

# 甘蓝型油菜氮高效的生理与分子遗传基础研究进展

丁广大 王改丽 叶祥盛 李 权 石 磊 徐芳森

农业部长江中下游耕地保育重点实验室/华中农业大学微量元素研究中心, 武汉 430070

**摘要** 氮是植物生长发育所必需的大量营养元素。油菜对氮肥的需求量较大,氮肥利用率低。不同油菜品种的氮效率存在较大的基因型差异。与氮低效基因型油菜相比,氮高效基因型油菜在氮的吸收、转运、代谢、光合作用以及再利用等方面表现出显著的优势。同时,参与上述过程的基因包括硝酸根转运基因(NRT)、铵离子转运基因(AMT)、编码植物氮代谢相关酶类的基因以及其他基因等的表达水平也受到氮水平的显著影响,并在氮高、低效基因型间表现出显著的差异。本文主要从甘蓝型油菜氮效率的基因型差异、氮高效的生理与分子遗传基础等方面简要介绍了近年来关于甘蓝型油菜氮效率方面的研究进展。

**关键词** 甘蓝型油菜; 氮效率; 基因型差异; 生理基础; 分子遗传机制; 转运基因

**中图分类号** S 565.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2017)02-0130-10

氮是植物生长发育所必需的大量营养元素,对作物产量和品质的形成具有关键作用。在过去的40年中,化学氮肥的大量使用在显著提升作物产量的同时,也带来了诸如环境污染、土壤酸化等一系列不可忽视的问题<sup>[1-3]</sup>。自20世纪80年代以来,我国氮肥的使用量快速增长,目前过量施氮现象相当普遍,氮损失也非常严重,损失率可达50%<sup>[4]</sup>。因此,充分发挥氮肥肥效、提高作物的氮效率、减少氮素损失及氮肥用量,是摆在我们面前的一项重要课题。提高作物氮利用效率主要包括以下方法:一是采取常规的农艺方法提高作物的氮利用效率<sup>[5]</sup>,包括通过精确计算作物全生育期的需氮量及土壤供氮能力来确定施肥量、根据作物不同的生理阶段进行分期施用氮肥、采用缓控施氮肥等方式延长肥效、与固氮作物轮作、有机无机肥相结合施用、筛选氮高效的自然品种等。二是通过转基因的方法对作物的氮效率进行改良<sup>[6]</sup>。通过转基因手段改良植物氮效率所涉及的基因主要包括与氮吸收相关的基因(如硝酸盐和铵离子转运基因)、氮同化相关的基因(如硝酸还原酶、亚硝酸还原酶基因、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶基因)、氮再利用相关的基因(如氨基酸转运子基因、编码转氨酶和脱氢酶的基因),以及其他一些转录因子等<sup>[5-6]</sup>。三是通过传统育种和分子标记

辅助育种的方法选育氮高效品种<sup>[7-8]</sup>。总体而言,通过生物学途径挖掘作物自身氮素营养的遗传潜力,通过遗传改良等方式提高作物的氮效率,培育氮高效的作物品种,是从根本上解决上述问题的重要途径<sup>[9-11]</sup>。

油菜是世界第三大油料作物。据联合国粮食及农业组织的统计,2004—2013全世界油菜总种植面积达到3 094万hm<sup>2</sup>,其中欧盟775万hm<sup>2</sup>、中国696万hm<sup>2</sup>、加拿大653万hm<sup>2</sup>、澳大利亚175万hm<sup>2</sup>、美国48万hm<sup>2</sup><sup>[12]</sup>。中国油菜的栽培历史十分悠久,其中甘蓝型油菜是中国油菜种植面积最大、总产量最高的一类<sup>[13]</sup>。甘蓝型油菜对氮肥的需求量较大,但是其氮肥利用率偏低<sup>[14-15]</sup>。研究表明,不同甘蓝型油菜品种对低氮胁迫的反应存在较大的基因型差异<sup>[16-17]</sup>。因此,在对甘蓝型油菜自然群体进行氮效率评价的基础上,筛选得到氮高效和氮低效的品种,并深入揭示甘蓝型油菜氮高效的生理和分子机制,可为通过遗传改良途径培育甘蓝型油菜新品种和提高甘蓝型油菜的氮肥利用效率提供理论和实践基础。关于植物氮效率方面的研究已有大量报道<sup>[18]</sup>,本文对甘蓝型油菜氮效率方面的研究进行总结,并结合华中农业大学植物营养遗传课题组近年来在甘蓝型油菜氮效率方面的研究成果,探讨甘

收稿日期: 2016-08-26

基金项目: 国家自然科学基金重点项(30830073); 中央高校基本科研业务费专项(2662016PY051)

丁广大,博士,副教授. 研究方向: 油菜营养遗传. E-mail: dgd@mail.hzau.edu.cn

通信作者: 徐芳森,博士,教授. 研究方向: 植物营养遗传与生理. E-mail: fangsenxu@mail.hzau.edu.cn

蓝型油菜氮效率的基因型差异,以及可能的生理及分子遗传机制,期望为甘蓝型油菜氮效率研究及氮高效遗传育种提供参考及研究思路。

## 1 甘蓝型油菜氮效率的遗传变异

植物氮效率受遗传和环境因子的共同作用,是一个非常复杂的过程,涉及植物对氮的吸收、同化、运输、利用和再利用等方面<sup>[5]</sup>。植物氮效率的定义和类型划分也是一个非常复杂的问题。早在1982年,Moll等<sup>[19]</sup>就对植物的氮效率进行了定义。总的来说,植物氮效率包含两方面的含义,一方面是指氮吸收效率(nitrogen uptake efficiency, NUPE),即作物在同等供氮水平下的吸氮量,主要描述植物从土壤中获取氮素的能力;另一方面是指植物对已吸收氮素的利用能力(nitrogen utilization efficiency, NUtE),即单位吸氮量所产生的干物质质量或产量<sup>[5,19-20]</sup>。此外,植物的氮效率还与根系形态、转运子活性、氮的同化能力等密切相关<sup>[18,21]</sup>。尽管很早就对植物的氮效率有了明确的定义,但是要完全揭示植物氮高效的机制仍然需要大量研究实践。已有研究发现油菜不同种质对外界氮水平的响应主要表现为4种情况:(1)无响应低效基因型,即在高氮和低氮水平下产量均较低;(2)有响应低效基因型,即高氮水平时产量较高但在低氮水平时产量很低;(3)无响应高效基因型,这类材料在高氮水平下产量处于平均水平而在低氮条件下表现较好;(4)有响应高效基因型,该类材料在高氮和低氮水平下均表现出较高的产量<sup>[18]</sup>。

由于植物对外界环境中氮素营养条件产生适应性反应,氮效率在不同植物以及同种植物的不同种质(品种、品系)之间存在着广泛的基因型差异,这些差异通过植物的一系列形态及生理生化特性表现出

来<sup>[22-26]</sup>。近年来,多个研究小组分析了甘蓝型油菜不同发育时期氮效率相关性状的遗传多样性,结果表明无论是冬油菜还是春油菜,各性状在响应低氮胁迫时均存在显著的基因型变异<sup>[27-43]</sup>。例如,在不同供氮水平下对50份甘蓝型油菜的氮效率及其他相关性状的基因型差异进行研究,发现不论供氮水平高低,甘蓝型油菜不同品种间的氮吸收效率均表现出不同程度的变异,品种间氮吸收效率最大相差可达4倍,变异系数达到28%,根系氮累积量及其占总吸氮量的变异系数均超过50%<sup>[44-45]</sup>。同时,对甘蓝型油菜生物量、产量及各种农艺性状等指标进行分析,发现根系生物量的差异最大,分别达到5倍(高氮水平)和3.9倍(低氮水平)<sup>[46]</sup>。在田间试验中,50个油菜基因型的氮利用效率同样具有显著差异,在施氮和不施氮条件下品种间氮利用效率最大分别相差2.5倍和1.7倍,而不同氮水平下第一个有效分枝高度的变异系数超过50%<sup>[47]</sup>。Kessel等<sup>[17]</sup>利用36个冬油菜品种在7个不同地点及2个氮水平下开展了大田试验,调查了这些材料的氮效率,发现氮效率的基因型变异在不施氮条件下主要是由氮吸收效率导致的,而在施氮的情况下主要是由氮利用效率导致的。笔者所在课题组前期对来自芸薹属的3个物种共94份材料(包括白菜型油菜18份、芥菜型油菜26份、甘蓝型油菜50份)在不同施氮水平下的籽粒产量和氮效率系数(缺氮条件下籽粒产量与其正常氮下的籽粒产量比值)进行了初步分析,结果发现3个物种中各材料氮效率系数的平均值大小依次为白菜型油菜>芥菜型油菜>甘蓝型油菜。然而,无论是正常供氮条件还是低氮条件,甘蓝型油菜籽粒产量的平均值均高于白菜型油菜和芥菜型油菜,表明与白菜型油菜和芥菜型油菜相比,甘蓝型油菜在不同供氮水平下可能具有更大的生产潜力(表1)。

表1 不同芸薹属油菜对缺氮反应的差异

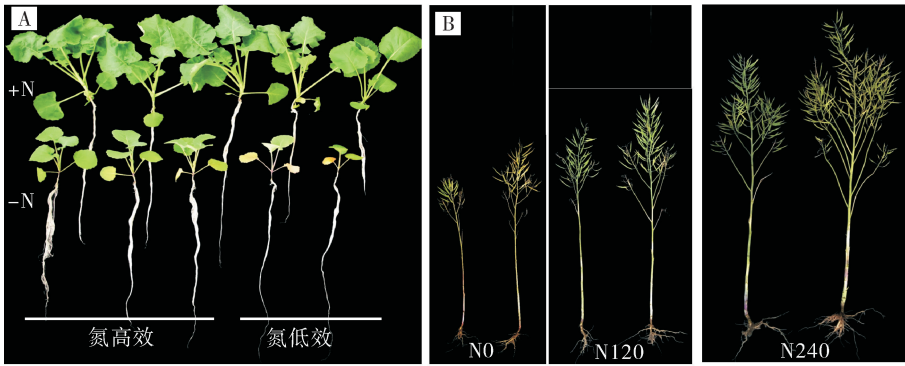
Table 1 Differences in response of three *Brassica* species to low nitrogen stress

油菜类型 Type	处理 Treatment	每株籽粒产量 Seed yield			氮效率系数 NEC	
		平均值/g Mean	变幅/g Range	变异系数/% CV	平均值 Mean	变幅 Range
白菜型油菜 <i>B. rapa</i>	正常氮(+N)	4.27	0.79~8.42	53.9	0.85	0.52~0.94
	缺氮(-N)	3.41	0.75~5.89	34.4		
芥菜型油菜 <i>B. juncea</i>	正常氮(+N)	4.13	1.71~7.37	35.7	0.76	0.34~0.93
	缺氮(-N)	2.83	0.70~4.30	33.3		
甘蓝型油菜 <i>B. napus</i>	正常氮(+N)	7.54	3.94~13.04	30.9	0.66	0.40~0.96
	缺氮(-N)	4.69	2.10~8.03	31.0		

注:Note:NEC means N efficient coefficient.

甘蓝型油菜 (*Brassica napus*,  $2n=38$ , AACCC) 是由白菜 (*Brassica rapa*,  $2n=20$ , AA) 和甘蓝 (*Brassica oleracea*,  $2n=18$ , CC) 通过远缘杂交得到的异源四倍体, 其驯化历史较短(约 400 年), 遗传基础相对狭窄<sup>[48]</sup>。因此, 为了拓宽甘蓝型油菜的遗传基础, 培育强优势油菜杂交种, 华中农业大学孟金陵团队通过大规模的种间杂交和分子标记辅助选择, 将 135 份白菜型油菜 (*Brassica rapa*,  $A^r A^r$ ,  $2n=20$ ) 品种的  $A^r$  亚基因组和 78 份埃塞俄比亚芥 (*Brassica carinata*,  $B^c B^c C^c C^c$ ,  $2n=34$ ) 品种的  $C^c$  亚基因组的遗传信息导入到甘蓝型油菜 ( $A^n A^n C^n C^n$ ) 中, 然后通过多代自交选育和引入显性核不育性状, 培育了包含数百个系谱各异的自交系群体和由上千个个体组成的遗传变异丰富的半随机交配群体, 最终形成了一个遗传变异丰富的新型甘蓝型油菜 ( $A^r A^r C^c C^c$ ) 种质资源库<sup>[49-50]</sup>。随后, 我们从该新型甘蓝型油菜种质资源库中挑选了近 2 000 份材料, 以 10 个常规甘蓝型油菜 ( $A^n A^n C^n C^n$ ) 品种为对照, 设置高氮和低氮 2 个处理, 调查了各材料在不同氮

供应条件下的苗期长势、生物量, 成熟期籽粒产量(绝对产量)及 2 个氮水平下的产量比值(相对产量, 也称氮效率系数), 最终筛选获得了极端氮效率的基因型材料, 如图 1 所示。研究表明, 无论是苗期还是成熟期, 新型甘蓝型油菜氮高效种质对缺氮胁迫的抗性显著强于氮低效种质, 主要表现为氮高效种质苗期缺氮症状不明显, 保持有较大的根系和较高的生物量, 成熟期有较多的分枝数和角果粒数, 从而获得较高的籽粒产量<sup>[29-30]</sup>。该研究表明, 通过油菜种间杂交获得的新型甘蓝型油菜种质资源库具有比常规甘蓝型油菜品种更加丰富的遗传变异, 从该资源库中筛选出的不同氮效率的新型甘蓝型油菜品种可能为开展油菜氮高效相关的生理与分子机制研究提供优异的遗传材料。总体而言, 无论是利用常规甘蓝型油菜品种还是利用新型甘蓝型油菜品种进行氮效率基因型差异的发掘和利用, 都将为油菜氮高效的生理和分子机理研究提供坚实的材料基础, 为筛选和培育氮高效品种、提高氮肥利用效率及减少氮肥用量提供前提条件。



A: 营养液培养正常氮(+N)和缺氮(-N)条件下新型甘蓝型油菜氮高效种质与氮低效种质苗期表型的差异 Phenotypic difference of N-efficient and N-inefficient germplasm at seedling stage grown hydroponically under normal N and N deficiency treatments; B: 大田小区不同施氮量条件下新型甘蓝型油菜氮高效种质与氮低效种质成熟期表型的差异, N<sub>0</sub>、N<sub>120</sub>、N<sub>240</sub> 分别代表施氮量为 0、120 和 240 kg/hm<sup>2</sup> 的 3 个处理, 各处理中左边材料为氮低效种质, 右边材料为氮高效种质 Phenotypic difference of N-efficient and N-inefficient germplasm at maturity stage grown in a field with application rate of N, 0 (N<sub>0</sub>), 120 (N<sub>120</sub>), and 240 (N<sub>240</sub>) kg/hm<sup>2</sup>, respectively. The plant to the left is N-inefficient accession, and the plant to the right is N-efficient accession in each treatment in Fig.1B.

图 1 新型甘蓝型油菜对缺氮胁迫的反应

Fig.1 The response of new-type *Brassica napus* to N deficiency stress

## 2 甘蓝型油菜氮高效的生理基础

氮是蛋白质、核酸和叶绿素的重要组成成分, 同时也是一些植物激素的成分。氮对植物的新陈代谢、产量的形成及品质的优劣等具有重要作用<sup>[51]</sup>。植物氮效率是氮素吸收、同化、转运和再利用等多个生理过程综合作用的结果, 这些过程紧密联系, 相互

作用, 并通过植物体内的各种生理生化过程来实现<sup>[5]</sup>。

### 2.1 氮素吸收和运转

根系不仅是植物吸收水分和养分的重要器官, 而且自身能合成多种生理活性物质。土壤氮素是植物氮素的主要来源。因此, 根系吸收和转运氮素的能力决定着植物氮素的吸收效率。研究表明, 根系

在油菜高效吸收氮的过程中发挥了重要作用<sup>[52-53]</sup>。氮高效油菜品种的根系在营养生长阶段比地上部生长更加迅速,帮助油菜吸收更多的氮以供其生长发育的需要<sup>[53-54]</sup>。研究人员对不同氮效率基因型油菜在不同氮水平下的根系形态变化进行研究,结果表明,相比正常供氮条件,在低氮条件下,氮高效基因型油菜根系的增加幅度是氮低效基因型油菜的2倍;虽然在缺氮条件下油菜根系的活跃吸收面积及根系活力均明显降低,但是氮高效品种降幅较小,这说明发达的根系是氮高效种质应对低氮胁迫的重要前提<sup>[27-55]</sup>。我们对从新型甘蓝型油菜种质资源库中筛选得到的氮高效材料及氮低效材料进行根系形态分析,同样发现,无论是在高氮还是低氮环境,氮高效基因型油菜与氮低效基因型油菜相比均具有更加发达的根系系统,进而有利于高效种质(品种、品系)吸收累积更多的氮<sup>[52]</sup>。液泡是氮素的重要储存器官。研究表明,不同氮效率油菜品种根系液泡中 $\text{NO}_3^-$ 内流的能力存在较大差异。通过分析氮高、低效油菜种质液泡膜上的2个质子泵(V-ATPase和V-PPase)的活性,Han等<sup>[56-58]</sup>发现,无论是在苗期还是花期,氮高效基因型根系液泡膜上质子泵的活性要显著低于氮低效材料,表明 $\text{NO}_3^-$ 向氮高效基因型液泡内累积的速度要慢于氮低效基因型,而氮高效基因型油菜根系细胞质中的 $\text{NO}_3^-$ 浓度则远高于氮低效基因型油菜,进而有利于更多的氮向地上部转运。

## 2.2 氮素代谢相关酶活性

不论是铵态氮还是硝态氮,在被植物吸收之后,都需要通过一系列的同化过程,才能被植物利用。 $\text{NO}_3^-$ 首先需要被硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)还原为 $\text{NO}_2^-$ ,再被亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)还原得到 $\text{NH}_4^+$ 。而 $\text{NH}_4^+$ 的同化一般认为有2条途径:一是 $\text{NH}_4^+$ 与 $\alpha$ -酮戊二酸通过谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)的作用生成谷氨酸;另一条途径是经过谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)/谷氨酸合成酶(glutamate synthetase, GOGAT)循环途径合成谷氨酰胺<sup>[51]</sup>。植物氮代谢中这些关键酶的活性在物种间、物种内及同一物种的不同器官间都存在着基因型差异,这种差异导致氮代谢速率的不同,进而影响植物的氮利用效率<sup>[59]</sup>。研究表明,增施氮肥可以提高油菜叶片及籽粒中谷氨酰胺合成酶的活性<sup>[60]</sup>。不同

氮水平对油菜植物体内硝酸还原酶活性影响较大,正常供氮水平下油菜叶片和根系中硝酸还原酶的活性分别是低氮水平下的1.4倍和1.9倍(图2)<sup>[27]</sup>。在氮胁迫条件下,氮高效品种叶片中的硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性均显著高于氮低效基因型(图2)。这说明在低氮胁迫下,油菜氮高效种质具有较强的硝态氮和铵态氮的同化能力,从而形成较多的地上部干物质<sup>[52,61]</sup>。油菜氮代谢关键酶类活性的提高除了增强氮的同化能力,还提高了油菜体内氮的再利用能力,使氮素在不同的器官中进行高效地再分配和再利用<sup>[62-64]</sup>。

## 2.3 光合作用

光合作用是干物质积累的基础,氮素与光合作用的关系密切。对于不同的氮有效性和光照水平的研究表明,在光饱和条件下叶片净光合速率与氮的含量成正比关系<sup>[65-66]</sup>。研究表明,不同氮效率油菜叶片的光合特性存在显著差异。在低氮水平下,油菜氮高效种质的净光合速率和气孔导度要显著高于油菜氮低效种质,分别高出16.9%和17.4%,说明在低氮胁迫下,氮高效油菜种质的叶片可以吸收较多的 $\text{CO}_2$ ,促进光合作用产生更多的光合产物<sup>[67]</sup>。光合氮素利用率是植物光合速率与叶片中氮素含量的比值。Wang等<sup>[67]</sup>研究发现,在低氮条件下油菜氮高效种质的光合氮素利用率也要显著高于油菜氮低效种质(图2)。通过分析油菜苗期氮素利用率与叶片光合氮素利用率的关系,发现二者之间存在极显著的正相关<sup>[67]</sup>,这说明油菜氮高效种质在光合作用过程中对叶片氮素的利用能力较强。同时,Han等<sup>[58]</sup>分析了油菜氮高、低效种质的叶绿素含量、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度以及光合速率等的差异,结果表明无论是苗期还是花期,氮高效基因型与氮低效基因型相比均表现出显著的优势。因此,较高的光合氮素利用率及光合速率也可能是油菜氮高效的重要机制之一。

## 2.4 氮素再利用

尽管油菜具有较强的土壤氮素吸收能力,但是其氮利用效率很低,原因之一是后期叶片衰老导致大量氮素损失<sup>[64]</sup>。因此,提高油菜的氮再利用效率(nitrogen remobilization efficiency, NRE)对提高其氮利用效率及籽粒产量具有重要作用<sup>[68-69]</sup>。研究表明,氮素再活化与再利用和叶片衰老过程密切相关。在油菜营养生长阶段,老叶中的氮素会不断被活化

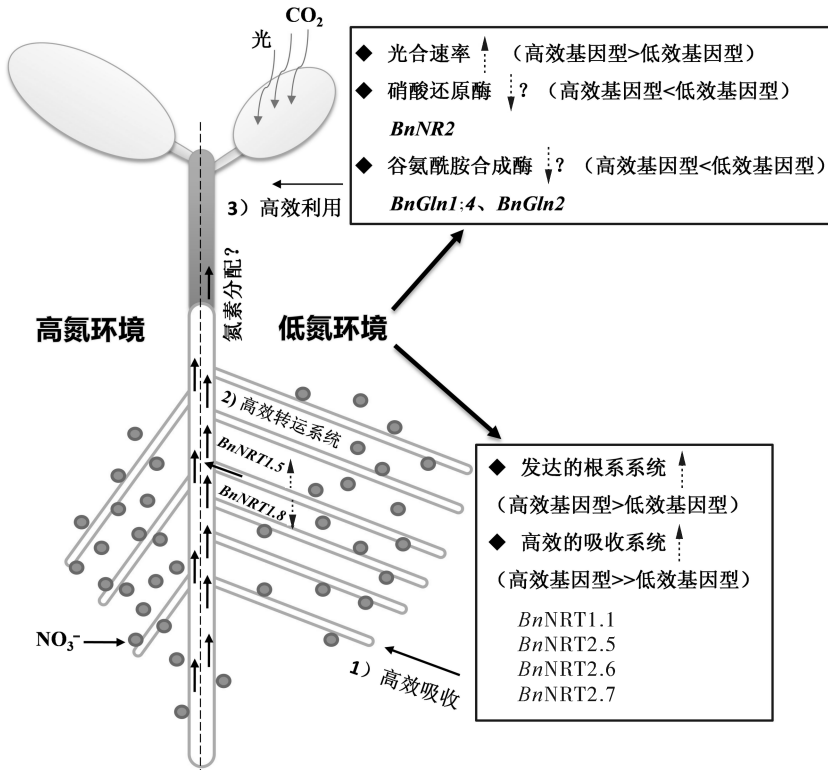


图 2 甘蓝型油菜氮高效可能的模式图

Fig.2 Schematic representations of the possible mechanisms of nitrogen efficiency in *Brassica napus*

转移至新叶当中, 供其生长发育需要。在生殖生长阶段, 油菜营养器官如叶片和茎中的氮素会大量转移至种子中, 供种子发育需要<sup>[18]</sup>。不同氮效率基因型油菜在氮素再活化能力方面存在较大差异。一方面, 低氮条件下, 氮素再利用能力高的种质其叶片中难溶性蛋白、寡肽和硝酸盐等的降解及转运能力更高, 因此, 可以释放出更多的氮素供新生长的组织器官利用<sup>[64]</sup>。另一方面, 氮胁迫会影响油菜叶片细胞和组织的结构, 进而影响氮素的再利用效率, 而且氮高、低效材料间存在较大差异<sup>[70-71]</sup>。此外, 氮胁迫条件诱导的叶片衰老过程受叶片内在的遗传调控因子及植物激素等的调控<sup>[72-73]</sup>。

### 3 甘蓝型油菜氮高效的分子遗传基础

植物利用体内的转运蛋白从土壤中吸收不同形态的氮素后, 通过不同的酶类进行一系列的同化过程, 并最终完成体内的氮代谢。近年来, 随着分子生物学技术的发展, 研究人员克隆了许多与植物氮高效相关的基因, 这些基因包括硝酸根转运基因 (NRT)、铵离子转运基因 (AMT)<sup>[74-76]</sup>、编码植物氮

代谢相关酶类的基因<sup>[77-78]</sup>以及其他基因等<sup>[5]</sup>。与此同时, 研究人员利用数量遗传学的方法对甘蓝型油菜不同氮水平下的产量及相关性状进行了遗传解析, 并定位了相关遗传位点, 进而为深入解析甘蓝型油菜氮高效的分子遗传机制奠定了基础<sup>[18, 79-81]</sup>。

#### 3.1 氮素吸收转运基因

目前, 对油菜氮高效的分子基础解析已有相关报道。通过对油菜中编码硝酸根转运蛋白和铵离子转运蛋白的基因进行表达分析, 发现缺氮诱导了油菜硝酸根转运子基因 (*BnNRT1.1*、*BnNRT2.5*、*BnNRT2.6* 和 *BnNRT2.7*) 的表达, 而且 *BnNRT1.1*、*BnNRT2.5*、*BnNRT2.6* 和 *BnNRT2.7* 在氮高效油菜种质根中的相对表达量均显著或极显著高于氮低效种质<sup>[52]</sup>。张玉莹<sup>[82]</sup>的研究也发现无论是在高氮条件下还是低氮条件下, 氮高效基因型油菜根系 *BnNRT1.1* 基因的相对表达量均显著高于氮低效基因型。Han 等<sup>[58]</sup>研究发现, 参与木质部硝酸根装载的基因 *BnNRT1.5* 在氮高效基因型中的表达量要显著高于氮低效基因型, 而参与木质部硝酸根卸载的基因 *BnNRT1.8* 则表现出相反的趋势, 进而有

利于氮在木质部的高效转运。这些结果均表明,高效的吸收转运系统对油菜氮高效发挥着重要作用(图2)。

### 3.2 氮素代谢相关基因

除了氮转运系统的差异,编码油菜氮代谢相关酶类的基因及其表达调控在油菜氮高效的过程中同样发挥了重要作用。硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)是植物氮同化过程的重要酶类。Wang等<sup>[52]</sup>通过营养液培养实验分析油菜编码GS和NR家族基因在苗期氮正常和低氮条件及不同氮效率种质中的差异,结果表明缺氮胁迫会抑制大部分基因的表达水平,然而这种抑制程度在不同的氮效率种质中表现不同。例如,在正常氮条件下氮高效种质根系中*BnGln1;1*、*BnGln1;2*、*BnGln1;4*的表达量要显著高于氮低效种质,而在缺氮条件下却表现出相反的趋势。对于NR家族基因而言,无论是在正常供氮条件下还是在缺氮条件下,高效品种(系)叶片和根系*BnNR1*的表达量均低于低效种质。然而在缺氮的条件下,*BnNR2*在高效种质叶片和根系中的表达均高于低效种质(图2)。随后我们利用土培实验分析了这些基因在成熟期根、茎、叶、花及荚果等组织器官中的表达情况,结果发现无论是低氮还是正常氮条件下,*BnNR2*在油菜氮高效种质叶片和花中的表达量均显著高于氮低效种质。而油菜氮高效种质*BnGln1;4*和*BnGln2*的表达量在低氮条件下只在叶片中的表达量要极显著高于氮低效种质(图2)<sup>[29]</sup>。此外,Orsel等<sup>[83]</sup>发现油菜中有16个*BnaGLN1*基因,用于编码细胞质谷氨酰胺合成酶(cytosolic glutamine synthase),分析表明这16个基因可以分为5个家族,不同家族基因的表达模式受氮素水平的影响。Faes等<sup>[84]</sup>的研究发现油菜中编码脯氨酸脱氢酶的2个基因亚家族(*ProDH1*和*ProDH2*)在氮素从老叶向新叶运输的过程中发挥了重要作用,其中*ProDH1*基因主要在花粉和根系中大量表达,而*ProDH2*基因主要在衰老叶片的维管组织中表达。此外,为了分析氮胁迫诱导的叶片衰老过程中基因的表达差异,Koeslin-Findeklee等<sup>[85]</sup>利用基因芯片技术检测了缺氮和正常生长条件下油菜叶片转录组的差异,结果发现缺氮主要抑制叶片中参与光合作用、光呼吸以及细胞壁结构形成相关基因,而与线粒体电子传递以及黄酮类化合物生物合成相关的基因被大量诱导,表明这些基因可能与缺氮条件下叶片的衰老过程及氮的再利用

有关。

### 3.3 氮高效的遗传位点解析

目前,研究人员利用连锁分析或全基因组关联分析等方法对甘蓝型油菜的产量、产量相关性状、品质性状、种子活力等性状的遗传调控机制进行了大量的研究<sup>[86-87]</sup>。例如,Zhou等<sup>[86]</sup>总结了15个不同课题组定位的1960个与油菜产量及相关性状相关的数量性状位点(quantitative trait loci, QTLs),结果发现有142个QTLs可以在不同的遗传背景下检测到。然而,这些QTLs中只有少部分与非生物逆境如养分胁迫相关<sup>[18,88-89]</sup>。比较而言,关于油菜氮高效遗传位点解析方面的研究报告则更少。仅Bouchet等<sup>[80]</sup>利用一个含112个株系的双单倍体(doubled haploid, DH)群体在正常氮和缺氮水平下开展了3个批次的大田试验,定位了104个控制开花期、产量及产量相关性状的QTLs。随后,他们通过全基因组关联分析与连锁分析相结合的方式,对不同氮水平下及不同环境条件下控制产量及相关性状的遗传位点进行了深入的解析<sup>[81]</sup>。

## 4 展望

油菜是产油效率最高的油料作物之一,是人类重要的食用油来源,同时也是家畜重要的蛋白质来源<sup>[90]</sup>。与其他作物相比,甘蓝型油菜对氮的需求量更大,氮肥利用率偏低<sup>[18]</sup>。因此,提高甘蓝型油菜的氮利用效率对于油菜产业的可持续发展以及农业生态环境保护具有重要意义。总体而言,提高作物的氮利用效率是一个系统工程,需要大量的理论研究与实践。已有研究表明甘蓝型油菜的氮效率存在广泛的基因型变异,其遗传调控机制较为复杂,涉及氮素吸收、转运、分配、代谢及再利用等多个过程。因此,对于甘蓝型油菜氮高效的生理与分子遗传基础方面的研究,还需要付出大量的努力。首先,在种质资源变异方面的研究远远不足。已有研究所收集的种质资源库的规模远远不够,需要进一步收集更多的油菜品种,进行大规模的氮效率评价,以期获得更优良的种质资源。我们近期收集了近500份甘蓝型油菜核心种质,目前正在对该种质进行氮效率的评价,希望从中挖掘出更具理论研究和应用价值的种质资源(图1)。同时,我们还可以通过回交等方式将其他物种的外源基因资源导入到甘蓝型油菜基因组中,丰富甘蓝型油菜的遗传变异,例如白菜、甘蓝以及其他芸薹属物种<sup>[49-50,91]</sup>。其次,对甘蓝

型油菜优异种质氮高效的生理和分子遗传机制的研究还有待进一步深入。研究表明高效吸收、较强的同化能力、高光合能力以及较强的再利用能力是油菜氮高效的重要基础,然而这些生理过程的关键控制因子却不十分清楚。对其他物种的研究表明,氮的高效利用除了氮吸收与同化,氮的转运、再利用与再分配等过程同样发挥着重要作用<sup>[5,92]</sup>。这些过程及其背后的遗传控制因子对开展甘蓝型油菜氮高效的分子遗传机制研究具有重要的借鉴意义。此外,植物营养性状大多表现为不连续的数量性状,控制的基因数目众多,单个基因对表型的影响小。截至目前,除了对不同氮水平下的产量及相关位点的定位已有相关报道之外<sup>[80-81]</sup>,对甘蓝型油菜氮效率相关性状的遗传解析尚无报道。因此,利用自然群体或其他遗传连锁群体,在挖掘不同氮效率甘蓝型油菜品种的基础上,开展氮效率的遗传解析,克隆甘蓝型油菜氮高效的关键基因,将是下一步研究的重点。我们前期利用新型甘蓝型油菜种质资源库筛选出了氮效率存在极显著差异的种质资源,并对油菜氮高效的生理和分子机理进行了初步研究<sup>[29]</sup>。目前正在利用该种质资源构建遗传作图群体,定位油菜氮高效相关的遗传位点,期望在不久的将来能较深入地解析油菜氮高效的分子遗传机制,为甘蓝型油菜氮效率的遗传改良提供理论依据。

## 参 考 文 献

- [1] MCALLISTER C H, BEATTY P H, GOOD A G. Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status[J]. *Plant biotechnology journal*, 2012, 10: 1011-1025.
- [2] LIU X, ZHANG Y, HAN W, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494 (7438): 459-462.
- [3] GUO J H, LIU X J, ZHANG Y, et al. Significant acidification in major Chinese croplands[J]. *Science*, 2010, 327: 1008-1010.
- [4] 巨晓棠, 谷保静. 我国农田氮肥施用现状、问题及趋势[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 783-795.
- [5] XU G, FAN X, MILLER A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. *Annual review of plant biology*, 2012, 63: 153-182.
- [6] CAI H, ZHOU Y, XIAO J, et al. Overexpressed *glutamine synthetase* gene modifies nitrogen metabolism and abiotic stress responses in rice[J]. *Plant cell reports*, 2009, 28: 527-537.
- [7] JAN H, ABBADI A, LUCKE S, et al. Genomic prediction of testcross performance in canola (*Brassica napus*) [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(1): e0147769.
- [8] WEI D, CUI K, YE G, et al. QTL mapping for nitrogen-use efficiency and nitrogen-deficiency tolerance traits in rice[J]. *Plant and soil*, 2012, 359: 281-295.
- [9] HAN M, OKAMOTO M, BEATTY P H, et al. The genetics of nitrogen use efficiency in crop plants[J]. *Annual review of genetics*, 2015, 49: 269-289.
- [10] HIREL B, LE-GOUIS J, NEY B, et al. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches [J]. *Journal of experimental botany*, 2007, 58(9): 2369-2387.
- [11] YAN X L, WU P, LING H, et al. Plant nutrionomics in China: an overview[J]. *Annals of botany*, 2006, 98: 473-482.
- [12] 王璐. 中国油菜产业安全研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [13] 沈金雄, 傅廷栋. 我国油菜生产、改良与食用油供给安全[J]. *中国农业科技导报*, 2011, 13(1): 1-8.
- [14] AUFHAMMER W, KUBLER E, BURY M. Nitrogen uptake and nitrogen residuals of winter oilseed rape and fallow rape [J]. *Journal of agronomy and crop science*, 1994, 172: 255-264.
- [15] RATHKE G W, CHRISTEN O, DIEPENBROCK W. Effects of nitrogen source and rate on productivity and quality of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown in different crop rotations[J]. *Field crop research*, 2005, 94(2/3): 103-113.
- [16] 田飞, 徐芳森, 石桃雄, 等. 白菜型、芥菜型和甘蓝型油菜对低氮低磷胁迫反应的差异[J]. *华中农业大学学报*, 2012, 31(6): 725-730.
- [17] KESSEL B, SCHIERHOLT A, BECKER H C. Nitrogen use efficiency in a genetically diverse set of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. *Crop science*, 2012, 52: 2546-2554.
- [18] BOUCHET A, LAPERCHÉ A, BISSUEL-BELAYGUE C, et al. Nitrogen use efficiency in rapeseed: a review[J]. *Agronomy for sustainable development*, 2016, 36: 38.
- [19] 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: 562-564.
- [20] 程建峰, 蒋海燕, 刘宜柏, 等. 氮高效水稻基因型鉴定与筛选方法的研究[J]. *中国水稻科学*, 2010, 24(2): 175-182.
- [21] 宋海星, 彭建伟, 刘强, 等. 不同氮素生理效率油菜生育后期氮素再分配特性研究[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(6): 1858-1864.
- [22] CHARDON F, BARTHELEMY J, DANIEL-VEDELE F, et al. Natural variation of nitrate uptake and nitrogen use efficiency in *Arabidopsis thaliana* cultivated with limiting and ample nitrogen supply [J]. *Journal of experimental botany*, 2010, 61: 2293-2302.
- [23] SINEBO W, GRETZMACHER R, EDELBAUER A. Genotypic variation for nitrogen use efficiency in Ethiopian bailey [J]. *Field crops research*, 2004, 85: 43-60.
- [24] 徐祥玉, 张敏敏, 翟丙年, 等. 夏玉米氮效率基因型差异研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(4): 495-499.
- [25] GUEYE T, BECKER H. Genetic variation in nitrogen efficiency among cultivars of irrigated rice in Senegal[J]. *Journal of agricultural biotechnology and sustainable development*, 2011, 3:

- 35-43.
- [26] SIMONS M, SAHA R, GUILLARD L, et al. Nitrogen-use efficiency in maize (*Zea mays* L.): from 'omics' studies to metabolic modelling[J]. Journal of experimental botany, 2014, 65: 5657-5671.
- [27] 洪娟. 油菜氮高效种质的筛选及其生理机制的初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [28] 田飞. 油菜氮高效种质的筛选及高效机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [29] 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.
- [30] 郑倩. 新型甘蓝型油菜氮高效 DH 系的筛选及其 F1 代氮效率和品质的分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [31] NYIKAKO J, SCHIERHOLT A, KESSEL B, et al. Genetic variation in nitrogen uptake and utilization efficiency in a segregating DH population of winter oilseed rape[J]. Euphytica, 2014, 199: 3-11.
- [32] SVECNJAK Z, RENGEL Z. Canola cultivars differ in nitrogen utilization efficiency at vegetative stage[J]. Field crop research, 2005, 97(2/3): 221-226.
- [33] SVECNJAK Z, RENGEL Z. Nitrogen utilization efficiency in canola cultivars at grain harvest[J]. Plant and soil, 2006, 283(1/2): 299-307.
- [34] BALINT T, RENGEL Z. Nitrogen efficiency of canola genotypes varies between vegetative stage and grain maturity[J]. Euphytica, 2008, 164(2): 421-432.
- [35] SCHULTE A E G, WIJAYA K A, ULAS A, et al. Leaf senescence and N uptake parameters as selection traits for nitrogen efficiency of oilseed rape cultivars[J]. Physiologia plantarum, 2007, 130(4): 519-531.
- [36] SCHULTE A E G, BEHRENS T, ULAS A, et al. Agronomic traits contributing to nitrogen efficiency of winter oilseed rape cultivars[J]. Field crop research, 2011, 124(1): 114-123.
- [37] BERRY P M, SPINK J, FOULKES M J, et al. The physiological basis of genotypic differences in nitrogen use efficiency in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Field crop research, 2010, 119(2/3): 365-373.
- [38] ULAS A, BEHRENS T, WIESLER F, et al. Does genotypic variation in nitrogen remobilisation efficiency contribute to nitrogen efficiency of winter oilseed-rape cultivars (*Brassica napus* L.)? [J]. Plant and soil, 2013, 371: 463-471.
- [39] LEE B R, JIN Y L, PARK S H, et al. Genotypic variation in N uptake and assimilation estimated by <sup>15</sup>N tracing in water deficit-stressed *Brassica napus* [J]. Environmental and experimental botany, 2015, 109: 73-79.
- [40] ZHANG Z H, SONG H X, GUAN C. Nitrogen efficiency in oilseed rape and its physiological mechanism[M]//AKPAN U G. Oilseeds. [S.l.]: INTECH, 2012: 63-80.
- [41] 刘强, 宋海星, 荣湘民, 等. 不同品种油菜子粒产量及氮效率差异研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(4): 898-903.
- [42] ZHANG Z H, SONG H X, QING L, et al. Study on differences of nitrogen efficiency and nitrogen response in different oilseed rape (*Brassica napus* L.) varieties[J]. Asian journal of crop science, 2009, 1: 105-112.
- [43] STAHL A, FRIEDT W, WITTKOP B, et al. Complementary diversity for nitrogen uptake and utilization efficiency reveals broad potential for increased sustainability of oilseed rape production[J]. Plant and soil, 2016, 400: 245-262.
- [44] 曹兰芹, 伍晓明, 杨睿, 等. 不同氮吸收效率品种油菜氮素营养特性的差异[J]. 作物学报, 2012, 38: 887-895.
- [45] 张玉莹, 安蓉, 曹兰芹, 等. 不同氮素利用效率基因型油菜氮素营养性状的差异[J]. 西北农林科技大学学报, 2014, 42: 102-110.
- [46] 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, 32: 270-278.
- [47] 杨睿, 伍晓明, 安蓉, 等. 不同基因型油菜氮素利用效率的差异及其与农艺性状和氮营养性状的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19: 586-596.
- [48] NAGAHARU U. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization[J]. Japanese journal of botany, 1935, 7: 389-452.
- [49] CHEN X, LI M, SHI J, et al. Gene expression profiles associated with intersubgenomic heterosis in *Brassica napus* [J]. Theoretical and applied genetics, 2008, 117: 1031-1040.
- [50] FU D, QIAN W, ZOU J, et al. Genetic dissection of intersubgenomic heterosis in *Brassica napus* carrying genomic components of *B. rapa* [J]. Euphytica, 2012, 184(2): 151-164.
- [51] 陆景陵. 植物营养学[M]. 2版. 北京: 中国农业大学出版社, 2003: 25-34.
- [52] WANG G, DING G, LI L, et al. Identification and characterization of improved nitrogen efficiency in interspecific hybridized new-type *Brassica napus* [J]. Annals of botany (London), 2014, 114: 549-559.
- [53] KAMH M, WIESLER F, ULAS A, et al. Root growth and N-uptake activity of oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars differing in nitrogen efficiency[J]. Journal of plant nutrition and soil science, 2005, 168: 130-137.
- [54] ULAS A, SCHULTE A G S, KAMH M, et al. Root-growth characteristics contributing to genotypic variation in nitrogen efficiency of oilseed rape[J]. Journal of plant nutrition and soil science, 2012, 175: 489-498.
- [55] YE X, HONG J, SHI L, et al. Adaptability mechanism of nitrogen-efficient germplasm of natural variation to low nitrogen stress in *Brassica napus* [J]. Journal of plant nutrition, 2010, 33: 2028-2040.
- [56] HAN Y L, LIAO Q, YU Y, et al. Nitrate reutilization mechanisms in the tonoplast of two *Brassica napus* genotypes with different nitrogen use efficiency[J]. Acta physiologiae plantarum, 2015, 37: 42.
- [57] HAN Y L, LIU Q, GU J D, et al. V-ATPase and V-PPase at the



- tonoplast affect  $\text{NO}_3^-$  content in *Brassica napus* by controlling distribution of  $\text{NO}_3^-$  between the cytoplasm and vacuole[J]. Journal of plant growth regulation, 2015, 34: 22-34.
- [58] HAN Y L, SONG H X, LIAO Q, et al. Nitrogen use efficiency is mediated by vacuolar nitrate sequestration capacity in roots of *Brassica napus*[J]. Plant physiology, 2016, 170: 1684-1698.
- [59] ALI A, SIVAKAMI S, RAGHURAM N. Effect of nitrate, nitrite, ammonium, glutamate, glutamine, and 2-oxoglutarate on the RNA levels and enzyme activities of nitrate reductase and nitrite reductase in rice[J]. Physiology and molecular biology of plants, 2007, 13: 17-25.
- [60] 唐湘如, 官春云. 施氮对油菜几种酶活的影响及其与产量和品质的关系[J]. 中国油料作物学报, 2001, 23(4): 32-37.
- [61] 余佳玲, 陈历儒, 张振华, 等. 不同供氮水平下油菜品种硝态氮累积利用特征与氮效率差异[J]. 中国土壤与肥料, 2014(3): 18-22.
- [62] 刘强, 宋海星, 荣湘民, 等. 不同品种油菜氮效率差异及其生理基础研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(1): 113-119.
- [63] 余佳玲, 朱兆坤, 张振华, 等. 不同供氮条件下谷氨酰胺合成酶与谷氨酸合成酶对油菜氮素再利用的影响[J]. 作物杂志, 2014, 6: 81-85.
- [64] GIRONDE A, ETIENNE P, TROUVERIE J, et al. The contrasting N management of two oilseed rape genotypes reveals the mechanisms of proteolysis associated with leaf N remobilization and the respective contributions of leaves and stems to N storage and remobilization during seed filling[J]. BMC plant biology, 2015, 15(1): 59.
- [65] MOONEY H A, FIELD C, GULMON S L, et al. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals[J]. Oecologia, 1981, 50: 109-112.
- [66] 张亚丽. 水稻氮效率基因型差异评价与氮高效机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [67] 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]. The journal of agricultural science, 2015, 153: 1030-1043.
- [68] MALAGOLI P, LAINE P, ROSSATO L, et al. Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest. I. Global N flows between vegetative and reproductive tissues in relation to leaf fall and their residual N[J]. Annals of botany (London), 2005, 95(5): 853-861.
- [69] MALAGOLI P, LAINE P, ROSSATO L, et al. Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest. II. An  $^{15}\text{N}$ -labelling-based simulation model of N partitioning between vegetative and reproductive tissues[J]. Annals of botany (London), 2005, 95(7): 1187-1198.
- [70] SORIN C, LEPORT L, CAMBERT M, et al. Nitrogen deficiency impacts on leaf cell and tissue structure with consequences for senescence associated processes in *Brassica napus*[J]. Botanical studies, 2016, 57: 11.
- [71] SORIN C, MUSSE M, MARIETTE F, et al. Assessment of nutrient remobilization through structural changes of palisade and spongy parenchyma in oilseed rape leaves during senescence[J]. Planta, 2015, 241(2): 333-346.
- [72] KOESLIN-FINDEKLEE F, BECKER M, GRAAFF E V D, et al. Differences between winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars in nitrogen starvation-induced leaf senescence are governed by leaf-inherent rather than root-derived signals[J]. Journal of experimental botany, 2015, 66(13): 3669-3681.
- [73] ROSSATO L, LAINE P, OURRY A. Nitrogen storage and remobilization in *Brassica napus* L. during the growth cycle: nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns[J]. Journal of experimental botany, 2002, 52(361): 1655-1663.
- [74] LUDEWIG U, NEUHAUSER B, DYNOWSKI M. Molecular mechanisms of ammonium transport and accumulation in plants[J]. FEBS letters, 2007, 581: 2301-2308.
- [75] HU B, WANG W, OU S, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. Nature genetics, 2015, 47(7): 834-838.
- [76] YUAN L, LOQUE' D, KOJIMA S, et al. The organization of high-affinity ammonium uptake in *Arabidopsis* roots depends on the spatial arrangement and biochemical properties of *AMT1*-type transporters[J]. The plant cell, 2007, 19: 2636-2652.
- [77] BAO A, ZHAO Z, DING G, et al. Accumulated expression level of cytosolic *glutamine synthetase 1* gene (*OsGS1;1* or *OsGS1;2*) alter plant development and the carbon-nitrogen metabolic status in rice[J]. PLoS ONE, 2014, 9(4): e95581.
- [78] BERNARD S M, MOLLER A L, DIONISIO G, et al. Gene expression, cellular localisation and function of glutamine synthetase isozymes in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Plant molecular biology, 2008, 67: 89-105.
- [79] GUL M K. QTL mapping and analysis of QTL x nitrogen interactions for some yield components in *Brassica napus* L[J]. Turkish journal of agriculture and forestry, 2002, 27: 71-76.
- [80] BOUCHET A S, NESI N, BISSUEL C, et al. Genetic control of yield and yield components in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown under nitrogen limitation[J]. Euphytica, 2014, 199: 183-205.
- [81] BOUCHET A, LAPERCHE A, BISSUEL-BELAYGUE C, et al. Genetic basis of nitrogen use efficiency and yield stability across environments in winter rapeseed[J]. BMC genetics, 2016, 17: 131.
- [82] 张玉莹. 不同氮效率油菜 *NRT* 基因的表达差异研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [83] ORSEL M, MOISON M, CLOUET V, et al. Sixteen cytosolic glutamine synthetase genes identified in the *Brassica napus* L. genome are differentially regulated depending on nitrogen regimes and leaf senescence[J]. Journal of experimental botany,

- 2014, 65(14):3927-3947.
- [84] FAES P, DELEU C, AINOUCHE A, et al. Molecular evolution and transcriptional regulation of the oilseed rape proline dehydrogenase genes suggest distinct roles of proline catabolism during development[J]. *Planta*, 2015, 241(2):403-419.
- [85] KOESLIN-FINDEKLEE F, RIZI V S, BECKER M A, et al. Transcriptomic analysis of nitrogen starvation- and cultivar-specific leaf senescence in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. *Plant science*, 2015, 233:174-185.
- [86] ZHOU Q H, FU D H, MASON A S, et al. *In silico* integration of quantitative trait loci for seed yield and yield-related traits in *Brassica napus*[J]. *Molecular breeding*, 2014, 33(4):881-894.
- [87] HATZIG S V, FRISCH M, BREUER F, et al. Genome-wide association mapping unravels the genetic control of seed germination and vigor in *Brassica napus*[J]. *Frontiers in plant science*, 2015, 6:221.
- [88] SHI L, SHI T, BROADLEY M R, et al. High-throughput root phenotyping screens identify genetic loci associated with root architectural traits in *Brassica napus* under contrasting phosphate availabilities[J]. *Annals of botany (London)*, 2012, 112(2):381-389.
- [89] DING G, ZHAO Z, LIAO Y, et al. Quantitative trait loci for seed yield and yield-related traits, and their responses to reduced phosphorus supply in *Brassica napus*[J]. *Annals of botany (London)*, 2012, 112:747-759.
- [90] BERROCOSO J, ROJAS O, LIU Y, et al. Energy concentration and amino acid digestibility in high-protein canola meal, conventional canola meal, and soybean meal fed to growing pigs [J]. *Journal of animal science*, 2015, 93(5):2208-2217.
- [91] SEYIS F, SNOWDON R J, LUHS W, et al. Molecular characterization of novel resynthesized rapeseed (*Brassica napus*) lines and analysis of their genetic diversity in comparison with spring rapeseed cultivars [J]. *Plant breeding*, 2003, 122:473-478.
- [92] SCHOFIELD R A, BI Y M, KANT S, et al. Over-expression of *STP13*, a hexose transporter, improves plant growth and nitrogen use in *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. *Plant cell and environment*, 2009, 32(3):271-285.

## Physiological and genetic basis in nitrogen efficiency of *Brassica napus* : a review

DING Guangda WANG Gaili YE Xiangsheng LI Quan SHI Lei XU Fangsen

*College of Resource and Environment, Microelement Research Center,  
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

**Abstract** Nitrogen (N) is one of the essential macronutrients for plant growth and development. Large amount of N fertilizers are required for rapeseed (*Brassica napus*) production, while the N use efficiency (NUE) of *B. napus* is very low. Results of previous researches showed that there was large genotypic variation for NUE among *B. napus* cultivars. Compared with low-N-efficiency genotypes, high-N-efficiency genotypes had advantages in N uptake, transportation, metabolism, photosynthesis and remobilization etc. The expression level of genes involved in processes including nitrate transporters, ammonium transporters, genes encoding enzymes involved in N metabolism was significantly affected by N availability. Significant differences were found in the expression level of genes involved in N efficiency between low-N-efficiency cultivars and high-N-efficiency cultivars. This paper reviewed the progresses in physiological basis and molecular mechanism in N efficiency of *B. napus* from two aspects including genotypic variation of NUE among different *B. napus* cultivars, and physiological and molecular basis of *B. napus* with N efficiency.

**Keywords** *Brassica napus*; nitrogen use efficiency; genotypic variation; physiological basis; molecular and genetic mechanism; transporter gene