文章编号:1000-7601(2019)02-0144-06 **doi**:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.02.21

水分胁迫下氮形态对水稻根系孔隙度及水分吸收的影响

杨秀霞[1,2],燕　辉[1],周春火[1],郭世伟[2]

(1.江西农业大学国土资源与环境学院,江西 南昌 330045;2.南京农业大学资源与环境科学学院,江苏 南京 210095)

摘　要:采用室内营养液培养及 PEG6000 模拟水分胁迫的方法,研究不同氮素形态(NH_4^+-N、NO_3^--N)和水分条件(正常水分条件、模拟水分胁迫条件)对籼稻(汕优 63、扬稻 6 号)和粳稻(86 优 8、武运粳 7 号)根系孔隙度的影响及根系孔隙度与水分吸收的关系。结果表明:在正常水分条件下,籼稻品种根系伤流在铵态氮和硝态氮处理间均没有显著差异,粳稻品种供硝态氮处理后根系伤流液流速较供铵态氮处理高 56%;在水分胁迫条件下,供硝态氮品种汕优 63、扬稻 6 号、86 优 8、武运粳 7 号伤流量流速仅为供铵态氮品种的 46%、29%、38%和 77%,比在正常水分条件下分别显著降低了 64%、76%、60%、70%。水分胁迫条件下,供铵态氮和供硝态氮品种根系水分吸收能力分别比其在正常水分条件下下降 22%~30%和 35%~44%。水分胁迫条件下,供硝态氮品种汕优 63、扬稻 6 号、86 优 8、武运粳 7 号根系孔隙度分别比其在正常水分条件下增加 267%、151%、133%和 255%,而对铵态氮处理影响不显著。供硝态氮条件下水稻根系通气组织的发育程度与根系伤流液流速呈显著线性负相关关系,供铵态氮条件下二者之间没有相关性。因此,硝态氮营养条件下水稻根系孔隙度的增加可能是造成根系水分吸收下降的关键因素。

关键词:水分胁迫;氮素形态;水稻根系;孔隙度; 水分吸收

中图分类号:S511;S143.1　　**文献标志码**:A

Effects of nitrogen forms on root porosity and water absorption of rice under drought stress

YANG Xiu-xia[1,2], YAN Hui[1], ZHOU Chun-huo[1], GUO Shi-wei[2]

(1. *College of Land Resources and Environmental Sciences*, *Jiangxi Agricultural University*, *Nanchang*, *Jiangxi* 330045, *China*;
2. *College of Resources and Environmental Sciences*, *Nanjing Agricultural University*, *Nanjing*, *Jiangsu* 210095, *China*)

Abstract: Hydroponic experiment was conducted in a greenhouse in this study to explore the nitrogen (N) fertilizer forms, nitrate (NO_3^--N) and ammonium (NH_4^+-N), on the root porosity and water usage of rice plants. Water stress was simulated by treatment with polyethylene glycol (PEG, 10% in w/v, MW6000). Four rice varieties, indica (Shanyou 63 and Yangdao 6) and japonica (86you 8 and Wuyunjing 7), were utilized in the experiment. The results showed that, under non-water stress conditions, there was no significant difference in root xylem sap flow rate on indica rice varieties fertilized with NH_4^+-N and NO_3^--N, while the rate on japonica rice varieties with NO_3^--N fertilization was 56% higher than that with NH_4^+-N. Compared with non-water stress conditions, however, the root xylem sap flow rate under water stress conditions dramatically reduced by 64%, 76%, 60%, and 70% on Shanyou 63, Yangdao 6, 86you 8 and Wuyunjing 7 with NO_3^--N, while only 46%,29%,38% and 77% on the four varieties with NH_4^+-N, respectively. Under water stress, the water absorption capacity of the root significantly decreased by 22%~30% and 35%~44% for the varieties of Shanyou 63, Yangdao 6, 86you 8 and Wuyunjing 7 with NH_4^+-N and NO_3^--N, respectively. Under water stress, root porosity increased by 267%, 151%, 133% and 255% respectively for the varieties of Shanyou 63, Yanddao 6, 86you 8 and Wuyunjing 7 with NO_3^--N fertiliza-

收稿日期:2018-02-06　　**修回日期**:2019-02-28

基金项目:国家自然科学基金(31460540,30871587);国家重点研发计划(2017YFD0200808)

作者简介:杨秀霞(1983-),女,河南太康人,博士,研究方向为水稻营养生理。E-mail:yangxiuxia11@163.com

通信作者:郭世伟(1969-),男,吉林长春人,教授,博士生导师,主要从事植物营养生理学、作物施肥理论与实践和植物营养与病害研究。E-mail:sguo@njau.edu.cn

tion than that under non-water stress conditions. There was negligible effects on the plants with NH_4^+-N under the water stress conditions. Correlation analysis indicated that the root xylem sap flow rate was negatively correlated with root porosity (aerenchyma formation) in the plants with NO_3^--N, and there was no correlation between these two indexes with NH_4^+-N fertilization. Consequently, the increased root porosity might be a key factor for the decreased water absorption in the plants with NO_3^--N under water stress conditions.

Keywords: water stress; nitrogen forms; rice root; root porosity; water absorption

水稻作为农业中的耗水大户,每年灌溉用水量约占农业用水量的 70%[1],而其中大量的灌溉水在地表蒸发或者渗漏流失,水资源浪费现象十分严重。随着我国水资源的日益紧缺,开展水稻抗旱生理研究受到越来越多的重视[2-3]。通过对水稻水分代谢的研究,证明除了生态用水浪费严重外,水稻的生理用水水分利用效率也十分低下。究其原因,主要是由于水稻叶片气孔开放程度很高[4],根系及木质部的水流导度又很低造成的[5]。

根系最主要的功能是为地上部的生长提供养分和水分[6]。在大气-植物-土壤连续体中,根系也是水流的最大阻力所在,水分从根系表面到根系木质部的流速可以通过根系的水流导度和水势梯度来估算[7]。根系形态和解剖结构与根系对水分和养分的吸收关系非常密切,除了被认为是根系水流阻力主要来源的凯氏带外,根系内皮层的细胞数量、内皮层或外皮层中的木栓层、根直径、皮层宽度和通气组织都可引起根系水流导度的变化[8-9]。

在通气良好的培养溶液中,当溶液中缺氮或磷营养时,在水稻不定根中能观察到发达的通气组织[10-11]。研究表明根系皮层中通气组织的发育有利于增强玉米的抗旱性,主要是由于通气组织的形成降低了根系呼吸消耗。通气组织一般认为是根系水分吸收与运输的主要障碍,其发育程度与植物水分密切相关。前期研究表明,在水分胁迫条件下,供应铵态氮营养可以增强水稻的抗旱性和保持其较高的水分吸收能力[12-15]。而水分胁迫条件下,供铵态氮水稻根系所具有的较高水分吸收能力是否也与根系通气组织的增加有关仍不清楚。

为此,本试验采用室内营养液培养及 PEG6000 模拟水分胁迫的方法进一步研究不同氮素形态和水分条件对水稻根系孔隙度(通气组织)的影响,以及与根系水流导度和伤流液的关系,试图探明在不同氮素形态和水分条件下,造成不同基因型水稻根系水分吸收能力差异的原因。

1　材料与方法

1.1　材料与试验设计

溶液培养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 1 000~1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}。供试水稻(*Oryza sativa* L)选用基因型差异较大的 4 个品种:汕优 63(杂交籼稻)、扬稻 6 号(常规籼稻)、86 优 8(杂交粳稻)、武运粳 7 号(常规粳稻)。供氮形态为铵态氮[NH_4^+-N,以$(NH_4^+)_2SO_4$形式供应]、硝态氮[NO_3^--N,以$Ca(NO_3^-)_2$形式供应],供氮浓度均为 40 mg·L^{-1}。营养液采用国际水稻所(IRRI)的常规营养液配方[16],并略作改进。此外,添加Na_2SiO_3使营养液中的SiO_2浓度为 0.1 mmol·L^{-1},并加入 1 mg·L^{-1}双氰胺(DCD)作为硝化抑制剂。2 种水分处理:正常水分条件、模拟水分胁迫条件[在营养液中添加 100 g·L^{-1}聚乙二醇 6000(PEG6000),渗透势约相当于-0.15 MPa]。试验共设置 4 个处理,即铵态氮处理、硝态氮处理、铵态氮加 PEG6000 处理、硝态氮加 PEG6000 处理,分别以 A、N、AP、NP 表示。

种子消毒后均匀铺于育苗框中,常温条件下避光发芽;培养至 2 叶 1 心时,选取长势一致的幼苗移栽至不透光的塑料桶中(容积为 3 L),每桶移栽 6 穴,每穴 2 株。移栽后,塑料桶全部摆放于实验台上,为保持密度与大田种植密度接近,所有塑料桶之间保持紧密相连。在 1/2 浓度完全营养液(NH_4^+-N 和 NO_3^--N 浓度均为 10 mg·L^{-1})中缓苗至 3 叶 1 心,完全营养液(NH_4^+-N 和 NO_3^--N 浓度均为 20 mg·L^{-1})中预培养 3 d 后进行不同形态氮素处理,营养液 pH 值每天调节至 5.50±0.05,每 3 d 更换 1 次营养液。处理 9 d 后(至不同处理间出现明显的生物学性状差异)进行水分胁迫处理,每个处理重复 5 次,再培养 12 d,进行各项指标的测定,测定进行 3 次重复试验。

1.2　测定项目

1.2.1　*伤流液的收集*　从 19:00 开始到次日7:00 结束,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伤流液 12 h。伤流液流量通过差减称量法计算[17]。

1.2.2　*根系孔隙度测定*　为定量检测水稻根系通气组织在水分胁迫条件下的发育程度,每个处理选取 5 株水稻,分别对不同处理水稻根系孔隙度进行

测定。基本原理是比较浸入蒸馏水中的水稻根系组织在抽真空前后的重量差异,若根组织内有孔隙,则在抽真空过程中孔隙中的空气将逐渐被水所代替,最后导致抽真空后根系组织重量产生差异,差异的大小即反映孔隙度的高低[18-19]。

每个处理组随机选取 3 株水稻,洗净、擦干、称量根系样品的鲜重(W_r)。将抽真空 12 h 的蒸馏水注入 50 ml 的比重瓶,室温下称量水加比重瓶的重量(W_{wb}),将称重后的根系样品置于注水的比重瓶中,称重(W_{wbr})后将其放入真空干燥箱中抽真空至无气泡产生,最后将抽真空的根样转回到盛满水的比重瓶中称重(W_{wbra})。孔隙度按以下公式计算:

$$孔隙度\% = [(W_{wbra} - W_{wbr}) / (W_{wb} + W_r - W_{wbr})] \times 100$$

1.2.3 根系水分吸收速率测定 10% PEG 模拟水分胁迫处理结束后,通过称重差减法测定 2 h 内(9:00-11:00)水稻水分吸收量,结束后称量根系鲜重。同时在另一批对应处理的营养液中加入预先配好的 $HgCl_2$溶液($HgCl_2$是水通道蛋白的专一性抑制剂,向营养液中加入 0.1 mmol · L^{-1} $HgCl_2$能够抑制水通道蛋白的活性[20]),使营养液中 $HgCl_2$终浓度为 0.1 mM,通过称重差减法测定 2 h 内水稻幼苗的水分吸收速率。

1.3 数据处理

所有数据运用 JMP10.0(SAS Institute, Cary, NC, USA, 2011)和 Microsoft Excel 2010 进行统计分析,采用 LSD 方法进行多重比较。

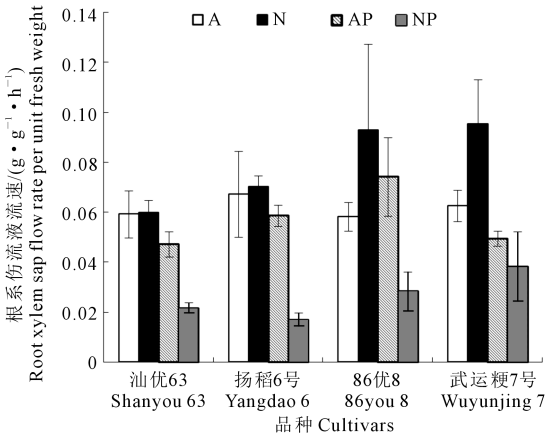
2 结果与分析

2.1 氮素形态及水分条件对根系伤流液流速的影响

根系伤流液流速能够反映根系活性的大小,同时也能够反映根系吸水能力的强弱。由图 1 可以看出,在正常水分条件下,不同氮素形态对水稻根系伤流强度的影响存在品种间差异。就籼稻品种(汕优 63、扬稻 6 号)而言,在正常水分条件下铵态氮(A)和硝态氮(N)处理间根系伤流均没有显著差异;但粳稻品种 86 优 8、武运粳 7 号在供硝态氮处理下根系伤流液流速分别较供铵态氮处理显著提高 60%和 52%。水分胁迫条件下,汕优 63、扬稻 6 号、86 优 8、武运粳 7 号在硝态氮加 10%PEG6000 处理(NP)后伤流液流速分别比正常水分条件下降低 64%、76%、60%、70%,均达到显著性差异。除 86 优 8 外,不同基因型水稻供铵态氮加 10%PEG6000 处理(AP)后伤流液流速也表现为降低的趋势,与正常水分条件相比没有显著差异,但显著高于 NP 处理(除武运粳 7 号外)。说明水分胁迫条件下供铵态氮营养有利于维持水稻较高的根系活力和水分吸收能力。

2.2 氮素形态及水分胁迫对水稻根系孔隙度的影响

从图 2 可以看出,在正常水分条件下,供铵态氮处理水稻根系孔隙度均显著高于供硝态氮处理(除扬稻 6 号外);在水分胁迫条件下,供铵态氮处理水稻的根系孔隙度没有显著增加(除汕优 63 外),而供硝态氮处理水稻根系孔隙度均显著增加,即水分胁迫显著刺激了硝态氮营养条件下根系通气组织的形成。



注:A、N、AP、NP 分别表示供铵态氮处理、供硝态氮处理、供铵态氮加 10%PEG6000 处理、供硝态氮加 10% PEG6000 处理。下同。

Note: A, N, AP and NP mean the treatments with NH_4^+-N, NO_3^--N, NH_4^+-N with 10% of PEG6000, NO_3^--N with 10% PEG6000, respectively. The same below.

图 1 不同氮素形态和水分条件对不同水稻品种根系伤流液流速的影响

Fig.1 Root xylem sap flow rate per unit fresh weight of different rice cultivars under different forms of N fertilizers and water stress

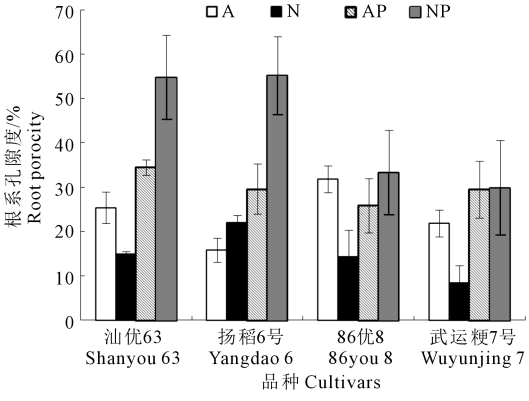


图 2 不同氮素形态和水分胁迫下不同水稻品种的根系孔隙度

Fig.2 Root porosity of different rice cultivars under different forms of N fertilizers and water stress

从图 3 可以看出,供铵态氮条件下,水稻单位根系鲜重的伤流液流速并未随着根系孔隙度的增加发生显著变化,二者之间没有相关性($P>0.05$)。在供硝态氮条件下,水分胁迫导致根系伤流液流速下降,水稻单位根系鲜重的伤流液流速与根系孔隙度之间呈显著的线性负相关关系($P<0.01$)。

2.3　氮素形态及水分胁迫对水稻根系水分吸收的影响

在正常水分条件下,供铵态氮和硝态氮营养水稻之间单位根系吸水量无显著差异(除汕优 63 外);模拟水分胁迫处理后,供铵态氮和硝态氮营养水稻根系水分吸收显著下降,但不同供氮形态下降幅度不同(表 1)。在供铵态氮营养条件下,汕优 63、扬稻 6 号、86 优 8 和武运粳 7 号根系水分吸收分别下降 30%、23%、22% 和 26%,供硝态氮营养条件下则分别下降 40%、44%、35% 和 40%。因此,水分胁迫条件下,供铵态氮营养可有效缓解水稻根系水分吸收能力的下降。

向营养液添加 0.1 mmol · L^{-1} $HgCl_2$后,不同供氮形态和水分处理条件下水稻单位时间内单位根系水分吸收量均呈下降的趋势(表 1)。通过计算添加 $HgCl_2$后水稻根系水分吸收下降百分率可推测不同处理条件下水稻根系通过水通道蛋白跨膜运输途径吸收水分的比例[20]。从表 1 可以看出,在正常水分条件下添加 $HgCl_2$处理后,供铵态氮和硝态氮营养水稻根系水分吸收下降比例平均分别为 67% 和 58%;在水分胁迫条件下添加 $HgCl_2$处理后,供铵态氮营养水稻根系水分吸收下降比例变化较小(平均为 69%),而供硝态氮营养水稻根系水分吸收下降比例显著降低(除扬稻 6 号外,平均为 28%)。据此可推测,水分胁迫条件下,供铵态氮营养可能有助于维持水稻根系较高的水通道蛋白活性。

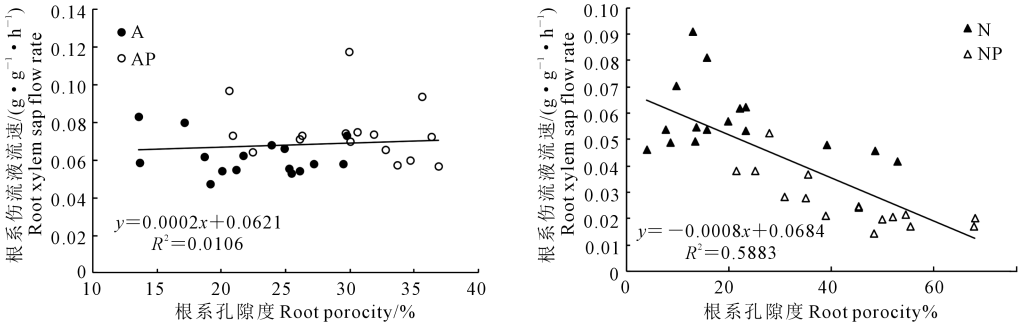


图 3　水稻单位鲜重根系伤流液流速和根系孔隙度之间的关系

Fig.3　Relationship between root porosity and root xylem sap flow rate per unit fresh weight of rice

表 1　不同氮素形态和水分条件对水稻根系水分吸收的影响/(g · g^{-1} · h^{-1})

Table 1　Effects of different nitrogen forms and water conditions on water uptake rate by rice roots

品种 Cultivar	处理 Treatment	对照 Control	加 Hg 抑制处理 (+0.1 mmol · L^{-1} $HgCl_2$) Added $HgCl_2$
汕优 63 Shanyou 63	A	2.93±0.23a	0.76±0.29b
	N	2.18±0.19b	0.82±0.09ab
	AP	1.92±0.55b	0.48±0.16 b
	NP	1.31±0.18c	0.94±0.33ab
扬稻 6 号 Yangdao 6	A	2.65±0.11a	0.89±0.29bc
	N	2.95±0.16a	1.30±0.31ab
	AP	2.04±0.48b	0.56±0.22 c
	NP	1.65±0.38c	0.76±0.39bc
86 优 8 86you 8	A	2.50±0.45a	0.70±0.36 b
	N	2.47±0.09a	1.11±0.14ab
	AP	1.96±0.71b	0.65±0.20 b
	NP	1.61±0.16bc	1.15±0.16ab
武运粳 7 号 Wuyunjing 7	A	2.28±0.06a	1.01±0.35bc
	N	2.60±0.15a	1.11±0.17abc
	AP	1.69±0.47b	0.66±0.16 c
	NP	1.56±0.37bc	1.14±0.13ab

注:表中数字为平均值±SD,同列中不同字母表示 *LSD* 检验 5% 水平差异显著。

Notes: The number in the table is mean±SD. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<5\%$ level by *LSD* test.

3　讨　论

水分胁迫条件下,供应铵态氮营养的水稻具有较高的生物量、光合速率、水分利用率和水分吸收效率[13-15]。因此,供铵态氮可以改善水稻苗期水分吸收和利用能力,增强水稻的抗旱性[12]。然而,不同氮素形态及水分条件影响水稻水分吸收和运输的机理还有待进一步研究。在本试验中,我们主要揭示了不同氮素形态及水分条件对水稻根系通气组织发育和木质部伤流液流速的影响。

3.1 水分胁迫下供铵态氮水稻具有较强的水分吸收能力

根系的水分吸收能力与根系木质部伤流液流速密切相关[21]。本试验结果表明,与正常水分条件相比,水分胁迫条件下供硝态氮处理水稻根系伤流液流速显著下降,而供铵态氮处理水稻无显著差异。根系的水分吸收受根系自身物理和生理特性的调节[22]。由根系的复合运输模型可知,水分主要通过以下 3 种途径进入根系导管,即质外体途径、共质体途径和跨细胞途径,其中后 2 种途径又统称为细胞-细胞途径。根系细胞质膜上水通道蛋白的活性主要影响径向水流运输的细胞-细胞途径[23-25]。很多研究表明,水通道蛋白在植物和水分的关系中起着非常重要的作用[26-29]。

汞作为水通道蛋白的专一性抑制剂,经汞处理后根系水分吸收会下降[30]。本试验条件下,与未加汞对照相比,无论是在正常水分条件还是在胁迫水分条件下,供铵、硝态氮营养的水稻根系水分吸收均有所下降,且供应铵营养水稻的水分吸收量低于硝营养水稻。由此可以推测在水分胁迫条件下,铵营养水稻根系的水分可能主要通过对汞较敏感的水通道蛋白(细胞-细胞途径)进行运输,硝营养水稻则主要以质外体途径为主。

3.2 水分胁迫和氮形态对水稻通气组织的影响

通气组织由植物根或茎皮层内充满空气的腔组成,主要形成于湿生植物和一些处于胁迫条件下的旱生植物的根系和茎秆中。植物感受环境胁迫信号后,传递原初信号进而诱导乙烯的合成,通过乙烯浓度变化引起级联反应,诱导细胞死亡而形成通气组织[31]。曹宛虹等[32]研究证明,水分胁迫可以诱导水稻中一种乙烯受体基因 *OSPK*2 的表达。水分胁迫后,铵态氮和硝态氮通气组织的发育程度快慢可能也是由于乙烯促进通气组织形成在氮素形态上所表现的不同所造成的。

通气组织的形成与根系生长所处的环境条件存在密切关系。除了缺氧逆境胁迫外,其他环境胁迫如养分胁迫、机械障碍甚至干旱均可诱导植物通气组织的形成[33-36]。本研究表明,在正常水分条件下,供铵态氮处理不同基因型水稻根系孔隙度均高于供硝态氮处理,而在水分胁迫条件下,供铵态氮处理水稻的根系孔隙度变化不大,供硝态氮处理水稻的根系孔隙度显著增加,根系孔隙度较正常水分条件增加 1~2 倍。

根系的形态和结构是影响根系水流导度的重要因子[5]。本研究结果表明,硝态氮营养条件下水稻根系木质部汁液流速和根系孔隙度呈显著的负相关关系,而铵态氮营养条件下无相关性(图 3)。这表明水稻根系通气组织的发育并未抑制铵营养条件下根系水分吸收和运输,而显著抑制了硝营养下的水稻。究其原因可能与 2 种供氮形态下水稻水分运输途径发生变化有关。铵营养下水稻根系水分径向运输可能主要通过对 Hg 反应敏感的水通道蛋白进行,通气组织的形成对其水分运输不造成影响,而硝营养下水稻水分运输则可能主要通过质外体途径进行。不同氮素形态和水分胁迫条件下根系形成通气组织的机理还不清楚,有待于进一步研究。

4 结 论

水分胁迫条件下,供铵态氮营养可有效缓解水稻根系水分吸收能力的下降,其中汕优 63、扬稻 6 号、86 优 8 和武运粳 7 号根系水分吸收分别下降 30%、23%、22%和 26%,供硝态氮营养条件下则分别下降 40%、44%、35%和 40%。在正常水分条件下,供铵态氮处理水稻根系孔隙度均显著高于供硝态氮处理(除扬稻 6 号外);在水分胁迫条件下,供铵态氮处理水稻的根系孔隙度没有显著增加(除汕优 63 外),而供硝态氮处理水稻根系孔隙度均显著增加,因此水分胁迫显著刺激了硝态氮营养条件下根系通气组织的形成。在供硝态氮条件下,水分胁迫导致根系伤流液流速下降,水稻单位根系鲜重的伤流液流速与根系孔隙度之间呈显著的线性负相关关系($P<0.01$)。

参 考 文 献:

[1] 丁雷.氮素营养调节水稻水分状况和光合作用机制研究[D].南京:南京农业大学,2015.

[2] 程建平,曹凑贵,蔡明历,等.水分胁迫与氮素营养对水稻生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2007,25(11):149-154.

[3] Ahn H, Jung I, Shin S J, et al. Transcriptional network analysis reveals drought resistance mechanisms of AP2/ERF transgenic rice[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:1044.

[4] Makino A, Sato T, Nakano H,et al. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances[J]. Planta, 1997,203(3):390-398.

[5] Miyamoto N, Steudle E, Hirasawa T,et al. Hydraulic conductivity of rice roots[J]. Journal of Experimental Botany,2001,52(1):1835-1846.

[6] Wang G, Liu F, Xue S. Nitrogen addition enhanced water uptake by affecting fine root morphology and coarse root anatomy of Chinese pine

seedlings[J]. Plant & Soil,2017,418(1-2):177-189.

[7] Fan M S, Bai R Q, Zhao X F,et al. Aerenchyma formed under phosphorus deficiency contributes to the reduced root hydraulic conductivity in maize roots[J]. Journal of Integrative Plant Biology,2007,49(5):598-604.

[8] Melchior W, Steudle E. Water transport in onion *Allium cepa* L. roots: Changes of axial and radial hydraulic conductivity during development [J]. Plant Physiology,1993,101(4):1305-1315.

[9] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy[J]. Journal of Experimental Botany,1999,50(331):201-209.

[10] He C J, Morgan P W, Drew M C. Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogen- or phosphate-starved roots of *Zea mays* L. during aerenchyma formation[J]. Plant Physiology,1992,98(1):137-142.

[11] Lu Y, Wassmann R, Neue H U,et al. Impact of phosphorus supply on root exudation, aerenchyma formation and methane emission of rice plants[J]. Biogeochemistry,1999,47(2):203-218.

[12] Gao Y X, Li Y, Yang X X,et al. Ammonium nutrition increases water absorption in rice seedlings (*Oryza sativa* L.) under water stress[J]. Plant Soil,2010,331(1-2):193-201.

[13] Guo S W, Chen G, Zhou Y,et al. Ammonium nutrition increases photosynthesis rate under water stress at early development stage of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Soil,2007,296(1-2):115-124.

[14] Guo S W, Zhou Y, Li Y,et al. Effects of different nitrogen form and water stress on water use efficiency of rice plants[J]. Annals of Applied Biology,2008,153:127-134.

[15] Li Y, Gao Y X, Ding L,et al. Ammonium enhances the tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) to drought condition[J]. Agricultural Water Management,2009,96(12):1746-1750.

[16] Lu Z J, Neumann P M. Water stress inhibits hydraulic conductance and leaf growth in rice seedlings but not the transport of water via mercury-sensitive water channels in the root[J]. Plant Physiology,1999,120(1):143-151.

[17] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2001:159-164.

[18] Longstreth D J, Borkhsenious O N. Root cell ultrastructure in developing aerenchyma tissues of three wetland species[J]. Annals of Botany,2000,86(3):641-646.

[19] Khan A R. Root porosity of peanut under varying soil-water regimes [J]. Journal of agronomy and crop science,1983,152-219.

[20] 李勇,周毅,郭世伟,等.铵态氮和硝态氮营养对水、旱稻根系形态及水分吸收的影响[J].中国水稻科学,2007,21(3):294-298.

[21] Mu Z, Zhang S, Zhang L, et al. Hydraulic conductivity of whole root system is better than hydraulic conductivity of single root in correlation with the leaf water status of maize[J]. Botanical Studies, 2006,47(2):145-151.

[22] Kong X, Luo Z, Dong H, et al. H_2O_2 and ABA signaling are responsible for the increased Na^+ efflux and water uptake in *Gossypium hirsutum* L. roots in the non-saline side under non-uniform root zone salinity[J]. Journal of Experimental Botany,2016,67(8):2247-2261.

[23] Steudle E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,2001,52(1):847-875.

[24] Steudle E, Peterson C A. How does water get through roots? [J]. Journal of Experimental Botany,1998,49(322):775-778.

[25] Steudle E. Water uptake by plant roots: an integration of views[J]. Plant Soil,2000,226(1):45-56.

[26] Lu Z J, Neumann P M. Water-stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition [J]. Journal of Experimental Botany,1998,49(329):1945-1952.

[27] Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes[J]. Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology,1997,48(1):399-429.

[28] Steudle E, Henzler T. Water channels in plants: do basic concepts of water transport change[J]. Journal of Experimental Botany,1995,46(9):1067-1076.

[29] Wan X C, Steudle E, Hartung W. Gating of water channels (aquaporins) in cortical cells of young corn roots by mechanical stimuli (pressure pulses): effects of ABA and of $HgCl_2$[J]. Journal of Experimental Botany,2004,55(396):411-422.

[30] 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.

[31] Jackson M B,Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submerge[J]. Plant Biology,1999,1(3):274-287.

[32] 曹宛虹,董亿,张劲松,等.水稻乙烯受体类似物基因的克隆及其表达特性[J].中国科学(C 辑),2003,33(2):125-132.

[33] Eshel A, Nielsen K L, Lynch J P. Screening bean genotypes for differences in phosphorus utilization efficiency[J]. Israeli Journal Plant Science,1996,44:225-229.

[34] 樊明寿,陈刚,孙国荣.缺磷玉米根内通气组织的发育时间及基因型差异[J].作物学报,2005,31(9):1120-1124.

[35] He C, Finlayson S A, Drew M C,et al. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impendence and hypoxia[J]. Plant Physiology,1996,112(4):1679-1685.

[36] Dong M F, Feng R W, Wang R G, et al. Inoculation of Fe/Mn-oxidizing bacteria enhances Fe/Mn plaque formation and reduces Cd and As accumulation in rice plant tissues[J]. Plant & Soil,2016,404(1-2):75-83.