

N 营养和水分胁迫互作对水稻渗透调节的影响

陈贵¹ 郭世伟² 赵国华³ 张红梅¹ 沈亚强¹ 程旺大^{1*}

(1. 嘉兴市农业科学研究院 农业生态环境研究室, 浙江 嘉兴 314016;

2. 南京农业大学 资源与环境科学学院, 南京 210095;

3. 嘉兴学院 生物与化学工程学院, 浙江 嘉兴 314001)

摘要 为研究不同形态氮素(NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N)和水分胁迫互作时水稻渗透调节的差异,利用营养液培养,通过 PEG(6000)对局部根系进行水分胁迫,分析比较水稻各部位主要渗透调节物质含量的变化。结果表明:局部根系水分胁迫时,供 NH_4^+ -N 时受胁迫一侧根系生长无明显变化,根系可溶性糖和游离氨基酸含量分别增加 64.5% 和 167%,根系木质部和韧皮部汁液中的可溶性糖含量分别增加 243% 和 42.2%;而供 NO_3^- -N 时受胁迫一侧根系韧皮部汁液中可溶性糖含量显著降低,根系生长受到明显抑制,尽管可溶性糖和游离氨基酸含量分别增加 46.4% 和 73.9%,韧皮部汁液中可溶性糖含量显著降低。未受胁迫一侧根系生物量累积则明显增大,这与其韧皮部汁液中的可溶性糖含量明显升高相一致。 NH_4^+ -N 营养使水稻通过渗透调节有效抵抗水分胁迫,是典型的“耐旱”类型;而供应 NO_3^- -N 营养时渗透调节并未发挥明显作用,而采用典型的“避旱”类型,无法避旱时水稻生长则受到抑制。

关键词 水稻;水分胁迫;分根;不同形态氮素;可溶性糖;游离氨基酸

中图分类号 Q 945.17⁺3; S 511.01

文章编号 1007-4333(2014)05-0038-08

文献标志码 A

Effect of N nutrition and water stress on rice osmoregulation at seedling stage

CHEN Gui¹, GUO Shi-wei², ZHAO Guo-hua³, ZHANG Hong-mei¹,
SHEN Ya-qiang¹, CHENG Wang-da^{1*}

(1. Development of Agricultural Ecological Environment, Jiaxing Academy of Agricultural Science, Jiaxing 314016, China;

2. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

3. College of Biological, Chemical Sciences and Engineering, Jiaxing University, Jiaxing 314001, China)

Abstract To study different mechanism of osmoregulation of rice under water stress and supplied with NH_4^+ -N and NO_3^- -N, a hydroponic experiment of partial root under water stress simulated by PEG (6000) was conducted to analyze and compare concentration changes of main osmo-regulation substances. The result showed growth of rice partial root under water stress was not significantly affected when supplied NH_4^+ -N. The concentrations of soluble sugar and free amino acid in partial root under water stress were increased by 64.5% and 167%. In addition, the soluble sugar concentrations in xylem sap and phloem sap were 243% and 42.2% higher than partial root under normal water level. However, partial root under water stress was obviously suppressed when supplied NO_3^- -N nutrition. Although, the concentrations of soluble sugar and free amino acid were 46.4% and 73.9% higher than partial root without water stress. The soluble sugar concentration in phloem sap was found to decrease significantly. However, biomass of partial root without water stress was obviously larger than any partial root under normal water level supplied with NO_3^- -N, which was in line with its markedly higher soluble sugar in phloem sap. In conclusion, rice could successfully resist water stress through osmoregulation with NH_4^+ -N nutrition supply. This could be called “drought endure” type. However, when

收稿日期: 2014-01-03

基金项目: 浙江省环保科技计划项目(2012B016); 嘉兴市科技计划项目(2011AY1047, 2012AY1055)

第一作者: 陈贵, 农艺师, 博士, 主要从事水稻氮素营养及生态环境研究, E-mail: chenzhao2004@163.com

通讯作者: 程旺大, 研究员, 博士, 主要从事水稻栽培及生态环境研究, E-mail: chwd228@yeah.net

supplied NO_3^- -N nutrition, rice chose to avoid water stress after failed osmoregulation, which was called “drought escape” type. Rice growth would be obviously restrained when no way was possible to escape water stress.

Key words rice; water stress; split root; various nitrogen forms; soluble sugar; free amino acid

水稻是我国最主要的粮食作物,其耗水量可占我国农业用水的 80% 左右^[1]。为了合理、有效利用不断枯竭的水资源,水稻节水栽培(或旱作)势在必行^[2]。水分胁迫对水稻生长影响的研究就是在淡水资源不断紧缺,干旱环境发生频率加快的大背景下兴起的一个研究热点。前人据此进行了大量的研究,并取得了丰硕成果。其中,通过不同形态氮素营养调控水稻应对水分胁迫方面的研究更是受到广泛关注。然而,大多数研究主要关注不同形态氮素和水分胁迫互作下水稻的生理生化响应机制以及如何更好优化不同形态氮素配比,例如:研究发现,与硝态氮(NO_3^- -N)相比,铵态氮(NH_4^+ -N)能有效减缓水稻生长受水分胁迫的抑制程度;供应 NH_4^+ -N 时水稻在水分胁迫下的氮素及水分利用、光合以及物质转运特性等均优于 NO_3^- -N^[3-7]。对不同形态氮素和水分胁迫互作时水稻地上部和根系渗透调节差异及互响应机制尚不十分清楚。本课题组在之前的研究中通过分根试验证明在局部根系遇受水分胁迫时供 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 营养时,水稻地上部分生长均未受明显影响,其中,供 NH_4^+ -N 营养时水分胁迫一侧根系和未受水分胁迫一侧根系的生长基本一致。但是,当供 NO_3^- -N 营养时水分胁迫一边根系的生长却受到明显抑制,而未受胁迫一侧根系的生物量较 NO_3^- -N 全根非水分胁迫两侧根系的生物量还要大^[8-9]。在此基础上,本试验再次对局部根系进行水分胁迫处理,分析比较水稻各部位主要渗透调节物质(可溶性糖和游离氨基酸)含量变化,旨在为不同形态氮素和水分胁迫互作调控水稻生长的深入研究和实际应用提供理论依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 供试材料及试验设计

供试水稻 (*Oryza sativa* L.) 品种为汕优 63。试验于南京农业大学温室实验基地进行,室内温度白天约为 32~35 °C,光合有效辐射约为 1 200~1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右。试验设置 3 个水分水平:1)非水分胁迫;2)全根水分胁迫;3)部分根系水分胁迫。2 种氮素形态分别为:40 mg/L (N) 为 NH_4^+ -N 形态 ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), 40 mg/L (N) 为

NO_3^- -N 形态 ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$), 分别以 A 和 N 表示,共计 6 个处理,每个处理重复 10 次。营养液采用国际水稻研究所 (IRRI) 的常规营养液配方^[10]并略作改进。此外,添加 Na_2SiO_3 以保持营养液中的 SiO_2 为 0.2 mmol/L, 2 mg/L 的双氰胺 (DCD) 作为硝化抑制剂添加到所有处理当中。采用聚乙二醇 6000 (PEG 6000) 模拟水分胁迫^[11], 加入量为 100 g/L。6 个处理分别为:

- 1) A-A: 两侧根室都供 NH_4^+ -N, 非水分胁迫;
- 2) A-AP: 两侧根室供 NH_4^+ -N, 左侧根室为非水分胁迫, 右侧根室为水分胁迫;
- 3) AP-AP: 两侧根室都供 NH_4^+ -N, 水分胁迫;
- 4) N-N: 两侧根室都供 NO_3^- -N, 非水分胁迫;
- 5) N-NP: 两侧根室供 NO_3^- -N, 左侧根室为非水分胁迫, 右侧根室为水分胁迫;
- 6) NP-NP: 两侧根室都供 NO_3^- -N, 水分胁迫。

水稻种子经过消毒处理后用去离子水洗净,在 32 °C 恒温培养箱中催芽,并培养至 2 叶 1 心时转入 1/2 全营养液中再培养至 3 叶 1 心后移苗,先用 1/2 全营养液培养 4~5 d 时间,一周后对水稻进行不同形态氮素处理,处理后 12 d 后,进行分根和 PEG 水分胁迫处理,将水稻移入左右根室容积均为 500 mL 的 (8 cm × 8 cm × 12 cm) 分根箱进行分根处理(图 1)。每只分根箱移 3 株苗,移苗时每株苗留均匀的 12 条根,每边 6 条,其余根剪除,以后每天都剪除长出的新根。处理 14 d。营养液 pH 每天调至 5.50 ± 0.05,每隔 3 d 更换 1 次营养液。

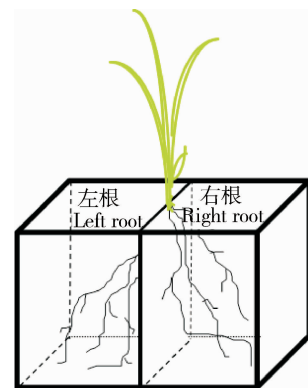


图 1 分根培养容器未意图

Fig. 1 Schematics view of split-root system

1.2 测定项目

1.2.1 生物量

在水分胁迫处理前和培养结束后分别采样,将样品分为地上部和根系2个部分,105℃杀青30 min后,70℃烘至恒重,称重并计算水分胁迫处理后的各部分生物累积量。

1.2.2 叶片和根系可溶性糖和游离氨基酸含量

可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定,取新鲜叶片或根系0.3 g,剪碎放入三角瓶,加入20 mL蒸馏水,用塑料薄膜封口,于沸水中提取30 min,冷却后过滤,定容至100 mL,待测。吸取待测液0.5 mL于20 mL试管中,加蒸馏水1.5 mL,恩酮乙酸乙酯0.5 mL,浓硫酸5 mL,充分振荡并立即将试管放入沸水中,保温1 min,取出自然冷却至室温,在630 nm波长下比色测定;游离氨基酸含量采用水合茚三酮显色法测定,取新鲜叶片或根系0.3 g,用5 mL 10%乙酸研磨提取,并离心制备待测液。取1 mL待测液依次加入3.0 mL水合茚三酮试剂和0.1%抗坏血酸,沸水浴显色20 min,冷却后加入80%乙醇并定容至20 mL,在570 nm波长下比色测定。

1.2.3 韧皮部及木质部汁液收集及可溶性糖和 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量

韧皮部汁液采集:在收集前对要收集的水稻进行大约5 h的预黑暗处理,之后在去离子水中用剪

刀在水稻根系离茎根大约1 cm处剪断,将水稻地上部连同1 cm左右的根系转到收集液中,收集液为6 mL浓度为10 mmol/L的EDTA(pH 7),收集时间为6 h;木质部汁液收集:将水稻去除地上部及1 cm根系后余下的两边根系继续保留在各自的营养液中,用提前称重的脱脂棉将剪断处包起并用封口膜封好,同样收集6 h。韧皮部汁液中可溶性糖的测定:将收集后的溶液都定容至6 mL,用蒽酮比色法测定。木质部汁液中可溶性糖的测定:向收集有本质部汁液的离心管中均注入1.5 mL水,充分混匀,用蒽酮比色法测定。木质部和韧皮部汁液中的 NH_4^+ 和 NO_3^- 测定采用连续流动分析仪(型号为AA3)测定(韧皮部汁液收集时保持80%的空气湿度)。

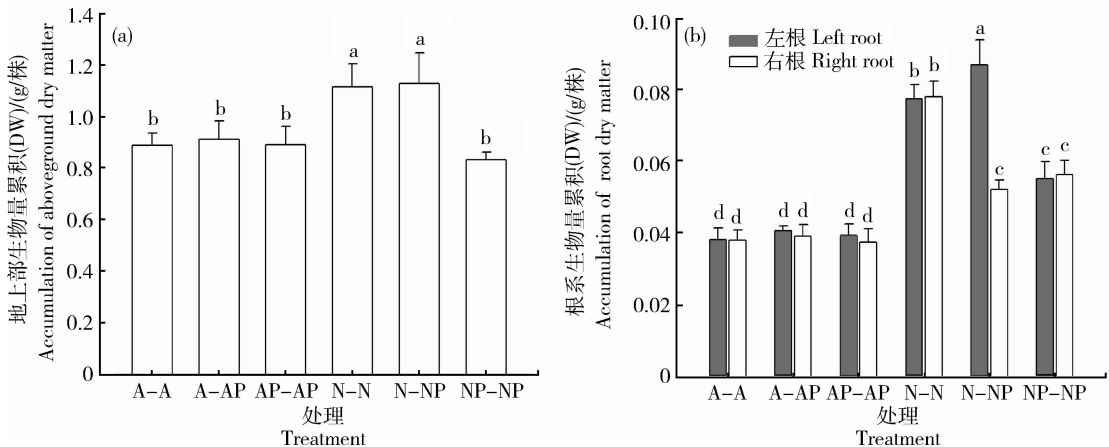
1.3 统计及分析

数据分析采用SAS数据软件包进行统计分析并用LSD法对处理间进行差异显著多重比较。

2 结果与分析

2.1 地上部及根系生物量

由图2(a)可知,与2种形态氮素供应下根室两侧根系均未受水分胁迫处理相比,局部根系水分胁迫处理时供 NH_4^+ -N和 NO_3^- -N水稻的地上部生物量累积均未受到明显影响。当根室两侧根系均受水分胁迫时,供 NO_3^- -N水稻地上部生物量累积受到明显抑制,而供 NH_4^+ -N水稻则基本不受影响。



图中不同小写字母代表各处理间差异达显著水平($P < 0.05$),下同。

Different small letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$). The same is as follows.

图2 不同形态氮素与局部根系水分胁迫下水稻地上部(a)和根系(b)生物累积增量

Fig. 2 Biomass accumulation of rice above ground (a) and root (b) under various forms of nitrogen and water stress

对根系而言,当局部根系遭受水分胁迫时,供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 使受胁迫一侧根系和未受胁迫一侧根系的生物量累积基本一致;供 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时受胁迫一侧根系却受到明显抑制作用,然而,未受胁迫一侧根系的生物量累积则显著高于两侧根系均未受水分胁迫处理。与地上部生物量累积情况一致,当两侧根系均受水分胁迫时,供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 使两侧根系的生物量累积并未受到明显影响。但是,供 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时两侧根系却均受到明显抑制(图 2(b))。

2.2 叶片及根系可溶性糖含量

图 3 (a) 表明,无论供应何种形态氮素,局部根系水分胁迫处理均未导致叶片中的可溶性糖含量升高。但是,当根室两侧根系均受水分胁迫时,2 种形态氮素供应均使水稻叶片的可溶性糖含量明显升

高。与根室两侧根系均未受水分胁迫和局部根系水分胁迫处理相比,供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 时叶片可溶性糖含量增加比例为 68.5%~71.7%,平均为 70.1%,高于供应 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时的增加比例 42.8%~50.6%,平均为 46.7%。

如图 3(b) 所示,局部根系受水分胁迫时,无论供应何种形态氮素水分,受胁迫一侧根系中的可溶性糖含量均显著高于未受水分胁迫一侧根系。其中,供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 时增加比例为 64.5%,供应 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时为 46.4%;无论供应何种形态氮素时,局部根系水分胁迫中未受胁迫一侧根系的可溶性糖含量与根室两侧根系均未受水分胁迫处理相比无明显差异,根室两侧根系均受水分胁迫时,两侧根系的可溶性糖含量均显著升高。

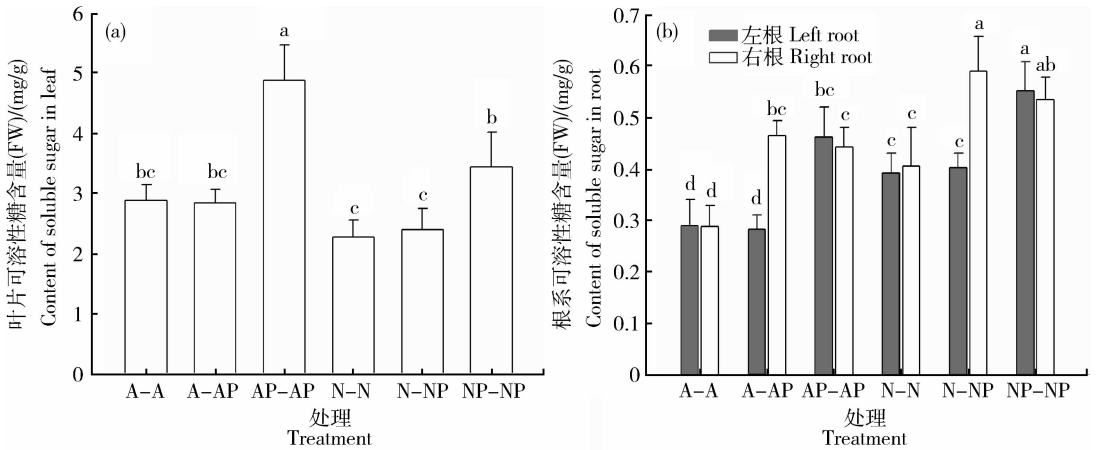


图 3 不同氮素形态与局部根系水分胁迫互作下水稻叶片 (a) 和根系 (b) 可溶性糖含量

Fig. 3 Soluble sugar concentration of rice leaf (a) and root (b) under various forms of nitrogen and water stress

2.3 叶片及根系游离氨基酸含量

各处理水稻叶片中的游离氨基酸含量变化趋势与可溶性糖含量变化趋势基本一致,即局部根系水分胁迫处理基本没有影响供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 或 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 营养水稻叶片中游离氨基酸含量。然而,当根室两侧根系均受水分胁迫时,2 种形态氮素供应的水稻叶片游离氨基酸含量均有不同程度的增加。其中,供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 时增加 30.9%~34.7%,平均为 32.8%,供 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时增加 15.9%~17.5%,平均为 16.7%(图 4(a))。

如图 4 (b) 中所示,根系中游离氨基酸含量与根系可溶性糖含量的趋势也基本一致,局部根系水分胁迫处理中受胁迫一侧根系游离氨基酸含量与非

水分根系均受水分胁迫处理时各侧根系中游离氨基酸含量均显著增高。

2.4 木质部可溶性糖、 NH_4^+ 及 NO_3^- 含量

如表 1 所示,局部根系水分胁迫处理中受胁迫一侧根系木质部汁液中可溶性糖含量显著升高。其中,供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 时增加 243%,远大于供 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 时的 124%。当两侧根系均受水分胁迫时,各侧根系木质部汁液中的可溶性糖含量均显著升高。其中,与局部根系水分胁迫中未受胁迫一侧根系和两侧根系均未受胁迫各侧根系相比,供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 时增加 236%~414%,平均为 339%;供 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 升高 119%~254%,平均为 184%。

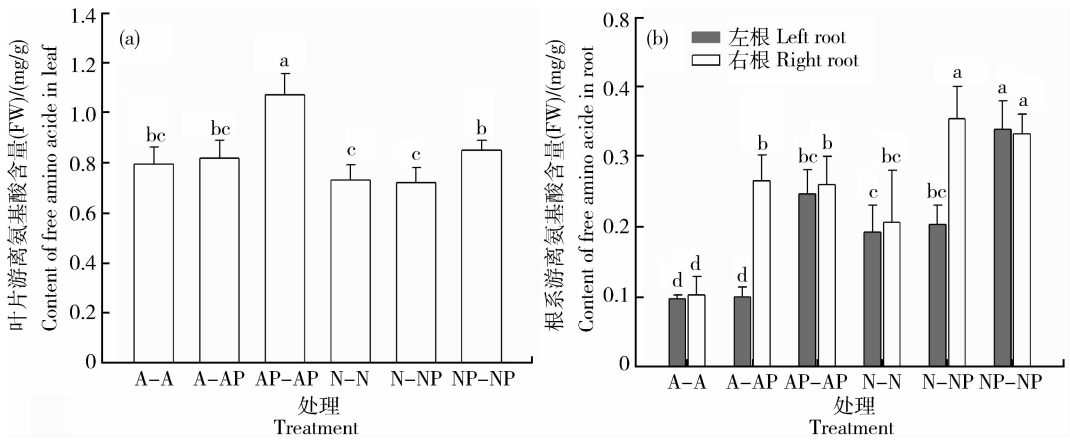


图4 不同氮素形态与局部根系水分胁迫下水稻叶片(a)和根系(b)游离氨基酸含量

Fig. 4 Free amino acid concentration of rice leaf (a) and root (b) under various forms of nitrogen and water stress

无论供应何种形态氮素,局部根系水分胁迫时受胁迫一侧根系木质部汁液中的 NH_4^+ 含量明显增加。其中,供应 NH_4^+ -N 时增加 33.0%,而供 NO_3^- -N 时增加 117%。当两侧根系均受水分胁迫时,两侧根系木质部汁液中的 NH_4^+ 含量均明显升高。其中,与局部根系水分胁迫中未受胁迫一侧根系和两侧根系均未受胁迫各侧根系相比,供 NH_4^+ -N 时增加 35.1%~51.7%,平均为 44.6%;供 NO_3^- -N 时为

148%~192%,平均为 174%。对根系木质部汁液中 NO_3^- 而言,当供 NH_4^+ -N 时各处理中根系木质部汁液中均检测到一定量的 NO_3^- 。其中,局部根系水分胁迫处理中受胁迫一侧根系和两侧根系均受胁迫各根系中的 NO_3^- 含量均显著低于未受水分胁迫根系。供 NO_3^- -N 时根系木质部汁液中的 NO_3^- 含量在各处理间的趋势与供应 NH_4^+ -N 各处理的趋势基本一致(表1)。

表1 不同氮素形态与局部根系水分胁迫交互下根系木质部汁液中可溶性糖、 NH_4^+ 和 NO_3^- 的含量

Table 1 Soluble sugar, NH_4^+ and NO_3^- concentrations in rice root xylem sap under various forms of nitrogen and water stress

处理 Treatment	左根 Left root			右根 Right root		
	可溶性糖/ ($\mu\text{g}/\text{mL}$) Soluble sugar	NH_4^+ / (mg/L)	NO_3^- / (mg/L)	可溶性糖/ ($\mu\text{g}/\text{mL}$) Soluble sugar	NH_4^+ / (mg/L)	NO_3^- / (mg/L)
A-A	2.51±1.02 c	8.10±0.44 cd	1.18±0.04 d	2.35±0.91 c	7.301±1.26 d	1.20±0.22 d
A-AP	3.41±0.57 c	7.49±0.10 d	1.13±0.02 d	11.70±2.07 a	9.96±0.09 ab	0.68±0.11 e
AP-AP	11.47±2.36 a	10.94±1.15 a	0.67±0.07 e	12.07±3.47 a	11.09±1.53 a	0.73±0.11 e
N-N	2.13±0.57 c	3.47±0.56 e	3.42±0.22 a	2.51±1.02 cd	3.06±0.88 e	3.14±0.40 a
N-NP	3.03±0.94 c	3.13±0.31 e	3.28±0.27 a	6.80±0.69 b	8.22±0.52 cd	2.29±0.12 b
NP-NP	6.65±2.76 b	8.37±0.45 cd	1.64±0.39 c	7.55±1.70 b	8.87±0.22 bc	1.95±0.25 bc

注:表中同一指标两列表格中不同小写字母代表各处理根系间达显著差异水平($P<0.05$)。下同。

Note: Different small letters in two columns of the same detected index indicated significant different among roots of treatments($P<0.05$).

The same is as follows.

2.5 韧皮部可溶性糖、 NH_4^+ 及 NO_3^- 含量

由表 2 可知,当供 NH_4^+ -N 时,局部根系水分胁迫中受胁迫一侧根系韧皮部汁液中可溶性糖含量比未受胁迫一侧根系明显升高,增加比例为 42.2%,而未受胁迫一侧根系与两侧根系均未受水分胁迫各侧根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量则无明显差别。当两侧根系均受水分胁迫时,各侧根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量均显著升高;但是,就供 NO_3^- -N 而言,趋势则正好相反。无论是局部根系水分胁迫中受胁迫一侧根系还是两侧根系均受水分

胁迫时各侧根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量均明显降低。然而,局部根系水分胁迫中未受胁迫一侧根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量与两侧根系均未受水分胁迫时各侧根系相比明显升高。

当供 NH_4^+ -N 或 NO_3^- -N 时,在各处理根系韧皮部汁液中均检测到一定量的 NH_4^+ 。但是,供 NH_4^+ -N 各处理 NH_4^+ 含量要明显大于供 NO_3^- -N 处理,而 2 种形态氮素各处理间根系韧皮部汁液中 NH_4^+ 含量则无明显差别。另外,在各处理根系韧皮部汁液中均未检测到 NO_3^- 含量(表 2)。

表 2 不同氮素形态与局部根系水分胁迫互作下根系韧皮部汁液中可溶性糖、 NH_4^+ 的含量

Table 2 Soluble sugar and NH_4^+ concentrations in rice root phloem sap under various forms of nitrogen and water stress

处理 Treatment	左根 Left root		右根 Right root	
	可溶性糖/ ($\mu\text{g}/\text{mL}$) Soluble sugar	NH_4^+ / (mg/L)	可溶性糖/ ($\mu\text{g}/\text{mL}$) Soluble sugar	NH_4^+ / (mg/L)
A-A	80.7 \pm 5.97 de	0.022 \pm 0.003 b	73.1 \pm 5.20 e	0.023 \pm 0.004 ab
A-AP	75.3 \pm 5.07 e	0.023 \pm 0.001 ab	107.1 \pm 22.60 cd	0.024 \pm 0.001 ab
AP-AP	109.3 \pm 11.20 cd	0.025 \pm 0.003 ab	111.6 \pm 22.70 c	0.025 \pm 0.002 a
N-N	260.1 \pm 42.00 b	0.008 \pm 0.004 c	253.2 \pm 24.50 b	0.009 \pm 0.002 c
N-NP	307.2 \pm 8.15 a	0.009 \pm 0.002 c	76.0 \pm 20.90 e	0.010 \pm 0.002 c
NP-NP	81.5 \pm 5.93 cde	0.008 \pm 0.002 c	73.3 \pm 1.81 e	0.008 \pm 0.002 c

3 讨论

3.1 局部根系水分胁迫时水稻叶片渗漏调节响应

植物在水分胁迫下能够积累大量的渗透调节物质(如可溶性糖和游离氨基酸等),从而保证水势逐步下降时细胞膨压得以尽量维持,进而保证生理代谢活动的正常进行^[12-14]。在本研究中,当局部根系受水分胁迫时,无论供应何种形态氮素(NH_4^+ -N 或 NO_3^- -N),水稻地上部生物量累积均未受到明显影响。在此前的研究中已证明局部根系水分胁迫并没有明显影响叶片的光合特性,比如净光合速率、气孔导度和细胞间隙 CO_2 浓度等^[9]。这说明,局部根系受到水分胁迫时水稻地上部能够保持正常生长,叶片可以保证正常光合作用。事实上,这一现象已被应用于实际节水农业当中,比如采用分根交替灌水技术,即保证作物生长又节约了水资源^[15]。本研究

中局部根系水分胁迫时叶片可溶性糖和游离氨基酸含量并未明显升高,这表明水稻能够正常生长可能并不是由于渗透调节作用所致,但也不能肯定地说地上部没有感受到水分胁迫,因为在受胁迫一侧和非水分胁迫一侧根系木质部汁液中的可溶性糖和 NH_4^+ 、 NO_3^- 含量以及韧皮部汁液中的可溶性糖含量均存在明显差异。因此,当局部根系受到水分胁迫时,水稻地上部可能亦感受到胁迫的存在,而且可能导致一些代谢途径发生改变,然而这仅是基于本研究结果的推测,更深入的研究仍需进一步开展。

3.2 不同形态氮素调节水稻对水分胁迫响应的差异

前人研究发现,不同形态氮素营养与作物的生长发育和抗旱性紧密相关,但随作物的种类不同研究结果也存在差异,刘秀珍等^[16]发现 NO_3^- -N 处理苋菜的抗旱性较强。而 Mihailovic 等^[17]研究发现 NH_4^+ -N 培养时玉米对水分胁迫的抵抗能力要强于

NO_3^- -N 营养培养,主要表现为更强的渗透调节能力,维持更高的细胞膨压。本课题组在水稻上的研究也表明, NH_4^+ -N 培养能够增加水稻抵抗水分胁迫的能力,并从水分利用效率和光合特性等方面开展了深入研究,均得到有效论证^[5-6,18]。

在本研究中,当供应 NH_4^+ -N 时,受水分胁迫根系和未受胁迫根系的生物量累积无明显差异,而当供应 NO_3^- -N 时,受水分胁迫根系则受到明显的抑制作用。这可能是由于当供应 NH_4^+ -N 时尽管受胁迫根系中的可溶性糖和游离氨基酸含量的绝对量小于供 NO_3^- -N 营养,但是,当与非水分胁迫根系相比时,它们增加的比例要大于供 NO_3^- -N 营养时增加的比例,尤其是游离氨基酸含量,其增加比例是供 NO_3^- -N 时增加比例的 2 倍之多。Gao 等^[6] 研究发现 NO_3^- -N 营养和水分胁迫互作时水稻木质部汁液量与非水分胁迫下相比减少 57%,而供 NH_4^+ -N 营养则无显著变化。在本研究中,供 NO_3^- -N 比 NH_4^+ -N 水稻根系木质部汁液中可溶性糖含量高可能与供 NO_3^- -N 时根系木质部汁液产生量下降有很大关系。另外,Lin 等^[19] 发现水稻受到水分胁迫时,体内 NH_4^+ 的累积能够加速叶片的衰老。在本研究中, NO_3^- -N 和水分胁迫互作时水稻受胁迫根系木质部的中 NH_4^+ 含量的增加比例是供 NH_4^+ -N 时的 4 倍左右,这可能也是供 NO_3^- -N 营养水稻生长受明显抑制的原因之一。另外,在本研究中,当两侧根系均受到水分胁迫时,尽管供应 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 处理叶片和根系中可溶性糖和游离氨基酸含量均有不同程度增加,但基本没有改变两者在叶片和根系中浓度的比例,比如:水分胁迫后 NH_4^+ -N 处理叶片中可溶性糖含量增加量是 NO_3^- -N 处理的 1.50 倍,而根系中为 1.39 倍;对于游离氨基酸而言, NH_4^+ -N 处理叶片和根系中的增加量分别是 NO_3^- -N 处理的 1.96 倍与 2.26 倍。这说明,水分胁迫时不同形态氮素对水稻体内不同部位中可溶性糖和游离氨基酸含量的分配比例没有明显影响,仅改变了两者浓度的增加比例。栗海俊等^[20] 通过分析比较水分胁迫下不同氮素形态对不同水稻品种叶片和茎秆中的游离氨基酸含量后也发现类似的现象。

另外,供应 NH_4^+ -N 时受胁迫根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量明显升高,而供 NO_3^- -N 时胁迫根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量则明显降低。这均表明供应 NH_4^+ -N 时水稻具有更强的渗透调节能

力,这可能是 NH_4^+ -N 能够提高水稻抗旱性能的主要原因之一。值得一提的是,当局部根系受水分胁迫时,供应 NO_3^- -N 能够使未受水分胁迫一侧根系韧皮部汁液中的可溶性糖含量明显高于两侧根系均未受水分胁迫处理,这很好地解释了当局部根系受到水分胁迫时 NO_3^- -N 营养能够使未受水分胁迫一侧根系生物量累积明显大于两侧均未受胁迫时各侧根系生物量累积的现象。同时,由于供应 NO_3^- -N 时水稻不能通过渗透调节作用来有效抵制水分胁迫的影响,因而,在进行同化物分配时将更多的同化物分配至未受胁迫一侧根系,以满足地上部正常生长所需的水分和养分,这是 Price 等^[18] 所报道的典型的“避旱”现象。而当供应 NH_4^+ -N 时则并未发现此种现象,主要原因可能是供应 NH_4^+ -N 时水稻有很强的渗透调节能力,不需要避旱,因而这是一种典型的“耐旱”现象^[21]。从另一方面说,水稻在受到水分胁迫时,供应 NH_4^+ -N 更有利于激发水稻的渗透调节能力,并通过地上部和根系相互调控作用达到有效抵抗干旱胁迫的目的;然而,当供应 NO_3^- -N 时,尽管在一定程度上也激发了水稻渗透调节程序,但由于调节力度不够再加上无法避旱时生长便受到水分胁迫的明显抑制。

参 考 文 献

- [1] 陶汉之,黄文江,张玉屏,等. 水稻对旱作环境的响应和适应性研究[J]. 干旱地区农业研究,2002,20(2):42-48
- [2] 邹春琴,范晓云,石荣丽,等. 铵态氮和硝态氮对旱稻、水稻生长及铁营养状况的影响[J]. 中国农业大学学报,2007,12(4):45-49
- [3] 柏彦超,钱晓晴,周雄飞,等. 不同氮素形态和水分胁迫对水稻水分吸收及光合特性的影响[J]. 扬州大学学报:农业与生命科学版,2010,31(3):50-54
- [4] 宋娜,郭世伟,沈其荣. 不同氮素形态及水分胁迫对水稻苗期水分吸收、光合作用及生长的影响[J]. 植物学通报,2007,24(4):477-483
- [5] Yang Xiuxia, Li Yong, Ding Lei, et al. Drought-induced root aerenchyma formation restrains water uptake in nitrate-supplied rice seedlings[J]. Plant Cell Physiol,2012,53(3):495-504
- [6] Gao Y X, Li Y, Li H J, et al. Ammonium nutrition increased water adsorption of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) under water stress[J]. Plant Soil,2010,331:193-201
- [7] 陈晓远,高志红,李玉华. 供氮形态和水分胁迫对苗期水稻吸收氮素营养的影响[J]. 华北农学报,2008,23(1):163-167
- [8] 周毅,郭世伟,沈其荣. 局部根系干旱条件下分蘖期水稻对供氮

- 形态的生物学响应[J]. 水土保持学报, 2005, 19(6): 169-173
- [9] 陈贵, 周毅, 郭世伟, 等. 局部根系水分胁迫下不同形态氮素营养对水稻幼苗生长的影响[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(6): 638-644
- [10] 毛达如. 植物营养研究方法[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1994: 16
- [11] Michel B E, Kaulmann M. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000[J]. Plant Physiol, 1973, 51: 914-916
- [12] Khalil A A M, Grace J. Acclimation to drought in *Acer pseudoplatanus* L (Sycamore) seedlings[J]. J Exp Bot, 1992, 43: 1591-1602
- [13] 刘鲁民, 苏宝林, 陈承慈, 等. 水、陆稻渗透调节和根系活力与抗旱性关系[J]. 中国农业大学学报, 1992, 18(S1): 105-111
- [14] Ashraf M, Iram A. Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant of two potential legumes differing in salt tolerance[J]. Flora, 2005, 200: 535-546
- [15] 康绍忠, 张建华, 梁宗锁, 等. 控制性交替灌溉: 一种新的农田节水调控思路[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 1-6
- [16] 刘秀珍, 郭丽娜, 赵兴杰. 不同水分条件下氮肥形态对比对苜蓿养分与产量的影响[J]. 水土保持学报, 2008, 22(6): 141-144
- [17] Mihailovic N, Jelic G, Filipovic R, et al. Effect of nitrogen form on maize response to drought stress[J]. Plant Soil, 1992, 144: 191-197
- [18] Guo S W, Chen G, Zhou Y, et al. Ammonium nutrition increases photosynthesis rate under water stress at early development stage of rice (*Oryza sativa* L)[J]. Plant Soil, 2007, 296: 115-124
- [19] Lin J N, Kao C H. Water stress, ammonium, and leaf senescence in detached rice leaves[J]. Plant Growth Regul, 1998, 25(3): 165-169
- [20] 栗海俊, 李勇, 杨秀霞, 等. 不同形态氮素营养和水分条件对苗期水稻生长及渗透调节能力的影响[J]. 中国水稻科学, 2010, 24(4): 403-409
- [21] Price A H, Cairns J E, Horton P, et al. Linking drought resistance mechanism to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: Progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses[J]. J Exp Bot, 2002, 53(371): 989-1004

责任编辑: 王燕华