

# 根箱种植下不同水肥管理模式对小麦生育后期根系氮代谢酶活性及产量的影响

姜丽娜, 朱娅林, 张雅雯, 赵凌霄, 李春喜\*

(河南师范大学 生命科学学院, 河南新乡 453007)

**摘要:** 该研究以小麦‘矮抗 58’为材料, 采用根箱种植, 设计 3 种不同产量水平的水肥管理模式[高产高效(HH)、高效(HE)、超高产(SH)], 于小麦花后(0、7、14、21、28 d)测定不同土层(0~20 cm 和 20~40 cm)根系谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)、谷丙转氨酶(GPT)和硝酸还原酶(NR)的活性, 并分析籽粒产量及其构成因素, 以探讨水分控制、肥料管理等方面集成的大田管理模式下小麦生育后期根系氮代谢的生理机制, 为生产中提高氮素利用效率、实现高产优质提供理论依据和技术支持。结果显示: (1) 在小麦生育后期, 20~40 cm 土层根系的氮代谢酶活性高于 0~20 cm 土层根系; HH 模式下不同土层根系的 4 种氮代谢酶活性均显著高于 SH 和 HE 模式, 而 SH 与 HE 模式间则在大部分时期差异不显著。 (2) 3 种模式下 0~20 cm 和 20~40 cm 土层根系的 GS 活性在花后 14 d 有一个小高峰, 之后又下降, 呈现出降-升-降的变化趋势。 (3) HH 模式下根系的 GOGAT 活性强度及维持时间均高于 SH 和 HE 模式; HH 模式和 SH 模式下 0~20 cm 和 20~40 cm 土层根系的 GPT 活性在开花期至花后 7 d 无明显变化, 7~14 d 时 GPT 活性迅速下降, 但 14~28 d 时 GPT 活性无明显变化。 (4) 3 种模式下不同土层根系的 NR 活性在开花期至花后 21 d 下降比较缓慢, 花后 21~28 d 时 NR 活性迅速下降。 (5) 3 种模式间的小麦籽粒产量及其构成因素差异显著, 且 HH 模式的籽粒产量显著高于 SH 和 HE 模式。研究表明, 采用合理的栽培管理模式能够更好地调控小麦花后根系氮代谢相关酶活性, 促进花后根系氮同化能力, 从而更好地协调小麦地上与地下部的生理活动, 保障小麦高产, 且 HH 栽培模式下的小麦根系氮同化能力最强, 收获的产量也最高。

**关键词:** 小麦; 栽培模式; 生育后期; 根系; 氮代谢酶; 籽粒产量

中图分类号: Q945.79; S512.1

文献标志码: A

## Effect of Different Water and Nitrogen Management Models on Nitrogen Metabolism Enzyme Activities of Roots in Late Growing Period and Yield of Rootbox-Grown Wheat

JIANG Li'na, ZHU Yalin, ZHANG Yawen, ZHAO Lingxiao, LI Chunxi\*

(College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang, He'nan 453007, China)

**Abstract:** In order to explore the physiological mechanism of nitrogen metabolism in wheat roots after anthesis under field management models that integrated by different water controls and fertilizer management, provide theoretical basis and technical support for improving nitrogen use efficiency and realizing high yield and good quality in production, we determined the activities of glutamine synthetase (GS), glutamate synthetase (GOGAT), glutamic-pyruvic transaminase (GPT) and nitrate reductase (NR) in roots

收稿日期: 2018-08-04; 修改稿收到日期: 2018-12-05

基金项目: 十三五国家重点研发计划(2017YFD0301101, 2018YFD0300705 和 2016YFD0300203)

作者简介: 姜丽娜(1973—), 女, 博士, 教授, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: jianglina73@yahoo.com

\* 通信作者: 李春喜, 博士, 教授, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: 13703731637@sina.com

of different soil layers (0—20 cm and 20—40 cm) after anthesis (0, 7, 14, 21, 28 d) under three management models at different yield levels [high-yield and high-efficiency model (HH), high-efficiency model (HE), super high-yield model (SH)] by using Aikang58 that planted in root-box. The results showed that: (1) the activities of nitrogen metabolism enzymes in roots of 20—40 cm soil layer were higher than those of 0—20 cm in late stage of wheat growth; the activities of four nitrogen metabolism enzymes in roots of two soil layers under HH model were significantly higher than those of SH and HE models, but there was no significant difference between SH and HE model in most periods. (2) GS activity in roots of two soil layers under three models showed a tendency of “down-rise-down”, and reached a peak at 14 days after anthesis, then decreased. (3) Compared with SH and HE models, the GOGAT activity intensity and maintenance time in roots under HH model were higher than those under SH and HE models; GPT activity in roots of two soil layers under HH and SH model had no obvious change from anthesis to 7 days after anthesis, but decreased rapidly from 7 days to 14 days and remained at a certain level from 14 days to 28 days. (4) NR activity in roots of two soil layers under three models decreased more slowly from anthesis to 21 days after anthesis and decreased rapidly from 21 days after anthesis to 28 days after anthesis. (5) There were significant differences in grain yield and its components among three models, and grain yield of HH model was significantly higher than that of SH and HE model. The study showed the reasonable cultivation model could better coordinate the physiological activities of the upper and underground parts of wheat, and then guarantee the high yield. Furthermore, the root nitrogen assimilation ability of HH model was the strongest and its yield was the highest.

**Key words:** wheat; cultivation patterns; late growing period; roots; nitrogen metabolism enzymes; grain yield

粮食安全为人类生存和发展提供最根本的保障,在国民经济中发挥着至关重要的作用<sup>[1-2]</sup>。中国粮食作物产量的 1/4 左右来自河南省,河南省位于黄淮麦玉两熟区的关键地带,已经成为中国粮食作物生产中举足轻重的主产区之一<sup>[3]</sup>。由于基础地力和栽培管理水平等方面的差异,在河南不少地区种植的小麦都没有充分发挥其应有的潜力,其中水分与肥料的管理是实现小麦优质高效的一项重要栽培管理措施<sup>[4]</sup>。

氮代谢是植物体内的重要物质代谢,在生命活动中具有特殊作用。氮素不仅影响植物新陈代谢而且影响体内的资源分配以及所有水平上的发育<sup>[5-8]</sup>。以往的研究偏重于小麦地上部分氮代谢,因其与地上部分生物产量和经济产量密切相关。但是,对吸收水分和土壤养分以及活性物质合成的重要器官——根系的研究则比较少<sup>[9]</sup>。不仅如此,关于小麦栽培中不同管理模式对氮代谢的影响,前人的研究多集中在某个单方面因素,例如品种基因型、灌水以及肥料等<sup>[10-11]</sup>。已有研究认为,控水条件下水分亏缺降低了小麦籽粒谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶、谷丙转氨酶以及旗叶谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶活性,并且影响了小麦籽粒谷丙转氨酶活性的变化趋势<sup>[12]</sup>;增施氮肥可以有效提高小麦根系谷氨酰胺合成酶和硝酸还原酶活性,促进植株体内的氮素同化,但氮素用量过高,小麦根系生长反而受到抑

制<sup>[13-15]</sup>;生育后期增施氮肥能使小麦保持较高的根系活力,增强氮素同化能力<sup>[16]</sup>;小麦根系内部的谷氨酰胺合成酶活性在抽穗期之前始终呈上升趋势,抽穗期达到最大,之后逐渐下降,乳熟期最低<sup>[17]</sup>;小麦根系谷氨酰胺合成酶和硝酸还原酶活性在开花期时较叶片低,并在开花后持续下降<sup>[18]</sup>。

可见,关于水肥控制及管理技术等多因素有机结合的栽培模式对氮代谢影响的研究相对较少<sup>[19]</sup>,尤其是对小麦生育中后期根系内多种氮代谢相关酶活性的研究还不够全面和深入。因此,本试验从多因素结合的不同管理模式出发,将着重点放在小麦根系的氮代谢方面,探究从水分控制、肥料管理等方面集成的 3 种管理模式下根箱冬小麦不同土层根系的 4 种氮代谢相关酶活性,以期为提高黄淮麦玉两熟区小麦氮素利用效率和实现高产优质提供理论依据和技术支持。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料与设计

试验于 2016~2017 年在中国农业科学院新乡综合试验站(E113°45',N35°09')进行,试验区属北温带大陆性季风气候,光照充足,降雨适中。土壤类型为黏壤质潮土,前茬播种夏玉米,收获后秸秆不还田。供试小麦品种为‘矮抗 58’,种子由河南科技学院小麦中心提供。

表 1 3 种产量水平的水肥管理模式信息

Table 1 The information of water and fertilizer management of 3 models

模式 Pattern	密度 Density ( $\times 10^4$ plant/hm <sup>2</sup> )	灌水 Irrigation (750 m <sup>3</sup> /hm <sup>2</sup> )	肥料管理 Fertilizer management	
			肥料配比 Fertilizer ratio	施肥方式 Fertilizer model
超高产模式 Super high-yield (SH)	450	播前+起身期+ 孕穗期+开花期 Before planting+ booting period+ flowering period	尿素 32.01 g/箱,磷酸二胺 33.74 g/箱, 氯化钾 10.97 g/箱,硫酸锌 0.825 g/箱 (N:P:K:Zn=25:18:8:1) Urea 32.01 g/box, diamine phosphate 33.74 g/box, potassium chlorite 10.97 g/ box, zinc sulphate 0.825 g/box	P、K 肥全部底施, N 肥底施 40%, 起身追 施 40%, 孕穗期追施 20% Total phosphate, total potassium and 40% nitrogen as the basis, then dressing 40% and 20% nitrogen in starting period and booting period, respectively.
高效模式 High-efficiency (HE)	450	播前+拔节期+ 开花期 Before planting+ jointing period+ flowering period	尿素 19.55 g/箱,磷酸二胺 28.09 g/箱, 氯化钾 13.70 g/箱(N:P:K=15:10: 10) Urea 19.55 g/box, diamine phosphate 28.09 g/box, potassium chlorite 13.70 g/box	P、K 肥全部底施, N 肥底施 50%, 拔节期 追施 50% Total phosphate, total potassium and 50% nitrogen as the basis, then dressing 50% nitrogen in jointing period.
高产高效模式 High-yield and high-efficiency(HH)	450	播前+拔节期+ 开花期 Before planting+ jointing period+ flowering period	尿素 24.50 g/箱,磷酸二胺 22.52 g/箱, 氯化钾 6.85 g/箱,硫酸锌 0.825 g/箱(N :P:K:Zn=18:12:5:1) Urea 24.50 g/box, diamine phosphate 22.52 g/box, potassium chlorite 6.85 g/ box, zinc sulphate 0.825 g/box	P、K 肥全部底施, N 肥底施 30%, 拔节期 追施 70% Total phosphate, total potassium and 30% nitrogen as the basis, then dressing 70% nitrogen in jointing period.

本课题组前期根据肥料水平、肥料配比、灌水次数、灌水时期等管理措施,集成设计了 3 个不同产量水平的技术模式,通过对小麦群体生长、植株氮素转运、产量形成、光温潜力等的系统研究,将其分别确定为:超高产模式(SH)、高效模式(HE)和高产高效模式(HH)。试验采用根箱(长 110 cm,宽 50 cm,高 60 cm)种植,2016 年 10 月 20 日播种,根据根箱尺寸,纵向 6 行等行距(20 cm)人工开沟播种,不同栽培模式下的种植密度、灌水次数和肥料水平如表 1 所示,每种栽培模式设置 9 个根箱。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 根样采集及指标测定 分别于开花期(2017 年 4 月 23 日)、花后 7 d(2017 年 5 月 1 日)、花后 14 d(2017 年 5 月 9 日)、花后 21 d(2017 年 5 月 17 日)和花后 28 d(2017 年 5 月 25 日)进行根系取样(0~20 cm 和 20~40 cm)。取得的根系样品充分浸泡后于 100 目筛中冲洗干净,选取保持较完整的植株根系,擦干后置于冰盒中待测。谷氨酰胺合成酶(GS)活性采用王小纯等<sup>[20]</sup>的方法测定;硝酸还原酶(NR)活性采用张志良<sup>[21]</sup>的方法测定;谷氨酸合成酶(GOGAT)活性采用郑朝峰等<sup>[22]</sup>的方法测定;谷丙转氨酶(GPT)活性采用吴良欢等<sup>[23]</sup>的方法测定。

1.2.2 产量及其构成因素的测定 于成熟期(6 月 6 日)在各栽培模式下未进行根系取样的根箱内调查有效穗数,之后于各处理取 15 株进行考种,测定穗粒数、千粒重等产量构成因素,最后实收完整根箱的小麦以计算产量。

1.3 数据整理与分析

运用 Excel2010 和 SPSS17.0 对数据进行整理

分析,多重比较采用 LSD 法。

2 结果与分析

2.1 水肥管理模式对根箱种植小麦根系 GS 活性的影响

谷氨酰胺合成酶具有将 NH<sub>3</sub> 从无机氮转化为有机氮的中心作用,是处于氮代谢中心的多功能酶和参与氮同化过程的关键酶<sup>[24-25]</sup>。3 种管理模式下上层和下层小麦根系的 GS 活性随着生育期的推进均呈现出“降-升-降”的变化趋势(图 1),即从开花期到花后 7 d 先降低,花后 7 d 到花后 14 d 又上升,之后又一直降低;在整个生育期,HH 模式的 GS 活性始终显著( $P<0.05$ )高于 SH 和 HE 模式,而 SH 和 HE 模式的根系 GS 活性仅在开花期的 2 个土层以及花后 28 d 的下层存在显著差异( $P<0.05$ ),其余时期两者之间均没有显著差异。对于 HH 模式而言,除了花后 7 d,其余时期下层根系的 GS 活性始终显著高于上层,并且在花后 14 d 到花后 28 d,下层根系的 GS 活性下降比较缓慢。在 SH 和 HE 模式下,从开花期到花后 14 d 的上层根系 GS 活性始终显著高于下层,然而在花后 14 d 之后,下层根系的酶活性反倒显著高于上层,也即下层根系的 GS 活性在花后 14 d 之后下降比较缓慢。以上结果表明,小麦开花后的不同时期内,HH 模式下 2 个土层根系的 GS 活性均显著高于 SH 和 HE 模式,且综合来看,下层根系的 GS 活性虽然在开花后 2 周内低于上层,但在花后 14 d 到花后 28 d 却高于上层根系,所以在生产上采取栽培措施增加中、下层根系的数量和比例,或许对提高灌浆期根系的氮同化能力

有重要意义。

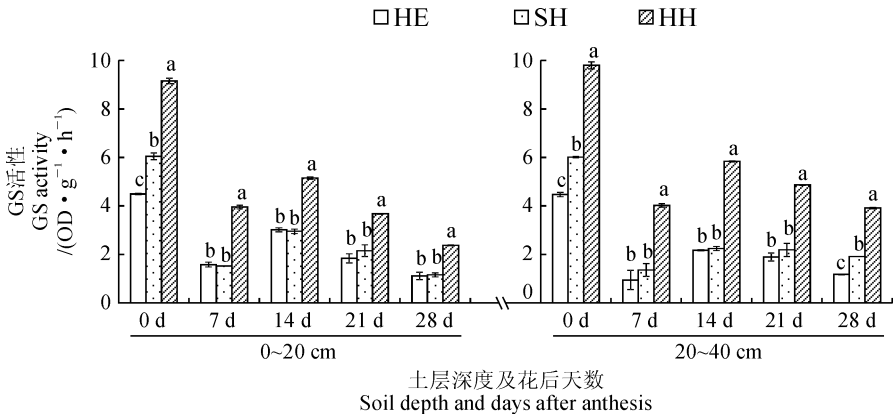
2.2 水肥管理模式对根箱种植小麦根系 GOGAT 活性的影响

GOGAT 也是氮素同化过程中的关键酶,在无机氮转化为有机氮的过程中起着至关重要的作用,它与 GS 耦联形成的循环是高等植物氮同化的主要途径<sup>[26-27]</sup>。图 2 显示,就上层根系而言,小麦开花期的 GOGAT 活性表现为 HH 模式显著高于 SH 和 HE 模式,而 SH 和 HE 模式之间差异则不显著;开花期到花后 7 d 的根系 GOGAT 活性在 3 种管理模式均剧烈下降,但 HH 模式始终显著高于 SH 和 HE 模式;SH 和 HE 模式的 GOGAT 活性在花后 7 d 到花后 14 d 逐渐增强,之后又持续下降,而 HH 模式的酶活性在花后 7 d 到花后 21 d 持续增强,之后急速下降,且始终显著高于另外 2 种模式,这说明 HH 模式能够维持较长时间和较高强度的根系 GOGAT 活性;在花后 28 d 时,3 种管理模式下层根

系的 GOGAT 活性从开花期到花后 28 d 的变化趋势与上层根系相同;HH 模式下层根系的酶活性在每个时期均显著高于上层根系。在整个生育过程中,除了花后 7 d 的上层和花后 28 d 的下层根系,SH 和 HE 模式的根系 GOGAT 活性之间始终无显著差异;除了花后 28 d 的上层根系,HH 模式下的根系酶活性始终显著高于 SH 和 HE 模式。以上结果表明,相对于 SH 和 HE 栽培模式来说,HH 栽培模式下小麦根系的 GOGAT 活性在花后 7 d 降至最低后,未来 2 周内又有较大幅度持续增强,而 SH 和 HE 模式下的酶活性仅在花后 7 d 到 14 d 的 1 周时间内呈缓慢上升趋势,其酶活性强度及维持时间均不及 HH 模式,这可能是生育后期不同水肥管理模式氮素利用和代谢差异的基础。

2.3 水肥管理模式对根箱种植小麦根系 GPT 活性的影响

谷丙转氨酶是植物体内一种重要的转氨酶,负责有机和无机氮之间的氨基转移,其活性的高低反映



不同小写字母表示同一生育时期不同栽培模式间的酶活性差异达到显著 ( $P<0.05$ ) 水平,下同

图 1 不同水肥管理模式小麦根系 GS 的活性变化

Different normal letters within the same growth stage indicate significant difference among patterns at 0.05 level, the same as below

Fig. 1 GS activity in wheat roots under different water and fertilizer management models

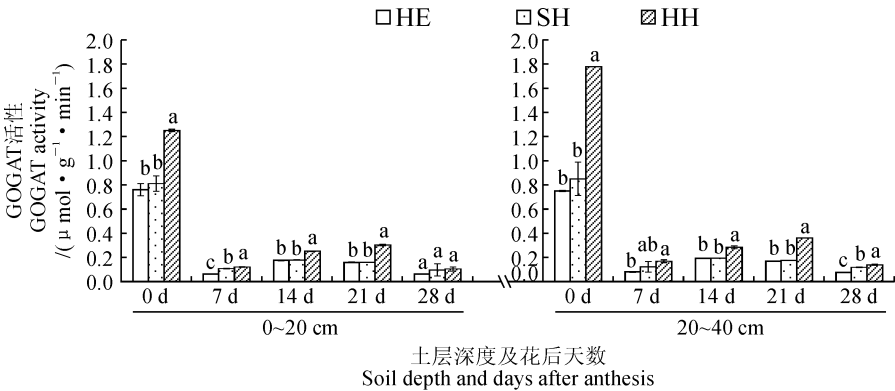


图 2 不同水肥管理模式小麦根系 GOGAT 的活性变化

Fig. 2 GOGAT activity in wheat roots under different water and fertilizer management models

了植物体内氮代谢强度的变化<sup>[9]</sup>。从图 3 来看,在整个过程中,HH 和 SH 栽培模式下 2 个土层小麦根系的 GPT 活性变化趋势较一致,即从开花期到花后 7 d 缓慢下降,开花 1 周后迅速下降,2 周后保持在一定水平,且 HH 模式的酶活性显著高于 SH 模式;而 HE 栽培模式下 2 个土层的根系 GPT 活性一直呈缓慢下降趋势。对于 HH 和 SH 模式而言,开花期到花后 7 d 的上层根系 GPT 活性始终显著高于下层,然而在花后 7 d 之后,下层的根系酶活反倒显著高于上层,这说明下层根系的 GPT 活性在花后 7 d 之后下降比较缓慢。可见,HH 和 SH 栽培模式下 2 个土层小麦根系 GPT 活性的最大变化出现在花后 1~2 周内,说明灌浆初期是小麦氮代谢的一个重要时期;开花后的不同时期内,HH 模式下 2 个土层的根系 GPT 活性均显著高于 SH 和 HE 模式,且 HH 和 SH 模式下层根系的 GPT 活性在灌浆期前后较上层根系强,这或许是由于下层根系在生育后期对氮素的利用和同化能力比在生育前期和中期更强。

2.4 水肥管理模式对根箱种植小麦根系 NR 活性的影响

NR 作为小麦氮素代谢过程中的关键酶,对植株硝态氮的吸收和转化有重要影响<sup>[28]</sup>。由图 4 可知,3 种管理模式 2 个土层的小麦根系 NR 活性在开花期时最高,后随着生育进程的推进而逐渐降低,且在开花期到花后 21 d 下降比较缓慢,在花后 21 d 到花后 28 d 下降迅速。对于 SH 和 HE 模式而言,除了花后 28 d,其余时期 2 个土层的根系 NR 活性在两模式间没有显著差异,但两模式均显著低于 HH 模式。下层根系的 NR 活性在每种模式下的每个时期均显著高于上层根系,且其在整个过程中的下降趋势较上层根系缓慢。以上结果表明,下层根系的 NR 活性较上层根系强,并随着生育期的推进下降趋势较为缓慢,且每种管理模式 2 个土层的根系 NR 活性从开花期开始便逐渐下降,这也许是小麦进入生殖生长阶段后,根系对硝酸盐的还原能力逐渐减弱,需要地上部加强氮素同化来满足生殖需要,氮素同化中心由根系转移至地上部所致。

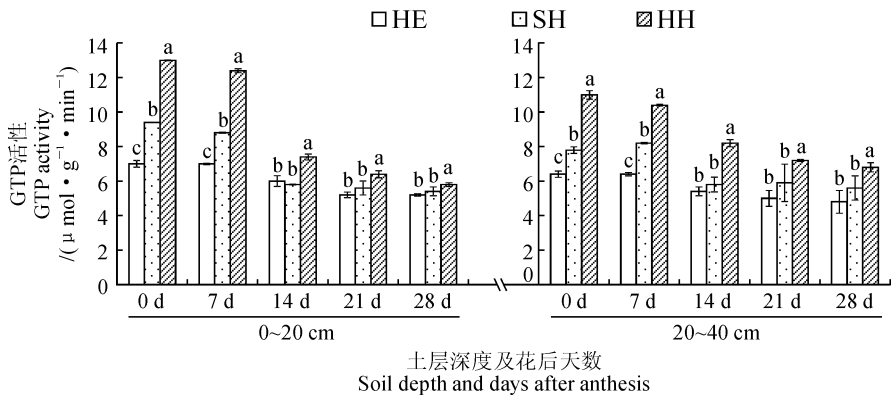


图 3 不同水肥管理模式小麦根系 GPT 的活性变化  
Fig. 3 GPT activity in wheat roots under different water and fertilizer management models

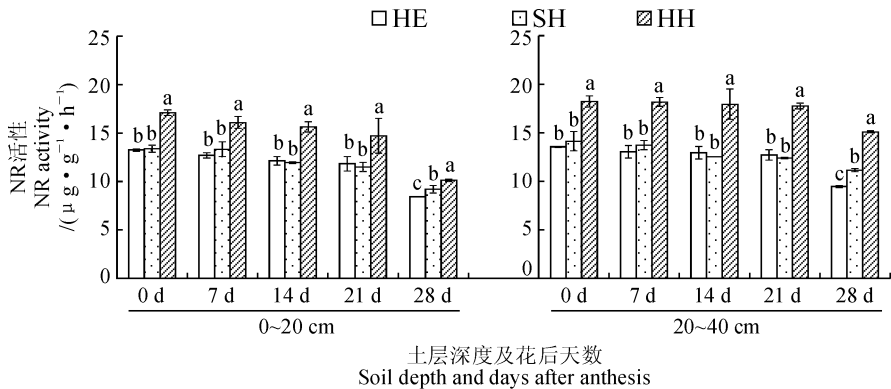


图 4 不同水肥管理模式小麦根系 NR 的活性变化  
Fig. 4 NR activity in wheat roots under different water and fertilizer management models

表 2 不同水肥管理模式下小麦产量及其产量构成因素

Table 2 Yield and yield components under different water and fertilizer management models

模式 Pattern	穗数 Spike number (ears/box)	穗粒数 Grain per spike (particle/spike)	千粒重 1 000-grain weight/g	产量 Yield (g/box)
SH	316.80b	24.20c	40.28c	334.11c
HE	336.60a	27.87b	47.43a	422.80b
HH	339.35a	35.07a	44.31b	487.24a

注:同列不同字母表示栽培模式间在 0.05 水平存在显著性差异  
Note: The different normal letters within the same column indicate significant difference among patterns at 0.05 level

2.5 水肥管理模式对根箱种植小麦籽粒产量及其构成因素的影响

表 2 显示,小麦的穗粒数与籽粒产量在不同水肥管理模式间均呈显著性差异,均表现为 HH 模式>HE 模式>SH 模式;HE 与 HH 模式下的小麦成穗数显著高于 SH 模式,且其两者之间无显著性差异;不同栽培模式下小麦千粒重的差异性也较为显著,表现为 HE 模式>HH 模式>SH 模式。小麦产量的形成绝大部分归结于氮肥,结合 3 种管理模式下的施氮措施与小麦产量及其构成因素可知,SH 模式过高的氮肥施用量以及过早的追氮时期对小麦产量及其构成因素的提高没有起到积极作用;随着施氮量的增加,小麦千粒重反而逐渐减小;适宜的氮肥用量及适当加大后期追肥比例能够显著提高小麦穗粒数和籽粒产量。

3 讨论

植物可以利用的 2 种主要结合态氮 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 对植物的生长和代谢有不同的效应。一个多世纪以来,人们对这个问题进行了不少研究,但主要侧重于植物的吸收和各种中间代谢物含量的分析,对各代谢途径的酶研究很少<sup>[29]</sup>。植物无机氮同化的主要途径是: NO<sub>3</sub><sup>-</sup>  $\xrightarrow{\text{NR}}$  NO<sub>2</sub><sup>-</sup>  $\xrightarrow{\text{NiR}}$  NH<sub>4</sub><sup>+</sup>  $\xrightarrow{\text{GS}}$  谷氨酰胺  $\xrightarrow{\text{GOGAT}}$  谷氨酸  $\xrightarrow{\text{GPT}}$  其他氨基酸  $\rightarrow$  蛋白质<sup>[30]</sup>。如果 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 是通过影响植物的氮同化而影响生长的,那么相应的酶活力必然表现一定的变化。由于根系是植物水分和养分的主要吸收器官,近年来根系的生理功能越来越受到重视,它在无机氮同化过程中的氮代谢相关酶活性在一定程度上反映了作物吸收养分能力的强弱<sup>[31-32]</sup>。本研究探讨的是水肥控制及管理技术有机结合的 3 种栽培模式下不同土层小麦根系的 4 种氮代谢相关酶活性变化特征。

本研究结果表明,小麦根系 4 种氮代谢酶活性在不同管理模式下花后不同时间的变化趋势不尽相

同。3 种水肥管理模式下 2 个土层小麦根系的 GS 活性呈现出“降-升-降”的趋势,在花后 14 d 有一个小高峰,然后又下降,这与张武昌<sup>[20]</sup> 和王小纯等<sup>[24]</sup> 对小麦花后旗叶和籽粒 GS 活性的研究结果一致。由于 GS 不仅参与氨基酸的合成,也与蛋白质的分解有关,故小麦花后 14 d 根系 GS 活性的小高峰可能是与籽粒形成后根系中贮存的蛋白质大量分解成氨基酸有关。而王月福的研究则表明,小麦根系内的 GS 活性从开花期后便一直降低<sup>[18]</sup>,与本研究的结论不一致。宁书菊通过对水稻生育后期根系内部 GS 变化的研究认为,不同作物品种在花后不同时间的根系 GS 活性变化不尽相同<sup>[9]</sup>。同时,HH 模式下小麦根系的 GOGAT 活性在花后 7 d 降至最低后,未来 2 周内酶活性又较大幅度地持续增强,而 SH 和 HE 模式仅在花后 7 d 到 14 d 的 1 周时间内呈缓慢上升趋势,这说明根系对氮素的同化能力不仅取决于氮代谢相关酶的活性强弱,还取决于高酶活维持的时间长短。研究<sup>[33-34]</sup> 认为,GOGAT 的作用主要体现在与 GS 耦联的 GS-GOGAT 循环中,因此它的活力与 GS 的活力以及与作物的氮同化能力呈显著正相关,但在本研究中,HH 模式下根系的 GS 和 GOGAT 活性并没有显著相关性。由于目前对小麦生育后期根部 GOGAT 活性变化的相关研究较少,该研究所得结果仅对黄淮麦玉两熟区的相关研究和水肥指导有重要借鉴作用。另外,在小麦整个后期发育过程中,HH 模式和 SH 模式下 2 个土层的根系 GPT 活性变化趋势较一致,开花期到花后 7 d 酶活性无明显变化,开花 1 周后酶活性迅速下降,两 2 后保持在一定水平,说明 GPT 活性的最大变化出现在花后 1~2 周内,这代表花后的灌浆初期是植物氮代谢的一个重要时期,这与宁书菊对水稻生育后期根系内 GPT 活性的研究结果一致<sup>[9]</sup>。此外,本研究中每种水肥管理模式下 2 个土层小麦根系的 NR 活性从开花期开始便逐渐下降,且在开花期到花后 21 d 酶活性下降比较缓慢,花后 21 d 到

花后 28 d 酶活性下降迅速,这与杜瑛和王月福的研究结果一致<sup>[17-18,28]</sup>,这种现象也许是氮素同化中心由根系转移至地上部所致,生育中后期同化中心的转变可使氮素同化更加高效。

从 3 种水肥管理模式来看,本研究中 HH 模式 2 个土层小麦根系的 4 种氮代谢酶活性均显著高于 SH 和 HE 模式,而它们在 SH 和 HE 模式间则在大部分时期都没有显著差异。这一现象的出现可能是,在充分灌水的基础上,HH 模式的追施氮肥比例较高,大大满足了小麦生育后期生殖生长的氮同化需求。李双双研究表明,生育后期增施氮肥能够使小麦根系保持较高的活力<sup>[16]</sup>。而 SH 和 HE 模式的酶活性之间之所以没有明显差异,可能跟两者的水氮综合管理措施有关。其中,SH 模式的施氮量和灌水量均较 HE 模式大,这一点弥补了 SH 模式在氮肥分配时期及比例方面的缺点,而 HE 模式虽然在氮肥的分配施用方面具有较大的优越性,但其总的氮素施用量太低,这些因素可能就是造成 2 种模式下小麦根系 4 种氮代谢相关酶活性变化没有明显差异的原因。

从 2 个土层根系的氮代谢相关酶活性总体变化来看,在小麦生育后期,下层根系的酶活性往往高于上层根系,这可能是由于下层根系在生育后期比在生育前期和中期对氮素的利用和同化能力强,而上层根系的氮代谢则在生育前、中期比较强。Hurkman 等认为,在根系中,一般来说根尖区正在扩展的细胞中 NR 活性较高,而越靠近根基部酶活性越低<sup>[35]</sup>,由此可以推断其他 3 种氮代谢酶在不同土层的酶活性差异可能也与此有关。潘庆民通过研究小麦开花后不同土层根系的衰老情况认为,开花 8 d 后,上层根系活力迅速降低,中、下层根系活力虽然也有所降低但降低幅度较小以至于高于上层根系<sup>[36]</sup>。

氮肥施用时期对小麦单位面积穗数的影响较大,不同的追氮量、氮肥基追比例对茎蘖状态有显著地调节效应<sup>[37]</sup>,充足的氮肥能够满足植株分蘖生长的需要,有利于小麦得到较高的成穗数,有助于小麦高产稳产<sup>[38-39]</sup>。本试验条件下,SH 模式下的小麦

有效穗数显著低于 HE 和 HH 模式,可能是由于 SH 模式追施氮肥过早导致小麦生育前期分蘖过多,生育后期无效分蘖死亡率高,拔节期后群体数下降迅速,最终成穗数不是很高。相反 HE 和 HH 模式调整了氮肥基追时期及比例,使无效分蘖提前死亡,保证生育中后期的养分和水分供应,最终获得了较高的群体数,有利于提高小麦成穗率,保证产量的形成。穗粒数和千粒重是小麦产量构成的 2 个关键要素,小麦穗粒数主要在拔节期后形成,千粒重则在灌浆期形成<sup>[40]</sup>。有研究表明,适宜的氮肥追施可以促进植株对各营养元素的协调平衡吸收,维持花后较高的光合速率,提高结实率和穗粒数,从而提高产量<sup>[41-42]</sup>,然而穗粒数随着氮肥用量在适宜范围内的增加而提高时,千粒重却在下降<sup>[43]</sup>。本研究结果表明,不论是穗粒数还是千粒重,在 3 种水肥管理模式之间均有显著性差异,且分别表现为 HH 模式>HE 模式>SH 模式和 HE 模式>HH 模式>SH 模式,这与前人研究结果一致。小麦产量的形成绝大部分归结于氮肥,本试验条件下的小麦籽粒产量表现为 HH 模式>HE 模式>SH 模式,这说明一味地增施氮肥并不能提高粮食产量,氮肥的施用时期与比例也是关键的调控因素。

根系对植物的重要性显而易见,生育后期的根系生理活性对整体生理尤为重要,保证后期地上部分旺盛生理活性的重要措施之一是保持旺盛的根系生理活性,因此探讨不同水肥管理模式对不同土层根系氮代谢的影响,显得至关重要。搞清楚不同管理模式不同土层根系在生育后期的氮代谢变化和生理调控,可获得地上部分调节所不能达到的效果。本研究中,小麦不同土层根系的各氮代谢相关酶活性均以 HH 模式最强,产量也以 HH 模式最高,也即根系氮同化能力最强的管理模式获得的产量也最高,这说明采用合理的管理模式可以更好地协调小麦地上与地下部的生理活动,进而保障小麦高产。本试验的不足在于,只研究了有关开花期到花后 28 d 的根系氮代谢,后期的氮素同化情况还有待今后继续进一步探讨。

参考文献:

[1] 张 宾. 三大粮食作物产量形成量化分析及其高产途径研究[D]. 北京:中国农业大学, 2007.

[2] 魏 丹. 我国粮食生产资源要素优化配置研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2011.

[3] CUI Z L, ZHANG F S, CHEN X P, *et al.* On-farm evaluation of an in-season nitrogen management strategy based on soil Nmin test [J]. *Field Crops Research*, 2008, **105**(1-2): 48-55.

[4] 王月福, 姜 东, 于振文, 等. 氮素水平对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响及其生理基础[J]. *中国农业科学*, 2003, **36**(5): 513-520.

WANG Y F, JIANG D, YU Z W, *et al.* Effects of nitrogen

rates on grain yield and protein content of wheat and its physiological basis[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, **36**(5): 513-520.

[5] WOLF-RUDIGERS S, MARK S. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of Arabidopsis in response to nitrogen[J]. *Plant Physiology*, 2004, **136**(1): 2 483.

[6] 李雪梅, 朱长甫, 苗以农, 等. 大豆植株发育过程中不同部位的硝态氮含量和硝酸还原酶活力的变化[J]. 植物生理学报, 1993,(4): 263-265.

LI X M, ZHU C F, MIAO Y N, *et al.* Changes of nitrate content and nitrate reductase activity in different parts of soybean during plant development[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1993,(4): 263-265.

[7] 叶全宝, 张洪程, 戴其根, 等. 施氮水平和栽插密度对水稻生育中后期硝酸还原酶活性的影响[J]. 植物生理学报, 2005, **41**(1): 41-44.

YE Q B, ZHANG H C, DAI Q G, *et al.* Effects of nitrogen amount applied and planting density on nitrate reductase activity of rice during middle-late growth stages[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, **41**(1): 41-44.

[8] 李常健, 林清华, 张楚富. 高等植物谷氨酰胺合成酶研究进展[J]. 生物学杂志, 2001, **18**(4): 1-3.

LI C J, LIN Q H, ZHANG C F. Progress of the studies on glutamine synthetase in higher plants[J]. *Journal of Biology*, 2001, **18**(4): 1-3.

[9] 宁书菊, 窦慧娟, 陈晓飞, 等. 水稻生育后期根系氮代谢生理活性变化的研究[J]. 中国生态农业学报, 2009, **17**(3): 506-511.

NING S J, DOU H J, CHEN X F, *et al.* Dynamics of nitrogen metabolism activity in rice root at the late development stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, **17**(3): 506-511.

[10] 刘淑君. 北方潮土区冬小麦最佳测土配方施肥模式[J]. 天津农业科学, 2011, **17**(4): 21-24.

LIU S J. Discussion on the optimal fertilization model of winter wheat under based on testing soil and application fertilizer in Fluvo-aquic soils in North-China[J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2011, **17**(4): 21-24.

[11] 谢瑞峰, 贾世隆. 灵台县旱塬冬小麦氮磷配方施肥效应及施肥模式探讨[J]. 甘肃农业科技, 1997,(9): 30-31.

XIE R F, JIA S L. Effect of nitrogen and phosphorus fertilizer on winter wheat and its fertilization model in dryland of Lingtai Country[J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 1997,(9): 30-31.

[12] 孙 敏, 郭平毅, 高志强, 等. 水旱条件下小麦不同抗旱性品种籽粒蛋白质积累的差异及施氮量的调控效应[J]. 作物学报, 2010, **36**(3): 486-495.

SUN M, GUO P Y, GAO Z Q, *et al.* Protein accumulation in grains of wheat cultivars differing in drought tolerance and its regulation by nitrogen application amount under irrigated and dryland conditions[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, **36**(3): 486-495.

[13] FORDE B, LORENZO H. The nutritional control of root development[J]. *Plant & Soil*, 2001, **232**(1/2): 51-68.

[14] BINGHAM I J, BLACKWOOD J M, STEVENSON E A. Site, Scale and time-course for adjustments in lateral root initiation in wheat following changes in C and N supply [J]. *Annals of Botany*, 1997, **80**(1): 97-106.

[15] AMEZIANE R, DELEENS E, NOCTOR G, *et al.* Stage of development is an important determinant in the effect of nitrate on photoassimilate (<sup>13</sup> C) partitioning in chicory (*Cichorium intybus*) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, **48**: 25-33.

[16] 李双双, 付 驰, 孙 继, 等. 施氮量对春小麦根系生理活性及籽粒蛋白品质的影响[J]. 麦类作物学报, 2012, **32**(6): 1 139-1 143.

LI S S, FU C, SUN J, *et al.* Effects of nitrogen application on root physiological activity and grain protein quality of spring wheat[J]. *Journal of Wheat Crops*, 2012, **32**(6): 1 139-1 143.

[17] 杜 瑛, 李 平. 小麦不同生育期硝酸还原酶活性的测定[J]. 安徽农业科学, 2011, **39**(27): 16 517-16 518.

DU Y, LI P. Determination of nitrate reductase activity at different growth stages in vernal wheat[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, **39**(27): 16 517-16 518.

[18] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 小麦开花后不同器官中硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶的活性比较[J]. 植物生理学报, 2003, **39**(3): 209-210.

WANG Y F, YU Z W, LI S X, *et al.* Comparison of nitrate reductase and glutamine synthetase activities in different organ of wheat after flowering[J]. *Plant Physiology Communications*, 2003, **39**(3): 209-210.

[19] 王亚帆. 黄淮海玉两熟区不同栽培模式下小麦资源利用效率研究[D]. 河南新乡: 河南师范大学, 2015.

[20] 王小纯, 熊淑萍, 马新明, 等. 不同形态氮素对专用型小麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响[J]. 生态学报, 2005, **25**(4): 802-807.

WANG X C, XIONG S P, MA X M, *et al.* Effects of different nitrogen forms on keyenzyme activity involved in nitrogen metabolism and grain protein content in speciality wheat cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(4): 802-807.

[21] 张志良. 植物生理学实验指导(第二版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 1990.

[22] 郑朝峰, 林振武. 谷氨酸合酶活力的快速测定[J]. 植物生理学报, 1985,(4): 45-48.

ZHENG C F, LIN Z W. Rapid determination of glutamate synthase activity[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1985, (4): 45-48.

[23] 吴良欢, 蒋式洪, 陶勤南. 植物转氨酶(GOT 和 GPT)活性比色测定方法及其应用[J]. 土壤通报, 1998(3): 136-138.

WU L H, JIANG S H, TAO Q N. A colorimetric for determining the activity of plant aminotransferase(GOT and GPT) and its application [J]. *Soil Notification*, 1998, (3): 136-138.

[24] 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.



- ZHANG Y W, XIONG S P, MA X M, *et al.* Effects of different nitrogen sources on post-anthesis nitrogen metabolism and soil nitrate nitrogen of high-yielding wheat in northern Henan Province[J]. *Journal of Wheat Crops*, 2011, **31**(2): 252-256.
- [25] 沈 波, 王 熹. 两个亚种间杂交稻组合的根系生理活性[J]. 中国水稻科学, 2002, **16**(2): 146-150.
- SHEN B, WANG X. Physiological activities of root system in two inter-subspecific hybrid rice combinations[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, **16**(2): 146-150.
- [26] VERMAD P S. Control of plant Gene Expression[M]. Boca. Ratom. Florida. USA: Chemical Rubber Company Press, 1993: 443-458.
- [27] LEA P J, MIFFLIN B J. An alternative route for nitrogen assimilation in plants[J]. *Nature*, 1974, 251: 680-685.
- [28] 李春喜, 姬生栋. 小麦生育中后期硝酸还原酶活性及其与穗粒重关系的研究[J]. 麦类作物学报, 1998, (3): 48-51.
- LI C X, JI S D. Study on nitrate reductase activity and its relationship with grain weight per ear in the middle and late growing stage of wheat[J]. *Journal of Wheat Crops*, 1998, (3): 48-51.
- [29] MEISINGER J J, RANDALL G W, VITOSH M L. Nitrification inhibitors-potentials and limitations [M]. Madison, Wis., ASA, Soil Science Society of America, 1980.
- [30] MIFFLIN B J. The biochemistry of plants. A comprehensive treatise. Volume 5. Amino acids and derivatives[M]// The Biochemistry of Plants: a Comprehensive Treatise. Academic Press, 1980.
- [31] 孟亚利, 王立国, 周治国, 等. 麦棉两熟复合根系群体对棉花根际非根际土壤酶活性和土壤养分的影响[J]. 中国农业科学, 2005, **38**(5): 904-910.
- MENG Y L, WANG L G, ZHOU Z G, *et al.* Effect of the composite root population of wheat-cotton double cropping system of soil enzyme activity and soil nutrient content at the cotton rhizosphere and non-rhizosphere zones[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, **38**(5): 904-910.
- [32] 南丽丽, 师尚礼, 朱新强, 等. 田间越冬期不同根型苜蓿根系的生理生化特性[J]. 核农学报, 2011, **25**(2): 369-374.
- NAN L L, SHI S L, ZHU X Q, *et al.* Physiological and biochemical characteristics of root in different root type alfalfa cultivars in field during overwintering period[J]. *Acta Agricultrae Nucleatae Sinica*, 2011, **25**(2): 369-374.
- [33] 汤玉玮, 林振武, 陈敬祥. 硝酸还原酶活力与作物耐肥性的相关性及其在生化育种上应用的探讨[J]. 中国农业科学, 1985, **18**(6): 39-45.
- TANG Y W, LIN Z W, CHEN J X. Relationship between nitrate reductase activity and fertilizer tolerance of crops and its application in biochemical breeding[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1985, **18**(6): 39-45.
- [34] 林振武, 郑朝峰, 吴少伯, 等. 硝酸还原酶活力与作物耐肥性的研究Ⅱ. 粳、梗稻对硝态氮的吸收和同化[J]. 作物学报, 1986, (1): 9-14.
- LIN Z W, ZHENG C F, WU S B, *et al.* Studies on nitrate reductase activity and fertilizer tolerance of crops Ⅱ, uptake and assimilation of nitrate nitrogen in Indica and Japonica rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1986, (1): 9-14.
- [35] HURKMAN W J, VENSEL E H, TANAKA C K, *et al.* Effect of high temperature on albumin and globulin accumulation in the endosperm proteome of the developing wheat grain [J]. *Journal of Cereal Science*, 2009, **49**(1): 12-23.
- [36] 潘庆民, 于振文. 小麦开花后不同土层根系的两种衰老指标与 iPA 及 ABA 含量的变化[J]. 植物生理学报, 1999, (6): 449-451.
- PAN Q M, YU Z W. Changes of two senescence indexes and iPA and ABA contents in root system of different soil layers after flowering of wheat[J]. *Plant Physiology Communications*, 1999, (6): 449-451.
- [37] 祝小龙. 氮肥和行距对小麦产量和品质的影响研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2008.
- [38] LADHA J K, KRUPINK T J, SIX J, *et al.* Efficiency of fertilizer nitrogen in cereal production: retrospects and prospects [J]. *Advances in Agronomy*, 2005, 87: 85-156.
- [39] 王 勇, 孙本普, 孙雪梅, 等. 不同年份对小麦穗数穗粒数的影响及其对策[J]. 小麦研究, 2004, **22**(4): 30-33.
- WANG Y, SUN B P, SUN X M, *et al.* Effects of different year on grain number and spike of wheat[J]. *Wheat Study*, 2004, **22**(4): 30-33.
- [40] 申玉香, 郭文善, 周 影, 等. 氮素和基本苗对宁盐一号小麦籽粒产量、群体质量与蛋白质及其组分含量的影响[J]. 麦类作物学报, 2007, **27**(1): 134-137.
- SHEN Y X, GUO W S, ZHOU Y, *et al.* Effects of different application amount and seedling number on grain yield, population quality, protein content and its components in wheat variety Ningyan 1[J]. *Journal of Wheat Crops*, 2007, **27**(1): 134-137.
- [41] 马东辉, 赵长星, 王月福, 等. 施氮量和花后土壤含水量对小麦旗叶光合特性和产量的影响[J]. 生态学报, 2008, **28**(10): 4 896-4 901.
- MA D H, ZHAO C X, WANG Y F, *et al.* Effects of nitrogen fertilizer rate and post anthesis soil water content on photosynthetic characteristics in flag leaves and yield of wheat [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(10): 4 896-4 901.
- [42] BANCAL P. Early development and enlargement of wheat floret primordia suggest a role of partitioning within spike to grain set[J]. *Field Crops Research*, 2009, **110**(1): 44-53.
- [43] 王小燕. 施氮量和土壤水分对小麦碳氮代谢和产量与品质形成的影响[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2006.

(编辑: 裴阿卫)