

玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性

王 艳^{1,2}, 米国华¹, 陈范骏¹, 张福锁¹

(1. 中国农业大学植物营养系, 北京 100094; 2. 山西农业大学资源与环境学院, 太谷 030801)

摘要: 采用溶液培养的方法, 选用在田间、土培试验中对氮反应有典型差异的玉米自交系: 478、H21、Wu312、Zong31、Baici, 在 4 个供 N 水平 (0.04、0.4、2、4 mmol/L) 下, 研究了玉米苗期氮素吸收、分配的基因型差异以及与根系形态之间的相关关系, 结果表明: 在一定的 NO_3^- 浓度范围内 (0.04~2 mmol/L), 根系生物量随 N 水平的提高而增加, 而高 N 不同程度地降低了 5 个自交系根系干重。低 N 下 (0.04 mmol/L), 与其它自交系相比, N 高效基因型 478 具有较大的根系生物量, 其根系干重分别为 H21、Wu312、Zong31、Baici 的 1.1、1.74、1.6、1.18 倍, 并往根系分配了较大比例的 N 素, 根系 N 累积量占总 N 量的百分率比 Wu312、Zong31 分别高 18.34%、17.08%, 而 N 低效基因型 Wu312、Zong31 则往地上部分分配了较大比例的氮素。随 N 水平的提高, 显著促进了地上部的生长, 并在地上部分分配了较大比例的 N 素。当 N 水平增至 4 mmol/L 时, 地上部 N 素分配的基因型差异减小。低 N 下, 5 个自交系根系干重、总根长、根轴总长与总吸 N 量显著线性相关, 而高 N 下不表现相关关系, 说明在 N 素胁迫的条件下, 根系形态对 N 吸收效率起重要作用。

关键词: 玉米; 基因型; 硝酸盐; 根系; 氮素吸收

Genotypic differences in nitrogen uptake by maize inbred lines its relation to root morphology

WANG Yan^{1,2}, MI Guo-Hua¹, CHEN Fan-Jun¹, ZHANG Fu-Suo¹ (1. Department of Plant Nutrition in CAU, Beijing 100094, China; 2. Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China), *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 297~302.

Abstract: Five maize inbred lines, (478, H21, Wu312, Zong31, Baici), selected from previous field and pot experiments were used in order to compare the genotypic variations in total N uptake, N partition between shoot and root and its relation to root morphology at four nitrate levels (0.04, 0.4, 2, 4 mmol/L). Seedlings were grown in solution cultures. The results showed that 478, a N efficient variety, partitioned a larger amount N to its root in comparison with the other inbred lines. The percentage of root N accumulation to total N accumulation was increased by 18.34% and 17.08%, respectively in comparison with N inefficient lines, Wu312 and Zong31, when it was grown in N-deficient treatment (0.04 mmol/L), whereas there was no significant difference between 478, Baici and H21. As the NO_3^- concentration increased, the percentage of total N partitioned to root declined for all the genotypes. Genotypic variation of N partitioning was not detected among the five maize inbred lines at high nitrate supply.

基金项目: 国家 973 重点基础研究规划资助项目 (G1999011707); 国家自然科学基金“十五”重大资助项目 (2003-2006)

收稿日期: 2001-10-25; **修订日期:** 2002-09-12

作者简介: 王 艳 (1964~), 女, 山西人, 博士。主要从事作物营养遗传及微量元素营养等方面的研究。

Foundation item: the NKBRF project of China (G1999011707); the key project of NSFC (No. 2003-2006)

Received date: 2001-10-25; **Accepted date:** 2001-09-12

Biography: WANG Yan, Doctor. Mainly engaging in research of crop nutrition heredity and microelement nutrition.

The highest N accumulation in 478 at low nitrate supply was mainly due to its large root biomass which was 0.10, 0.74, 0.6 and 0.18 times larger than H21, Wu312, Zong31 and Baici respectively. When nitrate concentration increased from 0.04 to 2 mmol/L, root and shoot biomass of all the lines increased to various degrees. At the high nitrate level (4 mmol/L), however, shoot biomass keep increasing whereas root growth was inhibited. The genotypic variation in root dry weight among the five varieties was larger than that of shoot dry weight at low nitrate concentration. Total N uptake was significantly and positively correlated to root dry weight, total root length and length of root axis at 0.04 mmol/L, the coefficients of which were 0.9590, 0.9345 and 0.9050 correspondingly, but not at 4 mmol/L nitrate level. This indicates that genotypes with large root systems are able to obtain more N from low N medium. When N is not a limiting factor for plant growth, root morphology becomes less important in N uptake.

Key words: maize; genotype; nitrate; root; N uptake

文章编号:1000-0933(2003)02-0297-06 中图分类号:Q142,Q945.12 文献标识码:A

对许多高等植物而言,硝酸盐是植物利用氮素的主要形态^[1],它对植物根系生长有较大的影响。Bahman 报道,当氮素缺乏时,相对较多的光合产物被根系利用,形成较大的根系,以便吸收更多的氮素^[2],在高 N 的供应条件下,根系的生长量降低,主要是由于高 N 可能降低根系向深层穿插的能力,从而降低其对深层养分、水分利用的能力^[3];而 Zhang 等认为局部供应 NO_3^- 可以促进拟南芥侧根的大量产生^[4]。尽管氮素对根系生长的研究已经受到广泛的关注,但是将根系形态与作物不同基因型养分效率联系在一起的研究报道是十分有限的。一般认为,由于 P 在土壤中不易移动,作物的吸收系统对于从土壤中获取 P 并不重要,相比之下,根系形态对该养分吸收具有重要作用^[1]。然而,对于 NO_3^- 这类在土壤中比较容易移动的元素而言,其吸收系统对于氮的获取可能是一个关键的因素。但也有研究认为,根系的形态特征在决定作物对氮素的吸收方面起重要作用^[5]。本文旨在探讨不同的氮效率玉米自交系根系形态与氮素吸收效率的相关性,为进行玉米氮营养高效育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1997 年以来,收集玉米自交系共 250 余份,经过大田和盆栽试验鉴定,从中筛选出 5 个自交系,在田间、盆栽表现产量及生物量存在有差异,其中 478 表现为耐低氮,且对氮的响应度高;Wu312 耐低氮居中,对氮的响应度小;Zong31 不耐低氮,对氮的响应度较高;H21、Baici 耐低氮中等,对氮素响应度中等。

1.2 试验设计

玉米 (*Zea mays* L.) 种子经 10% 的 H_2O_2 表面消毒 20min,用蒸馏水洗净后,在饱和 CaSO_4 溶液浸泡 6 小时,转移至该溶液浸透的纱布上,覆以黑色塑料薄膜并在 25℃ 培养箱中催芽一昼夜,待种子露白后播种到用饱和 CaSO_4 溶液湿润的石英砂中,室温下暗处萌发 3d,出苗后移入生长室。两叶一心时,精选出苗整齐的幼苗,去掉胚乳后移入 1L pH 为 6.1 ± 0.1 的 1/2 浓度营养液的盆钵中,每盆播种 3 株幼苗。营养液 pH 用 1mol/L 的 NaOH 调节至所要求值,3d 后换成完全营养液,以后每隔 2d 更换 1 次营养液,并更换盆钵的位置,用电动气泵连续通气。幼苗生长室的昼夜温度为 26/18℃,光照强度为 $300 \mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,营养液组成为 (mmol/L): K_2SO_4 0.75, KCl 0.1, KH_2PO_4 0.25, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.65, EDTA-Fe 0.1, H_3BO_3 1.0×10^{-2} , $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-3} , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-3} , $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-4} , $(\text{NH}_4)_2\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 5.0×10^{-6} , 氮以 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 供给。分别设置 4 个氮水平,即 0.04 mmol/L (极低)、0.4 mmol/L (较低)、2 mmol/L (适中)、4 mmol/L (高氮),并以 1.8mmol/L $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 补充不足的 Ca^{2+} ,3 次重复。培养 25d 后收获。

1.3 测定方法

样品收获后小心用蒸馏水洗净,将根系放入封口袋后,置于 4℃ 的冰箱中,以便进行根系形态指标的测定。总根长采用美国 CID 公司产叶面积仪 (CI-203) 测定,其中总根长包括根轴长和侧根长,根轴总长 (指种

子根长与不定根长之和)

同时将植株地上部与根系的鲜样杀青(100℃,30min)后,温度降至70℃烘至恒重,分别称重。

采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}$ 消煮,开氏定氮法测定植株全N量。

2 结果与分析

2.1 根系N累积量占总N量的百分率的基因型差异

随着 NO_3^- 浓度的提高,根系N累积量/总N量的百分率逐渐降低(图1),可以表明:氮素胁迫程度越高,根系吸N量占总N量的比例越大。与地上部相比,低N条件下,根系是较强的代谢库,有更多的氮素积累在根系,以供其生长的需要。不同基因型玉米在4个 NO_3^- 水平下氮素的分配也有较大的差异。在极低的供N条件下(0.04mmol/L),478、H21、Baici根系氮累积量占总氮量的比例较高,而2个低效基因型Wu312、Zong31较低,其中478比Wu312、Zong31分别增加18.34%、17.08%。当中度氮素胁迫(0.4mmol/L)时,478显著高于其它4个基因型,而这些自交系之间没有显著的差异。适中或较高的氮水平(2.4mmol/L)下,低效基因型Wu312与高效基因型478的差异减少,而Zong31与478的差异仍然较大,主要是由于该基因型根系对氮素增加的反应较小,高氮下,其地上部对氮素增加幅度较大的缘故(图2)。从本试验前期的结果来看,478无论在何种N水平下,均属于高效基因型;相比之下,Wu312属于低效基因型;Zong31在低N下属于低效基因型,而在高N下,该基因型地上部对氮素的反应较大,属于高效基因型。总之,对于478而言,在氮素胁迫的条件下,该基因型根系累积了较大比例的氮素。

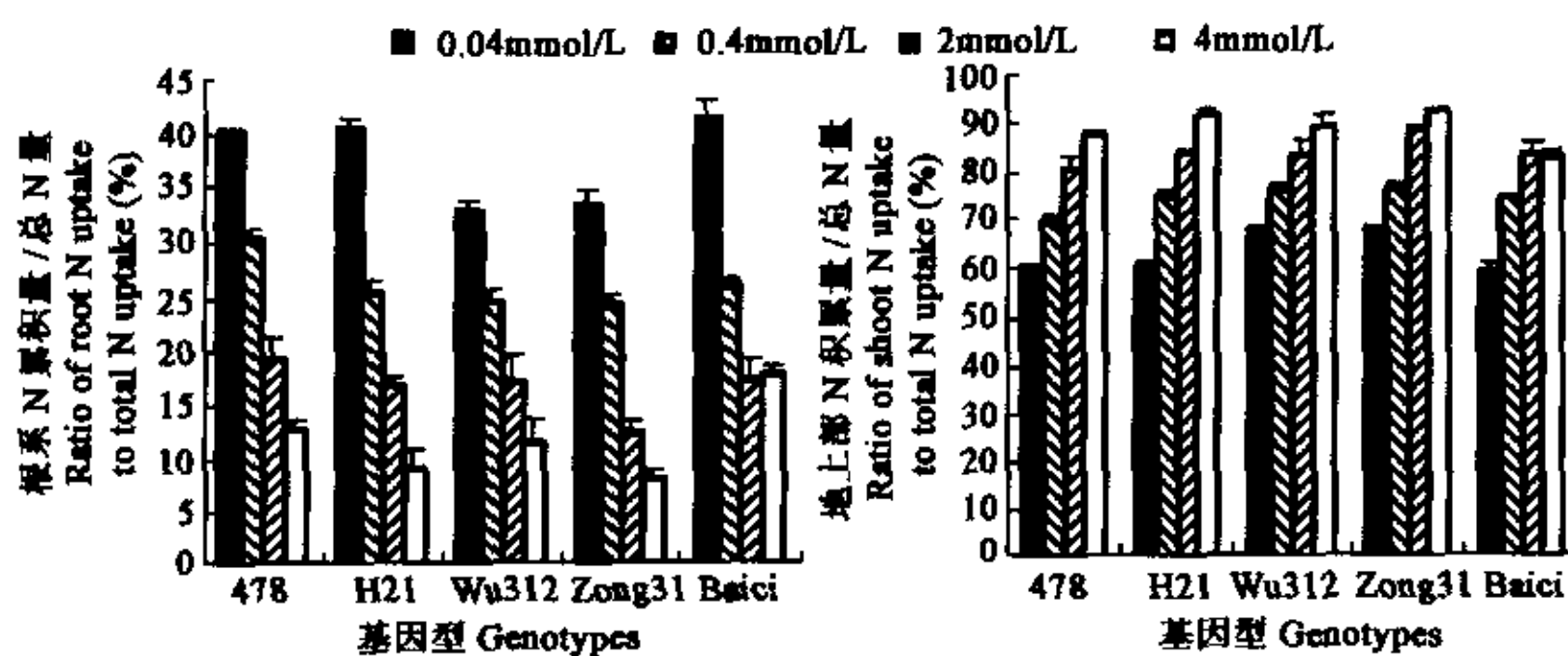


图1 不同硝酸盐水平对玉米根系、地上部N累积量/总氮量比值的影响

Fig. 1 Ratio of root, shoot N accumulation to total N uptake as affected by nitrate in maize

2.2 地上部N累积量占总N量的百分率的基因型差异

图1可以看出:与根系相反,地上部N的分配的比例随介质 NO_3^- 浓度的提高而有所增加,说明增加氮素的供应可以显著地促进地上部的生长,从而累积较大比例的氮素。从地上部N累积量占总N量的百分率来看,当介质 NO_3^- 浓度为0.04 mmol/L时,Wu312、Zong31高于其它3个基因型,前二者分别比478高12.13%、11.23%,0.4 mmol/L的浓度下,基因型间的变化趋势基本上与0.04 mmol/L相同,表明在氮素胁迫的条件下,Wu312、Zong31则向地上部分配了较多的氮素。当氮素水平较高时,地上部N累积量占总N量百分率基因型间的差异减小,因此,地上部、根系氮累积量的差异主要是由于生物量所致。图2可以看出:在一定硝酸盐的浓度范围内(0.04~2 mmol/L),根系生物量随氮水平的提高而增加,并在 NO_3^- 浓度为2 mmol/L下达到了最大(图2)。在氮素胁迫的条件下,高效基因型478根系生物量分别是H21、Wu312、Zong31和Baici的1.10、1.74、1.6、1.18倍,且这种差异大于地上部,说明低氮增加了根系基因型间的差异。Sattelmacher等认为^[5],碳水化合物和氮的平衡定着作物根和地上部的生长。按就近分配的原则,地上部生长受氮的限制,而根系则受碳的限制,因此,缺氮使地上部的生长严重受抑,而相对地促进了根系的生长,从而使根系所占的比例增加,增加了对氮素的吸收。

2.3 总吸氮量与根干重的相关性

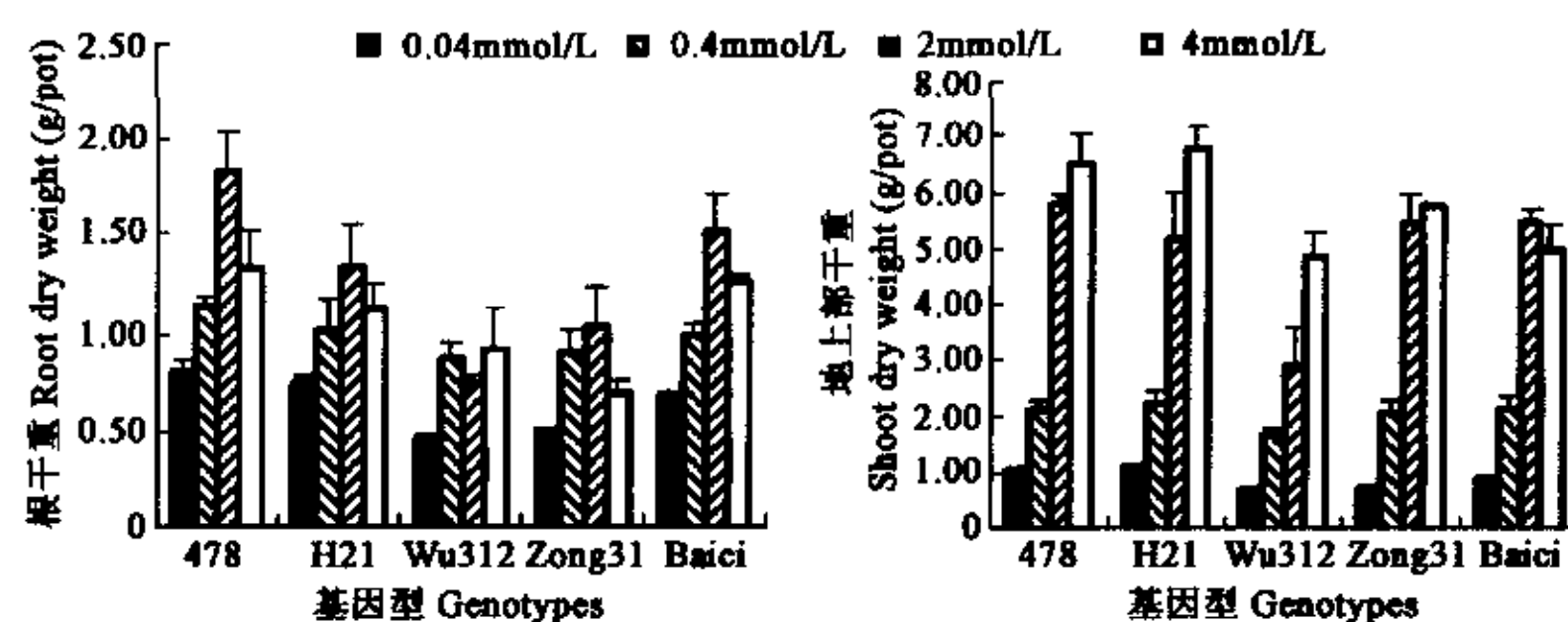


图2 不同硝酸盐水平对玉米根系、地上部生物量的影响

Fig. 1 Root, shoot biomass as affected by nitrate levels in maize

5 个品种总氮量与根干重的相关分析表明(图 3、图 4):在低 N 水平下(0.04 mmol/L),总氮量与根系干重表现为极显著线性相关,其相关系数 $r=0.959^{**}$ ($r_{0.01}=0.623$);而在高 N 下(4 mmol/L),二者的相关性较差(图 4),相关系数仅为 0.2184。可以看出,在低 N 条件下,玉米幼苗氮的吸收效率直接与根系的大小相关。根系干重是根系最直接的外观体现,478 较大的根系是该自交系获得较高的产量的原因之一,与之相比,高 N 下,总氮量与根系干重无相关关系,说明当介质中氮素供应充足时,根系干重大的基因型,植株氮累积量并未相应增加,根系大小并不是氮素吸收的限制因子。

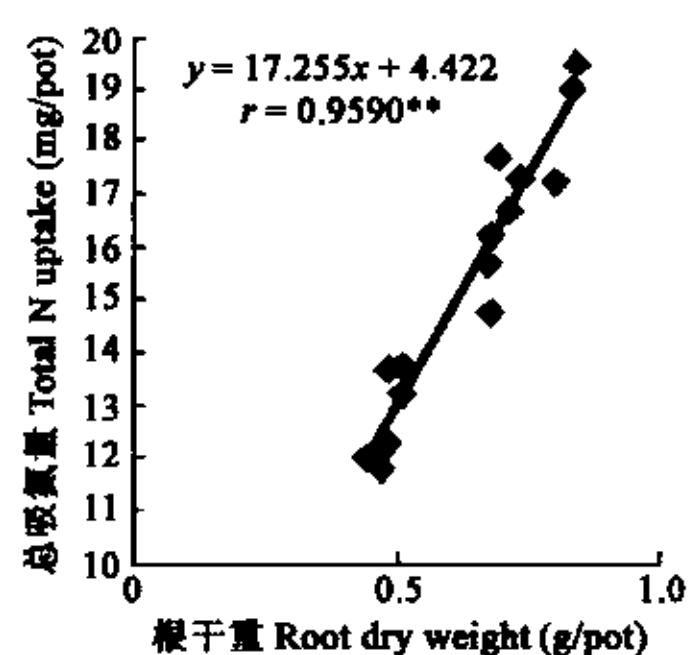


图3 低氮下(0.04mmol/L)玉米总吸氮量与根干重的相关性

Fig. 3 The relationship between total N uptake and root dry weight at low N supply

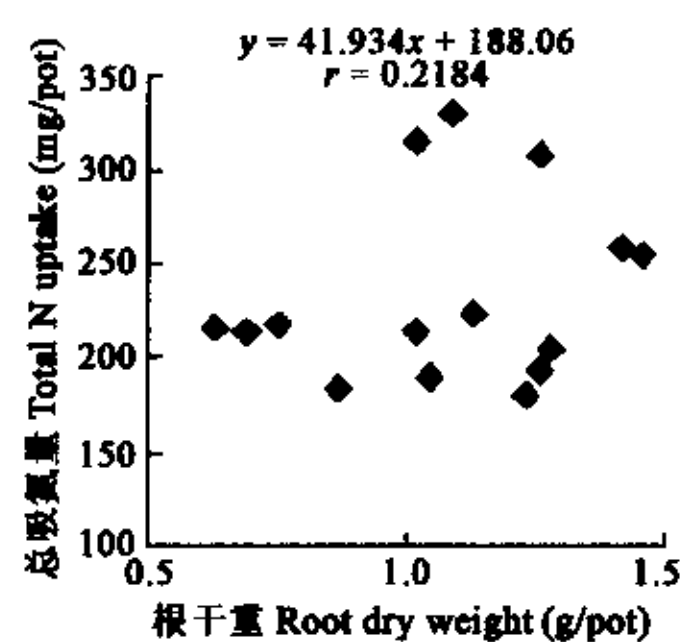


图4 高氮下(4mmol/L)玉米总吸氮量与根干重的相关性

Fig. 4 The relationship between total N uptake and root dry weight at high N supply

2.4 总吸氮量与总根长、根轴总长的相关性

图 5 可以看出,与根系干重相似,总吸氮量与总根长在氮素胁迫的条件下也达到极显著水平,表明根干重对总吸氮量的贡献与总根长密切相关,较长的根系使高效基因型 478 在低 N 下,获取较多的氮素,而高 N 下(图 6),二者相关性没有达到显著水平,但其相关系数大于根系干重与总吸氮量的相关性。

从根轴总长与总吸氮量的关系,可以看出二者在低 N 下也表现为高度的线性相关(图 7、图 8)。478 的根轴最长, Wu312 最低,其它基因型介于二者之间。因此,在本试验条件下,当氮素成为限制因子时,苗期根轴总长可以作为衡量氮效率高低的指标之一。随 NO_3^- 浓度的提高,5 个基因型均一致表现为根轴长缩短,根轴长基因型间的差异逐渐减小。因此,在高 N 条件下,总氮量与根轴长并不表现出相关关系(图 8),这种现象也表明,当氮素得到满足后,不同基因型玉米根系形态对氮素吸收的影响并不如低 N 那样重要。

3 讨论

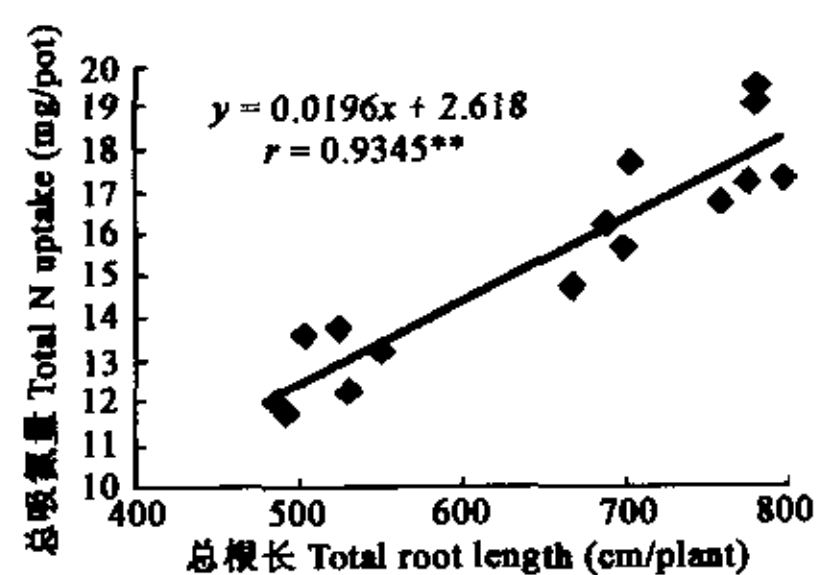


图 5 不同基因型玉米低氮下(0.04mmol/L)总吸氮量与总根长的关系

Fig. 5 The relationship between total N uptake and total length of root at low N supply

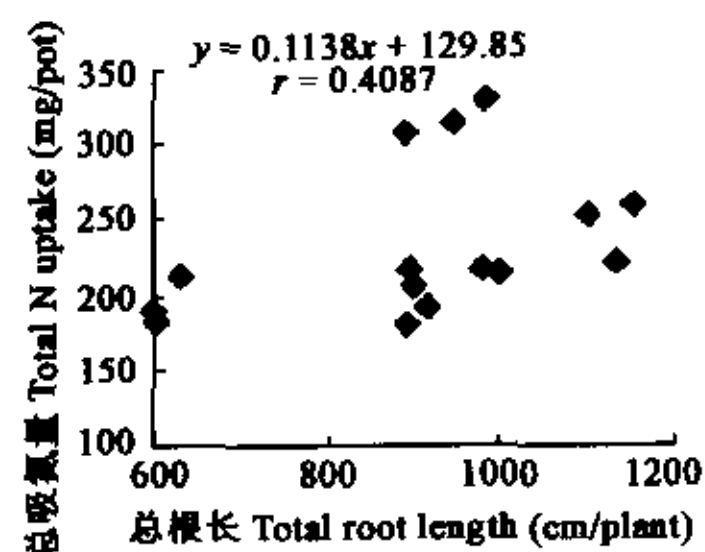


图 6 不同基因型玉米高氮下(4mmol/L)总吸氮量与总根长的关系

Fig. 6 The relationship between total N uptake and total length of root at high N supply

增加 N 素的供应对根系生长的影响可能表现为促进、抑制作用^[6],其效果取决于多种因素,但较为一致的结论是,提高 N 素水平对地上部生长的促进作用远大于对根系的促进作用。表现为根冠比降低^[7],与本试验结果相同(图 2)。而对高效基因型 478 而言,在 4 个供 N 水平下,均有一个较大的根系,从而在根系累积相对较多的氮素(图 1),尤其在低氮条件下,与 Wu312、Zong31 相比,478 根系分配了较大比例的 N 素,以供其生长的需求。根系形态无疑对在土壤中移动性小的矿质养分如 P、K 等的养分吸收具有重要作用。Burns 的刺激模型表明,在极低的 NO_3^- 浓度下,根系形态也将成为其吸收的限制因子。尽管相当一部分土壤溶液中具有较高 NO_3^- 浓度,但是在农作物的整个生长周期中, NO_3^- 并不能始终保持较高的浓度,尤其是表层土壤 NO_3^- 被耗竭的情况下,亚土层中高的根长密度对作物后期的生长变得尤为重要,在这种情况下, NO_3^- 的吸收取决于根系在该土层的分布和通过扩散迁移到根表的硝酸盐的数量^[1]。当增加 N 的供给时,植物并不需要增加根系长度以增加对 N 素的吸收,这种现象反映了地上部和根系生长的功能平衡^[2],本试验在高 N 条件下,根干重降低也表明了这一点(图 2)。

Mackay 和 Barber 研究了 B73XMo17(强响应型)及 Pioneer3732(弱响应型)玉米杂交种在 2 个 N 水平下根系生长的情况,发现施 N 后对 Pioneer3732 的根表面积及根长没有影响,但是显著促进了 B73XMo17 根系的生长,较大的根系是 B73XMo17 获得较高产量的原因^[8]。本试验对 5 个玉米自交系根系形态与 N 素累积量的研究表明,耐低 N 且对 N 响应度高的基因型 478,在 N 素胁迫条件下,该基因型根系 N 累积量对总 N 量的贡献高于较高(图 1),与其他 4 个基因型相比,478 具有较大的根系,从而可能使该自交系在更广

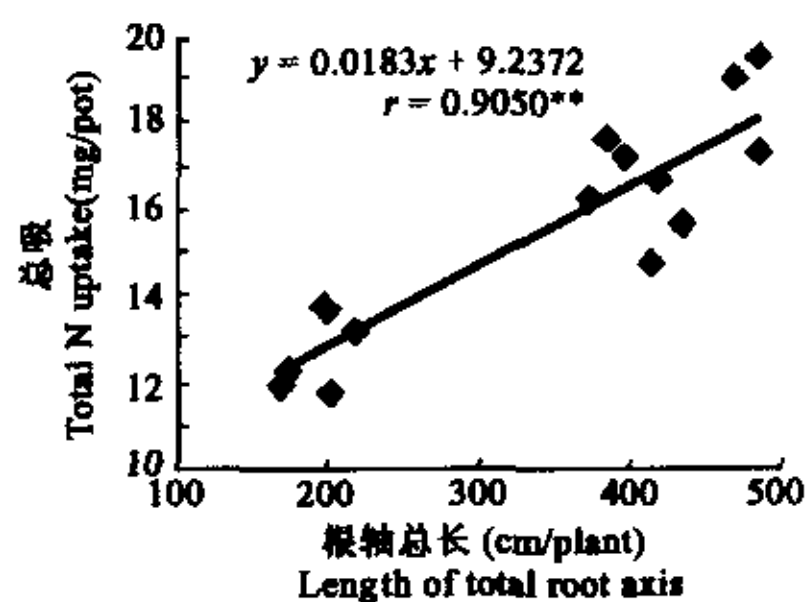


图 7 不同基因型玉米低氮下(0.04mmol/L)总吸氮量与根轴总长的关系

Fig. 7 The relationship between total N uptake and root axis of maize at low N supply

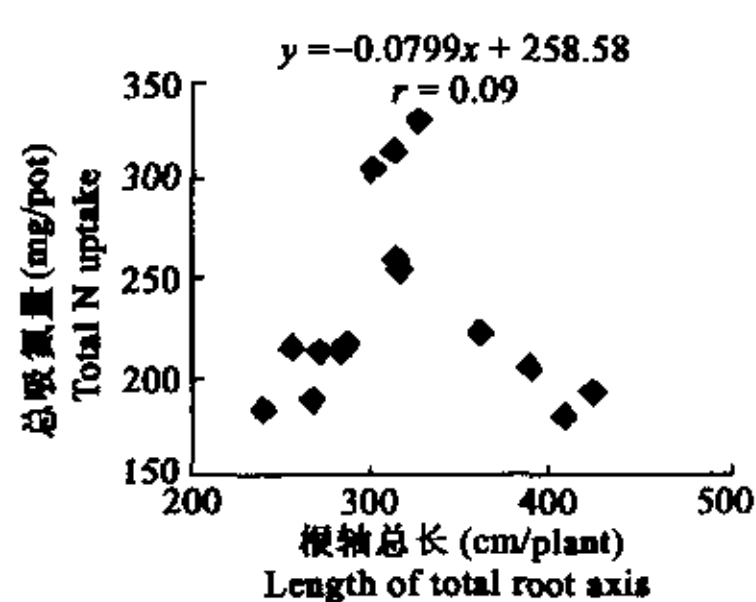


图 8 不同基因型玉米高氮下(4mmol/L)总吸氮量与根轴总长的关系

Fig. 8 The relationship between total N uptake and root axis of maize at high N supply

的范围内吸取较多的 NO_3^- , 并且在土壤 N 素有效性较低时累积更多的 N 素, 这与 Mackay 等的研究结果类似。本试验的结果还表明, 随着供 N 水平的提高, 表现为根轴长缩短, 根轴长度基因型间的差异减小, 侧根的数量大量增加。Zhang 等、Drew 研究表明^[4,9], 局部供应硝酸盐可以诱导侧根的大量产生, 前者认为是 NO_3^- 可以作为侧根发育的信号, 从而诱导了侧根的发育, 而后者将这种现象解释为 NO_3^- 的营养作用。对氮素吸收与根系形态指标相关性的研究表明, 低 N 下, 根系干重、总根长、根轴总长与总 N 量表现显著的正相关(图 3, 图 5, 图 7), 高 N 下没有相关性(图 4, 图 6, 图 8), 因此, 在本试验 N 素胁迫条件下, 苗期根系形态直接与氮效率相关, 它对氮素的高效吸收具有重要的作用, 这 5 种基因型在氮效率上的差异, 很大程度上取决于这些自交系根系形态对 N 胁迫的基因型差异与对 N 素的反应。

References

- [1] Sattelmacher B, Walter J Horst, and Heiko C Becker. Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants. *Z. pflanzenernahr. Bodenk.*, 1994, **157**:215~224.
- [2] Bahman Eghball and Jerry W. Maranville Root development and nitrogen influx of corn genotypes grown under combined drought and N stress. *Agron. J.*, 1993, **85**:147~152.
- [3] Comfort S D, Malzer G L, and Busch R H. Nitrogen fertilization of spring wheat genotypes: influence on root growth and soil water depletion. *Agron. J.*, 1988, **80**:114~120.
- [4] Zhang H and Forde B G. An Arabidopsis MADs-box gene controlling nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998, **279**:407~409.
- [5] Sattelmacher B, Gerendas J, Thoms K, *et al.* Interaction between root growth and mineral nutrition. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, **33**(1):63~73.
- [6] Bettina Seith, Eckhard George, Horst Marschner, *et al.* Effect of varied soil nitrogen supply on Norway spruce. *Plant Soil*, 1996, **184**:291~298.
- [7] Adrie Van der Werf and Oscar W Nagel. Carbon allocation to shoot and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose; Opinion. *Plant Soil*, 1996, **185**:21~32.
- [8] Mackay A D and Barber S A. Effects of nitrogen on root growth of two corn genotypes in the field. *Agron. J.*, 1986, **77**:699~703.
- [9] Drew M C. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system and the shoot in barley. *New Phytol.*, 1973, **75**:479~490.