

铵硝营养对水稻氮效率和矿质养分吸收的影响^①

陈沂岭^{1,2}, 赵学强^{1*}, 张玲玉^{1,2}, 沈仁芳¹

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: NH_4^+ 和 NO_3^- 是对植物有效的两种主要无机氮源。水稻一般被认为是偏好 NH_4^+ 的植物, 但是在 NO_3^- 条件下, 水稻也能良好地生长。大多数关于水稻铵硝营养的报道是在 pH 6.0 左右的水培条件下开展的, 但是对于酸性条件下水稻铵硝营养研究很少。随着土壤酸化的加重及一些边际酸性土壤被用作水稻种植, 研究酸性条件下水稻的铵硝营养具有重要意义。本文采用水培试验, 在 pH 5.0 的条件下, 通过添加和不添加 pH 缓冲剂 MES(2-(N-吗啡啉)乙磺酸), 研究了 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻生长、氮效率和矿质养分(N、P、K、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu、Mn)吸收的影响。结果表明, 在不添加 MES 的条件下, 水稻地上部生长(株高、叶绿素含量、干重)在 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间没有显著差异, 而添加 MES 后, NH_4^+ 处理的水稻地上部生长优于 NO_3^- 。不管是否添加 MES, NO_3^- 处理的水稻地下部生长(根长、根表面积和根物质量)优于 NH_4^+ 。水稻含氮量和氮利用效率在不同 NH_4^+ 和 NO_3^- 处理之间没有显著差异, 但是 NH_4^+ 处理的水稻氮吸收效率高于 NO_3^- 。与 NO_3^- 相比, NH_4^+ 增加了水稻地上部 P 和 Fe 含量, 而降低了水稻地上部 Ca、Mg、Zn、Cu 和 Mn 含量, 对 K 含量影响较小。上述结果表明, NH_4^+ 有利于改善水稻地上部生长, 提高氮吸收效率、地上部 P 和 Fe 含量, 而 NO_3^- 则有利于水稻发根, 提高地上部 Ca、Mg、Zn、Cu 和 Mn 含量。

关键词: NH_4^+ ; NO_3^- ; MES; 矿质养分; 吸收

中图分类号: S501 文献标识码: A

水稻(*Oryza sativa* L.)作为三大重要粮食作物之一, 在我国已有三千多年栽种历史^[1]。2015 年中国水稻种植面积为 3 021.6 万 hm^2 , 总产量达 20 822 万 t, 占当年中国粮食总产量(62 143 万 t)的 1/3 以上^[2]。可见, 确保水稻的高产稳产一直是我国粮食安全的重要目标。氮是植物体内许多化合物的重要成分, 是水稻生长必不可少的大量营养元素。施用氮肥是保证水稻高产稳产的重要途径, 但是大量施用氮肥也带来了一系列问题, 作物贪青晚熟、倒伏, 氨挥发、氧化亚氮排放造成全球气候变暖, 氮的流失和淋失造成水体富营养化等其他生态环境问题^[3]。作物对氮肥的利用率低是造成这些生态环境问题的主要原因。近 10 年中国大陆主要粮食作物氮肥利用率分析结果表明, 水稻氮肥表观利用率只有 39%^[4], 即施氮肥量的 50% 以上残留在环境中。长期以来, 如何提高水稻氮肥利用率一直是一个难题。

NH_4^+ 和 NO_3^- 作为植物吸收和利用的主要无机氮源, 对植物的生长发育和产量有着十分重要的影响。研

究植物对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收、运输和利用机理, 可以为提高植物氮肥利用率提供理论依据^[5]。稻田由于其特殊的淹水还原环境, 土壤中硝化微生物活性较低, 所以水稻土中无机氮源经常以 NH_4^+ 为主^[6]。水稻经常被认为是一种偏好 NH_4^+ 的植物种类, 这暗示着供应 NH_4^+ 可能更有利于水稻生长和氮肥利用率的提高。然而, 水稻在仅有 NO_3^- 供应的条件下也能良好生长, 水稻对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的偏好存在品种间差异^[7]。也有证据表明增加 NO_3^- 的供应能够促进水稻生长^[8]。由于水稻根系具有通气组织, 其根系会释放氧气, 所以在水稻根系周围也能发生硝化作用, 产生 NO_3^- 。研究表明, 根际硝化能力强的水稻品种对氮的吸收能力较强, 根际硝化能力与水稻氮利用效率有关^[9]。最近的两篇报道表明硝酸盐转运体在提高水稻氮肥利用率方面具有重要作用^[10-11]。铵硝营养与水稻氮效率有着密切关系, 但是具体如何调控铵硝营养来提高水稻氮效率, 在理论上还存在不足, 在操作上也存在实际困难。

植物在吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 过程中, 其根际 pH 会

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB15030202)和国家自然科学基金重点项目(41230855)资助。

* 通讯作者(xqzhao@issas.ac.cn)

作者简介: 陈沂岭(1993—), 女, 江苏张家港人, 硕士研究生, 主要研究方向为水稻铵硝营养。E-mail: 498227173@qq.com

发生很大变化。吸收 NH_4^+ 导致根际 pH 降低, 吸收 NO_3^- 导致根际 pH 升高。以前很多研究水稻铵硝营养的试验大多是水培试验, 而且都没有采取适当措施来控制溶液 pH 的变化, 但是实际田间条件下土壤本身具有 pH 缓冲的能力, NH_4^+ 和 NO_3^- 的供应并不能大幅度改变根际土壤 pH。水稻表观上的铵硝营养差异可能是由于溶液 pH 引起的。另外, 水稻铵硝营养的相关研究主要集中在氮素营养本身, 而对铵硝供应下水稻其他矿质营养元素的吸收特点关注较少。目前植物公认的必需营养元素有 17 种, 水稻的正常生长发育不仅需要氮, 同时也离不开其他各种必需营养元素的协同作用, 任何一种必需营养元素的缺乏都会影响水稻生长和氮效率。因此, pH 和其他矿质元素吸收是评价水稻铵硝营养时需要考虑的两个因子。

传统的稻田土壤 pH 一般在 6.0 以上, 所以研究者开展水稻水培试验时, 营养液 pH 一般控制在 6.0 左右。但是近些年来, 由于氮肥的过量使用, 稻田土壤 pH 也有下降的趋势, 长三角地区约 20% 以上稻田土壤 pH 低于 5.5^[12]。南方酸性红壤区也是水稻种植的主要区域, 这一区域稻田土壤 pH 更低, 特别是一些刚改为稻田的边际土地土壤更酸。一些酸性极强的酸性硫酸盐土壤也经常用来种植水稻。因此, 研究酸性条件下水稻氮效率提升机制也有很大意义。酸性土壤由于存在酸害、铝毒、锰毒等胁迫因子, 作物氮素吸收和利用效率更低^[13]。同时, 由于 pH 低, 硝化微生物的活性更低, 硝化作用更弱, 无机氮源更加主要以 NH_4^+ 为主^[14-15]。水稻铵硝营养特点在酸性条件下可能有别于正常 pH (如 pH 6.0), 但是以往的研究很少关注酸性条件下水稻的铵硝营养。

基于以上这些因素考虑, 本文在 pH 5.0 的水培条件下, 通过设置添加和不添加 pH 缓冲剂 MES(2-(N-吗啡啉)乙磺酸)两个处理, 研究了 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻生长、氮效率和矿质养分含量的影响, 以期在酸性条件下水稻的铵硝营养调控提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料及生长环境

选用粳稻(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*)品种 ‘一支腊选系’ 为试验材料。水稻水培试验在光照培养室中进行, 白天温度为 $(30 \pm 2)^\circ\text{C}$, 晚上温度为 $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$, 相对湿度为 $65\% \pm 5\%$, 光照强度为 50 klux, 昼夜循环为光 14 h/黑暗 10 h。

1.2 试验处理

选择饱满一致的水稻种子, 用 10% 双氧水表面

消毒 30 min, 经蒸馏水清洗干净后, 在 25°C 下蒸馏水浸泡 24 h, 避光催芽。然后将种子移于浮板上避光培养, 培养溶液为 0.5 mmol/L CaCl_2 (pH 5.0)。培养 3 d 后, 转移到无氮营养液中见光培养。营养液配制参考木村大量元素和阿农微量元素的营养液配方, 略作改变^[16]。该营养液含大量元素: $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0.6 mmol/L)、 KCl (0.55 mmol/L)、 $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (0.36 mmol/L) 和 NaH_2PO_4 (0.18 mmol/L); 微量元素: $\text{Na}_2\text{EDTA-Fe(II)}$ (20 $\mu\text{mol/L}$)、 H_3BO_3 (50 $\mu\text{mol/L}$)、 $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (9 $\mu\text{mol/L}$)、 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0.7 $\mu\text{mol/L}$) 和 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ (0.3 $\mu\text{mol/L}$)、 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (0.1 $\mu\text{mol/L}$), pH 5.0。待水稻幼苗长至一心一叶时, 选择生长一致的幼苗, 移栽至不同氮处理的营养液中进行处理, 两天更换一次营养液。

试验设计了 2 种供氮形态处理: NH_4^+ 处理 (NH_4Cl)、 NO_3^- 处理 (NaNO_3), 同一氮源处理下再分为添加 pH 缓冲剂 MES(2-(N-吗啡啉)乙磺酸)和不添加 MES。试验共 4 个处理: NH_4^+ 、 NO_3^- 、 NH_4^+ +MES、 NO_3^- +MES。营养液中氮浓度为 2 mmol/L, MES 浓度为 5 mmol/L。

1.3 水稻表型及干物质量的测定

在水稻生长至 21 d 时, 分别量取水稻的株高及最长根长。叶片叶绿素利用 SPAD 叶绿素仪 (SPAD-502 PLUS, Konica Minolta) 测定。表型测定后, 分别采集地上部和根, 用蒸馏水冲洗后于 105°C 烘箱中杀青 1 h, 随后 70°C 烘干至恒重, 称重。

1.4 水稻矿质营养元素的测定

植株全氮含量的测定: $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮后, 凯氏定氮仪 (Hanon K9860) 测定。

总吸氮量 = 地上部干物质量 \times 地上部含氮量 + 地下部干物质量 \times 地下部含氮量

氮吸收效率 = 总吸氮量 / 地下部干物质量

氮利用效率 = 总生物干物质量 / 总吸氮量

植株 P、K、Ca、Mg、Zn、Fe、Mn、Cu 矿质元素含量的测定: 优级纯的 HNO_3 消煮后, 采用 ICP-AES (IRIS-Advantage, Thermo Elemental, MA, USA) 检测。

1.5 数据处理和统计分析

数据处理采用 Excel 2007, 平均值的差异显著性检验使用统计软件 SPSS 19, 按照邓肯多重比较法检测。

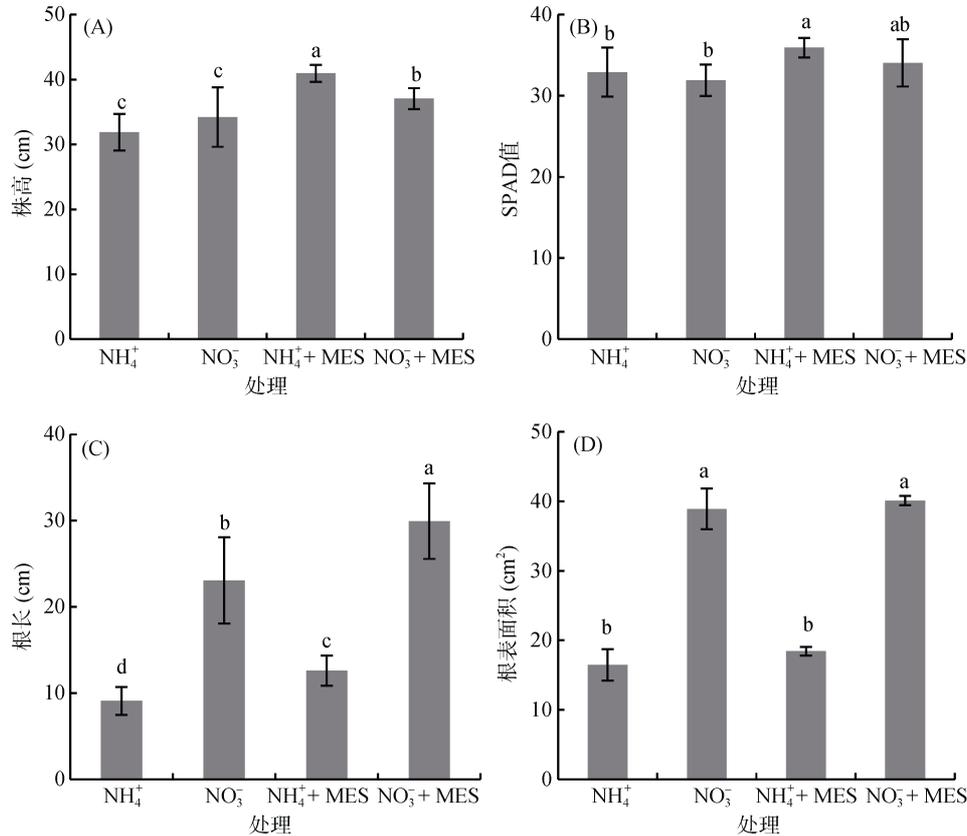
2 结果与分析

2.1 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻生长的影响

不添加 pH 缓冲剂 MES 的条件下, 水稻株高和叶绿素含量在 NH_4^+ 和 NO_3^- 处理之间没有显著差异;

添加 MES 后, NH_4^+ 处理的水稻株高显著高于 NO_3^- 处理, 叶绿素含量也略高于 NO_3^- 处理(图 1A、B)。不管 NH_4^+ 还是 NO_3^- 处理, 添加 MES 对水稻株高和叶绿素均有促进作用(图 1A、B)。对于水稻根长和根表

面积, 不论添加 MES 与否, NH_4^+ 处理均显著低于 NO_3^- 处理(图 1C、D)。而且对 NH_4^+ 和 NO_3^- 处理, 添加 MES 均显著增加了水稻根长, 但是对根表面积没有显著影响(图 1C、D)。



(图中小写字母不同表示处理间差异达到 $P < 0.05$ 显著水平, 下同)

图 1 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻生长表型的影响

Fig. 1 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on rice phenotype

水稻地上部干物质质量在不同处理之间的变化规律(图 2A)与株高、叶绿素含量相似, 地下部干物质质量的变化规律(图 2B)类似于根长和根表面积。在不添加 MES 的条件下, 水稻地上部干物质质量在 NH_4^+ 和

NO_3^- 处理之间没有显著差异; 添加 MES 后, NH_4^+ 处理的水稻地上部干物质质量显著高于 NO_3^- 处理。在不添加 MES 的条件下, NO_3^- 处理的水稻地下部干物质质量显著高于 NH_4^+ 处理; 添加 MES 后, 水稻地下部干

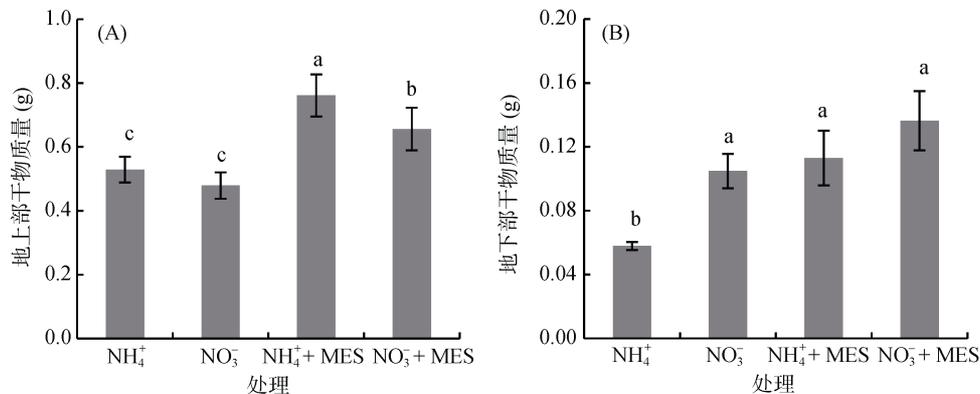


图 2 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻干物质质量的影响

Fig. 2 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on rice dry weight

物质质量在 NH_4^+ 和 NO_3^- 处理间没有显著差异。MES 显著提高了 NH_4^+ 和 NO_3^- 处理下的地上部干物质质量以及 NH_4^+ 处理下的地下部干物质质量,但是对 NO_3^- 处理下的地下部干物质质量没有显著影响。

2.2 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻含氮量和氮效率的影响

不同处理之间地上部含氮量没有显著差异(图 3A); NH_4^+ 处理地下部含氮量显著高于 NO_3^- 处理,而添加 MES 后二者没有显著差异(图 3B)。

不管是否添加 MES 缓冲剂,水稻在 NH_4^+ 处理下的氮吸收效率均高于 NO_3^- 处理;MES 降低了 NH_4^+ 处

理的氮吸收效率,而对 NO_3^- 处理的氮吸收效率没有显著影响(图 4A)。不同处理之间的水稻氮利用效率差异不显著(图 4B)。

2.3 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻其他矿质元素吸收的影响

大中量元素的分析结果表明,不管是否添加 MES,与 NO_3^- 处理相比, NH_4^+ 处理提高了水稻地上部 P 含量,略降低了地下部 P 含量;水稻地下部和地上部 NH_4^+ 与 NO_3^- 处理间 K 含量差异不显著; NH_4^+ 处理显著降低了水稻地下部和地上部 Ca 和 Mg 含量(表 1)。

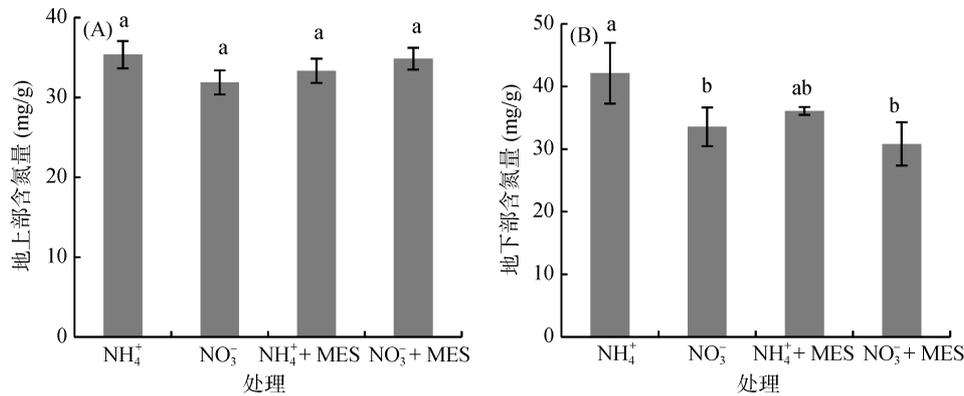


图 3 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻含氮量的影响
Fig. 3 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on N content in rice

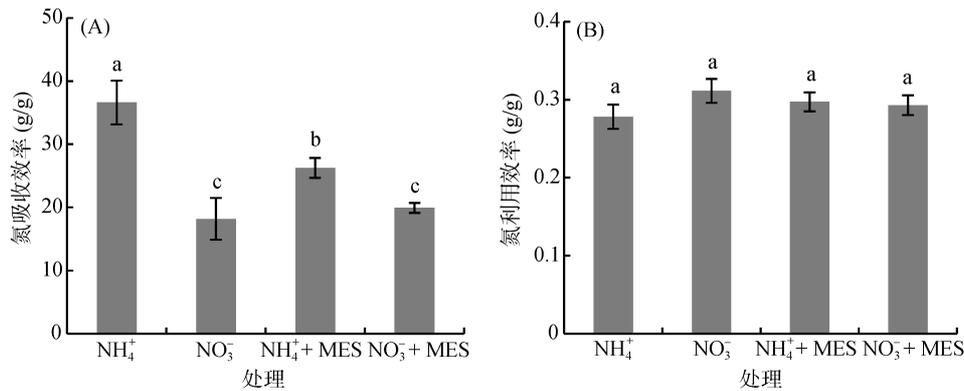


图 4 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻氮吸收效率(A)和利用效率(B)的影响
Fig. 4 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on N uptake efficiency (A) and utilization efficiency (B) by rice

表 1 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻大中量营养元素吸收的影响(mg/g)
Table 1 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on macro-element and mid-element uptake by rice

水稻部位	处理	P	K	Ca	Mg
地上部	NH_4^+	7.7 ± 0.7 a	36.4 ± 2.8 a	2.0 ± 0.1 b	2.7 ± 0.2 c
	NO_3^-	5.2 ± 0.1 b	35.5 ± 1.7 a	4.6 ± 0.2 a	8.1 ± 0.2 a
	NH_4^+ +MES	7.0 ± 0.01 a	32.9 ± 0.2 a	2.0 ± 0.01 b	3.1 ± 0.02 b
	NO_3^- +MES	5.2 ± 0.3 b	34.2 ± 0.8 a	4.8 ± 0.3 a	8.2 ± 0.4 a
地下部	NH_4^+	2.7 ± 0.2 b	12.0 ± 0.9 b	0.6 ± 0.1 c	1.0 ± 0.1 c
	NO_3^-	3.2 ± 0.3 b	12.5 ± 1.7 b	1.5 ± 0.2 a	2.1 ± 0.01 a
	NH_4^+ +MES	2.6 ± 0.2 b	16.9 ± 0.9 a	0.9 ± 0.2 b	1.1 ± 0.02 c
	NO_3^- +MES	4.6 ± 0.4 a	11.8 ± 1.5 b	1.1 ± 0.1 b	1.8 ± 0.03 b

注:表中同列数据小写字母不同表示水稻地上部或地下部大中量营养元素含量不同处理间差异显著($P < 0.05$),下表同。

对于微量元素而言,与 Ca 和 Mg 变化规律相似, NO_3^- 处理的水稻地上部和地下部 Zn、Cu 和 Mn 含量显著高于 NH_4^+ 处理;而 Fe 的变化规律在地下部

和地上部表现不一样, NH_4^+ 处理的水稻地上部 Fe 含量显著高于 NO_3^- 处理,但是地下部规律正好相反(表 2)。

表 2 NH_4^+ 和 NO_3^- 对水稻微量元素吸收的影响 (mg/kg)
Table 2 Effects of NH_4^+ and NO_3^- on microelement uptake by rice

水稻部位	处理	Fe	Zn	Cu	Mn
地上部	NH_4^+	354 ± 55 a	36 ± 8 b	30 ± 3 b	223 ± 7 c
	NO_3^-	181 ± 11 b	117 ± 15 a	40 ± 2 a	1 024 ± 121 a
	NH_4^+ +MES	335 ± 45 a	52 ± 7 b	30 ± 1 b	594 ± 31 b
	NO_3^- +MES	157 ± 1 b	125 ± 13 a	42 ± 3 a	996 ± 86 a
地下部	NH_4^+	612 ± 64 b	37 ± 7 b	148 ± 11 b	26 ± 3 b
	NO_3^-	3 712 ± 1 231 a	79 ± 8 a	231 ± 51 a	249 ± 80 a
	NH_4^+ +MES	1 104 ± 177 b	40 ± 10 b	157 ± 20 b	45 ± 3 b
	NO_3^- +MES	4 120 ± 375 a	75 ± 9 a	233 ± 22 a	98 ± 6 b

3 讨论

3.1 铵硝营养与水稻生长

根系是植物吸收养分的主要部位。前人研究表明,低浓度 NO_3^- 能作为一种信号诱导拟南芥侧根伸长,但是高浓度的 NO_3^- 抑制拟南芥侧根生长^[17]。在水稻上的研究结果表明,局部供应 NO_3^- 也能诱导侧根生长,但是整个根系供应 NO_3^- 却不能诱导侧根生长^[18]。 NH_4^+ 抑制水稻根系生长,但是 NO_3^- 对水稻根系生长的作用依赖于 NO_3^- 供应浓度,低浓度诱导,高浓度抑制^[19]。本文的结果也表明,水稻供应 NO_3^- 时,不管是否添加 pH 缓冲剂,根长、根表面积、根物质质量等指标均优于 NH_4^+ 营养,再次证明了 NO_3^- 比 NH_4^+ 更有利于水稻“发”根。

虽然水稻在 NO_3^- 下形成了较优的根系,但是从地上部表型(株高、叶绿素含量、地上部干物质质量)看, NO_3^- 并不比 NH_4^+ 营养具有优势。在不加 pH 缓冲剂的情况下,地上部各个生长表型在 NH_4^+ 和 NO_3^- 营养之间没有显著差异,由于介质 pH 本身(5.0)就较低,可能是 NH_4^+ 诱导的营养液酸化抑制了水稻生长。相反,在添加 pH 缓冲剂 MES 后, NH_4^+ 营养的水稻株高、叶绿素含量和地上部干重高于 NO_3^- ,这与根系生长的结果正好相反。在目前试验条件下, NO_3^- 可能并没有都作为营养元素被水稻所吸收,而在一定程度上作为信号诱导了水稻根系的生长,这必定会与地上部争夺氮和碳,从而导致 NO_3^- 处理地上部生长较差。

前人的研究结果表明,在缺氮的条件下,侧根长度与水稻根系氮素吸收具有相关性,但是在氮素供应充足的条件下,二者并没有相关性^[18]。本文采

用 2 mmol/L 的供氮水平,属于氮充足供应,所以在本文试验条件下,根系大小并不是决定地上部生长的决定性因素。因此,在氮缺乏的土壤条件下,改良根构型可能是提高水稻养分吸收和改善水稻生长的主要策略,但是在氮供应充足的条件下,较大的根系可能不是提高地上部生长的必需条件。不同水稻品种根系生长对铵硝的响应存在差异^[7,18]。鉴于目前对水稻铵硝营养的研究大都是在水培条件下开展的,将来需要进一步采用不同水稻品种,在水培和土培条件下联合研究水稻根和地上部生长对铵硝的响应差异。

3.2 铵硝营养与水稻氮效率

一般认为,由于稻田土壤处于淹水还原状态,施入的氮肥(大都为尿素)在脲酶作用下,水解为 NH_4^+ 后,很难进一步氧化为 NO_3^- 。虽然 NH_4^+ 是稻田土壤的主要无机氮源,但是由于水稻根际的特殊泌氧功能,这为 NH_4^+ 在水稻根际氧化为 NO_3^- 提供了可能性。研究结果表明,根际硝化作用对水稻氮素营养具有贡献,根际硝化能力强的水稻品种吸收氮的能力也强^[9,20]。最近的两篇报道表明,两个 NO_3^- 转运体在提高水稻氮效率方面具有重要作用^[10-11]。然而,早在 20 世纪七八十年代,就有不少报道表明硝化抑制剂对水稻有增产作用,并能提高氮肥利用率^[21-23]。近些年来,也有研究发现硝化抑制剂能促进水稻增产,并提高氮肥利用率^[24-25]。这似乎又表明稻田保持较多的 NH_4^+ 能提高水稻产量和氮肥利用率。

本文试验结果表明,在 pH 5.0 的木村营养液并添加有 pH 缓冲剂的条件下,水稻在 NH_4^+ 条件下获得了较高的地上部干物质质量和氮吸收效率,而在 NO_3^- 条件下获得了较好的根系构型包括根长、根表面积和根干物质质量。水稻铵硝偏好和氮效率受到水稻品种、

施肥方式、介质 pH、氮肥水平、氧化还原电位、干湿交替状况等多个因素的影响。对于 NH_4^+ ，水稻可能更加容易吸收和同化这种无机氮源，并且消耗较少的能量，同时，较多的 NH_4^+ 会显著降低反硝化造成的氮损失。然而，稻田高浓度 NH_4^+ 的积累，会大幅度增加氨挥发造成的损失，特别是在 pH 较高的条件下^[26]。水稻吸收 NO_3^- 能够形成较为优良的根系，促进水稻对养分和水分的吸收，但是水稻吸收 NO_3^- 后仍需要将其同化为 NH_4^+ ，会消耗较多的能量，同时 NO_3^- 肥料价格昂贵， NO_3^- 易于随水淋失和流失。因此， NH_4^+ 和 NO_3^- 各有利弊，针对特定水稻品种和土壤条件，合理地调控稻田土壤无机氮的转化，保持适合的铵硝比例，是水稻高产高效的关键技术途径之一。

3.3 铵硝营养与水稻矿质元素吸收

前人对水稻和胡枝子的研究结果表明，在 pH 4.5 的条件下， NO_3^- 处理的水稻根系 Ca、Mg、Mn 含量显著高于 NH_4^+ 处理^[16,27]，但是水稻根和地上部氮含量在 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间没有显著差异^[7]。与这些报道相类似，本文结果也表明水稻地上部 N 含量和 K 含量在 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间差异较小，但是 NH_4^+ 提高了水稻地上部 P 含量， NO_3^- 提高了水稻地上部和根的 Ca、Mg、Zn、Cu、Mn 含量，说明 NH_4^+ 能够促进水稻对 P 的吸收，而 NO_3^- 能促进水稻对 Ca、Mg、Zn、Cu、Mn 的吸收。

有意思的是，在 NO_3^- 处理下的水稻根 Fe 含量较 NH_4^+ 处理下的多，与此相反，水稻地上部 Fe 含量却是 NH_4^+ 处理下的要比 NO_3^- 处理下的多，这表明 NH_4^+ 能促进水稻将 Fe 从根向地上部转运，或者 NO_3^- 将 Fe 无效化在了根系。这与前人在玉米上的研究结果相一致^[28-29]。水培试验中我们利用的 Fe 为 EDTA-Fe()，二价 Fe 能被水稻根系所直接吸收，但是水稻具有通气组织，根系会释放氧气，溶液中的二价 Fe 遇到氧气容易被氧化成三价 Fe，易在水稻根表面形成根表铁膜。 NO_3^- 供应下水稻根系 Fe 含量较多，有可能 NO_3^- 供应下根系泌氧较多，二价 Fe 被氧化成三价 Fe，附着在根表面。另外一种原因可能是 pH。当水稻吸收 NH_4^+ 时，根系释放 H^+ ，从而使根际 pH 下降；当吸收 NO_3^- 时，根系会释放 HCO_3^- 或者 OH^- ，从而使根际 pH 升高。Fe 的生物有效性受 pH 影响非常大，pH 越高，Fe 的有效性越低^[30]。前人的研究结果也表明质体外 pH 降低是 NH_4^+ -N 改善植物 Fe 营养的主要机制^[31-33]。

此次试验，虽然从 SPAD 值上看，铵硝处理间没

有什么差异，但是肉眼观测到 NO_3^- 处理的叶片较为偏黄，而 NH_4^+ 处理的水稻叶片偏绿。植物叶片发黄的主要原因大多与缺 N、缺 Mg 和缺 Fe 有关，而从地上部 N 和 Mg 的含量上看， NO_3^- 处理的地上部 Mg 含量还比 NH_4^+ 处理的 Mg 含量高，同时，两个处理间地上部含氮量也没有显著性差异。因此，我们猜测缺 Fe 可能是导致此次试验中 NO_3^- 处理下叶片黄化的主要原因。Fe 元素参与了植物细胞内多个代谢过程，其中也参与了叶绿素的合成， NO_3^- 处理下大部分 Fe 元素被固定在了根系，传输到地上部的含量较少，这可能是导致 NO_3^- 处理下水稻叶片黄化的原因之一。我们也观察到 NO_3^- 处理的水稻根系往往会微微偏黄，可能是部分 Fe 被固定在了水稻根系，二价 Fe 氧化为三价 Fe 以后，导致 NO_3^- 处理根系颜色较深。前人对一种松科植物铵硝营养的研究结果表明， NO_3^- -N 处理的根 Fe 含量高于 NH_4^+ -N 处理，但是地上部 Fe 含量在铵硝之间没有显著差异^[34]。对灯心草属(*Juncus acutiflorus*)和鸭嘴豆(*Cicer arietinum*)的研究结果也表明， NO_3^- -N 更容易诱导植物缺 Fe，而 NH_4^+ -N 却能缓解植物缺 Fe^[35-36]。将来有必要深入探究 NH_4^+ 和 NO_3^- 影响水稻吸收和转运 Fe 的分子机制。

参考文献：

- [1] 邹逸麟. 历史时期黄河流域水稻生产的地域分布和环境制约[J]. 复旦学报(社会科学版), 1985(3): 222-231
- [2] 国家数据网[DB/OL]. 2017, <http://data.stats.gov.cn/search>
- [3] Peng S, Buresh R J, Huang J, et al. Improving nitrogen fertilization in rice by sitespecific N management. A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2010, 30(3): 649-656
- [4] 于飞, 施卫明. 近 10 年中国大陆主要粮食作物氮肥利用率分析[J]. 土壤学报, 2015, 52(6): 1311-1324
- [5] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 高等植物氮素吸收分子机理研究进展[J]. 土壤, 2007, 39(2): 173-180
- [6] Tabuchi M, Abiko T, Yamaya T. Assimilation of ammonium ions and reutilization of nitrogen in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(9): 2319-2327
- [7] Zhao X Q, Guo S W, Shinmachi F, et al. Aluminum tolerance in rice is antagonistic with nitrate preference and synergistic with ammonium preference[J]. Annals of Botany, 2013, 111(1): 69-77
- [8] 段英华, 张亚丽, 沈其荣. 增硝营养对不同基因型水稻苗期吸铵和生长的影响[J]. 土壤学报, 2005, 42(2): 260-265
- [9] Li Y L, Fan X R, Shen Q R. The relationship between rhizosphere nitrification and nitrogen-use efficiency in rice plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2008, 31: 73-85

- [10] Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(7): 834–838
- [11] Fan X, Tang Z, Tan Y, et al. Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(26): 7118–7123
- [12] Liang L Z, Zhao X Q, Yi X Y, et al. Excessive application of nitrogen and phosphorus fertilizers induces soil acidification and phosphorus enrichment during vegetable production in Yangtze River Delta, China[J]. *Soil Use and Management*, 2013, 29(2): 161–168
- [13] 赵学强, 沈仁芳. 提高铝毒胁迫下植物氮磷利用的策略分析[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(10): 1583–1589
- [14] Zhao X Q, Chen R F, Shen R F. Coadaptation of plants to multiple stresses in acidic soils[J]. *Soil Science*, 2015, 179(10/11): 503–513
- [15] Che J, Zhao X Q, Zhou X, et al. High pH-enhanced soil nitrification was associated with ammonia-oxidizing bacteria rather than archaea in acidic soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 85: 21–29
- [16] Zhao X Q, Shen R F, Sun Q B. Ammonium under solution culture alleviates aluminum toxicity in rice and reduces aluminum accumulation in roots compared with nitrate[J]. *Plant and Soil*, 2009, 315(1/2): 107–121
- [17] Zhang H, Jennings A, Barlow P W, et al. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96: 6529–6534
- [18] Wang X B, Wu P, Hu B, et al. Effects of nitrate on the growth of lateral root and nitrogen absorption in rice[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44 (6): 678–683
- [19] 赵学强, 施卫明. 水稻根系生长对不同氮形态响应的动态变化[J]. *土壤*, 2007, 39 (5): 766–771
- [20] Li Y L, Zhang Y L, Hu J, et al. Contribution of nitrification happened in rhizospheric soil growing with different rice cultivars to N nutrition[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 43: 417–425
- [21] 温贤芳, 王宝忠, 王福钧, 等. 应用同位素 ^{15}N 研究硝化抑制剂对水稻的增产作用[J]. *土壤学报*, 1979, 16(4): 380–386
- [22] 臧双, 周秀如, 潘映华, 等. 硝化抑制剂西吡对水稻的增产作用[J]. *土壤*, 1980, 22(4): 139–142
- [23] 彭根元, 王福钧, 吴肖菊, 等. 应用 ^{15}N 研究液氮及硝化抑制剂对水稻的增产作用[J]. *北京农业大学学报*, 1984, 10(2): 183–187
- [24] Sun H, Zhang H, Powlson D, et al. Rice production, nitrous oxide emission and ammonia volatilization as impacted by the nitrification inhibitor 2-chloro-6-(trichloromethyl)-pyridine[J]. *Field Crops Research*, 2015, 173: 1–7
- [25] 周旋, 吴良欢, 戴锋. 生化抑制剂组合与施肥模式对黄泥田水稻养分累积及利用率的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(10): 1495–1507
- [26] De Datta S K. Nitrogen transformations in wetland rice ecosystems[J]. *Fertilizer Research*, 1995, 42: 193–203
- [27] Chen Z C, Zhao X Q, Shen R F. The alleviating effect of ammonium on aluminum toxicity in *Lepedeza bicolor* results in decreased aluminum-induced malate secretion from roots compared with nitrate[J]. *Plant and Soil*, 2010, 337(1/2): 389–398
- [28] 邹春琴, 李春俭, 张福锁, 等. 铁和不同形态氮素对玉米植株吸收矿质元素及其在体内分布的影响. II. 对铁、锰、铜、锌等营养元素的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 1996, 2(3): 219–225
- [29] Zou C, Shen J, Zhang F, et al. Impact of nitrogen form on iron uptake and distribution in maize seedlings in solution culture[J]. *Plant and Soil*, 2001, 235: 143–149
- [30] 张凌云, 张宪法, 翟衡. 土壤因子对植物缺铁失绿的影响[J]. *土壤通报*, 2002, 33(1): 74–77
- [31] 邹春琴, 张福锁. 叶片质外体 pH 降低是铵态氮改善植物铁营养的重要机制[J]. *科学通报*, 2003, 48(16): 1791–1795
- [32] 崔晓勇, 曹一平, 张福锁. 氮素形态及 HCO_3^- 对豌豆铁素营养的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2000, 6(1): 84–90
- [33] 郭世伟, 邹春琴, 张福锁, 等. 铁营养状况及不同形态氮素对玉米体内不同铁库铁再利用的影响[J]. *土壤学报*, 2001, 38(4): 464–470
- [34] Van Den Driessche R. Response of Douglas fir seedlings to nitrate and ammonium nitrogen sources at different levels of pH and iron supply[J]. *Plant and Soil*, 1978, 49: 607–623
- [35] Alloush G A, Le Bot J, Sanders F E, et al. Mineral nutrition of chickpea plants supplied with NO_3^- or NH_4^- -N. I. Ionic balance in relation to iron stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1990, 13(12): 1575–1590
- [36] Smolders A J P, Hendriks R J J, Campschreur H M, et al. Nitrate induced iron deficiency chlorosis in *Juncus acutiflorus*[J]. *Plant and Soil*, 1997, 196: 37–45

Effects of NH_4^+ and NO_3^- on Nitrogen Efficiency and Mineral Nutrient Contents of Rice

CHEN Yiling^{1,2}, ZHAO Xueqiang^{1*}, ZHANG Lingyu^{1,2}, SHEN Renfang¹

(1 *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*; 2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: NH_4^+ and NO_3^- are two main inorganic N sources available for plant growth. Rice is generally considered preferable to NH_4^+ , but it also grows well under NO_3^- condition. In the past, most reports on NH_4^+ and NO_3^- nutrition of rice were conducted under hydroponic conditions at about pH 6.0, but little research has been done on NH_4^+ and NO_3^- nutrition of rice under acidic conditions. With the aggravation of soil acidification and the use of some marginal acidic soils for rice cultivation, it is of great significance to study NH_4^+ and NO_3^- nutrition of rice under acidic conditions. In this paper, the effects of NH_4^+ and NO_3^- on the growth, N efficiency and mineral nutrient contents (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, and Mn) in rice were studied under hydroponics at pH 5.0 with or without pH buffer MES. The results showed that, although there was no significant difference in above-ground growth (plant height, chlorophyll content, and dry weight) between NH_4^+ and NO_3^- without adding MES, the above-ground growth of rice with NH_4^+ was better than that with NO_3^- when MES was added. Root growth (root length, root surface area, and root weight) of NO_3^- treatment was superior to that of NH_4^+ regardless of adding MES or not. There was no difference in N content and N use efficiency between NH_4^+ and NO_3^- . However, N uptake efficiency of rice with NH_4^+ was higher than that of NO_3^- . Compared with NO_3^- , NH_4^+ increased the contents of P and Fe, decreased the contents of Ca, Mg, Zn, Cu and Mn, and had little effect on K content in rice shoots. These results indicated that NH_4^+ facilitates shoot growth, N uptake efficiency and P and Fe contents in rice shoots, while NO_3^- is beneficial to improve rice root growth and Ca, Mg, Zn, Cu and Mn uptake by rice.

Key words: Ammonium; Nitrate; MES; Mineral elements; Uptake