

不同氮效率水稻品种苗期吸氮效率差异及其机理研究

赵首萍^{1,2}, 赵学强^{1,2}, 施卫明^{1*}

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008;

2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 以大田筛选得到的不同生物学特性的 12 个水稻品种为材料, 研究了水培条件下这些品种苗期的吸 N 效率差异, 结果表明大田 N 效率不同的品种在苗期水培条件下吸 N 效率也不相同, 并且大田相同类型的品种在苗期 N 效率也不完全相同。供试 7 个大田高产品种中只有桂单 4 号、云粳 38 和黔育 421 这 3 个水稻品种在水培环境中同样保持较其它品种生物量大, N 响应高的特性; 另外 3 个大田高产品种南光、予粳 7 号和 4007 在苗期 N 效率表现很差; 红稻 Vmax 虽然很大, 但是生物量很小, 所以综合表现一般。3 个低产品种 Elio、抚宁小红芒和黄金糯中, Elio 在苗期 N 效率很高, 另外 2 个品种 N 效率不高。研究发现, 生物量(尤其是根系的生物量)和对 NH_4^+ 的亲合力(1/Km)以及 Vmax 是水稻苗期吸 N 效率的主要决定因素。典型的苗期 N 高效品种有桂单 4 号、黔育 421、Elio 和云粳 38, 这些品种苗期 N 累积量高, N 响应值高, 原因在于桂单 4 号、黔育 421 和 Elio 在水平增加后 Vmax 都成倍增加, 尤其 Elio 的 Vmax 一直都很高, 而云粳 38 则主要是靠较高的生物量来获得高吸 N 量。典型的低效品种有南光、4007、武运粳 7 号和予粳 7 号, 这些品种 N 累积量小, N 响应值小, 原因在于其中前 3 个品种在 N 水平增加后 Vmax 都降低, Km 大幅度增加, 而予粳 7 号虽然 Vmax 稍有增加, 但亲合力则降低最大而成为所有品种中最低的, 所以综合结果仍是低效。

关键词: 氮效率; 水稻; 基因型差异; 吸收动力学; 氮响应

中图分类号: S511; S143.1

氮(N)肥是作物从土壤中吸收量最多的元素, 对作物的生命活动和产量形成具有重要意义。水稻是我国主要粮食作物, 现阶段水稻对 N 素的利用效率并不高^[1]。据估计大田生产中 N 肥利用率大概在 30%~35% 之间^[2-3], 这不仅造成经济浪费, 而且对生态环境造成巨大污染^[4-9]。近几十年来, 充分挖掘植物遗传潜力, 利用植物营养遗传特性的基因型差异, 通过筛选和培育 N 高效品种来提高 N 肥利用率的策略; 即所谓的生物学途径受到了极大的重视^[10-12]。而明确不同基因型之间 N 效率不同的生理及生物学机制是 N 高效育种的基础, 同时还要依赖于不同 N 效率品种的筛选。目前对水稻不同 N 效率的研究很多, 但大多集中在不同类型品种比较上, 如杨肖娥^[13]和单玉华^[14]的研究。由于不同类型之间遗传背景不同, 可比性较差, 难以说明问题。因此, 本研究选用在大田筛选中得到的同一类型(粳稻)

的不同 N 效率品种为材料, 在实验室水培条件下, 进一步分析了大田 N 效率不同品种苗期的 N 素吸收利用情况, 并从吸收动力学角度阐述了 N 效率不同的可能原因, 为研究 N 高效的分子生物学机理以及从生物学途径提高 N 素利用率奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所选用的试验材料是以 199 个不同来源的粳稻品种在江苏无锡大田 3 个 N 水平下, 以高于或低于各项指标平均值的 30% 为标准筛选得到的不同 N 效率品种 10 个, 另外加入江苏主栽高产品种扬稻 6 号和武运粳 7 号作为 CK(表 1)。

1.2 方法

1.2.1 种子萌发及培养条件 水稻种子用 1% NaClO 浸泡表面消毒 30 min, 37 °C 黑暗浸种 24 h,

①基金项目: 国家自然科学基金重大项目(批准号 30390080)资助。

* 通讯作者(wmshi@issas.ac.cn)

作者简介: 赵首萍(1976—), 女, 黑龙江鸡西人, 博士后, 主要从事植物营养研究。E-mail: zhaoshouping760320@yahoo.com.cn

表1 供试材料的基本性状

Table 1 Biological characters of rice cultivars in the experiments

品种	生育期 (d)	类型	品种	生育期 (d)	类型
桂单4号	145	高产、高生物量、高N响应	抚宁小红芒	130	低产、低生物量、低N响应
南光	151	高产、高生物量、高N响应	黄金糯	139	低产、高生物量
予粳7号	145	高产、高生物量、高N响应	4007	130	高产、低生物量
云粳38	139	高产、高生物量、高N响应	黔育421	145	高产、高生物量
红稻	139	高产、高生物量、高N响应	扬稻6号	145	江苏主栽高产品种
Elio	144	低产、低生物量、低N响应	武运粳7	155	江苏主栽高产品种

发芽的种子转移到预先放在托盘内的纱网上, 托盘内盛 1/2 木村 B 培养液 (N 水平为 NH_4NO_3 0.5 mmol/L, 其它元素不变) 进行预培养。植株生长室温度: $25^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$, 相对湿度 (RH): 75%, 光照: $300 \mu\text{E}/(\text{m}^2\text{s}^2)$ 。昼夜循环: 光照 14 h / 黑暗 10 h。苗龄 15 天时, 选取长势一致的幼苗转移到容积为 18 L 的大托盘上培养, 每个大托盘为 18 L 营养液/24 个孔。培养液中加入硝化抑制剂二氰胺 5.89 mg/L。管理: 每天早晚各调 1 次 pH 值到 5.5, 每天每个大托盘内加入新培养液 1 L, 每隔 3 天换 1 次培养液。

1.2.2 水培条件下不同 N 效率品种生物量变化情况分析 ①处理: 发芽后在含 N 为 0.5 mmol/L NH_4NO_3 的 1/2 木村 B 培养液中进行预培养 15 天后, 转入含 N 为 0.5 mmol/L NH_4NO_3 的完全木村 B 培养液中。②取样: 苗龄 28 天时, 取样。将根部和地上部分分开, 分别测定干物重、含 N 量和 N 累积量。

1.2.3 动力学吸收参数测定 ①处理: 水稻种子发芽后在含 N 为 0.5 mmol/L NH_4NO_3 的 1/2 木村 B 培养液中进行预培养 15 天后, 转入含 N 为 0.5 mmol/L NH_4NO_3 的完全木村 B 培养液中。苗龄 28 天时, 选取长势一致的植株, 进行 N 饥饿处理 48 h (除 N 外, 其它元素含量同木村 B 培养液一致) 后, 采用耗竭法进行 NH_4^+ 吸收动力学测定。② NH_4^+ 吸收动力学测定: 在以 0.2 mmol/L CaSO_4 为溶剂配成的 0.5 mmol/L 和 1.0 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 中培养 10 h, 取样时间为: 0、5、10、20、30、60、90、120、150、

180、210、240、270、300、330、360、390、420、450、480、510、540、570、600 min, 测定培养液中 NH_4^+ 含量。③数据分析: 根据蒋延惠^[15]的方法作吸收曲线图, 分析计算出 V_{max} 和 K_{m} 值。

1.2.4 不同品种对 N 响应的测定 ①处理: 水培, 2 个处理, 3 个重复。水稻种子发芽后在含 N 为 0.5 mmol/L NH_4NO_3 的 1/2 木村 B 培养液中进行预培养 15 天后, 选取长势一致的水稻幼苗, 分别转入含不同 N 水平的木村 B 营养液 (体积 18 L) 中进行培养。低 N 水平设置为 0.1 mmol/L NH_4NO_3 , 高 N 水平设置为 2.0 mmol/L NH_4NO_3 。其它养分含量同木村 B 培养液一致 (表 2)。②取样: 不同 N 水平处理后每隔 4 天取样 1 次, 分地上部和地下部进行分析, 共取样 2 次。分别测定生物干物重、含 N 量和 N 累积量。

1.2.5 测定方法 植株含 N 量测定用凯氏定 N 法, 溶液 NH_4^+ 浓度测定用流动分析仪法^[17]。

1.2.6 数据处理 数据用计算机软件 SPSS 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 水培条件下不同 N 效率水稻品种的总体变异情况分析

图 1 表明, 不同基因型的水稻品种即使在相同 N 水平下生长, 生物量和吸 N 量在品种间也有很大差异。

表2 水培处理培养液配制 (除 N 外, 其它元素含量同木村 B 培养液一致)

Table 2 Concentrations of nutritional elements in solution for hydroponics

NH_4NO_3	其它元素 (mg/L)		标准含量 (mg/L)	
0.1 mmol/L	$\text{MgSO}_4 = 65.9$	$\text{CaCl}_2 = 40.18$	P = 5.6	K = 21.4
	$\text{NaH}_2\text{PO}_4 = 21.88$	KCl = 40.61	Ca = 14.6	Mg = 13.3
2.0 mmol/L	Fe-EDTA	其它微量元素(A-Z 溶液) ^[16] pH=5	S = 17.58	Fe = 1.12
	二氰胺 = 5.89			

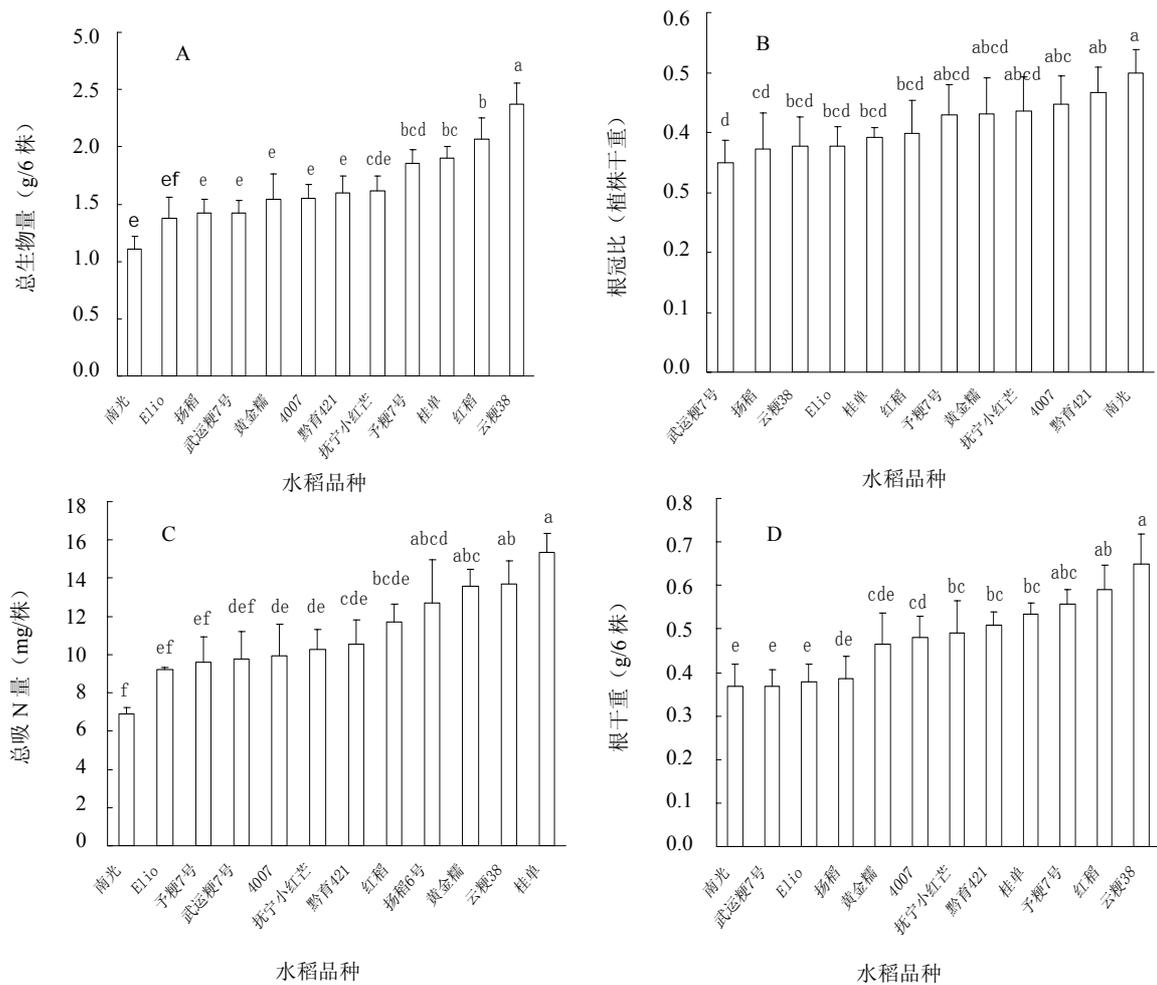


图 1 供试 12 个水稻品种的生物量(A)、根冠比(B)、N 累积量(C)及根干重(D)的比较

(图中不同字母表示不同处理差异显著性 ($P < 0.05$); 误差线代表标准误 (SE); 下同)

Fig. 1 Biomass (A), ratio of root to leaf (B), nitrogen accumulation (C) and roots dry weight (D) of the 12 rice cultivars in the experiment

水培条件下比较了不同 N 效率水稻品种生物量 (图 1-A) 以及根冠比 (图 1-B) 和总吸 N 量 (图 1-C)。结果表明, 大田表现高产、高生物量、高 N 响应品种桂单 4 号和云粳 38 水培条件下同样可以获得较高的生物量, 但这两个品种根冠比都不高。其中的一个例外就是南光, 虽然属于大田高产品种, 但是其生物量和 N 累积量在苗期反倒不如一些低产品种如 Elio 和抚宁小红芒等, 出现这一现象并不奇怪, 因为我们只是测定了苗期的 N 累积量以及生物量, 而品种间由于基因型不同, 对 N 吸收最快的时期也不相同。南光虽然生物量和 N 累积量不高, 根冠比却是供试 12 个品种中最高的, 而且显著高于桂单 4 号和云粳 38 (图 1-B), 但从根干重的绝对量来看 (图 1-D), 还是南光最低, 桂单 4 号、予粳

7 号、云粳 38 和红稻最高, 且差异达到显著水平 ($P < 0.05$), 但红稻和予粳 7 号的 N 累积量并不高。从图 1 来看, 大田高产的 7 个品种中只有桂单 4 号和云粳 38 的总吸 N 量和生物量都表现比其它品种高, 这说明大田 N 高效品种在苗期实验室内水培条件下不一定表现高效。桂单 4 号和云粳 38 可能是属于苗期就表现出高效特性的品种, 而其它品种可能是后期高效。

2.2 不同 N 效率水稻品种 NH_4^+ -N 吸收动力学差异

不同基因型之间在相同条件下获得的生物量和 N 累积量不同, 为了探明基因型之间在吸收上的差异, 采用离子耗竭的方法, 在两个 N 起始浓度下比较了不同 N 效率水稻品种对 NH_4^+ -N 吸收动力学参数的影响 (表 3)。

表3 不同水稻品种 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收动力学参数比较Table 3 Parameters of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ absorption kinetics of the 12 rice cultivars

品种	0.5 mmol/L $\text{NH}_4^+\text{-N}$		1.0 mmol/L $\text{NH}_4^+\text{-N}$	
	V_{\max} ($\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})$)	K_m (mmol/L)	V_{\max} ($\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})$)	K_m (mmol/L)
红稻	7.57 cd	0.115 a	17.97 a	0.223 d
桂单4号	7.64 bcd	0.113 a	17.02 a	0.176 d
黔育421	7.97 abcd	0.117 a	14.03 b	0.246 d
Elio	10.50 a	0.120 a	13.02 b	1.441 ab
予粳7号	6.04 d	0.121 a	9.25 c	1.693 a
扬稻6号	10.29 a	0.122 a	5.89 d	1.142 bc
南光	8.13 abcd	0.084 a	2.52 e	1.008 c
武运粳7号	9.64 abc	0.122 a	2.43 e	1.032 c
4007	8.86 abc	0.121 a	1.92 e	0.994 c
黄金糯	10.21 ab	0.117 a	1.87 e	1.192 bc
云粳38	5.83 d	0.121 a	1.48 e	0.991 c
抚宁小红芒	8.91 abc	0.121 a	1.01 e	1.026 c

注: 表中数据为3个重复的平均值, 表中同列不同字母表示不同品种间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

总而言之, 在 0.5 mmol/L NH_4^+ 条件下不同 N 效率水稻品种对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的 K_m 没有显著差异, 但是相比较而言, 南光的 K_m 值最低。在 0.5 mmol/L NH_4^+ 条件下, V_{\max} 在品种间有显著差异, 可以看出高生物量品种桂单4号、予粳7号、云粳38、红稻和黔育421对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的 V_{\max} 都不比低生物量品种 Elio、黄金糯和抚宁小红芒高(表3)。引起这种现象的原因可能是高产品种生物量较大, 尤其是桂单4号、予粳7号、云粳38和红稻, 从图1中已经证明这4个品种的生物量较高, 虽然根冠比不高, 但这4个品种根重绝对量都很高, 根系较发达。因此, 虽然 V_{\max} 没有表现出吸收上的优势, 即: 单位根重的吸收能力相同, 但高产品种以较高的根生物量获得较高的吸 N 量(图1-C)。南光虽然根冠比最高, 但是总生物量很小, 因此, 吸收的 N 量也就最少。当 NH_4^+ 增加为 1.0 mmol/L 时, 品种间 V_{\max} 出现更显著的差异, 最高的是高产品种桂单4号和红稻, 其次是黔育421和 Elio, 然后是予粳7号和扬稻6号。同时, K_m 值在不同品种间的差异也比 0.5 mmol/L NH_4^+ 条件下的差异大, 这说明 0.5 mmol/L NH_4^+ 条件下, 可能是由于 NH_4^+ 浓度偏低, 所得到的吸收特征参数不能完全体现品种的吸 N 效率特性, 因而也就不太适合用来评估品种吸 N 效率的差异。

根据 NH_4^+ 由 0.5 mmol/L 增加到 1.0 mmol/L 时各个品种 V_{\max} 和 K_m 值的变化, 将供试 12 个水稻品种分为以下几类: 红稻、桂单4号和黔育421为一类, 这3个品种在 NH_4^+ 增加后, K_m 变化很小, 说明对 NH_4^+ 的亲合力没有明显变化, 但是 V_{\max} 增加很大, 说明这3个品种在 NH_4^+ 增加后对 NH_4^+ 的吸收大大加强; 第二类是予粳7号和 Elio, 在 NH_4^+ 增加后 K_m 迅速增加, 虽然这2个品种 V_{\max} 有所增加, 但是亲合力非常低, 这2个品种之间的不同就是 Elio 在两个 NH_4^+ 水平下 V_{\max} 一直都显著高于予粳7号(表3); 第三类是扬稻6号、南光、武运粳7号、黄金糯、抚宁小红芒、4007和云粳38, 这几个品种在 NH_4^+ 增加后, V_{\max} 和亲合力都降低。

2.3 不同 N 效率水稻品种在不同供 N 水平下的表现差异

为了验证以上3类品种对不同供 N 水平的反应, 我们又观察了以上12个品种在 0.1 mmol/L NH_4NO_3 和 2.0 mmol/L NH_4NO_3 下的生长情况, 结果如表4所示。

不同 N 效率水稻品种的生物量及吸 N 量对供 N 水平增加的响应不同(表4)。不同 N 水平处理 10 天后, 各品种生物量和吸 N 量在两个 N 水平下有很大差异。N 水平增加后, 生物量和吸 N 量响应都比较小的品种有予粳7号、武运粳7号、南光和 4007,

表 4 供试 12 个品种在不同 N 水平下生物量和 N 累积量比较

Table 4 Biomass and nitrogen accumulation of the 12 rice cultivars with different nitrogen supply level

品种	20 天				25 天			
	0.1 mmol/L NH ₄ NO ₃		2.0 mmol/L NH ₄ NO ₃		0.1 mmol/L NH ₄ NO ₃		2.0 mmol/L NH ₄ NO ₃	
	生物量 (g/6 株)	吸 N 量 (mg/株)						
云粳 38	0.57 a	2.43 a	0.68 a	5.33 a	1.22 a	2.50 a	2.18 a	15.60 a
Elio	0.52 ab	2.40 a	0.60 ab	4.60 ab	1.02 abc	2.44 ab	1.71 b	11.85 b
扬稻 6 号	0.52 ab	2.56 a	0.55 bc	4.55 abc	1.05 ab	2.27 abc	1.62 bc	11.62 b
桂单 4 号	0.47 c	1.95 b	0.54 bc	4.01 bcd	1.00 bcd	1.96 bcd	1.74 b	11.51 b
黔育 421	0.42 cd	2.13 ab	0.48 cd	3.63 cd	0.84 cde	1.77 cde	1.64 bc	11.44 b
黄金糯	0.32 fg	1.60 cd	0.40 de	3.40 de	0.66 e	1.38 e	1.40 bcde	10.45 bc
抚宁小红芒	0.41 cde	1.90 bc	0.49 bcd	3.83 bcd	0.86 bcde	1.67 de	1.52 bcd	9.70 bcd
红稻	0.39 cdef	1.94 bc	0.48 cd	3.98 bcd	0.84 cde	1.54 de	1.35 bcdef	9.63 bcd
予粳 7 号	0.35 defg	1.65 cd	0.43 cde	3.44 de	0.91 bcd	1.75 de	1.30 cdef	8.63 cde
4007	0.35 defg	1.77 bcd	0.40 de	3.17 de	0.86 bcde	1.94 bcd	1.13 ef	7.89 cde
武运粳 7 号	0.33 efg	1.46 d	0.39 de	3.13 de	0.80 de	1.83 cde	1.16 def	7.36 de
南光	0.29 g	1.57 cd	0.35 e	2.67 e	0.68 e	1.66 de	0.98 f	6.38 e

这 4 个品种中除了予粳 7 号外, 其它 3 个品种都是 NH₄⁺ 增加后 V_{max} 降低, 亲和力也大大降低的品种 (表 3)。予粳 7 号在 N 水平增加后虽然 V_{max} 稍有增加, 但亲和力是所有品种中降低幅度最大的, 而且在 2.0 mmol/L NH₄NO₃ 培养条件下, 予粳 7 号是所有品种中亲和力最小的, 即 K_m 值最大 (表 3)。响应比较高的是云粳 38、Elio、黔育 421 和桂单 4 号。其中后 2 个品种是 NH₄⁺ 增加后 V_{max} 增加, 而 K_m 值变化不大的品种; 而 Elio 在 NH₄⁺ 增加以后, V_{max} 增加幅度不大, 但绝对值很高, 因此对 N 的响应也很高; 云粳 38 虽然 V_{max} 在 NH₄⁺ 增加后降低了, 但在 N 水平增加后生物量及吸 N 量的增加也很高 (表 4)。并且, 云粳 38 的响应值最高, 这一现象的原因可能还是云粳 38 高生物量所致 (图 1, 表 4)。在所有供试品种中, N 累积量在不同 N 水平下的差值, 最大的是云粳 38, 最小的是南光。比较特殊的是红稻, NH₄⁺ 增加后, V_{max} 增加最多 (表 3), 但是 N 累积量和生物量的增量都不高。

不同 N 效率水稻品种在相同 N 水平下 N 累积速率也表现出显著差异 (图 2)。在 0.1 mmol/L NH₄NO₃ 条件下培养时, 我们发现由于预培养液选

用 0.5 mmol/L NH₄NO₃ 进行培养, 因此在低 N 0.1 mmol/L NH₄NO₃ 处理时存在有些品种植株体内的 N 素向生长介质中排出现象 (图 2-A), 尽管总吸 N 量有所降低, 但是总的生物量还是增加的 (图 2-B), 也就是说植株体内的 N 被稀释了, 这段时间内植株生物量的增加主要是光合作用碳水化合物的作用所致。在高 N 处理中没有这种现象。

在 2.0 mmol/L NH₄NO₃ 处理中, 各品种在处理 5 天到处理 10 天之间的 N 累积净增量不同 (图 2-C)。N 累积速率较高的是云粳 38、桂单 4 号、黔育 421 和 Elio, 这些品种生物量的增长速率也表现出同样的趋势 (图 2-D), 这与上面的分析相对应, 即这 4 个品种在同一 N 水平下生长时, 与供试其它品种相比, 生物量和吸 N 量增长速率都较快, 获得的生物量和吸 N 量也较其它品种高 (表 4)。在 N 水平增加后, 这 4 个品种的 N 累积量和生物量都较其它品种有大幅度的提高, 其中桂单 4 号、黔育 421 和 Elio 在 NH₄⁺ 增加后, V_{max} 都增加而显著高于供试其它品种 (表 3); 虽然云粳 38 的 V_{max} 是降低的, 但其生物量是最大的, 尤其是其根的生物量在所有品种中是最高的, 因此, 虽然 V_{max} 降低, 但

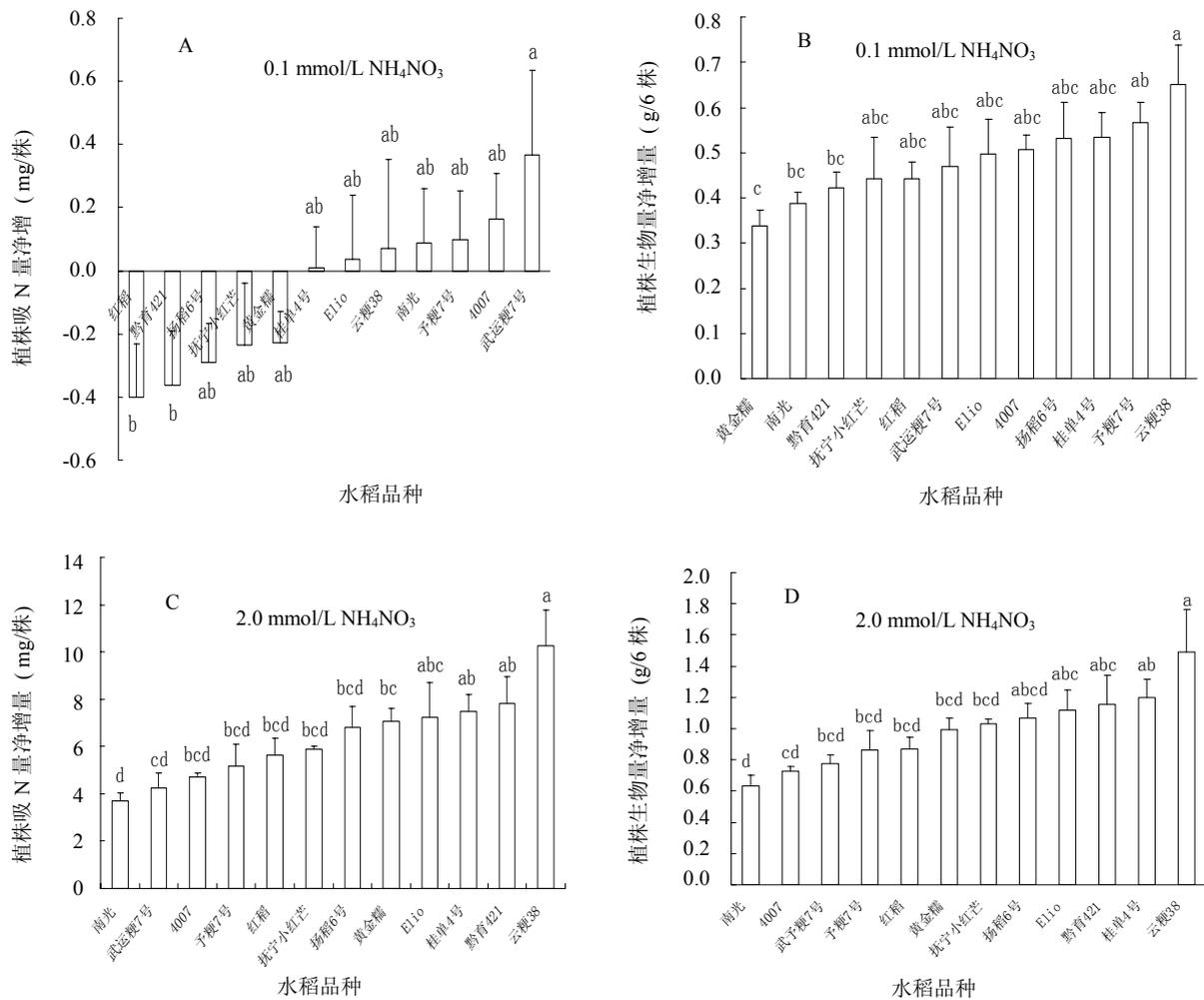


图 2 供试 12 个水稻品种在 0.1 mmol/L NH₄NO₃ 和 2.0 mmol/L NH₄NO₃ 条件下吸 N 量和生物量在 20 天到 25 天的净增量

Fig. 2 Net increase in biomass and nitrogen accumulation of rice seedlings from D20 to D25 with different nitrogen supply levels

总的吸 N 量还是增加的。

N 累积量和生物量增长速率比较小的是武运粳 7 号、南光、4007 和予粳 7 号，这 4 个品种在两个不同 N 水平下生长时，N 累积量和生物量都是供试品种中最低的 (表 4)，且 N 累积量和生物量的增长速率也是最低的，尤其是在高 N 下 (图 2)；在 N 水平增加后，这 4 个品种 N 累积量和生物量的响应值也是最小的，其中前 3 个品种都是 Vmax 降低，亲和力和大大降低的品种，予粳 7 号虽然 Vmax 稍有增加，但是亲和力大大降低，是供试 12 个品种中降低幅度最大的 (表 3)，而且予粳 7 号 Km 值也最高，即亲和力最小 (表 3)。

以不同品种对 N 水平增加的响应值和同一 N 水平下的增长速率及 N 累积量和生物量为指标进行聚类分析，结果 (图 3) 表明，首先云粳 38 自成一类，云粳 38 生物量最大，吸 N 量最高，N 响应最大。其次是第二类，也就是响应值和累积量中等偏上的一类，包括桂单 4 号、黔育 421、Elio、黄金糯和扬稻 6 号，这类品种 N 累积量和响应值仅次于云粳 38 而位居第二。这 5 个品种中可以看出扬稻 6 号虽然 N 累积量很高 (表 4)，但 N 响应不高，而黄金糯 N 累积量基本上是中等偏上的水平，N 响应也是如此，因此在第二类品种中，比较好的还是桂单 4 号、黔育 421 和 Elio。第三类是 N 累积和响应都中等偏

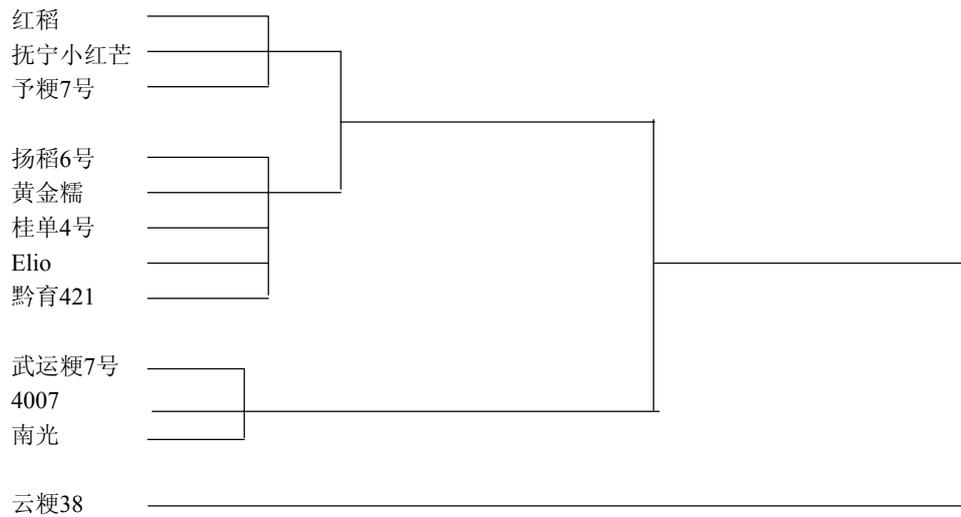


图 3 供试 12 个品种聚类分析图

Fig. 3 Hierarchical cluster analysis of the 12 rice cultivars in the experiment

下的品种,包括红稻、抚宁小红芒和予粳 7 号,其中表现最差的还是予粳 7 号。最后一类是响应值和累积量都最小的品种,包括武运粳 7 号、4007 和南光。

3 讨论

本研究以大田不同农艺性状的 12 个水稻品种为材料,研究了这些品种在实验室苗期水培条件下的 N 效率差异,结果说明,在大田条件下同样 N 效率的品种在苗期 N 效率不完全相同,即有些大田高产品种在苗期就表现出生长上的优势,如桂单 4 号、黔育 421 和云粳 38;而有些品种苗期并没有表现出高效特性,如南光和 4007 等,原因可能是由于这两个品种在后期才表现 N 高效。朴钟泽等^[18]研究了 9 个水稻品种的 N 素利用效率差异,发现各生育时期水稻不同基因型间 N 素吸收量在生育后期的孕穗期至黄熟期差异显著,水稻品种的 N 素吸收量的差异主要是生育后期水稻品种 N 素吸收能力的不同所致。同样,大田低产品种也不都是苗期吸 N 低效品种。在我们的实验中只有桂单 4 号、云粳 38 和黔育 421 苗期的吸 N 效率明显高于其它供试品种。权太勇等^[19]研究认为水稻各生育期 N 素吸收比例,移栽至抽穗形成期为 24%~32%,幼穗形成期至齐穗期为 57%~69%,齐穗期到成熟期 5.7%~10%。可见苗期的 N 效率并不能决定品种的整体生育期的 N 效率。但是了解苗期 N 效率不同的机理同样有助于了

解不同 N 效率水稻品种间的差异机制。尤其是农业实际生产中,基肥和前期 N 肥施用量很大^[20],如果不能被高效吸收利用,造成的损失很大,对环境的负面影响也很大。因此,水稻苗期 N 高效特性在降低稻田 N 肥的环境影响方面有更重要的作用。

值得说明的是, N 效率的定义和类型划分是一个比较复杂的问题,许多研究者对多种作物进行了研究,他们之间的结论有很大出入^[21]。大多数研究者还是依赖产量、生物量及吸 N 量等指标来划分,在我们的研究中,因为只涉及到苗期的 N 效率,因此我们认为苗期在高 N 和低 N 下都能获得较高的生物量和 N 累积量,并且在 N 水平增加后可以大幅度提高生物量和 N 累积量的品种就认为是苗期 N 高效品种,反之就是低效品种。在我们的研究中, N 高效品种是桂单 4 号,云粳 38、黔育 421 和 Elio, N 低效品种是南光、4007、武运粳 7 号和予粳 7 号。

关于不同基因型水稻品种间 N 效率不同这一现象国内外目前都有很多研究,但大多数还是关于不同类型品种之间的 N 效率差异,同一亚种类型水稻的品种之间(籼稻或粳稻) N 素利用效率的研究还比较少。近几年有一些研究报道,认为许多农作物不同基因型间 N 素利用效率存在显著差异^[22-26]。De Detta 等^[27]研究指出, N 素利用效率在不同水稻基因型间存在显著差异,并因年份、季节、栽培条件而表现出相当稳定的大小排序;Hasegawa^[28]通过 1992—1994 年连续 3 年的研究发现,高产水稻品种

在低 N 下同样表现高产特性, 尽管气候在年度间变化很大, 在 N 120 kg/hm² 和 N 40 kg/hm² 两个 N 水平下, 籽粒产量仍然保持极显著正相关 ($P < 0.01$), 即高产水稻品种在低 N 时也表现高产。De Datta 和 Malabuyo^[29] 也研究发现, 高产热带水稻品种不仅在高 N (N 120 ~ 150 kg/hm²) 下表现高产, 低 N (N 30 kg/hm²) 时也表现高产。De Datta 等^[30] 和 Park 等^[31] 指出即便是同型品种, 也存在较大的 N 素利用率差异, 并且因土性不同, 对 N 素的吸收反应也不一样。

杨肖娥等^[13]认为, 低 N 条件下产量较高的品种吸收利用 N 素能力较强, 具有相关的生物学特性, 如根系发达, 根生长量以及根对 NH₄⁺ 的亲合力较大。在我们的研究中也认为生物量和吸收能力 (Vmax) 以及亲合力都是水稻苗期 N 效率的决定因素。高效品种桂单 4 号和黔育 421 在 N 水平增加后, 亲合力变化不大, 但是 Vmax 增加了 2 倍左右 (表 3), 红稻虽然 Vmax 也成倍增加, 但是生物量太小, 所以总吸 N 量并不高 (表 4), 而 Elio 的 Vmax 一直比较高, 而且 N 增加后 Vmax 还有所增加。而云粳 38, N 增加后 Vmax 下降, 而且对 NH₄⁺ 的亲合力也大大降低, 但云粳 38 的生物量是最高的, 因此总的吸 N 量还是最高 (表 4)。低效品种南光、4007 和武运粳 7 号生物量小, N 增加后 Vmax 降低且亲合力大幅度降低, 因此也就造成了低效的结果。

4 结论

大田 N 效率不同的水稻品种在苗期水培条件下吸 N 效率也不相同, 并且大田条件下 N 效率表现相同类型的品种在苗期吸 N 效率也不完全相同。供试 12 个水稻品种在实验室内水培环境下的生长特性与大田不完全一致, 同样是大田高产品种, 在实验室水培条件下 N 效率表现不同, 供试 7 个大田高产品种中只有桂单 4 号、云粳 38 和黔育 421 在水培环境中同样保持较其它品种生物量大, 响应值高的特性; 另外 3 个大田高产品种南光、予粳 7 号和 4007 在苗期 N 效率表现很差; 红稻虽然 Vmax 很高, 但生物量很低, 所以 N 效率表现一般。3 个低产品种中 Elio 在苗期 N 效率很高, 与大田相反; 另外两个品种抚宁小红芒和黄金糯 N 效率一般。

本研究表明苗期 N 高效品种为桂单 4 号、黔育 421、Elio 和云粳 38; N 低效品种为南光、4007、武运粳 7 号和予粳 7 号。并且发现, 生物量 (尤其是根系的生物量) 和对 NH₄⁺ 的亲合力 Km 值以及

Vmax 在水稻苗期 N 效率中起到重要的作用。

供试 12 个水稻品种中典型的苗期 N 高效品种桂单 4 号、黔育 421、Elio 和云粳 38, 特点是苗期 N 累积量高, N 响应值高, 原因在于桂单 4 号、黔育 421 和 Elio 在 N 水平增加后 Vmax 都成倍增加, 尤其 Elio 的 Vmax 一直都很高, 而云粳 38 则主要是靠较高的生物量来获得高吸 N 量。典型的低效品种南光、4007、武运粳 7 号和予粳 7 号, 特点是 N 累积量小, N 响应值小, 原因在于其中前 3 个品种在 N 水平增加后 Vmax 都降低, Km 大幅度增加, 而予粳 7 号虽然 Vmax 稍有增加; 但亲和力则降低最大, 所以综合的结果还是低效。

参考文献:

- [1] 李伟波, 吴留松, 廖海秋. 太湖地区高产稻田氮肥施用与作物吸收利用的研究. 土壤学报, 1997, 34 (1): 70-73
- [2] 朱兆良主编. 中国土壤氮素. 江苏: 江苏科技出版社, 1992: 37-59
- [3] 朱兆良. 农田中的氮肥损失与对策. 土壤与环境, 2000, 9 (1): 1-6
- [4] Freney JR, Trevitt ACF, De Datta SK, Obcemea WN, Real JG. The interdependence of a molonia volatilization and denitrification as nitrogen loss processes in flooded rice fields in the Philippine. Biol. Fertil. Soil, 1990, 9: 31-36
- [5] Zhu ZL. Efficient management of nitrogen fertilizer for flooded rice in relation to nitrogen transformations in flooded soils. Pedosphere, 1992, 2 (2): 97-114
- [6] Zhang SL, Cai GX, Wang XZ, Xu YH, Zhu ZL, Freney JR. Losses of urea-nitrogen applied to maize grown on a calcareous fluvo-aquic soil in North China Plain. Pedosphere, 1992, 2 (2): 171-178
- [7] 司友斌, 王慎强, 陈怀满. 农田氮、磷的流失与水体富营养化. 土壤, 2000, 32 (4): 188-193
- [8] 张国梁, 章申. 农田氮素淋失研究进展. 土壤, 1998, 30 (6): 291-297
- [9] 王德建, 林静慧, 孙瑞娟, 夏立忠, 连纲. 太湖地区稻麦高产的氮肥适宜用量及其对地下水的影响. 土壤学报, 2003, 40 (3): 426-432
- [10] 张福锁, 米国华, 刘建安. 玉米氮效率遗传改良与应用. 农业生物技术学报, 1997, 5 (2): 112-117
- [11] 方萍, 陶勤南, 吴平. 水稻吸氮能力与氮利用率的 QTLs 及其基因效应分析. 植物营养与肥料学报, 2001, 7

- (2): 159-165
- [12] Fang P, Yu XM, Zhu RQ, Wu P. QTLs for rice leaf chlorophyll content under low N stress. *Pedosphere*, 2004, 14 (2): 145-150
- [13] 杨肖娥, 孙羲. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制研究. *土壤学报*, 1992, 29 (1): 73-79
- [14] 单玉华, 王余龙, 山本由德, 黄建哗, 杨连新, 张传胜. 不同类型水稻在氮素吸收利用上的差异. *扬州大学学报*, 2001, 4 (3): 42-50
- [15] 蒋延惠, 郑绍建, 石锦芹, 胡霭堂, 史瑞和. 植物吸收养分动力学研究中的几个问题. *植物营养与肥料学报*, 1995, 1 (2): 11-17
- [16] 上海植物生理学会编. *植物生理实验手册*. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 60-63
- [17] 鲁如坤主编. *土壤农业化学分析方法*. 北京: 中国农业科技出版社, 1999: 511-513
- [18] 朴钟泽, 韩龙植, 高熙宗. 水稻不同基因型氮素利用效率差异. *中国水稻科学*, 2003, 17 (3): 233-238
- [19] 权太勇, 金妍姬, 韩云哲. 水稻不同群体的氮素吸收特性. *延边大学农学学报*, 2000, 6 (2): 86-90
- [20] 马宏卫, 陈卫明, 马建宏, 张桂萍. 水稻追肥合理施用技术研究. *土壤*, 2001, 33 (2): 70-72
- [21] Clack RB, Duncan RR. Improvement of plant mineral nutrition through breeding. *Field Crop Research*, 1991, 27: 219-240
- [22] Park H, Mok SK, Seok SJ. Efficiency of soil and fertilizer nitrogen in relation to rice variety and application time, using ^{15}N labeled fertilizer. *J. Korean Agric. Chem.*, 1982, 25 (4): 232-238
- [23] Broadbent FE, Detta SK, Laureles EV. Measurement of nitrogen utilization efficiency in rice genotypes. *Agron. J.*, 1987, 79: 786-791
- [24] Wu P, Tao QN. Genotype response and selection pressure on nitrogen use efficiency in rice under different nitrogen regimes. *J. Plant Nutr.*, 1995, 18 (3): 487-500
- [25] Pollmer WG, Eberhard D, Klein D, Dhillon BS. Studies on maize hybrids involving inbred lines with varying protein content. *Z Pflanzenzuecht.*, 1978, 80: 142-148
- [26] Moll RH, Kamprath EJ, Jackson WA. Development of nitrogen efficient prolific hybrids of maize. *Crop Science*, 1987, 27: 181-186
- [27] De Datta KS, Broadbent FE. Methodology for evaluating nitrogen utilization efficiency by rice genotypes. *Agron. J.*, 1988, 80: 793-798
- [28] Hasegawa H. Crop ecology, management and quality high-yield rice cultivars perform best even at reduced nitrogen fertilizer rate. *Crop Science*, 2003, 43: 921-926
- [29] De Datta SK, Malabuyoc J. Nitrogen responses of lowland and upland rice in relation to tropical environmental conditions. In: *Climate and Rice*. IRRI Manila: The Philippines, 1976, 509-539
- [30] De Datta SK, Broadbent FE. Nitrogen use efficiency of 24 rice genotypes on N-deficient soil. *Field Crops Research*, 1990, 23: 81-92
- [31] Park H, Mok SK, Seok SJ. Efficiency of soil and fertilizer nitrogen in relation to rice variety and application time, using N^{15} labeled fertilizer VN 15 point application in fields. *J. Korean Agric. Chem.*, 1982, 25 (4): 30-34

Differentiation of Nitrogen Uptake of Rice Seedlings (*Oryza Sativa* L.) of Cultivars Different in Nitrogen Use Efficiency and Its Mechanism

ZHAO Shou-ping^{1,2}, ZHAO Xue-qiang^{1,2}, SHI Wei-ming¹

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008, China;

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Characteristics of nitrogen absorption and response to nitrogen dosage of rice seedlings of 12 rice cultivars selected out through previous field experiments were studied hydroponically. Results showed that the differences in nitrogen use efficiency between the 12 cultivars existed not only in field conditions but also in hydroponical conditions, and even cultivars of the same genotype performed differently at the seedling stage in

hydroponical conditions. N-efficient cultivars, GD4, YJ38 and QY421, still performed well at the seedling stage, but N-efficient cultivars NG, YJ7, 4007 and HD did poorly; Among the three N-inefficient cultivars, Elio, FNXHM and HJN, Elio was outstanding in performance. Cultivars of GD, QY421, Elio and YJ38 were identified as N-efficient ones while NG, 4007 and WYJ7 as N-inefficient groups. The typical N-efficient cultivars of GD, QY421, Elio and YJ38 showed characters of higher biomass, higher nitrogen absorption and higher response to nitrogen dosage, and among them, GD, QY421 and Elio could make a rapid increase in V_{max} from 0.5 mmol/L NH_4^+-N to 1.0 mmol/L NH_4^+-N and the higher biomass of YJ38 was crucial to its nitrogen uptake; The typical N-inefficient cultivars of NG, 4007, WYJ7 and YJ7 were characterized as lower biomass, lower nitrogen absorption and lower response to nitrogen dosage, and among them, the V_{max} of NG, 4007 and WYJ7 decreased drastically and the K_m increased smartly from 0.5 mmol/L NH_4^+-N to 1.0 mmol/L NH_4^+-N . Therefore, biomass, especially roots weight, affinity to NH_4^+ and V_{max} are the three important factors for nitrogen efficiency of rice seedlings.

Key words: Nitrogen efficiency, Rice, Genotype difference, Absorption kinetics, Nitrogen response