

水分胁迫对糜子物质运转和籽粒灌浆特性的影响

李 翠¹, 赵伟洁¹, 刘 瑞¹, 晁桂梅¹, 周 瑜¹,
苏 旺¹, 屈 洋^{1,2}, 冯佰利¹

(1. 旱区作物逆境生物学国家重点实验室/西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100;
2. 宝鸡市农业科学研究所, 陕西 宝鸡 722400)

摘 要: 为探索不同生育期不同程度水分胁迫下糜子籽粒灌浆特性及产量形成特点, 以榆糜 2 号为材料, 采用盆栽试验, 利用 Richards 方程对不同处理强、弱勢粒的灌浆过程进行比较, 进而分析研究了拔节期、孕穗期和开花成熟期中度(占田间最大持水量的 40% ~ 45%)、重度水分胁迫(占田间最大持水量的 20% ~ 25%)对糜子强、弱勢粒灌浆特性与抽穗后物质积累和转运及产量形成的影响。结果表明: 与对照(全生育期充足供水, 占田间最大持水量的 70% ~ 75%)相比, 重度水分胁迫下, 籽粒的起始生长势 R_0 降低, 最大灌浆速率出现的时间 T_{max} 延迟, 灌浆后期时间缩短, 灌浆中期和后期的贡献率下降, 茎鞘向穗部的物质转运率降低, 进而影响结实率和产量, 其中孕穗期重度水分胁迫的穗粒数和穗粒质量比对照分别降低了 44.62% 和 38.19%, 是降幅最大的; 中度水分胁迫加快了糜子灌浆进程, 促进了糜子叶片和茎鞘向穗部的物质转运率, 提高了结实率和籽粒充实度, 提高了糜子产量, 其中拔节期中度水分胁迫是增加幅度最大的, 其穗粒数、结实率、千粒质量和穗粒质量比对照分别增加了 24.17%、17.92%、7.19%、41.14%。因此, 在适度水分胁迫下, 协调并提高糜子籽粒的灌浆起始生长势和前期、中期的灌浆速率以及茎鞘向穗的物质转运率, 对于保证和提高糜子产量有重要意义。

关键词: 糜子; 水分胁迫; 籽粒灌浆; 物质运转
中图分类号: S516.01 **文献标志码:** A

Effects of water stress on dry matter translocation and grain filling characteristics in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.)

LI Cui¹, ZHAO Wei-jie¹, LIU Rui¹, CHAO Gui-mei¹, ZHOU Yu¹,
SU Wang¹, QU Yang^{1,2}, FENG Bai-li¹

(1. State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas/ College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Agricultural Science, Baoji, Shaanxi 722400, China)

Abstract: To evaluate characteristics of grain filling and yield in broomcorn millet resulting from effects of water stress at different developmental stages, Yumi 2 was employed as the experimental material for a pot trial. At the time of jointing, booting, and flowering and mature stages under water stress at two levels (moderate: 40% ~ 45% of field capacity, severe: 20% ~ 25% of field capacity), the grain filling processes of superior and inferior grains were studied using Richards equation. Also, the relationships between grain filling characteristics, and dry matter accumulation and translocation after heading, and yield, were analyzed. Compared with the control, severe water stress decreased initial grain-filling potential, delayed the time reaching the maximum grain-filling rate, shortened grain filling time, reduced grain filling contribution rate of middle and later stages, and decreased matter translocation percentage from stems and sheaths to spikes, influencing seed-setting rate and the yield. In addition, the kernels per spike and kernel weight per ear under severe water stress at booting stage were reduced by 44.62% and 38.19%, respectively, which represented the maximal decreased levels with the treatments. Moderate water stress promoted the grain filling process, improved the matter translocation percentage from stems and sheaths to spikes, increased seed-setting rate and grain plumpness, and

收稿日期: 2014-04-22
基金项目: 国家自然科学基金(31371529); 国家谷子糜子产业技术体系(CARS-07-12.5-A9); 农业部公益性行业(农业)科研专项(200903007)及陕西省攻关项目(K332021303)
作者简介: 李 翠(1987—), 女, 陕西商洛人, 硕士, 主要从事作物优质高产生态生理技术研究。E-mail: licui07@gmail.com。
通信作者: 冯佰利(1966—), 男, 陕西耀县人, 教授, 博士生导师, 主要从事作物高产生态生理技术及小杂粮栽培、育种研究。E-mail: 7012766@163.com。

enhanced the yield. The yield reached its highest level under moderate water stress at shooting stage, with increases of 24.17%, 17.92%, 7.19% and 41.14% in kernels per spike, seed-setting rate, 1000 grain weight and kernel weight per ear, respectively. Therefore, proper water stress may improve the initial grain-filling potential, the grain filling rates at early and middle stages, and matter translocation percentage from the stems and sheaths to spikes, providing an plausible approach to the enhancement of the yield in broomcorn millet.

Keywords: broomcorn millet; water stress; grain filling; dry matter translocation

糜子 (*Panicum miliaceum* L.) 生育期短, 抗旱耐瘠, 在干旱半干旱地区的农业生产中占有重要地位, 同时糜子籽粒富含营养, 保健功能明显, 备受人们关注^[1-4]。我国糜子主要种植在长城沿线风沙区, 干旱是制约产量的主要因素之一。籽粒的灌浆过程是作物产量形成和决定品质的关键时期, 是作物生产的一个重要生理过程^[5-6], 因而研究水分亏缺条件下糜子籽粒的灌浆特性, 对于揭示其生理特性、调控其灌浆过程, 实现糜子高产优质栽培有重要的现实意义。研究认为, 作物穗上籽粒存在强势粒和弱势粒之分, 二者的灌浆特性与籽粒充实程度差异明显^[7-9]。朱庆森等^[10]提出用 Richards 方程分析籽粒灌浆特性的方法已被众多的研究者采用^[9, 11-16]。王贺正^[17]研究提出, 水分胁迫下, 水稻籽粒生长潜能、最大灌浆速率和平均灌浆速率降低, 籽粒生长活跃期缩短, 达最大灌浆速率的时间提前, 且抗旱性强的品种比抗旱性弱的品种减少的幅度小。刘培等^[18]研究表明, 随水分胁迫的加剧, 冬小麦灌浆起始时间提前, 达到峰值的时间缩短, 在孕穗期、抽穗和灌浆期缺水都会缩短冬小麦灌浆持续时间, 减少穗粒数, 降低粒重, 最终影响产量, 而拔节期影响较小; 高翔^[19]研究认为, 小麦籽粒灌浆前期和后期灌浆速率基本相当, 中期是前期灌浆速率的 2.7 倍。相关研究表明, 作物籽粒灌浆物质有很大部分来自茎鞘和叶片的贮藏物质, 因此增强抽穗后茎鞘和叶片干物质的转运对籽粒的初期生长和结实率有很重要的作用^[20-21]。目前有关水分胁迫下糜子的生理变化, 多集中在其光合特性、物质生产、叶面积和叶片衰老等方面^[4, 22-24], 关于水分胁迫对糜子籽粒灌浆特性的影响尚未见报道。因此, 本研究旨在比较糜子各生育期不同程度水分胁迫对其籽粒灌浆特性的影响, 分析不同处理茎鞘和叶片的物质输出率和转运率, 为糜子抗旱节水栽培和水分高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验处理

试验于 2013 年在陕西杨凌西北农林科技大学

南校区干旱棚内进行。设置 3 个水分梯度: 充足供水 (占田间最大持水量的 70% ~ 75%, 对照)、中度水分胁迫 (占田间最大持水量的 40% ~ 45%)、重度水分胁迫 (占田间最大持水量的 20% ~ 25%)。供试土壤田间最大持水量为 26.20%。试验共设 7 个处理: 全生育期充足供水 (AAA, CK), 拔节期中度水分胁迫 (MAA), 拔节期重度水分胁迫 (SAA), 孕穗期中度水分胁迫 (AMA), 孕穗期重度水分胁迫 (ASA), 开花成熟期中度水分胁迫 (AAM), 开花成熟期重度水分胁迫 (AAS)。每个处理重复 15 次。

1.2 试验设计

试验采用盆栽方法, 取试验地耕作层表土, 去除杂质, 风干后过筛。用高 25 cm、直径 30 cm 的塑料盆, 为了防止盆底滞水, 先于盆底装入 2.50 kg (2 cm 厚) 的小石子, 在小石子上再铺 2.00 kg (2 cm 厚) 的细砂作为过滤层, 斜插入一根直径 2.0 cm、长 40 cm 的 PVC 管用于灌水和通气, 管的下方位于盆的中心, 上方靠在盆沿。每盆装入含水量为 2.80% 的风干黄垆土 11.00 kg, 并均匀混入尿素 4.5 g, 磷酸二氢钾 2.25 g。装盆后全部浇水到田间最大持水量 26.20%, 6 月 11 日合墒播种。供试品种为榆糜 2 号。每盆播 12 穴, 每穴播饱满一致的种子 3 粒, 播种深度为 3 cm。播种后保持正常供水, 6 月 26 日间苗后每穴留苗 1 株, 即每盆留生长一致的植株 12 株, 并培土 0.80 kg。依照试验处理, 从 7 月 4 日 (拔节开始) 起, 每天 18:00 用称重法进行水分控制, 分别于拔节期、孕穗期 (7 月 15 日)、开花期 (8 月 8 日) 开始进行不同生育期的水分胁迫, 直至 9 月 10 日成熟收获。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 植株茎鞘、叶物质转运 各处理分别于始花期和成熟期, 取 3 株, 分茎鞘、叶和穗分别烘干称重。

茎鞘 (叶) 物质输出量 = 始花期单株茎鞘 (叶) 干重 - 成熟期单株茎鞘 (叶) 干重; 茎鞘 (叶) 物质输出率 = [(始花期单株茎鞘 (叶) 干重 - 成熟期单株茎鞘 (叶) 干重) / 始花期单株茎鞘 (叶) 干重] × 100; 茎鞘物质转化率 = [(始花期单株茎鞘 (叶) 干重 - 成熟期茎鞘 (叶) 干重) / 成熟期单株穗重] × 100。

1.3.2 籽粒灌浆动态 抽穗时选择大小基本一致的主茎穗(穗顶抽出剑叶鞘 5 cm 左右)挂牌标记,自开花后第 3 天开始,每隔 3 天取样一次,每次取 7~10 个穗。直接着生于穗上部一次枝梗上的籽粒(顶部第 2 粒除外)为强势粒,穗下部一次枝梗上直接着生于二次枝梗上的籽粒(顶部第 1 粒除外)为弱势粒。每个处理 3 个样本,每个样本随机取 20 粒。剔除空粒后,去壳,105℃杀青 30 min,80℃烘干至恒重,分别称重,计算千粒重。

籽粒增重过程用 Richards 方程 $W = A / (1 + Be^{-Kt})^{1/N}$ 进行模拟,并参照朱庆森和顾世梁等^[11-12]的方法导出相关灌浆参数。其中 W 是各时期籽粒千粒重(g), t 为开花后时间(开花当日为 0 d), A 为千粒重的终极生长量(g), B 是初值参数, K 是生长速率参数, N 是形状参数。推导得出起始生长势 $GR_0 = K/N$;灌浆速率依粒重变化的方程: $GR = KW[1 - (W/A)^N]/N$;最大灌浆速率 $GR_{max} = (KW_{max}/N)[1 - (W_{max}/A)^N]$;干物质积累速率最大时的日期 $T_{max} = (\ln B - \ln N)/K$;干物质积累速率最大时的生长量 $W_{max} = A(N+1)^{-1/N}$; I 为灌浆速率最大时的籽粒重(W_{max})占最终籽粒重 A 的百分率(%);生长活跃期 $D = 2(N+2)/K$,表示 W 从 A 的 5% 至 95% 所经历的时间;平均生长速率 $GR_{mean} = AK/2(N+2)$ 。灌浆速率曲线具有 2 个拐点,求其对 t 的二阶导数,并令为零,可得 2 个拐点在 t 坐标上的值 t_1 和 t_2 ,假定达 99% A 时为实际灌浆终期 t_3 (T_{99}),则 $t_3/T_{99} = -\ln \frac{(100/99)^N - 1}{B}/K$,因此得到灌浆过程的前期 $0 - t_1$,中期 $t_1 - t_2$,后期 $t_2 - t_3$ 。设 t_1 、 t_2 和 t_3 时的生长量分别为 W_1 、 W_2 和 W_3 ,则前、中、后期的贡献率(各期灌浆物质积累的净增量占总灌浆物质的百分率) P_1 、 P_2 和 P_3 分别

为: $P_1 = W_1/A$, $P_2 = (W_2 - W_1)/A$, $P_3 = (W_3 - W_2)/A$ 。

1.3.3 产量及穗部性状考察 成熟期,每处理取 5 株,分别测定各株穗长、一级分枝和二级分枝数、穗粒质量、千粒质量。

1.4 数据处理

采用 Excel2007、SAS9.1 统计软件进行试验数据处理与分析,采用最小显著差数法(LSD)比较不同处理组数据的差异显著性,用 1stOpt 软件进行方程拟合,用 SigmaPlot10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对糜子籽粒产量和果穗性状的影响 由表 1 可知,各处理的穗粒质量表现为 $MAA > AMA > AAM > AAS > AAA(CK) > SAA > ASA$,说明适度的水分胁迫有利于糜子产量的提高。从产量构成因素分析,穗长对于孕穗期的水分胁迫较为敏感,其中孕穗期中度(AMA)和重度水分胁迫(ASA)使糜子穗长分别较对照缩短了 22.17% 和 38.10% ($P < 0.05$),其他处理糜子穗长与对照无显著差异;对于穗一级和二级分枝,拔节期中度水分胁迫(MAA)显著降低了穗一级分枝数,而开花成熟期重度水分胁迫(AAS)显著增加了穗二级分枝数;穗粒数最多的是拔节期中度水分胁迫(MAA),其次为开花成熟期重度水分胁迫(AAS),最少的是孕穗期重度水分胁迫(ASA);对于结实率,拔节期中度(MAA)和孕穗期中度水分胁迫(AMA)显著提高了糜子结实率,其他处理都一定程度降低了糜子结实率,其中开花成熟期重度水分胁迫(AAS)降幅最大;糜子千粒质量受水分胁迫影响不大,除开花成熟期重度水分胁迫(AAS)显著降低了糜子千粒质量外,其他处理与对照均无显著差异。

表 1 水分胁迫对糜子籽粒产量及果穗性状的影响

Table 1 Effects of water stress on grain yield and ear traits of broomcorn millet

处理 Treatments	穗长 Ear length /cm	穗一级分枝 First-class branch number	穗二级分枝 Second-class branch number	每穗粒数 No. of spikelets per panicle	结实率 Seed-setting rate /%	千粒质量 1000-kernel weight/g	穗粒质量 Kernel weight per ear/g
AAA(CK)	31.31 ab	14.60 a	56.01 bc	607.80 b	77.62% cd	7.51 ab	5.42 b
MAA	32.36 ab	10.80 b	50.00 c	758.40 a	91.53% a	8.05 a	7.65 a
SAA	28.21 cb	15.00 a	63.20 abc	463.20 cd	79.06% cd	7.53 ab	4.26 bc
AMA	24.37 c	15.00 a	64.20 ab	598.20 bc	86.05% ab	7.63 ab	6.04 ab
ASA	19.38 c	15.40 a	56.40 bc	336.60 d	75.02% d	7.25 b	3.17 c
AAM	30.50 ab	13.80 a	58.00 abc	465.00 cd	82.35% bc	7.40 ab	5.84 ab
AAS	34.93 a	15.00 a	71.20 a	669.00 ab	66.58% e	6.34 c	5.69 b

注:同列数据后不同小写字母表示各处理在 0.05 水平上差异显著。
Note: Different lowercase letters following the numbers in the same column indicated significant differences at the level of 5% .

2.2 水分胁迫对糜子叶片和茎鞘物质转运率的影响

由表 2 可见,对糜子叶片和茎鞘的物质输出率和转运率的影响重度水分胁迫大于中度水分胁迫,除孕穗期水分胁迫糜子叶片向穗的物质转运率高于茎鞘以外,其他处理均表现为茎鞘的物质转运率大于叶片,各处理在始花期的单株茎鞘干重以及茎鞘物质输出率和转运率均小于对照,说明水分胁迫降低了糜子的茎鞘干物质积累量并限制了茎鞘干物质

的输出和向穗的转化,茎鞘物质转运率的降低幅度都达到了 40% 以上。拔节期水分胁迫对叶片和茎鞘的物质转运率降幅较大;各处理茎鞘物质输出率表现为 AAA(CK) > AAM > AMA > MAA > SAA > AAS > ASA,表明在适度的水分胁迫下,胁迫出现越晚,对糜子茎鞘物质输出率影响越小;孕穗期水分胁迫提高了叶片向穗的物质转运率,同时孕穗期水分胁迫对于茎鞘的物质转运率降幅也是最小的,其他处理的叶片物质转运率较对照都有一定程度的降低。

表 2 水分胁迫对糜子茎鞘和叶片物质转运率的影响									
Table 2 Effects on matter translocation in stems and sheaths and leaves of broomcorn millet under water stress									
处理 Treatments	始花期单株 茎鞘干重	成熟期单株 茎鞘干重	始花期 单株叶重	成熟期 单株叶重	成熟期单 株穗干重	叶物质 输出率	叶物质 转运率	茎鞘物 质输出率	茎鞘物质 转运率
	Single plant dry weight of stem and sheath at initial time of flowering/g	Single plant dry weight of stem and sheath weight at maturing stage/g	Single plant dry weight of leaf at initial time of flowering /g	Single plant dry weight of leaf at maturing stage /g	Dry weight of single panicle weight at maturing stage /g	Export percentage of leaf /%	Translocation percentage of leaf /%	Export percentage of stem and sheath /%	Translocation percentage of stem and sheath /%
AAA(CK)	0.95	0.61	0.47	0.37	2.31	22.40	4.56	35.97	14.83
MAA	0.82	0.65	0.57	0.42	3.98	27.38	3.94	20.60	4.24
SAA	0.61	0.53	0.31	0.31	1.90	2.55	0.42	13.97	4.49
AMA	0.81	0.63	0.56	0.35	2.16	37.75	9.73	22.31	8.35
ASA	0.73	0.69	0.36	0.31	0.83	13.89	6.02	5.48	4.82
AAM	0.88	0.73	0.46	0.37	2.22	19.57	4.05	17.44	6.75
AAS	0.86	0.75	0.46	0.40	2.20	13.04	2.72	12.50	5.01

2.3 水分胁迫对糜子籽粒灌浆特性的影响

2.3.1 籽粒增重动态 以开花后天数为自变量,各自相应的籽粒千粒质量为依变量,对糜子强、弱势粒的灌浆过程用 Richards 方程拟合,得出各处理强、弱势粒增重的模拟方程参数估计值及决定系数(表 3)。所有方程的决定系数(R^2)在 0.99 以上,配合度较高,表明所建立的方程对表达籽粒灌浆过程是可靠的,可以利用 Richards 方程对籽粒灌浆过程进行分析。相应的籽粒增重的 Richards 模拟曲线见图 1。

由表 3 和图 1 可见,各处理的强、弱势粒的灌浆趋势表现基本一致,强势粒灌浆曲线在弱势粒上方,处理之间则差别较大。根据性状参数 N ,重度水分胁迫的 3 个处理 SAA、ASA、AAS 的强、弱势粒的 N 值均大于 1 且大于对照,其灌浆曲线右偏,说明重度水分胁迫降低了糜子的籽粒重量并延迟糜子的灌浆进程;而各生育期的中度水分胁迫对糜子强、弱势粒灌浆速率和终极生长量都影响不大。

2.3.2 灌浆特征参数 由表 4 和图 2 可见,各处理的强势粒启动灌浆快,到达最大灌浆速率的时间早,

弱势粒在开花早期灌浆速率较低,到达最大灌浆速率的时间较强势粒明显延迟,且其 GR_{max} 和 GR_{mean} 亦明显低于强势粒。3 个重度水分胁迫的处理 SAA、ASA、AAS 的强、弱势粒的灌浆速率曲线的峰值均晚于对照出现。与对照相比,拔节期中度水分胁迫(MAA)强、弱势粒的 R_0 、 GR_{max} 、 GR_{mean} 均大于对照,且 T_{max} 、 D 和 T_{99} 小于对照,说明拔节期中度水分胁迫提高了糜子的起始生长势和灌浆速度,加快了糜子灌浆进程;拔节期重度水分胁迫(SAA)极大地降低了糜子籽粒的起始生长势,其强、弱势粒的 R_0 比对照分别降低了 50.96% 和 43.20%,是 6 个处理中最小的;孕穗期中度(AMA)和重度水分胁迫(ASA)的弱势粒的 D 、 T_{99} 均小于对照,同时其 GR_{max} 、 T_{max} 分别大于对照,说明孕穗期水分胁迫会加快糜子弱势粒的灌浆进程,缩短其灌浆时间;开花成熟期中度(AAM)和重度水分胁迫(AAS)会降低糜子灌浆速率,其强、弱势籽粒 GR_{max} 和 GR_{mean} 均小于对照,且开花成熟期重度水分胁迫(AAS)对糜子弱势粒的起始生长势和灌浆速率影响较大。

表 3 糜子籽粒灌浆过程的 Richards 方程参数估算值

Table 3 Parameters of the Richards equation for broomcorn millet grain filling process

处理 Treatments	粒位 Position	A ($\text{g} \cdot 1000 \text{ grain}^{-1}$)	B	K	N	R^2
AAA(CK)	强势粒 SG	8.120	13.122	0.296	1.133	0.997
	弱势粒 IG	7.292	42.674	0.245	1.191	0.994
MAA	强势粒 SG	8.347	7.626	0.352	0.715	0.998
	弱势粒 IG	7.148	10.323	0.238	0.675	0.992
SAA	强势粒 SG	8.019	1405.713	0.496	3.885	0.997
	弱势粒 IG	7.152	399.114	0.260	2.230	0.990
AMA	强势粒 SG	7.942	6.811	0.234	0.734	0.996
	弱势粒 IG	6.940	792.397	0.390	2.216	0.991
ASA	强势粒 SG	7.427	61998202.207	0.987	5.309	0.994
	弱势粒 IG	6.645	175531.805	0.488	3.299	0.993
AAM	强势粒 SG	7.644	64.949	0.389	2.164	0.991
	弱势粒 IG	7.074	4.942	0.212	0.681	0.994
AAS	强势粒 SG	7.594	127.286	0.375	1.784	0.992
	弱势粒 IG	4.863	52336.636	0.534	4.405	0.997

注:SG:强势粒;IG:弱势粒;A:籽粒终极生量; B 、 K 、 N :方程参数; R^2 :方程决定系数。下同。
Note: SG: superior grains; IG: inferior grains; A : the final weight of thousand weight kernel; B : initial parameter; K : growth rate parameter; N : shape parameter; R^2 : the determination coefficient of the equation. The same below.

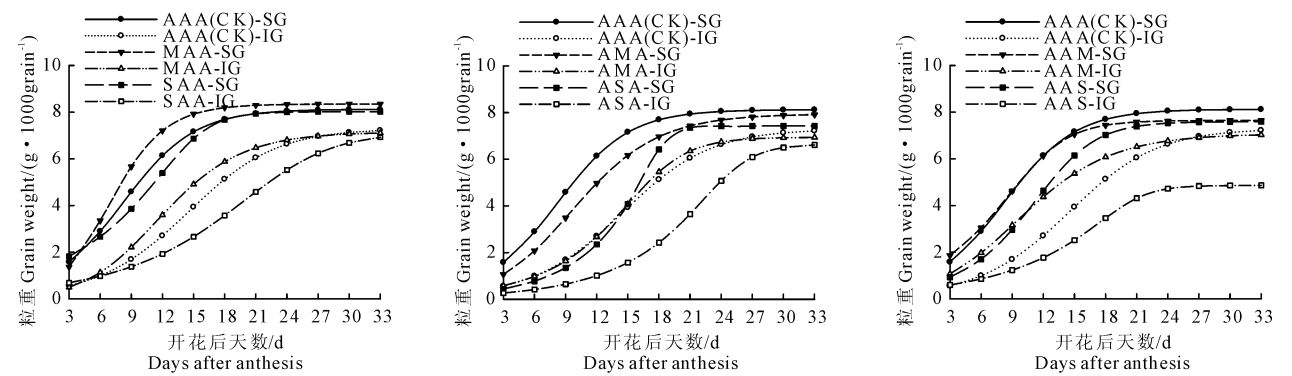


图 1 各处理糜子强、弱势粒增重的 Richards 模拟曲线

Fig.1 Richards simulation curves on increases of grain weight for superior and inferior broomcorn millet grains with different treatments

2.3.3 阶段特征 根据灌浆速率曲线的两个拐点,将籽粒灌浆过程划分为前期、中期、后期 3 个阶段(表 5)。由表 5 可知,各处理在 3 个阶段的灌浆天数、平均灌浆速率和贡献率上有较大差异。总体上看,各处理三个阶段的平均灌浆速率大小基本表现为中期>前期>后期;贡献率除了 ASA 的强势粒和 AAS 的弱势粒是前期最大以外,其他均是中期最大。与对照相比,3 个重度水分胁迫的处理都降低了中期的贡献率。结合表 1 几个穗粒质量较大的处理 AAA、MAA、AAM 的强、弱势粒和 AMA、AAS 的强势粒的 3 个阶段灌浆时间长短表现为后期>中期>前期,且它们中期的贡献率也基本在 50% 以上,表明

虽然后期糜子灌浆速率很低,但是保证中期的灌浆速率和贡献率以及后期灌浆的完成对于保证和提高糜子产量有重要意义。

3 讨论

3.1 水分胁迫下糜子产量及其构成因素

水分胁迫使油菜减产最严重的时期是开花到成熟期^[25],造成小麦减产严重的生育时期依次是拔节孕穗期、开花期和灌浆期^[26-28],玉米依次是开花期、雌穗小花分化期和灌浆期^[29]。本试验结果表明,水分胁迫对糜子产量及其构成因素的影响不仅与胁迫时期有关,而且与胁迫程度关系也很大,在拔

表 4 糜子籽粒灌浆特征参数

Table 4 Parameters for broomcorn millet grain filling characteristics

处理 Treatment	粒位 Position	R_0 /(g·1000 grain ⁻¹)	GR_{max} (g·1000 grain ⁻¹ ·d ⁻¹)	T_{max} /d	W_{max} /(g·1000 grain ⁻¹)	I /%	GR_{mean} (g·1000 grain ⁻¹ ·d ⁻¹)	D /d	T_{99} /d
AAA(CK)	强势粒 SG	0.261	0.577	8.275	4.161	0.512	0.384	21.169	23.797
	弱势粒 IG	0.206	0.422	14.607	3.774	0.518	0.280	26.049	33.359
MAA	强势粒 SG	0.492	0.806	6.725	3.925	0.470	0.541	15.426	19.783
	弱势粒 IG	0.353	0.473	11.460	3.329	0.466	0.318	22.479	30.774
SAA	强势粒 SG	0.128	0.541	11.877	5.331	0.665	0.338	23.730	21.112
	弱势粒 IG	0.117	0.340	19.951	4.228	0.591	0.220	32.538	37.601
AMA	强势粒 SG	0.319	0.506	9.520	3.752	0.472	0.340	23.368	29.163
	弱势粒 IG	0.176	0.497	15.075	4.097	0.590	0.321	21.621	26.842
ASA	强势粒 SG	0.186	0.821	16.488	5.250	0.707	0.501	14.811	21.121
	弱势粒 IG	0.148	0.485	22.299	4.271	0.643	0.306	21.717	31.692
AAM	强势粒 SG	0.180	0.552	8.745	4.489	0.587	0.357	21.409	20.542
	弱势粒 IG	0.311	0.416	9.349	3.299	0.466	0.280	25.292	31.032
AAS	强势粒 SG	0.210	0.576	11.380	4.278	0.563	0.376	20.181	23.623
	弱势粒 IG	0.121	0.328	17.571	3.315	0.682	0.203	23.989	26.144

注： R_0 :起始生长势； GR_{max} :最大灌浆速率； T_{max} :到达最大灌浆速率的时间； W_{max} :灌浆速率最大时的籽粒千粒重； I :灌浆速率最大时的籽粒千粒重占最大籽粒千粒重的百分率； GR_{mean} :平均灌浆速率； D :活跃灌浆期； T_{99} :有效灌浆时间。

Note: R_0 : initial grain-filling potential; GR_{max} : maximum grain-filling rate; T_{max} : the time reaching the maximum grain-filling rate; W_{max} : weight of thousand kernel weight at the time of maximum grain – filling rate; I : percentage of W_{max} to A ; GR_{mean} : mean grain-filling rate; D : active grain-filling period; T_{99} : effective grain-filling time.

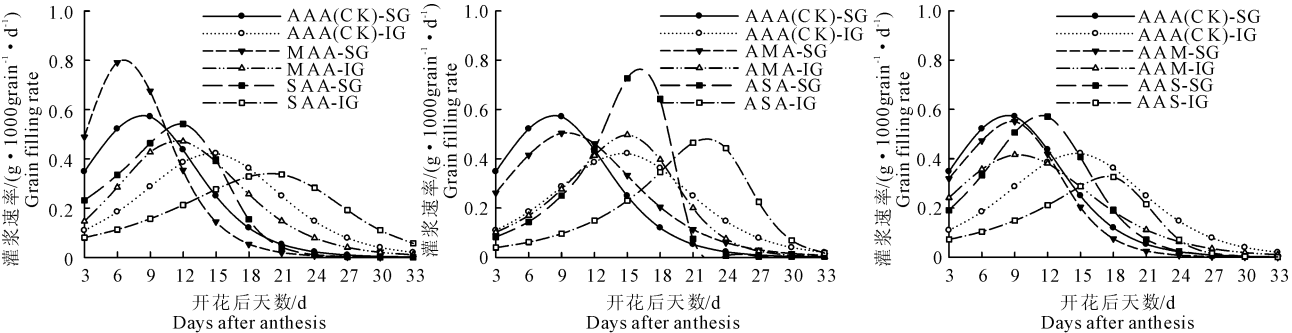


图 2 各处理糜子强、弱势粒灌浆速率的 Richards 模拟曲线

Fig.2 Richards simulation curves of grain-filling rates for superior and inferior broomcorn millet grains with different treatments

节期,中度和重度水分胁迫对糜子产量和产量构成的影响是截然相反的。在中度水分胁迫下,糜子的穗粒质量都一定程度的提高了,重度水分胁迫下,糜子的穗长、穗粒数、籽粒充实程度和穗粒质量受到了一定程度的影响。说明糜子抗旱、耐旱,适度的水分胁迫可以协调并促进其植株生长和产量的提高,这与之前的研究结果相符^[24];而重度水分胁迫则会一定程度降低糜子的产量和籽粒品质。关于糜子所能承受的最大水分胁迫程度以及对水分胁迫最敏感的生育期需要进一步研究。

3.2 水分胁迫下糜子茎鞘和叶片的物质转运

籽粒的灌浆过程本质上是作物本身源、流、库相互协调的结果,作物有籽粒数量多、籽粒体积大、穗长长等库容大的特征会促进叶片光合潜力的发挥和光合产物向穗部的运转,同时叶片和其他源器官同化物的输出能力以及同化物向籽粒的运输效率也对作物产量有重要影响。研究认为茎秆是贮藏物质长期积累的主要营养器官,在籽粒灌浆后期,叶片开始衰老以后,茎鞘贮藏物质将转运到籽粒供籽粒完成灌浆^[30-31],本研究发现,除孕穗期水分胁迫外,其

表 5 糜子籽粒灌浆前、中、后 3 个时期的特征

Table 5 Broomcorn millet grain-filling characteristics at early, middle and late stages

处理 Treatment	粒位 Position	前期 Early stage			中期 Middle stage			后期 Later stage		
		天数 Days/d	GR_{mean} /(g·1000 grain ⁻¹ ·d ⁻¹)	贡献率 P/%	天数 Days/d	GR_{mean} /(g·1000 grain ⁻¹ ·d ⁻¹)	贡献率 P/%	天数 Days/d	GR_{mean} /(g·1000 grain ⁻¹ ·d ⁻¹)	贡献率 P/%
AAA(CK)	强势粒 SG	3.699	0.496	22.6	9.152	0.507	57.1	10.946	0.143	19.3
	弱势粒 IG	9.014	0.188	23.2	11.187	0.371	56.9	13.158	0.105	18.9
MAA	强势粒 SG	3.229	0.458	17.7	6.991	0.704	59.0	9.563	0.195	22.3
	弱势粒 IG	6.344	0.194	17.2	10.232	0.413	59.1	14.198	0.114	22.7
SAA	强势粒 SG	8.032	0.427	42.7	7.692	0.482	46.2	5.389	0.150	10.1
	弱势粒 IG	13.737	0.169	32.5	12.428	0.301	52.3	11.436	0.089	14.2
AMA	强势粒 SG	4.236	0.337	18.0	10.569	0.443	58.9	14.358	0.123	22.2
	弱势粒 IG	10.940	0.206	32.4	8.271	0.439	52.3	7.631	0.129	14.2
ASA	强势粒 SG	14.357	0.253	48.9	4.260	0.734	42.1	2.503	0.237	8.0
	弱势粒 IG	18.582	0.142	39.6	7.435	0.431	48.2	5.675	0.132	11.2
AAM	强势粒 SG	4.627	0.529	32.04	8.236	0.489	52.6	14.049	0.090	15.28
	弱势粒 IG	3.596	0.340	17.3	11.505	0.364	59.1	15.931	0.100	22.6
AAS	强势粒 SG	7.331	0.300	28.9	8.098	0.508	54.2	8.194	0.147	15.9
	弱势粒 IG	13.856	0.159	45.2	7.428	0.292	44.6	4.859	0.092	9.2

注: GR_{mean} , 平均灌浆速率; P , 贡献率。

Note: GR_{mean} : mean grain-filling rate; P : the percentage of the grain-filling contribution of each period to the final total grain weight.

他情况下均是茎鞘向穗部的物质转运率高于叶片, 水稻上的研究也表明, 水分胁迫有促进贮存物质向穗部运转的效应, 能有效地促进茎鞘中储存碳水化合物的输出, 增加对粒重的贡献^[17]。本研究发现, 水分胁迫限制了糜子茎鞘干物质的输出和向穗部的转化, 且降低幅度都达到了 40% 以上; 相比重度水分胁迫, 中度水分胁迫对糜子叶片和茎鞘的物质输出率影响较小, 这可能是中度水分胁迫提高糜子穗粒质量的原因之一。

3.3 水分胁迫下糜子灌浆特性

研究认为, 水分胁迫会使作物灌浆起始时间提前, 达到峰值的时间缩短, 并缩短灌浆持续时间^[18-19]。本研究发现, 中度水分胁迫对糜子灌浆特性的影响不大, 尤其是拔节期中度水分胁迫缩短了糜子的灌浆时间, 提前了灌浆最大速率的出现时间, 提高了起始生长势和灌浆速率; 重度水分胁迫延迟了糜子的灌浆进程, 降低了灌浆中期的贡献率, 孕穗期重度水分胁迫尽管也缩短了糜子灌浆时间, 提高了平均灌浆速率, 但是极大地降低了起始生长势, 延迟了灌浆速率最大值出现的时间, 从而说明平均灌浆速率和灌浆时间对糜子产量没有太大影响, 而协调并提高起始生长势和前期、中期的灌浆速率对

于保证和提高糜子产量有重要意义, 原因可能是前期如果灌浆起步太晚、灌浆速率太低, 后期植株开始衰老以后, 物质生产及转运效率下降, 其籽粒很难得到充足的物质供应, 因而造成减产。

朱庆森等将作物灌浆特性分为同步灌浆型和异步灌浆型^[10,31]。袁继超等^[32]研究认为, 水稻强、弱势粒的同步和异步灌浆类型的划分不仅受品种自身基因型的控制, 还在一定程度上受播期的影响。本研究表明, 正常水分条件下, 榆糜 2 号为同步灌浆型, 而孕穗期和开花成熟期中度水分胁迫下其灌浆类型为异步灌浆型, 说明水分胁迫会改变糜子的灌浆类型, 这与袁继超等^[32]的观点基本一致。

4 结 论

水分胁迫时期和胁迫程度对糜子籽粒灌浆特性及产量形成的调控效应不同。中度水分胁迫促进了糜子干物质形成, 激发了干物质向穗部的转运, 加快了其灌浆进程, 一定程度上提高了糜子产量; 但重度水分胁迫不同程度地影响糜子产量和籽粒品质。生产上, 可以在拔节期对糜子进行适度的水分控制, 协调营养生长和生殖生长, 有助于提高糜子产量。

参 考 文 献:

[1] 柴 岩.糜子[M].北京:中国农业出版社,1999:71-87.

[2] 林汝法,柴 岩,廖 琴,等.中国小杂粮[M].北京:中国农业科学技术出版社,2002:68-77.

[3] 李 翠,冯佰利.糜子营养品质与综合利用[C]//柴 岩,冯佰利.中国杂粮与杂粮产业.杨凌:西北农林科技大学出版社,2013:75-80.

[4] Zhang Pan-Pan, Feng Bai-Li, Wang Peng-Ke, et al. Leaf senescence and activities of antioxidant enzymes in different broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) cultivars under simulated drought condition [J]. Journal of Food, Agriculture & Environment, 2012,10(2):438-444.

[5] 陆大雷,闫发宝,陆卫平.糯玉米灌浆结实期籽粒淀粉理化特性变化[J].中国农业科学,2011,23(5):4793-4800.

[6] 顾世梁,朱庆森,杨建昌,等.不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析[J].作物学报,2001,27(1):7-14.

[7] Mohapatra P K, Patel R, Sahu S K. Time of flowering affects grain quality and spikelet partitioning within the rice panicle [J]. Aust J Plant Physiol, 1993,20(2):231-241.

[8] 杨建昌.水稻弱勢粒灌浆机理与调控途径[J].作物学报,2010,36(12):2011-2019.

[9] 李 杰,张洪程,龚金龙,等.不同种植方式对超级稻籽粒灌浆特性的影响[J].作物学报,2011,37(9):1631-1641.

[10] 朱庆森,曹显祖,骆亦其.水稻籽粒灌浆的生长分析[J].作物学报,1988,14(3):182-193.

[11] 顾世梁,朱庆森,杨建昌,等.不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析[J].作物学报,2001,27(1):7-14.

[12] 王嘉宇,范淑秀,徐正进,等.几个不同穗型水稻品种籽粒灌浆特性的研究[J].作物学报,2007,33(8):1366-1371.

[13] 程旺大,张国平,姚海根,等.密穗型水稻品种的籽粒灌浆特性研究[J].作物学报,2003,29(6):841-846.

[14] 程旺大,赵国平,张国平,等.水稻和陆稻籽粒灌浆特性的比较[J].中国水稻科学,2002,16(4):42-47.

[15] 杨建昌,苏宝林,王志琴,等.亚种间杂交稻籽粒灌浆特性及其生理的研究[J].中国农业科学,1998,31(1):8-15.

[16] 杨建昌,王国忠,王志琴,等.早种水稻灌浆特性与灌浆期籽粒中激素含量的变化[J].作物学报,2002,28(5):615-621.

[17] 王贺正,马 均,李旭毅,等.水分胁迫对水稻籽粒灌浆及淀粉合成有关酶活性的影响[J].中国农业科学,2009,42(5):1550-1558.

[18] 刘 培,蔡焕杰,王 健.土壤水分胁迫下冬小麦籽粒灌浆特性的研究[J].节水灌溉,2010,(1):1-4.

[19] 高 翔,庞红喜,董 剑.小麦高产品种光合产物积累与分配及其籽粒灌浆特性研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2002,30(4):24-28.

[20] 梁建生,曹显祖,张海燕,等.水稻籽粒灌浆期间茎鞘贮存物质含量变化及其影响因素的研究[J].中国水稻科学,1994,8(3):151-156.

[21] 杨从党,周 能,袁平荣,等.水稻结实率和若干生理因素的品种间差异及其相关研究[J].中国水稻科学,1998,12(3):144-148.

[22] 冯晓敏,张永清.水分胁迫对糜子植株苗期生长和光合特性的影响[J].作物学报,2012,38(8):1513-1521.

[23] 周海燕.毛乌素沙地主要作物糜子生理生态学特性的研究[J].作物学报,2001,26(6):908-914.

[24] 李 翠,赵伟洁,张大爱,等.水分胁迫对糜子物质生产及光合特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2014,42(1):1-7.

[25] Champolivier L, Merrien A. Effects of water stress applied at different growth stages to *Brassica napus* L. var. *oleifera* on yield, yield components and seed quality [J]. European Journal of Agronomy, 1996,5(3):153-160.

[26] Blum A, Pnuel Y. Physiological attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a mediterranean environment [J]. Aust J Agric Res, 1990,41(5):799-810.

[27] Shpiller L, Blum A. Heat tolerance to yield and its components in different wheat cultivars [J]. Euphytica, 1991,51(3):257-263.

[28] Garc'a del Moral L F, Rhrarrabti Y, Villegas D, et al. Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under mediterranean conditions: an ontogenic approach [J]. Agron J, 2003,95(2):266-274.

[29] 徐世昌,戴俊英,沈秀瑛,等.水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J].作物学报,1995,21(3):356-363.

[30] 王征宏.干旱对小麦灌浆期物质转运的调控[D].杨凌:西北农林科技大学,2009.

[31] 李旭毅,池忠志,姜心禄,等.成都平原两熟区籼粳稻品种籽粒灌浆特性[J].中国农业科学,2012,45(16):3256-3264.

[32] 袁继超,刘从军,朱庆森,等.播期对水稻籽粒灌浆特性的影响[J].西南农业学报,2004,17(2):164-168.