

不同施氮量下子粒灌浆不同阶段遮光 对小麦氮素积累和转移的影响

王东, 于振文*

(山东农业大学, 农业部小麦栽培生理与遗传改良重点开放实验室 山东泰安 271018)

摘要: 在田间高产条件下, 设置每公顷施氮(N₀ (0), N₁ (168) 和 N₂ (276) kg 3 个氮素水平, 每个氮素水平下设置不遮光和灌浆前期(开花后 1~12 d)、中期(开花后 13~24 d)、后期(开花后 25~36 d)遮光 4 个处理, 研究不同施氮量下子粒灌浆不同阶段遮光对小麦氮素积累和转移的影响。结果表明, 灌浆前期遮光, 各施氮处理的旗叶硝酸还原酶活性和内肽酶活性显著降低; 恢复照光后, N₀ 和 N₁ 处理旗叶硝酸还原酶活性与不遮光的处理无显著差异。N₂ 处理硝酸还原酶活性显著低于不遮光的处理, 其内肽酶活性在灌浆中期显著升高, 有利于旗叶蛋白质的降解, 营养器官氮素转移量和转移效率提高; 但花后吸氮量、子粒产量和蛋白质产量均降低, 且显著低于 N₁ 处理。灌浆中期遮光, 各施氮处理的旗叶硝酸还原酶活性和内肽酶活性亦显著降低; 恢复照光后, 各施氮处理旗叶内肽酶活性均显著高于不遮光的处理, N₂ 处理显著高于 N₁ 处理。灌浆后期遮光, 各施氮处理旗叶硝酸还原酶活性显著降低; N₀ 和 N₁ 处理内肽酶活性降低。N₂ 处理的内肽酶活性显著高于不遮光的处理, 其营养器官氮素转移量、转移效率及转移氮素对子粒氮的贡献率显著高于 N₁ 处理; 旗叶硝酸还原酶活性、花后吸氮量和子粒蛋白质产量与 N₁ 处理无显著差异。不同遮光阶段比较, 各施氮处理营养器官氮素转移量、转移效率及转移氮素对子粒氮的贡献率, 均以灌浆前期遮光的最高, 灌浆中期遮光的次之, 灌浆后期遮光的最低; 花后吸氮量、子粒产量和蛋白质产量以灌浆后期遮光的最高, 灌浆中期遮光的次之, 灌浆前期遮光的最低。

关键词: 小麦; 遮光; 施氮量; 氮素积累和转移; 蛋白质

中图分类号: Q945.12; S512.1⁺.1.06

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2008)04-0615-08

Effects of shading at different filling stages on nitrogen accumulation and translocation in wheat at different nitrogen rates

WANG Dong, YU Zhen-wen*

(Key Laboratory of Wheat Cultivation Physiology & Genetic Improvement, MOA, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

Abstract: Effects of shading at different filling stages on nitrogen (N) accumulation and translocation in wheat at different N rates was studied in the field experiments, which were carried out on high fertility soil with organic matter 12.94 g/kg, total N 0.78 g/kg, alkali-hydrolysable N 84 mg/kg, available P 11.84 mg/kg and available K 83 mg/kg in Zhongcun village, Longkou city, Shandong province, China, using the cultivar "Jimai 20" that has high yield and strong gluten potential. Three N fertilizer rates were used: 0, 168 and 276 kg/ha. Four shading treatments were designed: NS (no shading), SE (shading at early filling stage, from 1 day after anthesis to 12 days after anthesis), SM (shading at middle filling stage, from 13 days after anthesis to 24 days after anthesis), and SL (shading at later filling stage, from 25 days after anthesis to 36 days after anthesis). The shading environment was created by using black polypropylene fabric with 40% light penetration. Each treatment had three replicates, and the plot area was 3 m × 8 m. The seedling density was 150 plant/m².

收稿日期: 2007-07-16 接受日期: 2007-09-17

基金项目: 农业结构调整重大技术研究专项项目(06-03-04B); 国家自然科学基金项目(30471026); 山东农业大学青年科技创新基金项目资助。

作者简介: 王东(1973—)男, 博士, 副教授, 主要从事小麦优质高产生理生态研究。Tel: 0538-8247828, E-mail: wangd@sda.u.edu.cn

* 通讯作者 E-mail: yuzw@sda.u.edu.cn

The results indicated that the activities of nitrate reductase (NR) and endopeptidase (EP) in flag leaves decreased during shading at early filling stage, but after shading, the NR activities of 0 kg/ha treatment (N_0) and 168 kg/ha treatment (N_1) were not significantly different from no shading condition, the NR activity of 276 kg/ha treatment (N_2) was lower significantly than no shading condition. The EP activities of N_2 increased, which improved protein degradation. N translocation accelerated at middle filling stage, so the amount of N transferred from vegetative organs and N translocation efficiency increased. However, the nitrogen assimilation amount after anthesis and kernel yield and protein yield of N_2 were lower significantly than that of N_1 . Shading at middle filling stage decreased the activities of nitrate reductase (NR) and endopeptidase (EP) in flag leaves, and increased the EP activities of all N treatments compared with no shading condition, and the EP activities of N_2 were higher significantly than that of N_1 . Shading at later filling stage decreased the NR activities of all N treatments, the EP activities of N_0 and N_1 , but increased the EP activity of N_2 , as compared with no shading condition. In comparison with N_1 , the amount of N transferred from vegetative organs, N translocation efficiency and the contribution proportion for kernel N increased in N_2 , but the NR activity and N assimilation amount after anthesis and protein yield did not change significantly. The amount of N transferred from vegetative organs, N translocation efficiency and the contribution proportion for kernel N were the highest under shading at early filling stage, and the lowest under shading at later filling stage. The N assimilation amount after anthesis, kernel yield and protein yield were the highest under shading at later filling stage, and the lowest under shading at early filling stage, whether 0, 168 or 276 kg/ha N was supplied.

Key words: winter wheat; shading; nitrogen fertilizer rate; nitrogen accumulation and translocation; protein

小麦子粒中的氮素约 13%~31% 来自开花后吸收同化的氮素, 69%~87% 来自开花前营养器官贮存氮素的再分配^[1]。开花后氮素的吸收同化和营养器官氮素向子粒中的转移, 对子粒蛋白质的积累和产量的形成有重要作用^[2]。有研究表明, 光可以激活硝酸还原酶基因的转录, 促进酶蛋白质的合成, 提高硝酸还原酶活性^[3-4], 并通过启动光合作用, 为硝酸根的还原提供碳架^[5-6], 促进植株对氮素的吸收和同化。弱光导致植株对氮素吸收强度及积累量的减少, 且改变氮素在各器官中的分配比例, 使分配到叶片和茎鞘的氮素增加, 分配到穗部的减少^[7]。小麦开花后氮素的再分配, 是植物体衰老过程中营养器官蛋白质降解及降解产物向子粒中转运的结果。内肽酶是催化蛋白质降解的限速酶^[8-9], 关于光照条件对内肽酶活性及小麦开花后氮素转移调控的研究, 目前尚鲜见报道。

我国黄淮冬麦区在小麦开花后常受阴雨寡照的影响; 小麦生产中为了追求高产, 存在施氮量偏高, 群体过大, 小麦生育后期群体内光照不足等问题。本试验设置了 3 个施氮水平, 并分别于子粒灌浆前期、中期和后期进行遮光处理, 研究开花后不同子粒发育阶段遮光对小麦氮素积累和转移的影响, 探讨小麦灌浆期间子粒发育不同阶段的低光照对子粒蛋白质积累和产量影响的生理基础, 为该地区小麦生产中合理施氮及高产高效栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验选用优质高产强筋小麦品种济麦 20, 于 2003 年 9 月至 2004 年 6 月在山东省龙口市村 ($120^{\circ}23' E$, $37^{\circ}37' N$) 进行。该地区年平均气温 $11.7^{\circ}C$, 年日照时数 2893.4 h, 年平均降水量 773.7 mm。2003~2004 年小麦生长季播种至冬前降水量为 82.9 mm, 冬前至拔节期为 48.3 mm, 拔节至开花期为 28.0 mm, 开花至收获为 84.3 mm。试验地为潮褐土 0~20 cm 土层含有机质 12.94 g/kg, 全氮 0.78 g/kg, 碱解氮 84.00 mg/kg, 速效磷 11.84 mg/kg, 速效钾 83.00 mg/kg。

试验在磷、钾肥用量一致的条件下, 设置 N_0 、 N_1 、 N_2 3 个施氮水平, 施氮量分别为 N_0 、168 和 276 kg/hm²; 每个施氮水平下设置不遮光 (NS), 开花后 1~12 d 遮光 (称灌浆前期遮光, SE), 开花后 13~24 d 遮光 (称灌浆中期遮光, SM) 和开花后 25~36 d 遮光 (称灌浆后期遮光, SL) 4 个遮光处理, 遮光采用遮光率为 60% 的聚酯遮阳网。选均为晴天的开花后 8、20、32 d 测定遮光与不遮光处理植株冠层上方的光合有效辐射 (PAR) 日变化 (表 1)。各小区施磷 (P_2O_5) 105 kg/hm², 钾 (K_2O) 135 kg/hm²; 氮肥用尿素, 磷肥用过磷酸钙, 钾肥用氯化钾作肥源。小麦播种前, 上茬玉米的秸秆全部粉碎翻压还田, 磷、钾肥

全部作为底肥一次性施入,氮肥按底施 50% 和拔节期追施 50% 分 2 次施用。试验采用裂区设计,主区为氮素水平处理,副区为遮光处理,小区面积 3 m ×

8 m, 3 次重复。2003 年 10 月 4 日播种,基本苗为 150 株/m²。田间管理同丰产田。

表 1 不同处理植株冠层上方的光合有效辐射日变化 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]

Table 1 Diurnal changes in clear-day photosynthetically active radiation above the canopy of different treatments

开花后天数(d)	处理	时间 Time						平均
		8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00	
Days after anthesis	Treatments							Mean
8	NS	1044 ± 11	1843 ± 18	1766 ± 16	1753 ± 15	1563 ± 44	617 ± 27	1431 ± 463
	SE	432 ± 30	590 ± 25	640 ± 19	637 ± 22	598 ± 41	211 ± 20	518 ± 160
20	NS	1106 ± 23	1783 ± 56	1794 ± 49	1875 ± 37	1506 ± 40	703 ± 53	1461 ± 439
	SM	481 ± 24	572 ± 45	643 ± 34	678 ± 21	492 ± 24	298 ± 28	527 ± 131
32	NS	1089 ± 16	1754 ± 12	1829 ± 20	1807 ± 14	1607 ± 17	684 ± 23	1462 ± 442
	SL	456 ± 21	582 ± 10	653 ± 19	648 ± 12	576 ± 13	274 ± 16	532 ± 137

1.2 测定项目与方法

于开花后 8、20、32 d 上午 9:00—11:00 采集旗叶叶片,按照 Bradford^[10]的方法测定可溶性蛋白质含量。

按照李合生^[11]的方法,采用活体法测定旗叶硝酸还原酶活性,酶活性以单位蛋白质生成的 NO₂⁻ 量表示。

参照 Vernon^[12]的方法测定旗叶内肽酶活性。酶液提取:取 0.5 g 鲜样,加 8 mL pH = 7.5 的 Tris-HCl 缓冲液(包含 4 mmol/L DTT, 1 mmol/L EDTA, 1% PVP)和少量石英砂冰浴研磨,4℃ 下 15000 × g 离心 30 min,上清液用于酶活力测定。酶活性测定:0.4 mL pH = 4.8 的醋酸缓冲液和用 0.2 mL pH = 4.8 的醋酸缓冲液配制的 1% 的牛血红蛋白 38℃ 保温 10 min 后,加 0.4 mL 酶液,38℃ 下反应 1 h,然后加入 1 mL 10% 的三氯乙酸终止反应(对照管则在反应前加入三氯乙酸),在 4℃ 下静置 30 min 后,4000 × g 离心 5 min,上清液用于茚三酮反应,用测得的单位蛋白质生成的氨基酸量表示酶活性。

采用半微量凯氏定氮法^[13]测定植株氮素含量;子粒含氮量乘以系数 5.7 为蛋白质含量。

参照 He 等^[14]和吉春容等^[15]的方法计算小麦营养器官氮素转移量、转移效率、贡献率和花后吸氮量:

营养器官氮素转移量 = 开花期营养器官氮素积累量 - 成熟期营养器官氮素积累量;

营养器官氮素转移效率(%) = 营养器官氮素转移量 / 开花期营养器官氮素积累量 × 100;

转移氮素对子粒氮的贡献率(%) = 营养器官氮素转移量 / 成熟期子粒氮素积累量 × 100;

花后吸氮量 = 成熟期子粒氮素积累量 - 营养器官氮素转移量。

数据统计分析和差异显著性检验在 DPS 2000 数据处理系统上进行。

2 结果分析

2.1 不同处理对旗叶硝酸还原酶活性的影响

表 2 看出,不遮光条件下,灌浆期内 N₁ 处理旗叶硝酸还原酶活性显著高于 N₀ 处理,N₂ 处理在开花后 8 d 显著高于 N₁ 处理,开花后 20 和 32 d,N₂ 和 N₁ 两处理之间无显著差异。不同子粒发育阶段遮光,各施氮处理旗叶硝酸还原酶活性均显著降低,N₁ 处理旗叶硝酸还原酶活性仍显著高于 N₀ 处理;灌浆前期和中期遮光结束恢复光照后,N₀ 和 N₁ 处理的旗叶硝酸还原酶活性与不遮光的处理无显著差异。N₂ 处理在灌浆前期和中期遮光期间及恢复光照后,旗叶硝酸还原酶活性显著低于 N₁ 处理;灌浆后期遮光,N₁ 和 N₂ 处理旗叶硝酸还原酶活性无显著差异。说明不同子粒发育阶段遮光均导致小麦旗叶硝酸还原酶活性降低,N₁ 处理的旗叶硝酸还原酶活性显著高于不施氮的处理;施氮量过多,在灌浆前期和中期遮光,其旗叶氮素同化能力反而降低。

2.2 不同处理对旗叶内肽酶活性的影响

小麦旗叶内肽酶活性在灌浆期内呈先升高后降低的变化趋势(表 3)。不遮光条件下,旗叶内肽酶活性在灌浆前期随施氮量的增加而降低,灌浆后期则随施氮量的增加而升高,说明不遮光的条件下,施氮抑制了小麦灌浆前期旗叶蛋白质的降解,延缓了衰老。

表 2 不同处理对旗叶硝酸还原酶活性的影响 [$\text{NO}_2^- \mu\text{g}/(\text{mg}\cdot\text{h}), \text{protein}$]
 Table 2 Effects of different treatments on nitrate reductase activity in flag leaves of wheat

遮光处理 Shading treatments	施氮水平 N levels	开花后天数 Days after anthesis (d)		
		8	20	32
NS	N_0	2.08 ± 0.07 c	1.62 ± 0.04 b	1.04 ± 0.06 c
	N_1	2.28 ± 0.03 b	1.79 ± 0.08 a	1.52 ± 0.06 a
	N_2	2.39 ± 0.05 a	1.78 ± 0.05 a	1.49 ± 0.09 a
SE	N_0	1.87 ± 0.04 d	1.64 ± 0.06 b	1.04 ± 0.07 c
	N_1	2.05 ± 0.06 c	1.83 ± 0.08 a	1.61 ± 0.06 a
	N_2	1.66 ± 0.09 e	1.59 ± 0.09 b	1.13 ± 0.08 bc
SM	N_0		1.26 ± 0.09 c	1.02 ± 0.09 c
	N_1		1.54 ± 0.06 b	1.48 ± 0.10 a
	N_2		1.31 ± 0.04 c	1.20 ± 0.07 b
SL	N_0			0.77 ± 0.08 d
	N_1			1.17 ± 0.03 b
	N_2			1.14 ± 0.08 bc

注 (Note): 表中同列数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平, 下表同。Values followed by different letters in the same column mean significant at 5% level. The same as in table 3.

灌浆前期遮光, 各施氮处理旗叶内肽酶活性均显著降低。恢复照光后, 在灌浆中期 N_0 和 N_1 处理旗叶内肽酶活性与不遮光的处理无显著差异, N_2 处理显著高于不遮光的处理, 在灌浆后期 N_0 和 N_1 处理显著高于不遮光的处理, 而 N_2 处理则显著低于不遮光的处理; N_1 处理旗叶内肽酶活性在灌浆前期遮光期间及灌浆中期显著低于 N_0 和 N_2 处理, 灌浆后期则显著高于 N_0 和 N_2 处理。灌浆中期遮光, 各施氮处理旗叶内肽酶活性亦显著降低, 恢复照光后内肽酶活性显著高于不遮光的处理; N_2 处理显著高于

N_1 处理。说明灌浆前期和灌浆中期遮光抑制了各施氮量处理在遮光期间的旗叶内肽酶活性, 延缓了衰老; 恢复照光后, N_2 处理旗叶蛋白质降解加速, 衰老加快。

灌浆后期遮光, N_0 和 N_1 处理旗叶内肽酶活性显著降低, N_2 处理内肽酶活性显著升高; N_2 处理显著高于 N_0 和 N_1 处理。说明灌浆后期遮光在一定程度上抑制了 N_0 和 N_1 处理旗叶蛋白质的降解, 而对高施氮处理旗叶蛋白质的降解有显著促进作用。

表 3 不同处理对旗叶内肽酶活性的影响 [$\mu\text{g}/(\text{mg}\cdot\text{h}), \text{protein}$]
 Table 3 Effects of different treatments on endopeptidase activity in flag leaves of wheat

遮光处理 Shading treatments	施氮水平 N levels	开花后天数 Days after anthesis (d)		
		8	20	32
NS	N_0	1.47 ± 0.06 a	5.56 ± 0.10 a	2.86 ± 0.13 f
	N_1	1.21 ± 0.08 b	4.91 ± 0.16 b	3.43 ± 0.07 d
	N_2	1.07 ± 0.04 c	4.93 ± 0.10 b	3.86 ± 0.14 c
SE	N_0	1.25 ± 0.06 b	5.67 ± 0.08 a	3.33 ± 0.17 de
	N_1	0.84 ± 0.03 e	4.90 ± 0.09 b	3.91 ± 0.15 bc
	N_2	0.95 ± 0.05 d	5.66 ± 0.04 a	3.49 ± 0.14 d
SM	N_0		5.06 ± 0.10 b	3.34 ± 0.12 de
	N_1		4.33 ± 0.07 d	3.82 ± 0.16 c
	N_2		4.59 ± 0.09 c	4.12 ± 0.08 b
SL	N_0			2.43 ± 0.16 g
	N_1			3.24 ± 0.11 e
	N_2			4.44 ± 0.17 a

2.3 不同处理对开花后氮素积累和转移的影响

如表 4 所示,不遮光条件下,各施氮处理花后吸氮量均随施氮量的增加而提高,但 N_1 和 N_2 处理之间无显著差异。不同子粒发育阶段遮光,各施氮处理的花后吸氮量均表现为 $NS > SL > SM > SE$,说明灌浆期不同阶段遮光均不利于植株对氮素的吸收和积累,灌浆前期遮光对其影响最大。不同阶段遮光, N_1 处理花后吸氮量均显著高于 N_0 处理;灌浆前期和中期遮光, N_2 处理的花后吸氮量均显著低于 N_1 处理,灌浆后期遮光,两处理花后吸氮量无显著差异。说明在灌浆期不同阶段遮光条件下,适量施氮提高了植株花后吸氮量,过多施氮反而不利于植株对氮素的吸收和积累。

不遮光条件下,各施氮处理营养器官花后氮素转移量随施氮量的增加而提高,而氮素转移效率则随施氮量的增加而降低。灌浆前期和中期遮光,各施氮量处理营养器官氮素转移量、氮素转移效率和转移氮素对子粒氮的贡献率均提高,灌浆后期遮光, N_0 和 N_1 处理营养器官氮素转移量和氮素转移效率降低;不同子粒发育阶段遮光, N_2 处理营养器官氮素转移量、转移效率和转移氮素对子粒氮的贡献率均显著高于 N_1 处理。说明灌浆期内阶段性遮光有利于过高施氮量处理营养器官氮素向子粒的转移,灌浆后期遮光对较低施氮量处理营养器官氮素的再分配不利。

表 4 不同处理对子粒中来自营养器官转移氮素和开花后吸收氮素的影响

Table 4 Effects of different treatments on N absorption and N translation from vegetative organs to kernels after anthesis

项目 Items	遮光处理 Shading treatments	施氮水平 Nitrogen application levels			
		N_0	N_1	N_2	
营养器官转移氮素 N transferred from vegetative organs	氮素转移量 (mg/stem)	NS	20.12 ± 0.11 c	20.57 ± 0.08 b	21.36 ± 0.17 a
	N translocation	SE	20.55 ± 0.16 b	20.97 ± 0.34 b	23.21 ± 0.21 a
		SM	20.32 ± 0.29 b	20.67 ± 0.27 b	22.87 ± 0.38 a
		SL	20.03 ± 0.36 b	20.46 ± 0.23 b	22.05 ± 0.25 a
	转移效率 Translocation efficiency(%)	NS	72.60 ± 0.13 a	71.15 ± 0.52 b	69.68 ± 0.30 c
		SE	74.13 ± 0.42 b	72.55 ± 0.37 c	75.70 ± 0.14 a
		SM	73.33 ± 0.18 b	71.52 ± 0.09 c	74.59 ± 0.26 a
		SL	72.27 ± 0.14 a	70.80 ± 0.35 c	71.91 ± 0.12 b
	贡献率 Contribution proportion(%)	NS	68.41 ± 0.17 a	67.46 ± 0.31 b	68.14 ± 0.63 ab
		SE	77.74 ± 0.23 a	72.18 ± 0.34 c	75.87 ± 0.58 b
		SM	74.76 ± 0.41 a	70.81 ± 0.22 b	74.09 ± 0.37 a
		SL	69.72 ± 0.36 a	68.56 ± 0.15 b	70.01 ± 0.42 a
花后吸氮量 Amount of N from absorption after anthesis in kernel (mg/stem)	NS	9.29 ± 0.08 b	9.92 ± 0.10 a	9.99 ± 0.06 a	
	SE	5.88 ± 0.04 c	8.08 ± 0.06 a	7.38 ± 0.13 b	
	SM	6.86 ± 0.29 c	8.52 ± 0.16 a	8.00 ± 0.05 b	
	SL	8.70 ± 0.14 b	9.38 ± 0.07 a	9.44 ± 0.32 a	

注(Note): 表中同一行数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平 Values followed by different small letters in the same row mean significant at 5% level.

2.4 不同处理对子粒产量、子粒蛋白质含量及产量的影响

由表 5 可以看出, N_0 和 N_1 处理子粒蛋白质含量以灌浆前期遮光的最高,灌浆中期遮光的次之,不遮光的最低,灌浆后期遮光的处理与不遮光的处理之间无显著差异; N_2 处理在各阶段遮光条件下,子粒蛋白质含量均无显著变化。说明灌浆前期遮光可显著提高 N_0 和 N_1 处理的子粒蛋白质含量,施氮过多时,子粒蛋白质含量受不同子粒发育阶段光照条

件的影响不显著。

各施氮处理穗粒数以不遮光的最高,灌浆前期遮光的最低,灌浆后期遮光与不遮光的处理无显著差异。灌浆期不同阶段遮光均导致千粒重显著降低,灌浆前期和中期遮光的处理显著低于灌浆后期遮光的处理。

各施氮处理子粒产量和蛋白质产量均表现为: $NS > SL > SM > SE$,说明灌浆期不同阶段遮光均导致子粒产量降低,亦不利于子粒中蛋白质的积累。不

遮光条件下, N_1 处理子粒产量和蛋白质产量均显著高于 N_0 处理, N_2 处理的子粒蛋白质产量与 N_1 处理无显著差异, 但子粒产量显著低于 N_1 处理; 灌浆前期遮光, N_0 和 N_2 处理子粒产量和蛋白质产量均显著低于 N_1 处理, 灌浆中期和灌浆后期遮光, N_0 处理子粒产量和蛋白质产量显著低于 N_1 处理, N_2 处理

子粒产量亦显著低于 N_1 处理, 但蛋白质产量与 N_1 处理无显著差异。说明在灌浆期不同阶段遮光条件下, 适量施氮有利于提高子粒产量和蛋白质产量, 过多施氮对子粒蛋白质的积累和子粒产量的形成不利。

表 5 不同处理对子粒产量、子粒蛋白质含量及蛋白质产量的影响

Table 5 Effects of different treatments on kernel yield, protein content and yield in kernels of wheat

遮光处理 Shading treatments	施氮水平 N application levels	蛋白质含量 Protein content (%)	穗粒数 Grains (No./spike)	千粒重 1000 grains wt. (g)	子粒产量 Kernel yield (kg/hm ²)	蛋白质产量 Protein yield (kg/hm ²)
NS	N_0	13.39 ± 0.17 e	33.8 ± 0.6 b	42.63 ± 0.48 a	7319.9 ± 52.4 c	980.1 ± 17.3 d
	N_1	14.07 ± 0.12 cd	34.9 ± 0.3 a	40.36 ± 0.58 bc	7988.3 ± 50.1 a	1124.0 ± 17.3 ab
	N_2	14.84 ± 0.20 b	34.3 ± 0.4 ab	39.81 ± 0.35 c	7751.1 ± 85.5 b	1150.3 ± 11.4 a
SE	N_0	14.22 ± 0.15 c	30.7 ± 0.2 d	37.31 ± 0.39 f	6610.5 ± 48.0 g	940.0 ± 8.1 f
	N_1	15.08 ± 0.03 a	33.5 ± 0.3 b	38.17 ± 0.36 e	6903.2 ± 43.9 e	1041.2 ± 16.2 c
	N_2	14.88 ± 0.08 b	32.9 ± 0.2 c	38.08 ± 0.24 e	6561.4 ± 60.4 g	976.3 ± 9.4 d
SM	N_0	13.91 ± 0.14 d	32.6 ± 0.3 c	37.18 ± 0.37 f	6802.6 ± 38.5 f	946.2 ± 3.2 f
	N_1	14.70 ± 0.16 b	33.9 ± 0.4 b	38.11 ± 0.49 e	7302.9 ± 51.8 c	1073.7 ± 20.1 bc
	N_2	14.89 ± 0.11 b	34.0 ± 0.3 b	37.94 ± 0.32 e	7066.9 ± 62.7 d	1052.5 ± 13.8 c
SL	N_0	13.74 ± 0.24 de	33.9 ± 0.5 b	41.35 ± 0.53 b	6953.9 ± 80.4 de	955.5 ± 4.7 e
	N_1	14.30 ± 0.07 c	34.6 ± 0.6 a	39.03 ± 0.34 d	7730.5 ± 46.5 b	1105.7 ± 10.6 b
	N_2	14.86 ± 0.08 b	34.3 ± 0.2 ab	38.90 ± 0.46 de	7440.0 ± 78.2 c	1105.9 ± 15.4 b

注 (Note): 同一列数据后不同字母表示差异达 5% 显著水平 Values followed by different small letters in the same column mean significant at 5% level.

3 讨论

氮素同化关键酶—硝酸还原酶是底物诱导酶, 其酶活性的高低与底物 NO_3^- 的供给水平密切相关, 增加施氮量可显著提高小麦植株硝酸还原酶活性^[16]。光照亦可以调节硝酸还原酶的活性, 加强植株对硝酸盐的吸收和同化^[6]。光对硝酸还原酶活性的影响表现在两个方面: 一方面光诱导硝酸还原酶基因的表达、酶蛋白和辅酶的合成及全酶的装配, 直接调控硝酸还原酶的活性^[17]; 另一方面光可以通过光合作用间接地作用于硝酸还原酶。有研究表明, 硝酸还原酶活性的高低在一定程度上受光合碳水化合物供应的影响; 光合作用受抑, 碳水化合物供应减少会导致硝酸还原酶活性降低^[5, 18]。本试验条件下, 灌浆期不同阶段遮光均导致遮光期间的旗叶硝酸还原酶活性降低; 但遮光阶段和氮素供给水平不同, 旗叶硝酸还原酶活性的变化存在差异。在灌浆前期, 不遮光条件下旗叶硝酸还原酶活性随

施氮量的增加显著升高, 遮光条件下 276 kg/hm² 施氮量处理 (N_2) 硝酸还原酶活性显著低于 168 kg/hm² 施氮量处理 (N_1); 灌浆中期, 不遮光条件下 N_2 和 N_1 处理的旗叶硝酸还原酶活性无显著差异, 遮光条件下 N_2 显著低于 N_1 处理; 灌浆后期, 不遮光条件下 N_2 和 N_1 两处理之间无显著差异, 遮光条件下两处理之间亦无显著差异。灌浆前期和中期是光合碳代谢相对旺盛的时期, 遮光不仅导致光合有效辐射减少, 旗叶光合速率亦显著降低^[19]。不同阶段遮光对各施氮处理硝酸还原酶活性的影响是直接作用, 还是间接作用, 有待于进一步探讨。

叶片的衰老以蛋白质的降解和氮素向子粒中的转运为特征^[20]。有研究表明, 遮光能延缓叶片的衰老^[21], 并改变氮素在各器官中的分配比例, 使分配到叶片和茎鞘的氮素增加, 分配到穗部的氮素减少^[7]。本试验结果表明, 灌浆期阶段性遮光改变了植株营养器官的衰老进程, 施氮量和灌浆期各阶段光照条件不同, 对营养器官氮素转移的调控效应存

在差异。灌浆前期和灌浆中期遮光显著降低各施氮处理的旗叶内肽酶活性,抑制营养器官氮素的再分配;但恢复照光后,加速了 N_2 处理旗叶蛋白质的降解,并使 N_0 和 N_1 处理在灌浆后期保持较高的内肽酶活性,提高了营养器官氮素转移量、转移效率和转移氮素对子粒氮的贡献率。灌浆后期遮光对 N_2 处理旗叶蛋白质的降解和氮素的转移有显著促进作用,但对 N_0 和 N_1 处理营养器官氮素的转移不利。

灌浆期遮光条件下光合速率下降,子粒灌浆速率降低,粒重下降,是子粒产量减少的原因^[19,22]。本试验结果表明,灌浆期不同阶段遮光,子粒中积累的氮素减少,蛋白质产量下降,亦是导致子粒产量降低的原因之一。不同遮光阶段比较,灌浆后期遮光处理的产量最高,灌浆中期遮光的次之,灌浆前期遮光的最低。说明灌浆前期遮光一方面导致败育子粒增多,每穗粒数降低,另一方面影响胚乳细胞分化,子粒库容减小^[23],粒重降低,对产量影响最大;灌浆中期是子粒快速增长期,该阶段遮光对子粒充实不利;灌浆后期是子粒缓慢增重期,该阶段遮光对产量影响最小。

前人研究表明,灌浆期遮光导致子粒蛋白质含量显著升高^[24]。本试验结果表明,施氮量和遮光时期不同,各处理子粒蛋白质含量变化存在差异。灌浆前期和中期遮光均提高了 N_0 和 N_1 处理子粒蛋白质含量,而灌浆后期遮光对两施氮量处理子粒蛋白质含量无显著影响,不同子粒发育阶段遮光对 N_2 处理的子粒蛋白质含量均无显著影响。子粒蛋白质含量的变化反映了子粒中主要贮存物质蛋白质和淀粉相对积累量的差异^[25],灌浆期不同阶段弱光条件下,各施氮量处理子粒蛋白质和淀粉合成的变化规律及其相互关系,还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 同延安,赵莹,赵护兵,樊红柱. 施氮量对冬小麦氮素吸收、转运及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2007,13(1):64-69.
Tong Y A, Zhao Y, Zao H B, Fan H Z. Effect of N rates on N uptake, transformation and the yield of winter wheat [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2007, 13(1): 64-69.
- [2] 杜金哲,李文雄,胡尚连,刘锦红. 春小麦不同品质类型氮的吸收、转化利用及与子粒产量和蛋白质含量的关系[J]. 作物学报,2001,27(2):253-260.
Du J Z, Li W X, Hu S L, Liu J H. Nitrogen assimilation, transfer and utilization in relation to grain protein content and yield of spring wheat genotypes differing in quality [J]. Acta Agron. Sin., 2001, 27(2): 253-260.
- [3] Melzer J M, Kleinhofs A, Warner R L. Nitrate reductase regulation: effects of nitrate and light on nitrate reductase mRNA accumulation [J]. Mol. Gen. Genet., 1989, 217: 341-346.
- [4] 刘丽,甘志军,王宪泽. 植物氮代谢硝酸还原酶水平调控机制的研究进展[J]. 西北植物学报,2004,24(7):1355-1361.
Liu L, Gan Z J, Wang X Z. Advances of studies on the regulation of nitrate metabolism of plants at nitrate reductase level [J]. Acta Bot. Boreali-Occident. Sin., 2004, 24(7): 1355-1361.
- [5] Larios B, Aguera E, de la Haba P *et al.* A short-term exposure of cucumber plants to rising atmospheric CO_2 increases leaf carbohydrate content and enhances nitrate reductase expression and activity [J]. Planta, 2001, 212: 305-312.
- [6] Basra A S, Dhawan A K, Goyal S S. DCMU inhibits in vivo nitrate reduction in illuminated barley (C_3) leaves but not in maize (C_4): A new mechanism for the role of light [J]. Planta, 2002, 215: 855-861.
- [7] 任万军,杨文钰,张国珍,等. 弱光对杂交稻氮素积累、分配与子粒蛋白质含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2003,9(3):288-293.
Ren W J, Yang W Y, Zhang G Z *et al.* Effect of low-light stress on nitrogen accumulation, distribution and grains protein content of Indica hybrid [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2003, 9(3): 288-293.
- [8] Huffaker R C. Proteolytic activity during senescence of plants [J]. New Phytol., 1990, 116: 199-231.
- [9] 邓志瑞,魏巍,张荣铄,许晓明. 水稻叶片光合功能衰退过程中内肽酶活力的变化[J]. 中国水稻科学,2003,17(1):47-51.
Deng Z R, Lu W, Zhang R X, Xu X M. Changes in endopeptidase activity in rice leaves during photosynthetic decline [J]. Chin. J. Rice Sci., 2003, 17(1): 47-51.
- [10] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. Anal. Biochem., 1976, 72: 248-254.
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000. 127-128.
Li H S. Principle and techniques of plant physiological and biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 127-128.
- [12] Vernon A W. Ribulose biphosphate carboxylase and proteolytic activity in wheat leaves from anthesis through senescence [J]. Plant Physiol., 1979, 64: 884-887.
- [13] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社,2000. 308-309.
Lu R K. Analytical Effect of low-light stress on nitrogen accumulation, distribution and grains protein content of emistry [M]. Beijing: China Agricultural and Sciencetech Press, 2000. 308-309.
- [14] He P, Zhou W, Jin J Y. Carbon and nitrogen metabolism related to grain formation in two different senescent types of maize [J]. J. Plant Nutr., 2004, 27: 295-311.
- [15] 吉春容,李世清,伍维模,等. 半湿润农田生态条件下施氮对不同冬小麦品种氮素转移的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2005,11(5):569-577.
Ji C R, Li S Q, Wu W M *et al.* Effect of N fertilization on N translo-

- cation of different winter wheat cultivars during grain filling period in sub-humid farmland ecologic system [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.* , 2005 , 11(5) : 569-577.
- [16] 李东方, 李紫燕, 李世清, 等. 施氮对不同品种冬小麦植株硝态氮和硝酸还原酶活性的影响 [J]. *西北植物学报* , 2006 , 26(1) : 104-109.
Li D F , Li Z Y , Li S Q *et al.* Effect of nitrogen fertilization on nitrate nitrogen contents and nitrate reductase activities in the plants of different winter wheat varieties [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* , 2006 , 26(1) : 104-109.
- [17] Cabello P , de la Haba P , Gonzalez-Fontes A , Maldonado J M. Induction of nitrate reductase , nitrite reductase , and glutamine synthetase isoforms in sunflower cotyledons as affected by nitrate , light , and plastid integrity [J]. *Protoplasma* , 1998 , 201(1-2) : 1-7.
- [18] Lejay L , Quillere I , Roux Y *et al.* Abolition of posttranscriptional regulation of nitrate reductase partially prevents the decrease in leaf NO₃⁻ reduction when photosynthesis is inhibited by CO₂ deprivation , but not in darkness [J]. *Plant Physiol.* , 1997 , 115 : 623-630.
- [19] 刘霞, 尹燕桦, 姜春明, 等. 花后不同时期弱光和高温胁迫对小麦旗叶荧光特性及子粒灌浆进程的影响 [J]. *应用生态学报* , 2005 , 16(11) : 2117-2121.
Liu X , Yin Y P , Jiang C M *et al.* Effects of weak light and high temperature stress after anthesis on flag leaf chlorophyll fluorescence and grain fill of wheat [J]. *Chin. J. Appl. Ecol.* , 2005 , 16(11) : 2117-2121.
- [20] Parrott D , Yang L , Shama L , Fischer A M. Senescence is accelerated , and several proteases are induced by carbon " feast " conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves [J]. *Planta* , 2005 , 222 : 989-1000.
- [21] 丁四兵, 朱碧岩, 吴冬云, 张磊. 温光对水稻抽穗后剑叶衰老和子粒灌浆的影响 [J]. *华南师范大学学报(自然科学版)* , 2004 (1) : 117-128.
Ding S B , Zhu B Y , Wu D Y , Zhang L. Effect of temperature and light on senescence of flag leaf and grain-filling after rice heading [J]. *J. South China Normal Univ. (Nat. Sci. Ed.)* , 2004 , (1) : 117-128.
- [22] 刘霞, 穆春华, 尹燕桦, 等. 花后高温、弱光及其双重胁迫对小麦子粒内源激素含量与增重进程的影响 [J]. *作物学报* , 2007 , 33(4) : 677-681.
Liu X , Mu C H , Yin Y P *et al.* Effects of high temperature and shading stress after anthesis on endogenous hormone contents and filling process in wheat grain [J]. *Acta Agron. Sin.* , 2007 , 33(4) : 677-681.
- [23] 王蔚华, 郭文善, 方明奎, 等. 小麦子粒胚乳细胞增殖及物质充实动态 [J]. *作物学报* , 2003 , 29(5) : 779-784.
Wang W H , Guo W S , Fang M K *et al.* Endosperm cell proliferating and grain filling dynamics in wheat [J]. *Acta Agron. Sin.* , 2003 , 29(5) : 779-784.
- [24] 孙彦坤, 王丽娟, 严红. 子粒灌浆过程气候因子对不同品质类型春小麦产量和蛋白质含量的影响之三: 光照的影响 [J]. *中国农业气象* , 2003 , 24 : 5-6.
Sun Y K , Wang L J , Yan H. Influence of climate factors during grain filling process on yield and protein content in different type of grain quality spring wheat III . The influence of light intensity [J]. *Chin. J. Agrometeorol.* , 2003 , 24 : 5-6.
- [25] 刘奇华, 李天, 蔡建, 张建军. 不同生育期遮光对水稻子粒直链淀粉及蛋白质含量的影响 [J]. *中国农学通报* , 2006 , 22(8) : 234-237.
Liu Q H , Li T , Cai J , Zhang J J. Effects of shading at different growth stages on amylose and protein contents in rice grain [J]. *Chin. Agric. Sci. Bull.* , 2006 , 22(8) : 234-237.