

# 不同形态氮素对盐胁迫下番茄细胞超微结构与光合作用的影响

刘冉<sup>1</sup>, 石峰<sup>1</sup>, 刘伟成<sup>2</sup>, 马梅<sup>1</sup>, 李镇<sup>1</sup>, 郭世伟<sup>1</sup>, 郑青松<sup>1,\*</sup>,  
郑春芳<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>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, 南京 210095; <sup>2</sup>浙江省海洋水产养殖研究所, 浙江省永兴水产种业有限公司, 浙江温州 325005)

**摘要:** 研究了在 150 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫下含铵态氮、硝态氮和硝酸铵 (氮素浓度均为 3 mmol · L<sup>-1</sup>) 的营养液培养的番茄幼苗生长、细胞超微结构、根系活力和光合作用参数的变化。结果表明: NaCl 胁迫下, 硝态氮处理叶片细胞出现伤害现象, 而硝酸铵处理未见明显变化。铵态氮处理细胞超微结构明显发生破坏性变化, 盐胁迫下, 其伤害加剧。NaCl 处理下, 不同氮素形态处理下的植株生物量和根系活力均显著下降, 其中硝酸铵处理的植株生物量和根系活力维持最高。NaCl 胁迫下 3 种氮素形态处理的植株净光合速率 ( $P_n$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ) 均显著下降, 其中硝酸铵处理的  $P_n$  和  $T_r$  要明显高于其他氮素处理。NaCl 胁迫下, 硝态氮处理和硝酸铵处理的水分利用效率 (WUE) 和气孔限制值 ( $L_s$ ) 均明显上升, 而铵态氮处理显著降低。综上, 盐胁迫下, 硝酸铵处理下番茄幼苗可维持较好的细胞超微结构、根系活力和较高的光合作用, 维持较高的生物量, 从而维持较高的耐盐性。

**关键词:** 番茄; 幼苗; NaCl 胁迫; 氮素形态; 细胞超微结构; 光合作用

**中图分类号:** S 641.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 03-0471-09

## Effect of Nitrogen Forms on Cell Ultrastructure and Photosynthesis of Tomato Under Salinity

LIU Ran<sup>1</sup>, SHI Feng<sup>1</sup>, LIU Wei-cheng<sup>2</sup>, MA Mei<sup>1</sup>, LI Zhen<sup>1</sup>, GUO Shi-wei<sup>1</sup>, ZHENG Qing-song<sup>1,\*</sup>,  
and ZHENG Chun-fang<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Resources and Environmental Science, Key Laboratory of Marine Biology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>Zhejiang Mariculture Research Institute, Zhejiang Yongxing Aquatic Products Industry Co., Ltd., Wenzhou, Zhejiang 325005, China)

**Abstract:** In order to study effects of different nitrogen sources on the responses of tomato plants to salt stress, the effects of 150 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl on growth, cell ultrastructure, root vigor and photosynthesis of tomato seedlings were investigated by supplying with ammonium (3 mmol · L<sup>-1</sup> nitrogen), nitrate (3 mmol · L<sup>-1</sup> nitrogen) and ammonium nitrate (3 mmol · L<sup>-1</sup> nitrogen) in nutrient solution. The results showed that salt-stressed leaf cells were damaged under nitrate source, but were not obviously affected under

**收稿日期:** 2014 - 12 - 27; **修回日期:** 2015 - 01 - 26

**基金项目:** 浙江省重大科研专项 (2012C12017-3); 浙江省专项资金—浙江省海洋与渔业局项目计划 [浙海渔计 [2013 (18)]]; 江苏省农业科技自主创新项目 [CX (12) 1005-04]

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qszheng@njau.edu.cn; zcfa66@sina.com)

ammonium nitrate source, that leaf cell ultrastructure showed obvious damage under ammonium source, and salinity aggravate the damage. Under NaCl stress, the biomass and root vigor of plants were both significantly decreased fed with three nitrogen sources, with ammonium nitrate fed seedlings retaining the highest biomass and root vigor. It showed that salinity caused a significant decrease of  $P_n$  and  $T_r$  of all the plants fed with different nitrogen sources, and  $P_n$  and  $T_r$  of plants fed with ammonium nitrate was higher significantly than that fed with the other two nitrogen sources. The WUE and  $L_s$  of nitrate- and ammonium nitrate-fed plants were increased under salinity stress, however, those of ammonium-fed plants were decreased by salinity. To sum up, under salt stress, ammonium nitrate-fed tomato seedlings showed better leaf cell ultrastructure, higher root vigor and higher photosynthesis than nitrate-fed tomato seedlings, so that better salt tolerance was achieved. However, pure ammonium application produced greater damage or decline to cell ultrastructure, root vigor and photosynthesis, and salinity worsened these phenomena.

**Key words:** tomato; seedlings; NaCl stress; nitrogen form; cell ultrastructure; photosynthesis

番茄 (*Solanum lycopersicum*) 对盐中度敏感 (Pandey et al., 2011), 主要种植在世界温暖和干旱地区, 而这些地区的土壤往往盐度比较高 (Foolad, 2004)。随着可利用淡水资源的日益缺乏、人口的急剧膨胀和自然资源的不合理使用, 利用盐度高的旱区、半干旱地区和沿海地区土壤发展农业生产不得不为之。预计到 2050 年, 可耕地的 50% 面临盐渍化 (Jan et al., 2013)。在这样的形势下, 番茄的种植栽培首当其冲地遭遇盐渍化, 番茄耐盐性及其调控研究就显得格外重要。

$\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  是植物吸收氮素的两种离子形态, 通常认为  $\text{NO}_3^-$  有利于阳离子运输,  $\text{NH}_4^+$  则抑制阳离子运输 (刘梅, 2014)。盐胁迫影响作物氮素的吸收和同化 (Liu et al., 2014), 合理使用氮素有助于降低作物遭受的盐害, 最终影响作物矿质元素的构成和提高产量 (Boh et al., 2013)。虽然氮素影响植物生长、发育及其生物学研究颇多 (樊卫国 等, 2014; Wang & Baerenklau, 2014), 氮素使用对植物耐盐性的调控研究也见诸文献报告 (代建龙 等, 2013; Pompeiano et al., 2014)。但是不同供氮形态对植物耐盐性的比较效应探讨很少, 并且结论还有不一致的地方 (王磊 等, 2012; Jan et al., 2013)。如 Nathawat 等 (2007) 的研究表明, 与铵态氮相比, 添加硝态氮, 芥菜的耐盐性更强, 与油菜上 (杨瑛 等, 2012) 的结果相似, 与大麦上 (Ali et al., 2001) 的研究结果相反。Jan 等 (2013) 的研究表明硝酸铵的使用在提高鹰嘴豆的耐盐性上明显好于单纯使用硝态氮或者铵态氮, 而单独使用铵态氮的效果好于硝态氮。

本研究中通过探讨在等量氮素的铵态氮、硝态氮和硝酸铵培养的条件下, 受盐胁迫的番茄幼苗的生长、细胞超微结构、光合作用的差异, 探讨不同氮素形态对植物耐盐性的效应的差异, 有助于为盐土农业中的作物氮肥高效运筹提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料及其处理

供试材料为栽培番茄 (*Solanum lycopersicum*) ‘浙粉 202’。试验于 2013 年 3—5 月在南京农业大学牌楼科研基地日光温室内进行。挑选大小一致、饱满的种子经 70% 乙醇清洗 1 min, 然后用 20% 次氯酸钠润洗 10 min, 最后用蒸馏水冲洗干净。用清水浸种 24 h, 放入垫有吸水纸的瓷盘内黑暗条

件下催芽。3月1日挑选露白一致的种子播种于装有粒径0.40~0.80 mm石英砂的塑料盆(直径16 cm, 高24 cm)。每盆播5粒种子。用1/5 Hoagland 溶液培养, 其中大量元素( $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )配方为:  $\text{KNO}_3$  1.25、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  1.25、 $\text{KH}_2\text{PO}_4$  0.25,  $\text{MgSO}_4$  0.5。微量元素和铁素添加参考Zheng等(2010)的配方。微量元素浓度( $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )分别为  $\text{H}_3\text{BO}_3$  2.86,  $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  1.81、 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.22、 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  0.08、 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.15。

砂培至三叶期, 间苗以确保苗齐, 每盆定植2株, 转入不同供氮形态下的盐胁迫处理。共设6个处理, 即铵态氮( $\text{NH}_4^+$ )、铵态氮 +  $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  ( $\text{NH}_4^+ + \text{NaCl}$ )、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ )、硝态氮 +  $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  ( $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ )、硝酸铵( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ )和硝酸铵 +  $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ )。均用1/5 Hoagland 培养液配制。铵态氮处理就是将原来营养液中的 $\text{KNO}_3$ 、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 分别用等量的 $\text{KCl}$ 和 $\text{CaCl}_2$ 替换, 再添加 $1.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 。硝酸铵处理就是将原来营养液中的 $\text{KNO}_3$ 、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 用等量的 $\text{KCl}$ 和 $\text{CaCl}_2$ 替换, 再添加 $1.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NH}_4\text{NO}_3$ 。所有处理中氮素浓度均确保为 $3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

在盐处理之前, 将幼苗分别以各自的氮素形态营养液培养3 d, 盐处理实施时, 为了避免盐冲击效应, 采用 $\text{NaCl}$ 逐步递增处理的办法, 即每天递增 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ , 升至 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后再处理15 d后收获。整个培养过程均在昼/夜( $30 \pm 2$ ) $^\circ\text{C}$ /( $25 \pm 2$ ) $^\circ\text{C}$ 的玻璃温室中进行。每2 d更换1次处理液, 每天调节各处理液至 $\text{pH } 6.00 \pm 0.05$ 。

## 1.2 叶片细胞形态和亚细胞形态观察

选功能叶去除叶脉后, 用双面刀切割成 $1 \text{ mm} \times 1.5 \text{ mm}$ 左右的小块, 迅速投入预冷的2.5%戊二醛中, 用注射器反复抽真空, 使叶片沉底。置于4 $^\circ\text{C}$ 冰箱中固定12 h, 然后用磷酸缓冲液( $\text{pH } 7.2$ )洗涤3次, 每次20 min, 同时抽气直到切块下沉为止。将洗涤过的材料转移至1%锇酸中, 于4 $^\circ\text{C}$ 固定4 h后, 用蒸馏水洗涤3次, 每次20 min, 随后用乙醇脱水, Epon812包埋, LKB-5型超薄切片机制片。切片经醋酸双氧铀染色后, 在日立H-7650透射电子显微镜下观察并拍照, 每处理观察6个以上的视野。

## 1.3 幼苗质量、根系活力与光合参数的测定

从盆中取出植株, 先用自来水冲洗, 再用蒸馏水将鲜样洗净, 用吸水纸吸干表面水分, 在105 $^\circ\text{C}$ 杀青15 min后于75 $^\circ\text{C}$ 烘干至恒质量, 称得植株干质量。

根系活力测定参照李合生(2006)的方法。取根尖材料0.5 g, 放入小烧杯中, 加0.4% TTC溶液和1/15 PBS各5 mL, 暗下37 $^\circ\text{C}$ 保温1.5 h, 然后加 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的硫酸2 mL终止反应。取出材料, 滤纸吸干后, 加入乙酸乙酯研磨, 取红色浸提液, 用乙酸乙酯定容至10 mL, 测 $\text{OD}_{485}$ 值。

光合参数测定按照Yang等(2012)的方法测定和计算。于上午9:00—11:30用Li-6400便携式光合作用测定仪(Li-COR, USA)测定新完全展开叶的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、细胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ )。测定时使用红蓝光光源叶室, 光照强度为 $1500 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 叶温( $30 \pm 2$ ) $^\circ\text{C}$ , 相对湿度约30%。

气孔限制值( $L_s$ )计算公式为:  $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。其中,  $C_a$ 是空气中 $\text{CO}_2$ 浓度。水分利用效率(WUE)计算公式为:  $\text{WUE} = P_n/T_r$ 。

所得数据均采用SAS数据分析软件进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同供氮形态下盐胁迫对番茄幼苗叶片细胞超微结构的影响

从图 1 可以看出, 硝态氮处理下番茄的叶肉细胞结构正常, 叶绿体膜平滑, 清晰可见, 叶绿体

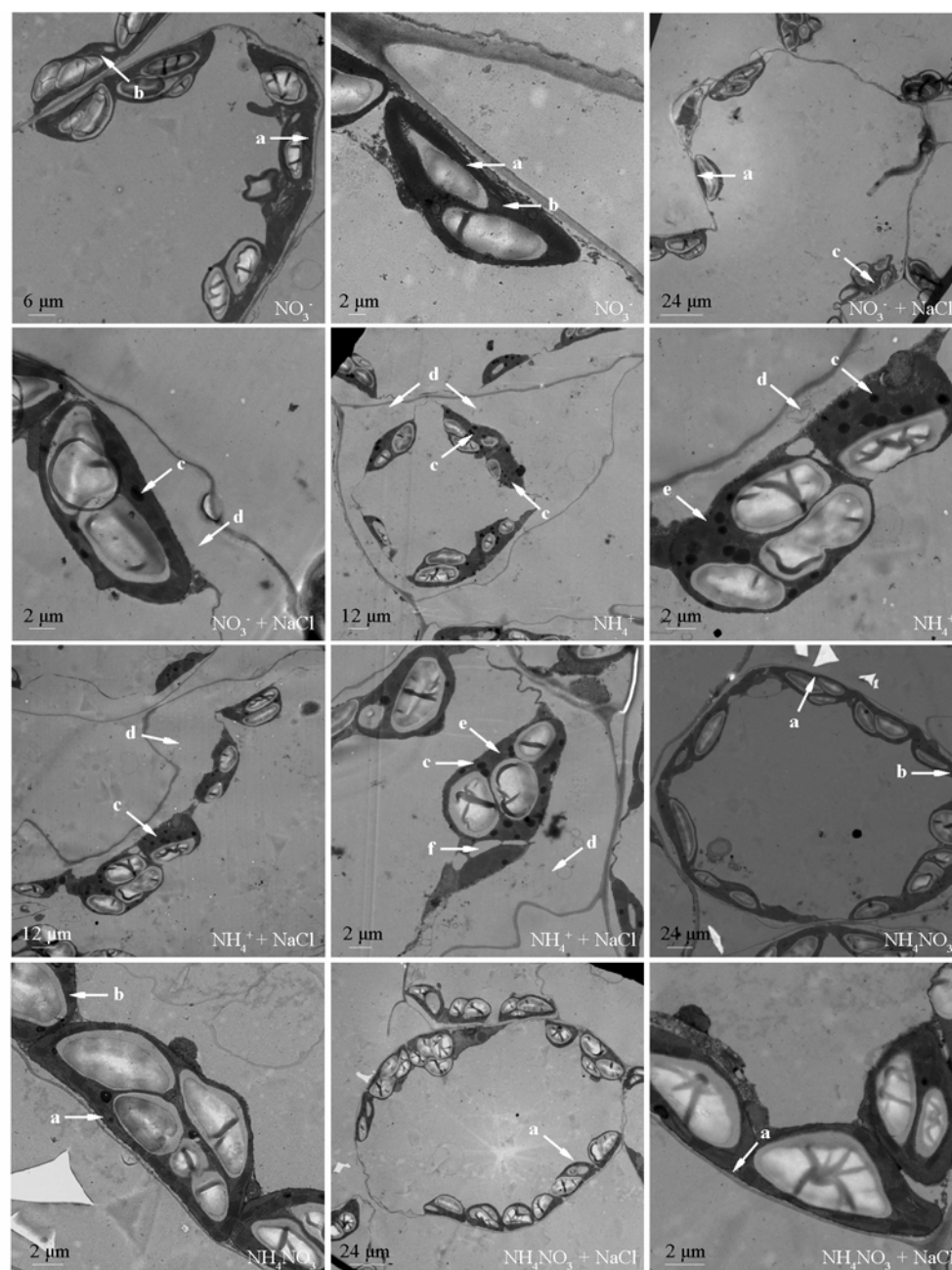


图 1 不同供氮形态下 NaCl 胁迫对番茄幼苗叶片细胞形态和超微结构的影响

a: 叶绿体紧贴细胞壁; b: 叶绿体膜平滑清晰; c: 有嗜钨颗粒沉积; d: 质壁分离; e: 叶绿体片层模糊;  
f: 叶绿体肿胀、断裂、部分解体。

Fig. 1 Effects of NaCl stress on cell morphology and ultrastructure in leaf of tomato seedlings under different N application forms

a: Chloroplast was close to the cell wall; b: Membrane of chloroplast was smooth and clear; c: Osmiophilic particles were deposited;  
d: Plasmolysis was occurred; e: Chloroplast lamellae was vague; f: Chloroplast swelled, broke and partial disintegrated.

多显示为椭圆形, 并紧贴细胞壁, 叶绿体内明显含有淀粉粒 (图 1,  $\text{NO}_3^-$ ); 在  $\text{NaCl}$  胁迫下 (图 1,  $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ ), 其叶片细胞发生轻微的质壁分离, 并有嗜银颗粒出现, 其他无明显变化。

铵态氮处理下, 番茄的叶肉细胞明显质壁分离, 叶绿体膜及片层模糊, 叶绿体出现肿胀现象, 嗜银颗粒明显沉积 (图 1,  $\text{NH}_4^+$ );  $\text{NaCl}$  胁迫下 (图 1,  $\text{NH}_4^+ + \text{NaCl}$ ), 这些现象加剧, 且叶绿体发生断裂和部分解体。

硝酸铵处理下, 与硝态氮处理类似, 超微结构显示正常 (图 1,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ );  $\text{NaCl}$  胁迫下也没有发现明显变化 (图 1,  $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ )。

## 2.2 不同供氮形态下盐胁迫对番茄幼苗生物量和根系活力的影响

如图 2 所示, 在非盐胁迫下, 硝态氮处理和硝酸铵处理的各器官和整株生物量差异均不显著, 而铵态氮处理显著低于前两者。计算表明, 铵态氮处理的植株干质量分别比硝态氮处理和硝酸铵处理的低 33% 和 36%。

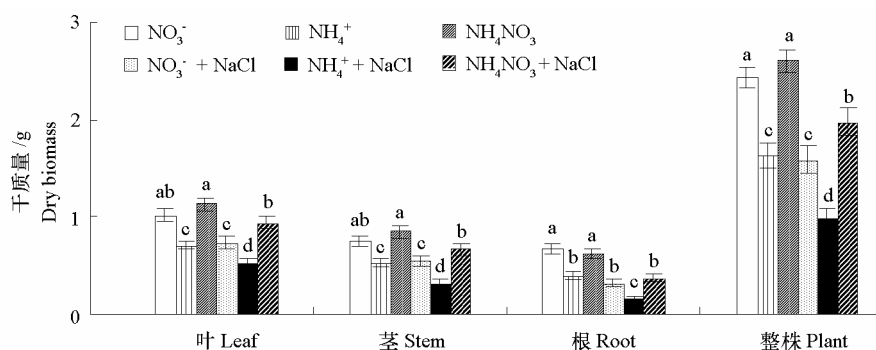


图 2 不同供氮形态下  $\text{NaCl}$  胁迫对番茄幼苗单株生物量的影响

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P \leq 0.05$ )。

Fig. 2 Effects of  $\text{NaCl}$  stress on biomass of tomato seedlings under different N application forms

Different small letters indicate statistical difference according to Duncan's multiple range test ( $P \leq 0.05$ ).

在  $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  处理下, 不同氮素形态处理下的器官和植株生物量均显著下降, 其中硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 的生物量最高 (图 2)。

对番茄根系活力研究表明: 非盐胁迫下, 硝态氮处理和硝酸铵处理的根系活力差异均不显著, 明显高于铵态氮处理。

盐胁迫下, 根系活力均显著下降, 其中硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 的植株根系活力要明显高于硝态氮 ( $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ ) 和铵态氮 ( $\text{NH}_4^+ + \text{NaCl}$ ) 处理的 (图 3)。

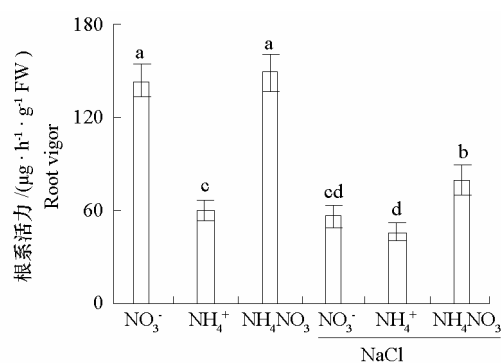


图 3 不同供氮形态下  $\text{NaCl}$  胁迫对番茄幼苗根系活力的影响

Fig. 3 Effects of  $\text{NaCl}$  stress on root vigor tomato seedlings under different N application forms

### 2.3 不同供氮形态下盐胁迫对番茄幼苗叶片气体交换参数的影响

图 4, A 所示, 非盐胁迫下, 硝态氮处理和硝酸铵处理的  $P_n$  相近, 均显著大于铵态氮处理的;  $150 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下不同形态氮素培养的植株  $P_n$  均显著下降, 其中铵态氮 ( $\text{NH}_4^+ + \text{NaCl}$ ) 处理的植株  $P_n$  值依然最低, 而硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 的  $P_n$  维持较高, 显著高于硝态氮 ( $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ ) 处理的。

硝态氮处理 ( $\text{NO}_3^-$ ) 的  $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  均高于硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) 的, 盐胁迫下这两种氮素形态下的植株  $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  均不同程度下降, 但是硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 的植株保持较高的  $T_r$ 。无论是否在盐胁迫下, 铵态氮处理的植株  $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  均很低; 盐胁迫下其  $C_i$  显著上升 (图 4, B、C、D)。

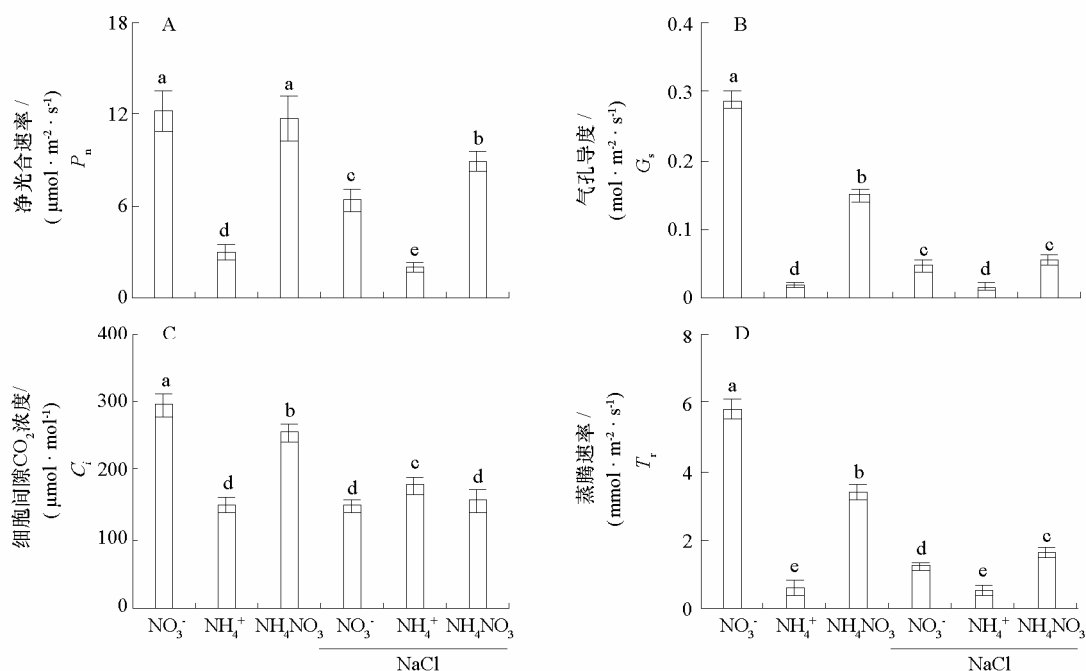


图 4 不同供氮形态下 NaCl 胁迫对番茄幼苗净光合速率 (A)、气孔导度 (B)、  
细胞间  $\text{CO}_2$  浓度 (C) 和蒸腾速率 (D) 的影响

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P \leq 0.05$ )。

Fig. 4 Effects of NaCl stress on  $P_n$  (A),  $G_s$  (B),  $C_i$  (C) and  $T_r$  (D) of tomato seedlings  
under different N application forms

Different small letters indicate statistical difference according to Duncan's multiple range test ( $P \leq 0.05$ ).

### 2.4 不同供氮形态下盐胁迫对番茄幼苗叶片水分利用效率和气孔限制的影响

非盐胁迫下, 硝态氮处理的水分利用效率 (WUE) 和气孔限制值 ( $L_s$ ) 明显低于铵态氮和硝酸铵处理。

在盐胁迫下, 硝态氮处理 ( $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ ) 和硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 的 WUE 和  $L_s$  均明显上升; 而铵态氮处理 ( $\text{NH}_4^+ + \text{NaCl}$ ) 的 WUE 在盐胁迫下显著降低 (图 5)。  $L_s$  与硝酸铵处理 ( $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{NaCl}$ ) 无显著差异, 但显著低于硝态氮处理 ( $\text{NO}_3^- + \text{NaCl}$ )。

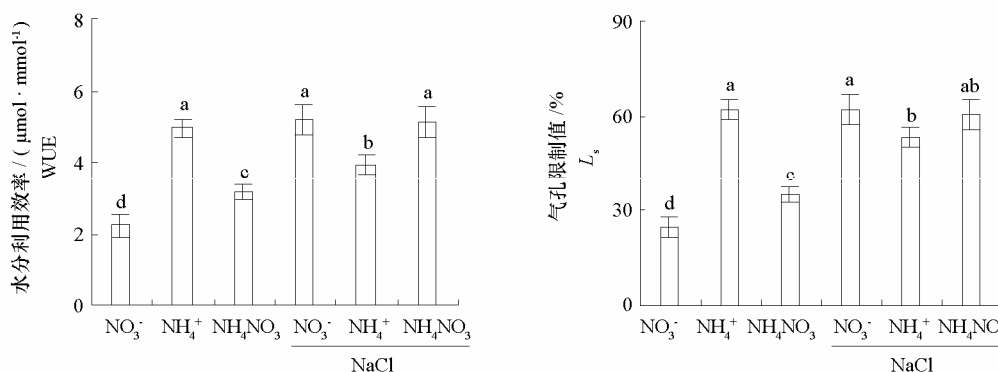


图5 不同供氮形态下 NaCl 胁迫对番茄幼苗叶片水分利用效率 (WUE) 和气孔限制值 ( $L_s$ ) 的影响

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P \leq 0.05$ )。

Fig. 5 Effects of NaCl stress on water use efficiency (WUE) and limited values ( $L_s$ ) of tomato seedling leaves under different N application forms

Different small letters indicate statistical difference according to Duncan's multiple range test ( $P \leq 0.05$ ).

### 3 讨论

叶绿体是植物细胞中对盐渍最敏感的细胞器之一。Parida 和 Das (2005)、武传兰等 (2012) 报道随着盐渍强度和时间的增加, 其老化加快, 其片层逐渐解体; 嗜银颗粒增大并增多, 内部结构趋于简单化, 甚至瓦解。Parida 等 (2003) 研究表明, 盐渍可以导致红树叶片的叶绿体内囊体结构破坏甚至解体。武传兰等 (2012) 发现, 盐胁迫下, 杨树幼苗叶片细胞的超微结构的变化主要体现在叶绿体形态和淀粉粒大小及数量上,  $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下, 叶绿体弯曲, 并脱离细胞膜, 淀粉粒变小甚至消失。而本研究中, 不同供氮条件下, 盐胁迫没有使得淀粉粒变化很明显, 说明番茄幼苗叶片细胞的超微结构对盐渍有一定的适应性。盐胁迫下, 硝态氮供给的番茄叶片细胞叶绿体肿胀, 细胞出现质壁分离现象; 而铵态氮使得叶片细胞超微结构变化非常明显, 质壁分离现象严重, 叶绿体肿胀、片层模糊, 甚至出现断裂等现象, 嗜银颗粒明显积累。盐胁迫加剧了这些现象, 叶绿体出现断裂、解体等现象。这些结果与 Dou 等 (1999) 在柑橘上的研究相一致。另外还发现硝酸铵处理下, 叶片细胞的超微结构较稳定, 在盐胁迫下没有出现明显的伤害现象。可见, 硝酸铵供给番茄植株能够明显缓解盐渍对番茄叶片细胞超微结构的影响, 进而提高番茄幼苗对高盐的适应性。

进一步对生物量的分析表明, 在盐胁迫下, 与其他氮素形态相比, 硝酸铵处理的植株维持明显较高的生物量, 尤其是地上部分。而铵态氮和盐处理构成对幼苗生长的双重胁迫现象。这与在油菜幼苗上的结果 (杨瑛 等, 2012) 一致。有些作物, 如水稻、甘薯、马铃薯等能够在铵态氮作为唯一氮源的条件下正常生长, 这些植物被称为喜铵植物; 而大多数植物离不开硝态氮营养, 属于喜硝植物 (杨瑛 等, 2012)。Jan 等 (2013) 在喜铵植物鹰嘴豆上的研究结果表明, 铵态氮培养的幼苗在无盐、低盐处理下, 其生长均优于硝态氮培养的, 而高盐处理下这一优势逐渐丧失; 但是硝酸铵培养条件下, 无论是无盐、低盐、高盐处理, 均能保持更高的生长速率。而 Nathawat 等 (2007) 对印度芥菜的研究结果表明: 硝态氮和铵硝 1:1 混合处理培养下的植株耐盐性和种子产量均无明显差异, 但是都显著高于铵态氮培养的。Ali 等 (2001) 发现大麦在盐胁迫下硝态氮同化能力减弱, 而铵态氮营养对盐胁迫有更强的适应能力。本研究表明, 硝酸铵处理下, 喜硝植物番茄的耐盐性也明显高于其他氮素处理。因此不同的作物品种得出的结论不尽相同, 主要与植物的种类、处理的强度以及

时间等有关。

盐胁迫往往显著降低植物的光合作用 (Chaves et al., 2009)。本研究表明, 单独供铵态氮的番茄幼苗  $P_n$ 、 $G_s$  明显低于处理硝态氮的。这表明, 对于喜硝植物番茄来说, 铵对其光合作用的抑制是相当显著的。铵对光合的抑制明显来自气孔抑制, 在铵和盐的双重胁迫下,  $C_i$  明显上升, 说明非气孔限制也是引起光合作用显著下降的主要原因之一。盐胁迫下, 硝酸铵培养的番茄的光合作用能力明显高于其他的氮素处理, 而且其水分利用效率也维持较高。

氮素形态直接影响作物的耐盐性。在单独铵态氮培养条件下, 植株的细胞分裂和伸长均会受到抑制, 而且为了将积累在细胞质中过多的  $NH_4^+$  运出细胞, 会消耗更多的能量 (Britto et al., 2001), 因此大多数植物适宜在硝态氮下培养。与单纯的硝态氮相比, 硝酸铵的施用可增加作物的干物质积累和蛋白质含量 (Jan et al., 2013)。植株体内氮的缺乏必然会降低其耐盐性, 而 Botella 等 (1997) 在大麦的研究中发现盐胁迫显著减低  $NO_3^-$  的吸收, 但对  $NH_4^+$  的吸收几无影响。因此, 盐胁迫下, 铵硝混合培养很可能结合了  $NO_3^-$ 、 $NH_4^+$  吸收和同化的一些特点。既保证了氮素的充足的吸收量, 又不至于同化过剩, 导致铵在组织中积累, 形成铵毒害。而且介质中适量的铵态氮能够刺激植株的根系活力, 维持更高的光合作用和根系活力 (Jan et al., 2013), 叶片细胞的超微结构也保持较好。这些是其植株保持较高盐适应性的重要原因。当然, 对硝酸铵培养使得番茄耐盐性的增强中的光合作用的调控以及根系生理代谢的调控均需进一步深入探讨。

## References

- Ali A, Tucker T C, Thompson T L, Salim M. 2001. Effects of salinity and mixed ammonium and nitrate nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186: 223 - 228.
- Boh M Y, Germer J, Muller T, Sauerborn J. 2013. Comparative effect of human urine and ammonium nitrate application on maize (*Zea mays* L.) grown under various salt (NaCl) concentrations. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176 (5): 703 - 711.
- Botella M A, Martinz V, Nieves M, Cerda A. 1997. Effect of salinity on growth and N uptake by wheat seedlings. *Journal of Plant Nutrition*, 20: 793 - 804.
- Britto D T, Siddiqi M Y, Glass A D M, Kronzucker H J. 2001. Futile transmembrane  $NH_4^+$  cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 4255 - 4258.
- Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103 (4): 551 - 560.
- Dai Jian-long, Lu He-quan, Li Zhen-huai, Duan Liu-sheng, Dong He-zhong. 2013. Effects of fertilization on cotton growth and nitrogen use efficiency under salinity stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24 (12): 3453 - 3458. (in Chinese)
- 代建龙, 卢合全, 李振怀, 段留生, 董合忠. 2013. 盐胁迫下施肥对棉花生长及氮素利用的影响. *应用生态学报*, 24 (12): 3453 - 3458.
- Dou H, Alva A K, Bondada B R. 1999. Growth and chloroplast ultrastructure of two citrus root stock seedlings in response to ammonium and nitrate nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, 22 (11): 1731 - 1744.
- Fan Wei-guo, Luo Yan, Wu Su-fang, Ge Hui-min. 2014. Effects of nitrogen fertilizer forms and ratios on rhizospheric environment and growth of the *Juglans sigillata* seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 41 (3): 437 - 446. (in Chinese)
- 樊卫国, 罗燕, 吴素芳, 葛会敏. 2014. 氮肥形态及对比对铁核桃根际环境及幼苗生长的影响. *园艺学报*, 41 (3): 437 - 446.
- Foolad M R. 2004. Recent advances in genetics of salt tolerance in tomato. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 76: 101 - 119.
- Jan A, Osman M B, Amanullah. 2013. Response of chickpea to nitrogen sources under salinity stress. *Journal of Plant Nutrition*, 36: 1373 - 1382.
- Li He-sheng. 2006. The experimental principle and technology of plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)

- 李合生. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
- Liu J, Gao H, Wang X, Zheng Q, Wang C, Wang X, Wang Q. 2014. Effects of 24-epibrassinolide on plant growth, osmotic regulation and ion homeostasis of salt-stressed canola. *Plant Biology*, 16: 440 - 450.
- Liu Mei. 2014. Physiological responses of canola and rice to salinity under different nitrogen forms[M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 刘 梅. 2014. 不同形态氮素营养下油菜和水稻对盐胁迫的生理响应[硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Nathawat N S, Kuhad M S, Goswami C L, Patel A L, Kumar R. 2007. Interactive effect of N source on salinity on growth indices and ion content of Indian mustard. *Journal of Plant Nutrition*, 30: 569 - 598.
- Pandey S K, Nookaraju A, Upandrama C P, Gururani M A, Venkatesh J, Kim D H, Park S W. 2011. An update on biotechnological approaches for improving abiotic stress tolerance in tomato. *Crop Science*, 51: 2303 - 2324.
- Parida A K, Das A B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60: 324 - 349.
- Parida A K, Das A B, Mitra B. 2003. Effects of NaCl stress on the structure, pigment complex composition, and photosynthetic activity of mangrove *Bruguiera parviflora* chloroplasts. *Photosynthetica*, 41: 191 - 200.
- Pompeiano A, Giannini V, Gaetani M, Vita F, Guglielminetti L, Bonari E, Volterrani M. 2014. Response of warm-season grasses to N fertilization and salinity. *Scientia Horticulturae*, 177: 92 - 98.
- Wang J, Baerenklau K A. 2014. Crop response functions integrating water, nitrogen, and salinity. *Agricultural Water Management*, 139: 17 - 30.
- Wang Lei, Long Xiao-hua, Hao Lian-xiang, Liu Zhao-pu. 2012. Effects of nitrogen form on the photochemical efficiency of PS II and antioxidant characteristics of *Jerusalem artichoke* seedling under salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 21 (1): 133 - 140. (in Chinese)
- 王 磊, 隆小华, 郝连香, 刘兆普. 2012. 氮素形态对盐胁迫下菊芋幼苗 PS II 光化学效率及抗氧化特性的影响. *草业学报*, 21 (1): 133 - 140.
- Wu Chuan-lan, Wang Chang-hai, Liang Ming-xiang, Liu Zhao-pu, Jiang Chao-qiang, Zheng Qing-song. 2012. Effect of NaCl stress on growth, cell ultrastructure and ion homeostasis in poplar seedlings. *Chinese Bulletin of Botany*, 47 (6): 615 - 624. (in Chinese)
- 武传兰, 王长海, 梁明祥, 刘兆普, 姜超强, 郑青松. 2012. 盐胁迫对不同品系杨树幼苗生长、细胞超微结构和离子稳态的影响. *植物学报*, 47 (6): 615 - 624.
- Yang Y, Zheng Q S, Liu M, Long X H, Liu Z P, Shen Q R, Guo S W. 2012. Difference in sodium spatial distribution in the shoot of two canola cultivars under saline stress. *Plant and Cell Physiology*, 53 (6): 1083 - 1092.
- Yang Ying, Ma Mei, Zheng Qing-song, Liu Zhao-pu, Guo Shi-wei. 2012. Response of canola seedlings to salt stress under different nitrogen forms. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 18 (5): 1220 - 1227. (in Chinese)
- 杨 瑛, 马 梅, 郑青松, 刘兆普, 郭世伟. 2012. 不同供氮形态下油菜幼苗对盐胁迫的响应. *植物营养与肥料学报*, 18 (5): 1220 - 1227.
- Zheng Q S, Liu Z P, Chen G, Gao Y Z, Li Q, Wang J Y. 2010. Comparison of osmotic regulation in dehydration- and salinity-stressed sunflower seedlings. *Journal of Plant Nutrition*, 33 (7): 966 - 981.