

# 小麦籽粒发育期间旗叶碳同化物的输出和分配特征

段留生 何钟佩 韩碧文

(中国农业大学作物学院)

**摘要**  $^{14}\text{C}$  活体示踪动力学和定期取样测定结合,研究了冬小麦京冬 6 号籽粒发育期间旗叶同化物输出和分配特征。旗叶 $^{14}\text{C}$  输出量、输出速率的动力学均符合负指数方程,用 $^{14}\text{C}$  输出几率等参数比较了各期同化物输出特性的差异。开花期旗叶 $^{14}\text{C}$  输出量的 90% 以上进入茎和颖壳,以后再分配到籽粒中。灌浆期籽粒是优势库, $^{14}\text{C}$  分布占旗叶输出量的约 70%;蜡熟期 $^{14}\text{C}$  仅有约 13% 进入籽粒,25% 左右先进入根系,完熟时再分配到籽粒。这些变化是整株源库关系的体现,生产中应据各期特点明确主攻方向和目标。

**关键词** 小麦; 旗叶; 同化物运输; 同化物分配

**分类号** S512.1; Q945.18

## Features of Assimilates Exporting and Partitioning from Flag Leaf during Wheat Grain Development

Duan Liusheng He Zhongpei Han Biwen

(College of Crop Sciences, CAU)

**Abstract** Features of  $^{14}\text{C}$ -assimilates exporting from flag leaf after flowering and partitioning were measured, using *in vivo* tracing dynamic method and through regularly sampling after  $^{14}\text{C}$ -labeling, using *Triticum aestivum* L. cv. Jingdong 6 grown in pots. Equation for  $^{14}\text{C}$  residue and exportation from flag leaf were in accordance with negative exponential function. Parameters such as exporting probability ( $K_L$ ), maximum exporting velocity ( $V_{\max}$ ), time for exporting 50% of total  $^{14}\text{C}$  labeled ( $T_{1/2}$ ) and exporting amounts within 24 hours after labeled ( $E_{24h}$ ) were used to compare the difference of assimilates exporting labeled at various stage of grain development. Nearly 90% of exported  $^{14}\text{C}$  assimilates from flag leaf labeled at flowering stage was transported to stem and glum, and then reallocated to grain before maturity. 70% of total  $^{14}\text{C}$ -assimilates in flag leaf were exported to grain and grain was the predominant sink at filling stage. At dough stage, only 13% of assimilates was exported to grain while 25% or so was partitioned to roots first and then redistributed to grain before full ripe stage. The above changes reflected the alternation of source-sink relationship within wheat plant, by which proper cultivation targets could be determined in order to get higher yield and profit.

**Key words** wheat; flag leaf; carbon assimilates exporting; carbon assimilates partitioning

小麦旗叶光合产物输出的速率和最终量不仅是整株源库关系的反映,也是籽粒产量及其潜力的重要影响因子。旗叶同化物主要输出分配到穗粒中,在籽粒灌浆高峰期,这部分占旗叶同化物 80% 以上<sup>[1,2]</sup>,旗叶衰亡前自身结构物质解体并再分配到籽粒中。从开花到成熟,旗叶输出同化物的效能及对产量的贡献可能不同。从源的角度确定不同阶段的主攻方向,对提高产量和产量潜力有重要意义。

收稿日期: 1998-08-31

国家攀登计划资助项目

段留生,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

旗叶饲喂 $^{14}\text{C}-\text{CO}_2$ 后定期取样测定叶片放射性活度,表明旗叶同化物60 min即可达到穗部,24 h即可输出总同化量的70%以上<sup>[3]</sup>。实际上叶片同化物的输出不是匀速过程<sup>[4]</sup>,定期取样分析的方法不能准确反映同化物输出的情况,株间差异也影响结果的准确性。作物活体营养示踪动力学方法通过活体定位测量,避免了取样误差,同时通过数学分析得到物质输出的动力学方程,更准确描述叶片同化物的输出特征<sup>[5,6]</sup>。本试验采用活体示踪动力学与离体取样分析结合的方法,研究了籽粒发育的不同阶段旗叶同化物输出特征及其在器官间的分配,以期为小麦生产中合理调控源库关系,提高产量提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与培养

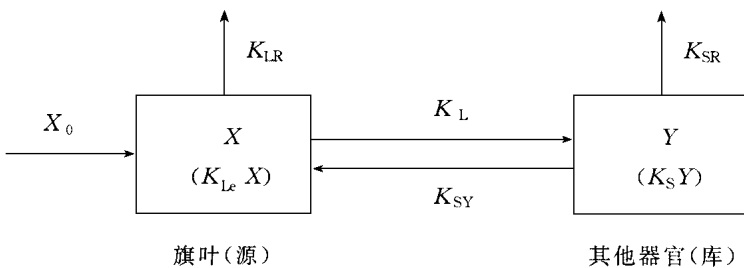
供试品种为冬小麦(*Triticum aestivum* L.)京冬6号,1995-10-05播种在陶瓷盆中(直径和高度均为30 cm),埋于室外自然越冬春化,2月中旬移到温室,保持日温25~30℃,夜温15~20℃,抽穗后移至网室。分别于开花期(05-10)、灌浆期(05-25)、蜡熟期(06-04)进行处理和测定。每盆3株,每株只保留主茎,整个生育期间不断除去蘖芽。

### 1.2 $^{14}\text{C}$ 引入和活体测量

于晴天上午9:30~10:00采用 $^{14}\text{CO}_2$ 叶室同化法饲喂15 min,引入量 $592\text{ kBq}\cdot\text{株}^{-1}$ 。 $^{14}\text{C}-\text{BaCO}_3$ 购自中国原子能研究院同位素所。饲喂结束即用PRS-3型放射性测量仪(Miniscaler/Ratemeter,美国Technical Associates产品)对饲喂叶片连续48 h定位活体测量,测量间隔24 h内为1 h,24 h后为2 h,每处理测量3株。每次测量1 min,重复5次以上。

### 1.3 叶片 $^{14}\text{C}$ 同化物输出的数学模型和方程建立

据开花后旗叶与其他器官间的物质输配关系,参考葛才林等<sup>[6]</sup>和林红英等<sup>[5]</sup>方法,建立其房室模型(图1)。



$X, Y$  分别为旗叶和库器官中可输配 $^{14}\text{C}$ 同化物的量;  $K_{Lc}X, K_{SY}$  分别为旗叶和库器官中同化物转化为结构(或储存)物质的系数;  $K_{LR}, K_{SR}$  分别为旗叶和库器官中呼吸系数;  $K_L$  为旗叶同化物输出的系数;  $K_{SY}$  为其他器官向旗叶中的回流系数。

图1 小麦籽粒发育期旗叶 $^{14}\text{C}$ 同化物输出的模型

旗叶以输出同化物为主,从库向叶的回流可忽略,短时期内叶片呼吸也可忽略(一般呼吸系数只是输出系数的0.1%左右)<sup>[5,7]</sup>,则叶片 $^{14}\text{C}$ 活度的减少可近似为输出的量。为消除因引入量差别造成的误差,均以饲喂结束时叶片 $^{14}\text{C}$ 活度为100%,将以后各次测得的 $^{14}\text{C}$ 活度残留量转化为百分数。对残留百分数和时间进行拟合回归,对相关显著的回归方程用最小残数法选优。以F测验检验回归关系的显著性,并对方程参数分析差异显著性。

### 1.4 <sup>14</sup>C 同化物分配和再分配研究

饲喂<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 后 24 h 及以后不同生育期取样, 用自来水冲去盆土, 把植株分为籽粒、颖壳(包括颖片和穗轴)、旗叶、旗叶鞘、其余叶和叶鞘、茎和根系, 105 杀青 15 min 后, 70 烘干至恒重, 称量粉碎, 用 BH1216 型低本底 α β 测量装置(北京核仪器厂生产)测定<sup>14</sup>C 活度<sup>[3]</sup>。计数时间据样品<sup>14</sup>C 活度调整, 以保证误差 < 5%, 以标准源进行校正。

### 1.5 <sup>14</sup>C 同化物可输配组分及暂不输配组分的分离和测量

参照张玉文等<sup>[3]</sup>和张浩等<sup>[7]</sup>的方法。干样 50 mg, 用 15 mL 80% 乙醇沸水浴中提取 3 次, 1 000 g 离心 10 min, 合并上清液, 减压浓缩到 1 mL, 为可输配部分。残渣用高氯酸消化完全, 冷却, 作为暂不输配组分。分别取 2 部分 100 μL, 加闪烁液 4 mL, 闪烁液为: 甲苯 1 L, Triton X-100 0.5 L, 2, 5-二苯基噁唑(PPO) 6 g, 1, 4-双 2, 5-二苯基噁唑苯(POPOP) 0.075 g。暗处过夜, 用 1217 Rackbeta 型液体闪烁计数器(LKB Wallal 产品)测量<sup>14</sup>C 活度, 据校正曲线进行校正。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同时期旗叶物质输出的动力学特征

各期旗叶同化物输出的动力学方程和有关参数见表 1。

表 1 旗叶不同时期<sup>14</sup>C 同化物的输出动力学方程及特征参数

时期和重复	残留动态方程	决定系数 r <sup>2</sup>	输出动态方程	输出速率方程	方程特征参数			
					K <sub>L</sub>	V <sub>max</sub>	T <sub>1/2</sub>	E <sub>24 h</sub>
开花期					0.026 2	2.39	13.42	61.06
1	$X = 0.773 1e^{-0.030 4t}$	0.846 8	$E = 1 - 0.773 1e^{-0.030 4t}$	$V = -0.023 5e^{-0.030 4t}$				
2	$X = 0.769 0e^{-0.039 3t}$	0.884 0	$E = 1 - 0.769 0e^{-0.039 3t}$	$V = -0.023 2e^{-0.039 3t}$				
3	$X = 0.797 9e^{-0.031 2t}$	0.860 1	$E = 1 - 0.797 9e^{-0.031 2t}$	$V = -0.024 9e^{-0.031 2t}$				
灌浆期					0.035 1	3.51	10.51	72.44
1	$X = 0.761 5e^{-0.050 3t}$	0.935 7	$E = 1 - 0.761 5e^{-0.050 3t}$	$V = -0.038 3e^{-0.050 3t}$				
2	$X = 0.803 2e^{-0.036 7t}$	0.927 7	$E = 1 - 0.803 2e^{-0.036 7t}$	$V = -0.029 5e^{-0.036 7t}$				
3	$X = 0.814 6e^{-0.045 9t}$	0.944 7	$E = 1 - 0.814 6e^{-0.045 9t}$	$V = -0.037 4e^{-0.045 9t}$				
蜡熟期					0.048 1	4.33	17.50	64.32
1	$X = 1.047 9e^{-0.044 1t}$	0.973 4	$E = 1 - 1.047 9e^{-0.044 1t}$	$V = -0.046 2e^{-0.044 1t}$				
2	$X = 1.033 1e^{-0.040 6t}$	0.964 5	$E = 1 - 1.033 1e^{-0.040 6t}$	$V = -0.041 9e^{-0.040 6t}$				
3	$X = 1.033 1e^{-0.040 6t}$	0.964 5	$E = 1 - 1.033 1e^{-0.040 6t}$	$V = -0.041 9e^{-0.040 6t}$				

经 F 测验, 回归关系均达到极显著水平

叶片中<sup>14</sup>C 残留动态方程为  $X = X_0 e^{-K_L t}$ , 输出动态方程为  $E = 1 - X_0 e^{-K_L t}$ , 则叶片<sup>14</sup>C 输出速度  $V = X_0 K_L e^{-K_L t}$ 。K<sub>L</sub> 表示<sup>14</sup>C 输出的几率。当 t = 0 时, 叶片输出速率最大 V<sub>max</sub> = X<sub>0</sub> K<sub>L</sub>。V<sub>max</sub> 与输出 50% 时所需时间(T<sub>1/2</sub>)表示了物质输出的快慢, 24 h 输出比例(E<sub>24 h</sub>)代表总输出量大小。

不同时期引入<sup>14</sup>C-同化物输出曲线的各特征参数均差异极显著。越到后期 K<sub>L</sub> 越大, V<sub>max</sub> 增加, 而从输出 T<sub>1/2</sub> 来看则灌浆期输出最快, 且 24 h 输出的比例最大。可能是蜡熟期由于叶片物质的动员, 可输出化合物比例增加, 输出几率和最初速率很大, 但由于籽粒灌浆基本完成, 库限制使输出的时间延迟, 24 h 输出比例下降和半时增大。

## 2.2 不同时期旗叶同化物质的分配与再分配

**2.2.1 开花期** 如表2所示,开花期饲喂后24 h,  $^{14}\text{C}$  在旗叶中滞留 43.10%, 43.92% 分配到茎, 9.49% 分配到颖壳, 分别占旗叶输出  $^{14}\text{C}$  同化物的 77.19% 和 16.68%。而根、其他叶和叶鞘中  $^{14}\text{C}$  均不到整株的 0.5%。可见籽粒未建成前, 穗库活性较低, 同化物主要积存于茎和颖壳。

从开花到成熟, 叶片同化作用强烈, 而碳的再分配率相对较小, 加上大量的呼吸消耗, 难以定量计算各器官对籽粒的贡献率。从占整株  $^{14}\text{C}$  百分数来看, 籽粒增加了 29.86%, 颖壳增加了 5.69%, 而旗叶和茎中分别减少了 34.72% 和 6.19%。可见暂存于叶和茎中的同化物最终也向籽粒和颖壳积累, 但茎同化物比叶中的较难再分配。其他器官中碳同化物占整株的比例多是增加的, 说明开花期同化的  $^{14}\text{C}$  通过它们对籽粒的净贡献极小。颖壳不构成产量, 但最终占开花期总同化  $^{14}\text{C}$  的 10% ~ 15%。可见研究物质分配时, 把颖壳与籽粒归于一体, 会高估其他器官的贡献。

**2.2.2 灌浆期** 从表2可见, 灌浆期叶片同化的  $^{14}\text{C}$ , 最初 24 h 主要是运向籽粒(占整株  $^{14}\text{C}$  的 48.039%), 旗叶中残留 30% 左右, 茎和颖壳中也占到 10.773% 和 6.965%, 其他器官中相对较少。可见此时籽粒库活性极强, 叶片同化物向其中运输、分配的速率和效率都比开花期提高。随时间推移, 籽粒中  $^{14}\text{C}$  所占比例增加, 茎、旗叶、颖壳中减少。从灌浆到完熟, 茎、旗叶、颖壳所占比例分别下降了 7.057%, 2.519% 和 3.701%, 可见灌浆期旗叶在 24 h 内同化物的输出基本完成(占引入量的 70% 以上), 以后自身结构物质和分配到其他器官(茎、颖壳)的同化物, 经动员再分配到籽粒中。旗叶鞘、其余叶及叶鞘中  $^{14}\text{C}$  比例也下降, 但占份额很小。值得注意的是从灌浆到完熟, 根系  $^{14}\text{C}$  比例增加, 表明后期同化物向根系中的流动。

表2 不同时期饲喂的  $^{14}\text{C}$  同化物的分配和再分配

3次平均值, /%

饲喂时期	部位	饲喂后 24 h	蜡熟期(06-04)	完熟时(06-13)	与 增减值
开花期(05-10)	根系	0.370		3.001	+ 2.631
	茎秆	43.920		37.730	- 6.190
	旗叶	43.101		8.378	- 34.723
	旗叶鞘	2.873		3.600	+ 0.727
	余叶及叶鞘	0.250		2.253	+ 2.003
	颖壳	9.490		15.176	+ 5.686
	籽粒			29.862	+ 29.862
灌浆期(05-24)	根系	0.577	1.550	0.997	+ 0.420
	茎秆	10.773	7.390	3.716	- 7.057
	旗叶	30.970	28.480	28.451	- 2.519
	旗叶鞘	2.073	0.950	0.648	- 1.425
	余叶及叶鞘	0.603	1.730	1.185	+ 0.582
	颖壳	6.965	2.920	3.264	- 3.701
	籽粒	48.039	56.960	61.739	+ 13.700
蜡熟期(06-04)	根系	24.984		24.055	- 0.929
	茎秆	20.397		16.898	- 3.499
	旗叶	31.568		19.222	- 12.346
	旗叶鞘	2.926		3.802	+ 0.876
	余叶及叶鞘	3.030		4.808	+ 1.778
	颖壳	4.596		8.751	+ 4.155
	籽粒	13.499		22.464	+ 8.965

2 2 3 蜡熟期 蜡熟期旗叶同化 $^{14}\text{C}$ 的输出比灌浆期已减慢,但比开花期要快(表 2)。 $^{14}\text{C}$ 向籽粒和颖壳中分配的比例由灌浆期的 48.390% 和 6.965% 下降到 13.499% 和 4.596%,向茎分配的比例比灌浆期增加了近 1 倍,但未达开花期水平。值得注意的是,向根分配的比例显著增加,占整株 $^{14}\text{C}$ 的 25%。这可能是对籽粒需求下降所引起的叶片同化物积累的补偿性运输,也可能是植株对维持根系后期活力的一种主动调节。

乳熟后期到收获,籽粒和颖壳中 $^{14}\text{C}$ 比例仍增加,但速度慢于灌浆期。旗叶和茎对籽粒的贡献仍是最大的,最初分配到根系中的 $^{14}\text{C}$ 也向籽粒中再分配。叶鞘物质撤退并不多。

2 2 4  $^{14}\text{C}$ 同化物在可输配性与暂不输配性组分中的分配 如表 3 所示,饲喂后 24 h,旗叶中残留的 $^{14}\text{C}$ 主要是在可输配组分中,收获时可输配部分的比例下降,但仍占叶片 $^{14}\text{C}$ 同化物的 30%~70%。灌浆期籽粒中可输配性组分所占比例较低。输入籽粒的 $^{14}\text{C}$ 同化物很快转化为储存或结构物质,随籽粒发育这种转化能力下降。但乳熟后期饲喂时,籽粒中可输配组分比例反而提高,在收获时仍在 20% 以上,这与叶片中可输配组分比例比灌浆期提高是相应的,可能是籽粒对同化物的积累减缓,导致可输配组分的积累,反馈抑制了叶片物质的输出。

表 3  $^{14}\text{C}$ 同化物在可输配组分中的分布

饲喂时期	部位	饲喂后 24 h		完熟时 (06-13)	
		$^{14}\text{C}$ 活度	占器官整株 $^{14}\text{C}$ 比例	$^{14}\text{C}$ 活度	占器官 $^{14}\text{C}$ 比例
		/dpm·g <sup>-1</sup>	/%	/dpm·g <sup>-1</sup>	/%
开花期	旗叶			8.0	61.00
	籽粒			14.0	20.98
灌浆期	旗叶	1120.0	60.35	94.0	31.89
	籽粒	32.0	12.53	28.0	6.72
乳熟后期	旗叶	1194.2	94.02	394.0	67.62
	籽粒	888.0	57.84	112.0	46.64

### 3 讨论

以往对小麦生殖生长期物质分配与再分配的研究多是以开花到成熟或类似的较长时段来计算和讨论叶片对穗的贡献。本试验结果表明,不同生育时期叶片同化物输出动态,在各器官间的分配和再分配是不同的。开花期最初 24 h 旗叶中滞留约占 40%,输出的近 80% 运往茎部,近 10% 运往颖壳。在以后的灌浆过程中,茎秆中暂存物质经动员撤退,这些暂存物质可能主要是以果聚糖形式存在的<sup>[8]</sup>。灌浆期旗叶碳同化物主要运往穗,籽粒中积累了总输出 $^{14}\text{C}$ 的 70%,占整株 $^{14}\text{C}$ 的近 50%,是绝对优势库。茎中的比例减少到整株 $^{14}\text{C}$ 的 10% 左右,运往颖壳的比例也略有下降。到乳熟后期,茎、颖壳中 $^{14}\text{C}$ 所占比例下降,而旗叶中则下降甚少,表明灌浆期旗叶贡献的主要是当前同化物。旗叶和籽粒中可输配组分比例差别很大,旗叶中为 60.35%,而籽粒中仅 12.51%,相差近 5 倍。蜡熟期旗叶物质输出与开花期、灌浆期显著不同,最大特点是向籽粒中分配减少和向根中输入增加,茎中分配比例与开花前后相近,可能以果聚糖形式贮存起来<sup>[8]</sup>。籽粒中分配的减少可能是由于籽粒灌浆基本结束,对同化物的需求下降,这与旗叶和籽粒中可输配组分比例提高(分别为 90% 以上和 45%),大量蔗糖等可溶性同化物

来不及转化或运出对应。此时根中分配比例的增加,可能是对籽粒库活性降低的补偿途径,也可能是植株为维持后期根系活力的一种主动调节。从收获时结果看,这些运向根系的同化物有相当一部分又回到籽粒,在其他时期旗叶饲喂 $^{14}\text{C}$ 时,也有向根中的积累,但相对比例较少。籽粒乳熟后,这种经根系循环的碳水化合物,可能是氨基酸合成和转化所需大量碳骨架和能量的主要来源,对籽粒蛋白质的形成和积累有重要意义,因而是不能忽视的<sup>[9]</sup>。

叶片物质输出和分配特征是小麦整株源库关系改变的综合体现。A liev 等<sup>[10]</sup>在小麦开花期和乳熟期分别用 $^{14}\text{C}$  饲喂上部3叶的结果也表明了类似的观点。综合这方面结果与叶片籽粒中可输配性碳水化合物的比例可以看出,不同阶段源-流-库关系中的限制因子可能是不同的。开花期,叶片同化物主要向临时库中运输,叶片输出的几率、速率和24 h输出的比例均较低。而到灌浆期,籽粒对同化物需求加大,叶片输出的几率及速度均增加,24 h输出比例近70%。籽粒中可输配的化合物量很低,说明转化为淀粉的速度很快,源叶中可输配性化合物很高,可能是受源端装载或运输途径的限制<sup>[3]</sup>。乳熟期到蜡熟期,叶片中可溶性碳水化合物含量极高,达90%以上,叶片 $^{14}\text{C}$ 同化物输出几率和瞬时速度也显著高于开花、灌浆期,但籽粒库可溶性化合物也大量积累,表明库端转化的能力下降限制了叶片物质输出,输出的 $T_{1/2}$ 及最终输出的比例并不增加。所以要提高产量,除扩大库容外,在同化物输配主要受源端限制的灌浆期,提高叶片合成和输出效率是有利的。在开花期前后,光合产物的暂存对产量的相对贡献不大,而且取决于后期同化物的动员。后期籽粒并不是没有同化物积累,但主要是通过根系的循环,所以后期促进根系活力,延长叶片功能期和增加经根系循环物质的调动效率和速率是关键。

## 参 考 文 献

- 1 凌启鸿 小麦各叶位叶对产量形成的作用 作物学报, 1965, 4(3): 219~ 223
- 2 Bell C J, Incoll L D. The redistribution of assimilates in field grown winter wheat J Exp Bot, 1990, 41(229): 949~ 960
- 3 张玉文, 张萍, 于风仪, 等 冬小麦灌浆期旗叶同化物源端装入和库端卸出的昼夜变化 作物学报, 1997, 23(2): 252~ 255
- 4 Keutgen N, Roeb G W, Minchin P E M, et al Use of transfer function and compartmental analysis to quantify  $^{14}\text{C}$ -labelled photoassimilate export from wheat leaves J Exp Bot, 1995, 46(286): 489~ 496
- 5 林红英, 龚荐, 罗时石, 等 小麦灌浆期光合产物运转的示踪动力学研究 江苏农学院学报, 1995, 16(3): 1~ 8
- 6 葛才林, 罗时石, 龚荐, 等 作物叶片光合产物输出规律的示踪动力学研究 核技术, 1993, 16(12): 751~ 757
- 7 张浩, 龚荐, 罗时石, 等 ABA 对水稻花后剑叶光合产物输配的示踪动力学研究 核农学报, 1996, 10(4): 244~ 250
- 8 王志敏 小麦茎秆储藏物质的积累及再运转 北京农业大学学报, 1994, 20(4): 369~ 374
- 9 韩碧文 作物生殖生长期同化物运输及源库关系的激素调节 见: 王学臣, 邹琦主编 作物高产高效生理研究进展 北京: 科学出版社, 1994, 75~ 80
- 10 A liev D A, Kerimov S K, Dzhangirov A A, et al Transport and distribution of  $^{14}\text{C}$ -assimilates in wheat genotypes with various photosynthetic characteristics and economic yields Russ J Plant Physiol, 1996, 43(1): 49~ 53