



模拟氮沉降对大豆干物质积累及叶片氮代谢的影响

伞 昱,王 岩,姚星州,程世昊,赵天宏

(沈阳农业大学 农学院,辽宁 沈阳 110161)

摘 要:为探究全球氮沉降持续增加对大豆干物质积累和氮代谢的影响,本研究以栽培大豆铁丰 29 号为材料,设置对照处理(不施氮)以及在种植前施氮 $50\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 基肥(模拟实际农田施氮量)的基础上设氮沉降处理(0,50,100,150 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$),探讨了氮沉降对大豆干物质积累、叶片氮代谢相关指标(硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸脱氢酶、硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白)、产量和品质的影响。结果表明:人为施氮肥结合少量氮沉降能够保证大豆有效氮供应,显著促进了大豆干物质积累,显著提高了叶片氮代谢产物含量及关键酶活性,进而增加了大豆产量和品质。在施基肥 $50\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 条件下,氮沉降量超过 $50\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,则对大豆干物质积累、硝酸还原酶活性、硝态氮和可溶性蛋白含量有明显的抑制作用。氮沉降量超过 $100\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 时,会明显降低大豆谷氨酰胺合成酶和谷氨酸脱氢酶活性以及铵态氮含量。综合分析认为,氮沉降可以作为氮素资源促进大豆生长,氮沉降浓度持续升高条件下农田施肥可能抑制大豆干物质积累和氮代谢,导致减产。应在考虑各地区氮沉降量的基础上合理施用氮肥。

关键词:氮沉降;大豆;干物质积累;氮代谢;产量;品质

Effects of Simulated Nitrogen Deposition on Dry Matter Accumulation and Nitrogen Metabolism in Soybean Leaves

SAN Yu, WANG Yan, YAO Xing-zhou, CHENG Shi-hao, ZHAO Tian-hong

(Agronomy College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: To explore the effects of the continuous increase of global nitrogen deposition on soybean dry matter accumulation and nitrogen metabolism, this study took the cultivated soybean Tiefeng 29 as the material, and set the control treatment (no nitrogen application) and the nitrogen deposition treatment (0, 50, 100 and 150 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) on the basis of applying N $50\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ base fertilizer (simulating the actual nitrogen application rate in farmland) before planting. We discussed the effects of nitrogen deposition on dry matter accumulation, related indexes of leaf nitrogen metabolism (nitrate reductase, glutamine synthase, glutamate dehydrogenase, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen and soluble protein) and yield and quality of soybean. The results showed as follows: The application of nitrogen fertilizer could significantly improve the yield of soybean leaves. When the nitrogen deposition was more than $50\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, the dry matter accumulation, nitrate reductase activity, nitrate nitrogen and soluble protein content of soybean were significantly inhibited. When the nitrogen deposition exceeded $100\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, the activities of glutamine synthase and glutamate dehydrogenase and the content of ammonium nitrogen in soybean would significantly reduce. The comprehensive analysis shows that nitrogen deposition can be used as a nitrogen resource to promote the growth of soybean. Under the condition of continuous increase of nitrogen deposition concentration, farmland fertilization may inhibit soybean dry matter accumulation and nitrogen metabolism, resulting in yield reduction. Nitrogen fertilizer should be applied reasonably on the basis of considering the amount of nitrogen deposition in different regions.

Keywords: nitrogen deposition; soybean; accumulation of dry matter; nitrogen metabolism; yield; quality

氮素(N)是全球生态系统物质循环中的重要组成部分^[1],自工业革命以后,人类大量燃烧化石燃料并使用农业氮肥,致使大量活性氮排放到大气中,形成“氮饱和”^[2]。这些氮化物通过降水等自然活动沉降到全球生态系统。近百年来,全球氮沉降量持续增加,且增加速度仍在持续上升^[3],中国已经逐渐成为全球氮沉降最严重的区域之一^[4],如中国热带和亚热带地区一些森林生态系统氮沉降量高达 $30\sim73\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,远超生态系统氮饱和和临界值($25\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)^[5-6]。

氮沉降加剧会对生态系统的结构和功能产生负面作用,引起土壤酸化、肥力衰退,进而影响植物生产力^[7]。前人研究主要集中于森林、草原等自然生态系统,并发现氮沉降可以对氮素匮乏的生态系统产生补偿作用^[8-9],比如促进植物地上部分干物质积累^[10-11]。而当氮沉降量超过某个阈值时,这种促进作用会达到饱和^[12]。已有研究表明,环境中氮素含量过高会降低植物氮代谢产物含量及关键酶活性^[13-14]。相比之下,目前关于农业生态系统如何响应氮沉降加重的探讨较少。

收稿日期:2022-05-07

基金项目:国家自然科学基金(31570404)。

第一作者:伞昱(1998—),女,硕士研究生,主要从事全球变化生态学研究。E-mail:1786627502@qq.com。

通讯作者:赵天宏(1972—),男,博士,教授,博导,主要从事全球气候变化和植物生理生态研究。E-mail:zth@syau.edu.cn。

大豆(*Glycine max*)是重要的油料和经济作物。含有较丰富的蛋白质及多种营养成分,具有很高的研究开发价值^[15]。大豆具有同时同化根瘤氮和土壤无机氮双重氮源的生理特性,较之于非豆科作物,大豆这种特别的氮素积累方式可能会提高其在高氮条件下的“氮阻碍”作用^[16]。研究表明,大豆干物质积累和氮代谢会对籽粒产量和蛋白质含量产生影响^[17]。因此对大豆氮代谢的研究成为研究大豆的基础和主要切入点。叶片是植物氮代谢过程中进行氮素同化的重要器官^[18],可以通过叶片氮代谢情况反映作物的氮代谢水平。人们普遍认为,农田生态系统受氮肥施用的影响较大,氮沉降的影响可以忽视,然而随着氮沉降的逐年增加,其输入农田生态系统的总量和作用很可能被低估。氮沉降也可以成为被利用的氮素资源,通过研究氮沉降对大豆的影响,可以促进综合管理养分资源,减少氮肥的过度施用,是保证我国农业高产与可持续发展的关键。本研究选用铁丰 29 号大豆品种为试验材料,分析不同氮沉降量对大豆叶片氮代谢过程中相关酶活性、代谢物质的含量、植株干物质积累及产量品质的响应机制,以期为合理利用氮素资源(肥料、沉降氮),减少氮肥的过量施用提供参考,为氮沉降逐年加重的生态问题下的大豆适应性种植提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大豆品种为铁丰 29 号,该品种生育期长达 130~133 d,适宜在中等或中等以上肥力的土壤种植,种植密度约为 12 万~18 万株·hm⁻²。使用尿素作为氮肥,模拟实际农田施氮,主要成分为碳酰胺,含氮量约为 46%,生产厂家为北方华锦化学工业股份有限公司。试验地土壤理化性质:pH6.92,有机质含量为 20.1 g·kg⁻¹,速效磷含量为 41.89 mg·kg⁻¹,速效钾含量为 138.32 mg·kg⁻¹,速效氮含量为 165.02 mg·kg⁻¹。

1.2 试验设计

试验地点位于沈阳农业大学北山科研基地,在室外自然条件下进行,使用遮雨棚,采用盆栽控制试验,选用直径 30 cm、高 30 cm 的 PVC 桶,土壤经风干、过筛后装桶,每盆装土 15 kg。试验前施基肥,单位面积折合施肥量:P₂O₅ 34.5 kg·hm⁻²,K₂O 54 kg·hm⁻²。2021 年 5 月 6 日开始播种,选取籽粒饱满无病虫的大豆种子播种,每桶播种 10 粒,出苗后每盆留苗 4 株,其他栽培措施与大田相同,试验过程中保证充分供水,适时除草和防治病虫,整个生育期确保无

其他限制因子的影响,管理水平一致。

设置 5 个处理:N₀为对照,不施氮;4 个氮沉降水平处理 N₁、N₂、N₃、N₄。在大豆种植前施 N 50 kg·hm⁻²基肥(模拟实际农田施氮量)的基础上进行氮沉降处理,所施基肥为尿素。N₁~N₄ 氮沉降水平分别为 0、50、100 和 150 kg·hm⁻²。每个处理 3 次重复,每个重复 4 盆。待出苗后进行氮沉降处理,在 2021 年 6 月初和 7 月初,分两次对全株大豆喷施溶液,每次喷洒量保持一致,将每个处理每次施用的硝酸铵溶于 1 L 蒸馏水中,使用喷雾器对每盆均匀喷施。N₀和 N₁处理喷洒等量的蒸馏水。氮沉降水平是在参考目前全球氮沉降量范围(均值为 25~50 kg·hm⁻²,热点地区高达 100 kg·hm⁻²)的基础上增设预测未来氮沉降量生态效应的前提下设置的^[19-20],与目前已开展的多个氮沉降模拟试验设置的水平相当^[21-22]。

分别在 V6 期(2021 年 7 月 12 日)、R2 期(2021 年 8 月 1 日)、R4 期(2021 年 8 月 17 日)、R6 期(2021 年 9 月 7 日)取鲜样和干样各 6 株。干样用于测量干物质重。鲜样每株选取植株上部叶片 3~4 片进行充分混合,并储存于 -40 ℃超低温冰箱,进行相关生理指标测定。R8 期(2021 年 10 月 9 日)收获大豆籽粒,进行产量和籽粒品质测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片氮代谢生理指标 硝酸还原酶(NR)活性,采用活体法测定^[23];谷氨酰胺合成酶(GS)活性,参考邹琦^[24]的方法;谷氨酸脱氢酶(GDH)活性,测定还原型 GDH 活性^[25];硝态氮含量,采用水杨酸法^[23];铵态氮含量,采用改良的茚三酮比色法^[25];可溶性蛋白含量,采用考马斯亮蓝染色法^[25]。

1.3.2 产量相关性状 采用分析天平称重法,成熟后测定单株荚数、单株粒数、单株粒重、百粒重。

1.3.3 品质 使用近红外谷物分析仪(Infratec Nova 17001854S, Foss, Denmark)测定籽粒蛋白质和脂肪含量。

1.3.4 干物质积累量 各时期取样后将大豆植株按根、茎、叶、荚(包含籽粒)分样,剪碎后置于烘箱,105 ℃杀青 30 min,80 ℃烘干至恒重,分别称重后相加即为植株干物质积累总量。干物质积累增长率(%)=(后一时期干重-前一时期干重)/前一时期干重×100。

1.4 数据分析

运用 Excel 2016 软件进行数据整理,试验结果以“3 次重复的平均值±标准差”表示。采用 SPSS 25.0 软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),采用最小显著差异法(LSD)在 0.05 水平下进行显著性检验。使用 Origin 2019 绘图软件作图。

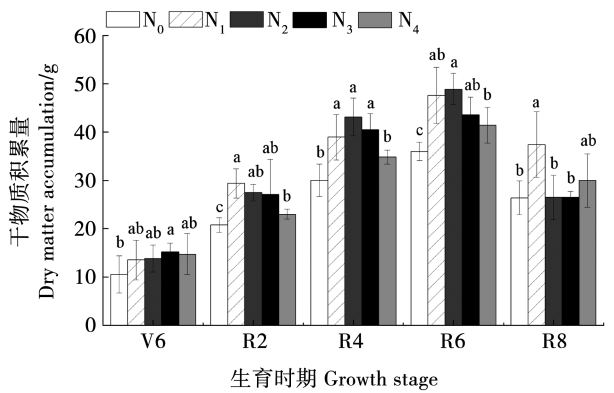
2 结果与分析

2.1 氮沉降对大豆植株干物质积累的影响

2.1.1 干物质积累量 如图1所示,大豆总干物质积累在整个生育期呈现先升后降的趋势,在R6期达到最大值。施氮处理可以显著促进大豆的干物质积累。V6期,N₃处理的干重(15.2 g)最高,与N₀相比增加了44.5%,存在显著差异,其余各处理之间均无显著差异。R2期,N₁处理的大豆干物质质量最大,达到27.4 g。N₁~N₃氮沉降处理的大豆干物质质量与N₀相比分别增加了72.2%、41.4%、39.4%和11.2%,且差异显著。R4期,N₁、N₂和N₃条件下,与N₀相比,大豆干物质质量分别增加了40.3%、55.4%和45.9%,且差异达到了显著水平,N₄与N₀相比略有增加,但差异不显著。R6期,所有施氮处理相较于N₀,植株干重显著增加。R8期,与N₁相比,N₂和N₃处理干物质质量显著降低了29.3%和29.1%。

2.1.2 干物质积累增长率 由表1可知,N₀、N₁和N₂,3种处理的大豆干物质积累增长率均在V6期至R2期达到最大值,在这一阶段,N₁和N₂条件下的干物质积累处于较高水平,而与N₀相比,N₃和N₄处理的干物质积累速度更慢,5种处理干物质积累增长率表现为N₂>N₁>N₀>N₃>N₄。R2期至R4期,N₂和N₃处理的大豆干物质积累增长率显著高于其他处理,N₄与N₀无显著差异,显著低于其他氮沉降

处理。R4期至R6期增长率较低,N₃和N₄处理显著低于N₁和N₂处理。R6期至R8期,干物质积累率呈现负增长,在这一阶段,大豆的叶片逐渐脱落,造成总干物质积累量降低,与N₀和N₁相比,N₂和N₃处理下降显著。可见,N₂和N₃条件下,大豆干物质积累较快,这一优势持续到R6期,而在R8期两种处理的干物质质量也下降更多,与不施氮相比,各阶段高氮沉降处理干物质积累速率反而更低。



注:不同小写字母表示同一时期不同处理间差异在 $P < 0.05$ 水平具有统计学意义。下同。
Note: Different lowercase of the same period indicate statistically significant differences between different treatments at 0.05 level. The same below.

图1 不同氮沉降处理下大豆干物质积累量
Fig.1 Dry matter accumulation of soybean under different nitrogen deposition treatments

表1 不同氮沉降处理下大豆干物质积累增长率				
Table 1 Dry matter accumulation rate of soybean under different nitrogen deposition treatments				
处理 Treatment	生育期 Growth stage			
	V6 - R2	R2 - R4	R4 - R6	R6 - R8
N ₀	75.3 ± 3.5 b	50.4 ± 5.4 c	22.5 ± 2.4 ab	-18.7 ± 8.5 a
N ₁	94.2 ± 7.6 ab	60.8 ± 6.4 b	28.6 ± 9.3 a	-23.3 ± 2.2 a
N ₂	106.9 ± 35.4 a	68.8 ± 4.9 a	26.3 ± 5.3 a	-53.9 ± 1.5 c
N ₃	50.9 ± 4.9 c	51.3 ± 4.9 a	14.3 ± 3.5 b	-41.3 ± 8.1 b
N ₄	40.7 ± 8.9 c	53.2 ± 3.1 c	16.7 ± 1.6 c	-25.6 ± 4.0 ab

注:同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。
Note: Different letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level. The same below.

2.2 氮沉降对大豆叶片氮代谢关键酶活性的影响

2.2.1 硝酸还原酶 由图2A可知,氮处理下的叶片NR活性比N₀有所增加。V6期,与N₀处理相比,N₁、N₂和N₃处理分别增加了39.2%、58.3%和20.8%,且两两之间差异显著。N₄处理叶片NR活性显著低于其他氮沉降处理。R2期,4种氮处理叶片NR活性与N₀相比显著提升了26.9%~44.9%。R4期,N₂处理的大豆叶片的NR活性仍保持在最高水平,与N₀相比有显著提升。在R6期,与N₀相比,N₁、N₂和N₃处理的叶片NR活性显著提高,但三者之间差

异不显著,N₄比N₀处理有增加趋势,无显著差异。
2.2.2 谷氨酰胺合成酶 由图2B可知,4个生育期大豆叶片GS活性呈现先升后降的单峰曲线,各处理在R2期活性最高,N₀处理的叶片GS活性在各生育期均最低。V6期至R4期的GS活性变化趋势表现为N₃>N₄>N₂>N₁>N₀。在V6期和R4期,N₃和N₄处理叶片GS活性均显著高于其他处理,但N₄相对于N₃处理有下降趋势,二者在V6期和R2期差异显著,在R4期无显著差异。R6期,N₃处理GS活性依然维持着最高水平,并显著高于其他处理。N₁和N₂处理

的GS活性显著高于N₀和N₄,但二者之间差异不显著。

2.2.3 谷氨酸脱氢酶 由图2C可知,大豆主要生育时期叶片GDH活性总体变化趋势在各时期表现不同,氮沉降处理对大豆叶片GDH活性具有一定影响。随着氮沉降量的增加,V6期和R2期GDH活性先升后降再上升,R4期和R6期呈现先升后降的趋势。V6期处理间GDH活性表现为N₄>N₁>N₃>N₀>N₂。R2期,N₃和N₄处理叶片GDH活性较其他处理显著提升了9.1%~25.6%。R4期,N₂处理的GDH活性最高,而N₀与N₁之间差异不显著,N₃与N₄之间差异不显著。R6期N₀处理的GDH活性显著低于其他处理,N₃处理显著高于其他处理。

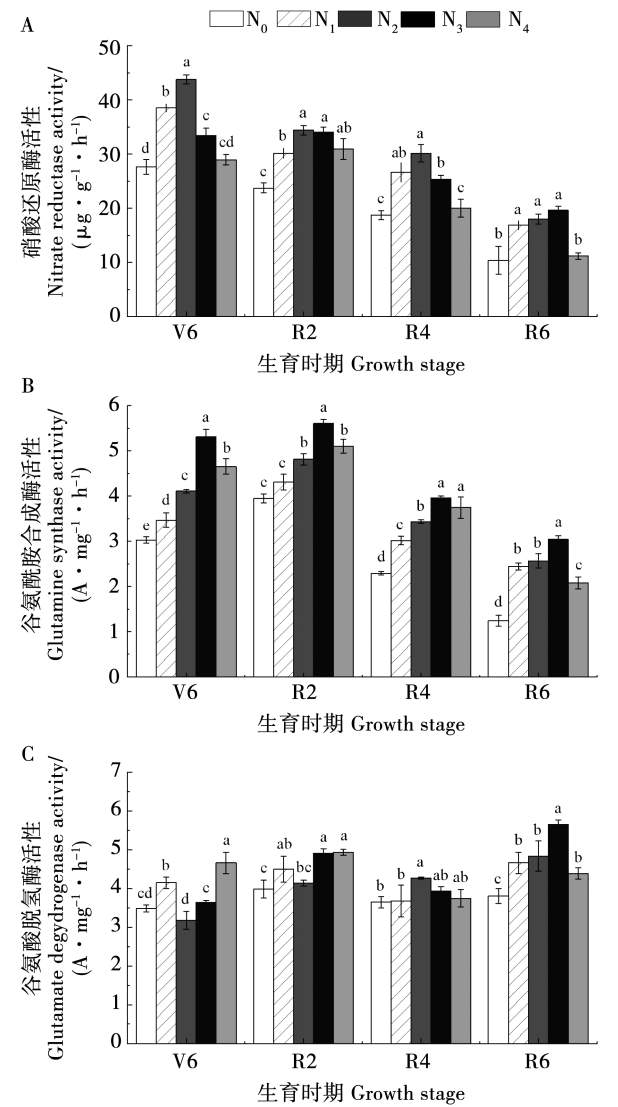


图2 不同氮沉降处理下大豆叶片氮代谢酶活性
Fig.2 Nitrate reductase activity of soybean leaves under different nitrogen deposition treatments

2.3 氮沉降对大豆叶片氮代谢产物含量的影响

2.3.1 硝态氮 由图3A可知,与硝酸还原酶活性类似,各处理叶片内的硝态氮含量随着大豆生长逐渐下降。除R4期外,硝态氮含量最大值均出现在N₂处理。V6期至R4期,氮沉降条件下的硝态氮含量比N₀处理显著提升,增幅为20.7%~70.7%。同时,V6期N₂、N₃和N₄处理的硝态氮含量显著高于N₁处理,R2期N₂处理较N₁显著提高了26.8%,R4期的N₃和N₄处理与N₁相比分别显著增加了39.3%和25.3%。R6期,N₂和N₃处理硝态氮含量分别较N₀显著提高了59.2%和49.1%,较N₁显著提高了51.3%和42.7%。N₄处理比N₀和N₁略有提升,但差异不显著。

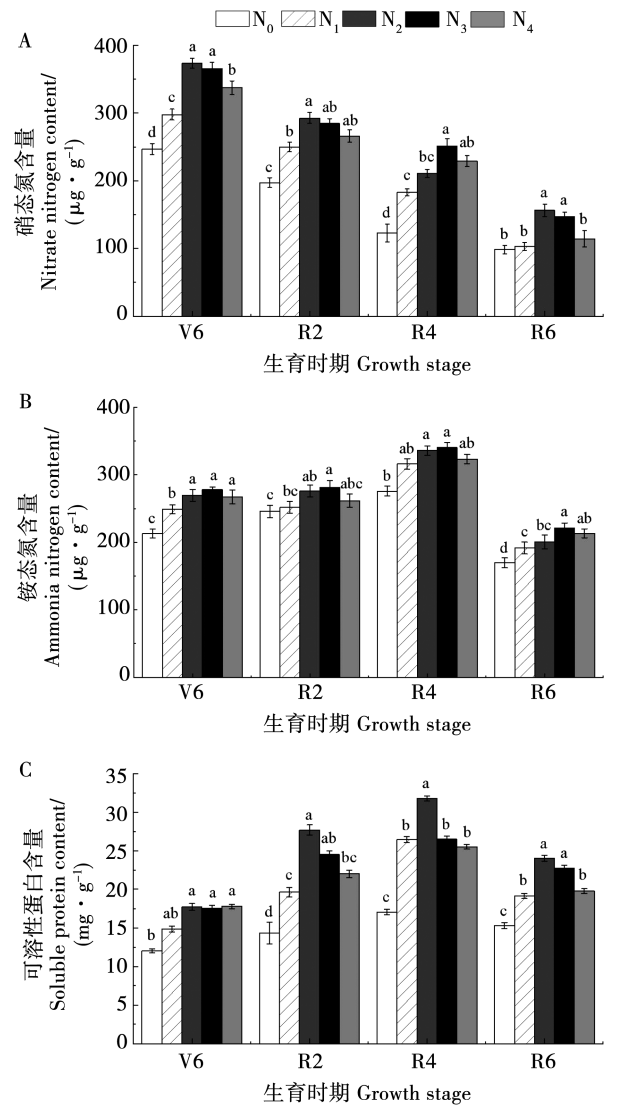


图3 不同氮沉降处理下大豆叶片氮代谢物质含量
Fig.3 Nitrogen metabolite content of soybean leaves under different nitrogen deposition treatments

2.3.2 铵态氮 由图 3B 可知,大豆生育期内叶片铵态氮含量变化呈单峰曲线,最大值出现在 R4 期。N₃处理下大豆叶片铵态氮含量较高,整个生长期较 N₀和 N₁处理都显著高 11.2% ~ 24.1%。R2 期至 R4 期,N₂、N₃和 N₄处理之间均无显著差异,但整体高于 N₀和 N₁处理。N₄处理的铵态氮含量较 N₃平均下降了 5% 左右,无显著差异。R6 期,施氮处理下大豆叶片铵态氮含量与 N₀相比有显著提升。可见氮沉降可以提高大豆叶片铵态氮含量。

2.3.3 可溶性蛋白 由图 3C 所示,大豆叶片可溶性蛋白含量随着氮沉降量的增加呈现出先上升后下降的趋势,各处理均在 R4 期达到最大值(图 3C)。整个生育期,叶片可溶性蛋白含量最多的是 N2 处理,分别比 N₀和 N₁处理平均显著提高了 72.4% 和 26.2%。各时期施氮处理下的可溶性蛋白含量较 N₀处理均显著提升。R2 期至 R6 期,N₄的高氮条件较 N₀显著增加,较 N₂显著减少,由此可见,氮沉降处理对大豆叶片可溶性蛋白含量具有饱和效应。

2.4 氮沉降对大豆产量构成因素及品质的影响

2.4.1 产量 如表 2 所示,氮沉降处理提高了大豆产量,高氮处理对大豆产量的促进作用低于 N₂处理。N₂处理的单株荚数显著高于 N₀和 N₁。与 N₀和 N₁相比,N₂的单株粒数显著升高,N₃和 N₄的单株粒数与 N₀和 N₁均无显著差异。N₂和 N₃的大豆单株粒重较其他处理显著提高 25.1% ~ 37.6%。N₂、N₃和 N₄的百粒重显著高于 N₀,升幅为 8.6% ~ 16.9%,N₄比 N₃显著下降 7.1%。因此,在施基肥的条件下,氮沉降量超过 50 kg·hm⁻²时,随着氮沉降量升高,产量呈现逐渐降低趋势。

2.4.2 籽粒品质 如表 2 所示,氮沉降提高了大豆籽粒蛋白质含量,N₄处理大豆籽粒蛋白质含量显著高于其他处理,其余处理之间差异均不显著。相比之下,氮沉降对籽粒脂肪含量的影响较小。N₄处理对大豆脂肪积累存在抑制作用,比 N₁、N₂和 N₃处理降低 3% 左右,且差异显著,其他施氮处理脂肪含量较 N₀有所提高,但促进作用并不明显。

表 2 不同氮沉降处理下大豆籽粒产量和品质
Table 2 Seeds yield and quality of soybean under different nitrogen deposition treatments

处理 Treatment	单株荚数 Pods number per plant	单株粒数 Seeds number per plant	单株粒重 Seeds weight per plant/g	百粒重 100-seed weight/g	蛋白质含量 Protein content/%	脂肪含量 Fat content/%
N ₀	19.00 ± 2.78 c	32.75 ± 3.03 b	9.09 ± 0.95 b	24.30 ± 0.37 c	44.86 ± 0.47 b	19.78 ± 0.57 ab
N ₁	22.13 ± 3.86 bc	41.00 ± 1.25 ab	9.77 ± 1.40 b	27.95 ± 0.63 ab	45.04 ± 0.62 b	20.18 ± 0.72 a
N ₂	29.20 ± 2.05 a	46.70 ± 2.31 a	12.51 ± 1.37 a	28.40 ± 0.26 a	45.03 ± 0.62 b	20.20 ± 0.92 a
N ₃	26.50 ± 1.41 ab	38.00 ± 5.83 ab	12.22 ± 0.38 a	27.65 ± 0.28 ab	45.15 ± 0.58 b	20.22 ± 0.84 a
N ₄	24.42 ± 1.73 ab	37.40 ± 4.17 ab	9.47 ± 1.07 b	26.40 ± 0.85 b	45.87 ± 0.33 a	19.54 ± 0.12 b

3 讨论

3.1 氮沉降对大豆干物质积累的影响

本研究结果显示,V6 期至 R6 期随着氮沉降量的增加,大豆植株干物质重呈先增加而后降低的趋势,干物质积累增长率也是如此。说明氮沉降对大豆植株生长具有一定的促进作用,但这种促进作用存在饱和现象。原因可能是作物的干物质积累主要依赖于光合能力,氮沉降导致植株叶片和土壤中氮素供应过多,从而影响大豆碳代谢和光合作用,进而减少大豆干物质积累。闫艳红等^[26]的研究结果表明,套作大豆干物质积累量以低氮处理最优,这与本研究结果不尽相同,可能是受到土壤基础肥力和种植方式的影响。R8 期大豆干物质重受氮沉降影响的变化趋势与其他时期不同,N₂和 N₃处理条件下大豆干物质积累量显著下降,与不施氮(N₀)持

平。R8 期大豆总干物质重显著下降,主要由叶片的大量脱落导致,而且 R6 期至 R8 期 N₂和 N₃处理的干物质积累增长率下降的最多,推测氮沉降对大豆干物质积累的促进主要作用于叶片。

3.2 氮沉降对大豆叶片氮代谢酶活性的影响

植物通过氮代谢途径传递体内的氮,进而影响植物生长所需的重要营养物质^[27]。硝酸还原酶(NR)是作物氮素同化中的调节酶和限速酶,其活性可以反映作物的氮代谢水平。一般认为,NR 活性随着植物生长发育而逐渐降低,受硝酸盐诱导^[28],本研究结果也验证了这一说法。与苕麻(*Boehmeria nivea*)更易在高氮水平下表现出较强的 NR 活性的研究结果不同^[29]。在本研究中,与对照相比,少量氮沉降可以显著增加大豆叶片 NR 活性,V6 期至 R4 期大豆叶片 NR 活性在 N₂处理出现最大值,且活性差异显著。但高氮沉降量处理的叶片

NR 活性反而呈现出下降趋势。谷氨酰胺合成酶 (GS) 是高等植物氮代谢中心的多功能酶,负责带动铵态氮的同化形成谷氨酸进入氮代谢。在本研究中氮沉降对大豆叶片 GS 与 NR 活性的影响现出相同趋势。两种酶活性对氮沉降的响应存在阈值现象。植株氮代谢水平的提高会使叶片生长变厚,导致叶片早衰以及光合能力的下降^[30],同时过量的氮沉降条件下作物活跃的氮代谢依靠碳代谢所提供大量的碳源和能量^[31],而高氮条件下作物碳氮循环的失衡影响其体内碳同化物质的供应。由于本研究中模拟氮沉降形式的硝酸铵水溶液直接喷洒在植株上,其中很大一部分被叶片直接吸收,因此氮沉降则更会导致叶片氮含量增加,从而影响大豆的光合作用。关于土壤中氮素含量对紫花苜蓿 (*Medicago sativa*)、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、冬瓜 (*Benincasa hispida*) 氮代谢酶活性影响的研究中得出与本研究类似的结果,认为土壤中氮素适当增多可以提高植株叶片 NR、GS 活性,但当氮水平超过某个阈值后,其酶活性反而下降^[32-34]。

3.3 氮沉降对大豆叶片氮代谢物质的影响

人们普遍认为同化铵态氮的途径主要为 GS 催化,推测谷氨酸脱氢酶 (GDH) 则作为另一种同化铵态氮的途径,用以解除植物处于逆境及衰老过程中产生的大量铵态氮的毒害作用^[35]。本研究 V6 期和 R2 期,氮沉降显著提升了大豆叶片 GDH 活性, N_4 条件下 GDH 活性最高,在 R4 期和 R6 期,则呈现出低氮促进、高氮抑制的情况。并且发现 GDH 和 GS 活性变化存在较大差异。可能是因为在生育前期氮代谢水平较高,过量的氮沉降导致 GS 活性下降,铵态氮同化受阻,诱导了 GDH 活性的增加,以便降低铵态氮的积累,生育后期 NR 活性的降低,产生的铵态氮较少,即使高氮下 GS 活性较低也足以支撑大部分的氮同化过程,因此在高氮沉降量时,整体氮代谢水平受抑制的条件下,GDH 活性也会降低。

硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白是植物体内的主要氮代谢物质。硝酸盐同化是大豆主要的获氮途径。作物体内的铵态氮除了被硝酸盐同化而来,也可以直接从环境中摄取并利用。本研究中,随着生育期延长,大豆叶片的硝态氮含量逐渐降低,不受氮沉降处理的影响,这与王林学等^[36]对玉米的研究结果相似,可能是由于叶片硝态氮含量与环境中的氮量高低有一定的相关性。在大豆主要生育期,随着氮沉降量的增加,大豆叶片硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白含量均呈现先上升后下降的单峰曲线,在 N_3 处理下叶片铵态氮含量最高, N_2 处理下叶片可溶性蛋白含量最高,这与郭丽等^[37]得出的小麦叶片可

溶性蛋白含量随施氮量的增加呈抛物线趋势的研究结果有相似之处。说明氮沉降处理对大豆氮代谢物质的促进作用具有饱和效应,并不是环境中的氮素越多越有利于大豆氮代谢水平提高,可能是由于氮代谢过程中合成氮代谢物质的氮代谢酶活性受到过量氮沉降的抑制。

3.4 氮沉降对大豆产量及籽粒品质的影响

本研究中,大豆产量随着氮沉降量的增加呈现先升后降的趋势,这一结果与前人的报道类似,适量施氮对大豆具有增产效果,保证生长阶段的物质能源^[38],本研究中高氮沉降条件下大豆产量的降低可能与两个原因有关。第一,氮素能影响根瘤的发育和功能^[39],高氮沉降导致土壤中氮素过多,抑制根瘤固氮,反而降低了产量。第二,花后干物质积累对产量的形成起很大作用,本研究 R4 期和 R6 期的干物质积累总量在高氮沉降处理时受到抑制,氮沉降量的增加逐渐提高了大豆籽粒蛋白质含量,施氮量对籽粒脂肪含量影响不显著,但总体趋势为随着施氮量的增加,脂肪含量先上升后下降。籽粒品质的变化可能是受到氮代谢水平的影响。

3.5 氮沉降量应作为氮肥施用量的依据之一

尽管本研究发现在施基肥条件下,氮沉降水平的变化能显著影响大豆的氮代谢、干物质积累和产量,但是在实际生产过程中存在在生育期追肥等多种供氮方式。因此开展不同施氮肥形式的控制试验将为氮沉降加剧下大豆的合理种植提供更可靠的理论依据。此外,大豆根瘤固氮也是其重要的氮素同化过程,未来考虑根瘤固氮过程将有助于全面认识氮沉降变化背景对大豆的影响。在大豆施用氮肥的研究中,对氮沉降这一生态因素考虑尚不足。自然条件下,氮沉降对植株的影响首先作用于植株地上部分,这与人工施肥对大豆的作用方式有所不同,其对大豆不同器官生理生长的影响结果也会不尽相同。在实际生产中,大量施用化肥已经造成了水土流失等环境问题,本研究结果证明氮沉降可以作为氮素资源促进大豆生长,而如果在氮沉降逐年增加的条件下,施氮肥量仍然不发生改变,则会导致环境中的氮富集,不利于大豆高产。那么为了有效利用氮素资源,应该在考虑各地区氮沉降量的基础上减少施用氮肥。

4 结论

本研究发现人为施氮肥结合少量氮沉降能够保证大豆有效氮供应,促进植株氮代谢和干物质积累,提高产量和籽粒品质。此外,氮沉降对大豆生长的促

进作用存在阈值,在施入基肥氮肥 50 kg·hm⁻²条件下,当氮沉降量为 50~100 kg·hm⁻²,大豆的干物质积累、氮代谢和产量品质达到较高水平,氮沉降量超过这一范围时则显著抑制大豆氮代谢途径和干物质积累,最终影响大豆产量。这表明氮沉降的逐渐增加可能会对大豆生长和产量产生负面作用。本发现丰富了全球气候变化背景下对农业生态系统响应的认识,同时也为氮沉降逐年加重情况下大豆氮肥适应性施用提供新的研究思路。

参考文献

[1] 马鹏宇,张红光,咎鹏,等. 长期氮添加对东北地区兴安落叶松人工林土壤酶的影响[J]. 植物研究, 2019, 39(4): 598-603. (MA P Y, ZHANG H G, ZAN P, et al. Effects of long-term nitrogen addition on soil enzymes of *Larix gmelini* plantation in Northeast China[J]. Plant Research, 2019, 39(4): 598-603.)

[2] ZHU J X, WANG Q F, HE N P, et al. Imbalanced atmospheric nitrogen and phosphorus depositions in China: Implications for nutrient limitation [J]. Journal of Geophysical Research Biogeosciences, 2016, 121: 1605-1616.

[3] KANAKIDOU M, MYRIOKEFALITAKIS S, DASKALAKIS N, et al. Past, present and future atmospheric nitrogen deposition[J]. Journal of the Atmospheric Science, 2016, 73: 2039-2047.

[4] 陈勇,刘雨晖,刘春华,等. 亚热带常绿阔叶天然林凋落物动态对短期氮沉降的响应(简报)[J]. 亚热带资源与环境学报, 2020, 15(3): 91-95. (CHEN Y, LIU Y H, LIU C H, et al. Response of litter dynamics to short-term nitrogen deposition in subtropical evergreen broad-leaved natural forest (brief report) [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2020, 15(3): 91-95.)

[5] XIA J Y, WAN S Q. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition [J]. The New Phytologist, 2008, 179: 428-439.

[6] PAYNE R J, DISE N B, FIELD C D, et al. Nitrogen deposition and plant biodiversity: Past, present, and future[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2017, 15: 431-436.

[7] DE VRIES W, DU E Z, BUTTERBACH-BAHL K. Short and long-term impacts of nitrogen deposition on carbon sequestration by forest ecosystems [J]. Current Opinion in Environmental Sustainability, 2014, 9-10: 90-104.

[8] HARPOLE W S, SULLIVAN L L, LIND E M, et al. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity [J]. Nature, 2016, 537: 93-96.

[9] HUMBERT J Y, DWYER J M, ANDREY A, et al. Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate: A systematic review[J]. Global Change Biology, 2016, 22: 110-120.

[10] 崔婉莹,刘思佳,魏亚伟,等. 氮添加和水分胁迫对红松、水曲柳幼苗生物量分配的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1454-1462. (CUI W Y, LIU S J, WEI Y W, et al. Effects of nitrogen addition and water stress on biomass allocation of Korean pine and manchurian ash seedlings[J]. Journal of Applied

Ecology, 2019, 30(5): 1454-1462.)

[11] LI W B, JIN C J, GUAN D X, et al. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 82: 112-118.

[12] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from inner Mongolia grasslands[J]. Global Change Biology, 2010, 16: 358-372.

[13] 候文慧,张玉霞,杜晓艳,等. 氮素水平对科尔沁沙地羊草叶片氮代谢及产量的影响[J]. 草原与草坪, 2021, 41(5): 106-112. (HOU W H, ZHANG Y X, DU X Y, et al. Effects of nitrogen level on leaf nitrogen metabolism and yield of *Leymus chinensis* in Horqin Sandy Land[J]. Grassland and Turf, 2021, 41(5): 106-112.)

[14] 杜永成,王玉波,范文婷,等. 不同氮素水平对甜菜硝酸还原酶和亚硝酸还原酶活性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(3): 717-723. (DU Y C, WANG Y B, FAN W T, et al. Effects of different nitrogen levels on nitrate reductase and nitrite reductase activities in Sugarbeet [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2012, 18(3): 717-723.)

[15] 王曙明,孟凡凡,郑宇宏,等. 大豆高产育种研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(9): 162-166. (WANG S M, MENG F F, ZHENG Y H, et al. Research progress of soybean high yield breeding [J]. Bulletin of Chinese Agronomy, 2010, 26(9): 162-166.)

[16] 赵财,柴强,乔寅英,等. 禾豆间距对间作豌豆“氮阻遏”减缓效应的影响[J]. 中国生态农业学报, 2019, 24(9): 1169-1176. (ZHAO C, CHAI Q, QIAO Y Y, et al. The effect of spacing between crops and beans on the mitigation effect of “nitrogen repression” in intercropping pea[J]. Chinese Journal of Ecological Agriculture, 2019, 24(9): 1169-1176.)

[17] LA MENZA N C, MONZON J P, SPECHT J E, et al. Nitrogen limitation in high-yield soybean: Seed yield, N accumulation, and N-use efficiency[J]. Field Crops Research, 2019, 237: 74-81.

[18] 张玉先,祁倩倩,罗奥,等. 锰对大豆氮代谢相关指标及产量品质的影响[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 486-491. (ZHANG Y X, QI Q Q, LUO A, et al. Effects of manganese on soybean nitrogen metabolism, yield and quality [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(4): 486-491.)

[19] MO J, LI D, GUNDERSEN P. Seedling growth response of two tropical tree species to nitrogen deposition in southern China[J]. European Journal of Forest Research, 2008, 127: 275-283.

[20] 遄超普,颜晓元. 基于氮排放数据的中国大陆大气氮素湿沉降量估算[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(8): 1606-1611. (TI C P, YAN X Y. Estimation of atmospheric nitrogen wet deposition in Chinese mainland based on nitrogen emission data [J]. Journal of Agricultural Environmental Science, 2010, 29(8): 1606-1611.)

[21] 余景松,付若仙,俞元春,等. 氮沉降对北亚热带麻栎林土壤呼吸及其温湿度敏感性的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(4): 1029-1037. (YU J S, FU R X, YU Y C, et al. Effects of nitrogen deposition on soil respiration and temperature and humidity sensitivity of *Quercus acutissima* forest in north subtropical zone[J]. Journal of Ecology, 2021, 40(4): 1029-1037.)

[22] 张蕊,王艺,金国庆,等. 氮沉降模拟对不同种源木荷幼苗叶

片生理及光合特性的影响[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 207-213. (ZHANG R, WANG Y, JIN G Q, et al. Effects of nitrogen deposition simulation on leaf physiology and photosynthetic characteristics of *Schima superba* seedlings from different provenances [J]. Forestry Scientific Research, 2013, 26(2): 207-213.)

[23] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 第5版. 北京: 高等教育出版社, 2016: 32-33, 37. (LI X F, ZHANG Z L. Experimental guidance of plant physiology[M]. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2016: 32-33, 37.)

[24] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 125-127. (ZOU Q. Experimental guidance of plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2003: 125-127.)

[25] 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 156. (Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Society of Plant Physiology. Experimental guide to modern plant physiology[M]. Beijing: Science Press, 1999: 156.)

[26] 闫艳红, 杨文钰, 张新全, 等. 施氮量对套作大豆花后光合特性、干物质积累及产量的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(3): 233-238. (YAN X H, YANG W Y, ZHANG X Q, et al. Effects of nitrogen application rate on photosynthetic characteristics, dry matter accumulation and yield of relay strip intercropping *Glycine max* after blooming[J]. Journal of Grassland Industry, 2011, 20(3): 233-238.)

[27] 牟琳, 王岩, 孙铭禹, 等. 近地层臭氧浓度升高对大豆叶片氮代谢及产量的影响[J]. 生态环境学报, 2020, 29(7): 1395-1402. (MU L, WANG Y, SUN M Y, et al. Effects of elevated ozone concentration in the near ground layer on nitrogen metabolism and yield of soybean leaves [J]. Journal of Ecological Environment, 2020, 29(7): 1395-1402.)

[28] FAN X H, TANG C, RENGEL Z. Nitrate uptake, nitrate reductase distribution and their relation to proton release in five nodulated grain legumes[J]. Annals of Botany, 2002, 90: 315-323.

[29] 陈继康, 谭龙涛, 喻春明, 等. 不同氮素水平对饲用苕麻氮代谢关键酶的影响[J]. 草业学报, 2017, 26(10): 207-218. (CHEN J K, TAN L T, YU C M, et al. Effects of different nitrogen levels on key enzymes of nitrogen metabolism in forage ramie [J]. Journal of Grassland Industry, 2017, 26(10): 207-218.)

[30] LI Y, YANG X X, REN B B, et al. Why nitrogen use efficiency decreases under high nitrogen supply in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2012, 31: 47-52.

[31] 白志刚, 张均华, 黄洁, 等. 氮肥运筹对水稻氮代谢及稻田土壤氮素迁移转化的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(11): 3440-3448. (BAI Z G, ZHANG J H, HUANG J, et al. Effects of nitrogen management on nitrogen metabolism in rice and nitrogen migration and transformation in paddy soil[J]. Journal of Ecology, 2018, 37(11): 3440-3448.)

[32] 赵春波, 王超楠, 宋述尧, 等. 氮素营养水平对黄瓜氮代谢关键酶活性变化及氮化物的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2017, 39(2): 139-147. (ZHAO C B, WANG C N, SONG S Y, et al. Effects of nitrogen nutrition level on the activities of key enzymes of nitrogen metabolism and nitrogen compounds in cucumber[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2017, 39(2): 139-147.)

[33] 廖道龙, 云天海, 刘子凡, 等. 嫁接和施氮量对冬瓜干物质、氮素积累及其氮代谢酶的影响[J]. 热带作物学报, 2022, 43(3): 572-581. (LIAO D L, YUN T H, LIU Z F, et al. Effects of grafting and nitrogen application on dry matter, nitrogen accumulation and nitrogen metabolism enzymes of winter melon [J]. Journal of Tropical Crops, 2022, 43(3): 572-581.)

[34] 于铁峰, 刘晓静, 张晓玲, 等. 氮素对紫花苜蓿根茎叶氮含量及硝酸还原酶活性的影响[J]. 草原与草坪, 2017, 37(5): 14-20. (YU T F, LIU X J, ZHANG X L, et al. Effects of nitrogen on nitrogen content and nitrate reductase activity in roots, stems and leaves of alfalfa [J]. Grassland and Turf, 2017, 37(5): 14-20.)

[35] SANCHEZ-RODRIGUEZ E, RUBIO-WILHELMI M D, RIOS J J, et al. Ammonia production and assimilation: Its importance as a tolerance mechanism during moderate water deficit in tomato plants [J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168: 816-823.

[36] 王林学, 杨义, 刘帮银, 等. 施氮量对玉米植株硝态氮含量及产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2008(15): 6404-6406, 6468. (WANG L X, YANG Y, LIU B Y, et al. Effects of nitrogen application rate on nitrate nitrogen content and yield of maize [J]. Anhui Agricultural Science, 2008(15): 6404-6406, 6468.)

[37] 郭丽, 贾秀领, 张凤路, 等. 定位水氮组合对冀5265小麦叶片硝酸还原酶、可溶性蛋白及产量的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(1): 180-184. (GUO L, JIA X L, ZHANG F L, et al. Effects of localized water and nitrogen combination on nitrate reductase, soluble protein and yield of JI5265 wheat leaves [J]. Huabei Agricultural Journal, 2010, 25(1): 180-184.)

[38] RAY J D, HEATHERLY L G, FRITSCHI F B. Influence of large amounts of nitrogen on nonirrigated and irrigated soybean [J]. Crop Science, 2006, 46: 52-60.

[39] BARKER D W, SAWYER J E. Nitrogen application to soybean at early reproductive development [J]. Agronomy Journal, 2005, 97: 615-619.