植物营养与肥料学报 2015,21(1): 181 - 189
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2015.0120

盐胁迫下氮素形态对油菜和水稻幼苗离子运输和分布的影响

刘 梅, 郑青松, 刘兆普, 郭世伟*
(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏省海洋生物学重点实验室, 江苏南京 210095)

摘要:【目的】土壤盐碱化是制约农作物产量的主要因素之一,盐胁迫影响养分运输和分布,造成植物营养失衡,导致作物发育迟缓,植株矮小,严重威胁着我国的粮食生产。在必需营养元素中,氮素是需求量最大的元素,NO_3^- 和 NH_4^+ 是植物吸收氮素的两种离子形态。植物对盐胁迫的响应受到不同形态氮素的调控,研究不同形态氮素营养下植物的耐盐机制对提高植物耐盐性及产量具有重要的意义。**【方法】**本文以喜硝植物油菜(*Brassica napus* L.)和喜铵植物水稻(*Oryza sativa* L.)为试验材料,采用室内营养液培养方法,研究了 NO_3^- 和 NH_4^+ 对 NaCl 胁迫下油菜及水稻苗期生长状况、对 Na^+ 运输和积累的影响,以对照与盐胁迫植株生物量之差与 Na^+ 积累量之差的比值,评估 Na^+ 对植株的伤害程度。**【结果】**1)在非盐胁迫条件下,硝态氮营养显著促进油菜和水稻根系的生长;盐胁迫条件下,油菜和水稻生物量均显著受到抑制,NaCl 对供应铵态氮营养植株的抑制更为显著。2)盐胁迫条件下,两种供氮形态下,油菜和水稻植株 Na^+ 含量均显著增加,硝态氮营养油菜叶柄 Na^+ 显著高于铵态氮营养,叶柄 Na^+ 含量/叶片 Na^+ 含量大于铵营养油菜,硝态氮营养水稻根系 Na^+ 含量显著低于铵营养,地上部则相反。3)铵营养油菜和水稻 Na^+ 伤害度显著高于硝营养植株。4)盐胁迫条件下,硝态氮营养油菜地上部和水稻根系 K^+ 含量均显著高于铵态氮营养。5)盐胁迫条件下,硝营养油菜和水稻木质部 Na^+ 浓度,韧皮部 Na^+ 和 K^+ 浓度及水稻木质部 K^+ 浓度均高于铵营养植株。**【结论】**与铵营养相比,硝营养油菜和水稻具有更好的耐盐性。硝态氮处理油菜叶柄 Na^+ 显著高于铵态氮处理,能够截留 Na^+ 向叶片运输。同时,供应硝态氮营养更有利于油菜和水稻吸收 K^+,有助于维持植物体内离子平衡。盐胁迫下,硝营养油菜和水稻木质部 Na^+ 浓度,韧皮部 Na^+ 和 K^+ 浓度及水稻木质部 K^+ 浓度均高于铵营养植株,表明硝态氮营养油菜和水稻木质部 - 韧皮部对离子有较好的调控能力,是其耐盐性高于铵营养的原因之一。

关键词: 油菜; 水稻; 氮素形态; 盐胁迫; 离子运输; 离子积累
中图分类号: S143.1+9; S565.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2015)01-0181-09

Effects of nitrogen forms on transport and accumulation of ions in canola (*B. napus* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) under saline stress

LIU Mei, ZHENG Qing-song, LIU Zhao-pu, GUO Shi-wei*
(*College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University/ Jiangsu Provincial Key Laboratory of Marine Biology Nanjing 210095, China*)

Abstract:【Objectives】 Soil salinization is one of the main factors restricting crop yields, salt stress adversely impacts nutrient transport and distribution, resulting in nutrition imbalance and tunted plants, seriously threatens the country's food production. Nitrogen is the largest demand element for plant growth, NO_3^- and NH_4^+ are the two nitrogen ionic forms plants absorberd. The study of ammonium and nitrate influences on plant growing and salt tolerance under salt stress is of great significance for improving plant salt tolerance and yield. **【Methods】** Canola (*Brassica napus* L.) and rice (*Oryza sativa* L.) were used as experimental material, and hydroponic experiments were conducted to investigate the effects of NO_3^- and NH_4^+ and salt stress on canola and rice seedlings growth, Na^+

收稿日期: 2014-03-07 **接受日期:** 2014-04-15
基金项目: 国家支撑项目(2011BAD13B09)资助。
作者简介: 刘梅(1989—),女,重庆人,硕士研究生,主要从事植物逆境营养生理生态研究。E-mail: 2011103003@njau.edu.cn
* 通信作者 E-mail: sguo@njau.edu.cn

accumulation in different organs, Na^+ concentration in xylem sap and phloem exudates. 【**Results**】1) Root growths of canola and rice were significantly promoted by nitrate nutrition under non-stressed conditions. Biomasses of canola and rice were significantly decreased under salt stress, and the decrease supplied with ammonium was significantly larger when than with nitrate. 2) Na^+ contents in canola and rice seedlings were markedly increased under nutrition supply with both nitrate and ammonium nutrition under salt stress. In canola, the Na^+ content in petiole of plants was significantly higher when supplied with nitrate than with ammonium nutrition, the $[Na^+]_{petiole}/[Na^+]_{blade}$ of canola seedlings was greater when supplied with nitrate than with ammonium. In rice, the Na^+ content in the roots of plants supplied with nitrate was significantly lower than that with ammonium nutrition, whereas the opposite trend was found in the shoots. 3) Na^+ injury efficiency of canola and rice seedlings supplied with nitrate was greater than that with ammonium nutrition. 4) The K^+ absorption capacity of NO_3^--N + NaCl in canola shoot and rice root was greater than those with ammonium nutrition. 5) Na^+ concentration in xylem sap, Na^+ and K^+ concentration in phloem exudates of canola and rice seedlings supplied with nitrate were significantly higher than that with ammonium nutrition under salt stress. 【**Conclusions**】Compared with ammonium nutrition, canola and rice seedlings supplied with nitrate nutrition has higher salt tolerance. In canola, the Na^+ content in petiole of plants supplied with nitrate is significantly higher than that with ammonium nutrition, indicating that the petiole of canola seedlings fed with nitrate plays greater role in retention Na^+ than that did with ammonium. Nitrate nutrition is more conducive to absorb K^+, helps plants to maintain the ion homeostasis. Canola and rice seedlings supplied with nitrate nutrition has stronger ability of ion regulatory in xylem-phloem, which is one of the reasons of higher salt tolerance than the ammonium salt nutrition.

Key words: canola; rice; nitrogen form; salt stress; ions transport; ions accumulation

土壤中盐分过多会影响作物生长,并导致产量下降。盐胁迫对植物的伤害作用主要是通过渗透胁迫、离子毒害、营养失衡三个方面来实现的[1]。盐胁迫引起的渗透胁迫对干物质分配、细胞伸展、叶片光合作用等造成不利影响,抑制植物生长[2]。植物在盐渍条件下生长会吸收大量的 Na^+,形成离子毒害,对植物代谢造成伤害[3-4]。植物具有避免盐离子积累的机制,如将 Na^+ 储存在液泡或排入质外体[5],Na^+ 从细胞质排到细胞外和液泡能降低盐离子对细胞的毒害作用[6],控制 Na^+ 的积累是植物耐盐的重要生理过程[7]。

盐分影响养分运输和分布,形成竞争性吸收,从而造成植物营养失衡[8]。Na^+ 与不同离子的相互作用已有大量报道,如 Na^+ 与 Ca^{2+} 和 K^+ 相互作用[9,10],Na^+ 抑制铵态氮的吸收[11],盐胁迫对植物氮素营养状况的影响较为明显。在必需营养元素中,氮素是需求量最大的元素,并被认为是植物生长的主要限制因素[2,12-13]。NO_3^- 和 NH_4^+ 是植物吸收氮素的两种离子形态[14],通常认为 NO_3^- 利于阳离子运输[15-16],NH_4^+ 抑制阳离子运输[17]。已有报道表明,供应不同形态的氮素营养可以影响植物对盐胁迫的响应,Speer 等[18]研究发现供应铵态氮会增加豌豆盐敏感性;Botella 等[19]认为在硝态氮条件下小麦生长对盐胁迫更敏感。

研究表明,只有水稻、芦苇等少数植物能够在铵态氮作为单一氮源条件下生长良好,大多数旱地植物的氮营养以硝态氮为主[20]。因此,了解不同形态氮素营养对作物在盐胁迫下的响应显得尤为重要[21]。油菜是典型的喜硝植物,水稻是典型的喜铵植物。本文通过对油菜和水稻幼苗供应不同形态氮素培养后进行盐胁迫处理,比较盐胁迫对不同形态氮素营养下油菜和水稻幼苗生长、Na^+ 和 K^+ 在不同组织中的积累和运输的影响,阐述不同形态氮素营养对两种作物耐盐机制的影响。

1 材料与方法

1.1 供试材料

油菜品种:南盐油 1 号(甘蓝型油菜);水稻品种:汕优 63(杂交籼稻)。

1.2 试验设计与处理

油菜种子经过 1% NaClO 消毒 30 min 后,于石英砂中育苗。待长至 2 叶 1 心时,选取长势一致的幼苗移栽到装有石英砂的塑料盆钵(3 L)中,每盆种植三颗油菜幼苗,浇灌 2/15 Hoagland 营养液(避免铵态氮浓度过高,对油菜造成毒害),其中大量元素配方为 0.67 mmol/L KNO_3、0.67 mmol/L

$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$、0.07 mmol/L KH_2PO_4、0.28 mmol/L $MgSO_4 \cdot 7H_2O$; 微量元素配方为 46 μmol H_3BO_3、9 μmol $MnCl_2 \cdot 4H_2O$、0.76 μmol $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$、0.32 μmol $CuSO_4 \cdot 5H_2O$、0.5 μmol $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$、20 μmol EDTA-Fe,营养液 pH 调节至 6.00 ±0.05,每 2 d 浇灌一次新鲜营养液(1L)。砂培至三叶期进行不同氮形态处理,处理 7 d 后进行盐胁迫处理,即硝态氮(NO_3^--N)、硝态氮 +150 mmol/L[22] NaCl (NO_3^--N + NaCl)、铵态氮(NH_4^+-N)和铵态氮 +150 mmol/L NaCl (NH_4^+-N + NaCl)四个处理,每个处理重复四次。均用 2/15 Hoagland 培养液浇灌, NaCl 处理采用每天递增 30 mmol/L 的方式进行添加,到达预定浓度 150 mmol/L NaCl 后,处理两周收获。铵态氮处理的营养液中的 KNO_3、$Ca(NO_3)_2$ 分别用等量的 KCl、$CaCl_2$ 替换,再添加 1 mmol/L $(NH_4)_2SO_4$。同时在各氮素形态处理营养液中添加双氰胺(2 mg/L)作为硝化抑制剂。

水稻种子经过 1% NaClO 消毒 30 min 后水培育苗,待长至 2 叶 1 心时,选取长势一致的幼苗移栽到容积为 5 L 的塑料桶中,每桶移栽 10 株。在铵硝混合营养液中预培养 4 d 后进行不同氮形态处理,营养液 pH 每天调节至 5.50 ±0.05,每 3 d 更换 1 次营养液,处理 9 d 后进行盐胁迫处理,即硝态氮(NO_3^--N)、硝态氮 +100 mmol/L[23] NaCl(NO_3^--N + NaCl)、铵态氮(NH_4^+-N)和铵态氮 +100 mmol/L NaCl (NH_4^+-N + NaCl)四个处理,每个处理重复四次。NaCl 每天递增 25 mmol/L NaCl,到达最终 100 mmol/L NaCl 后,处理两周收获。营养液采用国际水稻所(International Rice Research Institute, IRRI)的常规营养液配方,并略作改进,配方为: 1.43 mmol/L $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$、0.32 mmol/L KH_2PO_4、0.7 mmol/LK_2SO_4、1.43 mmol/L $CaCl_2$、1.65 mmol/L $MgSO_4 \cdot 7H_2O$、0.1 mmol/L Na_2SiO_3。微量元素为 9.10 μmol $MnCl_2 \cdot 4H_2O$、0.52 μmol $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$、18.5 μmol H_3BO_3、0.15 μmol $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$、0.16 μmol $CuSO_4 \cdot 5H_2O$、35.8 μmol EDTA-Fe。铵态氮处理的营养液中的 $Ca(NO_3)_2$ 用等量的 $CaCl_2$ 替换,再添加 1.43 mmol/L $(NH_4)_2SO_4$。同时在各氮素形态处理营养液中添加双氰胺(2 mg/L)作为硝化抑制剂。

试验在南京农业大学牌楼温室实验基地进行,白天室内温度为 28 ～35℃,光合有效辐射为 1000 ～1500 [μmol/(m^2 · s)]左右,光照时间每天 10 小时左右。

1.3　植株生物量的测定

样品分地上部(油菜包括茎、叶片和叶柄;水稻包括茎和叶)和根系两部分采集,先用自来水冲洗,再用去离子水清洗干净,用吸水纸吸干表面水分后,于 105℃烘箱中杀青 30 min 后,降温至 70 ～80℃烘至恒重,测定干重。

1.4　植株 Na^+ 和 K^+ 含量的测定

取 0.05 g 植株组织干样,经 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮,取过滤后的待测液 5 mL 置于 50 mL 容量瓶,用去离子水定容。待测样品用火焰光度计(FP6410,上海)测定[24]。

1.5　植株 Na^+ 积累量的测定

植物根系(地上部)Na^+ 积累量 = 根系(地上部)Na^+ 浓度 × 根系(地上部)干重。

Na^+ 伤害度(单位 Na^+ 积累量对植株根系(地上部)生物量的影响) = [对照植株根系(地上部)生物量 - 盐处理植株根系(地上部)生物量]/[(盐处理植株根系(地上部)Na^+ 积累量 - 对照植株根系(地上部)Na^+ 积累量]

1.6　木质部伤流液的收集及 Na^+ 和 K^+ 浓度的测定

收获前一天进行植株木质部伤流液的收集。称取 0.1 ～0.2 g 脱脂棉,在距根基 2 cm 处用手术刀片切断茎秆,10 min 后用洁净的滤纸吸走断茎处的组织液,以防韧皮部汁液的交叉污染,然后迅速将脱脂棉包在茎秆并使茎端面与其接触,用保鲜膜包好,收集 1 2 小时(晚 18: 00 至次日早 6: 00)[25]。用注射器将脱脂棉中汁液挤出后过滤置于试管中,待测样品用火焰光度计(FP6410,上海)测定。

1.7　韧皮部汁液的收集及 Na^+ 和 K^+ 浓度的测定

收获前一天进行植株韧皮部汁液的收集。在距根基 2 cm 处用手术刀片切断茎秆,将地上部浸泡在装有 30 mL 的 20 mmol/L LiOH-EDTA 溶液的玻璃瓶(玻璃瓶空瓶称重)中(用 LiOH 避免测定时阳离子相互干扰)。每个容器和植物材料放置在密封容器中,黑暗中放置 12 h(晚 18: 00 至次日早 6: 00)获得渗出物[26]。渗出液过滤后用火焰光度计(FP6410,上海)测定。

1.8　数据处理

采用 SPSS 软件进行相关分析和单因素方差(ANOVA)分析,用 LSD 多重检验法对不同处理结果进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同氮素形态及盐胁迫对油菜和水稻生物量的影响

盐胁迫显著降低了油菜及水稻的生物量(表1)。对照及盐胁迫条件下,硝营养油菜地上部和根系生物量以及水稻根系生物量均显著高于铵营养;两种氮素形态处理的水稻幼苗地上部生物量无显著差异。与 NO_3^--N 相比, NO_3^--N +NaCl 处理油菜地上部干重下降 15.43%;与 NH_4^+-N 相比,NH_4^+-N + NaCl 处理油菜幼苗地上部干重下降 38.54%。盐胁迫条件下,硝营养和铵营养水稻幼苗地上部干重分别下降 31.02% 和 44.16%。

表1 不同氮素形态及盐胁迫油菜和水稻的生物量

Table 1 Biomass of canola and rice plants supplied with different nitrogen forms under salt stress

处理 Treatment	油菜干重 Canola dry weight(g/plant, DW)		水稻干重 Rice dry weight (g/plant, DW)	
	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot	根 Root
NO_3^--N	0.77 ±0.12 a	3.76 ±0.35 a	1.57 ±0.41 a	7.35 ±0.72 a
NO_3^--N + NaCl	0.49 ±0.05 b	3.18 ±0.18 b	0.87 ±0.12 bc	5.07 ±0.58 b
NH_4^+-N	0.29 ±0.08 c	3.01 ±0.48 b	1.10 ±0.10 b	7.70 ±0.47 a
NH_4^+-N + NaCl	0.15 ±0.06 d	1.85 ±0.25 c	0.70 ±0.06 c	4.30 ±0.08 b

注(Note):同列中不同字母表示差异显著($P<0.05$) Different letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

2.2 不同形态氮素营养及盐胁迫对油菜和水稻组织 Na^+ 和 K^+ 含量的影响

表2结果表明,盐胁迫后,两种供氮形态下油菜幼苗组织 Na^+ 含量显著增加(Hoagland 营养液中无 Na^+,对照均未检测到 Na^+)。NO_3^--N + NaCl 处理油菜根、茎、叶柄 Na^+ 含量与 NH_4^+-N + NaCl 处理无显著差异,硝态氮营养油菜叶片 Na^+ 含量显著高于铵态氮营养。对照及盐胁迫条件下,硝营养油菜地上部组织 K^+ 含量都显著高于铵营养,铵态氮营养叶柄 K^+ 含量高于硝态氮处理,铵态氮营养对 K^+ 运输有一定抑制作用。

盐胁迫条件下,硝营养水稻茎和叶 Na^+ 含量显著高于铵营养水稻,根系 Na^+ 含量显著低于铵营养(水稻营养液添加 0.1 mmol/L Na_2SiO_3保证 Si 营养供应[27])。对照及盐胁迫条件下,硝态氮营养水稻根系 K^+ 含量高于铵营养;盐胁迫下,硝态氮营养水稻茎 K^+ 含量明显下降,铵态氮营养水稻幼苗不受影响;氮素形态及盐胁迫对水稻叶片 K^+ 含量无显著影响。

表2 不同形态氮素营养及盐胁迫油菜组织 Na^+ 和 K^+ 的含量

Table 2 Na^+ and K^+ content in canola plants tissues supplied with different nitrogen forms under salt stress

处理 Treatment	Na^+ 含量 Na^+ content (mg/g, DW)				K^+ 含量 K^+ content (mg/g, DW)			
	叶柄 Petiole	根 Root	茎 Stem	叶片 Leaf blade	叶柄 Petiole	根 Root	茎 Stem	叶片 Leaf blade
NO_3^--N	nd	nd	nd	nd	14.80 ±1.43 a	8.97 ±0.53 a	26.92 ±4.41 a	18.39 ±4.14 a
NO_3^--N + NaCl	43.35 ±3.95 a	23.24 ±6.05 a	74.96 ±8.44 a	118.20 ±11.95 a	8.48 ±1.26 b	7.77 ±0.52 ab	24.59 ±3.23 a	16.29 ±0.58 ab
NH_4^+-N	nd	nd	nd	nd	17.17 ±2.04 a	7.28 ±1.25 b	16.76 ±1.54 b	14.77 ±1.21 b
NH_4^+-N + NaCl	39.66 ±6.63 a	18.46 ±2.83 a	83.56 ±8.12 a	61.08 ±5.14 b	13.38 ±4.81 a	6.80 ±0.67 b	10.14 ±1.75 c	4.23 ±1.32 c

注(Note):同列中不同字母表示差异显著($P<0.05$) Different letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$);"nd"—小于检测限 No detected.

2.3 不同形态氮素营养及盐胁迫对油菜和水稻 Na^+ 伤害度的影响

盐胁迫条件下,两种氮素形态处理的油菜和水稻 Na^+ 积累量显著增加, NO_3^--N + NaCl 处理油菜根

表 3　不同形态氮素营养及盐胁迫水稻组织 Na^+ 和 K^+ 的含量

Table 3　Na^+ and K^+ content in rice plants tissues nitrogen forms supplied with different under salt stress

处理 Treatment	Na^+ 含量 Na^+ content (mg/g, DW)			K^+ 含量 K^+ content (mg/g, DW)		
	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem
NO_3^--N	16.69 ± 2.11 d	10.99 ± 0.87 d	5.34 ± 0.63 c	18.52 ± 1.60 a	53.19 ± 1.60 a	26.81 ± 2.69 b
NO_3^--N + NaCl	58.08 ± 7.44 b	56.85 ± 3.09 a	23.46 ± 2.76 a	10.98 ± 1.21 b	38.77 ± 5.43 b	28.41 ± 0.96 ab
NH_4^+-N	28.02 ± 2.75 c	15.12 ± 1.38 c	5.74 ± 0.87 c	13.33 ± 1.94 b	41.72 ± 7.90 b	28.54 ± 1.46 ab
NH_4^+-N + NaCl	75.26 ± 6.37 a	47.65 ± 2.59 b	13.29 ± 2.09 b	7.53 ± 2.08 c	45.42 ± 3.02 b	29.95 ± 1.06 a

注(Note): 同列中不同字母表示差异显著($P<0.05$) Different letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

系、水稻根系及地上部 Na^+ 积累量显著高于 NH_4^+-N + NaCl 处理,NO_3^--N + NaCl 处理油菜地上部 Na^+ 积累量与铵 NH_4^+-N + NaCl 处理无显著差异(表 4)。

为表明盐离子对植物的伤害程度,我们提出一个概念: Na^+ 伤害度,即对照植株和盐处理植株根系(地上部)生物量差值除以盐处理植株和对照植株根系(地上部)Na^+ 积累量的差值。由图 1 可知,盐胁迫后, NH_4^+-N + NaCl 处理油菜和水稻根系及地上部这个比值均显著高于 NO_3^--N + NaCl 处理,即相同 Na^+ 含量使铵态氮处理的油菜和水稻幼苗生长受到的抑制更大。Na^+ 对油菜根系生长的伤害比地上部更显著(图 1 I),对水稻地上部伤害更大(图 1II)。

2.4　不同形态氮素营养及盐胁迫对油菜和水稻木质部及韧皮部汁液 Na^+ 和 K^+ 浓度的影响

盐胁迫下,两种供氮形态油菜和水稻幼苗木质部伤流液 Na^+ 浓度显著增加(油菜对照处理木质部伤流液 Na^+ 未检测到),硝态氮营养植株伤流液 Na^+

表 4　不同形态氮素营养及盐胁迫油菜和水稻幼苗 Na^+ 积累量(mg/plant)

Table 4　Na^+ accumulation in canola and rice seedlings supplied with different nitrogen forms under salt stress

处理 Treatment	油菜 Na^+ 积累量 Canola Na^+ accumulation		水稻 Na^+ 积累量 Rice Na^+ accumulation	
	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot
NO_3^--N	nd	nd	24.56 ± 3.53 d	60.50 ± 6.22 d
NO_3^--N + NaCl	21.29 ± 1.20 a	155.67 ± 1.24 a	66.98 ± 9.58 a	176.89 ± 24.50 a
NH_4^+-N	nd	nd	34.23 ± 5.92 c	81.32 ± 6.16 c
NH_4^+-N + NaCl	5.11 ± 0.81 b	139.56 ± 33.13 a	50.74 ± 4.57 b	135.40 ± 8.43 b

注(Note): 同列中不同字母表示差异显著($P<0.05$) Different letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

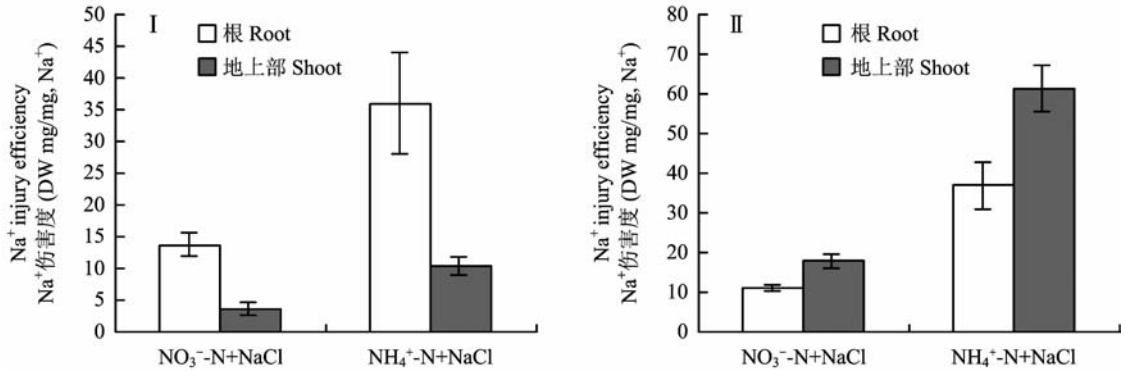

图 1　不同氮素形态及盐胁迫对油菜(I) 和水稻 (II) Na^+ 伤害度的影响

Fig. 1　Effects of nitrogen forms on Na^+ injury efficiency in canola (I) and rice (II) under salt stress

浓度显著高于 NH_4^+-N + NaCl 处理(图2 I)。盐胁迫显著降低硝营养油菜幼苗木质部伤流液 K^+ 浓度,对铵营养油菜无影响;两种供氮形态水稻木质部 K^+ 浓度均显著增加, NO_3^--N + NaCl 处理木质部 K^+ 浓度显著高于 NH_4^+-N + NaCl 处理(图2 II)。

非盐胁迫条件下,硝态氮和铵态氮营养油菜和水稻韧皮部汁液均未检测到 Na^+;NO_3^--N + NaCl 处理油菜和水稻幼苗韧皮部汁液 Na^+ 浓度显著高于 NH_4^+-N + NaCl(图3 I)。与对照相比,两种供氮形态油菜韧皮部 K^+ 浓度显著降低,水稻韧皮部 K^+ 浓度显著增加,NO_3^--N + NaCl 处理油菜和水稻韧皮部 K^+ 浓度均显著高于 NH_4^+-N + NaCl 处理(图3 II)。

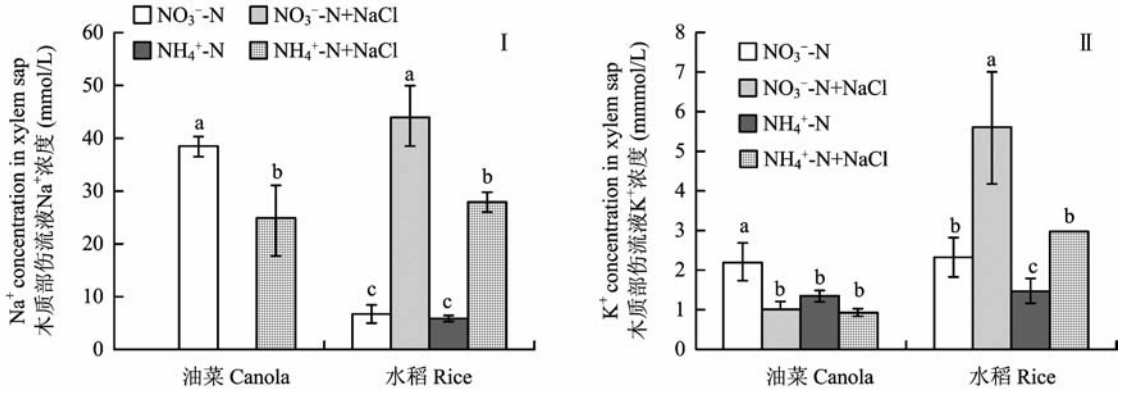

图2 不同形态氮素营养及盐胁迫对油菜和水稻木质部伤流液中 Na^+ 含量(I) 和 K^+ 浓度(II)的影响

Fig. 2 Effects of nitrogen forms on Na^+ (I) and K^+ (II) concentration in xylem sap of canola and rice plants under salt stress

[注(Note):方柱上不同字母表示处理间差异达5%显著水平

Different letters above the bars indicate significant diffence between treatments at 5% level.]

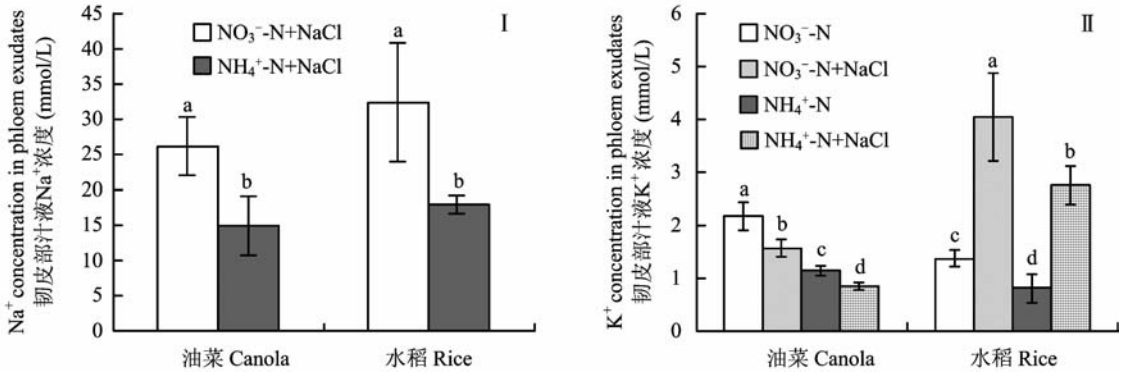

图3 不同形态氮素营养及盐胁迫条件对油菜和水稻韧皮部汁液中 Na^+ 含量(I) 和 K^+ 浓度(II)的影响

Fig. 3 Effects of nitrogen forms on Na^+ (I) and K^+ (II) concentration in phloem exudates of canola and rice plants under salt stress

[注(Note):方柱上不同字母表示处理间差异达5%显著水平

Different letters above the bars indicate significant diffence between treatments at 5% level.]

3 讨论与结论

3.1 硝态氮处理植株比铵态氮处理植株更耐盐

盐胁迫通过干扰植物正常的渗透调节能力和离子平衡,影响植物光合、蛋白合成、能量和脂类代谢等重要生命过程,进而抑制植物组织和器官的生长和分化[13]。Lewis 等[28]通过对玉米和小麦的研究发现,随着外界 NaCl 浓度的上升,玉米地上部干重逐渐降低,供应硝态氮植株几乎没有受到影响。Ali 等[29]发现大麦在盐胁迫下硝态氮同化能力减

弱,认为铵态氮营养对盐胁迫有更强的适应能力。不同作物供应不同氮素形态,对盐胁迫下的响应不同。在本试验中,油菜是喜硝植物,水稻是典型的喜铵植物。两种氮素形态下油菜和水稻幼苗受到 NaCl 胁迫后,生物量都有不同程度的下降,但盐胁迫对硝营养油菜和水稻地上部生物量的抑制作用均小于铵营养(表 1)。这表明,供应硝态氮比铵态氮更利于油菜和水稻在盐渍环境中生长。与本试验结果相似,Frechilla 等[30]认为,盐胁迫下同化 NH_4^+ 与排出 Na^+ 存在能量竞争,从而降低根系有机氮含量,抑制根系生长,导致供应铵态氮豌豆对盐胁迫更敏感。在对长春花[31]、玉米和向日葵[32]的研究中发现,NH_4^+ 或其同化产物(如谷氨酰胺或谷氨酸)在盐胁迫下可作为应激信号,诱导植物产生更多的氧自由基,破坏植物体正常的新陈代谢。

3.2　不同形态氮素营养在盐胁迫条件下对油菜和水稻 Na^+ 和 K^+ 运输及积累的影响

本试验中,盐胁迫下,硝态氮营养(NO_3^--N + NaCl)油菜叶柄 Na^+ 含量显著高于铵态氮处理(NH_4^+-N + NaCl),两种供氮形态下根、茎 Na^+ 含量无显著差异(表 2)。盐胁迫下,铵 NH_4^+-N + NaCl 处理水稻除根系 Na^+ 含量高于 NO_3^--N + NaCl 处理,地上部 Na^+ 含量均显著低于硝态氮营养(表 3)。由此可见,NH_4^+ 竞争吸收或/和由 NH_4^+ 根际酸化引起阳离子竞争作用,减少了供铵植株 Na^+ 向地上部运输[20]。Speer 和 Kaiser [33]研究发现盐敏感豌豆叶片 Na^+ 含量高于耐盐菠菜;与盐敏感芦荟相比,耐盐油橄榄幼苗根系到地上部 Na^+ 通量较高[34];Ashraf 和 Sultana[35]发现不同盐敏感性的向日葵体内 Na^+ 含量无显著差异。说明植株体内 Na^+ 的绝对含量并不能准确判断植物的耐盐性。

我们采用单位 Na^+ 伤害度表示植株对 Na^+ 的敏感程度,尽管硝营养油菜和水稻根系及地上部 Na^+ 积累量高于铵营养(表 4),但是生物量减少幅度小于铵营养植株(图 1)。因此,铵营养油菜和水稻对 Na^+ 更敏感;油菜根系生长受 Na^+ 影响大于地上部,水稻则是地上部生长受抑制更显著(图 1)。本研究中,油菜 NaCl 处理含量高达 150 mM NaCl,属于重度胁迫,根系直接与营养液接触,因此受到的 Na^+ 毒害也更直接。对于水稻而言,研究表明,50 ～ 100 mM NaCl 处理不同耐盐性水稻均显示水稻幼苗地上部对盐害的反应比根系更敏感[23]。盐胁迫条件下,两种供氮形态油菜和水稻表现出不同的伤害部位,可能与其自身生长模式、调节机制等有关,具体原因有待进一步研究。

此外,NO_3^--N + NaCl 处理油菜叶柄 Na^+ 含量/叶片 Na^+ 含量大于 1, NH_4^+-N + NaCl 处理小于 1,说明盐胁迫条件下,硝营养油菜叶柄能更多地截留 Na^+,保护叶片。与本试验结果相似, Davenport 等[36]对耐盐小麦和盐敏感小麦耐盐性的研究发现,耐盐小麦叶鞘能更大程度地截留向地上部运输的 Na^+,避免 Na^+ 过多地积累在叶片中。

在盐渍环境中,Na^+ 和 K^+ 竞争质膜上的吸收位点,包括低亲和性 K 通道(如非选择性阳离子通道, NSCC)和高亲和性 K 转运蛋白(如 HKT),导致 K^+ 缺乏[37]。本试验中,NO_3^--N + NaCl 处理油菜在盐胁迫条件下地上部 K^+ 含量均高于 NH_4^+-N + NaCl 处理(表 2);NO_3^--N + NaCl 处理水稻根系 K^+ 含量显著高于 NH_4^+-N + NaCl 处理(表 3)。这可能是因为铵态氮降低根际 pH 值,硝态氮则导致根际碱化,影响 K^+ 吸收与积累,也可能 NH_4^+ 通过阳离子竞争作用会抑制 K^+ 的吸收和运输[20],NO_3^- 更有利于维持植物体内离子平衡。

植物长时间暴露在盐渍环境中,Na^+ 从根部运输到叶片,达到毒害水平,叶片中 Na^+ 毒害作用是由于 Na^+ 过量积累在细胞壁或细胞质造成的[38]。许多报道都表明,Na^+ 区域化在液泡中能有效保护叶片细胞免受 Na^+ 伤害[39-41]。对于大多数盐敏感植物, Na^+ 区域化在液泡中的能力很弱,需要依赖其他机制来控制叶片 Na^+ 积累。Munns[42]认为 Na^+ 通过韧皮部从地上部再循环回根系对植物耐盐性很重要,能够抑制 Na^+ 在叶片中的积累。本研究中, NO_3^--N + NaCl 处理油菜和水稻木质部 Na^+ 浓度,韧皮部 Na^+ 和 K^+ 浓度及水稻木质部 K^+ 浓度均高于 NH_4^+-N + NaCl 处理植株(图 2 和图 3)。由此可见,硝营养油菜和水稻木质部 – 韧皮部对离子有较好的调控能力。硝营养幼苗木质部离子大量运到地上部可作为渗透适应,维持细胞膨压,保持植株水分吸收的能力;同时,Na^+ 通过韧皮部大量运出可以保护地上部避免 Na^+ 毒害,而 K^+ 快速转运有利于维持植株离子稳态,还可以为幼嫩组织提供养分。与本研究相似,Alfocea 等[26]对不同品种西红柿的研究发现,与盐敏感品种相比,耐盐品种 Na^+ 和 Cl^- 在木质部积累得更早且含量更高,韧皮部 Na^+ 再转运能力更强;对拟南芥[41]的研究也表明,韧皮部 Na^+ 再转运对减少地上部 Na^+ 含量及植株耐盐性起到关键作

用。

综上所述,硝营养油菜和水稻木质部-韧皮部对离子的调控能力更强,Na^+伤害度更小,因此供应硝态氮植株比铵态氮更耐盐。

参考文献:

[1] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681.

[2] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes[J]. Annual review of plant physiology, 1980, 31(1): 149-190.

[3] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants [M]. London: Academic Press, 1995.

[4] Sibole J V, Montero E, Cabot C *et al*. Role of sodium in the ABA-mediated long-term growth response of bean to salt stress[J]. Physiologia Plantarum, 1998, 104(3): 299-305.

[5] Glenn E P, Brown J J, Blumwald E. Salt tolerance and crop potential of halophytes[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1999, 18(2): 227-255.

[6] Amthor J S. The role of maintenance respiration in plant growth [J]. Plant, Cell & Environment, 1984, 7(8): 561-569.

[7] Ashraf M, Wu L. Breeding for salinity tolerance in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1994, 13(1): 17-42.

[8] Grattan S R, Grieve C M. Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 1992, 38(4): 275-300.

[9] Kafkafi U, Valoras N, Letey J. Chloride interaction with nitrate and phosphate nutrition in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) [J]. Journal of Plant Nutrition, 1982, 5(12): 1369-1385.

[10] Leidi E O, Silberbush M, Lips S H. Wheat growth as affected by nitrogen type, pH and salinity. I. Biomass production and mineral composition[J]. Journal of Plant Nutrition, 1991, 14(3): 235-246.

[11] Pessarakli M, Tucker T C. Ammonium (15N) metabolism in cotton under salt stress[J]. Journal of plant nutrition, 1985, 8(11): 1025-1045.

[12] Taylor A R, Bloom A J. Ammonium, nitrate, and proton fluxes along the maize root[J]. Plant, Cell & Environment, 1998, 21(12): 1255-1263.

[13] 陆景陵. 植物营养学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003.
Lu J L. Plant nutrition [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2003.

[14] Haynes R J, Goh K M. Ammonium and nitrate nutrition of plants [J]. Biological Reviews, 1978, 53(4): 465-510.

[15] Alyemeni M N. Growth response of *Vigna ambacensis* L. seedling to the interaction between nitrogen source and salt stress[J]. Pakistan Journal of Botany, 1997, 29(2): 323-330.

[16] Wilcox G E, Hoff J E, Jones C M. Ammonium reduction of calcium and magnesium content of tomato and sweet corn leaf tissue and influence on incidence of blossom end rot of tomato fruit[J]. Plant Disease, 1973, 65(10): 821-822.

[17] Polizotto K R, Wilcox G E, Jones C M. Response of growth and mineral composition of potato to nitrate and ammonium nitrogen [J]. Journal of America Society for Horticultural Science, 1975, 100(2): 165-168.

[18] Speer M, Brune A, Kaiser W M. Replacement of nitrate by ammonium as the nitrogen source increases the salt sensitivity of pea plants. I. Ion concentrations in roots and leaves[J]. Plant, Cell & Environment, 1994, 17(11): 1215-1221.

[19] Botella M A, Martínez V, Nieves M *et al*. Effect of salinity on the growth and nitrogen uptake by wheat seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition, 1997, 20(6): 793-804.

[20] 戴廷波, 曹卫星, 李存东. 作物增铵营养的生理效应[J]. 植物生理学通讯, 1998, 34(6): 488-493.
Dai T B, Cao W X, Li C D. Physiological influence of enhanced ammonium nutrition on crop growth [J]. Plant Physiology Communications, 1998, 34(6): 488-493.

[21] Barker A V, Mills H A. Ammonium and nitrate nutrition of horticultural crops[J]. Horticultural Reviews, 1980, 2: 395-423.

[22] 杨瑛, 马梅, 郑青松, 等. 不同供氮形态下油菜幼苗对盐胁迫的响应[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(5): 1229-1236.
Yang Y, Ma M, Zheng Q S *et al*. Effect of different nitrogen forms on the response of canola plants to salt stress[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2012, 18(5): 1229-1236.

[23] 严小龙, 郑少玲, 连兆煌. 水稻耐盐机理的研究Ⅰ. 不同基因型植株水平耐盐性初步比较[J]. 华南农业大学学报(自然科学版), 1992, 13(4): 6-11.
Yan X L, Zheng S L, Lian Z H. Studies on the mechanisms of salt tolerance in rice Ⅰ. Comparisons of whole-plant salt tolerance among different genotypes [J]. Journal of South China Agricultural University (Natural Science Edition), 1992, 13(4): 6-11.

[24] Ghoulam C, Foursy A, Fares K. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars[J]. Environmental and Experimental Botany, 2002, 47(1): 39-50.

[25] 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.
Song N, Guo S W, Shen Q R. Effects of different nitrogen forms and water stress on water absorption, photosynthesis and growth of *Oryza sativa* seedlings[J]. Chinese Bulletin of Botany. 2007, 24(4): 477-48.

[26] Alfocea F P, Balibrea M E, Alarcón J J *et al*. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt-tolerance of domestic and wild tomato species [J]. Journal of Plant Physiology, 2000, 156(3): 367-374.

[27] 陈平平. 硅在水稻生活中的作用[J]. 生物学通报, 1998, 33(8): 5-7.
Chen P P. The role of silicon in rice life[J]. Biological Bulletin,

1998, 33(8): 5-7.

[28] Lewis O A M, Leidi E O, Lips S H. Effect of nitrogen source on growth response to salinity stress in maize and wheat[J]. New Phytologist, 1989, 111(2): 155-160.

[29] Ali A, Tucker T C, Thompson T L et al. Effects of salinity and mixed ammonium and nitrate nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2001, (186), 223-228.

[30] Frechilla S, Lasa B, Ibarretxe L *et al*. Pea responses to saline stress is affected by the source of nitrogen nutrition (ammonium or nitrate)[J]. Plant Growth Regulation, 2001, 35(2): 171-179.

[31] Misra N, Gupta A K. Effect of salinity and different nitrogen sources on the activity of antioxidant enzymes and indole alkaloid content in *Catharanthus roseus* seedlings[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(1): 11-18.

[32] Rios-Gonzalez K, Erdei L, Lips S H. The activity of antioxidant enzymes in maize and sunflower seedlings as affected by salinity and different nitrogen sources[J]. Plant Science, 2002, 162(6): 923-930.

[33] Speer M, Kaiser W M. Ion relations of symplastic and apoplastic space in leaves from *Spinacia oleracea* L. and *Pisum sativum* L. under salinity[J]. Plant Physiology, 1991, 97(3): 990-997.

[34] Zheng Q, Liu L, Liu Z *et al*. Comparison of the response of ion distribution in the tissues and cells of the succulent plants *Aloe vera* and *Salicornia europaea* to saline stress[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2009, 172(6): 875-883.

[35] Ashraf M, Sultana R. Combination effect of NaCl salinity and nitrogen form on mineral composition of sunflower plants[J]. Biologia Plantarum, 2000, 43(4): 615-619.

[36] Davenport R, James R A, Zakrisson-Plogander A *et al*. Control of sodium transport in durum wheat[J]. Plant Physiology, 2005, 137(3): 807-818.

[37] Shabala S, Cuin T A. Potassium transport and plant salt tolerance[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(4): 651-669.

[38] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses [J]. Plant, Cell & Environment, 1993, 16(1): 15-24.

[39] Apse M P, Aharon G S, Snedden W A *et al*. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in Arabidopsis[J]. Science, 1999, 285(5431): 1256-1258.

[40] Zhang H X, Blumwald E. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit [J]. Nature Biotechnology, 2001, 19(8): 765-768.

[41] Berthomieu P, Conéjéro G, Nublat A *et al*. Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na^+ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance[J]. The EMBO Journal, 2003, 22(9): 2004-2014.

[42] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 239-250.