

# 氮素代谢对小麦生理特性的影响研究进展

戴忠民

(德州学院, 山东 德州 253023)

**摘要:** 阐述了氮素对小麦光合作用、氮素循环、籽粒产量、品质等方面的影响, 并认为, 在育种中应选育高效吸收和利用氮素的双高效基因型品种, 同时采用合理的氮肥运筹。

**关键词:** 小麦; 氮素代谢; 生理特性

**中图分类号:** S512.1      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1004-3268(2008)07-0010-04

氮是构成蛋白质、核酸、叶绿素、辅酶等的基本元素之一, 对小麦的生长发育、籽粒产量和品质有显著影响<sup>[1,2]</sup>。小麦植株中的氮素主要来自于土壤中氮素的供应, 并且在不同生育时期植株对氮素的吸收呈动态变化。因此, 进一步研究氮素对小麦碳氮代谢及品质的影响, 对于指导合理施用氮肥, 在保证产量的基础上改善小麦品质具有重要意义。

## 1 氮素的分配

植物体内的氮素总是处于利用和再利用状态<sup>[3]</sup>。氨基酸是植物体内氮化物的主要存在方式和运输形式, 它不仅把器官中氮的吸收、同化与器官中的蛋白质的合成和降解联系在一起, 也是源库之间实现氮素分配、转移和再分配的主要方式。在营养生长阶段, 营养器官中合成的蛋白质, 开花后降解, 形成游离氨基酸, 转运到籽粒中重新合成蛋白质。营养器官中蛋白质的降解在蛋白水解酶的作用下进行。蛋白水解酶根据其水解肽键的部位不同分为内肽酶和外肽酶。内肽酶分解内部肽键, 外肽酶从 C 端和 N 端分解肽键, 从 C 端分解肽键的为羧肽酶, 从 N 端分解肽键的为氨肽酶。在叶片衰老期间, 对叶片中蛋白质降解起主要作用的是内肽酶。通常内肽酶主要存在于液泡中, 当细胞衰老时, 细胞内的空间障碍被打破, 使内肽酶与底物充分接触, 从而引起蛋白质的大量降解, 叶片很快死亡<sup>[4]</sup>。蛋白质降解生成的氨基酸被运往籽粒, 合成籽粒储存蛋白。

在籽粒氮素积累过程中, 氮素的来源包括 2 个部分, 一是开花后直接吸收同化的氮素, 二是开花前植株贮藏氮素的再运转。籽粒中的氮素主要来自前

期营养器官贮存氮素的再分配。有研究证明, 再分配氮占籽粒氮的 53.0%~80.5%。因此, 提高氮素向籽粒的再运转量可能是提高籽粒蛋白质含量的重要途径。植株氮素再运转量决定于开花前氮素积累和开花后氮素再运转效率 2 个因素。然而这 2 个因素与籽粒蛋白质含量的关系并非一致。开花时营养组织中的氮量与籽粒氮含量呈正相关, 籽粒中的氮素主要靠前期的积累。叶片含氮量随冠层层次降低而降低, 垂直梯度分明, 不同品种、不同生育时期梯度大小不同。普通小麦灌浆期冠层中下部形成较大梯度利于其品质的改善, 优质小麦灌浆期上部层次叶片、中下部层次茎鞘含氮量高均利于其籽粒蛋白质的积累。普通小麦叶片氮素对籽粒品质的形成作用明显, 而叶片和茎鞘氮素对优质小麦籽粒品质的形成具有同等重要的作用<sup>[5]</sup>。

## 2 氮素代谢对小麦光合作用的影响

氮素通过影响小麦叶片光合特性来影响籽粒产量。小麦籽粒产量的绝大部分来自于开花后的光合产物<sup>[6]</sup>。因此, 许多学者认为, 小麦植株生育后期光合产物的同化与籽粒产量的高低有密切关系<sup>[7]</sup>。研究表明, 单片叶子在光饱和的条件下, 净光合速率与氮的含量成正比, 植物叶片氮素的某一个或几个成分会直接限制光合能力。Evans 等<sup>[8]</sup>指出, 小麦旗叶 RuBPCase(二磷酸核酮糖羧化酶)活性与叶片全氮含量呈正相关, 小麦产量与开花后叶面积持续期呈正相关。冯福生等<sup>[9]</sup>研究表明, 在冬小麦抽穗、扬花、灌浆 3 个生育时期中, RuBPCase 活性随施氮量增加而升高, 成非线性关系。施氮量对 PEPCase

收稿日期: 2008-02-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571099)

作者简介: 戴忠民(1968-), 男, 山东德州人, 副教授, 博士, 主要从事作物高产优质生理生态与栽培研究。

(磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶)和 PPK 的含量也表现类似的作用<sup>[10]</sup>。氮素主要从翻译水平上影响蛋白质合成,高氮条件下酶活性增加可能是酶蛋白量增加的结果。RuBPCase, PEPCase 和 PPK 的基因表达首先受到光激活,而后由氮素决定其基因表达的水平。张荣铎等<sup>[11]</sup>认为,氮素增加籽粒产量的机理在于提高了旗叶和倒二叶中含氮量,延长或提高 RuBPCase 活性,从而同化更多的碳水化合物。后期氮素供应不足会导致 RuBPCase 活性降低、Calvin 循环效率下降,活性氧清除系统中抗氧化相关酶(SOD, CAT, POD)活性降低,活性氧自由基积累引发膜脂过氧化,造成膜脂脱脂和引起膜渗透,同时 MDA 积累、蛋白质分子变性失活,促使植株提前衰老死亡,降低产量,但过量氮素易使植株贪青晚熟,后期易遭受高温危害导致青干逼熟,籽粒产量下降<sup>[12]</sup>。

光呼吸是光合作用的另一个环节,其过程有甘氨酸和丝氨酸参与,从而与氮代谢发生了联系<sup>[13]</sup>。氮水平提高,光呼吸强度、乙醛酸氧化酶活性均提高。低光照条件下,随着氮含量的上升,光合产物的增量很有限,氮含量高的叶片暗呼吸比低氮叶片高,由此消耗更多的碳。

### 3 氮素对小麦生长过程碳代谢的调节

植物生长发育过程中,光合碳、氮代谢是植物体内最主要的两大代谢过程,碳、氮化合物的合成、积累与作物的产量、品质密切相关。光合碳、氮代谢过程激烈竞争有机碳和能量,可能是导致产量和品质之间负相关的原因。在小麦叶片中,调节 CO<sub>2</sub> 同化、蔗糖合成和硝酸还原的关键酶主要包括 PEPCase、蔗糖合成酶(SPS)和硝酸还原酶(NR)<sup>[14]</sup>。这 3 种酶的磷酸化水平调节是由蔗糖合成向氨基酸合成转向的主要调节方式,氨基酸合成碳架的供应主要通过 PEPCase 的激活来实现<sup>[15]</sup>。NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 以及氮代谢的初级产物谷氨酰胺(Gln)和谷氨酸(Glu)或两者的比例 Gln/Glu 是 PEPCase, SPS, NR 短期调节中的重要因子<sup>[16]</sup>。在光合碳、氮代谢平衡调节中,PEPCase, SPS 和 NR 的磷酸化水平调节是由蔗糖合成向氨基酸合成转向的主要调节方式。在此过程中,碳架的供应主要通过 PEPCase 的激活来实现。SPS 对氮供应的反应与 PEPCase 正相反,但它们的调节机制相似,不同的只是 SPS 磷酸化后的活性降低。因此, Glu 激活 PEP—PK 后,有利于碳向氨基酸合成方向流动。而 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 是叶片内氮同化的主要

调节因子, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 可调节小麦 NR 的 mRNA 合成,并影响 NR 激酶的活性。

在小麦生育后期,植株体内的氮素不断运输到籽粒中,为维持植物体内酶蛋白的更新,植株必须吸收无机氮,在营养器官内同化为氨基酸和蛋白质,这对碳代谢有很大影响。一方面,叶片中酶蛋白的再生有利于提高光合作用效率和延长叶片功能期,进而增加光合产物。另一方面,从铵态氮到氨基酸的过程需要光合产物提供骨架,同时氮素同化过程还需要碳水化合物为能源,在增加后期植株氮素吸收和同化的情况下,会消耗大量光合产物,总的结果可能是减少植株的碳水化合物供应水平,导致籽粒中碳水化合物的供应不足,反而降低灌浆速率。Banziger 等<sup>[17]</sup>认为,在田间条件下,抽穗期增加氮素后,小麦同化氮素所消耗的能量和碳骨架不会影响碳水化合物的供应,因为氮素能提高光合效率,延长叶片功能期,从而补偿了氮素同化对碳水化合物的消耗。

### 4 氮素代谢对小麦产量性状的影响

氮肥的运筹是调控小麦生长发育、提高产量的重要手段。研究表明,在小麦生长发育期间,适期适量追施氮肥对增加小麦穗粒数有显著作用<sup>[18]</sup>。前人的研究结果表明,在施氮量为 0 ~ 225 kg/hm<sup>2</sup> 范围内,穗粒数与氮肥施用量呈显著正相关。随施氮量的增加,穗粒数增加。穗粒数不仅受施氮数量影响,也受施用时期的制约。拔节期追施氮肥,每穗结实粒数比苗期追施氮肥增加 10%,产量提高 13.8%。小麦小穗、小花的分化数目明显受到氮代谢的促进,小花发育则主要受到碳代谢的调节。一般来说,高氮促进营养生长和小花分化,低氮有利于提高结实率,二者协调统一才能增加每穗粒数。小花分化数量与拔节期间氮素水平高低呈显著正相关,此时适量追施氮肥,能促进小花发育,减少退化,提高结实粒数和粒重<sup>[19]</sup>。

氮素供应对小麦粒重也有显著的影响。科学施用氮肥可延缓小麦后期叶片衰老过程,提高千粒重<sup>[20, 21]</sup>。不同氮肥施用量与千粒重的关系为二次曲线,当氮素亏缺时,千粒重降低,而氮素过多时,千粒重亦低。过量施氮造成千粒重减少的原因在于氮代谢过旺,严重影响了碳素代谢,减少了糖的积累。高产小麦返青期追施氮肥,易导致孕穗期后叶片含氮量过高, C/N 比值低,阻碍叶内物质向穗部转运,而拔节前后追氮肥,既可促进上部叶片生长,又有利于后期干物质的积累,但应控制氮肥施用量,以维持

碳、氮代谢平衡, 加快灌浆进度, 增加粒重。在叶龄余数小于 2.5 以后适量追施氮肥能增加光合叶面积, 提高叶片氮素及叶绿素含量, 延长功能期, 增加花后干物质积累, 提高粒重。

## 5 氮素营养对小麦籽粒蛋白质品质的影响

小麦籽粒蛋白质的形成与氮素的吸收、运转密不可分。不同施氮水平和不同施氮时期对小麦籽粒品质均有不同程度的影响。多数情况下增施氮肥可以提高小麦籽粒的蛋白质含量, 并改善蛋白质的组分比例或含量。当施氮量处于较低水平时, 随施氮量的增加, 由于氮素供应贫乏, 籽粒蛋白质含量只是保持在一个最低水平上不变。有时甚至因增产而稍有降低。随施氮量的继续增加, 蛋白质含量也逐渐提高<sup>[22]</sup>。

关于施氮量对小麦蛋白组分的影响, 结论不一。有的研究认为, 随着施氮量增加, 清蛋白和谷蛋白含量有减少的趋势, 球蛋白和醇溶蛋白反而增加, 施氮量增加面筋含量显著增加。氮肥从  $225 \text{ kg/hm}^2$  增加到  $300 \text{ kg/hm}^2$ , 蛋白质及其组分相应递增, 面团稳定时间延长, 综合评分提高<sup>[19, 23]</sup>; 而有的报道认为, 清蛋白、球蛋白、麦谷蛋白与籽粒粗蛋白含量无关, 但醇溶蛋白随施氮量的提高而提高。彭永欣等<sup>[24]</sup>的研究结果表明, 籽粒中清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白含量均随施氮量的提高而增加, 同施氮量呈显著正相关, 即施氮能够显著提高籽粒中 4 种蛋白质不同组分的量, 但各组分在总蛋白质中的比例表现为清蛋白、球蛋白的含量是随施氮量的增加而下降, 醇溶蛋白和谷蛋白的含量是随施氮量和籽粒蛋白质含量的提高而提高。由于籽粒蛋白质与面筋含量密切相关, 蛋白质各组分尤其是贮藏蛋白的含量影响着面团的流变学特性, 因此施氮也影响着面粉的加工品质。研究认为, 中等以下肥力条件下, 氮素对小麦品质的影响最大, 单施氮和氮磷配合对强筋麦的蛋白质和面团稳定时间均有提高效应, 尤其对稳定时间的效应最为显著。后期施氮提高面筋含量, 改善烘烤品质, 表现为 Zeleny 沉淀值提高、面粉强度增加和韧性提高等<sup>[25, 26]</sup>。

## 6 小结

综上所述, 氮素对于小麦的生长发育有重要的影响, 氮肥运筹是调控小麦产量及籽粒品质的重要措施。前人在氮素与小麦产量、籽粒品质的关系等方面进行了许多研究, 但是对于这些表现的生理生

化机制研究较少。今后应把小麦—土壤作为一个有机整体来系统研究氮素的循环、运转和利用, 提高氮素利用效率, 探明小麦品质的生理生化机理; 根据不同类型小麦品种对氮素吸收利用的差异, 在作物育种上选育高效吸收和高效利用氮素的双高效基因型品种, 充分发挥氮的营养作用; 同时采用合理的氮肥运筹, 以期在减少氮肥用量, 降低成本的基础上, 促进小麦产量、品质和效益的提高。

## 参考文献:

- [1] 朱兆良. 农田中氮肥的损失与对策[J]. 土壤与环境, 2000, 9(1): 1—6.
- [2] 沈善敏. 中国土壤肥力[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 56—87.
- [3] 罗廉源, 林植芳. 氮素营养对丙酮酸磷酸二激酶的调节[J]. 植物生理学通报, 1992, 28(1): 40—42.
- [4] 韩晓日, 郭鹏程, 陈恩凤. 土壤微生物对施入肥料氮的固持及其动态研究[J]. 土壤学报, 1998, 35(3): 412—418.
- [5] 韩晓日, 邹德乙, 郭鹏程. 长期施肥条件下土壤微生物氮的动态及其调控氮素营养的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(1): 16—22.
- [6] 孙羲. 植物营养学原理[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 79—80.
- [7] 郭天财, 贺德先, 王志和. 小麦穗粒重研究新进展[C]//胡廷积. 小麦穗粒重研究. 北京: 中国农业出版社, 1995: 1—24.
- [8] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plant [J]. Oecologia, 1989, 78: 9—19.
- [9] 冯福生, 陈文龙, 李洁. 不同供氮水平下冬小麦叶片中 RUBP 羧化酶和硝酸还原酶的活性变化[J]. 植物生理学通讯, 1986, 22(6): 20—22.
- [10] 许长霭. 植物体内  $\text{NO}_3^-$  可给性对硝酸还原酶活性的调节[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(3): 173—177.
- [11] 张荣铨, 高忠. 小麦品种和品种间叶片展开后光合特性差异及其机理[C]//邹琦, 王学臣. 作物高产高效生理学研究进展, 北京: 科学出版社, 1996: 35—45.
- [12] 岳寿松, 于振文, 余松烈. 小麦旗叶衰老过程中氧自由基与激素含量的变化[J]. 植物生理学报, 1996, 32(5): 349—351.
- [13] 陈锦强, 李明启. 光呼吸研究进展 I. 光呼吸和氮代谢的关系与光呼吸的生理功能[J]. 植物生理学通讯, 1984, 20(4): 5—12.
- [14] Champigny M L, Foyer C H. Nitrate activation of cytosolic protein kinases diverts photosynthetic carbon from sucrose to amino acid biosynthesis[J]. Plant Physiol, 1992, 100: 7—12.
- [15] Hober S C, Huber J L, Kaider W M. Differential response of nitrate reductase and sucrose phosphate synthase activation to inorganic and organic salts in vitro and in situ[J]. Plant Physiol, 1994, 92: 302—310.

# 花生网斑病国内外研究进展

全 鑫<sup>1</sup>, 宋玉立<sup>1</sup>, 何文兰<sup>1</sup>, 薛保国<sup>1\*</sup>, 徐 静<sup>2</sup>, 张新友<sup>2</sup>

(1. 河南省农业科学院 植物保护研究所, 河南 郑州 450002;

2. 河南省农业科学院, 河南 郑州 450002)

**摘要:** 从花生网斑病的分布、危害、症状、病原特征、侵染循环及流行以及防治措施等方面综合论述了近年来关于花生网斑病的国内外研究进展。

**关键词:** 花生; 网斑病; 研究进展

**中图分类号:** S432      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1004-3268(2008)07-0013-04

花生是重要的油料和经济作物, 在世界范围内都有广泛种植, 据 2007 年统计, 全世界的花生种植面积已达到 2200 多万  $\text{hm}^2$ 。我国花生的种植面积位居世界第 2, 目前除西藏、青海和宁夏外, 其他各省、自治区、直辖市均有一定规模的种植。花生网斑病(*Phoma arachidicola* Marasas), 又称云斑病、褐纹病、污斑病, 是发生在花生上的一种重要的叶部病害。近些年来该病蔓延迅速, 危害严重, 给花生生产造成了巨大损失, 为了控制该病的发生与危害, 诸多国内外学者致力于花生网斑病的系统研究, 现已逐步明确了该病菌的分类地位、病害症状、发生规律、危害特点以及综合防治措施等。

## 1 分布及危害

美国于 1973 年在德克萨斯州首次发现花生网斑病, 接着在佛罗里达州、乔治亚州、新墨西哥州、俄克拉荷马州和维吉尼亚也发现了该病害<sup>[1]</sup>。1982 年, 我国在山东、辽宁等花生生产区首次发现该病, 随后在陕西、河南也有报道<sup>[2,3]</sup>。近些年来, 该病害作为花生上的一种新的叶部病害, 发生严重, 已经成为生产上亟待解决的问题。目前, 世界上已经报道了该病的国家有安哥拉、阿根廷、澳大利亚、巴西、加拿大、日本、中国、南非、美国津巴布韦等<sup>[1,4]</sup>。

在津巴布韦、南非的好几个省以及美国德克萨

收稿日期: 2008-01-10

基金项目: 国家科技支撑计划(2006BAD01A04)

作者简介: 全 鑫(1982-), 女, 陕西商洛人, 研究实习员, 硕士, 主要从事植物病理学研究。

通讯作者: 薛保国(1957-), 男, 河南驻马店人, 研究员, 主要从事植物病理学、分子微生物学研究。

- [16] Foyer C H, Lescure J C, Lefebvre C. Adaptations of photosynthetic electron transport, carbon assimilation and carbon partitioning in transgenic *Nicotiana plumbaginifolia* plants to changes in N R activity[J]. *Plant Physiol*, 1994, 104: 171—178.
- [17] Banziger M. Competition between nitrogen accumulation and grain grown for carbohydrates during filling of wheat[J]. *Crop Sci*, 1994, 34: 440—446.
- [18] 王志敏, 王树安, 苏宝林. 小麦穗粒数的调节[C]//作物高产 高效生理学研究进展. 北京: 科学出版社, 1996: 108—116.
- [19] 蔡大同, 苑泽圣. 氮肥不同时期施用对优质小麦产量和加工品质的影响[J]. *土壤肥料*, 1994(2): 19—24.
- [20] 俞仲林, 黄德明. 氮肥用量对小麦籽粒产量和品质的影响[J]. *南京农业大学学报*, 1987, 10(4): 9—10.
- [21] 曾浙荣, 庞家智. 我国北部冬麦区小麦品种籽粒灌浆

- 特性的研究[J]. *作物学报*, 1996(6): 721—727.
- [22] 徐恒永, 赵振东, 刘爱峰. 氮肥对优质专用小麦产量和品质的影响Ⅱ. 氮肥对小麦品质的影响[J]. *山东农业科学*, 2001(2): 13—17.
- [23] 张冀涛, 李硕碧. 不同栽培条件与小麦籽粒品质的关系[J]. *干旱地区农业研究*, 1991(2): 16—21.
- [24] 彭永欣, 姜雪忠, 郭文善. 氮素对小麦籽粒营养品质调节效应研究[C]//凌启鸿. 稻麦研究新进展. 南京: 东南大学出版社, 1991: 183.
- [25] 赵淑章, 季书勤. 水氮运筹与强筋小麦产量和品质关系研究[J]. *土壤肥料*, 2005(6): 23—26.
- [26] Sarandon S J, Gianibelli M C. Effect of foliar urea spraying and nitrogen application at sowing upon dry matter and nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Agronomie*, 1990, 10(3): 183—189.