

تربية محاصيل لكفاءة استخدام النايروجين

زياد اسماعيل عبد

راضي ذياب عبد

كلية الزراعة - جامعة بغداد / قسم علوم المحاصيل الحقلية

المستخلص

تستعرض المقالة بعض التطورات الحديثة والتصورات المستقبلية التي تتناول تنظيم كفاءة استخدام النايروجين في انواع محاصيل رئيسية . يعد الفهم الجيد للآليات المسيطرة على كفاءة الاستخدام الامثل للنايروجين في النبات من العوامل الاساسية التي تؤدي الى خفض معدلات اضافته وتقليل تلوث المياه الجوفية ومياه السقي نتيجة لسهولة غسله وبالوقت نفسه المحافظة على حاصل مقبول . امكن تطوير دراسات فسلجية متكاملة تشمل الجينات والبروتينات والخطوات المختلفة في امتصاص النايروجين وتمثله واعادة دورته الى مواقع ترسيبه في البذور باستخدام نباتات مزروعة في ظروف حقلية ذات مستوى تسميد نايروجيني عال وأخرى منخفضة . لا يزال هناك تحديا كبيرا يواجه مربوا النبات في تحسين مقدرة المحاصيل على الاستفادة القصوى من النايروجين ولاسيما في الحبوبيات التي لا تتجاوز فيها نسبة كفاءة استخدام النايروجين 50%. ان اداء التراكيب الوراثية يعد جيدا تحت مدخلات منخفضة من التسميد النايروجيني عندما لايتجاوز انخفاض الحاصل فيها 35-40%. وانخفاض التمثيل الضوئي للكساء الخضري بسبب الحاجة الشديدة للنايروجين ينتج من قلة المساحة الورقية مما يؤدي الى انخفاض كفاءة الاعتراض الضوئي اكثر من استخدام الاشعة الضوئية . قد ينجح التعديل الوراثي للبروتينات المنظمة لعملية تمثيل ونقل النايروجين في تحسين كفاءة استخدامه ويصبح المنهج الأكثر فعالية لاسيما بعدما شخصت كثير من مواقع الصفات الكمية التي تشفر للآليات التي تشارك في مسار التمثيل الضوئي مما يدعم الاراء التي تؤكد اسهام النايروجين في تمثيل الكاربوهيدرات وزيادة امتلاء الحبة. لقد تحسنت معرفة العوامل الفسلجية والجزئية المؤثرة في تمثيل النايروجين في مختلف الظروف البيئية في المحاصيل باستخدام مناهج متكاملة تعتمد بصورة اساسية على الفسلجة والوراثة الكمية . ان المعرفة الحالية والمستقبلية في تطوير تطبيقات تربية محاصيل متطبعة لمدخلات منخفضة من التسميد النايروجيني قد أخذت بالحسبان معوقات الاقتصاد العالمي والمحددات البيئية في القرن القادم.

The Iraqi Journal of Agricultural Sciences 41 (3):47-64,2010**Abed & Abed.****BREEDING CROPS FOR NITROGEN USE EFFICIENCY****Radhi Dheyab Abed****Ziyad Asmail Abed****College of Agriculture/ University of Baghdad****Department. of Field Crop Sciences****ABSTRACT**

In this review, recent developments and future speculations that explain the regulation of nitrogen use efficiency (NUE) of some crops are presented. It is considered essentially to get best knowledge of mechanisms that control on optimal NUE in plants to reduce fertilizer application rates, underground and irrigated water pollutions and in the same time, producing acceptable yield by using genotypes grown under agronomic conditions at low and high nitrogen rates. It is possible to develop integrated physiological researches on whole plants include genes, proteins to determine the different steps that contributing in nitrogen uptake, assimilation and recycling to final deposit sites in seeds. It is still a big challenge face plant breeders to improve crops have high potential NUE particularly cereal that NUE is not exceed 50%. The performance of genotypes consider acceptable at low nitrogen input fertilizer rates when the yield deficiency will be no more 35-40%. The main reason of lower canopy photosynthesis crops that suffer from nitrogen application results from reducing leaf area expansion , thus the intercepted photo-radiation efficiency may be reduced more than radiation itself. The genetic modification of crops may be a new approach of discovering proteins that controlling on nitrogen assimilation and translocation in plants. Especially, by identifying much of quantitative traits loci (QTLs) that code enzymes contribute in photosynthesis pathway .This support the opinions that confirm of nitrogen importance in carbohydrates assimilation and increasing of grain filling . Our knowl- edge has improved about physiological and molecular control on nitrogen assimilation in crops at different environmental conditions by using integrated approaches depending basically on physiology and quantitative genetics. Current knowledge and prospects for future to develop application for breeding crops adapted to lower fertilizer input taking into account the world economic and the environmental constrains in the next century.

المقدمة

كطرائق بديلة لإنتاج الوقود من المتحجرات مما أدى إلى استخدام كميات كبيرة من السماد النايتروجيني في عدة أنواع من المحاصيل (9 و 24). لا بد من البحث عن أنواع أو تركيب وراثية قادرة على امتصاص وتجميع تراكيز عالية من النايتروجين عندما لا يمكن تقاد إضافة كميات كبيرة منه. على الرغم من وجود اختلافات في كمية النايتروجين العظمى الممتصة في الرز والحنطة (10 و 44) إلا أنه لا يزال هناك نقصاً في فهم وتفسير الأساس الفسلجية لهذا الاختلاف لاسيما بمقدرة بعض التراكيب الوراثية على تمثيل كميات أكبر من النايتروجين في أثناء مدة وفترته مما يقلل من نسبة خسارته في التربة. إن من الممكن تطوير أنظمة معينة لتحليل الاختلافات الوراثية في مقدرة امتصاص النايتروجين عبر مدى واسع من التركيب الوراثية وهذا ما يسمح بانتخاب تلك التي تملك مقدرة كبيرة على تجميع النايتروجين بكميات عالية في النبات. إن محاصيل الحنطة والرز والذرة وبدرجة أقل الشعير وبعض البقوليات ذات البذور الكبيرة والمحاصيل الجذرية وهي المحاصيل المهمة المزروعة في العالم والتي تشكل غالبية النواتج النهائية المستعملة في الأغذية البشرية، وينتوقع أن تبقى مسهمة بنسبة كبيرة في الغذاء البشري في القرن المقبل لاسيما وقد أسهمت الزيادات الكبيرة في حاصل الرز والحنطة والذرة في تجهيز العالم من الغذاء (15)، لهذا من الأهمية بمكان تشخيص الخطوات الحرجة المسيطرة في كفاءة استخدام النايتروجين في النبات Nitrogen use efficiency (NUE). عـ مـ لـ و آخرون (60) NUE بأنها مقدار حاصل الحبوب بوحدة النايتروجين الجاهز في التربة (الذي يشمل النايتروجين المتبقي في التربة بحالة جاهزة والموجود في التربة فضلاً عن النايتروجين المضاف بواسطة الأسمدة).

ارتبط مضاعفة إنتاج الغذاء في العالم في العقود الأربعة الماضية بزيادة استخدام السماد النايتروجيني بسبعة أضعاف عما كان عليه. وقد أسهم التكتيف الحالي لاستخدام السماد النايتروجيني في الزراعة في التأثيرات المحددة على التنوع ووظائف الأنظمة البكتيرية الزراعية والحيوانية والبيئة النباتية، ومن الأمثلة على هذا التأثير هو تلوث مياه السقي (48) والبيئة البحرية (6) كنتيجة لغسل معدلات عالية من السماد النايتروجيني الذي أضيف في الحقول الزراعية (91)، وقد يحصل انبعاث غازي لأكاسيد النايتروجين التي تتفاعل مع طبقة الستراتوسفير والاوزون وانبعاث الأمونيا السمية في الغلاف الجوي (87). أدى استخدام الأسمدة و لاسيما النايتروجينية في الزراعة بالتوازي مع تحسين الأنظمة المحصولية في البلدان المتقدمة إلى كفاية إمدادات الغذاء للاستهلاك البشري والحيواني، على الرغم من التأثيرات السلبية على المحيط الحيوي (15). كان إنتاج الأسمدة بطريقة هايبر-بوش من أعظم الاختراعات في القرن العشرين مما ساعد في زيادة إنتاج الغذاء وتوفيره لنحو نصف سكان العالم (85) الذي يتوقع أن يصل في 2025 إلى عشرة بليون نسمة. يشكل هذا الرقم تحدياً صعباً في مقدرة العلم على توفير احتياجات هذا التوسع السكاني الهائل في العقد القادم باستخدام طرائق زراعية ذات إنتاجية عالية وبالوقت نفسه المحافظة على سلامة البيئة. يواجه المزارعون مشاكل اقتصادية كبيرة بسبب ارتفاع أسعار الوقود الحجري الذي يستخدم في إنتاج السماد النايتروجيني. يتطلب زيادة الإنتاجية في البلدان التي لم تستفد من ما سمي بالثورة الخضراء تنفيذ طرائق إدارة متطورة لانتخاب تراكيب وراثية يمكنها النمو والإنتاج في ظروف منخفضة التسميد النايتروجيني. لقد انتشر حالياً إنتاج الوقود الحيوي من الحاصل الحيوي للنبات

ويشتمل مفهوم NUE على عمليتين هما:

اولاً: كفاءة امتصاص النايروجين Nitrogen uptake efficiency (NupE) وهي قابلية النبات على امتصاص النايروجين من التربة كأيون نترات او امونيوم وثانياً: كفاءة الاستفادة من النايروجين Nitrogen utilization efficiency (NutE) قابلية النبات للاستفادة من النايروجين ونتاج حاصل حبوبى (محتوى الحبوب من النروجين). لا يزال التحدي قائماً لاسيما في الحبوبيات التي تحتاج الى كميات كبيرة من الاسمدة النايروجينية للمحافظة على الحاصل الاعظم حيث يقدر NUE اقل من 50% (102) ،فضلا عن اجراء تحسينات في طرائق اضافة التسميد النايروجيني وادارة التربة وطرائق السقي (2 و 3). لاتزال هناك حدود لم يصل اليها لتحسين NUE في الحبوبيات بانتخاب هجن جديدة او اصناف من التراكيب الوراثية المتوفرة سواء أكانت القديمة أم الحديثة في كل من البلدان المتقدمة والنامية . ان متطلبات الانتخاب الفعال للمصادر الوراثية النباتية هو لمواجهة تصاعد الطلب العالمي على الغذاء ومكافحة الجوع وحماية البيئة (33). ازداد انتاج بذور السلجم الزيتي واصبح محصول زيتيا واعداد وحاليا يحتل المرتبة الثانية في الانتاج بعد محصول فول الصويا . جاءت تلك الزيادة من الطلب الواسع على استخدام زيتته في صناعة النواتج العرضية التي تشمل الوقود الحيوي (74)، ولكونه محصولا زيتيا فان نسبة محتوى النايروجين في النبات الى النايروجين المضاف لايتجاوز 50% مهما كان مستوى التسميد النايروجيني (53). ان معرفة الاليات المسيطرة على النايروجين الممتص والممثل واعادة دورته في الطبيعة لاتزال جزئية (58)، فضلا عن تأثير مستويات التسميد النايروجيني وموعد الاضافة في حاصل الحبوب ومحتواها من البروتين وهذا ما اوضحته دراسات

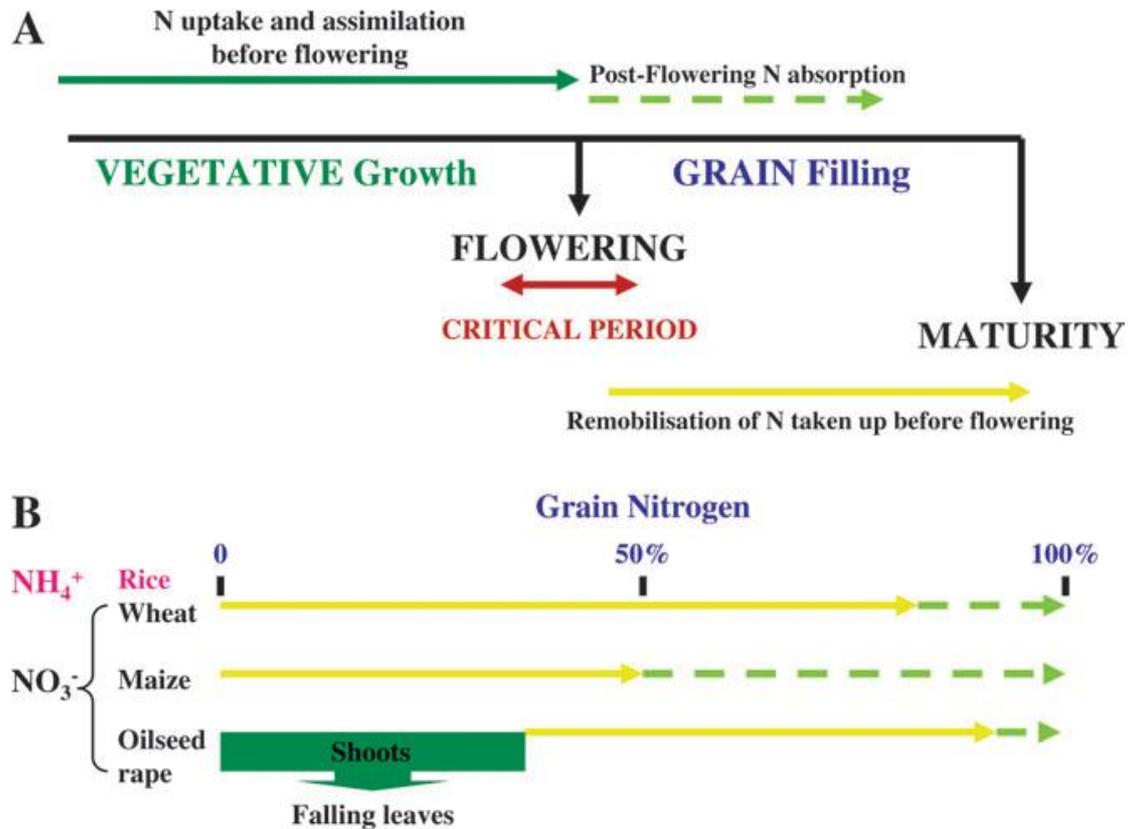
قليلة فقط. ستركز هذه المقالة على انواع المحاصيل التي لانتثبت النايروجين تكافليا رغم انه يسهم بنصف كمية النايروجين المضاف من النايروجين غير العضوي (86) وربما يمثل بديلا بيئيا للتسميد النايروجيني غير العضوي في مناطق عديدة من العالم . ركزت عدد من الدراسات على معايير الانتخاب وطرائق التربية ومناهج الهندسة الوراثية وشملت تحسينات مهمة في محاصيل البقول التي سوف تكون مفيدة ليس فقط للبيئة والمزارعين بل حتى للمستهلكين في البلدان النامية والمتقدمة (29 و 73). ان استرجاع السماد Fertilizer recovery هو نتيجة للتوازن بين امتصاص النايروجين وتثبيتته Immobilization بواسطة العمليات المايكروبية في التربة لذا يعد تصور NUE للمحصول كدالة لنسجة التربة وظروف المناخ والتداخلات بين التربة والعمليات الحيوية وطبيعة مصادر النايروجين العضوي وغير العضوي (14).

الخطوات الرئيسية في اقتصاديات التسميد النايروجيني ومواصفات الانواع:

يتم في اغلب الانواع النباتية المدروسة تجزئة دورة حياة النبات بشأن اضافة النايروجين الى طورين رئيسيين يحصلان بالتتابع في انواع او ينقلبان في انواع اخرى (شكل 1). قد تسلك الاوراق والجذور النامية الفتية في اثناء الطور الاول (الطور الخضري) كانها اعضاء مصب في تمثيل النايروجين غير العضوي وتصنيع الاحماض الامينية الناتجة اصلا من النايروجين الممتص قبل التزهير ومن ثم ينخفض مسار تمثيل النترات (30). تستخدم الاحماض الامينية في تصنيع البروتينات والانزيمات لاسيما التي تشترك في بناء النبات والمكونات المختلفة لآليات التمثيل الضوئي . قد يشكل الانزيم ريبسكو وحده نحو 50% من المحتوى الكلي لبروتين الورقة الذائب في انواع محاصيل ثلاثية الكربون (52) وأكثر

في اعضاء متطورة (42)، او يحصل في اثناء طور التمثيل ان الامونيوم المشترك في الاحماض الامينية الحرة قابل للتغير والانقلاب نتيجة لنشاط التنفس الضوئي لانه يحتاج ان يعاد تمثيله الى كلوتامين وكلوتاميت ، لذا فان مقدار التنفس الضوئي للامونيوم في نباتات ثلاثية الكاربون يبلغ على الاقل عشرة اضعاف مقارنة مع الناتج من اختزال النتراوات ويمزج مع مسار تمثيل النايتروجين غير العضوي (63). فضلا عن اطلاق نسبة مهمة من الاحماض الامينية من البروتينات بمرافقة تدفق اثنان من ايونات الامونيوم الممثل والتنفس الضوئي (22) ان حصول دورات تلك الآليات يؤدي الى مستوى آخر من التعقيد في تبادل النيتروجين

من 20% في انواع محاصيل رباعية الكاربون (77). يحصل في مراحل لاحقة من تطور المحصول لاسيما بعد التزهير اعادة انتقال النايتروجين المتراكم في النبات ، وفي تلك المرحلة يبدأ سلوك المجموع الخضري والجذري كأنهما مصدر للنايتروجين وذلك بتجهيز الاحماض الامينية المتحررة من تحلل البروتين مائيا حيث يصدر الى الاعضاء التكاثرية والخزنية التي تشمل البذور والابصال او السيقان (56)، على الرغم ان تجزئة دورة حياة النبات الى طورين على مستوى النبات الكامل او على مستوى اعضاءه تبقى عملية سطحية لانه من المعروف جيدا بان اعادة انتقال النايتروجين يمكن ان تحصل ايضا قبل التزهير بتصنيع بروتينات جديدة



شكل 1. ادارة استخدام النايتروجين في محاصيل مختلفة . A في اثناء مرحلة النمو الخضري وتمثل B المساهمة النسبية للنايتروجين المعاد انتقاله والنايتروجين الممتص بعد مرحلة التزهير في محاصيل مختلفة (7).

40-110 كغم/هـ وتضاف كمية اخرى من الناييتروجين بالتسميد القمي بمعدل 15-45 كغم/هـ ثم بين مرحلة نشوء بادئات الدالية الى المرحلة الاخيرة من نشوء السنبيلات ، بعد تلك المدة سيكون تأثير الناييتروجين الممتص قليلا على حجم المصدر . يعاد انتقال جزء كبير من الناييتروجين المتراكم في اتصال الاوراق قبل التزهير الى الحبوب مما يسهم في ترسيب ناييتروجين بروتين الحبوب في اثناء مدة امتلاء الحبة (51). اوضحت بعض التجارب صعوبة مزمنة تجهيز الناييتروجين مع طلب النبات، لذا يستخدم جهاز كلوروفيل 2 الذي يعتمد على معاملات تسميد ناييتروجين مما يساعد على مراقبة نمط ناييتروجين الورقة كدليل لموعد اضافة الناييتروجين (67). يأتي في الذرة الصفراء 45-65% من ناييتروجين الحبوب من الناييتروجين المخزون في السيقان قبل مرحلة الحريرة في حين يأتي 35-55% من الناييتروجين الممتص بعد ظهور الحريرة (21). في ظروف النمو الحقلية ، الاضافة المفردة من التسميد الناييتروجيني عند البذار تبلغ 100-240 كغم/هـ للحصول على حاصل مثالي معتمدا على كل من التركيب الوراثي والنايتروجين المتبقي في التربة ، على الرغم في بعض الحالات يمكن تجزئة الاضافة عند البذار في مرحلة 5-6 اوراق (68). يعد قياس كلوروفيل الورقة في الذرة الصفراء طريقة ملائمة لتقدير محتوى ناييتروجين الورقة في اثناء النمو الخضري (17) وربما تكون طريقة مناسبة لمراقبة اضافات السماد الناييتروجيني، على الرغم من ان الارتباط بين حاصل الحبوب ومحتوى الكلوروفيل لم يكن معنويا دائما (21) . متطلبات الناييتروجين في السلجم الزيتي لكل وحدة من الحاصل هي اعلى من بقية المحاصيل (32) حيث للسلجم الزيتي مقدرة عالية على امتصاص النترت من التربة (40) ثم تتراكم كميات كبيرة

داخل مجمع الاحماض الامينية الحرة .ويقود اختلاف تدفق الناييتروجين الى اعادة تقييم مسار ادارة الناييتروجين من المستوى الخلوي الى مستوى النبات الكامل (28 و 34) . يقدر 60-95% من ناييتروجين حبوب القمح من اعادة انتقال الناييتروجين المخزون في الجذور والسيقان قبل التزهير (27)، وتأتي نسبة قليلة من ناييتروجين البذور من الناييتروجين الممتص بعد التزهير والنايتروجين المنقول الى الحبوب Translocation (منقول من دون خزن مباشرة) . قد يقل حجم البذور ومحتواها من البروتين تحت ظروف نقص الناييتروجين بعد التزهير (19) ،على الرغم انه لايزال غير واضحا ان توفر ناييتروجين النبات (يشمل الناييتروجين الممتص بعد التزهير والنايتروجين المعاد انتقاله من الممتص قبل التزهير) او تصنيع البروتين المخزون يحدد حاصل البذور عموما وترسيب بروتين الحبوب خصوصا (55) . يضاف الناييتروجين للحنطة الشتوية المزروعة في الظروف الحقلية على دفعات وغالبا ما يحسب بطريقة ميزانية الناييتروجين N budget method (37) ،حتى في مرحلة تكوين الاشطاء فان طلب النبات يكون على الناييتروجين المتوفر في التربة، لذا يضاف على عدة دفعات الاولى: في مرحلة تكوين الاشطاء بمقدار (50-80 كغم/هـ) والثانية: في اثناء استئالة الساق (50 كغم/هـ) والثالثة: في مرحلة العقدة الثانية (40-50 كغم/هـ) . يلاحظ وجود نموذج مماثل لادارة الناييتروجين في اثناء دورة حياة الرز ولو ان النبات يفضل امتصاص الناييتروجين بصيغة الامونيوم بدلا من النترت . يشكل الناييتروجين المعاد انتقاله من الاعضاء الخضرية نحو 70-90% من محتوى الدالية من الناييتروجين الكلي (89) . تبلغ الكمية المضافة في الحقل من سماد الناييتروجين بصيغة امونيوم او يوريا للحفاظ على طور النمو المبكر والتفريع من

اوضح Prestert وآخرون (69) امكانية انتخاب تراكيب وراثية تحت ظروف تسميد نايتروجيني منخفض على الرغم من حصول نقص معنوي في الحاصل حيث كان الانتخاب المباشر تحت مستويات منخفضة من النايتروجين اكثر فعالية من الانتخاب غير المباشر تحت مستويات عالية من التسميد النايتروجيني. توصل الباحث Banziger وآخرون (4) الى الاستنتاج نفسه ودرسوا سلالات ذرة استوائية تحت ظروف انخفاض التسميد النايتروجيني مما أدى الى قلة في الحاصل بلغت 43% في بعض الحالات، وكانت التراكيب الوراثية المنتخبة تحت مدخلات منخفضة من التسميد النايتروجيني اساسا غير متكيفة لترب ذات مستويات نايتروجين عالية (61). يرى Gallais و Coque (21) ان اداء التراكيب الوراثية يعد جيدا عند مدخلات منخفضة من التسميد النايتروجيني عندما لايتجاوز انخفاض الحاصل فيها 35-40%. يعد الحصول على حاصل مقبول تحت ظروف تسميد نايتروجيني منخفضة من اصعب التحديات التي تواجه مربوا الذرة الصفراء وبدلا من تطوير حزمة من استراتيجيات التربية كما كان ينفذ في الماضي سيحتاج لتنفيذ بحوث اضافية لتفسير المقدرة العالية على امتصاص والاستفادة من المستويات المنخفضة من النايتروجين لبعض الاصناف من الذرة الصفراء (39). لتشخيص وتفسير السيطرة الوراثية على انتاجية المحصول تحت مدخلات منخفضة من التسميد النايتروجيني نفذت دراسات ارتباط بين NUE والحاصل باستخدام تراكيب وراثية مختلفة او سلالات نقية ناتجة من اعادة الاتحاد الجيني وكان هدف تلك الدراسات تشخيص مكونات NUE والمواقع الكروموسومية وجينات مرشحة يعتقد انها تؤثر في الحاصل ومكوناته بصورة مباشرة عندما تضاف للنبات مستويات مختلفة من الاسمدة النايتروجينية حيث وجد

من النايتروجين في الاجزاء الخضرية في بداية التزهير رغم ان حاصل السلجم الزيتي هو نصف ما تنتجه الحنطة، لان انتاج الزيت يستهلك طاقة عالية. ان محتوى الزيت في بذرة السلجم لايتجاوز 3% وفي الحنطة 2% ولا يستخدم الجزء الاكبر من النايتروجين المخزون في الاعضاء التكاثرية فضلا عن خسارة نسبة كبيرة من النايتروجين في الاوراق الساقطة مبكرا (53) وكمية النايتروجين الممتص من النبات في اثناء مدة امتلاء الحبة تبقى منخفضة جدا (76). لتشجيع النمو الاعظم في بداية الشتاء، قد تكون اضافة السماد النايتروجيني ضرورية لاسيما حينما تعاني التربة عجزا في النايتروجين الجاهز. يصبح التسميد النايتروجيني ضروريا مرة اخرى في الربيع في اثناء مدة نمو النبات الكامل مما يتطلب توفير كميات كبيرة من النايتروجين تبلغ اكثر من 70% من المتطلبات الكلية لنايتروجين النبات، لذا لا بد من تجزئة الدفعات بحسب حجم النبات والغرض من الحاصل (13).

الانتاجية والمدخلات المنخفضة من التسميد النايتروجيني:

المحافظة على انتاجية عالية للمحاصيل باستخدام مدخلات منخفضة من التسميد النايتروجيني يهدف الى امكانية انتخاب تراكيب وراثية متكيفة لمستويات منخفضة من التسميد النايتروجيني، او يكون اداءها جيدا تحت ظروف التسميد النايتروجيني العالية او المنخفضة. طبقت تجارب عديدة كان معظمها على الذرة الصفراء المنتخبة تحت مستويات منخفضة من التسميد النايتروجيني كانت التغيرات الوراثية فيها عالية مقارنة مع التراكيب الوراثية الاستوائية والمعتدلة (96). وافترض حد للنايتروجين يطابق الحد الأدنى من النايتروجين في المجموع الخضري المطلوب لانتاج اعلى حاصل حيوي فوق سطح التربة في اي وقت من تطور النبات (68)

الاصناف القديمة (65) . أكد Le Gouis وآخرون (44) وجود اختلافات وراثية في حاصل الحبوب تحت مستوى منخفض من النايروجين وكان التداخل معنويًا بين التركيب الوراثي ومستوى النايروجين ويفسر النايروجين الممتص معظم التباير في NUE تحت مستوى منخفض من النايروجين وتداخله مع حاصل الحبوب . اوضحت دراسات الارتباط على مستويات منخفضة من النايروجين انه من السهل الانتخاب للصفات المتعلقة بالنبات او محتوى البروتين في الحبة اكثر من الحاصل/م² . وقد شخصت QTLs للحاصل تحت ظروف تسميد منخفضة وادت الى تحسين استقرارية الحاصل بجمع الصفات الكمية المرتبطة بالحاصل التي تظهر تعبيرها الجيني في مستويات نايروجين منخفضة (70). وجدت اختلافات معنوية في النايروجين الممتص وكفاءة استخدامه في تراكيب وراثية مختلفة من الرز وكان احد العوامل المؤثرة في الحاصل (64). اظهرت التحاليل المبكرة لتقييم تحمل سلالات من الرز RLI لانخفاض مستويات التسميد النايروجيني اختلافًا في اكثر الصفات الكمية المرتبطة بنمو المجموع الخضري والجزري في مرحلة البادرة (47) . يظهر في السلجم الزيتي ان الاصناف القليلة الحاصل عند تراكيز نايروجين منخفضة تستجيب بصورة ملحوظة لمعدلات اضافة النايروجين مقارنة مع الاصناف ذات الحاصل العال بسبب مقدرتها العالية على امتصاص ونقل النايروجين (100) لذا يتطلب تحسين حاصل الحبوب ومحتوى الزيت وكفاءة تحويل النايروجين في السلجم الزيتي الشتوي ادارة جيدة في استخدام كفاء للنايروجين يشتمل على اختيار الصنف ونوع وموعد التسميد النايروجيني الملائم للتربة .

Gallai و Bertin (8) ان اغلب المواقع الكروموسومية للحاصل ومكونات الحبة والصفات المرتبطة NUE شخصت تحت مستويات منخفضة من النايروجين متطابقة مع QTLs المشخصة تحت مدخلات عالية من التسميد النايروجيني في حين اكتشف Agrama وآخرون (1) ان اكثر مواقع الصفات الكمية QTLs كانت تحت مستويات منخفضة من التسميد النايروجيني . اكدت دراسات الوراثة الكمية في الذرة الصفراء ان الاختلافات في الاستفادة من النايروجين يشمل اعادة الانتقال تحت مدخلات نايروجين منخفضة كان اكبر من الاختلاف في النايروجين الممتص قبل او بعد التزهير (21). وانه لمن الممتع المقارنة بين الذرة الصفراء والذرة البيضاء في ترب متناقضة في توفر النايروجين حيث تبين ان المحصولين لهما المقدرة نفسها من الامتصاص في مستويات نايروجين غير محددة في حين تحت ظروف قاسية كانت مقدرة الامتصاص في الذرة البيضاء اعلى من الذرة الصفراء (45). ان سبب هذا الاختلاف غير واضح ولكنه يعزى الى تطور وتفرع المجموع الجذري للذرة البيضاء مقارنة مع الذرة الصفراء وانه لمن المهم ان نشخص في الذرة البيضاء اي المكونات تشترك في نظام امتصاص النايروجين لكي تستخدم لتحسين مقدرة امتصاص النايروجين في الذرة الصفراء بل حتى في محاصيل اخرى تحت ظروف نايروجين حدية . نفذت دراسات على انواع من محاصيل الحنطة والرز لتشخيص الصفات الرئيسية المرتبطة باداء النبات تحت مدخلات منخفضة من النايروجين (36 و 37) وتحديد المواقع الكروموسومية والجينات المشتركة في تحمل قلة النايروجين (41). وجد عند تقسيم اداء وتكيف تراكيب وراثية من حنطة الخبز تحت ظروف تسميد نايروجيني منخفضة، أن الاصناف الحديثة كانت اكثر استجابة للنايروجين مقارنة مع

المجموع الجذري والنايتروجين:

تعد الجذور اساسية لامتناس الماء والمغذيات المعدنية ومنها النايتروجين لذا فهي مهمة في تحسين تصورنا للعلاقة بين نمو النبات وانتاجيته وانتشار جذوره تحت سطح التربة. ان صعوبة دراسات تقييم تأثيرات حجم وشكل الجذور على NupE والصفات المرتبطة بالحاصل او محتوى النايتروجين في الحبوب ناتجة من صعوبة ازالة المجموع الجذري سليما من التربة في الظروف الحقلية. ولحل تلك المشكلة طورت تقنيات بديلة تحت ظروف بيئية مسيطر عليها بأستخدام Rhizotrons او انظمة الزراعة المائية (41). وصفت دراسات محدودة اهمية المجموع الجذري وارتباطه بامتصاص النايتروجين وانتاج المادة الجافة والحاصل (50) وتبين ان شكل الجذور قد يتحدد ويتاثر بتجهيز التربة موقعا (101). وقد تؤثر مستويات اضافة النايتروجين في المكونات الاساسية المختلفة لشكل الجذور مثل الطول وعدد تفرعاته (18). غالبا ما تكون ظروف امتصاص النايتروجين في الحقل غير مثالية بسبب سوء انتشار الجذور وتوزيع التربة ومحدودية اتصال الجذور بالتربة والاختلافات بين الجذور في قابلية الامتناس (97)، الا انه وجد ارتباط وراثي معنوي بين بعض صفات الجذور وانتاج المادة الجافة والحاصل تحت ظروف تغذية نايتروجين شبه مثالية (25)، في حين اظهرت بعض التحليلات وجود ارتباط سلبي بين الحاصل وعدد الجذور تحت مدخلات منخفضة من النايتروجين بسبب حصول تنافس على تمثيل النايتروجين بين الجذور والسيقان والاوراق (64).

كفاءة استخدام النايتروجين ومدة امتلاء الحبوب وتركيبها الكيماوي:

يعرف دليل حصاد النايتروجين بأنه كمية النايتروجين الموجودة في الحبوب الى كمية النايتروجين الكلية الممتصة من النبات، وتكمن

اهميته بأنه يعكس محتوى البروتين في الحبة ثم نوعية الحبوب التغذوية (81). تظهر دراسات تشخيص الاسس الوراثية لمحتوى الحبوب من العناصر الغذائية محدودية تأثير برامج التربية لوجود علاقة وراثية عكسية بين حاصل الحبوب ومحتواه البروتيني او الزيتي في معظم المحاصيل كالحنطة والذرة والسلجم (83). يمكن تشخيص سلالات الحنطة ذات المستوى المرتفع في بروتين الحبوب والاعلى من المتوقع بملاحظة الانحدار السالب لحاصل الحبوب (66 و 35). يبدو ان كلا من حاصل الحبوب وبروتين الحبة له استجابة موجبة للتسميد النايتروجيني، يبين هذا التناقض ان دراسة التأثيرات المتداخلة لكل من التركيب الوراثي وتوفر النايتروجين يعطي نظرة عميقة للآليات الفسلجية والوراثية التي تربط العلاقة السلبية بين الحاصل والبروتين. اجريت دراسات حديثة على هجين من الذرة الصفراء ناتج من تهجين سلالتين احدهما عالية المحتوى البروتيني والثانية منخفضة وقد تبين ان السيطرة الوراثية القوية على مكونات الحبة يمكن ان تعدل بالتأثير الايجابي للنايتروجين على سعة المصدر في المرحلة التكاثرية وتصنيع او تمثيل النايتروجين المخزون في الاوراق والسيقان (93). لقد فتحت تلك النتائج افقا جديدا باتجاه كسر العلاقة السلبية بين الحاصل ومستوى بروتين الحبة بعمل تضريريات مناسبة بين اصناف ذات حاصل عال واخرى ذات بروتين عال مما سيؤدي الى فهم العلاقة النسبية بين النايتروجين الممتص والنايتروجين المستعمل في ترسيب بروتين الحبوب تحت ظروف تسميد نايتروجين عالية او منخفضة (94). يرتبط تأثير مدة امتلاء الحبوب بشأن توفر النايتروجين بالمدة قبل التزهير (شكل 1)، حيث تعد هذه المدة حرجة في نقل نواتج الكربوهيدرات وعقد الحبوب في الذرة الصفراء (62)، فضلا عن حالة نايتروجين النبات قبل

C4 في حين يكون العكس عند المستويات العالية من التسميد النايتروجيني (77). ان تشخيص العوامل المنظمة والمسيطر على التوازن بين النايتروجين الذي يسهم في الحفاظ على التمثيل الضوئي واعادة انتقال النايتروجين الذي يسهم في بناء أعضاء المصدر-المصب مثل الاوراق الفتية (طور النمو) والبذور في انواع C3 و C4 هو في غاية الاهمية لاسيما عندما يكون النايتروجين محددا ، لذلك تعقيدات الدور الكلي لعامل ريبسكو في التمثيل الضوئي لثاني اوكسيد الكربون وفي عملية التنفس الضوئي وكمجموع للنايتروجين يحتاج الى تفسيرات اخرى للتعظيم المثالي NUE ولا سيما NUPE تحت مدخلات منخفضة من النايتروجين في انواع C3 و C4 (43). التأثير الفسلجي لتراكم النايتروجين في النبات بالنسبة لزيادة فعالية التمثيل الضوئي يتطلب استثمار النايتروجين في خطوات التمثيل الضوئي وبما يضمن نقل النايتروجين الى الحبوب وزيادة الحاصل النهائي (82). وجد في الذرة الصفراء عددا من المواقع الكمية لصفة NUE مع جينات تشفر لأنزيمات تشترك في تمثيل الكربون مما يعزز نتائج ابحاث سابقة تشير الى ان النايتروجين يسهم في تمثيل الكربوهيدرات ويزيد من امتلاء الحبة (21). ان وظيفة تلك الجينات مهمة تحت مدخلات عالية او منخفضة من النايتروجين ويحتاج لتطوير طرائق وراثية كمية وفسلجية مشابهة لتلك المستخدمة في ايض النايتروجين في كل من المرحلة الخضرية والتكاثرية . يعد تشخيص التداخلات التفوقية بين QTLs وجينات NUE و NUPE وايض الكربون مسلكا مهما لتفسير التداخل المعقد في مسارات التمثيل في النبات (38). فسرت العلاقة في بعض المحاصيل بين مقدرة التمثيل الضوئي للنبات وانحلال كلوروفيل2 اثناء شيخوخة الورقة والتحول من النايتروجين الممثل الى النايتروجين المعاد انتقاله

اسبوعين من التزهير التي تحدد عدد الحبوب، لانها تعتمد كثيرا على كمية النايتروجين المتوافرة في اثناء تلك المدة من تطور حياة النبات (5). هناك نقص في معرفة الآليات الوراثية والفسلجية المتكاملة بتلك العملية في ظروف محدودة توفر النايتروجين ونقله في اثناء تلك المدة الحرجة من تطور العرنوص (79). لذا من الضروري تشخيص الخطوات المتعلقة بكفاءة استخدام النايتروجين في اثناء تكوين العرنايص والتنظيم الدوري بين المرحلتين الخضرية والتكاثرية وهذا يساعد بتشخيص QTLs الفسلجية والجينات المسيطرة على عقد الحبوب تحت مدخلات تسميد نايتروجيني عالية او منخفضة لتقييم تأثيرها في امتلاء الحبوب (نقل الكربوهيدرات) . يقل عدد الحبوب في النباتات المتأثرة بنقص النايتروجين لاسيما في اثناء التزهير وتعتمد على مدة وشدة النقص ويعد توفر النايتروجين في اثناء التزهير محددا للحاصل كما في الذرة الصفراء(55) .

التمثيل الضوئي وكفاءة استخدام النايتروجين:

يعمل التسميد النايتروجيني للنباتات على انتاج مادة جافة اكثر بتأثيره في دليل مساحة الاوراق، وتسمى كمية النايتروجين لكل وحدة مساحة ورقية بنايتروجين الورقة النوعي وتوجد علاقة قوية بين النايتروجين المتوفر في التربة وتوزيعه في الورقة والتمثيل الضوئي وهذا ما يؤدي الى زيادة مثالية في اعتراض الضوء، وثم زيادة كفاءة اعتراض الأشعة الضوئية معتمدا على توفر النايتروجين في نباتات مفردة في الكساء الخضري الداخلي (23) . يعتمد التمثيل الضوئي وكفاءة اعتراض الأشعة الضوئية على مستوى تشبع CO2 لريبسكو وهو عامل آخر يجب ان ياخذ بالحسبان عند دراسة انواع من محاصيل C3 و C4 لأنه في قلة توفر النايتروجين فان نباتات C3 تملك قيم PNUE و NUE اكبر من نباتات

الحبوب تحت ظروف نقص النايتروجين لاسيما اذا حصل في اثناء مدة التزهير حيث يعتمد النقص بدرجة كبيرة على مدة وشدة الاجهاد النايتروجيني . يأتي دور النايتروجين في تحديد الحاصل من تاثيره المباشر على المصدر (المساحة الورقية) وبالنتيجة على المصب (الاعضاء التكاثرية) . وعموماً فإن انخفاض التمثيل الضوئي للكساء الخضري بسبب الحاجة الشديدة للنايتروجين ناتج عن انخفاض المساحة الورقية مما يسبب انخفاض كفاءة الاعتراض الضوئي اكثر من كفاءة استخدام الاشعة الضوئية (46) . وجد في عدة محاصيل علاقة نسبية بين دليل مساحة الاوراق والنايتروجين الممتص في مختلف الظروف البيئية وعلى النقيض كان الاسهام الجيد لكل من كفاءة اعتراض الضوء وكفاءة استخدام الاشعة الضوئية في تطبيع تجويع النايتروجين متغايرة بين الانواع . تملك البطاطا والذرة طريقتين مهمتين في استجابتهما لظروف نقص النايتروجين حيث يقللان من المساحة الورقية ويضبطان معدل النايتروجين الممتص مما يحافظ على نايتروجين الورقة و ثم تتغير كفاءة استخدام الاشعة الضوئية وقد لا تتأثر المساحة الورقية للذرة الصفراء في حين يقل التمثيل الضوئي وكفاءة استخدام الاشعة الضوئية (95) .

ما الفائدة من نماذج الانواع؟

طور العلماء في العقدين الماضيين عدد كبير من البرامج باستخدام نبات *Arabidopsis thaliana* كنوع نموذجي واشتمل على معظم الجوانب البيولوجية لنمو النبات وتطوره من بذرة الى بذرة (57) . كان اهم اهداف تلك الابحاث تشخيص المكونات الرئيسية لـ NUE بالاستفادة من الخرائط الفيزيائية والتغاير الوراثي بين الانواع (99) ولتحقيق ذلك نفذت دراسات استنساخ لتشخيص الجينات التي تستجيب بالمدى الطويل او المدى القصير لنقص النترات Nitrate

(شكل 1) وذلك باطالة مدة بقاء مساحة الورقة خضراء في محصول الذرة (20) وبعض المحاصيل الاخرى . و جرت محاولات عديدة لتشخيص بعض المكونات المسؤولة عن السيطرة الفسلجية على صفة بقاء الورقة خضراء Stay green وعلاقة ذلك مع NUE في كل من الذرة الصفراء والبيضاء حيث يؤدي تأخير شيخوخة الاوراق الى اطالة مدة نشاط التمثيل الضوئي وهذا له تأثير ايجابي على مقدرة النبات على امتصاص النايتروجين مما مكن محصول الذرة البيضاء من زيادة تمثيله الضوئي وانتاج مادة جافة اكثر (12). وعلى الرغم من محاولات تحسين وصف الآليات المسيطرة على امتصاص النايتروجين وتمثيله واعادة دورته في النبات لكي تبقى اوراقه خضر اطول مدة ممكنة فانه لا تزال المعرفة الدقيقة بالآليات المنظمة والمسيطرة على تلك الصفة جزئية (54 و 72) . ان طول مدة بقاء الورقة خضراء هي صفة مفيدة لـ NUE ومن ثم للحاصل ولا يزال الجدل حولها متناقضا في انواع عديدة من المحاصيل (11). وجد Subedi و Ma (88) بأن الشكل المظهري للاوراق الخضر في الذرة كانت فعالة جدا في حالة توفر النايتروجين بكمية مناسبة. لذا يتطلب وصف افضل للاس الفسلجية والجزئية لمظهر بقاء الاوراق الخضر وعلاقته بتجهيز النايتروجين ومقدرة امتصاص الجذور للنايتروجين وهندسة الجذور وتركيب الورقة وتحديد مدى فائدة هذا الشكل المظهري عندما يقلل التسميد النايتروجيني ومحدودية مصادر المياه (11) .

تأثير النايتروجين في تطور النبات

يؤثر النايتروجين في معظم عمليات تطور النبات ويقل عدد الاوراق ومعدل ظهورها وعدد العقد على الساق وعدد الاشطاء تحت ظروف محددة من النايتروجين وبحسب الانواع (51) و (92) وفي الحنطة والرز (51 و 55) . ويقل عدد

الامور بالحسبان قبل توظيفها في تجارب حقلية مكلفة على المدى الطويل ، بالرغم من ذلك ، احد اهم الاسهامات المهمة Arabidopsis هو زيادة معرفتنا للعلاقة بين النايتروجين الجاهز والممتص وتطور الجذر (75) .

الاستنتاج:

لابد من تبني منهج تكاملي يشمل دراسات وراثية وفلسجية وحقلية عن استجابة انواع المحاصيل لامتناس و تمثيل النايتروجين ليكون اساسيا في تفسير الآلية المنظمة NUE مما يعطي مربى النبات رؤية واضحة في تطبيق معايير الانتخاب ويسهل للمزارعين مراقبة برامج التسميد . يلخص هذا الاستنتاج النقاط الرئيسة التي لابد ان تؤخذ بالحسبان عند تطوير برامج ابحاث متكاملة في اكتشاف الجينات المؤثرة بصورة كبيرة في المظهر الخارجي عبر دراسات حقلية وفلسجية على المحاصيل المزروعة تحت مستوى منخفض او عال من التسميد النايتروجيني. ويمكن تصنيف الاهداف الرئيسة لتلك الابحاث :

1-يشمل منهج وظائف الجينوم على تحاليل متعددة حقلية وفلسجية وبيوكيميائية لمواقع الصفات الكمية حيث تجمع بيانات من عدد كبير من دراسات الاستنساخ الوراثي لتشخيص جينات استجابة النايتروجين في المواقع الموجودة في الخارطة الوراثية. بعد جمع كل البيانات المتوفرة من انواع محاصيل مختلفة متعلقة بالمواقع الجينومية سواء أكانت نوعية او غير نوعية لاستجابة تقليل التسميد النايتروجيني ،من الضروري تشخيص الجينات المرشحة المسيطرة في التعبير الجيني للصفات المرتبطة مع NUE لصفات حقلية (كالنمو و انتاج الحاصل الحيوي وحاصل الحبوب)، وقد تؤثر في صفات اخرى تتعلق بكفاءة الاستهلاك المائي مثلا. يمكن ان ينفذ هذا المنهج اولا في مجتمعات جديدة ولو انها غير متكيفة في حالات معينة لتنفيذ دراسات وراثية

deprivation (80). شخصت عدد كبير من الجينات المعبرة حيث يعتقد انها تؤدي اثرا رئيسا في التنسيق المشترك لاستجابة النبات للتغذية النايتروجينية وامكن عزل عدد كبير من الجينات المشفرة للتمائل الوراثي في النبات من بروتينات وبكتريا وخمائر معروفة بمشاركتها في مسار نقل اشارة الكربون والنايتروجين مثل PII و SNFI و TOR ولم تستطع تقنية النقل الجيني ولا المطفرات من اعطاء تفسيرات واضحة بان تلك البروتينات تؤدي اثرا مشابها في النباتات (31) حديثا فان التعبير الفائق DOFI كعامل استنساخ يشترك في تفعيل جينات عديدة تشفر لانزيمات مرتبطة مع ايض الاحماض العضوية اوضح بان نمو النبات ومحتوى البروتين ازداد تحت ظروف نايتروجين منخفضة (98) . تبين تلك النتائج بان تعديل مستوى التعبير الجيني للبروتينات المنظمة ربما يكون بديل جيد في تحسين NUE في نباتات المحاصيل ولو انه لا يوجد دليل واضح بان عامل الاستنساخ DOFI يؤدي الوظيفة التنظيمية نفسها في الحبوبيات (16). نفذت دراسات وراثية كمية بالتوازي مع تجارب على نبات Arabidopsis لتشخيص بعض الجينات المنظمة الرئيسة التي تسهم في تنظيم NUE والمعادن ومحتوى النايتروجين العضوي و انتاج الحاصل الحيوي تحت مستويات وطرائق مختلفة من التغذية النايتروجينية (49). ان رسم الخرائط الوراثية الدقيقة واستنساخ المواقع الجينية الرئيسة وتشخيصها سوف يعطي في المستقبل القريب نظرة شاملة عن الجينات الرئيسة المشتركة في كفاءة استعمال النايتروجين (38). وقد تكون وظيفة تلك الجينات متكافئة في الحبوبيات او في محاصيل اخرى مثل سلجم الزيت الذي يملك في اثناء مدد معينة من دورة حياته نماذج مختلفة تماما في ادارة النايتروجين مقارنة مع Arabidopsis (78) ولابد ان تؤخذ هذه

حيث تساعد تلك النماذج على التنبؤ بتغيرات نمو النبات وتطوره وانتاجيته في بيئات معينة وتسهل من ادارة الموارد مثل الاسمدة والمياه. ان استخدام نماذج معيارية للاصناف هو احد الاساليب التي قد تتبع في تشخيص الاداء الجيد للاصناف وعلاقته مع صفات فسلجية بسيطة كالموصوفة في الفقرات السابقة مما يسهل من ابحاث الجينوم والوراثة في تشخيص الجينات الرئيسية. ومما يلاحظ حتى على مستوى البحث العلمي ان هناك تسابقا محمومًا في زيادة معدلات التسميد وكأنه العامل الوحيد الذي يؤدي الى زيادة الحاصل، لذا لابد من اعادة النظر في هذا الاتجاه عبر اتباع طرائق التربية والتحسين واستنباط تراكيب وراثية تعطي حاصلًا مقبولًا في مستويات منخفضة من التسميد النايتروجيني لاسيما بعد ارتفاع تكاليف انتاجه ومحددات استخدامه على التربة والمياه.

المصادر:

- 1- Agrama, H.A.S., A.G. Zacharia., F.B. Said., and M. Tuinstra. 1999. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize. *Molecular Breeding*, 5: 187-195.
- 2- Alva, A.K., S. Paramasivam., A. Fares., J.A. Delgado., Jr. D. Mattos., and K. Sajwan. 2005. Nitrogen and irrigation management practices to improve nitrogen uptake efficiency and minimize leaching losses. *J. of Crop Improv.* 15: 369-420.
- 3- Atkinson, D., K.E. Black., L.A. Dawson., Z. Dunsiger., C.A. Watson., and S.A. Wilson. 2005. Prospects, advantages and limitations of future crop production systems dependent upon the management of soil processes. *Annals of Applied Biology*, 146: 203-215.
- 4- Banziger, M., F.J. Betran., and H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of high nitrogen environment for improving maize for low-nitrogen environment. *Crop Sci.* 37: 1103-1109.

كمية تحت مدخلات نايتروجين منخفضة، وسيكون ضروريا تطوير سلالات متطبعة لبيئة معينة، اما الحل الآخر فانه يتم بأجراء مسح كامل للجينوم لاسيما ما يرتبط برسم الخرائط المعتمدة على عدم اتران الارتباط الوراثي (71)، باستخدام مجاميع واسعة من التراكيب الوراثية المتطبعة وغير المتطبعة بالطرائق الزراعية الكافية لغرض التقييم الحقلية الكامل. ان الوظيفة الشائعة للجينات المرشحة يمكن ان تنفذ بمناهج وراثية امامية -عكسية لتشخيص الاليلات المفضلة والمسيطر على التعبير الجيني للصفة المقيدة قبل امكانية استخدامها في انتخاب المعلمات الجينية (Marker assisted selection) (59).

2- يجب ان يتصف المنهج الفسلجي - الجزيئي للنبات بالتكاملية ويوضح العمليات المنظمة لامتصاص النايتروجين وتمثيله واعادة دورته في اثناء نمو وتطور النبات تحت معاملات التسميد النايتروجيني المختلفة (36). سيحتاج في تلك الدراسات المتكاملة الى مراقبة التغيرات في طيف البروتين والجينات تحت ظروف تغذية نايتروجينية مختلفة (26) واعضاء مختلفة تحصد في مراحل مختلفة من تطور النبات لزيادة مقدرة الدلائل الفسيولوجية -والحقلية على التشخيص المسبق (31) ولو ان هذا المنهج يستغرق زمنا طويلا وكلفته عالية ويحتاج لتحليل كومبيوتر عالية التقنية حينما يطبق على المجتمعات، حيث يكون الطريق الوحيد لتشخيص مواقع الجينوم ومن ثم الجينات التي تسيطر على حركة ادارة النايتروجين في اثناء دورة حياة النبات الكامل. يمكن تنفيذ مثل تلك الدراسات المتكاملة باستخدام تقنيات حديثة مثل النايتروجين المعلم لتتبع التغيرات الوراثي لحركية توزيع النايتروجين داخل النبات (22 و 37).

3- لا بد من تطوير نماذج مضاهاة حديثة للمحاصيل من الدراسات والابحاث التطبيقية

- fertilizer on the concentrations of oil and protein in canola (*Brassica napus* L.) seed. *J. of Plant Nutrition* 23, 339–348.
- 14-Burger,M.,and L.E. Jackson . 2004. Plant and microbial nitrogen use and turnover: rapid conversion of nitrate to ammonium in soil with roots. *Plant and Soil*, 266: 289–301.
- 15-Cassman,K.G. 1999. Ecological intensification of cereal production on systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96: 5952–5959.
- 16-Cavalar,M.,Y.Phlippen.,F.Kreuzaler.,and C. Peterhansel. 2007. A drastic reduction in *DOF1* transcript levels does not affect *C4*-specific gene expression in maize . *J. of Plant Physio.*,164:1665-1674
- 17-Chapman,S.,and H.Baretto. 1997. Using a chlorophyll meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. *Agron. J.* 89: 557–562.
- 18-Drew, M.C.,and L.R.Saker . 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. *J. of Exper. Bot.* 26: 79–90.
- 19-Dupont, .FM.,and S.B. Altenbach . 2003. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis. *J. of Cereal Sci.* 38: 133–146.
- 20-Dwyer, L.M., A.M.Anderson ., B.L.Ma ., D.W. Stewart.,M.Tollenaar., and E.Gregorich . 1995. Quantifying the nonlinearity in chlorophyll meter response to corn leaf nitrogen concentration. *Can. J. of Plant Sci.* 75: 179–182.
- 21-Gallais,A.,and M.Coque . 2005. Genetic variation and selection for nitrogen use efficiency in maize: a synthesis. *Maydica*, 50: 531–537.
- 22- Gallais ,A.,M .Coque.,I.Quillere.,J.L.Prioul .,and B.Hirel . 2006.modeling post-silking N-fluxes in maize
- 5- Below,F.E. 1987. Growth and productivity of maize under nitrogen stress. In: E. Batan.,GO, Emerades ., M.Banzinger ,HR, Mickelson ., Pena-Valdivia(eds). *Developing Drought- and Low N-tolerant Maize.Proceedings of a Symposium*, 25–29, March 1996, Mexico: CIMMYT, P:240–243.
- 6- Beman, J.M., K.Arrigo.,and P.M. Matson.2005. Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. *Nature*, 434 : 211–214.
- 7-Bertand,H.,Le.G.Jacques.,N. Bertrand.,and G.Andre.2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: Towards central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J. of Exper. Bot.*,58: 9: 2369- 2387.
- 8- Bertin, P.,and A.Gallais. 2001. Physiological and genetic basis of nitrogen use efficiency in maize. II. QTL detection and coincidences. *Maydica*, 46: 53–68.
- 9- Boddey,R.M. 1995. Biological nitrogen fixation in sugar cane: A key to energetically viable biofuel production. *Critical Reviews in Plant Sci.*, 14: 263–279.
- 10-Borrell,A.K.,A.L,Garside.,S. Fukai.,and D.J.Reid. 1998. Season, nitrogen rate, and plant type affect nitrogen uptake and nitrogen use efficiency in rice. *Aust. J. of Agric Res*, 49: 829–843.
- 11-Borrell,A.K.,G.L.Hammer.,andR. G. Henzell. 2000. Does maintaining green leaf area in sorghum improve yield under drought? II. Dry matter and yield. *Crop Sci.* 40: 1037–1048.
- 12-Borrell, A.K., G.L.Hammer.,and E. Van Oosterom. 2001. Stay-green: a consequence of the balance between supply and demand for nitrogen during grain filling. *Ann. of App. Bio.* 138: 91–95.
- 13-Brennan,R.F.,M.G.Mason.,andG. H. Walton. 2000. Effect of nitrogen

- 32-Hocking, P.J., and M. Strapper. 2001. Effect of sowing time and nitrogen fertilizer on canola and wheat, and nitrogen fertilizer on Indian mustard. II. Nitrogen concentrations, N accumulation, and N use efficiency. *Aust. J. of Agric. Res.* 52: 635–644.
- 33-Hoisington, D., M. Khairallah., T. Reeves., J.M. Ribault., B. Skovmand., S. Taba., and M. Warburton. 1999. Plant genetic resource: what can they contribute toward increased crop productivity? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96: 5937-5943.
- 34-Irving, L.J., and D. Robinson. 2006. A dynamic model of Rubisco turn-over in cereal leaves. *New Phytologist*, 169: 493–504.
- 35-Kade M, Barneix AJ, Olmos S, Dubcovsky J. 2005. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid 'Langdon' durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene Gpc-B1. *Plant Breeding*, 124: 343–349.
- 36-Kichey, T., E. Heumez., P. Pocholle., K. Pageau., H. Vanacker., F. Dubois., J. Le Gouis., and B. Hirel. 2006. Combined agronomic and physiological aspects of nitrogen management in wheat (*Triticum aestivum* L.). Dynamic and integrated views highlighting the central role for the enzyme glutamine synthetase. *New Phytologist*, 169: 265–278.
- 37-Kichey, T., B. Hirel., E. Heumez., F. Dubois., and J. Le Gouis. 2007. Wheat genetic variability for post-anthesis nitrogen absorption and remobilisation revealed by ¹⁵N labelling and correlations with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Res.* 102: 22–32.
- 38-Krapp, A., and H.N. Truong. 2005. Regulation of C/N interaction in model plant species. *J. of Crop Improv.* 15: 127–173.
- 39-Laffite, H.R., G.O. Edmeades., and S. Taba. 1997. Adaptive strategies using ¹⁵N-labelling field experiments. *New Phytologist*, 172: 696–707.
- 23-Gastal, F., and G. Lemaire. 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *J. of Exper. Bot.* 53: 789–799.
- 24-Giampietro, M., S. Ulgiati., and D. Pimentel. 1997. Feasibility of large scale biofuel production. *BioScience*, 47: 587–600.
- 25-Guingo, E., Y. Herbert., and A. Charcosset. 1998. Genetic analysis of root traits in maize. *Agronomie*, 18: 225–235.
- 26-Gutierrez, R.A., L. Lejay., A.D. Dean., F. Chiaromonte., D.E. Shasha., and Coruzzi. 2007. Qualitative network models and genomewide expression data define carbon/nitrogen-responsive molecular machines in *Arabidopsis*. *Genome Bio.* 8, R7.
- 27-Habash, D. Z., S. Bernard., J. Shondelmaier., Y. Weyen., and S.A. Quarrie. 2006. The genetics of nitrogen use on hexaploid wheat: N utilization, development and yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 403–419.
- 28-Hirel, B., and A. Gallais. 2006. Rubisco synthesis, turnover and degradation: some new thoughts on an old problem. *New Phytologist*, 169: 445–448.
- 29-Hirel, B., J. Harrison., and A. Limami. 2003. Improvement of nitrogen utilization. In: PK, Jaiwal., RP, Singh (eds). *Improvement strategies for Leguminosae biotechnology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 201–220.
- 30-Hirel, B., and P.J. Lea. 2001. Ammonium assimilation. In: PJ, Lea., JF. Morot-Gaudry (eds). *Plant nitrogen*. Berlin: Springer-Verlag, 79–99.
- 31-Hirel, B., and G. Lemaire. 2005. From agronomy and ecophysiology to molecular genetics for improving nitrogen use efficiency in crops. *J. of Crop Improv.* 15: 369–420.

- identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 85–96.
- 48-London, J.G. 2005. Nitrogen study fertilizes fears of pollution. *Nature*, 433, 791.
- 49-Loudet, O., S. Chaillou, P. Merigout, J. Talbotec, and F. Daniel-Vedele. 2003. Quantitative trait loci analysis of nitrogen use efficiency in *Arapidopsis*. *Plant Physio.* 131: 345–358.
- 50-Mackay, A.D., and S.A. Barber. 1986. Effect of nitrogen on root growth of two corn genotypes in the field. *Agron. J.* 78: 699–703.
- 51-Mae, T. 1997. Physiological nitrogen efficiency in rice: nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. In: Ando T, ed. *Plant nutrition for sustainable food production and environment*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p: 51–60.
- 52-Mae, T., A. Makino, and K. Ohira. 1983. Changes in the amounts of ribulose biphosphate carboxylase synthesized and degraded during the life span of rice leaf (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physio.* 24: 1079–1086.
- 53-Malagoli, P., P. Laine, L. Rossato, and A. Ourry. 2005. Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest. *Annals of Bot.* 95: 853–861.
- 54-Martin, A., X. Belastegui-Macadam, I. Quillere, M. Floriot, M.H. Valadier, B. Pommel, B. Andrieu, I. Donnison, and B. Hirel. 2005. Nitrogen management and senescence in two maize hybrids differing in the persistence of leaf greenness. *Agronomic, physiological and molecular aspects. New Phytologist*, 167: 483–492.
- 55-Martre, P., J.R. Porter, P.D. Jamieson, and E. Tribou. 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen identified among tropical maize landraces for nitrogen-limiting environments. *Field Crops Res.* 49: 187–204.
- 40-Laine, P., A. Ourry, J.H. Macduff, J. Boucaud, and J. Salette. 1993. Kinetic parameters of nitrate uptake by different catch crop species: effect of low temperatures or previous nitrate starvation. *Physiologia Plantarum*, 88: 85–92.
- 41-Laperche, A., F. Devienne-Baret, O. Maury, J. Le Gouis, and B. Ney. 2007. A simplified conceptual model of carbon and nitrogen functioning for QTL analysis of winter wheat adaptation to nitrogen deficiency. *Theoretical and Applied Genetics*, 113: 1131–1146.
- 42-Lattanzi, F.A., H. Schnyder, and B. Thornton. 2005. The sources of carbon and nitrogen supplying leaf growth. Assessment of the role of stores with compartmental models. *Plant Physio.* 137: 383–395.
- 43-Lawlor, D.W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *J. of Exper. Bot.* 53: 773–787.
- 44-Le Gouis, J., D. Beghin, E. Heumez, and P. Pluchard. 2000. Genetic differences for nitrogen uptake and nitrogen utilization efficiencies in winter wheat. *Eur. J. of Agron.* 12: 163–173.
- 45-Lemaire, G., X. Charrier, and Y. Hebert. 1996. Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions. *Agronomie*, 16: 231–246.
- 46-Lemaire, G., E. van Oosterom, J. Sheehy, M.H. Jeuffroy, A. Massig-nam, and L. Rossato. 2007. Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Res.* 100: 91–106.
- 47-Lian, X., Y. Xing, H.Y.C. Xu, X. Li, and Q. Zhang. 2005. QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage

- 64-Oaks, A. 1992. A re-evaluation of nitrogen assimilation in roots. *Bio-science*, 42: 103–110.
- 65-Ortiz-Monasterio, J.I., K.D. Sayre, S. Rajaram, and M. McMahon. 1997. Genetic progress in wheat yield and nitrogen use efficiency under four nitrogen regimes. *Crop Sci.* 37: 898–904.
- 66-Oury, F.X., P. Berard, and M. Brancourt-Hulmel. 2003. Yield and grain protein concentration in bread wheat: a review and a study of multi-annual data from a French breeding program. *J. of Gen. and Breed.* 57: 59–68.
- 67-Peng, S., F.V. Garcia, R.C. Laza, A.L. Sanico, R.M. Visperas, and K.G. Cassman. 1996. Increased N-use efficiency using a chlorophyll meter on high yielding irrigated rice. *Field Crops Res.* 47: 243–252.
- 68-Plenet, D., and G. Lemaire. 2000. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical N concentration. *Plant and Soil*, 216: 65–82.
- 69-Presterl, T., G. Seitz M. Landbeck, W. Thiemt, W. Schmidt, and H.H. Geiger. 2003. Improving nitrogen use efficiency in European maize: estimation of quantitative parameters. *Crop Sci.* 43: 1259–1265.
- 70-Quarrie, S.A., A. Steed, and C. Calestani. 2005. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring3SQ1 and its use to compare QTLs from grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 110: 865–880.
- 71-Rafalski, A. 2002. Novel genetic mapping tools in plants: SNPs and LD-based approaches. *Plant Sci.* 162: 329–333.
- 72-Rampino, P., G. Spano, S. Pataleo, G. Mita, J.A. Napier, N. Difonzo, P. R. Shewry, and C. Perrota. 2006. Molecular analysis of a durum wheat 'stay green' mutant: expression pattern utilization in wheat. *Plant Physio.* 133: 1959–1967.
- 56-Masclaux, C., I. Quillere, A. Gallais, and B. Hirel. 2001. The challenge of remobilization in plant nitrogen economy. A survey of physio-agronomic and molecular approaches. *Annals of Applied Bio.* 138: 69–81.
- 57-Meinke, D.W., J.M. Cherry, C. Dean, S.D. Roundsley, and M. Koorn-ef. 1998. *Arabidopsis thaliana*: a model plant for genome analysis. *Science*, 282: 662–682.
- 58-Mickelson, S., D. See, F.D. Meyer, J.P. Garner, C.R. Foster, T.K. Blake, and A.N. Fisher. 2003. Mapping QTL associated with nitrogen storage and remobilization in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *J. of Exper. Bot.* 54: 801–812.
- 59-Mohan, M., S. Nair, A. Bhagwat, T.G. Krishna, M. Yano, C.R. Bhatia, and T. Sasaki. 1997. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding*, 3: 87–103.
- 60-Moll, R.H., E.J. Kamprath, and W.A. Jackson. 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron. J.* 74: 562–564.
- 61-Muruli, B.I., and G.M. Paulsen. 1981. Improvement of nitrogen use efficiency and its relationship to other traits in maize. *Maydica*, 26: 63–73.
- 62-Neumann, A.M., F. Ash, Y. Wu, C.R. Jensen, H. Naested, O. Mogense, and K.E. Koch. 2002. Soluble invertase expression is an early target of drought stress during the critical, abortion-sensitive phase of young ovary development in maize. *Plant Physio.* 130: 591–604.
- 63- Novitskaya, L., S.I. Trevanion, S. Driscoll, C.H. Foyer, and G. Noctor. 2002. How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. *Plant, Cell and Environment*, 25: 821–835.

- 80-Sheible, W.R., R. Morcuende, T. Czechowski, C. Fritz, D. Osuna, N. Palacios-Rojas, D. Schindelash, O. Thimm, M.K. Udvardi, and M. Stitt. 2004. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen. *Plant Physio.* 136: 2483–2499.
- 81-Sinclair, T.R. 1998. Historical changes in harvest index crop nitrogen accumulation. *Crop Sci.* 38: 638–643.
- 82-Sinclair, T.R., L.C. Purcell, and C.H. Sneller. 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends in Plant Sci.* 9: 70–75.
- 83-Simmonds, N.W. 1995. The relation between yield and protein in cereal grains. *J. of the Sci. of Food and Agric.* 67: 309–315.
- 84-Singh, U., J.K. Ladha, E.G. Castillo, G. Punzalan, A. Tirol-Padre, and M. Duqueza. 1998. Genotypic variation in nitrogen use efficiency. I. Medium- and long-duration rice. *Field Crops Res.* 58: 35–53.
- 85-Smil, V. 1999. Detonator of the population explosion. *Nature*, 400: 415.
- 86-Smil, V. 2006. Nitrogen in crop production; an account of global flows. *Global Biogeochemical Cycles*, 13: 647–662.
- 87-Stulen, I., M. Perez-Soba, E.J. DeKok, and L. Van Der Eerden. 1998. Impact of gaseous nitrogen deposition on plant functioning. *New Phytologist*, 139: 61–70.
- 88-Subedi, K.D., and B.L. Ma. 2005. Nitrogen uptake and partitioning in stay-green and leafy maize hybrids. *Crop Sci.* 45: 740–747.
- 89-Tabuchi, M., T. Abiko, and T. Yamaya. 2007. Assimilation of ammonium and re-utilization of nitrogen in rice (*Oryza sativa* L.). *J. of Exper. Bot.* 58: 2319–2327.
- of photosynthesis related genes. *J. of Cereal Sci.* 43: 160–168.
- 73-Ranalli, P. 2003. Breeding and methodologies for the improvement of grain legumes. In: Jaiwal PK, Singh RP, (eds). *Improvement strategies for Leguminosae biotechnology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p: 3–21.
- 74-Rayner, P.L. 2002. Canola: an emerging oilseed crop. In: Janick J, Whipkey A, eds. *Trends in new crops and new uses*. Alexandria, VA: ASH Press, 122–126.
- 75-Remans, T., P. Nacry, M. Pervet, S. Filleur, E. Diatoff, E. Mounier, P. Tillard, B.G. Forde, and A. Gojon. 2006. The *Arabidopsis* NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate rich patches. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103, 19206–19211.
- 76-Rossato, L., P. Laine, and A. Ourry. 2001. Nitrogen storage and remobilization in (*Brassica napus* L.) during the growth cycle: nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns. *J. of Exper. Bot.* 52: 1655–1663.
- 77-Sage, R.F., R.W. Pearcy, and J.R. Seeman. 1987. The nitrogen use efficiency in C3 and C4 plants. *Plant Physio.* 85: 355–359.
- 78-Schulze, W., E.D. Schulze, J. Stadler, H. Heilmeier, M. Stitt, and H. A. Mooney. 1994. Growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana* in relation to storage of starch and nitrate in the wild type and in the starch-deficient and nitrate-uptake deficient mutants. *Plant, Cell and Environment*, 17: 795–809.
- 79-Seebauer, J.R., S.P. Moose, B.J. Fabbri, L.D. Crossland, and F.B. Below. 2004. Amino acid metabolism in maize earshoots. Implications for assimilate preconditioning and nitrogen signaling. *Plant Physio.* 136: 4326 – 4334.

- 96-Wang, R.L.,A. Stec., J. Hey., L.Lukens.,and J. Doebley. 1999. The limits of selection during maize domestication. *Nature*, 398: 236–239.
- 97-Wiesler, F.,and W.J.Horst . 1994. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions. *Plant and Soil*,163: 267–277.
- 98-Yanagisawa,S.,A.Akiyama.,H.Kisaka., H. Uchimiya., and T.T. Miwa. 2004. Metabolic engineering with Dof1 transcription factor in plants: improved nitrogen assimilation and growth under low nitrogen conditions. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 101: 7833–7838.
- 99-Yano,M.2001.Genetic and molecular dissection of naturally occurring variation. *Current Opinion in Plant Bio.* 4: 130–135.
- 100-Yau, SK.,and N, Thurling. 1987. Variation in nitrogen response among spring rape (*Brassica napus*) cultivars and its relationship between nitrogen uptake and utilization. *Field Crops Res.*16: 139–155.
- 101-Zhang,H.,and B.G.Forde . 1998. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 279: 407–409.
- 102-Zhu, Z. 2000. Loss of fertilizer N from the plant–soil system and the strategies and techniques for its reduction in China. *Soil Environmental Science*, 9: 1–6.
- 90-Tabuchi ,M.,T.Sugiyama .,K. Ishiyama.,E.Inoue .,T Sato .,H. Takahas-hi .,and T.Yamaya . 2005. Severe reduction in growth and grain filling of rice mutants lacking OsGS1; 1,a cytosolic glutamine synthetase 1;1. *The Plant J.* 42: 641–655.
- 91-Tilman,D.1999.Global environmental impacts of agriculture expansion; the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96: 5995–6000.
- 92-Trapani, N.,and A.J.Hall . 1996. Effects of leaf position and nitrogen supply on the extension of leaves of field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant and Soil*, 184: 331–340.
- 93-Uribelarrea, M.,F.B.Below .,and S.P.Moose. 2004. Grain composition and productivity of maize hybrids derived from the Illinois protein strains in response to variable nitrogen supply. *Crop Sci.* 44: 1593–1600.
- 94-Uribelarrea,M.,F.E.Below.,and S.P. Moose . 2007. Divergent selection for grain protein affects nitrogen use in maize. *Field Crops Res.* 100: 82–90.
- 95-Vos, J., P.E.L.Van De Putten.,and C.J.Birch . 2005. Effect of nitrogen supply on leaf appearance, leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Res.* 93: 64–73.