

DOI:CNKI:61-1390/S.20110906.1727.002

网络出版时间:2011-09-06 17:27

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20110906.1727.002.html

水分亏缺对玉米根毛区皮层解剖结构的影响

于 涛^a,李万春^a,汪李宏^a,岳文俊^b,马旭凤^a,姚雅琴^a,张富仓^b

(西北农林科技大学 ^a 生命科学学院,^b 水利与建筑工程学院,陕西 杨凌 712100)

[摘 要] **【目的】**从解剖学角度探讨水分亏缺对苗期和拔节期玉米根毛区皮层结构的影响,为玉米抗旱机理研究提供参考。**【方法】**以有一定抗旱能力的高农 901 玉米种子为试材,采用盆栽试验,在苗期和拔节期分别设正常供水(CK)、轻度水分亏缺(LS)、中度水分亏缺(MS)和重度水分亏缺(SS)4 个处理,使其土壤含水量分别达到田间最大持水量的 75%~85%,65%~75%,55%~65%,45%~55%,处理结束后,分别取玉米根毛区(距离根尖端 10 cm)的根系样品制作半薄切片,常规甲苯胺蓝染色、番红-固绿和苯胺蓝荧光染色后,用 Olympus BX51 显微镜观察皮层细胞以及内皮层马蹄形加厚的变化情况,用 image pro plus 6.0 计算皮层厚度及内皮层细胞的长度和高度。**【结果】**随着水分亏缺程度的加剧,苗期和拔节期根毛区皮层厚度逐渐减少,皮层薄壁细胞减小变形,排列不规则;苗期和拔节期各水分亏缺处理的内皮层细胞长度和高度均逐渐减小,且在苗期时表现较为明显。荧光观察结果显示,苗期只有轻度水分亏缺处理的内皮层细胞两侧的马蹄形加厚程度较明显;拔节期轻度、中度水分亏缺处理的内皮层细胞出现了不同程度的马蹄形加厚,且在内切向壁上也出现了明显加厚,拔节期重度水分亏缺处理玉米内皮层细胞的加厚程度较小,且细胞发生了明显变形。**【结论】**苗期玉米对水分亏缺的反应比拔节期敏感;适度水分亏缺条件下,玉米通过缩减皮层厚度,增加内皮层木质化、栓质化程度,降低水分在根部径向运输的阻力,阻止根中水分的流失,使细胞保持基本形状,从而在一定程度上增强了对干旱环境的适应性。

[关键词] 水分亏缺;玉米;根毛区;皮层;内皮层

[中图分类号] S513.01;Q945.78

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2011)10-0111-08

Effect of water deficiency on anatomical structure of codex in root hair zone of maize root tip

YU Tao^a,LI Wan-chun^a,WANG Li-hong^a,YUE Wen-jun^b,
MA Xu-feng^a,YAO Ya-qin^a,ZHANG Fu-cang^b

(^a College of Life Sciences,^b College of Water Conservancy and Architectural Engineering,
Northwest A&F University,Yangling,Shaanxi 712100,China)

Abstract: **【Objective】** The research was to study the effect of water deficiency on anatomical structure of codex in maize root hair zone for drought resistance mechanism. **【Method】** Taking Gaonong 901 maize which has certain drought resistance in a pot experiment as four groups named control, light deficiency, moderate deficiency, severe deficiency with water treatments: 75%—85% of field capacity (CK), 65%—75% of field capacity (LS), 55%—65% of field capacity (MS), and 45%—55% of field capacity (SS). Tissues of roots which were 10 cm distance from root tips prepared emgedded in epoxy resins were cut into half thin section for optical microscope. With green and the counterstain safranin, armour aniline blue and fluorescent dyes, the changes of cortical cell and casparian band were found through observation under O-

* [收稿日期] 2011-03-28

[基金项目] 国家自然科学基金项目(50879073)

[作者简介] 于 涛(1986—),男,陕西西安人,在读硕士,主要从事植物水分与抗旱生理生态研究。E-mail:tyrtaon@yahoo.com.cn

[通信作者] 姚雅琴(1957—),女,陕西澄城人,教授,主要从事小麦雄性不育机理研究。E-mail:yaoyaquin@yahoo.com.cn

lympus BX51 microscope and calculation by image pro plus 6.0.【Result】With increasing water deficiency, codex parenchyma cells were irregularly arranged and width of codex in root hair zone of maize seedling and jointing got thinner. Both in seedling and jointing stage, the length of endodermis in root hair zone decreased unobscurely, and the width of endodermis changed obviously. Comparatively, the endodermis in seedling changed more obviously than that in jointing, which caused by mature casparian band enhanced mechanical strength of endodermis. Fluorescence observations showed that casparian band of axial walls of endodermis thickened on seedling stage with light deficiency. Both axial and inner tangential walls of casparian band of endodermis thickened more obviously at jointing stage with light and moderate deficiency. Endodermis which had less modified structure deformed obviously with severe deficiency.【Conclusion】The structure of codex in root hair zone of maize at seedling was more sensitive than at jointing with water deficiency. The tolerance of roots to proper water deficit may be increased by changes such as width of codex and ligno-suberization, which in turn could decrease radial water transport resistance, restrict the loss of liquid water to the surrounding medium and keep cell basic structure.

Key words: water deficiency; maize; root hair zone; codex; endodermis

干旱缺水条件下,作物根系的发育对植株的生长起着重要的作用^[1-3],长期的水分亏缺可以对玉米根系的生理代谢产生影响,且这种影响会反映在其形态结构的改变上^[4-5]。王泽立等^[6]对抗旱玉米品种进行解剖学观察发现,正常供水条件下抗旱的玉米侧根发生能力较强。Cruz 等^[7]研究发现,严重干旱下高粱根系轴向导度的降低程度大于总水流导度,其原因在于高粱根系的导管直径和导管数量减小。马旭凤等^[8]发现,随着水分亏缺程度的加剧,玉米根直径变细主要是由根的中柱面积和导管直径变小所致。这可能是因为正常水分条件下,土壤中的水分供应充足,根系导管直径大,有利于根系水分的运输;但是在胁迫条件下,根系导管直径小,有利于根系对土壤中少量水分的缓慢消耗^[9]。这些都说明植物在受到干旱胁迫时,其根系导管直径变小,根系轴向运输水分的阻力增加,从而有利于植物适应在胁迫环境下的生长。

根系吸水过程中,水流除在导管运输中受到轴向阻力外,还受到从根-土界面到根系木质部途径上的径向阻力,且后者在根阻力中占主导地位^[10-11]。孔好等^[12]研究表明,随着 PEG 浓度的升高,水稻根外皮层厚壁细胞的胞壁厚度明显增加。Steudle 等^[13-14]研究发现,根内皮层凯氏带是质外体运输途径中的主要障碍。目前,关于植物皮层、内皮层加厚结构在干旱胁迫下调节水分和溶质运输能力方面的研究进展尚比较缓慢,且多采取在实验室进行水培模拟胁迫方法,不能较好地反映植株胁迫环境下的生长情况。为此,本研究运用调亏灌溉技术,结合常规染色和荧光染色方法,从解剖学水平上探讨了水

分亏缺对苗期和拔节期玉米根毛区皮层结构的影响,以期对玉米抗旱机理研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验地点选在西北农林科技大学水利与建筑工程学院灌溉试验站节水灌溉棚中,试验用土壤取自灌溉站耕地表层 0~10 cm 搂土,田间最大持水量为 23%,土壤基本肥力为有机质 9.49 g/kg,全氮 0.98 g/kg,速效磷 25.7 mg/kg。试验盆高 27 cm,入口直径 32.5 cm,盆桶底打 4 个直径 5 mm 的小孔,然后在盆底铺 1 层 3 cm 厚的细沙和 2 层纱网,每盆装风干土 14 kg,拌入 6 g 尿素、4 g 磷酸二氢钾作为底肥,并在上层土表面铺 1 cm 厚蛭石。采用分层灌水技术,在盆中插入 2 根直径分别为 2.5 和 1.5 cm 的 PVC 管,管上打 3 行直径 5 mm 的小孔用于渗水,每行 6 个,孔间距为 1 cm,管身和底部用 2 层窗纱包裹^[8]。

试验玉米种子为有一定抗旱能力的高农 901,每盆挑选大小基本一致的饱满籽粒 4 粒,于 2010-06-22 播种,至三叶期视苗情长势每盆定苗 2 株。苗期和拔节期各设正常供水(CK)、轻度水分亏缺(LS)、中度水分亏缺(MS)和重度水分亏缺(SS)4 个处理,其含水量分别为田间最大持水量的 75%~85%,65%~75%,55%~65%和 45%~55%,每个处理 3 盆。播种前,各处理组均灌水至对照水平,三叶期时(播种 12 d),苗期处理组开始进行控水处理,每天通过称质量确定灌水量,使 CK、LS、MS、SS 处理的土壤含水量始终保持在相应的水分梯度内。在

苗期控水处理期间,拔节期处理组的灌水量始终保持对照水平。播种 36 d(07-28)后,结束苗期水分亏缺处理,采集根样;同时开始拔节期控水处理,灌水控制方法同苗期,播种 60 d(08-20)后,拔节期水分亏缺处理结束,采集根样。

1.2 试验方法

研究发现,根系吸水能力较强的区域集中在 4~16 cm^[15],因此本试验中将各处理组玉米根冲洗干净,每个处理随机选取长势良好的 10 条侧根,切取距离根尖端 10 cm 处的根段 1 cm,迅速放入体积分数 4%戊二醛固定液中过夜。采用常规环氧树脂包埋法对样品进行包埋,LKB-V 型超薄切片机切半薄切片。

1.2.1 皮层厚度的测定 将制备好的根尖组织切片用甲苯胺蓝染色 3 min,再用蒸馏水反复冲洗 5 次,于 Olympus BX51 显微镜 10 倍光镜下进行观察,并用 image pro plus 6.0 测量皮层厚度。

1.2.2 皮层薄壁细胞的形态学观察 在 Olympus BX51 显微镜 40 倍光镜下观察皮层薄壁细胞,照相并记录结果。

1.2.3 内皮层细胞长度、高度测定及形态学观察 取 2 份制备好的根尖组织切片,其中一份用番红-固绿染色,于 Olympus BX51 显微镜 40 倍光镜下观察拍照,并用 image pro plus 6.0 测量细胞长度和高度;另一份参照徐建华等^[16]的荧光染色方法,并稍作改动,用体积分数 0.05%苯胺蓝染色 30 min,再用蒸馏水反复冲洗 5 次,于 Olympus BX51 显微镜(用 UV 光源)40 倍光镜下进行荧光观察并拍照。

1.3 数据处理

所有试验数据用 Microsoft Excel 2003、SPSS 16.0 进行处理,采用单因素方差分析方法进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 水分亏缺对玉米根毛区皮层厚度的影响

根系吸水过程中,水分通过皮层以质外体和共质体途径进入导管,而共质体运输途径被认为是水分运输过程中的主要阻力^[17]。不同水分亏缺处理下玉米根毛区皮层厚度的测定结果见表 1。

表 1 水分亏缺对玉米根毛区皮层厚度的影响
Table 1 Effect of water deficiency on codex width of root hair zone in root tip of maize mm

处理 Treatment	皮层厚度 Codex width	
	苗期 Seedling stage	拔节期 Jointing stage
正常供水(CK) Normal water	0.47±0.02 aA	0.49±0.03 aA
轻度水分亏缺(LS) Low water deficiency	0.43±0.02 abAB	0.42±0.03 bB
中度水分亏缺(MS) Moderate water deficiency	0.40±0.03 bB	0.36±0.07 cC
重度水分亏缺(SS) Severe water deficiency	0.28±0.08 cC	0.26±0.03 dD

注:同列数据后大、小写字母分别表示差异极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$),下表同。
Note:Different capital and small letters in the same column mean significant difference at 0.01 and 0.05 levels,the same below.

表 1 显示,随着水分亏缺程度的加剧,苗期和拔节期玉米根毛区皮层厚度均逐渐减小,且拔节期的减小幅度高于相同处理苗期。苗期 LS、MS、SS 处理玉米根毛区皮层厚度分别比 CK 减小了 8.72%、15.45%和 39.20%,其中 MS、SS 处理与 CK 差异达到极显著水平($P<0.01$);拔节期 LS、MS、SS 处理玉米根毛区皮层厚度分别比 CK 减小了 11.42%、23.19%和 46.03%,与 CK 差异均达极显著水平($P<0.01$)。通过缩减皮层厚度来减少水分在径向运输过程中的阻力,是玉米根适应干旱环境的一种表现。

2.2 水分亏缺对玉米根毛区皮层薄壁细胞的形态学影响

通过对皮层薄壁细胞的进一步观察发现,苗期和拔节期正常供水的玉米根毛区皮层薄壁细胞排列

整齐,形状规则(图 1A,E)。随着水分亏缺程度的加剧,薄壁细胞出现了不同程度的变形,且排列不规则,细胞体积逐渐缩小(图 1B—D,F—H)。这表明水分亏缺对玉米根毛区皮层薄壁细胞的影响较明显,皮层厚度的缩减与薄壁细胞排列不规则及细胞面积缩小有关。

2.3 水分亏缺对玉米根毛区内皮层细胞的影响

图 2 显示,随着水分亏缺程度的加剧,苗期玉米内皮层细胞逐渐缩小变形,并且在重度水分亏缺时变形最严重。玉米生长到拔节期时,其根毛区已经形成规则的内皮层细胞(图 2E),轻度和中度水分亏缺处理的内皮层细胞没有发生明显的变形(图 2F,G),但是经重度水分亏缺处理后,内皮层细胞发生了明显变形(图 2H)。由图 2 还可以看出,内皮层细胞变形主要是内皮层细胞外切向壁(未加厚壁)向内

凹陷所致。表 2 结果显示,随着水分亏缺程度的加剧,苗期、拔节期各处理玉米根毛区内皮层细胞长度和高度均逐渐减小。其中苗期 MS、SS 处理玉米的内皮层细胞高度分别比 CK 减小了 63. 89%, 72. 42%,且差异显著($P<0. 05$);拔节期 LS、MS、SS 处理玉米的内皮层细胞高度分别比 CK 减小了 9. 80%, 49. 27% 和 69. 84%,与 CK 差异达显著

($P<0. 05$)或极显著($P<0. 01$)水平。说明与拔节期相比,苗期玉米根毛区的内皮层细胞高度减小幅度较大,其对水分亏缺的反应更为强烈,这可能是因为拔节期时,玉米内皮层细胞已经形成了较为成熟的加厚结构,使细胞具有一定的机械强度,从而降低了水分亏缺对其造成的影响。

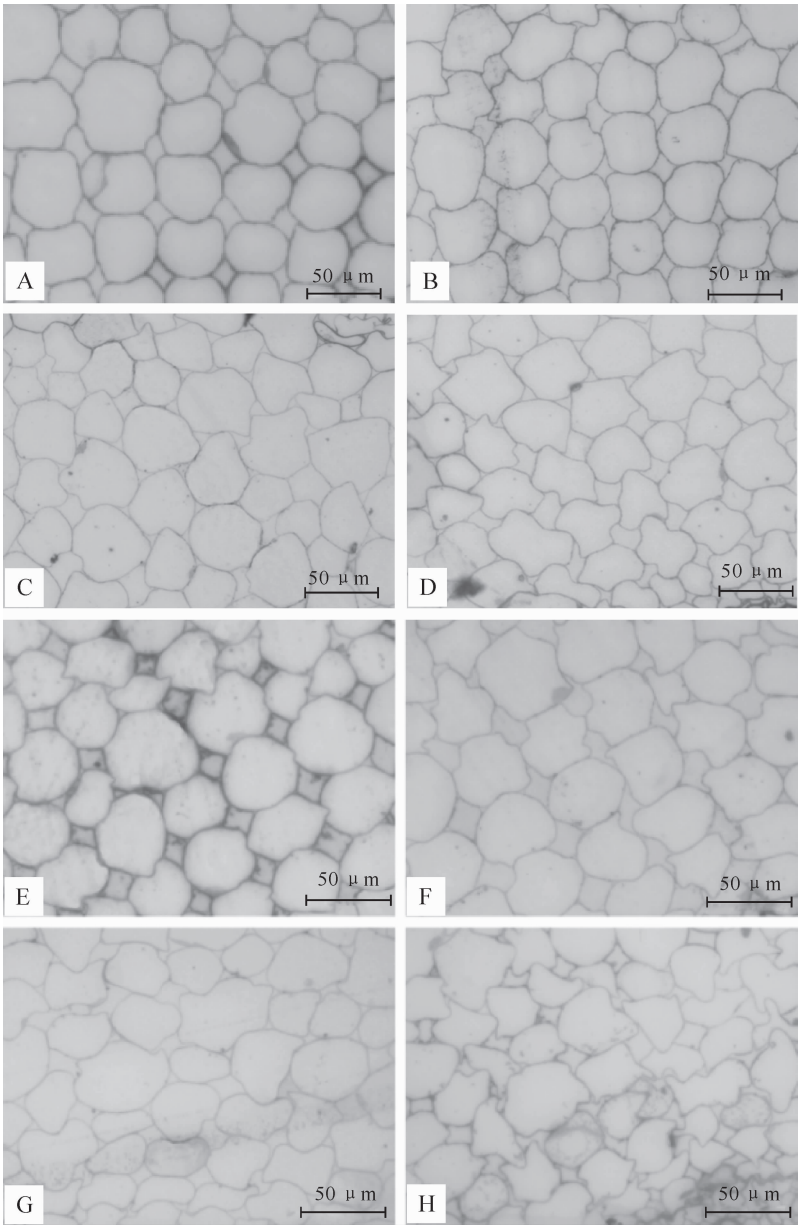


图 1 水分亏缺对苗期和拔节期玉米根毛区皮层薄壁细胞的形态学影响
A,E. 正常供水(CK);B,F. 轻度水分亏缺(LS);C,G. 中度水分亏缺(MS);D,H. 重度水分亏缺(SS)
Fig. 1 Morphological effect of water deficiency on cortex parenchyma cells
in root hair zone of seedling and jointing maize
A,E. Normal water (CK);B,F. Low water deficiency (LS);C,G. Moderate water deficiency (MS);
D,H. Severe water deficiency (SS)

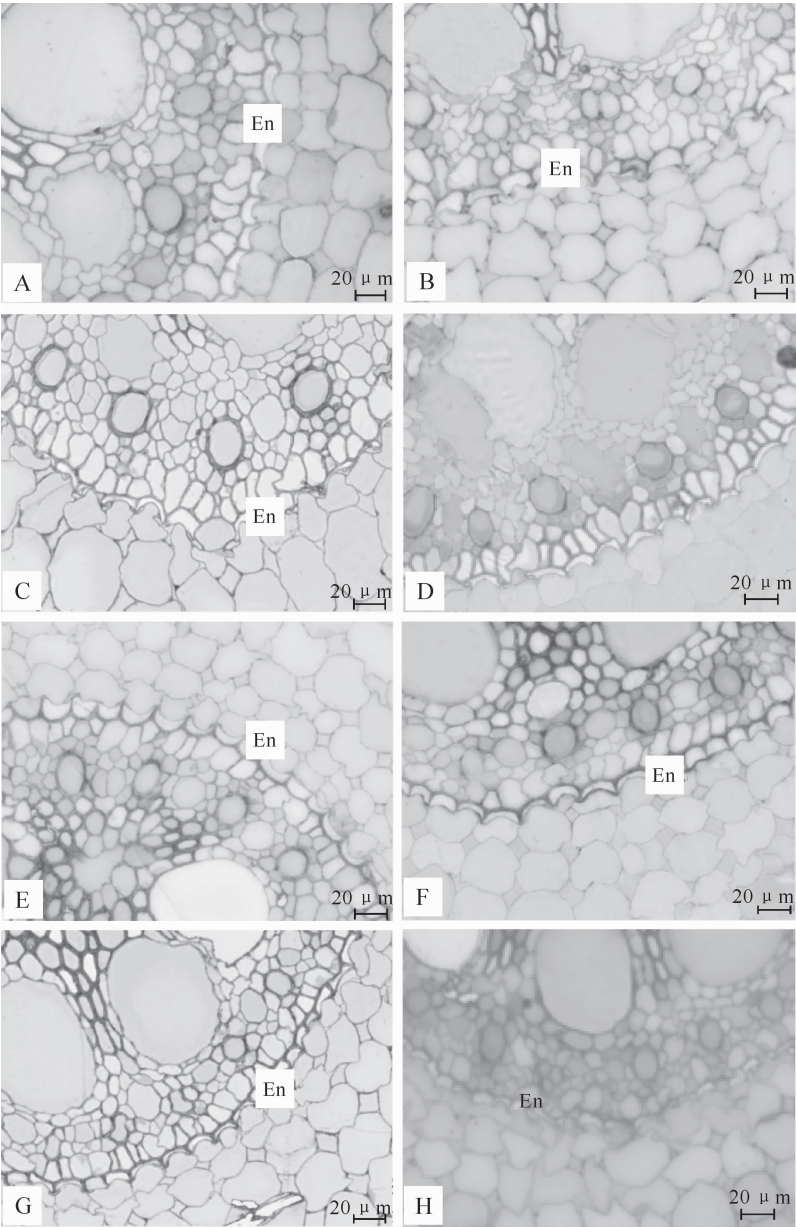


图 2 水分亏缺对苗期和拔节期玉米根毛区内皮层细胞的形态学影响

A,E. 正常供水(CK);B,F. 轻度水分亏缺(LS);C,G. 中度水分亏缺(MS);D,H. 重度水分亏缺(SS);En. 内皮层细胞

Fig. 2 Morphological effect of water deficiency on endodermis of root hair zone of seedling and jointing maize

A,E. Normal water (CK);B,F. Low water deficiency (LS);C,G. Moderate water deficiency (MS);

D,H. Severe water deficiency (SS);En. Endodermis

表 2 水分亏缺对玉米根毛区内皮层细胞长度和高度的影响

Table 2 Effect of water deficiency on endodermis length and height of root hair zone of maize		μm			
处理 Treatment		细胞长度 Endodermis length		细胞高度 Endodermis height	
		苗期 Seedling stage	拔节期 Jointing stage	苗期 Seedling stage	拔节期 Jointing stage
正常供水(CK)	Normal water	18.28 $\pm$ 3.56 aA	17.49 $\pm$ 3.12 aA	7.99 $\pm$ 2.56 aA	6.02 $\pm$ 2.32 aA
轻度水分亏缺(LS)	Low water deficiency	18.20 $\pm$ 3.49 aA	17.41 $\pm$ 3.55 aA	7.63 $\pm$ 2.02 aA	5.43 $\pm$ 1.84 bA
中度水分亏缺(MS)	Moderate water deficiency	18.16 $\pm$ 2.74 aA	17.05 $\pm$ 3.25 aA	2.88 $\pm$ 1.79 bB	3.05 $\pm$ 2.06 cB
重度水分亏缺(SS)	Severe water deficiency	17.77 $\pm$ 2.99 aA	16.91 $\pm$ 3.25 aA	2.20 $\pm$ 1.38 cB	1.82 $\pm$ 1.00 cC

利用荧光显微镜对玉米根毛区内皮层细胞马蹄形加厚结构的进一步观察发现,苗期各处理内皮层细胞的马蹄形加厚程度(图 3A—D)小于拔节期的

相应处理(图 3E—H)。苗期时,轻度水分亏缺处理玉米部分内皮层细胞两侧的径向壁出现增厚(图 3B),而中度水分亏缺处理加厚不明显(图 3C),重度

水分亏缺处理几乎看不到马蹄形加厚结构(图 3D)。从图 3 可以看出,由于拔节期时玉米内皮层处于发育的第 3 阶段,已经形成较为成熟的五面体马蹄形加厚结构^[16]。随着水分亏缺程度的加剧,轻度和中度水分亏缺处理的根内皮层细胞除两侧径向壁逐渐

加厚外,细胞的内切向壁也出现了明显的加厚(图 3F,G);重度水分亏缺处理的内皮层细胞加厚程度较轻度和中度水分亏缺处理小,并且细胞发生了明显的变形(图 3H)。这说明水分亏缺对内皮层加厚结构的发育有一定的影响。

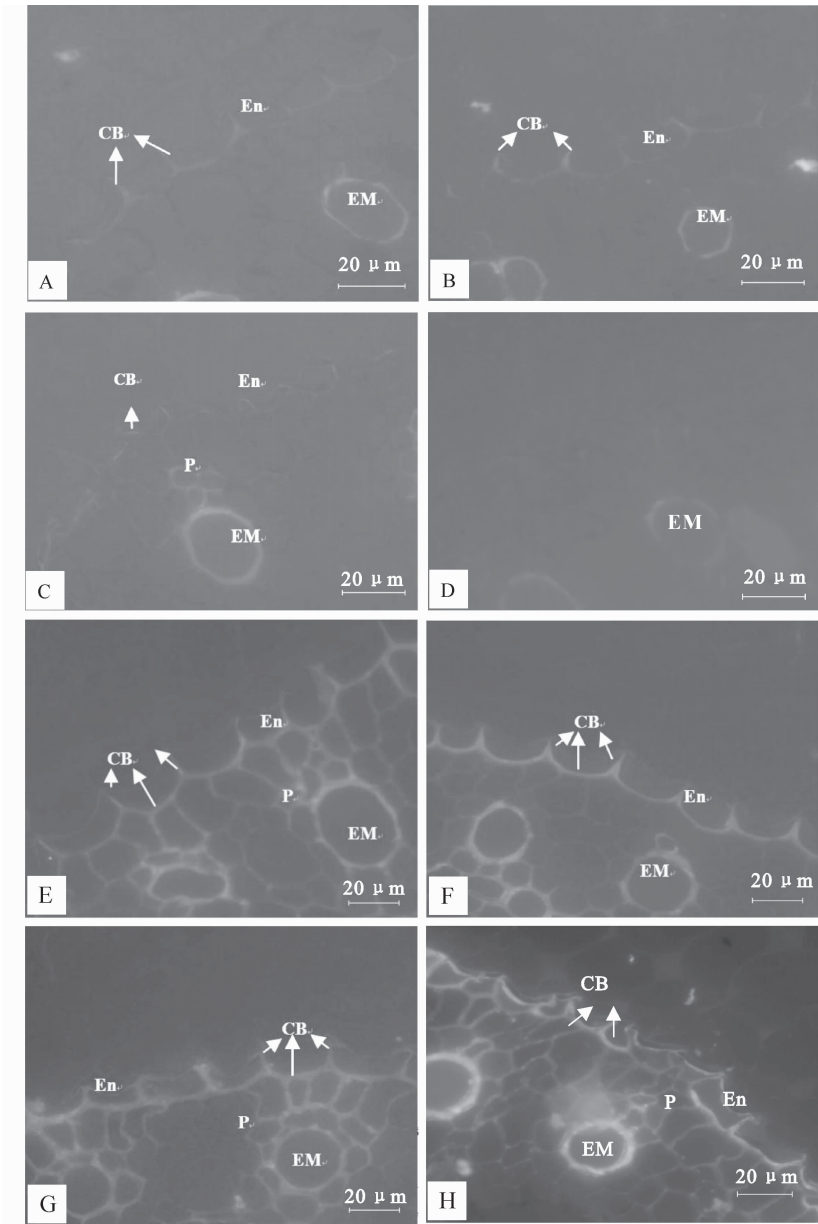


图 3 水分亏缺对苗期和拔节期玉米根毛区内皮层马蹄形加厚结构的形态学影响

A,E. 正常供水(CK);B,F. 轻度水分亏缺(LS);C,G. 中度水分亏缺(MS);D,H. 重度水分亏缺(SS);

En. 内皮层细胞;CB. 马蹄形加厚;P. 原生木质部;EM. 后生木质部;曝光时间为 50.900 ms

Fig. 3 Morphological effect of water deficiency on modified endodermis of root hair zone of seedling and jointing maize

A,E. Normal water (CK);B,F. Low water deficiency (LS);C,G. Moderate water deficiency (MS);D,H. Severe water deficiency (SS);

En. Endodermis;CB. Casparian band;P. Mature protoxylem;EM. Mature early metaxylem;All exposure time are 50.900 ms

3 讨 论

根毛区是根吸水的主要部位,也是水分胁迫响

应的部位。有研究发现,土壤缺水时,根系皮层细胞首先受到伤害,表现为细胞由排列整齐、体积较大逐渐变至体积小,且有部分破裂,随着水分胁迫时间的

延长,这种影响还会延伸至木质部^[18]。本研究结果表明,无论是苗期还是拔节期,随着水分胁迫程度的加剧,玉米根毛区的皮层厚度均减小,且重度水分亏缺时的皮层变化最明显。通过对皮层薄壁细胞的观察发现,皮层厚度减小主要是由于皮层薄壁细胞发生了不同程度的失水变形,并使细胞体积缩小、排列不规则所致。说明受到干旱胁迫后,植物不但可以通过改变导管形态降低轴向运输阻力,还可以通过减小皮层厚度的方式降低水分的径向运输阻力,从而增强对逆境的适应性,这与王周锋等^[9]和 Rieger 等^[19]的研究结果一致。另外本研究还发现,拔节期玉米皮层厚度的减小幅度高于相同处理下的苗期玉米,表明减小皮层厚度一定程度上能够满足玉米拔节期时蒸腾旺盛、需水量大的生理需求^[20-21],同时也说明作为感受土壤水分信号的器官,根系可能与作物抗旱性的形成有关^[8]。

植物的内皮层对皮层和中柱两侧组织之间的水分和溶质的交换起着非常重要的作用^[16]。研究指出,外界环境会对外皮层和内皮层的发育过程产生较大影响^[22]。陈万生等^[23]研究发现,湿润环境可使母根内皮层的马蹄形加厚减弱。Zhao 等^[11]研究认为,水流在根部的径向流动主要有质外体(沿细胞壁)、共质体(通过细胞质)和跨细胞(液泡)3 个途径,在此过程中产生的径向阻力是根吸水的主要阻力,这种阻力在蒸腾作用不旺盛尤其是干旱条件下表现得尤为明显。本研究结果表明,随着水分亏缺程度的加剧,苗期玉米根的内皮层细胞均发生了不同程度的变形;而拔节期仅重度水分亏缺处理的玉米根内皮层细胞发生了较为严重的变形,且内皮层细胞的变形主要是由细胞外切向壁向内凹陷所致。荧光显微镜观察结果显示,苗期轻度水分亏缺处理的玉米根内皮层细胞两侧径向壁增厚较明显,中度和重度水分亏缺处理的玉米根内皮层细胞壁较薄。拔节期时玉米内皮层细胞壁发育为成熟的五面体马蹄形加厚,轻度、中度水分亏缺处理的玉米根内皮层细胞径向壁加厚程度增加,同时细胞内切向壁也明显加厚,进一步增加了细胞的机械强度,因此细胞变形不明显;而重度水分亏缺处理的玉米内皮层细胞壁加厚程度较小,细胞发生明显变形,这与前人的研究结果^[7]类似。已有研究表明,在内皮层发育的前 2 个阶段中,细胞的径向壁和切向壁均会出现加厚结构,且细胞壁与质膜之间存在木栓层;内皮层发育到第 3 阶段时,木质素、木栓质及纤维素的沉积使细胞壁强烈加厚^[22],阻止了已经进入中柱的离子的回

流,保持了内皮层两边的渗透压,从而减少了根内水分的流失^[24-28];另外,木质化、栓质化的加厚也可使细胞具有一定的机械强度,有助于保持内皮层细胞的形状^[7]。说明适当的水分亏缺能够促进内皮层细胞壁加厚。本研究发现,苗期玉米在受到中度、重度水分亏缺,以及拔节期玉米受到重度水分亏缺时,根内皮层出现变形,细胞壁木质化、栓质化加厚不明显,推测可能是因为过度的缺水导致根系发育受到了不同程度的抑制和损伤所致。

本研究发现,苗期玉米根皮层结构较拔节期玉米对水分亏缺的反应敏感。适度水分亏缺处理条件下,玉米通过缩减皮层厚度,增加木质化、栓质化程度,降低了水分在根中运输的阻力,阻止了水分流失,保持了细胞的基本形状,从而在一定程度上增强了对干旱环境的适应性。

〔参考文献〕

- [1] 徐洪伟,陆静梅,周晓霞. 水分胁迫条件下玉米毛状根再生植株耐旱性研究 [J]. 农业工程学报, 2009, 23(7): 19-23.
Xu H W, Lu J M, Zhou X F. Drought resistance of regenerative plants from hairy root cultures in maize under water stress [J]. Transactions of the CSAE, 2009, 23(7): 19-23. (in Chinese)
- [2] 郭相平,康绍忠,索丽生. 苗期调亏处理对玉米根系生长影响的试验研究 [J]. 灌溉排水, 2001, 20(1): 25-27.
Guo X P, Kang S Z, Suo L S. Effects of regulated deficit irrigation on root growth in maize [J]. Irrigation and Drainage, 2001, 20(1): 25-27. (in Chinese)
- [3] 冯广龙,罗远培,杨培岭. 土壤水分对冬小麦初生根和次生根生长发育的影响 [J]. 华北农学报, 1998, 24(6): 698-705.
Feng G L, Luo Y P, Yang P L. Effect of soil water on growth and development of primary and adventitious root of winter wheat [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1998, 24(6): 698-705. (in Chinese)
- [4] 陈少裕,刘 杰. 水分胁迫对甘蔗叶片线粒体膜流动性的影响及其与膜脂过氧化的关系 [J]. 植物生理学报, 1991, 17(3): 285-289.
Chen S Y, Liu J. The effect of water stress on membrane fluidity of leaf mitochondria of sugarcane and its relation to membrane lipid peroxidation [J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1991, 17(3): 285-289. (in Chinese)
- [5] Fellows R J. Altered ultrastructure of cells of sunflower leaves having low water potential [J]. Proto Plasm, 1978, 93: 381-395.
- [6] 王泽立,张恒悦,阎先喜. 玉米抗旱品种的形态解剖学研究 [J]. 西北植物学报, 1998, 18(4): 582-583.
Wang Z L, Zhang H Y, Yan X X. Anatomical studies on the drought resistant varieties in maize [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1998, 18(4): 582-583. (in Chinese)

- [7] Cruz R T, Jordan W R, Drew M. Structural changes and associated reduction of hydraulic conductance in roots of *Sorghum bicolor* L. following exposure to water deficit [J]. Plant Physiol, 1992, 99: 203-212.
- [8] 马旭凤, 于涛, 汪李宏, 等. 苗期水分亏缺对玉米根系发育及解剖结构的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1731-1736.
Ma X F, Yu T, Wang L H, et al. Effects of water deficit on root development and anatomical structure of maize seedling [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(7): 1731-1736. (in Chinese)
- [9] 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 [J]. 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 [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(12): 2349-2352. (in Chinese)
- [10] 张岁岐, 山仑. 根系吸水机理研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4): 396-402.
Zhang S Q, Shan L. Research progress on water uptake in plant roots [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2001, 7(4): 396-402. (in Chinese)
- [11] Zhao C X, Deng X P, Zhang S Q, et al. Advances in the studies on water uptake by plant roots [J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(5): 505-514.
- [12] 孔好, 王忠, 熊飞, 等. PEG 胁迫下水稻根外皮层厚壁细胞的解剖学研究 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2008, 29(1): 61-65.
Kong Y, Wang Z, Xiong F, et al. Anatomical studies on the sclerenchyma on the edge of exodermis in rice roots under PEG-induced drought stress [J]. Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition, 2008, 29(1): 61-65. (in Chinese)
- [13] Steudle E M, Peterson C A. How does water get through roots [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 775-788.
- [14] Steudle E M, Murrmann, Peterson C A. Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis; Further evidence for the composite transport model of the root [J]. Plant Biologists, 1993, 103(2): 335-349.
- [15] 徐建华, 孙家林, 郭继华. 植物根的内皮层结构与生理功能 [J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(2): 187-192.
Xu J H, Sun J L, Guo J H. Structure and physiological function of endodermis in plant roots [J]. Plant Physiology Communication, 2002, 38(2): 187-192. (in Chinese)
- [16] 徐建华, 陶冶, 黄艳, 等. 植物根内皮层凯氏带染色的小檗碱-苯胺蓝对染法 [J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(4): 479-482.
Xu J H, Tao Y, Huang Y, et al. A berberin-aniline blue counterstaining method for dyeing caspary band in root endodermis [J]. Plant Physiology Communications, 2004, 40(4): 479-482. (in Chinese)
- [17] 张继澍. 植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2005: 39.
Zhang J S. Phytophysiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2005: 39. (in Chinese)
- [18] 于海秋, 王晓磊, 蒋春姬, 等. 土壤干旱下玉米幼苗解剖结构的伤害进程 [J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5): 143-147.
Yu H Q, Wang X L, Jiang C J, et al. Injured process on anatomical structure of maize seedling under soil drought [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2008, 26(5): 143-147. (in Chinese)
- [19] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy [J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 201-209.
- [20] 夏国军, 阎耀礼, 程水明. 旱地冬小麦水分亏缺补偿效应研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2001, 19(1): 79-82.
Xia G J, Yan Y L, Cheng S M. Research on compensatory effects to water deficits on dryland winter wheat [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2001, 19(1): 79-82. (in Chinese)
- [21] 贺冬梅, 张崇玉, 王丹妮, 等. 玉米拔节期水肥耦合效应研究 [J]. 水土保持研究, 2008, 15(3): 164-166.
He D M, Zhang C Y, Wang D N, et al. Couple effect of water and fertilizer in maize jointing stage [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2008, 15(3): 164-166. (in Chinese)
- [22] 吴小琴, 朱锦懋, 王钦丽, 等. 植物凯氏带的研究进展 [J]. 植物学通报, 2002, 19(3): 302-309.
Wu X Q, Zhu J M, Wang Q L, et al. Advances in studies on casparian strips [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2002, 19(3): 302-309. (in Chinese)
- [23] 陈万生, 乔传卓. 知母根的组织发育及其与生长环境的关系 [J]. 西北植物学报, 1997, 17(2): 170-175.
Chen W S, Qiao C Z. Study on the histological development of the adventitious root of *Anemarrhena asphodeloides* Bunge and its relation with the living environment [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1997, 17(2): 170-175. (in Chinese)
- [24] Reinhardt D H, Rost T L. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots [J]. Environmental and Experimental Botany, 1995, 35(4): 563-574.
- [25] Daryl E, Enstone, Carol A, et al. Root endodermis and exodermis; Structure, function, and responses to the environment [J]. Plant Growth Regul, 2003, 21: 335-351.
- [26] Chris J, Meyer, Carol A, et al. Permeability of *Iris germanica*'s multiseriate exodermis to water, NaCl, and ethanol [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62: 1911-1926.
- [27] Ranathunge K, Steudle E M, Lafitte R. A new precipitation technique provides evidence for the permeability of Casparian bands to ions in young roots of corn (*Zea mays* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Cell and Environment, 2005, 28: 1450-1462.
- [28] Meyer C J, Seago J L, Peterson C A. Environmental effects on the maturation of the endodermis and multiseriate exodermis of *Iris germanica* roots [J]. Annals of Botany, 2009, 103: 687-702.