

不同氮效率基因型玉米物质积累及氮代谢相关酶活性的差异

黄伟超¹, 范宇博¹, 顾万荣², 魏 湜², 王泳超^{3*}

(1. 浙江出入境检验检疫局, 浙江杭州 310000; 2. 东北农业大学农学院, 黑龙江哈尔滨 150030; 3. 河南农业大学农学院, 河南郑州 450002)

摘要 [目的]研究在不同氮素水平条件下,不同氮效率玉米品种的物质积累及氮代谢相关酶活性的差异。[方法]采用水培方式,选用氮高效玉米品种郑单 958 和氮低效玉米品种鑫鑫 1 号为供试品种,设置 5 个施氮浓度($N_1 \sim N_5$),分别为 0.04、0.80、2.00、4.00 和 8.00 mmol/L,揭示不同品种氮效率差异的生理机制。[结果]随着施氮量增加,玉米幼苗的干物质积累不断升高,叶面积、总根长、根表面积和根体积逐渐增加,当施氮量为 4.00 mmol/L(N_4)时,以上指标达到最大。2 个品种相比,氮高效品种郑单 958 效果好于鑫鑫 1 号。施氮量为 8.00 mmol/L(N_5)时株高最高。随着施氮量增加,硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原酶(NiR)活性逐渐升高,但 N_3 、 N_4 和 N_5 这 3 个处理相同品种的酶活性增加幅度较小。谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性先上升后下降, N_3 处理时,2 个品种活性最高。[结论]氮高效品种郑单 958 在不同的氮水平下有较高的氮代谢酶活性,这有利于氮肥的转化吸收和利用,从而有利于植株生长和物质积累。

关键词 玉米;物质积累;氮效率;氮代谢酶

中图分类号 S513 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)34-0022-05

Differences of Dry Matter Accumulation and Key Enzymes Activity Involved in Nitrogen Metabolism in Maize with Different Nitrogen Use Efficiency and Genotypes

HUANG Wei-chao¹, FAN Yu-bo¹, GU Wan-rong², WANG Yong-chao^{3*} et al (1. Zhejiang Entry Exit Inspection and Quarantine Bureau, Hangzhou, Zhejiang 310000; 2. College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030; 3. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002)

Abstract [Objective]To research the difference of dry matter accumulation and nitrogen metabolism enzyme activity of different nitrogen efficiency maize varieties in different nitrogen levels. [Method]Hydroponics was used in the research,high efficient nitrogen fertilizer cultivar (Zhengdan 958) and low efficient nitrogen fertilizer cultivar(Xinxin 1) were selected in the research and five nitrogen levels ($N_1 \sim N_5$) were set (0.04,0.80,2.00,4.00 and 8.00 mmol/L)to uncover the physiological mechanism of different nitrogen efficiency in different maize varieties. [Result]With the increase of nitrogen application,dry weight accumulation was increased continuously and leaf area,total root length,root area and root volume were increased.The maximum value appeared in 4.00 mmol/L (N_4). Compared to Xinxin 1,Zhengdan 958 was better in above indicators.The biggest leaf area appeared in 8.00 mmol/L (N_5). With the increase of nitrogen application,NR and NiR activity were increased.The enzyme activity of same variety was less increase in N_3 , N_4 and N_5 treatments.GOGAT and GS activity showed first rising and then declining trend,and the highest activity of three varieties appeared in N_3 treatment. [Conclusion] Zhengdan 958 shows higher nitrogen metabolism enzyme activity in different nitrogen efficiency maize varieties of different nitrogen levels,which is good for absorption,transformation and utilization of nitrogen as well as growth and matter accumulation of maize.

Key words Maize;Matter accumulation;Nitrogen use efficiency;Nitrogen metabolism enzyme

我国是玉米产量和播种面积仅次于美国的第二玉米生产国^[1]。近些年,我国玉米种植面积迅速扩大,在 2008 年位居第一,超过水稻种植面积。玉米是具有多种用途的作物,可作为粮食、饲料、能源等。在农业生产中,玉米的地位越来越高,此外由于经济发展等原因,玉米的需求量在我国持续增加,据估算,到 2030 年玉米单产至少增加 30%~40%^[2]。提高玉米总产量,保证粮食安全的重要途径是实现玉米高产和超高产($\geq 12\,000\text{ kg/hm}^2$)^[3]。

在作物生产中,氮素有十分重要的作用。它是作物生长发育不可缺少的大量元素之一,也是作物提质增产的重要元素。世界氮肥的平均利用率为 50%,而我国氮肥的平均利用率仅为 30%左右,远低于世界平均水平^[4]。我国每年因此原因损失的氮素约 1 000 万 t,这使得氮素资源严重流失,并且给生态环境造成威胁^[5]。因此,当前农业生产面临的重要问题是如何提高氮肥利用效率,减少氮肥用量。

近些年,玉米的氮效率问题引起了许多科技工作者的重

视,并做了大量工作。但由于玉米氮肥利用率受施氮时期与施氮量等因素的综合影响,玉米的氮效率研究仍具有一定难度。目前对玉米氮代谢的研究主要集中在氮素对玉米生长发育以及产量的影响上,对于玉米氮效率基因型差异的生理生化基础、选择评价指标和改良途径等方面的研究还很少,因此玉米氮效率差异的研究对保持玉米的持续高产高效生产仍有重大意义。在前人研究的基础上,该试验选用氮效率不同的 2 个品种,研究不同氮素水平下 2 个品种在物质积累和氮代谢关键酶活性上的差异,从而揭示氮利用效率与氮代谢关键酶活性间的关系,为不同氮效率的玉米在生理层面上的差异研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料 供试品种为郑单 958(氮高效型)、鑫鑫 1 号(氮低效型)。

1.2 试验设计 试验于 2016 年在东北农业大学农学院实验室进行。水培试验播种前将挑选好的种子在恒温 25℃下浸泡 24 h,依据玉米田间生长的时期,将种子播种在放有蛭石的直径为 0.5 m、深度为 7 cm 的圆盘中,每盘 80 粒种子,之后在种子上覆蛭石 2~3 cm,每天视情况浇水。出苗后移入生长室内,待长到 2 叶 1 心时,精选生长整齐的幼苗,去掉

基金项目 浙江省出入境检验检疫局内部项目(2014-ZKZ-014)。
作者简介 黄伟超(1985—),男,山东招远人,助理农艺师,从事玉米栽培生理研究。*通讯作者,讲师,博士,从事作物逆境生理及其调控研究。
收稿日期 2017-08-31

胚乳后,移入装有 1 L 1/2 浓度营养液的桶中,每桶 20 株幼苗,营养液 pH 为 6.1,3 d 后换成完全营养液,前 14 d 每隔 2 d 更换 1 次营养液,之后每天进行更换。幼苗生长在昼夜温度为 26 °C/18 °C 的生长室中,光照强度为 300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。转入营养液中生长 20 d 后的 09:00 取样测定。取整株幼苗保存待测形态及干重指标,取由上至下的第 2 片全展叶,用锡纸包样,−80 °C 保存待测生理及酶活指标。

营养液组成为 CaCl_2 (2 mmol/L), K_2SO_4 (0.75 mmol/L), KCl (0.1 mmol/L), KH_2PO_4 (0.25 mmol/L), $\text{EDTA} - \text{Fe}$ (0.15 mmol/L), H_3BO_3 (1.0×10^{-3} mmol/L), $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ (1.0×10^{-3} mmol/L), $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1.0×10^{-3} mmol/L), $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ (1.0×10^{-4} mmol/L), $(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (5.0×10^{-6} mmol/L)。氮以 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 形态供给,向营养液中加入一定质量的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$,使其在营养液中分别达到 5 个 N 水平($\text{N}_1 \sim \text{N}_5$),即 0.04、0.80、2.00、4.00 和 8.00 mmol/L,并以 2 mmol/L 的 CaCl_2 补充不足的 Ca^{2+} 。每个 N 水平为 1 个处理,共 5 个处理,每个处理 20 株幼苗。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 株高。随机选取 5 株植株,用刻度为 1 mm 的直尺测量从幼苗底部到自然垂直的最高点距离,求 5 株平均值。

1.3.2 叶面积。采用 SHY-150 型便携式叶面积仪测定。

1.3.3 根系扫描。采用加拿大 Regent 公司生产的根系扫描仪,经数字化软件(WinRHIZO-2004a)分析后获得根系形态数据。

1.3.4 幼苗干重。随机选择 5 株幼苗,将幼苗放入铁盘内,放入烘箱 105 °C 杀青 30 min,之后 80 °C 烘干至恒重,称重为幼苗干重。

1.3.5 根冠比。根冠比 = 地下部干重/地上部干重。

1.3.6 硝酸还原酶(NR)活性测定。取样品约 0.5 g,分别装入 50 mL 锥形瓶中(对照加 1 mL 20% 的三氯乙酸),加入 5% 乙酸乙酯 50 μL 。内源和外源基质下的锥形瓶中各加入 9 mL pH = 7.5 的 35 mmol/L 的磷酸缓冲溶液,再加入 25 mmol/L 的 KNO_3 在外源条件下的锥形瓶中。反复抽真空,之后将三角瓶放置在 25 °C 黑暗中保温 30 min,取出后将 1 mL 20% 三氯乙酸加入测试管中终止反应。将 2 mL 反应液加入 2 mL 1% 磺胺,2 mL 0.02% α -萘基乙烯二胺盐酸,室温下静置 20 min 显色,540 nm 处比色记录吸光值。

1.3.7 谷氨酰胺合成酶(GS)活性测定。取 1 g 样品研磨,之后每一样品中加入 2 mL 咪唑-盐酸(0.05 mmol/L)提取缓冲液,研磨成均匀的黏糊状后,静置 30 min,12 000 r/min 离心 20 min,取上清液用于酶活性测定,调节 pH 至 7.2,以上提取过程均保持在 4 °C 下进行。

GS 的测定:依次取 1 mL 咪唑-盐酸缓冲液、0.2 mL 的 0.5 mol/L $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 、0.2 mL 的 50 mmol/L $\text{EDTA} - \text{Na}_2$ 、0.2 mL 的 1.00 mol/L $\text{Glu} - \text{Na}_2$ 、0.2 mL 的 0.498 mol/L 盐酸羟胺和 0.2 mL 的 180 mmol/L $\text{ATP} - \text{Na}_2$ 放入试管中,再迅速加入 1 mL 粗酶液混匀,于 30 °C 水浴上反应 15 min,然后

立即取出,加入 1 mL 终止显色液(0.37 mol/L FeCl_3 、0.67 mol/L 三氯乙酸、0.2 mol/L HCl)终止反应,在 5 000 r/min 下离心 10 min,取上清液测 540 nm 处吸光值。

1.3.8 亚硝酸还原酶(NiR)活性测定。将 1 g 叶片(或根)样品于 3 mL 提取液(内含 50 mmol/L pH 7.9 Tris-HCl、5 mmol/L 半胱氨酸和 2 mmol/L EDTA)研钵中研磨,匀浆于 14 000 r/min 下离心 20 min,上清液用于活性测定,以上过程均在 4 °C 环境下进行。反应体系包含 50 mmol/L pH 7.5 Tris-HCl、0.5 mmol/L NaNO_2 和 1 mmol/L 甲基紫精(methyl viologen, MV),加 50 μL 提取液定容到 0.9 mL。加入 100 μL 溶于 0.2 mol/L NaHCO_3 溶液中的 0.12 mol/L $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ (连二亚硫酸钠),30 °C 水浴 60 min,开始反应。然后通过剧烈涡旋直到甲基紫精的颜色完全褪去终止反应。再加入 100 μL 1 mol/L $\text{Zn}(\text{CH}_3\text{COO})_2$,于 14 000 r/min 下离心 10 min。上清液中 NO_2^- 残留量测定,通过吸取 500 μL 上清液加入 250 μL 1% 磺胺储备液(内含 1.5 mol/L HCl)和 250 μL 0.02% α -萘基乙烯二胺盐酸,540 nm 下测定残留于上清液中的 NO_2^- 吸光值,计算 NO_2^- 消耗量,每一处理 3 次重复,并设 1 个对照,对照在反应进行前先加 1% 磺胺和 0.02% α -萘基乙烯二胺盐酸,其余步骤与测试管相同。

1.3.9 谷氨酸合成酶(GOGAT)活性测定。取 1 g 叶或块根,使用预冷的研钵和研杵,加入 2 mL 酶提取缓冲液[100 mmol/L KH_2PO_4 , pH 7.5, 0.5 mmol/L 乙二胺四乙酸(EDTA), 100 mmol/L KCl , 0.5% (v/v) Triton X-100(聚乙二醇辛基苯基醚), 0.1% (v/v) 巯基乙醇], 1 g 石英砂和 0.3 g Dowex 1, 1X2-400(平衡提取缓冲液)干冰上进行研磨。然后再加入 4 mL 提取缓冲液(调节提取液 pH 为 7.4~7.7), 4 °C 20 000 r/min 下离心 20 min,采用凝胶过滤法,取 2 mL 上清液,使用前用反应缓冲液(500 mmol/L $\text{KH}_2\text{PO}_4/\text{KOH}$, pH 7.5, 0.1% (v/v) 巯基乙醇平衡的 4 cm/4 mL Sephadex G-25 除去低分子量物质,上清液可直接用于酶活性测定。

1.4 数据分析工具 试验数据用平均值表示,采用 DPS 进行方差分析, Duncan's 新复极差法进行多重比较($\alpha = 0.05$), Microsoft Excel 2010 软件作图。

2 结果与分析

2.1 氮水平对不同基因型玉米干重的影响 由表 1 可知,随着氮水平的升高,2 个品种地上部分干重呈先上升后下降的趋势,2 个品种均在 N_4 水平时,地上部分干重最大, N_5 水平时地上部分干重下降,但郑单 958 的 N_4 处理与 N_5 处理差异不显著,而鑫鑫 1 号差异显著。这表明在极高氮水平下,鑫鑫 1 号对多余氮的利用和转化能力弱于郑单 958,且地上部分干重受不良影响较大。当供氮水平由 N_1 升高到 N_2 时,郑单 958 的地上部分干重有明显的升高,升高幅度为 35.34%,鑫鑫 1 号的增加幅度为 11.86%,但差异不显著。2 个品种相比,郑单 958 地上部分干重在每一个供氮水平下都高于鑫鑫 1 号,且差异显著。

2 个玉米品种根系干重的趋势与地上部分干重趋势相同,即随着氮水平的升高,根系干重逐渐升高, N_4 水平时达

到最大,之后下降。郑单 958 和鑫鑫 1 号的 N_4 处理与 N_5 处理间均差异显著, N_5 处理较 N_4 处理根系干重分别下降了 8.51% 和 11.11%。这表明氮供应过量的条件下,鑫鑫 1 号的根系干重受到的不良影响大于郑单 958,鑫鑫 1 号对多余氮的利用和转化能力较郑单 958 差。当供氮水平由 N_1 升高到 N_4 时,郑单 958 根系干重升高 37.40%,鑫鑫 1 号升高 55.17%,均差异显著。这表明,最佳的供氮水平对于氮低效品种根系干重的增加更为重要。

随着氮水平的提高,总干重同样呈现先升后降的趋势,2

个玉米品种均在 N_4 水平时总干重最大。2 个品种的根冠比随着氮水平的提高出现不同的趋势,郑单 958 根冠比一直呈下降的趋势,这表明氮水平升高能促进郑单 958 的地上部分生长。当氮水平由 N_1 升高到 N_2 时,鑫鑫 1 号的根冠比升高,氮水平为 $N_2 \sim N_4$ 时,根冠比降低, $N_4 \sim N_5$ 时根冠比升高。这表明氮水平极高或者极低不利于鑫鑫 1 号地上部分干重积累。不同氮水平对郑单 958 地上部分干重积累的促进作用大于根系干重的积累,而对鑫鑫 1 号的影响则是根据氮水平的不同而出现差异。

表 1 氮水平对不同基因型玉米干重的影响
Table 1 Effects of nitrogen levels on dry matter weight in maize genotypes with different nitrogen use efficiency

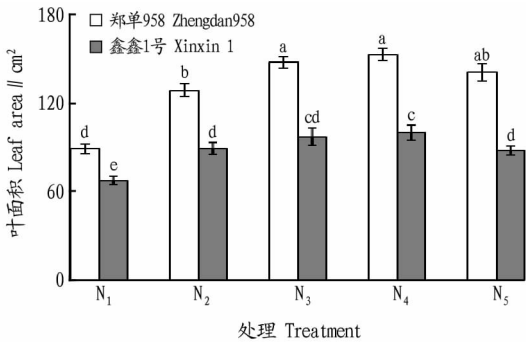
品种 Variety	处理 Treatment	地上部干重 Shoot dry matter weight//g	根系干重 Root dry matter weight//g	总干重 Total dry matter weight//g	根冠比 Shoot/Root %
郑单 958 Zhengdan 958	N_1	0.416 ± 0.018 e	0.385 ± 0.014 cd	0.801 ± 0.024 d	0.925
	N_2	0.563 ± 0.031 d	0.420 ± 0.020 c	0.983 ± 0.058 c	0.746
	N_3	0.683 ± 0.023 bc	0.489 ± 0.012 b	1.172 ± 0.057 b	0.715
	N_4	0.777 ± 0.030 a	0.529 ± 0.015 a	1.306 ± 0.034 a	0.681
	N_5	0.743 ± 0.036 ab	0.484 ± 0.015 b	1.227 ± 0.063 ab	0.651
鑫鑫 1 号 Xinxin 1	N_1	0.312 ± 0.024 f	0.232 ± 0.011 g	0.544 ± 0.014 f	0.744
	N_2	0.349 ± 0.023 f	0.294 ± 0.012 f	0.644 ± 0.021 f	0.840
	N_3	0.554 ± 0.023 d	0.380 ± 0.020 cd	0.934 ± 0.015 c	0.686
	N_4	0.582 ± 0.029 d	0.360 ± 0.008 de	0.951 ± 0.021 c	0.634
	N_5	0.466 ± 0.026 e	0.320 ± 0.016 f	0.786 ± 0.016 e	0.687

注: 同列不同小写字母代表差异达 0.05 显著水平
Note: Different small letters represent significant differences at 0.05 level in the same column

2.2 氮水平对不同基因型玉米叶面积的影响 由图 1 可知,在不同的氮水平下,2 个玉米品种叶面积的变化规律为随着氮水平的升高,叶面积呈上升的趋势, N_4 水平时叶面积最大, N_5 水平时叶面积下降。与 N_1 相比,郑单 958 的 N_4 处理叶面积增加了 71.36%,鑫鑫 1 号的叶面积增加了 47.53%。氮水平由 N_1 升高到 N_4 时,郑单 958 叶面积增加量高于鑫鑫 1 号,这表明郑单 958 对氮吸收同化的效果好于鑫鑫 1 号。当氮水平由 N_4 升高到 N_5 时,郑单 958 叶面积下降了 7.84%,差异不显著,鑫鑫 1 号叶面积下降了 12%,差异显著。这表明,郑单 958 比鑫鑫 1 号有更好的耐氮能力。

2.3 氮水平对不同基因型玉米株高的影响 氮素具有促进作物生长的作用,缺氮时植株表现为生长缓慢,植株矮小。从图 2 可以看出,随氮水平的提高,株高总体表现为增加的趋势,但氮素供应水平超过 N_3 后,株高增加缓慢。不同氮效率基因型株高的规律为郑单 958 大于鑫鑫 1 号,不同氮效率基因型之间的株高差异达到显著水平。

2.4 氮水平对不同基因型玉米根长的影响 由图 3 可知,随着氮水平的提高,2 个玉米品种的根长呈先升高后下降的趋势,在 N_4 水平时根长最大。与 N_1 处理相比,郑单 958 和鑫鑫 1 号的 N_4 处理根长分别增加了 81.02% 和 58.07%,且差异显著。这表明,郑单 958 对氮吸收效率更高,施用氮肥时,对根生长的促进作用大于鑫鑫 1 号。郑单 958 根长为 $N_1 \sim N_4$ 处理时,均有显著升高,鑫鑫 1 号根长在 $N_1 \sim N_3$ 处理时有明显增加。当氮水平由 N_4 升高到 N_5 时,郑单 958 根长没有明显的下降,而鑫鑫 1 号根长出现明显下降,分别下



注: 不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平
Note: Different small letters represent significant differences at 0.05 level

图 1 氮水平对不同基因型玉米叶面积的影响
Fig. 1 Effects of nitrogen levels on leaf area in maize genotypes with different nitrogen use efficiency

降了 5.75% 和 9.56%。

2.5 氮水平对不同基因型玉米根表面积的影响 由图 4 可知,随着氮水平的提高,根系表面积呈先升高后降低的趋势,在 N_4 水平时 2 个品种的根系表面积达到最大。与 N_1 相比,郑单 958 的 N_4 处理根表面积升高了 83.44%,鑫鑫 1 号升高了 66.35%,在一定供氮水平范围,郑单 958 的氮吸收转化能力好于鑫鑫 1 号。

2.6 氮水平对不同基因型玉米根体积的影响 由图 5 可知,随着氮水平的不断升高,2 个玉米品种的根体积呈先升后降的趋势,在 N_4 水平时根体积达到最大,之后下降。与 N_1

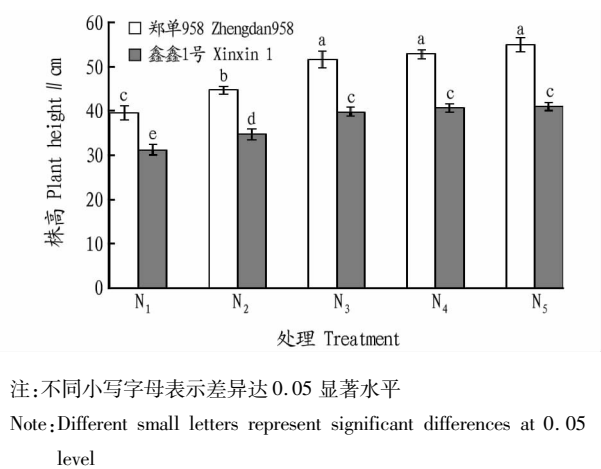


图2 氮水平对不同基因型玉米株高的影响
Fig.2 Effects of nitrogen levels on plant height in maize with different genotypes

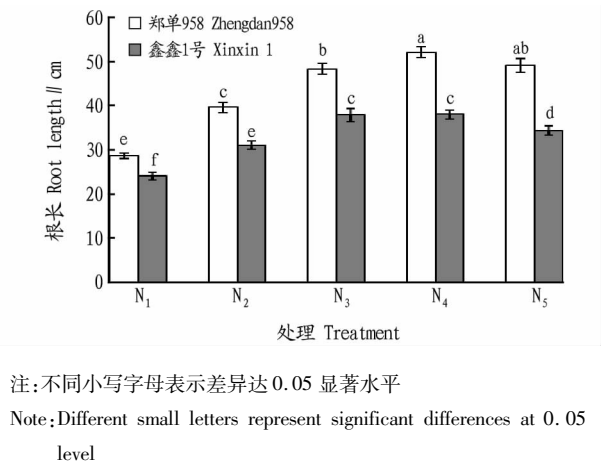


图3 氮水平对不同基因型玉米根长的影响
Fig.3 Effects of nitrogen levels on root length in maize with different genotypes

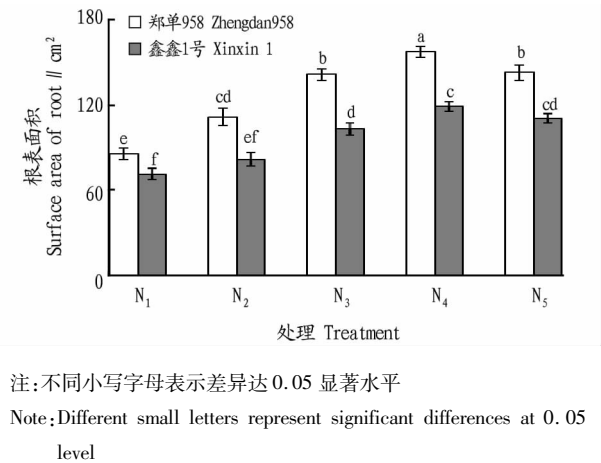


图4 氮水平对不同基因型玉米根表面积的影响
Fig.4 Effects of nitrogen levels on surface area of root in maize with different genotypes

水平相比,郑单958的N₄水平根体积增加了67.03%,鑫鑫1号增加了47.76%。郑单958在N₁、N₂和N₃水平下根体积快速增长,3个氮水平的根体积间差异显著,当氮水平到N₄时,根体积增长缓慢,且与N₃水平差异不显著。鑫鑫1号在

N₁和N₂的氮水平下根体积快速增长,且差异显著,N₃和N₄水平根体积增加缓慢。

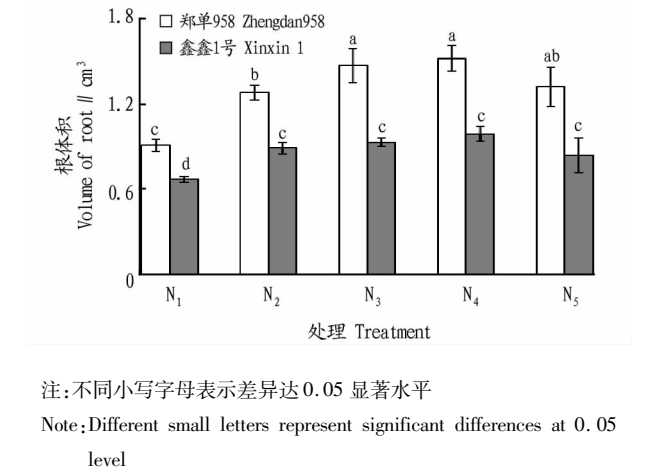


图5 氮水平对不同基因型玉米根体积的影响
Fig.5 Effects of nitrogen levels on volume of root in maize with different genotypes

2.7 氮水平对不同基因型玉米叶片硝酸还原酶(NR)活性的影响 硝酸还原酶在氮代谢中的作用是将NO₃⁻转换成NO₂⁻,供植株进一步使用。如图6所示,随着氮水平的增加,2个品种出现了不同的变化规律,郑单958的NR活性持续上升,最高活性出现在N₅水平时,与N₁处理相比,N₅的酶活性升高了64.24%。鑫鑫1号的NR活性先升高后降低,在N₄处理时达到最大,N₅时酶活性降低,与N₁相比,N₄的活性升高了18.72%。

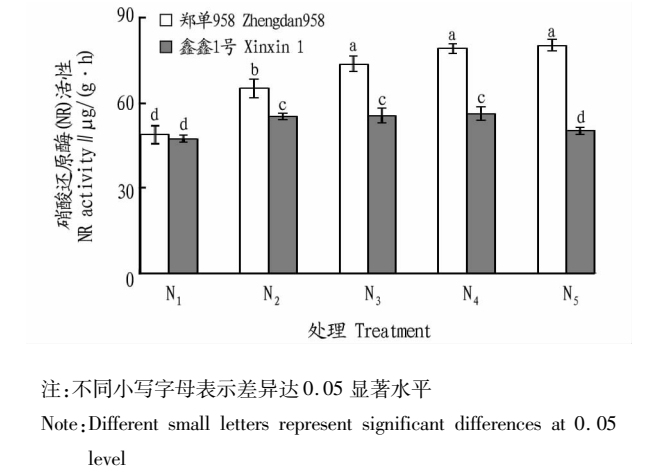
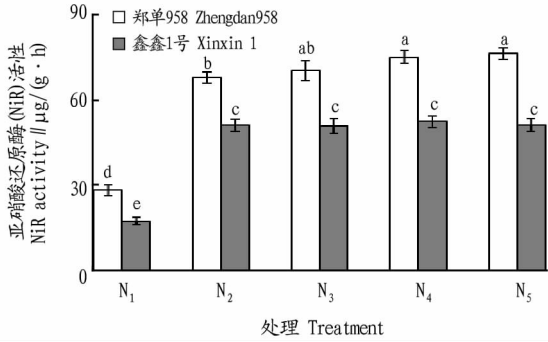


图6 氮水平对不同基因型玉米叶片硝酸还原酶活性的影响
Fig.6 Effects of nitrogen levels on NR activity in maize with different genotypes

2.8 氮水平对不同基因型玉米叶片亚硝酸还原酶(NiR)活性的影响 NiR在氮代谢中的作用主要是将NO₂⁻转换成为NH₄⁺,从而进一步被植物使用。由图7可知,郑单958的NiR活性随着氮水平的升高呈上升的趋势,在N₁~N₂时,NiR活性呈快速上升的趋势,N₂~N₅时,活性升高缓慢,且N₃、N₄和N₅三者之间差异不显著。鑫鑫1号的NiR活性在N₁~N₂水平时呈现快速升高趋势,之后NiR的活性几乎不变,在N₅的供氮水平时活性下降。当氮水平由N₁升高到N₂时,郑单958的NiR

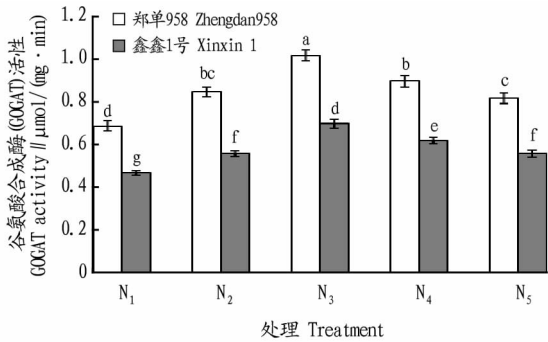
活性升高了 139.95%, 鑫鑫 1 号升高了 191.96%。



注:不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平
Note: Different small letters represent significant differences at 0.05 level

图 7 氮水平对不同基因型玉米叶片亚硝酸还原酶活性的影响
Fig.7 Effects of nitrogen levels on NiR activity in maize with different genotypes

2.9 氮水平对不同基因型玉米叶片谷氨酸合成酶 (GOGAT) 活性的影响 谷氨酸合成酶 (GOGAT) 是氮代谢过程中重要的酶,它在谷氨酸的合成循环中主要是催化谷氨酰胺与 α -酮戊二酸生成谷氨酸。由图 8 可知,随着供氮水平的升高,2 个玉米品种的 GOGAT 活性呈现先升后降的趋势,在 N₃ 水平时,GOGAT 活性最高。与 N₁ 相比,郑单 958 的 N₃ 水平的 GOGAT 活性升高了 47.83%,鑫鑫 1 号升高了 48.94%。



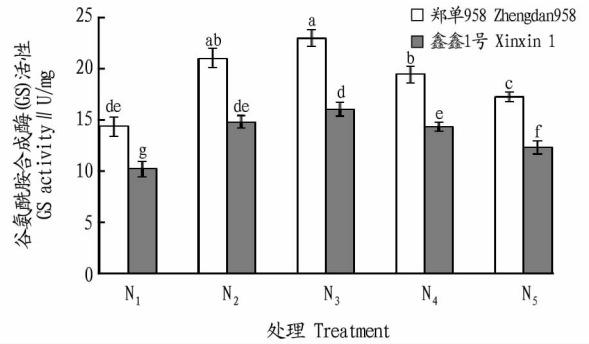
注:不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平
Note: Different small letters represent significant differences at 0.05 level

图 8 氮水平对不同基因型玉米叶片亚硝酸还原酶活性的影响
Fig.8 Effects of nitrogen levels on GOGAT activity in maize with different genotypes

2.10 氮水平对不同基因型玉米叶片谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性的影响 谷氨酰胺合成酶 (GS) 是植物氮代谢的关键酶,它在谷氨酸合成循环中催化谷氨酸与 NH₃ 形成谷氨酰胺,参与植物含氮化合物的新陈代谢。由图 9 可知,随着供氮水平的提高,2 个品种的 GS 活性呈现先升后降的趋势,在 N₃ 水平的氮供应量上,2 个玉米品种的 GS 活性达到最大,之后下降。与 N₁ 处理相比,郑单 958 N₃ 处理的 GS 活性升高了 60.01%,鑫鑫 1 号升高了 57.32%。

3 讨论

3.1 不同氮素水平对玉米幼苗物质积累的影响 氮是植物



注:不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平
Note: Different small letters represent significant differences at 0.05 level

图 9 氮水平对不同基因型玉米叶片谷氨酰胺合成酶活性的影响
Fig.9 Effects of nitrogen levels on GS activity in maize with different genotypes

生长发育所必需养分,是植物体内许多重要有机化合物如酶、氨基酸、核酸、部分激素的组成成分之一^[6]。适量的氮素供应可增强植物有机物质的合成,该试验中,氮素促进植物生长,且叶面积的增加进一步促进了光合同化物的合成。该研究中,在一定的范围内,随氮素供应量的增加,幼苗的株高、叶面积、生物量(植株干重)也不断增加,进一步增加氮素供应量,其对植株地上部生长的促进作用逐渐变小。根系是植物吸收水分和养料的器官,且是植物适应环境的重要器官之一,大多数生活在土里,构成植物的地下部分^[7]。LADHA 等^[8] 研究认为,氮素高效吸收型水稻通过发育较好的根系形态来提高其对氮素的吸收和利用能力。该研究中,随着氮素浓度的增加,供试品种的根总长、根表面积和根体积总体呈先升后降的趋势,表明低浓度的氮素供应可以促进根系的生长,进而增强根系对养分的吸收和利用能力,氮素浓度继续升高对根系形态的影响较小,这与姜琳琳等^[9] 对玉米的研究结果一致。低量供氮时玉米根系主要通过伸长变纤细来增加根系对氮素的接触面积,在适量供氮时玉米根系变粗,体积增加。

3.2 不同氮素水平对玉米幼苗叶片氮代谢相关酶活性的影响 硝态氮是植物重要的氮来源,硝态氮进入植物体后需要还原为氨态氮,才能进一步合成氨基酸和蛋白质。NR 是氮素同化的起始酶和限速酶,NiR 是控制酶,二者活性与植物同化 NO₃⁻ 的能力密切相关,直接影响植物对无机氮的利用^[10-13]。在甜菜及小麦中的研究表明,NR、NiR 活性随着硝态氮水平的增加而提高,而该试验中,NR 和 NiR 活性随着硝态氮水平的增加而提高,说明 NO₃⁻ 增加能诱导叶片的 NR 和 NiR 活性升高,进而为合成氨基酸和形成蛋白质提供较充足的氨,但当氮浓度超过一定水平时,氮低效品种鑫鑫 1 号的 NR 和 NiR 活性下降,可能是因为 NO₃⁻ 浓度过高而对植物产生毒害所致。在适氮水平,NR 和 NiR 活性在品种间存在差异:郑单 958 的 NR 和 NiR 活性高于鑫鑫 1 号,说明 NR 和 NiR 活性大小除受氮素供应量的影响外,还受品种本身遗传(下转第 36 页)

期、适应性与观赏性的综合分析,初步筛选出“夏香”“皇标”“爱国者”“冰与火”“巨无霸”“首霜”“神枪手”“华彩”“薄暮”共 9 个生长势强健、观赏价值较高的玉簪品种,其在滨州生长良好,少有病虫害发生,具有较高的园林应用价值,适宜进行种植推广与园林应用。这一结果与诸多学者研究结果较为一致,尤其是“巨无霸”玉簪。该试验种植结果显示,“巨无霸”是体量最大、观赏效果最好的品种之一,该品种长期以来一直是美国玉簪协会评定的最受欢迎玉簪品种^[9],在我国长期、大规模推广栽培,长盛不衰;而“金鹰”“大父”“威严”“美国光环”4 个品种生长表现不佳,表现出存活困难、生长缓慢、病虫害侵染或者某些重要观赏性状较低等现象,综合考虑其适应性及观赏价值,不建议在滨州进行大规模推广应用。

参考文献

[1] 李金鹏,赵和祥,董然,等. 光照强度对两种彩叶玉簪生长及光合特性

(上接第 26 页)

传特性的影响。

植物体内氮素的同化与再利用的关键酶是谷氨酰胺合成酶(GS),它是氮代谢系统中心的有多种功能的酶,许多氮代谢的调节都有 GS 的参与,植物对氮素同化能力的高低可用 GS 活性来衡量。在氮的同化过程中,GS 有着中心作用,其具有 2 种酶的活性:合成酶和转化酶,植物氮同化和氮素转运与 GS 活性密切相关。在同化 NH_4^+ 时,GS 和 GOGAT 同时起作用,形成 GS/GOGAT 循环。GS/GOGAT 循环是植物 NH_4^+ 代谢的主要同化途径,占氮同化的 95% 以上^[14-18]。该试验中,GS、GOGAT 活性随氮素施用量的增加呈现先上升后下降的趋势,这表明氮同化过程受氮供应水平的影响。

4 结论

随着施氮量增加,玉米幼苗的干物质积累不断升高,叶面积、总根长、根表面积和根体积逐渐增加,当施氮量为 4.00 mmol/L(N_4)时,以上指标达到最大。2 个品种相比,氮高效品种郑单 958 效果好于鑫鑫 1 号。施氮量为 8.00 mmol/L(N_5)时株高最高。随着施氮量增加,硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原酶(NiR)活性逐渐升高,但 N_3 、 N_4 和 N_5 这 3 个处理相同品种的酶活性增加幅度较小。谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性先上升后下降, N_3 处理时,2 个品种活性最高。氮高效品种郑单 958 在不同的氮水平下有较高的氮代谢酶活性,这有利于氮肥的转化吸收和利用,从而有利于植株生长和物质积累。

参考文献

[1] 赵久然,王荣焕,史洁慧,等. 国内外玉米动态及展望[J]. 作物杂志,

的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2012,36(4):57-61.

- [2] 施爱萍,张金政,张启翔,等. 不同遮荫水平下 4 个玉簪品种的生长性状分析[J]. 植物研究,2004,24(4):486-490.
- [3] 刘倩,孙国峰,张金政,等. 玉簪属植物花香研究[J]. 中国农业科学,2015,48(21):4323-4334.
- [4] 张金政. 栽培条件对玉簪属植物生长和光合作用的影响研究[D]. 长春:吉林农业大学,2013.
- [5] 江浩. 玉簪引种驯化及耐荫性研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2008.
- [6] 许玉凤,于瀚翔,伊宏峰,等. 熵 AHP 层次分析法对引种玉簪品种的综合评价[J]. 北方园艺,2016(16):75-80.
- [7] 张京伟,张英杰,孙纪霞,等. 十七个玉簪品种在山东烟台的引种表现[J]. 北方园艺,2017(6):95-98.
- [8] 张金政,施爱萍,孙国峰,等. 玉簪属植物研究进展[J]. 园艺学报,2004,31(4):549-554.
- [9] 李钱鱼,夏宜平. 玉簪属植物种质资源及其园林应用现状[J]. 中国园林,2004,20(2):77-79.

2008(5):5-9.

- [2] 王崇桃,李少昆,韩伯棠. 玉米高产之路与产量潜力挖掘[J]. 科技导报,2006,24(4):8-11.
- [3] 李少昆,王崇桃. 中国玉米生产技术的演变与发展[J]. 中国农业科学,2009,42(6):1941-1951.
- [4] 巨晓棠,张福锁. 关于氮肥利用率的思考[J]. 生态环境,2003,12(2):192-197.
- [5] 郭战玲,沈阿林. 小麦氮营养效率的种间差异与机理研究进展[J]. 河南农业科学,2004,33(2):31-35.
- [6] 李春俭. 高级植物营养学[M]. 北京:中国农业大学出版社,2008:176.
- [7] 周云龙. 植物生物学[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社,2011:84,164.
- [8] LADHA J K, KIRK G J D, BENNETT J, et al. Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved low land rice germplasm[J]. Field crops research, 1998, 56(1/2):41-71.
- [9] 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]. 植物营养与肥料科学,2011,17(1):247-253.
- [10] 王建华,任士福,史宝胜,等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报,2011,31(7):1811-1817.
- [11] WU C, WANG Z Q, FAN Z Q, et al. Effects of different concentrations and form ratios of nitrogen on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis, and biomass partitioning in *Fraxinus mandshurica* seedlings[J]. Acta phytocologica sinica, 2003, 27(6):771-779.
- [12] 吴楚,王政权,孙海龙,等. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响[J]. 林业科学,2005,41(4):31-36.
- [13] 何萍,金继运,林葆. 玉米高产施肥营养生理研究进展[J]. 玉米科学,1998,6(2):72-76.
- [14] 胡霁堂. 植物营养学[M]. 北京:中国农业大学出版社,2003.
- [15] 郭盛磊,阎秀峰,白冰,等. 供氮水平对落叶松幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报,2005,25(6):1291-1298.
- [16] 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):1349-1354.
- [17] 王贺正,张均,吴金芝,等. 不同氮素水平对小麦旗叶生理特性和产量的影响[J]. 草业学报,2013,22(4):69-75.
- [18] 卢学琴. 施肥对火棘淀粉和可溶性蛋白含量影响的研究[J]. 安徽农业科学,2008,36(14):5957-5958.

本刊提示 参考文献只列主要的、公开发表的文献,序号按文中出现先后编排。著录格式(含标点)如下:(1)期刊——作者(不超过 3 人者全部写出,超过者只写前 3 位,后加“等”)。文章题名[J]。期刊名,年份,卷(期):起止页码。(2)图书——编著者. 书名[M]。版次(第一版不写)。出版地:出版者,出版年:起止页码。(3)论文集——析出文献作者. 题名[C]//. 主编. 论文集名. 出版地:出版者,出版年:起止页码。