

水稻氮素吸收利用及水杨酸的调节效应

金丹丹¹, 陈玥¹, 战莘晔², 高云³, 邢月华¹, 宫亮^{1*}, 孙文涛^{1*}

(1. 辽宁省农业科学院植物营养与环境资源研究所, 沈阳 110161; 2. 鞍山市气象局, 辽宁 鞍山 114004; 3. 瓦房店市农业技术推广中心, 辽宁 大连 116300)

摘要: 水稻氮代谢决定了氮素的吸收、转运和同化, 最终影响产量形成。外施水杨酸(SA)对植物氮代谢和氮肥利用效率发挥积极作用, 但对其作用方式及SA与氮代谢之间的关系知之甚少, 尤其缺乏分子水平的解析。本文从氮素的吸收形式、生理生化代谢及内源SA含量变化等方面对水稻氮素吸收利用的研究进行了综述, 旨在从氮代谢角度阐释植株对氮素的运移特性、SA的调节效应及可能的作用方式, 为发展节肥增效栽培和环境友好型稻作提供新思路。

关键词: 水稻; 氮素吸收利用; 氮代谢; 水杨酸

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2021)04-0038-05

Nitrogen Uptake and Utilization in Rice and the Regulation Effect of Salicylic Acid

JIN Dandan¹, CHEN Yue¹, ZHAN Shenye², GAO Yun³, XING Yuehua¹, GONG Liang^{1*}, SUN Wentao^{1*}

(1. *Plant Nutrition and Environmental Resources Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Science, Shenyang, 110161*; 2. *Anshan Meteorological Administration, Anshan 114004*; 3. *Wafangdian Agricultural Technology Extension Center, Dalian 116300, China*)

Abstract: The nitrogen metabolism in rice determines the efficiency of nitrogen uptake, transport, and assimilation, which also affects the grain yield formation. In this paper, the nitrogen uptake and utilization in rice is described from the aspects of nitrogen uptake forms, physiological metabolism processes and the content variation of endogenous salicylic acid. To explain plants nitrogen transport, the regulation effect of salicylic acid and its possible action mode based on nitrogen metabolism. This review will provide novel ideas for rice cultivation under decreased fertilizer application and increased efficiency and environment-friendly rice cropping in agricultural production.

Key words: Rice; Nitrogen uptake and utilization; Nitrogen metabolism; Salicylic acid

氮素是水稻生长发育必需的营养元素, 其有效性限制了产量潜力的发挥^[1]。为提高水稻氮肥利用率, 科研工作者在氮高效品种筛选、氮肥运筹、水分管理、栽插密度和新型肥料等方面开展了大量工作^[2-6], 马巍等^[3]研究发现, 适量氮肥减量后移可促进吉粳88中后期的氮素总积累量, 降低茎鞘和叶片氮素转运率, 提高氮肥吸收利用率、

氮肥农学利用率和氮肥偏生产力; 高军等^[4]针对吉林省水稻生产中氮肥施用过多、大头肥、氮肥利用率低等问题开展大田定位试验, 发现减施氮肥条件下适当增加穗肥比例可以提高水稻产量和氮肥利用率, 且较小程度影响出穗和稻米品质。现有研究多数基于产量构成、物质积累特性和氮素含量等生理指标的比较分析, 缺少分子水平证据。水杨酸(salicylic acid, SA)是重要的植物激素和信号分子, 参与调节水稻体内氮素积累、运移和再分配, 并调控多种内源激素的生物合成^[7-8]。有关SA对水稻氮素吸收利用的生理效应研究较多, 但尚未明确其调节植物氮代谢的作用方式。本文基于氮代谢角度对水稻氮素吸收、转运、体内循环及再分配进行综述, 并分析SA在调节氮素吸收利用中可能的作用方式及存在问题, 可望为构建水稻高产高效栽培技术提供理论参考。

收稿日期: 2020-11-17

基金项目: 兴辽英才计划项目(XLYC1802044); 国家重点研发计划专项(2018YFD0200200); 辽宁省博士科研启动基金项目(2019-BS-135)

作者简介: 金丹丹(1985-), 女, 副研究员, 博士, 从事水稻栽培生理与养分高效利用研究。

通讯作者: 宫亮, 男, 硕士, 研究员, E-mail: gongliang1900@sina.com

孙文涛, 男, 博士, 研究员, E-mail: wentaosw@163.com

1 水稻对氮素的吸收

水稻是一种典型的 C_3 植物,长期生长在淹水条件下,其厌氧环境导致铵态氮(NH_4^+)为主要的氮素吸收形式,而硝态氮(NO_3^-)也是重要的氮源和信号调节物质,全生育期大约 15%~40% 的氮以 NO_3^- 形式吸收,原因是水稻对 NO_3^- 吸收转运的亲合力高于对 NH_4^+ 的吸收^[9]。 NO_3^- 对 NH_4^+ 的吸收和转运具有协同促进作用,并通过增加硝酸盐同化过程中 NO 的产生诱导多种内源激素合成,而 NH_4^+ 的存在抑制 NO_3^- 的吸收^[10-11]。植物对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收主要通过特定的载体蛋白以主动运输的方式完成,即 NH_4^+ 转运蛋白家族(ammonium transporter, AMT)和 NO_3^- 转运蛋白家族(nitrate transporter, NRT),两种载体均包含高亲和力和低亲和力的亚家族转运蛋白^[12-13]。

在水稻中已鉴定了 OsAMT1、OsAMT2、OsAMT3、OsAMT4 和 OsAMT5^[14] 5 个 AMT 载体基因家族。迄今为止,关于 AMT 基因的表达调控研究主要集中在 OsAMT1 家族的 3 个基因(*OsAMT1.1*、*OsAMT1.2* 和 *OsAMT1.3*),这些基因主要在根系中特异性表达,表达量受施氮水平调节^[15]。植物中已鉴定了 3 个 NO_3^- 转运体基因家族:NRT1、NRT2 和 NAT2,水稻中 NRT1 家族成员多达 100 个,NRT2 家族成员有 6 个^[16],已克隆的 NO_3^- 转运基因中,*OsNRT1;1*、*OsNRT2;1* 和 *OsNAT2;1* 受关注较多,*OsNRT2;1* 在 NO_3^- 诱导下表达,*OsNAT2;1* 作为协同蛋白辅助 NRT2 基因调节根系对 NO_3^- 吸收和转运^[17-18]。现有研究对水稻 AMT 和 NRT 分析比较深入,但外源激素调控 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收同化的分子机制还需进一步研究和阐释。

氮素吸收是水稻产量形成的重要生理过程^[1],主要分为抽穗前和抽穗后两个阶段,抽穗前氮素积累可促进高产群体建成,吸收量占总吸氮量的 70%~80%,而抽穗后氮素积累则促进光合产物向籽粒库转运从而保证产量^[19-20]。水稻对氮素的吸收主要受遗传基因调控^[1],Zhang 等^[21]研究认为,单位面积穗数少的水稻品种对氮素需求量小,氮素积累量较低;魏海燕等^[22]通过品种筛选试验发现,氮高效基因型水稻抽穗至成熟期具有较强的氮素吸收能力。另外,种植方式、栽插密度、肥水调控等栽培措施也是影响水稻氮素积累的重要因素,尹彩侠等^[23]研究发现,减氮 20% 基础上配施适量的锌肥可增加水稻对氮素的积累;乔月等^[24]研究认为,缓释尿素氮与尿素配施、施用海藻

多糖氮肥有利于杂交中稻氮素的积累,同时氮肥适当后移有利于直播稻对氮素的吸收。综上,系统研究不同基因型水稻品种和栽培调控措施对水稻氮素积累的影响并阐明其作用机理可为节肥增效稻作提供切实可行的依据。

2 水稻对氮素的利用

水稻氮代谢决定了氮素的吸收、转运和同化,直接影响氮肥利用效率,并决定了产量的形成^[25-26]。氮素进入植物体后在一系列酶的催化下参与氮代谢循环:(1) NO_3^- 进入机体后被 NR 和 NiR 还原为 NH_4^+ ;(2) 由 NO_3^- 转化而来的 NH_4^+ 和根系直接吸收的 NH_4^+ 迅速被 GS 催化合成谷氨酰胺后,GOGAT 催化谷氨酰胺与 α -酮戊二酸结合生成谷氨酸,协助 GS 完成 NH_4^+ 的初级同化,此外,GS/GOGAT 循环还参与叶片光呼吸再同化及蛋白质、氨基酸的再活化;(3) 谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)途径对逆境胁迫下水稻体内 NH_4^+ 的再活化利用十分重要,GDH 可催化 NH_4^+ 直接与 α -酮戊二酸反应生成谷氨酸,该反应是可逆的^[27-28]。研究发现^[25],可用抽穗期剑叶氮代谢关键酶(NR、NiR、GS 和 GOGAT 等)活性来综合评价水稻氮肥利用效率的高低。徐国伟等^[29]研究表明,水稻功能叶氮代谢关键酶活性与氮肥利用效率呈显著或极显著正相关。

硝酸还原酶(NR)是植物体内氮素同化的限速酶,也是代谢系统中催化 NO_3^- 发生还原反应的第一个酶^[30]。植物根系吸收的 NO_3^- 先由 NR 还原成亚硝酸盐,再被亚硝酸还原酶(NiR)还原成 NH_4^+ ,最终参与蛋白质合成,NR 和 NiR 在初级氮同化过程中起关键作用,NiR 对还原反应起承前启后的作用,偶联 NR 完成 NO_3^- 的无机同化^[31-32]。迄今为止,在水稻中已完成了 *OsNR1*、*OsNR2* 和 *OsNiR* 基因的克隆和功能验证,发现 *OsNR1* 和 *OsNiR* 均参与调节植株生长发育,其表达水平与 NO_3^- 浓度具有一定相关性,*OsNR2* 基因能正向调节水稻氮肥利用效率^[33]。环境因子对 NR 活性及其编码基因表达水平具有强烈的调控作用^[34]。

谷氨酰胺合成酶(GS)是 NH_4^+ 同化中不可缺少的关键酶,主要参与 NH_4^+ 的初级同化和再同化。水稻中已发现 GS1 和 GS2 两大类 GS 家族,生长发育所需的 3 种同源胞质型 GS 基因分别是 *OsGS1;1*、*OsGS1;2* 和 *OsGS1;3*,*OsGS1;1* 对籽粒灌浆起关键作用,其功能无法被 *OsGS1;2*、*OsGS1;3* 基因补偿,缺失 *OsGS1;1* 基因会导致植株矮化、籽粒灌

浆不充分和千粒重下降^[35]。*OsGSI;1*和*OsGSI;2*基因在根、茎、叶、花和小穗中均有表达,而*OsGSI;3*基因主要在小穗中表达^[9]。GS基因表达水平升高能显著增强各组织器官中GS活性^[36-37]。

谷氨酸合成酶(GOGAT)与GS协同构成GS/GOGAT途径,催化 NH_4^+ 同化反应^[38]。高等植物中GOGAT主要包括Fd-GOGAT和NADH-GOGAT两种,前者主要在叶肉细胞的质体中表达,并依赖于光合组织中的铁氧还蛋白,对光呼吸过程中的氮同化十分重要^[39];后者分布在根系、幼苗及发育初期的子叶中,作用于根系等非光合器官,主要负责氮素转运和同化^[40]。目前水稻中已克隆3种GOGAT基因,其中一种编码Fd-GOGAT基因(*OsFd-GOGAT*),另外两种编码NADH-GOGAT基因,分别是*OsNADH-GOGAT1*和*OsNADH-GOGAT2*^[9]。

水稻氮肥利用效率是氮素吸收、同化、转运和再利用等多个生理过程综合作用的结果,评价水稻氮素利用情况的指标包括氮肥吸收利用率、农学利用率、生理利用率、籽粒生产效率、干物质生产效率、偏生产力 and 收获指数等^[41]。水稻氮肥利用效率与生理生态条件、肥料运筹、栽培模式及种植品种等因素有关,课题组于2014~2019年分别在温光条件、肥料运筹和新型缓/控释肥对水稻氮素运移和产量生理影响方面开展研究工作,主要得出以下结果:(1)辽宁南部稻区较高的温度、充足的光照实现了高产高效,其氮肥生理利用率较辽北和辽中稻区相比分别提高23.58%和29.11%^[42];(2)在等氮量前提下蘖、穗氮肥叶龄组合对氮肥利用效率有影响,且高氮肥利用效率带来高额的产量^[43];(3)碳基肥料(沈阳农业大学研制)中生物炭等有效组分增强了土壤养分固持能力,提高了可提取态氮含量及其有效性,对提高氮肥利用率发挥积极的作用^[44]。另外,石鑫蕊等^[45]研究发现,施氮量240 kg/hm²条件下20%有机肥替代化肥可有效提高水稻生育后期光合能力,氮肥农学利用率提高8.1%,氮肥生理利用率提高11.3%;李娜^[46]针对不同氮效率基因型对水氮管理措施响应研究发现,氮高效品种每穗粒数、总颖花数及根系形态指标、叶面积指数、物质生产能力优势明显,并且正向调控了生育后期*OsGSI.1*、*OsGS2*、*OsNADH-GOGAT2*的表达水平,在保证产量前提下实现了氮肥的高效利用。

3 SA的生物合成及生理作用

SA化学名为2-羟基苯甲酸,是一种酚类衍生

物,在水稻、大豆和大麦等植物体内,每克植物鲜重中SA含量约为1 μg ^[47]。高等植物体内共有两条SA合成途径,分别是苯丙氨酸解氨酶途径(Phenylalanine Ammonia Lyase, PAL)和异分支酸合成酶途径(Isochorismate Synthase, ICS),研究发现拟南芥病原菌诱导的SA生物合成约有10%通过PAL途径合成,而90%通过ICS途径合成,在ICS途径中异分支酸生成后需要两种蛋白才能完成SA的生物合成:一种是转运体蛋白EDS5(ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY5),主要负责将异分支酸从质体转运到细胞质中;另一种是氨基转移酶PBS3(avrPphB SUSCEPTIBLE3),也是SA合成途径中新发现的关键酶,在它的催化下,异分支酸和谷氨酸生成异分支酸-谷氨酸加合物(ISC-9-Glu),该酶极其不稳定可自发分解生成SA^[48]。此外,利用拟南芥SA合成的关键基因在烟草中也重现了SA的生物合成^[49]。SA在植物体内有游离态和结合态两种存在形式,游离态SA通过韧皮部被运输至整个植株体内,再以游离态和结合态的形式贮藏在机体中^[50]。水杨酸-糖苷类复合物是主要的结合态SA,参与调节植物体内SA的总体水平,防止游离态SA浓度过高对植物产生毒害,并在特定情况下释放到细胞间隙转化为游离态SA^[51]。内源SA主要以游离态的形式发挥生理作用,结合态SA几乎不表现生理活性^[52]。

SA在调节水稻生长发育、与其他有机体互作及感知环境条件变化,特别是养分有效性方面具有重要作用^[49, 53-54]。其一,SA可通过调节叶绿素含量、类胡萝卜素含量、净光合速率及呼吸速率等生理指标影响植株光合能力,从而改变根系及地上部生物量^[55];其二,SA参与调节植物对氮素的吸收、转运和再分配,外施适当浓度的SA有利于提高NR、NiR、GS和GOGAT等氮代谢酶活性,从而提高氮肥利用率^[7]。其三,SA与其他激素或信号分子之间存在交叉对话(cross talk),参与调控植物体多种内源激素的合成^[8]。

4 SA对水稻氮素吸收利用的调控效应及存在的问题

水稻对氮素的吸收、转运和同化能力是限制氮肥利用效率的主要因素,并受植物激素的调节^[56-58]。外源SA对植物的生理作用与改变内源激素状况有关,并受施用浓度的影响^[59]。水稻外施SA的有效浓度在0.1~2.1 mmol/L之间^[60]。SA可短时间内在植物组织中移动,并诱导机体内多

种生理生化代谢^[61]。易旻^[62]研究表明,外施SA能诱导植物内源SA的积累,而内源SA与氮代谢存在一定的相关性,并参与调节植株根系离子的吸收和转运。迄今,针对SA参与调节水稻氮代谢的研究多数基于生理层面,而在分子水平上的研究比较薄弱,特别是对外源物质通过诱导植物内源SA积累调节氮代谢的机理研究尚显缺乏。

现阶段外源SA对水稻氮代谢的调控效应存在一定的薄弱之处:(1)较少考虑水稻籽粒氮积累与SA含量之间的相关性;(2)极少探讨外源SA对氮代谢的作用机理,对SA与氮肥等信号物质之间的相互作用有待系统、全面剖析,主要缺少分子水平的证据。为了清楚地阐释SA对水稻氮素积累和运移的调节机制,了解内源SA积累和氮代谢之间是否具有对应关系以及外源SA的调节机理极为重要,是未来研究的主攻方向之一。

参考文献:

- [1] 胡雅杰,吴培,朱明,等.钵苗机插水稻氮素吸收与利用特征[J].中国水稻科学,2018,32(3):257-264.
- [2] 殷春渊,张庆,魏海燕,等.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.
- [3] 马巍,齐春艳,刘亮,等.氮肥减量后对超级稻吉梗88氮素利用效率及产量的影响[J].东北农业科学,2016,41(1):23-27.
- [4] 高军,陈莫军,孟凡梅,等.增施穗肥对水稻产量和氮肥利用率的影响[J].东北农业科学,2018,43(2):1-4.
- [5] Singh V K, Dwivedi B S, Tiwari K N, et al. Optimizing nutrient management strategies for rice-wheat system in the Indo-Gangetic Plains of India and adjacent region for higher productivity, nutrient use efficiency and profits[J]. Field Crops Research, 2014, 164: 30-44.
- [6] Deng F, Wang L, Ren W J, et al. Enhancing nitrogen utilization and soil nitrogen balance in paddy fields by optimizing nitrogen management and using polyaspartic acid urea[J]. Field Crops Research, 2014, 169: 30-38.
- [7] Sangwan P, Kumar V, Gulati D, et al. Interactive effects of salicylic acid on enzymes of nitrogen metabolism in clusterbean (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) under chromium (VI) toxicity[J]. Biocatalysis Agricultural Biotechnology, 2015, 4(3): 309-314.
- [8] 张伟杨.水分和氮素对水稻颖花发育与籽粒灌浆的调控机制[D].扬州:扬州大学,2018.
- [9] Kusano M, Tabuchi M, Fukushima A, et al. Metabolomics data reveal a crucial role of cytosolic glutamine synthetase 1;1 in coordinating metabolic balance in rice[J]. The Plant Journal, 2011, 66(3): 456-466.
- [10] Li B H, Li G J, Kronzucker H J, et al. Ammonium stress in Arabidopsis: signaling, genetic loci, and physiological targets[J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(2): 107-114.
- [11] Sun H W, Li J, Song W J, et al. Nitric oxide generated by nitrate reductase increases nitrogen uptake capacity by inducing lateral root formation and inorganic nitrogen uptake under partial nitrate nutrition in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 66 (9): 2449-2459.
- [12] Kant S. Understanding nitrate uptake, signaling and remobilisation for improving plant nitrogen use efficiency[J]. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2018, 74: 89-96.
- [13] 钟楚.水分胁迫下水稻氮素利用及其适应机理[D].武汉:华中农业大学,2018.
- [14] Suenaga A, Moriya K, Sonoda Y, et al. Constitutive expression of a novel-type ammonium transporter OsAMT2 in rice plants [J]. Plant & Cell Physiology, 2003, 44(2): 206-211.
- [15] Li B Z, Merrick M, Li S M, et al. Molecular basis and regulation of ammonium transporter in rice[J]. Rice Science, 2009, 16: 314-322.
- [16] Araki R, Hasegawa H. Expression of rice (*Oryza sativa* L.) genes involved in high-affinity nitrate transport during the period of nitrate induction[J]. Breeding Science, 2006, 56: 295-302.
- [17] Huang S J, Chen S, Liang Z H, et al. Knockdown of the partner protein OsNAR2.1 for high-affinity nitrate transport represses lateral root formation in a nitrate-dependent manner[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 18192.
- [18] Chen J G, Zhang Y, Tan Y W, et al. Agronomic nitrogen-use efficiency of rice can be increased by driving OsNRT2.1 expression with the OsNAR2.1 promoter[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(8): 1705-1715.
- [19] 吴越,胡静,陈琛,等.江苏省早熟晚粳高产水稻新品种氮素吸收利用特征及成因分析[J].中国水稻科学,2017,31(6):619-630.
- [20] 周磊,刘秋员,田晋钰,等.甬优系列粳杂交稻产量及氮素吸收利用的差异[J].作物学报,2020,46(5):772-786.
- [21] Zhang Y L, Fan J B, Wang D S, et al. Genotypic differences in grain yield and physiological nitrogen use efficiency among rice cultivars[J]. Pedosphere, 2009, 19: 681-691.
- [22] 魏海燕,张洪程,杭杰,等.不同氮素利用效率基因型水稻氮素积累与转移的特性[J].作物学报,2008,34(1):119-125.
- [23] 尹彩侠,李前,孔丽丽,等.减氮增锌对水稻产量、氮素吸收及土壤无机氮的影响[J].江西农业学报,2020,32(11):60-64.
- [24] 乔月,朱建强,吴启侠,等.氮肥运筹下不同种植方式水稻对氮素的吸收、转运和利用[J/OL].中国土壤与肥料,1-8 [2020-12-14]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.5498.s.20200930.1839.004.html>.
- [25] Sun Y J, Ma J, Sun Y Y, et al. The effects of different water and nitrogen managements on yield and nitrogen use efficiency in hybrid rice of China[J]. Field Crops Research, 2012, 127: 85-98.
- [26] 贾琰,沈阳,邹德堂,等.孕穗期冷水灌溉对寒地粳稻籽粒灌浆及其氮素积累的影响[J].中国水稻科学,2015,29(3):259-272.
- [27] Xu G H, Fan X R, Miller A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 153-182.
- [28] Krapp A. Plant nitrogen assimilation and its regulation: a com-

- plex puzzle with missing pieces[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 25: 115–122.
- [29] 徐国伟, 陆大克, 刘 聪, 等. 干湿交替灌溉和施氮量对水稻内源激素及氮素利用的影响[J]. *农业工程学报*, 2018, 34(7): 137–146.
- [30] Andrews M, Raven J A, Lea P J. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants[J]. *Annals of Applied Biology*, 2013, 163: 174–199.
- [31] May S K, 顾立江, 程红梅. 植物中硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的作用[J]. *生物技术进展*, 2011, 1(3): 159–164.
- [32] 石晓艳, 曾彦达, 李世龙, 等. 甜菜亚硝酸还原酶(NiR)基因的克隆与表达分析[J]. *作物学报*, 2011, 37(8): 1406–1414.
- [33] Rohilla P, Yadav J P. Acute salt stress differentially modulates nitrate reductase expression in contrasting salt responsive rice cultivars[J]. *Protoplasma*, 2019, 256(5): 1267–1278.
- [34] Gao Z Y, Wang Y F, Chen G, et al. The indica nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5207.
- [35] Tabuchi M, Sugiyama K, Ishiyama K, et al. Severe reduction in growth rate and grain filling of rice mutants lacking *OsGSI1*, a cytosolic glutamine synthetase1; 1[J]. *Plant Journal*, 2005, 42(5): 641–651.
- [36] Cai H M, Xiao J H, University H A. Co-suppressed glutamine synthetase2 gene modifies nitrogen metabolism and plant growth in rice[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2010, 55(9): 823–835.
- [37] Hye J L, Abdula S E, Dae W J, et al. Overexpression of the glutamine synthetase gene modulates oxidative stress response in rice after exposure to cadmium stress[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(10): 1521–1529.
- [38] 谷娇娇. 盐胁迫对水稻氮代谢及产量的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- [39] Coschigano K T, Melo-Oliveira R, Lim J, et al. Arabidopsis *gls* mutants and distinct *Fd-GOGAT* genes: implications for photorespiration and primary nitrogen assimilation[J]. *Plant Cell*, 1998, 10(5): 741–752.
- [40] Somerville C R, Ogren W L. Inhibition of photosynthesis in arabidopsis mutants lacking leaf glutamate synthase activity[J]. *Nature*, 1980, 286: 257–259.
- [41] 李 超, 韦还和, 许俊伟, 等. 甬优系列粳籼杂交稻氮素积累与转运特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(5): 1177–1186.
- [42] Jin D D, Gao J P, Jiang P, et al. Nitrogen Use Efficiency and Rice Yield of Different Locations in Northeast China[J]. *National Academy Science Letters*, 2017, 40(4): 227–232.
- [43] 金丹丹. 温光条件及精确施氮对水稻产量及氮素吸收与利用影响的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
- [44] 金丹丹, 宫 亮, 李 波, 等. 2种缓/控释肥对滨海盐碱地区水稻产量及氮代谢的影响[J]. *水土保持学报*, 2020, 51(4): 334–339.
- [45] 石鑫蕊, 任彬彬, 江琳琳, 等. 有机肥替代部分化肥对水稻光合速率、氮素利用率和产量的影响[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(1): 154–162.
- [46] 李 娜. 水稻氮效率基因型差异及其对不同水氮管理措施的响应[D]. 成都: 四川农业大学, 2017.
- [47] 王 洋. 水杨酸对不同耐寒型玉米种子和幼苗抗寒性的调控作用研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [48] Torrens-Spence M P, Bobokalonova A, Carballo V, et al. PBS3 and EPS1 complete salicylic acid biosynthesis from isochorismate in Arabidopsis[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(12): 1577–1586.
- [49] Rekhter D, Lüdke D, Ding Y L, et al. Isochorismate-derived biosynthesis of the plant stress hormone salicylic acid[J]. *Science*, 2019, 365(6452): 498–502.
- [50] Enyedi A J, Yalpani N, Silberman P. Location, conjugation, and function of salicylic acid in tobacco during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus[J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992, 89(6): 2480–2484.
- [51] 马群飞. 内源水杨酸对拟南芥应答二氧化碳胁迫的调节作用[D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2016.
- [52] Jayakannan M, Bose J, Babourina O, et al. Salicylic acid in plant salinity stress signalling and tolerance[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 76(1): 25–40.
- [53] Senaratna T, Touchell D, Bunn E, et al. Acetyl salicylic acid (aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants[J]. *Plant Growth Regulation*, 2000, 30: 157–161.
- [54] Elrys A S, Abdo A I E, Desoky E M. Potato tubers contamination with nitrate under the influence of nitrogen fertilizers and spray with molybdenum and salicylic acid[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(7): 7076–7089.
- [55] Ahanger M A, Aziz U, Alsahli A A, et al. Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed vigna angularis [J]. *Biomolecules*, 2019, 10(1): 42.
- [56] Kang G, Li G, Guo T, et al. Molecular mechanism of salicylic acid-induced abiotic stress tolerance in higher plants[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(9): 2287–2297.
- [57] Li H, Hu B, Chu C. Nitrogen use efficiency in crops: lessons from arabidopsis and rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(10): 2477–2488.
- [58] Perchlik M, Tegeder M. Leaf amino acid supply affects photosynthetic and plant nitrogen use efficiency under nitrogen stress [J]. *Plant Physiology*, 2018, 178: 174–188.
- [59] Abreu M E, Munne-Bosch S. Salicylic acid deficiency in NahG transgenic lines and *sid2* mutants increases seed yield in the annual plant Arabidopsis thaliana[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1261–1271.
- [60] 沙汉景, 刘化龙, 王敬国, 等. 水杨酸调控作物耐盐性生理机制[J]. *东北农业大学学报*, 2017, 48(3): 80–88.
- [61] Ohashi Y, Murakami T, Mitsuahara I, et al. Rapid down and upward translocation of salicylic acid in tobacco plants[J]. *Plant Biotechnology*, 2004, 21: 95–101.
- [62] 易 旻. 水杨酸对水分胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus* L.)幼苗光合及氮代谢的调节作用[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.

(责任编辑: 刘洪霞)