

土壤条件与植物响应

官丽莉, 刘菊秀, 周小勇

中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650

摘要: 植物对土壤状况的反应并不仅仅表现为根系具有吸收水分和营养元素的能力。植物根系能够感应到土壤的某些不利因素, 对枝干发出信号, 从而锻炼植株以抵抗退化或严酷的环境。这种信号能影响植株气孔导度、细胞伸长、细胞分裂及叶的出现速度等。对植物生长有重要影响的土壤物理条件包括土壤硬度、容器大小、孔隙大小和土壤干燥度等, 在这些条件极端化的情况下, 植物往往表现为生长变缓, 根、叶等器官形态发生改变。而在某些土壤化学条件不利的情况下, 如土壤酸度增加、养分缺乏或发生铝毒时, 植物则通过产生根际分泌物、降低生长速率及富集作用等来适应环境, 维持生命。了解植物对不良环境的适应机制有利于筛选出具有一定抗性的优良基因类型。

关键词: 土壤; 条件; 植物; 响应

中图分类号: Q948.113

文献标识码: A

文章编号: 1672-2175 (2003) 04-0478-04

土壤退化使土壤理化性质发生了一定程度的改变。脆弱的植株随着土壤恶劣条件的出现而消亡, 然而, 某些植株却能顽强地生存。人们已经认识到植物对土壤状况的反应并不能简单地解释为根系吸收水和养分的能力, 事实上, 根系能感应土壤的不利条件, 随即对枝干发出抑制信号^[1~3]。在植物中这通常是对退化生境或逆境的保护性反应, 引起这种反应的土壤因素包括物理的(硬度和干燥度)、化学的(酸度和盐度等)、生物的(内部感染上病原)因素。

如果水分供应不足, 植物将产生上述反应。一旦土壤含水量减少到直接影响叶含水量的水平, 过少的可用的土壤水将导致植物面临重度萎蔫的危险。在水分供应完全丧失之前, 限制叶面积的发展对生长更为有利。在野生自然中, 这种保护行为似乎能增大植物在竞争中取胜的机会。而在农业中情况却往往相反, 驯化的谷类存活后有较高产量, 而且常常改变其野生原种中很普遍的各种保护行为, 例如谷类的落粒性、种子休眠的过长。在中等程度数量的植株持有较高叶含水量的情况下, 要提高生产力通常需要有更多的叶含水量高的植株^[4, 5]。

本文综述了土壤理化因素引起的植物保护性反应的生态生理等方面的部分研究进展。了解植物对不良环境的适应机制有利于筛选出具有一定抗性的优良基因类型。

1 植物对土壤物理条件极端化的保护性反应

1.1 土壤硬度

土壤硬度强烈影响着根系的生长。土壤硬度通常用穿透阻力来表示, 即把前端锥状的圆柱探测器

推入土壤中所需的力。当这个阻力超过 1 MPa, 根系生长明显变缓, 随后二者近似成线性关系, 当阻力约为 5 MPa 时, 根系生长差不多停滞^[6, 7]。

一般认为紧实土壤中根系生长速度减慢, 同时根的形态也发生改变, 变短变粗^[8]。土壤硬度可能还影响枝干生长^[9]。这种影响可认为是生长受限制的根系无力为枝干供应水分和养分。但是, 也可能有直接的前馈反应, 例如土壤致密度的影响就不能简单解释为枝干的水分养分供应方面的问题^[10~12]。

Masle^[11]和 Masle^[13]等人的研究表明, 叶面积大小与土壤阻力密切相关, 而后者又随土壤体密度和含水量的改变而变化。当阻力很大时, 根的延长受到强烈影响。叶内部水分不受土壤致密度的影响, 同时对磷等大量元素的过度施用也没有反应, 似乎是受阻根系影响着对这类元素的吸收。事实上, 叶子总是很早就对均匀的紧实土壤有反应, 甚至早到第一片叶子正在形成时, 这时幼苗还在靠吸收种子的营养元素而生长。其后相对生长速度受影响较小, 所以在早期反应之后, 无论在松软或坚硬的土壤中, 植物生长的相对大小大概保持不变, 比如在坚硬的土壤中, 始终保持叶片小, 叶出现速度慢的特征。

田间植物不可能生长在致密度完全一样的土壤中, 由于土壤含水量的变化, 土壤硬度也因时间、空间而异^[14]。根系可能进入并穿透一个硬盘一样的硬土层, 也可能首先在裂缝或生物孔中生长, 后者是由于早先的根系或蚯蚓及其它土壤动物造成的一些连续的大孔^[15]。而且, 根系吸水使土壤变干变硬, 使根系在孔内更难生长, 这是一个自我毁灭的

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大方向性项目 (KSCX2-SW-120); 中国科学院海外杰出青年基金项目

作者简介: 官丽莉 (1978-), 女, 博士, 研究方向为生态系统生态学。E-mail: liguang@scib.ac.cn

收稿日期: 2003-06-08

过程^[16]。另一方面,根尖渗出的水分^[17]可能使根尖前方的土壤变软,然后根更易穿过土壤。这两种相反作用的相对重要程度还有待确定。

对致密度不同的土层的研究^[18]表明,当根进入或穿出紧密的土壤层时,叶的生长和气孔导度受到明显影响,往往在根刚遇到变化了的环境及其生长速度和气孔导度受到影响之间,有数天的延迟。这个延迟也许来自于根系主要部分对变化的经历,而不是单独的根的反应造成,虽然当水分增加使土壤迅速变软时,植物也要花几天时间来做出反应。Young等^[19]发明了一项技术,通过挤压培养基可以迅速均一地提高对根生长的机械阻力,这种阻力贯穿在整个培养基中。比起Masle^[13]的实验中植物对急剧软化土壤的反应缓慢,这种方法在数分钟内就提高了阻力,对叶子的伸长速度影响显著。

1.2 盆栽效应

生长于小容器中的植物明显比大容器中的个体小,尽管它们似乎都有充足的水分和养分供应^[20]。植物对盆栽条件的解剖学上的反应令人吃惊,它不象人们往往以为的是由于水分或养分供应不足引起的。Körner等^[21]的研究表明,盆栽植物的叶子都很小,因为叶细胞比较少。而细胞的大小与对照植物的基本相等,这说明植物对堵塞根系在细胞分裂方面有特殊的反应。与正常植物相比,盆栽植物在每个器官形成过程中少了几个细胞分裂周期。这种反应与植物对硬土中的反应不同,后者表现为叶细胞较小。但这种差异也可能只表现在该种植物上,而不能就此认为本质不同于对硬土或对小盆中大量根无法穿透的障碍物的反应。我们很少会把盆景与田间植物联系起来,但事实上直接条播及未经初耕的播种往往使植株生长缓慢^[22],这与盆栽植物的反应相似。如果播种机推掉了土壤中种子掉入的空隙之间的隔层,种子发芽生出的根可能会局限在土壤一个很小的体积中,在根系找到并穿过那些比较少的空隙以进入土壤之前,其所在的孔洞所起的作用相当于无法穿透的容器。

1.3 土壤孔隙大小

影响植物生长速度的另一个土壤物理因子是根系生长所经的孔隙大小,它并未影响水分和养分的充足供应。Donald^[23]和 Alexander^[24]等人在肥土中筛选出一批大小不同的孔隙集合,发现在孔隙最小的盆中生长的植物明显比其它集合的植物长势好,后者内部空间的直径约为其本身的五分之一。实验中所有植物都有充足的水分和养分供应,所以我们可以认为,生长在硬土或小盆中的植物从根系中发出信号,影响枝干的生长速度。

Pierret等^[25]的工作验证了生物孔对生长的可能影响,他们把小麦种在从田间收集到的未受干扰的土壤核心部分(直径90 mm,深1 000 mm)。另取同样的土壤,打碎,过筛,以同样密度装入相同大小的盆中。结果很明显,在重新填装过的土壤中,植物生长比在未受干扰的土中快了一倍。后一种土壤中的植株根系主要在裂缝和生物孔中,还有在孔缝周围生长。

虽然这些例子说明当根系位于大的孔洞中时,植物生长缓慢。但有一点被忽略了,如果土壤变干,孔洞中的根系能深入到湿润的底土层,这是生物孔对植物有利的一面^[26]。不过,虽然生物孔能为根系提供通道,多数情况下其数量很少,当和趋于丛生的根系一起时,往往能强烈减慢吸水过程。

1.4 土壤干燥度

土壤变干过程伴随有许多变化,不仅持水能力更强,土质变硬,而且运输溶液很困难,因此磷等不易移动的元素更可能出现不足。植物最终通过减缓生长,关闭气孔对叶含水量减少做出反应。但是,植物也可能在叶含水量有明显变化前对土壤变干做出反应。气孔导度^[27]和叶生长速度^[28]可能减小,很明显是根系接收土壤干燥的信号后的反应。而且,土壤变干时气孔导度和叶生长速度都减小,即使通过给根系增压使叶含水量保持较高水平时也如此^[29]。

将同一株根系分成两部分放入两个容器中培养,实验结果显示,当一个容器变干时叶生长速度将减小,即使此时另一个容器中水分充足,根系能供给叶足够水分使其含水量不会下降^[30]。根据这种反应发展了一项对葡萄种植很有效的灌溉技术,主要是控制部分根系使其干湿交替^[31]。

2 植物对土壤化学性质极端化的保护性反应

2.1 土壤酸度

土壤酸度增加会使土壤养分流失^[32],重金属及Al活化^[33,34],这对植物生长带来很大危害。植物为避免这种胁迫会采取一定的对抗机制,往往根系在根际周围分泌一些分泌物促使根际周围的土壤酸度降低^[35]。

2.2 土壤大量元素含量

K、Ca、Mg和P是植物生长所需要的大量元素。植物体缺K使叶片易生斑点;缺Ca会使新叶叶缘变红黄;Mg是植物构成叶绿素唯一的金属元素,是多种酵素的辅酵素,影响植物呼吸;植物缺P,使叶片暗绿色,下位叶片后期出现红色斑点或紫色斑点,并坏疽。过度酸化的土壤往往会出现这些养分的极度缺乏。然而Chapin^[36]发现某些野生植

物生长在极酸性的土壤中时,却看不到因养分缺乏而出现的症状。植株养分元素 K、Ca、Mg 和 P 含量通常也很高,这就表明这些植物能有效避免土壤养分贫瘠胁迫的影响。进一步的研究发现,植物的这种适应并不是植物高效吸收土壤养分的结果,而是植株生长速率降低的结果。

2.3 土壤重金属含量

大多数植物会将重金属排除在组织外,使重金属积累的质量分数只有 0.1~100 mg/kg。但不少特殊植物能超量积累重金属^[37]。目前,世界上共发现有 400 多种超富集植物,其中 Ni 的超富集植物就有 277 种^[38]。有关超富集植物的耐性和富集机理研究得较多,结论普遍认为超富集植物的耐性和超富集由植物本身不同的生理机制所控制。Kramer 等^[39]发现超富集植物 *T. caerulescens* 与组氨酸具有特殊的关系,营养液培养显示当植物吸收、富集重金属的质量分数较高时,其木质素中的组氨酸含量也较高;而在营养液中加入组氨酸也能显著促进植物对重金属的吸收、富集。Chaney 等^[40]认为超富集植物超量吸收、富集重金属与其根部细胞具有与重金属较多的结合位点有关,而耐性则与重金属在植物细胞中分布的区域化有关,即重金属存在与细胞壁和液泡中,从而降低其毒性。

2.4 Al 毒

伴随着工业化进程的加快和经济的高速发展,过度使用煤、油等化石燃料已经严重影响空气质量。SO₂ 和 NO_x 等酸性气体带来的酸沉降问题已经成为全球的重大环境问题。在酸沉降影响下,土壤更易出现 Al 毒,导致植物死亡^[41]。然而与此同时却发现,有些植物如茶树对 Al 具有超常的累积能力。铝在茶树中的宏观分布是,成叶和老叶中 Al 的质量分数较高,一般为 $(10^3 \sim 10^4) \times 10^{-6}$,根系中的质量分数次之,但也多在 $10^3 \times 10^{-6}$ 以上,新梢及枝干中质量分数最少,可是仍有 $10^3 \times 10^{-6}$ 左右;而一般的植物 Al 的质量分数很低,仅为 0.5×10^{-6} 至 $(n \times 10) \times 10^{-6}$ (n 为小于 10 的自然数),最多也不过 300×10^{-6} 。茶树的耐 Al 机制目前知道的有三:一是茶树的根系能分泌较多的有机酸(如苹果酸、柠檬酸等),这些酸与 Al 形成络合物,降低了 Al 的活性;二是茶树体内还含有较多的草酸、氨基酸、多酚类物质,对 Al 有较强的络合作用,这些络合物存在于自由空间内,被限制在质膜的外面,不能渗入细胞质里面。如果有部分 Al 进入细胞质,则又很快被输入到液泡中,在液泡内与多酚类物质结合,这样便起到了解毒作用;三是茶树耐 Al 特性与 Al 的微形态位置有关。用电子探针研究表明,

Al 聚集于上表皮和栅栏组织薄壁细胞中,在上表皮,Al 主要沉积在细胞壁上,二维管束细胞内 Al 的浓度很低。位于细胞壁上的 Al 是不溶于水的,阻止了 Al 进入细胞中的代谢位置,因而使茶树不受到 Al 的毒害^[42]。

面对变化异常的外界环境,植物为了维持生长可能采取一系列的不同机制来避免胁迫。人类活动不断干扰植物赖以生存的环境,抵抗能力弱的植株因此而死亡,使生物多样性降低,而部分抵抗能力强的植株通过调节内部机制能有效地抵抗外界的胁迫,生命因而得以维持。面对日益恶劣的地球环境,研究植株抵抗外界胁迫的机理,发掘抵抗能力强的植物资源新品种,具有非常重要的现实意义。

参考文献:

- [1] AIKEN R M, SMUCKER A J M. Root system regulation of whole plant growth[J]. Annual Review of Phytopathology, 1996, 25: 325-346.
- [2] BRERETON J C, MCGOWAN M, DAWKINS T C K. The relative sensitivity of spring barley, spring field beans and sugar beet crops to soil compaction[J]. Field Crops Research, 1986, 25: 223-237.
- [3] JACKSON M B. Are plant hormones involved in root to shoot communication? [J]. Advances in Botanical Research, 1993, 25: 103-187.
- [4] ALEXANDER K G, MILLER M H. The effect of soil aggregate size on early growth and shoot-root ratio of maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant and Soil, 1991, 25: 189-194.
- [5] MERRILL S D, RAWLINS S L. Distribution and growth of sorghum roots in response to irrigation frequency[J]. Agronomy Journal, 1979, 25: 738-745.
- [6] BENGOUGH A G. Modeling rooting depth and soil strength in a drying soil profile[J]. Journal of Theoretical Biology, 1997, 25: 327-338.
- [7] MATERECHERA S A, DEXTER A R, ALSTON A M. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species[J]. Plant and Soil, 1991, 25: 31-34.
- [8] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 植物对土壤紧实度的反应[J]. 植物生理学通讯, 2001(6): 254-261.
- [9] BOONE F R. Towards soil compaction limits for crop growth[J]. Netherlands Journal of Agricultural Science, 1986, 25: 349-360.
- [10] ANDRADE A, WOLFE D W, FERERES E. Leaf expansion, photosynthesis and water relations of sunflower plants grown on compacted soil[J]. Plant and Soil, 1993, 25: 175-184.
- [11] MASLE J, PASSIOURA J B. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1987, 25: 643-656.
- [12] MULHOLLAND B J, BLACK C R, TAYLOR I B, et al. Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth: . Possible role for ABA as a root-sourced chemical signal[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 25: 539-549.
- [13] MASLE J. Growth and stomatal responses of wheat seedlings to spatial and temporal variations in soil strength of bi-layered soils[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 25: 1 245-1 257.
- [14] KIRKEGAARD J A. A review of trends in wheat yield responses to conservation cropping in Australia[J]. Australian Journal of Experimental Agriculture, 1995, 25: 835-848.

- [15] EHLERS W, KOPKE U, HESSE F *et al.* Penetration resistance and root growth of oats in tilled and untilled loess soil[J]. Soil Tillage Research, 1983, 25: 261-275.
- [16] BENGOUGH A G. Modeling rooting depth and soil strength in a drying soil profile[J]. Journal of Theoretical Biology, 1997, 25: 327-338.
- [17] MCCULLY M E. Water efflux from the surface of field-grown grass roots: observations by cryo-scanning electron microscopy[J]. Physiologia Plantarum, 1995, 25: 217-224.
- [18] HUSSAIN A, BLACK C R, TAYLOR I B, *et al.* Novel approaches for examining the effects of differential soil compaction on xylem sap abscisic acid concentration, stomatal conductance and growth in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Plant, Cell and Environment, 1999, 25: 1 377-1 388.
- [19] YOUNG I M, MONTAGU K, CONROY J, *et al.* Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals[J]. New Phytologist, 1997, 25: 613-619.
- [20] ISMAIL M R, DAVIES W J. Root restriction affects leaf growth and stomatal response - the role of xylem sap ABA[J]. Scientia Horticulturae, 1998, 25: 257-268.
- [21] KÖRNER C, PELAEZ M-R S, JOHN P C L. Why are bonsai plants small? a consideration of cell size[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1989, 25: 443-448.
- [22] FISCHER R A, MASON I B, HOWE G N. Tillage practices and the growth and yield of wheat in southern New South Wales: Yanco, in a 425 mm rainfall region[J]. Australian Journal of Experimental Agriculture, 1988, 25: 223-236.
- [23] DONALD R G, KAY B D, MILLER M H. The effect of soil aggregate size on early shoot and root growth of maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant and Soil, 1987, 25: 251-259.
- [24] ALEXANDER K G, MILLER M H. The effect of soil aggregate size on early growth and shoot-root ratio of maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant and Soil, 1991, 25: 189-194.
- [25] PIERRET A, MORAN C J, PANKHURST C E. Differentiation of soil properties related to the spatial association of wheat roots and soil macropores[J]. Plant and Soil, 1999, 25: 51-58.
- [26] CORNISH P S. Soil macrostructure and root growth of establishing seedlings[J]. Plant and Soil, 1993, 25: 119-126.
- [27] BATES L M, HALL A E. Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status[J]. Oecologia, 1981, 25: 62-65.
- [28] SAAB I N, SHARP R E. Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance[J]. Planta, 1989, 25: 466-474.
- [29] GOLLAN T, PASSIOURA J B, MUNNS R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1986, 25: 459-464.
- [30] DRY P R, LOVEYS B R. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried[J]. Vitis, 1999, 25: 151-156.
- [31] LOVEYS B R, DRY P R, STOLL M, *et al.* Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops[J]. Acta Horticulturae, 2000, 25: 187-197.
- [32] BABA M, OKAZAKI M, HASHITANI T. Effect of Acidic Deposition on Forested Andisols in the Tama Hill Region of Japan[J]. Environmental Pollution, 1995, 89: 97-106.
- [33] DAS P, SAMANTARAY S, ROUT G R. Studies on cadmium toxicity in plants: a review[J]. Environmental Pollution, 1997, 98(1): 29-36.
- [34] MULHOLLAND B J, BLACK C R, TAYLOR I B, *et al.* Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth: . Possible role for ABA as a root-sourced chemical signal[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 25: 539-549.
- [35] MARSCHNER H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils[J]. Plant and Soil, 1991, 134: 1-20.
- [36] CHAPIN F S . Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus[J]. Plant and Soil, 1983, 72: 283-297.
- [37] JEFFERY D W. Soil-Plant Relationships: An Ecological Approach[M]. London: Croom Helm, 1987.
- [38] DEROME J, LINDROOS A-J. Effects of heavy metal contamination on macronutrient availability and acidification parameters in forest soil in the vicinity of the Harjavalta Cu-Ni smelter, SW Finland[J]. Environmental Pollution, 1998, 99: 225-232.
- [39] KRAMER U, JANET D, COTTER-HOWELLS, *et al.* Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel[J]. Nature, 1996, 379: 63-638.
- [40] CHANEY R L, MALIK M, LI YIN, *et al.* Phytoremediation of soil metals[J]. Current Opinion in Biotechnology, 1997, 8: 279-284.
- [41] BLAMEY F P C, EDWARDS D G, ASHER C J. Effects of aluminum: Al molar ratios, and ionic strength on soybean root elongation in solution culture[J]. Soil Science, 1983, 136(4): 197-207.
- [42] 廖万有. 茶生物圈中铝的生物学效应及其研究展望[J]. 福建茶叶, 1995(4): 13-17.

Soil conditions and plant responses

GUAN Li-li, LIU Ju-xiu, ZHOU Xiao-yong

South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: Plants can respond to soil conditions in ways that can not readily be explained in terms of the ability of the roots to take up water and nutrients. Roots may sense difficult conditions in the soil and thence send inhibitory signals to the shoots that harden the plants against the consequences of a deteriorating of restrictive environment. The inhibitory signals may affect stomatal conductance, cell expansion, cell division and the rate of leaf appearance. As a result, plants grow slowly or change their shape to adapt to environment. The paper introduces some soil conditions which affect plant evidently including soil hardness, soil macropore, soil drying, nutrient content, soil acidity and so on. To know how plants respond adaptively to restrictive environment is propitious to select excellent genotypes with certain resistance.

Key words: soil condition; plant; response