

低氮胁迫对不同耐低氮性玉米品种幼苗根系 形态和生理特征的影响*

谢孟林 李强 查丽 朱敏 程秋博 袁继超 孔凡磊**

(四川农业大学农学院/农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室 成都 611130)

摘要 采用水培方法,以2个耐低氮品种和2个不耐低氮玉米品种为材料,以正常氮处理 B3[15 mmol(N)·L⁻¹]为对照,研究2个低氮胁迫水平 B1[0.05 mmol(N)·L⁻¹]、B2[0.5 mmol(N)·L⁻¹]对不同耐低氮性玉米品种苗期根系形态和伤流量及氮代谢关键酶活性的影响。结果表明:与正常供氮处理相比,在B1和B2低氮胁迫处理下,玉米幼苗根系伤流量和硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸脱氢酶(GDH)活性均下降,耐低氮品种上述各指标的降幅(29.8%和8.7%、46.9%和39.6%、7.3%和4.4%、31.3%和19.8%)均小于不耐低氮品种(37.0%和27.5%、68.8%和56.6%、24.5%和18.7%、60.7%和42.7%),且在B1处理下耐低氮品种根系NR、GDH活性分别是不耐低氮品种的1.4倍、1.35倍。低氮胁迫对玉米苗期地上部生长的影响大于对地下部生长的影响,使地上部干重显著降低,根冠比显著增大,根数减少;在B1和B2处理下,不耐低氮品种根冠比增幅(81.6%和25.4%)、根数降幅(22.2%和31.1%)均大于耐低氮品种(61.0%和21.1%、19.8%和19.4%)。随着低氮胁迫程度的增大,耐低氮品种根长增长,根粗减小,对低氮胁迫的响应能力增大,表现为根系伸长变细以增加对氮的吸收面积。与不耐低氮品种相比,低氮胁迫下耐低氮品种根系形态较好,根系生理活性和对低氮胁迫的耐性较强,能维持较稳定的生长;随着低氮胁迫时间的延长,耐低氮品种对低氮胁迫的适应性增强,不耐低氮品种则降低。

关键词 玉米 低氮胁迫 耐低氮性 根系形态 硝酸还原酶 谷氨酰胺合成酶

中图分类号: S143.1; S513 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2015)08-0946-08

Effects of low nitrogen stress on the physiological and morphological traits of roots of different low nitrogen tolerance maize varieties at seedling stage

XIE Menglin, LI Qiang, ZHA Li, ZHU Min, CHENG Qiubo, YUAN Jichao, KONG Fanlei

(College of Agronomy, Sichuan Agricultural University / Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest China, Ministry of Agriculture, Chengdu 611130, China)

Abstract Nitrogen (N) is a key nutrient that influences the growth, yield and quality of maize. In order to determine the effects of low N stress on the physiological and morphological traits of roots of maize at seedling stage, a hydroponic experiment of four maize varieties was carried out. The experiment consisted of two low N tolerant varieties ('ZH311' and 'CD30'), two low N sensitive varieties ('XY508' and 'SB2') and three N treatments [N concentration at normal of 15 mmol·L⁻¹ (B3), low N stress at 0.05 mmol·L⁻¹ (B1) and low N stress at 0.5 mmol·L⁻¹ (B2)]. Root morphological indexes (root length, root diameter, root number, root volume, root surface area), bleeding intensity and activities of nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS) and glutamate dehydrogenase (GDH) were measured on the 7th and 14th days after low N stress. The results showed that the bleeding intensity and activities of NR, GS and GDH of the root system of maize varieties with different low N tolerance at seedling stage declined under low N stress treatments B1 and B2. There were remarkable differences among the maize varieties in terms of the above indexes. The decreasing ranges of the above indexes of the low N tolerant varieties (29.8% and 8.7%, 46.9% and 39.6%, 7.3% and 4.4%, 31.3% and 19.8%) were smaller than those of the low N sensitive varieties (37.0% and 27.5%, 68.8% and 56.6%, 24.5% and 18.7%, 60.7% and 42.7%). Under B1 treatment, the activities of NR and GDH of the low N tolerant varieties were 1.4 and 1.35 times higher than those of the low N sensitive varieties. Low N stress had a greater effect on above-ground growth than on below-ground growth, resulting in a significant decrease in above-ground dry weight, a significant increase in root:shoot ratio, and a decrease in root number. Under B1 and B2 treatments, the increase in root:shoot ratio (81.6% and 25.4%) and the decrease in root number (22.2% and 31.1%) of the low N sensitive varieties were greater than those of the low N tolerant varieties (61.0% and 21.1%, 19.8% and 19.4%). With the increase of low N stress intensity, the low N tolerant varieties showed an increase in root length and a decrease in root diameter, and their response ability to low N stress increased, manifested as root elongation and thinning to increase the absorption area. Compared with the low N sensitive varieties, the low N tolerant varieties had a better root morphology, higher root physiological activity and stronger tolerance to low N stress, and could maintain a relatively stable growth; with the extension of low N stress time, the adaptability of the low N tolerant varieties to low N stress increased, while that of the low N sensitive varieties decreased.

* 公益性行业(农业)科研专项经费(201503127)和国家科技支撑计划项目(2012BAD04B13)资助

** 通讯作者: 孔凡磊, 主要研究方向为农作制度与作物生理生态。E-mail: kflstar@163.com

谢孟林, 主要研究方向为作物生理生态。E-mail: 2010xml@sina.com

收稿日期: 2015-02-06 接受日期: 2015-05-07

and 19.8%) were less than those of the low N sensitive varieties (37.0% and 27.5%, 68.8% and 56.6%, 24.5% and 18.7%, 60.7% and 42.7%). The NR and GDH activities of the low N tolerant varieties were respectively 1.4 and 1.35 times those of the low N sensitive varieties under B1 treatment. The effects of low N stress on the growth of aboveground system of maize seedling were greater than those on the belowground system. This significantly decreased shoot dry weight, significantly increased root-to-shoot ratio and decreased root number. Root-to-shoot ratio of low N sensitive varieties increased by 81.6% and 25.4% and root number declined by 22.2% and 31.1% against those of the low N-tolerant varieties (61.0% and 21.1%, 19.8% and 19.4%) under B1 and B2 treatments, respectively. With increasing of low N stress degree, root length of low N tolerant varieties increased and root diameter decreased. This resulted in root elongation and thinning, increasing N absorption area and responsiveness to low N stress. Compared with low N sensitive varieties, low N tolerant varieties had better root morphology and stronger root physiological activity to respond to low N stress. The low N tolerant maize varieties also had relatively stable growth and better adaptability to low N stress. Adaptability to low N stress of low N tolerant maize varieties increased, while that of low N sensitive varieties decreased with prolonged low N stress time.

Keywords Maize; Low nitrogen stress; Low nitrogen tolerance; Root morphology; Nitrate reductase; Glutamine synthetase
(Received Feb. 6, 2015; accepted May 7, 2015)

玉米(*Zea mays* L.)作为三大粮食作物之一, 在世界粮食作物生产及国民经济中占有重要地位, 伴随畜牧业的大发展和玉米工业的兴起, 世界对玉米的需求量将大增, 确保玉米高产稳产尤为重要。氮是影响作物生长发育和产量、品质形成的重要营养元素^[1]。玉米根系是养分吸收的重要器官^[2], 良好的根系形态有利于提高玉米对氮素的吸收与积累^[3]。研究表明, 玉米在吸收利用氮素方面存在基因型差异^[4-5]; 利用玉米这一特性筛选耐低氮品种以适应贫瘠的生长条件, 对提高氮肥利用效率、减少氮素损失、改善生态环境具有重要意义^[6-7]。低氮胁迫下苗期根系形态直接与氮效率相关^[5,8], 良好的根系形态和生理活性是氮高效利用的重要特征^[9-10]。研究表明, 低氮胁迫下, 玉米根长往往增长, 相对根数和根体积减少, 根冠比显著增加^[5,11], 这可能与低氮胁迫下植株尽可能寻找氮源而产生的补偿效应有关^[12]。低氮胁迫对地上部干物重的影响大于对地下部干物重的影响, 造成根冠比显著增加^[3,13]。低氮胁迫下, 玉米根系生理活性减弱, 氮代谢关键酶[硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸脱氢酶(GDH)]活性均降低^[14-15]。关于低氮胁迫对玉米地上部生长^[13,16]、根系形态^[11-12,17]、伤流量^[18]及氮代谢相关酶活性^[11,14-15]的影响已有较多报道, 但鲜见低氮胁迫下不同耐低氮性玉米品种苗期根系形态和生理特性的比较研究。本文以不同耐低氮性玉米品种为材料, 采用水培方法, 研究低氮胁迫对不同耐低氮性玉米品种苗期根系形态、伤流量、氮代谢相关酶活性的影响, 并分析比较品种间的差异, 以丰富玉米苗期氮素营养理论, 同时为玉米科学施肥提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试耐低氮玉米品种为‘正红 311’(ZH311)、‘成单 30’(CD30), 不耐低氮玉米品种为‘先玉 508’(XY508)、‘三北 2 号’(SB2)^[19]。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 9—11 月在四川农业大学成都校区实验室内进行。采用水培试验, 2 因素完全随机设计。因素 A 为不同玉米品种: ‘正红 311’、‘成单 30’、‘先玉 508’、‘三北 2 号’; 因素 B 为不同氮素水平: 极低氮胁迫 B1(低氮 Hoagland 营养液, N 浓度为 0.05 mmol·L⁻¹)、低氮胁迫 B2(低氮 Hoagland 营养液, N 浓度为 0.5 mmol·L⁻¹)、正常供氮 B3(Hoagland 完全营养液, N 浓度为 15 mmol·L⁻¹)。共 12 个处理, 3 次重复, 共 36 盆。

选取均匀饱满的种子, 用 75%酒精消毒, 去离子水洗净后置于铺有湿润纱布的发芽盘中, 28 °C 催芽。3 d 后移栽到珍珠岩中, 每天浇适量蒸馏水。2 叶 1 心时, 选取长势均匀的玉米苗去除胚乳, 移栽到泡沫板上直径为 2 cm 的小孔中并用海绵固定, 每板移栽 25 株, 株行距 5 cm×5 cm, 泡沫板悬浮于塑料盆(45 cm×35 cm×15 cm)上。移栽后在蒸馏水中适应 1 晚, 第 2 d 开始使用各处理营养液(每盆 10 L), 在培养室中培养, 每天用气泵通气 2 h, 每 4 d 更换 1 次营养液。

1.3 取样与测定

分别于处理第 7 d 和第 14 d 取样, 每盆取 3 株, 每个处理共取样 9 株, 3 株测定根系性状, 3 株测定根系伤流量, 3 株测定根系氮代谢相关酶活性。

根系性状的测定: 用根系扫描仪(Epson Expression

1000x1, WinRHIZO)测定根表面积、根体积、总根长、根粗、根数;采用烘干法测定根干重和地上部干重,计算根冠比(根冠比=根干重/地上部干重)。伤流量的测定:采用称重法^[20],将脱脂棉塞入去盖离心管并称重,在玉米苗茎基部离地面约2 cm处用刀片切去地上部分,用离心管收集伤流,封口膜封口,24 h后取下并称重,两次称重之差即为伤流量。氮代谢相关酶活性测定:硝酸还原酶(NR)采用对氨基苯磺酸比色法之离体法^[20],谷氨酰胺合成酶(GS)参照张以顺等^[21]的方法,谷氨酸脱氢酶(GDH)参照 Cren 等^[22]的方法。

1.4 数据处理

采用 Excel 2007 软件进行数据处理与图表制作, DPS7.05 数据处理系统进行统计分析(LSD 法)。

2 结果与分析

2.1 低氮胁迫对玉米苗期根系性状的影响

表1结果表明,低氮胁迫显著影响玉米苗期根表面积、根体积、根长、根粗和根数等根系性状($P < 0.05$)。与B3正常氮浓度相比,在B1极低氮胁迫浓度下各玉米品种根长增长,耐低氮品种(ZH311和CD30平均)处理第7 d和第14 d两次测定的平均增幅(9.2%)大于不耐低氮品种(XY508和SB2平均)的增幅(4.8%);而在B2低氮胁迫浓度下,各玉米品种根长则均下降,不耐低氮品种降幅(22.6%)大于耐低氮品种(8.1%)。低氮胁迫下玉米品种平均根粗变化存在差异,与B3相比,在B2处理下除第7 d和14 d ZH311外其他各玉米品种根粗均增大;在B1处理下ZH311根粗显著减小,而其他各玉米品种根粗变化不明显。

表 1 低氮胁迫不同时间不同玉米品种苗期根系形态特征
Table 1 Root morphological traits of maize varieties at seedling stage under low N stress for different times

处理时间 Treatment time (d)	处理 Treatment	品种 Variety	根表面积 Root surface area (cm ²)	根体积 Root volume (cm ³)	根长 Root length (cm)	根粗 Root diameter (mm)	根数 Root numbers
7	B1	ZH311	68.56±1.15d	0.83±0.02e	551.60±15.44b	0.49±0.01f	539.0±25.5f
		CD30	75.25±1.92c	1.02±0.11c	469.43±19.45c	0.54±0.01de	386.3±10.0i
		XY508	63.23±1.99e	1.22±0.05b	435.83±16.19d	0.52±0.01e	486.3±30.2g
		SB2	117.93±4.99a	1.43±0.06a	603.57±15.01a	0.48±0.01f	826.0±41.1b
	B2	ZH311	71.56±1.91cd	0.97±0.02cd	427.17±9.75d	0.53±0.01de	591.7±7.8de
		CD30	70.74±2.44cd	1.02±0.06c	393.27±15.62e	0.58±0.02a	434.7±15.0h
		XY508	59.12±3.90e	1.01±0.08c	324.47±17.41g	0.54±0.01cd	579.7±37.8ef
		SB2	61.45±3.42e	0.90±0.06de	352.33±12.89f	0.56±0.01ab	408.3±29.6hi
	B3	ZH311	86.06±2.45b	1.20±0.04b	492.47±14.72c	0.56±0.01bc	647.0±22.1c
		CD30	71.43±3.31cd	0.95±0.03cd	427.07±10.55d	0.53±0.01de	532.0±22.3fg
		XY508	68.56±4.99d	0.99±0.02c	420.47±7.70d	0.52±0.01e	632.3±10.8cd
		SB2	83.81±2.78b	1.04±0.06c	539.07±20.14b	0.50±0.01f	907.3±46.5a
14	B1	ZH311	125.31±6.74bcd	1.39±0.09cd	979.60±5.92a	0.44±0.02ef	1 128.7±45.0ef
		CD30	118.82±9.06cde	1.44±0.11bc	780.63±27.45c	0.49±0.01cd	1 060.7±43.8fg
		XY508	106.50±11.23ef	1.28±0.12cd	705.73±23.11de	0.48±0.01d	944.7±54.3h
		SB2	167.68±5.22a	2.08±0.16a	972.03±20.52a	0.50±0.01bc	1 292.7±27.9d
	B2	ZH311	121.87±7.84bcd	1.26±0.11d	943.14±13.57a	0.41±0.01g	1 755.7±84.8b
		CD30	112.53±2.77def	1.57±0.06b	627.27±15.80g	0.57±0.01a	620.7±15.1i
		XY508	92.45±5.30g	1.05±0.08e	648.50±13.23fg	0.45±0.01e	1 000.0±67.8gh
		SB2	112.76±4.25def	1.42±0.04bcd	712.53±52.28de	0.51±0.01b	1 151.0±20.1e
	B3	ZH311	130.34±7.14bc	1.40±0.15bcd	967.86±25.40a	0.43±0.01f	2 075.0±38.2a
		CD30	105.30±5.06fg	1.29±0.05cd	686.17±34.81ef	0.49±0.01cd	959.3±9.5h
		XY508	112.37±9.89def	1.34±0.13cd	748.97±42.35cd	0.48±0.01d	1 420.3±43.5c
		SB2	132.21±10.87b	1.58±0.09b	888.27±23.80b	0.48±0.01d	1 684.7±35.7b

B1、B2 和 B3 分别代表培养液中 N 浓度为 0.05 mmol·L⁻¹(低氮处理)、0.5 mmol·L⁻¹(低氮处理)和 15 mmol·L⁻¹(正常氮处理);表中不同小写字母表示相同处理时间品种间和处理间差异达 5% 显著水平。下同。B1, B2, B3 indicate nitrogen concentrations of 0.05 mmol·L⁻¹ (low nitrogen stress), 0.5 mmol·L⁻¹ (low nitrogen stress), 15 mmol·L⁻¹ (normal nitrogen concentration) in Hoagland solution respectively. Values followed by different small letters of the same treatment time in the table are significantly different at 5% level. The same below.

这说明随着低氮胁迫程度的增大, 耐低氮品种对低氮胁迫的响应增大, 表现为根系伸长变细以增加对氮素的吸收面积。低氮胁迫下玉米根数减少, 与 B3 相比, 在 B1 和 B2 处理下玉米幼苗根数平均降低 21.0% 和 25.3%; 不同玉米品种间差异显著, 耐低氮品种降幅(19.8% 和 19.4%)小于不耐低氮品种的降幅(22.2%和 31.1%)。与 B3 相比, 在 B1 处理下耐低氮品种 ZH311 两次测定时根表面积和根体积均减小, 随着胁迫时间延长, 其降幅减小; CD30 与 ZH311 不同, 第 7 d 时 B1 处理下根表面积减少、根体积均增大, 随着胁迫时间延长, 根表面积显著增加而根体积增幅增大; 不耐低氮品种 SB2 根体积和根表面积均为增大, 但随着胁迫时间延长, 其增幅减小。说明随着低氮胁迫时间的延长, 耐低氮品种对低氮胁迫的适应性增强, 不耐低氮品种的适应性则减弱。

2.2 低氮胁迫对玉米苗期根系伤流量的影响

根系伤流量是表征根系活力的重要指标, 其大

小反映了根系主动吸收能力的强弱。低氮胁迫显著降低了玉米苗期根系伤流量(图 1)。与 B3 正常氮浓度相比, 在 B1、B2 低氮胁迫浓度下, 玉米苗期根系伤流量第 7 d 和 14 d 分别降低 29.5%、20.4%和 33.4%、18.1%, 且不同玉米品种间存在差异。图 1 结果表明, 第 7 d 时, B1、B2 两个低氮胁迫浓度下耐低氮品种 ZH311 伤流量降幅最小, 分别为 7.1%、2.8%, CD30 伤流量降幅居中, 分别为 31.6%、18.4%; 不耐低氮品种中 SB2 伤流量降幅较大, 分别为 35.8%、24.5%, XY508 伤流量降幅最大, 分别为 43.6%、35.7%。低氮胁迫第 14 d 根系伤流量与第 7 d 结果表现一致, 在 B1、B2 两个低氮胁迫浓度下不耐低氮品种伤流量降幅(37.0%和 27.5%)较耐低氮品种降幅(29.8%和 8.7%)大。在正常氮浓度(B3)下不耐低氮品种 SB2 伤流量最大, 但在 B1 和 B2 低氮胁迫浓度下耐低氮品种 ZH311 表现出较高伤流量(图 1A、图 1B), 这表明低氮胁迫下耐低氮品种能保持较强根系活力, 对低氮胁迫的耐性较强。

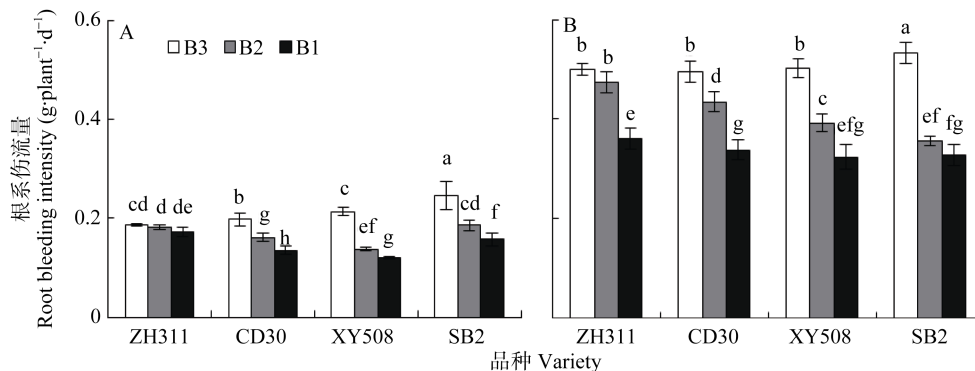


图 1 低氮胁迫下不同玉米品种苗期第 7 d(A)和第 14 d(B)根系伤流量

Fig. 1 Root bleeding intensities after 7 days (A) and 14 days (B) of treatment of maize varieties at seedling stage under low N stress

2.3 低氮胁迫对玉米苗期干物质和根冠比的影响

由表 2 可知, 低氮胁迫下各玉米幼苗地上部生长受到明显抑制, 干物质下降, 根冠比增加。与 B3 相比, 在 B1 和 B2 处理下第 7 d 玉米地上部干重平均降低 38.0%和 30.0%, 根冠比平均增加 75.3%和 26.1%; 第 14 d 地上部干重平均降低 31.0%和 22.0%, 根冠比平均增加 67.3%和 20.3%。在 B1 和 B2 处理下, 第 7 d 耐低氮品种地上部干重分别降低 42.6%和 33.0%, 不耐低氮品种则降低 33.2%和 27.1%, 表现为不耐低氮品种降幅小于耐低氮品种。处理第 14 d 耐低氮品种降幅(29.5%和 17.0%)减小, 不耐低氮品种降幅(32.5%和 27.0%)变化不大, 表现为不耐低氮品种降幅大于耐低氮品种。低氮胁迫下各玉米品种根干重差异显著, 在 B1 处理下, 第

7 d 耐低氮品种根干重下降, 不耐低氮品种根干重增加; 第 14 d 各玉米幼苗根干重均增加, 表现为不耐低氮品种增幅(15.9%)大于耐低氮品种增幅(13.7%)。低氮胁迫大幅度降低了地上部干重而对地下部干重有增加趋势, 使各玉米幼苗根冠比显著提高, 尤其是不耐低氮品种。将 2 次测定结果平均, 与 B3 相比, 在 B1 和 B2 处理下不耐低氮品种根冠比分别提高 81.6%和 25.4%, 耐低氮品种分别提高 61.0%和 21.1%, 表现为不耐低氮品种根冠比增幅大于耐低氮品种。说明玉米苗期地上部生长受低氮胁迫的影响较地下部大, 造成根冠比显著增大, 随着低氮胁迫时间的延长, 耐低氮品种地上部生长受低氮胁迫影响减弱, 根冠比增幅较小, 对低氮胁迫的适应性较强。

表 2 低氮胁迫不同时间不同玉米品种苗期干物质量和根冠比

Table 2 Dry weight and root-shoot ratio of maize varieties at seedling stage under low N stress for different times

处理 Treatment	品种 Variety	根干重		地上部干重		根冠比	
		Root dry weight (g·plant ⁻¹)		Shoot dry weight (g·plant ⁻¹)		Root-shoot ratio	
		7 d	14 d	7 d	14 d	7 d	14 d
B1	ZH311	0.065±0.001ef	0.114±0.005b	0.118±0.003fg	0.239±0.008d	0.551±0.023c	0.478±0.006c
	CD30	0.066±0.001e	0.106±0.006c	0.111±0.006g	0.222±0.004e	0.590±0.022b	0.477±0.019c
	XY508	0.086±0.001b	0.095±0.001ef	0.102±0.005h	0.174±0.008g	0.837±0.032a	0.544±0.017b
	SB2	0.095±0.002a	0.131±0.002a	0.118±0.003fg	0.223±0.008e	0.805±0.035a	0.591±0.033a
B2	ZH311	0.062±0.001fg	0.091±0.002fgh	0.145±0.006d	0.324±0.017b	0.429±0.022e	0.282±0.010g
	CD30	0.064±0.001efg	0.088±0.002ghi	0.124±0.005ef	0.233±0.005de	0.516±0.015cd	0.377±0.015e
	XY508	0.061±0.002g	0.086±0.002hi	0.113±0.004g	0.199±0.007f	0.540±0.001c	0.432±0.022d
	SB2	0.064±0.004efg	0.097±0.002de	0.128±0.006e	0.229±0.003de	0.500±0.032d	0.426±0.013d
B3	ZH311	0.074±0.003c	0.112±0.007b	0.221±0.003a	0.414±0.006a	0.334±0.011g	0.270±0.013g
	CD30	0.071±0.001d	0.085±0.001i	0.181±0.007b	0.267±0.006c	0.389±0.019f	0.317±0.004f
	XY508	0.071±0.001d	0.092±0.001efg	0.165±0.004c	0.271±0.012c	0.429±0.011e	0.339±0.014f
	SB2	0.070±0.001d	0.102±0.002cd	0.165±0.007c	0.314±0.007b	0.425±0.012ef	0.323±0.007f

2.4 低氮胁迫对玉米苗期根系氮代谢相关酶活性的影响

表 3 结果表明, 低氮胁迫下玉米苗期根系硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸脱氢酶(GDH)活性均显著下降, 随着胁迫程度的增大, 活性下降更明显。与 B3 相比, 在 B1 和 B2 处理下各玉米品种 NR、GS、GDH 活性平均降低 49.6% 和 40.2%、22.7% 和 16.9%、45.5% 和 29.7%。

不同耐低氮性玉米品种受低氮胁迫的影响存在较大差异, 耐低氮品种的 NR、GS、GDH 活性降幅小于不耐低氮品种。与 B3 相比, 在 B1 和 B2 处理下 7 d 耐低氮品种 NR、GS、GDH 活性平均降低 35.6% 和

24.6%、20.1% 和 10.8%、33.8% 和 27%、不耐低氮品种则平均降低 47.2% 和 40.0%、39% 和 33.9%、56.1% 和 29.6%。随着低氮胁迫时间的延长, 胁迫 14 d 时, 各玉米品种 NR 活性降幅增大, GS 活性降幅减小, 耐低氮玉米品种 GDH 活性降幅减小, 不耐低氮品种 GDH 活性降幅增大; 并且仍表现为耐低氮品种 NR、GS、GDH 活性降幅(46.9% 和 39.6%、7.3% 和 4.4%、31.3% 和 19.8%) 小于不耐低氮品种降幅(68.8% 和 56.6%、24.5% 和 18.7%、60.7% 和 42.7%)。说明随着幼苗根系的生长, 耐低氮品种对低氮胁迫的适应性增强, 不耐低氮品种的适应性降低。低氮胁迫下耐低氮品种 NR、GDH 活性高于不耐低氮品种; 在 B1 处

表 3 低氮胁迫不同时间不同玉米品种苗期根系氮代谢关键酶活性

Table 3 Activities of N metabolic key enzymes of maize root system at seedling stage under low N stress for different times

处理 Treatment	品种 Variety	硝酸还原酶活性		谷氨酰胺合成酶活性		谷氨酸脱氢酶活性	
		Nitrate reductase activity [$\mu\text{g}(\text{NO}_3^- \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1})$]		Glutamine synthetase activity [$\mu\text{mol} \cdot \text{mg}^{-1}(\text{protein}) \cdot \text{h}^{-1}$]		Glutamic dehydrogenase activity [$\Delta\text{OD} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$]	
		7 d	14 d	7 d	14 d	7 d	14 d
B1	ZH311	14.64±0.20f	13.39±0.10g	33.51±1.32g	48.78±2.60bcd	23.45±0.10d	25.65±0.83f
	CD30	16.84±0.47de	14.97±0.77f	44.03±2.97de	51.09±8.66bc	29.04±2.20c	31.08±1.01de
	XY508	11.78±0.52g	6.30±0.23j	37.09±2.01fg	52.72±1.87bc	17.85±0.98e	20.29±0.93g
	SB2	14.19±1.02f	10.66±0.65h	36.65±0.29fg	40.10±4.17d	22.21±1.43d	19.77±2.78g
B2	ZH311	17.52±0.51cd	15.30±0.59f	39.76±3.05ef	49.46±8.42bc	24.56±0.47d	31.77±1.86de
	CD30	19.34±0.68c	16.99±0.37e	46.65±4.79cd	53.70±3.58b	33.83±1.32b	33.93±1.20cd
	XY508	13.94±0.86f	9.67±0.40i	43.13±1.91de	55.78±5.10b	29.30±1.46c	29.88±1.33e
	SB2	15.50±0.13ef	13.66±0.46g	37.46±0.04fg	44.05±5.89cd	34.94±0.50b	28.45±4.06ef
B3	ZH311	24.43±1.09ab	26.17±0.85c	46.98±4.02cd	51.57±0.95bc	33.61±1.01b	36.09±1.74c
	CD30	24.44±0.60ab	27.21±0.48b	49.73±3.37bc	56.26±2.89b	46.39±2.92a	46.78±1.87b
	XY508	23.12±1.54b	23.64±0.35d	69.34±2.31a	65.83±8.93a	44.84±2.19a	44.35±1.84b
	SB2	25.92±2.56a	29.74±0.44a	53.51±0.97b	56.46±3.48b	46.19±6.75a	60.17±2.42a

理下, 2 次测定中耐低氮品种 NR、GDH 活性平均是不耐低氮品种的 1.40 倍、1.35 倍。这说明低氮胁迫下耐低氮品种对低氮胁迫的耐性较不耐低氮品种强。在 B1 处理下, 不耐低氮品种 XY508 两次测定的 GS 活性都较高, 但与耐低氮品种 ZH311、CD30 间的差异不显著, 且与 B3 相比其降幅较大, 分别为 46.5% 和 19.9%, 说明因品种本身的遗传特性, 低氮胁迫下 XY508 的 GS 活性较高, 但其对低氮胁迫的耐性不如 ZH311 和 CD30 强。

3 讨论

3.1 低氮胁迫对玉米幼苗根系性状的影响

根系性状是影响玉米氮素吸收的重要因素^[23]。研究表明, 低氮胁迫下作物根系的生长优于地上部, 使根冠比显著增加^[3,24]。张定一等^[8]研究表明, 低氮胁迫下小麦(*Triticum aestivum* L.)根重、根长、根数、根系活力均明显降低, 不同基因型间差异明显, 耐低氮品种降幅最低, 对低氮胁迫环境的适应性最强。本研究表明, 低氮胁迫显著降低了玉米地上部干重而对地下部干重有增加趋势, 使根冠比显著增大, 说明低氮胁迫对地上部生长的影响大于对地下部生长的影响。不耐低氮玉米品种的根冠比增幅较耐低氮品种大, 是因为低氮胁迫显著降低了玉米幼苗地上部干重, 而耐低氮品种根干重增幅较不耐低氮品种小, 这与李强等^[16]研究结果一致。低氮胁迫下, 各玉米品种根数均减少, 且耐低氮品种降幅小于不耐低氮品种。在极低氮胁迫浓度(B1)下, 各玉米品种根长增长, 耐低氮品种增幅大于不耐低氮品种; 耐低氮品种 ZH311 根粗减小, 其他玉米品种根粗变化不大。在低氮胁迫浓度(B2)下, 各玉米品种根长均下降, 除 ZH311 外其他各玉米品种根粗则均增大, 不耐低氮品种根长降幅大于耐低氮品种。说明低氮胁迫下耐低氮品种根系比不耐低氮品种能维持较稳定的生长, 对低氮胁迫的耐性较强。随着低氮胁迫程度的增大, 耐低氮品种对低氮胁迫的响应能力增大, 表现为根系伸长变细以增加对氮素的吸收面积。

3.2 低氮胁迫对玉米幼苗根系伤流量的影响

低氮条件下良好的根系形态和生理活性是氮高效利用的重要特征^[9-10]。伤流量的多少可以反映根系生理活性的强弱^[1]。伤流量越大, 根系活力越强, 根系主动吸收能力越强^[25]。宋海星等^[18]研究表明水分充足或水分胁迫较轻时, 伤流量随施氮量增加而增加。本研究表明, 低氮胁迫下各玉米品种苗期根系

生理活动受到抑制, 伤流量均下降, 不同玉米品种间存在差异, 耐低氮品种伤流量降幅较不耐低氮品种小, 即其根系活力下降较不耐低氮品种小, 且在低氮胁迫下耐低氮品种根系伤流量大于不耐低氮品种。表明低氮胁迫下耐低氮玉米品种较不耐低氮品种能维持较强的根系活力, 更能适应低氮胁迫环境。

3.3 低氮胁迫对玉米幼苗根系氮代谢相关酶活性的影响

NR 是氮素代谢过程中的关键酶^[26], 其活性在一定程度上反映了植株的营养状况和硝酸同化水平^[1]。研究表明小麦根系 NR 活性与外源施氮水平呈显著正相关^[27]。GS 与谷氨酸合酶(GOGAT)联合完成氮同化的第一步反应^[1], 其活性的提高有利于植物氮同化和氮素转运^[28]。研究表明, 在一定范围内, 作物 GS 的活性随施氮量的增加而增加, 但高量施氮会使 GS 活性降低^[29-30]。低氮水平下, GS 活性与收获时生物量和氮效率存在显著正相关^[31]。高效表达的 GS 能促进释放的氨的循环, 增强植株对土壤氮素缺乏的耐性^[32]。GDH 主要催化谷氨酸的氧化脱氨基及其逆反应, 在作物遇到环境胁迫时它在氨的再同化过程中起重要作用^[33]。GDH 活性的提高可促进谷氨酸氧化脱氨, 有利于植物应对缺氮逆境^[34]。在一定范围内, 增加氮素供应水平能提高 GDH 的活性, 但过高的氮素水平则会降低 GDH 活性^[33]。本研究表明, 低氮胁迫下玉米根系 NR、GDH、GS 活性均显著下降, 但耐低氮品种的 NR、GDH 活性均高于不耐低氮品种, 说明低氮胁迫下耐低氮品种植株体内氮素代谢较旺盛, 根系吸收利用氮素的能力较强。低氮胁迫下植株的 NR 活性低于供氮正常的植株, 随氮素营养水平的提高 NR 活性增强, 这与前人^[27,35]的研究结果一致。低氮胁迫下玉米根系 NR、GS、GDH 的活性均降低, 耐低氮品种的降幅小于不耐低氮品种; 随着氮胁迫时间的延长, NR 活性降幅增大, 但仍表现为耐低氮品种的降幅小于不耐低氮品种, 同时耐低氮品种 GS、GDH 降幅减小, 而不耐低氮品种仍保持较高降幅。这说明耐低氮品种对低氮胁迫的耐性较不耐低氮品种强, 在低氮胁迫下能保持较强的生理活性, 随着低氮胁迫时间的延长, 耐低氮品种对低氮胁迫的适应性增强, 不耐低氮品种则降低。

4 结论

低氮胁迫降低了玉米幼苗根系伤流量及 NR、GS、GDH 活性, 耐低氮品种的降幅小于不耐低氮品种, 且低氮胁迫下耐低氮品种的伤流量和 NR、GDH

活性均较不耐低氮品种高。低氮胁迫对玉米苗期地上部生长的影响大于对地下部生长的影响,使地上部干重显著降低,根冠比显著增大,不耐低氮品种根冠比增幅大于耐低氮品种。低氮胁迫下各玉米品种根数减少,耐低氮品种降幅小于不耐低氮品种,随着低氮胁迫程度的增大,耐低氮品种根长增长,根粗减小,对低氮胁迫的响应能力增大,表现为根系伸长变细以增加对氮的吸收面积。与不耐低氮品种相比,低氮胁迫下耐低氮品种根系形态较好,根系生理活性和对低氮胁迫的耐性较强,能维持较稳定的生长;随着低氮胁迫时间的延长,耐低氮品种对低氮胁迫的适应性增强,不耐低氮品种则降低。

参考文献

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2012: 87-91
Li H S, Modern Plant Physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2012: 87-91
- [2] 春亮, 陈范骏, 张福锁, 等. 不同氮效率玉米杂交种的根系生长、氮素吸收与产量形成[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5): 615-619
Chun L, Chen F J, Zhang F S, et al. Root growth, nitrogen uptake and yield formation of hybrid maize with different N efficiency[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2005, 11(5): 615-619
- [3] 姜琳琳, 韩立思, 韩晓日, 等. 氮素对玉米幼苗生长、根系形态及氮素吸收利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 247-253
Jiang L L, Han L S, Han X R, et al. Effects of nitrogen on growth, root morphological traits, nitrogen uptake and utilization efficiency of maize seedlings[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2011, 17(1): 247-253
- [4] Harvey P H. Hereditary variation in plant nutrition[J]. Genetics, 1939, 24(4): 437-461
- [5] 王艳, 米国华, 陈范俊, 等. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性[J]. 生态学报, 2003, 23(2): 297-302
Wang Y, Mi G H, Chen F J, et al. Genotypic differences in nitrogen uptake by maize inbred lines and its relation to root morphology[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(2): 297-302
- [6] Nielsen R L. N loss mechanisms and nitrogen use efficiency[C]//Purdue Nitrogen Management Workshops. Purdue: Purdue University, 2006: 1-5
- [7] 张维理, 田哲旭, 张宁, 等. 我国北方农用氮肥造成地下水硝酸盐污染的调查[J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(2): 80-87
Zhang W L, Tian Z X, Zhang N, et al. Investigation of nitrate pollution in groundwater due to nitrogen fertilization in agriculture in North China[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Sciences, 1995, 1(2): 80-87
- [8] 张定一, 张永清, 杨武德, 等. 不同基因型小麦对低氮胁迫的生物学响应[J]. 作物学报, 2006, 32(9): 1349-1354
Zhang D Y, Zhang Y Q, Yang W D, et al. Biological response of roots in different spring wheat genotypes to low nitrogen stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(9): 1349-1354
- [9] 戡林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征[J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4770-4781
Ji L, Li T X, Zhang X Z, et al. Root morphological and activity characteristics of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(23): 4770-4781
- [10] 樊剑波, 沈其荣, 谭炯壮, 等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J]. 生态学报, 2009, 29(6): 3052-3058
Fan J B, Shen Q R, Tan J Z, et al. Difference of root physiological and ecological indices in rice cultivars with different N use efficiency[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 3052-3058
- [11] 齐红志, 刘天学, 杜成凤, 等. 玉米苗期对氮、磷、钾亏缺的响应及基因型差异[J]. 河南农业大学学报, 2011, 45(2): 142-148
Qi H Z, Liu T X, Du C F, et al. Responses of maize to nitrogen, phosphorus and potassium deficiency at seedling stage and differences among cultivars[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2011, 45(2): 142-148
- [12] 武永军, 沈玉芳, 颜秦峰, 等. 缺氮复氮处理对玉米根系生长、根系活力、硝态氮及氨基酸含量的影响[J]. 西北农业学报, 2012, 21(12): 61-64
Wu Y J, Shen Y F, Yan Q F, et al. Effect of N deficiency and N recovery treatment on root growth, root activity, content of NO₃-N and amino acids[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2012, 21(12): 61-64
- [13] 姚启伦, 胡芳, 许江. 低氮胁迫下玉米地方品种形态特征和光合特性的变化[J]. 河南农业科学, 2011, 40(5): 37-41
Yao Q L, Hu F, Xu J. The effects of low-N stress on plant morphology and photosynthesis of maize landraces at seedling stage[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2011, 40(5): 37-41
- [14] 卫晓轶, 李国清, 王艳朋, 等. 不同基因型玉米某些氮代谢生理指标的差异研究[J]. 河南农业大学学报, 2007, 41(3): 264-268
Wei X Y, Li G Q, Wang Y P, et al. Study on difference of some physiological indexes of nitrogen metabolism in maize of different genotypes[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2007, 41(3): 264-268
- [15] 孙世友, 张国印, 王丽英, 等. 氮胁迫下不同效率玉米基因型的生理特性[J]. 河北农业科学, 2006, 10(1): 26-28
Sun S Y, Zhang G Y, Wang L Y, et al. A study on physiological traits of maize genotypes with different response to nitrogen stress[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2006, 10(1): 26-28
- [16] 李强, 罗延宏, 龙文靖, 等. 低氮胁迫对不同耐低氮性玉米品种苗期生长和生理特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(4): 204-212
Li Q, Luo Y H, Long W J, et al. Effect of low nitrogen stress on different low nitrogen tolerance maize cultivars seedling stage growth and physiological characteristics[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(4): 204-212

- [17] 刘宗华, 卫晓轶, 汤继华, 等. 低氮胁迫对不同基因型玉米根部性状的影响[J]. 玉米科学, 2008, 16(5): 50–53
Liu Z H, Wei X Y, Tang J H, et al. Effects of low nitrogen stress on the root traits of different genotypes in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(5): 50–53
- [18] 宋海星, 李生秀. 水、氮供应对玉米伤流及其养分含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(6): 574–578
Song H X, Li S X. Effects of water and N supply on maize bleeding sap and its nutrient contents[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10(6): 574–578
- [19] 罗延宏. 玉米苗期耐低氮品种的筛选及其生理机制的初步研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2012
Luo Y H. The primary research about the screening of low nitrogen tolerant maize variety and its physiological mechanism[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2012
- [20] 熊庆娥. 植物生理学实验报告[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003: 38–49
Xiong Q E. Plant Physiology Experiment Report[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 2003: 38–49
- [21] 张以顺, 黄霞, 陈云凤. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 85–86
Zhang Y S, Huang X, Chen Y F. Plant Physiology Experiment Tutorial[M]. Beijing: Higher Education Press, 2009: 85–86
- [22] Cren M, Hirel B. Glutamine synthetase in higher plants regulation of gene and protein expression from the organ to the cell[J]. Plant and Cell Physiology, 1999, 40(12): 1187–1193
- [23] Brinkman M A, Rho Y D. Response of three oat cultivars to N fertilizer[J]. Crop Science, 1984, 24(5): 973–977
- [24] 孙虎威, 王文亮, 刘尚俊, 等. 低氮胁迫下水稻根系的发生及生长素的响应[J]. 土壤学报, 2014, 51(5): 1096–1102
Sun H W, Wang W L, Liu S J, et al. Formation of rice root regulated by nitrogen deficiency[J]. Acta Pedologica Sinica, 2014, 51(5): 1096–1102
- [25] 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[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 641–645
Sun Q Q, Hu C H, Dong S T, et al. 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
- [26] Guerrero M G, Vega J M, Losada M. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1981, 32: 169–204
- [27] 曹翠玲, 李生秀. 供氮水平对小麦生殖生长期叶片光合速率、NR 活性和核酸含量及产量的影响[J]. 植物学通报, 2003, 20(3): 319–324
Cao C L, Li S X. Effect of nitrogen level on the photosynthetic rate, NR activity and the content of nucleic acid of wheat leaf in the stage of reproduction[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2003, 20(3): 319–324
- [28] Becker T W, Carrayol E, Hirel B. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase isoforms in maize leaves: Localization, relative proportion and their role in ammonium assimilation or nitrogen transport[J]. Planta, 2000, 211(6): 800–806
- [29] 陈胜勇, 李彩凤, 马凤鸣, 等. 甜菜谷氨酰胺合成酶基因在不同氮素条件下的表达分析[J]. 作物杂志, 2008(4): 64–67
Chen S Y, Li C F, Ma F M, et al. Expression analysis of glutamine synthetase gene under different nitrogen conditions in sugar beet (*Beta vulgaris* L.)[J]. Crops, 2008(4): 64–67
- [30] 陈晓飞, 宁书菊, 魏道智, 等. 氮素营养水平对水稻幼苗氮代谢的影响[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(3): 571–575
Chen X F, Ning S J, Wei D Z, et al. Effect of nitrogen level on nitrogen metabolism in rice seedling[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2008, 16(3): 571–575
- [31] 曾建敏, 崔克辉, 黄见良, 等. 水稻生理生化特性对氮肥的反应及与氮利用效率的关系[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1168–1176
Zeng J M, Cui K H, Huang J L, et al. Responses of physio-biochemical properties to N-fertilizer application and its relationship with nitrogen use efficiency in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(7): 1168–1176
- [32] Hirel B, Bertin P, Quilleré 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
- [33] 张智猛, 万书波, 戴良香, 等. 施氮水平对不同花生品种氮代谢及相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(2): 280–290
Zhang Z M, Wan S B, Dai L X, et al. Effects of nitrogen application rates on nitrogen metabolism and related enzyme activities of two different peanut cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(2): 280–290
- [34] 罗凤, 卢永恩, 杨猛, 等. 氮胁迫对水稻营养生长期氮代谢及相关基因表达量的影响[J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(1): 16–22
Luo F, Lu Y E, Yang M, et al. Effects of nitrogen deficiency on nitrogen metabolism and expression of genes related during vegetative growth stage of rice[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2012, 31(1): 16–22
- [35] 王月福, 姜东, 于振文, 等. 氮素水平对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响及其生理基础[J]. 中国农业科学, 2003, 36(5): 513–520
Wang Y F, Jiang D, Yu Z W, et al. Effects of nitrogen rates on grain yield and protein content of wheat and its physiological basis[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(5): 513–520