

氮素对棉花幼苗生长、养分分配及氮素利用效率的影响

陈丹丹, 彭杰, 谢晓麒, 卢丽文, 杜轩, 孟令浩, 杨国正*

(华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070)

摘要: 棉花是一种重要的经济作物, 其生长对氮素需求较高, 但其氮素利用效率较低。本研究设置了 0、0.04、0.4、1、4、8 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 共 6 个氮浓度, 分别记为 N0、N0.04、N0.4、N1、N4、N8, 研究其对棉花幼苗根系和地上部形态、生物量和主要营养元素吸收及其分配、光合能力、氮吸收效率 (NUpE) 及氮利用效率 (NUtE) 的影响。结果表明: 随着氮浓度的增加, 棉花幼苗根系及地上部的生长、干物质质量、营养元素累积量、光合能力等均呈先增加后降低的趋势, 4 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 是棉花苗期最适宜的氮浓度。单株棉花幼苗的 N、P、K、Ca 的最大积累量分别为 35.1 mg、6.5 mg、40.4 mg 和 16.9 mg, 植株体内 N:P:K:Ca 约为 1:0.2:1.2:0.5。NUpE、NUtE 与根冠比显著正相关, NUpE 和 NUtE 还与根干物质分配比例、根平均直径、根养分分配比例等变化规律一致, 它们均随氮浓度的增加而显著降低。植株 N、Ca 含量, 地上部 K 含量, 叶片干物质质量和地上部养分分配比例则均随氮浓度的增加而显著增加。以上结果表明, 适宜氮浓度显著促进了其他养分的吸收, 提高了净光合速率 (P_n) 与蒸腾速率 (T_r), 使地上部养分分配比例显著提高, 从而使植株旺盛生长。适度缺氮会抑制地上部生长, 提高根系养分分配比例, 促进根系伸长与增殖, 提高 NUpE 和 NUtE; 而极度缺氮则会降低根系数量, 提高根系直径。高氮浓度显著抑制根系整体生长, 并降低 NUpE 和 NUtE。

关键词: 棉花; 氮浓度; 根系形态; 养分分配; 光合作用

Effects of nitrogen on cotton growth, macronutrients distribution and nitrogen use efficiency

Chen Dandan, Peng Jie, Xie Xiaoqi, Lu Liwen, Du Xuan, Meng Linghao, Yang Guozheng*

(College of Plant Science & Technology of Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Cotton is an important economic crop with high N requirements for its growth, but its nitrogen use efficiency is low. In this study, six N concentrations (0, 0.04, 0.4, 1, 4, 8 mmol·L⁻¹ Ca (NO₃)₂, named N0, N0.04, N0.4, N1, N4, N8) were set to study their effects on root and shoot morphology, biomass and macronutrients absorption and distribution, photosynthetic capacity, N uptake (NUpE) efficiency and utilization (NUtE) efficiency of cotton seedlings. The results showed that with the increase of N concentration, the cotton growth (include root and shoot), biomass, macronutrients accumulation, and photosynthetic capacity all showed a trend of first increasing and then decreasing, and 4 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ is the most appropriate N concentration for cotton seedling growth. The maximum accumulations of N, P, K and Ca in cotton seedlings were 35.1 mg, 6.5 mg, 40.4 mg, and 16.9 mg per plant, respectively, and the N:P:K:Ca in plants was about 1:0.2:1.2:0.5. There was a significant positive correlation between NUpE, NUtE and the root-shoot ratio. In addition, NUpE and NUtE were also consistent with changes in the root biomass distribution proportion, root average diameter, and the root macronutrients distribution proportion, all of which decreased significantly with the increase of N concentration. The plant N content, plant Ca content, shoot K content, leaf biomass and the shoot macronutrients distribution proportion were all increased significantly with the increase of N concentration. The above results showed that the appropriate N

* 通信作者: ygz9999@mail.hzau.edu.cn

基金资助: 湖北洪山实验室项目 (2021hszd006)

concentration significantly promoted the absorption of macronutrients, increased the P_n and T_n , and significantly increased the proportion of macronutrients distribution in the shoot, thus making the plant grow vigorously. Moderate N deficiency inhibited shoot growth, increased root macronutrients distribution proportion, promoted root elongation and proliferation, and increased NUpE and NUtE, while extreme N deficiency reduced root number but increased root diameter. High N concentration significantly inhibited overall root growth and decreased NUpE and NUtE.

Keywords: cotton; nitrogen concentration; root morphology; macronutrients distribution; photosynthesis

棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 是世界重要的经济作物之一, 在世界经济发展中占有重要地位^[1]。棉花是主要的纺织原料, 随着棉纺产业的快速发展和棉花副产品多功能的开发, 人们对棉花的需求不断增加^[2]。然而, 棉花生产对氮肥需求较高, 长期以来, 棉花产量的提高依赖于大量的氮肥投入, 过量施用氮肥降低了氮利用效率, 并且造成了严重的环境污染^[3]。此外, 氮肥的大量使用也增加了生产成本。因此, 减少氮肥用量、提高氮利用效率已成为国际农业研究热点^[4]。

Lynch^[5]提出, 通过调控根系结构来提高养分利用效率将是农业生产的第二次绿色革命。根系是吸收养分和水分的主要器官, 因此根系在适应养分缺乏方面起着核心作用。有研究表明, 当植物缺氮时, 其第一反应是促进侧根生长, 试图从土壤中获取更多的氮^[6-7]。玉米对中度氮缺乏 (0.5 和 5 mmol·L⁻¹ NO₃⁻) 的典型反应是减少冠根的数量, 增加轴根 (包括初生根和种子根) 的伸长, 这是因为植物在缺氮条件下无法获得足够的氮来支持地上部的生长, 它们通过减少侧根的生长来减少碳和氮的消耗, 从而将大量的养分转移到初生根, 保持轴根的伸长来吸收更深土层的养分^[8-9]。玉米氮吸收与根系构型相关性状之间存在显著的正相关关系, 表明最优的根系构型能够促进氮素吸收^[10-11]。中度缺氮时, 拟南芥 1°和 2°侧根的平均长度显著增加^[12]; 棉花的总根长、总根表面积和根体积显著提高^[13]。严重缺氮时, 拟南芥主根和侧根的伸长均受到抑制, 根冠比和 2°侧根密度随氮浓度的降低而逐渐增加^[12]。某些严重缺氮的植物几乎不长侧根, 表明植物需要一定水平的氮来维持生长发育^[14]。当氮充足时, 根系生长受到抑制, 根冠比较低, 较少的根系就能获得足够的养分^[15], 通常情况下, 营养生长被延长^[16]。

氮、磷、钾和钙被称为“肥料的四要素”, 是维持植物生长发育的关键营养物质^[17], 一种营养元素的缺乏会导致植物中其他营养元素的失衡^[18]。研究表明, 施氮能促进小麦对磷、钾的吸收和利用, 但过量施氮则会抑制对磷、钾的吸收和利用^[19]。高璐阳等^[20]报道, 在同一生育时期, 随着施氮量的增加, 甘薯地上部氮、磷、钾含量增加, 而地下部氮、磷、钾含量呈先增加后降低的趋势, 过量施氮会降低根系养分分配比例。Rubisco 是光合作用的关键酶, 含有叶片 20%~50% 的氮, 因此光合作用和光合产物受氮供应的影响很大, 反过来, 光合作用又为氮的吸收和代谢提供能量和碳骨架^[3]。

减少施氮量和提高氮素利用效率被认为是棉花等作物必须克服的关键挑战。本研究设置了一系列氮浓度梯度, 考查了棉花幼苗地上部生长、根系生长、干物质质量与分配、常量元素的吸收与分配、光合能力、以及氮素吸收效率和利用效率等对氮浓度的响应, 目的是筛选出棉花苗期适宜的氮浓度及调控棉花氮素吸收利用效率的影响因子, 进而为研究棉花氮素高效利用奠定基础。

1 试验材料与与方法

以湖北省推广品种华棉 3097 (HM3097) 为试验材料, 在华中农业大学植物科学技术学院水培温室中进行试验。取大小一致的棉花种子于无菌水中浸泡 4 h 催芽, 然后用蛭石播种于营养钵 (8 cm × 8 cm) 中, 每钵均匀放 4 粒种子, 播种深度约 2.5 cm, 用水浇透蛭石, 置于培养架中培养 (30 °C/26 °C, 16 h/8 h 昼/夜)。子叶平展后, 将幼苗根系洗净, 然后移栽至不同氮浓度的营养液中培养。营养液置于黑色塑料盆 (27 cm × 18 cm × 7.5 cm) 中, 用黑色泡沫板与定植棉固定幼苗, 每盆平均分布 6 株幼苗。移栽当天塑料盒盛放 2.5 L 营养液并画上刻度线, 由于水分蒸发, 后期每周补充 1 次营养液至刻度线, 培养 21 d 后不同处理的幼苗表型有显著差异, 此时取样分析。每盆消耗营养液共计 3.7 L。

营养液配制采用改良的霍格兰营养液配方^[21]并略作修改,其中微量元素液配方为 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_3\text{BO}_3$, $29.9 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $0.1 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $5.0 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{KI}$, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $1.0 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, $0.2 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CoCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; EDTA- Fe^{2+} 贮备液配方为 $20.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 和 $20.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{EDTA-Na}_2$; 大量元素液配方为 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L} \cdot \text{L}^{-1} \text{KH}_2\text{PO}_4$, $2.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}_2\text{SO}_4$ 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 。6 个 N 浓度处理 N0、N0.04、N0.4、N1、N4、N8 分别为 0、0.04、0.4、1、4、8 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 低氮处理组用 0~4 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 配平 Ca^{2+} , 营养液初始 pH 为 6.7 ± 0.1 。

每个处理每次取 4 株幼苗进行形态指标测定,重复测定 3 批次作为 3 个生物学重复,结果为 12 株幼苗的综合结果。用直尺测量侧根起始部位到生长点的长度为苗高,用游标卡尺测量子叶节处厚度即为茎粗,每株幼苗平展真叶的数量为叶片数,将每株叶片剪下并铺平,用中晶 Phantom 9900XL Plus 扫描仪进行扫描,图片用 Image J 软件分析得到每株绿叶面积。

从侧根起始部位剪下根系,放入透明玻璃托盘中,将根系在水中平展开,尽量避免重叠,用根系扫描仪(中晶 Phantom 9900XL Plus)进行扫描。图片用万深 LA-S 系列植物图像分析系统分析,得到每株根系的总根长、总根表面积、总根体积、根平均直径和根尖数等,计算直径小于 0.5 mm 的细根长、细根表面积、细根体积、细根尖长所占比例。

将以上测完形态的幼苗按照根、茎、叶分离分别装入牛皮纸袋中,用烘箱 $105 \text{ }^\circ\text{C}$ 杀青 0.5 h,再调至 $75 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至质量恒定,分别称量每株棉苗的根、茎、叶干物质质量,并计算全株干物质质量、根冠比及根、茎、叶干物质质量百分比。

将每个处理烘干的幼苗按地上部与地下部分别混合,用球磨仪研成粉末,称 0.2 g 放入耐高温玻璃消化管中,加 5 mL H_2SO_4 浸没,用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 法在红外消煮炉中将样品消化至澄清透明,每个处理称样 3 份作为 3 个生物学重复。将消化液过滤并稀释至一定浓度后用全自动化学分析仪(Smarchem 200)测定 N、P 含量,用火焰光度计(FP6431, IINESA)测定 K、Ca 含量,并计算氮吸收利用效率和 N、P、K、Ca 等营养元素累积量及其分配比例,计算公式如下: N、P、K、Ca 含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) ω = 质量浓度($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) \times 稀释后总体积(L) \div 样品质量(g); N、P、K、Ca 分配比例(%) = 单株各组织元素含量(mg)/ 全株元素总量(mg) $\times 100$; NUtE = 单株干物质质量(mg)/ 单株氮含量(mg); NU_pE = 单株吸收氮量(mg)/ 单株施氮量(mg) $\times 100\%$ 。

收获前,利用便携式光合系统(LI-COR-6800)在生长室中使用附加的红蓝光叶室测定每个处理 8 株幼苗的功能叶(第 2 片真叶)的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i), 试验 CO_2 浓度设为 $400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 光强度设为 $500 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 温度和水分设置同温室培养条件一致^[22]。

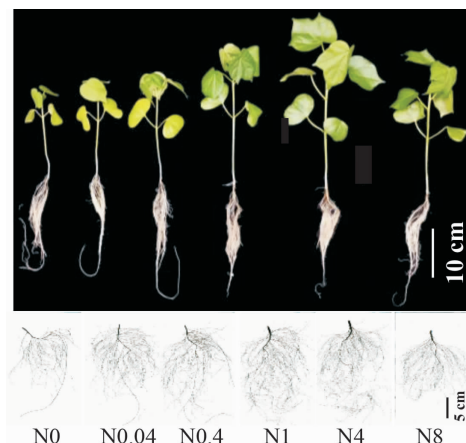
数据分析:使用 SPSS(22.0 版)软件对数据进行平均值与标准误计算并进行方差分析,在 0.05 显著性水平下进行比较(Duncan 法),用 Origin(2021 版)进行绘图。

2 试验结果

2.1 不同氮浓度对棉花幼苗生长的影响

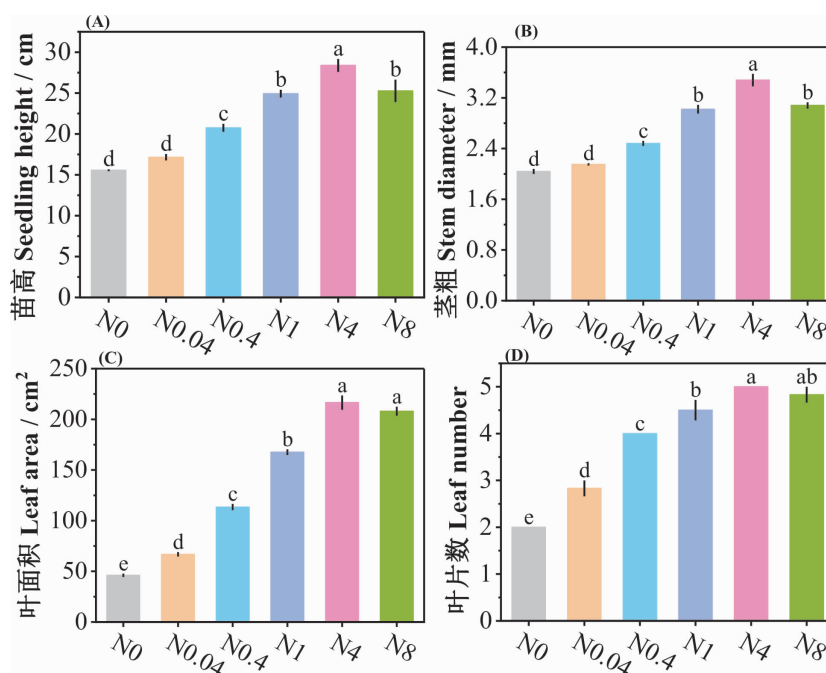
棉花幼苗苗高、茎粗、叶片数和绿叶面积等地上部形态指标均随氮浓度的增加呈先增加后降低的趋势,各处理间差异显著,其中 N4 处理棉花幼苗长势最旺(图 1 和图 2)。氮处理后 21 d,与 N0 处理相比,N0.04、N0.4、N1、N4、N8 的苗高分别提高了 10.2%、33.4%、60.2%、82.4%和 62.4%; 茎粗分别提高了 5.6%、21.7%、48.0%、70.8%和 50.9%; 绿叶面积分别提高了 45.1%、146.3%、264.0%、370.1%、351.7%; 叶片数分别提高了 41.7%、100.0%、125.0%、150.0%、141.7%。由此可见,施氮浓度对棉花幼苗叶片数与绿叶面积的影响较大,而对茎粗影响较小。

棉花幼苗根系的生长随氮浓度的增加也呈先增加后降低的趋势(图 1 和 3),主要表现在 N1 的总根长、总根表面积与根尖数最大;N4 总根体积最大,不同处理间差异显著。根系平均直径随氮浓度增



处理名分别表示 $N=0, 0.04, 0.4, 1, 4, 8 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 低氮处理的 Ca^{2+} 用 $0\sim 4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{CaCl}_2\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 配平, 下同。

图 1 不同氮浓度处理 21 d 后棉花幼苗的表型



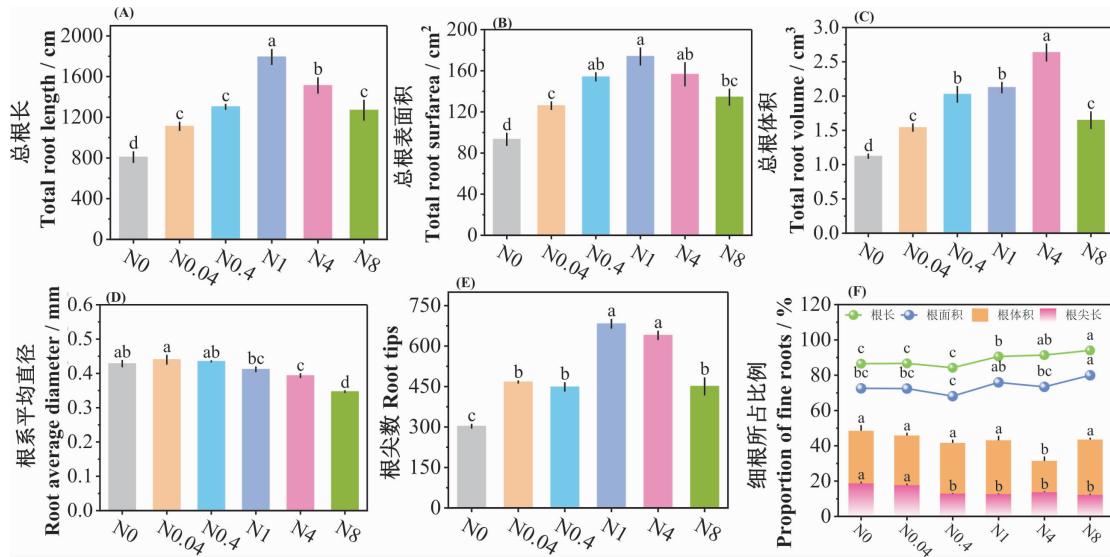
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 12$)。

图 2 不同氮浓度对棉花幼苗地上部生长的影响

加而降低;细根的根长、根表面积、根体积与根尖长占总根长、总根表面积、总根体积与总根长的比例分别为 88.9%、73.7%、42.3%和 14.6%,且细根的根长占比与根表面积占比随氮浓度增加而增加。该结果表明适度施氮促进了棉花幼苗根系伸长与增殖、增加了根系吸收面积,而高氮抑制了根系生长,包括其长度、数量与直径。

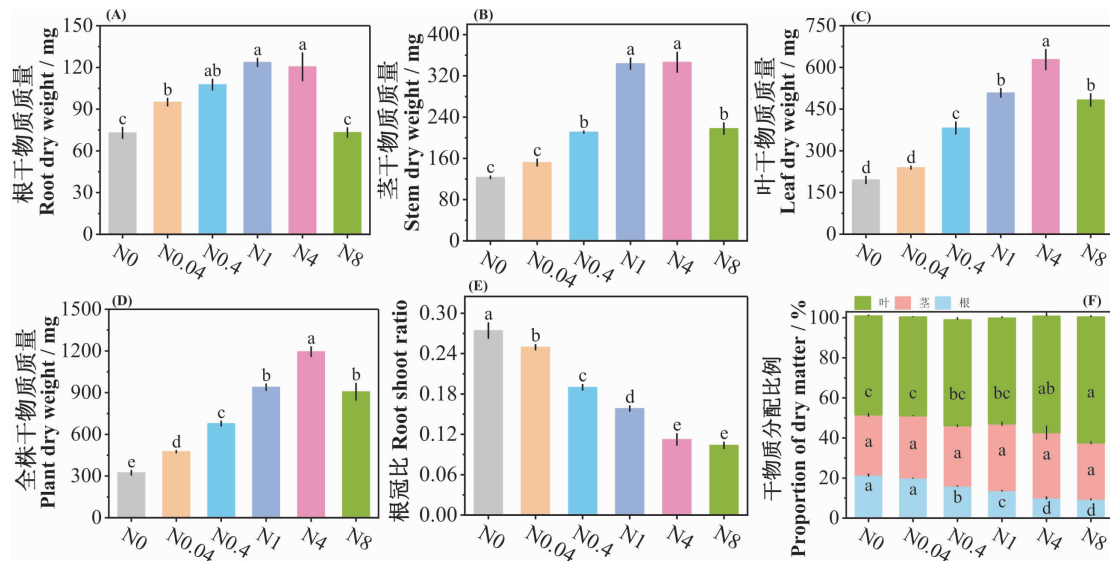
2.2 不同氮浓度对棉花幼苗干物质累积与分配的影响

氮处理 21 d 时测定,棉花幼苗根干物质质量、茎干物质质量、叶干物质质量及全株干物质质量等均随氮浓度增加呈先增加后降低的趋势(图 4)。N1 根干物质质量最大,显著高于 N0、N0.04 与 N8 处理,但与 N0.4 和 N4 无显著差异。N1 与 N4 茎干物质质量显著高于其他处理;N4 叶干物质质量与单株干物质质量最大并显著高于其他处理。N0.04、N0.4、N1、N4、N8 的根干物质质量、茎干物质质量与叶干物质质量分别较 N0 组提高 30.3%、47.6%、69.5%、65.2%、0.4%、23.3%、71.3%、178.9%、181.2%、



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 12$)。细根表示直径小于 0.5 mm 的根。

图 3 不同氮浓度对棉花幼苗根系生长的影响



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 12$)。

图 4 不同氮浓度对棉花幼苗各部位干物质质量及其干物质分配比例的影响

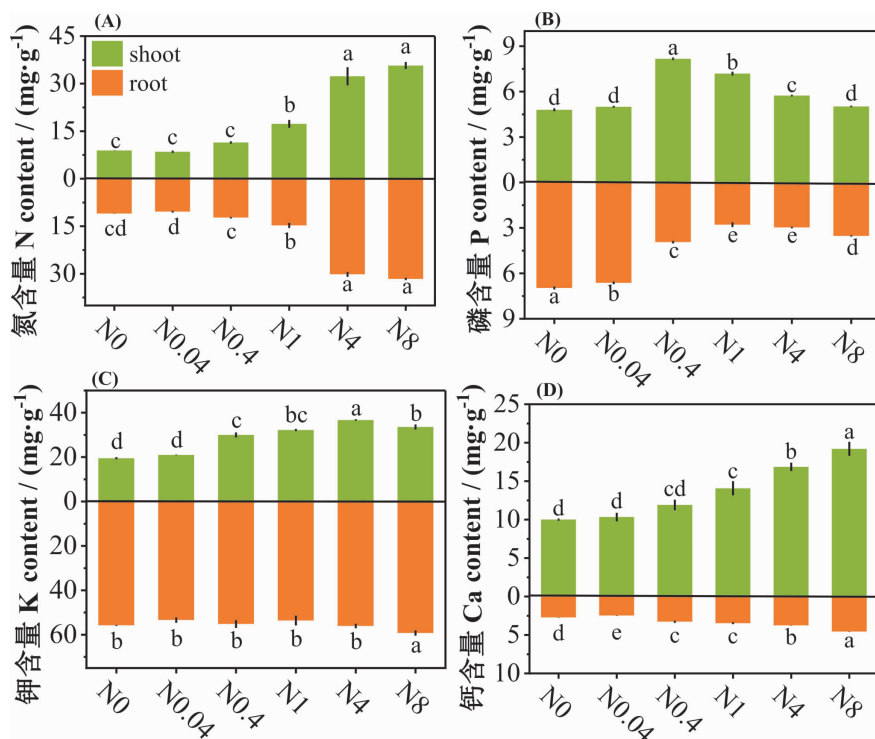
76.9%和 22.5%、95.6%、160.2%、221.5%、147.3%。这些结果表明不同氮浓度对地上部干物质质量影响较大,而对根干物质质量影响较小。随着氮浓度的增加,根冠比与根干物质占比显著下降,茎干物质占比无显著变化、叶干物质占比显著上升,说明不同氮浓度显著影响棉花幼苗根与叶片的干物质的分配,氮浓度越高根干物质分配越少。

2.3 不同氮浓度对棉花幼苗养分吸收、分配及氮利用效率的影响

随着氮浓度增加,棉花幼苗根部与地上部氮含量均显著上升,其中 N4 与 N8 的氮含量无显著差异 (图 5A)。N0.04、N0.4、N1、N4、N8 处理根部与地上部的氮含量分别较 N0 组提高 5.6%、11.7%、34.0%、174.6%、187.9%和 -4.5%、28.3%、94.5%、263.3%、301.3%。N0、N0.04 和 N0.4 根部氮含量高于地上部氮含量,而 N1、N4、N8 根部氮含量低于地上部氮含量 (图 5A)。随氮浓度增加,地上部磷含量呈先增加后降低趋势,从高到低依次是 N0.4、N1、N4,其他 3 个处理的地上部磷含量无显著差异;而根部磷含量显著下降;N0 和 N0.04 的根部磷含量显著高于地上部磷含量,而其他处理则相反 (图

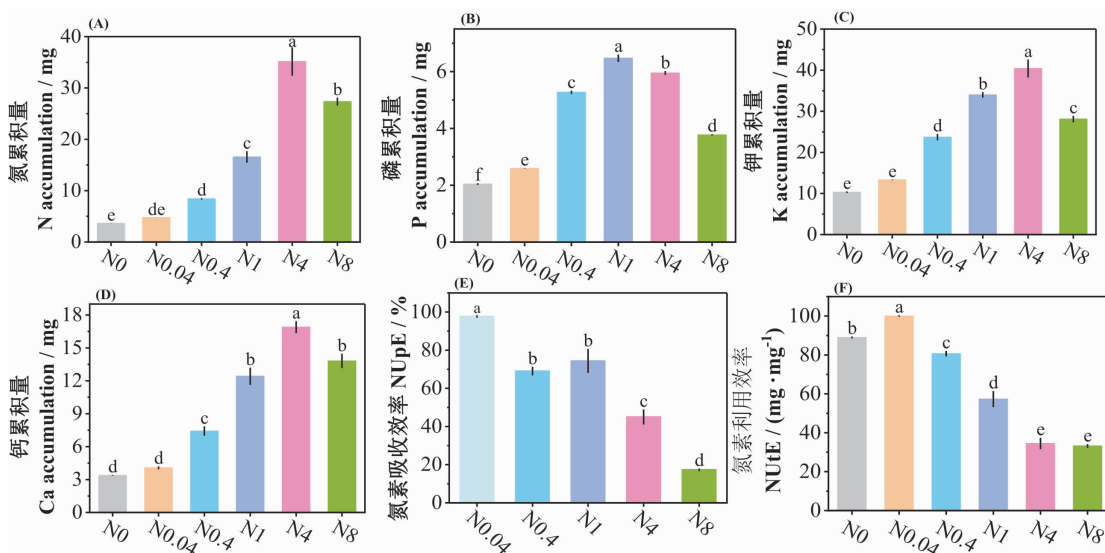
5B)。幼苗地上部钾含量与钙含量均随氮浓度增加而显著增加,根部钾、钙含量受氮浓度影响较小,各处理地上部钾含量均低于根部,而钙含量则是地上部高于根部(图 5C 和 5D)。

随着氮浓度的增加,植株氮、磷、钾、钙累积量均呈先增加后降低的趋势,其中 N1 的磷累积量最高,N4 的氮、钾、钙累积量最高,各处理间差异显著。单株氮、磷、钾、钙最大吸收量分别为 35.1 mg、6.5 mg、40.4 mg、16.9 mg,N:P:K:Ca 约为 1:0.2:1.2:0.5(图 6)。氮处理 21 d 时,N0.04、N0.4、N1、N4、N8 的氮累积量分别较 N0 提高了 30.7%、131.1%、355.0%、865.4%和 651.3%,磷累积量分别较 N0 提高了 27.0%、158.3%、217.2%、191.7%和 84.8%,钾累积量分别较 N0 提高了 29.1%、130.1%、230.1%、292.2%和 172.8%,钙累积量分别较 N0 提高了 20.4%、119.5%、267.5%、399.7%和 308.6%。表



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

图 5 不同氮浓度对棉花幼苗主要营养元素含量的影响



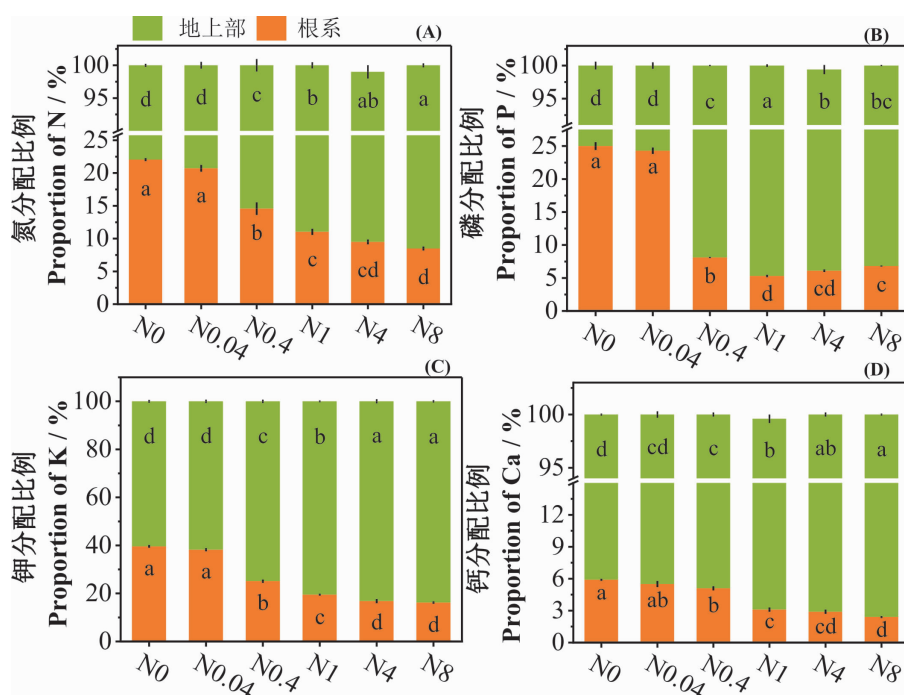
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

图 6 不同氮浓度对棉花幼苗主要营养元素累积量及氮素吸收利用率的影响

明在 $0\sim 4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 范围内增加施氮浓度可显著促进棉花幼苗对氮、磷、钾、钙的吸收,且氮浓度对氮和钙的吸收影响最大,其次是钾,最末是磷。

氮吸收效率与利用效率均随施氮浓度的增加而显著下降(图 6E 和 6F)。氮处理 21 d 时, N0.04、N0.4、N1、N4、N8 的氮吸收效率分别为 97.7%、68.7%、74.4%、45.4%和 17.1%, 它们的氮利用效率较 N0 处理分别降低了一 12.3%、9.4%、35.6%、61.3%和 62.7%, 该结果表明施氮浓度过高会显著降低氮吸收及利用效率。结合各处理的表型结果可推测,对于棉花苗期而言, $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 是适宜的施氮浓度。

各处理棉花幼苗地上部 N、P、K、Ca 等营养元素含量占比均显著高于根部含量占比(图 7),说明根系吸收的营养元素大部分转运至地上部存储或者供应植物生长需求。随氮浓度的升高,根部各养分元素含量占比均呈显著降低趋势,说明缺氮可促进养分在根系的分布。各处理的 N、P、K 元素分配比例差异较大,而钙元素的分配比例差异较小,其中,各处理的根部 N 含量占比为 8.5%~22.1%,P 含量占比为 5.3%~25.0%,K 含量占比为 16.2%~39.6%,Ca 含量占比为 2.4%~5.9%。



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

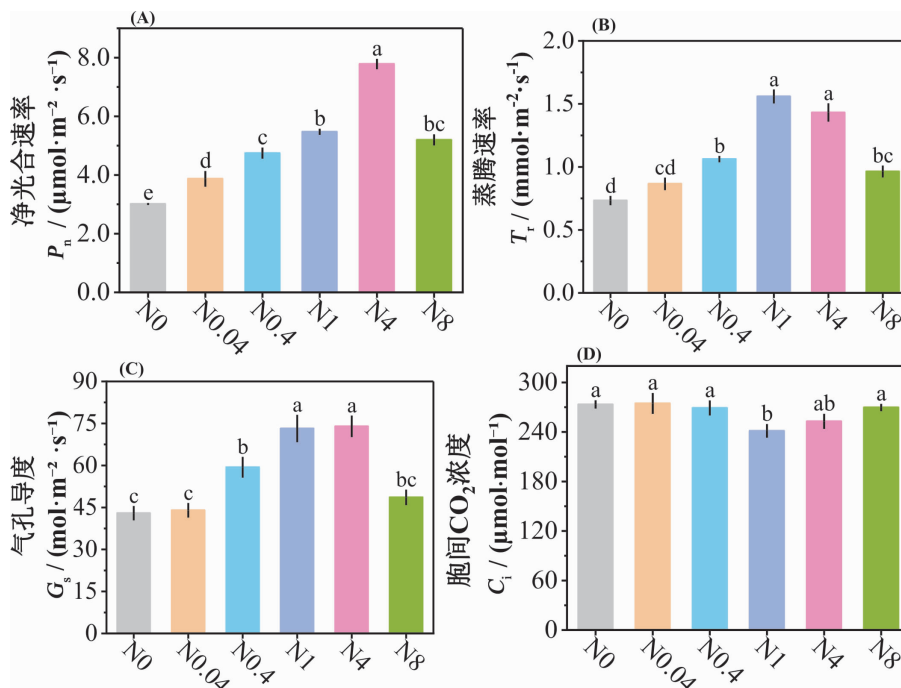
图 7 不同氮浓度对棉花幼苗主要营养元素分配比例的影响

2.4 不同氮浓度对棉花幼苗光合作用参数的影响

随着氮浓度的增加,棉花幼苗净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(C_s)均呈先增加后下降的趋势,在 N1 或者 N4 处理达到最高值,且显著高于其他处理。N1 与 N4 的胞间 CO_2 浓度(C_i)较低,其他处理的胞间 CO_2 浓度无显著差异(图 8),说明 N1 与 N4 处理下有效 CO_2 的羧化效率较高,光合能力较强。

2.5 聚类分析与相关分析

对不同氮浓度及棉花幼苗的相关性状表型分别进行聚类,结果见图 9A。对于氮浓度的聚类结果,6 个 N 浓度被分成 2 组: N0、N0.04 和 N0.4 为一组,可能属于缺氮组,其中 N0 与 N0.04 处理各指标的色阶更相似,可能属于极度缺氮,而 N0.4 属于低氮; N1、N4 和 N8 被聚为另一组,可能为氮充足组,其中 N1 和 N4 各指标的色阶更相似,可能属于合适氮浓度,而 N8 属于高氮浓度。对于所有测定指标的聚类结果, NUPE、NUTE、根冠比、根干物质占比、根营养元素分配比例、根平均直径等表现出一致的变化规律,它们均随着氮浓度的增加而降低。将 NUTE、NUPE 与根冠比进行相关分析,由结果可见



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05, n = 8$)。

图 8 不同氮浓度对棉花幼苗功能叶光合作用参数的影响

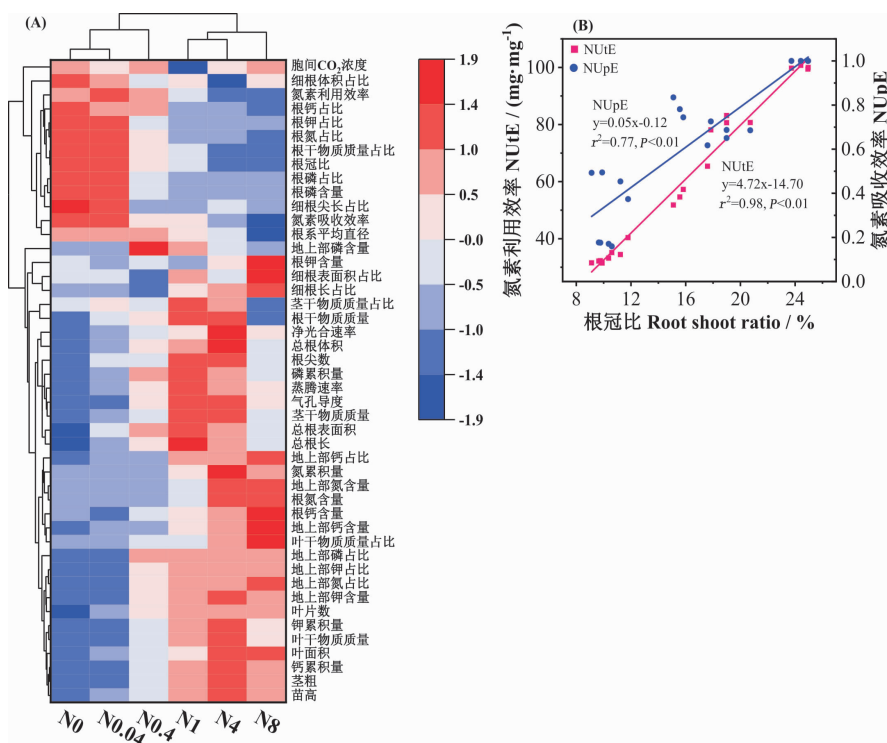


图 9 施氮量及各指标的聚类分析或相关分析

NUtE 和 NUpE 均与根冠比呈显著正相关关系(图 9B)。根系生长相关指标(总根长、总根表面积、总根体积与根尖数)与光合参数(P_n , T_r , G_s)、P 累积量及茎干物质质量等表现出相似的变化规律,它们均随着氮浓度的增加呈先增加后降低的趋势,在 N1 或者 N4 处理达到最大值。地上部生长相关指标则与地上部养分含量占比、养分累积量、叶片干物质质量及其占比等表现出相似的变化规律,它们在缺氮处理中值较低,在氮充足组中值较高,在 N4 或者 N8 处理达到最大值。

3 讨论

适宜的氮浓度是作物健康生长的基础^[23]。在本研究中,棉花幼苗的苗高、茎粗、叶片数、绿叶面积、茎干物质质量和叶干物质质量等随着氮浓度的增加呈先增加后降低的趋势,各处理间差异显著,N4最大(图2和图4),表明氮浓度过高或过低均会抑制棉花幼苗的生长,而 $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 是棉花苗期适宜的氮浓度。有研究表明,当氮充足时,植物可以合成更多的蛋白质来促进细胞分裂和增大^[24-25],这可能是氮浓度增加显著提高绿叶面积与地上部干物质质量及地上部干物质质量占比的原因。

氮对根系生长的影响是复杂的,并取决于氮浓度。重度缺氮与高氮会抑制根系的整体生长,而轻度缺氮则刺激根系的伸长与增殖^[6,7,12]。在本研究中,棉花幼苗的总根长、总根表面积、总根体积、根尖数及根干物质质量随着氮浓度的增加呈先升高后降低趋势,在N1或N4处理达到最大值,根系平均直径随氮浓度增加而降低,因而细根长与细根表面积占比随氮浓度增加而增加(图3和图4)。这些结果表明极度缺氮会降低棉花幼苗根系数量增加根系平均直径,适度氮浓度则促进了棉花幼苗根系伸长与增殖,而高氮则抑制了棉花幼苗根系的长度、数量与直径等整体生长。有研究表明,当植物缺氮时,其第一反应是促进侧根的生长,试图从土壤中获取更多的氮^[6,7]。在中度缺氮时,拟南芥 1° 和 2° 侧根的平均长度显著增加,根冠比和 2° 侧根密度也逐渐增加^[12]。玉米对中度氮缺乏的典型反应是减少冠根数量,增加轴根的伸长,因为植物缺氮时会通过减少侧根的生长来减少碳和氮的消耗,从而将养分转移到初生根,并保持轴根的伸长来吸收更深部分的养分^[8-9]。低氮处理诱导叶片早衰,同时延缓根系衰老^[26-28]。根系直径与根系寿命呈显著正相关,与根系氮浓度呈显著负相关^[29-30],我们的研究结果与之一致。有报道称,细根主要负责养分获取,而粗根主要负责养分运输^[26,31],施用控释肥有利于形成新根,增加细根比例,进而促进桃树吸收养分,提高肥料利用效率^[26]。

磷和钾也是作物生长不可或缺的大量元素之一,其重要性仅次于氮。磷肥主要促进植物生殖生长,还可促进幼苗根系生长^[32]。本研究中,极度缺氮组(N0和N0.04)能显著提高根系中P的含量,而低氮组(N0.4和N1)能显著提高地上部P的含量,表明不同氮浓度对P的吸收和分配有显著影响。钾参与植物活细胞的许多生理过程,如酶激活、膜电位维持和渗透调节等,还影响植物光合作用、蛋白质代谢和韧皮部运输^[33]。在本研究中,随着氮浓度的增加,除N8外,其余各处理根系钾含量无显著差异,而地上部钾含量显著增加。植物缺氮时,根系吸收的K优先供应根系自身生长需求,因而根系K含量差异不大,且根系钾含量较地上部高,地上部K含量差异显著,进而对植株地上部生长产生显著影响,这与Yang等^[34]的研究结果一致。钙被称为“植物细胞代谢的总调节剂”,是调节细胞内和细胞外信息交流的重要第二信使^[35]。本试验中,随着N浓度的增加,根系和地上部的N含量和Ca含量均显著增加,说明在 $0\sim 4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 范围内增加N浓度可显著促进棉花幼苗对N和Ca的吸收,这可能也是N4处理下棉花幼苗生长最好的原因之一。随着施氮量的增加,植株N含量、叶绿素含量和蛋白质含量显著增加^[36]。随着Ca供给量的增加,烟草的N、P、K含量先增加后降低,Ca含量逐渐增加^[37]。氮促进了棉花幼苗的生长,由于Ca是植物细胞壁和细胞膜结构的重要组成部分,是植物生长发育所必需的营养物质,从而导致更多的Ca被植物吸收^[12,37]。在木质部中,钙随水移动,与叶片组织相比,很少有水移动到根,所以Ca在地上部的浓度比在根中要高得多^[38]。受环境因素的影响,植物器官中的养分分布呈现出不同的格局^[39]。30种沙漠植物的叶片显示出比茎和根更高的N和P浓度^[40]。但更普遍的观点是,在正常条件下,吸收的 NO_3^- 大部分被运输到地上部或作为临时氮库储存在液泡中,而在不利环境条件下,更多的 NO_3^- 分配到根系,从而提高植物的抗逆性^[41]。在本研究中, $0\sim 4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 范围内增加N浓度可显著促进棉花幼苗对N、P、K、Ca的吸收,进而使养分积累量显著提高,充足的养分供应使得地上部旺盛生长,尤其是叶片数与绿叶面积显著增大。Rubisco是光合作用的关键酶,它占叶片总蛋白的50%以上^[42],因此随着氮浓度的增加,棉花幼苗光合参数等均显著提高,有效 CO_2 羧化效率显著增强。在缺氮条件下,根系吸收的养分优先供应自己生长需求,因而根系养分含量占比随氮浓度增加而降低,这可能也是低氮显著抑制地上部生长而对根系生长影响较小甚至促

进根系伸长与增殖的原因之一。

NU_pE 和 NU_tE 是氮素利用效率的 2 个重要评价指标,它们分别描述了从土壤中获取氮的能力和利用吸收的氮生产可收获器官的能力^[3]。许多研究报道了根系形态性状与氮素利用效率呈正相关,且受基因型的影响比受氮浓度的影响更大^[3,9,12]。在本研究中,随着氮浓度的增加,棉花幼苗 NU_pE 和 NU_tE 均显著下降。聚类分析与相关分析结果表明,NU_pE、NU_tE 与根冠比呈显著正相关关系,此外还与根干物质质量占比、根系氮、磷、钾、钙含量分配比等表现出一致的变化规律。上述结果表明,低氮显著增加了根系养分的分配比例,促进了根系的伸长和增殖,提高了根干物质质量和根冠比,这可能是低氮条件下根系吸收和利用氮素效率高的原因之一。研究表明,在中氮处理(240 kg·hm⁻²)下,地上部和铃部生物量的增加与根系特别是浅部根系的显著增加有关,从而提高了棉籽产量^[43]。氮高效型油菜品种在营养生长阶段具有较高的根系投入,营养生长阶段较高的根系长度和密度有利于氮的吸收和生殖生长,可作为氮高效品种筛选的一个有效形态特征^[44]。根系构型是水分和养分吸收效率的关键决定因素,根系构型的变化对玉米生物量和产量的增加有直接影响^[45]。Postma 等^[46]报告称,增加侧根分支密度可以增加磷的吸收。Neto 等^[47]发现,磷利用效率在咖啡品种间存在差异,在低磷供应条件下,所有品种的磷吸收效率与根冠比呈显著正相关。总而言之,通过调控根系构型来优化土壤中根系的分布,从而提高养分吸收,已成为农业领域的一个重要课题,现代作物育种正在利用根系形态的调控来提高作物生产力、养分利用效率,并减少氮肥投入^[48]。

参考文献:

- [1] 李熙. 国际粮农动态:常驻联合国粮农机构大使出席 FAO“世界棉花日”庆祝活动并致辞[J]. 世界农业,2022(11): 120.
- [2] Yang A, Qi M, Wang X, et al. Refined cottonseed oil as a replacement for soybean oil in broiler diet [J]. Food Science and Nutrition, 2019, 7(3): 1027-1034.
- [3] Shah A N, Javed T, Singhal R K, et al. Nitrogen use efficiency in cotton: challenges and opportunities against environmental constraints[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 970339.
- [4] 张雪凌, 姜慧敏, 刘晓, 等. 优化氮肥用量和基追比例提高红壤性水稻土肥力和双季稻氮素的农学效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(2): 351-359.
- [5] Lynch J P. Roots of the second green revolution[J]. Australian Journal of Botany, 2007, 55(5): 493-512.
- [6] Giehl R F, Gruber B D, von Wirén N. It's time to make changes: modulation of root system architecture by nutrient signals [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(3): 769-778.
- [7] Forde B G. Nitrogen signalling pathways shaping root system architecture: an update[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 21: 30-36.
- [8] Sun X C, Chen F J, Yuan L X, et al. The physiological mechanism underlying root elongation in response to nitrogen deficiency in crop plants[J]. Planta, 2020, 251(4): 84.
- [9] Kun G A, CHEN F J, Yuan L X, et al. Cell production and expansion in the primary root of maize in response to low-nitrogen stress[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(11): 2508-2517.
- [10] Li P C, Chen F J, Cai H G, et al. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(11): 3175-3188.
- [11] 王祎, 汤继华, 付延磊, 等. 不同氮水平下玉米苗期根系形态和氮吸收量的 QTL 定位[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(4): 942-956.
- [12] Gruber B D, Giehl R F, Friedel S, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies[J]. Plant Physiology, 2013, 163(1): 161-179.
- [13] Iqbal A. 棉花氮素高效利用的生理和分子机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [14] Krouk G, Lacombe B, Bielach A, et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants[J]. Developmental Cell, 2010, 18(6): 927-937.
- [15] 孙佳丽, 李洪波, 张爱平. 土壤养分异质性对玉米地上部、根系生长及种内竞争的影响[J]. 中国农业大学学报,

- 2022,27(8):35-45.
- [16] 孟凡,罗建新,蔡叶,等. 土壤速效磷对烟草生长发育及干物质积累与分配的影响[J]. 作物杂志,2022,38(2):203-210.
- [17] 贾赵东,马佩勇,边小峰,等. 不同施磷水平下甘薯干物质积累及其氮磷钾养分吸收特性[J]. 西南农业学报,2016,29(6):1358-1365.
- [18] 薛欣欣,吴小平,王文斌,等. 植物-土壤系统中钾镁营养及其交互作用研究进展[J]. 土壤,2019,51(1):1-10.
- [19] 杜春明. 氮磷配施对燕麦生长发育及干物质积累的影响[D]. 沈阳:辽宁大学,2021.
- [20] 高璐阳,房增国. 施氮对鲜食型甘薯物质及养分积累与分配特性的影响[J]. 华北农学报,2015,30(4):206-212.
- [21] 王学奎,黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京:高等教育出版社,2015.
- [22] 陈静,刘连涛,孙红春,等. 氮素水平对棉花幼苗生长和光合特性的影响[J]. 棉花学报,2013,25(5):403-409.
- [23] 秦宇坤,李鹏程,郑苍松,等. 施氮量对低肥力棉田土壤氮素及棉花养分吸收利用影响[J]. 棉花学报,2019,31(3):242-253.
- [24] Liu T, Ren T, White P J, et al. Storage nitrogen co-ordinates leaf expansion and photosynthetic capacity in winter oilseed rape[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(12):2995-3007.
- [25] Hernández-Montes E, Tomás M, Escalona J M, et al. Leaf growth rate and nitrogen content determine respiratory costs during leaf expansion in grapevines[J]. Physiologia Plantarum, 2019, 165(4):746-754.
- [26] Zhang Y F, Luo J J, Peng F T, et al. Application of bag-controlled release fertilizer facilitated new root formation, delayed leaf, and root senescence in peach trees and improved nitrogen utilization efficiency[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:627313.
- [27] Dong H Z, Li W J, Eneji A E, et al. Nitrogen rate and plant density effects on yield and late-season leaf senescence of cotton raised on a saline field[J]. Field Crops Research, 2012, 126:137-144.
- [28] Havé M, Marmagne A, Chardon F, et al. Nitrogen remobilization during leaf senescence: lessons from *Arabidopsis* to crops[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(10):2513-2529.
- [29] Weemstra M, Mommer L, Visser E J, et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review[J]. The New Phytologist, 2016, 211(4):1159-1169.
- [30] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, et al. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits[J]. Nature, 2018, 555(7694):94-97.
- [31] Luo W, Zai X Y, Sun J Y, et al. Coupling root diameter with rooting depth to reveal the heterogeneous assembly of root-associated bacterial communities in soybean[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12:783563.
- [32] Yang H B, Zhang X, Gaxiola R A. Over-expression of the *Arabidopsis* proton-pyrophosphatase AVP1 enhances trans-plant survival, root mass, and fruit development under limiting phosphorus conditions[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(12):3045-3053.
- [33] 武兆云,薛刚,孙聚涛,等. 拟南芥钾离子吸收、转运及低钾胁迫的分子机理研究进展[J]. 植物科学学报,2022,40(3):426-436.
- [34] Yang T Y, Zhang S, Hu Y B, et al. The role of a potassium transporter OsHAK5 in potassium acquisition and transport from roots to shoots in rice at low potassium supply levels[J]. Plant Physiology, 2014, 166(2):945-959.
- [35] Chen L, Ren F, Zhou L, et al. The *Brassica napus* calcineurin B-Like 1/CBL-interacting protein kinase 6 (CBL1/CIPK6) component is involved in the plant response to abiotic stress and ABA signalling[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(17):6211-6222.
- [36] Zhang L H, Sun S M, Liang Y H, et al. Nitrogen levels regulate sugar metabolism and transport in the shoot tips of crabapple plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:626149.
- [37] Weng X H, Li H, Ren C S, et al. Calcium regulates growth and nutrient absorption in poplar seedlings[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:887098.
- [38] Gao H B, Wu X L, Zorrilla C, et al. Fractionating of calcium in tuber and leaf tissues explains the calcium deficiency symptoms in potato plant overexpressing CAX1[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10:1793.
- [39] Peng Z H, Du Y, Niu S Y, et al. Differences in nitrogen and phosphorus sinks between the harvest and non-harvest of *Miscanthus lutarioriparius* in the Dongting Lake wetlands[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:989931.
- [40] Luo Y, Peng Q W, Li K H, et al. Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert

- plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, China[J]. *Catena*, 2021, 199: 105100.
- [41] Jian S F, Luo J S, Liao Q, et al. NRT1.1 regulates nitrate allocation and cadmium tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 384.
- [42] Suzuki Y, Makino A. Translational downregulation of RBCL is operative in the coordinated expression of Rubisco genes in senescent leaves in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(4): 1145-1152.
- [43] Chen J, Liu L, Wang Z, et al. Nitrogen fertilization increases root growth and coordinates the root-shoot relationship in cotton[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 880.
- [44] Ulas A, Schulte auf'm Erley G, Kamh M, et al. Root-growth characteristics contributing to genotypic variation in nitrogen efficiency of oilseed rape[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2012, 175(3): 489-498.
- [45] Liu Z G, Gao K, Shan S C, et al. Comparative analysis of root traits and the associated qtls for maize seedlings grown in paper roll, hydroponics and vermiculite culture system[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 436.
- [46] 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.
- [47] Neto A P, Favarin J L, Hammond J P, et al. Analysis of phosphorus use efficiency traits in coffee genotypes reveals *Coffea arabica* and *Coffea canephora* have contrasting phosphorus uptake and utilization efficiencies[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 408.
- [48] He Y J, Hu D X, You J C, et al. Genome-wide association study and protein network analysis for understanding candidate genes involved in root development at the rapeseed seedling stage[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 137: 42-52.