

# 局部高浓度硝酸盐供应对玉米根系形态及氮累积的影响

翟晓芳<sup>1,2</sup>,周君玺<sup>1,2</sup>,孙浩然<sup>1</sup>,唐 靛<sup>1,2</sup>,沈玉芳<sup>2</sup>

(1.西北农林科技大学资源环境学院,陕西 杨凌 712100;

2.西北农林科技大学,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西 杨凌 712100)

**摘要:**以郑单958和鲁单981为研究对象,进行水培分根试验,在正常供水和水分胁迫条件下,分别以均匀低浓度硝酸盐处理主根和种子根(LPR-LSR)、局部高浓度硝酸盐处理主根(HPR-LSR)和局部高浓度硝酸盐处理种子根(LPR-HSR),测定分析根系形态、生物量以及氮含量。结果表明:与氮低效鲁单981相比,氮高效郑单958具有较高的主根根长、根表面积、根系生物量、地上部生物量和氮累积量。水分胁迫条件下,郑单958和鲁单981的主根根长、根表面积、根体积、地上部生物量和氮累积量总体上均低于正常水分条件。玉米主根和种子根对局部高浓度硝酸盐的反应存在差异。与均匀低浓度硝酸盐处理相比,局部高浓度硝酸盐处理促进正常水分条件下主根和种子根根系的生长,尤其是根长和根系表面积;在正常水分条件下,主根根长和根系表面积增加幅度范围为6.8%~27.3%和1.9%~21.9%,除HPR-LSR处理条件下的郑单958外,种子根根长和根系表面积增加幅度范围为30.4%~92.7%和10.5%~135.1%;在水分胁迫条件下,主根根长和表面积增加幅度范围为24.6%~152.9%和62.1%~229.9%,然而种子根根长降低了10.0%~29.9%,表明水分胁迫会影响种子根对高浓度硝酸盐的响应。除水分胁迫条件下LPR-HSR处理外,局部高浓度处理可同时增加两侧根系的生物量和氮累积量。无论是正常供水还是水分胁迫,与LPR-LSR处理相比,局部高浓度硝酸盐供应均能够增加地上部生物量以及氮累积量,在LPR-HSR处理条件下,增加幅度范围分别在35.0%~107.9%和162.9%~291.1%,在HPR-LSR处理条件下分别为56.7%~109.4%和204.1%~377.0%,HPR-LSR处理条件下增加幅度较大,表明在氮素非均匀分布环境中,当主根处于高浓度硝酸盐区域时将会更显著促进生物量的增加和氮累积。

**关键词:**玉米;主根;种子根;硝酸盐供应;水分胁迫

**中图分类号:**S513;S143.1<sup>+</sup>3 **文献标志码:**A

## Effects of localized high nitrate supply on maize roots morphology and N accumulation

ZHAI Xiao-fang<sup>1,2</sup>, ZHOU Jun-xi<sup>1,2</sup>, SUN Hao-ran<sup>1</sup>, TANG Liang<sup>1,2</sup>, SHEN Yu-fang<sup>2</sup>

(1. College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau,

Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** The root system development displays a high plasticity to heterogeneous distribution of N in soil. Nitrate is the most common N source used by higher plants in arid environment. How maize roots coordinate the growth of primary roots (PR) and seminal roots (SR) in response to heterogeneous localized high nitrate supply remains unclear. Maize seedlings, Zhengdan 958 and Ludan 981, were grown in split-root systems for three weeks by hydroponic culture. The roots received a uniform low nitrate supply of 0.5 mM nitrate (LPR-LSR), or a high nitrate supply of 5 mM nitrate for primary roots and low for seminal roots (HPR-LSR), or low nitrate supply for primary roots and high for seminal roots (LPR-HSR) under the normal water supply and water stress environment. Mor-

收稿日期:2018-10-08

修回日期:2018-12-10

基金项目:国家自然科学基金(41671307, 41401343);国家重点研发计划(2017YFD0201807);陕西省自然科学基金基础研究计划(2017JM3011)

作者简介:翟晓芳(1993-),女,山西阳泉人,硕士研究生,研究方向为植物营养生理。E-mail:zhaixiaofang93@163.com

通信作者:沈玉芳(1975-),教授,主要从事旱区土壤-植物系统养分循环与水分调控的研究。E-mail:shenyufang@nwfufu.edu.cn

phology, biomass, and N accumulation in roots were measured. The results showed that Zhengdan 958 had greater root length and surface area of primary roots, root biomass, shoot biomass, and N accumulation than Ludan 981. The length, surface area, volume of primary roots, shoot biomass and N accumulation were lower under water stress treatment than that of normal water treatment. Maize primary roots and seminal roots responded differently to local high nitrate supply. Localized high nitrate treatments could promote the growth of primary and seminal roots, especially root length and surface area, under the normal water supply. Under the normal water condition, the increment of root length and surface area of primary roots ranged from 6.8% to 27.3% and 1.9% to 21.9%, respectively; except the Zhengdan 958 under the HPR-LSR treatment, the increment of root length and surface area of seminal roots ranged from 30.4% to 92.7% and 10.5% to 135.1%, respectively. However, under the water stress condition, the increment of root length and surface area of primary roots ranged from 24.6% to 152.9% and 62.1% to 229.9%, respectively, but the reduction of length of seminal roots ranged from 10.0% to 29.9%, suggesting that water stress could affect the response of seminal roots to localized high nitrate supply. Localized high nitrate treatments increased the biomass and N accumulation of roots in both sides at the same time except for the LPR-HSR treatment under the water stress condition. Localized high nitrate could enhance the biomass and N accumulation of shoot both under the normal water supply and water stress environment compared with LPR-LSR treatment, under the LPR-HSR treatment, the increment ranged from 35.0% to 107.9% and 162.9% to 291.1% respectively, under the HPR-LSR treatment, the increment ranged from 56.7% to 109.4% and 204.1% to 377.0%, respectively. And the increment of HPR-LSR treatment was higher than LPR-HSR treatment. It indicated that the enhancement effects were more significant when the primary root was in the localized high nitrate supply.

**Keywords:** maize; primary root; seminal root; nitrate supply; water stress

氮是植物蛋白质、酸性物质、叶绿素等物质的主要成分,在植物生理调控中起着重要作用,并且对植物的生长发育和产量形成起关键作用。根系是植物水分和养分吸收运输的主要器官<sup>[1]</sup>,根系构型及形态和土壤环境中养分的分布密切相关<sup>[2]</sup>,其对土壤探测能力是影响氮素吸收效率的主要决定因素<sup>[3]</sup>。养分供应对根系形态也有很重要的调控作用。低氮胁迫会促进或抑制主根的生长<sup>[4-5]</sup>。Stitt 等<sup>[6]</sup>在烟草上的研究发现,高浓度氮供应条件下,作物主根长度降低。Linkohr 等<sup>[7]</sup>对拟南芥的研究也发现同样的结果。Jia 等<sup>[8]</sup>发现供应高浓度氮水稻种子根生长明显被抑制。但 Zhang 等<sup>[9]</sup>的研究却发现,外界氮浓度从  $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  增加到  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,拟南芥主根的长度没有变化。因此,氮养分供应调控作物根系生长,但目前不同作物及作物不同种类根系形态对介质不同水平氮供应的响应表现不一。

黄土高原是全国光能资源最丰富地区之一,气候生产潜力可观<sup>[10]</sup>,水分是影响该地区作物产量的主要因素之一<sup>[11]</sup>,农田实际生产力变异较大。氮素在一定程度上可降低玉米对干旱的敏感程度<sup>[12]</sup>,对干旱条件下作物产量降低有补偿作用<sup>[13]</sup>,但水分胁迫会影响作物对氮肥的有效吸收<sup>[14]</sup>。硝酸盐是该旱作区农田土壤中氮素的主要存在形态,也是作物

吸收利用的最主要形式。在作物生长初期,施肥后由于降雨或灌溉导致硝态氮急速增加,超过了作物对氮养分的获取能力,使其随水流出根区,在土壤中形成了非均匀分布<sup>[15]</sup>。此外作物残体分解、施肥、耕作、土壤微生物活动等也会导致土壤养分的异质性分布<sup>[16]</sup>。因此研究作物对土壤中养分的异质性分布的响应对提高该地区肥料利用效率具有更重要的意义。

植物根系生长对土壤资源的异质性分布表现出较强的可塑性<sup>[17]</sup>,如在局部高浓度一侧的根系侧根显著增加<sup>[18]</sup>。当供给不同数量、浓度以及距植株不同距离的局部养分时,作物根系会优先分配较多的侧根到养分富集区来获取养分<sup>[19-20]</sup>,从而尽可能地获取养分。玉米是黄土高原旱作区最主要的作物之一,具有复杂的根系系统,由主根、种子根和节根构成<sup>[21]</sup>,其中主根和种子根主要在苗期的生长发育过程中发挥作用<sup>[22-24]</sup>。但目前鲜见玉米不同种类根系及作物养分吸收对土壤中养分在时间和空间分布上异质性的响应研究报道。因此,开展不同水分条件下,两个氮效率品种玉米不同种类根系形态及作物氮吸收对局部高浓度硝酸盐供应的响应规律及差异性,以期深入了解作物根系形态对养分非均匀性分布的响应策略,以充分挖掘作物根系生物学潜力,为提高旱作农田氮养分利用效率

提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

水培试验在西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀和旱地农业国家重点实验室自然光照温室内进行。选用了两个不同氮效率玉米品种郑单 958 和鲁单 981。设置正常水分(W)和中度水分胁迫(S,模拟溶液水势 $-0.4$  MPa)两个水分处理;在每个水分处理下又分别对主根(PR)和种子根(SR)设置低浓度硝酸盐( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,L)和高浓度硝酸盐( $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,H)处理:(1)主根和种子根均为低浓度硝酸盐处理,LPR-LSR;(2)主根高浓度硝酸盐处理,种子根低浓度硝酸盐处理,HPR-LSR;(3)主根低浓度硝酸盐处理,种子根高浓度硝酸盐处理,LPR-HSR。

供试作物种子要求籽粒饱满一致、无病虫害。将玉米种子用 10% 的双氧水(v/v)消毒 30 min,用蒸馏水冲洗干净,再用饱和  $\text{CaSO}_4$  溶液浸种 6 h 后将种子置于暗室育苗发芽。育苗在植物恒温智能培养箱中进行,设定温度为  $25^\circ\text{C}$ 。期间,定时喷适量水,使滤纸处于一定湿度。待长出两片叶子后,挑选大小一致的幼苗去掉胚乳后,转移至不透光的培养钵进行全营养液分根实验,即将主根和种子根分别置于用有机玻璃挡板隔开的分根箱两侧( $30\text{cm} \times 20\text{cm} \times 20\text{cm}$ )的营养液中,每侧用加氧泵持续通气,每 7 天更换一次营养液。营养液成分为: $1.5 \text{ mM Ca}(\text{NO}_3)_2$ , $0.5 \text{ mM K}_2\text{SO}_4$ , $0.25 \text{ mM Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ , $0.5 \text{ mM MgSO}_4$ , $75 \mu\text{M Fe-EDTA}$ , $46.25 \mu\text{M H}_3\text{BO}_3$ , $9.15 \mu\text{M MnCl}_2$ , $0.76 \mu\text{M ZnSO}_4$ , $0.32 \mu\text{M CuSO}_4$ , $0.51 \mu\text{M H}_3\text{MoO}_4$ , $\text{pH}=6.0$ 。硝酸盐为  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 。低浓度营养液中用  $\text{CaCl}_2$  补足离子浓度。自然光下温室中生长,每处理重复 3 次。温室中培养 3 周后取样测定各指标。

### 1.2 测定项目及方法

根系形态测定:收获的主根和种子根用扫描仪(EPSON Perfection V800,Suwa,Japan)扫描成图片,然后用根系分析软件 WinRHIZO Pro Vision 5.0 software(Regent Instruments Inc.,Quebec,Canada)分别分析根系的根长、根表面积以及根系体积。

生物量及氮含量测定:将玉米植株分为地上部和根系两部分,其中根系又细分为主根和种子根。在  $105^\circ\text{C}$  下杀青,并在  $70^\circ\text{C}$  烘箱中烘干至恒重。烘干后的样品粉碎后用浓  $\text{H}_2\text{SO}_4$  消煮-凯氏定氮法测定各部分氮浓度,根据各部分生物量,计算各部分的氮含

量,最后相加得到植株总的氮含量。公式如下:

$$\text{地上部氮含量}(\text{mg}) = \text{地上部生物量}(\text{g}) \times \text{地上部氮浓度}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$$

$$\text{根系氮含量}(\text{mg}) = \text{根系生物量}(\text{g}) \times \text{根系氮浓度}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$$

### 1.3 数据处理

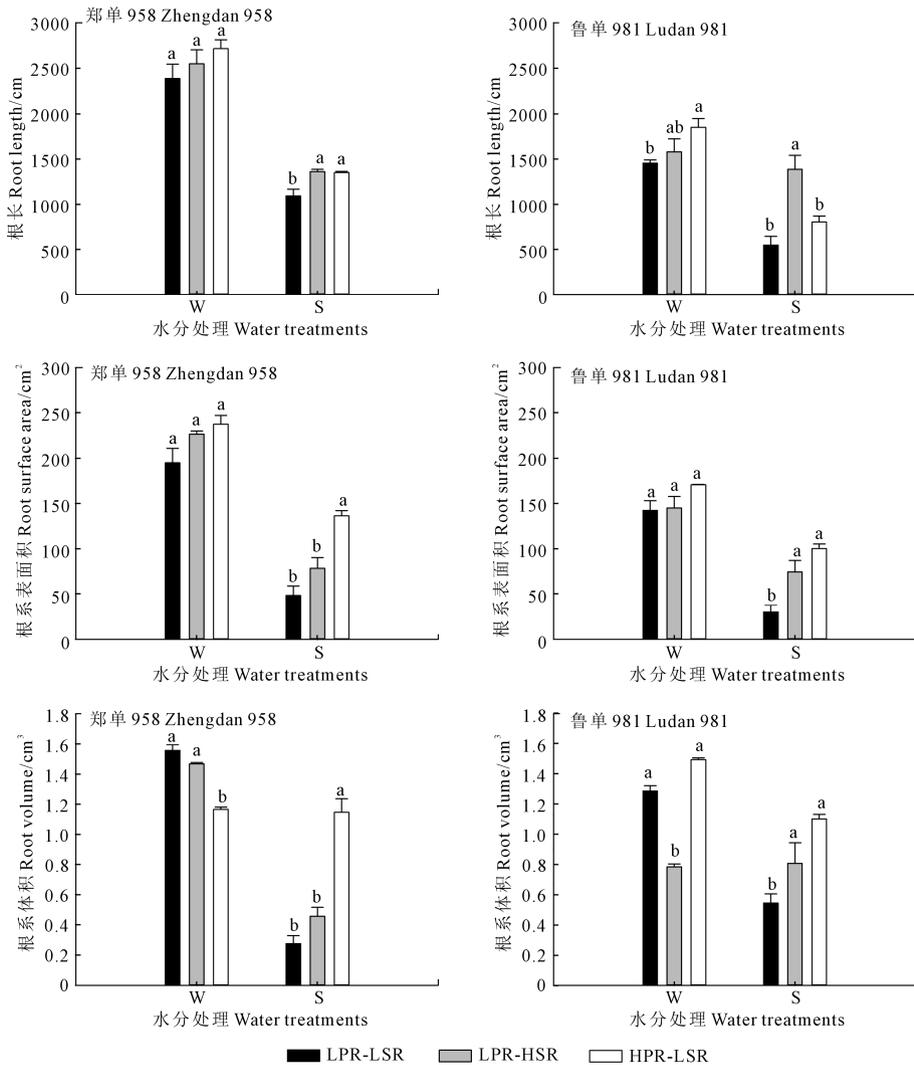
采用 EXCEL 2010 软件整理数据,利用 SPSS 18.0 软件 Duncan 法进行差异显著性分析,Sigmpplot 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 局部高浓度硝酸盐供应对玉米根系形态的影响

2.1.1 主根 局部高浓度硝酸盐处理对玉米根系主根形态影响见图 1。不同品种看,氮高效品种郑单 958 主根的根长和根表面积均大于鲁单 981,但根系体积的差异性表现不一。在水分胁迫条件下(S),郑单 958 和鲁单 981 的主根根长、表面积以及体积总体上均低于正常水分条件(W)。与 LPR-LSR 处理相比,无论是在 W 还是 S 中,LPR-HSR 处理两个玉米品种的主根根长均增加,且在 S 条件下增加显著,尤其是氮低效品种鲁单 981 增加了 152.6%;LPR-HSR 处理增加两个品种玉米的主根的表面积,特别是在 S 条件下,郑单 958 和鲁单 981 分别增加了 62.1%、144.9%;然而在 W 条件下,LPR-HSR 处理使主根体积减少,郑单 958 和鲁单 981 分别降低了 5.8%、39.0%。与 LPR-LSR 处理相比,HPR-LSR 处理郑单 958 的主根根长在 S 条件下显著增加 23.6%,鲁单 981 在 S 条件下显著增加 46.5%;HPR-LSR 处理显著增加 S 条件下的两玉米品种的主根表面积;HPR-LSR 处理显著减少 W 条件下郑单 958 主根体积,但显著增加 W 和 S 条件下鲁单 981 的主根体积。结果表明,无论是对主根或种子根的局部高浓度硝酸盐处理,均可促进两种氮效率玉米的主根根长和根表面积,且当主根处于高浓度环境中时对主根生长的影响较明显。

2.1.2 种子根 局部高浓度硝酸盐处理对玉米根系种子根形态影响如图 2 所示。不同品种看,与鲁单 981 相比,正常水分条件下(W)氮高效品种郑单 958 的种子根的生长无明显优势,但在水分胁迫条件下(S)郑单 958 的种子根的生长优势明显。水分胁迫处理显著降低鲁单 981 的种子根的根长、根表面积和根体积。与 LPR-LSR 处理相比,LPR-HSR 处理仅显著增加了 W 条件下的郑单 958 和鲁单 981 种子根根长和鲁单 981 种子根的表面积,其它条件



注: W: 正常水分; S: 水分胁迫; LPR-LSR: 主根和种子根均低浓度硝酸盐供应 ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ); LPR-HSR: 主根低浓度硝酸盐供应 ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), 种子根高浓度硝酸盐供应 ( $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ); HPR-LSR: 主根高浓度硝酸盐供应 ( $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), 种子根低浓度硝酸盐供应 ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )。不同字母表示处理间有显著差异 ( $P < 0.05$ ), 下同。

Note: W: normal water; S: water stress; LPR-LSR: primary and seminal root received a uniform low nitrate supply ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ); LPR-HSR: primary root received a low nitrate supply ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), seminal roots received a high nitrate supply ( $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ); HPR-LSR: primary root received a high nitrate supply ( $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), seminal roots received a low nitrate supply ( $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Different letters mean significant differences among treatments at  $P < 0.05$  level. The same below.

图 1 不同处理对玉米主根形态的影响

Fig.1 Effects of different treatments on the morphology of primary root of maize

下差异不显著;对于种子根体积而言,无论是在 W 还是 S 条件下,郑单 958 均表现为抑制作用,而鲁单 981 均表现为促进作用。与 LPR-LSR 处理相比,在 W 和 S 条件下,HPR-LSR 处理郑单 958 种子根根长分别降低 4.8% 和 10.0%,鲁单 981 分别增加 32.1% 和降低 29.9%,但差异均不显著;郑单 958 种子根表面积在 S 条件下增加 67.0%,鲁单 981 种子根表面积在 W 条件下增加 51.2%;HPR-LSR 处理对两个玉米品种种子根根体积均表现为促进作用,尤其在 S 条件下,处理间达到显著差异。结果表明,在 W 条件下,种子根的局部高浓度硝酸盐处理对氮

低效鲁单 981 种子根的生长促进作用更显著,而在 S 条件下,对郑单 958 的种子根生长表现出抑制作用。主根的局部高浓度硝酸盐处理对 S 条件下郑单 958 的种子根表面积和根体积具有更显著的促进作用。

## 2.2 局部高浓度硝酸盐供应对玉米根系生物量及氮含量的影响

局部高浓度硝酸盐处理对主根和种子根生物量的影响如图 3 所示。在相同处理条件下,郑单 958 的主根生物量高于鲁单 981,尤其是在 W 条件下,但其种子根生物量低于鲁单 981。水分胁迫处理

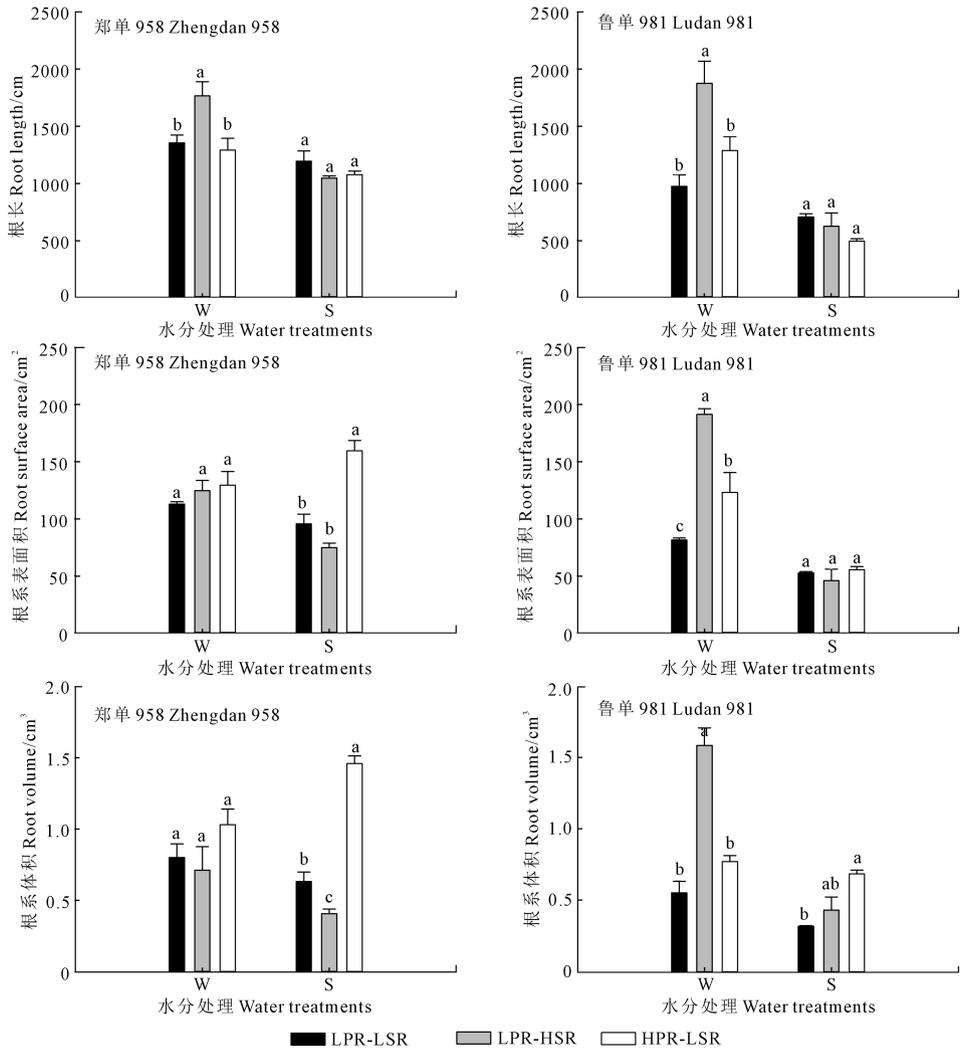


图 2 不同处理对玉米种子根形态的影响

Fig.2 Effects of different treatments on the morphology of seminal roots of maize

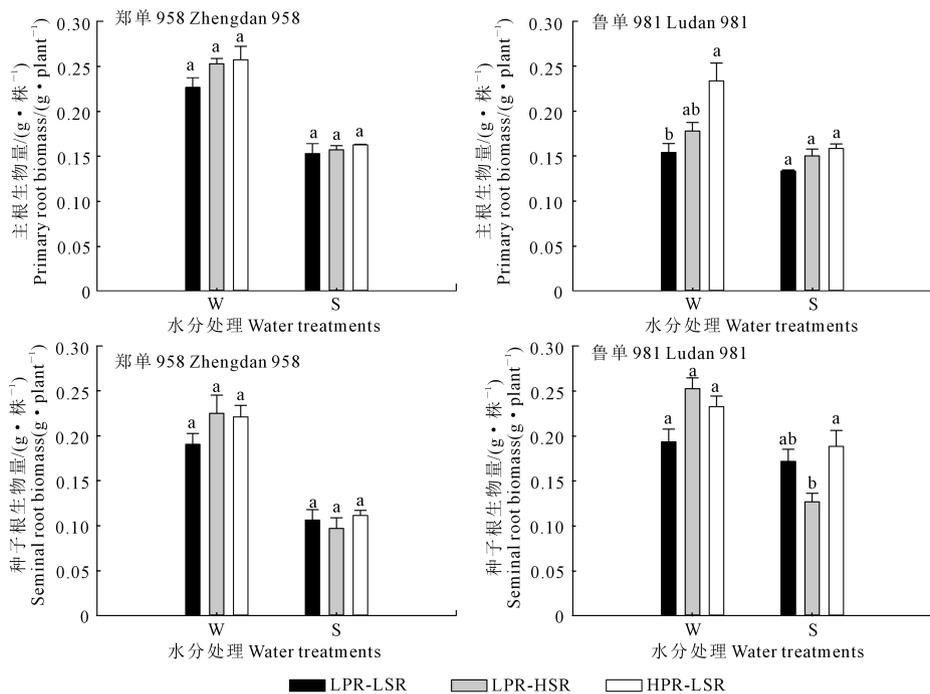


图 3 不同处理下玉米主根和种子根生物量

Fig.3 Biomass of primary and seminal roots of maize under different treatments

(S)对郑单 958 的主根和种子根生长的抑制作用更显著。局部高浓度硝酸盐处理对两玉米品种主根和种子根生物量的增加效应主要表现在 W 条件下。与 LPR-LSR 处理相比,在 W 条件下,LPR-HSR 和 HPR-LSR 处理均增加郑单 958 主根和种子根生物量,在 LPR-HSR 处理条件下,郑单 958 主根和种子根生物量分别增加了 11.6%、18.0%,鲁单 981 分别增加了 15.4%、30.6%;在 HPR-LSR 处理下,郑单 958 分别增加了 13.6%、16.0%,鲁单 981 分别增加了 51.7%、20.2%;S 条件下,不同硝酸盐处理郑单 958 主根和种子根生物量基本一致。与 LPR-LSR 处理相比,LPR-HSR 处理显著减少 S 条件下鲁单 981 的种子根生物量,表明在水分胁迫条件下,高浓度供氮处理种子根将抑制鲁单 981 的种子根生长;W 条件下,HPR-LSR 处理后鲁单 981 的主根和种子根生物量均增加,其中主根增加显著,表明鲁单 981 生物量受氮素供应影响较大。

局部高浓度硝酸盐处理对主根和种子根氮积累量的影响如图 4 所示。在相同处理条件下,郑单 958 和鲁单 981 的主根和种子根氮积累量差异较小。水分胁迫处理(S)对两玉米品种的主根和种子根氮积累的抑制作用显著。与 LPR-LSR 相比,无论是在 W 还是在 S 条件下,LPR-HSR 和 HPR-LSR

处理对两品种玉米主根和种子根的氮积累量(除 S 条件下鲁单 981 种子根外)均有显著促进作用。与 LPR-HSR 处理相比,在 W 和 S 条件下,鲁单 981 在 HPR-LSR 处理下主根的氮积累量均显著增加,郑单 958 主根氮积累量增加不显著。

### 2.3 局部高浓度硝酸盐供应对玉米地上部生物量及氮含量的影响

局部高浓度硝酸盐处理对地上部生物量和氮积累量的影响如图 5 所示。不同品种看,总体上,相同处理条件下,郑单 958 的地上部生物量和地上部氮积累量均高于鲁单 981。水分胁迫(S)处理显著降低不同处理地上部生物量和氮积累量。与 LPR-LSR 处理相比,无论是在 W 还是在 S 条件下,LPR-HSR 和 HPR-LSR 处理地上部生物量以及氮积累量均增加,并且在 HPR-LSR 处理下增幅较大,在 LPR-HSR 处理条件下,增加幅度范围分别在 35.0%~107.9%、162.9%~291.1%,在 HPR-LSR 处理条件下分别为 56.7%~109.4%、204.1%~377.0%。在 W 条件下,通过局部高浓度硝酸盐处理后鲁单 981 地上部生物量和氮积累量增加的幅度较大,然而在 S 条件下,郑单 958 的增加幅度较大,结果表明在正常水分环境中氮低效品种鲁单 981 受氮素供应影响较大,并且对水分胁迫的反应较敏感。

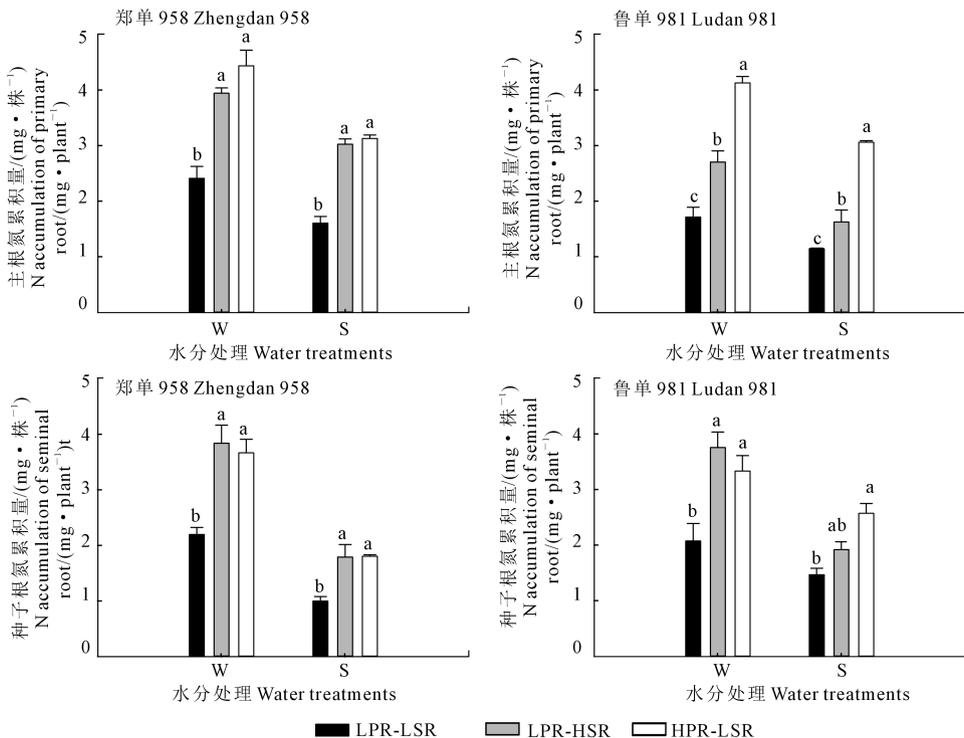


图 4 不同处理下玉米主根和种子根氮积累量

Fig.4 N accumulation of primary and seminal roots of maize under different treatments

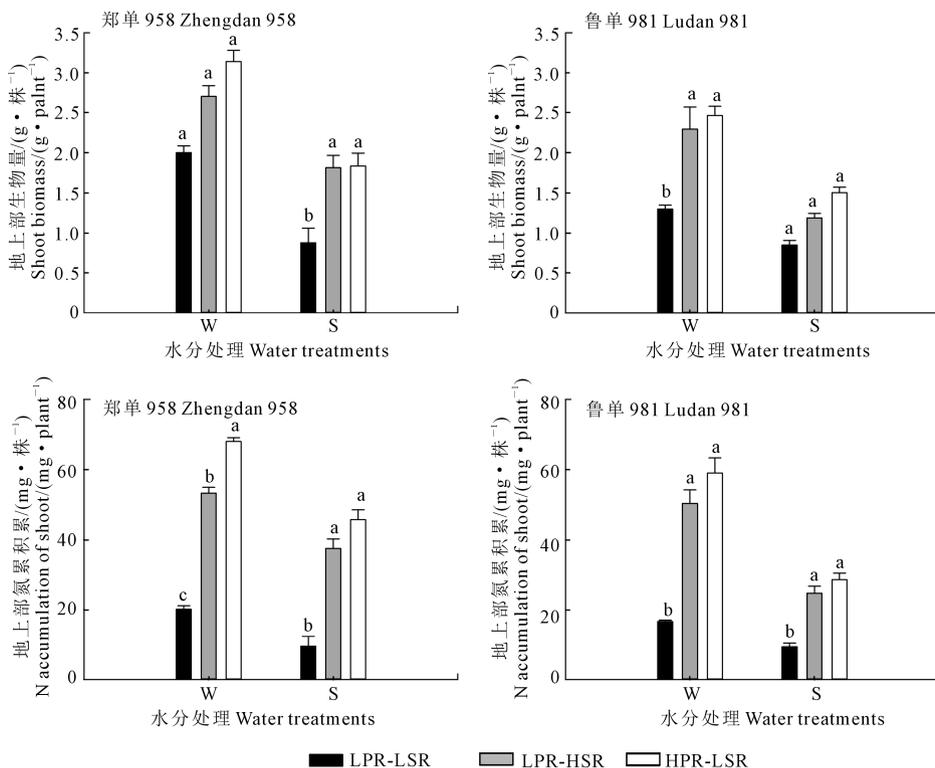


图 5 不同处理下玉米地上部生物量和氮累积量

Fig.5 Shoot biomass and N accumulation of maize under different treatments

### 3 讨论

氮是植物主要的营养元素,氮素供应对植物根系生长、形态以及分布具有明显的影响。在氮素供应不足的情况下,局部高浓度氮素供应能够促进根系在养分富集区的生长<sup>[25-28]</sup>。根系生长的可塑性使植物优化了对养分的吸收,从而提高其对环境的适应性<sup>[29-30]</sup>。陈哲等<sup>[31]</sup>通过水培分根试验也发现局部供氮可以促进侧根的生长,并且存在基因型差异。本研究结果表明,在不同水分环境条件下,不同品种玉米主根和种子根生长对局部高浓度供氮的响应能力存在显著差异。与 LPR-LSR 处理相比,无论是 LPR-HSR 还是 HPR-LSR 处理均能够促进主根的根长和根表面积的增加,尤其是在水分胁迫(S)条件下;对种子根而言,在 S 条件下种子根伸长受到抑制,在正常水分(W)条件下表现为促进作用,且鲁单 981 的主根和种子根的根长和根表面积的增加幅度较大,表明其对局部高浓度处理的反应较敏感,受氮素供应影响较大。局部高浓度的氮养分供应后增加根系的表面积,可以增大根系与养分的接触面积,增加根系对养分的吸收<sup>[28]</sup>。这与于鹏<sup>[32]</sup>局部高浓度供氮仅刺激了本区域内主根的生长,而处于低浓度一侧的种子根生长受到抑制的结果不同。与正常水分处理比较,水分胁迫条件下高

浓度硝酸盐供应可以促进主根的生长。这可能是在土壤中寻找可利用资源的一种觅食战略<sup>[33-34]</sup>,并被看作是提高作物水分利用的增产性状之一<sup>[35]</sup>。但种子根生长却受到抑制,这表明与主根相比,水分胁迫会影响种子根的生长对硝酸盐的响应。

植物根系吸收氮素需要消费碳源来维持<sup>[36]</sup>。在本试验中,与 LPR-LSR 处理相比,局部高浓度供氮后,刺激区域和低浓度区域的根系生物量均增加(除 S 条件下 LPR-HSR 处理种子根生物量外),尤其在 W 条件下。这可能是因为在分根培养处理中存在氮素饥饿诱导信号,低浓度一侧的氮素饥饿信号促进了光合产物从地上运输到根系<sup>[37-38]</sup>。从而使植物在当前资源分布情况下根系发展更多的生物量<sup>[38]</sup>。在 W 条件下,除 HPR-LSR 处理下郑单 958 外,处于高浓度一侧的根系生物量的增加幅度大于低浓度一侧根系的增加幅度,这应该与高浓度供氮区域有充分的养分有关,碳水化合物都将优先运输到此区域,以促进高浓度硝态氮供应区域的根系生长发育<sup>[39]</sup>,这与 Shemesh 等<sup>[40]</sup>研究一致。无论是主根还是种子根区域局部高浓度氮处理,两区域的根系氮累积量与均匀低浓度硝酸盐处理间差异均达到显著水平,这由于氮在植物体内的移动性较强,在氮富集区域吸收的氮可以转移至氮胁迫区域从而促进不同种类根系的共同生长<sup>[41]</sup>。与氮高

效品种郑单 958 相比,氮低效品种鲁单 981 在 W 条件下增加幅度较高,而在 S 条件下增加幅度较低,表明鲁单 981 的根系生长受氮素和水分供应影响较大。与 W 处理相比,在 S 条件下局部高浓度供氮,主根和种子根生物量的增加幅度较低。有研究表明,在干旱条件下施氮主要增加根长和表面积而不是根系生物量<sup>[42]</sup>。

在氮素非均匀分布的环境中,根系主要依靠根系形态变化来获取养分<sup>[32]</sup>,促进地上部的养分吸收和生长发育。在本试验中,与 LPR-LSR 处理相比,无论是在 W 还是在 S 条件下,局部高浓度硝酸盐供应处理均会促进地上部生物量以及氮累积量的增加,且 HPR-LSR 处理条件下地上部生物量增加的幅度较大。这表明在氮素非均匀分布环境中,当主根处于高浓度区域时将会更显著促进生物量的增加,对玉米苗期生长发育发挥着重要作用。在相同处理条件下,两个玉米品种在不同水分环境中存在基因型差异。在水分胁迫条件下,局部高浓度硝酸盐处理后,郑单 958 地上部生物量、氮含量提高的幅度高于在正常水分条件;而鲁单 981 相反。这表明氮高效品种在水分胁迫下的局部高氮的调节效应更明显,氮素具有较强的改善其生理功能、增强玉米抗旱性的作用<sup>[43]</sup>。而氮低效鲁单 981 受水分影响较大,抗旱性较弱。研究表明,增加玉米根系根长可以提高对氮素的吸收能力,并促进其产量的形成<sup>[44-45]</sup>。尹霞<sup>[28]</sup>在局部供氮分根试验中也发现鑫玉 13、郑单 958 和 NE1 由于具有根系生长优势,所以地上部氮含量显著高于其它品种。在本试验中,相同条件下,郑单 958 有较大的根系生长优势。因此与鲁单 981 相比,郑单 958 的地上部生物量以及氮含量都较高,尤其是处于水分胁迫环境中。

## 4 结 论

1) 与氮低效鲁单 981 相比,氮高效郑单 958 具有较大的主根根长、根表面积、根系生物量、地上部生物量和氮累积量。

2) 水分胁迫对不同硝态氮供应条件下玉米主根和种子根形态影响不同,但会降低主根、种子根和地上部生物量和氮累积量。

3) 局部高浓度硝酸盐供应显著影响玉米主根和种子根根系形态、生物量及氮累积。与 LPR-LSR 相比,局部高浓度处理促进正常水分条件下主根和种子根根长和根系表面积;但水分胁迫条件下,促进主根的生长,却抑制种子根根长,这表明水分胁迫可能会影响种子根生长对高浓度硝酸盐的响应。

4) 除水分胁迫条件下 LPR-HSR 处理外,局部高浓度硝酸盐处理可同时增加两侧根系和地上部的生物量及氮累积量;且 HPR-LSR 处理条件下地上部生物量和氮累积量增加的幅度较高,表明在氮素非均匀分布环境中,当主根处于高浓度区域时将会更显著促进生物量的增加。

## 参 考 文 献:

- [1] 李瑞. 局部水、氮胁迫条件下作物根系补偿作用的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [2] Dunbabin V, Diggle A, Rengel Z. Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? [J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 26(6): 835-844.
- [3] Li X X, Zeng R S, Liao H. Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(3): 193-202.
- [4] Ren Y G, Qian Y Y, Xu Y H, et al. Characterization of QTLs for root traits of wheat grown under different nitrogen and phosphorus supply levels [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2096.
- [5] Walch-Liu P, Forde B G. Nitrate signalling mediated by the NRT1.1 nitrate transporter antagonises L-glutamate-induced changes in root architecture [J]. *Plant journal*, 2008, 54(5): 820-828.
- [6] Stitt M, Feil R. Lateral root frequency decreases when nitrate accumulates in tobacco transformants with low nitrate reductase activity: consequences for the regulation of biomass partitioning between shoots and root [J]. *Plant Soil*, 1999, 215(2): 143-153.
- [7] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, et al. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system of architecture of Arabidopsis [J]. *Plant Journal*, 2002, 29(6): 751-760.
- [8] Jia D, Robert H. Jones, Pu M. Relationships between nutrient heterogeneity, root growth, and hormones: evidence for inter specific variation [J]. *Plants*, 2018, 7(1): 15.
- [9] Zhang H M, Forde B G. An Arabidopsis MADS Box Gene that controls nutrient-induced changes in root architecture [J]. *Science*, 1998, 279(5349): 407-409.
- [10] 卜令铎. 旱地春玉米高产高效栽培体系构建、评价及区域模拟 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [11] Hu C L, Ding M, Qu C, et al. Yield and water use efficiency of wheat in the Loess Plateau: Responses to root pruning and defoliation [J]. *Field Crops Research*, 2015, 179: 6-11.
- [12] 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 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(7): 1361-1370.
- [13] 关军锋, 李广敏. 干旱条件下施肥效应及其作用机理 [J]. *中国生态农业学报*, 2002, 10(1): 59-61.
- [14] 李程, 闫伟平, 常莹, 等. 不同氮肥处理及水分胁迫对玉米幼苗生理特性的影响 [J]. *东北农业科学*, 2014, 39(4): 12-16.
- [15] Gross K L. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species [J]. *Oecologia*, 1993, 95(1): 61-64.
- [16] 高翔, 陈磊, 云鹏, 等. 土壤剖面硝态氮非均匀分布条件下小麦根系生长和氮素吸收特征 [J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(2):

- 270-279.
- [17] Wang P , Shu M , Mou P , et al. Fine root responses to temporal nutrient heterogeneity and competition in seedlings of two tree species with different rooting strategies [J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8 (6) :3367-3375.
- [18] 苑鹤, 王俊英. 硝酸盐供应对玉米自交系郑58根生长的影响 [J]. *中国农业科技导报*, 2013, 15 (5) : 150-156.
- [19] Guan P Z , Wang R C, Nacry P , et al. Nitrate foraging by Arabidopsis roots is mediated by the transcription factor TCP20 through the systemic signaling pathway [J]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2014, 111 (42) : 15267-15272.
- [20] Bao Y. Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water [J]. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2014 , 111 (25) : 9319-24.
- [21] Hirel B, Bertin P, Quillere I, et al. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(3) : 1258-1270.
- [22] Hochholdinger F, Park W J, Sauer M, et al. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals [J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(1): 42-48.
- [23] Hochholdinger F, Tuberosa R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2):172-177.
- [24] Li P C , Chen F J, Cai H G, et al. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(11) : 3175-88.
- [25] 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 [J]. *New Phytologist*, 1975, 75 (3) : 479-490.
- [26] Marschner H, Kirkby E A, Cakmak T. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photo assimilates and cycling of mineral nutrients [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(9(special)): 1255-1263.
- [27] De Kroon H, Visser E J W, Huber H, et al. A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control [J]. *Plant, cell & environment*, 2009, 32 (6) : 704-712.
- [28] 尹霞. 燕麦、玉米对养分供应响应的基因型差异 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [29] Chen W L, Koide R T, Eissenstat D M, et al. Root morphology and mycorrhizal type strongly influence root production in nutrient hot spots of mixed forests [J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106 (1) : 148-156.
- [30] Fort F, Cruz P, Jouany C. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses [J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(4) :1030-1040.
- [31] 陈哲, 伊霞, 陈范骏, 等. 玉米根系对局部氮磷供应响应的基因型差异 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(1): 83-90.
- [32] 于鹏. 局部高浓度硝酸盐诱导玉米侧根发生的生理与分子机制及根系生长与氮效率的关系 [D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [33] Hodge A. "Root decisions" [J]. *Plant Cell and Environment*, 2009, 32(6) : 628-640.
- [34] Croft S A, Hodge A, Pitchford J W. Optimal root proliferation strategies: the roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks [J]. *Plant and Soil*, 2012, 351(1-2) : 191-206.
- [35] Wasson A P, Richards R A , Chatrath R, et al. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012 , 63 (9) : 3485-3498.
- [36] Wang H, Inukai Y, Yamauchi A. Root development and nutrient uptake [J]. *Critical Reviews In Plant Science*, 2006, 25(1) : 279-301.
- [37] 樊小林, 史正军, 吴平. 水肥(氮)对水稻根构型参数的影响及其基因型差异 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2002, 30 (2) : 1-5.
- [38] Dong C X, Lu Y, Zhu Y Y, et al. Effect of homogeneous and heterogeneous supply of nitrate and ammonium on nitrogen uptake and distribution in tomato seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2012, 68 (2) : 271-280.
- [39] 史正军, 樊小林, Klaus D, 等. 根系局部供氮对水稻根系形态的影响及其机理 [J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(2) : 147-152.
- [40] Shemesh H, Arbib A, Gersani M, et al. The effects of nutrient dynamics on root patch choice [J]. *PLoS One*, 2010, 5(5) : 1-6.
- [41] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New phytologist*, 2004 , 162(1) : 9-24.
- [42] 罗宏海, 张宏芝, 张亚黎, 张旺锋. 干旱区膜下滴灌条件下土壤深层水对棉花根系生长、分布及产量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(2) : 395-402.
- [43] 王敬峰. 水氮耦合对不同基因型夏玉米根系特性、和氮、水利用的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
- [44] 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 and Soil*, 2013, 374(1-2) : 121-130.
- [45] Mu X H, Chen F J, Wu Q P, et al. Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake [J]. *European Journal of Agronomy*, 2015, 63: 55-61.