

文章编号:1003-8701(2014)05-0018-05

光照对植物体内碳氮分配作用的机理研究进展

冯 博,徐程扬*

(北京林业大学省部共建森林培育和保护教育部重点实验室,北京 100083)

摘 要:碳、氮同化能力以及碳、氮在体内的分配格局不仅决定着植物各器官的形态建成速度,而且与植物适应所生长的环境生态对策密切相关。碳、氮代谢是高度互作的,在植物体内分配是相互影响、相互制约,并处在动态变化中的,其分配比例受植物自身源库关系的密切影响。植物在变化光强下,产生了植物形态可塑性和生理可塑性的变化。植物对光能的利用与碳氮分配也有一定关系,光强变化通过碳氮分配,对光合作用产生了反馈调节,主要是通过影响光合作用、植物生长和氮素吸收而实现的。当碳同化和硝酸还原因竞争光反应产物而相互抑制,CO₂同化加速又可产生较多的碳架,有利于氨基酸的合成。二者的矛盾统一于光强的调节。在分子水平上阐释光强变化对碳氮分配的调节,以及光强变化和碳氮分配关系的深层次机理,是未来应加强的研究方向。

关键词:碳氮分配;光强;可塑性;光能利用;反馈调节

中图分类号:Q945.79

文献标识码:A

Advance of Studies on the Mechanism of Effect of Light on Carbon and Nitrogen Allocation in Plants

FENG Bo, XU Cheng-yang*

(Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: The assimilation capacity and allocation pattern of carbon and nitrogen in plants not only determines the morphogenetic speed of different plant organs, but also closely related to the ecological strategy of the environment in which the plants grow. Carbon and nitrogen metabolism are highly interacted, and the allocation is highly interacted and mutually restraint, and in dynamic change, the allocation proportion is highly influenced by the source-sink relationship of the plants. Changing light intensity results in the changes of morphological plasticity and physiological plasticity in plants. The utilization of light energy is also related to the carbon and nitrogen allocation in plants. Photosynthesis feedback regulation is resulted from changes in light intensity distribution through carbon and nitrogen allocation, mainly through influencing plant growth, photosynthesis and nitrogen assimilation. The explanation to the changes of carbon and nitrogen by the regulation of different light intensity at the molecular level, as well as the deep relationship between light intensity changes and the carbon and nitrogen allocation mechanism should be strengthened in the future research.

Keywords: Carbon and nitrogen allocation; Light intensity; Plasticity; Utilization of light energy; Feedback regulation

碳、氮同化能力以及碳、氮在体内的分配格局不仅决定着植物各器官的形态建成速度,而且与植物适应所生长的环境生态对策密切相关,植物

通常通过地上、地下器官生物量分配格局的权衡在形态和生理上适应环境^[1]。碳、氮代谢是高度互作的,氮素吸收与同化需要通过分解碳水化合物获取能量,碳同化主要发生于叶片光合作用,需要一系列酶的催化,光合关键酶 Rubisco 不断形成与更新是光合作用的重要保障^[2]。由于植物体内 90% 的氮以蛋白质形态存在^[3-4],其中叶片叶绿体中的无机氮含量最高可达叶片氮的 75%^[5]。植

收稿日期:2014-03-20

基金项目:林业行业公益性专项(201104051)

作者简介:冯 博(1988-),男,硕士研究生,从事林木种苗培育工作。

通讯作者:徐程扬,男,教授,博士,E-mail:xcyxbjfu.edu.cn

物体内蛋白质周转和修复通常消耗 20% ~ 60% 的能量^[3-4],而维持根系生命活动可消耗总光合产物 8% ~ 52%^[6]。因此,叶片光合机构是最主要的氮素化合物的库^[7],维持生命活动的能量消耗是碳水化合物最重要的库。土壤养分状态和光照条件均可通过改变地上部分器官蛋白质含量而影响碳水化合物分配^[8]。当根系氮吸收在一定程度上受到土壤氮有效性的限制时,为了促进根系对土壤资源的吸收,植物根系的碳分配将提高^[9],这将有可能促进叶片光合作用;当根系吸收氮受到土壤氮有效性严重限制时,叶片光合作用会因为光合色素以及光合酶的合成与更新受到制约而受到严重限制^[10]。光照对植物的各项生理活动均有重要的影响,植物通常通过形态和生理可塑性反映适应光照条件变化^[11],生长在弱光条件中的植物光合作用固定较少的碳,同时也较生长在强光中的植物需求的养分量少^[1],其结果是弱光环境中的植物较光照充足环境中的个体生长发育速度缓慢。光照条件如何在机理上通过与氮的相互作用进一步调控植物体内碳水化合物分配这一问题尚不明确。因此,论文通过光照与氮的耦合对植物体内碳水化合物的分配关系进行总结,以期探索光照条件与氮的相互作用对植物体内碳水化合物的分配机制。

1 植物体内碳分配规律

1.1 碳在植物体内分配的三种假说

碳、氮元素在植物体内分配格局受植物自身源库关系的密切影响^[12]。关于植物碳素分配,目前主要存在三种假说:源库关系假说、相关生长关系假说和功能平衡假说。其中,源库关系假说认为,植物碳分配基于联系碳源(主要是叶片)和库(主要是茎的木质部、枝条、根系和果实)的一系列规律^[13],碳分配取决于源的供应能力、库的竞争能力及韧皮部对光合产物的传输能力等三方面;相关生长关系假说则认为植物的碳素分配模式具有普遍性,满足相关生长关系方程,该假说体现了生物量在植物各器官间的分配规律;而功能平衡假说认为,植物地上部分生长受光合作用固定碳速率制约,根系生长受根系吸收水分和养分的速率制约^[14]。因此,当水分与养分不足时,植物光合产物更多地分配到根系,而光照不足时,光合产物更多地向地上部分分配^[14]。

1.2 光照对植物碳分配起主导作用

光照是影响植物生长发育最重要的因素之

一,同时也是引起植物形态和生理变化的重要因素。光照通常通过影响植物叶片光合作用强度而改变植物对其他资源的需求强度^[1],从而改变了植物体内碳水化合物分配格局。光照与土壤水分和养分之间的交互作用也显著影响植物光合产物的分配格局,尤其在弱光条件下,由于光合作用相对较弱,植物对土壤水分和养分资源的吸收利用较弱,在养分、水分均不成为限制因素的前提下,改变与光有关的功能性状对植物生存、生长发育更加重要^[15-16]。例如,生长于庇荫环境中的植物,植株叶片更加宽大,单株叶面积通常变大,弱光下的植物,生长在遮荫弱光下的植株叶片较薄,栅栏组织细胞较少,且具有更大的叶绿体^[17],更高的基粒中单位体积的垛叠片层密度,因此具有更高的捕光叶绿素含量^[18]。而耐荫植物的叶绿体多呈串珠状或层状分布,这样可以减少光量子穿透叶片的量,使植物能够更好地利用光能^[19]。这些功能性状的变化有助于植物在较低光强下捕获光能,并有利于植物碳素净积累。在土壤养分和水分充足的条件下,充足的光照对一些植物地下根系的生长起促进作用,尤其是生长迅速的树种,因为当光强较高时,植物向叶片投入较多的碳以形成较多的叶片,这进一步提高了植物对地下资源的需求,进而向根系分配较多的碳用以构筑发达的根系,促进对水分和矿质元素的吸收,但是不一定改变根茎比率^[20]。

2 植物的氮分配规律

2.1 植物氮分配与根系生态对策

由于植物体内的氮主要以催化酶形式存在于叶片和根系,并以光合相关色素的形式存在于叶片,氮在植物体内的分配与器官功能强度密切相关,在土壤氮有效性较高时,尤其是硝态氮有效性较高时^[21],植物很容易获取土壤中的氮,通常采取根系休眠对策^[22],并以降低的根系碳投入代价将大量氮分配到叶片中,以维持较高的叶片光合作用;当土壤氮有效性成为植物生长发育的限制因素时,植物采取活跃的觅食对策^[22],提高向根系分配的光合产物以促进植物根系发育,提高对土壤氮的获取能力,同时启动主动吸收程序,提高向根系氮吸收和同化酶的氮分配^[23]。

2.2 植物氮分配与地上部分的生态对策

氮在植物体内的分配格局通常受光照条件的影响^[24-25],并与土壤中氮形态有关^[26]。在强光条件下,植物通过向叶片分配较多的氮(高叶片氮含

量)和充足的水分使得叶片光合作用最大化;在弱光条件下,叶片对氮和水分的需求均较低^[27]。与庇荫环境相比,全光环境中植物单位面积叶片氮含量比庇荫环境高^[24],植物在庇荫环境中将更多的氮分配到光合色素中^[11]。叶片氮含量在光照强度较高部位的叶片中较高,在冠内部的叶片氮浓度较低,冠上层叶片氮含量较冠下层叶片高。

2.3 光照和土壤氮有效性改变氮在叶片内的分配格局

生长于较强光环境下的植株,常常具有较大的冠根比,较高的光饱和和光合速率,较强的植株热耗散能力,且生成的可溶性糖和淀粉等光合产物易积累,硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸脱氢酶活性和可溶性蛋白含量也较高,而硝酸盐含量较低,同化能力较强。而低光强下生长的植株,光合产物积累减少,硝酸还原酶和 Rubisco 酶活性降低,硝酸盐含量增高^[28-29]。

由于光强影响了叶片形态,使得淀粉在弱光条件下大量积累于叶绿体内。据有关资料证实,光合产物大量积累,会引起光合速率下降,在弱光下,许多非耐荫植物叶片的线粒体、叶绿体等细胞器的超微结构会发生破坏^[30-31]。

3 植物碳、氮分配的相互作用及其与光照条件的关系

环境对植物生长发育的影响通常是多元的^[5],即多种环境因素对植物的共同影响决定着植物的生长发育。其中,氮对植物体内碳分配有着强烈的决定作用^[26]。

在叶片尺度上,植物叶片氮在各种酶、光合色素、无机氮之间的分配决定着光合产物在叶片中的汇强度。在光照强度达到饱和之前的范围内,叶片光合作用取决于 Rubisco 含量^[32],即向叶片分配充足的氮将有利于提高光合生产力;植物将叶片氮更多地投入到光合酶中^[24],以提高 Rubisco 的含量和周转速度,从而促进叶片光合作用,Rubisco 周转需要碳水化合物作为能量,因而也会提高叶片的呼吸作用。这主要是因为线粒体在叶片氮代谢过程中起着重要的作用,它不仅为氮整合过程提供碳骨架,而且向氮再活化过程提供必要的代谢产物和能量^[33]。在弱光条件下,植物叶片中的氮含量提高^[34],并将叶片氮更多地投入到光合色素中,从而提高对弱光的利用效率来提高叶片的 CO₂ 固定能力^[32];于此同时,植物通过改变叶片功能性状(如提高比叶面积)扩大对光的截

获能力^[34]。然而,光照对氮在树冠内分配的调控作用有时会显著强于土壤氮有效性或者施肥的作用。Mao^[35]等在落叶松(*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*)杂交一代的施肥试验结果表明,施肥量和树冠部位对光饱和和光合速率无显著影响,其原因是林木向受遮荫针叶光合系统的电子传递与 Rubisco 更新相关功能分配了更多的氮。

在树冠尺度上,按照最适分配理论(Optimal partitioning theory),随着从树冠顶部到底部光照强度的迅速降低,叶片氮浓度也相应调整。当树冠内单位叶面积氮浓度梯度的变化与光照梯度变化相同时,树冠光合作用最大化^[36]。其结果是生长于强光环境中的树木,向树冠外层(尤其是上层)分配更多的氮^[25],并向树冠分配较高比例的碳水化合物以形成茂密的叶片,进而提高植物的 CO₂ 固定能力;弱光环境中的植物叶片生物量占总生物量的比例大幅度下降,而养分有效性较高环境中的植物叶片生物量比例显著提高^[37]。

近期的研究表明,由于叶片占整体植株生物量比例随着土壤氮有效性的提高显著提高、随着光照强度的提高而显著降低^[37],而这种提高程度远不及比叶面积的变化,所以,植物在生物量分配上的变化能力显著低于器官形态变化^[37],即形态可塑性是植物适应变化环境(尤其是光)的重要特征。

4 光合作用反馈调节与植物体内碳氮分配

4.1 氮素吸收对光合作用碳氮分配的反馈调节

光合作用的源/库平衡变化是通过叶片碳水化合物状态反馈调节叶片光合作用的重要因素,这种反馈调节主要体现为叶片光合速率与叶片碳水化合物含量呈负相关关系^[38]。当植株在氮缺乏时,可通过两个途径限制叶片光合作用,并导致碳水化合物分配发生改变:一是低氮直接作用于植物使得植物叶片中的氮含量降低,并降低叶绿素 a 水平,从而降低叶片光合作用^[10];另一途径是在较低氮水平的叶片中大量积累碳水化合物,尤其是淀粉、甘露醇、蔗糖和果糖,从而通过碳水化合物的反馈调节降低叶片光合作用^[10]。这种反馈调节的结果是,某些种类植物并不改变根茎比,而是整体植株的生长发育受到限制^[10],有些种类的植物则有相对较高的根系生物量,使得植株能够通过发达的根系获取更多的氮以维持生长;而在氮充足时,为获取更多光能,地上部分生长迅

速^[39],即向地上部分分配较多的碳水化合物。在弱光环境中,如果地上部分的光能利用功能性状(如叶片生物量占总生物量比例、单叶叶面积、叶片间的节间长度等)发生改变,则意味着碳在植物体内的分配格局发生变化,即向地上部分投入更多的碳;反之,碳分配格局可能维持不变。在叶片光合作用源库比较高的条件下发生的碳水化合物积累与光合速率调控过程中,也可能出现氮素限制。较低的氮素水平常常与生长抑制,叶片碳水化合物积累和与叶片 Rubisco 酶损失相关的光合作用下降有关^[40]。

叶片内的氮主要参与植物的自身氮代谢与光合作用过程,这两个过程竞争光反应生成的同化力和碳骨架,在光照充足时,叶片光反应提供的能量相对较多,二者之间的竞争相对较缓和,光合速率能够维持较高水平,但当光照不足时,光反应提供的能量不足,二者之间的竞争加剧,导致光合速率降低^[41]。

在土壤低氮条件下,有40%以上的碳水化合物因积累在叶片中而得不到利用^[42],而叶片中积累的硝酸盐则少得几乎可以省略^[43],因而造成了碳氮比失衡,叶片碳与根系氮间不能正常运输交换,进一步降低茎根比和根系的生长发育^[8]。

在氮供给充足条件下,Rubisco 活性降低可导致硝酸盐还原酶活性、硝酸盐积累以及氨基酸水平降低,所以,叶片光合作用受到抑制将导致叶片糖水平降低,并进一步导致氮代谢受到抑制^[44]。

4.2 光强变化通过影响植物光合作用与植物生长而实现对碳氮分配的反馈调节

光照降低时,植物常常增加光合产物和生物量在地上部分(尤其是叶片)中的分配比例,提高冠根比^[45]。较强光照下的植物,分配到根系的生物量往往较多,对水分和养分的吸收能力增强^[46]。光合速率对碳同化库的需求敏感,库对光合速率的效应可能在叶片碳水化合物水平通过反馈调节来进行调控,因为在很多植物中,碳水化合物积累都使得光合速率降低^[47]。

弱光胁迫下,叶片合成碳水化合物的能力急剧下降,植株碳代谢减弱,氮代谢增强,氮代谢更具优势,不同器官间干物质的分配比例发生变化^[48]。在光合作用源库比率较高的情况下,植物叶片碳水化合物积累对叶片光合速率起反向调节作用^[40]。较高光强下的植株,通常光合速率较高,光合产物也多,且光合产物易在植物体内积累。大量研究表明,光强降低引起了植物叶片和整株的可溶

性糖和淀粉含量的显著下降^[47]。碳氮代谢过程的调节是矛盾的,又是对立统一的过程:一方面,碳同化和硝酸还原竞争光反应产物而相互抑制;另一方面, CO_2 同化加速又可产生较多的碳架,有利于氨基酸的合成。饱和光强下光反应生成的还原力充足,二者都可以较高速率运转;光强低于光饱和点以下时,光反应生成的还原力不足,二者因竞争还原力而相互抑制^[17]。因此,光强变化通过影响植物生长而实现对碳氮分配的反馈调节。

5 结论与展望

自从1928年提出植物养分分配的源库关系理论以来,植物碳氮分配的研究,近几十年来,已取得不少成果。光是植物最主要的能量来源,对植物的生长和代谢有重要影响,从而通过多种方式影响植物碳氮分配。在变化光环境下,植物表现出了一系列形态与生理上的适应,并在光能利用途径变化与生长的反馈调节两方面对碳氮代谢与分配实施调控。尽管光强变化对植物碳氮元素含量与分配产生一系列直接或间接的影响,但为何产生这些影响,其深层次作用机理还需进一步深入研究。此外,分子水平和基因水平上的研究与关于光、碳水化合物、养分等相互关系的深入研究,是未来应加强的研究方向。

参考文献:

- [1] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO_2 , nutrients and water: a quantitative review[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 2000, 27(6): 595-607.
- [2] 项文化,黄志宏,闫文德,等.森林生态系统碳氮循环功能耦合研究综述[J].生态学报,2006,26(7):2365-2372.
- [3] Bouma T J, Janssen H J, Kock M J, et al. Respiratory energy requirements and rate of protein turnover in vivo determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and a probe to assess its affect[J]. Physiologia Plantarum, 1994(92): 585-594.
- [4] Scheurwater I, Dunnebacke M, Eising R, et al. Respiratory costs and rate of protein turnover in the roots of a fast-growing (*Dactylis glomerata* L.) and a slow-growing (*Festuca ovina* L.) grass species[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(347): 1089-1097.
- [5] Chapin III, F S, Bloom A J, Field C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. BioScience, 1987, 37(1): 49-57.
- [6] 张晶,沈应柏,徐程扬.树木根系呼吸及其对环境的反应研究进展[J].东北林业大学学报,2007,35(2):78-81.
- [7] Schlüter U, Mascher M, Colmsee C, et al. Maize Source Leaf Adaption to Nitrogen Deficiency Affects Not Only Nitrogen and Carbon Metabolism But Also Control of Phosphate Homeo-

- stasis[J]. *Plant Physiology*, 2012(160): 1384–1406.
- [8] Andrews M, Raven J A, Lea P J, et al. A Role for Shoot Protein in Shoot Root Dry Matter Allocation in Higher Plants [J]. *Annals of Botany*, 2006(97): 3–10.
- [9] Hermans C, Hammond J P, White P J, et al. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(12): 610–617.
- [10] Boussadia O, Steppe K, Zgallai H, et al. Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthesis, carbohydrate status and biomass production in two olive cultivars Meski and Koroneiki [J]. *Scientia Horticulturae*, 2010(123): 336–342.
- [11] Givnish T J. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988(15): 63–92.
- [12] 郑华,屠乃美. 水稻源库关系研究现状与展望[J]. *作物研究*, 2000(3): 37–44.
- [13] Genard M, Dauzat J, Franck N, et al. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modeling[J]. *Trees*, 2008(22): 269–282.
- [14] 平晓燕,周广胜,孙敬松,等. 植物光合产物分配及其影响因素研究进展[J]. *应用生态学报*, 2010, 34(1): 100–111.
- [15] de Groot C C, Marcelis L F M, van den Boogaard R, et al. Interactive effects of nitrogen and irradiance on growth and partitioning of dry mass and nitrogen in young tomato plants[J]. *Functional Plant Biology*, 2002(29): 1319–1328.
- [16] Kotowski W, van Andel J, van Diggelen R, et al. Responses of ten plant species to groundwater level and light intensity[J]. *Plant Ecology*, 2001(155): 147–156.
- [17] 杨兴洪,邹琦,赵世杰. 遮荫和全光下生长的棉花光合作作用和叶绿素荧光特征[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 8–15.
- [18] 霍常富. 光氮对水曲柳苗木生长、光合作用及碳氮代谢的影响[D]. 东北林业大学, 2007: 3–4.
- [19] 王雁,苏雪痕,彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(3): 349–355.
- [20] 汤景明,翟明普,崔鸿侠. 壳斗科三树种幼苗对不同光环境的形态响应与适应[J]. *林业科学*, 2008, 44(9): 41–47.
- [21] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005(28): 67–77.
- [22] Ruffel S, Krouka G, Ristova D, et al. Nitrogen economics of root foraging: Transitive closure of the nitrate cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand[J]. *PNAS*, 2011, 108(45): 18524–18529.
- [23] Santi S, Locci G, Monte R, et al. Induction of nitrate uptake in maize roots: expression of a putative high-affinity nitrate transporter and plasma membrane H⁺-ATPase isoforms[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(389): 1851–1864.
- [24] Sugiura D, Tateno M. Optimal Leaf-to-Root Ratio and Leaf Nitrogen Content Determined by Light and Nitrogen Availabilities [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(7): 1–9.
- [25] Moreau D, Allard V, Gaju O, et al. Acclimation of Leaf Nitrogen to Vertical Light Gradient at Anthesis in Wheat Is a Whole-Plant Process That Scales with the Size of the Canopy[J]. *Plant Physiology*, 2012(160): 1479–1490.
- [26] Cambui C A, Svennerstam H, Gruffman L, et al. Patterns of Plant Biomass Partitioning Depend on Nitrogen Source[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(4): 1–7.
- [27] Peltoniemi M S, Duursma R A, Medlyn B E. Co-optimal distribution of leaf nitrogen and hydraulic conductance in plant canopies[J]. *Tree Physiology*, 2012, 32(5): 510–519.
- [28] 孙一荣,朱教君,于立忠,等. 不同光强下核桃楸、水曲柳和黄菠萝的光合生理特征[J]. *林业科学*, 2009, 45(9): 29–35.
- [29] 关义新,林葆,凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. *作物学报*, 2000, 26(6): 806–812.
- [30] 张攀伟. 弱光下不同硝铵配比对于小白菜生长的影响[D]. 南京农业大学, 2007: 5–6.
- [31] 乔新荣. 光照强度对烤烟生长发育、光合特性及品质的影响[D]. 河南农业大学, 2007: 5–6.
- [32] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989(78): 9–19.
- [33] Szal B, Podgórska A. The role of mitochondria in leaf nitrogen metabolism[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(10): 1756–1768.
- [34] Evans J R, Pooter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(8): 755–767.
- [35] Mao Q Z, Watanabe M, Imori M, et al. Photosynthesis and nitrogen allocation in needles in the sun and shade crowns of hybrid larch saplings: effect of nitrogen application[J]. *Photosynthetica*, 2012, 50(3): 422–428.
- [36] Anten N P R, Shieving F, Werger M J A. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C₃ and C₄ mono- and dicotyledonous species[J]. *Oecologia*, 1995(101): 504–513.
- [37] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. *New Phytologist*, 2012(193): 30–50.
- [38] Kasai M. Regulation of leaf photosynthetic rate correlating with leaf carbohydrate status and activation state of Rubisco under a variety of photosynthetic source/sink balances[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008(134): 216–226.
- [39] Masarovicova E, Welschen R, Lux A, et al. Photosynthesis, biomass, partitioning and peroxisomicine A₁ production of *Karwinskia* species response to nitrogen supply[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000(108): 300–306.
- [40] Minobu K. Regulation of leaf photosynthetic rate correlating with leaf carbohydrate status and activation state of Rubisco under a variety of photosynthetic source/sink balances[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008(134): 216–226.
- [41] 霍常富,孙海龙,王政权,等. 光照和氮营养对水曲柳苗木光合特性的影响[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(8): 1255–1261.

- [6] 毕于运. 中国秸秆资源综合利用技术[M]. 北京: 中国农村科技出版社, 2008: 145-146.
- [7] 李少昆, 王克如, 冯聚凯, 等. 玉米秸秆还田与不同耕作方式下影响小麦出苗的因素[J]. 作物学报, 2006, 32(3): 463-465.
- [8] 刘武仁, 郑金玉, 罗洋, 等. 玉米宽窄行种植技术的研究[J]. 吉林农业科学, 2007, 32(2): 8-10, 13.
- [9] 朴香兰. 吉林省农作物秸秆资源的现状及综合利用[J]. 延边大学农学学报, 2003, 25(1): 60-64.
- [10] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 1981: 101-102.
- [11] 张星杰, 刘景辉, 李立军, 等. 保护性耕作对旱作玉米产量及土壤理化性质的影响[A]. 中国农作制度研究进展[C]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2008: 374-379.
- [12] 赵林萍. 中国种植大观(肥料卷)[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2001: 207-215.
- [13] 严洁, 邓良基, 黄剑. 保护性耕作对土壤理化性质和作物产量的影响[J]. 中国农机化, 2005(2): 31-33.
- [14] Sommerfeldt T G, Chang G, Entz T. Long-term annual applications increase soil organic matter and nitrogen and decrease carbon to nitrogen ration[J]. Soil Science Society of America Journal, 1988, 52(6): 1668-1672.
- [15] 袁家富. 麦田秸秆覆盖节水效应研究[J]. 生态农业研究, 2001, 4(3): 61-65.
- [16] 籍增顺, 张树梅, 薛宗让, 等. 旱地玉米免耕系统土壤养分研究 I 土壤有机质酶及氮变化[J]. 华北农学报, 1998, 13(2): 42-47.

(上接第22页)

- [42] Fichtner K, Quick W P, Schulze E-D, et al. Decreased ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in transgenic tobacco transformed with antisense rbcS[J]. Planta, 1993, 160(1): 1-9.
- [43] Stitt M, Schulze E D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology[J]. Plant, Cell and Environment, 1994(17): 465-487.
- [44] Matt P, Krapp A, Haake V, et al. Decreased Rubisco activity leads to dramatic changes of nitrate metabolism, amino acid metabolism and the levels of phenylpropanoids and nicotine in tobacco antisense RBCS transformants[J]. The Plant Journal, 2002, 30(6): 663-677.
- [45] 秦银林, 方兴, 陶建平, 等. 三峡库区两种阔叶树幼苗对不同光环境的响应[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2009, 26(2): 54-57.
- [46] 陈亚军, 张教林, 曹坤芳. 两种热带木质藤本幼苗形态、生长和光合能力对光强和养分的响应[J]. 植物学通报, 2008, 25(2): 185-194.
- [47] 袁野. 光氮互作对番茄碳氮代谢的影响[D]. 东北农业大学, 2008: 7-8.
- [48] 何欣, 张攀伟, 丁传雨, 等. 弱光下硝铵比对小白菜氮吸收和碳氮分配的影响[J]. 土壤学报, 2009, 46(3): 452-458.

(上接第33页)

- [5] Jin Xi, Luo Bo-xiang, Chen Shou-yi, et al. Breeding and Traits Evaluation of BADH and Bar Gene Transgenic Rice. Life Science Research, 2011, 15(3): 209-217.
- [6] Eckardt N A, Berkowitz G A. Functional Analysis of Arabidopsis NHX Antiporters: the Role of the Vacuole in Cellular Turgor and Growth[J]. The Plant Cell, 2011, 23(9): 3087-3088.
- [7] Dong Chun-lin, Zhang Ming-yi, Zhang Yan-qin, et al. Transformation of Trehalose Synthase Gene (TPS Gene) into Corn Inbred Line and Identification of Drought Tolerance[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(68): 15253-15258.
- [8] Roy S J, Negrão S, Tester M. Salt resistant crop plants[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2014(26): 115-124.
- [9] Tripathi P, Rabara R C, Rushton P J. A systems biology perspective on the role of WRKY transcription factors in drought responses in plants[J]. Planta, 2014, 239(2): 255-266.
- [10] Gill S S, Tuteja N. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants[J]. Plant Signal Behav, 2010, 5(1): 26-33.
- [11] Christou A, Manganaris G A, Papadopoulos I, et al. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways[J]. Journal of experimental botany, 2013, 64(7): 1953-1966.