

# 小麦超高产生理基础探讨 ——小麦后期碳氮代谢互作与粒重形成<sup>①</sup>

米国华<sup>②</sup> 张福锁 王震宇  
(植物营养系)

**摘要** 通过分析小麦高产水平与氮素吸收规律,认为增加开花后植株氮素吸收,缩小茎叶的氮素输出输入差值,从而维持开花后植株氮素水平,维持光合效率与叶面积持续期,进而增加粒重可能是小麦再高产的重要途径之一。探讨了这一途径可能引发的碳氮代谢互作的生理限制性,并论述了基因型、环境条件及矿质营养平衡的在其中的决定性作用。

**关键词** 小麦; 高产; 碳-氮代谢; 互作

**中图分类号** S512; S311

## Discussion on the Physiological Basis of Superhigh Wheat Yield: Grain Weight Formation in Relation to the Postanthesis Interaction Between Carbon and Nitrogen

Mi Guohua Zhang Fusuo Wang Zhenyu  
(Dept. of Plant Nutrition)

**Abstract** With analysis of the correlation between wheat yield and the nitrogen absorption, it is suggested that increasing in nitrogen postanthesis, reducing the difference between nitrogen export and import, to maintaining leaf photosynthesis rate and leaf area duration in order to increasing grain weight, may be one of the important measures for obtaining super-high wheat yield. The possible physiological limits involved, as well as the decisive roles of genotypes, environment condition and mineral nutrients balance, are discussed.

**Key words** wheat; high yield; carbon-nitrogen metabolism; interaction

粮食问题是我国农业及国民经济面临的首要问题,随着人口持续增加和耕地的不断减少,提高单位面积产量是未来粮食生产的必由之路。小麦作为三大作物之一,目前单产  $6\ 000\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$  技术已基本成熟,小面积高产  $7\ 500\sim 9\ 000\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$  的试验也有报道,但重现率却较低,大面积实现就更为困难。表明小麦再高产的理论基础尚需深入研究。从理论上分析,在前期群体结构合理的基础上,增加后期干物质生产与积累是作物高产的基础,尤其是小麦高产品种选育向着大穗方向发展的情况下,客观上要求籽粒建成期叶面积指数保持

收稿日期: 1996-05-06

①国家自然科学基金资助项目 39600088

②米国华,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

一定的水平,延长叶片功能期,提高光合效率,从而增加籽粒碳水化合物的供应,满足增大的籽粒库容量的要求。而氮营养是提高叶片光合效率、维持叶绿素含量及延长叶片功能期的重要矿质元素<sup>[1]</sup>,缺氮导致叶片中可溶性蛋白、叶绿素和 Rubisco 酶提前降解并对外输出<sup>[2]</sup>。因此,小麦后期碳氮代谢互动与粒重形成的相关规律性是小麦超高产的重要生理问题之一。

## 1 小麦产量水平与氮素吸收规律

研究表明,随小麦产量的提高,小麦对氮素的吸收量也不断增加,6 000 kg·hm<sup>-2</sup>水平下每公顷吸氮量一般达 150 kg 左右<sup>[3,4]</sup>,7 500~8 250 kg·hm<sup>-2</sup>水平时需氮量到 205.5~247.5 kg<sup>[5~8]</sup>;9 750 kg·hm<sup>-2</sup>水平下,每公顷需氮量为 358.7 kg<sup>[9]</sup>;而青海高原 15 000 kg 水平下,吸氮总量高达 492 kg<sup>[6,10]</sup>。反映到吸氮规律上,有随着产量提高,后期吸氮比例增加的趋势,如在 5 250~7 500 kg 水平范围内,开花后吸氮仅占 10%~16%<sup>[3,7,8]</sup>;而在 8 250 kg 以上水平下,开花后吸氮比例达到 31%~42%<sup>[5,6,9]</sup>。同时开花前吸氮量增加幅度较小,开花期植株含氮水平则基本无变化。由此可以推论,7 500 kg 水平以上小麦开花后植株吸氮对叶片氮输出的补偿能力要远高于 6 000 kg 水平。这说明,增加小麦植株在后期的吸氮量,减少叶片氮素输出与输入的差值,维持植株的氮素水平,从而提高光合效率和延长叶片功能期、甚至叶片带绿成熟,可能是小麦再高产的重要途径之一。然而在高产实践中,当小麦后期植株内氮素水平较高时,常会导致贪青晚熟,具体表现为叶片中的可溶性糖减少<sup>[11]</sup>,非蛋白质氮含量增加<sup>[8]</sup>,籽粒灌浆速度降低<sup>[11,12]</sup>,成熟推迟,籽粒不饱满。这一矛盾成为再高产的重要限制因素之一。

## 2 小麦后期的碳氮代谢互动与粒重形成

维持小麦开花后植株氮素水平是否必然导致贪青晚熟?二者的矛盾能否打破?这需要深入分析维持后期氮素水平后小麦植株体内的碳氮代谢互动特征。小麦后期茎叶输出的氮素主要是开花前积累的可溶性蛋白质,其中 Rubisco 酶占很大部分<sup>[2]</sup>。为维持植株体内酶蛋白的更新,必须吸收无机氮,在营养器官中完成氮素同化为氨基酸和蛋白质的过程。这对碳代谢有很大影响(图 1),从有利的一面分析,叶片中酶蛋白的再生有利提高光合作用效率和延长叶片功能期,进而增加光合产物。但不利的因素是,从铵态氮到氨基酸的过程需要光合产物来提供碳骨架,同时氮素同化过程还需要碳水化合物为能源,在增加后期植株氮素吸收和同化的情况下,会消耗大量光合产物,总的结果也可能减少植株整体的碳水化合物供应水平,导致籽粒中碳水化合物的供应不足。反而降低灌浆速度。因此,如何使后期吸收的氮素主要用于 Rubisco 酶的更新及蛋白质的合成,减少不必要的过剩的氮代谢消耗,从而使光合产物合成大于支出,是问题的实质所在。Chamipghy 等<sup>[13]</sup>和 Le Van Quy 等<sup>[14]</sup>在小麦幼苗离体叶片的研究中,发现氮素同化和蔗糖合成会争夺光合产物;但 Banziger 等则认为<sup>[15]</sup>,在田间条件下,抽穗期增加氮素后,小麦同化氮素所耗的能量和碳骨架不会影响籽粒碳水化合物的供应,因为氮素能提高光合效率,延长叶片功能期,从而补偿了氮素同化对碳水化合物的消耗。在大田实践中已经出现了成熟时茎叶保持绿色的 9 000 kg/hm<sup>2</sup> 高产麦田,也发

现了一批绿熟型的高粒重品种<sup>[16]</sup>,说明在适当条件下,维持小麦后期植株适宜氮素水平有可能使碳氮代谢平衡向有利的方向发展,关键在于搞清这些因素、以及如何调控这些因素。

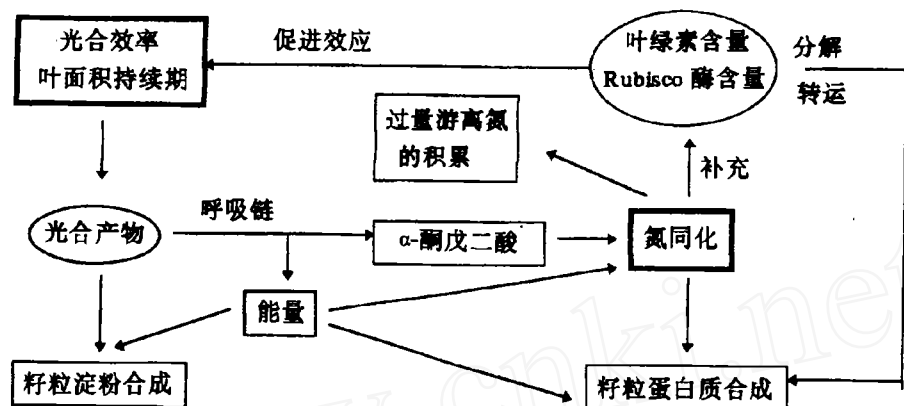


图 1 小麦籽粒形成期的碳氮代谢互作

### 3 影响小麦后期碳氮代谢互作的因素

#### 3.1 环境条件和矿质营养

研究表明,氮素对叶片光合效率的提高作用大小与环境条件有密切关系,在土壤干旱情况下(土壤含水量不足最大持水量的 40%),高氮水平并不能有效地增加小麦叶片的光合效率<sup>[17]</sup>,在低光强下,氮素对小麦叶片光合效率的提高作用也明显降低<sup>[18]</sup>。在高温下,叶片可溶性蛋白分解迅速,氮素向籽粒中转移,因而提高氮素水平几乎没有意义。如果灌浆期遇到“V”型气温变化,植株体内大量氮素的存在还可能造成氮素代谢途径向腐胺积累的方向转化,导致青枯<sup>[19]</sup>。在我国青海高原春小麦高产区,之所以籽粒成熟时叶片仍能保持相当的绿色面积,与其所处的适宜温度条件有很大关系。二氧化碳浓度与氮素效应之间也存在互作,在较高的 CO<sub>2</sub> 浓度条件下(700 μmol·L<sup>-1</sup>),提高施氮水平可以显著增加植株的碳积累和干物重;而在较低的 CO<sub>2</sub> 水平下(350~400 μmol·L<sup>-1</sup>),虽然植株吸氮量不受影响,植株含氮率很高,但植株碳积累量和干物重则增加较少<sup>[20~22]</sup>。良好的群体结构是改善群体内光照条件和二氧化碳供应的基础,因此,维持后期植株氮素水平必须与良好的群体结构相配合才可能获得增加光合产物的效果。

前期施氮水平高低对小麦后期碳氮代谢有很大影响;贪青往往起因于前期施氮量过大,小麦植株氮水平从返青期就表现出超常水平<sup>[8,12]</sup>,开花期前后与正常落黄植株差异最大,这很可能导致开花后两周内的碳水化合物积累少,从而推迟灌浆高峰的出现。而从灌浆至成熟期来看,贪青与正常落黄植株的碳氮比并无明显差异。贪青植株具有灌浆后期光合效率较高、灌浆速度较快的特点,但在成熟前的较短时间内,潜力未能充分发挥。因此,如果控制前期的植株氮水平,维持开花后的植株氮水平,很有可能达到既提高光合速率和延长叶面积持

续期,又增加灌浆速度、同时不影响正常成熟,进而增加粒重的效果。已有试验结果表明,控制拔节前的氮肥用量,在拔节后(药隔期)重施氮肥(超过  $1\ 500\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ )情况下,并没有发生贪青晚熟<sup>[12,23]</sup>。然而,对植株内的氮素水平与碳氮代谢之间的关系尚缺乏系统的分析。

作物正常代谢活动的进行有赖于体内营养的平衡,涉及到小麦植株后期氮代谢活动,除了其它矿质元素的充足供应外,重点要强调磷的供应。这一方面是由于磷对蛋白质合成有强烈的调节作用,缺磷导致小麦体内游离氨基酸的积累<sup>[24]</sup>,遇干热风天气还易造成体内腐胺类物质生成,导致青枯发生<sup>[19]</sup>;另一方面,高产条件下小麦开花后对磷的吸收比例增大(占总吸磷量的 42.5%),吸磷强度也很高(每日  $0.612\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ )<sup>[5]</sup>,而后期土壤表层经常干旱很可能导致根际供磷不足(因为磷的移动性很小,主要在土壤浅层分布),同时后期小麦根系活力减弱也容易造成植株体内磷水平的不足。

### 3.2 基因型

姜鸿明和李晴祺在山东的研究表明<sup>[16]</sup>,小麦高产品种的熟相可以分为 4 种类型,即绿熟型、黄熟型、灰白熟型和早衰型。绿熟型品种具有后期旗叶绿素含量下降缓慢、根系活力维持较高活力、脂质过氧化物产物丙二醛相对含量低、旗叶光合产物(可溶性糖)运转快、潜在粒重发挥充分、实际粒重高等特点。遗憾的是未对基因型间在氮素吸收代谢特征方面的差异作深入调查。另有研究发现,小麦不同品种的氮素-光合效率特征曲线不同,耐肥性品种可以更高地发挥氮素对叶片光合效率的增加作用<sup>[4]</sup>。不同基因型的源库平衡也可能对后期碳氮代谢有强烈影响。已有研究表明,小麦穗和旗叶间具有明显氮竞争,改变源库比对旗叶衰老、氮素分配和蛋白质降解酶有很大效应<sup>[25]</sup>。将籽粒的氮素供应与碳水化合物供应同时考虑,如果库是限制因素,则增加氮素吸收、维持后期植株氮素水平的意义不大;相反,如果氮素和籽粒碳水化合物供应是限制因素,则增加氮素吸收、进而维持植株氮素水平提高叶片光合作用对增加粒重的效应可能很明显。在玉米中已经发现,在库/源比增大时,氮素限制产量的作用愈发明显<sup>[26~28]</sup>。这一点又涉及到群体内光照强度以及二氧化碳浓度等。从品种角度出发,当前高产小麦育种有面向大穗(高穗粒数)的趋势,一些单位甚至育出了小穗数达 30 个以上的大穗品种<sup>[29]</sup>,因此,源的供应不足很可能成为未来小麦品种高产潜力发挥的限制因素,而通过增加后期氮吸收、维持植株氮素水平、从而提高叶片光合效率和延长叶面积功能的迫切性也会更为突出。

## 4 问题与展望

黄淮海作为我国的主要产麦区,近十几年来虽然小麦平均产量在逐年提高,但总体上讲,高产水平没有较大的突破。问题之一是再高产的理论基础尚不很明了。从氮素经济学角度出发,Austin 曾预测<sup>[30]</sup>,小麦对氮素的需要量将随着产量的提高逐步增加,有两条可能的途径来满足这一要求,一是增加小麦开花后的氮吸收量,二是减少茎叶氮向籽粒的输出,这势必导致籽粒蛋白质含量的下降、我国目前  $7\ 500\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 产量水平的小麦籽粒蛋白质含量一般不超过 13%,已处在优质小麦标准的下限,如果采取第二条途径,则小麦品质将进一步变劣。而如果采取第一条途径,则后期高温、干旱的威胁将限制氮素在增加光合效率和叶面积持续期中的效应,从而不利于碳氮互作向碳水化合物积累的方向发展,如何解决这一矛

盾,是小麦育种和栽培研究面临的重要问题,这对于确定小麦超高产栽培和育种的技术路线具有重要的指导意义。

### 参 考 文 献

- 1 Evans J R. Nitrogen and Photosynthesis in the flag leaf of wheat. *Plant Physiology*, 1983, 72: 297~302
- 2 Martin del Molino I M, et al. Influence of nitrogen supply and sink strength on changes in leaf nitrogen compounds during senescence in two wheat cultivars. *Physiol Plant*, 1995, 95:51~58
- 3 张继林,孙元敏,郭绍铮等. 高产小麦营养生理特性与高效施肥技术研究. *中国农业科学*, 1988, (4): 39~45
- 4 陈振德,邹琦,程炳嵩等. 小麦品种的耐肥性与光合作用. *植物学通报*, 1991, (1):37~42
- 5 余松烈,亓新华,刘希运等. 高产冬小麦对三要素的吸收和供应特点的研究. *土壤肥料*, 1982, 11:31~34
- 6 鲍新奎,左克成. 柴达木盆地高产春小麦的矿质营养及其与产量关系的研究. *高原生物学集刊*, 1982, (1):247~263
- 7 张立言,张建平,李雁鸣等. 高产冬小麦氮、磷、钾的积累和分配动态的研究. *中国小麦栽培研究新进展*(卢良恕主编),北京:农业出版社,1993, 237~245
- 8 齐田峰,于振文,钱维朴. 精播高产小麦吸氮和土壤供氮特点及施肥效益的研究. *山东农业大学学报*, 1994, (4): 406~412
- 9 孙治军,单玉珊,仲崇媛等. 高产小麦需肥规律及优化施肥模式. *山东农业科学*, 1991, (2):18~20
- 10 陈集贤. 青海高原春小麦生态生理,北京:科学出版社,1994.
- 11 河北省农作物研究所栽培研究室. 河北省中部、南部地区小麦千斤高产栽培技术及理论的研究. 小麦生长发育规律与增产途径,河南科学技术出版社,1980, 134~141
- 12 位东斌. 小麦熟相的氮肥效应与光合成特点. *北京农学院学报*, 1988, (2):101~106
- 13 Champigny M L, et al. Short-term effects of nitrate on CO<sub>2</sub> photoassimilation and sucrose synthesis in wheat leaves. *Physiol Veg*, 1991, 312: 469~479
- 14 Le Van Quy, et al. Short-term effects of nitrate on sucrose synthesis in wheat leaves. *Planta*, 1991, 185: 53~57
- 15 Banziger M, et al. Competition between nitrogen accumulation and grain growth for carbohydrates during filling of wheat. *Crop Sci*, 1994, 34: 440~446
- 16 姜鸿明,李晴祺. 高产小麦品种熟相类型的比较研究. *山东农业大学学报*,1993, 24(4):437~445
- 17 薛青武,陈培元. 土壤干旱条件下氮素营养对小麦水分状况和光合作用的影响. *植物生理学报*,1990, 16(1):49~56
- 18 Hikosaka, K., Terashima, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C<sub>3</sub> plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environ*, 1995, 18:605~618
- 19 金先春,余威生,张玲等. 小麦灌浆后期青枯发生机理研究及栽培对策. 见:金善宝主编. *中国小麦栽培研究新进展*. 北京:农业出版社,1993
- 20 Conroy J, Hocking P. Nitrogen nutrition of C<sub>3</sub> plants at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations, *Physiol Plant*, 1993, 89: 570~576
- 21 Kleemola J, et al. Apical development and growth of barley under different CO<sub>2</sub> and nitrogen

- regimes. *J Agronomy & Crop Science*, 1994, 173:179~192
- 22 Mitchell R A C, et al. Effects of increased CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth and yield of winter wheat at two levels of nitrogen application. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 521~529
- 23 陆贵生,梁振兴,梅楠. 小麦熟相与粒重形成. *北京农业大学学报*,1987, 13(3):263~287
- 24 李奇真. 氮磷配合施用对麦类作物的增产效果及其生理基础. 小麦生长发育规律与增产途径,河南科学技术出版社,1980, 29~47
- 25 沈成国,于振文,岳寿松等. 源-库比改变对田间冬小麦旗叶衰老、氮再分配和蛋白降解酶活性的影响. 全国第五次作物栽培生理学术讨论会论文集,中国作物学会,福州, 1995, 78
- 26 Moll R H, et al. Recurrent selection for maize grain yield : dry matter and nitrogen accumulation and partitioning changes. *Crop Sci*, 1994, 34: 874~881
- 27 Pan, W L, et al. Altering source~sink relationships in prolific maize hybrids: Consequences for nitrogen uptake and remobilization. *Crop Sci*, 1995, 35: 836~845
- 28 Uhart S A, et al. Nitrogen and Carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Sci*, 1995, 35:183~190
- 29 罗鸿溪. 关中地区小麦高产育种与高产框架的探讨. *作物杂志*, 1991, (3):1~2
- 30 Austin, R. B. Physiological limitations to cereal yields and ways of reducing them by breeding. In *Opportunities for Increasing Crop Yield*. R. G. Hurd et al. eds. 1980, 3~19

(上接第 58 页)

及其相邻 DNA 片段的插入必然会伴随轮回亲本 Chancellor 中相应区域 DNA 片段的缺失。一个不容忽视的事实是,如果说 Pm2 基因区域是在育种过程中的选择压力下通过交换保存下来的异源片段(对回交亲本而言)的话,那么在近等基因系中也存在有在非选择压力下通过交换保存下来的异源片段,如非编码区等。这些在染色体中随机分布的和具有一定存在概率的异源片段,同 Pm2 基因的相关性很小甚至没有,因而在近等基因系中这些异源片段可能对 Pm2 基因的分析带来假象。所以,对本实验中获得的可能与 Pm2 基因连锁的 RAPD 片段 E06-02、E06-03、E09-04U 以及 E09-04C,尚需要做对 ChancellorXUlka/8 \* Cc 和 ChancellorXCI12632/8 \* Cc 杂种的 F<sub>2</sub> 代分离群体进行个体寄主植株的抗病性鉴定和 RAPD 对应分析,以证实这些 RAPD 片段是否确实与 Pm2 基因连锁及其连锁的紧密程度。另外, RAPD 方法的重复性较差,所以 RAPD 分子标记较 RFLP 分子标记不够稳定。本实验中的 RAPD 分子标记时隔 6 个月后仍具有较好的重复稳定性,认为严格保证 RAPD 扩增反应条件时其稳定性还是可靠的。

本研究得到中国农业大学孟安明副教授、杨作民教授、冯继东老师以及中国农科院植保所周益林同志的热心指导和帮助,谨致谢忱。