



论文

1973~2009 年中国玉米品种演替过程中根系性状及其对氮的响应的变化

吴秋平, 陈范骏, 陈延玲, 袁力行, 张福锁, 米国华*

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

* 联系人, E-mail: miguohua@cau.edu.cn

收稿日期: 2011-02-16; 接受日期: 2011-05-07

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2009CB11860)、国家自然科学基金(批准号: 31071852 和 30821003)和农业部公益性行业科研专项经费(批准号: 201103003)资助项目

摘要 根系在氮素高效吸收过程中起重要作用, 但人们对玉米育种过程中不同年代杂交种的根系生长特性及其对氮素供应的响应了解较少. 选用中国 1973~2009 年育成的 11 个代表性玉米品种, 在水培体系下研究了正常供氮(4 mmol/L)和低氮(0.04 mmol/L)下根系与地上部生长差异. 结果表明, 与低氮处理相比, 正常供氮降低根干重、根冠比和根系相对生长速率, 但增加总根长和侧根长. 对于 20 世纪 90 年代之前育成品种, 供氮还降低总轴根长. 氮处理不影响种子根数. 随育种年代演进, 地上部相对生长速率表现明显增加, 不同氮水平下表现一致. 但是, 根系相对生长速率仅在正常供氮条件下表现出与育成年代线性相关. 相应地, 只在正常供氮条件下玉米总根长、侧根长、轴根长表现为随育成年代增加而明显增加. 因此, 在过去 36 年的玉米育种进程中, 玉米地上部生长势在不同氮供应水平下均得到提高, 而根系生长则只在正常供氮条件下得到提高. 进一步改良根系在低氮环境下的生长能力可能提高现代玉米品种的氮吸收效率.

关键词根系
根冠比
氮
相对生长速率
玉米育种

过去 50 年, 国际玉米产量得到了很大提高, 品种遗传改良发挥了重要的作用^[1-6]. 在美国, 1939~2004 年间玉米产量几乎以 100 kg/ha 的平均速率呈线性增加趋势^[2,7]. 在中国, 自 1970 年后华北地区玉米产量以 84~124 kg/ha 的平均速率增加^[5,8]. 氮肥对提高作物产量具有重要贡献, 现代高产玉米育种多是在高肥力土壤上进行品种选择. 随着农田化肥投入量的不断增加, 氮肥利用率较低, 普遍维持在 33% 左右, 硝态氮淋洗损失量增加, 对地下水的污染日益严重^[9].

根系具有固持植株、水分和养分吸收等功能, 因

而根系性状对作物产量具有重要影响^[10]. 研究表明, 苗期根系生长状况与植株硝态氮吸收密切相关^[11,12]. 有关玉米根系性状的遗传控制已有很多研究^[13], 控制根长密度、根直径、二级侧根数量和根拔拉力等性状的数量性状位点(QTL)与叶片持绿性和氮素吸收的 QTL 位点紧密连锁^[14-16]. 然而, 现代玉米育种很少利用根系性状的遗传变异. 当前, 通过增加养分和水分资源投入来提高产量的增幅越来越小, 发挥根系的生物学潜力, 提高作物对养分吸收利用效率, 是实现高产与环境协调的重要途径^[17,18].

尽管有人推测作物育种过程中, 根系性状会伴随地上部性状和子粒产量的变化而发生适应性改变^[19], 但关于根系对氮素供应等环境变化的适应性是否发生变化并不清楚^[20]. 在小麦方面, 现代小麦品种根干重、根长密度和根冠比明显表现出下降趋势^[19]. 在玉米方面, 人们对根系性状的关注意明显增加^[21]. 虽然, 玉米根系构型存在显著基因型差异^[22,23], 但通过根系性状改良而间接提高玉米产量的相关研究仍较少见^[24], 原因可能是根系性状的复杂性以及根系研究方法的限制^[24]. Hammer^[25]通过模拟方法研究了美国玉米带产量更替过程中根系构型变化及其与产量的关系, 认为在水充分充足条件下玉米品种产量潜力的增加主要得益于玉米根系构型的优化, 而不是冠层结构的改变.

田间根系生长受限于土壤高度异质性和基因型×环境互作^[26]. 有研究表明, 苗期根系生长和建成与田间收获期产量密切相关^[27]. 而且, 根系遗传力在苗期高于生长后期^[28]. Feil^[29]认为, 苗期根系性状可以作为水分利用效率遗传改良的选择指标. 本研究选用中国 1973~2009 年间选育的 11 个代表性品种, 在水培体系下分析育种过程对玉米品种根系生长特征及其对供氮供应水平的响应特征, 探讨现代高氮肥投入选择背景下育种对玉米品种根系生长特性的影响, 为现代品种的氮高效遗传改良提供依据.

1 材料与方法

1.1 玉米供试品种

本研究从 20 世纪 70 年代在中国育成玉米品种中

选择了大面积推广种植的 11 个主栽品种(表 1), 这些品种在 1980~2009 年种植面积均超过 500 万公顷^[30,31]. 除先玉 335 是由美国先锋种子子公司育成外, 其余 10 个品种均在中国选育而成.

1.2 植物培养与供氮处理

挑选大小及饱满程度一致的玉米种子, 经 10% (体积比)的 H_2O_2 表面消毒 30 min, 用去离子水洗净后, 在饱和 CaSO_4 溶液中浸泡 6 h, 转到用蒸馏水湿润的滤纸中间, 覆以黑色塑料薄膜后在培养室内进行暗催芽. 待种子露白后, 将种子用均一滤纸卷起后小心放进盛有一定蒸馏水的塑料盒中继续进行暗萌发. 待生长约 3~4 天后玉米长出一叶一心时, 挑选整齐一致的幼苗, 去掉胚乳后转移到 2 L 体积的 1/2 浓度全营养液的瓷质培养罐中进行预培养, 每罐种 5 株, 第 2 天换成全营养液培养. 幼苗培养室的昼夜温度为 $28^\circ\text{C}/22^\circ\text{C}$, 光照时间是 14 h, 光照强度为 $250\sim300\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$, 相对湿度 60%. 全营养液组成为(单位: mmol/L): K_2SO_4 0.75, KCl 0.1, KH_2PO_4 0.25, $\text{MgSO}_4\cdot7\text{H}_2\text{O}$ 0.65, EDTA-Fe(III) 0.15, H_3BO_3 1.0×10^{-2} , $\text{MnSO}_4\cdot\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-3} , $\text{ZnSO}_4\cdot7\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-3} , $\text{CuSO}_4\cdot5\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-4} , $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}\cdot4\text{H}_2\text{O}$ 5.0×10^{-6} . 实验为完全随机设计, 4 次重复. 首先在 4 mmol/L NO_3^- 浓度下进行全营养液预培养 4 天, 进行第 1 次收获取样, 每个瓷罐选取 2 株, 之后对各品种进行氮处理, 实验设 2 个氮水平, 即 0.04 mmol/L (低氮: LN)和 4 mmol/L (高氮: HN), 继续生长 6 天后进行第 2 次收获. 本实验设计 4 mmol/L NO_3^- 与田间土壤溶液氮有效浓度接近^[32], 而且本实验室先前研究表明, 4 mmol/L NO_3^- 浓度处理下

表 1 供试玉米品种的亲本组合、育成单位和育成年代

编号	品种名称	亲本组合	育成单位	育成年代
1	中单 2 号	Mo17×自 330	中国农业科学院作物育种栽培研究所	1973
2	黄 417	黄早 4×Mo17	北京市农林科学院	1978
3	丹玉 13	Mo17×E28	原丹东市农业科学研究所	1979
4	沈单 7	5003×E28	沈阳市农业科学院	1982
5	农大 60	5003×综 31	中国农业大学	1985
6	掖单 13	掖 478×丹 340	莱州市农业科学院	1989
7	农大 108	178×黄 C	中国农业大学	1991
8	郑单 958	郑 58×昌 7-2	河南省漯河市农业科学研究所	1996
9	浚单 20	9058×浚 92-8	河南省农业科学院	1998
10	先玉 335	PH6WC×PH4CV	铁岭先锋种子研究有限公司	2000
11	登海 661 (原超试 1 号)	登海 351×登海 372	山东登海种业股份有限公司	2009

能够最大发挥根系生长优势. 氮以 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 供给, 低氮处理以 $2.0 \text{ mmol/L CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 补充不足的 Ca_2^+ , 营养液 pH 以 KOH 调节至 6.0 ± 0.1 , 每隔 1 天更换一次全营养液, 处理间用电动气泵连续通气.

1.3 测定指标与方法

待玉米植株在全营养溶液中生长 4 天后进行第 1 次收获. 在将 2 棵植株小心移出瓷罐后用蒸馏水冲洗干净地上部分和根系表面附着营养液, 余下 3 棵植株进行不同氮浓度处理, 在不同硝酸盐浓度继续生长 6 天后进行第 2 次收获. 每次收获时用剪刀沿茎和根系相连接处的基部凸起节间将其分开. 用直尺量取每片展开叶的长度和宽度, 最后计算获得地上部分有效绿叶面积 = 长 $\times$ 宽 $\times k$, 未完全展开叶的 k 值为 0.5, 完全展开叶 k 值为 0.75^[33]. 收获的整株玉米置 70°C 烘箱中烘干后称重. 在第 2 次收获时, 低氮处理的植株最下部两片叶出现黄化, 表现出典型的缺氮症状, 而高氮处理下仅最下部一片叶叶源黄化, 同时, 低氮处理生长缓慢仅有 5 片可见叶, 高氮处理植株有 6 片可见叶, 对两次收获测定的地上部干重按照 Botella 等人^[34]的方法计算得地上部植株相对生长速率($\text{RGR}_{\text{shoot}}$):

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1), \quad (1)$$

其中, W_1 和 W_2 分别为第 1(t_1) 和 2(t_2) 次收获时的干物重, $\ln$ 是自然对数.

每次收获时将根系分别按照主胚根、种子根和节根分开, 分别小心放入封口袋, 迅速置于 -20°C 冰箱保存, 以便进行根系形态指标的分析测定. 对根系扫描分析之前先记录单株总轴根数目, 用直尺量取所有轴根的长度, 进行加和后得到总轴根长度, 用根系扫描仪(Epson V700, Beijing, China)进行图片扫描后经 WinRHIZO(Vision Pro 5.0a, Canada)分析程序处理后得到各类根系扫描后的总根长, 用整个根系的总根长减去直尺测量得到的轴根长即得总侧根长. 扫描后的根系置于 70°C 烘箱中烘干后称重, 按照公式 (1) 计算得到根系干重相对生长速率(RGR_{root}). 根冠比计算为第 2 次收获后地上部干重/根系干重的比值. 对根系干重和地上部分干重, 分别将其在低氮处理和高氮处理下的相应干重进行比较后, 用低氮/高氮比值反映根系或地上部生长对低氮处理的响应.

1.4 统计分析

将实验数据用 Microsoft Excel 2003 处理后, 利用 SAS 统计软件中 ANOVA 程序进行方差分析(SAS, 1994), 采用 LSD 进行基因型间和氮处理间的差异显著性检验. 对各性状指标与品种育成年代进行线性回归, 用 SAS 软件的一般线性模型 $Y=a+bX$ 进行显著性检验. 在回归分析时, 对个别品种数据进行了区别对待以期最大程度地反映出各性状随年代更替的演变规律. 地上部及根系性状用 Microsoft Excel 2003 作图.

2 结果分析

2.1 氮供应、基因型及其互作对地上部和根系生长的影响

在营养液培养环境下, 基因型间地上部生物量、相对生长速率以及与其各种根系性状差异显著, 说明玉米育种过程不但改变了地上部性状, 也影响了根系生长. 除轴根数和种子根数, 氮水平对地上部生物量、根系生物量、根冠比及根系长度均表现出显著影响(表 2 和图 1). 正常供氮条件下, 地上部生物量及其相对生长速率、叶面积均表现显著增加, 根系性状中总根长和侧根长表现显著, 但根干重、根系相对生长速率、根冠比及其轴根长则表现相反. 地上部生物量及其相对生长速率、根冠比、轴根数和种子根数目性状均不存在明显的氮与品种间互作效应, 在根系干重及其根长方面则存在显著的氮水平与品种互作效应, 说明不同年代品种的根系生长对供氮的反应

表 2 玉米地上部和根系生长相关性状方差分析^{a)}

变异来源	氮水平(N)	基因型(G)	互作 N×G
地上部分干重	***	***	NS
根系干重	***	***	***
根冠比	***	***	NS
地上部分相对生长速率	***	***	NS
根系相对生长速率	***	***	**
叶面积	***	***	***
总根长	***	***	***
侧根长	***	***	***
轴根长	***	***	***
轴根数	NS	***	NS
种子根条数	NS	***	NS

a) 对 11 个不同年代玉米杂交种的方差分析. **和***分别代表 0.01 和 0.001 显著水平; NS: 示不显著

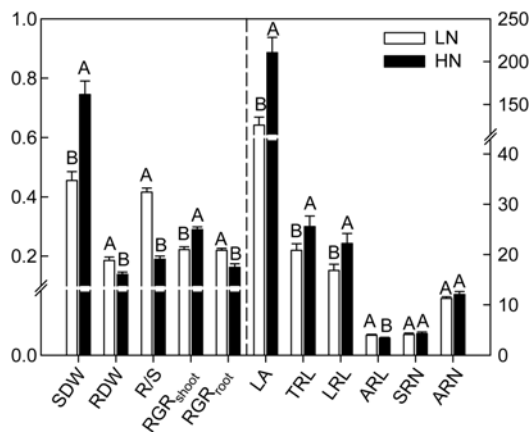


图 1 氮素供应对植株地上部和根系性状的影响

SDW: 地上部干重(g 株⁻¹); RDW: 根系干重(g 株⁻¹); R/S: 根冠比; RGR_{shoot}: 地上部干重相对生长速率(g 天⁻¹ 株⁻¹); RGR_{root}: 根系干重相对生长速率(g 天⁻¹ 株⁻¹); LA: 叶面积(cm² 株⁻¹); TRL: 总根长(m 株⁻¹); LRL: 侧根长(m 株⁻¹); ARL: 轴根长(m 株⁻¹); SRN: 种子根数(条 株⁻¹); ARN: 总轴根(条 株⁻¹). 不同字母示氮处理间差异达 0.05 显著水平

有差异.

2.2 地上部和根系性状随品种年代更替的演变

(1) 地上部和根系干重. 随品种年代演进, 玉米苗期生物量表现出下降趋势, 并且在低氮处理($r=-0.54$, $P<0.10$)和正常供氮处理($r=-0.58$, $P<0.10$)下表现一致(图 2(A)). 其中, 只有最新育成的登海 661 表现出不同的趋势, 在两个氮处理下生物量均升高. 生物量 LN/HN 比值在各品种间差异不显著(图 2(A)和表 2), 说明育种进程没有明显改变品种地上部生物量对低氮胁迫的适应性. 在正常供氮处理下, 不同年代品种的根系生物量未表现出明显差异; 但在低氮处理下, 当代品种的根生物量呈下降趋势($r=-0.65$, $P<0.05$)(图 2(B)). 新品种的根生物量 LN/HN 比值显著低于老品种($r=-0.63$, $P<0.05$), 表明在玉米育种过程中, 玉米根系生长对耐低氮的反应能力下降.

(2) 根冠比. 低氮增加了所有品种根冠比, 低氮下根冠比在各品种间变幅为 0.38~0.49, 正常供氮下变幅为 0.15~0.25 (图 3 和表 2). 随品种年代演进, 新品种根冠比明显增加, 仅 ZD958 在低氮处理下表现略低.

(3) 地上部和根系相对生长速率. 随品种年代演进, 地上部生物量相对生长速率表现出显著提高的趋势, 低氮和高氮处理下表现一致(LN: $r=0.70$,

$P<0.05$; HN: $r=0.65$, $P<0.05$)(图 4(A)). 但根系生物量相对生长速率的表现因氮处理间的不同而有差异. 正常供氮处理下, 新育成品种根系相对生长速率增加(ZD958 除外)($r=0.71$, $P<0.05$)(图 4(B)); 当氮供应不足时, 新老品种的根系相对生长速率差异不明显. 这说明育种只在正常供氮条件下提高了新品种的根系生长速率, 在低氮水平下则无.

(4) 叶面积. 与地上部生物量相似(图 2), 随品种年代演进, 在低氮和高氮处理下玉米单株绿色叶面积均呈显著降低的趋势(LN: $r=-0.63$, $P<0.10$; HN: $r=-0.65$, $P<0.05$)(图 5), 只有登海 661 在低氮下仍维持较高叶面积. 说明新品种的幼苗地上部重量及叶面积要小于老品种.

(5) 根系形态. 根系形态特征随品种年代演进呈现显著差异(图 6). 氮处理与玉米基因型间存在显著互作效应(表 1), 表明不同年代品种中不同根系性状对氮处理的反应存在显著差异. 在正常供氮条件下, 随育种过程的进行, 玉米总根长逐渐增加, 二者呈显著线性正相关; 但在低氮供应下, 该趋势不明显(图 6(A)). 总侧根长和总轴根长的表现与总根长趋势一致(图 6(B)和(C)). 但是, 20 世纪 90 年代前育成品种的轴根长度对低氮有较好的反应, 即低氮增加了轴根长(图 6(C)). 除中单 2 号外, 种子根数和苗期总轴根数(种子根和第一层节根数)均呈现当代品种增加趋势(图 6(D)和(E)), 氮处理间表现一致.

3 讨论

根系作为吸收水分和养分的重要器官, 对地上部生长具有重要影响. 对根系生物学过程和功能的研究分析有助于充分发挥根系的生物学潜力, 增强作物对各种潜在土壤逆境(如不确定性短期土壤干旱或水渍、养分时空变异性、土壤机械阻力和土壤真菌病害等)的适应能力, 提高地上部物质生产能力, 获得较高经济产出^[35]. 本实验中, 较低氮处理, 正常供氮处理显著降低根系干重和根冠比(图 1), 但总根长和侧根长则表现为正常供氮处理明显高于低氮处理, 说明充足氮供应时碳同化产物向根系分配比例明显降低^[29], 但单位根系生物量对提高根系总长度的效率相对增加. Wang 等人^[12]对不同玉米自交系苗期生长研究表明, 在 NO_3^- 供应浓度为 0.4~4 mmol/L 时, 总根长和侧根长较 0.04 mmol/L NO_3^- 条件下明显

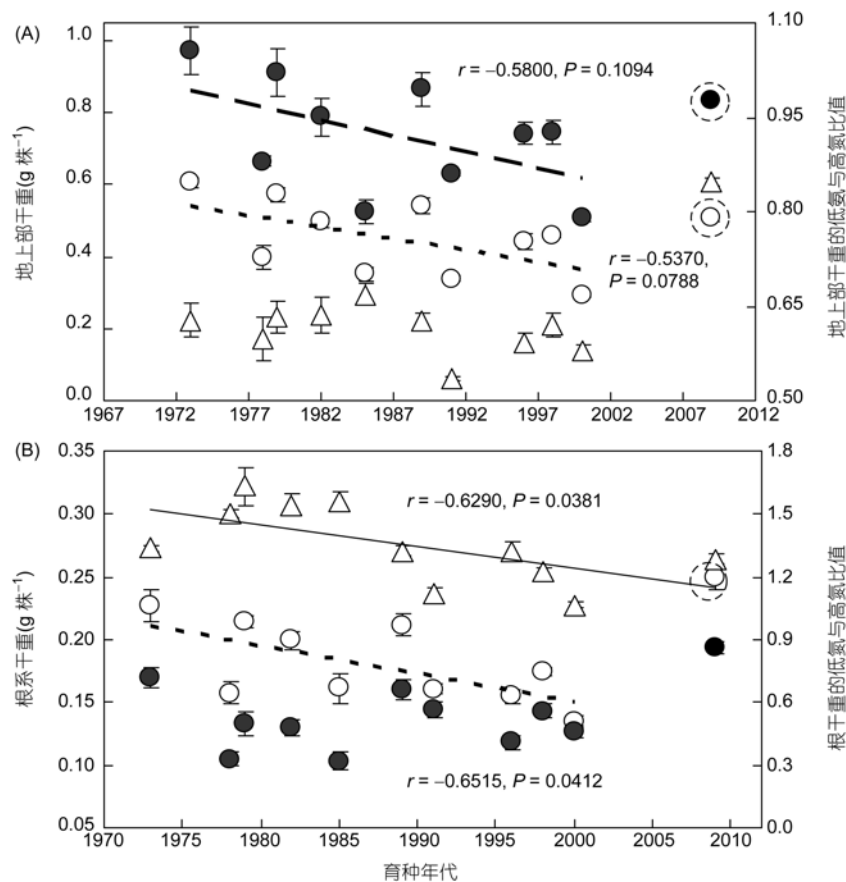


图2 不同 NO_3^- 供应水平下, 地上部干重(A)和根系干重(B)与育种年代的响应关系

○: 低氮处理; ●: 高氮处理; △: 低氮处理/高氮处理;、- - -和—: 分别代表低氮、高氮和低氮/高氮线性回归, 未参与直线拟合方程的基因型用虚线圈出

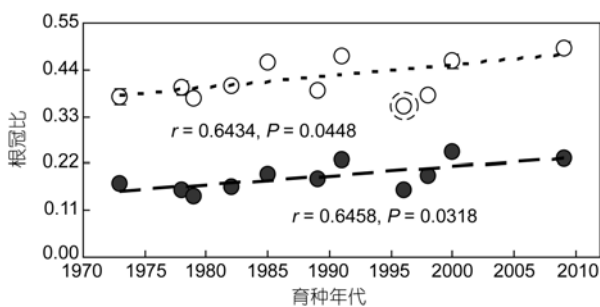


图3 不同 NO_3^- 供应水平下, 根冠比与育种年代的响应关系

○: 低氮处理; ●: 高氮处理;和- - -: 分别代表低氮和高氮线性回归, 未参与直线拟合方程的基因型用虚线圈出

增加, 但在高氮供应下, 总根长与地上部氮吸收量间无显著相关性, 表明在较高氮供应下, 并不意味着体积大的根的氮吸收效率会提高. 不同供氮水平对玉米杂交种种子根数目影响较小(表 2 和图 1), 但轴根

长在正常供氮处理下明显降低(图 1), 这意味着充足氮供应下, 根系伸长可能受到抑制而使其分布较浅. 这与 Tian 等人^[36,37]研究结果一致, 高氮供应时由于根系中细胞分裂素含量增加而生长素含量下降, 使根系生长受到限制, 总根长明显降低. 综上所述, 低氮环境下玉米可能通过增加向根系中碳同化产物的分配, 提高轴根系长度促进根系下扎, 促进对较深层土壤氮的吸收, 从而获得较高经济产量^[38-40].

玉米地上部和根系生长存在显著的品种间差异, 表明过去几十年间随玉米品种育种进程, 地上部和根系性状都发生了改变(表 2). 有关根系特征随玉米品种年代演替的变化趋势鲜见报道. Campos 等人^[41]发现, 玉米新老品种间的水分吸收能力存在明显差异, 在一定水分胁迫环境下, 老品种吸收表层土壤中水分能力较高, 而新品种对深层土壤水分具有较强的吸收能力, 表明与老品种相比, 玉米新品种在深层土壤

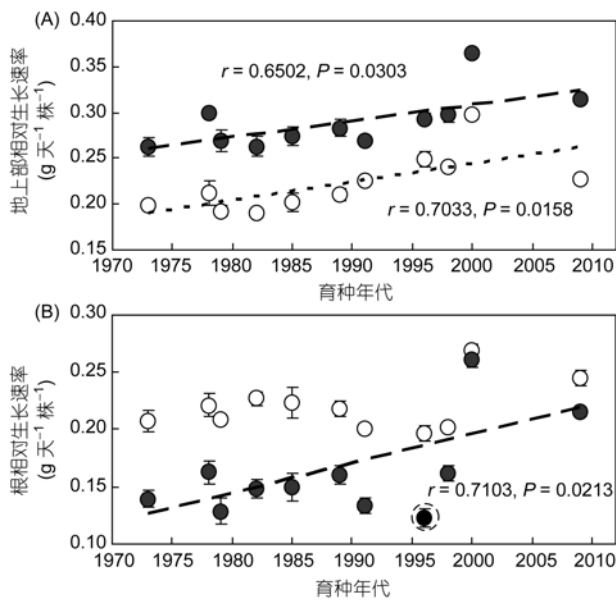


图 4 不同 NO_3^- 供应水平下, 地上部相对生长(A)和根系相对生长速率(B)与育种年代的响应关系

○: 低氮处理; ●: 高氮处理;和—: 分别代表低氮和高氮线性回归, 未参与直线拟合方程的基因型用虚线圈出

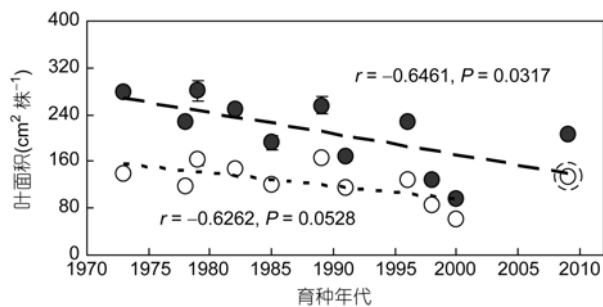


图 5 不同 NO_3^- 供应水平下, 单株叶面积与育种年代的响应关系

○: 低氮处理; ●: 高氮处理;和—: 分别代表低氮和高氮线性回归, 未参与直线拟合方程的基因型用虚线圈出

中的根系分布增加, 根系下扎能力增强. Hammer^[25]通过根系模型进一步研究得出, 在土壤水分和养分供应充足条件下, 美国玉米种植带品种产量年代更替过程中, 根系构型变化对产量的增益响应更明显. 本研究表明, 当代玉米品种的地上部干重(图 2)和叶面积(图 5)在苗期表现出降低趋势, 这可能有降低个体间对光资源的相互竞争, 意味着其对高密度种植的适应性增强, 从而提高群体生产潜力. 玉米近代育种的主要目标之一是增强品种对高种植密度的耐

密性响应, 实现 15 t/ha 的超高产量水平, 高产品种如郑单 958 和先玉 335 的种植密度需要维持在 70000 株/ha^[42]. 当然也有例外, 如登海 661 的地上部生物量仍维持较高水平. 在充分氮供应下, 当代玉米品种地上部生物量明显降低, 但根系生物量变异较小(图 2), 从而使其根冠比增加(图 3). 此外, 当代玉米品种总根长和侧根长对高氮供应有较高的响应(图 6). 这些结果表明, 正常供氮条件下根系和根冠间比值的增加可能是当代杂交种抗逆性较强、进而产量增加的重要原因^[43].

氮与玉米品种间互作对根系性状存在显著影响(表 2), 表明新老玉米品种根系对供氮水平的反应表现不同. 在正常供氮时, 新育成品种总根长、侧根长和轴根长表现显著增加, 但在供氮不足时未表现出这种优势(图 6), 说明在高肥力投入下育成的现代品种, 其在低氮下的根系生长并未得到改良. 实际上, 低氮投入下玉米根干重随育种年代进程表现降低趋势(图 2), 这可能导致当代玉米品种耐低氮能力减弱. 而且, 与 20 世纪 90 年代之后品种比较, 90 年代之前品种的轴根长在低氮供应下维持较高值(图 6(C)). 较长的轴根能够增加根系在深层土壤中的分布, 有利于提高深层土壤中养分和水分的吸收能力. 这些结果表明, 过去几十年的育种进程可能使玉米品种的耐低氮能力相对减弱.

过去 36 年的育种使种子根数目和苗期轴根数目呈增加趋势, 在正常供氮和低氮供应下均表现一致(图 6(D)和(E)). 本研究支持孙庆泉等人^[44]的田间研究结果, 20 世纪 90 年代玉米品种地上部节根数目表现显著高于 20 世纪 70 年代. 但是, 本研究中的先玉 335 是一个例外, 与同期育成品种相比, 先玉 335 轴根数目较少, 总根长及侧根长均表现为较低值(图 6(A), (B)和(E)). 先前研究发现, 先玉 335 对高种植密度的适应性强^[45], 但其较易发生倒伏^[46,47]. 这意味着根系变小虽然有利于减少高密度群体下个体间对养分和水分等资源供应的相互竞争, 但同时降低了抗倒伏能力. 而作为育成较早的老品种中单 2 号, 其轴根系数目和长度均表现出明显优势(图 6(C)~(E)), 因此, 在一些较干旱的西北地区(如甘肃等), 因其较强的抗干旱胁迫能力而仍被广泛种植^[48].

根系生长势强对于捕获在土壤中极易发生淋洗的硝态氮具有重要贡献^[18]. 在玉米^[49]和水稻^[50]上的

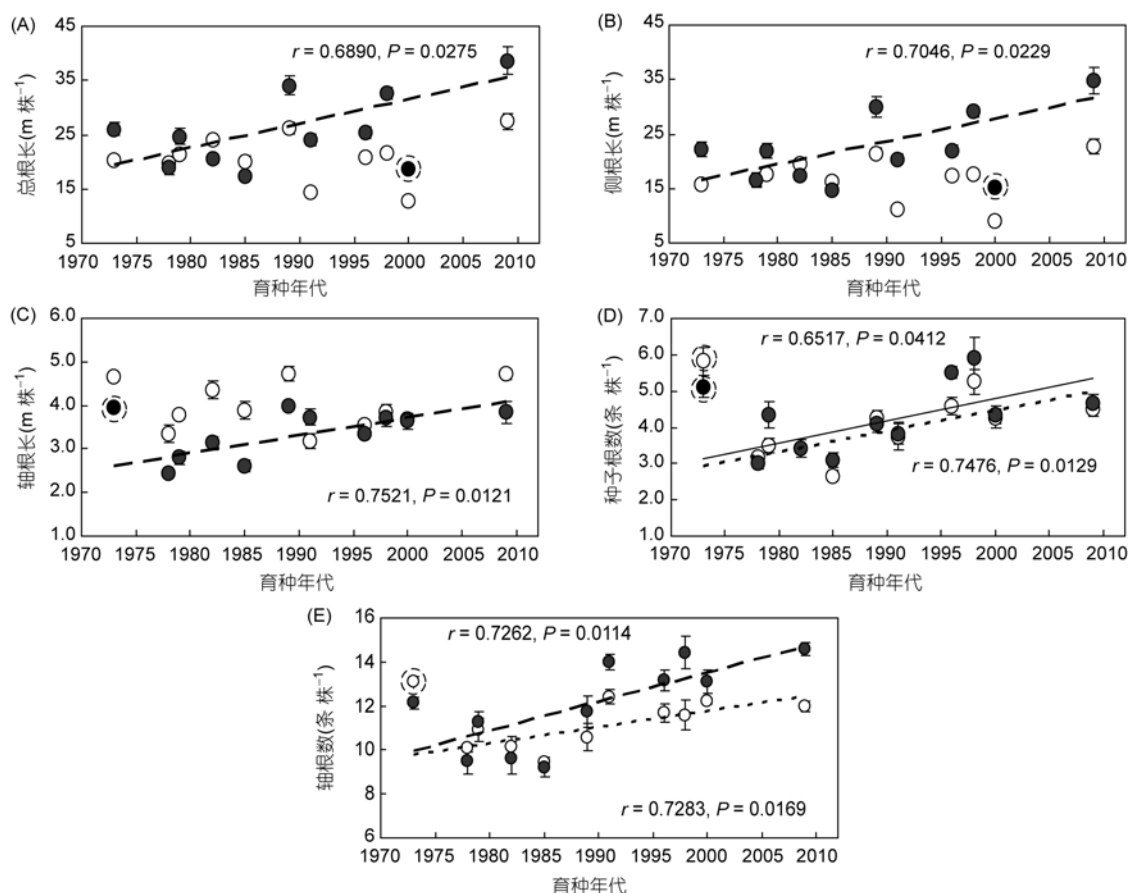


图 6 不同 NO_3^- 供应水平下, 总根长(A)、侧根长(B)、轴根长(C)、种子根数(D)和轴根数(E)与育种年代的响应关系
○: 低氮处理; ●: 高氮处理;和—: 分别代表低氮和高氮线性回归, 未参与直线拟合方程的基因型用虚线圈出

研究均发现, 苗期根系发育较快有益于提高成熟期地上部生物量。Fakorede 和 Ojo^[51]认为, 相对生长速率是表征苗期根系生长势的有效指标, 其遗传力相对较高并受环境的影响作用较小。本研究表明, 在两个供氮强度下当代玉米品种的地上部生长速率均比老品种高(图 4), 表明其地上部生长势增强。在根系方面, 充分供氮下新品种根系相对生长速率表现优于老品种; 但在氮缺乏条件下, 新老品种则未表现出显著差异(图 4), 且新品种的根干重甚至表现出降低趋势(图 2)。这意味着在现代玉米育种环境下, 随着养分资源投入成本的不断增加, 根系性状也在无意识筛选过程中表现出对土壤高氮投入的适应性改变^[52]。在土壤充足氮供应条件下, 苗期根系发育速度较快, 有利于提高植株氮吸收、减少土壤硝态氮的淋洗损失。前人对小麦育

种进程中根系性状演变进行了研究, 发现现代小麦品种根系生物量明显降低^[19], 这可能已经限制了养分捕获和产量的进一步增加^[20]。相似的情形也可能发生在一些玉米品种中。例如, 郑单 958 较其他现代品种的根系生长势和根冠比均较低(图 4)。

4 小结

中国于 1973~2009 年的玉米育种过程, 使地上部相对生长速率、根系相对生长速率、总根长和侧根长、轴根长和轴根数均表现出增加趋势, 但这只表现在正常供氮条件下。在低氮条件下, 根系性状则没有显著变化。因此, 改善根系在低氮胁迫条件下的生长能力可能是实现玉米氮高效利用的途径之一。

参考文献

- 1 Tollenaar M. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrid grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci*, 1989, 29: 1365–1371
- 2 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
- 3 Russell W A. Genetic improvement of maize yields. *Adv Agron*, 1991, 46: 245–298
- 4 Duvick D N. Genetic contributions to advances in yield of U.S. maize. *Maydica*, 1992, 37: 69–79
- 5 Qiao C G, Wang Y J, Guo H A, et al. A review of advances in maize production in Jilin Province during 1974–1993. *Field Crops Res*, 1996, 47: 65–75
- 6 Khush G S. Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome*, 1999, 42: 646–655
- 7 Duvick D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States. *Crop Sci*, 1999, 39: 1622–1630
- 8 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
- 9 Raun W R, Johnson G V. Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agron J*, 1999, 91: 357–363
- 10 Mackay A D, Barber S A. Effect of nitrogen on root growth of two corn genotypes in the field. *Agron J*, 1986, 77: 699–703
- 11 Pan W L, Jackson W A, Moll R H. Nitrate uptake and partitioning by corn (*Zea mays* L.) root systems and associated morphological differences among genotypes and stages of root development. *J Exp Bot*, 1985, 36: 1341–1351
- 12 Wang Y, Mi G H, Chen F J, et al. Response of root morphology to nitrate supply and its contribution to nitrogen accumulation in maize. *J Plant Nutri*, 2004, 27: 2189–2202
- 13 Hochholdinger F, Tuberosa R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 172–177
- 14 Liu J C, Li J S, Chen F, et al. Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.). *Plant Soil*, 2008, 305: 253–265
- 15 Coque M, Martin A, Veyrieras J B, et al. Genetic variation for N-remobilization and postsilking N-uptake in a set of maize recombinant inbred lines. 3. QTL detection and coincidences. *Theor Appl Genet*, 2008, 117: 729–747
- 16 Liu J C, Cai H G, Chu Q, et al. Genetic analysis of vertical root pulling resistance (VRPR) in maize using two genetic populations. *Mol Breeding*, 2010, doi: 10.1007/s11032-010-9496-z
- 17 Herder G D, Gert V I, Tom B, et al. The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci*, 2010, 15: 600–607
- 18 Garnett T, Vanessa C, Brent N K. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants. *Plant Cell Environ*, 2009, 32: 1272–1283
- 19 Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a mediterranean environment. *Plant Soil*, 1990, 121: 89–98
- 20 Waines G J, Bahman E. Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann Bot*, 2007, 100: 991–998
- 21 Wilson H K. Plant characters as indices in relation to the ability of corn strains to withstand lodging. *J Am Soc Agron*, 1930, 22: 453–458
- 22 Jenison J R, Shank D B, Penny L H. Root characteristics of 44 maize inbreds evaluated in four environments. *Crop Sci*, 1981, 21: 233–237
- 23 Landi P, Albrecht B, Giuliani M M, et al. Seedling characteristics in hydroponic culture and field performance of maize genotypes with different resistance to root lodging. *Maydica*, 1998, 43: 111–116
- 24 Clarke J M, McCaig T N. Breeding for efficient root systems. In: Hayward M D, Osemark M O, Ramagosa I, eds. *Plant Breeding. Principles and Prospects*. London: Chapman Hall, 1993. 485–499
- 25 Hammer G L. 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
- 26 Hirel B, Le G J, Ney B, et al. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J Exp Bot*, 2007, 58: 2369–2387
- 27 刘建超, 李建生, 米国华, 等. 不同氮水平下玉米苗期生长性状及成熟期产量的 QTL 定位. *中国农业科学*, 2009, 42: 3413–3420
- 28 蔡红光. 玉米根系及氮磷效率相关数量性状位点(QTL)分析. 中国农业大学博士学位论文. 北京: 中国农业大学, 2010
- 29 Feil B. Breeding progress in small grain cereals—a comparison of old and modern cultivars. *Plant Breeding*, 1992, 108: 1–11
- 30 佟屏亚. 20 世纪中国玉米品种改良的历程和成就. *中国科技史料*, 2001, 22: 113–127
- 31 张景莲. 1982 年以来我国玉米品种的演变. *河南农业科学*, 2008, 6: 36–39
- 32 Wolt J P, Song C M. Dynamic-stiffness matrix of unbounded soil by finite-element multi-cell cloning. *Earthquake Eng Struc Dyn*, 1994, 23:

233–250

- 33 Sanderson J B, Daynard T B, Tollenaar M. A mathematical model of the shape of corn leaves. *Can J Plant Sci*, 1981, 61: 1009–1011
- 34 Botella M, Martinez V, Nieves M, et al. Effect of salinity on the growth and nitrogen uptake by wheat seedlings. *J Plant Nutri*, 1997, 20: 793–804
- 35 Bingham I J. Soil-root-canopy interactions. *Ann Appl Biol*, 2001, 138: 243–251
- 36 Tian Q Y, Chen F J, Zhang F S, et al. Possible involvement of cytokinin in nitrate-mediated root growth in maize. *Plant Soil*, 2005, 277: 185–196
- 37 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
- 38 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
- 39 Wiesler F, Horst W J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions. *Plant Soil*, 1994, 163: 267–277
- 40 米国华, 陈范骏, 吴秋平, 等. 玉米高效吸收氮素的理想根构型. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40: 1112–1116
- 41 Campos H M, Cooper J E, Habben G O, et al. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Res*, 2004, 90: 19–34
- 42 李少昆, 王崇桃. 中国玉米生产技术的演变与发展. *中国农业科学*, 2009, 42: 1941–1951
- 43 Duvick D N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv Agron*, 2005, 86: 83–145
- 44 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
- 45 陈传永, 侯海鹏, 李强, 等. 种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响. *作物学报*, 2010, 36: 871–878
- 46 何代元, 周联东, 刘经纬, 等. 浅谈美国玉米种质在我国玉米育种中的作用. 2009, 4: 5–6
- 47 杨今胜, 王永军, 张吉旺, 等. 三个超高产夏玉米品种的物质生产及光和特性. *作物学报*, 2010, 37: 355–361
- 48 张卫星, 赵致, 柏光晓, 等. 不同玉米杂交种对水分和氮胁迫的响应及其抗逆性. *中国农业科学*, 2007, 40: 1361–1370
- 49 Peter R T, Eschholz W, Stamp P, et al. Swiss maize landraces—early vigour adaptation to cool conditions. *Acta Agronomica Hungarica*, 2006, 54: 329–336
- 50 Reinke R F, Richards R A, Angus J F, et al. Early vigor: an important foundation for rapid biomass accumulation. Conference: International Rice Research Institute Los Baños, Laguna, Philippines, 2002, 429–438
- 51 Fakorede M A B, Ojo D K. Variability for seedling vigour in maize. *Exp Agric*, 1981, 17: 195–201
- 52 Cirilo A G, Dardanelli J, Balzarini M, et al. Morpho-physiological traits associated with maize crop adaptations to environments differing in nitrogen availability. *Field Crops Res*, 2009, 113: 116–124