

黄双杰, 曹梦珍, 陈凌芝, 等. 氮素胁迫条件下茶树根系发育及生长素的响应[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(3): 814-821.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.03.023

## 氮素胁迫条件下茶树根系发育及生长素的响应

黄双杰<sup>1</sup>, 曹梦珍<sup>1</sup>, 陈凌芝<sup>1</sup>, 朱润雨<sup>1</sup>, 张莉<sup>1</sup>, 匡祯超<sup>2</sup>, 孙慕芳<sup>1</sup>, 郭桂义<sup>1</sup>

(1. 信阳农林学院茶学院/河南省豫南茶树资源综合开发重点实验室/河南省茶叶加工与检测工程技术研究中心, 河南 信阳 464000; 2. 河南赛山悟道生态茶业科技有限公司, 河南 信阳 464000)

**摘要:** 以茶树中茶 108 为材料, 利用营养液水培试验研究 3 个氮浓度(0 mmol/L, 0.2 mmol/L, 2.5 mmol/L)条件下茶树的生长表型、生物量、全氮含量、根系发育、生长素类吲哚-3-乙酸(IAA)浓度及相关基因的表达。结果表明, 与正常供氮(2.5 mmol/L)相比, 低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗根系干物质质量增加, 根和叶片全氮含量显著降低, 平均不定根伸长, 侧根密度显著降低, 根、根茎结合处和叶片 IAA 含量显著增加; 缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片和根系干物质质量减少, 根、茎和叶的全氮含量显著减少, 侧根密度显著降低, 根、根茎结合处和叶片 IAA 含量显著增加。qRT-PCR 结果表明, 低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片生长素合成基因 *CsTSB*、*CsCYP83B1*、*CsNIT2* 和根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 相对表达量显著上调, 缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片生长素合成基因 *CsCYP83B1*、*CsNIT2* 和根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 相对表达量显著上调。由此推测, 低氮和缺氮胁迫下叶片生长素合成以及向根系极性运输增加是茶苗根系对氮素胁迫响应的生理机制之一。

**关键词:** 茶树; 氮浓度; 根系; 生长素

**中图分类号:** S571.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-4440(2023)03-0814-08

## Auxin response and tea plant roots formation regulated by nitrogen stress

HUANG Shuang-jie<sup>1</sup>, CAO Meng-zhen<sup>1</sup>, CHEN Ling-zhi<sup>1</sup>, ZHU Run-yu<sup>1</sup>, ZHANG Li<sup>1</sup>, KUANG Zhen-chao<sup>2</sup>, SUN Mu-fang<sup>1</sup>, GUO Gui-yi<sup>1</sup>

(1. College of Tea Science, Xinyang Agriculture and Forestry University/Henan Provincial Key Laboratory of Tea Plant Comprehensive Utilization in South Henan/Henan Provincial Engineering Technology Research Center of Tea Processing and Testing, Xinyang 464000, China; 2. Henan Saishan Wudao Ecological Tea Industry Technology Co., Ltd., Xinyang 464000, China)

**Abstract:** The growth phenotype, biomass, total nitrogen contents, root development, concentration of indole-3-acetic acid (IAA) and auxin related genes expression were studied by hydroponic experiment of *Camellia sinensis* cv. Zhongcha 108, using nutrient solution containing 0 mmol/L, 0.2 mmol/L, 2.5 mmol/L nitrogen, respectively. The results showed that, compared with the *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under normal nitrogen concentration (2.5 mmol/L) treatment, when treated under low nitrogen concentration (0.2 mmol/L) stress, the dry matter weight of root system increased, the total nitrogen contents in leaves and roots reduced significantly, the average adventitious root length elongated, the density of lateral roots reduced significantly, the IAA contents in root-shoot junction and roots increased significantly. Compared with the *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under normal nitrogen concentration, under the condition of nitrogen deficiency (0 mmol/L) stress, the

收稿日期: 2022-08-29

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2021YFD1601103); 河南省自然科学基金项目(222300420270); 河南省科技攻关项目(212102110117); 河南省高等学校重点科研项目(20B210018); 信阳农林学院青年基金项目(2019LG004, 20200103); 信阳农林学院茶学科技创新团队项目(XNKJTD-003); 信阳农林学院科研促进教学专项课题项目(kj2021015)

**作者简介:** 黄双杰(1983-), 女, 河南驻马店人, 博士, 讲师, 主要从事茶树营养与生理研究。(E-mail) 1157737358@qq.com

**通讯作者:** 孙慕芳, (E-mail) 310513267@qq.com

compared with the *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under normal nitrogen concentration (2.5 mmol/L) treatment, when treated under low nitrogen concentration (0.2 mmol/L) stress, the dry matter weight of root system increased, the total nitrogen contents in leaves and roots reduced significantly, the average adventitious root length elongated, the density of lateral roots reduced significantly, the IAA contents in root-shoot junction and roots increased significantly. Compared with the *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under normal nitrogen concentration, under the condition of nitrogen deficiency (0 mmol/L) stress, the

dry matter weight of leaves and root system of *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 reduced, the total nitrogen content in the leaves, stems and roots reduced significantly, the density of lateral roots reduced significantly, the IAA contents in leaves, root-shoot junction and roots increased significantly. Results of qRT-PCR showed that, relative expression of leaf auxin synthesis related genes *CsTSB*, *CsCYP83B1*, *CsNIT2* and auxin transport related genes *CsLAX1*, *CsPILS3* in roots of *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under low nitrogen concentration (0.2 mmol/L) stress were upregulated significantly in comparison with the seedlings under normal nitrogen treatment. Under nitrogen deficiency (0 mmol/L) stress condition, relative expression of leaf auxin synthesis related genes *CsCYP83B1*, *CsNIT2* in leaves of *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings and auxin transport related genes *CsLAX1*, *CsPILS3* in roots of *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings were upregulated significantly in comparison with the seedlings under normal nitrogen treatment. It can be concluded that the increasing of synthesis and polar transport of leaf auxin from leaves down to roots in *C. sinensis* cv. Zhongcha 108 seedlings under nitrogen deficiency stress and low nitrogen stress is one of the physiological mechanisms of the response of seedling roots to nitrogen stresses.

**Key words:** *Camellia sinensis*; nitrogen concentration; root; auxin

氮素是构成植物蛋白质、核酸、叶绿素、激素以及多种维生素等重要大分子物质的组成成分,对植物的生长发育至关重要。茶树[*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]是中国重要的叶用经济作物,主要以幼嫩芽叶为采收对象,每收获 1 000 kg 春茶(一芽二叶)可带走 12.2 kg 的纯氮<sup>[1]</sup>,因此茶园每年需投入 300~450 kg/hm<sup>2</sup> 纯氮,才能满足茶树的正常生长需要<sup>[2]</sup>。当氮素缺乏时,茶树植株矮小,新梢萌发轮次和发芽密度降低,叶片变小、变薄、变黄,叶片氮素积累量和叶绿素含量下降,光合作用减弱,产量下降<sup>[3-12]</sup>。

植物对氮素的吸收主要依赖于根系,根系形态和生理特性的适应性变化是植物高效利用氮素的基础<sup>[13-14]</sup>。土壤中氮素的分布和有效性与植物根系形态建成密切相关,一定程度的缺氮可以促进植物根系的伸长和发生,但在氮素严重缺乏的条件下,植物的主根和侧根生长可能会受到抑制<sup>[15-16]</sup>。植物根系在感知外界供氮浓度变化、调整自身生长过程中,生长素类吲哚-3-乙酸(Indole-3-acetic acid, IAA)常常参与其中<sup>[17]</sup>。IAA 主要在植物的幼嫩组织中合成,依赖色氨酸,参与合成的基因有色氨酸合成酶基因(*TSA/B*)、黄素单加氧酶基因(*YUCCA*)、醛氧化酶基因(*AAO*)以及腈水解酶基因(*NIT*)等<sup>[18]</sup>。生长素极性运输是植物体内生长素差异分布的主要原因,负责生长素极性运输的蛋白质有生长素内流蛋白[AUXIN RESISTANT1/LIKE AUX1(AUX1/LAX)]和外流蛋白[PIN-FORMED(PIN)、ATP-binding cassette subfamily B/Multidrug resistant/P-glycoprotein(ABCB/MDR/PGPs)]以及与 PIN 蛋白家族相似的 PIN-LIKES(PILS)<sup>[19-20]</sup>。低氮胁迫会促进拟南芥、玉米、大豆和小麦地上部 IAA 向根系运输,导致 IAA 在根部积

累<sup>[21-24]</sup>,但在水稻和烟草中则得出相反的结论<sup>[25-26]</sup>。由此可知,生长素参与低氮胁迫条件下植物根系形态建成机制可能受作物种类的限制。

目前氮素胁迫对茶树影响的研究主要集中在模式植物拟南芥和大田作物玉米、大豆、小麦和水稻上,而对于多年生木本植物茶树的关注较少,特别是对氮素胁迫如何影响茶树根系发育的机制还不清楚。本研究拟以茶树中茶 108 为试材,采用水培试验研究低氮和缺氮胁迫下茶树的生长表型、生物量、全氮含量、叶绿素含量、根系形态参数、生长素含量及其相关基因的表达变化,旨在揭示氮素胁迫条件下茶树根系生长发育机制,为茶园氮肥营养管理提供借鉴与参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料 with 处理

试验于 2020 年 9 月-2021 年 4 月在信阳农林学院玻璃温室进行,供试材料为一年生的茶树[*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze. cv.]扦插苗中茶 108,由河南省信阳市光山县河南赛山悟道生态茶业科技有限公司提供。移栽前,挑选长势均一、无病虫害的茶树扦插苗,用清水将茶苗清洗干净,转移至 14 L 的茶苗培养箱内,1 个培养箱内移栽 20 株茶苗,于清水中培养 7~10 d,转移至含有不同氮浓度(0 mmol/L、0.2 mmol/L 和 2.5 mmol/L)的 1/8 的全营养液<sup>[27]</sup>中培养 7 d,接着放入 1/4 和 1/2 的全营养液中分别培养 7 d,最后将茶苗转移至全营养液中培养 7 个月。氮源采用硝酸铵, pH=5.0,每隔 7 d 更换 1 次营养液,每隔 1 d 调 1 次 pH,24 h 不间断通空气。

### 1.2 样品采集与分析

1.2.1 茶苗生长表型与生物量 选取长势一致有代

表性的 7 株茶苗进行拍照并统计其根系形态参数。

根系形态参数分析:从每株茶苗上选取 3 条最长的不定根为代表,测定根系参数,总根长采用根系扫描仪(WinRHIZO)测量,3 条不定根长由刻度尺测量,不定根上的侧根数通过肉眼观察计数,最终计算不定根上的侧根密度<sup>[25]</sup>(侧根密度=侧根数/不定根长)、侧根总长(侧根总长=总根长-总不定根长)和平均侧根长(平均侧根长=侧根总长/侧根数目)。

干质量测定:将茶苗按不同部位(根、茎和叶)分样,将鲜样置于微波炉中,中高火杀青 2 min,放入 75~80 ℃ 的恒温烘箱中,烘干至恒质量,称量。

1.2.2 全氮含量测定 用万能粉碎机将烘干后的不同组织/部位的样品粉碎后混匀,使用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮,全氮含量采用凯氏定氮仪测定。

1.2.3 叶绿素及类胡萝卜素含量测定 采集成熟叶片(从生物学顶端开始,第 2 片完全展开的功能叶),将叶脉、叶缘除去,用剪刀剪碎,称取样品 0.2 g,置于 25 ml 95% 乙醇中,黑暗条件下过夜浸提,待叶片变白,吸取浸提液于 649 nm、665 nm、470 nm 波长下测定其吸光度。根据下列公式计算叶绿素和类胡萝卜素含量<sup>[28]</sup>。

叶绿素 a 含量:  $C_a = (13.95OD_{665} - 6.88OD_{649}) \times V / (1\,000 \times m)$

叶绿素 b 含量:  $C_b = (24.96OD_{649} - 7.32OD_{665}) \times$

$V / (1\,000 \times m)$

总类胡萝卜素含量:  $C_{x+c} = [(1\,000OD_{470} - 2.05C_a - 114.8C_b) / 245] \times V / (1\,000 \times m)$

公式中叶绿素含量的单位为 mg/L,  $OD_{665}$ 、 $OD_{649}$  和  $OD_{470}$  分别表示在波长 665 nm、649 nm 和 470 nm 下的吸光度,  $V$  为提取液的体积(ml),  $m$  为叶片鲜质量(g)。

1.2.4 生长素含量测定 从每个处理中挑选 7 株有代表性的茶苗,采集根、根茎结合处和叶片(从生物学顶端开始,第 2 和第 3 片叶子)于液氮中速冻 30 s,置于干冰中。生长素的提取和测定由南京瑞源生物技术有限公司完成<sup>[29-31]</sup>,混样检测 3 次。

1.2.5 生长素相关基因的表达 采集茶苗的根和叶片(从生物学顶端开始,第 2 和第 3 片叶子),立即放入液氮中速冻 30 s,储存于 -80 ℃ 冰箱,用于 RNA 的提取。RNA 的提取采用北京天根生化科技有限公司的 RNA prep Pure Plant Plus Kit, cDNA 合成和荧光定量 PCR 检测采用南京诺唯赞生物有限公司的反转录试剂盒和荧光定量 PCR 试剂盒。以 *CsGAPDH* 为内参基因,根据已知引物序列(表 1),对茶苗叶片和根系生长素合成和运输的相关基因进行检测。在 ABI Thermal 7500 fast 3.0 实时荧光定量 PCR 仪上进行反应,反应体系和程序设置按照试剂盒说明进行,设置 3 个重复,结果采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  计算。

表 1 茶树生长素相关基因 qRT-PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences of auxin-related genes in tea plant for qRT-PCR

基因名称	基因 ID	上游引物(5'→3')	下游引物(5'→3')	扩增大小(bp)
<i>CsGAPDH</i>	XM_028237220.1	TTGGCATCGTTGAGGCTCT	CAGTGGGAACACGGAAGC	210
<i>CsYUC1</i>	TEA023705.1	TTTGGAGAGGCAGTGGAGAG	CTCCCTTCATCTCCGGCA	149
<i>CsTSA</i>	TEA013842.1	ATCCTTTGGCAGATGGTCCA	GAGGAACATCAGGGACCACA	228
<i>CsTSB</i>	TEA006198.1	GCGGAAGAGAGAAAAGTCGG	TGATTCGTGAGCCTTTGAGC	212
<i>CsAAO1</i>	TEA028626.1	TTCACCCAATCCACCAAAGG	ATCGACAGAGATTTCCCGCA	192
<i>CsCYP83B1</i>	TEA007001.1	TACACCAGCTCGACAACCTCT	CAAAAGCCAAGTCCAAGCCA	222
<i>CsNIT1</i>	TEA022651.1	AGAATAAGACCATGAGCTCG	CAGCAGCTTCCTTGACAA	279
<i>CsNIT2</i>	TEA012344.1	CGCGGAGGTGGATATGGG	TCTTTACCGTTAGCTGTGCG	237
<i>CsPIN3</i>	KP896474	CGGCGGTGCTTCGCTCTAC	GGAGAGTGTGCGCGCGCATG	198
<i>CsAUX1</i>	KU527654	CTCTCGCCGCTCTGAGGGT	AGCGTCCCAGCAGAACCGC	245
<i>CsABCB4</i>	KU527655	TGCCCAAGTGTCTGCCAGC	TGCCGTGCGTAAGCCTTGTGT	284
<i>CsPILS3</i>	KU527656	TTTGGCGCGTGTGTGCGAC	CACTGTACAGCATGGCCCCC	232

### 1.3 数据处理

数据整理和绘图采用 Excel 2016,使用 SPSS 22

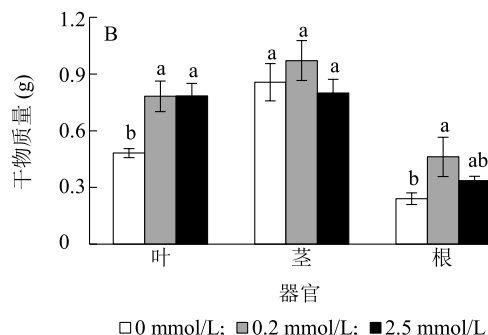
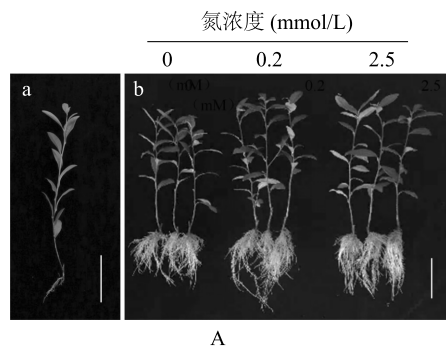
软件进行 ANOVA 方差分析和多重比较,文中的数据表示为平均值±标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮浓度处理下茶苗生长表型与生物量

由图 1 可知,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫下茶苗不定根伸长,根系干

物质质量增加了约 37%,地上部表型和干物质质量均没有明显变化。缺氮(0 mmol/L)条件下茶苗长势较弱,植株矮小,叶片干物质质量显著减少,根系干物质质量较正常供氮减少了约 29%,显著低于低氮处理。



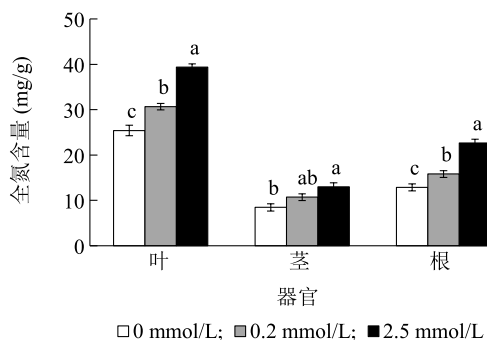
A: 茶苗表型; B: 不同氮浓度处理下茶苗不同组织的生物量; a: 一年生茶树扦插苗; b: 不同氮浓度(0 mmol/L、0.2 mmol/L、2.5 mmol/L)条件下水培 7 个月后的茶树扦插苗; 不同小写字母表示同一部位处理间差异达到显著水平( $P < 0.05$ )。图 A 中, 标尺 = 10 cm。

图 1 不同氮浓度处理下茶苗生长表型及生物量统计

Fig.1 Phenotypes and biomass statistics of tea plants under different nitrogen concentrations

### 2.2 不同氮浓度处理下茶苗根、茎和叶片的全氮含量

由图 2 可知,随着供氮浓度的提高,茶苗叶、茎和根系的全氮含量逐渐增加。与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗的叶和根系全氮含量分别显著减少了 22.10%和 30.25%,茎中全氮含量减少 17.38%,但差异不显著;缺氮(0 mmol/L)条件下茶苗的叶、茎和根系全氮含量分别较正常供氮处理显著减少了 35.47%、34.82%和 43.21%。



不同小写字母表示同一部位处理间差异达到显著水平( $P < 0.05$ )。

图 2 不同氮浓度处理下茶苗叶、茎和根系的全氮含量

Fig.2 Total nitrogen content in the leaf, stem and root of tea seedlings under different nitrogen concentration treatments

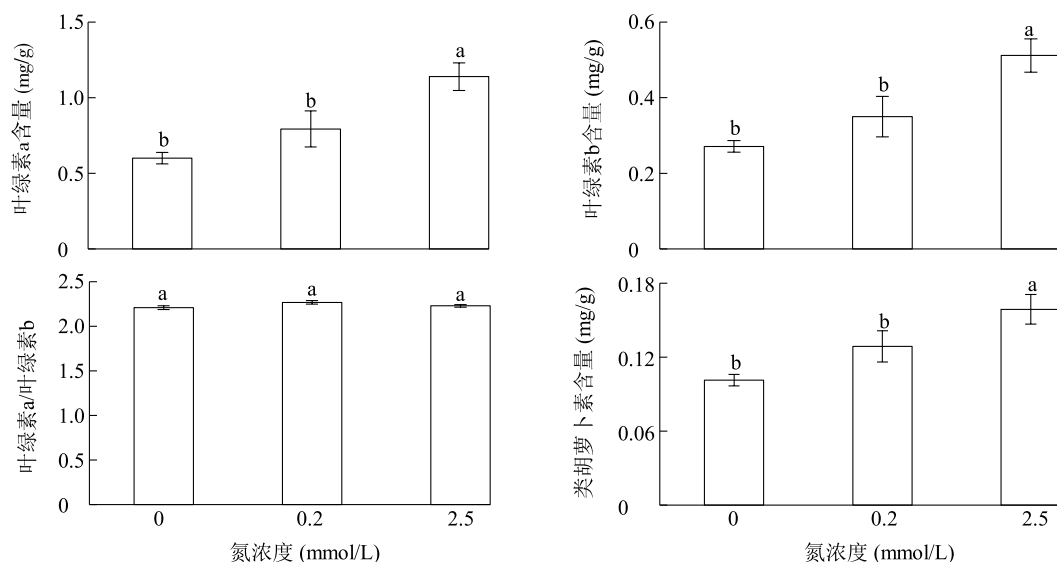
### 2.3 不同氮浓度处理对茶苗叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

由图 3 可知,随着供氮浓度的增加,叶片叶绿素 a 和叶绿素 b 以及类胡萝卜素含量呈增加趋势,叶绿素 a 与叶绿素 b 比值没有改变。与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)和缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著减少,且低氮与缺氮处理间差异不显著。

### 2.4 不同氮浓度处理对茶苗根系形态的影响

由图 4A 可知,不同氮浓度条件下茶苗根系形态表现不同,为进一步分析不同氮浓度条件下茶苗根系形态参数,以茶苗最长的 3 条不定根为代表,对其进行根系扫描并统计其参数。与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗平均不定根长显著伸长了 29.34%,侧根密度显著减小了 25.63%,总根长、侧根数、侧根总长和平均侧根长没有明显变化;与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,缺氮(0 mmol/L)条件下茶苗总根长、侧根数、侧根密度和侧根总长分别显著减少了 28.15%、49.17%、48.61%和 31.80%,平均不定根长和平均侧根长没有明显改变(图 4B~图 4G)。以上结果表明,低氮胁迫主要促进茶苗不定根的伸长,造成侧根密度减小;缺氮胁迫不利于茶苗侧根的发生,造成侧根数和密度的减小。

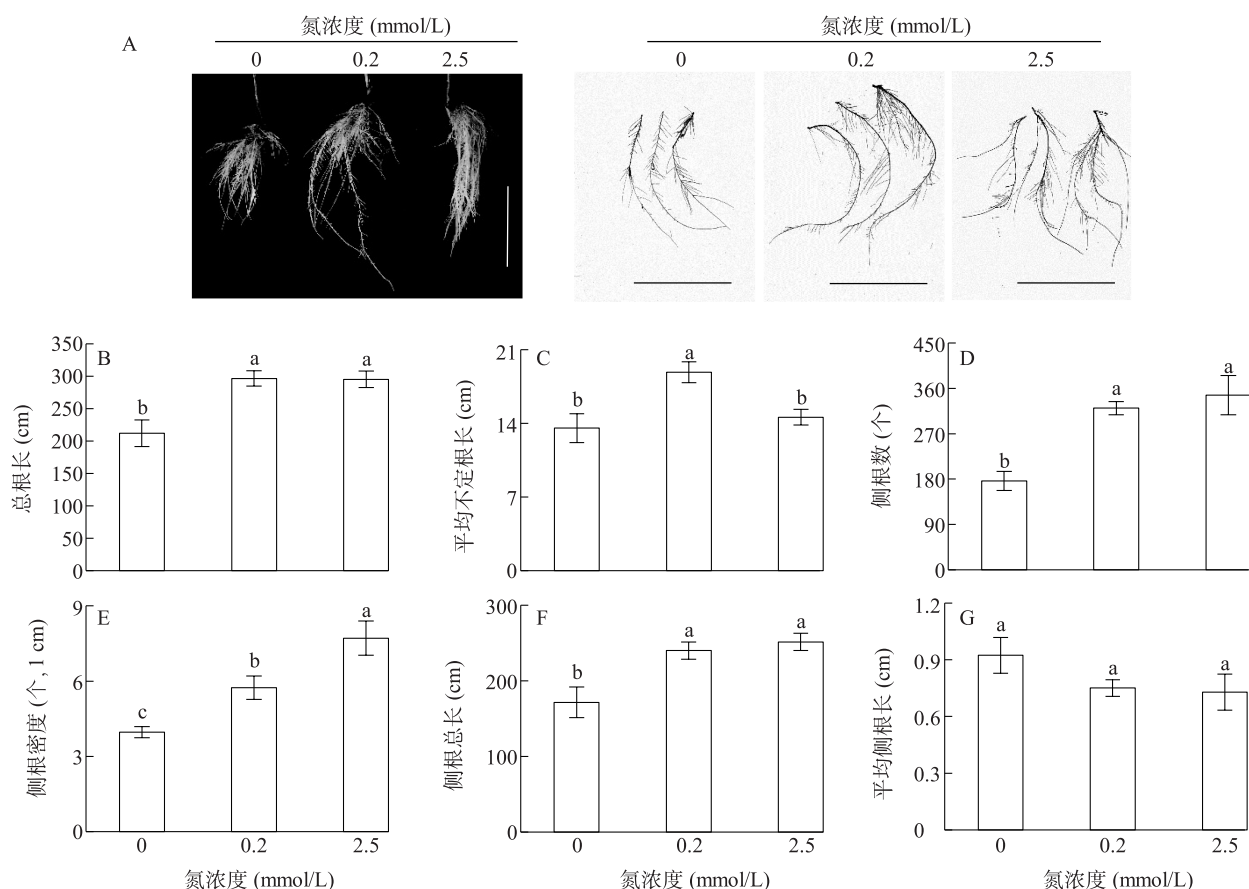




不同小写字母表示处理间差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

图3 不同氮浓度处理下茶苗叶绿素和类胡萝卜素含量

Fig.3 Chlorophyll and carotenoids contents in the leaves of tea seedlings under treatments with different nitrogen concentrations



A:不同氮浓度条件下茶苗根系形态;B~G:不同氮浓度条件下茶苗根系形态参数。不同字母表示处理间差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。标尺 = 10 cm。

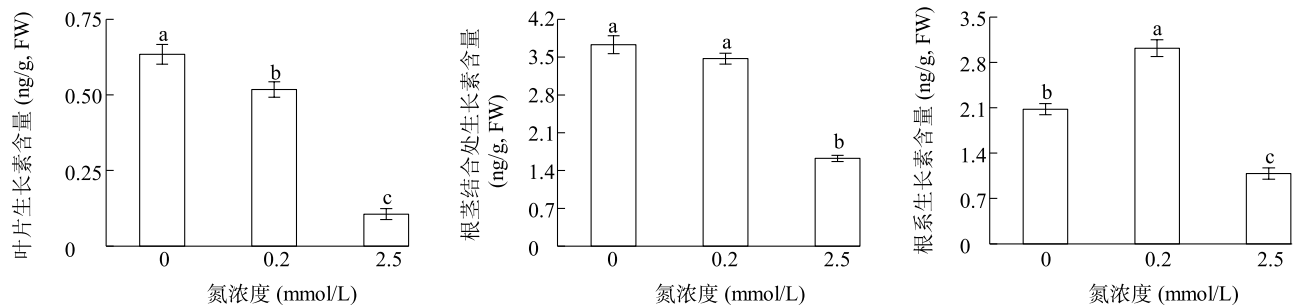
图4 不同氮浓度处理下茶苗根系形态及其参数

Fig.4 Root morphology and parameters of tea seedlings under treatments with different nitrogen concentrations

## 2.5 不同氮浓度处理下茶苗体内生长素含量及相关基因的表达

由图 5 可知,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)和缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶、根茎结合处和根系生长素含量均显著增加,

叶片 IAA 含量表现为:缺氮>低氮>正常供氮,但根系 IAA 含量在低氮处理下最高,缺氮处理下次之,正常供氮处理下最低。以上结果表明,低氮和缺氮处理可能促进茶苗 IAA 的合成和运输。



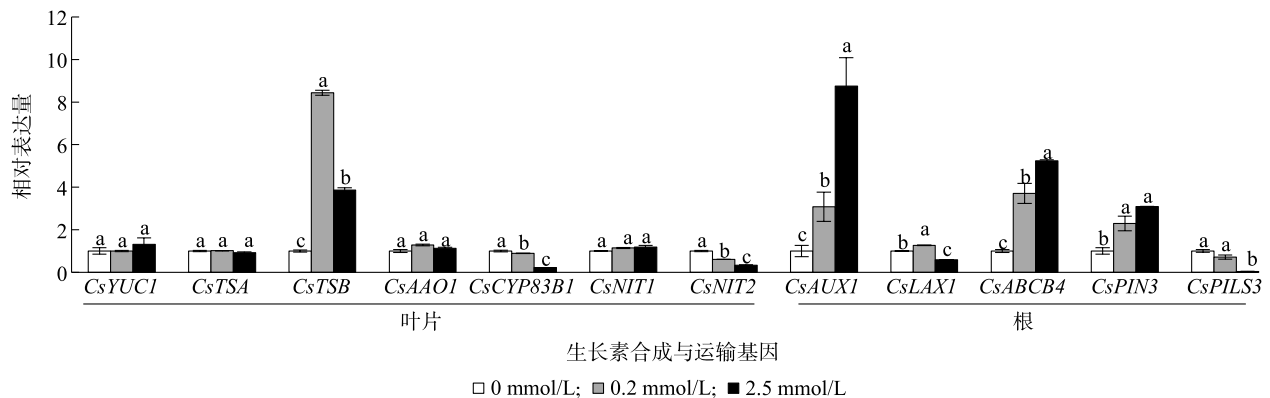
不同字母表示处理间差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

图 5 不同氮浓度处理下茶苗叶、根茎结合和根系的生长素含量

Fig.5 Auxin contents in the leaf, root-shoot junction and the root of tea seedlings under treatments with different nitrogen concentrations

为揭示不同氮浓度条件下生长素含量变化的分子机制,对茶苗叶片生长素合成和根系生长素运输基因的表达进行检测。由图 6 可知,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片生长素合成基因 *CsTSB*、*CsCYP83B1*、*CsNIT2* 和根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 的相对表达量显著上调,根系生长素运输基因

*CsAUX1*、*CsABC4* 的相对表达量显著下调;缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶片生长素合成基因 *CsCYP83B1*、*CsNIT2* 的相对表达量显著上调,*CsTSB* 的相对表达量显著下调,根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 的相对表达量显著上调,*CsAUX1*、*CsABC4*、*CsPIN3* 的相对表达量显著下调。



不同小写字母表示同一基因处理间差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

图 6 不同氮浓度处理下茶苗叶片生长素合成基因和根系生长素运输基因的表达

Fig.6 Expression of auxin synthesis related genes in leaves and transport related genes in roots of tea seedlings under different nitrogen concentrations

## 3 讨论

氮对植物生长发育至关重要,当氮素营养缺乏

时,植物体内蛋白质合成受阻,细胞分裂、伸长受到抑制,同时叶绿体结构遭到破坏,叶绿素含量减少,光合产物积累速度下降,叶片变薄,叶片变小、变黄,

植株生长减缓甚至停滞<sup>[3,7]</sup>。因此缺氮(0 mmol/L)条件下茶苗植株矮小、叶片干物质质量显著减少。

根系是植物感知和适应外界养分波动的主要器官,随着土壤供氮浓度的变化,植物根系会采取不同的应对策略以克服缺氮环境。在轻度缺氮条件下,植物能够采取积极的养分获取策略,将地上部的碳、氮转移到地下部供根系生长利用,促进根系生长以获取更多的养分,使根系干物质质量增加;在过度缺氮条件下,植物因不能获取更多的氮支撑地上部生长,则会采取“生存策略”,通过抑制根系生长以减少碳、氮消耗,使根系干物质质量减少<sup>[15]</sup>。因此本研究中,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下茶苗根系干物质质量增加了约 37%,缺氮(0 mmol/L)条件下茶苗根系干物质质量减少了约 29%。

相较于生物量,氮素胁迫对植物根系形态的影响更为复杂。轻度缺氮有利于模式植物拟南芥和大田作物主根、种子根和不定根的伸长,但对侧根的影响存在物种间的差异<sup>[16]</sup>。Ma 等<sup>[32]</sup>和 Shao 等<sup>[33]</sup>发现,对拟南芥和小麦进行低氮胁迫会促进侧根发生,但对水稻和玉米进行低氮胁迫则会降低侧根密度<sup>[25,34]</sup>。过度缺氮抑制拟南芥主根伸长和侧根发生<sup>[35-36]</sup>,但在玉米中促进主根伸长,抑制侧根生长<sup>[15]</sup>。本研究中,0 mmol/L、0.2 mmol/L 和 2.5 mmol/L 氮浓度条件下茶苗的平均不定根长分别为 13.5 cm、18.9 cm 和 14.6 cm,侧根密度分别为 1 cm 4 个、1 cm 6 个和 1 cm 8 个。以上结果表明,低氮(0.2 mmol/L)胁迫促进木本植物茶树不定根伸长,抑制其侧根发生;缺氮(0 mmol/L)胁迫抑制不定根伸长和侧根发生。

生长素是一类重要的植物激素<sup>[37-40]</sup>,主要在植物幼嫩部位合成。酸生长理论认为生长素主要通过促进细胞壁酸化来调节细胞扩张,进而调控植物生长发育的多个进程。有关生长素参与低氮胁迫调节植物根系发育的研究在拟南芥和大田作物中早有较多报道。Tian 等<sup>[41]</sup>和 Sun 等<sup>[22]</sup>发现玉米根系生长素含量随着施氮量的减少而增加,证实低氮胁迫促进 IAA 由地上部向根系运输。在拟南芥<sup>[21,23-24]</sup>、大豆<sup>[15,21]</sup>和小麦<sup>[21,36]</sup>中均发现类似的结果<sup>[15,21]</sup>,但在水稻<sup>[25]</sup>和烟草<sup>[26]</sup>中的研究结果则相反。本研究中,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)和缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下茶苗叶、根

茎结合处和根系中 IAA 含量均显著增加,表明低氮和缺氮胁迫会促进 IAA 在茶苗叶、根茎结合处和根系中积累,低氮和缺氮胁迫可能促进了 IAA 的合成和向根系的运输。qRT-PCR 结果显示,与正常供氮(2.5 mmol/L)相比,低氮(0.2 mmol/L)胁迫条件下,茶苗叶片生长素合成基因 *CsTSB*、*CsCYP83B1*、*CsNIT2* 相对表达量显著上调,根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 相对表达量显著上调,*CsAUX1*、*CsABC4* 相对表达量显著下调,推测低氮胁迫可能促进了茶苗叶片生长素的合成以及向根系的运输。缺氮(0 mmol/L)胁迫条件下,茶苗叶片生长素合成基因 *CsCYP83B1*、*CsNIT2* 相对表达量显著上调,但 *CsTSB* 相对表达量显著下调,可能是缺氮胁迫诱导的茶苗叶片高浓度的 IAA 积累反馈抑制了 *CsTSB* 的表达,根系生长素运输基因 *CsLAX1*、*CsPILS3* 相对表达量显著上调,*CsAUX1*、*CsABC4*、*CsPIN3* 相对表达量显著下调,推测相较于低氮胁迫,缺氮胁迫条件下茶苗叶片生长素向根系运输减少,造成缺氮胁迫条件下根系 IAA 含量低于低氮胁迫。

因此,低氮(0.2 mmol/L)胁迫有利于茶苗不定根伸长,促进茶苗叶片 IAA 的合成以及向根系的运输,造成根系 IAA 积累;缺氮胁迫(0 mmol/L)不利于茶苗生长,抑制侧根发生,但促进叶片 IAA 的合成以及向根系的运输,且相较于低氮胁迫,缺氮胁迫条件下叶片 IAA 向根系运输减少。

## 参考文献:

- [1] TANG S, LIU Y, ZHENG N, et al. Temporal variation in nutrient requirements of tea (*Camellia sinensis*) in China based on QUEFTS analysis[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 1745.
- [2] 马立锋,陈红金,单英杰,等. 浙江省绿茶主产区茶园施肥现状及建议[J]. 茶叶科学, 2013, 33(1): 74-84.
- [3] 康启兵. 茶树氮素营养及其生理生态学效应[C]. 重庆:中国茶叶学会, 2009.
- [4] 林郑和,钟秋生,陈常颂,等. 缺氮条件下不同品种茶树叶片光合特性的变化[J]. 茶叶科学, 2013, 33(6): 500-504.
- [5] 李海琳,王丽鹭,成浩,等. 氮素水平对茶树重要农艺性状和化学成分含量的影响[J]. 茶叶科学, 2017, 37(4): 383-391.
- [6] 胡国策,蒋家月,田坤红,等. 氮素形态和水平对茶树生理特性的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2018, 45(4): 588-593.
- [7] 刘健伟,方寒寒,袁新跃,等. 氮素对茶树生理及品质成分影响的研究进展[J]. 茶叶学报, 2018, 59(3): 155-161.
- [8] 向芬,李维,刘红艳,等. 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(6): 1138-1145.

- [9] 林郑和,钟秋生,游小妹,等. 低氮对茶树生长及叶片抗氧化酶活性的影响[J]. 茶叶学报, 2019, 60(2): 57-63.
- [10] 林郑和,陈常颂,钟秋生,等. 低氮对不同茶树品种生物学特性的影响[J]. 茶叶学报, 2021, 62(4): 164-169.
- [11] CHEN Y, WANG F, WU Z, et al. Effects of long-term nitrogen fertilization on the formation of metabolites related to tea quality in subtropical China[J]. Metabolites, 2021, 11(3): 146.
- [12] LIN Z H, CHEN C S, ZHONG Q S, et al. The GC-TOF/MS-based Metabolomic analysis reveals altered metabolic profiles in nitrogen-deficient leaves and roots of tea plants (*Camellia sinensis*) [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 506.
- [13] LYNCH J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiology, 1995, 109(1): 7-13.
- [14] 王新超,杨亚军,陈亮,等. 茶树氮素利用效率相关生理生化指标初探[J]. 作物学报, 2005, 31(7): 926-931.
- [15] SUN X, CHEN F, YUAN L, et al. The physiological mechanism underlying root elongation in response to nitrogen deficiency in crop plants[J]. Planta, 2020, 251(4): 84.
- [16] JIA Z T, VON WIRÉN N. Signaling pathways underlying nitrogen-dependent changes in root system architecture: from model to crop species[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(15): 4393-4404.
- [17] LÓPEZ-BUCIO J, CRUZ-RAMÍREZ A, HERRERA-ESTRELLA L. The role of nutrient availability in regulating root architecture [J]. Current Opinion Plant Biology, 2003, 6(3): 280-287.
- [18] OLATUNJI D, GEELEN D, VERSTRAETEN I. Control of endogenous auxin levels in plant root development[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(12): 2587.
- [19] HU Q Q, SHU J Q, LI W M, et al. Role of auxin and nitrate signaling in the development of root system architecture[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 690363.
- [20] 王瑜. 茶树叶片中生长素合成和信号转导的分子机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2020: 5.
- [21] LUO L, ZHANG Y, XU G. How does nitrogen shape plant architecture? [J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(15): 4415-4427.
- [22] SUN X, CHEN H, WANG P, et al. Low nitrogen induces root elongation via auxin-induced acid growth and auxin-regulated target of rapamycin (TOR) pathway in maize[J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 254: 153281.
- [23] DEVI L L, PANDEY A, GUPTA S, et al. The interplay of auxin and brassinosteroid signaling tunes root growth under low and different nitrogen forms[J]. Plant Physiology, 2022, 189(3): 1757-1773.
- [24] 付宇凡,张中伟,袁澍. 生长素在氮素调控根系发育中的作用机理研究[C]. 昆明: 云南省科学技术协会, 2018: 476.
- [25] 孙虎威,王文亮,刘尚俊,等. 低氮胁迫下水稻根系的发生及生长素的响应[J]. 土壤学报, 2014, 51(5): 1096-1102.
- [26] 王立志,魏跃伟,黄明月,等. 低氮胁迫对烟草生物学性状、生长素及 *NiPINs* 基因家族的影响[J]. 中国烟草学报, 2018, 24(1): 38-44.
- [27] 吴伯千,梁月荣,潘根生. 水培和土培茶树的显微及超微结构比较[J]. 浙江农业大学学报, 1992, 18(4): 21-24.
- [28] 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: 134.
- [29] LIU W H, CHEN F F, WANG C E, et al. Indole-3-acetic acid in *Burkholderia pyrrocinia* JK-SH007: enzymatic identification of the indole-3-acetamide synthesis pathway[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2559.
- [30] CUI D J, YIN Y, LI H D, et al. Comparative transcriptome analysis of atmospheric pressure cold plasma enhanced early seedling growth in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plasma Science and Technology, 2021, 23(8): 085502.
- [31] WANG A, GUO J, WANG S, et al. BoPEP4, a C-terminally encoded plant elicitor peptide from broccoli, plays a role in salinity stress tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(6): 3090.
- [32] MA W, LI J, QU B, et al. Auxin biosynthetic gene *TAR2* is involved in low nitrogen-mediated reprogramming of root architecture in *Arabidopsis*[J]. Plant Journal, 2014, 78(1): 70-79.
- [33] SHAO A, MA W, ZHAO X, et al. The auxin biosynthetic TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE RELATED TaTAR2.1-3A increases grain yield of wheat[J]. Plant Physiology, 2017, 174(4): 2274-2288.
- [34] GAO K, CHEN F, YUAN L, et al. A comprehensive analysis of root morphological changes and nitrogen allocation in maize in response to low nitrogen stress[J]. Plant Cell and Environment, 2015, 38(4): 740-750.
- [35] 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.
- [36] GIEHL R F, VON WIRÉN N. Root nutrient foraging[J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 509-517.
- [37] 王浩,安宁,陈燕,等. IAA和脱落酸处理对库尔勒香梨果实发育过程质地及相关酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(17): 149-156.
- [38] 尚磊,高倩,李悦,等. 蜂糖李果实内源激素含量与其生理落果的关系[J]. 南方农业学报, 2022, 53(11): 3184-3191.
- [39] 张瀚,杨福孙,胡文斌,等. 火龙果生长发育过程中内源激素含量变化[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(10): 110-116.
- [40] 张吉玲,李明阳,李勇,等. 机械损伤处理杉木无性系萌蘖及内源激素含量差异[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(2): 153-158.
- [41] TIAN Q, CHEN F, LIU J, et al. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(9): 942-951.

(责任编辑:陈海霞)