

油菜 NO_3^- 的吸收、分配及氮利用效率 对低氮胁迫的响应

荣楠, 韩永亮*, 荣湘民, 宋海星, 彭建伟, 谢桂先, 张玉平, 张振华*

(湖南农业大学南方粮油作物协同创新中心/资源环境学院, 长沙 410128)

摘要: 【目的】探究油菜 NO_3^- 的吸收、分配和对低氮胁迫的响应及其氮利用效率, 为理解油菜在不同低氮胁迫下相关生理变化及其氮素利用效率提供科学依据。【方法】以常规油菜品种 814 为研究材料, 采用砂培试验, 在正常供氮水平 (10 mmol/L) 和低氮胁迫水平 (3 mmol/L、1 mmol/L) 下, 研究油菜的根系特性、蒸腾作用对低氮胁迫的响应及其氮素吸收效率, 并研究油菜 NO_3^- 的运输分配与同化对低氮胁迫的响应及其氮素利用效率。【结果】与正常供氮处理 (10 mmol/L) 相比, 低氮胁迫处理 (3 mmol/L、1 mmol/L) 的油菜 NO_3^- 含量、全氮含量均显著下降, 但 (NO_3^-) 叶/根、(全氮(%)) 叶/根显著升高, 植株根系干物质重、根系吸收面积均显著下降, 但根冠比显著升高。油菜植株在低氮胁迫下气孔导度和蒸腾速率显著增加, 一方面促进植株对 NO_3^- 的捕获, 另一方面也促使更大比例的 NO_3^- 分配在植物的地上部分, 但植株的水分散失加剧, 水分利用效率显著下降。低氮胁迫处理油菜根和叶中 NR、GS 活性与正常供氮处理之间的差异不显著或有增加, 其叶绿素含量、光合速率均显著下降, 但光合氮素利用率显著升高。【结论】在低氮胁迫条件下, 油菜植株的氮素和干物质累积均显著下降, 但 NO_3^- 在植株的地上部分分配比例的增加以及光合氮素利用率的升高促使植株的氮素利用效率显著提高。

关键词: 油菜; NO_3^- ; 氮素吸收效率; 氮素利用效率

Response of NO_3^- uptake and distribution and nitrogen use efficiency in oilseed rape to limited nitrogen stress

RONG Nan, HAN Yong-liang*, RONG Xiang-min, SONG Hai-xing, PENG Jian-wei,
XIE Gui-xian, ZHANG Yu-ping, ZHANG Zhen-hua*

(Southern Regional Collaborative Innovation Center for Grain and Oil Crops in China/College of
Resources and Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128)

Abstract: 【Objectives】This research was conducted in order to investigate response of NO_3^- uptake and distribution to limited nitrogen (N) stress and its influence on nitrogen use efficiency (NUE) in oilseed rape, and supply scientific basis for understanding the physiological and NUE changes under limited-N stress condition.

【Methods】Oilseed rape genotype 814 was used as plant materials, and sand culture experiment was conducted under normal-N (10 mmol/L) and limited-N (3 mmol/L, 1 mmol/L) levels. The response of root characteristics, transpiration, NO_3^- distribution and assimilation to limited-N stress and its influence on NO_3^- uptake efficiency and NUE were studied. 【Results】Compared with the normal-N level, NO_3^- content, total N, root biomass and root uptake area were decreased significantly under limited-N level (3 mmol/L, 1 mmol/L), but ratio of (NO_3^-) shoot/root and (total N) shoot/root, ratio of root biomass/ shoot biomass were increased significantly. Stomatal conductance and transpiration rate were increased significantly in oilseed rape under limited-N stress, which not only stimulated NO_3^- uptake, but also higher proportion of NO_3^- distributed from root to shoot; meanwhile, water

收稿日期: 2016-08-09 接受日期: 2016-11-09

基金项目: 土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放课题 (Y20160015); 湖南农业大学大学生科技创新基金 (2016ZK13); 湖南农业大学青年科学基金 (16QN35) 资助。

作者简介: 荣楠 (1996—), 女, 湖南东安县人, 本科, 主要从事植物营养生理方面的研究。E-mail: 423318689@qq.com

* 通信作者 E-mail: xiaohliang@163.com; E-mail: zhzh1468@163.com

use efficiency was decreased significantly. There were no significant differences of NR and GS in root and shoot between normal-N and limited-N treatments, chlorophyll content and photosynthesis were decreased significantly, but photosynthetic NUE was increased significantly. 【Conclusions】 Total N and biomass of oilseed rape plants were decreased significantly under limited-N stress, but the NUE was increased significantly, which is result from the higher proportion of NO_3^- distributed from root to shoot and higher photosynthetic NUE under limited-N stress.

Key words: oilseed rape; nitrate; N uptake efficiency; N use efficiency

在低氮环境中, 植物发生一系列形态和生理上的变化来适应外界环境, 如根长变长、侧根密度降低等^[1-2], 同时有较多的光合产物被根系利用, 促进根系的生长, 从而提高根冠比。曹兰芹等^[3]研究表明, 与高氮处理相比, 油菜在低氮处理下其氮素吸收效率升高, 但其机理尚不够明确。根系是油菜吸收养分的主要器官, 其活力水平和根表面积对氮的吸收极为重要, 氮吸收能力强的植物根系活力和吸收面积往往较大。 NO_3^- 是油菜的主要氮源, 土壤中的 NO_3^- 主要通过质流迁移至根系表面, 而质流的动力来源于植物的蒸腾作用, 因此, 油菜的蒸腾速率对 NO_3^- 的吸收具有重要促进作用。油菜吸收 NO_3^- 后, 一部分在根系中同化利用, 另一部分通过木质部运输到植物的地上部参与同化反应, 因此, 木质部伤流液中 NO_3^- 含量可反映其体内分配对不同氮水平的适应性。硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 是 NO_3^- 同化的两个关键酶。NR 是 NO_3^- 诱导酶, 是其参与同化的第一个步骤, 即在 NR 作用下, NO_3^- 在细胞中还原成 NO_2^- 。生成的 NO_2^- 在亚硝酸还原酶的作用下还原成氨, 参与下一步的同化反应。由于亚硝酸还原酶的活性远远高于硝酸还原酶, 所以植物体内几乎没有 NO_2^- 的积累, 故 NR 是 NO_3^- 还原的限速酶^[4]。 NO_3^- 被还原生成的 NH_4^+ , 在 GS 酶的作用下, 合成谷氨酰胺, 参与体内的各种新陈代谢反应。NR 和 GS 对植株的氮效率有显著促进作用, 氮效率较高的油菜植株其 NR 和 GS 活性往往也较高^[5-6]。植物体内氮代谢与碳代谢相互偶联, NO_3^- 的同化过程利用由光合作用提供的还原剂、能量和碳骨架, 因此, 植物的光合作用对 NO_3^- 的同化利用具有重要促进作用^[7-8]。

油菜是我国主要油料作物, 其氮肥利用率较低^[9], 在农业生产上氮肥施用过量和不足并存^[10-12]。为了精确控制油菜生长的营养环境, 本研究以水和稀盐酸清洗干净的珍珠岩砂粒作为油菜的生长基质, 开展砂培试验, 以正常供氮水平为对照, 设置中度和重度低氮胁迫处理, 在油菜移栽后第 40 d 采样 (该时期

油菜对低氮胁迫的适应性生理变化趋于稳定), 测定油菜 NO_3^- 吸收、分配和同化的相关生理指标, 对研究油菜在不同低氮胁迫下相关生理变化及其氮素利用效率, 对生产实践具有重要指导意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试油菜品种为 814 (常规油菜品种), 由国家油料作物改良研究中心湖南分中心提供。

根据氮水平的不同, 该试验设 3 个处理: 1) 正常供氮处理 (NO_3^- 10 mmol/L); 2) 中度低氮胁迫处理 (NO_3^- 3 mmol/L); 3) 重度低氮胁迫处理 (NO_3^- 1 mmol/L)。每处理重复 3 次。

油菜播种出苗后, 长至第 4 片叶展开后进行移栽, 油菜移栽至塑料钵中 (30 cm × 30 cm), 每钵一株。塑料钵中盛放用水和稀盐酸清洗干净的珍珠岩砂粒 (无营养液成分) 作为油菜的生长基质。移栽油菜后的塑料钵放置在玻璃大棚中, 油菜在自然光照和自然温度下生长, 在油菜移栽后的生长期, 每 3 d 浇一次营养液, 一次 240 mL。正常供氮处理 (即 10 mmol/L 处理) 的营养液成分: KNO_3 3.3 mmol/L、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 3.3 mmol/L、 Fe-EDTA 1 mmol/L、 KH_2PO_4 1 mmol/L、 MgSO_4 5 mmol/L、B 0.5 mg/L、Mn 0.5 mg/L、Zn 0.05 mg/L、Cu 0.02 mg/L、Mo 0.01 mg/L, 使用 HCl 和 NaOH 调节 pH 至 5.8; 处理 2) 和处理 3) 的营养液成分中除 KNO_3 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 的用量减少为 NO_3^- 浓度为 3 mmol/L 和 1 mmol/L 外, 其他同正常供氮处理, 减量的钾和钙以 KCl 和 CaCl_2 的形式补充。油菜生长的水分全部来源于所浇营养液。

1.2 测定方法

在油菜的苗期 (移栽后 40 d) 分植株的地上部 (从下往上第 4 片叶) 和地下部取样。分别测定全氮和 NO_3^- 含量, 酶活及干物质质量等。并测定植株地下部分的根系活力、根系吸收面积, 地上部分的气孔导度、蒸腾速率、光合速率。

样品经研磨浸提后,采用连续流动分析仪(AA3)测定 NO_3^- 含量;NR 活性采用 Fan 等^[14]方法测定;GS 活性采用杨兰^[15]所用测定方法测定;植株全氮采用凯氏定氮法测定^[16];根系活力采用 TTC 法测定^[13];根系吸收面积采用甲烯蓝法测定^[13]。

气孔导度、蒸腾速率、光合速率采用 LI-6400 便携式光合仪测定。测定参数设置如下:光照为 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,相对湿度为 65%, CO_2 浓度为 400 mg/kg ,温度为环境温度。

木质部汁液的收集及其 NO_3^- 含量的测定:用剪刀将油菜植株从根茎上 1 cm 处剪断,其根立即转移至营养液中,用预称重的脱脂棉球附在油菜的切割面上并用塑料薄膜包裹,1 h 后用注射器挤压棉花,收集棉花的渗出液,即木质部汁液。根据棉花的增重来计算木质部汁液的体积。在连续流动分析仪(AA3)上测定渗出液 NO_3^- 浓度。

1.3 数据计算及处理

氮素光合效率 = 光合速率/叶片单位面积氮素量;

水分利用效率(WUE) = 光合速率/蒸腾速率^[17];

氮素吸收效率 = 植株总氮量/营养液提供的总氮量;

氮素利用效率 = 生物产量/植株总氮量。

采用 SPSS 13.0 和 Microsoft Excel 软件进行数据处理。处理间差异显著性分析采用 LSD 检验法。

2 结果与分析

2.1 油菜 NO_3^- 、全氮含量及体内分布对低氮胁迫的响应

与正常供氮处理(10 mmol/L)相比,在低氮胁迫下(3 mmol/L、1 mmol/L)油菜根和叶中 NO_3^- 含量均显著下降,3 个氮处理之间的差异均达到了极显著水平(图 1)。但(NO_3^- 含量)叶/根在低氮胁迫下升高,3 mmol/L 比 10 mmol/L 处理高 25.99%,两者之间的差异达到了显著水平,1 mmol/L 比 3 mmol/L 处理高 40.06%,两者之间的差异达到了极显著水平。

油菜植株根和叶的全氮含量均随供氮水平的降低而降低。[植株全氮(%)]叶/根在低氮胁迫下有升高趋势。3 mmol/L 与 10 mmol/L 处理之间的差异不显著,1 mmol/L 比 10 mmol/L 处理高 16.88%,两者之间的差异达极显著水平,1 mmol/L 和 3 mmol/L 处理之间的差异不显著。

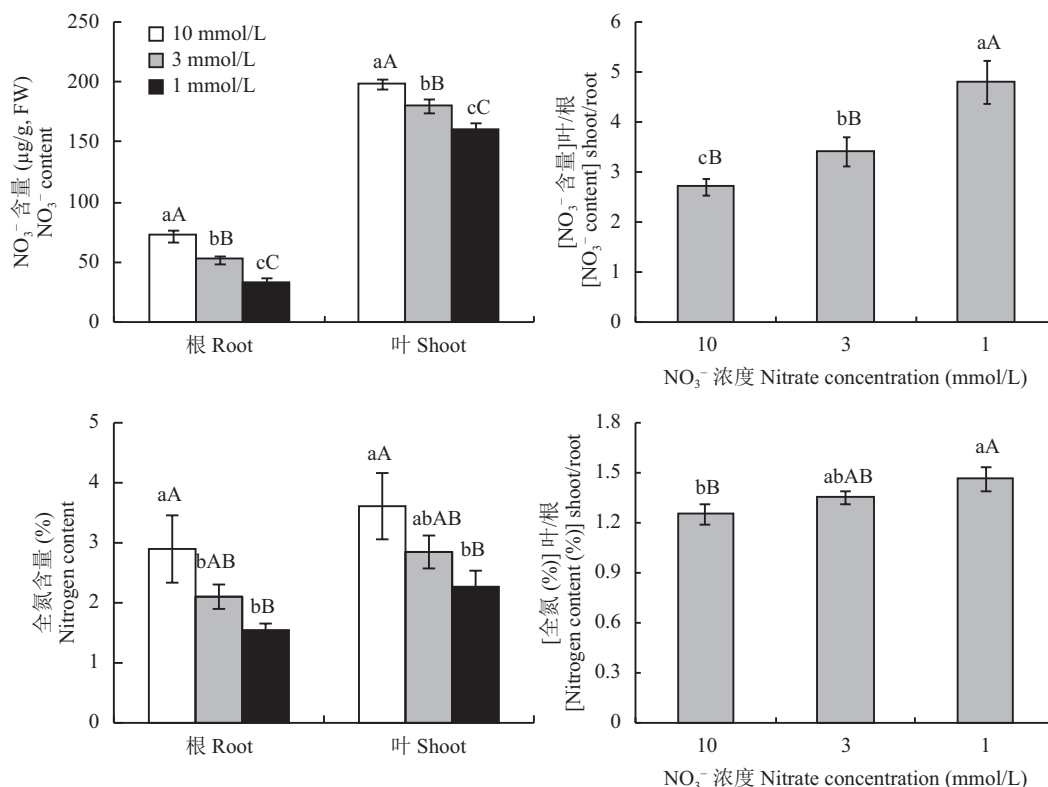


图 1 不同氮浓度水平下油菜 NO_3^- 、全氮含量及其体内分布

Fig. 1 Nitrate nitrogen content, total nitrogen and their distribution of oilseed rape in different nitrate concentration levels

[注 (Note): 方柱上不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著]

Different small and capital letters above the bars indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.]

2.2 油菜根系特性对低氮胁迫的响应

油菜植株的根干物质重随供氮水平的降低而降低 (图 2), 3 mmol/L 比 10 mmol/L 处理显著降低 36.91%, 1 mmol/L 与 3 mmol/L 之间的差异不显著。油菜植株的根系吸收面积随供氮水平的降低而减少, 3 个氮处理之间差异均达到了极显著水平。10 mmol/L 和 3 mmol/L 处理根系活力差异不显著, 但均显著高于 1 mmol/L 处理, 分别高出 27.69% 和 41.25%。油菜植株的根冠比随着供氮水平的降低而升高, 3 mmol/L 的根冠比比 10 mmol/L 处理高 26.31%, 两者之间的差异达到了显著水平, 1 mmol/L 的根冠比比 3 mmol/L 高 28.23%, 两者之间的差异达到了极显著水平, 这可能是油菜植株的氮素吸收效率随供氮水平降低而升高的原因之一。

2.3 油菜气孔导度、蒸腾速率对低氮胁迫的响应

由图 3 可知, 油菜植株的气孔导度、蒸腾速率在低氮胁迫下均显著上升。3 个氮处理之间的差异均达到了极显著水平, 3 mmol/L 和 1 mmol/L 处理的蒸腾速率比 10 mmol/L 处理分别高出 12.30% 和 22.25%。

2.4 油菜木质部汁液对低氮胁迫的响应

由表 1 可以看出, 3 mmol/L 处理的木质部汁液体积积极显著高于 10 mmol/L 和 1 mmol/L 处理, 10 mmol/L 和 1 mmol/L 处理之间的差异不显著。3 mmol/L 处理的木质部汁液中 NO_3^- 浓度最低, 与 10 mmol/L 处理之间的差异达到了极显著水平, 与 1 mmol/L 处理之间的差异达到了显著水平。10 mmol/L 处理收集到的木质部汁液中 NO_3^- 的总量显著高于 3 mmol/L、1 mmol/L 处理, 10 mmol/L 处理分别比 3 mmol/L、1 mmol/L 处理高 34.35%、64.98%, 而 3 mmol/L 和 1 mmol/L 处理间差异不显著。

2.5 油菜 NO_3^- 代谢关键酶活性对低氮胁迫的响应

由图 4 可知, 10 mmol/L 和 3 mmol/L 处理的油菜根系中 NR 活性差异不显著, 但均极显著低于 1 mmol/L 处理。在叶中, 10 mmol/L 处理的 NR 活性与 3 mmol/L、1 mmol/L 处理之间的差异均不显著。3 mmol/L 比 1 mmol/L 处理低 38.39%, 两者之间的差异达到了显著水平。

在根中, 3 个氮处理之间的 GS 活性差异均不显

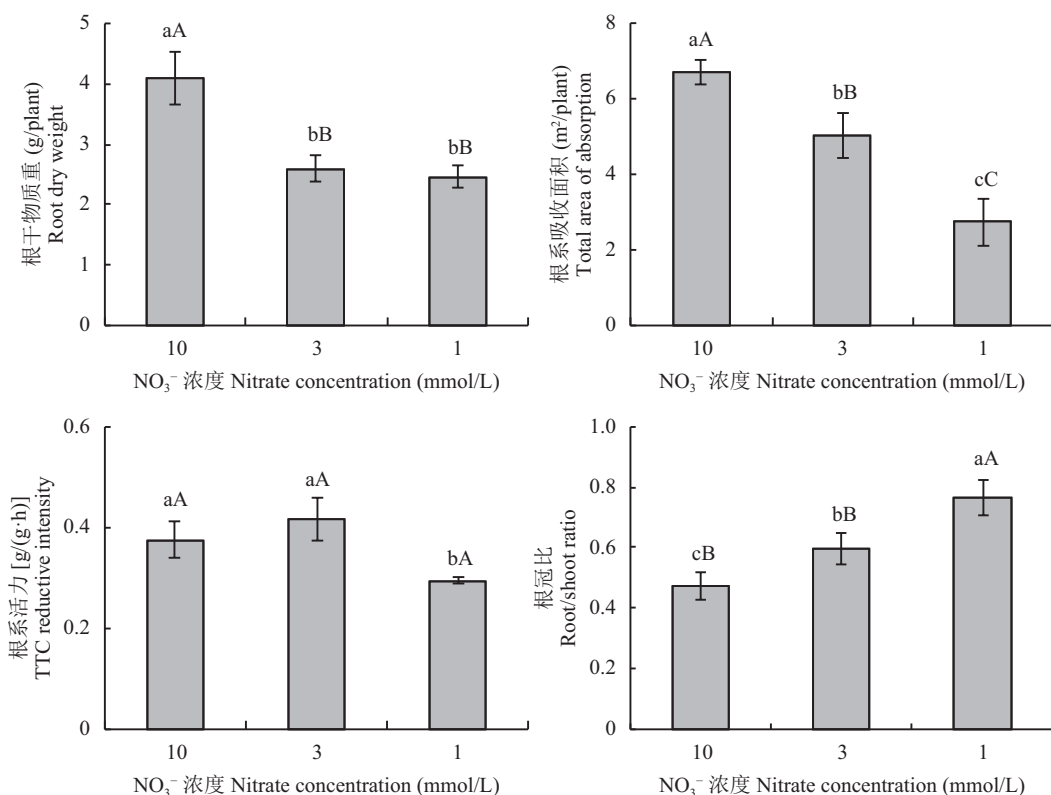


图 2 不同氮浓度水平下油菜的根系特性

Fig. 2 Root characteristics of oilseed rape in different nitrate concentration levels

[注 (Note): 方柱上不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著]

Different small and capital letters above the bars indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.]

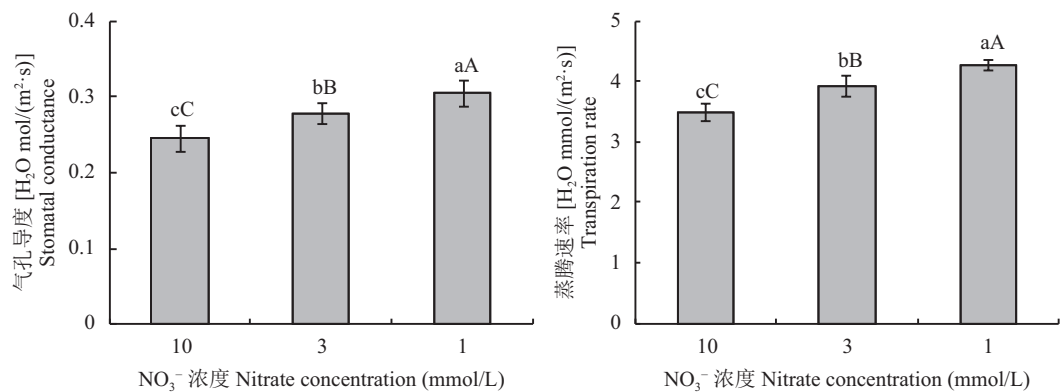


图 3 不同氮浓度水平下油菜气孔导度、蒸腾速率

Fig. 3 Stomatal conductance, transpiration of oilseed rape in different nitrate concentration levels

[注 (Note) : 方柱上不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著
Different small and capital letters above the bars indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.]

表 1 不同氮浓度水平下油菜木质部汁液体积及 NO₃⁻ 浓度

Table 1 Volume of xylemsap, NO₃⁻ concentration of oilseed rape in different nitrate concentration levels

氮浓度 (mmol/L) Nitrate concentration	木质部汁液体积 (mL) Volume of xylem sap	NO ₃ ⁻ 浓度 (mmol/L) NO ₃ ⁻ concentration	NO ₃ ⁻ 总量 (μmol) Total amount of NO ₃ ⁻
10	0.199 ± 0.050 bB	5.240 ± 1.076 aA	1.013 ± 0.166 aA
3	1.311 ± 0.204 aA	0.582 ± 0.087 cB	0.754 ± 0.082 bAB
1	0.305 ± 0.034 bB	2.009 ± 0.170 bB	0.614 ± 0.097 bB

注 (Note) : 同列数据后不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著 Values followed by different small and capital letters indicate significant differences among different treatments at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

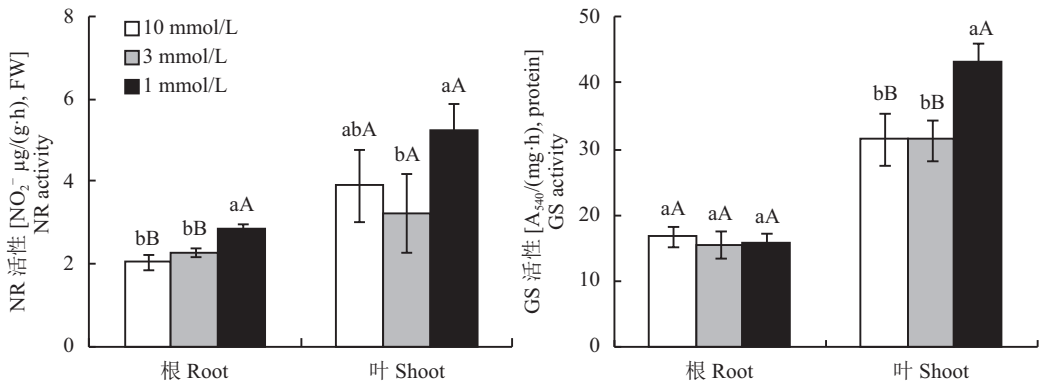


图 4 不同氮浓度水平下油菜 NR、GS 活性

Fig. 4 NR, GS activities of oilseed rape in different concentration nitrate levels

[注 (Note) : 方柱上不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著
Different small and capital letters above the bars indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.]

著；在叶中，10 mmol/L 和 3 mmol/L 处理之间的差异不显著，但均极显著低于 1 mmol/L 处理。

2.6 油菜光合速率、光合氮素利用率及水分利用率对低氮胁迫的响应

由表 2 可以看出，植株的叶绿素含量和光合速率在低氮胁迫下均显著下降，但 3 mmol/L 与 1

mmol/L 处理之间的差异不显著。在低氮胁迫下，植株的光合氮素利用率显著升高，3 mmol/L 比 10 mmol/L 处理高 19.03%，两者之间的差异达显著水平，1 mmol/L 比 10 mmol/L 处理高 38.11%，两者之间的差异达极显著水平，1 mmol/L 与 3 mmol/L 处理之间的差异达显著水平。

表 2 油菜光合速率、光合氮素利用率及水分利用率对低氮胁迫的响应

Table 2 Photosynthetic nitrogen use efficiency and water use efficiency (WUE) of oilseed rape in different nitrate concentration levels

氮浓度 (mmol/L) Nitrate concentration	SPAD 值 SPAD value	光合速率 [CO ₂ μmol/(m ² ·s)] Photosynthetic rate	光合氮素利用率 [CO ₂ μmol/(g·s)] Photosynthetic nitrogen use efficiency	WUE (CO ₂ μmol/mmol, H ₂ O)
10	54.98 ± 3.12 aA	32.96 ± 0.65 aA	27.10 ± 1.13 cB	9.43 ± 0.38 aA
3	46.26 ± 1.63 bB	29.97 ± 0.94 bA	32.26 ± 0.98 bAB	7.68 ± 0.43 bB
1	42.40 ± 2.68 bB	28.64 ± 1.27 bA	37.43 ± 2.56 aA	6.71 ± 0.30 cC

注 (Note): 同列数据后不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著 Values followed by different small and capital letters indicate significant differences among different treatments at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

油菜植株的水分利用效率在低氮胁迫下显著下降, 3 mmol/L 比 10 mmol/L 处理降低 18.58%, 1 mmol/L 比 10 mmol/L 处理降低 28.86%, 3 个氮处理之间的差异均达到了极显著水平。

2.7 油菜氮素与干物质累积以及氮素吸收利用效率对低氮胁迫的响应

由表 3 可知, 油菜植株的总氮、地上部生物量及总生物量均在低氮胁迫下显著下降。3 mmol/L、1 mmol/L 处理的总氮和总生物量与 10 mmol/L 之间的差异均达到了极显著水平, 3 mmol/L 与 1 mmol/L 处理之间的差异达到了显著水平。3 个氮处理地上部生物量之间的差异均达到了极显著水平。3 mmol/L 处理的总氮比 10 mmol/L 的降低了 60.42%, 其地上部生物量比 10mmol/L 降低了 49.61%, 其植株总生物量比 10 mmol/L 降低了 47.73%。1 mmol/L 处理的总氮比 10 mmol/L 的降低了 75.86%, 其地上部生物量降低了 62.79%, 其植株总生物量降低了 57.89%。

植株的氮素吸收效率和氮素利用效率在低氮胁迫下显著升高, 3 个氮处理之间的差异均达到了极显著水平。3 mmol/L 处理的氮素吸收效率比 10 mmol/L 处理的提高了 31.66%, 其氮素利用效率提高了 31.71%。1 mmol/L 的氮素吸收效率比 10 mmol/L 处理提高了 141.20%, 其氮素利用效率提高了 73.73%。

表 3 油菜氮素与干物质累积以及氮素吸收利用效率对低氮胁迫的响应

Table 3 Nitrogen and dry matter accumulation, nitrogen uptake and utilize efficiency of oilseed rape in different nitrate concentration levels

氮浓度 (mmol/L) Nitrate concentration	总氮 (g/plant) Total N	地上部生物量 (g/ plant, DW) Aboveground biomass	植株总生物量 (g/plant, DW) Plant biomass	氮素吸收效率 (%) N uptake efficiency	氮素利用效率 (g/g) N use efficiency
10	0.45 ± 0.04 aA	8.65 ± 0.25 aA	13.29 ± 0.35 aA	0.18 ± 0.02 cC	29.71 ± 2.24 cC
3	0.18 ± 0.01 bB	4.36 ± 0.50 bB	6.95 ± 0.63 bB	0.24 ± 0.02 bB	39.13 ± 3.39 bB
1	0.11 ± 0.00 cB	3.22 ± 0.10 cC	5.60 ± 0.32 cB	0.44 ± 0.01 aA	51.62 ± 3.03 aA

注 (Note): 同列数据后不同小、大写字母分别表示处理间在 0.05、0.01 水平差异显著 Values followed by different small and capital letters indicate significant differences among different treatments at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论

3.1 根系特性与蒸腾作用对低氮胁迫的响应及其对氮素吸收效率的影响

根是植物吸收 NO₃⁻ 的主要器官, 氮素吸收效率高的植物一般都具有根系发达、生物量大、分布密度大等特点。为了更好地吸取养分, 根系在不同的生长环境中, 进化出一系列形态或生理上的塑性反应。在低氮环境中, 植物体通过减少侧根密度, 增加根长来减少根系间的竞争和增加根系在土壤中的生长范围^[1-2], 从而提高 NO₃⁻ 吸收效率。在本试验中, 中度低氮胁迫处理 (3 mmol/L) 和重度低氮胁迫处理 (1 mmol/L) 的油菜植株由于总氮吸收量减少 (表 3), 蛋白质合成量降低, 造成植株生长矮小, 生物量下降, 但根冠比显著增加 (图 2)。1 mmol/L 与 3 mmol/L 的根干物质重差异不显著, 但根冠比差异达极显著水平, 这是由于 1 mmol/L 的地上部生物量极显著低于 3 mmol/L 所致 (表 3)。作物通过增加生物量在根系中的分配来促进植物体对养分离子的吸收, 提高其氮素吸收效率 (表 3), 这可能是植物对低氮环境的适应机制之一。在低氮胁迫下, 植物地上部合成的碳水化合物向根系运输加强, 根系中出现淀粉累积现象^[18-19], 根系的生长优于地上部的生长,

这可能是导致植物体根冠比变大的主要原因。

本试验表明,油菜在低氮胁迫下,不仅通过改变植物的根系特性来适应低氮环境,而且能够改变植物地上部分的生理状况来加强对氮素的吸收。研究表明,土壤中的氮素能够调控植物的蒸腾作用^[17],在缺氮环境中,植物体的气孔导度、蒸腾速率提高,土壤中的质流加强^[17, 20-21]。这与本试验的研究结果一致,低氮胁迫下油菜植株的气孔导度、蒸腾速率显著升高(图3)。质流虽然不能直接促进植物体对 NO_3^- 的吸收,但能够提高根际 NO_3^- 浓度,因此,蒸腾作用对于植物体对 NO_3^- 的捕获具有重要促进作用。在低氮胁迫下,油菜植株通过提高蒸腾作用来加强对 NO_3^- 的吸收,是其适应低氮环境的机制。但在低氮胁迫下,升高的蒸腾作用加剧了植物体水分的散失,导致其水分利用效率(WUE)下降(表2)。因此,油菜植株在低氮胁迫下通过牺牲其水分利用效率来促使其氮素吸收效率的提高。

3.2 NO_3^- 的运输分配与同化对低氮胁迫的响应及氮素利用效率

NO_3^- 被植物体吸收后,既可以在根系中同化利用,也可以转移到根系液泡中储存起来,被吸收的硝态氮还可以通过木质部运往植物的地上部分,在植物的地上部分同化利用。硝态氮在植物的地上部分与地下部分分配的比例,取决于植物品种、外部 NO_3^- 浓度、温度、光照强度等^[22]。 NO_3^- 在植物体内的分配对氮素利用效率有重要影响,研究表明,油菜体内 NO_3^- 被更多的分配在地上部分,能够促进其氮效率的提高^[23]。 NO_3^- 在叶片中同化能更有效的利用由光合作用提供的还原剂、能量和碳骨架,因此, NO_3^- 的还原发生在植物的地上部分比在地下部分更为节能高效^[7-8]。在本试验中,低氮胁迫处理油菜体内 NO_3^- 含量显著下降(图1),但有更高比例的 NO_3^- 被分配在植物的地上部分。且低氮胁迫得越重,向地上部分分配 NO_3^- 的比例越高。NR和GS是 NO_3^- 代谢的两个关键酶,对植株 NO_3^- 的同化有显著促进作用。低氮胁迫处理油菜体内NR、GS活性无明显下降(图4)。低氮胁迫下的油菜植株叶绿素含量、光合速率降低,但光合氮素利用率显著增加,且低氮胁迫得越重,光合氮素利用率增加越多(表2)。油菜植株在低氮胁迫下, NO_3^- 在地上部的分配比例增加(图1),同时伴随着光合氮素利用率的显著提高,这是植株氮素利用效率显著提高的重要原因(表3)。

低氮胁迫处理油菜植株蒸腾速率提高(图3),不仅能够促进植物体对 NO_3^- 的吸收,而且促进了 NO_3^-

从根系向地上部分的运输^[24-25]。当供氮水平从10 mmol/L减至3 mmol/L时,木质部汁液中的 NO_3^- 总量仅减少25.57%,供氮水平从3 mmol/L减至1 mmol/L时,木质部汁液中的 NO_3^- 总量仅减少22.80%(表1)。

气孔的开合控制着植物的蒸腾速率和植物体对 CO_2 的吸收,气孔孔径增加,气体交换加强,一方面可以促进植物的光合作用,另一方面,也加剧了水分的散失。随着供氮水平的降低,油菜植株氮含量下降(图1),叶绿素合成受阻,光合作用受到限制,但蒸腾作用加剧,导致其水分利用效率降低(表2)。气孔的闭合受保卫细胞中 NO_3^- 的调控,当其浓度降低时,气孔的开合度也随之降低^[26]。当外界氮水平降低时,气孔的分布和密度不变^[27],但油菜植株的气孔导度增加(图3)。该研究表明植物的氮代谢对气孔的闭合具有调控作用,但这一调控机理还需要进一步研究。

4 结论

1) 在低氮胁迫下,油菜氮素吸收总量降低,但氮素吸收效率和氮素利用效率均显著升高。

2) 油菜植株的根冠比、蒸腾速率均在低氮胁迫下增加,促进了植株对 NO_3^- 的吸收。

3) 低氮胁迫下,油菜蒸腾速率的升高促进了 NO_3^- 向植株地上部分的运输,同时光合氮素利用率显著升高,促进了植株氮素利用效率的提高,但植株水分散失加剧,水分利用效率显著下降。

参 考 文 献:

- [1] Postma J A, Dathe A, Lynch J P. The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 590-602.
- [2] 谢孟林, 李强, 查丽, 等. 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[J]. *中国生态农业学报*, 2015, 23(8): 946-953.
- [3] Xie M L, Li Q, Zha L, *et al.* Effects of low nitrogen stress on the physiological and morphological traits of roots of different low nitrogen tolerance maize varieties at seedling stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2015, 23(8): 946-953.
- [4] 曹兰芹, 伍晓明, 杨睿, 等. 不同氮吸收效率品种油菜氮素营养特性的差异[J]. *作物学报*, 2012, 38(5): 887-895.
- [5] Cao L Q, Wu X M, Yang R, *et al.* Differences of nitrogen status between different N-uptake-efficiency rape-seed (*Brassica napus* L.) cultivars[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(5): 887-895.
- [6] 吴礼树. 土壤肥料学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [7] Wu S L. *Soli fertilizer science* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011.
- [8] Wang G L, Ding G D, Li L, *et al.* Identification and characterization

- of improved nitrogen efficiency in interspecific hybridized new-type *Brassica napus*[J]. *Annals of Botany*, 2014, 114(3): 549–559.
- [6] Ye X, Hong J, Shi L, *et al.* Adaptability mechanism of nitrogen-efficient germplasm of natural variation to low nitrogen stress in *Brassica napus*[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2010, 33(13): 2028–2040.
- [7] Tang Y F, Sun X C, Hu C X, *et al.* Genotypic differences in nitrate uptake, translocation and assimilation of two Chinese cabbage cultivars [*Brassica campestris* L. ssp. *Chinensis* (L.)][J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 70: 14–20.
- [8] Luo J K, Sun S B, Jia L J, *et al.* The mechanism of nitrate accumulation in pakchoi [*Brassica campestris* L.][J]. *Plant and Soil*, 2006, 282: 291–300.
- [9] 刘强, 宋海星, 荣湘民, 等. 不同品种油菜子粒产量及氮效率差异研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(4): 898–903.
- Liu Q, Song H X, Rong X M, *et al.* Study on oilseed yield and nitrogen efficiency in different cultivars of oilseed rape (*Brassica napus*)[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(4): 898–903.
- [10] 李银水, 余常兵, 廖星, 等. 湖北省不同油菜轮作模式下作物施肥现状调查[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(36): 205–211.
- Li Y S, Yu C B, Liao X, *et al.* Investigation of present fertilization on crops by different rapeseed rotation systems in Hubei province[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(36): 205–211.
- [11] 徐华丽, 鲁剑巍, 李小坤, 等. 四川省油菜施肥状况调查[J]. *西南农业学报*, 2011, 24(4): 1372–1376.
- Xu H L, Lu J W, Li X K, *et al.* Investigation of fertilizer condition of rapeseed in Sichuan province[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2011, 24(4): 1372–1376.
- [12] 王小英, 刘芬, 同延安, 等. 陕南秦巴山区油菜施肥现状评价[J]. *中国油料作物学报*, 2013, 35(2): 190–195.
- Wang X Y, Liu F, Tong Y A, *et al.* Fertilization evaluation of rapeseed in Qin-Ba mountain area of southern Shanxi province[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2013, 35(2): 190–195.
- [13] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- Zou Q. Guide of plant physiology and biochemistry experiment[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995.
- [14] Fan X R, Jia L J, Li Y L, *et al.* Comparing nitrate storage and remobilization in two rice cultivars that differ in their nitrogen use efficiency[J]. *Journal of Experiment Botany*, 2007, 58(7): 1729–1740.
- [15] 杨兰. 生长调节剂对油菜氮素再利用的影响及其与氮素利用效率的关系研究[D]. 长沙: 湖南农业大学硕士学位论文, 2012.
- Yang L. Effect of growth regulators on nitrogen reutilization of oilseed rape and relation to nitrogen utilization efficiency[D]. Changsha: MS Thesis, Hunan Agriculture University, 2012.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.
- Bao S D. Agricultural chemistry analysis of soil (3rd Ed.)[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1999.
- [17] Matimati I, Verboom G A, Cramer M D. Nitrogen regulation of transpiration controls mass-flow acquisition of nutrients[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 65(1): 159–168.
- [18] Cai J, Chen L, Qu H Y, *et al.* Alteration of nutrient allocation and transporter genes expression in rice under N, P, K, and Mg deficiencies[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(3): 939–946.
- [19] 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.
- [20] Cramer M D, Hoffmann V, Verboom G A. Nutrient availability moderates transpiration in *Erharta calycina*[J]. *New Phytologist*, 2008, 179(4): 1048–1057.
- [21] Kupper P, Rohula G, Saksing L, *et al.* Does soil nutrient availability influence night-time water flux of aspen saplings?[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 82: 37–42.
- [22] Smirnov N, Stewart G R. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences[J]. *Physiologia Plantarum*, 1985, 64(2): 133–140.
- [23] Han Y L, Song H X, Liao Q, *et al.* Nitrogen use efficiency is mediated by vacuolar nitrate sequestration capacity in roots of *Brassica napus*[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170: 1684–1698.
- [24] Tanner W, Beevers H. Does transpiration have an essential function in long-distance ion transport in plants?[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13(8): 745–750.
- [25] Tanner W, Beevers H. Transpiration, a prerequisite for long distance transport of minerals in plants?[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(16): 9443–9447.
- [26] Guo F Q, Young J, Crawford N M. The nitrate transporter AtNRT1.1 (CHL1) functions in stomatal opening and contributes to drought susceptibility in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(1): 107–117.
- [27] Broadley M R, Escobar-Gutierrez A J, Burns A, *et al.* Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance[J]. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 97–106.