responses:growing out of trouble [J]. Trends Plant Sci,2007,12:98-105.

[18] McCully M E. Roots in soil:unearthing the complexities of roots and their rhizospheres [J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol,1999,50:695-718.

[19] Hoekstra F A,Golovina E A,Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance [J]. Trends Plant Sci,2001,6:431-438.

[20] Chaves M M,Maroco J P,Pereira J S. Understanding plant re-sponses to drought-from genes to the whole plant [J]. Func-tional Plant Biology,2003,30:239-264.

[21] Bruce W B,Edmeades G O,Barker T C. Molecular and physi-ological approaches to maize improvement for draught toler-ance [J]. J Exp Bot,2002,53:13-25.

[22] Gibson S I. Control of plant development and gene expression by sugar signaling [J]. Current Opinion in Plant Biology,2005,8:93-102.

[23] Couee I,Sulmon C,Gouesbet G,et al. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to ox-idative stress in plants [J]. J Exp Bot,2006,57:449-459.

[24] Martre P,Morillon R,Barrieu F,et al. Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit [J]. Plant Physiol,2002,130:2101-2110.

[25] Mittler R. Oxidative stress,antioxidants and stress tolerance [J]. Trends Plant Sci,2002,7:405-410.