

# 氮素分配方式对冬小麦/夏玉米氮素利用相关生理参数和产量的影响



刘宪昌, 张春林, 郭程瑾, 肖凯\*

河北农业大学农学院, 河北保定 071001

**摘要:** 本研究针对河北平原区冬小麦/夏玉米周年两熟作物生产应答氮素供应特征有待深入阐明现状, 探讨了氮素不同分配方式对上述作物氮素吸收及相关生理参数和产量性状的影响。结果表明, 与对照 (CK, 底施和追施比例 5:5) 相比, 处理 1 (T1, 底施和追施比例 6:4) 小麦和玉米生育前期 (拔节期) 群体叶面积指数 (LAI) 和干质量增大, 植株光合参数 (Chl 含量、Pn 和 gs)、含氮量和氮累积量、硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性提高; 但该处理生育后期上述群体性状、植株光合参数、氮素吸收和累积、氮同化酶活性与对照相比变劣。与 T1 表现相反, 处理 2 (T2, T1, 底施和追施比例 4:6) 小麦和玉米生育前期上述性状劣于 CK, 而生育后期 (开花至成熟) 表现明显优于 CK。依据成熟期产量, 小麦和玉米在处理间排序均表现为 T2>CK>T1。基因表达分析表明, 参与开花期氮素吸收的小麦 NRT 基因 *TaNRT1.1* 和 *TaNRT2.1* 以及玉米 NRT 基因 *ZmNRT1.2* 和 *ZmNRT2.1* 与同期植株氮素累积量、参与硝酸盐还原的小麦 NR 基因 *TaNR3* 和玉米 NR 基因 *ZmNR3.1* 与同期 NR 活性、参与谷氨酰胺合成的 GS 基因 *TaGS2.2* 和玉米 GS 基因 *ZmGS2* 与同期 GS 活性呈紧密正向联系, 表明上述基因表达水平对小麦和玉米植株氮素吸收和同化特征具有重要影响。结果表明, 施氮减底增追 (T2) 氮素运筹方式通过提高特定氮素吸收和同化基因表达水平, 改善植株生育中后期氮素利用及相关生理参数, 增强冬小麦/夏玉米植株氮效率和产量形成能力。

**关键词:** 冬小麦/夏玉米; 氮素分配; 氮素吸收同化; 生理参数; 产量

**DOI:** [10.57237/j.life.2023.01.001](https://doi.org/10.57237/j.life.2023.01.001)

## Effects of Nitrogen Allocation Mode on Physiological Parameters Related to Nitrogen Utilization and Yield of Winter Wheat/Summer Maize

Liu Xianchang, Zhang Chunlin, Guo Chengjin, Xiao Kai\*

College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China

**Abstract:** In this study, according to the issue that the nitrogen supply response characteristics of winter wheat/summer maize across whole year in Hebei plain is needed to be further clarified, the effects of different nitrogen distribution modes on nitrogen uptake, related physiological parameters and yield traits of these crops were investigated. The results showed that compared with control (CK, the ratio of basal application to topdressing 5:5), the population leaf area index (LAI) and

基金项目: 中央引导地方科技发展资金项目 (216Z6401G); 国家自然科学基金项目 (31872869).

\*通信作者: 肖凯, [xiaokai@hebau.edu.cn](mailto:xiaokai@hebau.edu.cn)

收稿日期: 2022-11-08; 接受日期: 2022-12-29; 在线出版日期: 2023-03-28

<http://www.lifescitech.org>

dry mass of wheat and maize increased in treatment 1 (T1, the ratio of basal application to topdressing 6:4) at early growth stage (jointing stage). In addition, the photosynthetic parameters (Chl content, Pn and gs), nitrogen content and nitrogen accumulation, nitrate reductase (NR) and glutamine synthase (GS) activities were also increased. However, the above population traits, plant photosynthetic parameters, nitrogen uptake and accumulation, and nitrogen assimilation enzyme activities during the late growth stages of this treatment were worse than those of CK. In contrast to T1, the above traits of wheat and maize in treatment 2 (T2, the ratio of basal application and topdressing 4:6) were worse than CK at early growth stage, but significantly better than CK at the late growth stages (flowering to maturity). According to the yield behavior at maturity stage, the ranking of the treatments was shown to be T2>CK>T1. Gene expression analysis showed that the expression levels of NRT genes *TaNRT1.1* and *TaNRT2.1* in wheat and NRT genes *ZmNRT1.2* and *ZmNRT2.1* in maize were involved in nitrogen uptake at flowering stage; those of wheat NR gene *TaNR3* and maize NR gene *ZmNR3.1* were tightly associated with nitrate reductase (NR) activities; the wheat GS gene *TaGS2.2* and the maize GS gene *ZmGS2* were related to the activities of glutamine synthetase (GS). These results indicated that the expression levels of these genes had crucial effects on the nitrogen uptake and assimilation characteristics of wheat and maize plants. Our investigation suggested that T2 treatment significantly enhanced the expression levels of specific genes associated with nitrogen uptake and assimilation. It improves the nitrogen utilization and related physiological parameters during the late growth stages by which to enhance the nitrogen efficiency and yield formation ability of the winter wheat/summer maize plants.

**Keywords:** Winter Wheat / Summer Maize; Nitrogen Allocation Mode; Nitrogen Uptake and Assimilation; Physiological Parameter; Yield

## 1 引言

小麦和玉米是我国重要的粮食作物。据统计，我国 2019 年小麦播种面积为 2298.4 万公顷，玉米种植面积达到 3813.3 万公顷，上述作物种植规模和产量水平对于保障国家粮食安全具有重要实践意义[1]。其中，在河北平原区，冬小麦/夏玉米周年两熟种植是该生态区的重要种植制度，近年来上述作物显著提高的产量水平，在有效提升该区作物光热资源利用效率和作物可持续生产能力中发挥着重要作用[2-3]。

氮素是作物必需的大量矿质营养元素，是植株体内蛋白质、核酸和磷脂等生命大分子的重要组成成分[4-6]。因农田土壤氮素供应通常不能满足作物高产优质生产需求，通过底施和追施等方式人工补充氮肥是促进小麦和玉米产量和品质提高的重要措施[7-9]。近年来，前人针对我国北方地区不同施氮处理下冬小麦和夏玉米氮素吸收利用规律、植株生育性状、产量构成因素、干物质积累、转运及产量和品质的研究已有较多报道[10-14]。相关研究结果对于有效指导该生态区冬小麦/夏玉米周年两熟生产中合理氮素应用和作物高产高效实践发挥了重要指导作用。

河北太行山山前平原滹沱河流域是河北平原区重要的冬小麦和夏玉米产区，该区域地质演化因受河流冲击的较大影响，形成了具有相对独特的地理特征，

在农田土壤上表现为耕层土质偏轻、耕层下方（20~100 cm）土层质地偏重沙性[15-16]。因此，与土壤耕层及下方土层偏粘性的其他地区相比，该生态区农田的土壤保水保肥能力较差，氮素和水分运筹方式与其他地区相比存在差异[17]。在作物节水栽培条件下，进一步优化氮素分配方式对于促进该地区冬小麦和夏玉米可持续生产能力和资源利用效率具有重要的实践意义。基于此，本研究针对该生态区特定的土壤特征，针对迄今有关该区冬小麦/夏玉米周年两熟节水栽培生产下合理氮素运筹模式对作物产量及相关生理机制研究尚少的现状，通过设置冬小麦和夏玉米底追比处理田间试验，研究了不同氮素分配方式对冬小麦/夏玉米生育期间群体性状、植株氮素吸收利用及相关生理特性和产量性状的影响。旨在通过本项研究，为该生态区以及其他类似土壤特征的节水冬小麦/夏玉米周年两熟作物生产中合理氮素运筹提供理论依据。

## 2 材料与方法

### 2.1 试验设计

试验于 2020-2021 和 2021-2022 生长季在试验设置

在新乐市中同村河北农业大学试验基地进行。冬小麦和夏玉米周年试验在相同地块进行, 供试土壤为典型的河流冲击土壤(20-100 cm 为沙性基质), 耕层(0~20 cm) 土壤有机质含量为 1.45%, 全氮含量 0.076%, 碱解氮含量 75.6 mg/kg, 速效磷含量 23.5 mg/kg, 可交换性钾含量 117.9 mg/kg。试验设置下述 3 种处理, 分别为对照(CK, 小麦和玉米氮素底追比均为 5:5)、增底减追(小麦和玉米氮素底追比均为 6:4, T1)和减底增追(小麦和玉米氮素底追比均为 4:6, T2)。冬小麦和夏玉米全生育期施氮总量分别为 225 kg/hm<sup>2</sup> 和 240 kg/hm<sup>2</sup>。冬小麦和夏玉米底肥均采用深松全层施肥方式, 小麦追肥在拔节期结合灌水进行, 夏玉米追肥在大口期采用施肥机在行侧沟施。供试小麦品种为石农 086, 玉米品种为先玉 1466。小区面积 32m<sup>2</sup>(长 8 m、宽 4 m), 重复三次。试验采用节水栽培管理, 冬小麦全生育期灌底墒水(75 mm)和拔节水(60 mm) 2 水, 采用 15 cm 等行距种植形式, 两年度播期分别为 10 月 8 日和 10 月 10 日, 依据种子发芽率调整播量, 实现基本苗 330 万/hm<sup>2</sup> 左右; 夏玉米全生育期灌蒙头水(82.5 mm)和灌浆水(60 mm) 2 水, 采用 60 cm 等行距种植形式, 根据种子发芽率精量播种实现基本苗 6.45 万/hm<sup>2</sup> 左右。冬小麦和夏玉米均底施五氧化二磷 60 kg/hm<sup>2</sup>, 氧化钾 90 kg/hm<sup>2</sup>。各处理小区其他管理措施与生产中高产大田相同。

## 2.2 测定内容和方法

### 2.2.1 叶面积指数(LAI)和群体干质量

在冬小麦拔节期、开花期、灌浆中期和蜡熟期以及夏玉米拔节期、吐丝期、灌浆中期和成熟期, 各处理小区选取长势均匀的代表型植株(小麦 20 株、玉米 3 株), 采集各株绿色叶片, 用叶面积仪(LA-S 型)测定所有叶片叶面积, 计算出单株叶面积。进一步依据单株叶面积和基本苗换算叶面积指数(LAI)。将测试植株根系剪掉, 地上部分连同测试叶面积的叶片样本置于 105℃ 烘箱杀青 30 min 后, 再于 85℃ 下烘至恒重后称重, 依据单株干质量和基本苗数计算群体干质量。

### 2.2.2 光合参数

在拔节、开花、灌浆中和蜡熟期(小麦)/成熟期(玉米), 选取各处理小区植株上位代表性展开叶片,

采用叶绿素仪(SPAD-502)测定叶绿素含量。同期, 于晴天上午 9:00-11:00, 采用光合作用测试系统(LICOR-6200)测定供试冬小麦和夏玉米品种上位展开叶光合速率(Pn)、气孔导度(gs)和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci)。上述光合参数的具体测定方法均参照仪器使用说明进行。

### 2.2.3 植株含氮量和氮累积量

利用上述测试冬小麦和夏玉米各生育时期群体干质量的烘干样本, 采用 AA3 型连续流动分析仪(德国 SEALAA3)测定植株含氮量; 依据各作物处理小区的植株含氮量与群体干质量乘积值, 获得植株氮累积量。

### 2.2.4 植株氮同化酶活性

在测试上述群体性状时期, 采集植株上位展开叶样本, 测定硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性等植株氮同化酶活性。其中, NR 活性测定参照 Zou 等(2000)的方法进行[18], GS 活性测定参照 Jin 等(2007)的方法进行[19]。

### 2.2.5 植株氮素吸收和同化相关基因表达特性

在小麦开花期和玉米吐丝期, 分别采集小麦旗叶和玉米穗位叶, 置于液氮内速冻后于 -80℃ 超低温保存备用。参照 Guo 等(2013)的方法[20], 采用实时定量 qRT-PCR 技术, 测定参与植株氮素吸收转运的小麦和玉米硝酸盐转运蛋白(NRT)家族基因以及各种氮同化关键酶(NR 和 GS)家族基因的转录本丰度。用于检测的上述 NRT 家族成员和氮同化酶家族基因名称、各自 GenBank 登录号和扩增基因正反向引物见表 1。

### 2.2.6 产量构成因素和产量

小麦成熟期, 查数小麦各处理小区 1 m<sup>2</sup> 样点全部穗数, 换算出单位面积穗数; 依据各试验小区代表性植株 30 株麦穗籽粒数量计算穗粒数, 利用称量 500 粒风干籽粒质量获得千粒重; 采用微型小麦收割机收获 5 m<sup>2</sup> 样点籽粒, 风干后称重换算单位面积产量。玉米成熟期, 查数各处理小区双行 15 行长样点全部果穗, 换算出单位面积穗数; 查数 20 穗代表性果穗籽粒数量, 计算穗粒数; 称量 500 粒风干籽粒重量, 获得千粒重; 人工收获 6 m<sup>2</sup> 样点玉米果穗, 风干后脱粒称重, 换算单位面积产量。

## 2.2.7 数据计算和统计学分析

采用 Microsoft 中 Excel 工具计算数据平均值、标

准差值和统计学显著性测定。由于年度处理间测试性状表现规律一致，用两个试验年度性状均值进行分析。

表 1 小麦和玉米硝酸盐转运蛋白家族基因和氮同化酶家族基因信息及引物

Table 1 Information of genes in nitrate transporter family and those in nitrogen assimilation families as well as related primers used

作物种属	基因名称	GenBank 登录号	正向引物 (5'-)	反向引物 (5'-)
小麦	<i>TaNRT1.1</i>	AY587265	GCATGCGAAGCTTATGTATGG	TCAGCCCAGCCATCATCAGG
	<i>TaNRT1.2</i>	AY587264	TGGCAAGGAC CCCAGTACTT	GGTAATTTCCAGCCGAGATGTT
	<i>TaNRT2.1</i>	XM_044549979	GGCATGCACTCTTCCCCTCG	TGCCACGTTCCGAGCGGGAG
	<i>TaNRT2.2</i>	LC278396	C GGCAGGCGCAACGTCATCC	ATTACGCTGGGGCTGCC
	<i>TaNRT2.3</i>	AY053452	CCAACAATACACCCAGCATGT	CGCAAAACCAGCGTTTCCTT
	<i>TaNRT2.4</i>	XM_044587118	CTCTCCCTGTGGCGCTCATC	AGCTACCCAGCTGCCACATC
	<i>TaNRT2.5</i>	AF332214	CAACGTCATCCTTGCCACGT	CACAGGTACCTCGCATGCGT
	<i>TaNR1</i>	XM_044588517	A GGAGGAGCTCCTCGAGCG	CGCCTGCGATGCCGTGAGG
	<i>TaNR2</i>	XM_044572310	TCGCCATCACGCCAACCTG	TCAAACAGGGCCTTAGTTCTCT
	<i>TaNR3</i>	XM_044561748	GAACCGTATGTACGTGCATG	CCCTCAACCGAAGCCGCGTA
	<i>TaNR4</i>	XM_044554492	CTC CTCTCTTAGTACGTAGCA	CATGCACGTACATACGGTTCTC
	<i>TaNR5</i>	XM_044551303	GAGAACCGTACGTGCGTGA	TTCACATCCTTGCTGAGGGG
	<i>TaNR6</i>	XM_044558374	CGCGACAATGTTTAGCTGTAC	CCATGGCCGATTTGGCCATC
	<i>TaNR7</i>	XM_044548566	GGCTGGAAGAGTGGGGTACGA	GCACTCCCATGGCCGATTTGG
	<i>TaGS1</i>	XM_044564830	CCGTTTCCGTTTGTTGCATA	CTTGTGTGTTTGACACGCCTC
	<i>TaGS2.1</i>	JF894116	CGAGGCTGTTCGTCCGTCGT	CAGGGATTGTACAGACCCAAC
	<i>TaGS2.2</i>	KY640323	TCGCTGCCAAGAAGCTGGCG	TACAGACAGTGCCCCGACGG
	<i>TaGS3</i>	XM_044558079	GTGGCCATTG GAGGATTTGG	GTAGTCCTGTGTGTTTGACACG
玉米	<i>ZmNRT1.1</i>	NM_001112455	GACGGCATGAAGAGCCTCG G	GCCCTTGTCAGGTCGTCGG
	<i>ZmNRT1.2</i>	AY968680	TCGGCGTGGTGAACCTGCTG	GTGCCAGCCTCGTGACCAAAT
	<i>ZmNRT2.1</i>	XM_008646941	GCGTACGTACTTGTAGTTCTG	GACGTACGTGTACACCGATCCA
	<i>ZmNRT2.2</i>	AY559405	CGCGGGGCTCACGCAGCTGC	TGCTCTTCTCGTCGTCGTTCC
	<i>ZmNRT2.3</i>	XM_008658573	GC AGCCAGTCCAAGCACACTA	ACCACACGTACGGAGTCATCACGA
	<i>ZmNRT2.4</i>	XM_020550601	TGTGCACGCTCCCGCTGGC	CCGTTGCATACATTTGTTCCTC
	<i>ZmNR1</i>	AF153448	ATGTCCGAGGTGCGCAAGCAC	TCCTCGGTGCAGTCGGTGCC
	<i>ZmNR2</i>	NM_001305856	CGTTGGAAGGATACTGTAAGGTTT	CATGTTGCACATTCCGAGGGC
	<i>ZmNR3</i>	XM_020538578	GCCGAACCTAGAGAAGATGAA	ACACACATTCCTCCACTGGGG
	<i>ZmNR3.1</i>	NM_001175872	GCTAACGGATGTCGTCAAGGT	GTTCTAGCTAGATCGACGCGT
	<i>ZmNR4</i>	ZMU20450	CGCCTTGACGAGTGGAAGTAC	AGAGCAGAGCCAGCGTGCC
	<i>ZmNR5</i>	XM_008666285	GATGCACCTCGTCTACGCCA	ACTTCCACCCCTCCTCGGGG
	<i>ZmNR6</i>	XM_008681046	TCGGAAGCTTTGGCTAACGAAT	CCAATACATCTCAATCATGGCC
	<i>ZmGS1</i>	X65926	GGCATGATCGCCGAGACCA	GTTCCCGAGCAATACACTGGAG
	<i>ZmGS2</i>	MZEGS1D	ATGCGCATTCTCGAGGGAGCCCA	GTTCCCGAGCAATACACCGGA
	<i>ZmGS3</i>	MZEGS1C	ACACCACCATCCTGTGGAAGG	GAGCAGTACACTGGAGACCG
	<i>ZmGS4</i>	MZEGS1B	AAGCCCTGAGG GCTAAGGCG	ACGACGACCTGACCCCCGG
	<i>ZmGS5</i>	MZEGS1A	TGAGGCAT CCCGTGGCCG T	GCTATGCAGGACTAGCGGTAG
	<i>ZmGS6</i>	EU963258	GCTGA AGGATGGTTC AGGCA	ATATCCGATGAACCAAAGACAG



### 3 结果与分析

#### 3.1 氮素分配比例处理对小麦玉米叶面积指数和干质量的影响

各生育时期（拔节、开花、灌浆中和蜡熟（小麦）/成熟（玉米））供试冬小麦和夏玉米品种的叶面积指数（LAI）和群体干质量见图 1。与对照（CK，底追比 5:5）相比，减底增追处理（T1，底追比 6:4）小麦和玉

米在生育前期（拔节）LAI 和群体干质量增大，但在生育后期（开花以后）LAI 和群体干质量表现变劣；与 T1 相反，减底增追处理（T2，底追比 4:6）小麦和玉米在拔节期 LAI 和群体干质量较 CK 减小，但在开花期以后生育后期 LAI 和群体干质量较 CK 增大（图 1）。表明减底增追氮素分配方式具有改善冬小麦和夏玉米生育后期光合同化面积和群体植株干物质生产能力的效果。

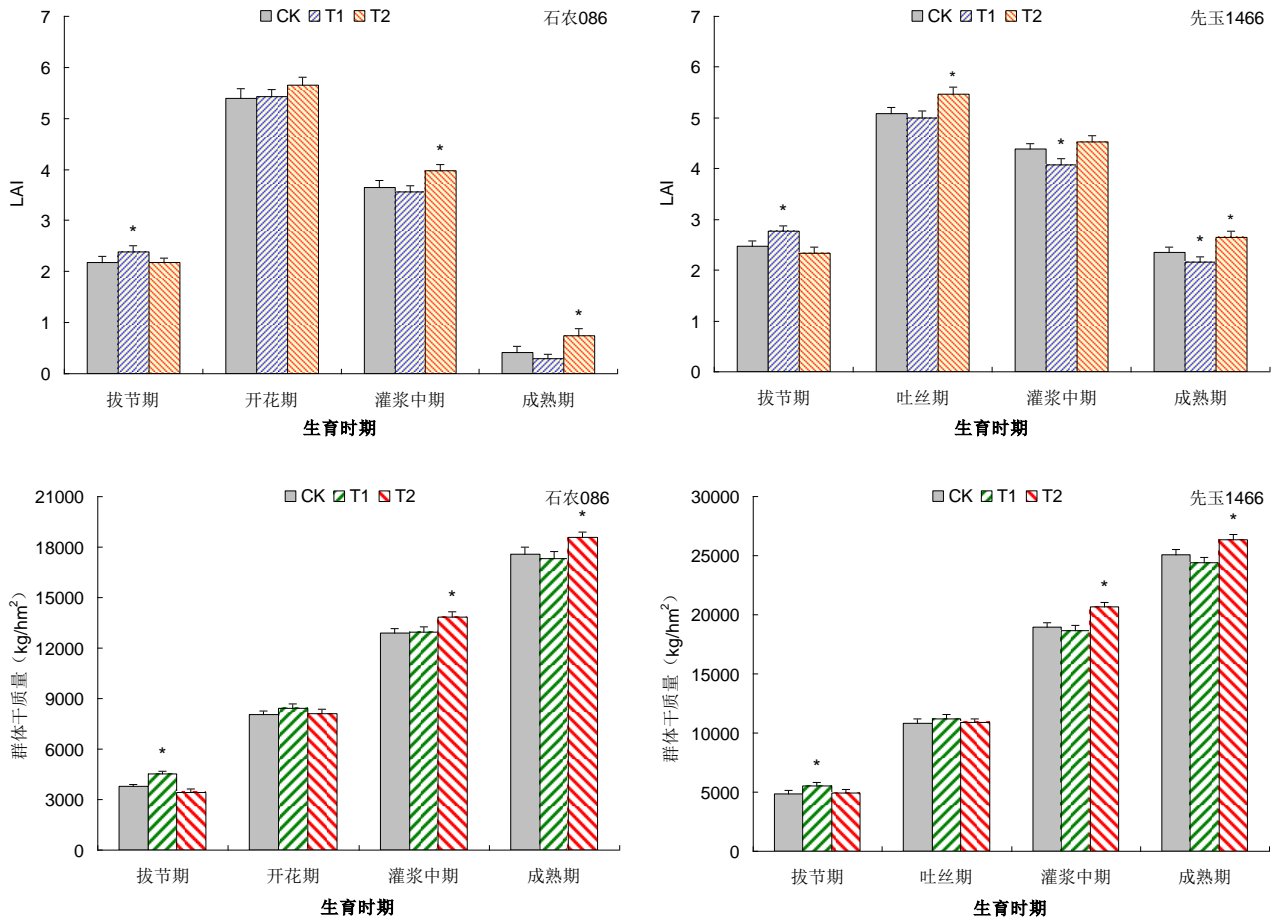


图 1 不同处理小麦玉米各生育时期 LAI 和群体干质量

Figure 1 LAI and population biomass of wheat and maize cultivars at various growth stages under different treatments

#### 3.2 氮素分配比例处理对小麦玉米植株光合特性的影响

供试冬小麦和夏玉米品种不同处理各测试时期的叶片 Chl 含量、光合速率（Pn）、气孔导度（gs）和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度（Ci）等光合参数见图 2。与 CK 相比，T1

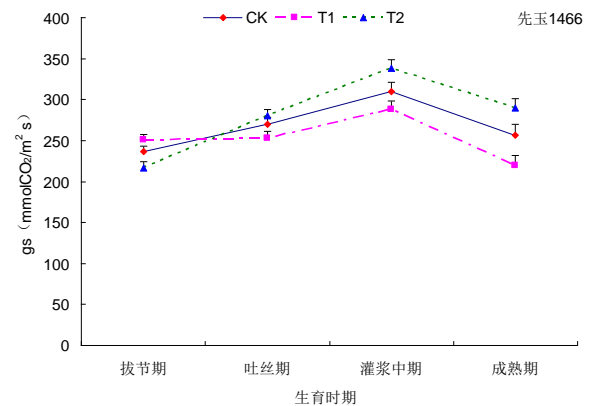
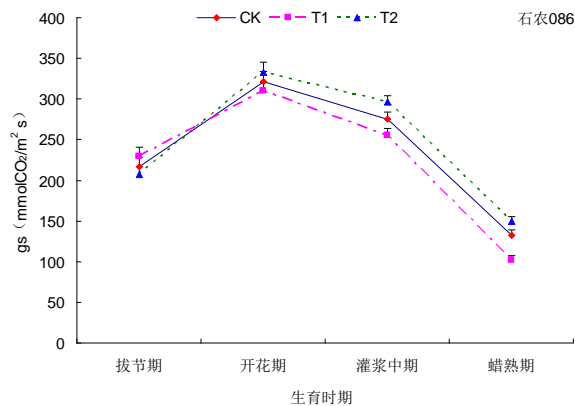
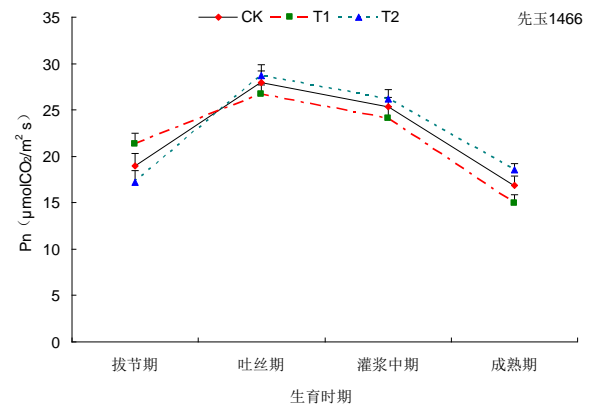
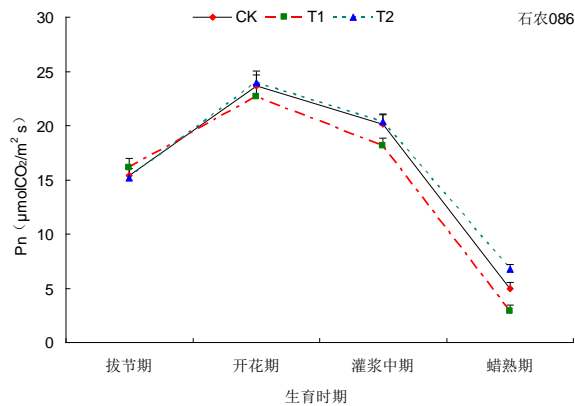
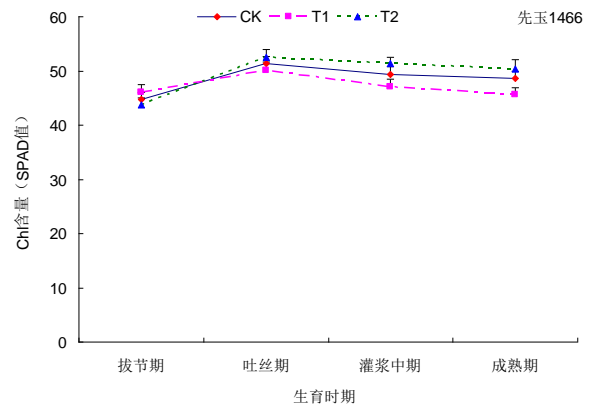
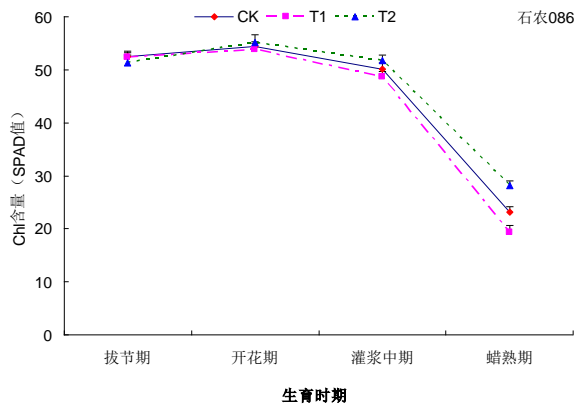
处理下供试冬小麦和夏玉米品种在拔节期的 Chl 含量、Pn 和 gs 增高，Ci 降低；在生育后期则表现为 Chl 含量、Pn 和 gs 降低，Ci 增高。与 T1 处理冬小麦和夏玉米上述各光合参数在各测试时期的表现不同，T2 处理各作物在拔节期的 Chl 含量、Pn 和 gs 较 CK 下降，Ci 较增高；而在生育后期该处理的上述光合参数表现与拔节期相反（Chl 含量、Pn 和 gs 较 CK 提高，Ci 较 CK 降

低)。结果表明,不同氮素底追分配方式对冬小麦和夏玉米生育期间光合参数具有较大影响。其中,减底增追处理对植株生育后期的光合碳同化能力具有明显正向调控效应。

### 3.3 氮素分配比例处理对小麦玉米植株氮分吸收利用特性的影响

不同处理供试冬小麦和夏玉米品种各生育时期的植株含氮量和氮累积量见图3。与上述植株群体性状和

光合参数在不同时期的表现类似,表现为与CK相比,T1处理下冬小麦/夏玉米在拔节期的植株含氮量和氮累积量增高,而在生育后期(开花-成熟)的植株含氮量和氮累积量降低。与CK相比,T2处理下冬小麦/夏玉米则表现为在拔节期的上述植株氮素性状降低,而在生育后期的植株含氮量和氮累积量增大(图3)。表明适当增大冬小麦/夏玉米氮素追施比例,有利于增强节水栽培处理下植株的氮素吸收和积累能力,进而改善作物植株光合同化面积、光合特性和干物质生产能力。



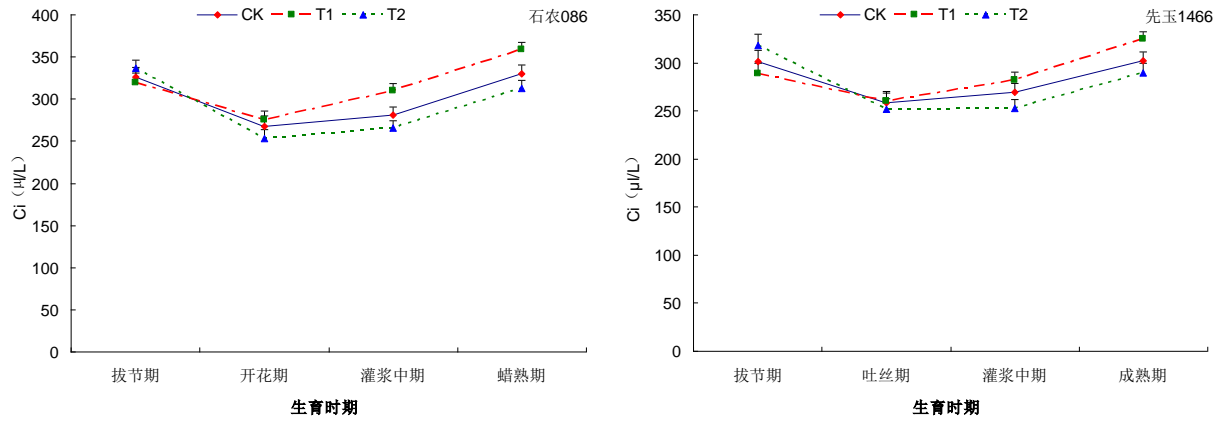


图 2 不同处理小麦玉米各生育时期光合参数

Figure 2 Photosynthetic parameters of wheat and maize cultivars at various growth stages under different treatments

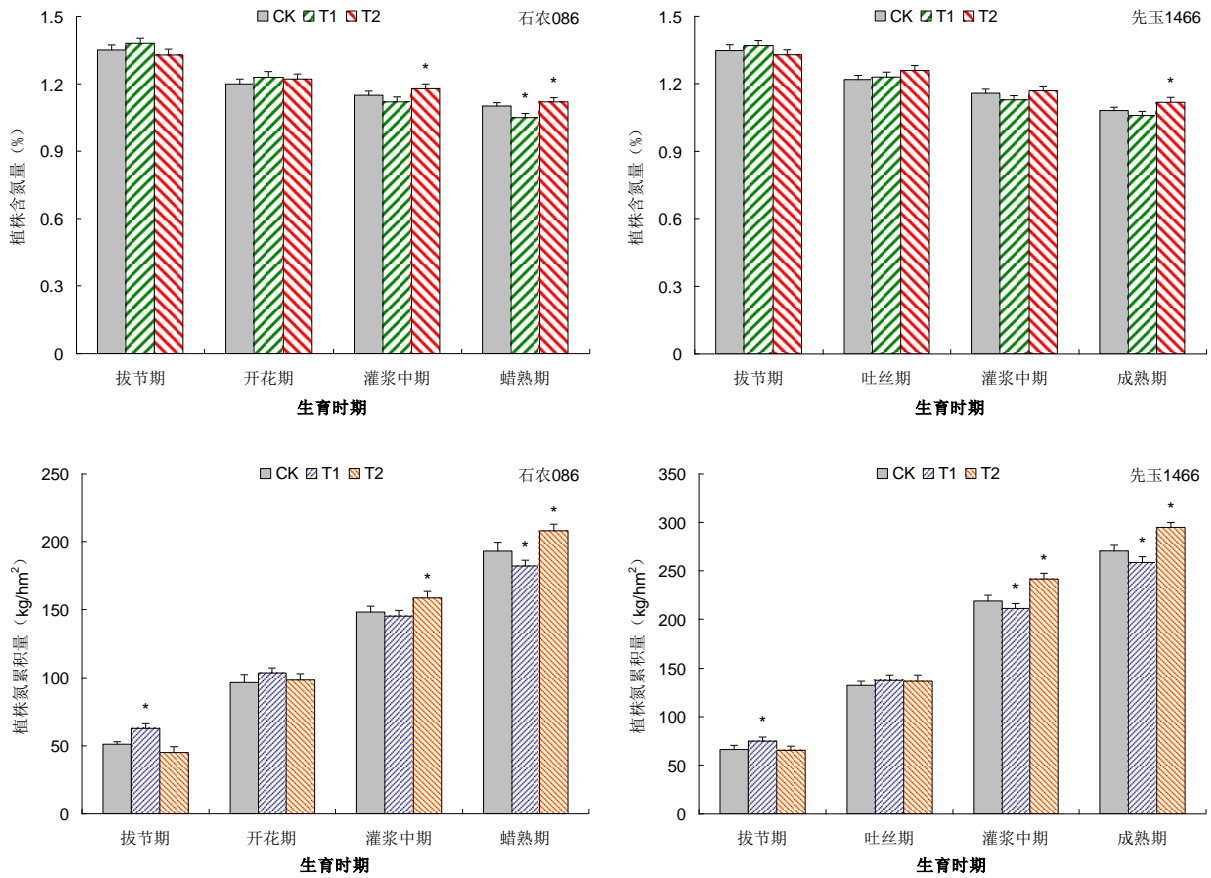


图 3 不同处理小麦玉米各生育时期含氮量和氮累积量

Figure 3 Concentrations and accumulative amounts of nitrogen of wheat and maize cultivars at various growth stages under different treatments

### 3.4 氮素分配比例处理对小麦玉米氮同化酶活性的影响

不同处理下冬小麦和夏玉米各测试时期的植株硝

酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性见图 4。结果表明, 与 CK 相比, T1 和 T2 两处理下小麦和玉米各测试时期的上述氮同化酶活性表现不同。其中, 在拔节期, T1 处理下小麦和玉米的 NR 和 GS 活性高于 CK, 而 T2 处理下小麦和玉米上述氮同化酶活性低于

CK; 在生育后期, 处理间氮同化酶活性表现特征与拔节期相反, 即 T1 处理下 NR 和 GS 活性低于 CK, 而 T2 处理下 NR 和 GS 活性高于 CK。因此, 不同氮素分

配方式对冬小麦和夏玉米生育期间的氮同化关键酶活性具有重要影响。

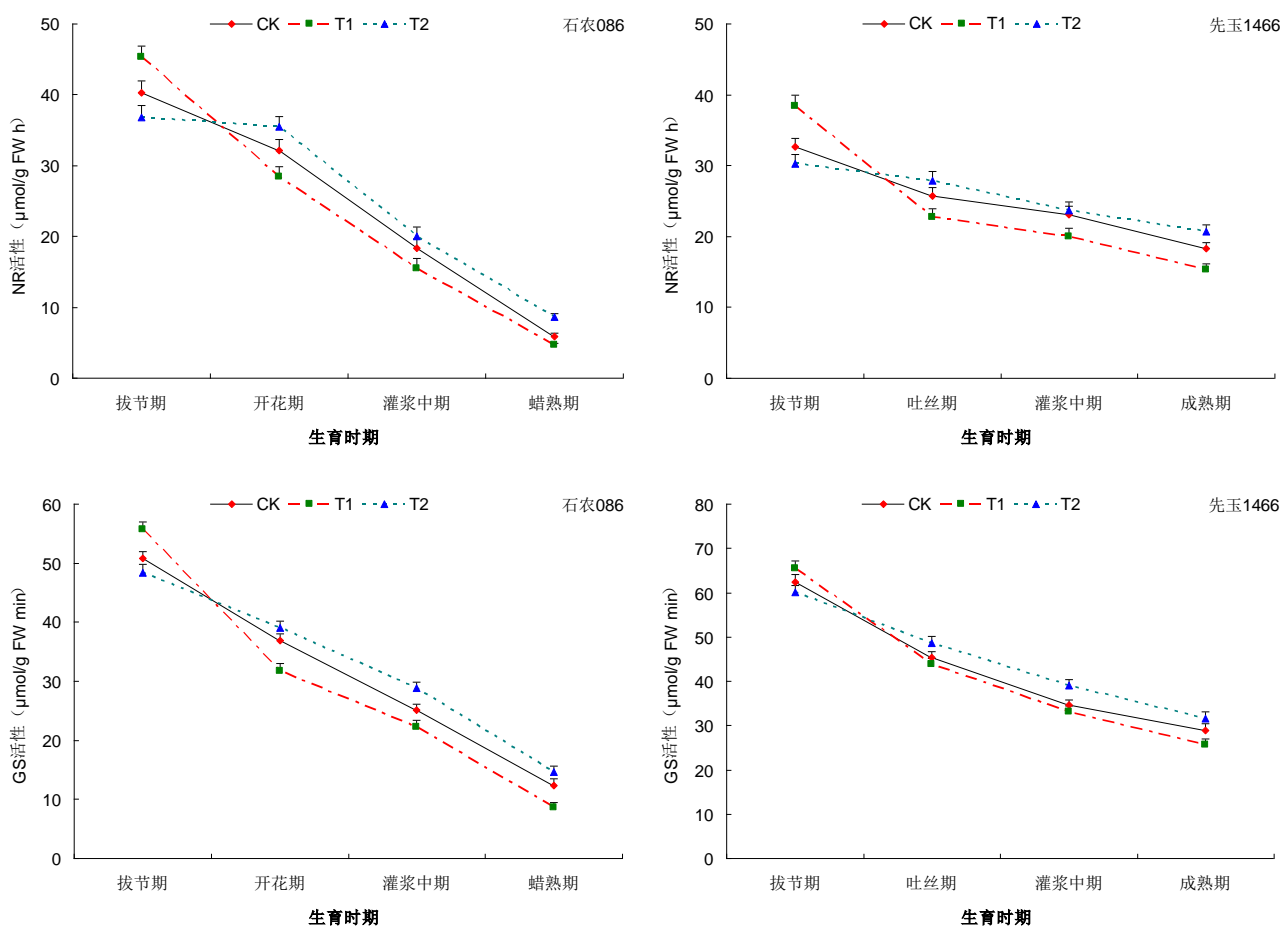


图 4 不同处理小麦玉米各生育时期 NR 和 GS 活性

Figure 4 Activities of nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (GS) of wheat and maize cultivars at various growth stages under different treatments

### 3.5 氮素分配比例处理对小麦玉米 NRT、NR 和 GS 基因表达的影响

对不同氮素分配处理下小麦和玉米种属中参与氮素吸收的硝酸盐转运蛋白 (NRT) 家族基因、硝酸还原酶 (NR) 家族基因和谷氨酰胺合成酶 (GS) 家族基因在开花期的转录本丰度检测结果见图 5。结果表明, 参与氮素吸收的小麦 NRT 基因 *TaNRT1.1* 和 *TaNRT2.1* 以及玉米 NRT 基因 *ZmNRT1.2* 和 *ZmNRT2.1*、参与硝

酸盐还原的小麦 NR 基因 *TaNR3* 和玉米 NR 基因 *ZmNR3.1*、参与谷氨酰胺合成的 GS 基因 *TaGS2.2* 和玉米 GS 基因 *ZmGS2* 表达水平在不同处理间存在明显差异, 表现为上述呈差异表达的 NRT 基因与同期植株氮累积量、NR 基因与同期植株硝酸还原酶活性、GS 基因与同期植株 GS 活性均呈现紧密的正向联系 (图 5)。表明不同氮素分配方式通过影响参与植株氮素吸收转运和同化酶基因的转录, 对植株氮素吸收和同化特性进行调控, 进而影响各氮素分配处理下冬小麦和夏玉米植株的氮素吸收利用、光合特性和群体性状表现特征。



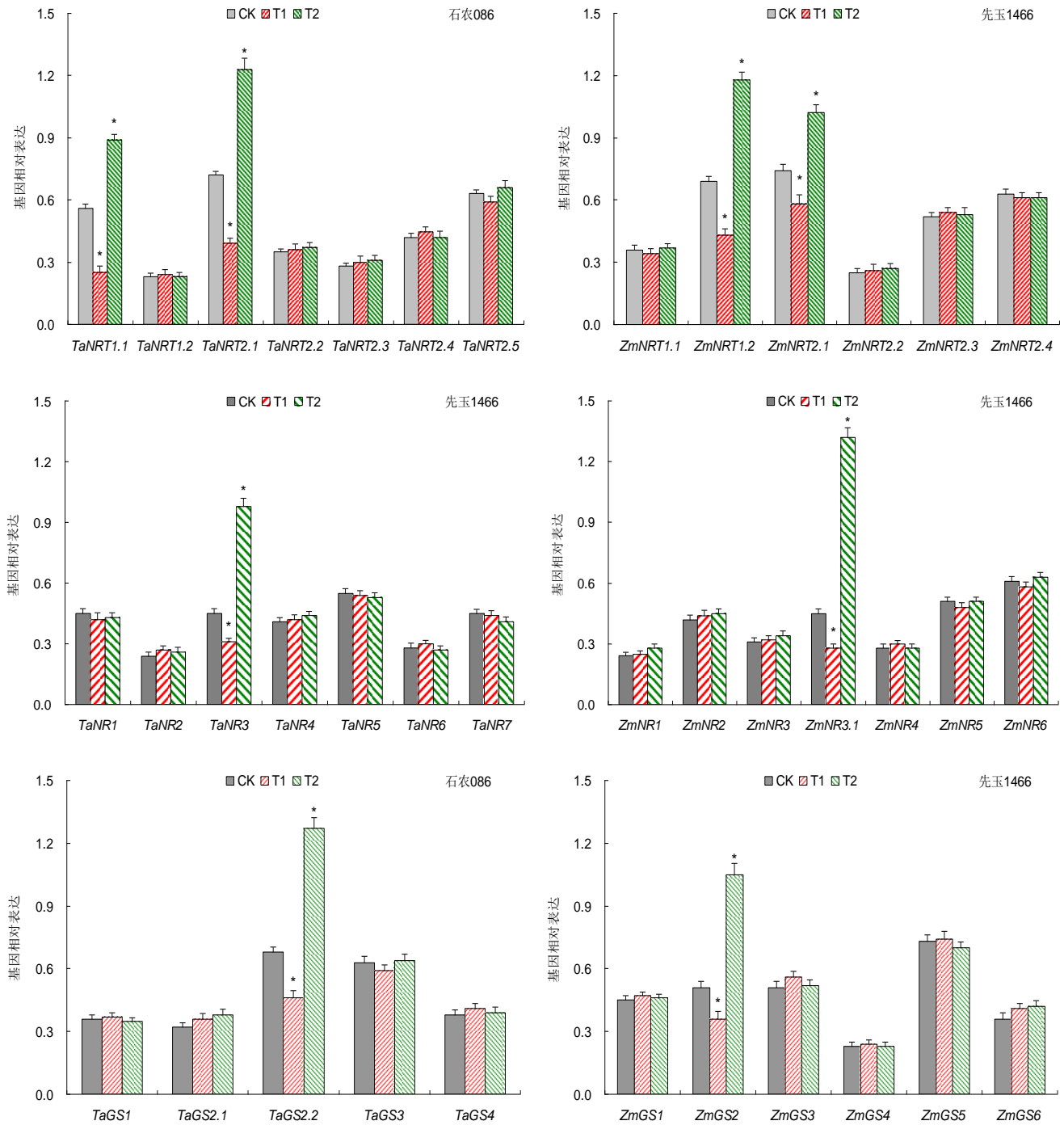


图 5 不同处理小麦玉米 NRT、NR 和 GS 家族基因表达特征

Figure 5 Expression patterns of NRT, NR and GS family genes of wheat and maize cultivars under different treatments

### 3.6 氮素分配比例处理对小麦玉米产量和产量构成因素的影响

不同处理冬小麦和夏玉米成熟期产量构成因素和

产量见表 2。与 CK 相比，T1 处理下冬小麦的单位面积穗数增多，但穗粒数减少，千粒重下降，产量较 CK 显著降低；T1 处理下夏玉米表现与冬小麦相似，该处理下穗粒数和千粒重及产量与 CK 相比均呈降低趋势。T2 处理下供试冬小麦和夏玉米产量各构成因素（除玉

米单位面积穗数外)的表现特征均与 T1 相反,即表现为小麦单位面积穗数较对照减少,但该作物及玉米的穗粒数、千粒重和产量较 CK 提高,且上述性状与 CK

的差异均达到显著水平(表 2)。表明减底增追氮素运筹方式通过改善穗粒发育和籽粒灌浆特性,能增强节水栽培条件下冬小麦和夏玉米品种的产量形成能力。

表 2 不同施肥处理小麦玉米品种组合产量构成因素和产量

Table 2 Combined yield components and yields of wheat and maize varieties treated by different fertilization treatments

品种	处理	穗数 (万/hm <sup>2</sup> )	穗粒数 (个)	千粒重 (g)	产量 (kg/hm <sup>2</sup> )
石农 086	CK	796.50b	29.77b	44.50b	8968.95b
	T1	819.75a	27.17c	42.74c	8091.45c
	T2	785.60b	31.13a	46.33a	9385.65a
先玉 1466	CK	6.54a	553.59b	340.62b	10479.45b
	T1	6.54a	549.14b	330.50c	10084.95c
	T2	6.52a	575.56a	346.45a	11048.40a

4 讨论

氮肥运筹方式对冬小麦和夏玉米植株生长发育特性、群体建成和干物质生产能力具有重要影响[21-24]。因施用农田土壤中的氮素具有易挥发和遇降水和灌溉淋洗至深层土壤特性,依据作物不同生育时期的吸氮规律,采用适宜的施用时期和方式,如适宜用量、合理底追比例和深施、随着灌溉水氮一体实施能有效增强植株对氮素的利用效率,增强作物植株产量形成能力[21, 25]。本研究针对河北平原区作物节水可持续高产目标,研究了不同底追比例分配氮素对特定土壤质地(土体偏沙)农田冬小麦/夏玉米周年两熟条件下作物生育期间群体性状(LAI 和群体干质量)、植株光合碳同化、氮素吸收积累特征和氮素同化特性的影响,结果表明,采用适宜的减底增追(T2, 底追氮素比例 4:6)具有显著改善植株生育中后期氮素吸收同化、光合能力和冬小麦/夏玉米穗粒发育的效果。与 CK(底追氮素等量, 5:5)和增底减追处理(T1, 底追氮素比例 4:6)相比,该处理下的冬小麦和夏玉米产量显著提高。因此,采用适当减底增追氮素运筹方案有助于改善河北平原区滹沱河流域冬小麦/夏玉米周年两熟节水生产条件下的植株生育中后期氮素营养,有助于实现周年作物生产能力的提升。

作物植株对土壤中的氮素吸收能力以及吸收至植株体内的氮素在细胞、组织和器官间的转运效率,与位于根系及其他组织细胞质膜上的硝酸转运蛋白(NRT)分布数量和转运活力密切相关[26, 27]。较高 NRT 基因转录本丰度通过介导根系对生长介质中硝酸盐(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)吸收和氮素在组织和器官间的转运效率,改善植株的氮素营养、植株的器官建成和增强干物质

生产能力[28]。本研究表明,小麦和玉米种属中特定 NRT 家族成员,包括小麦 *TaNRT1.1* 和 *TaNRT2.1*、玉米 *ZmNRT1.2* 和 *ZmNRT2.1* 在不同氮素分配处理下的表达水平发生改变,表现为开花期上述基因在 T1 中低于 CK,而在 T2 中高于 CK。上述基因在不同处理中的转录本丰度与同期的供试冬小麦和夏玉米品种植株氮累积数量呈现紧密相关特征。因此,不同氮素分配方式对冬小麦/夏玉米植株生育后期氮素吸收和积累特性的影响,与上述呈差异表达的 NRT 家族成员转录本丰度的改变有关。进一步阐明上述基因应答环境中氮素水平的转录机制及生物学功能,将为进一步明确植株氮素吸收转运的分子评价指标提供重要理论依据。

硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)是作物植株体内的氮素同化代谢关键酶类[29]。改善上述酶生化活性能有效促进植株吸收的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>向氨基酸的转化,促进蛋白质的生化合成[30]。本研究表明,不同氮素分配处理下供试冬小麦/夏玉米品种各生育时期的 NR 和 GS 活性均与同期的光合参数(Chl 含量、Pn 和 gs)、群体性状(LAI 和群体干质量)以及成熟期的穗粒数、千粒重和产量密切相关,表明上述氮同化酶活性明显受到氮素分配方式的影响,进而对植株氮同化和光合物质生产能力产生重要影响。通过对小麦和玉米种属 NR 和 GS 家族基因的表达分析,本研究发现上述种属中特定 NR 和 GS 家族成员,包括小麦 NR 家族基因 *TaNR3* 和 GS 家族基因 *TaGS2.2*、玉米 NR 家族基因 *ZmNR3.1* 和 GS 家族基因 *ZmGS2* 呈现差异表达模式,且上述基因在开花期的转录本丰度与同期的 NR 活性及 GS 活性密切相关。因此,特定小麦和玉米 NR 和 GS 家族成员通过在转录水平上应答环境中氮素水平,参与植株氮同化生化代谢的调控,进而影响冬小麦/夏玉米氮素相关性状、生理过程和植株产量形成能力。

## 5 结论

与对照(CK, 底施和追施比例 5:5)相比, 增底减追处理(底追比 6:4)小麦和玉米生育前期(拔节期)群体叶面积指数(LAI)和干质量增大, 植株光合参数(Chl 含量、Pn 和 gs)、含氮量和氮累积量、硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性提高; 减底增追处理(底追比 4:6)小麦和玉米生育中后期上述性状优于 CK。小麦和玉米 NRT 基因(*TaNRT1.1*、*TaNRT2.1*、*ZmNRT1.2* 和 *ZmNRT2.1*)与植株氮累积量、硝酸盐还原酶 NR 基因(*TaNr3* 和 *ZmNr3.1*)与 NR 活性、谷氨酰胺合成酶 GS 基因(*TaGS2.2* 和 *ZmGS2*)与 GS 活性高度相关。减底增追(T2)施氮显著提高特定氮素吸收和同化基因表达水平, 增强冬小麦/夏玉米植株氮效率和产量形成能力。

## 参考文献

- [1] 张奇茹, 谢英荷, 李廷亮, 等. 有机肥替代化肥对旱地小麦产量和养分利用效率的影响及其经济环境效应 [J]. 中国农业科学, 2020, 53 (23): 4866-4878.
- [2] 中华人民共和国农业农村部. 中国农业统计资料-2014 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2015.
- [3] 赵荣芳, 陈新平, 张福锁. 华北地区冬小麦-夏玉米轮作体系的氮素循环与平衡 [J]. 土壤学报, 2009, 46 (4): 684-697.
- [4] 郭丽琢, 杨波, 高玉红, 等. 施氮对胡麻磷素营养状况的影响 [J]. 中国农学通报, 2022, 38, (21): 24-31.
- [5] 冯卓. 低氮胁迫下黄瓜幼苗差异表达基因鉴定与蛋白质组学分析 [D]. 东北农业大学, 2012.
- [6] 丁易飞. 不同施氮水平对砂梨生长及糖代谢的影响研究 [D]. 南京农业大学, 2016.
- [7] 史力超, 朱云, 翟勇, 等. 施氮对滴灌春小麦干物质积累、转运及产量的影响 [J]. 麦类作物学报, 2015, 35 (6): 844-849.
- [8] 付佩, 李佳笑, 吴得峰. 不同施肥模式对春玉米产量、氮肥农学利用率及矿质氮分布规律的影响 [J]. 安徽农业科学, 2022, 50 (10): 134-138.
- [9] 高翠民, 丁晋利, 张洁梅, 等. 水氮运筹对玉米产量及水氮利用效率的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2022, 41 (02): 44-51.
- [10] 代新俊, 夏清, 杨珍平, 等. 氮肥后移对强筋小麦氮素积累转运及籽粒产量与品质的影响 [J]. 水土保持学报, 2018, 32 (3): 289-294.
- [11] 赵艳, 罗铮, 杨丽, 等. 氮肥运筹对稻茬小麦氮素转运、干物质积累、产量及品质的影响 [J]. 麦类作物学报, 2022, (08): 1-11.
- [12] 齐羚羽. 水氮运筹对不同筋型小麦产量、水氮利用效率及品质的影响 [D]. 河南科技学院, 2022.
- [13] 隋阳辉, 王大为, 王延波. 氮肥后移条件下减量对春玉米产量及氮素吸收利用的影响 [J]. 辽宁农业科学, 2021, (05): 32-35.
- [14] 高日平, 赵沛义, 韩云飞, 等. 秸秆还田与氮肥运筹对土壤水碳氮耦合及作物产量的影响 [J]. 土壤, 2021, 53 (05): 952-960.
- [15] 杨持白. 海河流域解放前 250 年间特大洪涝史料分析 [J]. 水利学报, 1965, (03): 53-58.
- [16] 徐斌. 中线引江沿线水质分析 [J]. 南水北调与水利科技, 1995.
- [17] 李勇, 赵云泽, 勾宇轩, 等. 黄淮海旱作区农田耕层土壤结构特征与其影响因素 [J]. 农业机械学报, 2022, 53 (03): 321-330.
- [18] Zou Q. Experimental Instruction in Plant Physiology. Beijing: China Agriculture Publishing House, 2000. pp. 34-90.
- [19] Jin ZX, Qian CR, Yang J, et al. Changes of activity of glutamine synthetase during grain filling and its influence on rice grain quality. Chinese J Rice Sci., 2007, 21 (1): 103-106.
- [20] Guo C, Zhao X, Liu X, et al. Function of wheat phosphate transporter gene *TaPHT2;1* in Pi translocation and plant growth regulation under replete and limited Pi supply conditions. Planta, 2013, 237: 1163-1178.
- [21] 陈金平, 朱保磊, 石守设, 等. 氮肥运筹对豫南小麦生理特性、品质和产量性状的影响 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50 (12): 95-100.
- [22] 张程翔, 刘开振, 薛轲尹, 等. 晚播减氮对不同氮肥基追比例下小麦产量和氮素利用效率的影响 [J]. 西南农业学报, 2022, 35 (07): 1613-1622.
- [23] 闫宇婷. 秸秆还田与氮肥运筹对春玉米氮素积累及光合性能的影响 [D]. 东北农业大学, 2021.
- [24] 王平, 殷复伟, 李平海, 等. 小麦/玉米轮作模式下氮肥运筹对土壤氮素残留及下茬作物的影响 [J]. 中国农学通报, 2021, 37 (15): 63-71.
- [25] 杨飞, 张振亚, 刘馨月, 等. 氮肥运筹对滴灌夏玉米产量及产量构成因素的影响 [J]. 石河子大学学报 (自然科学版), 2021, 39 (03): 289-294.
- [26] Luo B, Tang H, Liu H, et al. 2015. Erratum to: Mining for low-nitrogen tolerance genes by integrating meta-analysis and large-scale gene expression data from maize. Euphytica, 2015, 206, 133-133.

- [27] O'Brien JA, Vega A, Bouguyon T, et al. Nitrate transport, sensing, and responses in plants. *Mol. Plant*. 2016, 9: 837-856.
- [28] Remans T, Nacry P, Pervent M, et al. A central role for the nitrate transporter NRT2.1 in the integrated morphological and physiological responses of the root system to nitrogen limitation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 2006, 140: 909-921.
- [29] 刘月月, 黄小萱, 耿艳秋, 等. 苏打盐碱胁迫对水稻幼苗生长及氮代谢关键酶的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2020, 42 (5): 493-501.
- [30] 朱红芳, 李晓锋, 朱玉英, 等. 根肿病对不结球白菜的生长及生理生化物质和活性氧代谢的影响 [J]. 西北植物学报, 2015, 35 (12): 2649-2476.