

# 开放式二氧化碳浓度提高对武香粳 14 叶片硝酸还原酶活力的影响\*

胡 健<sup>1,2</sup> 王余龙<sup>1\*\*</sup> 杨连新<sup>1</sup> 周 娟<sup>1</sup> 朱建国<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州 225009; <sup>2</sup>扬州大学环境科学与工程学院, 扬州 225009; <sup>3</sup>中国科学院南京土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 210008)

**【摘要】** 大田栽培条件下,研究了开放式大气 CO<sub>2</sub> 浓度提高(FACE)200 μmol·mol<sup>-1</sup>对粳稻品种武香粳 14 各生育期功能叶片硝酸还原酶活力(NRA)的影响.结果表明,FACE 明显提高了各生育期功能叶片 NRA,拔节期、孕穗期、抽穗期、穗后 10 d、穗后 20 d 水稻功能叶片 NRA 平均值分别比对照提高了 50%、20%、60%、80% 和 30%,其中,FACE 处理对拔节期、抽穗期和穗后 10 d 水稻功能叶片 NRA 水平影响较大.施氮处理明显影响了 FACE 条件下水稻功能叶片 NRA,并且在不同生育期存在不同的趋势:拔节期,中氮>低氮>高氮;孕穗期和抽穗期,高氮>中氮>低氮;而穗后 10 d 及 20 d 则为中氮>高氮>低氮. FACE 处理与施氮量对 NRA 存在互作效应,拔节期及穗后 20 d 两者互作效应达极显著水平,穗后 10 d 达显著水平,而孕穗期及抽穗期互作效应不显著.

**关键词** 开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE) 水稻 硝酸还原酶

文章编号 1001-9332(2006)11-2179-06 中图分类号 S511 文献标识码 A

**Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on leaf nitrate reductase activity of *Oryza sativa* L. cultivar Wuxianjing 14.** HU Jian<sup>1,2</sup>, WANG Yulong<sup>1</sup>, YANG Lianxin<sup>1</sup>, ZHOU Juan<sup>1</sup>, ZHU Jianguo<sup>3</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; <sup>2</sup>College of Environmental Science & Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; <sup>3</sup>State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(11): 2179~2184.

With the target CO<sub>2</sub> concentration of FACE plots being 200 μmol·mol<sup>-1</sup> above that in ambient air, this paper studied the effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on leaf nitrate reductase activity (NRA) of *Oryza sativa* L. cultivar Wuxianjing 14. The results showed that FACE obviously increased the NRA of functional leaves at all growth stages, with an average increment of 50%, 20%, 60%, 80% and 30% at the stages of jointing, booting, heading, 10 after heading, and 20 days after heading, respectively, showing a pronounced effect at jointing, heading and 10 days after heading. Nitrogen application rate also had an obvious effect on the absolute value of NRA in functional leaves under FACE condition. The magnitude of NRA in three nitrogen treatments was in the order of normal nitrogen (NN) > low nitrogen (LN) > high nitrogen (HN) at jointing stage, HN > NN > LN at both booting and heading stages, and NN > HN > LN at both 10 days and 20 days after heading, respectively. The interactive effect of FACE and N supply on NAR varied with the growth stage of Wuxianjing 14, being very significant or significant at the stages of jointing and 20 and 10 days after heading, but not significant at booting and heading stages.

**Key words** Free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE), Rice, Nitrate reductase (NR).

## 1 引言

开放式大气 CO<sub>2</sub> 浓度提高 (FACE) 对水稻 (*Oryza sativa* L.) 生长发育存在多方面影响<sup>[8,9,17-19]</sup>. 有关水稻氮素营养特征的研究表明, FACE 处理提高了水稻植株 C/N 和各生育期水稻总吸氮量,使含氮率显著下降<sup>[2,10]</sup>;水稻植株含氮率下降主要是总蛋白态 N 含量的下降,其次是氨基酸态 N 的下降<sup>[22]</sup>. 到目前为止,FACE 条件下水稻植株体内含氮率下降的原因仍归结于稀释效应<sup>[7]</sup>,缺乏水稻氮素同化机理的研究报道.

硝酸还原酶(NR)是水稻氮素同化过程中的重要酶. FACE 对水稻 NRA 的表达是否产生影响,迄今尚未见报道. 本文对水稻各生育期 FACE 处理及对照的功能叶片 NRA 进行了测定,以明确 CO<sub>2</sub> 浓度、施 N 量对水稻不同生育期功能叶硝酸还原酶活性的影响,并就 FACE 处理条件下的碳、氮同化特征对功能叶片 NRA 可能存在的影晌机制进行了讨论.

\* 国家自然科学基金项目(30270777,30671226)、国家自然科学基金重大国际合作项目(40120140817)和中国科学院知识创新重要方向资助项目(KZCX-2-408).

\*\* 通讯联系人. E-mail: ylwang@yzu.edu.cn

2006-03-01 收稿,2006-09-27 接受.

## 2 材料与方法

### 2.1 试验设计

稻麦轮作 FACE 系统平台位于江苏省无锡市安镇年余农场(31°37'N, 120°28'E)。土壤类型为黄泥土, 年降水量 1 100~1 200 mm, 年平均温度约 16 °C, 年日照时间 >2 000 h, 年无霜天数 >230 d, 耕作方式为水稻、冬小麦轮作。平台共有 3 个 FACE 实验圈和 5 个对照圈。FACE 圈与 FACE 圈之间, FACE 圈与对照圈之间的间隔 >90 m, 以减少 CO<sub>2</sub> 释放对其它圈的影响。FACE 圈设计为正八角形, 直径为 12.5 m, 通过 FACE 圈周围的管道向 FACE 圈中心喷射纯 CO<sub>2</sub> 气体, 电脑控制 FACE 圈内的 CO<sub>2</sub> 浓度, 使其全生育期 FACE 圈内的平均 CO<sub>2</sub> 浓度保持在 570 μmol·mol<sup>-1</sup>, 控制误差为 10%。对照田块没有安装 FACE 管道, 其余环境条件与自然状态完全一致。供试水稻品种为武香梗 14。大田早育秧, 5 月 18 日播种, 6 月 15 日人工移栽, 行距为 25 cm, 株距为 16.7 cm, 24 穴·m<sup>-2</sup>, 每穴 3 株苗。自移栽期起, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度设对照(370 μmol·mol<sup>-1</sup>) 和比对照高 200 μmol·mol<sup>-1</sup> 的 FACE 处理(570 μmol·mol<sup>-1</sup>) 2 个水平, 施 N 量设 150 kg·hm<sup>-2</sup> (低氮, LN)、250 kg·hm<sup>-2</sup> (中氮, NN) 和 350 kg·hm<sup>-2</sup> (高氮, HN) 3 个水平, 不同施氮处理的施 P 量均为 70 kg·hm<sup>-2</sup>, 共 6 个处理组合。施肥时间和施肥量为 6 月 12 日施磷肥总量的 100%、氮肥总量的 40%, 6 月 18 日施氮肥总量的 20%, 7 月 30 日施氮肥总量的 40%。水分管理为 6 月 15 日~7 月 10 日保持浅水层(约 5 cm), 7 月 11 日~8 月 1 日进行多次轻搁田, 8 月 2 日至收割前 7 d 进行间隙灌溉。适时进行病虫害防治, 水稻生长发育正常。试验在 2002 年及 2003 年重复进行, 由于 2003 年所得结果与 2002 年相似, 故本文仅对 2002 年试验结果进行分析。

### 2.2 测定方法

分别在拔节期、孕穗期、抽穗期、抽穗后 10 d、抽穗后 20 d 等各生育期每处理挖取稻株 3 穴, 冲洗根部后, 于 FACE 圈或对照圈原位采集, 50 mmol KNO<sub>3</sub> 或 NaNO<sub>3</sub> 水溶液诱导植株硝酸还原酶活性 24 h, 取样测定前照光 4 h。抽穗前功能叶片取倒二叶, 抽穗后取剑叶, 叶片 NRA 测定采用磺胺比色法<sup>[24]</sup>。酶活力单位(U)为每克鲜重叶片每小时催化产生的亚硝态氮的数量(μg)。功能叶片可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法<sup>[24]</sup>。

### 2.3 统计分析方法

用 SPSS 统计软件分析具有不同重复水平的二因素随机试验, 以合并的误差项对各主效与交互效应进行鉴别。各处理的比较采用最小显著差数(LSD)法。

## 3 结果与分析

### 3.1 FACE 处理对水稻各生育期功能叶片 NRA 的影响

由图 1 可知, 在高、中、低 3 种施氮条件下, 水稻

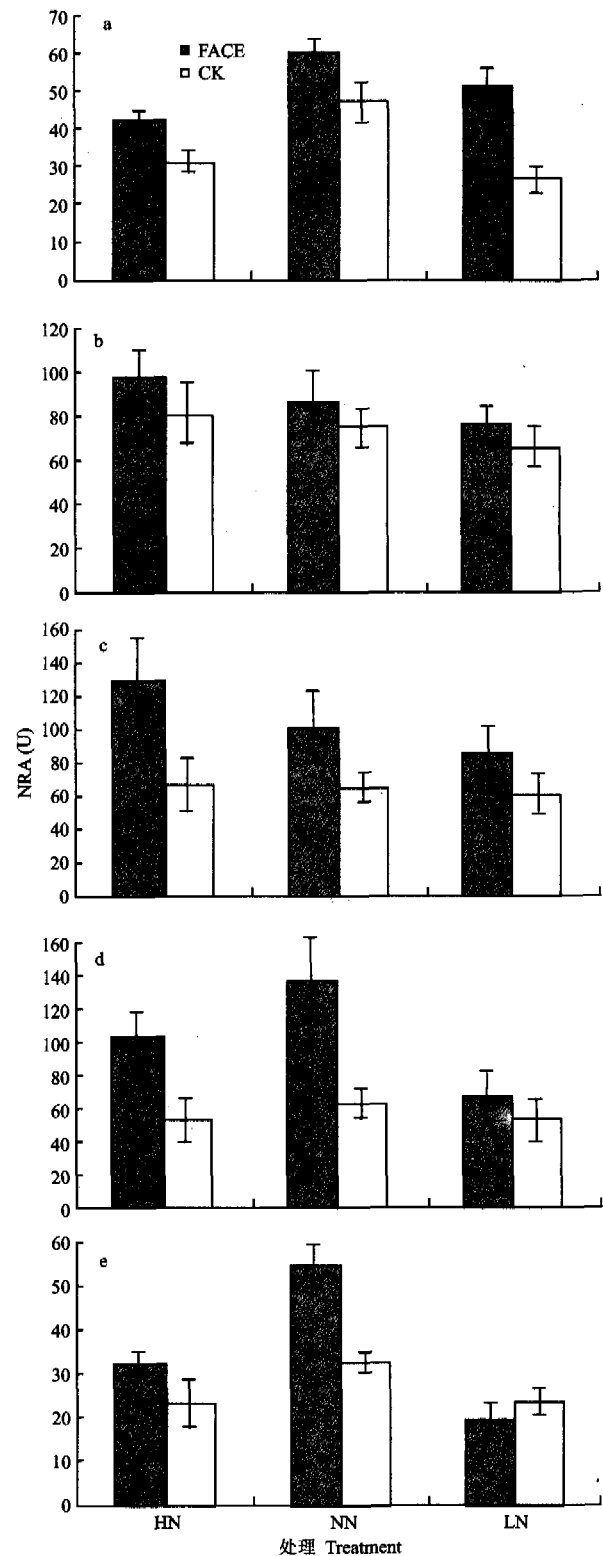


图 1 FACE 处理对水稻各生育期功能叶片 NRA 的影响

Fig. 1 Effect of FACE on NRA of rice at different growth stages.

a) 拔节期 Jointing, b) 孕穗期 Booting, c) 抽穗期 Heading, d) 抽穗后 10 天 10 d after heading, e) 抽穗后 20 天 20 d after heading. 下同 The same below.

品种武香梗 14 各生育期功能叶片 NRA 增幅: 拔节期为 30%、30% 和 90% (图 1A), 孕穗期为 20%、20% 和 20% (图 1B); 抽穗期为 90%、60% 和 40%

(图 1C); 穗后 10 d 为 100%、120% 和 30% (图 1D); 而穗后 20 d 分别为 40%、70% 及 -20% (图 1E). 其中,除穗后 20 d 低氮处理外,其余各生育期及不同施氮水平下,FACE 处理功能叶片 NRA 明显高于对照,拔节期、孕穗期、抽穗期、穗后 10 d、穗后 20 d NRA 平均值分别比对照提高了 50%、20%、60%、80% 和 30%; 拔节期、抽穗期和穗后 10 d, FACE 处理对水稻功能叶片 NRA 水平影响较大. 施氮处理对 FACE 条件下水稻功能叶片 NRA 有显著影响,表现为:1) 水稻功能叶片 NRA 绝对值的变化. 不同生育期,高、中、低 3 种施氮处理对武香粳 14 功能叶片 NRA 影响呈不同趋势,拔节期:中氮 > 低氮 > 高氮;孕穗期和抽穗期:高氮 > 中氮 > 低氮,而穗后 10 d 及 20 d 则为:中氮 > 高氮 > 低氮. 2) 各生育期 FACE 处理水稻功能叶片 NRA 增幅不同. 拔节期:低氮 NRA 增幅显著高于中氮及高氮,中氮与高氮处理之间无显著差异;孕穗期:NRA 增幅在高、中、低 3 种施氮处理间没有显著差异;抽穗期:高氮处理 NRA 增幅显著大于中氮及低氮,中氮和低氮处理间没有明显差异;穗后 10 d:NRA 的增幅中氮 > 高氮 > 低氮,施氮处理间差异显著;穗后 20 d:NRA 增幅中氮 > 高氮 > 低氮,并且,低氮水平下 FACE 处理 NRA 低于对照,是各生育期 NRA 唯一低于对照的 FACE 处理. FACE 和施氮两个处理对功能叶片 NRA 交互效应的统计分析表明:在孕穗期和穗后 20 d,二者交互效应达极显著水平,在穗后 10 d,二者呈显著水平,而在孕穗期及抽穗期,二者交互效应未达显著水平. 总之,各生育期 FACE 处理对水稻功能叶片 NRA 有不同程度的影响,施氮水平影响了 FACE 处理水稻功能叶片 NRA 绝对值的大小及其相对于对照的增幅,在不同生育期,施氮与 FACE 处理存在不同程度的互作效应.

### 3.2 FACE 对水稻植株碳水化合物积累的影响

由图 2 可知,在拔节期、孕穗期、抽穗期及成熟期,FACE 处理可溶性糖含量分别比对照增加 53%、10.3%、18.6% 和 33.4%; 淀粉含量分别比对照提高 34.1%、15.1%、10.7% 和 26.3%,而绿叶干物质积累分别比对照提高 3%、16%、21% 和 5%. 可见,FACE 处理显著提高了水稻植株体内碳水化合物的积累.

### 3.3 FACE 对水稻叶片氮积累的影响

图 3 和图 4 列出了各生育期 FACE 处理及对照叶片的含氮率及顶叶可溶蛋白含量,在拔节期、孕穗期、抽穗期及成熟期,FACE 处理水稻叶片含氮率分

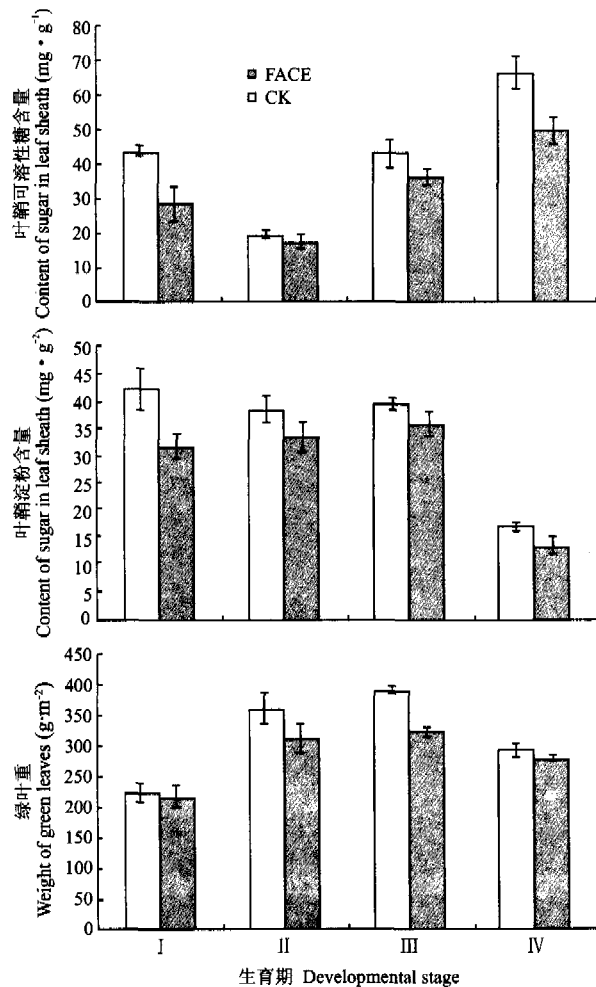


图 2 FACE 处理对水稻植株碳积累的影响(中氮水平)  
 Fig. 2 Effect of FACE on the assimilation of carbon in rice (NN).  
 I. 拔节期 Jointing, II. 孕穗期 Booting, III. 抽穗期 Heading, IV. 成熟期 Mature stage. 下同 The same below.

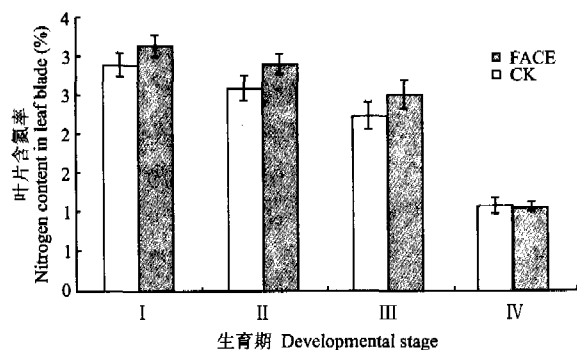


图 3 FACE 对叶片含氮率的影响(中氮水平)  
 Fig. 3 Effect of FACE on the content of N in leaves (NN).

别比对照降低 8.1%、10.7%、10.9% 及 1%,除成熟期外,其余各生育时期叶片含氮率均显著低于对照;而功能叶片可溶性蛋白含量除抽穗期高于对照外,其它各生育期均显著低于对照.

### 3.4 FACE 条件下水稻功能叶片 NRA 与可溶性蛋白含量的相关性分析

为了进一步了解 FACE 条件下 NRA 与氮代谢

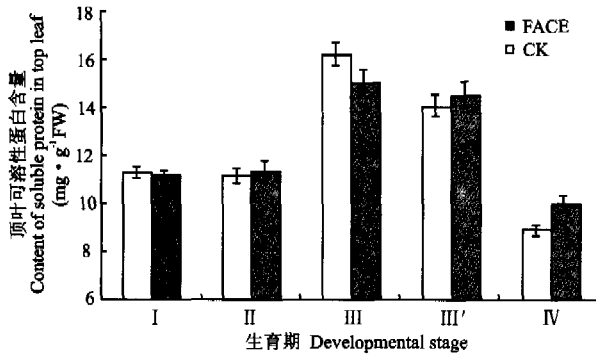


图4 FACE对顶叶可溶蛋白含量的影响(中氮水平)  
Fig. 4 Effect of FACE on the content of soluble protein in top leaf (NN).

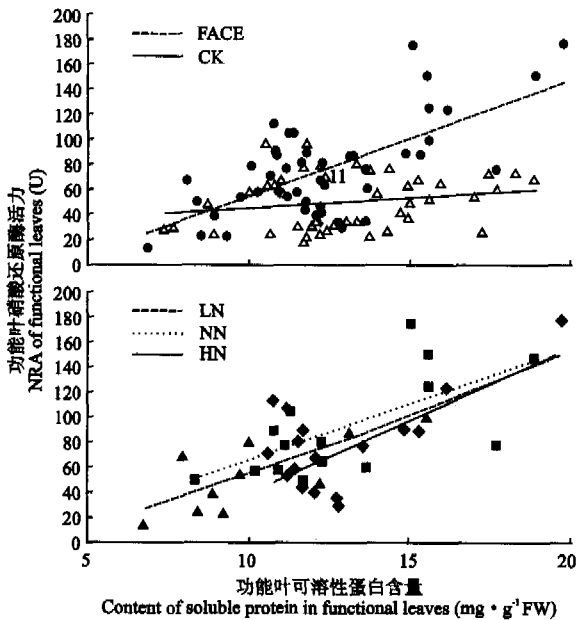


图5 FACE处理下功能叶NRA与可溶性蛋白的关系  
Fig. 5 Correlation between soluble protein and NRA under FACE.

的关系,笔者对FACE处理NRA与功能叶片可溶性蛋白含量的相关性进行了分析,结果如图5所示.在各生育期以及各施氮水平下,FACE处理功能叶片NRA与可溶性蛋白含量的相关系数为0.671,达极显著正相关,而对照功能叶片NRA与可溶性蛋白含量的相关系数为0.230,呈正相关,但未达显著水平.分析不同生育期FACE处理功能叶片NRA与可溶性蛋白相关性可知,穗后10 d水稻功能叶片NRA与可溶性蛋白含量的相关性最大( $r=0.819^{**}$ ),其次为抽穗期( $r=0.650^*$ ).上述结果说明,在FACE处理导致的植株低含氮率的前提下,功能叶片可溶性蛋白含量的提高有利于叶片NRA的表达.进一步分析不同施氮水平下,FACE处理功能叶片NRA与可溶性蛋白含量相关性,结果表明(图5B):高、中、低3种施氮处理功能叶片NRA与叶片可溶性蛋白含量的相关系数分别为0.613、0.658和0.723,均达极显著水平,并且施氮水平越低,NRA与叶片可溶

性蛋白含量的相关系数越大.可见,FACE条件下,随着供氮水平及植株含氮率的下降,功能叶片NRA越来越受到叶片可溶性蛋白含量的限制.

### 3.5 FACE处理下的水稻产量与产量构成因素及其与各生育期NRA的关系

分析FACE处理产量及其构成因素的特征可知:FACE处理下的水稻产量明显高于对照,单位面积穗数也明显高于对照,此外,结实率及千粒重略有提高,而每穗颖花数则明显下降.叶片NRA与产量构成因素的相关性分析表明(表1):抽穗期以及穗后10 d、穗后20 d功能叶片NRA与产量呈显著正相关,抽穗期、穗后10 d功能叶片NRA与单位面积的穗数呈显著正相关.

表1 不同生育期NRA与产量构成因素的关系  
Table 1 Correlations between grain components and NRA under FACE at different growth stage

生育期 Growth stage	产量 Yield ( $g \cdot m^{-2}$ )	穗数 Panicles ( $No. \cdot m^{-2}$ )	每穗颖 花数 Spikelets per panicle	结实率 Fulfilled- grain percentage (%)	千粒重 1000· grains weight (g)
拔节期 Jointing	0.5612	0.4718	-0.5317	0.0079	-0.1301
孕穗期 Booting	0.2254	0.3490	0.1552	-0.5614	-0.1752
抽穗期 Heading	0.7218 *	0.6791 *	0.0042	-0.3129	-0.1564
穗后10天 10 days after heading	0.6741 *	0.7146 *	-0.0997	-0.1536	-0.4761
穗后20天 20 days after heading	0.6928 *	0.3921	-0.0376	-0.3217	-0.5364

\*  $P < 0.05$ .

## 4 讨 论

硝酸还原酶是 $NO_3^-$ -N同化过程的第一个酶,在低等生物及高等植物氮素吸收利用过程中起重要作用.有关大气 $CO_2$ 浓度提高对NRA影响的研究并不多见.Jesus等<sup>[13]</sup>发现,高浓度 $CO_2$ 使红藻(*Porphyra leucosticta*)体内NRA提高了4倍;Srivastava等<sup>[26]</sup>用开顶式同化箱提高大气 $CO_2$ 浓度的绿豆(*Vigna radiata*)试验结果表明,出芽后35 d叶片NRA开始高于对照.而Pal等<sup>[21]</sup>的研究表明,高浓度 $CO_2$ 导致小麦叶片NRA下降,Ferrario-Mery等<sup>[4]</sup>对烟草(*Nicotiana plumbaginifolia*)的研究也有类似的结果.上述研究虽然因植物种类、培养环境以及 $CO_2$ 浓度提高方式的不同而得出不同的结论,但都肯定了大气 $CO_2$ 浓度提高对NRA的影响.而大气 $CO_2$ 浓度提高对植物NRA影响的机制究竟是什么,前人几乎没有涉及.为了克服开顶式同化箱 $CO_2$ 浓度增高试验的局限,本文利用国内唯一的FACE平台对水稻NRA特征进行了全生育期研究.结果表明,除低氮处理穗后20 d外,其它各FACE施氮处理各生育期功能叶片硝酸还原酶活力均明显高于对

照.

#### 4.1 FACE 条件下碳代谢特征对功能叶片 NRA 的影响

关于 NRA 调控机制,前人做过不少研究<sup>[14,15,16]</sup>.研究表明,NRA 受碳代谢调节,植株可溶性糖浓度的提高,在翻译水平上促进了 NR 基因的表达<sup>[25]</sup>.大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高促进了光合作用,明显提高了植株可溶性碳水化合物含量<sup>[5,20,23]</sup>.本研究也证实,FACE 处理显著提高了碳水化合物在叶鞘中的积累.光合作用的加强,导致植株可溶性糖含量的提高,可能是 FACE 条件下功能叶片 NRA 增高的主要原因之一.NR 还原 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的过程是一个消耗能量的过程.还原力的大小是 NR 催化活性的限制因素,而光合生物还原 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 所需的还原力 NAD(P)H 则来自光合作用.因此,FACE 条件下水稻光合作用的增强,可为 NR 催化硝酸还原提供较丰富的还原力,进而可能提高 NR 催化活性.

#### 4.2 FACE 条件下氮同化特征及其对功能叶片 NRA 的影响

硝酸还原酶作为一种诱导酶,其活性受到供氮水平及植物体内氮含量的调节.Jargeat 等<sup>[12]</sup>研究发现,NR 基因 *nar 1* 转录水平在低浓度氮条件下提高,而高浓度氮条件下终止.本文研究表明,FACE 处理水稻叶片含氮率显著低于对照,而功能叶片可溶性蛋白含量除抽穗期高于对照外,其它各生育期均显著低于对照.这一结果与前人<sup>[7,13]</sup>有关大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高条件下植物含氮率的研究结果基本一致.FACE 处理导致含氮率相对下降,可能在转录水平上促进了功能叶片 NR 的合成.

但是,N 是构成 NR 蛋白的重要元素,FACE 处理导致植株含氮率的下降又可能成为 NR 蛋白合成的限制因子.本文对 FACE 处理水稻叶片硝酸还原酶与可溶性蛋白含量的相关性分析表明,在 FACE 处理导致的植株含氮率下降的前提下,随着功能叶片可溶性蛋白含量的提高,叶片 NRA 的表达增强.Pal 等<sup>[21]</sup>的有关研究证实,增加施氮量可以提高大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高条件下的小麦叶片 NRA,Cruz 等<sup>[1]</sup>在木薯上的研究也有相似的结论.本文研究表明,施氮量不同程度的影响了各生育时期水稻叶片 NRA 对 FACE 的响应,除孕穗期及抽穗期 NRA 随施氮量的增加而增加外,其它时期中氮处理的 NRA 绝对值及增幅均大于高氮处理和低氮处理.这进一步说明,FACE 条件下,适当提高水稻的施氮水平,则有利于 NRA 表达.

#### 4.3 FACE 条件下根系活力特征对叶片 NRA 的影响

植物根系吸收的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 浓度对于水稻硝酸还原酶合成起重要的调节作用<sup>[6]</sup>.前述研究证实,在各生育期,FACE 处理使水稻根重及根体积均不同程度的高于对照,根系与地上部分的生物量之比都有不同程度的提高<sup>[27]</sup>.并且,以穴为单位的根系活力指标均高于对照,尤其在穗后 10~30 d,水稻根系总吸收面积高于对照<sup>[28,29]</sup>.虽然本文没有直接证据认定 FACE 处理水稻植株吸纳的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 浓度高于对照,但从上述 FACE 处理对水稻根系活性特征的影响可以说明,FACE 条件下的根系具有吸纳更多 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的能力,从而可能调节了硝酸还原酶的转录水平.

#### 4.4 FACE 条件下 NRA 提高的生理学及栽培学意义

水稻土的淹水环境削弱了土壤微生物的硝化作用,因而传统上认为水稻是喜铵作物.但近年研究证实,水稻能吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N,并且 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 可促进水稻的生长发育<sup>[3]</sup>.杨肖娥等<sup>[30]</sup>发现,水稻生育后期追施 NO<sub>3</sub>-N 能更有效地提高叶片叶绿素含量,延缓植株衰老.FACE 条件下功能叶片 NRA 的提高,促进了各生育期尤其是生育中后期稻株对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的同化能力,这对缓解 FACE 处理下由于稻株含氮率下降导致的生育期在一定程度上的缩短<sup>[11]</sup>以及生育后期生理生化功能的早衰,促进物质向籽粒转运起重要作用.对 FACE 条件下水稻产量及产量构成因素的分析表明:FACE 处理显著提高了水稻产量和单位面积穗数,结实率和千粒重略有提高;FACE 条件下,水稻灌浆早中期功能叶片 NRA 与产量呈显著正相关.这些结果与前人关于 NRA 与产量构成因素之间相关性的报道基本相似<sup>[31]</sup>.

作物碳代谢和氮代谢是两个密切相关、相互协调的生理生化过程.FACE 条件下作物碳代谢特征的明显改变,影响了氮代谢过程;氮代谢特征的改变反过来对碳代谢起调节作用.因此,深入了解 FACE 条件下水稻碳氮代谢机制及其互作关系,可为 FACE 条件下作物生长生育规律的进一步研究提供理论基础.

#### 参考文献

- 1 Cruz JL, Mosquim PR, Pelacani CR, et al. 2004. Effects of nitrate nutrition on nitrogen metabolism in cassava. *Biol Plant*, 48: 67~72
- 2 Dong C-C (董桂春), Wang Y-L (王余龙), Yang H-J (杨洪建), et al. 2002. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on nitrogen

- accumulation and utilization efficiency in rice (*Oryza sativa*). *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **13**(10): 1219 ~ 1222 (in Chinese)
- 3 Feng K (封克), Wang X-L (汪晓丽), Chen P (陈平), et al. 2003. Nitrate uptake of rice and the effect of ammonium on it at different growth stages. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), **36**(3): 307 ~ 312 (in Chinese)
  - 4 Ferrario-Mery S, Thibaud MC, Betsche T, et al. 1997. Modulation of carbon and nitrogen metabolism and of nitrate reductase, in untransformed *Nicotiana glauca* during CO<sub>2</sub> enrichment of plants grown in pots and hydroponic culture. *Planta*, **202**: 510 ~ 521
  - 5 Fischer BU, Fehrer M, Hebeisen T, et al. 1997. Sources-sink relations in *Lolium perenne* L. as reflected by carbohydrate concentrations in leaves and pseudo-stems during regrowth in a free-air carbon dioxide enrichment (FACE) experiment. *Plant Cell Environ*, **20**: 945 ~ 952
  - 6 Forer CH, Champing ML, Valadier MH. 1996. Partitioning of photosynthetic carbon: The role of nitrate activation of protein kinases. In: Sharry P, Halford N, Holley R, eds. *Proceeding of the Phytochemical Society of Europe: Protein Phosphorylation in Plants*. Oxford: Clarendon Press. 35 ~ 51
  - 7 Gifford RG, Barrett DJ, Lutze JL. 2000. The effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues. *Plant Soil*, **224**: 1 ~ 14
  - 8 Huang J-Y (黄建晔), Dong G-C (董桂春), Yang H-J (杨洪建), et al. 2003. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on biomass accumulation and partition in rice. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(2): 253 ~ 257 (in Chinese)
  - 9 Huang J-Y (黄建晔), Yang H-J (杨洪建), Dong G-C (董桂春), et al. 2002. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on yield formation in rice (*Oryza sativa*). *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **13**(10): 1210 ~ 1214 (in Chinese)
  - 10 Huang J-Y (黄建晔), Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), et al. 2004. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on nitrogen nutrition at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxiangjing 14. *Acta Agron Sin* (作物学报), **30**(12): 1237 ~ 1243 (in Chinese)
  - 11 Huang J-Y (黄建晔), Yang L-X (杨连新), Yang H-J (杨洪建), et al. 2005. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on growth duration of rice (*Oryza sativa* L.) and its cause. *Acta Agron Sin* (作物学报), **31**(7): 882 ~ 887 (in Chinese)
  - 12 Jargeat P, Gay G, Debaud JC, et al. 2000. Transcription of nitrate reductase gene isolated from the symbiotic basidiomycete fungus *Hebeloma cylindrosporum* does not require induction by nitrate. *Mol Genet Genomics*, **263**: 948 ~ 956
  - 13 Mercado JM, Javier F, Gordillo L, et al. 1999. Effects of different levels of CO<sub>2</sub> on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *J Appl Phycol*, **11**: 455 ~ 461
  - 14 Kaiser WM, Förster J. 1989. Low CO<sub>2</sub> prevents nitrate reduction in leaves. *Plant Physiol*, **91**: 970 ~ 974
  - 15 Kaiser WM, Huber SC. 2001. Post-translational regulation of nitrate reductase: Mechanism, physiological relevance and environmental triggers. *J Exp Bot*, **52**: 1981 ~ 1989
  - 16 Kannangara CG, Woolhouse HW. 1967. The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. *New Phytol*, **66**: 553 ~ 561
  - 17 Kim HY, Horie T, Nakagawa H, et al. 1996. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on growth and yield of rice I. The effect on development, dry matter production and some growth characters. *Jpn J Crop Sci*, **65**: 634 ~ 643
  - 18 Kimball BA, Kobayashi K, Bindi M. 2001. Response of agricultural crops to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Adv Agron*, **2**: 1 ~ 27
  - 19 Lawlor DW, Mitchell RAC. 1991. The effects of increasing CO<sub>2</sub> on crop photosynthesis and productivity: A review of field studies. *Plant Cell Environ*, **14**: 807 ~ 818
  - 20 Nie G, Hendrix DL, Webber AN, et al. 1995. Increased accumulation of carbohydrates and decreased photosynthetic gene transcript levels in wheat grown at an elevated CO<sub>2</sub> concentration in the field. *Plant Physiol*, **108**: 975 ~ 983
  - 21 Pal M, Rao LS, Jain AC, et al. 2005. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen on wheat growth and photosynthesis. *Biol Plant*, **49**: 467 ~ 470
  - 22 Pang J (庞静), Zhu J-G (朱建国), Liu G (刘刚). 2005. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on concentrations of various N forms in rice tissues. *J Agro-Environ Sci* (农业环境科学学报), **24**(5): 833 ~ 837 (in Chinese)
  - 23 Rogers A, Fischer BU, Bryant J, et al. 1998. Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> under low-nitrogen nutrition is affected by the capacity for assimilate utilization: *Perennial ryegrass* under free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiol*, **118**: 683 ~ 689
  - 24 Shanghai Institute for Plant Physiology of Chinese Academy of Sciences (中国科学院植物生理研究所), The Shanghai Society for Plant Physiology (上海市植物生理学会). 1999. *Modern Physiology: A Laboratory Manual*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
  - 25 Solomonson LP, Barber MJ. 1990. Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **41**: 225 ~ 253
  - 26 Srivastava AC, Pal M, Sengupta UK. 2002. Changes in nitrogen metabolism of *Vigna radiata* in response to elevated CO<sub>2</sub>. *Biol Plant*, **45**: 395 ~ 399
  - 27 Xie Z-B (谢祖彬), Zhu J-G (朱建国), Zhang Y-L (张雅丽), et al. 2002. Responses of rice (*Oryza sativa*) growth and its C, N and P composition to FACE (free-air carbon dioxide enrichment) and N, P fertilization. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **13**(10): 1223 ~ 1230 (in Chinese)
  - 28 Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), Liu H-J (刘红江), et al. 2005. Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on root growth dynamics of japonica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxiangjing 14. *Acta Agron Sin* (作物学报), **31**(11): 1490 ~ 1495 (in Chinese)
  - 29 Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), Liu H-J (刘红江), et al. 2005. Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on root system and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), **31**(9): 1221 ~ 1226 (in Chinese)
  - 30 Yang X-E (杨肖娥), Sun X (孙羲). 1991. Physiological effect of nitrate or ammonia top-dressing on hybrid and conventional rice varieties at the late growth stage. *Acta Agron Sin* (作物学报), **17**(4): 283 ~ 290 (in Chinese)
  - 31 Ye Q-B (叶全宝), Zhang H-C (张洪程), Dai Q-G (戴其根), et al. 2005. Effects of nitrogen amount applied and planting density on nitrate reductase activity of rice during middle-late growth stages. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **41**(1): 41 ~ 44 (in Chinese)

作者简介 胡健,男,1965年生,博士研究生,副教授。主要从事生物化学及环境微生物学方面的研究,发表论文20余篇。Tel:0514-7979575-2,13801456978;E-mail: yzujh1@yahoo.com.cn

责任编辑 张凤丽