

藜麦对低氮胁迫的响应研究

郭红霞¹ 王创云² 邓妍² 赵丽² 张丽光²

郭虹霞² 秦丽霞² 高飞² 席瑞珍²

(¹山西大学生命科学学院, 030006, 山西太原; ²山西农业大学农学院, 030031, 山西太原)

摘要 为探究藜麦对低氮环境的响应机制, 筛选耐低氮藜麦种质资源, 采用盆栽方式, 测定了9个不同基因型藜麦在不同氮水平(正常供氮和低氮胁迫)下农艺性状、生理特性及植株氮素利用等指标, 通过主成分分析和聚类分析评价了各品系藜麦综合耐低氮能力。结果表明, 与正常供氮相比, 低氮胁迫下, 藜麦地上部分生长受到明显抑制, 株高、茎粗和地上部分干重呈降低趋势, 主根长和根冠比呈上升趋势, 根系体积、根系表面积及根系平均直径均呈下降趋势; 叶绿素含量、最大荧光参数(F_m)和最大光化学效率(F_v/F_m)降低, 而初始荧光参数(F_0)升高; 根系活力、硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶活性及可溶性蛋白含量有所下降, 而超氧化物歧化酶、过氧化物酶活性、丙二醛、可溶性糖及游离脯氨酸含量显著升高; 植株全氮含量及氮积累量降低, 但氮利用效率提高。通过主成分分析将26个单项指标转化为4个相互独立的综合指标(累计贡献率达83.959%), 通过聚类分析可以将9个藜麦品系划分为耐低氮型、中间型和低氮敏感型, 并筛选出1个耐低氮品系BL22。

关键词 藜麦; 低氮胁迫; 综合评价; 品种筛选

氮素是作物生长发育过程中至关重要的大量元素之一, 作物生长发育过程中缺氮素将会对其生命活动和产量造成一定的影响^[1-2]。农业生产中为保证作物高产而大量施用氮肥。2000年前后, 中国的氮肥产量和使用量已经超过了美国和欧盟的总和, 居世界第一^[3]。但是施入农田的氮肥只有30%~50%被农作物吸收^[4], 其余大部分以其他途径流失到环境中^[5-6]。不仅造成了农作物生产成本的提高, 而且加重了土壤和水资源的污染, 目前我国农业区的过量施氮已经造成严重的环境问题^[7-8]。因此, 通过研究作物耐低氮机制、选育耐低氮能力强的品种来减少氮肥施用量变得尤为重要^[9-11]。

藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)并非属于常见的禾本科谷物, 而是属于苋科藜属, 因此被称为“假谷物”^[12]。藜麦不但具有耐盐碱、耐贫瘠、抗干旱和抗霜冻等生理特性, 还含有人体所需的均衡营养, 研究^[13-15]表明, 藜麦中蛋白质、微量元素、氨基酸、纤维素和维生素等含量均高于小麦、水稻和玉米等传统谷物; 藜麦中蛋白质的含量平均为

16%, 最高可达22%, 富含人体必需的8种氨基酸和婴幼儿必需的1种氨基酸, 且赖氨酸和矿物质营养含量都很高, 将藜麦作为唯一的食物来源, 人体基本不会缺乏营养, 所以藜麦逐渐被人们重视^[16-18]。藜麦目前在我国各地都有广泛的种植, 山西静乐被誉为“中国藜麦之乡”。目前关于藜麦对非生物胁迫的响应研究主要有干旱胁迫、水分胁迫、温度胁迫和盐碱胁迫对其生长特性、生理特性和产量的影响。温日宇等^[19]探究了低温胁迫对红藜、白藜、黑藜3种不同藜麦幼苗生理生化特性的影响, 结果表明低温胁迫对3种不同藜麦幼苗的过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量均有不同程度的影响, 且抗寒性表现为黑藜>白藜>红藜。刘文瑜等^[20]研究表明, 随NaCl浓度的升高, 可溶性糖、Pro和MDA含量逐渐升高, SOD、POD、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性增强。盐胁迫后藜麦幼苗的茎叶和根系生长均受到了抑制, 且茎叶生长受到的抑制程度大于根系。关于施

作者简介: 郭红霞, 主要从事植物遗传方向研究, E-mail: 2031053753@qq.com

王创云为通信作者, 主要从事有机旱作高产栽培研究, E-mail: wrwcy@139.com

基金项目: 山西农业大学省部共建有机旱作农业国家重点实验室自主研发项目(202105D121008-3-5); 山西省高等学校科技创新项目(2021L174); 黄土高原特色作物优质高效生产省部共建协同创新中心自主研发项目(SBGJXTZX-23); 中国农业科学院科技创新工程协同创新项目(CAAS-XTCX20190025); 山西省深度贫困县科技精准扶贫专项(2020FP-05)

收稿日期: 2021-12-05; 修回日期: 2022-05-12; 网络出版日期: 2023-03-29

氮量对藜麦生长及产量的影响已有不少研究，前人^[21-22]研究表明，藜麦对氮肥的需求量比较大，但是藜麦的产量并不都是随着氮肥施用量的增加而增加，过多施用氮肥会导致藜麦的株高显著提高，倒伏率上升，从而降低产量，但对于藜麦对低氮胁迫的响应少见报道。本试验通过研究低氮胁迫下不同藜麦幼苗生长特性和生理特性的差异，采用模糊隶属函数法、主成分分析法及系统聚类法分析不同藜麦品系耐低氮能力的强弱，探究藜麦在低氮环境中的响应机制，可为选育耐低氮藜麦品种提供种质资源奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试的 9 份藜麦材料分别是 HL58、G68、A29、G36、BL23、A86、HL93、BL77、BL22，均由山西华青藜麦产品开发有限公司提供，为自有品系，没有认定，具体信息见表 1。

表 1 供试的 9 份藜麦材料信息
Table 1 Information of tested nine quinoa materials

材料 Material	相关信息 Relevant information
HL58	红藜，千粒重 3.27g，生育期约 120d
G68	白藜，千粒重 3.19g，生育期约 120d，高秆
A29	白藜，千粒重 3.34g，生育期约 120d，矮秆
G36	白藜，千粒重 3.26g，生育期约 120d，高秆
BL23	白藜，千粒重 3.07g，生育期约 120d
A86	白藜，千粒重 3.15g，生育期约 120d，矮秆
HL93	红藜，千粒重 3.21g，生育期约 120d
BL77	白藜，千粒重 3.16g，生育期约 120d
BL22	白藜，千粒重 3.46g，生育期约 120d

1.2 试验设计

9 个不同基因型藜麦种子用 10% NaClO 溶液消毒 10min，经蒸馏水多次冲洗后置于盛有浸湿滤纸的培养皿中，25℃ 培养至发芽，移至盛满砂子的花盆中，置于光照培养箱中培养，光暗周期 16h/8h，温度 22℃，常规管理。待藜麦长至 6~8 叶时选生长一致的幼苗进行不同氮浓度的 Hoagland 营养液处理，设置正常供氮（CK，Hoagland 全营养液，N 含量 4mmol/L）和低氮胁迫（LN，0.5% Hoagland 营养液，N 含量 0.02mmol/L）2 种处理。每个处理重复 3 次。处理 20d 后测定各基因型生长特性（株高、茎粗、主根长、根系体积、根系表面积及根系平均直径、地上部干重、根系干重、根冠比）、叶

绿素含量及叶绿素荧光参数、生理特性[根系活力、硝酸还原酶（NR）活性、谷氨酸合成酶（GOGTA）活性、谷氨酰胺合成酶（GS）活性、SOD 活性、POD 活性、MDA 含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、Pro 含量]、氮素利用效率（植株全氮含量、氮积累量、氮素利用效率）等指标；采用模糊隶属函数法计算各指标耐低氮指数，通过主成分分析与聚类分析评价各基因型藜麦综合耐低氮能力。

1.3 测定指标及方法

株高：采用直尺直接测量；茎粗：用游标卡尺直接测定；主根长、根系体积、表面积及根系平均直径：用缓慢的水流将根系的泥土冲洗干净，采用 EPSON SCAN 根系扫描仪进行扫描，然后用 WinRHIZO 根系分析系统进行分析；采用烘干后称重法测定地上部干重、根系干重；采用 TTC 法测定根系活力；采用对氨基苯磺酸比色法之离体法测定 NR 活性；采用氮蓝四唑光还原法测定 SOD 活性；采用愈创木酚比色法测定 POD 活性；采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量；采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量；采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量；采用酸性茚三酮法^[23]测定 Pro 含量；用 SPAD 型叶绿素测定仪进行测定 SPAD 值；采用 Handy PEA 叶绿素荧光仪测定叶绿素荧光参数；采用凯氏定氮法^[24]测定植株全氮含量。

1.4 数据处理

根冠比=植株根系干重/地上部干重；氮积累量=植株干重×氮含量；氮利用效率=植株干重/植株氮积累量；

各性状相对值： R_x =低氮胁迫的测定值/正常供氮的测定值；

隶属函数值： $U(X_j)=(X_j-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ ；

权重： $W_j=R_j/\sum_{j=1}^n R_j$ ；

综合评价值： $D=\sum_{j=1}^n [U(X_j) \times W_j]$ 。

隶属函数值是利用模糊隶属函数法将各指标性状在所提取的主成分上的得分值进行标准化， X_j 表示第 j 个综合指标， $j=1, 2, \dots, n$ ； X_{\max} 和 X_{\min} 分别表示每个主成分各性状指标得分值的最大值和最小值。 W_j 表示所提取的第 j 个主成分的权重， R_j 表示第 j 个主成分的贡献率； D 值表示各藜麦品系耐低氮性的综合值。

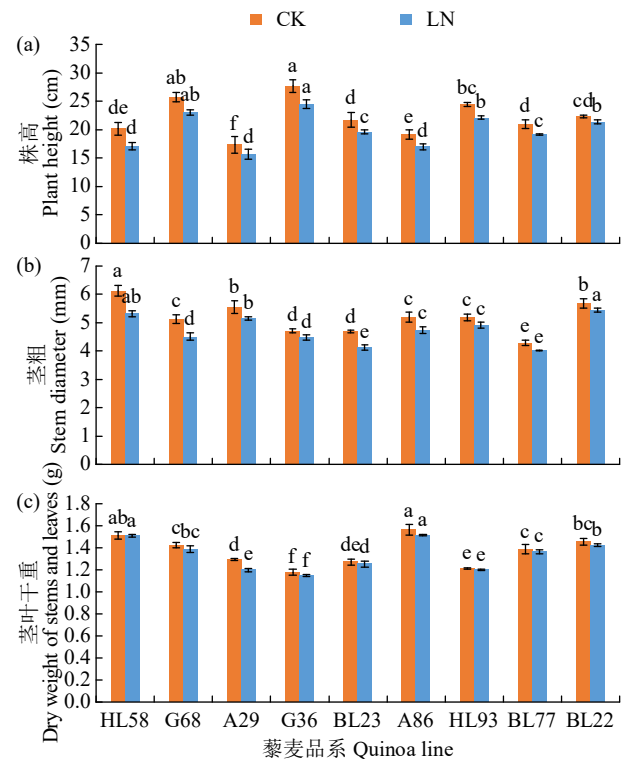
分别运用 Excel 2019、DPS 9.5 和 SPSS 23.0 分析软件进行统计分析、主成分分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 低氮胁迫对不同藜麦品系农艺性状的影响

2.1.1 对地上部分生长的影响 如图 1 所示,与正常供氮相比,低氮胁迫下不同藜麦品系的株高、茎粗和茎叶干重均有不同程度下降。其中 A29、BL23、A86、BL77 和 BL22 株高差异均显著,HL58 降低幅度(15.25%)最大,BL22 降低幅度最小为 4.21%;茎粗除 G68、BL23 和 BL22 外,其他品系差异均不显著,HL58 降低幅度(13.08%)最大,BL22 降低幅度(4.17%)最小;2 个处理下,茎叶干重只有 A29 差异显著,A29 降低幅度(7.31%)最大,HL58 降低幅度(0.12%)最小。低氮胁迫后各指标的变化幅度为株高>茎粗>茎叶干重,说明低氮胁迫对藜麦的叶片影响不大。

2.1.2 对根系生长的影响 如表 2 所示,与正常供氮相比,低氮胁迫下,不同藜麦品系的最大根长都有不同程度增加,A86、BL77、BL23 差异显著,其中 A86 增加幅度最大,为 9.65%,HL93 增加幅度最小,为 0.69%;根系平均直径除了 G68 增加以外,其他品系都有不同程度的降低,HL93 和 BL22 差异不显著,其他品系差异显著,其中 BL77 降低



不同小写字母表示 $P < 0.05$ 水平差异显著,下同
The different lowercase letters indicate significant difference at $P < 0.05$ level, the same below

图 1 低氮胁迫对不同藜麦品系地上部分生长的影响
Fig.1 Effects of low nitrogen stress on aboveground partial growth of different quinoa lines

表 2 低氮胁迫对藜麦根系生长的影响
Table 2 Effects of low nitrogen stress on the root growth of quinoa

处理 Treatment	藜麦品系 Quinoa line	最大根长 Maximum root length (cm)	根系平均直径 Root average diameter (mm)	根系表面积 Root surface area (cm ²)	根系体积 Root volume (cm ³)	根系干重 Root dry weight (g)	根冠比 Root-shoot ratio
CK	HL58	12.43±0.16abA	0.32±0.01aAB	48.58±2.39aA	0.65±0.02aAB	0.21±0.01aAB	0.14±0.00bB
	G68	10.98±0.31cdBCD	0.22±0.01dDE	45.48±0.08abAB	0.58±0.01bBC	0.16±0.01deDE	0.11±0.01dC
	A29	10.43±0.25deCDE	0.26±0.02cCD	45.32±0.70abAB	0.55±0.02bcCD	0.18±0.01bcBCD	0.14±0.01bB
	G36	12.87±0.35aA	0.34±0.01aA	36.69±2.10cC	0.44±0.03eE	0.15±0.01eE	0.12±0.01cdBC
	BL23	9.99±0.48cDE	0.21±0.01dE	45.28±1.22abAB	0.54±0.02bcCD	0.18±0.01cdCD	0.14±0.00bB
	A86	11.99±0.17bAB	0.29±0.01bBC	45.85±1.88abAB	0.70±0.01aA	0.22±0.01aA	0.14±0.00bcB
	HL93	11.25±0.28cBC	0.27±0.02bcC	48.04±0.75aA	0.58±0.02bBCD	0.20±0.01abABC	0.17±0.01aA
	BL77	9.86±0.34cE	0.28±0.01bcBC	36.51±1.51cC	0.46±0.04deE	0.16±0.01eDE	0.11±0.00dC
	BL22	10.48±0.39deCDE	0.25±0.02cCD	42.81±0.86bB	0.50±0.02cdDE	0.20±0.01aAB	0.14±0.01bB
	HL58	12.77±0.28abAB	0.29±0.02aA	46.67±1.30aA	0.62±0.02aA	0.22±0.01abAB	0.15±0.01bcdBC
LN	G68	11.93±0.34bcBC	0.26±0.02abAB	40.35±0.78cB	0.51±0.01bcBC	0.17±0.01defEF	0.13±0.00fgD
	A29	11.10±0.42cdCD	0.23±0.02bcdABC	41.65±1.47bcAB	0.51±0.02bcBC	0.19±0.01cdCDE	0.16±0.00bAB
	G36	13.35±0.58aA	0.27±0.03abA	34.03±3.48dC	0.36±0.02fE	0.16±0.00fF	0.14±0.00efCD
	BL23	10.59±0.14dD	0.20±0.01dC	42.20±0.47bcAB	0.43±0.03eD	0.18±0.00deDEF	0.15±0.00cdeBC
	A86	13.15±0.56aAB	0.25±0.01abABC	41.65±0.92bcAB	0.53±0.03bBC	0.24±0.01aA	0.16±0.01bcB
	HL93	11.32±0.20cdCD	0.26±0.01abAB	43.92±1.00abAB	0.56±0.02bAB	0.21±0.00bcBC	0.18±0.00aA
	BL77	10.55±0.44dD	0.21±0.01cdBC	39.47±0.80cB	0.44±0.02deD	0.17±0.01efEF	0.12±0.00gD
	BL22	10.56±0.08dD	0.24±0.01bcABC	41.40±1.58bcB	0.48±0.02cdCD	0.21±0.01cBCD	0.14±0.01deBC

同一氮处理下不同大、小写字母的数据分别表示在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平差异显著。下同

Values in the same nitrogen treatment followed by capital and small letters are significantly different at the $P < 0.01$ and $P < 0.05$ probability levels, respectively. The same below

幅度最大，为 25.08%，BL22 降低幅度最小，为 4.00%，说明低氮胁迫可使根系平均直径降低；根系表面积在低氮胁迫后除了 BL77 增加以外，其他品系均有不同程度的降低，除了 HL58 和 BL22 以外，其他品系差异均显著，其中 G68 降低幅度最大，为 11.28%，BL22 降低幅度最小，为 3.29%，说明低氮胁迫有使根系表面积降低的趋势；低氮胁迫后根系体积均有不同程度降低，其中 HL93 和 BL22 差异不显著，其他品系差异显著，A86 降低幅度最大，为 24.06%，HL93 降低幅度最小，为 3.45%；根系干重和根冠比均有不同程度的增加，根系干重增加幅度为 0.57%~11.42%，根冠比增加幅度为 2.68%~15.06%，由于根系干重增加而茎叶干重降低导致根冠比增加，以上结果说明低氮胁迫可使藜麦根系伸长，使根系生物量整体增加。

2.2 低氮胁迫对不同藜麦品系叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响

如图 2 所示，与正常供氮相比，低氮胁迫后，不同藜麦品系的 SPAD 值均有不同程度降低，HL58 降低幅度最大，为 14.23%，BL22 最小，为 3.98%。

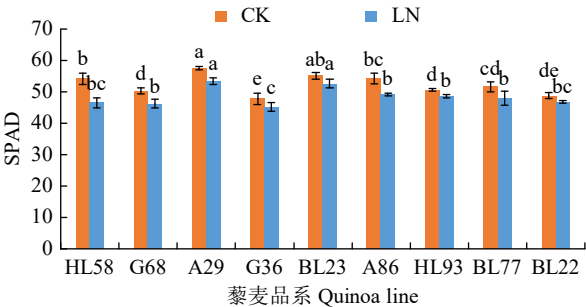


图 2 低氮胁迫对不同藜麦品系叶绿素含量的影响
Fig.2 Effects of low nitrogen stress on the chlorophyll content of different quinoa lines

如图 3 所示，与正常供氮相比，低氮胁迫后，初始荧光参数 (F_0) 都有一定程度升高，BL23、BL77 和 BL22 差异显著，其中 G68 升高的幅度最大，为 11.67%，BL22 升高的幅度最小，为 2.18%；最大荧光参数 (F_m) 均有一定程度的降低，其中 BL77 降低最大，为 18.83%，A86 降低最小，为 8.43%；最大光化学效率 (F_v/F_m) 也均有一定程度降低，其中 G68 降低最大，为 11.57%，BL22 降低最小，为 2.17%。说明低氮胁迫后藜麦光合作用受到了抑制。

2.3 低氮胁迫对不同藜麦品系生理特性的影响

如表 3 所示，与正常供氮相比，低氮胁迫下，

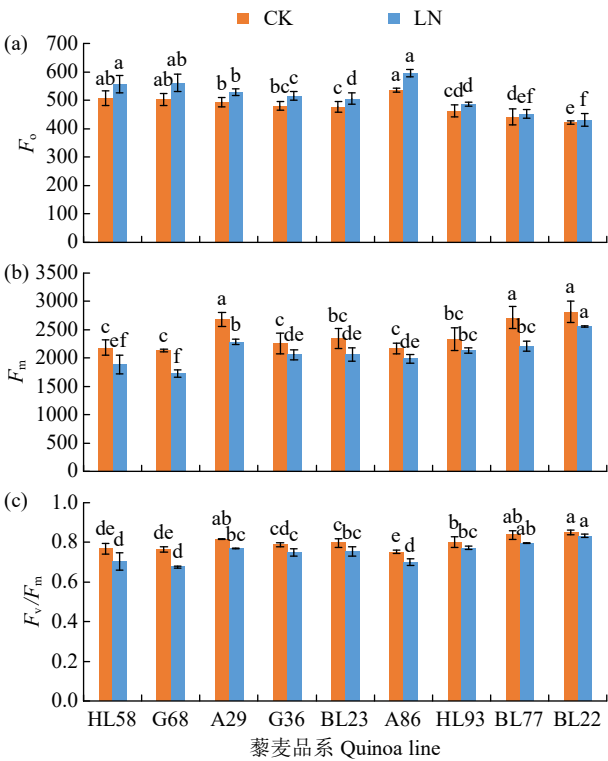


图 3 低氮胁迫对不同藜麦品系叶绿素荧光参数的影响
Fig.3 Effects of low nitrogen stress on the chlorophyll fluorescence parameters of different quinoa lines

不同藜麦品系的 NR 活性有不同程度降低，其中 A86 降低幅度最大，为 77.09%，BL22 降低幅度最小，为 1.82%；G68 和 A86 POD 活性分别降低 6.47% 和 1.39%，其他藜麦品系的 POD 活性有不同程度升高；G68 和 BL23 SOD 活性分别降低 10.19% 和 2.46%，其他品系的 SOD 活性有不同程度升高，升高范围为 1.77%~10.65%；HL93 MDA 含量降低了 5.81%，其他藜麦品系均有不同程度的增加，其中 A86 增加了 137.45%，G68 增加了 69.38%，说明 A86 和 G68 这 2 个品系在低氮胁迫后，超出自身耐受范围，细胞膜受到伤害，导致膜脂过氧化物产物 MDA 的大量堆积。

如表 4 所示，与正常供氮相比，低氮胁迫后除了 HL58 外，其他品系藜麦的根系活力均有所降低，A86 降低幅度最大，为 29.89%，BL22 降低幅度最小，为 3.81%；G68 和 A86 GS 活性降低比较大，分别为 12.81% 和 11.92%，BL22 降低最小，为 2.27%；A86 GOGTA 活性降低最大，为 21.69%，BL22 降低最小，为 0.35%，说明低氮胁迫对 A86 的氮代谢相关酶活性影响比较大，而对 BL22 的影响非常小。

如表 5 所示，与正常供氮相比，低氮胁迫后藜

表 3 低氮胁迫对藜麦酶活性及 MDA 含量的影响
Table 3 Effects of low nitrogen stress on enzyme activities and MDA content in quinoa

处理 Treatment	藜麦品系 Quinoa line	NR 活性 NR activity (U/g)	POD 活性 POD activity (U/g)	SOD 活性 SOD activity (U/g)	MDA 含量 MDA content (nmol/g)
CK	HL58	0.54±0.02aA	722.93±29.78bB	145.56±6.00abA	25.61±1.06aA
	G68	0.42±0.02cC	836.99±34.48aA	118.50±4.88cC	21.28±0.87cBC
	A29	0.16±0.01eE	661.04±27.23cdBC	139.07±5.73bAB	18.65±0.77dDE
	G36	0.48±0.02bB	619.38±25.51dC	113.99±3.16cCD	16.59±0.68eE
	BL23	0.18±0.01eE	716.67±19.87bcB	145.92±6.01abA	19.28±0.79dCD
	A86	0.24±0.01dD	881.64±36.32aA	97.70±1.37dD	10.01±0.41gG
	HL93	0.40±0.02cC	617.29±25.43dC	123.48±7.44cBC	19.09±0.66dCDE
	BL77	0.17±0.01eE	616.73±12.89dC	117.52±4.84cC	23.38±0.96bAB
	BL22	0.40±0.02cC	608.14±20.98dC	153.10±6.31aA	13.49±0.56fF
LN	HL58	0.47±0.01aA	748.98±18.16bcABC	153.39±3.72abA	31.89±0.77bB
	G68	0.19±0.01cC	782.80±18.98abAB	106.41±2.58eDE	36.04±0.87aA
	A29	0.11±0.00eD	678.92±16.46cdBCD	148.93±1.56abA	28.24±0.31cBC
	G36	0.40±0.01bB	641.99±15.56dCD	122.05±2.96dCD	25.45±0.62dCD
	BL23	0.14±0.00dD	730.46±12.84bcBCD	142.33±3.45bcAB	19.84±0.28eEF
	A86	0.06±0.00fE	853.51±23.49aA	100.16±2.43eE	23.78±0.58dDE
	HL93	0.39±0.01bB	629.56±15.26dD	125.67±3.05dBC	17.98±0.44eF
	BL77	0.12±0.00deD	637.34±9.05dD	130.04±3.15cdBC	38.13±0.92aA
	BL22	0.39±0.01bB	625.04±15.15dD	158.97±0.84aA	13.70±0.33fG

表 4 低氮胁迫对藜麦根系活力及氮代谢相关酶活性的影响
Table 4 Effects of low nitrogen stress on quinoa root activity and enzyme activities related to nitrogen metabolism

处理 Treatment	藜麦品系 Quinoa line	根系活力 Root activity [μg(h·g)]	GS 活性 GS activity (U/g)	GOGTA 活性 GOGTA activity (U/g)
CK	HL58	76.03±3.13aA	65.61±2.70cdBC	26.47±1.59bBC
	G68	63.04±1.75bB	69.67±0.98bcABC	29.80±1.23aAB
	A29	47.52±1.96cC	63.22±3.81dC	23.18±0.95cCD
	G36	40.22±0.56efDE	61.56±2.54dC	29.85±1.23aAB
	BL23	43.68±2.63cdeCDE	66.88±2.75bcdBC	20.23±0.83dD
	A86	42.62±1.76deCDE	75.98±3.13aA	30.76±1.27aA
	HL93	46.16±1.90cdCD	72.12±2.97abAB	28.65±0.79abAB
	BL77	36.94±1.52fE	70.06±2.89abcABC	23.02±0.95cCD
	BL22	61.99±2.55bB	64.71±1.79cdBC	23.35±0.33cCD
LN	HL58	80.52±0.84aA	59.18±1.43cdB	21.82±0.53cdCD
	G68	44.73±1.08cC	60.74±1.47cdB	33.29±0.81aA
	A29	41.08±0.91cC	58.96±1.43dB	20.34±0.11eDE
	G36	31.29±0.76dD	65.49±1.59bcB	24.56±0.60cBC
	BL23	41.23±1.00cC	61.30±0.32bcdB	18.47±0.45eE
	A86	29.88±0.72dD	66.92±1.18bAB	24.09±0.25cC
	HL93	42.60±0.22cC	74.70±1.81aA	27.83±0.67bB
	BL77	31.57±0.77dD	64.49±0.67bcdB	20.46±0.50deDE
	BL22	59.63±1.45bB	63.24±1.53bcdB	23.43±0.57cCD

麦品系的可溶性蛋白含量降低,降低范围在 1.29%~23.73%;可溶性糖含量均升高,除 BL22 差异不显著外,其他品系差异均显著,其中 G68、BL77、A86 升高较大,分别为 59.02%、42.23%和 37.59%,BL22 升高最低,为 3.13%;大部分藜麦品系 Pro 含量处于升高趋势,说明低氮胁迫使植物体内 Pro

积累,为细胞正常活动提供足够的自由水。

2.4 低氮胁迫对不同藜麦品系氮素含量及氮利用效率的影响

如表 6 所示,与正常供氮相比,低氮胁迫后,不同藜麦的全氮含量和植株氮积累量都表现为降低趋势,而氮利用效率表现为升高趋势,A86 的全

表 5 低氮胁迫对藜麦渗透调节物质的影响
Table 5 Effects of low nitrogen stress on quinoa osmotic mediation substances

处理 Treatment	藜麦品系 Quinoa line	可溶性蛋白 Soluble protein (mg/g)	可溶性糖 Soluble sugar (mg/g)	Pro (μg/g)
CK	HL58	6.31±0.26cdCD	1.84±0.07eDE	92.78±3.82cdCDE
	G68	6.83±0.28cBC	1.62±0.06fE	90.97±3.14dDE
	A29	4.70±0.19eE	2.48±0.10abAB	105.41±4.34bBC
	G36	4.17±0.17eE	2.60±0.10aA	110.00±4.53bAB
	BL23	3.11±0.13fF	2.21±0.09cdBC	84.78±2.35deE
	A86	8.62±0.36aA	2.07±0.08dCD	101.51±5.52bcBCD
	HL93	7.60±0.31bB	2.43±0.09abAB	120.04±4.94aA
	BL77	5.92±0.24dD	2.35±0.09bcAB	106.37±4.38bB
	BL22	5.81±0.20dD	1.60±0.06fE	79.56±3.28eE
LN	HL58	5.41±0.13cB	2.41±0.04eE	100.98±2.45cBC
	G68	5.21±0.13cdBC	2.58±0.05dCD	70.21±1.70eE
	A29	3.85±0.09eD	3.21±0.05abA	114.66±2.78bAB
	G36	3.36±0.08eFD	3.08±0.04bAB	127.03±3.08aA
	BL23	3.18±0.08fD	2.55±0.04dD	94.16±2.28cCD
	A86	7.11±0.18bA	2.84±0.04cBC	82.09±1.99dDE
	HL93	7.89±0.19aA	2.64±0.05dCD	117.09±3.22abAB
	BL77	4.72±0.10dC	3.35±0.06aA	115.02±2.79bAB
	BL22	5.74±0.14cB	1.65±0.03fF	82.61±2.00dDE

表 6 低氮胁迫对藜麦氮素含量及氮利用效率的影响
Table 6 Effects of low nitrogen stress on quinoa nitrogen content and nitrogen utilization efficiency

处理 Treatment	藜麦品系 Quinoa line	全氮含量 N content (mg/g)	氮积累量 (mg/株) N accumulation (mg/plant)	氮利用效率 N utilization efficiency (g/g)
CK	HL58	1.84±0.08bBC	3.17±0.05bB	542.85±22.36efDE
	G68	1.68±0.07cCD	2.66±0.13cdC	596.13±24.56deCD
	A29	1.22±0.05eF	1.79±0.05eD	823.47±33.92aAB
	G36	1.32±0.05eEF	1.74±0.05eD	759.14±31.27bB
	BL23	1.16±0.05fF	1.68±0.03eD	859.91±35.42aA
	A86	2.07±0.09aA	3.68±0.04aA	483.43±19.91fE
	HL93	1.99±0.08abAB	2.81±0.09cC	503.47±20.74fE
	BL77	1.63±0.07cdCD	2.51±0.19dC	615.00±25.33cdCD
	BL22	1.50±0.06dDE	2.50±0.13dC	665.55±27.41cC
LN	HL58	1.60±0.06bB	2.77±0.07aA	624.32±23.63dCD
	G68	1.30±0.05dC	2.02±0.03dD	772.96±29.26bB
	A29	1.12±0.04eD	1.56±0.03eE	893.52±33.82aA
	G36	1.05±0.04eD	1.37±0.07fE	954.84±36.14aA
	BL23	1.08±0.04eD	1.55±0.02eE	927.56±35.11aA
	A86	1.39±0.05cdC	2.43±0.09bcB	721.43±27.31bcB
	HL93	1.80±0.07aA	2.54±0.08bB	556.53±21.06eD
	BL77	1.39±0.06cdC	2.13±0.13dCD	718.14±31.97bcBC
	BL22	1.44±0.05cBC	2.35±0.07cBC	693.95±21.60cBC

氮含量和氮积累量降低最多，BL22 的全氮含量和氮积累量降低最少。

2.5 主成分分析

2.5.1 各综合指标载荷系数及贡献率 如表 7 所示，对 26 个指标进行主成分分析，前 4 个综合指标的方差贡献率分别为 47.463%、18.447%、

10.066%、7.983%，累计贡献率达 83.959%，因此这 4 个主因子可以代表 9 个藜麦品系所测定的 26 个指标的大部分信息。第 1 主成分中，植株氮积累量、全氮含量、氮利用效率、根干重、最大根长、根冠比的载荷系数绝对值较大，说明第 1 主成分反映的是植株氮素吸收利用情况和部分根系

生长的情况；第 2 主成分中，SOD 活性、POD 活性、GOGTA 活性的载荷系数绝对值较大，说明第 2 主成分反映的是植株生理特性变化的情况；第 3 主成分中，SPAD 值、株高、茎粗、茎叶干重的载荷系数绝对值较大，说明第 3 主成分反映的是植株地上部分生长情况；第 4 主成分中， F_o 、 F_m 、可溶

的是 BL22，说明其对低氮胁迫不敏感，耐低氮能力最强，其他依次是 HL93、BL77、G36、A29、BL23、HL58、A86，最低的是 G68，说明其对低氮胁迫很敏感，耐低氮能力最弱。

表 7 各综合指标载荷系数及累计贡献率				
Table 7 Load coefficient and cumulative contribution rate of each comprehensive index				
指标 Index	因子 1 Factor 1	因子 2 Factor 2	因子 3 Factor 3	因子 4 Factor 4
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.711	-0.288	0.243	-0.382
可溶性糖含量 Soluble sugar content	-0.837	-0.133	-0.296	0.393
MDA 含量 MDA content	-0.869	0.419	0.114	0.160
NR 活性 NR activity	0.930	-0.095	-0.157	-0.176
Pro 含量 Pro content	0.717	0.412	-0.347	0.010
POD 活性 POD activity	0.803	0.476	-0.325	-0.030
SOD 活性 SOD activity	0.403	0.826	-0.260	0.190
根系活力 Root activity	0.757	-0.167	-0.548	-0.207
GS 活性 GS activity	0.618	0.326	0.395	-0.285
GOGTA 活性 GOGTA activity	0.085	-0.853	0.296	0.315
株高 Plant height	0.507	-0.126	0.598	0.531
茎粗 Stem diameter	0.494	0.468	0.579	0.239
SPAD	0.523	-0.076	0.748	0.188
F_o	-0.839	-0.185	-0.151	-0.425
F_m	0.304	0.343	0.489	-0.698
F_v/F_m	0.815	0.406	0.362	0.029
最大根长 Maximum root length	-0.850	0.079	0.021	0.359
根系平均直径 Root average diameter	-0.274	-0.927	0.169	-0.073
根系表面积 Root surface area	0.366	0.370	-0.425	0.567
根系体积 Root volume	0.578	-0.388	-0.277	0.145
根系干重 Root dry weight	-0.903	0.219	-0.078	-0.253
茎叶干重 Shoot dry weight	0.244	-0.196	-0.300	-0.415
根冠比 Root-shoot ratio	-0.856	0.289	0.111	0.042
全氮含量 N content	0.886	-0.285	-0.149	0.176
氮积累量 N accumulation	0.910	-0.312	-0.204	0.085
氮利用效率 N utilization efficiency	-0.878	0.291	0.196	-0.188
累计贡献率 Cumulative contribute rate (%)	47.463	65.910	75.976	83.959

性蛋白含量、可溶性糖含量的载荷系数绝对值较大，说明第 4 主成分反映的是植株叶片荧光参数和渗透调节物质的相关信息。

2.5.2 不同藜麦品系的综合指标值、权重、 D 值及综合评价 如表 8 所示，综合评价值（ D 值）最高

表 8 不同藜麦品系的综合指标值、权重、 D 值及排序						
Table 8 Comprehensive index values, weights, D values and ranking of different quinoa lines						
藜麦品系 Quinoa line	因子 1 Factor 1	因子 2 Factor 2	因子 3 Factor 3	因子 4 Factor 4	D	排序 Ranking
HL58	0.043	-0.166	-2.285	-1.087	0.413	7
G68	-1.492	-1.838	0.258	0.564	0.204	9
A29	0.027	0.316	-0.039	0.944	0.615	5
G36	0.092	1.361	0.548	-0.717	0.655	4
BL23	0.500	-0.638	-0.065	-0.434	0.592	6
A86	-1.655	0.995	0.747	-0.638	0.324	8
HL93	0.914	-0.446	0.751	-0.914	0.699	2
BL77	0.191	0.901	-0.757	1.869	0.682	3
BL22	1.380	-0.483	0.842	0.413	0.835	1
权重 Weight	0.558	0.194	0.140	0.108		

2.6 聚类分析

如图 4 所示，采用欧式平方距离法，对 D 值进行系统聚类，在垂直虚线处可将 9 个藜麦品系分为 3 类，即耐低氮型、中间型和低氮敏感型，BL22 为耐低氮型，HL93、BL77、G36、A29、BL23 为中间型，HL58、A86 和 G68 为低氮敏感型。

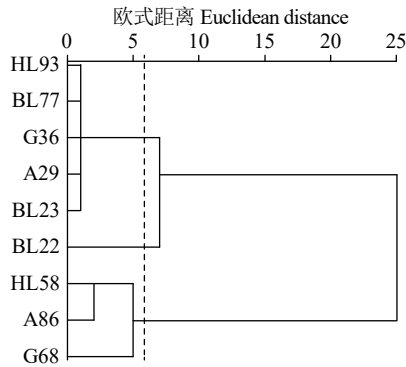


图 4 9 个藜麦品系耐低氮能力系统聚类图
Fig.4 Cluster diagram of low nitrogen tolerance of nine quinoa strains

3 讨论

在土地瘠薄和土壤缺氮地区，选育耐低氮能力强的作物品种是减少化肥用量和提高作物产量的有效方法^[25-26]。植物在逆境胁迫中，其生长特性和生理生化特性都会受到影响^[8]。前人^[27-28]研究表明，作物在受到低氮胁迫后地上部和地下部分的生长都会受到抑制，但地上部分受抑制程度高于地下部

分,且氮素利用效率会升高。本试验结果表明,低氮胁迫后藜麦的茎叶生长和根系生长都受到了抑制,与前人研究结果一致,但藜麦受抑制程度却没有玉米和苦荞等物种那么高,可能是由于不同物种遗传特性不同,说明藜麦耐瘠薄的能力比玉米等物种强^[25,27];低氮胁迫后最大根长增加,说明其在低氮环境中为了吸收更多的养分,适应低氮环境而伸长根长。研究^[1,29-30]表明,植物在逆境中会通过自身酶活性的变化来调节生理特性以适应环境,例如 POD 活性的增强可以抵抗膜脂过氧化物的伤害,可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的增加可以提高叶片的渗透调节能力,本研究结果显示,低氮胁迫下藜麦的 SOD、POD 活性和 Pro、MDA、可溶性糖含量升高,说明藜麦在低氮环境下能够通过升高 SOD、POD 活性来清除细胞中的过氧化物和自由基,同时积累大量 Pro 和可溶性糖保持细胞较高的水势来维持植物体正常的生命活动;可溶性蛋白含量、根系活力、NR、GS 和 GOGTA 活性下降,且程度都是低氮敏感性品种大于耐低氮型品种,说明低氮胁迫后藜麦的氮同化酶和氮代谢相关酶受到影响,蛋白质合成受到抑制;低氮胁迫后藜麦的 F_0 升高, F_m 和 F_v/F_m 降低,这与前人^[25,27]对玉米和苦荞的研究结果一致,说明低氮胁迫后藜麦光合系统 II 反应中心失活减弱了光合电子的传递能力,导致光合效率降低。

在综合评价筛选作物品种时,前人用了许多方法,例如张楚^[25]采用水培方式对不同基因型苦荞的 25 个指标进行测定,用隶属函数法、主成分分析法和聚类分析法筛选出耐低氮型苦荞品种。李强等^[27]采用水培和盆栽的方式对不同基因型玉米的 25 个指标进行测定,采用模糊隶属法和主成分分析法相结合来筛选出耐低氮的玉米品种。本试验采用盆栽方式对 9 个不同藜麦品系的 26 个形态学指标和生理生化指标进行测定,采用主成分提取和模糊隶属函数法相结合计算出各藜麦品系的综合耐低氮评价价值 (D 值),再采用平方欧式距离法按 D 值进行聚类分析,筛选出 1 个耐低氮型藜麦品系 BL22, 5 个中间型品系 HL93、BL77、G36、A29 和 BL23, 以及 3 个低氮敏感性品系 HL58、A86 和 G68。

4 结论

低氮胁迫下,藜麦地上部分生长受到抑制,茎

叶干重降低,地下部分最大根长增大,根系干重增加,导致根冠比增加;叶绿素含量降低, F_0 升高, F_m 和 F_v/F_m 降低,根系活力、NR、GS、GOGTA 活性、可溶性蛋白含量下降,而 SOD 和 POD 活性和 MDA、可溶性糖、Pro 含量升高,植株氮积累量降低,但氮素利用率升高。

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. 作物学报, 2006, 32(9): 1349-1354.
- [2] Diaz C, Salibacolombani V, Loudet O. Leaf yellowing and anthocyanin accumulation are two genetically independent strategies in response to nitrogen limitation in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiology, 2006, 47: 74-83.
- [3] 张卫峰, 马林, 黄高强, 等. 中国氮肥发展、贡献和挑战. 中国农业科学, 2013, 46(15): 3161-3171.
- [4] 张福锁, 王激清, 张卫峰, 等. 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径. 土壤学报, 2008, 45(5): 915-924.
- [5] Zhu Z L, Chen D L. Nitrogen fertilizer use in China: contributions to food production, impacts on the environment and best management strategies. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2002, 63: 117-127.
- [6] Ju X T, Xing G X, Chen X P, et al. Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(9): 3041-3046.
- [7] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China. Nature, 2013, 494: 459-463.
- [8] 谢孟林, 李强, 查丽, 等. 氮胁迫对不同耐低氮性玉米品种幼苗根系形态和生理特征的影响. 中国生态农业学报, 2015, 23(8): 946-953.
- [9] 冯云超, 余志江, 霍仕平, 等. 低氮对不同玉米品种籽粒产量与品质的影响. 华北农学报, 2016, 31 (增 1): 381-387.
- [10] 李强, 马晓君, 程秋博, 等. 氮肥对不同耐低氮性玉米品种氮素吸收利用及氮素平衡的影响. 水土保持学报, 2016, 30(3): 171-176, 183.
- [11] 布哈丽且木·阿不力孜, 白志刚, 黄洁, 等. 氮肥运筹对不同类型水稻产量和氮素吸收的影响. 中国稻米, 2018, 24(4): 64-67.
- [12] Woldemichael G M. Identification and biological activities of triterpenoid saponins from *Chenopodium quinoa*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2001, 49(5): 2327-2332.
- [13] Bhargava A, Shukla S, Ohri D, et al. *Chenopodium quinoa*-An Indian perspective. Industrial Crops and Products, 2006, 23(1): 73-87.
- [14] 申瑞玲, 张亚蕊, 景新俊, 等. 藜麦淀粉-硬脂酸复合物的制备及性质研究. 河南农业科学, 2018, 47(2): 135-139.
- [15] 李荣波. 药食同源植物藜麦. 农村百事通, 2018(1): 28-28.
- [16] 刘珍珍. 海西州藜麦产业发展的现状及建议初探. 青海农林科技, 2017(4): 42-43, 80.
- [17] Schilick G, Bubenheim D L. Quinoa: An emerging "new" crop with potential for CELSS. Washington: National Aeronautics and Space Administration, Ames Research Center, 1993.
- [18] Quinoa FAO. An ancient crop to contribute to world food security. San Diego: Regional Office for Latin America and the Caribbean, 2011.

- [19] 温日宇, 刘建霞, 李顺, 等. 低温胁迫对不同藜麦幼苗生理生化特性的影响. 种子, 2019(5): 53-56.
- [20] 刘文瑜, 杨发荣, 黄杰, 等. NaCl 胁迫对藜麦幼苗生长和抗氧化酶活性的影响. 西北植物学报, 2017, 37(9): 1797-1804.
- [21] 康小华, 沈宝云, 王海龙, 等. 不同氮肥施用量及基追比对藜麦产量及经济性状的影响. 农学学报, 2017, 7(12): 34-37.
- [22] 陈富, 权小兵, 张小静, 等. 肥料配施对藜麦产量及农艺性状的影响. 农业科技通讯, 2018(10): 65-68.
- [23] 张志良, 翟伟菁, 李小芳. 植物生理学实验指导(第4版). 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析(第2版). 北京: 中国农业出版社, 1986.
- [25] 张楚. 苦荞耐低氮基因型的筛选及其生理机制的初步研究. 临汾: 山西师范大学, 2018.
- [26] 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. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(3): 661-669.
- [27] 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. 中国生态农业学报, 2014, 22(10): 1190-1199.
- [28] 陈二影, 杨延兵, 秦岭, 等. 谷子苗期氮高效品种筛选及相关特性分析. 中国农业科学, 2016, 49(17): 3287-3297.
- [29] 匡艺, 李廷轩. 氮素对不同氮效率小黑麦基因型叶片保护酶活性和膜脂过氧化的影响. 草业学报, 2011, 20(6): 93-100.
- [30] 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. 草业学报, 2013, 22(4): 69-75.

Response of Quinoa to Low Nitrogen Stress

Guo Hongxia¹, Wang Chuangyun², Deng Yan², Zhao Li², Zhang Liguang²,
Guo Hongxia², Qin Lixia², Gao Fei², Xi Ruizhen²

(¹School of Life Sciences, Shanxi University, Taiyuan 030006, Shanxi, China;

²College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, Shanxi, China)

Abstract In order to explore the response mechanism of quinoa to low nitrogen environment and select quinoa varieties with low nitrogen tolerance. The agronomic traits, some physiological characteristics and nitrogen utilization indexes of nine different genotypes of quinoa under different nitrogen levels treatments (normal N supply and low N stress) were determined by pot cultivation, and the comprehensive low nitrogen tolerance capacities of the lines were evaluated by principal component analysis and cluster analysis. The results showed that under low nitrogen stress, the shoot growth of the quinoa was inhibited, plant height, thick stem, and shoot dry weight showed a downward trend. The primary root length and root-shoot ratio rose increased obviously, while root volume, root surface area and average root diameter decreased. Chlorophyll content, maximum fluorescence parameter (F_m) and maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) were reduced, while the initial fluorescence parameter F_o was increased. Root activity, nitrate reductase activity, glutamine synthase activity, glutamate synthase activity, and soluble protein content decreased, while the activities of superoxide dismutase and peroxidase, the contents of malondialdehyde, soluble sugar and free proline were increased. The total nitrogen content and nitrogen accumulation were reduced, while the nitrogen utilization efficiency was increased. The 26 individual indicators were transformed into four independent comprehensive indicators (cumulative contribute rate was 83.959%) by principal component analysis, and nine quinoa lines were classified into low-nitrogen tolerance, intermediate and low nitrogen sensitive types by cluster analysis, and one low-nitrogen-resistant line BL22 was selected.

Key words Quinoa; Low nitrogen stress; Comprehensive evaluation; Variety screening