

# 单一铵、硝营养对苗期淹水胁迫玉米光合与生物学性状的影响

郭九信<sup>1,2</sup>, 杨 瑛<sup>1,2</sup>, 周 毅<sup>1</sup>, 汪建飞<sup>1</sup>

(1 安徽科技学院 农业资源信息所, 安徽 凤阳 233100; 2 南京农业大学 资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095)

**【摘要】**【目的】研究  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  和  $\text{NO}_3^--\text{N}$  及其不同供氮水平对苗期玉米抗淹水胁迫的影响, 为采用氮营养调控途径提高玉米的抗涝性提供理论依据。【方法】采用室内砂砾培养及模拟淹水胁迫的方法, 研究 2 个不同品种玉米(利民 15 和皖玉 9 号), 分别在苗期供应  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  和  $\text{NO}_3^--\text{N}$  2 种形态氮素以及高(7 mmol/L)、低(3 mmol/L) 氮 2 个氮素水平时, 其光合与生长对淹水胁迫的响应。【结果】在非淹水胁迫条件下, 在高氮水平下 2 个玉米品种不同部位的生物量、株高、茎横截面积、根体积、光合速率、叶绿素含量和叶面积均相对高于低氮水平。但在淹水胁迫条件下, 当  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  供氮水平较低(3 mmol/L)时, 2 个品种玉米在苗期均表现相对较强的抗涝性; 但在  $\text{NO}_3^--\text{N}$  营养条件下, 供氮水平较高(7 mmol/L)时, 表现相对较强的抗涝性。即分别在 3 mmol/L  $\text{NH}_4^+-\text{N}$ 、7 mmol/L  $\text{NO}_3^--\text{N}$  条件下, 利民 15 和皖玉 9 号在淹水胁迫条件下可以维持相对较高的茎横截面积、根体积、光合速率、叶绿素含量和叶面积。【结论】在不同氮素营养条件下, 苗期不同品种玉米抗涝性强弱随氮素供应形态和供应水平而异。

**【关键词】** 铵、硝营养; 玉米; 苗期; 淹水胁迫; 光合; 生物学性状

**【中图分类号】** S513.01; S311

**【文献标识码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2010)05-0080-07

## Effect of nitrogen form and nitrogen supply level on maize (*Zea mays* L.) biology and photosynthesis characteristics under water-logging stress at seedling stage

GUO Jiu-xin<sup>1,2</sup>, YANG Ying<sup>1,2</sup>, ZHOU Yi<sup>1</sup>, WANG Jian-fei<sup>1</sup>

(1 Institute of Agricultural Resources Information, Anhui Science and Technology University, Fengyang, Anhui 233100, China;

2 College of Resource and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095, China)

**Abstract:** 【Objective】 The aim of study was to provide a theoretical basis on water-logging tolerance enhancement by using optimal nitrogen supply. 【Method】 Flooding or water-logging is an abiotic stress as major limits to agriculture in many regions in south China. Success or failure of crops in many arable farmlands can also be determined by frequency and the extent of flooding. Therefore, it is important to investigate methods associated with enhancing water-logging tolerance, and to use them in maize cultivation. In general, maize plants were less tolerant of water-logging at the early growth stages. Biology and photosynthesis response of two maize cultivars at seedling stage to nitrogen forms (ammonium and nitrate) and nitrogen levels (3 mmol/L and 7 mmol/L) under water-logging stress were studied by using nutrient solution culture. 【Result】 The results showed that, biomass of different parts, plant height, stem cross section area, roots volume, photosynthesis rate, chlorophyll content and leaf area of maize plants supplied with high

\* [收稿日期] 2009-11-30

[基金项目] 国家星火计划项目(2008GA710029); 安徽省自然科学基金项目(200905081); 安徽省科技厅项目(KJ2008B207)

[作者简介] 郭九信(1987-), 男, 安徽安庆人, 在读硕士, 主要从事逆境植物营养生理与调控研究。

[通信作者] 周 毅(1972-), 女, 新疆哈密人, 副教授, 主要从事植物光合与水分氮生理调控研究。

E-mail: zhouyi\_nwau@sohu.com

nitrogen level (7 mmol/L) was higher than those supplied with low nitrogen level (3 mmol/L) under non water-logging stress condition. Water-logging tolerance of maize plants supplied with low nitrogen level was higher than those supplied with high nitrogen level under ammonium nutrition, while the tolerance of maize plants supplied with high nitrogen level was higher than those supplied with low nitrogen level under nitrate nutrition. Higher tolerance of maize plants to water logging stress appears to maintain higher biomass of different parts, photosynthesis rate, etc. 【Conclusion】 Therefore, response to water-logging stress varied considerably depending on genotypes and nitrogen supply, either nitrogen forms or nitrogen levels.

**Key words:** ammonium and nitrate nutrition; maize; seedling stage; water-logging stress; photosynthesis; bio-characteristic

淹水胁迫是我国玉米的主要逆境因子之一,常常造成大幅度减产<sup>[1]</sup>。这是因为在淹水状态下,土壤中过多的水分阻碍了植物与大气环境间的气体交换,造成植物受淹组织缺氧,生长和发育严重受抑<sup>[2-3]</sup>。在淹水缺氧条件下,植物呼吸和有机物合成代谢严重受阻,需消耗大量呼吸基质,使体内碳水化合物及可溶性糖明显减少,养分供应短缺,导致部分叶片枯萎,甚至死亡,绿叶面积减少;根系活力降低,叶绿素 a、b 比值下降,叶质变劣,进一步影响排水后植株的生长恢复,造成株高变矮、生育期推迟、无效穗和空秕粒增多、千粒质量降低,产量显著下降等不良后果<sup>[1]</sup>。长期以来,众多研究一直试图探明淹水导致植物细胞死亡的根本原因及植物相应的耐淹分子生理机制<sup>[1-4]</sup>,并希望通过现代生物学手段,培育出耐淹能力较强的作物品种<sup>[4]</sup>,以减轻淹水对农业生产的危害。因此,目前的研究主要集中在耐淹品种的选育,淹水引起的生理变化及其诱导表达基因的 QTL 定位等方面。此外,李绍清等<sup>[5]</sup>研究表明,多元肥料优化处理能显著减轻洪涝灾害对水稻产量的影响,其机理在于多元肥料的有机结合,提高了水稻细胞内可溶性糖含量,减少了受淹水稻植株体内无机氮的积累,说明通过营养调控途径提高作物的抗淹性是可行的。而据室内模拟研究结果,作为土壤中两种主要的无机氮存在形态,铵态氮营养植物的地上部可溶性糖含量高于硝态氮营养植物<sup>[6]</sup>,但其硝态氮含量明显低于后者<sup>[7]</sup>,但有关施用铵态氮对提高植物抗淹性的研究还未见报道。本试验研究  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 及其不同供氮水平对苗期玉米抗淹水胁迫的影响,旨在为采用氮营养调控途径提高玉米的抗涝性提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材 料

1.1.1 供试玉米 利民 15(低抗淹水胁迫萌发)和

皖玉 9 号(高抗淹水胁迫萌发)种子,均购自安徽凤阳种子公司。

1.1.2 营养液 营养液选用改进霍格兰营养液和阿农微量营养元素配方<sup>[8]</sup>,并添加  $\text{Na}_2\text{SiO}_3$  以保持营养液中的  $\text{SiO}_2$  浓度为 0.2 mmol/L,同时添加 2 mg/L 的双氰胺(DCD)作为硝化抑制剂。

### 1.2 试验方法

采用砂培模拟培养方式。试验设计 2 种供氮形态:(1)  $\text{NH}_4^+$ -N(以  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  形式提供)和(2)  $\text{NO}_3^-$ -N(以  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  形式提供);2 种氮素供应水平:(1) 3 mmol/L 和(2) 7 mmol/L;2 个玉米品种:(1)利民 15 和(2)皖玉 9 号;2 种水分胁迫水平:(1)非淹水胁迫和(2)淹水胁迫,进行完全组合设计,共计 16 个处理,其中每个玉米品种下的 8 个处理分别为 3 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N(A3)、3 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 淹水胁迫(A3F)、7 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N(A7)、7 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 淹水胁迫(A7F)、3 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N(N3)、3 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N 淹水胁迫(N3F)、7 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N(N7)、7 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N 淹水胁迫(N7F)。每处理重复 4 次。

2 个品种玉米种子用去离子水培养至 2 叶 1 心,并去除胚乳(种子)后移栽,在饱和  $\text{CaSO}_4$  溶液中缓苗 24 h,同时进行不同供氮形态、供氮水平和淹水胁迫处理。移栽的培养容器为长方体、底部钻孔的塑料盒,其长×宽×高为 7.7 cm×7.7 cm×9.3 cm,每个塑料盒移栽 1 株幼苗。将培养容器放置在塑料箱(长×宽×高为 34.2 cm×26.4 cm×12.8 cm)中,调节塑料箱中的营养液液面高度,对培养容器中的玉米进行非淹水胁迫和淹水胁迫控制处理,其中非淹水胁迫处理营养液液面的高度保持在箱内 0.5 cm 处,淹水胁迫处理营养液液面的高度保持在箱内 8.8 cm 处,与砂面等高;移栽后每隔 1 d 对砂面淋洗 1 次,并将营养液 pH 调节至  $6.00 \pm 0.05$ ,每 7 d 更换 1 次营养液。培养温度  $(30 \pm 2)^\circ\text{C}$ ,处理 30

d 后收获。

### 1.3 样品的采集与测定

1.3.1 苗期玉米植株不同部位生物量的测定 将玉米分叶、茎鞘和根 3 部分收获,于 105~110 °C 烘箱中杀青 30 min 后,于 70~80 °C 烘箱中烘至恒质量,统计玉米根、茎鞘和叶的生物量。

1.3.2 株高、根体积、茎横截面积的测定 株高用直尺测量;用直尺和游标卡尺量取茎基部横截面的长轴长和短轴长(截面面积= $\pi \times$ 长轴长 $\times$ 短轴长);根体积采用排水法测定<sup>[9]</sup>。

1.3.3 苗期玉米光合速率的测定 采用 Li-Cor 6400 XT 便携式光合仪测定苗期玉米新完全展开叶,此时光强为 1 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , $\text{CO}_2$  供应浓度 400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ,叶片温度( $27 \pm 2$ ) °C,相对湿度约为 25%。

1.3.4 苗期玉米叶绿素含量和叶面积的测定<sup>[10-11]</sup>

采集苗期玉米的新完全展开叶,用体积分数 95% 乙醇提取,用比色法测定玉米叶片叶绿素含量。叶面积采用复印称重法测定。

### 1.4 数据分析

采用 SAS 软件(8.02 版本)对试验数据进行方差分析和多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米生物量的影响

由表 1 可知,在非淹水胁迫条件下, $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,高氮水平(7 mmol/L)处理玉米的叶、茎、根和整株生物量均高于低氮水平(3 mmol/L),但只有在  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,高氮与低氮水平处理玉米的叶、茎、根和整株生物量差异达显著水平。在淹水胁迫条件下, $\text{NH}_4^+$ -N 营养条件下,低氮水平处理导致玉米叶、茎、根和整株生物量的下降幅度较高氮水平低,表现出较强的抗涝性;而  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,高氮水平处理玉米叶、茎、根和整株生物量的下降幅度较低氮水平低。说明在不同氮素营养条件下,苗期玉米抗涝性强弱可能随氮素供应形态及供应水平而异。

表 1 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米生物量的影响

Table 1 Effect of nitrogen form and nitrogen level on biomass of maize cultivars at seedling stage under water-logging stress condition

品种 Cultivar	处理 Treatment	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	整株 Total plant
利民 15 Limin 15	A3	0.72±0.22 bc	0.31±0.08 bc	0.21±0.05 cd	1.24±0.32 bc
	A3F	0.68±0.26 c	0.22±0.04 c	0.20±0.03 cd	1.10±0.32 bc
	A7	0.78±0.33 bc	0.49±0.17 ab	0.34±0.18 abc	1.60±0.20 b
	A7F	0.41±0.33 c	0.19±0.03 c	0.11±0.02 d	0.85±0.22 c
	N3	0.67±0.18 c	0.35±0.16 bc	0.25±0.08 bcd	1.28±0.38 bc
	N3F	0.34±0.29 c	0.19±0.16 c	0.12±0.11 d	0.65±0.55 c
	N7	1.15±0.23 ab	0.70±0.16 a	0.47±0.04 a	2.32±0.36 a
	N7F	1.30±0.50 a	0.63±0.29 a	0.36±0.16 ab	2.30±0.90 a
皖玉 9 号 Wanyu 9	A3	0.85±0.08 ab	0.35±0.07 b	0.26±0.08 bcd	1.47±0.18 bc
	A3F	0.91±0.16 ab	0.34±0.09 b	0.30±0.08 abcd	1.54±0.23 abc
	A7	1.21±0.24 a	0.51±0.19 ab	0.40±0.20 abc	2.11±0.60 ab
	A7F	0.61±0.35 b	0.23±0.11 b	0.13±0.07 d	0.97±0.54 c
	N3	0.64±0.18 b	0.31±0.13 b	0.20±0.07 cd	1.16±0.38 bc
	N3F	0.51±0.29 b	0.20±0.07 b	0.11±0.05 d	0.82±0.41 c
	N7	1.33±0.53 a	0.71±0.34 a	0.51±0.17 a	2.54±1.02 a
	N7F	1.40±0.72 a	0.68±0.43 a	0.47±0.32 ab	2.55±1.46 a

注:同列数据后标不同小写字母者表示 5% 显著差异。下表同。

Note: Different letters in the same column of the same cultivars indicates significance at 5% level. The same is as follows.

以生物量胁迫系数(淹水胁迫下的生物量与非淹水胁迫下的生物量之比,以下其他指标胁迫系数的计算方法同此)作为评价指标,计算铵、硝营养及其不同供氮水平下苗期淹水胁迫玉米不同部位的生物量胁迫系数,结果如表 2 所示。由表 2 可知,在淹水胁迫条件下,除 3 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N 处理(N3F)利民 15 和 3 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 处理(A3F)皖玉 9 号

外,其他处理玉米叶的生物量胁迫系数均大于茎和根。表明在本试验条件下,玉米叶片生长受到淹水胁迫的抑制效应可能低于茎和根。

在  $\text{NH}_4^+$ -N 营养条件下,3 mmol/L 氮处理玉米不同部位的生物量胁迫系数和根冠比胁迫系数均明显高于 7 mmol/L 氮处理,其中 2 个  $\text{NH}_4^+$ -N 水平下以根系的生物量胁迫系数相差最大,表明:(1)低

氮水平可能适于提高  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  营养玉米的抗淹水胁迫能力;(2)低  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  水平可能主要依靠相对提高或维持稳定的向根系分配同化物的比例,进而增强其适应淹水胁迫逆境的能力。

在  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  营养条件下,7 mmol/L 氮处理玉米不同部位的生物量胁迫系数和叶茎比胁迫系数均明显高于 3 mmol/L 氮处理,其中对利民 15,以 2 个  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  水平下叶片的生物量胁迫系数相差最大;对皖玉 9 号,以 2 个  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  水平下根系的生物量胁迫

系数相差最大,表明:(1)高氮水平可能适于提高  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  营养玉米的抗淹水胁迫能力;(2)利民 15 可能主要依靠相对提高向叶片分配同化物的比例,进而增强其适应淹水胁迫逆境的能力;而皖玉 9 号可能主要依靠相对稳定保持向根系分配同化物的比例,进而增强其适应淹水胁迫逆境的能力。因此可知,不同品种玉米苗期对供氮形态、供氮水平和淹水胁迫的响应可能具有明显的基因型差异。

表 2 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米不同部位生物量胁迫系数的影响

Table 2 Effect of nitrogen form and nitrogen level on biomass stress coefficient of maize cultivars at seedling stage under water-logging stress condition

品种 Cultivar	处理 Treatment	生物量胁迫系数 Biomass stress coefficient				叶茎比胁迫系数 Stress coefficient of the ration of leaf to stem	根冠比胁迫系数 Stress coefficient of the ration of roots to shoot
		叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	整株 Total plant		
利民 15 Limin 15	A3F	0.94	0.72	0.93	0.88	1.31	1.07
	A7F	0.53	0.38	0.33	0.53	1.37	0.71
	N3F	0.51	0.53	0.47	0.51	0.97	0.91
	N7F	1.13	0.91	0.77	0.99	1.25	0.74
皖玉 9 号 Wanyu 9	A3F	1.06	0.97	1.13	1.05	1.10	1.09
	A7F	0.51	0.46	0.32	0.46	1.10	0.65
	N3F	0.79	0.63	0.56	0.71	1.25	0.75
	N7F	1.06	0.95	0.92	1.00	1.12	0.91

2.2 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米生物学性状的影响

玉米生物学性状的影响见表 3。由表 3 可知,玉米株高、茎横截面积、根体积对淹水胁迫的响应随供氮形态和供氮水平而异。

表 3 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米生物学性状的影响

Table 3 Effect of nitrogen form and nitrogen level on bio-characters of maize cultivars under water-logging stress condition at seedling stage

品种 Cultivar	处理 Treatment	株高 Plant height		茎横截面积 Stem cross section		根体积 Root	
		测定值/cm Value	胁迫系数 Stress coefficient	测定值/cm <sup>2</sup> Value	胁迫系数 Stress coefficient	测定值/cm <sup>3</sup> Value	胁迫系数 Stress coefficient
利民 15 Limin 15	A3	19.8±2.8 cde	—	0.709±0.080 b	—	6.49±2.52 abc	—
	A7	23.9±3.7 abc	—	1.139±0.228 a	—	9.03±5.03 a	—
	N3	20.4±4.5 bcde	—	0.718±0.220 b	—	5.74±1.74 abc	—
	N7	27.2±2.1 a	—	1.303±0.232 a	—	7.90±4.05 ab	—
	A3F	22.1±0.5 abcd	1.11	0.706±0.098 b	0.99	6.76±1.47 abc	1.04
	A7F	17.0±1.3 de	0.71	0.636±0.037 b	0.56	3.56±0.78 bc	0.39
	N3F	14.4±8.8 e	0.71	0.508±0.333 b	0.71	3.21±2.64 c	0.56
	N7F	26.0±3.4 ab	0.96	1.474±0.405 a	1.13	8.58±3.71 a	1.09
皖玉 9 号 Wanyu 9	A3	25.2±2.8 bc	—	0.585±0.062 b	—	7.70±1.89 ab	—
	A7	29.6±3.3 ab	—	0.870±0.287 ab	—	10.59±3.41 a	—
	N3	19.7±4.1 c	—	0.616±0.156 b	—	3.69±0.95 b	—
	N7	32.0±7.5 a	—	1.182±0.391 a	—	9.62±2.82 a	—
	A3F	28.5±1.9 ab	1.13	0.811±0.227 b	1.39	10.44±3.75 a	1.36
	A7F	21.2±5.5 c	0.71	0.619±0.206 b	0.71	3.84±2.64 b	0.36
	N3F	21.8±2.4 c	1.11	0.503±0.147 b	0.82	3.15±0.96 b	0.85
	N7F	32.2±6.0 a	1.01	1.263±0.476 a	1.07	10.91±6.71 a	1.13

在非淹水胁迫条件下,高氮水平下玉米的株高、茎横截面积和根体积均高于低氮水平。在淹水胁迫

条件下,在  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的 2 个氮水平下,淹水胁迫对 2 个低氮处理玉米品种的株高没有显著影响;而高氮

处理玉米的株高均显著下降。在  $\text{NO}_3^-$ -N 的 2 个供氮水平下,淹水胁迫处理后,利民 15 的株高也均呈下降趋势,但差异均未达显著水平,其中低氮水平时株高的下降幅度较高氮水平时高;而淹水胁迫对皖玉 9 号的株高没有明显影响。

与非淹水胁迫条件相比,在淹水胁迫条件下,7 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 和 3 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N 处理 2 个品种玉米的茎横截面积、根体积均下降。因此,从生物学性状的角度推测,适宜供氮水平(低  $\text{NH}_4^+$ -N 或高  $\text{NO}_3^-$ -N 水平)的抗涝性强弱,可能与其是否能够维持足够的茎横截面积以及根体积密切相关,而这些生物学性状指标是否与茎的养分、氧气和物质运输,以及根系的养分、水分吸收和氧气运输能力有关,还有待于进一步的研究证实。

### 2.3 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米光合特性的影响

由表 4 和表 5 可知,在非淹水胁迫条件下,高氮水平处理玉米的光合速率、叶绿素含量、新完全展开

叶叶面积和植株总叶面积均高于低氮水平。与非淹水胁迫条件相比,淹水胁迫对 3 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 处理玉米的光合速率没有显著影响,其中皖玉 9 号的光合速率略微增加,这可能与其叶绿素含量升高有关;尽管利民 15 叶绿素含量显著增高,但对其光合速率没有明显的促进作用,这可能与其叶面积降低引起的叶绿素浓缩效应有关。在淹水胁迫条件下,7 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 处理的 2 个玉米品种的光合速率均有不同程度下降,其中利民 15 的下降趋势达显著水平,这与其叶绿素含量和叶面积的下降趋势相同。在低  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,只有利民 15 的光合速率在淹水胁迫条件下有升高趋势,但未达到显著水平;而高  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,2 个品种玉米的光合速率在淹水胁迫条件下均呈升高趋势,其中皖玉 9 号的光合速率升高幅度达显著水平,其对应的叶绿素含量、叶面积也均有增高趋势,说明在适宜的氮营养条件下,适度淹水胁迫还可能对玉米的光合生理过程产生一定的刺激作用。

表 4 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米光合速率和叶绿素含量的影响

Table 4 Effect of nitrogen form and nitrogen level on photosynthesis rate and chlorophyll content of maize plants under water-logging stress condition at seedling stage

品种 Cultivar	处理 Treatment	光合速率 Photosynthesis rate		叶绿素含量 Chlorophyll content	
		测定值/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Value	胁迫系数 Stress coefficient	测定值/ $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$ Value	胁迫系数 Stress coefficient
利民 15 Limin 15	A3	12.5±1.34 bc	—	1.29±0.37 c	—
	A7	19.0±1.84 a	—	1.56±0.26 abc	—
	N3	10.1±1.87 c	—	1.35±0.33 c	—
	N7	18.1±6.01 ab	—	1.38±0.05 c	—
	A3F	12.4±0.21 c	0.99	1.90±0.25 a	1.46
	A7F	9.9±1.78 c	0.52	1.48±0.14 bc	0.95
	N3F	12.2±0.71 c	1.21	1.80±0.33 ab	1.33
	N7F	21.1±0.00 a	1.17	1.63±0.08 abc	1.18
皖玉 9 号 Wanyu 9	A3	13.8±0.28 c	—	1.52±0.18 bc	—
	A7	17.7±2.76 b	—	1.74±0.23 b	—
	N3	13.7±0.00 c	—	1.35±0.25 c	—
	N7	15.7±1.56 bc	—	1.54±0.23 bc	—
	A3F	15.3±0.00 bc	1.11	1.62±0.31 bc	1.06
	A7F	14.4±2.62 bc	0.81	2.11±0.21 a	1.21
	N3F	12.4±0.64 c	0.90	1.82±0.24 ab	1.35
	N7F	21.2±0.49 a	1.35	1.70±0.07 b	1.10

叶面积和叶绿素含量是影响光合作用的两个关键因素。光合速率和叶绿素含量并非总呈正相关关系,也可能与叶面积变化对其的影响有关。由表 5 可知,在  $\text{NH}_4^+$ -N 营养条件下,淹水胁迫导致利民 15 的新完全展开叶叶面积和植株总叶面积均有所降低,且在高氮水平下降低的幅度更大,这与利民 15 在高氮水平下的光合速率和叶绿素含量降低的趋势相符;而皖玉 9 号的新完全展开叶叶面积和植株总

叶面积仅在高  $\text{NH}_4^+$ -N 水平时才明显降低,而在低  $\text{NH}_4^+$ -N 水平时呈增加趋势,表现出其植株水平的光合作用对淹水胁迫较强的适应性。在供  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,淹水胁迫时,2 个品种玉米的新完全展开叶叶面积和植株总叶面积则均在低氮水平时呈现降低趋势,而在高氮水平时呈略微升高的趋势,进一步证实高氮水平可能适于提高  $\text{NO}_3^-$ -N 处理玉米的抗淹水胁迫能力。

表 5 铵、硝营养及其不同供氮水平对苗期淹水胁迫玉米叶面积的影响

Table 5 Effect of nitrogen form and nitrogen level on leaf area of maize plants under water-logging stress condition at seedling stage

品种 Cultivar	处理 Treatment	新完全展开叶面积 Newly expanded leaf area		总叶面积 Total leaf area	
		测定值/cm <sup>2</sup> Value	胁迫系数 Stress coefficient	测定值/cm <sup>2</sup> Value	胁迫系数 Stress coefficient
利民 15 Limin 15	A3	114.1±20.1 bc	—	655.6±144.7 ab	—
	A7	159.9±17.6 a	—	957.1±217.3 a	—
	N3	81.0±10.3 cd	—	411.3±102.7 bc	—
	N7	138.7±13.4 ab	—	730.5±128.0 ab	—
	A3F	101.5±12.3 bc	0.89	444.1±68.3 bc	0.68
	A7F	88.2±24.1 cd	0.55	501.6±186.3 bc	0.52
	N3F	55.5±38.3 d	0.68	254.3±196.1 c	0.62
	N7F	173.8±51.4 a	1.25	1 029.8±642.9 a	1.41
皖玉 9 号 Wanyu 9	A3	98.1±5.6 bcd	—	418.0±35.9 bc	—
	A7	148.8±26.2 a	—	903.8±551.2 a	—
	N3	84.1±15.6 cd	—	344.4±94.9 bc	—
	N7	144.0±44.2 ab	—	712.7±256.9 ab	—
	A3F	120.7±16.8 abc	1.23	664.4±401.5 abc	1.59
	A7F	91.8±35.1 cd	0.62	432.9±174.4 bc	0.48
	N3F	64.4±25.8 d	0.76	237.6±84.3 c	0.69
	N7F	158.1±45.5 a	1.10	888.4±348.1 a	1.25

### 3 讨 论

淹水对植物的伤害主要是严重缺氧所造成的次生胁迫伤害。在缺氧条件下,细胞中的碳代谢途径改变,对植物的生长和发育产生重大影响。植物抗涝能力主要取决于其形态结构和生理代谢上对缺氧的适应能力<sup>[3-4,11]</sup>。抗涝植物主要是通过形成大量的不定根以维持氧气的扩散和高的吸收效率,减轻淹水引起的低氧胁迫伤害<sup>[11-12]</sup>。研究表明,当土壤水分较多时,由于土壤通气性不良,根的生长受到一定程度的抑制,而地上部由于水分供应充足而保持旺盛生长,因而根冠比下降<sup>[13]</sup>。然而,过低的根冠比可能会加剧根系吸收能力的下降趋势,导致植物出现养分亏缺等不良后果。已有研究证实,在淹水环境中,玉米幼苗基节部不定根的发生和形成明显加强,具体表现为不定根原基发生明显早于正常幼苗,不定根可替代淹水时受损伤的根,并有较高的吸收速率<sup>[12]</sup>。在本试验的淹水胁迫条件下,当 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 供应水平为 3 mmol/L 时,2 个玉米品种根冠比胁迫系数均大于 1,说明适宜氮素营养调控维持了稳定的根冠比,这可能是其具有相对较强抗涝性的原因之一。根冠比反映了生长状况以及环境条件对植物根系与地上部分生长影响强弱的相对程度;根据植物生长的相关性原理,植物的根系与地上部分生长相互依赖且相互制约<sup>[13]</sup>。在淹水胁迫条件下,植物光合产物向地上部分分配比例的稳定性强弱,可能是植物适应淹水逆境的良好反应,尤其是在淹没

条件下,植物通过加速茎伸长露出水面的速率,尽快接触氧气适应逆境<sup>[3,11]</sup>。此外,保证地上部稳定的同化物分配比例也有利于维持基本的光合生产能力;而有研究认为,在富含叶绿素的细胞中,利用呼吸产生的二氧化碳进行光合放氧,是两栖植物适应淹水逆境的重要途径<sup>[3]</sup>,进一步说明稳定的根冠比可能是植物提高抗涝性适应生理反应的结果。在本试验的淹水胁迫条件下,与低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 供应水平相比,高 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 营养利民 15 的根冠比胁迫系数没有明显优势,但其叶茎比胁迫系数有明显的增高趋势,相应的叶面积也较大,同时根体积胁迫系数优势也明显,因而可能弥补了同化物向根系分配的相对不足,证实:(1)同化物在根、茎和叶之间的协调分配可能是提高玉米抗涝性的重要途径;(2)玉米抗淹水适应性机制因供氮形态不同而异。

植物抗涝性是受多因素控制的非常复杂的性状,各因素之间存在互作。在淹水胁迫下,植物长时间处于极度的低氧环境时,主要通过无氧呼吸来获得其所必需的能量,需消耗大量糖分。因此,凡是影响作物糖分积累的施肥措施均会影响受淹水作物的生存能力<sup>[5]</sup>。由于施氮不足会抑制作物光合作用的进行,而过度施氮会破坏碳氮平衡,导致营养生长过旺,不利于碳水化合物的积累<sup>[5]</sup>。因此,供氮水平明显影响植物的抗涝性。另有研究表明,外源 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 均具有诱导部分植物中谷氨酰胺合成酶(GS)基因表达的作用<sup>[14]</sup>,同时不同的氮素形态对比对蔗糖代谢有关的转化酶、蔗糖合成酶和蔗糖磷

酸合成酶的活性有显著影响<sup>[15-17]</sup>。由此推测,不同供氮形态对玉米抗涝性的调控存在生理依据。

综上所述,在本试验中,与非淹水胁迫条件下的生长状况相比,对有利于增强抗淹水胁迫能力的氮形态及其氮素供应水平进行组合(3 mmol/L  $\text{NH}_4^+$ -N 或 7 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ -N 水平)培养玉米,均可以维持相对较高的茎横截面积、根体积、光合速率、叶绿素含量和叶面积,进而可能参与维持正常生理活动所需茎的养分、氧气与物质运输,以及根系的养分、水分吸收与氧气运输调控;但不同氮形态营养条件下表现出相对较强抗性时的氮素供应水平不同。在  $\text{NH}_4^+$ -N 营养条件下,相对低氮水平可能适于提高玉米的抗淹水胁迫能力;而在  $\text{NO}_3^-$ -N 营养条件下,相对高氮水平可能适于提高玉米的抗淹水胁迫能力,关于其内在的生理机制,还有待进一步的深入研究。

## [参考文献]

- [1] 张光恒,曾大力,胡时开,等. 水稻苗期耐淹相关性状 QTL 分析 [J]. 作物学报,2006,32(9):1280-1286.  
Zhang G H, Zeng D L, Hu S K, et al. QTL analysis of traits concerned submergence tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(9): 1280-1286. (in Chinese)
- [2] Gao P, Wang G Y, Zhao H J, et al. Isolation and identification of submergence-induced genes in maize (*Zea mays* L.) seedlings by suppression subtractive hybridization [J]. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(4): 479-483.
- [3] Jackson M B, Colmer T D. Response and adaptation by plants to flooding stress [J]. Annals of Botany, 2005, 96: 501-505.
- [4] 陈永华,赵森,柳俊,等. 水稻耐淹涝性状的遗传分析和 SSR 标记的研究 [J]. 遗传, 2006, 28(12): 1562-1566.  
Chen Y H, Zhao S, Liu J, et al. Genetic analysis and SSR marker of tolerance to submergence in rice [J]. Hereditas, 2006, 28(12): 1562-1566. (in Chinese)
- [5] 李绍清,李阳生,吴福顺,等. 水稻孕穗期在淹涝胁迫下施肥的优化选择及其作用机理 [J]. 作物学报, 2002, 28(1): 115-120.  
Li S Q, Li Y S, Wu F S, et al. Optimum fertilization and its corresponding mechanism under complete submergence at booting stage in rice [J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(1): 115-120. (in Chinese)
- [6] Walch-Liu P, Neumann G, Bengert F, et al. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 227-237.
- [7] 周毅,郭世伟,宋娜,等. 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻的光合速率、水分和氮素利用 [J]. 中国水稻科学, 2006, 20(3): 313-318.  
Zhou Y, Guo S W, Song N, et al. Effects of nitrogen form and water stress interaction on photosynthesis, utilization of water and nitrogen of rice plants at the tillering stage [J]. Chinese J Rice Sci, 2006, 20(3): 313-318. (in Chinese)
- [8] 毛达如. 植物营养研究方法 [M]. 北京:北京农业大学出版社, 2004: 18.  
Mao D R. Research method on plant nutrition [M]. Beijing: Chinese Agriculture University Press, 2004: 18. (in Chinese)
- [9] Sattelmacher B. Methods for measuring root volume and for study root morphology [J]. Z Pflanzenernährung Bodenkunde, 1987, 150: 54-55.
- [10] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京:高等教育出版社, 2002: 134.  
Li H S. Experiment theory and technology of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002: 134. (in Chinese)
- [11] 邹春琴,王晓凤,张福锁. 铵态氮抑制向日葵生长的作用机制初步探讨 [J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(1): 82-85.  
Zou C Q, Wang X F, Zhang F S. Preliminary study on the mechanism of ammonium nitrogen inhibiting the growth of sunflower [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10(1): 82-85. (in Chinese)
- [12] Visser E J W, Voessen L A C, Vartapetian J B B, et al. Flooding and plant growth [J]. Annals of Botany, 2003, 91: 107-109.
- [13] 魏和平,利容千,王建波. 淹水对玉米叶片细胞超微结构的影响 [J]. 植物学报, 2000, 42(8): 811-817.  
Wei H P, Li R Q, Wang J B. Ultrastructural changes in leaf cells of submerged maize [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(8): 811-817. (in Chinese)
- [14] 李合生. 现代植物生理学 [M]. 北京:高等教育出版社, 2002: 301-302.  
Li H S. Modern plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002: 301-302. (in Chinese)
- [15] Suárez M F, Avila C, Gallardo F, et al. Molecular and enzymatic analysis of ammonium assimilation in woody plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(370): 891-904.
- [16] Hodges M. Enzyme redundancy and the importance of 2-oxoglutarate in plant ammonium assimilation [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(370): 905-916.
- [17] Schjoerring J K, Husted S, Mäck G, et al. The regulation of ammonium translocation in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(370): 883-890.