植物营养与肥料学报 2004,10(1):82-85
Plant Nutrition and Fertilizer Science

铵态氮抑制向日葵生长的作用机制初步探讨

邹春琴，王晓凤，张福锁
(农业部植物营养学重点实验室,教育部土壤-植物相互作用重点实验室,中国农业大学植物营养系,北京,100094)

摘要：采用营养液培养方法,研究了细胞膨压的下降与铵态氮(NH_4^+-N)抑制向日葵生长的关系。结果表明,与硝态氮(NO_3^--N)相比,铵态氮明显抑制了向日葵的生长,表现在生物量明显降低,顶部展开叶的叶面积显著下降,地上部和顶部展开叶的含水量下降。同时还发现,虽然铵态氮处理向日葵叶片的渗透势与硝态氮处理间差异不显著,但其水势和膨压明显低于硝态氮处理；铵态氮供应使向日葵最大展开叶中 K^+,Ca^{2+},NO_3^- 等离子浓度显著下降。说明细胞膨压的下降是铵态氮导致向日葵生长受阻的主要原因之一。

关键词：氮素形态；细胞膨压；向日葵
中图分类号：Q945；S565.5　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1008-505X(2004)01-0082-04

Preliminary study on the mechanism of ammonium nitrogen inhibiting the growth of sunflower

ZOU Chun-qin, WANG Xiao-feng, ZHANG Fu-suo
(*Key Lab. of Plant-Soil Interactions, MOE; Key Lab. of Plant Nutrition, MOA and Dept. of Plant Nutrition, China Agric. Univ., Beijing 100094, China*)

Abstract: Solution culture was conducted to study the relationship between decrease in tougor pressure in top leaf and ammonium nitrogen on inhibition of sunflower growth. The results showed that compared with nitrate supply, ammonium nutrition led to the significant decrease in biomass, leaf area of top expanded leaves and water content of shoot and top expanded leaves. No difference in osmotic potential between nitrate and ammonium treatments was found, while the water potential and tougor pressure in top expanded leaves supplied with nitrate were obviously higher than those of ammonium treatment. In addition, the K^+, Ca^{2+}, NO_3^- concentration in top expanded leaves fed with ammonium was lower than that of nitrate treatment. In conclusion, the decrease in tougor pressure in top expanded leaves was one of the main mechanisms leading to biomass decline of sunflower plants under the conditions of this experiment.

Key words: nitrogen form; sunflower; tougor pressure

据报道,当铵态氮作为唯一氮源大量供应时,常常对许多作物生长产生不良的影响,主要表现在生物量降低、光合速率下降、根系生长受阻等[1-2],如菜豆、甜菜、番茄、玉米、蓖麻、草莓等[3-8]；但对其抑制生长的作用机制并不清楚。传统观点主要有：(1)铵态氮在吸收过程中与 Ca^{2+}、K^+、Mg^{2+} 等阳离子产生颉颃作用,诱导养分的缺乏[1]；(2)植物为了保持体内阴阳离子平衡,在吸收铵态氮的过程中释放出 H^+，造成根际酸化,抑制根系生长[9]；(3)长期供应铵态氮使叶面积减小,叶片光合速率下降,使从叶片向根系输送的碳水化合物减少,根系生长受阻；(4)游离氨的毒害[6]等。

近年发现,铵态氮作为唯一氮源长期供应诱导的养分缺乏、根际酸化、碳水化合物缺乏、游离氨的毒害并不是抑制植物生长的直接原因,铵态氮可能

收稿日期：2003-04-08　　**修改稿收到日期**：2003-09-07
基金项目：国家自然科学基金资助项目(项目编号 30000103)资助。
作者简介：邹春琴(1967—),女,贵州人,博士后,副教授,硕士生导师,主要从事植物营养生理方面的研究。

通过激素作用影响细胞的伸长，从而影响植物的生长[10-11]。但是，这些研究只观察到细胞体积和数量的变化，而未注意到细胞膨压的变化。为此，本文研究了铵态氮供应对细胞膨压的影响，以期阐明细胞膨压下降与铵态氮抑制作物生长的关系。

1　材料与方法

1.1　试验方法

试验用作物为向日葵（*Halianthus annus* L. cv. G101）。常温下用 10% H_2O_2 表面消毒种子 15 min，之后用自来水冲洗干净，在饱和 $CaSO_4$ 溶液中浸泡 4 h，移入石英砂中，待幼苗长至 2 片子叶展开后，挑选生长一致的幼苗，用蒸馏水冲洗干净，移入 pH 6.5 的 1/4 NO_3^--N 营养液中培养，1 周后移入完全 NO_3^--N 营养液中，长至六叶一心时（移栽后 21d）进行氮素形态处理，8d 后收获。试验设 2 个处理，即：完全 NH_4^+-N 和完全 NO_3^--N，每个处理设 4 个重复。完全 NO_3^--N 营养液配方如下（mmol/L）：KNO_3 2.0，$CaCl_2$ 2.0，$MgSO_4$ 1.0，KH_2PO_4 0.5，Fe-EDTA 0.1。以下成分用量单位为 μmol/L：H_3BO_3 10，$MnSO_4$ 0.5，$ZnSO_4$ 0.5，$CuSO_4$ 0.2，$(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ 0.01。完全 NH_4^+-N 营养液的配方，除将 2.0 mmol/L 的 KNO_3 换成 1.0 mmol/L $(NH_4)_2SO_4$ 和 1 mmol/L K_2SO_4 外，其它成分同 NO_3^--N 营养液。培养盆容积为 2 L，每盆 4 株苗，昼夜光照时间为 14/10 h，光照强度为 185～210μmol/(m^2·s)，营养液每 3d 更换一次。

1.2　测定项目与方法

收获当天取植株顶部展开叶（倒二叶）进行以下各项的测定：

叶面积，采用复印称重法[12]；水势，采用 HR-33T 露点式水势仪法；渗透势，冰点下降法。

顶部展开叶 NO_3^- 浓度：将顶部展开叶剪碎，准确称取 2.50g 鲜样，放入研钵，加 1mL 30% 的三氯乙酸和少量石英砂，研磨至匀浆，用 29mL 蒸馏水转移至 50mL 离心管中，以 4000r/min 离心 10min，上清液用连续流动分析仪测定，仪器型号为 TRAACS2000。

顶部展开叶中 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}、Na^+、SO_4^{2-}、PO_4^{3-} 浓度测定：植物样品在 550℃ 左右干灰化后，加 2mL 1∶1(v∶v) 盐酸溶液溶解，18mL 高纯水定容，过滤，滤液用电感耦合等离子发射光谱仪（ICP）测定，仪器型号为 PEO3300DV。

所得数据采用 SAS（LSD 法）统计软件进行统计分析。

2　结果分析

2.1　不同形态氮素对向日葵生长的影响

由表 1 可以看出，NO_3^--N 处理向日葵的地上部和根的干重、鲜重都显著高于 NH_4^+-N 处理，NO_3^--N 处理的地上部鲜重大约是 NH_4^+-N 处理的 1.5 倍，地上部干重比 NH_4^+-N 处理高 16%，根系高 20%。

表 1　不同形态氮素对向日葵生物量的影响

Table 1　Effect of nitrogen forms on the biomass of sunflower

处理 Treat.	干重(g/pot) Dry weight		鲜重(g/pot) Fresh weight	
	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root
NH_4^+-N	6.39b	0.82b	63.9b	13.9b
NO_3^--N	7.43a	1.14a	97.3a	25.0a

注：不同字母表示差异达 5% 显著水平，下同。

Note: Different letters means significant at 5% level, same as follows.

氮素形态对冠/根比的影响也很明显，硝态氮处理显著提高向日葵地上部和根系的生长，表现在冠/根比明显低于铵态氮处理，而铵态氮对根系生长的抑制作用明显，冠/根比相对较大（图 1）。

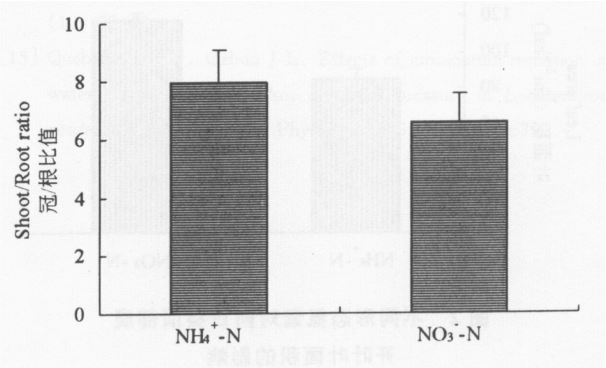

图 1　不同形态氮素对向日葵冠根比的影响

Fig. 1　Effect of nitrogen forms on shoot/root ratio of sunflower

2.2　不同形态氮素对向日葵水分含量的影响

氮素形态对向日葵顶部展开叶与地上部的水分含量产生明显影响（表 2）。NO_3^--N 处理地上部含水量的明显高于 NH_4^+-N 处理，而顶部展开叶水分含量二者无明显差异。

2.3 不同形态氮素对向日葵叶面积和叶片渗透性调节物质的影响

供应不同形态氮素对向日葵顶部展开叶的叶面积也产生很大影响(图2)。NO_3^--N处理的叶面积比NH_4^+-N处理高38%。表3结果表明,NO_3^--N处理顶部展开叶中K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}的浓度显著高于NH_4^+-N处理;而SO_4^{2-}浓度显著低于NH_4^+-N处理。就检测的离子浓度而言,2个处理间阴离子的差异不如阳离子的差异大。NO_3^--N处理叶片中的K^+、Ca^{2+}的浓度分别是NH_4^+-N处理的1.70和1.27倍,而NH_4^+-N处理的叶片中SO_4^{2-}浓度仅比NO_3^--N处理高15%,在NH_4^+-N处理的叶片中未检测到NO_3^-离子,而在NO_3^--N处理叶片中NO_3^-为0.0059%。

表2 不同形态氮素对向日葵含水量的影响

Table 2 Effect of nitrogen forms on the water content of sunflower

处理 Treatment	含水量 Water content(%)	
	地上部 Shoot	顶部展开叶 Top expanded leaf
NH_4^+-N	90.0b	88.4a
NO_3^--N	92.4a	89.4a

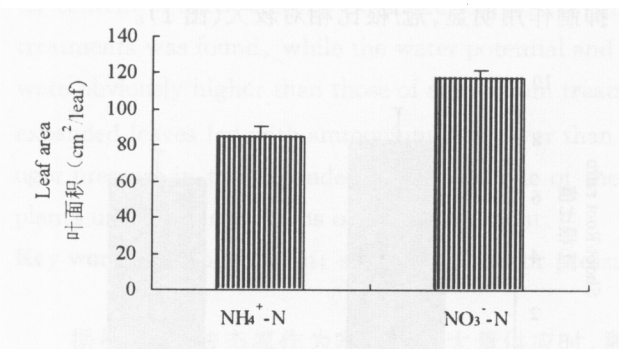

图2 不同形态氮素对向日葵顶部展开叶叶面积的影响

Fig. 2 Effect of nitrogen forms on the leaf area of the top expanded leaf

2.4 不同形态氮素对向日葵叶片细胞膨压的影响

供应NO_3^--N的向日葵叶片水势和膨压明显高于NH_4^+-N处理,NO_3^--N处理的水势比NH_4^+-N处理提高了0.565 MPa,膨压提高了0.594MPa,处理间差异达到显著水平,而处理间渗透势没有差异(表4)。

表3 氮素形态对向日葵顶部展开叶中离子浓度的影响

Table 3 Effect of nitrogen forms on the cation and anion concentration of the top expanded leaf

离子种类 Ions	离子浓度 Ions concentration (%)	
	NH_4^+-N	NO_3^--N
K^+	3.24b	5.53a
Ca^{2+}	1.64b	2.08a
Mg^{2+}	0.42b	0.53a
PO_4^{3-}	0.64a	0.56b
SO_4^{2-}	0.44a	0.37b
NO_3^-	n.d.	0.0059a
Na^+	0.048a	0.038a

n.d. 未检测到 Indicates not checking out

表4 不同形态氮素对向日葵顶部展开叶的水势、渗透势和膨压的影响

Table 4 Effect of nitrogen forms on the water potential, osmotic potential and tougor pressure of the top expanded leaf

处理 Treatment	水势 Water potential	渗透势 Osmotic potential	膨压 Turgor pressure
	(MPa)		
NH_4^+-N	-3.28b	-0.88a	-2.40b
NO_3^--N	-2.77a	-0.92a	-1.81a

3 讨论

营养液培养条件下,NH_4^+-N处理的向日葵生长受到严重抑制,生物量明显降低,根系受到的抑制作用大于地上部(表1),这与前人的研究结果相一致[7]。从叶面积来看,NH_4^+-N处理的顶部展开叶的叶面积比NO_3^--N处理的叶面积减少了38%,因此认为叶片面积的减少是导致NH_4^+-N处理向日葵生物量明显降低的一个主要原因;而叶面积减少的原因并不是细胞数量减少,而是细胞体积减小[11]。

膨压的一个显著作用就是能够促进细胞体积的增大[13]。在本试验条件下,NO_3^--N处理与NH_4^+-N处理植株顶部展开叶的渗透势没有差异,前者的水势显著高于后者,因而其膨压也显著高于后者(表4),这与其具有较高的含水量(表2)和较大的叶面积(图2)的结果是相一致。造成这种结果的原因可能是由于进行NH_4^+-N处理后,铵态氮能够降低叶片木质部的压力势[14],提高水分进入根系的阻力,改变水分吸收和运动的生理机制,抑制水分的吸

收[15]。本试验还观察到 NH_4^+-N 处理向日葵叶片 K^+、Ca^{2+} 等阳离子的浓度显著低于 NO_3^--N 处理，并且基本上没有检测到 NO_3^-。这些渗透调节物质浓度的降低并没有引起渗透势的下降，是否有其他的渗透调节物质来平衡这一变化有待于深入研究。Liu 等[11]在研究中指出，NO_3^- 是合成细胞分裂素所必须的，短期供应 NH_4^+-N 引起的 NO_3^- 缺乏导致细胞分裂素合成的降低，是烟草生长受阻的原因。但与之相矛盾的是，两种氮素形态之间烟草叶片的细胞数量并没有差异，而只是细胞的大小有变化。因此，供应 NH_4^+-N 引起的 NO_3^- 缺乏是否是生长受阻的直接原因还应进行研究。

在本试验条件下，供应 NH_4^+-N 引起的细胞膨压的降低可能是 NH_4^+ 抑制植物生长的主要原因之一，但是由于本试验中 NH_4^+-N 处理的时间较长，膨压的变化是否是 NH_4^+-N 直接作用的结果，还有待于进一步研究。

参 考 文 献：

[1] Gerendas J, Zhu Z, Bendixen R *et al*. Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants[J]. Zeitschrift fur Pflanzenernährung and Bodenkunde, 1997, 160: 239-251.

[2] Raab T K, Terry N. Carbon, nitrogen, and nutrient interactions in *Beta vulgaris* L. as influenced by nitrogen source NO_3^- versus NH_4^+[J]. Plant Physiol., 1995, 107: 575-584.

[3] Chaillou S, Morot-Gaudry J F, Salac L *et al*. Compared effects of NO_3^-、NH_4^+ on growth, metabolism of French bean[J]. Physiology Vegetable, 1986, 24: 679-687.

[4] Van Beusichem M L, Kirkby E A, Baas R. Influence of nitrate and ammonium nutrition on the uptake, assimilation and distribution of nutrients in *Ricinnus communis* [J]. Plant Physiol., 1988, 86: 914-921.

[5] Magalhaes J R, Huber D M. Ammonium assimilation in different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture[J]. Fertilizer Research, 1989, 21: 1-6.

[6] Cramer M D, Lewis O A M. The influence of NO_3^- and NH_4^+ nutrition on the carbon and nitrogen partitioning characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) and maize (*Zea maize* L.) plants [J]. Plant and Soil, 1993, 154: 289-300.

[7] Raab T K, Terry N. Nitrogen source regulation of growth and photosynthesis in *Beta Vulgaris* L[J]. Plant Physiol., 1994, 105: 1159-1166.

[8] Claussen W, Lenz F. Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth and activity of enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry[J]. Plant and Soil, 1999, 208: 95-102.

[9] Claussen W, Lenz F. Effect of ammonium and nitrate on net photosynthesis, flower formation, growth and yield of eggplants (*Solaum melongena*) [J]. Plant and Soil, 1995, 171: 267-274.

[10] Plamer S J, Berridge D W, McDonald A J S, Davise W J. Control of leaf expansion in sunflower (*Halianthus annus* L.) by nitrogen nutrition[J]. J. Exp. Bot., 1996, 47: 359-368.

[11] Liu W P, Neuman G, Bangerth F, Engels C. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco[J]. J. Exp. Bot., 2000, 51(343): 227-237.

[12] 李杰. 水稻'越富'和旱稻'297'氮素营养特性及其水分利用率的研究[D]. 中国农业大学硕士论文，2001.

[13] 潘瑞炽，董愚得. 植物生理学(第三版)[M]. 北京：高等教育出版社，1995.

[14] Pill W G, Lambeth V N. Effects of NH_4^+ and NO_3^- nutrition with and without pH adjustment on tomato growth, ion composition, and water relation[J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1977, 102 (1): 78-81.

[15] Quebedeaux B J, Qzbun J L. Effects of ammonium nutrition on water stress, water uptake, and root pressure in *Lycopersicon esculentum* mill[J]. Plant Physiol., 1973, 52: 677-679.