

网络出版时间:2024-11-21

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20241120.1628.008

不同籽粒氮含量小麦的氮素转运、分配和相关生理特性研究

彭超军^{1,2},董海滨^{1,2},齐学礼^{1,2},华夏^{1,2},高崇^{1,2},赵明忠^{1,2},胡琳^{1,2}

(1.河南省作物分子育种研究院/河南省小麦生物学重点实验室/河南省麦类种质资源创新与改良重点实验室,河南郑州 450002;

2.神农种业实验室,河南郑州 450002)

摘要:为探讨小麦籽粒氮含量的影响因素,以高籽粒氮含量(HGNC)和低籽粒氮含量(LGNC)的小麦品种各2个作为供试材料,比较了灌浆期两类品种的籽粒氮含量变化,分析了氮素转运、分配特性,以及旗叶中Rubisco含量、蛋白水解相关酶活性等生理性状的差异。结果表明,灌浆后期至成熟期,HGNC小麦的籽粒氮含量高于LGNC小麦,HGNC小麦的叶片、茎鞘氮素积累和分配比例低于LGNC小麦,且HGNC小麦的氮素转运强度高于LGNC小麦;在灌浆中后期HGNC小麦的Rubisco及可溶性蛋白的降解速度较快,蛋白水解酶活性也较LGNC小麦活跃。综上,灌浆后期至成熟期,HGNC和LGNC小麦的籽粒氮含量差异显著,其受氮素分配、转运影响。在灌浆中后期,旗叶中的Rubisco和可溶性蛋白质降解强度对小麦成熟期的氮含量产生负效应,而蛋白水解相关的酶活性则具有正向作用。

关键词:小麦;籽粒氮含量;氮转运;Rubisco酶;蛋白水解酶

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)08-1041-08

Research on N Translocation, Distribution, and Related Physiological Characteristics of Wheat with Different Grain N Contents

PENG Chaojun^{1,2}, DONG Haibin^{1,2}, QI Xueli^{1,2}, HUA Xia^{1,2},

GAO Chong^{1,2}, ZHAO Mingzhong^{1,2}, HU Lin^{1,2}

(1. Henan Academy of Crops Molecular Breeding/Key Laboratory for Wheat Biology of Henan Province/Key Laboratory for Innovation and Improvement of Triticeae Germplasm Resources of Henan Province, Zhengzhou, Henan 450002, China;

2. The Shennong Laboratory, Zhengzhou, Henan 450002, China)

Abstract: To explore the influencing factors of wheat grain nitrogen content, two wheat varieties with high grain nitrogen content (HGNC) and two wheat varieties with low grain nitrogen content (LGNC) were used as test materials. The changes in grain nitrogen content of the two types of wheats during the grain filling stage were compared, and the characteristics of nitrogen transport and distribution, as well as the differences in physiological traits such as Rubisco content and protein hydrolysis related enzyme activity in flag leaves were analyzed. The results showed that from late grain filling stage to maturity stage, the grain nitrogen content of HGNC wheat was higher than that of LGNC wheat. The nitrogen accumulation and distribution ratio of leaves and stem & sheaths of HGNC wheat were lower than those of LGNC wheat, and the nitrogen transport intensity of HGNC wheat was higher than that of LGNC wheat. At late grain filling stage, the degradation rate of Rubisco and soluble proteins in HGNC wheat was faster, and the activity of proteolytic enzymes was also more active than that in LGNC wheat. Overall, there was a significant difference in grain nitrogen content between HGNC and LGNC wheat from the late grain filling stage to maturity stage, which was influenced by nitrogen

收稿日期:2024-07-23

修回日期:2024-08-23

基金项目:河南省重大科技专项(231100110100);河南省科技研发计划联合基金项目(222301420025)

第一作者 E-mail: pengcj1023@163.com (彭超军)

通讯作者 E-mail: hulin209@163.com (胡琳)

allocation and transport. At middle and late grain filling stages, the degradation intensity of Rubisco and soluble proteins in flag leaves has a negative effect on nitrogen content during wheat maturation, while enzyme activity related to protein hydrolysis has a positive effect.

Keywords: Wheat; Grain N content; N translocation; Rubisco; Protein hydrolysis related enzyme

小麦品质取决于籽粒中蛋白质含量、种类和比例^[1],籽粒氮含量是小麦品质性状的关键指标之一。小麦籽粒氮素在花后开始积累,与灌浆期籽粒蛋白质含量变化有密切相关。小麦籽粒蛋白质合成所需的氮素大部分来源于花前营养器官贮存的氮素再分配,另外一部分来自花后从土壤中吸收的氮素^[2]。因此,小麦花前营养器官贮布氮素在花后的转运对品质有重要影响。

小麦氮素转运特性存在基因型差异,主要是不同营养器官氮素转运对籽粒氮素的贡献率差异所致。小麦的氮素转运与籽粒氮含量之间存在密切关系。通过遗传改良可显著提高小麦氮素转运量、氮素转运效率和主要营养器官的氮素转运贡献率^[3-6]。与籽粒氮含量较低的小麦材料比较,灌浆后期籽粒氮含量高的小麦材料的营养器官向籽粒转运氮素较多^[7]。其中,叶片氮转运对籽粒氮含量有较大影响且存在遗传变异^[8]。通过对不同品质类型小麦各生育时期的氮素积累比较分析,在灌浆中后期,强筋小麦的叶片氮素转运强度显著高于中筋和弱筋小麦^[9]。

小麦籽粒灌浆中后期伴随着叶片衰老过程,蛋白质降解变化影响着籽粒氮素积累和氮含量变化。Rubisco作为主要的蛋白酶类,其储存氮素约占叶片氮总量的15%~30%^[10-11]。Rubisco在小麦开花前起着氮库作用,是籽粒灌浆过程可利用的重要氮源^[7]。通过改变Rubisco的含量或特性,可以显著提高氮素利用率^[12]。小麦旗叶衰老过程中通过Rubisco向籽粒中转运的氮素多于其他蛋白质^[13]。比较发现,在灌浆过程中,弱筋小麦中后期旗叶的Rubisco含量高于强筋小麦,且降解时间出现较晚^[14]。可溶性蛋白含量反映了蛋白质合成和降解的动态变化,随衰老进程蛋白质合成减少、降解加速。在小麦灌浆中后期,蛋白水解酶对可溶性蛋白含量有显著影响,优质小麦在灌浆期具有较高的可溶性蛋白代谢水平,灌浆中后期蛋白水解酶活性较高^[15]。这些研究结果说明,小麦叶片衰老过程中生理变化对灌浆过程中籽粒氮含量具有重要影响。

小麦籽粒氮含量是多基因控制的复杂性状,

研究影响籽粒氮含量的关键因素是实现小麦高产和优质相协调的重要内容。目前关于小麦籽粒氮含量影响因素有较多研究报道^[2,9,14,16],但通过氮素转运、分配结合灌浆期相关生理性状解析小麦籽粒氮含量差异的相关报道较少。本研究利用不同籽粒氮含量的小麦品种为材料,分析灌浆期籽粒氮含量动态变化,研究氮素转运、分配和相关生理对其的影响,以期为实现高产、优质小麦新品种选育和栽培管理提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验选取籽粒氮含量差异较大的小麦品种作为研究对象,其中2个高籽粒氮含量(HGNC)品种为新麦26和郑麦366,两者平均籽粒氮含量为2.60%;2个低籽粒氮含量(LGNC)品种为周麦27和矮抗58,两者平均籽粒氮含量为2.16%。

1.2 试验设计

试验于2018—2019年度在河南省农业科学院现代农业研究开发基地开展(113.40°E,35.00°N)。试验采用完全随机区组设计,3次重复,小区为10行区,行长2 m,行距0.23 m,小麦人工点播,播量为130粒·m⁻²。试验地土壤为沙壤质潮土。耕层土壤全氮含量0.58 g·kg⁻¹,碱解氮含量63.46 mg·kg⁻¹,速效磷含量36.14 mg·kg⁻¹,速效钾含量155.80 mg·kg⁻¹,有机质含量9.54 g·kg⁻¹。试验地底施纯氮140.30 kg·hm⁻²、P₂O₅120.00 kg·hm⁻²和K₂O75.00 kg·hm⁻²,拔节期追施纯氮69.80 kg·hm⁻²。小麦按照当地高产田管理,拔节期和灌浆期喷施农药防治病虫害,越冬期、返青拔节期和开花期进行灌溉。

1.3 取样与测定方法

于开花期第一天选择开花时间一致的麦穗挂牌标记,每7 d取样一次,同时取旗叶测定生理指标。取样后样品立即放置液氮中,再转移到-80℃冰箱中保存。在各取样时期每小区选取1行0.5 m样段,拔取植株,去除根系和附着土壤,105℃杀青0.5 h,70℃烘干至恒重,称取干重。从中

各小区再选取 50 个单茎样品称重,并将花后 1 d 的单茎样品分为叶、茎鞘和穗三部分,花后其他时期的样品分为叶、茎鞘、穗壳和籽粒四个部分,用于氮含量测定。

1.4 生理指标测定方法

旗叶总可溶性蛋白和非可溶性蛋白含量采用 Bradford 方法进行测定^[17];总游离氨基酸含量采用水合茚三酮比色法测定^[18];1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)含量、羧肽酶(CP)活性、内肽酶(EP)活性和氨肽酶(AP)活性采用 ELISA 试剂盒进行测定(上海百趣生物)。单茎样品按照器官分开后进行粉碎,并根据 Dumas 燃烧法^[19],利用元素分析仪测定样品的氮含量(Vario Micro Cube,CN model,Elementar)。

1.5 氮素分配和转运计算方法

1.5.1 氮素分配比例计算

氮素分配比例(NR)表示为特定生育时期内各器官氮素积累量占植株氮素积累总量的比值。 $NR=NA/Nt$ 。式中,NA 为某生育时期各器官的氮素积累量($g \cdot m^{-2}$),Nt($g \cdot m^{-2}$)为植株地上部氮素积累量。

1.5.2 氮素转运参数计算

根据以下公式计算氮素转运参数: $NTA=NAAa-NAVm$; $NTE=NTA/NAAa$; $CNTA=NTA/NAAg$ ^[4]。式中,NTA 为营养器官氮素转运量,代表开花期营养器官氮素转运到成熟期籽粒中的积累量;NTE 和 CNTA 分别为营养器官氮素转运效率及其对籽粒氮素的贡献率;NAAa 和 NAAVm 分别为开花期单位面积植株地上部氮素积累量($g \cdot m^{-2}$)和成熟期单位面积营养器官(叶、茎鞘和穗壳/轴)氮素积累量($g \cdot m^{-2}$)。

1.6 数据分析方法

运用 SPSS 22.0 进行方差分析,利用 Sigma-Plot14 作图。

2 结果与分析

2.1 灌浆期小麦籽粒氮含量变化

HGNC 和 LGNC 小麦的籽粒氮含量在灌浆期总体呈“凹”形曲线变化(图 1)。在花后 28 d、花后 35 d 和成熟期, HGNC 小麦的平均籽粒氮含量显著高于 LGNC 小麦,增幅分别为 12.29%、20.05 和 20.42 个百分点,表明 HGNC 和 LGNC 小麦的籽粒氮含量在灌浆后期至成熟期具有较大差异。

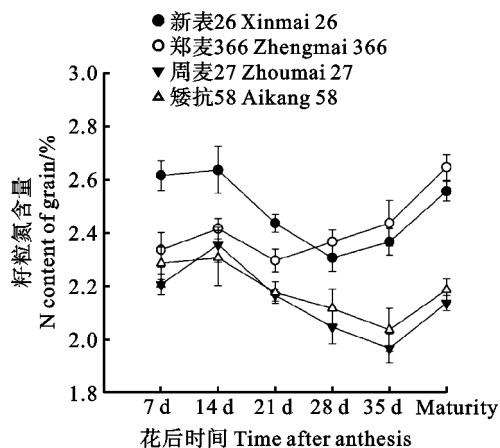


图 1 灌浆期小麦籽粒氮含量变化

Fig. 1 Grain nitrogen content change of wheat during the post-anthesis period

2.2 小麦灌浆期各器官氮素积累与分配特点

随籽粒灌浆进程的推进,小麦地上部、籽粒氮素积累量和分配比例均呈增加趋势,叶、穗壳+穗轴的氮素积累量均呈下降趋势(表 1)。从花后 14 d 至成熟期, HGNC 小麦的籽粒氮素积累量和分配比例均高于 LGNC 小麦;从花后 35 d 至成熟期, HGNC 小麦穗壳、穗轴的氮素积累量和分配比例均低于 LGNC;从花后 28 d 至成熟期, HGNC 小麦茎鞘的氮素积累量和分配比例均低于 LGNC 小麦;叶作为氮素转运的关键营养器官,从花后 21 d 至成熟期, HGNC 小麦叶片的氮素积累量和分配比例均低于 LGNC 小麦。上述结果表明在灌浆中后期, HGNC 小麦的籽粒氮素积累和分配比例高于 LGNC 小麦,叶片和茎鞘则表现出相反规律。

2.3 不同籽粒氮含量小麦品种的氮素转运特性

从表 2 可以看出,2 个 HGNC 品种的氮素转运量(NTA)和转运效率(NTE)均显著高于 2 个 LGNC 品种,其中 NTA 平均高出 26.57%,NTE 平均高出 11.22 个百分点。2 个 HGNC 品种地上部营养器官的氮素转运贡献率(CNTA)也高于 2 个 LGNC 品种,其中两类小麦间叶片、穗壳/穗轴的 CNTA 平均值差异均显著,茎鞘无显著差异。这表明 HGNC 小麦的氮素转运强度较高,尤其是叶片氮素向籽粒转运起着重要作用。

2.4 小麦 Rubisco、可溶性蛋白、非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量变化

在灌浆期,不同籽粒氮含量品种的 Rubisco、

表 1 小麦花后各器官氮素积累与分配
Table 1 Nitrogen accumulation and distribution in different wheat organs during the post-anthesis period

类型 Type	品种 Variety	器官 Organ	1 DAP		7 DAP		14 DAP		21 DAP		28 DAP		35 DAP		成熟期 Maturity stage			
			NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%	NA/(g·m ⁻²)	NR/%
HGNC	新麦 26 Xinmai 26	茎鞘 Stem	6.39±0.20b	34.62	7.90±0.31a	39.43	6.87±0.61a	33.04	5.47±0.30a	25.18	3.62±0.08b	15.92	3.33±0.12b	14.27	3.13±0.14b	13.18		
		叶 Leaf	7.54±0.06b	40.87	7.25±0.98a	36.21	6.82±0.66a	32.81	4.32±0.25b	19.88	2.47±0.41b	10.86	1.18±0.09b	5.07	1.07±0.06b	4.53		
		穗壳+穗轴 Glume+ rachis	4.53±0.24a	24.52	4.03±0.18b	20.11	3.86±0.19a	18.55	3.38±0.26a	15.58	3.16±0.29a	13.88	1.54±0.01a	6.58	1.39±0.04a	5.84		
		籽粒 Grain	—	—	0.85±0.07a	4.25	3.24±0.06a	15.60	8.55±0.19ab	39.36	13.49±0.22a	59.33	17.31±0.09b	74.08	18.16±0.36b	76.46		
		总计 Total	17.94±0.29a	100.00	20.03±1.22a	100.00	20.8±1.02a	100	21.72±0.57a	100	22.74±0.35a	100	23.36±0.07a	100	23.75±0.28a	100		
郑麦 366 Zhengmai 366	郑麦 366 Zhengmai 366	茎鞘 Stem	6.35±0.09b	34.09	7.74±0.71a	39.03	7.21±0.83a	34.33	5.34±0.23a	25.05	3.78±0.31ab	16.81	3.28±0.10b	13.88	3.17±0.09b	13.17		
		叶 Leaf	7.72±0.33b	41.45	7.07±0.83a	35.62	6.62±0.59a	31.53	4.1±0.22b	19.24	2.27±0.24b	10.07	1.28±0.18b	5.43	1.12±0.15b	4.65		
		穗壳+穗轴 Glume+ rachis	4.55±0.09a	24.46	3.96±0.10a	19.97	3.83±0.16a	18.21	2.99±0.42a	14.00	2.87±0.14a	12.76	1.48±0.03a	6.27	1.37±0.07a	5.69		
		籽粒 Grain	—	—	1.07±0.02a	5.38	3.35±0.32a	15.93	8.9±0.35b	41.71	13.59±0.01a	60.37	17.59±0.52b	74.42	18.43±0.54b	76.49		
		总计 Total	18.09±0.23a	100	19.84±0.34a	100	21.01±0.81a	100	21.33±0.51a	100	22.52±0.52a	100	23.64±0.79a	100	24.1±0.65a	100		
周麦 27 Zhoumai 27	周麦 27 Zhoumai 27	茎鞘 Stem	6.51±0.27ab	37.70	7.11±0.59a	36.62	6.6±0.37a	32.40	5.6±0.26a	25.08	4.17±0.32a	17.95	3.97±0.34a	16.40	3.72±0.30a	15.16		
		叶 Leaf	6.66±0.36a	38.56	7.15±0.73a	36.85	6.99±0.67a	34.30	5.32±0.28a	23.83	3.49±0.45a	15.03	2.12±0.05a	8.75	1.81±0.12a	7.37		
		穗壳+穗轴 Glume+ rachis	4.10±0.17b	23.74	4.28±0.30b	22.08	4.12±0.35b	20.21	3.31±0.25b	14.84	3.02±0.17b	13.01	2.07±0.08b	8.57	1.76±0.09b	7.18		
		籽粒 Grain	—	—	0.86±0.11a	4.45	2.67±0.34a	13.09	8.1±0.04ab	36.26	12.54±0.31a	54.01	16.04±0.79a	66.28	17.25±0.88a	70.29		
		总计 Total	17.27±0.60b	100	19.40±0.69a	100	20.36±0.55a	100	22.33±0.48a	100	23.22±0.61a	100	24.21±0.58a	100	24.54±0.73a	100		
矮抗 58 Aikang 58	矮抗 58 Aikang 58	茎鞘 Stem	6.84±0.17a	38.39	7.17±0.38a	37.20	6.36±0.77a	31.64	5.34±0.09a	23.88	4.25±0.30a	18.17	3.92±0.39a	16.16	3.74±0.39a	15.21		
		叶 Leaf	6.82±0.35a	38.27	7.15±0.84a	37.13	7.00±0.78a	34.79	5.36±0.40a	23.97	3.5±0.50a	14.97	2.16±0.08a	8.92	1.97±0.17a	8.04		
		穗壳+穗轴 Glume+ rachis	4.16±0.15b	23.35	4.12±0.40a	21.39	4.04±0.37b	20.07	3.67±0.26b	16.43	3.11±0.40b	13.30	2.1±0.14b	8.66	1.73±0.13b	7.05		
		籽粒 Grain	—	—	0.83±0.11a	4.28	2.72±0.26a	13.50	7.98±0.23a	35.71	12.53±0.45a	53.56	16.05±0.23a	66.26	17.12±0.25a	69.70		
		总计 Total	17.83±0.58ab	100	19.27±0.37a	100	20.12±0.91a	100	22.36±0.67a	100	23.39±0.34a	100	24.22±0.21a	100	24.56±0.36a	100		

1 DAP~35 DAP 分别指花后 1~35 d。NA 和 NR 分别代表氮素积累量和分配比例。“—”代表无。同列数据后不同字母表示不同小麦品种间同一时期和同一器官在 0.05 水平上差异显著。下表同。
1 DAP~35 DAP refer to 1~35 days after anthesis, respectively. NA and NR refer to nitrogen accumulation and nitrogen distribution ratio, respectively. “—” indicates missing data. Different letters after the values in the same columns indicate significant differences at 0.05 level among different wheat varieties of the same period and organ. The same in table 2.

可溶性蛋白、非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量变化趋势基本一致,均从开花期开始上升,在花后 7 d 达到峰值后下降(图 2)。在花后 28 d, HG-NC 小麦的 Rubisco、可溶性蛋白、非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量平均值较花后 14 d 分别降低了 62.04%、60.97%、47.13% 和 64.73%, LGNC 小麦分别降低 45.44%、52.21%、38.53% 和 46.63%,表明在灌浆中后期, HGNC 小麦的 Rubisco、可溶性蛋白和非可溶性蛋白降解速率较快,氮代谢强度不及 LGNC 小麦。

2.5 小麦蛋白水解酶活性变化

内肽酶(EP)、氨肽酶(AP)、羧肽酶(CP)是叶片衰老过程中与蛋白质降解有关的主要酶类,其活性反映了叶片的衰老进程^[20]。EP、AP、CP 活性在灌浆期变化趋势较一致,从花后 1 d 到花后 21 d 均逐渐上升,在花后 21 d 达到峰值,而后呈下降趋势(图 3)。两类小麦间,三种酶活性差异在花后 21 d 均达到最大, HGNC 小麦的 EP、AP、CP 活性平均值较 LGNC 小麦分别高 24.53%、18.24% 和 13.31%。由此可见, HGNC 小麦的蛋白水解强度较高。

表 2 小麦氮素转运特性

Table 2 Nitrogen translocation characteristics of wheat

品种 Variety	NTA/(g · m ⁻²)	NTE/%	CNTA/%		
			叶 Leaves	茎鞘 Stem	穗壳+穗轴 Glume + rachis
新麦 26 Xinmai 26	12.87±0.31a	69.71±0.26a	35.65±1.28a	17.96±0.78a	17.32±1.54a
郑麦 366 Zhengmai 366	12.96±0.41a	69.58±1.24a	35.86±3.24a	17.24±0.56a	17.28±0.52a
周麦 27 Zhoumai 27	9.97±0.96b	57.68±3.56b	28.10±1.73b	16.08±2.43a	13.59±1.89b
矮抗 58 Aikang 58	10.39±0.99b	58.18±3.68b	28.33±1.90b	18.13±3.08a	14.21±1.50b

同列数值后不同小写字母表示品种间差异达 0.05 显著水平。NTA、NTE 和 CNTA 分别指地上部氮素转运量、氮素转运效率和氮素转运贡献率。

Different letters after the values in the same columns indicate significant differences among varieties at 0.05 level. NTA, NTE and CNTA refer to nitrogen translocation amount, nitrogen translocation efficiency and contribution of nitrogen translocation, respectively.

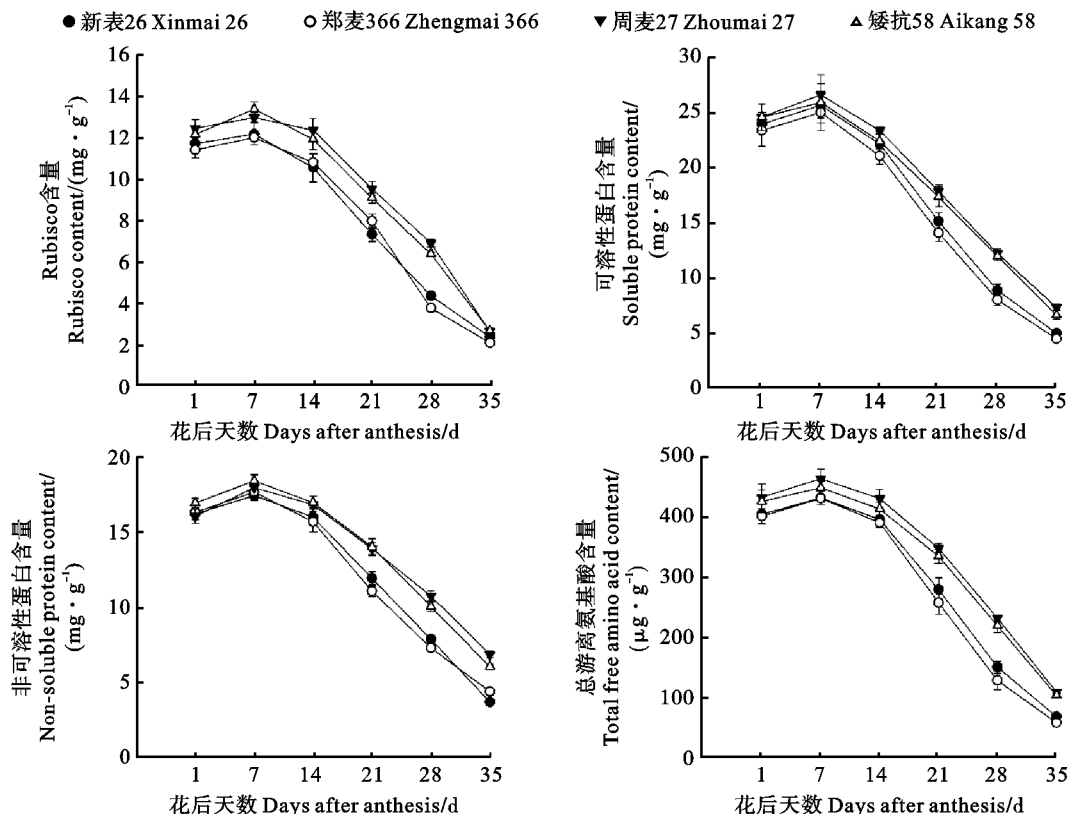


图 2 小麦旗叶 Rubisco、可溶性蛋白、非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量变化

Fig. 2 Rubisco enzyme, soluble protein, insoluble protein, and total free amino acid content changes of flag leaves in wheat

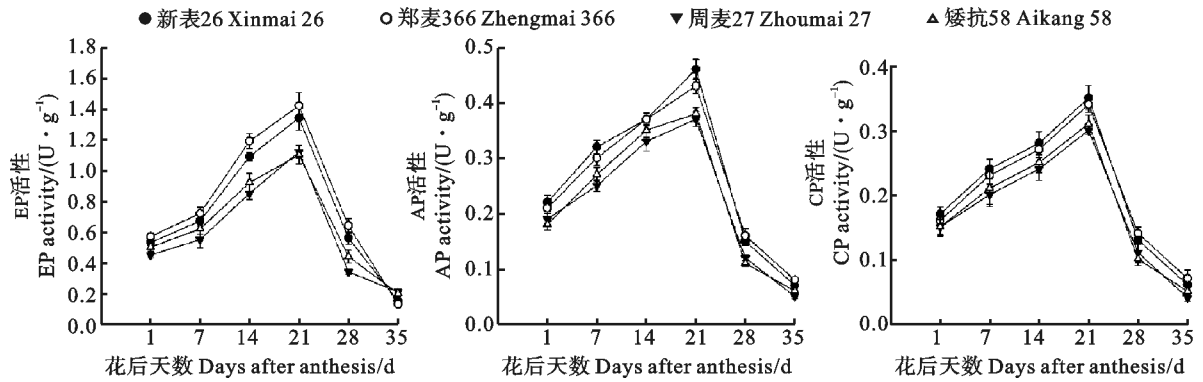


图 3 小麦旗叶内肽酶(EP)活性、氨肽酶(AP)活性和羧肽酶(CP)活性变化

Fig. 3 Endopeptidase(EP), aminopeptidase(AP) and carboxypeptidase(CP) activity changes of flag leaves in wheat

3 讨论

小麦籽粒氮含量存在基因型差异。张庆江等研究表明,春小麦籽粒氮含量在灌浆期基本呈“凹”形曲线变化,籽粒氮素积累量曲线呈“S”形曲线变化,但籽粒氮含量与氮素转运效率相关不显著^[2]。籽粒灌浆过程氮素主要来自花前营养器官贮存氮素的转运^[21]。与低籽粒氮含量(HGNC)小麦相比,高籽粒氮含量(LGNC)小麦营养器官向籽粒转运的氮素较多^[8,22]。不同品质类型小麦籽粒氮含量差异较大,强筋小麦叶片的氮素转运强度大于中筋和弱筋小麦^[9]。本研究结果与上述观点基本一致,在灌浆中后期 HGNC 小麦主要营养器官(叶和茎鞘)的氮素积累量和分配比例低于 LGNC 小麦,氮素转运量和转运效率较高,这是 HGNC 籽粒氮含量在灌浆中后期高于 LGNC 小麦的重要原因。此外,本研究中两类小麦的籽粒氮含量与氮素转运强度显著相关,这与春小麦的研究结果不相一致,这可能与试验土壤肥力差异和栽培管理不同有关。

小麦灌浆中后期叶片衰老进程进一步加强,伴随叶片蛋白降解快慢所体现出的氮素转运强度显著影响籽粒氮素积累。本研究表明,灌浆中后期 HGNC 小麦的 Rubisco、可溶性蛋白、非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量下降速度较 LGNC 小麦明显,蛋白水解酶活性较 LGNC 小麦高。源器官、组织和亚细胞储存的氮形态及总量影响着向氮素库器官的转运和分配^[21]。Rubisco 作为光合作用主要酶及重要的储藏蛋白^[23-24],其降解过程影响光合作用和籽粒氮含量。随着叶片衰老,Rubisco 活性与叶片氮含量成正比,Rubisco 活性及光合作用同步下降^[25]。现代小麦品种花后的

光合速率、氮素转运强度、Rubisco 含量和活性高于早期品种^[5,26],表明协调氮素转运与 Rubisco 降解过程是获得更高产量的重要途径。Rubisco 降解缓慢对灌浆中后期较高光合作用的维持具有作用,从而促进光合产物更多地积累,使籽粒氮含量经“稀释效应”而降低,这是 LGNC 小麦的籽粒氮含量相对低的原因之一。本研究中 HGNC 小麦叶片的 Rubisco、可溶性蛋白和非可溶性蛋白和总游离氨基酸含量较 LGNC 小麦下降快,与灌浆中后期氮素转运强度较高相对应,同时 HGNC 小麦在此时期的光合产物积累较少,这是 HGNC 小麦具有较高籽粒氮含量的生理机制之一。这与含有功能性 *NAM-B1* 等位基因的小麦表现出叶片早衰、灌浆期较短、籽粒蛋白含量提高的研究结果相一致^[28],也与小麦品种遗传改良过程中籽粒产量遗传增益提高伴随籽粒氮含量下降的研究结果相符^[5-6,27]。调控灌浆中后期叶片 Rubisco 为主的蛋白降解过程,可能是实现小麦高产、优质育种目标所需考虑的策略。通过分子遗传学研究 Rubisco 积累、降解与活性,以及籽粒产量和氮含量之间的遗传变异,解析其遗传基础、生化和酶学机制,将是提高氮素利用率和增加籽粒氮积累的重要研究方向^[29-30]。

蛋白水解酶是反映叶片衰老程度的重要生理指标。本研究中蛋白水解酶 EP、AP、CP 活性表现为 HGNC 小麦在花后 7 ~ 21 d 高于 LGNC 小麦,两者在花后 21 d 达到最大差异,这与不同品质的小麦在灌浆中后期的蛋白水解酶研究结果一致^[14-15]。旗叶中 EP、AP、CP 酶活性与 Rubisco 含量、可溶性蛋白含量、非可溶性蛋白含量和总游离氨基酸含量变化相对应,蛋白水解酶活性高,则相关蛋白含量低,叶片氮素转运至籽粒中的数量

也较多。这解释了 HGNC 小麦的氮素转运强度高于 LGNC 小麦的现象,且叶片氮素转运贡献率高于其他营养器官。

籽粒氮含量形成是复杂的生理生化过程,受遗传调控和环境共同影响,应进一步研究通过调控灌浆中后期关键酶基因表达和活性以提高籽粒氮含量的措施,为高产、优质育种目标及栽培管理技术提供依据。

4 结论

HGNC 小麦在灌浆后期至成熟期的籽粒氮含量显著高于 LGNC 小麦。两者籽粒氮含量差异受氮素分配、转运影响。灌浆中后期旗叶的 Rubisco 含量、可溶性蛋白含量和蛋白水解酶活性是影响小麦籽粒氮含量的重要生理基础。

参考文献:

- [1] BARNEIX A J. Physiology and biochemistry of source-regulated protein accumulation in the wheat grain [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(5): 581.
- [2] 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[J]. *作物学报*, 1997, 23(6): 712.
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 [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(6): 712.
- [3] BARRACLOUGH P B, LOPEZ-BELLIDO R, HAWKESFORD M J. Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilisation of nitrogen during grain-filling in wheat [J]. *Field Crops Research*, 2014, 156: 242.
- [4] TIAN Z, LI Y, LIANG Z, et al. Genetic improvement of nitrogen uptake and utilization of winter wheat in the Yangtze River Basin of China [J]. *Field Crops Research*, 2016, 196: 251.
- [5] PENG C, ZHANG Z, LI Y, et al. Genetic improvement analysis of nitrogen uptake, utilization, translocation, and distribution in Chinese wheat in Henan Province [J]. *Field Crops Research*, 2022, 277: 108406.
- [6] GAJU O, ALLARD V, MARTRE P, et al. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars [J]. *Field Crops Research*, 2014, 155: 213.
- [7] ZHOU B, SERRET M D, PIE J B, et al. Relative contribution of nitrogen absorption, remobilization, and partitioning to the ear during grain filling in Chinese winter wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1351.
- [8] 杨延兵, 高荣岐, 尹燕桦, 等. 不同品质小麦氮素分配及利用率的¹⁵N 示踪研究[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(5): 830.
YANG Y B, GAO R Q, YIN Y P, et al. Nitrogen distribution and use efficiency of wheat of different quality types using ¹⁵N tracing technique [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(5): 830.
- [9] 赵淑章, 季书勤, 王绍中, 等. 不同品质类型冬小麦氮素积累及分布与运转特点[J]. *麦类作物学报*, 2005, 25(4): 109.
ZHAO S Z, JI S Q, WANG S Z, et al. Study on the nitrogen accumulation, distribution and transport in common wheats with different gluten [J]. *Acta Triticeae Crops*, 2005, 25(4): 109.
- [10] MAKINO A. Rubisco and nitrogen relationships in rice: Leaf photosynthesis and plant growth [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2003, 49(3): 319.
- [11] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants [J]. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9.
- [12] FOYER C H, NOCTOR G. Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism: Advances in photosynthesis and respiration [M]. Dordrecht: Springer, 2002, 24. doi: 10. 1007/0-306-48138-3_2
- [13] 高玲, 江力, 张荣銮. 小麦旗叶 Rubisco 周转与籽粒含氮量的关系[J]. *植物生理学报*, 2001, 27(2): 119.
GAO L, JIANG L, ZHANG R X. Relationship between rubisco turnover of flag leaf and nitrogen content of grains in wheat [J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2001, 27(2): 119.
- [14] 张鹏, 姚金保, 姚国才, 等. 不同品质类型小麦灌浆期旗叶 Rubisco 降解变化研究[J]. *麦类作物学报*, 2010, 30(6): 1085.
ZHANG P, YAO J B, YAO G C, et al. Rubisco degradation in flag leaf of different types of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2010, 30(6): 1085.
- [15] 王小燕, 于振文. 不同小麦品种主要品质性状及相关酶活性研究[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(10): 1980.
WANG X Y, YU Z W. Differences in characteristics of quality and related enzymes activity of different wheat cultivars [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(10): 1980.
- [16] TEGEDER M, MASCLAUX-DAUBRESSE C. Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use [J]. *The New Phytologist*, 2018, 217(1): 35.
- [17] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(1-2): 248.
- [18] ROSEN H. A modified ninhydrin colorimetric analysis for amino acids [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1957, 67(1): 10.
- [19] SERRANO S, RINCÓN F, GARCÍA-OLMO J. Cereal protein analysis via Dumas method: Standardization of a micro-method using the EuroVector elemental analyser [J]. *Journal of Cereal Science*, 2013, 58(1): 31.
- [20] 印莉萍, 柴小清, 李丹, 等. 不同小麦品种叶片衰老过程中谷氨酰胺合成酶和蛋白水解酶的活性变化[J]. *山西师大学报(自然科学版)*, 1997, 11(1): 46.

- YIN L P, CHAI X Q, LI D, *et al.* Changes of glutamine synthesis and proteolyase in different wheat species during the leaves nature senescence [J]. *Journal of Shanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 1997, 11(1): 46.
- [21] PADHAN B K, SATHEE L, JAIN V. Nitrogen remobilization and its importance in nitrogen use efficiency (NUE) of crops [J]. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 90(12): 2251.
- [22] 丰明乾, 孙俊荣, 郭嵩光. 小麦灌浆期旗叶蛋白质运转与籽粒蛋白质积累的关系[J]. *陕西农业科学*, 1999, 45(2): 1
- FENG M Q, SUN J R, GUO A G. Relationship between protein content in flag leaf and grain protein accumulation at wheat filling stage [J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 1999, 45(2): 1.
- [23] EVANS J R, POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(8): 755.
- [24] MAKINO A, NAKANO H, MAE T. Effects of growth temperature on the responses of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase, electron transport components, and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice, and their relationships to photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 1994, 105(4): 1231.
- [25] EVANS J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Physiology*, 1983, 72(2): 297.
- [26] TIAN Z W, CHAI H M, GUO H, *et al.* Genetic improvement of photosynthetic nitrogen use efficiency of winter wheat in the Yangtze River Basin of China [J]. *Field Crops Research*, 2024, 305. DOI: 10.1016/j.fcr.2023.109199.
- [27] DE OLIVEIRA S A, CIAMPITTI I A, SLAFER G A, *et al.* Nitrogen utilization efficiency in wheat: A global perspective [J]. *European Journal of Agronomy*, 2020, 114: 126008.
- [28] CHEN X Y, SONG G Q, ZHANG S J, *et al.* The allelic distribution and variation analysis of the *NAM-B1* gene in Chinese wheat cultivars [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(6): 1295.
- [29] HIREL B, GALLAIS A. Rubisco synthesis, turnover and degradation: some new thoughts on an old problem [J]. *New Phytologist*, 2006, 169(3): 447.
- [30] MASCLAUX-DAUBRESSE C, DANIEL-VEDELE F, DECHORGNAT J, *et al.* Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture [J]. *Annals Botany*, 2010, 105(7): 1149.