

23-27

农作物 N 素利用效率基因型差异及其机理*

童依平 李继云

(中国科学院生态环境研究中心 北京 100085)

李振声[✓]

S181

(中国科学院遗传研究所 北京 100101)

摘 要 不同农作物 N 素利用效率基因型差异主要与 N 素吸收效率和生理利用效率有关。根系 N 的吸收动力学、根系形态、吸收时间是影响 N 素吸收效率的重要因素;N 素生理利用效率与 N 的同化、转运及光合作用、C 转运效率等生理过程有关。分析农作物 N 素利用效率基因型差异机理对提高 N 肥利用效率,降低 N 肥损失,充分发挥 N 肥在农业生产中的作用,降低农业生产成本和保护生态环境,促进农业可持续发展具有重要意义。

关键词 N 素利用效率 农作物 基因型 N 素吸收效率 N 素生理利用效率

农业生态

The mechanism behind genotypic differences for nitrogen use efficiency in crops. Tong Yiping, Li Jiyun (Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS, Beijing 100085), Li Zhensheng (Institute of Genetics, CAS, Beijing 100101), *EAR*, 1999, 7(2): 23~27

Abstract Genotype differences for nitrogen use efficiency have been found in cereal crops, including rice, wheat, and corn, *et al.* Genotype differences for nitrogen use efficiency result from the differences for uptake efficiency and utilization efficiency of nitrogen. Kinetic parameter of N uptake, root morphology, and functional period of the root system affect uptake efficiency, and utilization efficiency is a combined result of several physiological processes, including nitrogen assimilation, transference and photosynthesis. Analysis of the mechanism behind genotype differences for nitrogen use efficiency can increase nitrogen utilization efficiency, decrease the loss of nitrogen. Therefore, higher yields with less nitrogen fertilizer can be reached, thus resulting in a sustainable agriculture, reducing the input of the agricultural production, and protecting the eco-environment.

Key words Nitrogen use efficiency, Crops, Genotype, Nitrogen uptake efficiency, Nitrogen utilization efficiency

N 肥在大幅度促进农作物增产的同时,也因其易被淋失而引起 N₂O 等温室气体排放量的增加、地表水富营养化、地下水硝态氮含量超标等环境问题。因此,提高 N 肥利用率,降低 N 肥损失,充分发挥 N 肥在农业生产中的作用,对降低农业生产成本和保护生态环

* “九五”国家自然科学基金重大资助项目

收稿日期:1998-02-30 改回日期:1998-04-03

境,促进农业可持续发展具有重要意义。解决的途径是改进肥料品质和肥料施用技术,以提高 N 肥利用率;选育高效吸收利用 N 素的农作物新品种(简称 N 高效基因型品种)。Capuro 和 Voss(1981)、Isfan(1990)等认为,N 高效基因型品种是能高效吸收土壤 N 素的基因型品种,可降低土壤 N 素残留、减少 N 素损失对环境质量的影响;能高效利用作物体内积累的 N 素以形成籽粒产量,并在籽粒中积累更多的 N。故 N 高效基因型品种 N 素利用效率及其吸收效率和生理利用效率均高。Moll 等(1982)将 N 素利用效率(Nitrogen use efficiency)定义为籽粒产量和土壤供 N 水平之比,且将 N 素利用效率分解为吸收效率(Uptake efficiency)和生理利用效率(Utilization efficiency),N 素吸收效率是作物成熟期地上部植株含 N 总量与土壤供 N 水平之比,N 素生理利用效率是作物籽粒产量与成熟期地上部植株含 N 总量之比。故 N 素利用效率等于这 2 个构成因素的乘积^[10]。根据这一定义,可用统计分析方法分析 N 素吸收效率和 N 素生理利用效率基因型间 N 素利用效率变异的原因,为 N 高效基因型育种建立可靠的筛选指标。

1 N 素利用效率的基因型差异

小麦、玉米、水稻、大麦和燕麦等多种农作物品种中,不同基因型的 N 素利用效率、N 素吸收效率和 N 素生理利用效率不同。如 Moll 等(1982)研究发现,供 N 水平为 2.47 g/株时,8 个玉米杂交品种产量为 180~297g/株,平均 236g/株;地上部总 N 量为 4.34~5.64g/株,平均 5.06g/株。供 N 水平为 9.89g/株时,产量为 195~319g/株,平均 262 g/株;地上部总 N 量 4.24~7.64g/株,平均 6.42g/株。据此计算,供 N 水平为 2.47g/株时,N 素利用效率、N 素吸收效率和 N 素生理利用效率分别为 72.8~120.2(平均 95.7)、1.75~2.28(平均 2.05)和 35.0~58.9(平均 46.9);供 N 水平为 9.89g/株时,三者分别为 19.7~32.3(平均 26.5),0.43~0.77(平均 0.65)和 32.4~48.0(平均 41.4)^[10],表明无论何种供 N 水平,N 素利用效率、N 素吸收效率和 N 素生理利用效率均有显著的基因型差异,并随供 N 水平的增加而降低,N 素吸收效率的降低幅度远高于 N 素利用效率的降低幅度,这是 N 素利用效率降低的主要原因^[8-10]。但不同基因型降低的幅度不同,低供 N 水平下 7 号品种比 6 号品种的 N 素利用效率高 12.3%,但高供 N 水平下由于 7 号品种的 N 素利用效率下降幅度较大反而比 6 号品种低 13.6%^[10]。这说明 N 素利用效率存在基因型与供 N 水平间的相互作用,在低供 N 水平下的 N 高效基因型品种有低 N 高效型,如 7 号品种;在高供 N 水平下的 N 高效基因型品种有高 N 高效型,如 6 号品种。

2 影响 N 素利用效率的生理生化机制

N 素吸收效率和生理利用效率对 N 素利用效率的影响因基因型、土壤供 N 水平不同而异^[8-11]。Moll 等(1982)用通径分析证明,在低供 N 水平下 N 素生理利用效率的差异是导致玉米基因型间 N 素利用效率差异的主要原因,而 N 素吸收效率的影响较小;而在高供 N 水平下玉米基因型间 N 素利用效率差异主要是因 N 素吸收效率不同所致,N 素生理利用效率的影响则较小。不同供 N 水平 N 素吸收效率和生理利用效率对 N 素利用效率变异的影响形成鲜明对比^[10]。Moll 等(1987)的另一研究报告表明,以高 N、低 N 2 种供 N 水平平均,N 素吸收效率对玉米基因型间 N 素利用效率差异的影响略高于 N 素生理利用效率的影响^[11]。Dhugga 和 Waines(1989)的研究结论相似,14 个小麦基因型品种在低、

中、高供 N 水平下,其 N 素吸收效率对 N 素利用效率差异的影响均明显大于 N 素生理利用效率的影响,且 N 素吸收效率的影响随供 N 水平的提高而增加^[8]。May 等(1991)对 3 套软质红皮小麦×硬质红皮小麦杂交组合的 F4 品系研究亦证明 N 素吸收效率是导致基因型间 N 素利用效率差异的主要原因^[9]。以上分析说明,N 素吸收效率和生理利用效率均是导致基因型间 N 素利用效率差异的重要因素,但其影响作用的相对大小与供 N 水平有关。不同基因型 N 高效利用的途径不同。Moll 等(1982)指出,在低供 N 水平下 7 号品种的 N 素利用效率高主要由 N 素生理利用效率高所致,其 N 素吸收效率仅为 8 个品种的平均水平;4 号品种的 N 素利用效率高则主要由 N 素吸收效率高所致,而 N 素生理利用效率仅略高于平均水平^[10]。在育种工作中如能同时提高 N 素吸收效率和 N 素生理利用效率,则可能获得 N 素利用效率更高的品种。

2.1 N 素吸收效率

N 素吸收效率可简单表示为 N 素吸收速率、根量和时间的乘积,这 3 者均是导致基因型间 N 素吸收效率差异的重要原因。

N 的吸收动力学。 NO_3^- 和 NH_4^+ 是植物吸收的主要 N 源,根系对这 2 种离子的吸收速率可用如下 Michaelis-Menten 动力学方程表示:

$$I_n = \frac{V_{\max}(C - C_{\min})}{K_m + (C - C_{\min})}$$

式中, I_n 为净吸收速率(单位根量在单位时间内吸收的 NO_3^- 或 NH_4^+ 量), V_{\max} 为最大吸收速率, K_m 为吸收速率等于最大吸收速率的 1/2 时外界 N 浓度, C_{\min} 为吸收速率等于零时的外界 N 浓度, C 为外界 N 浓度。由此方程可知, V_{\max} 越大、 K_m 越小的基因型品种,N 吸收速率越高。Cacco 等(1980)根据 V_{\max} 和 K_m 的高低将基因型品种分为 4 类:高 V_{\max} 和低 K_m 的基因型品种能适应范围较广的营养条件,高 V_{\max} 和高 K_m 的基因型品种只能适应高养分条件,低 V_{\max} 和低 K_m 的基因型品种则适应较低的养分条件,低 V_{\max} 和高 K_m 的基因型品种在任何条件下均难以适应。小麦、水稻、玉米等主要农作物品种中,不同基因型吸收 NO_3^- 或 NH_4^+ 的动力学参数 V_{\max} 和 K_m 有显著差异。倪晋山等^[4]研究了 6 个玉米品种的 7d 龄幼苗吸收 NO_3^- 的 V_{\max} 和 K_m 差异,“中单 2 号”单位根鲜质量的 V_{\max} 和 K_m 最低,分别为 $3.92\mu\text{mol/g}\cdot\text{h}$ 和 0.18mmol/L ,为低 V_{\max} 和低 K_m 品种;“813”品种单位根鲜质量 V_{\max} 和 K_m 最高,分别为 $13.10\mu\text{mol/g}\cdot\text{h}$ 和 0.89mmol/L ,为高 V_{\max} 和高 K_m 品种。

根系形态。不同基因型作物根长、直径、质量、表面积等根系形态特征差异较大。根系形态是影响 N 素吸收效率的重要因素之一。Chevalier 和 Schrader^[5]研究了 4 个玉米近交品种及其杂交产生的 6 个玉米杂交品种吸收 NO_3^- 的能力,抽雄后 20d 测定结果表明,近交品种单位根干质量吸收 NO_3^- 的能力为 $123.7\sim 173.4\text{mg/g}$ (平均为 145.9mg/g),明显高于杂交品种(为 $73.4\sim 135.3\text{mg/g}$,平均 93.6mg/g),但杂交品种根系质量为 $27.5\sim 101.0\text{g/株}$ (平均 62.1g/株),远比近交品种发达(为 $19.2\sim 35.6\text{g/株}$,平均 24.9g/株),故杂交品种 NO_3^- 总吸收量比近交品种高,分别为 $3722\sim 7413\text{mg/株}$ (平均 5472mg/株)和 $2688\sim 4402\text{mg/株}$ (平均 3563mg/株)。根系质量和总吸收量间呈高度正相关关系(相关系数 $r=0.942$,样本数 $n=10$, $P<0.01$)亦说明了根系质量的重要影响。

吸收时间。小麦开花前吸收的 N 一般占 80%以上,开花~籽粒成熟期吸收 N 量较

小, 此期有些基因型品种甚至表现出 N 净损失, 而有些基因型品种却大量吸收 N 素。Dhugga 和 Waines^[5]研究了 14 个小麦基因型品种吸收 N 的特征, 发现在低、中、高供 N 水平下小麦开花后吸收 N 量均存在基因型差异。如在高供 N 水平下小麦开花前 *Anza* 和“中国春”品种吸收 N 量相近, 分别为 $143.3\text{kg}/\text{hm}^2$ 和 $143.6\text{kg}/\text{hm}^2$; 开花后 *Anza* 吸收 N 量达 $50.4\text{kg}/\text{hm}^2$, 而“中国春”损失 N 量 $1.4\text{kg}/\text{hm}^2$; 成熟期总吸收 N 量 *Anza* 为 $193.7\text{kg}/\text{hm}^2$, “中国春”为 $142.2\text{kg}/\text{hm}^2$ 。他们研究指出, 开花后基因型品种间吸收 N 量的差异是受植株体内 N 素需要量的反馈调节所致, 即开花后与开花前吸收 N 量呈负相关, 而与籽粒总含 N 量呈正相关, 亦即小麦开花后对 N 需要量愈低的基因型(开花前吸收 N 较多, 加之形成籽粒所需 N 较少)品种吸收 N 量愈低。Derez 等(1975)通过剪去小麦穗的一部分降低库容量和需 N 量, 结果发现吸收 N 量减少。除 N 素需要量的反馈调节外, 作物开花后吸收 N 量的基因型差异可能还与叶片衰老的迟早有关。据 Cox 等^[6]研究, *Anza* 和 *Cajeme71* 小麦品种在开花前吸收 N 量与成熟时籽粒总含 N 量相近, 但开花后 *Anza* 吸收 N 量明显高于 *Cajeme71*。这表明除 N 素需要量的反馈调节外, 还有其他因素的影响, 如叶片衰老的迟早, 因为籽粒成熟时 *Anza* 有 30%~50% 的营养器官保持绿色, 而 *Cajeme71* 小于 5%。刘殿英等(1993)研究证明, 作物籽粒灌浆期叶片衰老指数与根系活性呈极显著正相关, 这表明叶片衰老较早的基因型品种根系活性较低, 吸收 N 能力降低。

2.2 影响 N 素生理利用效率与 N 素转运效率的因素

蛋白质 N 是作物籽粒中最主要的 N 形态, 故蛋白质含量越高的基因型作物 N 素生理利用效率越低。影响籽粒蛋白质含量的因素非常复杂, 与 N 的同化及 N、C 转运等诸多因素有关。NO₃⁻ 是多数农作物主要 N 源, 硝酸还原酶是 NO₃⁻ 还原成 NH₄⁺ 过程中的第 1 个酶, 也是整个同化过程中的限速酶。有关硝酸还原酶活性(NRA)与蛋白质含量关系的研究很多, 一些研究发现这 2 者呈高度正相关(但也有研究发现 2 者相关性较差), 较一致认为高蛋白的基因型作物一般具有较高的硝酸还原酶活性, 且其籽粒蛋白质含量不一定高, 因其还受 N、C 转运等其他生理生化等的影响。C 转运也是影响蛋白质含量的重要因素。Peterson 等(1975)发现 2 个高蛋白含量的燕麦品种 N 素转运效率高; 某个低蛋白质品种 N 素转运效率和 C 转运效率也高, 表现出低蛋白质特性。N 收获指数与籽粒收获指数之比与蛋白质含量间正相关关系也证明了 C、N 素转运对蛋白质含量的影响。这些研究表明, 高 N 素转运效率要配合高 C 转运效率才能获得高的 N 素生理利用效率。

N 素转运效率一般随供 N 水平的提高而降低, 其原因是增加了 N 素在茎秆和叶片中的残留。Halloran 等(1981)研究小麦 N 素转运时发现存在一个临界供 N 水平, 当供 N 水平高于临界值时, 转运效率降低; 不同基因型小麦临界供 N 水平不同。N 素转运效率基因型间差异的生理机制尚不清楚。Anderson 等(1984)、Moll 等(1987)和 Van Sanford 等(1987)认为 N 素转运效率与籽粒库容量大小有关。N 收获指数与籽粒产量间呈显著正相关关系^[7-1], 表明高转运效率是与高产量潜力相关的性状。高产基因型作物为茎、叶等营养器官转运出的 N 素提供较大库容量, 因而可提高 N 素转运效率。Anderson 等(1984)发现单株穗数较多的玉米基因型(库容量较大)转运到籽粒中的 N 和 C 量高, N 素生理利用效率高。Dhugga 等^[5]提供的数据亦证明了籽粒库容量对小麦 N 素转运效率影响, 单位面积穗数和穗粒数低的基因型(库容量小)N 收获指数和 N 素生理利用效率低。

2.3 光合作用与 N 素利用效率的关系

光合作用是干物质积累的基础, N 与光合作用关系密切。不同基因型作物光合作用随供 N 水平或叶片 N 含量变化的趋势不同。陈振德等^[2~3]研究了不同小麦品种光合特性与供 N 水平的关系, 发现增施 N 肥促进了“济南 13”和“泰山 1 号”旗叶的光合速率, 而“昌乐 5 号”旗叶的光合速率因施 N 肥而降低。增施 N 肥对不同小麦品种需光特性的影响亦有差别, 增施 N 肥提高了“昌乐 5 号”的光补偿点、光饱和点及暗呼吸率, 降低了其光强系数、光饱和时的最大光合速率及表观量子效率, 降低了光能利用效率; 而增施 N 肥却降低了“济南 13”和“泰山 1 号”的光饱和点, 提高了其光强系数、光饱和时的最大光合速率及表观量子效率, 提高光能利用效率。这种品种间光合特性对 N 肥不同的反应是不同供 N 水平下不同品种产量差异的生理基础。如在高供 N 水平下“济南 13”的产量(或 N 素利用效率)和 N 素生理利用效率高于“昌乐 5 号”, 而在低供 N 水平下则低于“昌乐 5 号”^[1,4]。综上所述, 基因型作物间 N 素利用效率的差异与 N 素吸收效率和生理利用效率有关。作物根系吸收 N 的动力学、根系形态、吸收时间长短是影响 N 吸收效率的重要因素; 生理利用效率则与 N 的同化、转运及光合作用、C 转运等生理过程有关。这些生理过程紧密相连, 互相影响, 增加了问题的复杂性, 要彻底弄清基因型作物间 N 素利用效率差异的机理尚需大量而深入的研究。

参 考 文 献

- 1 张福锁主编. 环境胁迫与植物营养. 北京: 北京农业大学出版社, 1993
- 2 陈振德, 邹琦, 程炳嵩等. 不同耐肥性小麦品种的需光特性. 山东农业大学学报, 1990 (1): 78~82
- 3 陈振德, 邹琦, 程炳嵩等. 小麦品种的耐肥性与光合作用. 植物学通报, 1991, 8(1): 37~42
- 4 倪晋山, 蒋希澄, 冯秀香等. 玉米幼苗 NO_3^- 的吸收、溢泌和硝酸还原酶活性在品种间的差异. 植物生理学报, 1988, 14(2): 188~195
- 5 Chevalier P., Schrader L. E. Genotypic differences in nitrate absorption and partitioning of N among plant parts. Crop Sci., 1977, 17: 897~901
- 6 Cox M. C., Qualset C. O., Rains D. W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. Crop Sci., 1985, 25: 430~435
- 7 Cox M. C., Qualset C. O., Rains D. W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. Crop Sci., 1986, 26: 737~740
- 8 Dhugga K. S., Waines J. G. Analysis of nitrogen accumulation and use in bread and durum wheat. Crop Sci., 1989, 29: 1232~1239
- 9 May L., Van Sanford D. A., Mackown C. T., et al. Genetic variation for nitrogen use in soft red winter wheat populations. Crop Sci., 1991, 31: 626~630
- 10 Moll R. H., Kamprath E. J., Jackson W. A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. Agron. J., 1982, 74: 562~564
- 11 Moll R. H., Kamprath E. J., Jackson W. A. Development of nitrogen-efficient prolific hybrids of maize. Crop Sci., 1987, 27: 181~186