

喀斯特地区野生枇杷种质对铵态氮的吸收及利用效率差异与评价

樊卫国^{1,2}, 潘学军^{1,2}, 杨焜若^{1,2}, 陈 红^{1,2}, 马 俭^{1,2}, 王梦柳^{1,2}

(1 贵州大学, 贵阳 550025; 2 贵州省果树工程技术研究中心, 贵阳 550025)

摘 要:以贵州喀斯特地区 22 个野生枇杷(*Eriobotrya japonica* Lindl.) 种质的实生幼苗为材料, 采用土培和营养液培养方法, 对不同铵态氮水平下各材料的株高、植株干重、氮含量、铵态氮吸收量及吸收效率、氮效率以及对 NH_4^+ 的最大吸收速率($I_{\max}$)、表观米氏常数(K_m)和 NH_4^+ 流入根系的速率(α)进行测定, 分析以上指标在种质间的差异及其相互作用和相关性, 并划分不同野生枇杷种质的氮效率类型。结果表明: (1) 实生幼苗的干重、铵态氮吸收量及氮效率在种质间和铵态氮水平间均存在显著差异, 22 个野生枇杷种质植株干重、氮含量、铵态氮吸收量、铵态氮吸收效率、氮效率变异系数(CV)在高氮和低氮水平下分别为 21.09% 和 16.87%、17.06% 和 20.00%、36.67% 和 40.21%、36.71% 和 40.24%、21.05% 和 19.21%; 不同野生枇杷种质对 NH_4^+ 吸收动力学参数的差异也极为显著, $I_{\max}$ 、 K_m 、 α 值的 CV 在高氮和低氮水平下分别达到 44.64% 和 60.00%、73.53% 和 81.48%、89.58% 和 109.18%。(2) 上述所有指标在种质间和铵态氮水平间的差异及其交互作用均达到极显著水平($P < 0.01$), 22 个野生枇杷种质实生苗的干重、氮含量、铵态氮吸收量及吸收效率、氮效率、 NH_4^+ 的 $I_{\max}$ 和 α 值之间都表现出极显著正相关关系, K_m 与上述指标呈极显著负相关关系; 在高氮和低氮水平下, 铵态氮吸收效率对氮效率的直接通径系数最大(1.805 和 1.523), 铵态氮的吸收效率对氮效率的直接贡献均大于氮含量和铵态氮吸收量。(3) 22 个野生枇杷种质可划分为双高效型、高氮高效型、低氮高效型和双低效型 4 种氮效率类型, 分别包括 7 个、4 个、2 个和 9 个种质。研究发现, 贵州喀斯特地区野生枇杷种质对铵态氮的吸收和利用效率存在显著差异, 实生苗的干重、铵态氮吸收量、铵态氮吸收效率和氮效率均可作为枇杷氮高效种质评价和筛选指标。

关键词: 野生枇杷; 种质; 铵态氮; 吸收效率; 氮高效类型

中图分类号: Q948.113; Q945.79

文献标志码: A

Differences and Evaluation of Ammonium Nitrogen Absorption and Nutritional Efficiency for Wild Loquat Germplasm in Karst Area

FAN Weiguo^{1,2}, PAN Xuejun^{1,2}, YANG Huaruo^{1,2}, CHEN Hong^{1,2}, MA Jian^{1,2},
WANG Mengliu^{1,2}

(1 Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2 Guizhou Fruit Engineering Technology Research Centre, Guiyang 550025, China)

Abstract: We used the seedlings of 22 wild loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) germplasm from Guizhou Karst area as the test materials in the experiment, and the method of soil culture and nutrient solution culture experiment in this study. The plant height, and dry weight, nitrogen content, absorption amount and uptake efficiency of NH_4^+ -N, nitrogen use efficiency, maximum uptake rate ($I_{\max}$) of NH_4^+ , the Michaelis constant value (K_m), the flow rate of NH_4^+ into root (α) of 22 wild loquat germplasm seedlings

收稿日期: 2020-08-27; 修改稿收到日期: 2020-10-12

基金项目: 贵州省科技支撑计划(黔科合 NY2015-3002-1); 国家科技支撑计划(2014BAD23B03)

作者简介: 樊卫国(1958—), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事果树种质资源与生理生态研究。E-mail: wgfan@gzu.edu.cn

under different NH_4^+ -N levels were tested. The difference, interaction and correlation between the above indexes were analyzed and evaluated, and nutrition efficiency type of different wild loquat germplasm was divided. The results showed that: (1) the dry weight of seedlings, nitrogen absorption amount and nitrogen efficiency in different germplasm and NH_4^+ -N levels were significantly different. The coefficient variation (CV) of seedlings' dry weight, nitrogen content, absorption amount and uptake efficiency of NH_4^+ -N, and nitrogen efficiency were 21.09% and 16.87%, 17.06% and 20.00%, 36.67% and 40.21%, 36.71% and 40.24%, 21.05% and 19.21%, respectively among 22 wild loquat germplasm seedlings. The difference of NH_4^+ absorption kinetic parameters among different wild loquat germplasm were very obvious. The CV of $I_{\max}$, K_m and α under high nitrogen and low nitrogen levels were 44.64% and 60.00%, 73.53% and 81.48%, 89.58% and 109.18%, respectively. (2) Among all the above indicators, the differences and interactions in different germplasm and two NH_4^+ -N levels were extremely significant ($P < 0.01$), the dry weight of seedlings, nitrogen content, absorption amount and uptake efficiency of NH_4^+ -N, nitrogen efficiency, $I_{\max}$ and α of NH_4^+ all had extremely significantly positive correlation of 22 wild loquat germplasm, while the K_m was extremely significantly negative correlation to above indexes. Under high nitrogen and low nitrogen levels, the direct path coefficient of NH_4^+ -N absorption efficiency to nitrogen efficiency was the largest (1.805 and 1.523), and the direct contribution was also the most. (3) Through the above filter, 22 wild loquat germplasm were classified into four nitrogen efficiency types: efficient under high nitrogen and low nitrogen, efficient under high nitrogen, efficient under low nitrogen and inefficient under high nitrogen and low nitrogen. There were 7, 4, 2 and 9 germplasm, respectively. The studies showed that the different of uptake and use efficiency for ammonium nitrogen among 22 wild loquat germplasm of Guizhou Karst area were significantly different. The dry weight of seedlings, absorption amount and uptake efficiency of NH_4^+ -N, and nitrogen efficiency can be used as evaluation and filter indexes of nitrogen-efficient loquat germplasm.

Key words: wild loquat; germplasm; ammonium nitrogen; uptake efficiency; nitrogen efficient type

提高果树的养分吸收利用效率,减少果树的施肥量,是产业发展中需要解决的重大问题。为了提高果树的氮肥利用效率,从而减少氮肥的施用量及环境负担,很多研究者从肥种的选择、施肥方法的改进等方面做了大量的研究工作,力图通过农艺措施的改进提高果树的氮肥利用效率。然而,挖掘果树自身的氮素利用潜力,利用氮高效品种和砧木提高氮素利用效率,是一种更为经济和环境友好的新途径。枇杷(*Eriobotrya japonica* Lindl.)是中国南方种植较多和需氮量较大的果树,开展不同野生枇杷种质资源的氮素吸收及利用效率差异分析和评价,对于氮高效枇杷砧木的发掘利用具有重要的意义。目前针对中国部分野生果树的氮素吸收与利用效率的研究已有一些报道。为了寻找到氮高效吸收利用的苹果砧木和梨砧木,王海宁等^[1]利用¹⁵N示踪技术,研究了中国北方5个野生苹果特有种对氮素吸收及利用的差异,发现苹果砧木对氮素吸收及利用的种间差异明显,楸子(*Malus prunifolia*)对硝态氮和铵态氮的利用率最高,其次分别为新疆野苹果(*M. sievesii*)和平邑甜茶(*M. hupehensis*),东北山荆子(*M. baccata*)对氮的吸收及利用效率最低。葛顺峰等^[2]的研究表明,木梨(*Pyrus xerophila*)实生

苗的氮素吸收和利用效率大于川梨(*P. pashia*),杜梨(*Pyrus betulifolia*)和豆梨(*P. calleryana*)对氮素的吸收和利用效率最低。在其他果树上,这方面的研究鲜见报道。然而在多种农作物和林木上的研究报道已有很多,一些研究者通过对氮高效的作物品种或基因型和林木的氮素吸收及利用效率的差异分析与评价,在小麦^[3-5]、油菜^[6]、玉米^[7]、水稻^[8]、黄瓜^[9]、菠菜^[10]、烟草^[11]、马铃薯^[12]等农作物、杉木^[13]和桉树^[14]中鉴定出了氮高效作物品种或基因型和林木种源。

在对多种农作物氮效率类型的划分上,很多研究者认为在相同供氮量条件下,不同基因型的干重生物量能够更加客观反映各自的氮效率,并将其作为不同品种及基因型氮效率类型划分的重要指标^[9-10,15-18]。前人的研究为氮高效作物品种及林木种源的筛选、发掘和氮肥减施利用提供了重要的科学依据。贵州南部喀斯特地区野生枇杷资源丰富^[19],也是商品枇杷生产的主要基地。在栽培过程中,喀斯特地区的地质渗漏严重,土层浅薄,肥力较低,氮流失快,施肥难度大,枇杷施氮肥后氮素利用效率低,肥效差。若能发掘对氮素高效利用的野生枇杷砧木种质并加以利用,将有助于提高这些地区

枇杷生产的氮肥利用效率,减少施肥成本 and 环境污染。为此,我们收集了贵州喀斯特石漠化地区的 22 个野生枇杷种质,通过土培试验和铵态氮的吸收试验,对高氮及低氮水平下不同野生枇杷种质实生幼苗的生长状况、铵态氮的吸收效率及氮效率和 NH_4^+ 吸收动力学参数进行测定和差异分析,对不同种质的氮效率类型进行了划分,旨在为野生枇杷氮高效砧木种质的发掘提供依据,从而为提高喀斯特地区枇杷栽培的氮肥吸收及利用效率寻找新的路径。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2016 年至 2018 年在贵州大学贵州省果树工程技术研究中心完成。供试材料属于枇杷属 (*Eriobotrya*) 中普通枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl.) 同一个种的 22 个野生种质,除在植物学特征上均有普通枇杷的共性特征外,不同种质植株的生长状况及树体大小、叶片和果实的外观形态及大小、其上的绒毛颜色及密度、开花时期及花序结果的数量仍有明显差别。供试材料分别从贵州南部和中东部的典型喀斯特地区收集,分布地海拔高度在 420 m~950 m 之间,气候类型属亚热带气候,立地土壤均为石灰岩发育的石灰性黄壤,土壤 pH 值在 7.61~7.93 之间。不同种质编号、采集地点及立地海拔高度和土壤 pH 值见表 1。

土培试验选用与供试的野生枇杷种质分布地原生土壤类型相同的石灰性黄壤作为培养土,取自贵阳花溪桐木岭,pH 值 7.82,有机质 $8.97\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全氮 $0.68\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效氮 $23.55\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,全磷 $0.38\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效磷 $3.65\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,全钾 $6.44\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效钾 $77.93\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,交换性钙 $2\,819.55\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,交换性镁 $394.58\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效铁 $5.01\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效锰 $14.83\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效铜 $0.68\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效锌 $0.81\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效硼 $0.18\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。在培养土配肥过程中添加的肥料化合物为化学纯。 NH_4^+ 吸收动力学参数测定试验的营养液配方选用霍格兰和阿农营养液为基础配方,所用的化合物为分析纯。

1.2 试验设计

试验采用裂区设计,以供给铵态氮的水平为主区(主因素),参考贵州南部地区氮含量丰富和严重缺氮的枇杷种植园土壤有效氮含量,设置高氮和低氮两个水平处理。土培试验的土壤有效氮含量分别

为 $150\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (高氮)和 $30\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (低氮), NH_4^+ 吸收动力学参数测定试验的供氮水平分别为 $5.0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (高氮)和 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (低氮)。以不同野生枇杷种质为副区(副因素),随机排列。每个氮水平处理 3 株,重复 3 次。

1.3 试验及测定方法

1.3.1 土培试验材料的培养与测定 盆栽试验前在风干过筛的试验土中添加过磷酸钙和硫酸钾,将其有效磷和有效钾分别补充至 $25\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $120\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,然后按试验设计对盆栽土进行配氮。根据枇杷喜铵的营养特性^[20],以事先测定的试验土有效氮含量为基数,以碳酸氢铵作氮源,将盆栽土的有效氮分别按高氮($150\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)和低氮($30\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平进行补充。补充铵态氮时将碳酸氢铵溶于水中喷洒在试验土上,立即充分拌混后将潮润的混肥土用塑料膜覆盖密闭,让土壤充分吸附补充的

表 1 供试野生枇杷种质的编号、种子采集地及立地海拔高度和土壤 pH 值

Table 1 The number, seeds collecting place, altitude and Soil pH value of wild loquat germplasm in this study

编号 Number	采集地 Place	海拔 Altitude/m	土壤 pH 值 Soil pH
1	册亨冗渡 CHRD	963	7.81
2	册亨田平 CGTP	849	7.79
3	册亨板连 CHBL	861	7.74
4	兴义普口 XYQK	937	7.93
5	兴义冷洞 XYLD	954	7.90
6	兴义马岭 XYML	1 127	7.66
7	关岭坝陵 GLBL	1 135	7.73
8	开阳南江 KYNJ	1 013	7.26
9	安龙柯家 ALKJ	960	7.85
10	安龙坪寨 ALPZ	946	7.55
11	贞丰鲁容 ZFLR	437	7.88
12	望谟乐元 WMLY	432	7.88
13	印江郎溪 YJLX	685	7.70
14	印江木黄 YJMH	981	7.61
15	德江潮底 DJCD	697	7.85
16	平塘克渡 PTKD	1 163	7.71
17	罗甸大关 LDDG	918	7.91
18	罗甸罗苏 LDLS	541	7.66
19	罗甸板庚 LDBG	715	7.90
20	荔波翁昂 LBWG	811	7.86
21	长顺敦操 CSDC	738	7.85
22	独山麻尾 DSMW	1 106	7.90

表 2 不同野生枇杷种质氮素营养效率类型的分类标准

Table 2 The classification standard on the nitrogen nutrient efficiency types of wild loquat germplasm

类型 Type	类型代号 Code type	分类标准 Classification standard	备注 Note
双高效型 Efficient under high N and low N	HH-LH	$H_x \geq HX; L_x \geq LX$	Hx. 在高氮下某种质植株的干物质重 Hx. The plant dry weight of some germplasm under high N.
高氮高效型 Efficient under high N	HH-LL	$H_x \geq HX; L_x < LX$	Lx. 在低氮下某种质的植株干物质重 Lx. The plant dry weight of some germplasm under low N.
低氮高效型 Efficient under low N	LH-HL	$H_x < HX; L_x \geq LX$	HX. 所有种质在高氮下的植株干物质重平均值 HX. The average of all germplasm plant dry weight under high N.
双低效型 Inefficient under high N and low N	HL-LL	$H_x < HX; L_x < LX$	LX. 所有种质在低氮下的植株干物质重平均值 LX. The average of all germplasm plant dry weight under low N.

NH₄⁺，密闭 15 d 后装盆，每盆装土 15 kg，每盆栽植两叶一心幼苗 1 株，盆土表面覆盖 2 块与盆口径略小的半圆形黑色塑料板，置于透光避雨四周通风的棚内培养，定时定量浇水，在烈日的中午和气温接近 26 ℃时在棚上拉帘遮阴和喷雾降温，避免冗余浇水造成 NH₄⁺ 的淋失和减少高温引起的氨挥发损失。在培育过程中每 20 d 浇 7 μmol · L⁻¹ 的硝化抑制剂(C₂H₄N₄)1 L，以减少土壤中 NH₄⁺ 的硝化。土培 150 d 测定植株的株高、基径粗度和干重。用凯氏法^[21]测定植株的含氮量。

1.3.2 NH₄⁺ 的吸收试验与吸收动力学参数测定
采用离子耗竭法^[22-23]测定根系对 NH₄⁺ 的吸收动力学参数。事先在蛭石与营养土(1 : 1)混合而成的基质上播种培育幼苗，于 3 片真叶时取出根系完整无损的幼苗，置于 1/2 浓度的霍格兰和阿农营养液(pH 值 6.5，氮源为 NH₄⁺-N)中进行适应性培育 7 d 后，再移入含有 0.2 mmol · L⁻¹ CaSO₄ 溶液中饥饿处理 7 d，然后分别移入高氮和低氮营养液中进行 NH₄⁺ 的吸收处理，在吸收营养液中加入 0.1 mL 3% H₂O₂ 和 7 μmol · L⁻¹ 硝化抑制剂(C₂H₄N₄)，防止根系缺氧和营养液中 NH₄⁺ 的硝化。NH₄⁺ 吸收试验为 12 h，每隔 1 h 取 20 mL 培养液用靛酚蓝比色法^[21]测定其中剩余的 NH₄⁺ 含量。

1.3.3 氮素营养效率类型的划分 在相同供氮量条件下作物的干物质重能够表征氮效率，可作为耐低氮种质筛选的评价指标^[15]。本研究为不同野生枇杷种质提供的高氮和低氮水平分别都是一致的，因此参考前人对氮效率类型的划分方法^[9-10, 16-18]，按表 2 的标准划分不同野生枇杷种质的氮效率类型。

1.4 数据计算及处理

1.4.1 土培试验中铵态氮吸收和利用效率的相关指标 氮吸收量、吸收效率和氮效率按以下公

式^[9-10, 15]计算：

氮素吸收量(N absorption amount, mg · plant⁻¹)=植株干物重×含氮量；

氮素吸收效率(N uptake efficiency, %) = 植株氮素吸收量/介质中供氮量×100%；

氮效率(N use efficiency, g · g⁻¹) = 植株干物重/介质中供氮量

1.4.2 NH₄⁺ 吸收动力学参数 吸收动力学试验结束后，立即取出枇杷苗用吸水纸将根系表面水分吸干，称重，按照 Michaelis-Menten 方程 LB 转换式的双倒数法计算 NH₄⁺ 吸收动力学参数^[24-25]，将米氏方程 $I = I_{\max} C / (K_m + C)$ 转变为 $1/I = 1/I_{\max} + K_m / I_{\max} \times 1/C$ ，并以 1/I 为因变量，以 1/C 为自变量作图，其中直线的截距即为 1/I_{max}，斜率即为 K_m/I_{max}， $\alpha = I_{\max} / K_m$ ，进而求出 I_{max}、K_m 和 α 值。

1.4.3 试验数据的处理 在 Excel 上进行数据整理和作图，用 SPSS 24.0 统计分析软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 铵态氮水平对野生枇杷种质幼苗生长的影响
野生枇杷种质实生幼苗的生长差异，是对低氮胁迫适应性强弱和氮效率大小的重要表征。图 1 显示，在高氮和低氮的石灰性土壤上，不同野生枇杷种质间的实生幼苗生长情况均存在明显差异，且高氮处理明显优于相应低氮处理，22 个野生枇杷种质实生幼苗的平均株高分别为 18.11(高氮)和 13.39 cm(低氮)。其中，在高氮水平下，1、7、11、16、17、18 和 21 号 7 个种质的实生幼苗株高在 22.29~22.47 cm 之间，显著高于其他种质(P < 0.05)。在低氮的石灰性土壤上，22 个野生枇杷种质实生幼苗的平均株高比高氮水平低，但其中的 1、7、11、17 和 21 号 5 个种质实生幼苗的株高保持在 18.01~18.40 cm 之间，显著高于其他种质，甚至比高氮水平下 3~6、8

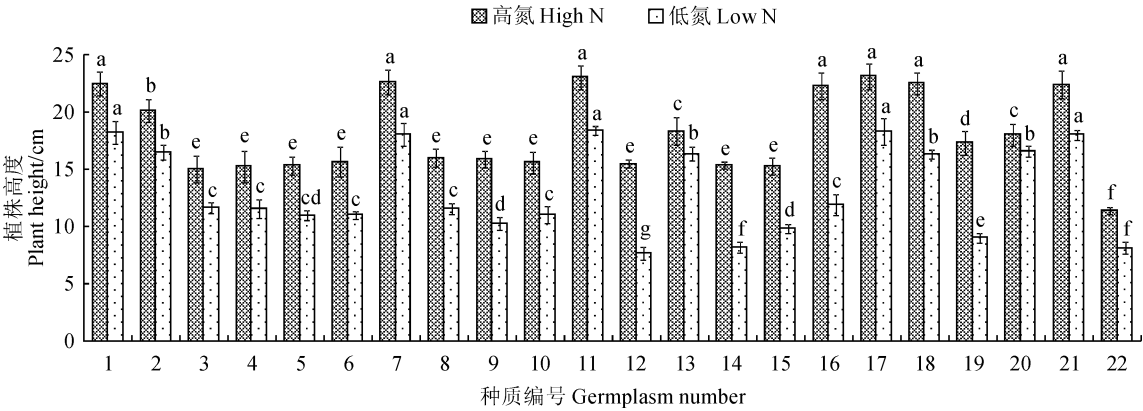
~10、12、14、15、19、22 号种质的还高,说明即便是在低氮水平下,这 5 个野生枇杷种质的实生幼苗仍然能够维持较好的生长,这可能与这些种质在低氮水平下也能高效吸收和利用铵态氮有关。

同时,在两个供氮水平下不同野生枇杷种质间实生幼苗的干重也有明显差异,且高氮处理明显高于低氮处理,22 个野生枇杷种质实生幼苗的干重平均值在高氮和低氮水平下分别为 5.12 和 3.32 g · plant⁻¹(图 2),变异系数分别为 21.09%和 16.87%。方差分析结果表明:以上两个指标在种质间和氮水平间的差异达到极显著水平($P < 0.01$),而且相互间的交互作用也极显著。在高氮水平下,1~7、11、16~18、21 号共 12 个种质实生幼苗的干重大于平均值,其中的 1、7、11、16、21 号 5 个种质处于相互间差异不显著的最高水平,达到 6.25 ~ 6.52 g · plant⁻¹,其次为 2、17、18 号种质,幼苗干重分别为

6.02、6.03 和 6.19 g · plant⁻¹,其他种质的幼苗干重大多低于 5.0 g · plant⁻¹。在低氮水平下,虽然 22 个野生枇杷种质的实生幼苗的干重均低于相应高氮水平,但 1、2、7、11、13、17、18、20、21 号 9 个种质的实生幼苗干重高于低氮水平下的平均值,其中的 1、7、11、17、21 号种质的实生幼苗干重却比高氮水平下的 12、14、22 号种质的还要高,说明这 5 个种质在低氮水平下仍有较多的生物量积累。

2.2 野生枇杷种质实生幼苗对铵态氮吸收量及其效率的差异性比较

2.2.1 氮含量和铵态氮吸收量 表 3 显示,在高氮和低氮水平下,22 个野生枇杷种质实生幼苗的氮含量及铵态氮的吸收量均有很大差异,其氮含量平均值分别为 2.11%和 1.60%,铵态氮吸收量平均值分别为 111.85 和 55.59 mg · plant⁻¹,其中,1、2、4~7、11、16~18、21 号共 11 个种质实生幼苗的氮含量



在相同氮水平下不同小写字母表示野生枇杷种质间差异达到 0.05 的显著水平。下同

图 1 高氮和低氮水平下不同野生枇杷种质幼苗的株高

Different normal letters within the same N level show significant difference between different wild loquat germplasm seedlings at 0.05 level. The same as below

Fig. 1 Plant height of different wild loquat germplasm seedlings under high N and low N

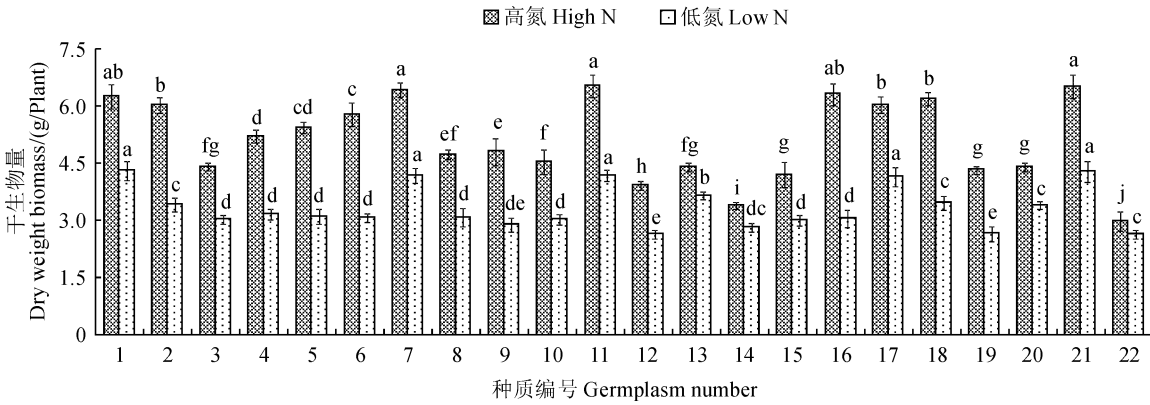


图 2 高氮和低氮水平下不同野生枇杷种质幼苗的干重

Fig. 2 Plant dry weight of different wild loquat germplasm seedlings under high N and low N

表 3 高氮和低氮水平下 22 个野生枇杷种质的氮含量、铵态氮吸收量、吸收效率、氮效率及其变异系数

种质编号 Germplasm code	氮含量 N content/%		铵态氮吸收量 NH ₄ ⁺ -N absorption amount/(mg·plant ⁻¹)		铵态氮吸收效率 NH ₄ ⁺ -N uptake efficiency/%		氮效率 N use efficiency/(g·g ⁻¹)	
	高氮	Low N	高氮	Low N	高氮	Low N	高氮	Low N
	High N	Low N	High N	Low N	High N	Low N	High N	Low N
1	2.56±0.09a(a)	2.06±0.11a(b)	160.00±7.21b(a)	88.79±3.12bc(b)	8.89±0.41bc(b)	19.73±0.75c(a)	3.47±0.06ab(b)	9.58±0.31b(a)
2	2.38±0.10b(a)	1.69±0.07b(b)	143.28±5.81c(a)	57.63±2.16d(b)	7.96±0.32d(b)	12.81±0.43d(a)	3.34±0.08bc(b)	7.58±0.28e(a)
3	1.95±0.06d(a)	1.53±0.05c(b)	85.60±3.99g(a)	46.25±2.01e(b)	4.77±0.20h(b)	10.27±0.35f(a)	2.44±0.06gh(b)	6.71±0.21f(a)
4	2.15±0.08e(a)	1.58±0.06c(b)	111.92±5.51e(a)	49.93±2.00e(b)	6.22±0.26f(b)	11.10±0.38e(a)	2.89±0.06e(b)	7.02±0.23f(a)
5	2.25±0.10c(a)	1.60±0.07bc(b)	122.31±5.12d(a)	49.60±1.85e(b)	6.79±0.25e(b)	11.02±0.32e(a)	3.02±0.05d(b)	6.89±0.20f(a)
6	2.23±0.08e(a)	1.42±0.05d(b)	128.52±5.39d(a)	43.59±1.63f(b)	7.15±0.35e(b)	9.69±0.26g(a)	3.21±0.04c(b)	6.82±0.20f(a)
7	2.41±0.10b(a)	2.09±0.09a(b)	154.50±6.07b(a)	99.90±3.48a(b)	8.60±0.39c(b)	22.20±1.01a(a)	3.57±0.07a(b)	10.62±0.32a(a)
8	2.02±0.10d(a)	1.41±0.05d(b)	95.70±4.01f(a)	43.43±1.88f(b)	5.31±0.22g(b)	9.65±0.41g(a)	2.63±0.05fg(b)	6.84±0.22f(a)
9	1.82±0.08e(a)	1.36±0.05de(b)	87.49±4.00g(a)	39.17±1.54g(b)	4.85±0.19h(b)	8.70±0.26h(a)	2.67±0.03f(b)	6.40±0.20g(a)
10	1.71±0.06fg(a)	1.38±0.06d(b)	77.46±3.21hi(a)	41.81±2.01fg(b)	4.30±0.16ij(b)	9.29±0.28g(a)	2.52±0.04g(b)	6.73±0.23fg(a)
11	2.64±0.10ab(a)	2.12±0.11a(b)	172.23±7.56a(a)	97.10±4.00a(b)	9.56±0.32a(b)	21.58±0.85ab(a)	3.62±0.07a(b)	10.18±0.38a(a)
12	1.69±0.05fg(a)	1.22±0.05f(b)	66.08±2.34j(a)	32.09±1.52h(b)	3.67±0.12k(b)	7.13±0.18j(a)	2.17±0.04h(b)	5.84±0.18i(a)
13	1.79±0.06e(a)	1.61±0.06bc(b)	78.58±3.55hi(a)	58.40±1.83d(b)	4.37±0.13i(b)	12.98±0.21d(a)	2.44±0.05gh(b)	8.11±0.28d(a)
14	1.70±0.06fg(a)	1.20±0.04f(b)	57.63±1.98k(a)	33.84±1.25h(b)	3.20±0.15l(b)	7.52±0.12i(a)	1.88±0.03i(b)	6.27±0.22h(a)
15	1.73±0.05fg(a)	1.33±0.05e(b)	72.66±3.01i(a)	39.90±1.61g(b)	4.04±0.18j(b)	8.87±0.26h(a)	2.33±0.04h(b)	6.67±0.20fg(a)
16	2.43±0.10b(a)	1.38±0.06d(b)	153.33±6.66b(a)	42.09±1.70f(b)	8.52±0.24c(b)	9.35±0.30g(a)	3.51±0.08a(b)	6.78±0.24fg(a)
17	2.66±0.11a(a)	2.12±0.10a(b)	167.58±6.50ab(a)	85.86±2.49c(b)	9.31±0.38ab(b)	19.08±0.68c(a)	3.50±0.07ab(b)	9.00±0.29c(a)
18	2.52±0.12b(a)	1.66±0.07bc(b)	155.99±6.38b(a)	57.45±2.01d(b)	8.67±0.30c(b)	12.76±0.30d(a)	3.44±0.08bc(b)	7.69±0.25e(a)
19	1.75±0.06f(a)	1.30±0.08e(b)	75.60±3.31i(a)	34.45±1.88h(b)	4.20±0.16ij(b)	7.66±0.10i(a)	2.40±0.05gh(b)	5.89±0.19i(a)
20	1.83±0.08e(a)	1.65±0.07bc(b)	80.52±3.39h(a)	56.10±2.33d(b)	4.47±0.13i(b)	12.47±0.13d(a)	2.44±0.05gh(b)	7.56±0.25e(a)
21	2.53±0.10ab(a)	2.18±0.09a(b)	164.47±5.99ab(a)	93.30±2.83ab(b)	9.15±0.38ab(b)	20.73±0.60bc(a)	3.62±0.08a(b)	9.51±0.30b(a)
22	1.65±0.06g(a)	1.23±0.05f(b)	49.17±2.03l(a)	32.35±1.50i(b)	2.73±0.10m(b)	7.19±0.12j(a)	1.66±0.04j(b)	5.84±0.17i(a)
平均 Mean	2.11(A)	1.60(B)	111.85(A)	55.59(B)	6.21(B)	12.35(A)	2.85(B)	7.48(A)
变异系数 CV/%	17.06(B)	20.00(A)	36.67(B)	40.21(A)	36.71(B)	40.24(A)	21.05(A)	19.12(B)

注:同列不同小写字母表示种质间在 0.05 水平上存在显著性差异,而同一指标下同行括号内的不同小写或大写字母分别表示高氮和低氮水平间在 0.05 和 0.01 水平上存在显著性差异。下同

Note:Different normal letters in same column indicate significant difference among different germplasms at the 0.05 level, while the different normal or capital letters in brackets within same row indicate significant differences between same index of high N and low N levels at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as below

及铵态氮吸收量在高氮水平下都高于平均值。而在低氮水平下,只有 1、2、7、11、13、17、18、20、21 号共 9 个种质实生幼苗的氮含量及铵态氮吸收量大于平均值,但 1、7、11、17、21 号 5 个种质实生幼苗的氮含量及铵态氮吸收量却高于高氮水平下的 3、8~10、12~15、19、20、22 号种质。变异系数(CV)和方差分析结果表明:在高氮和低氮水平下,不同种质实生幼苗的氮含量和铵态氮吸收量的 CV 分别为 17.06%和 20.00%,36.67%和 40.21%,在种质间和氮水平间的差异均达到极显著水平($P<0.01$),而且在种质与氮水平间存在极显著的交互作用。

2.2.2 铵态氮的吸收效率及氮效率 从表 3 还可看出,22 个野生枇杷种质实生幼苗的铵态氮吸收效率和氮效率都表现为低氮水平高于高氮水平,无论是所有种质的平均值或具体到每个种质都如此,类似的结果在黄瓜^[9]、菠菜^[10]、烟草^[11]等作物也有报道,这可能是植物适应低氮胁迫的重要生理表征,吸收效率的提高有利于缓解低氮胁迫对自身的不利影响。各种质实生幼苗在高氮和低氮水平下铵态氮吸收效率和氮效率的 CV 分别为 36.71%和 40.24%、21.05%和 19.21%,这两个指标在种质间和氮水平间也存在极显著的差异和显著的交互作用。值得注意的是:在高氮和低氮水平下,实生幼苗铵态氮的吸收效率和氮效率大于平均值的野生枇杷种质分布与氮含量和铵态氮吸收量的相似,即 1、2、4~7、11、16~18、21 号共 11 个种质的铵态氮吸收效率和氮效率在高氮水平下高于平均值,而只有 1、2、7、11、13、17、18、20、21 号共 9 个种质的铵态氮吸收效率和氮效率在低氮水平下高于平均值,说明不同野生枇杷种质的氮含量、铵态氮吸收量与其氮吸收效率、氮效率之间密切关联。

2.3 野生枇杷种质实生幼苗对铵态氮吸收动力学参数的差异性比较

2.3.1 根系对 NH_4^+ 的最大吸收速率 最大吸收速率($I_{\max}$)是离子吸收的载体数量及转运效率的表征参数, $I_{\max}$ 越大表示离子吸收的内在潜力越大。在高氮和低氮水平下,22 个野生枇杷种质实生幼苗对 NH_4^+ 的吸收动力学参数差异明显。所有种质 NH_4^+ 的 $I_{\max}$ 平均值和每个种质的 $I_{\max}$ 都表现为高氮水平高于低氮水平(表 4),其中的 1、2、7、11、16~18、21 号种质的 $I_{\max}$ 高于平均值 1.41~1.57 倍,3、8、9、10、12~15、19、20、22 号这 11 个种质的 $I_{\max}$ 均低于平均值。值得注意的是,在低氮水平下,1、2、7、11、17、18、20、21 号种质的 $I_{\max}$ 不仅高于 22 个种质

的平均值,而且还高于高氮水平下各种质的 $I_{\max}$ 平均值,说明这 8 个种质在低氮水平下对 NH_4^+ 离子吸收的内在潜力很强。

2.3.2 根系对 NH_4^+ 的亲合力 根系与 NH_4^+ 离子的亲合力用表观米氏常数(K_m)表示, K_m 越小,根系与离子的亲合力越强^[26-27]。表 4 显示,22 个野生枇杷种质的 K_m 平均值在低氮水平下远低于高氮水平,说明低氮水平下根系对 NH_4^+ 的亲合力都比高氮水平下强,这一特性可能是枇杷适应低氮胁迫的生理表征,在以往研究中也有相似结果^[20]。在高氮水平下,1、2、7、11、16、17、18、21 号种质的 K_m 值在 0.10~0.12 之间,仅为高氮平均值的 1/3 或接近 1/3,而这 8 个种质的 K_m 值在低氮水平下进一步降低了,其范围在 0.06~0.09 之间,仅是低氮 K_m 平均值的 1/3 或不足 1/3,表明这些种质幼苗根系对 NH_4^+ 的亲合力在高氮水平下很强,并且在低氮水平下进一步大大增强。

2.3.3 NH_4^+ 流入根系的速率 离子流入根系速率大小用 α 值表示, α 值越大,离子流入根系的速度越快^[23,28-29]。1、2、7、11、16、17、18、21 号种质的 α 值在高氮水平下处于 6.92~8.80 之间,接近高氮平均值的 2 倍或达到 2 倍以上,而它们的 α 值在低氮水平下(除 16 号以外)提高到了 7.98~12.67 之间,甚至比高氮水平下的还高,说明这些种质幼苗根系中 NH_4^+ 的流速显著比其他种质快,并且在低氮水平下进一步加快。

2.3.4 NH_4^+ 吸收动力学参数的变异系数 表 4 还显示,不同种质幼苗根系的 NH_4^+ 吸收动力学参数的 CV 比表 3 中氮含量、铵态氮吸收量、吸收效率、氮效率的 CV 还大, $I_{\max}$ 的 CV 在高氮和低氮水平下分别为 44.64%和 60.00%, K_m 分别为 73.53%和 81.48%, α 值分别达到了 89.58%和 109.18%,说明不同野生枇杷种质的 NH_4^+ 吸收动力学参数比其他铵态氮吸收参数的差异更加明显,并且在低氮水平下的差异进一步增大,这可能与 NH_4^+ 吸收动力学参数对不同野生枇杷种质氮素吸收差异的敏感度高有关。方差分析结果表明,3 个动力学吸收参数在种质间和氮水平间的差异均达到极显著水平($P<0.01$),而且在种质与氮水平间也存在极显著的交互作用。

2.4 野生枇杷种质幼苗对铵态氮吸收及其效率参数间的相互关系

2.4.1 氮的吸收及效率参数间的相关分析 相关分析结果(表 5)表明,在高氮和低氮水平下,野生枇

表 4 高氮和低氮水平下 22 个野生枇杷种质的 NH_4^+ 吸收动力学参数及其变异系数
Table 4 N absorption kinetic parameters and their variation coefficient of 22 wild loquat germplasm seedlings under high N and low N

种质编号 Germplasm code	$I_{\max}/(\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$		$K_m/(\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1})$		$\alpha/(I_{\max}/K_m)$	
	高氮 High N	低氮 Low N	高氮 High N	低氮 Low N	高氮 High N	低氮 Low N
1	0.87±0.06ab(a)	0.76±0.03a(b)	0.10±0.01k(a)	0.06±0.01l(b)	8.70±0.34a(b)	12.67±0.52a(a)
2	0.80±0.05bc(a)	0.68±0.02c(b)	0.11±0.01g(a)	0.08±0.02j(b)	7.27±0.28bc(b)	8.50±0.30d(a)
3	0.38±0.03f(a)	0.30±0.02e(b)	0.55±0.03c(a)	0.51±0.02c(b)	0.69±0.02i(a)	0.58±0.03k(b)
4	0.68±0.04d(a)	0.32±0.01de(b)	0.13±0.01h(a)	0.10±0.01h(b)	5.23±0.13d(a)	3.20±0.07f(b)
5	0.70±0.06d(a)	0.34±0.02d(b)	0.14±0.01g(a)	0.11±0.01g(b)	5.00±0.10e(a)	3.09±0.08f(b)
6	0.69±0.05d(a)	0.27±0.02f(b)	0.15±0.01f(a)	0.12±0.02e(b)	4.60±0.09f(a)	2.25±0.05g(b)
7	0.79±0.05c(a)	0.69±0.04bc(b)	0.11±0.01j(a)	0.09±0.01i(b)	7.18±0.24bc(b)	9.86±0.20c(a)
8	0.31±0.02h(a)	0.27±0.01f(b)	0.55±0.04c(a)	0.49±0.03c(b)	0.56±0.02k(a)	0.55±0.03k(a)
9	0.41±0.03e(a)	0.23±0.01h(b)	0.58±0.03bc(a)	0.51±0.02c(b)	0.71±0.05i(a)	0.45±0.01l(b)
10	0.38±0.02f(a)	0.25±0.01g(b)	0.61±0.04b(a)	0.57±0.03b(b)	0.62±0.03j(a)	0.44±0.01l(b)
11	0.88±0.05a(a)	0.76±0.03a(b)	0.10±0.01k(a)	0.07±0.01k(b)	8.80±0.32a(b)	10.89±0.35b(a)
12	0.26±0.02i(a)	0.21±0.01h(b)	0.73±0.05a(a)	0.65±0.03a(b)	0.36±0.01m(a)	0.32±0.01n(b)
13	0.35±0.03g(a)	0.23±0.01h(b)	0.21±0.01e(a)	0.19±0.02e(b)	1.67±0.04g(a)	1.21±0.05i(b)
14	0.24±0.02j(a)	0.19±0.01i(b)	0.61±0.01b(a)	0.44±0.03d(b)	0.39±0.01l(b)	0.43±0.02l(a)
15	0.38±0.03f(a)	0.31±0.02e(b)	0.58±0.03bc(a)	0.46±0.02d(b)	0.66±0.02j(a)	0.67±0.02j(a)
16	0.82±0.05bc(a)	0.21±0.01h(b)	0.11±0.01j(a)	0.09±0.01i(b)	7.45±0.16b(a)	0.36±0.01m(b)
17	0.86±0.05ab(a)	0.77±0.03a(b)	0.10±0.01k(a)	0.08±0.01j(b)	8.60±0.21a(b)	9.63±0.31c(a)
18	0.83±0.04bc(a)	0.71±0.04bc(b)	0.12±0.01i(a)	0.09±0.01i(b)	6.92±0.18c(b)	7.89±0.15e(a)
19	0.23±0.02j(a)	0.19±0.01i(b)	0.59±0.04b(a)	0.41±0.03d(b)	0.39±0.01l(b)	0.46±0.02l(a)
20	0.41±0.02e(a)	0.72±0.03b(b)	0.49±0.04d(a)	0.12±0.01f(b)	0.84±0.02h(b)	2.00±0.01h(a)
21	0.84±0.02ab(a)	0.78±0.04a(b)	0.11±0.01j(a)	0.07±0.01k(b)	7.64±0.28b(b)	11.14±0.39b(a)
22	0.18±0.02k(a)	0.12±0.01j(b)	0.71±0.04a(a)	0.66±0.03a(b)	0.25±0.01n(a)	0.18±0.01o(b)
平均 Mean	0.56(A)	0.40(B)	0.34(A)	0.27(B)	3.84(B)	4.03(A)
变异系数 CV/%	44.64(B)	60.00(A)	73.53(B)	81.48(A)	89.58(B)	109.18(A)

表 5 高氮和低氮水平下野生枇杷种质对铵态氮吸收及氮效率指标间的相关系数

Table 5 Correlation coefficient between NH_4^+ -N uptake and nitrogen efficiency indexes of wild loquat germplasm under high N and low N									
氮水平 N level	参数 Parameter	干重 Dry weight	氮含量 N content	吸收量 Absorption amount	吸收效率 Uptake efficiency	氮效率 N use efficiency	NH_4^+ 最大 吸收速率 $I_{\max}$	米氏常数 K_m	NH_4^+ 流动速率 α
高氮 High N	干重 Dry weight	1							
	氮含量 N content	0.89**	1						
	铵态氮吸收量 NH_4^+ -N absorption amount	0.96**	0.97**	1					
	铵态氮吸收效率 NH_4^+ -N uptake efficiency	0.95**	0.99**	0.99**	1				
	氮效率 N efficiency	0.99**	0.90**	0.96**	0.97**	1			
	NH_4^+ 最大吸收速率 $I_{\max}$	0.92**	0.93**	0.95**	0.95**	0.92**	1		
	表观米氏常数 K_m	-0.80**	-0.79**	-0.80**	-0.80**	-0.80**	-0.86**	1	
低氮 Low N	NH_4^+ 离子流动速率 α	0.86**	0.94**	0.94**	0.94**	0.87**	0.95**	-0.85**	1
	干重 Dry weight	1							
	氮含量 N content	0.96**	1						
	铵态氮吸收量 NH_4^+ -N absorption amount	0.95**	0.96**	1					
	铵态氮吸收效率 NH_4^+ -N uptake efficiency	0.96**	0.97**	0.99**	1				
	氮效率 N efficiency	0.95**	0.91**	0.98**	0.98**	1			
	NH_4^+ 最大吸收速率 $I_{\max}$	0.78**	0.81**	0.79**	0.78**	0.73**	1		
	表观米氏常数 K_m	-0.54**	-0.54**	-0.49*	-0.48*	-0.48*	-0.44*	1	
	NH_4^+ 离子流动速率 α	0.82**	0.85**	0.84**	0.84**	0.79**	0.94**	-0.54**	1

表 6 在高氮和低氮水平下野生枇杷种质氮含量、铵态氮吸收量及吸收效率对氮效率的途径分析

Table 6 Path analysis of nitrogen use efficiency as determined by nitrogen content, NH_4^+ -N absorption amount and uptake efficiency of wild loquat germplasm under high N and low N						
氮水平 N level	参数 Parameter	直接途径系数 Direct path coefficient		间接途径系数 Indirect path coefficient		
		通过氮含量 Through N content		通过 NH_4^+ -N 吸收量 Through NH_4^+ -N absorption amount		通过 NH_4^+ -N uptake efficiency Through NH_4^+ -N uptake efficiency
高氮 High N	氮含量 N content	-1.039			0.200	1.787
	铵态氮吸收量 NH_4^+ -N absorption amount	0.206	-1.008			1.733
	铵态氮吸收效率 NH_4^+ -N uptake efficiency	1.805	-1.029		0.204	-0.825
低氮 Low N	氮含量 N content	-0.562			0.026	1.477
	铵态氮吸收量 NH_4^+ -N absorption amount	0.027	-0.540			1.508
	铵态氮吸收效率 NH_4^+ -N uptake efficiency	1.523	-0.545		0.027	-0.518

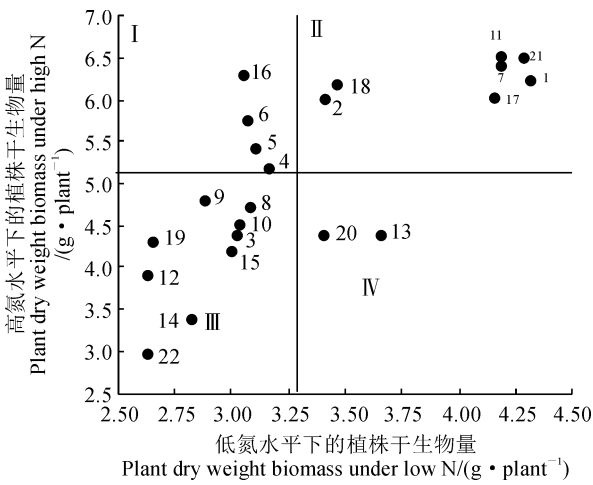


图3 不同野生枇杷种质植株干生物量的分布
Fig. 3 Distribution of dry weight biomass of different wild loquat germplasms

杷实生幼苗的干重、氮含量、铵态氮吸收量及吸收效率与氮效率、 $I_{\max}$ 值、 α 值相互间均呈极显著正相关,说明氮含量、铵态氮吸收量、吸收效率、 $I_{\max}$ 值、 α 值的增大,对野生枇杷实生幼苗生物量和氮效率增加都具有十分重要的作用。同时, K_m 值与上述氮营养指标间的关系呈显著或极显著负相关,由此可见,随介质中 NH_4^+ 与野生枇杷根系的亲和力增强,对改善上述氮营养指标有显著的作用。进一步将上述各指标间的相关系数大小进行比较可看出,氮营养指标间的相关系数大小在高氮和低氮水平下差异不大,然而 NH_4^+ 吸收动力学参数的相关系数在低氮水平下比高氮水平明显变小了,这可能与低氮水平下不同种质的 NH_4^+ 吸收动力学特性差异增大有关。

2.4.2 氮含量、铵态氮吸收量及吸收效率对氮效率的通路分析 氮效率是反映不同野生枇杷种质对氮素吸收利用效率的重要指标。为了明确高氮和低氮水平下野生枇杷种质的氮含量、铵态氮吸收量和吸收效率对其产生的直接或间接的作用及其贡献的大小,本研究参照张琪等^[30]的方法对氮营养指标进行了通路分析。结果表明(表6),在高氮和低氮水平下,铵态氮的吸收效率对野生枇杷种质氮效率的直接通路系数都最大,分别为1.805和1.523,说明铵态氮的吸收效率对氮效率的直接贡献比氮含量和铵态氮吸收量都要大,但在低氮水平下,铵态氮的吸收效率对氮效率的直接贡献比高氮水平下的低。同时,在高氮和低氮水平下,氮含量对野生枇杷种质氮效率的直接通路系数分别为-1.039和-0.562,其直接贡献表现出负向效应,但氮含量通过铵态氮的

吸收量及吸收效率对氮效率的间接通路系数总和却很高,分别达到1.987和1.503,说明其中较大的正向间接贡献抵消了负向直接贡献。因此,氮含量对氮效率的贡献并不会产生负效应,这从氮含量与氮效率表现为极显著的正相关(表5)得到了印证。另外,高氮和低氮水平下铵态氮的吸收量对野生枇杷种质氮效率的直接通路系数分别为0.206和0.027,表明铵态氮的吸收量对氮效率的直接贡献相对较小,但高氮水平下的直接贡献仍比低氮水平大。

从间接通路系数总和看出,在高氮和低氮水平下3个氮指标对野生枇杷种质氮效率的间接贡献都表现出氮含量>铵态氮吸收量>铵态氮吸收效率的相同规律,其中铵态氮吸收效率对氮效率表现出了负向间接贡献,但氮含量和铵态氮的吸收量对氮效率的正向间接贡献与此抵消后仍然大得多。综合比较分析后可以看出,氮含量、铵态氮的吸收量和吸收效率对野生枇杷实生幼苗生物量的效果会因铵态氮水平的提高而增大,不同野生枇杷种质的氮效率差异分别来源于铵态氮吸收效率的直接作用和氮含量的间接作用。

2.5 野生枇杷种质氮营养效率类型划分

参考前人对多种作物的氮效率类型划分方法^[9-10,16-18],以高氮和低氮水平的植株干重平均值为标准,对不同野生枇杷种质的氮营养效率类型进行分类,干重大于平均值的为高效型,小于平均值的为低效型,最终将22个野生枇杷种质分为4类,即双高效型、高氮高效型、低氮高效型和双低效型(图3)。其中,双高效型的野生枇杷种质有7个,分别是II区中的1、2、7、11、17、18、21号,属于氮高效种质资源;双低效型即氮低效种质是III区中的9个,高氮高效型有4个(I区),低氮高效型仅有2个(IV区),说明在喀斯特地区耐低氮的野生枇杷种质较少。

3 讨论

3.1 野生枇杷种质氮营养效率差异的苗期鉴定 很多研究者对农作物品种氮的吸收与利用效率的差异鉴定都选择在苗期进行,且研究结果证实了作物氮营养效率性状指标在苗期即表现出基因型间差异,从而将作物苗期的氮素效率差异作为评价和筛选氮高效基因型的新方法^[9]。利用苗期对木本植物氮素吸收与利用效率的基因型差异进行评价及氮高效种质的筛选,在苹果^[1]、梨^[2]、杉木^[13]和桉树^[14]等植物中也有报道。果树吸收的氮素在当年停止生长后,其中的一部分会贮藏在树体中供以后循环再

利用,在其他生育期或利用多年生的植株进行氮素吸收与利用效率差异的评价,难以排除上述生理特性的复杂影响,从而增加了评价的难度。因此,利用苗期对果树进行氮素吸收与利用效率的基因型差异评价及氮高效基因型的筛选,具有相对的合理性。绝大多数果树是用砧木嫁接形成的非自根性植株,枇杷亦如此,砧木根系对氮的吸收效率直接会对地上部分生长发育产生直接的影响,因此,本研究结果为枇杷氮高效砧木的筛选提供了重要参考依据。

3.2 野生枇杷种质氮的营养效率差异及评价指标

在相同营养供给水平下,植物不同基因型的生长及营养指标的变异系数大小,既是营养性状遗传差异的体现,又是评价营养效率差异的重要依据,同时也是衡量某一性状指标是否能作为营养效率评价的标准。其中,变异系数越大,养分效率的差异越大,性状指标的灵敏度越高^[31]。在本研究中,低氮或高氮供氮水平分别都是一致的,野生枇杷种质幼苗的干重、 NH_4^+ 吸收动力学参数、氮含量及铵态氮吸收量、吸收效率及氮效率等指标变异系数均较大,且它们在种质间、供氮水平间和种质与氮水平的交互作用都达到了极显著水平,说明在供试的 22 个野生枇杷种质中存在明显的氮营养效率差异。在高氮或低氮水平下,不同野生枇杷种质的 NH_4^+ 吸收动力学参数的变异系数都很大,说明 NH_4^+ 吸收动力学参数对不同种质的铵态氮吸收差异的敏感度极高,在低氮水平下这种敏感度还会进一步提升。此外,不同野生枇杷种质的 NH_4^+ 吸收动力学参数 $I_{\max}$ 和 α 与干重、氮含量、铵态氮吸收量、铵态氮吸收效率及氮效率都呈极显著正相关, K_m 与上述指标呈极显著负相关,因此,这些指标均可用于枇杷不同种质的氮效率差异评价。由于枇杷的 NH_4^+ 吸收动力学参数测定具有材料准备较容易、营养及环境条件一致性可控和快捷的特点,更适用于大样本下的早期氮高效枇杷种质的快速筛选。

在植物氮素营养效率的研究中,很多研究者都将 MOLL^[15] 和 LADHA 等^[32] 对氮效率的定义(即介质中单位供氮量所生产的作物产量或生物量)作为氮高效基因型的筛选指标,认为这一指标在氮高效基因型评价中具有直观性和客观性。在本研究中,不同野生枇杷种质的氮效率差异大,而且与干重生物量和其他氮吸收指标间都呈极显著正相关。因此,氮效率也适用于氮高效枇杷种质的鉴定。在本研究中的两个供氮水平下,不同野生枇杷种质的铵态氮吸收效率对氮效率的直接通径系数都最大,说

明野生枇杷种质间氮的营养效率差异是由氮的吸收效率决定的,因此,铵态氮的吸收效率也可用于不同野生枇杷种质的氮营养效率差异评价。

3.3 野生枇杷种质的氮营养效率类型划分

本研究根据 Moll^[15] 和 Ladha 等^[32] 对氮效率的定义,参考前人对多种作物的氮效率类型划分方法,用高氮和低氮水平下的枇杷实生幼苗干重,将 22 个野生枇杷种质划分为氮双高效型、高氮高效型、低氮高效型和双低效型 4 类。其中,7 个双高效型种质在高氮和低氮水平下都具有较大的生物量,属于氮高效种质;高氮高效型种质仅仅在高氮水平下才有较大的生物量;低氮高效型种质在低氮水平下有较大的生物量,但生物量值远不如双高效型的高,且种质数量很少;9 个双低效型种质在高氮和低氮水平下的生物量都小。氮素吸收效率和最大吸收速率都是反映植物从介质中获取氮素能力的重要指标,而氮离子流动速率则能反映氮素在植物体内的运转能力。赵满兴等^[33] 认为,氮高效种质应同时具有较高的氮素吸收能力和较强的氮素运输和再转运能力。在本研究中,7 个野生枇杷氮高效种质的铵态氮吸收效率、 NH_4^+ 最大吸收速率及 NH_4^+ 在根系中的流动速率都大大高于其他种质,由此可见野生枇杷氮高效种质具有高效吸收氮素的特性和生理机制。

本研究中野生枇杷土培试验结果是在一种石灰性黄壤上得出的。然而,在不同的土壤质地上,其养分状况会因土壤理化性质的不同而有差异,这种差异会影响枇杷对铵态氮和其他养分的吸收。因此,氮高效野生枇杷种质是否在不同土壤上仍然保持高效吸收、利用氮素的营养特性需要进一步鉴定,若能保持稳定的氮高效特性,这种特性可能是遗传型的,这种资源具有重要的利用价值。此外,野生枇杷资源主要作为枇杷优良品种的砧木或育种材料利用,嫁接或杂交组合的植株能否保持氮高效特性也有待进一步验证。

4 结 论

贵州喀斯特地区的不同野生枇杷种质对铵态氮的吸收及利用具有明显差异。在高氮或低氮水平下,不同种质实生苗的生物量、氮含量、铵态氮吸收量、铵态氮吸收效率、氮效率和对 NH_4^+ 吸收动力学参数的变异系数较大,指标间相关性极显著,它们在种质间和氮水平间的差异也达到极显著水平($P < 0.01$),且种质与氮水平间存在极显著的交互作用。实生苗的干重、铵态氮吸收量、铵态氮吸收效率和氮

效率均可作为枇杷氮高效种质评价和筛选指标。通过鉴定划分,22 个野生枇杷种质中有氮双高效型种质 7 个,高氮高效型种质 4 个,低氮高效型种质 2

个,双低效型种质 9 个。本研究的方法和结果为野生枇杷氮高效种质的筛选和利用提供了参考依据。

参考文献:

- [1] 王海宁,葛顺峰,姜远茂,等. 苹果砧木生长及吸收利用硝态氮和铵态氮特性比较[J]. 园艺学报,2012, **39**(2): 343-348.
WANG H N, GE S F, JIANG Y M, *et al.* Growth characteristics and absorption, distribution and utilization of $^{15}\text{NO}_3^-$ -N and $^{15}\text{NH}_4^+$ -N application for five apple rootstocks[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, **39**(2): 343-348.
- [2] 葛顺峰,夏 营,沈红艳等. 4 种梨实生苗硝态氮和铵态氮利用特性研究[J]. 核农学报,2019, **33**(4): 766-771.
GE S F, XIA Y, SHEN H Y, *et al.* Utilization characteristics of NO_3^- - ^{15}N and NH_4^+ - ^{15}N for four pear seedlings[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, **33**(4): 766-771.
- [3] SINEBO W, GERTZMACHER R, EDELBAUER A. Genotypes variation for nitrogen use efficiency in Ethiopian barley [J]. *Field Corps Research*, 2004, **85**: 43-60.
- [4] 王小纯,王晓航,熊淑萍,等. 不同供氮水平下小麦品种的氮效率差异及其氮代谢特征[J]. 中国农业科学, 2015, **48**(13): 2 569-2 579.
WANG X C, WANG X H, XIONG S P, *et al.* Differences in nitrogen efficiency and nitrogen metabolism of wheat varieties under different nitrogen levels[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, **48**(13): 2 569-2 579.
- [5] 姜 瑛,戚秀秀,李祥剑,等. 不同小麦品种的氮素利用特性研究[J]. 麦类作物学报,2019, **39**(5): 1-7.
JIANG Y, QI X X, LI X J, *et al.* Study on nitrogen utilization characteristics of different wheat cultivar[J]. *Journal of Triticeae Corps*, 2019, **39**(5): 1-7.
- [6] SVEČNJAK Z, RENGEL Z. Nitrogen utilization efficiency in canola cultivars at grain harvest[J]. *Plant and Soil*, 2006, **283** (1-2): 299-307
- [7] 李锦辉,李潮海. 不同基因型玉米氮素利用的机理研究[J]. 核农学报, 2007, **21**(2): 173- 176.
LI J H, LI C H. Study on the mechanism of different genotype maize nitrogen use[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*,2007, **21**(2): 173- 176.
- [8] FAGERIA N K, MORAIS O P, SANTOS A B. Nitrogen use efficiency in upland rice genotypes[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2010, **33**: 1 696-1 711.
- [9] 赵春波,宋述尧,赵 靖,等. 北方地区不同黄瓜品种氮素吸收与利用效率的差异[J]. 中国农业科学,2015, **48**(8): 1 569-1 578.
ZHAO C B, SONG S Y, ZHAO J, *et al.* Variation in nitrogen uptake and utilization efficiency of different cucumber varieties in northern China[J]. *Scientia Agricultura Sinica* , 2015, **48** (8): 1 569-1 578.
- [10] 刘敏娜,刘晓霞,丁文雅,等. 不同菠菜基因型氮素吸收与利用效率的差异及其评价[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2012, **38**(5): 599-607.
LIU M N, LIU X X, DING W Y, *et al.* Variation in nitrogen uptake and utilization efficiency in spinach genotypes and its evaluation[J]. *Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.)*, 2012, **38**(5): 599-607.
- [11] 钟思荣,陈仁霄,陶 瑶,等. 不同烟草基因型氮素吸收效率与利用效率差异[J]. 中国烟草科学,2017, **38**(4): 58-63.
ZHONG S R, CHEN R X, TAO Y, *et al.* Study on the difference of nitrogen uptake and utilization efficiency of different tobacco genotypes[J]. *Chinese Tobacco Science* , 2017, **38**(4): 58-63.
- [12] 何丹丹,贾立国,秦永林,等. 不同马铃薯品种的氮利用效率及其分类研究[J]. 作物学报,2019, **45**(1): 153-159.
HE D D, JIA L G, QIN Y L, *et al.* Classification of potato cultivars by their nitrogen use efficiency[J]. *Acta Agronomica Sinica* , 2019, **45**(1): 153-159.
- [13] 马祥庆,刘爱琴,黄宝龙,等. 氮素高效基因型杉木无性系的选择研究[J]. 林业科学,2020, **38**(6): 53-57.
MA X Q, LIU A Q, HUANG B L, *et al.* Study on selection of high nitrogen efficiency genotypes of Chinese fir clones[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2020, **38**(6): 53-57.
- [14] 熊柳梅,杨连春,刘永贤,等. 不同种源速生桉幼苗氮素效率的差异[J]. 西南农业学报,2012, **25**(4): 1 367-1 371.
XIONG L M, YANG L C, LIU Y X, *et al.* Differences in nitrogen efficiency among different kinds of fast-growing eucalyptus seedling[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2012, **25**(4): 1 367-1 371.
- [15] MOLL R H, KAMPRATH E J, JACKSON W A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization[J]. *Agronomy Journal* , 1982, **74**(3): 562-564.
- [16] 裴雪霞,王姣爱,党建友,等. 耐低氮小麦基因型筛选指标的研究[J]. 植物营养与肥科学报, 2007, **13**(1): 93-98.
PEI X X, WANG J A, DANG J Y, *et al.* An approach to the screening index for low nitrogen tolerant wheat genotype[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* , 2007, **13** (1): 93-98.
- [17] 张亚丽,樊剑波,段英华,等. 不同基因型水稻氮利用效率的差异及评价[J]. 土壤学报, 2008, **45**(2): 265-273.
ZHANG Y L, FAN J B, DUAN Y H, *et al.* Variation of nitrogen use efficiency of rice different in genotype and its evaluation[J]. *Acta Pedologica Sinica* , 2008, **45**(2): 265-273.
- [18] 熊淑萍,吴克远,王小纯,等. 不同氮效率基因型小麦根系吸

收特性与氮素利用差异的分析[J]. 中国农业科学, 2016, **49**(12): 2 267-2 279.

XIONG S P, WU K Y, WANG X C, *et al.* Analysis of root absorption characteristics and nitrogen utilization of wheat genotypes with different efficiency[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(12): 2 267-2 279.

[19] 范付华, 宋 莎, 洪 怡, 等. 贵州野生枇杷资源遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 中国南方果树, 2012, **41**(3): 36-39.

FAN F H, SONG S, HONG Y, *et al.* Genetic diversity analysis of wild lopuat (*Eriobotrya japonica*) germplasms from Guizhou Province using ISSR markers[J]. *South China Fruits*, 2012, **41**(3): 36-39.

[20] 马 检, 樊卫国. 不同配比的硝态氮和铵态氮对枇杷实生苗氮素吸收动力学及生长的影响[J]. 中国农业科学, 2016, **49**(6): 1 152-1 162.

MA J, FAN W G. Effects of different ratios of nitrate and ammonium on the dynamic kinetic and growth for *Eriobotrya japonica* Lindl. seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(6): 1 152-1 162.

[21] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 49-55.

[22] CLAASSEN N, BARBER S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux in to roots of intact plants[J]. *Plant Physiology*, 1974, **54**(4): 564-568.

[23] 蒋廷惠, 郑绍建, 石锦芹, 等. 植物吸收养分动力学研究中的几个问题[J]. 植物营养与肥科学报, 1995, **1**(2): 11-17.

JIANG T H, ZHENG S J, SHI J Q, *et al.* Several considerations in kinetics research on nutrients uptake by plants[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1995, **1**(2): 11-17.

[24] 杨洪强, 张连忠, 戚金亮, 等. 苹果砧木根系钙素吸收动力学研究[J]. 园艺学报, 2003, **30**(3): 253-257.

YANG H Q, ZHANG L Z, QI J L, *et al.* The kinetics of calcium uptake in apple rootstock roots[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, **30**(3): 253-257.

[25] 华海霞, 梁永超, 娄运生, 等. 水稻硅吸收动力学参数固定方法的研究[J]. 植物营养与肥科学报, 2006, **12**(3): 358-362.

HUA H X, LIANG Y C, LOU Y S, *et al.* Comparison of research methods for silicon uptake kinetics of rice[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, **12**(3): 358-362.

[26] 汪晓丽, 封 克, 盛海君, 等. 不同水稻基因型苗期 NO₃⁻ 吸收动力学特征及其受吸收液中 NH₄⁺ 的影响[J]. 中国农业科学, 2003, **36**(11): 1 306-1 311.

WANG X L, FENG K, SHENG H J, *et al.* Kinetics of nitrate uptake by different rice genotypes and the effects of ammonium on nitrate uptake at the seedlings stage[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, **36**(11): 1 306-1 311.

[27] KOSMIDIS K, KARALIS V, ARGYRAKIS P, *et al.* Michaelis-Menten kinetics under spatially constrained conditions: application to mibefradil pharmacokinetics[J]. *Biophysical Society*, 2004, **87**(3): 1 498-1 506.

[28] 翟明普, 蒋三乃. 小钻杨和刺槐根系养分吸收的动力学研究[J]. 北京林业大学学报, 2006, **28**(2): 30-35.

ZHAI M P, JIANG S N. Dynamics of nutrient absorption in root systems of *Populus × xiaozhuanica* and *Robinia × pseudoacacia*[J]. *Journal of Forestry University*, 2006, **28**(2): 30-35.

[29] 吕德国, 王 英, 秦嗣军, 等. 冷凉条件对山荆子幼苗根系氮素吸收动力学参数的影响[J]. 园艺学报, 2010, **21**(9): 2 335-2 341.

LÜ D G, WANG Y, QIN S J, *et al.* Effects of cool and cold conditions on nitrogen uptake kinetics in *Malus baccata* Borkh. seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, **21**(9): 2 335-2 341.

[30] 张 琪, 丛 鹏, 彭 励. 通径分析在 Excel 和 SPSS 中的实现. 农业网络信息[J], 2007, (3): 109-110.

ZHANG Q, CONG P, PENG L. Implementation of path analysis in Excel and SPSS[J]. *Agricultural Network Information*, 2007, (3): 109-110.

[31] 田晓莉, 王刚卫, 朱 睿, 等. 棉花耐低钾基因型筛选条件和指标的研究[J]. 作物学报, 2008, **34**(8): 1 435-1 443.

TIAN X L, WANG G W, ZHU R, *et al.* Conditions and indicators for screening cotton (*Gossypium hirsutum* L.) genotypes tolerant to low-potassium[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, **34**(8): 1 435-1 443.

[32] LADHA J K, KIRK G J D, BENNETT J, *et al.* Opportunities for increased nitrogen use efficiency from improved low-land rice germplasm[J]. *Field Crops Research*, 1998, **56**(1): 41-71.

[33] 赵满兴, 周建斌, 杨 绒, 等. 不同施氮量对旱地不同品种冬小麦氮素累积, 运输和分配的影响[J]. 植物营养与肥科学报, 2006, **12**(2): 143-149.

ZHAO M X, ZHOU J B, YANG R, *et al.* Characteristics of nitrogen accumulation, distribution and translocation in winter wheat on dry land[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, **12**(2): 143-149.

(编辑: 裴阿卫)