

低氮胁迫下玉米幼苗氮素和蔗糖分配特性

赵泽群^{1,2}, 师赵康^{1,2†}, 王雯^{1,2}, 张远航^{1,2}, 徐世英^{1,2}, 王宁^{1,2},
王伟杰^{1,2}, 程皓^{1,2}, 冯万军^{1,2*}

(1 山西农业大学农学院, 山西太谷 030801; 2 山西农业大学农业生物工程研究所, 山西太谷 030801)

摘要:【目的】明确玉米自交系幼苗氮素吸收、转运与利用特性, 探究低氮胁迫下其不同表型和生理性状的变化规律。【方法】以玉米自交系 XY4 和 PH4CV 为供试材料, 进行了水培试验。设置正常氮 (N 2 mmol/L, NN) 和低氮 (N 0.04 mmol/L, LN) 两个氮水平, 从培养 3 h 起, 每 3 天测定一次幼苗生物量、光合特性、根系性状及氮素和蔗糖含量, 直至第 12 天。【结果】玉米幼苗根系对低氮胁迫的反应早于地上部, 与 NN 处理相比, LN 处理 PH4CV 和 XY4 的根干重分别在培养第 3 和第 6 天时增加了 65.15% 和 84.63%, 而从培养第 9 天开始, LN 处理下两自交系幼苗地上部干重显著低于 NN 处理, 由此导致根冠比增加; 与 NN 处理相比, LN 处理下除了胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 和水分利用效率 (WUE) 外, 两自交系幼苗叶片的 SPAD 值、净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr) 和气孔导度 (G_s) 等光合特性均显著降低, 且 XY4 下降幅度均大于 PH4CV; LN 处理下两自交系幼苗根干重的变异来源并不一致, XY4 根干重的增加与总根长、根表面积、根体积、侧根数和初生根长增加有关, 而 PH4CV 主要与侧根数目增加有关; 与 NN 处理相比, LN 处理两自交系幼苗地上部的氮素积累量和蔗糖含量显著降低, 且 XY4 老叶的氮素含量下降速率明显快于 PH4CV, 而根系的氮素积累量、单株氮素生理利用效率和根中蔗糖含量均显著增加, 且 XY4 增加的幅度均大于 PH4CV。【结论】低氮胁迫促使玉米幼苗分配给地上部的氮素和蔗糖相对较少, 因此限制地上部生物量积累及叶片光合能力的发挥, 而分配给根系的氮素和蔗糖相对较多, 从而促进根系形态建成, 以利于吸收更多的氮素。

关键词: 玉米; 低氮胁迫; 生物量; 光合特性; 根系形态; 蔗糖分配

Allocation of nitrogen and sucrose in maize seedling under low nitrogen stress

ZHAO Ze-qun^{1,2}, SHI Zhao-kang^{1,2†}, WANG Wen^{1,2}, ZHANG Yuan-hang^{1,2}, XU Shi-ying^{1,2}, WANG Ning^{1,2},
WANG Wei-jie^{1,2}, CHENG Hao^{1,2}, FENG Wan-jun^{1,2*}

(1 College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China; 2 Institute of Agricultural Bioengineer, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: 【Objectives】The study aimed to explore the characteristics of nitrogen (N) uptake, transport and utilization in seedlings of maize inbred lines, in order to reveal the changing patterns of phenotypic and physiological characteristics under low nitrogen stress. 【Methods】A hydroponic experiment was conducted using two maize inbred lines XY4 and PH4CV as experimental materials. Nutrient solution of normal N (2 mmol/L, NN) and low nitrogen stress (0.04 mmol/L, LN) was prepared. Since 3 h of culturing, the biomass, photosynthetic characteristics, root traits, nitrogen and sucrose contents of maize seedlings were measured, the measurement was done in 3 days interval and the last one was at the 12th day. 【Results】Root responses to low nitrogen stress were earlier than those of shoot. The root dry weights of PH4CV and XY4 treated with LN for 3 and 6 days increased significantly compared with NN treatment, increased by 65.15% and 84.63%, respectively.

收稿日期: 2019-06-05 接受日期: 2019-10-14

基金项目: 国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201503121-07); 山西省重点研发计划重点项目 (201703D211001-02); 山西省自然科学基金 (201701D221186); 山西省科技创新基金 (2014020)。

联系方式: 赵泽群 E-mail: zhaozequnsd@163.com; †师赵康为共同第一作者 E-mail: shishizhaokang@163.com

* 通信作者 冯万军 E-mail: fengwj123-123@163.com

However, after 9 days treatment in low nitrogen level, the shoot dry weights of XY4 and PH4CV decreased significantly compared with NN treatment, resulting in the root to shoot ratio increasing. In LN treatment, except for intercellular CO₂ concentration (C_i) and water use efficiency (WUE), the SPAD values, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (Tr) and transpiration rate (G_s) in seedling leaves of both inbred lines were lower than those of NN treatment, and XY4 decreased more than PH4CV. Under LN treatment, the sources of variation of root dry weight in two inbred lines were different, the increase of XY4 in root dry weight was related to the increase of total root length, root surface area, root volume, lateral root number and primary root length, while that of PH4CV was mainly related to the increase of lateral root number. Compared with NN treatment, the nitrogen and sucrose contents in seedling shoots of two inbred lines decreased significantly, and nitrogen contents in the old leaves of XY4 decreased faster than that of PH4CV, while nitrogen contents in roots, physiological nitrogen use efficiency of individual plants and sucrose contents in roots increased significantly under LN treatment, and XY4 increased more than those of PH4CV. **【 Conclusions 】** Low nitrogen stress promotes maize seedlings to assign less nitrogen and sucrose to the shoot, results in limiting the accumulation of shoot biomass and the photosynthetic capacity of leaves, while more nitrogen and sucrose are allocated to the roots, thus promoting the formation of root morphology and facilitating their absorption of more nitrogen.

Key words: maize; low nitrogen stress; biomass; photosynthetic characteristics; root morphology; sucrose allocation

氮素 (N) 是植物生长必需的大量营养元素之一, 是限制作物生长发育及产量形成的关键因子^[1-2]。近几十年来, 氮肥大量施用促进了全球作物产量提高。然而相对于发达国家, 发展中国家的作物氮素利用效率 (NUE) 却呈逐渐降低的趋势, 特别是我国作物的整体 NUE 不足 30%^[3]。氮肥过量施加不仅增加了生产成本, 还引申出水源污染、土壤酸化、大气层破坏等一系列环境问题, 也限制作物产量的稳定增长^[4-6]。因此, 提高作物的氮素利用效率已成为解决全球粮食安全、环境退化和气候恶化三重挑战的焦点研究课题^[3]。

氮素是植物根系、叶片、茎秆、花、籽粒等器官生长发育的重要调控因子^[7], 所以氮素资源充足与否会对植物各组织或器官的生长发育、物质代谢及植株形态产生影响^[8]。氮素是叶绿素及光合反应有关酶的重要成分, 当氮素匮乏时, 植物的叶片伸展速率迅速降低, 叶面积减小, 叶绿素合成受阻, 进而影响其光合速率和光合产物的形成^[9], 叶片衰老发生, 叶片表现出黄化现象^[10]。随着氮肥用量的增加, 叶面积指数和生物量呈递增的变化规律^[11-12]。氮素在植物根系生长、发育及形态建成, 特别是侧根发育过程中扮演重要角色, 而植物可以通过改变根冠比和根系构型来维持植物体内氮平衡^[13]。不过, 氮素对于根系具有双重作用, 在一定氮素浓度范围内, 根系的生物量、总根长、根表面积等性状随氮素水平的提高而增加, 从而增强了根系对氮素的吸收能力^[14];

而氮肥施用量过高则抑制根系生长^[15]。由此可见, 氮素供给不合理, 植物体内氮素吸收、同化以及转运等生理平衡会被打破, 从而影响植物的生长发育及产量的形成。

在组织器官、细胞和源库之间代谢产物的合理转运和分配既保证了各调控途径的协调, 也促进整个植株在感知外界环境信号上各部分间的正常交流^[16]。植物会将碳、氮同化产物从合成部位向需要的组织或器官合理分配, 所以碳、氮同化过程是否协调对生物量产生及氨基酸和碳骨架合成至关重要^[17]。现已明确, 硝态氮 (NO₃⁻) 是土壤中氮素资源的主要形式, 且可以被多数谷物类作物吸收^[18-19]。从发生过程来看, 首先是根系将硝态氮从土壤吸收至体内将其同化为铵, 再经过木质部导管转运至地上部^[20]。此外, 源器官通过光合作用产生的碳水化产物会转运至根系、籽粒等库器官以维持其生长发育^[21-22]。蔗糖是源库间长距离运输的主要同化产物^[23]。在生殖生长阶段, 氮素缺乏会造成植物源器官中向籽粒转运的蔗糖量大幅度减少^[24], 而在营养生长阶段, 低氮胁迫早期地上部向根系转运的蔗糖量多于正常氮素水平, 因此限制地上部生长, 促进根系生长, 从而导致根冠比增大^[25]。

玉米是主要农作物之一, 也是用于生物学研究的重要模式植物^[26]。玉米幼苗期对环境非常敏感, 是研究其对逆境响应机制的理想时期^[27]。目前, 有关缺氮下玉米如何随着时间和环境条件改变而动态响

应, 以及其光合作用产物在不同组织或器官间的交换是如何动态调节的尚未见报道。基于此, 本研究通过分析低氮和正常氮素水平下玉米幼苗地上部、根系、光合特性以及地上部和根系中的氮素和蔗糖含量等性状的动态变化, 探究地上部和根系间氮素和蔗糖分配与幼苗长势和光合能力的关系, 以期为氮高效玉米新品种选育积累有价值的信息。

1 材料和方法

1.1 供试材料

本研究选用玉米自交系 PH4CV 和 XY4 为试验材料, 其中 PH4CV 为近年农业生产中主推玉米品种先玉 335 的父本, 而 XY4 由先玉 335 经过 10 代自交选育而成, 两个自交系的种子于 2017 年在山西农业大学农作站经过严格的人工套袋授粉繁育。

1.2 培养方法

种子经 10% 的 H_2O_2 消毒 30 min, 蒸馏水清洗后浸种 12 h, 后转移至垫有双层滤纸的培养皿中, 于 25℃ 培养箱中催芽。待种子露白后播于装有石英砂的发芽盒中, 室温下暗处培养至第一片盾叶完全展开时, 在两自交系中, 挑选长势一致的幼苗各 48 株, 随机分为 3 组, 去掉胚乳后随机移栽到育苗箱 (含 44 L 营养液, 可同时种植 120 株幼苗) 面板的 3 个区域。置于人工气候室培养, 昼夜时间及温度分别设定为 16 h/8 h 和 26℃/18℃, 光照强度为 14000 Lx, 期间用电动气泵连续通气。设置 2 mmol/L (正常, NN) 和 0.04 mmol/L (低氮, LN) 两个氮素水平, 营养液的 pH 为 6.0 ± 0.1 , 每天调节 1 次, 3 天换一次营养液, 同时随机更换水培箱的位置。营养液组成 (mmol/L)^[28]: K_2SO_4 0.75、KCl 0.1、 KH_2PO_4 0.25、 $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.65、EDTA-Fe 0.1、 H_3BO_3 1.0×10^{-2} 、 $MnSO_4 \cdot H_2O$ 1.0×10^{-3} 、 $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 1.0×10^{-3} 、 $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 1.0×10^{-4} 、 $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ 5.0×10^{-6} , 氮以 $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 供给, 并同时以 1.8 mmol/L $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 补充不足的 Ca^{2+} 。在后期性状测定时, 两个氮素处理下种植于 3 个区域的两自交系中随机选取 2 株, 共 6 株用于性状测定。

1.3 SPAD 值及光合参数测定

光照 3 h 后, 采用 SPAD-502 仪和 Li-6400 便携式光合作用测定仪 (LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska, USA) 分别测定完全展开叶 SPAD 值和净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO_2 浓度 (Ci) 等 4 个光合参数, 水分利用率 (WUE) 依照公式

$WUE = Pn/Tr$ 计算, 光合作用测定仪测定条件为红蓝光源, 光强 (PFD) 为 1200~1500 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$, 叶室温度为 $(28 \pm 5)^\circ C$, CO_2 流速在 350~400 $\mu mol/s$ 。每 3 天测定 1 次, 直至培养至 12 天。

1.4 表型性状测定

选定的幼苗分离地上部和根系, 将每个根系材料用水清洗, 放入装有双蒸水的有机玻璃盘 (30 cm × 20 cm) 中, 逐一分开侧根, 防止重叠, 然后进行扫描。利用 WinRHIZO (WinRHIZO, Regents Instruments Inc., 2001, Quebec, Canada) 软件分析根系性状, 包括总根长、根尖数、根表面积、根直径和根体积, 初生根长手工测量。测定完成的根系和地上部放置于烘箱中 120℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘至恒重, 最后测定干重。每 3 天测定 1 次, 直至培养至 12 天, 共测定 4 次。

低氮效应 (LN effect) 值 = (LN 下性状值 - NN 下性状值) / NN 下性状值 × 100%^[29]。

1.5 全氮含量测定

采用 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮—靛酚蓝比色法, 测定各玉米自交系幼苗地上部、根系及第 1 叶和第 2 叶的氮素含量^[30]。氮素生理利用效率 (g/g) = 单株生物量 / 单株氮素积累量^[31]。

1.6 蔗糖含量测定

烘干地上部和根系材料研磨后, 称取 50 mg 放入 10 mL 刻度离心管内, 加 4 mL 80% 乙醇, 于 80℃ 水浴中搅拌 40 min、离心、收集上清液, 其残渣加 2 mL 80% 乙醇重提 2 次, 合并上清液, 在上清液中加入 10 mg 活性炭, 80℃ 脱色 30 min, 过滤后加 80% 乙醇定容至 10 mL, 吸取提取液 1 mL, 用分光光度计测定波长为 480 nm 时的 OD 值, 并根据已绘制的蔗糖标准曲线计算提取液中的蔗糖含量, 进而计算出样品中蔗糖含量。

1.7 数据整理与统计分析

数据用 Excel 2003 进行整理, 用 SPSS16.0 软件对整理好的数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 低氮胁迫对玉米幼苗生物量积累的影响

从培养第 3 天开始, 两个氮水平下 XY4 的单株和地上部生物量的累积速率明显快于对应处理的 PH4CV, 而 XY4 根系生物量的累积速率仅在 LN 下快于 PH4CV。在地上部生物量上, 两个自交系对低

氮胁迫的反应比较接近, 在 LN 处理下培养 9 天和 12 天时, XY4 和 PH4CV 幼苗地上部干重相较于 NN 处理均显著降低, 分别降低了 24.52%、42.25% 和 31.61%、47.61% (表 1), 说明随着时间推移, 较低的氮素供给量限制地上部的生长。在根干重上, PH4CV 对低氮胁迫的反应要早于 XY4, 在低氮胁迫早期 (3 天), 其根干重相较于 NN 处理即增加了 65.15%, 在第 6 和第 9 天时则与 NN 处理未呈现出显著差异, 直到培养第 12 天时与 NN 处理相比增加了 34.14%, 这是因为在 NN 处理下 PH4CV 在第 9 至 12 天期间, 根系基本停止生长, 而在 LN 处理

下 PH4CV 的根系生长速率并未减缓所致; XY4 在 LN 处理培养第 6、9 和 12 天时, 其根干重与 NN 处理相比分别增加了 84.63%、117.66% 和 98.68%。此外, 由于在 NN 处理下培养早期, 地上部干重占整株的比重较小, 而培养后期比重较大, 因此 PH4CV 的单株干重仅在 LN 处理培养第 3 天时相对于 NN 处理显著增加, 在培养至第 9 和 12 天时则显著降低, 而 XY4 的单株干重仅在 LN 水平培养第 12 天时相对于 NN 水平显著降低。由此说明, 低氮胁迫可以促进玉米幼苗期根系生长, 而抑制地上部生物量的积累。在 LN 处理下, XY4 的根冠比始终

表 1 两个氮素水平下玉米幼苗生物量
Table 1 Biomass of maize seedlings under two levels of nitrogen

部位 Part	自交系 Inbred line	处理 Treatment	水培天数 Days in hydroponics (d)			
			3	6	9	12
地上部 Shoot (mg/plant, DW)	XY4	NN	30.60 ± 3.81 Aa	90.47 ± 11.42 Aa	184.63 ± 10.32 Aa	283.83 ± 6.82 Aa
		LN	29.57 ± 3.43 Aa	91.20 ± 5.66 Aa	139.37 ± 3.46 Ba	163.90 ± 16.77 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	-3.38	0.81	-24.52	-42.25
	PH4CV	NN	28.43 ± 0.65 Aa	75.60 ± 5.92 Aa	157.97 ± 10.44 Ab	220.53 ± 17.25 Ab
		LN	39.13 ± 6.26 Aa	83.43 ± 20.27 Aa	108.03 ± 8.97 Bb	115.53 ± 11.36 Bb
		低氮效应 LN effect (%)	37.63	10.36	-31.61	-47.61
根系 Root (mg/plant, DW)	XY4	NN	13.73 ± 1.75 Aa	18.43 ± 0.54 Ba	22.47 ± 2.58 Ba	30.30 ± 2.44 Ba
		LN	11.63 ± 1.26 Aa	34.03 ± 1.42 Aa	48.90 ± 3.39 Aa	60.20 ± 0.97 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	-15.29	84.63	117.66	98.68
	PH4CV	NN	11.00 ± 0.94 Ba	22.90 ± 4.15 Aa	30.30 ± 1.65 Ab	31.53 ± 1.22 Ba
		LN	18.17 ± 0.26 Ab	22.57 ± 1.74 Ab	31.17 ± 1.47 Ab	42.30 ± 3.33 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	65.15	-1.46	2.86	34.14
整株 Whole plant (mg/plant, DW)	XY4	NN	44.33 ± 5.09 Aa	108.90 ± 11.20 Aa	207.10 ± 12.82 Aa	314.13 ± 8.31 Aa
		LN	41.20 ± 4.13 Aa	125.23 ± 6.66 Aa	188.27 ± 2.70 Aa	224.10 ± 17.51 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	-7.07	15.00	-9.09	-28.66
	PH4CV	NN	39.43 ± 1.51 Ba	98.50 ± 9.20 Aa	188.27 ± 11.96 Aa	252.07 ± 18.85 Ab
		LN	57.30 ± 6.36 Ab	106.00 ± 19.70 Aa	139.20 ± 7.73 Bb	157.83 ± 9.45 Bb
		低氮效应 LN effect (%)	45.31	7.61	-26.06	-37.38
根冠比 Root to shoot ratio	XY4	NN	0.45 ± 0.04 Aa	0.21 ± 0.03 Bb	0.12 ± 0.02 Ba	0.11 ± 0.01 Ba
		LN	0.40 ± 0.04 Aa	0.37 ± 0.02 Aa	0.35 ± 0.03 Aa	0.37 ± 0.03 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	-12.19	81.10	189.37	246.30
	PH4CV	NN	0.39 ± 0.02 Aa	0.30 ± 0.04 Aa	0.19 ± 0.02 Ba	0.14 ± 0.03 Ba
		LN	0.47 ± 0.03 Aa	0.28 ± 0.07 Ab	0.29 ± 0.04 Ab	0.37 ± 0.03 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	22.25	-6.98	51.38	159.65

注 (Note): 同列数据后不同大、小写字母分别表示两个氮素水平间和两个玉米自交系间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different capital and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels and two maize inbred lines, respectively ($P < 0.05$).

维持在 0.4 左右, 而 PH4CV 的根冠比从 0.47 降至 0.30 左右, 而后又升至 0.4 左右, 这说明在低氮胁迫下, XY4 相对于 PH4CV 可能在地上部和根间具有更加合理的氮素分配机制。但在 NN 处理下, XY4 和 PH4CV 的根冠比均呈逐渐降低的变化规律, 由此造成 XY4 的根冠比在 LN 处理下培养 6 天后开始相较于 NN 处理下显著增加, 且随着时间推移, 低氮效应值逐渐增大, 而 PH4CV 的根冠比是在 NN 和 LN 条件下培养 9 天后才开始表现出相似的变化规律。

2.2 低氮胁迫对玉米幼苗光合能力的影响

相对于 NN 处理, LN 处理对 PH4CV 的生长发育进程影响较大, 而对 XY4 的影响相对较小 (图 1)。在 LN 处理下培养第 12 天时, PH4CV 的第 3 叶尚未完全展开, 而在 NN 处理下, 其第 3 叶在培养到第 9 天时基本完全展开; LN 处理下自培养第 9 天开始, 两自交系的第 1 叶均已严重衰老, 到第 12 天时, 两自交系的第 1 叶已基本枯萎, 此时 XY4 的第 2 叶也表现出严重衰老状态。为了使光合特性测定的结果具有可比性, 进一步测定了两自交系在 NN 和 LN 处理下培养 3~12 天期间 4 个时间节点第 1 叶片和培养 6~12 天期间 3 个时间节点第 2 叶片的 SPAD 值, 以及 6 和 9 天第 2 叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率等光合参数。

SPAD 值测定结果显示, 在 NN 处理下, 随着时间推移, 两自交系第 1 叶和第 2 叶的 SPAD 值均呈逐渐增大的变化规律。其中, 第 1 叶的 SPAD 值增加幅度较大, 两自交系均从 30 左右 (3 天) 提高至

50 左右 (12 天), 提高了 67%, 而第 2 叶的 SPAD 值增加幅度相对较小, 从 40 左右 (6 天) 增至 48 左右 (12 天), 仅增加了 20%; 在 LN 处理下, 两自交系第 1 叶和第 2 叶在测定各时间点的 SPAD 值相较于 NN 处理培养均显著降低 (XY4 培养 3 天时除外), 且随着时间推移均呈逐渐降低的变化规律, 从而导致其低氮效应值逐渐变小。不过对比两自交系来看, XY4 在低氮胁迫下两叶片的 SPAD 值下降幅度均大于 PH4CV (表 2)。

光合作用参数的测定结果 (表 3) 显示, 在 NN 处理下培养第 9 天与第 6 天相比, XY4 和 PH4CV 第 2 叶的所有光合参数值均有所增加; 在 LN 处理下培养第 9 天与第 6 天相比, 除胞间 CO₂ 浓度外, XY4 第 2 叶其余光合参数的低氮效应值均大幅度降低, 而 PH4CV 除胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的低氮效应值有所增加外, 其余 3 个光合参数的低氮效应值均不同程度减小。在 LN 处理相同培养时间条件下比较, 除 XY4 的第 6 天水分利用效率外, 其余光合参数值均小于 PH4CV。据此推测, 氮素匮乏时, XY4 第 1 和第 2 叶的衰老速率更快, XY4 第 1 和第 2 叶可能将更多的氮素资源转运至新生叶片组织, 其具有更加高效的氮素再利用效率。

2.3 低氮胁迫对玉米幼苗根系性状的影响

为解释两种氮素水平下玉米幼苗期根系生物量差异的原因, 进一步对总根长、初生根长、侧根数、根表面积、根体积、根平均直径等根系性状进行了分析 (表 4)。结果显示, 与 NN 处理相比, LN 处理 XY4 的总根长、初生根长、侧根数、根表面积和根体积在培养 6 天后开始均显著提高, 且随

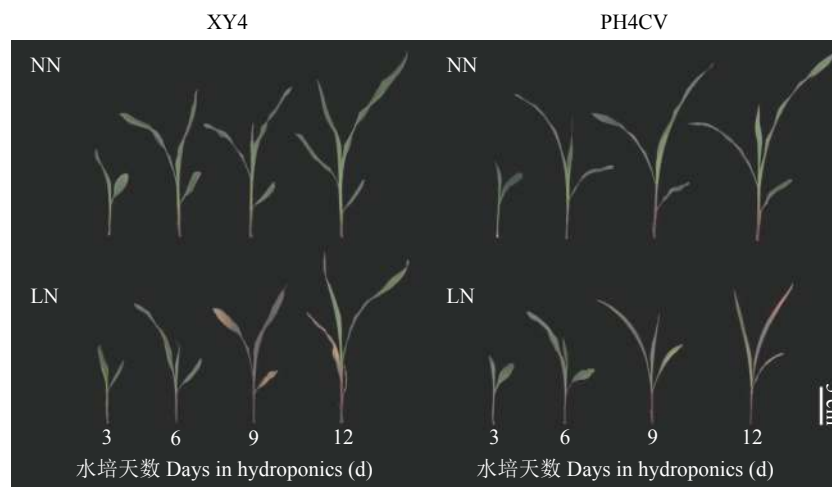


图 1 两个氮素水平下玉米幼苗地上部形态

Fig. 1 Shoot morphology of two maize inbred lines under two levels of nitrogen

表 2 两个氮素水平下玉米幼苗第 1 和第 2 个叶片 SPAD 值

Table 2 SPAD values in the first and second leaves of maize seedlings under two levels of nitrogen

叶位 Leaf position	自交系 Inbred line	处理 Treatment	水培天数 Days in hydroponics (d)			
			3	6	9	12
第 1 片叶 1st leaf	XY4	NN	32.70 ± 1.82 Aa	38.20 ± 3.26 Aa	47.50 ± 2.10 Aa	51.03 ± 0.96 Aa
		LN	32.77 ± 3.26 Aa	24.47 ± 0.86 Ba	16.20 ± 0.92 Ba	2.80 ± 0.34 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	0.20	-35.95	-65.89	-94.58
	PH4CV	NN	30.10 ± 1.39 Aa	43.50 ± 1.53 Aa	52.00 ± 4.49 Aa	54.00 ± 1.41 Aa
		LN	22.27 ± 0.78 Bb	32.67 ± 0.64 Ba	18.80 ± 1.82 Ba	6.17 ± 0.64 Bb
		低氮效应 LN effect (%)	-26.02	-24.90	-63.85	-88.58
第 2 片叶 2nd leaf	XY4	NN		42.50 ± 1.86 Aa	44.97 ± 1.68 Aa	48.87 ± 2.97 Aa
		LN		20.35 ± 1.68 Ba	16.42 ± 1.23 Ba	10.12 ± 2.28 Ba
		低氮效应 LN effect (%)		-52.12	-63.48	-79.29
	PH4CV	NN		40.20 ± 4.09 Aa	45.13 ± 2.00 Aa	47.00 ± 2.61 Aa
		LN		24.50 ± 0.55 Ba	21.90 ± 3.41 Ba	18.50 ± 1.06 Bb
		低氮效应 LN effect (%)		-39.05	-51.48	-60.64

注 (Note): 同列数据后不同大、小写字母分别表示两种氮素水平间和两玉米自交系间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different capital and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels and two inbred lines, respectively ($P < 0.05$).

着时间继续推移, 各性状增加的比例呈逐渐增大的变化趋势, 这与其根干重的变化规律基本吻合, 说明低氮胁迫可以促进 XY4 根系形态的构建; 而 PH4CV 对应的 5 个根系性状对低氮胁迫的反应无一定规律可循, 其总根长和根表面积仅在培养 9 天时具有较大的低氮效应值, 分别为 15.77% 和 -18.26%, 其根体积和初生根长仅分别在培养 6 天和 3 天时具有较大的低氮效应值, 分别达到 -19.18% 和 48.71%, 而侧根数在两种氮素水平培养 3、9 和 12 天时存在显著差异, 低氮效应值分别为 35.09%、16.19% 和 32.05%。另外, 与 NN 处理相比, 仅 LN 处理下 XY4 培养第 3 天时根平均直径显著增加, 其余均没有显著差异。

2.4 低氮胁迫对玉米幼苗氮素积累量和生理利用效率的影响

表 5 表明, 在 NN 处理下, 随着时间推移, 两自交系地上部和根系的氮素积累量均呈逐渐增加的趋势, 由此导致单株氮素积累量逐渐提高, 但是 XY4 从培养第 6 天开始, 其地上部和单株在各时间点的氮素积累量均显著大于 PH4CV, 而其根系在各时间点的氮素积累量在两基因型间无明显差异; 在 LN 处理下, 随着时间推移, 两自交系根系的氮素积累量呈逐渐增加的趋势, 且 XY4 在 6~12 天时的氮

素积累量均显著高于 NN 处理, 增加幅度在 23.68%~56.30%, 而 PH4CV 则仅在培养 3 天时显著高于 NN 处理, 仅增加了 25.41%, 但两自交系的地上部氮素积累量则均在培养 6 天后显著低于 NN 处理。此外, 在 LN 处理下, XY4 从培养第 6 天开始, 其根系的氮素积累量明显大于 PH4CV, 而其地上部氮素积累量在两基因型间无明显差异 (表 5)。另外, 在 NN 处理下, 两自交系的氮素生理利用效率在各生长发育阶段的变化并不明显, 且 XY4 在各时间点的氮素利用效率均明显低于 PH4CV; 而在 LN 处理下, 随着时间推移, 两自交系的氮素生理利用效率均呈逐渐提高的变化规律, 但 XY4 在培养 6~12 天期间的氮素生理利用效率均明显高于 PH4CV。

另外, 由表 5 可以看出, 在 NN 处理下, 随着时间推移, 两自交系第 2 叶氮素积累量持续增加, 而从 6 天开始第 1 叶中的氮素积累量则增长相对缓慢。其中, 两自交系第 1 叶在各时间段的氮素积累速率基本一致, 而 XY4 第 2 叶在 3~6 天间的氮素积累量增加幅度远大于 PH4CV, 此后两者的氮素积累速率基本一致; 在 LN 处理下, XY4 第 1 叶和第 2 叶的氮素积累量分别从 6 和 9 天开始下降, 而 PH4CV 第 1 叶的氮素积累量在各时间点间差异不明显, 第 2 叶的氮素积累量在 6 天以后缓慢增长,

表 3 两个氮素水平下幼苗第 6 天和第 9 天的叶片光合作用参数
 Table 3 Photosynthetic parameters and water use efficiency of maize seedling leaves after 6 and 9 days in hydroponics with two levels of nitrogen

自交系 Inbred line	氮水平 N level	Ph [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]		Tr [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]		Gs [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]		Ci ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)		水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	
		6 d	9 d	6 d	9 d	6 d	9 d	6 d	9 d	6 d	9 d
XY4	NN	2.51 ± 0.18 Ab	2.83 ± 0.12 Ab	0.58 ± 0.04 Ab	0.61 ± 0.03 Aa	15.78 ± 2.17 Ab	19.67 ± 1.68 Ab	298.15 ± 25.61 Aa	332.55 ± 10.34 Bb	4.31 ± 0.09 Ba	4.67 ± 0.29 Aa
	LN	2.47 ± 0.15 Aa	1.03 ± 0.06 Bb	0.39 ± 0.03 Ba	0.20 ± 0.02 Ba	14.12 ± 1.25 Ab	10.32 ± 0.89 Bb	314.88 ± 15.27 Aa	402.12 ± 7.03 Ab	6.34 ± 0.18 Aa	5.18 ± 0.24 Aa
变化 (%) Change		-1.59	-63.60	-32.76	-67.21	-10.52	-47.53	5.61	20.92	47.08	10.95
PH4CV	NN	3.58 ± 0.14 Aa	4.03 ± 0.24 Aa	0.71 ± 0.05 Aa	0.81 ± 0.03 Ab	21.38 ± 1.42 Aa	25.14 ± 1.51 Aa	302.51 ± 17.34 Ba	392.15 ± 13.89 Ba	5.09 ± 0.51 Aa	4.95 ± 0.15 Ba
	LN	2.63 ± 0.10 Ba	2.69 ± 0.09 Ba	0.45 ± 0.04 Aa	0.48 ± 0.03 Bb	20.15 ± 1.44 Aa	19.78 ± 0.55 Ba	342.46 ± 10.02 Aa	451.22 ± 5.00 Aa	5.87 ± 0.57 Aa	5.58 ± 0.29 Aa
变化 (%) Change		-26.54	-33.25	-36.62	-40.74	-5.75	-21.32	13.21	15.06	15.32	12.73

注 (Note): WUE—Water use efficiency. 同列数据后不同大、小写字母分别表示两个氮素水平间和两个玉米自交系间差异显著 ($P < 0.05$)。Values followed by different capital and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels or two hybrid lines, respectively ($P < 0.05$).

表 4 两种氮素水平下不同培养天数玉米幼苗期根系性状
Table 4 Root traits of maize seedlings at different days with two levels of nitrogen

性状 Character	自交系 Inbred line	处理 Treatment	水培天数 Days in hydroponics (d)			
			3	6	9	12
总根长 (cm/plant) Total root length	XY4	NN	57.79 ± 5.07 Aa	79.77 ± 9.24 Ba	79.58 ± 12.85 Bb	102.98 ± 13.40 Bb
		LN	49.52 ± 6.10 Aa	114.52 ± 9.52 Aa	212.04 ± 16.73 Aa	341.48 ± 33.21 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	-14.32	43.56	166.44	231.60
	PH4CV	NN	34.66 ± 7.86 Ba	95.87 ± 7.68 Aa	125.72 ± 6.57 Ba	167.98 ± 14.72 Aa
		LN	53.66 ± 5.49 Aa	102.36 ± 11.04 Aa	145.54 ± 6.83 Ab	176.85 ± 12.46 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	54.83	6.77	15.77	5.28
初生根长 (cm/plant) Primary root length	XY4	NN	14.00 ± 0.87 Aa	21.67 ± 1.36 Ba	23.23 ± 1.85 Bb	26.67 ± 1.53 Bb
		LN	15.23 ± 1.23 Aa	25.43 ± 1.79 Aa	34.53 ± 2.05 Aa	44.57 ± 1.25 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	8.81	17.38	48.64	67.12
	PH4CV	NN	11.63 ± 1.74 Ba	23.77 ± 1.96 Aa	28.90 ± 2.19 Aa	34.27 ± 1.04 Aa
		LN	17.30 ± 1.04 Aa	23.77 ± 0.83 Aa	27.43 ± 0.65 Ab	37.67 ± 1.53 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	48.71	0.00	-5.07	9.92
侧根数 (No./plant) Lateral root number	XY4	NN	86.00 ± 9.64 Ab	120.67 ± 11.24 Ba	129.00 ± 7.55 Bb	158.67 ± 17.01 Bb
		LN	87.67 ± 3.79 Ab	147.67 ± 8.14 Ab	254.00 ± 20.95 Aa	447.33 ± 51.39 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	1.94	22.38	96.90	181.93
	PH4CV	NN	132.50 ± 6.73 Ba	198.67 ± 19.14 Aa	247.00 ± 13.11 Ba	259.00 ± 16.46 Ba
		LN	179.00 ± 8.89 Aa	229.33 ± 16.29 Aa	287.00 ± 19.29 Aa	342.00 ± 19.31 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	35.09	15.44	16.19	32.05
根表面积 (cm ² /plant) Root surface area	XY4	NN	8.13 ± 1.27 Aa	9.54 ± 0.18 Ba	10.78 ± 1.56 Bb	15.76 ± 1.01 Ba
		LN	8.45 ± 0.82 Aa	18.32 ± 1.21 Aa	22.34 ± 0.74 Aa	47.75 ± 6.35 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	3.96	91.93	107.14	202.97
	PH4CV	NN	6.93 ± 1.20 Aa	15.63 ± 0.96 Aa	20.18 ± 1.42 Aa	21.21 ± 3.21 Aa
		LN	8.97 ± 0.19 Aa	15.07 ± 1.49 Aa	16.50 ± 1.13 Bb	20.55 ± 2.03 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	29.52	-3.61	-18.26	-3.14
根体积 (cm ³ /plant) Root volume	XY4	NN	0.07 ± 0.05 Aa	0.12 ± 0.01 Bb	0.13 ± 0.01 Bb	0.19 ± 0.02 Ba
		LN	0.12 ± 0.01 Aa	0.19 ± 0.01 Aa	0.24 ± 0.02 Aa	0.54 ± 0.05 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	64.22	62.93	86.53	179.24
	PH4CV	NN	0.11 ± 0.01 Aa	0.20 ± 0.02 Aa	0.22 ± 0.02 Aa	0.22 ± 0.02 Aa
		LN	0.12 ± 0.01 Aa	0.16 ± 0.01 Ba	0.19 ± 0.01 Ab	0.21 ± 0.03 Ab
		低氮效应 LN effect (%)	7.67	-19.18	-14.52	-0.62
根平均直径 (mm) Average diameter of root	XY4	NN	0.53 ± 0.04 Ba	0.49 ± 0.04 Aa	0.43 ± 0.01 Aa	0.33 ± 0.04 Aa
		LN	0.75 ± 0.06 Aa	0.54 ± 0.03 Aa	0.51 ± 0.06 Aa	0.34 ± 0.04 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	40.22	11.42	18.24	2.42
	PH4CV	NN	0.65 ± 0.04 Aa	0.52 ± 0.04 Aa	0.44 ± 0.02 Aa	0.41 ± 0.02 Aa
		LN	0.55 ± 0.03 Ab	0.52 ± 0.03 Aa	0.44 ± 0.01 Aa	0.37 ± 0.02 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	-15.07	0.20	-1.26	-9.57

注 (Note): 同列数据后不同大、小写字母分别表示两个氮素水平间和两个玉米自交系间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different capital and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels or two inbred lines, respectively ($P < 0.05$).

表 5 两个氮素水平下不同培养天数玉米幼苗不同部位氮素累积量和氮素生理利用效率 (mg/plant)
 Table 5 Nitrogen accumulation and physiological use efficiency of maize seedlings at different days with two levels of nitrogen

项目 Item	植株部位 Plant part	自交系 Inbred line	处理 Treatment	水培天数 Days in hydroponics (d)			
				3	6	9	12
氮素累积量 N accumulation (mg/plant)	地上部 Shoot	XY4	NN	0.49 ± 0.07 Aa	1.48 ± 0.19 Aa	3.04 ± 0.17 Aa	5.01 ± 0.10 Aa
			LN	0.44 ± 0.05 Aa	1.01 ± 0.08 Ba	1.26 ± 0.07 Ba	1.42 ± 0.14 Ba
			低氮效应 LN effect (%)	-9.68	-32.06	-58.63	-71.70
		PH4CV	NN	0.37 ± 0.01 Aa	1.03 ± 0.11 Ab	2.19 ± 0.06 Ab	3.52 ± 0.35 Ab
			LN	0.49 ± 0.08 Aa	0.95 ± 0.23 Aa	1.12 ± 0.06 Ba	1.25 ± 0.12 Ba
			低氮效应 LN effect (%)	33.38	-8.44	-48.99	-64.43
	根系 Root	XY4	NN	0.16 ± 0.02 Aa	0.20 ± 0.01 Ba	0.27 ± 0.03 Ba	0.41 ± 0.04 Ba
			LN	0.13 ± 0.01 Ab	0.31 ± 0.02 Aa	0.42 ± 0.03 Aa	0.50 ± 0.02 Aa
			低氮效应 LN effect (%)	-15.22	49.93	56.30	23.68
		PH4CV	NN	0.15 ± 0.01 Ba	0.23 ± 0.05 Aa	0.30 ± 0.02 Aa	0.36 ± 0.03 Aa
			LN	0.18 ± 0.01 Aa	0.21 ± 0.01 Ab	0.28 ± 0.02 Ab	0.31 ± 0.02 Ab
			低氮效应 LN effect (%)	25.41	-7.78	-7.63	-13.83
	整株 Whole plant	XY4	NN	0.64 ± 0.08 Aa	1.69 ± 0.18 Aa	3.31 ± 0.20 Aa	5.41 ± 0.13 Aa
			LN	0.57 ± 0.05 Aa	1.31 ± 0.10 Ba	1.68 ± 0.07 Ba	1.92 ± 0.15 Ba
			低氮效应 LN effect (%)	-11.02	-22.15	-49.25	-64.52
		PH4CV	NN	0.51 ± 0.01 Ba	1.26 ± 0.14 Ab	2.49 ± 0.08 Ab	3.88 ± 0.37 Ab
			LN	0.67 ± 0.08 Aa	1.15 ± 0.23 Aa	1.40 ± 0.06 Ba	1.56 ± 0.12 Ba
			低氮效应 LN effect (%)	31.09	-8.32	-43.96	-59.78
	第 1 片叶 1st leaf	XY4	NN	0.14 ± 0.01 Aa	0.17 ± 0.01 Aa	0.19 ± 0.01 Aa	0.19 ± 0.02 Aa
			LN	0.13 ± 0.01 Aa	0.13 ± 0.01 Ba	0.12 ± 0.02 Ba	0.10 ± 0.02 Ba
			低氮效应 LN effect (%)	-12.32	-26.01	-35.29	-48.42
		PH4CV	NN	0.12 ± 0.01 Ab	0.18 ± 0.01 Aa	0.20 ± 0.02 Aa	0.20 ± 0.02 Aa
			LN	0.12 ± 0.01 Aa	0.13 ± 0.01 Ba	0.14 ± 0.02 Ba	0.14 ± 0.02 Bb
			低氮效应 LN effect (%)	4.15	-27.47	-30.30	-32.57
第 2 片叶 2nd leaf	XY4	NN	0.15 ± 0.01 Aa	0.44 ± 0.02 Aa	0.55 ± 0.02 Aa	0.60 ± 0.03 Aa	
		LN	0.13 ± 0.01 Aa	0.31 ± 0.01 Ba	0.31 ± 0.02 Ba	0.29 ± 0.02 Ba	
		低氮效应 LN effect (%)	-13.16	-30.71	-43.51	-51.76	
	PH4CV	NN	0.12 ± 0.01 Ab	0.38 ± 0.03 Ab	0.49 ± 0.02 Ab	0.51 ± 0.02 Ab	
		LN	0.13 ± 0.01 Aa	0.29 ± 0.01 Ba	0.32 ± 0.02 Ba	0.33 ± 0.02 Ba	
		低氮效应 LN effect (%)	4.03	-25.06	-33.81	-34.89	
氮素生理利用效率 N physiological efficiency (g/g)	XY4	NN	69.15 ± 0.93 Ab	64.65 ± 1.49 Bb	62.51 ± 0.63 Bb	58.02 ± 1.06 Ba	
		LN	72.12 ± 1.68 Ab	95.53 ± 2.09 Aa	112.08 ± 3.60 Aa	116.68 ± 2.57 Aa	
		低氮效应 LN effect (%)	4.29	47.75	79.29	101.09	
	PH4CV	NN	77.06 ± 3.12 Ba	78.32 ± 2.22 Ba	75.57 ± 2.55 Ba	65.07 ± 1.25 Ba	
		LN	85.43 ± 0.36 Aa	91.95 ± 2.01 Aa	99.74 ± 1.93 Ab	101.24 ± 1.28 Ab	
		低氮效应 LN effect (%)	10.86	17.40	31.98	55.58	

注 (Note): 同列数据后不同大、小写字母分别表示两个氮素水平间和两个玉米自交系间差异显著 Values followed by different capital and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels and two inbred lined, respectively ($P < 0.05$).

由此说明 XY4 新老叶间氮素再利用的效率比 PH4CV 更高。

2.5 低氮胁迫对玉米幼苗地上部和根系间蔗糖分配比例的影响

根系生长所需的碳源均来自于地上部叶片的光合作用，而蔗糖是叶片向根系转运的主要碳水化合物^[32]。基于此，进一步分析了两种氮素水平下玉米幼苗期地上部和根系的蔗糖含量及其在根系和地上部分分配的比值变化。结果(表 6)显示，相对于 NN 处理，在 LN 处理下培养第 9 和 12 天时，两自交系地上部的蔗糖含量均显著降低，而在培养第 6、9 和

12 天时，XY4 根系的蔗糖含量均显著提高，其中以培养 6 天的增加幅度最大，达到 113.31%；PH4CV 在 LN 处理下培养 3、9 和 12 天时根系蔗糖含量均显著高于 NN 水平。由于培养早期(3 天)，地上部蔗糖含量所占的比重相对较小，而后期(9 和 12 天)其所占的比重相对较大，因此在 LN 处理下，XY4 和 PH4CV 在培养 9 和 12 天时的单株蔗糖含量显著低于 NN 处理下，而 PH4CV 在培养 3 天时的单株蔗糖含量显著高于 NN 处理下，这与单株生物量的变化规律相似。此外，在 NN 处理下，随着时间推移，两自交系地上部与根系蔗糖含量比值整体呈

表 6 两种氮素水平下不同培养天数玉米幼苗蔗糖含量

Table 6 Sucrose content in different parts of maize seedlings at different days with two levels of nitrogen

植株部位 Plant part	自交系 Inbred line	处理 Treatment	水培天数 Days in hydroponics			
			3 d	6 d	9 d	12 d
地上部 Shoot (mg/plant)	XY4	NN	0.57 ± 0.10 Aa	2.26 ± 0.30 Aa	4.54 ± 0.13 Aa	7.45 ± 0.15 Aa
		LN	0.63 ± 0.05 Aa	1.86 ± 0.17 Aa	2.95 ± 0.14 Ba	3.61 ± 0.30 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	10.32	-17.83	-34.96	-51.56
	PH4CV	NN	0.54 ± 0.02 Aa	1.94 ± 0.14 Aa	4.57 ± 0.38 Aa	5.54 ± 0.54 Ab
		LN	0.73 ± 0.13 Aa	1.78 ± 0.36 Aa	2.57 ± 0.21 Ba	2.33 ± 0.20 Bb
		低氮效应 LN effect (%)	35.15	-8.07	-43.79	-57.89
根系 Root (mg/plant)	XY4	NN	0.21 ± 0.03 Aa	0.27 ± 0.00 Ba	0.45 ± 0.05 Ba	0.68 ± 0.06 Ba
		LN	0.20 ± 0.02 Aa	0.58 ± 0.03 Aa	0.62 ± 0.04 Aa	0.99 ± 0.02 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	-6.00	113.31	39.15	45.93
	PH4CV	NN	0.13 ± 0.01 Bb	0.19 ± 0.04 Ab	0.33 ± 0.03 Bb	0.42 ± 0.06 Bb
		LN	0.20 ± 0.01 Aa	0.23 ± 0.02 Ab	0.45 ± 0.03 Ab	0.93 ± 0.07 Aa
		低氮效应 LN effect (%)	52.36	25.63	34.43	120.05
单株 Whole plant (mg/plant)	XY4	NN	0.78 ± 0.12 Aa	2.53 ± 0.31 Aa	4.99 ± 0.17 Aa	8.13 ± 0.19 Aa
		LN	0.83 ± 0.06 Aa	2.43 ± 0.19 Aa	3.58 ± 0.11 Ba	4.60 ± 0.30 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	5.88	-3.84	-28.31	-43.39
	PH4CV	NN	0.67 ± 0.03 Ba	2.12 ± 0.17 Aa	4.91 ± 0.40 Aa	5.96 ± 0.57 Ab
		LN	0.93 ± 0.13 Aa	2.01 ± 0.35 Aa	3.02 ± 0.19 Bb	3.26 ± 0.15 Bb
		低氮效应 LN effect (%)	38.51	-5.12	-38.50	-45.33
地上部与根系蔗糖含量之比 Ratio of sucrose content in shoot to sucrose content in root	XY4	NN	2.70 ± 0.47 Aa	8.37 ± 0.63 Ab	10.19 ± 0.77 Ab	10.98 ± 0.85 Ab
		LN	3.15 ± 0.27 Aa	3.22 ± 0.23 Bb	4.76 ± 0.48 Ba	3.63 ± 0.34 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	16.66	-61.47	-53.33	-66.92
	PH4CV	NN	4.14 ± 0.20 Ab	10.62 ± 0.79 Aa	13.80 ± 0.18 Aa	13.30 ± 0.57 Aa
		LN	3.66 ± 0.61 Aa	7.70 ± 0.54 Aa	5.81 ± 0.87 Ba	2.54 ± 0.37 Ba
		低氮效应 LN effect (%)	-11.59	-27.49	-57.90	-80.92

注 (Note): 同列数据后不同大、小写字母分别表示两个氮素水平间和两个玉米自交系间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different uppercase and lowercase letters indicate significant difference between two nitrogen levels and two inbred lines ($P < 0.05$).

逐渐增加的变化趋势, 且以 XY4 增幅较大, 说明氮素充足时, 玉米优先保证地上部生长; 在 LN 处理下, 随着时间推移, XY4 地上部与根系蔗糖含量比值变化并不明显, 且在 6、9 和 12 天时显著低于 NN 处理, 而 PH4CV 呈先升高而后逐渐降低的变化规律, 且在 9 和 12 天时显著低于 NN 处理, 说明氮素缺乏时, 玉米幼苗期叶片中合成的蔗糖以更大的比例转运至根系, 从而优先保证其生长, 以利于吸收更多的氮素。

3 讨论

氮素是组成叶绿体中叶绿素、光合作用有关酶(如 Rubisco、PEPc 和 PPK) 以及类囊体膜的重要元素^[33]。光合作用是植物将光能转化为化学能的生理过程, 可为植物生长发育提供所需的碳水化合物^[17]。因此, 在有限的土地、水和养分资源条件下, 提高植物的光合作用能力对于解决全球粮食安全问题和满足人类对生物能源的需求具有重要意义^[34]。研究表明, 大约 75% 的氮素在叶绿体中富集, 因此植物叶片中氮素含量与其光合能力密切相关^[35]。最近研究发现, 在低氮胁迫下, 玉米叶片的光能效率降低了 83%, 从而抑制其生物量的积累^[36]。在大田环境下, 当氮素充足时, 玉米叶片的净光合速率在 1.5 g/m² 左右^[37-39], 而低氮下仅为 0.25 g/m²^[36], 净光合速率下降了 83%, 说明氮素缺乏限制了叶片中叶绿素的合成, 从而影响其光合能力。本研究发现, 在正常氮素水平下, 随着时间推移, 两玉米自交系幼苗第 2 叶的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均呈逐渐增加的变化, 而低氮胁迫下 XY4 的这些光合特征参数均大幅度降低。由于叶绿素合成取决于氮的再利用和同化过程, 所以缺少氮素会加速叶片衰老, 叶片表现出黄化现象^[40]。在营养生长阶段, 当处于氮素缺乏环境, 植物通常会将硝态氮、营养物质和代谢产物从老叶向新叶转移^[41]。在本研究中, 低氮胁迫下, XY4 和 PH4CV 幼苗第 1 叶和第 2 叶的 SPAD 值均较正常氮素水平显著降低, 且 XY4 两叶片的 SPAD 值降低幅度相对较大, 这与低氮胁迫下两自交系的叶片衰老特征及两个叶片中的氮素含量测定结果相符, 说明 XY4 比 PH4CV 具有更加高效的氮素再利用能力。

根系是植物吸收水分和矿质元素的主要器官, 在植物的生长发育过程中发挥重要作用。研究表明, 氮素在植物根系生长、发育及形态建成, 特别是侧根发育过程中发挥重要作用, 而植物可通过改

变根冠比和根系构型来维持植物体内氮平衡^[42]。植物的根系构型与氮素的吸收能力关系密切^[43]。氮素缺乏会促使侧根大量发生, 增大根表面积和根体积, 从而有利于植物对水分和营养元素的吸收^[44]。Liu 等^[45]研究发现, 玉米自交系综 3 和 87-1 对低氮胁迫的反应存在明显差异。在低氮胁迫下, 综 3 的侧根大量发生, 而 87-1 的侧根数则有所减少。在本研究中, 相较于正常氮素水平, 低氮胁迫造成 XY4 幼苗的总根长、根表面积、根体积、侧根数、根平均直径和初生根长等根系性状显著增加, 造成 PH4CV 总根长、侧根数显著增加, 说明低氮胁迫促进玉米幼苗期根系形态建成, 但不同性状对低氮胁迫的反应随着培养时间而发生变化, 且基因型间存在明显差异。如, XY4 的总根长、根表面积、根体积、侧根数和初生根长在低氮培养 6 天开始即比 NN 水平显著增加, 且随着时间推移, 各性状呈逐渐增大的变化模式; 而 PH4CV 对应的 5 个根系性状对低氮胁迫的反应无一定规律可循, 其总根长仅在培养 9 天时比正常氮素水平下显著增加, 其根体积和初生根长仅分别在低氮下培养第 6 和 3 天时具有较大的低氮效应值, 而其侧根数则在低氮下培养 3、9 和 12 天时与正常供氮水平存在显著差异。

玉米中蔗糖是从源器官向库器官转运的主要光合产物, 蔗糖首先在叶片中合成, 而后从叶肉细胞(MC) 通过胞间连丝向维管束(BS) 转移, 随后进入维管薄壁细胞(VP), 最后则是通过木质部远距离运输到根系或者籽粒中^[46]。研究发现, 当氮素缺乏时, 玉米叶片中蔗糖含量会显著降低, 在低氮胁迫培养 22 和 30 天时, 玉米叶片中蔗糖含量分别比高氮水平下减少了 63% 和 37%^[47]。本研究发现, PH4CV 和 XY4 在低氮培养 9 和 12 天的地上部蔗糖含量分别比正常氮素水平降低了 44%、58% 和 35%、52%, 这与前人研究结果相近, 说明随着时间的推移, 氮素缺乏抑制了叶片中蔗糖的产生, 但在低氮胁迫下, 玉米幼苗叶片中合成的蔗糖向根系的转运量却显著多于正常氮素供给水平, 说明氮素缺乏会促进叶片合成的蔗糖向根系转运, 从而优先保证其生长, 以利于其吸收更多的氮素。

本研究表明, 低氮胁迫对玉米不同性状的影响存在较大差异, 对地上部影响程度要大于对地下部。低氮胁迫会造成玉米叶面积显著降低^[36]。根系是植物首先感知土壤中水分和矿质元素状况的器官, 因此对氮素的响应早于地上部^[48]。氮素对玉米根系的生长具有双重作用, 短期的氮素缺乏会促进根系生

长,而高氮则抑制根系生长^[49]。当氮素匮乏时,玉米幼苗地上部合成的同化产物更多分配至根系,因此使得根系优于地上部生长,根系构型更为庞大,生物量增加,而地上部生长受到限制,生物量降低,由此造成根冠比显著增大^[50-51],从而提高对氮素的利用效率^[55]。由此可见,当氮素供给不合理时,植物体内营养吸收、同化以及转运等生理过程会被打乱,从而影响植物的生长发育进程以及产量的形成。最近,有研究指出,叶面积、氮积累量、根冠比、地上部干重、根体积、根干重和单株干重等可以作为玉米幼苗耐低氮能力的评价指标,耐低氮性强的玉米品种幼苗的根系体积、叶面积、地上部和单株干重及其氮素积累量所受影响较小,下降幅度小,其相对值较高^[52];耐低氮品种比低氮敏感品种具有更加高效的营养物质吸收和转运、碳氮循环维持和地上、地下部营养和物质分配的能力^[53]。本研究发现,在低氮条件下,XY4 和 PH4CV 幼苗地上部和单株干重显著低于正常供氮水平下,而根系生长迅速,由此造成低氮胁迫下两自交系的根冠比显著高于正常供氮水平,这与前人研究结果相吻合。然而,与正常供氮相比,当氮素缺乏时,XY4 的地上部和单株生物量均显著下降,根干重显著提高,根冠比显著增加,单株和地上部氮素积累量显著降低,根系氮素积累量显著提高,且老叶中氮素积累量不断降低,其氮素生理利用效率显著提高,且这些性状表现的变化幅度均大于 PH4CV,表明 XY4 对低氮胁迫的耐受能力比 PH4CV 强,其具有更加合理的氮素分配机制以及更加高效的氮素利用能力,也说明耐低氮玉米基因型的氮素利用效率可能更高。

4 结论

在玉米幼苗期,当氮素缺少时,根系吸收的氮素基本不向地上部转运,而主要存留在根系中,由此造成地上部氮素缺乏,只能将老叶中的氮素转运至新生叶片或组织中,因此导致叶片中叶绿素含量降低、光合能力下降,以致合成的蔗糖更少,但是向根系转运的蔗糖反而增多,从而优先保证根系的生长发育,以吸收更多的氮素,但这些反应因玉米基因型、性状和生长发育阶段的不同而存在差异,因此今后要深入研究玉米的氮素利用机制,还应充分考虑这些影响因素。

参考文献:

[1] Lynch J P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and

N acquisition by maize root systems[J]. *Annals of Botany*, 2013, 112(2): 347–357.

- [2] Mi G H, Chen F J, Wu Q P, *et al.* Ideotype root architecture for efficient nitrogen acquisition by maize in intensive cropping systems[J]. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(12): 1369–1373.
- [3] Zhang X, Davidson E A, Mauzerall D L, *et al.* Managing nitrogen for sustainable development[J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 51–59.
- [4] Guo J H, Liu X J, Zhang Y, *et al.* Significant acidification in major Chinese croplands[J]. *Science*, 2010, 327(5968): 1008–1010.
- [5] Mueller N D, Gerber J S, Johnston M, *et al.* Closing yield gaps through nutrient and water management[J]. *Nature*, 2012, 490(7419): 254–257.
- [6] Steffen W, Richardson K, Rockström J, *et al.* Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet[J]. *Science*, 2015, 347(6223): 1259855.
- [7] Chen Q W, Mu X H, Chen F J, *et al.* Dynamic change of mineral nutrient content in different plant organs during the grain filling stage in maize grown under contrasting nitrogen supply[J]. *European Journal of Agronomy*, 2016, 80: 137–153.
- [8] 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.
- [9] Li M, Xu J S, Wang X X, *et al.* Photosynthetic characteristics and metabolic analyses of two soybean genotypes revealed adaptive strategies to low-nitrogen stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 229: 132–141.
- [10] Havé M, Marmagne A, Chardon F, Masclaux-Daubresse C. Nitrogen remobilization during leaf senescence: lessons from *Arabidopsis* to crops[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 68(10): 2513–2529.
- [11] Zhao B, Ata-Ul-Karim S T, Liu Z D, *et al.* Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf dry matter for summer maize[J]. *Field Crops Research*, 2017, 208: 60–68.
- [12] Xu G H, Fan X R, Miller A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 153–182.
- [13] Kiba T, Krapp A. Plant nitrogen acquisition under low availability: regulation of uptake and root architecture[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2016, 57(4): 707–714.
- [14] Saiz-Fernández I, De Diego N, Sampedro M C, *et al.* High nitrate supply reduces growth in maize, from cell to whole plant[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 173: 120–129.
- [15] Cohen I, Rapaport T, Berger R T, Rachmilevitch S. The effects of elevated CO₂ and nitrogen nutrition on root dynamics[J]. *Plant Science*, 2018, 272: 294–300.
- [16] Kumar R, Bishop E, Bridges W C, *et al.* Sugar partitioning and source-sink interaction are key determinants of leaf senescence in maize[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(9): 2597–2611.
- [17] Griffiths C A, Paul M J, Foyer C H. Metabolite transport and associated sugar signalling systems underpinning source/sink interactions[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2016, 1857(10): 1715–1725.
- [18] Cui X Y, Song J F. Soil NH₄⁺/NO₃⁻ nitrogen characteristics in primary forests and the adaptability of some coniferous species[J]. *Frontiers of Forestry in China*, 2007, 2(1): 1–10.

- [19] Wang Y Y, Cheng Y H, Chen K E, Tsay Y F. Nitrate transport, signaling, and use efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 85–122.
- [20] Deng M, Li D Q, Luo J Y, *et al.* The genetic architecture of amino acids dissection by association and linkage analysis in maize[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(10): 1250–1263.
- [21] 魏明月, 云菲, 刘国顺, 宋亮. 不同光环境下烟草光合特性及同化产物的积累与分配机制[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(1): 159–168.
Wei M Y, Yun F, Liu G S, Song L. Response of photosynthetic characteristics and accumulation and distribution of assimilation products in tobacco to different light environments[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(1): 159–168.
- [22] Yamori W, Kondo E, Sugiura D, *et al.* Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome *b6/f* complex[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(1): 80–87.
- [23] Ning P, Yang L, Li C J, Fritsch F B. Post-silking carbon partitioning under nitrogen deficiency revealed sink limitation of grain yield in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(7): 1707–1719.
- [24] Radchuk V, Riewe D, Peukert M, *et al.* Down-regulation of the sucrose transporters HvSUT1 and HvSUT2 affects sucrose homeostasis along its delivery path in barley grains[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(16): 4595–4612.
- [25] McKinley B, Rooney W, Wilkerson C, Mullet J. Dynamics of biomass partitioning, stem gene expression, cell wall biosynthesis, and sucrose accumulation during development of *Sorghum bicolor*[J]. *The Plant Journal*, 2016, 88(4): 662–680.
- [26] Strable J, Scanlon M J. Maize (*Zea mays*): a model organism for basic and applied research in plant biology[J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2009, 4(10): 1–9.
- [27] Kurtyka R, Małkowski E, Kita A, Karcz W. Effect of calcium and cadmium on growth and accumulation of cadmium, calcium, potassium and sodium in maize seedlings[J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2008, 17(1): 51–56.
- [28] 冯万军, 张义荣, 姚颖垠, 等. 玉米杂交种与亲本苗期根系蛋白差异表达谱分析[J]. *自然科学进展*, 2009, 19(6): 619–627.
Feng W J, Zhang Y R, Yao Y Y, *et al.* Differentially expressed protein profile of maize seedling roots between hybrid and its parental lines[J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(6): 619–627.
- [29] Li P C, Zhuang Z J, Cai H G, *et al.* Use of genotype-environment interactions to elucidate the pattern of maize root plasticity to nitrogen deficiency[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(3): 242–253.
- [30] Chen C G, Chen H, He Y H, Xia R. TBtools, a toolkit for biologists integrating various biological data handling tools with a user-friendly interface[J]. *BioRxiv*, 2018: 289660.
- [31] 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 the growth and root morphology of maize seedlings and on nitrogen uptake and utilization efficiency[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2011, 17(1): 247–253.
- [32] Paul M J, Pellny T K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(382): 539–547.
- [33] Ghannoum O, Evans J R, Chow W S, *et al.* Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme relative to NAD-malic enzyme *C₄* grasses[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(2): 638–650.
- [34] Evans J R. Improving photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1780–1793.
- [35] Garnett T, Conn V, Kaiser B N. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(9): 1272–1283.
- [36] Mu X H, Chen Q W, Chen F J, *et al.* A RNA-seq analysis of the response of photosynthetic system to low nitrogen supply in maize leaf[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(12): 2624.
- [37] Paponov I A, Sambo P, Presterl T, *et al.* Grain yield and kernel weight of two maize genotypes differing in nitrogen use efficiency at various levels of nitrogen and carbohydrate availability during flowering and grain filling[J]. *Plant and Soil*, 2005, 272(1–2): 111–123.
- [38] Muchow R C, Sinclair T R. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum[J]. *Crop Science*, 1994, 34(3): 721–727.
- [39] McCullough D E, Aguilera A, Tollenaar M. N uptake, N partitioning, and photosynthetic N-use efficiency of an old and a new maize hybrid[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1994, 74(3): 479–484.
- [40] Schlüter U, Mascher M, Colmsee C, *et al.* Maize source leaf adaptation to nitrogen deficiency affects not only nitrogen and carbon metabolism but also control of phosphate homeostasis[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(3): 1384–1406.
- [41] Coque M, Martin A, Veyrieras J B, *et al.* Genetic variation for N-remobilization and postsilking N-uptake in a set of maize recombinant inbred lines. 3. QTL detection and coincidences[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117(5): 729–747.
- [42] Wang Q W, Daumal M, Nagano S, *et al.* Plasticity of functional traits and optimality of biomass allocation in elevational ecotypes of *Arabidopsis halleri* grown at different soil nutrient availabilities[J]. *Journal of Plant Research*, 2019, 132: 237–249.
- [43] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, *et al.* Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2002, 29(6): 751–760.
- [44] Zhan A, Lynch J P. Reduced frequency of lateral root branching improves N capture from low-N soils in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(7): 2055–2065.
- [45] Liu J C, Li J H, Chen F J, *et al.* Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Plant and Soil*, 2008, 305(1–2): 253–265.
- [46] Braun D M, Slewinski T L. Genetic control of carbon partitioning in grasses: roles of sucrose transporters and tie-dyed loci in phloem loading[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 71–81.
- [47] Saiz-Fernández I, De Diego N, Brzobohatý B, *et al.* The imbalance

- between C and N metabolism during high nitrate supply inhibits photosynthesis and overall growth in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 120: 213–222.
- [48] Sabermanesh K, Holtham L R, George J, *et al.* Transition from a maternal to external nitrogen source in maize seedlings[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017, 59(4): 261–274.
- [49] Chun L, Mi G H, Li J S, *et al.* Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress[J]. *Plant and Soil*, 2005, 276(1–2): 369–382.
- [50] Hardtke C S. Root development-branching into novel spheres[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(1): 66–71.
- [51] Abdel-Ghani A H, Kumar B, Reyes-Matamoros J, *et al.* Genotypic variation and relationships between seedling and adult plant traits in maize (*Zea mays* L.) inbred lines grown under contrasting nitrogen level[J]. *Euphytica*, 2013, 189(1): 123–133.
- [52] 李强, 罗延宏, 谭杰, 等. 玉米杂交种苗期耐低氮指标的筛选与综合评价[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(10): 1190–1199.
- Li Q, Luo Y H, Tan J, *et al.* Indexes screening and comprehensive evaluation of low nitrogen tolerance of hybrid maize cultivars at seedling stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(10): 1190–1199.
- [53] 吴雅薇, 李强, 豆攀, 等. 低氮胁迫对不同耐低氮玉米品种苗期伤流液性状及根系活力的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(2): 278–288.
- Wu Y W, Li Q, Dou P, *et al.* Effect of low nitrogen stress on bleeding sap characters and root activity of maize cultivars with different low N tolerance[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(2): 278–288.