

NO₃⁻缓解小麦NH₄⁺胁迫的生理机制研究

张燕^{1,2}, 张云秀², 吕雪梅^{1,2}, 杜琬莹^{1,2}, 冯波², 李华伟², 王宗帅², 夏海勇^{1,2}, 樊守金¹, 孔令安^{1,2,*}

¹山东师范大学生命科学学院, 济南250014

²山东省农业科学院作物研究所, 济南250100

*通信作者(kongling-an@163.com)

摘要: 本实验研究了NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)根系生理特性的响应机制。结果表明: 单一NH₄⁺处理下, 与对照相比, 根系鲜重显著降低; 吲哚乙酸(IAA)和茉莉酸含量显著降低, 水杨酸含量显著升高; 抗氧化酶活性显著降低, 活性氧与丙二醛含量显著升高; 氮代谢酶活性显著降低, 谷氨酰胺含量显著增加。傅里叶转换红外光谱检测表明, 纤维素、木质素等峰值增大, 其含量也显著升高。非损伤微测结果表明, NH₄⁺、H⁺外排速率以及IAA内流速率增加。NH₄⁺+NO₃⁻处理能提高小麦根系IAA、茉莉酸等激素含量, 降低水杨酸含量, 提高抗氧化酶与氮代谢关键酶活性, 降低NH₄⁺、H⁺外排速率以及细胞壁结构性成分的含量, 从而缓解NH₄⁺抑制作用。综上所述, NH₄⁺+NO₃⁻处理有效缓解了单一NH₄⁺处理对小麦根系的抑制作用。

关键词: 单一NH₄⁺胁迫; 氮代谢酶; 激素; 抗氧化酶; NO₃⁻; 小麦

Study on physiological mechanism of NO₃⁻ alleviating NH₄⁺ stress in wheat

ZHANG Yan^{1,2}, ZHANG Yunxiu², LÜ Xuemei^{1,2}, DU Wanying^{1,2}, FENG Bo², LI Huawei²,
WANG Zongshuai², XIA Haiyong^{1,2}, FAN Shoujin¹, KONG Ling'an^{1,2,*}

¹College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China

²Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

*Corresponding author (kongling-an@163.com)

Abstract: In this study, we investigated the mechanism underlying which NO₃⁻ alleviates the NH₄⁺ stress upon root growth in wheat (*Triticum aestivum*). The results showed that the fresh weight of root was significantly reduced, the indoleacetic acid (IAA) and jasmonic acid contents were significantly decreased, and the salicylic acid content was significantly increased in roots of wheat plants under single NH₄⁺ treatment compared to the control. Meanwhile, the activities of antioxidant enzymes were significantly decreased and the contents of reactive oxygen species and malondialdehyde were significantly increased. The activities of nitrogen metabolism enzymes decreased and the content of glutamine were significantly increased. Fourier transform infrared determination showed that the peak values and contents of cellulose and lignin were significantly increased. Assay using non-invasive micro-test technology showed that the rates of NH₄⁺ and H⁺ efflux and IAA influx were increased. NH₄⁺ + NO₃⁻ treatment increased the contents of IAA, jasmonic acid and salicylic acid, improved the activities of antioxidant enzymes and key nitrogen metabolism enzymes, reduced the rate of NH₄⁺ and H⁺ efflux, and decreased the contents of structural compo-

收稿 2020-05-13 修定 2020-12-23

资助 山东省自然科学基金(ZR2020MC087)、山东省农业科技资金(园区产业提升工程)项目(2019YQ001)、国家重点研发计划项目(2017YFD0300203和2018YFD0300601)、山东省现代农业产业技术体系项目(SDAIT-01-06)和国家现代农业产业技术体系项目(CARS-3-1-21)。

nents in the cell wall, so as to alleviate the inhibitory effect of NH₄⁺. In conclusion, NH₄⁺ + NO₃⁻ treatment effectively alleviated the inhibitory effect of single NH₄⁺ treatment on the root growth in wheat.

Key words: single NH₄⁺ stress; nitrogen metabolism enzyme; hormone; antioxidant enzyme; NO₃⁻; wheat

氮是对植物生长最重要的营养物质之一。然而农业生产上, 氮肥过量施用以及不合理的施肥方式, 造成氮大量流失, 进而导致土壤环境与水体污染, 威胁生物多样性, 破坏生态平衡。NO₃⁻和NH₄⁺是大多数植物氮的主要来源。因为NO₃⁻在硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)和亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)的作用下转化成NH₄⁺才能被植物吸收利用(Ma等2016), 而NH₄⁺能直接与氨基酸结合, 因此, NH₄⁺是植物的首选氮源。在低浓度下, NH₄⁺是一种较好的氮源, 能促进大多数植物的生长。然而, 高浓度NH₄⁺作为唯一氮源, 往往抑制植物根系和地上部的生长, 植株呈现中毒症状, 称作铵毒(宋海燕等2016)。NO₃⁻是另一种主要氮源, 也是调节植物代谢的信号分子(Ho等2009)。植物生长介质中添加NO₃⁻可缓解NH₄⁺毒性, 促进植物生长。

根系是土壤中氮信号的最初感知者, 对土壤中的氮营养极为敏感, 受到非生物胁迫后会在形态、生理和细胞水平上发生一系列反应(Sengupta等2011)。小麦(*Triticum aestivum*)根系由主根、侧根、不定根组成, 具有较大的表面积, 因而有高效吸收氮营养的能力(Bengough等2011)。然而, 其根系也更容易受到铵毒的胁迫。

植物激素(phytohormone)通常是指植物的生物合成途径中衍生出来的化合物, 主要包括吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CK)、赤霉素(gibberellin, GA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)等。它们可以在植物的合成部位起作用, 也可以转移到植物体内的其他部位, 以调节环境胁迫条件下植物的生长和发育(Peleg和Blumwald 2011)。然而, 对于植物激素如何介导植物响应高NH₄⁺胁迫的研究还鲜有报道。

氮代谢是植物基本的生理过程之一。在植物细胞中, NO₃⁻不能直接与氨基酸结合, 其首先通过NR还原成NO₂⁻, 然后通过NiR还原成NH₄⁺, 才能与

氨基酸结合(Miller和Cramer 2005)。由于高浓度NH₄⁺会对植物体产生毒害, 所以需要将NH₄⁺进行快速的转化。谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)和谷氨酸合成酶(glutamate synthase, GOGAT)作为NH₄⁺同化酶, 可以将NH₄⁺同化为酰胺类等代谢物, 因此其活性也是影响NH₄⁺代谢的决定性因素之一(Wang等2016)。

植物对NH₄⁺的敏感性是一个普遍的生物学现象, 许多研究工作都致力于揭示植物中NH₄⁺毒性的原因和机制, 但大多集中于茎叶组织, 对根系毒害的原因和机制缺乏认识, 有待深入探讨(丁位华等2012)。近年来, 人们对小麦、水稻(*Oryza sativa*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等植物根系应对铵毒胁迫的响应机制进行了大量的研究, 然而对其潜在机制仍未完全了解。

小麦作为主要粮食作物之一, 提供将近55%的碳水化合物, 供养世界1/3以上的人口, 预计到2050年小麦的需求量将增加60% (Hu等2018)。然而, 不合理施用氮肥将会影响小麦的生长, 甚至导致其产量下降。因此, 研究如何减轻小麦中NH₄⁺毒性具有重要意义。本研究主要从根系生长、激素调节、氮代谢、离子流速等方面, 探讨NO₃⁻缓解小麦根系NH₄⁺毒性的机制。

1 材料与方法

1.1 材料培养

本实验所用小麦(*Triticum aestivum* L.)品种为‘济麦22’。小麦种子用体积分数为70%的乙醇消毒1 min, 随后用无菌水洗涤5次, 再用2倍体积的无菌水室温下浸泡6 h。然后置于培养皿中, 加适量无菌水, 用滤纸和纱布上下各覆盖1层, 再将种子置于光照22°C 14 h、黑暗18°C 10 h、湿度为(70±5)%的恒温培养箱中。将8 d苗龄的幼苗用1/4Hoagland、1/2Hoagland和1倍Hoagland营养液分别继续培养, 发现1/2Hoagland营养液培养的小麦幼苗根

系生长最好, 因此以1/2Hoagland作为之后实验的对照处理条件, 并设置不同 NH_4^+ 浓度梯度(3.75、5、7.5、15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)进行培养。培养2 d后, 发现与对照相比, 7.5和15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 显著抑制根系生长。为保持与对照的氮浓度一致, 选取7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 作为单一 NH_4^+ 处理。在7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 基础上, 分别添加0.5、1、1.5、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NO_3^- 。培养2 d后, 发现添加1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NO_3^- 缓解7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 胁迫效果最好, 因此设置处理: (1)对照(1/2-Hoagland营养液); (2)单一 NH_4^+ 处理(7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl); (3) NH_4^+ + NO_3^- 处理(6.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl +1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4NO_3)。处理(2)和(3)中, 用 K_2SO_4 和 CaCl_2 分别代替 KNO_3 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 其余营养元素同1/2Hoagland营养液。15株为1个重复, 每个处理设3个生物学重复。

1.2 根系生长与构型

处理2 d后, 取小麦幼苗, 分别称量地上部和根系的鲜重, 并使用EPSON1680扫描仪(美国)在300 dpi ($\approx 118\text{点}\cdot\text{cm}^{-1}$)下扫描新鲜根系。用WinRHIZO软件(加拿大)分析扫描结果, 包括根系总长度、表面积、根尖数和平均直径; 每个处理至少扫描6个植株。

1.3 根系激素含量测定

IAA、茉莉酸和水杨酸含量测定参照修改后的液相色谱法(谢勇平等2010)进行。

1.4 活性氧含量、丙二醛含量、抗氧化酶活性和总抗氧化能力的测定

活性氧(reactive oxygen species, ROS)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量以及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性测定参照Kong等(2013)所述方法进行。抗坏血酸过氧化物酶(ascorbic peroxidase, APX)活性和总抗氧化能力(total antioxidant capacity, T-AOC)采用Gutiérrez等(2018)所述方法测定。

1.5 氮代谢酶活性测定分析

根据Gajewska等(2009)所述方法测定GS、GOGAT和谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)活性以及谷氨酸(glutamate, Glu)和谷氨酰胺

(glutamine, Gln)含量。

1.6 非损伤微测技术测试

采用美国杨格公司生产的非损伤微测(non-invasive micro-test technology, NMT)系统(型号: BIO-001A)测定主根分生区 H^+ 、IAA、 NH_4^+ 、 NO_3^- 的净流速。将处理2 d后的幼苗切下主根放在测量溶液中处理10 min, 然后记录分生区的离子流速, 使用Fick扩散定律 $J=-D(dc/dx)$ 进行计算。其中 J 表示 x 方向上的离子流速, dc/dx 是离子浓度梯度, D 是特定介质中的离子扩散常数。

1.7 细胞壁组分含量测定

细胞壁组分的提取: 称取处理48 h后的样本约0.5 g, 室温研磨, 加入1 mL体积分数为80%的乙醇, 90°C水浴20 min。冷却至室温后, 6 000 $\times g$ 、25°C离心10 min, 弃上清液。沉淀加入1.5 mL体积分数为80%的乙醇和丙酮冲洗, 涡旋振荡2 min左右, 6 000 $\times g$ 、25°C离心10 min, 弃上清, 沉淀即为粗细胞壁。

按照熊素敏等(2005)所述方法并适当修改, 测定纤维素、半纤维素、木质素含量。

1.8 傅里叶转换红外光谱测定

采用傅里叶转换红外光谱(Fourier transform infrared spectrometer, FTIR)仪(Nicolet iS50, Thermo Nicolet, 美国)和通用衰减全反射取样附件(attenuated total reflection, ATR)进行FTIR分析(Zuverza Mena等2016)。将根系伸长区放置在2 mL培养皿中, 并在50°C下烘干, 随后将根部样品平铺在ATR晶体的凹槽中, 压紧, 测定红外光谱。测试条件: FTIR测定波数范围为650~4 000 cm^{-1} , 分辨率为4 cm^{-1} 。样本扫描信号累加32次, 并进行自动平滑处理。扫描时实时扣除 H_2O 和 CO_2 的干扰。不放入样本的空扫描设为背景, 每个样本检测5次, 每个处理测量5个样本, 取平均值, 进行光谱分析。

1.9 统计分析

本研究采用Sigmaplot 10.0对数据进行图表绘制, 使用数据处理系统(Data process system, DPS; 版本号10.05, 浙江杭州)进行数据的统计分析。结果显著性分析使用Duncan多范围检验($P<0.05$)进行。

2 实验结果

2.1 不同氮处理对小麦生长的影响

不同 NH_4^+ 处理下, 地上部生长差异不显著(图1-A)。而从图1-B可知, 与对照相比, 随着 NH_4^+ 浓度的增加, 根系鲜重呈现逐渐减小的趋势。其中 NH_4^+ 浓度为7.5和15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 与对照差异最大。从图2-A可知, 不同浓度 NO_3^- 对单一 NH_4^+ 处理下小麦地上部鲜重的影响差异不显著。而随着 NO_3^- 浓度的升高, 根系鲜重表现为先增加后减小的趋势; 其中, 当 NO_3^- 浓度为1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时效果最好, 为单一

NH_4^+ 处理的1.11倍, 但与对照无显著差异; 其他浓度的 NO_3^- 处理与对照有差异, 但不显著(图2-B)。以上分析说明单一 NH_4^+ 处理条件下, NH_4^+ 抑制根系生长, 添加1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NO_3^- 有效地缓解了铵毒害。

通过根系扫描发现, 根系构型在单一 NH_4^+ 处理后出现了差异。如表1所示, 与对照相比, 单一 NH_4^+ 处理下, 根长和根系表面积分别显著减小了26.71%和15.12%, 而根系平均直径显著增大。在 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理下, 根长和根系表面积均显著大于单一 NH_4^+ 处理, 分别增加了14.47%和8.71%; 根系平均

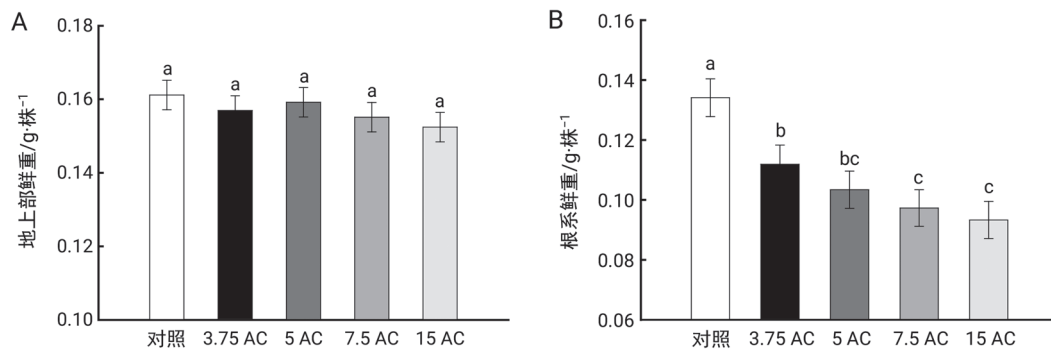


图1 不同浓度 NH_4^+ 胁迫对小麦幼苗地上部(A)和根系(B)鲜重的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of NH_4^+ on fresh weights of shoot (A) and root (B) in wheat seedlings

对照: 1/2Hoagland营养液; 3.75 AC: 3.75 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ ; 5 AC: 5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ ; 7.5 AC: 7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ ; 15 AC: 15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 。数据为3次重复的平均值 $\pm$ 标准差, 图2~4、6、7和10同。用不同字母标识表示数据间在0.05水平上差异显著, 下图同。

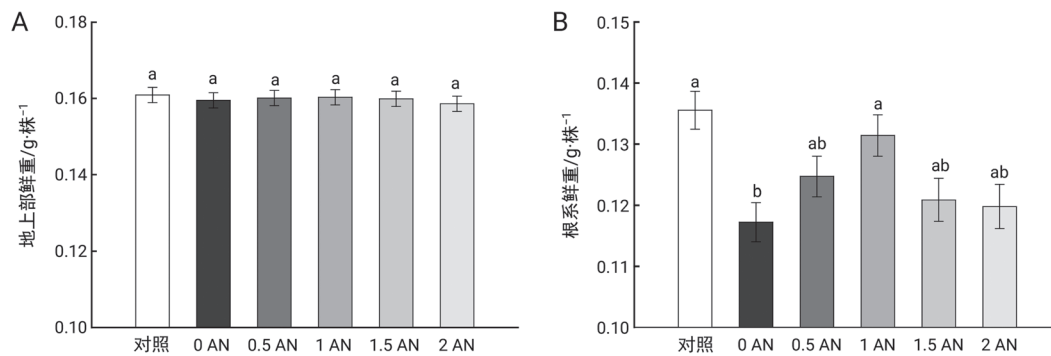


图2 不同浓度 NO_3^- 对单一 NH_4^+ 胁迫下小麦幼苗地上部(A)与根系(B)鲜重的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of NO_3^- on fresh weights of shoot (A) and root (B) in wheat seedlings under single NH_4^+ stress

对照: 1/2Hoagland营养液; 0 AN: 7.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl ; 0.5 AN: 7.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl +0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4NO_3 ; 1 AN: 6.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl +1.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4NO_3 ; 1.5 AN: 6.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl +1.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4NO_3 ; 2 AN: 5.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4Cl +2.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4NO_3 。

表1 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根系长度、平均直径和表面积的影响
Table 1 Effects of exogenous NO₃⁻ on length, mean diameter and surface area in wheat roots under single NH₄⁺ stress

处理	根长/cm	根系平均直径/mm	根系表面积/cm ²
对照	64.73±6.30 ^a	0.36±0.05 ^b	7.18±0.38 ^a
NH ₄ ⁺	50.08±4.91 ^c	0.39±0.02 ^a	6.25±0.26 ^b
NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻	56.88±2.31 ^b	0.37±0.03 ^b	6.81±0.15 ^a

对照: 1/2Hoagland营养液; NH₄⁺: 7.5 mmol·L⁻¹ NH₄⁺; NH₄⁺+NO₃⁻: 7.5 mmol·L⁻¹ NH₄⁺+1 mmol·L⁻¹ NO₃⁻; 图3~10同。同列数据用不同小写字母标识表示显著差异(*P*<0.05)。

直径显著减小了10.98%; 根系表面积、根系平均直径与对照间无显著差异(表1)。结果表明, 单一NH₄⁺处理抑制根的生长, 而NH₄⁺+NO₃⁻处理缓解了单一NH₄⁺对根系生长的抑制作用。

2.2 抗氧化酶活性和ROS、MDA含量

如图3和4所示, 单一NH₄⁺处理下, SOD、CAT、POD、APX等抗氧化酶活性以及T-AOC均显著下降, 分别降低了31.08%、24.31%、0.48%、1.99%和8.4%; NH₄⁺+NO₃⁻处理后, 4种抗氧化酶活性以及

T-AOC分别升高了35.97%、15.42%、19.55%、28.11%和22.98%, 显著高于单一NH₄⁺处理, 而与对照组相比均无显著差异。如图4所示, 与对照相比, 单一NH₄⁺处理下过氧化氢(H₂O₂)、超氧阴离子(O₂⁻)和丙二醛含量明显提高, 分别增加了36.75%、32.17%和33.46%; 与单一NH₄⁺处理相比, NH₄⁺+NO₃⁻处理显著降低了MDA、O₂⁻、H₂O₂含量, 其中MDA含量较单一NH₄⁺处理减少幅度较大, 但与对照相比无显著差异。

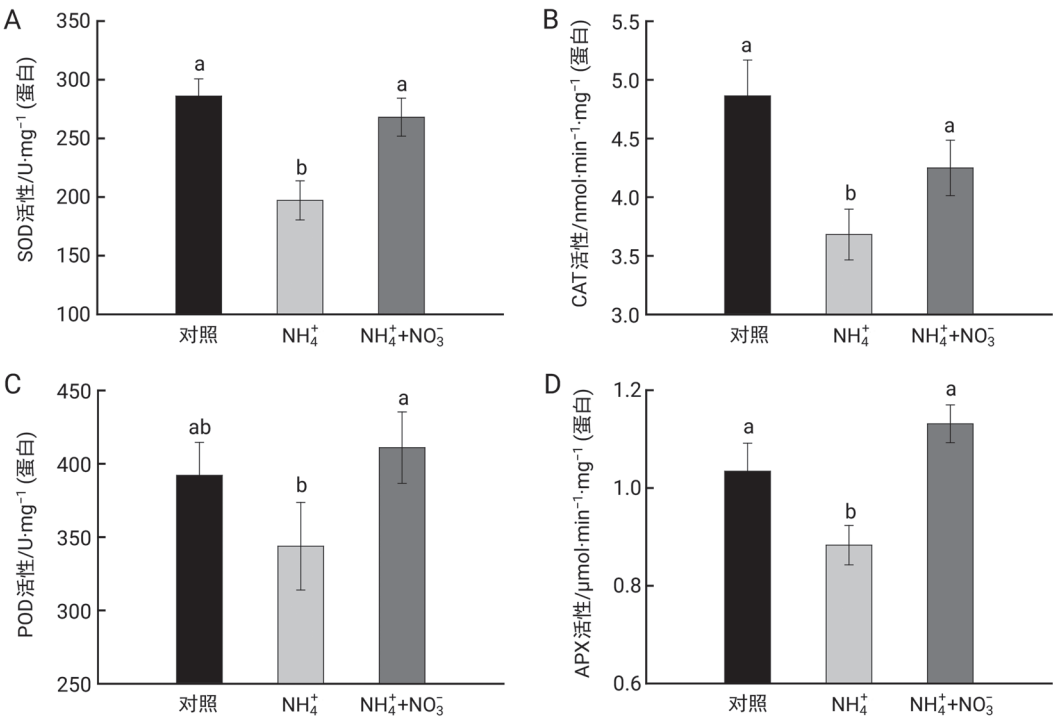


图3 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根系SOD (A)、CAT (B)、POD (C)和APX (D)活性的影响
Fig. 3 Effects of exogenous NO₃⁻ on the activities of SOD (A), CAT (B), POD (C) and APX (D) in wheat roots under single NH₄⁺ stress

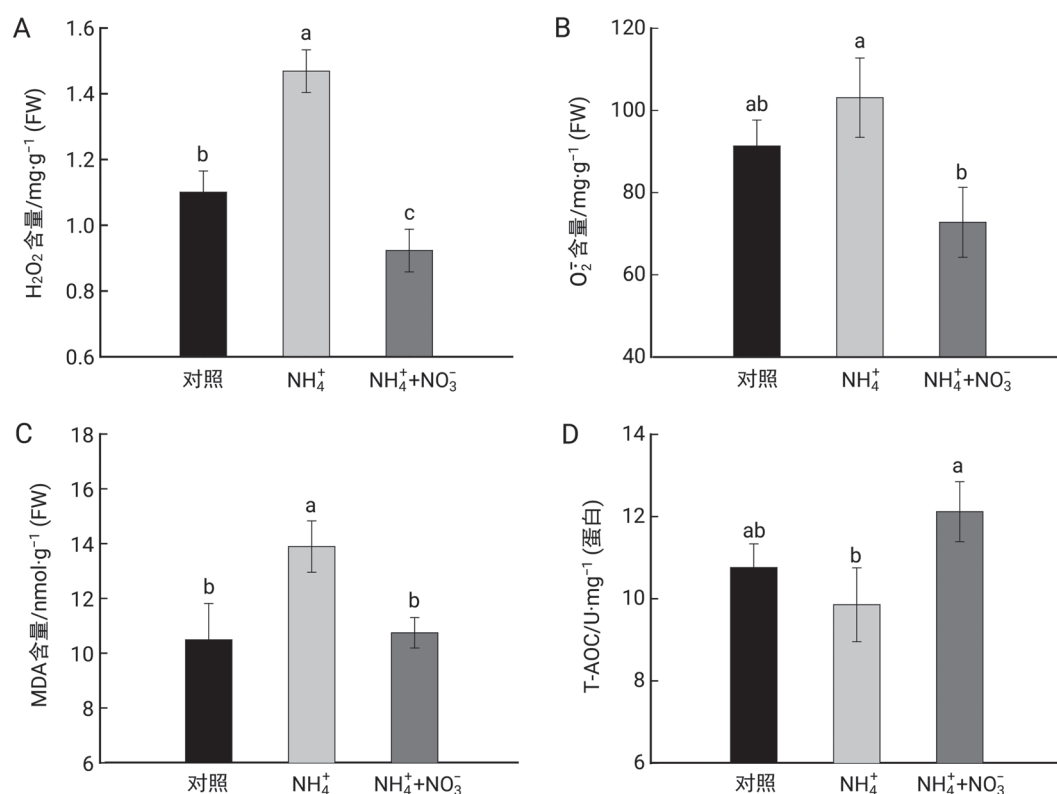


图4 外源 NO_3^- 对单一 NH_4^+ 胁迫下小麦根系 H_2O_2 (A)、 O_2^- (B)、MDA (C)含量以及T-AOC (D)的影响

Fig. 4 Effects of exogenous NO_3^- on the content of H_2O_2 (A), O_2^- (B) and MDA (C) and T-AOC (D) in wheat roots under single NH_4^+ stress

2.3 根系 H^+ 、IAA和 NH_4^+ 流速

利用NMT检测小麦根尖分生区处的 H^+ 、IAA、 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收速率, 结果显示: 与对照相比, 单一 NH_4^+ 处理后, 根部 NO_3^- 和 H^+ 外排增加, IAA内流增加; 经 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后, 与单一 NH_4^+ 处理相比, NH_4^+ 和 H^+ 外排减少, IAA内流减少(图5)。

2.4 氮代谢

如图6所示, 单一 NH_4^+ 处理下, 与对照相比GS、GOGAT和GDH活性显著下降, 分别降低了17.21%、79.01%和57.92%; $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后, GS、GOGAT和GDH活性显著高于单一 NH_4^+ 处理, 但均略低于对照。单一 NH_4^+ 处理下, 根系Gln含量显著降低; 铵态氮含量显著增加; Glu含量和全氮总量与对照相比略有差异, 但不显著(图7)。

2.5 根系结构性多糖成分

与对照相比, 单一 NH_4^+ 处理后, 小麦根系纤维素、半纤维素和木质素含量都显著提高, 分别增加

了19.15%、21.33%、12.68%, 半纤维素含量的增加幅度尤为明显; $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后, 纤维素、半纤维素和木质素含量明显低于单一 NH_4^+ 处理, 分别减少了10.15%、12.61%和8.81%, 且分别与对照组差异不显著(图8)。

为验证上述结果, 我们采用FTIR分析不同处理条件下小麦根系伸长区表皮细胞壁成分。如图9-A所示, 单一 NH_4^+ 处理的小麦根系在1 058、1 260和1 429 cm^{-1} 处有较强的吸收峰。从差谱图上看(图9-B), 与对照相比, 1 058、1 260和1 429 cm^{-1} 处差谱呈正值, 说明单一 NH_4^+ 处理下峰值增加; $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后, 差谱为负值, 说明 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理缓解了由单一 NH_4^+ 处理引起的峰值增加, 但并未完全消除。1 058 cm^{-1} 处的吸收峰主要由半纤维素的C-O键伸缩引起的, 1 260 cm^{-1} 处的吸收峰主要由木质素的共轭C-C伸缩振动引起, 1 429 cm^{-1} 处主要为纤维素的吸收峰(Zuverza-Mena等2016)。以上

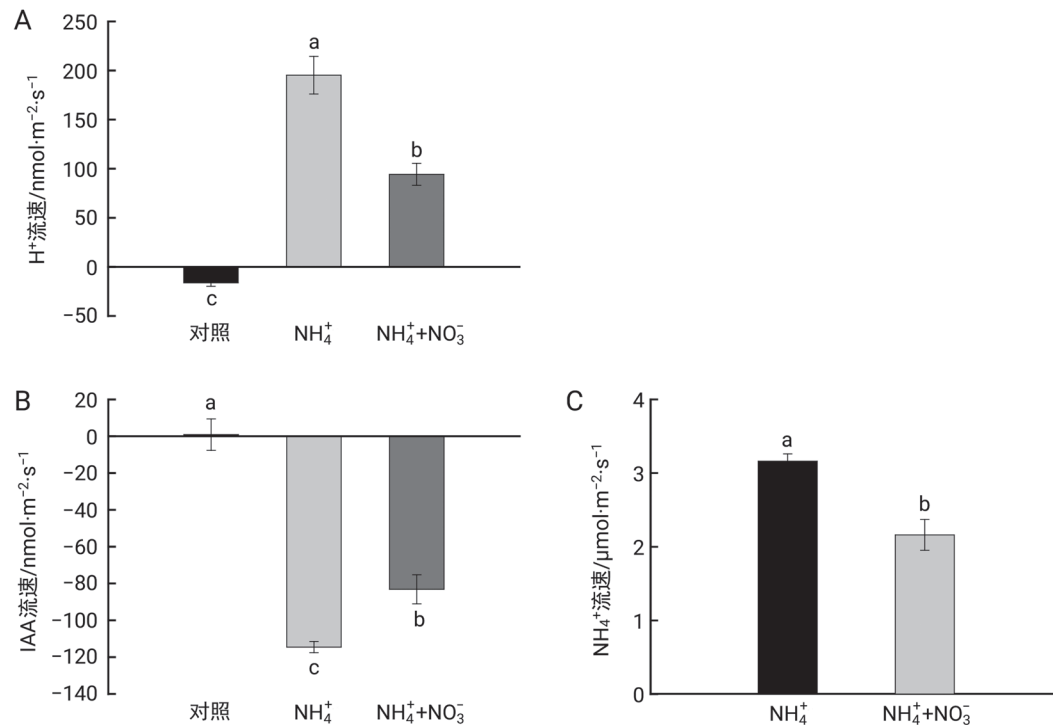


图5 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根尖分生区H⁺、IAA和NH₄⁺流速的影响

Fig. 5 Effects of exogenous NO₃⁻ on the flux of H⁺, IAA and NH₄⁺ in root meristem of wheat under single NH₄⁺ stress

正值表示外排, 负值表示内流。数据为6次重复的平均值±标准差。

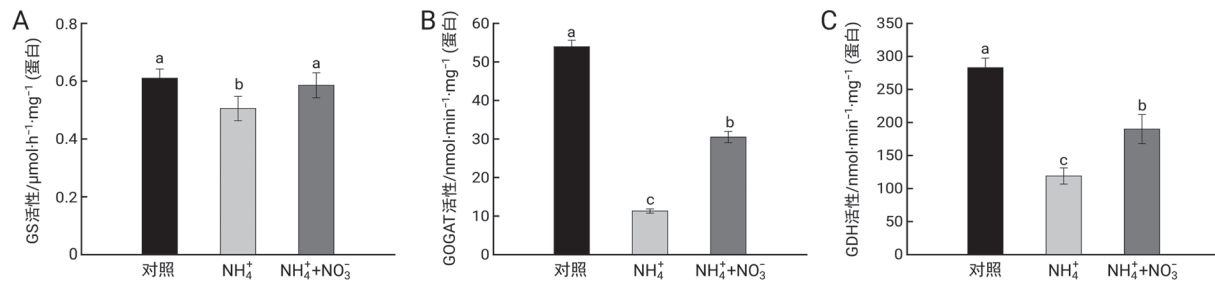


图6 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根系GS (A)、GOGAT (B)和GDH (C)活性的影响

Fig. 6 Effects of exogenous NO₃⁻ on the activities of GS (A), GOGAT (B) and GDH (C) in wheat roots under single NH₄⁺ stress

结果表明单一NH₄⁺处理促使根系伸长区表皮细胞壁纤维素、半纤维素和木质素的含量增加。

2.6 根系激素含量

如图10所示, 与对照相比, 单一NH₄⁺处理下IAA和茉莉酸含量显著降低, 分别减少了33.64%和48.44%, 而水杨酸含量显著增加了23.89%; 在NH₄⁺+NO₃⁻处理下, IAA和茉莉酸含量显著高于单一NH₄⁺

处理, 而水杨酸含量显著低于单一NH₄⁺处理(减少了15.01%)但与对照组无显著差异。结果表明, NH₄⁺+NO₃⁻处理能够稳定植物内源IAA的平衡。

3 讨论

氮肥被广泛应用于现代农业中。然而, 为了增加产量, 过量施用氮肥导致环境NH₄⁺浓度增加, 影

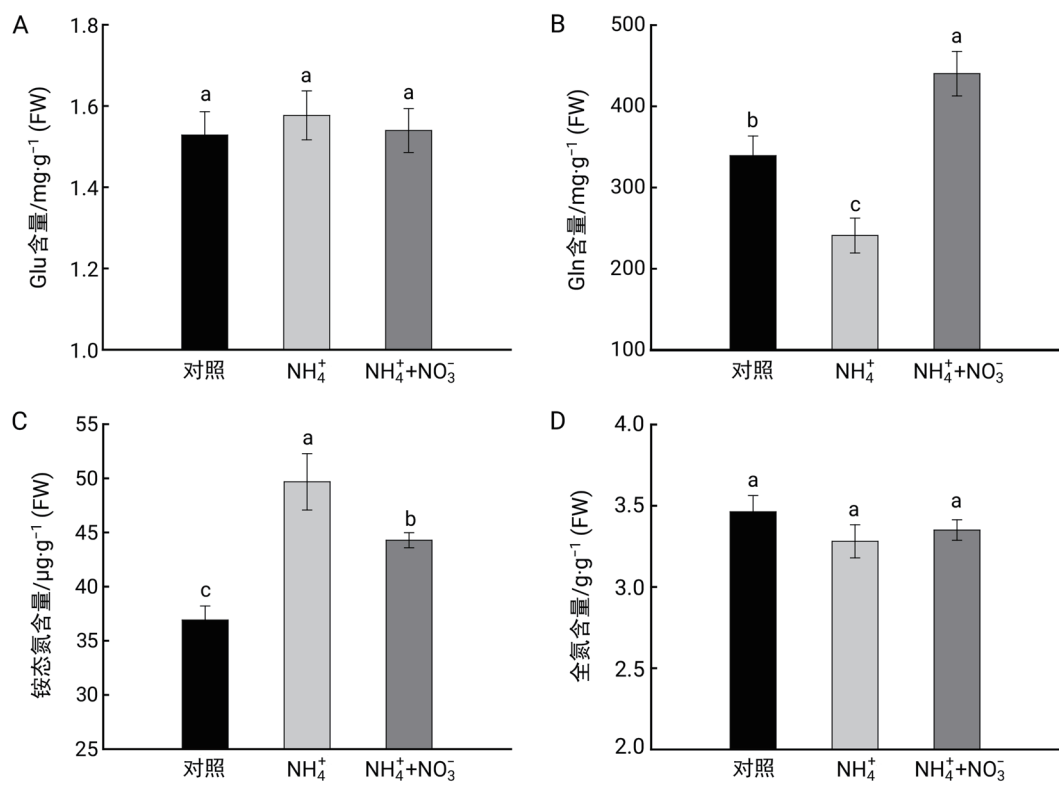


图7 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根系Glu (A)、Gln (B)、铵态氮(C)和全氮(D)含量的影响
Fig. 7 Effects of exogenous NO₃⁻ on the contents of Glu (A), Gln (B), ammonium nitrogen (C) and total nitrogen (D) in wheat roots under single NH₄⁺ stress

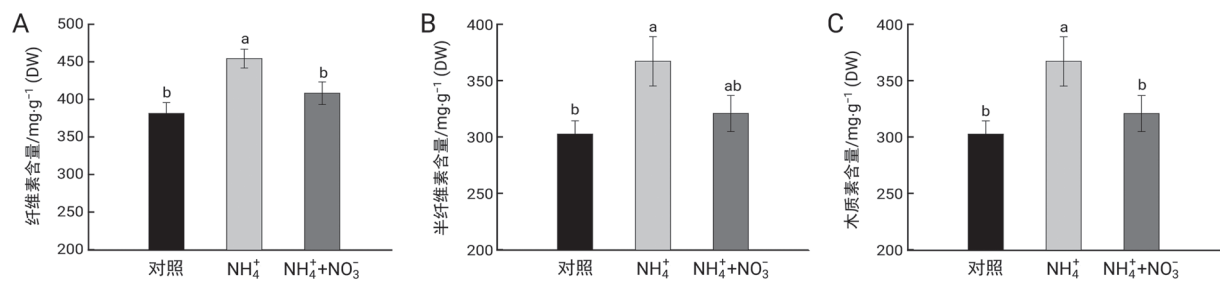


图8 外源NO₃⁻对单一NH₄⁺胁迫下小麦根系纤维素(A)、半纤维素(B)和木质素(C)含量的影响
Fig. 8 Effects of exogenous NO₃⁻ on the contents of cellulose (A), hemicellulose (B) and lignin (C) in wheat roots under single NH₄⁺ stress

数据为5次重复的平均值±标准差。

响植物根系活力与地上部生长。在葡萄(*Vitis vinifera*)幼苗中施加硝态氮能明显缓解水分胁迫抑制,外源添加硝态氮能够调节体内渗透机制进而抵抗外界水分胁迫(杨夕2018)。胡梦芸等(2009)研究发现外源葡萄糖处理能显著提高水分胁迫下小麦叶

片中可溶性糖和脯氨酸的积累,促进不定根和侧根的生长。在本研究中,我们发现在单一NH₄⁺处理下,小麦根系鲜重显著减小,根系总长度和根系表面积减小;经NH₄⁺+NO₃⁻处理后,根系鲜重、根长、根系表面积增加。因此,我们认为单一NH₄⁺处理抑

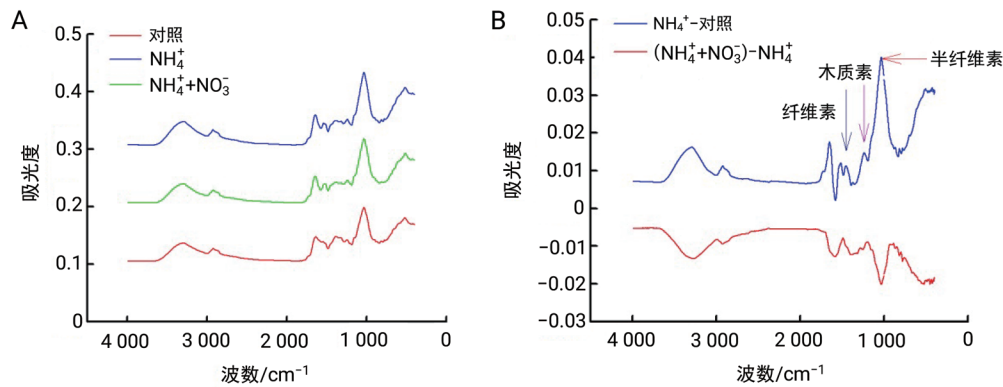
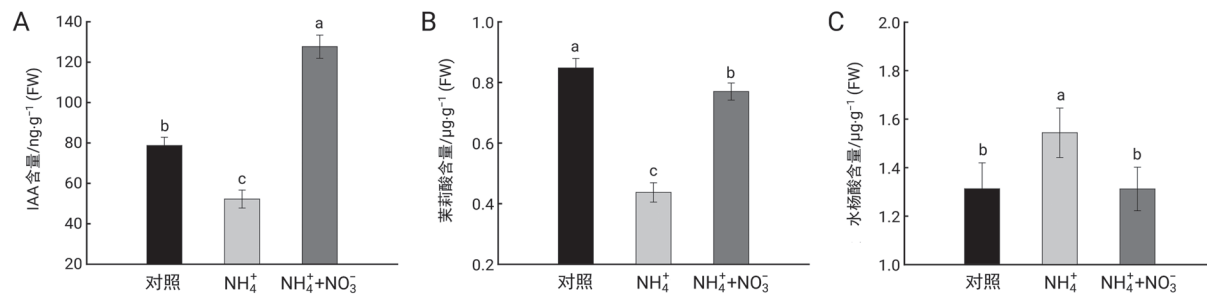


图9 小麦根部FTIR (A)及差谱(B)分析

Fig. 9 FTIR (A) and difference spectrum (B) analyses of wheat roots

NH_4^+ -对照: 单一 NH_4^+ 处理与对照之间的FTIR差谱; $(\text{NH}_4^++\text{NO}_3^-)-\text{NH}_4^+$: $\text{NH}_4^++\text{NO}_3^-$ 处理与单一 NH_4^+ 处理之间的FTIR差谱。

图10 外源 NO_3^- 对单一 NH_4^+ 胁迫下小麦根系IAA (A)、茉莉酸(B)和水杨酸(C)含量的影响Fig. 10 Effects of exogenous NO_3^- on the contents of IAA (A), jasmonic acid (B) and salicylic acid (C) in wheat roots under single NH_4^+ stress

制植物根系伸长, 而添加 NO_3^- 能够促进根系伸长, 缓解铵毒害。

有研究表明, 活性氧的积累会引起蛋白质、脂质和DNA的一系列氧化损伤, 导致脂质过氧化、细胞损伤和细胞死亡(Kong等2013)。丙二醛是植物细胞脂质过氧化的产物, 常用于评价植物对生物或非生物胁迫的耐受性。研究证明SOD、POD、APX和CAT是保护细胞免受氧化损伤的主要胞内酶, 可迅速清除活性氧, 减少氧化损伤(Krishnaraj等2012)。Su等(2012)发现 NH_4^+ 胁迫下水生植物根中丙二醛含量增加。外源硅处理可显著提高黄瓜(*Cucumis sativus*)叶片SOD、POD、APX和CAT等抗氧化酶活性, 增强清除活性氧的能力, 显著降低黄瓜叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量, 从而减轻活性氧对细胞膜的破坏(高青海等2014)。在本研究中, 我们观察

到单一 NH_4^+ 处理下 H_2O_2 、 O_2^- 和丙二醛含量显著高于对照; 在 $\text{NH}_4^++\text{NO}_3^-$ 处理下, 活性氧和丙二醛含量下降。抗氧化酶活性在单一 NH_4^+ 处理下都显著降低, 经 $\text{NH}_4^++\text{NO}_3^-$ 处理抗氧化酶活性基本恢复。有研究表明, 高铵胁迫下, 植物体内活性氧过量积累, 导致膜脂过氧化程度加剧, 氧化还原失衡, 从而抑制植物生长(刘扬等2019)。因此, 我们认为单一 NH_4^+ 处理是造成细胞膜系统氧化损伤, 形成铵毒害的原因之一。而 $\text{NH}_4^++\text{NO}_3^-$ 处理通过促进 NH_4^+ 的转化, 使 NH_4^+ 的浓度降低, 提高了POD、SOD等抗氧化酶活性, 加快活性氧的清除; 活性氧含量减少, 缓解了铵毒害。

植物铵中毒时常常伴随着根际强烈酸化。随着培养液中 NH_4^+ 浓度的升高, 根系 H^+ 分泌量随之增加, 导致细胞膜去极化, 从而引起细胞膜 H^+ -ATPase

活性升高。为维持电荷平衡, H^+ -ATPase将 H^+ 泵出质膜, 造成根际酸化, 抑制根系伸长(缪其松等2011)。此外, 有研究表明根系伸长缓慢可能是过量 H^+ 直接影响根组织的氧化过程(杜晨晴等2018)。当pH值较低时, 根细胞吸收 NH_4^+ 后很难维持其胞内 H^+ 平衡, 过量 H^+ 外排; 随着时间延长, 造成POD、SOD等抗氧化酶活性降低, 不能及时清除 O_2 和 H_2O_2 积累, 导致细胞氧化损伤、根尖细胞死亡, 从而抑制根系伸长(杜晨晴等2018)。Coskun等(2013)发现, 根系细胞吸收 NH_4^+ 后, 部分又跨膜排出, 这种 NH_4^+ 跨膜循环导致能量无效损耗, 致使根系生长迟缓。在本研究中, 我们利用NMT测定了小麦根尖分生区 H^+ 和 NH_4^+ 流速。数据表明, 单一 NH_4^+ 处理后, 根部分生区 H^+ 外排增加; 经 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后, H^+ 外排减少。我们的研究结果进一步说明了高 NH_4^+ 胁迫伴随着根际酸化和能量的无效利用, 对根系细胞造成毒害, 抑制根系生长。

植物体内 NH_4^+ 的同化作用主要是GS、GOGAT、GDH等关键酶参与调控的。目前认为GS与GOGAT构成的循环是高等植物铵同化的主要途径(Wang等2016)。除了GS/GOGAT循环外, GDH在特定生理条件下的氮同化中还起着辅助作用。GDH是一类广泛存在于植物、动物和微生物中的氧化还原酶, 主要催化的反应是: 谷氨酸+ $\text{NADP} \rightarrow \alpha$ -酮戊二酸+ $\text{NADPH} + \text{NH}_4^+$; 其同样参与植物氮素的代谢循环(曹慧等2009)。有研究表明, NO_3^- 能够矫正 NH_4^+ 负效应, 这可能与促进 NH_4^+ 同化有关, 而 NH_4^+ 同化与GS/GOGAT表达和活性的增强有关(Garnica等2010)。在本研究中我们观察到, 单一 NH_4^+ 处理下, GS、GOGAT和GDH活性显著低于对照, 谷氨酸含量也显著降低, 但植物铵态氮含量却显著增加; 而在 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理下, 铵态氮含量降低, GS、GOGAT和GDH活性显著高于单一 NH_4^+ 处理。因此, 我们认为 NO_3^- 诱导GS、GOGAT等酶的活性, 促进 NH_4^+ 同化, 减少 NH_4^+ 积累, 从而缓解铵毒害。同时, 当GS/GOGAT途径进行 NH_4^+ 同化时, GDH替代途径参与氨同化, 从而加快 NH_4^+ 同化进程, 快速缓解铵毒害。

植物细胞壁是一个机械性很强的网状结构, 由纤维素、半纤维素、果胶等组成。杨野等(2013)

发现铝胁迫下根细胞壁成分纤维素、半纤维素含量增加, 认为细胞壁成分的增加引起了细胞壁的硬化, 从而抑制了根系伸长。铝胁迫引起小麦细胞壁半纤维素含量增加, 导致细胞壁伸展性下降, 抑制根系生长(Tabuchi和Matsumoto 2001)。有研究表明, 植物激素对植物纤维素合成与纤维发育具有重要的调节作用(程超华等2005)。IAA是纤维发育过程中的正效应因子, 能促进纤维伸长(杨晓婉等2014; 邴杰和张根发2012)。在本研究中, 我们发现单一 NH_4^+ 胁迫下小麦根变得短粗, 根系纤维素、半纤维素等含量增加; 而添加 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 后, 根系纤维素、半纤维素含量减少。为进一步验证这一结果, 我们采用了FTIR分析小麦根系伸长区表皮细胞壁成分。FTIR数据表明单一 NH_4^+ 处理改变了主根伸长区细胞壁中纤维素、半纤维素和木质素的光谱特征, 其含量分别显著增加了19.15%、21.33%和12.68%。张雨等(2020)认为纤维素、半纤维素等细胞壁成分的增加引起了细胞壁的硬化, 使根长变短, 根直径变粗。因此, 我们认为单一 NH_4^+ 处理下细胞壁成分纤维素、半纤维素等含量的增加会导致根细胞壁的刚性增强, 细胞伸展能力下降, 使根细胞壁僵硬, 从而抑制根系生长。加入 NO_3^- 处理后, 纤维素、半纤维素和木质素含量降低, 提高了细胞的伸展能力, 缓解了高 NH_4^+ 处理对小麦的抑制作用。

植物激素如脱落酸、IAA、乙烯、茉莉酸和水杨酸在植物对各种生物和非生物胁迫的生长反应中起着重要作用。植物激素并不是单独发挥调控作用, 而是多种植物激素间相互协同作用, 共同影响植物的生长发育(张闯等2014)。水杨酸在植物中的主要作用被认为是调节对生物胁迫的反应, 大量文献表明水杨酸也参与了对包括高 NH_4^+ 胁迫在内的几种非生物胁迫的反应(Iqbal等2014; Fahad和Bano 2012)。Yang等(2004)认为逆境条件下水杨酸可通过协调抗氧化系统酶活性的平衡, 减轻氧化胁迫对水稻的伤害。徐芬芬等(2010)认为水杨酸可减缓寒冷胁迫的作用可能与水杨酸受体蛋白基因与POD基因同源有关, 因为外源水杨酸可进入体内激活POD活性, 启动保护酶系统, 从而提高植物抗逆性。IAA在调节植物生长相关过程中起

着关键作用,它可以控制植物对胁迫的生长反应或在胁迫条件下协调生长(Wani等2016)。Wang等(2016)认为,植物激素如IAA等能够缓解高 NH_4^+ 胁迫对GS的抑制作用。杨晓婉等(2014)揭示,IAA可能使细胞壁中的纤维素酶活性增加,从而使连接木葡聚糖与纤维素微纤丝之间的键断裂,细胞壁松弛,促进细胞生长。另有研究表明,高 NH_4^+ 条件下,植物体内激素合成和转运系统被破坏,根系生长迟缓,而外源添加 NO_3^- 能诱导CK等激素的合成,缓解高 NH_4^+ 胁迫对植物的伤害,促进根系生长(Hachiya等2012)。在本研究中,我们观察到单一 NH_4^+ 处理下根尖中IAA和茉莉酸含量显著下降,而水杨酸含量显著增加;经 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后,IAA、茉莉酸和水杨酸含量基本恢复到对照水平。因此,我们推测 NO_3^- 能够提高IAA水平,促进根系伸长,可能缓解单一 NH_4^+ 处理对GS、抗氧化酶等活性的抑制作用。

近年来,人们对小麦、水稻、拟南芥等植物根系应对铵毒的响应进行了大量的研究。一般的植物例如小麦和拟南芥在根际pH降低后,细胞膜质子泵活性会受到抑制,膜电位也无法维持在正常的状态;而水稻是一种以铵态氮营养为主的植物,在铵态氮营养下根系细胞膜质子泵的活性比硝态氮营养高,这是铵态氮吸收后水稻根系抵御根际酸化的生理反应(缪其松等2011)。尽管水稻能够忍受一定浓度的 NH_4^+ ,但当浓度超过其耐受范围后,便如同小麦和拟南芥一样,表现出同样的生理特征(刘扬等2019)。在单一 NH_4^+ 处理下,小麦生长受到抑制,根系鲜重、生长素水平降低,抗氧化酶活性以及氮代谢酶活性降低,纤维素等细胞壁成分增加,导致根细胞壁的刚性增强,从而抑制根系生长(杨野等2013)。

总之,单一 NH_4^+ 处理使小麦根系的抗氧化能力降低,活性氧含量增加,质膜过氧化程度加剧;同时,细胞壁纤维素、半纤维素等成分含量增加,使细胞壁僵硬,延展性降低,细胞伸长受到抑制; H^+ 、 NH_4^+ 大量外排造成能耗费增加;IAA、茉莉酸、水杨酸等激素稳态改变,根系生长受到抑制。而 $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ 处理后通过提高氮代谢关键酶、活性氧清除酶活性促进氮同化和活性氧的清除;通过减少 H^+

与 NH_4^+ 外排,缓解根基酸化,降低能耗;通过调控IAA等激素水平促进根系生长等途径,缓解单一 NH_4^+ 处理的抑制作用,促进小麦幼苗根系的生长。

参考文献(References)

- Bengough AG, McKenzie BM, Hallett PD, et al (2011). Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *J Exp Bot*, 62 (1): 59–68
- Bing J, Zhang GF (2012). Advances in the regulation of hormones and fatty acids on the development of cotton fiber. *Biol Bull*, 47 (2): 6–9 (in Chinese) [邴杰, 张根发(2012). 激素和脂肪酸对棉花纤维发育调控的研究进展. *生物学通报*, 47 (2): 6–9]
- Cao H, Wang XW, Zou YM, et al (2009). Effects of exogenous nitric oxide on the several enzymes of nitrogen metabolism in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress. *Acta Hort Sin*, 36 (6): 781–786 (in Chinese with English abstract) [曹慧, 王孝威, 邹岩梅等(2009). 外源NO对水分胁迫下平邑甜茶幼苗中几种氮代谢酶的影响. *园艺学报*, 36 (6): 781–786]
- Cheng CH, Wang XD, Yao YL (2005). Inducement of fiber cell elongation from ovule of lintless mutant (*Ligon* cotton, *Gossypium hirsutum* L.) *in vitro* with IAA and GA_3 . *Acta Agron Sin*, 31 (2): 229–233 (in Chinese with English abstract) [程超华, 王学德, 姚艳玲(2005). IAA和 GA_3 对棉花短纤维突变体纤维长度的离体诱导作用. *作物学报*, 31 (2): 229–233]
- Coskun D, Britto DT, Li M, et al (2013). Rapid ammonia gas transport accounts for futile transmembrane cycling under $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ toxicity in plant roots. *Plant Physiol*, 163 (4): 1859–1867
- Ding WH, Wang B, Zhang YH, et al (2012). Effect of pH buffer on antioxidant enzyme activity in winter wheat seedlings under different water conditions. *J Trit Crop*, 32 (5): 890–894 (in Chinese with English abstract) [丁位华, 王彬, 张英华等(2012). pH缓冲液对不同水分状态下冬小麦幼苗抗氧化酶活性的影响. *麦类作物学报*, 32 (5): 890–894]
- Du CQ, Wu XW, Yan L, et al (2018). Effect of boron deficiency and low pH on cell wall components and boron distribution in cell of trifoliate root. *Acta Hort Sin*, 45 (7): 1272–1282 (in Chinese with English abstract) [杜晨晴, 吴秀文, 闫磊等(2018). 缺硼和低pH对枳椇根系细胞壁组分及细胞中硼分布的影响. *园艺学报*, 45 (7): 1272–1282]
- Fahad S, Bano A (2012). Effect of salicylic acid on physiological and biochemical characterization of maize grown in saline area. *Pak J Bot*, 44 (4): 1433–1438

- Gajewska E, Wielanek M, Bergier K, et al (2009). Nickel-induced depression of nitrogen assimilation in wheat roots. *Acta Physiol Plant*, 31 (6): 1291–1300
- Gao QH, Wang YQ, Lu XM, et al (2014). Effects of silicon on physiological characteristics of cucumber seedlings under ammonium stress. *Chin J Appl Ecol*, 25 (5): 1395–1400 (in Chinese with English abstract) [高青海, 王亚坤, 陆晓民等(2014). 硅对铵态氮胁迫下黄瓜幼苗生理特性的影响. *应用生态学报*, 25 (5): 1395–1400]
- Garnica M, Houdusse F, Zamarreño AM, et al (2010). Nitrate modifies the assimilation pattern of ammonium and urea in wheat seedlings. *J Sci Food Agric*, 90 (3): 357–369
- Gutiérrez DR, Chaves AR, Rodrigues SC, et al (2018). UV-C and ozone treatment influences on the antioxidant capacity and antioxidant system of minimally processed rocket (*Eruca sativa* Mill.). *Postharv Biol Technol*, 138: 107–113
- Hachiya T, Watanabe CK, Fujimot M, et al (2012). Nitrate addition alleviates ammonium toxicity without lessening ammonium accumulation, organic acid depletion and inorganic, cation depletion in *Arabidopsis thaliana* shoots. *Plant Cell Physiol*, 53 (3): 577–591
- Ho CH, Lin SH, Hu HC, et al (2009). CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 138 (6): 1184–1194
- Hu L, Xie Y, Fan SJ, et al (2018). Comparative analysis of root transcriptome profiles between drought-tolerant and susceptible wheat genotypes in response to water stress. *Plant Sci*, 272: 276–293
- Hu MY, Li H, Zhang YJ, et al (2009). Photosynthesis and related physiological characteristics affected by exogenous glucose in wheat seedlings under water stress. *Acta Agron Sin*, 35 (4): 724–732 (in Chinese with English abstract) [胡梦芸, 李辉, 张颖君等(2009). 水分胁迫下葡萄糖对小麦幼苗光合作用和相关生理特性的影响. *作物学报*, 35 (4): 724–732]
- Iqbal N, Umar S, Khan NA, et al (2014). A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: Regulation of proline metabolism. *Environ Exp Bot*, 100: 34–42
- Kong L, Wang F, Si J, et al (2013). Increasing in ROS levels and callose deposition in peduncle vascular bundles of wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under nitrogen deficiency. *J Plant Interact*, 8 (2): 109–116
- Krishnaraj C, Jagan EG, Ramachandran R, et al (2012). Effect of biologically synthesized silver nanoparticles on *Bacopa monnieri* (Linn.) Wettst. plant growth metabolism. *Process Biochem*, 47 (4): 651–658
- Liu Y, Sun SZ, Lei KQ, et al (2019). Effect of exogenous substances on seed germination and seedling growth under elevated ammonium stress in wheat. *J Trit Crop*, 39 (12): 1477–1485 (in Chinese with English abstract) [刘扬, 孙淑珍, 雷康琦(2019). 外源硝态氮对高铵胁迫下小麦幼苗生长的影响. *麦类作物学报*, 39 (12): 1477–1485]
- Ma X, Zhu C, Yang N, et al (2016). γ -Aminobutyric acid addition alleviates ammonium toxicity by limiting ammonium accumulation in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiol Plantarum*, 158 (4): 389–401
- Miao QS, Zeng HQ, Zhu YY, et al (2011). Relationship between membrane potential, plasma membrane H⁺-pump and H⁺ release by rice root under ammonium nutrition. *J Plant Nutr Fert*, 17 (5): 1044–1049 (in Chinese with English abstract) [缪其松, 曾后清, 朱毅勇等(2011). 铵态氮营养下水稻根系分泌氢离子与细胞膜电位及质子泵的关系. *植物营养与肥料学报*, 17 (5): 1044–1049]
- Miller AJ, Cramer MD (2005). Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant Soil*, 274: 1–36
- Peleg Z, Blumwald E (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (3): 290–295
- Sengupta D, Kannan M, Reddy AR (2011). A root proteomics-based insight reveals dynamic regulation of root proteins under progressive drought stress and recovery in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Planta*, 233 (6): 1111–1127
- Song HY, LI GJ, Shi WM (2016). Effects of different ammonium potassium ratios on the aboveground and root growth of *Arabidopsis thaliana*. *Soils*, 48 (6): 1077–1084 (in Chinese) [宋海燕, 李光杰, 施卫明(2016). 不同铵钾比对高铵下拟南芥地上部和根系生长的影响. *土壤*, 48 (6): 1077–1084]
- Su S, Zhou Y, Qin JG, et al (2012). Physiological responses of *Egeria densa* to high ammonium concentration and nitrogen deficiency. *Chemosphere*, 86 (5): 538–545
- Tabuchi A, Matsumoto H (2001). Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition. *Physiol Plantarum*, 112 (3): 353–358
- Wang F, Gao J, Liu Y, et al (2016). Higher ammonium transamination capacity can alleviate glutamate inhibition on winter wheat (*Triticum aestivum* L.) root growth under high ammonium stress. *PLOS One*, 11 (8): 16099
- Wani SH, Kumar V, Shriram V, et al (2016). Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *Crop J*, 4 (3): 162–176
- Xie YP, Zheng XY, Lin DL, et al (2010). Separation and identification of 4 auxins in cabbage by high performance liquid chromatography. *J Xinjiang Agric Univ*, 33 (5): 409–411 (in Chinese with English abstract) [谢勇平, 郑新宇, 林丹丽等(2010). 高效液相色谱法同时分离测定包菜中4种植物生长素. *新疆农业大学学报*, 33 (5): 409–411]
- Xiong SM, Zuo XF, Zhu YY (2005). Determination of cellu-

- lose, hemicellulose and lignin in rice hull. *Cereal Feed Ind*, 8 (2): 40–41 (in Chinese with English abstract) [熊素敏, 左秀凤, 朱永义(2005). 稻壳中纤维素、半纤维素和木质素的测定. *粮食与饲料工业*, 8 (2): 40–41]
- Xu FF, Ye LM, Fu SQ (2010). Effects of salicylic acid on resistance to cold stress of rice seedlings. *Guangdong Agric Sci*, 37 (1): 18–20 (in Chinese with English abstract) [徐芬芬, 叶利民, 付淑琴(2010). 外源水杨酸对水稻幼苗抗冷性的影响. *广东农业科学*, 37 (1): 18–20]
- Yang X (2018). Effects of nitrate nitrogen on nitrogen metabolism and related enzymes in grape seedlings under water stress (dissertation). Shihezi: Shihezi University (in Chinese with English abstract) [杨夕(2018). 水分胁迫下施加硝态氮对葡萄幼苗氮素代谢及相关酶的影响(学位论文). 石河子: 石河子大学]
- Yang XW, Zheng GQ, Yang J, et al (2014). Changes in endogenous hormone contents and cell wall component, degrading enzyme activity and their relation in *Lycium barbarum*. *Chin Bull Bot*, 49 (1): 30–40 (in Chinese with English abstract) [杨晓婉, 郑国琦, 杨涓等(2014). 宁夏枸杞果实内源激素的变化及其与细胞壁成分和相关酶的关系. *植物学报*, 49 (1): 30–40]
- Yang Y, Qi M, Mei C (2004). Endogenous salicylic acid protects rice plants from oxidative damage caused by aging as well as biotic and abiotic stress. *Plant J*, 40: 909–919
- Yang Y, Wang QL, Zhao LF, et al (2013). Physiological mechanisms of root elongation inhibition induced by changes of root cell wall components under aluminum stress. *J Plant Nutr Fert*, 19 (2): 244–255 (in Chinese with English abstract) [杨野, 王巧兰, 赵磊峰等(2013). 铝胁迫下植物根尖细胞壁组成物质变化抑制根伸长的生理机制研究. *植物营养与肥料学报*, 19 (2): 244–255]
- Zhang C, Huang ZG, Tong JH, et al (2014). Related physiological characteristics associated with fiber development in *Triarrhena lutarioriparia*. *Plant Physiol J*, 50 (3): 303–308 (in Chinese with English abstract) [张闯, 黄志刚, 童建华等(2014). 南荻纤维素合成的相关生理特性. *植物生理学报*, 50 (3): 303–308]
- Zhang Y, Zhao MJ, Zhang W, et al (2020). Transcriptional regulatory network of secondary cell wall biosynthesis in plants. *Chin Bull Bot*, 55 (3): 351–368 (in Chinese with English abstract) [张雨, 赵明洁, 张蔚等(2020). 植物次生细胞壁生物合成的转录调控网络. *植物学报*, 55 (3): 351–368]
- Zuverza-Mena N, Armendariz R, Peralta-Videa JR, et al (2016). Effects of silver nanoparticles on radish sprouts: root growth reduction and modifications in the nutritional value. *Front Plant Sci*, 7: 90