

# 氮、磷、钾对豫麦50旗叶蔗糖和籽粒淀粉积累的影响\*

李友军<sup>1,2\*\*</sup> 熊瑛<sup>1,3</sup> 陈明灿<sup>1</sup> 骆炳山<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>河南科技大学农学院,洛阳 471003; <sup>2</sup>华中农业大学植物科学技术学院,武汉 430070; <sup>3</sup>河南农业大学国家小麦工程研究中心,郑州 450002)

**【摘要】**以豫麦50为对象,探讨了氮、磷、钾对小麦旗叶中蔗糖的积累及相关酶活性以及籽粒中淀粉含量和组分的影响。结果表明,施氮可以增加灌浆前期旗叶中的糖含量,施钾则提高了灌浆后期旗叶中的糖含量,而施磷则对旗叶中的糖含量影响不大。施氮、磷、钾均能增加蔗糖合成酶活性,但它们的作用时间不同:施氮活性增加在籽粒灌浆中期,施磷在灌浆前期,而施钾在灌浆前、中期。但氮亦可增加花后24 d的磷酸蔗糖合成酶活性,施磷增加了灌浆前、中期磷酸蔗糖合成酶活性,施钾则增加了灌浆后期旗叶磷酸蔗糖酶活性。施氮、磷、钾都提高了籽粒中总糖含量,增加籽粒中淀粉含量,其中施钾效果最为明显。施磷提高籽粒中直链淀粉的积累,而施钾则显著提高了籽粒中支链淀粉的含量。

**关键词** 糖 淀粉 酶活性 弱筋小麦 氮 磷 钾

**文章编号** 1001-9332(2006)07-1196-05 **中图分类号** Q945.1 **文献标识码** A

**Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization on sucrose accumulation in flag leaf and starch accumulation in kernel of weak gluten wheat.** LI Youjun<sup>1,2</sup>, XIONG Ying<sup>1,3</sup>, CHEN Mingcan<sup>1</sup>, LUO Bing-shan<sup>2</sup> (<sup>1</sup>College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China; <sup>2</sup>College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; <sup>3</sup>National Engineering Research Center for Wheat, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(7): 1196~1200.

With weak gluten wheat Yumai 50 as test material, this paper studied the sucrose accumulation in flag leaf and starch accumulation in kernel under effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization. The results showed that nitrogen and potassium fertilization increased the sugar content in flag leaf at early and late filling stage, respectively, while phosphorous fertilization had little effect. Nitrogen, phosphorous, and potassium fertilization increased the sucrose-synthase activity in flag leaf, but the effect differed with time, i.e., at mid filling stage for nitrogen fertilization, early filling stage for phosphorous fertilization, and early and mid stage for potassium fertilization. As for the sucrose phosphate-synthase activity in flag leaf, it was increased by nitrogen fertilization in 24 days after anthesis, by potassium fertilization at early and mid filling stage, and by phosphorus fertilization at late filling stage. Nitrogen, phosphorus and potassium fertilization increased the sugar and starch contents in kernel, and the effect of potassium fertilization was most significant. Phosphorus fertilization increased the accumulation of amylose, while potassium fertilization improved that of amylopectin in kernel.

**Key words** Sugar, Starch, Enzyme activity, Weak gluten wheat, Nitrogen, Phosphorus, Potassium.

## 1 引言

淀粉是小麦籽粒的重要成分,约占籽粒干重的65%。以往人们在研究小麦品质时,只强调了蛋白质数量和质量的作用,而忽略了淀粉对小麦品质的影响。小麦属于糖叶植物,叶片光合产物主要以蔗糖的形式存在和输出。影响小麦叶片中蔗糖合成的酶有蔗糖合成酶(SS)和磷酸蔗糖合成酶(SPS)<sup>[5,14,18]</sup>。蔗糖运输到籽粒中并降解生成尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖后才能用来合成淀粉。许多学者对小麦叶片中磷酸蔗糖合成酶进行了研

究<sup>[7,8,11,12,14,15,20]</sup>,但多数是把立足点放在品种间差异的研究上;也有一些学者就施氮量对小麦产量和蛋白质含量的影响做了较为深入的研究<sup>[1,9,16]</sup>。而关于氮、磷、钾三大营养元素对旗叶蔗糖和籽粒淀粉积累的影响目前尚鲜见报道。本研究以弱筋小麦豫麦50为对象,探讨了氮、磷、钾对小麦旗叶蔗糖的积累及相关酶活性的影响,研究了籽粒中淀粉含量及组分的变化规律。

\* 国家“十五”重大科技攻关资助项目(2001BA507A02)。

\*\* 通讯联系人。E-mail: kdlyi@sina.com

2005-07-20 收稿, 2006-05-08 接受。

## 2 材料与方法

### 2.1 供试材料

试验于 2002~2003 年在河南科技大学试验农场进行。土壤质地为壤土,0~40 cm 土层的养分含量依次为有机质 1.99%, 碱解氮  $35.27 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 速效磷  $5.98 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 速效钾  $120 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。供试品种为豫麦 50(弱筋小麦)。试验设 4 个处理, 分别为对照(不施肥, CK), 施纯氮  $207 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (简称氮, N), 施磷  $P_2O_5 135 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (简称磷, P), 施钾  $KO_2 112.5 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (简称钾, K)。2002 年 10 月 26 日播种, 随机区组排列, 重复 3 次, 基本苗  $2.4 \times 10^6 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。小区为  $2.55 \text{ m} \times 6 \text{ m}$ 。常规管理, 氮肥 60% 作底肥, 40% 在拔节期随水追入, 磷钾肥作底肥一次性施入。

### 2.2 取样方法

在各小区选择同天开花、表现一致且生长良好的穗挂牌标记足量, 以后每隔 6 d 取样 1 次至收获, 每区每次取 20 个穗,  $105^\circ\text{C}$  杀青后  $70^\circ\text{C}$  下烘干, 取 50 粒称样品干重, 其余样品用于测定可溶性总糖和淀粉含量。取穗同时每小区取旗叶 20 片, 5 片烘干称重, 用于测定可溶性总糖和蔗糖含量, 另外 15 片经液氮速冻 30 min 后置于  $-70^\circ\text{C}$  冰箱保存, 用于酶活性的测定。

### 2.3 测定方法

#### 2.3.1 可溶性总糖和蔗糖含量的测定

采用蒽酮比色法<sup>[21]</sup>。

#### 2.3.2 直链淀粉和支链淀粉含量测定

用何照范<sup>[6]</sup>的方法酶液提取参照 Douglas 等<sup>[2]</sup>和 Ou-Lee 等<sup>[10]</sup>的方法, 略做改动: 取样品 0.5 g 左右, 称重后倒入研钵, 加 5 ml 100 mmol · L<sup>-1</sup> pH 7.5 的 Hepes-NaOH 缓冲液, 冰浴研磨,  $10000 \times g$  冷冻离心 10 min。

SS 和 SPS 活性测定分别参照 Douglas 等<sup>[2]</sup>、Ou-Lee 等<sup>[10]</sup>、於新建<sup>[19]</sup>和 Wardlaw<sup>[17]</sup>的方法: 取 50 μl 粗酶液, 加入 50 μl 100 mmol · L<sup>-1</sup> pH 7.5 的 Hepes-NaOH 缓冲液, 20 μl 50 mmol · L<sup>-1</sup> 的  $MgCl_2$ , 20 μl 100 mmol · L<sup>-1</sup> 的尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG), 20 μl 100 mmol · L<sup>-1</sup> 的果糖(SPS 活性测定用 20 μl 100 mmol · L<sup>-1</sup> 的 6-磷酸果糖),  $30^\circ\text{C}$  水浴中反应 30 min 后, 加入 200 μl 2 mol · L<sup>-1</sup> 的 NaOH 终止反应, 加入 1.5 ml 浓 HCl 和 0.5 ml 0.1% 的间苯二酚, 摆匀后置于  $30^\circ\text{C}$  水浴保温 10 min, 冷却后置于 480 nm 处比色测定蔗糖的含量。

## 3 结果与分析

### 3.1 氮、磷、钾对旗叶糖含量的影响

由图 1 可以看出, 各处理间旗叶可溶性总糖含量的变化趋势不同。其中, 氮、钾处理为“M”型曲线, 而磷和对照则为单峰曲线。氮处理的高峰分别出现在花后 12 d 和 24 d, 钾处理出现在花后 12 d 和 30 d, 磷和 CK 处理均出现在花后 12 d。说明在花后

12 d 之前是旗叶可溶性总糖的积累期, 随后开始向籽粒运转。氮和钾处理在后期又出现一高峰值, 说明氮和钾可以延缓旗叶的衰老, 使其光合功能期延长。与对照相比, 氮处理在花后 30 d 前旗叶可溶性总糖含量一直高于对照, 在开花初期和花后 24 d 达到极显著水平, 进一步说明氮素能延缓旗叶的衰老。而其他处理只在开花当天的糖含量显著高于对照, 磷处理在花后 30 d 显著高于对照。

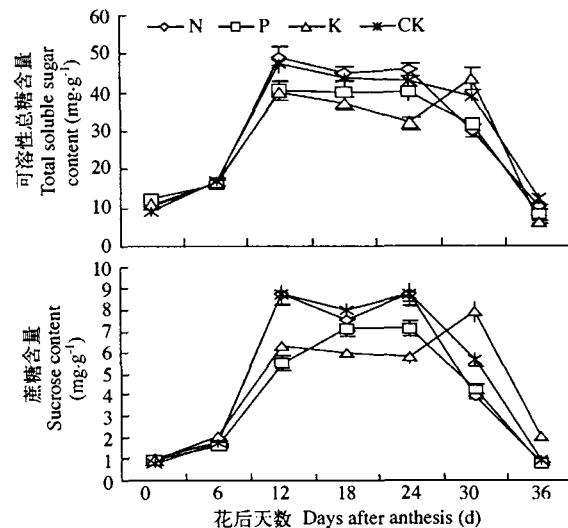


图 1 氮、磷、钾对豫麦 50 旗叶可溶性总糖含量和蔗糖含量的影响  
Fig. 1 Effect of N, P and K on total soluble sugar and sucrose contents in flag leaf of YM50.

旗叶蔗糖含量的变化与总糖含量的变化趋势基本相同(图 1), 但对照处理为“M”型曲线, 磷处理的高峰值出现在花后 18 d 并维持一段时间, 花后 24 d 开始迅速下降。

### 3.2 氮、磷、钾对旗叶 SS、SPS 活性的影响

#### 3.2.1 对旗叶 SS 活性的影响

研究表明, SS 在光合器官中具有催化蔗糖合成的能力<sup>[5, 18]</sup>。由图 2 可以看出, 在小麦灌浆期间旗叶 SS 活性呈单峰曲线变化。开花后开始下降, 花后 6 d 开始上升, 峰值出现时间处理间存在差异。钾处理出现在花后 18 d, 其余处理都出现在花后 24 d, 而后迅速降低。处理间比较, 施氮和施钾能增加灌浆前、中期旗叶中的 SS 活性, 在开花初期和花后 18 d 显著高于对照。施磷在花后 10 d 之前显著提高了旗叶 SS 活性, 而在灌浆后期, 单施氮、磷、钾均降低了 SS 活性, 降低幅度为钾 > 磷 > 氮。

#### 3.2.2 对旗叶 SPS 活性的影响

SPS 是以 UDPG 为供体、以 F-6-P 为受体的糖转移酶, 合成磷酸蔗糖。磷酸蔗糖在磷酸蔗糖酯酶的作用下脱磷酸形成蔗糖。SPS 控制小麦叶片内蔗糖的合成, 保障叶绿体内

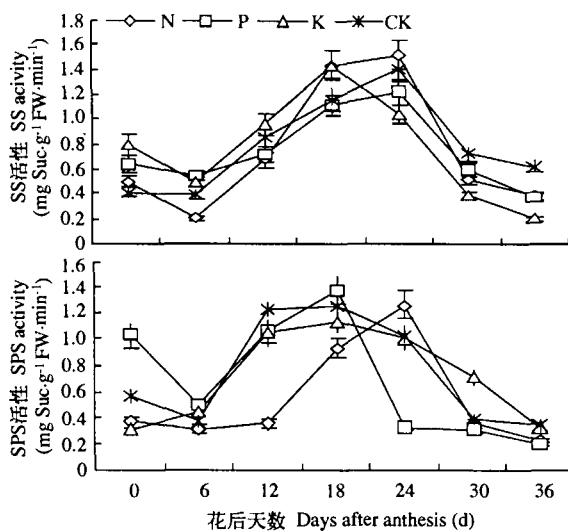


图2 氮、磷、钾对豫麦50旗叶SS活性和SPS活性的影响  
Fig. 2 Effect of N, P and K on SS and SPS activities in flag leaf of YM50.

光合碳代谢、蔗糖输出、淀粉积累的平衡。因此,SPS活性的高低代表了旗叶光合产物转化为蔗糖的能力<sup>[13]</sup>。小麦旗叶中SPS活性的变化趋势为单峰曲线(图2),各处理达到峰值的时间为:氮处理在花后24 d,其余处理均在花后18 d,而后迅速降低。处理间相比,施磷可以显著提高了花后10 d前旗叶中SPS活性,而施钾则显著提高了籽粒灌浆后期旗叶中的SPS活性,施氮则显著提高了花后24 d SPS的活性。

### 3.3 氮、磷、钾对籽粒可溶性总糖和淀粉含量的影响

**3.3.1 对籽粒可溶性总糖含量的影响** 由图3可以看出,氮、钾处理籽粒可溶性总糖含量一直呈下降趋势,而磷、对照处理则表现为花后6~12 d上升而后迅速降低的趋势,说明施氮、施钾处理可以促进籽粒总糖的转化、淀粉的合成。氮、磷、钾处理在花后18 d以后总糖含量变化缓慢,对照处理则在花后24 d以后总糖缓慢降低。花后12 d之前氮、磷、钾处理籽粒

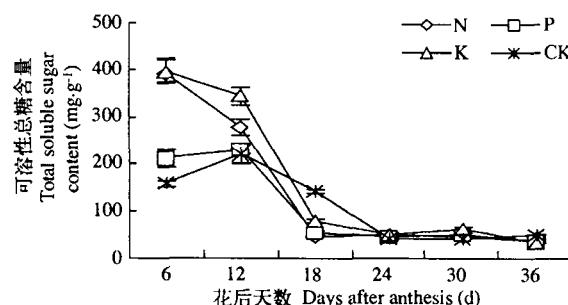


图3 氮、磷、钾对豫麦50籽粒中可溶性总糖含量的影响  
Fig. 3 Effect of N, P and K on total soluble sugar content in kernel of YM50.

总糖含量基本显著高于对照,花后18 d左右则显著低于对照;在籽粒的灌浆过程中总糖含量以钾处理最高,氮处理次之,磷处理最低。说明施氮、磷、钾均能够提高籽粒中可溶性总糖的含量,而施钾的效果最为明显。

**3.3.2 对籽粒淀粉含量的影响** 由图4可以看出,施氮、施磷和施钾处理在籽粒灌浆过程中直链淀粉含量均高于对照,除开花初期以外,其余各时期均达到显著或极显著水平,以磷处理最高,钾处理次之,氮处理最低。说明氮、磷、钾均能增加籽粒中直链淀粉的积累,其中以磷处理最显著。

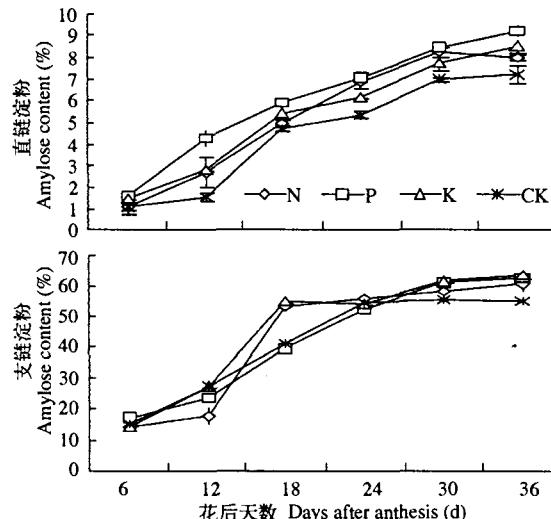


图4 氮、磷、钾对豫麦50籽粒直链淀粉和支链淀粉含量的影响  
Fig. 4 Effect of N, P and K on amylose and amylopectin contents in kernel of YM50.

图4结果表明,各处理支链淀粉增加趋势基本一致,即随着花后天数的增加,支链淀粉含量呈递增趋势。氮、钾处理支链淀粉含量在灌浆期均高于对照,磷处理则在花后24 d前低于对照,而后高于对照;成熟时籽粒支链淀粉含量以钾处理最高,磷处理次之,氮处理再次,对照处理最低。说明氮、磷、钾均能增加籽粒支链淀粉的积累,以钾处理最好。其中磷显著增加了直链淀粉含量,而钾主要提高了支链淀粉的积累。

### 3.4 氮、磷、钾对籽粒灌浆和千粒重的影响

由图5可以看出,籽粒重量随灌浆过程的推进而逐渐增加,整个过程呈“S”型。而处理间灌浆速率的大小存在差异:在开花初期,对照处理的籽粒灌浆速率要高于其他处理;在花后6~24 d,其他处理均高于对照,磷、钾处理则在灌浆后期仍能保持较高的灌浆速率,说明磷、钾能促进籽粒干物质的积累,从而为较高的籽粒重量奠定了基础。成熟时氮、磷、钾、

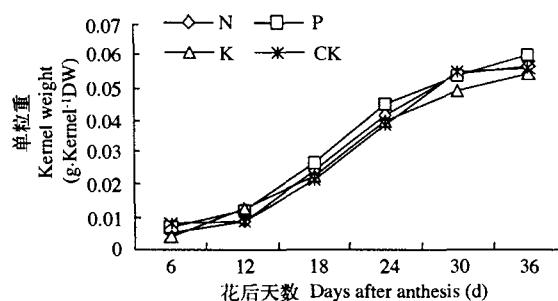


图5 氮、磷、钾对豫麦50糖浆期粒重的影响

Fig.5 Effect of N, P and K on kernel weight of YM50.

对照4个处理的千粒重分别为53.62、51.87、54.47和51.75 g, 表现为钾>氮>磷>对照, 处理间差异达极显著水平, 钾、氮处理的千粒重显著高于磷和对照处理( $F=19.29 > F_{0.01}=9.78$ ).

#### 4 讨 论

氮、磷、钾是植物必需的3种营养元素, 对弱筋小麦旗叶可溶性总糖和蔗糖含量的影响不同。研究结果表明, 施氮可以增加灌浆前期旗叶糖含量, 施钾则可提高灌浆后期旗叶糖含量, 而施磷对旗叶中的糖含量影响不大。说明氮可以提高旗叶的光合同化能力, 使SS活性增加, 光合作用产物向蔗糖的转化速率加快, 光合产物的供应能力增强。钾可以延缓旗叶的衰老。

一般认为, 植物细胞总蔗糖的合成主要由SPS和蔗糖磷酸酯酶(Suc-6-Pase)催化<sup>[3,4]</sup>, 其中SPS是蔗糖合成调节的关键酶。有研究证明, SS也具有较强的催化蔗糖合成的能力<sup>[5,18]</sup>。本研究表明, SPS与SS活性出现的高峰时间存在异步性。潘庆民等<sup>[11,12]</sup>推测在旗叶的蔗糖合成中出现SPS和SS活性表现出的时间上的异步性, 可能是光合作用和籽粒淀粉积累对蔗糖合成分别进行前馈调节和反馈调节。而施氮、磷则使两者最高活性出现的时间相同。施氮、磷、钾及对照旗叶SPS活性高峰值出现的时间分别是花后24、18、18和18 d, 而SS活性最高峰则出现在花后24、18、24和24 d。与对照相比, 施氮、钾均能增加SS活性, 但其作用时间不同, 施氮籽粒灌浆中期SS活性增加, 而施钾则在灌浆前、中期提高了SS活性。研究结果还表明, 施氮可以增加旗叶SPS活性的峰值高度, 施磷增加籽粒灌浆前、中期旗叶的SPS活性, 施钾则可增加籽粒灌浆后期旗叶的SPS活性。相关分析表明, 旗叶蔗糖含量变化与SS活性或SPS活性呈显著正相关, 其中施氮、施磷处理与SS活性呈显著正相关, 相关系数分别为0.8845\*、

0.8769\*\*, 而施钾处理则与SPS活性呈显著正相关, 相关系数为0.8082\*( $R_{0.05}=0.755, R_{0.01}=0.875$ )。可见, SS和SPS是影响旗叶蔗糖合成的关键酶, 而造成不同营养元素影响不同酶活性的生理基础还有待于进一步研究。

施氮、磷、钾均提高籽粒总糖含量, 说明施肥能够促进旗叶蔗糖向籽粒运转, 保证了籽粒蔗糖的供应, 从而增加籽粒淀粉含量, 其中施钾效果最为明显, 施氮效果最小。磷可以提高籽粒直链淀粉的积累, 而钾则显著提高了籽粒支链淀粉含量。

小麦旗叶是重要的光合器官, 旗叶中蔗糖的合成和可溶性总糖的含量影响籽粒中糖的含量、淀粉的积累以及籽粒重量的增加。对籽粒灌浆过程中旗叶中的糖含量与籽粒中的糖、淀粉及粒重的变化做相关分析表明:旗叶中蔗糖和可溶性总糖的变化呈极显著正相关, 籽粒中可溶性总糖的转化与直链淀粉和支链淀粉的积累及粒重变化呈显著负相关, 而籽粒中直链淀粉和支链淀粉的积累与粒重变化呈显著正相关, 相关系数分别为0.990\*\*、-0.908\*、-0.900\*、-0.866\*、0.992\*\*、0.906\*( $R_{0.05}=0.811, R_{0.01}=0.917$ )。而旗叶中蔗糖的合成和可溶性总糖含量与籽粒糖含量直接关系不大, 说明在旗叶中合成的碳水化合物向籽粒运转过程中可能受到某些因素的影响。这一转运过程还有待于进一步研究。

#### 参考文献

- Cui Z-L (崔振岭), Shi L-W (石立委), Xu J-F (徐久飞), et al. 2005. Effect of N fertilization on winter wheat grain yield and its crude protein content and apparent N losses. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 16(11): 2071~2075 (in Chinese)
- Douglas CD, Stung MK, Frederick CF. 1988. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in development kernels of two inbreds of maize. *Plant Physiol*, 86: 1013~1019
- Echeverria E. 1995. Intracellular localization of sucrose-phosphate in storage cells. *Plant Physiol*, 95: 559~562
- Echeverria E, Salerno G. 1993. Intracellular localization of sucrose-phosphate in photosynthetic cells of lettuce. *Plant Physiol*, 88: 434~438
- Geigenberger P, Stitt M. 1993. Sucrose synthesis catalyses a readily reversible reaction in developing potato tubers and other plant tissues. *Planta*, 189: 329~339
- He Z-F (何照范). 1985. *Grain Quality and Its Analysis Technology*. Beijing: China Agricultural Press. 274~294 (in Chinese)
- Li Y-G (李永庚), Yu Z-W (于振文), Jiang D (姜东). 2001. Studies on the dynamic changes of synthesis of sucrose in flag leaf and starch in the grain and related enzymes of high-yielding wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 27(5): 658~664 (in Chinese)
- Liang X-F (梁晓芳), Yu Z-W (于振文). 2004. Effect of potassium application stage on photosynthetic characteristics of winter wheat flag leaves and on starch accumulation in wheat grains. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(8): 1349~1352 (in Chinese)
- Ma X-M (马新民), Wang Z-Q (王志强), Wang X-C (王小纯),

- et al.* 2004. Effects of nitrogen forms on roots and N fertilizer efficiency of different wheat cultivars with specialized end uses. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **15** (4): 655~658 (in Chinese)
- 10 Ou-Lee T-M, Setter TL. 1985. Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on starch-synthesis enzymes and accumulation of sugars and starch. *Plant Physiol*, **79**: 852~855
- 11 Pan Q-M (潘庆民), Yu Z-W (于振文), Wang Y-F (王月福). 2002. Effects of nitrogen stage on both sucrose synthesis in flag leaves and cleavage in grain of wheat. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), **35** (7): 771~776 (in Chinese)
- 12 Pan Q-M (潘庆民), Yu Z-W (于振文), Wang Y-F (王月福). 2002. Sucrose synthesis in flag leaves and sucrose degradation in grains after anthesis of wheat. *J Plant Physiol Molec Biol* (植物生理与分子生物学报), **28** (3): 235~240 (in Chinese)
- 13 Rufty TW, Kerr PS, Huber SC. 1983. Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis. *Plant Physiol*, **73**: 428~433
- 14 Stitt M. 1989. Control analysis of photosynthetic sucrose synthesis: Assignment of elasticity coefficients and flux-control coefficients to the cytosolic fructose-1, 6-bisphosphatase and sucrose phosphate synthase. *Philos Trans R Soc London B*, **323**: 327~338
- 15 Wang X-D (王旭东), Yu Z-W (于振文), Wang D (王东). 2003. Effect of potassium on sucrose content of flag leaves and starch accumulation of kernels in wheat. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), **27** (2): 196~201 (in Chinese)
- 16 Wang Y-F (王月福), Yu Z-W (于振文), Li S-X (李尚霞), *et al.* 2003. Effects of soil fertility and nitrogen application rate on nitrogen absorption and translocation, grain yield, and grain protein content of wheat. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14** (11): 1868~1872 (in Chinese)
- 17 Wardlaw IF, Willenbrink J. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation to sucrose synthesis and sucrose-phosphate synthase. *Aust J Plant Physiol*, **21**: 251~271
- 18 Xia S-F (夏叔芳), Xu J (徐健), Su L-Y (苏丽英). 1989. The sucrose synthesis in rice leaves. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **15** (3): 239~243 (in Chinese)
- 19 Yu X-J (於新建). 1985. The activity measurement of sucrose synthesis and sucrose phosphate synthase. Experimental Manual of Plant Physiology. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 148~149 (in Chinese)
- 20 Zhao H-J (赵会杰), Xue Y-F (薛延丰), Dong Z-D (董中东), *et al.* 2004. Influence of density and topdressing time of nitrogen fertilizer on carbohydrate metabolism in leaf and grain of large-ear cultivar of high-yielding winter wheat. *J Henan Agric Univ* (河南农业大学学报), **38** (1): 1~4 (in Chinese)
- 21 Zou Q (邹琪). 1995. Guidebook of Plant Physiology and Biochemistry Experiment. Beijing: China Agricultural Press. (in Chinese)

**作者简介** 李友军,男,1962年生,博士,教授,硕士生导师。主要从事小麦栽培生理研究,发表文章76篇。Tel: 0379-64282986; E-mail: kdlyj@sina.com

**责任编辑** 肖红