

## 两种熟相小麦籽粒建成期的氮素吸收与转运<sup>①</sup>

米国华<sup>②</sup> 汤利 张福锁

(中国农业大学资源与环境学院)

**摘要** 在稳定小麦籽粒蛋白质含量前提下,小麦开花后的吸氮能力可能成为再高产的限制因素之一。为此,在盆栽条件下研究了2种小麦在籽粒建成期对氮素的吸收及营养体内氮的转运规律。结果表明,莱州953具有以下特征:①后期吸氮潜力高,并能有效地输入籽粒,减轻了籽粒蛋白质合成对叶片氮的需要。在开花期供氮条件下尤其明显。②叶片氮含量高且输出高峰较迟。③籽粒前期氮积累慢,后期加快。④根系积累氮素较多,可能有助于延缓整株的衰老。以上几个方面均可能与绿熟的形成有关,但因果关系尚需进一步探讨。2类品种各有其限制性,本试验中莱州953分蘖成穗率低导致单株产量较低。鲁麦14号虽然单株产量较高,但开花期叶片氮浓度低,开花后氮吸收少且叶片氮素输出快,可能成为其产量潜力增加的重要限制因素。

**关键词** 小麦;籽粒;氮吸收;氮转运

**分类号** S512;S311

## Nitrogen Uptake and Translocation During Grain Formation of Two Wheat Cultivars with Contrasting Maturity Appearance

Mi Guohua Tang Li Zhang Fusuo

(College of Resources & Environment, CAU)

**Abstract** The potential of post-anthesis nitrogen uptake in wheat may become a limiting factor with the increasing grain yield providing that the grain protein content stabilises. In the present study, two wheat cultivars, a stay-green one (cv. Lai-953) and a yellow-mature one (cv. Lu-14), were employed to investigate the potential of nitrogen uptake after anthesis as related to the nitrogen translocation from the vegetative organs to seeds. It is showed that the stay-green cultivar had the following characters: ①More nitrogen was absorbed after anthesis, especially when additional nitrogen were applied at anthesis stage, which may be helpful to reduce the demand of nitrogen exporting from leaves for grain protein accumulation. ②Nitrogen content in leaves was higher and declined slowly during the first two weeks of grain filling. ③Nitrogen accumulation in grain was slow during the first two weeks after anthesis. ④Ample storage of nitrogen in roots might contribute to the delayed senescence of the whole plant. The relationship among these factors needs to be explored thoroughly. The yield of Lai-953 was limited by less ears per plant which lead to the lower total grain weight per plant. As to Lu-14, the yield potential might be limited by low N content in leaves at anthesis, less N uptake and quick export of leaf N during grain filling, though the total grain weight per plant was higher in this experiment.

**Key words** wheat; grain; nitrogen uptake; nitrogen translocation

收稿日期: 1997-06-23

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

在维持一定蛋白质含量的基础上,实现小麦再高产是作物营养生理研究面临的一个重要课题<sup>[1]</sup>。叶片作为籽粒灌浆期的主要碳源(光合)和氮源(氮素转运),一方面要维持自身的光合作用能力,同时要向籽粒输出氮素,在产量潜力(籽粒库)增加的压力下,叶片中的这种竞争作用将更加明显<sup>[2]</sup>。早在80年代初,英国著名作物生理及遗传学家 Austin 就指出,小麦随着产量的不断提高,氮素吸收与利用问题将日益突出。为满足籽粒对蛋白质合成的需要,要求小麦植株或者在开花前增加氮素积累,之后转运至籽粒;或者增加开花后氮素吸收并向籽粒中运输<sup>[3]</sup>。在我国(尤其是黄淮海区),在超高产的小麦育种方面有向大穗(大库容量)发展的趋势,同时还选育出一些绿熟品种,籽粒形成期叶片保持绿色时间较长<sup>[4]</sup>,并表现出较强的光合源<sup>[5]</sup>。生产实践表明,绿熟型品种具有一定的超高产潜力,但也有其生理局限性如成熟期晚等。叶色与氮素营养存在密切关系。但目前有关绿熟小麦品种的氮素吸收、转运及利用的规律性尚不清楚。这就限制了该类品种生产潜力的发挥及进一步的遗传改良。本研究拟对此加以探讨。

## 1 材料与方法

供试小麦品种为鲁麦 14(早衰型)<sup>[4]</sup>和莱州 953(绿熟型)\*,均为当前山东地区的推广品种。

用盆栽试验方法,每盆栽土 8 kg,定植 10 株。土壤施肥处理设 3 个氮水平,①不施氮(N0),②基肥+拔节肥(N1 处理,施 N 0.15+0.05 g·kg<sup>-1</sup>),③基肥+拔节肥+开花肥(N2 处理,施 N 0.15+0.05+0.075 g·kg<sup>-1</sup>)。每处理重复 3 次。磷、钾肥全部基施,施肥量分别为 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 0.1 g·kg<sup>-1</sup>和 K<sub>2</sub>O 0.15 g·kg<sup>-1</sup>。肥料品种为尿素、重过磷酸钙、硫酸钾。供试土壤为潮土,含有机质 1.54%,全氮 0.089%,NO<sub>3</sub>-N 7.59 mg·kg<sup>-1</sup>,NH<sub>4</sub>-N 5.19 mg·kg<sup>-1</sup>,速效磷(Olsen-P)19 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾(K<sub>2</sub>O)218 mg·kg<sup>-1</sup>。

在小麦开花至成熟期,每周取样 1 次,3 次重复。将植株分解为根、茎(含叶鞘)、叶、颖壳、籽粒等部分,105℃杀青 15 min,70~80℃烘干,称重、磨碎过筛备用。利用半微量凯氏法测定全氮量。利用丙酮乙醇混合液浸提-分光光度计法测定叶绿素含量。

氮素转运量=开花期植株氮积累量-收获期营养器官氮残余量;氮素转运率=氮素转运量/开花期植株氮积累量;转运氮对籽粒氮的贡献率=氮素转运量/籽粒氮量。

## 2 结果与分析

### 2.1 2 个品种的叶色变化及产量构成

从旗叶和倒三叶的叶绿素含量变化动态分析,莱州 953 具有叶片保持绿色时间较长的特点(图 1),这与它们在山东省生产田中的实际表现一致。在本试验相同的定植密度条件下,不施肥时 2 个品种的产量性状没有明显差别。施用氮肥后,鲁麦 14 具有较高的分蘖成穗率,莱州 953 则具有较高的单穗粒数和千粒重,最终鲁麦 14 的单株产量要显著高于莱州 953(表 1)。

### 2.2 全株氮平衡分析

结果表明,从播种至开花期,在 3 个施氮水平下,2 个品种小麦的单株吸氮量均未表现出显著差异(表 2),但开花一成熟期吸氮量则受氮肥水平的影响。总体分析,开花成熟期莱州 953 具有一定的吸氮能力,而且在开花期增加氮素供应后(N2 处理),吸氮能力显著提高,所吸收氮

\* 莱州农业科学研究所温家立提供种子及其背景资料。

量对籽粒的贡献可达 37.33%。鲁麦 14 开花后吸氮能力较弱,对开花期供氮的反应较小。

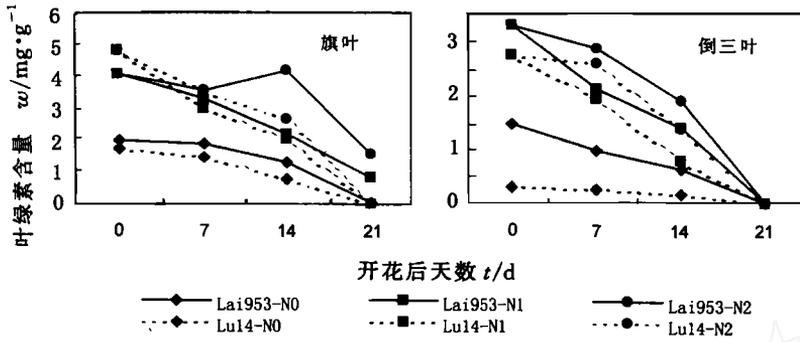


图 1 籽粒灌浆期 2 个品种小麦的叶绿素变化特征

表 1 不同施肥水平下 2 个小麦品种的农学性状

氮水平	品种	单株穗数	每穗粒数	粒重 m/mg	单株粒重 m/g	收获指数 w/%	根冠比 w/%
不施肥(N0)	莱州 953	1.0±0.0	11.8±1.2	36.0±0.4	0.4±0	35.1±0.3	25.3±0.1
	鲁麦 14	1.0±0.0	16.8±1.4	35.6±0.7	0.6±0	38.2±3.1	17.9±0.3
基肥+ 拔节肥(N1)	莱州 953	1.5±0.2	34.1±0.7	47.4±2.6	2.5±0.1	41.4±1.5	14.4±1.7
	鲁麦 14	2.9±0.3	29.9±1.7	35.7±0.1	3.1±0.2	45.6±1.8	5.0±0.5
基肥+拔节肥 +开花肥(N2)	莱州 953	1.6±0.1	37.1±1.7	46.8±1.7	2.7±0	44.1±0.2	14.6±1.3
	鲁麦 14	2.8±0.3	29.8±0.7	35.9±2.2	3.0±0.1	44.7±0.3	5.3±0.3

表 2 2 种熟相小麦对氮素的吸收、转运与利用

氮水平	品 种	氮吸收量/mg·株 <sup>-1</sup>		氮从营养器官的输出(包括根)		对籽粒氮的贡献 w/%	
		开花前	开花后	转运量/ mg·株 <sup>-1</sup>	转运率 w/%	营养器官 转运氮	开花后 吸收氮
N0	莱州 953	11.7±0.1	-0.1±0.8	7.4±0.2	63±2	101±11	-1±11
	鲁麦 14	10.7±0.1	0.8±1.7	6.5±1.3	60±8	89±23	11±23
N1	莱州 953	92.1±1.2	11.8±10.7	61.2±8.8	66±2	84±14	16±14
	鲁麦 14	98.1±6.4	-4.7±3.8	78.0±4.9	80±2	106±5	0±5
N2	莱州 953	92.1±1.2	34.2±16.3	57.4±13.2	62±6	63±17	37±17
	鲁麦 14	98.1±6.4	5.1±3.7	76.5±6.9	78±2	94±5	6±5

2 个施氮条件下,鲁麦 14 营养器官中氮的输出量及转运率均高于莱州 953,表明增加开花后土壤氮水平不影响氮的输出量。相应地,营养器官转运氮对籽粒总氮积累的贡献,也是鲁麦 14 高于莱州 953。N3 水平下,莱州 953 开花后吸收氮量显著增加,对籽粒氮的贡献率也显著增加,因而营养器官中转运氮对籽粒的贡献下降。

### 2.3 营养器官氮的输出动态

尽管开花期 2 个品种的氮积累量无差异,但在器官间的分配有不同。在叶片及根系中,绿熟型品种莱州 953 的氮积累量要高于黄熟型品种鲁麦 14,在茎(包括鞘)和颖壳(穗)中,则情

形相反(图2)。

在开花—成熟期,莱州953叶片中的氮含量始终高于鲁麦14,而且值得注意的是,在开花后2周内,莱州953叶片中氮输出缓慢,含氮量较稳定,而鲁麦14叶片含氮量则下降速度较快。

在根中,莱州953的含氮量始终显著高于鲁麦14,但二者的氮输出动态相似。茎(包含鞘)和颖壳中氮的输出动态及收获时的氮残留量,2个品种很接近。

开花期供氮(N3)主要减缓了2个品种叶片中氮的输出速度,莱州953的根中氮的输出速度也明显下降,但最终输出量受影响不大。

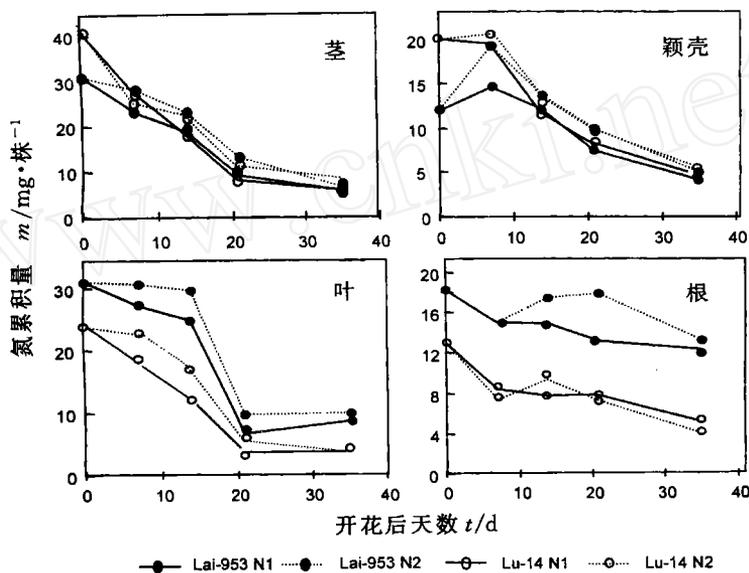


图2 籽粒灌浆期2个小麦品种营养器官中氮的输出动态

## 2.4 籽粒中氮的积累动态

开花后2周内,鲁麦14籽粒中氮积累速度明显快于莱州953,但莱州953后期氮积累速度较快,N1水平下,成熟时两个品种单株籽粒氮的积累量没有差别(图3)。开花期增施氮肥后(N2),到灌浆后期,2个品种籽粒中氮积累均受到促进,但莱州953促进作用更强,最终籽粒氮积累总量超过鲁麦14,这与开花后氮吸收的增加一致。

## 3 讨论

小麦籽粒灌浆期植株表观颜色的变化涉及到叶绿素的分解,又由于氮是叶绿素的重要成分,因此,氮的积累、输出与熟相的形成应存在密切联系。由于籽粒库对营养器官中氮的调运,营养器官中的氮素处于持续输出状态。为延缓氮的输出,从源的角度出发,基本上有2种途径,

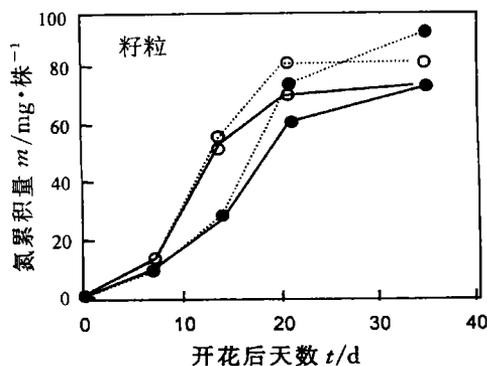


图3 2个小麦品种籽粒中氮的积累动态

一是增加开花前营养器官中氮的贮存,二是增加开花后氮素的吸收。而从库的角度出发,籽粒蛋白质合成动态(起始时间与强度)也可能有一定的反馈调节作用。本试验中莱州953植株开花前的氮积累量并不高,但在叶中的分配量较大,同时,开花后吸氮能力强,在开花期增加氮供应后,这些特征更为突出。这些均有可能构成叶片氮素输出速度较慢、保持绿色时间较长的主要原因。此外,莱州953籽粒建成期氮积累速率低也可能与叶片氮输出速度低有关,但这两个生理过程间的因果关系尚难以确定。

莱州953的另一个特征是根系氮素积累量较高,且输出较少,这可能对维持根系活力有一定影响。试验<sup>[4]</sup>表明,绿熟型小麦品种籽粒灌浆期的根系活力显著高于其他类型品种。根系活力的提高一方面可能有助于维持氮素吸收,而更重要的作用可能在于增加植株的细胞分裂素水平,这同样可以延缓植株衰老<sup>[6,7]</sup>,从而表现绿熟。Evans<sup>[8]</sup>曾指出,小麦根系虽然可以成为籽粒形成的一个重要氮源,但在高产压力下,由于根系衰老将导致灌浆期缩短,因而维持一定的根系大小可能是必须的。

值得提出的是,绿熟只是小麦后期“源”大小的重要指标之一,而小麦产量是通过源库协调而逐步提高的,因此绿熟品种只有在配套的栽培措施下才能实现其源的潜力,达到高产。本试验条件中,虽然莱州953具有较高的千粒重和穗粒数,但由于其单株分蘖成穗率低,最终单株产量要低于鲁麦14,这是高产栽培中应注意的问题,同时也是这类品种继续遗传改良的重要方面之一。鲁麦14号具有较高的分蘖成穗率以及籽粒碳、氮积累速度较快的优势,有利于保持稳定产;而其籽粒建成期叶片氮素浓度低、输出快的特点则可能是限制其增产潜力的主要因素。

### 参 考 文 献

- 1 米国华,张福锁,王震宇. 小麦超高产生理基础探讨——小麦后期碳氮代谢交互与粒重形成. 中国农业大学学报,1997,2(5):73~78
- 2 Mae Tadahiko. Physiological nitrogen efficiency in rice: Nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. *Plant and Soil*, 1997, 196: 201~210
- 3 Austin R B. Physiological limitations to cereal yields and ways of reducing them by breeding. In: Hurd R G, *et al* eds. *Opportunities for Increasing Crop Yield*, 1980, 3~19
- 4 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,1993,24:437~445
- 5 徐恒永,赵君实,李群等. 高产小麦光合源调节对群体光合能力和产量的影响. 全国小麦第七次高产栽培学术讨论会论文集. 江苏农学院学报,1996,17(专刊):79~84
- 6 Smart C M. Gene expression during leaf senescence. *New Phytol*, 1994, 126:419~448
- 7 Gan S, Amasino R M. Making sense of senescence: Molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence. *Plant Physiol*, 1997, 113: 313~319
- 8 Evans L T. *Crop evolution, adaptation and yield*. London: Cambridge University Press, 1993, 253