

干旱高温胁迫对小麦生长及木聚糖含量的影响

张蓓蓓^{1,2}, 张 辉¹, 甘卓亭¹, 周 旗¹, 易文利¹, 刘文兆²

(1. 陕西省灾害监测与机理模拟重点实验室, 宝鸡文理学院地理与环境学院, 陕西 宝鸡 721013;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 选取两个水分处理(拔节期开始, 95%和40%田间持水量)、两个温度水平(孕穗期开始, 昼/夜温度分别为25℃/15℃和35℃/25℃)和两个春小麦品种(Superb和AC Crystal)在温室条件下进行试验, 分析了小麦不同生育期生长及开花期叶片气体交换参数和成熟期产量及木聚糖含量的变化。结果表明: 高温处理下Superb成熟时间比适温处理下提前20天, AC Crystal提前21天; 孕穗期高温干旱两种胁迫均显著降低了小麦的株高, 并且两种因子结合后产生的作用最强, 其中, Superb的株高降低了16.7%, AC Crystal降低了30.6%; 两个小麦品种生育后期以AC Crystal的分蘖数较多, 孕穗期温度水分适宜条件下AC Crystal分蘖数比Superb高18.7%, 但其对温度敏感性较强。高温干旱显著降低了叶片气体交换参数的值, Superb在干旱高温条件下 P_n 比其在温度水分适宜条件下降低了68.9%。高温增加了小麦籽粒木聚糖的含量, 特别是水溶性木聚糖(WEAX), 干旱环境下高温处理使得Superb的WEAX升高了49%; 木聚糖含量与叶片各气体交换指标参数和产量之间呈显著的负相关关系。

关键词: 小麦; 气体交换参数; 木聚糖; 产量

中图分类号: S512.1 文献标志码: A

Effects of water deficit and high temperature on growth and arabinoxylan concentrations in two different spring wheat varieties

ZHANG Bei-bei^{1,2}, ZHANG Hui¹, GAN Zhuo-ting¹, ZHOU Qi¹, YI Wen-li¹, LIU Wen-zhao²

(1. Key Laboratory of Disaster Survey and Mechanism Simulation of Shaanxi Province/Baoji University of Arts and Sciences, Baoji, Shaanxi 721013, China;

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In this study, effects of drought and heat stress to the two spring wheat growth and quality were investigated. The investigation was conducted in a controlled environment to evaluate the combined effects of water deficit (imposed at the stem elongation stage, 40% field capacity) and high temperature (imposed at the booting stage) on the wheat growth, leaf gas exchange, arabinoxylan concentrations and yields of two spring wheat varieties ('Superb' and 'AC Crystal') commonly grown in Canada. The temperature treatments were 25℃/15℃ (day/night, T1) and 35℃/25℃ (T2). Overall, time to maturity under high temperature was 20 days shorter for Superb and 21 days for AC Crystal, indicating that two varieties were more sensitive to high temperature stress. Plant height was sensitive to drought combined high temperature stress for both varieties at booting stage; the plant height of Superb was reduced by 16.7%, while AC Crystal was reduced by 30.6%. At the late growth stage the tillers of AC Crystal was more sensitive to high temperature which was 18.7% higher than that of Superb under appropriate water and temperature condition; Drought and high temperature decreased ($P < 0.05$) leaf gas exchange parameters (P_n of Superb was decreased by 68.9% under drought and

收稿日期: 2015-01-21

基金项目: 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金(K318009902-1403); 宝鸡文理学院重点项目(ZK15035); 陕西省教育科学规划课题(SGH140676)和旱区作物逆境生物学国家重点实验室2015年开放课题(CSBAA2015003)

作者简介: 张蓓蓓(1983—), 女, 河南沈丘人, 博士, 讲师, 主要从事农业生理生态学研究。E-mail: zbb83101@126.com。

high temperature conditions) and the yields but increased the grain arabinoxylan concentrations, especially the water-extractable arabinoxylans (WEAX); High temperature treatment under drought conditions made the WEAX of Superb increased by 49%. The different arabinoxylan fractions were negatively correlated with the leaf gas exchange and yield.

Keywords: wheat; gas exchange parameters; arabinoxylans; yield

随着全球环境的变化,各气候要素也发生改变,其中高温现象持续的时间越来越长、频率越来越快,成为限制植物生长的重要因素之一^[1-2]。对于谷物来说,如果高温胁迫发生在生殖生长阶段可显著降低农作物的产量和质量^[3-4]。小麦作为世界上最重要的粮食作物之一,属于热敏感型,高温胁迫成为限制小麦生长发育的主要因子。灌浆期间小麦的适宜温度一般为 20℃左右,高于这个温度可显著降低作物的产量^[5-6]。高温胁迫对小麦生长的影响过程很复杂^[7],其中,光合作用作为一个高热敏感性生理过程被高温胁迫显著抑制^[8]。高温胁迫抑制了核酮糖 1'5-磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的活性,降低了 Rubisco 的活化状态,进而抑制了光合作用^[9]。

如果温度发生变化,降雨量也会随之改变,使得干旱成为与高温伴随发生的另外一种限制因子,并且各种因子的结合更加重了作物的减产速度^[10]。研究显示:干旱高温结合后对作物的生长和产量有显著并且可能致命的后果^[11-12]。高温胁迫出现时,小麦张开气孔来降低叶片温度,使得蒸腾作用增加。然而,如果高温和干旱胁迫同时发生,植物叶片不得不关闭气孔来减少水分的散失,所以叶片的温度持续升高,导致小麦生长受到抑制,最终对作物的生长和产量产生较大影响^[13]。木聚糖(Arabinoxylans, AX)也叫阿拉伯糖基木聚糖,是谷物非淀粉多糖的重要组分,主要存在于小麦胚乳中,是细胞壁多糖的最重要成分。根据其在水中溶解性的差异,可以分为可溶性木聚糖(WEAX)和不可溶性木聚糖(WUAX),其中水溶性木聚糖对小麦面团的粘弹性有一定的作用^[14]。对于小麦来说,由于种植范围广阔,不同地点的温度、水分、肥力等都对木聚糖含量产生重要影响。各生态环境比较适宜的情况下,木聚糖含量较低;在潮湿环境下,木聚糖含量较高^[15]。Coles 等研究表明小麦花后土壤轻度干旱时籽粒木聚糖含量增加,但随着干旱进一步加重,木聚糖含量下降^[16]。Hong 等研究发现开花成熟时高温干燥,更有利于籽粒木聚糖积累^[17]。然而 Laurentin 等研究发现籽粒成熟期高温干旱木聚糖含量降低^[18]。目

前,由于不同研究的品种、区域范围及环境条件的不同,使得不同学者间研究的结论不完全一致,环境和基因型对木聚糖含量的作用现在还不是完全清楚^[19]。虽然许多试验都研究了干旱和高温对小麦生长及木聚糖含量变化的影响,但是对生理生长(气体交换参数)和品质指标(AX)之间关系的研究较少。本研究在温室条件下,以加拿大西部草原广泛种植的两个春小麦品种为试材,研究了干旱高温胁迫对小麦生长、产量和 AX 含量的影响及小麦叶片气体交换参数、产量和 AX 含量之间的关系。

1 材料与方法

1.1 参试品种与试验设计

供试小麦品种为加拿大西部草原广泛种植的 Superb 和 AC Crystal。其中 Superb 的茎秆壮、有芒,属于加拿大西部硬春红麦品种;AC Crystal 属于加拿大草原硬春红麦品种,矮秆、有芒、分蘖数多。该试验选择随机区组设计,每个处理 6 个重复。其中,水分胁迫拔节期开始实施,高温胁迫孕穗期开始实施,水分胁迫和高温胁迫一直持续到小麦成熟。试验因子列于表 1。

1.2 试验环境

试验在加拿大阿尔伯塔省的 Alberta Innovates - Technology Futures 温室中进行。试验采用的是高 21 cm、直径 21 cm 的塑胶盆,每盆装 3.5 kg 的混合土壤(由泥煤苔和大田土壤 3:1 混合而成)。用 5 个装有混合土壤的盆测试田间最大持水量,每盆浇 2 L 的水,过夜滤干多余水分后称重得出最大田间持水量下盆的重量。根据盆的面积计算施肥量,每盆施用 N180 kg·hm⁻², P₂O₅ 80 kg·hm⁻², K₂O 90 kg·hm⁻²。

播种时每盆种 8 株,出苗以后间苗为每盆 4 株。间苗后每盆放入大概 2 cm 厚的珍珠岩来减少水分的蒸发。然后每隔 1~2 d 称一次盆重,保持每盆重量都是水分充足时的重量直到拔节期(BBCH 30)^[20]。拔节期时,停止浇水直到土壤水分含量为 40%的田间最大持水量为止(15%, V:V);水分充足的盆栽一直保持在田间持水量左右(40%, V:V),这两种土壤水分处理一直保持到作物成熟。

表 1 不同水分和温度条件下春小麦的生育期

Table 1 Development of spring wheat varieties under different water and temperature conditions

品种 Variety	水分处理 Water treatment	温度处理(昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	开花所需天数 Days to flowering /d	成熟所需天数 Days to maturity /d
Superb	WD	25℃/15℃	56	92
		35℃/25℃	52	72
	WW	25℃/15℃	56	92
		35℃/25℃	52	72
AC Crystal	WD	25℃/15℃	60	99
		35℃/25℃	55	78
	WW	25℃/15℃	60	99
		35℃/25℃	55	78

注: WW - 水分充足; WD - 水分胁迫。

Note: WW - well-watered; WD - water-deficit.

所有的盆栽一开始随机放置在光周期为 16 h 的温室中,白天晚上的温度分别为 25℃和 15℃。孕穗期时所有水分处理下(水分充足和水分胁迫)的盆栽移植到昼/夜温度分别为 35℃/25℃(T2)和 25℃/15℃(T1)的植物生长箱中进行温度的处理,该温度处理直到作物成熟。

1.3 生理及品质指标的测定

分蘖期、拔节期、孕穗期和成熟期记录每盆的分蘖数和株高。开花期测定气体交换参数,成熟后每盆选取两株小麦进行测产,脱粒后磨碎进行木聚糖含量的分析。

气体交换参数的测定:开花期间,由 Li - 6400 便携式光合仪(Li - Cor, Lincoln, USA)测定旗叶净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶片气孔导度(Cond, $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶片 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)和叶片蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。仪器设定如下:流量速度为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度为 20℃,光强为 $1000 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $380 \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,叶面积手动进行测定。每隔 15 秒测定一次,每个叶片测定 3 次保证 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 指标的相对稳定。

总木聚糖含量测定:参照 Douglas 的方法^[21],测定全麦粉中木聚糖含量。配制抽提试剂(冰醋酸 110 ml,浓盐酸 2 ml),绘制标准曲线(配制 $100 \mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$ 的木糖标准液,分别吸取 0、0.5、1、1.5、2 ml 的木糖标准液置于 15 ml 的比色管中,加入双蒸水使总体积为 2 ml,加入 10 ml 的抽提试剂,摇匀,于沸水中显色 25 min,期间振动 2 次,取出后在水流下迅速冷却,分别于 522 nm 和 510 nm 下测定吸光值。以其差值作为纵坐标,以木糖量为纵坐标绘制标准

曲线)。准确称取 4.5 ~ 5.5 mg 小麦粉于 15 mL 比色管,加入双蒸水 2 mL,然后加入 10 ml 抽提试剂,将比色管放入沸水中显色 25 min,冷却后用分光光度计(DR 5000, Hach, USA)测定总木聚糖含量(TAX)。

水溶性木聚糖(WEAX)含量测定:准确称取 4.5 ~ 5.5 mg 小麦粉于 5 mL 塑料离心管中,加入双蒸水 2 mL,在 28℃恒温振荡培养箱以转速 200 rpm 浸提 18 h 后,离心机 3 000 rpm 离心 5 min,取上清液,移入 15 mL 具塞试管中,加入抽提试剂,用 Douglas 法测定其水溶性木聚糖含量。

水不溶性木聚糖(WUAX)含量测定:用测得的总木聚糖含量减去样品相应的水溶性木聚糖含量,即为水不溶性木聚糖含量。

1.4 数据处理

试验数据采用 Microsoft Office Excel 2003 和 SPSS 17.0 进行统计处理,单因素方差分析选用 One - Way ANOVA,相关分析选取 Pearson;多重比较分析应用 Tukey's HSD 检验。

2 结果与分析

2.1 干旱高温胁迫对小麦生长的影响

2.1.1 不同时期分蘖数的变化 表 2 列出了不同时期各处理下小麦分蘖数。由表看出,拔节期(水分处理开始)各处理的分蘖数差异不显著,但是两个品种之间差异显著。孕穗期(高温处理开始)干旱对两个品种分蘖数的效果明显可见,水分充足小麦的分蘖数都高于水分胁迫下小麦的分蘖数;并且在这个时期,品种 AC Crystal 的分蘖数大于品种 Superb。成熟后,干旱和高温对小麦分蘖数的作用更明显,水分

充足和温度适宜下两个品种的分蘖数几乎相同,水分胁迫下的分蘖数明显减少;同时温度适宜下的分蘖数也较高,小麦的分蘖数由于高温处理而严重减

少。总体来说,生育期的后期 AC Crystal 的分蘖数增长较快,同时对温度的敏感性较强。

表 2 不同时期小麦分蘖数差异分析

Table 2 The differences in number of tillers of each plant with eight treatments at different stages

品种 Variety	水分处理 Water treatment	温度处理(昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	单株分蘖数(平均值 ± 标准差) Per plant tillers (Mean ± SD)		温度处理(昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	单株分蘖数(平均值 ± 标准差) Per plant tillers (Mean ± SD)	
			分蘖期 Tiller	拔节期 Jointing		孕穗期 Booting	成熟期 Maturity
Superb	WD	25°C/15°C	2.29 ± 0.15	8.58 ± 1.83	25°C/15°C	10.99 ± 1.60	7.33 ± 0.68
		25°C/15°C	2.17 ± 0.26	8.29 ± 1.59	35°C/25°C	10.79 ± 0.83	7.04 ± 0.60
	WW	25°C/15°C	2.33 ± 0.52	8.13 ± 1.30	25°C/15°C	12.88 ± 0.75	10.25 ± 1.76
		25°C/15°C	2.29 ± 0.43	8.54 ± 1.43	35°C/25°C	12.38 ± 2.12	9.08 ± 1.48
AC Crystal	WD	25°C/15°C	2.46 ± 0.44	10.25 ± 1.98	25°C/15°C	12.80 ± 1.36	7.17 ± 0.98
		25°C/15°C	2.08 ± 0.70	8.54 ± 1.50	35°C/25°C	11.96 ± 1.68	5.13 ± 0.61
	WW	25°C/15°C	2.42 ± 0.44	10.08 ± 1.40	25°C/15°C	15.29 ± 1.74	9.83 ± 0.88
		25°C/15°C	2.29 ± 0.60	8.88 ± 1.94	35°C/25°C	14.63 ± 3.02	6.42 ± 0.85
方差分析 Analysis of variance	品种 Variety (V)		0.09	4.94*		17.85**	17.92**
	温度 Temperature (T)		1.48	2.17		0.30	32.12**
	水分 Water (W)		0.37	0.00		22.19**	53.38**
	V × T		0.37	2.58		0.83	10.74**
	V × W		0.00	0.04		0.09	0.67
	T × W		0.37	0.41		0.34	3.40
	V × T × W		0.09	0.01		0.60	0.17

注 Note: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$,下同 The same below.

2.1.2 不同时期株高的变化 把不同时期下各处理的株高列于表 3,拔节期水分处理对小麦的株高产生显著影响,其中 Superb 的株高稍高于 AC Crystal。孕穗期时,高温和干旱处理对两个品种的株高都产生了影响,比较两种胁迫因子,水分处理对小麦株高的作用更明显,并且两种因子结合后所产生的影响更大。整体来说,在各个时期不同处理下 Superb 的株高稍高于 AC Crystal。其中,成熟期温度水分适宜条件下 Superb 的株高比 AC Crystal 高 4.2%。

2.2 干旱高温胁迫对小麦开花期叶片气体交换参数的影响

表 4 列出了开花期各处理下气体交换参数的差异分析,由表 4 看出,干旱和高温显著影响了旗叶的 P_n 、 T_r 、 $Cond$ 和 G_i ,但两个品种之间的气体交换参数没有达到显著水平。另外,高温处理在水分充足的情况下对小麦的作用最明显;干旱和高温处理有显著的交互作用。Superb 的 P_n 在干旱高温条件下比其在温度水分适宜条件下降低了 68.9%。总体

来说,温度适宜和水分充足情况下小麦的气体交换参数最高,高温和干旱都显著降低了叶片气体交换参数的值,以二者胁迫兼有时降低最多。

2.3 干旱高温胁迫对小麦籽粒木聚糖含量和产量的影响

各处理下小麦籽粒木聚糖含量和产量之间都达到了显著差异(表 5)。两个品种间的木聚糖含量没有达到显著的差异,但是干旱和高温对其不同组分含量影响显著。总体来说,干旱和高温下的 TAX、WEAX 和 WUAX 比低温和水分充足下的含量要高。特别是高温,对 WEAX 的影响较大,干旱环境下高温处理使得 Superb 的 WEAX 升高了 49%。对于产量来说,低温条件下,干旱胁迫导致了 Superb 比水分充足的植株减产 27%。水分充足及高温条件下,Superb 的产量比水分充足低温下的产量减少了 77%。当两种胁迫结合在一起时,Superb 的产量比水分充足且低温条件下的产量减少了 87%。AC Crystal 的产量对这些环境也有相似的反应。

表 3 不同时期小麦株高差异分析

Table 3 The differences of plant height with eight treatments at different stages

品种 Variety	水分处理 Water treatment	温度处理 (昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	株高/cm Plant height(Mean ± SD)		温度处理 (昼/夜) Temperature regime (Day/night)	株高/cm Plant height(Mean ± SD)	
			分蘖期 Tiller	拔节期 Jointing		孕穗期 Booting	成熟期 Maturity
Superb	WD	25℃/15℃	33.85 ± 2.56	52.71 ± 1.85	25℃/15℃	60.53 ± 5.14	61.62 ± 2.67
		25℃/15℃	33.95 ± 1.13	55.58 ± 4.61	35℃/25℃	55.13 ± 3.87	56.32 ± 2.30
	WW	25℃/15℃	33.62 ± 1.83	58.13 ± 2.30	25℃/15℃	65.35 ± 2.19	80.15 ± 3.32
		25℃/15℃	33.09 ± 2.14	57.71 ± 1.62	35℃/25℃	57.24 ± 5.57	59.17 ± 3.12
AC Crystal	WD	25℃/15℃	30.23 ± 2.19	49.17 ± 2.64	25℃/15℃	60.09 ± 5.96	60.73 ± 2.77
		25℃/15℃	29.85 ± 1.46	49.08 ± 1.44	35℃/25℃	50.48 ± 6.58	49.38 ± 5.02
	WW	25℃/15℃	31.03 ± 1.24	50.25 ± 2.38	25℃/15℃	70.30 ± 4.59	76.90 ± 2.04
		25℃/15℃	30.70 ± 2.15	49.13 ± 2.20	35℃/25℃	48.75 ± 4.77	51.60 ± 4.38
方差分析 Analysis of variance	品种 Variety (V)		33.55**	75.77**		2.23	22.34**
	温度 Temperature (T)		0.27	0.17		7.14*	254.88**
	水分 Water (W)		0.06	8.10**		59.93**	101.77**
	V × T		0.02	1.45		9.36**	6.92*
	V × W		1.57	4.44*		0.07	0.58
	T × W		0.07	2.03		6.44*	56.51**
	V × T × W		0.09	0.55		2.56	0.19

表 4 小麦开花期叶片气体交换参数差异分析

Table 4 Variance analyses of leaf gas exchange indexes for two spring wheat varieties under different water and temperature conditions

品种 Variety	水分处理 Water treatment	温度处理(昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	叶片净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	蒸腾速率 T_r $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 Cond $/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 C_i $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
Superb	WD	25℃/15℃	7.35c	1.90b	0.06b	163.38b
		35℃/25℃	6.37c	1.79b	0.05b	177.03b
	WW	25℃/15℃	20.49a	10.39a	0.68a	309.28a
		35℃/25℃	11.46bc	3.68b	0.12b	207.97b
AC Crystal	WD	25℃/15℃	10.12bc	2.86b	0.11b	182.31b
		35℃/25℃	8.87bc	1.88b	0.05b	183.47b
	WW	25℃/15℃	18.34ab	10.29a	0.69a	302.92a
		35℃/25℃	13.27b	4.50b	0.17b	216.78b
方差分析 Analysis of variance	品种 Variety (V)		2.07ns	0.77ns	0.26ns	0.36ns
	温度 Temperature (T)		22.61**	45.01**	32.71**	13.75**
	水分 Water (W)		80.68**	101.88**	48.29**	50.46**
	V × T		1.15ns	0.00ns	0.00ns	0.00ns
	V × W		2.67ns	0.03ns	0.00ns	0.24ns
	T × W		11.94**	31.69**	26.55**	18.87**
	V × T × W		1.52ns	0.78ns	0.20ns	0.35ns

注:每列平均值后的不同字母由 Tukey's HSD 检验其差异显著。下同。

Note: Means within each column with different letters are significantly different according to the Tukey's HSD test. The same below.

表 5 两个小麦品种在不同水分和温度处理下木聚糖含量和产量差异分析

Table 5 The differences of arabinoxylan concentration and yield of two spring wheat varieties under different water and temperature conditions

品种 Variety	水分处理 Water treatment	温度处理(昼/夜) Temperature treatment (Day/night)	总木聚糖 TAX /%	水溶性木聚糖 WEAX /%	水不溶性木聚糖 WUAX /%	产量 Yield /(g·plant ⁻¹)
Superb	WD	25℃/15℃	7.08ab	1.06c	6.02a	9.98b
		35℃/25℃	8.10a	1.58a	6.52a	1.75cd
	WW	25℃/15℃	6.45b	0.90c	5.55a	13.79a
		35℃/25℃	7.19ab	1.15bc	6.04a	3.24c
AC Crystal	WD	25℃/15℃	7.55ab	1.17bc	6.38a	10.64b
		35℃/25℃	7.29ab	1.13c	6.16a	0.55d
	WW	25℃/15℃	6.49b	0.96c	5.52a	14.80a
		35℃/25℃	7.95a	1.55ab	6.40a	1.90cd
方差分析 Analysis of variance	品种 Variety (V)		0.34ns	0.20ns	0.22ns	0.53ns
	温度 Temperature (T)		14.50**	26.65**	5.21*	1202.00**
	水分 Water (W)		6.28*	2.01ns	4.79*	80.27**
	V × T		0.51ns	0.77ns	0.21ns	12.19**
	V × W		2.14ns	9.84**	0.22ns	0.03ns
	T × W		3.41ns	1.84ns	2.28ns	18.20**
V × T × W		6.66*	12.42**	2.36ns	0.17ns	

2.4 小麦叶片气体交换参数和籽粒木聚糖含量的相关关系

对气体交换参数与小麦籽粒木聚糖含量进行相关分析,结果列于表 6。由表 6 看出,叶片 P_n 和 C_i 与木聚糖含量(包括 TAX、WEAX 和 WUAX)呈现显著的负相关关系。同时由也可以看出,叶片 Tr 和 $Cond$ 与 TAX 和 WEAX 呈显著的负相关关系,与 WUAX 相关不显著。产量与各木聚糖含量之间呈现显著的负相关关系。

表 6 小麦叶片气体交换参数、产量与木聚糖含量相关分析

Table 6 The correlations between leaf gas exchange and seed arabinoxylan concentration

木聚糖 Arabinoxylans	P_n	Tr	$Cond$	C_i	产量 Yield
TAX	-0.43**	-0.37*	-0.30*	-0.38**	-0.46**
WEAX	-0.36*	-0.39**	-0.39**	-0.38**	-0.41**
WUAX	-0.37*	-0.28	-0.20	-0.30*	-0.39*

注: ** 表示 $P < 0.01$ 的显著水平; * 表示 $P < 0.05$ 的显著水平。

Note: ** significant level at $P < 0.01$; * significant level at $P < 0.05$.

3 讨论

3.1 干旱高温胁迫对小麦生长和产量的影响

本试验研究了拔节期干旱和孕穗期高温对小麦生长和产量的影响。结果显示:拔节期干旱对两个品种的分蘖数影响不显著(表 2)。孕穗期两个品种

分蘖数受水分影响较大, Superb 分蘖数干旱高温同时作用下与适宜环境下相比降低 16%, AC Crystal 降低 22%; 成熟期时, 干旱和高温胁迫共同作用, 对分蘖数影响更大, 其中 Superb 分蘖数降低 31%, AC Crystal 降低 48%。总体上说, 生育后期 AC Crystal 的分蘖数增长较快, 同时对温度的敏感性较强。不同生育期株高的变化与分蘖数相似(表 3)。拔节期干旱胁迫对小麦生长起到显著抑制作用, 两个品种之间差异显著, 以 Superb 株高较高; 孕穗期时受到两种胁迫因子影响, Superb 干旱高温同时作用下株高与适宜环境下相比降低 16%, AC Crystal 降低 28%; 成熟期时, 干旱和高温胁迫共同作用, Superb 分蘖数降低 30%, AC Crystal 降低 36%。

高温胁迫可使得两个春小麦品种的开花时间提前, 并且加速籽粒的成熟(表 1)。研究表明对于谷物来说, 一些重要的且与高温胁迫有关的因子可缩短作物的生育期^[22]。当作物孕穗时, 温度高于 30℃ 不利于籽粒的形成, 严重时可以导致作物的减产或者绝收。前人研究显示: 花后短期(3 d) 高温胁迫(40℃) 可以使得小麦的产量降低 29%^[23]; 在随后的研究结果显示: 只有 1 d 的花后高温胁迫(40℃) 也可使小麦产量降低 14%^[24]。

3.2 干旱高温胁迫对小麦叶片气体交换的影响

研究显示, 高温使得碳同化的过程变得混乱, 它可通过气孔调节作用来限制作物的光合作用, 当温

度高于 30℃时,能显著降低 Rubisco 的活性,同时破坏作物的光系统 II(PSII),最终影响作物的光合作用^[25]。Monneveux 等研究结果显示高温胁迫下小麦的 Cond 随着 P_n 的降低而降低^[26]。根据 Farquhar 和 Sharkey 的报道显示:高温胁迫降低了叶片 P_n , Cond 和 C_i 也随之降低^[27]。本研究中,当作物处于干旱或者高温环境中,叶片的气孔关闭,就导致叶片的净光合速率(P_n)及蒸腾速率(T_r)等较明显的降低(表 4)。在水分充足的环境中,高温胁迫降低了叶片气孔导度(Cond)大约 70%。总体来说,高温和干旱的综合作用与单个因子作用相比,对各气体交换指标产生了大幅度降低。同时 Cond 的降低总是伴随着 P_n 及 T_r 的降低。该现象表明胁迫处理下,作物通过气孔关闭来保存水分,减少了同化产率,最终降低了产量与生物量。

3.3 干旱高温胁迫对小麦籽粒木聚糖含量的影响

本研究中,高温和水分胁迫下 Superb 和 AC Crystal 籽粒的木聚糖 AX 含量有一定的增高(表 5)。籽粒的 AX 含量与叶片气体交换参数及产量呈显著负相关(表 6)。温度可以影响作物成熟所需要的时间,干旱和高温共同作用影响作物生长,最终影响到作物淀粉和非淀粉多糖(细胞壁成分)的百分比和含量,研究证实环境对作物 AX 含量有较大影响^[28]。由于高温干旱胁迫降低了作物的生长发育,使籽粒缩小,籽粒淀粉含量减少,使得胚乳的含量也相对减少。胚乳含量减少使得细胞壁的相对含量增加,AX 主要存在于作物的细胞壁中,所以使得 AX 的含量升高。

由于试验条件限制,本试验只研究了木聚糖和两个组分含量的变化,没有进行木聚糖组分含量的测定;同时只运用了两个品种及高温和干旱处理,在以后的试验中可以加入 CO₂ 浓度等胁迫因子进行研究。

4 结 论

本研究分析了干旱高温胁迫环境下对小麦品质指标——木聚糖含量的影响,同时对小麦生理指标与品质指标之间的关系进行了分析。高温处理下,小麦品种 Superb 成熟时间比 AC Crystal 提前 10 天;拔节期干旱和高温胁迫对小麦分蘖数和株高的影响不大,孕穗期后两种胁迫显著降低了小麦的分蘖数和株高,并且两种因子结合后产生的作用最强。两个小麦品种以 AC Crystal 的分蘖数生育后期较多,但其对温度敏感性较强;两个品种中以 Superb 的株高较高。高温干旱显著降低了叶片气体交换参数

值,但是高温处理增加了小麦籽粒木聚糖的含量;并且木聚糖含量与叶片各气体交换参数和产量之间呈显著的负相关关系。

参 考 文 献:

- [1] Barnabás B, Jäger K, Fehér A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals [J]. *Plant Cell Environment*, 2008,31:11-38.
- [2] Schlenker W, Roberts M J. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to US crop yields under climate change[J]. *Proceeding of the National Academy of Science, USA*, 2009,106:15594-15598.
- [3] Gourdji S M, Sibley A M, Lobell D B. Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: historical trends and future projections[J]. *Environmental Research Letters*, 2013,8:24-41.
- [4] Wollenweber B, Porter J R, Schellberg J. Lack of interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2003, 189:142-150.
- [5] Porter J R, Gawith M. Temperatures and the growth and development of wheat: a review[J]. *European Journal of Agronomy*, 1999,10:23-36.
- [6] Farooq M, Bramley H, Palta JA, et al. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases[J]. *Critical reviews in plant sciences*, 2011,30:491-507.
- [7] Kotak S, Larkindale J, Lee U, et al. Complexity of the heat stress response in plants[J]. *Current Opinion of Plant Biology*, 2007,10:310-316.
- [8] Wang X, Cai J, Jiang D, et al. Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011,168:585-593.
- [9] Salvucci M E, Crafts-Brandner S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004,120:179-186.
- [10] Bai Y, Han X, Wu J, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland[J]. *Nature*, 2004,431:181-184.
- [11] Savin R, Nicolas M E. Effects of short periods of drought and high temperature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996, 23:201-210.
- [12] Wang Z, Huang B. Physiological recovery of Kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress[J]. *Crop Science*, 2004,44: 1729-1736.
- [13] Rizhsky L, Liang H, Shuman J, et al. When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress[J]. *Plant Physiology*, 2004,134:1683-1696.
- [14] 李 静,王学东,李庆龙,等.小麦戊聚糖及其在烘焙工业中的应用[J]. *粮食与饲料工业*,2002,(9):39-41.
- [15] Saastamoinen M, Plaami S, Kumpulainen J. Pentosan and β -glucan content of Finnish winter rye varieties as compared with rye of six other countries[J]. *Journal of Cereal Science*, 1989,10:199-207.

(4):1-10.

- [26] Mitchell F B, Johns T C, Gregory J M, et al. Climate response to increasing levels of greenhouse gases and sulphate aerosols[J]. *Nature*, 1995, 376:501-504.
- [27] Semenov M A, Stratonovitch P. Use of multi-model ensembles from global climate models for assessment of climate change impacts[J]. *Climate research*, 2010, 41(1):1-14.
- [28] Brands S, Herrera S, San - Martín D, et al. Validation of the ENSEMBLES global climate models over southwestern Europe using probability density functions, from a downscaling perspective[J]. *Climate Research*, 2011, 48(2-3):145-161.
- [29] Jackson C R, Meister R, Prudhomme C. Modelling the effects of climate change and its uncertainty on UK Chalk groundwater resources from an ensemble of global climate model projections[J]. *Journal of Hydrology*, 2011, 399(1):12-28.
- [30] 张徐杰, 马冲, 朱仟, 等. 两种降尺度方法对钱塘江流域日设计暴雨计算的影响[J]. *中山大学学报*, 2014, 53(1):52-56.
- [31] 王幼奇, 樊军, 邵明安. LARS - WG 天气发生器在黄土高原的适应性研究[J]. *中国水土保持科学*, 2007, 5(3):24-27.
- [32] 王文佳, 冯浩. 基于 CROPWAT - DSSAT 关中地区冬小麦需水规律及灌溉制度研究[J]. *中国生态农业学*, 2012, 20(6):795-802.
- [33] 刘培, 蔡焕杰, 王建. 土壤水分胁迫对冬小麦生长发育、物质分配及产量构成的影响[J]. *农业现代化研究*, 2010, 31(3):330-333.
- [34] 王育红, 姚宇卿, 吕军杰. 调亏灌溉对冬小麦光合特性及水分利用效率的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2008, 26(3):59-62.
- [35] 孙芳, 杨修, 林而达. 中国小麦对气候变化的敏感性和脆弱性研究[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(4):692-696.
- [36] 居辉, 熊伟, 许吟隆, 等. 气候变化对我国小麦产量的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(10):1340-1343.
- [37] 姚玉璧, 李耀辉, 王毅荣, 等. 黄土高原气候与气候生产力对全球气候变化的响应[J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(2):202-208.

(上接第 192 页)

- [16] Coles G D, Hartunian-Sowa S M, Jamieson P D, et al. Environmentally-induced variation in starch and non-starch polysaccharide content in wheat[J]. *Journal of Cereal Science*, 1997, 26:47-54.
- [17] Hong B H, Rubenthaler G L, Allen R E. Wheat pentosans cultivate variation and relationship to kernel hardness[J]. *Cereal Chemistry*, 1989, 66:369-373.
- [18] Laurentin A M, Douglas E. Dietary fibre in health and disease[J]. *Nutrition Bulletin*, 2003, 28:69-73.
- [19] Li S B, Morris C F, Bettge A D. Genotype and environment variation for arabinoxylans in hard winter and spring wheats of the U. S. Pacific Northwest[J]. *Cereal Chemistry*, 2009, 86:88-95.
- [20] Lancashire P D, Bleiholder H, Langeldiddeke P, et al. A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds[J]. *Annals of Applied Biology*, 1991, 119:561-601.
- [21] Douglas S G. A rapid method for the determination of pentosans in wheat flour[J]. *Food Chemistry*, 1981, 7:139-145.
- [22] Stone P. The effects of heat stress on cereal yield and quality[C]// Basra A S. *Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress*. Binghamton, NY, USA: Food Products Press, 2001:243-291.
- [23] Stone P J, Nicolas M E. Wheat cultivars vary widely in their responses of grain-yield and quality to short periods of post anthesis heat-stress[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 21:887-900.
- [24] Stone P J, Nicolas M E. The effect of duration of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance: grain growth and fractional protein accumulation[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, 25:13-20.
- [25] Wang X, Cai J, Jiang D, et al. Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168:583-593.
- [26] Monneveux P, Pastenes C, Reynolds M P. Limitations to photosynthesis under light and heat stress in three high-yielding wheat genotypes[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160:657-666.
- [27] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33:317-45.
- [28] Finnie S M, Bettge A D, Morris C F. Influence of cultivar and environment on water-soluble and water-insoluble arabinoxylans in soft wheat[J]. *Cereal Chemistry*, 2006, 83:617-623.