

过湿条件下大豆不定根的发生及其生理作用研究

马启林^{1,2}, 雷慰慈³, 山口武视², 中田升², 李阳生¹

(¹武汉大学生命科学学院, 湖北武汉 430072; ²鸟取大学农学部, 日本鸟取 680-8553; ³长江大学农学院, 湖北荆州 434103)

摘要:大豆是实行水旱轮作的重要作物之一,在缺乏良好排水条件的水田中实行水旱轮作时,长期涝渍所致的伤害成为大豆生长不良及产量低的重要原因。通过盆栽和大田试验在大豆生育初期进行过湿处理,调查培土或无培土条件下不定根的发生情况,揭示不定根对伤流速度,氮素的吸收运转等的影响,讨论了不定根与大豆耐湿性的关系。淹水条件下培土对不定根及根瘤的发生产生较大的影响,淹水条件下发生的不定根的量占总根重的43.1%,这些不定根提供了81.4%的伤流速度。不定根的呼吸速度为 $2.61 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$,是初生根的近3倍。淹水导致全叶位叶片的叶色变淡,不定根的发生改变了伤流液中不同形态氮素的组成和全氮含量,可使下位叶的叶色维持较高水平。淹水条件下大豆的冠根比比对照小。不定根取代了受涝渍伤害而失去功能的初生根的作用,积极地进行养分和水的吸收,确保了涝渍逆境下物质生产的顺利进行。

关键词:大豆;涝渍逆境;不定根;氮的同化吸收;伤流速度

Incidence and Physiological Effects of Soybean Adventitious Root under Excessive Soil Water

MA Qi-lin^{1,2}, LEI Wei-ci³, Takeshi YAMAGUCHI², Noboru NAKATA², and LI Yang-sheng¹

(¹College of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China; ²Faculty of Agriculture, Tottori University, Tottori 680-8553, Japan; ³Faculty of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434103, Hubei, China)

Abstract: Excessive soil water is often a serious problem in Jiangnan Plain, which is a major marketable grain production base in Hubei Province, with continuous rainfall and poorly drained upland field which converted from paddy. As an important pioneer crop planted in the upland field converted from paddy, injury of excessive soil water become the main problem of low productivity of soybean. Waterlogged conditions were conducted at the early growth stage of soybean in pilot pot and in field experiments to survey the status of the incidence of adventitious roots under the conditions of ridging or no ridging, and to reveal the effect of adventitious root on xylem bleeding rate, nitrogen uptake and translocation in xylem bleeding sap and moisture resistance. Ridging had a greater influence on the incidence of adventitious root and root nodules than seedling age under the condition of flooding. The volume of adventitious root induced by flooding and ridging accounted for 43.1% of the total root weight, and accounted for 81.4% of bleeding rate. Respiration rate of adventitious root was $2.61 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, which was three times of the primary roots. Flooding treatment brought the SPAD of all the leaves in a plant down significantly, but adventitious root could revise the existent forms of nitrogen and total nitrogen content in xylem bleeding sap, and maintain the color of lower leaf on a higher level. The ratio of shoot to root under the condition of flooding was smaller than that of control. Therefore, as an adaptation character of soybean plants to excessive soil water, adventitious root was induced in a large number and replaced the function of primary root to assure dry matter production, thereby enhancing the flooding resistance of soybean plants.

Key words: Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]; Flooding; Adventitious root; Nitrogen uptake and assimilation; Xylem bleeding rate

湖北省江汉平原的农业各种产业的生产总量约占全省的57%~58%,占全国的5%~12%。同时,

这里也是洪涝灾害频繁的“水袋子”,大片的涝渍地是湖北省农业生产难以实现高产稳产的症结所在。

收稿日期(Received): 2007-08-17; 接受日期(Accepted): 2007-11-20

基金项目: 湖北省重大科技发展计划项目(962P0503)

作者简介: 马启林(1969-),男,博士,主要从事作物生理和作物品质改良研究。E-mail: qilinma@hotmail.com

在这种背景下,中日技术合作《湖北省江汉平原四湖涝渍地综合开发计划》得以实施,进行大规模的农田整备以实现水旱轮作是该计划的重要内容之一。大豆因其与其他作物相比具有一定的耐湿性(但野利秋等,1979; Andreeva et al., 1987),因而是实行水旱轮作的重要作物(島田信二,1985)。事实上,日本的大豆就主要种植在水旱轮作的稻田中,其水旱轮作大豆面积占总种植面积的85%以上(海妻矩彦等,2003),远远大于旱地种植的大豆面积。但是,水旱轮作条件下,部分不具备良好排水条件的水田,由于长期涝渍所致的伤害亦成为大豆生长不良及产量低的重要原因。一般认为,大豆的涝渍伤害是因为氧气供给不足而导致根的呼吸活性的降低,从而减少水和养分的吸收,特别是抑制了氮的吸收,最终导致光合产物的减少而引起的(Sallam and Scott, 1987; 杉本秀树等, 1988; Sorte, 1995)。因此,如何在过湿条件下维持大豆根的生理机能,确保氮素等养分和水分的吸收是减轻涝渍伤害的关键。

大豆增收的常用技术之一是进行培土,一般认为培土不仅可以除草,还有诱导不定根的发生从而增加养分和水分吸收,防止倒伏,增加根瘤的着生等作用。特别是当大豆遇到淹水时,在淹水面附近会发生大量的不定根,据报道这些不定根可以有效地减轻过湿条件所引起的伤害(Nawata et al., 1990; Bacanamwo and Purcell, 1999; 李弘弘等, 2003)。与通气组织一样,淹水时发生的不定根也被看作是植物对涝渍逆境的适应反应之一(Kawase et al., 1981; Visser et al., 1996; Vartapetian and Jackson, 1997; Pires et al., 2002; 李弘弘等, 2003)。然而,对于不定根是如何减轻湿害,维持植物的生体机能以及在植物淹水后恢复生长中所起作用的机理依然不明。

因此,本试验通过对盆栽和大田栽培的大豆进行生育初期的过湿处理,调查了培土及无培土条件下不定根的发生情况,分析了不定根对伤流速度及氮素吸收的影响,探讨了大豆不定根的发生和生理作用及其与耐湿性的关系。

1 材料和方法

1.1 试验设计

供试大豆品种为 Enrei, 于2004年和2005年进行盆栽和大田栽培试验。

盆栽试验:在2004年,于直径25 cm,高40 cm的塑料钵里装入4 kg 黑色壤土,基肥为复合肥料,N、P、

K 三要素以成分量计(NO_2 , P_2O_5 , K_2O)分别各施0.8 g。7月6日,7月18日和7月31日分3期播种,每钵4粒,初生叶展开后选留生育比较均一的个体,间苗为每钵2株。于处理开始前对一部分植株进行培土。培土方法是以个体植株为中心在其周围堆圆锥状(高约10 cm)的土堆。淹水处理则是将盆栽钵分别置于2个木制水槽中(150 cm × 90 cm × 35 cm),调整水槽水位于培土前的盆栽钵地表面以上3 cm处,进行14 d的淹水处理。2005年则在同样的木制水槽中装填同样的黑色壤土,于7月19日以20 × 15 cm的间隔播种,每穴播种3粒。初生叶展开后间苗为每穴1株。8月9日开始淹水处理,适湿管理为早晚充分浇水。设4个处理,分别为无培土适湿管理区(CK),培土适湿管理区(T1),无培土淹水处理区(T2),培土淹水处理区(T3)。分别于8月9日(开始淹水),8月16日(淹水第7天),8月23日(结束淹水)和9月13日(淹水解除后第20天)每处理各选取生育比较一致的6株个体进行取样调查。

大田试验:将水旱轮作第二年的稻田分为两区,分别设为处理区 and 对照区,每区内设3小区,每小区30 m²,作为3次重复。处理区和对照区周围各挖45 cm深的沟。于2004年6月4日以33.3株 m⁻²(20 cm × 15 cm)的密度播种,每穴播种3粒,出苗后选留生育比较均一的个体,间苗为单株。未施用底肥和追肥。在淹水处理之前,对每小区的一半植株进行培土。于播种后24 d起,向处理区的围沟中灌水,水位保持在地表面下5~10 cm,进行18 d过湿处理。对照区利用水泵排水以保持地下水位在40 cm以下。在处理结束选择生育比较均一的6株个体取样调查。

1.2 测定项目和方法

伤流液的采取:每次选取3个盆栽钵或每处理6株个体取样,取样时以锋利的果树修剪刀沿子叶节下的植株茎部切断主茎,按马启林等(2004)的方法采集伤流液。即从大豆茎基部切断主茎后,以脱脂棉覆盖切断茎面,让脱脂棉吸收切断后一小时内的伤流液,测定脱脂棉吸收伤流液前后的重量,以其重量之差作为植株的伤流速度,可以之评价根的活力大小。从采集伤流液的脱脂棉中挤出伤流液,保存于超低温冰柜中直到分析。

叶色,叶面积及叶身氮含量测定:用SPAD-502叶绿素计(Minolta制)测定叶色,以LI-3000型叶面积计测定叶面积。叶身的氮含量通过硫酸-过氧化氢法湿式灰化后以靛酚法测定。

根的呼吸速度测定:挖出采集伤流液后的根系,于水池中边浸泡边用流水仔细地冲洗干净。根的呼吸速度的测定是在除去全部根瘤以后,用红外线二氧化碳分析仪(岛津制作所制 URA-3B 型)进行测定。

不定根调查与干物质测定:不定根的调查是计算长度 0.2 cm 以上的不定根的数目,烘干后称量其干重。洗净的根和地上部分都置于 80℃ 的干燥箱中通风干燥 3 d 后测定其干重。

伤流液中的全氮及酰胺的测定:伤流液中的全氮以碱性过氧化二硫酸钾紫外吸光光度法测定,伤流液中的酰胺(已被作为根瘤的生理活性的指标)按照 Herridge(1982)的方法测定。

2 结果与分析

2.1 培土及淹水条件对不定根的发生及根瘤着生的影响

影响不定根发生及根瘤着生的因素有多种,本试验讨论了培土,苗龄及淹水的影响。其结果见图 1 和表 1。对于播种 20 d 后淹水的幼苗,其不定根的发生因培土的有无而表现极显著的差异(图 1),相对于播种后 20 d 苗,播种 42 d 后淹水的植株其不定根的发生量都极少,培土的有无对不定根发生的影响不显著。

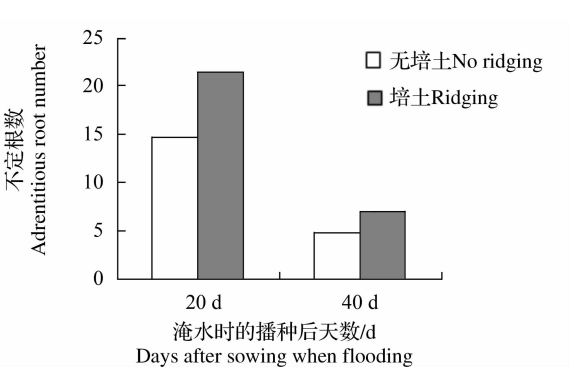


图 1 淹水下苗龄及培土对不定根发生的影响
Fig. 1 Effect of seedling age and ridging on incidence of adventitious root

淹水及培土对不定根数及根瘤着生的影响结果见表 1。在淹水处理 1 周时,淹水和培土对不定根发生的影响已表现出明显的差异。培土适湿区不定根的量 0.020 g,仅占全根重的不到 4%,而培土淹水区的 不定根量占到全根重的 33%。而且,到 2 周的淹水处理结束时,培土淹水区的 不定根量为更占到全根重的 61%。可见,淹水条件比培土对不定根发生的影响要大得多。另外,由于淹水处理阻害了根瘤的着生,淹水 1 周时,总根瘤数在无培土区为每株 25.7 个,在培土区为 31.7 个,都比培土适湿区的 104 个要少得多。随着不定根的发生,在 不定根上着生的根瘤数开始增加,在淹水 2 周后培土区大豆的不定根上着

表 1 培土,适湿或淹水对不定根发生及根瘤着生的影响

Table 1 Effect of ridging,moisture or flooding on the incidence of adventitious root and root nodules

淹水天数 DAF	处理 Treatment	不定根数 ARN	根干重 Root dry weight/g plant ⁻¹		根瘤数 Nodule number per plant	
			全重 TDW	不定根重 ^a ARW	总数 Total	不定根上的根瘤数 ^b NNAR
7	CK	—	0.469	—	75.0	—
	T1	6.0	0.479	0.02(4)	104.0	12.3(12)
	T2	16.3	0.300	0.037(12)	25.7	—
	T3	37.0	0.452	0.147(33)	31.7	5.3(17)
14	CK	—	0.873	—	92.7	—
	T1	10.7	0.899	0.079(9)	131.7	30.3(23)
	T2	27.7	0.605	0.126(21)	47.3	4.3(9)
	T3	43.8	1.014	0.617(61)	117.8	62.5(53)

^a括号内数字为不定根重对全根重的百分率;^b括号内数字为不定根上着生的根瘤占总根瘤数的百分率; CK:无培土适湿区; T1:培土适湿区; T2:无培土淹水区; T3:培土淹水区。

DAF:days after flooding; ARN:adventitious root number per plant; TDW:total dry weight; ARW:adventitious root weight; NNAR:nodule number on adventitious root; ^athe value in brackets means percentage of AR dry weight to total root dry weight; ^bthe value in brackets means percentage of nodule number on AR to total nodule number in brackets; CK:moisture and no ridging; T1:moisture and ridging; T2:flooding and no ridging; T3: flooding and ridging.

生的根瘤数为每株 62.5 个,占着生总根瘤数的一半以上。另一方面,无培土淹水区虽然不定根也有发生,但不定根多发生在靠近地表面处而露出于水中,其上着生的根瘤很少。

2.2 不定根的发生对伤流速度及呼吸速度的影响

不定根对伤流速度及呼吸速度的影响如图 2 所示。淹水条件下发生的不定根的量 0.403 g,占总根重(0.935 g)的 43.1%。如果将不定根切除,伤流

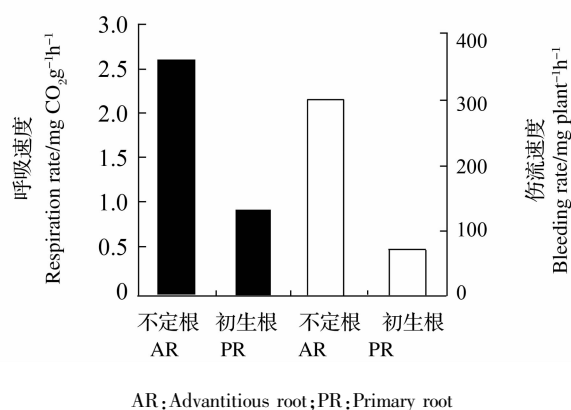


图 2 不定根对伤流速度及呼吸速度的影响

Fig. 2 Effect of AR on bleeding rate and respiration rate

表 2 不定根对伤流液中全氮及酰胺含量的影响

Table 2 Effect of adventitious root on total nitrogen content and Ureide content in bleeding sap

栽培条件 Cultivation	处理 Treatment	伤流速度 Bleeding rate	伤流液中全氮含量 N in bleeding sap		伤流中酰胺含量 ^a Ureide in bleeding sap	
			mmol L ⁻¹	μg plant ⁻¹ h ⁻¹	mmol L ⁻¹	μg plant ⁻¹ h ⁻¹
盆栽 Pot	CK	0.56	44.6	350	5.8	46(13.1)
	T1	0.61	43.7	372	6.2	54(14.5)
	T2	0.25	33.2	117	3.5	12(10.3)
	T3	0.49	39.1	265	10.9	77(29.1)
	CK	1.04	33.7	488	15.3	224(45.9)
大田 Field	T1	1.15	33.4	534	16.6	269(50.4)
	T2	0.77	24.1	264	7.4	81(30.7)
	T3	0.95	31.8	421	19.9	265(62.9)

^a括号内为伤流液中酰胺占总氮含量的百分率。

^aThe value in Brackets means percentage of Ureide content to total nitrogen content in bleeding sap.

CK;moistureand no ridging; T1;moisture and ridging; T2;flooding and no ridging; T3;flooding and ridging.

另外,不定根和叶色的关系如图 3 所示,无论是否培土,淹水处理后所有叶位叶片的叶色都显著变淡,但培土处理区由于不定根的发生,其下位叶的叶色较无培土处理区维持在较高的水平,两者差异极显著。另一方面,无培土处理区的上位叶的叶色则较培土处理的要更浓一些。但是,在适湿条件下,培土对叶色没有影响。

2.4 不定根对营养生长特性的影响

在营养生长初期,淹水及培土诱导的不定根的产

速度就由 366.2 mg plant⁻¹ h⁻¹减少为 68.1 mg plant⁻¹ h⁻¹,伤流速度的减少率达到 81.4%。淹水后初生根系的呼吸速度为 0.96 mg CO₂ g⁻¹ h⁻¹,而不定根的呼吸速度则为 2.61 mg CO₂ g⁻¹ h⁻¹,不定根的呼吸速度相当于初生根系的 3 倍之高。由此可以确认在淹水条件下不定根承担起了养分和水分吸收的主要功能。

2.3 不定根和伤流液中的全氮含量及其与叶色的关系

表 2 显示了伤流液中的全氮含量及酰胺与不定根的关系。在适湿条件下,培土对伤流速度及伤流液中的氮含量没有明显影响,但在过湿条件下培土诱导的不定根对维持伤流速度和伤流液中氮的浓度有着重要的作用。过湿条件下培土区由于不定根上着生的根瘤的固氮作用使得伤流液中的酰胺含量显著升高,盆栽时为全氮含量的 29.1%,而大田栽培植株则占到全氮含量的 62.9%。同时生成的不定根也加强了对氮素的吸收,因此伤流液中的全氮的含量也能维持在一个比较高的水平上,盆栽时为 265 μg plant⁻¹ h⁻¹,大田栽培时为 421 μg plant⁻¹ h⁻¹,分别是对照(CK)的 75.7% 和 86.3%。

生对伤流液速度,分枝数,叶面积,叶色及干物重所产生的影响如表 3 所示。

首先,不定根对伤流速度的影响在适湿管理和淹水处理之间存在着明显的差异,淹水处理致使伤流速度显著降低到只有 25%。处理开始后 1 周时,培土的有无在适湿管理的情况下对伤流速度没有产生明显的影响,在淹水处理的情况下则产生明显的差异。其后,根据处理开始 2 周后及处理结束后 20 d 的调查,所有的处理和对照之间都存在伤流速度的差异。对

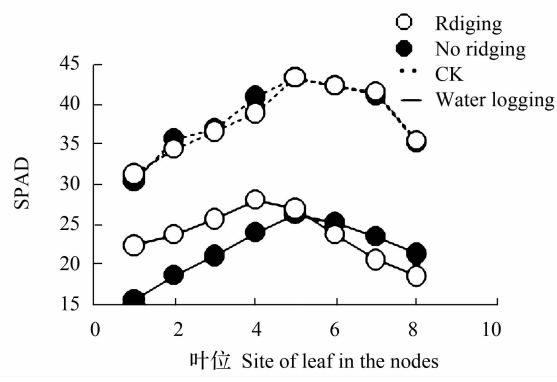


图3 不定根对叶色的影响

Fig.3 Effect of adventitious root on leaf color

于分枝数,虽然培土处理区的分枝数有若干增加的倾向,但差异不显著。但是淹水处理导致了分枝数的显

著减少。叶面积也存在着同样的倾向,淹水处理导致叶面积减少到只有对照的 33%。从第 4 真叶的 SPAD 值来看,淹水处理导致叶色迅速变淡,但培土区的叶色较无培土区叶色要浓。在淹水解除后恢复生长 20 d 时所作的调查显示,两区植株的叶色都恢复到与对照同等的水平。以上的营养生长特性变化的结果,淹水导致地上部干物重显著减少。对于 1 周的淹水或适湿处理,培土没和地上部的反应不同,根重因淹水处理而出现一时的降低,随后在培土区由于不定根的大量发生,根重比对照增加。然而,淹水条件解除后,根重又比对照区减少。淹水条件下的冠根比比对照小。有表现出效果,但处理时间延长到 2 周时在淹水区培土的有无最终导致了地上部干物质生产上产生了差异。淹水解除后,地上部干物质生产上的这种差异进一步扩大。

表3 在生育初期诱导产生的不定根对伤流速度,分枝数,叶面积,叶色及干物重的影响

Table 3 Effect of adventitious root on bleeding rate,branch number,leaf area,leaf color and dry matter weight at early growth stage in soybean

淹水天数 DAF	处理 Treatment	伤流速度 Bleeding rate /g plant ⁻¹	分枝数 Branches number	叶面积 Leaf area /cm ² plant ⁻¹	叶色 Leaf color SPAD	地上部重 Top /g plant ⁻¹	根干重 Root DW /g plant ⁻¹	冠根比 S/R
7	CK	0.66A	—	1035A	41.1A	6.39A	0.47A	13.5A
	T1	0.65A	—	1014A	41.5A	6.55A	0.48A	13.6A
	T2	0.16B	—	533B	27.0B	3.55B	0.30B	12.1B
	T3	0.30B	—	547B	27.7B	3.90B	0.45A	8.9B
14	CK	0.55A	3.3A	2467A	41.0A	13.70A	0.87A	15.7A
	T1	0.59B	3.7A	2524A	39.9A	13.74A	0.90A	15.3A
	T2	0.14B	1.3B	826B	24.1B	6.54B	0.61B	11.0B
	T3	0.32B	1.3B	917B	28.1B	7.77B	1.01B	7.7B
34	CK	0.45A	3.7A	2719A	40.8A	36.98A	2.13A	17.4A
	T1	0.50B	4.0A	3027B	41.7A	39.83A	2.38B	16.8B
	T2	0.09B	1.7B	1116B	39.4B	14.69B	1.03B	14.1B
	T3	0.30B	2.0B	1212B	41.9A	16.43B	1.62B	10.2B

同一列中不同大写字母表示差异达 0.01 显著水平;DAF;Days after flooding;叶色:是指第 4 真叶的 SPAD-502 型叶绿素计(Minolta 制)的读取值;CK:无培土适湿区;T1:培土适湿区;T2:无培土淹水区;T3:培土淹水区。

Different capital letters within a column indicate significant at 0.01 level;DAF;Days after flooding;Leaf color:The value of the fourth leaf read from SPAD-502 chlorophyll meter;CK;moisture and no ridging; T1;moisture and ridging; T2;flooding and no ridging; T3;flooding and ridging.

3 讨论

对不定根的发生有影响的因素有碳水化合物的积累与转移,生长素和乙烯等植物生长调节物质,栽植密度,光,温度,土壤水分等环境条件(田中典幸等,1969;Wample and Reid,1979;池田武,1984;McNamara and Mitchell,1991;Vartapetian and Jackson,1997)。特别是由于培土所导致的不定根的产生在生产上广为人知,成为大豆高产稳产栽培的常用技术之一得到广

泛应用。本试验探讨了培土,苗龄及淹水对不定根或根瘤发生的影响(图 1,表 1)。对于播种后 42 d 苗,在淹水条件下即便进行过培土其不定根的发生也远较播种后 20 d 苗少,显示不定根的发生与植物体的年龄有关。培土时期越早则由培土诱导发生的不定根的数目和长度越是增加,培土的次数越多不定根发生的数目也就越多。

淹水及培土对不定根数目的影响在淹水处理仅 1 周时就表现出了差异。不定根的量在培土适湿区

仅占根全重的 4%, 培土淹水区的 不定根则占根全重的 33%。当 2 周的淹水处理结束时培土淹水区的 不定根量占到根全重的 61%。培土栽培条件下, 培土后的自然降雨量小时不定根的发生困难, 不定根的多发需要较高的土壤水分含量。李广弘等(2003) 也报道, 比起单独培土, 淹水处理下不定根发生得更多。虽然淹水比培土对不定根的发生有更大的影响, 在淹水的同时又进行培土, 则可最大限度地诱导不定根的发生。

不定根的发生对根瘤的着生也产生重要影响。1 周的淹水处理对根瘤的着生状况会发生暂时的阻碍, 与对照区相比淹水植株的根瘤要少得多。特别是, 无培土淹水区中不定根发生的很多, 根瘤的着生却非常少。而对于培土淹水处理区, 随着不定根的发生, 不定根上着生的根瘤数增加, 淹水 2 周后不定根上着生的根瘤数超过总根瘤数的一半以上。因此, 在淹水条件下没有培土的植株其不定根上的根瘤着生就变得困难。而且, 淹水条件解除后, 没有培土的植株的暴露在空气中的不定根会死去, 从而丧失其机能。因此, 要利用不定根及其上着生的根瘤的机能, 进行培土不失为一个好方法。

用伤流速度对过湿条件下大豆的根的生理机能的低下程度进行评价的可行性已得到证明(马啓林等, 2005)。本试验中, 探讨了淹水条件下不定根的发生对伤流速度所产生的影响(图 2)。占总根重的 43.1% 的不定根决定了伤流速度的 81.4%, 可见不定根在淹水条件下对水分吸收的重要作用。不定根的呼吸速度为主根系的 3 倍高。实际上, 根的呼吸速度因淹水而降低, 但降低到一定程度就不能再降了, 因为个体如果不能维持基本的代谢就会死亡。不定根所具有的这种较高的呼吸速度会为养分和水分的吸收提供充分的能量, 为维持个体的生体机能发挥着重要的作用。

大豆相对于其它作物来说籽实的生产效率较低, 对氮素的需求度(氮需求量/光合成量) 非常高(Sinclair and Horie, 1989), 因此, 要提高大豆的光合能力, 尽可能多地高效吸收氮素是十分重要的。但是, 在过湿条件下, 叶片的氮含量与其它的无机成分相比显著地减少(Sallam and Scott, 1987; 杉本秀树等, 1988), 可以认为过湿逆境下大豆植株难以吸收到个体发育所需的充足的氮素。即淹水条件下叶片含量氮的减少是由于根的氮吸收能力降低所致。事实上, 当进行叶面施氮肥或追施氮肥时, 可以明显地提高叶身的氮含

量, 从而减轻过湿伤害(杉本秀树和佐藤亨, 1993)。本试验中, 淹水条件下培土导致的不定根的发生维持了下位叶较高的叶身氮素含量(叶色)。而没有培土的植株虽也发生大量不定根, 但是其氮素的吸收并没有得到改善, 其下位叶的叶色由于含氮化合物的分解和氮素的转流而变得很淡。而培土植株的上位叶的叶色也表现得更浓些。由此可见, 由培土诱导发生的不定根可以维持较高的下位叶叶色从而提高光合效率。

与对照相比, 淹水导致伤流速度, 分枝数, 叶面积及第 4 真叶的 SPAD 值降低, 其结果是导致地上部干物重的积累显著减少。适湿条件下的培土对分枝数, 叶面积没有影响, 而淹水条件下培土对所有调查项目都有一定的促进效果。与地上部分的反应不同, 根的干重因淹水而表现出一时的降低, 这一点与 Henshaw 等(2007) 的报道一致。其后在培土区因不定根大量产生, 最终其根重超过了对照区。但是, 淹水处理解除后, 其根重又低于对照区。经过这种变化, 淹水条件下的冠根比比对照要小, 这说明在淹水条件下为了生成同等的干物质需要更大的根量来加以支持。

4 结论

不定根的发生与植物体的苗龄和培土时期的早晚有关。培土时期越早则由培土诱导发生的不定根的数目和长度增加。淹水条件下培土对不定根及根瘤的发生产生较大的影响, 淹水条件下发生的不定根的量占总根重的 43.1%, 这些不定根提供了 81.4% 的伤流速度。不定根的呼吸速度为 $2.61 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, 是初生根的近 3 倍。不定根所具有的这种较高的呼吸速度会为养分和水分的吸收提供充分的能量, 为维持个体的生体机能发挥着重要的作用。不定根的发生改变了伤流液中不同形态氮素的组成和全氮含量, 可使下位叶的叶色维持较高水平。因此, 不定根作为涝渍条件下大豆作物的适应性状之一大量发生, 取代受涝渍伤害而失去功能的初生根的作用, 积极地进行养分和水的吸收, 以确保物质生产的顺利进行, 从而提高了大豆植株的耐湿性。

References

- Andreeva N, Swaraj K, Kozlova G I, and Raikhman L A. 1987. Changes in the ultra-structure and nitrogen fixation activity of soybean nodules under the influence of flooding, *Soviet Plant Physiology*, 34:427-435
- Bacanawmo M, and Purcell L C. 1999. Soybean dry matter and N accumula-

- tion response to flooding stress, N sources and hypoxia. *Journal of Experiment Botany*, 50:689-696
- Henshaw T L, Gilbert R A, Scholberg J M S, and Sinclair T R. 2007. Soybean (*Glycine max* L. Merr.) genotype response to early-season flooding; I. root and nodule development. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193(3):177-188
- Herridge D F. 1982. Use of the ureide technique to describe the nitrogen economy of field-grown soybeans. *Plant Physiology*, 70(1):7-11
- Ikeda T. 1984. Changes in the position of internodes formed adventitious roots in soybean under different planting densities. *Japanese Journal of Crop Science*, 53(2):222-223 (池田武. 1984. 異なる栽植密度条件下におけるダイズの不定根の発根節間の位置の違いについて. *日本作物学会紀事*, 53(2):222-223)
- Kawase M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hort Science*, 16:30-34
- Lee K H, Park S W, and Kwon Y W. 2003. Enforced early development of adventitious roots increases flooding tolerance in soybean. *Japanese Journal of Crop Science*, 72(1):82-88 (李広弘, 朴相源, 權容雄. 2003. 不定根の早期誘導によるダイズの耐湿性の向上. *日本作物学会紀事*, 72(1):82-88)
- Ma Q L, Yamaguchi T, Nakata N, Katsube-Tanaka T, and Nakano J. 2004. Factors affecting the bleeding rate from the basal part cut end of stem in soybean (*Glycine max* L. Merr.) seedlings. *Japanese Journal of Crop Science*, 73(4):431-435 (馬啓林, 山口武視, 中田昇, 田中朋之, 中野淳一. 2004. ダイズ幼植物における茎基部からの出液速度に関する要因. *日本作物学会紀事*, 73(4):431-435)
- Ma Q L, Yamaguchi T, Nakata N, Nakano T, Katsube-Tanaka T, and Nakano J. 2005. Evaluation of root activity by bleeding sap from the basal stem in soybean plants under excessive soil water. *Root Research*, 14(1):3-8 (馬啓林, 山口武視, 中田昇, 中野貴章, 田中朋之, 中野淳一. 2005. ダイズ茎基部からの出液を用いた過湿による根系機能低下の評価. *根の研究*, 14(1):3-8)
- McNamara S T, and Mitchell C A. 1991. Roles of auxin and ethylene in adventitious root formation by a flooded-resistant tomato genotype. *Hort Science*, 26(1):57-58
- Nawata E, Yoshinaga S, and Shigenaga S. 1990. Effect of waterlogging on growth and yield of yard long bean (*Vigna sinensis* var. *sesquipedalis*). *Tropical Agriculture Research Series (Japan)*, 23:174-181
- Pires J F, Soprano E, and Cassol B. 2002. Morphophysiological changes in soybean in flooded soils. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 37(1):41-50
- Sallam A, and Scott H D. 1987. Effects of prolonged flooding on soybeans during vegetative growth. *Soil Science*, 144(1):61-66
- Shimada S. 1985. Effects of intertillage and ridging on soybean cultivated in an upland field converted from paddy. *Agriculture and Horticulture*, 60(3):427-430 (島田信二. 1985. 転換畑作大豆における中耕培土の効果. *農学及び園芸*, 60(3):427-430)
- Sinclair T R, and Horie T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science*, 29(1):90-98
- Sorte N V. 1995. Effect of water logging on soybean critical growth stages. *Journal of Soils and Crops*, 5(2):141-144
- Sugimoto H, Amemiya A, Satou T, and Takenouchi A. 1988. Excess moisture injury of soybeans cultivated in an upland field converted from paddy II. Effects of excessive soil moisture on bleeding, stomatal aperture and mineral absorption. *Japanese Journal of Crop Science*, 57(1):77-82 (杉本秀樹, 雨宮昭, 佐藤亨, 竹之内篤. 1988. 水田転換畑におけるダイズの過湿障害. 第2報土壌の過湿処理が出液, 気孔開度並びに無機成分の吸収に及ぼす影響. *日本作物学会紀事*, 57(1):77-82)
- Sugimoto H, and Satou T. 1993. Excess moisture injury of soybeans cultivated in an upland field converted from paddy V. Supplemental nitrogen application as a countermeasure against excess moisture injury. *Japanese Journal of Crop Science*, 62(1):47-52 (杉本秀樹, 佐藤亨. 1993. 水田転換畑におけるダイズの過湿障害. 第5報窒素追肥による湿害の軽減. *日本作物学会紀事*, 62(1):47-52)
- Tanaka T, Fujii Y, and Fukujima M. 1969. Studies on growth of root systems in leguminous crop plants. *Japanese Journal of Crop Science*, 38(4):547-553 (田中典幸, 藤井義典, 副島増夫. 1969. マメ科作物の根群形成に関する研究. *日本作物学会紀事*, 38(4):547-553)
- Tadano T, Setsumoto K, Aoyama I, and Tanaka A. 1979. Species difference of crops on wet-tolerance- Research on comparison plant nutrition. *Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 50(3):261-268 (但野利秋, 切本清和, 青山功, 田中明. 1979. 耐湿性の作物仲間差-比較植物栄養に関する研究-. *土壌肥科学雑誌*, 50(3):261-268)
- Umitsuma K, Kitamura K, and Sakai S, Eds. 2003. Practical science of beans - present status and expectation, Yokendou, Japan, Tokyo, pp. 309-317 (海妻矩彦, 喜多村啓介, 酒井真次, 編. 2003. 実用マメ類の科学-現状と展望-, 東京, 養賢堂, pp. 309-317)
- Vartapetian B B, and Jackson M B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79 (Supplement A):3-20
- Visser E J W, Cohen J D, Barendse G W M, Blom C W P M, and Voesenek L A C J. 1996. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded (*Rumex phlustris*) Sm. *Plant Physiology*, 112(4):1687-1692
- Wample R L, and Reid D M. 1979. The role of endogenous auxins and ethylene in the formation of adventitious roots and hypocotyl hypertrophy in flooded sunflower plants (*Helianthus annuus* L.). *Physiology Plant*, 45(2):219-226