

供氮形态和水分胁迫对苗期—分蘖期水稻 光合与水分利用效率的影响

周毅, 郭世伟, 宋娜, 张崇林, 李想, 沈其荣*

(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏南京 210095)

摘要: 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3种供氮形态($\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 比为100/0, 50/50和0/100)和2种水分条件(非水分胁迫及水分胁迫)下, 研究了水稻苗期—分蘖期的生长及其水分利用效率。结果表明, 苗期—分蘖期水稻在非水分胁迫条件下, $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 比为50/50处理(NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理)的生物量最大, 比单一供 NH_4^+-N 和单一供 NO_3^--N 的处理分别高49.63%和63.25%。而在水分胁迫条件下, 单一供 NH_4^+-N 的处理生物量最大, 比 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理和单一供 NO_3^--N 的处理分别高5.76%和484.0%; 单一供 NH_4^+-N 其水分利用效率也最高, 比 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理和单一供 NO_3^--N 的处理分别高11.36%和81.63%, 而非水分胁迫条件下的相应处理高12.39%。此外, 单一供 NH_4^+-N 较单一供 NO_3^--N 的处理水稻有较强的抗旱性, 主要与其能保持相对较高的叶绿素含量、叶面积、分蘖数和净光合速率有关。

关键词: 水稻; 供氮形态; 水分胁迫; 水分利用效率

中图分类号: S 511.606.2

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2006)03-0334-07

Effects of nitrogen forms and water stress on photosynthesis and water use efficiency of rice at seeding-tillering stage

ZHOU Yi, GUO Shi-wei, SONG Na, ZHANG Chong-lin, LI Xiang, SHEN Qi-rong*

(College of Resource and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: By using nutrient solution culture and simulated water stress by PEG(6000), 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) on water use efficiency (WUE) and the biological characteristics of rice plants at seedling-tillering stage were studied. The results showed that, under non-water stress, the biomass of rice plants were about 49.63% and 63.25% higher under the supply of mixture of NO_3^--N and NH_4^+-N than either sole supply of NO_3^--N or NH_4^+-N , respectively. However, under water stress, the biomass of rice plants were about 5.76% and 484.01% higher under sole ammonium supply than the other two treatments, WUE of rice plants were also 11.36% and 81.63% higher than the two treatments, while 12.39% higher than the same nitrogen form supply under non-water stress. Furthermore, rice plants grown with ammonium nutrition showed a stronger tolerance to water stress, due to their higher chlorophyll content, leaves area, tillers, and net photosynthetic rate *et al.* compared with those grown with nitrate nutrition.

Key words: rice; nitrogen form; water stress; water use efficiency

如何提高植物水分利用效率的相关研究一直是旱地节水农业的研究热点。国内外关于植物水分关

系与抗旱生理的研究较多,但是由于植物水分生理及其与其它生理过程相互作用的复杂性,使得植物

收稿日期: 2005-03-31 修改稿收到日期: 2005-07-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(30390082,30400279)资助。

作者简介: 周毅(1972—),女,新疆哈密人,博士后,主要从事植物的光合、氮素与水分生理研究。 * 通讯作者

的水分利用效率研究进展不大^[1]。从植物营养生理学的角度出发,氮素是高等植物吸收最多的矿质元素之一^[2]。不同形态氮素($\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$)对植物生长状况的影响已有很多的相关报道,然而由于供试植物种类以及供应氮素水平的不同,常有相互矛盾的结果^[3-6]。越来越多的研究表明,同时供应两种形态氮素比供应单一形态氮素更能促进植物生长^[7],并更好地调节植物的水分关系^[8]。然而对于采用不同形态氮素的配比来提高植物水分利用效率的可能性及其生理机制仍缺乏了解,而以水作为主要的水稻在这方面的研究更相对较薄弱。随着水稻节水灌溉和水稻旱作技术的兴起,对水稻氮素形态营养特性和水稻水分利用效率的研究越来越受到重视。本试验以水稻作为供试作物,采用营养液添加PEG(聚乙二醇6000)模拟水分胁迫的培养方法,从研究不同供氮形态下水稻的水分利用效率入手,探讨影响水稻水分利用效率的因素及其提高途径。

1 材料和方法

1.1 试验设计

供试水稻品种为汕优63(杂交籼稻)。营养液采用改进国际水稻所(IRRI)的常规营养液配方^[9]。3种供氮形态为:2.86 mmol/L $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ [$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$], 2.86 mmol/L $\text{NO}_3^- - \text{N}$ [$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$]和1.43 mmol/L $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ + 1.43 mmol/L $\text{NO}_3^- - \text{N}$ [$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$]。2个水分水平:1)为非水分胁迫,分别以 NO_3^- 、 NH_4^+ 和 $\text{NO}_3^- - \text{NH}_4^+$ 表示;2)水分胁迫,PEG(分子量6000,工业级),浓度为5% (m/v,水势约相当于-0.05 MPa)^[10],分别以 $\text{NO}_3^- + \text{PEG}$ 、 $\text{NH}_4^+ + \text{PEG}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{NH}_4^+ + \text{PEG}$ 表示。此外,所有处理均添加 Na_2SiO_3 以保持营养液中的 SiO_2 为0.1 mmol/L,和2 mg/L的双氰胺作为硝化抑制剂。室温维持在 $(18 \pm 2)^\circ\text{C}$ 。营养液pH调节至 5.50 ± 0.50 。水稻幼苗培养经过2 d 1/4浓度和2 d 1/2浓度 NH_4^+ 和 NO_3^- 混合营养液预培养,再用 NH_4^+ 和 NO_3^- 混合营养液预培养至三叶一心时移栽,进行不同供氮形态和水分胁迫处理,每个处理重复5次。移栽后的培养容器为500 mL外表包覆遮阳布的有盖塑料杯(直径12.5 cm,高8.9 cm),每杯移栽2棵秧苗。每隔3 d更换一次营养液。处理28 d后收获。

1.2 测定项目和方法

植株干重:采集地上部和地下部,105~110℃

杀青30 min后在70~80℃烘至恒重。

耗水量:称重法(耗水量=培养容器总质量损失+植株干物重增重质量)。

叶绿素含量、叶面积及根体积:叶绿素含量用日产SPAD-502型叶绿素计测定新完全展开叶(每个重复测定1片叶,每片叶测定6次然后求平均数),以SPAD值表示;新完全展开叶叶面积采用复印称重法;根体积参照Sattelmacher^[11]采用排水法测定。

光合速率和蒸腾速率:采用Li-Cor 6400型光合仪测定新完全展开叶[测定光强为2000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 供应浓度400 $\mu\text{mol}/(\text{mol}, \text{air})$,叶片温度 $(30 \pm 2)^\circ\text{C}$,相对湿度约25%]。

数据处理:数据均采用SAS数据分析软件包进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 对苗期—分蘖期水稻生长的影响

水分胁迫抑制水稻苗期—分蘖期的生长。在非水分胁迫条件下, NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理苗期—分蘖期水稻地上部和根系的生物量增量均明显高于单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理;而在水分胁迫条件下,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理水稻地上部和根系的生物量均明显高于单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理。此外,相对非水分胁迫条件下的相应处理,在水分胁迫条件下,除单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理外,其余两个处理水稻地上部和根系的生物量均明显低于非水分胁迫条件下的相应处理(表1)。由此可见,在本试验的水分胁迫条件下,苗期—分蘖期水稻供应 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 可以减轻水分胁迫对水稻生长的抑制作用,而对水分胁迫下的苗期—分蘖期水稻单一供应 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 显然不利其生长。

如表1所示,在水分胁迫条件下,除单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理外,其余两个处理水稻根系的3个形态参数(最长根根长、根数、根体积)均明显低于非水分胁迫条件下的相应处理。因此,在本实验的水分胁迫条件下,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理水稻生物量相对于非水分胁迫条件下没有明显降低的原因与其根系生长受抑制的程度相对较小有关。

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。在水分胁迫条件下, NH_4^+ 、 NO_3^- 混合和单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 均比单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理提前开始分蘖;当处理28 d后,在非水分胁迫条件下,3个处理的水稻分蘖之间没有明显的差异,而在水

表1 水分胁迫和供氮形态耦合作用下苗期—分蘖期水稻植株的根系生长、单株分蘖和生物量积累的影响

Table 1 Effects of N form and water status on root growth, tillers per plant and biomass of rice at seedling-tillering stage

处理 Treatments	根系生长状况 Root growth			分蘖数 Tillers (No./plant)		生物量 Biomass (g/plant, DW)	
	最长根长度 Length of longest root (cm)	根数 Root number (No./plant)	根体积 Root volume (cm ³ /plant)	16DAT	28DAT	地上部 Shoot	根系 Root
NWS NO ₃ ⁻	24.2 ± 1.9 a	33.5 ± 6.7 ab	2.54 ± 1.00 a	1.3 ± 0.45 cd	3.1 ± 1.05 a	0.68 ± 0.21 b	0.24 ± 0.09 b
NH ₄ ⁺	14.2 ± 1.3 c	28.7 ± 3.5 bc	0.91 ± 0.49 bc	1.8 ± 0.27 ab	3.2 ± 0.75 a	0.66 ± 0.08 b	0.19 ± 0.03 bc
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺	22.2 ± 1.8 b	39.1 ± 9.3 a	2.64 ± 0.73 a	2.1 ± 0.22 a	3.8 ± 0.87 a	1.04 ± 0.18 a	0.34 ± 0.10 a
WS NO ₃ ⁻ + PEG	12.1 ± 1.6 d	14.0 ± 3.1 d	0.22 ± 0.09 c	1.0 ± 0.00 d	1.0 ± 0.00 b	0.10 ± 0.05 c	0.04 ± 0.01 d
NH ₄ ⁺ + PEG	14.6 ± 1.6 c	20.9 ± 10.1 cd	1.36 ± 0.68 b	1.5 ± 0.35 bc	3.3 ± 0.67 a	0.53 ± 0.12 b	0.16 ± 0.05 bc
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺ + PEG	14.9 ± 0.4 c	15.2 ± 6.3 d	1.05 ± 0.71 bc	1.9 ± 0.22 a	3.3 ± 0.88 a	0.65 ± 0.15 b	0.12 ± 0.05 cd

注(Note): NWS—不胁迫 Non-water stress; WS—水分胁迫 Water stress; DAT—移栽后天数 Days after treated; 下同 Same as follows; 不同小写字母表示差异达5%显著水平, 下同. Different letters mean significant at 5% level, same as follows.

分胁迫条件下, NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NH₄⁺ -N 处理其分蘖均明显高于单一供 NO₃⁻ -N 的处理, 且差异达到显著水平(表1)。

2.2 水分胁迫和供氮形态耦合作用对苗期—分蘖期水稻光合特性的影响

2.2.1 对苗期—分蘖期水稻光合速率的影响 生

物量是光合产物净累积的结果。表2表明, 在非水分胁迫条件下, 不同供N形态处理水稻的光合速率之间没有明显差异。但是, 在水分胁迫条件下, NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NH₄⁺ -N 处理水稻的光合速率均明显高于单一供 NO₃⁻ -N 处理。

表2 水分胁迫和供氮形态耦合作用下苗期—分蘖期水稻植株的净光合速率、蒸腾速率和生理水分利用率

Table 2 Effects of N form and water status on Pn, Tr and WUET of rice at seedling-tillering stage

处理 Treatments	净光合速率 Pn	蒸腾速率 Tr	生理水分利用效率 WUET
	[CO ₂ μmol/(m ² ·s)]	[H ₂ O mmol/(m ² ·s)]	(×10 ⁻³)
NWS NO ₃ ⁻	11.13 ± 1.01 ab	7.74 ± 0.94 a	1.45 ± 0.16 a
NH ₄ ⁺	12.97 ± 0.45 a	8.35 ± 0.74 a	1.56 ± 0.12 a
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺	11.82 ± 2.13 ab	7.89 ± 0.96 a	1.49 ± 0.11 a
WS NO ₃ ⁻ + PEG	2.70 ± 1.07 c	3.77 ± 0.25 b	0.72 ± 0.31 b
NH ₄ ⁺ + PEG	11.27 ± 1.24 ab	7.57 ± 0.17 a	0.49 ± 0.13 a
NO ₃ ⁻ -NH ₄ ⁺ + PEG	10.09 ± 1.82 b	7.34 ± 1.18 a	1.37 ± 0.07 a

注(Note): Pn—Net photosynthetic rate; Tr—Transpiration rate; WUET—Intrinsic water use efficiency.

2.2.2 对苗期—分蘖期水稻新完全展开叶叶绿素含量的影响 图1表明, 在非水分胁迫条件下, NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NH₄⁺ -N 处理水稻新完全展开叶(从顶部下数第一片叶)叶绿素含量在整个试验过程中均明显高于单一供 NO₃⁻ -N 处理, 而 NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NH₄⁺ -N 处理叶绿素含量之间差异不显著。但是, 在水分胁迫条件下, 单一供 NH₄⁺ -N 处理水稻新完全展开叶叶绿素含量明显高于其

它两种供氮形态处理。

2.2.3 对苗期—分蘖期水稻新完全展开叶叶面积的影响 在非水分胁迫条件下, 单一供 NH₄⁺ -N 水稻新完全展开叶的叶面积明显低于 NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NO₃⁻ -N 的处理(图2), 而 NH₄⁺、NO₃⁻ 混合和单一供 NO₃⁻ -N 处理的水稻新完全展开叶的叶面积之间差异不显著。在水分胁迫条件下, 单一供 NH₄⁺ -N 和 NH₄⁺、NO₃⁻ 混合处理的水稻新完全展开

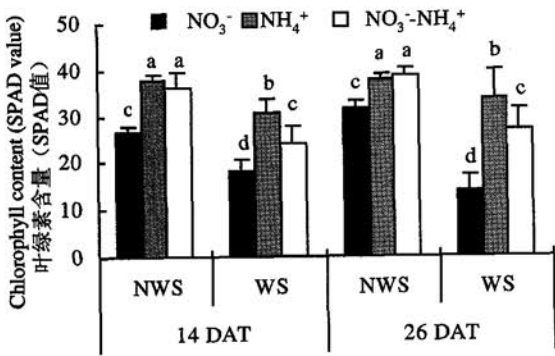


图1 不同处理天数水稻新完全展开叶的叶绿素含量
Fig.1 Chlorophyll content of new expanded leaf of rice at 14 and 26 DAT

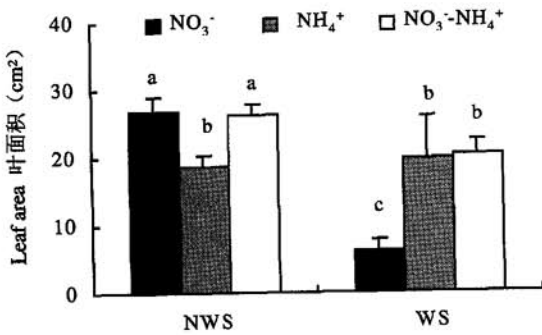


图2 水分胁迫和供氮形态对苗期一分蘖期水稻新完全展开叶面积的影响
Fig.2 Effects of N form and water status on new expanded leaf area of rice plants at seedling-tillering stage

叶的叶面积明显高于单一供 NO_3^- -N 的处理,但前二者之间差异也不显著。

进一步计算单位叶面积的干物质重(比叶重),结果(表3)表明,在非水分胁迫条件下,单一供 NO_3^- -N 处理的水稻新完全展开叶的比叶重明显低于 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合和单一供 NH_4^+ -N 的处理。而在水分胁迫条件下,单一供 NO_3^- -N 处理的水稻新完全展开叶的比叶重明显高于其他两个处理,表现出相反的趋势。说明水分胁迫条件下,单一供 NO_3^- -N 营养抑制了叶片的扩展。

2.3 水分胁迫和供氮形态耦合作用下苗期一分蘖期水稻的水分利用效率

就一般培养试验而言,水分利用效率是以整株植物水平表示的,即植物生物量/植物耗水总量^[12]。本试验结果(图3)看出,在非水分胁迫条件下,3种氮素形态处理的水分利用效率之间没有显著差异。

表3 水分胁迫和供氮形态耦合作用下苗期一分蘖期水稻植株的根冠比及新完全展开叶的比叶重

Table 3 Effects of N form and water status on the ratio of root to shoot and specific leaf weight of rice at seedling-tillering stage

处理 Treatments	比叶重 Specific leaf weight ($\text{DW} \times 10^2 \text{g} / \text{m}^2$)	根冠比 The ratio of root to shoot
NWS NO_3^-	0.40 ± 0.01 d	0.35 ± 0.03 ab
NH_4^+	0.45 ± 0.04 b	0.29 ± 0.03 c
$\text{NO}_3^- - \text{NH}_4^+$	0.44 ± 0.03 bc	0.32 ± 0.02 abc
WS $\text{NO}_3^- + \text{PEG}$	0.56 ± 0.02 a	0.36 ± 0.01 a
$\text{NH}_4^+ + \text{PEG}$	0.41 ± 0.04 cd	0.30 ± 0.03 bc
$\text{NO}_3^- - \text{NH}_4^+ + \text{PEG}$	0.38 ± 0.02 d	0.18 ± 0.04 d

而在水分胁迫条件下,单一供 NH_4^+ -N 处理的水分利用效率 $> \text{NH}_4^+$ 、 NO_3^- 混合处理 $>$ 单一供 NO_3^- -N 的处理,且三者的差异均达显著水平。与非水分胁迫条件下的相应处理相比,在水分胁迫条件下,单一供 NH_4^+ -N 处理的水分利用效率明显提高,单一供 NO_3^- -N 处理的水分利用效率明显降低,而 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理没有差异。

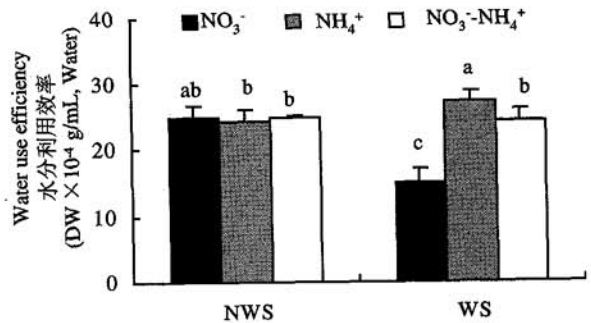


图3 水分胁迫和供氮形态耦合作用下苗期一分蘖期水稻的水分利用效率

Fig.3 Effects of N form and water status on water use efficiency of rice at seedling-tillering stage

以叶片水平表示的水分利用效率是植物生理水分利用效率(Intrinsic water use efficiency, WUET),指气孔内瞬间 CO_2 同化速率与蒸腾速率的比值^[12],主要与叶片光合作用强度以及羧化效率有关。在非水分胁迫条件下,3种氮素形态处理水稻的蒸腾速率和生理水分利用效率之间差异不显著。而在水分胁迫条件下,单一供 NH_4^+ -N 和 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理水稻的蒸腾速率和生理水分利用效率明显高于单一

供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的处理,并且各处理的生理水分利用效率与植株水平的水分利用效率的高低顺序基本一致,见表2。表明在单一 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 营养的条件下,水分胁迫对光合速率的抑制程度大于蒸腾速率。

3 讨论

3.1 不同形态氮素营养影响苗期一分蘖期水稻生长的生物学性状

越来越多的研究证据表明,植物生长在 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合营养中能够表现出最佳的生物学效应^[13-16]。在本研究的非水分胁迫处理中, NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理苗期一分蘖期水稻的生物量明显大于单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 和 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的处理,说明水稻不仅能够吸收利用 $\text{NO}_3^- - \text{N}$,而且在 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合营养中,两种不同形态氮素具有相互作用。一般认为是由于 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的存在而刺激了 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的吸收。Walch - Liu 等^[17-18]的研究结果证明,对于普通旱生作物而言, $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 由于刺激根系细胞分裂素的产生进而刺激根系的生长,其地上部生物量也明显比供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的处理大。由此可见,水稻虽然是喜铵植物,但生育前期必须供应适量 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 以利于形成健壮的根系。而在水分胁迫条件下,水稻生物学性状对铵、硝营养的响应则有不同于非水分胁迫条件下的表现。钱晓晴等^[19]对模拟水分胁迫条件下水稻氮素营养特征的研究认为,模拟水分胁迫培养以 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 为 50/50 和 25/75 处理生长最好,这主要与水稻的喜铵特性有关。本试验没有对 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 的比例做更细的划分,但由其结果已可看出,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 比为 50/50 的处理相对于单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的处理表现为提前分蘖且分蘖多、新完全展开叶的叶绿素含量高、叶面积以及生物量大等生物学性状,显示供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 营养的苗期一分蘖期水稻对水分胁迫有较强的适应性。其相对于非水分胁迫条件下的相应处理也表现出较小的生长受抑制的效应。此外,张亚洁等^[20]研究早育汕优 63 本田期根系形态性状及其与产量构成因素关系的结果表明,影响早秧稻产量的主要根系性状是每株根体积、根数和根干重,而在本试验的水分胁迫条件下,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理的主要根系性状,相对于其它两种供氮形态处理受抑制的程度较小或不受抑制,如相对于非水分胁迫条件下的相应处理,在根干重没有明显降低(图1)的基础上,根体积反而增加了 49.45%。同时,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理的净光合速率、

蒸腾速率及生理水分利用效率,相对于其它两种供氮形态处理降低的程度也较小。可见,苗期一分蘖期水稻单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 较单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的处理抗旱性强。

目前,关于苗期一分蘖期水稻供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理其抗旱性增强的内在生理机制尚不清楚。有研究表明,作物根系水通道蛋白的表达、活性与密度是调控作物水分关系的一个重要因素^[21-22],水分胁迫对作物根系水通道蛋白具有一定的调节作用^[23]。然而国际上关于 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 对水分胁迫条件下苗期水稻水通道蛋白的反应尚未见报道,其机理也有待进一步的研究。

通过根冠比(表3)可以看出水分胁迫对水稻地上部和根系相对生长的影响。苗期一般是植物的水分临界期,在非水分胁迫条件下,单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理水稻的根冠比明显高于单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的处理,但与 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理差异不显著。而在水分胁迫条件下,单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理水稻的根冠比明显高于单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的处理和 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理,同时 NH_4^+ 、 NO_3^- 混合处理的根冠比明显低于单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的处理。水分胁迫条件下单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的处理其根冠比相对于非水分胁迫条件下的相应处理变化不大,可能说明在本试验条件下,单一供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理水稻苗期一分蘖期遭遇水分胁迫对根系和地上部生长的抑制程度基本一致。水分胁迫条件下各处理之所以没有表现出水分胁迫对根系生长的刺激作用,可能是由于本试验的培养温度较低(18℃左右)所致,即低温可能加剧了水分胁迫效应。

3.2 通过调节 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 比例提高水稻苗期一分蘖期水分利用效率的可行性分析

钱晓晴等^[15]的研究证明,当 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 比例为 50/50 时,水稻或旱稻的水分利用效率最高。但在本试验的水分胁迫条件下,单一供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 处理的水分利用效率明显高于 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 比例为 50/50 的处理。这可能是由于不同水稻品种之间的氮素营养特性具有很大差异^[24-25],导致其水分利用效率对不同供氮形态的反应也不同。在本试验中的水分胁迫条件下,有利于提高水稻苗期一分蘖期水分利用效率的适宜 $\text{NH}_4^+ / \text{NO}_3^-$ 比可能在 100/0 ~ 50/50 之间,表明在水分胁迫条件下,供应 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 存在提高水稻水分利用效率的效应,与前人结果并不矛盾。

此外,水稻虽然是喜铵作物,但前期研究结果已表明,水稻可以吸收利用部分硝酸盐^[15,26-27],在不

同生育期水稻对 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 的吸收也表现出不同趋势^[27-28]。在本试验的非水分胁迫条件下,单一供 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 处理的水稻地上部和根系的生物量增量均略高于单一供 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 的处理,这主要是由于单一供 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 的处理根系生长健壮有利于水分和养分的吸收。但是,在水分胁迫条件下,单一供 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 处理的水稻幼苗其生物量明显低于其它两个处理,表现出单一供 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 和 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 与 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 混合处理能够增强水稻抗旱性的现象。说明只有针对水稻的不同生育期以及水分条件来调节供 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 的配比比例,才能在优化水稻生长供氮营养的同时,充分提高水稻的水分利用效率。

参 考 文 献:

- [1] Udayakumar M, Sheshshayee M S, Nataraj K N *et al.* Why has breeding for water use efficiency not been successful? An analysis and alternate approach to exploit this trait for crop improvement [J]. *Curr. Sci. (Bangalore)*, 1998, 74: 994-1000.
- [2] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants (Second edition) [M]. London: Academic Press, 1995, 5.
- [3] Huppe H C, Turpin D H. Integration of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 1994, 45: 577-607.
- [4] Oaks A. Efficiency of nitrogen utilization in C3 and C4 cereals [J]. *Plant Physiol.*, 1994, 106: 407-414.
- [5] Gerendás J, Zhu Z, Bendixen R *et al.* Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants [J]. *Z. pflanzenernähr. Bodenk.*, 1997, 160: 239-251.
- [6] Wiesler F. Agronomical and physiological aspects of ammonium and nitrate nutrition of plants [J]. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 1997, 160: 227-238.
- [7] Feil B. Growth and ammonium: Nitrate uptake ratio of spring wheat cultivars under a homogeneous and a spatially separated supply of ammonium and nitrate [J]. *J. Plant Nutri.*, 1994, 17(5): 717-728.
- [8] Schortemeyer M, Feil B, Stamp P. Root morphology and nitrogen uptake of maize simultaneously supplied with ammonium and nitrate in a split-root system [J]. *Ann. Bot.*, 1993, 72: 107-115.
- [9] 毛达如. 植物营养研究方法[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1994.
Mao D R. Research method on plant nutrition [M]. Beijing: Beijing Agric. Univ., Press, 1994.
- [10] Michel B E, Kaulmann M. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000 [J]. *Plant Physiol.*, 1973, 51: 914-916.
- [11] Sattelmacher B. Methods for measuring root volume and for study root morphology [J]. *Z. Pflanzenernährung Bodenkunde*, 1987, 150: 54-55.
- [12] Stanhill G. Water use efficiency [J]. *Adv. Agron.*, 1986, 39: 53-85.
- [13] Khalifa K H, Zidan A. Effect of nitrate addition on efficient use of ammonium sulfate fertilizer on corn under saline conditions. II. Field experiment [J]. *Commun. Soil Sci. Plant Annal.*, 2001, 32(15-16): 2373-2393.
- [14] Guo S, Bruck H, Sattelmacher B. Effects of supplied nitrogen form on growth and water uptake of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants [J]. *Plant and Soil*, 2002, 239(2): 267.
- [15] 钱晓晴, 沈其荣, 王娟娟, 等. 模拟水分胁迫条件下水稻的氮素营养特征[J]. 南京农业大学学报, 2003, 26(4): 9-12.
Qian X Q, Shen Q R, Wang J J *et al.* Nitrogen nutrition characteristics of rice in simulating water stress condition [J]. *J. Nanjing. Agric. Univ.*, 2003, 26(4): 9-12.
- [16] 孙传范, 戴廷波, 荆奇, 曹卫星. 不同生育时期增铵营养对小麦生长及氮素利用的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15(5): 753-757.
Sun C F, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effect of enhanced ammonium nutrition (EAN) at different growth stages on wheat growth and nitrogen utilization [J]. *J. Applied Eco.*, 2004, 15(5): 753-757.
- [17] Walch-Liu P, Neumann G, Bangerth F, Engels C. Rapid effects nitrogen forms on leaf morphogenesis in tobacco [J]. *J. Exper. Bot.*, 2000, 51: 227-237.
- [18] Walch-Liu P, Neumann G, Engels C. Response of shoot and root growth to supply of different nitrogen forms is not related to carbohydrate and nitrogen status of tobacco plants [J]. *J. Plant Nutri. Soil Sci.*, 2001, 164: 97-103.
- [19] 钱晓晴, 沈其荣, 徐国华. 配合施用 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 对旱作水稻生长与水分利用效率的影响[J]. 土壤学报, 2003, 40(6): 895-900.
Qian X Q, Shen Q R, Xu G H *et al.* Water utilization by rice growing in aerobic soil supplied with different ratio of $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ and $\text{NO}_3^- -\text{N}$ [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(6): 895-900.
- [20] 张亚洁, 苏祖芳, 杨连新, 等. 旱育中籼稻根系形态性状及其与产量构成因素关系的研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2002, 23(1): 59-62.
Zhang Y J, Su Z F, Yang L X *et al.* Study on morphological characters of root and their relation with yield components of the dry-raised mid-season indica rice [J]. *J. Yangzhou. Univ. (Agric. Life Sci.)*, 2002, 23(1): 59-62.
- [21] Maggio A, Joly R J. Effects of mercuric chloride on the hydraulic conductivity of tomato root system [J]. *Plant Physiol.*, 1995, 109: 331-335.
- [22] Tyerman S D, Niemietz C M, Bramley H. Plant aquaporins: Multifunctional water and solute channels with expanding roles [J]. *Plant Cell Envir.*, 2002, 25: 173-194.
- [23] Lu Z, Neumann P M. Water stress inhibits hydraulic conductance and leaf growth in rice seedlings but not the transport of water via mercury-sensitive water channels in the root [J]. *Plant Physiol.*, 1999, 120: 143-151.

- [24] 钱晓晴,沈其荣,柏彦超,等.旱作条件下不同水稻品种响应特征[J].作物学报,2004,30(6): 555-562.
Qian X Q, Shen Q R, Bai Y C *et al.* Responding characteristics of different rice cultivars in upland soil [J]. *Acta Agronomic Sinica*, 2004, 30(6): 555-562.
- [25] 钱晓晴,沈其荣,徐勇,等.不同水分管理方式下水稻的水分利用效率与产量[J].应用生态学报,2003,14(3): 399-404.
Qian X Q, Shen Q R, Xu Y *et al.* Water use efficiency and rice yield under different water managements [J]. *J. Applied Eco.*, 2003, 14(3): 399-404.
- [26] 范晓荣,沈其荣,崔国贤,等.旱作水稻内源激素变化及其与水稻形态和生理特性的关系[J].土壤学报,2002,39(2): 206-213.
Fan X R, Shen Q R, Cui G X *et al.* Effect of soil water regime on dynamic levels of endogenous hormones and relationship between hormones and physio-biochemistry and morphology of rice of different cultivars cultivated in upland soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2002, 39(2): 206-213.
- [27] 杨肖娥,孙羲.杂交水稻和常规水稻生育后期追施 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的生理效应[J].作物学报,1991,17(4): 283-289.
Yang X E, Sun X. Physiological effects of nitrate and ammonia top-dressing hybrid and conventional rice varieties at the late growth stage [J]. *Acta Agronomic Sinica*, 1991, 17(4): 283-289.
- [28] 何文寿,李生秀,李辉桃.水稻对铵态氮和硝态氮吸收特性的研究[J].中国水稻科学,1998,12(4): 249-252.
He W S, Li S X, Li H T. Characteristics of ammonium and nitrate uptake in rice [J]. *Chinese J. Rice Sci.*, 1998, 12(4): 249-252.