

# 光呼吸和谷氨酰胺合成酶抑制剂对水稻冠层 NH<sub>3</sub> 挥发的影响

陈明霞<sup>1,2</sup>, 周彩云<sup>1</sup>, 李明军<sup>1</sup>, 崔克辉<sup>2</sup>, 聂立孝<sup>2</sup>, 黄见良<sup>2\*</sup>

(1. 河南师范大学生命科学学院, 河南新乡 453002; 2. 华中农业大学作物生理生态与栽培研究中心,  
农业部华中作物生理生态与栽培重点开放实验室, 武汉 430070)

**摘 要:** 在营养液培养条件下, 对两个不同氮效率基因型水稻品种扬稻 6 号和武育梗 3 号采用光呼吸抑制剂异烟肼 (INH) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 抑制剂蛋氨酸亚砷亚胺 (MSO) 处理, 研究其对水稻光合速率、光呼吸速率、GS 酶活性及冠层的 NH<sub>3</sub> 挥发速率的影响。结果发现: (1) MSO 导致剑叶光合速率下降, 光呼吸速率升高; INH 导致光呼吸速率显著下降, 同时一定程度上引起光合速率降低。 (2) MSO 处理显著降低了 GS 酶活性, 相应地引起 NH<sub>3</sub> 挥发速率增加; INH 在一定程度上导致 NH<sub>3</sub> 挥发速率降低。 (3) 扬稻 6 号 NH<sub>3</sub> 挥发速率比武育梗 3 号低的生理原因是光呼吸速率较低和 GS 酶活性较高。

**关键词:** 水稻; 光呼吸速率; 谷氨酰胺合成酶; 氮挥发速率

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2011)02-0206-06

## Effects on Ammonia Volatilization from Shoot of Rice by Inhibitor

CHEN Ming-Xia<sup>1,2</sup>, ZHOU Cai-Yun<sup>1</sup>, LI Ming-Jun<sup>1</sup>, CUI Ke-Hui<sup>2</sup>,  
NIE Li-Xiao<sup>2</sup>, HUANG Jian-Liang<sup>2\*</sup>

(1. College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453002, China; 2. Crop Physiology and Production Center, Huazhong Agricultural University, Key Laboratory of Huazhong Crop Physiology, Ecology and Production, Ministry of Agriculture, Wuhan 430070, China)

**Abstract:** Pot experiments were conducted using Yoshida culture solution with two rice varieties (Wuyujing-3 and Yangdao-6) to study the effects of glutamine synthetase inhibitor methionine sulfoximine (MSO) and photorespiration inhibitor isonicotinic hydrazine (INH) on the ammonia volatilization rate (AVR), photorespiration rate (Pr) and glutamine synthetase (GS) activity in rice. The results showed that: (1) MSO decreased the Pn, but increased the Pr in the flag leaf; INH decreased the Pr significantly and Pn slightly. (2) MSO decreased GS activity, which promoted an increase in AVR in rice canopy. INH showed a slightly positive effect on the decrease in AVR. (3) Based on the comparison between the two tested varieties, the higher AVR variety (Yangdao-6) showed greater GS activity and lower Pr than those of the lower AVR variety (Wuyujing-3).

**Key words:** Rice; Photorespiration rate; Glutamine synthetase; Ammonia volatilization rate

水稻是我国最主要的粮食作物之一, 也是氮肥投入量最多的作物。据彭少兵等报道, 我国水稻生产中所消耗的氮肥已达世界水稻氮肥总消耗量的 37%<sup>[1]</sup>。近年的数据表明, 禾谷类的世界氮肥平均

利用率仅为 33%<sup>[2,3]</sup>。氮素的挥发与流失是氮肥利用效率低与环境污染的重要原因<sup>[4,5]</sup>。除农田土壤氮素的各种损失途径外, 植物自身的氮素损失可能也是氮肥利用率较低的原因之一<sup>[6,7]</sup>。

收稿日期: 2010-04-01, 修回日期: 2010-08-26。

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目 (30821140349); 湖北省农业公益性行业计划 (200803030); 国家科技部支撑计划 (2006BAD02A13-3-3) 资助。

作者简介: 陈明霞 (1973-), 女, 博士, 讲师, 研究方向为作物营养、高产生理与栽培 (E-mail: chenmx1973@gmail.com)。

\* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: jhuang@mail.hzau.edu.cn)。

光呼吸发生在叶绿体、过氧化物酶体和线粒体3种细胞器中,其代谢的总结果可以产生一分子的CO<sub>2</sub>和NH<sub>3</sub><sup>[8]</sup>。其中的NH<sub>3</sub>可以被谷氨酰胺合成酶(GS)再利用,进入到氮循环。Husted等对大麦使用光呼吸抑制剂后,叶片氨挥发受到抑制,说明NH<sub>3</sub>挥发与光呼吸存在相关性<sup>[9]</sup>。

GS是氨合成、硝酸盐与铵离子再次进入氮循环的重要酶<sup>[10]</sup>。Mattsson等用大麦GS活性突变体进行的研究表明,虽然2种突变体(GS活性分别为野生型大麦的47%和66%)的生物量与野生型大麦相差不多,但在24℃时,野生型大麦叶片的NH<sub>3</sub>挥发速率很低,而2种突变体叶片的NH<sub>3</sub>挥发速率却分别达0.41 nmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>和0.58 nmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup><sup>[11]</sup>。说明作物叶片的NH<sub>3</sub>挥发速率与叶片中GS活性密切相关,NH<sub>3</sub>挥发量的增加可能与GS活性的降低有关。氮素的再利用和植物吸收氮能力的变化可能也与叶片的NH<sub>3</sub>挥发有关。进一步的研究表明,喷施GS酶抑制剂,可以促进植物氨的挥发而降低氮的再利用<sup>[12,13]</sup>。

关于水稻的光呼吸和GS合成酶活性与NH<sub>3</sub>挥发的关系的报道较少,本研究通过对2种基因型水稻叶面喷施GS酶抑制剂和光呼吸抑制剂后,测定水稻NH<sub>3</sub>挥发速率、叶片光呼吸速率和GS酶活性的变化,对水稻NH<sub>3</sub>挥发产生的生理生化机制进行初步探讨,为开展氮高效基因型水稻的遗传育种研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

以两个不同的基因型水稻(*Oryza sativa* L.)品种氮高效的扬稻6号和氮低效的武育梗3号为实验材料,种子由华中农业大学作物生理生态研究中心提供。

1.2 试验设计

2008年,在华中农业大学塑料大棚中进行营养液培养试验。以2个基因型水稻品种(扬稻6号和武育梗3号)为材料,氮处理为40 mg/L。其他营养元素参照国际水稻所营养培养液配方。于孕穗期进行谷氨酰胺合成酶抑制剂(MSO)和光呼吸抑制剂(INH)的叶面喷施。不同抑制剂处理见表1。喷施抑制剂后,12~24 h内进行NH<sub>3</sub>的收集、测定光合速率(*P<sub>n</sub>*)、光呼吸速率(*P<sub>r</sub>*),取剑叶和根GS活性。

表1 水稻基因型和抑制剂处理情况  
Table 1 Rice genotypes and the detail of inhibitor treatment

| 基因型<br>Genotypes | 抑制剂处理<br>Inhibitor treatment |
|------------------|------------------------------|
| 扬稻6号 Yangdao-6   | CK                           |
|                  | MSO 0.1 mol/L                |
|                  | INH 2 g/L                    |
|                  | MSO 0.1 mol/L + INH 2 g/L    |
| 武育梗3号 Wuyujing-3 | CK                           |
|                  | MSO 0.1 mol/L                |
|                  | INH 2 g/L                    |
|                  | MSO 0.1 mol/L + INH 2 g/L    |

1.3 测定项目与测定方法

1.3.1 地上部分氨挥发损失的测定<sup>[14]</sup>

分别在孕穗期(Booting)、齐穗期(Heading)和成熟期(Milking)将水稻连同盆钵放入密闭生长室中进行采样,采样时间为40 min。采样时每个生长室放一盆水稻,在放入前,用透明胶带将盆钵盖与盆钵边缘密封,以排除营养液中氮素挥发对测定的干扰。同时在一个生长室内放入一个同样密封处理的、只装有营养液的盆钵作为测定的空白对照。密闭生长室由塑料底座和圆柱形有机玻璃罩组成,有机玻璃罩底面直径为41 cm,高为120 cm,两侧各钻一孔供抽气管通过,采集气体时在底座槽中灌水以使密闭生长室保持密闭,防止空气中的NH<sub>3</sub>进入生长室对测定产生污染。

抽气装置:空气首先通过装有5%硫酸的除NH<sub>3</sub>瓶,然后从生长室的下部进气口(直径1.5 cm)进入生长室,置换生长室的气体后从生长室上部的出气口流出,经过流量计后进入,吸取NH<sub>3</sub>溶液(0.01 mol/L硫酸),吸NH<sub>3</sub>溶液装置由2个广口瓶组成,以防止测定过程中第一个广口瓶中的硫酸被NH<sub>3</sub>饱和后产生多余NH<sub>3</sub>的损失,最后进入连接真空泵的缓冲瓶中。测定过程中用流量计调节控制,使每个生长箱中的置换速率保持一致。

NH<sub>3</sub>挥发量的测定:将收集到的吸收有NH<sub>3</sub>的溶液用连续流动分析仪FUTURA (Alliance french)直接测定其中NH<sub>4</sub><sup>+</sup>含量。

1.3.2 光呼吸速率、净光合速率的测定

用LI-6200便携式光合测定系统测定净光合速率、光呼吸速率。光呼吸速率采用CO<sub>2</sub>猝发方法,首先将叶片夹入叶室中,然后用黑布将叶片盖住遮光,立即测定断光后20 s内叶室中CO<sub>2</sub>的变化速率,CO<sub>2</sub>的变化速率就是光呼吸速率。光呼吸速率和净光合速率均测自同一叶片。测定时间为上午

9:00 ~12:00。各重复4次。

### 1.3.3 谷氨酰胺合成酶活性的测定<sup>[15,16]</sup>

样品的采集:在各基因型水稻品种的齐穗期取样,各处理取4盆测定。每盆选取3株,每株取2片长势一致的剑叶,取样时用冰袋保鲜,剪掉叶头和叶尾,留取叶片中部,剪碎,混匀后称0.500 g装入保鲜袋,用液氮固定,然后置于-70℃超低温冰箱中保存待用。

粗酶液的制备:将剪碎的材料放在冰浴研钵中,加入少量无菌石英砂,加入5 mL提取缓冲液(100 mmol/L Tris-HCl, pH 7.6, 1.0 mmol/L EDTA, 1.0 mmol/L  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ , 10 mmol/L 2-巯基乙醇)研磨成匀浆状。将匀浆液转移到离心管中,在高速冷冻离心机中4℃ 15000 g离心30 min,上清液即为粗酶液。

GS活性的测定:反应在pH 7.2的咪唑-HCl缓冲系统中进行,反应液总体积为2 mL。先取粗酶液0.1 mL和蒸馏水0.8 mL各2份,分别加入1 mL反应混合液A(50 mmol/L 咪唑, 40 mmol/L  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ , 90 mmol/L 谷氨酸, 6 mmol/L 羟胺)和作为空白对照的1 mL反应混合液B(在反应混合液A的基础上再加入10 mmol/L的盐酸羟胺),混合均匀后,在37℃水浴锅中预热5 min,然后加入10 mmol/L的ATP溶液0.1 mL(现配现用),立即启动反应。保温15 min后(其间摇动几次),加入1 mL酸性 $FeCl_3$ 终止液[2% (W/V) TCA, 3.5% (W/V)  $FeCl_3 \cdot 6H_2O$ , 2% HCl]终止反应,摇匀后放置片刻,3000 g下离心5 min,于波长540 nm下测定上清液的吸光值。用 $\gamma$ -谷氨酰基异羟肟酸作标准曲线,以加入反应液A和反应液B的吸光值之差作为纵坐标,根据标准曲线查得酶活性。一个GS活性单位定义为每分钟在37℃下产生1  $\mu$ mol的 $\gamma$ -谷氨酰基异羟肟酸( $\gamma$ -glutamyl hydroxamate)所需的酶量。各指标均测定4次。

### 1.4 数据整理与分析

所有数据和图表的制作均采用Excel (Microsoft office, 2003)处理。

## 2 结果与分析

### 2.1 GS酶抑制剂和光呼吸抑制剂对光合速率和光呼吸速率的影响

在扬稻6号和武育梗3号齐穗期叶面喷施

0.1 mmol/L谷氨酰胺合成酶抑制剂(MSO)和2 g/L光呼吸抑制剂(INH)后,分别测定了不同处理剑叶的光合速率( $P_n$ )、光呼吸速率( $P_r$ )和光呼吸速率与光合速率的比值( $P_r/P_n$ ),结果见图1。从图1可以看出,MSO和INH均导致剑叶光合速率下降,MSO处理的降幅大于INH,2个品种之间表现出一致的趋势。品种之间的光呼吸速率差异显著,武育梗3号光呼吸速率平均为7.40  $\mu$ mol  $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,扬稻6号为5.03  $\mu$ mol  $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,并且在叶面喷施INH后,光呼吸速率较高的武育梗3号的降幅也比较大。MSO处理均导致武育梗3号和扬稻6号的光呼吸速率增加,但增幅较小。品种间光呼吸速率与光合速率的比值与光呼吸速率的趋势

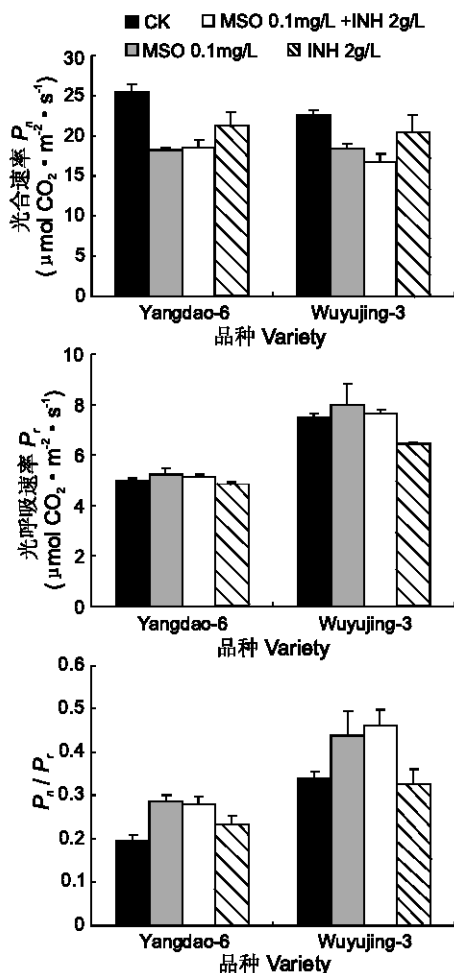


图1 MSO和INH对齐穗期剑叶光合速率( $P_n$ )、光呼吸速率( $P_r$ )和 $P_r/P_n$ 比值的影响

Fig. 1 Effects of MSO and INH on the photosynthetic rate ( $P_n$ ), photorespiration rate ( $P_r$ ) and  $P_r/P_n$  ratio in flag leaf at heading stage

相同,武育梗3号各处理的平均值为0.39,而扬稻6号为0.25。MSO处理增加光呼吸速率,INH显著降低了光呼吸速率,两者分别导致 $P/P_n$ 比值的升高和降低。

2.2 GS酶抑制剂和光呼吸抑制剂对水稻GS酶活性的影响

在水稻生育后期,叶片中GS活性显著高于根系中GS活性,扬稻6号和武育梗3号叶片中GS活性分别比根系高8倍和6倍。品种间的差异主要在叶片中表现出来,扬稻6号叶片中GS活性比武育梗3号高16%左右,而两者根系中GS活性差异不显著。MSO和INH对叶片和根系中GS活性的影响因品种而异。MSO显著降低武育梗3号叶片和根系中GS活性,降幅达到30%;INH处理后也引起GS酶活性下降,降幅为18%;但MSO和INH对扬稻6号叶片中的GS活性影响不显著,相反,INH处理使根系中GS活性有所增加(图2)。

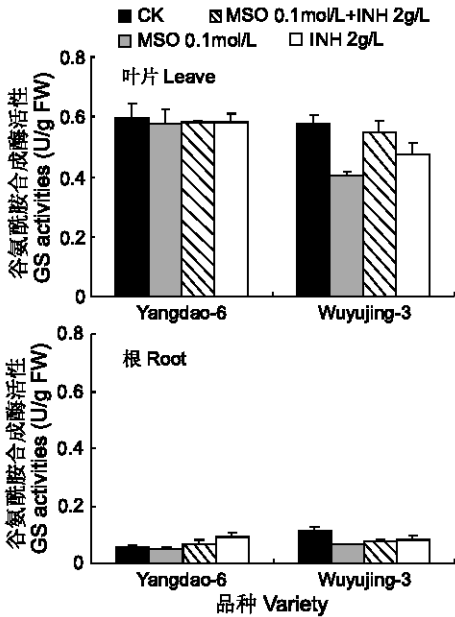


图2 MSO和INH对齐穗期水稻叶片和根GS酶活性的影响  
Fig. 2 Effects of MSO and INH on GS activities in rice leaf and root at heading stage

2.3 GS抑制剂和光呼吸抑制剂对水稻NH<sub>3</sub>挥发速率的影响

两个供试水稻品种地上部氨挥发速率随着生育期的推延而降低。在孕穗期,光呼吸抑制剂(INH)处理可以降低氨挥发速率,但降幅较小。与对照相比,当植株叶面喷施MSO后,GS活性

受到抑制,2个供试基因型水稻地上部NH<sub>3</sub>挥发速率加快,武育梗3号和扬稻6号分别比对照增加了134%和58%;光呼吸抑制剂(INH)可以在一定程度上降低由于MSO处理引起的氨挥发速率,当MSO和INH组合进行处理时,NH<sub>3</sub>挥发速率与MSO处理相比,武育梗3号和扬稻6号的氨挥发速率分别降低了37%和24%,但两者仍高于对照(图3)。齐穗期和灌浆期各处理的变化趋势与孕穗期相同。

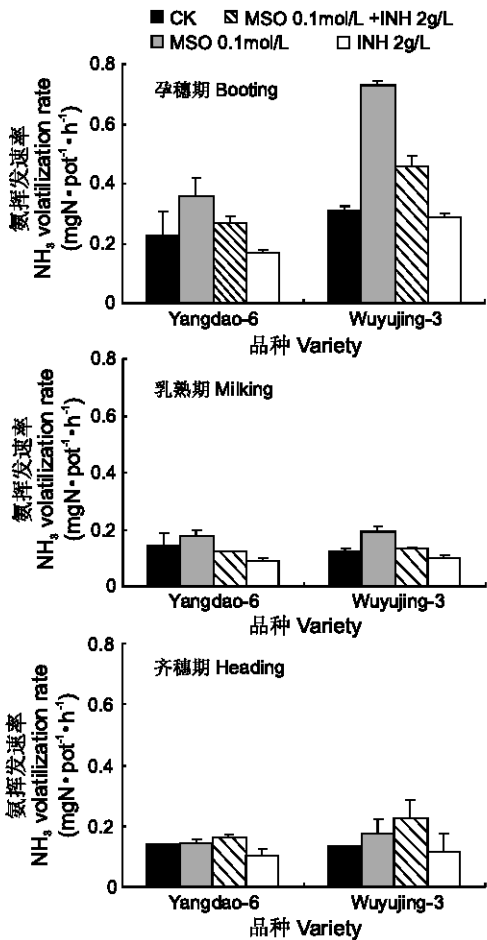


图3 MSO和INH处理对水稻地上部NH<sub>3</sub>挥发速率的影响  
Fig. 3 Effects of MSO and INH on the NH<sub>3</sub> volatilization rate in rice canopy

3 讨论

3.1 不同基因型水稻NH<sub>3</sub>挥发速率与光呼吸速率、GS活性的关系

不同基因型水稻地上部NH<sub>3</sub>挥发速率存在差

异<sup>[17]</sup>。本试验结果表明,扬稻6号和武育梗3号不同基因型水稻不同生育期地上部  $\text{NH}_3$  挥发速率存在较大差异。不同基因型水稻地上部  $\text{NH}_3$  挥发速率不同的原因可能与水稻体内跟氮素代谢有关的GS等酶活性的差异有关。

结果表明,不同基因型水稻的  $\text{NH}_3$  挥发速率随生育期的推移,变化趋势是一致的。扬稻6号和武育梗3号均是逐渐降低。但是以往的研究有认为在植物的生长过程中  $\text{NH}_3$  的挥发存在两个变化趋势,一种认为存在两个峰<sup>[18]</sup>;但是大部分结果都认为在花期是一个高峰时期。本研究中  $\text{NH}_3$  挥发速率随生育期推移的变化规律与前人不同的原因可能是,影响植物  $\text{NH}_3$  挥发的环境条件(如温度、光照、湿度)不同,也有可能是因为本试验没有采取连续取样,只是在孕穗期、抽穗期等几个生长期进行取样,而错过了开花期的  $\text{NH}_3$  挥发高峰。因此,在今后的研究中必须在多个生育期对水稻地上部的  $\text{NH}_3$  挥发进行连续的测定,这样才能更准确地发现水稻地上部  $\text{NH}_3$  挥发随生育期变化的规律,从而更好地解释  $\text{NH}_3$  挥发速率随生育期变化的原因。

光呼吸作用是产生  $\text{NH}_3$  的主要途径之一<sup>[19]</sup>。叶片衰老过程中蛋白质的水解与GS活性降低也是  $\text{NH}_3$  挥发的原因<sup>[17]</sup>。本实验结果显示,不同基因型水稻齐穗期光呼吸速率和GS活性略有不同。 $\text{NH}_3$  挥发速率低的扬稻6号其光呼吸速率比  $\text{NH}_3$  挥发速率高的武育梗3号小,但是它的GS活性比武育梗3号大。这说明  $\text{NH}_3$  挥发速率和光呼吸速率呈一定的正相关,与GS活性成一定负相关,与前人在水稻中的研究结果是相同的<sup>[20]</sup>。

### 3.2 叶面喷施GS酶抑制剂和光呼吸抑制剂对水稻地上部 $\text{NH}_3$ 挥发速率、光呼吸速率和GS酶活性的影响

叶面喷施GS酶抑制剂后,  $\text{NH}_3$  挥发速率迅速增加;喷施光呼吸抑制剂,  $\text{NH}_3$  挥发速率略有降低。这与前人在油菜和小麦中得到的结论相似<sup>[21,22]</sup>。喷施MSO后,  $\text{NH}_4^+$  在植物叶片中积累,所以导致  $\text{NH}_3$  挥发速率增加。Lea在大麦的研究中,施加GS抑制剂和光呼吸抑制剂到营养液中,MSO处理24 h后,有大量的  $\text{NH}_4^+$  积累和  $\text{NH}_3$  挥发;HPMS处理的  $\text{NH}_3$  有少量挥发<sup>[23]</sup>。原因可能是植株的新陈代谢被阻,导致蛋白质降解和氨基酸分解<sup>[24]</sup>。因

此,我们认为,水稻地上部  $\text{NH}_3$  挥发与叶片GS活性及光呼吸速率有关,水稻地上部  $\text{NH}_3$  挥发速率与叶片GS活性呈负相关,与叶片光呼吸速率呈正相关。不同基因型  $\text{NH}_3$  挥发的机制可能不同,有的与光呼吸有关,有的受GS酶影响较大一些。水稻氮肥利用率随施氮量的增加而降低可能与水稻地上部  $\text{NH}_3$  挥发有关,本研究结果可为水稻生产合理施用氮肥提供理论依据。

### 参考文献:

- [1] Peng S B, Huang J L, Zhong X H, Yang J C, Wang G H, Zou Y B, Zhang F S, Zhu Q S, Buresh R, Witt C. Challenge and opportunity in improving fertilizer nitrogen use efficiency of irrigated rice in China [J]. *Agric Sci in China*, 2002, 1(7): 776–785.
- [2] Raun W L, Johnson V G. Improving nitrogen use efficiency for cereal production [J]. *Agronomy J*, 1999, 1: 357–363.
- [3] Peng S B, Buresh R, Huang J L, Yang J C, Zou Y B, Zhong X H, Wang G H, Zhang F S. Strategies for overcoming low agronomic nitrogen use efficiency in irrigated rice systems in China [J]. *Field Crops Res*, 2006, 96: 37–47.
- [4] Song Y S, Fan X H, Lin D X, Yang L Z, Zhou J M. Investigation on ammonia loss from the flooded rice field in Taihu region and its influencing factors [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41: 265–269 (in Chinese).
- [5] Zou J W, Huang Y, Qin Y M, Liu S W, Shen Q R, Pan G X, Lu Y Y, Liu Q H. Changes in fertilizer-induced direct  $\text{N}_2\text{O}$  emissions from paddy fields during rice-growing season in China between 1950s and 1990s [J]. *Global Change Biol*, 2009, 15: 229–242.
- [6] Takahashi S, Yagi A. Losses of fertilizer derived N from transplanted rice after heading [J]. *Plant & Soil*, 2002, 242: 245–250.
- [7] 黄见良, 邹应斌, 彭少兵, Buresht R J. 水稻对氮素的吸收、分配及其在组织中的挥发损失 [J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(6): 579–583.
- [8] 高煜珠, 王忠, 孙进东, 王志琴. 关于光呼吸与光合作用关系的研究 – V. 不同类型植物光呼吸与光合强度之间的关系 [J]. 作物学报, 1985, 11(2): 81–88.
- [9] Husted S, Mattsson M, Mollers C. Photorespiratory  $\text{NH}_4^+$  production in leaves of wild type and gluta-

- mine synthetase antisense oilseed rape[J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(2): 989–998.
- [10] Milfin B J, Habash D Z. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in nitrogen utilization of crops[J]. *J EXP Bot*, 2002, 53: 979–987.
- [11] Mattsson M, Hausler R, Richard E, Leegood R C, Lea P, Schjoerring J K. Leaf atmosphere  $\text{NH}_3$  exchange in barley mutants with reduced activities of glutamine synthetase[J]. *Plant Physiol*, 1997, 114(4): 1307–1312.
- [12] Pearson J, Clough E C M, Woodall L J, Havill D C, Zhang X H. Ammonia emissions to the atmosphere from leaves of wild plants and *Hordeum vulgare* treated with methionine sulfoximine [J]. *New Phytol*, 1998, 138: 37–48.
- [13] Yamaya T, Oaks A. Metabolic regulation of ammonium uptake and assimilation [J]. *Plant Ecophysiol*, 2004, 3: 35–63.
- [14] 王朝辉, 田霄鸿, 李生秀. 冬小麦生长后期地上部分氮素的氨挥发损失[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 1–6.
- [15] Zhang C F, Peng S B, Peng X X, Chavez A Q, Bennett J. Response of glutamine synthetase isoforms to nitrogen sources in rice (*Oryza sativa* L. cv.) roots[J]. *Plant Sci*, 1997, 125: 163–170.
- [16] Chen M X, Huang J L, Cui K H, Nie L X, Shan F. Genotypic variations and terms of  $\text{NH}_3$  volatilization in four rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. *Asian J Plant Sci*, 2009, 8(5): 353–360.
- [17] 吴小庆, 徐阳春, 沈其荣, 郭世伟. 不同氮肥利用效率水稻品种开花后地上部分氨挥发研究[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(4): 429–433.
- [18] Schjoerring J K, Husted S, Mack G. Physiological regulation of plant-atmosphere ammonia exchange [J]. *Plant and Soil*, 2000, 221(1): 95–101.
- [19] Husted S, Schjoerring J K, Nielsen K H. Stomatal compensation points for ammonia in oilseed rape plants under field condition[J]. *Agric Forest Meteorol*, 2000, 105(4): 371–383.
- [20] 徐阳春, 吴小庆, 郭世伟, 沈其荣. 水稻生育后期地上部分氨挥发与氮素利用效率的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(2): 207–212.
- [21] Olsen C, Mattsson M, Schjoerring J K. Nitrogen nutrition, photosynthesis and ammonia volatilization in relation to nitrogen nutrition of young *Brassica napus* plants growing with controlled nitrogen supply [J]. *J Plant Physiol*, 1995, 147(34): 306–312.
- [22] Mattsson M, Schjoerring J K. Ammonia emission from young barley plants: Influence of N source, light/dark cycles and inhibition of glutamine synthetase[J]. *J Exp Bot*, 1996, 47: 477–484.
- [23] Lea P J. The inhibition of ammonia assimilation: A mechanism of herbicide action[J]. *Topics in Photosynthesis*, 1991, 10: 267–298.
- [24] 吴小庆, 徐阳春, 沈其荣. 植物叶片氨挥发研究进展[J]. 生态与农村环境学报, 2006, 22(2): 80–84.

(责任编辑: 张平)