

# 不同氮效率粳稻生育后期产量形成的生理基础

金磊 李霞 魏晓东 刘小龙 王才林 仲维功

(江苏省农业科学院 粮食作物研究所 江苏省优质水稻工程技术研究中心 江苏 南京 210014)

**摘要:** 为明确不同施氮量下高产粳稻在产量形成的关键时期光合生理特性的差异,在盆栽条件下,选取3个中粳(武育粳3号、南粳45、02102)和4个晚粳(武运粳7号、南粳44、南粳46、南粳5055)在开花后不同天数,研究了不同施氮量下(150.0 kg/hm<sup>2</sup>: LN、300.0 kg/hm<sup>2</sup>: MN、450.0 kg/hm<sup>2</sup>: HN)剑叶光合作用对光强和二氧化碳(CO<sub>2</sub>)响应曲线,氮代谢关键酶如硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)、谷氨酸脱氢酶(GDH)、抗氧化酶和非酶系统的抗氧化能力以及耐光氧化表现等,并在收获期考察其产量构成因子。结果表明:超级稻中粳南粳45和晚粳南粳44在LN、MN和HN的单株产量分别比对照武育粳3号和武运粳7号有所提高;随着施氮量的增加,水稻对高光强的利用能力增强,并可缓解开花后35 d剑叶的最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate,  $P_{nmax}$ )的下降;而供试材料在LN或者MN下,在高CO<sub>2</sub>浓度下可通过提高表观羧化效率(Apparent carboxylation efficiency, ACE),达到与HN的 $P_{nmax}$ ,提高CO<sub>2</sub>浓度有利于减氮;开花前期氮代谢相关酶活性诱导增加,后期超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)的活性诱导增加以缓解后期光氧化,其中超级稻南粳44和南粳45在不同的氮素处理下,均具有中等耐光氧化和耐荫的特性。相关性分析表明,花后7 d的叶片的光合能力与千粒质量有关,而花后35 d,功能叶片的抗氧化能力则影响其结实率。可见,超级粳稻南粳44和南粳45在中等氮素下,可通过开花前期诱导NR和开花后期抗氧化能力增强,最大限度地发挥其叶片的光合功能,从而表现稳产高产。今后兼顾选择具有高光合特性的水稻品种,将是实现水稻高产和减氮统一的有效途径。

**关键词:** 水稻; 光合作用; 氮素; 二氧化碳; 抗氧化酶; 产量

**中图分类号:** S143.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2013)05-0175-12

## Physiological Basis on the Yield in *Japonica* Rice with Different N Application Efficiency during the Later Development Stage

JIN Lei, LI Xia, WEI Xiao-dong, LIU Xiao-long, WANG Cai-lin, ZHONG Wei-gong

(Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu High Quality Rice R&D Center, Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** The objective of this study was to identify the difference of photosynthesis in *Japonica* rice of Jiangsu under different nitrogen applications; 7 rice genotypes including three middle *Japonica* rice (Wuyujing 3, Nanjing 45, 02102) and five late *Japonica* rice (Wuyunjing 7, Nanjing 44, Nanjing 46, Nanjing 5055) in the pot experiments were chosen to measure their photosynthesis characteristics, NR, GS, GOGAT, GDH and antioxidant enzyme activities of flag leaves at the flowering stage under different nitrogen applications (150.0 kg/ha: LN, 300.0 kg/ha: MN, 450.0 kg/ha: HN) and their yield component were investigated after harvest. The results showed that the grain weight per plant of Nanjing 45 were 118.47%, 129.11%, 132.58%, respectively of those in the control Wuyujing 3 under LN, MN and HN, while those of Nanjing 44 were 1.79%, 25.10% and 29.79%, respectively higher than the control Wuyunjing 7 in corresponding treatments. With the amount of nitrogen increases, rice plants increase the ability to use high light intensity and alleviate the decrease of the maximum net photosynthetic rate ( $P_{nmax}$ ) of flag leaves at the 21 d after flowering; Under high concentrations of CO<sub>2</sub>, the rice varieties increased  $P_{nmax}$  by improving their apparent carboxylation efficiency (ACE) under MN condition. From the perspective of antioxidant capacity, the

收稿日期: 2013-05-15

基金项目: 农业科技成果转化项目(2009GB2C100135); 国家粮食丰产工程(2006BAD02A03); 国家自然科学基金项目(30871459; 31371554); 江苏省自主创新基金项目(CX(12)1003); 江苏省微生物与功能组学重点实验室开放研究课题项目

作者简介: 金磊(1988-),男,安徽六安人,在读硕士,主要从事水稻生理生态研究。

通讯作者: 李霞(1970-),女,广西桂平人,研究员,博士,主要从事水稻光合生理研究。

increase of superoxide dismutase( SOD) was one of the important antioxidant enzymes. Analysis results show that the photosynthetic capacity at 7 d after flowering was more related to the weight of grains. On the other hand ,the photosynthetic ability and the antioxidant capacity of at 35 d after flowering were more related to their seed-setting rate. The super rice varieties such as Nanjing 44 and Nanjing 45 are more suitable for the cultivation in medium nitrogen conditions by inducing the NR and the antioxidant capacity of different time after flowering ,which they resulted in the high photosynthetic capability to obtain the high yield. Selection the rice varieties with high ability of photosynthesis would be an important strategy both for high yield and to decrease the N application in future. It would be helpful to increase the yield and reduce the N application by breeding the rice variety with high photosynthetic ability in future.

**Key words:** Rice; Photosynthesis; Nitrogen; CO<sub>2</sub>; Antioxidant enzyme; Yield

水稻(*Oryza sativa* L.) 是世界一半以上人口的主食,被称为最重要的粮食产物之一,但与未来日益增长人口的粮食需求来说,目前的粮食生产还是远远不够的<sup>[1]</sup>。中国水稻育种和高产栽培的水平处于世界前列,为解决世界五分之一人口的粮食问题作出了巨大的贡献。但与此同时,中国的氮肥用量非常高,据统计,中国水稻氮肥用量已达到世界水稻氮肥用量的 30% 以上<sup>[2]</sup>。特别对于主产粳稻的长江中下游地区,氮肥用量更大。如 2011 年江苏全省水稻总氮肥用量高达 75.4 万 t(折纯)<sup>[3-4]</sup>,其中大面积的高产粳稻施氮量高达 270 ~ 330 kg/hm<sup>2</sup><sup>[5-6]</sup>,但氮肥的吸收利用率仅有 20%<sup>[7-9]</sup>,氮肥的农学利用率也仅为 9.1 kg/kg<sup>[10]</sup>,远远低于中国平均 30% 的氮肥利用水平。而长期施用高氮化肥,不仅会进一步导致水稻肥料利用率下降,而且也会污染环境,造成附近湖泊富营养化,如太湖的水华,这与现代水稻生产的“高产、优质、高效、生态、安全”尚有距离<sup>[4]</sup>,如何在保持水稻高产的基础上,减少氮肥的利用,将是目前保证粮食安全和保持环境友好的关键科学问题。

水稻产量形成有赖于 3 个 90%: 一是水稻一生所积累的干物质,有 90% 以上来自光合产物;二是水稻一生的光合产物中,90% 依靠叶片的光合作用;三是就稻谷产量而言,其中 90% 来自抽穗后的光合产物<sup>[11-12]</sup>,因此,水稻目前理想株型育种的基础上(构建理想群体结构),在适宜氮素下最大光合生产力的发挥还取决于单叶水平光合能力的表现。

作为培育大量超级粳稻的独特生态地区,该地区水稻在整个生育期,还常遭遇连绵阴雨(低光强)、梅雨过后的乍晴(高光强)、生育后期的高温断水(水分匮乏)<sup>[13-15]</sup>等不良逆境,在该地区下表现超高产水稻类型将兼具有光强和氮素等多重抗逆优势,选取该地区的高产主栽品种系统研究光氮互作对水稻产量的影响,将具有重要的实践意义。目前,

从氮利用角度,对高产粳稻群体的源和库等关系以及地下根系形态和活力等特征对产量构成因子等的影响,特别是高产水稻最大氮素生产力等,已作出了大量卓有成效的研究<sup>[16-18]</sup>。但在不同氮施用的条件下,研究江苏稻区高产粳稻对光强的适应机制研究不多,尤其是不同氮素下高产粳稻的光合潜力差异研究都需加强。为此,本研究选取了江苏地区新近培育的中粳和晚粳 3 个熟期的 7 个高产粳稻材料作为研究对象,分别以大面积推广的中粳材料武育粳 3 号和晚粳材料武运粳 7 号为对照,根据现有大田的氮素施用量和前期的研究结果<sup>[14,19]</sup>,设置不同氮素处理,试图从光合潜力角度,重点比较其产量形成的关键时期—开花后光合特性对氮素响应的差异,解析高产粳稻在不同氮肥下光适应特性与产量的关系,明确高产粳稻品种群体氮肥合理施用与其功能叶片光合能力高效发挥内在平衡的生理机制,为今后在理想氮素利用的群体基础上,进一步选育光合能力高的氮高效水稻材料以及降低高氮肥稻区的氮素施用量提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试水稻(*Oryza sativa* L.) 品种为 7 个,其中迟熟中粳包括南粳 45,武育粳 3 号(中粳对照),02102 早熟晚粳包括晚粳武运粳 7 号(晚粳对照),南粳 44 和南粳 5055,中熟晚粳包括南粳 46,水稻种子来自江苏省农业科学院粮食作物研究所(表 1)。

### 1.2 试验设计

试验于 2010 - 2011 年在江苏省农业科学院粮食作物研究所网室进行(32°03' N,118°47' E,海拔 8.9 m)。土壤为马肝土(含 N 0.083%,P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 0.12%,K 1.00%),采用盆栽的方法,将田间采集土样风干破碎后过 2 mm 筛,混匀分别装于直径 25 cm、高 25 cm 的塑料桶中(每桶 6 kg)。每个品

种,每个处理均设 5 个桶,每桶栽 5 株。试验参照李霞<sup>[20]</sup>的方法,根据大田的施氮量(150.0 kg/hm<sup>2</sup>: LN、300.0 kg/hm<sup>2</sup>: MN、450.0 kg/hm<sup>2</sup>: HN)以及栽插密度(移栽规格 0.132 × 0.297 m<sup>2</sup>)。在盆栽设 3 个施氮量处理,在水稻种植前分别按照每千克土壤中 0.049 g N(LN 处理)、0.098 g N(MN 处理)、0.147 g N(HN 处理)、0.039 g P 和 0.039 g K,氮肥为尿素

(有效氮为 46%),磷肥为过磷酸钙(含 13% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>),钾肥为氯化钾(含钾为 52%)。氮肥作基肥、分蘖肥、保花肥的施用比例分别占总氮量的 60%、30%、10%。磷肥一次性基肥施入,钾肥作基肥和长粗肥施用,各占 50%。将水稻种子用药剂浸种 72 h 后催芽,5 月 16 日直接播种于桶中,湿润育秧。水分管理和农药等按常规栽培要求实施。

表 1 7 个供试水稻材料来源

Tab. 1 Germplasm of seven tested rice

品种 Variety	组别 Group	熟期 Ripe stage	育成年份 Year of release	母本 Female parent	父本 Male parent
武育粳 3 号 Wuyujing 3CK	japonica	中粳	1987	中丹 1 号/79-51	中丹 1 号/扬粳 1 号
南粳 45 Nanjing 45	japonica		2004	中粳 315/盐 334-6	武运粳 8 号
02102	japonica		未审定		
武运粳 7 号 Wuyunjing 7CK	japonica	晚粳	1996	嘉 48/香糯 9121	丙 815
南粳 44 Nanjing 44	japonica		2004	45115-2/R405	NJ30125
南粳 Nanjing 46	japonica		2008	武香粳 14	关东 194
南粳 5055 Nanjing 5055	japonica		2005	武粳 13 号	关东 194

### 1.3 测定内容与方法

在开花后不同天数分别测定植株的各生理和生长指标。并在成熟期选择 5 株,考查供试材料产量结构。

1.3.1 叶片的光-光合曲线 按李霞等<sup>[21-22]</sup>的方法,采用美国 LI-COR 公司生产 LI-6400 便携式光合测量系统,用 6400-02B LED 红蓝光源叶室进行连体叶片瞬时净光合速率(Instantaneous net photosynthetic rate, IAPR)测定。将红蓝光源 LED 设定一系列光合光通量密度(Photosynthetic photo flux density, PPFD)梯度,测定 PPFD 分别为 0、50、100、150、200、400、600、800、1 200、1 400 μmol/(m<sup>2</sup>·s)时叶片的净光合速率(Net photosynthetic rates, P<sub>n</sub>),每点测定 4 个重复,绘出光合作用对光强响应曲线(Light intensity-P<sub>n</sub>),计算出光饱和条件下最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate, P<sub>nmax</sub>)。

1.3.2 叶片的光合作用对 CO<sub>2</sub> 响应曲线和表观羧化效率(Apparent carboxylation efficiency, ACE)测定 按宋世威<sup>[17]</sup>的方法,测定时用光合仪控制 PPFD (800 ± 1) μmol/(m<sup>2</sup>·s)、温度(32 ± 1) °C,外接钢瓶供应 CO<sub>2</sub>,浓度梯度设定为:0、20、50、100、150、200、250、300、400、600、800、1 000 μmol/mol 用 SPSS 10.0 软件将所得数据绘出 P<sub>n</sub> 对 CO<sub>2</sub> 的响应曲线(CO<sub>2</sub>-P<sub>n</sub>),求得 CO<sub>2</sub> 补偿点、CO<sub>2</sub> 饱和点、饱和 CO<sub>2</sub> 浓度下的 P<sub>nmax</sub>,并用 CO<sub>2</sub> 浓度低于 250 μmol/mol 的数据绘出响应直线,直线的斜率为 ACE<sup>[23]</sup>。

1.3.3 酶活性的测定的研究 硝酸还原酶(Nitrate reductase, NR)活性的测定:参照林振武等<sup>[24]</sup>的方法,采用体外测定法。

MDA 含量的测定:参照王爱国<sup>[25]</sup>的方法,选取水稻的功能叶片提取酶液测定。谷氨酰胺合成酶(Glutamine synthetase, GS)和谷氨酸合酶(Glutamate synthase, GOGAT)活性测定参照 Valadier 等<sup>[26]</sup>的方法。谷氨酸脱氢酶(Glutamate dehydrogenase, GDH)活性测定参照 Miyashita 等<sup>[27]</sup>的方法。

抗氧化酶活性的测定 SOD、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性测定参照李忠光等<sup>[28]</sup>方法,选取水稻的功能叶片提取酶液测定。SOD 活性,采用已知 SOD 活性单位抑制氮蓝四唑(Nitro blue tetrazolium, NBT) NBT 光还原的 50% 为 1 个酶活性单位(U);CAT 酶活性,以每分钟内 A<sub>240</sub> 减少 0.1 的酶量为 1 个酶活单位(U);POD 酶活性,以每分钟内 A<sub>470</sub> 变化 0.01 的酶量为 1 个活性单位(U)。

叶片总抗氧化能力的测定:选取水稻的功能叶片,采用南京建成的试剂盒,提取材料内抗氧化物质测定。测定原理为:机体中有许多抗氧化物质,能使 Fe<sup>3+</sup> 还原成 Fe<sup>2+</sup>,后者可与菲啉类物质形成稳固的络合物,通过比色可测出叶片内总的抗氧化剂的抗氧化能力的高低。

1.3.4 水稻人工光氧化处理和遮荫处理依照参考文献[15]进行。

1.3.5 叶绿素荧光参数的测定 用英国汉莎公司的 FMS2 便携式荧光仪测定人工光氧化处理前后的最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)、实际光下的光能转化效率 ΦPS II<sup>[21]</sup>。

### 1.4 统计分析

用 SPSS 17.0 软件,通过单因素方差分析 Dun-

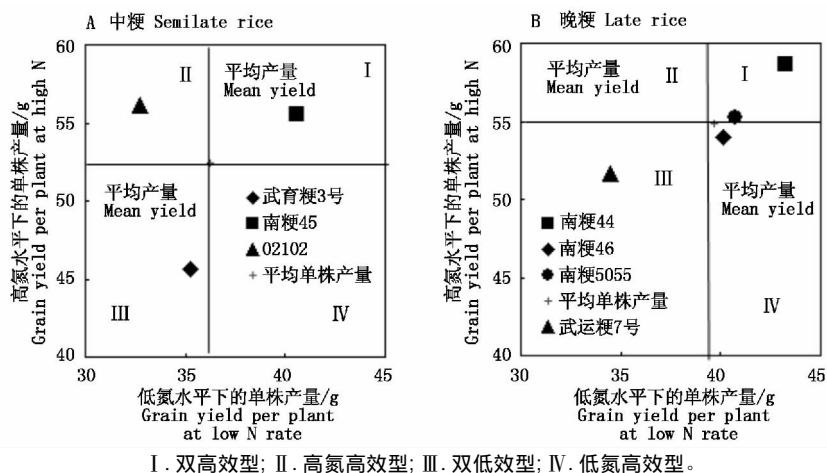
can 检验来分析数据的差异显著性和 Pearson 系数分析参数的相关性。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同施氮量下供试材料的产量表现

从表 2 可见,不同供试材料在 LN 处理产量均较低,但随施氮量的增加,产量增加,与中氮相比,高氮的单株产量则增加不明显。进一步与中梗对照武育梗 3 号相比,供试的 2 个中梗材料在 MN 和 HN 均有增加,尤其是超级梗稻中梗南梗 45 在 LN、MN 和 HN 的单株产量分别为对照的 115.10%、129.11% 和 121.71%;超级稻晚梗南梗 44 也在 3 个氮素水平下均比对照武运梗 7 号增加 25.40%、25.10%、13.57%。进一步分析其结实率的变化与中梗对照武育梗 3 号相比,供试的 2 个中梗材料在 LN 下均下降,在 MN 和 HN 略微有增加,超级梗稻中梗南梗 45 在 LN、MN 和 HN 的结实率分别为对照的 99.99%、104.10% 和 109.18%,超级稻晚梗南梗 44 则 LN 比对照增加 9.31%,其他处理增加不显著;而千粒质量、每穗总粒数和每株穗数则与氮素的施用没有递

增效应,其中南梗 45 和南梗 44 都表现 MN 下结实率最高,株高则没有随氮素的增加而变化。按照 Koutroubas 等<sup>[29]</sup>的计算方法,进一步将本研究中的中梗和晚梗材料进行氮素分析(图 1),发现中梗材料南梗 45 与对照相比,是属于氮素双高效类型,02102 为高氮高效类型。而晚梗南梗 44 和南梗 5055 与对照相比,也是属于属于氮素双高效类型,而南梗 46 为低氮高效类型,总的来说,本研究中江苏新培育的材料多为在高氮下利用效率高的品种类型。进一步分析其他产量构成因子,南梗 45 在不同的氮素水平下还具有较大的库容(每穗总粒数)和较高的千粒质量,而南梗 44 则具有较大的库容和较高的结实率。单玉华等研究认为,随着库容量增大,稻株的吸氮能力显著增强,且抽穗后氮素由营养器官向生殖器官的转移比例明显加大,有利于氮素的物质生产效率、籽粒生产效率及氮素收获指数的明显提高<sup>[30]</sup>。大库容是南梗 45 和南梗 44 氮高效的共同特征,而其千粒质量与结实率的贡献则需深入研究。



I. Efficient efficient cultivars; II. Inefficient efficient cultivars; III. Inefficient inefficient cultivars; IV. Efficient inefficient cultivars.

图 1 不同氮效率水稻分布图

Fig. 1 Distribution of the rice cultivars different in N use efficiency

### 2.2 不同氮肥下供试材料开花后 7、21、35 d 剑叶光合速率对光强响应

随着施氮量的增加,供试材料不管是开花后 7 (图 2-A)、21 (图 2-B) 和 35 d (图 2-C) 的最大净光合速率( $P_{nmax}$ )均增强。但与中氮相比,在高氮下,开花后不同天数  $P_{nmax}$  的增幅不明显。与开花后 7 d 相比,供试材料在 21 和 35 d 的  $P_{nmax}$  均下降,开花后前期是发挥最大光合能力的关键时期;而且低氮条件下下降更明显,加剧了对应的中和高氮处理的  $P_{nmax}$  差距,而高氮则缓解了后期由于剑叶衰老导致的光合能力下降,可见,增施氮素有利于维持剑叶后

期的光合功能稳定。其中 2 个超级梗稻,南梗 44 和南梗 45,开花后 7、21、35 d 剑叶  $P_{nmax}$  在不同氮素水平平均比相应的对照材料较高,而且南梗 44 在低氮下,在开花后不同天数的  $P_{nmax}$  为供试材料中最高的,表明其在低氮下光合的适应能力也较强。可见,氮高效的水稻南梗 45 和南梗 44 不仅在不同氮素下都具有稳定的光合能力,具体表现分别在开花后 7、35 d 都具有较高的  $P_{nmax}$ ,有利于保证前期强源和减缓开花后期叶片早衰,可见,剑叶的光合能力也是其高产的重要基础。

表 2 不同施氮量对供试稻生长和产量指标的影响

Tab. 2 Effect of growth parameters and yield component of japonica rice under different nitrogen applications							
品种 Variety	处理 Treatment	株高/cm Height	单株穗数 Number of ear plant	每穗总粒数 Grains per panicle	千粒质量/g 1000-grain weight( g)	结实率/% Seed setting rate	单株产量/g Grain weight of per plant
武育粳 3 号 Wuyujing 3	LN	89.11 ± 5.29Bb	12.61 ± 1.79Ee	115.00 ± 12.05Ff	20.08 ± 0.06Cc	86.32 ± 2.15Ba	35.27 ± 0.68Ff
	MN	95.33 ± 2.52Bb	17.21 ± 2.21Aa	182.00 ± 15.17Cd	19.83 ± 0.64Dd	87.16 ± 2.67Ba	44.07 ± 2.14Cc
	HN	84.67 ± 5.10Cc	16.33 ± 1.00Ba	134.00 ± 15.76Ee	20.13 ± 0.15Cc	84.38 ± 6.69Cc	45.60 ± 0.90Cc
南粳 45 Nanjing 45	LN	107.67 ± 2.08Aa	13.33 ± 1.73Dd	197.00 ± 10.51Bb	21.57 ± 0.51Cc	86.31 ± 3.1Bb	40.60 ± 3.02Dd
	MN	106.33 ± 4.72Aa	16.21 ± 1.52Ba	213.67 ± 10.93Bb	25.61 ± 0.53Bb	90.73 ± 1.64Ba	56.90 ± 2.64Ab
	HN	104.33 ± 3.51Aa	15.86 ± 4.04Ba	194.00 ± 10.15Cc	22.55 ± 0.50Cc	92.13 ± 2.09Ba	55.50 ± 1.89Aa
02102	LN	72.00 ± 3.61Ba	14.16 ± 0.58Bb	69.00 ± 13.45Gg	20.36 ± 0.55Cc	73.11 ± 8.74Ec	32.77 ± 0.73Ff
	MN	96.67 ± 0.58Ba	15.21 ± 2.52Bb	162.67 ± 11.36Dd	21.24 ± 0.20Cc	96.19 ± 1.07Ba	47.07 ± 1.95Cc
	HN	106.33 ± 1.53Aa	15.07 ± 4.73Ba	222.67 ± 18.2Bb	20.48 ± 0.45Cc	95.12 ± 1.09Ba	56.13 ± 2.99Cc
武运粳 7 号 Wuyujing 7	LN	103.33 ± 1.15Aa	14.21 ± 4.35Cc	205.00 ± 14.00Bb	18.29 ± 0.21Dd	86.15 ± 3.80Bb	34.46 ± 1.56Dd
	MN	103.12 ± 2.64Aa	16.00 ± 3.19Bb	182.67 ± 17.01Cd	18.62 ± 0.54Dd	90.30 ± 3.13Ba	46.61 ± 1.34Cc
	HN	104.67 ± 5.50Aa	14.37 ± 3.21Bb	185.00 ± 13.45Cd	17.52 ± 0.50Dd	92.09 ± 2.14Ba	51.61 ± 2.10Cc
南粳 44 Nanjing 44	LN	97.33 ± 4.04Ba	16.69 ± 3.78Aa	178.00 ± 14.63Ce	20.22 ± 1.06Cc	94.17 ± 1.53Ba	43.22 ± 1.38Dd
	MN	101.67 ± 2.51Aa	17.11 ± 3.13Aa	252.33 ± 12.09Aa	27.25 ± 0.34Aa	93.11 ± 2.12Ba	58.31 ± 2.62Aa
	HN	95.33 ± 1.52Bb	15.01 ± 1.14Ba	200.00 ± 14.63Cc	21.92 ± 0.88Cc	95.13 ± 3.78Aa	58.60 ± 0.42Aa
南粳 46 Nanjing 46	LN	85.33 ± 3.05Cc	15.67 ± 2.51Ba	76.33 ± 11.01Gg	21.32 ± 0.58Cc	82.15 ± 5.90Cc	40.13 ± 1.26Dd
	MN	102.01 ± 3.60Aa	15.36 ± 2.24Ba	213.67 ± 15.53Bb	22.39 ± 0.29Cc	93.18 ± 2.32Ba	50.06 ± 2.02Ab
	HN	102.67 ± 1.52Aa	13.33 ± 2.08Ba	210.33 ± 8.38Bb	22.35 ± 0.40Cc	94.11 ± 2.10Ba	54.00 ± 1.50Ab
南粳 5055 Nanjing 5055	LN	96.33 ± 0.57Bb	15.33 ± 1.52Ba	124.00 ± 8.18Ee	20.62 ± 2.70Be	68.90 ± 5.11Ee	40.73 ± 1.51Ee
	MN	97.02 ± 1.00Bb	16.33 ± 2.51Ba	162.67 ± 11.36Dd	21.61 ± 0.56Be	96.13 ± 3.12Aa	55.66 ± 0.19Bb
	HN	94.67 ± 3.21Bb	14.67 ± 1.15Bb	149.33 ± 14.01Dd	20.61 ± 0.31Be	88.32 ± 3.11Be	55.26 ± 1.28Bb

注: 同列不同字母表示差异分析达极显著(大写  $P < 0.01$ ) 和显著水平(小写  $P < 0.05$ )。  
Note: Different letters in same column show very significant differences( Capital letters  $P < 0.01$ ) and significant differences( Small letters ,  $P < 0.05$ ) among different rice varieties.

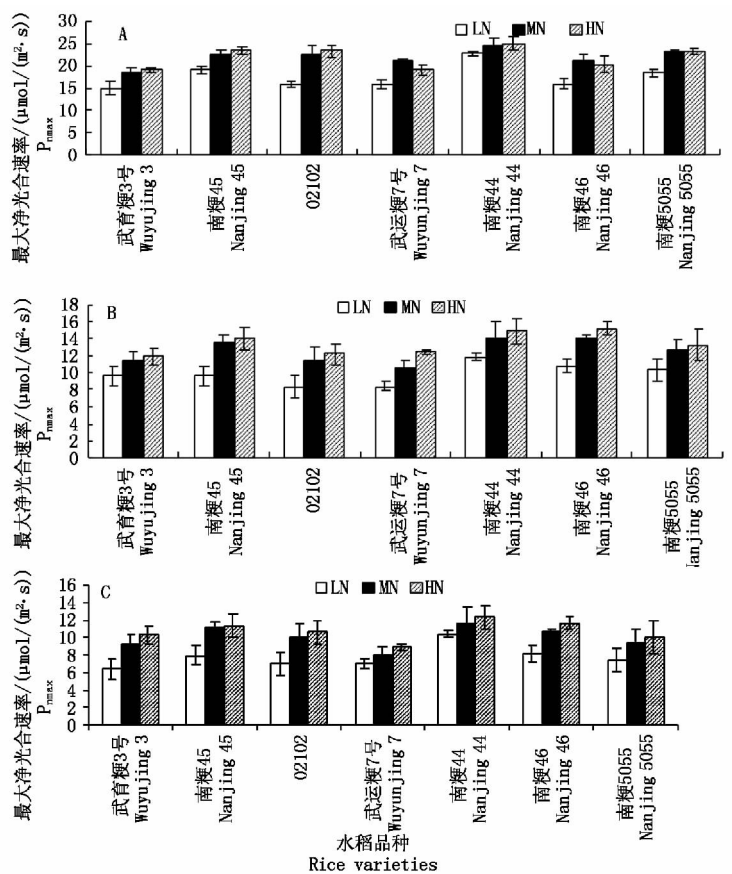


图 2 不同氮施用下供试材料花后 7 (A)、21 (B) 和 35 d (C) 剑叶的饱和光强下的最大净光合速率  
Fig. 2  $P_{nmax}$  at saturation light condition of different experimental materials in 7 (A) , 21 ( B) and 35 d ( C) after flowering under the different nitrogen applications

### 2.3 不同氮肥供试材料剑叶开花后 7 d 剑叶光合作用对 $\text{CO}_2$ 的响应曲线

$\text{CO}_2$  也是光合作用底物之一, 高产粳稻光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的响应也是其产量形成的重要机制, 尤其在不同的氮素条件, 供试材料剑叶光合作用对  $\text{CO}_2$  的响应能力需要进一步测定供试材料在光合速率最强的时期 - 开花后 7 d (图 3-A) 剑叶  $P_{\text{max}}$  对  $\text{CO}_2$  响应。从结果看出, 在所有供试材料在中等和高氮下, 饱和  $\text{CO}_2$  浓度下,  $P_{\text{max}}$  均较高, 但中等氮素条件, 中粳和晚粳剑叶均在饱和  $\text{CO}_2$  浓度下的  $P_{\text{max}}$

最大(图 3-A), 表明, 增施氮对高  $\text{CO}_2$  浓度下水稻剑叶的提升能力有限的。增加  $\text{CO}_2$  浓度, 还可部分提高其 ACE, 降低对光合酶的亲和浓度, 有利于光合酶活力的提高(图 3-B); 与武运粳 7 号相比, 超级稻南粳 44 在 LN、MN 和 HN 下, 分别比其  $P_{\text{max}}$  比高 9.33%、4.80% 和 2.50%; 超级稻南粳 45 则比对照武育粳 3 号高 14.00%、11.30% 和 10.04%, 而其他类似材料则增加不明显, 可见, 超高产水稻对  $\text{CO}_2$  的利用更敏感, 高  $\text{CO}_2$  浓度有利于超高产水稻的适当减氮。

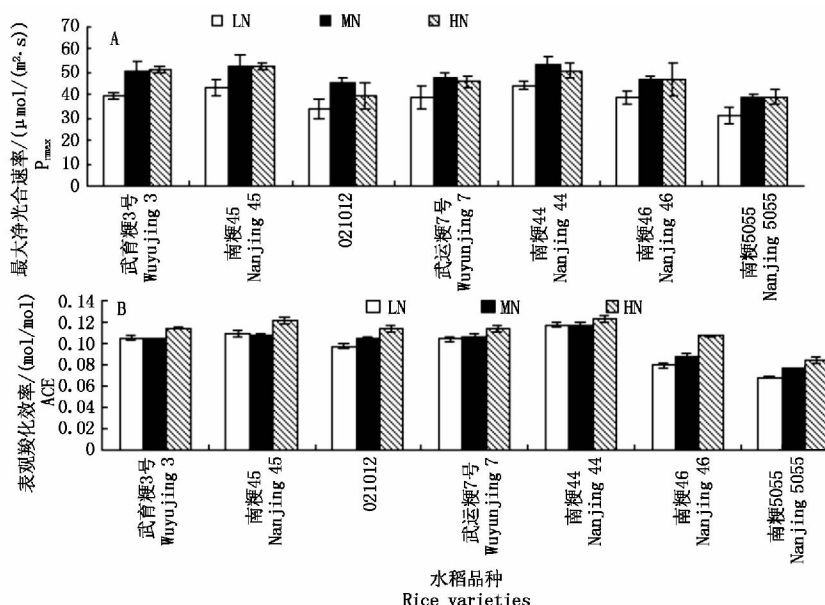


图3 不同氮施用下供试水稻材料在  $\text{CO}_2$  饱和条件下的最大净光合速率和表观羧化效率

Fig. 3  $P_{\text{max}}$  and ACE at the saturation  $\text{CO}_2$  condition and saturation point of  $\text{CO}_2$  of different experimental materials under the different nitrogen applications

### 2.4 不同氮肥供试材料开花后 7 d 氮素代谢关键酶-NR 活性的比较

已知硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)是高等植物氮素同化的主要酶。从图 4-A 看出, 在开花后 7 d, 与 MN 处理相比, LN 下 NR 诱导显著增加, 而 HN 则不显著。其中超级稻南粳 45 在 LN、MN 和 LN 分别比对照武育粳 3 号高 22.29%、39.53% 和 6.54%, 而超级稻南粳 44 则在 LN、MN 和 HN 下均比对照武运粳 7 号高 70.28%、57.92% 和 56.76%, 其他氮代谢酶均随氮素的增加, 酶活性增加, 其中超级稻南粳 45 和南粳 44 也比其对照显著提高, 可见, 在不同氮素条件下, 水稻开花前期剑叶体内氮代谢酶的高活性, 尤其是低氮下的 NR 活性的高低, 直接与其在不同氮素条件下的氮素的利用效率有关, 从而影响了籽粒的产量<sup>[30]</sup>。开花前期氮代谢关键酶显著诱导增加也是超级粳稻适应不同氮素水平, 尤其是低氮条件的生理基础。

### 2.5 不同氮肥供试材料开花 35 d 抗氧化能力的比较

MDA 含量可反映水稻生育后期耐光氧化和早衰的表现。为进一步分析开花后期的氧化还原能力的变化, 我们分析供试材料的 MDA 含量, 从图 5-A 可见, MDA 含量随施氮量增加呈递减趋势, 这与前面 35 d 的  $P_{\text{max}}$  的表现一致。而且其相应的 SOD 酶活性则与 MDA 的含量相反, LN 最低, 而 MN 和 HN 较高, 而且非酶系统总抗氧化能力也与 SOD 的表现类似, 虽然 POD 和 CAT 的酶活性在 LN 下比其他处理高, 但是作用有限, 由此可知, SOD 酶活性和非酶系统总抗氧化能力是其抗氧化胁迫的关键指标(图 5)。进一步观察南粳 45 和南粳 44 的 MDA 含量分别与其对照相比, 在不同处理下均表现较低, 而 SOD 酶活性最高(图 5-A), 尤其是南粳 44 的 MDA 在 LN、MN、HN 下为对照武运粳 7 号的 49.59%、50.67% 和 57.36%(图 5-A), 其 SOD 活性分别是对照武运粳 7 号的 296.89%、226.64%、290.24%(图

5-B), 同样表现超强的抗氧化能力, 这与金磊等<sup>[14]</sup> 研究结果类似, 即抽穗 - 成熟期平稳消退的高效光

合系统(叶片不早衰)是超高产水稻产量潜力发挥的重要生理基础。

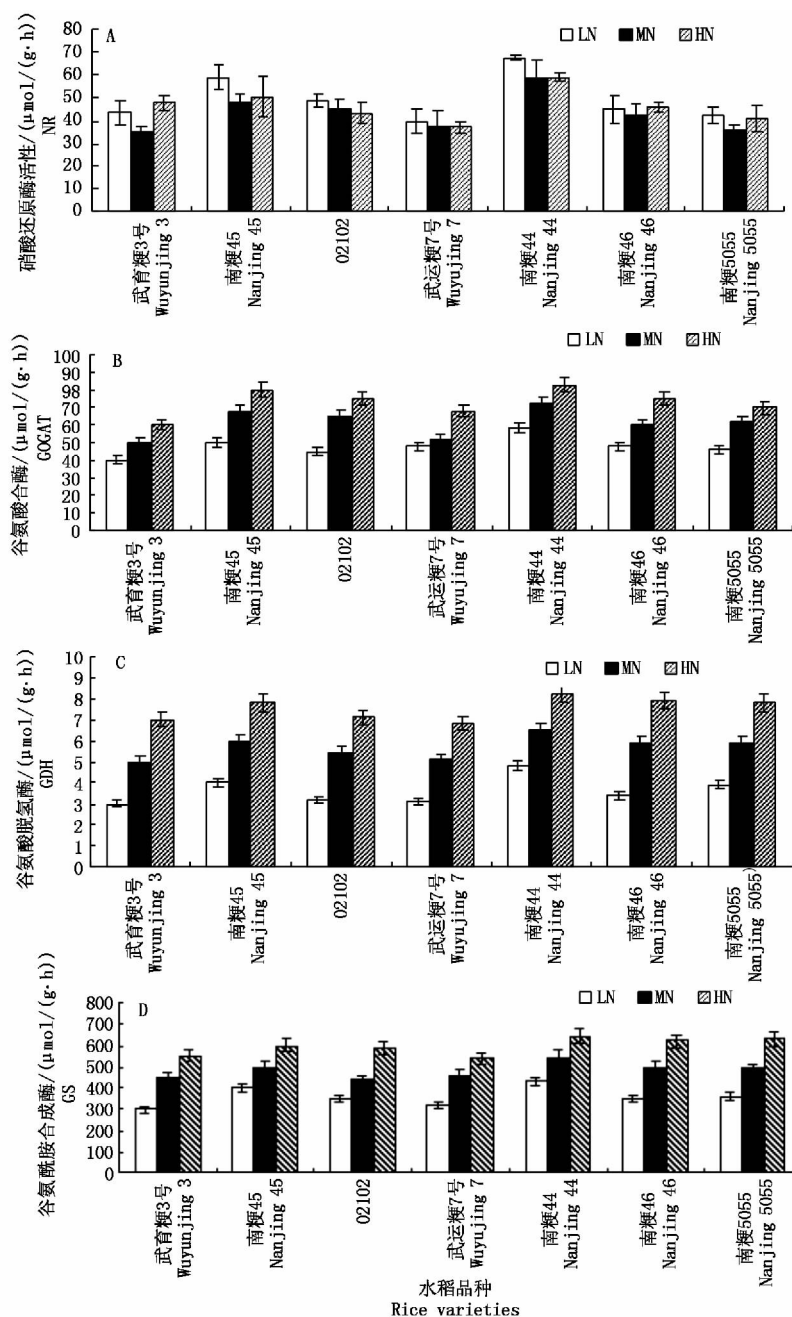


图4 不同氮施用下供试材料花后7 d 剑叶NR、GS、GOGAT 和 GDH 活性的变化

Fig.4 Changes of activities of NR ,GS ,GOGAT and GDH of the flag leaves in different experimental materials at the 7 d after flowering under the different nitrogen applications

## 2.6 供试材料的耐光氧化和耐荫特性的鉴定

从表3可以看出,供试材料光氧化级别均为3以下,均为耐光氧化中等以上的材料,其中超级稻南粳45耐光氧化级别为1级,南粳44为2级,均好于其对照材料,荧光参数 $F_v/F_m$ 和 $\Phi\text{PS II}$ 经人工光氧化处理后下降较少,表明其光合机构在光氧化逆境下光能转化过程相对稳定;而在拔节期经过21 d的遮荫处理后,供试水稻的结实率均为未处理对照的

50%以上,也为耐荫的材料,其中南粳45在遮荫处理后,其拔节期最大的光合速率为未处理对照的103%,在供试材料中为最高,表明其对低光强有很强的适应能力,而南粳44遮荫处理后结实率为未处理对照的89%,也为供试材料中最高,超级稻南粳45和南粳44耐光氧化和耐荫特性,均能较好地适应光逆境条件(中午强光抑制或光氧化或连绵阴雨),这是其高产的重要光合生理基础。

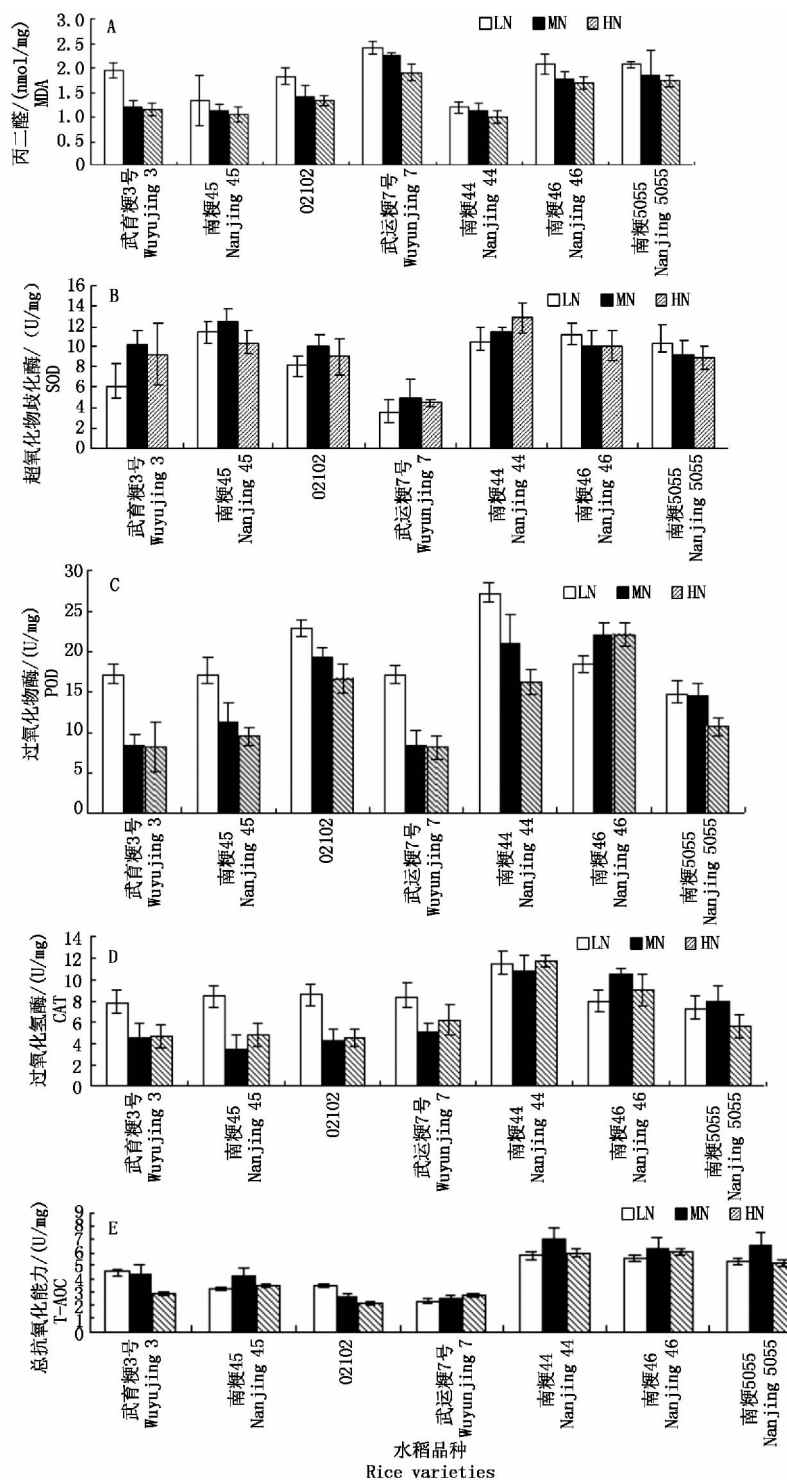


图5 不同氮施用下供试材料花后35 d 剑叶的过氧化物MDA以及抗氧化酶活性的比较

Fig. 5 Antioxidant enzyme and MDA in different experimental materials of reciprocal first leaf at the 35 d days after flowering under the different nitrogen applications

## 2.7 不同施氮量供试水稻生理参数与单株产量相关性分析

从表4不同施氮量供试水稻生理参数与产量构成因子相关性分析中可看出,不同品种间花后7 d 最大净光合速率,单株穗数与千粒质量相关系数分别为0.430 ( $P < 0.05$ )、0.550 ( $P < 0.01$ ),都达到了显著水平。光氧化级别与结实率之间相关系数为

0.370,达到显著性水平( $P < 0.05$ )。而株高与每穗总粒数、千粒质量、单株产量,结实率相关系数分别为0.610、0.470、0.630、0.490,都达到极显著水平( $P < 0.01$ )。单株穗数与每穗总粒数,单株产量相关系数分别为0.310、0.650,都达到极显著水平( $P < 0.01$ )。单株穗数与结实率相关系数为0.340,达到显著性水平( $P < 0.05$ )。每穗总粒数与千粒质量,



表 3 供试材料的耐光氧化和耐荫特性鉴定

Tab.3 Identifications of characteristics of photooxidation and shade of rice materials

品种 Variety	施氮量 /( kg/hm <sup>2</sup> ) Nitrogen pure N /( kg/hm <sup>2</sup> )	处理 Treatment	光氧化处理 Photooxidation			遮荫处理 Shading		
			最大的光化学 效率/Fv/Fm Max photochemical efficiency	实际光下的 光化学效率/ ΦPS II	光氧化级别 Photooxidation grade	拔节期最大光合 速率( μmol/( m <sup>2</sup> ·s ) ) The maximum photosynthesis rates at booting stage P <sub>max</sub>	结实率/% Filled-grain percentage	耐荫性 Tolerance to shading
武育粳 3 号 Wuyujing 3	300	处理前	0.83	0.74	2	19.34	87.16	耐荫
		处理后	0.70	0.60		17.04	57.31	
		处理后/处理前	0.85	0.81		0.88	0.66	
南粳 45 Nanjing 45	300	处理前	0.87	0.73	1	24.50	91.31	耐荫
		处理后	0.76	0.62		25.25	78.32	
		处理后/处理前	0.87	0.85		1.03	0.86	
02102	300	处理前	0.87	0.75	2	27.65	96.19	耐荫
		处理后	0.76	0.63		15.95	66.05	
		处理后/处理前	0.87	0.84		0.58	0.69	
武运粳 7 号 Wuyujing 7	300	处理前	0.86	0.76	2	25.25	90.30	耐荫
		处理后	0.74	0.65		15.16	73.79	
		处理后/处理前	0.86	0.86		0.60	0.82	
南粳 44 Nanjing 44	300	处理前	0.86	0.75	2	31.93	93.11	耐荫
		处理后	0.69	0.55		19.25	82.88	
		处理后/处理前	0.80	0.74		0.60	0.89	
南粳 46 Nanjing 46	300	处理前	0.85	0.75	3	26.25	93.18	耐荫
		处理后	0.73	0.64		16.16	73.79	
		处理后/处理前	0.86	0.86		0.62	0.79	
南粳 5055 Nanjing 5055	300	处理前	0.86	0.75	3	27.25	96.13	耐荫
		处理后	0.73	0.63		16.16	73.79	
		处理后/处理前	0.85	0.84		0.59	0.77	

注: 光氧化处理后, 叶色保持绿色为 1 级, 叶尖变黄为 2 级, 有 1/3 叶片变黄为 3 级, 1/2 叶片变黄为 4 级, 叶片全部变黄为 5 级。  
Note: After photooxidation, all green is grade 1, tip yellow is grade 2, 1/3 leaf yellow is grade 3, half yellow is grade 4, whole leaf yellow is 5.

表 4 不同施氮量供试水稻生理参数与产量构成因子相关性分析

Tab.4 Correlation coefficient between physiological indexes and yield components of different rice varieties under different nitrogen applications

	单株穗数 Number of ear plant	每穗总粒数 Grains per panicle	千粒质量 1000-grain weight	单株产量 Grain weight of plant	结实率 Seed-setting rate	花后 7 d 最大净 光合速率 P <sub>max</sub> in 7 d after flowering	硝酸还 原酶 NR	花后 35 d 最大 净光合速率 P <sub>max</sub> in 35 d after flowering	SOD 活性 SOD activity of the flag leaves in 35 d after flowering	光氧化级别 Photooxidation grade
株高 Height	0.180	0.610 **	0.470 **	0.630 **	0.490 **	0.140	0.170	0.181	0.094	0.150
单株穗数 Number of ear plant		0.310 **	-0.190	0.650 **	0.340 *	0.430 *	-0.310	-0.261	0.312	0.210
每穗总粒数 Spikelets per panicle			0.500 **	0.630 **	0.530 **	0.320	0.0100	0.120	0.249	0.250
千粒质量 1000-grain weight				0.220	0.370 **	0.550 **	-0.020	0.521 **	0.340 *	0.350
单株产量 Grain weight of plant					0.450 **	0.070	0.010	0.462 **	0.413 *	0.440 *
结实率 Seed-setting rate						0.070	-0.220	0.513 **	0.499 **	0.370 *
花后 7 d 最大净光合速率 P <sub>max</sub> in 7 d after flowering							-0.120	-0.212	0.314	0.170
硝酸还原酶 NR								0.211	0.258	0.383
花后 35 d 最大净光合速率 P <sub>max</sub> in 35 d after flowering									0.538 **	0.629 **
SOD 活性 SOD activity of the flag leaves in 35 d after flowering										0.567 **

注: \* . 表示在 0.05 水平( 双侧) 显著相关; \*\* . 表示在 0.01 水平( 双侧) 极显著相关。  
Note: \* . Indicate significant difference at 0.05 level; \*\* . Indicate significant difference at 0.01 level.

结实率相关系数为 0.500、0.530, 都达到极显著水平 ( $P < 0.01$ )。结实率与千粒质量、单株产量相关系数分别为 0.370、0.450, 都达到极显著水平 ( $P < 0.01$ )。而花后 35 d  $P_{nmax}$  分别与千粒质量、单株产量、结实率以及光氧化级别的相关系数分别为 0.521、0.462、0.513 和 0.629, 都达到极显著水平 ( $P < 0.01$ )。而花后 35 d 剑叶的 SOD 活性分别与千粒质量、单株产量、结实率、光氧化级别和花后 35 d  $P_{nmax}$  的相关系数为 0.340 ( $P < 0.05$ )、0.413 ( $P < 0.05$ )、0.499 ( $P < 0.01$ )、0.567 ( $P < 0.01$ ) 和 0.538 ( $P < 0.01$ ), 均在显著和极显著水平。相关性分析可以看出, 供试品种花后 7 d 的叶片的光合能力与千粒质量有关, 而花后 35 d 的叶片光合能力和功能叶片的抗氧化能力, 尤其是 SOD 活性, 则影响其结实率, 最终影响其单株产量。

### 3 讨论与结论

氮是植物非常重要的营养元素之一, 影响作物产量、品质以及环境, 在作物生产中有着极其重要的角色<sup>[31]</sup>。施氮还能反馈调节全球气候温度和环境碳循环<sup>[32]</sup>, 但依赖于高肥的水稻高产栽培也使我国内陆湖泊富营养化增加<sup>[33]</sup>, 如何在施氮量、产量以及环境之间找到一个平衡的点, 对于人类赖以生存的地球来说至关重要。

光是驱动光合作用的动力。研究表明, 水稻籽粒内容物的 2/3 ~ 3/4 来自抽穗后叶片的光合作用, 水稻灌浆期间的光合作用对产量的贡献率达 60% 以上, 高产水稻 90% 以上的产量是开花后同化物形成的<sup>[12]</sup>。本研究表明: 双高效的水稻材料如南粳 45 和南粳 44 虽然具有不同的熟期, 但在不同的氮素处理下, 都具有较大的库容, 分析较大的库容量可以对源进行强势的拉动调节, 促进源的光合产物更多地转运到穗部。可见, 超高产群体物质生产积累则应以稳步形成生育前期(拔节前)的适宜干物质质量为基础, 在生育中期通过营养生长与生殖生长的协同增长, 以壮秆大穗和更为挺拔的株型, 在保证形成较高群体粒叶比的同时增加群体干物质积累量, 并增强群体的安全承载能力, 从而使群体在生育后期, 能够以高效的光合系统来提高群体物质生产力, 增加干物质积累量, 协调干物质转运, 最终提高群体的生物学产量, 并保持较高的产量。

水稻生长在开放的系统中, 要达到水稻对氮素利用的最大生产力以实现高产, 还要受到许多环境因素, 比如光照、温度、 $CO_2$  浓度等<sup>[34-36]</sup>。尤其是江苏地区水稻生长在开放的系统中, 将遭遇各种理化

的逆境<sup>[37]</sup>。本研究发现: 随着施氮量的增加, 供试水稻材料是开花后不同天数的  $P_{nmax}$  均增强。与中氮相比, 低氮条件下明显降低了  $P_{nmax}$ , 并加剧了不同供试材料光合能力的差异; 而在高氮下开花后  $P_{nmax}$  的增幅则并不明显, 而随着开花后剑叶的成熟和衰老, 剑叶的光合能力均逐渐下降, 高氮处理可部分缓解光合速率的下降, 增施氮素有利于维持剑叶后期的光合功能稳定。值得注意的是 2 个超级稻品种在开花后不同天数下  $P_{nmax}$  均比相应的对照高, 光合速率下降也较缓慢。而延长叶片光合速率高值持续期, 改善光合性能, 延缓中、下部叶片的衰老, 从而增加生育后期的光合产量, 这有利于其高产潜力的发挥, 这与玉米<sup>[38]</sup>、小麦<sup>[39]</sup> 和棉花<sup>[40]</sup> 等的研究类似。

$CO_2$  也是光合作用的底物之一, 随着全球气候变暖以及人类作物生产对氮素的依赖, 势必使植物遭遇氮素和  $CO_2$  浓度互作的影响。本研究表明: 中等氮素条件, 中粳和晚粳的剑叶均在高  $CO_2$  浓度下的  $P_{nmax}$  最大, 可以发挥最大的光合潜力; 在高  $CO_2$  浓度下, 可通过增加  $CO_2$  浓度提高其 ACE, 部分补偿对低光的利用能力, 有利于发挥最大的光合潜力。同样地, 在中等氮素的条件下, 供试水稻在高  $CO_2$  浓度下也可以达到高氮处理下的  $P_{nmax}$ , 结合未来大气  $CO_2$  浓度的增加趋势和氮肥合理施用环境友好的要求, 也可适当降低氮素的施用达到稳产和高产效果。

与此同时, 高产水稻内部也诱导生理机制, 适应外在的环境变化。施氮还可以显著提高高产水稻氮代谢关键酶的活性, 本研究表明: 南粳 45 和南粳 44 都具有较高的 NR、GS 和 GDH 活性, 能将体内较低的无机氮迅速同化为碳氮代谢所需的有机氮-蛋白质(主要是酶)参与各种代谢。本研究进一步的研究结果表明, 随着氮素的增加, 在供试水稻生育后期, 抗氧化酶活性, 尤其是 SOD 酶活性诱导增加和非酶系统抗氧化能力的增加, 有利于维持生育后期光合速率平稳下降。与相应的对照相比, 超级粳稻南粳 44 和南粳 45 的 SOD 和非酶系统的抗氧化系统的诱导最高, 可一定程度上缓解植物的氧化逆境状态, 减轻对功能叶片的损伤, 保持剑叶光合能力稳定, 表现耐光氧化和抗早衰, 对生育后期逆境(寒露风等)有较强的抵抗能力<sup>[41]</sup>, 保持生育后期顺利灌浆, 这与王荣富等<sup>[42]</sup> 的研究类似, 从而在酶学水平上实现氮素的高效利用与循环。

总之, 水稻对氮素的吸收利用是一个动态工程, 涉及各水稻品种与氮素利用相关基因的差异, 氮损失可能是抑制光合作用、叶绿素合成、质体蛋白合成

的相关基因以及次生代谢响应的主要原因之一<sup>[43]</sup>。随着基因组学、生物信息学以及系统学的进展,正在揭开一个包含转录以及转录后调节的植物对于不同的获得氮响应的调节机制。

水稻高产与氮高效在一定程度上可以在基因型本身得到统一。如南粳 44 和南粳 45, 可通过产量形成的关键时期—生育后期不同时期, 在不同的氮素条件下, 表现不同的光适应策略, 最大限度地发挥其叶片的光合功能, 表现氮高效和高产。即随着施氮量的增加, 供试水稻对光强的利用能力增强, 而从叶片光合作用对  $\text{CO}_2$  的响应看, 供试水稻可通过提高  $\text{CO}_2$  浓度和增加 ACE, 即使在中等或低氮条件下也可表现高光合速率, 部分补偿氮素的营养, 在叶片衰老时, 可通过诱导内源抗氧化酶的活性, 使其耐光氧化, 不早衰, 维持光合速率的稳定。结合未来大气  $\text{CO}_2$  浓度的增加趋势和氮肥合理施用环境友好的要求, 在水稻优质高产育种的基础上, 兼顾中等氮素下具有高光合生理功能水稻品种的选择, 可达到高产氮高效的双重效果。

#### 参考文献:

- [1] Zhang Q F. Strategies for developing green super rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 2007, 104: 16402–16409.
- [2] 赵明辉, 孙建, 王嘉宇, 等. 全基因组分析低氮胁迫下水稻剑叶光合相关基因表达变化 [J]. 中国农业科学 2011, 44(1): 1–8.
- [3] 王才林, 朱镇, 张亚东, 等. 江苏省粳稻品质改良的成就、问题与对策 [J]. 江苏农业学报 2008, 24(2): 199–203.
- [4] 马立珩, 郭世伟. 江苏省水稻过量施肥的影响因素分析 [J]. 扬州大学学报 2011, 32(2): 48–52.
- [5] 吴桂成, 张洪程, 钱银飞. 粳型超级稻产量构成因素协同规律及超高产特征的研究 [J]. 中国农业科学 2010, 43(2): 266–276.
- [6] 范苗苗, 王康君, 葛立立, 等. 粳稻氮肥高效利用栽培技术的研究进展 [J]. 作物杂志 2011, 5: 91–96.
- [7] 张军, 张洪程, 段祥茂, 等. 地力与施氮量对超级稻产量、品质及氮素利用率的影响 [J]. 作物学报 2011, 37(11): 2020–2029.
- [8] 李敏, 张洪程, 杨雄, 等. 水稻高产氮高效型品种的根系形态生理特征 [J]. 作物学报 2012, 38(4): 648–656.
- [9] 马群, 杨雄, 李敏, 等. 不同氮肥群体最高生产力水稻品种的物质生产积累 [J]. 中国农业科学 2011, 44(20): 4159–4169.
- [10] 徐克章, 黑田荣喜, 平野贡. 水稻开花后叶片含氮量与光合作用的动态变化及其关系 [J]. 作物学报 1995, 21(2): 171–175.
- [11] 潘晓华, 王永锐, 傅家瑞. 水稻群体光合生产能力的强化及其调控 [J]. 生态科学 1994(1): 126–131.
- [12] 黄峰伟. 高产水稻群体发展规律及其调控途径 [J]. 中国稻米 2005(5): 30–32.
- [13] Jiao D M, Li X, Huang X Q, et al. The relationship among photoinhibition, photooxidation and early aging at late development stage in different varieties with high yield [J]. Agricultural Sciences in China 2002, 1(6): 618–625.
- [14] 金磊, 李霞, 仲维功. 光强与施氮量对水稻南粳 45 光合生理特性和产量构成的影响 [J]. 西北农业学报 2011, 20(7): 88–93.
- [15] Li X, Jiao D M. Physiological basis of photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice [J]. Acta Botanica Sinica 2000, 42(12): 1271–1277.
- [16] 殷春渊, 张庆, 魏海燕. 不同产量类型水稻基因型氮素吸收、利用效率的差异 [J]. 中国农业科学 2010, 43(1): 39–50.
- [17] 戴林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征 [J]. 中国农业科学 2012, 45(23): 4770–4781.
- [18] 张洪程, 马群, 杨雄, 等. 水稻品种氮肥群体最高生产力及其增长规律 [J]. 作物学报 2012, 38(1): 86–98.
- [19] 金磊, 李霞, 朱镇, 等. 不同施氮量下南粳 44 光合生理特性及其与产量的关系 [J]. 福建农业学报 2011, 26(2): 194–199.
- [20] 李霞, 王超, 任承钢, 等. 植物内生真菌 B3 和不同施氮量对水稻生长和产量的影响 [J]. 江苏农业学报 2009, 25(6): 1207–1212.
- [21] Li X, Jiao D M, Liu Y L, et al. Chlorophyll fluorescence and membrane lipid peroxidation in the flag leaves of different high yield rice variety at later stage of development under natural condition [J]. Acta Botanica Sinica 2002, 44(4): 413–421.
- [22] Li X, Cao K, Wang C, et al. Variation of photosynthetic tolerance of rice cultivars (*Oryza sativa* L.) to chilling temperature in the light [J]. African Journal of Biotechnology 2010, 9(9): 1325–1337.
- [23] 许大全, 许宝基, 沈允钢.  $\text{C}_3$  植物光合效率的日变化 [J]. 植物生理学报 1990, 16(1): 1–5.
- [24] 林振武, 孙惠珍, 陈敬祥. 硝酸还原酶活力体外测定 [J]. 植物生理学通讯 1985(3): 33–55.
- [25] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯 1990(6): 55–57.
- [26] Valadier M H, Yoshida A, Grandjean O, et al. Implication of the glutamine synthetase/glutamate synthase pathway in conditioning the amino acid metabolism in bundle sheath and mesophyll cells of maize leaves [J].

- FEBS 2008 275( 12) : 3193 – 3206.
- [27] Miyashita Y ,GOOD A G. NAD( H) -dependent glutamate dehydrogenase is essential for the survival of *Arabidopsis thaliana* during dark-induced carbon starvation [J]. J Exp Bot 2008 59( 3) : 667 – 680.
- [28] 李忠光 ,李江鸿 ,杜朝昆. 在单一提取系统中同时测定五种植物抗氧化酶 [J]. 云南师范大学学报 2002 , 22( 6) : 44 – 48.
- [29] Koutroubas S D ,Ntanos D A. Genotypic differences for grain yield and nitrogen utilization in *indica* and *japonica* rice under mediterranean conditions [J]. Field Crops Research 2003 83: 251 – 260.
- [30] 单玉华 ,王海候 ,龙银成 ,等. 不同库容量类型水稻在氮素吸收利用上的差异 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版 2004 25( 1) : 41 – 45.
- [31] 李 敏 ,张洪程 ,李国业 ,等. 水稻氮效率基因型差异及其机理研究进展 [J]. 核农学报 2011 25( 5) : 1057 – 1063.
- [32] Shun L N. Nitrogen regulation of the climate-carbon feedback: evidence from a long-term global change experiment [J]. Ecology 2010 91( 11) : 3261 – 3273.
- [33] 胡建利 ,王德建 ,王 灿 ,等. 不同施肥方式对水稻产量构成及其稳定性的影响 [J]. 中国生态农业学报 , 2009 ,17( 1) : 48 – 53.
- [34] Cheng W X ,Dale W J. Elevated CO<sub>2</sub> ,rhizosphere processes and soil organic matter decomposition [J]. Plant and Soil 1998 202: 167 – 174.
- [35] Sinyakinal S V ,Kuzakov Y V. The <sup>14</sup>C tracer study of carbon turnover in soil in a model experiment [J]. Eurasian Soil Science 2002 35( 12) : 1458 – 1467.
- [36] Zagal E. Influence of light intensity on the distribution of carbon and consequent effects on mineralization of soil nitrogen in a barley ( *Hordeum vulgare* L. ) -soil system [J]. Plant and Soil 1994 160( 1) : 21 – 31.
- [37] 李 霞 ,孙志伟 ,吕川根 ,等. 田间杂交水稻单年单点 5 种不同逆境的批量筛选及聚类分析 [J]. 中国生态农业学报 2010 18( 3) : 528 – 534.
- [38] 段巍巍 ,赵红梅 ,郭程瑾. 夏玉米光合特性对氮素用量的反应 [J]. 作物学报 2007 33( 6) : 949 – 954.
- [39] 杨 晴 ,李雁鸣 ,肖 凯 ,等. 不同施氮量对小麦旗叶衰老特性和产量性状的影响 [J]. 河北农业大学学报 2002 25( 4) : 20 – 24.
- [40] 张旺锋 ,勾 玲 ,王振林 ,等. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响 [J]. 中国农业科学 ,2003 36( 8) : 893 – 898.
- [41] Li X ,Sun Z W ,Jin L ,et al. High/low nitrogen adapted hybrid rice cultivars and their physiological responses [J]. African Journal of Biotechnology 2011 ,10( 19) : 3731 – 3738.
- [42] 王荣富 ,张云华 ,焦德茂 ,等. 超级杂交稻两优培九及其亲本生育后期的光抑制和早衰特性 [J]. 作物学报 2004 30: 393 – 397.
- [43] Scheible WR ,Morcuende R. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism ,protein synthesis ,cellular growth processes and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen [J]. Plant Physiol 2004 136: 2483 – 2499.