

不同水稻基因型苗期 NO_3^- 吸收动力学特征 及其受吸收液中 NH_4^+ 的影响

汪晓丽, 封克, 盛海君, 陈平

(扬州大学农学院, 扬州 225009)

摘要: 采用水培方法研究了12个水稻品种和2个旱稻品种在苗期(20 d)的 NO_3^- 吸收动力学特性及添加吸收液中 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收的影响。结果表明, NO_3^- 吸收的最大速率(V_{\max})为: 旱稻 > 水稻, 籼稻 > 粳稻, 杂交稻 > 常规稻。 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收 V_{\max} 的影响在基因型间有较大差异: 籼稻受影响小于粳稻, 杂交稻小于常规稻, 旱稻基本不受影响。 NH_4^+ 对个别籼稻和旱稻品种的 NO_3^- 吸收甚至有促进作用。 NH_4^+ 对所有供试水稻基因型 NO_3^- 吸收的 K_m 值影响均很小, 说明 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收的影响可能主要在于影响细胞膜上 NO_3^- 载体的运转速率而非吸收位点与 NO_3^- 之间的亲和性。

关键词: 水稻; NO_3^- ; NH_4^+ ; 吸收动力学

S511 A

Kinetics of Nitrate Uptake by Different Rice Genotypes and the Effects of Ammonium on Nitrate Uptake at the Seedling Stage

WANG Xiao-li, FENG Ke, SHENG Hai-jun, CHEN Ping

(Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou 225009)

Abstract: Solution culture experiments were carried out to study the kinetics of NO_3^- uptake by different rice genotypes, including 12 varieties of wetland rice and 2 varieties of upland rice, and the effects of NH_4^+ on NO_3^- uptake were assessed. The results indicated that at the seedling stage (20 days) upland rice had higher maximum rate (V_{\max}) of NO_3^- uptake than wetland rice, Indica showed higher V_{\max} than Japonica, and Hybrid rice presented higher V_{\max} than common rice. The effects of NH_4^+ on V_{\max} of NO_3^- uptake differed greatly among the rice genotypes: Indica rice was less influenced than Japonica rice; Hybrid rice was less restrained than common rice; upland rice was hardly inhibited; certain varieties of Indica rice and upland rice even were stimulated with the existence of NH_4^+ . On account of the slight influence of NH_4^+ on the values of K_m of all tested genotypes, it seems that the effects of NH_4^+ on NO_3^- uptake are mainly due to the influence on the transporting rate of nitrate carriers located at the cell membrane, but not due to the influence on the affinity of the uptake sites for NO_3^- .

Key words: Rice; Nitrate; Ammonium; Uptake kinetics

我国水资源短缺, 实行节水农业是我国农业可持续发展的方向。水稻旱作是在节水栽培技术基础上发展起来的一种高效节水新模式。水稻旱作后, 由于生态环境的变化, 尤其是由于土壤通气条件的

改善, 土壤 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 同时成为水稻最重要的两大氮源, 而不像传统的淹水栽培条件下主要以 NH_4^+ -N 为主^[1]。因此, NH_4^+ 的存在对水稻 NO_3^- 的吸收和利用能力就成为衡量旱作水稻对生

收稿日期: 2002-11-25

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070445)和江苏省自然科学基金资助项目(BK2001146)

作者简介: 汪晓丽(1977-), 女, 江苏海安人, 助教, 硕士, 主要从事植物营养的教学与研究。Tel: 0514-7991971; Fax: 0514-7323263; E-mail: lila77

@sina.com.cn

态环境的适应能力的重要指标之一。

在 NH₄⁺ 对水稻 NO₃⁻ 吸收的影响程度有不同报道^[2~6], 其主要原因之一可能是忽视了不同水稻基因型之间的差异。水稻基因型不同, 吸收利用不同形态氮素的能力也不同, 而 NH₄⁺ 对水稻吸收 NO₃⁻ 的影响程度也可能不同。NH₄⁺ 的这种影响很可能在 NO₃⁻ 跨细胞膜的转运过程就已存在^[2,7,8], 而并非全是对 NO₃⁻ 代谢过程的抑制^[5,9~11]。在研究离子的跨膜运输时, 吸收动力学参数——最大吸收速率(V_{max})和表观米氏常数(K_m)常用来表征根系吸收离子的效率, 而且可用于衡量不同植物基因型之间的营养效率差异^[12]。笔者采用水培的方法研究了不同水稻品种的 NO₃⁻ 吸收动力学特征以及它们受 NH₄⁺ 的影响, 旨在探求不同水稻基因型在 NO₃⁻ 吸收及 NH₄⁺ 影响方面的差异, 为选育 NO₃⁻ 吸收和利用能力强的水稻基因型提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验采用 14 个不同的水稻 (*Oryza sativa* L.) 品种。其中, 6 个籼稻品种, 6 个粳稻品种, 另有 2 个旱稻品种(表 1)。

表 1 供试水稻品种

Table 1 The test varieties of rice

基因型 Genotype	程氏指数 Cheng's index	特性 Characteristics
武育梗 3 号 Wuyujing3	> 18	常规粳 Conventional japonica
农垦 57 Nongken57	> 18	常规粳 Conventional japonica
泗优 917 Siyou917	> 18	杂交粳 Hybrid japonica
Y61	15	偏粳 Japonica-like
Y72	16	偏粳 Japonica-like
Y79	16	偏粳 Japonica-like
扬稻 6 号 Yangdao6	< 8	常规籼 Conventional indica
南特号 Nantehao	< 8	常规籼 Conventional indica
汕优 63 Shanyou63	< 8	杂交籼 Hybrid indica
Y67	9	偏籼 Indica-like
Y76	10	偏籼 Indica-like
Y68	12	偏籼 Indica-like
巴西旱稻 Brazil upland rice	—	旱 Upland
扬早 1 号 Yangzhan1	—	旱 Upland

水稻种子经 1% NaClO 灭菌, 在 0.2 mmol·L⁻¹ CaSO₄ 溶液中浸泡 24 h 后, 播于石英砂上, 并置于 LRH-250-G 光温培养箱中催芽生长。7 d 后将幼苗转移至 pH 6.0 的 1/2 木村 B 营养液中^[13]。水稻生长过程中, 每日早晚用稀 HCl 和稀 NaOH 调整营养

液 pH 至 6.0, 自动间隙通气 2 h, 每 3 d 更换 1 次营养液。在生长至 20 d 时测定 NO₃⁻ 吸收动力学参数及 NH₄⁺ 对它们的影响。

1.2 不同水稻基因型苗期 NO₃⁻ 吸收动力学及其受 NH₄⁺ 的影响

1.2.1 不同水稻基因型苗期 NO₃⁻ 吸收动力学特征

在秧苗培养至 18 d 时, 将营养液更换为无氮营养液, 2 d 后取秧苗用于测定根系对 NO₃⁻ 的吸收。吸收试验采用常规耗竭法^[14]。吸收液中 NO₃⁻ 浓度系列为 0.05、0.1、0.2、0.4、0.6、1.0、2.0 mmol·L⁻¹, 支持电解质为 0.2 mmol·L⁻¹ 的 CaSO₄, 溶液 pH 均为 6.0。测定时取生长均匀的健壮秧苗 10 株为 1 个测量单位, 共 7 组, 每组包括 4 个测量单位, 即 4 个重复。将其根系全部浸入 50 ml 的 NO₃⁻ 系列吸收液中, 在温度 25 ± 1 °C、光强 4 000 lx 条件下吸收 2 h, 取出秧苗后立即用吸水纸吸干根外水分, 称取根鲜重。采用紫外分光光度计法测定吸收前后溶液中 NO₃⁻-N 浓度的变化^[15]。根据吸收前后 NO₃⁻-N 浓度的变化量, 计算出单位鲜根在单位时间内 NO₃⁻-N 的净吸收量, 即根系对 NO₃⁻-N 的净吸收速率。采用 Michaelis-Menten 方程的 Hofstee 转换式处理数据, 求得 NO₃⁻ 吸收动力学参数 V_{max} 和 K_m 值。

1.2.2 NH₄⁺ 对不同水稻基因型苗期 NO₃⁻ 吸收的影响

在秧苗培养至 18 d 时, 将营养液更换为无氮营养液, 2 d 后取秧苗用于测定 NH₄⁺ 存在条件下根系对 NO₃⁻ 的吸收。吸收液中 NO₃⁻ 浓度系列为 0.05、0.1、0.2、0.4、0.6、1.0、2.0 mmol·L⁻¹, NH₄⁺ 浓度均为 1.0 mmol·L⁻¹, 支持电解质为 0.2 mmol·L⁻¹ 的 CaSO₄, 溶液 pH 均为 6.0。吸收试验采用方法及数据处理同 1.2.1。

2 结果与分析

2.1 不同水稻基因型在苗期的 NO₃⁻ 吸收动力学特征

供试水稻在苗期(20 d 龄)对 NO₃⁻ 的吸收速率均随溶液中 NO₃⁻ 浓度的增加而增大, 各吸收曲线均符合 Michaelis-Menten 方程的描述, 且随着溶液中 NO₃⁻ 浓度的增加, 水稻基因型间 NO₃⁻ 吸收速率的差异具有加大的趋势(图)。

按照 Michaelis-Menten 方程的 Hofstee 转换式处理数据, 得到各供试水稻基因型在苗期(20 d)NO₃⁻ 吸收的最大速率(V_{max})和米氏常数(K_m)(表 2)。14 种供试水稻品种吸收 NO₃⁻ 的最大速率 V_{max} 介于

1.966 ~ 9.728 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$,基因型之间显示出很大的差异(表2)。旱稻吸收 NO_3^- 的 V_{max} (平均 9.316 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)明显高于水稻的 V_{max} (平均 3.564 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$),前者是后者的 2.6 倍。显然,长期的旱作条件使旱稻根系具有较强的 NO_3^- 吸收能力,以适应存在较高浓度 NO_3^- 的土壤环境。杂交稻的 V_{max} (平均 5.023 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)比常规稻的(平均 3.272 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)高出了 53.5%。籼稻的 V_{max} (平均 4.137 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)比粳稻的(平均为 2.990 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)高出了 38.4%。就总体而言,旱稻与水稻相比、杂交稻与常规稻相比、籼稻与粳稻相比,前者在 NO_3^- 吸收的最大速率 V_{max} 上都比后者具有更大的优势。

表2 不同水稻基因型苗期(20 d)的 NO_3^- 吸收动力学参数¹⁾

Table 2 The kinetic parameters of NO_3^- uptake by different rice genotypes at the seedling stage (20-day-old)

基因型 Genotype	NO_3^- 吸收动力学参数	
	Kinetic parameters of NO_3^- uptake	
	最大吸收速率 V_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ root FW $\cdot\text{h}^{-1}$)	表观米氏常数 K_m ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)
武育梗3号 Wuyujing3	3.100efg	0.168bcd
农垦57 Nongken57	2.305gh	0.201a
泗优917 Siyou917	4.386cd	0.154cde
Y61	2.589fgh	0.186ab
Y72	1.966h	0.176bc
Y79	3.597ede	0.181ab
扬稻6号 Yangdao6	3.475def	0.163bcd
南特号 Nantehao	4.207cd	0.145de
汕优63 Shanyou63	5.659b	0.135ef
Y67	4.531c	0.175bc
Y76	3.700cde	0.181ab
Y68	3.252efg	0.167bcd
巴西旱稻 Brazil upland rice	8.905a	0.118fg
扬早1号 Yangzhan1	9.728a	0.110g

¹⁾表中数据为3次重复的平均值,不同字母表示在0.05水平上的差异显著性。下同

Data in table are the means of three replications. Different letters mean significant difference at 0.05 level. The same as below

供试水稻幼苗吸收 NO_3^- 的 K_m 值介于 0.106 ~ 0.201 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (表2)。旱稻吸收 NO_3^- 的 K_m 值(平均 0.114 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)比水稻(平均为 0.169 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)低 32.5%。杂交稻的 K_m 值(平均 0.144 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)比常规稻的 K_m 值(平均 0.174 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)低 17.2%。籼稻吸收 NO_3^- 的 K_m 值为 0.135 ~ 0.181 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (平均 0.161 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),粳稻的 K_m 值为 0.154 ~ 0.201 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (平均 0.177 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),前

者仅比后者低 9.04%。由此可见,就水稻幼苗根系对 NO_3^- 的亲合力(以 K_m 的倒数来衡量)而言,旱稻明显高于水稻,杂交稻高于常规稻,籼稻稍高于粳稻。

2.2 NH_4^+ 对不同水稻基因型苗期 NO_3^- 吸收动力学的影响

NH_4^+ 存在条件下,所有供试水稻基因型在苗期(20 d)的 NO_3^- 吸收依然符合 Michaelis-Menten 方程的描述,且不同水稻基因型之间 NO_3^- 吸收速率的差异与无 NH_4^+ 时相比更为明显了(图)。比较有 NH_4^+ 与无 NH_4^+ 情况下的 NO_3^- 吸收动力学曲线可以发现, NH_4^+ 对不同水稻基因型的影响不同: 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NH_4^+ 的存在明显抑制粳稻的 NO_3^- 吸收速率,但对籼稻和旱稻的影响要小得多, NH_4^+ 甚至可促进汕优 63、Y67、扬早 1 号对 NO_3^- 的吸收(图)。

有 NH_4^+ 存在时,供试水稻幼苗(20 d)吸收 NO_3^- 的 V_{max} 介于 1.034 ~ 10.10 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$ 之间,基因型之间的差异比无 NH_4^+ 存在时更明显了(表3)。旱稻吸收 NO_3^- 的 V_{max} (平均 9.436 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$)仍明显高于水稻的(平均 2.625 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 根鲜重 $\cdot\text{h}^{-1}$),前者约为后者的 3.6 倍,而无 NH_4^+ 时仅为 2.6 倍。表明 NH_4^+ 存在条件下,旱稻在 NO_3^- 吸收方面所具有的优势更为明显。杂交稻吸收 NO_3^- 的 V_{max} 仍明显高于常规稻,杂交粳稻与常规粳稻之间、杂交籼稻与常规籼稻之间均存在显著差异。 NH_4^+ 存在时,籼稻幼苗吸收 NO_3^- 的 V_{max} 是粳稻幼苗的 3.00 倍,高于无 NH_4^+ 存在时的 1.38 倍,这表明 NH_4^+ 的存在加大了籼稻幼苗和粳稻幼苗在 NO_3^- 转运速度上的差异。

与无 NH_4^+ 时相比,除汕优 63、Y67、扬早 1 号外,其它水稻基因型吸收 NO_3^- 的 V_{max} 在 NH_4^+ 存在时均有所下降,但下降程度不一(表3)。旱稻幼苗吸收 NO_3^- 的 V_{max} 受 NH_4^+ 的影响较小, 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NH_4^+ 存在时巴西旱稻的 V_{max} 仅下降了 1.5%,而扬早 1 号也仅上升了 3.8%。 NH_4^+ 对杂交稻 NO_3^- 吸收速率的影响不及对常规稻的影响明显, NH_4^+ 的存在甚至促进了杂交籼稻汕优 63 对 NO_3^- 的吸收。 NH_4^+ 对不同水稻亚种吸收 NO_3^- 的 V_{max} 的影响也有所不同。籼稻吸收 NO_3^- 的 V_{max} 与无 NH_4^+ 存在时相比减少了 -6.7% ~ 18.0% (平均 6.37%) (表3),下降幅度较小,汕优 63 和 Y67 的最大吸收速率甚至有所增加。由此可见, NH_4^+ 对籼稻吸收 NO_3^- 的影响较小,甚至有促进作用。粳稻吸收 NO_3^- 的 V_{max} 与

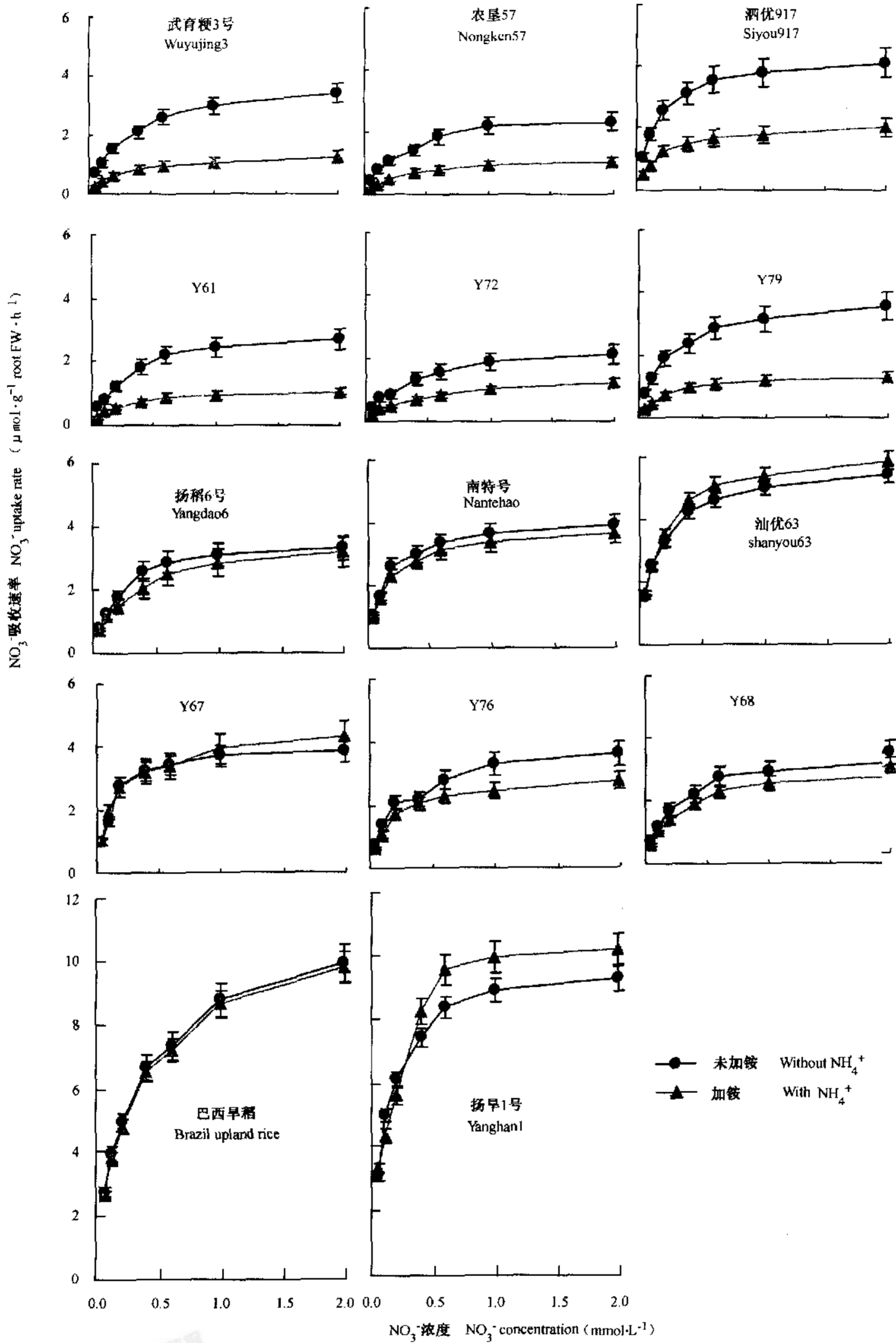


图 不同水稻基因型苗期(20 d 龄) NO_3^- 吸收速率随 NO_3^- 浓度的变化

Fig.1 The rate of NO_3^- uptake by different genotypes of rice (20-day-old) as a function of NO_3^- concentration

表 3 不同水稻基因型苗期(20 d)的 NO_3^- 吸收动力学参数受 NH_4^+ 的影响Table 3 Effects of NH_4^+ on the kinetic parameters of NO_3^- uptake by different genotypes of rice at the seedling stage (20-day-old)

基因型 Genotype	加 NH_4^+ 后的 NO_3^- 吸收动力学参数		NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收动力学参数的影响	
	Kinetic parameters of NO_3^- uptake with NH_4^+ present		Effects of NH_4^+ on the kinetic parameters of NO_3^- uptake	
	最大吸收速率 V_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{root FW} \cdot \text{h}^{-1}$)	表观米氏常数 K_m ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	V_{\max} 的减少率 Decrease rate of V_{\max} (%)	K_m 的增加率 Increase rate of K_m (%)
武育梗 3 号 Wuyujing3	1.236h	0.175bcd	60.1	3.96
农垦 57 Nongken57	1.034h	0.209a	55.1	4.32
泗优 917 Siyou917	2.065g	0.158def	52.9	3.17
Y61	1.109h	0.192ab	57.2	3.44
Y72	1.070h	0.181bcd	45.6	3.31
Y79	1.358gh	0.186abc	62.2	2.72
扬稻 6 号 Yangdao6	3.085f	0.166ede	11.2	1.86
南特号 Nantehao	3.897e	0.146efg	7.4	0.42
汕优 63 Shanyou63	6.039c	0.136fg	-6.7	0.88
Y67	4.748d	0.174bed	-4.8	-0.63
Y76	3.034f	0.187abc	18.0	3.35
Y68	2.826f	0.175bcd	13.1	4.81
巴西旱稻 Brazil upland rice	8.772b	0.123gh	1.5	3.69
扬早 1 号 Yangzhan1	10.100a	0.106h	-3.8	-3.70

无 NH_4^+ 时相比减少了 45.6% ~ 62.2% (平均 55.5%) (表 3), 下降幅度较大。由此可见, NH_4^+ 对梗稻吸收 NO_3^- 的影响较大, 且比相同条件下对籼稻的影响要大得多。

14 种供试水稻品种幼苗 NO_3^- 吸收的 K_m 值介于 0.106 ~ 0.209 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 之间 (平均 0.165 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)。与无 NH_4^+ 存在时相比, 除 Y67、扬早 1 号外, 其它品种 NO_3^- 吸收的 K_m 值均稍有增加, 14 种水稻品种 K_m 值平均仅增加了 2.26% (表 3)。这说明 NH_4^+ 对水稻幼苗 NO_3^- 吸收的 K_m 值的影响较小, 即苗期水稻根系对 NO_3^- 的亲合力受 NH_4^+ 的影响较小。

3 讨论

同种植物的不同基因型在离子吸收上往往存在较大的差别。在小麦、大麦、玉米等作物上都已证明, 它们在 K^+ 、 H_2PO_4^- 、 NO_3^- 等离子吸收方面存在着显著的基因型差异^[16, 17]。笔者的试验结果表明, 水稻在 NO_3^- 吸收上也存在着明显的基因型差异。旱稻与水稻相比、籼稻与梗稻相比、杂交稻与常规稻相比, 前者在 NO_3^- 吸收上均显示出了较为明显的优势。这与前人的研究结果相一致^[2, 4, 14]。

已有的研究表明, NH_4^+ 能明显抑制水稻对 NO_3^- 的吸收^[2-6, 8-9]。然而, 本试验显示, NH_4^+ 对不同基因型水稻吸收 NO_3^- 的影响是不一样的。 NH_4^+ 能明显抑制梗稻幼苗对 NO_3^- 的吸收, 而对籼稻幼苗吸收 NO_3^- 的影响较小, 甚至还表现出一定的

促进作用。这与水稻吸收 NO_3^- 的长期试验结果一致^[4]。此外, NH_4^+ 对杂交稻幼苗吸收 NO_3^- 的影响程度要小于对常规稻幼苗的影响, 而对旱稻幼苗的 NO_3^- 吸收则基本无影响。

Youngdahl 等^[3] 研究发现, NH_4^+ 强烈影响 NO_3^- 吸收的 V_{\max} , 而对 K_m 值的影响较小。这与笔者试验中梗稻幼苗的 NO_3^- 吸收情况相一致。然而, 籼稻幼苗 NO_3^- 吸收的 V_{\max} 与 K_m 值受 NH_4^+ 的影响均很小, 显示了与梗稻完全不同的趋势。这说明 NH_4^+ 对不同水稻亚种吸收 NO_3^- 的 V_{\max} 影响机制有差异。由于 V_{\max} 主要体现了离子载体的运转速度, 而 K_m 主要体现离子与载体之间的亲和性^[12]。由此推论, NH_4^+ 不影响水稻根细胞膜上载体与 NO_3^- 之间的亲和性, 但影响载体对 NO_3^- 的运转速度。载体对离子的运转速度至少受两个因素的制约, 即载体本身的数量和所处的膜环境^[12]。也就是说, NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收的影响可能通过 2 种途径: 一是影响了控制 NO_3^- 载体蛋白合成的基因的表达, 进而减少了细胞膜上载体蛋白的总量; 二是 NH_4^+ 的存在可能影响载体所处细胞膜上的周边环境, 例如膜电位的改变^[18]、膜极化程度的改变^[19]、膜结构的改变^[20] 等, 从而降低了载体对离子的运转速度。此外, NH_4^+ 的跨膜吸收改变了细胞质的 pH^[21], 这可能会改变代谢过程及其产物进而反馈抑制 NO_3^- 的吸收。如人们已发现, NH_4^+ 及其同化产物可能通过抑制体内 NO_3^- 的还原来进一步地阻止植物对 NO_3^- 的吸收。

然而, NH_4^+ 要通过此种途径来影响 NO_3^- 的吸收, 就必然涉及到体内一系列酶的作用, 这样一般需要几个小时才能完成^[22]。但事实上, NH_4^+ 的这种抑制作用是相当快的, 在加铵后几分钟内即可以表现出来^[8], 因此笔者认为, 短期内 NH_4^+ 对水稻吸收 NO_3^- 的影响主要还是通过影响载体的基因表达和改变膜环境所造成的。

References

- [1] 崔国贤, 沈其荣, 崔国清, 李良勇. 水稻旱作及对旱作环境的适应性研究进展. 作物研究, 2002, 3: 70-76.
Cui G X, Shen Q R, Cui G Q, Li L Y. Recent advances in dry cultivation of rice and the adaptability of rice. *Crop Research*, 2002, 3: 70-76. (in Chinese)
- [2] 封克, 汤炎, 张素玲. 铵离子对不同基因型水稻吸收硝酸根离子的影响. 植物生理学通讯, 2001, 37(3): 192-194.
Feng K, Tang Y, Zhang S L. Effects of ammonium on nitrate uptake by different rice genotypes. *Plant Physiology Communications*, 2001, 37(3): 192-194. (in Chinese)
- [3] Youngdahl L J, Pacheco R, Street J J, Vlek P L G. The kinetics of ammonium and nitrate uptake by young rice plants. *Plant and Soil*, 1982, 69: 225-232.
- [4] Chanh T T, Tsutsumi M, Kurihara K. Comparative study on the response of Indica and Japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1981, 27(1): 83-92.
- [5] Mengel K, Viro M. The significance of plant energy status for the uptake and incorporation of NH_4^+ nitrogen by young rice plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1978, 24: 407-416.
- [6] Fried M, Zsoldos F, Vose P B, Shatokhin I L. Characterizing the NO_3^- and NH_4^+ uptake process of rice roots by use of ^{15}N Labeled NH_4NO_3 . *Physiologia Plantarum*, 1965, 18: 313-320.
- [7] Minotti P L, Williams D C, Jackson W A. The influence of ammonium on nitrate reduction in wheat seedlings. *Planta*, 1969, 86: 267-271.
- [8] Kronzucker H J, Glass A D M, Siddiqi M Y. Inhibition of nitrate uptake by ammonium in barley. Analysis of component fluxes. *Plant Physiology*, 1999, 120: 283-291.
- [9] Kronzucker H J, Siddiqi M Y, Glass A D M, Kirk G J D. Nitrate-ammonium synergism in rice. Subcellular flux analysis. *Plant Physiology*, 1999, 119: 1041-1045.
- [10] Rao K P, Rains D W. Nitrate absorption by barley: II. Influence of nitrate reductase activity. *Plant Physiology*, 1976, 57: 59-62.
- [11] Samuelson M E, Öhlén L, Lind M. Nitrate regulation of nitrate uptake and nitrate reductase expression in barley grown at different nitrate: ammonium ratios at constant relative nitrogen addition rate. *Physiologia Plantarum*, 1995, 94: 254-260.
- [12] Larsson C M, Ingemarsson B. In: Wary J L, Kinghorn J R (Eds). *Molecular and Genetic Aspects of Nitrate Assimilation*. New York: Oxford University Press, 1989.
- [13] 上海植物生理学会编. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 63-64, 213-216.
Shanghai Association of Plant Physiology (Eds). *The Handbook of Plant Physiology Experiments*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985: 63-64, 213-216. (in Chinese)
- [14] 杨肖娥, 孙羲. 不同水稻品种 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收的动力学. 土壤通报, 1991, 22(5): 222-224.
Yang X E, Sun X. The kinetics of ammonium and nitrate uptake by different varieties of rice. *Chinese Journal of Soil Science*, 1991, 22(5): 222-224. (in Chinese)
- [15] 鲁如坤主编. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999: 132-133.
Lu R Q. (Eds). *The Analysis of Soil Agrochemistry*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999: 132-133. (in Chinese)
- [16] Nielsen N F. In: Saric M R, Loughman B C. (Eds). *Genetics Aspects of Plant Nutrition*. Hague: Martinus Nijhoff/Dr W Junk Publishers, 1983.
- [17] Walter J H, Mohamed A, Franz W. Differences between wheat cultivars in acquisition and utilization of phosphorous. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 1996, 159(2): 155-161.
- [18] Schubert S, Yan Y. Nitrate and ammonium nutrition of plants: Effects on acid/base balance and adaptation of root cell plasmalemma H^+ -ATPase. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 1996, 160: 275-281.
- [19] Crawford N M, Glass A D M. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends in Plant Science*, 1998, 3: 389-395.
- [20] Colmer T D, Bloom A J. A comparison of NH_4^+ and NO_3^- net fluxes along roots of rice and maize. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 240-246.
- [21] Kosegarten H, Grolig F, Each A, Glüsenkamp K H, Mengel K. Effects of NH_4^+ , NO_3^- and HCO_3^- on apoplast pH in the outer cortex of root zones of maize, as measured by the fluorescence ratio of fluorescein boronic acid. *Planta*, 1999, 209: 444-452.
- [22] Ullrich W R. Ammonium uptake in *Lemnafibba* G1, related membrane potential changes and inhibition of anion uptake. *Physiologia Plantarum*, 1984;61: 369-376.

(责任编辑 卞海军)