

低氮胁迫对不同苦荞品种苗期生长 和根系生理特征的影响

张 楚¹, 张永清^{1,2*}, 路之娟¹, 刘丽琴¹, 杨春婷¹

(1 山西师范大学 生命科学学院, 山西临汾 041004; 2 山西师范大学 地理科学学院, 山西临汾 041004)

摘 要:以 2 个耐低氮苦荞品种(‘迪庆苦荞’、‘广苦 1 号’)和 2 个不耐低氮苦荞品种(‘西荞 1 号’、‘黑丰 1 号’)为材料,采用盆栽试验研究了低氮胁迫对苦荞苗期生长和根系生理特性以及氮素利用的影响,以揭示苦荞耐低氮胁迫的生理响应机制。结果显示:(1)与正常供氮处理(15 mmol/L)相比,低氮(0.5 mmol/L)和极低氮(0.05 mmol/L)胁迫处理下,苦荞幼苗的株高、茎粗、叶面积、地上部干重、根系平均直径、根系体积及根系表面积均呈下降趋势,主根长和根冠比呈升高趋势,但在低氮(0.5 mmol/L)条件下各品种根系干重均有所增加,且耐低氮品种增加幅度较大(13.69%、19.26%)。(2)低氮胁迫使苦荞叶片的叶绿素含量、最大荧光产量(F_m)和最大光化学效率(F_v/F_m)以及根系活力、硝酸还原酶(NR)活性和可溶性蛋白含量显著降低,而叶片初始荧光产量(F_0)及根系超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、丙二醛(MDA)、可溶性糖及游离脯氨酸含量呈升高趋势。(3)低氮胁迫使苦荞植株全氮含量及氮积累量显著降低,却使氮素吸收效率显著升高。研究表明,不同耐低氮苦荞品种对低氮胁迫的响应存在显著差异,在低氮胁迫下,耐低氮品种(‘迪庆苦荞’、‘广苦 1 号’)具有明显的生长优势,不仅农艺性状、叶片光合作用及根系活性受低氮胁迫影响小,而且具有较高的根系保护酶活性、渗透调节物质含量以及全氮量和氮积累量。

关键词:苦荞;低氮胁迫;苗期;形态指标;生理指标

中图分类号:Q945.78; S517 **文献标志码:**A

Effect of Low Nitrogen Stress on the Seedling Growth and Root Physiological Traits of *Fagopyrum tataricum* Cultivars with Different Low-N Treatments

ZHANG Chu¹, ZHANG Yongqing^{1,2*}, LU Zhijuan¹, LIU Liqin¹, YANG Chunting¹

(1 College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen Shanxi 041004, China; 2 College of Geographical Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China)

Abstract: In order to reveal the physiological response mechanism of *Fagopyrum tataricum* to low nitrogen (N) stress, we conducted the pot experiment to study the effects of low N stress on the seedling growth, root physiological traits and nitrogen uptaking. The experimental materials included 2 low-N tolerant cultivars (‘Diqing kuqiao’, ‘Guangku 1’) and 2 low-N sensitive cultivars (‘Xiqiao 1’, ‘Heifeng 1’). Three results were drawn from the this experiment. (1) Compared to the normal N treatment (15 mmol/L), the plant height, stem diameter, leaf area, shoot dry weight, root diameter, root volume and root area were

收稿日期: 2017-02-28; 修改稿收到日期: 2017-05-24

基金项目: 国家自然科学基金(31571604)

作者简介: 张 楚(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: zhangchu0331@126.com

* 通信作者: 张永清, 教授, 硕士生导师, 主要从事土壤及植物生理生态研究。E-mail: yqzhang208@126.com

declined, root/shoot ratio and main root length were increased under low-N stress (0.5 mmol/L) and very low-N stress (0.05 mmol/L). Besides, the root dry weight increased to a certain stress extent under low-N stress, and the amplification of low-N tolerant cultivars was more bigger (13.69% and 19.26%); (2) Low-N stress could make leaf chlorophyll content, F_m , F_v/F_m , root activity, nitrate reductase (NR) activity and soluble protein content significantly decreased, but make F_o , root superoxide dismutase (SOD) activity, peroxidase (POD) activity, malonaldehyde (MDA) content, soluble sugar content and free proline content increased; (3) Plant N content and plant N uptake significantly decreased under low-N stress, while plant N uptake efficiency increased. The study has shown that the different *F. tararicum* cultivars to low-N stress were significantly different. Under low N environment, low-N tolerant cultivars had the obvious advantages of growth not only because the less influence of low N pressure to agronomic character, photosynthesis and root activity, but also because the higher root protective enzyme activity, osmotic adjustment substances contents, plant N contents and plant N uptake.

Key words: *Fagopyrum tataricum*; low nitrogen stress; seedling stage; morphological characteristics; physiological parameters

氮素不仅是植物所必须的首要元素,也是旱地土壤最易缺乏的营养元素之一,氮素亏缺直接影响着作物的生命活动和产量形成^[1]。前人研究表明,土壤缺氮是造成中国黄土高原冷凉地区农业低产的主要原因,因此选择耐低氮能力强且适合当地环境条件的作物品种,是解决当地农业可持续发展的重要途径^[2]。作物基因型间耐低氮能力的差异与其对低氮胁迫的生理适应机制有关,研究表明,植物在逆境下能够感应外界胁迫并通过自身调节系统使之在形态和生理上发生适应反应,以增强其在胁迫条件下的生存机会^[1,3];苗期是研究作物耐低氮胁迫生理机制的理想时期之一,具有时间短、容量大、易控制、环境影响小等优点^[4]。目前关于作物的耐低氮特性已有较多研究,但限于工作量和研究方法上的原因,对植物根系的研究深度远不及地上部,且主要集中在小麦、水稻、玉米等大宗作物上;根系是土壤水肥资源的直接利用者,具有吸收养分、合成激素和固定植株等功能,是影响地上部生长及产量的重要因素^[5];研究表明,利用改变根系环境来促进作物生长的机会比利用茎叶的机会多得多^[6],所以加强作物根系的研究,尤其是对常被种植在逆境条件下的杂粮作物根系研究,并进一步探明作物的抗逆性机理,具有重要的理论与实践意义。

苦荞(*Fagopyrum tataricum* L.)不仅具有独特且丰富的营养价值及药用价值^[7],还具有生育周期短、耐冷凉、耐瘠薄、适应性强等生理特性,在中国高寒和高原地区具有明显的区位优势和生产优势^[8],是瘠薄地区的理想杂粮作物。目前,针对苦荞的研究主要集中在其营养价值与药用价值^[9-10]、种质资源与栽培技术^[11-12]、水分、矿质元素对苦荞生

理及营养特性的影响^[13-14]等方面,而关于苦荞对低氮胁迫的生理适应机制则研究较少。

为此,本研究以前期筛选的不同耐低氮性苦荞品种为材料,通过盆栽试验,对不同低氮胁迫下各苦荞品种的苗期生长状况情况等差异进行考察,以期丰富苦荞耐低氮胁迫根系响应的生理理论,并为黄土高原冷凉地区耐低氮苦荞品种的选育提供参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料

试验材料为经前期预实验筛选出的耐低氮苦荞品种‘迪庆苦荞’(‘Diqing’),‘广苦1号’(‘Guangku 1’)和不耐低氮品种‘西荞1号’(‘Xiqiao 1’),‘黑丰1号’(‘Heifeng 1’)。4个品种生育期无明显差异,均为105 d左右。

1.2 试验设计

试验于2016年6月到7月在山西师范大学校内塑料大棚进行。试验采用二因素完全随机设计,因素A为不同耐低氮性苦荞品种:‘迪庆苦荞’、‘广苦1号’、‘西荞1号’和‘黑丰1号’;因素B为不同氮素水平:正常供氮 N3(15 mmol/L)、低氮胁迫 N2(0.5 mmol/L)和极低氮胁迫 N1(0.05 mmol/L)。共组成12个处理组合,每个处理组合重复4次。

采用砂培盆栽试验,营养钵大小为16 cm×14 cm,每盆装入1.5 kg细沙,沙子使用前用去离子水洗净、晾干备用。每盆精选饱满均匀且无病虫害的种子14粒,播后正常供应水分,2叶1心后间苗,每盆定苗7株。3叶1心后开始进行各水平的氮素处理,每盆定量浇灌2.5 L不同氮素浓度的 Hoagland 营养液。营养液配方为修改后的 Hoagland 营养

液,氮素的供应形态为 NH_4NO_3 ,用 CaCl_2 代替 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$,用 K_2SO_4 代替 KNO_3 ,其成分及含量分别为: CaCl_2 555.2 mg/L、 K_2SO_4 435.7 mg/L、 $\text{Mg-SO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 616.2 mg/L、 KH_2PO_4 272.2 mg/L、微量元素和铁盐同 Hoagland 营养液。每 4 d 浇一次。处理 20 d 后(显蕾期)开始相关指标的测定。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 形态指标 各处理分别选取 3 株长势相同的苦养幼苗并将其分为地上部和根系两部分。用直尺测定株高,用游标卡尺测定茎粗,用 Li-3000C 便携式叶面积仪(成都科瑞达有限公司)测定叶面积,采用 Delta-T SCAN 根系分析系统(英国)测定主根长、根系体积、表面积及根系平均直径,采用烘干后称重法测定植株茎叶干重和根系干重。

1.3.2 生理指标 随机选取 3 株长势相同的苦养幼苗,洗净后用滤纸擦干。叶片荧光参数(初始荧光产量 F_0 、最大荧光产量 F_m 、最大光化学效率 F_v/F_m)采用 OS5P 型叶绿素荧光仪(OPTI-SCIENCES, 美国)测定,叶绿素含量采用丙酮-乙醇直接浸提法^[15]测定,各项测定均选用植株最上一片定型叶,均为 3 次重复。根系活力采用 TTC 法^[15]测定,根系硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)活性分别采用对氨基苯磺酸比色法之离体法、氮蓝四唑法和愈创木酚比色法测定^[15],根系丙二醛(malonaldehyde, MDA)、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量分别采用硫代巴比妥酸法、蒽酮比色法和考马斯亮蓝 G-250 染色法和酸性茚三酮法测定^[15],根系活力及酶活性的测定样品为根尖,MDA 及渗透调节物质含量的测定样品为距离根尖 3~5 cm 处根组织,以上所测指标均为 3 次重复;植株全氮含量采用凯氏定氮法测定^[16],氮积累量=植株干重×全氮含量,氮吸收效率=植株氮积累量÷介质中供氧量×100。

1.4 数据统计与分析

采用 Excel 2007 和 SPSS19.0 软件进行数据统计分析,采用 Duncan's 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 低氮胁迫对不同耐低氮苦养幼苗植株生长的影响

2.1.1 地上部生长 如表 1 所示,在低氮胁迫下,各品种苗期株高、茎粗、叶面积及茎叶干重均有所降低,且随着胁迫程度的增大下降更为明显,并在极低

氮水平下达显著水平($P<0.05$)。与正常供氮处理(N3)相比,2 个低氮环境下(N2 和 N1)苦养幼苗株高、茎粗、叶面积及茎叶干重分别平均降低 19.17%、9.40%、44.66%和 43.52%,即低氮胁迫对上述指标的影响表现为叶面积>茎叶干重>株高>茎粗。同时,不同耐低氮性苦养品种上述指标受低氮胁迫影响程度有较大差异,与 N3 正常氮浓度相比,在 N1 极低氮胁迫浓度下各苦养品种的上述指标均显著降低,但耐低氮品种的平均降幅均小于不耐低氮品种;在 N2 低氮胁迫浓度下,不耐低氮品种除茎粗外的株高、叶面积及茎叶干重均比 N3 处理显著降低,而耐低氮品种 4 个指标的降幅均未达显著水平。以上结果说明耐低氮苦养品种在低氮环境中具有较好的地上部生长形态,受低氮影响较小,适应性更强。

2.1.2 根系生长 与正常供氮处理(N3)相比,低氮胁迫下各苦养品种幼苗的主根有所伸长,根系平均直径、根系体积和根系表面积则有所降低,同时随着氮胁迫程度的增加,变化也越明显(表 2)。其中,与 N3 正常供氮处理相比,低氮胁迫下苦养苗期主根显著伸长($P<0.05$),且耐低氮品种的平均增幅(29.21%)大于不耐低氮品种(18.21%)。同时,与 N3 处理相比, N1 处理各苦养品种幼苗根系平均直径、根系体积、根系表面积均显著降低($P<0.05$), N2 处理各品种相关指标降幅除‘广苦 1 号’的根系平均直径外也均达显著水平;在 2 个低氮环境中,耐低氮品种根系平均直径、根系体积和根系表面积的平均降幅分别为 15.10%、25.43%和 21.91%,不耐低氮品种的相应降幅分别为 28.46%、30.65%和 29.78%,即不耐低氮品种降幅大于耐低氮品种。由此说明苦养在低氮环境中能够通过促进主根伸长而增加根系吸收范围,且耐低氮品种响应更为明显;而根系平均直径、根系体积及根系表面积受低氮影响程度有所降低,但耐低氮品种受影响较小。

另外,与 N3 处理相比, N2 处理各苦养品种根系干重呈升高趋势,其中耐低氮品种‘迪庆苦养’、‘广苦 1 号’的增幅分别为 13.69%和 19.26%,不耐低氮品种‘西养 1 号’、‘黑丰 1 号’的增幅则分别为 6.06%和 10.96%;在 N1 胁迫浓度下,耐低氮品种的根系干重仍呈升高趋势,而不耐低氮品种则呈下降趋势。说明低氮环境在一定程度上可以促进根系生长,但随着胁迫程度的加深,根系生长则受到抑制,且不耐低氮品种受低氮胁迫的影响更大。但是,低氮胁迫更大程度地降低了苦养幼苗茎叶干重,而

对根系干重影响相对较小,导致各苦荞品种的根冠比显著增加;耐低氮品种在 N2 和 N1 胁迫环境中的根冠比分别较 N3 提高了 60.26%和 85.96%,不耐低氮品种则分别提高 85.63%和 92.32%,表现为不耐低氮品种增幅大于耐低氮品种。

2.2 低氮胁迫对不同耐低氮苦荞幼苗根系生理指标的影响
2.2.1 根系活力 根系活力可反映植物根系吸收养分的能力,硝酸还原酶(NR)是植物氮代谢的关键酶,其活性强弱与植物体内氮同化能力密切相关^[17],

表 1 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞幼苗地上部生长情况
Table 1 The aboveground growth of different low nitrogen tolerant *F. tataricum* cultivars at seedling stage under low-N stress

处理 Treatment	品种 Cultivar	株高 Plant height/cm	茎粗 Stem diameter/mm	叶面积 Leaf area/mm ²	茎叶干重 Shoot dry wt. /mg
N3	迪庆苦荞 Diqing	15.49±1.02a	1.93±0.11a	457.23±25.28a	86.13±3.90a
	广苦 1 号 Guangku 1	12.80±0.81b	1.59±0.08c	370.17±28.33b	77.87±3.16b
	西荞 1 号 Xiqiao 1	11.36±0.86c	1.26±0.09fg	300.83±29.44c	64.77±5.49c
	黑丰 1 号 Heifeng 1	11.86±0.45bc	1.45±0.10cde	277.17±21.11cd	62.40±5.49cd
N2	迪庆苦荞 Diqing	14.81±0.71a	1.82±0.08ab	351.27±20.10b	62.97±3.53cd
	广苦 1 号 Guangku 1	11.70±0.53bc	1.50±0.07cd	240.80±21.86e	56.53±3.70d
	西荞 1 号 Xiqiao 1	9.68±0.82d	1.18±0.09gh	183.05±15.95f	36.83±2.11f
	黑丰 1 号 Heifeng 1	9.34±0.88d	1.32±0.08efg	165.63±13.32f	37.40±2.18f
N1	迪庆苦荞 Diqing	12.69±0.57bc	1.76±0.05b	262.35±17.13de	48.57±4.44e
	广苦 1 号 Guangku 1	9.87±0.93d	1.41±0.07def	166.81±14.72f	44.53±3.74e
	西荞 1 号 Xiqiao 1	8.04±0.72e	1.08±0.09h	115.18±11.05g	24.50±1.23g
	黑丰 1 号 Heifeng 1	7.82±0.69e	1.24±0.07g	109.44±10.24g	23.67±1.63g

注:N1、N2、N3 分别表示极低氮胁迫(0.05 mmol/L)、低氮胁迫(0.5 mmol/L)和正常供氮(15 mmol/L)处理;表内数据为平均值±标准差;同一列中不同小写字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$)。下同
Note: N1, N2 and N3 represent very low-N stress (0.05 mmol/L), low-N stress (0.5 mmol/L) and normal nitrogen treatment (15 mmol/L), respectively. Values in the table are given as mean± SD. Different letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

表 2 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞品种幼苗根系形态的变化
Table 2 The root morphology of different low nitrogen tolerant *F. tataricum* cultivars at seedling stage under low-N stress

处理 Treatment	品种 Cultivar	主根长 Main root length/cm	根系平均直径 Root average diameter/mm	根系体积 Root volume /cm ³	根系表面积 Root area /cm ²	根系干重 Root dry wt. /mg	根冠比 Root-shoot ratio
N3	迪庆苦荞 Diqing	14.44±1.22c	0.53±0.02a	1.40±0.10a	18.83±1.73a	32.87±2.42bc	0.38±0.01d
	广苦 1 号 Guangku 1	9.53±0.55ghi	0.46±0.03bc	1.15±0.06b	17.58±1.08ab	30.80±2.17c	0.40±0.01d
	西荞 1 号 Xiqiao 1	8.17±0.66i	0.47±0.04b	1.22±0.06b	17.29±1.61ab	25.30±1.01d	0.39±0.03d
	黑丰 1 号 Heifeng 1	10.04±0.92gh	0.42±0.02cd	1.00±0.07c	17.44±1.42ab	24.03±1.21d	0.39±0.01d
N2	迪庆苦荞 Diqing	17.28±1.05b	0.48±0.01b	1.12±0.07b	15.89±1.49bc	37.37±1.85a	0.59±0.04c
	广苦 1 号 Guangku 1	11.74±0.57ef	0.42±0.04cd	0.96±0.08c	14.44±0.56cd	36.73±2.80a	0.65±0.05bc
	西荞 1 号 Xiqiao 1	9.16±0.44hi	0.37±0.03def	0.94±0.05c	13.05±1.13de	26.83±1.17d	0.73±0.05a
	黑丰 1 号 Heifeng 1	10.93±0.83efg	0.36±0.03f	0.78±0.07d	12.92±1.03de	26.67±1.07d	0.71±0.04ab
N1	迪庆苦荞 Diqing	19.20±0.66a	0.41±0.01de	0.92±0.06c	14.23±0.66cd	34.53±1.31ab	0.71±0.04ab
	广苦 1 号 Guangku 1	13.44±0.84cd	0.37±0.02ef	0.80±0.06d	12.37±0.62de	32.43±1.42bc	0.73±0.05a
	西荞 1 号 Xiqiao 1	10.64±0.71fg	0.31±0.02g	0.75±0.05d	11.13±0.94e	18.13±1.06e	0.74±0.06a
	黑丰 1 号 Heifeng 1	12.21±0.79de	0.29±0.02g	0.60±0.05e	11.67±1.03e	17.87±1.45e	0.75±0.01a

二者均可作为作物在逆境条件下的鉴定指标。表 3 表明,低氮胁迫使苦荞苗期根系活力及根系 NR 活性显著下降,且随着胁迫程度的增大下降更明显。不同耐低氮性苦荞品种受低氮胁迫的影响存在较大差异,耐低氮品种的根系活力、NR 活性降幅小于不耐低氮品种。与 N3 处理相比,在 2 个低氮胁迫浓度(N2 和 N1)下,耐低氮品种根系活力、NR 活性的平均降幅分别是 29.81%和 15.09%,不耐低氮品种则分别平均降低 37.93%和 27.43%。可见,在低氮胁迫下(尤其是极低氮胁迫下),耐低氮苦荞品种根系活力、NR 活性明显高于不耐低氮品种,对低氮的耐性更强。

2.2.2 抗氧化酶活性及 MDA 含量 SOD 和 POD 均为植物细胞脂膜过氧化作用中氧自由基清除酶系统中的关键酶^[18];MDA 是植物细胞膜脂过氧化作用的产物,其含量可反映出植物过氧化程度和对逆境条件反应的强弱。由表 3 可知,在低氮胁迫下,苦荞苗期根系 SOD、POD 活性均显著升高,且 2 个耐低氮品种升高的幅度均大于 2 个不耐低氮品种。其中,在 N2、N1 胁迫浓度下,耐低氮品种根系平均 SOD 活性分别为正常氮浓度(N3)1.37 和 1.44 倍,而不耐低氮品种分别为 1.27 和 1.28 倍,耐低氮品种根系平均 POD 活性分别为正常氮浓度 1.26 和 1.76 倍,而不耐低氮品种分别为 1.20 和 1.65 倍。这说明耐低氮品种根系在低氮环境中可维持较高的 SOD、POD 活性,以减轻脂膜过氧化作用对细胞膜

的伤害。同时,低氮胁迫也能使苦荞苗期根系 MDA 含量显著升高,且不耐低氮品种增幅均大于耐低氮品种(表 3)。其中,在 N2 胁迫浓度下,根系 MDA 含量增幅最大的品种是‘西荞 1 号’(92.29%),最小的品种为‘迪庆苦荞’(44.43%);而在 N1 胁迫浓度下,MDA 含量增幅最大的品种为‘黑丰 1 号’(139.63%),最小的品种仍为‘迪庆苦荞’(78.47%)。表明不耐低氮品种在低氮环境中会积累更多的丙二醛,对植物造成伤害,耐受性较差。

在低氮环境中,苦荞苗期根系 MDA 含量大幅度升高可能与其根系活力、根系 NR 活性下降,而根系 SOD 活性升高有关。进一步相关性表明,在 N1 极低氮胁迫浓度下,苦荞苗期根系 MDA 含量与根系活力、根系 NR 活性均呈极显著负相关(相关系数分别为-0.818**和-0.741**),与根系 SOD 活性呈极显著正相关(相关系数为 0.865**),而与根系 POD 活性相关性不显著。

2.2.3 渗透调节物质含量 大量研究表明,植株在逆境胁迫下会通过渗透调节来适应环境,而可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸作为植物体内重要的渗透调节物质均可作为衡量植物抗逆性的指标。表 4 表明,低氮胁迫对苦荞苗期根系可溶性糖、可溶性蛋白及游离脯氨酸含量均有显著影响($P<0.05$),可溶性糖及游离脯氨酸含量显著升高,而可溶性蛋白含量显著降低。其中,在 N2、N1 胁迫浓度下,根系可溶性蛋白含量降幅最大的品种是‘西荞 1 号’,

表 3 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞品种幼苗根系酶活性及 MDA 含量的变化
Table 3 The enzyme activities and MDA content in root of different low nitrogen tolerant *F. tataricum* cultivars at seedling stage under low-N stress

处理 Treatment	品种 Cultivar	根系活力 Root activity /(mg·g ⁻¹)	硝酸还原酶活性 NR activity /(μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	超氧化物歧化酶活性 SOD activity /(U·g ⁻¹)	过氧化物酶活性 POD activity /(U·g·min ⁻¹)	丙二醛含量 MDA content /(nmol·g ⁻¹)
N3	迪庆苦荞 Diqing	0.61±0.03ab	5.92±0.44a	234.26±12.16f	36.66±2.55ef	9.51±0.43gh
	广苦 1 号 Guangku 1	0.63±0.05a	5.66±0.49ab	212.71±16.80f	35.72±1.54ef	10.68±0.75g
	西荞 1 号 Xiqiao 1	0.59±0.05ab	5.51±0.11abc	240.75±11.59f	32.77±2.50f	8.57±0.63h
	黑丰 1 号 Heifeng 1	0.57±0.04b	5.68±0.49ab	233.52±15.52f	35.33±1.05ef	10.06±0.93g
N2	迪庆苦荞 Diqing	0.45±0.04c	5.28±0.15bcd	324.39±15.62d	46.30±3.31c	13.74±0.45f
	广苦 1 号 Guangku 1	0.46±0.04c	4.94±0.22cde	289.85±23.35e	44.65±2.41cd	16.20±0.50e
	西荞 1 号 Xiqiao 1	0.37±0.03de	4.15±0.17fg	309.82±14.10de	39.22±2.74de	16.48±0.89e
	黑丰 1 号 Heifeng 1	0.40±0.02cd	4.53±0.36ef	290.29±21.05e	42.49±3.93cd	18.18±0.91d
N1	迪庆苦荞 Diqing	0.42±0.01cd	4.86±0.33de	465.98±26.73a	63.70±5.64a	16.97±0.84de
	广苦 1 号 Guangku 1	0.41±0.02cd	4.60±0.34ef	417.43±18.05b	63.66±2.73a	19.81±0.94c
	西荞 1 号 Xiqiao 1	0.33±0.02e	3.72±0.35g	398.04±14.16bc	54.56±4.52b	21.86±0.59b
	黑丰 1 号 Heifeng 1	0.34±0.01e	3.84±0.30g	371.85±18.98c	57.86±2.36b	24.10±0.53a

表 4 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞品种幼苗根系渗透调节物质含量的变化

Table 4 The contents of osmotic regulation substances in root of different low nitrogen tolerant <i>F. tataricum</i> cultivars at seedling stage under low-N stress				
处理 Treatment	品种 Cultivar	可溶性糖含量 Soluble sugar content/(mg · g ⁻¹)	可溶性蛋白含量 Soluble protein content/(mg · g ⁻¹)	游离脯氨酸含量 Free proline content/(μg · g ⁻¹)
N3	迪庆苦荞 Diqing	1.48±0.07g	6.67±0.55ef	29.75±1.38ef
	广苦 1 号 Guangku 1	1.56±0.04g	5.91±0.18f	26.23±1.15f
	西荞 1 号 Xiqiao 1	1.46±0.07g	7.26±0.48g	21.06±1.93g
	黑丰 1 号 Heifeng 1	1.53±0.12g	6.04±0.24f	27.70±1.23f
N2	迪庆苦荞 Diqing	2.70±0.19de	5.22±0.15bc	46.74±2.73bc
	广苦 1 号 Guangku 1	3.00±0.16bcd	4.60±0.42c	43.45±2.91c
	西荞 1 号 Xiqiao 1	2.31±0.23f	4.17±0.18e	32.42±2.68e
	黑丰 1 号 Heifeng 1	2.50±0.22ef	3.71±0.19d	38.22±3.20d
N1	迪庆苦荞 Diqing	3.16±0.17ab	5.03±0.40a	55.17±3.70a
	广苦 1 号 Guangku 1	3.45±0.28a	4.25±0.37b	49.80±1.55b
	西荞 1 号 Xiqiao 1	2.78±0.22cde	3.86±0.22d	37.50±2.46d
	黑丰 1 号 Heifeng 1	3.06±0.21bc	3.57±0.14c	42.73±3.84c

表 5 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞品种幼苗叶片叶绿素含量和荧光参数的变化

Table 5 The Chlorophyll content and fluorescence parameters in leaf of different low nitrogen tolerant <i>F. tataricum</i> cultivars at seedling stage under low-N stress					
处理 Treatment	品种 Cultivar	叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg · g ⁻¹)	荧光参数 Fluorescence parameter		
			<i>F</i> _o	<i>F</i> _m	<i>F</i> _v / <i>F</i> _m
N3	迪庆苦荞 Diqing	3.80±0.30a	526.50±25.69fg	1969.67±90.17a	0.70±0.03a
	广苦 1 号 Guangku 1	4.20±0.35a	548.67± 27.79ef	1938.17±85.97a	0.71±0.02a
	西荞 1 号 Xiqiao 1	4.19±0.37a	489.83±27.45g	1883.67±78.00ab	0.73±0.03a
	黑丰 1 号 Heifeng 1	3.97±0.24a	547.17±41.99ef	1998.50±56.45a	0.72±0.02a
N2	迪庆苦荞 Diqing	2.54±0.22bc	569.33±37.79def	1774.00±82.77bc	0.63±0.04b
	广苦 1 号 Guangku 1	2.87±0.19b	579.50±32.79cde	1780.33±87.72bc	0.61±0.05bc
	西荞 1 号 Xiqiao 1	2.42±0.18cd	547.33±54.87ef	1579.83±84.06d	0.59±0.04bcd
	黑丰 1 号 Heifeng 1	2.03±0.16de	602.83±47.14bcd	1747.67±69.68c	0.59±0.05bcd
N1	迪庆苦荞 Diqing	2.38±0.18cd	622.83±48.94bc	1436.50±83.42e	0.59±0.05bcd
	广苦 1 号 Guangku 1	2.49±0.21bc	638.17±27.27ab	1417.83±79.04e	0.58±0.03cd
	西荞 1 号 Xiqiao 1	1.99±0.17de	635.50±33.07b	1198.17±51.55f	0.56±0.04de
	黑丰 1 号 Heifeng 1	1.83±0.12e	682.50±43.65a	1358.17±87.96e	0.52±0.05e

降幅分别达 42.53%和 46.88%，随后依次是品种‘黑丰 1 号’、‘广苦 1 号’和‘迪庆苦荞’，2 个耐低氮品种降幅显著小于 2 个不耐低氮品种；在 2 个低氮胁迫浓度下，耐低氮品种的平均可溶性糖含量和游离脯氨酸含量分别较 N3 处理显著提高102.16%和 74.52%，而不耐低氮品种分别显著提高 78.21%和 56.08%，耐低氮品种的增幅均明显高于不耐低氮品种。由此表明，在低氮胁迫环境下，耐低氮苦荞品种能够比不耐低氮品种保持更强的渗透调节能力，从

而表现出更强的适应性。

2.3 低氮胁迫对不同耐低氮苦荞幼苗叶片叶绿素含量及荧光参数的影响

2.3.1 叶片叶绿素含量 由表 5 可知，与正常氮浓度 N3 相比，各苦荞品种叶片叶绿素含量在两个低氮胁迫浓度(N2、N1)下均显著下降(*P*<0.05)。其中，品种‘黑丰 1 号’叶绿素含量降幅最大，分别达 48.84%和 53.88%，而品种‘西荞 1 号’、‘迪庆苦荞’次之，品种‘广苦 1 号’降幅最小，即耐低氮品种

叶绿素含量降幅小于不耐低氮品种。可见,耐低氮苦荞品种在低氮环境中仍能保持相对较高的叶绿素含量及较强的光合能力,表现出较强的低氮适应性。

2.3.2 叶片荧光参数 首先,4个苦荞品种叶片的初始荧光产量(F_0)在低氮胁迫下均增加,说明其光合系统Ⅱ(PSⅡ)反应中心受到破坏或可逆失活(表5)。其中,在低氮胁迫浓度(N2)下,耐低氮品种的 F_0 与N3差异未达显著水平,而不耐低氮品种的 F_0 则显著增加($P<0.05$);在极低氮浓胁迫度(N1)下,4个品种的 F_0 均较N3显著增加,且耐低氮品种增幅小于不耐低氮品种,即耐低氮品种反应中心受破坏程度较小,耐低氮能力更强。

其次,随着低氮胁迫程度的增加,4个苦荞品种叶片的最大荧光产量(F_m)均显著下降($P<0.05$),耐低氮品种在N2、N1胁迫浓度下较N3处理分别下降9.04%和26.96%,而不耐低氮品种则分别下降14.34%和34.22%,耐低氮品种降幅小于不耐低氮品种。说明耐低氮能力越强的品种其最大荧光产量 F_m 也越大,经PSⅡ的电子传递遭受破坏程度较小。

再次,最大光化学效率(F_v/F_m)降低表明植物体内发生了光合作用的抑制。表5表明,各苦荞品种叶片的 F_v/F_m 在低氮胁迫下均显著降低,耐低氮品种的 F_v/F_m 在N2、N1胁迫浓度下较N3正常氮浓度分别下降了11.18%和16.74%,而不耐低氮品种则分别下降了18.42%和25.72%。这说明苦荞品种耐低氮性越弱其叶片 F_v/F_m 在低氮胁迫下的

降幅度越大,叶绿素荧光受低氮影响的程度越大,同时也表明低氮胁迫可使苦荞叶片的PSⅡ活性中心受到损伤,光合作用能力下降,进而影响其正常生长发育。

2.4 低氮胁迫对不同耐低氮苦荞幼苗氮素利用的影响

在低氮胁迫条件下,各苦荞品种的全氮含量及氮积累量均显著降低,氮吸收效率则显著升高($P<0.05$),且胁迫程度越严重,这种效应越明显(表6)。低氮胁迫对不同耐低氮性苦荞品种的全氮量及氮积累量的影响存在较大差异,不耐低氮品种的降幅均大于耐低氮品种。其中,2个耐低氮品种全氮含量在N2、N1条件下分别较N3降低27.05%和36.65%,而其氮积累量较N3分别降低37.93%和55.37%;2个不耐低氮苦荞品种全氮含量分别较N3降低37.22%和47.53%,而其氮积累量较N3分别降低54.53%和74.97%。说明在低氮环境中耐低氮能力强的品种其全氮含量及氮积累量较高,植株体内与氮素相关的生命活动较旺盛,适应性较强。同时,低氮胁迫也使苦荞苗期的氮素吸收率显著升高,且不耐低氮品种增幅大于耐低氮品种。表6表明,与N3相比,在N2、N1这2个低氮胁迫浓度下,耐低氮品种的氮素吸收效率的平均增幅分别为75.89%、74.63%,不耐低氮品种的相应增幅则为44.30%、40.97%,说明耐低氮品种能够更加充分地吸收介质中的氮素,以缓解胁迫对植株的影响,进而

表 6 低氮胁迫下不同耐低氮苦荞品种幼苗氮素利用情况的变化

Table 6 The nitrogen utilization of different low nitrogen tolerant <i>Fagopyrum tararicum</i> cultivars at seedling stage under low-N stress				
处理 Treatment	品种 Cultivar	全氮量 Plant N content (mg · g ⁻¹)	氮积累量 Plant N uptake (mg · plant ⁻¹)	氮吸收效率 Plant N uptake efficiency/%
N3	迪庆苦荞 Diqing	2.02±0.04b	0.240±0.017a	0.046±0.003g
	广苦 1 号 Guangku 1	2.30±0.10a	0.250±0.014a	0.048±0.003g
	西荞 1 号 Xiqiao 1	1.79±0.15cd	0.162±0.008b	0.032±0.002g
	黑丰 1 号 Heifeng 1	1.90±0.06bc	0.164±0.009b	0.031±0.002g
N2	迪庆苦荞 Diqing	1.48±0.08e	0.149±0.013b	0.850±0.026e
	广苦 1 号 Guangku 1	1.67±0.06d	0.156±0.015b	0.890±0.083e
	西荞 1 号 Xiqiao 1	1.16±0.11gh	0.074±0.003d	0.425±0.032f
	黑丰 1 号 Heifeng 1	1.15±0.10gh	0.074±0.006d	0.420±0.032f
N1	迪庆苦荞 Diqing	1.30±0.08fg	0.108±0.009c	6.189±0.096b
	广苦 1 号 Guangku 1	1.43±0.12ef	0.111±0.006c	6.325±0.073a
	西荞 1 号 Xiqiao 1	1.01±0.10hi	0.043±0.002e	2.456±0.098c
	黑丰 1 号 Heifeng 1	0.92±0.06i	0.038±0.002e	2.195±0.072d

对低氮环境具有更强的适应能性。

3 讨 论

3.1 不同耐低氮性苦荞幼苗对低氮胁迫的生长响应特征

氮素是作物生长发育需要量最大的营养元素,也是作物生长的主要限制因子,低氮对植物的形态指标和生物量均有重要影响,但受影响的程度存在明显的基因型差异^[19-20]。本研究表明,低氮胁迫对苦荞幼苗地上部的影响明显大于对根系的影响,并且在一定程度上低氮胁迫可促进其根系干重的增加,进而导致其根冠比显著升高,这是苦荞形态指标对低氮胁迫的一种响应机制;不同耐低氮性苦荞品种对低氮胁迫的响应存在较大差异,耐低氮品种受低氮胁迫的影响较小,其地上部农艺性状较不耐低氮品种表现出明显优势,对低氮环境适应性更强。

低氮胁迫下苗期根系形态直接与氮效率相关,良好的根系形态是植物氮高效吸收利用的重要前提^[21-23]。本研究得出,苦荞在低氮环境中主根伸长得到促进,且耐低氮品种的伸长幅度均大于不耐低氮品种,说明低氮胁迫条件下苦荞能通过促进根系伸长来增加根系吸收范围,进而适应缺氮环境;此外,苦荞根系平均直径、根系体积和根系表面积等指标受低氮环境影响而有所降低,且两个耐低氮品种的降幅均小于两个不耐低氮品种,由此表明耐低氮品种在低氮环境中可保持良好且较完整的根系形态,对低氮营养的适应性更强。

3.2 不同耐低氮性苦荞幼苗对低氮胁迫的生理响应特征

前人研究表明,逆境胁迫下植物会通过自身一系列的生理生化调节来适应环境^[1,24-25]。首先,就叶片来看,本次研究发现,低氮胁迫下苦荞幼苗叶片

叶绿素含量、 F_m 及 F_v/F_m 均显著下降,而 F_o 有所升高,且耐低氮品种受影响程度均小于不耐低氮品种,可见耐低氮品种在低氮环境中叶绿素含量及最大荧光产量相对较高,PS II 反应中心受破坏程度较小,光合能力较强,适应性较好。其次,就根系来看,本研究表明,低氮胁迫下苦荞苗期根系活力、NR 活性、蛋白质含量显著下降,根系 SOD 和 POD 活性以及根系 MDA、可溶性糖及游离脯氨酸含量显著升高,且不同耐低氮性品种对低氮胁迫的响应存在明显差异。在低氮胁迫环境中,耐低氮品种的根系 SOD、POD 活性增幅较大,能够较大程度地解除或减缓脂膜过氧化作用对植株造成的伤害,进而使植株维持较高的生命活性;同时,其根系可溶性糖、游离脯氨酸等有机物质含量的增幅也较大,可大幅度提高根系的渗透调节能力,并起到延缓植株衰老的作用。由此可知,与不耐低氮品种相比,耐低氮苦荞品种在低氮环境中能够维持较高的根系 SOD 活性、POD 活性、渗透调节物质含量且产生较少的丙二醛,可更好地适应低氮环境,这是其耐低氮胁迫的重要生理机制之一;而耐低氮苦荞品种在低氮胁迫下仍具有较高的根系活力、NR 活性及蛋白质含量也保证了其对低氮环境较强的适应性。

综上所述,低氮胁迫可导致苦荞幼苗的生长发育受到抑制,其地上部受影响程度明显大于根系,进而导致其根冠比显著升高;低氮胁迫使苦荞幼苗叶片叶绿素含量下降,并使光合作用受到抑制,幼苗的根系活性、NR 活性及可溶性蛋白含量下降,但其根系保护酶活性及渗透调节物质含量升高,以更好地适应低氮环境。不同耐低氮性苦荞品种对低氮胁迫的响应存在显著差异,耐低氮品种在低氮环境中具有明显的生长优势,耐低氮能力较强。

参考文献:

- [1] 张定一, 张永清, 杨武德, 等. 不同基因型小麦对低氮胁迫的生物学响应[J]. 作物学报, 2006, **32**(9): 1 349-1 354.
ZHANG D Y, ZHANG Y Q, YANG W D, *et al.* Biological response of roots in different spring wheat genotypes to low nitrogen stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, **32**(9): 1 349-1 354.
- [2] 张美俊, 乔治军, 杨武德, 等. 不同糜子品种对低氮胁迫的生物学响应[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, **20**(3): 661-669.
ZHANG M J, QIAO Z J, YANG W D, *et al.* Biological response of different cultivars of millet to low nitrogen stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizing*, 2014, **20**(3): 661-669.
- [3] 翟丙年, 孙春梅, 王俊儒, 等. 氮素亏缺对冬小麦根系生长发育的影响[J]. 作物学报, 2003, **29**(6): 913-918.
ZHAI B N, SUN C M, WANG J R, *et al.* Effects of nitrogen deficiency on the growth and development of winter wheat roots[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, **29**(6): 913-918.
- [4] 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): 1 190-1 199.
LI Q, LUO Y H, TAN J, *et al.* Indexes screening and comprehensive evaluation of low nitrogen tolerance of hybrid maize cultivar at seeding stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*

- ture, 2014, **22**(10): 1 190-1 199.
- [5] 王海茹, 张永清. 水氮互作对拔节期黍稷根系生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(9): 1 859-1 866.
WANG H R, ZHANG Y Q. Effects of water and nitrogen supply on physiological characteristic of broomcorn millet root at jointing stage[J]. *Acta Botanica Boreali Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(9): 1 859-1 866.
- [6] 苗果园, 张云婷, 尹 钧, 等. 黄土高原旱地冬小麦根系生长发育规律的研究[J]. 作物学报, 1989, **15**(2): 104-115.
MIAO G Y, ZHANG Y T, YIN J, *et al.* The research on the laws of the growth and development of winter wheat at the loess plateau[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1989, **15**(2): 104-115.
- [7] CALDERÓN MONTAÑO J M, BURGOS MORÓN E, PÉREZ GUERRERO C, *et al.* A review on the dietary flavonoid kaempferol[J]. *Mini Reviews in Medicinal Chemistry*, 2011, **11**(4): 298-344.
- [8] 张 雄, 王立祥, 柴 岩, 等. 小杂粮生产可持续发展探讨[J]. 中国农业科学, 2003, **36**(12): 1 595-1 598.
ZHANG X, WANG L X, CHAI Y, *et al.* Sustainable development of minor food crops in China[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, **36**(12): 1 595-1 598.
- [9] 田秀红, 任 涛. 苦荞麦的营养保健作用与开发利用[J]. 中国食物与营养, 2007, 10: 44-46.
TIAN X H, REN T. The function of health care and the utilization of development of tartary buckwheat[J]. *Food and Nutrition in China*, 2007, 10: 44-46.
- [10] 赵 刚, 唐 宇, 马 荣. 苦荞麦的营养和药用价值及其开发应用[J]. 农牧产品开发, 1999, 7: 17-18.
ZHAO G, TANG Y, MA R. The nutritional and medicinal value of tartary buckwheat and its development and utilization[J]. *Agriculture Products Development*, 1999, 7: 17-18.
- [11] 侯雅君, 张宗文, 吴 斌, 等. 苦荞种质资源 AFLP 标记遗传多样性分析[J]. 中国农业科学, 2009, **42**(12): 4 166-4 174.
HOU Y J, ZHANG Z W, WU B, *et al.* Genetic diversity in tartary buckwheat revealed by AFLP analysis[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, **42**(12): 4 166-4 174.
- [12] 杨玉霞, 吴 卫, 郑有良, 等. 苦荞品种(系)主要农艺性状与蛋白质含量的聚类分析[J]. 种子, 2008, **27**(10): 30-34.
YANG Y X, WU W, ZHENG Y L, *et al.* Cluster analysis of the mainly agronomic characters and the protein content on tartary buckwheat(*Fagopyrum tararicum*)[J]. *Seed*, 2008, **27**(10): 30-34.
- [13] 陈 鹏, 张德玖, 李玉红, 等. 水分胁迫对苦荞幼苗生理生化特性的影响[J]. 西北农业学报, 2008, **17**(5): 204-207.
CHEN P, ZHANG D J, LI Y H, *et al.* Effect of drought stress during seedling stage on physiological and biochemical traits of tartary buckwheat[J]. *Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica*, 2008, **17**(5): 204-207.
- [14] 石艳华, 张永清, 罗海婧. 化学调节物质浸种对不同水分条件下苦荞生长及其生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(1): 123-131.
SHI Y H, ZHANG Y Q, LUO H J. Influence of seed soaking with chemical regulators on the growth and physiological characteristics of tartary buckwheat in different water conditions[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(1): 123-131.
- [15] 张志良, 翟伟菁, 李小芳. 植物生理学实验指导(第4版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 30-227.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第2版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 1986: 213-216.
- [17] 刘 丽, 甘志军, 王宪泽. 植物氮代谢硝酸还原酶水平调控机制的研究进展[J]. 西北植物学报, 2004, **24**(7): 1 355-1 361.
LIU L, GAN Z J, WANG X Z. Advances of studies on the regulation of nitrate metabolism of plants at nitrate reductase level[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, **24**(7): 1 355-1 361.
- [18] 闫江艳, 张永清, 等. 干旱胁迫及复水对不同黍稷品种根系生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(2): 348-354.
YAN J Y, ZHANG Y Q, *et al.* Effect of drought stress and rewatering on physiological characteristics of roots in different proso millet varieties[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(2): 348-354.
- [19] SINGH U, LADHA J K, CASTILLO E G, *et al.* Genotypic variation in nitrogen use efficiency. I. Medium-and long-duration rice[J]. *Field Crops Research*, 1998, **58**(1): 35-53.
- [20] DIAZ C, SALIBACOLOMBANI V, *et al.* Leaf yellowing and anthocyanin accumulation are two genetically independent strategies in response to nitrogen limitation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2006, 47: 74-83.
- [21] 黄高宝, 张恩和, 胡恒觉. 不同玉米品种氮素营养效率差异的生态生理机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, **7**(3): 293-297.
HUANG G B, ZHANG E H, HU H J. The eco-physiological mechanisms of nitrogen efficiency differences about maize varieties[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2001, **7**(3): 293-297.
- [22] 王 艳, 米国华, 陈范骏, 等. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性[J]. 生态学报, 2003, **23**(2): 297-302.
WANG Y, MI G H, CHEN F J, *et al.* Genotypic differences in nitrogen uptake by maize inbred lines its relation to root morphology[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(2): 297-302.
- [23] NIELSEN R L. N loss mechanisms and nitrogen use efficiency[C]//Purdue Nitrogen Management Workshops. Purdue: Purdue University, 2006: 1-5.
- [24] 戴 林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征[J]. 中国农业科学, 2012, **45**(23): 4 770-4 781.
JI L, LI T X, ZHANG X Z, *et al.* Root morphological and activity characteristics of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, **45**(23): 4 770-4 781.
- [25] 李 强, 罗延宏, 龙文靖, 等. 低氮胁迫对不同耐低氮性玉米品种苗期生长和生理特性的影响[J]. 草业学报, 2014, **23**(4): 204-212.
LI Q, LUO Y H, LONG W J, *et al.* The influence of growth and physiological characteristic of different resistance maize cultivars under low nitrogen stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(4): 204-212.

(编辑:裴阿卫)