

不同形态氮素营养及水分胁迫条件下 赤霉素对水稻生理特性的影响

高志红 陈晓远 谢宏娟

(韶关学院 英东农业科学与工程学院 广东 韶关 512005)

摘要: 以水稻品种金优402为研究材料,采用营养液培养、聚乙二醇模拟水分胁迫的方法,研究不同形态氮素营养和水分胁迫条件下,外源激素赤霉素对水稻生理特性和生长的影响。试验设置3种水分条件和5种氮素营养($\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为0/100、25/75、50/50、75/25、100/0)条件,共15个处理:即正常水分处理,作为试验的对照;水分胁迫处理和水分胁迫加赤霉素处理。结果表明,水分胁迫抑制水稻叶面积扩展,降低叶片相对含水量和叶绿素含量,增加脯氨酸的积累;添加赤霉素则将除脯氨酸外的上述水稻的各项生理参数显著地提高到接近对照的水平。添加外源赤霉素可以通过维持水稻膜渗透、增加叶面积、提高叶片相对含水量和叶绿素含量等生理机制,改善水稻幼苗对水分胁迫的适应能力。在水分胁迫下, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为25/75的氮素营养最有利于缓解胁迫的影响,水分胁迫添加赤霉素后,则以 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为50/50的氮素营养效果最佳。

关键词: 铵态氮; 硝态氮; 水分胁迫; 赤霉素

中图分类号: S143.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2012)06-0178-07

Effects of Gibberellic Acid on Rice Physiology under Different Nitrogen Form Nutrition and Water Stress Condition

GAO Zhi-hong, CHEN Xiao-yuan, XIE Hong-juan

(College of Yingdong Agricultural Science and Engineering, Shaoguan University, Shaoguan 512005, China)

Abstract: By using the method of nutrient solution culture and simulated water stress with PEG6000, the combination effects of nitrogen forms, water stress and exogenous gibberellic acid (GA_3) on physiological attributes and growth of rice (*Oryza sativa* L. cv. Jinyou 402) were studied. The trials had 15 treatments of three water conditions (non-water stress, water stress, water stress and GA_3) and five nitrogen nutrients conditions ($\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ of 0/100, 25/75, 50/50, 75/25, 100/0). The results obtained were as follows: Water stress reduced the leaf area, leaf relative water content (RWC), chlorophyll concentration, but it increase proline accumulation in rice plant. GA_3 largely enhanced the above physiological parameters to levels similar to control. Exogenous application of GA_3 improved the water stress tolerance in rice plant by maintaining membrane permeability, enhancing chlorophyll concentration, leaf relative water content (RWC) and leaf area. Mixture of 25% NH_4^+-N and 75% NO_3^--N was the best nitrogen nutrition condition for rice plant to relieve the water stress under water stress condition, but it was the nitrogen nutrition condition of 50% NH_4^+-N and 50% NO_3^--N in mixture of water stress and GA_3 condition.

Key words: Ammonium; Nitrate; Water stress; Gibberellic acid (GA_3)

水资源短缺是农业生产的主要限制因子。水稻是我国的主要粮食作物,也是耗水最多的作物,其耗水量占农业用水量的65%以上。实行节水栽培,提

高植株的水分利用效率和对适度水分亏缺的适应性将是发展水稻生产的重要方向。

氮是植物生长发育不可缺少的营养元素,是植

收稿日期:2012-09-25

基金项目:广东省自然科学基金项目(9151200501000009);广东省科技计划项目(2010B080703045)

作者简介:高志红(1966-),女,山西太原人,副教授,主要从事作物水分关系研究。

通讯作者:陈晓远(1968-),男,内蒙古丰镇人,教授,博士,主要从事作物水分关系研究。

物体内许多重要有机化合物的组成成分。氮素主要以 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 和 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 这 2 种形态被植物吸收,并参与植物体内各种代谢过程。研究表明,水稻具有一定的抗旱性,并且这种抗旱性与其氮素营养有关,但目前的研究较多集中在优化施氮水平上^[1],而利用供氮形态调控水稻抗旱性尚少见报道^[2]。一般认为,水稻是喜铵植物,并且其对铵态氮的吸收好于硝态氮^[3]。但是,近几年大量的试验结果显示,单一的 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 或 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 营养均会引起水稻生物量积累的减少,同时供应 2 种形态氮素比供应单一形态氮素更能促进植物生长^[4],并更好地调节植物水分关系^[5-6]。随着水稻节水灌溉和水稻旱作技术的兴起,对不同氮素形态影响水稻水分生理的研究越来越受到重视^[4,7-8]。

赤霉酸(Gibberellic acid, GA_3)是有生理活性的赤霉素(GA)^[9],是一种高效能的广谱性植物生长促进物质,能促进植物细胞分裂、茎伸长、叶片扩大,加速生长和发育,并增加产量或改善品质^[10-13]。在水分亏缺条件下植物生长受抑可能是由于其激素平衡的改变所致^[14]。Rood^[15]和 Yang^[16]发现,水分胁迫降低了棉白杨和灌浆早期水稻籽粒中赤霉素的积累。而在水分亏缺条件下,通过施用外源赤霉酸,保持植物体内的激素平衡,则可以提高玉米的叶绿素浓度、叶片相对含水量和叶片中钾离子与钙离子的含量,维持渗透势,改善玉米对水分胁迫的适应性^[14]。因此,应用外源生长激素,如 GA_3 可能是缓解水分胁迫的有效措施^[17]。本试验采用营养液培养和聚乙二醇模拟水分胁迫的方法,研究不同形态氮素营养条件下和水分胁迫下,赤霉酸对水稻植株叶面积、脯氨酸含量、叶绿素含量、叶片相对含水量等生理参数的影响,了解赤霉酸在提高水稻对水分亏缺适应性方面的作用,探索有利于提高水稻水分利用效率的氮素形态配比和激素调控模式。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验所用材料为水稻(*Oryza sativa* L.)品种金优 402。

1.2 试验方法

试验采用营养液培养方法,用聚乙二醇(Polyethylene glycol-6000, PEG600)模拟水分胁迫。水稻种子经 30% H_2O_2 溶液浸泡 15 min,无菌水洗净后,用 0.2 mmol/L CaSO_4 浸种 24 h,取出后在 32℃ 下催芽 24 h,再用砂培法于人工气候箱(LRH-800-GS)中进行育苗。培养条件为:光照 15 h,叶面光强 4 600

lx,光照期温度 30℃,黑暗期温度 27℃,相对湿度 65%~75%。培养至一叶一心期,挑选生长一致的幼苗,移栽到打好孔的 PVC 板上,每个孔内移入一株水稻,用海绵固定后放在装有营养液的培养钵内进行培养,营养液的配制采用日本木村 B 水稻培养液配方,并添加 2 mmol/L 的硅酸钠(pH 值 4.9~5.1)。

试验共设置 15 个处理,每个处理重复 3 次。处理 1~5 为正常水分条件(用 -PEG 表示);处理 6~15 为水分胁迫条件(用 +PEG 表示),营养液中加入 5% PEG6000,其渗透势相当于 -50 kPa,其中处理 11~15 为水分胁迫加赤霉酸条件(用 +PEG + GA 表示),即营养液中除加入 5% PEG6000 外,还加入 0.5% 赤霉酸。营养液中含有不同质量比的 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (0/100, 25/75, 50/50, 75/25, 100/0),各处理总氮浓度相同,为 40 mg/L,其他养分含量一致。具体处理设置见表 1。

混合氮溶液采用硫酸铵与硝酸钙试剂和经过煮沸的蒸馏水配制,其中,加入氮素用量 5% 的双氰胺,以抑制硝化作用。培养期间,每 2 d 更换 1 次营养液,每天早、晚各调一次 pH 值。用 0.1 mol/L NaOH 和 HCl 将培养液 pH 值调到 4.9~5.2。

水分胁迫和赤霉酸处理从水稻幼苗移栽 2 周后开始进行。取样方法为:处理前,先把水稻分成 2 份,分别取样测定各项指标。取样完成后,一份用作水分胁迫处理,另一份用作对照。水分胁迫开始后第 2 天开始取样测定,每隔 2 d 取样 1 次,第 4 次取样后解除胁迫和赤霉酸处理,水分胁迫解除后再连续取样测定 2 d。

1.3 测定项目和方法

1.3.1 叶面积 量取样本植株每片完全展开时完整的绿色叶片长度和最大宽度,然后采用叶面积拟合公式进行计算。

叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 0.8。

1.3.2 叶片相对含水量 剪取水稻叶片,迅速放入已知质量的铝盒中,称出鲜质量(FW);然后将样品浸入蒸馏水中 24 h,取出,用吸水纸擦干样品表面水分,称样品饱和鲜质量(SW);将样品放入 105℃ 的烘箱杀青 15 min,然后于 80℃ 下烘至恒质量,称出干质量(DW)。

叶片相对含水量(RWC) = $(\text{FW} - \text{DW}) / (\text{SW} - \text{DW}) \times 100\%$

1.3.3 脯氨酸含量 采用磺基水杨酸提取法测定。

1.3.4 叶绿素含量 采用紫外分光光度计法测定。

1.4 统计分析

试验数据均采用 Microsoft Excel 软件进行统计

分析,对不同处理间差异进行 t 检验。

表 1 试验处理设置

Tab. 1 Treatments of the experiment

处理 Treatments	铵、硝配比 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$	水分条件 - PEG 或 + PEG Water conditions	赤霉素 - GA_3 或 + GA_3 Gibberellic acid
1	0/100	- PEG	- GA_3
2	25/75	- PEG	- GA_3
3	50/50	- PEG	- GA_3
4	75/25	- PEG	- GA_3
5	100/0	- PEG	- GA_3
6	0/100	+ PEG	- GA_3
7	25/75	+ PEG	- GA_3
8	50/50	+ PEG	- GA_3
9	75/25	+ PEG	- GA_3
10	100/0	+ PEG	- GA_3
11	0/100	+ PEG	+ GA_3
12	25/75	+ PEG	+ GA_3
13	50/50	+ PEG	+ GA_3
14	75/25	+ PEG	+ GA_3
15	100/0	+ PEG	+ GA_3

2 结果与分析

2.1 外源赤霉素对水分胁迫下水稻叶面积扩展的影响

从图 1~3 可以看出,在水稻生长过程中,不同处理植株的叶面积总体上呈平稳的上升趋势,符合 Logistic 增长曲线。正常水分条件处理植株叶面积最大,水分胁迫加赤霉素处理植株的叶面积次之,水分胁迫处理植株的叶面积最小。正常水分条件下植株的叶面积范围为 $60 \sim 168 \text{ cm}^2$,其中 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 50/50 和 25/75 处理的叶面积最大, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 100/0 处理的叶面积最小;水分胁迫条件下植株的叶面积范围为 $30 \sim 89 \text{ cm}^2$, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 50/50 处理的叶面积最大, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 100/0 处理的叶面积最小;水分胁迫加赤霉素条件下叶面积范围为 $38 \sim 99 \text{ cm}^2$, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 50/50 处理的叶面积最大, $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 100/0 处理的叶面积最小。水分胁迫加赤霉素处理的叶

面积比水分胁迫处理的叶面积平均提高 27.7% ($P < 0.05$, 表 2)。

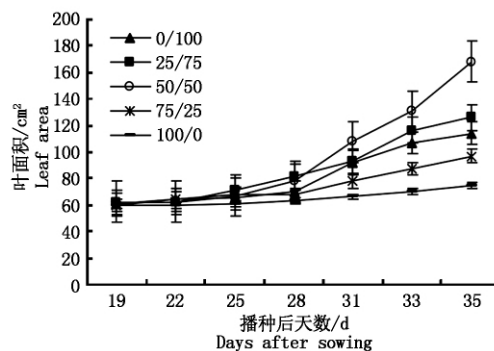


图 1 正常水分条件下不同氮素形态配比处理水稻植株的叶面积扩展

Fig. 1 Leaf area of rice plant under no water stress and different nitrogen form condition

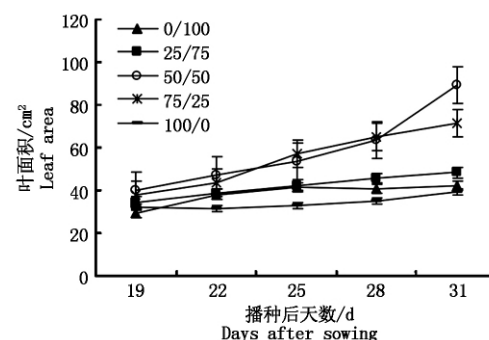


图 2 水分胁迫条件下不同氮素形态配比处理水稻植株的叶面积扩展

Fig. 2 Leaf area of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

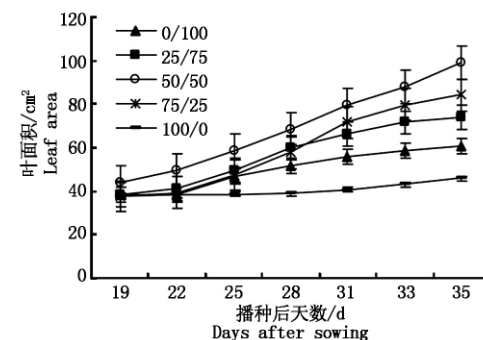


图 3 赤霉素对水分胁迫下不同氮素形态配比处理水稻植株叶面积扩展的影响

Fig. 3 Effects of GA_3 on leaf area of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

表 2 不同水分条件处理水稻叶面积差异显著性分析

Tab. 2 Significant difference analysis for leaf area among different water condition treatments

水分条件 Water condition	平均叶面积/ cm^2 Leaf area	显著水平 ($P < 0.05$) Significant level
正常水分 Ordinary water condition	89.8 ± 23.5	a
水分胁迫 Water stress condition	55.1 ± 13.8	b
水分胁迫 + 赤霉素 Water stress and GA_3 condition	70.4 ± 18.2	c

2.2 外源赤霉素对水分胁迫下水稻叶片相对含水量的影响

叶片相对含水量反映了植物组织的代谢活性。从图4~6可以看出,在正常水分条件下,叶片相对含水量范围为0.92~0.98, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为50/50的处理最高,100/0和0/100处理最小;水分胁迫条件下叶片相对含水量范围为0.64~0.91, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为25/75的处理最高,100/0处理最小、0/100次之;水分胁迫加赤霉素条件下叶片相对含水量范围为0.78~0.95, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为25/75的处理最高、100/0处理最低。可见,水分胁迫使叶片相对含水量下降,赤霉素处理3种水分条件处理间差异均显著(表3)。

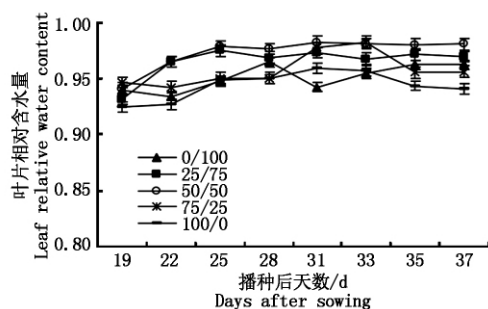


图4 正常水分条件下不同氮素形态配比处理水稻植株的叶片相对含水量

Fig. 4 Leaf relative water content of rice plant under no water stress and different nitrogen form condition

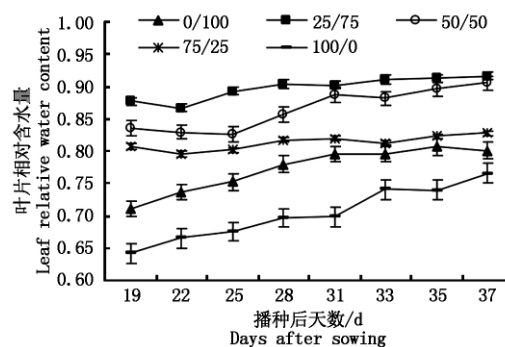


图5 水分胁迫条件下不同氮素形态配比水稻植株的叶片相对含水量

Fig. 5 Leaf relative water content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

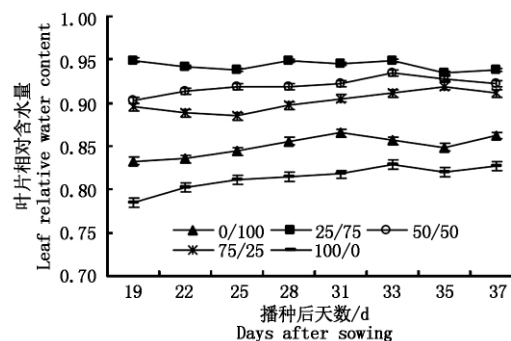


图6 赤霉素对水分胁迫下不同氮素形态配比处理水稻植株叶片相对含水量的影响

Fig. 6 Effects of GA_3 on leaf relative water content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

表3 不同水分条件处理水稻叶片相对含水量差异显著性分析

Tab. 3 Significant difference analysis for leaf relative water content of rice among different water condition treatments

水分条件 Water condition	叶片平均相对含水量 Average leaf relative water content	显著水平 ($P < 0.05$) Significant level
正常水分 Ordinary water condition	0.96 ± 0.07	a
水分胁迫 Water stress condition	0.81 ± 0.07	b
水分胁迫 + 赤霉素 Water stress and GA_3 condition	0.89 ± 0.02	c

2.3 外源赤霉素对水分胁迫下水稻叶片脯氨酸含量的影响

脯氨酸是植物蛋白质的组分之一,以游离状态广泛地存在于植物体中。表4显示,在水分胁迫条件下,水稻叶片的脯氨酸含量明显积累,而添加赤霉素后脯氨酸含量则降低。3种水分条件下,均以 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为100/0处理的脯氨酸含量最高;75/25处理次之;0/100(正常水分条件)、50/50(水分胁迫条件)、25/75(水分胁迫+赤霉素条件)再次之;50/50(正常水分条件)、25/75(水分胁迫条件)、50/50(水分胁迫+赤霉素条件)最小。正常水分条件下各处理间差异不显著;水分胁迫条件下 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为100/0的处理与 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为0/100和25/75的

处理差异显著,与其他处理间差异不显著;水分胁迫+赤霉素处理条件下 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为100/0的处理与50/50处理间差异显著(图7~9)。

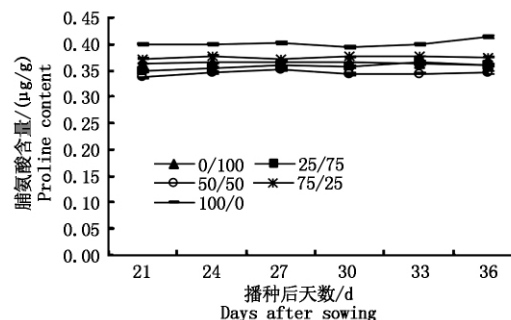


图7 正常水分条件下不同氮素形态配比处理水稻植株的脯氨酸含量

Fig. 7 Proline content of rice plant under no water stress and different nitrogen form condition

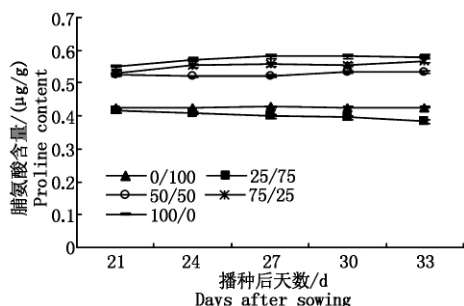


图8 水分胁迫条件下不同氮素形态配比水稻植株的脯氨酸含量

Fig.8 Proline content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

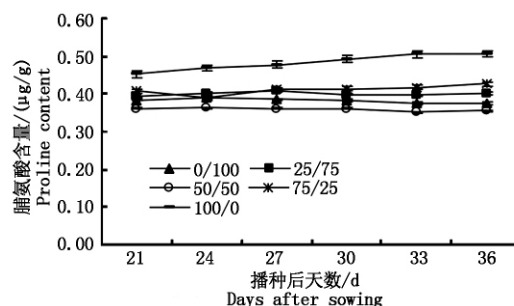


图9 赤霉素对水分胁迫下不同氮素形态配比处理水稻植株脯氨酸含量的影响

Fig.9 Effects of GA_3 on proline content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

表4 不同水分条件处理水稻叶片脯氨酸含量差异显著性分析

Tab.4 Significant difference analysis for leaf proline content of rice among different water condition treatments

水分条件 Water condition	脯氨酸平均含量/($\mu g/g$) Proline average content	显著水平 ($P < 0.05$) Significant level
正常水分 Ordinary water condition	0.37 ± 0.04	a
水分胁迫 Water stress condition	0.50 ± 0.09	b
水分胁迫 + 赤霉素 Water stress and GA_3 condition	0.41 ± 0.07	a

2.4 外源赤霉素对水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量的影响

综合分析图 10 ~ 12 可以得出,正常水分条件下叶绿素含量的范围为 53.7 ~ 89.4 mg/g,其中 NH_4^+-N/NO_3^--N 为 25/75 处理的最大,100/0 和 0/100 处理的最小;水分胁迫条件下叶绿素含量范围为 39.7 ~ 56.5 mg/g, NH_4^+-N/NO_3^--N 为 50/50 处理的最大, NH_4^+-N/NO_3^--N 为 100/0 处理的最小;水分胁迫加赤霉素条件下叶绿素含量范围为 48.2 ~ 77.5 mg/g, NH_4^+-N/NO_3^--N 为 50/50 处理的最大, 25/75 次之, 100/0 最小。不同水分条件之间叶绿素含量差异显著,水分胁迫处理比正常水分条件处理下降 34.4%,水分胁迫加赤霉素处理比水分胁迫处理平均提高 36.9% ($P < 0.05$, 表 5),但未达到正常水分条件的水平。

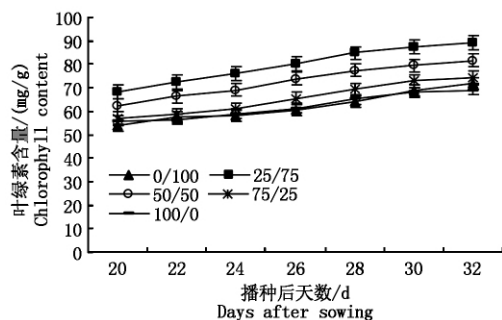


图10 正常水分条件下不同氮素形态配比水稻植株的叶绿素含量

Fig.10 Chlorophyll content of rice plant under no water stress and different nitrogen form condition

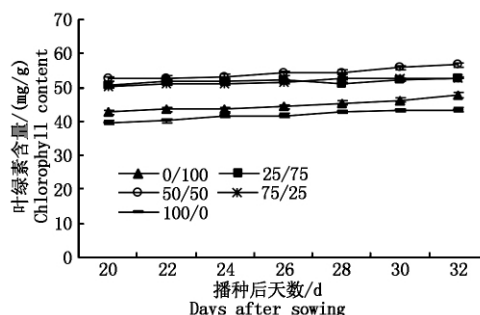


图11 水分胁迫条件下不同氮素形态配比水稻植株的叶绿素含量

Fig.11 Chlorophyll content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

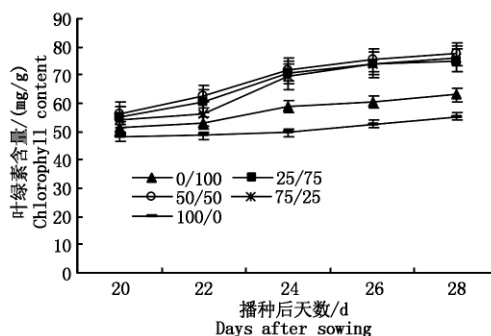


图12 赤霉素对水分胁迫下不同氮素形态配比处理水稻植株叶绿素含量的影响

Fig.12 Effects of GA_3 on chlorophyll content of rice plant under water stress and different nitrogen form condition

表 5 不同水分条件处理水稻叶片叶绿素含量差异显著性分析

Tab. 5 Significant difference analysis for leaf chlorophyll a content of rice among different water condition treatments

水分条件 Water condition	叶绿素平均含量/(mg/g) Chlorophyll average content	显著水平 ($P < 0.05$) Significant level
正常水分 Ordinary water condition	77.25 ± 0.69	a
水分胁迫 Water stress condition	50.71 ± 2.78	b
水分胁迫 + 赤霉素 Water stress and GA ₃ condition	69.41 ± 2.41	c

3 讨论与结论

赤霉素是调节植物生长发育的重要激素,具有促进植物生长的作用。本试验结果表明,水分胁迫降低水稻叶片的叶面积和叶片相对含水量,添加赤霉素显著促进叶面积的扩展,提高叶片的相对含水量。由此可见,赤霉素可以缓解水分胁迫对水稻生长的抑制作用,激发水稻的生长。其原因可能是赤霉素减少了植物对水分的需求,或提高了植株对水分的吸收^[18]。研究认为,水分胁迫通过改变细胞壁的生化反应而抑制细胞的延伸生长,进而降低赤霉素的合成,赤霉素则可以促进细胞的分裂和伸长^[19],因而缺水植株经外源赤霉素处理后,其内源赤霉素合成增加,细胞分裂恢复,叶面积增大,植物生长和吸收水分的能力改善^[18]。许多研究显示,适度比例的 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 与 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 混合营养可使苗期水稻体内的生理机能平衡状态处于最佳,提高水稻对缺水的适应性^[1-8]。本研究中,在不同氮素营养处理中, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 50/50 处理对叶面积生长的促进作用最明显, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 25/75 处理对叶片相对含水量的提高最多,与前人的研究结果较一致。

脯氨酸是细胞内关键的渗透调节物质。当植物遭受水分胁迫造成生理性缺水时,植物体内脯氨酸大量积累^[20],它可以通过维持细胞与环境的渗透平衡、稳定生物大分子的结构而使植物适应水分胁迫环境^[21-22],因此,植物体内脯氨酸含量在一定程度上反映了植株体内的水分状况,可作为植株缺水的参考指标。赤霉素则通过刺激植株的营养生长抵抗水分胁迫的影响,减少脯氨酸的生物合成^[14]。本研究表明,在水分胁迫条件下,水稻叶片的脯氨酸含量明显增加,而添加赤霉素后脯氨酸含量则降低。从脯氨酸积累的角度判断, $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 25/75 处理的水稻植株对水分胁迫的适应性最强,添加赤霉素后,则以 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 50/50 处理的植株恢复生长最快。

研究表明,干旱胁迫可降低植物体内叶绿素的生物合成,其原因可能是由于水分胁迫导致了蛋白

水解酶的形成从而使叶绿素降解^[23],或水分胁迫对植物 PSII 造成伤害,使 PSII 主动调节光化学效率、电子传递效率和化学猝灭^[24-25]。本试验显示,水分胁迫条件下,各氮素营养处理植株的叶绿素含量均下降,下降幅度平均为 34%;然而,添加赤霉素则使水分胁迫水稻的叶绿素含量显著升高,升高幅度平均达到 36%,其中 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 50/50 处理的叶绿素含量增加最多。

总之,本研究认为,在水分胁迫条件下,添加外源赤霉素可以通过维持水稻膜渗透、增加叶面积、提高叶片相对含水量和叶绿素含量等生理机制,改善水稻幼苗对水分胁迫的适应性。在不同形态氮素营养处理中,以 $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为 50/50 处理的水稻植株生长最好,对水分胁迫的适应性最强。但是,由于赤霉素调节植物生长的机制非常复杂,特别是关于水分胁迫条件下赤霉素与叶绿素生物合成及其生理特性的关系尚未见任何报道,因此,有关这方面的问题尚需进行详细研究。

参考文献:

- [1] 钱晓晴,沈其荣,王娟娟,等. 模拟水分胁迫条件下水稻的氮素营养特性[J]. 南京农业大学学报, 2003, 26(4): 9-12.
- [2] 岳亚鹏,李勇,薛琳,等. 不同供氮形态对旱作水稻生长和养分吸收的影响[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(4): 405-410.
- [3] 宋娜,郭世伟,沈其荣. 不同氮素形态营养及水分胁迫对分蘖期水稻水分吸收及光合特性的影响[J]. 南京农业大学学报, 2003, 29(4): 64-69.
- [4] 周毅,郭世伟,宋娜,等. 供氮形态和水分胁迫对苗期-分蘖期水稻光合与水分利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(3): 334-339.
- [5] 周毅,郭世伟,高迎旭,等. 供氮形态和水分胁迫耦合作用对磷在苗期-分蘖期水稻植株不同部位含量与分配的影响[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(5): 505-511.
- [6] 陈晓远,高志红,刘振华. 供氮形态和水分胁迫对水稻生长及氮素积累和分配的影响[J]. 华北农学报, 2009, 24(6): 116-122.
- [7] 栗海俊,李勇,杨秀霞,等. 不同形态氮素营养和水

- 分条件对苗期水稻生长及渗透调节能力的影响[J]. 中国水稻科学 2010 24(4): 403–409.
- [8] 陈贵,周毅,郭世伟,等. 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.
- [9] 杨艳华,张亚东,朱镇,等. 赤霉素(GA_3)和脱落酸(ABA)对不同水稻品种生长和生理特性及 *GA20ox2*、*GA3ox2* 基因表达的影响[J]. 中国水稻科学 2010 24(4): 433–437.
- [10] Fleet C M, Sun T P. A Delicate balance: The role of gibberellin in plant morphogenesis[J]. Curr Opin Plant Biol 2005 8(1): 77–85.
- [11] Razern F A, Baron K, Hill R D. Turning on gibberellin and abscisic acid signaling[J]. Curr Opin Plant Biol, 2006 9(5): 454–459.
- [12] Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture[J]. Annu Rev Plant Biol 2008 59(1): 253–279.
- [13] Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation[J]. Annu Rev Plant Biol 2008 59(1): 225–251.
- [14] Kaya C, Tuna A L, Alves A A C. Gibberellic acid improves water deficit tolerance in maize plants[J]. Acta Physiologiae Plantarum 2006 28(4): 331–337.
- [15] Rood S B, Zanewich K, Stefura C, et al. Influence of water table decline on growth allocation and endogenous gibberellins in black cottonwood[J]. Tree Physiol 2000, 20: 831–836.
- [16] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling[J]. Plant Physiol 2001 127: 315–323.
- [17] Pospisilova J. Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress[J]. Biol Plant 2003 46: 491–506.
- [18] Kaur S, Gupta A K, Kaur N. Gibberellic acid and kinetin partially reverse the effect of water stress on germination and seedling growth in chickpea[J]. Plant Growth Regul 1998 25: 29–33.
- [19] Naylor A W. Hormonal regulation of development. II. The function of hormones from the level of the cell to whole plant[M]//Scott T K. Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin: Springer Verlag, 1984: 80–185.
- [20] 齐建波,荣新民,陈虎,等. 不同水分胁迫水平对葡萄叶水势及生理指标的影响[J]. 石河子大学学报: 自然科学版 2011 29(4): 437–441.
- [21] Gilbert A G, Gadush M V, Wilson C, et al. Amino acid accumulation in sink and source tissues of *Coleus blumei* Benth. During salinity stress[J]. J Exp Bot, 1998 49: 107–114.
- [22] Cushman J C. Osmoregulation in plants: implications for agriculture[J]. Am Zool 2001 41: 758–769.
- [23] 蒋明义,杨文英,徐汀,等. 渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿素降解的活性氧损伤作用[J]. 植物学报, 1994, 36: 289–295.
- [24] 林叶春,钱欣,曾昭海,等. 局部根区灌溉对裸燕麦光合特征曲线及叶绿素荧光特性的影响[J]. 作物学报 2012 38(6): 1062–1070.
- [25] 张仁和,薛吉全,浦军,等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响[J]. 作物学报, 2011 37(3): 521–528.