

施氮量对高粱产量、品质及氮利用效率的影响

曹晓燕¹ 武爱莲² 王劲松² 董二伟² 焦晓燕²

(¹ 山西大学生物工程学院, 030006, 山西太原; ² 山西农业大学(山西省农业科学院)资源环境学院, 030031, 山西太原)

摘要 为了更好地对高粱进行氮素管理, 采用盆栽试验研究了施氮量对高粱生长、籽粒产量及品质、氮素累积及转运利用的影响。选取肥力较低的土壤, 设6个氮水平: 0(N0)、0.05(N1)、0.1(N2)、0.2(N3)、0.4(N4)和0.6g/kg(N5)(风干土)。结果表明, N3处理干物质累积量、叶片SPAD值、籽粒产量、穗粒数及收获指数均显著高于N0和N5处理; N3处理籽粒淀粉含量低于N1处理, 但淀粉产量最高; 随施氮量的增加籽粒单宁含量降低, 蛋白质含量增加, 蛋白质总产量以N3和N4最高。随施氮量的增加叶鞘中NO₃⁻-N含量增加, N3处理挑旗期和穗花期叶鞘中NO₃⁻-N含量明显高于N0、N1和N2, 但在灌浆期N0~N3处理间硝态氮含量没有显著差异; N3处理从茎叶向籽粒的转运率最高, 达到76.76%。综上, 适宜的施氮量有利于高粱生长及产量的提高, 且在生长前期提高了叶鞘中硝态氮累积, 能协调籽粒产量和功能成分的关系, 获得较高的淀粉和蛋白总产量。

关键词 高粱; 施氮量; 籽粒产量; 淀粉含量与产量; 氮利用效率; 氮转移

氮是作物生长过程中最重要的元素之一, 植物吸收的氮素被同化酶硝酸还原酶(NR)、亚硝酸还原酶(NiR)、谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合成酶(GOGAT)合成同化后形成蛋白质、核酸和其他产物(酶、次生代谢产物和细胞膜组成成分), 维持作物生长^[1]。施氮是农业生产中提高作物产量以满足世界日益增长的人口对粮食需求的主要手段^[2]。1994年以来我国每年氮肥(纯氮)施用量达2×10⁷t以上, 居世界之首, 但氮肥利用率仅为30%~35%, 远低于世界40%~60%的平均利用率^[3]。据估计, 到2050年世界氮肥需求量将从2020年的1.35亿t进一步增长到2.36亿t, 而其中50%~70%的氮会从植物-土壤系统中流失^[4-6], 过量施氮也会造成严重的环境问题^[7]。在保证作物产量和品质的情况下, 降低施氮量和提高作物氮素利用效率对于保障粮食安全、应对环境退化和气候变化至关重要^[8-9]。

高粱(*Sorghum bicolor*)是我国重要的禾谷类作物之一, 被广泛应用于饲料、酿造、生物质能源以及食品加工等领域^[10], 也是非洲国家的主要粮食作物, 具有较强的抗旱及耐盐碱等特性^[11]。高粱根系能够分泌具有硝化抑制特性的化合物^[12-14], 调节土壤中氨氧化古菌(AOA)和细菌(AOB)的种群,

这可能导致高粱对施氮量的响应不敏感^[15]; 缺氮通过影响籽粒千粒重和穗粒数影响高粱产量, 同时会提高氮肥利用效率^[16]; 在一定施氮量范围内植株氮积累量随施氮量增加而增加^[17]; 施氮状况也影响植物不同阶段氮素吸收及营养器官氮素转运效率^[18], 但尚不清楚氮素缺乏程度对高粱体内氮素累积、转运、利用及产量构成的调控效应。

淀粉含量是谷物籽粒的重要品质之一。以前的研究发现土壤肥力对高粱籽粒淀粉含量影响较小, 但施氮量过大会降低籽粒淀粉含量^[19]; 高粱叶鞘是硝态氮贮存的主要部位, 供氮水平会明显影响叶鞘中硝态氮含量^[20]; 硝态氮通过调节硝酸还原酶, 抑制ADP-葡萄糖焦磷酸酶(AGPase)的调节亚基, 从而影响淀粉的合成^[21]。本研究通过盆栽控制施氮量, 旨在明确施氮量对高粱体内氮素累积状况、氮素转运与利用、籽粒淀粉形成和淀粉产量的影响, 为实现高粱增产、优质和氮肥高效利用的氮素管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

盆栽试验于2019年7月至11月在山西省农业科学院创新基地连栋温室内进行。供试品种为山

作者简介: 曹晓燕, 研究方向为植物营养与养分资源高效利用, E-mail: 1289561127@qq.com

焦晓燕为通信作者, 研究方向为植物营养及生态环境, E-mail: xiaoyan_jiao@126.com

基金项目: 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-06-13.5-A20); 山西省面上青年基金项目(201901D211558); 山西省农业科学院国家基金培育项目(YGJPY2006)

收稿日期: 2020-11-20; 修回日期: 2021-02-05; 网络出版日期: 2021-03-23

西省农业科学院高粱研究所培育的“汾酒梁 1 号”。供试土壤为褐土, 质地为壤土, 土壤养分含量为有机质 11.3g/kg, 全氮 0.6g/kg, 硝态氮 12.82mg/kg, 有效磷 3.6mg/kg, 速效钾 146.63mg/kg, pH 8.55, 电导率 226.24 μ S/cm, 土壤风干过 5mm 筛后混合均匀备用。试验塑料盆高 19.0cm, 上部和底部直径分别为 27.0cm 和 14.0cm, 每盆装土 8.7kg。

1.2 试验设计

设 6 个处理, 分别为施氮水平 0、0.05、0.1、0.2、0.4 和 0.6g/kg (风干土), 分别表示为 N0、N1、N2、N3、N4 和 N5, 所有处理 P_2O_5 和 K_2O 的施用量均为 0.2g/kg (风干土), 氮、磷及钾分别以尿素、过磷酸钙和硫酸钾的形式施入, 50% 氮基施, 其余氮在拔节期前追施, 每个处理 22 次重复。

高粱于 7 月 13 日播种, 每盆播种 15 粒, 出苗后 13d (4 叶期) 每盆留苗 5 株, 出苗后 16d (5 叶期) 每盆定苗 3 株, 11 月 22 日收获, 出苗至收获共 131d。生育期内各盆随机排列, 盆间距为 80cm, 每 3d 挪动一次, 避免边际效应。

1.3 调查采样方法

分别于出苗后 36、65、87、108 和 131d (分别为拔节期、挑旗期、穗花期、灌浆期和成熟期) 调查地上部干物质累积量; 在拔节期、挑旗期、穗花期和灌浆期调查可见绿叶叶片的叶面积和最新展开叶片的 SPAD 值; 在拔节期、穗花期和灌浆期采集叶鞘, 于 65℃ 烘至恒重粉碎过 0.25mm 筛, 用于硝态氮含量的测定; 在穗花期和成熟期采样后, 将植株分为茎秆、穗和籽粒, 于 105℃ 杀青后在 65℃ 烘干至恒重, 粉碎后用于测定氮含量, 其籽粒还用于测定淀粉和单宁含量; 成熟后每盆单独收获测产, 测量千粒重。每次采样 4 盆。

1.4 测定方法

采用叶绿素仪 (日产 SPAD-502) 测定 SPAD 值; 采用 H_2SO_4 消煮, 用凯氏定氮仪测定植株氮含量; 茎基部和叶鞘中硝态氮测定方法为称取样品 1.5g, 加入 2mol/L KCl 100mL 浸提, 振荡 15min, 用流动连续分析仪 (Auto Analyzer3-AA3) 测定硝态氮含量^[22]; 用 $CaCl_2$ 溶液分散, 采用旋光法测定籽粒总淀粉含量^[23]; 用 75% 二甲基甲酰胺溶液浸提避光保存的粉碎籽粒, 采用紫外可见分光光度计比色法测定籽粒单宁含量^[24]。

1.5 数据处理与分析

采用以下公式计算相关指标^[25-27], 叶面积

(cm^2) = 叶片长 (cm) \times 宽 (cm) $\times 0.75$; 某器官氮累积量 (mg/kg) = 某器官全氮含量 \times 该部位生物量; 氮运转率 (%) = (开花期营养器官氮累积量 - 收获期营养器官氮累积量) / 开花期营养器官氮累积量 $\times 100$; 氮素利用效率 (%) = (施氮处理氮素累积量 - 不施氮处理氮素累积量) / 施氮量 $\times 100$; 氮肥偏生产力 (g/g) = 籽粒产量 / 施氮量; 氮素生理利用效率 (physiological nitrogen use efficiency, PNUE, %) = [施氮处理籽粒产量 (g/盆) - 不施氮处理籽粒产量 (g/盆)] / [施氮处理地上部养分吸收量 (g/盆) - 不施氮处理地上部养分吸收量 (g/盆)]。

采用 Excel 2007 进行数据处理、分析和作图, 利用 SPSS 软件进行方差分析和回归拟合分析, 每个特征值用平均值 \pm 标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 施氮量对高粱生长、产量及品质的影响

由图 1 可知, 施氮量显著影响了高粱生育期的干物质累积, N0 干物质累积量最低, 其次为 N1 和 N5, N2、N3 和 N4 的干物质累积量较高。在拔节期 N0 和 N5 的单株叶面积最低, 其次为 N4, N1、N2 和 N3 之间差异不显著 ($P < 0.05$); 随生育期推进, N3 和 N4 的单株叶面积最高 (图 2)。就最上部展开叶的 SPAD 值来看, N0 最低, N2、N3 和 N4 的 SPAD 值最高 (图 2)。

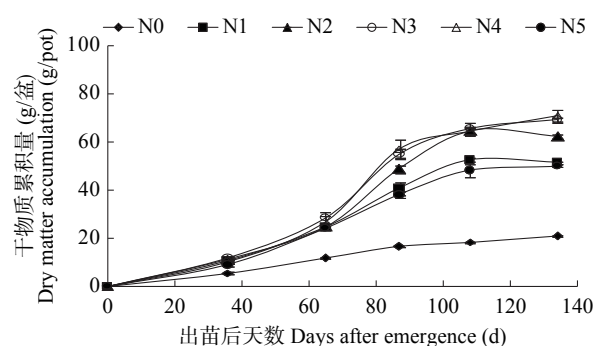
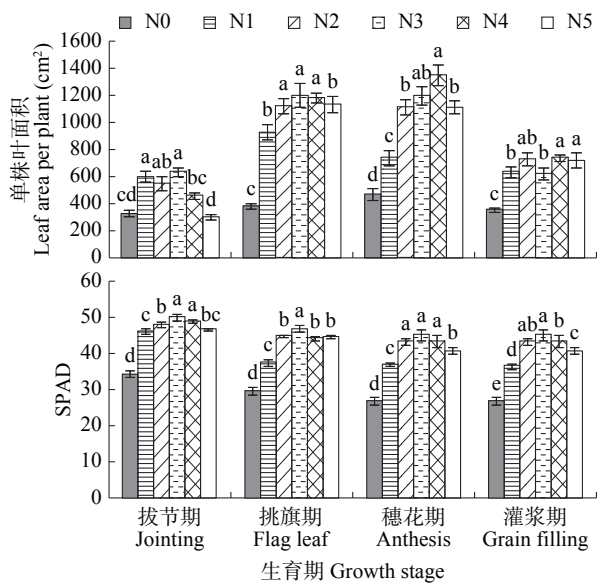


图 1 施氮量对高粱干物质累积量的影响

Fig.1 Effects of N fertilization on dry matter accumulation in sorghum

表 1 表明, 施氮量显著影响了千粒重、穗粒数、籽粒产量及收获指数。盆栽试验籽粒产量取决于穗粒数和千粒重, N4 条件下千粒重最高, 达 28.80g; N3 处理的穗粒数最高, 为 545.10 粒, 其次为 N2; N3 处理籽粒产量最高, 其次为 N4 和 N2 处理; N3 处理的收获指数最高, 达 49.51%, 其次为 N2。N0



不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著，下同
Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level, the same below

图 2 施氮量对单株叶面积和 SPAD 值的影响
Fig.2 Effects of N fertilization on leaf area per plant and SPAD in sorghum

处理的千粒重、穗粒数、籽粒产量及收获指数均显著低于其他处理。

表 1 施氮量对高粱产量和收获指数的影响
Table 1 Effects of N fertilization on grain yield and harvest index of sorghum

处理 Treatment	千粒重 1000-grain weight (g)	穗粒数 Grains number per panicle	籽粒产量 (g/盆) Grain yield (g/pot)	收获指数 Harvest index (%)
N0	16.82±0.28c	113.12±3.08c	5.70±0.11c	27.57±0.59c
N1	21.98±0.32b	354.41±11.18b	23.35±0.47b	45.50±0.43a
N2	22.60±2.04b	448.99±25.52a	29.60±0.79b	47.42±0.70a
N3	22.23±1.35b	545.10±37.34a	34.21±0.81a	49.51±0.78a
N4	28.80±0.46a	366.50±13.95b	31.64±1.11b	44.57±0.01a
N5	23.76±0.43b	296.60±9.54b	21.12±0.54b	42.25±1.17b

不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。下同
Different small letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same below

表 2 表明，施氮量影响高粱籽粒的单宁含量，随施氮量的增加籽粒单宁含量降低，N4 处理最低，说明氮胁迫也提高籽粒单宁含量。施氮量也影响籽粒淀粉含量，N1 处理的淀粉含量最高，达 73.7%，随施氮量的增加淀粉含量降低；N4 单粒淀粉产量最高，N3 处理的淀粉总产量最高。籽粒蛋白质含量随施氮量增加而增加，N4 处理的单籽粒蛋白质产量最高，N3 和 N4 处理籽粒蛋白质总产量最高。

表 2 施氮量对高粱籽粒品质的影响
Table 2 Effects of N fertilization on quality of grain yield of sorghum

处理 Treatment	单宁 Tannic (g/kg)	淀粉 Starch			蛋白质 Protein		
		含量 (%) Content	单籽粒产量 Production per grain (mg)	总产量 (g/盆) Total production (g/pot)	含量 (%) Content	单籽粒产量 Production per grain (mg)	总产量 (g/盆) Total production (g/pot)
N0	16.5±0.1a	69.6±0.4b	11.8±0.2d	4.0±0.1e	6.3±0.1d	1.2±0.0e	0.4±0.0e
N1	15.3±0.4ab	73.7±0.2a	16.2±0.2b	17.2±0.4b	6.2±0.2d	1.4±0.0de	1.4±0.0d
N2	15.2±0.9ab	71.3±0.1b	14.5±0.7cd	21.1±0.6a	8.0±0.1c	1.6±0.1d	2.4±0.1c
N3	14.2±0.8ab	67.6±0.6c	14.4±1.2cd	23.1±0.7a	11.7±0.1b	2.5±0.2c	4.0±0.1a
N4	12.9±0.1b	67.0±0.7c	19.3±0.4a	21.2±0.7a	12.8±0.2a	3.7±0.1a	4.0±0.1a
N5	14.5±0.2ab	66.4±0.2c	15.8±0.3c	14.0±0.3c	13.2±0.3a	3.1±0.1b	2.8±0.1b

2.2 施氮量对高粱各部位氮含量、氮累积量、氮转运及氮利用的影响

植物体叶鞘是硝态氮储存器官，叶鞘中硝态氮的运转和再利用影响着高粱籽粒产量。对挑旗期、穗花期和灌浆期高粱叶鞘硝态氮含量（表 3）分析表明，随施氮量增加，叶鞘中硝态氮含量增加；挑旗时 N0、N1 和 N2 叶鞘硝态氮含量没有差异，含量为 34.5~63.2mg/kg；灌浆期 N0、N1、N2 和 N3 叶鞘中硝态氮含量没有显著差异，含量为 29.6~56.3mg/kg，N4 和 N5 的硝态氮含量分别高达 2800.0 和 6804.4mg/kg，说明氮过量供给导致叶鞘硝态氮

过量累积。

表 3 施氮量对叶鞘中硝态氮含量的影响
Table 3 Effects of N fertilization on NO₃⁻-N concentration in leaf sheaths mg/kg

处理 Treatment	挑旗期 Flag leaf stage	穗花期 Anthesis stage	灌浆期 Grain filling stage
N0	46.3±4.7c	27.5±6.1c	56.3±8.8b
N1	34.5±0.5c	25.0±2.0c	29.6±1.3b
N2	63.2±29.8c	36.8±1.0c	30.3±0.7b
N3	1903.3±322.0bc	756.3±62.7b	45.9±3.7b
N4	2878.5±656.2ab	3772.6±602.7a	2800.0±271.4a
N5	4197.4±828.5a	4343.2±310.5a	6804.4±119.6a

由表 4 可知, 施氮量显著影响穗花期高粱茎叶和花穗中氮含量 ($P<0.05$), 随施氮量的增加茎叶中氮含量增加, N5 茎叶中氮含量是 N0 的 3 倍, N0 与 N1 处理间差异不显著; N5 花穗中氮含量是 N0 的 1.5 倍, N2、N3、N4 和 N5 处理对花穗中氮

含量没有显著影响, 施氮对茎叶中氮含量的影响比对花穗的影响更明显。收获时 N0、N1、N2 和 N3 处理茎叶中氮含量降低, 而 N4 和 N5 氮含量较高, 分别为 8.71 和 12.10g/kg; N0、N1 和 N2 对籽粒和穗芯中氮含量影响不显著 ($P<0.05$), N3 处理籽

表 4 施氮量对各器官中氮含量的影响
Table 4 Effects of N fertilization on N concentration in different parts of sorghum g/kg

处理 Treatment	穗花期 Anthesis stage		收获期 Harvest stage		
	茎叶 Shoot	花穗 Panicle	茎叶 Shoot	籽粒 Grain	穗芯 Inflorescence
N0	5.35±0.10d	10.40±0.43c	3.59±0.07d	10.93±0.21c	4.17±0.25c
N1	6.92±0.18d	12.30±0.11b	3.73±0.16d	9.87±0.25c	3.41±0.07c
N2	9.36±0.13c	14.53±0.27a	4.22±0.11d	12.85±0.13c	3.80±0.35c
N3	13.98±0.77b	15.93±0.74a	5.32±0.22c	18.75±0.21b	5.51±0.05b
N4	15.33±0.31ab	15.30±0.64a	8.71±0.25b	20.40±0.30ab	6.11±0.24ab
N5	16.05±0.31a	15.20±0.41a	12.10±0.47a	21.13±0.50a	6.86±0.20a

粒和穗芯中氮含量明显减少 ($P<0.05$)。

由图 3 可知, 在花期随施氮量增加, 氮素总累积量增加, N3 和 N4 处理氮的累积量达到最高, N5 处理显著下降; N3 处理穗部的氮素累积量最高, 其次为 N2 和 N4 处理, N0 处理最低。收获时 N4 和 N3 氮素总累积量最高, 其次为 N5 和 N2; 各施氮处理显著影响了茎叶、穗芯和籽粒中氮素累积量, 其中对籽粒的氮素累积量更明显, N0 氮素累积量仅为 63.3g/盆, N3 和 N4 处理籽粒氮素累积量

分别为 641.1 和 645.2g/盆, N1、N2、N3、N4 和 N5 籽粒的氮素累积量分别是 N0 的 3.6、6.0、10.1、10.2 和 7.1 倍。

籽粒中的氮一部分来自花期后植物从土壤中的吸收, 另一部分则是从营养器官向生殖器官的转运。

由表 5 可知, N0 的氮转运率量最低, N3 和 N4 的转运量最高, 达 470~490mg/盆; N0 和 N5 从营养器官转运的氮素占籽粒中氮的累积量约为 50%, 其他处理为 67%~76%; 施氮量也显著影响了营养器官的氮素转运率, N0 和 N5 的氮素转运率约为 40%~44%, N3 的转运率最高, 达 76% 左右。

表 5 施氮量对茎叶向籽粒氮转运的影响
Table 5 Effects of N fertilization on N translocation from leaf and stem to grain

处理 Treatment	N 转运量 (mg/盆) N translocation (mg/pot)	转运 N 占 籽粒 N 比例 Proportion of N translocation to grain (%)	营养器官 氮转运率 N translocation rate of source- sink (%)
N0	31.59±0.62c	49.89±0.58b	39.70±0.76c
N1	155.09±11.96b	67.48±5.47ab	63.33±1.22b
N2	272.55±11.74b	71.60±1.67a	70.40±0.49ab
N3	490.11±32.08a	76.45±4.79a	76.76±0.86a
N4	470.19±44.33a	72.54±5.30a	61.09±1.93ab
N5	235.29±32.22b	52.16±5.18b	44.12±4.86c

由表 6 可知, 施氮量还显著影响了氮肥利用效率, 随氮用量增加, 氮利用效率和氮的生理利用效率显著降低 ($P<0.05$), N1、N2 和 N3 氮利用效率在 40%~50%, 而 N5 的氮利用效率仅为 12% 左右; 施氮量也显著影响氮偏生产力, N1 最高, 其次为 N2 和 N0, N5 处理的氮偏生产力最低。

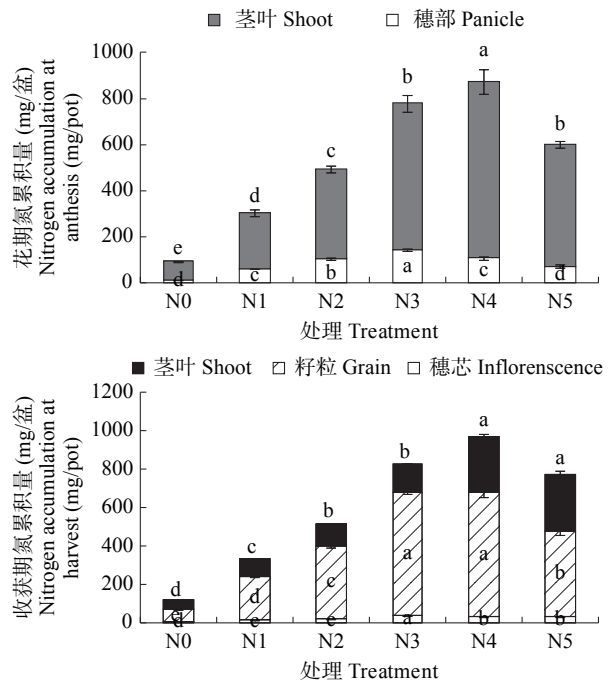


图 3 施氮量对各部位氮素累积的影响
Fig.3 Effects of N fertilization on nitrogen accumulation in different positions

表 6 施氮量对氮利用的影响
Table 6 Effects of N fertilization on N utilization efficiency

处理 Treatment	氮利用效率 N utilization efficiency (%)	氮偏生产力 Partial productivity of N fertilizer (g/g)	氮生理利用效率 Physiological N use efficiency (g/g)
N0	—	49.2±1.1c	—
N1	49.5±0.7a	70.0±0.8a	81.4±1.1a
N2	45.8±1.4a	57.3±0.4b	59.7±0.5b
N3	40.8±0.8b	39.6±2.1d	40.0±0.7c
N4	24.6±0.9c	32.5±0.2e	30.1±0.3d
N5	12.5±0.3d	27.4±0.8f	23.4±0.9e

2.3 植株氮状况与产量和籽粒淀粉形成关系分析

从籽粒产量、淀粉产量和淀粉含量与茎叶氮含量关系（图 4）可以看出，花期茎叶中氮含量为 0.6%~0.7% 时淀粉含量最高，茎叶中氮含量为 1.2% 左右，籽粒产量和淀粉产量最高。而在收获期茎叶氮含量为 0.4% 时籽粒淀粉含量最高，0.6%~0.7% 时

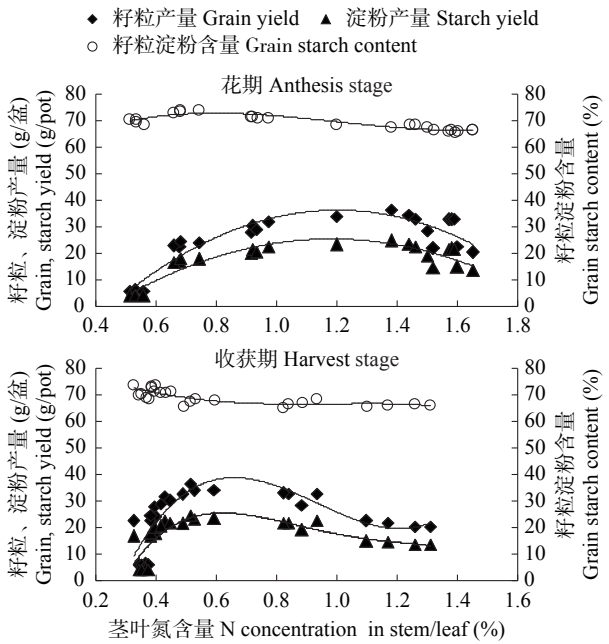


图 4 籽粒淀粉含量、籽粒产量及淀粉产量对茎叶氮含量的响应
Fig.4 The response of grain starch content, grain yield and starch yield to the nitrogen content of shoot

籽粒产量和淀粉含量最高。

施氮量明显影响挑旗期、花期和灌浆期叶鞘中硝态氮含量（图 5），3 个时期均表现出叶鞘硝态氮含量为 27.0~35.4mg/kg 时粒粒淀粉含量最高；挑旗期、花期和灌浆期叶鞘硝态氮含量为 1903、756 和 46mg/kg 时籽粒产量和淀粉含量最高。

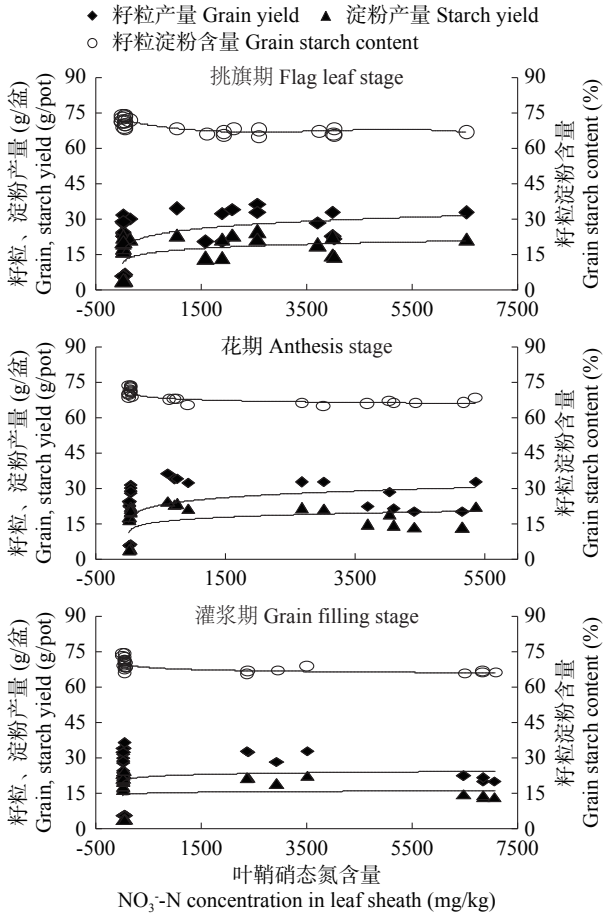


图 5 籽粒淀粉含量、籽粒产量及淀粉产量对叶鞘硝态氮含量的响应
Fig.5 Response of grain starch content, grain yield and starch yield to nitrate content in leaf sheath

由表 7 和表 8 可知，在花期和收获期，籽粒产量、籽粒淀粉含量和淀粉产量与茎叶中全氮含量均

表 7 籽粒产量、淀粉含量和淀粉产量 (y) 与茎叶氮含量 (x) 的关系 Table 7 Relationship between grain yield, starch content and starch yield with N concentration in shoots					
生育期 Growth stage	指标 Index	响应曲线 Regression equation	决定系数 Coefficient of determination (R^2)	P	
花期 Anthesis	籽粒产量	$y = -63.33x^3 + 152.12x - 55.35$	0.849	0.000	
	籽粒淀粉含量	$y = 24.06x^3 - 86.42x^2 + 91.78x + 42.27$	0.854	0.000	
	淀粉产量	$y = -46.49x^2 + 109.81x - 39.60$	0.838	0.000	
收获期 Harvest	籽粒产量	$y = 229.77x^3 - 643.40x^2 + 548.42x - 109.09$	0.652	0.000	
	籽粒淀粉含量	$y = -21.46x^3 + 63.69x^2 - 62.44x + 87.00$	0.626	0.000	
	淀粉产量	$y = 154.57x^3 - 430.78x^2 + 364.46x - 71.14$	0.585	0.000	

呈指数关系，达极显著水平（ $P=0.000$ ）；籽粒淀粉含量与拔节期、花期和灌浆期叶鞘中硝态氮含量呈显著的回归关系（ $P=0.000$ ），籽粒产量和淀粉产量与 3 个时期叶鞘中硝态氮含量的决定系数 R^2 较低。

表 8 籽粒产量、淀粉含量和淀粉产量（ y ）与叶鞘硝态氮含量（ x ）的关系
Table 8 Relationship between grain yield, starch content and starch yield with $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration in leaf sheaths

生育期 Growth stage	指标 Index	响应曲线 Regression equation	决定系数 Coefficient of determination (R^2)	P
拔节期 Booting	籽粒产量	$y=9.88x^{0.13}$	0.211	0.024
	籽粒淀粉含量	$y=-1.21E-10x^3+1.41E-6x^2-0.005x+71.78$	0.724	0.000
	淀粉产量	$y=7.49x^{0.12}$	0.166	0.048
花期 Anthesis	籽粒产量	$y=11.00x^{0.12}$	0.197	0.030
	籽粒淀粉含量	$y=75.03x^{0.02}$	0.720	0.000
	淀粉产量	$y=8.25x^{0.10}$	0.153	0.058
灌浆期 Filling	籽粒产量（ y ）	$y=17.27x^{0.04}$	0.021	0.494
	籽粒淀粉含量（ y ）	$y=73.88x^{0.01}$	0.523	0.000
	淀粉产量（ y ）	$y=12.76x^{0.03}$	0.010	0.640

3 讨论

3.1 施氮量对高粱生长、产量与品质的影响

氮是植物生长必需的大量营养元素，缺氮和氮过量均会限制高粱生长。尽管施氮量 0.60g/kg 处理在后期的叶面积和 SPAD 值高于施氮量 0.05g/kg，但没有影响地上部生物量，二者生物量均低于施氮量 0.10、0.20 和 0.40g/kg 处理的生物量。与前人的研究结果相一致^[28]，缺氮和氮过量会降低单穗籽粒数和千粒重；已有报道表明茎基部和叶鞘的硝态氮含量可以反映供氮状况^[20,22]，硝态氮能够诱导细胞分裂素合成基因 *IPT3* 和 *CYP735A* 的表达^[29]，细胞分裂素通过调节控制植物顶端的分裂进而会影响籽粒形成^[30]。本研究发现供氮状况与叶鞘硝态氮含量关系密切，挑旗、穗花和灌浆 3 个时期 N4 和 N5 处理叶鞘硝态氮含量均较高，而产量最高的 N3 处理叶鞘硝态含量与生育期有关，在灌浆期降至与 N0、N1 和 N2 处理的含量相当，说明拔节期和穗花期硝态氮含量过高（ $>2000\text{mg/kg}$ ）也会降低籽粒淀粉形成和千粒重。

淀粉、单宁及蛋白质含量是高粱籽粒的重要品质。与以前研究结果一致，即施氮降低了籽粒淀粉含量^[15]；但本试验 N0 处理籽粒淀粉含量明显低于 N1，这可能是由于本试验条件下土壤氮胁迫更为明显的缘故，为此氮素相当缺乏的情况下也会降低籽粒的淀粉含量，但淀粉产量受籽粒产量和籽粒含量共同影响和作用。已有研究表明，水胁迫、氮胁迫及水氮互作胁迫会促进高粱籽粒中单宁含量^[15]，本试验进一步证实了缺氮会提高高粱籽粒单宁含量，

但过量的氮对单宁形成与累积影响不明显；施氮量明显影响籽粒蛋白质含量^[31]，虽然籽粒的淀粉含量增加伴随蛋白质的含量降低^[15]，N3 处理淀粉产量和蛋白质产量均达到最大，为此通过氮调控能够实现淀粉产量和蛋白质产量二者的最大化。

3.2 施氮量与氮素的利用和转运

氮素在植物体内移动性较高^[32]。籽粒中的氮素一方面来自花后氮素的吸收，另一方面主要来自生育后期营养体中氮素的重新分配^[33]，在确保生长和籽粒产量的条件下，从营养器官转运的氮占到籽粒氮素的 70% 以上，因而较强的氮素转移再分配能力对保证作物生育后期的氮素需要，实现作物的高产高效至关重要^[34]。N3 处理营养器官氮转运量最高，这可能是 N3 处理灌浆期叶鞘硝态氮含量及收获期茎叶全氮含量明显下降的主要原因；N4 和 N5 处理氮素奢侈吸收，收获时秸秆中较高的氮含量提高了秸秆氮素残留。谷物籽粒也是提供蛋白质的重要途径之一，适宜的施氮量（N3）能够获得较高产量和籽粒蛋白质含量，使秸秆中的氮低残留。

3.3 植株体内氮与单宁、淀粉含量关系

植物根系吸收的硝态氮通过一系列同化酶（如硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶）的作用形成氨基酸和含氮分子维持植物生长^[35]；硝态氮不仅影响氮同化酶的活性，也会影响叶片光合作用和碳水化合物的同化^[36]；碳同化产物提供 ATP 用于氮的同化；叶片中同化物的含量、存在形式及分配对植物的籽粒形成具有决定性的作用，与植株生长和产量密切相关^[37]；碳氮耦合有利于获得高氮利用效率和产量^[38]。有研究表

明,玉米缺氮促进糖分累积,过量糖分累积会转化为花青素和有机酸等次生代谢产物^[31],单宁是高粱特有的一种次生代谢产物^[39],缺氮促进了单宁的累积。淀粉形成受调控生长的因素影响,玉米在缺氮条件下会积累大量的糖分^[29],淀粉作为籽粒中主要非结构碳水化合物,缺氮促进了高粱籽粒的淀粉累积,无论是茎叶中全氮含量($R^2=0.626\sim0.854$, $P=0.000$),还是3个时期的叶鞘中硝态氮含量均与籽粒淀粉含量($R^2=0.532\sim0.724$, $P=0.000$)呈显著回归关系,仍有必要进一步研究,以明确缺氮调控籽粒淀粉形成和分配机制。

4 结论

施氮量影响氮素从高粱营养器官向籽粒的运转,适宜的施氮量使氮转运率高,也有利于籽粒产量的形成;适宜施氮量表现出随生育期进程叶鞘中硝态氮含量和营养体中氮含量持续降低,与低氮处理相当,才能获得较高产量和氮肥利用效率;低氮胁迫影响了籽粒发育,提高了籽粒单宁和淀粉含量,降低了蛋白质含量,高氮胁迫对籽粒单宁及淀粉含量没有显著影响。尽管获得最高产量的供氮处理淀粉和蛋白质含量较低,但籽粒淀粉和蛋白质的总产量最高,故仍可以达到高产和氮肥高效利用,可据此指导高粱氮肥养管理。

参考文献

[1] Good A G, Sharwat A K, Muench D G. Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(12): 597-605.

[2] 李书田, 刘晓永, 何萍. 当前我国农业生产中的养分需求分析. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(6): 1416-1432.

[3] 唐文雪, 马忠明, 王景才. 施氮量对旱地全膜双垄沟播玉米田土壤硝态氮、产量和氮肥利用率的影响. *干旱地区农业研究*, 2015, 33(6): 58-63.

[4] Tilman D. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(11): 5995-6000.

[5] Peoples M B, Freney J R, Mosier A R. Minimizing gaseous losses of nitrogen//*Nitrogen Fertilization in Environment*, 1995: 565-607.

[6] Tilman D, Fargione J, Wolff B, et al. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 2001, 292(5515): 281-284.

[7] 巨晓棠, 谷保静. 我国农田氮肥施用现状、问题及趋势. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 783-795.

[8] Beillouin D, Trépos R, Gauffreteau A, et al. Delayed and reduced nitrogen fertilization strategies decrease nitrogen losses while still achieving high yields and high grain quality in malting barley. *European Journal of Agronomy*, 2018, 101: 174-182.

[9] Zhang X, Davidson E A, Mauzerall D L, et al. Managing nitrogen for sustainable development. *Nature*, 2015, 528(7580): 51-59.

[10] Leiser W L, Rattunde H F, Piepho H P, et al. Getting the most out of sorghum low-input field trials in west Africa using spatial adjustment. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, 198(5): 349-359.

[11] 山仑, 徐炳成. 论高粱的抗旱性及在旱区农业中的地位. *中国农业科学*, 2009, 42(7): 2342-2348.

[12] Hernlem B J, Ravva S V. Application of flow cytometry and cell sorting to the bacterial analysis of environmental aerosol samples. *Journal of Environmental Monitoring*, 2007, 9(12): 1317-1322.

[13] Subbarao G V, Nakahara K, Ishikawa T, et al. Free fatty acids from the pasture grass *Brachiaria humidicola* and one of their methyl esters as inhibitors of nitrification. *Plant Soil*, 2008, 313: 89-99.

[14] Zakir H A K M, Subbarao G V, Pearse S J, et al. Detection, isolation and characterization of a root-exuded compound, methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate, responsible for biological nitrification inhibition by sorghum (*Sorghum bicolor*). *New Phytologist*, 2008, 180(2): 442-451.

[15] 王劲松, 董二伟, 武爱莲, 等. 灌溉时期与施氮量对矮秆高粱产量和品质的影响. *灌溉排水学报*, 2017, 36(S2): 1-8.

[16] 刘鹏, 武爱莲, 王劲松, 等. 不同基因型高粱的氮效率及对低氮胁迫的生理响应. *中国农业科学*, 2018, 51(16): 3074-3083.

[17] 朱艳, 姚霞, 田永超, 等. 小麦氮素积累动态的高光谱监测. *中国农业科学*, 2008, 41(7): 1937-1946.

[18] 刘东军, 张宏纪, 孙岩, 等. 氮肥对小麦氮积累和分配及氮肥利用率影响的研究进展. *黑龙江农业科学*, 2017(11): 93-100.

[19] 王劲松, 董二伟, 武爱莲, 等. 不同肥力条件下施肥对粒用高粱产量、品质及养分吸收利用的影响. *中国农业科学*, 2019, 52(22): 4166-4176.

[20] Worland B, Nicole R, David J, et al. Post-anthesis nitrate uptake is critical to yield and grain protein content in *Sorghum bicolor*. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 9(216): 118-124.

[21] Scheible W R, Gonzalezfontes A, Lauerer M, et al. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. *Plant Cell*, 1997, 9(5): 783-798.

[22] Zhang S S, Yue S C, Yan P, et al. Testing the suitability of the end-of-season stalk nitrate test for summer corn (*Zea mays* L.) production in China. *Field Crops Research*, 2003, 154: 153-157.

[23] 徐琢频. 作物单籽粒近红外快速无损检测的模型转移方法研究. 合肥: 中国科学技术大学, 2020.

[24] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 高粱 单宁含量的测定: GB/T 15686-2008.

[25] Gaju O, Allard V, Martre P, et al. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Research*, 2013, 155: 213-223.

[26] 熊淑萍, 吴克远, 王小纯, 等. 不同氮效率基因型小麦根系吸收特性与氮素利用差异的分析. *中国农业科学*, 2016, 49(12): 2267-2279.

[27] 曾建敏, 崔克辉, 黄见良, 等. 水稻生理生化特性对氮肥的反应及与氮利用效率的关系. *作物学报*, 2007, 33(7): 1168-1176.

[28] 江东国, 黄正来, 张文静, 等. 晚播条件下施氮量对稻茬小麦氮素吸收及产量的影响. *麦类作物学报*, 2019, 39(10): 1211-1221.

[29] Takei K, Ueda N, Aoki K. *AtIPT3* is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(8): 1053-1062.

[30] Elizabeth J P, Jiancheng S. Cytokinin: a key driver of seed yield.

- Journal of Experimental Botany, 2015(3):593-606.
- [31]熊淑萍,王静,王小纯,等. 耕作方式及施氮量对砂姜黑土区小麦氮代谢及籽粒产量和蛋白质含量的影响. 植物生态学报, 2014, 38(7):767-775.
- [32]王尊欣. 水稻籽粒矿质营养品质的氮素调控效应研究. 南京:南京农业大学, 2018.
- [33]Schiltz S, Munier J N, Jeudy C, et al. Dynamics of exogenous nitrogen partitioning and nitrogen remobilization from vegetative organs in pea revealed by ^{15}N in vivo labeling throughout seed filling. Plant Physiology, 2005, 137(4):1463-1473.
- [34]Pommel B, Gallais A, Coque M, et al. Carbon and nitrogen allocation and grain filling in three maize hybrids differing in leaf senescence. European Journal of Agronomy, 2006, 24(3):203-211.
- [35]Delhon P, Gojon A, Tillard P, et al. Diurnal regulation of NO_3^- uptake in soybean plants I. Changes in NO_3^- influx, efflux, and N utilization in the plant during the day/night cycle. Journal of Experimental Botany, 1995, 46(10):1585-1594.
- [36]Sakakibara H, Takei K, Hirose N. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. Trends in Plant Science, 2009, 11(9):440-448.
- [37]梁喜龙, 邱凯华, 何瑞, 等. 植物籽粒建成的调控与细胞分裂素. 植物生理学报, 2020, 56(4):635-642.
- [38]邹京南, 于奇, 金喜军, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆鼓粒期生理和产量的影响. 作物学报, 2020, 46(5):745-758.
- [39]张立华, 林益明, 叶功富, 等. 环境因素对植物单宁形成的影响. 鲁东大学学报(自然科学版), 2010, 26(4):366-372.

Effects of Nitrogen Fertilization on Yield, Quality and Nitrogen Utilization Efficiency of Sorghum

Cao Xiaoyan¹, Wu Ailian², Wang Jinsong², Dong Erwei², Jiao Xiaoyan²

(¹College of Bioengineering, Shanxi University, Taiyuan 030006, Shanxi, China; ²College of Resources and Environment, Shanxi Agricultural University (Shanxi Academy of Agricultural Sciences), Taiyuan 030031, Shanxi, China)

Abstract To establish the nitrogen management practice for grain sorghum, a pot experiment was conducted to investigate the effects of nitrogen application rate on its growth, grain yield and quality, N accumulation and translocation. Less fertile air-dried soil was selected with six nitrogen levels, 0 (N0), 0.05 (N1), 0.1 (N2), 0.2 (N3), 0.4 (N4), and 0.6 (N5) g/kg. The results showed that dry matter accumulation, leaf SPAD value, grain yield, number of grains per panicle, and harvest index under N3 treatment were significantly higher than those under N0 and N5 treatments. The starch content in N3 treatment was lower than that in N1 treatment, but the starch yield of N3 was the highest. With the increase of nitrogen fertilization, the grain tannin content decreased and protein content increased, and the total protein output was the highest in N3 and N4. High NO_3^- -N concentration of leaf sheath was induced by high N fertilization intensity. It is worthy of mentioning that NO_3^- -N concentration of leaf sheath of N3 treatment was significantly higher than those of N0, N1, and N2 at flag leaf and anthesis stages. However, there was a similar value of NO_3^- -N concentration of leaf sheath for these four treatments at filling stage. N3 treatment induced the highest percentage of N translocation from shoot to grain, which was 76.76%. In conclusion, appropriate nitrogen fertilization was beneficial to the growth and yield of sorghum, and increased NO_3^- -N accumulation in leaf sheath at the early stage of growth, which could coordinate the relationship between grain yield and functional components and obtain higher total starch and protein yield.

Key words Sorghum; N fertilization rate; Grain yield; Starch content and yield; N use efficiency; N translocation