

马晓诺, 侯星宇, 蔡红梅. 长江中下游主栽水稻氮高效品种筛选及其生理生化特征[J]. 华中农业大学学报, 2025, 44(5): 1-12.
DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.001

长江中下游主栽水稻氮高效品种筛选及其生理生化特征

马晓诺, 侯星宇, 蔡红梅

华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070

摘要 为探究长江中下游主栽水稻品种氮高效的生理生化特征, 以该地区 57 份主栽水稻品种为试验材料, 通过营养液培养试验进行氮效率筛选; 以筛选获得的氮高、低效品种为研究对象, 结合营养液培养试验、土壤盆栽试验和大田小区试验, 分析两者在生长表型、产量形成、氮素吸收利用及其相关基因表达、酶活性及代谢产物上的差异。结果显示, 通过筛选确定氮高效品种为荃优丝苗(5#), 氮低效品种为五优品丝苗(8#); 无论在全氮(+N)还是缺氮(-N)处理下, 氮高效品种具有更加优良的根系构型和生物量, 其株高、根长、根尖数、根系总表面积和总体积、根和地上部干质量均显著高于氮低效品种; 氮高效品种的有效穗数、穗长、千粒重、结实率和籽粒产量均高于氮低效品种; 氮高效品种对氮素的吸收利用显著优于氮低效品种, 其根和地上部氮含量、氮累积量、根系对 $^{15}\text{NO}_3^-$ 和 $^{15}\text{NH}_4^+$ 的吸收、氮素利用指数及在籽粒中的分配比例均显著高于氮低效品种; 氮高效品种中大多数氮吸收转运和还原同化基因的表达水平显著高于氮低效品种; +N 条件下, 氮高效品种根中硝酸还原酶活性和地上部谷氨酸合酶活性、可溶性蛋白和糖的含量均显著高于氮低效品种。结果表明, 优良的根系构型、更强的氮素吸收能力、高效地向地上部转运并还原同化以及将更多的氮向籽粒分配是氮高效品种的重要特征。

关键词 水稻; 氮利用效率; 氮吸收利用; 氮还原与同化; 根系构型; 基因表达; 酶活性; 产量

中图分类号 S511.103.7 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2025)05-0001-12

水稻是我国最重要的粮食作物之一, 我国 60% 以上的居民以稻米为口粮^[1]。我国水稻常年种植面积约 3 000 万 hm^2 , 占全国粮食种植面积的 24% 左右, 稻谷总产约 2.1 亿 t, 占粮食总产的 30% 左右^[2]。据估算, 到 2030 年, 我国人口将突破 14.5 亿, 粮食需求将持续增长^[3]。因此, 粮食高产稳产是保障我国人民生活、国家粮食安全的重要前提。

氮(N)是植物生长发育所必需的大量元素, 是作物需求量最大的矿质元素, 更是作物产量和品质的限制因子。目前, 我国稻田的氮肥利用率仅有 30%~50%, 低于世界平均水平^[4-6]。氮肥利用效率偏低易导致耕地土壤退化、水体富营养化、温室气体排放等问题, 对我国生态环境、粮食安全和人体健康造成了潜在的威胁^[7-13]。水稻的氮素利用效率存在显著的基因型差异^[14-16]。近年来, 国内相关学者对多份水稻品种的氮素利用效率进行了分析和评估, 筛选了一批氮高效品种。童汉华等^[17]通过营养液培

养试验, 从 101 份水稻品种中筛选出 16 份氮高效品种和 24 份氮低效品种; 冯洋等^[18]从 34 份主推水稻品种中筛选出 3 份氮高效品种(徽两优 6 号、广两优 35 和天优华占)和 3 份氮低效品种(秀水 134、富稻 2 号和五丰优 7025); 余友玲等^[19]通过盆栽试验, 从 10 个超级稻和 10 个超高产籼稻品种中筛选出 6 份氮高效品种和 8 份氮低效品种; 吴子帅等^[20]对 104 份优质常规粳稻进行筛选, 获得 16 份氮高效品种。研究表明, 稻米产量形成与植株对氮素的吸收利用密切相关^[21]。相较于低效品种, 氮高效品种具有较高的氮素转运能力及氮素利用效率, 在结实期具有更高的颖花数和结实率^[22]。氮高效品种氮肥利用率可达到 51%, 氮素转运效率高达 60%, 稻米产量高于低效型品种 75%^[23]。因此, 农业生产上选用氮高效品种是提高作物氮素利用效率和粮食产量, 同时保护生态环境、节约经济成本的重要途径之一。

本研究以 57 份长江中下游地区主栽水稻品种为

收稿日期: 2024-11-19

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1901203)

马晓诺, E-mail: 1683663913@qq.com

通信作者: 蔡红梅, E-mail: caihongmei@mail.hzau.edu.cn

试验材料,在苗期通过营养液培养,开展氮效率筛选;进一步以筛选获得的氮高、低效品种为研究对象,分析品种间生长表型、根系构型、氮吸收运输及其基因表达水平、氮代谢酶活性及产物含量的差异,并通过土壤盆栽试验和大田小区试验对成熟期籽粒产量进行验证分析,旨在为农业生产上氮高效水稻品种的种植应用提供材料,同时也为

作物氮高效机制的解析和优良种质选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用材料为来源于长江中下游地区的主栽水稻品种,共 57 份(表 1)。

表 1 本试验所用长江中下游主栽水稻品种

Table 1 Rice varieties mainly cultivated in the middle and lower reaches of the Yangtze River used in this experiment

编号 Number	品种名称 Varieties	编号 Number	品种名称 Varieties
1#	晶两优华占 Jingliangyouhuazhan	30#	富两优 508 Fuliangyou No. 508
2#	隆两优华占 Longliangyouhuazhan	31#	晶两优 534 Jingliangyou No. 534
3#	陵两优 268 Lingliangyou No. 268	32#	隆两优 534 Longliangyou No. 534
4#	C 两优华占 C Liangyouhuazhan	33#	全两优 534 Quanliangyou No. 534
5#	荃优丝苗 Quanyousimiao	34#	玮两优 534 Weiliangyou No. 534
6#	荃两优丝苗 Quanliangyousimiao	35#	全两优 681 Quanliangyou No. 681
7#	徽两优丝苗 Huiliangyousimiao	36#	垦两优 801 Kenliangyou No. 801
8#	五优品丝苗 Wuyoujingsimiao	37#	荃优 822 Quanyou No. 822
9#	红香优丝苗 Hongxiangyousimiao	38#	荃两优 851 Quanlaingyou No. 851
10#	韵两优丝苗 Yunliangyousimiao	39#	荃优 879 Quanyou No. 879
11#	靓两优丝苗 Liangliangyousimiao	40#	徽两优 898 Huiliangyou No. 898
12#	荃优鄂丰丝苗 Quanyouefengsimiao	41#	Y 两优 900 Y Liangyou No. 900
13#	徽两优粤禾丝苗 Huiliangyouyuehesimiao	42#	丰两优 916 Fengliangyou No. 916
14#	兴安香占 Xinganxiangzhan	43#	徽两优 982 Huiliangyou No. 982
15#	悦两优美香新占 Yueliangyoumeixiangxinzhan	44#	隆两优 987 Longliangyou No. 987
16#	荟稻 1 号 Huidao No.1	45#	徽两优 996 Huiliangyou No. 996
17#	红糯优 1 号 Hongnuoyou No.1	46#	捷两优 1187 Jieliangyou No. 1187
18#	丰两优香一号 Fengliangyouxiang No.1	47#	荆两优 1189 Jingliangyou No. 1189
19#	嘉丰优 2 号 Jiafengyou No.2	48#	隆两优 1212 Longliangyou No. 1212
20#	红良优 5 号 Hongliangyou No. 5	49#	中谷优 1361 Zhongguyou No. 1361
21#	昌两优 8 号 Changliangyou No. 8	50#	晶两优 1377 Jingliangyou No. 1377
22#	六两优香 11 Liuliangyouxiang No. 11	51#	隆两优 1377 Longliangyou No. 1377
23#	香两优 16 Xiangliangyou No. 16	52#	Y 两优 1928 Y Liangyou No. 1928
24#	Y 两优 17 Y Laingyou No. 17	53#	华两优 2817 Hualiangyou No. 2817
25#	红香优 68 Hongxiangyou No. 68	54#	华两优 6516 Hualiangyou No. 6516
26#	旱优 73 Hanyou No. 73	55#	辉两优华占 Huiliangyouhuazhan
27#	华浙优 261 Huazheyou No. 261	56#	龙两优 1137 Longliangyou No. 1137
28#	五优 308 Wuyou No. 308	57#	广两优 35 Guangliangyou No. 35
29#	A 两优 336 A Liangyou No. 336		

1.2 营养液培养试验

1)氮高效品种筛选试验。以表 1 中 57 份水稻品种为研究材料,于 2022 年 6—7 月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。57 份水稻材料种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至 2 叶 1 心,移栽至全氮(+N: 1×N, 2.88 mmol/L)和缺氮(−N: 1/15 N, 0.19 mmol/L)条件

下生长。培养盒体积为 30 L,每盒种植 9 个品种,每个品种种植 3 个重复,每个重复 2 株,每隔 3 d 更换 1 次营养液。营养液配方参照国际水稻研究所水稻营养液配方^[24]。20 d 后,收获根和地上部,烘干后称质量,计算氮效率系数(氮效率系数为缺氮植株干质量与全氮植株干质量之比)。

2)氮高、低效品种生理生化分析试验。以筛选

获得的氮高效品种荃优丝苗(5#)和氮低效品种五优晶丝苗(8#)为研究材料,于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。荃优丝苗(5#)和五优晶丝苗(8#)种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心,移栽至全氮(+N: $1\times N$, 2.88 mmol/L)和缺氮(-N: $1/15 N$, 0.19 mmol/L)条件下生长20 d。培养盒体积为30 L,每个品种种植6个重复,每个重复3株,每隔3 d更换1次营养液。取样前测定水稻株高和根长,扫描根系构型。取样时用纯水冲洗根部3遍,分别收获根和地上部。其中3个重复的样品经烘干、称质量后测定氮含量;另外3个重复收获鲜样后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存,用于基因表达、酶活性和氮同化产物的测定。

3) ^{15}N 示踪试验。将筛选获得的氮高效品种荃优丝苗(5#)和氮低效品种五优晶丝苗(8#)为研究材料,于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。荃优丝苗(5#)和五优晶丝苗(8#)种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心,移栽至全氮(+N: $1\times N$, 2.88 mmol/L)条件下生长。培养盒体积为30 L,每个品种种植3个重复,每个重复2株,每隔3 d更换1次营养液。14 d后,将之进行氮饥饿处理3 d,再分别用1.44 mmol/L的 $^{15}\text{NH}_4\text{NO}_3$ 和 $\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ 处理1 h。取样时用纯水冲洗根部3遍,收获植株后烘干、称质量,用于 ^{15}N 含量的测定,并计算植株对 ^{15}N 的吸收量(^{15}N 含量与干质量的乘积)。

1.3 土壤盆栽试验

以氮高效品种荃优丝苗(5#)和氮低效品种五优晶丝苗(8#)为研究材料,于2023年5—9月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展土壤盆栽试验。所用土壤基础理化性质为:pH值6.0,有机质含量8.65 g/kg,全氮含量0.8 g/kg,有效磷含量8.4 mg/kg,速效钾含量59 mg/kg。试验使用20 L桶,每桶装入15 kg风干后的土壤。正常施肥量是N 0.2 g/kg、 P_2O_5 0.15 g/kg和 K_2O 0.2 g/kg,肥料种类分别为尿素(含N 46.4%)、过磷酸钙(含 P_2O_5 12%)和氯化钾(含 K_2O 60%)。磷肥和钾肥在插秧前施入土壤并搅拌均匀,氮肥按照基肥追肥比2:1施用,追肥在移栽约14 d后施入。试验设置正常施肥(+N)和不施氮肥(-N)处理,每个处理种植6桶,每个品种种植3桶,每桶种植1株。待水稻生长至成熟期,测量株高,收获秸秆,考察产量及构成因子,晾干称质量后测定叶片、节、节间和籽粒氮含量。

1.4 大田小区试验

以氮高效品种荃优丝苗(5#)和氮低效品种五优晶丝苗(8#)为研究材料,于2024年5—9月在湖北省武汉市蔡甸区螺丝岗村试验基地开展大田小区试验。试验地土壤基础理化性质为:pH值5.33,有机质含量19.34 g/kg,碱解氮含量227.04 mg/kg,有效磷含量2.02 mg/kg,速效钾含量57.08 mg/kg。试验设置3个施氮水平(低氮LN:0 kg/hm²,中氮NN:112.5 kg/hm²,高氮HN:225 kg/hm²)和3个种植密度(低密度M1:10.5万株/hm²,中密度M2:16.5万株/hm²,高密度M3:30万株/hm²)的交互处理,每个小区为20 m²,设3个重复。施用氮肥为尿素(含N 46.4%),按上述3个水平施用;磷肥为过磷酸钙(含 P_2O_5 12%),施用量(P_2O_5)为45 kg/hm²;钾肥为氯化钾(含 K_2O 60%),施用量(K_2O)为90 kg/hm²;氮肥按基肥:分蘖肥:穗肥=6:2:2(质量比)施用,磷肥作基肥1次施用,钾肥按基肥:穗肥=7:3(质量比)施用。待水稻生长至成熟期,收获种子,测定籽粒产量。

1.5 分析测定方法

1)根系构型扫描。使用根系扫描仪(Epson Perfection V700 Photo)对水稻根系进行扫描分析。

2)氮含量测定。参照文献[25]对烘干的样品进行消化,使用流动注射分析仪(FIAstar 5000, Sweden)测定氮含量,参照文献[26]和[27]计算氮积累量、氮利用指数、根系对氮的吸收能力和氮在各部位的分配比例。 ^{15}N 同位素使用元素分析仪-稳定同位素比例质谱仪(Elementar Vario PYRO cube and Isoprime100, Isoprime Ltd.)进行测定,并计算植株对 $^{15}\text{NO}_3^-$ 和 $^{15}\text{NH}_4^+$ 的吸收量。

3)基因表达分析。参照TRIZOL(Invitrogen)产品说明书对新鲜样品提取总RNA,采用Hifair® II 1st Strand cDNA试剂盒(翊圣生物,上海)进行反转录获得cDNA,以cDNA为模板通过Hifair® qPCR SYBR Green Master Mix试剂盒(翊圣生物,上海)在定量PCR仪(Applied Biosystems Quantstudio TM)上进行荧光定量PCR反应。用于PCR扩增的引物序列见表2。扩增完成后,以 $OsUbiquitin$ 为内参对数据进行平衡化,通过 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算基因相对表达水平。

4)酶活性测定。参照产品说明书,分别使用Solarbio生物公司的硝酸还原酶活性检测试剂盒、谷氨酰胺合成酶活性检测试剂盒和谷氨酸合成酶活性检测试剂盒对新鲜样品中硝酸还原酶活性、谷氨酰胺合成酶活性和谷氨酸合成酶活性进行测定。

表 2 用于荧光定量PCR的引物
Table 2 Primers used in fluorescence quantitative PCR

基因名称 Gene name	正向引物(5'→3') Forward primer(5'→3')	反向引物(5'→3') Reverse primer(5'→3')
<i>OsUbiquitin</i>	GACGGACGCACCCTGGCTGA	TGCTGCCAATTACCATATACC
<i>OsAMT1.1</i>	ACCAATCCAGAACGAACGAC	AGCCCAGCAAAAGTGAAAGA
<i>OsAMT1.2</i>	CTTCATCGGGAAGCAGTTCT	TGAGGAAGGCGGAGTAGATG
<i>OsAMT2.1</i>	GCGTTCGTGATCGCGTGGA	TAGAGCTGGATGGTGACGC
<i>OsAMT3.1</i>	CTTCATCATCTGCTGGAACGTG	TTGTTGTTGTGGTGCGTGTC
<i>OsAMT3.2</i>	CTCACCTTCTCCTACACCGTC	ACCCCATCCATAGTAACCCTG
<i>OsAMT3.3</i>	CGAGCATCACCATCATCATC	ATGACACCCCACTGGAAGAG
<i>OsNRT1.1A</i>	CCCACACCAAGCAATTCAGG	GTCTTCACCTCCTCCACGTC
<i>OsNRT1.1B</i>	CAACCTGGTGCCGTACATGA	TCGTGAGTATCATCACGCCG
<i>OsNRT2.1</i>	CACGGTGCAAGTCTCAAG	GGTATAAATGCCTCTCCC
<i>OsNRT2.3a</i>	CGCTGCTGCCGCTCATCCG	CCGTGCCCATGGCCAGAC
<i>OsNRT2.4</i>	AAAGGTCGCTGGGCGTGGTG	CCTGGACCCGCTGAAGAAGAG
<i>OsNR1</i>	TACCAGGTCATCCAGTCGGT	GTACTTCCACCCTTCCTCCG
<i>OsNR2</i>	CAAGGTGTGGTACGTGGTGA	GCAGGACTTGTCGAGGTCAT
<i>OsNiR1</i>	CTGCCTCACCAAGGACAG	TTCCTACTCCTCGTCCTCCT
<i>OsNiR2</i>	GAACGAGGAGTAGGAGCACA	GGGCTACAAGATCAAACCAA
<i>OsGS1.1</i>	TGGGTTGCTCGCTACATTCT	GCTTGAGCTTCTCAATGGCG
<i>OsGS1.2</i>	TGCTGACCAAGTGTGGGTTG	GAGCTTGTCGATCGCCTTCT
<i>OsGS2</i>	TTTCTCATGGGGTGTGGCAA	GGGCCAACTTCTTAGCAGCA
<i>OsFd-GOGAT</i>	CGGGTGGCCTTGCTATATT	ACCAGTTGCCAGAAGAGTGG
<i>OsNADH-GOGAT</i>	CCTGTCAAGGATGATGAAGGTGAA	TGCATGGCCCTACTATCTTCGCATCA

5)氮同化产物测定。使用酶标仪对新鲜样品中的可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量和游离氨基酸含量进行测定^[26]。

1.6 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2019 软件进行数据统计与制图,采用 Statistical Product and Service Solutions 23 (SPSS PASW Statistics 23)进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 氮高效品种的筛选

通过营养液培养试验对 57 份长江中下游主栽水稻品种进行全氮(+N)和缺氮(-N)处理,各品种生物量和氮效率系数差异显著。+N 处理下地上部干质量为 0.19~0.56 g,平均值为 0.37 g; -N 处理下地上部干质量为 0.08~0.26 g,平均值为 0.13 g;氮效率系数为 0.24~0.56,平均值为 0.34(图 1)。将地上部干质量与氮效率系数作四分图,可将之分为氮高效高生物量、氮高效低生物量、氮低效高生物量、氮低效低生物量 4 种类型(图 1)。为探究氮高效高产品种的生理生化特征,从中选取氮高效高生物量品种荃优丝苗(5#)和氮低效低生物量品种五优晶丝苗(8#)

用于后续研究。

2.2 氮高、低效品种的根系构型与生长表型

无论是+N还是一-N处理下,氮高效品种(5#)在苗期的生长表型和根系构型均优于氮低效品种(8#)(图 2A、B)。除主根长外,+N 处理下 2 个品种的根系构型指标、株高和生物量均高于 -N 处理(图 2C~J)。+N 和 -N 处理下,氮高效品种(5#)总根长、根系总表面积、总体积、根尖数、根和地上部干质量均显著高于氮低效品种(8#);+N 处理下,氮高效品种(5#)主根长和株高显著高于氮低效品种(8#),而在 -N 处理下,两者主根长和株高没有显著差异(图 2C~J)。

2.3 氮高、低效品种中氮素的吸收转运及利用

与氮低效品种(8#)相比,在+N处理下,氮高效品种(5#)根中氮含量高出 20.7%;在+N和-N处理下,地上部氮含量分别高出 9.7% 和 8.3%,根中氮累积量分别高出 61.6% 和 41.2%,地上部氮累积量分别高出 52.6% 和 43.3%(图 3A~D)。+N 处理下,氮高效品种(5#)根系对氮素的吸收能力高出氮低效品种(8#)23%;+N 和 -N 处理下,氮高效品种(5#)的氮利用指数均显著高于氮低效品种(8#)(图 3E、F)。

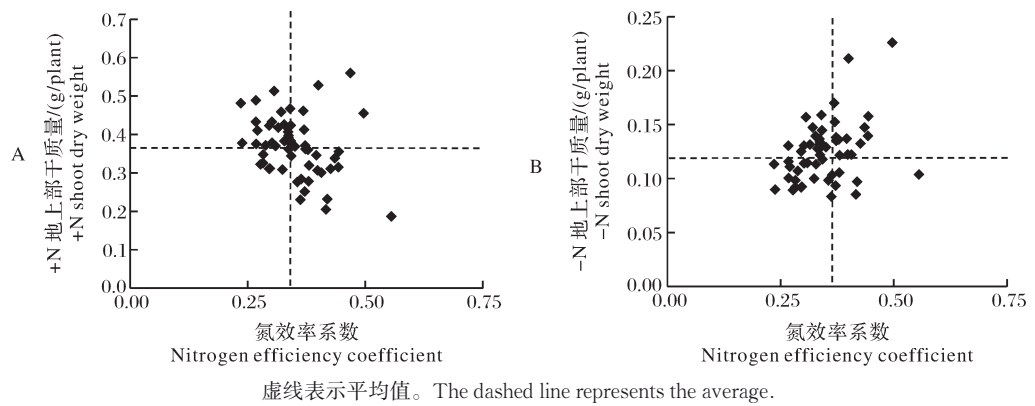
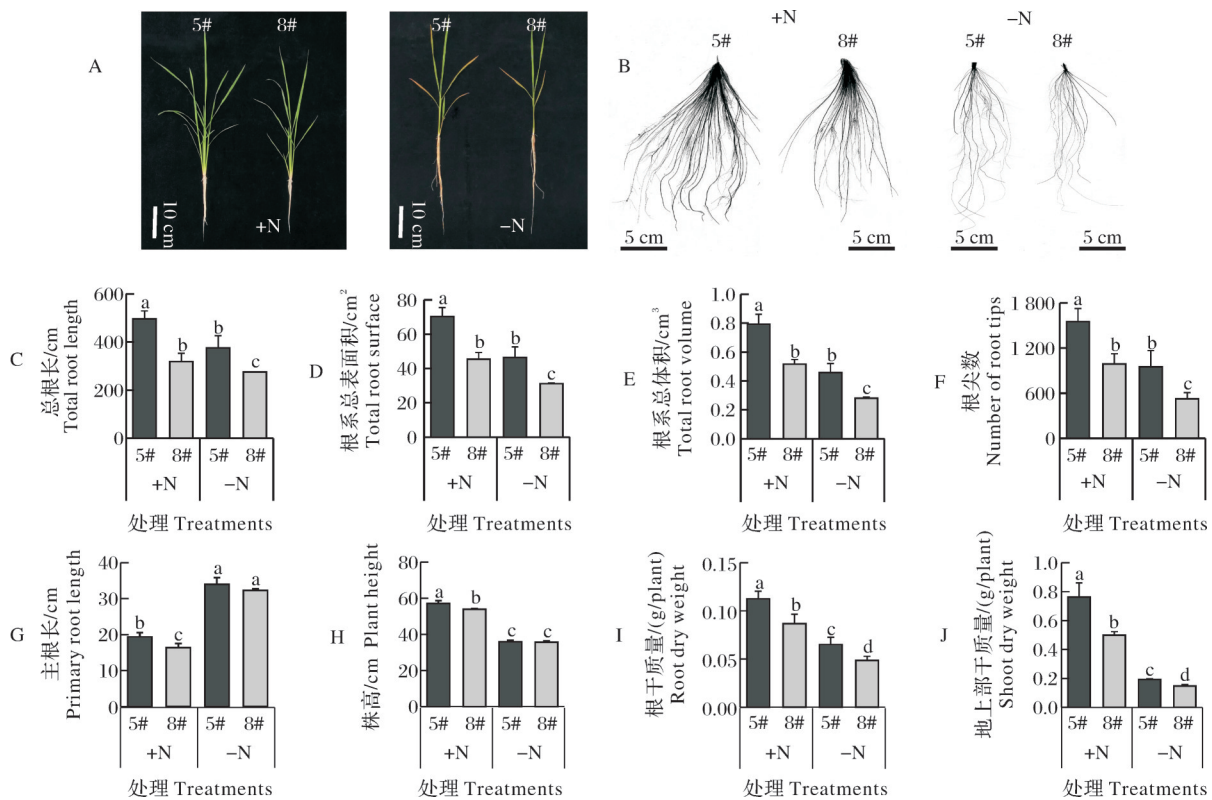


图 1 +N(A)和 -N(B)处理下,各品种地上部干质量与氮效率系数的四分图

Fig. 1 Quadrant plot of shoot dry weight and nitrogen efficiency coefficient for each variety under +N(A) and -N(B) treatments



A: 植株生长表型; B: 根系表型; C: 总根长; D: 根系总表面积; E: 根系总体积; F: 根尖数; G: 主根长; H: 株高; I: 根干质量; J: 地上部干质量。不同小写字母表示通过 Tukey 检验具有显著差异 ($P < 0.05$)。下同。A: The growth phenotype; B: The root phenotype; C: Total root length; D: Total surface area of root; E: Total volume of root; F: Number of root tips; G: Primary root length; H: Plant height; I: Root dry weight; J: Shoot dry weight. Different letters indicate significant differences by Tukey's test at $P < 0.05$. The same as follows.

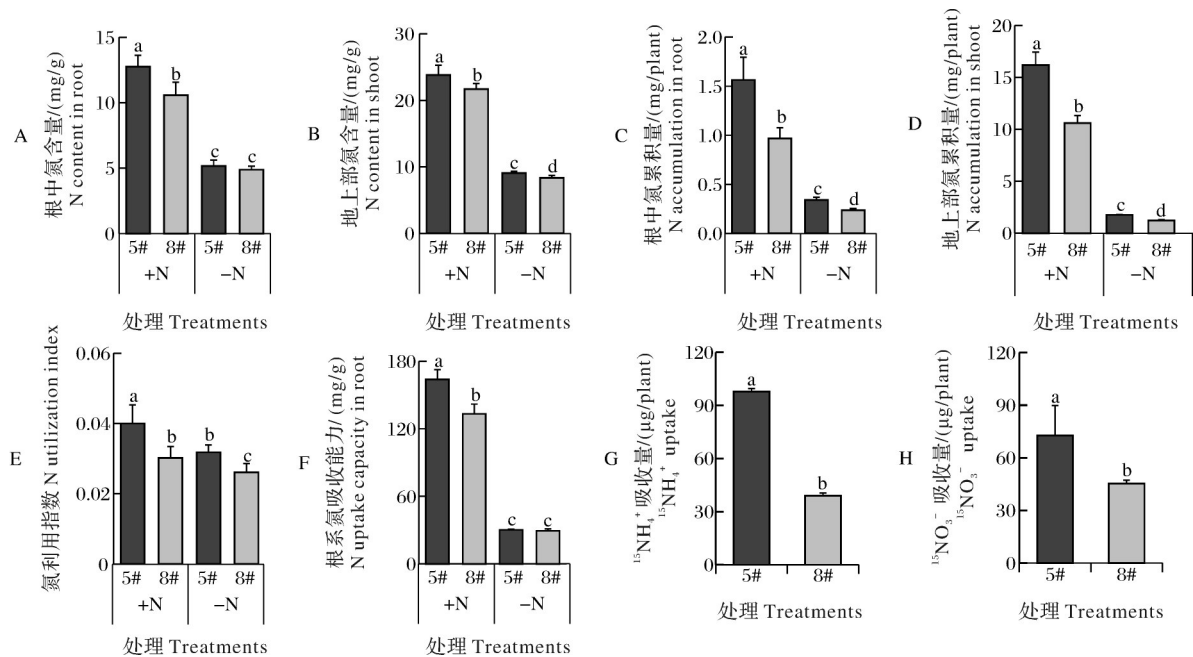
图 2 +N 和 -N 处理下, 苗期氮高效品种 (5#) 和氮低效品种 (8#) 的生长表型和根系构型

Fig. 2 Growth phenotype and root architecture of nitrogen efficient variety (5#) and nitrogen inefficient variety (8#) under +N and -N treatments at seedling stage

短期的氮吸收试验结果也表明, 氮高效品种 (5#) 对 $^{15}\text{NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{NO}_3^-$ 的吸收量均显著高于氮低效品种 (8#), 分别高出 150.7% 和 60.7% (图 3G、H)。可见, 氮高效品种对氮素的吸收和利用均优于氮低效品种。

2.4 氮高、低效品种中氮吸收运输及同化基因的表达

如图 4 所示, -N 处理下, 氮高效品种 (5#) 根中 *OsAMT2.2*、*OsAMT2.3*、*OsAMT3.3*、*OsNRT1.1A*、*OsNRT2.3a*、*OsNRT2.4*、*OsNR1*、*OsNR2* 和 *OsNiR1*



A: 根中氮含量; B: 地上部氮含量; C: 根中氮积累量; D: 地上部氮积累量; E: 氮利用指数; F: 根系氮吸收能力; G: $^{15}\text{NH}_4^+$ 吸收量; H: $^{15}\text{NO}_3^-$ 吸收量。A: N content in root; B: N content in shoot; C: N accumulation in root; D: N accumulation in shoot; E: N utilization index; F: N uptake capacity in root; G: $^{15}\text{NH}_4^+$ uptake; H: $^{15}\text{NO}_3^-$ uptake.

图3 +N和-N处理下,氮高效品种(5#)和氮低效品种(8#)中的氮含量及氮吸收利用

Fig. 3 Nitrogen content, uptake, and utilization in nitrogen efficient variety (5#) and nitrogen inefficient variety (8#) under +N and -N treatments

的表达水平显著高于氮低效品种(8#), *OsAMT2.1*、*OsAMT3.1*、*OsGS1.1*、*OsGS1.2*、*OsGS2* 和 *OsNADH-GOGAT* 的表达水平则低于氮低效品种(8#); 氮高效品种(5#)地上部 *OsAMT1.1*、*OsAMT2.1*、*OsAMT2.2*、*OsAMT3.2*、*OsNRT1.1A*、*OsNRT1.1B*、*OsNRT2.3a*、*OsNR1*、*OsNiR1*、*OsGS1.2*、*OsGS2*、*OsFd-GOGAT* 和 *OsNADH-GOGAT* 的表达水平均显著高于氮低效品种(8#)(图4)。+N处理下, 氮高效品种(5#)根中 *OsAMT2.2*、*OsAMT3.1*、*OsAMT3.2*、*OsNRT2.3a*、*OsNRT2.4*、*OsNR1*、*OsNR2*、*OsNiR1* 和 *OsNADH-GOGAT* 的表达水平显著高于氮低效品种(8#), *OsAMT3.3*、*OsNRT1.1A*、*OsNRT1.1B*、*OsNRT2.2* 和 *OsGS2* 的表达水平则低于氮低效品种(8#); 氮高效品种(5#)地上部 *OsAMT1.1*、*OsAMT1.2*、*OsAMT2.1*、*OsAMT2.2*、*OsAMT3.1*、*OsAMT3.2*、*OsNRT1.1A*、*OsNRT2.3a*、*OsNRT2.4*、*OsNR1*、*OsNiR1* 和 *OsFd-GOGAT* 的表达水平均显著高于氮低效品种(8#)(图4)。

2.5 氮高、低效品种中氮同化关键酶活性及产物

+N和-N处理下, 氮高效品种(5#)地上部谷氨酸合成酶(GOGAT)的活性显著高于氮低效品种(8#); +N处理下, 氮高效品种(5#)根中硝酸还原酶(NR)的活性显著高于氮低效品种(8#); -N处理

下, 氮高效品种(5#)根中谷氨酰胺合成酶(GS)和GOGAT的活性显著低于氮低效品种(8#)(表3)。+N处理下, 氮高效品种(5#)地上部的可溶性糖含量显著高于低效品种(8#), 根中可溶性蛋白和可溶性糖含量均显著高于氮低效品种(8#), 游离氨基酸含量则显著低于氮低效品种(8#); -N处理下, 氮高效品种与氮低效品种根和地上部的可溶性蛋白、可溶性糖和游离氨基酸含量均没有显著差异(表3)。

2.6 氮高、低效品种的籽粒产量及氮分配利用

土壤盆栽试验结果显示, 无论是+N还是一N处理下, 氮高效品种(5#)的生长和结实均优于氮低效品种(8#)(图5A、B); 氮高效品种(5#)秸秆干质量、单株产量、有效穗数、穗长、千粒重均显著高于氮低效品种(8#), 且氮低效品种(8#)在+N处理和-N处理间籽粒产量的降幅比氮高效品种(5#)高2.1%(图5C~G)。+N处理下, 氮高效品种(5#)的结实率和籽粒中氮利用指数显著高于低效品种(8#)(图5H、I)。+N处理下, 氮高效品种(5#)氮积累量高出氮低效品种(8#)17.2%, 氮高效品种(5#)节、节间和籽粒中氮积累量分别高出氮低效品种(8#)35.6%、9.3%和28.7%; -N处理下, 氮高效品种(5#)氮积累量高出氮低效品种(8#)17.7%, 氮高效品种(5#)老叶、节、节间、新叶和籽粒中氮积累量分别高出氮低

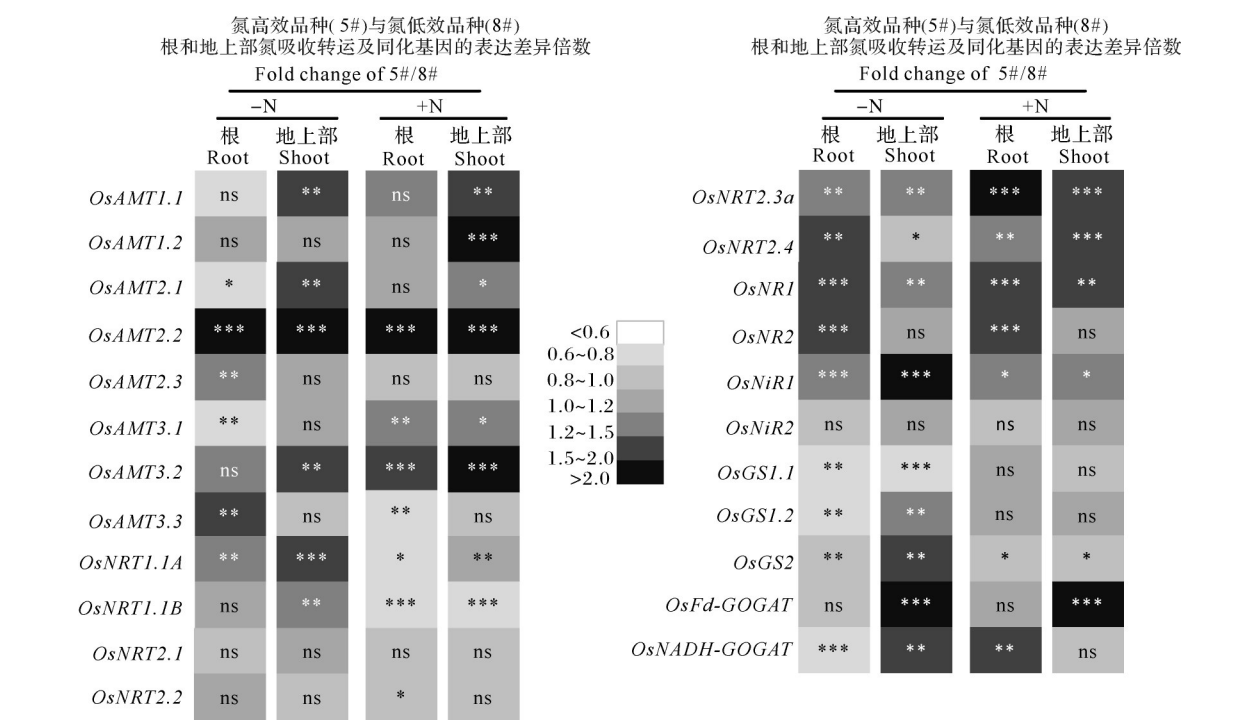


图 4 +N 和 -N 处理下, 氮高效品种(5#)和氮低效品种(8#)根和地上部氮吸收转运及同化基因的表达差异

Fig. 4 Fold change of expression levels of genes involved in nitrogen uptake, transport, and assimilation in the root and shoot of nitrogen efficient variety(5#) and nitrogen inefficient variety(8#) under +N and -N treatments

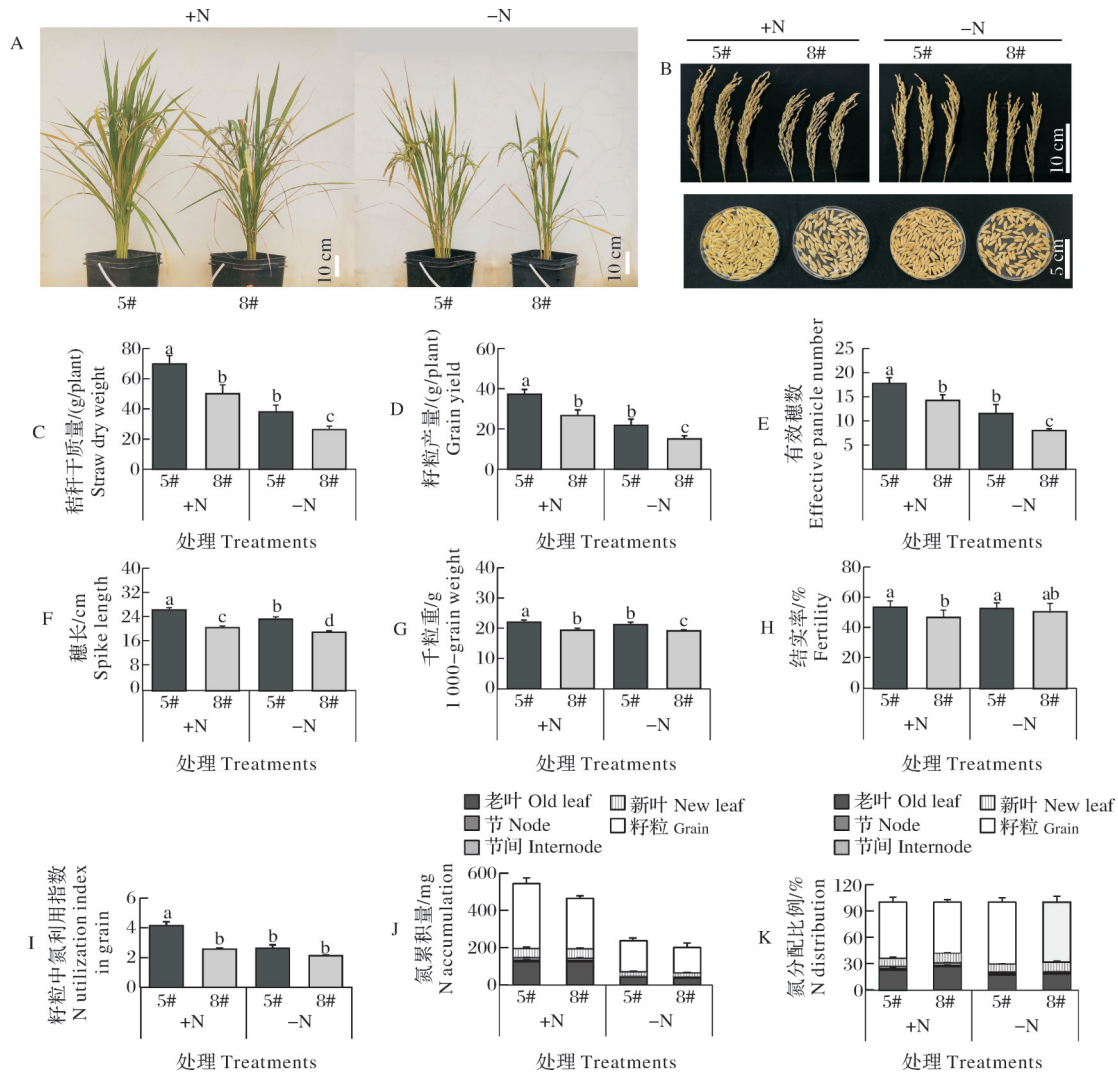
表 3 +N 和 -N 处理下, 氮高效品种(5#)和氮低效品种(8#)根和地上部氮同化关键酶活性和代谢物含量

Table 3 Enzyme activities and metabolite content in nitrogen assimilation in the root and shoot of nitrogen efficient variety(5#) and nitrogen inefficient variety(8#) under +N and -N treatments

部位 Tissues	测定指标 Parameters	+N		-N	
		5#	8#	5#	8#
根 Root	硝酸还原酶活性/(U/g) Nitrate reductase activity	13.95±0.33***	9.18±0.06	8.27±0.13	8.49±0.43
	谷氨酰胺合成酶活性/(U/g) Glutamine synthetase activity	9.78±0.61	10.32±0.58	5.92±0.22	9.25±2.00*
	谷氨酸合成酶活性/(U/g) Glutamate synthase activity	21.81±0.98	21.55±1.85	7.87±0.83	11.01±1.11*
	可溶性蛋白含量/(mg/g) Soluble protein content	13.22±0.30*	12.56±0.09	11.57±0.37	11.10±0.28
	可溶性糖含量/% Soluble sugar content	0.36±0.001**	0.31±0.003	0.30±0.003	0.33±0.010
地上部 Shoot	游离氨基酸含量/(μg/g) Free amino acids content	45.46±5.20	78.65±1.70*	82.63±8.15	66.31±6.57
	硝酸还原酶活性/(U/g) Nitrate reductase activity	5.79±0.66	5.54±0.45	2.12±0.16	2.22±0.08
	谷氨酰胺合成酶活性/(U/g) Glutamine synthetase activity	21.14±0.53	20.59±1.35	13.39±1.77	14.12±1.50
	谷氨酸合成酶活性/(U/g) Glutamate synthase activity	86.97±8.25***	42.69±3.09	48.84±0.84*	38.45±5.17
	可溶性蛋白含量/(mg/g) Soluble protein content	25.51±0.91	25.26±0.60	15.88±0.69	16.71±0.97
	可溶性糖含量/% Soluble sugar content	1.01±0.04*	0.85±0.05	0.94±0.03	0.92±0.05
	游离氨基酸含量/(μg/g) Free amino acids content	91.02±10.36	81.68±7.33	57.48±9.30	44.34±7.36

效品种(8#) 12.2%、29.1%、15.5%、2.1% 和 21.4% 籽粒中氮的分配比例显著高于氮低效品种(8#)(图 5J)。从氮在各部位的分配来看, 氮高效品种(5#)老叶中的分配比例显著低于低效品种, 但是在

籽粒中氮的分配比例显著高于氮低效品种(8#)(图 5K)。可见, 在生殖生长时期, 氮高效品种将氮从老叶中分配到籽粒中的能力高于氮低效品种, 有利于



A: 生长表型; B: 穗粒表型; C: 秸秆干质量; D: 籽粒产量; E: 有效穗数; F: 穗长; G: 千粒重; H: 结实率; I: 籽粒氮利用指数; J: 氮积累量; K: 氮分配比例。A: The growth phenotype; B: The panicle phenotype; C: Straw dry weight; D: Grain yield; E: Effective spikes number; F: Spike length; G: 1 000-grains weight; H: Fertility; I: N utilization index; J: N accumulation; K: N distribution.

图5 +N和-N处理下,成熟期氮高效品种(5#)和氮低效品种(8#)产量构成因子及氮分配利用

Fig. 5 Yield components, nitrogen distribution and utilization in nitrogen efficient variety (5#) and nitrogen inefficient variety (8#) under +N and -N treatments at mature stage

产量形成。

通过大田小区试验,对氮高、低效品种进行不同施氮水平和种植密度的交互处理,结果显示,低密度种植(M1)条件下,低氮(LN)和中氮(NN)水平下氮高效品种(5#)产量显著高于氮低效品种(8#),且在NN水平下产量最高,但高氮(HN)水平下两者没有显著差异;中密度种植(M2)条件下,在3个施氮水平下氮高效品种(5#)产量均显著高于氮低效品种(8#),且在HN施氮水平下产量最高;高密度种植(M3)条件下,在3个施氮水平下两者的产量均没有显著差异(图6)。可见,氮高效品种在中密度种植及高氮水平下产量达到最高值。

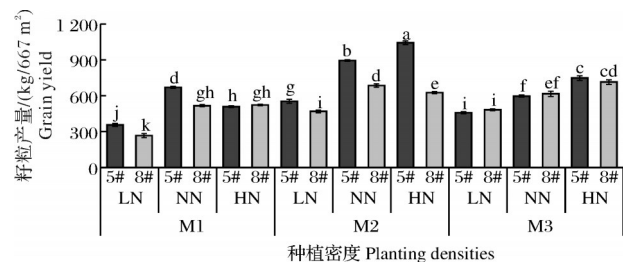


图6 不同施氮水平和种植密度处理下,氮高效品种(5#)和氮低效品种(8#)的籽粒产量

Fig. 6 Grain yield of nitrogen efficient variety (5#) and nitrogen inefficient variety (8#) under different nitrogen application levels and planting densities

3 讨 论

针对我国水稻生产中氮肥施用量过高而利用率较低的问题,选用氮高效品种是减少氮肥施用、保障粮食安全、减少环境污染的重要途径之一。本研究对57份长江中下游地区主栽水稻品种进行了氮效率筛选,并以筛选获得的高、低效品种为材料,探究了氮高效生理生化特征。结果显示,无论在+N还是一N处理下,氮高效品种(5#)的生长表型、根系构型、对氮素的吸收利用及产量形成均优于低效品种(8#)。前人研究表明,氮高效基因型具有较高的生物量、颖花数、结实率、籽粒产量以及氮素吸收、转运和利用率^[17, 22-23]。在本研究中,相较于氮低效品种(8#),氮高效品种(5#)也表现为更高的生物量、结实率、千粒重、有效穗数、籽粒产量、氮吸收量及氮利用指数。

根系是植物吸水吸肥的主要器官,植株的生长发育和代谢活动均离不开根系。根系形态包括根长、根系表面积、根系体积、直径、根尖数、根干质量等,与养分吸收效率有着密切关系。相关研究表明,水稻根系形态特征与氮素吸收和累积之间具有较高的相关性,分布广且深的根系拥有较大的吸收面积和体积,有利于吸收分布在土壤中的氮素^[28-33]。本研究显示,氮高效品种(5#)的根长、根尖数、根系表面积和体积、根干质量均显著高于氮低效品种(8#);同时,氮高效品种(5#)根和地上部的氮含量、氮积累量、根系对氮的吸收能力和氮利用指数均显著高于氮低效品种(8#)。¹⁵N同位素示踪试验结果进一步证实,氮高效品种(5#)对硝态氮(NO_3^-)和铵态氮(NH_4^+)的吸收均显著高于氮低效品种(8#)。可见,氮高效品种具有优良的根系构型,有利于植株从生存环境中吸收更多的氮素用于生长发育。此外,本研究发现在成熟期氮高效品种(5#)中氮素在籽粒中的分配比例显著高于氮低效品种(8#),由此推断,大量地将氮素向籽粒分配是氮高效品种产量提升的一个重要原因。

植物根系从生存环境中吸收的氮素主要是 NO_3^- 和 NH_4^+ ,氮素被根系吸收后向地上部转运并向新生部位分配,这个过程主要由定位于质膜上的硝酸盐转运蛋白(NRT)和铵转运蛋白(AMT)参与^[34-38]。在水稻中,OsNRT1是低亲和硝酸盐转运蛋白,其中已被报道功能明确的有OsNRT1.1A和OsNRT1.1B^[39-40]; OsNRT2.1、OsNRT2.2和OsNRT2.3是高亲和硝酸盐转运蛋白,OsNRT2.4则是

双亲和硝酸盐转运蛋白^[41-43]。水稻铵转运蛋白具有3个家族,包括AMT1、AMT2和AMT3,其中AMT1家族属于高亲和铵转运蛋白,在 NH_4^+ 吸收及从根向地上部运输过程中具有重要功能^[34, 44]。本研究结果显示,氮高效品种(5#)根和地上部大部分OsNRTs和OsAMTs基因的表达式水平高于氮低效品种(8#),这有利于高效品种根系吸收更多的氮素,并及时向地上部生长中心运输,有利于植株生长发育。此外,本研究结果显示,+N处理下,氮高效品种(5#)根中OsNRT1.1A和OsNRT1.1B基因的表达水平显著低于氮低效品种(8#)。我们推测,OsNRT1.1A和OsNRT1.1B基因表达水平的降低可能是由高效品种中较高水平的 NO_3^- 含量而导致的反馈调控引起的。

被根系吸收进入的 NO_3^- 会经过NR和NiR还原成 NH_4^+ , NH_4^+ 进一步通过GS/GOGAT循环同化合成氨基酸和蛋白质等有机氮化合物,参与植物光合作用、呼吸作用、信号传递等生物过程^[45-50]。本研究结果显示,氮高效品种(5#)根和地上部OsNR1、OsNR2和OsNiR1基因以及地上部OsGS1.2、OsGS2、OsFd-GOGAT和OsNADH-GOGAT基因的表达水平显著高于氮低效品种(8#);氮高效品种(5#)根中NR活性和地上部GOGAT活性、根和地上部可溶性蛋白和可溶性糖含量均高于氮低效品种(8#)。可见,氮高效品种可将根系从环境中吸收的 NO_3^- 快速高效地还原和同化,同时可将 NO_3^- 和同化产物(比如酰胺)迅速向地上部转运,并在地上部被高效同化合成蛋白质,有利于植株生长发育。

参考文献 References

- [1] 严如玉,甘国渝,赵希梅,等.我国水稻优势产区生产格局及施肥现状研究[J].中国稻米,2023,29(3):1-8. YAN R Y, GAN G Y, ZHAO X M, et al. Study on the production pattern and fertilization status of rice dominant production areas in China[J]. China rice, 2023, 29(3): 1-8 (in Chinese with English abstract).
- [2] 梁玉刚,李静怡,周晶,等.中国水稻栽培技术的演变与展望[J].作物研究,2022,36(2):180-188. LIANG Y G, LI J Y, ZHOU J, et al. Evolution and prospect of rice cultivation technology in China[J]. Crop research, 2022, 36(2): 180-188 (in Chinese with English abstract).
- [3] 赵凌,赵春芳,周丽慧,等.中国水稻生产现状与发展趋势[J].江苏农业科学,2015,43(10):105-107. ZHAO L, ZHAO C F, ZHOU L H, et al. Current situation and development trend of rice production in China[J]. Jiangsu agricultural sciences, 2015, 43(10): 105-107 (in Chinese).

- [4] ZHANG F S, CUI Z L, FAN M S, et al. Integrated soil-crop system management: reducing environmental risk while increasing crop productivity and improving nutrient use efficiency in China[J]. Journal of environmental quality, 2011, 40(4): 1051-1057.
- [5] ZHOU Y, TAO Y J, TANG D N, et al. Identification of QTL associated with nitrogen uptake and nitrogen use efficiency using high throughput genotyped CSSLs in rice (*Oryza sativa* L.)[J/OL]. Frontiers in plant science, 2017, 8: 1166[2024-11-19]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01166>.
- [6] LIU Y Q, WANG H R, JIANG Z M, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice [J]. Nature, 2021, 590(7847): 600-605.
- [7] GU B J, JU X T, CHANG J, et al. Integrated reactive nitrogen budgets and future trends in China[J]. PNAS, 2015, 112(28): 8792-8797.
- [8] ZHONG Y, YAN W M, SHANGGUAN Z P. Impact of long-term N additions upon coupling between soil microbial community structure and activity, and nutrient-use efficiencies[J]. Soil biology and biochemistry, 2015, 91: 151-159.
- [9] GAO S S, XU P, ZHOU F, et al. Quantifying nitrogen leaching response to fertilizer additions in China's cropland[J]. Environmental pollution, 2016, 211: 241-251.
- [10] HOU X K, ZHAN X Y, ZHOU F, et al. Detection and attribution of nitrogen runoff trend in China's croplands[J]. Environmental pollution, 2018, 234: 270-278.
- [11] ALIYU G, LUO J F, DI H J, et al. Nitrous oxide emissions from China's croplands based on regional and crop-specific emission factors deviate from IPCC 2006 estimates [J]. Science of the total environment, 2019, 669: 547-558.
- [12] MA R Y, ZOU J W, HAN Z Q, et al. Global soil-derived ammonia emissions from agricultural nitrogen fertilizer application; a refinement based on regional and crop-specific emission factors[J]. Global change biology, 2021, 27(4): 855-867.
- [13] ZHANG J L, SONG X N, WEI H, et al. Effect of substituting nitrogen fertilizer with nitrogen-fixing cyanobacteria on yield in a double-rice cropping system in Southern China[J]. Journal of applied phycology, 2021, 33(4): 2221-2232.
- [14] SINGH U, LADHA J K, CASTILLO E G, et al. Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium- and long-duration rice[J]. Field crops research, 1998, 58(1): 35-53.
- [15] ISHIKAWA S, MAEKAWA M, ARITE T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice[J]. Plant & cell physiology, 2005, 46(1): 79-86.
- [16] TABUCHI M, ABIKO T, YAMAYA T. Assimilation of ammonium ions and reutilization of nitrogen in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of experimental botany, 2007, 58(9): 2319-2327.
- [17] 童汉华, 余新桥, 梅捍卫, 等. 水稻苗期氮素营养高效基因型的筛选[J]. 浙江农业科学, 2007, 48(5): 537-541. TONG H, YU X Q, MEI H W, et al. Screening of genotypes with high nitrogen nutrition efficiency in rice seedling stage[J]. Journal of Zhejiang agricultural sciences, 2007, 48(5): 537-541 (in Chinese).
- [18] 冯洋, 陈海飞, 胡孝明, 等. 我国南方主推水稻品种氮效率筛选及评价[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(5): 1051-1062. FENG Y, CHEN H F, HU X M, et al. Nitrogen efficiency screening of rice cultivars popularized in South China[J]. Journal of plant nutrition and fertilizer, 2014, 20(5): 1051-1062 (in Chinese with English abstract).
- [19] 余友玲, 吴文革, 陈刚, 等. 水稻氮高效品种的初步筛选[J]. 中国稻米, 2015, 21(4): 99-102. YU Y L, WU W G, CHEN G, et al. Preliminary screening of high nitrogen utilization efficiency rice [J]. China rice, 2015, 21(4): 99-102 (in Chinese with English abstract).
- [20] 吴子帅, 罗翠萍, 李虎, 等. 氮高效型优质常规稻品种筛选[J]. 南方农业学报, 2021, 52(1): 63-69. WU Z S, LUO C P, LI H, et al. Screening of high-quality conventional rice varieties with high nitrogen efficiency [J]. Journal of southern agriculture, 2021, 52(1): 63-69 (in Chinese with English abstract).
- [21] 阮新民, 施伏芝, 罗志祥, 等. 水稻苗期氮高效品种评价与筛选的初步研究[J]. 中国稻米, 2010, 16(2): 22-25. RUAN X M, SHI F Z, LUO Z X, et al. Preliminary study on evaluation and screening of rice varieties with high nitrogen efficiency at seedling stage[J]. China rice, 2010, 16(2): 22-25 (in Chinese).
- [22] 孙永健, 孙园园, 徐徽, 等. 水氮管理模式对不同氮效率水稻氮素利用特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(9): 1639-1649. SUN Y J, SUN Y Y, XU H, et al. Effects of water-nitrogen management patterns on nitrogen utilization characteristics and yield in rice cultivars with different nitrogen use efficiencies [J]. Acta agronomica sinica, 2014, 40(9): 1639-1649 (in Chinese with English abstract).
- [23] 戢林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻生育后期氮素分配与转运特性[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1036-1042. JI L, LI T X, ZHANG X Z, et al. Characteristics of distribution and transportation of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency at the late growth stage [J]. Chinese journal of applied ecology, 2014, 25(4): 1036-1042 (in Chinese with English abstract).
- [24] YOSHIDA S, FORNO DA, COCK JH, et al. Laboratory manual for physiological studies of rice [M]. Manila: International Rice Research Institute, 1976.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. BAO S. Soil agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000 (in Chinese).
- [26] QI J F, YU L, DING J D, et al. Transcription factor OsSNAC1 positively regulates nitrate transporter gene expression in rice[J]. Plant physiology, 2023, 192(4): 2923-2942.
- [27] JI C C, LI H X, DING J L, et al. Rice transcription factor OsWRKY37 positively regulates flowering time and grain fertili-

- ty under copper deficiency[J]. Plant physiology, 2024, 195(3): 2195-2212.
- [28] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 2015. WANG X K, HUANG J L. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015 (in Chinese).
- [29] 樊剑波. 不同氮效率基因型水稻氮素吸收和根系特征研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008. FAN J B. Study on nitrogen absorption and root characteristics of rice with different nitrogen efficiency genotypes [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008 (in Chinese with English abstract).
- [30] 戢林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征[J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4770-4781. JI L, LI T X, ZHANG X Z, et al. Root morphological and activity characteristics of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency[J]. Scientia agricultura sinica, 2012, 45(23): 4770-4781 (in Chinese with English abstract).
- [31] 陈晨, 龚海青, 张敬智, 等. 水稻根系形态与氮素吸收累积的相关性分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(2): 333-341. CHEN C, GONG H Q, ZHANG J Z, et al. Correlation between root morphology and nitrogen uptake of rice[J]. Journal of plant nutrition and fertilizer, 2017, 23(2): 333-341 (in Chinese with English abstract).
- [32] 刘磊, 宋娜娜, 齐晓丽, 等. 水稻根系特征与氮吸收利用效率关系的研究进展[J]. 作物杂志, 2022(1): 11-19. LIU L, SONG N N, QI X L, et al. Research advances on the relationship between root characteristics and nitrogen uptake and utilization efficiency in rice[J]. Crops, 2022(1): 11-19 (in Chinese with English abstract).
- [33] 吴昊, 顾汉柱, 王琛, 等. 水稻根系与氮肥高效吸收利用关系研究进展[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(20): 9-14. WU H, GU H Z, WANG C, et al. Research progress on relationship between roots of rice and efficient absorption and utilization of nitrogen fertilizer [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2023, 51(20): 9-14 (in Chinese with English abstract).
- [34] SONODA Y, IKEDA A, SAIKI S, et al. Distinct expression and function of three ammonium transporter genes (OsAMT1; 1-1; 3) in rice [J]. Plant & cell physiology, 2003, 44(7): 726-734.
- [35] LOQUÉ D, VON WIRÉN N. Regulatory levels for the transport of ammonium in plant roots [J]. Journal of experimental botany, 2004, 55(401): 1293-1305.
- [36] FAN X R, NAZ M, FAN X R, et al. Plant nitrate transporters: from gene function to application [J]. Journal of experimental botany, 2017, 68(10): 2463-2475.
- [37] 刘利, 李秀杰, 韩真, 等. 植物中氮素感知和信号的研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(10): 1535-1545. LIU L, LI X J, HAN Z, et al. Advances in nitrogen nutrition sensing and signaling in plants [J]. Plant physiology journal, 2018, 54(10): 1535-1545 (in Chinese with English abstract).
- [38] 桑世飞, 曹梦雨, 王亚男, 等. 水稻氮高效相关基因的研究进展[J]. 中国农业科学, 2022, 55(8): 1479-1491. SANG S F, CAO M Y, WANG Y N, et al. Research progress of nitrogen efficiency related genes in rice [J]. Scientia agricultura sinica, 2022, 55(8): 1479-1491 (in Chinese with English abstract).
- [39] HU B, WANG W, OU S J, et al. Variation in NRT1.1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies [J]. Nature genetics, 2015, 47(7): 834-838.
- [40] WANG W, HU B, YUAN D Y, et al. Expression of the nitrate transporter gene *OsNRT1.1A/OsNPF6.3* confers high yield and early maturation in rice [J]. The plant cell, 2018, 30(3): 638-651.
- [41] KATAYAMA H, MORI M R, KAWAMURA Y, et al. Production and characterization of transgenic rice plants carrying a high-affinity nitrate transporter gene (*OsNRT2.1*) [J]. Breeding science, 2009, 59(3): 237-243.
- [42] YAN M, FAN X R, FENG H M, et al. Rice OsNAR2.1 interacts with OsNRT2.1, OsNRT2.2 and OsNRT2.3a nitrate transporters to provide uptake over high and low concentration ranges [J]. Plant, cell & environment, 2011, 34(8): 1360-1372.
- [43] TANG Z, FAN X R, LI Q, et al. Knockdown of a rice stelar nitrate transporter alters long-distance translocation but not root influx [J]. Plant physiology, 2012, 160(4): 2052-2063.
- [44] RANATHUNGE K, EL-KEREAMY A, GIDDA S, et al. *AMT1;1* transgenic rice plants with enhanced NH_4^+ permeability show superior growth and higher yield under optimal and suboptimal NH_4^+ conditions [J]. Journal of experimental botany, 2014, 65(4): 965-979.
- [45] 吴巍, 赵军. 植物对氮素吸收利用的研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(13): 75-78. WU W, ZHAO J. Advances on plants' nitrogen assimilation and utilization [J]. Chinese agricultural science bulletin, 2010, 26(13): 75-78 (in Chinese with English abstract).
- [46] GLEVAREC G, BOUTON S, JASPARD E, et al. Respective roles of the glutamine synthetase/glutamate synthase cycle and glutamate dehydrogenase in ammonium and amino acid metabolism during germination and post-germinative growth in the model legume *Medicago truncatula* [J]. Planta, 2004, 219(2): 286-297.
- [47] MASCLAUX-DAUBRESSE C, REISDORF-CREN M, PAGEAU K, et al. Glutamine synthetase-glutamate synthase pathway and glutamate dehydrogenase play distinct roles in the sink-source nitrogen cycle in tobacco [J]. Plant physiology, 2006, 140(2): 444-456.
- [48] LEA P J, MIFLIN B J. Nitrogen assimilation and its relevance to crop improvement [J/OL]. Annual plant reviews online, 2018, 42(1): 1-40.

- [49] XU G H, FAN X R, MILLER A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency [J]. Annual review of plant biology, 2012, 63: 153-182.
- [50] YONEYAMA T, SUZUKI A. Exploration of nitrate-to-glutamate assimilation in non-photosynthetic roots of higher plants by studies of ^{15}N -tracing, enzymes involved, reductant supply, and nitrate signaling: a review and synthesis [J]. Plant physiology and biochemistry, 2019, 136: 245-254.

Screening of nitrogen efficient rice varieties mainly planted in middle and lower reaches of Yangtze River and their physiological and biochemical characteristics

MA Xiaonuo, HOU Xingyu, CAI Hongmei

College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract 57 rice varieties mainly planted in the middle and lower reaches of Yangtze River were used to study the physiological and biochemical characteristics of nitrogen efficient rice varieties mainly planted in this region. Hydroponic culture was conducted to screen the nitrogen efficiency of rice. The nitrogen-efficient and nitrogen-inefficient rice varieties screened were further used to analyze the differences in growth, yield formation, absorption and utilization of nitrogen, activity of enzymes, metabolites, and expression level of related genes with hydroponic culture, soil pot, and field trials. The results showed that the nitrogen efficient and nitrogen inefficient rice variety was determined to be Quanyousimiao (5#) and Wuyoujingsimiao (8#). 5# had better root architecture and biomass under both +N and -N treatments, with significantly higher plant height, root length, number of root tips, total surface area and volume of roots, and dry weight of roots and shoots compared to that of 8#. The effective number of spikes, spike length, thousand-grain weight, seed setting rate, grain yield, and absorption and utilization of nitrogen of 5# was higher than that of 8#. The content of nitrogen, accumulation of roots and shoots, the absorption of $^{15}\text{NO}_3^-$ and $^{15}\text{NH}_4^+$, nitrogen utilization index, and distribution ratio in grains of 5# was significantly higher than that of 8#. The expression level of most genes involved in the absorption, transport, reduction, and assimilation of nitrogen in 5# was significantly higher than that in 8#. The activity of NR in root and activity of GOGAT in shoot, the content of soluble protein and sugar in 5# was significantly higher than that in 8#. It is indicated that excellent architecture of root, stronger absorption capacity of nitrogen, efficiently transporting nitrogen to shoot, timely reducing and assimilating nitrogen, and distributing more nitrogen to grains are important characteristics of nitrogen-efficient rice variety.

Keywords rice; nitrogen utilization efficiency; nitrogen absorption and utilization; nitrogen reduction and assimilation; root system architecture; gene expression; enzyme activity; yield

(责任编辑:张志钰)