

# 硼对小麦体内碳水化合物同化与运输的影响\*

严 红<sup>1</sup> 李文雄<sup>2</sup> 郭亚芬<sup>2</sup> 刘大森<sup>2</sup>

(1 大连大学环境科学系, 大连 116622) (2 东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

**摘 要** 用溶液培养及<sup>14</sup>C 标记等方法研究硼对小麦体内碳水化合物的同化与运输的影响。结果表明: (1) 无硼(B<sub>0</sub>)和严重缺硼(B<sub>0.3</sub>)处理茎秆水溶性糖的含量高,不是由于缺硼而导致的糖分运输受阻,而是对雄蕊结构异常的一种适应,造成糖在茎秆的积累。(2) 无硼影响小麦总糖的积累;营养生长阶段缺硼不影响总糖的积累,生殖生长阶段影响总糖的积累,主要表现为籽粒不能形成,糖的积累降低。

**关键词** 硼, 小麦, 碳水化合物, 同化, 运输

**中图分类号** S512.106

虽然小麦是需硼较少的作物<sup>[1,2]</sup>,但是在很多国家如中国的黑龙江<sup>[3]</sup>、云南<sup>[4]</sup>和巴西<sup>[5]</sup>、印度<sup>[6]</sup>、泰国<sup>[7]</sup>、孟加拉国<sup>[8]</sup>、尼泊尔<sup>[9]</sup>等先后出现了由于缺硼而导致的小麦不结实现象。缺硼小麦生殖器官,尤其是花药、花粉发育异常,花粉内缺少淀粉积累<sup>[3,7]</sup>。刘武定等<sup>[10]</sup>认为,硼是植物体内碳水化合物运输必不可少的。缺硼可能干扰了糖的运输,糖的运输受阻是导致小麦花粉败育的原因之一<sup>[3]</sup>。也有人认为缺硼植株成熟的花粉虽然含有较低的淀粉,但这并不意味着缺硼能引起碳水化合物饥饿<sup>[11]</sup>,因为很多胁迫都能抑制花粉中的淀粉积累,如水稻进行数天的水分胁迫,即使在胁迫期间,糖在花药中继续积累,仍能导致花粉不育<sup>[12]</sup>。雄性不育系小麦的花粉中也缺少淀粉的积累<sup>[13]</sup>。缺硼小麦花粉缺少淀粉积累是导致花粉败育的原因还是结果,目前为止仍不清楚。本文对缺硼条件下小麦体内碳水化合物的同化和运输进行了研究。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 培养方法

试验采用 Hoagland 配方溶液培养。培养容器为 497ml 的塑料瓶,每 7~10 d 更换一次营养液,直至成熟。为防止硼的污染,试验过程用水均为去离子水,药品均为分析纯。

### 1.2 试验设计

1. 硼处理为 4 个水平: 0(B<sub>0</sub>), 0.3(B<sub>0.3</sub>), 1(B<sub>1</sub>) 和 10(B<sub>10</sub>) μmol L<sup>-1</sup>。每个处理 80 次重复。每次取 10 个重复,为保证有足够的样品用于分析,将 10 个重复混合在一起。

2. <sup>14</sup>C 标记试验, (1) 孕穗初期对倒二叶进行标记; (2) 抽穗期和籽粒形成期对旗叶进行标记。每次分别标记 4 个重复,为有足够样品用于分析,也将其混合在一起。

### 1.3 试验品种

春小麦东农 7742。

### 1.4 测定及分析项目

按生育期(分蘖、拔节、孕穗、抽穗、籽粒形成、成熟)分部位(根、茎、叶、旗叶、穗、籽粒等)取样,测定水溶性糖和总糖。水溶性糖采用蒽酮比色法,总糖采用 3,5-二硝基水杨酸比色法。<sup>14</sup>C 示踪,将 100 μCi (微居里)的 BaCO<sub>3</sub> 与 6g NaCO<sub>3</sub> 放入 500 ml 的容器内,加入 7ml 浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,使之产生 CO<sub>2</sub>,每次标记时抽出

\* 国家自然科学基金(批准号: 40171057); 黑龙江省自然科学基金与教委基金资助

收稿日期: 2001-09-29; 收到改稿日期: 2002-04-21

10ml 气体, 注入标记叶室内(叶室体积为 170 ml), 标记 10 min, 标记 48 h 后分部位取样。主茎分旗叶、倒二叶、倒三叶、倒一节间、倒二节间、穗和茎秆其余部分, 根(包括主茎及分蘖的根), 分蘖等。样品经 70℃ 烘干、粉碎, 然后用  $HClO_4+H_2O_2$  消化, 液体闪烁计测定(美国 Beckman 公司生产的 LS-5801 型)。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦不同器官水溶性糖含量

从图 1A 可以看出, 分蘖期叶部水溶性糖含量与硼的施用量无关; 拔节期, 小麦叶部和茎部均以无硼  $B_0$  处理水溶性糖含量为最少(图 1A, B), 施硼处理间的水溶性糖含量差异不大; 各处理与水溶性糖的关系与干物重的关系一致<sup>[14]</sup>。值得指出的是, 在孕穗期以前, 茎部水溶性糖含量始终以无硼  $B_0$  处理为最低, 抽穗后, 茎秆水溶性糖含量却以  $B_0$  处理为最高, 此时小麦花药畸形、花粉已融合为原生质团<sup>[15]</sup>。缺硼( $B_{0.3}$ )处理, 在孕穗前和抽穗后, 茎部水溶性糖含量都较高。在施硼处理中, 抽穗后, 茎部水溶性糖含量与硼施用量呈现相反关系。抽穗与籽粒形成期, 旗叶和穗部水溶性糖含量也以  $B_0$  处理为最高(图 1C, D)。

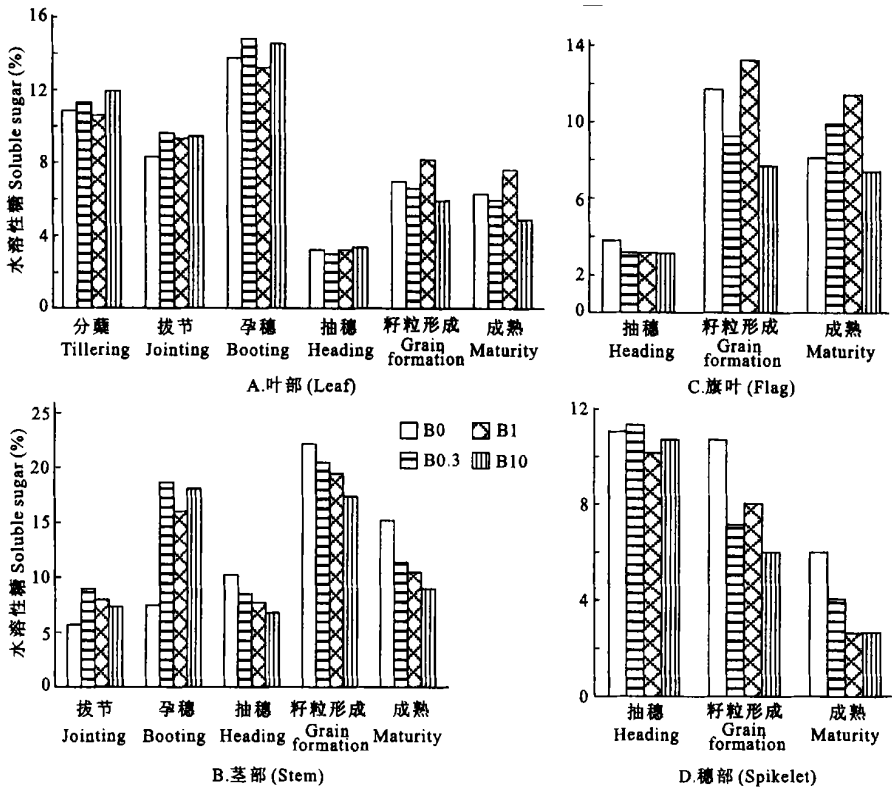


图 1 硼对小麦不同器官水溶性糖含量的影响

Fig. 1 Effect of boron on the soluble sugar content of the different organs in wheat

籽粒形成期,  $B_0$  和  $B_{0.3}$  处理, 小麦干穗的雌雄蕊水溶性糖含量较高, 分别为 18.94% 和 18.99%, 而  $B_1$  和  $B_{10}$  处理含量较低, 分别为 11.66% 和 13.94%。以上结果说明, 小麦雄蕊发生异常后, 影响糖在植株体内的运输, 导致茎秆等器官中水溶性糖的积累。

### 2.2 硼对小麦总糖积累量的影响

从图 2 可见, 小麦体内总糖的积累随生育期的推进而逐渐增加。从分蘖至拔节期, 各处理总糖的积累量几乎没有差别。拔节后, 各处理才出现差异。成熟时, 随硼施用量的增加, 总糖的积累也增加。如

果去除籽粒中积累的总糖,对植株部分的总糖进行比较表明(图3), B<sub>0</sub>处理总糖的积累量一直最低,其它3个处理总糖积累较多,差异不大。由此可见,无硼有碍总糖的积累,缺硼是在雄蕊发生异常、籽粒不能形成时才阻碍糖的积累。

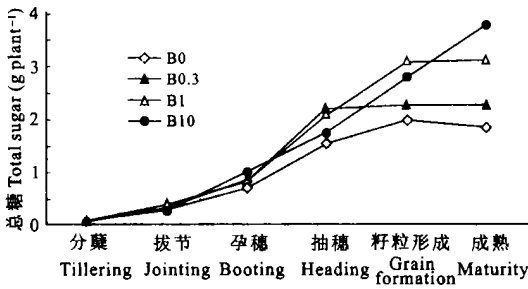


图2 植株总糖积累动态(包括籽粒)

Fig. 2 Dynamics of the total sugar accumulation in wheat plant (including grain)

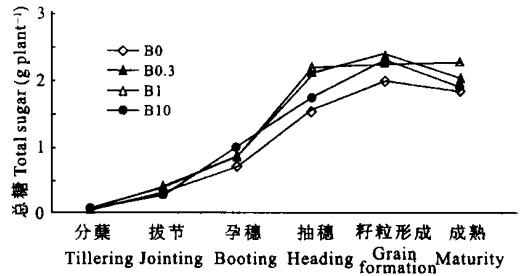


图3 植株总糖积累动态(不包括籽粒)

Fig. 3 Dynamics of the total sugar accumulation in wheat plant(excluding grain)

### 2.3 硼对小麦<sup>14</sup>C-光合产物的同化及运转的影响

表1表明,小麦光合产物的同化量并不随硼施用量的增加而增加,二者之间无相关关系。孕穗期,

表1 硼对小麦<sup>14</sup>C光合产物的同化及其运输的影响

Table 1 Effects of boron on assimilation and translocation of carbohydrate <sup>14</sup>C labeled in wheat

处理 Treat- ments	全株 plant (10 <sup>4</sup> cpm plant <sup>-1</sup> )	转移 Trans- plant (%)	转移到其它器官 Translocations to other parts(%)									
			旗叶 Flag leaf	倒二叶 Penultimate leaf	倒三叶 The last third leaf	倒一节间 The last internode	倒二节间 Penultimate internode	穗 Ear	粒 Grain	其余部分 The other parts	根 Root	分蘖 Tiller
孕穗期(6月8日标记) Booting(labeled on June 8)												
B <sub>0</sub>	27.7	64.0	1.6	36.0	0.1	2.4	17.6	10.1		25.6	5.9	0.7
B <sub>0.3</sub>	32.8	71.8	2.1	28.2	0.1	1.4	24.4	20.5		19.6	2.6	1.1
B <sub>1</sub>	25.3	65.5	1.9	34.5	0.7	1.6	22.6	16.0		17.8	4.3	0.6
B <sub>10</sub>	22.9	66.3	1.9	33.7	0.1	1.5	25.1	16.2		17.1	3.7	0.7
抽穗期(6月19日标记) Heading(labeled on June 19)												
B <sub>0</sub>	16.0	64.5	35.5	0.5	0.1	13.8	17.7	27.1		2.0	1.6	1.7
B <sub>0.3</sub>	26.6	71.2	28.8	0.04	0.06	17.2	16.9	31.9		2.7	0.8	1.6
B <sub>1</sub>	18.1	66.9	33.1	0.2	0.1	21.3	14.8	27.5		1.6	0.8	0.6
B <sub>10</sub>	17.8	71.0	29.0	0.1	0.1	15.9	10.3	41.8		1.5	0.6	0.7
籽粒形成期(7月5日标记) Grain Fomation(labeled on July 5)												
B <sub>0</sub>	14.0	66.8	33.2	0.2	0.2	16.7	20.2	5.5	0.3	8.1	14.8	0.8
B <sub>0.3</sub>	23.1	61.4	38.6	0.2	0.1	17.8	21.5	10.5	0.4	5.3	5.3	0.3
B <sub>1</sub>	15.9	55.2	44.8	0.1	0.1	14.1	5.5	7.1	26.7	0.9	0.5	0.2
B <sub>10</sub>	14.1	63.5	36.5	0.1	0.1	16.3	13.4	7.7	17.9	3.3	2.8	1.9

注: 孕穗初期倒二叶被标记, 抽穗期和籽粒形成期旗叶被标记

$^{14}\text{C}$  的标记叶是倒二叶, 此时旗叶仅露出 10 cm 左右。4 个处理中, 以  $\text{B}_{0.3}$  处理的  $^{14}\text{C}$  同化量为最高,  $\text{B}_{10}$  处理最少。由标记叶向其它器官转移的  $^{14}\text{C}$  光合产物也以  $\text{B}_{0.3}$  为最高,  $\text{B}_0$  处理最少 (但仅比  $\text{B}_1$  处理少 1.5%), 表明小麦生育前期, 缺硼不影响光合产物的同化, 无硼对其向外运转略有影响。转移至穗部的  $^{14}\text{C}$  光合产物  $\text{B}_0$  处理最少, 仅为 10.0%, 可能与无硼影响小麦穗分化、小穗形成少有关<sup>[14]</sup>, 但  $\text{B}_0$  处理穗部  $^{14}\text{C}$  光合产物的强度最高(表 2)。由此可见, 无硼在该期并不影响光合产物向穗中转移。抽穗和籽粒形成期, 标记叶为旗叶,  $^{14}\text{C}$  的同化量都以无硼处理最少; 在施硼处理中, 随硼施用量的增加, 光合产物的合成有减少的趋势。说明无硼影响光合产物的合成, 而缺硼不但不影响光合产物的合成, 反而有利。抽穗期  $^{14}\text{C}$  光合同化产物从标记叶向外转移, 主要集中在倒一节间、倒二节间和穗部, 三者总和占 58.6% ~ 68.03%。穗在各器官中所占的转移比例最高, 说明抽穗期,  $^{14}\text{C}$  光合产物主要集中运往生长代谢中心——穗部。此时正是单核花粉粒后期,  $\text{B}_{0.3}$  处理的花粉已败育,  $\text{B}_0$  处理花药畸型, 花粉早已融合成原生质团。即使这样,  $^{14}\text{C}$  光合产物还在不断向穗部运输。由此可见, 抽穗期不施硼并不影响光合产物向穗中转移。籽粒形成期,  $^{14}\text{C}$  同化产物从标记叶向外转移,  $\text{B}_1$  和  $\text{B}_{10}$  处理主要集中在倒一节间、倒二节间、穗(穗轴和颖壳)和粒, 而  $\text{B}_0$  和  $\text{B}_{0.3}$  处理主要集中在倒一节间、倒二节间、穗(穗轴和颖壳)、其余部分和根中。可能是由于  $\text{B}_1$  和  $\text{B}_{10}$  处理有籽粒库形成, 向籽粒库中转移的多,  $\text{B}_{0.3}$  和  $\text{B}_0$  处理只有干瘪的雌蕊和花药而籽粒库没有形成, 向其中转移的同化产物极少, 使同化产物向根和其余部分转移的较多。李文雄等<sup>[3]</sup> 研究发现, 不结实植株在生长后期能够产生新的分蘖, 在主茎不能产生种子后, 分蘖取代种子以保证种的延续, 同化产物向根和其余部分转移的多与小麦的生物学特性是相适应的。由此可以说明, 缺硼影响光合产物在各器官中的分配, 这是缺硼导致小麦生殖器官形态结构发生变化的一种生理适应, 并不是由于缺硼阻碍了碳水化合物运输而导致小麦不结实。

表 2 硼对小麦  $^{14}\text{C}$  光合产物同化量的影响Table 2 Effect of boron on assimilation rates of carbohydrate ( $10^4 \text{cpm g}^{-1}$ )

处理 Treatments	平均 Average	旗叶 Flag leaf	倒二叶 Penultimate leaf	倒三叶 The last third leaf	倒一节间 The last internode	倒二节间 Penultimate internode	穗 Ear	粒 Grain	其余部分 The other parts	根 Root	分蘖 Tiller
孕穗期(6月8日标记) Booting (labeled on June 8)											
$\text{B}_0$	8.2	2.5	51.2	0.3	10.5	17.62	92.0		8.2	2.4	0.2
$\text{B}_{0.3}$	6.9	3.2	47.3	0.2	10.5	22.4	88.5		6.2	0.9	0.2
$\text{B}_1$	5.0	1.9	44.9	1.3	5.1	15.5	49.6		4.9	1.1	0.1
$\text{B}_{10}$	4.6	1.8	39.9	0.2	4.9	15.3	43.1		3.9	0.9	0.1
抽穗期(6月19日标记) Heading (labeled on June 19)											
$\text{B}_0$	3.0	30.6	0.5	0.2	6.6	6.9	18.5		0.3	0.3	0.1
$\text{B}_{0.3}$	3.6	35.9	0.1	0.1	10.2	7.6	15.7		0.5	0.2	0.1
$\text{B}_1$	2.7	35.4	0.2	0.1	11.5	5.7	11.1		0.2	0.2	0.04
$\text{B}_{10}$	2.5	26.9	0.1	0.1	8.7	4.0	14.3		0.2	0.1	0.04
籽粒形成期(7月5日标记) Grain Formation (labeled on July 5)											
$\text{B}_0$	1.9	23.4	0.2	0.2	4.0	3.9	1.9	1.7	0.9	2.3	0.04
$\text{B}_{0.3}$	2.2	38.9	0.2	0.1	5.4	5.1	3.5	1.8	0.7	1.1	0.02
$\text{B}_1$	2.1	36.4	0.1	0.1	4.3	1.3	2.8	12.8	0.1	0.1	0.01
$\text{B}_{10}$	1.5	27.8	0.1	0.1	3.9	2.8	1.8	5.6	0.3	3.9	0.06

注: 标记时间及部位同表 1

### 3 讨论

小麦属于需硼较少的作物<sup>[1,2]</sup>,尤其是营养生长需硼极少。小麦营养生长对缺硼极不敏感<sup>[16]</sup>,缺硼不结实植株营养生长反而比结实株好,表现为株高、穗大<sup>[3,14]</sup>,这些现象与本研究<sup>14</sup>C试验结果缺硼有利于小麦光合产物的同化一致。小麦营养生长对硼的反应与双子叶植物不同,菜豆、豌豆、黄瓜等缺硼时生长点枯死<sup>[17]</sup>。

无硼处理,孕穗以前小麦茎部水溶性糖含量一直最低,此时小麦旗叶尖刚刚露出,处于孢原细胞阶段,雄蕊发育还未出现异常;抽穗后,茎部水溶性糖由最低升为最高,此时花药早已畸形、花粉败育<sup>[15]</sup>。由此可见,抽穗后茎部水溶性糖积累,是由于雄蕊结构变异、糖分无处运输的结果。因此缺硼植株败育花粉缺少淀粉,不是由于缺硼导致碳水化合物的运输受阻,使之不能运输到花粉中,而是由于花粉结构异常,使之不能积累淀粉。有研究认为缺硼对棉花、油菜等碳水化合物的合成和运转影响很大<sup>[10, 18, 19]</sup>,因此缺硼对不同作物碳代谢的影响可能不同,不同作物碳代谢与花粉败育的关系也有待进一步研究。

### 参考文献

1. 刘铮. 微量元素的农业化学. 北京: 农业出版社, 1991
2. Marten JM, Westermann D T. Fertilizer applications for correcting micronutrient deficiencies. In Mordvedt J J, *et al.* eds. *Micronutrients in Agriculture*. SSSA Book Series No. 4. SSSA, Madison, WI. 1991. 549~ 592
3. 李文雄, 桂明珠, 赵妮珊, 等. 小麦大面积不结实原因的研究. 东北农学院学报, 1978, (3): 1~ 19
4. Yang Y H, Yang J H, Yang M J, *et al.* Effects of sowing time and boron on sterility in wheat in dehong Prefecture, China. In: Rawson H M, Subedi K D. eds. *Sterility in Wheat in Subtropical Asia: Extent, Causes and Solutions*. ACIAR Proceedings No. 72. Canberra, 1995. 61~ 64
5. da Silva A R, da Andrade J M V. Influence of micronutrients on the male sterility on upland wheat and on rice and soybean yields in red-yellow Latosol. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 1980, 18: 593~ 601
6. Mandal A B, Das D K. Varietal response of wheat to the application of boron. *J. Maharashtra Agric. Univ*, 1988, 13: 369~ 370
7. Rerkasem B, Saunders D A, Dell B. Grain set failure and boron deficiency in wheat in Thailand. *Journal of Agriculture*, 1989, 5: 1~ 10
8. Reuter D J. An assessment of wheat nutrition research in Bangladesh. A report prepared for CIDA and CMMYT by SAGRIC International. *S. Aust. Agric.*, Adelaide, 1987
9. Shapit B R. Studies on wheat sterility problem in the hills, Tarai and Tarai of Nepal. Technical Report No. 16/ 88. Lumbini Agricultural Research Centre, Lumbini, Nepal. 1988
10. 刘武定, 孙晶晶, 皮美美. 硼对棉花<sup>32</sup>P、<sup>86</sup>Rb 和<sup>14</sup>C 的吸收及其在体内分布的影响. 华中农业大学学报, 1987, 6(4): 341~ 345
11. Dell B, Huang L. Physiological response of plants to low boron. *Plant and Soil*, 1997, 193: 103~ 120
12. Sheoran I S, Saini H S. Drought-induced male sterility in rice: Changes in carbohydrate levels and enzyme activities associated with the inhibition of starch accumulation in pollen. *Sex. Plant Reprod.*, 1996, 9: 161~ 169
13. 李祥义, 邓景扬. 太谷核不育小麦雄性败育过程的细胞形态学研究. 作物学报, 1983, 9(3): 151~ 155
14. 严红, 李文雄, 魏自民, 等. 不同水平硼对春小麦生长发育及结实率的影响. 华中农业大学学报, 2000, 20(1): 28~ 32
15. 严红, 胡尚连, 李文雄, 等. 硼对小麦生殖器官形态及解剖结构的影响. 作物学报, 2002, 28(1): 47~ 51
16. Huang L, Pant J, Bell R W, *et al.* Effect of boron deficiency and low temperature on wheat. In: Rawson H M, K D Subedi. eds. *Sterility in Wheat in Subtropical Asia: Extent, Causes and Solutions*. ACIAR Proceedings No 72. Canberra, 1995. 90~ 101
17. 李春俭, 唐玉林, 张福锁, 等. 缺硼对不同植物根茎生长及体内钾离子浓度的影响. 中国农业大学学报, 1996, 1(1): 17~ 21
18. 褚天铎, 陈家驹, 刘昌智, 等. 油菜缺硼花而不实原因的探讨. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(1): 23~ 31
19. 陈家驹, 张玉灿, 蔡阿瑜, 等. 油菜花而不实机理的研究. 福建省农科院学报, 1991, 6(2): 33~ 38

## EFFECT OF BORON ON CARBOHYDRATE ASSIMILATION AND TRANSLOCATION IN WHEAT

Yan Hong<sup>1</sup> Li Wen-xiong<sup>2</sup> Guo Ya-fen<sup>2</sup> Liu Da-sen<sup>2</sup>

(1 Department of Environmental Science, Dalian University, Dalian 116622, China)

(2 Agronomy College, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

### Summary

A solution culture experiment was conducted by using <sup>14</sup>C labeled methods to investigate the effect of boron on carbohydrate assimilation and transformation in wheat. The results showed that the soluble sugar content in stems was higher in the treatments of boron-free and 0.3  $\mu\text{mol L}^{-1}$  B ( $B_{0.3}$ ) than in the treatments of 1 and 10  $\mu\text{mol L}^{-1}$  B ( $B_1$  and  $B_{10}$ ) because the abnormal developmental stemens caused an accumulation of soluble sugar in stems. However, the translocation of soluble sugar was not retarded in the treatments of boron-free and boron deficiency. Boron-free affects the accumulation of total sugar in wheat, while boron deficiency ( $B_{0.3}$ ) affects the accumulation of total sugar in only in the productive growth stage, resulted in the failure of grain set and decrease in accumulation of total.

**Key words** Boron, Wheat, Carbohydrate, Assimilation, Translocation