

# 小麦氮营养效率的种间差异与机理研究进展

郭战玲<sup>1</sup>, 沈阿林<sup>2</sup>

(1 河南农业大学农学院, 河南 郑州 450002; 2 河南省农业科学院土壤肥料研究所)

**摘要:** 利用氮营养高效品种, 挖掘作物高效吸收利用养分潜力是提高氮肥利用率的有效途径之一。对近 20 年来国内外有关不同基因型小麦在氮营养吸收、运转和利用方面的差异及其可能机理的研究进展进行了综述, 并在此基础上提出了进一步研究需关注的问题。

**关键词:** 小麦; 氮营养; 吸收效率; 利用效率

**中图分类号:** S512.1    **文献标识码:** A    **文章编号:** 1004-3268(2004)02-0031-05

施用化肥是提高农作物产量最有效的方法之一。20 世纪 80 年代以来, 我国的化肥施用量大约以每年 150 万 t (纯养分) 的速度增加, 至 1998 年已达 4 085 万 t, 占世界肥料消耗量的 41.4%。其中化学氮肥的用量为 2 200 多万 t, 全国约有 14 个省份的单位面积平均施氮量超过了国际上公认的上限 225 kg/hm<sup>2</sup>。然而氮肥的利用率平均只有 35% 左右, 有些城郊蔬菜区和高产区则更低, 仅为 10%~20%, 氮肥损失率在 45% 以上。这意味着我国每年约有 1 000 万 t 左右的纯氮通过不同的途径损失, 造成了资源的严重浪费, 同时对生态环境构成了严重威胁。

小麦是我国北方地区种植的主要作物。就河南省而言, 每年的种植面积约 500 万 hm<sup>2</sup>, 按每公顷使用 200 kg 纯氮计算, 每年麦季投入的纯氮量在 100 万 t 左右。由此推算, 每年在麦季损失的纯氮为 45 万 t, 折合人民币 10 亿元以上。因此, 如何减少氮肥损失, 降低成本, 缓解环境压力, 成为当前十分迫切的问题。

解决上述问题的技术途径无外乎 2 条: 一是包括改进施肥技术、开发应用新型肥料在内的综合农艺措施, 二是通过生物学途径挖掘作物营养的遗传潜力, 育成和利用耐贫瘠氮高效的品种。比较而言, 后者似乎更具吸引力。事实上, 在过去的 20 多年间, 植物生理学、植物营养学和植物遗传学界已经对有关的研究给予了较多关注。笔者就不同基因型小麦在氮营养吸收、运转和利用方面的差异及其可能机理的有关研究现状作一综述, 旨在为小麦营养育种及其氮高效生理生化的进一步研究提供理论依据。

## 1 不同小麦品种氮营养效率的差异

作物氮营养效率是指单位供氮量(或施氮量)所能生产的作物籽粒产量。在低氮条件下产量较高的品种称氮

高效品种, 而产量较低品种称氮低效品种。

作物的氮营养效率在不同的作物之间存在明显差异。Oaks 等(1988)发现 C<sub>3</sub> 植物在液泡中所积累的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 不参与同化, 并认为 C<sub>4</sub> 和 C<sub>3</sub> 植物氮效率差异的原因在于: ①遗传差异, 即受氮营养基因控制; ② C<sub>4</sub> 具较高的 CO<sub>2</sub> 固定效率; ③氮代谢特点的差别。在相同的土壤供氮条件下, C<sub>3</sub> 植物比近似苗龄的 C<sub>4</sub> 植物对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 有较高的吸收速率和积累量, 但 C<sub>4</sub> 植物对体内氮素的利用率远高于 C<sub>3</sub> 植物, 因而在较低的外源氮素供给时, C<sub>4</sub> 植物能获得较高的产量(何新华, 1993; Oaks, 1994)。不仅如此, 作物的氮营养效率差异在同一作物的不同品种之间也存在。近年来不少研究已证实, 不同的小麦品种间存在着显著的氮效率差异, 并且对氮肥的反应特性也表现出明显的不同(Foulkes, 1998; Karron and Maranville, 1994)。

侯有良(2002)提出, 开花期小麦基因型间营养器官氮素的累积、乳熟期果聚糖的累积和其后的氮素、果聚糖的运转, 存在着显著差异。Cox(1985)以籽粒蛋白质含量不同的 2 个春小麦品种及其杂交产生的 96 个 F<sub>4</sub> 品系为材料, 在低氮、高氮水平下研究其干物质和氮的积累状况。结果证明, 不同基因型小麦开花前后的同化物对籽粒贡献不同, 积累量的差异也很大。开花期氮同化量无显著的基因型差异, 但高蛋白和低蛋白类型的杂种后代在开花前的氮同化量与地上部干重呈显著正相关, 与开花后氮同化量呈负相关, 而与其籽粒产量及籽粒蛋白质含量和蛋白质产量间呈弱相关, 且很不稳定。因而, 很难把营养阶段氮同化量作为选择指标。进一步研究认为, 不同基因型间开花后氮同化量差异的显著性是有条件的, 高氮条件下显著而低氮条件下不显著。这种差异主要是由开花后的氮同化量所造成, 因为只有高氮条件下才能使氮同化量差异的

收稿日期: 2003-08-10

基金项目: 河南省杰出青年科学基金(0004)

作者简介: 郭战玲(1980-), 女, 河南洛阳人, 在读硕士研究生, 主要从事植物营养研究。

基因得到表达。总氮同化量对籽粒蛋白质产量的影响很大,二者呈极显著正相关,但与籽粒蛋白质含量无关。这与开花后的结果完全一致(Cox, 1985, 1986)。

戴良香(1998)对 14 个不同时期推广的冬小麦品种进行研究发现,在开花至成熟期,早期品种(20 世纪 40 年代和 50 年代品种)氮素的吸收量较近期品种少,近期品种在花后的吸氮能力强。潘庆民(1999)将  $9\ 000\text{ kg/hm}^2$  产量水平的小麦品种与  $7\ 500\text{ kg/hm}^2$  产量水平的小麦品种相比,发现前者的氮素吸收量和氮素生产力较高,尤其是开花后吸氮强度显著提高;开花期叶片氮素分配量增加但分配比例降低,穗和根系的氮素分配量和分配比例均提高,成熟期籽粒的氮素分配量和分配比例均提高;开花后营养器官的氮素向籽粒转移量增加但转移率差异不显著,籽粒品质改善。何文寿(1997)和米国华(1999)也得出相似的研究结果。

不同品种间籽粒蛋白质含量的差异,是开花后氮素吸收同化和再运转过程的综合作用结果,选择开花后氮素吸收同化和再运转能力强的品种,既有利于提高籽粒产量,又可提高籽粒蛋白质含量(王月福, 2002)。Johnson 的研究表明,氮素从叶片向籽粒中更有效和完全的转移可作为高蛋白小麦的生理基础。

## 2 小麦的氮素吸收效率与利用效率

小麦氮效率主要由吸收效率和利用效率共同决定。童依平(1999)认为低氮条件下小麦籽粒产量的差异虽然是由氮素吸收和利用效率共同影响所导致的,但利用效率的影响更大;低氮处理中的高产品种具有高效吸收或高效利用的特点,高氮处理中的高产品种主要具有高效吸收的特点,利用效率并不高。Lafitte 和 Edmeades(1994)的结果认为,在低氮条件下氮素利用效率与产量的相关性更为密切。Kling 等(1996)的结果则表明,在低氮条件下吸收效率与产量的相关程度更大。刘建安(2002)提出吸收效率和利用效率对氮效率既有直接作用也有间接作用。吸收效率在不施氮和施氮条件下均是氮效率基因型差异的主要来源。由此可以看出,不同的基因型或在不同的环境中氮吸收效率和利用效率的相对重要性不同,有些基因型具有较高的吸收效率,而另一些则具有较高的利用效率。另一方面,研究者所用的基因型数量也会有一定的影响。

### 2.1 不同小麦品种对氮的吸收效率

2.1.1 根系对养分的吸收 小麦生长所需的养分主要通过根系来吸收,而吸收的数量与根构型有关。根构型是指同一根系中不同类型的根(直根系)或不定根(须根系)在生长介质中的空间造型和动态分布(Lynch, 1995),它决定了小麦根系在土壤中的空间分布和所接触到的土壤体积的大小及土壤有效养分的多少。如果小麦根系分布在有效养分含量较高的土壤区域,就越利于根系对土壤养分的

吸收,因而氮的供应状况可以影响小麦根系的生长发育及分布状况。在供氮水平较低时,植物能把更多的光合产物分配到根部,从而提高根/冠比,增加根毛的长度和密度以适应氮缺乏环境。另外,小麦对氮的吸收不仅取决于土壤中氮的化学有效性,而且取决于它的空间有效性。Kuhlmann 等(1989)研究认为:冬小麦从土壤中吸收氮素的深度可达 180 cm,所以从某种意义上讲,选育深根基因型小麦可以吸收较多的氮营养,减少  $\text{NO}_3^-$  向地下水的淋失。

硝态氮是小麦在石灰性土壤中的主要氮源。早在 20 世纪 50 年代,Epstin 就提出根系对养分离子的吸收可用米氏动力学方程表示:  $I_n = [V_{\max} - (C - C_{\min})] / [K_m + (C - C_{\max})]$ 。式中  $I_n$  为净吸收速率(单位根量在单位时间内吸收的养分离子量),  $V_{\max}$  为最大吸收速率,  $K_m$  为吸收速率等于最大吸收速率一半时的外界养分浓度,  $C_{\min}$  为吸收速率等于零时的外界养分浓度;  $C$  为外界养分浓度。在低氮条件下对  $\text{NO}_3^-$  亲和力高的品种其吸氮量也高;当  $V_{\max}$  相近时,根系发达的品种和干物质质量大的品种吸氮量高(童依平, 1999)。CaCoo 等(1980)根据  $V_{\max}$  和  $K_m$  的高低将品种分为 4 类:高  $V_{\max}$  和低  $K_m$  的品种能适应较广的营养条件;高  $V_{\max}$  和高  $K_m$  的品种只能适应高养分条件;低  $V_{\max}$  和低  $K_m$  的品种则比较适合低的养分条件;低  $V_{\max}$  和高  $K_m$  的品种在任何条件下均难以适应。

2.1.2 地上部对根系吸氮的调控 不同小麦品种对氮吸收速率的差异与这些品种的相对生长率呈显著正相关关系,也就是说小麦对氮的吸收可能受生长所需氮量的控制。Cooper 和 Clarkson(1989)提出地上部生长对根系吸氮的调控机理,认为根系吸收氮受植物体内氨基酸态氮库体积的调节,而这个氮库在根—冠之间进行循环。根系吸收的氮通过木质部运输到地上部,运输的量往往多于生长需要量,其中有一部分通过韧皮部重新运输到根部作为控制根系吸收氮的物质信号。用大麦进行的分根试验发现,在一边根部供应  $^{15}\text{NO}_3^-$  时,不仅木质部伤流液中有  $^{15}\text{N}$  存在,而且另一边未供氮的根部也有  $^{15}\text{N}$ 。氮从冠到根的再运输在这个研究中得到了很好的证实(Cooper and Clarkson, 1989; Larssen 等, 1990)。

### 2.2 不同小麦品种对氮的利用效率

自然和农业生态系统常常受到缺氮的限制,而作物生长过程中氮的供应又受矿化速率或施肥等的影响,因此,作物为适应这种状况进化形成了一系列不仅能高效摄取氮,而且具有能经济利用氮的机制(Millard, 1988)。小麦吸收氮往往会超过目前生长的需要,并把这部分多余的氮贮藏起来供后期生长需要。因此,土壤氮的有效性的降低并不意味着生长就要受阻,因为植物可以利用体内贮藏的氮(Chapin 等, 1988)。

在小麦的生殖生长阶段,氮的重新分配至关重要。虽然在此阶段小麦仍然可保持从土壤中吸收养分的能力,但一方面,由于韧皮部中含氮化合物浓度较高会抑制根系吸氮能力,另一方面由于  $\text{NO}_3^-$  的耗竭或土壤干旱等原因,土壤氮的有效性往往较低。因此,小麦生殖器官或贮藏器官的需氮量主要是由作物体内氮的再利用得以满足。Cooper 等用硝态 $^{15}\text{N}$ 示踪发现植物木质部汁液中氨基酸(AA)大约 60% 是小麦植株循环的氮,而不是组织新近同化的氮,所以小麦前期良好的生长是获得高产的基础。

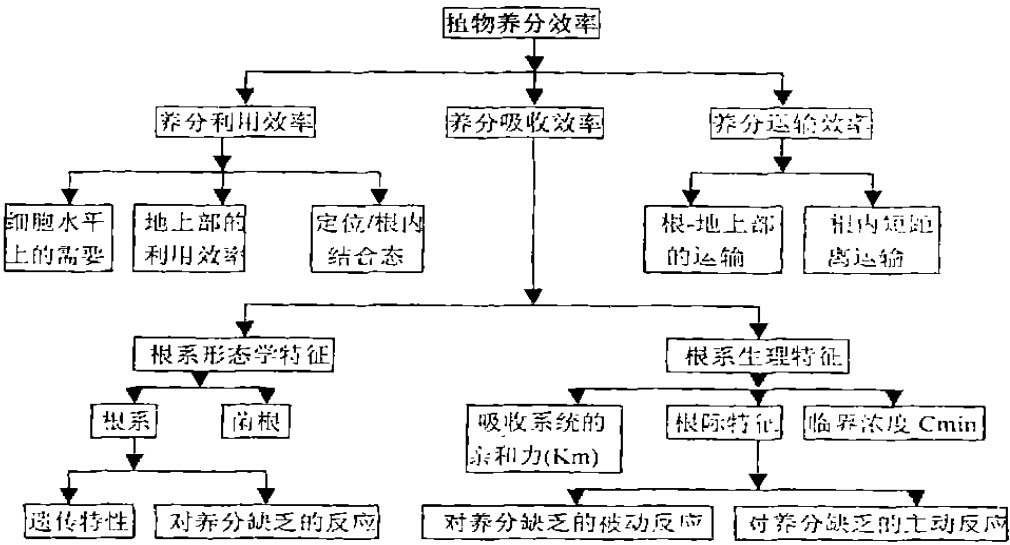
3 小麦氮营养效率基因型差异的可能机理

严小龙和张福锁(1995)曾用图示形式概括了养分效率基因型差异的可能机理。由附图可知,作物养分效率取决于植物对养分的吸收效率、运输效率及利用效率三个方面,但起决定作用的是吸收效率和利用效率,它与根系对养分的吸收及地上器官对养分的利用能力有关。按照 Graharm(1984)的论点,养分高效基因型应具备以下几方面特点:① 理想的根系形态和合理的根系分布;② 对低浓度养分有较高的专一性吸收速率(低  $K_m$  和  $C_{min}$  值);③ 遭受营养胁迫时根际有强烈的适应性反应;④ 体内运输和再利用能力强;⑤ 利用率高和代谢需求量低。氮效率的高低,不仅取决于细胞水平上的需氮量的多少,而且也

取决于氮向植物体内需求量最大的部位分配的效率和在时间上的一致性。

何文寿(2002)认为:耐低氮的高效基因型在不施肥或少施肥条件下光合能力较强,可获得较高的产量;低效基因型在足肥条件下具有较高的光合性能,能获得较高的产量;中效基因型介于二者之间。在不同肥力水平土壤条件下,采用肥料田间试验和测试分析方法,对 100 个小麦品种的产量、蛋白质含量和氮肥效率进行了系统筛选研究。筛选出了几个产量、蛋白质含量和氮肥效率均较高或产量、氮肥效率较高的品种,同时通过相关分析,研究得出了筛选指标,即在中等肥力土壤条件下可采用蛋白质产量作指标筛选,而在高肥力土壤条件下同时采用蛋白质产量和蛋白质含量进行筛选。

氮的再活化和再分配虽然受氮的有效性、水分状况和种植密度的影响,但最重要的是受不同基因型植物的遗传特性控制(Van Sanford and Mackown, 1986; Isfan 等, 1991)。一般认为氮效率是可以遗传的,具有数量遗传性质的一种性状,但遗传效率究竟有多高、控制基因的数目有多少、基因间的相互作用如何等问题,仍未有一个明确的答案。不过,如果将氮效率分解为吸收方面的子性状和利用方面的子性状,这些子性状有时会表现出较高的遗传率,基因间的相互作用效应也可以得到具体的评价,其遗



附图 植物养分效率基因型差异的可能机理

传特性就相对清楚多了。

3.1 氮代谢过程中的关键酶

硝酸还原酶(NR)是氮代谢过程中的第一个酶,也是硝酸盐同化过程中的限速酶。Zieserl 等(1963)最早指出,叶片中硝酸还原酶活力可以作为氮代谢、籽粒产量和蛋白质含量的选种指标,这一观点受到 Brunetti 和 Hageman (1976)实验结果的支持,他们发现小麦苗期氮积累总量与

硝酸还原酶活性(NRA)呈显著相关。郑元明(1989)研究证明 NRA 与籽粒蛋白质含量和水解氨基酸总量从苗期至抽穗期都呈显著或极显著正相关。王洪刚(1995)也得到类似的结果。王宪泽(1999)以鲁麦 5 号和昌乐 5 号两种不同蛋白质含量小麦品种为材料研究各生育期叶片 NRA 与氮积累关系,认为生育后期(开花期后)叶片 NRA 是反映籽粒蛋白质含量高低的一项重要指标。但也有不

一致研究报告,王月福(2003)认为小麦旗叶中的 NRA 大小与品种的籽粒蛋白质含量高低并不一致。

谷氨酸脱氢酶(GDH)在植物体内广泛分布,可催化下列反应: $L\text{-谷氨酸} + H_2O + NAD(P)^+ \rightleftharpoons \alpha\text{-戊二酸} + NH_3 + NAD(P)H_2$ 。过去认为它是同化  $NH_4^+$  的主要酶,后来研究表明, GDH 对  $NH_3$  的亲和力低,只有当体内  $NH_3$  浓度较高时,如小麦在强光下进行光呼吸时线粒体产生大量  $NH_3$ ,植物环境胁迫(包括  $NH_4^+$  胁迫)以及防御反应产生较多  $NH_3$  时,该酶才起作用。因此,一般认为 GDH 主要起解除氨毒作用。1974 年一条新的  $NH_4^+$  同化途径(GS/GOGAT 循环)被发现,植物体内 95% 以上的  $NH_4^+$  通过该途径同化。 $NH_4^+$  进入该途径首先由谷氨酰胺合成酶(GS)催化合成谷氨酰胺,然后由谷氨酸合成酶(GOGAT)将谷氨酰胺和  $\alpha\text{-戊二酸}$  转变为 2 个分子谷氨酸,其中一个分子谷氨酸可作为 GS 的底物,另一个分子谷氨酸可用于合成蛋白质、核酸等含氮化合物。GDH 在 GS/GOGAT 循环中起着辅助作用。

谷氨酰胺合成酶在高等植物中至少有 2 种存在形式,即细胞质 GS(GS1)和质体 GS(GS2)。GS2 主要存在于叶绿体基质中,为绿色组织的主要 GS 形式,而 GS1 主要存在于非光合组织内,为非光合组织 GS 的主要形式。在  $C_3$  植物光合组织中,GS2 占大多数,GS2 主要是参与同化光呼吸及硝酸盐还原产生的  $NH_4^+$ ,而 GS1 在叶片维管组织韧皮部伴胞中分布较多,特别是叶片衰老时 GS1 活性增高,说明 GS1 主要参与氮素的再转移,如转移到正在生长的器官、组织中。

### 3.2 氮效率的遗传学机理

细胞遗传学研究表明,植物的氮效率与多条染色体上的基因有关,例如小麦的 4B, 5B, 7B 和 5D 染色体上可能有控制氮在体内运输的基因,而 2A, 3A, 5A 和 6A 染色体上可能有与植株同化利用氮有关的基因,说明这些过程可能是由多基因控制的性状。然而,另一些与氮效率密切相关的子性状则有可能是由单基因或主效基因控制的。近年来对植物硝酸还原酶和硝酸根载体突变体的研究表明,一个或数个基因的突变就足以引起这些蛋白质或酶活性的改变,从而导致植物对氮吸收同化功能发生根本性的改变。曹卫东(2000)由小麦近缘物种节节麦和硬粒小麦人工培育而成的可育品种 W7984 作父本,以现代栽培种 Opata85 为母本,获得  $F_7$  重组近交系群体,由该群体而构建的分子图谱包括 918 个 RFLP 分子标记。应用此图谱,首次在基因水平上对小麦吸收和利用氮、磷、钾有关的性状进行了基因定位研究,得到以下结论:① 与小麦苗期氮、磷、钾的吸收和利用有关的性状为数量性状,无论是干物质产量、叶绿素含量、养分含量、养分吸收量和养分利用效率,都呈现明显的连续正态分布,并有显著的超亲分离;对于各性状,至少检测到 2 个有关 的数量性状位点

(QTL),但绝大多数位点的效应较小,变异解释率较低。

② 影响小麦地上部和根系干物质产量的 QTL 数目,在不同的营养环境中分别有 3~8 个,大多数位点的贡献率在 5%~14%;但在全营养和低钾胁迫下,有关位点的效应多由 W7984 提供。③ 在氮素正常供应时,与叶绿素和含氮量有关的位点效应由亲本双方或主要由 Opata85 提供,但在低氮胁迫下有关位点的效应则主要来自 W7984,与地上部和根系吸氮量有关的位点效应多来自于 W7984。两种供氮条件下与氮素利用效率有关的贡献最大的位点均位于染色体 5A 上,效应都来自 W7984。④ 小麦近缘物种是改良小麦有关性状的重要基因库,亲本 W7984 是由小麦近缘物种硬粒小麦和节节麦经人工杂交培育而成,虽然 W7984 的表现型往往并不理想,但在很多情况下对于有关的性状有重要贡献。因而,通过充分挖掘物种的优良基因,可以达到改良现代品种营养特性的目的。

### 4 结论与展望

育成并推广氮营养高效的小麦品种,无论对降低农业成本、提高生产效益,还是保护农业生态环境,都具十分重要的意义。然而,目前对小麦实施营养遗传改良似乎非常困难。原因是小麦氮素营养效率的高低受许多可能由不同的遗传基因控制的过程控制:① 根系吸收  $NO_3^-$  或  $NH_4^+$  的能力;② 根或地上部的硝酸还原作用;③ 氨基酸的生物合成;④ 非还原态氮和还原态氮的运输;⑤ 酶和储藏蛋白质的生物合成;⑥ 源中蛋白质的分解及向库的运输。尽管在有关方面做了相当的研究,但目前仍然尚未明确氮营养性状的遗传控制及其生理生化机理。为了达成小麦氮营养性状遗传改良的目标,笔者认为今后的工作重点应是:

- 1) 小麦根系构型和根系活性与氮素吸收效率的关系。
- 2) 小麦体内氮代谢过程中酶活性的动态变化以及与氮利用效率的关系。
- 3) 氮高效遗传资源的收集。
- 4) 高效品种的筛选指标及筛选时期的研究。
- 5) 小麦氮效率研究的新方法探索。除了应用植物营养研究的一般方法外,应引入先进的生理生化及遗传操作技术,从植株、细胞直至分子水平全面了解氮营养性状的遗传控制。
- 6) 联合小麦育种学家和植物营养学家,应用现代分子生物学技术,结合常规育种技术,开展氮营养性状的遗传改良研究。

### 参考文献:

- [1] 严小龙,张福锁.植物营养研究——进展与展望[M].北京:中国农业出版社,2000.
- [2] 张维理,林葆.西欧发达国家提高化肥利用率的途径[J].土壤肥料,1998(5):3-9.
- [3] 陆景陵.植物营养学(上)[M].北京:中国农业出版社,1994.

- [ 4 ] 杨肖娥, 孙羲. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究[ J ]. 土壤学报, 1992, 29(1): 73—79.
- [ 5 ] 米国华, 张福锁, 王震宇. 小麦超高产生理基础探讨——小麦后期碳氮代谢互作与粒重形成[ J ]. 中国农业大学学报, 1997, 2(5): 20—23.
- [ 6 ] 何文寿, 储燕宇, 王彦才. 不同基因型小麦氮营养效率的差异[ J ]. 宁夏农学院学报, 1997, 18(4): 29—34.
- [ 7 ] 田纪春, 张忠义, 梁作勤. 高蛋白和低蛋白小麦品种的氮素吸收和运转分配差异的研究[ J ]. 作物学报, 1994, 20(1): 76—83.
- [ 8 ] 何新华. C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物氮素利用效率研究概况及其进展[ A ]. 张福锁. 环境胁迫与植物营养[ C ]. 北京: 农业出版社, 1993. 295—316.
- [ 9 ] 严小龙, 张福锁. 植物遗传学[ M ]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [ 10 ] 童依平, 李继云, 李振声. 不同小麦品种吸收利用氮效率的差异及有关机理研究 II. 影响吸收效率的因素分析[ J ]. 西北植物学报, 1999, 19(3): 393—401.
- [ 11 ] 郑元明. 小麦籽粒蛋白质和氨基酸含量的遗传及其与硝酸还原酶活性的关系[ J ]. 西南农业大学学报, 1989, 11(4): 360—364.
- [ 12 ] 王宪泽, 张树芹. 不同蛋白质含量小麦品种叶片硝酸还原酶活性与氮素积累关系的研究[ J ]. 西北植物学报, 1999, 19(2): 315—320.
- [ 13 ] 王洪刚, 姜利君, 张德水, 等. 小麦叶片中硝酸还原酶活性、游离氨基酸和粗蛋白含量与籽粒蛋白质含量关系研究[ J ]. 西北植物学报, 1995, 15(4): 282—287.
- [ 14 ] 潘庆民, 余振文, 王月福, 等. 公顷产 9 000 kg 小麦氮素吸收分配的研究[ J ]. 作物学报, 1999, 25(5): 541—547.
- [ 15 ] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 土壤肥力和施氮量对小麦根系氮同化及籽粒蛋白质含量的影响[ J ]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(1): 39—44.
- [ 16 ] 侯有良, 钟改荣, O'Brien. 普通小麦营养器官氮素和果聚糖的运转[ J ]. 中国农业科学, 2002, 35(9): 1 066—1 070.
- [ 17 ] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 氮素营养水平对冬小麦氮代谢关键酶活性变化和籽粒蛋白质含量的影响[ J ]. 作物学报, 2002, 28(6): 743—748.
- [ 18 ] 刘建安, 米国华, 陈范骏, 等. 玉米杂交种氮效率基因型差异[ J ]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(3): 276—281.
- [ 19 ] 康建宏, 何文寿, 张晓岗, 等. 春小麦 NPK 营养效率基因型差异的生理机理研究. II. 光合能力的基因型差异[ J ]. 宁夏农学院学报, 2000, 21(2): 33—38.
- [ 20 ] 何文寿, 郭瑞英, 康建宏. 高产高蛋白与高氮肥效率结合的小麦品种筛选研究[ J ]. 宁夏农学院学报, 2002, 23(1): 1—4.
- [ 21 ] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 小麦开花后不同器官中硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶的活性比较[ J ]. 植物生理学通讯, 2003, 39(3): 209—210.
- [ 22 ] 曹卫东. 小麦苗期氮磷钾吸收和利用的数量性状位点研究[ D ]. 北京: 中国农业科学院, 2000.
- [ 23 ] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants [ M ]. London: Academic Press Inc, 1984.
- [ 24 ] Foulkes, R Sylvester—Bradley and R K Scott. Evidence for differences between wheat cultivars in acquisition of soil mineral nitrogen[ J ]. Journal of Agricultural Sci Cambridge, 1998, 130: 29—44.
- [ 25 ] Karrou and J W Maranville. Response of wheat cultivars to different soil nitrogen and moisture regimes. II Nitrogen uptake, partitioning and influx[ J ]. Journal of Plant Nutrition, 1994, 17(5): 745—761.
- [ 26 ] Barber S A. Soil nutrient bioavailability[ M ]. New York John Wiley & Sons Inc, 1984.
- [ 27 ] Cox M C, Qualset C O and Rains D W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation[ J ]. Crop Science, 1985, 25: 430—435.
- [ 28 ] Cox M C, Qualset C O and Rains D W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. II. Nitrogen assimilation in relation to grain yield and protein[ J ]. Crop Science, 1985, 25: 435—440.
- [ 29 ] Cox M C, Qualset C O and Rains D W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein[ J ]. Crop Science, 1986, 26: 737—740.
- [ 30 ] Mylona P, Pawlowik. Symbiotic nitrogen fixation [ J ]. Plant Cell, 1995, 7: 869—885.
- [ 31 ] Brugiere N, Dubois F, Limami A M, et al. Glutamine synthetase in the phloem plays a major role in controlling proline production [ J ]. Plant Cell, 1999, 11: 1 995—2 011.
- [ 32 ] Yu J, Woo K C. Glutamine transport and the role of the glutamine translocator in chloroplast[ J ]. Plant Physiol, 1988, 88: 1 048—1 054.
- [ 33 ] Graham R D. Breeding for nutritional characteristics in cereals[ J ]. Adv Plant Nutr, 1984, 1: 57—102.
- [ 34 ] Lafitte H R and Edmeades G O. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize I. Selection criteria field[ J ]. Crop Res, 1994b, 39: 1—14.
- [ 35 ] Cacao G, Ferrari G and Saccomani M. Pattern of sulfate uptake during root elongation in maize; its correlation with productivity[ J ]. Plant Physiol, 1980, 48: 375—378.
- [ 36 ] Cooper H D and Clarkson D T. Cycling of amino nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals and Possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake[ J ]. EXP Bot, 1989, 40: 753—762.
- [ 37 ] Larsson C M, Larsson M and Purves J V. Translocation and cycling through roots of recently absorbed nitrogen and sulphur in wheat during vegetative and generative growth[ J ]. Plant Physiol, 1991, 82: 345—352.
- [ 38 ] Chapin F S. Ecological aspects of plant mineral nutrition[ J ]. Adv Plant Nutr, 1998, 3: 161—191.
- [ 39 ] Millad P. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plant[ J ]. Plant Cell Environ, 1998, 11: 1—8.
- [ 40 ] Hageman RH, Lanlbert RJ and Loussart, et al. In genetic improvement of seed protein[ J ]. Nat Acad Sci USA, 1976, 20: 103—106.