

# 不同氮效率水稻全生育期内对增硝营养的响应 及其生理机制

段英华 张亚丽 王松伟 沈其荣\*

(南京农业大学资源与环境科学学院,南京 210095)

**摘要** 通过添加硝化抑制剂(二氰胺,DCD)来控制硝化作用的水培试验方法,研究了氮高效水稻品种南光和氮低效水稻品种 ELIO 的籽粒产量对增硝营养( $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$  比例为 100:0 和 75:25)的响应,同时从产量构成、不同生育时期水稻生长、氮素吸收和同化 4 个方面研究了造成其产量差异的生理机制。结果表明:增  $\text{NO}_3^-$  营养可以显著促进氮高效水稻品种南光的生长,从而使其籽粒产量水平提高 21%,而对氮低效水稻品种 ELIO 的籽粒产量没有显著影响。进一步分析表明:在增  $\text{NO}_3^-$  营养条件下,南光的穗粒数增加了 25%,结实率增加了 16%,而氮低效水稻品种 ELIO 的结实率和穗粒数在两种营养条件下没有显著变化。增  $\text{NO}_3^-$  营养可以促进南光对氮素的吸收,使其在苗期、分蘖盛期、齐穗期和成熟期对氮素的吸收量平均增加了 36%,进而促进了其生长,干物质积累量在四个生育时期平均增加了 30%,南光叶片硝酸还原酶和根系谷氨酰胺合成酶的活力在增硝营养条件下分别增加了 100% 和 95%,说明增硝营养促进了南光对  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  的同化利用。与氮低效水稻品种(ELIO)相比,氮高效水稻品种(南光)对增硝营养表现出较强的生理响应。

**关键词** 水稻;氮效率;增硝营养;产量;机制

文章编号:1000-0933(2007)03-1086-07 中图分类号:Q14 文献标识码:A

## Enhancement effect by nitrate on rice plant during the whole growth period and its physiological mechanisms

DUAN Ying-Hua, ZHANG Ya-Li, WANG Song-Wei, SHEN Qi-Rong\*

College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 1086 ~ 1092.

**Abstract**: Along with the increasing scarcity of global water resource and gradual seriousness of drought, there is an urgent need of developing water-saving technologies, such as intermittent irrigation or even aerobic cultivation of rice. Moreover, the rhizosphere of rice roots is actually in partial oxidized status due to the released oxygen by rice roots. In well-drained soils, ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) converts rapidly to nitrite and then to nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), so  $\text{NO}_3^-$  nutrition is becoming more and more important for N nutrition of rice plants. Solution culture experiments were carried out to study the effects of  $\text{NO}_3^-$  on the yield of two rice cultivars with different nitrogen use efficiency (NUE). For more mechanisms of responses of rice to  $\text{NO}_3^-$ , yields components, rice growth, N uptake and assimilation were also studied at different growth stages. Nitrification inhibitor, dicyandiamide (DCD) was applied to prevent nitrification and denitrification in nutrient solution. The results

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30390082,40471074);江苏省研究生创新计划资助项目

收稿日期:2006-01-15;修订日期:2006-08-04

作者简介:段英华(1982~),女,河北省任县人,博士生,主要从事植物营养研究。E-mail: yhduan@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shenqirong@njau.edu.cn

**Foundation item**: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30390082, 40471074), and Innovation Project Foundation for Graduate Student, Jiangsu Province

**Received date** 2006-01-15; **Accepted date** 2006-08-04

**Biography**: DUAN Ying-Hua, Ph. D., mainly engaged in plant nutrition. E-mail: yhduan@163.com

obtained were as follows. Compared with those of 100/0  $\text{NH}_4^+ \text{-N}/\text{NO}_3^- \text{-N}$ , a ratio of 75/25  $\text{NH}_4^+ \text{-N}/\text{NO}_3^- \text{-N}$  increased the spikelets per panicle of Nanguang cultivar (high NUE) and increased its grain yield by 21%, while the yield of ELIO cultivar (low NUE) has no significant differences in the two nutrient solutions.  $\text{NO}_3^-$  addition increased total N accumulation and dry matter production in Nanguang by 36% and 30%, respectively, averagely for the four growth stages, while the increased effect of  $\text{NO}_3^-$  was not found in ELIO cultivar. In the mixture of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  nutrient solution, the nitrate reductase activity in the leaves and glutamine synthetase activity in the roots of Nanguang were increased by 100% and 95%, respectively, compared to the 100%  $\text{NH}_4^+$  treatment. All these results showed that the increased spikelets per panicle and improved nitrogen uptake and assimilation by  $\text{NO}_3^-$  might contribute to the increased grain yields of Nanguang. Rice cultivar with high NUE has stronger response to  $\text{NO}_3^-$  than the rice cultivar with low NUE, suggesting that there might be a relationship between  $\text{NO}_3^-$  nutrition and NUE.

**Key Words :** rice ; nitrogen use efficiency ;  $\text{NO}_3^-$  ; grain yield ; mechanisms

水资源短缺已成全球面临的危机,我国人均淡水占有量  $2310\text{m}^3$ ,居世界第 109 位,属 13 个人均贫水国之一。农业用水占总用水量的 80%,而水稻用水占农业用水的 70% 左右。调整种植业结构,压缩耗水较多的水稻栽培面积,推广节水灌溉是缓解水资源紧缺的有效途径<sup>[1]</sup>。在节水栽培条件下,水稻根系所处的环境条件较淹水条件下发生了很大变化,其中最主要的变化就是通气条件的改善。在较好的通气条件下,肥料氮素(N)和土壤有机 N 矿化释放出的铵态氮( $\text{NH}_4^+$ )更易被氧化成硝态氮( $\text{NO}_3^-$ ),从而使水稻生长过程中  $\text{NH}_4^+$  与  $\text{NO}_3^-$  在土壤内并存。而且水稻根系能分泌氧气( $\text{O}_2$ ),这些  $\text{O}_2$  能被土壤硝化微生物利用,从而把  $\text{NH}_4^+$  氧化成  $\text{NO}_3^-$ ,在根表形成的  $\text{NO}_3^-$  可立即被水稻吸收,因而通常从水稻田采集的土样中较难测到  $\text{NO}_3^-$  或数量极微,但实际情况下,即便是完全淹水,水稻根系也是处于铵、硝混合营养中<sup>[2,3]</sup>。杨肖娥等<sup>[4]</sup>研究表明,水稻根对  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  的亲合力是相近的,甚至在生殖生育期水稻根系对  $\text{NO}_3^-$  的亲合力显著大于对  $\text{NH}_4^+$  的亲合力。Kirk<sup>[5]</sup>通过建立模型来评价水稻吸收根际硝化作用生成的  $\text{NO}_3^-$  的数量,由该模型可知,在淹水条件下水稻吸收的  $\text{NO}_3^-$  可达到吸氮总量的 30%。

研究表明,与纯铵营养条件下相比,在铵硝混合营养(即增硝营养)条件下水稻根系对  $\text{NH}_4^+$  的净吸收量增加了 50%,而  $\text{NO}_3^-$  又进一步提高了水稻根系谷氨酰胺合成酶(GS)的活性<sup>[6]</sup>,从而使吸收的  $\text{NH}_4^+$  被植株快速同化利用,进一步增加了水稻对 N 素的吸收以及向地上部的运输<sup>[7]</sup>。在增硝营养下植株吸收同化氮素能力的提高进而使水稻获得更大的生物产量和籽粒产量<sup>[8,9]</sup>。Moll 等<sup>[10]</sup>将氮素利用效率定义为籽粒产量和介质供氮水平之比,当介质供氮量比较难于计算时,在相同试验条件下氮素利用效率可相对地表征为同一供氮水平下的水稻(相同生育期)的籽粒产量。不论介质供氮水平如何,当水稻的产量均高于其同一生育期的水稻平均产量时该水稻品种即可定义为氮高效品种<sup>[11]</sup>。综上所述,增硝营养可以促进水稻对氮素的和同化进而增加其籽粒产量和氮素利用效率,那么氮吸收利用效率高的水稻对  $\text{NO}_3^-$  的响应度强可能是氮素高效吸收利用的生理机制之一。

本文利用水培试验方法,以在 3a 际 6 个试验地点的田间试验均表现为氮利用效率差异大的 2 个水稻品种为试验材料,在纯铵和铵硝混合供应(增硝)的营养条件下,研究水稻的产量、生长和对氮素的吸收及利用,以探讨增硝营养与氮素高效利用的关系,并挖掘水稻高效吸收利用氮素养分的潜力,为进一步深入研究水稻高效利用氮素的生理机制提供理论依据。

1 材料和方法

本试验设水稻品种和  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  比两个试验因子,水稻品种选氮高效(南光)和氮低效(ELIO)共 2 个品种,  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  比设 100:0 和 75:25 两个等级,组成完全试验方案,共 4 个处理。

1.1 供试材料

实验采用的 2 种不同氮效率水稻 (*Oryza sativa*) 分别为 南光和 ELIO。其中南光为本研究小组 2003 ~ 2005 年的田间试验筛选出的氮高效水稻品种, ELIO 为氮低效水稻品种。两个品种均为粳稻品种, 基本性状见表 1。

表 1 供试水稻品种的主要特性 (施氮水平为 180 kg/hm<sup>2</sup>, 2004)

Table 1 Characteristics of the rice varieties evaluated in the experiments (N = 180 kg/hm <sup>2</sup> )					
品 种 Cultivars	生育期 (d) Growth duration	单株分蘖数 Tillers/plant	株 高 (cm) Plant height	产 量 (kg/hm <sup>2</sup> ) Grain yield	千粒重 (g) Kilo-grains weight
南光 Nanguang	163	7.3	108	11.1	26.8
ELIO	157	3.4	96	7.7	39.7

1.2 水培试验

种子经 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消毒 30min, 催芽, 然后播于盛有蛭石的育苗盘生长。7d 后将幼苗移栽至 pH6.0 的 1/2 浓度的营养液中<sup>[2]</sup>, 营养液采用国际水稻所 (IRRI) 的常规配方, 并略做改进。Fe 用 Fe (EDTA-Na<sub>2</sub>) 代替, 并加入硅酸钠以保持营养液中 SiO<sub>2</sub> 的浓度为 120mg/kg, 同时添加 5.89 g/L 的二氰胺作为硝化抑制剂。水稻分蘖前生长在装有 5L 营养液的周转箱中, 分蘖后移栽到容积为 20L 的塑料桶中以保证水稻的正常生长。实验过程中, 每天用稀 HCl 和稀 NaOH 调节 pH 各 1 次, 自动间隙通气 2h, 每 3d 换 1 次营养液。

在水稻籽粒成熟后收获, 烘干称重, 测定每钵 (2 株) 水稻植株的产量、每株穗数、每穗实粒数、结实率及千粒重。

1.3 植物含氮及有关生理指标测定

分别在水稻长至 30d (苗期)、60d (分蘖盛期)、90d (齐穗期) 和 120d (成熟期) 时采样。整个植株分为地上部和根系两部分, 分别测定鲜重和干重。干样经粉碎后经 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消化后用流动分析仪 (型号为 AA3) 测定全氮含量。

由于成熟期叶片黄化, 所以分别在水稻苗期、分蘖盛期和齐穗期采叶片鲜样, 测定叶片中 NR 的活性 (NRA) 和根系中 GS 的活性 (GSA)。叶片 NRA 和根系 GSA 的测定方法采用体外分析法<sup>[13]</sup>。

1.4 数据分析

文内图表数据均用 SPSS 软件进行 ANOVA 方差分析和多重比较 (SPSS 11.0.0, SPSS Inc. 2001)。

2 结果和分析

2.1 增硝营养对水稻产量及产量构成的影响

由表 2 可见, 在两个营养条件下氮高效水稻品种南光的籽粒产量均显著高于氮低效水稻品种 ELIO 的籽粒产量。而且在增硝营养条件下, 南光的籽粒产量较纯铵营养条件下显著增加, 其增幅为 21%, 而 ELIO 的籽粒产量在两种营养条件下差异不显著。可见, 在增硝营养后进一步加大了两个不同氮效率基因型水稻籽粒产量间的差距。

不同氮效率水稻的产量构成差异较大 (表 2)。虽然氮低效品种 ELIO 的千粒重比南光的高, 但其穗数、穗粒数和结实率却远远小于南光, 因此其籽粒产量反而低于南光。

与纯铵营养条件下相比, 增硝营养条件下, 南光的穗数和千粒重没有显著变化, 但每穗实粒数提高了 25%, 结实率得到显著提高, 增幅达到了 16%, 而氮低效水稻 ELIO 的穗数、每穗实粒数、千粒重和结实率在两种营养条件下均没有显著变化。因此, 增硝营养可能通过增强南光幼穗分化、幼胚形成, 即增硝营养增大了南光的库容量, 同时增硝营养还提高了南光的结实率, 进而增加了南光的籽粒产量, 而增硝营养对 ELIO 的产量构成没有明显影响。

2.2 增硝营养对不同氮效率水稻生长及氮素吸收的影响

2.2.1 在不同生育时期对水稻干重的影响

不同氮效率水稻品种对增硝营养的响应不同 (图 1)。整个生育时期中, 在增硝营养条件下生长的南光植

株干重均显著高于纯铵营养条件下生长的植株干重 ,其增幅在苗期、分蘖盛期、齐穗期和成熟期分别为 47%、33%、21% 和 19% ,而 ELIO 的干物质重在增硝营养条件下没有显著增加。

表 2 不同营养条件下水稻的产量构成性状  
Table 2 Component traits of grain yield in different treatments

品种 Cultivars	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> / NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	产量 (g/pot ) Grain yield	穗数/株 Panicle number	实粒数/穗 Spikelets per panicle	结实率 ( % ) Seed setting	千粒重 ( g ) Kilo-grains weight
南光 Nanguang	100/0	14.7 ± 1.07 a	6.04 ± 0.47 a	53.6 ± 3.11 a	76.1 ± 4.41 a	22.7 ± 1.25 a
	75/25	17.8 ± 0.82 b	6.01 ± 0.33 a	67.2 ± 4.09 b	88.2 ± 4.80 b	23.1 ± 1.17 a
ELIO	100/0	9.80 ± 0.76 a	3.97 ± 0.25 a	40.5 ± 3.15 a	41.9 ± 3.06 a	30.5 ± 1.62 a
	75/25	10.5 ± 0.88 a	4.02 ± 0.31 a	41.1 ± 2.99 a	45.5 ± 2.72 a	31.8 ± 1.33 a

表中数据为 3 个重复的平均值 ± 标准误 (SE) ,a、b 指在 5% 显著水平下同一品种在不同处理下的差异 Each value was the average ± SE of three replicates. a and b indicate the significant difference at  $p < 0.05$  of same cultivar between different treatments at 5% level of probability

另外 ,从图 1 还可以看出 ,在营养生长期 ELIO 的生物量均显著高于南光的生物量 ,这可能是由于 ELIO 千粒重较大 (表 1 和表 2) 种子内养分较充足 ,导致 ELIO 在生育前期生物量较高。但生育后期干物质积累量较低 ,导致其成熟期的生物量反而低于南光的生物量。

2.2.2 在不同生育时期对水稻氮积累量的影响

图 2 表明 ,在苗期、分蘖盛期、齐穗期和成熟期 ,在增硝营养条件下生长的南光植株体内的 N 积累量均较在纯铵营养条件下的 N 积累量显著增加 ,其增幅分别为 54%、45%、26% 和 19% ;而相同生育时期 ELIO 植株内 N 积累量的增幅最高仅为 5%。可见 ,增硝营养能够显著促进氮高效水稻品种南光的 N 吸收 ,提高其 N 利用率 ,进而促进其生长及籽粒形成。

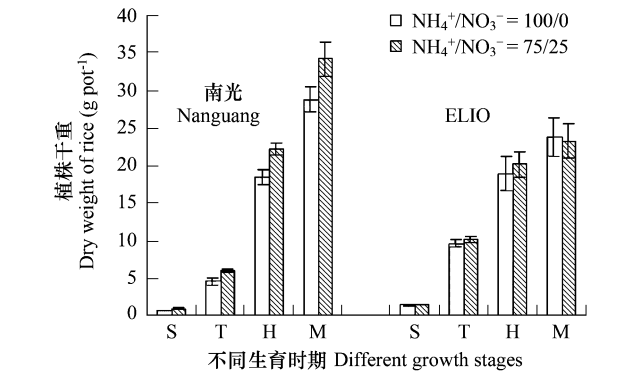


图 1 增硝营养对不同水稻品种在不同生育时期干物重的影响  
Fig. 1 Effect of enhanced nitrate nutrition on the dry weight of rice at different growth stages  
S : 苗期 Seedling stage ; T : 分蘖盛期 Maximum tillering stage ; H : 齐穗期 Heading stage ; M : 成熟期 Maturity stage

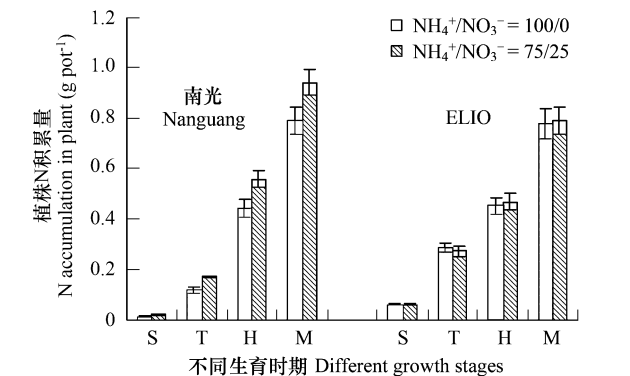


图 2 增硝营养对不同水稻品种在不同生育时期氮积累量的影响  
Fig. 2 Effect of enhanced nitrate nutrition on the N accumulation in rice at different growth stages  
S : 苗期 Seedling stage ; T : 分蘖盛期 Maximum tillering stage ; H : 齐穗期 Heading stage ; M : 成熟期 Maturity stage

植株体内 N 积累量在不同生育时期的变化与干物重的变化趋势相同。由于 ELIO 的千粒重较大 ,在生育前期氮低效品种 ELIO 的氮积累量均高于氮高效品种南光的氮积累量 ,但生育后期 ELIO 的吸收利用氮素能力较低 ,致其成熟期植株含氮量与南光相近。

2.3 增硝营养对不同氮效率水稻体内氮素同化酶活性的影响

2.3.1 水稻叶片硝酸还原酶活性 (NRA) 在不同生育时期对增硝营养的响应

硝酸还原酶 (NR) 是一种诱导酶 ,水稻幼苗体内缺少硝酸还原酶 ,只有在 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 溶液中经过一段时间的诱导才能逐步形成。图 3 表明 ,纯 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 营养下供试水稻幼苗叶片 NRA 很低 ,为 0.03 ~ 0.41 [NO<sub>2</sub><sup>-</sup> μmol /

(g·h)<sup>-1</sup> 叶片鲜重<sup>-1</sup>。添加 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 后,两个不同氮效率水稻(南光和 ELIO)的 NRA 增加到了 0.06 ~ 0.53 [NO<sub>2</sub><sup>-</sup> μmol / (g·h)<sup>-1</sup> 叶片鲜重<sup>-1</sup>] ,最高增幅达到了纯 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 营养下的 2.37 倍,说明水稻可以同化利用 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>。

添加 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 后,南光叶片的 NRA 在 4 个生育时期均显著增加,而 ELIO 叶片的 NRA 只在苗期有显著增加。在苗期、分蘖盛期和齐穗期,增硝营养条件下南光叶片的 NRA 分别增加了 112%、52% 和 137%;ELIO 叶片的 NRA 分别增加了 19%、7% 和 13%,说明氮高效水稻品种南光对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的同化利用能力远远高于氮低效水稻品种 ELIO。

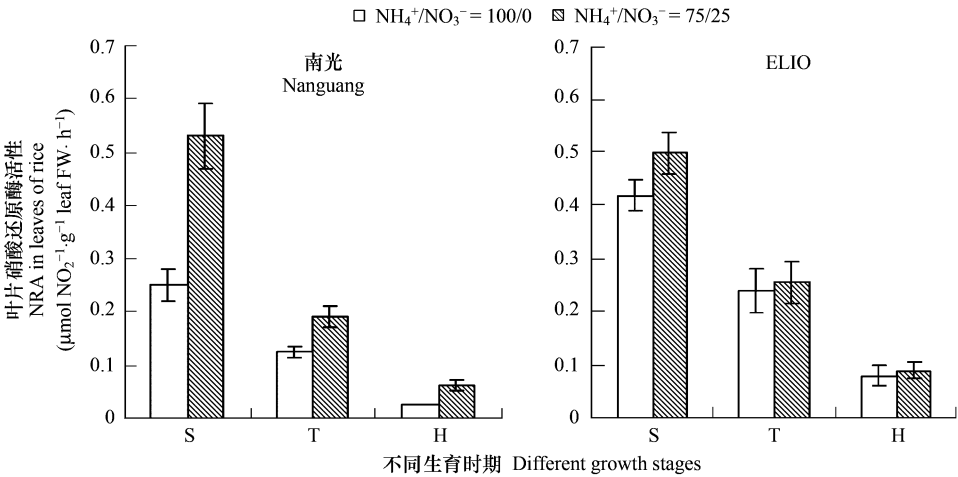


图3 增硝营养对水稻叶片硝酸还原酶活性的影响

Fig. 3 Effect of enhanced nitrate nutrition on NR activity in the leaves

S : 苗期 Seedling stage ; T : 分蘖盛期 Maximum tillering stage ; H : 齐穗期 Heading stage

2.3.2 水稻根系谷氨酰胺合成酶活性 (GSA) 在不同生育时期对增硝营养的响应

如图 4 所示, 无论是否添加 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 水稻根系的 GSA 均在苗期最低, 以后显著增加, 在分蘖盛期达到最高值, 然后逐渐下降在齐穗期较低。

添加 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 后, 南光根系的 GSA 较纯铵条件下增加了 15% ~ 198%, 说明增硝营养可以提高南光根系的 GSA, 从而提高水稻根系同化利用 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的能力。ELIO 根系的 GSA 在两种营养条件下没有显著差异, 增硝营养后其根系 GSA 在苗期、分蘖盛期和齐穗期分别增加了 5%、7% 和 11%。

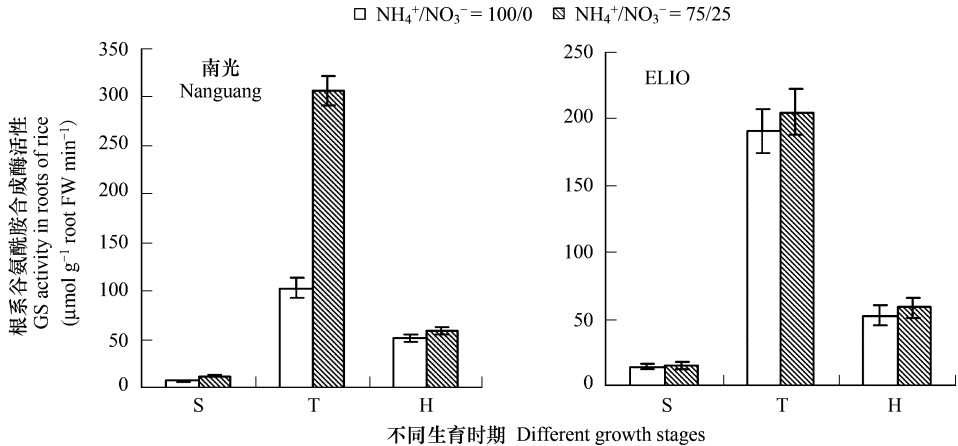


图4 增硝营养对水稻根系谷氨酰胺合成酶活性的影响

Fig. 4 Effect of enhanced nitrate nutrition on GSA activity in the roots

S : 苗期 Seedling stage ; T : 分蘖盛期 Maximum tillering stage ; H : 齐穗期 Heading stage

3 讨论

很多报道表明 ,与单一的  $\text{NH}_4^+$  营养相比 ,在增硝营养下水稻可获得更大的生物量和经济产量。钱晓晴等<sup>[9]</sup>研究表明 ,水稻生长在  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  为 100/0 营养条件下时水稻的籽粒产量为 85.2g /钵 ,而在  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  为 50/50 营养条件下时的籽粒产量为 101g /钵。本研究结果也表明 ,增硝营养可显著增加南光的每穗实粒数和结实率 ,从而增加其籽粒产量。张亚丽等<sup>[14]</sup>研究表明 ,植株干重和氮积累量可作为增硝营养促进植株生长的主要性状指标。从本研究结果也可看出 ,南光在全生育期的植株干重和氮积累量均在增硝营养下较高 ,说明增硝营养比纯铵营养更能促进南光的生长 ,进而提高其籽粒产量。

叶片是  $\text{NO}_3^-$  还原的主要场所 ,水稻吸收  $\text{NO}_3^-$  后主要在叶片通过硝酸还原酶 (NR )进行同化。本研究对水稻苗期叶片内 NRA 活性的测定结果表明 ,在  $\text{NO}_3^-$  存在的条件下 ,两个不同氮效率水稻品种叶片内的 NR 活性值为 0.02 ~0.53  $\text{NO}_2^- \mu\text{mol} / (\text{g} \cdot \text{h})$  ,鲜重 ,其 NRA 与棉花叶片的 NRA 相当 (棉花叶片的 NRA 约为 0.3 ~ 0.5  $\text{NO}_2^- \mu\text{mol} / (\text{g} \cdot \text{h})$  ,鲜重 )。Edward 等<sup>[15]</sup>对水稻苗期叶片 NRA 研究也表明 ,经  $\text{NO}_3^-$  诱导后 ,所有供试基因型水稻叶片 NRA 均大幅度提高 , $\text{NH}_4^+$  的存在对绝大部分基因型水稻叶片 NRA 有抑制作用。这些结果均说明水稻也能像其它旱地作物一样吸收和利用  $\text{NO}_3^-$ 。

谷氨酰胺合成酶活力 (GSA )是影响高等植物氮同化的主要的酶之一 , $\text{NH}_4^+$  被水稻吸收后主要在根系同化。本研究发现  $\text{NO}_3^-$  存在可提高南光根系 GSA ,说明增硝营养可促使南光更快速的吸收利用  $\text{NH}_4^+$  ,因而就进一步增加了水稻对 N 素的吸收以及向地上部的运输 ,从而提高了籽粒产量。Lam 等<sup>[16]</sup>研究结果也表明  $\text{NO}_3^-$  - N 能够诱导植物根部 GS 活性的提高和它的 mRNA 的积累。Konzucker 等<sup>[7]</sup>认为 ,在  $\text{NO}_3^-$  存在的条件下 ,水稻根系前质体的谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合酶系统 (GS-GOGAT )工作活跃 ,从而使吸收的  $\text{NH}_4^+$  被植株快速同化利用。

从本试验的结果可看出 ,氮高效水稻品种南光对  $\text{NO}_3^-$  的响应度强。比纯  $\text{NH}_4^+$  营养相比 ,在增硝营养下南光的氮素吸收及同化能力增加 ,扩大了植株氮素累积的容量 ,进而促进了水稻植株干物质积累和水稻的籽粒库容量 ,最终提高了其生物产量、籽粒产量水平和氮素利用效率。而氮低效水稻 ELIO 对  $\text{NO}_3^-$  的响应度弱 ,在纯  $\text{NH}_4^+$  营养下氮高效南光的籽粒产量显著高于氮低效水稻 ELIO。在增硝营养条件下由于 ELIO 和南光对  $\text{NO}_3^-$  的响应度不同进一步拉大了二者籽粒产量的差距 ,水稻对硝态氮的响应度强弱是水稻品种氮素效率差异性的因子之一。

References :

[1 ] Li C M ,Gao S H. Law of water resource evolvment and estimating of water supply and requirement in arid and semi-arid region of north China. Journal of soil and Water Conservation ,2002 ,16 ( 2 ) :68 ~ 70.

[2 ] Yin X Y ,Xu Y C ,Shen Q R ,*et al.* Absorption and apparent budget of nitrogen by direct-seeding rice cultivated in aerobic soil with or without mulching. Acta Ecologica Sinica ,2004 ,24 ( 8 ) :1575 ~ 1581.

[3 ] Duan Y H ,Zhang Y L ,Shen Q R. Nitrification in rice rhizosphere and the nitrate nutrition of rice. Acta Pedologica Sinica ,2004 ,41 ( 5 ) :803 ~ 809.

[4 ] Yang X E ,Sun X. Kinetics study of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  uptake by different cultivars. Chinese Journal of Soil Science ,1991 ,22 ( 5 ) :222 ~ 224.

[5 ] Kirk G J D. Plant-mediated processes to acquire nutrients :Nitrogen uptake by rice plants. Plant and Soil ,2001 ,232 :129 ~ 134.

[6 ] Cao Y ,Fan X R ,Jia L J ,*et al.* Comparison of nitrate utilization by four different rice cultivars. Journal of Nanjing Agricultural University ,2005 ,28 ( 1 ) :52 ~ 56.

[7 ] Kronzucker H J ,Siddiqi M Y ,Class A D M ,*et al.* Nitrate ammonium synergism in rice :a subcellular flux analysis. Plant Physiology ,1999 ,119 :1041 ~ 1045.

[8 ] Duan Y H ,Zhang Y L ,Shen Q R ,*et al.* Growth , Nitrogen Absorption , and Assimilation with Rice using Nitrate at Different Growth Stages. Pedosphere ,2006.

[9 ] Qian X Q ,Shen Q R ,Xu G H ,*et al.* Nitrogen Form Effects on Yield and Nitrogen Uptake of Rice Crop Grown in Aerobic Soil. J. Plant Nutrition ,2004 ,27 ( 6 ) ,1061 ~ 1076.

[10] Moll R H , Kamprath E J , Jackson W A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agronomy J* , 1982 , 74 : 562 ~ 564.

[11] Ladha J K , Kirk G J D , Bennett J , *et al.* Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved low land rice germplasm. *Field Crops Research* , 1998 , 83 : #1 ~ 71.

[12] Mao D R. *The Methods of Plant Nutrition Research*. Beijing : Beijing Agricultural University Press , 1994. 16

[13] Duan Y H , Zhang Y L , Shen Q R *et al.* Effect of partial replacement of  $\text{NH}_4^+$  by  $\text{NO}_3^-$  on nitrogen uptake and utilization by different genotypes of rice (*Oryza sativa*) at the seedling stage. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* , 2005 , 11 ( 2 ) : 160 ~ 165.

[14] Zhang Y L , Duan Y H , Shen Q R. Responses of different rice varieties at the early stage to different nitrogen forms. *Acta Pedologica Sinica* , 2004 , 41 ( 4 ) : 571 ~ 576.

[15] Edward A B , Hiroyuki S , Masahiko I. Nitrate reductase activities in rice genotypes in irrigated lowlands. *Crop Science* , 1998 , 38 : 728 ~ 734.

[16] Lam H M , Coschigano K T , Oliveira I C , *et al.* The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* , 1996 , 47 : 569 ~ 593.

参考文献：

[1] 李春梅 ,高素华. 我国北方干旱半干旱地区水资源演变规律及其供需状况评价. *水土保持学报* , 2002 , 16 ( 2 ) : 68 ~ 70.

[2] 殷晓燕 ,徐阳春 ,沈其荣 ,等. 直播旱作水稻的吸氮特征与土壤氮素表观盈亏. *生态学报* , 2004 , 24 ( 8 ) : 1575 ~ 1581.

[3] 段英华 ,张亚丽 ,沈其荣. 水稻根际的硝化作用与水稻的硝态氮营养. *土壤学报* , 2004 , 41 ( 5 ) : 803 ~ 809.

[4] 杨肖娥 ,孙羲. 不同水稻品种  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  吸收的动力学. *土壤通报* , 1991 , 22 ( 5 ) : 222 ~ 224.

[6] 曹云 ,范晓荣 ,贾莉君 ,等. 不同水稻品种对  $\text{NO}_3^-$  同化差异的比较. *南京农业大学学报* , 2005 , 28 ( 1 ) : 52 ~ 56.

[12] 毛达如. *植物营养研究方法*. 北京 : 北京农业大学出版社 , 1994. 16.

[13] 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. *植物营养与肥料学报* , 2005 , 11 ( 2 ) : 160 ~ 165.

[14] 张亚丽 ,段英华 ,沈其荣. 水稻对硝态氮响应的生理指标筛选. *土壤学报* , 2004 , 41 ( 4 ) : 571 ~ 576.