

水稻氮效率基因型差异及其机理研究进展

李敏^{1,2} 张洪程¹ 李国业¹ 魏海燕¹ 殷春渊¹ 马群¹ 杨雄¹

(1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室,江苏 扬州 225009; 2. 贵州省水稻研究所,贵州 贵阳 550006)

摘要:提高氮效率是当前水稻生产中亟待解决的问题。针对水稻基因型间氮效率差异的客观事实,从根系、叶片光合与衰老、库容量、氮代谢、物质生产与分配、产量及其构成等方面,详细阐述了水稻氮效率基因型差异的机理。对研究中存在的问题进行了探讨,并对水稻氮效率与高产的协同进行了展望。

关键词:水稻;氮效率;基因型差异;机理;高产;协同

GENOTYPIC DIFFERENCE OF NITROGEN USE EFFICIENCY IN RICE ITS MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL MECHANISMS

LI Min^{1,2} ZHANG Hong-cheng¹ LI Guo-ye¹ WEI Hai-yan¹ YIN Chun-yuan MA Qun¹ YANG Xiong¹

(1. Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009;

2. Rice Research Institute of Guizhou Province, Guiyang, Guizhou 550006)

Abstract: The need for improving nitrogen use efficiency in rice production becomes more urgent. In the terms of genotypic differences in nitrogen use efficiency in rice, this study focused more on related to the morphological and physiological mechanisms. Moreover, we put forward present problems in the field, and prospected the co-ordination research of high nitrogen use efficiency and high grain yield in rice in the future.

Key words: rice; nitrogen use efficiency; genotypic difference; morphological physiological mechanism; high grain yield; co-ordination

水稻是我国最重要的粮食作物。增施氮肥虽带来了水稻单产的持续增加^[1],但过高的氮肥使用量可能增加水稻倒伏的危险^[2]。同时,由于氮肥的过量施用,导致氮肥大量损失,氮肥利用率降低,生产成本增加,经济效益下降^[3~11];另外,农田中过量施用的氮肥通过淋洗、径流等途径进入水体,还可能引起地下水NO₃⁻含量超标与地表水富营养化等一系列生态环境问题^[6,12]。

面临人口和粮食安全挑战的现实,在有限的耕地上要持续提高水稻产量仍将依靠氮肥的投入,因而在提高水稻产量的同时如何协同提高氮肥吸收利用率,将是目前水稻工作者面临的一大难题。

为提高水稻的氮肥吸收利用效率,可从两方面来考虑:一是如何协调作物和土壤两者之间的供需平衡,按需施肥^[13],但这必须依赖于对土壤或作物氮素状况快速、精确的诊断和评价^[14];二是选育高效吸收利用氮素的水稻新品种,从水稻基因型的角度来解决问题。事实上,已经有相当多的研究结果表明水稻基因型间的氮素吸收利用效率存在差异^[15~22],并就水稻氮效率基因型差异的机理进行了较多研究^[23~33]。综合现有资料,可将水稻氮效率研究大致归纳为:(1)氮效率评价指标;(2)氮效率基因型差异;(3)氮效率差异机理。目前国内此方面的综述报道不多,且大多缺乏系统性,鉴于此,本文拟对这几个环节的研究进展进行概述。

收稿日期:2011-01-12 接受日期:2011-04-08

基金项目:国家自然科学基金项目(30971732),国家自然科学基金项目(30370827),贵州省科技计划(黔科后 NY 字[2009]3014,贵州省科技重大专项)

作者简介:李敏(1983-),男,四川武胜人,助理研究员,博士研究生,研究方向为水稻栽培生理。E-mail: limin_good@yahoo.com.cn

通讯作者:张洪程(1951-),男,江苏通州人,教授,研究方向为作物栽培耕作新技术及理论。E-mail: hczhang@yzu.edu.cn

1 氮效率的评价指标

目前评价水稻氮效率的指标很多,在我国未形成统一标准,常用氮效率指标主要有:

(1) 氮吸收利用率^[34],也称回收利用率^[35] (Recovery efficiency, RE)。计算公式为 $RE = (\text{施氮区作物吸氮量} - \text{氮空白区作物吸氮量}) / \text{作物施氮量}$ 。

(2) 氮生理利用率^[34] (Physiological efficiency, PE),其计算公式为 $PE = (\text{施氮区籽粒产量} - \text{氮空白区籽粒产量}) / (\text{施氮区植株吸氮量} - \text{空白区植株吸氮量})$ 。

(3) 农学利用率^[34] (Agronomic efficiency, AE),其计算公式为 $AE = (\text{施氮区水稻产量} - \text{氮空白区水稻产量}) / \text{施氮量}$ 。

(4) 氮肥偏生产力^[34] (Partial factor productivity of applied N, PFP),计算公式为: $PFP = \text{水稻产量} / \text{施氮量}$ 。

(5) 氮素干物质生产率 (Nitrogen dry matter production efficiency, NDMPE),又称氮素干物质利用率、氮素生物产量利用率等, $NDMPE = \text{水稻干物质重} / \text{水稻吸氮量}$ 。

(6) 氮素籽粒生产效率^[36] (Nitrogen grain production efficiency, NGPE),又称氮素产谷利用率、氮素产谷率、体内利用率等。其计算公式为 $NGPE = \text{水稻的稻谷产量} / \text{水稻吸氮量}$ 。

(7) 氮收获指数^[23] (Nitrogen harvest index, NHI) = 成熟期籽粒含氮量/成熟期植株总吸氮量;氮素转运率^[36] (Nitrogen translocation rate, NTR) = (抽穗期水稻茎叶吸氮量 - 成熟期水稻茎叶吸氮量)/抽穗期水稻茎叶吸氮量 × 100。

可以看出,(1)~(4)类指标从施入氮肥的角度来估计氮效率,是氮肥利用率(Fertilizer-N use efficiency)。其中,(1)主要用于评价植株吸收土壤氮营养的能力,(2)用于评价吸收的氮产生稻谷的利用效率,(3)和(4)主要用于简单评价施氮量与产量的关系,由于由于受施氮量的影响较大,该指标仅适合当施氮量达到较高水平时对氮肥利用效率的比较。而(5)、(6)、(7)3类指标均是以水稻吸氮量(来源于肥料氮素和土壤本身氮素)来衡量水稻氮素利用效率,是氮素利用率(Nitrogen use efficiency)。其中(5)、(6)表示植株吸收氮转化为生产量或产量的能力,(7)用于表示水稻氮转移及分配的能力。由于各指标评价不同侧面的氮效率,因此在进行水稻氮效率遗传改良时应明确目

标和重点。作者认为,提高氮素籽粒生产效率应该是遗传改良的重点,是高产氮高效协同的最佳指标。

2 水稻氮效率基因型差异

水稻在籼粳亚种间^[17-19,22]、杂交稻与常规稻间^[17-19]、同一类型不同基因型间^[15,16,36,37]均存在氮素吸收利用的显著性差异。单玉华等^[17,18]采用一种氮素水平下的群体水培试验,发现籼稻植株的氮素利用效率明显高于粳稻,其氮素籽粒生产效率分别为 25.960 ± 4.192 和 $23.045 \pm 5.344 \text{ kg} \cdot \text{grain} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ N}$ 。殷春渊等^[22]通过大田试验研究了4种氮素水平(0、150、225和300 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 纯氮)下中熟中籼和中熟中粳的氮素吸收利用差异,结果表明,在低氮和中氮水平下,籼稻的氮吸收利用率明显高于粳稻(分别为26.42%和25.80%,35.08%和28.25%),高氮情况下则刚好相反。说明对水稻氮效率的评价不应该仅仅局限在同一个氮肥水平。杂交稻一般较常规稻对氮肥敏感,与常规籼粳稻相比,其总吸氮量高22.8%~16.4%^[21]。江立庚^[36]等也报道,杂交稻氮素的生产效率、农艺效率、回收效率和收获指数均较常规稻高。但单玉华等^[17]认为杂交粳稻与常规粳稻的氮素籽粒生产效率无显著差异,程建峰等^[19]也报道常规籼稻、常规粳稻和籼型杂交稻间氮素营养效率差异不显著。关于两系和三系杂交稻的氮效率,结论也不一致。单玉华等^[17]认为三系杂交籼稻高于两系杂交籼稻,其氮素籽粒生产效率($\text{kg} \cdot \text{grain} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ N}$)分别为: 26.230 ± 2.298 和 24.782 ± 3.925 ;江立庚等^[36]则报道两系杂交稻稍高于三系杂交稻,但差异不明显。这可能与试验方法和材料有关。张亚丽等^[37]采用177个粳稻基因型进行田间筛选试验发现,各基因型间的氮生理利用率($\text{kg} \cdot \text{grain} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ N}$)存在显著差异,其中,中稻基因型变异系数为23.0%,晚稻基因型变异系数为19.0%。以上研究表明,在现有资源中进行氮高效基因型的筛选是切实可行的。

3 水稻氮效率基因型差异的机理

利用差减法 and 同位素示踪法测定水稻基因型的氮效率来指导育种工作不太现实,深入探讨水稻氮效率差异机理,寻找出几个或多个与氮效率密切相关的形态或生理指标对指导氮高效基因型评鉴及选育更具应用价值。Masclaux等^[38]认为植物氮效率应是氮吸收、同化、转运和再利用综合作用的结果,由于研究的复杂

性,实际工作中常分为氮吸收和同化、氮转运与再利用两个方面进行研究。

3.1 水稻氮高效吸收与同化

3.1.1 根系 根系是水稻氮素吸收和同化的主要器官,氮高效型水稻具有良好的根系形态和较强的根系活力,为植株大量、高效吸收和同化氮素奠定了良好基础^[39]。樊剑波等^[29]通过溶液培养方法研究表明,低氮水平(1mmol/L)下,总根长是衡量水稻苗期氮素吸收的重要指标,但高氮条件(4mmol/L)下则关系不显著。程建峰等^[30]的土培盆栽试验认为,拔节期较高的根密度和根系总吸收面积是水稻氮素高效吸收的重要特征。魏海燕等^[28]大田试验表明,各生育时期,氮高效型(RE)水稻的根干重、根系体积均极显著大于氮低效型水稻;另一方面,氮高效型根系 α -NA 氧化量、总吸收表面积和活跃吸收表面积以及活跃吸收表面积比均大于氮低效型水稻根系,体现了根系生理性状的优势。樊建波等^[29]在温室砂培条件下研究了不同氮效率的2个水稻基因型在2个供氮水平下(1和5mmol/L)根系生物学特性及生理机制的响应。结果表明,在高氮处理下,氮高效品种(南光)较低氮处理的总根长与根系表面积分别增加127%和114%,而氮低效品种(Elio)的总根长与根系表面积仅增加92%和82%,而且Elio在齐穗期后根系形态参数水平下降显著;南光的根系伤流强度在拔节期较Elio高出11%(1mmol/L)和32%(5mmol/L),灌浆期南光较Elio高出12%(1mmol/L)和12%(5mmol/L),差异均显著。说明氮高效品种对氮素水平的反应更加敏感。进一步研究^[30]发现,氮高效型(RE)水稻具有较强的根系耗能、氧化还原力,促进根内化合物的合成及氮吸收和同化,提高了根系伤流强度、可溶性糖和游离氨基酸含量。

3.1.2 物质生产 水稻物质生产与积累在决定水稻产量的同时也影响着水稻对氮素的吸收和利用^[40]。过低的有效分蘖导致水稻灌浆期对碳、氮需求少,从而降低氮利用率^[41],而氮高效(RE)类型水稻分蘖成穗率高,从而提高氮的有效积累。有效分蘖临界叶龄期和拔节前,氮高效型水稻的根冠比极显著大于氮低效型,而抽穗期和成熟期则表现出相反的趋势。说明氮高效型水稻在前期可能具有较强的发根能力,同时地下部和地上部的合理比例及协调生长也是促进植物高效吸收利用氮素的主要因素^[28]。樊剑波等^[29]研究表明,在2个供氮水平下,2个水稻品种植株的总吸氮量和干物质质量随着供氮水平的提高而增加,氮高效水稻品种南光生育后期的地上部及根系的生物量显著高于氮低效水稻品种Elio。由此说明,水稻对氮素的吸收

和干物质生产是一致的。

3.1.3 叶片

3.1.3.1 叶片光合 水稻剑叶的光合特性与植株的氮肥吸收利用效率关系密切。与氮低效基因型相比,氮高效基因型(RE)水稻生育后期具有较好的光合特性,较长的光合功能期;同时,其PS II反应中心更加稳定,具有更大的光能转化为电化学能的潜力,非光化学猝灭对光合机构也有更好的保护作用。因而,在促进植株光合物质积累的同时,氮高效基因型通过地上部与地下部的调节反馈增强植株对氮肥的吸收利用^[31]。曾建敏等^[26]研究报道,在幼穗分化期,不同氮效率基因型间的净光合速率(P_n)和1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)含量差异不明显,而在齐穗期,氮低效基因型的 P_n 低于高效基因型;幼穗分化期时氮高效基因型的可溶性蛋白含量低,而谷氨酰胺合成酶(GS)活性高;氮吸收利用率与GS活性和齐穗期的 P_n 显著正相关,而与可溶性蛋白含量、Rubisco含量显著负相关。

3.1.3.2 叶片衰老 水稻叶片的衰老,不仅减少光合物质的积累,也会加剧根系活力的降低^[42,43],氮素吸收利用效率也随之下降。较之氮低效基因型,氮高效水稻基因型齐穗后剑叶中SOD、POD、CAT酶活性高,其活性氧清除酶活性随叶片衰老而下降的幅度低,膜脂质过氧化产物MDA含量少^[44]。究其原因,可能与不同氮素利用效率水稻基因型衰老过程中氮素调配与运转的差异有着密切关系^[45,46]。说明氮吸收效率和转运效率是相互联系的。目前生产上可利用激素与植物生长调节剂、营养元素和遗传改良等方法来调节水稻叶片衰老,以提高氮素利用率。

3.2 水稻氮高效转运与再利用

3.2.1 氮积累与分配 不同氮利用效率类型水稻氮素的积累与转移存在鲜明的差异^[27]。大多数研究认为,氮高效基因型能在抽穗后积累更多的氮素并且向籽粒的转运量高。如董桂春等^[24]报道,高氮素籽粒生产效率类型的品种抽穗期、成熟期茎鞘叶中氮素比例小、穗中氮素比例大,成熟期尤为明显;结实期茎鞘叶氮素运转量大、运转率高。张亚丽等认为^[37],水稻成熟时较低的秸秆氮浓度可表明水稻具有较高的氮生理利用效率。另有报道^[27],相对于氮低效类型,氮高效类型水稻在有效分蘖临界叶龄期前氮素适度积累,有效分蘖临界叶龄期后,氮素有效积累高而无效积累低;在抽穗期氮高效类型不仅积累了大量的氮素,具有较高的氮素转移量和转移率,在抽穗后仍然积累大量的氮素并输往籽粒。

水稻叶片含氮量在一定程度上提高有利于提高其单叶光合速率^[47],然而,叶片本身既需要较高的氮素水平以维持高二氧化碳同化能力,同时又必须大量输出氮素以满足新生器官生长的需求^[48]。对玉米^[49]的研究表明,抽穗后叶片过多的氮素转移会影响自身的光合作用和加速叶片衰老,所以,水稻生育后期碳氮代谢平衡与氮利用率的关系值得进一步研究。已有研究发现,氮高效水稻品种的单位叶绿素的光合速率较高^[26,50],氮素的瞬时利用效率与氮素利用率高度正相关^[51]。因此,培育氮高效基因型应注重提高其叶片单位氮素的光合能力。

3.2.2 干物质分配 收获指数(HI)为籽粒产量与总生物量的比例,反映光合产物向结实器官(籽粒)的分配效率。有报道^[24]认为,籼稻茎鞘叶中氮素运转量大,运转率高,滞留少,促进了茎鞘叶中的碳水化合物向穗部的运转,从而提高了经济系数,促进了氮素籽粒生产效率的提高。但水稻茎鞘叶中的氮素向穗部转移的生理基础、氮素的转移对碳水化合物的转运调节等问题目前还不清楚,值得进一步深入探讨。

3.2.3 库容量 库容量 = 单位面积穗数 × 每穗粒数 × 饱粒千粒重。据 Wada 等^[52]研究结果,库容量可明显影响水稻植株氮素由营养器官向生殖器官的转移量。单玉华等^[25]研究认为,随着库容量增大,稻株的吸氮能力显著增强,且抽穗后氮素由营养器官向生殖器官的转移比例明显加大,氮素的物质生产效率、籽粒生产效率及氮素收获指数均明显提高。进一步研究^[53,54]表明,大库容量类型品种抽穗后的吸氮能力强,成熟期氮素在营养器官中比例小、穗中氮素比例大、结实期茎鞘叶氮素运转量大。究其原因,首先是大库容量类型籼稻具有更好的根系形态特征和根系活力^[55],从而促进了氮素更多更高效的吸收;其次是更大的库容量可以对源进行强势的拉动调节,促进源的光合产物更多地转运到穗部^[56]。上述结果表明,增加库容量与提高水稻氮素的吸收效率与利用效率是一致的,也为将库容量作为水稻氮素营养性状辅助选择指标提供了依据。

3.3 氮代谢分子机理研究

3.3.1 铵态氮 NH_4^+ -N 是主要的氮肥形态,植物通过铵转运蛋白(ammonium transporter, AMT)从土壤溶液中吸收 NH_4^+ 。水稻基因组序列中有 10 个 *OsAMT*s 基因^[57],也有报道 12 个^[58]。但对其研究大多局限于 *OsAMT1* 家族的 3 个基因上^[57-59],结论还稍有争议。在表达部位上,*OsAMT1.1* 基因在根和茎中组成型表达,*OsAMT1.2* 和 *OsAMT1.3* 是根特异性表达的^[57]。

在表达规律上,*OsAMT1.1* 受缺氮诱导,高氮抑制,对 NH_4^+ 的亲合力最强^[59],表达量最高^[60],因此推测它是缺氮条件下水稻铵吸收主要调控基因。*OsAMT1.2* 受氮调节的规律同 *OsAMT1.1*^[59],但表达量少,分蘖期的表达水平较苗期高^[61],这与分蘖期需要吸收更多 N 一致,其在铵吸收、运输及从维管系统回收中均起作用^[58]。*OsAMT1.3* 受光照诱导^[59],这同 NH_4^+ 吸收碳水化合物的规律一致,因此,推测其可能是碳、氮代谢之间的联系;另有研究认为 *OsAMT1.3* 受 N 诱导^[57]。

谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)是水稻氮同化的主要酶系。正常铵同化时,GS/GOGAT 循环占 95% 以上,GDH 起辅助作用。质体 GS(GS2)主要参与铵同化,细胞质 GS(GS1)主要参与氮转移。铵同化效率高的品种,其根部 GS 和 GOGAT 的活性高^[30]。Sun 等^[62]报道,谷氨酰胺合成酶基因高效表达增强了转基因水稻对氮素缺乏的耐性。编码 GS 的基因中 *OsGln1.1* 表达量最高,编码 GOGAT 的基因中 *OsGlu* 表达量最高^[60],说明 *OsGln1.1* 和 *OsGlu* 可能是铵同化过程中的重要调控基因。氮高效(NHI)基因型叶片和籽粒谷氨酰胺合成酶(GS)与谷氨酸合成酶(GOGAT)活性显著高于氮低效基因型,有利于叶片游离氨基酸的合成和外运,灌浆期穗颈伤流游离氨基酸含量高^[23],但水稻氮利用差异的分子机理还缺乏深入研究。

3.3.2 硝态氮 植物通过硝酸盐转运蛋白(nitrate transporter, NRT)从土壤溶液中吸收硝态氮。硝酸盐转运蛋白基因主要有 NRT1 和 NRT2 两大家族,水稻上研究较多的是 *OsNRT2.1* 和 *OsNRT1.1*。Lin 等^[63]报道,*OsNRT1* 都是组成型表达,表达部位在根的最外层表皮和根毛中,且表达受 NH_4^+ 的抑制^[64,65]。徐海荣等^[66]从氮高效水稻品种 TP309 中克隆了与 *OsNrt2.1* 高度同源的硝酸盐转运蛋白(NRT)基因 *OsTNrt2.1*,发现该基因的表达表现器官特异性,在根中高于在叶中,表明在根系的 NO_3^- 吸收中可能具有重要作用。此外,*OsTNrt2.1* 的表达受 NH_4^+ 的抑制和 NO_3^- 的诱导,并具典型的昼夜节律特征。硝酸还原酶(NR)是水稻同化 NO_3^- -N 的诱导酶,也是限速酶。有报道指出,氮高效品种根系的 NR 活性高^[30]。但水稻中有几个 NR 基因尚无系统报道。曹云等^[67]指出,在水稻幼苗体内,*OsNia2* 可能是硝酸还原酶的主效基因,且氮高效品种对增硝营养的响应更为强烈,*OsNia1*、*OsNia2* mRNA 表达量也较高。

综上所述,水稻氮高效机理主要表现在以下几个方面:(1)根系吸氮能力强;(2)叶片光合效率高,对根

系吸氮反馈调节能力强;(3)籽粒库容量大,拉动氮素向籽粒转运;(4)氮素积累与干物质生产较一致,地上和地下部生长协调;(5)氮素转移与干物质分配相互促进。深层机理是:(1) NH_4^+ 及 NO_3^- 转运蛋白基因表达强,增加对氮的吸收;(2)氮同化酶(包括NR、GS、GOGAT、GDH等)基因高效表达,酶活性增加,促进氮素同化和转移;(3)光照诱导基因(如*OsAMT1.3*)一定程度上维持了水稻必需的C、N平衡。

4 氮效率与水稻产量的关系

水稻通过氮素吸收、同化、运转、再利用等多个生理过程的综合作用直接决定着氮效率,并最终影响籽粒产量。

从氮效率与产量的关系来看,程剑锋等^[19]报道,氮素吸收效率和干物质生产效率、氮收获指数间有一定的颞颞性,但氮素干物质生产效率和氮收获指数与单株产量存在极显著的正相关,单玉华^[17]也有类似报道。殷春渊等^[22]研究表明,氮素吸收利用效率、氮素农学利用效率、氮素生理利用效率与产量的相关系数分别为0.883、0.97、0.675,前两者均达极显著水平。说明水稻高产与氮高效在一定条件下可以在水稻基因型本身达到统一。Tadahiko Mae等^[68]就曾报道一个既高产且氮生理利用率高的基因型,并将原因归结为更大的库容量导致转移到穗部的干物质质量增加。

从氮效率因子对产量的贡献来看,研究结论不一。Singh等^[15]报道,水稻75%的产量差异是吸收效率造成的。张耀鸿等^[69]研究认为,产量差异主要是氮素利用效率引起,而吸收效率的差异很小,并把氮素利用效率的差异归于氮收获指数的差异。阳显斌等^[70]报道,氮素籽粒生产效率是影响产量的主要因素。也有报道^[38]认为,不同基因型产量差异由氮吸收和利用效率共同决定,并受到生育期和施氮量的影响。

5 展望

5.1 水稻高产与氮高效协同

大量证据表明,水稻高产与氮高效在一定程度上是可以基因型本身得到统一的。但实际工作中,高产基因型的氮效率往往并非高效,而氮高效的基因型其产量水平也不高,高产氮高效基因型非常缺少。说明在以往的育种过程中,过于注重高产性状的筛选,而未足够重视氮效率的提高;另一方面,在进行氮效率研究和种质筛选过程中,一味注重氮效率的提高(且主

要是低氮水平下),却未充分考虑到高产。从长远来看,低产和中产条件下的氮高效虽有一定理论意义,但面临人口增长、经济发展和环境恶化等压力,高产条件下的氮高效才更具现实意义。高产氮高效协同研究应该是今后氮效率基因型研究的发展方向。

由于水稻产量与氮肥利用效率均受到施氮量的极显著影响,水稻高产条件下如何达到与氮高效协同统一更是一个极其复杂的问题,研究的难度很大。水稻高产与氮高效协同的正确目标究竟是什么?具体如何设定?仍是比较模糊。这在很大程度上制约了“协同”研究的进程。

在此,笔者根据其他研究者及本课题组长期多年多点研究^[39,41,71,72]的基础上,将水稻产量与氮效率的最佳协同定义为:在氮肥施用能使水稻基因型产量潜力得到充分表达的前提下最大限度地提高氮肥利用率,并有效地减轻对环境的压力。

5.2 水稻高产与氮高效的协同规律与机理

长期以来,尽管有关水稻的高产育种与栽培以及提高氮肥利用效率的相关基础研究很多,有些方面也较为深入。但由于多方面因素的限制,常常使水稻的高产与氮肥高效研究分离,甚至独立开了。因此迄今有关水稻高产与氮高效的相互关系、特别是二者的协同机理并不清楚。

值得一提的是,以往的氮效率机理研究对源、库的报道较多,而关于“流”的研究却未见报道。茎秆作为流的主要载体,是影响倒伏的最直接因子。倒伏使水稻光合产物的形成、运输和储存受阻,结实率明显降低,限制产量潜力的发挥^[73]。随着产量水平的提高,倒伏对水稻产量的影响越来越大,即使近年育成的半矮秆耐肥抗倒高产品种,也同样存在倒伏问题^[74]。特别是随着超高产水稻品种种植面积的逐渐扩大及化肥施用量的不断增加,倒伏问题日趋严重^[2]。研究表明,氮高效基因型氮素及碳水化合物向穗部的转运量大,是否可以认为“流畅”?氮利用效率高的基因型是否具有发达的茎秆结构和生理基础?是否具有更强的抗倒伏能力?研究氮效率差异与水稻抗倒伏性状的关系,对水稻高产与氮高效统一具有重要意义。此外,水稻氮效率基因型差异与生育后期碳氮代谢平衡有何关系?其碳氮代谢关键酶的调节机制是什么?今后还需做更深入的研究。同时,应开展不同氮效率水稻品种氮吸收和代谢基因及相关调控基因的表达差异研究,了解控制高产的基因与氮高效基因是否有互作,这无疑会对高产与氮高效的协同产生重要意义。

5.3 氮效率的科学评价及鉴定方法

以往的水稻氮效率评价多局限于一两个氮素水平,而对众多水稻基因型而言,只有找到其最适氮素水平,并在该水平下评价其对氮素的吸收利用才更具科学性。虽然已有研究者意识到了基因型的最适氮素水平和高产与氮高效的协同重要性,但由于设置的氮素水平等级和范围不够,不能通过方程很好的模拟基因型的最适氮素水平,有可能并未发挥出基因型本身的氮素最高增产潜力。并且,在氮效率基因型差异的实际机理研究中,通常也是将众多基因型统一在一个或两个氮素水平,这未免造成研究结果有失偏颇,所建议的氮效率鉴定指标缺乏代表性与实用性。所以今后开展各基因型最适氮素水平下氮效率研究对氮效率的评价以及高产与氮高效的协同均显得尤为必要。

参考文献:

- [1] 程式华,李建.现代中国水稻[M].北京:金盾出版社,2007:3
- [2] 杨惠杰,杨仁崔,李义珍,姜照伟,郑景生.水稻茎秆性状与抗倒性的关系[J].福建农业学报,2000,15(2):1-7
- [3] De Datta S K, Buresh R J. Integrated nitrogen management in irrigated rice[J]. *Adv. Soil Sci*, 1989,10:143-169
- [4] Vlek P L G, Byrnes B H. The efficiency and loss of fertilizer N in low land rice[J]. *Fertilizer Res*, 1986,9: 131-147
- [5] De Datta S K. Improving nitrogen fertilizer efficiency in lowland rice in tropical Asia[J]. *Fertilizer Res*, 1986, (9):171-186
- [6] 李娟,黄平娜,刘淑军,张建峰,姜慧敏,秦道珠,文石林,杨俊诚.不同施肥模式对水稻生理特性、产量及其N肥农学利用率的影响[J].核农学报,2011,25(1):169-173
- [7] 李庆逵.中国农业持续发展中的肥料问题[M].江西:江西科学技术出版社,1997
- [8] 李荣刚.高产农田氮素肥效与调控途径—以江苏太湖地区稻麦两熟农区为例推广及全省[D].北京:中国农业大学,2000
- [9] FLAR. Annual report. CLAT, Cali, Colombia, 2001
- [10] FAO. Statistical databases, Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations,2004
- [11] Wittc, Dobermann, A, Abdulrachman S. et al. Internal nutrient efficiencies of irrigated lowland rice in tropical and subtropical Asia [J]. *Field Crops Res*, 1999,63:113-138
- [12] Ahmad A R, Zulkefli M, Ahmed M et al. Environmental impact of agricultural inorganic pollution on groundwater resources of the Kelantan Plain, Malaysia. In: Aminuddin B Y, Sharma M L, and Willett I Red. Agricultural impacts on groundwater quality [J]. *A CIA R Proceedings*,1996,61: 8-21
- [13] Cassman K G, Kropff M J. Nitrogen use efficiency of rice reconsidered: What are the key constraints? [J]. *Plant Soil*, 1993, 155: 359-362
- [14] Carlos C, Lianne M D, Pierre D. Inter-relationships of applied nitrogen, SPAD, and yield of leafy and non-leafy maize genotypes [J]. *J Plant Nut*, 2001, 24 (8): 1173-1194
- [15] Singh U, Lagha J K, Castillo E G, et al. Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium and long duration rice [J]. *Field Crops Res*, 1998, 58: 35-53
- [16] Koutroubasa S D, Ntanosb D A. Genotypic differences for grain yield and nitrogen utilization in Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions [J]. *Field Crops Res*, 2003, 83: 251-260
- [17] 单玉华,王余龙,山本由德,黄建晔,杨连新,张传胜.不同类型水稻在氮素吸收及利用上的差异[J].扬州大学学报(自然科学版),2001,4(3):21-26
- [18] 单玉华,王余龙,山本由德,黄建晔,董桂春,杨连新,张传胜,居静.常规籼稻与杂交籼稻氮素利用效率的差异[J].江苏农业研究,2001,22(1):12-15
- [19] 程建峰,戴廷波,曹卫星,姜东,刘宜柏.不同类型水稻种质氮素营养效率的变异分析[J].植物营养与肥料学报,2007,13(3):175-183
- [20] 殷春渊,魏海燕,张庆,戴其根,霍中洋,许轲,张胜飞,杭杰,马群.不同氮肥水平下中熟籼稻和粳稻产量、氮素吸收利用差异及相互关系[J].作物学报,2009,35(2):348-355
- [21] 杨肖娥,孙羲.不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究[J].土壤学报,1992,21(1):73-79
- [22] 殷春渊,张庆,魏海燕,张洪程,戴其根,霍中洋,许轲,马群,杭杰,张胜飞.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
- [23] 程建峰,戴廷波,曹卫星,姜东,潘晓云.不同氮收获指数水稻基因型的氮代谢特征[J].作物学报,2007,33(3):497-502
- [24] 董桂春,王余龙,周娟,张彪,张传胜,张岳芳,杨连新,黄建晔.不同氮素籽粒生产效率类型籼稻品种氮素分配与运转的差异[J].作物学报,2009,35(1):149-155
- [25] 单玉华,王海候,龙银成,王余龙,潘学彪.不同库容量类型水稻在氮素吸收利用上的差异[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2004,25(1):41-45
- [26] 曾建敏,崔克辉,黄见良,贺帆,彭少兵.水稻生理生化特性对氮肥的反应及与氮利用效率的关系[J].作物学报,2007,33(7):1168-1176
- [27] 魏海燕,张洪程,杭杰,戴其根,霍中洋,许轲,张胜飞,马群,张庆,张军.不同氮利用效率水稻氮素积累与转移的特性[J].作物学报,2008,34(1):119-125
- [28] 魏海燕,张洪程,张胜飞,杭杰,戴其根,霍中洋,许轲,马群,张庆,刘艳阳.不同氮利用效率水稻基因型的根系形态与生理指标的研究[J].作物学报,2008,34(3):429-436
- [29] 樊剑波,沈其荣,谭炯壮,叶利庭,宋文静,张亚丽.不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J].生态学报,2009,29(6):3052-3058
- [30] 程建峰,戴廷波,荆奇,姜东,潘晓云,曹卫星.不同水稻基因型的根系形态生理特性与高效氮素吸收[J].土壤学报,2007,44(2):266-272
- [31] 魏海燕,张洪程,马群,戴其根,霍中洋,许轲,张庆,黄丽芬.不同水稻氮利用效率基因型剑叶光合特性[J].作物学报,2009,35(12):2243-2251
- [32] 魏海燕,张洪程,戴其根,霍中洋,许轲,杭杰,马群,张胜飞,张庆,刘艳阳.不同水稻氮利用效率基因型的物质生产与积累特性[J].作物学报,2007,33(11):1802-1809
- [33] 江立庚,曹卫星.水稻高效利用氮素的生理机制及有效途径

- [J]. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 261-264
- [34] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 杨建昌, 王光火, 邹应斌, 张福锁, 朱庆森. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略[J]. 中国农业科学, 2002, 35(9): 1095-1103
- [35] Peng Shaobing, Roland J. Buresh, Huang Jianliang, Yang Jianchang, Zou Yingbin, Zhong Xuhua, Wang Guanghuo, Zhang Fusuo [J]. Strategies for overcoming low agronomic nitrogen use efficiency in irrigated rice systems in China, Field crop research, 2006(96): 37-47
- [36] 江立庚, 戴廷波, 韦善清, 甘秀芹, 徐建云, 曹卫星. 南方水稻氮素吸收与利用效率的基因型差异及评价[J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 466-471
- [37] 张亚丽, 樊剑波, 段英华, 王东升, 叶利庭, 沈其荣. 不同基因型水稻氮利用效率的差异及评价[J]. 土壤学报, 2008, 45(2): 267-273
- [38] Masclaux C, Valadier M H, Brugiére N, et al. Characterization of the sink/source transition in tobacco shoots in relation to nitrogen management and leaf senescence[J]. Planta, 2000, 211: 510-518
- [39] Fan Jianbo, Zhang Yali, D. TURNER, Duan Yinhua, Wang Dongsheng, Shen Qirong. Root physiological and morphological characteristics of two rice cultivars with different nitrogen-use efficiency[J]. Pedosphere, 2010, 20(4): 446-455
- [40] 董桂春, 王余龙, 张传胜, 张岳芳, 陈培峰, 杨连新, 黄建晔, 龙银成. 氮素籽粒生产效率不同的水稻品种物质生产和分配的基本特点[J]. 作物学报, 2007, 33(1): 137-142
- [41] Zhang Yali, Fan Jianbo, Wang Dongsheng, Shen Qirong. Genotypic differences in grain yield and physiological nitrogen use efficiency among rice cultivars[J]. Pedosphere, 2009, 19(6): 681-691
- [42] 王彦荣, 华泽田, 陈温福, 代贵金, 郝宪彬, 王岩, 张忠旭, 隋国民. 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(6): 892-898
- [43] 焦德茂, 李霞, 黄雪清, 季本华. 不同高产水稻品种生育后期叶片光抑制、光氧化和早衰的关系[J]. 中国农业科学, 2002, 35(5): 487-492
- [44] 魏海燕, 张洪程, 马群, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 张庆, 黄丽芬. 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型叶片衰老特性[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 645-654
- [45] Mae T, Ohira K. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plants[J]. Plant Cell Physiol, 1981, (22): 1067-1074
- [46] Mei H S, Thimann K V. The relation between nitrogen deficiency and leaf senescence[J]. Physiol. Plant, 1984, (62): 157-161
- [47] Hiroyuki Shiratsuchi, Tooru Yamagishi, Ryuichi Ishii. Leaf nitrogen distribution to maximize the canopy photosynthesis in rice[J]. Field crop research, 2006(95): 291-304
- [48] 徐克章, 黑田荣喜, 平野贡. 水稻开花后叶片含氮量与光合作用的动态变化及其关系[J]. 作物学报, 1995, 21(2): 171-175
- [49] 金继运, 何萍. 氮钾营养对春玉米后期碳氮代谢与粒重形成的影响[J]. 中国农业科学, 1999, 32(4): 55-62
- [50] 张浩, 姚旭国, 张小斌, 郑可锋. 区域水稻穗期叶片氮素的遥感估测初探[J]. 核农学报, 2009, 23(3): 364-368
- [51] 王贵民, 陈国祥, 张美萍, 郝再彬. 高产杂交水稻剑叶全展后主要光合生理特征的研究[J]. 核农学报, 2008, 22(5): 697-700
- [52] Wada W, Wada G. Varietal difference in leaf senescence during ripening period of advanced *Indica* rice [J]. Japan J. Crop Science, 1991, 60(4): 529-536
- [53] 董桂春, 于小凤, 董燕萍, 李进前, 田昊, 周娟, 王云霞, 杨连新, 黄建晔, 王余龙. 不同库容量类型常规水稻品种氮素吸收与分配的差异[J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3432-3441
- [54] 董桂春, 于小凤, 赵江宁, 居静, 田昊, 李进前, 张燕, 王余龙. 不同穗型常规水稻品种氮素吸收利用的基本特点[J]. 作物学报, 2009, 35(11): 2091-2100
- [55] 董桂春, 董艳萍, 张彪, 周娟, 李进前, 于小凤, 田昊, 王余龙. 不同库容量类型水稻品种根系性状的差异[J]. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3058-3066
- [56] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科技出版社, 2000, 85-91
- [57] Sonoda Y, Ikeda A, Saiki S, von Wiren N, Yamaya T, Yamaguchi J. Distinct expression and function of three ammonium transporter genes (*OsAMT1.1-1.3*) in rice [J]. Plant and Cell Physiology, 2003, 44(7): 726-734
- [58] Li Baozhen, Mike Merrick, Li Sumei, Li Hongying, Zhu Shuwen, Shi Weiming, Su Yanhua. Molecular Basis and Regulation of Ammonium Transporter in Rice [J]. Rice Science, 2009, 16(4): 314-322
- [59] Kumar A, Silim S N, Okamoto M. Differential expression of three members of the *AMT1* gene family encoding putative high-affinity NH_4^+ transporters in roots of *Oryza sativa* sub-species *indica* [J]. Plant Cell Environ, 2003, 26(6): 907-914
- [60] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 不同铵硝比例对水稻铵吸收代谢基因表达的影响[J]. 土壤学报, 2006, 4(3): 436-442
- [61] 曹玉, 李素梅, 施卫明, 苏彦华. 水稻铵吸收基因 *OsAMT1.2* 和 *OsAMT3.3* 在不同生育期中的表达量差异及其在酵母细胞中吸收功能初析[J]. 土壤, 2009, 41(4): 612-619
- [62] Sun Hui, Huang Qiman, Su Jin. Highly effective expression of glutamine synthetase genes *GS1* and *GS2* in transgenic rice plants increases nitrogen-deficiency tolerance [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(5): 492-498
- [63] Lin C M, Koh S, Stacey G, Yu S M, Lin T Y, Tsay Y F. Cloning and functional characterization of a constitutively expressed nitrate transporter gene, *OsNRT1*, from rice [J]. Plant Physiol, 2000, 122: 379-388
- [64] Kronzucker H J, Glass A D M, Siddiqi M Y. Inhibition of nitrate uptake by ammonium in barley. Analysis of component fluxes [J]. Plant Physiol, 1999, 120: 283-291
- [65] Okamoto M, John Vidmar J, Glass A D M. Regulation of *NRT1* and *NRT2* gene families of *Arabidopsis thaliana*: Responses to nitrate provision [J]. Plant Cell Physiol., 2003, 44(3): 304-317
- [66] 徐海荣, 谷俊涛, 路文静, 邓若磊, 曹云飞, 肖凯. 水稻硝酸盐转运蛋白基因 *OsNRT2.1* 的编码蛋白特征和表达 [J]. 作物学报, 2007, 33(5): 723-730
- [67] 曹云, 范晓荣, 孙淑斌, 徐国华, 沈其荣, 狄廷君. 增硝营养对不同基因型水稻苗期硝酸还原酶活性及其表达量的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(1): 99-105

- [6] Tsutsumi Y, Tsunoda S, Kamada H, et al. PEGylation of interleukin-6 effectively increases its thromboplastic potency [J]. *Thromb Haemost*, 1997, 77(1):168 - 173
- [7] Zeidler C, Kanz L, Hurkuck F, et al. In vivo effects of interleukin-6 on Thrombosis in Healthy and irradiated Primates [J]. *Blood*, 1992, 80(11):2740 - 2745
- [8] Harris J M, Martin N E, Modi M. Pegylation: a novel process for modifying pharmacokinetics [J]. *Clinical Pharmacokinetics*, 2001, 40(7):359 - 551
- [9] Mitra G, Mumtaz S, Bachhawat B K. Enhanced stability and therapeutic utility of proteins upon conjugation with hydrophilic polymers [J]. *Hindustan Antibiotic Bull*, 1993, 35(1 - 2):133 - 156
- [10] 唐刚华, 姜国徽, 张云, 等. 同位素标记示踪法测定神经生长因子血药浓度 [J]. *临床药理学*, 1998, 3(4):227 - 229
- [11] 汤仲明, 刘秀文, 柴彪新. 蛋白质多肽类药物药代动力学研究的方法学和实验设计 [J]. *中国药理学和毒理学杂志*, 1996, 10(3):161 - 168
- [12] Castell J V, Geiger T, Gross V, et al. Plasma clearance, organ distribution and target cells of interleukin-6/hepatocyte-stimulating factor in the rat [J]. *European Journal of Biochemistry*, 1988, 177:357 - 361
- [13] 查建群, 郑企琨, 黎月玲. 白细胞介素-6 再小鼠体内的药代动力学研究 [J]. *广东药学*, 1995, 3:53 - 54
- [14] Bracho F, Mark D, Krailo, Violet Shen, et al. A Phase I Clinical, Pharmacological, and Biological Trial of Interleukin 6 Plus Granulocyte-Colony Stimulating Factor after Ifosfamide, Carboplatin, and Etoposide in Children with Recurrent/Refractory Solid Tumors; Enhanced Hematological Responses but a High Incidence of Grade III/IV Constitutional Toxicities [J]. *Clinical Cancer Research*, 2001, 7:58 - 67
- [15] Banks R E., Forbes M A., Patel P M, et al. Subcutaneous administration of recombinant glycosylated interleukin 6 in patients with cancer: pharmacokinetics, pharmacodynamics and immunomodulatory effects [J]. *Cytokine*, 2000, 12(4):388 - 396

(责任编辑 邱爱枝)



(上接第 1063 页)

- [68] Tadahiko Mae, Ayako Inaba, Yoshihiro Kaneta, et al. A large - grain rice cultivar, Akita 63, exhibits high yields with high physiological N - use efficiency [J]. *Field crop research*, 2006(97):227 - 237
- [69] 张耀鸿, 张亚丽, 黄启为, 徐阳春, 沈其荣. 不同氮肥水平下水稻产量以及氮素吸收、利用的基因型差异比较 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(5):616 - 621
- [70] 阳显斌, 张锡洲, 李廷轩, 余海英, 吴德勇. 不同产量水平小麦的氮吸收利用差异 [J]. *核农学报*, 2010, 24(5):1073 - 1079
- [71] 苏祖芳, 周培南, 许乃霞, 张亚洁. 密肥条件对稻株氮素吸收和产量形成的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(4):281 - 286
- [72] 赵全志, 丁艳锋, 黄丕生, 凌启鸿. 水稻植株含氮量与穗粒重关系 [J]. *南京农业大学学报*, 1999, 22(4):13 - 18
- [73] 李荣田, 姜廷波, 秋太权, 崔成焕, 龚振平. 水稻倒伏对产量影响及倒伏和株高关系的研究 [J]. *黑龙江农业科学*, 1996, (1):13 - 17
- [74] 章忠贵, 刘斌美, 许学, 张丽丽, 王敏, 吴跃进. 水稻株高突变系的农艺性状与抗倒伏研究 [J]. *核农学报*, 2010, 24(3):430 - 435

(责任编辑 邱爱枝)