

水分胁迫对水稻幼苗氮素同化酶及光合特性的影响

孙园园, 孙永健, 吴合洲, 马均*

(四川农业大学水稻研究所, 四川温江 611130)

摘要: 用不同浓度的聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱处理,以探明水分胁迫对4叶期的扬稻6号(籼稻)幼苗氮素形态、氮代谢关键酶以及对光合特性的影响。结果表明,轻度水分胁迫(PEG ≤ 5%、水势 ≥ -0.05 MPa)不影响氨基酸态氮、可溶性蛋白含量以及硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性;但对硝态氮的吸收和积累有一定刺激作用,并显著降低幼苗净光合速率和干物质累积。相关分析表明,光合速率的降低对茎叶干物质累积的影响明显大于水稻体内通过代谢抵御外界不良环境的正面效应,导致茎叶干物质积累降低。当高水分胁迫强度(PEG ≥ 10%、水势 ≤ -0.15 MPa)时,不同氮素形态的含量、氮代谢关键酶以及光合速率显著降低;而且根器官对水分胁迫的敏感程度明显大于叶片。表明水稻幼苗中不同氮素形态的含量、氮代谢关键酶以及光合速率与水分胁迫强度密切相关。

关键词: 水稻;水分胁迫;氮同化酶;光合特性

中图分类号: Q945.78; S511.07

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2009)05-1016-07

Effects of water stress on activities of nitrogen assimilation enzymes and photosynthetic characteristics of rice seedlings

SUN Yuan-yuan, SUN Yong-jian, WU He-zhou, MA Jun*

(Rice Research Institute of Sichuan Agricultural University, Wenjiang, Sichuan 611130, China)

Abstract: The effects of water stress on nitrogen forms, activities of some enzymes related to nitrogen metabolism and photosynthetic properties in rice were studied using a hydroponic experiment. Water stress was caused by adding PEG-6000 into the solution. Slight water stress (PEG ≤ 5%, water potential ≥ -0.05 MPa) has little effects on contents of amino acid nitrogen, soluble protein and activities of nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS), glutamate synthase (GOGAT) and glutamate dehydrogenase (GDH), and moreover the absorption and accumulation of nitrate nitrogen are stimulated. However, photosynthetic rate and dry matter accumulation are significantly inhibited. The dry matter accumulation change is significantly correlated with the regulation of photosynthetic rate more than that positive effect of resisting badness effect from environment. Therefore, photosynthetic rate has much more effect on dry matter accumulation than metabolism *in vivo* of rice. When PEG concentration ≥ 10% (water potential ≤ -0.15 MPa), the concentrations of different nitrogen forms, some key enzymes of nitrogen metabolism and photosynthetic rate are significantly decreased. These effects on roots under the water stress are significantly larger than those on leaves. The above results indicate concentrations of different nitrogen forms and some key enzymes of nitrogen metabolism and photosynthetic rate are closely related to the intensity of water stress.

Key words: rice; water stress; nitrogen assimilation enzymes; photosynthetic characteristics

收稿日期: 2008-09-08

接受日期: 2008-12-25

基金项目: 国家粮食丰产科技工程项目(2006BAD02A05); 四川省育种攻关专项(2006yzzg-28)资助。

作者简介: 孙园园(1981—),女,山东烟台人,博士研究生,主要从事水稻栽培生理的研究。E-mail: ytyy21@yahoo.com.cn

* 通讯作者 E-mail: majump2002@163.com

干旱尤其是季节性干旱是我国大部分地区农业生产中普遍存在的问题,严重影响作物的正常生长和发育,是农作物产量的主要非生物限制因素。干旱对植物的伤害,主要是由于外界水势降低引起植物体内水分的缺失所致^[1]。氮是限制作物生长、产量形成的首要因素,植物对氮素的吸收与利用必须经过一系列的代谢反应、转化来完成。硝酸还原酶(Nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(Glutamine synthetase, GS)、谷氨酸合酶(Glutamate synthase, GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(Glutamate dehydrogenase, GDH)是涉及高等植物氮代谢的主要酶^[2-3]。有关氮源^[4]、光质^[5]、氮硝配比^[6-9]、盐胁迫强度^[10-12]、温度变化^[13]、添加外源物质^[14-15]等对水稻根或叶中氮代谢关键酶的影响进行了许多研究,但不同程度的水分胁迫对水稻氮代谢关键酶的影响尚少见报道。本试验主要分析不同水分胁迫对水稻幼苗氮素形态、氮代谢关键酶以及对光合特性的影响。这对于深入研究水稻抗旱生理生化特征、水稻的氮素营养特征和提高氮肥利用率具有重要的理论和实践意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

溶液培养试验是在对水稻苗期抗旱性及抗旱指标筛选^[16]的基础上,于2008年4~6月在四川温江四川农业大学水稻研究所进行。供试水稻品种为前期试验中,苗期抗旱性综合系数评价属于抗旱性中等的品种—扬稻6号(粳稻)。

试验用培养液配制参照国际水稻研究所(IRRI)常规营养液配方^[17]。盛放营养液的容器为高21.6 cm,内径为52.5 cm圆柱型塑料盆,其上用钻孔塑料定植模板均匀布孔,孔距7.0 cm,每板21个孔,每孔定植2苗。水稻种子浸在30%的双氧水中消毒30 min,然后用去离子水反复冲洗并挑选饱满、大小一致的稻种放入发芽盒,用去离子水在25℃人工气候箱内进行培养。当水稻幼苗培养至2叶1心时,供1/2全营养液,3叶1心时开始用完全营养液培养。当水稻幼苗第4叶完全展开时,选择大小、长势基本一致的水稻秧苗,冲洗、去除根部杂物,置于大张滤纸上吸去游离水后立即称重,选择重量一致的水稻秧苗移栽于塑料水盆中,进行PEG-6000胁迫处理,浓度分别为0.5%、10%、15%(分别比对照的渗透势降低0.05、0.15、0.30 MPa)。每隔3 d更换一次营养液,并均加入双氰胺(氮素用量的5%)以抑制硝化作用。植株生长室温度控制在28℃±2℃,相对

湿度为(60±5)% ,光照时间14 h/d,每天早晚调节营养液pH至5.5,试验每处理重复4盆。

1.2 测定项目和方法

试验处理持续14 d后,各处理于上午9:00分别取水稻植株顶部向下两片完全展开叶(统一截取叶片中间部分)、完整根的混合样品(干物重的测定每盆取样10株,其他项目测定每盆各取样5株)4次重复,取平均值。测定项目及方法如下:

1.2.1 氨基酸态氮(AA-N)、硝态氮(NO₃⁻-N)和可溶性蛋白质 AA-N根据Häusler等^[18]以丙氨酸作标准曲线,茚三酮方法测定,其含量用每克鲜样中含有Ala-N的微克数(μg/g, FW)表示;NO₃⁻-N和可溶性蛋白质含量按照李合生^[19]方法测定。NO₃⁻-N含量用每克鲜样中含有的微克数(μg/g, FW)表示;可溶性蛋白质含量用每克鲜样中含有的毫克数(mg/g, FW)表示。

1.2.2 硝酸还原酶(NR)活性 采用离体法,按照李合生^[19]方法测定。用亚硝酸钠(NaNO₂)作标准曲线,酶活力用每小时每克鲜样中酶反应产生的NaNO₂的微克数(μg/(g·h), FW)表示。

1.2.3 谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性 GS酶活性参考Lea等^[20]的方法,制作标准曲线所用的γ-谷氨酰基异羟肟酸(Sigma公司产品),用每小时每克鲜样生成的γ-谷氨酰基异羟肟酸微摩尔数(μmol/(g·h), FW)表示;NADH-GOGAT的酶活性参考Singh等^[21]的方法测定,用每小时每克鲜样催化的NADH微摩尔数(μmol/(g·h), FW)表示;NADH-GDH酶活性参照Loulakakis等^[22]的方法测定,用每小时每克鲜样氧化的NADH微摩尔数(μmol/(g·h), FW)表示。

1.2.4 净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间CO₂浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr) 采用LI-COR 6400型光合仪分别在处理的第7、14 d晴天上午9:30~11:30测定不同的顶部最新完全展开叶的Pn、Gs、Ci和Tr。人工控制条件:CO₂浓度400 μmol/mol,温度30℃,光照强度1200 μmol/(m²·s)的红蓝光源,流量计设定为500 mL/s。

试验数据均采用STATISTICA 5.5、Excel 2003等软件进行统计分析,显著性分析用F测验为基础的Duncan's新复极差法。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对水稻幼苗硝态氮、氨基酸态氮和可溶性蛋白质含量的影响

水稻幼苗经PEG胁迫处理后,叶片和根中不同

氮素形态的含量均表现出基本一致的变化趋势(图 1)。5% PEG 胁迫处理后,对水稻幼苗体内硝态氮、氨基酸态氮和可溶性蛋白质含量影响较小,只是叶片中硝态氮含量比非水分胁迫增加了 5.52%,证实了硝态氮对许多作物既是营养元素,也是渗透调节物质的观点^[1]。PEG 胁迫浓度为 10% 时,不同氮素形态的含量显著下降,叶中硝态氮、氨基酸态氮和可溶性蛋白质含量分别比对照下降 15.6%、14.2% 和

22.6%,根中分别比对照下降 25.1%、21.2% 和 34.1%。根受水分胁迫影响的程度明显大于叶片。PEG 浓度为 15% 时,叶中不同氮素形态的含量均显著降低,而根中氨基酸态氮和可溶性蛋白质含量下降不明显(图 1B、C)。可见,轻度水分胁迫不影响各氮素形态的含量,较重程度的水分胁迫则显著抑制外源硝态氮的吸收。

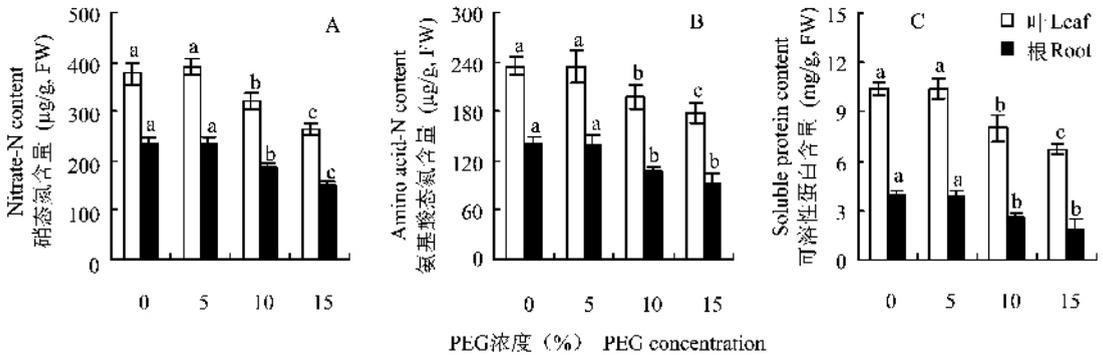


图 1 PEG 对水稻幼苗硝态氮(A)、氨基酸态氮(B)和可溶性蛋白质(C)含量的影响

Fig.1 The effects of PEG on the contents of nitrate-N (A), amino acid-N (B) and soluble protein (C) in rice seedlings

[注(Notes): 方柱上不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平,图 2 同。Different letters above the bars indicate significant at 5% level.]

The same symbol is used for Fig.2.]

2.2 水分胁迫对水稻幼苗氮代谢关键酶活性的影响

低浓度的 PEG(5%) 处理,水稻幼苗叶片和根中的 NR 活性比对照分别提高了 7.9% 和 11.2%;随着 PEG 胁迫强度的增加,叶片和根中的 NR、GS 和 GOGAT 活性都显著降低,而 GDH 活性显著提高(表 1)。较高浓度 PEG 胁迫对水稻根中各种氮代谢酶的影响程度显著高于叶片,且同一水分胁迫强度下,根的酶活性下降程度要明显大于叶片,这与前述的

PEG 水分胁迫处理对水稻幼苗中硝态氮、氨基态氮和可溶性蛋白质含量的影响趋势相似。相关性分析表明,除 GDH 酶与不同氮素形态的含量呈显著负相关($r = -0.977^{**}$)外,其余的氮代谢关键酶和不同氮素形态的含量间均呈显著或极显著正相关($r = 0.778^{*} \sim 0.983^{**}$),说明较重的水分胁迫影响各种氮代谢关键酶的活性,从而进一步影响水稻幼苗体内不同氮素形态含量的变化。

表 1 PEG 处理对水稻幼苗氨同化酶的影响

Table 1 The effects of PEG on the ammonia-assimilation enzymes of rice seedlings

项目 Item		PEG 浓度 PEG concentration (%)			
		0	5	10	15
NR 活性 NR activity [$\mu\text{mol}(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}$, FW]	叶 Leaf	92.41 ± 8.13 a	99.70 ± 5.33 a	76.55 ± 2.01 b	66.88 ± 3.50 b
	根 Root	4.65 ± 0.33 a	5.17 ± 0.21 a	2.13 ± 0.09 b	1.04 ± 0.14 c
GS 活性 GS activity [$\mu\text{mol}(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}$, FW]	叶 Leaf	494.32 ± 33.9 a	501.80 ± 31.2 a	410.23 ± 18.4 b	353.44 ± 23.6 c
	根 Root	104.09 ± 6.73 a	103.13 ± 8.25 a	80.11 ± 5.90 b	58.30 ± 1.41 c
GOGAT 活性 GOGAT activity [$\mu\text{mol}(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}$, FW]	叶 Leaf	61.29 ± 1.90 a	60.01 ± 4.16 a	57.53 ± 3.28 a	46.43 ± 2.93 b
	根 Root	45.33 ± 2.06 a	46.10 ± 3.41 a	35.72 ± 2.53 b	27.94 ± 1.20 c
GDH 活性 GDH activity [$\mu\text{mol}(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}$, FW]	叶 Leaf	111.36 ± 7.72 c	109.88 ± 5.60 c	141.00 ± 10.38 b	162.13 ± 8.62 a
	根 Root	102.55 ± 4.79 c	108.41 ± 6.35 c	128.60 ± 9.80 b	140.62 ± 9.13 a

[注(Notes): 不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平,表 2 同 Values followed by different letters among treatments mean significant at 5% level. The same symbol is used for table 2.]

2.3 水分胁迫对水稻幼苗光合特性的影响

图 2 看出,5%、10%、15% PEG 处理 7 d,水稻幼苗顶部最新完全展开叶净光合速率分别比对照下降 20.7%、22.8%和 42.4%,光合作用受到显著抑制,但 5%和 10%处理之间差异不显著;处理 14 d 5% PEG 处理 P_n 值与第 7 d 差异不大,而 10%和 15% PEG 处理与胁迫 7 d 的差异显著。不同水分胁迫对叶片气孔导度、蒸腾速率的影响,处理 7 d 和 14 d 的变化和 P_n 值的变化趋势基本一致,二者与 P_n 值呈显著正相关,相关系数分别为 0.878*、0.901*。5%

PEG 处理下,胞间 CO_2 浓度略有升高,但差异不显著;随着胁迫的增强,10% PEG 处理时,第 7 d 和第 14 d 的 C_i 分别比对照降低 10.76% 和 9.16%,且差异显著;15%的 PEG 处理, C_i 仍显著下降,分别比对照下降 15.9%和 18.6%。以上表明,重度水分胁迫下,净光合速率呈现显著下降趋势,且持续胁迫时间的长短对水稻净光合速率的影响更大。因此,可以认为净光合速率也是一个对水稻苗期干旱胁迫反应相对敏感的指标之一。

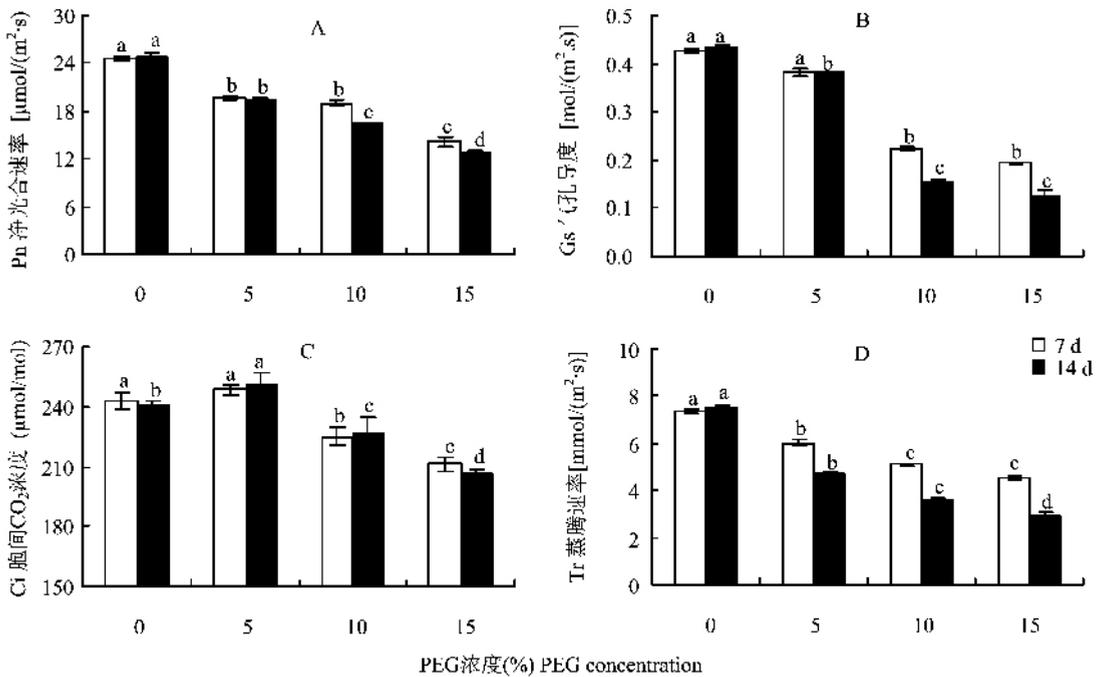


图 2 PEG 对水稻幼苗净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的影响

Fig.2 The effects of PEG on P_n , G_s , C_i and Tr in rice seedlings

2.4 水分胁迫对水稻幼苗干物质累积的影响

水稻幼苗茎叶和根干物质累积量随水分胁迫程度的增加而下降(表 2)。与不同氮素形态的含量和氮代谢关键酶变化稍有不同,在 PEG 浓度为 5%时,根干重与对照的差异不显著,而茎叶干重显著降低 8.3%;当 PEG 浓度为 10%时,水稻幼苗地上和地下部干物质累积量分别比对照显著降低 12.7%和 15.3%;当 PEG 浓度增加至 15%时,地上和地下部的干物质累积量分别比对照显著降低了 22.6%和 25.5%。根干物质累积受 PEG 胁迫的影响程度大于茎叶。

相关性分析表明,处理第 14 d 的净光合速率、NR 和 GS 活性与茎叶干重的相关系数分别为

0.986**、0.816 和 0.903*,表明对干物质累积的变化,光合作用的影响大于氮代谢关键酶,也间接表明在轻度水分胁迫下,光合速率降低对茎叶干物质累

表 2 PEG 对水稻幼苗茎叶和根干物质重量的影响 (g/plant, DW)

Table 2 The effects of PEG on dry weight of rice seedlings

项目 Item	PEG 浓度 PEG concentration (%)			
	0	5	10	15
茎叶 Shoot	0.40 ± 0.04 a	0.37 ± 0.02 b	0.35 ± 0.02 b	0.31 ± 0.02 c
根 Root	0.12 ± 0.01 a	0.11 ± 0.01 ab	0.102 ± 0.01 b	0.09 ± 0.01 c

积的负面影响明显大于水稻体内通过产生关键代谢酶来抵御外界不良环境的正面效应,导致茎干物质累积下降。严重的水分胁迫,不仅抑制水稻幼苗的光合效率,而且抑制氮素的吸收及无机氮向有机氮转化的双重效应,最终导致幼苗干物质累积下降,这与 PEG 影响水稻体内 NR、GS 活性是相关的。

3 讨论

干旱胁迫会造成植物机体失水,对植物产生渗透胁迫,抑制其生长发育。水稻是一种对环境水分十分敏感的植物,相对于其他高等植物,渗透胁迫会更严重地影响其生长发育。一般情况下,硝态氮要在植物体内还原后才能被吸收利用。钱晓晴等^[23]研究认为,轻度水分胁迫能明显刺激水稻对硝态氮的吸收和积累;Munjial 等^[24]研究表明,适度土壤干旱能够加强硝酸还原酶活性,而严重水分亏缺则会降低其活性,但水分胁迫对两者的相互关系尚无明确定论。本试验表明,水分胁迫的强弱直接影响水稻幼苗体内硝态氮和硝酸还原酶活性的变化,两者呈显著正相关。轻度的水分胁迫(水势 ≥ -0.05 MPa),不仅能促进水稻对硝态氮的吸收和积累(图 1A),而且能刺激硝酸还原酶活性(表 1),具有一定的协同关系。

一般来说,植物体内氨基酸态氮(AA-N)是氮素的主要运输载体,它包括吸收、同化和再分配而来的氮素,也是氮素吸收、同化和再分配的中心。所以,AA-N 含量一定程度上代表了植物氮代谢的能力,而植物细胞中通常是通过谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶(GS/GOGAT)循环来同化利用 AA-N^[20]。本研究看出,AA-N 与 GS 和 GOGAT 在水分胁迫期间变化相似,轻度的水分胁迫基本不影响氨在水稻幼苗体内的代谢过程,这与周卫等^[11]研究水稻在轻度水分胁迫下叶片的 GS 酶变化结果相同。而且本试验还看出,AA-N 与 GS 和 GOGAT 两种酶也具有一定的协同关系。

重度水分胁迫下(PEG $\geq 10\%$,即水势 ≤ -0.15 MPa),水稻幼苗体内不同氮素形态的含量和 NR、GS、GOGAT 活性受到显著影响,且根的反应比叶片更为敏感(表 1),这可能与叶片中 GS、GOGAT 活性受光、氮等多种因素共同调节有关^[25-26]。一些研究表明,在水分胁迫和盐胁迫下都会造成植物组织内 NH_4^+ 浓度升高,导致 GDH 的活性亦随之增高,同化 NH_4^+ 的能力加强^[6,11]。本试验表明,随着水分胁迫强度的增加,水稻幼苗 GDH 活性的显著增加,可能

也是由于 NH_4^+ 在组织中的积累造成的^[11]。因此,在水分胁迫下,GDH 活性的升高可起到因减轻 NH_4^+ 的过度积累而引起的毒害作用。

光合作用是对水分胁迫最敏感的生理过程之一。光合作用产生的还原力能促进作物体内硝酸盐的还原和氨的同化^[21]。据报道,水稻叶片的光合作用对水分胁迫十分敏感,轻度水分胁迫就会导致水稻光合速率下降^[27-28],也导致水稻生物量的减少^[29];而对干物质积累的影响是一个复杂的生理过程,是综合作用的结果^[30]。水分胁迫对光合作用和生物量积累的影响在小麦^[31-34]、菠菜^[35]研究上也有相似的结论。本试验结果看出,轻度水分胁迫虽能促进水稻幼苗对硝态氮的吸收和积累,且 NR 活性也有一定的增强,有利于硝态氮向有机氮的转化,促进干物质积累增加,但水稻幼苗光合速率降低对干物质积累的影响较大。这是因为叶片光合产物是各器官生长的物质基础,净光合速率能直接反映出单位叶面积的物质生产力,从理论上讲它是衡量植物生物生产量水平的可靠指标。在较重水分胁迫处理下,叶片气孔导度明显低于正常水分处理和轻度干旱处理,其光合速率和蒸腾速率也相应降低。其原因可能是:一方面叶绿体光合器受破坏,叶绿素分解加快,叶水势降低,水分胁迫指数增大,叶片水分、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度迅速减小,导致光合速率降低,光合作用下降,其产生和提供的还原力也减弱,不利于硝酸盐的还原和氨的同化,其中,气孔的限制因素占主要地位^[32];而且叶的光合作用下降与光合碳同化产物的积累密切相关,造成可溶性糖和蔗糖积累增加,淀粉含量减少,减少了光合同化物的积累,最终抑制了作物的光合和生长^[35]。另一方面,水分胁迫也使根系生长和根系活力在很大程度上受到抑制,从而加快叶片的衰老。叶面蒸腾在很大程度上依赖于根系供水状况,正常水分处理和轻度干旱处理下可利用水分较充足,植株本身能够保持较高的蒸腾速率与较活跃的生理水平。随着水分胁迫的增大,植株体内的水分平衡被破坏,气孔开度减小,气孔导度降低,蒸腾速率处于较低水平,这是植物对水分不足的一种适应性水分生理调节现象。

本试验结果表明,水分胁迫通过对植物体内氮代谢关键酶—NR、GS、GOGAT、GDH 活性的影响进而影响植物氮代谢过程。但有关水分胁迫是如何影响氮代谢、不同氮素形态的含量以及光合特性这些复杂过程协同关系的机理,尚有待进一步深入研究和

探讨。

参考文献:

- [1] Levitt J. Responses of plants, environmental stress [M]. New York: Academic Press, 1980. 365-434.
- [2] 陆景陵. 植物营养学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003. 23-35.
Lu J L. Plant nutrition [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2003. 23-35.
- [3] Lam H M, Coschigano K T, Oliveira I C *et al.* The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants [J]. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1996, 47: 569-593.
- [4] 李泽松, 林清华, 张楚富, 等. 不同氮源对水稻幼苗根氮同化酶的影响 [J]. 武汉大学学报(自然科学版), 2000, 46: 729-732.
Li Z S, Lin Q H, Zhang C F *et al.* Effect of different nitrogen sources on ammonia-assimilating enzymes of the roots in rice seedlings [J]. Wuhan Univ. (Nat. Sci. Ed.), 2000, 46(6): 729-732.
- [5] 邓江明, 宾金华, 潘瑞炽. 光质对水稻幼苗初级氮同化的影响 [J]. 植物学报, 2000, 43(3): 234-238.
Deng J M, Bin J H, Pan R Z. Effects of light quality on the primary nitrogen assimilation of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. Acta Bot. Sin., 2000, 43(3): 234-238.
- [6] 段英华, 张亚丽, 沈其荣, 等. 增硝营养对不同基因型水稻苗期氮素吸收同化的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 160-165.
Duan Y H, Zhang Y L, Shen Q R *et al.* Effect of partial replacement of NH_4^+ by NO_3^- on nitrogen uptake and utilization by different genotypes of rice at the seedling stage [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2005, 11(2): 160-165.
- [7] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 不同铵硝比例对水稻铵吸收代谢基因表达的影响 [J]. 土壤学报, 2006, 43(3): 436-442.
Zhao S P, Zhao X Q, Shi W M. Influence of ammonium/nitrate ratio in treatment on expression of nitrogen absorbing and metabolizing genes of rice [J]. Acta Pedol. Sin., 2006, 43(3): 436-442.
- [8] 曹云, 范晓荣, 孙淑斌, 等. 增硝营养对不同基因型水稻苗期硝酸还原酶活性及其表达量的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(1): 99-105.
Cao Y, Fan X R, Sun S B *et al.* Effect of partial replacement of NH_4^+ by NO_3^- on nitrate reductase activity and their genetic expression patterns in rice [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2007, 13(1): 99-105.
- [9] 段英华, 张亚丽, 沈其荣. 增硝营养对不同基因型水稻苗期吸铵和生长的影响 [J]. 土壤学报, 2005, 42(2): 260-265.
Duan Y H, Zhang Y L, Shen Q R. Effect of nitrate on the ammonium uptake and growth of different genotypes of rice (*Oryza sativa*) at the seedling stage [J]. Acta Pedol. Sin., 2005, 42(2): 260-265.
- [10] Zhou W, Sun Q J, Zhang C F *et al.* Effect of salt stress on ammonium assimilation enzymes of the roots of rice (*Oryza sativa*) cultivars differing in salinity resistance [J]. Acta Bot. Sin., 2004, 46(8): 921-927.
- [11] 周卫, 马敬坤, 王志强, 等. 等渗水分和盐胁迫对水稻幼苗叶片氮同化的影响 [J]. 武汉大学学报(理学版), 2005, 51(4): 521-524.
Zhou W, Ma J K, Wang Z Q *et al.* Effect of water and salt iso-osmotic stress on ammonium assimilation in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. Wuhan Univ. (Nat. Sci. Ed.), 2005, 51(4): 521-524.
- [12] Lutts S, Majerus V, Kinet J M. NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings [J]. Physiol. Plant., 1999, 105: 450-458.
- [13] 陆彬彬, 周卫, 张吉, 等. 温度对水稻谷氨酰胺合成酶和 NADH-谷氨酸合酶表达的影响 [J]. 武汉大学学报(理学版), 2002, 48(2): 239-242.
Lu B B, Zhou W, Zhang J *et al.* Effect of temperature on expression of glutamine synthetase and NADH-glutamate synthase in rice plants [J]. Wuhan Univ. (Nat. Sci. Ed.), 2002, 48(2): 239-242.
- [14] 周忠新, 袁永泽, 王云华, 等. 蔗糖对不同氮源培养下水稻根部氮同化相关酶活性的影响 [J]. 武汉植物学研究, 2005, 23(6): 572-576.
Zhou Z X, Yuan Y Z, Wang Y H *et al.* Effects of sucrose on the activities of enzymes involved in ammonium assimilation in roots of rice cultivated in different nitrogen source [J]. J. Wuhan Bot. Res., 2005, 23(6): 572-576.
- [15] 鲍世颖, 袁永泽, 周志鹏, 张楚富. 2-酮戊二酸对水稻根部碳-氮代谢重要酶的活性影响 [J]. 武汉大学学报(理学版), 2006, 52(6): 763-766.
Bao S Y, Yuan Y Z, Zhou Z P, Zhang C F. Effects of 2-oxoglutarate on main enzymes of carbon-nitrogen metabolism in roots of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. Wuhan Univ. (Nat. Sci. Ed.), 2006, 52(6): 763-766.
- [16] 王贺正, 李艳, 马均, 等. 水稻苗期抗旱性指标的筛选 [J]. 作物学报, 2007, 33(9): 1523-1529.
Wang H Z, Li Y, Ma J *et al.* Screening indexes of drought resistance during seedling stage in rice [J]. Acta Agron. Sin., 2007, 33(9): 1523-1529.
- [17] 毛达如, 申建波. 植物营养研究方法(第2版) [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2005. 16-17.
Mao D R, Shen J B. Research methods of plant nutrition (2nd ed.) [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2005. 16-17.
- [18] Häusler R E, Blackwell R D, Lea P J, Leegood R C. Control of photosynthesis in barley leaves with reduced activities of glutamine synthetase or glutamate synthase [J]. Planta, 1994, 194: 406-417.
- [19] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 高等教育出版社, 2000. 123-127, 184-185.
Li H S. Experimental principle and technique for plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 123-127, 184-185.
- [20] Lea P J, Blackwell R D, Chen F L. Methods in plant biochemistry [A]. Lea P J. Enzymes of primary metabolism [M]. New York: Academic Press, 1990. 260-273.
- [21] Singh R D, Srivastava H S. Increase in glutamate synthase (NADH) activity in maize seedlings in response to nitrate and ammonium nitrogen [J]. Physical. Plant, 1986, 66: 413-416.
- [22] Loulakakis K A, Roubdakakis-Angelakis K A. Ammonium assimilating genes in *Vitis uinifera* L [A]. Roubelakis-Angelakis K A. Molecular biology and biotechnology of the grapevine [M]. Dordrecht: Kluwer

- Academic Publishers, 2001. 59-108.
- [23] 钱晓晴, 顾竹英, 周明耀, 等. 水分供应和氮素形态对水稻一些水分生理特征的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(12): 2016-2020. Qian X Q, Gu Z Y, Zhou M Y *et al.* Water physiological characteristics of rice treated with different water regimes and nitrogen forms [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2007, 33(12): 2016-2020.
- [24] Munjal N, Sawhney S K, Sawhney V. Activation of nitrate reductase in extracts of water stressed wheat [J]. *Photochem.*, 1997, 45(4): 659-665.
- [25] 余让才, 李明启, 范燕萍. 高等植物硝酸还原酶的光调控[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(1): 61-65. Xu R C, Li M Q, Fan Y P. Light regulation of nitrate reductase in higher plants [J]. *Plant Physiol. Commun.*, 1997, 33(1): 61-65.
- [26] 应莉萍, 柴晓清, 刘祥林, 等. 叶绿体发育和光对小麦谷氨酰胺合成酶基因表达的影响[J]. 植物学报, 1994, 36(8): 597-602. Yin L P, Chai X Q, Liu X L *et al.* Influence of chloroplast development and light on the gene expression of glutamine synthetase in wheat leaves [J]. *Acta Bot. Sin.*, 1994, 36(8): 597-602.
- [27] 王志琴, 杨建昌, 朱庆森. 土壤水分对水稻光合速率与物质运转的影响[J]. 中国水稻科学, 1996, 10(4): 235-240. Wang Z Q, Yang J C, Zhu Q S. Effect of soil moisture on photosynthetic rate and matter translocation in rice plants [J]. *Chin. J. Rice Sci.*, 1996, 10(4): 235-240.
- [28] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 等. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理[J]. 作物学报, 1994, 20(5): 601-606. Lu C M, Zhang Q D, Kuang T Y *et al.* The mechanism for the inhibition of photosynthesis in rice by water stress [J]. *Acta Agron. Sin.*, 1994, 20(5): 601-606.
- [29] 柏彦超, 王娟娟, 倪梅娟, 等. 水分和氮素营养对水稻吸收氮素的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(1): 184-188. Bai Y C, Wang J J, Ni M J *et al.* Effect of water and nitrogen nutrition on nitrogen absorption of rice [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2008, 14(1): 184-188.
- [30] 陈贵, 周毅, 郭世伟, 沈其荣. 水分胁迫条件下不同形态氮素营养对水稻叶片光合效率的调控机理研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2162-2168. Chen G, Zhou Y, Guo S W, Shen Q R. The regulatory mechanism of different nitrogen form on photosynthetic efficiency of rice plants under water stress [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2007, 40(10): 2162-2168.
- [31] 张杰, 张强, 赵建华, 等. 作物干旱指标对西北半干旱区春小麦缺水特征的反映[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 1646-1654. Zhang J, Zhang Q, Zhao J H *et al.* The response of three crop drought indices to spring wheat water stress over semi-arid region in northwest China [J]. *Acta Ecol. Sin.*, 2008, 28(4): 1646-1654.
- [32] 单长卷, 吴雪平, 刘遵春. 水分胁迫对冬小麦水分生理特性和产量构成三因素的影响[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(1): 11-16. Shan C J, Wu X P, Liu Z C. Effect of water stress on water physiology and three components of yield of winter wheat [J]. *Jiangsu J. Agric. Sci.*, 2008, 24(1): 11-16.
- [33] 陈晓远, 高志红, 刘晓英, 罗远培. 水分胁迫对冬小麦根、冠生长关系及产量的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(7): 723-728. Chen X Y, Gao Z H, Liu X Y, Luo Y P. Effects of water stress on root/shoot relation and grain yield in winter wheat [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2004, 30(7): 723-728.
- [34] 杨贵羽, 罗远培, 李保国. 苗期土壤含水率变化对冬小麦根、冠生物量累积动态的影响[J]. 农业工程学报, 2004, 20(2): 83-87. Yang G Y, Luo Y P, Li B G. Influence of different soil water in seedling stage on root and shoot biomass accumulation of winter wheat [J]. *Trans. CSAE*, 2004, 20(2): 83-87.
- [35] Zrenner R, Stitt M. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves [J]. *Plant, Cell Environ.* 1991, 14 : 939-946.