

供氮形态和水分胁迫耦合作用对磷在苗期 分蘖期水稻植株不同部位含量与分配的影响

周 毅 郭世伟* 高迎旭 陈 贵 沈其荣*

(南京农业大学 资源与环境科学学院,江苏 南京 210095 ; E-mail :zhouyi_nwau@sohu .com ; * 通讯联系人 , E-mail : sguo@njau .edu .cn ; shenqirong@njau .edu .cn)

Effects of Coupling Between Nitrogen Forms and Water Stress on Content and Distribution of Phosphorus in Different Parts of Rice Plants at the Seedling and Tillering Stages

ZHOU Yi , GUO Shi wei* , GAO Ying xu , CHEN Gui , SHEN Qi rong*

(College of Resource and Environmental Science , Nanjing Agricultural University , Nanjing 210095 , China ; E-mail :zhouyi_nwau@sohu .com ; * Corresponding authors , E-mail : sguo@njau .edu .cn ; shenqirong@njau .edu .cn)

Abstract : By using the method of nutrient solution culture and simulated water stress with PEG6000 , the effects of different nitrogen forms (NO_3^- -N , NH_4^+ -N and the mixture of NO_3^- -N and NH_4^+ -N) and water statuses (non water stress and water stress conditions) on P distribution in the different parts of rice plants at the seedling tillering stage were studied . Under water stress , P content in the different parts of NH_4^+ -N supplied rice plants was higher than that of the other two nitrogen forms supplied ones , meanwhile , P content in NO_3^- -N supplied rice plants under non water stress was higher than that under water stress , whereas water stress had no significant effect on P content in the rice plants supplied with NH_4^+ -N and the mixture of NO_3^- -N and NH_4^+ -N . Regardless of water conditions , from the early tillering stage to the middle tillering stage , the ratio of P distributed to leaves and roots supplied with NH_4^+ -N singly and the mixture of NO_3^- -N and NH_4^+ -N was reduced , while NO_3^- -N nutrition only reduced the rate of P distributed to leaves at this stage . Furthermore , the increased rate of P accumulated in rice plants was higher under NH_4^+ -N supplied plus water stress than other treatments in this period .

Key words : nitrogen form ; water stress ; phosphorus ; distribution ; rice

摘 要 : 为探讨不同形态氮素营养对干旱条件下水稻 P 吸收与分配的影响 , 采用室内营养液培养及聚乙二醇 (PEG6000) 模拟水分胁迫处理的方法 , 在分蘖期设置 3 种供氮形态 (NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 以及 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 相同浓度下等体积混合) 和两种水分条件 (非水分胁迫及水分胁迫) 的耦合处理进行研究。结果表明 : 1) 在水分胁迫条件下 , 水稻植株及各部位含 P 量均是全 NH_4^+ -N 营养明显高于全 NO_3^- -N 营养 ; 同时 , 在分蘖期 , 全 NO_3^- -N 营养水稻植株含 P 量明显低于非水分胁迫条件下的相应处理 , 但水分胁迫对全 NH_4^+ -N 以及 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 混合营养水稻含 P 量影响不大 ; 2) 在两种水分条件下 , 全 NH_4^+ -N 以及 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 混合营养均相对降低了水稻对吸收进入体内的 P 向叶片和根系的运输比例 ; 而全 NO_3^- -N 营养则只相对降低了水稻体内的 P 向叶片的运输比例。此外 , 由分蘖初期到中期 , 在水分胁迫条件下 , 全 NH_4^+ -N 营养水稻积累的 P 素增加比例最高。

关键词 : 氮素形态 ; 水分胁迫 ; 磷 ; 分配 ; 水稻

中图分类号 : Q945 .12 ; Q945 .78 ; S511 .06

文献标识码 : A

文章编号 : 1001-7216(2006)05-0505-07

从节水农业的角度出发 , 水稻旱作越来越受到关注。但是 , 有较多的研究表明 , 水稻旱作尽管提高了稻米的蛋白质含量^[1-2] , 可是其产量却明显低于水作水稻^[2-4] , 而且稻米质地和口感等品质也比水作水稻差^[2] , 其内在的机制目前尚不清楚。分蘖是水稻分蘖期开始的特征性状 , 也是影响水稻生物学产量的主要性状之一。已有的研究认为 , 分蘖的发生与生长介质中的 N 水平、两个相邻节位叶的叶片和叶鞘含 N 率呈显著正相关^[5-8] ; 同时 , 随着施 P 水平的提高 , 水稻的分蘖数也明显增加^[9] ; 但矿质养分与光合产物分配之间的因果关系及调控机理尚少见报道^[9-10]。因此 , 不同矿质养分种类和养分形

态条件下 , 作物同化物的分配及其与作物不同器官和发育时期的内在联系 (如分蘖和品质的营养调控) 也还不清楚。本研究小组的实验已经证实 , 由分蘖初期到分蘖中期 , 在水分胁迫条件下 , 全 NO_3^- -N 营养水稻植株 (包括老叶、茎鞘和根系) 的含 N 量呈下降趋势 , 而水分胁迫对全 NH_4^+ -N 营养水稻植株及其不同部位的含 N 量影响不大^[11]。尽管如

收稿日期 : 2005-11-24 ; 修改稿收到日期 : 2006-03-28。

基金项目 : 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 资助项目 (2005CB121101) ; 国家自然科学基金资助项目 (30400279)。

第一作者简介 : 周 毅 (1972-) , 女 , 博士后。

此,多年水稻旱作的实践表明,P也是限制旱作水稻产量的主要营养因子之一^[1,2],因为P营养与作物能量及同化物的运输关系密切。因此,本试验通过研究供N形态和水分胁迫耦合作用下分蘖期水稻对所吸收的P养分在植株不同部位的分配与转移状况,探讨供氮形态在调控旱作水稻P营养方面的潜力及进一步提高旱作水稻产量的可行性。

1 材料与方法

1.1 试验方法

供试水稻品种为汕优63。培养温度(25±5)。营养液采用国际水稻研究所(IRRI)的常规营养液配方^[12],并略做改进。试验设6个处理:供氮形态为40 mg/L NH₄⁺-N[(NH₄)₂SO₄],40 mg/L NO₃⁻-N[Ca(NO₃)₂]和20 mg/L NH₄⁺-N+20 mg/L NO₃⁻-N[(NH₄)₂SO₄和Ca(NO₃)₂]3种;2个水分水平为,1)非水分胁迫,分别以NO₃⁻、NH₄⁺、和NO₃⁻-NH₄⁺表示,2)水分胁迫,PEG6000(化学纯)浓度为5%(水势约相当于-0.05 MPa^[13]),分别以NO₃⁻+PEG、NH₄⁺+PEG和NO₃⁻-NH₄⁺+PEG表示。此外,添加Na₂SiO₃以保持营养液中的SiO₂浓度为0.2 mmol/L,添加2 mg/L的双氰胺作为硝化抑制剂。用去离子水培养水稻幼苗至3叶1心(苗龄25 d)后移栽并同时进行不同供氮形态和水分胁迫处理,再培养至分蘖中期(苗龄50 d)。移栽后的培养容器为5 L塑料周转箱(长×宽×高=33 cm×23 cm×11 cm),在分蘖初期(苗龄40 d)和中期(苗龄50 d)分别采样测定。每箱移栽24棵秧苗。每个处理重复6次。每隔2d更换一次营养液,营养液每天调节pH至5.50±

0.05。每次采样每个处理随机取3个重复。

1.2 测定项目

1.2.1 植株干质量

分别采集主茎新完全展开叶、其余叶片、茎鞘和根系,于105~110℃烘箱中杀青30 min后降低温度在70~80℃下烘至恒重。

1.2.2 植株全P含量

样品通过H₂SO₄-H₂O₂消煮后采用钼蓝比色法测定。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻植株P含量与P积累

2.1.1 水分胁迫和供氮形态耦合作用对分蘖期水稻生物量的影响

两次采样间隔的10 d内(从分蘖初期到分蘖中期),在非水分胁迫条件下,全NO₃⁻-N营养水稻的生物量增加40.7%,而全NH₄⁺-N营养的增加20.3%(表1);在水分胁迫条件下,全NO₃⁻-N营养水稻的生物量增加61.5%,而全NH₄⁺-N营养的增加高达110.7%。说明不同供N形态营养水稻在不同水分条件下的生长速率存在较大差异。

2.1.2 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻植株含P量

不同供氮形态营养下水稻植株含P量随生物量的增加也均略有升高(表1)。在非水分胁迫条件下,分蘖中期与分蘖初期相比,全NO₃⁻-N、全NH₄⁺-N以及NO₃⁻-N和NH₄⁺-N混合营养水稻植株含P量分别升高2.8%、6.6%和16.0%,而在水分胁迫条件下则分别升高3.7%、21.7%和

表1 水分胁迫和供氮形态对苗期分蘖期水稻植株P含量和P累积量的影响

Table 1. Effects of N form and water stress on P content and total P accumulation of rice plants at the seedling tillering stage.

处理 Treatment	总生物量 Biomass of total plants /(mg·plant ⁻¹)		含P量 P content /(mg·g ⁻¹)		P总累积量 Total P accumulation /(mg·plant ⁻¹)	
	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期
	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering
NO ₃ ⁻	230.3±9.4 bc	324.1±42.6 b	6.04±0.71 cd	6.21±0.62 c	1.39±0.11 cd	2.01±0.34 b
NH ₄ ⁺	290.0±25.0 a	348.9±53.2 ab	8.71±0.70 a	9.28±0.53 a	2.53±0.42 a	3.22±0.31 a
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺	243.3±5.8 b	435.5±73.9 a	6.87±0.07 bc	7.97±0.27 b	1.67±0.02 bc	3.46±0.50 a
NO ₃ ⁻ +PEG	203.9±6.7 c	329.3±67.6 b	4.97±0.20 d	5.16±0.26 d	1.01±0.01 d	1.69±0.29 b
NH ₄ ⁺ +PEG	159.7±22.2 d	336.5±14.8 ab	7.92±0.63 ab	9.64±0.84 a	1.26±0.08 cd	3.24±0.18 a
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺ +PEG	253.0±1.9 b	411.4±69.9 ab	7.15±0.11 bc	8.79±0.48 ab	1.81±0.01 b	3.60±0.48 a

同列数据后带相同小写字母者表示平均数差异未达5%显著水平。下表同。

Means followed by the same lowercase letters in the same column indicate no significant difference at 5% level. The same as in tables below.

表 2 水分胁迫和供氮形态对苗期 分蘖期水稻新完全展开叶 P 含量和 P 累积百分比的影响

Table 2 Effects of N form and water stress on P content and P accumulation percentage in new expanded leaf of rice plants at the seedling tillering stage .

处理 Treatment	新完全展开叶生物量 Biomass of new expanded leaf /(mg · plant ⁻¹)		含 P 量 P content /(mg · g ⁻¹)		P 累积百分比 P accumulation percentage /%	
	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期
	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering
	NO ₃ ⁻	64.2 ± 1.6 a	67.6 ± 4.3 abc	8.87 ± 1.00 ab	6.46 ± 0.31 d	39.2 ± 2.1 a
NH ₄ ⁺	57.0 ± 1.8 b	57.7 ± 3.9 c	10.46 ± 0.70 a	10.73 ± 0.24 bc	23.8 ± 1.6 b	19.3 ± 1.1 c
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺	63.8 ± 1.0 a	69.6 ± 8.3 ab	7.39 ± 1.33 bc	9.65 ± 0.79 c	28.2 ± 4.2 b	19.5 ± 2.1 bc
NO ₃ ⁻ + PEG	49.0 ± 0.0 c	59.8 ± 7.1 bc	6.04 ± 1.03 c	6.19 ± 0.49 d	29.3 ± 4.7 b	22.1 ± 2.6 bc
NH ₄ ⁺ + PEG	34.1 ± 1.9 d	68.2 ± 3.0 ab	10.07 ± 0.04 a	12.16 ± 1.23 a	27.3 ± 0.0 b	25.6 ± 0.3 a
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺ + PEG	64.4 ± 1.2 a	75.0 ± 6.1 a	8.38 ± 0.02 ab	10.87 ± 0.44 b	29.7 ± 0.7 b	22.8 ± 2.3 ab

表 3 水分胁迫和供氮形态对苗期 分蘖期水稻老叶 P 含量和 P 累积百分比的影响

Table 3 Effects of N form and water stress on P content and P accumulation percentage in old leaves of rice plants at the seedling tillering stage .

处理 Treatment	老叶生物量 Biomass of old leaves (mg · plant ⁻¹)		含 P 量 P content /(mg · g ⁻¹)		P 累积百分比 P accumulation percentage /%	
	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期	分蘖初期	分蘖中期
	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering
	NO ₃ ⁻	48.2 ± 5.5 c	79.4 ± 13.1 bc	4.65 ± 1.29 c	6.61 ± 0.10 c	17.1 ± 7.9 b
NH ₄ ⁺	81.4 ± 0.2 a	97.0 ± 17.0 ab	9.59 ± 1.18 a	9.97 ± 0.53 a	31.0 ± 1.5 a	29.9 ± 1.7 a
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺	53.2 ± 2.5 bc	112.5 ± 19.9 a	7.79 ± 0.25 ab	8.35 ± 0.40 b	24.7 ± 0.0 ab	27.3 ± 3.7 ab
NO ₃ ⁻ + PEG	52.4 ± 0.2 bc	67.8 ± 14.3 c	3.98 ± 0.21 c	5.53 ± 0.25 d	20.6 ± 0.8 b	22.1 ± 1.1 d
NH ₄ ⁺ + PEG	41.0 ± 9.0 c	81.9 ± 6.2 bc	7.43 ± 0.49 b	9.86 ± 0.84 a	23.9 ± 2.1 ab	24.9 ± 1.6 bcd
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺ + PEG	54.8 ± 8.3 b	96.5 ± 19.3 ab	6.81 ± 0.10 b	8.45 ± 0.10 b	20.7 ± 3.7 b	22.5 ± 1.7 cd

22.9%。由此可见,在两种水分条件下,全 NO₃⁻-N 处理分蘖期水稻植株总含 P 量的升高幅度均明显低于其余两种供 N 形态处理;其次,只有水分胁迫条件下的全 NO₃⁻-N 营养水稻植株含 P 量明显低于非水分胁迫条件下的相应处理,表明水分胁迫对全 NH₄⁺-N 以及 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 混合营养的分蘖期水稻的含 P 量影响不大。此外,在两种水分条件下,全 NH₄⁺-N 营养水稻的含 P 量均明显高于全 NO₃⁻-N 营养的。

2.1.3 水分胁迫和供氮形态耦合作用对分蘖期水稻植株 P 累积状况的影响

不同供氮形态和水分条件也影响水稻对 P 的吸收与积累。在非水分胁迫条件下,尽管分蘖初期全 NH₄⁺-N 营养水稻的 P 累积量明显高于其余两种供 N 形态处理(表 1),但是,进入分蘖期以后,不同处理 P 的积累速率发生明显变化。在非水分胁迫条件下,全 NO₃⁻-N、全 NH₄⁺-N 以及 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 混合营养水稻植株 10 d 的 P 累积量分别增加 45.2%、27.1%和 106.9%,而在水分胁迫条件下则分别增加 66.8%、157.3%和 98.7%,表明在非水分胁迫条件下,全 NH₄⁺-N 营养水稻 P 的净

吸收量相对最少,但在水分胁迫条件下,全 NH₄⁺-N 营养水稻却通过这一阶段对 P 的大量吸收使 P 总累积量与非水分胁迫条件下的相应处理持平。

2.2 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻叶片 P 含量及其对 P 总累积量的贡献

分蘖中期与分蘖初期相比,不同供氮形态和水分条件下各处理水稻新完全展开叶 P 的累积百分比(不同部位 P 累积量占总 P 累积量的比例)均呈降低趋势(表 2),除非水分胁迫条件下的全 NO₃⁻-N 营养水稻外,其余处理新完全展开叶含 P 量则呈增加趋势。

从分蘖初期到分蘖中期,在非水分胁迫条件下,全 NO₃⁻-N 营养水稻的叶片生物量增加 30.8%,而全 NH₄⁺-N 营养水稻增加 11.8%(表 2、表 3);在水分胁迫条件下,全 NO₃⁻-N 营养水稻的叶片生物量增加 24.6%,而全 NH₄⁺-N 营养水稻则增加达 99.9%。

随着分蘖和叶片生物量的增加,从分蘖初期到分蘖中期,除水分胁迫条件下的全 NO₃⁻-N 营养水稻外,其余处理老叶 P 的累积百分比变化不大(表 3);而 6 个处理的老叶含 P 量则均呈增加趋势。结

果表明:1)较高叶位叶片的含P量大于较低叶位;2)P没有明显的由低叶位叶片向高叶位叶片的净转移趋势。尽管如此,在非水分胁迫条件下,3种供N形态营养水稻叶片P(包括新完全展开叶和老叶)的累积百分比分别降低14.5%、10.1%和11.6%,而在水分胁迫条件下也分别降低11.6%、1.3%和10.0%,说明叶片累积P的能力相对下降。此外,在两种水分条件下,全 NH_4^+ -N营养水稻无论是老叶还是新完全展开叶含P量均高于全 NO_3^- -N营养。

2.3 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻茎鞘P含量及其对P总累积量的贡献

从分蘖初期到分蘖中期,在非水分胁迫条件下,全 NO_3^- -N营养水稻的茎鞘生物量增加52.4%,而全 NH_4^+ -N营养的增加44.6%(表4);在水分胁迫条件下,全 NO_3^- -N营养水稻的茎鞘生物量增加85.9%,而全 NH_4^+ -N营养的增加达181.0%。

为保证分蘖的顺利进行,从分蘖初期到分蘖中期,不同供氮形态和水分条件下各处理水稻茎鞘含P量变化不大(表4);P的累积百分比则均呈增加趋势,在非水分胁迫条件下,3种供N形态营养水稻茎鞘P的累积百分比分别增加12.2%、19.3%和28.6%,而在水分胁迫条件下也分别增加6.1%、23.0%和17.5%,说明此时6个处理的生长中心——茎鞘积累P的能力均相对上升,同时,在两种水分条件下,全 NH_4^+ -N营养水稻茎鞘含P量也均高于全 NO_3^- -N营养。

影响水稻生物学产量的一个重要因素是植株的分蘖数及分蘖进程。图1表明,在水分胁迫条件下,全 NH_4^+ -N以及 NO_3^- -N和 NH_4^+ -N混合营养水稻均比全 NO_3^- -N营养水稻更早开始分蘖。在

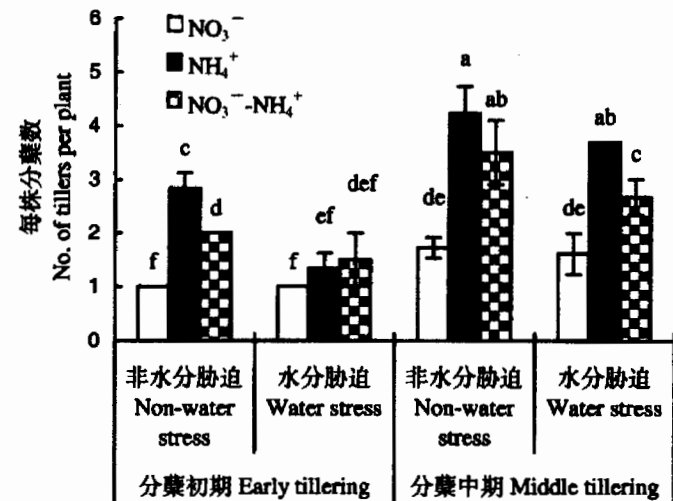


图1 水分胁迫和供氮形态对苗期-分蘖期水稻分蘖的影响

Fig. 1. Effects of N form and water stress on tillering of rice plants at the seedling-tillering stage.

两个时期和两种水分条件下,全 NH_4^+ -N以及 NO_3^- -N和 NH_4^+ -N混合营养水稻的分蘖数均明显高于全 NO_3^- -N营养水稻。

2.4 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻根系P含量及其对P总累积量的贡献

从分蘖初期到分蘖中期,在非水分胁迫条件下,全 NO_3^- -N营养水稻的根系生物量增加47.4%,而全 NH_4^+ -N营养水稻的增加6.0%(表5);在水分胁迫条件下,全 NO_3^- -N营养水稻的根系生物量增加107.2%,而全 NH_4^+ -N营养水稻的增加58.5%。

从分蘖初期到分蘖中期,不同供氮形态和水分条件下各处理水稻根含P量的变化不大(表5);除全 NO_3^- -N营养水稻根的P累积百分比呈增加趋势外,其余处理均呈降低趋势,表明全 NO_3^- -N营养水稻根系积累P的能力相对增加,而全 NH_4^+ -N

表4 水分胁迫和供氮形态对苗期-分蘖期水稻茎鞘P含量和P累积百分比的影响

Table 4. Effects of N form and water stress on P content and P accumulation percentage in culm and sheath of rice plants at the seedling-tillering stage.

处理 Treatment	茎鞘生物量 Biomass of culm and sheath /(mg·plant ⁻¹)		含P量 P content /(mg·g ⁻¹)		P累积百分比 P accumulation percentage /%	
	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering
	Fearly tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering	Early tillering	Middle tillering
NO_3^-	64.1±2.9 bc	97.7±13.5 b	6.26±1.85 bc	6.91±0.51 c	30.0±3.5 a	33.6±1.6 b
NH_4^+	86.7±16.5 a	125.4±26.9 ab	9.76±0.45 a	10.42±1.42 b	33.3±2.3 a	39.8±2.5 a
NO_3^- - NH_4^+	67.6±1.5 bc	150.2±46.6 a	7.92±0.78 abc	9.77±0.94 b	32.1±4.3 a	41.2±3.6 a
NO_3^- +PEG	51.1±1.3 cd	95.0±25.5 b	6.10±0.15 c	5.90±0.29 c	30.9±1.9 a	32.8±3.8 b
NH_4^+ +PEG	42.7±3.9 d	120.0±11.3 ab	9.39±1.15 a	10.64±1.43 ab	31.9±2.8 a	39.2±2.5 a
NO_3^- - NH_4^+ +PEG	70.7±6.0 ab	121.2±20.7 ab	8.69±0.58 ab	11.96±1.31 a	34.0±4.9 a	40.0±1.7 a

表 5 水分胁迫和供氮形态对苗期 分蘖期水稻根系 P 含量和 P 累积百分比的影响

Table 5 . Effects of N form and water stress on P content and P accumulation percentage in roots of rice plants at the seedling tillering stage .

处理 Treatment	根系生物量 Biomass of roots /(mg · plant ⁻¹)		含 P 量 P content /(mg · g ⁻¹)		P 累积百分比 P accumulation percentage /%	
	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering	分蘖初期 Early tillering	分蘖中期 Middle tillering
	NO ₃ ⁻	53.8 ± 0.7 abc	79.3 ± 12.2 bc	3.59 ± 0.77 b	4.73 ± 1.71 ab	13.7 ± 2.3 bc
NH ₄ ⁺	64.9 ± 7.2 a	68.8 ± 8.5 cb	4.70 ± 0.55 ab	5.17 ± 0.26 a	12.0 ± 0.8 c	11.1 ± 1.4 cd
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺	58.8 ± 5.8 ab	103.2 ± 15.6 a	4.31 ± 0.36 ab	4.01 ± 0.16 ab	15.0 ± 0.1 abc	12.0 ± 0.9 cd
NO ₃ ⁻ + PEG	51.5 ± 5.2 bc	106.7 ± 23.0 ab	3.83 ± 0.34 b	3.70 ± 0.49 b	19.2 ± 3.6 a	23.2 ± 2.2 a
NH ₄ ⁺ + PEG	41.9 ± 7.4 c	66.4 ± 4.4 c	5.13 ± 0.41 a	5.05 ± 0.28 a	17.0 ± 0.7 ab	10.4 ± 0.7 d
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺ + PEG	63.5 ± 0.9 ab	118.7 ± 26.8 a	4.46 ± 0.40 ab	4.49 ± 0.05 ab	15.6 ± 1.8 abc	14.7 ± 1.3 bc

表 6 水分胁迫和不同供氮形态下苗期 分蘖期水稻不同部位生物量累积百分比的变化

Table 6 Changes of biomass accumulation percentage in different parts of rice plants under different N form supply and water stress at the seedling tillering stage .

处理 Treatment	不同部位生物量累积百分比的变化率 Change in biomass accumulation percentage/%		
	叶片 Leaf	茎鞘 Culm and sheath	根系 Root
	NO ₃ ⁻	- 7.16	8.20
NH ₄ ⁺	- 7.12	20.19	- 11.91
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺	- 13.26	23.83	- 2.18
NO ₃ ⁻ + PEG	- 22.73	15.28	28.47
NH ₄ ⁺ + PEG	- 5.11	33.43	- 24.76
NO ₃ ⁻ - NH ₄ ⁺ + PEG	- 11.43	5.53	15.07

以及 NO₃⁻ - N 和 NH₄⁺ - N 混合营养水稻根系积累 P 的能力相对降低。

2.5 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻不同部位生物量对植株生物量累积贡献的变化

如前所述,在分蘖期,6 个处理水稻的茎鞘均具有对 P 养分的竞争优势。如表 6 所示,茎鞘对植株生物量累积增长贡献的变化率[茎鞘生物量累积百分比的变化率 = (分蘖中期茎鞘生物量累积百分比 - 分蘖初期茎鞘生物量累积百分比) × 100/分蘖初期茎鞘生物量累积百分比]也均呈上升趋势。即 6 个处理分蘖期水稻茎鞘也具有对光合同化物的竞争优势。叶片和根系对植株生物量累积增长贡献的变化率出现负值表明,在全 NO₃⁻ - N 营养条件下,光合同化物被优先分配到茎鞘可能是以相对降低水稻叶片的生长速率为代价的,而在全 NH₄⁺ - N 营养条件下,则可能以同时相对降低水稻叶片和根系的生长速率为代价。

3 讨论

3.1 水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻的 P 营养特性及其对水稻抗旱性的影响

分蘖期是水稻营养体旺盛生长的时期。然而,在本试验中的两种水分条件下,3 种供 N 形态营养的水稻进入分蘖期以后,在 P 的吸收速率和吸收量上表现出明显的差异。如表 1 所示,在非水分胁迫条件下,分蘖初期全 NH₄⁺ - N 营养水稻的 P 累积量明显高于其余两种供 N 形态营养水稻,但是,到分蘖中期,全 NO₃⁻ - N 和全 NH₄⁺ - N 营养水稻 P 累积量的增量却相差不多,表明在这一时期,全 NO₃⁻ - N 营养水稻对 P 的吸收速率高于全 NH₄⁺ - N 水稻。与之相反,在水分胁迫条件下,全 NO₃⁻ - N 营养水稻对 P 的吸收速率明显低于全 NH₄⁺ - N 水稻。

关于在水分胁迫和供 N 形态耦合作用下,水稻对 P 的吸收及其在不同部位的分配与转移,国内外尚少见报道。一般认为,在营养生长阶段,由于土壤养分含量低,根部养分供应不足或暂时亏缺,矿质养分从成熟叶向新的生长部位的再分配是生长迅速的作物种类适应不利环境条件的典型行为(机制)^[14]。而在室内养分供应充足的水培营养条件下,由于养分摄入量减少而可能造成的该养分在植株不同部位的分配与转移,对于养分的利用效率及其他生理过程的影响与机制目前还无法解释。然而,已有研究表明,P 在水稻体内的运移与水稻代谢及生长中心的转移密切相关^[15]。在本试验中,水稻不同部位之间尚未出现明显的 P 的净转移现象。尽管如此,不同处理水稻植株不同部位 P 累积百分比的变化趋势表明,从分蘖初期到分蘖中期,全 NH₄⁺ - N 以及 NO₃⁻ - N 和 NH₄⁺ - N 混合营养均相对降低了水稻

对吸收进入体内的 P 向叶片和根系的运输比例。而全 NO_3^- -N 营养则只相对降低了水稻对 P 向叶片的运输比例。其次,在这一时期,全 NH_4^+ -N 以及 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 混合营养水稻 P 在茎鞘中的累积百分比的增量均大于全 NO_3^- -N 营养水稻。因此,茎鞘中的 P 含量高可能也是全 NH_4^+ -N 以及 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 混合营养水稻较全 NO_3^- -N 营养水稻早分蘖和分蘖多^[16]的原因之一。

由于在两种水分条件下,全 NO_3^- -N 营养分蘖中期水稻的生物量与全 NH_4^+ -N 营养的没有明显差异。此外,尽管全 NO_3^- -N 营养水稻根系生物量累积百分比的变化率大于全 NH_4^+ -N 营养水稻,但其叶片和茎鞘生物量累积百分比的变化率则小于全 NH_4^+ -N 营养水稻,因此,在水分胁迫条件下,不同供 N 形态营养水稻的抗旱机制可能不同。在全 NO_3^- -N 营养条件下,水稻依靠刺激根系生长,扩大根系吸收面积增强其抗旱性,但在本试验两次采样间隔的 10 d 内,全 NO_3^- -N 营养水稻根系生物量增加 107.2%,而 P 累积量仅增加 66.8%,说明单位根系的吸 P 能力相对下降;同时,由于根系生长消耗了过多的光合同化物和 P,叶片分配的光合同化物相对减少,使叶片的相对生长速率下降,可能又造成整个植株光合能力的下降^[17],进而影响后期光合产物的形成和外运,使其抗旱性进一步下降;在全 NH_4^+ -N 营养条件下,水分胁迫虽然对水稻根系生长没有明显的刺激效应,但此时,全 NH_4^+ -N 营养水稻根系生物量增加 66.8%,同时 P 累积量却增加达 157.3%,说明其单位根系的吸 P 能力相对明显增强,此外,虽然此时全 NH_4^+ -N 营养水稻茎鞘生物量大幅度增长,但其叶片的相对生长速率却没有下降,光合速率受水分胁迫的影响也较小^[17]。综上所述,在水分胁迫条件下,全 NH_4^+ -N 营养水稻分蘖期同化物和 P 分配的运筹可能优于全 NO_3^- -N 营养,因而全 NH_4^+ -N 营养水稻具有较强的抗旱潜力。

目前,关于水分胁迫和供 N 形态耦合作用下同化物的分配及调控的报道较少,本研究小组的实验结果已经显示了 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 营养分别在促进水稻根系和分蘖发育方面的特性^[16-17],不过这些表象受多因素耦合作用的内在调控机理尚待研究。由于水稻对水分胁迫和供氮形态耦合作用的生物学响应随生育期的不同而不同,而禾本科作物地上部和根系的相对生长受不同供 N 形态的影响是

被动的抑制过程,还是主动的调节过程,是否与其 P 营养特性有关,目前还不清楚。因此,如何利用不同 N 形态营养配比,尤其是在水分胁迫条件下调节水稻的库源关系尚待深入研究。

3.2 供氮形态调控旱作水稻 P 营养的可行性分析

不同形式的水分胁迫对同化物的分配去向可能也有影响,当用 PEG 模拟水分胁迫时,同化物向水稻根系的分配量增加;而低湿度胁迫(如土壤干旱)时,同化物在水稻地上部的分配量增加^[18]。由此推测,用 PEG 模拟水分胁迫对水稻生长的影响可能与旱作条件的影响存在一定差异。尽管如此,水分胁迫对不同器官同化物分配比例的影响也不是绝对的。在本试验中,分蘖初期水分胁迫条件下各处理水稻的根冠比均明显高于非水分胁迫条件下的相应处理(结果未列),表明同化物向根系分配量的增加。但是,在分蘖中期,水分胁迫条件下全 NH_4^+ -N 营养水稻的根冠比较非水分胁迫条件下的相应处理没有明显差异,说明同化物的分配还受不同供 N 形态营养的影响。还有研究表明,在旱作条件下,同化物的分配去向还受不同生育时期^[19]和品种^[20]的影响。同时,由于水培干旱模拟与土壤干旱模拟试验的供氮形态也无法完全保持一致,因此,还不清楚水稻同化物分配去向的差异是否与水分胁迫方式有关,认为 PEG 处理下植株对养分吸收的限制与土壤干旱对植株吸收养分的限制机理存在差异的推论目前也还缺乏足够的证据。虽然在旱作条件下,以现有的技术手段维持土壤中一定形态和比例的 N 素比较困难,但通过研究水分胁迫条件下,不同供 N 形态营养的代谢途径及其与水稻抗旱性的关系,进而寻找能引起相同代谢途径与过程的物质或措施将为营养调控旱作水稻的 P 营养特性提供新思路。

其次,与穗分化期和抽穗后再进行水分胁迫处理相比,分蘖期控水对水稻生物学产量的降低效应最明显,对经济产量的影响也仅次于穗分化期^[21]。因此,分蘖期水稻的水分及营养状况与水稻的产量密切相关。有研究表明,P 是限制旱作水稻产量的主要营养因子之一^[4-2]。水稻营养生长期充足的 P 素积累保证了籽实生长期稻株正常生长的 P 素需要^[15]。本研究小组比较水作和旱作水稻不同生育时期茎叶和根系含 P 量的土培试验结果表明,旱作水稻根系含 P 量与水作水稻根系含 P 量的差值小于它们茎叶含 P 量的差值,其中分蘖期、孕穗期旱作水稻茎叶含 P 量仅为水作水稻的 50%,同时由于灌浆期旱作水稻茎叶含 P 量下降较水作水稻慢,因

而成熟期时其含 P 量反而高于水作水稻^[22]。因此,水分胁迫既影响水稻对 P 养分的吸收,也影响 P 的转运,而施 P 就是通过提高植株不同部位的含 P 量进而提高旱作水稻的产量^[23]。在本试验的水分胁迫条件下,全 NH_4^+ -N 营养水稻不同部位的含 P 量始终明显高于全 NO_3^- -N 营养水稻,同时水分胁迫明显增加了全 NH_4^+ -N 营养水稻新完全展开叶的含 P 量,且对其余部位的含 P 量没有明显影响,说明全 NH_4^+ -N 营养可能存在通过增加水稻植株含 P 量以提高旱作水稻产量的潜力。此外,水稻食味品质的抗旱系数大于产量抗旱系数,表明水分胁迫对水稻产量的影响大于对食味品质的影响,只要水稻节水过程对产量的影响不大,则对食味品质就不会有大的影响^[21]。因此,如何通过增铵营养或增铵营养的中间代谢途径提高旱作水稻的产量与品质,将成为本研究小组未来主要关注的问题之一。

参考文献:

- [1] George T, Magbanua R, Roder W, et al. Upland rice response to phosphorus fertilization in Asia. *Agron J*, 2001, 93:1362-1370.
- [2] 李军民,周清明,唐浩.氮磷钾比对巴西陆稻产量及品质的影响.湖南农业大学学报:自然科学版,2003,29(3):199-203.
- [3] 盛海君,沈其荣,周春霖.旱作水稻产量和品质的研究.南京农业大学学报,2003,26(4):13-16.
- [4] 王熹,陶龙兴,黄效林,等.灌溉稻田水稻旱作技术要素及产量形成.中国农业科学,2004,37(4):502-509.
- [5] 程旺大,赵国平,张国平,等.水稻和陆稻籽粒灌浆特性的比较.中国水稻科学,2002,16(4):335-340.
- [6] 殷晓燕,徐阳春,沈其荣,等.直播旱作和水作水稻的氮素吸收利用特征研究.土壤学报,2004,41(6):983-986.
- [7] 蒋彭炎,洪晓富,冯来定,等.水培条件下氮浓度对水稻氮素吸收和分蘖发生的影响研究.作物学报,1997,23(2):191-199.
- [8] 丁艳锋,黄丕生,凌启鸿.水稻分蘖发生及与特定部位叶片叶鞘含氮率的关系.南京农业大学学报,1995,18(4):14-18.
- [9] Marschner H, Kirkby E A, Carkmak I. Effect of mineral nutritional status on shoot root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J Exp Bot*, 1996, 47: 1255-1263.
- [10] Majerowicz N, Kerbauy G B. Effects of nitrogen form on dry matter partitioning and nitrogen metabolism in two contrasting genotypes of *Cataetum fimbriatum* (Orchiaceae). *Environ Exp Bot*, 2002, 47: 249-258.
- [11] Zhou Y, Guo S W, Shen Q R. Effects of different nitrogen form and water status on biological characteristics of rice plants at seedling tillering stage: Effects on the partitioning of N and assimilates to different parts //Li C J, et al. Plant Nutrition for Food Security, Human Health and Environmental Protection. Beijing: Tsinghua University Press, 2005: 342-343.
- [12] 毛达如.植物营养研究方法.北京:北京农业大学出版社,1994:16.
- [13] Michel B E, Kaulmann M. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiol*, 1973, 51: 914-916.
- [14] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd ed. London: Academic Press, 1995: 107-115.
- [15] 郭朝晖,李合松,张杨珠,等.磷素水平对杂交水稻生长发育和磷素运移的影响.中国水稻科学,2002,16(2):151-156.
- [16] 周毅,郭世伟,宋娜,等.供氮形态和水分胁迫耦合作用对苗期分蘖期水稻光合与水分利用效率的影响.植物营养与肥料学报,2006,12(3):334-339.
- [17] 周毅,郭世伟,陈贵,等.胁迫育苗与不同水分胁迫强度下苗期分蘖期水稻对供氮形态和水分胁迫耦合作用的生物学响应.南京农业大学学报,2006,29(1):57-62.
- [18] Hirai G, Chugo H, Tanaka O, et al. Studies on the effect of relative humidity of the atmosphere on growth and physiology of rice plant: . Effects of water stresses induced by low humidity and the addition of the polyethyleneglycol to the medium on growth. *Jpn J Crop Sci*, 1994, 63: 265-270.
- [19] 张玉屏,黄义德,李金才.旱作条件对水稻根系生长发育和产量的影响.安徽农业科学,2000,28(5):605-606;637.
- [20] 钱晓晴,沈其荣,柏彦超.旱作条件下不同水稻品种响应特征.作物学报,2004,30(6):555-562.
- [21] 郑桂萍,郭晓红,陈书强,等.水分胁迫对水稻产量和食味品质抗旱系数的影响.中国水稻科学,2005,19(2):142-146.
- [22] 尹金来,周春霖,沈其荣,等.水稻水作与旱作条件下土壤和植物磷素有效性的研究.南京农业大学学报,2002,25(4):53-56.
- [23] 周春霖,尹金来,沈其荣,等.水作与旱作水稻生物量、籽粒产量及吸磷的比较研究.江苏农业科学,2002(5):1-3.