

水稻苗期根系铵钾离子吸收的交互作用研究

燕金香¹ 李福明^{1,2} 褚光¹ 徐春梅¹ 陈松¹ 章秀福¹ 王丹英^{1,*}

(¹中国水稻研究所/水稻生物学国家重点实验室, 杭州 311400; ²长江大学, 湖北 荆州 434025; *通讯联系人, E-mail: wangdanying@caas.cn)

Study on the Interaction Between Ammonium and Potassium Absorption in Rice Roots at the Seedling Stage

YAN Jinxiang¹, LI Fuming^{1,2}, CHU Guang¹, XU Chunmei¹, CHEN Song¹, ZHANG Xiufu¹, WANG Danying^{1,*}

(¹China National Rice Research Institute/State Key Laboratory of Rice Biology, Hangzhou 311400, China; ²Changjiang University, Jingzhou 434025, China;

*Corresponding author, E-mail: wangdanying@caas.cn)

Abstract: 【Objective】 In order to clarify the interaction between NH_4^+ and K^+ uptake in rice roots at the seedling stage, and to lay a solid basis for fertilizer application in rice production, 【Method】 we conducted an hydroponic experiment under different NH_4^+ and K^+ concentrations, and analyzed NH_4^+ and K^+ uptake rate of rice roots at the seedling stage.

【Result】 When K^+ concentration was less than 0.2 mmol/L, the K^+ uptake curve through high-affinity transport system (HATS) in rice root followed the Michaelich-Menten equation. NH_4^+ decreased K^+ uptake rate, the V_{\max} of K kept decreasing with the increase of NH_4^+ concentration, however, the effect of NH_4^+ on K_m was relatively little. Compared with zero NH_4^+ treatment, the V_{\max} and K_m of K^+ uptake at the 1.62 mmol/L NH_4^+ application level decreased by 47.30% and 12.33% in rice variety Qilisi-miao(QL), and by 39.21% and 16.46% in rice variety Huke 3(HK3), respectively. When K^+ concentration was higher than 0.5 mmol/L, it was mainly absorbed through low-affinity transport system(LATS), in which the uptake rate of K^+ was kept increasing with the increase of K^+ concentration, and NH_4^+ greatly decreased the uptake rate of K^+ -LATS at the same concentration of K^+ . The uptake rate of NH_4^+ was increased with the increase of NH_4^+ concentration, however, no significant difference was observed in NH_4^+ uptake rate under different concentrations of K^+ . 【Conclusion】 NH_4^+ reduced K^+ uptake both through HATS and LATS of K^+ ; and the effects of NH_4^+ on K^+ -HATS uptake were mainly due to the competition of NH_4^+ for K^+ -carrier at the cell membrane; K^+ had no influence on NH_4^+ absorption. The interactions between NH_4^+ and K absorption in rice root at the seedling stage were mainly because NH_4^+ reduced K^+ uptake.

Key words: rice; K^+ absorption; NH_4^+ absorption; low affinity transport system; high affinity transport system

摘要: 【目的】为探讨水稻幼苗根系 NH_4^+ 、 K^+ 吸收的交互作用, 深化水稻养分吸收理论, 【方法】采用溶液培养的方法, 对低钾及高钾浓度下水稻在有铵和无铵时的 K^+ 吸收动力学特征进行了研究, 对不同钾浓度下水稻根系 NH_4^+ 的吸收速率进行了比较。【结果】1) 当 $\text{K}^+ < 0.2$ mmol/L 时, 水稻根系通过高亲和和转运系统吸收 K^+ 服从 Michaelich-Menten 动力学方程; NH_4^+ 的存在显著降低 K^+ 的最大吸收速率(V_{\max}), 且降幅随着 NH_4^+ 浓度的增加而增大; NH_4^+ 对水稻根表载体与 K^+ 的亲合力(K_m)影响较小, 在 1.62 mmol/L NH_4^+ 浓度下, 水稻品种齐粒丝苗和沪科 3 号的 K_m 分别下降了 12.33% 和 16.46%, 远低于 V_{\max} 47.30% 和 39.21% 的降幅。2) 当 $\text{K}^+ > 0.5$ mmol/L 时, 水稻根系 K^+ 低亲和和转运系统发挥作用, K^+ 吸收速率随浓度的增加而不断增加, 呈不饱和特征; 但在相同 K^+ 浓度下, 水稻根系的 K^+ 吸收速率随 NH_4^+ 浓度的增加而下降。3) 水稻根系对 NH_4^+ 的吸收速率随着 NH_4^+ 浓度的增加而增加; 在相同 NH_4^+ 浓度下, 水稻根系对 NH_4^+ 的吸收速率受 K^+ 浓度的影响很小。【结论】 NH_4^+ 抑制水稻苗期根系 K^+ 的高亲和和转运和低亲和和转运, NH_4^+ 对 K^+ 高亲和和吸收的影响主要是由于铵竞争细胞膜上的钾载体所致; 外界 K^+ 浓度的变化对水稻幼苗的 NH_4^+ 吸收速率影响很小。水稻铵钾的交互作用主要表现在 NH_4^+ 对 K^+ 吸收的抑制作用。

关键词: 水稻; 钾吸收; 铵吸收; 低亲和和转运系统; 高亲和和转运系统

中图分类号: S143.1; S143.3; S511.06

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2017)04-0409-08

收稿日期: 2016-11-24; 修改稿收到日期: 2017-02-16。

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD)资助项目; 国家自然科学基金资助项目(31371581,31671630); 国家水稻产业技术体系资助项目(CARS-01)。

K、N 是水稻正常生长的大量必需营养元素。在稻田淹水条件下,土壤硝化作用被强烈抑制^[1],施入稻田的 N 在上层土壤和溶液中主要以 NH_4^+ 形式存在,水稻根系对 NH_4^+ 、 K^+ 的吸收对水稻的生长发育和产量形成起着重要作用^[2]。研究表明,水稻根系对 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收都涉及细胞质膜上高亲和转运系统(HATS)和低亲和转运系统(LATS)。当外界 NH_4^+ 的浓度低于 1 mmol/L, K^+ 浓度低于 200 $\mu\text{mol/L}$ 时, NH_4^+ 和 K^+ 高亲和转运系统发挥主要作用。在高亲和转运系统中, NH_4^+ -N 的转运主要由 NH_4^+ 特异转运蛋白(Ammonium transporter, AMT)来完成,目前在水稻基因组中已经发现存在 10 个铵盐转运 ATM 基因^[3],而 K^+ 转运蛋白包括 HKT 和 KUP/HAK/KT 两大转运家族^[4]。 NH_4^+ 和 K^+ 的高亲和吸收都服从简单的 Michaelich-Menten 动力学方程,具有饱和动力学的特征。当外界 NH_4^+ 浓度 > 1 mmol/L, K^+ 浓度 > 0.2 mmol/L 时, NH_4^+ 和 K^+ 主要由低亲和转运系统(LATS)进入根系。有研究认为在低亲和转运系统中, NH_4^+ 和 K^+ 通过阳离子通道进入根系^[4-5]。

由于 NH_4^+ 的直径(0.286 nm)和 K^+ 的直径(0.266 nm)相近,且具有相同的电荷。前人的研究认为,植物对 NH_4^+ 的吸收会抑制对 K^+ 的吸收。封克等^[6]认为在吸收过程中, NH_4^+ 会强烈竞争根表细胞高亲和系统的 K^+ 载体,其研究表明,0.2 mmol/L 的 NH_4^+ 可使大豆、水稻、玉米、小麦 K^+ 吸收的 V_{max} 分别降低 80%、45.6%、51.6% 和 45.8%。Szczerba 等^[4]认为在低亲和系统中,输送 NH_4^+ 、 K^+ 等阳离子的转运子非常相似,是一种非选择性阳离子通道, NH_4^+ 的大量吸收会减少 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等阳离子的摄入量。此外,根系吸收过量 NH_4^+ 后,体内阳离子含量高于阴离子含量,根系需要排出 H^+ 以维持体内的阴阳离子平衡,因此,外界高 NH_4^+ 浓度会降低根际的 pH 值,造成根际的酸化环境^[7]。许多植物在根际 pH 降低后,细胞膜质子泵活性受到抑制,膜电位也无法维持在正常的状态,这又导致根系对 K^+ 等其他营养离子的吸收受到影响。

然而,虽然前人的研究已表明 NH_4^+ 的吸收会抑制水稻 K^+ 的吸收,但尚不明确 NH_4^+ 对 K^+ 吸收的抑制作用与彼此浓度的关系,以及 K^+ 对 NH_4^+ 吸收的影响。因此,有必要设置不同的 NH_4^+ 、 K^+ 浓度,对水稻根系在不同浓度下的 NH_4^+ 、 K^+ 吸收的交互作用进行系统研究。研究结果将有助于深化水稻氮、钾肥吸收理论,同时给水稻平衡施肥提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 材料准备

试验于 2016 年 7 月—9 月在中国水稻研究所人工气候室中进行。以常规籼稻齐粒丝苗和沪科 3 号为供试材料。水稻种子由 1% 的 NaClO 灭菌 30 min,用水冲洗 5~6 次后,置于 0.2 mmol/L 的 CaSO_4 中浸泡 24 h 后在 35℃ 下催芽 1d。将发芽良好的种子进行砂培,置于人工气候室生长,其间光照为 12 h,叶面光强为 4000 lx,温度为 28±1℃。生长至第 10 天,将幼苗去掉胚乳,转移至 0.2 mmol/L 的 CaSO_4 溶液中,培养 6d 后用于以下试验^[6]。

1.1.1 低 K^+ 浓度下 NH_4^+ 对水稻苗期根系 K^+ 吸收的影响

设 K^+ 浓度分别为 0.01、0.03、0.06、0.09、0.12、0.15、0.18、0.2 mmol/L, NH_4^+ 的浓度为 0 mmol/L、0.2 mmol/L 和 1.62 mmol/L。为了进一步分析低 NH_4^+ 对 K^+ 吸收的影响,进行了第二次试验。在相同 K^+ 浓度下设置了 0、0.05、0.20、1.62 mmol/L 4 个 NH_4^+ 浓度(分别以 N_0 、 $\text{N}_{0.05}$ 、 $\text{N}_{0.20}$ 、 $\text{N}_{1.62}$ 表示),其中 $\text{N}_{0.05}$ 、 $\text{N}_{0.20}$ 和 $\text{N}_{1.62}$ 分别为 1/32、1/8 和正常木村 B 配方 N 浓度^[8-9]。当 NH_4^+ 浓度为 $\text{N}_{0.05}$ 和 $\text{N}_{0.20}$, K^+ 浓度 < 0.2 mmol/L 时,水稻根系对 NH_4^+ 和 K^+ 的吸收均是通过高亲和系统^[4-5]进行的。在试验中为排除低亲和系统(离子通道吸收)的影响,吸收液中加入 1 mmol/L 的特异性通道抑制剂 TEA^[10]。吸收液的支持电解质为 0.2 mmol/L CaSO_4 , pH 为 6.0。

取生长均匀的健壮水稻幼苗,每 6 株为一个测量单位,共 8 组,每组包括 3 个测量单位(即 3 个重复)。测定时将水稻幼苗根系全部浸入 K^+ 系列吸收液中,吸收液体积为 50 mL。除 K^+ 浓度 0.01 mmol/L 的处理在温度 28℃、光强 4000 lx 的条件下吸收 1 h 外,其余系列 K^+ 浓度在上述相同温度和光强下吸收 5 h。幼苗取出后立即用吸水纸吸干根外水分,切除地上部后称取根鲜质量。测定吸收前后溶液中 NH_4^+ 和 K^+ 的浓度,其中 NH_4^+ 的测定采用淀粉蓝比色法, K^+ 的测定采用火焰光度计法。根据处理前后溶液中 NH_4^+ 和 K^+ 的浓度,计算单位鲜根在单位时间内 NH_4^+ 和 K^+ 的净吸收量,求根系对 NH_4^+ 和 K^+ 的净吸收速率。

根系 NH_4^+ 、 K^+ 吸收速率 $V=(C_0-C_t)\times V\times m^{-1}\times t^{-1}$ 。式中 C_0 、 C_t 分别表示处理前后营养液的 NH_4^+ 、 K^+ 浓度, V 表示营养液的体积, t 为处理时间, m 为根鲜质量。

1.1.2 高 K^+ 浓度下 NH_4^+ 对水稻苗期根系 K^+ 吸收的影响

设 K^+ 浓度分别为 0.5、1.0、3.0、6.0、9.0、12.0 mmol/L, NH_4^+ 的浓度设为 0、1.62(木村 B 营养液配方中的 N 浓度)、12.96 mmol/L (木村 B 营养液配方 N 浓度的 8 倍)。在吸收液配制中为排除高亲和转运系统的影响, 加入 0.2 mmol/L 的 NEM。处理、测定及吸收速率计算方法同试验 1。

1.2 统计分析

采用 Michaelis-Menten 方程的双倒数法转换式处理 K^+ 数据, 求得 K^+ 吸收动力学参数 V_{max} 和 K_m 值, 以根鲜质量为量纲进行处理。双倒数法将米氏方程 $V=V_{max} \cdot C/(K_m+C)$ 转换为 $1/V=1/V_{max}+K_m/V_{max} \times 1/C$, 并以 $1/V$ 为应变量, $1/C$ 为自变量作图, 其中直线的截距即为 $1/V_{max}$, 斜率即为 K_m/V_{max} , 进而求出 V_{max} 、 K_m 。

采用 SAS 和 Excel 2007 软件对数据进行统计分析, 采用邓肯氏新复极差法(DMRT)进行方差分析和差异显著性检验, 用 Excel 2003 和 SAS 软件对数据进行相关整理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 低 K^+ 浓度下 NH_4^+ 对水稻苗期根系 K^+ 吸收的影响

在 0~0.2 mmol/L K^+ 浓度范围内, K^+ 的吸收主要通过高亲和运转系统进行。研究表明, 在此浓度范围, 水稻品种齐粒丝苗、沪科 3 号苗期(16 d 龄)对 K^+ 的吸收曲线都符合 Michaelich-Menten 动力学方程。当 K^+ 浓度为 0~0.15 mmol/L 时, 水稻

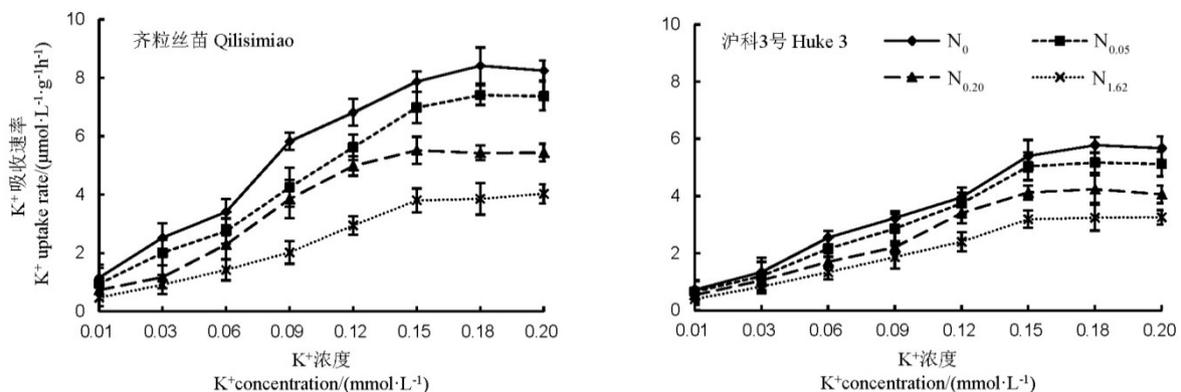
幼苗 K^+ 吸收速率随 K^+ 浓度增加而迅速增加; 当 K^+ 浓度为 0.15~0.20 mmol/L 时, 幼苗根系的 K^+ 吸收速率基本不变(图 1)。

NH_4^+ 对水稻幼苗的 K^+ 吸收速率有影响。在 0~0.2 mmol/L K^+ 浓度范围内, 随着 NH_4^+ 浓度的增加, 水稻幼苗根系对 K^+ 的吸收速率逐渐减小(图 1)。吸收动力学参数 V_{max} 反映了植物吸收某种离子的最大潜力, 其值越大表明吸收该离子的内在潜力就越大。在本研究中, 在 NH_4^+ 浓度为 0.05、0.20 和 1.62 mmol/L 时, 齐粒丝苗的 V_{max} 分别是 NH_4^+ 为 0 mmol/L 时的 82.1%、65.3%和 52.7%, 沪科 3 号的 V_{max} 分别是 NH_4^+ 浓度为 0 mmol/L 时的 87.8%、74.9%和 60.8%(表 1), 说明 NH_4^+ 的存在降低了低 K^+ 浓度下水稻根系的 K^+ 吸收潜力, 且外界 NH_4^+ 浓度越高, K^+ 吸收潜力的降幅越大。

K_m 为表观米氏常数, 它表示植物根系对离子的亲和力, K_m 值越大, 根系与养分离子的亲和力越小^[11]。由表 1 同时可知, 在低 K^+ 浓度下, 随着 NH_4^+ 浓度的增加, 两品种的 K_m 值均增加。 NH_4^+ 为 0 mmol/L 时, 齐粒丝苗的 K_m 为 0.073 mmol/L, 沪科 3 号的 K_m 为 0.079 mmol/L。当 NH_4^+ 的浓度为 0.05、0.20 和 1.62 mmol/L 时, 齐粒丝苗的 K_m 分别比 0 mmol/L 时增加了 5.48%、10.96%和 12.33%, 沪科 3 号的 K_m 分别比 0 mmol/L 时增加了 2.53%、6.33%和 16.46%, 说明外界 NH_4^+ 的存在降低了 K^+ 与根表载体的亲和力, 且 NH_4^+ 浓度越高, NH_4^+ 对水稻根系与 K^+ 间亲和力的影响越大。

2.2 高 K^+ 浓度下 NH_4^+ 对水稻苗期根系 K^+ 吸收的影响

在高 K^+ 浓度($K^+ > 0.5$ mmol/L)下, 水稻根系对



N_0 、 $N_{0.05}$ 、 $N_{0.20}$ 和 $N_{1.62}$ 分别代表吸收液中 NH_4^+ 浓度为 0、0.05、0.2、1.62 mmol/L。

N_0 、 $N_{0.05}$ 、 $N_{0.20}$ and $N_{1.62}$ indicate NH_4^+ concentration of 0, 0.05, 0.2, 1.62 mmol/L, respectively.

图 1 不同 NH_4^+ 浓度下水稻苗期根系 K^+ 的吸收曲线($K^+ < 0.2$ mmol/L)

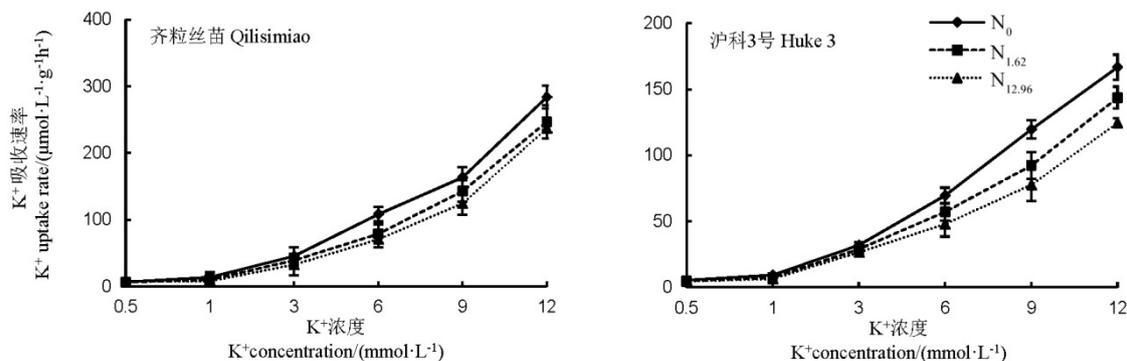
Fig. 1. K^+ uptake curve in rice at seeding stage under different NH_4^+ concentrations ($K^+ < 0.2$ mmol/L).

表1 NH_4^+ 对水稻幼苗根系高亲和系统 K^+ 动力学参数的影响Table 1. The influence of NH_4^+ on kinetic parameters of K^+ uptake in high affinity transport system at seedling stage.

品种 Variety	NH_4^+ 浓度 NH_4^+ concentration/($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	拟合曲线 Matched curve	V_{\max} /($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$)	K_m /($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	R^2
齐粒丝苗 Qilisimiao	0.00	$y=0.007x+0.096$	10.42	0.073	0.984**
	0.05	$y=0.009x+0.117$	8.55	0.077	0.978**
	0.20	$y=0.012x+0.147$	6.80	0.081	0.960**
	1.62	$y=0.015x+0.182$	5.49	0.082	0.975**
沪科3号 Huke 3	0.00	$y=0.012x+0.152$	6.58	0.079	0.970**
	0.05	$y=0.014x+0.173$	5.78	0.081	0.964**
	0.20	$y=0.017x+0.203$	4.93	0.084	0.975**
	1.62	$y=0.023x+0.250$	4.00	0.092	0.983**

x 代表外界氮浓度的倒数, y 代表氮素吸收速率的倒数, NH_4^+ 为 0.00、0.20、1.62 mmol/L 处理所得数据, 是 2 次试验共 16 个重复的平均值, NH_4^+ 为 0.05 mmol/L 处理所得数据, 是第 2 次试验 8 个重复的平均值。**表示自变量与因变量间的相关达 1% 显著水平。

x represents the reciprocal of the nitrogen concentration outside, y represents the reciprocal of the rate of nitrogen uptake, the values of 0, 0.2, 1.62 mmol/L NH_4^+ application are the average of 16 replicates in two experiments, the values of 0.05 mmol/L NH_4^+ application are the average of 8 replicates in the second experiment. ** indicates significant correlation between independent variable and dependent variable at 1% level.



N_0 、 $N_{0.05}$ 、 $N_{0.20}$ 、 $N_{1.62}$ 分别代表吸收液中 NH_4^+ 浓度为 0、0.05、0.2、1.62 mmol/L。

N_0 , $N_{0.05}$, $N_{0.20}$ and $N_{1.62}$ indicate NH_4^+ concentration of 0, 0.05, 0.2, 1.62 mmol/L, respectively.

图2 不同 NH_4^+ 浓度下水稻苗期根系 K^+ 的吸收曲线 ($\text{K}^+ > 0.5$ mmol/L)。

Fig. 2. K^+ uptake in rice at seedling stage under different NH_4^+ concentration ($\text{K}^+ > 0.5$ mmol/L).

K^+ 的吸收主要通过低亲和运转系统进行。研究结果表明, 当 K^+ 浓度 > 0.5 mmol/L, 水稻品种齐粒丝苗与沪科3号的幼苗对 K^+ 的吸收速率随着 K^+ 浓度的增加迅速增加, 呈现不饱和特征, 即 K^+ 浓度越高, 水稻幼苗中吸收 K^+ 的速度越快 (图2)。在吸收液中加入 NH_4^+ , 不能改变水稻品种齐粒丝苗和沪科3号幼苗 K^+ 吸收速率随 K^+ 浓度增高而增加的趋势。但在同一 K^+ 浓度下, 随着 NH_4^+ 浓度的增加, K^+ 的吸收速率逐渐降低。说明 NH_4^+ 对低亲和系统 K^+ 的吸收存在着竞争, NH_4^+ 浓度越大, NH_4^+ 对 K^+ 吸收的竞争越强。

2.3 K^+ 对水稻苗期根系 NH_4^+ 吸收的影响

由图3可知, 两水稻品种对 NH_4^+ 的吸收速率均是 $N_{12.96} > N_{1.62} > N_{0.2} > N_{0.05}$, 即水稻吸收 NH_4^+ 的速

率随 NH_4^+ 浓度的增加而增加。在同一 NH_4^+ 浓度下, 比较不同 K^+ 浓度下水稻幼苗根系 NH_4^+ 的吸收速率, 发现无论是在高 NH_4^+ 还是低 NH_4^+ 浓度, 水稻幼苗根系 NH_4^+ 的吸收速率基本上不随外界 K^+ 浓度的变化而变化, 不同 K^+ 浓度下 NH_4^+ 吸收速率的变幅均在 10% 以内, 处理间无显著差异 (图3)。说明水稻根系对 NH_4^+ 的吸收速率基本不受外界 K^+ 浓度的影响。

3 讨论

K^+ 的跨细胞膜运输主要涉及细胞膜上的两类转运系统已成为广泛接受的事实, 在外界低 K^+ 条件下 (< 0.2 mmol/L), 高亲和性吸收系统是植物 K^+ 的

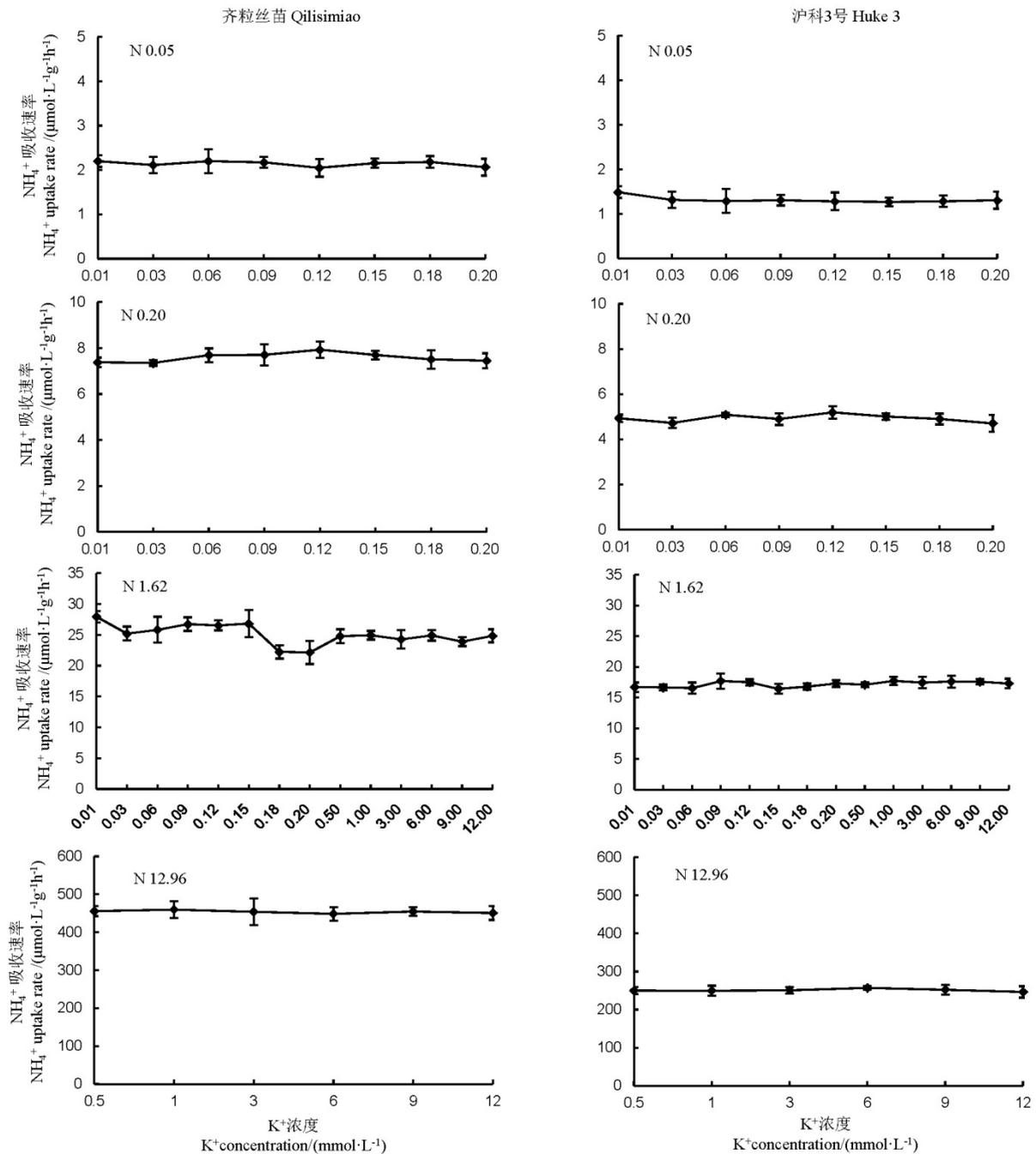


图3 不同NH₄⁺、K⁺浓度下水稻苗期根系NH₄⁺的吸收曲线
 Fig. 3. NH₄⁺ uptake in rice at seeding stage under different NH₄⁺ and K⁺ concentration.

主要吸收途径,这是由细胞膜上K⁺转运载体系统实现的一个主动转运过程;而低亲和性吸收系统则是植物在外界高K⁺浓度下对K⁺的主要吸收途径,这是由细胞膜上K⁺通道蛋白介导的一个被动转运过程^[12-14]。Epstein等^[15]首先将酶促反应动力学方程应用于植物对离子吸收的研究。在Michaelich-Menten动力学方程中, V_{max} 为离子的最大吸收速率,它主

要受细胞膜上转运离子载体的数量和离子与载体的亲和力的影响^[16],载体数量越多转运速率越大,由于K_m值表示的是达到最大吸收速率的一半所需的外界离子的浓度,所以该值越小意味着离子与载体之间的亲和性越大。已有研究表明水培溶液中的NH₄⁺会明显抑制植物对K⁺的高亲和和吸收^[17]。封克等^[6]发现在低钾(<0.2 mmol/L)浓度下,加入0.2

mmol/L的 NH_4^+ 使水稻 K^+ 吸收的 V_{\max} 降低了45.6%， K_m 增加6.0%，认为低 K^+ 浓度 NH_4^+ 主要通过竞争根表细胞膜高亲和系统的 K^+ 载体来减少植物对 K^+ 的吸收。本研究比较了不同 NH_4^+ 浓度下 K^+ 高亲和吸收的动力特征，发现在所有3个 NH_4^+ 浓度下 V_{\max} 均下降， K_m 均增加，且 V_{\max} 降幅和 K_m 的增幅都随着 NH_4^+ 浓度的上升而增加。对 V_{\max} 和 K_m 变幅的比较表明，在3个 NH_4^+ 浓度下， V_{\max} 降幅都大于 K_m 的增幅。如当 NH_4^+ 浓度为0.05、0.2和1.62 mmol/L时，水稻齐粒丝苗的 V_{\max} 分别比无 NH_4^+ 时下降了17.9%、34.7%和47.3%， K_m 分别下降了5.5%、11.0%和12.3%，两者变幅的差异，从0.05 mmol/L NH_4^+ 的12.5个百分点，增加到0.2 mmol/L NH_4^+ 的23.8个百分点，再增加到1.62 mmol/L NH_4^+ 的35.0个百分点。由此进一步验证了上述结论，即在低 K^+ 浓度下(< 0.2 mmol/L)， NH_4^+ 通过竞争细胞膜上的钾载体和降低 K^+ 与载体之间的亲和性来减少根系对 K^+ 吸收，其中竞争 K^+ 载体是主要的，而降低载体和 K^+ 之间的亲和力影响是次要的。

在外界高钾浓度下(> 0.5 mmol/L)， K^+ 的低亲和转运系统发挥作用，钾的吸收呈现不饱和特征，水稻幼苗根系对 K^+ 的吸收速率随着 K^+ 浓度的上升而极显著增加。在高 K^+ 浓度下，加入高浓度的 NH_4^+ ， NH_4^+ 吸收速率增加，而 K^+ 的吸收速率降低，说明 NH_4^+ 可以竞争 K^+ 低亲和转运系统。Schroeder等^[18]认为在1~10 mmol/L的外源 K^+ 浓度下， K^+ 低亲和系统主要由 K^+ 通道蛋白组成，根据对离子的通透性可分为内向整流钾通道(inward-rectifying K^+ channel: K^+ in)和外向整流钾通道(outward-rectifying K^+ channel: K^+ out)。内向整流钾通道在细胞膜超极化时被激活，引起胞外的 K^+ 流入胞内；该通道蛋白对 K^+ 浓度敏感，但与 K^+ 的亲和力较低，同时允许 NH_4^+ 离子的通过^[19]。因此，外界 NH_4^+ 浓度的增大，必然降低 K^+ 的通过速率。

水稻对 NH_4^+ 吸收也包括高亲和性吸收系统和低亲和吸收系统。 NH_4^+ 浓度小于1 mmol/L时，铵高亲和吸收系统发生作用。由于本研究中仅设置了0.05、0.20、1.62和12.96 mmol/L等4个 NH_4^+ 浓度，因此，未能体现低 NH_4^+ 浓度下 NH_4^+ 吸收的饱和和动力学特征，但可以看出，在高 NH_4^+ 浓度下， NH_4^+ 浓度越高， NH_4^+ 吸收越快。水稻幼苗齐粒丝苗和沪科3号在 NH_4^+ 浓度12.96 mmol/L时的 NH_4^+ 吸收速率分别是 NH_4^+ 浓度为1.68 mmol/L时的18.1倍和14.7倍。对不同 K^+ 浓度下 NH_4^+ 吸收速率的比较表明， NH_4^+ 浓度为0.05 mmol/L和0.2 mmol/L时， K^+

浓度在0~0.2 mmol/L范围内变化仅使水稻品种齐粒丝苗的 NH_4^+ 吸收速率分别产生6.83%和7.24%的变幅，使水稻品种沪科3号的 NH_4^+ 吸收速率分别产生3.65%和9.49%的变幅，同一 NH_4^+ 浓度不同 K^+ 浓度下处理间的 NH_4^+ 吸收速率无显著差异，说明 K^+ 浓度变化对 NH_4^+ 的高亲和吸收系统没有影响。这与前人的研究结果一致。Ninnemann等^[21]认为一些 NH_4^+ 吸收系统(如AMT1)很少受其他单价阳离子的抑制， K^+ 的存在对 NH_4^+ 的吸收影响很小^[17,21]。但令人困惑的是在铵低亲和吸收系统中，当 NH_4^+ 浓度为1.62和12.96 mmol/L时，增加 K^+ 浓度至12 mmol/L， NH_4^+ 吸收速率基本不变。这与Spalding等^[5]认为输送 NH_4^+ 是一种非选择性阳离子通道的观点不符，因为如果 NH_4^+ 和 K^+ 离子的转运子相似， K^+ 浓度的上升必然导致 NH_4^+ 吸收速率的降低。因此，在低亲和系统中， NH_4^+ 和 K^+ 可能也存在不同的转运子，其中 NH_4^+ 转运子与铵高度亲和，但对 K^+ 不敏感。

水稻的正常生长离不开氮素和钾素，两者在水稻的生命过程中起着不可替代的作用。为提高作物产量，农民则大量使用肥料，提高了根际的 NH_4^+ 浓度。在外界高 NH_4^+ 浓度下，水稻根系对 NH_4^+ 的吸收是无饱和特征的被动运输过程，水稻对 NH_4^+ 的过量吸收会减少 K^+ 的吸收，导致根系离子吸收失衡^[22-24]，进而影响植株生长。Balkos等^[25]的研究表明，在高 NH_4^+ 浓度下，水稻生长受到抑制，低有效 K^+ 时尤甚，但当外源 K^+ 浓度由0.02 mmol/L提高到0.1 mmol/L时，水稻生长恢复正常^[26]。对于高肥下的氮肥增产效应递减甚至产量降低，栽培学从表观上认为是由于水稻营养生长过盛、无效分蘖过多以及由此引发的倒伏，病、虫害多发所致^[27-29]，并未将高肥下水稻 NH_4^+ 吸收的微过程以及养分的平衡进行仔细地分析与研究。虽然在氮代谢相关酶活性、N素的积累转化、N素利用与光合、物质积累与产量形成的关系等方面已进行过众多的研究^[30-35]，却始终未能合理解释品种间、环境间的氮肥利用差异。从 NH_4^+ 、 K^+ 的吸收互作角度进行分析，或许可以为水稻氮肥利用效率的研究提供新的视角。

参考文献:

- [1] 栗方亮, 李忠佩, 刘明, 江春玉. 氮素浓度和水分对水稻土硝化作用和微生物特性的影响. 中国生态农业学报, 2012, 20(9): 1113-1118.
Li F L, Li Z P, Liu M, Jiang C Y. Effects of different concentrations of nitrogen and soil moistures on paddy

- soil nitrification and microbial characteristics. *Chin J Eco-Agric*, 2012, 20(9): 1113-1118. (in Chinese with English abstract)
- [2] 王强盛, 甄若宏, 丁艳锋, 朱燕, 王邵华, 曹卫星. 钾对不同类型水稻氮素吸收利用的影响. *作物学报*, 2009, 35(4): 704-710.
Wang Q S, Zheng R H, Ding Y F, Zhu Y, Wang S H, Cao W X. Effect of potassium application rates on nitrogen absorption and utilization of different types of rice. *Acta Agron Sin*, 2009, 35(4): 704-710. (in Chinese with English abstract)
- [3] Feng H M, Yan M, Fan X R, Li B Z, Shen Q R, Anthony J M, Xu G H. Spatial expression and regulation of rice high-affinity nitrate transporters by nitrogen and carbon status. *J Exp Bot*, 2011, 62(7): 2319-2332.
- [4] Szczerba M W, Britto D T, Kronzucker H J. K⁺ transport in plants: Physiology and molecular biology. *J Plant Physiol*, 2009, 166(5): 447-466.
- [5] Spalding E P, Hirsch R E, Lewis D R, Qi Z, Sussman M R, Lewis B D. Potassium uptake supporting plant growth in the absence of AKT1 channel activity-inhibition by ammonium and stimulation by sodium. *J General Physiol*, 1999, 113(6): 909-918.
- [6] 封克, 孙小茗, 汪晓丽. 铵对不同作物根系钾高亲和转运系统的影响. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(5): 877-881.
Feng K, Sun X M, Wang X L. Effect of ammonium on potassium uptake through high affinity transport system for K⁺ (K⁺-HATS) of different crops. *Plant Nutr Fert Sci*, 2007, 13(5): 877-881. (in Chinese with English abstract)
- [7] Chaillou S, Vessey J K, Morot-Gaudry J F, Raper C D, J R, Henry L T, Boutin J P. Expression of characteristics of ammonium nutrition as affected by pH of the root medium. *J Exper Bot*, 1991, 235(42): 189-196.
- [8] Satoru I, Nobuo S, Sayuri I T, Satomi I, Masato I, Tadashi A, Masato K, Naoki K, Shu F. Real-time imaging and analysis of differences in cadmium dynamics in rice cultivars (*Oryza sativa*) using positron-emitting ¹⁰⁷Cd tracer. *BMC Plant Biol*, 2011, 11(172).
- [9] Ma J F, Goto S, Tamai K, Ichii M. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. *Plant & Cell Physiol*, 2001, 127(4): 1773-1780.
- [10] 孙小茗, 封克, 汪晓丽. K⁺ 高亲和转运系统吸收动力学特征及其受NH₄⁺ 影响的研究. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(12): 208-212.
Sun X M, Feng K, Wang X L. Kinetics of high affinity system for K⁺ and effects of NH₄⁺. *Plant Nutr & Fert Sci*, 2007, 13(12): 208-212. (in Chinese with English abstract)
- [11] 谢少平, 倪晋山. 水稻(威优49)幼苗根系K⁺ (⁸⁶Rb⁺) 吸收的调节. *植物生理学报*, 1990, 16(1): 63-69.
Xie S P, Ni J S. Regulation of K⁺ (⁸⁶Rb⁺) absorption by roots of hybrid rice (weiyu 49) low-salt seedlings. *Acta Phytophysiol Sin*, 1990, 16(1): 63-69. (In Chinese with English abstract)
- [12] 吴平, 印丽萍, 张立萍. 植物营养分子生理学. 北京: 科学出版社, 2001: 164-165.
Wu P, Yin L P, Zhang L P. *Plant Nutritional Molecular Physiology*. Beijing: Beijing Science Press, 2001: 164-165. (In Chinese with English abstract)
- [13] Ragel P, Rodenas R, Garcia-Martin E, Andres Z, Villalta I, Nieves-Cordones M, Rivero R M, Martinez V, Pardo J M, Quintero F J, Rubio F. The CBL-Interacting protein kinase CIPK23 regulates HAK5-mediated high-affinity k⁺ uptake in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 2015, 169(4): 2863-2873.
- [14] Nakamura R L, Mckendree W L, Hirsch R E, Sedbrook J C, Gaber R F, Sussman M R. Expression of an *Arabidopsis* potassium channel gene in guard cells. *Plant Physiol*, 1995, 109(2): 371-374.
- [15] Epsten E, Rains D W, Elzam O E. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1963, (49): 684-692.
- [16] Maathuis F J M, Sanders D. Mechanism of high-affinity potassium uptake in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1994, 91(20): 9272-9276.
- [17] Mengel K, Viro M, Hehl G. Effect of potassium on uptake and incorporation of ammonium-nitrogen of rice plants. *Plant Soil*, 1976, 44(3): 547-558.
- [18] Schroeder J I, Fang H. Inward-rectifying K⁺ channel in guard cells provide a mechanism for low-affinity K⁺ uptake. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(24): 11583-11587.
- [19] Davenport R J, Tester M A. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. *Plant Physiol*, 2000, 122(3): 823-825.
- [20] Ninnemann O, Jauniaux J C, Frommer W B. Identification of a high affinity NH₄⁺ transporter from plants. *EMBO J*, 1994, 13(15): 3464-3471.
- [21] Claassen M E, Wilcox G E. Comparative reduction of calcium and magnesium composition of corn tissue by NH₄⁺-N and potassium fertilization. *Agron J*, 1974, 66(4): 521-522.
- [22] Kronzucker H J, Siddiqi M Y, Glass A D M, Kirk G J D. Comparative kinetic analysis of ammonium and nitrate acquisition by tropical lowland rice: implications for rice cultivation and yield potential. *New Physiol*, 2000, 145(3): 471-476.
- [23] Von W N, Gazzarrini S, Gojon A, Frommer W B. The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3(3): 254-261.
- [24] Britto D T, Kronzucker H J. Futile cycling at the plasma membrane: A hallmark of low-affinity nutrient transport. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(11): 529-534.
- [25] Balkos K D, Britto D T, Kronzucker H J. Optimization of

- ammonium acquisition and metabolism by potassium in rice (*Oryza sativa* L. cv. IR-72). *Plant Cell Environ*, 2010, 33(1): 23-34.
- [26] Szczerba M W, Britto D T, Balkos K D. Alleviation of rapid, futile ammonium cycling at the plasma membrane by potassium reveals K⁺-sensitive and insensitive components of NH₄⁺ transport. *J Exp Bot*, 2008, 59(2): 303-313.
- [27] 吴文革, 杨联松, 苏泽胜, 张玉海, 白松, 赵决建, 胡根生, 方文杰. 不同施氮条件下杂交中籼稻的群体质量与产量形成. *中国生态农业学报*, 2008, 16(5): 1083-1089.
- Wu W G, Yang L S, Su Z S, Zhang Y H, Bai S, Zhao J G, Hu G S, Fang W J. Population quality and grain yield construction of mid-season indica hybrid rice under different N applications. *Chin J Eco-Agric*, 2008, 16(5): 1083-1089. (in Chinese with English abstract)
- [28] 刘凯, 杨亚军, 田俊策, 鲁艳辉, 徐红星, 郑许松, 吕仲贤. 不同氮肥用量下转Bt 基因水稻对褐飞虱和白背飞虱生态适应性的继带影响. *中国水稻科学*, 2016, 30(2): 200-209.
- Liu K, Yang Y J, Tian J C, Lu Y H, Xu H X, Zheng X S, Lv Z X. Effects of Bt rice with *cry1C* and *cry2A* on the ecological generation fitness of rice brown planthoppers (*Nilaparvata lugens*) and whitebacked planthoppers (*Sogatella furcifera*) at various nitrogen rates. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(2): 200-209. (in Chinese with English abstract)
- [29] 苏东行, 彭显龙, 罗盛国, 刘元英, 宋文博, 张宇. 氮肥管理对寒地水稻倒伏性能的影响. *黑龙江农业科学*, 2012(9): 39-42.
- Su D X, Peng X L, Luo S G, Liu Y Y, Song W B, Zhang Y. Effects of nitrogen fertilizer management on lodging resistance of rice in cold area. *Heilongjiang Agric Sci*, 2012(9): 39-42. (in Chinese with English abstract)
- [30] 李敏, 张洪程, 杨雄, 葛梦捷, 马群, 魏海燕, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 曹利强, 吴浩. 水稻高产氮高效型品种的根系形态生理特征. *作物学报*, 2012, 38(4): 648-656.
- Li M, Zhang H C, Yang X, Ge M J, Ma Q, Wei H Y, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Cao L Q. Root morphological and physiological characteristics of rice cultivars with high yield and high nitrogen use efficiency. *Acta Agron Sin*, 2012, 38(4): 648-656. (in Chinese with English abstract)
- [31] 江立庚, 曹卫星. 水稻高效利用氮素的生理机制及有效途径. *中国水稻科学*, 2002, 16(3): 261-264.
- Jiang L G, Cao W X. Physiological mechanism and approaches for efficient nitrogen utilization in rice. *Chin J Rice Sci*, 2002, 16(13): 261-264. (in Chinese with English abstract)
- [32] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 杨建昌, 王光火, 邹应斌, 张福锁, 朱庆森, Buresh R, Witt C. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略. *中国农业科学*, 2002, 35(9): 1095-1103.
- Peng S B, Huang J L, Zhong X H, Yang J C, Wang G H, Zhou Y B, Zhang F S, Zhu Q S, Buresh R, Witt C. Research strategy in improving fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated rice in china. *Sci Agric Sin*, 2002, 35(9): 1095-1103. (in Chinese with English abstract)
- [33] 杨肖娥, 孙羲. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究. *土壤学报*, 1992, 29(1): 73-79.
- Yang X E, Sun X. Varietal difference of rice plants in response to N and ITS mechanisms. *Acta Pedol Sin*, 1992, 29(1): 73-79. (in Chinese with English abstract)
- [34] Mae T. Physiological nitrogen efficiency in rice: Nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. *Plant Soil*, 1997, 196(2): 201-210.
- [35] 刘立军, 桑大志, 刘翠莲, 王志琴, 杨建昌, 朱庆森. 实时实地氮肥管理对水稻产量和氮素利用率的影响. *中国农业科学*, 2003, 36(12): 1456-1461.
- Liu L J, Sang D Z, Liu C L, Wang Z Q, Yang J C, Zhu Q S. Effects of real-time and site-specific nitrogen managements on rice yield and nitrogen use efficiency. *Sci Agric Sin*, 2003, 36(12): 1456-1461. (in Chinese with English abstract)