植物营养与肥料学报 2013,19(3):586-596
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi:10.11674/zwyf.2013.0308

不同基因型油菜氮素利用效率的差异及其与农艺性状和氮营养性状的关系

杨 睿[1,2],伍晓明[2],安 蓉[1],李亚军[1],张玉莹[1],陈碧云[2],高亚军[1,3]*
(1 西北农林科技大学资源环境学院,陕西杨凌 712100;2 中国农业科学院油料作物研究所,湖北武汉 430062;
3 农业部西北植物营养与农业环境重点实验室,陕西杨凌 712100)

摘要:通过田间试验对50个甘蓝型油菜基因型进行氮利用效率筛选,并将不同氮利用效率基因型在施氮(N 180 kg/hm^2)和不施氮(N 0 kg/hm^2)条件下的农艺性状和氮营养性状作了比较研究。结果表明,50个油菜基因型的氮利用效率具有显著差异,最大相差2.5倍(施氮)和1.7倍(不施氮)。油菜的农艺性状及氮素营养性状指标均表现出一定的基因型变异,其中第一个有效分枝高度变异系数最大,超过50%,而籽粒含氮量的变异系数最小,只有6%左右。不论供氮水平高低,氮高效基因型的每角粒数,籽粒生物量,籽粒占地上部生物量的比例以及籽粒氮占地上部总氮的比例均高于氮低效基因型,第一个有效分枝高度则显著低于氮低效基因型。另外,油菜氮素利用效率与各器官含氮量、茎叶氮素累积量、果荚氮素累积量、茎叶氮占地上部氮的比例和果荚氮占地上部氮的比例呈显著或极显著负相关,而不同氮效率基因型的地上部总生物量和地上部氮素累积总量则无显著差异。不同氮利用效率基因型的农艺性状和氮营养性状对氮肥的敏感性有显著差异。

关键词:油菜;氮素利用效率;基因型;农艺性状
中图分类号:S565.4.01 **文献标识码**:A **文章编号**:1008-505X(2013)03-0586-11

Differences of nitrogen use efficiency of rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes and their relations to agronomic and nitrogen characteristics

YANG Rui[1,2], WU Xiao-ming[2], AN Rong[1], LI Ya-jun[1], ZHANG Yu-ying[1], CHEN Bi-yun[2], GAO Ya-jun[1,3]*
(*1 College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;*
2 Institute of Oil Crop Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430062, China;
3 Key Laboratory of Plant Nutrition and the Agri-environment in Northwest China, Ministry of Agriculture, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: A field experiment was conducted to investigate nitrogen use efficiency (NUE) of 50 rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes at two N rates (N 0 and 180 kg/ha). Differences of agronomic and N characteristics between high and low NUE genotypes were evaluated. The results show that NUEs vary significantly among different genotypes, and the greatest differences of NUE ware 2.5-fold (at N 180 kg/ha) and 1.7-fold (at N 0 kg/ha). Genotypic variances of agronomic and N characteristics are observed, of which first valid branch height has the greatest variance (>50%), while the N content of seed has the least variance (about 6%). At both N rates, the No. of seeds per silique, grain yield, ratio of grain yield to shoot biomass, and ratio of grain N uptake to shoot N uptake of the high NUE genotypes are greater than those of the low NUE genotypes, while the first valid branch heights of the high NUE genotypes are significantly lower than those of the low NUE genotypes. There are significant negative correlations between NUE and the N contents of different plant parts, stem and leaf N cumulant, silique husk N cumulant, ratio of stem and leaf N cumulant to shoot N cumulant and ratio of silique husk

收稿日期:2012-10-29 **接受日期**:2013-02-20
基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-08-0465);西北农林科技大学创新团队建设计划项目资助。
作者简介:杨睿(1987—),男,山东德州人,博士研究生,主要从事植物营养生理生态及分子生物学方面的研究。E-mail:tingyu1987@163.com
*通信作者 E-mail:yajungao@nwsuaf.edu.cn

N cumulant to shoot N cumulant. However, there are no significant differences of shoot biomass and shoot N cumulant between the high NUE genotypes and the low NUE genotypes. Responses of the agronomic and N characteristics to N supply are significantly different between the high NUE genotypes and the low NUE genotypes.
Key words: rapeseed; NUE; genotype; agronomic characteristic

油菜是我国重要的油料作物,其种植面积和产量均居世界首位[1]。但是由于油菜的氮素利用效率低,按照形成单位经济产量所吸收的养分量比较,油菜的需氮量远高于小麦、水稻等主要粮食作物[2-5],氮素营养对于油菜的优质高产具有重要意义。据统计,目前油菜氮肥施用量已达 200 ～ 330 kg/hm^2,氮肥利用效率则不超过 40%,造成了大量的资源浪费和严重的环境问题[6-9]。因此,如何通过品种改良提高油菜对氮素的利用效率值得深入探讨。

对于油菜的氮素高效利用问题国内外已有不少报道。比如 Grami 和 La Croix 等[10]早在 1977 年就发现两个春油菜品种不同器官氮水平都存在明显差异,他们认为油菜对氮素的吸收和分配是遗传特性。华中农业大学的研究小组利用培养试验实施了大规模油菜氮素利用高效种质的筛选工作[11]。Zlatko Svecnjak 利用培养试验对四种春油菜品种营养生长期和成熟期的生物量及氮素分配差异做了分析[12-13]。湖南农业大学研究小组也利用培养试验对筛选出的不同油菜品种氮效率差异的生理机制进行了研究[14-17]。Tatjana Balint 和 Zdenko Rengel[18]发现,利用苗期试验筛选油菜不同氮素利用效率种质的方法存在缺陷,应该以成熟期的结果作为依据。然而,以田间全生育期试验为基础对较大规模种质资源进行氮效率筛选并查明其农学、生理学和分子生物学机制的研究则少见报道。

本研究通过田间试验对 50 个甘蓝型油菜基因型做了筛选,以期发现甘蓝型油菜氮利用高效基因型和低效基因型,查明不同基因型氮效率差异的农学机制和生理学机制,为发掘优良的作物种质资源,进一步遗传改良作物氮营养性状提供依据。

1　材料和方法

1.1　试验地点概况

田间试验于 2009 ～ 2010 年在西北农林科技大学农作二站进行。供试土壤为潮土,有机质含量 15.58 g/kg、全氮 1.04 g/kg、矿质氮 24.01 mg/kg、全磷 0.52 g/kg、速效磷 12.17 mg/kg、全钾 21.99 g/kg、速效钾 168.02 mg/kg, pH 7.9。

1.2　试验设计

试验包括两个因素, 施氮量和油菜基因型。施氮量设不施氮(N 0 kg/hm^2)和施氮(N 180 kg/hm^2)两个水平; 基因型 50 个,均为甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.),种子全部由中国农业科学院油料作物研究所提供,编号 1 ～ 50,名称与来源见曹兰芹等[19]。

试验采用裂区设计,施氮量为主处理,油菜基因型为副处理,重复 4 次。副区面积 4.8 m^2(长 4 m、宽 1.2 m)。2009 年 9 月 25 日直播,株距 40 cm,行距 40 cm。播种前施用呋喃丹防虫。氮肥在播前一次性施入,两个氮处理均施用 P_2O_5 135 kg/hm^2 作为底肥,不施钾肥和硼肥, 2010 年 5 月 17 日收获。

1.3　测定项目和方法

成熟期调查植株的株高、第一个有效分枝高度、一次有效分枝数、单株有效角果数、每角粒数和千粒重等。植株样品收获后,于 60℃ 恒温烘干,分器官测定籽粒、果荚(即果壳,下同)和茎叶部分的干重及其含氮量。植株样品含氮量采用 H_2SO_4-H_2O_2 消煮—凯式法测定。不同处理的氮素利用效率的计算公式为: 氮素利用效率 = 籽粒产量/植株总吸氮量; 各性状指标的氮素敏感性 = (施氮处理 - 不施氮处理)/不施氮处理。

试验数据用 Microsoft Excel 2007 进行处理,采用 SAS 9.2 统计软件进行方差分析、多重比较和相关性分析

2　结果与分析

2.1　氮素利用高效型和低效型油菜基因型的筛选

收获期氮素利用效率筛选结果见表 1。多重比较结果表明,施用氮肥时,17、2、9、16、20、36、13、48、40 和 1 号等 10 个基因型氮素利用效率最高,平均达到 24.86 (22.98 ～ 31.46),而 33、15、30、25、22、50、18、27、26 和 44 等 10 个基因型的氮素利用效率最低,平均为 16.53 (12.35 ～ 17.96)。10 个氮素利用效率最高基因型的平均值是 10 个氮素利用效率最低基因型平均值的 1.5 倍。氮效率最大相差 2.5 倍,变异系数为 15%。不施氮肥时,40、13、16、24、10、48、2、41、45 和 42 号等 10 个基因型氮素利用效率最高,平均达到 26.87

表1 不同油菜基因型氮素利用效率的差异(kg/kg)

Table 1 Differences of NUE among 50 rapeseed genotypes under different N rates

基因型 Genotype	N 180 kg/hm²			N 0 kg/hm²			
	氮利用效率 NUE	基因型 Genotype	氮利用效率 NUE	基因型 Genotype	氮利用效率 NUE	基因型 Genotype	氮利用效率 NUE
17	31.46 a	43	20.21 bcdef	40	29.33 a	32	22.37 abcdefg
2	25.95 ab	46	19.85 bcdef	13	29.22 ab	1	22.14 abcdefg
9	25.57 abc	29	19.83 bcdef	16	28.57 abc	29	22.12 abcdefg
16	24.42 abcd	38	19.81 bcdef	24	26.69 abcd	38	21.75 abcdefg
20	24.16 bcd	19	19.69 bcdef	10	26.59 abcd	36	21.63 abcdefg
36	23.69 bcd	12	19.26 bcdef	48	26.26 abcd	37	21.55 abcdefg
13	23.55 bcde	34	19.25 bcdef	2	26.26 abcd	3	21.39 abcdefg
48	23.41 bcde	21	19.02 bcdef	41	25.88 abcde	50	21.29 bcdefg
40	23.40 bcde	11	18.89 bcdef	45	25.30 abcdef	7	21.15 cdefg
1	22.98 bcde	39	18.89 bcdef	42	24.62 abcdefg	22	21.13 cdefg
28	22.79 bcde	32	18.72 bcdef	4	24.61 abcdefg	15	20.99 cdefg
10	22.67 bcde	23	18.63 bcdef	20	24.28 abcdefg	12	20.90 cdefg
5	22.41 bcde	49	18.53 bcdef	43	24.25 abcdefg	25	20.76 cdefg
7	22.27 bcde	45	18.26 bcdef	30	24.19 abcdefg	6	20.57 cdefg
6	22.21 bcde	35	18.14 bcdef	17	24.07 abcdefg	19	20.28 defg
37	22.04 bcde	33	17.96 bcdef	5	24.01 abcdefg	18	20.01 defg
47	21.60 bcde	15	17.86 bcdef	46	23.63 abcdefg	8	19.62 defg
4	21.46 bcde	30	17.51 cdef	21	23.36 abcdefg	35	19.05 defg
3	21.35 bcde	25	17.40 cdef	33	23.34 abcdefg	26	19.04 defg
31	21.04 bcde	22	17.33 cdef	47	23.31 abcdefg	39	18.98 defg
14	21.03 bcde	50	16.94 def	9	23.14 abcdefg	49	17.96 efg
42	20.86 bcde	18	16.39 def	34	22.68 abcdefg	23	17.95 efg
24	20.75 bcde	27	16.30 def	31	22.56 abcdefg	44	17.60 fg
8	20.68 bcde	26	15.21 ef	28	22.54 abcdefg	14	17.38 fg
41	20.31 bcdef	44	12.35 f	11	22.50 abcdefg	27	17.16 g

注(Note): NUE—Nitrogen use efficiency. 不同字母表示基因型之间的差异达到5%的显著水平(新复极差法) Different letters in same column indicate significant differences at the 5% probability level among genotypes (Duncan's method).

(24.62～29.33),而18、8、35、26、39、49、23、44、14和号27等10个基因型的氮素利用效率最低,平均为18.48(17.16～20.01)。10个氮素利用效率最高基因型的平均值是10个氮素利用效率最低基因型平均值的1.4倍。氮利用效率最大相差1.7倍,变异系数为14%。

本研究将排名前10位和后10位的基因型分别作为氮利用高效和氮利用低效的初选材料,后文中分别用10个基因型的平均值代表氮利用高效基因型和氮利用低效基因型的指标进行分析。

2.2 不同供氮条件下油菜生物量、农艺性状和氮素营养性状的基因型变异

由表2可以看出,无论是施氮还是不施氮处理,油菜的所有调查性状指标均表现出一定的基因型变

表 2　不同供氮条件下油菜各种性状的基因型变异

Table 2　Differences of characteristics of 50 rapeseed genotypes under different N rates

指标 Index	N 180 kg/hm²			N 0 kg/hm²		
	变幅 Range	平均值 Average	变异系数 CV(%)	变幅 Range	平均值 Average	变异系数 CV(%)
籽粒产量(g/plant) Grain yield	13.04～42.07	24.26	30	9.25～36.31	19.65	27
果荚生物量(g/plant) Silique husk biomass	12.51～50.22	28.11	28	12.20～36.47	23.16	20
茎叶生物量(g/plant) Stem and leaf biomass	13.88～48.71	29.26	29	10.40～29.69	19.18	24
地上部生物量(g/plant) Shoot biomass	39.43～138.3	81.63	26	37.82～96.05	61.99	20
籽粒产量/地上部生物量(%) Grain yield /shoot biomass	17.7～35.7	29.7	13	20.7～40.3	31.6	15
果荚生物量/地上部生物量(%) Silique husk biomass/shoot biomass	25.6～44.4	34.5	12	31.4～47.5	37.5	10
茎叶生物量/地上部生物量(%) Stem and leaf biomass/shoot biomass	27.4～50.2	35.8	13	23.1～39.4	30.9	12
株高(cm) Plant height	78.75～159.3	120.21	15	73.00～141.4	103.74	14
第一个有效分枝高度(cm) First valid branch height	3.25～41.00	17.02	53	3.25～46.13	14.21	54
一次有效分枝数(No.) No. of the first valid branch	7～13	11	14	7～11	9.00	11
二次有效分枝数(No.) No. of the second valid branch	5～25	13	32	4～18	10	33
单株有效角果数(No./plant) No. of silique per plant	216～706	417	25	182～503	317	22
每角粒数(No./silique) No. of seed per silique	8～25	17	22	8～31	19	28
千粒重(g) Weight of 1000 seeds	2.75～4.80	3.69	12	2.61～4.71	3.64	12
籽粒含氮量(g/kg) Grain N content	25.51～34.72	30.79	6	23.00～31.52	28.55	6
果荚含氮量(g/kg) Silique husk N content	4.72～13.85	9.03	19	5.44～16.75	8.84	29
茎叶含氮量(g/kg) Stem and leaf N content	4.40～10.60	6.96	23	3.89～10.34	6.33	21
籽粒氮素累积量(g/plant) Grain N cumulant	0.25～1.22	0.71	29	0.27～1.89	0.58	42
果荚氮素累积量(g/plant) Silique husk N cumulant	0.09～0.59	0.27	38	0.08～0.76	0.22	49
茎叶氮素累积量(g/plant) Stem and leaf N cumulant	0.06～0.43	0.20	38	0.04～0.27	0.12	35
地上部氮素累积量(g/plant) Shoot N cumulant	0.41～2.00	1.18	27	0.53～2.31	0.92	33
籽粒氮/地上部总氮(%) Grain N/shoot N	36.4～71.7	60.2	13	40.3～81.9	63.0	15
果荚氮/地上部总氮(%) Silique husk N/shoot N	13.5～32.7	22.4	20	13.8～48.7	23.5	30
茎叶氮/地上部总氮(%) Stem and leaf N/shoot N	10.8～33.4	17.4	27	4.2～26.4	13.5	32

异,且各指标的变异幅度相差较大,第一个有效分枝高度变异系数最大,均超过50%,而籽粒含氮量的变异系数最小,只有6%左右。在各器官生物量指标中,籽粒产量的变异最大,茎叶生物量次之,果荚生物量的变异最小,各器官生物量占总生物量比例的变异规律与此一致。农艺性状中,第一个有效分枝高度变异最大,二次有效分枝数和每角粒数次之,株高、一次有效分枝数和千粒重的变异较小(低于20%)。无论各器官的含氮量、氮素累积量还是各器官氮素占地上部氮素的比例,籽粒的变异均最小。施氮处理的各器官生物量和地上部生物量等变异系数均高于不施氮处理,而不同器官的含氮量、氮素累积量和各器官氮素占地上部氮素的比例等指标中,施氮处理的变异则低于不施氮处理。

2.3 不同氮利用效率油菜基因型生物量的差异

图1表明,氮利用高效基因型油菜籽粒生物量高于氮低效基因型,在不施氮条件下差异达到显著水平;氮利用高效基因型油菜果荚生物量和茎叶生物量则有低于氮利用低效基因型的趋势,地上部总生物量则没有显著的基因型差异。

用(施氮生物量-不施氮生物量)/不施氮生物量的比值来表示油菜植株生物量对氮肥的敏感性,结果发现,氮利用高效基因型油菜茎叶生物量和果荚生物量的氮素敏感性(茎叶0.69、果荚0.34)显著高于氮利用低效基因型(茎叶0.58、果荚0.23),而籽粒生物量的氮素敏感性(0.25)则低于氮利用低效基因型(0.33)。

无论施氮与否,油菜不同器官生物量占总生物量的比例有相似的趋势。与氮利用低效基因型相比,氮利用高效基因型籽粒产量占地上部生物量的比例提高40%以上,茎叶生物量和果荚生物量占地上部生物量的比例则有所降低(图2)。

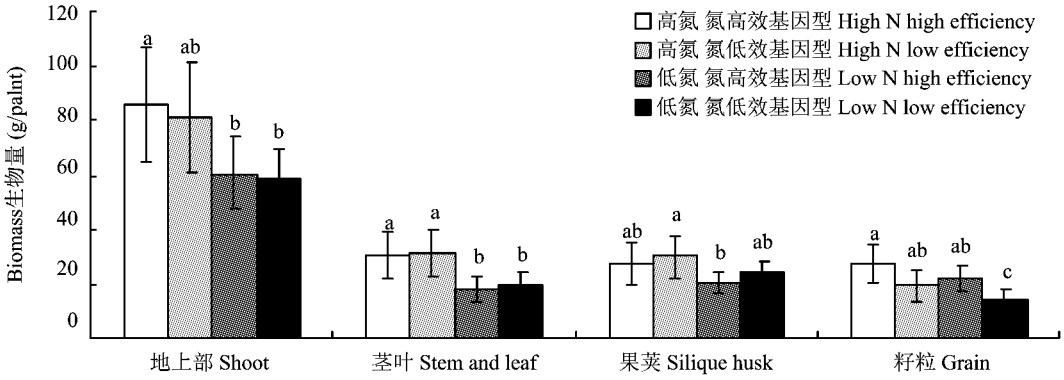

图1 不同氮素利用效率油菜基因型生物量的差异

Fig. 1 Differences of biomass among different NUE rapeseed genotypes

[注(Note):图柱上不同字母表示基因型之间的差异达到5%的显著水平(新复极差法)Bars superscribed by different letters are significantly different at the 5% probability level (Duncan's method)]

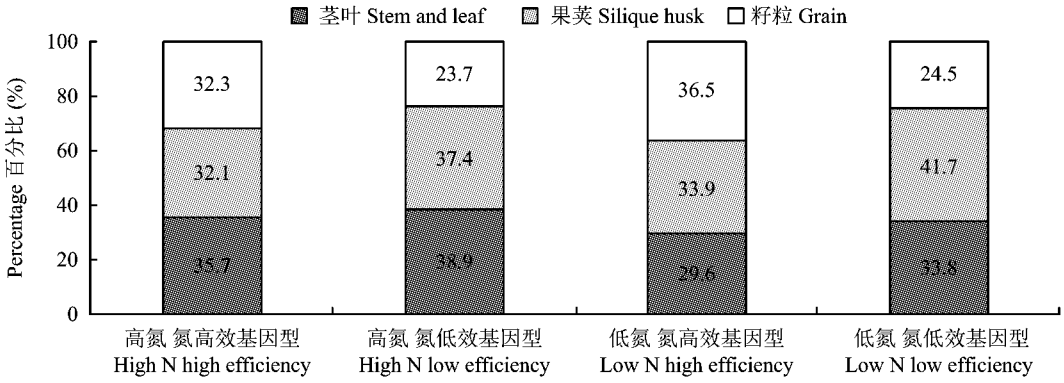

图2 不同氮效率油菜基因型各器官生物量占植株总生物量比例的差异

Fig. 2 Differences of ratios of plant part biomass to shoot biomass among different NUE rapeseed genotypes

氮利用高效基因型籽粒和茎叶生物量所占比例的氮素敏感性(籽粒为 -0.12、茎叶为 0.21)均高于氮低效基因型(籽粒为 -0.03、茎叶为 0.15),而果荚所占比例的氮素敏感性(-0.06)则低于氮利用低效基因型(-0.10)。

由表 3 可知,不论施氮与否,油菜氮素利用效率均与籽粒生物量以及籽粒占地上部生物量的比例呈极显著的正相关($P<0.01$),而与茎叶生物量、果荚占总生物量比例和茎叶占总生物量比例均有负相关关系,其中与茎叶占总生物量比例的相关性达到极显著水平($P<0.01$)。不施氮条件下,油菜氮素利用效率与茎叶生物量、果荚占总生物量比例的相关性也达到极显著水平($P<0.01$)。

表 3　氮效率与油菜生物量的相关性(r)

Table 3　The correlation between NUE and biomass characteristics

供氮水平 N rate (kg/hm^2)	籽粒产量 GY	果荚生物量 SHB	茎叶生物量 SLB	地上部生物量 SB	籽粒产量/地上部生物量 GY/SB	果荚生物量/地上部生物量 SHB/SB	茎叶生物量/地上部生物量 SLB/SB
180	0.4488**	0.0254	-0.0916	0.1289	0.7899**	-0.2308	-0.4492**
0	0.5277**	-0.2142	-0.8010**	0.1155	0.8272**	-0.6689**	-0.3743**

注(Note): GY—Grain yield; SHB—Silique husk biomass; SLB—Stem and leaf biomass; SB—Shoot biomass. * 代表显著相关(5%) Indicates significant correlation at the 5% probability level; ** 代表极显著相关(1%) Indicates significant correlation at the 1% probability level.

2.4　不同氮利用效率油菜基因型农艺性状的差异

从表 4 可以看出,施氮肥时,氮利用低效基因型油菜的株高和第一个有效分枝高度分别比氮高效基因型高 12.6% 和 71.3%,而氮利用高效基因型的一次有效分枝数和每角粒数则是氮利用低效基因型的 1.2 倍和 1.4 倍,氮利用高效和氮利用低效基因型的油菜单株有效角果数和千粒重无显著差异。不施氮肥时有类似的趋势,氮利用低效基因型油菜的第一个有效分枝高度是氮利用高效基因型的 1.4 倍,而氮利用高效基因型的每角粒数则是氮利用低效基因型的 1.5 倍,株高、一次有效分枝数和千粒重无显著差异。对于氮素敏感性,氮利用高效基因型一次有效分枝数(0.28)、单株有效角果数(0.49)和每角粒数(-0.19)高于氮利用低效基因型(一次有效分枝数的氮素敏感性为 0.18、单株有效角果数为 0.36,每角粒数为 -0.12),而氮利用高效基因型株高的氮素敏感性(0.13)和千粒重(0.02)则低于氮利用低效基因型(株高为 0.19、千粒重为 0.08)。

表 5 显示,无论是施氮还是不施氮处理,油菜氮素利用效率都与每角粒数之间有极显著正相关(P

表 4　不同氮效率油菜基因型农艺性状的差异

Table 4　Differences of agronomic characteristics among different NUE rapeseed genotypes

供氮水平 N rate (kg/hm^2)	基因型 Genotype	株高 Plant height (cm)	第一个有效分枝高度 FVBH (cm)	一次有效分枝数 NFVB (No.)	单株有效角果数 NSP (No./plant)	千粒重 1000-seeds wt. (g)	每角粒数 NSS (No./silique)
180	氮高效 High NUE	118 ab	13.4 b	11 a	424 a	3.73 a	19 ab
	氮低效 Low NUE	133 a	22.9 a	10 ab	425 a	3.77 a	14 b
0	氮高效 High NUE	104 b	14.8 ab	9 b	284 b	3.65 a	24 a
	氮低效 Low NUE	112 ab	20.6 a	8 b	312 ab	3.48 a	16 b

注(Note): NUE— Nitrogen use efficiency; FVBH—First valid branch height; NFVB—No. of first valid branch; NSP—No. of silique per plant; NSS—No. of seeds per silique. 同列数据后不同字母表示基因型之间的差异达到5%的显著水平(新复极差法)Different letters in same column indicate significant differences at the 5% probability level among the genotypes (Duncan's method)

表5 氮效率与油菜农艺性状的相关性(r)

Table 5 The correlation between nitrogen use efficiency and agronomic characteristics

供氮水平 N rate (kg/hm^2)	株高 Plant height	第一个有效分枝高度 FVBH	一次有效分枝数 NFVB	单株有效角果数 NSP	千粒重 1000-seeds wt.	每角粒数 NSS
180	-0.3094*	-0.4594**	0.5894**	0.0437	0.2099	0.4640**
0	-0.2168	-0.2520	0.2408	-0.1771	0.1695	0.4897**

注(Note): FVBH—First valid branch height; NFVB—No. of first valid branch; NSP—No. of silique per plant; NSS—No. of seeds per silique. *代表显著相关(5%)Indicates significant correlation at teh 5% probability level; **代表极显著相关(1%)Indicates significant correlation at teh 1% probability level.

<0.01),而与千粒重和单株有效角果数之间的相关性均不显著。与不施氮处理不同的是,施氮的氮素利用效率还与株高和第一个有效分枝高度呈显著或极显著负相关,而与一次有效分枝数有极显著正相关($P<0.01$)。

2.5 不同氮利用效率油菜氮营养性状的差异

施用氮肥时,氮利用高效基因型地上部各器官含氮量(茎叶 5.30 g/kg、果荚 7.34 g/kg、籽粒 28.33 g/kg)均显著低于氮低效基因型(茎叶 8.62 g/kg、果荚 10.32 g/kg、籽粒 31.91 g/kg);不施氮肥时有相同的趋势(图3)。

对于含氮量的氮素敏感性,氮利用高效基因型油菜茎叶(0.08)和籽粒(0.05)均低于氮利用低效基因型(茎叶 0.12、籽粒 0.13)。

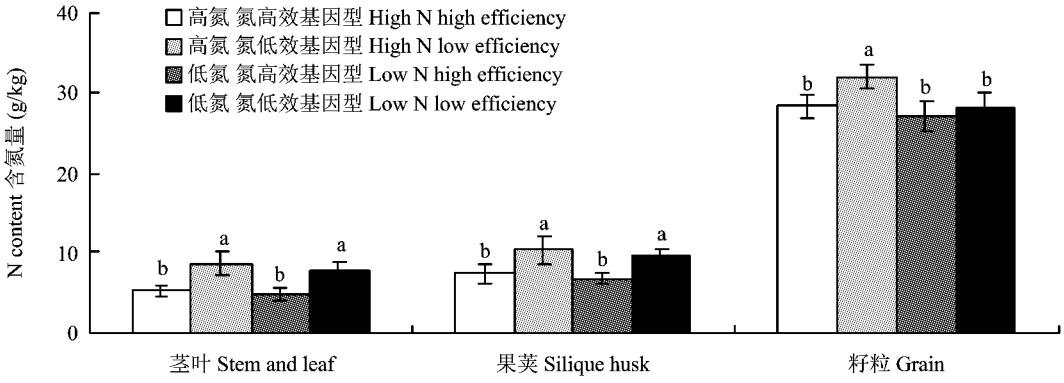

图3 不同氮效率油菜各器官含氮量的差异

Fig. 3 Differences of N contents among different NUE rapeseed genotypes

[注(Note): 图柱上不同字母表示基因型之间的差异达到5%的显著水平(新复极差法)Bars superscribed by different letters are significantly different at the 5% probability level (Duncan's method)]

不论施氮与否,氮利用高效基因型油菜籽粒氮素累积量高于氮利用低效基因型,氮利用高效基因型油菜的茎叶氮素累积量和果荚氮素累积量均低于氮利用低效基因型,而两者地上部氮素累积总量无显著差异(图4)。

氮利用高效基因型籽粒氮素累积量(0.24)和地上部氮素累积总量的氮素敏感性(0.39)显著低于氮利用低效基因型(籽粒 0.53、地上部 0.55),而茎叶(0.92)和果荚氮素累积量(0.66)的氮素敏感性则高于氮利用低效基因型(茎叶 0.87、果荚 0.38)。

施氮条件下,氮利用高效基因型籽粒氮占地上部总氮量的比例均显著高于氮利用低效基因型,而茎叶氮和果荚氮占总氮比例则显著低于氮利用低效基因型。不施氮肥时有类似的趋势,但差异更大,氮利用低效基因型茎叶氮和果荚氮占总氮的比例分别是氮利用高效基因型的 1.8 倍和 1.9 倍,而籽粒氮所占比例则比氮利用高效基因型降低了 31.3%(图5)。

氮利用高效基因型油菜各器官氮的累积量占地上部总氮的比例对氮素的敏感性(茎叶 0.41、果荚 0.21、籽粒 0.11)均显著高于氮利用低效基因型

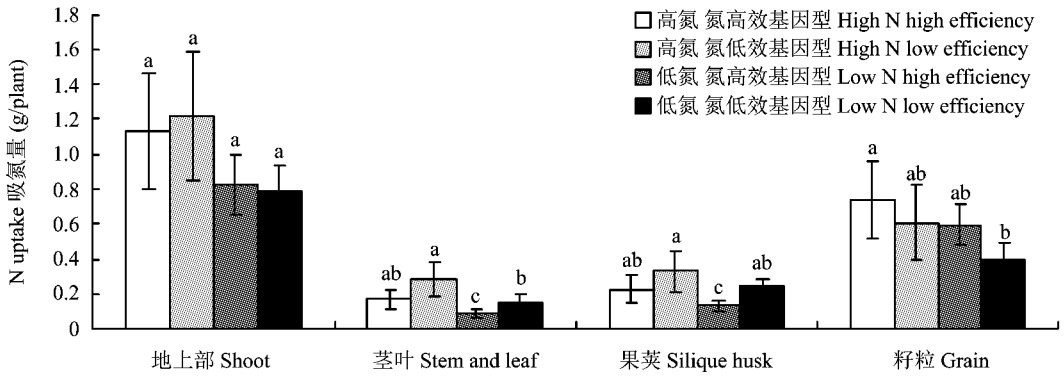

图 4　不同氮效率油菜基因型氮累积量的差异

Fig. 4　Differences of N cumulant among different NUE rapeseed genotypes

[注(Note)：图柱上不同字母表示基因型之间差异达到5%的显著水平(新复极差法) Different letters above the bars mean significantly different at the 5% level (Duncan's method).]

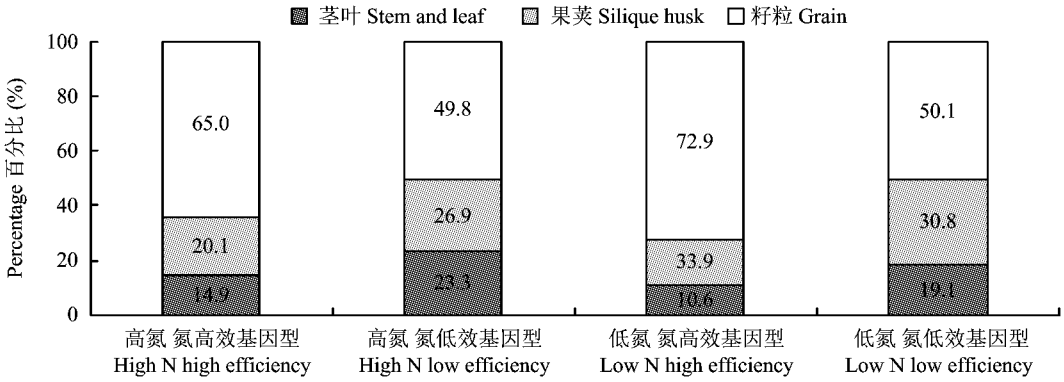

图 5　不同氮效率油菜各器官氮累积量占植株氮素累积量比例的差异

Fig. 5　Differences of ratios of plant parts N cumulant to shoot N cumulant among different NUE rapeseed genotypes

(茎叶 0.22、果荚 −0.13、籽粒 0.01)。

由表 6 可知，不论施氮与否，油菜氮素利用效率与籽粒氮占地上部总氮比例呈极显著正相关($P < 0.01$)，而与各器官含氮量、茎叶氮素累积量、果荚氮素累积量、茎叶氮占地上部氮的比例和果荚氮占地上部氮的比例呈显著或极显著负相关。

3　讨论

氮效率涉及氮素吸收、同化、运转、再利用等多个生理过程[20]，因此，对氮效率的研究相对较复杂，目前国内尚无统一的定义。根据 Sattelmacher 等[21]的研究，植株的氮效率主要由氮素吸收效率和氮素利用效率组成，前者关注的是土壤中有效养分被植株吸收的比例，后者则着眼于氮素对于植株干物质生产效率的影响及其向籽粒中的转移。不同物种以及同一物种的不同品种(品系)在不同的氮水平下，氮素吸收效率和利用效率对氮效率的贡献不尽相同。Berry 等[22]发现在低氮条件下氮素吸收效率比氮素利用效率的贡献更大，Wiesler[23]等也指出，低氮条件下氮效率无法用氮素利用效率来解释，陈范骏等[24]研究则表明，无论高氮还是低氮条件，氮素吸收效率对于氮效率的贡献均大于氮素利用效率，然而亦有报道指出在不同供氮水平下，氮素利用效率对油菜氮效率差异的贡献大于氮素吸收效率[16]。鉴于氮素籽粒利用效率(吸收单位氮素所形成的籽粒产量)与作物籽粒产量之间直观的联系简明清晰，故本文采用该指标代表氮素利用效率进行筛选，主要目的在于发现氮素利用能力差异显著的基因型，进而查明造成其差异的农学机制。

本研究表明，不同油菜基因型的氮素利用效率具有显著差异，氮利用效率最大相差 2.5 倍(施氮)和 1.7 倍(不施氮)，远高于石剑飞等对 98 个品种全生育期筛选的结果[25]，同样也高于洪娟对 100 个种质在正常供氮条件下用苗期培养试验筛选的结

表6 氮效率与油菜氮素营养性状的相关性

Table 6 The correlation between NUE and N characteristics

氮素营养性状 N characteristic	相关系数 Correlation coefficient	
	N 180 kg/hm^2	N 0 kg/hm^2
籽粒含氮量 Grain N content	-0.5464**	-0.3072*
果荚含氮量 Silique husk N content	-0.7123**	-0.4005**
茎叶含氮量 Stem and leaf N content	-0.7488**	-0.7237**
籽粒氮素累积量 Grain N cumulant	0.2701	0.3442*
果荚氮素累积量 Silique husk N cumulant	-0.2830*	-0.3526*
茎叶氮素累积量 Stem and leaf N cumulant	-0.5249**	-0.4816**
籽粒氮占地上部总氮素的比例 Ratio of grain N to shoot N	0.6789**	0.8159**
果荚氮占地上部总氮素的比例 Ratio of silique husk N to shoot N	-0.4426**	-0.7199**
茎叶氮占地上部总氮素的比例 Ratio of stem and leaf N to shoot N	-0.7010**	-0.6331**

注(Note):*代表显著相关(5%)Indicates significant correlation at the 5% probability level; **代表极显著相关(1%)Indicates significant correlation at the 1% probability level.

果[11],说明本研究中所用的种质氮素利用效率变异大,更有利于获得典型的氮利用效率差异基因型。

有研究指出,氮高效基因型油菜的总生物量和茎叶生物量均低于氮低效基因型,而籽粒产量则高于氮低效基因型[25-26]。本试验结果同样发现,不论氮素供应水平高低,油菜成熟期地上部总生物量没有基因型差异,但是氮利用高效基因型的油菜籽粒产量却显著高于氮低效基因型。从地上部干物质的分配比例来看,氮利用高效基因型油菜籽粒占地上部生物量的比例均比氮利用低效基因型提高了40%以上,而茎叶比例有所降低,果荚比例差异不大,这说明要提高氮素利用效率,首先是要提高籽粒的干物质累积,进而提高收获指数。

Zlatko 等通过盆栽试验发现,氮高效油菜品种苗期地上部含氮量低于氮低效品种[12]。本研究结果表明,无论氮素供应水平高低,氮利用高效基因型成熟期地上部各器官含氮量也低于氮利用低效基因型,但是二者地上部生物量没有显著差异,这意味着在较低的器官氮水平下,氮利用高效基因型能维持同样的或更高的干物质累积能力,即氮利用高效基因型有更高的光合碳同化能力。

本研究表明,氮利用高效与氮利用低效基因型油菜的地上部氮素累积总量无显著差异,然而氮利用高效基因型的油菜籽粒氮素累积量和氮收获指数均高于氮利用低效基因型,茎叶和果荚氮素累积量及其占地上部总氮的比例均低于氮利用低效基因型。因为籽粒中的氮素主要来自营养器官中氮素的重新分配[14,27-28],由此可见,氮利用高效基因型具有更强的氮素再分配能力,这与前人的研究结果一致[32]。许多研究表明,叶片、茎和生殖器官(如颖片)中的氮素向籽粒的再分配比率大于60%[29-30]。即使开花后土壤氮素供应充足,籽粒中也至少有50%的氮素来自营养器官[31]。在生育后期,随着叶片的脱落,果荚逐渐成为重要的光合器官并向籽粒进行氮素转运,因此果荚与籽粒中氮素比例必然是此消彼长。

在本研究中,氮利用高效基因型油菜籽粒产量和籽粒氮累积量的氮素敏感性均低于氮利用低效基因型,而果荚和茎叶生物量及其氮累积量则有相反的趋势,说明即使在供氮不足的条件下,氮利用高效基因型仍然可以维持较高籽粒产量,这也从侧面印证了上文的分析,即氮利用高效基因型拥有较高的光合碳同化能力,且其氮素再分配能力强。

不论氮素供应水平高低,每角粒数均与氮素利用效率呈极显著的正相关,氮利用高效基因型的每角粒数显著高于氮利用低效基因型。左青松等[33]研究也发现,每角粒数对氮素利用效率有较大的贡献,在高氮条件下每角粒数与氮素利用效率呈显著的正相关。由此可见,每角粒数高是油菜氮素利用高效的一个重要特征,这一农艺性状也可作为油菜氮利用效率筛选的一个有价值的指标。

4 结论

通过田间试验对50个甘蓝型油菜基因型进行

氮素利用效率筛选，并将不同氮效率基因型的生物量、农艺性状和氮素营养性状作了比较研究，初步得到以下结论：

1）不论供氮水平高低，氮利用高效基因型油菜籽粒生物量和籽粒占地上部生物量的比例均高于氮利用低效基因型，而地上部总生物量则没有显著的基因型差异。

2）不论供氮水平高低，油菜氮利用效率与籽粒氮累积量及其占地上部总氮比例呈极显著正相关，而与各器官含氮量、茎叶和果荚氮素累积量、茎叶和果荚氮占地上部总氮的比例呈显著或极显著负相关。

3）每角粒数可以作为油菜氮利用效率筛选的可靠指标。

4）氮高效基因型籽粒生物量、籽粒氮素累积量、茎叶和籽粒含氮量以及地上部总氮量的氮素敏感性均低于氮低效基因型，而茎叶和果荚氮素累积量、各器官氮占地上部总氮的比例对氮素的敏感性则高于氮低效基因型。

致谢：感谢西北农林科技大学农学院胡胜武教授、于澄宇博士和董军刚老师在试验方案设计和实施过程中给予的无私指导。

参 考 文 献：

[1] 李培武，杨湄，张文，等. 我国油菜产品质量安全现状及对策[J]. 中国油料作物学报，2004，26（1）：84-88.
Li P W，Yang M，Zhang W *et al*. Studies on quality of oilseed rape products and its improvement strategy in China[J]. Chin. J. Oil Crop Sci.，2004，26（1）：84-88.

[2] Holmes M R J. Nutrition of the oilseed rape crop[M]. England，London：Applied Science Publishers，1980. 21-67.

[3] Barlog P，Grzebisz W. Effect of timing and nitrogen fertilizer application on winter oilseed rape（*Brassica napus* L.）. Ⅱ. Nitrogen uptake dynamics and fertilizer efficiency[J]. J. Agron. Crop Sci.，2004，190：314-323.

[4] Hocking P J，Kirkegaard J A，Angus J F *et al*. Comparison of canola，Indian mustard and Linola in two contrasting environments. Ⅰ. Effects of nitrogen fertilizer on dry-matter production，seed yield and seed quality[J]. Field Crops Res. 1997，49：107-125.

[5] Jens T，Nina K，Christine S *et al*. Amino acid contents and transport in oilseed rape（*Brassica napus* L.）under different nitrogen conditions[J]. Planta，2005，221：328-338.

[6] 连楚楚，丁堃，沈润平. 油菜优化测土施肥中参数的研究[J]. 江西农业大学学报，1994，16(3)：227-230.
Lian C C，Ding K，Shen R P. Studies on the parameters of optimized soil testing and fertilizer recommendation for rape culture[J]. Acta Agric. Univ. Jiangxiensis，1994，16(3)：227-230.

[7] 张桂兰，朱鸿勋，龚光炎，等. 主要农作物配方施肥[M]. 郑州：河南科学技术出版社，1991. 190-191.
Zhang G L，Zhu H X，Gong G Y *et al*. Studies on formula fertilization of the main crops[M]. Zhengzhou：Henan Science and Technology Press，1991. 190-191.

[8] Schjoerring J K，Bock J G H，Gammelwind L H *et al*. Nitrogen incorporation and remobilization in different shoot components of field-grown winter oilseed rape（*Brassica napus* L.）as affected by rate of nitrogen application and irrigation[J]. Plant Soil，1995，177：255-264.

[9] Wiesler F，Behrens T，Horst W J. The role of nitrogen-efficient cultivars in sustainable agriculture[J]. The Sci. World J.，2001，1(S2)：60-61.

[10] Grami B，La Croix L J. Cultivar variation in total nitrogen uptake in rape[J]. Can. J. Plant Sci. 1977，57：619-624.

[11] 洪娟. 油菜氮高效种质的筛选及其生理机制的初步研究[D]. 武汉：华中农业大学硕士研究生论文，2007.
Hong J. Screening of nitrogen efficient germplasm and preliminary study on its physiological mechanism in rapeseed[D]. Wuhan：Ms thesis，Huazhong Agricultural University，2007.

[12] Zlatko S，Zdenko R. Canola cultivars differ in nitrogen utilization efficiency at vegetative stage[J]. Field Crops Res.，2006，97：221-226.

[13] Zlatko S，Zdenko R. Nitrogen utilization efficiency in canola cultivars at grain harvest[J]. Plant Soil，2006，283：299-307.

[14] 宋海星，彭建伟，刘强，等. 不同氮素生理效率油菜生育后期氮素再分配特性研究[J]. 中国农业科学，2008，41(6)：1858-1864.
Song H X，Peng J W，Liu Q *et al*. Nitrogen redistribution characteristic of oilseed rape varieties with different nitrogen physiological efficiency during later growing period[J]. Sci. Agric. Sin.，2008，41(6)：1858-1864.

[15] 刘德明，刘强，荣湘民，等. 油菜根系特性与氮效率系数的关系研究[J]. 湖南农业科学，2008，(2)：64-66，70.
Liu D M，Liu Q，Rong X M *et al*. Studies on relationship between the characteristic of root and coefficient of nitrogen use efficiency of oilseed rape[J]. Hunan Agric. Sci.，2008，(2)：64-66，70.

[16] 刘强，宋海星，荣湘民，等. 不同品种油菜籽粒产量及氮效率差异研究[J]. 植物营养肥料学报，2009，15(4)：898-903.
Liu Q，Song H X，Rong X M *et al*. Studies on oilseed yield and nitrogen efficiency in different cultivars of oilseed rape（*Brassica napus* L.）[J]. Plant Nutr. Fert. Sci.，2009，15(4)：898-903.

[17] 刘代平，宋海星，刘强，等. 油菜根系形态和生理特性与其氮效率的关系[J]. 土壤，2008，40(5)：765-769.
Liu D P，Song H X，Liu Q *et al*. Relationship between root morphologic and physiological properties and nitrogen efficiency of oilseed rape cultivars[J]. Soils，2008，40(5)：765-769.

[18] Tatjana B, Zdenko R. Nitrogen efficiency of canola genotypes varies between vegetative stage and grain maturity [J]. Euphytica, 2008, 164: 421-432.

[19] 曹兰芹, 伍晓明, 李亚军, 等. 油菜氮素吸收效率的基因型差异与农艺性状的关系[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(2): 270-278.
Cao L Q, Wu X M, Li Y J *et al*. Relationship between genotypic differences of rapeseed (*Brassica napus* L.) nitrogen uptake efficiency and economic characteristic[J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 2010, 32(2): 270-278.

[20] 王艳, 米国华, 陈范骏, 等. 玉米自交系氮效率基因型差异的比较研究[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(4): 361-365.
Wang Y, Mi G H, Chen F J *et al*. Genotypic difference in nitrogen efficiency of five maize inbred lines as affected by nitrate levels[J]. Chin. J. Appl. Environ. Biol., 2002, 8(4): 361-365.

[21] Sattelmacher B, Horst W J, Becker H C. Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants[J]. J. Plant Nutr. Soil Sci., 1994, 157(3): 215-224.

[22] Berry P M, Spink J, Foulkes M J *et al*. The physiological basis of genotype oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. Field Crops Res., 2010(119): 365-373.

[23] Wiesler F, Behrens T, Horst W J. Nitrogen efficiency of contrasting rape ideotypes[A]. Horst W J, Schenk M K, Burkert A *et al* (eds.): Plant nutrition-food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research[C]. Hannover Germany: Fourteenth International Plant Nutrition Colloquium, 2001. 60-61.

[24] 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.
Chen F J, Mi G H, Zhang F S *et al*. Nitrogen use efficiency in some of main maize hybrids grown in north China[J]. J. Maize Sci., 2003, 11(2): 78-82.

[25] 石剑飞, 刘荣, 左青松, 等. 不同氮素籽粒生产效率油菜品种氮素积累差异研究[J]. 广东农业科学, 2010, (3): 56-59.
Shi J F, Liu R, Zuo Q S *et al*. Study on nitrogen accumulation in rapeseed (*Brassica napus* L.) with different nitrogen utilization efficiency for grain production[J]. Guangdong Agric. Sci., 2010, (3): 56-59.

[26] 左青松, 唐瑶, 石剑飞, 等. 不同氮素籽粒生产效率油菜品种物质生产及产量构成的差异[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(9): 3985-3987.
Zuo Q S, Tang Y, Shi J F *et al*. Study on the differences of dry matter production and yield components in rapeseed with different nitrogen utilization efficiency for grain production[J]. J. Anhui Agric. Sci., 2009, 37(9): 3985-3987.

[27] Coque M, Gallais A. Genetic variation for nitrogen remobilization and postsilking nitrogen uptake in maize recombinant inbred lines: heritabilities and correlations among traits[J]. Crop Sci., 2007, (47): 1787-1796.

[28] Andersson A, Johansson E, Oscarson P. Nitrogen redistribution from the roots in post-anthesis plants of spring wheat[J]. Plant Soil, 2005, 269: 321-332.

[29] Palta J A, Fillery I R P. N application increases pre-anthesis contribution of dry matter to grain yield in wheat grown on a duplex soil[J]. Austr. J. Agric. Res., 1995, 46(3): 507-518.

[30] Masoni A, Ercoli L, Mariotti M *et al*. Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type[J]. Eur. J. Agron., 2007, 26: 179-186.

[31] Rosolem C A, Kato S M, Machado J R *et al*. Nitrogen redistribution to sorghum grains as affected by plant competition [J]. Plant Soil, 1993, 155/156: 199-202.

[32] Barbottin A, Lecomte C, Bouchard C *et al*. Nitrogen remobilization during grain filling in wheat: genotypic and environmental effects[J]. Crop Sci., 2005, 45: 1141-1150.

[33] 左青松, 刘荣, 石剑飞, 等. 油菜不同氮素籽粒生产效率类型品种干物质生产及农艺性状差异[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(2): 235-239.
Zuo Q S, Liu R, Shi J F *et al*. Differences of dry matter production and agronomic characters of rapeseed (*Brassica napus* L.) with different types of nitrogen utilization efficiency for grain production[J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 2010, 32(2): 235-239.