

# 提高氮效率的途径及 油菜氮高效评价指标的研究进展

陈敬东, 戢强强, 余 忆, 王宇航, 曾长立\*

(湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心;

江汉大学 生命科学学院, 湖北 武汉 430056)

**摘 要:**油菜是我国重要的油料作物,其种植范围广、面积大、经济价值高。而油菜生长发育需要大量氮素,建立一套高效、准确的油菜氮效率评价标准,对于筛选、发掘氮高效基因型油菜具有重要意义。阐述了氮对油菜生长的影响、氮效率概念及其提高的有效途径,并比较分析了几种目前常用的油菜氮效率评价方法,为进一步指导油菜高产高效生产、培育氮高效新种质提供理论基础。

**关键词:**甘蓝型油菜;氮效率;评价标准;基因型

中图分类号:S565.4;Q945.11

文献标志码:A

文章编号:1673-0143(2021)06-0048-10

DOI:10.16389/j.cnki.cn42-1737/n.2021.06.006

## Research Progress on Approaches to Improve Nitrogen Efficiency and Evaluation Index of Nitrogen Efficiency in Rapeseed

CHEN Jingdong, JI Qiangqiang, YU Yi, WANG Yuhang, ZENG Changli\*

(Hubei Engineering Research Center for Protection and Utilization of Special Biological Resources in the Hanjiang

River Basin; School of Life Sciences, Jianghan University, Wuhan 430056, Hubei, China)

**Abstract:** Rapeseed is an essential oil crop in China, which has a wide planting range, a large area, and high economic value. The growth and development of rapeseed require a large amount of nitrogen. Hence establishing a set of efficient and accurate evaluation criteria for nitrogen efficiency of rapeseed is of great significance for screening and exploring nitrogen efficient genotypes of rapeseed. This paper described the effects of nitrogen on the growth of rapeseed, the concept of nitrogen efficiency and the effective ways to improve it, and compared and analyzed several commonly used evaluation methods of nitrogen efficiency in rapeseed, which provided a theoretical basis for further guidance of rapeseed high-efficiency production of high yield and cultivation of new nitrogen efficient germplasm.

收稿日期:2020-12-28

基金项目:国家农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点实验室开放课题(2017012);湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心开放基金项目(06450003);江汉大学研究生科研创新基金项目(z10710001)

作者简介:陈敬东(1995—),男,硕士生,研究方向:生物化学与分子生物学。

\*通信作者:曾长立(1970—),男,教授,博士,研究方向:油菜种质资源。E-mail:973345988@qq.com

**Key words:** *Brassica napus*; nitrogen efficiency; evaluation standard; genotype

油菜作为中国的主要油料作物之一,根据相关数据统计,近几年来种植总面积保持在 $7.4 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 左右,我国将近60%的国产食用植物油由此途径生产<sup>[1]</sup>。由于我国耕地面积有限,加之城市化增速占用了大量农用土地,使得本就有限的耕地面积进一步减小。因此,在一定的耕作范围之内,提高油菜的单位产量至关重要。氮元素(N)是影响油菜产量的最重要营养元素之一<sup>[2]</sup>,因而定量施氮对于油菜生长有着重要作用。

然而,施氮对环境的负面影响,如硝酸盐的淋溶<sup>[3]</sup>和径流对水体的污染<sup>[4]</sup>、温室气体的排放<sup>[5]</sup>以及可能引起的生物多样性的减少<sup>[6]</sup>,使得我们必须采取合理措施施用氮肥,以减轻或者消除可能造成的对资源的浪费和对环境的污染。为了解决不断减少的耕地面积与可持续发展之间的矛盾,提高油菜产品质量,减少生态系统中可供利用的氮素损失,必须大力提高油菜的氮效率(nitrogen use efficiency, NUE)<sup>[7]</sup>。

## 1 氮效率内涵及提高氮效率的有效途径

### 1.1 氮效率内涵

目前学术界仍没有一个统一的定义和标准来对氮效率进行规范。Moll等<sup>[7]</sup>提出的氮效率是科研人员较为接受和肯定的一种评价标准。氮效率为单位重量的有效氮所产生的籽粒产量<sup>[8]</sup>,由氮吸收效率(nitrogen uptake efficiency, NupE)和氮生理利用效率(nitrogen utilization efficiency, NutE)这两个指标构成,其中氮吸收效率 = 氮素积累量/氮素供应量,氮生理利用率 = 收获物中氮素含量(或积累量)/作物体内氮素含量(或积累量)。NUE = NupE  $\times$  NutE,即氮效率为氮吸收效率与氮生理利用效率的乘积。有时,在植物苗期,也使用氮转运效率(nitrogen transfer efficiency, NTE)作为氮效率的评价指标。氮转运效率 = 地上部氮积累量/总植株氮积累量<sup>[9]</sup>。

在低氮胁迫的条件下,具有较强氮吸收效率的作物能够更好地从介质中吸收氮素供给自身的生长发育。Creelman等<sup>[10]</sup>利用这一规律得到了一种重组DNA载体,该载体可以重组到植物种子中,得到氮吸收速率高的转基因植物。而氮生理利用率与农作物产量直接相关,因此它取决于氮的亚组分同化、再分配,而最终被有效地同化和利用的氮素将参与籽粒淀粉的生物合成当中去。Jat等<sup>[11]</sup>研究了两种氮水平下22种基因型印度芥菜NutE的变化情况,结果表明氮素吸收与种子产量之间存在显著正相关关系,而两种氮水平下种子产量与NutE也呈正相关关系。

### 1.2 提高氮效率的有效途径

由于氮是决定作物产量的关键因素,在世界各地的农业生产实际当中,都采取了大量施用氮肥的方式来保证作物的产量,这一举动导致了生产中作物的NUE普遍较低。1999年世界谷物生产中,NUE仅有33%<sup>[12]</sup>,意味着施用的氮肥中有大约66.7%的氮素以淋溶和气体等形式损失,这不仅造成了资源的浪费,更由于氮素损失形式的不确定,造成了土壤、水体、大气等的污染。科研工作者就NUE水平较低的现状从农艺学、环境学及遗传育种学等方面去寻找解决问题的方法,取得了许多研究成果<sup>[13-15]</sup>。

随着人们对环境以及氮肥的过度施用问题的日益关注,如何利用现有手段去提高NUE成为世界范围内生态学研究或生态系统研究的一个热门话题。目前提高氮效率的有效途径有多种(表1),但提高作物NUE的最大挑战是如何综合考量遗传育种、农艺及环境等方面因素,在保证产量的基础上运用跨学科的理论技术去减少氮素流失。

表1 提高氮效率的有效途径

Tab. 1 Effective ways to improve nitrogen efficiency

学科领域	主要途径	参考文献
农艺学	传统农艺学	Jiang, 等 <sup>[16]</sup> ; Shahzad, 等 <sup>[17]</sup> ; Franzen, 等 <sup>[18]</sup>
	精准农业	Rütting, 等 <sup>[19]</sup> ; Bramley, 等 <sup>[20]</sup>
	土壤肥力管理	袁月星, 等 <sup>[21]</sup>
环境学	植物 NutE	崔虎, 等 <sup>[22]</sup>
	减小氮挥发	朱影, 等 <sup>[23]</sup>
	杂交育种	Stahl, 等 <sup>[24]</sup>
遗传育种学	分子育种	Zhou, 等 <sup>[25]</sup>
	基因工程	Ueda, 等 <sup>[26]</sup>

1.2.1 农艺学 传统农艺学的主要做法是通过减少氮肥的施用量去提高作物的NUE<sup>[16]</sup>。但是,以这种做法去提高氮肥的经济效应有一个前提,那就是必须要保证作物产量控制在一定的范围之内,不能因为减少了氮肥的施用量而造成作物的大量减产。基于这样一个现实,我们必须要在有限的世界耕地面积范围内,着力加强农作物生产,以应对可能因此造成的供求不平衡的挑战。适宜的施氮时机可以提高NUE的同步性和氮素吸收、利用的效果<sup>[17-18]</sup>。这种方法需要在狭长的田间地带施用较多的氮肥,并利用传感器识别,基于一定的算法来直观地识别作物季节性的需氮量。这有利于应对因田间相对区域不同导致的局部作物NUE较低的问题,并在不同季节在保证植物NUE处于一定水平的情况下避免施用大量氮肥造成浪费。

而农艺学的进步,特别是精准农业方面的研究对提高作物NUE做出了贡献<sup>[19-20]</sup>。农艺学的进步使得世界作物产量提高成为了必然。在发达的农业管理系统当中,已经开发出对农田中的特定区域进行精细化管理的技术手段。通过智能化控制肥料、除草剂、农药等的施用,农业的环境效应和经济效应得以相互协调,一定程度上做到了“既要金山银山,又要绿水青山”的效果。

1.2.2 环境学 同样值得一提的是,加强土壤肥力管理以提高NUE的方式在世界各地的作物生产中十分普遍。但因各国生产制度的不同使得其土壤肥料投入量有所差异。与发达国家相比,我国的作物产量仍处于较低的水平。发达国家的农业系统由于高度的机械化及其对化学品施用的严格把控,使得其具有很高的作物生产能力<sup>[27]</sup>。但是,在许多情况下,为了追求产量、降低成本,也常常通过加大肥料施用量的方式进行生产,尤其是加大氮肥的施用<sup>[28]</sup>,从而造成了氮的损失。当然,也存在撒哈拉以南非洲的极端情况,其NUE甚至超过了100%<sup>[29]</sup>,其田间土壤氮含量贫瘠且没有施加氮肥是高估该地区作物NUE的主要原因。

利用化学及生物学方法对土壤肥力、植物 NutE 以及氮挥发程度进行控制,也是提高植物NUE的重要手段。对于控制土壤肥力而言,相比于单独施用氮肥,施用缓释肥料能够让土壤始终保持一定的氮营养水平,使得植物能够持续地吸收利用氮营养<sup>[21]</sup>。生物炭是一种很好的氮肥增效剂,它能够提高土壤中有效氮的含量,使得植物更容易吸收,从而提高植物的 NutE,进而提高其NUE<sup>[22]</sup>。氮挥发不仅增加了施肥成本,还造成了环境污染,而在施肥过程中添加脲酶抑制剂、腐殖酸、生物菌剂等化学、生物药剂能够有效地抑制肥料中的氮素营养转换为铵态氮,以达到减少施氮量,提高植物NUE的效果<sup>[23]</sup>。

1.2.3 遗传育种学 随着科研工作的不断深入,遗传育种学的发展促进了作物产量和作物NUE

不断提高<sup>[30-32]</sup>。与传统的作物选育方法不同,利用现代生物技术去提高作物产量更有前景。由于传统耕作方式仍是主要的农业生产方式,以致必须以加大氮肥施用量的方法去保证收成,因此,选育出氮高效的种质资源,减少氮肥施用量,与其他改良方法相比,具有高效性和实效性。

Stahl等<sup>[24]</sup>在德国的10个不同地域对1989—2014年间注册的30个油菜优良品种进行了为期两年的田间试验,在2个氮水平下测试了其菜籽产量和质量,也计算了它们的NUE,发现无论是菜籽产量、质量,还是NUE,都是新注册品种要优于旧注册品种,且越是新注册的品种,其在不同氮水平下的性状差异就越小。这些数据表明,通过现代育种技术进行油菜种质改良,具有提高油菜NUE、减少氮肥投入的巨大作用。

Zhou等<sup>[25]</sup>利用高通量测序技术,对水稻的一组高产量的基因型染色体片段替代品系进行了基因分型,并构建了超高质量的物理图谱。在水培条件下,总共鉴定出13个数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL),其中氮吸收量(nitrogen uptake, NUP)为7个,NUE为6个。这些QTL表达的NUP和NUE表型变异比例分别为3.16%~13.99%和3.76%~12.34%。还确定了一些生物量产量和谷物产量的QTL,它们分别占观察到的表型变异的3.21%~45.54%和6.28%~7.31%。发现谷物产量与NUP和NUE显著正相关,NUP比NUE更紧密相关。

Ueda等<sup>[26]</sup>探讨了运用转录因子(TFs)的基因工程方法来提高植物NUE水平,该方法已成功用于改善环境胁迫耐受性和对植物养分的响应。尽管基于TF的基因工程是一种有前途的方法,可用于生产需肥量少的农作物,此类尝试尚少见报道。然而,许多TF对于这种类型的基因工程可能还是有用的,在总结了TF、能提高NUE水平的基因工程的基本概念的基础上,还提供了一系列TF,这些TF被证明对拟南芥和几种作物的NUE可能有用。

## 2 氮元素对油菜生长的影响

甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)作为一种重要的油料作物,被广泛种植于中国、北欧、加拿大和澳大利亚等地。无论哪种类型的甘蓝型油菜(冬性型、春性型、半冬性型),在苗期对于氮素营养都有着大量的需求,但是在成熟期却常常出现因氮素营养过剩而破坏其营养元素平衡性的问题<sup>[33]</sup>。

作物吸收氮素的主要形式是无机态氮,包括铵态氮与硝态氮;同时,也可以吸收和利用有机态氮,如尿素等。氮元素占植物干重的1%~3%,是植物体生长发育不可或缺的大量元素,也是每个活细胞的组成成分。氮素参与了植物遗传物质、供能物质、细胞骨架、生长调节物质、叶绿素等的合成<sup>[34]</sup>,在植物的生命活动中占有极其重要地位,因此又有“生命元素”之称。不同的氮水平在植物的生长发育过程中具有极为深刻的影响。

在油菜的全生长期,氮素对油菜生长均起到了关键作用,对油菜的产量和品质都有着极大的影响。刘涛等<sup>[35]</sup>通过研究不同叶位油菜叶片的光合氮素分配,发现光合氮素利用效率受到氮素营养限制主要是由于羧化系统和生物力能学组分氮分配两个因子影响。Hegewald等<sup>[36]</sup>对高强度轮作和氮素管理对德国油菜产量的影响进行了研究,发现一定程度上减少施氮量能缓解氮素过剩的风险,提高油菜的产量。Yousaf等<sup>[37]</sup>研究了N、P、K肥的不同组合对华中地区油菜产量和品质的影响,发现混合施用N、P、K肥的组合对油菜的产量提高影响最佳,且氮素对油菜产量和品质的限制性最强,通过增加氮肥的施用量,菜籽的油含量减少,蛋白质含量持续增加。Khan等<sup>[38]</sup>研究了不同种植密度和施氮量下油菜的产量、氮素利用效率和抗倒伏能力,结果表明油菜在种植密度30株/m<sup>2</sup>、施氮量120 kg/hm<sup>2</sup>的情况下产量最高。

### 3 油菜氮高效几种常见的评价指标

#### 3.1 菜籽产量

在低氮水平条件下提高菜籽产量是提高油菜NUE的关键之一。通过比较分析不同氮素水平下油菜的菜籽产量,可以作为估算该基因型油菜整体NUE水平的依据。此外,收获指数(harvest index)即种子重量与总植株干物质的比率,和氮收获指数(nitrogen harvest index)即收获时种子氮与总植株氮的比率,也可以作为油菜利用氮和碳生产菜籽能力的指标<sup>[39]</sup>。然而,这些指标是一些受多因素影响的复杂变量,油菜必须经历漫长的全生长期,在其成熟期收获菜籽,测量统计得到相应的数据后才能获取这些想要的指标。因此,在油菜的生长发育过程中的不可控变量如植物个体生长的差异性、非生物胁迫和生物压力等,会在很大程度上影响最终通过样本估计整体值时结果的准确性。2014年Miersch<sup>[40]</sup>的研究结果表明,选用半矮秆性状油菜的杂交种可能是增加NUE的有效方法,这项研究比较了同一母本的75个半矮秆杂交种和75个正常杂交种在两个不同氮肥水平下不同。结果表明,在低氮和高氮条件下,半矮秆杂交种的氮素吸收效率、氮素利用效率和菜籽产量均较高,其秸秆较短使收获指数和氮素利用效率均有所提高。2016年Miersch等<sup>[41]</sup>进一步比较了半矮秆杂交种和矮秆杂交种,结果发现半矮秆杂交种表现出更高的氮收获指数、NupE、NutE和NUE。通过分析低氮水平条件下5个数量性状位点和高氮水平条件下2个数量性状位点,发现连锁群A60上的bzh-1 locus位点表达出半矮秆性状对NUE有很大影响,低氮条件下半矮秆杂交种为氮高效基因型。

#### 3.2 生物量

生物量是最能直接反映植物生长发育状况的性状之一。大量研究表明,植物的生物量与其NUE常常处于正相关的关系。科研人员对水稻、玉米、棉花、大豆等作物进行研究时,发现生物量与NUE之间有一定的关联性<sup>[42-45]</sup>。对于油菜而言,其生物量也被证实与NUE存在关联。顾焱明等<sup>[46]</sup>在两个氮水平条件下对162份油菜种质进行了氮效率评价和基因型差异分析,结果表明油菜苗期生物量与其NupE具有极显著的相关性,侧根长、N累积量、NUE与NupE存在显著正相关,因此该研究认为油菜的苗期以生物量作为评价标准来衡量油菜NUE是一种行之有效的途径。

#### 3.3 根系形态

根系形态结构和氮转运蛋白的活性是植物在土壤中吸收氮能力大小的关键因素<sup>[47]</sup>。而NupE直接与植物的吸氮量相关,并且能够影响到NUE的水平高低。因此,根系形态可作为一项重要的指标用以评价植物的NUE水平。目前,拟南芥作为模式植物,其根系形态与NUE之间的关系研究得十分深入<sup>[48-49]</sup>。而油菜根系形态与NUE之间也存在着很强的相关性。王建强等<sup>[50]</sup>对不同氮效率的油菜进行了高、低氮两种氮水平处理,结果发现氮高效油菜的几种根系形态指标(包括总根长、根表面积、根体积、侧根数及主根长)同氮低效油菜比较起来均明显增加,且N、P、K积累量也高于氮低效油菜,还发现氮高效油菜的根尖分生区细胞的分裂数目增多,伸长区的细胞长度增长,根据实验结果推测可能促进了主根伸长。因此,氮高效油菜相较于氮低效油菜,根系更为发达,从而反过来证明了根系形态可以反映油菜NUE水平的高低。

笔者所在课题组对甘蓝型油菜共302份不同基因型材料在两种不同氮水平(正常氮:6 mmol/L;低氮:0.3 mmol/L)下的根系形态进行了初步分析,结果发现在低氮胁迫条件下,油菜的总根长、平均直径、表面积、根体积都发生了极显著变化,油菜根系的总根长在低氮条件下增大,而平均直径、表面积、根体积都相对减小,且各基因型对低氮胁迫的响应程度也表现出差异性(未发表)。这也表明了不同基因型油菜在不同氮水平条件下根系生长状况具有明显差异,佐证了根系形态可以作为筛选氮高效基因型油菜的重要指标。

### 3.4 叶片的叶绿素含量

光合作用是植物体内干物质的主要来源,与植物氮素积累过程密切相关<sup>[51]</sup>。氮素营养的不同会导致植物叶片面积、伸展和持续时间、氮含量、叶绿素含量、气孔导度等产生差异,进而影响到其光合作用强度<sup>[52]</sup>。研究表明,叶片叶绿素土壤与作物分析开发值(soil and plant analyzer development, SPAD)和植物叶片的氮含量密切相关,并且可以直接用叶绿素仪估读其单位面积的含氮量<sup>[53]</sup>。

不同NUE油菜光合作用能力存在明显的差异。Wang等<sup>[54]</sup>对低氮胁迫条件下氮高效基因型油菜(D4-15)和氮低效基因型油菜(D1-1)进行了苗期NutE和NUE评价,发现NUE与光合氮利用效率之间正相关关系极显著,氮高效基因型光合作用相关参数优于氮低效基因型,这也证明了氮高效基因型油菜苗期光合作用强度大于氮低效基因型,且在光合作用中,氮高效基因型对叶片氮的利用能力更强。

### 3.5 其他评价指标

除上述评价标准外,还有一些参数也可以作为评价标准,在一定条件下反映油菜的NUE水平高低。曹兰芹等<sup>[55]</sup>对50份油菜种质进行了不同氮水平下的土培实验,结果表明,在高氮条件下遗传变异差距更为明显,且油菜的有效角果数、株高和第一个有效分枝高度在各基因型间表现出显著差异,可作为筛选氮高效基因型的标准。相信通过进一步的研究,还会有更多更准确的评价标准来辅助筛选氮高效植物。

### 3.6 几种评价指标的比较分析

油菜氮高效评价指标的选取应该行之有效且操作简单,以达到大批量检测时耗时短、准确度高要求。目前,较为广泛采用的是菜籽产量、生物量、根系形态及叶片叶绿素含量这4个指标(表2)。考察产量指标是最为直接的方式,但其耗时长、投入时间及经济成本相对较高,且容易受到外界环境因子的影响致使实验结果不准确;考察苗期生物量也被证实行之有效,且培养周期短、结果可靠。通过植株的形态指标(包括根系形态、SPAD值等)间接鉴定其NUE简单直观,利用现有测量工具可以很便捷快速地得到表征数据,其鉴定结果也在大量研究之中表明行之有效<sup>[56]</sup>,可以作为评价NUE的重要参考标准。但是,生物量仅能对油菜苗期NUE进行评价,而对全生育期及最终产量而言,结果不可靠<sup>[46]</sup>。根系形态只能评价在低氮胁迫条件下不同基因型油菜的NUE,在正常氮水平条件下,氮高效基因型与氮低效基因型的NUE无显著差异<sup>[50]</sup>。测量叶片的SPAD值操作简单、结果直观,但油菜叶片在生长过程中易受培养的光、温环境影响,进而影响到实验结果的准确性<sup>[57]</sup>。还有一些指标需要特定的环境条件才能在不同基因型间表现出明显差异性<sup>[58-60]</sup>,因此只可作为参考,而不能作为评价NUE的直接依据。

表2 几种评价指标的比较

Tab. 2 Comparison of several evaluation indexes

指标	优点	不足
菜籽产量	结果可靠	周期长、易受不可控因素影响
生物量	周期短	仅能评价苗期,无法评价全生育期及产量
根系形态	低氮胁迫条件下结果可靠	正常氮水平下无法评价
叶绿素含量	操作简单	易受光、温条件影响

综上,根据油菜所处的氮水平、生育期的不同,NUE评价指标也要随之调整。而苗期筛选相较于全生育期筛选而言,周期短、受环境影响程度较小,利用苗期大批量初筛之后再在全生育期进行验证,是真正全面反映油菜NUE的一种操作简便、可行性强的方法<sup>[61]</sup>。因此,笔者认为,可

在油菜苗期设置正常氮、低氮两种水平,以生物量为主要评价指标,以根系形态、叶绿素含量为参考评价指标初筛出几种NUE较高的基因型,再进行全生育期验证,以菜籽产量等指标最终确定油菜氮高效基因型。

## 4 展望

油菜相较于其他作物而言,需氮量较大,而NUE却相对较低<sup>[8]</sup>。提高油菜NUE对提高油菜生产的经济效益、节约资源、保护生态环境具有十分重要的意义。而NUE的调控相对复杂,既涉及到油菜本身的生理生化过程,不同基因型之间NUE存在差异,又受到环境因子的影响<sup>[62]</sup>。因此,提高油菜NUE需要大量的理论研究和实践基础,需要科研人员不断进行探索。

首先,由于油菜NUE存在广泛的遗传变异,因而收集更多的种质资源,建立起成规模的油菜核心种质资源库的工作需要持续不断地进行。甘蓝型油菜是外来品种,在我国栽种的历史不长,没有非常稳定的遗传基础<sup>[63]</sup>。虽然已在北京、青海、武汉建成了多层次的种质资源保存体系,收集有4 176份甘蓝型油菜种质<sup>[64]</sup>,但仍需通过引进国外新品种、挖掘国内起源品种、收集保护近源物种等途径保障油菜的育种成效。

其次,油菜氮高效的生理机制仍需深入研究。目前已经取得了一定的进展,如Li等<sup>[65]</sup>结合基因组重测序和转录组学结果,揭示了调控油菜NUE的生物学机制;Hu等<sup>[66]</sup>揭示了硝酸盐信号从细胞膜受体传递到细胞核TF的通路,解释了硝酸盐转运蛋白NRT1.1B在硝酸盐响应过程中的关键作用。但氮素营养的再利用、再分配过程同样也对油菜NUE存在着重要的影响<sup>[67]</sup>,其中的关键影响因子亟待挖掘。

因此,在选育氮高效油菜种质资源的研究中,利用现有种质资源挖掘NUE相关关键候选基因、揭示油菜氮高效分子机制,并结合传统和现代育种技术培育新的氮高效油菜种质资源是今后研究的重点。现在氮高效油菜品种在市场上越来越受到关注。例如,2014年一个新的油菜杂交种因提高了氮效率而得到了推广<sup>[8]</sup>,从商业角度反映出人们对氮高效种质的追捧。这种商业利益将进一步鼓励科研人员继续开发氮高效油菜新品种,以确保油菜这种重要的经济作物高效、高产、绿色生产。

## 参考文献(References)

- [1] 鲁剑巍. 中国油菜生产的高产高效氮素管理[J]. 中国农业科学, 2016, 49(18): 3504—3505.
- [2] 任涛, 鲁剑巍. 中国冬油菜氮素养分管理策略[J]. 中国农业科学, 2016, 49(18): 3506—3521.
- [3] DEMURTAS C E, SEDDAIU G, LEDDA L, et al. Replacing organic with mineral N fertilization does not reduce nitrate leaching in double crop forage systems under mediterranean conditions [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2016, 100(219): 83—92.
- [4] WANG H L, HE P, SHEN C Y, et al. Effect of irrigation amount and fertilization on agriculture non—point source pollution in the paddy field [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2019, 26(10): 10363.
- [5] ZHU E, DENG J, WANG H, et al. Identify the optimization strategy of Nitrogen fertilization level based on trade—off analysis between rice production and greenhouse gas emission [J]. *Journal of Cleaner Production*, 2019, 239: 118060.
- [6] LUO X, SU X, CUI J, et al. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the drawdown zone of the three gorges reservoir under different fertilization histories [J]. *Ecological Research*, 2016, 31(3): 407—416.
- [7] MOLL R, KAMPRATH E, JACKSON W. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of Nitrogen utilization [J]. *Agronomy Journal*, 1982, 74(3): 562—564.

- [8] 徐子先. 甘蓝型油菜氮效率评价及其差异的生理机制探究[D]. 北京:中国农业科学院,2017.
- [9] 王改丽. 新型甘蓝型油菜氮高效种质的筛选及其氮高效机制的研究[D]. 武汉:华中农业大学,2014.
- [10] CREELMAN R A, SUQIN C A I, HOLTAN H E, et al. Nitrogen uptake in plants: American, Patent Application 10/155,956[P]. 2018-12-18.
- [11] JAT R, CHOUDHARY M. Nitrogen utilization efficiency variability in genotypes of indian mustard (*Brassica juncea*) under contrasting N supply [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2019, 42(19): 2435-2446.
- [12] RAUN W R, JOHNSON G V. Improving Nitrogen use efficiency for cereal production [J]. *Agronomy Journal*, 1999, 91(3): 357-363.
- [13] COHAN J, LE S C, GUICHERD C, et al. Combining breeding traits and agronomic indicators to characterize the impact of cultivar on the Nitrogen use efficiency of bread wheat [J]. *Field Crops Research*, 2019, 242: 107588.
- [14] NEERAJA C, VOLETI S, SUBRAHMANYAM D, et al. Breeding rice for Nitrogen use efficiency [J]. *Genet*, 2019, 79(1): 208-215.
- [15] ALEKSANDR B, EDUARD V, NATALIA K, et al. Environmental assessment of livestock farms in the context of bat system introduction in russia [J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 246: 283-288.
- [16] JIANG C, REN X, WANG H, et al. Optimal nitrogen application rates of one-time root zone fertilization and the effect of reducing Nitrogen application on summer maize [J]. *Sustainability*, 2019, 11(10): 2979-2988.
- [17] SHAHZAD A N, QURESHI M K, WAKEEL A, et al. Crop production in Pakistan and low Nitrogen use efficiencies [J]. *Nature Sustainability*, 2019, 2(12): 1106-1114.
- [18] FRANZEN D, KITCHEN N, HOLLAND K, et al. Algorithms for in-season nutrient management in cereals [J]. *Agronomy Journal*, 2016, 108(5): 1775-1781.
- [19] RÜTTING T, ARONSSON H, DELIN S. Efficient use of Nitrogen in agriculture [J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2018, 110(1): 1-5.
- [20] BRAMLEY R, OUZMAN J, GOBBETT D. Regional scale application of the precision agriculture thought process to promote improved fertilizer management in the australian sugar industry [J]. *Precision Agriculture*, 2019, 20(2): 362-378.
- [21] 袁月星,仇美华,薛莉. 缓释肥对江阴市小麦产量、效益和肥料农学利用率的影响[J]. *上海农业科技*, 2020, 50(6): 108-110.
- [22] 崔虎,王莉霞,欧洋,等. 生物炭-化肥配施对稻田土壤氮磷迁移转化的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(2): 412-421.
- [23] 朱影,庄国强,吴尚华,等. 农田土壤氮挥发的过程和控制技术研究[J]. *环境保护科学*, 2020, 46(6): 88-96.
- [24] STAHL A, PFEIFER M, FRISCH M, et al. Recent genetic gains in nitrogen use efficiency in oilseed rape [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 963-975.
- [25] ZHOU Y, TAO Y, TANG D, et al. Identification of Qtl associated with Nitrogen uptake and Nitrogen use efficiency using high throughput genotyped cssls in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1166-1173.
- [26] UEDA Y, YANAGISAWA S. Engineering nitrogen utilization in crop plants [M]. Berlin: Springer, 2018: 37-55.
- [27] FITZSIMMONS M. The rural [M]. London: Routledge, 2017.
- [28] 赵帅翔,张卫峰,姜远茂,等. 黄土高原苹果过量施氮因素分析[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2): 484-491.
- [29] EDMONDS D E, ABREU S L, WEST A, et al. Cereal Nitrogen use efficiency in Sub-Saharan Africa [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2009, 32(12): 2107-2122.

- [30] HAWKESFORD M J, GRIFFITHS S. Exploiting genetic variation in Nitrogen use efficiency for cereal crop improvement [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 49:35–42.
- [31] WATSON A, GHOSH S, WILLIAMS M J, et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding [J]. *Nature Plants*, 2018, 4(1):23–29.
- [32] VAN B E, STRUIK P C. Diverse concepts of breeding for Nitrogen use efficiency: a review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2017, 37(5):50–73.
- [33] BOUCHET A, LAPERCHE A, BISSUEL–BELAYGUE C, et al. Nitrogen use efficiency in rapeseed: a review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2016, 36(2):38–57.
- [34] 彭正萍. 植物氮素吸收、运转和分配调控机制研究[J]. *河北农业大学学报*, 2019, 42(2):5–9.
- [35] 刘涛, 鲁剑巍, 任涛, 等. 适宜氮水平下冬油菜苗期不同叶位叶片光合氮分配特征[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(18):3532–3541.
- [36] HEGEWALD H, KOBLENZ B, WENSCH–DORENDORF M, et al. Impacts of high intensity crop rotation and N management on oilseed rape productivity in Germany [J]. *Crop and Pasture Science*, 2016, 67(4):439–449.
- [37] YOUSAF M, LI X, REN T, et al. Response of Nitrogen, Phosphorus and Potassium fertilization on productivity and quality of winter rapeseed in central China [J]. *International Journal of Agriculture & Biology*, 2016, 18(6):1137–1142.
- [38] KHAN S, ANWAR S, KUAI J, et al. Optimization of Nitrogen rate and planting density for improving yield, Nitrogen use efficiency, and lodging resistance in oilseed rape [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:532–541.
- [39] 郑红裕. 播期、密度与施氮量对油菜收获指数的影响研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2015.
- [40] MIERSCH S. Nitrogen efficiency in semi-dwarf and normal hybrids of oilseed rape [D]. Göttingen: Georg-August Universität Göttingen, 2014.
- [41] MIERSCH S, GERTZ A, BREUER F, et al. Influence of the Semi-dwarf growth type on Nitrogen use efficiency in winter oilseed rape [J]. *Crop Science*, 2016, 56(6):2952–2961.
- [42] 白灯莎·买买提艾力, 孙良斌, 刘忠山, 等. 不同年代培育的棉花品种产量性状及氮利用效率特征[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2019, 27(6):880–889.
- [43] SAWYER J E, WOLI K P, BARKER D W, et al. Stover removal impact on corn plant biomass, Nitrogen, and use efficiency [J]. *Agronomy Journal*, 2017, 109(3):802–810.
- [44] WIN K T, OKAZAKI K, OOKAWA T, et al. Influence of rice-husk biochar and bacillus pumilus strain tuat-1 on yield, biomass production, and nutrient uptake in two forage rice genotypes [J]. *Plos One*, 2019, 14(7):0220236.
- [45] 杨文英, 杜青, 杨航, 等. 玉米/大豆套作系统下不同品种与根系分隔对大豆根瘤固氮及氮素吸收的影响[J]. *四川农业大学学报*, 2016, 34(1):1–5.
- [46] 顾焯明, 韩配配, 胡琼, 等. 甘蓝型油菜苗期氮效率评价[J]. *中国油料作物学报*, 2018, 40(6):851–860.
- [47] GENT L, FORDE B G. How do plants sense their nitrogen status? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(10):2531–2539.
- [48] BELLEGARDE F, GOJON A, MARTIN A. Signals and players in the transcriptional regulation of root responses by local and systemic N signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(10):2553–2565.
- [49] LI J, SONG X, KONG X, et al. Natural variation of *Arabidopsis thaliana* root architecture in response to nitrate availability [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2019, 42(7):723–736.
- [50] 王建强, 韩配配, 李银水, 等. 不同氮效率油菜苗期根系形态及养分累积差异研究[J]. *中国油料作物学报*, 2019, 41(5):758–764.
- [51] 丁广大, 王改丽, 叶祥盛, 等. 甘蓝型油菜氮高效的生理与分子遗传基础研究进展[J]. *华中农业大学学报*,

- 2017, 36(2): 130—139.
- [52] MONNEVEUX P, ZAIDI P H, SANCHEZ C. Population density and low nitrogen affects yield—associated traits in tropical maize [J]. *Crop Science*, 2005, 45(2): 535—545.
- [53] 陈范骏, 米国华, 春亮, 等. 玉米氮效率的杂种优势分析[J]. *作物学报*, 2004, 30(10): 1014—1018.
- [54] WANG G L, DING G D, XU F S, et al. Genotype differences in photosynthetic characteristics and nitrogen efficiency of new—type oilseed rape responding to low Nitrogen stress [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2015, 153: 1030—1043.
- [55] 曹兰芹, 伍晓明, 李亚军, 等. 油菜氮素吸收效率的基因型差异及其与农艺性状的关系[J]. *中国油料作物学报*, 2010(2): 270—278.
- [56] 邹小云, 刘宝林, 宋来强, 等. 甘蓝型油菜种质苗期氮素营养效率的鉴定与评价[J]. *中国油料作物学报*, 2017, 39(1): 69—77.
- [57] 要旭阳. 光温调控对植物工厂油菜幼苗生长的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [58] 李娜. 水稻氮效率基因型差异及其对不同水氮管理措施响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2017.
- [59] MEKDAD A A A, SHAABAN A. Integrative applications of nitrogen, zinc, and boron to nutrients—deficient soil improves sugar beet productivity and technological sugar contents under semi—arid conditions [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(13): 1935—1950.
- [60] 邹小云, 刘宝林, 宋来强, 等. 施氮量与花期水分胁迫对不同氮效率油菜产量性能及氮肥利用效率的影响[J]. *华北农学报*, 2015, 30(2): 220—226.
- [61] 张宁, 郭荣发. 水稻氮高效种质资源筛选及其耐低氮胁迫机理研究进展[J]. *广东农业科学*, 2014, 41(5): 66—70.
- [62] XU G, FAN X, MILLER A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63(1): 153—182.
- [63] 王爱凡, 康雷, 李鹏飞, 等. 我国甘蓝型油菜远缘杂交和种质创新研究进展[J]. *中国油料作物学报*, 2016, 38(5): 691—698.
- [64] 李利霞, 陈碧云, 闫贵欣, 等. 中国油菜种质资源研究利用策略与进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(1): 1—19.
- [65] LI Q, DING G, YANG N, et al. Comparative genome and transcriptome analysis unravels key factors of Nitrogen use efficiency in *Brassica napus* L. [J]. *Plant Cell and Environment*, 2020, 43(3): 712—731.
- [66] HU B, JIANG Z, WANG W, et al. Nitrate—NRT1.1B—SPX4 cascade integrates Nitrogen and Phosphorus signalling networks in plants [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(4): 401—413.
- [67] SCHOFIELD R A, BI Y M, KANT S, et al. Over—expression of STP 13, a hexose transporter, improves plant growth and nitrogen use in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. *Plant Cell and Environment*, 2009, 32(3): 271—285.

(责任编辑: 胡燕梅)