

小麦源库关系研究进展

马冬云, 郭天财*, 宋 晓, 查菲娜, 岳艳军
(河南农业大学 国家小麦工程技术研究中心, 河南 郑州 450002)

摘要: 从小麦源库的概念、分类、源库关系对产量、营养元素的吸收、品质性状的影响, 以及根据源库关系形成的栽培措施等方面进行了综述, 并提出了进一步研究的方向。

关键词: 小麦; 源库关系; 研究动态

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2008)01-0012-04

自从 Mason 和 Maskell 通过研究光合产物在棉株内的分配方式, 提出作物产量的源库理论 (source-sink theory) 以来, 人们常以源库的观点去探讨作物高产的途径。作物产量的形成实质上是源库互作的过程。国内外学者对小麦源库关系进行了大量的研究, 得出了许多结论, 对发展小麦生产发挥了极大的作用。

1 源库概念及其特征指标

源(source)是指生产或输出同化物的器官或组织。小麦植株的源系统由绿色的茎、鞘、叶组成, 籽粒产量主要来自于开花后的物质生产, 而旗叶节以上器官是产量物质的主要贡献者。许多学者强调旗叶的同化作用^[1~3]。但 A raus 等^[4]认为, 籽粒中的光合产物大部分来自于穗器官而不是来自于旗叶; 穗光合对粒重的贡献率约为 20.9%~30%, 茎鞘光合对粒重的贡献约为 5.6%~18%^[5]。合成碳水化合物所需的矿质营养元素和水分需要通过根系的吸收, 因此, 根系也应该属于源的一部分^[6]。库是指利用贮藏同化物或其他物质的器官或组织。小麦的库

系统由新生的组织及籽粒等构成。对于生育后期的小麦而言, 库主要指籽粒。对于另外一些器官, 例如绿色的茎、鞘、穗等, 同时具有源与库的双重特性。流是指源、库之间同化物的运输能力。流的状况影响着光合产物从源端向库端输送的状况。流的主要器官是叶、鞘、茎中的维管系统, 其中穗、茎维管束可看作是源通向库的总通道。

长期以来, 人们习惯用绿叶面积或叶面积指数作为源的衡量指标, 把单位面积穗数、穗粒数、穗粒重作为库的指标。以单位叶面积负担的粒数和生产的粒重(粒数/cm²叶, 粒重 mg/cm²叶, 粒叶比)表示库和源的相对大小^[7]。也有把绿叶的光合速率、光合强度以及光合作用时间、绿叶持续时间作为源的代表^[8]。Winzler 认为^[9], 库容活性主要表现为吸收利用光合产物的速率, 用籽粒灌浆速率来表征。梁建生等^[10]提出, 用胚乳细胞数或每个胚乳细胞内的淀粉粒数和催化糖分转化的酶活性高低及生理活性大小来代表库的大小和活性高低。关于流大小的定量研究, 主要采用群体穗颈维管束总数, 平均束通量和有效输导时间的三者乘积大小表示^[11]。

收稿日期: 2007-08-19

基金项目: 国家科技部粮食丰产科技工程项目(2006BAD02A-07)

作者简介: 马冬云(1972-), 女, 河南修武人, 博士, 主要从事小麦生态生理及品质研究。

通讯作者: 郭天财(1953-), 男, 河南济源人, 教授, 博士生导师, 主要从事小麦耕作与栽培研究。

[18] Rachel Chikwamba, Joan counnik, Hathaway, *et al.* Di-ane a functional antigen in a practical crop: LT-B producing maize protects mice against *Ecoli*heat labile enterotoxin(LT) and cholera toxin (CT)[J]. Trans-genic research, 2002, 11: 479-493.

[19] Rachel Chikwamba, Jennifer Mc Murray, Huixia Shou, *et al.* Expression of a synthetic *E. coli* heat-labile ente-

rotoxin B sub-unit (LT-B) in maize[J]. Molecular Breeding, 2002, 10: 253-265.

[20] Andres Wigdorovitz, Marina Mozgovo, Maria J Dus Santos, *et al.* Protective lactogenic immunity conferred by an edible peptide vaccine to bovine rotavirus produced in transgenic plants[J]. Journal of General Virology, 2004, 85: 1825-1832.

关于源库大小的理论计算方法, 彭永欣^[12] 1992 年提出了产量形成期潜在源的测算方法: 潜在源 = 花后干物质积累量 + 花前干物质积累量 $\times 0.25$, 其中 0.25 为花前干物质最大转移率。单玉珊等^[13] 1998 年提出的潜在库的测算方法为: 潜在库 = 穗数 \times 粒数(粒/穗) \times 籽粒最大容积 \times 最大充实指数 10^6 , 其中, 籽粒最大容积在顶满仓时用排水法实测求得; 最大充实指数按 0.75 计。流的计算方法^[13] 为: 总流量 = 群体穗颈维管束总数 \times 平均束通量 $[\text{mg}/(\text{束} \cdot \text{d})] \times$ 有效输导时间(d) $/ 10^6$, 其中, 穗颈维管束总数是在开花期随机取样、对穗颈进行徒手切片、镜检观察求得。

2 源库的分类

不同源库类型品种其源库特征表现不同, 根据作物源库特征可分为源限制型、库限制型和源库互作型^[14]。韩守良^[15] 和慕美财等^[16] 根据源流库的协调状况, 将麦田区分为三大类型, 一是受限于流的类型, 表现为潜在源 $>$ 潜在库 $>$ 总流量或潜在库 $>$ 潜在源 $>$ 总流量; 二是受限于源的类型, 表现为潜在库 $>$ 总流量 $>$ 潜在源; 三是受限于库的类型, 表现为潜在源 $>$ 总流量 = 潜在库。王振林等^[17] 根据穗数及其结实性认为, 凡穗花数较多、不结实小花数较少的, 表明库容较大, 而源物质供应不足是籽粒产量形成的制约因素。凡穗花数较少, 不结实小花数较少的, 表明源物质供给较为充分, 其籽粒产量多为库容所制约。Yongzhan MA 等^[18] 认为, 对去除 50% 小穗有响应的品种为源限制型品种, 不响应的品种为非源限制型品种。

3 源库关系的研究方法与内容

源库关系研究中最普遍的方法是通过减源或缩库处理人为的改变源库关系。减少库容对旗叶光合速率、气孔传导、导度、胞间 CO_2 含量有明显的抑制或降低作用^[19]。但不同穗型品种其灌浆过程或光合器官间的相互补偿能力不同, 大穗型品种不同的剪叶处理其每穗重量和单粒重下降幅度较大, 而小穗型品种和中穗型品种每穗重量和单粒重下降幅度较小; 对于剪穗处理, 大穗型品种的单粒重增加幅度较大, 而小穗型品种增加幅度较小, 中穗型品种甚至减少^[20]。不同粒型小麦也表现为摘除剑叶后, 大粒饱满品种的千粒重减幅较大, 大粒不饱满和中粒品种减幅较小^[21]。但也有很多研究者指出, 人为减源疏库处理产生的差异多为诱导性的, 未必能揭示作

物源库关系的内在规律, 因为它除了改变源和库的容量外, 还可能会引起其他功能或成分的变化^[22]。因此, 对用这类方法所取得的结果在解释上要慎重。

另一种研究方法是核素示踪法, 指的是用同位素示踪剂研究被追踪物质的运动转化规律的方法。王振林等^[23] 采用¹⁴C 示踪法研究表明, 源库比是影响同化物分配的重要因素。源库比大, 向穗部(库)分配比例小; 反之, 向穗部分配比例大。源库比是影响结实性和粒重的重要因素, 但其作用因品种而异, 去除顶端两个小穗后, 大粒品种和小粒品种的千粒重提高, 穗粒数降低或基本不受影响, 但降低比例明显低于去除小穗数的比例^[24]。示踪法可以保持植株自然生活的状态, 处理后可以在很短时间内测得各叶同化物质流转的方向, 并可测得形态上表现不出的较微小的变化, 但其需要特定的设备, 且一次处理大量植株很困难, 重复次数太少。

4 源库流对产量的贡献

小麦的籽粒产量主要取决于籽粒形成过程中植株光合产物的生产、运转及向籽粒中的分配积累。有的学者强调源的作用, 认为小麦籽粒产量与开花后叶面积持续时间之间呈线性相关^[25]。但有的学者则认为源的物质生产并未达到受穗粒库容限制的程度, 旱地小麦产量形成期的物质分配明显地受穗粒库容所调节^[26]。不同品种在不同生产或生态环境条件下源与库在籽粒产量形成的相互关系有所不同。高松洁等^[27] 认为, 源限制型品种的产量受限于源的物质供应, 包括抽穗后光合生产量与茎鞘物质向穗部和籽粒的运转量; 库限制型品种产量受限于库容, 主要是穗数和穗粒数。而也有学者认为, 库性状、源性状与籽粒产量的相关性未达到显著水平, 而反映源库比例的小麦单茎库源比值与产量呈正相关趋势^[28]。Koshkin 等^[25] 则指出, 现代高产品种的产量则受源和库强度的共同限制。

流对籽粒产量构成的影响日益受到重视。居春霞等^[29] 研究表明, 基部节间大维管束与分化小穗数呈极显著正相关, 穗下节间大维管束与分化小穗数接近 1 : 1 的对应关系。远彤等^[30] 认为, 维管束数目、截面积与灌浆强度、粒长、粒重呈显著正相关。不同品种(系)机械组织与收获指数、外轮维管束数目与千粒重均呈显著相关; 大维管束(中+内)数目与穗粒数、穗长、结实小穗数的相关十分显著^[31]。在水稻上的研究也表明, 维管束数、维管束总面积与每穗颖花数有显著的正相关关系^[32]。

5 源库对营养元素的吸收

源库比改变影响植株对营养元素的吸收, 去除部分小穗使小麦根系碳水化合物水平提高, 使剩余部分籽粒含氮量增加^[33], 但并不使小麦的氮素吸收增加, 某些情况下甚至使其降低^[34]。不同小麦品种的氮磷吸收积累量对源库比增加的反应不同, 但各品种的籽粒含氮量均因部分去穗而增加; 另一方面, 部分去叶使各品种的氮磷吸收积累量及籽粒含氮量降低^[35]。

6 源库对品质性状的影响

籽粒是开花后碳、氮同化最具活力的库, 小麦的源库关系影响氮从营养组织中的转移和籽粒蛋白质浓度。源库比改变明显影响着籽粒蛋白质和千粒重, 而对湿面筋含量、沉降值的影响不大; 面筋的沉积主要受库的限制^[36]。而刘晓冰等^[37]认为, 淀粉的沉积主要受库的限制, 而源库都影响着蛋白含量。Barlow^[38]研究表明, 小麦具有积累高于正常情况下氮素水平的能力, 水培条件下, 籽粒蛋白质含量依溶液中氮的有效性而变, 认为籽粒中蛋白质的合成受底物供应的限制。

7 根据源库理论形成的栽培技术措施

通过对小麦源库理论的研究, 一些学者提出了基于源库平衡的增加产量的栽培措施。韩守良等^[39]分析了增源、扩库、畅流、降耗在小麦增产中的作用后, 认为扩库仍然是现阶段超高产的主导方向, 提出“稳住叶面积系数——控制株型增穗数”是实现小麦超高产的较好途径。慕美财等^[40]进一步指出, 采用“稳叶控株增穗”建立起来的“大密度小株型”群体结构在源流库三方面都有一定的优势; 是实现源流库在高水平上协调与平衡的有效途径。柏新付等^[41]认为, 以光合生产为主导的源、库、流在高水平上的协调运转, 是小麦“高肥宽行稀播”高产栽培途径的重要生理基础之一。郭文善等^[42]在研究了不同群体最大叶面积指数、单位叶面积生产能力与产量的关系后, 提出以提高单位叶面积生产能力为中心的小麦源库协调栽培途径。即在适宜的光合源基础上, 扩大群体总库容、提高单位叶面积负担的粒数, 增加开花后干物质积累量, 实现高的单位源生产能力, 从而获得高产。

8 展望

在源库研究中, 对于改变源库关系的研究较多,

而关于生态因子对源、库关系的影响方面研究较少。有关源库关系的研究一般都集中在抽穗或开花后, 然而源的形态、数量和库的大小、强弱在抽穗或开花前就已决定了。因此, 库器官分化发育阶段的研究也是不容忽视的一个重要方面。不同栽培措施对小麦源库关系有重要影响, 因此, 探讨不同栽培条件下小麦品种的源库关系对合理调节源库关系增加产量有重要意义。流的状况影响着光合产物从源端向库端输送的状况, 是否维管束系统的发达程度和通畅与否直接影响源库关系, 有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 郭天财, 王之杰, 胡廷积, 等. 不同穗型小麦品种群体光合特性及产量性状的研究[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 633—639.
- [2] 芮仁廉, 张继林, 聂毓琦, 等. 氮肥水平对杂交小麦抽穗后群体光合能力的影响[J]. 江苏农业科学, 1993(1): 7—10.
- [3] 岳寿松, 于振文, 余松烈. 不同生育时期施氮对冬小麦旗叶衰老和粒重的影响[J]. 中国农业科学, 1997, 30(2): 42—46.
- [4] Araus J L, Brown R H, Febrero A, *et al.* Ear photosynthesis carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat[J]. Plant Cell and Environment, 1993, 16: 383—392.
- [5] 王志敏, 张英华, 张永平, 等. 麦类作物穗器官的光合性能研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(4): 136—139.
- [6] 赵全志, 黄丕生. 略论作物生产的源库系统行为[J]. 耕作与栽培, 1998(6): 36—37.
- [7] 郭文善, 封超年, 严六零, 等. 小麦开花后源库关系分析[J]. 作物学报, 1995, 21(3): 334—340.
- [8] Jorgea C A, Fernando R, Rosa R, *et al.* Effect of source to sink ratio on partitioning of dry matter and ¹⁴C—photoassimilates in wheat during grain filling[J]. Annals of Botany, 1999, 83: 655—665.
- [9] Winzler M, Monteil P H, Nosherger J. Grain growth in tall and short wheat genotypes at different assimilate supplies[J]. Crop Science, 1989, 29: 1487—1491.
- [10] 梁建生, 曹显祖, 徐生. 水稻籽粒灌浆与其淀粉积累之间关系的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(6): 685—691.
- [11] 傅兆麟. 小麦超高产研究[M]. 北京: 中国矿业大学出版社, 2003: 17—18.
- [12] 彭永欣. 小麦栽培与生理[M]. 南京: 东南大学出版社, 1992: 1—14.
- [13] 单玉珊, 慕美财. 小麦超高产理论探讨[C] // 小麦高

- 产栽培研究文集. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 253—267.
- [14] 曹显祖, 朱庆森. 水稻品种的源库特征及其类型划分的研究[J]. 作物学报, 1987, 13(4): 265—272.
- [15] 韩守良, 单玉珊, 慕美财, 等. 小麦超高产栽培理论探讨[J]. 沈阳农业大学学报, 1999, 30(6): 576—580.
- [16] 慕美财, 温金祥, 张日秋, 等. 超高产麦田的源流库理论分析[J]. 莱阳农学院学报, 2004, 21(1): 49—52.
- [17] 王振林, 尹燕桦, 贺明荣, 等. 小麦源库比与产量形成期同化物分配及结实性的关系[J]. 山东农业大学学报, 1995, 26(2): 144—151.
- [18] Yongzhan M A, Charles T M, David A V S. Kernel mass and assimilate accumulation of wheat: cultivar responses to 50% spikelet removal at anthesis[J]. Field Crop Research, 1995, 42: 93—99.
- [19] 刘晓冰, Chopra R K. 源库改变对晚播小麦光合及粒重的影响[J]. 国外农学—麦类作物, 1993(6): 42—44.
- [20] 殷红平, 廖晓红, 严洪斌, 等. 云南旱地小麦不同穗型品种减源缩库与穗部性状的关系[J]. 种子, 2003(3): 30—33.
- [21] 李跃建, 朱华忠, 武玲, 等. 不同小麦品种千粒重对源库变化的反应[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(3): 38—41.
- [22] 霍中洋, 叶全宝, 李华, 等. 水稻源库关系研究进展[J]. 中国农学通报, 2002, 18(6): 72—79.
- [23] 王振林, 尹燕桦, 贺明荣, 等. 晚播小麦源库调节对籽粒灌浆期光合物质分配及产量因素的影响[J]. 中国农业科学, 1996, 29(1): 50—58.
- [24] 贺明荣, 王振林, 曹鸿鸣. 源库关系改变对小麦灌浆期植株光合速率及¹⁴C 同化物运转分配的影响[J]. 西北植物学报, 1998, 18(4): 555—560.
- [25] Koshkin E I, Tararina V V. Yield and source/sink relations of spring wheat cultivars[J]. Field Crops Research, 1989, 22: 297—306.
- [26] 王振林, 贺明荣, 傅金民, 等. 源库调节对灌溉与旱地小麦开花后光合产物生产和分配的影响[J]. 作物学报, 1999, 25(2): 162—168.
- [27] 高松洁, 王文静, 宋家永, 等. 小麦大粒品种源库特点及其与穗粒重关系的研究[J]. 华北农学报, 2001, 17(1): 46—50.
- [28] 于经川, 刘兆晔, 牟春生, 等. 小麦单茎库源比值与产量关系的初步研究[J]. 华北农学报, 2002, 17(45): 26—29.
- [29] 居春霞, 彭永欣, 郭文善, 等. 小麦茎秆维管束发育与穗部性状关系的研究[J]. 江苏农学院学报, 1994, 15(2): 27—32.
- [30] 远彤, 郭天财, 罗毅. 冬小麦不同粒型品种茎叶组织结构与籽粒形成关系的研究[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 876—883.
- [31] 范平, 李新平. 不同小麦品种(系)茎秆组织结构与产量潜力关系研究[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(3): 216—219.
- [32] 邓启云, 马国辉. 亚种杂交稻维管束与籽粒充实度的初步研究[J]. 湖北农学院学报, 1992, 12(2): 7—11.
- [33] Jenner C F. Effect of shading or removing spikelets in wheat: Testing assumptions[J]. Aust J Plant Physiol, 1980, 7: 113—121.
- [34] Martinez-carrasco R, Thorne G N. Physiological factors limiting grain size in wheat[J]. J Exp Bot, 1979, 30: 669—679.
- [35] 贺明荣, 曹鸿民, 王振林, 等. 源库比改变对小麦氮磷吸收积累量及利用效率的影响[J]. 西北植物学报, 1996, 16(4): 361—367.
- [36] 姬虎太, 张定一. 源库改变对小麦籽粒主要品质性状的影响[J]. 小麦研究, 2001, 22(2): 25—26.
- [37] 刘晓冰, 李文雄. 源库改变对小麦籽粒蛋白质、淀粉含量和产量的影响[J]. 东北农业大学学报, 1996, 17(4): 321—325.
- [38] Barlow E W R. Water relations and composition of wheat ears grown in liquid culture[J]. Aust J Plant Physiol, 1983, 10: 99—108.
- [39] 韩守良, 单玉珊, 慕美财, 等. 小麦超高产栽培理论探讨[J]. 沈阳农业大学学报, 1999, 30(6): 576—580.
- [40] 慕美财, 韩守良, 张日秋, 等. 小麦稳叶控株增穗高产新途径的理论与实践[J]. 吉林农业科学, 2004, 29(3): 11—15.
- [41] 柏新付, 孙昌璜. 小麦高产优质低耗栽培途径生理基础研究—源库关系[J]. 农业现代化研究, 1990, 11(1): 39—42.
- [42] 郭文善, 严六墨, 封超年, 等. 小麦源库协调栽培途径的研究[J]. 江苏农学院学报, 1995, 16(3): 33—37.