不同形态氮素对水稻和旱稻响应水分胁迫的影响

李 勇,周 毅,尹晓明,程良娟,刘凤杰,李 鹏,郭世伟
(南京农业大学 资源与环境科学学院,江苏 南京 210095)

[摘 要] 为比较不同氮素形态下水稻与旱稻对水分胁迫的响应状况,采用营养液培养,通过供应不同形态氮素及 PEG(6000)模拟水分胁迫的方法,对水稻、旱稻生长状况及相关指标进行了分析和评价。结果表明:(1)水分胁迫条件下,铵态氮营养水稻(或旱稻)叶片和地上部干重与正常水分条件下的相应处理相比无明显差异,而其余两种氮形态营养水稻与旱稻的叶片和地上部干重明显低于正常水分条件下的相应处理;(2)铵态氮营养水稻(或旱稻)在受到水分胁迫后,其吸水量的降低幅度明显小于硝态氮营养水稻(或旱稻);(3)水分胁迫条件下,硝态氮营养水稻和旱稻伤流液 pH 值低于正常水分条件下的相应处理,铵态氮和铵硝混合营养水稻和旱稻的伤流液 pH 值则均较正常水分条件下的相应处理有所升高。因此,可通过供应不同形态氮素调节水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性。

[关键词] 水稻;旱稻;氮素形态;水分胁迫;伤流液
[中图分类号] S511.506.2; S511.606.2 [文献标识码] A [文章编号] 1671-9387(2006)05-0097-06

水稻是主要的粮食作物之一,稻谷总产量占粮食总产量的 40 %[1],淹水条件下种植水稻不仅释放出大量的 CH_4,N_2O 等温室效应气体,还会造成严重的水资源浪费。据统计[2],80 %的稻田灌溉水因地表渗漏与水面蒸发而损失消耗。我国是水资源匮乏的国家之一,人均水量仅为世界人均水量的 1/4,被联合国列为 13 个贫水国之一[1,3]。全国每年总用水量为 5 000 亿 m^3,其中农业用水量占 80 %[1],而水稻用水量占农业总用水量的 45 %以上[5]。因此,发展水稻旱作及旱稻种植具有极其重要的意义。

虽然水稻由栽培稻进化演变而来,其具有潜在的抗旱性[1],但在旱作条件下水稻的光合速率下降,出现硝酸还原酶活性降低和活性氧大量积累等现象,对水稻具有一定毒害作用并导致水稻生长受到显著抑制[6],而同属稻类的旱稻却能在干旱环境中表现出良好的适应性,在其全生育期虽然仅灌水 2~3 次,但产量却可达 5 250~6 000 kg/hm^2,甚至可达 7 500 kg/hm^2[7]。旱作条件下的旱稻与水作条件下的旱稻相比,其有效穗数、每穗总粒数和结实率等指标有所下降,但降低幅度不大,产量下降较少[8]。本研究小组的前期试验结果[9]已证实,供氮形态可能通过影响水稻根系生长和水分利用效率,进而影响水稻对水分胁迫的适应性,但尚不清楚不同供氮形态对水稻和旱稻的影响是否具有相同的趋势,因此,本研究通过比较水稻与旱稻在不同供氮形态和水分条件下的生长和水分吸收状况,进一步探讨调节水稻抗旱性的可能机制,以期为水稻旱作及旱稻种植提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

水稻汕优 63,购自南京神州种业有限公司;旱稻 502,由中国农业大学旱稻课题组提供。

1.2 试 剂

$(NH_4)_2SO_4$ 和 $Ca(NO_3)_2$ 均为分析纯,PEG(6000)为化学纯。

1.3 试验方法

试验设计了 3 种供氮形态:铵态氮营养(A):40 mg/L $(NH_4)_2SO_4$;硝态氮营养(N):40 mg/L $Ca(NO_3)_2$;铵硝混合营养(A-N):20 mg/L $(NH_4)_2SO_4$ +20 mg/L $Ca(NO_3)_2$。设 2 个水分条件:干旱胁迫条件:培养液中添加 100 g/L PEG6000;正常水分条件:培养液中不添加 PEG。2 个水稻品种:水稻汕优 63 和旱稻 502。采用完全试验设计,共计 12 个处理,每处理重复 5 次。营养液采用国际水稻所(IRRI)的常规营养液配方[10],并略作改进:水稻汕优 63 和旱

[收稿日期] 2005-09-22
[基金项目] 农业部 948 重大国际合作项目(2003-Z53);南京农业大学大学生科研训练项目(SRT)(0507A13)
[作者简介] 李 勇(1984-),男,山东临沂人,在读本科,主要从事植物氮素营养生理与光合作用研究。
[通讯作者] 郭世伟(1969-),男,吉林白山人,副教授,博士,主要从事植物氮素营养生理与光合作用研究。E-mail:sguo@njau.edu.cn

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

稻502发芽后,用1/4铵硝混合营养液培养(即5 mg/L $(NH_4)_2SO_4$+5 mg/L $Ca(NO_3)_2$),二叶一心时移栽至有盖且密封的塑料杯(直径12.5 cm,高8.9 cm)中,每个塑料杯中培养2株,并用铵硝混合营养液缓苗1周后对其进行铵态氮(A)、硝态氮(N)、铵硝混合营养(A-N)3种氮素形态处理,处理时间为1周。每处理重复10次;1周后在每个处理中随机选取5个重复加入PEG模拟干旱胁迫,使营养液中的PEG浓度达到100 g/L(水势约相当于-1.5 MPa),再培养1周后收获。培养温度为(30±2) C。移苗后每2 d换1次营养液,营养液pH每天均调节至5.50±0.05。

1.4 测定项目

1.4.1 植株干重测定 按叶片、茎鞘和根系分别采样,105 C杀青30 min后,在70~80 C烘箱中烘至恒重。

1.4.2 叶面积测定 采用复印称重法[11]进行。

1.4.3 水分吸收量测定 采用称重法于不同氮素形态处理后开始测定,计算公式为:水分吸收量=培养容器总质量损失+植株增重质量

1.4.4 伤流液的收集[12] 从08:00开始,距根部2 cm处剪去地上部,用套有保鲜膜的脱脂棉包裹茎基部准确收集8 h。伤流液流量通过差减称量法计算。用针筒将脱脂棉中吸附的伤流液挤压至2 mL离心管中,放入-20 C冰箱中冷冻保存。

1.4.5 伤流液pH的测定 采用双阻H^+选择微电极方法[13-14]进行伤流液pH测定。

2 结果与分析

2.1 不同氮素形态及水分条件对水稻与旱稻生物量的影响

由表1可知,水稻和旱稻的生物量对不同氮素形态及水分条件的响应基本一致。在两种水分条件下,硝态氮和铵硝混合营养水稻(或旱稻)的叶片、地上部和根系干重均显著高于铵态氮营养水稻(或旱稻),在水分胁迫条件下,铵态氮营养水稻和旱稻的叶片及地上部干重与正常水分条件下的相应处理间差异不显著,而其余两种供氮形态下,水稻与旱稻的叶片和地上部干重却显著低于正常水分条件下的相应处理;与叶片和地上部干重的趋势相反,除铵硝混合营养旱稻外,水稻及旱稻各处理根系的干重均显著高于正常水分条件下相应处理,表现出水分胁迫对根系生长的刺激作用。此外,在相同供氮形态和水分条件下,旱稻的叶片和地上部干重均低于水稻;除正常水分条件下铵硝混合营养的旱稻外,其余旱稻处理的根系干重也均低于水稻,这可能与水分胁迫的方式不同有关。

表1 不同氮素形态及水分条件对水稻、旱稻叶片和地上部干重的影响

Table 1 Effect of N form and water status on leaf and shoot dry mass of paddy and upland rice plants g/株

处理 Treatment	水稻 Paddy rice			旱稻 Upland rice		
	叶片干重 Leaf dry matter	地上部干重 Shoot dry matter	根系干重 Root dry matter	叶片干重 Leaf dry matter	地上部干重 Shoot dry matter	根系干重 Root dry matter
A	0.26±0.01 f	0.58±0.03 g	0.19±0.02 f	0.22±0.02 g	0.49±0.04 h	0.14±0.01 g
A+PEG	0.27±0.00 f	0.64±0.04 fg	0.25±0.02 e	0.23±0.01 g	0.51±0.01 h	0.19±0.01 f
N	0.46±0.01 a	0.99±0.06 a	0.73±0.07 b	0.42±0.00 b	0.67±0.10 ef	0.43±0.06 d
N+PEG	0.41±0.02 bc	0.78±0.06 cd	0.84±0.05 a	0.31±0.01 e	0.58±0.05 g	0.56±0.11 c
A-N	0.43±0.01 b	0.95±0.02 ab	0.49±0.03 cd	0.36±0.01 d	0.74±0.03 de	0.51±0.13 cd
A-N+PEG	0.40±0.01 c	0.86±0.04 c	0.69±0.07 b	0.30±0.02 e	0.59±0.02 fg	0.47±0.08 d

注:同列数据后字母相同者表示差异不显著($P>0.05$);字母不同者表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Same letters in the same column indicates no significant difference ($P>0.05$). different letters indicates significant difference ($P<0.05$).

水分胁迫常会导致水稻株高、叶面积和生物量下降,生育期延迟,不分蘖或无效分蘖增加[15]。判定水稻抗旱性强弱的指标较多,其中干物质胁迫指数(胁迫条件下干物质量/正常条件下干物质量)是评价抗旱性的常见指标之一[16],胁迫指数越高表示作物的抗旱能力越强。在本试验中,铵态氮、硝态氮和铵硝混合处理水稻的胁迫指数分别是1.16,0.94和1.08,而旱稻的胁迫指数分别是1.11,1.04和0.85。这说明铵态氮营养水稻(或旱稻)较其他氮形态营养水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性强。

2.2 不同氮素形态及水分胁迫对水稻和旱稻水分吸收的影响

2.2.1 水稻和旱稻的水分吸收 由图1可知,在两种水分条件下,硝态氮营养和铵硝混合营养水稻(或旱稻)每天平均吸水量均明显高于铵态氮营养水稻(或旱稻)。在水分胁迫条件下,水稻和旱稻各处理的

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

吸水量较正常水分条件下的相应处理均有不同程度的降低,其中铵态氮、硝态氮与铵硝混合营养水稻分别降低了 11.15 %,32.92 %和 17.37 %,而旱稻则分别降低 14.68 %,27.54 %和 28.50 %,这说明铵态氮营养水稻(或旱稻)在受到水分胁迫后,其吸水量的降低幅度明显小于硝态氮营养水稻(或旱稻)。此外,在相同氮形态营养和水分条件下,除两种水分条件下的铵态氮营养和正常水分条件下的铵硝混合营养外,水稻其余处理的吸水量均较旱稻的相应处理高。

图1 不同氮素形态及水分条件对水稻、旱稻水分吸收的影响

■.不添加PEG; □.添加PEG

Fig.1 Effect of N form and water status on water uptake of paddy and upland rice plants

■.Without PEG; □.With PEG

由图 2 可知,虽然在两种水分条件下,硝态氮及铵硝混合营养水稻(或旱稻)单位质量干重的吸水量明显高于铵态氮营养水稻(或旱稻)。但在水分胁迫条件下,铵态氮、硝态氮及铵硝混合营养水稻单位质量干重的吸水量较正常水分条件下的相应处理分别降低 19.74 %,27.07 %和 22.28 %;而旱稻则分别降低 26.78 %,29.72 %和 16.72 %。由此可知,水分胁迫对铵态氮营养水稻水分吸收的影响较其他两种氮形态营养水稻小。

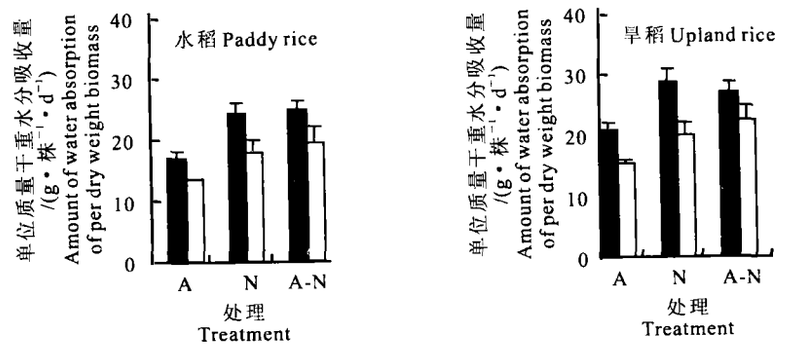

图2 不同氮素形态及水分条件下水稻、旱稻单位质量干重的水分吸收量

■.不添加PEG; □.添加PEG

Fig.2 Effect of N from and water status on water uptake of per dry weight of paddy and upland rice plants

■.Without PEG; □.With PEG

2.2.2　*水稻与旱稻的叶面积*　蒸腾拉力是蒸腾旺盛季节植物吸水的主要动力[17]。而植株吸收水分或通过蒸腾散失水分与其叶面积大小密切相关。由图 3 可知,在两种水分条件下,硝态氮与铵硝混合营养水稻(或旱稻)的单株叶面积明显大于铵态氮营养水稻(或旱稻)。同时,在水分胁迫条件下,水稻和旱稻各处理的单株叶面积均小于正常水分条件下的相应处理,其中铵态氮、硝态氮及铵硝混合营养水稻的叶面积较正常水分条件下的相应处理分别降低 21.61 %,13.79 %和 13.86 %;而旱稻则分别降低 6.10 %,17.7 %和 30.03 %。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

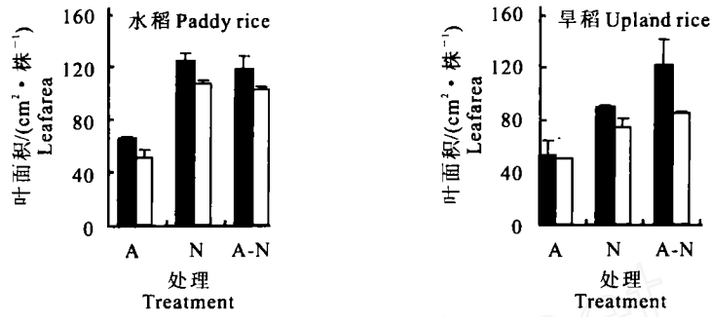

图3 不同氮素形态及水分条件对水稻、旱稻叶面积的影响

■.不添加PEG; □.添加PEG

Fig.3 Effect of N form and water status on leaf area of paddy and upland rice plants

■.Without PEG; □.With PEG

作物叶面积与地上部干重较正常水分条件下减少量的比值(Visual score,VS)是评价作物抗旱性能的另一个重要指标。由于叶面积对水分胁迫的响应较地上部干重更敏感,所以,VS越小表明光合作用面积受到水分胁迫的影响相对越小,作物的抗旱性越强[18]。由表2可知,在本试验中,不同形态氮素营养水稻(或旱稻)的VS之间相差较大,且铵态氮营养水稻(或旱稻)的VS均较其他形态氮营养水稻或旱稻小。该结果说明:(1)不同形态氮营养对水稻(或旱稻)的抗旱性均有一定的调节性;(2)铵态氮营养水稻(或旱稻)较其他形态氮营养水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性强。此外,由于VS仅反映的是水稻(或旱稻)植株地上部对水分胁迫条件的响应状况,所以在本试验中,铵态氮营养水稻的VS较相同形态氮营养的旱稻小,其与干物质胁迫指数的评价结果并不一致,这可能与水稻和旱稻本身品种间的差异有关。由于各种形态氮营养旱稻的干物质胁迫指数均高于水稻的相应处理,因此,就整个植株而言,各供氮形态营养旱稻较相应处理水稻更能适应水分胁迫的影响。

表2 不同处理添加PEG后叶面积与地上部干重减少量的比值

Table 2 Ratio of leaf area reduction to the reduction on shoot dry matter

品种 Species	处理 Treatment		
	A	N	A-N
水稻 Paddy rice	−2.05	0.66	1.52
旱稻 Upland rice	−0.71	1.02	1.46

2.2.3 水稻与旱稻伤流液pH值 植物通过气孔散失水分。有研究[19]表明,伤流液pH值可能与叶片气孔的开张有关,伤流液pH值升高,气孔关闭。不同处理水稻、旱稻伤流液pH测定结果见图4。

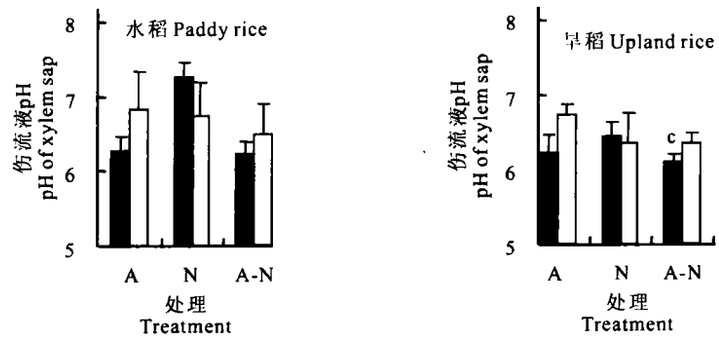

图4 不同氮素形态及水分条件对水稻、旱稻根系伤流液pH值的影响

■.不添加PEG; □.添加PEG

Fig.4 Effect of N form and water status on pH of xylem sap of paddy and upland rice plants

■.Without PEG; □.With PEG

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

由图 4 可知,在正常水分条件下,硝态氮营养水稻伤流液 pH 值均较铵态氮和铵硝混合营养水稻高约 1 个单位,旱稻则分别高约 0.2 和 0.4 个单位。在水分胁迫条件下,硝态氮营养水稻和旱稻伤流液 pH 值低于正常水分条件下的相应处理;铵态氮营养和铵硝混合营养水稻、旱稻伤流液 pH 值较正常水分条件下的相应处理则均有所升高,其中铵态氮和铵硝混合营养水稻的伤流液 pH 值分别升高约 0.6 和 0.3个单位,而旱稻则分别升高约 0.5 和0.3个单位。表明在水分胁迫条件下,铵态氮营养和铵硝混合营养对水稻气孔的调节能力均优于硝态氮营养。

3　讨　论

由本研究结果可知,在水分胁迫条件下,铵态氮营养水稻(或旱稻)的吸水量与正常水分条件下的相应处理间差异不显著,可能是由于不同形态氮素营养能够调节水稻(或旱稻)根系水通道蛋白活性及水导度,因而铵态氮营养在水分胁迫条件下能够改善水稻(或旱稻)的水分关系,提高水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性。除了根系性状会影响植物的水分吸收外,由于蒸腾作用是植物水分吸收和运输的主要动力,而叶片是植物体蒸腾作用的主要部位[20],叶面积越大则植株光合作用和蒸腾作用的面积增加,从而增强了同化物的累积和根系对水分的吸收。但是,在植物受到水分胁迫,特别是光照较强时,初始叶面积小会造成光辐射面积小,体内光呼吸和水分散失较弱,因而植物的抗旱性就越强。在本试验中,正常水分条件下的铵态氮营养水稻(或旱稻)的单株叶面积明显低于硝态氮与铵硝混合营养水稻(或旱稻)(结果未列),这可能也是铵态氮营养水稻(或旱稻)对水分胁迫适应性较强的原因之一。其次,水分胁迫条件下铵态氮营养水稻(或旱稻)的 VS 均较其他形态氮营养水稻(或旱稻)小;由水分胁迫对不同氮形态营养水稻(或旱稻)单位质量干重的吸水量也可以看出,水分胁迫对铵态氮营养水稻水分吸收的影响低于其他两种供氮形态营养水稻,这进一步表明与其他氮形态营养水稻(或旱稻)相比,铵态氮营养水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性更强。

另据研究[18,21-22]报道,干旱条件下植株伤流液 pH 值较正常水分条件下的高。伤流液 pH 值的高低可能与气孔关闭有关[19],在本试验中,水分胁迫条件下铵态氮营养水稻(或旱稻)的伤流液 pH 值较正常水分条件下的高,这说明铵态氮营养可能也可以通过直接或间接调节水稻(或旱稻)伤流液 pH 值进而影响水稻(或旱稻)叶片的气孔导度,改善其水分关系,增强水稻(或旱稻)对水分胁迫的适应性。

[参考文献]

[1] 罗利军,张启发.栽培稻抗旱性研究的现状与策略[J].中国水稻科学,2001,15(3):209-214.

[2] 王笑影,梁文举,闻大中.间歇灌溉对北方水稻生理生态需水的影响[J].应用生态学报,2004,15(17):1911-1915.

[3] 罗守进.稻类旱作研究[J].安徽农业科学,1997,25(4):333-337.

[4] 廖显辉.话说"节水农业"[J].农业考古,2002(1):44-47.

[5] 占新春,张培江,吕　凯.水稻节水栽培[J].安徽农业科学,2005,33(11):2011,2031.

[6] 王贺正,马　均,刘慧远.水稻抗旱性研究现状与展望[J].中国农业通报,2005,21(1):110-113.

[7] 薛金义,荆　宇,华玉凡.略论我国旱稻的生产及发展[J].中国稻米,2002(4):5-7.

[8] 袁菊红,屠乃美,张桂莲.水陆稻在水田和旱地栽培的性状比较[J].湖南农业大学学报:自然科学版,2005,31(1):1-6.

[9] 谈建康,张亚丽,沈其荣,等.不同形态氮素对水稻苗期水分利用效率及其生物效应的影响[J].南京农业大学学报,2002,25(3):56-62.

[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] 冯冬霞,施生锦.叶面积测定方法的研究效果初报[J].农业基础科学,2005,21(6):150-152.

[12] 常　江,张自立,郜红建,等.外源稀土对水稻伤流组分的影响[J].植物营养与肥料学报,2004,10(5):522-525.

[13] Reid R J,Smith F A. Measurements of the cytoplasmic pH of chara coralline using double-barrelled pH micro-electrodes[J]. Journal of Experimental Botany,1988,207(39):1421-1432.

[14] 贾莉君,范晓荣,尹晓明,等.双阻离子选择性微电极测定活体不结球小白菜叶片细胞中硝酸根离子的活度[J].土壤学报,2005,42(3):447-452.

[15] Asch F,Dingkuhn M,Sow A,et al. Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice[J]. Field Crop Research,2005,93:223－236.

[16] 杨建昌,王志琴,朱庆森.水稻品种的抗旱性及其生理特性的研究[J].中国水稻科学,1995,28(5):65-72.

[17] 李合生.现代植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2002:159-164.

[18] Cabuslay G S,Osamu I,Alejar A A. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit[J]. Plant Science,

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

2002,163:815-827.

[19] Dodd I C,Tan L P,He J. Do increases in xylem sap pH and /or ABA concentration mediate stomatal closure following nitrate deprivation? [J]. Journal of Experimental Botany,2003,385(54):1281-1288.

[20] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2004:17-23.

[21] Wilkinson S,Corlett J E,Oger L,et al. Effects of xylem sap pH on transpiration from wild-type and flacca mutant tomato leaves:a vital role for abscisic acid in preventing excessive water loss role for abscisic acid in preventing excessive water loss from well-watered plants [J]. Plant Physiology,1998,117:703-709.

[22] Hartung W,Radin J W. Abscisic acid in the mesophyll apoplast and in the root xylem sap of water-stressed plants:the significance of pH gradients[J]. Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology,1989,8:110-124.

Effect of different N forms on the response of paddy and upland rice plants to water stress

LI Yong,ZHOU Yi,YIN Xiao-ming,CHENG Liang-juan,LIU Feng-jie,LI Peng,GUO Shi-wei

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

Abstract:In order to study different N forms on the response of paddy and upland rice plants to water stress,an experiment of simulated water stress by adding PEG (6000) and nutrient solution culture supplied with different nitrogen form was carried out. The results showed that:(1) there were no significant differences between the dry mass of leaf and shoot of paddy or upland rice plants supplied with ammonium under water stress and that of under non-water stress condition,while the dry mass of leaf and shoot of paddy or upland rice plants supplied with the other two N forms under water stress were lower than those of under non-water stress. (2) Under water stress,the reduction degree of amount of water absorption of both paddy and upland rice plants supplied with ammonium was lower than that of supplied with nitrate. (3) Under water stress,pH of xylem sap of both paddy and upland rice plants supplied with nitrate was lower than that of supplied with the same N form under non-water stress,while pH of xylem sap of both paddy and upland rice plants supplied with ammonium and the mixture of ammonium and nitrate was higher than that of supplied with the same N form under non-water stress. Therefore,it can adjust the ability of adaptation to water stress through supplying paddy rice or upland rice plants with different N forms.

Key words:paddy rice;upland rice;nitrogen form;water stress;adjustment

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net