

高蛋白和低蛋白型小麦花后氮素的同化特性

杨铁钢^{1, 2}, 戴廷波¹, 曹卫星^{1,*}

(1. 南京农业大学农业部作物生长调控重点实验室,南京 210095; 2. 河南省农业科学院经济作物研究所,郑州 450002)

摘要:为了解小麦花后介质氮素输入籽粒的同化途径,在不同发育时期不同施氮水平下,采用 GS 抑制剂(草丁膦)和¹⁵N 示踪结合,研究了高低籽粒蛋白两种类型品种花后介质氮素的同化特征。结果表明,叶片 GS 抑制剂处理使豫麦 47 穗中的 NDFF(氮含量中来自介质 N 的百分比)显著升高,豫麦 50 则显著降低;穗部 GS 抑制剂处理使豫麦 47 叶中的 NDFF 上升,而豫麦 50(开花期)低氮处理上升、高氮处理下降。花后豫麦 47 的介质 N 同化量远大于豫麦 50,同化介质 N 的主要器官为根茎,根茎:叶:穗的花后介质氮同化量之比约为 4:1:2;而豫麦 50 的主要同化器官则为叶片,根茎:叶:穗之比约为 1:5:1。随施 N 量的增加,豫麦 47 叶片花后介质 N 同化量增加,豫麦 50 则减少;且豫麦 47 叶片花后同化介质 N 的输出量显著小于籽粒花后介质 N 的同化量,而豫麦 50 叶片花后介质氮的输出量显著大于籽粒介质 N 的同化量。说明不同类型小麦品种花后 N 素由根系到籽粒的代谢同化途径具有显著差异,高蛋白品种豫麦 47 花后由根系流向籽粒的氮素可以不经叶片直接到达籽粒,低蛋白品种豫麦 50 则必须经过叶片才能到达籽粒。

关键词:小麦;氮同化量;氮同化途径;GS 抑制剂;¹⁵N 示踪

文章编号:1000-0933(2008)05-2357-08 中图分类号:Q142, Q945, Q948 文献标识码:A

Research on nitrogen assimilation after anthesis in high and low grain protein wheat cultivars

YANG Tie-Gang^{1,2}, DAI Ting-Bo¹, CAO Wei-Xing^{1,*}

1 Key Laboratory of Crop Growth Regulation, Ministry of Agricultural, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

2 Economical Crop Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 2357 ~ 2364.

Abstract: In order to explore the path of nitrogen input to grains after anthesis, GS inhibitor (Glufosinate, GLF) and ¹⁵N tracer technique at different growth stages under different nitrogen levels were applied to investigate the characteristics of inorganic nitrogen assimilation in organs of two wheat cultivars with varied grain protein contents. The results showed that NDFF (percentage of organ N from soil nitrogen) in spike of Yumai47 significantly increased, while that of Yumai50 significantly decreased by the treatment of leaf GS inhibitor. NDFF in leaves of Yumai47 increased, and that of Yumai50 increased at low nitrogen rate and decreased at high nitrogen rate by the treatment of spike GLF. The amount of inorganic nitrogen assimilation in Yumai47 was greater than that in Yumai50 after anthesis. The main organs for assimilating inorganic nitrogen were the roots and stems for Yumai47, and leaves for Yumai50. The ratios of the inorganic nitrogen assimilation by the roots and stems, the leaves, and the spikes were about 4:1:2 for Yumai47, and about 1:5:1 for Yumai50. With

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30200166, 30400278); 江苏省自然科学基金资助项目(BK20005212)

收稿日期:2007-02-13; **修订日期:**2008-01-21

作者简介:杨铁钢(1967 ~),男,河南郑州人,博士,主要从事作物生理生态研究. E-mail:ytgha@163.com.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail:caow@njau.edu.cn

Foundation item:The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30200166, 30400278) and Natural Science Foundation of Jiangsu Province (No. BK20005212)

Received date:2007-02-13; **Accepted date:**2008-01-21

Biography:YANG Tie-Gang, Ph. D., mainly engaged in crop physiological-ecology. E-mail:ytgha@163.com

increased nitrogen application, the amount of inorganic nitrogen assimilation in Yumai47 increased gradually after anthesis, while that of Yumai50 decreased. Furthermore, the output of nitrogen assimilated by the leaves of Yumai47 was significantly less than that by the grain, yet the opposite pattern was seen with Yumai50. The results suggested that there could be different paths for nitrogen transport from the roots to the grains after anthesis: that of high grain protein genotype Yumai47 did not have to go through the leaves, but that of low grain protein genotype Yumai50 had to go through the leaves.

Key Words: wheat; nitrogen assimilation amount; nitrogen assimilation path; GS inhibitor; ^{15}N tracing

花后是小麦籽粒获取氮素形成产量和品质的重要时期,此时的叶片等营养器官将自身一部分氮素(内源氮)分解转运,同时又从土壤中不断吸收新的氮素(外源氮)进入营养器官和籽粒^[1~4]。提高叶片等营养器官的氮素分解转运量,可以提高籽粒的蛋白质产量,但同时也将导致叶片内 Rubisco 酶量减少,从而减少籽粒的碳水化合物产量。提高花后土壤氮素的同化量,可以使叶片内的 Rubisco 酶量得到及时补充,但却存在氮素同化对光合产物和能量的竞争^[5~12]。

以往的研究表明,增施氮肥可以增加植株花后氮的同化量和转运量,但通过氮转运率的降低使籽粒氮含量并不随植株氮同化量的增加而提高^[13],说明增施氮肥增加了氮在营养器官中的滞留量,收获时在营养器官滞留的氮中来自追肥所占的比例在叶片、茎秆和根系中分别约为 21% ~ 27%、22% ~ 35%、23% ~ 33%^[11];在籽粒积累的氮中约有 10% ~ 20% 来自花后新吸收土壤氮(外源氮)的同化,但这种比例有时也会达到 50%^[14~16]。那么,是否有可能在增施氮肥提高植株氮同化量的同时减少营养器官的滞留氮量,植株花后同化的氮和花前储运的氮在向籽粒输送过程中存在什么关系?因此,非常有必要明确花后氮素(外源氮)到达籽粒时在器官间的流入和流出交换过程,而要明确这一过程就不得不涉及各器官花后的氮素(外源氮)同化量。已有的研究由于一般采用了器官氮积累量,而难以反映器官间的氮素流入和流出过程。本文利用 GS 抑制剂和 ^{15}N 标记结合,探索了拔节期和开花期不同施氮水平下高蛋白和低蛋白两类小麦叶片、穗、根系和茎秆等器官花后氮素的同化量差异以及花后氮素由介质流向籽粒的途径差异,以期为小麦氮肥的科学管理提供理论与技术依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

小麦试验于 2004 ~ 2005 年在河南省农业科学院试验田,采用盆栽方式进行,用蛭石作为生长介质,盆钵直径 25cm,高 25cm,内装蛭石 1.5kg。播种前每盆统一施 2g KH_2PO_4 及 B、Zn、Mn、Cu、Mo 等微量元素各 50mg。

试验分为品种、施氮水平和 GS 抑制剂(Glufosinate,4-[羟基(甲基)膦酰基]-DL—高丙氨酸)抑制等 3 个处理因子。其中,供试小麦品种为豫麦 47(籽粒蛋白含量约为 16%)和豫麦 50(籽粒蛋白含量约为 12%)两种。施氮水平在拔节期设低、中、高 3 个水平(每盆分别施普通尿素 0/pot、1.0/pot 和 2.0 g/pot 3 个处理),至开花期再设低、中、高 3 个水平(每盆分别施丰度为 10.96% 的 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0/pot、0.3 /pot 和 0.6 g /pot 3 个处理)。GS 抑制剂设不用抑制、叶面抑制和穗部抑制 3 种处理,分别于开花前 2d 对各施氮处理用清水和 GS 抑制剂(浓度为 0.01%)涂抹叶片(LG)及涂抹穗(EG)。每处理 6 盆,3 次重复。每盆于 10 月 20 日播种,出苗后三角定苗。小麦生长期,水分统一管理。为简便计,抑制剂处理分别用 LG 和 EG 代表叶抑制处理和穗抑制处理;施氮处理分别用 N00、N10、N20、N11、N12、N21、N22 等符号表示,N 后的第一个数字表示拔节期施氮水平,0、1、2 分别表示拔节期每盆施普通尿素 0/pot、1.0/pot 和 2.0 g/pot 3 个水平,其后第二个数字表示开花期施氮水平,0、1、2 分别表示开花期每盆施丰度为 10.96% 的 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0/pot、0.3 /pot 和 0.6 g /pot 3 个水平。

1.2 样品获取与分析

于开花期和成熟期分别取主茎 9 株,分旗叶、倒二叶、倒三叶、倒四叶、茎秆、籽粒、颖壳和根系,分别测定

鲜重后置于70℃烘箱中烘干至恒重,同时对每盆施用¹⁵N前和收获后的土壤进行取样风干混匀,分别测定含水量、全氮含量和¹⁵N原子百分超等。全氮含量用凯氏定氮法测定^[17]; ¹⁵N原子百分超由河北省农林科学院遗传生理研究所采用ZHT-03型质谱仪测定。

1.3 氮素同化特征的计算

1.3.1 植株器官 NDFF(器官氮素含量中来自土壤氮的百分比)

植株器官 NDFF(%) = (处理器官¹⁵N原子百分超 - 对照(未施¹⁵N)器官¹⁵N原子百分超) × 100 / 介质中¹⁵N原子百分超。

1.3.2 植株N转运量的计算

植株单株N转运量 = 开花期单株营养器官N积累量 - 成熟期单株营养器官(含颖壳)N积累量;

1.3.3 花后不同器官同化的来自介质的(无机)N量

器官花后同化的介质N量和积累的介质N量是不同的,积累N量可直接测定,而同化N量因时刻都会与其他器官进行代谢,不能直接测定,但可通过如下计算得到。

不施GS抑制剂(CK)时:

根茎同化N量 + 叶片同化N量 + 穗同化N量 = 成熟期各器官¹⁵N积累量之和 / 介质中¹⁵N原子百分超。

叶片被抑制(LG)时:叶片同化无机N量为零;

根茎同化N量 + 穗同化N量 = LG处理成熟期各器官¹⁵N积累量之和 / 介质中¹⁵N原子百分超。

穗被抑制(EG)时:穗同化无机N量为零;

根茎同化N量 + 叶片同化N量 = EG处理成熟期各器官¹⁵N积累量之和 / 介质中¹⁵N原子百分超。

因此,当用不施GS抑制剂处理的植株同化N量分别减去LG和EG处理的植株同化N量时即可分别求出穗同化N量、叶片同化N量和根茎同化N量,即:

穗N同化量 = CK - EG;

叶片N同化量 = CK - LG

根茎同化量 = CK - 穗同化量 - 叶片同化量

1.3.4 花后不同器官(无机)N同化的输入量

器官N输入(出)量 = 成熟时器官N积累量 - 花后器官N同化量(正值表示由其他器官的输进量、负值表示该器官向外的输出量)

1.4 数据分析

以上观察数据采用DPS进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 GS抑制剂处理对不同器官花后土壤N同化的影响

2.1.1 叶片抑制剂处理对籽粒NDFF的影响

与对照(清水处理)相比,叶片抑制剂处理下籽粒NDFF的变化因品种而异(图1)。高蛋白基因型豫麦47各处理均表现显著升高,而低蛋白基因型豫麦50均表现显著降低。表明叶片被抑制后,花后进入穗部的介质氮素量豫麦47比对照显著增多,而豫麦50则显著减少。说明花后介质N素自根系到籽粒所经途径在两品种类型中有显著的差异:豫麦47可以不经叶片,对叶片的依赖较小;而豫麦50则必须经过叶片,对叶片的依赖较大。

抑制剂处理对籽粒NDFF的影响也明显受施氮水平的调控。豫麦47拔节期高氮(2g/pot)处理的籽粒NDFF增加幅度小于拔节期低氮(1g/pot)处理;开花期氮素处理的籽粒NDFF变化则随拔节期氮素处理的不同而变化,表现为N12(84.4%) > N11(68.1%) > N21(49.3%) > N22(32.7%)。而豫麦50拔节期高氮(2g/pot)处理下籽粒NDFF的减少幅度小于拔节期低氮(1g/pot)处理,开花期则为高氮处理的减少幅度大于开花期低氮处理,分别为N12(-60.1%) > N11(-52.1%) > N22(-50.7%) > N21(-40.5%)。说明施氮水平

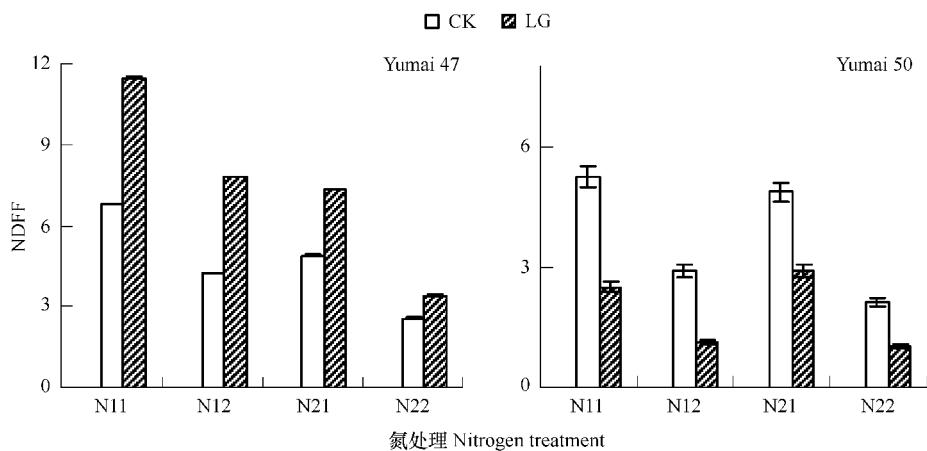


图 1 叶片抑制剂处理对小麦穗部 NDFF 的影响

Fig. 1 Effects of Glufosinate treatment in leaves on NDFF of ear in two wheat cultivars

影响花后籽粒从介质获取氮的数量。

2.1.2 穗部抑制剂处理对叶片 NDFF 的影响

穗部抑制剂处理后,不同部位叶片 NDFF 的变化趋势基本相同,图 2 以旗叶为例的结果表明,两品种间叶片 NDFF 差异显著。与对照相比,豫麦 47 各施氮处理叶片 NDFF 均显著上升,但是低氮处理的 NDFF 的上升幅度显著高于高氮处理,各处理间的上升幅度表现为 N11(170.5%)>N21(123.5%)>N12(103.7%)>N22(29.3%)。豫麦 50 的叶片 NDFF 则受开花后氮素水平的强烈影响,开花后高氮处理叶片 NDFF 显著下降,但其拔节期氮素处理的影响不显著,其下降幅度分别为 N12(-56.0%)>N22(-53.9%);而开花后低 N 处理叶片 NDFF 则显著上升,以拔节期高氮处理的上升幅度显著高于低氮处理,其上升幅度分别为 N21(83.6%)>N11(36.6%)。豫麦 47 的 NDFF 的上升幅度也显著大于豫麦 50。这些结果显示,花后叶片和籽粒在从根系获取介质中的氮素时,豫麦 47 穗和叶片可各自独立获取,而豫麦 50 穗获取氮素时则需通过叶片。

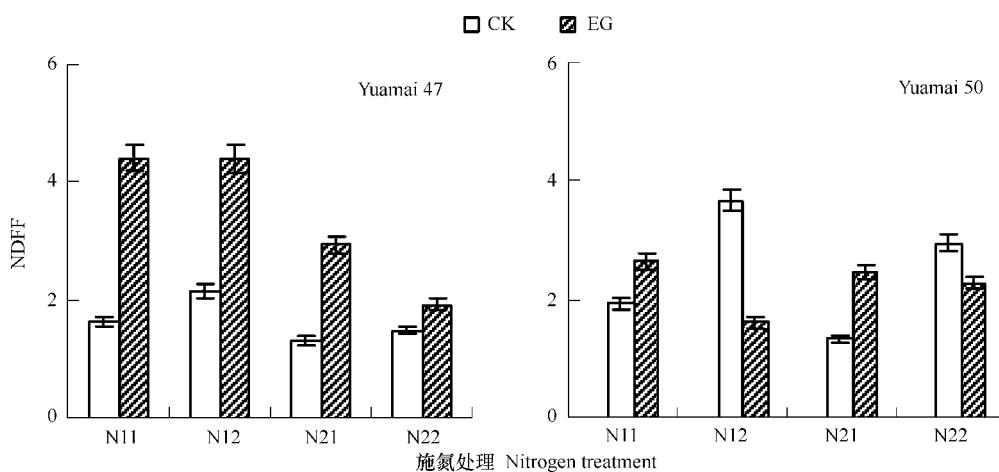


图 2 穗部抑制剂处理对旗叶 NDFF 的影响

Fig. 2 Effects of Glufosinate treatment in ears on NDFF of flag leaf in two wheat cultivars

2.2 不同器官花后 N 同化量的差异

叶片或穗被抑制后,由于其他未被抑制器官对 N 的同化及同化产物的流动,叶片或穗内仍有¹⁵N 的积累,根据不抑制、叶抑制、穗抑制 3 种条件下的植株无机 N 同化量和器官¹⁵N 的积累量的关系分别求得叶片、根茎、穗等器官的无机 N 同化量如表 1。结果表明,豫麦 50 无机 N 同化的主要器官是叶片,其次是穗,根:叶:穗

同化量之比约为 1:5:1;豫麦 47 无机 N 同化的主要器官是根系和茎秆,其根:叶:穗同化量之比约为 4:1:2;不同施氮处理间比较,两品种均以 N21 这一处理的植株同化量最高,说明拔节期提高施氮量可显著地提高花后小麦的 N 同化量。

表 1 不同类型品种花后不同器官介质无机 N 同化量

Table 1 Assimilated inorganic nitrogen in different organs from soil in two wheat cultivars after anthesis

处理 Treatment	豫麦 47 Yumai 47			豫麦 50 Yumai 50		
	叶 Leaf (μg)	穗 Spike (μg)	根茎 Root and stem (μg)	叶 Leaf (μg)	穗 Spike (μg)	根茎 Root and stem (μg)
N11	271b(13.3%)	600a(29.5%)	1163d(57.2%)	1008d(70.0%)	238gh(16.5%)	195h(13.5%)
N12	314b(18.3%)	592a(34.5%)	810e(47.2%)	769e(74.2%)	161h(15.5%)	107i(10.3%)
N21	500a(16.9%)	740b(25.0%)	1722c(58.1%)	969f(63.7%)	260g(17.1%)	293g(19.3%)
N22	533a(35.7%)	576a(38.6%)	384b(25.7%)	584a(70.8%)	210gh(25.5%)	31j(3.8%)

* 表中数字为平均每主茎上不同器官的 N 同化量,其中叶为旗叶和倒二叶之和,根茎为根和茎之和;下同;括号内数字为器官 N 同化量占植株总 N 同化量的百分数,同列字母不同为 5% 差异显著 The figures in the table are organs nitrogen assimilation per stem, among them leaves represent the sum of flag leaf and leaf 2nd from top, root and stem were calculated together; The same below; The figures in parentheses are the percentages of organ nitrogen assimilation to total plant nitrogen assimilation; Different letters mean significant difference among the N treatments at 5% level

2.3 不同施氮处理植株花后同化的介质 N 在器官间的分配

不同器官对花后吸收进来的介质氮素同化后,或输出运向别处或在器官内积累。表 2 结果显示,叶片等营养器官的积累量(仅指花后进入植株的介质 N 积累量,下同)远小于自身同化的量(仅指花后同化的介质 N 量,下同)为输出器官,而籽粒的积累量则远大于自身的同化量为输入器官。叶片、根系和茎秆输出量之和与籽粒的输入量相等。不同施氮处理对器官的输入或输出量有极显著影响:豫麦 47 叶片输出量受拔节期施氮水平的影响较大,施氮水平越高输出量越大。根系和茎秆输出量则受开花期施氮水平的影响较大,施氮水平越高输出量越少;而豫麦 50 叶片则受开花期施氮水平的影响较大,施氮水平越高,输出量越小,根系和茎秆则无输出。表明不同的施氮水平可以有效地调控小麦花后植株同化的氮素在器官间的分配比例。

表 2 不同类型品种花后器官中来自介质的输入与输出 N 量

Table 2 Input or output of nitrogen from soil in different organs of two wheat cultivars after anthesis

处理 Treatment	豫麦 47 Yumai 47								
	叶 Leaf			根茎 Root and stem			穗 Spike		
	同化量 Assimilation μg	积累量 Accumulation μg	输入量 Input μg	同化量 Assimilation μg	积累量 Accumulation μg	输入量 Input μg	同化量 Assimilation μg	积累量 Accumulation μg	输入量 Input μg
N11	271	33	-238e	1163	440	-723b	600	1560	960b
N12	314	36	-278ed	810	412	-398c	592	1269	677c
N21	500	50	-450c	1722	446	-1276a	740	2465	1725a
N22	533	46	-487c	384	432	48f	576	916	440d
豫麦 50 Yumai 50									
N11	1008	50	-958a	195	212	17e	238	1179	941b
N12	769	107	-662b	107	124	17e	161	806	645c
N21	969	58	-911a	293	224	-69d	260	1240	980b
N22	584	255	-329d	31	98	67e	210	472	262e

* 输入量 = 器官积累量 - 器官同化量,负值表示器官将来自介质的 N 同化后对外的输出量,正值表示外来器官将来自介质的 N 同化后对其的输入量;同列字母不同为 5% 差异显著 Input = accumulation in organ-assimilation by organ. Positive means input of nitrogen assimilated from soil by the other organ; Negative means output of nitrogen assimilated from soil by the organ; Different letters mean significant difference at 5% level

两类品种间比较,籽粒的输入量差异较小,但自身的同化量差异较大,表现为豫麦 47 显著大于豫麦 50。叶片的输出量两品种间差异较大,表现为豫麦 50 显著大于豫麦 47。两品种差异最大的是根系和茎秆,豫麦 47 根系和茎秆花后为明显的输出器官,而豫麦 50 根系和茎秆花后不但不是输出器官,甚至还表现一定的输入性。综

合豫麦47穗自身同化量大于叶片输出量、豫麦50穗自身同化量小于叶片输出量的结果,也进一步说明花后土壤氮素“流”向籽粒时,豫麦47可以不经叶片直接通过根系或茎秆到达,而豫麦50则必须通过叶片。

2.4 不同施氮处理花后植株的总N同化量和转运量

植株花后营养器官一方面进行着花前积累氮素的分解转运,同时也进行着对吸收进来的介质氮素的同化。表3结果显示,不同处理对植株花后N同化的影响表现为:拔节期高氮处理显著大于低氮处理;开花期高N处理则显著小于开花期低N处理。表明前期施氮有利于提高植株花后N的同化量,而后期较高的施氮水平则对花后植株的氮同化有不利影响。抑制剂处理间比较,豫麦47叶片处理的N同化量显著高于穗部处理,即叶抑制对植株花后N同化的影响要显著小于穗抑制,而豫麦50则相反。表明豫麦47花后植株N同化对穗的依赖要大于对叶片的依赖,而豫麦50则正好相反。不同品种间比较,豫麦47花后N的同化量要显著高于豫麦50,表明基因型也显著影响花后植株的氮同化(表3)。

表3结果也显示:不同处理对植株花后N转运(仅指花前积累氮素,下同)也有极显著的影响。拔节期施氮水平间比较,豫麦47表现高N处理显著大于低N处理,而豫麦50则表现高N处理显著小于低N处理。表明豫麦47花后N转运量随着拔节期施氮量的增加而增加,而豫麦50则随着拔节期施氮量的增加而减少。开花期施氮处理间比较,豫麦47高N处理的花后N转运量显著大于低N处理,豫麦50差异不显著,这可能和后期根系同化N能力下降有关。不同抑制剂处理间比较,亦即叶抑制处理的N转运量显著高于穗抑制处理。和未施抑制剂处理的对照相比,叶抑制处理的N转运量除N22处理外也均显著高于对照,穗抑制比叶抑制对植株转运量的影响更大。这说明N转运量的大小和籽粒对氮的需求有关,穗抑制条件下籽粒N需求减弱,N转运量降低;而在叶抑制条件下,叶片对籽粒的供应减少,而籽粒对氮的需求不减,因而提高了氮转运量。不同品种间比较,豫麦47花后的植株N转运量也显著大于豫麦50,表明基因型也显著影响花后植株的氮转运。

表3结果还显示,不同处理对介质N同化量与植株转运量的比值也有极显著影响。对未进行GS抑制剂处理的不同施氮水平间比较,两品种均为拔节期高低氮处理间差异不显著,但开花期高低氮处理间差异显著,表现为高氮处理小于低氮处理。这说明,花后施氮对N同化的影响要大于对氮转运的影响。

表3 不同施氮水平和抑制剂处理对小麦花后植株的氮素同化和转运的影响

Table 3 Effects of nitrogen regimes and GS inhibitor treatments on N assimilation and translocation after anthesis in two wheat cultivars

处理 Treatment		植株N同化量 Plant N assimilation (mg·plant ⁻¹)		植株N转运量 N translocation (mg·plant ⁻¹)		介质N同化量/植株转运量 Assimilation/translocation ratio (%)	
		豫麦47 Yumai47	豫麦50 Yumai50	豫麦47 Yumai47	豫麦50 Yumai50	豫麦47 Yumai47	豫麦50 Yumai50
		2.033d	1.441c	21.503d	17.042e	9.5ab	8.5abc
N11	CK	1.762e	0.433d	30.087a	20.759d	5.9cde	2.1e
	LG	1.434f	1.203d	22.128d	13.125h	6.5bcd	9.2ab
	EG	1.716e	1.037f	31.362a	17.015e	5.5cde	6.1abc
N12	CK	1.402f	0.268j	31.955a	26.539b	4.4de	1e
	LG	1.124g	0.876h	25.354bc	15.939ef	4.4de	5.5cd
	EG	2.962a	1.522b	24.846c	15.425f	11.9a	9.9a
N21	CK	2.462b	0.553i	32.218a	25.562b	7.6bcd	2.2e
	LG	2.222c	1.261d	25.710bc	20.957e	8.6abc	6bc
	EG	1.494f	0.825h	33.796a	14.818g	4.4de	5.6cd
N22	CK	0.961h	0.241j	31.791a	22.011d	3e	1.1e
	LG	0.918h	0.615i	31.399a	26.832b	2.9e	2.3de

同列字母不同者为5%差异显著 Different letters within column or row mean significant difference at 5% level

3 讨论

本文通过GS抑制剂和¹⁵N标记结合得到了器官介质氮素花后的同化量,明确了豫麦47拔节期较高的施氮水平可以显著提高叶片和根茎同化花后介质氮素量和输出量(仅指输出的介质花后氮素),而开花期较高

的施氮水平对于根茎的花后介质氮素同化量和输出量有抑制效应,但对叶片输出花后介质氮素有促进作用。因此,拔节期施氮水平越高,籽粒得到的花后介质氮素越多,而开花期施氮水平越高,籽粒得到的介质花后氮素越少,这一结果和赵广才等人的报道一致^[18],这可能和小麦花后在较高的施氮水平下根茎等营养器官同化氮素消耗了较多的能量有关。但对于低蛋白类型品种豫麦50而言,拔节期较高的施氮水平对叶片花后介质氮素同化量和输出量(仅指输出的介质花后氮素)影响较小,而开花期较高的施氮水平对叶片花后介质氮素的同化量和输出量有较大抑制效应,而根茎对花后介质氮素又不表现输出作用。因此,开花期施氮水平高,籽粒得到的花后介质氮素少,且拔节期施氮水平对其影响不大。这和赵广才等人结果略有不同^[18],可能是由于所用品种材料类型不同,籽粒花后对营养器官氮素的需求能力有差异所引起。本文进一步分析表明,拔节期和开花期施氮有利于提高豫麦47营养器官花后的N转运量(仅指花前积累氮素),但拔节期施氮却降低了豫麦50营养器官花后的N转运量(仅指花前积累氮素),因所用品种材料类型等原因,高蛋白类型品种豫麦47的结果和戴廷波等人结果一致^[13],而豫麦50的结果和戴廷波等人的结果略有差异^[13]。

本研究显示,来自花后的介质氮素对籽粒氮素的贡献率最高不超过7%,比前人结果略偏小^[14~16],这一方面是因为本试验盆栽条件所用土壤介质为蛭石可能会对小麦根系的氮素吸收产生一定的影响;另一方面本文在计算过程中对自然界中原有¹⁵N的原子百分超进行了考虑,对使用标记肥料后引起的器官内¹⁵N原子百分超的变化进行了校正。同时,本文进一步明确了两类品种获得花后介质氮素的差异,主要不是来自于籽粒的介质花后氮素输入量的差异,而是来自自身同化量的差异,表现为豫麦47显著大于豫麦50。在输入籽粒的花后介质氮素中,叶片花后介质氮素的输出量表现为豫麦50显著大于豫麦47;根系和茎秆表现为豫麦47显著大于豫麦50,且豫麦47表现为输出器官,而豫麦50则不表现输出性,对花后的介质氮素滞留较多。虽然籽粒氮素中来自花后的介质氮素不过7%左右,但对于籽粒品质的改良是不可忽视的,特别是对于高蛋白品种豫麦47,花后增施氮肥还有助于叶片同化无机N量的提高,这对于增加花后叶片功能、提高光合叶源量有积极作用^[19]。因此,在小麦生产上,对于高蛋白品种应注重前促后补,而对于低蛋白则应更注重花前叶功能的培养,延缓花后叶片内含N有机物的分解,提高花后叶片光合产物的输出量^[20,21]。

两类型品种小麦氮素从根系到籽粒的路径差异可以根据本文结果从多个方面得到验证。叶片抑制后,豫麦47穗内NDFF上升和豫麦50穗内NDFF的下降,说明豫麦47花后进入籽粒的介质N素可以不经叶片直接从根部到籽粒,而豫麦50则需要经过叶片的同化到籽粒。因此穗部抑制后,穗部的氮同化受阻,流向穗部的无机N改为流向叶片,豫麦47叶内NDFF增加;而豫麦50在穗部N同化受抑制的情况下,氮素可能更多地流向了其他营养器官,因此虽然在花后低氮的情况下,叶内NDFF相应增加,但是增加幅度小于豫麦47,甚至在花后高氮情况下叶内NDFF反而降低。

References:

- [1] Simpson R J, Dalling M J. Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) III. Enzymology and transport of amino acids from senescing flag leaves. *Planta*, 1981, 151: 447—456.
- [2] Yoneyama T. Uptake, assimilation and translocation of nitrogen by crops. *Agronomy Journal*, 1991, 25(2): 75—82.
- [3] Peeters K M U, VanLaere J. Amino acid metabolism associated with N-mobilization from the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) during grain development. *Plant, Cell and Environment*, 1994, 17: 131—141.
- [4] Donovan G R, Lee J W. Effect of the nitrogen source on grain development in detached wheat heads in liquid culture. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1978, 5: 81—87.
- [5] Papakosta D K, Gagianas A A. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 1999, 83: 864—870.
- [6] Tian J C, Zhang Z Y, Liang Z Q. Studies on the difference of nitrogen absorption, transportation and distribution in high and low protein wheat cultivars. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(1): 76—83.
- [7] Wang Y F, Yu Z W, Li S X, et al. Effects of nitrogen application amount on content of protein components and processing quality of wheat grain. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(9): 1071—1078.

- [8] Zhu X K, Guo W S, Zhou J L, et al. Effects of nitrogen on grain yield, nutritional quality and processing quality of wheat for different enduses. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(6) : 640 ~ 645.
- [9] Yue S S, Yu Z W, Yu S L, et al. Effects of nitrogen application at different growth stages on the senescence of flag leaves and grain yield in winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30(2) : 42 ~ 46.
- [10] Zhang Q J, Zhang L Y, Bi H W. The absorption, accumulation and translocation of nitrogen and their relationships to grain protein content in spring wheat variety. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(6) : 712 ~ 718.
- [11] Zhao G C, He Z H, Tian Q Z, et al. Effect of application rate of nitrogen on its utilization in wheat by using N tracer technique. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2) : 159 ~ 162.
- [12] Gao L, Jiang L, Zhang R X. Relationship between Rubisco turnover of flag leaf and nitrogen content of grains in wheat. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27(2) : 119 ~ 122.
- [13] Dai T B, Sun C F, Jing Q, et al. Regulation of nitrogen rates and dressing ratios on grain quality in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(2) : 248 ~ 253.
- [14] Jiang J Y, Su P. The effect of nutrition organs of winter wheat to the accumulation of N substance in seed during the fill period. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 1993, 2(3) : 43 ~ 47.
- [15] Shi Y, Yu Z W, Wang D, et al. Effects of nitrogen rate and ratio of base fertilizer and topdressing on uptake, translocation of nitrogen and yield in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(12) : 1860 ~ 1866.
- [16] Jiang L N, Li C X, Dai X M, et al. Study on the absorption, accumulation and distribution of nitrogen in super high yielding wheat. *Journal of Triticeae Crop*, 2000, 20(2) : 53 ~ 59.
- [17] Sun Q. Test of nitrogen and protein nitrogen in plant organ. In: Li H S. *Experimental Principle and Technique of Plant Physiology*. Beijing: Higher Educational Press, 2002. 186 ~ 192.
- [18] Zhao G C, Li C X, Zhang B M, et al. Effects of different proportion and stage of nitrogen application on nitrogen utilization in winter wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2000, 15(3) : 99 ~ 102.
- [19] Zhang Y L, Li Y M, Xiao K, et al. Effect of N and P rates on photosynthetic characteristics of flag leaf in hybrid wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(3) : 231 ~ 236.
- [20] Tang L, Mi G H, Zhang F S. Assimilation and allocation of ¹⁴C during grain formation stage in two wheat cultivars as regulated by nitrogen and sink removal. *Journal of China Agricultural University*, 2000, 5(1) : 75 ~ 79.
- [21] Xiao K, Zhang R X, Qian W P. The effect and regulating mechanism of nitrogen nutrition on canopy photosynthetic carbon assimilation in wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(3) : 235 ~ 243.

参考文献:

- [6] 田纪春, 张忠义, 梁作勤. 高蛋白和低蛋白小麦品种的氮素吸收和运转分配差异的研究. *作物学报*, 1994, 20(1) : 76 ~ 83.
- [7] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 施氮量对小麦籽粒蛋白质组分含量及加工品质的影响. *中国农业科学*, 2002, 35(9) : 1071 ~ 1078.
- [8] 朱新开, 郭文善, 周君良, 等. 氮素对不同类型专用小麦营养和加工品质调控效应. *中国农业科学*, 2003, 36(6) : 640 ~ 645.
- [9] 岳寿松, 于振文, 余松烈, 等. 不同生育时期施氮对冬小麦旗叶衰老和粒重的影响. *中国农业科学*, 1997, 30(2) : 42 ~ 46.
- [10] 张庆江, 张立言, 毕桓武. 春小麦品种氮的吸收积累和转运特征及与籽粒蛋白质的关系. *作物学报*, 1997, 23(6) : 712 ~ 718.
- [11] 赵广才, 何中虎, 田奇卓, 等. 应用¹⁵N研究施氮比例对小麦氮素利用的效应. *作物学报*, 2004, 30(2) : 159 ~ 162.
- [12] 高玲, 江力, 张荣铣. 小麦旗叶 Rubisco 周转与籽粒含氮量的关系. *植物生理学报*, 2001, 27(2) : 119 ~ 122.
- [13] 戴廷波, 孙传范, 荆奇, 等. 不同施氮水平和基追比对小麦籽粒品质形成的调控. *作物学报*, 2005, 31(2) : 248 ~ 253.
- [14] 蒋纪芸, 苏珮. 小麦灌浆期间营养器官对籽粒氮积累的影响. *西北农业学报*, 1993, 2(3) : 43 ~ 47.
- [15] 石玉, 于振文, 王东, 等. 施氮量和底追比例对小麦氮素吸收转运及产量的影响. *作物学报*, 2006, 32(12) : 1860 ~ 1866.
- [16] 姜丽娜, 李春喜, 代西梅, 等. 超高产小麦氮素吸收、积累及分配规律的研究. *麦类作物学报*, 2000, 20(2) : 53 ~ 59.
- [17] 孙群. 植物组织中总氮、蛋白氮含量的测定. 见: 李合生主编. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2000. 186 ~ 192.
- [18] 赵广才, 李春喜, 张保明, 等. 不同施氮比例和时期对冬小麦氮素利用的影响. *华北农学报*, 2000, 15(3) : 99 ~ 102.
- [19] 张永丽, 李雁鸣, 肖凯, 等. 不同氮、磷用量对杂种小麦旗叶光合特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(3) : 231 ~ 236.
- [20] 汤利, 米国华, 张福锁. 冬小麦灌浆期 ¹⁴C 的同化、分配与调节. *中国农业大学学报*, 2000, 5(1) : 75 ~ 79.
- [21] 肖凯, 张荣铣, 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.