

外源尿素缓解烟草生长受铵毒的生物学机制初探

彭光莲¹, 韩露¹, 罗齐克¹, 彭滨², 刘力筠³, 向禹澄^{4*}

¹湖南省湘西州农业环境保护管理站, 湖南 吉首

²湖南省湘西州茶叶产业发展中心, 湖南 吉首

³湖南省湘西州保靖县农业农村局, 湖南 保靖

⁴中国农业大学资源与环境学院, 北京

收稿日期: 2026年4月10日; 录用日期: 2026年5月14日; 发布日期: 2026年5月27日

摘要

本研究聚焦植物铵毒现象及其作用机理这一农业科学与生物学领域长期关注且亟待突破的基础理论问题。以模式植物烟草为材料, 研究发现, 在含3 mM NH_4^+ 的水培条件下, 烟草生长受到显著抑制; 而添加微摩尔浓度的外源尿素后, 烟草地上部和地下部生物量、侧根数量及总根长均显著增加, 表明外源尿素能够有效缓解铵离子对烟草生长造成的胁迫。进一步分析表明, 该缓解过程伴随着精氨酸、一氧化氮、精胺和亚精胺等信号物质水平的变化, 提示其可能通过调控相关信号代谢网络参与烟草对铵毒胁迫的响应过程。

关键词

铵毒胁迫, 烟草, 外源尿素, 一氧化氮信号, 多胺代谢

A Preliminary Study on the Biological Mechanisms Underlying the Alleviation of Ammonium Toxicity-Induced Growth Inhibition in Tobacco by Exogenous Urea

Guanglian Peng¹, Lu Han¹, Qike Luo¹, Bin Peng², Lijun Liu³, Yucheng Xiang^{4*}

¹Hunan Xiangxi Agricultural Environment Protection and Management Station, Jishou Hunan

²Hunan Xiangxi Tea Industry Development Center, Jishou Hunan

³Hunan Xiangxi Baojing Agricultural and Rural Affairs Bureau, Baojing Hunan

⁴College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing

*通讯作者。

文章引用: 彭光莲, 韩露, 罗齐克, 彭滨, 刘力筠, 向禹澄. 外源尿素缓解烟草生长受铵毒的生物学机制初探[J]. 植物学研究, 2026, 15(3): 187-196. DOI: 10.12677/br.2026.153022

Abstract

Ammonium toxicity and its underlying mechanisms are long-standing fundamental issues in agricultural science and biology that have attracted sustained attention and urgently require further investigation. Using tobacco as a model plant, this study found that tobacco growth was significantly inhibited under hydroponic conditions containing 3 mM NH_4^+ . However, the addition of exogenous urea at micromolar concentrations significantly increased shoot and root biomass, lateral root number, and total root length, indicating that exogenous urea can effectively alleviate the growth stress caused by ammonium in tobacco. Further analysis showed that this alleviating process was accompanied by changes in the levels of signaling molecules such as arginine, nitric oxide, spermine, and spermidine, suggesting that exogenous urea may participate in the tobacco response to ammonium toxicity by regulating related signaling and metabolic networks.

Keywords

Ammonium Toxicity Stress, Tobacco, Exogenous Urea, Nitric Oxide Signaling, Polyamine Metabolism

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

氮作为植物矿质养分的有效性是影响植物生长和产量的最强限制因素。铵态氮作为一种重要的氮肥, 据统计, 在过去两年, 其占我国氮肥比例的 20%~30%左右[1]。其主要形式包括碳酸氢铵, 硫酸铵, 氯化铵, 液氨等, 且具有易溶于水, 肥效快, 作物能够直接吸收等优点。但单独施用过量的铵态氮肥会导致植物出现铵胁迫现象, 比如油菜在水培时, 无论高氮浓度(8 mM)还是低氮浓度(1 mM), 当铵态氮:硝态氮 = 3:1 时, 会出现铵毒性, 光合速率受限, 植物生长缓慢甚至停滞[2]; 黄瓜幼苗在全铵处理下的生物量, 叶绿素含量均出现明显降低[3]; 烟草幼苗在过量铵处理的条件下, 生长明显受抑制, 叶片萎黄[4]; 水培条件下, 铵态氮浓度从 5 mM 到 20 mM 时, 柑橘生长受抑制, 且幼苗根系活力下降了 59.8%, 叶绿素含量降低了 19.0% [5]。

“植物铵毒”现象及其机理过程是农业技术与生物学界长期关注和亟待研究解决的基础理论与应用课题。铵态氮(NH_4^+)与硝态氮(NO_3^-)皆是植物生长发育从土壤中吸收利用的主要无机氮, 但是当以毫摩尔级的 NH_4^+ (如 3 mM~10 mM)作唯一氮源或者占比很高时, 许多旱地植物常呈现出“铵毒症状”, 如生长滞缓、根与地上部生物量减少、叶黄花、根色褐黄等[6][7]。迄今, 学术界虽已发现一些涉及到植物铵胁迫的生理及分子生物学因子, 例如: 胞质中阳离子失衡、跨膜 pH 梯度异常、基于活性氧(ROS)的氧化胁迫、 $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ 的无效跨膜循环、 NH_4^+ 的同化酶与转运蛋白(GS1, AMT1.1/1.3)的活性变化与调控等[8][9], 但是, 植物生长对 NH_4^+ 敏感性反应的详细系统性的机理过程仍未知, 亟待人们开展全面深度的解析。

近年有研究发现, 微摩尔级的外界尿素能明显减轻 NH_4^+ 对棉花、拟南芥及烟草等生长的胁迫[10], 增强植物生长速率, 提高根和地上部的生物量以及总根长。针对棉花, 发现尿素缓解铵毒的主要特征包括: 1) 尿素作用浓度低(<100 μM); 2) 尿素能激发根的局部信号和植物系统性长距离信号传递; 3) 根系

响应外源尿素具有可记忆性,即根系接触 100 μM 尿素 12~24 小时后,就足以明显缓解铵毒而生长良好;

4) 精氨酸-多胺途径很可能参与尿素缓解铵毒[11]。

基于此,本研究以烟草为模式植物,开展了水培实验,确定了尿素缓解烟草铵毒的最低浓度,完成了烟草铵毒响应尿素的“记忆性”鉴定,分根实验以及铵毒响应尿素信号的鉴定。

2. 材料与方法

2.1. 试验材料

本试验所用的模式烟草品种为 K326。

2.2. 试验方法

精氨酸含量测定:采用 α -萘酚-丁二酮比色法,具体步骤参考[12]。

一氧化氮浓度测定:采用硝酸还原酶-Griess 试剂比色法,具体步骤参考[13]。

精胺、亚精胺的测定:采用高效液相色谱法,具体步骤参考[14]。

2.3. 烟草培养及生长条件

烟草幼苗水培预培养:在培养基中萌发 10 天后的烟草,选取大小长势一致的幼苗。用烟草水培营养液(1.5 mM NH_4NO_3 , 0.8 mM K_2SO_4 , 1 mM KH_2PO_4 , 1 mM MgSO_4 , 2 mM CaCl_2 , 5 μM MnSO_4 , 1 μM ZnSO_4 , 0.1 μM CuSO_4 , 0.1 μM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}\cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 1 μM H_3BO_4 and 30 μM Fe-EDTA)培养,在培养室条件下生长 7 天,使用气泵保持通气,间苗一次。

2.4. 烟草培养及生长条件

尿素缓解铵毒最低浓度鉴定实验:经过水培预培养的烟草幼苗,选取大小长势一致的转移至唯一氮源为 1.5 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 的烟草水培营养液(其余营养元素与 2.3 描述一致)处理 3 天(消耗烟草体内的硝态氮,每 24 h 换一次营养液)。后分为 5 个处理,不添加尿素为对照,外源添加 4 个浓度的尿素(20, 50, 100, 500 μM),并使得每个处理保持总氮浓度为 3 mM,氮源为 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 。生长 3 天后取样,统计其表型。

尿素缓解铵毒“记忆性”鉴定实验:经过水培预培养和 3 mM 铵离子预处理 3 天的烟草幼苗,选取大小长势一致的转移至氮源浓度为 1.5 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 的烟草水培营养液(其余营养元素与 2.3 描述一致)处理 3 天(每 24 h 换一次营养液)。外源加入 100 μM 的尿素(氮源为 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$,保持总氮浓度为 3 mM),3 天后统计表型。

尿素缓解铵毒的分根实验:经过水培预培养和 3mM 铵离子预处理的烟草幼苗,选取大小长势一致的烟草幼苗,将其根均分为两部分,放置于两个水培盆中,一部分以 1.5 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 为唯一氮源,另一部分为 1.5 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 加 100 μM 的尿素。3 天后统计表型,并取根系样品,统计表型。

尿素缓解铵毒涉及的部分信号物质实验:经过水培预培养的烟草幼苗,选取大小长势一致的转移至唯一氮源为 1.5 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 的烟草水培营养液(其余营养元素与 2.3 描述一致)处理 3 天。实验组为外源添加 100 μM 的尿素,对照组为不添加尿素,3 天后取根系样品,测试生理指标。

2.5. 统计方法

所有实验数据均基于 3 个独立生物学重复获得,结果以平均值 \pm 标准误(mean \pm SE)表示。对原始数据进行异常值检验后,剔除异常值,并对处理后的数据进行统计学分析。

3. 结果与分析

3.1. 尿素缓解铵毒最低浓度鉴定实验

本实验将预培养 7 天的烟草苗，用 3 mM 铵处理 2 天后，通过外源添加不同浓度的尿素(20 μM , 50 μM , 100 μM , 500 μM , 0 表示不添加尿素，作为对照)，以硫酸铵作为氮源，控制总氮量为 3 mM。处理 3 天后统计表型。

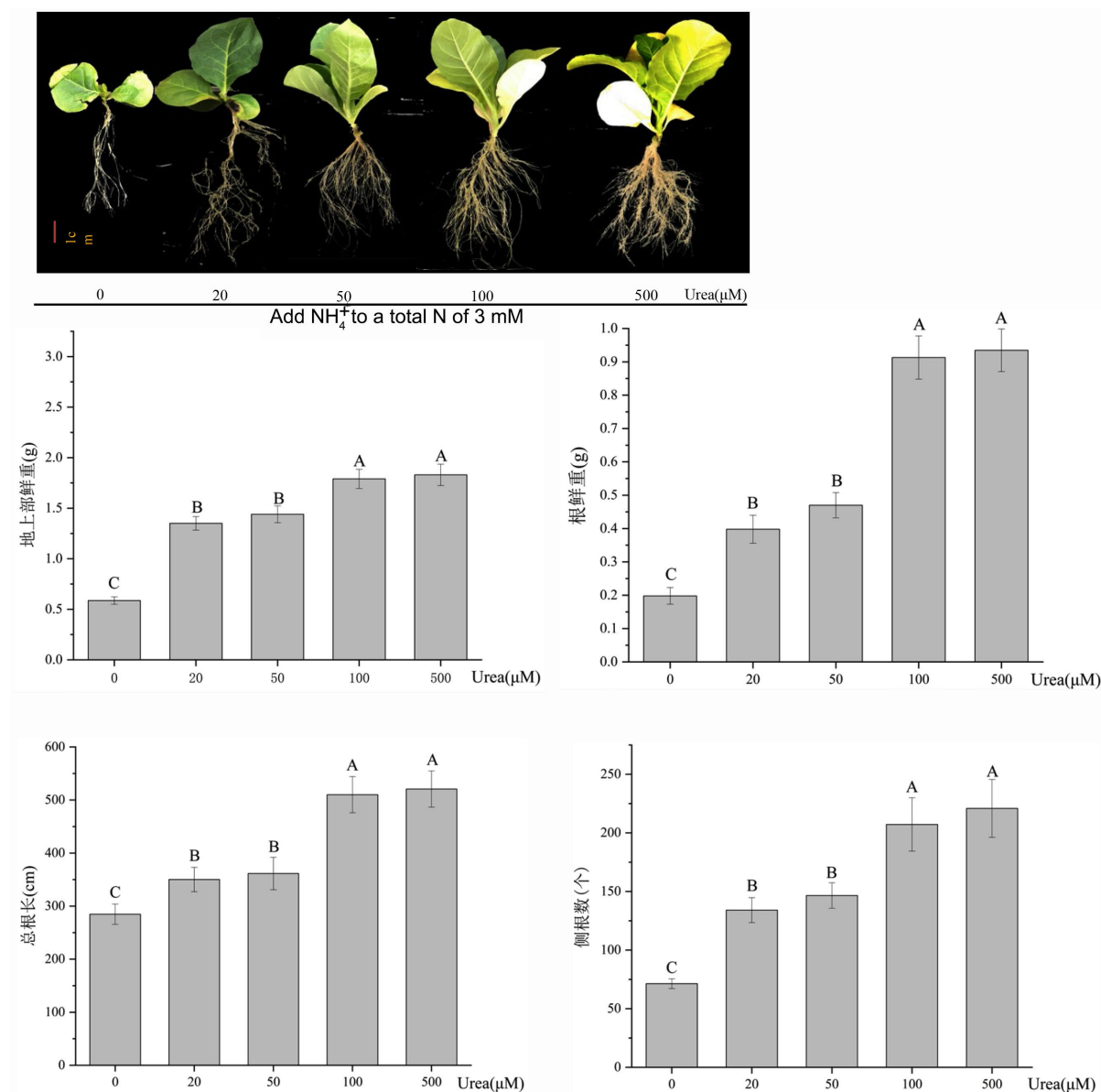


Figure 1. Experiment for identifying the minimum concentration of urea to alleviate ammonium toxicity
图 1. 尿素缓解铵毒最低浓度鉴定实验

从图 1 可以看出，在外源尿素浓度为 100 μM , 500 μM 时，烟草所受到的铵毒得到缓解，其地上部、根部生物量、总根长、侧根数与对照组(不添加尿素)相比有显著性优势。据此鉴定最低缓解铵毒的外源尿素浓度为 100 μM 。

3.2. 尿素缓解铵毒“记忆性”鉴定实验

本实验将预培养 7 天的烟草苗，用 3 mM 铵处理 2 天后，通过外源添加 100 μM 的尿素，分别处理 12 小时，48 小时，用硫酸铵作为铵源，控制总氮量为 3 mM。

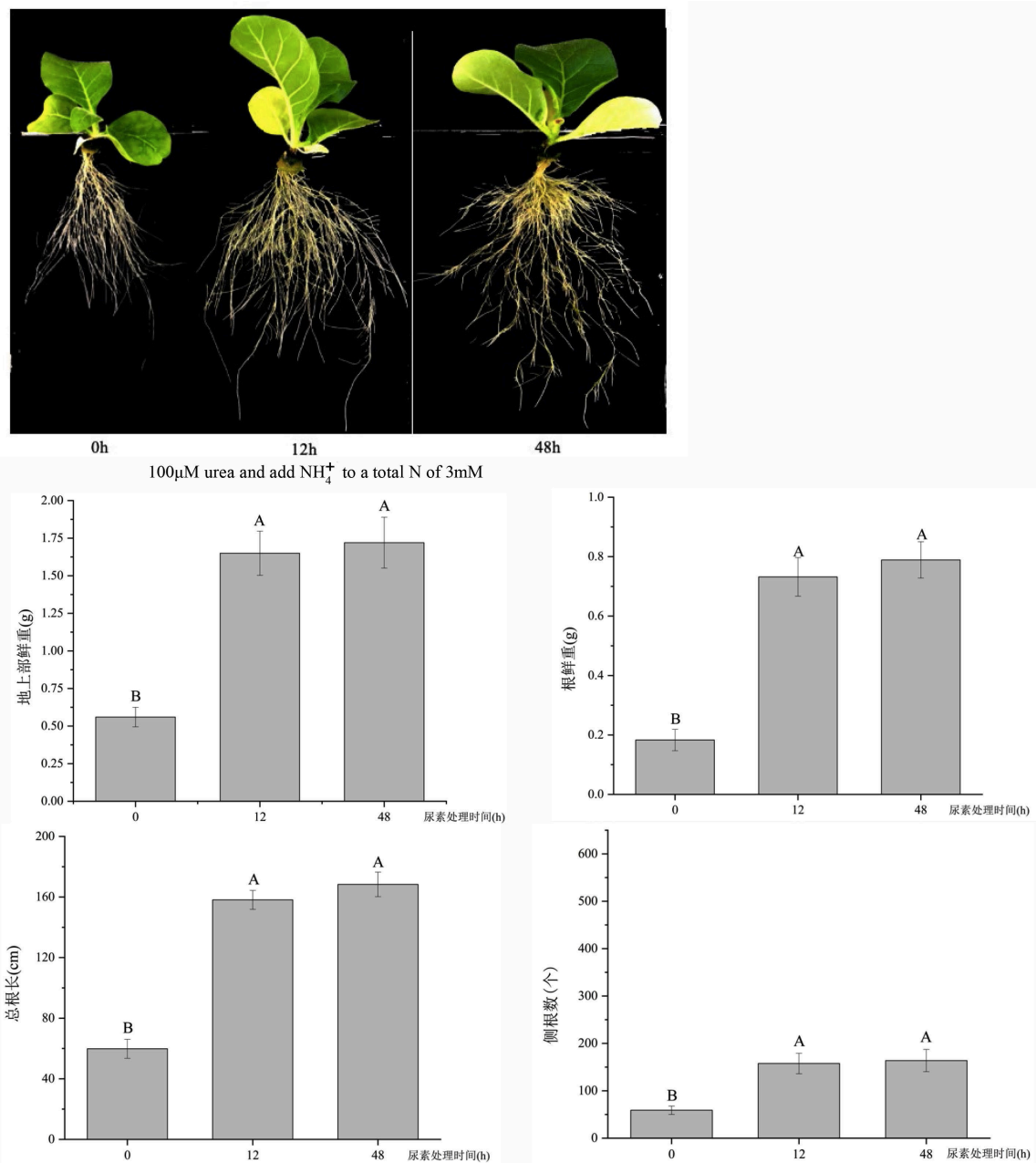


Figure 2. Identification of the memory effect of urea on ammonium toxicity alleviation
图 2. 尿素缓解铵毒记忆性鉴定实验

通过图 2 实验结果可以看出，外源添加尿素为 100 μM 的情况下，处理 12 小时，48 小时其地上部、根部生物量、总根长、侧根数与对照组(不添加尿素)相比有显著性优势。据此推断，外源尿素缓解铵毒的最短处理时间至少为 12 小时。

3.3. 尿素缓解铵毒的分根实验

本实验将预培养 7 天的烟草苗，用 3 mM 铵处理 2 天后，将烟苗的根均分为两部分，一部分放入 100 μM 尿素(保持总氮量为 3 mM 的铵环境)的水培盆中，另一部分放入 3 mM 铵的水培盆中。对照组的两部分根均放入 3 mM 铵的水培盆中，3 天后统计表型。

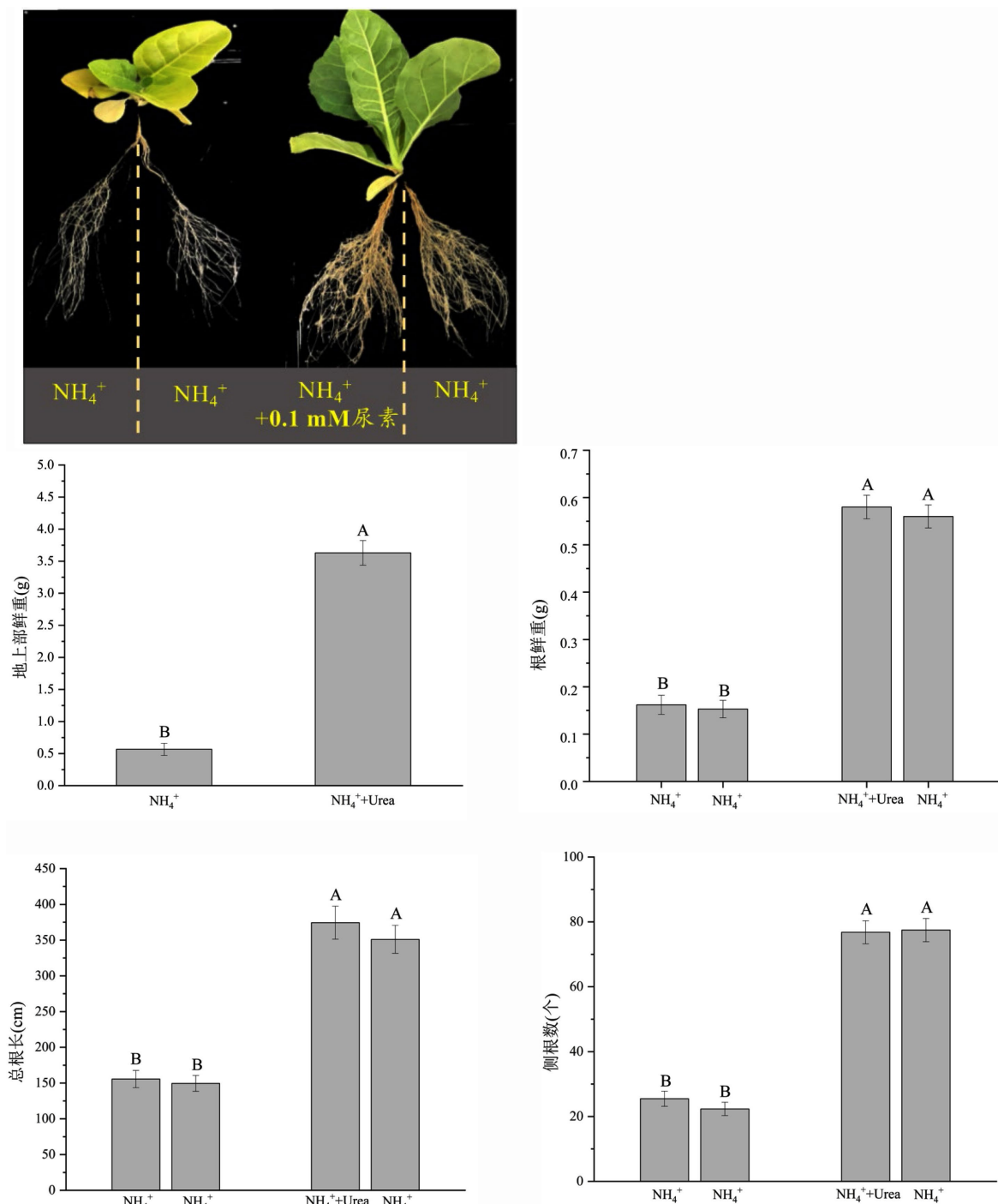


Figure 3. Split-root assay for ammonium toxicity alleviation by urea
图 3. 尿素缓解铵毒的分根实验

图3结果表明,烟草在受到铵毒的情况下,一侧外源添加尿素(100 μM),另一侧根不接触尿素的情况下,两侧根系在鲜重,侧根数,总根长上数值无显著性差异,包括地上部鲜重跟对照相比有显著性优势。

3.4. 尿素缓解铵毒的部分信号物质测定

本实验将预培养7天的烟草苗,用3 mM 铵处理2天后,外源添加100 μM 尿素(保持总氮量为3 mM 的铵环境),分别在0, 3, 6, 12, 24小时取烟草根部进行相关信号物质的测定。

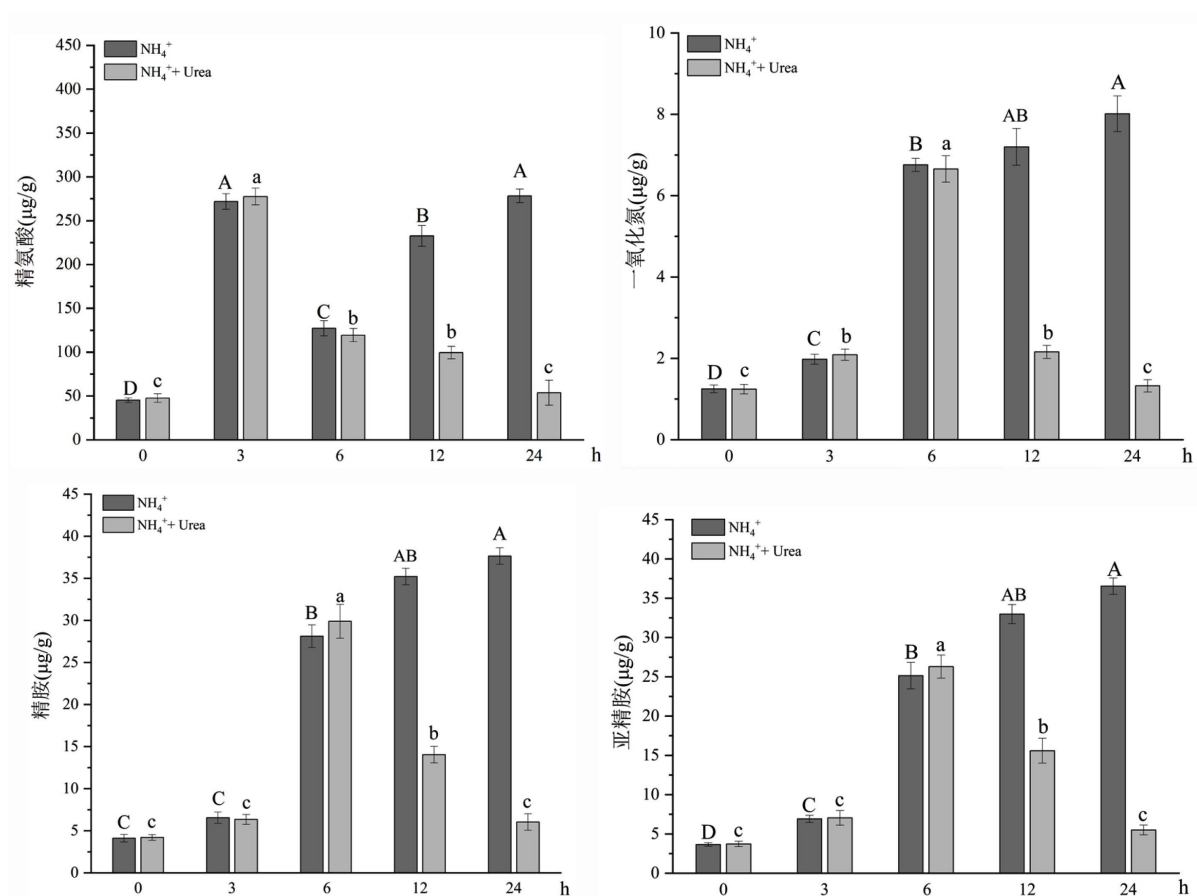


Figure 4. Assays for partial signaling substances in urea-alleviated ammonium toxicity

图4. 尿素缓解铵毒涉及的部分信号物质实验

从图4的结果来看,铵毒胁迫3小时左右,对照组和实验组的精氨酸含量皆出现了大幅增长,都在第6小时大幅降低,12小时的时候对照组的精氨酸含量继续恢复剧烈增长,一直持续到24小时,而实验组则在12小时基本保持不变,24小时恢复到最初水平。在对照组和实验组中,一氧化氮含量3小时出现小幅增长,6小时大幅增长,12小时,24小时,对照组含量继续保持增长,而实验组则持续降低,恢复到最初水平。精胺和亚精胺与一氧化氮的变化类似。

4. 讨论

铵毒是高铵态氮供应下限制作物生长与氮素利用效率的核心非生物胁迫之一,广泛存在于旱地农业、设施栽培等农业生产体系中[6]。过往研究已探明多种铵毒缓解途径与机理:增施硝酸盐可通过提高谷氨酰胺合成酶活性、降低游离铵积累并维持 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等阳离子稳态,显著缓解小白菜的铵毒害[15];

可通过诱导 S-亚硝基谷胱甘肽还原酶调控钾离子稳态, 保护拟南芥与水稻根系免受铵毒性损伤[16]; 补充钙离子可通过改善甜椒水分状况增强其铵毒耐受性[17]; 外源添加 α -酮戊二酸、草酰乙酸等有机酸, 可通过增强谷氨酰胺合成酶与谷氨酸脱氢酶活性促进铵同化、减少游离氨积累, 有效恢复黄瓜与小白菜铵胁迫下的生长[18]。上述研究多聚焦于铵同化增强、离子稳态维持等基础代谢层面的缓解机制, 而关于氮素形态自身作为信号分子触发系统性抗逆响应的调控机理仍有待深入解析[19]。

本研究以烟草为材料, 明确了 100 μ M 外源尿素处理 12 h 即可显著缓解 3 mM 铵胁迫对烟草生长的抑制作用, 且该缓解效应可在根系间系统性传导, 证实低浓度尿素并非仅作为氮源发挥营养作用, 更可作为信号分子触发植物的系统性铵毒抗性响应[20]。为明确其核心调控机理, 本研究以纯铵胁迫处理(对照组)的信号分子时序动态为胁迫响应本底, 系统解析外源尿素对铵毒响应网络的调节作用。在纯铵胁迫条件下, 烟草内源信号分子呈现“应急代偿-持续紊乱”的特征, 与烟草生长持续受抑制的表型完全契合。胁迫初期(0~6 h), 对照组精氨酸含量在 3 h 出现大幅积累, 6 h 显著回落, 同期一氧化氮(NO)、精胺与亚精胺含量呈同步上升趋势。这一动态是植物应对铵毒的固有应急代偿机制: 高铵胁迫下, 游离铵大量进入植物细胞, 植物通过快速合成精氨酸这一高氮储库氨基酸, 实现游离铵的初步固定以缓解胞质铵毒[21]; 同时, 精氨酸作为核心前体, 经一氧化氮合酶(NOS)、精氨酸脱羧酶(ADC)鸟氨酸脱羧酶(ODC)途径定向转化为 NO 与多胺, 启动抗氧化、根系发育调控等抗逆响应, 以应对铵胁迫带来的次生损伤。但在胁迫中后期(12~24 h), 对照组的代偿响应完全失控: 精氨酸含量在 12 h 再次出现剧烈增长并持续至 24 h, NO、精胺与亚精胺含量亦持续升高并维持在高位水平。这一持续累积并非抗逆效应的增强, 而是长期高铵胁迫下植物氮同化代谢紊乱、胁迫响应失控的核心标志即过量的精氨酸合成会加剧细胞内氮代谢失衡[21], 而持续高浓度的 NO 会引发亚硝化胁迫, 造成细胞氧化损伤与代谢紊乱[22], 过量多胺则会诱导活性氧爆发、抑制根系分生组织活性[23], 最终加剧铵毒对烟草生长的抑制作用, 这也是对照组烟草生物量、根系生长持续显著受抑制的核心内在原因[6]。

相较于纯铵胁迫下的响应紊乱, 外源尿素的核心作用在于对“精氨酸-NO-多胺”信号级联的时序性精准调控, 实现启动抗逆响应以避免次生毒害累积的生理平衡[24]。在胁迫初期(0~6 h), 外源尿素处理组与对照组呈现一致的动态趋势: 精氨酸 3 h 大幅积累、6 h 显著回落, NO 与多胺同步升高, 表明尿素并未阻断植物对铵胁迫的感知与应急代偿响应的启动, 反而协同强化了初期的铵固定与抗逆信号启动, 为后续胁迫响应的精准调控奠定了基础, 这也是尿素缓解铵毒效应可在 12 h 即可显现的重要前提。而在胁迫中后期(12~24 h), 尿素处理组与对照组呈现完全相反的动态特征: 精氨酸含量在 12 h 保持稳定, 24 h 恢复至初始水平; NO、精胺与亚精胺含量则持续回落, 24 h 同样恢复至初始本底水平。这一结果明确了尿素的核心调节功能: 通过调控精氨酸代谢稳态, 精准控制 NO 与多胺的合成与降解时序, 既充分利用了二者在胁迫初期的抗逆代偿作用, 又避免了其在胁迫中后期持续过量积累带来的次生毒害, 从而从根本上阻断了铵胁迫从“应急响应”向“代谢紊乱-生长受抑”的发展进程, 最终实现烟草生物量与根系生长的显著恢复。

同时, 结合单侧尿素处理即可实现双侧根系铵毒缓解的实验结果, 进一步证实该调控效应具备系统性传导特征: 尿素诱导生成的 NO 与多胺均可作为可移动信号分子, 通过维管束系统传导至远端根系, 激活全株的铵毒抗性响应与氮代谢稳态调控, 这也是微摩尔级低浓度尿素即可发挥显著缓解效应的核心机制。其中, NO 可通过木质部与韧皮部完成长距离运输, 介导植物全株系统性抗逆响应的激活[25]; 多胺可通过质膜转运蛋白实现跨组织转运, 调控远端器官的胁迫抗性[26]。该时序调控特征与 Liu 等[11]在棉花、Ke 等[27]在烟草中发现的低浓度尿素拮抗铵毒、调控精氨酸-多胺代谢的规律高度吻合, 同时本研究进一步明确了该过程中 NO 与多胺的时序协同特征, 以及信号的系统性传导特性, 完善了尿素作为信号分子缓解铵毒的调控网络。此外, 本研究发现尿素诱导的信号响应为一过性爆发而非持续应激, 具

备胁迫“启动记忆”的特征, 这为作物抗逆的精准调控提供了新的理论视角[28]。

综上, 本研究首次明确了外源微量尿素通过介导“精氨酸-NO-多胺”时序信号网络, 实现对烟草铵毒胁迫的快速、系统性缓解的生物学机制, 补充了氮素信号调控作物抗逆的理论体系, 为农业生产中铵态氮肥料的高效利用、铵毒危害的绿色防控提供了新的思路与技术方向。基于本研究的发现, 未来仍有多个核心方向有待深入探究: 其一, 明确尿素信号的感知与上游传导机制, 筛选并验证尿素转运蛋白(如DUR3家族)、铵转运蛋白在尿素信号感知中的核心功能, 解析尿素从信号识别到下游代谢调控的完整分子通路[29]; 其二, 通过基因编辑、特异性抑制剂处理等手段, 验证“精氨酸-NO-多胺”信号级联中关键合成酶(NOS、ADC、ODC等)的功能, 明确该调控网络中的核心调控节点[20]; 其三, 探究该机制在不同作物中的保守性与特异性, 对比分析喜铵作物(如水稻)与嫌铵作物(如烟草、拟南芥)中尿素缓解铵毒机制的差异, 拓展该技术的适用范围; 其四, 开展大田生产验证试验, 明确铵态氮施肥体系中微量尿素配施的最佳浓度、施用时期与施用方式, 建立可直接应用于农业生产的铵毒绿色防控技术体系。

基金项目

湖南省烟草公司湘西州公司科技项目(XXZYC2022KJ05)。

参考文献

- [1] 李婷玉, 姚澜, 钟于秀, 等. 绿色发展背景下的中国氮肥需求[J]. 土壤学报, 2025, 62(2): 308-321.
- [2] Hu, W.S., Zhang, S.S., Dai, J., Gu, C.M., Yang, L., Li, Y.S., *et al.* (2025) Nitrate Availability Regulated Leaf Anatomical Structure to Prevent Ammonium Toxicity on Photosynthetic Rate of *Brassica napus*. *Environmental and Experimental Botany*, **237**, Article ID: 106211. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2025.106211>
- [3] 樊娅萍, 李静祎, 贺苗苗, 等. 硝态氮与铵态氮配合缓解黄瓜苗期铵毒害作用的研究[J]. 中国农学通报, 2024, 40(7): 27-32.
- [4] 石楚含, 苏晓晴, 崔萌萌, 等. 过量铵态氮水培处理对烟草幼苗叶片转录组的影响[J]. 贵州农业科学, 2026, 54(1): 38-47.
- [5] 范子晗. 柑橘铵毒害产生机制及缓解措施研究[D]: [硕士学位论文]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [6] Britto, D.T. and Kronzucker, H.J. (2002) NH_4^+ Toxicity in Higher Plants: A Critical Review. *Journal of Plant Physiology*, **159**, 567-584. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-0774>
- [7] Fan, T. F., He, M. J., Li, C. J., Shi, D. X., Yang, C., Chen, Y. Y., *et al.* (2017) Physiological Dissection Revealed That Both Uptake and Assimilation Are the Major Components Regulating Different Growth Responses of Two Tobacco Cultivars to Nitrogen Nutrition. *Plant Biology*, **20**, 39-49. <https://doi.org/10.1111/plb.12642>
- [8] Esteban, R., Ariz, I., Cruz, C. and Moran, J.F. (2016) Review: Mechanisms of Ammonium Toxicity and the Quest for Tolerance. *Plant Science*, **248**, 92-101. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.04.008>
- [9] Liu, Y. and von Wirén, N. (2017) Ammonium as a Signal for Physiological and Morphological Responses in Plants. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 2581-2592. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx086>
- [10] Rogato, A., D'Apuzzo, E., Barbulova, A., Omrane, S., Parlati, A., Carfagna, S., *et al.* (2010) Characterization of a Developmental Root Response Caused by External Ammonium Supply in *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*, **154**, 784-795. <https://doi.org/10.1104/pp.110.160309>
- [11] Liu, L., Bi, X.Y., Sheng, S., Gong, Y.Y., Pu, W.X. and Ke, J. (2020) Evidence That Exogenous Urea Acts as a Potent Cue to Alleviate Ammonium-inhibition of Root System Growth of Cotton Plant (*Gossypium hirsutum*). *Physiologia Plantarum*, **171**, 137-150. <https://doi.org/10.1111/ppl.13222>
- [12] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 第2版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [13] Liu, J.L., Wang, J.Z., Wang, Z.D., Li, M., Liang, C.L., Yang, Y.J., *et al.* (2022) Alleviation of Iron Deficiency in Pear by Ammonium Nitrate and Nitric Oxide. *BMC Plant Biology*, **22**, Article No. 434. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03826-z>
- [14] 黄丽佳, 梁梦洁, 李应郡, 等. 高效液相色谱法测定新鲜烟叶中 3 种多胺[J]. 理化检验-化学分册, 2020, 56(10): 1079-1084.
- [15] 王雪茹, 陈海飞, 张振华. 硝酸盐缓解油菜铵毒害的生理机制[J]. 作物杂志, 2022(6): 124-131.

- [16] Zhang, L., Song, H.Y., Li, B.H., Wang, M., Di, D.W., Lin, X.Y., *et al.* (2021) Induction of *s*-Nitrosoglutathione Reductase Protects Root Growth from Ammonium Toxicity by Regulating Potassium Homeostasis in Arabidopsis and Rice. *Journal of Experimental Botany*, **72**, 4548-4564. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab140>
- [17] Hernández-Gómez, E., Valdez-Aguilar, L.A., Cartmill, D.L., Cartmill, A.D. and Alia-Tajacal, I. (2015) Supplementary Calcium Ameliorates Ammonium Toxicity by Improving Water Status in Agriculturally Important Species. *AoB Plants*, **7**, plv105. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv105>
- [18] 高祖明, 章满芬, 胡雪峰, 等. 有机酸对缓解蔬菜氨中毒的机理[J]. 上海农业学报, 1993, 9(1): 38-43.
- [19] Liu, Q., Chen, X.B., Wu, K. and Fu, X.D. (2015) Nitrogen Signaling and Use Efficiency in Plants: What's New? *Current Opinion in Plant Biology*, **27**, 192-198. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.08.002>
- [20] Chen, D., Shao, Q., Yin, L., Younis, A. and Zheng, B. (2019) Polyamine Function in Plants: Metabolism, Regulation on Development, and Roles in Abiotic Stress Responses. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article No. 1945. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01945>
- [21] Winter, G., Todd, C.D., Trovato, M., Forlani, G. and Funck, D. (2015) Physiological Implications of Arginine Metabolism in Plants. *Frontiers in Plant Science*, **6**, Article No. 534. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00534>
- [22] Azzawi, T.N.I.A., Khan, M. and Rhie, Y.H. (2026) Nitric Oxide-Based Signaling during Abiotic Stress Responses in Plants: Mechanisms of Tolerance and Applicability in Sustainable Horticultural Crop Management. *Plants*, **15**, Article No. 825. <https://doi.org/10.3390/plants15050825>
- [23] Alcázar, R., Altabella, T., Marco, F., Bortolotti, C., Reymond, M., Koncz, C., *et al.* (2010) Polyamines: Molecules with Regulatory Functions in Plant Abiotic Stress Tolerance. *Planta*, **231**, 1237-1249. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1130-0>
- [24] Sheng, S., Wu, C., Xiang, Y., Pu, W., Duan, S., Huang, P., *et al.* (2022) Polyamine: A Potent Ameliorator for Plant Growth Response and Adaption to Abiotic Stresses Particularly the Ammonium Stress Antagonized by Urea. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article ID: 783597. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.783597>
- [25] Hasanuzzaman, M., Oku, H., Nahar, K., Bhuyan, M.H.M.B., Mahmud, J.A., Baluska, F., *et al.* (2018) Nitric Oxide-Induced Salt Stress Tolerance in Plants: ROS Metabolism, Signaling, and Molecular Interactions. *Plant Biotechnology Reports*, **12**, 77-92. <https://doi.org/10.1007/s11816-018-0480-0>
- [26] Pál, M., Szalai, G., Gondor, O.K. and Janda, T. (2021) Unfinished Story of Polyamines: Role of Conjugation, Transport and Light-Related Regulation in the Polyamine Metabolism in Plants. *Plant Science*, **308**, Article ID: 110923. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110923>
- [27] Ke, J., Pu, W.-X., Wang, H., Liu, L.-H. and Sheng, S. (2020) Phenotypical Evidence of Effective Amelioration of Ammonium-Inhibited Plant (Root) Growth by Exogenous Low Urea. *Journal of Plant Physiology*, **255**, Article ID: 153306. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153306>
- [28] Crisp, P.A., Ganguly, D., Eichten, S.R., Borevitz, J.O. and Pogson, B.J. (2016) Reconsidering Plant Memory: Intersections between Stress Recovery, RNA Turnover, and Epigenetics. *Science Advances*, **2**, e1501340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>
- [29] Kojima, S., Bohner, A. and von Wirén, N. (2006) Molecular Mechanisms of Urea Transport in Plants. *The Journal of Membrane Biology*, **212**, 83-91. <https://doi.org/10.1007/s00232-006-0868-6>