



评述

玉米高效吸收氮素的理想根构型

米国华, 陈范骏, 吴秋平, 赖宁薇, 袁力行, 张福锁*

中国农业大学资源与环境学院, 农业部植物营养学重点实验室, 教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100193

* 联系人, E-mail: zhangfs@cau.edu.cn

收稿日期: 2010-04-07; 接受日期: 2010-09-09

国家重点基础研究计划(批准号: 2009CB11860)和国家自然科学基金(批准号: 31071852, 30771289, 30821003)资助项目

摘要 氮肥投入是保证世界粮食总产量不断增加的重要因素. 如何在高投入集约化生产条件下, 提高氮肥利用效率、减少氮肥损失及其带来的环境问题, 是当前作物生产中面临的重要课题. 高产高投入玉米生产体系中, 硝酸盐淋失是氮肥损失的重要途径之一. 本文论述了土壤硝态氮运移特点、玉米吸氮规律及土壤氮素有效性对根系生长的调节作用, 提出了玉米氮高效理想根系构型. 通过改良根系构型、增加深层土壤中根系分布, 有可能减少氮素向深层的淋失, 从而提高氮肥利用率, 同步实现玉米高产与氮高效利用.

关键词
玉米
氮效率
根系构型
硝态氮
根际

预计到 2030 年世界人口将增长约 40%, 超过 80 亿, 但全球范围内用于粮食生产的可耕地面积仅能增加 7%. 受能源、资源等因素限制, 化肥价格急剧攀升, 养分高效型作物品种在作物生产中的意义越来越重要^[1,2]. 在提高作物产量的同时提高养分资源利用效率是当前国际上农业可持续发展的研究热点, 是人类面临的最大的科学挑战之一^[3].

玉米已成为世界重要的粮食、饲料、工业原料和生物质能源的多用途作物. 品种改良和化肥投入是玉米总产增长的贡献因子中最主要的因素^[4-7]. 在玉米品种年代演替过程中, 现代玉米高产品种主要表现为耐密性增加、成穗率提高、株型紧凑和保绿性增强等^[7-12]. 在根系性状方面, 王空军^[13]认为, 20 世纪 90 年代玉米品种根系分布呈“纵向延伸、横向紧缩”的演进特点, 有利于密植. 根系构型在养分水分高效利用中起关键作用^[14,15]. Hammer 等人^[16]的模拟研究表明, 美国现代玉米品种耐密高产并不能简单地用株型改变来解释, 根系构型的改变可能是重要原因.

“深根型”通过养分水分的高效利用, 提高了玉米对环境的抗逆性和产量的稳定性^[16]. 目前, 对磷高效理想根构型已有深入研究, 对菜豆^[17-19]、大豆^[20]、玉米^[21]的研究表明, 增加作物浅层根系有利于磷的高效获取. 磷在土壤中的移动性差, 而硝酸盐作为土壤氮素的主要形态移动性很强. 对氮高效利用的理想根构型, 目前仍然不清楚. 因此, 深入分析氮高效根系构型, 对于选育兼具高产与氮高效的“双高”品种, 实现大面积高产高效具有重要意义.

1 玉米田土壤氮素损失的主要途径

土壤中的无机氮主要是硝酸盐和铵. 好气土壤条件下, 土壤氮素以硝态氮为主. 以尿素、磷二铵等形态施入土壤的氮肥, 会在短时间内转化为硝态氮. 除被土壤微生物吸收利用外, 硝酸盐可以在土壤中转化为多种形态, 如 NO_2 、 NO 及 N_2O 氮等^[22,23]. Barber^[24]用生物有效性的概念将土壤养分区分为“实际有效养分”和

“潜在有效养分”. 前者为根际范围内能立即被根系吸收的养分, 后者为根际以外经过迁移后才能被根系吸收的养分. 因此, 土壤的养分迁移是影响养分有效性的重要因素. 铵态氮带正电荷, 易被土壤吸附固定, 在土壤中迁移速率很慢, 不易淋失损失. 硝态氮带负电荷, 不能被土壤胶体和黏土矿物所吸附, 因而容易随水移动. 硝态氮虽然易被植物吸收, 但也容易向土壤深层淋失. 研究表明, 施氮量与硝态氮淋洗之间存在线性相关^[25-27]. 与小麦等越冬作物相比, 生长于夏季多雨季节的玉米, 硝态氮淋洗的可能性更高, 这是氮肥损失的重要途径之一(表 1)^[28,29]. 高强等人^[30]研究表明, 1 mm 降水量分别使在玉米田 15, 45 和 75 cm 土壤剖面处标记的硝态氮向下淋洗了 0.16, 0.08 和 0.04 cm. 在夏玉米田中, 0~100 cm 土体的硝态氮分布一般表现为中间土层含量低、上层和下层含量高, 但一次大量灌水(或降雨)可以改变硝态氮分布趋势^[31]. 受社会经济条件的制约, 目前中国玉米生产中进行一次性施肥(肥料全部做基肥, 又称“一炮轰”)的农户占很大比例. 本课题组 2009 年在吉林梨树县调查发现, 当地一次性施肥比例高达 2/3 以上. 在这种情况下, 硝酸盐淋失的可能性更大. 减少硝酸盐的淋失损失, 是高产条件下提高氮肥利用率的重要环节之一. 一方面要通过合理的施肥量和分期施肥来调控根层硝态氮含量; 另一方面要充分发挥玉米根系的生物学潜力, 通过选择具有合理根系构型的氮高效品种进一步提高硝态氮的吸收, 减少其向深层的淋失损失^[32-35].

2 氮素供应对玉米根系生长发育的调节

众所周知, 氮素供应不足导致光合产物向根中分配比例增加, 从而导致根冠比的增加. 氮素供应对根系形态的影响远比生物量的变化要复杂. 从生理学角度分析, 玉米根系形态对氮素供应的反应主要表

现在三个方面: 一是氮素供应不足条件下, 玉米根(包括胚根、种子根及节根)的伸长受促进, 根系变长^[36,37]. 这一特性这有利于扩展整体根系所占据的空间, 从而提高土壤中氮素的空间有效性. 但是, 介质中氮素浓度过高, 会显著抑制根系的伸长. 对玉米的研究表明, 当水培溶液中的硝酸盐浓度超过 5 mmol/L 时, 根系显著缩短^[38]. 二是当总体氮素供应不足, 而根际局部硝酸盐浓度较高时, 在富集硝酸盐的土壤区域的植物侧根伸长受到促进, 也就是所谓根的“向肥性”反应^[39-41]. 这一特性有利于作物与其他植物及土壤微生物竞争土壤氮素养分^[42]. 三是当氮素供应适中时, 侧根生长最佳, 而硝酸盐供应浓度过高(通常大于 10 mmol/L)或极度缺氮时, 侧根伸长均显著受阻^[43].

在高产栽培条件下, 随产量水平的提高, 作物需氮量增加, 施氮总量也会提高. 而由于社会经济条件及农机等因素的制约, 目前生产上通常只能做到两次施肥(基肥加一次追肥), 许多农民采用一次性基肥, 这导致土壤中的硝酸盐浓度经常超过 10 mmol/L^[44]. 在这种高强度氮素供应条件下, 根及侧根的生长实际上处于一种受抑制的状态, 表现为总根量(根冠比)低、根系分布浅^[45,46]. 孙庆泉等人^[47]的研究表明, 与 20 世纪 70 年代杂交种和 50 年代农家种相比, 90 年代以来育成杂交种的根冠比显著下降. 这说明, 现代玉米高产体系中, 根系大小及其空间分布特征很可能限制了氮素的高效获取.

3 玉米高效吸收氮素的理想根构型

根构型(root architecture)即根系在土壤中的空间构型^[14,48]. 在菜豆等直根系作物中, 根构型对磷的吸收具有重要影响. 由于磷主要在土壤表层分布, 且移动性差, 相对较浅的根系有利于磷的高效获取^[17-19]. 对玉米的研究也证实了这一点^[21].

表 1 华北平原小麦-玉米轮作体系中氮肥的去向^[28]

氮肥去向	冬小麦			夏玉米		
	样本数	范围(%)	平均值(%)	样本数	范围(%)	平均值(%)
作物吸收	33	6.8~44.9	21.8	23	2.3~38.3	10.2
土壤残留	10	13.4~50.2	15.3	4	32.0~65.4	28.6
氮挥发	6	3.6~16.0	17.0	7	4.8~37.0	20.7
淋洗	7	7.0~36.7	19.8	11	3.7~77.7	31.3
硝化-反硝化	5	0.0~1.6	0.5	14	0.0~6.7	0.3

对于根系构型与氮素吸收的关系, 国内外尚有争论. 理论分析表明, 土壤氮素具有流动性强的特征, 在充足氮素和有水分供应条件下, 根系作为吸收器官的重要性下降, 因而不需要太大的根系^[49]. Robinson认为根系中真正参与氮素吸收的比例只有11%(不施氮)和3.5%(施氮), 大的根系必然导致对碳水化合物的大量消耗^[50]. 但在田间实际条件下, 氮高效品种的一个显著特征即是具有强大的根系^[51~56]. 原因之一是, 理论研究是在封闭的培养体系中, 而且是相对短期的过程. 而在田间条件下, 玉米全生育期长达100~130天, 而且是在夏季多雨季节, 硝酸盐在土壤中是不断运移的. 如果不被作物吸收, 硝酸盐很可能在作物生长的后期下移到土壤深层, 从而大大降低其空间有效性. 至关重要的是, 与小麦不同, 玉米抽雄后吸收的氮素要达到总需氮量的40%~50%^[57,58]. 模型分析表明, 增加土壤深层根系分布, 减少表层土壤的根系分枝, 可以显著提高氮素及水分的空间有效性, 从而增加产量^[15]. 不同品种的比较分析也表明, 增加30 cm以下土层中的根量(根长密度), 可以显著降低硝酸盐向深层的淋失损失^[51~53](图1). 因此, 通过增加深层根系量, 培育“深根型”品种, 在后期截获不断下移的硝酸盐, 可能是高产条件下进一步提高玉米氮素利用率

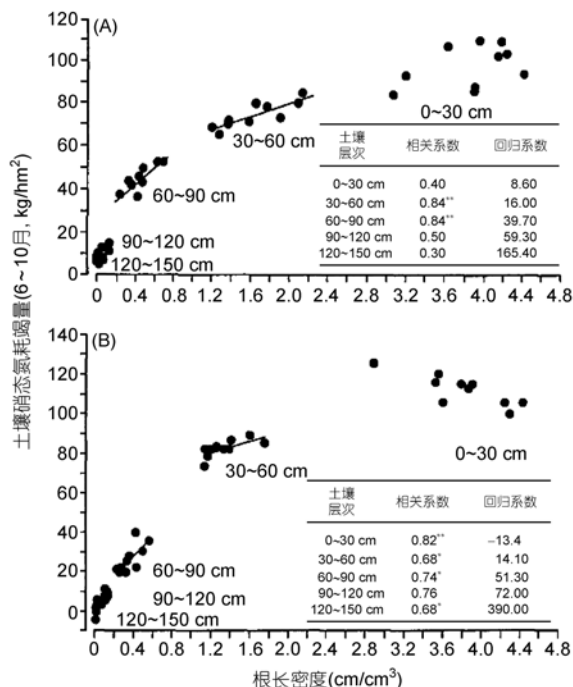


图1 玉米不同土壤层次根长密度与硝态氮淋失的相关性^[53]
(A)和(B)指两个试验年度

的重要机制.

综上所述, 本文提出一个玉米氮高效吸收的理想根构型的假设(图2). 其基本特点是: (1) 根系下扎能力强、生长后期分布较深、根系活力强, 有利于截获土壤中随水下移的硝酸盐; (2) 在高产氮肥投入条件下仍能保持正常的侧根生长、总根长密度高, 提高整体土壤剖面的氮素有效性; (3) 侧根对局部硝酸盐的响应能力(向肥性反应)强. 在优化供氮条件下, 氮投入量相对降低, 土壤氮素分布的空间抑制性增加. 侧根向肥性反应能力强有助于高效利用局部富集的硝酸盐.

4 展望

迄今为止, 高产育种都是基于地上部性状的遗传改良. 根系是养分吸收的主要器官, 在高产的基础上实现养分高效, 应该考虑根系形态特征. 虽然已经发现了一些控制根系生长发育的基因与数量性状基因座(QTL)^[59], 但这些遗传信息尚无法有效地应用于养分高效育种实践. 关键问题之一是尚不清楚什么样的根构型才能达到养分高效吸收. 本文提出的氮高效理想根构型假设尚需要实验数据的验证. 到目前为止, 除了模型预测外^[15,16], 根系与氮高效吸收的相互关系的研究主要是基于根系与吸氮量之间的简单相关性分析^[51~54]. 由于根系与地上部生长的相关性, 地上部生物量大的品种, 其根系也可能相应增大. 因此, 很难说清吸氮量的增加是由于根系增加的直接作用, 还是由于地上部生长量带来的间接结果. 要想证明根系的直接作用, 需要特殊的根系研究材料. 一种方法是构建以根系性状为目标的“根系近等基因系”, 也就是以一个深根型玉米基因型为供体, 通过遗传操作, 将其

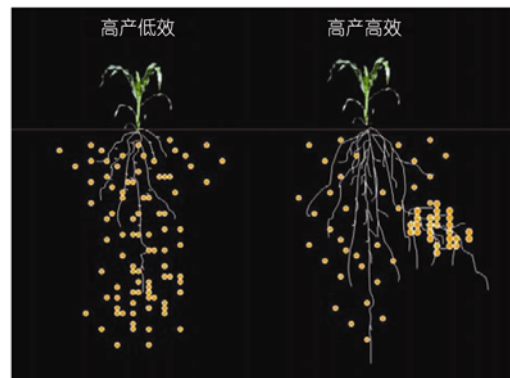


图2 玉米高产氮高效的理想根构型模式图
高产高效玉米根系(右)分布较深, 总根长密度高, 侧根生长对局部硝酸盐的响应能力强. 圆点示硝酸盐

中控制根系性状的一个或几个染色体片段导入一个浅根型玉米基因型(受体), 从而得到一系列遗传背景高度一致、只有根系遗传控制基因有显著差异的株系(染色体片段导入系或称渗入系). 通过对这些株系比较分析, 才能更客观地说明某一根系性状的作用. Landi 等人^[60]曾利用类似的技术, 评价了激素脱落酸(ABA)在

玉米抗旱中的作用. 将这一方法应用于氮高效理想根构型研究, 将有助于阐明氮高效理想根构型的特征, 并在此基础上寻找相应根系性状的控制基因或分子标记, 通过分子遗传学手段将根系育种融入到传统高产育种程序中, 从而培育出产量与氮效率同步提高的玉米新品种.

参考文献

- Mann C C. Crop scientists seek a new revolution. *Science*, 1999, 283: 310—314
- London J G. Nitrogen study fertilizes fears of pollution. *Nature*, 2005, 433: 791
- Tilman D, Cassman K G, Matson P A, et al. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 2002, 418: 671—678
- Russell W A. Genetic improvement of maize yields. *Adv Agron*, 1991, 46: 245—298
- Duvick D N. Genetic contributions to advances in yield in U.S. maize. *Maydica*, 1992, 37: 69—79
- Tollenaar M, Lee E A. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crop Res*, 2002, 75: 161—169
- Tollenaar M, Lee E A. Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica*, 2006, 51: 399—408
- Dwyer L M, Tollenaar M. Genetic improvement in photosynthetic response of hybrid maize cultivars, 1959 to 1988. *Can J Plant Sci*, 1989, 69: 81—91
- Duvick D N, Smith J S C, Cooper M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. In: Janick J, ed. *Plant Breeding reviews*. New York: John Wiley & Sons, 2004. 109—151
- 丁莉. 玉米品种更替中产量增长与光合效率提高的生理机制. 博士学位论文. 北京: 中国科学院植物研究所, 2005
- 谢振江, 李明顺, 徐家舜, 等. 遗传改良对中国华北不同年代玉米单交种产量的贡献. *中国农业科学*, 2009, 42: 781—789
- 陈国平, 王荣焕, 赵久然. 玉米高产田的产量结构模式及关键因素分析. *玉米科学*, 2009, 17: 89—93
- 王空军. 玉米不同产量潜力基因型根系生理特性与地上部关系研究. 博士学位论文. 泰安: 山东农业大学, 2000
- Lynch J P. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*, 1995, 109: 7—13
- King J, Gay A, Sylvester-Bradley R, et al. Modelling cereal root systems for water and nitrogen capture: Towards an economic optimum. *Ann Bot*, 2003, 91: 383—390
- Hammer G L, Dong Z, McLean G, et al. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Sci*, 2009, 49: 299—312
- Lynch J P, Beebe S E. Adaptation of beans to low soil phosphorus availability. *Hort Sci*, 1995, 30: 1165—1171
- Lynch J P, Brown K M. Topsoil foraging—an architectural adaptation to low phosphorus availability. *Plant Soil*, 2001, 237: 225—237
- Liao H, Yan X, Rubio G, et al. Genetic mapping of basal root gravitropism and phosphorus acquisition efficiency in common bean. *Funct Plant Biol*, 2004, 31: 959—970
- 赵静, 付家兵, 廖红, 等. 大豆磷效率应用核心种质的根构型性状评价. *科学通报*, 2004, 49: 1249—1257
- Zhu J M, Kaeppeler S M, Lynch J P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). *Funct Plant Biol*, 2005, 32: 749—762
- Stevenson F J. Organic forms of soil nitrogen. In: Stevenson F J, ed. *Nitrogen in Agricultural Soils*. Madison: American Society of Agronomy Inc, 1982. 67—122
- Legg J O, Meisinder J. Soil nitrogen budgets. In: Stevenson F J, ed. *Nitrogen in Agricultural Soils*. Madison: American Society of Agronomy Inc, 1982. 503—507
- Barber S A. *Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach*. New York: John Wiley and Sons Inc, 1995
- 刘光栋, 吴文良. 桓台县高产农田土壤硝态氮淋失动态研究. *中国生态农业学报*, 2002, 10: 71—74
- 袁新民, 杨学云, 同延安, 等. 不同施氮量对土壤 NO_3^- -N 累积的影响. *干旱地区农业研究*, 2001, 19: 8—13, 39
- 王西娜, 王朝辉, 李生秀. 施氮量对夏季玉米产量及土壤水氮动态的影响. *生态学报*, 2007, 27: 197—204
- 巨晓棠, 刘学军, 张丽娟. 华北平原小麦-玉米轮作体系中的氮素循环与环境效应. 见: 朱兆良, 张福锁, 著. *主要农田生态系统氮素行为与氮肥高效利用的基础研究*. 北京: 科学出版社, 2010. 55—106
- 郭大应, 冯艳. 灌溉土壤硝态氮运移与土壤湿度的关系. *灌溉排水*, 2001, 20: 66—68, 72

- 30 高强. 土壤剖面不同位置累积硝态氮的作物有效性及去向. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学, 2003
- 31 周顺利. 高产条件下冬小麦、夏玉米氮营养特性的基因型差异及氮肥推荐. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学, 2000
- 32 van Vuuren M M I, Robinson D, Griffiths B S. Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant Soil*, 1996, 178: 185—192
- 33 刘建安, 米国华, 张福锁. 玉米基因型与土壤氮素表观平衡. *生态农业研究*, 2000, 8: 38—41
- 34 张丽娟, 巨晓棠, 高强, 等. 玉米对土壤深层标记硝态氮的利用. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10: 455—461
- 35 宋海星, 李生秀. 根系的吸收作用及土壤水分对硝态氮、铵态氮分布的影响. *中国农业科学*, 2005, 38: 96—101
- 36 王艳, 米国华, 陈范骏, 等. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性. *生态学报*, 2003, 23: 297—302
- 37 Tian Q Y, Chen F J, Zhang F S, et al. Genotypic difference in nitrogen acquisition ability in maize plants is related to the coordination of leaf and root growth. *J Plant Nutr*, 2006, 29: 317—330
- 38 Tian Q Y, Chen F J, Liu J X, et al. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated to reduced IAA levels in roots. *J Plant Physiol*, 2008, 165: 942—951
- 39 Granato T C, Raper C D. Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. *J Exp Bot*, 1989, 40: 263—275
- 40 Sattelmacher B, Thoms K. Morphology and physiology of the seminal root system of young maize (*Zea mays* L.) plants as influenced by a locally restricted nitrate supply. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 1995, 158: 493—497
- 41 郭亚芬, 米国华, 陈范骏, 等. 硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31: 90—96
- 42 Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol*, 2004, 162: 9—24
- 43 郭亚芬, 米国华, 陈范骏, 等. 局部供应硝酸盐诱导玉米侧根生长的基因型差异. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11: 155—159
- 44 巨晓棠, 刘学军, 潘家荣, 等. 华北平原冬小麦/夏玉米轮作体系氮素去向. 见: 李振声, 主编. 挖掘生物高效利用土壤养分潜力, 保持土壤环境良性循环. 北京: 中国农业大学出版社, 2004. 250—292
- 45 Robert P, Durieux R P, Kamprath E J, et al. Root distribution of corn: the effect of nitrogen fertilization. *Agron J*, 1994, 86: 958—962
- 46 王启现, 王璞, 杨相勇, 等. 不同施氮时期对玉米根系分布及其活性的影响. *中国农业科学*, 2003, 36: 1469—1475
- 47 孙庆泉, 胡昌浩, 董树亭, 等. 我国不同年代玉米品种生育全程根系特性演化的研究. *作物学报*, 2003, 29: 641—645
- 48 Fitter A H. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, eds. *Plant Roots: The Hidden half*. New York: Marcel Dekker Inc, 1991, 3—25
- 49 Sinclair T R, Vadez V. Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. *Plant Soil*, 2002, 245: 1—151
- 50 Robinson D. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant Soil*, 2001, 232: 41—50
- 51 Wiesler F, Horst W J. Differences between maize cultivars in field formation, nitrogen uptake and associated depletion of soil nitrate. *J Agron Crop Sci*, 1992, 168: 226—237
- 52 Wiesler F, Horst W J. Differences among maize cultivars in the utilization of soil nitrate and the related losses of nitrate through leaching. *Plant Soil*, 1993, 151: 193—203
- 53 Wiesler F, Horst W J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions. *Plant Soil*, 1994, 163: 267—277
- 54 春亮, 陈范骏, 张福锁, 等. 不同氮效率玉米杂交种的根系生长、氮素吸收与产量形成. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11: 615—619
- 55 米国华, 陈范骏, 春亮, 等. 玉米氮高效品种的生物学特征. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13: 155—159
- 56 Liu J X, Chen F J, Olokhnuud C, et al. Root size and nitrogen-uptake activity in two maize (*Zea mays* L.) inbred lines differing in nitrogen-use efficiency. *J Plant Nutr Soil Sc*, 2009, 172: 230—236
- 57 Gallais A, Coque M, Quilléré I, et al. Modeling postsilking nitrogen fluxes in maize (*Zea mays*) using ¹⁵N-labelling field experiments. *New Phytol*, 2006, 172: 696—707
- 58 Gallais A, Coque M, Gouis J L, et al. Estimating proportions of nitrogen remobilization and of postsilking nitrogen uptake allocated to maize kernels by nitrogen-¹⁵labeling. *Crop Sci*, 2007, 47: 685—691
- 59 Hochholdinger F, Tuberosa T. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 172—177
- 60 Landi P, Sanguineti M C, Liu C, et al. Root-ABA1 QTL affects root lodging, grain yield, and other agronomic traits in maize grown under well-watered and water-stressed conditions. *J Exp Bot*, 2007, 58: 319—326