

氮肥对小麦氮积累和分配及氮肥利用率影响的研究进展

刘东军,张宏纪,孙 岩,刘文林,杨淑萍,闫文义

(黑龙江省农业科学院 作物育种研究所,黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:氮是作物的重要营养元素之一,对作物的生长发育、品质和产量具有重要作用。施用氮肥显著提高了小麦的产量,但由于近年生产中氮肥的不合理施用,导致了氮肥流失、环境污染、氮肥利用效率降低等问题。为了减轻环境污染,提高氮肥利用效率,将氮肥对小麦氮代谢和再利用中的关键酶活性、氮同化物游离氨基酸和可溶性蛋白含量、干物质与氮的积累和分配、产量性状与产量以及氮肥利用率的影响进行了综述。结果表明:我国小麦氮肥用量约 240 kg·hm⁻²,为我国小麦生产氮肥施用提供合理化建议。

关键词:小麦;氮肥;氮利用效率;农艺性状;品质性状;产量;干物质积累

中图分类号:S512.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2017)11-0093-08 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2017.11.0093

氮是作物必需的营养元素之一,也是植物体内氨基酸和蛋白质的主要成分,对作物的生长发育、品质和产量有很大影响。施用氮肥使小麦产量得到了显著提升,我国冬小麦产量从 1978 年的 1 896.69 kg·hm⁻² 上升到 2014 年的 5 321.8 kg·hm⁻²,春小麦从 1 558.63 kg·hm⁻² 上升到 4 069.8 kg·hm⁻² (国家统计局资料),氮肥对促进小麦产量提高和小麦产业化发展做出了巨大贡献。但是,近年来,由于氮肥的不合理施用,尤其是大面积过量氮肥施用,导致土壤酸化^[1]、水体污染^[2] 和大气污染^[3] 等一系列环境问题^[4-5]。据统计,中国氮肥的消费量超过作物最高产量的需求量,农业系统中的氮肥盈余量达到 175 kg·hm⁻²,成为严重的环境污染因子^[6]。因此,在提高小麦产量和品质的同时,如何合理施用氮肥、减少氮肥流失、提高氮肥利用效率、减轻环境污染成为目前全世界的重要问题。

影响氮肥利用效率的因素较多,如氮肥形态、施氮量、氮肥运筹、水分条件、土壤环境、品种特性

收稿日期:2017-09-07
基金项目:黑龙江省寒带农作物种质资源更新资助项目
第一作者简介:刘东军(1978-),男,陕西省富平县人,博士,助理研究员,从事小麦遗传育种研究。E-mail:dongdong415@126.com。
通讯作者:闫文义(1962-),男,黑龙江省绥化县人,硕士,研究员,从事小麦遗传育种研究。E-mail:ywy7689@163.com。

参考文献:

[1] 尹邦奇. 科技成果与奖励管理[M]. 上海:华东理工大学出版社,2014.

[2] 吴春玉,秦中国,黄传慧. 科技成果管理理论的框架模型研究[J]. 东北农业大学学报,2013(11):80-83.

[3] 李雪雪. 浅谈德鲁克的目标管理[J]. 山西农经,2017(13):79-81.

[4] 于夷涛. 黑龙江省农业科技推广风险问题研究[D]. 长春:吉林大学,2016.

[5] 郑彦宁. 基于成果生命周期的科技成果管理讨论[J]. 科技管理研究,2013(6):201-203.

Research on Achievement Management Under the Management by Objectives and MOT Framework

DU You-ying

(Pratacultural Science Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract: In order to achieve effective management of scientific research results, based on Drucker's Management by objectives, in combination with the work content of provincial scientific research institutions, the management process of scientific research achievement was divided, the management tasks and objectives of each stage were explored, the construction of management team under MOT framework was discussed.

Keywords: scientific and technological achievements; management; management of technology

等,本文仅就氮肥形态和施用量两个因素对小麦氮代谢和转运再利用的关键酶活性、干物质积累、产量性状、产量和氮肥利用效率的影响进行了综述,旨在为我国小麦合理施氮、减少环境污染、提高氮肥利用效率提供科学依据。

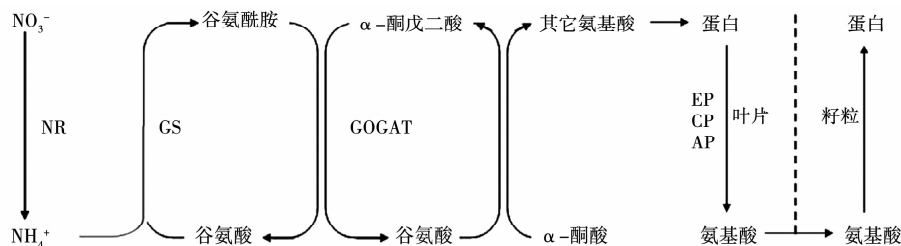
1 氮肥对氮代谢和转运关键酶活性的影响

1.1 氮代谢和转运过程中的关键酶

在氮代谢过程中,作物吸收的氮肥形态主要是硝态氮和氨态氮,谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶(GS/GOGAT)偶联形成的循环是高等植物氨态氮同化的主要途径^[7-8],硝态氮不能被作物利用,需要硝酸还原酶(NR)催化还原成氨态氮才

能进入氮循环。氨态氮经过 GS 催化被同化为谷氨酰胺,进而通过 GOGAT 催化转化为谷氨酸,然后和 α -酮酸合成其它氨基酸,最终合成所需要的蛋白质。

氮肥通过氮循环在营养组织中合成氨基酸,进而合成所需蛋白质,到灌浆期后,营养器官逐渐衰老,蛋白水解酶活力上升,首先,内肽酶将蛋白质水解成小肽。然后,在外肽酶的作用下水解成氨基酸,在蛋白质水解为氨基酸的过程中,从碳端分解肽键的酶称羧肽酶,从氮端分解肽键的酶称氨肽酶。内肽酶、氨肽酶和羧肽酶将营养组织中的蛋白质水解后转运至籽粒中再利用,对氮同化物的转运和籽粒蛋白质的供应都具有重要的意义^[10]。



NR: 硝酸还原酶;GS: 谷氨酰胺合成酶;GOGAT: 谷氨酸合成酶;EP: 内肽酶;CP: 氨肽酶;AP: 羧肽酶

NR: Nitrate reductase;GS: Glutamine synthetase;GOGAT: Glutamate synthase;EP: Endopeptidase;CP: Aminopeptidase;AP: Carboxypeptidase

图 1 作物同化氮的 GS/GOGAT 循环^[9]

Fig. 1 GS/GOGAT cycle of nitrogen assimilation in crops

1.2 氮肥对氮代谢和转运关键酶活性的影响

1.2.1 氮肥对硝酸还原酶(NR)活性的影响

NR 是催化硝态氮还原为氨态氮的关键酶。在小麦生育期中,旗叶 NR 活性呈先升高再降低的趋势,最大值出现在开花期^[11-13]。

在不同氮肥形态处理中,小麦叶片 NR 以硝态氮处理活性最高,其次是硝态氮+氨态氮处理,氨态氮处理小麦叶片硝酸还原酶活性最低。

小麦旗叶 NR 活性随着施氮量的增加也呈现先升高后降低的趋势,施氮量在 $0 \sim 240 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时,旗叶 NR 活性随施氮量增加而提高,但随着施氮量的进一步提高,NR 活性反而会降低,如过量施氮($350 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)降低了小麦旗叶 NR 活性^[14]。在一定施氮量范围内,减施氮肥(施氮量 $270 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 减少为 $225 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)会降低小麦灌浆前期叶片 NR 活性,增施氮肥可以提高小麦叶片 NR 活性,随施肥时间的推移这种效应越来越小^[15-16]。

1.2.2 氮肥对谷氨酰胺合成酶(GS)活性的影响

GS 是处于氮代谢中心的多功能酶,参与多种

氮代谢的调节。在小麦生育期中,旗叶的 GS 活性呈现先上升后降低的变化趋势,多个研究中出现了不同结论,分歧在于 GS 活性峰值出现的时间不一致,有研究认为峰值出现在开花期^[13,17-18];另有研究认为峰值出现在花后 $7 \sim 14 \text{ d}$ ^[16,19];还有研究认为小麦旗叶 GS 活性在花后呈现“降-升-降”的趋势^[20-21]。小麦籽粒 GS 活性变化随生育进程呈单峰曲线,最高值出现在灌浆期,之后呈逐渐降低的趋势^[13]。

不同氮肥形态处理中,硝态氮:氨态氮(1:1)和硝态氮处理的小麦叶片中 GS 活性差异较小,氨态氮处理的小麦叶片 GS 活性显著提高^[16]。施用氨态氮和酰胺态氮有利于提高籽粒和旗叶的 GS 活性^[21]。

小麦旗叶 GS 活性随着施氮量的增加呈现先增后降的趋势。如孟维伟^[22]研究认为施氮量在 $0 \sim 168 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时,旗叶谷氨酰胺合成酶(GS)活性随施氮量增加而升高,氮素同化能力也随之提高^[16];施氮量在 $168 \sim 240 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时,GS 活性无显著变化;在豫北高地地力条件下,施氮量

250 kg·hm⁻² 处理的小麦旗叶 GS 酶活性高于 200 kg·hm⁻² 和 150 kg·hm⁻²。但是,随着施氮量的进一步增加,旗叶 GS 活性逐渐降低,如施氮量 300 kg·hm⁻² 处理的小麦旗叶 GS 酶活性反而低于 250 kg·hm⁻²,说明适量施氮有利于提高旗叶同化氮的能力。

1.2.3 氮肥对谷氨酸合成酶(GOGAT)活性的影响 谷氨酸合成酶催化谷氨酰胺将酰胺转给 α -酮戊二酸,合成两个谷氨酸,是高等植物光合作用同化氮的主要途径。王晓纯^[23] 研究认为籽粒和旗叶 GOGAT 活性在开花后均呈现波动下降的趋势,而赵鹏研究发现小麦旗叶 GOGAT 活性从花期开始上升,花后 7 d 达到顶值,随后逐渐下降。

不同氮肥形态对不同类型小麦的旗叶 GOGAT 活性影响略有不同,氨态氮和酰胺态氮处理的强筋小麦在花后 7 d 的 GOGAT 活性最高,硝态氮处理的 GOGAT 活性在花期最高,然后持续降低。总的来说,氨态氮和酰胺态氮处理的酶活性要高于硝态氮,说明硝态氮不利于强筋小麦叶片 GOGAT 活性的提高。中筋小麦旗叶 GOGAT 活性以酰胺态氮处理最高,其次是氨态氮处理,硝态氮处理最低,说明酰胺态氮有利于中筋小麦叶片 GOGAT 活性的提高^[23]。

在一定氮肥用量范围内,GOGAT 活性提高随施氮量增加而提高。不同氮肥形态处理的旗叶 GOGAT 出现了不同变化趋势,硝态氮处理的旗叶 GOGAT 活性在花后逐渐降低,氨态氮和酰胺态氮处理的小麦旗叶 GOGAT 活性在花后逐渐升高,花后 15 d 达到顶值后开始降低^[23]。王小纯^[24] 研究认为 GOGAT 活性与 GS 活性、籽粒蛋白质含量呈正相关关系。

1.2.4 氮肥对氮转运再利用关键酶活性的影响

内肽酶、氨肽酶和羧肽酶是叶片中氮转运再利用的关键酶。小麦旗叶内肽酶活性从花期开始逐渐升高,花后 21 d 达到最高值后迅速降低^[14,25]。内肽活性从开花到花后 21 d 随着施氮量的增加而降低,说明增施氮肥抑制了小麦灌浆前、中期旗叶蛋白质的水解;开花 21 d 后,氮肥处理的旗叶内肽酶活性高于对照,说明施氮促进了灌浆后期旗叶中蛋白质的水解,有利于叶片中的氮向籽粒中转运^[22,25]。张弦^[14] 认为在灌浆前期,适量氮肥处理的旗叶内肽酶、羧肽酶和氨肽酶活性较低,有利于干物质积累;在灌浆后期,适量氮肥处理的旗叶内肽酶、羧肽酶和氨肽酶活性较高,有利于蛋白

质向籽粒中转运。

在籽粒灌浆过程中,羧肽酶和氨肽酶活性与内肽酶变化趋势相同,酶活性在灌浆前中期与成熟期籽粒 GMP 含量呈显著正相关,在灌浆中后期呈极显著正相关,表明在灌浆期中后期,小麦旗叶氮再利用关键酶活性为籽粒中氮积累提供了保障,提高了籽粒 GMP 含量和品质^[24]。

从生育时期来看,NR,GS 和 GOGAT 酶活性在花期前后最高,说明花期小麦氮素合成能力最强,氮素同化效率最高,氮合成关键酶活性高,保障小麦获得充足的氮源;氮再利用酶活性从开花开始上升,花后 21 d 最高,说明小麦营养器官中氮从开花就向籽粒中转运,花后 21 d 时的转运速率最快,氮再利用酶活性高,能促进氮向籽粒中转运,促进了小麦品质的提升。从施氮量来看,NR,GS 和 GOGAT 随施氮量增加呈先增后减趋势,因此,氮肥施用量并非越多越好,而是探索最佳施氮量,保证小麦获得最大收益,从生化指标体现为氮合成关键酶活性,如杜少勇^[20] 研究豫北地区施氮量 250 kg·hm⁻²,孟维伟^[22] 认为施氮量 168~240 kg·hm⁻² 时,小麦旗叶氮合成关键酶活性最高,氮同化速率最快,不同土壤和品种也可能导致不同的结果,需要因地制宜,因品种而异。同时,不同形态氮肥合理搭配更有利于氮素的合成和积累。

2 氮肥对小麦游离氨基酸和可溶性蛋白的影响

游离氨基酸和可溶性蛋白是两类重要氮同化物,对小麦干物质积累、转运和籽粒产量都有重要的影响。

2.1 氮肥对游离氨基酸的影响

游离氨基酸是植株体内氮同化物的主要存在方式和运输形式,反映了作物氮同化物的供应能力和蛋白质的合成能力^[26]。小麦生育期中,旗叶游离氨基酸含量在拔节期开始呈现上升趋势,开花后 7~14 d 达到顶值,随后开始逐渐下降,花后 21 d 迅速下降^[16,19,21],游离氨基酸含量与氮再利用关键酶活性高低保持高度一致,两个不同指标之间相互吻合。籽粒中的游离氨基酸含量在花期至花后 7 d 最大,之后开始降低^[19,26,27],可能是籽粒中游离氨基酸迅速合成蛋白导致的。

蔺世召^[19] 和杜少勇^[20] 等研究发现在一定施氮量范围内,小麦旗叶游离氨基酸含量随施氮量的增加而增加,而且游离氨基酸含量也受到自身

遗传特性的影响,孟维伟^[22]的研究就发现不同小麦品种的游离氨基酸存在显著性差异。不同小麦植株游离氨基酸含量不同,说明了不同品种之间对氮素的同化吸收能力的差异。因此,游离氨基酸含量也是体现小麦植株氮同化能力高低的指标之一。

2.2 氮肥对可溶性蛋白的影响

小麦旗叶可溶性蛋白作为重要的营养物质,对植株干物质的积累和籽粒产量有重要影响。在小麦生育期中,旗叶可溶性蛋白含量呈先升后降的趋势,最高值出现在花期至花后 7 d^[14,17,21]。在一定的施氮范围内,可溶性蛋白含量随施氮量的增加显著升高^[18,21,25],施氮量 120 kg·hm⁻² 处理的小麦旗叶可溶性蛋白较对照提高了 68.13%~89.95%,施氮量 225 kg·hm⁻² 处理提高了 82.70%~92.54%^[21],而施氮量 350 kg·hm⁻² 处理反而低于施氮量 240 kg·hm⁻²^[16],说明适量施肥有利于提高小麦开花后旗叶可溶性蛋白质的积累;进一步研究发现不同品种之间可溶性蛋白含量有显著差异^[19]。说明选择可溶性蛋白含量较高的品种有利于小麦干物质的积累和产量的提高。

可溶性蛋白质含量在籽粒和旗叶中的变化趋势不同,籽粒可溶性蛋白含量从花期到成熟呈先减后增的趋势。籽粒可溶性蛋白从开花开始降低,花后 21 d 降到最低值后逐渐升高。不同氮肥形态处理中,氨态氮处理的小麦籽粒可溶性蛋白在开花后 14 d 前处理最高,硝态氮处理次之,酰胺态氮处理最低;开花 21 d 之后,硝态氮处理的籽粒可溶性蛋白最高,氨态氮处理次之,酰胺态氮处理最低^[28],氮肥形态处理间差异达显著水平,说明不同形态氮肥会对小麦可溶性蛋白含量产生显著影响。

游离氨基酸和可溶性蛋白含量并非随施氮量的增加而不断升高,施氮量约 240 kg·hm⁻² 比较合理^[16],黄明等^[28]研究发现在成熟期,硝态氮处理的郑麦 9023 籽粒可溶性蛋白分别比铵态氮和酰胺态氮处理提高了 4.21% 和 12.06%,说明硝态氮和氨态氮处理能够有效提高小麦籽粒可溶性蛋白质含量,有利于籽粒品质的改善。

3 氮肥对小麦干物质积累的影响及花前花后干物质积累对产量的贡献

3.1 氮肥对小麦干物质积累的影响

小麦干物质积累随生育进程的推移而不断变

化,出苗-拔节期地上部干物质积累主要是叶,拔节以后叶片数、叶片面积和茎秆快速增长;穗的体积和干重增长缓慢。拔节-开花的前期干物质积累以叶为主,后期茎秆和穗干物质积累比重逐渐上升。开花后,营养生长器官干物质开始向籽粒中转运。其中,拔节至灌浆盛期是干物质显著积累的过程,以开花前后为最大。小麦干物质积累呈“S”型的变化趋势,不同品种、年份和栽培条件下变化的趋势相同。春小麦植株干物质积累与经济产量存在显著的正相关关系^[29]。

小麦干物质积累在一定施氮范围内随施氮量的增加而增加,施氮量在 0~135 kg·hm⁻² 时,增加施氮量有利于小麦各生育期干物质积累量的增加,在 135~225 kg·hm⁻² 时,干物质积累量变幅较小^[30]。继续增加施氮量则不利于花后籽粒干物质积累^[31]。据研究氮肥处理的小麦干物质积累比对照平均增加 36.2%^[30]。

小麦干物质积累也受到氮肥形态的显著影响,硝态氮、氨态氮和酰胺态氮处理的冬小麦成熟期干物质积累量比对照分别增加 11.49%、10.83% 和 4.63%,施用硝态氮的小麦干物质积累量最大,有利于小麦干物质的积累,施用硝态氮和氨态氮配合居中,施用氨态氮最小^[31]。环境和栽培条件对干物质积累和再分配也有很重要的调节作用^[29],姜丽娜等^[32]发现利用氮肥形态或氮肥措施可以调节小麦花后籽粒的干物质积累。

3.2 花前干物质再分配和花后干物质积累对小麦产量的贡献

小麦开花后,各营养器官中的干物质开始向籽粒中转运,颖壳中的干物质最先向籽粒中转运,茎中干物质对籽粒贡献率最大^[33]。随着籽粒灌浆进程的发展,干物质在营养器官中的分配比例逐步下降,在籽粒中的分配比例逐渐增加,而且,营养器官中的干物质逐渐向籽粒中转运。邹兵^[34]发现小麦烟农 19 和兰考矮早 8 号籽粒干物质积累以花后营养器官光合同化为主,其次是花前积累干物质的再分配,兰考矮早 8 号花前干物质积累再运转分配仅占籽粒干物质约 15%。马冬云^[35]经过数据分析认为花前干物质积累转运对小麦籽粒的贡献约 34.94%,花后同化干物质的贡献约 65.06%;王晓明^[36]等对豫麦 49-198 和平安 8 号的研究显示:两个品种花前干物质积累贡献率分别为 17.68% 和 5.51%,花后贡献率分别为 77.84% 和 56.29%^[37],屈会娟^[38]认为小麦开花前贮藏干物质转运对籽粒的贡献率占 21%~

37%,而开花后光合同化的干物质对籽粒的贡献率均在60%以上。王月福^[15]等也认为适量氮肥可以促进花前干物质积累向籽粒转运,过量施用氮肥虽促进了花后小麦的碳素同化,但不利于营养器官贮存同化物向籽粒中的再分配。王彦丽^[39]和叶优良^[40]等研究发现在不施氮条件下,花前干物质转运对籽粒的贡献率为20.25%~30.42%,施氮条件下,花前干物质转移对籽粒贡献率为27.20%~44.65%;从这些数据可以看出籽粒产量主要依赖于花后干物质积累,而且不同品种之间由于遗传特性不同存在显著差异。

小麦籽粒中干物质积累与花前干物质积累呈显著正相关,和花后干物质同化呈极显著正相关关系^[41],提高小麦籽粒中干物质的积累,首先需要选择花后干物质积累速率较高的品种,其次,要求小麦植株将花前同化积累的干物质最大化地转运到籽粒中去^[35],与荆奇^[42]的研究结论:小麦在花后同化干物质积累量最大化要求小麦在花后具有较高的光合能力相一致。

4 氮肥对小麦氮积累的影响及花前花后氮同化积累对籽粒氮的贡献

4.1 氮肥对小麦氮积累的影响

小麦氮素在开花前主要积累在叶片中;在开花后主要贮存在籽粒中^[43]。在成熟期各器官含氮量及氮积累量均表现为籽粒>茎+叶、颖壳+穗轴;植株不同器官的氮含量为籽粒>茎+叶>颖壳+穗轴^[33],植株氮积累量随着生育进程的推移不断增加,植株氮积累由于不同器官存在不同程度的差异,叶片、茎秆和植株氮积累峰值分别出现在抽穗初期、灌浆初期和灌浆末期,说明灌浆期叶片中氮向籽粒中转运^[43]。

在一定施氮量范围内,小麦植株氮积累量随施氮量的增加而增加^[44],籽粒氮含量随施氮量的增加呈现先增加后降低的趋势^[33]。朱新开^[41]研究发现成熟期植株含氮率和积累量随施氮量增加而增加,籽粒氮积累量与花前氮积累量、花后氮积累量和花后营养器官氮输出量呈显著或极显著线性正相关,说明花前氮积累量、花后氮积累量和花后营养器官氮转运量的提高都有利于提高小麦籽粒氮的产量。

4.2 花前氮积累再分配和花后氮同化积累对籽粒氮的贡献

小麦籽粒中的氮主要来自花前氮积累再分配和花后营养器官的同化积累。氮肥对氮向营养器

官和生殖器官的分配具有调控效应。不施氮和少量施氮处理的小麦花前氮积累量少,但是,花前氮积累转运对籽粒的贡献率较大;随施氮量的增加,氮向营养器官分配比例增大,向穗部、籽粒中的分配比例减少,花前氮积累量随施氮量增加而增加,但是,花前氮积累转运对籽粒的贡献率随施氮量增加而减小;适量氮肥处理的小麦花前氮积累转运率最小,籽粒中氮产量形成多依靠花后营养器官氮同化积累;过量施氮不仅不能增加氮向籽粒中分配,而且不利于籽粒氮和干物质的积累^[45]。花前氮转移量所占籽粒氮总量的比例随施氮量的增加而降低,花后氮吸收量占籽粒氮总量的比例则随施氮量的增加而升高,适量施氮提高了籽粒氮积累总量和花后吸收氮比例,提高籽粒氮积累总量是花后氮吸收同化和花前氮积累再分配综合作用的结果^[18]。

马冬云^[45]发现籽粒氮产量与植株花前、花后氮积累量呈极显著和显著正相关,说明籽粒中氮贡献花前氮积累转运大于花后同化积累。王月福等^[18]发现花前氮积累总量占籽粒氮积累总量的64.0%~80.1%,而花后同化吸收氮量占籽粒氮积累总量的19.9%~36.0%;徐明杰^[46]研究了传统和优化栽培模式对冬小麦氮吸收、分配的影响,结果发现,传统管理和优化栽培模式中的小麦花前氮转运对籽粒氮的贡献率为81.65%和62.14%,表现为花前氮积累转运的贡献大于花后氮吸收同化。朱新开等^[41]对中筋小麦扬麦10号的研究发现籽粒中的氮来自花前氮同化的比例为43.90%~85.80%,平均为63.08%。马冬云^[45]对兰考矮早8号和豫麦49-198的研究结果显示:氮花前转运贡献率为73%,而花后同化的贡献率为27%,可以看出小麦籽粒中的氮约2/3来自花前的积累再分配,约1/3来自花后的同化,尽管由于不同环境、栽培措施等因素影响,籽粒氮大部分来自于花前氮转运,其次是花后氮同化积累。

因此,要提高小麦籽粒氮积累量,既要求小麦具有较高的氮同化能力,保证小麦花前氮积累量和花后氮同化能力,又要求具有较高的氮转运再分配能力,能将花前叶片中氮最大化地运到籽粒中去^[35]。荆奇在对小麦干物质和氮积累和分配研究中发现,干物质和氮的再分配是同步进行的,但是二者积累和转运差异非常明显,籽粒蛋白质(氮)含量和花前氮合成再分配呈极显著正相关,对小麦品质提升有很大作用,而干物质积累与花后植株氮吸收合成能力和光合能力相关,对小

麦籽粒产量影响较大。

5 氮肥对小麦产量性状的影响

在过去几十年,氮肥显著提高了小麦的产量,其主要原因是有效分蘖数、单位面积穗数和穗粒数得到了提高^[16,19];穗数和穗粒数对产量提高的贡献最大,施用氮肥的冬小麦单位面积穗数、穗粒数和粒重分别比对照增加 11.9%、2.9% 和 5.1%^[47]。但是,氮肥降低了小麦籽粒千粒重^[33]。少量施氮的小麦分蘖数较少,单位面积穗数少,没有发挥出小麦的产量潜力;过量施氮的小麦分蘖过多,有效穗数减少,最终成穗率降低,单穗粒数和千粒重都下降,导致籽粒产量显著降低^[48],与适量施氮相比,少量和过量施氮均影响小麦产量的提高^[17,23,49]。

不同形态氮肥中对产量因子穗数、穗粒数和粒重也有明显影响,其中,硝态氮处理小麦的穗数、穗粒和粒重分别比对照增加 15.6%、3.6% 和 5.4%,硝、氨态氮配合处理穗数比对照增加 11.0%,穗粒数和粒重略高于氨态氮肥^[47]。氮肥形态影响小麦产量的主要因素是穗数,对小麦产量具有正效应,千粒重对产量有负效应^[30]。施用硝态氮肥最终产量比对照增加 21.1%,硝态氮+氨态氮比对照增产 13.1%;氨态氮比对照增产 11.00%。氮肥形态对小麦最终产量的影响顺序为硝态氮>硝态氮+氨态氮>氨态氮>对照。综合以上研究数据,施氮量应综合考虑单位面积穗数、穗粒数和千粒重各产量因素,适量施氮,以硝态氮肥为主,有利于小麦产量的提高。

小麦自身遗传基因是决定小麦产量的重要因素,在保障穗数和穗粒数的前提下,选择千粒重较高的品种是培育高产小麦的关键^[35]。其次,追施氮肥有利于提高小麦产量,生产中应通过适宜的基追肥比例来实现二者的协调,从而提高小麦的氮吸收量和籽粒产量^[4]。

6 提高小麦氮肥利用效率的途径

小麦氮肥利用率随着施氮量的增加而逐渐降低,施氮量 $<60\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,氮肥利用率、农学效率和偏生产力分别为 44.4%、 $24.0\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $98.9\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$;施氮量 $60\sim120\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,氮肥农学效率、偏生产力显著降低,而氮肥利用率变化不大;氮肥用量 $120\sim240\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,氮肥表观利用率、农学效率、偏生产力稳定,分别在 32.6%~33.0%、 $8.5\sim9.5\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $25.4\sim25.5\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$;氮肥用量 $>240\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,氮肥利用率、农学效

率和偏生产力降低至 6.8%、 $23.7\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $22.9\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[50]。李升东^[4]研究发现在 $60\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 基施氮肥条件下,氮肥利用率、农学效率和偏生产力分别为 36.58%~38.94%, $6.35\sim12.58\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $78.52\sim96.81\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$,而在 $207\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 基施氮肥条件下,氮肥利用率、农学效率和偏生产力分别为 18.37%~19.34%, $34.72\sim37.95\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $9.90\sim10.67\text{ kg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。闫鸿媛^[51]研究发现在小麦氮肥利用率在 20.5%~78.8%,偏施氮肥的氮肥利用率在 6.5%~14.4%,有机肥配施的在氮肥利用率在 33.9%~65.0%。不同研究中小麦氮肥利用效率之间有差异,原因在于氮肥利用效率受到土壤、小麦自身遗传特性、水分等因素的影响,为了更好地提高小麦的产量和品质,同时,提高氮肥利用率,减少氮流失,降低环境污染,可以从 3 个方面着手:

一是节氮减排,提高氮肥利用率。易媛等人在传统氮肥用量基础上减施 20%,但是,小麦产量并没有降低,原因在于适量氮肥促进了光合产物在籽粒中的积累,千粒重得到了提高^[16]。我国由于不同地区土地力条件不同,施氮量 $180\sim240\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 为宜,配合氮肥施用措施,氮肥表观利用率和农学利用率均得到提高,主要原因在于适量施氮提高了小麦干物质积累量、增加了小穗数和穗粒数,促进了叶片、茎和鞘的花前贮存干物质在花后向籽粒中的转移,过量施肥反而会影响小麦干物质的积累,千粒重下降。综合以上研究得出,小麦施氮量以 $240\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时产量较高,同时保持较高氮利用率,适合我国小麦生产。

二是选择低氮高效小麦品种,提高小麦氮吸收效率和氮利用效率。不同基因型小麦品种的氮吸收效率和氮利用效率均有基因型差异^[52-54]。低氮高效小麦品种具有较高的产量、干物质和氮素积累量,有利于小麦产量和氮肥利用效率的提高^[55-56]。氮素生产效率高的基因型具有无效分蘖少、抽穗期前氮肥利用能力强、抽穗期-成熟期氮吸收与转运再利用能力强等特点^[56],在农艺性状上表现为具有较高的粒重、收获指数、叶面积指数和开花期旗叶面积;在生理上表现出开花期旗叶的叶绿素含量、氮含量、净光合速率、硝酸还原酶活性和谷氨酰胺合成酶活性较高,成熟期旗叶氮含量较低等特点,这些指标可作为氮高效型小麦品种筛选的依据^[57]。

三是利用氮肥运筹提高小麦产量和氮利用效

率。硝态氮和氨态氮混合施用,有利于提高植物的光合能力,促进植物体内产物的积累;氮肥后移能显著提高小麦籽粒千粒重和产量,促进花前营养器官干物质向籽粒中的转运,增加开花后干物质积累对籽粒的贡献率^[58];拔节期和抽穗期追施氮肥能显著提高小麦旗叶和籽粒中氮代谢关键酶活性,促进了植株氮积累和运转,提高了小麦籽粒蛋白质含量、淀粉含量和籽粒产量,并改善了蛋白组分和淀粉品质。氮肥运筹已成为提高小麦产量和品质的重要调控手段之一。

参考文献:

- [1] Guo J H, Liu X J, Zhang Y, et al. Significant acidification in major chinese croplands [J]. Science, 2010, 327(5968): 1008-1010.
- [2] 中华人民共和国环境保护部, 中华人民共和国国家统计局, 中华人民共和国农业部. 第一次全国污染源普查公报[EB/OL]. (2010-02-11). http://www.stats.gov.cn/tjsj/tjgb/qtjgb/qgqstjgb/201002/t20100211_30641.html.
- [3] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.
- [4] 李升东, 王法宏, 司纪升, 等. 氮肥管理对小麦产量和氮肥利用效率的影响[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 403-407.
- [5] 黄国勤, 王兴祥, 钱海燕, 等. 施用化肥对农业生态环境的负面影响及对策[J]. 生态环境, 2004, 13(4): 656-660.
- [6] 张卫峰, 马林, 黄高强, 等. 中国氮肥发展、贡献和挑战[J]. 中国农业科学, 2013, 46(15): 3161-3171.
- [7] Martin A, Lee J, Kichey T, et al. Two cytosolic glutamine synthetase isoforms of maize are specifically involved in the control of grain production [J]. The Plant Cell, 2006, 18(11): 3252-3274.
- [8] Hirel B, Bertin P, Quillere I, et al. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize[J]. Plant Physiology, 2001, 125(3): 1258-1270.
- [9] 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 高等植物 GS/GOGAT 循环研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(2): 223-231.
- [10] 付国占, 严美玲, 蔡瑞国, 等. 磷氮配施对小麦籽粒蛋白质组分含量和面团特性的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(6): 1640-1648.
- [11] 马新明, 王志强, 王小纯, 等. 不同形态氮肥对不同专用小麦叶片氮代谢及籽粒蛋白质的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(7): 1076-1080.
- [12] 刘婷婷, 张平平, 姚金保, 等. 施氮模式对冬小麦花后氮素同化转运及品质性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(3): 472-476.
- [13] 李建敏, 王振林, 尹燕桦, 等. 不同蛋白质含量小麦品种籽粒形成期氮代谢及相关酶活性的比较[J]. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3078-3086.
- [14] 张弦, 苏豫梅, 高文伟, 等. 不同施氮水平对小麦旗叶氮素代谢相关酶活性的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2014, 37(4): 317-320.
- [15] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 氮素营养水平对小麦开花后碳素同化、运转和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(2): 55-59.
- [16] 易媛, 董召娣, 张明伟, 等. 减氮对半冬性中筋小麦产量、NUE 及氮代谢关键酶活性的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(2): 365-374.
- [17] 王小燕, 于振文. 不同小麦品种主要品质性状及相关酶活性研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 1980-1908.
- [18] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 氮素营养水平对冬小麦氮代谢关键酶活性变化和籽粒蛋白质含量的影响[J]. 作物学报, 2002, 28(6): 743-748.
- [19] 蒯世召, 葛伟, 熊淑萍, 等. 施氮水平对不同小麦品种氮代谢相关指标及产量的影响[J]. 河南农业大学学报, 2011, 45(5): 514-518.
- [20] 杜少勇, 熊淑萍, 赵鹏, 等. 豫北高地力条件下施氮量对冬小麦花后氮代谢特征及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(5): 882-886.
- [21] 王小纯, 王晓航, 熊淑萍, 等. 不同供氮水平下小麦品种的氮效率差异及其氮代谢特征[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2569.
- [22] 孟维伟, 王东, 于振文. 施氮量对小麦氮代谢相关酶活性和籽粒蛋白质品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(1): 10-17.
- [23] 赵鹏, 何建国, 熊淑萍, 等. 氮素形态对专用小麦旗叶酶活性及籽粒蛋白质和产量的影响[J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(3): 29-34.
- [24] 王小燕, 于振文. 灌水时期和灌水量对小麦氮代谢相关酶活性和籽粒蛋白质品质的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1415-1420.
- [25] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 施氮量对小麦籽粒蛋白质组分含量及加工品质的影响[J]. 中国农业科学, 2002, 35(9): 1071-1078.
- [26] 郭鹏旭, 熊淑萍, 杜少勇, 等. 氮素形态对豫麦 34 地上器官游离氨基酸和籽粒蛋白质含量的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(2): 326-239.
- [27] 张营武, 熊淑萍, 马新明, 等. 不同氮源配施对豫北高产小麦花后氮代谢及土壤硝态氮的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(2): 252-256.
- [28] 黄明, 吴金芝, 李友军, 等. 氮素形态对郑麦 9023 籽粒核酸代谢和品质的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(12): 1955-1960.
- [29] 李文雄, 曾寒冰. 春小麦植株干物质积累、分配和调节的研究[J]. 北京农学院学报, 1988, 3(2): 43-53.
- [30] 李朝苏, 汤永禄, 吴春, 等. 施氮量对四川盆地小麦生长及灌浆的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(4): 873-883.
- [31] 蔡瑞国, 张迪, 张敏, 等. 雨养和灌溉条件下施氮量对小麦干物质积累和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2014, 34(2): 194-202.
- [32] 姜丽娜, 邵云, 金毓翠, 等. 氮肥施用时期与比例对超高产冬小麦干物质积累及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(2): 70-73.
- [33] 张法全, 王小燕, 于振文, 等. 公顷产 10 000 kg 小麦氮素和干物质积累与分配特性[J]. 作物学报, 2009, 35(6): 1086-1096.
- [34] 邹兵, 董召荣, 王竞绍, 等. 不同穗型小麦花后物质运转及产量对氮肥的响应[J]. 中国农学通报, 2011, 27(12): 99

- 63-67.
- [35] 马冬云,郭天财,王晨阳,等.施氮量对冬小麦灌浆期光合产物积累、转运及分配的影响[J].作物学报,2008,34(6):1027-1033.
- [36] 王小明,王振峰,张新刚,等.不同施氮量对高产小麦茎蘖消长、花后干物质积累和产量的影响[J].西北农业学报,2013,22(5):1-8.
- [37] 马冬云,郭天财,岳艳军,等.不同时期追氮对冬小麦植株氮素积累及转运特性的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(2):262-268.
- [38] 屈会娟,李金才,沈学善.种植密度和播期对冬小麦品种兰考矮早八干物质和氮素积累与转运的影响[J].作物学报,2009,35(1):124-131.
- [39] 王彦丽,朱云集,郭天财,等.冬小麦碳氮积累、转运和籽粒产量对小花发育期追氮的响应[J].麦类作物学报,2011,31(1):98-105.
- [40] 叶优良,王玲敏,黄玉芳,等.施氮对小麦干物质积累和转运的影响[J].麦类作物学报,2012,32(3):488-493.
- [41] 朱新开,郭文善,周正权,等.氮肥对中筋小麦扬麦10号氮素吸收、产量和品质的调节效应[J].中国农业科学,2004,37(12):1831-1837.
- [42] 荆奇,戴廷波,姜东,等.不同生态条件下不同基因型小麦干物质和氮素积累与分配特征[J].南京农业大学学报,2004,27(1):1-5.
- [43] 赵万春,David G B,Brien L O.小麦组织氮的积累与分配及其相关性研究[J].西北农业大学学报,1999,27(6):38-43.
- [44] 冯伟,朱艳,姚霞.小麦氮素积累动态的高光谱监测[J].中国农业科学,2008,41(7):1937-1946.
- [45] 马冬云,郭天财,岳艳军,等.不同时期追氮对冬小麦植株氮素积累及转运特性的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(2):262-268.
- [46] 徐明杰,董嫚嫚,刘会玲,等.不同管理方式对小麦氮素吸收、分配及去向的影响[J].植物营养与肥料学报,2014,20(5):1084-1093.
- [47] 扶艳艳,苗艳芳,徐晓峰,等.氮肥形态对冬小麦干物质积累与产量的影响[J].河南科技大学学报(自然科学版),2013,34(5):74-77.
- [48] 孙霞,胡尚连,曹颖,等.氮肥形态对不同 HMW-GS 类型春小麦主要品质指标的调控效应[J].麦类作物学报,2007,27(3):503-507.
- [49] 杨武广,田中伟,殷美,等.不同年代冬小麦品种籽粒产量与品质的演变及其对氮肥的响应[J].麦类作物学报,2014,34(10):1390-1397.
- [50] 于飞,施卫明.近10年中国大陆主要粮食作物氮肥利用率分析[J].土壤学报,2015,52(6):1311-1324.
- [51] 闫鸿媛,段英华,徐明岗,等.长期施肥下中国典型农田小麦氮肥利用率的时空演变[J].中国农业科学,2011,44(7):1399-1407.
- [52] Souza E J,Martin J M,Guttineri M J. Influence of genotype, environment and nitrogen management on spring wheat quality[J]. Crop Science,2004,44(2):425-432.
- [53] Fageria N K,Baligar V C,Li Y C. The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century[J]. Journal of Plant Nutrition, 2007, 31(6):1121-1157.
- [54] 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.
- [55] 张锡洲,阳显斌,李廷轩,等.小麦氮素利用效率的基因型差异[J].应用生态学报,2011,22(2):369-375.
- [56] 冉辉,蒋桂英,徐红军,等.灌溉频率和施氮量对滴灌春小麦干物质积累及产量的影响[J].麦类作物学报,2015,35(3):379-386.
- [57] 张旭,田中伟,胡金玲,等.小麦氮素高效利用基因型的农艺性状及生理特性[J].麦类作物学报,2016,36(10):1315-1322.
- [58] 江文文,尹燕坪,王振林,等.花后高温胁迫下氮肥追施后移对小麦产量及旗叶生理特性的影响[J].作物学报,2014,40(5):942-949.

Research Progress of Effects of Nitrogen Fertilizer on Nitrogen Accumulation and Distribution and Nitrogen Use Efficiency in Wheat

LIU Dong-jun,ZHANG Hong-ji,SUN Yan,LIU Wen-lin,YANG Shu-ping,YAN wen-yi

(Institute of Crop Breeding, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract: Nitrogen is one of the important nutrient elements of crops, and plays an important role in the growth, quality and yield of crops. In recent years, the application of nitrogen fertilizer significantly increased the yield of wheat, however, the irrational application of nitrogen fertilizer in wheat production had resulted in a large number of nitrogen loss, environmental pollution and lower nitrogen use efficiency. In order to reduce environmental pollution, improve nitrogen utilization efficiency, effects of nitrogen fertilizer on key enzyme activities in nitrogen metabolism and reuse in wheat, contents of free amino acids and soluble proteins in nitrogen assimilates, accumulation and distribution of dry matter and nitrogen, yield characters and yield and nitrogen use efficiency were reviewed. The results showed that the amount of nitrogen fertilizer for wheat in China was about $240 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, and reasonable suggestions were put forward for the application of nitrogen fertilizer.

Keywords: wheat; nitrogen; nitrogen utilization; agronomic trait; quality trait; yield