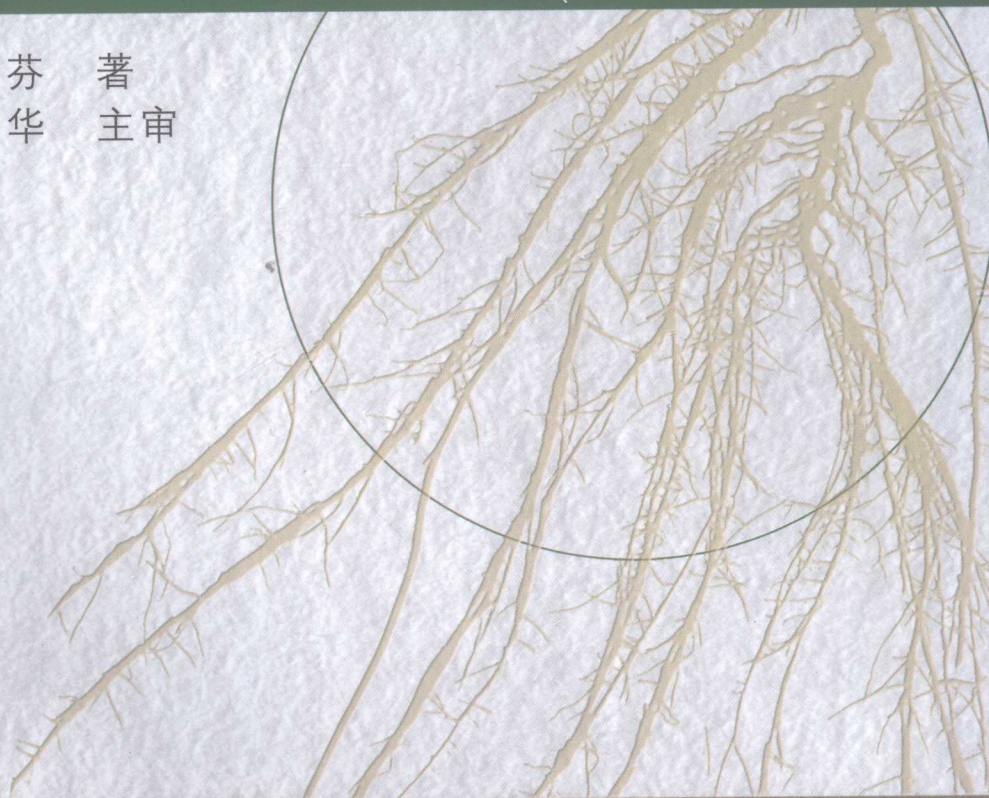


硝酸盐调控玉米侧根 生长发育的生理机制

郭亚芬 著
米国华 主审



科学出版社

5513.062
2

硝酸盐调控玉米侧根生长 发育的生理机制

郭亚芬 著
米国华 主审



科学出版社



GD 01595902

内 容 简 介

本书综述了侧根发育的生理机制,研究了硝酸盐影响玉米侧根生长发育的规律;利用外源供应蔗糖、生长素及生长素极性运输抑制剂处理,探讨了局部供应硝酸盐调节侧根生长过程中碳、氮和生长素的相互作用;讨论、分析、比较了植株氮素状况在调节玉米侧根生长及冠根比的作用方式的异同。研究结果对深入认识硝酸盐作为一种养分资源及作为根系的信号调节根系发育的机制和植物的代谢过程具有重要意义,同时,为通过遗传学手段提高玉米氮肥利用效率提供理论基础。

本书可作为高等农林院校植物营养学、植物营养生理学、土壤学等专业师生以及科研院所研究人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

硝酸盐调控玉米侧根生长发育的生理机制/郭亚芬著. —北京:科学出版社, 2011

ISBN 978-7-03-030997-6

I. ①硝… II. ①郭… III. ①硝酸盐-氮肥-应用-玉米-植物生长-调控
IV. ①S513.062

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 082978 号

责任编辑:张会格 孙 青/责任校对:邹慧卿

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕾 印 刷 厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011 年 5 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2011 年 5 月第一次印刷 印张: 6 1/4

印数: 1—1 000 字数: 126 000

定价: 38.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

根系是植物体的一个重要组成部分,植物体正常生命活动需要的水分和矿质营养都是由根系从土壤中吸收而来的,同时根系对植物体具有机械支撑作用。土壤中氮素的分布具有很大的不均一性,植物根系对这种不均一性的主要反应之一是在氮素富集区形成更多的侧根,从而高效获取这些养分。侧根的发生是形成庞大的根系不可缺少的。也正因为如此,在过去的几十年里,人们对侧根的发生进行了大量的研究,迄今这一研究领域仍是国际上的一个研究热点。局部供应硝酸盐促进植物侧根生长的现象非常清楚,但对其生理机制还缺乏深入的了解。早期研究认为,局部供应硝酸盐可能增加被供应部位根系的氮代谢,从而增加碳向该部位的运输,进而促进侧根的生长。近年的研究则表明,局部供应硝酸盐可以作为一种信号来调节侧根的发育。但对植物如何接受硝酸盐信号以及与这种信号转导相关的生理过程,人们却依然知之甚少。

本书是以国家自然科学基金重大项目(30390080)的第2课题“作物高效利用氮肥的根系生物学与生理机制”的部分内容为主题撰写而成的。作者选用侧根反应明显不同的两个基因型玉米478和Wu312作为供试材料,在培养室内琼脂培养的条件下,首先分析这两个基因型玉米的侧根生长对局部供应硝酸盐的反应能力,进一步阐明硝酸盐影响玉米(*Zea mays* L.)侧根生长发育的规律;然后通过蔗糖和硝酸盐试验来探讨碳和氮在调控硝酸盐反应过程中的关系;进一步通过硝酸盐和生长素及生长素极性运输抑制剂试验,了解生长素在调控硝酸盐反应过程中的作用;最后讨论比较植株氮素状况在调节侧根生长及冠根比的作用时方式的异同。通过这些内容的研究,对深刻认识硝酸盐作为一种养分资源及作为根系的信号调节植物的代谢过程是非常重要的。同时对通过遗传学手段提高氮肥利用率也具有重要的现实意义。

全书共由8章组成。第1章为引言,主要论述均一供氮环境和局部供氮环境对植物根系形态和生理反应的影响,介绍根系形态的研究方法。第2章为局部供应硝酸盐诱导玉米侧根生长的基因型差异,主要介绍单层、双层及不同浓度硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响。第3章为外源供应蔗糖对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响,主要介绍局部供应不同浓度硝酸盐、不同浓度蔗糖对侧根生长的影响,探讨碳和氮在调控硝酸盐反应过程中的关系。第4章为外源生长素对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响,主要介绍局部供应不同浓度硝酸盐、不同浓度NAA对侧根生长的影响。第5章为生长素极性运输抑制剂对硝酸盐调控玉米侧根生长

的影响,主要通过介绍在玉米根系的不同部位供应 TIBA 及胚轴处涂抹 TIBA,进一步明确生长素运输对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响。第 6 章为地上部硝酸盐浓度与玉米侧根生长的关系。主要阐明硝酸盐影响玉米侧根生长发育的规律,并对地上部硝酸盐浓度与侧根生长的关系进行讨论。第 7 章对全书的内容进行综合讨论。第 8 章为主要结论与研究展望。

由于著者水平的限制,书中难免会有不足之处,恳请广大读者批评指正。

著 者

2011 年 1 月

目 录

前言

1 引言	1
1.1 氮在农业生长中的作用	1
1.2 国内外研究现状	3
1.2.1 均一供氮环境对植物根系形态及生理反应的影响	4
1.2.2 局部供氮环境对植物根系形态学特征的影响	5
1.2.3 侧根的发生及其生长素的调控	11
1.3 问题的提出	19
1.4 研究思路	20
1.5 研究内容和方法	21
1.5.1 研究内容	21
1.5.2 研究方法	22
主要参考文献	22
2 局部供应硝酸盐诱导玉米侧根生长的基因型差异	32
2.1 试验材料与方法	32
2.1.1 试验材料	32
2.1.2 试验方法	33
2.2 试验处理与根系参数的测定	33
2.2.1 单一浓度试验	33
2.2.2 双层供氮鉴定	34
2.2.3 不同浓度鉴定	34
2.2.4 根系参数的测定及分析	35
2.3 结果与分析	35
2.3.1 单层硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响	35
2.3.2 双层硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响	35
2.3.3 不同浓度硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响	36
2.4 讨论	40
2.5 小结	41
主要参考文献	41
3 外源供应蔗糖对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响	42
3.1 试验材料与方法	42

3.1.1	试验材料	42
3.1.2	试验方法	42
3.2	试验处理与根系参数的测定	42
3.2.1	试验处理	42
3.2.2	根系参数的测定及分析	43
3.3	结果与分析	43
3.3.1	局部供应不同浓度蔗糖对玉米侧根生长的影响	43
3.3.2	局部供应 0.5 mmol/L NO_3^- 和不同浓度蔗糖对玉米侧根生长的影响	45
3.3.3	局部供应 1.0 mmol/L NO_3^- 和不同浓度蔗糖对玉米侧根生长的影响	48
3.3.4	局部供应 7.5 mmol/L NO_3^- 和不同浓度蔗糖对玉米侧根生长的影响	48
3.4	讨论	49
3.5	小结	50
	主要参考文献	50
4	外源生长素对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响	52
4.1	试验材料与方法	52
4.1.1	试验材料	52
4.1.2	试验方法及 NAA 的配制	52
4.2	试验处理与根系参数的测定	53
4.2.1	试验处理	53
4.2.2	根系参数的测定及分析	53
4.3	结果与分析	53
4.3.1	NAA 对局部供应不同浓度硝酸盐的玉米侧根数量的影响	53
4.3.2	NAA 对局部供应不同浓度硝酸盐的玉米侧根长度的影响	54
4.4	讨论	57
4.5	小结	58
	主要参考文献	59
5	生长素极性运输抑制剂对硝酸盐调控玉米侧根生长的影响	61
5.1	试验材料与方法	62
5.1.1	试验材料	62
5.1.2	试验方法及 TIBA 的配制	62
5.2	试验处理与根系参数的测定	62
5.2.1	试验处理	62
5.2.2	根系参数的测定及分析	63
5.3	结果与分析	63
5.3.1	胚轴处涂抹 TIBA 对局部供应硝酸盐玉米侧根生长的影响	63
5.3.2	A 层 (0~5 cm) 供应 TIBA 对局部供应硝酸盐玉米侧根生长的影响	65

5.3.3 B层(5~10 cm)供应 TIBA 对局部供应硝酸盐玉米侧根生长的影响	66
5.3.4 C层(10~15 cm)供应 TIBA 对局部供应硝酸盐玉米侧根生长的影响	68
5.3.5 胚轴处涂抹及 C 层供应 TIBA 对局部供应硝酸盐玉米侧根生长的影响	69
5.4 讨论	71
5.5 小结	71
主要参考文献	71
6 地上部硝酸盐浓度与玉米侧根生长的关系	73
6.1 试验材料与方法	73
6.1.1 试验材料	73
6.1.2 试验方法	74
6.2 试验处理与根系参数的测定	74
6.2.1 试验处理	74
6.2.2 根系参数的测定及分析	74
6.3 结果与分析	74
6.3.1 生物量及冠根比	74
6.3.2 侧根生长	75
6.3.3 植株全氮及硝酸盐含量	78
6.3.4 植株全氮及硝酸盐含量与冠根比、侧根生长的相关性	79
6.4 讨论	80
6.5 小结	82
主要参考文献	82
7 综合讨论	84
7.1 硝酸盐影响侧根生长发育的基因型差异	84
7.2 糖在硝酸盐调节侧根生长中的作用	85
7.3 生长素在硝酸盐调节侧根生长中的作用	86
7.4 植株地上部硝酸盐浓度与侧根生长	87
主要参考文献	88
8 主要结论与研究展望	90
8.1 主要结论	90
8.2 研究展望	90
附录	91

1 引言

1.1 氮在农业生长中的作用

全球粮食生产的持续发展在一定程度上依赖于化肥的施用,因为化肥不仅弥补了土壤中植物必需元素的不足,而且提高了土壤肥力。氮素是植物生长发育最重要的营养元素,对农业生产有着广泛而久远的影响。同时氮肥是世界上施用面积最广、施用量最大的肥料之一。中国的化肥产量和消费量均居世界第1位(王利等,2008)。1981~2008年,通过发展高投入集约化农业,中国粮食年产量从3.25亿t增长至5.29亿t。与此同时,氮肥消费量从1118万t增加到3292万t,增长了近2倍。目前,中国占全球7%的耕地,消耗着全球35%的氮肥(张瑞丹,2010)。我国在20世纪70年代末开始大量施用氮肥,作物产量不断增加。据推算,肥料对于粮食产量增加的贡献率达40%左右。但近年来,作物产量并未随着施肥量的增加而增加,氮肥利用率不断下降,由20世纪60年代每千克氮素生产8kg粮食减少到90年代的2kg粮食(同延安,2000)。近年来的资料表明,对于禾谷类作物而言,世界氮肥的平均利用率仅33%(Raun and Johnson, 1999)。有70%左右的氮素通过氨挥发与反硝化作用而损失到空气中,或通过硝酸盐淋失到地下水与河流中。1991年仅化学氮肥的损失量就相当于3884万t硫酸铵,价值人民币300亿元,这不仅造成了巨大的资源浪费,还产生了严重的环境污染问题。鉴于我国年施氮量已超过2000万t,沈善敏(1998)认为这一巨大基数中即使是微小的份额以硝酸盐和氧化亚氮形态进入环境也将造成极大的危害。据估计,流入河、湖中的氮素约有60%来自化肥(李生秀,1999)。水体氮素污染加剧了地面水体的富营养化过程,引起藻类大量生长,使水中氧气耗竭而导致水生生物死亡或绝迹。硝态氮对地下水的污染更为严重,我国许多城市近郊地下水的硝态氮含量已严重超标。根据北方14个县市的调查结果,69个点中有半数以上超过饮用水硝酸盐含量的最大允许值(50mg/L),其中最高者达300mg/L,且地下水的硝酸盐含量与氮肥的施用量密切相关(张维理等,1995)。这已对城市居民的日常生活构成危害。尽管中国农业面源污染的程度已十分严重,然而,各主要驱动因素仍然有增无减。进入21世纪初,中国农业面源污染对水体富营养化的影响将进一步加剧,农业和农村发展引起的水污染将成为中国可持续发展的最大挑战之一(张维理等,2004)。因此,如何提高氮肥利用率,提高粮食产量,降低环境污染是农业可持续发展的重要课题。

玉米 (*Zea mays* L.) 作为我国三大作物之一, 自中华人民共和国成立以来的 60 多年间, 在解决温饱问题、保障粮食和饲料安全、发展国民经济及缓解能源危机等方面发挥了重要作用。由于其广泛的适应性和应用价值, 各国学者把人均占有玉米的数量视为一个国家畜牧业发展和国民生活水平的主要标志之一。1996 年, 我国玉米总产和单产超过小麦而跃居禾谷类作物的第 2 位。特别是改革开放以来 (1979~2008 年) 的近 30 年间, 玉米在谷物增产中的贡献更加突显, 这期间我国粮食总产增加 1.9659 亿 t, 其中玉米产量增加额为 1.0588 亿 t, 占粮食增产总额的 53.86%, 远高于稻谷的 24.49% 和小麦的 25.30% (戴景瑞和鄂立柱, 2010)。玉米过量施用氮肥的现象也很严重。20 世纪 90 年代以来我国玉米的氮肥试验表明, 在玉米产量达到 10 000 kg/hm² 左右的条件下, 施氮量变幅为 200~730 000 kg/hm², 在北京地区玉米高产记录中, 施纯氮量高达 878 kg/hm², 平均每千克纯氮仅生产玉米 24.2 kg (张福锁等, 1997), 造成氮肥的生产效率明显下降。

提高氮肥利用率的农业措施有很多, 如选用适当的氮肥品种、改进施肥方法, 应用平衡施肥、配方施肥技术, 施用缓释肥、控释肥、尿酶抑制剂、硝化抑制剂等, 均可以在一定程度上有效地提高氮肥利用率。

农业生产中日益突出的经济、生态环境、自然资源等问题迫使人们寻求提高氮肥利用率的另一重要途径, 即挖掘作物高效吸收土壤与肥料氮素的遗传潜力, 从而在一定的氮肥投入条件下获得较高的产量, 并减少氮素在土壤中的残留 (严小龙和张福锁, 1997)。以尽可能少的肥料投入来获取较高的产量, 研究土壤养分资源高效利用的生物学途径, 挖掘作物高效利用养分资源的潜力, 对于通过遗传学手段提高氮肥利用率是非常重要的。

对许多高等植物而言, 硝酸盐是旱地植物利用氮素的主要形态 (Sattelmacher *et al.*, 1990)。在自然生态系统中, 土壤溶液中的硝酸盐浓度一般很低, 而在农田生态系统中, 由于氮肥的投入, 土壤溶液中的硝酸盐浓度可达 20 mmol/L (Reed and Hageman, 1980)。与其他矿质元素相比, 土壤溶液中的硝酸盐对植物生长起着举足轻重的作用。土壤溶液中的硝酸盐可以通过质流或扩散的形式迁移至根表, 然后被植物吸收利用。植物吸收、同化硝酸盐的能力具有基因型差异, 业已证明, 小麦 (Cox *et al.*, 1985a; 1985b)、玉米 (Moll *et al.*, 1982; Anderson *et al.*, 1984; 米国华等, 1998; 刘建安等, 1999; 陈范骏等, 1999)、水稻 (Broadbent *et al.*, 1987)、大麦 (Isfan, 1990)、燕麦 (Isfan, 1993) 等农作物的不同基因型对氮素的吸收、利用存在着显著的差异。这种差异是基因型及环境因素共同作用的结果。遗传改良的先决条件是了解控制作物高效吸收利用氮素的关键生理过程。对于玉米等非固氮作物, 根系吸收硝酸盐是获取氮素的主要形式。玉米根系由主胚根、种子根、地下节根及地上部的气生根组成 (图 1-1),

植物学上这些根又通称为轴根。轴根上着生侧根 (Hochholdinger *et al.*, 2004)。在土壤氮有效性较低的情况下, 氮的吸收效率显得尤为重要 (Anderson *et al.*, 1984), 而此种情况下的吸收主要是通过增加根系吸收面积来吸取更多的氮素 (Lawlor, 2002)。总体而言, 增加氮水平能够降低干物质向根系分配的比例, 导致根冠比降低 (Bahman and Jerry, 1993; van de Werf and Nagel, 1996)。Wiesler 和 Horst (1994) 指出: 在大量氮素供应的条件下, 作物也需要保持一定的根冠比, 以满足地上部生长对养分和水分的需求, 最大限度地吸收土壤氮素, 减少硝酸盐在深层土壤中的积累和可能的淋失。

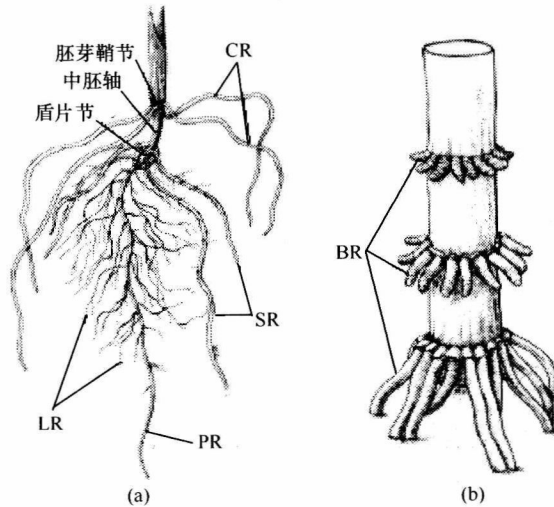


图 1-1 不同发育阶段的玉米根系 (Hochholdinger *et al.*, 2004)

(a) 生长 14 天的玉米根系: 主胚根 (PR), 种子根 (SR), 地下节根 (CR), 侧根 (LR); (b) 地上部的气生根 (BR)

在氮素胁迫条件下, 植物为了满足其自身的正常生长需求, 进化出了很多适应性反应。其中包括植物根系的生理和形态可塑性 (plasticity) (Gregory, 2006; Hodge, 2004; 刘金鑫等, 2009)。根系发育受植物内在遗传因素、所处发育阶段及外界环境信号的影响, 由于这些因素的综合调节, 所以植物才能具有发育可塑性和对环境的适应性。因此, 研究不同供氮水平下根系的形态和发生机制具有重要的意义。

1.2 国内外研究现状

一般认为氮通过影响碳水化合物合成及其在根冠间的分配, 从而影响根系的生长 (王忠, 1999)。近十几年来, 随着分子生物学的发展, 人们发现硝酸盐不

仅可以作为一种养分资源,而且可以作为根系的信号调节植物的代谢过程(Crawford, 1995)和植物根系的建成过程(Forde and Lorenzo, 2001)。这主要包括两个方面:①植株体内的氮素状态调节根系的生长;②根系局部供应硝酸盐诱导侧根生长。

1.2.1 均一供氮环境对植物根系形态及生理反应的影响

根系的特性不仅由作物本身的遗传特性所决定,还受到其他环境因子的影响,其中氮是重要的因子之一。施用一定数量的氮肥不仅可以促进根系的生长,而且可以改变碳水化合物的分配。植物生长在低氮的条件下通常有一个较大的根冠比(Ericsson, 1995; van de Werf and Nagel, 1996; Améziane *et al.*, 1997)。侧根的数量也比高氮条件下高(Grime *et al.*, 1991)。另外,当土壤中供氮水平较高,植物体内的氮素积累到一定程度时,植物根系生长受到抑制,这种抑制被称为“系统抑制”(Forde and Lorenzo, 2001; Forde, 2002a, 2002b),到目前为止,这种系统抑制的生理控制过程还不清楚。最早曾有人认为,根冠间的氨基酸库可能是根系感受植株氮素状况的主要物质,这可能反馈调节根系的生长(Cooper and Clarkson, 1989)。但后来的试验也有相反的证据(Tillard *et al.*, 1998)。Scheible 等(1997a, 1997b)利用烟草中部分硝酸还原酶缺失的突变体及其转基因植株,检测植物组织中硝酸盐水平在调节基因表达代谢和碳在地上部及地下部之间的分配。由于阻碍了硝酸盐的还原,在低硝酸还原酶活性的转基因烟草植株中,硝酸盐明显的在地上部积累,结果组织中的硝酸盐水平增加,根系生长严重受抑,显著增加冠根比,抑制根系生长(Scheible *et al.*, 1997b)。Scheible 进一步做分根实验表明,根生长的抑制作用是由于硝酸盐在地上部的累积,而不是由于它在根部的累积。这种抑制作用与碳水化合物向根部的运输量减少有密切的关系,主要是硝酸盐累积导致了糖向根中分配数量下降的结果,最终导致侧根的数量减少(Stitt and Feil, 1999)。这种现象在拟南芥的根系中能够观察到,当把拟南芥播种到一系列浓度(10~50 mmol/L)硝酸盐的垂直琼脂装置中时,硝酸盐浓度超过 10 mmol/L 时根系的生长就会被抑制(Zhang and Forde, 1998)。这种抑制作用在侧根上尤为明显,在 NO_3^- 浓度为 50 mmol/L 时侧根的生长几乎完全被抑制,而对初生根的生长几乎没有影响。以后一系列的研究揭示出高浓度的硝酸盐产生的抑制作用只是在侧根刚刚出现时期起作用。(Zhang *et al.*, 1999)。在拟南芥上,这个阶段正是新形成的侧根分生组织被激活和成熟侧根开始伸长的阶段(Malamy and Benfey, 1997c)。Stitt 和 Feil (1999)利用具有低硝酸还原酶活性的转基因烟草进行研究表明,植株内积累硝酸盐库用以调节根系的生长,但具体的调控途径不清楚。此外, Bingham 等(1998)、

Coruzzi 和 Bush (2001) 推测, 碳代谢产物、多肽及 mRNA 等可能参与硝酸盐调节根系生长的反应过程, 但缺乏足够的证据。硝酸盐对侧根伸长的刺激作用是局部的, 抑制作用是系统的 (Zhang *et al.*, 1999)。但 Lexa 和 Cheeseman (1997) 用硝酸还原酶 (NR) 缺失的蚕豆突变体做试验并未得到类似的结果。对不同的植物种类而言, 可能说明硝酸盐和其他信号对同化物在根和地上部的分配有着特异性的机制。在介质中硝酸盐供应水平增加的条件下, 蚕豆叶部硝酸盐的含量并没有相应的增加, 而地上部硝酸盐的含量显著比根部低。这种现象很可能是由于蚕豆本身具有根瘤, 硝酸盐不是它主要的氮源。

Forde 和 Lorenzo (2001) 认为, 养分对根系的系统调节不能简单地归结为传统的源-库关系和碳水化合物的变化在根冠间的分配, 而是在植物体内存在着对外部及植物体内的营养状态感受器, 胞内和组织内的信号转导途径, 这些元件把植物对营养的反应整合在一起。

Bingham 等 (1998) 以小麦为材料研究表明, 侧根的增加与根中糖浓度增加有关, 组织中糖含量增加有可能作为信号调节侧根发生, 而不是激素促使韧皮部中其他物质改变的作用结果。

增加供氮水平能够增加硝酸盐的吸收速率、植物体内硝酸盐的含量、硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的活性及谷氨酰胺合成酶的活性 (Jackson *et al.*, 1973; Shaner and Boyer, 1976; Clarkson and Luttge, 1991; Wray, 1993)。硝酸盐同化速率增加的结果导致植物体内铵盐、氨基酸、蛋白质和其他含氮的有机化合物水平提高 (Marschner, 1995; Scheible *et al.*, 1997a), 也增加了有机酸 (Martinioia and Rentsch, 1994) 及激素的含量, 但是降低了淀粉的含量 (Hofstra *et al.*, 1985)。总体来讲, 氮可以促进植物的生长, 但对地上部生长的促进作用优于根系 (Lambers *et al.*, 1990), 并推迟开花的时间 (Bernier *et al.*, 1993)。

王艳等 (2003) 水培试验研究结果表明, 低氮有助于根系的纵向伸长, 表现为总根长、根轴长的增加, 而侧根密度、侧根长度降低。氮高效基因型在氮素胁迫下具有比氮低效基因型更长的总根长、根轴总长和平均根轴长, 一级侧根数量较多, 但侧根密度、根轴数量并不显著高于氮低效基因型。增加氮水平对根系生长的促进作用主要源于侧根数量、长度及根轴数量的增加。因此, 高氮有利于根系的横向发育。

1.2.2 局部供氮环境对植物根系形态学特征的影响

1.2.2.1 土壤养分分布的不均一性

土壤养分分布的不均一性可以被认为是土壤中含有许多大小不等的养分单

元。在耕作土壤中,频繁的耕作和肥料的施用使这些单元在耕层趋于均一,而在长期无人扰动的土壤中仍然存在。

土壤养分的非均一性分布与多种因素有关。黏土矿物和腐殖质通常是带电荷的,前者带永久性的负电荷,在黏土颗粒表面优先吸引阳离子,同时排斥阴离子,因而形成了一个伸展进入土壤溶液的扩散层。随着距黏土颗粒表面距离的增加,土壤溶液中的阳离子和阴离子浓度分别降低和提高。当肥料颗粒溶解时,它的盐分向外扩散,水分向内扩散,这就在离子浓度和水分含量方面创造了一个局部的瞬变梯度。微生物和植物的根通过利用其周围的养分(特别是钾和磷)也能造成养分的不均匀分布,因为它们在土壤中的扩散速度要比微生物和植物根的吸收速率慢得多。不连续的条施、穴施肥料也能使作物的养分供应局部化。当土壤水分排出或上升(蒸散)时,养分也随之在土壤剖面上下移或上动,溶质浓度在不同层次之间出现差异。植物的残枝落叶、动物粪便和尸体在土壤中的累积以及它们的矿化也会产生同样的效果。矿化作用的季节性经常产生空间上的变异性(Gupta and Rorison, 1975)。作物残体进入土壤可以在土壤剖面上形成不连续的有机质包体(van Noordwijk, 1993),其矿化增加了局部的养分浓度。

不同养分的浓度在不同范围和不同土壤中是不同的。在美国犹他州艾灌丛一带没有树木的大草原(sagebrush-steppe)上, Jackson 和 Caldwell (1993a, 1993b)发现,在 3 cm 的范围内硝酸盐的浓度相差 3 倍,在一个剖面上下只距 12.5 cm 两点的 NO_3^- 及 NH_4^+ 的浓度相差 1 个数量级。在相似的环境中, Robertson 等 (1988) 发现在 69 m×69 m 的地块上 NO_3^- 的浓度相差 9 倍。在大的范围内,养分分布的差异会更大(Webster, 1991),这也就是植物种群和群落地域性分布的内涵。但是,种类分布的地理性变化一定与个体对极小范围内土壤条件的反应有关。人们对这些反应已做了大量研究。

关于植物对营养富集区反应的研究已经有很多年的历史(Gile and Carreño, 1917; Wiersum, 1958)。Gile 和 Carrero (1917)的试验仍然是最典型的。在他们的试验中,植物经常遭遇比田间更不连续的养分单元。植物对非均一养分供应的反应就是刺激养分集中区根系的生长。这种结果已经由 Drew 和 Saker (1975, 1978)、Sattelmacher 和 Thoms (1989, 1995)及 Sattelmacher 等 (1993)证实。这些反应被认为是一种补偿作用(Smucker *et al.*, 1993),它们补偿了局部供应养分给植物造成的胁迫感。这就会给人一种印象,即根生长的地方对养分的获取最多。然而,人们认为根的局部密集分布暗示土壤中具有养分富集单元的观点是片面的,很明显,土壤中的其他因素也影响根的空间分布,如土壤的紧实度(Garcia *et al.*, 1988)和干旱(Sharp and Davies, 1985)等。

植物根在不同微环境中的差异生长能力是非常有趣的,它至少可以帮助人们区分理解植物生命现象的一个方面,它也许是那些固着生长和反复分枝结构生物

的一个共有特征 (Harper, 1985)。但这只是植物对养分单元反应的几个方面之一。

1.2.2.2 研究植物根系对局部供肥反应的方法

到目前为止, 研究植物根系对局部供肥反应的方法包括以下几个方面。

1) 液培

这是一种经典的方法。根据植物根与局部养分接触方式把它们分为分根法 (split root system)、封根法 (sealed root) 和无障碍物法 (barrier-free root)。

分根法: 这是一种最早用于植物根系局部供应养分的方法。根系被分开, 分别生长在含有不同营养液的根盒中 (Crick and Grime, 1987)。

封根法: 植物的根穿过一种隔水的障碍物, 这种障碍物能把营养液分成几个部分 (Drew *et al.*, 1973), 给各部分供应不同的营养液。

无障碍物法: 一个理想的实验系统应该是一个对根生长没有任何物理性障碍的局部供应养分的系统。Hackett (1972) 报道了这种液培方法的详细情况。他让根生长在具有一定倾斜角的滤纸上, 滤纸下面是一系列含有不同养分的营养液, 通过滤纸芯把这些营养液传到植物上去。

2) 砂培

用营养液喷灌砂子, 尽管根系与固体的惰性机质接触, 它仍然与液培类似。砂培也包括分根法、封根法和无障碍物法。

分根法: 许多实验采用了类似于水培分根的砂培。Wiersum 在 1958 年用砂子与离子交换树脂的混合物建立了一些植物生长介质的物理化学系统。后来, Crick 和 Grime (1987) 也采用了多分根盒方法。

封根法: 到目前为止, 只有两种实验采用了这种方法: 一种是 Burns (1991) 让根通过根室之间障碍物的狭缝, 然后用湿砂细心包埋两根室中的根; 另一种是 Drew (1975) 用水平方向的蜡膜把一砂柱中的砂子分成三段, 每室分别灌溉不同的营养液。这种膜可以防止营养液在各室之间流动。由于根的伸长是垂直方向的, 它们在穿过膜后, 在根膜接触点上由于根的增粗仍能保证隔水。但侧根不能通过膜。

无障碍物法: Campbell 和 Grime (1989) 向圆形容容器内的砂子表面每 $1/4$ 滴加不同的营养液, 各部分的供应速率是等同的, 砂子不要太深, 且能自由排水, 在各 $1/4$ 之间的营养液没有多少扩散, 生长在容器中心的一株植物的根系不受试验者控制, 可以在任何一个 $1/4$ 部分生长。

3) 土培

土培可以完全弥补土壤微生物和物理因素与根的相互作用,比液培和砂培更接近实际条件。但是,土壤限制了养分供应的精确性。土壤溶液中的离子浓度是受交换位点的吸附影响的。Jackson 等(1989)证明植物对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收速率可以超过这些养分向根的运输速率。因而养分的耗竭主要发生在根际区。一些土壤局部供应养分的实验已经精确地计算了根表养分浓度的耗竭情况(Drew and Nye, 1969, 1970; Drew *et al.*, 1969)。

分层局部供肥法(layer localization):此法是在种植作物前,在土壤中分层施用养分。Clarke 和 Barley (1968)、Drew 和 Nye (1969, 1970) 及 Drew 等(1969)让一条植物根通过三层土壤,测定富集养分的中段的吸收量,这些实验的时间都特别短(≤ 10 天),不让植物对局部供应养分产生形态学反应。在一个测定时间较长的试验中,Fitter (1976)把根系用一系列垂直障碍物分开,根通过障碍物的狭缝从一室到另一室。土壤养分的有效性取决于植物吸收养分前养分单元内的矿化作用(St. John *et al.*, 1983)。Passioura 和 Wetselaar (1972)、Anghinoni 和 Baber (1980) 及 Garcia 等(1988)把肥料施入水平或垂直的土层中,模拟田间的肥料条施。

点状局部供肥法(point localization):此法是将营养液注射到生长有植物的土壤表面上(Robinson *et al.*, 1994)。通过扩散速率估测养分局部化的程度。如果实验持续的时间长,这个“点”就变成了“层”。这种技术如果不慎重施用,就会在土壤中产生相当不理想的预期环境。养分是通过土壤中充满溶液的弯曲孔隙运移到根系的。大量的施入营养液会使土壤局部更湿润,导致土壤中固有离子的移动。在孔隙中吸收养分可能要比在自由溶液中慢得多。在含根较少的土壤中施入少量的营养液可以减少这些问题,但不能直接施在根上。Robinson 等(1994)把植物种植在一个长而薄且有一活动面的根箱中,让活动面朝上,使根箱与地面成 45° 角倾斜放置,多数根趋于向背离活动面的方向生长。根据可见根的位置可以判断养分供应点,养分注射点离可见侧根是比较远的,但没有证据表明包埋在土壤中的根也有这种现象。当有少量的营养液进入土壤的孔隙空间后,这些根才有可能通过正常的扩散和质流运移接触到添加的养分。

4) 琼脂培养(agar culture)法

在一定浓度的琼脂中分层培养植物,不同层次中含有不同的浓度,同其他培养方法相比,此法的优点在于生长在琼脂中的根系清晰明了,易于观测(Zhang and Forde, 1998; Zhang *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2002)。

5) 田间试验

肥料条施 (fertilizer banding): 在田间的不同土壤深度上条施肥料以局部供应作物养分早已广泛应用于我国的农业中。条施可在播种前的耕作过程中或出苗后使用。

点状局部供肥法: 这种技术与土培的点状局部供肥法类似, 在生长有自然植被或人工植被的土壤上钻一些孔 (Veresoglou and Fitter, 1982; Jackson *et al.*, 1990; Caldwell *et al.*, 1991a), 把营养液通过这些孔隙输入土壤, 这就在相应深度上给比邻该孔的根局部供应养分。这种方法有一个较大的弱点, 局部供应养分的根量或一致性是未知的, 在土壤中其他地方接近养分的总的根系多少也是未知数。这种方法的主要优点是孔周围的根系仍能在自然条件下生长。采用这种方法可以在土壤中采集根样, 然后, 在实验室中分析这些根样的生物学性质, 但要避免这些根被微生物污染。

内生根法 (ingrowth of root): St. John 等 (1983) 把砂子和落叶的混合物或纯砂子装满网袋, 然后把它们埋在森林土壤中, 这些网袋中的落叶就成了袋子周围树根的一种潜在被矿化的养分源。

1. 2. 2. 3 植物对局部供肥的反应

到目前为止, 许多学者已对多种单子叶植物和双子叶植物进行了根系局部供应养分的研究 (韩丽丽等, 2009; Wiersum, 1958; Drew and Nye, 1969, 1970; McClure, 1972; Passioura and Wetselaar, 1972; Drew *et al.*, 1973; Drew, 1975; Drew and Saker, 1975, 1978; Fitter, 1976; Coutts and Philipson, 1976, 1977; Philipson and Coutts, 1977; Anghinoni and Barber, 1980; Lambers *et al.*, 1982; Robinson and Rorison, 1983; St. John *et al.*, 1983; Borkert and Barber, 1983; Caradus and Snaydon, 1986; Crick and Grime, 1987; Granato and Raper, 1989; Friend *et al.*, 1990; Grime *et al.*, 1991; Scott and Robson, 1991; Burns, 1991; Caldwell *et al.*, 1991b; Jackson and Caldwell, 1993a; Pregitzer *et al.*, 1993; Robinson, 1994; Gross *et al.*, 1995)。从目前已研究的植物对局部供应养分的反应属性来看, 主要包括植物的生长 (干重和鲜重的变化以及同化物在根冠中的分配) 和养分含量 (单位植物或单位器官的养分含量); 根的生长 (养分单元内外的生长状况) 以及单位根的养分吸收量, 这些都是最常报道的和在任何补偿机制中最有意义的特征。近年来随着植物生理学和分子生物学的发展, 人们已经在生理学和分子生物学基础上研究局部供应硝酸盐对侧根生长的影响 (Laine *et al.*, 1998; Zhang and Forde, 1998; Zhang *et*