植物营养与肥料学报 2017, 23(1): 71–82
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer
doi: 10.11674/zwyf.16158
http://www.plantnutrifert.org

不同年代玉米品种氮素利用效率与其根系特征的关系

刘 梅，吴广俊，路笃旭，徐振和，董树亭，张吉旺，赵 斌，李 耕，刘 鹏*
（作物生物学国家重点实验室/山东农业大学农学院，山东泰安 271018）

摘要:【**目的**】玉米品种根系构型及解剖结构决定着其氮素利用的效率。研究不同年代推广的玉米品种根系构型与解剖结构的演进规律，可为选育高产氮素高效利用型玉米新品种提供理论依据。【**方法**】以 20 世纪 80 年代至今推广的 8 个玉米品种掖单 13 号 (YD13)、农大 108 (ND108)、郑单 958 (ZD958)、先玉 335 (XY335)、京科 968 (JK968)、中单 909 (ZD909)、登海 605 (DH605)、登海 618 (DH618) 为试验材料，进行大田和土柱栽培两种试验。大田试验施氮量为 N 236.25 kg/hm^2 和不施氮，土柱试验为 N 4.5 和 1.5 g/plant，定期取样测定根系相关指标、干物质及氮素积累与分配。【**结果**】近代玉米品种籽粒产量和氮素积累量均显著高于早期品种，高氮处理 2000’s 以后品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 较之前的 4 个品种分别增加 14.7% 和 11.7%，低氮条件下分别增加 16.1% 和 20.6%；高氮处理，1990’s 玉米品种 ND108、ZD958 根系干重较 1980’s 品种 YD13 平均减少 54.2%，2000’s 以后的品种 JK968、ZD909、DH605、DH618 较 1990’s 玉米品种平均增加 23.2%，但仍少于 YD13；次生胚根数目随品种更替呈现逐渐增加趋势；根系皮层通气组织 (RCA) 占根系横截面积的比例随品种更替呈现增加趋势，而根系皮层细胞层数 (CCFN) 和细胞大小 (CCS) 虽有差异，但并无明显变化趋势；2000’s 以后品种 D95 (95% 的根系干重所达到的土层深度) 较之前品种增加 23.7%，表明近代品种根系下扎能力增强，在深层土壤中的根系分布比例增加。在同一氮素水平下，根干重、D95、RCA% 与氮素积累量呈显著线性正相关，根系呼吸速率和氮素积累量呈显著线性负相关。【**结论**】现代玉米品种的氮素吸收量与氮素利用效率显著高于早期品种，在低氮条件下优势更明显。随品种更替，次生胚根数目增多，利于玉米苗期的生长；根系总量呈现先减少后增加的趋势，根系下扎能力明显增强，深层土壤中根系显著增加。现代玉米品种根系 RCA 占根系横截面积比例显著增加，减少了根系呼吸消耗，有利于产量的提高。

关键词: 玉米；品种更替；氮素利用率；根系

Improvement of nitrogen use efficiency and the relationship with root system characters of maize cultivars in different years

LIU Mei, WU Guang-jun, LU Du-xu, XU Zhen-he, DONG Shu-ting, ZHANG Ji-wang, ZHAO Bin, LI Geng, LIU Peng*
(*State Key Laboratory of Crop Biology/College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China*)

Abstract:【**Objectives**】Root architecture and anatomical structure of maize decide its nitrogen use efficiency. The study on the renovation of root characters of maize cultivars released since early 1990s will provide a theoretical basis for selecting new variety of maize with high yield and high nitrogen use efficiency.【**Methods**】Field and pot experiments were conducted, and 8 maize cultivars promoted since 1980s were used as materials.They were Yedan 13 (YD13), Nongda 108 (ND108), Zhengdan 958 (ZD958), Xianyu 335 (XY335), Jingke 968 (JK968), Zhongdan 909 (ZD909), Denghai 605 (DH605) and Denghai 618 (DH618). No nitrogen

收稿日期：2016–04–18　　**接受日期：**2016–06–18
基金项目：国家自然科学基金项目（31371576，31401339）；国家重点研发计划（2016YFD0300106）；国家“十二五”科技支撑计划（2013BAD07B06-2）；国家公益性行业(农业)科研专项经费项目（201203100，201203096）；山东省现代农业产业技术体系（SDAIT-02-08）；国家现代农业产业技术体系建设项目（CARS-02-20）；山东省农业重大应用技术创新课题和山东省玉米育种与栽培技术企业重点实验室资助。
作者简介：刘梅（1991—），女，山东青州人，硕士研究生，主要从事玉米栽培生理生态方面的研究。E-mail：liumeiying188@163.com
* 通信作者 Tel：0538-8241485，E-mail：liupengsdau@126.com

application and N 236.25 kg/hm^2 were designed in the field experiment, N 4.5 g/plant (HN) and 1.5 g/plant (LN) were for the pot experiment. Roots and plants samples were regularly collected, some root system indices, dry matter, nitrogen accumulation and distribution were determined. 【**Results**】The yields and N accumulation amount of recent promoted maize varieties were higher than those of the previous ones. The average yield and N accumulation amount of the cultivars after 2000's (JK968, ZD909, DH605 and DH618) were increased by 14.7% and 11.7% under high N treatment, and 16.1% and 20.6% under low N treatment. The root dry weight, nodal root number, root length, root surface area and root volume showed trends of decreases in the first and then increases over time. The root dry weights of the1990's varieties (ND108 and ZD958) were decreased by 54.2% compared to the1980's variety (YD13) under the high nitrogen level, while the root dry weights of the varieties after 2000's were increased by 23.2% compared to the 1990's varieties and still lower than that of YD13. The number of seminal roots increased gradually with change of the varieties. The root cortical aerenchyma (RCA) for root cross-sectional area ratio increased with change of the varieties, but the number of cell files (CCFN) and cortical cell size (CCS) had no obvious tendency. The D95 (Root depth above which 90% of root length is locatted) of the cultivars after 2000's increased by 23.7% compared to those before 2000's, indicating that the depth of root penetration increased. There was a significant positive linear correlation between the N accumulation and D95 and RCA% under same nitrogen level, while the correlation between the N accumulation amount and the root respiration rate was exactly opposite. 【**Conclusions**】The nitrogen uptake and use efficiency of modern maize cultivars are significantly higher than those of previous one. The increased number of seminal root is beneficial to maize seedling growth. The root volume in the deep soil is obvious increased. The increase in RCA% of current maize cultivars leads to reduced root respiration which is beneficial to the increase of yield.

Key words: maize; replacement of varieties; nitrogen use efficiency; root

1985 年到 2012 年，中国玉米种植面积增长 97%，产量增加 2.22 倍，是我国总产增加最快的作物[1]。玉米品种遗传改良及肥料投入是玉米增产的重要因素[2]。在玉米品种遗传改良过程中，近代玉米高产品种主要表现为株型紧凑、耐密性增强、叶片功能期延长以及成穗率提高等特点[3–5]。根系是作物吸收水分、养分，合成生理活性物质，促进地上部良好生长的重要器官，其数量、活性与作物光合产物合成与运转分配、籽粒结实、叶片衰老等密切相关[6–7]。美国玉米品种更替过程中，对产量有直接影响的是根系构型的优化，而非冠层结构的改变[8]。我国玉米随品种更替，根条数增多，在空间分布上呈现出“横向紧缩、纵向延伸”的特点，更有利于密植[9]。20 世纪 90 年代以后的玉米品种与之前品种相比，上层土壤中的根长密度减少而深层土壤中的根长密度增加[10]。玉米品种更替过程中根系构型的优化与产量的提升是相适应的，因此明确根系构型的演变规律对于提高产量具有重要意义。

玉米根系形态及其在土壤中的分布是氮素吸收效率差异的重要影响因素[11]。增加侧根数量和根毛长度有助于吸收表层土壤养分，而减少节根数量及根的入土角度，能够使根系吸收更深土层的养分[12–13]。根系解剖结构也可以直接影响根系的生理机能以及养分、水分的吸收[14]。根系皮层通气组织 (RCA) 的形成能够减少根系的呼吸消耗，提高玉米在低氮条件下的氮素利用率[15]。目前，对于玉米品种更替过程中根系性状的演变已有一些报道[16–17]，但多集中在根系的外部形态及分布方面，关于在玉米品种更替过程中氮素利用效率的变化及其与根系形态特征、解剖结构之间关系的研究鲜见报道。本试验以我国 20 世纪 80 年代以来育成的 8 个玉米品种为试验材料，比较玉米品种更替过程中根系特征与氮素利用效率的关系，为提高玉米产量和氮素利用效率提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2015 年在山东农业大学黄淮海区域玉米技术创新中心 (N36°18′，E117°12′) 和作物生物学国家重点实验室进行。供试材料为掖单 13 号 (YD13)、农大 108 (ND108)、郑单 958 (ZD958)、先玉 335

(XY335)、京科 968 (JK968)、中单 909 (ZD909)、登海 605 (DH605)、登海 618 (DH618)(各品种的亲本、育成单位及审定年度详见表 1)。前 4 个品种均为我国 20 世纪 80 年代以来年种植面积占生产面积的 32.1% 以上杂交种[18–19]，后 4 个品种是新育成的高产稳产、有望大面积推广的新品种[20–23]。所选品种均为适宜在黄淮海区域种植的夏播玉米品种。

表 1　试验材料基本信息

Table 1　Basic information of experimental materials

杂交种 Variety		亲本组合 Parental combination	审定年份 Validation year
掖单 13	YD13	掖 478 × 丹 340	1989
农大 108	ND108	178 × 黄 C	1991
郑单 958	ZD958	郑 58 × 昌 7-2	1996
先玉 335	XY335	PH6WC × PH4CV	2000
京科 968	JK968	京 724 × 京 92	2011
中单 909	ZD909	郑 58 × HD586	2011
登海 605	DH605	登海 351 × DH382	2010
登海 618	DH618	521 × 齐 319	2013

1.2　试验设计

大田试验：采用裂区试验设计，氮素为主区，设置两个氮肥水平，分别为 236.25 kg/hm^2 (HN) 和 0 kg/hm^2 (LN)；玉米品种为副区，种植密度为 52500 plant/hm^2，行距 60.0 cm，株距 31.7 cm，小区长 10 m，宽 6 m，重复 4 次。试验于 2015 年 6 月 10 日播种，10 月 6 日收获测产。

土柱试验：采用高 1.5 m，直径 20 cm 的 PVC 管，按照行距 66 cm 排列，按照砂子 (45%)、蛭石 (30%)、珍珠岩 (20%)、表层土 (5%) 的比例混匀基质后装入筒中沉实，在距表面 10 cm 处施肥。设置两个氮水平：4.5 g/plant (HN)、1.5 g/plant (LN)。每个柱内 1 株玉米，每个处理 5 次重复。试验于 2015 年 6 月 18 日播种，于 8 月 23 日玉米抽雄期 (VT) 时收获。

1.3　测定项目及方法

1.3.1　地上部生物量　大田试验分别于大喇叭口期 (V12)、抽雄期 (VT)、乳熟期 (R3)、成熟期 (R6) 取样。取样时每小区选取代表性植株 5 株，按照茎秆、叶片、雄穗、籽粒、穗轴、苞叶分开，于 105℃ 杀青 30 min 后 80℃ 烘干后称重。土柱试验于抽雄期 (VT) 取样，方法与大田试验相同。

1.3.2　植株样品　植株样品烘干磨碎后用 Rapid N III 氮素分析仪 (Elementar，Germany) 测定全氮含量。根系吸氮效率用植株氮素积累量与总根系长度的比值表示；氮素收获指数用单株籽粒氮素积累量与植株氮素积累量的比值表示。

1.3.3　根系形态测定　大田试验于抽雄期 (VT) 每小区选取连续代表性植株 3 株，以玉米植株为中心，挖取长 60 cm (行距，植株左右两侧各 30 cm)，宽 30 cm (约为一个株距，植株前后各 15 cm)，深 40 cm 土层的根系。将根系冲洗干净，记录节根层数、每层节根条数和次生胚根条数 (由胚伸出的一条幼根称主胚根，经 1～3 天后又陆续长出 3～7 条幼根，称次生胚根，是幼苗期的主要根系[24])，记录完成后将每个层次的根系分开保存，之后用 Epson PerfectionTM V700 Photo 彩色图像扫描仪扫描图像，然后用 Win RHIZO 根系分析系统分析根系长度 (RL)、根系表面积 (RSA) 和根系体积 (RV)。最后将根系置烘箱中烘干并称重，得到根系干重 (RDW)。土柱试验抽雄期 (VT) 进行取样，冲洗植株完整的根系，其余操作与大田试验相同。

1.3.4　根系解剖结构测定　根系取样时，取第 3 层节根 (从内向外层数依次增加，胚根不计算在内)，在距离根基部 4～10 cm 处截取根段，放入 75% 酒精中于 4℃ 冰箱内保存。将根段做徒手切片，并用番红染色，在 DM21-J1200 型光学显微镜下观察，每个重复观察 5 个切片，用 Scope Image 9.0 软件拍照保存，所得图片用 Rootscan 根系分析软件[25]分析根系通气组织 (RCA)、根系皮层细胞层数 (CCFN) 和皮层细胞大小 (CCS)。

1.3.5　根系呼吸测定　土柱试验收获前 1 天测定根系整体呼吸；根系取样时，取第 3 层节根，在距离根基部 20～25 cm 处截取 5 cm 根段，用 GXH-3051 红外气体分析仪测定根段呼吸[26]。测定完成后将所取根段烘干称重，计算单位根重的呼吸速率。

1.3.6　根系 D95 测定　D95 是指自上而下累计的根系长度达到总长度的 95% 时的土层深度，可以反映根系在土壤中的下扎状况[13]。大田试验于抽雄期在紧临玉米根系处，用劈裂式土钻 (Atlas Copco，Sweden) 挖取直径 10 cm、长度 60 cm 的土壤样品，将其平均分成 6 段。把每一段土壤样品中的根系冲洗干净并用根系扫描仪扫描图像，分析根系长度，计算 D95。

1.4　数据统计

用 DPS 15.10 统计软件 LSD 法进行统计分析，Sigmaplot 10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 玉米品种籽粒产量及其构成因素

比较 8 个玉米品种籽粒产量及其构成因素 (表 2)，结果表明，随品种更替不同玉米品种的籽粒产量和收获指数均呈现逐步增加的趋势，且不同氮素水平下表现一致。在高氮条件下，2000's 以后的品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 籽粒产量和收获指数较 2000's 以前的品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 分别增加 14.7%、11.7%，而低氮条件下分别增加 17.3%、16.1%，高于高氮水平。在高氮水平下各个品种的产量和生物量都显著高于低氮水平；高氮条件下，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 的产量较低氮条件下分别增加 14.6%、24.5%、25.1%、17.7%、21.0%、17.0%、12.2%、21.9%。各品种之间穗粒数和生物量虽有差异，但随年代无明显变化趋势。

2.2 根系性状随品种更替的演变

2.2.1 根干重 随品种更替，不同年代玉米品种根干重呈现先降低后增加的趋势，不同氮素水平下表现一致 (图 1)。土柱试验中，在高氮处理下，1990's 玉

表 2 田间试验氮素用量对不同年代玉米品种籽粒产量及其构成因素的影响

Table 2 Effects of the nitrogen treatments on yield and its components of different maize in field experiment

氮水平 N level	品种 Variety	实际穗数 Actual ear No. ($\times10^4$/hm^2)	穗粒数 Grains per ear	千粒重 1000-kernel weight (g)	产量 Yield (kg/hm^2)	生物量 Biomass (kg/hm^2)	收获指数 Harvest index
高氮水平 High N input	YD13	5.00 c	712.18 a	332.66 e	10157 f	19641 e	0.52 bc
	ND108	5.04 bc	711.16 a	331.18 e	11625 e	24103 bc	0.48 cd
	ZD958	5.11 b	649.29 f	360.05 d	12200 d	22090 d	0.55 ab
	XY335	5.11 b	662.29 e	371.50 c	11688 e	27750 a	0.42 e
	平均 Mean	5.07	683.73	348.85	11418	23396	0.49
	JK968	5.29 a	671.25 d	419.40 a	12962 c	25442 b	0.50 c
	ZD909	5.26 a	684.26 c	359.96 d	12973 b	23213 cd	0.56 ab
	DH605	5.04 bc	710.15 a	377.52 b	12863 b	23261 cd	0.55 ab
	DH618	5.04 bc	689.16 b	368.61 c	13572 a	22812 cd	0.59 a
	平均 Mean	5.16	688.71	381.37	13092	23682	0.55
低氮水平 Low N input	YD13	5.00 f	682.17 b	303.01 d	8843 f	17696 d	0.50 c
	ND108	5.04 e	688.26 a	312.91 c	9336 e	18584 cd	0.51 bc
	ZD958	5.16 b	646.27 e	337.48 b	9755 d	19055 cd	0.51 bc
	XY335	5.08 d	635.19 f	339.35 b	9930 d	24071 a	0.41 d
	平均 Mean	5.07	662.97	323.19	9466	19853	0.48
	JK968	5.08 d	649.15 d	376.78 a	10714 c	20160 bc	0.53 abc
	ZD909	5.22 a	646.17 e	340.30 b	11090 b	19196 bcd	0.58 a
	DH605	5.11 c	674.04 c	341.88 b	11462 a	21015 b	0.55 abc
	DH618	5.16 b	683.31 b	338.41 b	11133 b	19657 bc	0.57 ab
	平均 Mean	5.14	663.17	349.34	11418	20007	0.56
变异来源 Sources of variation							
氮水平 N level (N)		NS	***	***	***	***	NS
品种 Variety (V)		***	***	***	***	***	***
互作 N × V		***	***	***	***	***	***

注（Note）：同列数据后不同小写字母表示品种间差异达 5% 显著水平；*** 代表 0.001 显著水平，NS 代表 0.05 水平不显著 Values followed by different letters in a column are significantly different between varieties at the 5% level, ***significant at the 0.001 probability level, and NS indicates not significant at the 0.05 probability level.

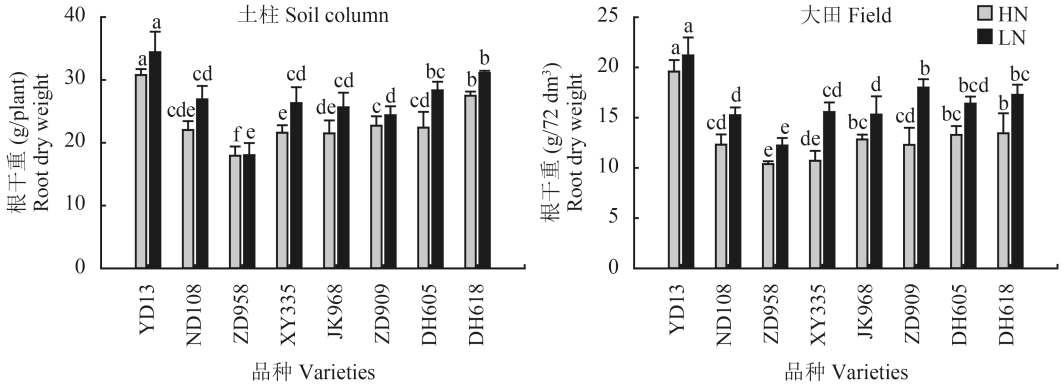

图 1　氮素用量对不同年代玉米品种根系干重的影响

Fig. 1　Effect of the nitrogen treatments on root dry weight of different maize varieties

[注（Note）：方柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平

Different letters above the bars are significantly different between varieties at the 5% level.]

米品种 (ND108、ZD958) 根系干重较 1980’s 品种 (YD13) 平均减少 54.2%，2000’s 之后的品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 较 1990’s 品种平均增加 23.2%，但仍少于 YD13。在低氮条件下，不同年代玉米品种的根干重较高氮条件下的有所增加，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 分别增加 11.8%、22.2%、0.5%、21.8%、19.4%、7.4%、26.5%、13.1%。大田试验抽雄期根系干重与土柱试验根系干重表现出相同的变化趋势。

2.2.2 根系形态　根系形态特征随品种更替呈现显著差异，氮素处理与玉米基因型间存在显著互作效应 (表 2)，表明不同年代品种间不同根系性状对氮素处理的反应存在显著差异。随育种年代的推进，玉米总节根条数呈现出先减小后增加的趋势，而次生胚根数目持续增加，不同氮素水平下表现一致 (图 2)。在高氮水平下，1990’s 和 2000’s 玉米品种 (ND108、ZD958、XY335、JK968) 总节根条数较 1980’s 品种 (YD13) 平均减少 21.7%，近代品种 (ZD909、DH605、DH618) 较 1990’s 和 2000’s 玉米品种 (ND108、ZD958、XY335、JK968) 平均增加 13.1%，但仍少于 YD13。高氮水平下的根系总节根条数显著高于低氮水平，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 分别增加 30.7%、26.9%、24.0%、31.8%、39.4%、33.9%、39.5%、37.4%，近代品种总节根条数的增加量高于早期品种。次生胚根数目随品种更替呈现明显的上升趋势，高氮条件下，2000’s 之后的品种次生胚根数目较之前品种增加 41.1%，低氮条件下增加 27.6%，但次生胚根数目对氮素供应量无明显响应。

不同年代玉米品种及氮素用量间根系长度、根系表面积和根系体积均存在显著差异 (表 3)。根系长

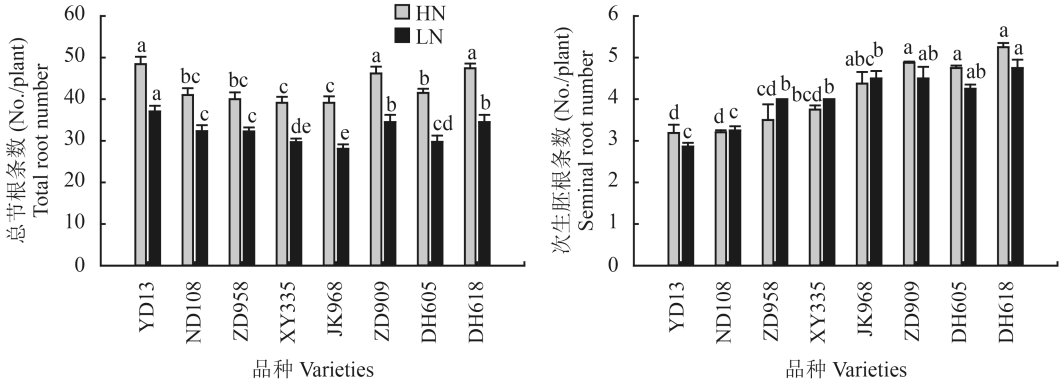

图 2　氮素用量对不同年代玉米品种总节根条数和次生胚根条数的影响 (土柱试验)

Fig. 2　Effect of the nitrogen treatments on total root number and seminal root number of different varieties (soil column)

[注（Note）：方柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平

Different letters above the bars are significantly different between varieties at the 5% level.]

表 3 土柱试验不同年代玉米品种抽雄期根系的形态特征

Table 3 Root morphological characteristics of maize varieties at VT stage in pot experiment

品种 Variety	根系长度 Root length (m/plant)		根表面积 Root surface area (m^2/plant)		根系体积 Root volume (cm^3/plant)	
	HN	LN	HN	LN	HN	LN
YD13	1166.88 a	1668.54 a	1.84 a	2.56 a	215.77 a	344.52 b
ND108	877.42 c	1193.16 d	1.42 c	2.07 c	135.11 e	308.50 c
ZD958	839.61 cd	1089.61 e	1.08 e	1.53 f	116.52 f	203.86 f
XY335	927.55 b	1278.73 c	1.20 d	1.65 e	147.55 de	237.43 e
平均 Mean	952.86	1307.51	1.38	1.95	153.74	273.58
JK968	786.71 e	1319.25 c	1.54 b	2.12 bc	165.80 c	299.93 cd
ZD909	787.70 e	1176.47 d	1.16 de	1.91 d	139.13 de	230.32 e
DH605	811.90 de	1292.20 c	1.22 d	2.24 b	153.91 cd	278.67 d
DH618	955.24 b	1545.47 b	1.58 b	2.63 a	191.10 b	370.44 a
平均 Mean	835.39	1333.35	1.37	2.23	162.71	294.84
变异来源 Sources of variation						
氮水平 N level (N)	***		***		***	
品种 Variety (V)	***		***		***	
互作 N × V	***		***		***	

注（Note）：同列数据后不同小写字母表示处理间差异达 5% 水平 Values within the same column followed by different letters are significantly different at the 5% level；*** 代表 0.001 显著水平 Indicates significant at the 0.001 probability level.

度、表面积和体积与根干重变化趋势相同，均呈现先减少后增加的变化趋势，且不同氮素处理下表现一致。在低氮条件下，各品种的根长、表面积和体积均显著增加，但早期品种与现代品种的增加量有所差异，2000’s 以前的品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 根长、表面积和体积分别增加 27.1%、29.3%、40.4%，2000’s 后的品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 分别增加 37.4%、38.2%、48.4%，近代品种的增加幅度明显提高。

2.2.3 D95 D95 能反映植物根系在土层中的分布。随品种更替，不同年代玉米品种 D95 呈增加趋势，在高氮和低氮处理下表现一致 (图 3)。高氮条件下，2000’s 以后品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 的 D95 较之前品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 增加 24.8%，低氮条件下增加 22.6%，表明近代品种根系在深层土壤中的分布增多。在低氮条件下，不同年代品种的 D95 均较高氮条件下显著增加，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 分别增加 25.2%、34.0%、17.2%、20.3%、22.7%、22.4%、23.3%、17.8%，表明低氮水平促进了根系下扎。

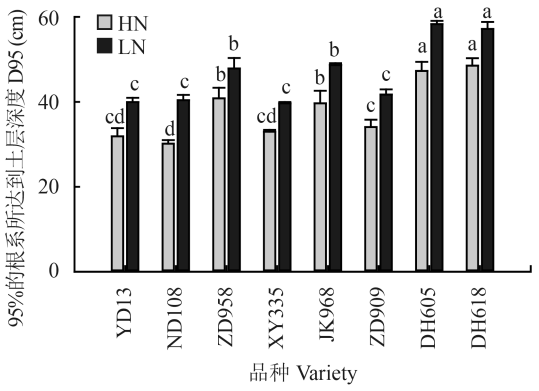

图 3 氮素用量对不同年代玉米品种 D95 的影响 (大田试验)

Fig. 3 Effect of the nitrogen treatments on D95 of different varieties (field experiment)

[注（Note）：柱子上的不同小写字母表示品种间差异达 5% 水平 Different small letters above the bars are significantly different among cultivars at 5% level.]

2.3 根系呼吸速率与解剖结构随品种更替的演变规律

随品种更替，不同年代玉米品种根段呼吸速率与根系整体呼吸速率均呈现逐步降低的趋势，且不同氮素水平下表现一致 (图 4)。高氮条件下，2000’s 以后的玉米品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618)

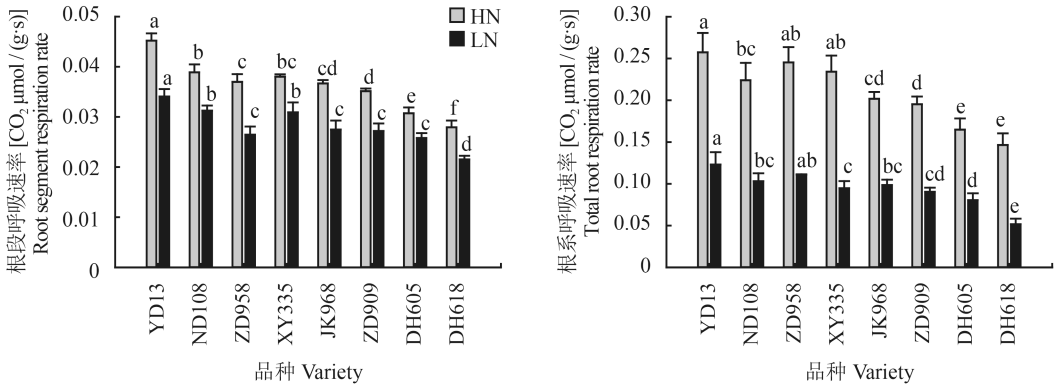

图 4　氮素用量对不同年代玉米根段呼吸速率和根系呼吸速率的影响 (土柱试验)

Fig. 4　Effect of the nitrogen treatments on root segment respiration rates and total root respiration rates of different cultivars (pot experiment)

[注（Note）：方柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平

Different letters above the bars are significantly different between varieties at the 5% level.]

根系整体呼吸速率较之前品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 平均减少 21.4%，低氮条件下平均减少 15.3%。在低氮条件下，不同年代品种的根系整体呼吸速率均较高氮条件下显著减少，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 分别减少 52.2%、54.0%、54.8%、59.5%、51.2%、53.7%、51.2%、54.7%。根段呼吸速率与根系整体呼吸速率变现趋势相同，但是低氮条件下呼吸速率的下降幅度小于根系整体呼吸。

根系呼吸与根系解剖结构有密切关系。根系皮层通气组织 (RCA) 是在植物生长受到环境胁迫的条件下形成的，它的形成能够增加植株根系细胞间的 O_2 流动[25]，减少根系呼吸的能量消耗，降低植株在营养缺乏条件下不必要的养分损耗[15]。由图 5A 可以看出，随品种更替，不同玉米品种 RCA 占根系横截面积比例呈显著增加趋势，并且在高氮和低氮处理下表现一致，与根段呼吸表现出相反的变化规律。高氮条件下，2000’s 以后的玉米品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) RCA 所占比例较之前品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 平均增加 14.5%，低氮条件下平均增加 33.1%。在低氮条件下，各年代品种的 RCA 所占比例均较高氮条件下显著增加，YD13、ND108、ZD958、XY335、JK968、ZD909、DH605 和 DH618 分别增加 16.7%、17.6%、7.7%、31.2%、28.81%、48.8%、31.8%、36.1%，近代品种的增加量显著高于早期品种，说明低氮能够促进 RCA 的形成，且现代玉米品种在低氮条件下的适应性要高于早期品种。

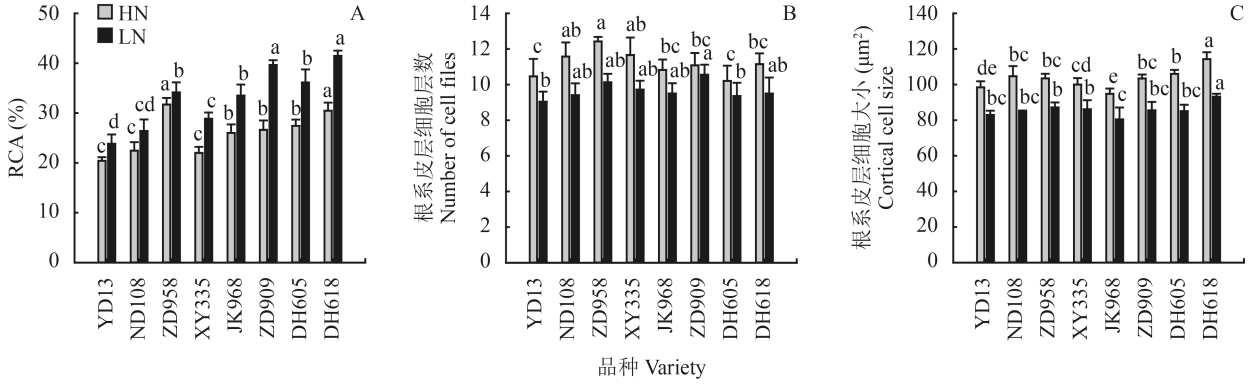

图 5　氮素用量对不同年代玉米品种根系皮层通气组织占横截面积比例 (RCA%)、皮层细胞层数 (CCFN) 及细胞大小 (CCS) 的影响 (土柱试验)

Fig. 5　Effect of the nitrogen treatments on root cortical aerenchyma: cross section ratio (RCA%), number of cell files (CCFN) and cortical cell size (CCS) of different varieties (soil column)

[注（Note）：柱上不同小写字母表示品种间差异达 5% 显著水平

Different small letters above the bars are significantly different among cultivars at the 5% level.]

不同氮水平下，不同品种根系皮层细胞层数 (CCFN) 和细胞大小 (CCS) 差异显著 (图 5B、C)。在高氮条件下，不同年代品种的 CCFN 和 CCS 均较低氮条件下显著增加，平均增加幅度分别为 15.9%、20.4%。不同年代之间玉米品种也所差异但并无明显变化趋势。

2.4 氮素吸收量和利用效率随品种更替的变化

随品种更替，不同玉米品种植株氮素积累量呈逐渐增加的趋势，并且不同氮素水平处理下表现一致 (图 6A)。在高氮条件下，不同年代品种的氮素积累量均较低氮条件下显著增加，2000's 以前的品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 氮素积累量平均增加 27.8%，2000's 以后的品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 平均增加 20.2%，低于早期品种，说明在一定的供氮范围内，提高氮素供应能够提高玉米植株对氮素的吸收量，且在低氮条件下，现代品种仍能保持较高的氮素积累量。

植株的根系吸氮效率和氮素收获指数随年代更替呈现出显著增加的趋势 (图 6B、C)，不同氮素水平处理下表现一致。高氮水平下，1990's 以后的品种均具有较高的根系吸氮效率，而 2000's 后品种 (JK968、ZD909、DH605、DH618) 的氮素吸收效率较之前品种 (YD13、ND108、ZD958、XY335) 平均增加 33.8%，低氮水平下增加 51.8%，增加量高于高氮水平。各品种在高氮条件下的根系吸氮效率均较低氮条件显著增加，平均增加量为 43.3%。2000's 后的玉米品种氮素收获指数也显著高于之前的品种，高氮条件下增加 17.1%，低氮条件下增加 15.1%，说明近代玉米品种吸收的氮素向籽粒转运的比例大大增加，这有助于产量的提升。

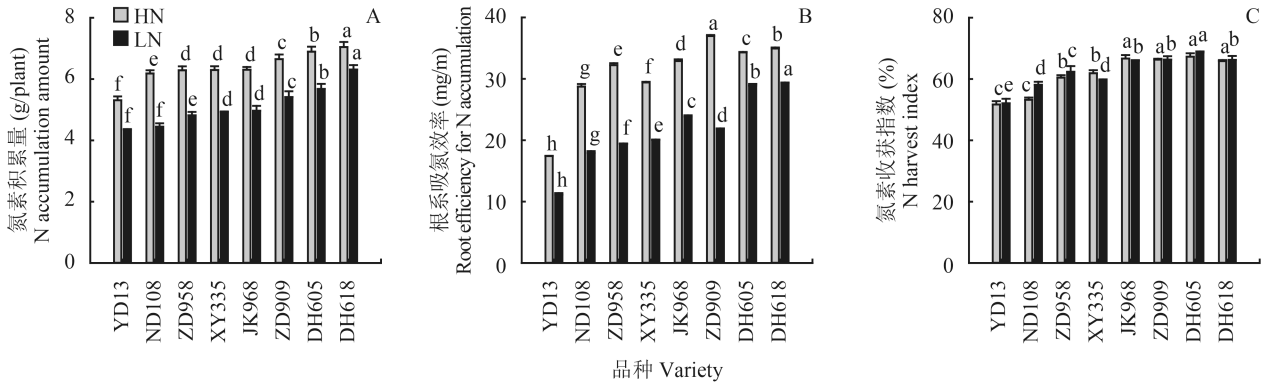

图 6 氮素用量对不同年代玉米品种植株氮积累量、根系吸氮效率及氮素收获指数的影响 (大田试验)

Fig. 6 Effect of the nitrogen treatments on nitrogen contents, root efficiency for N accumulation and N harvest index of different varieties (field)

[注（Note）：图中不同小写字母表示品种间差异达 5% 显著水平
Different small letters are significantly different between varieties at the 5% level]

2.5 根系性状与氮素利用间的关系

由图 7 可知，氮素处理对根系干重、D95、根系呼吸以及根系皮层通气组织 (RCA) 均有显著影响。在同一氮素水平下，根系干重 (YD13 除外)、D95 以及 RCA 与氮素积累量均呈显著线性正相关，但是不同氮素水平下响应不同，低氮水平下各品种的氮素积累量对 D95 和 RCA 含量的响应度要高于高氮水平，而对根系干重的响应度略低于高氮水平。早期玉米品种 YD13 的氮素积累量并没有随着根系干重的增加而增加，而是有所下降，说明过大的根系反而不利于氮素的积累。根系呼吸与氮素积累量呈显著线性负相关。

3 讨论

氮素是玉米生产重要的限制因素，提高玉米氮素利用效率已成为目前育种家主要的选育指标之一[27-28]。Gallais 等[29]研究表明，在一定施氮范围内，玉米产量随施氮量的增加而增加，不同品种对氮素的反应存在差异。石红良[30]研究发现玉米品种氮利用效率依年代递近而持续增加。而 Chen 等[31]通过对 1973～2000 年主推玉米品种的产量以及氮素利用情况的研究发现，现代玉米品种籽粒氮素含量减少但氮素吸收量增加，因而延缓叶片衰老的同时也增加了氮素农学利用效率。本研究表明，随年代的推进，各品种籽粒产量呈现增加趋势，且氮素积累

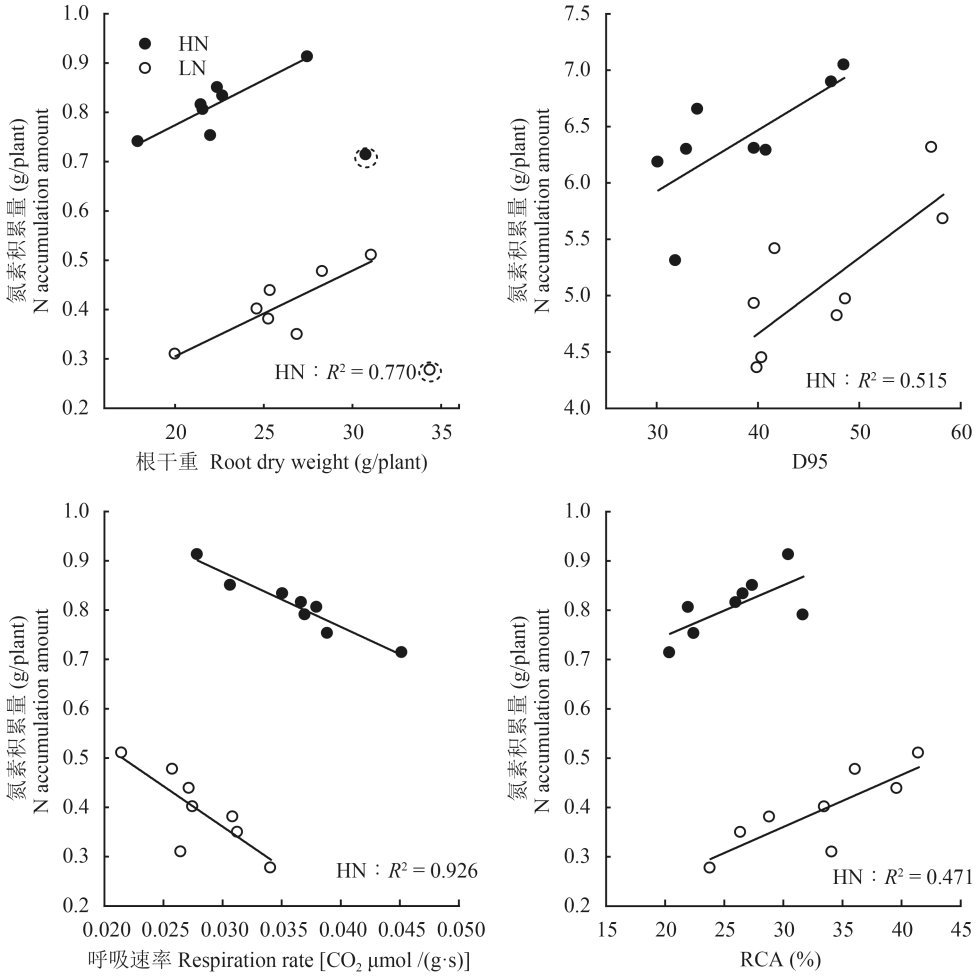

图 7　不同氮素水平下，根干重、D95、根段呼吸速率、RCA 与氮素积累量的关系

Fig. 7　The relationship between root dry weight, root respiration, D95, RCA and N accumulation of plant under different nitrogen levels

[注（Note）：未参与直线拟合方程的品种 (YD13) 用虚线圈出 The dotted circle (YD13) does not participate in the linear regression equation]

量、根系氮素吸收效率以及氮素收获指数也表现出相同的趋势。低氮水平下氮素的积累量显著低于高氮水平，2000’s 以后的品种的减少量显著低于之前品种，说明现代品种在低氮条件下仍能吸收较高的氮素，且现代玉米品种的氮素收获指数显著高于早期品种，表明育种进程提高了玉米对氮素的吸收，尤其是在低氮条件下对氮素的吸收利用，这对籽粒产量的提高起到了关键作用。

根系具有吸收养分、合成激素和固定植株等功能，是影响地上部及产量的重要因素[32−33]。近年来，不同年代玉米品种的根系形态及分布也随产量的逐渐增长发生了变化。孙庆泉等[34]对我国 20 世纪 50～90 年代玉米品种的根系生理特性演化趋势研究表明，随着品种年代的更替，玉米根系节根数目和根干重显著增加，发达的根系为地上部物质生产提供了基础；修文雯等[16]、Zhang 等[35]研究发现，20 世纪 80 年代到 2000 年间，玉米根长、根条数、根干重逐渐减小，减少了根系的冗余从而降低了对光合产物的消耗。本研究对 20 世纪 80 年代以来不同年代玉米品种根系特征在不同氮素水平下的变化分析表明，20 世纪 80 年代到 2000 年间，玉米总节根条数、根干重、根长、及根表面积均呈现减小趋势，这与前人研究结果一致，而近代玉米品种根量却呈现出增加的趋势，可能是因为较少的根系无法满足产量增长的需求，只有增加根量才能为产量的形成提供足够的养分[36]，但是过大的根系也不利于氮素的吸收，本研究结果显示，近代玉米品种根量仍小于 20 世纪 80 年代的品种 YD13，不至于造成根系冗余。次生胚根能够吸收和提供玉米幼苗生长所必需的养分和水分，对玉米苗期的生长具有重要的作用[37]。

本研究表明，玉米次生胚根数目随品种更替呈现明显的上升趋势，近代品种次生胚根数目的增加有利于玉米植株苗期的生长，为后期的生长发育奠定了基础。根系在土壤中的分布能够影响植株对养分的吸收效率[38]，深层根系能够增强根系对土壤水氮资源的吸收利用[39]。本研究表明，随年代更替，不同玉米品种 D95 逐渐增大，表明近代玉米品种在深层土壤中的根系分布增加，根系下扎能力增强。

氮素对根系形态和分布的影响是所有矿质营养中最大的[40]，而根系形态和空间分布也是影响氮素吸收的重要因素。赵首萍等[41]研究表明，氮素吸收能力强的作物在根系上表现为根重、根长、分布密度和有效吸收面积较大。本试验结果显示，在同一氮素水平下，氮素积累量与根系干重、D95 和 RCA 含量呈显著线性正相关。近代玉米品种根量的增加加大了根系与土壤的接触面积，有利于根系对氮素的吸收[42]。硝酸盐在土壤中极易淋溶下渗[36]，近代玉米品种 D95 显著增加，根系的下扎增强，使根系能够吸收土壤深处的水分和养分，提高了氮素的吸收效率。植物根系在土壤探索过程中的代谢消耗超过植物光合作用获得能量的一半[43]，前人研究发现，根系的解剖性状中，根系通气组织 (RCA) 的形成、根系皮层细胞层数 (CCFN) 减少、根系皮层细胞体系 (CCS) 增大都能够减少根系在土壤探索过程中的呼吸消耗[44–46]。本试验研究表明，在玉米品种更替过程中 RCA 所占比例显著提高，且在低氮条件下增加尤为显著，RCA 的增加减少了根系呼吸速率，也降低了近代品种由于根量增大造成的根系代谢消耗，使植株将更多的能量及氮素用于植株的生长及籽粒的建成，从而提高了氮素的利用效率，增加籽粒产量。

4 结论

近代玉米品种的氮素吸收量与氮素利用效率均显著高于早期品种，且在低氮条件下优势更明显。随品种更替，次生胚根数目增多，更利于玉米苗期的生长；根系总量呈现先减少后增加的趋势，深层土壤中根系所占比例增加，根系下扎能力增强，有利于对氮素的吸收。近代玉米品种根系皮层通气组织占横截面积比例显著增加，减少了根系呼吸消耗，植株将更多能量及氮素用于籽粒形成，进而提高了氮素利用效率，有利于产量的提高。在今后的玉米品种选育过程中，继续优化根系的构型与分布，注重改善根系解剖结构与根系耐低氮胁迫能力可能是实现玉米高产高效的途径之一。

参 考 文 献：

[1] 陈欢, 王全忠, 周宏. 中国玉米生产布局的变迁分析[J]. 经济地理, 2015, 35(8): 165–171.
Chen H, Wang Q Z, Zhou H. Empirical analysis of corn spatial distribution variation in China [J]. Economic Geography, 2015, 35(8): 165–171.

[2] Niu X K, Xie R Z, Liu X, *et al*. Maize yield gains in northeast China in the last six decades [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12: 630–637.

[3] 胡昌浩, 董树亭, 王空军，孔庆泉. 我国不同年代玉米品种生育特性演进规律研究Ⅰ产量性状的演进[J]. 玉米科学, 1998, 6(2): 44–48.
Hu C H, Dong S T, Wang K J, Kong Q Q. Studies on development rule for growth characteristics of maize varieties from different eras in China Ⅰ. The developments of yield characteristics [J]. Journal of Maize Sciences, 1998, 6(2): 44–48.

[4] 胡昌浩, 董树亭, 王空军，孔庆泉. 我国不同年代玉米品种生育特性演进规律研究Ⅱ物质生产特性的演进[J]. 玉米科学, 1998, 6(3): 49–53.
Hu C H, Dong S T, Wang K J, Kong Q Q. Studies on development rule for growth characteristics of maize varieties from different eras in China Ⅱ. The developments of dry matter produce characteristics [J]. Journal of Maize Sciences, 1998, 6(3): 49–53.

[5] 董树亭, 王空军，胡昌浩. 玉米品种更替过程中群体光合特性的演变[J]. 作物学报, 2000, 26(2): 200–204.
Dong S T, Wang K J, Hu C H. Development of canopy apparent photosynthesis among maize varieties from different eras [J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(2): 200–204.

[6] 刘代平, 宋海星, 刘强, 等. 油菜根系形态和生理特性与其氮效率的关系[J]. 土壤, 2008, 40(5): 765–769.
Liu D P, Song H X, Liu Q, *et al*. Relationship between root morphologic and physiological properties and nitrogen efficiency of oilseed rape cultivars [J]. Soils, 2008, 40(5): 765–769.

[7] 王飞飞, 张善平, 邵立杰, 等. 夏玉米不同土层根系对花后植株生长及产量形成的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(4): 4007–4017.
Wang F F, Zhang S P, Shao L J, *et al*. Effect of root in different soil layers on plant growth and yield formation after anthesis in summer maize [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(4): 4007–4017.

[8] 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? [J]. Crop Science, 2009, 49: 299–312.

[9] 王空军, 郑洪建, 刘开昌, 等. 我国玉米品种更替过程中根系时空分布特性的演变[J]. 植物生态学报, 2001, 25(4): 472–475.
Wang K J, Zheng H J, Liu K C, *et al*. Evolution of maize root distribution in space-time during maize varieties replacing in China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(4): 472–475.

[10] Chen X, Zhang J, Chen Y, *et al*. Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize breeding in China [J]. Plant & Soil, 2014, 374(1–2): 121–130.

[11] 彭云峰, 张吴平, 李春俭. 不同氮吸收效率玉米品种的根系构型差异比较: 模拟与应用[J]. 中国农业科学, 2009, 42(3): 843–853.
Peng Y F, Zhang W P, Li C J. Relationship between nitrogen efficiency and root architecture of maize plants: simulation and

application [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(3): 843–853.

[12] York L M, Nord E A, Lynch J P. Integration of root phenes for soil resource acquisition [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4(1): 355–355.

[13] Trachsel S, Kaeppler S M, Brown K M, *et al*. Maize root growth angles become steeper under low N conditions [J]. Field Crops Research, 2013, 140: 18–31.

[14] Tombesi S, Johnson R S, Day K R, *et al*. Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks [J]. Annals of Botany, 2009, 105(2): 327–331.

[15] Postma J A, Lynch J P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium [J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 1190–1201.

[16] 修文雯, 田晓东, 陈传晓, 等. 充足灌水条件下不同年代玉米品种根系性状比较研究[J]. 玉米科学, 2013, 21(2): 78–82.
Xiu W W, Tian X D, Chen C X, *et al*. Comparative study on the characteristics of maize root under the conditions of saturated irrigation in different eras [J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(2): 78–82.

[17] 吴秋平, 陈范骏, 陈延玲, 等. 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[J]. 中国科学: 生命科学, 2011, (6): 472–480.
Wu Q P, Chen F J, Chen Y L, *et al*. Root growth in response to nitrogen supply in Chinese maize hybrids released between 1973 and 2009 [J]. Science China-Life Science, 2011, (6): 472–480.

[18] 张景莲. 1982年以来我国玉米品种的演变[J]. 河南农业科学, 2008, (6): 36–39.
Zhang J L. Evolution of maize varieties in China since 1982[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2008, (6): 36–39.

[19] 佟屏亚. 郑单958 PK先玉335引发的深层思考[J]. 中国种业, 2010, (6): 36–37.
Tong P Y. Deep thinking on the Zheng Dan 958 PK Xian Yu 335[J]. China Seed Industry, 2010, (6): 36–37.

[20] 王荣焕, 刘春阁, 成广雷, 等. 玉米新品种京科968高产栽培技术[J]. 中国种业, 2011, (12): 71–72.
Wang R H, Liu C G, Cheng G L, *et al*. High yield cultivation technology of new maize variety Jingke 968[J]. China Seed Industry, 2011, (12): 71–72.

[21] 惠鹏. 玉米新品种中单909特征特性及栽培技术[J]. 中国农业信息, 2012, (4): 42.
Hui P. Characteristics and cultivation techniques of new maize variety Zhongdan 909[J]. China Agricultural Information, 2012, (4): 42.

[22] 王崇香, 蔡玉金, 史艳昌, 等. 玉米新品种登海605的特征特性及栽培技术[J]. 现代农业科技, 2011, (13): 89.
Wang C X, Cai Y J, Shi Y C, *et al*. Characteristics and cultivation techniques of new maize variety Denghai 605[J]. Modern Agricultural Technology, 2011, (13): 89.

[23] 周新国. 登海618再创我国玉米高产纪录[J]. 农业知识: 乡村季风, 2014, (1): 51.
Zhou X G. Denghai 618 create a high maize yield record in China again [J]. Agricultural Knowledge: Rural Monsoon, 2014, (1): 51.

[24] 张宪省, 贺学礼. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003. 91–93.
Zhang X S, He X L. Botany [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003. 91–93.

[25] Burton A L, Williams M, Lynch J P, *et al*. RootScan: Software for high-throughput analysis of root anatomical traits [J]. Plant & Soil, 2012, 357: 189–203.

[26] Jaramillo R E, Nord E A, Joseph G, *et al*. Root cortical burden influences drought tolerance in maize [J]. Annals of Botany, 2013, 112(2): 429–437.

[27] Melchiori R J M, Caviglia O P. Maize kernel growth and kernel water relations as affected by nitrogen supply [J]. Field Crops Research, 2008, 108(3): 198–205.

[28] 向春阳, 关义新, 凌碧莹, 张宝石. 玉米氮素效率基因型差异的研究进展[J]. 玉米科学, 2002, (1): 75–77.
Xiang C Y, Guan Y X, Ling B Y, Zhang B S. Research progress on genotypic difference of nitrogen efficiency in maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2002, (1): 75–77.

[29] Gallais A, Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(396): 295–306.

[30] 石红良. 我国不同年代玉米品种及其亲本自交系产量和氮效率的变化趋势[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2014.
Shi H L. Trends of nitrogen use efficiency for Chinese maize cultivars and their parents from the 1950s to the 2000s [D]. Beijing: PhD Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014.

[31] Chen X, Chen F, Chen Y, *et al*. Modern maize hybrids in Northeast China exhibit increased yield potential and resource use efficiency despite adverse climate change [J]. Global Change Biology, 2013, 19(3): 923–936.

[32] 戴俊英, 鄂玉江, 顾慰连. 玉米根系的生长规律及其与产量关系的研究: II. 玉米根系与叶的相互作用及其与产量的关系[J]. 作物学报, 1988, 14(4): 310–314.
Dai J Y, E Y J, Gu W L. Studies on the relationship between root growth and yield in maize (*Zea mays*) II. The interaction of root system and leaves of maize and its relation with yield [J]. Acta Agronomica Sinica, 1988, 14(4): 310–314.

[33] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. 中国农业科学, 2011, 44: 36–46.
Yang J C. Relationships of rice root morphology and physiology with the formation of grain yield and quality and the nutrient absorption and utilization [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44: 36–46.

[34] 孙庆泉, 胡昌浩, 董树亭, 王空军. 我国不同年代玉米品种生育全程根系特性演化的研究[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 641–645.
Sun Q Q, Hu C H, Dong S T, Wang K J. Evolution of root characters during all growth stage of maize cultivars in different eras in China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 641–645.

[35] Zhang F L, Niu X K, Zhang Y M, *et al*. Studies on the root characteristics of maize varieties of different eras[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(3): 426–435.

[36] 牛平平, 穆心愿, 张星, 等. 不同年代玉米品种根系对低氮干旱胁迫的响应分析[J]. 作物学报, 2015, (7): 1112–1120.

Niu P P, Mu X Y, Zhang X, *et al*. Response of roots of maize varieties released in different years to low nitrogen and drought stresses [J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, (7): 1112–1120.

[37] Kong X, Zhang M, Smet I D, *et al*. Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition [J]. Trends in Biotechnology, 2014, 32(12): 597–598.

[38] Saengwilai P, Tian X, Lynch J P. Low crown root number enhances nitrogen acquisition from low-nitrogen soils in maize [J]. Journal of Marine Systems, 2014, 166(2): 1–3.

[39] Zhu J, Brown K M, Lynch J P. Root cortical aerenchyma improves drought tolerance of maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant Cell & Environment, 2010, 33(5): 740–749.

[40] Marschner H, Kirkby E A, Cakmak I. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47: 1255–1263.

[41] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 不同氮效率水稻品种苗期吸氮效率差异及其机理研究[J]. 土壤, 2006, 38 (4): 400–409.

Zhao S P, Zhao X Q, Shi W M. Differentiation of nitrogen uptake of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) of cultivars different in nitrogen use efficiency and its mechanism [J]. Soils, 2006, 38 (4): 400–409.

[42] Postma J A, Dathe A, Lynch J P. The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 590–602.

[43] Lambers H, Atkin O, Millenaar F. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning [A]. Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U. Plant roots: The hidden half (3 Ed.) [M]. New York: Marcel Dekker, 2002, 35(6): 521–552.

[44] Lynch J. Roots of the second green revolution [J]. Australian Journal of Botany, 2010, 55(5): 493–512.

[45] Saengwilai P, Nord E A, Chimungu J G, *et al*. Root cortical aerenchyma enhances nitrogen acquisition from low-nitrogen soils in maize [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 726–735.

[46] Chimungu J G, Brown K M, Lynch J P. Large root cortical cell size improves drought tolerance in maize [J]. Plant Physiology, 2014, 166(4): 2166–2178.