文章编号:1000-7601(2015)01-0007-07 doi:10.16302/j.cnki.1000-7601.2015.01.002

花后干旱条件下冬小麦顺序和非顺序衰老同化物积累及转运特性

黄 蓉[1],马亚琴[1],李毅博[1],刘党校[1],王长发[2],苗 芳[1]
(1.西北农林科技大学生命科学学院,陕西 杨凌 712100;2.西北农林科技大学农学院,陕西 杨凌 712100)

摘 要: 以小麦顺序衰老(正置茎)和非顺序衰老(倒置茎)茎为材料,比较研究了自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎叶片绿叶面积、光合速率、蔗糖磷酸转运酶活性以及地上器官同化物积累和转运特性,旨为进一步研究小麦叶片非顺序衰老的生理生化机制提供思路和理论指导。试验表明:无论是自然天气条件还是干旱条件,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶的绿叶面积、光合速率和叶片干重均明显高于旗叶,表现出旗叶早于倒二叶衰老的特征;倒置茎花后同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率、穗重以及叶片蔗糖磷酸合成酶活性均明显高于正置茎。表明小麦叶片的非顺序衰老与花后同化物的快速转运有关,这种衰老方式对小麦籽粒的后期充实是有利的,并且对干旱条件有较强的适应能力。

关键词: 干旱;顺序衰老;非顺序衰老;同化物积累;同化物转运
中图分类号: S512.101 **文献标志码:** A

The assimilate accumulation and transport characteristics of sequential and non-sequential senescence of winter wheat under drought stress after flowering

HUANG Rong[1], MA Ya-qin[1], LI Yi-bo[1], LIU Dang-xiao[1], WANG Chang-fa[2], MIAO Fang[1]
(1. *College of Life Sciences*, *Northwest A&F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*;
2. *College of Agronomy*, *Northwest A&F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*)

Abstract: Under natural weather and drought conditions, green leaf area, photosynthetic rate and sucrose-phosphate synthase activity of top three leaves, assimilate accumulation and transport characteristics in wheat leaf sequential and non-sequential senescence were measured in order to provide insights into the physiological and biochemical mechanisms of wheat leaf non-sequential senescence. The results show that, for natural weather and drought condition, the top 2nd leaf green area, photosynthetic rate and dry matter of inverted stems of Wenmai19, Yumai19 and Lankaoaizao8 are higher than those of flag leaf, indicating earlier senesce of flag leaf than that of top 2nd leaf. Assimilation transportation, transporting rate and contribution rate to grain after anthesis, and leaf sucrose-phosphate synthase activity of inverted stems in two treatments were greater than that of conventional stems, suggesting that wheat leaf non-sequential senescence is associated with the rapid transport of assimilation. Leaf non-sequential senescence is beneficial to grain filling, rendering strong adaptation to drought stress.

Keywords: drought; sequential senescence; non - sequential senescence; assimilate accumulation; assimilate transport

在小麦灌浆结实后期,如果旗叶和倒二叶的衰老顺序按照叶片发育的先后次序衰老,即倒二叶先于旗叶衰老,这种衰老方式称为顺序衰老;如果旗叶先于倒二叶衰老,即被称为非顺序衰老[1-5]。在叶片非顺序衰老小麦品种中,并非所有植株叶片都发生非顺序衰老,有些植株叶片仍然是顺序衰老。我们将发生非顺序衰老的茎称为倒置茎,叶色上黄下绿,叶色呈倒置状态;发生顺序衰老的茎称为正置

收稿日期:2014-04-01
基金项目:国家自然科学基金项目:叶片逆向衰老小麦生态变异特征及其形成机理(31170366)
作者简介:黄 蓉(1988—),女,陕西武功人,在读硕士,主要从事作物逆境生理研究。E-mail: leafhuangrong@163.com。
通信作者:苗 芳(1965—),女,陕西蒲城人,教授,博导,主要从事植物解剖学与作物逆境生理学研究。E-mail:miaofangmf@163.com。

茎,叶色上绿下黄,叶色呈正置状态[1,3-5]。在叶片非顺序衰老过程中,旗叶的叶绿素含量、光合速率、抗氧化保护酶活性等均明显低于倒二叶,与顺序衰老正好相反[1,3-5]。

小麦籽粒同化物质主要来源于两个方面:一是花后同化器官(叶、鞘、茎、穗)光合同化物的直接输入,二是贮藏在营养器官光合同化物的转运,并且不同品种对两者的依赖程度不同[6-9]。灌浆期干旱引起叶片光合能力下降,向籽粒输出的同化物减少[10],与此同时,增加茎秆中贮藏同化物向籽粒的运输,以缓冲叶光合产物供应的不足[11-12]。作物花后遭受土壤干旱,茎秆中储存的同化物向籽粒的运转会大量增加,对籽粒产量的贡献率可达 30%以上[12-16]。

关于小麦叶片非顺序衰老过程中顶三叶和地上营养器官同化物积累和转运特性以及干旱对这些特性的影响还未见文献报道。本研究拟通过对自然天气和干旱条件下小麦顺序衰老茎(正置茎)和非顺序衰老茎(倒置茎)地上营养器官同化物积累和转运特性的比较研究,并结合正置茎和倒置茎同化物转运关键酶活性和穗重客观评价生育后期小麦叶片非顺序衰老的意义及生产上的利用价值,并为进一步研究小麦叶片非顺序衰老的生理生化机制提供思路和理论指导。

1 材料与方法

1.1 田间试验设计及管理

田间试验于 2012 年 10 月—2013 年 6 月在西北农林科技大学国家节水灌溉试验站内进行。试验选择 3 个小麦品种,分别是温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8,这 3 个品种在生育后期均有约 50%的非顺序衰老的茎。参试小麦品种与其他小麦材料总计 17 个,在田间随机区组排列,每个品种种植 12 行,重复 3 次。行长 1.3 m,株距 3 cm,行距 25 cm,在 2012 年 10 月 5 日点播种植。自然天气和干旱条件田间设计一致。种植前施小麦专用复合肥 40 kg·667m^{-2}。在 2013 年 1 月 4 日冬灌 1 次,施尿素 9 kg·667m^{-2}。干旱处理从小麦扬花期开始,至小麦成熟收获结束。在小麦扬花期(4 月 26 日),搭建钢架塑料大棚,防止雨水进入田间,直至小麦成熟收获(6 月 10 日),雨棚四周可通风透气。在小麦灌浆后期,自然天气条件下 0~100 cm 土壤平均含水量为13.58%,而在干旱棚内 0~100 cm 土壤平均含水量为 9.46%。

1.2 植物样品的采集

在自然天气和干旱处理下采样方法一致。在小麦扬花期,对同一天开花、株高和穗长相近的茎用红线标记,每品种每小区标记 400 株,用于以后的试验采样。在叶片非顺序衰老出现时期,温麦 19 出现在 5 月 16 日(花后 28 d),豫麦 19 出现在 5 月 18 日(花后 30 d),兰考矮早 8 出现在 5 月 20 日(花后 32 d),用蓝色线标记非顺序衰老株,白色线标记顺序衰老株。在扬花期采集红线标记植株 5 株,重复 3 次;在成熟期采集白色线标记的正置株 5 株,重复 3 次,采集蓝色线标记的倒置株 5 株,重复 3 次。用于比较研究顺序衰老茎和非顺序衰老茎花前花后同化物的转运率、转移率和营养器官对籽粒贡献率。在非顺序衰老出现后,分别采取正置茎和倒置茎各 5 株,重复 3 次。首先测定旗叶、倒二叶和倒三叶的绿叶面积,然后按旗叶、倒二叶、倒三叶、其它叶、茎、鞘、穗分部位包装,在 105℃下杀青 10 min 后,80℃烘干至恒重称重。用于测定正置茎和倒置茎各器官干物质的积累特性,在小麦成熟期分别测定正置茎和倒置茎的穗重。在小麦叶片非顺序衰老发生时期,每小区采集正置茎和倒置茎各 5 株,重复 3 次,分别将旗叶、倒二叶和倒三叶剪碎后称取 0.5 g,锡箔纸包裹,液氮快速冷冻后 -80℃低温冰箱保存,用于测定叶片蔗糖磷酸合成酶活性。

1.3 测定方法

绿叶面积的测定采用系数法[17],干物质的测定采用烘干称重法。花前同化物转运量 = 开花期营养器官干重 - 成熟期营养器官干重;花后同化物转运量 = 成熟期籽粒干重 - 花前同化物总转运量;花前同化物转运率 = 花前同化物转运量/开花期营养器官干重;花后同化物转运率 = 花后同化物转运量/(收获时地上部分干重 - 开花时地上部分干重);花(前)后同化物对籽粒的贡献率 = 花(前)后同化物转运量/成熟期籽粒干重。叶片净光合速率的测定采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 XT 型便携式光合测定系统,选择红蓝光源叶室,设定光量子密度(PAR)1 100 μmol·m^{-2}·s^{-1},选择天气晴朗,云量稳定的上午 9:00—11:30 测定。蔗糖磷酸合成酶的测定采用高俊凤[18]的方法。

1.4 数据处理

统计分析采用 SPSS 20.0 分析统计软件。

2 结果与分析

2.1 自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎顶三叶的绿叶面积

从图 1 可以看出,无论在自然天气还是干旱条件下,在叶片顺序衰老的正置茎上,旗叶的绿叶面积

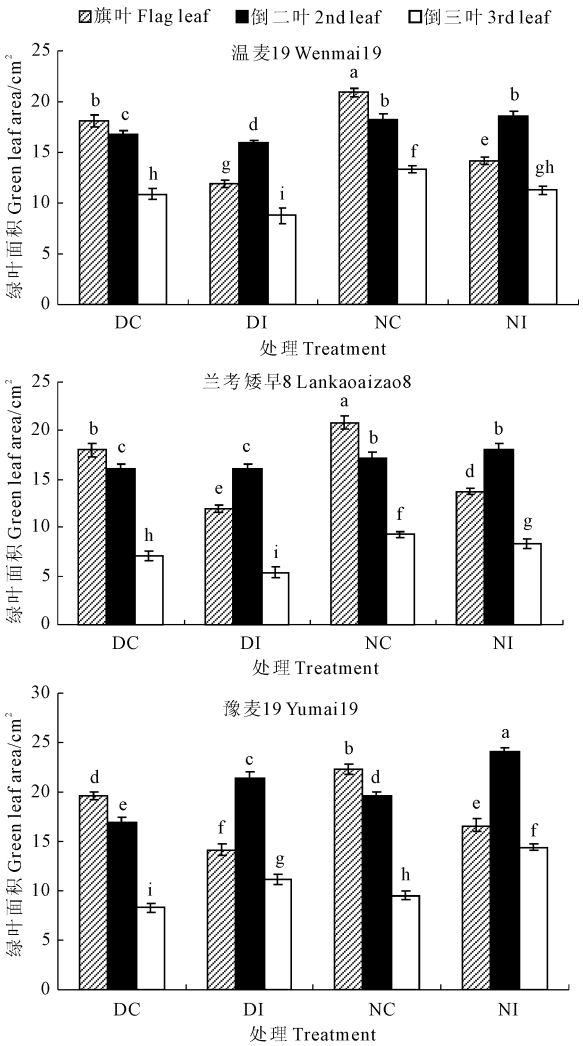

图 1　自然天气和干旱条件下小麦顶三叶的绿叶面积

Fig.1　Green leaf area of top three leaves in natural and dry conditions

注:DC,干旱条件下正置茎;DI,干旱条件下倒置茎;NC,自然天气条件下正置茎;NI,自然天气条件下倒置茎。不同字母表示在 $P<0.05$ 水平有显著差异。下同。

Note: DC, Conventional stem under drought stress; DI, Inverted stem under drought stress; NC, Conventional stem in natural condition; NI, Inverted stem in natural condition. Different letters represent significant difference of $P<0.05$. The same below.

大于倒二叶,倒二叶的绿叶面积又大于倒三叶,而在非顺序衰老的倒置茎上,倒二叶的绿叶面积大于旗叶,旗叶绿叶面积又大于倒三叶。在自然天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 正置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶高 14.59%、20.80%和 13.34%,而倒置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶低 23.98%、23.57%和 31.07%。在干旱条件下,温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 正置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶高7.79%、11.76%和 16.02%,而倒置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶低 25.97%、26.41%和 34.41%。试验表明,在正置茎上,旗叶的衰老明显晚于倒二叶,而在倒置茎上旗叶的衰老明显快于倒二叶。干旱条件使小麦顶三叶绿叶面积减小,叶片顺序衰老和非顺序衰老加快。

2.2　自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎顶三叶的光合速率

从图 2 可以看出,无论在干旱条件下还是自然天气条件下,叶片顺序衰老的正置茎顶三叶净光合速率大小次序均表现为旗叶 > 倒二叶 > 倒三叶,而叶片非顺序衰老的倒置茎顶三叶净光合速率大小次序均表现为倒二叶 > 旗叶 > 倒三叶。

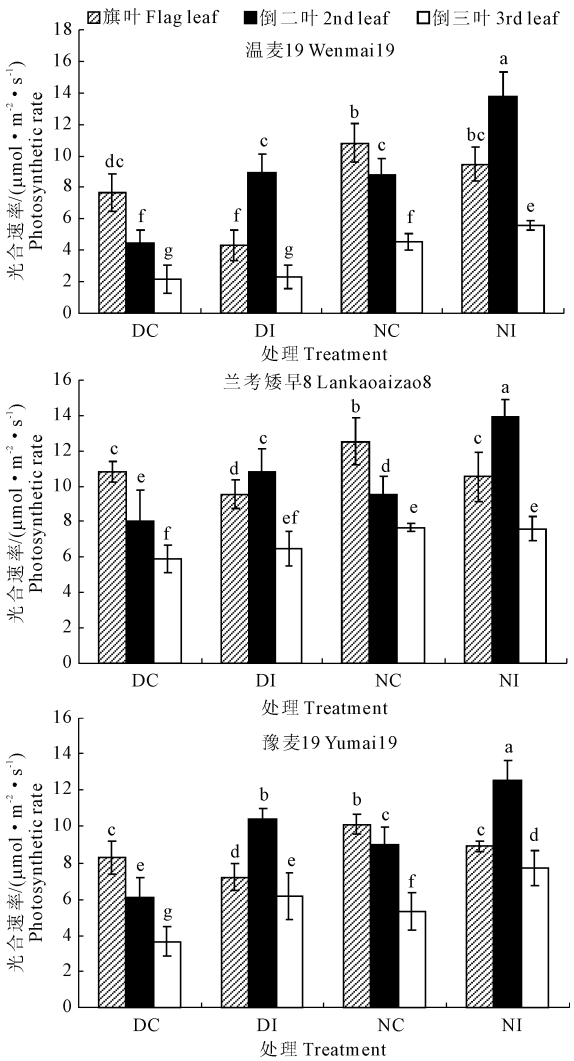

图 2　自然天气和干旱条件下小麦顶三叶的光合速率

Fig.2　Photosynthetic rate of top three leaves in natural and drought conditions

在自然天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 正置茎旗叶光合速率分别比倒二叶高 23.63%、31.17%和 12.71%,而倒置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶低 31.3%、24.3%和 29.06%。在干旱条件

下,温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 正置茎旗叶光合速率分别比倒二叶高 73.45%、35.96%和 35.13%,而倒置茎旗叶绿叶面积分别比倒二叶低 52.12%、11.54%和 30.64%。干旱条件与自然天气条件相比,在干旱条件下,小麦叶片顺序衰老和非顺序衰老均加快,顶三叶光合速率明显较自然天气条件下低。

2.3 自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎顶三叶的干物质积累

从图 3 可以看出,无论在自然天气条件下还是干旱条件下,在小麦灌浆结实后期,参试小麦品种正置茎顶三叶干物质积累量大小次序为旗叶 > 倒二叶 > 倒三叶,而在倒置茎上为倒二叶 > 旗叶 > 倒三叶。

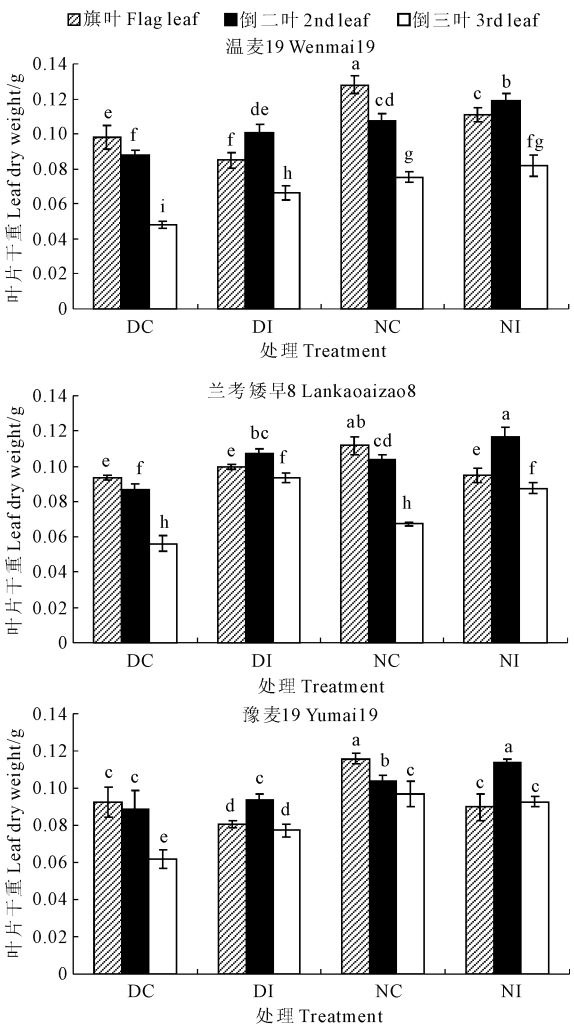

图 3 自然天气和干旱条件下小麦顶三叶的干物质积累

Fig.3 Dry matter accumulation of wheat top three leaves in natural and drought conditions

在正常天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 正置茎旗叶干物质积累量分别比倒二叶高 18.5%、7.7%和 11.5%,而倒置茎旗叶分别比倒二叶低 6.7%、18.8%和 21.1%。在干旱条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 正置茎旗叶干物质积累量分别比倒二叶高 12.0%、7.8%和 4.2%,而倒置茎旗叶分别比倒二叶低 15.7%、6.9%和 13.7%,说明倒置茎旗叶干物质转运较快。在干旱处理条件下,小麦正置茎和倒置茎顶三叶的干物质积累量减少,说明干旱条件加快了顶三叶的干物质转运。

2.4 自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎花前同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率

从图 4 可以看出,无论在自然天气还是干旱条件下,参试小麦品种正置茎花前地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率均明显大于倒置茎。

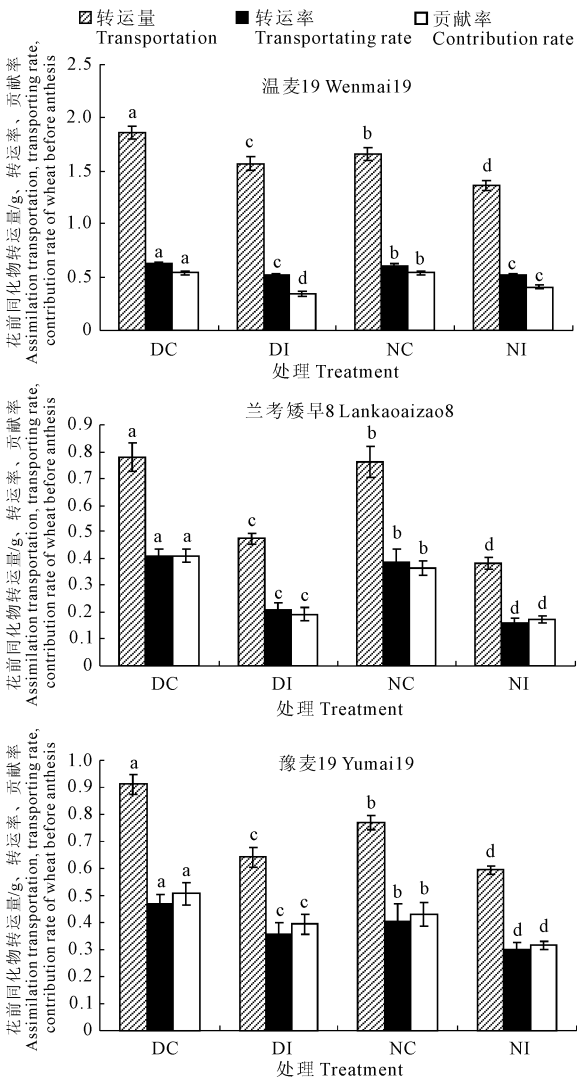

图 4 自然天气和干旱条件下小麦花前同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率

Fig.4 Assimilation transportation, transporting rate and contribution rate of wheat before anthesis in natural and drought conditions

在自然天气条件下,温麦 19 倒置茎花前地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率分别比

正置茎低 17.95%、14.95%、25.05%,兰考矮早 8 分别低 50.0%、58.43%、52.19%,豫麦 19 分别低 22.83%、25.99%、26.74%。在干旱条件下,温麦 19 倒置茎花前地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率分别比正置茎低 15.44%、17.30%、36.97%,兰考矮早 8 分别低 39.30%、49.63%、52.81%,豫麦 19 分别低 29.30%、24.28%、22.13%。试验结果说明,小麦叶片非顺序衰老茎花前同化物转运至籽粒的量相对于顺序衰老茎较少,这有利于花后同化器官功能期的延长,有利于籽粒花后的充分灌浆。

2.5　自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎花后同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率

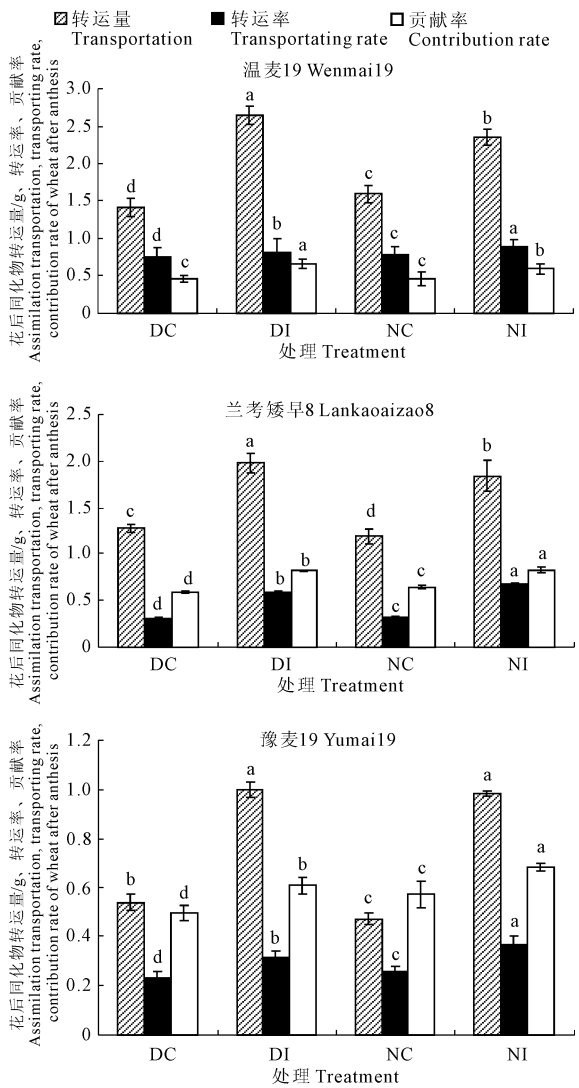

图 5　自然天气和干旱条件下小麦花后同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率

Fig.5　Assimilation transportation, transporting rate and contribution rate of wheat after anthesis in natural and drought conditions

从图 5 可以看出,在自然天气和干旱条件下,小麦各品种倒置茎花后地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率均明显高于正置茎。在自然天气条件下,温麦 19 正置茎地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率分别比倒置茎低32.62%、11.31%、22.82%,兰考矮早 8 分别低 35.75%、52.64%、22.52%,豫麦 19 分别低 52.09%、29.97%、16.88%。在干旱条件下,温麦 19 正置茎地上器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率分别比倒置茎低 46.79%、7.05%、30.35%,兰考矮早 8 分别低 35.93%、47.06%、27.72%,豫麦 19 分别低 46.28%、26.97%、18.59%。试验表明,叶片非顺序衰老茎花后同化器官合成同化物的能力较顺序衰老茎明显增强,这种特性有利于籽粒的花后充实。

2.6　自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎顶三叶蔗糖磷酸合成酶活性

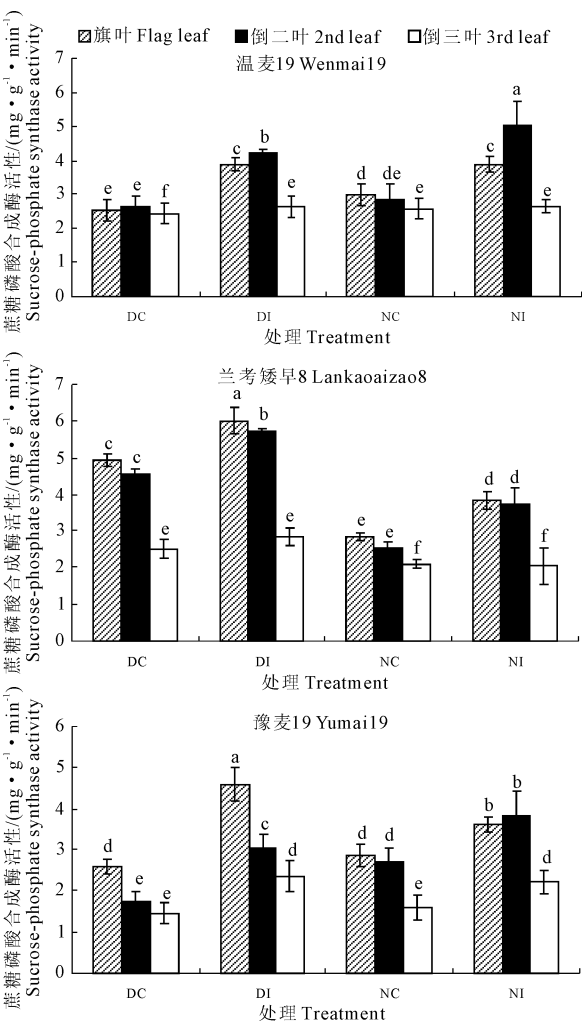

图 6　自然天气和干旱条件下小麦顶三叶的蔗糖磷酸合成酶活性

Fig.6　Sucrose-phosphate synthase activity of wheat top three leaves in natural and drought conditions

从图 6 可以看出,无论在自然天气还是干旱条件下,叶片逆向衰老的倒置茎旗叶和倒二叶的蔗糖磷酸合成酶活性均显著高于叶片顺序衰老的正置茎。在自然天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 倒置茎旗叶分别比正置茎高 30.2%、47.68%、27.59%,倒二叶分别高 77.82%、49.92%、42.15%。在干旱条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 倒置茎旗叶分别比正置茎高 54.37%、21.17%、78.29%,倒二叶分别高 60.84%、25.16%、73.14%。试验数据表明,叶片非顺序衰老过程中旗叶和倒二叶同化物转运能力较强。

2.7 自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎的穗重

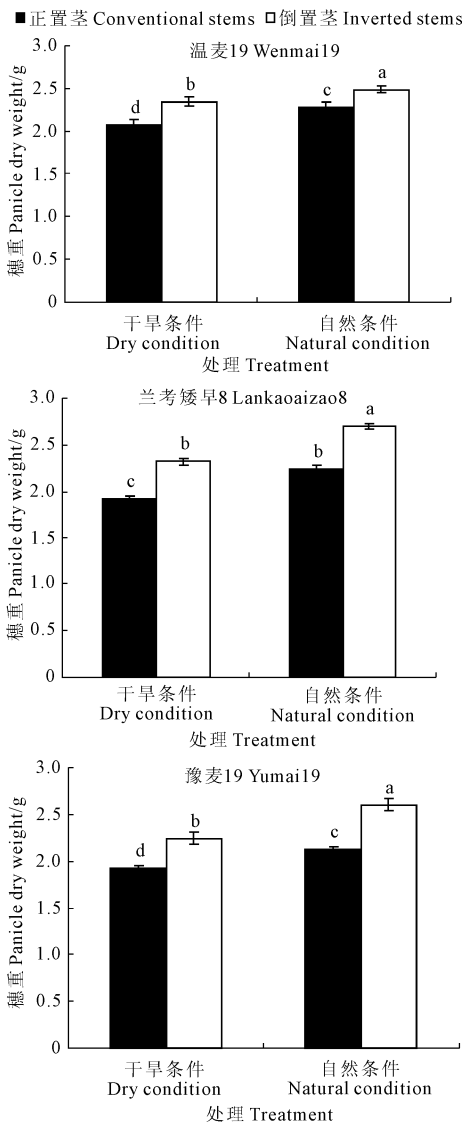

图 7 自然天气和干旱条件下小麦正置茎和倒置茎的穗重

Fig.7 Panicle weight in conventional stems and inverted stems in natural and drought conditions

从图 7 可以看出,在自然天气和干旱条件下,倒置茎穗重明显高于正置茎穗重。在自然天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 倒置茎穗重分别比正置茎高 9.0%、20.73% 和 22.21%。在干旱条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 倒置茎穗重分别比正置茎高 13.25%、20.5% 和 16.87%。干旱处理使小麦正置茎和倒置茎穗重减少,在干旱条件下,温麦 19 正置茎穗重减少 8.93%,倒置茎减少 8.26%;兰考矮早 8 正置茎穗重减少 13.90%,倒置茎减少 14.06%;豫麦 19 正置茎穗重减少 9.81%,倒置茎减少 13.75%。

3 讨 论

Mondal 和 Choudhuri[2]对两个水稻品种 Ratna 和 Masuri 叶片的衰老方式进行了研究报道,试验表明,在营养生长阶段,两个水稻品种叶片的衰老按照发育的先后从茎的下方依次向上衰老,但进入生殖生长后期,品种 Ratna 的旗叶早于倒二叶先衰老,叶片的衰老属于非顺序衰老模式,品种 Masuri 仍然按照顺序衰老模式,倒二叶先于旗叶衰老。通过剪叶试验发现,Ratna 的旗叶对粒重影响最大,而 Masuri 的倒二叶对粒重影响最大[2]。通过^{32}P 示踪试验,表明叶片非顺序衰老的机理是旗叶同化物快速转运至籽粒的缘故,通过对旗叶喷细胞分裂素,降低同化物转运,最终可以延缓旗叶的衰老[19]。张嵩午等[1,3-5]发现,有些小麦品种在结实后期叶片衰老存在两种方式,一是顺序衰老方式,倒二叶衰老早于旗叶;二是非顺序衰老方式,旗叶衰老早于倒二叶,而且表明非顺序衰老茎千粒重高于顺序衰老茎,具有非顺序衰老的小麦品种千粒重普遍高于顺序衰老小麦品种。本研究表明,无论在自然天气还是干旱条件下,参试小麦品种叶片顺序衰老和非顺序衰老均出现,在顺序衰老茎上,旗叶的绿叶面积和光合速率高于倒二叶,而在非顺序衰老茎上,倒二叶绿叶面积和光合速率高于旗叶,研究结果与张嵩午等一致。论文还通过对自然条件和花后干旱条件下顺序衰老茎和非顺序衰老茎同化物积累和转运特性的研究,表明非顺序衰老茎旗叶的干物质积累低于倒二叶;花后地上营养器官同化物转运量、转运率和对籽粒的贡献率均明显高于顺序衰老茎;非顺序衰老茎旗叶和倒二叶的蔗糖磷酸合成酶活性均高于顺序衰老茎,并且非顺序衰老茎穗重明显高于顺序衰老茎。该研究结果揭示了在灌浆结实后期,小麦叶片非顺序衰老是由于旗叶同化物快速转运至籽粒所致,这种衰

老模式有利于后期籽粒的充实,提高粒重。并且在干旱条件下,与小麦叶片非顺序衰老相伴随的优良的生理性状比较稳定,对干旱环境具有较强的适应性。本文研究对进一步揭示小麦叶片非顺序衰老的生理生化机制和生态适应机制具有重要的指导意义。

参 考 文 献:

[1] Zhang S W, Wang C F. Non-sequential senescence of wheat leaves [J]. Progress in Natural Science, 2009,19(7):711-717.

[2] Mondal W A, Choudhuri M A. Sequential and non-sequential pattern of monocarpic senescence in two rice cultivars[J]. Plant Physiology, 1984,61(2):287-292.

[3] Zhang S W, Wang C F, Yao Y H. Inverse leaf aging sequence and its significance of wheat[J]. Agricultural Sciences in China, 2011,10(2):207-219.

[4] Zhang S W, Wang C F, Miao F, et al. Photosynthetic characteristics and its significance of topmost three leaves at fruiting stage in wheat with presenile flag leaf[J]. Acta Agron Sin, 2012,38(12):2258-2266.

[5] Li G X, Wang C F, Liu X W, et al. Some biological characteristics of inverted senescing sequence of wheat leaves[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2011,29(3):58-62.

[6] Zhang Q J, Zhang L Y, Bi H W. Accumulation and distribution of carbohydrate and nitrogen and their relationships to grain protein content in wheat[J]. Acta agriculture boreali-sinica, 1996,11(3):57-62.

[7] Gebbin T, Schnyder H. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat[J]. Plant Physiology, 1999, 121(3):871-878.

[8] Yoshida S. Physiological aspects of grain yield[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1972,23:437-464.

[9] Kobata T, Palta J A, Turner N C. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat[J]. Crop Science, 1992,32:1238-1242.

[10] Lu J Y, Shan L, Gao J F, et al. Effect of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2003,21(2):77-81.

[11] Yang J CH, Zhang J H, Huang Z L, et al. Remobilization of carbon reserves is Improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat[J]. Crop Science, 2000,40(6):1645-1655.

[12] Wang W, Zhang J H, Yang J CH, et al. Effect of water stress on metabolism of stored carbohydrate of stem and yield in rice grown under unfavorable-delayed senescence[J]. Acta Agron Sin, 2001,30(3):196-204.

[13] Rahman M S, Yoshida S. Effect of water stress on grain filling in rice [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1985,31:497-511.

[14] Kobata T, Takami S. Maintenance of the grain growth in rice subject to water stress during the early grain filling[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1981,50:536-545.

[15] Yang J CH, Xu G W, WANG ZH Q, et al. Remobilization of carbon assimilates in the stems during grain filling and its physiological mechanism in dry-cultivated rice[J]. Acta Agron Sin, 2004,30(20):108-114.

[16] Wang W, Cai Y X, Cai K Z, et al. Regulation of soil water deficits on stem-stored carbohydrate remobilization to grains of rice[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005,29(5):819-828.

[17] Yang J F, Gong Y H, WANG J R, et al. Effects of film mulching on dry matter accumulation and transportation characteristics of wheat in dry land area[J]. J Triticeae Crops, 2005,25(6):96-99(in Chinese).

[18] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社, 2006:105-107.

[19] Arun K B, Monojit A C. Mechanism of monocarpic senescence in rice [J]. Plant Physiology,1980,65:340-345.