文章编号: 1005-0906(2005)01-0089-04

玉米氮效率及其研究进展

王进军, 黄瑞冬

(沈阳农业大学农学院, 农业部作物生理生态遗传育种重点开放实验室, 辽宁 沈阳 110161)

摘要: 玉米氮效率的基因型差异决定了不同氮肥供应条件下氮素吸收能力的差异, 选用氮高效品种可以在低氮条件下获得高产, 减少氮肥的浪费。近年来国内外对玉米氮效率的研究主要有以下几个方面: 植株性状与氮效率的关系、氮效率的生理生化基础、氮效率的遗传改良等。对玉米氮效率及研究进展进行了综述, 并讨论了如何继续开展对玉米氮效率的研究工作。

关键词: 玉米; 氮效率; 植株性状; 生理生化; 遗传改良

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Nitrogen Use Efficiency and Its Research Advances in Maize

WANG Jin-jun, HUANG Rui-dong

(Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology, Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: The difference of nitrogenous absorption capability of maize is decided by genetic variability of NUE (nitrogen use efficiency). So, breeding N efficient variety may acquire high yield with low N input and reduce the waste of N fertilizer. In recent years, the researches on NUE of maize focused primarily on the relations between plant characters and NUE, the physiological and biochemical basis of NUE as well as the genetic improvement. The research advances in this area were reviewed and the further research was discussed.

Key words: Maize; Nitrogen use efficiency; Plant character; Physiology and biochemistry; Genetic improvement

在上个世纪杂交育种获得成功, 玉米的产量潜力得到了大幅度的提高。人们通过一系列栽培措施来不断挖掘这一巨大潜力, 其中, 增施氮肥是一项必不可少的措施。然而, 近年来玉米单产进入了平台阶段, 氮肥施用量的增加幅度远远超过了玉米产量的增加幅度, 造成了氮肥利用率的下降。不仅如此, 氮肥的过量施用还引起了土壤的板结与酸化、水体的富营养化、酸雨的增多等污染问题。解决这一问题的的重要途径之一就是研究玉米的氮效率基因型差异, 选育氮高效利用的玉米品种。不同基因型玉米的氮效率存在着一定差异, 国内外已有不少报道。本文就玉米氮效率及其研究进展作一概述, 以期对玉米氮高效研究及遗传改良和育种工作提供参考。

1 氮效率的涵义

氮效率(Nitrogen Use Efficiency, NUE)是指特定氮素供应条件下作物产量的高低。氮效率有两方面的含义: 一方面是指作物在同等供氮条件下吸氮量的大小; 另一方面是指作物对已吸收氮素利用率的高低, 也就是单位吸收氮素所产生的干物质多少。但这是一个抽象的概念, 并不能量化氮效率的高低。Moll(1982)进行了氮效率决定因素的分解, 将氮效率分解为氮吸收效率 (Nitrogen uptake efficiency, NU_{PE})、氮利用效率 (Nitrogen utilization efficiency, NU_{UE}), 同时又进一步分解为氮转移效率、抽丝前后氮吸收差异等。他将氮效率进行了量化: 氮效率=子粒产量/总供氮量, 氮吸收效率=植株总吸氮量/总供氮量, 氮利用效率=子粒产量/植株总吸氮量。同时, 他在对 8 个杂交种和 2 个氮水平进行研究后认为, 在低氮条件下, 氮效率的差异主要是由于氮利用效率不同; 而在高氮条件下, 氮吸收效率起主要作

收稿日期: 2004-04-14

作者简介: 王进军(1979-), 男, 沈阳农业大学农学院在读硕士生, 从事玉米栽培生理研究。Tel: 024-88493396
黄瑞冬为本文通讯作者, Tel: 024-88421122

用。杨际朝(1991)研究表明,玉米的吸氮能力因品种的不同而有所差异,对氮素敏感型品种氮总吸收量比不敏感型品种大,且抽丝期以后具有较强的吸氮能力,敏感型品种抽丝期以后吸氮量约占生育期总吸氮量的35%,不敏感型品种仅占10%。虽然氮效率由氮吸收效率和氮利用效率构成,但是二者遗传能力有一定的差异。陈范骏(2003)研究表明,不论在高氮条件下还是在低氮条件下,氮吸收效率遗传力都大于氮利用效率遗传力。总之,玉米氮效率、氮吸收效率、氮利用效率具有基因型差异。根据这一特性,可以将玉米品种分为高产品种和高效品种,前者是指在高氮条件下取得比其它品种高产的品种,后者是指在低氮或不施氮条件下取得比其它品种高产的品种。

2 玉米氮效率的研究进展

玉米氮效率的基因型差异早在20世纪初就已被初步认识到,20世纪70年代末玉米氮效率问题开始引起人们的重视。目前,国际上玉米氮效率研究已进入氮高效遗传改良阶段,并已初见成效。中国在这方面的研究工作起步较晚,主要集中在玉米氮效率基因型差异的研究上。

2.1 玉米植株性状与氮效率的关系

根是玉米氮素吸收的最主要器官。Mackay和Barker(1986)在研究高肥效型和低肥效型玉米植株在高氮和不施氮条件下根系的生长情况、植株重量及含氮量变化时,发现施氮后低肥效型植株根长和根表面积没有增加,而高肥效型则明显增加。到抽丝期,在施氮处理的两种土壤上,高肥效型的根长比低肥效型分别长36%和39%,认为全生育期中高肥效型玉米较强的根系生长可能是该杂交种在高氮条件下生长量大的原因之一。李燕婷等(2001)以氮高效玉米自交系原引1号和氮低效玉米自交系综31为研究材料,采用盆栽土培法,在正常供氮条件和低氮供应条件下对玉米幼苗植株体内氮的循环量及其在地上部/根间的分配进行了研究,发现原引1号幼苗中地上部和根间的氮循环量大,氮向根的分配量高,因而有利于其根系的生长,表现为根/地上部之比和总根长较高,这可能有利于其中后期对氮素的吸收和利用。王艳等(2003)选用对氮反应有典型差异的两个玉米自交系478和CA170,研究其田间根系生长和形态对氮水平反应的动态变化。结果表明,低氮水平下氮高效基因型478根系生物量显著大于氮低效基因型CA170,高氮水平下二者根系生物量的差异减小;低氮有利于根系纵向生长,表现为总根长、

平均根长显著增加,且478总根长、平均根长及侧根密度均大于CA170。虽然许多研究都表明,在低氮水平下氮高效基因型品种根系比低效品种显著发达,而在高氮下却表现不出,但是这一现象的机理却难以解释。一种观点认为氮素缺乏诱导了高效型品种根系的生长;而另一种观点则认为高效型品种的根系一般情况下都比低效型的发达。因此,氮素缺乏时更易吸收土壤深层氮素,氮素充足时低效型品种吸收的氮素与高效型品种相差较小。

对以子粒为主要收获对象的玉米,穗部性状对产量起着至关重要的作用。然而,目前穗部性状对玉米氮效率贡献大小的研究较少。近年来,这一问题引起了注意,一些学者开始从事这方面的研究。陈范骏(2002)研究了不同氮素条件下单株粒重与穗部性状的关系,结果表明,高氮条件下,行粒数、穗行数、穗重、穗粒数、出籽率都与单株粒重呈正相关,而且达到极显著水平;低氮条件下,行粒数、穗行数、穗重、穗粒数与单株粒重显著正相关,出籽率与单株粒重正相关,但未达到显著水平。通过通径分析,研究穗部性状对单株粒重的贡献大小:在高氮条件下,穗行数、行粒数和百粒重对单株粒重最为重要,三者的直接通径系数分别为0.7900、0.4282和0.3591;低氮条件下,穗重和穗行数对单株粒重最为重要,二者的直接通径系数分别为0.9475和0.7947。

玉米品种的多穗性与其氮效率之间的关系在很早以前就被一些学者所注意到。早在20世纪80年代,Kamprath和Anderson(1982;1984)研究发现,施氮增产与单株穗数增加正相关,抽丝期氮浓度与单株穗数正相关,认为可以将低氮条件下的多穗性作为选择指标。

2.2 玉米生理生化指标与氮效率的关系

玉米品种的氮效率差异是非常复杂的问题。氮效率不同品种的外部表现本质上是由其生理生化基础的不同所决定的,即不同氮效率玉米品种的生理生化过程有所差异。

Muchow(1988)研究发现,在缺氮条件下,叶面积较大和叶中含氮量较高与玉米的高产有很大关系,产量与灌浆期的持续时间有很大关系。灌浆期的时间长短部分决定于叶的衰老和正常叶面积的维持。Lafitte和Edmeades(1994)发现,玉米子粒产量与叶片衰老速度表型相关系数很高。陈范骏(2002)研究表明,玉米子粒产量与单株叶面积表型相关也较高($r_p=0.7372$)。二者的研究进一步支持了Muchow的观点。Lafitte和Edmeades(1994)在 C_0 和 C_2 代全同胞轮回选择群体的比较研究中发现,在低氮和高氮条件

下,产量与穗位叶的叶绿素浓度、穗位叶叶面积、植株高度、开花至吐丝期间间隔时间及叶片衰老速度的表型相关系数都很高,认为低氮条件下选择这些次级相关性状可作为改良玉米氮效率的选择指标。高氮条件下玉米吐丝期的生物量和棒三叶叶面积对单株粒重的贡献最大;低氮条件下对单株粒重贡献最大的是成熟期生物量和棒三叶叶面积。

硝酸态氮的吸收是玉米根系氮素吸收的主要形式之一,硝酸还原酶(NR)是硝态氮代谢过程中的第一酶,也是硝态氮同化过程中的限速酶。因此,许多学者想通过对硝酸还原酶活性(NRA)的研究,寻找评价玉米氮效率的简便途径。Cacao 等(1983)利用幼苗营养液培养的方法,研究了1930~1975年间育成的玉米杂交种对硝酸盐的吸收能力及硝酸还原酶变化,总的趋势是随产量的提高,两者均得以改善,其中与硝酸盐吸收效率的相关系数为0.520,与NRA的相关系数为0.488。Feil 等(1993)进一步研究认为,在生长期进行幼苗的硝酸还原酶活性测定和选择的方法可能会加速子粒产量和氮效率育种。Messmer 等(1984)以NRA为指标进行了多样表现型轮回选择,对杂交种叶片NRA和还原态氮(RN)进行评价,田间试验表明,高RN-低NRA基因型产量最优;与低RN基因型相比,高RN基因型具有高产(+10.5%)、成熟时子粒含水率低、抽丝期晚(2 d)、子粒多(+6%)、粒小(-4%)、灌浆后期(35 d至成熟)子粒干物质积累快(+20%)的特点。美国Illinois大学,曾以NRA为指标对玉米进行了多代选择结果表明,选择到8代时高NR品系的NRA已达到低NR品系的4倍,然而二者的产量均比原亲本低。从上述研究可以看出,NRA与玉米产量的相关性并没有明确的统一,这可能由于取样期、取样部位、测定方法及测定前后环境条件的影响。而且近年来,人们发现玉米质膜上存在高调控和多相的 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收转运系统,这些系统独立于NR存在,很多人猜想是与其它高等植物中同样存在的 NO_3^- -transporter和 NH_4^+ -transporter系统,但尚未见证明该系统存在的研究。

谷氨酸合成酶(GS)是调节铵态氮向氨基酸转化的关键酶之一。Machado 等(1992)发现,GS活性与子粒产量之间显著正相关,可以作为氮高效的选择指标。Magalhaes(1990)认为,叶片铵浓度和GS活性可作为铵态氮利用效率的选择指标。醇溶蛋白(Zein)作为玉米子粒蛋白中含量较高的蛋白之一,其合成速度和水平也因玉米基因型而有所差别。对氮素敏感型玉米品种Zein含量随氮增加而逐渐增加,子粒产

量较高;对氮素不敏感型玉米品种Zein含量在低氮水平下很快达到饱和,不再随氮增加而增加,产量较低。陈范骏等(1999)在两个氮水平下研究10个玉米自交系木质部伤流液中的氨基酸/硝态氮水平变异,发现在低、高氮水平下变异系数分别为118.39%和54.91%,认为有可能作为氮高效品种筛选的指标之一,因为根伤流液中的氨基酸/硝态氮浓度变化可以认为是根内无机氮吸收、同化(与碳水化合物供应有关)及地上与地下氮循环共同作用的结果,因而有可能反映不同氮水平条件下植株整体的代谢适应性。

2.3 玉米氮效率的遗传改良研究

玉米氮效率研究的最终目的是选育氮高效玉米品种,提高氮肥利用率,这一工作在国外已取得了较大进展,其中美国、墨西哥和德国等国家尤为突出。德国霍因海姆大学已选育出在低氮条件下增产11%的玉米杂交种。WKS公司选育的氮高效玉米品种可在玉米产量不减的前提下,减少30%的氮肥施用量。在美国,据1997年统计已经选育出18份氮高效玉米自交系,它们分别为ND201、NC250、NC252、NC254、NC256、NC258、NC262、NC264、ND257、ND258、ND259、ND260、ND262、ND263、ND264、ND265、NDE266和ND304W。在墨西哥CIMMYT利用耐低氮玉米种群进行轮回选择,选育氮高效品种,取得了一定进展。目前,他们的氮高效玉米品种选择指标为:产量、开花至吐丝期间间隔、叶片叶绿素含量、叶片衰老速率、花期的稳定性、植株的穗位高以及低氮条件下的多穗性。中国农业大学玉米氮高效课题组从1996年开始收集整理全国玉米杂交种和自交系,对其氮效率进行筛选、评价,同时进行氮高效育种的尝试,取得了一些进展,在组配的杂交组合中,有一个组合通过了连续3年多点试验,无论在低氮条件下(不施氮肥)还是在高氮条件下相对于对照品种增产幅度均在5%~11%。

3 玉米氮效率的进一步研究

玉米氮效率研究工作已开展了较长一段时间,也取得了较大进展。虽然如此,由于玉米氮效率直接测定的方法较复杂,准确度低,而且到目前为止难以对有效的次级选择指标进行统一,导致玉米氮效率的研究及遗传改良工作进展缓慢。因此,需要多方面研究工作的共同开展。

继续开展玉米形态结构与氮效率关系的科研工作,鉴定玉米形态性状与氮效率的相关性大小,寻找与氮效率关系密切的形态性状作为氮高效品种选育的次级指标,为高产、高效玉米品种的选育提供参

考。建立系统的玉米氮高效品种形态结构,从植株整体上把握氮高效品种的特征,使氮高效品种能得到较全面准确的描述。对玉米氮效率的生理基础作进一步的深入研究,如:重视碳水化合物同化和转移与玉米氮效率之间的关系,注意光合作用、呼吸作用与玉米氮效率的关系,从而更深入细致的认识生理指标与玉米氮效率的关系,寻找合适的方法对玉米氮效率的生化指标作进一步研究,更准确地判断这些指标与氮效率之间的关系。如:应对 NRA 与玉米氮效率的关系作进一步研究,判断 NRA 能否作为或在何种情况下可作为氮高效品种的次级选择指标;一些至今仍未涉及到的生化指标,如激素(IAA、CTK等)、氮代谢过程中的一些酶或中间产物,应慎重考虑并有选择地开展研究。利用玉米形态结构、生理生化指标与氮效率的关系,评价已有品种资源对氮素的响应,从而选育高产品种和高效品种。同时开展玉米氮效率的遗传改良工作,为育种提供氮高效材料。用 RFLP 进行玉米氮效率的 QTL 定位,用分子标记辅助育种,选育氮高效玉米基因型品种。

参考文献:

[1] 杨际朝. 不同基因型玉米 N 代谢类型及遗传研究[D]. 北京农业大学, 1991.

[2] 陈范骏, 米国华, 刘向生, 等. 玉米氮效率性状的配合力分析[J]. 中国农业科学, 2003, 36(2): 134-139.

[3] 李燕婷, 等. 玉米幼苗地上部/根间氮的循环及其基因型差异[J]. 植物生理学报, 2001, 27(3): 226-230.

[4] 王艳, 米国华, 张福锁. 氮对不同基因型玉米根系形态变化的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(3): 69-71.

[5] 陈范骏, 等. 玉米杂交种氮效率遗传相关与途径分析[J]. 玉米科学, 2002, 10(1): 10-14.

[6] 向春阳, 等. 玉米氮素效率基因型差异的研究进展[J]. 玉米科学, 2002, 10(1): 75-77.

[7] 陈范骏, 米国华, 张福锁, 等. 华北区部分主栽玉米杂交种的氮效率分析[J]. 玉米科学, 2003, 11(2): 78-82.

[8] 关义新, 马兴林, 向春阳, 等. 不同玉米自交系氮效率的分析[J]. 玉米科学, 2004, 12(1): 100-102.

[9] 陈范骏, 等. 玉米自交系木质部伤流液中氮素形态差异及其氮效率的关系[J]. 中国农业科学, 1999, 32(5): 43-48.

[10] Moll R H, Kamprath E J, Jackson W A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization [J]. Agron J., 1982, 74: 562-568.

[11] Mackay A D, Barber S A. Effect of nitrogen on root growth two corn genotypes in the field[J]. Agron J., 1986, 78: 699-703.

[12] Kamprath E J, Moll R H, Rodriguez N. Effects of nitrogen fertilization and recurrent selection on performance of hybrid population of corn[J]. Agron, 1982, 5: 955-1002.

[13] Anderson E L, Kamprath E J, Moll R H. Nitrogen fertility effects on accumulation, remobilization and partitioning of N and dry matter in corn genotypes differing in prolificacy. Agron J., 1984, 76: 397-404.

[14] Muchow R C. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment. II. Grain yield and nitrogen accumulation[J]. Field Crops Res., 1988, 18: 31-43.

[15] Laffitte H R, Edmeades G O. Improvement for tolerance to soil nitrogen in tropical maize. III. Variation in yield across environment[J]. Field Crops Res., 1994, 39: 27-38.

[16] Cacco G, Saccocani M, Ferrari G. Changes in the uptake and assimilation efficiency for sulfate and nitrate in maize hybrid selected during the period 1930 through 1975[J]. Physiol Plant, 1983, 58: 171-174.

[17] Feil B, Thiraporn R, Stamp P. In vitro nitrate reductase activity of laboratory-grown seedling as an indirect selection criterion for maize[J]. Crop Sci., 1993, 33: 1280-1286.

[18] Messmer M J, Lambert R J, Hageman R H. Classification of certain N traits as criteria for the identification of productive maize genotypes[J]. Crop Sci., 1984, 24: 605-610.

[19] Herbert J, Kronzucker M, Siddiqi Y. Glass, kinetics of NO_3^- influx in Spruce[J]. Plant Physiol, 1995, 109: 319-326.

[20] Macho A T, Magalhaes J R, Magnavaca R. Activity of enzymes involved in the nitrogen metabolism in different maize genotypes [J]. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 1992, 4(1): 45-47.

[21] Magalhaes J R, Purcino A A C, Macho A T. Study of physiological parameters for the selection of maize genotypes efficient in ammonium uptake[J]. Documentos Empresa Capixaba de Pesquisa Agropecuaria, 1990, 65: 104.

[22] Presterl T, Seitz G, Landbeck M. Nitrogen efficiency and varietal breed. New task for maize breeding[J]. Mais, 1994, (2): 51-53.

本刊声明

1. 本刊已加入“中国期刊网”、“中国学术期刊(光盘版)”和“万方数据数字化期刊群”。
2. 如有不同意上网的作者,请在来稿时说明,否则按同意处理。
3. 上网后的作者稿酬,本刊编辑部将一次付清,不再另付。