

网络出版时间:2012-08-15 15:25

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20120815.1525.016.html>

淹涝胁迫和供氮形态耦合对苗期玉米根系的影响

刘盼盼^{1,2}, 伍大利¹, 王福友¹, 周自强¹, 周毅¹, 汪建飞¹

(1 安徽科技学院 城建与环境学院, 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】研究苗期玉米根系对供氮形态和淹涝胁迫的适应特性, 为玉米抗涝的氮营养生理调控提供理论依据。【方法】采用砂培模拟培养方法, 比较研究 2 种水分条件(淹涝胁迫和非淹涝胁迫)以及不同供氮形态(NH_4^+-N (7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$)、 NO_3^--N (7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$)和 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^--\text{N}$ (7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 与 7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 等体积混合)对苗期玉米根体积、根系气体体积、伤流液流量、根系脱氢酶活性、植株氮积累量及根系氮、磷和钾含量的影响。【结果】在非淹水胁迫条件下培养 3 周, 玉米植株的叶及茎鞘干质量均以铵、硝混合处理最高; 但在淹涝胁迫条件下, 在玉米同一部位单一铵态氮处理的生物量抗淹涝系数(淹涝胁迫条件下的生物量/非淹涝胁迫条件下的生物量)最高, 且均大于 1, 并以根系的生物量胁迫系数最高; 而硝态氮处理的生物量胁迫系数均低于其他 2 种氮形态处理, 且以根系的生物量胁迫系数最低, 表明苗期玉米根系对不同供氮形态的响应与其耐淹涝胁迫能力密切相关。与硝态氮处理和铵、硝混合处理相比, 铵态氮处理玉米的根系具有相对较高的根系气体体积, 且其和根体积在淹涝胁迫条件下能保持同步增长, 故铵态氮处理可维持稳定的根系孔隙度、单位质量根系活力以及根系氮、磷、钾含量, 并提高其单株根系活力、伤流液流量、氮素吸收以及氮/磷、氮/钾和磷/钾, 进而提高苗期玉米对淹涝胁迫的适应能力。【结论】在铵态氮营养条件下, 苗期玉米根系对淹涝胁迫的适应能力相对较强。

【关键词】 淹涝胁迫; 供氮形态; 玉米; 根系孔隙度; 根系活力

【中图分类号】 S513; S311

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2012)09-0133-08

Effect of water-logging stress and nitrogen forms on roots of maize (*Zea mays* L.) plants at seeding stage

LIU Pan-pan^{1,2}, WU Da-li¹, WANG Fu-you¹, ZHOU Zi-qiang¹,
ZHOU Yi¹, WANG Jian-fei¹

(1 College of Urban Construction and Environment, 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 the study was to provide a theoretical basis on water-logging tolerance by comparing the difference in root traits acclimatization to stress environment and form of nitrogen supply. 【Method】Effect of water conditions (water-logging stress and non-water-logging stress) and nitrogen forms, supplied as 7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and the mixture of 7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ and 7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on roots volume, gas volume in root, amount of bleeding sap, roots dehydrogenase activity, amount of nitrogen accumulation, root nitrogen, phosphorus and potassium content of maize (*Zea mays* L.) plants at seeding stage was carried out by using sand culture experiment. 【Result】The result showed that, under non water-logging stress conditions, the mixture of ammonium and nitrate improves the growth of maize plants over that with ammo-

【收稿日期】 2012-02-21

【基金项目】 安徽省优秀青年科技基金项目(10040606Y02); 安徽省自然科学基金项目(090411002); 安徽省教育厅项目(KJ2008B207)

【作者简介】 刘盼盼(1987—), 女, 安徽阜阳人, 在读硕士, 主要从事逆境植物营养生理与调控研究。E-mail: liupanpan_njau@163.com

【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

nium or nitrate alone, while stress tolerance of different parts of maize plants supplied with ammonium was higher than that with the other nitrogen forms, roots showed the highest dry biomass stress coefficient of different parts in ammonium fed maize plants, and the lowest in nitrate fed maize plants. That is to say, water-logging stress tolerance of maize plants supplied with different nitrogen forms depended on the response of the roots to water-logging stress in the experiment. Non water-logging stressed maize plants supplied with ammonium had much higher roots volume, gas volume in roots, and both of which increased in step with each other under water-logging stress conditions to keep relatively constant roots porosity, roots activity per roots biomass, nitrogen, phosphorus and potassium content, and at the same time, to enhance roots activity and amount of bleeding sap of total plant, nitrogen uptake, and the ratio of nitrogen content to phosphorus content, nitrogen content to potassium content and phosphorus content to potassium content, when compared with that of supplied with the other two nitrogen forms. 【Conclusion】 Therefore, it revealed that nitrogen form is a major factor affecting maize plants responses to water-logging stress, and negative effects of the stress were alleviated by ammonium rather than nitrate supply, with the higher roots porosity and facilitating increase in gas volume in roots.

Key words: water-logging stress; nitrogen form; maize; roots porosity; roots activity

根系是植物受到淹涝环境直接危害的部位。多数研究表明,淹涝引起的低氧胁迫首先抑制作物根系的生长,进而降低其对矿质离子和有益微量元素的吸收,这是最终导致植株营养失调和产量降低的主要原因之一^[1-3]。一般认为,在淹水条件下,植物形成发达的通气组织是其适应淹水逆境的良好反映^[2-5]。与之相对应的内在生理过程则表现为植物体内乙烯含量增加、纤维素酶活力升高以及生长素的下行运输受到阻断^[5],生长素积累于接近水面的茎部,并在该部位促进不定根和皮孔组织的增生^[1]。从组织水平分析,通气组织由根系活细胞进行编程性死亡或溶解形成的气室和空腔集合而成,是植株体内从非淹水部位向淹水部位运输氧气的主要途径;淹涝引起的根系细胞数量下降也有减少根系氧需求的效应,但目前尚不清楚这是否会影响根系的养分吸收等功能,进而抑制根系的生长^[6]。在淹涝胁迫条件下,土壤中的无机氮——硝态氮和铵态氮含量及其比例会发生明显变化^[1]。赵锋等^[7]研究认为,铵态氮可刺激水稻根系通气组织的形成,而硝态氮则刺激侧根的生长,并增加最长根的根长,说明供氮形态的改变能明显影响植物对淹涝胁迫的适应能力。本研究拟通过比较供氮形态和淹涝条件对苗期玉米根体积和根系气体体积的影响,探讨玉米对供氮形态和淹涝环境的适应机制,为玉米抗涝的氮营养生理调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

供试玉米(*Zea mays* L.)品种为“郑单 958”,由

河南省农业科学院选育。

1.2 试验设计与处理

试验采用室内砂培模拟培养方法,营养液参照霍格兰营养液配方,并略做改进。供氮形态设计采用 3 个水平,分别为铵态氮(以 7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 形式提供, NH_4^+ -N)、硝态氮(以 7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 形式提供, NO_3^- -N)以及铵态氮、硝态氮混合(7.5 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 与 7.5 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 按 1 : 1 的体积比混合, $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ -N);水分供给条件设非淹涝胁迫和淹涝胁迫 2 个水平,进行完全组合设计,共计 6 个处理。营养液中其他养分组成与浓度分别为: Mg^{2+} 由 2 mmol/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 提供, Ca^{2+} 采用单一硝态氮处理营养液中的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 的浓度(7.5 mmol/L),铵态氮处理的 Ca^{2+} 则由 CaCl_2 代替,而铵、硝混合处理中 Ca^{2+} 的不足部分通过 CaCl_2 补充,其他养分组成浓度不变;微量元素组成与含量采用阿农营养液配方,其中铁(0.005 g/L)以 EDTA-Fe 的形式提供;另根据氮水平添加 0.75 mmol/L 双氰胺(氮素用量的 5%^[8]),以防止发生硝化作用。

采用直播育苗的方式。玉米种子用 10% 的双氧水浸泡 30 min,洗净后直接播种于塑料杯(直径 7.1 cm,高 8.9 cm)中;塑料杯底部钻若干小孔,每 6 个塑料杯放置在一个长方形塑料盒(长×宽×高=21.4 cm×14.0 cm×8.2 cm)中;通过调节塑料盒中营养液的高度,控制塑料杯中的液面高度,以模拟非淹涝胁迫(250 mL 营养液,营养液液面高度保持在杯内距杯底 0.5 cm 处)和淹涝胁迫(1 L 营养液,淹至砂面,营养液液面高度保持在杯内距杯底 7.7 cm

处)条件。每个塑料杯中播种 1 粒种子,待玉米幼苗培养至 2 叶 1 心时,挑选长势一致的幼苗进行不同供氮形态处理。待玉米幼苗培养至 3 叶 1 心时,再进行模拟淹涝胁迫处理。为降低非淹涝胁迫和淹涝胁迫条件下实际供氮容量的差异(营养液加入体积不同所致),及淹涝条件下氮的反硝化损失的影响,每天淋洗砂面,并更换 1 次营养液。每个处理设置 4 个重复,共计 24 盆。营养液的 pH 调节至 6.00 ± 0.05 。培养地点位于人工光照培养室,采用 WNG400/T/GG/SUPER 400 W 高压钠灯(上海亚明)从早晨 08:00 至晚 20:00 人工补光(光量子通量密度为 $350 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),温度 $(22 \pm 3)^\circ\text{C}$,空气相对湿度为 $60\% \sim 70\%$ 。在模拟淹涝胁迫处理 21 d 后收获,用于各指标测定。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 伤流液流量 参照王学奎^[9]的方法并略做改进:称取适量经过盐酸浸泡、漂洗,并用蒸馏水洗净的干燥脱脂棉。早晨 08:00 开始收集伤流液,用刀片在玉米植株茎部距砂面 3~5 cm 处切断,再用滤纸轻轻擦去切口处最初溢泌的液体,然后用脱脂棉包住切口,再用封口膜包裹脱脂棉,以防止伤流液的蒸发损失。12 h 后(20:00)称量封口膜和脱脂棉。采用差减法计算伤流液流量。

1.3.2 植株根系、茎鞘和叶生物量(干质量) 将玉米根系、茎鞘和叶分别收获,称量鲜质量后,于 $105 \sim 110^\circ\text{C}$ 杀青 30 min,再于 $70 \sim 80^\circ\text{C}$ 烘至质量恒定,称质量。

1.3.3 根体积 参照 Sattelmacher^[10]的方法,采用

排水法测定。

1.3.4 根系活力、根系气体体积和根系孔隙度 根系活力采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法^[9]测定。根系气体体积和根系孔隙度参照 Thomson 等^[11]的方法,采用真空抽气法测定。将测定鲜质量后的根系完全浸泡于蒸馏水中,10 min 后取出根系,擦干称质量(平衡质量),然后将其完全浸泡于盛满蒸馏水的烧杯中,再将烧杯放入真空干燥器中,间断抽气 2 次,每次抽气 2 min,取出根系擦干称质量(抽气质量)。根系气体体积($\text{cm}^3/\text{株}$)=(抽气质量-平衡质量)/水的密度;根系孔隙度=根系气体体积/根体积 $\times 100\%$ 。

1.3.5 植株氮含量、累积量及根系氮、磷和钾含量 将植株和根系样品采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 法消煮,待测液中的氮含量采用流动分析仪(AA3,德国 BRAN+LUEBBE 公司)测定;磷含量采用磷钼蓝比色法测定;钾含量采用火焰光度计法测定。氮累积量($\text{mg}/\text{株}$)=总生物量 $\times$ 植株氮含量。

1.4 数据分析

采用 SAS 软件(8.02)和 Excel 2003 进行试验数据处理、制图和方差分析,并用最小显著差数法对不同处理之间的差异进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米叶、茎鞘和根系生物量的影响

淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系、茎鞘和叶生物量(干质量)的影响结果见图 1。

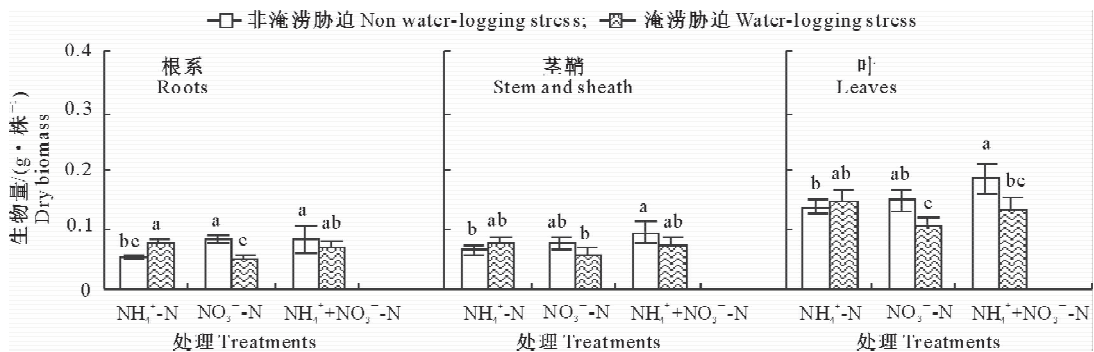


图 1 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系、茎鞘和叶生物量(干质量)的影响

图标上不同小写字母表示在同一植株部位、不同处理之间的差异达显著水平($P < 0.05$)。下图同

Fig. 1 Effect of water-logging stress and different nitrogen forms on roots, stem and leaves dry biomass of maize plant supplied with different nitrogen forms at seedling stage

Different letters on the column indicates significant difference existed in the same parts of maize plants at 5% level. The same is as follows

图 1 显示,在非淹涝胁迫条件下培养 3 周,玉米植株的茎鞘及叶生物量(干质量)均以铵、硝混合处理

最高,这与前人关于铵、硝混合营养促进玉米生长的结果一致^[12]。其中铵、硝混合处理玉米的根系、茎鞘

和叶生物量与铵态氮处理之间差异均达显著水平;硝态氮处理的根系生物量也明显高于铵态氮处理,且差异达显著水平。在淹水胁迫条件下,硝态氮处理的根系生物量明显低于铵态氮处理及铵、硝混合处理,差异达显著水平,但铵态氮处理及铵、硝混合处理之间不同部位的生物量均无显著差异。

与非淹涝胁迫条件下相比,淹涝胁迫条件下,铵态氮处理不同部位的生物量均呈增高趋势,其中,根系生物量增长 35.9%;而硝态氮和铵、硝混合处理不同部位的生物量则均呈下降趋势,其中,硝态氮处理的根系和叶生物量分别降低了 40.7%和 29.7%,且差异均达显著水平,而铵、硝混合处理的茎鞘和叶生物量分别降低了 22.0%和 27.3%。

计算不同处理下玉米不同部位的生物量抗淹涝系数(淹涝胁迫条件下的生物量/非淹涝胁迫条件下的生物量)作为耐淹涝强弱的评价指标,结果如表 1 所示。

表 1 淹涝胁迫条件下不同供氮形态对苗期玉米不同部位生物量抗淹涝系数的影响

Table 1 Effects of water-logging stress and different nitrogen forms on stress coefficient of different parts of maize dry biomass at seedling stage				
处理 Treatments	根系 Roots	茎鞘 Stem and sheath	叶 Leaves	整株 Total plant
NH ₄ ⁺ -N	1.36	1.14	1.05	1.14
NO ₃ ⁻ -N	0.59	0.76	0.70	0.69
NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻ -N	0.84	0.78	0.73	0.77

由表 1 可以看出,在淹涝胁迫条件下,铵态氮处理玉米不同部位的生物量抗淹涝系数均大于 1,其中以根系的生物量抗淹涝系数最高;而硝态氮处理

玉米不同部位的生物量抗淹涝系数均低于其他 2 种氮形态处理,且以硝态氮处理根系的生物量抗淹涝系数最低,故苗期玉米根系对淹涝胁迫的响应与其耐淹涝胁迫的适应能力强弱密切相关,而供应铵态氮可以明显提高玉米的耐淹涝胁迫能力,且其优越性可能突出表现于根系。

2.2 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系孔隙度的影响

表 2 显示,与非淹涝条件下相比,在淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根体积明显增加,而硝态氮以及铵、硝混合处理的根体积则明显降低,且差异均达显著水平。进一步对根体积和根生物量相关性进行分析,结果表明,二者呈极显著正相关($r=0.846^{**}$)。淹涝胁迫条件下,3 种供氮形态处理的根系气体体积与根体积的变化规律不尽一致:其中铵态氮和铵、硝混合处理的根系气体体积明显升高,而硝态氮处理的根系气体体积则明显降低,但其降低幅度略低于根体积。故在淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根系孔隙度无显著变化;而硝态氮以及铵、硝混合处理的根系孔隙度则均呈增加趋势,其中铵、硝混合处理的根系孔隙度呈显著性增加。结合生物量的结果分析可知,根体积如果没有伴随根系气体体积的增长而同步增长,则根系孔隙度的增高对淹涝胁迫条件下玉米生长并无显著的促进效应。此外,在非淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根系气体体积和根系孔隙度均明显高于硝态氮处理和铵、硝混合处理,且差异达显著水平,说明在铵态氮营养条件下,苗期玉米发育形成的根系生物学特征,可能是使其具有相对较强的耐淹涝胁迫适应能力的原因之一。

表 2 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系孔隙度的影响

Table 2 Effects of water-logging stress and different nitrogen forms on roots porosity of maize plants at seedling stage				
处理 Treatments		根体积/(cm ³ ·株 ⁻¹) Root volume	根系气体体积/ (×10 ⁻³ cm ³ ·株 ⁻¹) Gas volume in root	根系孔隙度/% Root porosity
非淹涝胁迫 Non water-logging stress	NH ₄ ⁺ -N	0.68±0.04 e	38.40±1.40 c	5.73±0.59 a
	NO ₃ ⁻ -N	1.18±0.12 b	22.40±1.10 d	1.91±0.10 cd
	NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻ -N	1.55±0.31 a	24.60±4.00 d	1.60±0.06 d
淹涝胁迫 Water-logging stress	NH ₄ ⁺ -N	1.01±0.12 bc	56.90±0.80 a	5.72±0.76 a
	NO ₃ ⁻ -N	0.82±0.11 d	18.30±0.80 e	2.30±0.39 c
	NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻ -N	0.94±0.04 cd	45.55±2.35 b	4.84±0.04 b

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 indicates significant difference at 5% level. The same is as follows.

2.3 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系活力的影响

2.3.1 氮素吸收 如图 2 所示,与非淹涝胁迫相比,在淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的玉米植株氮含

量明显下降,且差异达显著水平;硝态氮处理以及铵、硝混合处理的植株氮含量无显著变化。在 2 种水分条件下,苗期玉米植株氮含量仍然以铵态氮处理最高。

由图 3 可以看出,与非淹涝胁迫相比,淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的玉米植株氮累积量呈略微升高趋势,故铵态氮处理玉米植株氮含量的降低可能是其同化物积累速率大于氮素吸收速率所产生的稀释效应。而硝态氮处理和铵、硝混合处理的玉米植株氮累积量与其植株氮含量的变化趋势相反,均呈降低趋势,其中硝态氮处理的降低幅度最大,差异达

显著水平。说明在硝态氮营养条件下,淹涝胁迫可能明显抑制了苗期玉米对氮素的吸收,而这可能是其根体积和根系气体体积明显下降的结果。同理,在铵态氮营养条件下,淹涝胁迫对苗期玉米的氮素吸收无显著影响,也可能与其根体积和根系气体体积的同步增高,因而得以维持稳定的根系孔隙度有关。

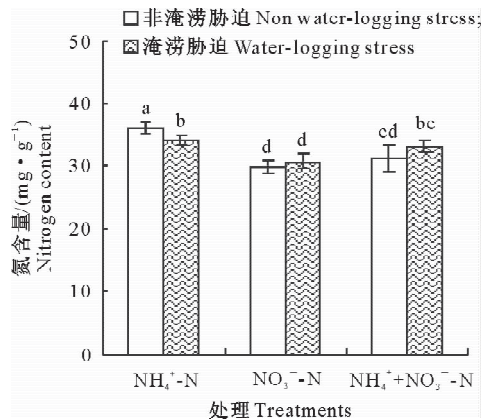


图 2 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米植株氮含量的影响
Fig. 2 Effects of water-logging stress and different nitrogen on nitrogen content of maize plants at seedling stage

2.3.2 根系脱氢酶活性 在植物的相关研究中,氯化三苯基四氮唑(TTC)的还原量被广泛应用于定性和定量细胞的代谢活性和酶活性^[13]。图 4 显示,在非淹涝胁迫条件下,铵态氮处理玉米植株的单位质量根系活力明显高于硝态氮处理和铵、硝混合处理,且差异达显著水平;与非淹涝胁迫条件相比,淹涝胁迫条件下,铵态氮处理、硝态氮处理和铵、硝混

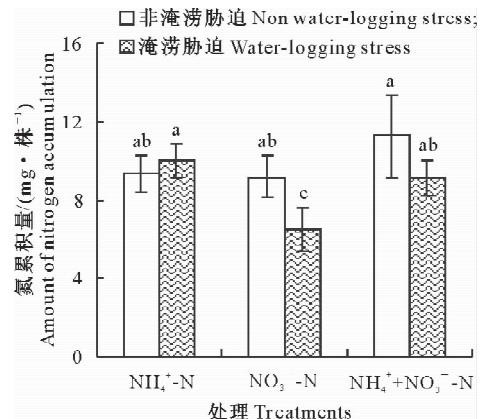


图 3 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米植株氮累积量的影响
Fig. 3 Effect of water-logging stress and different nitrogen forms on amount of nitrogen accumulation in maize plants at seedling stage

合处理的单位质量根系活力均有不同程度的增加,增幅分别达 13.3%、66.4%和 70.7%,其中铵、硝混合处理的增长达显著水平。图 1 显示,与非淹涝胁迫相比,在淹涝胁迫条件下,铵、硝混合处理的根系生物量呈降低趋势,所以其单位质量根系活力的增高可能是由同化物分配降低产生的浓缩或补偿效应。

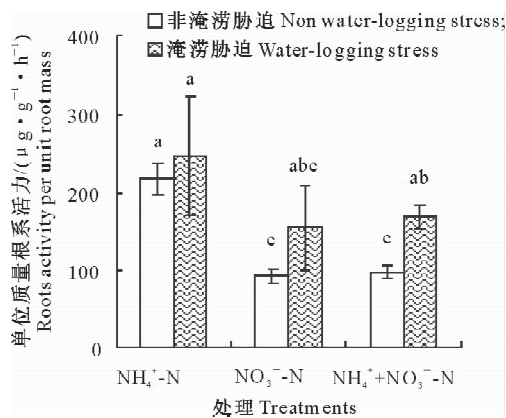


图 4 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米单位质量根系活力的影响
Fig. 4 Effects of water-logging stress and different nitrogen forms on roots activity per unit mass of maize plant at seedling stage

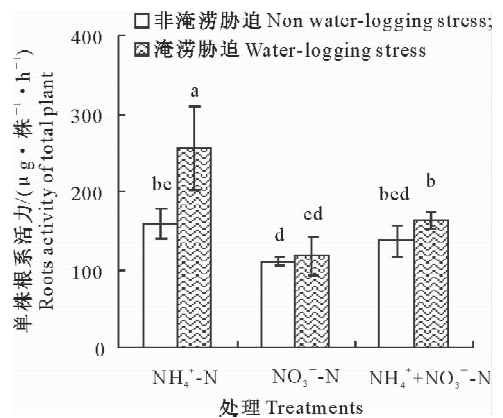


图 5 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米单株根系活力的影响
Fig. 5 Effect of water-logging stress and different nitrogen forms on roots activity of total plant at seedling stage

由图 5 可以看出,与非淹涝胁迫相比,在淹涝胁迫条件下,硝态氮处理和铵、硝混合处理玉米植株的单株根系活力均无显著变化,但铵态氮处理的根系活力则明显升高,且差异达显著水平,证实了铵态氮营养条件下形成的高根系气体体积和高根系孔隙度这 2 个特征性状对其根系的养分吸收功能及活力不但无不利影响,反而可能使苗期玉米具有相对较强的耐淹涝胁迫的适应能力。

2.3.3 伤流液流量 根系对矿质元素的吸收强度不同导致根系细胞的细胞内外离子浓度差产生差异,进而引起渗透势和根压的差异,具体表现为伤流强度的差异。图 6 显示,在非淹涝胁迫条件下,硝态氮处理的玉米伤流液流量显著高于铵态氮处理和铵、硝混合处理,且差异达显著水平。此外,与非淹涝胁迫条件相比,在淹涝胁迫条件下,硝态氮处理的伤流液流量显著下降;而铵态氮处理和铵、硝混合处理的伤流液流量则显著上升。进一步证实相对于硝态氮处理,保持较高的根系活力是铵态氮处理具有较强淹涝胁迫适应能力的根本原因。

2.3.4 根系氮、磷和钾含量 如前所述,在淹涝胁迫条件下,只有铵态氮处理的根系表现出质量增加效应。由表 3 可以看出,在非淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根系氮、磷和钾含量均明显高于硝态氮处理和铵、硝混合处理;但在淹涝胁迫条件下,铵态氮处理则只有根系氮和磷含量高于处理硝态氮和铵、硝混合处理,且差异未达显著水平。与非淹涝胁迫相比,在淹涝胁迫条件下,尽管铵态氮处理的钾含量呈降低趋势,但差异未达显著水平;同时,与硝态氮和铵、硝混合处理的钾含量之间也无显著性差异;这可能也是铵态氮处理根系钾含量相对下降却对其根系活力以及养分吸收无明显影响的原因。与非淹涝

胁迫相比,在淹涝胁迫条件下,铵态氮、硝态氮和铵、硝混合处理玉米根系氮含量分别增加 7.56%,20.3%和 33.5%,磷含量分别增加 0.68%,12.4%和 38.5%,硝态氮和铵、硝混合处理的根系钾含量分别增加 25.0%和 6.25%,其中硝态氮处理的增长达显著水平,由于硝态氮处理的根系生物量干质量呈下降趋势,且下降幅度高于其氮、磷和钾含量的增长幅度,故硝态氮处理根系养分含量的增长可能是根系生物量下降产生的浓缩效应;铵、硝混合处理的根系生物量的下降幅度低于其氮和磷含量的增长幅度,但显著高于其钾含量的增长幅度,故影响铵、硝混合处理耐淹涝胁迫适应能力的限制因素之一可能是其根系氮、磷和钾的比例失调;与硝态氮处理和铵、硝混合处理相比,铵态氮处理的根系养分含量不仅变化幅度小,且有可能与根系生物量增长引起的稀释效应有关,故不足以影响根系的正常生理功能。

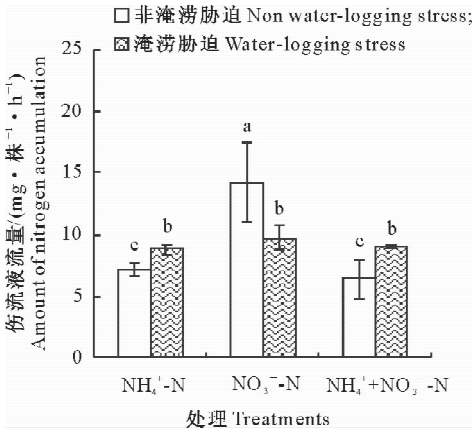


图 6 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米伤流液流量的影响
Fig. 6 Effects of water-logging stress and different nitrogen forms on amount of bleeding sap of maize seedling

表 3 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系氮、磷和钾含量的影响

Table 3 Effects of water-logging stress and different nitrogen forms on nitrogen,phosphorus and potassium content of maize plants at seedling stage

处理 Treatments		氮含量/ (mg · g ⁻¹) N content	磷含量/ (mg · g ⁻¹) P content	钾含量/ (mg · g ⁻¹) K content	氮含量/ 磷含量 N/P	氮含量/ 钾含量 N/K	磷含量/ 钾含量 P/K
非淹涝胁迫 Non water-logging stress	NH ₄ ⁺ -N	24.25±1.48 a	0.687±0.225 a	26.73±2.92 ab	38.91±14.03 a	0.912±0.075 bc	0.026±0.008 ab
	NO ₃ ⁻ -N	18.17±3.34 b	0.483±0.200 ab	22.71±2.18 c	44.04±20.22 a	0.798±0.093 c	0.021±0.009 ab
	NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻ -N	18.48±2.62 b	0.385±0.102 b	23.38±0.97 bc	49.56±7.31 a	0.793±0.127 c	0.017±0.005 b
淹涝胁迫 Water-logging stress	NH ₄ ⁺ -N	26.09±6.10 a	0.692±0.228 a	22.83±1.32 bc	39.55±8.18 a	1.146±0.262 a	0.030±0.010 a
	NO ₃ ⁻ -N	21.86±1.70 ab	0.543±0.087 ab	28.38±3.36 a	40.95±5.76 a	0.777±0.087 c	0.019±0.003 b
	NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻ -N	24.67±3.09 a	0.533±0.078 ab	24.84±5.35 abc	46.95±7.52 a	1.035±0.290 ab	0.022±0.006 ab

3 讨论

3.1 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系气体传导的影响

氧气在水中的扩散速率仅为空气中的万分之一^[14-15],因此,缺氧成为淹涝胁迫条件下根系生长发育的主要限制因子之一。研究表明,淹涝胁迫导致玉米的侧根数、侧根长、种子根直径、中柱直径、皮层厚度及干物质量降低^[16];但刺激不定根^[2,17]及分布在表土中部分细根的形成^[2]。不定根的大量发生是淹水持续进行一段时间的结果,在此之前,玉米根系则主要表现为主胚根和次生根生长受抑制,根系变短粗、分叉减少,几乎没有根毛以及部分根系死亡等,导致根长、根表面积和根体积降低;但随着通气组织发达的不定根^[2,17]的出现和大量发生,玉米的根长、根体积和根表面积均显著提高^[18]。本研究结果表明,与非淹涝胁迫条件下相比,在淹涝胁迫条件下,单一铵态氮处理的玉米根体积和根系气体体积均呈现明显升高的现象,这可能与淹涝胁迫持续进行后,以改善根系通气状况为目的的适应性调节有关;而单一硝态氮处理玉米的根体积和根系气体体积则均呈现明显降低的现象,只是后者的降低幅度略低于前者,故无法判断其是否存在主动的改善根系通气状况的适应性调节;铵、硝混合处理玉米的根体积降低而根系气体体积则显著增加,虽然这种变化的结果是其根系气体体积仍然明显低于单一铵态氮处理,但足以表明对淹涝胁迫条件下的苗期玉米供应铵态氮营养,可以明显提高其根系气体体积。

一般认为,通气组织主要由成熟细胞的分化,或死亡和溶解形成的皮层通气组织,以及低氧诱导的连续细胞分裂形成的次生通气组织构成^[19-20]。通气组织运输至根系的氧气,还存在径向损失的可能^[19]。故耐淹涝植物的根系发育特征要能兼顾通气和使单位质量根系具有最大的吸收表面^[19,21]。目前认为,根尖能否获得足够的氧气与通气组织的类型密切相关:具有通气组织的初生根能有效阻止氧气的径向穿透损失,而经胁迫诱导形成的不定根则易发生氧气的径向穿透;此外,新生根的氧气径向损失也被证实明显高于老根^[19]。故 Kirk^[6]认为,最佳的根系发育特征应同时具备初生根和不定根。玉米属于经过诱导才能形成通气组织的植物,但越来越多的研究发现,即使在土壤水分条件适宜时,玉米的根中也可能存在通气组织^[21-22]。而 Mano 等^[21]的研究则表明,不耐淹涝玉米品种的根系通气组织才需经过诱导形成。故在

遭遇淹涝胁迫之前已经具备通气组织可能是玉米抵御淹涝胁迫的重要的根系生物学性状。在本试验的非淹涝胁迫条件下,可以检测出3个供氮形态处理玉米根系中均存在贮存气体的组织,其中铵态氮处理的根系气体体积和孔隙度明显高于硝态氮处理和铵、硝混合处理,说明不同供氮形态对玉米根系通气组织形成的影响存在明显差异;而供应单一铵态氮可显著促进非淹涝胁迫条件下玉米根系通气组织的形成,这与赵锋等^[7]认为铵态氮能够刺激根系通气组织的形成的观点一致。司江英等^[23]通过石蜡切片也证实,铵态氮和硝态氮对根系通气组织形成的影响存在差异。在本试验中,铵态氮对根系气体体积的促进效应可因栽培介质中外源硝态氮的存在而削减,但这种削减作用在淹涝胁迫条件下有所减弱。与非淹涝胁迫条件相比,在淹涝胁迫条件下,尽管铵态氮处理以及铵、硝混合处理的根系气体体积均明显升高,但其中只有铵态氮处理的根体积也同步升高,故推测在淹涝胁迫条件下,这2种供氮形态处理的通气组织的类型和发生机制不尽相同。在未受淹涝胁迫时铵态氮处理已有相对较高的根系气体体积,说明在淹涝胁迫条件下该供氮形态处理的根系气体体积中大约有50%以上的部分(由2种水分条件下的根系气体体积的比值估计)并非经过淹涝胁迫诱导形成,这可能也是其具有较强耐淹涝胁迫适应能力的根本原因之一。

3.2 淹涝胁迫和供氮形态对苗期玉米根系营养特性的影响及其与通气组织形成的关系

根系构型与植物的基因型、土壤组成,特别是水分和矿质元素的有效性密切相关^[24]。前人已经证实,养分缺乏(如氮、磷和钾等)刺激根系通气组织的形成^[25-27],而通气组织的形成也可通过降低根系的呼吸,促进养分的再利用,以提高玉米耐养分缺乏的能力^[26]。目前尚不清楚何种元素是限制根系通气组织形成的最小限制因子。在本试验的淹涝胁迫条件下,铵态氮处理、硝态氮处理和铵、硝混合处理的氮、磷和钾含量之间均无显著性差异,故无法从根系养分含量的绝对高低或其在淹涝胁迫条件下的变化幅度,判断根系的养分状况与玉米根系活性、生理功能或通气组织形成的关系。但在非淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根系氮、磷、钾含量,根系气体体积和孔隙度均明显高于硝态氮和铵、硝混合处理,说明根系养分的绝对含量与通气组织的形成可能没有直接关系。另有研究表明,缺磷胁迫可刺激根系对铵态氮的吸收而抑制其对硝态氮的吸收^[27],说明逆境可能加重养分之间的拮抗作用,如同带负电荷的磷

酸根和硝酸根。在本试验的淹涝胁迫条件下,铵态氮处理的根系氮/磷、氮/钾和磷/钾均呈增高趋势,但硝态氮处理的根系只有氮/磷呈增高趋势,而铵、硝混合处理玉米根系的氮/磷则呈降低趋势,因此养分比例失调可能也是硝态氮处理和铵、硝混合处理表现耐淹涝胁迫的适应能力相对弱于铵态氮处理的原因之一。目前相关的研究尚少见报道,还有待进一步深入研究。

Horchani 等^[4]的研究表明,对三叶草供应铵态氮营养可提高其耐淹涝胁迫的能力,而相应的生物学性状变化包含冠根比下降,说明根系形态及其生理变化对淹涝胁迫的响应可能是决定植物耐短期淹涝胁迫的关键,这与本研究结果基本一致。目前研究认为,铵态氮提高植物耐淹涝胁迫能力的机制可能与氮代谢和植物生长对能量的竞争有关^[4,28]。也有研究认为,硝态氮可以代替氧气作为电子受体,通过降低氧气的消耗缓解缺氧对植物的危害^[4,29],但目前在高等植物的相关研究中尚缺乏证据来证明这种机制确实能提高植物的耐淹涝胁迫能力^[28];而硝态氮还原为铵态氮的过程,以及通过有机酸根阴离子平衡硝态氮同化释放的电荷(OH^-)均需要消耗能量,据估计,仅为保持电荷平衡消耗的能量高达植物产能的 15%^[29],这可能会进一步加重淹涝低氧胁迫引起的能量危机。综上所述,在本试验条件下,铵态氮通过促进根体积的增长扩大根系气体体积,以维持稳定的根系孔隙度、单位质量根系活力以及氮、磷和钾含量,并提高氮/磷、氮/钾和磷/钾、单株根系活力和伤流液流量,使苗期玉米具有相对较强的耐淹涝胁迫的适应能力。

参考文献

- [1] Dat J F, Capelli N, Folzer H, et al. Sensing and signalling during plant flooding [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, 42: 273-282.
- [2] Sairam R K, Kumutha D, Ezhilmathi K. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants [J]. *Biologia Plantarum*, 2008, 52(3): 401-412.
- [3] Irfan M, Hayat S, Hayat Q, et al. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging [J]. *Protoplasma*, 2010, 241: 3-17.
- [4] Horchani F, Hajri R, Khayati H, et al. Does the source of nitrogen affect the response of subterranean clover to prolonged root hypoxia [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2010, 173(2): 275-283.
- [5] Horchani F, R'bia O, Aschi-Smiti S. Oxygen sensing and plant acclimation to soil flooding [J]. *International Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(3): 227-237.
- [6] Kirk G J D. Rice root properties for internal aeration and efficient nutrient acquisition in submerged soil [J]. *New Phytologist*, 2003, 159(1): 185-194.
- [7] 赵 锋, 徐春梅, 张卫建, 等. 根际溶氧量与氮素形态对水稻根系特征及氮素积累的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2011, 18(4): 195-200.
Zhao F, Xu C M, Zhang W J, et al. Effects of rhizosphere dissolved oxygen content and nitrogen form on root traits and nitrogen accumulation in rice [J]. *Chi J Rice Sci*, 2011, 18(4): 195-200. (in Chinese)
- [8] 钱晓晴, 沈其荣, 王娟娟, 等. 模拟水分胁迫条件下水稻的氮素营养特征 [J]. *南京农业大学学报*, 2003, 26(4): 9-12.
Qian X Q, Shen Q R, Wang J J, et al. Nitrogen nutrition characteristics of rice in simulating water stress condition [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2003, 26(4): 9-12. (in Chinese)
- [9] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006: 116-119.
Wang X K. *Experimental principle and technique for physiology and biochemistry* [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2006: 116-119. (in Chinese)
- [10] Sattelmacher B. Methods for measuring root volume and for study root morphology [J]. *Z Pflanzenernährung Bodenkunde*, 1987, 150: 54-55.
- [11] Thomson C J, Aramstong W, Waters I. Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat [J]. *Plant Cell & Environment*, 1990, 13: 395-403.
- [12] Xu Q F, Tsai C L, Tsai C Y. Interaction of potassium with the form and amount of nitrogen nutrition on growth and nitrogen uptake of maize [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1992, 15(1): 23-33.
- [13] Kurzbaum E, Kirzhner F, Armon R. A simple method for dehydrogenase activity visualization of intact plant roots grown in soilless culture using tetrazolium violet [J]. *Plant Root*, 2010, 4: 12-16.
- [14] Zaidi P H, Maniselvan P, Yadav P, et al. Stress-adaptive changes in tropical maize (*Zea mays* L.) under excessive soil moisture stress [J]. *Maydica*, 2007, 52: 159-171.
- [15] Zou X L, Jiang Y Y, Liu L, et al. Identification of transcriptome induced in roots of maize seedlings at the late stage of waterlogging [J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 189.
- [16] Grzesiak S, Tomasz H, Maciej G, et al. The impact of limited soil moisture and waterlogging stress conditions on morphological and anatomical root traits in maize (*Zea mays* L.) hybrids of different drought tolerance [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1999, 21(3): 305-315.
- [17] Jansen C, Van De Steeg H M, Dekroon H. Investigating a trade-off in root morphological responses to a heterogeneous nutrient supply and to flooding [J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(6): 952-960.