

范欣桐,赵春波,李明宇,等. 不同氮效率黄瓜根系生长及氮代谢对氮素的响应[J]. 江苏农业科学,2025,53(10):168-175.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.10.022

# 不同氮效率黄瓜根系生长及氮代谢对氮素的响应

范欣桐, 赵春波, 李明宇, 侯家乐, 徐 煜, 孟晶晶  
(吉林农业大学, 吉林长春 130118)

**摘要:**根系在氮素吸收和分配中起着重要的作用。为探究黄瓜根系对 2 个氮水平的响应及其与根系吸收代谢能力的关系,拟设正常供氮(11.0 mmol/L)和低氮(3.5 mmol/L)处理,以硝态氮为唯一氮源,分析氮高效品种和氮低效品种苗期根系形态特征、氮代谢及相关基因表达等方面的差异。在 2 个氮水平下,氮高效品种根系形态指标、氮积累量、氮代谢酶活性及基因表达量、对 NO<sub>3</sub> 吸收速率均高于低效品种,生育期推进 30 d 时,2 个品种各指标差距最大,其中, CsGSI 基因表达量差异最显著,正常供氮和低氮供应高效品种是低效品种的 1.80 倍和 2.86 倍。在低氮处理下,不同氮效率品种根系形态指标均降低,高效品种降幅较小,其中,总根长降幅(8.5%~20.0%)最小;10~30 d 地上部含氮量和氮积累量随着氮供应的减少显著下降,氮高效型降幅(7.7%~9.6%、21.0%~29.5%)小于低效型(8.5%~12.3%、24.8%~31.8%)。低氮下硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合酶活性均下降,高效品种降幅(39.95%~45.08%、5.52%~10.24%、11.11%~18.60%)小于低效品种(46.40%~50.95%、12.50%~14.07%、11.11%~23.53%),高效品种 CsNR、CsGSI、CsNADH-GOGAT 表达量显著高于低效品种,其中 CsNADH-GOGAT 酶活性和基因表达量显著性变化趋势一致。高效品种在低氮水平下对 NO<sub>3</sub> 吸收速率下降,10 d 降幅(20.08%)最大,30 d 降幅(0.81%)最小。说明低氮供应下,高效品种随着胁迫时间的延长,对逆境的适应能力逐渐变强,并且发达的根系形态和良好的生理生化特性保证根系对养分的吸收利用,从而获得较高的氮素积累量。

**关键词:** 黄瓜;根系形态;氮代谢;基因表达;根系吸收动力学

**中图分类号:** S642.206 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2025)10-0168-08

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)栽培面积大,总产量高,是我国设施蔬菜的主栽品种之一<sup>[1]</sup>。黄瓜是喜氮作物,但过量施氮会造成硝态氮积累从而危害作物,当前农业生产中,氮肥施用量普遍较高,且氮肥利用率低<sup>[2]</sup>,因此挖掘作物自身的氮素吸收利用潜力,种植氮高效品种是降低农业生产中氮素使用量的重要途径。

根系对氮素的吸收能力是氮代谢的基础,直接关系到地上部分氮素的同化、运转及营养物质的合成<sup>[3]</sup>,根系吸收动力学参数最大吸收速率( $v_{max}$ )和表观米氏常数( $K_m$ )可反映根系对养分的吸收能力<sup>[4]</sup>。根系长度、表面积、体积、根长密度等形态特征和根系吸收、同化、向地上部的转运等生理特性

密切相关<sup>[5]</sup>。氮代谢酶对氮的吸收利用影响较大,谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶(GOGAT)因其定位不同而发挥不同的作用,GS1 参与了根系的初级氮素同化和氮素转运;NADH-GOGAT 参与 N 的初级同化,主要存在于非光合作用的组织中<sup>[6]</sup>。氮高效黄瓜叶片中较高的氮代谢酶活性<sup>[7]</sup>和 GS1 基因在叶片中的特异性表达<sup>[8]</sup>,可以促进植株对氮素的吸收与同化,促进了整个氮代谢过程,提高了氮素利用效率,康亮等通过对不同氮效率基因型木薯根系对 NO<sub>3</sub> 吸收动力学特征的研究发现,氮高效基因型木薯对 NO<sub>3</sub> 的吸收具有明显优势<sup>[9]</sup>。黄瓜根系形态<sup>[10]</sup>和氮的吸收利用能力<sup>[11]</sup>对氮效率的影响较大,并且是造成氮效率出现差异的重要原因,作物苗期的耐低氮性在一定程度上能够代表其成熟期的耐低氮性<sup>[12]</sup>,目前对耐氮性较好的黄瓜品种单方面侧重于对根系形态<sup>[13-14]</sup>或者根系氮代谢指标<sup>[11,15]</sup>的研究,对黄瓜根系生物学特性、生理和分子机制与氮吸收转运代谢的关系缺乏全面研究,且对不同氮效率黄瓜吸收动力学特征研究鲜有报道。

本研究采用营养液培养的方式比较 2 个氮水平

收稿日期:2024-05-14

基金项目:吉林省自然科学基金(编号:20220101324JC);吉林省教育厅科学技术研究项目(编号:JKKH20230402KJ)。

作者简介:范欣桐(1998—),女,吉林白城人,硕士,主要从事黄瓜氮代谢研究。E-mail:1638891575@qq.com。

通信作者:赵春波,博士,讲师,研究方向为蔬菜生理生态及栽培技术。E-mail:zcbhorticulture@jlau.edu.cn。

下不同氮效率黄瓜在苗期根系形态、氮吸收转运的生理指标和氮代谢酶活性及基因表达的差异,综合比较不同基因型黄瓜根系吸收特性与氮素利用的差异,为进一步从根系揭示黄瓜氮高效机理、选育氮高效黄瓜品种的遗传改良工作提供帮助。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

本试验于 2023 年 4—7 月在吉林农业大学园艺学院蔬菜基地及园艺生理实验室进行,根据前期分类结果,双高效型在低氮和正常氮水平下均表现为高效型,双低效型在低氮和正常氮水平下均表现为低效型<sup>[7]</sup>,以双高效品种津优 35 号(JY35)、双低效品种津优 1 号(JY1)为试验材料,种子由吉林农业大学园艺学院提供。

### 1.2 试验设计

选取饱满种子进行浸种催芽,使用清洗并灭菌的河沙作为基质进行育苗,待黄瓜幼苗第 1 张真叶露心时开始水培。采用裂区试验设计,氮素水平为主区,设低氮处理 3.5 mmol/L(LN)和正常供氮处理 11.0 mmol/L(NN)2 个水平,品种为副区,共有 2 个品种,3 次重复,以硝态氮为主要氮源,其他营养元素为磷元素 1.0 mmol/L、钾元素 8.0 mmol/L、钙元素 3.5 mmol/L、镁元素 2.0 mmol/L,微量元素参照改良山崎黄瓜营养液<sup>[7]</sup>。选取均匀一致的幼苗移入底面积 4 000 cm<sup>2</sup>、高度 25 cm 的培养箱内,定植板为泡沫板(定植孔径 3 cm),与液面间距 3 cm。每箱定植 2 个品种,每个品种 30 株,去离子水供应 2 d 后更换 1/2 浓度营养液培养,2 d 后更换为试验处理氮素水平。每 5 d 更换营养液,营养液的 pH 值保持在 7.0 左右,采用电动通气泵进行间歇供氧,采用循环泵箱内循环,使箱内的养分和 pH 值等条件保持一致,适期防治病虫害。处理 10 d(2 叶 1 心)、20 d(3 叶 1 心)、30 d(4 叶 1 心) 08:00—11:00 收获长势一致的植株测定指标,每个处理 3 次重复,取各个时期根系洗净后吸干水分后,一部分用于生理

生化指标的测定,另一部分经过液氮速冻,在 -80 ℃ 冰箱保存,进行 RNA 提取和实时荧光定量 PCR 分析。

### 1.3 根系形态及生理指标的测定

采用根系分析仪(EPSON)扫描根系图像,采用 WinRHIZO 软件测量总根长度、根尖数、总根表面积、根体积和根系直径。采用离体法测定硝酸还原酶(NR)活性<sup>[16]</sup>;采用王月福等的方法<sup>[17]</sup>测定谷氨酰胺合成酶(GS)活性;采用马超的方法<sup>[18]</sup>测定谷氨酸合酶(NADH-GOGAT)活性。

### 1.4 氮含量相关指标的测定

选取长势一致的黄瓜幼苗 6 株,将地上部和根系用蒸馏水冲洗干净,吸干表面水分,置于烘箱中 105 ℃ 杀青 15 min,75 ℃ 恒温烘至恒重,测干重。将干样粉碎,采用浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消解,凯氏定氮仪测定全氮含量<sup>[19]</sup>。氮积累量(g) = 氮含量(%) × 干物质重(g);转运系数 = 地上部氮含量/根系氮含量;根冠比 = 根系干重/地上部干重<sup>[20]</sup>。

### 1.5 黄瓜根系对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 吸收动力学参数测定(常规耗竭法<sup>[21]</sup>)

把黄瓜幼苗放到蒸馏水中饥饿 24 h,放入 200 mL 采用 Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O 配制的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 系列溶液中,溶液浓度为 0.15、0.25、0.50、1.00、1.50、2.00 mmol/L,每个处理 3 次重复,根系吸干表面水分后测定鲜重和各系列溶液吸收前后浓度变化<sup>[22]</sup>,计算单位鲜根在单位时间内的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 净吸收量。采用 Michaelis-Menten 方程的 Hofstee 转换式处理数据,求出参数  $v_{max}$  和  $K_m$ 。

### 1.6 RT-qPCR 分析

利用 Primer 软件设计 *CsNR*、*CsGS1*、*CsNADH-GOGAT* 等 3 个基因的特异性引物,内参基因为 *CsEF1-α*(表 1),根据 2<sup>-ΔΔC<sub>T</sub></sup> 法计算基因的相对表达量<sup>[23]</sup>,每个基因 3 次生物学重复,计算标准差。

### 1.7 数据处理

使用 Excel 2016 和 Origin 2018 进行数据统计分析与作图,通过 SPSS 21.0 软件进行方差分析。

表 1 RT-qPCR 引物

基因名称	基因 ID	序列(5'→3')	
		正向引物	反向引物
<i>CsNR</i>	NM_001280767.1	TATTCCGGTGGCGAAAGAAGG	ACGTGCACACTTGCCATGTCTC
<i>CsGS1</i>	NM_001280715.1	TGTGGTGTGCGTGTGACAAAGC	GGACCAACTTGAAATCCCACTGC
<i>CsNADH-GOGAT</i>	XM_011653296.1	CCGACGGAAGTTCCAGTTTAAGG	TGCCAAGCTTCTCTGCTACTGTCC
<i>CsEF1-α</i>	XM_004138916.3	AGACCTTCTTACATACC	TTCTCCACACTCTTGATA

## 2 结果与分析

### 2.1 2 个氮水平对黄瓜幼苗根系形态的影响

由表 2 可知,氮水平对根系总根长、总根表面积、根尖数和根体积有极显著影响,不同品种对根系总根长、总根表面积、根尖数和 30 d 的根体积有极显著影响( $P < 0.01$ )。氮水平和品种交互作用对根系形态指标均无显著影响。

在 2 个氮水平下 JY35 的根系形态指标均高于 JY1,与 NN 处理相比,LN 处理下 2 个品种的根系形

态指标均下降,总根长降幅最小,10 ~ 30 d 中 JY35 总根长下降 8.5% ~ 20.0%,JY1 下降 18.7% ~ 28.0%。与 10 d 和 20 d 相比,30 d 2 个品种各指标下降趋势最小,总根长、总根面积、根尖数、根体积和根系直径在 JY35 分别下降了 8.5%、10.1%、9.1%、18.7%、20.6%;JY1 分别下降 18.7%、18.8%、21.6%、22.0%、20.3%,JY35 降幅总体低于 JY1。说明在低氮胁迫下,氮高效型有更发达的根系形态,并且在 30 d 氮高效型根系形态指标的变化对低氮的响应明显强于氮低效型。

表 2 2 个氮水平下黄瓜根系形态的变化

氮水平	品种	总根长(cm)			总根表面积(cm <sup>2</sup> )			根尖数(个)			根体积(cm <sup>3</sup> )			根系直径(mm)		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	403.67b	866.71b	1 424.64c	670.80b	986.15b	1 273.06b	4 511b	9 089b	14 688c	1.80a	4.56ab	6.32b	0.53a	0.56a	0.59a
	JY35	495.59a	1 008.16a	1 755.26a	761.62a	1 135.50a	1 484.64a	5 376a	11 082a	17 980a	2.00a	4.83a	7.06a	0.55a	0.60a	0.63a
LN	JY1	290.46c	677.85c	1 157.98d	444.75d	741.72c	1 033.61c	2 912c	5 973d	11 516d	1.07b	3.17c	4.93c	0.41a	0.43a	0.47a
	JY35	396.39b	876.81b	1 606.54b	562.82c	947.77b	1 334.68b	4 088b	8 136c	16 348b	1.20b	3.49bc	5.74b	0.43a	0.47a	0.50a
显著性检验																
氮水平		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	NS	NS	NS
品种		**	**	**	**	**	**	**	**	**	NS	NS	**	NS	NS	NS
氮水平 × 品种		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

注:表中数据为 3 次重复的平均值,同列数据后不同字母表示处理间差异显著,\*表示影响显著( $P < 0.05$ ),\*\*表示影响极显著( $P < 0.01$ ),NS 表示影响不显著,下同。

### 2.2 2 个氮水平对黄瓜幼苗生物量和根冠比的影响

由表 3 可知,氮水平对黄瓜 10 d 和 30 d 根系干重、苗期地上部干重、20 d 和 30 d 的整株干重有极显著影响( $P < 0.01$ );对 20 d 的根系干重、10 d 的整株干重、20 d 的根冠比有显著影响( $P < 0.05$ )。不同品种对 10 d 和 30 d 的根系干重有极显著影响( $P < 0.01$ );对 20 d 的根系干重有显著影响( $P < 0.05$ )。氮水平与不同品种的交互作用对黄瓜根系干重、地上部干重、整株干重和根冠比无显著影响。

2 个氮水平下,JY35 的生物量和根冠比均高于 JY1。与 NN 处理相比,LN 处理下 2 个品种生物量均降低,根冠比提高,10 ~ 30 d 中,根系干重 JY35 下降趋势 7.14% ~ 12.12%,JY1 下降趋势为 5.56% ~ 7.18%,JY35 下降趋势较高;地上部干重 JY35 的下降趋势为 13.74% ~ 23.75%,JY1 下降趋势为 15.41% ~ 24.14%,JY1 下降趋势较大。与 10 d 和 20 d 相比,30 d JY35 的根系干重、地上部干重、根冠比和 JY1 相差最大,NN 处理下 JY35 的根系干重、地上部干重、根冠比为 JY1 的 1.22 倍、1.10 倍、1.14 倍;LN 处理下 JY35 的根系干重、地上部干重、

根冠比为 JY1 的 1.14 倍、1.11 倍、1.04 倍。说明低氮处理下氮高效品种有更大的根冠比,根系形态强于氮低效品种,在缺氮下的耐受能力较强。

### 2.3 2 个氮水平对黄瓜幼苗氮吸收积累及同化的影响

由表 4 可知,氮水平对黄瓜根系全氮含量及氮积累量、地上部全氮含量及氮积累量有极显著影响( $P < 0.01$ )。不同品种对地上部全氮含量、转运系数、10 d 和 30 d 的根系氮积累量、20 d 和 30 d 的地上部氮积累量有极显著影响( $P < 0.01$ );对 30 d 的根系全氮含量、20 d 根系积累量和 10 d 的地上部氮积累量有显著影响( $P < 0.05$ )。氮水平和品种交互作用对 10 d 和 30 d 的根系全氮含量、苗期转运系数、30 d 的根系氮积累量有极显著影响( $P < 0.01$ );对 20 d 根系全氮含量和 10 d 根系氮积累量有显著影响( $P < 0.05$ )。

NN 处理下 JY35 的各部分氮含量和氮积累量高于 JY1,LN 处理下,除了根系含氮量 JY1 高于 JY35,地上部全氮和各部分氮积累量均为 JY35 高于 JY1。与 NN 处理相比,LN 处理下的地上部含氮

表 3 2 个氮水平下黄瓜生物量和根冠比的变化

氮水平	品种	根系干重(g)			地上部干重(g)			整株干重(g)			根冠比		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	0.087c	0.195b	0.270ab	0.370ab	0.529ab	0.725ab	0.457ab	0.724ab	0.995ab	0.240a	0.374a	0.373a
	JY35	0.098a	0.220a	0.330a	0.393a	0.569a	0.800a	0.490a	0.789a	1.130a	0.249a	0.388a	0.421a
LN	JY1	0.082d	0.181b	0.255c	0.313b	0.413c	0.550c	0.395b	0.600c	0.815c	0.262a	0.439a	0.465a
	JY35	0.091b	0.199ab	0.290b	0.339ab	0.449bc	0.610bc	0.430ab	0.634bc	0.850bc	0.271a	0.449a	0.480a
显著性检验													
氮水平		**	*	**	**	**	**	*	**	**	NS	*	NS
品种		**	*	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
氮水平 × 品种		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

表 4 2 个氮水平下黄瓜全氮含量和氮积累量的变化

氮水平	品种	根系全氮含量(%)			地上部全氮含量(%)			转运系数			根系氮积累量(g)			地上部氮积累量(g)		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	3.08b	3.22b	3.50b	3.71b	3.99c	4.13c	1.20c	1.24c	1.18c	0.27b	0.63b	0.94bc	1.37ab	2.11b	2.99b
	JY35	3.27a	3.43a	3.85a	4.13a	5.11a	5.46a	1.26b	1.49b	1.41b	0.32a	0.76a	1.27a	1.62a	2.91a	4.37a
LN	JY1	2.96b	3.04bc	3.43b	3.29c	3.50d	3.78d	1.11d	1.15d	1.10d	0.24c	0.55b	0.88c	1.03c	1.44c	2.08c
	JY35	2.76c	2.87c	3.36b	3.78b	4.62b	5.04b	1.37a	1.61a	1.50a	0.25bc	0.57b	0.97b	1.28bc	2.07b	3.08b
显著性检验																
氮水平		**	**	**	**	**	**	NS	NS	NS	**	**	**	**	**	**
品种		NS	NS	*	**	**	**	**	**	**	**	*	**	*	**	**
氮水平 × 品种		**	*	**	NS	NS	NS	**	**	**	*	NS	**	NS	NS	NS

量及氮积累量显著下降,根系氮含量和氮积累量下降不显著。10 ~ 30 d 根系氮含量和氮积累量为 JY35 降幅较大,地上部氮含量及氮积累量为 JY35 降幅较小,根系氮含量 JY35 下降趋势为 12.7% ~ 16.3%,JY1 下降 2.0% ~ 5.6%;根系氮积累量 JY35 下降趋势为 21.9% ~ 25.0%,JY1 下降趋势为 6.4% ~ 12.7%;地上部氮含量 JY35 下降趋势为 7.7% ~ 9.6%,JY1 下降趋势为 8.5% ~ 12.3%;地上部氮积累量 JY35 下降趋势为 21.0% ~ 29.5%,JY1 下降趋势为 24.8% ~ 31.8%。与 10 d 和 20 d 相比,2 个氮水平下 30 d JY35 根系全氮含量、地上部全氮含量、根系氮积累量和地上部氮积累量与 JY1 相差最大,NN 处理下,JY35 为 JY1 的 1.10 倍、1.32 倍、1.35 倍和 1.46 倍;LN 处理下 JY35 为 JY1 的 0.98 倍、1.33 倍、1.10 倍和 1.48 倍。在 2 个氮水平下,JY35 转运系数显著高于 JY1,随着氮水平的下降 JY35 转运系数显著上升,JY1 转运系数下降,说明随着低氮胁迫时间的延长,氮高效型逐渐适应低氮环境并可以更好地向地上部提供养分,表现出较好的氮素转运积累能力。

#### 2.4 2 个氮水平对黄瓜根系氮代谢酶活性的影响

由表 5 可知,氮水平对硝酸还原酶、10 d 的谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性有极显著影响 ( $P < 0.01$ );对 30 d 的谷氨酰胺合成酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ )。品种对 10 d 和 20 d 硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性有极显著影响 ( $P < 0.01$ );对 30 d 的硝酸还原酶活性有显著影响 ( $P < 0.01$ )。氮水平和品种交互作用对硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性无显著影响。

与 NN 处理相比,LN 处理下氮代谢酶活性均下降,JY35 降幅低于 JY1,10 ~ 30 d 硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合酶活性 JY35 下降 39.95% ~ 45.08%、5.52% ~ 10.24%、11.11% ~ 18.60%,JY1 下降 46.40% ~ 50.95%、12.50% ~ 14.07%、11.11% ~ 23.53%,JY35 降幅较小。在 2 个氮浓度下 JY35 氮代谢酶活性高于 JY1,与 10 d 和 20 d 相比,30 d JY35 与 JY1 氮代谢酶活性相差最大,NN 处理下,JY35 的 NR、GS、NADH - GOGAT 活性是 JY1 的 1.26 倍、1.39 倍、1.26 倍,LN 处理下 JY35 的 NR、GS、NADH - GOGAT 活性是 JY1 的 1.41 倍、

1.51 倍、1.35 倍,说明低氮处理下,氮高效品种的氮代谢能力较强,可以在逆境中保持良好的氮代谢进程。

表 5 2 个氮水平下黄瓜根系氮代谢酶活性的变化

氮水平	品种	硝酸还原酶活性[ $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ ]			谷氨酰胺合成酶活性[ $D_{540\text{nm}}/(\text{mg}\cdot\text{h})$ ]			谷氨酸合酶活性[ $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{min})$ ]		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	36.52b	35.62b	29.98b	1.35b	1.20b	1.04b	0.41b	0.36b	0.34b
	JY35	44.62a	43.61a	37.75a	1.72a	1.66a	1.45a	0.49a	0.45a	0.43a
LN	JY1	18.14d	17.47d	16.07c	1.16c	1.04b	0.91c	0.33c	0.32c	0.26c
	JY35	24.51c	23.95c	22.67bc	1.61a	1.49a	1.37a	0.41b	0.40b	0.35b
显著性检验										
氮水平		**	**	**	**	NS	*	**	**	**
品种		**	**	*	**	**	**	**	**	**
氮水平×品种		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

2.5 2 个氮水平对黄瓜根系氮代谢酶相关基因表达特性的影响

由表 6 可知,氮水平对 *CsNR* 相对表达量、10 d 和 30 d *CsGSI* 相对表达量、*CsNADH - GOGAT* 相对表达量有极显著影响( $P < 0.01$ );对 20 d 的 *CsGSI* 相对表达量有显著影响( $P < 0.05$ )。品种对 10 d 和 30 d *CsNR* 相对表达量、*CsGSI* 相对表达量、*CsNADH - GOGAT* 相对表达量有极显著影响( $P < 0.01$ );对 20 d 的 *CsNR* 相对表达量有显著影响( $P < 0.05$ )。氮水平和品种交互作用对 20 d *CsNR* 相对表达量和 10 d *CsNADH - GOGAT* 相对表达量有显著影响( $P < 0.05$ )。

与 NN 处理相比,LN 处理下 2 个品种 *CsNR*、*CsGSI* 和 *CsNADH - GOGAT* 基因表达量下降,JY35 降幅小于 JY1。在 2 个氮浓度下,JY35 的 *CsNR*、*CsGSI* 和 *CsNADH - GOGAT* 基因的表达量高于 JY1。与 10 d 和 20 d 相比,30 d JY35 与 JY1 的 *CsNR*、*CsGSI*、*CsNADH - GOGAT* 基因表达量相差最大,NN 处理下 JY35 是 JY1 的 1.50 倍、1.80 倍、1.73 倍,LN 处理下 JY35 是 JY1 的 1.89 倍、2.86 倍、2.38 倍,LN 下 2 个品种相差较大。说明低氮下,氮高效品种的氮代谢酶基因表达量显著高于氮低效型,对低氮水平响应更强烈。

表 6 2 个氮水平下根系氮代谢酶基因表达量的变化

氮水平	品种	<i>CsNR</i> 相对表达量			<i>CsGSI</i> 相对表达量			<i>CsNADH - GOGAT</i> 相对表达量		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	1.00b	0.94a	1.00b	1.00b	1.07a	1.04b	1.00c	1.00b	1.03c
	JY35	1.47a	0.95a	1.50a	1.51a	1.37a	1.87a	1.94a	1.84a	1.78a
LN	JY1	0.71c	0.44c	0.44c	0.69c	0.67b	0.35c	0.63d	0.36c	0.60d
	JY35	1.12b	0.68b	0.83b	1.14b	1.13a	1.00b	1.25b	0.91b	1.43b
显著性检验										
氮水平		**	**	**	**	*	**	**	**	**
品种		**	*	**	**	**	**	**	**	**
氮水平×品种		NS	*	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS

2.6 2 个氮水平对黄瓜  $\text{NO}_3^-$  吸收动力学特征的影响

由表 7 可知,氮水平对根系苗期的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率和 10 d、20 d 的  $\text{NO}_3^-$  亲和力有极显著影响( $P < 0.01$ )。品种对根系苗期的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率有极显著影响( $P < 0.01$ ),对  $\text{NO}_3^-$  亲和力无显著影响。氮水平和品种交互作用对 20 d 和 30 d 的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率、 $\text{NO}_3^-$  亲和力有极显著影响( $P < 0.01$ )。

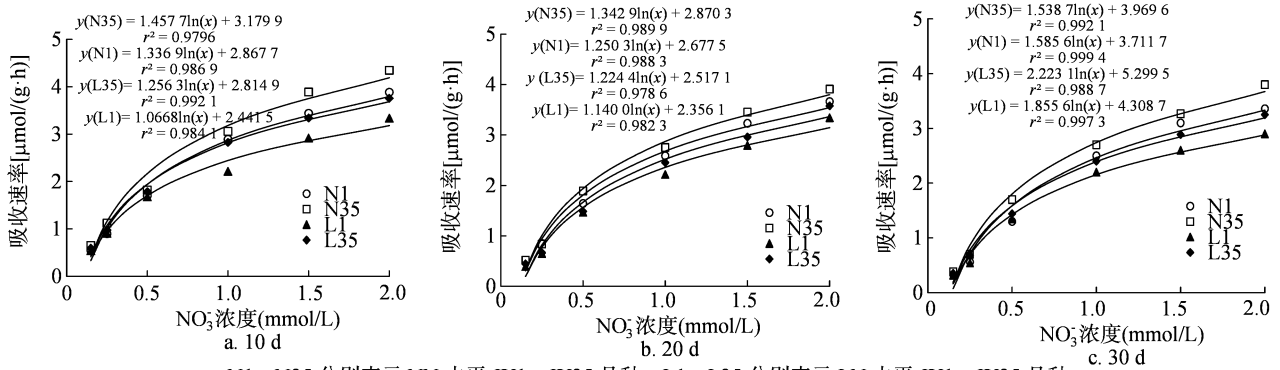
2 个氮水平不同基因型黄瓜在  $\text{NO}_3^-$  浓度较低范围内吸收速率均随浓度的提高而直线增大,超过一定的临界浓度后吸收速率减慢,吸收曲线均符合 Michaelis - Menten 方程(图 1)。NN 处理中,JY35 的对  $\text{NO}_3^-$  亲和力(以  $K_m$  倒数衡量)均高于 JY1,在 LN 处理中,JY35 的对  $\text{NO}_3^-$  亲和力均低于 JY1。在 2 个氮水平下,JY35 的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率高于 JY1,其中,LN 处理下 2 个品种有显著差异。10 ~ 30 d 与

表 7 2 个氮水平下黄瓜吸收动力学参数

氮水平	品种	最大吸收速率[ $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})$ ]			表观米氏常数( $\text{mmol}/\text{L}$ )		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
NN	JY1	6.84b	8.27b	6.13a	1.62a	2.89a	1.93a
	JY35	7.67a	8.60a	6.17a	1.53a	2.79a	1.57b
LN	JY1	5.19d	7.38c	4.78b	1.19b	1.91c	1.52b
	JY35	6.13c	8.43ab	6.12a	1.33b	2.25b	1.85a
显著性检验							
氮水平		**	**	**	**	**	NS
品种		**	**	**	NS	NS	NS
氮水平×品种		NS	**	**	NS	**	**

NN 处理相比, LN 处理的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率均下降, 其中, JY35 下降趋势为 0.81% ~ 20.08%, JY1 下降趋势为 10.76% ~ 24.12%, JY35 对  $\text{NO}_3^-$  吸收速率降幅低于 JY1, 30 d JY35 下降趋势最小, 为 0.81%。

说明 30 d 氮高效型对低氮的环境适应性更强, 根系对  $\text{NO}_3^-$  吸收速率较快, 可以吸收更多的氮素为植株提供养分。



N1、N35 分别表示 NN 水平 JY1、JY35 品种, L1、L35 分别表示 LN 水平 JY1、JY35 品种

图 1 不同  $\text{NO}_3^-$  浓度对不同基因型黄瓜氮素吸收动力学曲线

### 3 讨论与结论

#### 3.1 2 个氮水平对黄瓜根系形态的影响

根部是植物获取营养成分的关键器官, 其中, 根系形态决定植物在吸收养分方面的竞争能力<sup>[24]</sup>。本试验 LN 处理下的根系形态指标低于 NN 处理, JY35 形态指标下降幅度较小, 其中 JY35 总根长下降趋势最小; 2 个氮水平下 JY35 总根长、总根表面积和根尖数显著高于 JY1, 氮高效品种可通过促进根系伸长来扩大根系在生长环境中的分布, 与在低氮胁迫下氮高效品种可形成优于氮低效品种的根系构型结果<sup>[13,25]</sup>相似, 特别是与氮高效木薯根系的总根长、根系表面积和细根根长的下降幅度显著小于氮低效品种的结果<sup>[9]</sup>相似。有研究表明, 正常供氮下不同氮效率黄瓜品种的根系形态无显著变化<sup>[26]</sup>, 本试验结果与之不同, 一方面可能是因为本

试验采用水培栽培方式, 在清洗根系时减少根系的损耗, 另一方面本试验以硝态氮为唯一氮源, 不同的氮源可能导致根系生长形态发育不一致<sup>[17]</sup>。氮高效品种通过改变根系形态, 增加氮素吸收面积来获取更多的养分适应缺氮环境, 保证植株的正常生长。

#### 3.2 2 个氮水平对黄瓜幼苗氮吸收积累及同化的影响

氮浓度较低会影响植株根系对养分的吸收和利用, 但不同品种受影响的程度不同<sup>[27]</sup>。作物地上部和根系的生长是由碳水化合物和氮的平衡决定的, 碳限制根系生长, 而氮限制地上部生长。供氮量较低时抑制了地上部的生长, 同时促进根系的生长, 从而增大了根系占比, 增加了对氮素的吸收<sup>[28]</sup>。本试验中, 与 NN 处理相比, LN 处理下根系、地上部和整株干重均下降, 根冠比升高, JY35 的根冠比高

于JY1。说明氮高效品种在低氮下有好的根系形态,在玉米<sup>[29]</sup>、油菜<sup>[30]</sup>上也有相似的研究结果。2个氮水平下JY35的地上部含氮量、各部分氮积累量和转运系数均高于JY1,与NN处理相比,LN处理下JY35转运系数增加,JY1减小,说明氮高效品种对氮素的吸收积累能力高于氮低效品种,低氮胁迫下,氮高效品种对氮素的转运能力高于氮低效品种,从而保证植株的正常生长。与氮高效油菜能将更多的氮转运到地上部进行同化研究结果<sup>[31]</sup>相似。

### 3.3 2个氮水平对黄瓜氮代谢酶活性及基因表达的影响

硝酸还原酶可以反映氮代谢水平<sup>[32]</sup>,GS/GOGAT循环同化吸收到体内的 $\text{NH}_4^+$ 及硝酸盐被吸收后在根中还原产生的 $\text{NH}_4^+$ ,GOGAT是该途径的限速酶,GS/GOGAT循环产生的有机氮被转运至其他组织,为合成其他含氮化合物提供氮源<sup>[33]</sup>。本试验中,与NN处理相比,LN处理下2个品种氮代谢酶活性均降低,在30 d 2个品种酶活性相差最大,JY35的氮代谢酶活性下降趋势低于JY1,说明JY35根系对低氮胁迫的抗性强于JY1,在30 d抗性最大。在不同氮浓度下JY35的NR、GS、NADH - GOGAT活性均高于JY1,说明JY35对氮素的吸收利用能力较强,可以为植株的生长发育提供充足的氮源。与黄瓜耐低氮品种氮代谢酶活性高于不耐低氮品种结果<sup>[11,15]</sup>相似,此研究结果在小麦<sup>[34]</sup>上有体现。本试验中2个氮水平下氮代谢酶基因表达量均为JY35高于JY1,与NN处理相比,LN处理下氮代谢酶基因表达量均下降,其中,JY35降幅低于JY1,本试验与水稻的NR基因的相对表达量随着氮浓度的降低呈下降趋势结果<sup>[35]</sup>相似,与小麦氮高效品种叶片NR、GS和GOGAT基因相对表达量显著高于氮低效品种结果<sup>[36-37]</sup>相似。本试验中,在LN处理下GS酶活性与基因表达量变化趋势一致,2个氮水平下NADH - GOGAT酶活性与基因表达量的显著性变化趋势一致,说明氮代谢酶基因的表达可以改善酶活性,进而影响植物的氮代谢能力。与草莓根系硝酸还原酶、谷氨酸合酶的活性与基因表达量变化趋势一致结果<sup>[38]</sup>相似。同时,NR、GS基因和硝酸转运蛋白基因相互作用,提高NR、GS基因表达量,可促进硝酸转运蛋白的表达,促进作物对氮素的吸收<sup>[39-41]</sup>。说明氮高效品种有较强的氮代谢能力,有助于氮素的同化积累,促进根系的生长进而保证植株的对氮素的需求。

### 3.4 2个氮水平对黄瓜根系 $\text{NO}_3^-$ 吸收动力学特征的影响

通过利用Epstein建立的植物对养分吸收动力学的研究方法, $v_{\max}$ 表示底物饱和时离子载体的反应速度, $K_m$ 体现离子与载体之间的亲和性<sup>[42-43]</sup>。本试验在2个氮水平下JY35的对 $\text{NO}_3^-$ 吸收速率( $v_{\max}$ )高于JY1;NN处理中,JY35对 $\text{NO}_3^-$ 亲和力均高于JY1,在LN处理中,JY35的对 $\text{NO}_3^-$ 亲和力均低于JY1。虽然LN处理下JY1对 $\text{NO}_3^-$ 的亲和力强,可能由于JY35根系形态优于JY1,与氮素接触的面积较大,所以JY35对 $\text{NO}_3^-$ 吸收速率高于JY1。氮高效品种的根系形态和生理特性均优于氮低效型,导致高效型对 $\text{NO}_3^-$ 吸收能力强于低效型,此研究结果在小麦<sup>[17]</sup>和木薯<sup>[9]</sup>上也有体现。高效品种根系较强的 $\text{NO}_3^-$ 吸收能力为根系氮素的同化提供了更多的底物,促进了氮代谢相关进程。

## 4 结论

综上,2个氮水平下,高效型根系形态指标、氮含量相关指标、氮代谢酶活性及基因表达量均高于氮低效品种,在低氮胁迫下,高效型根系形态和氮代谢酶活性及基因表达量降幅较小,高效型的耐受能力强于低效型,与10 d和20 d相比,30 d 2个品种各指标差距最大,因此推测随着生育期的推进,高效型品种耐受能力逐渐加强,根系形态和氮代谢酶活性及基因表达量的差异可能是黄瓜氮效率差异的原因之一,综合改良根系形态和氮代谢酶活性及基因表达量是选育氮高效品种的基础。

### 参考文献:

- [1]孙玉河,李文琴,马德华. 我国黄瓜生产的现状、问题和发展趋势[J]. 天津农业科学,2003,9(3):54-56.
- [2]Ju X T, Kou C L, Zhang F S, et al. Nitrogen balance and groundwater nitrate contamination: comparison among three intensive cropping systems on the North China Plain[J]. Environmental Pollution, 2006,143(1):117-125.
- [3]Raun W R, Johnson G V. Improving nitrogen use efficiency for cereal production[J]. Agronomy Journal, 1999,91(3):357-363.
- [4]刘秀珍,孙立艳. 黄瓜苗期吸收 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{K}^+$ 的动力学研究[J]. 山西农业大学学报,1995,15(3):277-279,329.
- [5]熊淑萍,吴克远,王小纯,等. 不同氮效率基因型小麦根系吸收特性与氮素利用差异的分析[J]. 中国农业科学,2016,49(12):2267-2279.
- [6]Fortunato S, Nigro D, Lasorella C, et al. The role of glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase (GOGAT) in the

- improvement of nitrogen use efficiency in cereals[J]. *Biomolecules*, 2023,13(12):1771.
- [7]赵春波. 黄瓜不同品种氮效率类型分析[D]. 长春:吉林农业大学,2015:67-69.
- [8]杨菁. 黄瓜耐低氮胁迫相关基因 *CsGS1* 的功能分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2019:34-35.
- [9]康亮,梁琼月,姚一华,等. 不同氮效率木薯品种根系形态、构型及氮吸收动力学特征[J]. *植物营养与肥料学报*,2019,25(11):1920-1928.
- [10]于洪杰,周新刚,关颂娜,等. 不同氮水平营养液对砂培黄瓜幼苗生长及根系形态的影响[J]. *北方园艺*,2016(7):17-22.
- [11]徐静静. 黄瓜耐低氮性特征特性研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2011:43-49.
- [12]赵继秀,马祥,琚泽亮,等. 燕麦苗期性状对低氮胁迫的响应及耐低氮种质筛选[J]. *草业科学*,2023,40(12):3095-3103.
- [13]关颂娜. 不同氮效率黄瓜品种根际土壤生态环境特征研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2013:50-55.
- [14]姜爽. 不同氮效率黄瓜品种筛选及其根系生物学差异[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2012:24-27.
- [15]王文博. 黄瓜耐低氮种质筛选及其低氮耐受性指标评价[D]. 武汉:华中农业大学,2022.
- [16]张治安,陈展宇. 植物生理学实验技术[M]. 长春:吉林大学出版社,2008.
- [17]王月福,于振文,李尚霞,等. 氮素营养水平对冬小麦氮代谢关键酶活性变化和籽粒蛋白质含量的影响[J]. *作物学报*,2002,28(6):743-748.
- [18]马超. 外源氮素形态对黄瓜生长、氮素吸收及代谢的调控[D]. 兰州:甘肃农业大学,2020.
- [19]鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京:中国农业出版社,2000.
- [20]张鹏钰,王东勇,高桐梅,等. 不同氮效率芝麻品种苗期氮吸收转运与利用差异[J]. *华北农学报*,2023,38(6):134-143.
- [21]熊淑萍,吴克远,王小纯,等. 不同氮效率小麦品种苗期根系氮代谢及其吸收能力差异分析[J]. *麦类作物学报*,2016,36(3):325-331.
- [22]吕伟仙,葛滢,吴建之,等. 植物中硝态氮、氨态氮、总氮测定方法的比较研究[J]. *光谱学与光谱分析*,2004,24(2):204-206.
- [23]Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  method[J]. *Methods*,2001,25(4):402-408.
- [24]López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture[J]. *Current Opinion in Plant Biology*,2003,6(3):280-287.
- [25]Ma B X, Wang J Q, Han Y H, et al. The response of grain yield and ear differentiation related traits to nitrogen levels in maize varieties with different nitrogen efficiency[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1):14620.
- [26]梁超. 人参茎叶总皂苷对黄瓜幼苗生长及氮素吸收与利用的影响[D]. 长春:吉林农业大学,2021.
- [27]李强,任云,邹勇,等. 低氮胁迫下不同氮效率玉米品种的氮代谢与物质生产差异[J]. *西北农业学报*,2021,30(5):672-680.
- [28]Sattelmacher B, Gerendas J, Thoms K, et al. Interaction between root growth and mineral nutrition[J]. *Environmental and Experimental Botany*,1993,33(1):63-73.
- [29]Singh P, Kumar K, Jha A K, et al. Global gene expression profiling under nitrogen stress identifies key genes involved in nitrogen stress adaptation in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Scientific Reports*,2022,12(1):4211.
- [30]秦璐,王建强,韩配配,等. 不同氮效率油菜种质苗期氮吸收转运与利用差异研究[J]. *作物杂志*,2021(3):28-33.
- [31]韩永亮. 不同氮效率油菜  $\text{NO}_3^-$  长距离运输和短途分配差异及其对氮效率的影响机理[D]. 长沙:湖南农业大学,2015:59-60.
- [32]吴永兵,陈泳伟,袁华恩,等. 成垄高度与分次施钾对雪茄烟叶碳氮代谢及理化性质的影响[J]. *山东农业科学*,2023,55(12):134-142.
- [33]Sahay S, Robledo-Arratia L, Glowacka K, et al. Root NRT, NiR, AMT, GS, GOGAT and GDH expression levels reveal NO and ABA mediated drought tolerance in *Brassica juncea* L[J]. *Scientific Reports*,2021,11(1):7992.
- [34]Zhang Z Y, Xiong S P, Wei Y H, et al. The role of glutamine synthetase isozymes in enhancing nitrogen use efficiency of N-efficient winter wheat[J]. *Scientific Reports*,2017,7(1):1000.
- [35]杨忠良,刘海英,刘会,等. 氮素对水稻幼苗氮代谢相关酶活性及相关基因表达的影响[J]. *黑龙江农业科学*,2017(10):26-31.
- [36]海闯北,彭超军,李艳,等. 高氮与低氮处理对不同氮效率小麦根系及相关生理特性的影响[J]. *麦类作物学报*,2022,42(6):697-703.
- [37]张新钵. 不同氮效率小麦碳氮代谢关键酶活性与基因表达差异及氮肥响应[D]. 扬州:扬州大学,2022.
- [38]张文杰,赵林,张婷,等. 氮胁迫对草莓氮代谢与相关基因表达的影响[J]. *江苏农业科学*,2022,50(24):112-117.
- [39]Gao Z Y, Wang Y F, Chen G, et al. The indica nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency[J]. *Nature Communications*,2019,10(1):5207.
- [40]王潇然,于美琴,韦一昊,等. 过表达 *TaGS1/TaGS2* 对烟草氮素吸收的影响[J]. *中国烟草学报*,2022,28(3):96-103.
- [41]徐洪超,王增雪,逢洪波,等. 氮处理对高粱氮代谢相关基因 *NR/GS/GOGAT* 表达的影响[J]. *江苏农业科学*,2024,52(3):79-83.
- [42]童依平,蔡超,刘全友,等. 植物吸收硝态氮的分子生物学进展[J]. *植物营养与肥料学报*,2004,10(4):433-440.
- [43]Wang R, Crawford N M. Genetic identification of a gene involved in constitutive, high-affinity nitrate transport in higher plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,1996,93(17):9297-9301.