

## 外源 6-BA 对两种氮素水平下小麦幼苗叶片光合性能及内源激素含量的影响

杨东清<sup>1</sup>, 董文华<sup>1</sup>, 骆永丽<sup>1,2</sup>, 宋文挺<sup>1</sup>, 蔡铁<sup>3</sup>, 李勇<sup>1</sup>, 尹燕枰<sup>1</sup>, 王振林<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东农业大学生命科学学院, 山东泰安 271018;

<sup>3</sup> 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

**摘要:**【目的】在盆栽和大田种植条件下, 研究两种氮素水平与喷施外源细胞分裂素(6-BA)对小麦幼苗叶片叶绿素含量、光合参数、叶绿素荧光参数、硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性和内源激素含量、产量和其构成因素的影响, 为外源激素调控苗期小麦生长提供理论依据。【方法】选用济麦 22(JM22)为试验材料, 盆栽种植条件下, 设置低浓度氮(0.63 mmol·L<sup>-1</sup>)、高浓度氮(3.75 mmol·L<sup>-1</sup>)和叶面喷施清水、30 mg·L<sup>-1</sup>的 6-苄基腺嘌呤(6-BA)及 300 mg·L<sup>-1</sup>的洛伐他汀(Lovastatin)6个喷施组合处理, 即高氮下喷清水的对照(HN)、高氮下喷施外源细胞分裂素(HN+6-BA)、高氮下喷施细胞分裂素合成抑制剂(HN+Lov)、低氮下喷清水的对照(LN)、低氮下喷施外源细胞分裂素(LN+6-BA)、低氮下喷施细胞分裂素合成抑制剂(LN+Lov)。处理后每隔 3 d, 测定叶绿素含量、光合参数、叶绿素荧光参数、GS 和 NR 活性、内源激素含量。大田条件下, 设置低施氮量(120 kg·hm<sup>-2</sup>, N1)、常规施氮量(240 kg·hm<sup>-2</sup>, N2)、叶面喷施清水、30 mg·L<sup>-1</sup>的 6-BA 和 300 mg·L<sup>-1</sup>的 Lovastatin 6个喷施组合处理, 即 N1、N1+6-BA、N1+Lov、N2、N2+6-BA、N2+Lov。于成熟期测定籽粒产量、单位面积穗数、千粒重和穗粒数。【结果】盆栽条件下, 与对照相比, 喷施外源 6-BA 显著提高了小麦幼苗地上部植株干重; 喷施抑制剂 Lovastatin 则显著降低小麦幼苗地上部植株干重。与对照 HN 和 LN 相比, 处理后 12d, HN+6-BA 和 LN+6-BA 两处理的植株干重分别提高 21.39%、43.92%。与对照 HN 相比, HN+6-BA 处理显著提高了叶片气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )、净光合速率( $P_n$ ); 处理后 12 d, HN+6-BA 处理的  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $P_n$ 、 $C_i$  分别提高 68.32%、58.66%、30.72%、51.61%。高氮水平的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 分别比低氮水平高 103.39%、94.44%。与对照 HN 相比, HN+6-BA 处理显著提高了 9—12 d Chl a 含量和 3—12 d 的叶片 Chl b 含量。高低氮水平下, 喷施 Lovastatin 均显著降低了 Chl a 和 Chl b 含量。高低氮水平下, 喷施 6-BA 显著提高了叶片硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性, 而外喷 Lovastatin 则显著降低了叶片 NR 及 GS 活性。快速叶绿素 a 荧光诱导动力学分析表明外源 6-BA 处理改变了 OJIP 曲线。与对照 HN 相比, HN+6-BA 显著提高了  $\Psi_o$  和  $PI_{abs}$ , 降低了  $W_k$  和  $V_j$  值。与对照 LN 处理相比, LN+6-BA 处理的  $W_k$  和  $V_j$  分别降低 22.09% 和 36.05%。外源 6-BA 对小麦幼苗叶片内源激素含量影响显著。与对照 HN 相比, HN+6-BA 显著提高了 3—12 d 叶片 Zt 含量和 6—12 d 叶片 IAA 含量。喷施 6-BA 显著降低了叶片 ABA 含量, 而 Lovastatin 处理则显著提高了叶片 ABA 含量。大田试验结果表明, 与对照 N1 和 N2 相比, 喷施外源 6-BA 显著提高了小麦籽粒产量, N1+6-BA 和 N2+6-BA 处理的籽粒产量分别提高 10.48% 和 16.61%。【结论】外源 6-BA 与氮素配合施用, 通过提高内源 Zt 含量, 降低内源 ABA 含量, 一方面提高了 Chl a 及 Chl b 含量和 NR 及 GS 活性, 进而改善了叶片氮素同化能力和光能捕获、传递转化能力; 另一方面提高了 PSII 反应中心电子传递链供体侧和受体侧的电子传递能力, 进而改善了改善光系统性能, 提高叶片光合性能, 叶片积累较多的光合产物, 从而提高苗期地上部植株干重, 最终提高了籽粒产量。

**关键词:** 小麦苗期; 氮素; 激素; 光合作用; 叶绿素 a 荧光

收稿日期: 2017-02-27; 接受日期: 2017-07-07

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)(2015CB150404)、国家重点研发计划(2016YFD0300400)、山东省泰山产业领军人才项目、山东省农业重大应用技术创新课题、山东省高等学校科技计划(J14LF12)、作物生物学国家重点实验室开放课题基金(2016KF04)

联系方式: 杨东清, E-mail: chengyang2364@126.com. 董文华, E-mail: whdong105@126.com. 杨东清和董文华为同等贡献作者。通信作者王振林, E-mail: zlwang@sdau.edu.cn

# Effects of Exogenous 6-BA on Photosynthetic Characteristics and Endogenous Hormone Content in Wheat Leaves Under Two Nitrogen Application Levels at Seedling Stage

YANG DongQing<sup>1</sup>, DONG WenHua<sup>1</sup>, LUO YongLi<sup>1,2</sup>, SONG WenTing<sup>1</sup>, CAI Te<sup>3</sup>, LI Yong<sup>1</sup>,  
YIN YanPing<sup>1</sup>, WANG ZhenLin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Agronomy, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong;

<sup>2</sup>College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong; <sup>3</sup> College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi)

**Abstract:** **【Objective】** The purpose of this study was to test the effects of nitrogen concentrations and spraying exogenous cytokinin (6-BA) on photosynthetic characteristics, chlorophyll a fluorescence, nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (GS) activities, changes of endogenous hormones in leaves of wheat at seedling stage and grain yield, and then provide a theoretical basis for improving the development of winter wheat seedlings. **【Method】** Wheat (Jimai 22) was sown in the field and pot culture experiments with two nitrogen levels (N1, 120 kg·hm<sup>-2</sup>; N2, 240 kg·hm<sup>-2</sup>) and modified Hoagland nutrient solutions containing two nitrogen levels (HN, 3.75 mmol·L<sup>-1</sup>; LN, 0.63 mmol·L<sup>-1</sup>), respectively. 6-BA (30 mg·L<sup>-1</sup>) and lovastatin (300 mg·L<sup>-1</sup>) were sprayed to the whole plants at a rate of 100 mL·m<sup>-2</sup> at the three-leaf stage. Ten wheat plants were sampled at 3 d intervals to test chlorophyll contents, NR and GS activities, photosynthetic parameters ( $G_s$ ,  $T_r$ ,  $C_i$  and  $P_n$ ), chlorophyll fluorescence parameters ( $W_k$ ,  $V_j$ ,  $\Psi_o$  and  $PI_{abs}$ ), and endogenous hormones. In addition, grain yield, kernels per spike, 1000-grain weight, and ear numbers were determined at maturity stage. **【Result】** The above ground biomass (AGBM) was significantly increased by exogenous 6-BA treatment in the pot experiment. Conversely, application of lovastatin significantly decreased AGBM. Compared with HN treatment, AGBM under HN+6-BA treatment increased by 21.39% at 12 days after treatment (DAT), and that of LN+6-BA treatment increased by 43.92%, compared with LN treatment. Application of 6-BA significantly increased values of  $G_s$ ,  $T_r$ ,  $C_i$  and  $P_n$  under high nitrogen condition. Especially,  $G_s$ ,  $T_r$ ,  $P_n$  and  $C_i$  increased by 68.32%, 58.66%, 30.72%, 51.61% at 12 DAT, respectively. Chl a increased by application of 6-BA at 9 to 12 DAT, while content of Chl b has significantly increased by exogenous 6-BA from 3 to 12 DAT. Conversely, both Chl a and Chl b have significantly decreased by application of lovastatin. Compared with HN treatment, HN+6-BA treatment significantly increased the activity of nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (GS). While application of lovastatin significantly decreased NR and GS activity. Exogenous 6-BA treatments changed the fast chlorophyll fluorescence induction kinetics curves. Application of 6-BA significantly increased  $\Psi_o$  and  $PI_{abs}$ , and decreased  $W_k$  and  $V_j$ .  $W_k$  and  $V_j$  decreased by 22.09% and 36.05%, respectively, under LN+6-BA treatment, compared with LN treatment. Application of 6-BA significantly increased Zt content from 3 to 12 DAT, increased IAA content from 6 to 12 DAT, and decreased ABA content. However, spraying exogenous lovastatin obviously increased ABA content. Application of 6-BA significantly increased grain yield in the field experiment. Compared with N1 and N2, grain yield of N1+6-BA and N2+6-BA increased by 10.48% and 16.61%, respectively. **【Conclusion】** Exogenous 6-BA increased aboveground biomass due to increasing the leaf photosynthesis and nitrogen assimilation through regulating endogenous hormones contents to enhance chlorophyll content and NR and GS activity, and to improve the electron transfer capability of both the donor and the acceptor sides at PSII reaction center resulting in improved PSII performance. Grain yield has significantly increased under 6-BA combined with nitrogen application treatments.

**Key words:** wheat seedling; nitrogen; hormone; photosynthetic characteristics; chlorophyll a fluorescence

## 0 引言

**【研究意义】**冬小麦生育时期中幼苗期是形成根、叶片、分蘖等器官的重要时期，是培育壮苗、为夺取小麦高产奠定基础的关键时期，而此阶段也是小麦对土壤氮素含量的敏感期<sup>[1-2]</sup>。因此，研究小麦壮苗发育的生理机制及其对栽培措施的反应，对小麦品种选

育、生育前期栽培管理等具有重要理论参考意义。**【前人研究进展】**氮素是作物生长发育必需的营养元素，氮肥运筹和施肥技术的改善是获取作物高产的重要措施<sup>[3-4]</sup>。前人研究表明适当增施氮肥可显著提高作物叶片叶绿素含量，提高抗氧化酶活性，延缓衰老，提高小麦光合性能<sup>[5-6]</sup>。但近年来研究发现过高的氮肥投入对作物产量提升的作用减弱，不仅使得氮肥利用率降

低<sup>[7]</sup>, 而且流失的氮素进入水体、大气, 造成环境污染<sup>[8-9]</sup>。此外, 过高的施氮量也不利于作物个体的生长发育, 研究表明基肥施氮量过大导致小麦苗期分蘖发生增多, 生育后期小麦植株个体间相互遮挡, 群体中下部透光弱<sup>[10]</sup>, 降低植株茎秆木质素含量, 导致茎秆细弱抗倒伏能力降低<sup>[11]</sup>。因此, 研究氮肥农艺管理措施对小麦高产高效生产有重要意义<sup>[12]</sup>。植物激素如细胞分裂素 (CTK)、生长素 (IAA)、脱落酸 (ABA) 等在作物生长发育中, 尤其在氮素吸收代谢进程中起着重要作用<sup>[13-14]</sup>。同时, 氮素供应也影响内源激素的合成代谢, 两者相互作用调控作物发育<sup>[15]</sup>。增加氮素供给可促进细胞分裂素合成<sup>[16]</sup>, 细胞分裂素则增强硝酸还原酶活性, 提高叶片氮素同化能力<sup>[17]</sup>。低氮素下茎中 IAA 向根系运输, 且根系中 IAA 合成增强, 促使根系伸长<sup>[18-19]</sup>。氮肥和 CTK 对谷子植株发育有显著交互作用<sup>[20]</sup>。外源 CTK 与适量氮肥配合施用可提高小麦花后叶片的光合性能, 提高籽粒产量<sup>[21]</sup>。【本研究切入点】施氮对小麦生长发育影响的研究已有报道, 但外源细胞分裂素对不同氮素水平下小麦苗期叶片光合性能、内源激素和产量形成的影响需要深入研究。【拟解决的关键问题】通过分析不同氮素水平与外源 6-BA 配合对小麦产量及产量构成因素、苗期地上部植株干重、叶片叶绿素含量、硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性、荧光参数和内源激素含量等影响, 研究两种氮素水平下外源激素改善幼苗光合性能的生理机制, 以期为喷施外源激素调控小麦生长提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验包括室外大田试验和室内营养液培养试验。田间试验于 2014—2015 年在山东省泰安市山东农业大学农学试验农场进行。试验地耕层 (0—20 cm) 土壤含有机质 14.7 g·kg<sup>-1</sup>、全氮 1.24 g·kg<sup>-1</sup>、速效氮 87.2 mg·kg<sup>-1</sup>、速效磷 9.6 mg·kg<sup>-1</sup>、速效钾 85.3 mg·kg<sup>-1</sup>。选用济麦 22 (JM22) 为试验材料, 种植密度为 300×10<sup>4</sup> 株/hm<sup>2</sup>。前茬为玉米, 籽粒收获后秸秆全部田。采用随机区组设计, 以氮肥为主区, 喷施激素为副区。试验以尿素作氮源设 2 个施氮水平, 以纯氮计, 低施氮量 120 kg·hm<sup>-2</sup>、常规施氮量 240 kg·hm<sup>-2</sup>。于小麦 3 叶期 (GS13<sup>[22]</sup>), 分别于 7:00 和 19:00 叶面喷施浓度为 30 mg·L<sup>-1</sup> 的人工合成细胞分裂素 (6-BA) 和 300 mg·L<sup>-1</sup> 洛伐他汀 (lovastatin) (一种细胞分裂素合成抑制剂),

清水为对照, 6-BA 和 lovastatin 试剂的溶解及喷施浓度分别参照 XU 等<sup>[23]</sup>和 CROWELL 等<sup>[24]</sup>的方法。试验共设置 6 个处理, 即 N1、N1+6-BA、N1+Lov、N2、N2+6-BA、N2+Lov。为使激素能更好地附着于叶片, 激素及清水均含 0.5% 的吐温-20, 连续喷施 2 d。试验小区面积 9 m<sup>2</sup>, 各小区 10 行种植, 行距 0.25 m, 行长 3 m, 随机区组排列。磷肥用量为 100 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>·hm<sup>-2</sup>, 钾肥用量为 100 kg K<sub>2</sub>O·hm<sup>-2</sup>。播种前基施 50% 氮肥和全部磷钾肥, 拔节期 (GS31) 追施 50% 氮肥。其他田间管理同一般高产田。

室内试验的小麦种植于 RXZ-500D 人工气候培养箱 (宁波江南仪器厂, 浙江宁波市)。小麦种子用 1% 次氯酸钠浸泡 30 min, 再用去离子水冲洗多次去除残留次氯酸钠, 在去离子水中浸泡催芽。挑选大小一致露白的种子, 以珍珠岩代替土壤, 种植于塑料花盆中 (高 15 cm, 直径 15 cm), 每盆播种 10 株, 花盆放置在塑料盒 (50 cm×40 cm×10 cm) 中, 每盒 6 盆。每盒倒入 1.5 L 营养液, 每日更换。营养液成分如下: 以硝酸铵为氮源, 设置高氮 (3.75 mmol·L<sup>-1</sup>) 和低氮 (0.63 mmol·L<sup>-1</sup>) 两个水平。营养液其他成分分别为 4 mmol CaCl<sub>2</sub>, 5 mmol KCl, 4 mmol MgSO<sub>4</sub>, 1 mmol KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 25 μmol Fe-EDTA, 0.5 μmol H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 0.74 μmol MnSO<sub>4</sub>, 0.27 μmol ZnSO<sub>4</sub>, 0.001 μmol CuSO<sub>4</sub>, 0.001 μmol CoCl<sub>2</sub>, 0.005 μmol Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>。气候箱内温湿度及光照变化如图 1 所示。小麦生长至 3 叶期时, 分别于气候箱设定时间的 7:00 和 19:00 叶面喷施浓度为 30 mg·L<sup>-1</sup> 的 6-BA 和 300 mg·L<sup>-1</sup> 的 lovastatin, 以喷施清水为对照, 共 6 个喷施组合处理, 即 HN、HN+6-BA、HN+Lov、LN、LN+6-BA、LN+Lov。为使激素能更好地附着于叶片, 用 0.5% Tween20 混合于激素溶液中。每处理 6 盆, 3 次重复。

### 1.2 室内试验测定项目和方法

室内试验中每处理选取小麦植株基部全展开叶 10 片, 用于测定叶绿素组分含量、光合参数、荧光参数和内源激素含量。

1.2.1 叶片叶绿素组分测定 参考赵世杰等<sup>[25]</sup>的方法, 测定叶片叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 含量。

1.2.2 光合参数测定 采用 Li-6400 便携式光合仪 (Li-Cor Inc., USA) 测定叶片净光合速率 ( $P_n$ , μmol CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、气孔导度 ( $G_s$ , mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ , μmol·mol<sup>-1</sup>) 和蒸腾速率 ( $T_r$ , mmol H<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)。测定时使用开放式气路系统, 选用红蓝 2 叶室, 叶室温度设定为 25°C, 光照强度为 1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

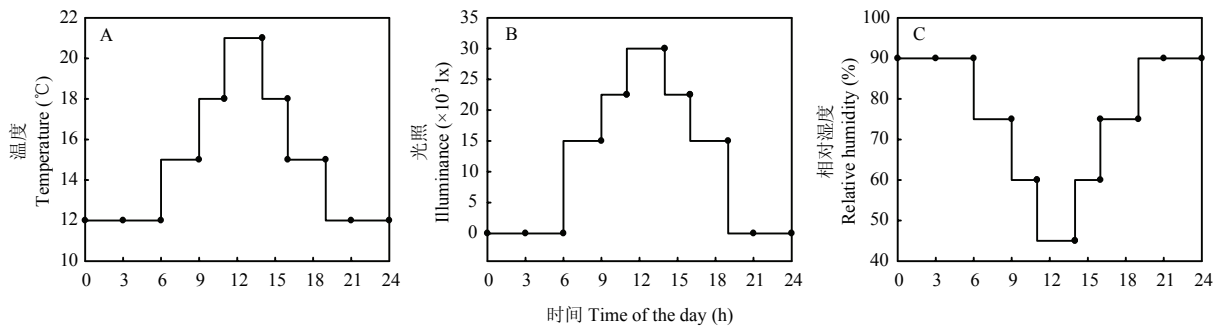


图1 人工气候箱中温度、光照、相对湿度变化

Fig. 1 Changes of temperature, illumination intensity, and relative humidity in plant growth chamber

1.2.3 荧光参数测定 参考 STRASSER<sup>[26]</sup> 和 SCHANSKER 等<sup>[27]</sup>的方法测定并计算叶片快速叶绿素荧光动力学参数。测定前夹上夹子,叶片暗适应 30 min。然后用 Handy-PEA 植物效率分析仪 (Hansatech, UK) 测定叶片快速叶绿素荧光动力学曲线 (O-J-I-P 曲线)。以下为本试验用到的荧光参数:  $F_0$  (20  $\mu$ s 测得的荧光, O 相);  $F_k$  (300  $\mu$ s 时荧光, K 相);  $F_j$  (2 ms 时荧光, J 相);  $F_i$  (30 ms 时荧光, I 相);  $F_m$  (最大荧光, P 相);  $V_k$ 、 $V_j$ 、 $V_i$  (K、J、I 相的相对可变荧光);  $W_k$  (相对可变荧光  $F_k$  占  $F_j - F_0$  振幅的比例);  $\Psi_0$  (捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过  $Q_A$  的其他电子受体的概率);  $PI_{abs}$  ( $PI_{abs} = RC/ABS \times [\phi P_0/(1-\phi P_0)] \times [\psi_0/(1-\psi_0)]$ , 以吸收光能为基础的光化学性能指数)。

1.2.4 叶片内源激素含量测定 采用高效液相色谱法 (HPLC) 测定叶片中 4 种内源激素的含量<sup>[28]</sup>。流动相为甲醇:乙腈:0.6%乙酸 (50:45:5, v/v), 所用分析柱为 Symmetry C18 (150 mm $\times$ 4.6 mm, 5  $\mu$ m), 柱温为 25 $^{\circ}$ C, 流动相流速 0.6 mL $\cdot$ min<sup>-1</sup>, 检测波长为 254 nm。玉米素、赤霉素、生长素、脱落酸标

样均购自美国 Sigma 公司。

1.2.5 植株干重测定 每处理取 5 株, 3 次重复, 60 $^{\circ}$ C 下烘干至恒重。

### 1.3 大田试验测定项目和方法

成熟期各处理选取不带边行的 1 m<sup>2</sup> 小麦, 统计穗数、穗粒数, 3 次重复, 收获后脱粒, 晾干至恒重称量。

### 1.4 数据统计分析

用 DPS7.05 统计分析软件对数据进行方差分析和显著性检验 (LSD 法), 用 SigmaPlot 10.0 进行作图。

## 2 结果

### 2.1 田间条件下喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦籽粒产量及其构成因素的影响

由表 1 可以看出, 常规施氮量处理的穗数、穗粒数、千粒重、籽粒产量均显著高于低氮肥处理。与对照 N1、N2 处理相比, 喷施外源 6-BA 显著提高了小麦籽粒产量, N1+6-BA 和 N2+6-BA 处理的籽粒产量分别提高 10.48% 和 16.61%, 这是由于喷施外源 6-BA 显著提高了产量构成因素中的单位面积穗数和穗粒

表 1 细胞分裂素及其抑制剂对小麦籽粒产量及其构成因素的影响

Table 1 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on grain yield and its components of wheat grain

处理 Treatment	穗数 Ear numbers (No./hm <sup>2</sup> )	穗粒数 Kernels per spike (No./ear)	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Grain yield (g $\cdot$ m <sup>-2</sup> )
N1	750.09 d	30.19 d	32.27 c	628.15 d
N1+6-BA	845.62 c	32.92 c	32.94 bc	694.01 c
N1+Lov	701.23 d	35.20 ab	33.16 bc	659.28 cd
N2	972.53 b	33.04 c	33.41 b	1010.30 b
N2+6-BA	1092.29 a	35.04 b	35.31 a	1178.14 a
N2+Lov	937.65 b	36.08 a	33.83 b	986.54 b

不同字母表示 0.05 水平差异显著。下同 Values followed by different letters mean significant at 0.05 level. The same as below

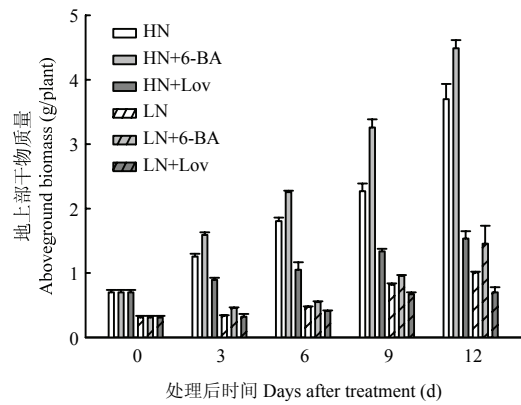
数; 与对照 N1、N2 处理相比, N1+6-BA 和 N2+6-BA 处理的单位面积穗数分别提高 12.74%和 12.31%。与对照 N1、N2 处理相比, 喷施抑制剂 lovastatin 降低了单位面积穗数, 显著提高了穗粒数, 但对籽粒千粒重和产量无显著性影响。

## 2.2 室内条件下喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦植株地上部干重的影响

从图 2 可知, 喷施外源 6-BA 及其抑制剂 lovastatin 后, 小麦地上部植株干重随着时间推移呈逐渐增加的趋势(图 2), 高氮水平下的植株干重显著高于低氮水平。与对照 HN、LN 相比, 喷施外源 6-BA 显著提高了小麦植株干重, HN+6-BA、LN+6-BA 处理 12 d 后的植株干重分别提高 21.39%、43.92%, 而喷施抑制剂 lovastatin 显著降低了小麦植株干重, HN+Lov、LN+Lov 处理后 12 d 的植株干重分别降低 58.55%、30.69%。由此表明, 细胞分裂素可促进小麦植株地上部光合产物的积累。

## 2.3 喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦叶片叶绿素含量的影响

由表 2 可以看出, 高氮水平的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 含量均显著高于低氮水平, 12 d 后 Chl a、Chl b 含量分别提高 103.39%、94.44%。与对照 HN 处理相比, 外源 6-BA 显著提高了 9—12 d Chl a 含量和 3—12 d Chl b 含量; 处理后 12 d, Chl a 和 Chl b 含量分别提高 35.83%和 48.57%; 与对照 LN 相比, LN+6-BA 处理 12 d 后 Chl a 和 Chl b 含量分别提高



HN、HN+6-BA、HN+Lov、LN、LN+6-BA、LN+Lov 分别表示高氮下喷清水的对照、高氮下喷施外源细胞分裂素、高氮下喷施细胞分裂素合成抑制剂、低氮下喷清水的对照、低氮下喷施外源细胞分裂素、低氮下喷施细胞分裂素合成抑制剂

HN, HN+6-BA, HN+Lov, LN, LN+6-BA, LN+Lov represent spraying water (including Tween-20), 6-BA (30 mg L<sup>-1</sup>), Lovastatin (300 mg L<sup>-1</sup>) under two nitrogen concentrations applications, respectively. The same as below

图 2 细胞分裂素及其抑制剂对小麦地上部干重的影响

Fig. 2 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on aboveground biomass of wheat

35.59%和 83.33%。与对照 HN、LN 相比, 喷施 lovastatin 显著降低了 Chl a 和 Chl b 含量, HN+Lov、LN+Lov 处理后 12 d 的 Chl a 和 Chl b 含量分别降低 45.00%和 79.66%、45.71%和 88.89%。这表明内源细胞分裂素能促进叶绿素 a 及叶绿素 b 的合成, 尤其是促进叶绿素 b 的合成。

表 2 细胞分裂素及其抑制剂对小麦叶片叶绿素组分含量的影响

Table 2 The effect of exogenous 6-BA and lovastatin on the content of chlorophyll a and b

处理		处理后时间 Days after treatment (d)			
Treatment		3	6	9	12
叶绿素 a Chl a	HN	1.71 b	1.83 a	1.48 b	1.20 b
	HN+6-BA	1.99 a	1.87 a	1.83 a	1.63 a
	HN+Lov	1.33 d	1.15 c	1.19 c	0.66 d
	LN	1.21 e	1.18c	1.07 c	0.59 d
	LN+6-BA	1.52 c	1.46 b	1.41 b	0.80 c
	LN+Lov	1.14 f	0.74 d	0.38 d	0.12 e
叶绿素 b Chl b	HN	0.55 b	0.53 a	0.34 b	0.35 b
	HN+6-BA	0.64 a	0.55 a	0.51 a	0.52 a
	HN+Lov	0.50 c	0.36 c	0.31 b	0.19 c
	LN	0.41 e	0.42 b	0.26 c	0.18 c
	LN+6-BA	0.46 d	0.45 b	0.28 c	0.33 b
	LN+Lov	0.28 f	0.22 d	0.12 d	0.02 d

## 2.4 喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦叶片光合性能的影响

由图 3 可知,喷施外源 6-BA 及其抑制剂 3—12 d,各处理叶片气孔导度 ( $G_s$ ) 基本不变,而叶片蒸腾速率 ( $T_r$ ) 呈升高趋势。与对照 HN 处理相比,HN+6-BA

处理显著提高了叶片  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $C_i$ 、 $P_n$ ; 处理后 12 d,  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $P_n$ 、 $C_i$  分别提高 68.32%、58.66%、30.72%、51.61%; 但与对照 LN 处理相比, LN+6-BA 处理显著降低了叶片的  $T_r$  及  $C_i$ 。与对照 HN、LN 相比, 喷施 lovastatin 显著降低了  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $P_n$ 。

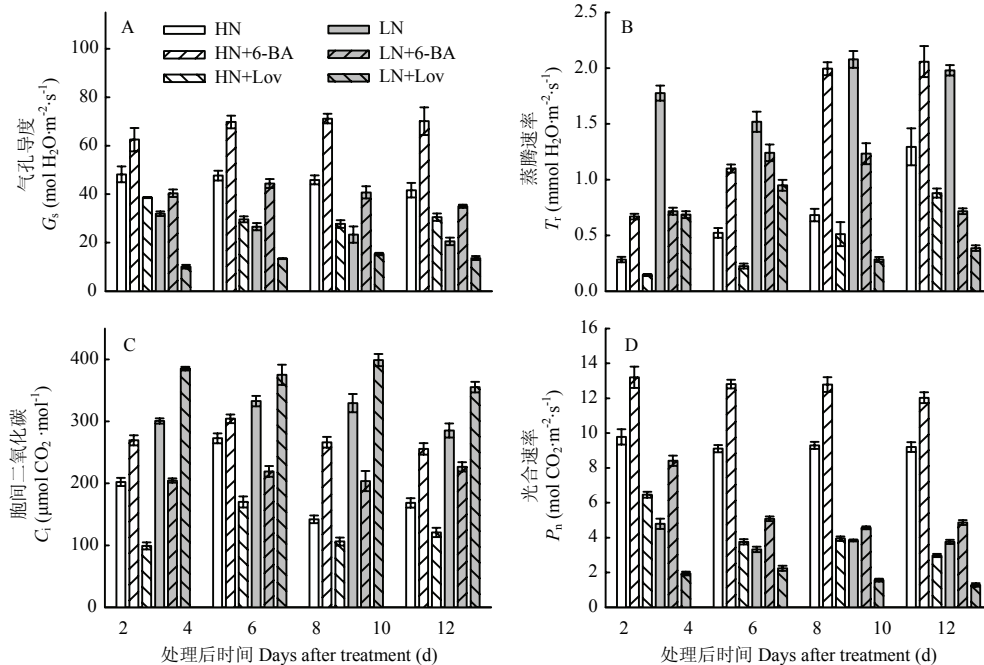


图 3 细胞分裂素及其抑制剂对小麦叶片光合参数的影响

Fig. 3 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on the photosynthetic parameters of wheat leaf

## 2.5 喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦叶片荧光特性的影响

**2.5.1 快速叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线及拐点的变化** 由图 4 可以看出,与对照 HN、LN 相比,喷施外源 6-BA 使 OJIP 曲线下降,而喷施抑制剂 lovastatin 处理使 OJIP 曲线上升,处理后 12 d,曲线中出现明显的拐点 K (图 4-A, C)。以 HN+6-BA 处理的 OJIP 曲线作为参照,将其他处理的 OJIP 曲线标准化,结果表明,低氮水平在 J (2 ms) 点和 I (30 ms) 点的荧光强度明显高于高氮水平(图 4-B, D)。喷施 lovastatin 明显提高了叶片 J 点和 I 点相对可变荧光值。与 HN+6-BA 相比, LN+Lov 处理的 J 点和 I 点荧光值较高。与对照 LN 相比, LN+6-BA 处理明显降低了叶片 J 点和 I 点荧光。值得注意的是处理后 3 d,与 HN+6-BA 处理相比, LN+Lov 处理的 OJIP 曲线在 30 ms (I 点) 附近上升最明显,而处理后 12 d, LN+Lov 处理的 OJIP

曲线在 2 ms (J 点) 附近上升最明显。各处理相比, J 点的荧光强度趋势表现为: LN+Lov > LN > HN+Lov > LN+6-BA > HN > HN+6-BA。

**2.5.2 不同处理对荧光参数的影响** 处理后 0—12 d,各处理捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q<sub>A</sub> 下游的其他电子受体的概率 ( $\Psi_o$ ) 和以吸收光能为基础的性能指数 ( $PI_{abs}$ ) 总体表现为下降的趋势; 而 K 点的可变荧光  $F_k$  占振幅  $F_o - F_j$  的比例 ( $W_k$ ) 和 J 点的可变荧光  $F_j$  占振幅  $F_o - F_p$  的比例 ( $V_j$ ) 总体表现为上升的趋势 (图 5)。

与对照 HN、LN 相比,喷施 6-BA 显著提高了  $\Psi_o$  和  $PI_{abs}$ , 显著降低了  $W_k$  和  $V_j$  值; 处理后 12 d, HN+6-BA 处理的  $\Psi_o$  和  $PI_{abs}$  分别提高 24.69% 和 64.82%;  $W_k$  和  $V_j$  分别降低 37.52% 和 15.46%。处理后 12 d, LN+6-BA 处理的  $\Psi_o$  和  $PI_{abs}$  分别提高 42.38% 和 194.07%;  $W_k$  和  $V_j$  分别降低 22.09% 和 36.05%。与对

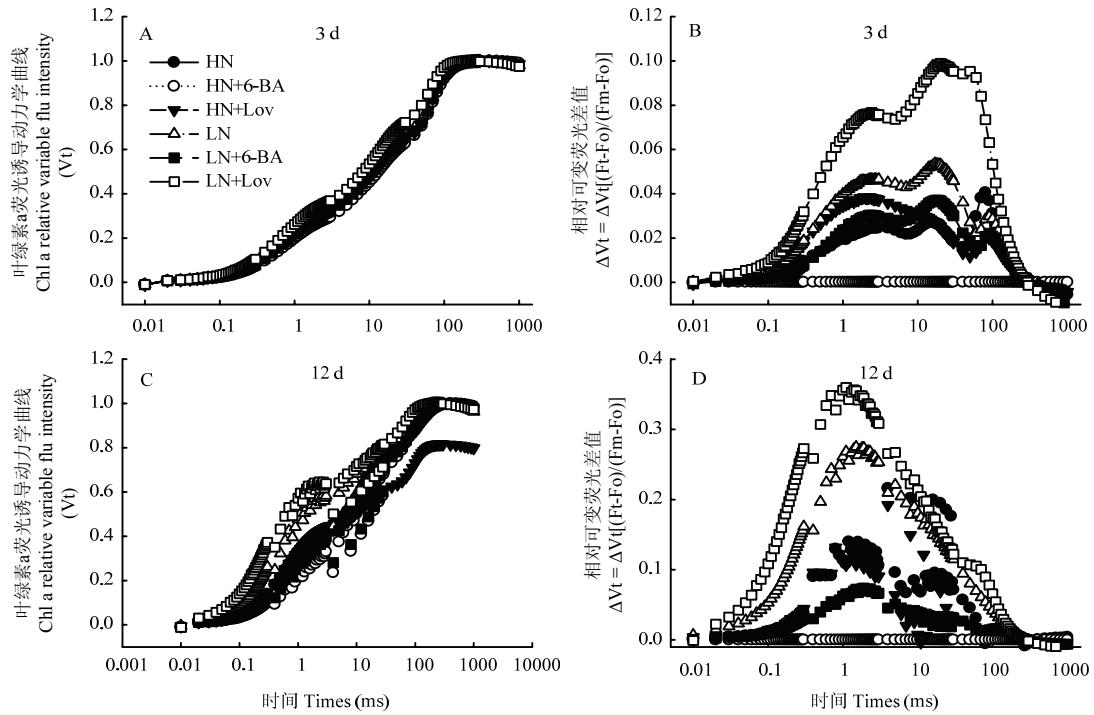


图 4 细胞分裂素及其抑制剂对叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线、相对可变荧光差值 ( $\Delta V_t$ ) 的影响  
 Fig. 4 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on the OJIP transients,  $\Delta V_t$  in wheat leaves

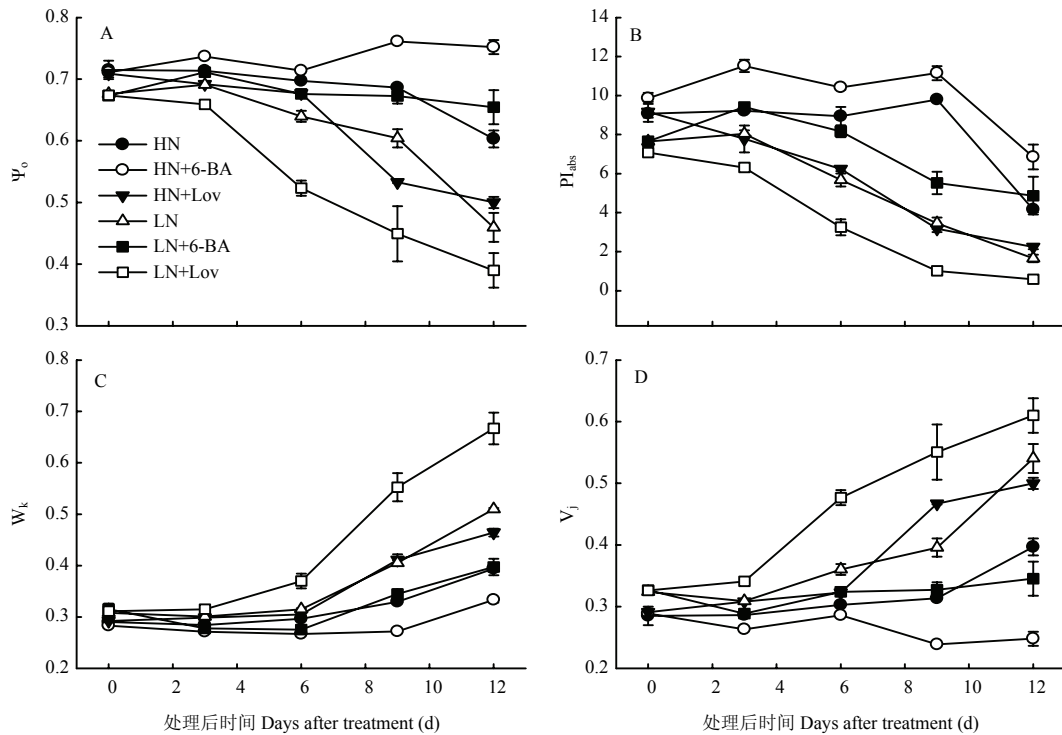


图 5 细胞分裂素及其抑制剂对小麦叶片荧光参数的影响  
 Fig. 5 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on the chlorophyll fluorescence parameters of wheat leaves

照HN、LN相比,喷施 lovastatin 显著降低了  $\Psi_0$  和  $PI_{abs}$ , 而显著提高了  $W_k$  和  $V_j$ 。

## 2.6 喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦叶片内源激素含量的影响

处理后 0—12 d, 叶片内源玉米素 (Zt) 含量在 3 d 含量最高, 之后呈逐渐降低的趋势 (图 6-A)。与对照 HN、LN 相比, 喷施 6-BA 显著提高了 3—12 d 叶片 Zt 含量, 处理后 12 d, HN+6-BA、LN+6-BA 处理叶片 Zt 含量分别提高 108.71% 和 138.50%。与对照 HN、LN 相比, 喷施 lovastatin 显著降低了内源 Zt 含量, 处理后 12 d, HN+Lov 和 LN+Lov 处理叶片 Zt 含量分别降低 59.70% 和 79.91%。

高氮水平的叶片赤霉素 ( $GA_3$ ) 含量呈双峰变化趋势, 分别在处理后 3、9 d 有峰值; 低氮水平的叶片  $GA_3$  含量呈先升高后降低趋势, 其含量在处理后 6 d 有最大值 (图 6-B)。与对照 HN、LN 相比, 喷施 6-BA 显著降低了 3—12 d 叶片  $GA_3$  含量; 处理后 12 d, HN+6-BA 和 LN+6-BA 处理叶片  $GA_3$  含量分别降低 14.79% 和 8.03%, 喷施 lovastatin 则显著提高了叶片  $GA_3$  含量, 处理后 12 d, HN+Lov 和 LN+Lov 处理叶片  $GA_3$  含量分别提高 73.02% 和 22.57%。

处理后 0—12 d, 叶片内源生长素 (IAA) 含量呈

先升高后降低的变化趋势 (图 6-C)。与对照 HN 相比, HN+6-BA 降低了处理后 3 d 的叶片 IAA 含量, 但显著提高了其 6—12 d 含量; 与对照 LN 相比, LN+6-BA 降低了处理后 3—6 d 叶片 IAA 含量, 但提高了其叶片 9—12 d 含量; 与对照 HN、LN 相比, 喷施 lovastatin 则显著降低了叶片 IAA 含量, HN+Lov 处理后 12 d IAA 含量降低 14.61%, LN+Lov 处理后 12 d 叶片 IAA 含量降低 18.65%。

处理后 0—12 d, 叶片内源脱落酸 (ABA) 含量呈先升高后降低的变化趋势 (图 6-D)。与对照 HN、LN 相比, 喷施 6-BA 显著降低了 3—12 d 叶片 ABA 含量; 处理后 12 d, HN+6-BA 和 LN+6-BA 处理叶片 ABA 含量分别降低 25.04% 和 29.40%。喷施 lovastatin 则显著提高了叶片 ABA 含量, 处理后 12 d, HN+Lov 和 LN+Lov 处理叶片 ABA 含量分别提高 18.32% 和 20.20%。

## 2.7 喷施外源 6-BA 及其抑制剂对小麦叶片硝酸还原酶 (NR) 与谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性的影响

处理后 0—15 d, 小麦叶片硝酸还原酶 (NR) 及谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性呈先上升后下降趋势。与对照 HN、LN 相比, 喷施 6-BA 显著提高了叶片 NR 及 GS 活性; 处理后 15 d, HN+6-BA 和 LN+6-BA 处

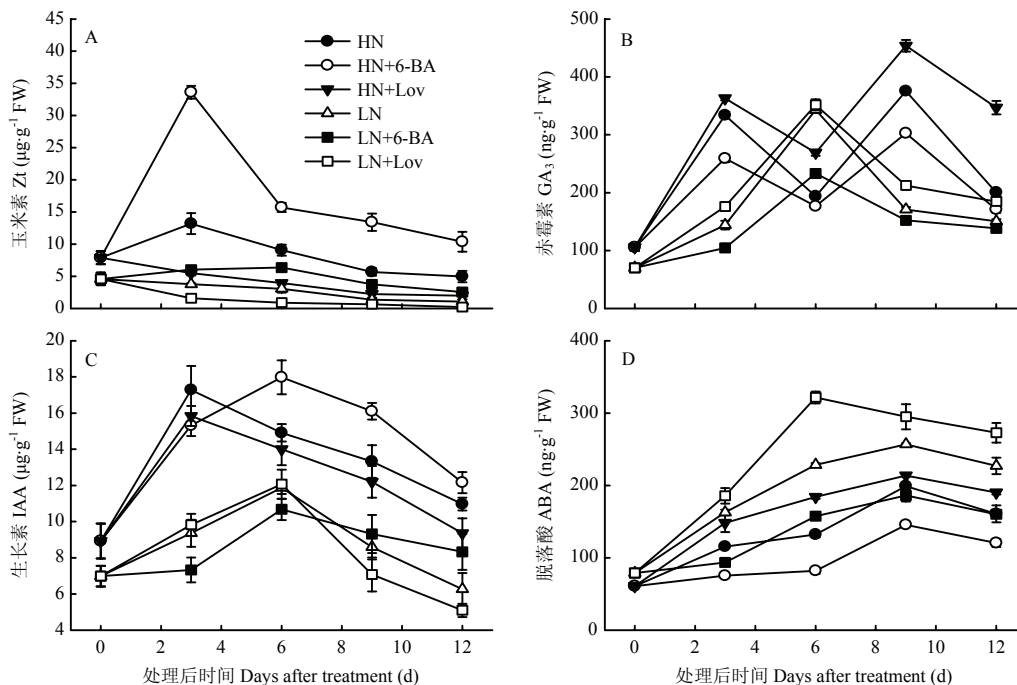


图 6 细胞分裂素及其抑制剂对小麦叶片内源激素含量的影响

Fig. 6 The effects of cytokinin and lovastatin on the contents of endogenous hormones in wheat leaves



理叶片 NR、GS 活性分别提高 40.60%、48.56% 和 82.90%、43.03%。外喷抑制剂 lovastatin 则显著降低了叶片 NR 及 GS 活性, 处理后 15 d, HN+Lov 和 LN+Lov 处理叶片 NR、GS 活性分别降低 64.81%、25.47% 和 57.31%、57.67% (图 7)。

## 2.8 小麦叶片内源激素含量与光合参数及综合性能指数的关系

由表 3 相关分析结果表明, 叶片内源玉米素(Zt)含量与净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 呈极显著正相关关系, 与胞间二氧化碳浓度 ( $C_i$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ ) 相关性不显著。赤霉素 ( $GA_3$ ) 含量与

$C_i$  呈显著负相关关系, 与  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $Tr$  无显著性相关关系。生长素 (IAA) 含量与  $P_n$ 、 $G_s$  呈极显著正相关关系, 脱落酸 (ABA) 含量则与  $P_n$ 、 $G_s$  呈极显著负相关关系, 与  $C_i$  呈显著性正相关关系。综合性能指数 (PIabs) 是反映植物光合机构活性最敏感的指标, 相关分析结果表明 PIabs 与叶片内源 Zt、IAA 含量呈极显著正相关关系; PIabs 与 ABA 含量呈极显著负相关关系, 与  $GA_3$  含量的相关不显著 (图 8)。这表明提高内源 Zt、IAA 含量, 降低 ABA 含量, 有利改善小麦幼苗期叶片光合机构活性, 提高叶片光合速率。

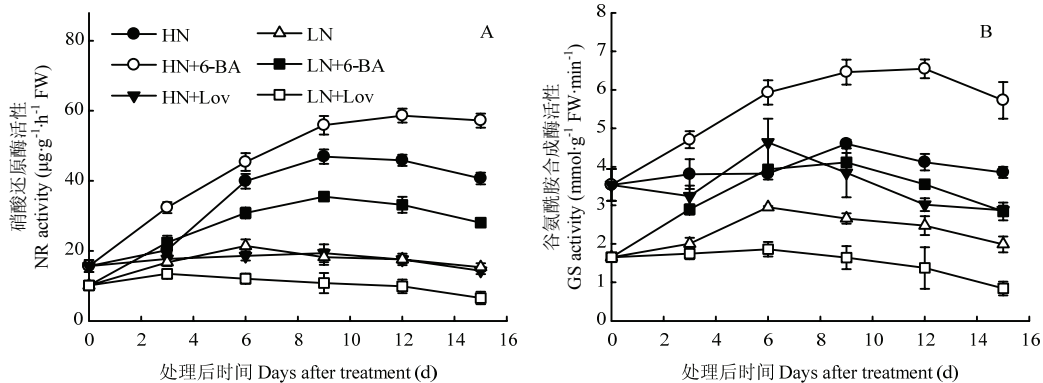


图 7 细胞分裂素及其抑制剂对小麦叶片 NR 及 GS 活性的影响

Fig. 7 The effects of exogenous 6-BA and lovastatin on the activities of NR and GS in wheat leaves

表 3 叶片内源激素含量与光合参数的相关性

Table 3 Relationship between photosynthetic parameters and the hormone concentrations in wheat leaves

	净光合速率 $P_n$	气孔导度 $G_s$	胞间二氧化碳浓度 $C_i$	蒸腾速率 $Tr$
玉米素 Zt	0.81**	0.76**	-0.07	-0.02
赤霉素 $GA_3$	-0.02	-0.02	-0.42*	-0.32
生长素 IAA	0.68**	0.67**	-0.29	-0.16
脱落酸 ABA	-0.80**	-0.80**	0.40*	0.01

\*, 0.05 水平差异显著; \*\*, 0.01 水平差异显著

\*, \*\* represent significant differences at 0.05 and 0.01 levels

## 2.9 小麦叶片内源激素含量与硝酸还原酶 (NR) 与谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性关系

相关分析结果表明, 叶片内源 Zt、IAA 含量与硝酸还原酶 (NR)、谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性呈显著或极显著正相关关系 (图 9);  $GA_3$  含量与 NR、GS 活性相关关系不显著; 内源脱落酸 ABA 含量与 NR、GS 活性呈二次曲线相关关系且达显著水平。由此说明, 提高叶片内源 Zt 或 IAA 含量, 有利叶片氮

素合成代谢, 而叶片 ABA 含量过高不利叶片氮素合成代谢。

## 3 讨论

### 3.1 喷施外源 6-BA 对小麦籽粒产量的调控效应

小麦苗期的植株生长情况是生育中后期生长的基础, 调控苗期植株发育对中后期植株个体和群体的发展起决定作用。前人研究表明产量三要素中粒重、穗

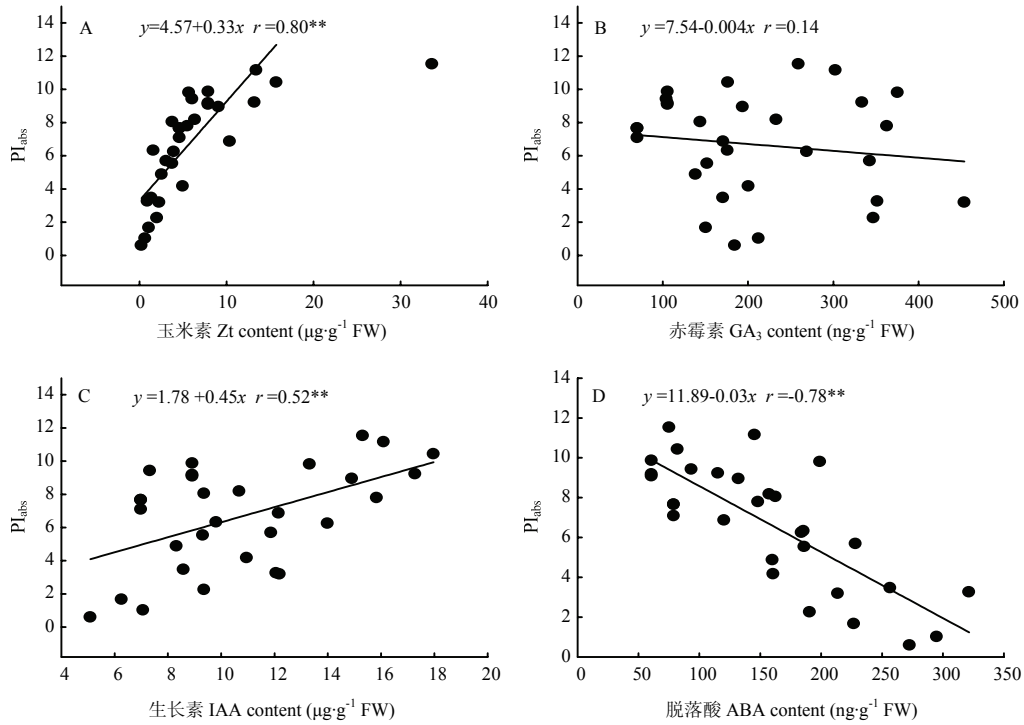


图 8 叶片内源激素与综合性能指数的相关关系

Fig. 8 Relationship between performance index and the hormone concentrations in wheat leaves

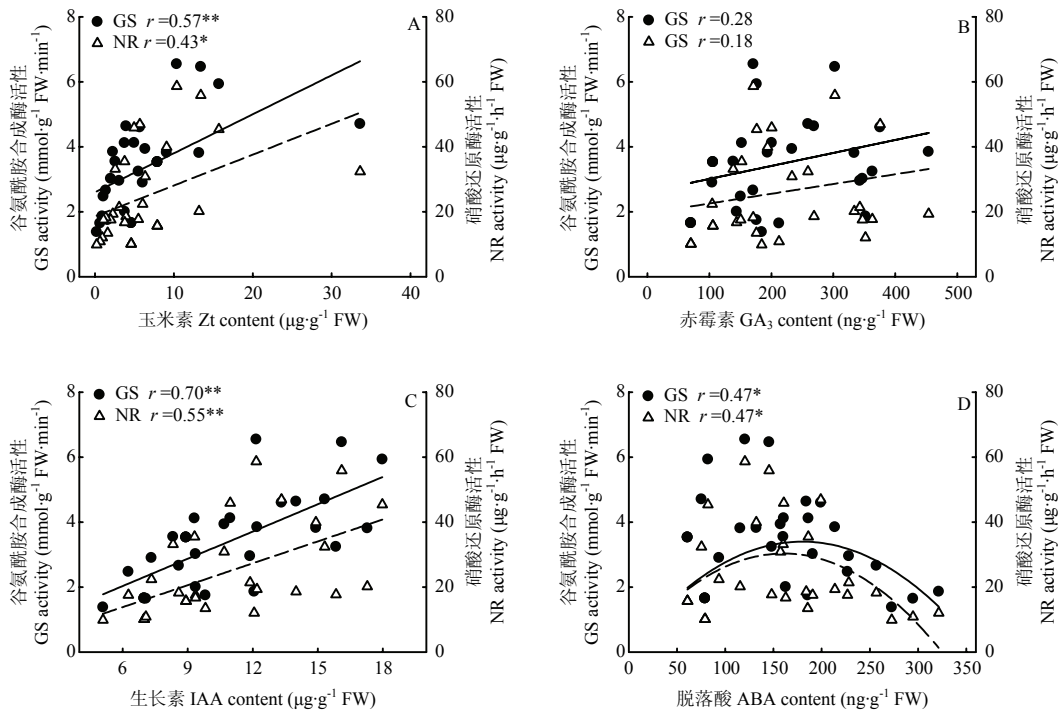


图 9 小麦叶片内源激素含量与谷氨酰胺合成酶及硝酸还原酶活性的关系

Fig. 9 Relationship between the activity of GS and NR and the hormone concentrations in wheat leaves

粒数、单位面积穗数可被氮肥运筹和外源生长调节剂等的栽培措施调控<sup>[4, 10, 21]</sup>。本研究中与低施氮量相比, 常规施氮量显著提高了小麦单位面积穗数、穗粒数和千粒重, 显著提高籽粒产量。一方面, 前人研究发现, 增施氮肥可促进分蘖节中细胞分裂素的合成, 有利分蘖的发生, 促进了分蘖的发育成穗, 最终提高单位面积穗数<sup>[29-30]</sup>。另一方面较高的氮肥供应促进了小麦穗高位小花的发育, 减少了不孕小穗数, 提高结实率, 最终穗粒数显著提高<sup>[31]</sup>。再者, 增大施氮量提高了籽粒中淀粉合成酶活性, 可促进籽粒灌浆, 提高籽粒粒重<sup>[32]</sup>。两种施氮量水平下喷施外源 6-BA 显著提高了小麦籽粒产量, 这是由于外源 6-BA 显著提高了小麦单位面积穗数和穗粒数。分析原因后认为, 外源细胞分裂素可提高分蘖节和分蘖芽中内源细胞分裂素的含量, 有利于分蘖芽从休眠转向萌发转换, 促进分蘖芽的生长<sup>[29]</sup>。ZHENG 等<sup>[33]</sup>的研究结果表明外源 6-BA 降低了小麦穗中部和基部小穗的小花退化速率, 提高了小花结实率, 最终提高了穗粒数。

### 3.2 喷施外源 6-BA 对小麦苗期叶片光合和荧光特性的调控效应

植物干物质积累主要来源于叶片的光合作用, 而绿色植物则通过光合膜上的叶绿素蛋白复合体利用光能进行光合作用。本试验研究结果表明两种氮素水平下喷施 6-BA 处理均提高了小麦苗期地上部干物质积累量, 喷施抑制剂降低了地上部干物质积累量。这是由于外源 6-BA 处理的叶片气孔导度较高, 且净光合速率高于对照处理, 叶片制造的光合产物较多地积累在植株中。叶片较高的叶绿素含量有利于光合作用<sup>[34]</sup>, 两种氮素水平下喷施外源 6-BA 提高了叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 含量。一方面细胞分裂素可促进叶绿素循环及 PSII 相关关键基因的上调表达, 维持色素蛋白复合体的稳定, 减少叶绿素降解<sup>[35]</sup>。另一方面细胞分裂素可提高叶绿素合成中间产物 5-氨基酮戊酸的合成速率, 进而有利叶绿素的合成<sup>[36]</sup>。

Chl a 和 Chl b 是叶绿素的两种重要组分。Chl a 可吸收和传递光能, 少数激发态 Chl a 具有光化学活性, 能将光能转化为电能<sup>[37]</sup>。Chl b 不具有光化学活性, 但可吸收和传递光能, 调控捕光天线大小及维持其稳定<sup>[38]</sup>。适量增加氮肥供应可提高 PSII 的活性和光化学最大效率, 提高表现光合作用电子传递速率, 降低非辐射能量耗散, 使叶片所吸收的光能较充分地用于光合作用<sup>[39]</sup>。本研究采用快速荧光动力学分析方法, 结果表明与低氮水平相比较, 高氮水平的 Chl a 荧光诱

导动力学曲线发生改变, 低氮水平的 J 点和 I 点相对可变荧光值升高, 而高氮水平则降低了  $W_k$  和  $V_j$  数值, 提高了  $\Psi_0$  值, 这说明提高氮素供应可减弱放氧复合体损伤, 显著提高 PSII 反应中心电子传递链供体侧和受体侧的电子传递能力。前人研究认为植物光合机构的发育与功能维持都有细胞分裂素的参与调控<sup>[40]</sup>。提高内源细胞分裂素含量可阻止光合蛋白复合体的降解<sup>[41]</sup>。低氮素条件下喷施外源 6-BA 也可降低  $W_k$  和  $V_j$  数值, 提高  $\Psi_0$  和  $PI_{abs}$  值, 表明喷施外源细胞分裂素可修复因氮素供应减少导致的放氧复合体损伤, 提高 PSII 反应中心电子传递链供体侧和受体侧的电子传递能力。相关性分析表明内源 Zt 含量与净光合速率、气孔导度、光系统性能指数  $PI_{abs}$  呈极显著正相关, ABA 含量与净光合速率、气孔导度、 $PI_{abs}$  呈极显著负相关关系。喷施抑制剂 lovastatin 降低了内源 Zt 含量, 提高了 ABA 含量, 这进一步证明了喷施外源 6-BA 能提高叶片内源 Zt 含量, 降低 ABA 含量, 有利于改善叶片光系统性能, 提高叶片光合能力。

### 3.3 喷施外源 6-BA 对小麦苗期叶片谷氨酰胺合成酶 (GS) 和硝酸还原酶 (NR) 活性的调控效应

硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 是氮素同化的关键酶<sup>[42]</sup>。较高的氮素同化酶活性有利于叶片保持较高的光合性能<sup>[43]</sup>。KROUK<sup>[44]</sup>研究认为氮素与激素信号通路之间是双向连接的关系, 氮素依赖其浓度影响植物发育进程, 而激素可反馈调控植物对氮素的转运和积累。有研究认为细胞分裂素 (CTK)、生长素 (IAA)、脱落酸 (ABA) 参与了硝酸盐信号系统调控植株整体水平的发育<sup>[45]</sup>。有研究表明较高的氮素供应可促进细胞分裂素合成关键基因 *IPT* 的上调表达, 从而促进细胞分裂素的合成<sup>[46]</sup>。施用外源细胞分裂素则可提高氮素高亲和力转运系统相关基因的表达, 促进氮素由根系向地上部运输<sup>[47]</sup>。有研究认为氮素浓度对根、茎内源 ABA 含量无显著性影响, 且氮素信号系统是否与内源 ABA 含量变化有关尚不明确, 然而, 近年来, 越来越多的证据表明 ABA 参与了氮素信号系统<sup>[13]</sup>。SIGNORA 等<sup>[48]</sup>研究发现 ABA 在参与调控氮素影响植物根系发育中起重要作用。本研究发现两种氮素水平下喷施外源 6-BA 显著提高了 GS 和 NR 活性, 喷施抑制剂 lovastatin 则显著降低了两种酶活性。两种氮素水平下喷施 6-BA 提高了叶片内源 Zt 含量, 降低 ABA 含量, 喷施抑制剂 lovastatin 则降低了叶片内源 Zt 含量, 提高了 ABA 含量。相关性分析表明叶片 Zt 和 IAA 含

量均与 GS 和 NR 活性呈极显著或显著性线性正相关关系, 内源 ABA 含量则与 GS 和 NR 活性呈显著性二次曲线关系, 这表明内源 Zt、IAA 和 ABA 含量变化在氮素同化中起重要作用。喷施外源细胞分裂素通过调节内源 Zt、IAA、ABA 含量, 进而调控 GS 和 NR 活性。

## 4 结 论

喷施外源 6-BA 处理提高了叶片内源 Zt 和 IAA 含量, 降低了 ABA 含量, 一方面提高了叶片 Chl a、Chl b 含量和 NR 和 GS 活性, 从而提高叶片氮素同化能力和光能捕获、传递转化能力; 另一方面提高了 PSII 反应中心电子传递链供体侧和受体侧的电子传递能力, 提高光系统 II 活性, 最终改善叶片的光合性能, 幼苗能够积累更多的光合产物, 提高地上部植株干重。低氮与外源 6-BA 配合使用可修复因氮素供应减少而导致的光系统性能降低, 提高小麦幼苗植株干重。因此苗期喷施外源 6-BA 可促进幼苗发育成壮苗, 提高小麦穗数和穗粒数, 提高籽粒产量。

## References

- [1] 翟丙年, 李生秀. 氮素对冬小麦生长发育及产量的亏缺和补偿效应. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(3): 308-313.  
ZHAI B N, LI S X. Response to nitrogen deficiency and compensation on growth and yield of winter wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(3): 308-313. (in Chinese)
- [2] 翟丙年, 李生秀. 冬小麦水氮配合关键期和亏缺敏感期的确定. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1188-1195.  
ZHAI B N, LI S X. Study on the key and sensitive stage of winter wheat responses to water and nitrogen coordination. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(6): 1188-1195. (in Chinese)
- [3] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 杨建昌, 王光火, 邹应斌, 张福锁, 朱庆森, ROLAND B, CHRISTIAN W. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略. 中国农业科学, 2002, 35(9): 1095-1103.  
PENG S B, HUANG J L, ZHONG X H, YANG J C, WANG G H, ZOU Y B, ZHANG F S, ZHU Q S, ROLAND B, CHRISTIAN W. Research strategy in improving fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated rice in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(9): 1095-1103. (in Chinese)
- [4] 田纪春, 陈建省, 王延训, 张永祥. 氮素追肥后移对小麦籽粒产量和旗叶光合特性的影响. 中国农业科学, 2001, 34(1): 1-4.  
TIAN J C, CHEN J X, WANG Y X, ZHANG Y X. Effects of delayed nitrogen application on grain yield and photosynthetic characteristics in flag leaves of wheat cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(1): 1-4. (in Chinese)
- [5] ZHANG X C, YU X F, MA Y F. Effect of nitrogen application and elevated CO<sub>2</sub> on photosynthetic gas exchange and electron transport in wheat leaves. *Photosynthetica*, 2013, 51(4): 593-602.
- [6] HERRERA J M, NOULAS C, FEIL B, STAMP P, LIEDGENS M. Nitrogen and genotype effects on root growth and root survivorship of spring wheat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2013, 176(4): 561-571.
- [7] RAUN W R, JOHNSON G V. Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agronomy Journal*, 1999, 91(3): 357-363.
- [8] 张维理, 武淑霞, 冀宏杰, KOLBE H. 中国农业面源污染形势估计及控制对策 I. 21 世纪初期中国农业面源污染的形势估计. 中国农业科学, 2004, 37(7): 1008-1017.  
ZHANG W L, WU S X, JI H J, KOLBE H. Estimation of agricultural non-point source pollution in China and the alleviating strategies I. Estimation of agricultural non-point source pollution in China in early 21 century. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(7): 1008-1017. (in Chinese)
- [9] ZHU Z L, CHEN D L. Nitrogen fertilizer use in China— Contributions to food production, impacts on the environment and best management strategies. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2002, 63(2): 117-127.
- [10] 肖凯, 张荣铎, 钱维朴. 氮素营养对小麦群体光合碳同化作用的影响及其调控机制. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(3): 235-243.  
XIAO K, ZHANG R X, QIAN W P. The effect and regulation mechanism of nitrogen nutrition on canopy photosynthetic carbon assimilation in wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(3): 235-243. (in Chinese)
- [11] 陈晓光, 石玉华, 王成雨, 尹燕桦, 宁堂原, 史春余, 李勇, 王振林. 氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成的影响及其与抗倒伏性的关系. 中国农业科学, 2011, 44(17): 3529-3536.  
CHEN X G, SHI Y H, WANG C Y, YIN Y P, NING T Y, SHI C Y, LI Y, WANG Z L. Effects of nitrogen and PP333 application on the lignin synthesis of stem in relation to lodging resistance of wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(17): 3529-3536. (in Chinese)
- [12] HAWKESFORD M J. Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production. *Journal of Cereal Science*, 2014, 59(3): 276-283.
- [13] SANTNER A, CALDERON-VILLALOBOS L I, ESTELLE M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5(5): 301-307.
- [14] KIBA T, KUDO T, KOJIMA M, SAKAKIBARA H. Hormonal control of nitrogen acquisition: Roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(4): 1399-1409.

- [15] KROUK G, RUFFEL S, GUTIÉRREZ R A, GOJON A, CRAWFORD N M, CORUZZI G M, LACOMBE B. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(4): 178-182.
- [16] KAMADA-NOBUSADA T, MAKITA N, KOJIMA M, SAKAKIBARA H. Nitrogen-dependent regulation of de novo cytokinin biosynthesis in rice: The role of glutamine metabolism as an additional signal. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(11): 425-432.
- [17] CRIADO M V, CAPUTO C, ROBERTS I N, CASTRO M A, BARNEIX A J. Cytokinin-induced changes of nitrogen remobilization and chloroplast ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(16): 1775-1785.
- [18] MA W Y, LI J J, QU B Y, HE X, ZHAO X Q, LI B, FU X D, TONG Y P. Auxin biosynthetic gene *TAR2* is involved in low nitrogen-mediated reprogramming of root architecture in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2014, 78(1): 70-79.
- [19] LJUNG K. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development*, 2013, 140(5): 943-950.
- [20] 冯志威, 杨艳君, 郭平毅, 原向阳, 宁娜. 谷子光合特性及产量最优的氮磷肥水平与细胞分裂素 6-BA 组合研究. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(3): 634-642.
- FENG Z W, YANG Y J, GUO P Y, YUAN X Y, NING N. Optimum combining rate of N and P fertilizer with 6-BA for highest photosynthetic efficiency and yield in foxtail millet. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2016, 22(3): 634-642. (in Chinese)
- [21] 骆永丽, 杨东清, 尹燕桦, 崔正勇, 李艳霞, 陈金, 郑孟静, 王玉竹, 庞党伟, 李勇, 王振林. 外源 6-BA 和不同用量氮肥配合对小麦花后叶片功能与荧光特性的调控效应. *中国农业科学*, 2016, 49(6): 1060-1083.
- LUO Y L, YANG D Q, YIN Y P, CUI Z Y, LI Y X, CHEN J, ZHENG M J, WANG Y Z, PANG D W, LI Y, WANG Z L. Effects of exogenous 6-BA and nitrogen fertilizer with varied rates on function and fluorescence characteristics of wheat leaves post anthesis. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(6): 1060-1083. (in Chinese)
- [22] ZADOKS J C, CHANG T T, KONZAK C F. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 1974, 14(6): 451-421.
- [23] XU J X, ZHA M R, LI Y, DING Y F, CHEN L, DING C Q, WANG S H. The interaction between nitrogen availability and auxin, cytokinin, and strigolactone in the control of shoot branching in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Reports*, 2015, 34(9): 1647-1662.
- [24] CROWELL D N, SALAZ M S. Inhibition of growth of cultured tobacco cells at low concentrations of lovastatin is reversed by cytokinin. *Plant Physiology*, 1992, 100(4): 2090-2095.
- [25] 赵世杰, 史国安, 董新纯. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1988: 55-57.
- ZHAO S J, SHI G A, DONG X C. *Experimental Guide for Plant Physiology*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1998: 55-57. (in Chinese)
- [26] STRASSER B J. Donor side capacity of Photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynthesis Research*, 1997, 52(2): 147-155.
- [27] SCHANSKER G, SRIVASTAVA A, GOVINDJEE, STRASSER R J. Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(7): 785-796.
- [28] ZHAO M R, HAN Y Y, FENG Y N, LI F, WANG W. Expansins are involved in cell growth mediated by abscisic acid and indole-3-acetic acid under drought stress in wheat. *Plant Cell Reports*, 2012, 31(4): 671-685.
- [29] LIU Y, DING Y, WANG Q S, MENG D X, WANG S H. Effects of nitrogen and 6-benzylaminopurine on rice tiller bud growth and changes in endogenous hormones and nitrogen. *Crop Science*, 2011, 51(2): 786-792.
- [30] ALZUETA I, ABELEDO L G, MIGNONE C M, MIRALLES D J. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *European Journal of Agronomy*, 2012, 41(4): 92-102.
- [31] FERRANTE A, SAVIN R, SLAFER G A. Floret development of durum wheat in response to nitrogen availability. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(5): 4351-4359.
- [32] 徐云姬, 张伟杨, 钱希吻, 李银银, 张耗, 杨建昌. 施氮量对小麦籽粒灌浆的影响及其生理机制. *麦类作物学报*, 2015, 35(8): 1119-1126.
- XU Y J, ZHANG W Y, QIAN X Y, LI Y Y, ZHANG H, YANG J C. Effect of nitrogen on grain filling of wheat and its physiological mechanism. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(8): 1119-1126. (in Chinese)
- [33] ZHENG C F, ZHU Y J, ZHU H J, KANG G Z, GUO T C, WANG C Y. Floret development and grain setting characteristics in winter wheat in response to pre-anthesis applications of 6-benzylaminopurine and boron. *Field Crops Research*, 2014, 169: 70-76.
- [34] BUTTERY B R, BUZZELL R I. The relationship between chlorophyll content and rate of photosynthesis in soybeans. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977, 57(1): 1-5.
- [35] TALLA S K, PANIGRAHY M, KAPPARA S, NIROSHA P, NEELAMRAJU S, RAMANAN R. Cytokinin delays dark-induced

- senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 67(6):1839-1851.
- [36] YARONSKAYA E, VERSHILOVSKAYA I, POERS Y, ALAWADY A E, AVERINA N, GRIMM B. Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings. *Planta*, 2006, 224(3): 700-709.
- [37] KATZ J J, NORRIS J R, SHIPMAN L L, THURNAUER M C, WASIELEWSKI M R. Chlorophyll function in the photosynthetic reaction center. *Annual Review of Biophysics and Bioengineering*, 1978, 7(1): 393-434.
- [38] 郭春爱, 刘芳, 许晓明. 叶绿素 b 缺失与植物的光合作用. *植物生理学通讯*, 2006, 42(5): 967-973.
- GUO C A, LIU F, XU X M. Chlorophyll-b deficient and photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(5): 967-973. (in Chinese)
- [39] 张旺锋, 勾玲, 王振林, 李少昆, 余松烈, 曹连莆. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响. *中国农业科学*, 2003, 36(8): 893-898.
- ZHANG W F, GOU L, WANG Z L, LI S K, YU S L, CAO L P. Effect of nitrogen on chlorophyll fluorescence of leaves of high-yielding cotton in Xinjiang. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(8): 893-898. (in Chinese)
- [40] DANI S K G, FINESCHI S, MICHELOZZI M, FRANCESCO L. Do cytokinins, volatile isoprenoids and carotenoids synergically delay leaf senescence? *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(5): 1103-1111.
- [41] RIVERO R M, GIMENO J, VAN DEYNZE A, WALIA H, BLUMWALD E. Enhanced cytokinin synthesis in tobacco plants expressing PSARK:: IPT prevents the degradation of photosynthetic protein complexes during drought. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(11): 1929-1941.
- [42] LAM H M, COSCHIGANO K T, OLIVEIRA I C, MELO-OLIVEIRA R, CORUZZI G M. The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 1996, 47(1): 569-593.
- [43] XU Z Z, ZHOU G S. Nitrogen metabolism and photosynthesis in *Leymus chinensis* in response to long-term soil drought. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2006, 25(3): 252-266.
- [44] KROUK G. Hormones and nitrate: A two-way connection. *Plant Molecular Biology*, 2016, 91(6): 599-606.
- [45] FOYER C H, PARRY M, NOCTOR G. Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(382): 585-593.
- [46] SAKAKIBARA H, TAKEI K, HIROSE N. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(9): 440-448.
- [47] COLLIER M D, FOTELLI M N, NAHM M, KOPRIVA S, RENNENBERG H, HANKE D E, GEBLER A. Regulation of nitrogen uptake by *Fagus sylvatica* on a whole plant level—interactions between cytokinins and soluble N compounds. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(9): 1549-1560.
- [48] SIGNORA L, DE SMET I, FOYER C H, ZHANG H M. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2001, 28(6): 655-662.

(责任编辑 杨鑫浩)