

不同小麦品种 氮肥生产效率差异的 生理机制研究

孙敏 著

山西出版集团
山西经济出版社

不同小麦品种 氮肥生产效率差异的 生理机制研究

孙敏 著

山西出版集团
山西经济出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

不同小麦品种氮肥生产效率差异的生理机制研究 / 孙敏著.
—太原: 山西经济出版社, 2009.6
ISBN 978-7-80767-202-9

I. 不… II. 孙… III. 小麦 - 氮肥 - 施肥 - 研究 IV.
S512.106.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 102506 号

不同小麦品种氮肥生产效率差异的生理机制研究

编 者: 孙 敏

责任编辑: 李慧平

出 版 者: 山西出版集团·山西经济出版社

地 址: 太原市建设南路 21 号

邮 编: 030012

电 话: 0351-4922133 (发行中心)

0351-4922085 (综合办)

E - mail: sxjfx@163.com

jingshb@sxskcb.com

网 址: www.sxjcb.com

经 销 者: 山西新华书店集团有限公司

承 印 者: 山西德胜华印业有限公司

开 本: 850 毫米 × 1168 毫米 1/32

印 张: 5.25

字 数: 130 千字

版 次: 2009 年 6 月第 1 版

印 次: 2009 年 6 月太原第 1 次印刷

书 号: ISBN 978-7-80767-202-9

定 价: 15.00 元

目 录

- 1 导论 /1
 - 1.1 氮效率的研究进展 /2
 - 1.1.1 相关概念与评价指标 /2
 - 1.1.2 氮肥损失途径 /4
 - 1.1.3 氮肥报酬递减现象的原因 /6
 - 1.1.4 提高氮肥利用率的研究进展 /7
 - 1.2 不同基因型小麦氮效率的差异及遗传学机理 /11
 - 1.2.1 不同基因型小麦氮效率的差异 /11
 - 1.2.2 遗传学机理 /13
 - 1.3 不同基因型小麦氮效率的差异及栽培学机理 /15
 - 1.3.1 氮素的吸收、积累、分配 /15
 - 1.3.2 氮素吸收的酶学特性 /19
 - 1.3.3 氮素吸收积累与产量品质的关系 /21

2 不同小麦品种氮肥生产效率差异的生理机制研究

- 2 研究目的与方法 / 22
 - 2.1 研究目的 / 22
 - 2.2 研究方法 / 24
 - 2.2.1 试验设计 / 24
 - 2.2.2 测定项目与方法 / 28
 - 2.2.3 数据分析方法 / 33
- 3 结果与分析 / 34
 - 3.1 不同基因型小麦氮肥生产效率的差异 / 34
 - 3.2 不同基因型小麦氮肥生产效率差异的机理分析 / 37
 - 3.2.1 不同氮效率小麦品种植株氮素积累特性 / 37
 - 3.2.2 不同氮效率小麦品种根系特性 / 42
 - 3.2.3 不同氮效率小麦品种籽粒产量的差异 / 46
 - 3.2.4 不同氮效率小麦品种籽粒蛋白质形成特性及其生理机制 / 48
 - 3.2.5 不同氮效率小麦品种籽粒淀粉形成特性及其生理机制 / 57
 - 3.3 施氮量对不同基因型小麦氮肥生产效率的调控效应 / 68
 - 3.3.1 施氮量对不同基因型小麦产量与氮肥生产效率的影响 / 68
 - 3.3.2 施氮量对不同氮效率小麦品种植株氮素积累特性的影响 / 70
 - 3.3.3 施氮量对不同氮效率小麦品种根系特性的影响 / 74
 - 3.3.4 施氮量对不同氮效率小麦品种品质的影响 / 78

- 3.4 氮素形态对不同基因型小麦氮肥生产效率的调控效应 / 82
 - 3.4.1 氮素形态对不同基因型小麦产量与氮肥生产效率的影响 / 82
 - 3.4.2 氮素形态对不同氮效率小麦品种植株氮素积累特性的影响 / 84
 - 3.4.3 氮素形态对不同氮效率小麦品种根系特性的影响 / 86
 - 3.4.4 氮素形态对不同氮效率小麦品种籽粒蛋白质形成的影响及其生理机制 / 98
 - 3.4.5 氮素形态对不同氮效率小麦品种籽粒淀粉形成的影响及其生理机制 / 117

- 4 讨论与结论 / 137
 - 4.1 不同基因型小麦氮肥生产效率的差异及其受氮肥的调控效应 / 137
 - 4.2 小麦植株氮素分配特性与氮肥生产效率的关系 / 139
 - 4.3 小麦单位产量的吸氮量与氮肥生产效率的关系 / 140
 - 4.4 小麦根系特性及植株氮素积累特性与氮肥生产效率的关系 / 141
 - 4.5 小麦籽粒蛋白质、淀粉积累特性与氮肥生产效率的关系 / 144

- 参考文献 / 147

1

导 论

小麦是我国的主要粮食作物之一，近年来，随着优质高产品种和配套栽培技术的推广应用，小麦生产有了很大的发展。化学肥料的施用在小麦增产中发挥了重要作用，诺贝尔奖金获得者 Borlang N. E. 于 1994 年全面分析了 20 世纪以来农业生产发展的各相关因素以后，断言“20 世纪全世界作物产量增加的一半是来自化肥的施用”。据联合国粮农组织（FAO）统计，化肥对粮食生产的贡献率占 40% 左右，发展中国家施肥可提高粮食作物单产 55%~57%，总产 30%~31%，肥料在农业生产中的地位与作用不容置疑。

氮素是谷类作物从土壤中吸收数量最多的营养元素，其对农作物产量的提高和品质的改善起到了十分重要的作用。然而近年来，氮肥的投入量虽然仍在持续增加，但作物产量并未随肥料施用量的增加而显著增加，而是保持在稳定的水平，究其原因主要是肥料利用率较低。我国从 70 年代开始大量发展化肥

工业，80年代以来，化肥施用量大约以每年150万吨（纯养分）的速度增加，至2002年已达4399万吨，占世界肥料消耗量的1/3，其中化学氮肥的用量为2157多万吨，然而氮肥的利用率平均只有35%左右，低于国际平均水平（40%），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（曹仁林，贾晓葵，2001）。我国每年约有1000万吨左右的纯氮通过不同的途径损失，一部分残留在土壤、水和大气圈中，对环境造成危害，同时使作物体内硝酸盐含量增加，降低产品产量和品质（朱兆良，1992；聂光明，1980；曹学昌，1988）。随着人口、资源和环境问题的日益严峻，以节约资源、保护环境为前提的农业可持续发展的观点在全球达到共识。因此，在增加农作物产量和改善品质的同时，提高氮素化肥的生产和利用效率已是我国迫切需要研究解决的问题。

1.1

氮效率的研究进展

1.1.1 相关概念与评价指标

植物对矿质养分吸收和利用能力的相对大小通常用养分效率表示，并作为评价农业措施、耕作制度及作物生长适宜程度的综合生理、生态指标被广泛应用。养分效率可以因不同的研究对象和研究目的而有不同的具体定义（严小龙等，1997）。

Novoa（1981）的定义是指作物吸收一个氮所形成的经济产量，能高效吸收利用氮素的农作物品种即为氮高效品种，说明了所吸收的氮用于形成经济产量的程度，即氮的生理效率。Moll

等 (1982) 将氮素利用效率 (Nitrogen use efficiency, NUE) 定义为籽粒产量和土壤供氮水平之比, 将 NUE 分解为吸收效率 (Uptake efficiency) 和生理利用效率 (Utilization efficiency)。氮素吸收效率是作物成熟期地上部植株氮积累量与土壤供氮量之比; 氮素生理利用效率是作物籽粒产量与成熟期地上部植株氮积累量之比。故 NUE 等于这两个构成因素的乘积。还有人认为, 对于以籽粒为收获对象的禾谷类作物而言, 可采用经济利用效率, 即植株中积累的单位氮所生产的籽粒干重 (张福锁, 1992)。李韵珠等 (1994) 认为, 氮素吸收利用效率是指消耗一个单位土壤氮所生产的经济产量。

传统意义上的 NUE 指作物吸收的肥料氮占所施肥料总氮的百分率, 氮素利用效率的概念在不同的情况下含义不一, 通常是指氮肥的当季利用效率。彭少兵等 (2002) 总结国外通用的氮肥利用率的定量指标有氮肥吸收利用率 (recovery efficiency 或 uptake efficiency, RE)、氮肥生理利用率 (physiological efficiency, PE)、氮肥农学利用率 (agronomic efficiency, AE) 和氮肥偏生产力 (partial factor productivity of applied N, PFP), 这些指标从不同的侧面描述了作物对氮素的利用率。氮肥吸收利用率 (RE) 是指施肥区作物氮素积累量与空白区氮素积累量的差占施用氮肥总氮量的百分数 (表 1)。氮肥生理利用率 (PE) 反映了作物对所吸收的肥料氮素在作物体内的利用率, 其定义为作物因施用氮肥而增加的产量与相应的氮素积累量的增加量的比值。氮肥农学利用率 (AE) 则是作物氮肥吸收利用率与生理利用率的乘积, 指作物施用氮肥后增加的产量与施用的氮肥量之比值。氮肥偏生产力 (PFP) 则反映了作物吸收肥料氮和土壤氮后所产生的边际效应, 定义为作物施肥后的产量与氮肥施用量的比值。

表 1 氮肥利用率的定义

Table 1 Definitions of fertilizer-N use efficiency (FNUE)

项目 Item	计算式 Equation	单位 Unit
吸收利用率 (RE)	$100 \times (TN+N - TN-N)/FN$	%
生理利用率 (PE)	$(GY+N - GY-N)/(TN+N - TN-N)$	kg grain/kg N
农学利用率(AE)	$(GY+N - GY-N)/FN$	kg grain/kg N
氮肥偏生产力(PFP)	$GY+N/FN$	kg grain/kg N

注: TN+N=施肥区地上部氮素积累量; TN-N=空白区地上部氮素积累量; FN=施氮量; GY+N=施肥区籽粒产量; GY-N=空白区籽粒产量。

氮效率各指标之间存在一定的制约关系,有些指标互为正相关,呈同方向变化,有些指标互为负相关,在不同研究领域反映不同的含义,有不同的应用价值。正是由于氮效率定义的指标过多,相互关系比较复杂,加之栽培学者、生理学者和营养学者研究的目的不一,导致其对氮效率追求的指标各不相同,使研究结论产生差异。

朱新开(2006)指出不同氮效率指标在栽培研究中的应用价值不同,栽培生理追求的氮效率要有一个适宜范围,而不是追求其最大极值。氮肥农学效率、氮肥当季利用率在栽培研究和实际生产中有直接应用价值,氮肥生产效率、氮肥吸收效率、氮素利用效率、氮素生理效率、氮收获指数等在营养学和生理学上有应用价值。本书主要采用氮肥生产效率,即每公斤施用氮肥所生产的籽粒产量,来比较同一土壤肥力条件下不同基因型品种氮生产能力的差异。

1.1.2 氮肥损失途径

氮肥在大幅度促进农作物增产的同时,也因其以各种方式损失而导致了地表水富营养化、地下水硝态氮含量超标等环境

问题。因此,为了提高氮素利用效率,减少氮肥损失,充分发挥氮肥在农业生产中的作用,前人曾对氮肥损失的原因有过较多的研究,认为:施入土壤的氮除了被作物吸收利用的部分以外,大量的氮是通过下列途径而损失的:

(1) 氮素的淋溶,即土壤中的氮及施入土壤的肥料氮,在降水和灌溉水的作用下,大部分以可溶性的 NO_3^- 和 NO_2^- 形式,部分直接以化合物形式(如尿素)淋失到土壤下层(Firestone M K, 1989)。以氮肥淋失为重要污染源所导致的水污染问题尤为引人关注,近年来,全球范围的地表水和地下水中的氮污染呈上升趋势,在以地下水为重要水源的我国北方地区进行抽样调查表明,半数以上的饮用水硝酸盐含量严重超标。氮污染引起的水质的富营养化问题同样引人担忧,调查的 20 个水域中有 85% 处于富营养化或潜在富营养化状态(孙传范, 2001)。

(2) 反硝化脱氮作用,它是水田土壤氮素损失的主要途径。水田长期淹水,表土由于灌溉水中溶解的氧及藻类等水生植物光合作用所产生氧的影响,形成厚度约为 0.5~1cm 的氧化层,其下为还原层。铵态氮肥施入氧化层后,通过硝化作用氧化为硝态氮,然后随水下移到还原层,再通过反硝化作用,转化为 N_2 和 N_2O 而逸入大气(易淑桢, 1993)。

反硝化脱氮作用产生的主要产物 N_2O 逸入大气,到达同温层发生光化学反应,形成 NO , NO 再与臭氧作用形成 O_2 , 降低了臭氧层阻挡紫外线的作用,引起对生物圈的危害。

(3) 氮素的挥发,主要指铵态氮肥施入土壤后,形成铵盐溶液和气态氨。在碱性或石灰性土壤中,施用铵态氮肥,挥发最为严重。土壤碱性越强,质地越粗,在高温大风情况下,氨的挥发越严重(易淑桢, 1993)。

作物自身氮素挥发也是氮素损失的重要途径之一。研究发

现作物地上部分吸氮量并不是随自身的持续生长而不断增加，而是到达一定阶段后开始减少，减少数量最高可达吸氮高峰期的 1/3~1/5。有证据表明作物可以从其组织中释放氮，氨是作物生长过程中挥发的主要氮素形式，氮的挥发损失主要发生在作物生长后期，谷类作物主要在抽穗开花以后。¹⁵N 示踪试验结果表明，玉米植株氮损失占其氮总损失的 52%~73%，在冬小麦上这一数据是 21% (Harper L A, 1987) 或 41% (Daigger L A, 1976)。

1.1.3 氮肥报酬递减现象的原因

据预测，至 2030 年，我国人口将增至 16 亿左右，以人均消费粮食 400kg 计，粮食总产量将达到 6.4 亿吨以上，在目前耕地面积不减少的前提下（实际上耕地面积正在逐年减少），单位面积产量将由目前的 4.5 吨/ha 提高到 5.6 吨/ha，氮肥施用量还会进一步增加，氮肥的报酬率还会进一步降低。造成氮肥报酬递减现象的原因很多，主要体现在：

(1) 肥料吸收率下降，损失和土壤残留量增加。与 20 世纪 60 和 70 年代相比，因施肥水平提高，使土壤有效肥力上升，空白区小麦产量增加了近 1 倍，主要原因就是土壤中养分残留量增加。

(2) 肥料利用率下降。每生产百公斤籽粒需氮量增加和收获指数下降。随着小麦产量水平不断提高，氮肥施用量不断上升。据统计，目前小麦生产中氮肥施用量是 20 世纪 60 年代的两倍左右，产量水平是 1.5 倍左右，肥料施用量增长速度快于粮食产量增长速度，造成氮肥利用率下降。

(3) 施肥方法不当和营养元素比例失衡。生产中过分强调施用氮肥，造成氮肥施用量过高，而磷、钾肥施用量普遍不足，氮、磷、钾比例失调。如 1996 年我国氮磷钾施用比例为 1:0.27:0.1

(伍宏业等, 1999), 2002年江苏省小麦每公顷化肥施用量(纯量)为 N 225kg, P_2O_5 48kg, K_2O 37.5kg, N: P_2O_5 : K_2O 施用比例为 1:0.21:0.17(农业部统计资料, 2003); 江苏徐州地区农户投入化肥氮、磷、钾的平均比例仅为 1:0.25~0.30:0.1~0.12(温荣夫, 1998), 磷(P_2O_5)、钾(K_2O)肥施用量距小麦正常生长需求的 N: P_2O_5 : K_2O 比例(3:1:3~4)存在较大的差距, 这也是氮素肥料报酬递减的原因之一。部分地区土壤微量元素缺乏, 而施用量又普遍不足或不施, 亦影响小麦产量的提高。

1.1.4 提高氮肥利用率的研究进展

氮肥利用率低和大量的氮素损失将导致一系列环境问题, 氮肥的表面流失和渗漏直接导致地下水污染和江河湖泊的富营养化作用。过去 30 年来, 提高氮肥利用率的研究重点主要锁定在如何最大限度地减少氨的挥发和反硝化作用而降低氮素的损失。近来, 以促进作物对氮肥的吸收利用为目标, 一项主要研究是新的施肥法以及改变氮肥形态来降低氮素损失方面, 另一项主要的研究是关于最适施肥时期和采用最佳施氮量的研究。以上两种主要是改进施肥技术、开发应用新型肥料的综合农艺措施。

1.1.4.1 优化氮肥管理

施肥方式不同, 肥料中氮的挥发量、损失量、进入籽粒的途径及转运到籽粒中的比例也不同。朱兆良等(1992)认为, 氮肥的适当深施, 特别是粒肥深施, 是目前减少氮素损失、提高氮素利用效率的最有效且较稳定的一种方法。吴敬民等(1994)研究表明, 水稻基肥机深施和全层湿润施可比耙面肥节约标准氮肥 17~18kg/亩, 增产 9%~14%, 对当季的氮肥利用率可提高 4.4%~13.0%。而且, 氮肥在稻田表层撒施, 利用率为

30%~50%，而深施后，利用率可达 50%~80%。

以水带氮法施肥，可把 60%的肥料带入土壤 5~7cm 深，从而减少由于表层追肥发生硝化和反硝化作用产生的氮素损失，避免水层施肥氮素的挥发和随水流失，提高氮素利用效率 13% (许良政, 1993)。旱地小麦田中将含水量调整在促进作物生长与减少氮淋溶的适宜范围可明显提高 NUE (孙传范, 2001)。吴敬民 (1994) 等应用 ^{15}N 示踪法测定了小麦基肥套施和以水带氮法施肥的效果，结果表明：至拔节孕穗期，基肥套施比表施者氮素利用率提高 1.6~6.0 个百分点，以水带氮施比习惯法施的氮素利用率提高 11.5~16.1 个百分点，且对减少肥料 N 的损失有一定作用。可见，基肥套施和以水带氮法施是提高小麦对氮素利用率的途径之一。

一般认为，不同时期分次进行施肥的 NUE 要高于一次性施用基肥。根据作物需氮规律施用，氮肥一般作用在营养生长与生殖生长旺盛期，根系对氮素养分的吸收量多、速度快，此时施氮可减少损失。因此，应尽可能在作物的需肥高峰期投入肥料，少量频施氮肥，采用叶面喷施氮肥，使肥料中的养分最大限度地被作物吸收利用，可以提高肥效，减少养分的损失。在小麦的生长后期进行叶面喷肥对提高小麦的氮素利用效率、改善小麦的品质有显著的作用。

姜丽娜等 (2000) 研究发现，超高产小麦不但需要在拔节期追肥，还要在后期进行适量的叶面喷氮。叶面喷氮既可避免后期土壤追肥引起的贪青晚熟，又可增加生长后期的氮素营养，从而提高产量和品质。因此，生产上应根据作物不同生长阶段的生育特性确定适宜的施氮时期。彭永欣等 (1992) 提出，适当施用倒二叶肥或剑叶肥可提高籽粒中蛋白质含量。曹翠玲 (2003) 研究结果表明，生殖生长期，外源供氮水平供应增

加，叶面积、叶片光合速率及叶绿素含量均随之增加；叶片和根系硝酸还原酶活性、叶片铵态氮含量和外源供氮水平间有显著正相关；根系 DNA 及 RNA 含量均随供氮水平升高而升高；孕穗期用不同氮素水平处理 15d，对小麦成熟后生物量及经济产量有明显影响。

有机肥配合氮、磷和尿素或碳酸氢铵等无机肥施用，将有助于氮、磷与其他营养元素的平衡，从而提高氮素的利用效率。王恒池等（1992）研究表明，有机肥与无机肥配施、氮肥与磷、钾肥等配施均可提高 NUE。张定一等（1997）对晋南小麦的研究表明，氮钾、磷钾和氮磷钾配合施，对小麦生长发育均有明显的促进作用，其增产效果是：三元素配合施用效果优于二元素配施，二元素配施高于单独施用。小麦单施氮肥虽然能在一定程度上提高蛋白质含量，但如配合施用适量的磷钾肥，则籽粒产量和蛋白质产量均随之提高，而蛋白质百分含量略有下降，施磷可以增加某些必需氨基酸的含量，改善小麦的烘烤品质。祖艳群等（2000）研究认为，在对小麦的产量和蛋白质含量上氮、钾具有正交互作用，保持一定的氮/钾比，才能获得小麦的优质高产。易杰忠等（2005）研究表明，磷钾肥配合施用，可增强小麦群个体素质，提高成穗率，增加千粒重，达到高产的目的，而且增施磷钾肥可提高强筋小麦蛋白质和湿面筋含量，改善小麦籽粒品质，中等肥力田块强筋小麦生产，氮、磷、钾配比应掌握在 1:0.4:0.4，磷钾肥以底施 50%、拔节期追施 50%，施用量 P_2O_5 96 kg/ha、 K_2O 96 kg/ha 为最佳。

1.1.4.2 新型肥料的施用

新型肥料的施用将大大提高氮素的利用率，如专性复合肥、复混肥等的施用可改善土壤环境和作物的吸收，还有长效氮肥，

也称为缓效氮肥，其肥效可维持数月至一年之久，施用后不仅可以控制氮在土壤中的释放率，还可以减少因挥发与淋洗带来的损失。目前，国内外研制成功的长效氮肥有硫衣尿素（SCU）、氢醌尿素、高效涂层尿素等。在缓释肥和控释肥的基础上，控效肥料的研制被认为是肥料革新的方向，因为它具有养分释放与作物吸收同步的功能和满足作物不同生育阶段的需求等优点（何绪生，1998）。

目前研究较多的是利用脲酶抑制剂和硝化抑制剂，分别用来抑制尿素的水解过程和降低氮肥的硝化速率，使土壤中的硝态氮浓度不至过高而造成损失。脲酶抑制剂能延缓尿素施入土壤后转化为铵态氮的速度，从而降低田面水中铵的浓度以减少氨的挥发损失；硝化抑制剂能抑制铵态氮向硝态氮的转化从而降低氮素损失。

常用的脲酶抑制剂有氢醌（HQ）、苯基磷二酰胺（PPD）和丁基硫磷三酰胺（NBPT）等，常用的硝化抑制剂有偶双氰胺（DCD）、硫脲等。长效尿素在冬小麦上连续6年的应用结果，表明NUE可提高15%~20%（孙德芳，1993）。氮肥增效剂如脲酶抑制剂、硝化抑制剂等调节了氮肥形态的转化从而提高了NUE（唐建阳，1998）。但也有人认为，由于其有效期短，抑制剂只是延缓了氮肥损失而并不减少其损失总量（朱兆良，1992）。许多研究者在尿素中加入1%的脲酶抑制剂苯基磷酸酰胺（Phenyl phosphoro diamidate, PPD）测试其应用效果，然而PPD对于降低氮素损失、提高作物的吸收利用率以及提高作物产量的效果相对较小，而且不同的试验结果报道的效果不一（De Datta S K, 1986; Zhu Z L, 1997）。De Datta报道，即使在尿素颗粒中加入10%或15%的双氰胺，其产量与等氮量的对照差异并不明显（De Datta S K, 1986）。尽管如此，近年来增铵

营养这一观念的提出为抑制剂的应用提供了一定的前景（戴廷波，1998）。原因之一是抑制剂的增产效果并不完全在于其减少氮的损失，还有其他的生理机制；二是可以减少硝态氮的淋溶，从而减少对环境的污染。

氮效率的高低除受生态环境、栽培措施影响外，主要受遗传（基因型）的影响（严小龙，1997；胡蔼堂，1995），氮高效基因型小麦品种的筛选也是提高氮效率的主要途径之一。目前，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、氮高效的品种已成为育种、栽培工作者所关注的热点问题。总之，通过选用氮高效小麦品种和合理的氮肥运筹以及科学的田间管理，氮肥损失将大大减少，氮素利用效率也将随之增加，确保达到提高小麦产量和改善籽粒品质的目的。

1.2

不同基因型小麦氮效率的差异及遗传学机理

1.2.1 不同基因型小麦氮效率的差异

氮效率在不同的作物之间存在明显差异。Oaks 等（1988）发现 C_3 植物在液泡中所积累的 NO_3^- 不参与同化，并认为 C_4 和 C_3 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的差异；② C_4 具较高的 CO_2 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_3 植物比近似苗龄的 C_4 植物对 NO_3^- 有较高的吸收速率和积累量，但 C_4 植物对体内氮素的利用率远高于 C_3 植物，因而在较低的外源氮素供给时， C_4 植物能获得较高的产量（何新华，1993；Oaks，1994）。不仅如此，作物的