

碳水化合物分配在玉米杂交种耐低氮中的作用

陈范骏¹, 米国华¹, 曹敏建², 张福琐¹

(1. 中国农业大学植物营养系, 北京 100094; 2. 沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161)

[摘要] 探明玉米耐低氮的生理机制有利于促进氮高效遗传改良的进度。本试验选用对氮反应有典型差异的两个玉米杂交种西玉3号和高光效1号, 采用盆栽试验, 设3个氮水平, 探讨了苗期玉米对低氮环境的适应性机制, 结果表明: 两品种在高低氮条件下的地上部干物重差异都不显著, 但冠/根比存在显著差异。在低氮下西玉3号的根长、根表面积及根重增加幅度大, 超过高光效1号, 因而它具有较强的截获氮素养分的能力, 以适应低氮环境。低氮下西玉3号有较大的叶面积, 可产生大量的光合产物。其叶片光合产生的可溶性糖向根系的大量运输, 即有利于根系生长, 又可以为氮的吸收同化提供充足的能量和碳架。

[关键词] 玉米; 根系; 叶面积; 可溶性糖

[中图分类号] S 513.012

[文献标识码] A

Role of Carbohydrate Partitioning in Tolerance to Low Nitrogen of Maize Hybrids

CHEN Fan-jun¹, MI Guo-hua¹, CAO Min-jian², ZHANG Fu-suo¹

(1. Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094;

2. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: Physiological knowledge on tolerance to low nitrogen (N) may help facilitate the improvement of N use efficiency (NUE) in maize by breeding. In the present study, two hybrids with different response to low N were chosen to investigate the physiological mechanism of maize's tolerance to low N at seedling stage by pot experiment with 3 N levels. No difference in above-ground biomass was found between the two genotypes. However, N-efficient Xi yu 3 had higher root/shoot ratio (R/S) than the inefficient Hi-Pn 1. Xiyu 3 got longer heavier roots, larger root surface area which was beneficial for absorbing N from low N environment. Xi yu 3 had larger leaf area and higher soluble sugar concentration in both shoot and root, indicating that it had higher photosynthesis activity which could be important for enhancing root growth as well as providing energy and carbon skeleton for N uptake and assimilation.

Key words: Maize; Roots; Leaf area; Soluble sugar

玉米是世界和我国的第三大作物,栽培面积广泛,在食用、医药及饲料工业等方面有着可观的利用价值。玉米的氮素营养特点与小麦、水稻等作物不同,一般不会因施氮过量引起倒伏而造成减产,过量施氮现象尤为严重。因此,更易产生玉米对氮素营养利用效率的下降,生产成本提高,经济效益递减、环境污染等负作用。诸多研究结果表明^[1,2,3,4,5,6],玉米对氮素营养利用存在基因型差异。氮营养在基因型间的差异主要归因于加性基因作用。由于加性基因在后代可以被固定,因此,通过常规的育种方法

如表型轮回选择和回交等方法,能够培育出人们所理想的有效基因型。此外,人们对有效基因型的营养机制认识越深入,越能加速理想基因型的培育。因为基因是通过调节酶水平得以表达;酶依次又调节一系列生理生化代谢过程,最后导致形态上的特异性,因此,有效基因型的形态和生理生化特性可以作为营养遗传研究和理想基因型选育的性状指标。氮碳代谢关系密切,但关于氮利用效率变异的研究,往往忽视了光合生产及有关碳水化合物同化和转移从中所起的作用。Deturk^[7]已发现一些玉米基因型对CO₂同化,与温度、光照强度和氮营养条件表现出不同的反应。本试验通过研究碳水化合物在植株体内的分配,探讨其不同基因型玉米对氮素反应差异中所起的作用。

[收稿日期] 2002-06-11

[作者简介] 陈范骏(1972-),男,中国农业大学植物营养系,农学博士,从事玉米营养高效育种研究。

[基金项目] 国家自然科学基金(39770438)和973项目(1999011707)资助。

1 材料与方法

本试验为盆栽试验,在中国农业大学植物营养系温室进行。选用对氮水平具有典型反应的西玉 3 号(Xi yu 3)及高光效 1 号(Hi-pn 1)两个玉米杂交种^[2],西玉 3 号在低氮下产量高,但对施氮反应不敏感。高光效 1 号在低氮下产量较低,但对施氮反应敏感,高氮下的产量高于西玉 3 号。

1.1 试验设置

每盆保苗 5 株,设置 3 次重复。试验用土来自北京郊区卢沟桥冲积河滩,钵钵采用瓦氏盆,每盆装土 8 kg。供试土壤农化性状有机质 1.31%、全氮 0.52 g/kg、碱解氮 42.00 mg/kg、Olsen-P 5.92 mg/kg、速效钾(K₂O)174.40 mg/kg、pH8.01。

试验设置 3 个氮水平:低氮(N₀)原土不施氮,中氮(N₁)每盆施尿素 1.30 g,高氮(N₂)为 2.60 g。除氮外其它肥料均相同,每盆施入过磷酸钙(P₂O₅占 46%)0.87 g,硫酸钾 1.2 g,硫酸亚铁 0.10 g,硫酸锰 0.06 g,硫酸铜 0.08 g,硫酸锌 0.09 g。

低氮处理开始出现明显缺氮症状后,分别在出苗 28 天和 47 天取样。测定全株叶面积;地上部、地下部干重;根量(根鲜重、根长、根数、根体积);蕙酚比色^[8]测根、茎鞘、叶的可溶性糖含量。凯氏定氮法测各部位全氮。

1.2 计算方法

氮效率 = 植株生物量 / 总供氮量

表 1 两个玉米杂交种在不同氮水平下的生物产量及根冠比

氮水平 N	品种	28 天苗龄				47 天苗龄			
		总干重 (g/plant)	根干重 (g/plant)	地上部干重 (g/plant)	根冠比 (g/plant)	总干重 (g/plant)	根干重 (g/plant)	地上部干重 (g/plant)	根冠比 (g/plant)
N ₀	Xi yu 3	1.41	0.60	0.81	0.73	4.51	1.64	2.87	0.57
	Hi-ph 1	1.38	0.55	0.85	0.63	4.10	1.30	2.80	0.46
	t 测验	NS	NS	NS	*	NS	*	NS	NS
N ₂	Xi yu 3	1.75	0.59	1.16	0.52	4.76	1.12	3.64	0.32
	Hi-ph 1	1.61	0.61	1.00	0.61	5.85	1.77	4.07	0.44
	t 测验	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS
N ₃	Xi yu 3	1.33	0.50	0.83	0.61	4.29	1.12	3.17	0.35
	Hi-ph 1	1.72	0.66	1.06	0.62	5.38	1.50	3.88	0.39
	t 测验	*	*	*	NS	*	*	*	NS

注:利用 t 测验进行差异显著性分析, NS:不显著, *, *:5% 与 1% 显著性。

2.2 两个玉米杂交种不同氮水平下的根系特性

不同供氮水平下,两玉米品种根系形态特征存在差别(表 2、表 3)。从单株总根长看,西玉 3 号在感受低氮刺激前后一段时间内,总根长明显短于高光效 1 号,仅占其 57%。随着苗龄的增加,刺激的增强,根系产生了适应性变化。在实验中出苗 47 天时,低氮下总根长已显著高于高光效 1 号,分别高出 30%,而高氮下则规律相反,西玉 3 号反低于高光效 1 号 39%。这说明,西玉 3 号在缺氮介质中根系仍

根 长 = 11/14 × 交叉点数 × 网格长度

根半径 = SQR(鲜重 / (根长 × π))

根表面积 = 2 × π × 根半径 × 根长

相对可溶性糖量 = (各氮水平测定值 / 中氮水平测定值) × 100

2 结果与分析

2.1 两个玉米杂交种不同氮水平下的生物产量及根冠比

结果表明,28 天时,两个玉米品种各部位干重,在低氮下无显著差异,47 天时,西玉 3 号的根干重显著大于高光效 1 号,高氮下,高光效 1 号显著高于西玉 3 号(表 1)。从总干重和地上部干重变化来看,两品种都有一个最适生长浓度(N₁ 水平),且随着苗龄的增加越来越显著。并在此浓度下,表现出最大生长量。

地下部干重的显著差异直接影响到品种间根冠比的变化,实验中出苗第 28 天时,各氮水平下西玉 3 号与高光效 1 号都不存在显著差异。47 天时,低氮下比高光效 1 号高出 24%,高氮下两品种差异不显著。随供氮水平的提高,各品种根/冠比值都呈减少的趋势,其中缺氮介质中的比值最大。这也反应了植物的缺氮适应机理,西玉 3 号更能通过根量来适应缺氮环境的胁迫。

继续生长,增加根量,扩大吸收面积,适应低氮环境而生存,而高光效 1 号则需在一定高浓度的介质中,根才能维持正常的伸长生长,在极端环境中则会受到抑制。

品种间及各氮水平间的根体积无明显差异。由于根体积变化不大,根系密度则随根长变化而变化。根系密度大,有限的空间内根系数量大,即说明低氮下西玉 3 号可增强吸收氮素的强度。

表 2 玉米杂交种不同氮水平下根部特性(第 28d)

氮水平	品种	单株总根长 (cm/plant)	根体积 (cm ³)	根半径 (cm)	根表面积 (cm ²)
N ₀	Xi yu 3	2 211.69	2.47	0.018 1	252.93
	Hi-ph 1	3 864.69	2.57	0.014 4	350.04
	t 测验	*	NS	*	*
N ₂	Xi yu 3	2 984.71	2.70	0.016 8	312.94
	Hi-ph 1	2 847.47	2.40	0.016 1	288.85
	t 测验	NS	NS	NS	NS
N ₃	Xi yu 3	2 682.28	2.77	0.016 8	281.65
	Hi-ph 1	2 620.83	2.33	0.016 6	269.07
	t 测验	NS	NS	NS	NS

表 3 玉米杂交种不同氮水平下根部特性(第 47d)

氮水平	品种	单株总根长 (cm/plant)	根体积 (cm ³)	根半径 (cm)	根表面积 (cm ²)
N ₀	Xi yu 3	4 970.58	6.37	0.019 9	621.42
	Hi-ph 1	3 837.00	6.33	0.022 2	518.68
	t 测验	*	NS	NS	*
N ₁	Xi yu 3	3 367.26	7.03	0.026 6	616.99
	Hi-ph 1	5057.35	8.00	0.020 7	676.69
	t 测验	NS	NS	*	NS
N ₂	Xi yu 3	4 077.82	6.00	0.022 7	555.42
	Hi-ph 1	6 659.46	6.83	0.018 4	763.25
	t 测验	*	NS	*	NS

根半径的大小也是根系适应环境的标志之一,两品种的根半径大小与介质氮水平关系非常密切。低氮下,西玉 3 号在低氮下根半径无显著变化(表 2、表 3),高光效 1 号的根半径从出苗 28 天到 47 天增加了 35%。高氮下,高光效 1 号却无明显变化,西玉 3 号反而增加了 26%。由于低氮下西玉 3 号的根半径低于高光效 1 号,有较大的根表面积,所以加强了从低氮环境中吸收氮的能力。

2.3 两个玉米杂交种不同氮水平下的总叶面积

测定结果如表 4 所示,低氮下 28 天时,两品种在单株叶面积上表现差异不显著,47 天时西玉 3 号已显著高于高光效 1 号。这说明在低氮下随苗龄增加,西玉 3 号仍能保持较大的叶面积来生产较多的光合产物。

表 4 不同供氮水平下玉米幼苗叶面积的基因型差异

氮水平	品 种	单株叶面积(cm ²)	
		28 天苗龄	47 天苗龄
N ₀	Xi yu 3	232.45	473.46
	Hi-ph 1	224.48	393.06
	t 测验	NS	*
N ₁	Xi yu 3	330.07	711.90
	Hi-ph 1	314.80	869.35
	t 测验	NS	NS
N ₂	Xi yu 3	228.61	778.36
	Hi-ph 1	304.00	854.66
	t 测验	*	NS

2.4 两个玉米杂交种不同氮水平下的可溶性糖含量

苗期,玉米叶中糖的含量不高,合成的光合产物大部分用于叶和根的生长,这时玉米为了叶和根的生长,迫切需要更多的光合产物和氮素合成干物质。由表 5 及图 1、2 可以看出,两品种根、茎、叶的

可溶性糖含量存在显著差异,尤其根部含糖量更为明显。试验中 28 天苗龄时西玉 3 号为高光效 1 号的 1.16 倍,47 天苗龄时已达到 1.46 倍。两品种茎鞘与叶中的可溶性糖含量的差异并不像地上部那样显著,但仍有相同趋势存在。根部相对可溶性糖量变化差异同样显著,低氮条件下,西玉 3 号实验 28 天到 47 天苗龄的增加幅度较大,为 111~174,高光效 1 号则有较小幅度的减小,为 163~130。而在其它氮水平下,两品种各部位相对可溶性糖量趋势都与此相反。因为 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 吸收是个主动吸收过程,需要消耗能量,根系中氮还原也需要大量碳水化合物提供能量和碳架,而这些碳水化合物需要从地上部运输进入地下部。这说明西玉 3 号在低氮胁迫下,有很大的叶面积提供大量的光合产物并运输到根部,以促进根的生长和氮素的吸收与还原,来适应外界环境。在高氮下则减少向地下部分配碳水化合物的数量。

表 5 不同供氮水平下玉米不同器官相对可溶性糖含量(%)的基因型差异

氮水平	品 种	28 天苗龄			47 天苗龄		
		根	茎鞘	叶	根	茎鞘	叶
N ₀	Xi yu 3	111	142	150	174	111	139
	Hi-ph 1	163	157	211	130	129	122
N ₁	Xi yu 3	100	100	100	100	100	100
	Hi-ph 1	100	100	100	100	100	100
N ₂	Xi yu 3	79	98	91	68	61	65
	Hi-ph 1	156	155	139	84	72	75

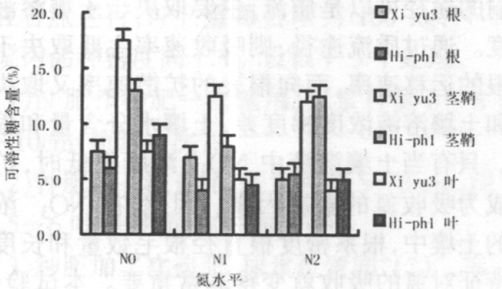


图 1 不同氮水平下玉米杂交种可溶性糖分配的基因型差异(28d)

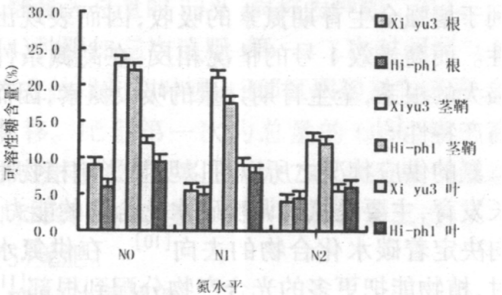


图 2 不同氮水平下玉米杂交种可溶性糖分配的基因型差异(47d)

2.5 两个玉米杂交种不同氮水平下的植株吸 N 量及氮效率差异

据表 6 可知,在苗期两品种间的氮效率间并不存在显著差异。低氮下,28 天时两个品种的吸氮量和氮效率几乎相同,47 天时西玉 3 号氮效率略有增

加。这说明,在低氮环境胁迫下,西玉 3 号根部能够有效地利用吸收来的 NO_3^- 同化合成干物质,以利于更有效地吸收低氮介质中的氮素。

表 6 不同氮水平上玉米氮含量及氮效率

氮水平	品 种	第 28 天		第 47 天	
		单株总吸 N 量(mg/plant)	氮效率 (g/g)	单株总吸 N 量(mg/plant)	氮效率 (g/g)
N_0	Xi-yu 3	27.1	21.05	39.2	67.17
	Hi-ph 1	27.0	20.53	36.4	60.99
	t 测验	NS	NS	NS	NS
N_2	Xi-yu 3	49.4	9.32	101.5	27.74
	Hi-ph 1	47.7	8.59	122.6	30.53
	t 测验	NS	NS	NS	NS
N_3	Xi-yu 3	38.8	4.33	108.4	13.96
	Hi-ph 1	47.8	5.59	127.5	17.51
	t 测验	NS	NS	NS	NS

3 讨 论

作物氮素效率取决于氮的吸收、同化和利用三个方面。一般而言,氮高效品种的营养作用可能与下列两种机制有关:(1)吸收及利用土壤中氮素能力较强,即在较低养分条件下,能吸收较多养分。(2)利用氮素效率较高,即生产单位干物质需较少的氮素^[9]。

在低氮环境下,速效氮的含量较少。玉米根系生长状况和形态学特征对氮的影响很大,但这种影响主要取决于土壤矿化氮的含量水平。 NO_3^- 向根运输的途径可以是质流,主要取决于土壤溶液中的浓度。通过质流途径,则吸收速率主要取决于土体向根的运移速率,而向根表的扩散速率又取决于土体和土壤溶液浓度梯度差,土壤水分含量和根表面积。只有当土壤溶液中 NO_3^- 浓度很低时,扩散才会成为吸收氮的限制因素。因此,在 NO_3^- 浓度很低的土壤中,根系密度根直径根毛数量和长度等根系特征对氮的吸收就变得非常重要。本试验中,西玉 3 号在低氮条件下,在苗期即建立了强大的根系,有利于增强全生育期氮素的吸收,因而表现出高效特性。而高光效 1 号的情况相反,在高氮条件下具有强大的根系,全生育期大量的吸收氮素,因而表现出高产特性^[2]。

氮的供应状况之所以可以明显影响植物根系的生长发育,主要是氮有调度碳水化合物的能力,氮的去向决定着碳水化合物的去向^[10]。在供氮水平较低时,植物能把更多的光合产物分配到根部^[11]。有 52% 的同化物用于根系的呼吸,而高氮下,有 40% 的光合产物运往根系,25% 的同化物用于呼吸消耗碳代谢^[12]。本实验中的西玉 3 号有较大的叶面积,可产生大量的光合产物。其叶片光合产生的可溶性

糖向根系的大量运输,为根系生长和氮的吸收同化提供充足的能量、碳架及还原剂,增强了根系生理代谢活性,因而提高了根冠比,增加了根长度和表面积以适应氮缺乏环境。

[参 考 文 献]

[1] Smicklas, K. D. 氮形态在决定田间玉米产量中的作用[J]. 国外农学——杂粮作物, 1993(4): 34-37.

[2] 米国华, 等. 玉米杂交种的氮农学效率及其构成因素剖析[J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(增刊): 97-104.

[3] 米国华, 刘建安, 张福锁. 玉米氮效率生理生化基础及遗传改良[J]. 玉米科学, 1997, 5(2): 9-13.

[4] Eichelberger, K. D. Lambtr, R. J. Below, R. E. Hageman, R. H. Divergent phenotypic recurrent selectin for nitrate reductase activity in maize. selection and correlated responses[J]. Crop Sci. 1989a, 29: 1393-1397.

[5] Eichelberger, K. D. Lambert, R. J. Below, R. E. Hageman, R. H. Divergent phenotypic recurrent selection for nitrate reductase activity in maize. Efficient use of fertilizer nitrogen[J]. Crop Sci. 1989b, 29: 1397-1402.

[6] Feil, B. Thiraporn, R. Stamp, P. In vitro nitrate reductase activity of laboratory grown seedlings as an indirect selection criterion for maize [J]. Crop Sci. 1993, 33: 1280-1286.

[7] Deturk, E. E. Holbert, J. R. and Howk, B. W. chemical transformations of phosphorus in the growing complant, with results in two firet generation crosses[J]. Agric. Res., 1933, 46: 121-141.

[8] 张宪政, 等. 植物生理学实验技术[M]. 辽宁科学技术出版社, 1986.

[9] 杨尚娥, 等. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究[J]. 土壤学报, 1992, 73-79.

[10] 胡昌浩, 主编. 玉米的矿质营养[M]. 玉米栽培生理, 中国农业出版社, 1991, 37-49.

[11] Comfort, S. D., Malzer, G. L. and Busch, R. H. Nitrogen fertilization of spring wheat genotypes: influence on root growth and soil water depletion[J]. Agron. J., 1988, 80: 114-120.

[12] Peuke, A. D., Hartung, W. and Jeschke, W. D. The uptake and flow of C, N and ionbetween toots and shoots in Ricinus communis L.. II: Growth with low and high nitrate supply[J]. Exp. Bot., 1994, 45(275): 733-740.

联系电话: 010-62893533

吉林省农业科学院
授权保护的玉米新品种

吉 V022、吉 V993、四单 103、四单 188、四单 136、四-D105、四-273、吉 J002、四单 25、四单 112、四-C605、吉单 501、四单 105、四单 75、四单 68、吉单 321、吉 921、吉单 209、吉 1037、吉单 507、四单 167、四单 154、四单 152