

干旱胁迫下冬小麦光合产物分配格局 及其与产量的关系

谷艳芳^{1,2}, 丁圣彦^{1,2,*}, 高志英², 邢 倩²

(1. 河南大学生态科学和技术研究所 河南开封 475001; 2. 河南大学生命科学学院 河南开封 475001)

摘要: 研究于 2005—2006 年在中国科学院封丘农田生态试验站防雨棚下进行, 在充足供水 (W_1)、轻度干旱 (W_2) 和严重干旱 (W_3) 条件下, 研究冬小麦周麦 18 (Zhoumai18) 和济麦 20 (Jimai20) 干物质积累和分配、可溶性碳水化合物 (WSC) 含量及其与产量形成的关系。结果显示, 随着干旱胁迫程度加重, 两个品种冬小麦干物质积累下降, 光合产物分配格局改变。干旱胁迫导致花前叶片分配指数下降、茎和叶鞘分配指数上升, 花后穗分配指数上升。干旱胁迫下冬小麦拔节期茎 WSC 减少, 但孕穗期、开花期各器官 WSC 均增加。相关分析表明, 冬小麦千粒重与孕穗期、开花期茎和根 WSC, 与开花期叶片干重显著正相关 ($P < 0.05$); 穗粒数与拔节期茎 WSC 极显著正相关 ($P < 0.01$), 与开花期茎和叶片干重显著正相关 ($P < 0.05$)。研究认为拔节期是冬小麦需水关键期, 干旱胁迫能促进光合产物向当时生长中心分配, 不同生育期茎 WSC 是冬小麦抗旱育种的重要生理生态指标之一。

关键词: 光合产物; 干物质; 可溶性碳水化合物; 冬小麦; 干旱

The pattern of photosynthate partitioning in drought-stressed winter wheat and its relationship with yield

GU Yanfang^{1,2}, DING Shengyan^{1,2,*}, GAO Zhiying², XING Qian²

1 Institute of Ecological Science and Technology, Henan University, Kaifeng 475001, China

2 College of Life Science, Henan University, Kaifeng 475001, China

Abstract: Using of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars (Zhoumai18 and Jimai20) as experimental material, dry matter (DW) accumulation and partitioning pattern, water-solution carbohydrates content (WSC) and yield factors including grain number (GN) and thousand-grain weight (TGW) were investigated under well watered (W_1), slight drought (W_2) and severe drought (W_3) conditions at Fenqiu Agro-Ecological Experimental Station of Chinese Academy of Sciences in year 2005—2006. The results showed that DW accumulation significantly decreased while the partitioning coefficient values increased for leaf, stem and sheath at the pre-anthesis stage, and for spike at the post-anthesis stage under drought stress. The stem WSC decreased at the jointing stage, but leaf, sheath, stem and root WSC increased during the booting and anthesis stages. The TGW of both cultivars was positively correlated with stem and root WSC at the booting and anthesis stages, and with leaf DW at anthesis stages ($P < 0.05$). The GN was positively correlated well with stem WSC at the jointing stage ($P < 0.01$), and with stem and leaf DW at the anthesis stage ($P < 0.05$). These results reach a conclusion that the jointing stage appeared to be a crucial water-requiring phase. Drought stress led to photosynthate translocation toward growth centers. Stem WSC appeared to be a indicative parameter for drought resistance breeding work.

Key Words: photosynthate; dry weight; water-solution carbohydrates; winter wheat; drought

基金项目: 国家重大基础研究(973)计划资助项目(2005CB121103); 河南省基础前沿资助项目(092300410095)

收稿日期: 2008-12-10; **修订日期:** 2009-06-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@henu.edu.cn

黄淮海地区是我国粮食作物冬小麦 (*Triticum aestivum* L.) 主产区,该地区全年总降雨量不足、且分布不均。春季即冬小麦生长发育的关键生育期常伴有不同程度的干旱发生^[1],干旱出现的周期、强度和持续时间已成为决定冬小麦生产区粮食高产稳产的主要生态因素。因此,干旱胁迫下冬小麦生长发育、光合产物分配动态及作物抗旱耐旱的生理生态机制研究是农业科学、生态学领域研究的重要课题。干旱胁迫影响下冬小麦叶面积增长缓慢、光合产物的生产量下降,植株矮化,根冠比增加^[2-5]。叶片光合产物是碳水化合物,其存在形式可分为结构性碳水化合物(SC)和可溶性碳水化合物(WSC)。研究认为,干旱胁迫小麦产量主要依赖于茎秆中储藏的光合产物,其贡献率高达70%—100%^[6-10]。储藏性光合产物的积累主要发生在开花期前,以可溶性碳水化合物形式存在,其含量与小麦配子细胞形成、受精和灌浆过程有关^[11-13],但干旱胁迫下冬小麦器官之间的干物质分配动态、可溶性碳水化合物含量动态对产量影响的机制还知之甚少。因此,干旱胁迫下冬小麦不同生育期光合产物的分配格局、可溶性碳水化合物的储藏和产量形成的关系以及生理生态学机制是生理生态学和育种研究热点。本实验选用两个冬小麦品种为实验材料,研究不同水分处理下冬小麦全生育期光合产物积累分配动态和可溶性碳水化合物含量变化规律,其结果将对抗旱育种和有限供水条件下冬小麦高产稳产具有重要的指导意义。

1 试验地概况

本试验在中国科学院封丘农业生态试验站进行,该站位于114°24' E、35°00' N,属半湿润偏旱地区,暖温带季风气候。年平均降水量为605 mm,年蒸发量在1 875 mm,其中3、4、5月份总降雨量为101mm,蒸发量为536mm,年平均气温为13.9℃,≥0℃积温5 100℃以上,无霜期220 d左右。全年日照时数在2 300—2 500 h之间,日照率为55%。

2 试验方法

2.1 栽培与管理

该研究在中国科学院封丘农田生态试验站防雨篷下进行。供试品种选择2个国审半冬性冬小麦品种,周麦18(Zhoumai18)和济麦20(Jimai20)。试验用PVC管(与根系形态和根系垂直分布格局研究同步进行),直径0.2 m、长1.0 m,为方便根部取样,试验前将PVC管从中间剖开,再用胶带纸粘和、铁丝扎紧。取封丘农田土,碾碎、过筛装管,每管装干土25 kg,土壤容重1.35g/cm³、田间最大持水量为26.2%(重量比)。施肥按尿素-磷酸二铵-硫酸钾15—15—10kg·hm⁻²,一次加入混匀装管,上留5 cm加入石英砂。播前该土壤含全氮560 mg·kg⁻¹,速效磷8.90 mg·kg⁻¹,速效钾232.80 mg·kg⁻¹。2005年10月25日播种,播种量按20万株/666.7m²计算,每管9株,3叶期定苗。次年春返青期开始进行水分处理。设W₁处理为土壤水分含量达田间持水量75%左右、W₂处理土壤水分含量达田间持水量的55%左右和W₃处理土壤水分含量达田间持水量的45%左右,称重法测定土壤含水量。分别于拔节期、孕穗期、开花期、灌浆期和成熟期每品种每处理各取3个平行,共6个PVC管,烘干法测土柱中土壤水分含量(表1)。6月3日收获。

表1 冬小麦不同生育期土壤水分重量含量

Table 1 Soil moisture content at different development stage of wheat

处理 Treatment	拔节期 Jointing	孕穗期 Booting	开花期 Anthesis	灌浆期 Filling	成熟期 Ripening
W1	0.196	0.194	0.189	0.181	0.170
W2	0.151	0.148	0.146	0.150	0.140
W3	0.122	0.121	0.112	0.120	0.111

2.2 指标测试方法

生物量测定,分别于拔节期、孕穗期、开花期、灌浆期和收获期将PVC管取出,单株统计数据,植株分根、茎、叶、鞘和穗分别称鲜重后在105℃、15min杀青,80℃,24 h烘至恒重,称干重(DW)。干样品密封保存,以备可溶性碳水化合物含量的测定。可溶性碳水化合物含量(WSC)采用蒽酮比色法测定^[14],设3次重复。器

官分配指数(PC)为器官干重占植株总干重比例。试验采集原始数据用 SPSS 软件进行方差分析、*t*-检验、相关分析和回归分析。

3 结果

3.1 冬小麦不同生育期干物质积累动态

冬小麦两个品种个体水平上生物量积累呈慢-快-慢的“S”型增长,干旱胁迫下地上各器官光合产物积累下降显著(图 1)。叶片生物量积累随着干旱胁迫程度增加反应敏感,开花期周麦 18 叶片生物量 W_2 、 W_3 处理比 W_1 处理分别下降 0.31% 和 29.21%, 济麦 20 为 8.10% 和 48.97%, 充足供水条件下济麦 20 比周麦 18 积累快,而严重干旱胁迫下济麦 20 明显低于周麦 18。开花期周麦 18 叶鞘干重 W_2 、 W_3 处理比 W_1 处理分别下降 7.30% 和 12.35%, 济麦 20 为 17.28% 和 27.07%。茎在拔节期至开花期光合产物快速积累期,严重水分胁迫(W_3)处理茎干重最少,周麦 18 在 W_3 处理较 W_1 和 W_2 分别降低 38.34% 和 18.33%, 济麦 20 为 35.35% 和 21.32%。灌浆期周麦 18 在 W_1 、 W_2 、 W_3 处理生物量输出到籽粒的比例为 26.60%、37.09% 和 40.95%, 济麦 20 分别为 36.07%、37.96% 和 41.44%。

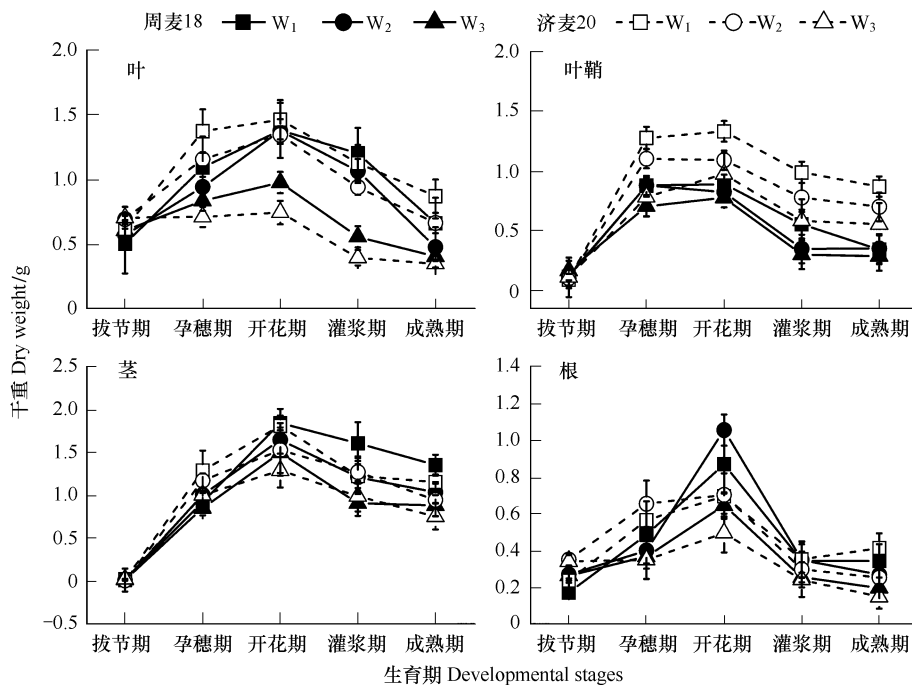


图 1 不同水分处理下冬小麦生物量积累

Fig. 1 Biomass accumulation of winter wheat under different treatments

冬小麦两个品种根系生物量积累在开花期达最大,轻度干旱胁迫对根系生长有促进作用。在开花期周麦 18 根干重 W_2 处理比 W_1 高 20.69%, 济麦 20 高 1.45%, 但严重干旱胁迫(W_3)根系生物量绝对值下降,周麦 18 和济麦 20 根干重 W_3 处理比 W_1 处理分别减少 25.74% 和 28.98%。冬小麦两个品种花后根系生物量呈下降趋势,主要是冬小麦生育后期呼吸消耗和根贮存物质向地上运转。

3.2 冬小麦不同生育期光合产物分配格局

干旱胁迫不仅影响到冬小麦两个品种绝对生物量积累下降,还影响冬小麦两个品种不同生育期光合产物在器官水平上的分配格局变化(图 2)。随着冬小麦生育期的推进,叶片分配指数呈下降趋势,从拔节期到开花期分配指数从 0.5—0.6 下降到 0.1 以下。干旱胁迫不利于冬小麦两个品种光合产物向叶片分配,不同土壤水分处理间叶分配指数为 $W_1 > W_2 > W_3$ 。但干旱胁迫能促进光合产物在茎、鞘中积累,开花期周麦 18 和济麦 20 茎分配指数 W_3 处理比 W_1 处理分别提高 35.71% 和 15.6%。并且干旱胁迫下花后光合产物分配指数下

降快,到成熟期周麦 18 光合产物分配指数 W_1 、 W_2 和 W_3 处理分别下降 46.42%、48.38% 和 63.15%, 济麦 20 为 43.75%、40.00% 和 59.45%, 相同处理下周麦 18 茎光合产物输出量大于济麦 20。图 2 结果还显示, 干旱胁迫促使光合产物向生殖器官分配量加大, 开花期到收获期周麦 18 穗分配指数 W_3 处理比 W_1 、 W_2 处理分别高 3.25% 和 1.06%, 济麦 20 为 9.69% 和 9.62%。根系干重在各器官之间的分配比例随生育期推进而下降, 拔节期周麦 18 根分配指数轻度干旱胁迫 (W_2) 处理比 W_1 和 W_3 分别高 10.99% 和 16.07%, 济麦 20 为 3.95% 和 11.53%。开花期周麦 18 根系分配指数在不同水分处理下为 $W_1 > W_2 > W_3$, 济麦 20 各处理间差异不显著。

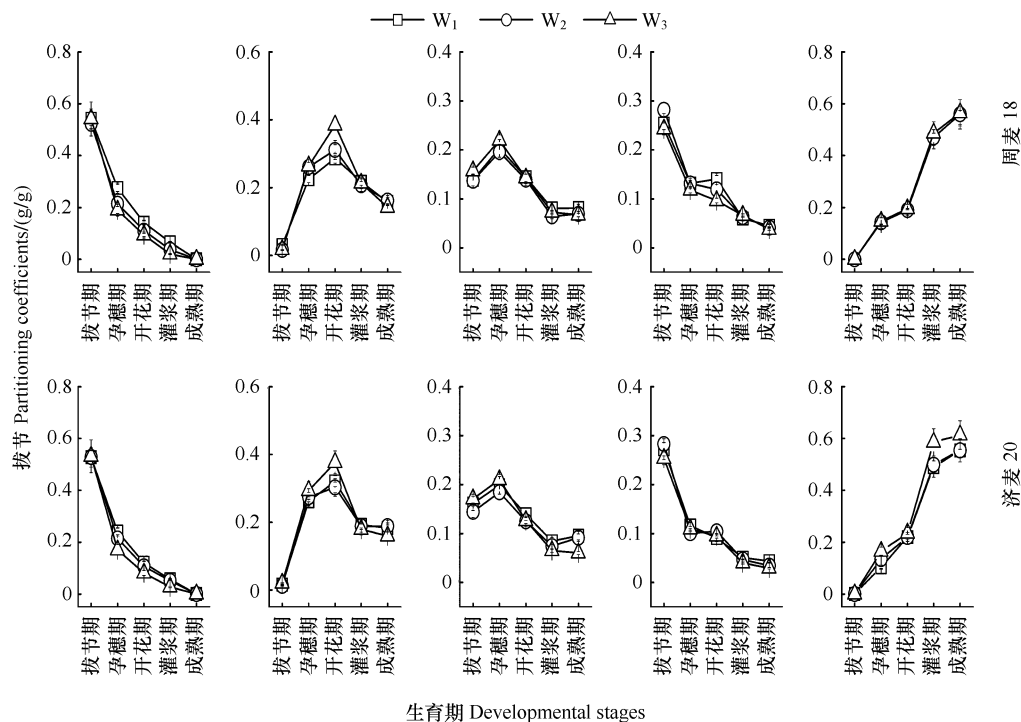


图 2 不同水分处理下的冬小麦光合产物分配指数

Fig. 2 Partitioning coefficients of winter wheat under different treatments

3.3 冬小麦不同生育期可溶性碳水化合物含量动态

可溶性碳水化合物是植物生命活动的重要物质, 参与干旱胁迫下的渗透调节。从图 3 可以看出, 冬小麦两个品种叶片 WSC 随干旱胁迫程度增加而升高, 周麦 18 叶片 WSC 在 W_2 、 W_3 处理比 W_1 处理分别高 12.58% 和 21.16%, 济麦 20 为 7.47%、19.96%。茎、叶鞘是光合产物临时储藏器官, 其 WSC 在严重干旱胁迫 (W_3) 处理最高。开花期两个品种叶鞘 WSC 为 $W_3 > W_2 > W_1$, 茎 WSC 为 $W_3 > W_1 > W_2$, 不同处理下周麦 18 均高于济麦 20。开花后周麦 18 茎 WSC 在 W_1 、 W_2 、 W_3 处理向外输送量分别是 91、106 和 109 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{DM}$, 济麦 20 为 65、56 和 96 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{DM}$ 。冬小麦两个品种根系 WSC 积累可提高干旱环境下的适应性, 拔节期到灌浆期在相同处理下周麦 18 根系 WSC 均高于济麦 20, 灌浆期周麦 18 和济麦 20 根系 WSC 为 $W_3 > W_2 > W_1$ 。

3.4 冬小麦不同生育期光合产物分配与产量的关系

3.4.1 产量

作物单株穗数、穗粒数、千粒重是产量评价的重要指标。表 2 显示, 济麦 20 单株产量 W_2 和 W_3 处理比 W_1 处理分别减产 27.73%、47.90%, 周麦 18 为 17.34% 和 32.94%。单株穗数对水分供应响应不同。济麦 20 穗粒数 W_2 、 W_3 处理比 W_1 处理下降 15.67% 和 19.25%, 周麦 18 穗粒数 W_1 和 W_2 处理差异不显著, W_3 处理比 W_1 处理下降 13.67% ($P < 0.05$)。千粒重能反映籽粒的饱满程度, 与小麦灌浆期受胁迫程度有关, 济麦 20 千粒重 W_2 、 W_3 处理比 W_1 处理显著减少 5.14% 和 2.58%, 周麦 18 千粒重 W_2 和 W_1 处理差异不显著, 严重胁迫处理 (W_3) 下降显著, 达 6.10%。周麦 18 千粒重明显高于济麦 20 ($P < 0.05$)。

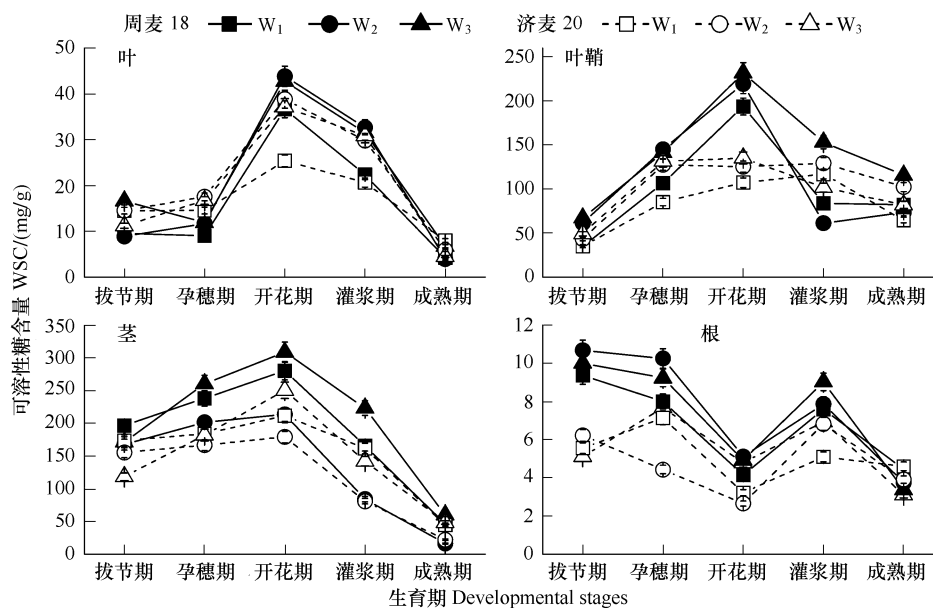


图3 不同水分处理下不同生育期可溶性碳水化合物含量
Fig. 3 WSC of winter wheat under different treatments

表2 成熟期不同水分处理下冬小麦的产量和产量因子

Table 2 Grain yield and yield components at maturity in winter wheat under different water treatments							
品种 Variety	处理 Treatment	小穗数/穗 SN	穗长 SL	穗粒数 GN	千粒重 TGW	产量/株 Y	收获指数 HI
济麦 20	W1	18.81b	15.38a	46.96a	34.40a	3.57a	0.52a
	W2	18.37b	14.94b	39.60b	32.63b	2.58b	0.51b
	W3	16.37c	14.32b	37.92c	33.51b	1.86bcd	0.52bc
周麦 18	W1	19.41A	11.04C	44.20A	38.84 A	3.46A	0.59A
	W2	19.12A	11.32C	46.53A	38.19 A	2.86B	0.60A
	W3	17.26C	10.61D	38.16BC	36.47 B	2.32BC	0.60A

* 同列数据后不同字母表示不同水分处理间差异显著($P<0.05$)

3.4.2 不同生育期干物质和可溶性碳水化合物含量与产量因素的相关分析

不同生育期不同器官干重和可溶性碳水化合物含量与产量因素相关分析结果显示(表3),千粒重与开花期叶干重显著正相关($P=0.60$, $P<0.05$);与孕穗期茎和根可溶性碳水化合物含量相关系数分别为0.66和0.79($P<0.05$),开花期为0.77和0.71($P<0.05$)。穗粒数与开花期叶和茎干重显著正相关,相关系数分别为0.81和0.83($P<0.05$),穗粒数与拔节期茎可溶性碳水化合物含量极显著正相关($P=0.93$, $P<0.01$)。因此,拔节期茎可溶性碳水化合物含量可影响籽粒形成,而孕穗期和开花期茎可溶性碳水化合物含量和叶片

表3 不同生育期生物量和可溶性碳水化合物含量与产量的相关关系

Table 3 The correlation between grain yield and biomass and WSC of wheat in different stages													
项目 Item		拔节期 Jointing				孕穗期 Booting				开花期 Anthesis			
		叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	叶鞘 Sheath	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	叶鞘 Sheath	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	叶鞘 Sheath
TGW	DW	-0.48	0.36	-0.42	0.46	-0.32	-0.45	-0.53	-0.46	0.60 *	0.54	0.55	-0.42
	WSC	-0.35	0.17	0.01	0.25	0.09	0.66 *	0.79 *	0.08	0.28	0.77 *	0.71 *	0.53
GN	DW	-0.36	-0.21	-0.46	-0.45	0.45	0.42	0.26	0.54	0.81 *	0.83 *	0.47	0.32
	WSC	-0.43	0.93 **	0.05	-0.35	-0.35	-0.32	0.27	-0.17	-0.51	-0.50	-0.17	-0.18

** $P<0.01$; * $P<0.05$

干重能影响籽粒灌浆过程。

4 讨论与结论

不同生育期光合产物分配格局不同,干旱胁迫促进光合产物向生长中心分配。小麦拔节期土壤水分状况对根的影响明显,轻度干旱能促进根系生长,根系光合产物分配比增大。但充足供水和严重干旱光合产物向根分配都减少,前者由于少量的根吸收的水分能满足植物生长需求,光合产物分配到冠层的量增加,后者是由于水分亏缺影响光合产物生成,光合产物分配到根的量下降。Passioura^[15]研究认为小麦根系干重的积累需 2 倍于地上的光合产物积累,因此,地上部分干物质积累受水分影响更显著。叶片的生长发育对干旱胁迫最敏感,轻度干旱胁迫叶片分配指数下降意味着植株减少水分从叶面散失,而严重胁迫叶片干重和光合产物分配比例下降是由于叶片细胞生长、分裂受到限制,叶片延伸缓慢。干旱胁迫下光合产物在临时贮藏器中的贮存量增加,茎分配指数提高,以保证后期生殖器官的正常发育。花后冬小麦两个品种以生殖生长为中心,干旱胁迫又促使茎、叶鞘光合产物转运到穗部,穗的光合产物分配指数增加。

植物体中碳水化合物的合成、运输与分配是一个复杂的过程并受发育和环境信号的调控。干旱胁迫下叶干重积累下降,但叶源 WSC 含量增加,作物分配一定量的光合产物作为渗透调节物质适应干旱,同时叶源可溶性碳水化合物还可以作为信号物质通过对碳水化合物代谢过程中相关基因直接或间接的调节,调节物质分配和植株生长^[16]。茎器官中储藏形式可溶性碳水化合物的含量与生殖器官发育有着密切关系,拔节期茎中可溶性碳水化合物主要用于茎的延长和花芽原基的发育,此阶段干旱胁迫导致茎储藏可溶性碳水化合物含量下降,影响花药和花粉粒的发育,与前人研究结果一致^[17]。因此,拔节期是冬小麦幼胚形成关键时期也是冬小麦需水关键期。孕穗期和开花期茎可溶性碳水化合物的含量与千粒重相关性较高,冬小麦灌浆期籽粒光合产物一方面来自旗叶即时光合产物,另一方面来自储藏器官的储藏形式光合产物。花后干旱胁迫能促使茎储藏性光合产物向籽粒转运,从而弥补干旱造成的光合产物量的不足。千粒重与孕穗期和开花期根系可溶性碳水化合物正相关关系说明,根系可溶性碳水化合物含量高可使根系保持较高渗透势,增加植株抗旱能力,从而维持生理功能的正常进行,但根系可溶性糖含量与花后光合产物转运速率的关系和生理生态机制还需进一步研究。

综上所述,干旱胁迫下冬小麦两个品种个体和器官水平上光合产物积累量均显著下降,但干旱胁迫能促进冬小麦两个品种光合产物向当时生长中心分配,干旱胁迫下冬小麦产量下降主要原因是成穗率低和穗粒数下降,其中拔节期是冬小麦需水关键期。冬小麦不同生育期茎可溶性碳水化合物含量与产量形成关系密切,可以作为抗旱育种的重要参考指标。

References:

- [1] Barnabás B, Jäger K, Fehér A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31 (1): 11-38.
- [2] Abayomi Y and Wright D. Effects of water stress on growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Tropical Agriculture*, 1999, 76: 120-125.
- [3] Villegas D, Aparicio N, Blanco R, Royo C. Biomass accumulation and main stem elongation of durum wheat grown under Mediterranean conditions. *Annals of Botany*, 2001, 88: 617-627.
- [4] Zhang S Q, Shan L. Difference of water use efficiency of diploidy wheat species with different chromosome set and its relationship with root system growth. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(4): 569-573.
- [5] Matthew R, Fernanda D, Richard T. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 177-186.
- [6] Kobata T, Palta J A, Turner N C. Rate of development of post-anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 1992, 32: 1238-1242.
- [7] Ehdaie B, Alloush G A, Madore M A, Waines J G. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 2006, 46: 735-746.

- [8] Setter T L, Anderson W K, Asseng S, Barclay I. Review of the impact of high shoot carbohydrate concentrations on maintenance of high yields in wheat exposed to environmental stress during grain filling//Nagarajan S, Singh G, Tyagi B S, eds Wheat Research Needs Beyond 2000 A D. Narosa Publishers, New Delhi, London, 1998: 237-255.
- [9] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiology*, 2001, 127: 315-323.
- [10] Yang J, Zhang J. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 2006, 169: 223-236.
- [11] Mäkelä P, McLaughlin J E, Boyer J S. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. *Annals of Botany*, 2005, 96: 939-949.
- [12] Pierre B. Positive contribution of stem growth to grain number per spike in wheat. *Field Crops Research*, 2008, 105: 27-39.
- [13] Boyer J S, Westgate M E. Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(407): 2385-2394.
- [14] Yemm E W, Willis A J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal*, 1954, 57: 508-514.
- [15] Passioura J B. Physiology of grain yield on wheat growing on stored water. *Journal Plant Physiology*, 1977, 9: 559-565.
- [16] Koch K E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiological Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 509-540.
- [17] Plaut Z, Butow B J, Blumenthal C S, Wrigley C W. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*, 2004, 86: 185-198.

参考文献:

- [4] 张岁岐, 山仑. 二倍体小麦种间水分利用效率的差异及与根系生长的关系. *作物学报*, 2003, 29(4): 569-573.