

梁昌志,王华美,褚沛宇,等. 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期生长及生理的调控效应[J]. 江苏农业科学,2025,53(1):94-102.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.01.014

## 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期生长及生理的调控效应

梁昌志<sup>1</sup>,王华美<sup>1</sup>,褚沛宇<sup>1</sup>,贝世俊<sup>1</sup>,刘汉林<sup>1</sup>,王晨<sup>1</sup>,于高波<sup>1</sup>,张玉先<sup>1,3</sup>,王孟雪<sup>1,2,3</sup>

(1. 黑龙江八一农垦大学/农业农村部大豆机械化生产重点实验室,黑龙江大庆 163316;

2. 农业农村部东北平原农业绿色低碳重点实验室,黑龙江大庆 163316; 3. 国家杂粮工程技术中心,黑龙江大庆 163316)

**摘要:**为探究外源色氨酸(Trp)对低氮水平下大豆幼苗的影响,以低氮敏感型大豆品种黑农 62 为试验材料,采用水培培养,在低氮水平下,于 V1 期进行 Trp 叶面喷施处理,Trp 设置 6 个浓度:0、100、200、300、400、500 mg/L,处理 6 d 后,进行大豆光合特性、氮同化和抗氧化系统的测定分析,针对不同浓度 Trp 对低氮水平下大豆生长及生理的影响开展研究,并筛选出提高大豆低氮耐受性的 Trp 最适浓度。结果表明,外源 200 ~ 300 mg/L Trp 处理通过提高低氮水平下大豆 NR、GS、GOGAT 和 GDH 活性,增强植株对无机氮的吸收和同化,从而促进可溶性蛋白和氨基酸的合成,增加植株体内氮素含量;同时,外源 Trp 处理显著增加了低氮下大豆的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  和叶绿素含量,增强了大豆光合效率,促进了光合产物的合成,提高了大豆干物质积累量。此外,外源 Trp 还诱导了叶肉细胞内抗氧化酶活性的进一步升高,降低脂质过氧化程度,增强植株清除活性氧能力,缓解低氮对大豆生长带来的不利影响,其中 200 mg/L 浓度 Trp 处理的缓解能力最强。综上所述,外源 200 ~ 300 mg/L Trp 处理通过调节低氮水平下大豆的氮同化能力、光合特性和抗氧化系统来提高大豆幼苗耐低氮能力,并且在 200 mg/L 浓度 Trp 处理下效果最好。

**关键词:**大豆;低氮;色氨酸;生长;氮代谢;生理调控

**中图分类号:**S565.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)01-0094-09

氮素是大豆必需的大量营养素,不仅是氨基酸、蛋白质、遗传物质、色素和其他关键有机分子的组成部分,还是大豆生长和产量的重要限制因

素<sup>[1-2]</sup>。由于大豆种子蛋白质含量高,因此,它的氮需求相对于许多其他大田作物更高<sup>[3]</sup>。虽然大豆是共生固氮作物,但其固定的氮素只占大豆全生育期需氮量的 65% ~ 70%,仍不足以维持其正常的生长发育<sup>[4-6]</sup>。尤其在大豆苗期,生长对氮素尤为敏感,由于苗期根瘤在发育之中,尚无固氮能力,此时低氮往往会造成氮素“饥饿”,抑制大豆光合作用速率,影响光合产物积累以及无机碳、氮代谢产物水平,进而影响大豆正常发育进程<sup>[7-11]</sup>。因此,低氮是限制苗期大豆生长的重要因素。

在我国大豆生产中,为了增加产量,过量及不

收稿日期:2023-10-17

基金项目:国家重点研发计划(编号:2022YFD10001050);黑龙江省应用技术与开发计划(编号:GA19B101-02);黑龙江省农垦总局重点科研计划(编号:HKKY190206-01)。

作者简介:梁昌志(1999—),男,贵州铜仁人,硕士研究生,主要研究方向为大豆生理生化。E-mail:2472249110@qq.com。

通信作者:王孟雪,博士,副教授,硕士生导师,主要从事农业水土工程研究。E-mail:wangmengxue1978@163.com。

及根系导水率的影响[J]. 灌溉排水学报,2023,42(2):16-23,31.

[31]塔伊尔·买买提江,兰海燕,王长海. 干旱与盐胁迫对玉米杂交种萌发及幼苗生长的影响[J]. 新疆大学学报(自然科学版),2021,38(1):61-68.

[32]Kader M H A,申孝军,陈津赛,等. 水盐胁迫下棉花叶片光合的气孔与非气孔限制[J]. 灌溉排水学报,2020,39(11):13-18.

[33]Liu J, Wu Y Q, Dong G C, et al. Progress of research on the physiology and molecular regulation of *Sorghum* growth under salt stress by gibberellin[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023,24(7):6777.

[34]Hussain S, Zhong C, Bai Z G, et al. Effects of 1-methylcyclopropene on rice growth characteristics and superior and inferior spikelet development under salt stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2018,37(4):1368-1384.

[35]张盼盼,杨裕然,薛佳欣,等. 烯效唑对盐胁迫下糜子幼苗形态和生理特性的调控效应[J]. 草业学报,2020,29(10):81-90.

[36]王洋,张瑞,刘永昊,等. 水稻对盐胁迫的响应及耐盐机理研究进展[J]. 中国水稻科学,2022,36(2):105-117.

[37]Cai Z Q, Gao Q. Comparative physiological and biochemical mechanisms of salt tolerance in five contrasting highland quinoa cultivars[J]. BMC Plant Biology,2020,20(1):70.

合理施用氮肥的现象普遍存在。从 2000 年以来,我国氮肥的使用率呈逐年增加趋势,消耗量已经达到 3 000 万 t/年,占据世界氮肥消费量的 30% 左右<sup>[12]</sup>。但过量氮肥的施用会导致土壤板结,影响土壤理化性质,使土壤质量恶化,导致土壤环境恶性循环<sup>[13]</sup>。国家出台一系列减肥政策有效控制了过量氮肥施用对土壤造成的不利影响。在保障土壤有效利用的基础上,为实现减氮不减产,笔者所在课题组针对外源植物生长调节物质对大豆氮素利用率及低氮耐受性的调控作用开展了相关研究,且已发现外源褪黑素能在低氮水平下通过提高氮代谢关键酶和铵同化相关酶的活性及其编码基因的表达,有效提高大豆对低氮的耐受性<sup>[14]</sup>。但鉴于褪黑素的稳定性问题,其应用受到一定的限制。

色氨酸(Trp)不仅是褪黑素的合成前体,也是蛋白质合成所必需的氨基酸,被广泛应用于植物抵御各种非生物逆境的研究,并且近几年相关研究证实色氨酸可以通过调节植物生长、分化和提高养分获取能力来增强各种生化过程<sup>[15-22]</sup>。在低氮下,外源色氨酸通过增加高粱内源生长素含量,激活质膜  $H^+ - ATPase$  活性,促进质膜酸化,提高根系能量代谢相关酶活性及 ATP 含量,促进根系发育<sup>[18]</sup>;与此同时,通过调控低氮胁迫下衰老相关基因 *SbLHCB* 和 *SbSGR-2* 的表达,增强光合特性,调节叶片碳氮代谢,进而增强高粱对低氮的耐受性<sup>[23]</sup>。另外,色氨酸还可通过转氨基作用、脱氨基作用及其他同化过程,被植物吸收利用<sup>[24-26]</sup>。相关研究证实色氨酸通过提高菜豆、小麦和玉米对氮肥的利用率,促进营养体生长,增加产量<sup>[25-27]</sup>。此外,许多研究揭示了色氨酸次生代谢产物褪黑素(*N*-乙酰基-5-甲氧基色胺)和吲哚-3-乙酸(IAA)具有促进根系发育、调控植株生长及产量构成的能力<sup>[28-34]</sup>。

然而,目前关于色氨酸对低氮水平下大豆幼苗生长及生理代谢指标影响的相关研究鲜有报道。因此,本试验通过研究低氮水平下色氨酸对苗期大豆幼苗生长、物质积累、光合特性、氮同化和抗氧化系统等相关指标的影响,探讨外源色氨酸对大豆低氮耐受性的调控作用,以期为缓解大豆苗期低氮的不利影响提供新的思路及理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

本试验选用的大豆品种为黑农 62(佳木斯先锋

种业公司选育),色氨酸购自 Solarbio 公司。

### 1.2 试验设计

试验于 2022 年在黑龙江八一农垦大学生物技术中心实验室进行,挑选大小一致、无虫害、色泽均一的大豆种子进行苗期试验。将选定的种子用蒸馏水洗涤,1% 次氯酸钠灭菌。置于育苗盆(长 80 cm,宽 40 cm)中,采用蛭石基质培养。3 d 后选取生长健壮、长势一致的幼苗(每个处理 30 株),转入黑色水培盒(长 17 cm,宽 11 cm,高 6.5 cm)在室温下培养,光—暗周期为 12 h—12 h,7 d 后去掉子叶,分别进行 7.5 mmol/L(1/2 Hoagland 营养液中对氮浓度)的对照氮浓度(normal nitrogen, NN)和 0.75 mmol/L 低氮浓度(low nitrogen, LN)处理。

试验以低氮处理后的豆幼苗为试验材料,于 V1 期进行色氨酸处理,色氨酸处理设置 0、100、200、300、400、500 mg/L 6 个浓度(后文标记为 T0、T100、T200、T300、T400、T500),分别进行叶面喷施,喷至叶面有液滴滴落为止。处理 6 d 后进行形态及生理指标的测定分析,形态和光合参数测定设置 5 次重复,生理指标测定设置 3 次重复。

### 1.3 测定内容与方法

1.3.1 形态指标及生物量的测定 色氨酸处理 6 d 后,选取 5 株代表性植株,测定大豆植株株高、茎粗和叶面积;将植株茎、叶、柄、根分别取样,105 ℃ 杀青 30 min 后,于 80 ℃ 烘干至恒重,用千分之一天平称重获得各器官干物质积累量。

1.3.2 光合指标的测定 按程亚娇等所用方法<sup>[35]</sup>测定叶绿素含量;采用硫酸萘酚比色法<sup>[36]</sup>测定可溶性糖含量;利用便携式光合作用测定仪 LI-6400XT (LI-COR, 美国)测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )等光合参数。

1.3.3 氮代谢生理指标的测定 采用王学奎所用方法<sup>[37]</sup>测定谷氨酰胺合成酶(GS)和硝酸还原酶(NR)的活性;参考 Loulakis 等所用方法<sup>[38]</sup>测定谷氨酸脱氢酶(GDH)活性;按照 Singh 等所用方法<sup>[39]</sup>测定谷氨酸合成酶(GOGAT)活性;参照李合生所用方法<sup>[36]</sup>测定硝态氮和游离氨基酸含量;按照汤章城所用方法<sup>[40]</sup>测定铵态氮含量;采用徐志伟等所用方法<sup>[41]</sup>测定酰胺含量;用考马斯亮蓝 G-250 染色法<sup>[36]</sup>测定可溶性蛋白含量。

1.3.4 逆境生理指标的测定 按照李合生所用方法<sup>[36]</sup>测定超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶

(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性和丙二醛(MDA)含量。

1.4 数据分析

运用 Microsoft Excel 和 SPSS 21.0 等软件统计分析数据,用 GraphPad Prism 9 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期生长的影响

由图 1、表 1 可知,与 CK 相比,低氮水平显著降低了大豆株高、茎粗、叶面积和地上部干物质积累量。与单独低氮处理(T0)相比,外源 Trp 处理增加了植株的株高,在 100、200、300、400、500 mg/L 浓度

下分别增加 13.77%、36.22%、15.97%、18.16% 和 7.88%,其中 200 mg/L 浓度色氨酸处理效果最显著;100、200、300 mg/L 的 Trp 处理植株的茎粗与单独低氮处理间呈显著差异,分别增加 19.54%、20.20%、10.10%,而 500、400 mg/L 处理差异不显著;与单独低氮处理相比,叶面积和地上部干重随着色氨酸浓度的增加,均呈先上升后下降的趋势,并且在 200 mg/L 处理下效果最显著;与单独低氮处理相比,200 mg/L 处理地下干重显著增加 26.09%。以上数据分析表明,喷施外源 Trp 可以增加低氮水平下大豆的株高、茎粗和叶面积,诱导低氮水平下大豆幼苗生长,促进地上和地下部干物质积累,且 200 mg/L 处理的促进效果最为显著。



图1 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期生长的影响

表 1 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期生物积累量的影响

处理	株高 (cm)	茎粗 (mm)	叶面积 (cm <sup>2</sup> )	地上部干重 (g)	地下部干重 (g)
CK	18.05 ± 2.00a	3.96 ± 0.21a	165.27 ± 7.67a	0.49 ± 0.04a	0.14 ± 0.02d
T0	10.02 ± 0.88d	3.07 ± 0.26c	29.35 ± 2.47e	0.30 ± 0.03d	0.23 ± 0.02c
T100	11.40 ± 0.98cd	3.67 ± 0.37a	40.91 ± 4.47cd	0.34 ± 0.02c	0.26 ± 0.02b
T200	13.65 ± 1.63b	3.69 ± 0.14a	54.54 ± 5.02b	0.39 ± 0.02b	0.29 ± 0.03a
T300	11.62 ± 1.36cd	3.38 ± 0.20b	43.14 ± 4.83cd	0.32 ± 0.01cd	0.27 ± 0.02ab
T400	11.84 ± 0.76c	3.13 ± 0.30bc	44.40 ± 3.07c	0.34 ± 0.03c	0.27 ± 0.02ab
T500	10.81 ± 0.70cd	3.05 ± 0.15c	37.52 ± 2.05d	0.32 ± 0.02cd	0.27 ± 0.02ab

注:同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。

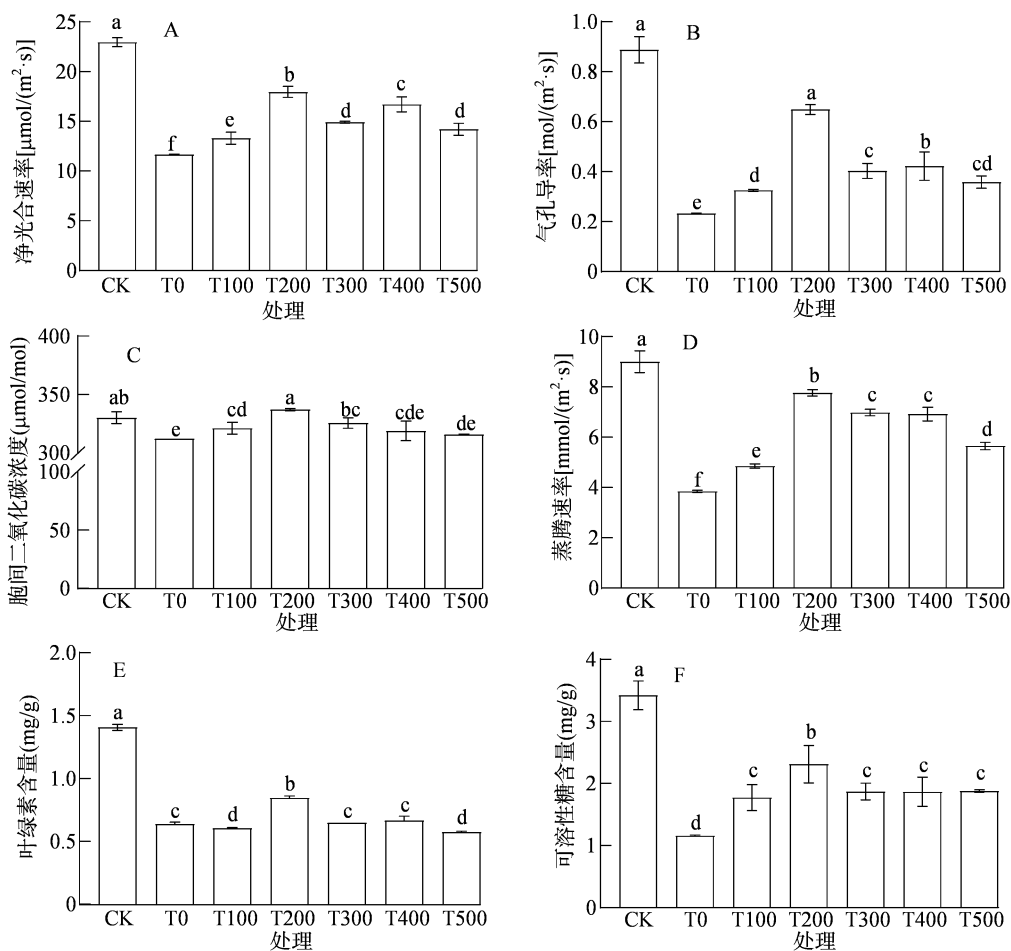
2.2 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期光合特性的影响

如图 2 - A 至图 2 - D 所示,与 CK 相比,低氮水平显著降低了大豆叶片中  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$ ,外源 Trp 处理后,各处理间  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  均高于单独低氮

处理,且达到显著水平。随着 Trp 浓度升高呈现先上升后下降的趋势,外源 Trp 浓度为 200 mg/L 时,大豆叶片  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  达到最大值,与单独低氮处理相比分别增加 54.08%、178.92%、8.01% 和 101.95%。与 CK 相比,大豆叶绿素含量在低氮水

平下降低了 122.22%, 且达到显著差异水平。与单独低氮处理相比, 仅 200 mg/L Trp 处理叶绿素含量显著增加 32.19% (图 2-E)。与 CK 相比, 低氮处理显著降低了大豆叶片中的可溶性糖含量, 喷施外源 Trp 后各处理叶片可溶性糖含量均高于单独低氮

处理, 且达到显著水平, 在 200 mg/L 处理下可溶性糖含量达到最大值 (图 2-F)。以上数据分析表明, 喷施外源 Trp 可以改善低氮水平下大豆的光合参数, 提高对光合系统的保护作用, 增加植株可溶性糖含量, 且在 200 mg/L 处理下效果最好。



柱上不同字母表示处理间达到显著差异 ( $P < 0.05$ )。下图同

图2 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期光合的影响

### 2.3 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期氮代谢关键酶活性的影响

硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶和谷氨酸脱氢酶在植物氮代谢途径中起着关键作用。由图 3 可知, 与 CK 相比, 低氮显著降低了大豆叶片 NR、GDH、GS 和 GOGAT 活性。与单独低氮处理相比, 外源 Trp 处理后, 各处理 NR、GDH、GS 和 GOGAT 活性均显著增加, 且随着 Trp 浓度增加呈先上升后下降趋势。其中, 与单独低氮处理相比, 各处理间 NR 活性分别增加 84.41%、107.27%、81.29%、78.75% 和 77.39%; GDH 活性也同步增加 146.91%、227.08%、246.16%、142.02% 和 130.33%; GS 活性相应增加 42.38%、64.64%、42.85%、41.72% 和

31.99%; GOGAT 活性分别增加 199.29%、354.73%、208.48%、91.68% 和 94.98%。其中 NR、GS 和 GOGAT 活性均在 200 mg/L Trp 处理下促进效果最显著, 300 mg/L Trp 处理对 GDH 活性的促进效果最好。以上数据分析表明, 喷施外源 Trp 可在低氮水平下有效提高大豆体内 NR、GDH、GS 和 GOGAT 活性, 提高氮代谢关键酶活性, 促进大豆氮同化能力提升, 且在 200 ~ 300 mg/L 处理下促进效果最佳。

### 2.4 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期不同形态氮素含量的影响

植物体内氮含量可作为直接反映氮代谢是否活跃的重要指标, 是衡量大豆体内氮素营养、氮素

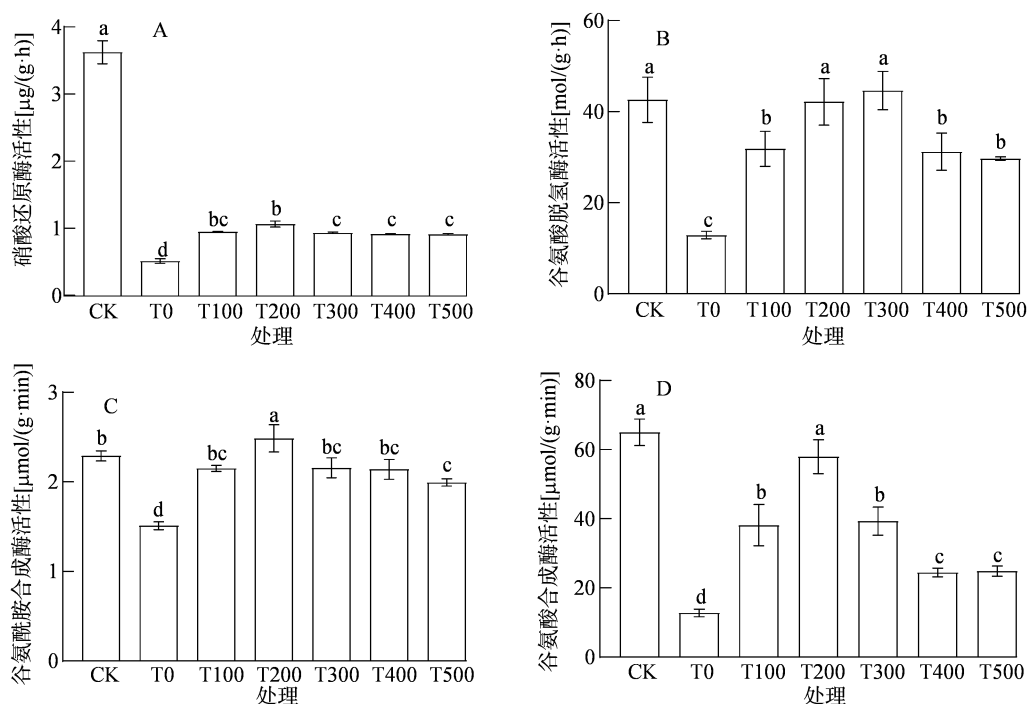


图3 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期氮代谢关键酶活性的影响

同化利用与再利用状况的重要指标。如图 4 所示,与 CK 相比,低氮条件下铵态氮、全氮和酰胺含量均显著降低。其中,外源 Trp 处理后,T100 ~ T400 处理硝态氮含量均显著低于单独低氮处理,并且随 Trp 浓度的增加呈先下降后上升的趋势,在 200 mg/L 处理下达到最低值(图 4 - A)。铵态氮含量与硝态氮含量呈相似规律,与单独低氮处理相比,200、300 mg/L 处理达到显著差异,分别降低了 18.67% 和 16.22%,而 100、400、500 mg/L 处理没有显著差异(图 4 - B)。外源 Trp 处理与单独低氮处理相比,各处理大豆叶片全氮含量显著增加,分别提高 147.37%、721.05%、210.53%、176.32% 和 139.47%(图 4 - C)。在图 4 - D 中,在低氮水平下随着 Trp 浓度的增加,酰胺含量呈现先上升后下降的趋势,并且在 200、300 mg/L 处理下显著高于单独低氮处理,分别增加了 41.11% 和 37.76%。以上数据分析表明,喷施外源 Trp 能提高低氮水平下大豆对硝态氮的吸收和铵态氮的同化,增加植株叶片全氮和酰胺含量,且在 200 ~ 300 mg/L 处理下效果最佳。

## 2.5 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期可溶性蛋白和氨基酸含量的影响

当氮素供应不足时,可溶性蛋白和氨基酸含量受到严重影响,显著低于 CK(图 5)。在低氮水平

下,Trp 处理后整体显著增加了可溶性蛋白含量,且随着 Trp 浓度增加呈先升后降的趋势,200 mg/L Trp 处理的可溶性蛋白含量达到最高值,与单独低氮处理相比,200 mg/L Trp 处理使可溶性蛋白含量提高了 1.93 倍,比对照高 8.10%。与单独低氮处理相比,Trp 处理后显著增加了游离氨基酸含量,但各处理间并无显著差异。以上数据分析表明,外源 Trp 喷施处理能促进低氮水平下大豆可溶性蛋白合成,增加游离氨基酸的积累,200 mg/L 处理能更好地促进可溶性蛋白合成,但各处理间游离氨基酸含量的积累并无显著影响。

## 2.6 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

由图 6 可知,与 CK 相比,低氮水平显著增加了大豆叶片 POD 和 CAT 活性。与单独低氮处理相比,外源 Trp 处理后,各处理间 SOD、POD 和 CAT 活性均提高,并且随着 Trp 浓度的增加呈先上升后下降趋势。由图 6 - A 所示,与单独低氮处理相比,外源 Trp 处理后,各处理间 SOD 活性分别提高 26.59%、54.70%、33.04%、4.83% 和 4.66%,在 200 mg/L Trp 处理下 SOD 活性达到峰值。在图 6 - B 中,随着 Trp 浓度的增加,大豆叶片 POD 活性呈先上升后下降趋势,在 200 mg/L 处理下活性达到最大,与单独低氮处理相比,活性显著提高 40.09%。

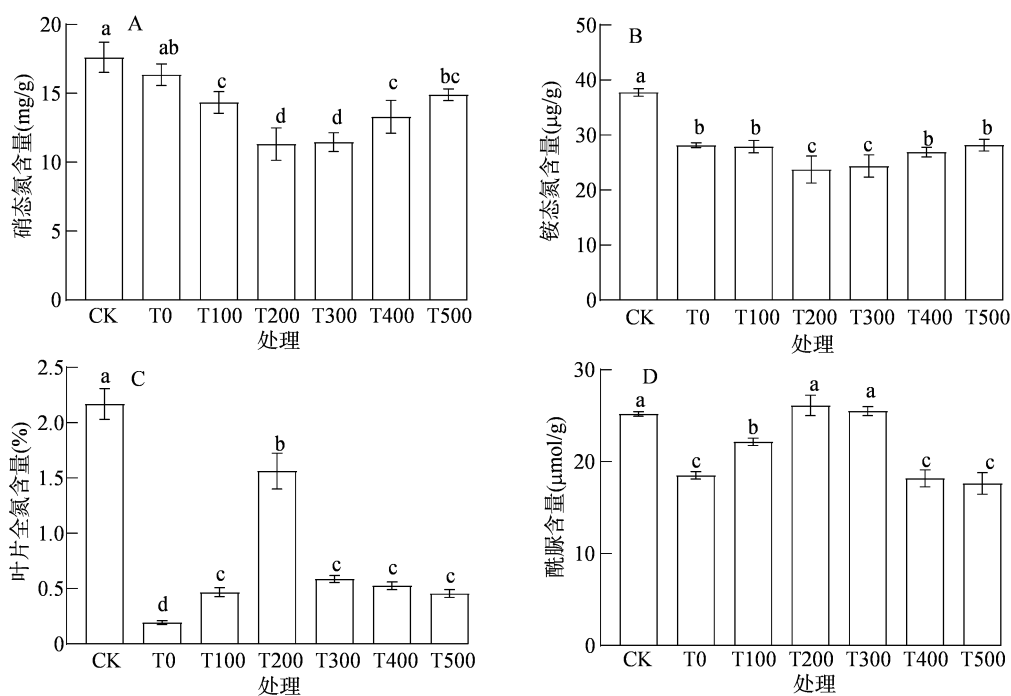


图4 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期叶片不同形态氮素含量的影响

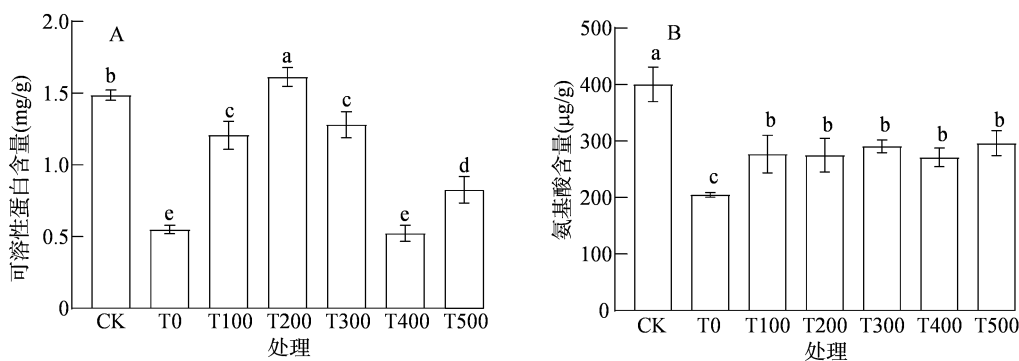


图5 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期可溶性蛋白和氨基酸含量的影响

与 SOD、POD 活性趋势一致,随着 Trp 浓度的增加, CAT 活性呈先上升后下降趋势,且在 200 mg/L 处理下活性达到最大(图 6 - C)。如图 6 - D 所示,与 CK 相比,低氮水平显著增加了大豆叶片 MDA 含量,外源 Trp 处理后显著降低了大豆叶片 MDA 含量,且随着 Trp 浓度增加呈先下降后上升趋势;与单独低氮处理相比,各处理间分别显著降低了 46.80%、122.38%、44.90%、25.26% 和 22.07%。以上数据分析表明,喷施外源 Trp 能提高大豆抗氧化酶活性,缓解膜质过氧化,在 200 mg/L 处理下缓解效果最佳。

### 3 讨论

Trp 广泛存在于植物体内,在植物苗期其含量水平达到峰值,随着生育时期的延长,植株体内内

源 Trp 含量逐渐减少,其含量水平与植物生长发育密切相关<sup>[42]</sup>。对于不同的植物,其适宜色氨酸浓度也存在差异。因此,本研究从形态和生理角度筛选出在低氮下能促进大豆生长发育的最适 Trp 浓度,并阐明其生理调控机制。已有研究发现,低浓度色氨酸喷施处理可有效促进油菜叶片与根系的发育,随着浓度增加,促进效果逐渐减弱<sup>[43]</sup>;500 mg/L 色氨酸处理减轻了盐胁迫下长春花幼苗叶绿体超微结构受损程度,提高了根系线粒体细胞色素 c 氧化酶活性,增强了植株盐胁迫耐受性;但当色氨酸浓度增大到 750 mg/L 时,造成叶绿体变形,片层扭曲、变形,叶绿体模糊、濒临解体等负面影响<sup>[44]</sup>。白羽扇豆 (*Lupinus albus* L.) 水分胁迫下叶面喷施 0 ~ 300 μmol/L Trp 的研究发现,200 μmol/L Trp 处理效果最好,主要通过增强光合色素、吲哚乙酸、酚类

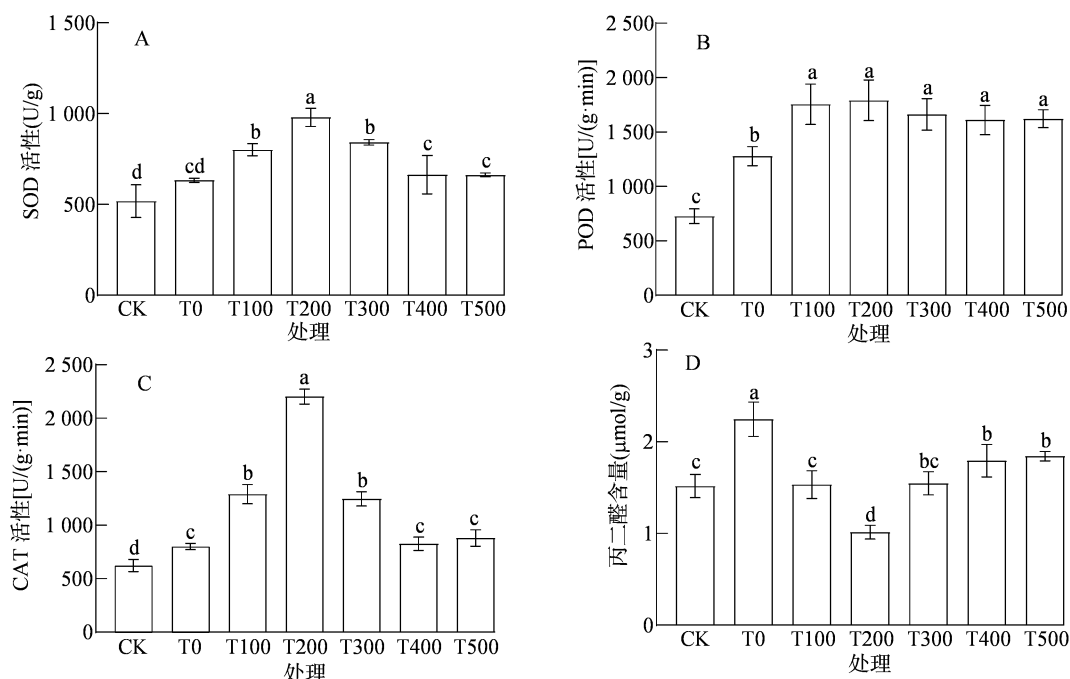


图6 外源色氨酸对低氮水平下大豆苗期叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

和抗氧化能力等提高白羽扇豆植物的水分胁迫耐受性<sup>[21]</sup>。在本试验中,针对大豆低氮的研究发现,外源 Trp 可以通过提高幼苗氮代谢水平,改善植株光合,促进干物质的积累,缓解因低氮对大豆造成的不利影响,浓度过高或者过低都会减弱缓解效果,且 200 ~ 300 mg/L Trp 缓解效果最好。

氮代谢是植物蛋白质和氨基酸的主要来源,当植物处于低氮环境时,氮代谢的正常运行会受到影响<sup>[45-47]</sup>。谷闻东等研究证实,外源 Trp 处理通过提高 NR 和 GS 活性,增加了无机氮源的同化和氮代谢底物的合成,可有效缓解高粱低氮胁迫<sup>[23]</sup>。因此,本研究针对低氮水平下 Trp 对大豆氮代谢的调控作用进行探究。与单独低氮处理相比,外源 Trp 处理显著提升了 NR 活性,缓解了低氮对  $\text{NO}_3^-$  还原限速酶的抑制作用<sup>[48]</sup>。结合硝酸盐含量的变化发现,外源 Trp 处理加速了低氮水平下大豆对  $\text{NO}_3^-$  的吸收还原,说明 Trp 处理能通过增强 NR 活性,提高大豆对  $\text{NO}_3^-$  的吸收。GS 和 GOGAT 活性是将无机氮转化为有机氮的关键酶,在植物氮素同化中起着至关重要的作用<sup>[49]</sup>。低氮水平下,铵氮含量显著降低,可能与 GS/GOGAT 活性降低有关,GS/GOGAT 途径的抑制阻碍了无机氮同化为可溶性蛋白<sup>[50]</sup>。外源色氨酸处理后,为铵的同化提供 GS/GOGAT 循环,诱导了可溶性蛋白合成和氨基酸的积累。

低氮会诱导植物衰老,引起氮组分降解,特别

是光合酶和类囊体 N,从而降低植株叶绿素含量,进而抑制光合作用<sup>[51]</sup>。已有研究表明,谷氨酰胺合成酶能将铵同化成谷氨酰胺,谷氨酰胺是叶绿素合成的重要氮供体<sup>[52]</sup>。低氮抑制 GS 活性,进而导致氮代谢紊乱,铵大量积累,叶绿体解体,光合作用不能正常进行<sup>[53]</sup>。外源 Trp 处理显著增加了低氮水平下叶绿素含量,可能是通过增强对  $\text{NH}_4^+$  的同化,增加叶片中氮素含量,从而促进叶绿素的合成。本研究还发现外源 Trp 处理减弱了低氮对  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  和  $C_i$  的影响,这与钟晓红的研究结果<sup>[54]</sup>类似。这说明外源 Trp 处理能够通过提高低氮水平下大豆气体的交换参数,促进大豆幼苗光合作用。这可能由于 Trp 施用改变了叶绿体的超微结构,使叶肉细胞内叶绿素数量和每个叶肉基粒数增多,提高了叶绿素的含量,有效地增强了光合效率<sup>[44,54]</sup>。

低氮抑制了大豆幼苗生理代谢,降低了生物量的积累,外源 Trp 处理有利于维持碳氮代谢平衡,提高植株光合作用,促进植株生长<sup>[23]</sup>。已有研究证实,苗期 Trp 处理能有效促进油菜生长调节物质的增加,促进干物质积累<sup>[43]</sup>。在本试验中,低氮抑制了幼苗干物质积累,而外源 Trp 处理显著增加了低氮水平下的大豆幼苗干物质。因此,Trp 一方面可以通过提高 NR 活性,加速对硝酸盐的吸收,为 GS/GOGAT 循环提供更多底物,促进可溶性蛋白和氨基酸的积累;另一方面还可以增强植株光合作用,促

进干物质的积累,最终缓解低氮对大豆幼苗生长的抑制作用。

#### 4 结论

低氮严重影响了苗期大豆的生长,外源 200 ~ 300 mg/L 的 Trp 处理能增强大豆 NR、GS、GOGAT 和 GDH 活性,加速无机氮源的吸收与同化,提高低氮水平下大豆叶片中含氮化合物的含量,进而增强植株光合作用,促进碳水化合物的合成和积累,为植株生长提供物质基础,缓解低氮对大豆株高、茎粗和叶面积的不利影响,增加地上和地下部生物量积累。此外,外施色氨酸可增强低氮水平下大豆的抗氧化能力,减少因缺氮造成大豆叶片体内 ROS 积累,降低 MDA 含量,进而缓解低氮造成的植株膜脂过氧化,提高大豆对低氮的耐受性。综合不同浓度的作用效果,筛选出了缓解大豆低氮耐受性的适宜 Trp 浓度为 200 mg/L。

#### 参考文献:

- [1] Yao S B, Wang G L, Wang X M. Effects of phospholipase de overexpression on soybean response to nitrogen and nodulation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 852923.
- [2] Baslam M, Mitsui T, Sueyoshi K, et al. Recent advances in carbon and nitrogen metabolism in  $C_3$  plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 22(1): 318.
- [3] Ciampitti I A, de Borja Reis A F, Córdova S C, et al. Revisiting biological nitrogen fixation dynamics in soybeans[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 727021.
- [4] Tamagno S, Sadras V O, Haegerle J W, et al. Interplay between nitrogen fertilizer and biological nitrogen fixation in soybean: implications on seed yield and biomass allocation[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 17502.
- [5] Jia Z T, Giehl R F H, Meyer R C, et al. Natural variation of BSK3 tunes brassinosteroid signaling to regulate root foraging under low nitrogen[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2378.
- [6] Sinclair T R, de Wit C T. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops[J]. *Science*, 1975, 189(4202): 565–567.
- [7] Robinson J M. Leaflet photosynthesis rate and carbon metabolite accumulation patterns in nitrogen-limited, vegetative soybean plants[J]. *Photosynthesis Research*, 1996, 50(2): 133–148.
- [8] Narasimhan R, Wang G L, Li M Y, et al. Differential changes in galactolipid and phospholipid species in soybean leaves and roots under nitrogen deficiency and after nodulation[J]. *Phytochemistry*, 2013, 96: 81–91.
- [9] Zhang Y H, Li J J, Zhou D D, et al. Nitrogen uptake and distribution in different Chinese cabbage genotypes under low nitrogen stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(3): 1573.
- [10] 冯丽娟. 大豆需肥规律及科学施肥技术[J]. *现代化农业*, 2019(1): 23–24.
- [11] 于海波. 大豆需肥特点与施肥技术[J]. *农民致富之友*, 2014(9): 92.
- [12] 刘艳香, 姜春玲, 张晓英. 我国氮肥的施用现状及对策[J]. *农业开发与装备*, 2021(10): 101–102.
- [13] 陆宇燕, 李丕鹏. 氮肥污染的危害[J]. *沈阳师范大学学报(自然科学版)*, 2014, 32(1): 1–5.
- [14] Wang H M, Ren C Y, Cao L, et al. Exogenous melatonin modulates physiological response to nitrogen and improves yield in nitrogen-deficient soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 865758.
- [15] Zhou J S, Wan Z Y, Gali K K, et al. Quantitative trait loci associated with amino acid concentration and *in vitro* protein digestibility in pea (*Pisum sativum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1083086.
- [16] 曾祥如, 姜依何, 任春梅. 色氨酸对拟南芥酪氨酸降解途径缺陷突变体 *sscd1* 细胞死亡的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 47(4): 424–428.
- [17] 赵海亮, 左璐, 侯雷平, 等. 叶面施用色氨酸对番茄果实品质的改良效应[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 41(4): 68–75.
- [18] 李邦, 刘春娟, 郭俊杰, 等. 低氮胁迫下外源色氨酸对高粱幼苗根系伸长的调控作用[J]. *作物学报*, 2023, 49(5): 1372–1385.
- [19] Jiang J, Wang Z, Kong X Z, et al. Exogenous tryptophan application improves cadmium tolerance and inhibits cadmium upward transport in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 969675.
- [20] Zahir Z A, Shah M K, Naveed M, et al. Substrate-dependent auxin production by *Rhizobium phaseoli* improves the growth and yield of *Vigna radiata* L. under salt stress conditions [J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2010, 20(9): 1288–1294.
- [21] Sadak M S, Ramadan A A E M. Impact of melatonin and tryptophan on water stress tolerance in white lupine (*Lupinus termis* L.) [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2021, 27(3): 469–481.
- [22] Sun C L, Liu L J, Wang L X, et al. Melatonin: a master regulator of plant development and stress responses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 126–145.
- [23] 谷闻东, 刘春娟, 李邦, 等. 外源色氨酸对低氮胁迫下高粱苗期叶片碳氮平衡和衰老特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(7): 1295–1310.
- [24] Zhang T T, Kang H, Fu L L, et al. Nin-like protein 7 promotes nitrate-mediated lateral root development by activating transcription of tryptophan aminotransferase related 2 [J]. *Plant Science*, 2021, 303: 110771.
- [25] Li Y Q, Qi X T. Tryptophan pretreatment adjusts transcriptome and metabolome profiles to alleviate cadmium toxicity in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2023, 452: 131226.
- [26] Mustafa A, Imran M, Ashraf M, et al. Perspectives of using



- L* - tryptophan for improving productivity of agricultural crops; a review[J]. *Pedosphere*, 2018, 28(1): 16 - 34.
- [27] Ahmad Zahir Z, Asghar H N, Akhtar M J, et al. Precursor (*L* - tryptophan) - inoculum (*Azotobacter*) interaction for improving yields and nitrogen uptake of maize[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28(5): 805 - 817.
- [28] Zeng W, Mostafa S, Lu Z G, et al. Melatonin - mediated abiotic stress tolerance in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 847175.
- [29] Meng J F, Xu T F, Wang Z Z, et al. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water - deficient stress: antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology[J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, 57(2): 200 - 212.
- [30] Ding F, Wang G, Wang M L, et al. Exogenous melatonin improves tolerance to water deficit by promoting cuticle formation in tomato plants[J]. *Molecules*, 2018, 23(7): 1605.
- [31] Hosseini M S, Samsampour D, Zahedi S M, et al. Melatonin alleviates drought impact on growth and essential oil yield of lemon *Verben*a by enhancing antioxidant responses, mineral balance, and abscisic acid content[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1363 - 1375.
- [32] Zheng X D, Zhou J Z, Tan D X, et al. Melatonin improves waterlogging tolerance of *Malus baccata* (Linn.) Borkh. seedlings by maintaining aerobic respiration, photosynthesis and ROS migration[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 483.
- [33] Khiangnam S, Meetum P, Chiangmai P N, et al. Identification and optimisation of indole - 3 - acetic acid production of endophytic bacteria and their effects on plant growth[J]. *Tropical Life Sciences Research*, 2023, 34(1): 219 - 239.
- [34] Yun F H, Liu H W, Deng Y Z, et al. The role of light - regulated auxin signaling in root development[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(6): 5253.
- [35] 程亚娇, 范元芳, 湛俊旭, 等. 光照强度对大豆叶片光合特性及同化物的影响[J]. *作物学报*, 2018, 44(12): 1867 - 1874.
- [36] 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, 2000: 192 - 194.
- [37] 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: 125 - 129.
- [38] Loulakis C A, Roubelakis - Angelakis K A. Intracellular localization and properties of NADH - glutamate dehydrogenase from *Vitis vinifera* L.: purification and characterization of the major leaf isoenzyme[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(10): 1223 - 1230.
- [39] Singh R P, Srivastava H S. Increase in glutamate synthase (NADH) activity in maize seedlings in response to nitrate and ammonium nitrogen[J]. *Physiologia Plantarum*, 1986, 66(3): 413 - 416.
- [40] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [41] 徐志伟, 刘承宪. 豆科植物中酰胺含量的测定[J]. *植物生理学通讯*, 1986, 22(4): 60 - 62.
- [42] Virtanen A I, Laine T. Investigations on the amino - acids of plants: tryptophan content of leguminous plants at different stages of growth[J]. *The Biochemical Journal*, 1936, 30(8): 1509 - 1513.
- [43] 蒋 佳, 朱星宇, 李 晶. 外源色氨酸对油菜幼苗色氨酸下游代谢网络及生长发育的影响[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(9): 1549 - 1557.
- [44] 刘 玲, 刘 冲, 郑青松, 等. 外源色氨酸对海水胁迫长春花幼苗根 CCO 活性和叶绿体超微结构的影响[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(12): 2502 - 2507.
- [45] Kubar M S, Shar A H, Ali Kubar K, et al. Optimizing nitrogen supply promotes biomass, physiological characteristics and yield components of soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(11): 6209 - 6217.
- [46] Chen L H, Cheng Z X, Xu M, et al. Effects of nitrogen deficiency on the metabolism of organic acids and amino acids in *Oryza sativa* [J]. *Plants*, 2022, 11(19): 2576.
- [47] 张明辉, 时曼丽. 钼与氮形态对不同氮效率冬小麦氮吸收、代谢及根系发育的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(4): 114 - 121.
- [48] Sánchez - Rodríguez E, del Mar Rubio - Wilhelmi M, Ríos J J, et al. Ammonia production and assimilation: its importance as a tolerance mechanism during moderate water deficit in tomato plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(8): 816 - 823.
- [49] Sun M X, Li S H, Gong Q T, et al. Leucine contributes to copper stress tolerance in peach (*Prunus persica*) seedlings by enhancing photosynthesis and the antioxidant defense system [J]. *Antioxidants*, 2022, 11(12): 2455.
- [50] Liu X J, Hu B, Chu C C. Nitrogen assimilation in plants: current status and future prospects[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5): 394 - 404.
- [51] Cendrero - Mateo M P, Moran M S, Papuga S A, et al. Plant chlorophyll fluorescence: active and passive measurements at canopy and leaf scales with different nitrogen treatments[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(1): 275 - 286.
- [52] Jiang M Y, Zhao D H, Huang L, et al. The role of glutamine synthetase in regulating ammonium assimilation and iron - only nitrogenase expression in a photosynthetic diazotroph [J]. *Microbiology Spectrum*, 2023, 11(2): e0495322.
- [53] 刘芸菲, 薛栋升, 宫春杰. 谷氨酰胺合成酶研究进展[J]. *山东化工*, 2021, 50(5): 97 - 99, 101.
- [54] 钟晓红. 色氨酸对草莓离体培养与生长发育的调控机理研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2004.