

高温干旱跨代效应对小麦芽期 耐旱性和耐盐性的影响

李刚,王博涵,张学智,李诚,李春艳

(石河子大学农学院/新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室,新疆 石河子 832003)

摘要:选用生长于新疆吐鲁番地区高温胁迫(HT)、石河子地区花后干旱胁迫(DT)以及正常灌溉(NW)环境下收获的‘SDWW-7’、‘津农6号’和‘金石农1号’小麦种子,分别用不同浓度的PEG-6000和NaCl溶液模拟干旱胁迫和盐胁迫,研究来自3种环境条件下收获种子的耐旱性和耐盐性。结果表明:(1)高温干旱胁迫导致父代小麦籽粒千粒重降低,下降幅度为23.55%~46.15%;高温干旱胁迫对‘SDWW-7’和‘金石农1号’的淀粉含量影响存在显著差异($P<0.05$)。(2)子代小麦材料在遭受干旱胁迫时,经过高温锻炼后的‘SDWW-7’、‘津农6号’及经过干旱锻炼后的‘金石农1号’长势更好,其相对盐害率的均值仅为1.24%~2.72%。(3)子代小麦材料在遭受盐胁迫时,通过发芽势、发芽率、相对盐害率等筛选指标发现‘SDWW-7’、‘津农6号’、‘金石农1号’在经历高温锻炼后的子代表现最优;两种锻炼方式对子代小麦耐盐性的影响程度表现为‘SDWW-7’>‘津农6号’>‘金石农1号’。(4)子代小麦抗旱性综合评价表明在15% PEG-6000(D1)、20% PEG-6000(D2)干旱胁迫处理下,均为DT环境收获的‘津农6号’、‘金石农1号’子代材料耐旱性最好,位次分别为第1和第7。(5)子代小麦抗盐性综合评价表明在50 mmol·L⁻¹(S1)、100 mmol·L⁻¹(S2)、200 mmol·L⁻¹(S3)盐胁迫处理下,均为HT环境收获的‘SDWW-7’、‘津农6号’、‘SDWW-7’子代小麦耐盐性最好,位次分别为第1、5、11。综上所述,父代经过高温和干旱胁迫锻炼,子代小麦在遭受逆境胁迫时具有更大的发芽优势,表现为父代进行干旱胁迫锻炼可增强子代抗旱性,进行高温胁迫锻炼可增强子代耐盐性,说明该效应能够传递给下一代并且可以增强子代小麦对逆境胁迫的抗性。

关键词:小麦;逆境锻炼;跨代效应;耐旱性;耐盐性

中图分类号:S512.1;Q945.78 **文献标志码:**A

Effects of high temperature and drought intergenerational effects on drought and salt tolerance of wheat at germination stage

LI Gang, WANG Bohan, ZHANG Xuezi, LI Cheng, LI Chunyan

(College of Agriculture, Shihezi University, The Key Laboratory of Oasis Eco-agriculture,
Xinjiang Production and Construction Groups, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: Wheat seeds ‘SDWW-7’, ‘Jinnong 6’ and ‘Jinshinong 1’ were harvested under high temperature stress (HT), post-anthesis drought stress (DT) and normal irrigation (NW) in Turpan, Xinjiang, and the drought and salt tolerance of seeds harvested from three different environments were studied by simulating drought stress and salt stress with PEG-6000 and NaCl solution of different concentrations. The results were as follows: (1) The 1000-grain weight of male wheat decreased by 23.55%~46.15% under high temperature and drought stress, and the effects of high temperature and drought stress on starch content of ‘SDWW-7’ and ‘Jinshinong 1’ were different ($P<0.05$). (2) Under drought stress, ‘SDWW-7’, ‘Jinnong 6’ and ‘Jinshinong 1’ after heat acclimation grew better with average relative salt damage rate between 1.24% and 2.72%. (3) Under salt stress, the results showed that ‘SDWW-7’, ‘Jinnong 6’ and ‘Jinshinong 1’ had the best performance after high

收稿日期:2023-06-14

修回日期:2023-10-10

基金项目:新疆生产建设兵团青年科技创新人才项目(2023CB008-03);国家自然科学基金(32360445,31860335,31860337);石河子大学新品种培育专项(YZZX202002,YZZX202103);石河子大学成果转化项目(CGZH202101)

作者简介:李刚(1999-),男,甘肃张掖人,硕士研究生,研究方向为小麦养分高效利用及逆境作用机理。E-mail:1429228022@qq.com

通信作者:李春艳(1982-),女,甘肃武威人,教授,主要从事小麦品质形成的分子生理机制研究。E-mail:lichunyan82@aliyun.com

李诚(1979-),男,新疆石河子人,教授,主要从事小麦高效性状遗传育种研究。E-mail:licheng@shzu.edu.cn

temperature training, ‘SDWW-7’ > ‘Jinnong 6’ > ‘Jinshinong 1’ showed the effect of two kinds of exercises on salt tolerance of offspring wheat. (4) The comprehensive evaluation of drought resistance of wheat progenies showed that under 15% PEG-6000 (D1) and 20% PEG-6000 (D2) drought stress, the progenies of ‘Jinnong 6’ and ‘Jinshinong 1’ harvested under DT environment had the best drought resistance and ranked 1st and 7th respectively. (5) The comprehensive evaluation of salt resistance of wheat progenies showed that under $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S1), $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S2), $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S3) salt stress, the salt resistance of wheat progenies was higher than that of wheat progenies, ‘SDWW-7’, ‘Jinnong 6’ and ‘SDWW-7’, which were harvested in HT environment, had the best salt tolerance, ranking 1, 5 and 11, respectively. In conclusion, after high temperature and drought stress training, the progeny of wheat had a greater germination advantage when subjected to adversity stress, indicating the drought stress training of the paternal generation enhanced the drought resistance of the progeny, and the high temperature stress enhanced salt tolerance of progeny, which suggested that this effect could be passed on to the next generation and improve the resistance of progeny to stress.

Keywords: wheat; stress training; trans-generational effect; drought tolerance; salt tolerance

小麦是重要的粮食作物,约 70%的小麦种植于干旱或半干旱地区^[1]。随着全球温室效应的加剧,高温热害与干旱胁迫已成为制约小麦生产的主要限制性因素;同时,土壤盐渍化是我国新疆地区常见的生态环境问题^[2-3],以上不利因素对小麦产量和品质影响严重。解决上述问题的方法之一,是深入研究经高温干旱逆境锻炼后,如何使后代小麦仍保持较高的产量与品质。

干旱、渍水、高温、低温等逆境胁迫均会不同程度地影响小麦的品质和产量^[4]。前人研究表明在小麦开花期,高温胁迫会限制籽粒胚乳细胞的发育,最终降低穗粒数和千粒重^[5];开花期和灌浆期的高温胁迫会加速小麦成熟并显著降低籽粒体积和粒重^[6]。同时灌浆期干旱会显著降低小麦籽粒的长、宽度,且蛋白质含量、沉降值和出粉率均显著下降^[7]。生育前期经过适度的逆境胁迫处理后,作物生理会产生一些改变,比如染色质会发生可逆的表观形态改变,再次面临这种逆境时,这种改变可使作物产生较强的耐受性,同时将这种生理上的防御机制传递给下一代^[8]。在小麦播种前进行干旱逆境锻炼是后代小麦抗旱增产的关键措施,其可以促进种子萌发,同时改善苗期的水分状况,使代谢水平进一步提高^[9-10]。前人研究表明,与未经逆境处理的植株相比,经过逆境处理的植株体内能更快地产生某种次级代谢产物、信号调控物质和胁迫保护性物质等,这些物质在植物二次面临逆境胁迫时能够增强植株的抗逆性^[11]。根据逆境的种类和逆境发生的时间,一般可以将逆境锻炼的类型分为 4 种,即当代同种逆境锻炼效应、当代交叉逆境锻炼效应、跨代同种逆境锻炼效应和跨代交叉逆境锻炼效应^[11]。前人研究发现,拟南芥在高温逆境处理后

产生的抗性可以至少连续存在两代,经过逆境锻炼后,后代生物量倍增^[12]。而有研究表明小麦在灌浆期经过高温锻炼后,收获的种子与未经过高温处理的种子相比,在花后面临高温逆境后有更高的籽粒产量,而且其叶片的光合能力和抗氧化酶的活性也都较高^[13]。前人研究认为作物经过干旱锻炼后,后代植株会在面临干旱胁迫时产生抗性,如在干旱胁迫下,经过干旱锻炼的植株后代与没有经过干旱锻炼的植株后代相比,耐旱性会增强,表现为根长增加,根数减少^[14]。同时在干旱胁迫下,与没有经过前代干旱锻炼的植株相比,连续经过三代干旱胁迫的小麦植株籽粒产量、花前贮藏物质转运量及茎秆果聚糖再活化量均得到提高,旗叶的水分状况得以改善,说明干旱跨代效应能显著地缓解后代小麦所遭受的灌浆期干旱胁迫危害^[15]。干旱锻炼后的水稻植株能使体内脯氨酸合成关键基因(*P5C5* 和 δ -*OAT*)去甲基化,使基因的表达量提高,从而增加脯氨酸积累,增强植株对干旱胁迫的耐受性^[16]。前人研究表明,经干旱锻炼后的作物后代对高温胁迫和盐胁迫有较强的抗性,在盐胁迫下其产量与未经过干旱锻炼的小麦后代植株相比更高,耐盐性的提高可能与渗透调节物质的积累及丙二醛和 Na^+ 含量较低有关^[17]。

高温、干旱频发以及土壤盐渍化是全球气候变化条件下新疆小麦生产面临的巨大挑战,目前有关小麦高温干旱跨代效应以及跨代交叉逆境锻炼效应的相关报道较少,深入研究高温、干旱逆境锻炼后的子代小麦在干旱胁迫和盐胁迫下能否表现出相应的抗性至关重要。同时,随着现代种业的快速发展,小麦品种的更替速度加快,快速了解和评价生产上大面积推广种植的品种特性对于小麦制种

和生产种植有重要意义。本试验以来自新疆吐鲁番地区高温胁迫和石河子地区灌浆期干旱胁迫及正常灌溉条件下收获的近年来正在大面积推广种植的小麦籽粒为研究材料,分析经高温和干旱胁迫后的小麦籽粒品质性状,以及小麦籽粒在不同程度干旱胁迫和盐胁迫下的萌发特性,以期为逆境地区小麦的种植和制种提供参考信息,同时为揭示非生物逆境锻炼的生理机制提供一定的依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及环境

父代供试材料选用正常收获的‘SDWW-7’、‘津农 6 号’和‘金石农 1 号’小麦种子,子代供试材料选用新疆吐鲁番地区高温胁迫 (HT) 和石河子地区灌浆期干旱 (DT) 及正常灌溉条件下 (NW) 收获的‘SDWW-7’、‘津农 6 号’和‘金石农 1 号’小麦种子。

吐鲁番花后高温胁迫环境 (HT):吐鲁番夏季平均气温在 32℃ 左右,全年气温高于 35℃ 的炎热天气平均为 99 d,高于 40℃ 的酷热天气平均为 28 d;年降水量约 16 mm,蒸发量高达 3 000 mm,5—6 月的平均温度为 30~35℃。试验地气候条件符合高温气候特点^[18],故花后高温胁迫不再特殊设置。

石河子正常灌溉环境 (NW):全生育期总灌溉量为 6 000 m³ · hm⁻²,苗期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期、灌浆期、乳熟期灌溉量分别为 1 200、1 200、1 200、450、450、900、600 m³ · hm⁻²。

石河子花后干旱胁迫环境 (DT):花前总灌溉量为 4 500 m³ · hm⁻²,灌溉时间和灌溉量与正常灌溉条件相同,花后不再进行灌溉,遇雨天搭遮雨棚。

1.2 试验设计

大田试验于 2021 年 9 月—2022 年 7 月在石河子大学教学试验场和新疆吐鲁番农业科学研究所试验田进行,两地小区面积均为 30 m² (5 m×6 m),行距均为 20 cm。播种量均为 5.25×10⁶ 粒 · hm⁻²,小区间隔离带宽 50 cm。试验处理设置见 1.1 节。

发芽试验于 2022 年 8—10 月在石河子大学农学院冬麦课题组温室进行。分别用 0% PEG-6000 (CK),15% (D1) 和 20% (D2) PEG-6000 溶液模拟干旱胁迫;分别用 0 mmol · L⁻¹ (CK),50 (S1)、100 (S2)、200 mmol · L⁻¹ (S3) 的 NaCl 溶液模拟低、中、高不同程度的盐胁迫。干旱胁迫和盐胁迫发芽试验步骤相同:先挑选饱满度一致的小麦种子用 5% H₂O₂ 消毒 10 min,再用蒸馏水冲洗 3~5 次。培养皿铺两层滤纸,分别向培养皿内添加相应的蒸馏水

和胁迫溶液,滴加的量以滤纸充分湿润、倾斜时皿底无溶液为宜,同时保证各处理添加量一致。每个培养皿均匀摆放 30 粒种子,每个处理至少重复 3 次,设定温度为 20℃,于培养箱培养 7 d,相对湿度 60%,每天记录每皿的发芽数,发芽标准为芽长超过种子长度的 50%。各胁迫处理的渗透压、pH 值、电导率见表 1。

表 1 各胁迫处理液的渗透压、pH 值和电导率

Table 1 Osmotic pressure, pH value and conductivity of each treatment solution

处理 Treatment	渗透压 Osmotic pressure/MPa	pH	电导率 Conductivity/(μS · cm ⁻¹)
CK	0.00	6.85	0.93
D1	-2.95	6.94	5.11
D2	-4.91	7.50	5.44
S1	-0.25	7.06	540.00
S2	-0.49	7.10	1044.00
S3	-0.99	7.11	1834.00

注:PEG-6000 渗透压计算公式^[19]为 $\psi_s = -1.18 \times 10^{-2} C - 1.18 \times 10^{-4} C^2 + 2.67 \times 10^{-4} CT + 8.39 \times 10^{-7} C^2 T$;盐胁迫处理液渗透压计算公式为 $\pi = CRT$,式中 C 为溶液浓度, R 为常数 (8.31 kPa · L · K⁻¹ · mol⁻¹), T 为热力学温度 (K)。

Note: The PEG-6000 osmotic pressure calculation formula is $\psi_s = -1.18 \times 10^{-2} C - 1.18 \times 10^{-4} C^2 + 2.67 \times 10^{-4} CT + 8.39 \times 10^{-7} C^2 T$. The osmotic pressure calculation formula of salt stress treatment solution is $\pi = CRT$, in the formula, C represents solution concentration, R represents constant (8.31 kPa · L · K⁻¹ · mol⁻¹), T represents temperature (K) .

1.3 测定项目及方法

1.3.1 高温、干旱锻炼材料总淀粉、直链淀粉、支链淀粉含量的测定 首先分别用总淀粉标准样品、直链淀粉标准样品、支链淀粉标准样品制作 3 条标准曲线,然后将不同生长环境下收获的小麦种子磨碎,称取 50 mg 过 100 目筛的样品加入 10 ml 离心管中,管中加入 0.5 ml 无水乙醇和 4.5 ml NaOH,沸水浴 10 min 后迅速冷却,吸取 250 μL 上清液加入 50 mL 容量瓶中,加水 25 mL,再加入 1 mol · L⁻¹ 乙酸溶液 0.5 mL 和碘试剂 0.5 mL,用水定容,显色 10 min,同时做空白对照,在 620 nm 处读取吸光度后代入标准曲线,计算各类型淀粉含量。具体方法参照赵永亮^[20]的文献。

1.3.2 高温、干旱锻炼材料蛋白质、水分、湿面筋、SDS 沉降值和硬度的测定 用恒美 HM-3020 近红外光谱谷物分析仪对小麦种子进行蛋白质、水分、湿面筋、SDS 沉降值和硬度的测定,测定时波长扫描范围为 400~2 500 nm。

1.3.3 高温、干旱锻炼材料千粒重的测定 选取来自高温、干旱条件下‘SDWW-7’、‘津农 6 号’和‘金石农 1 号’成熟期籽粒,各处理每次取 1 000 粒,重复 5 次。

1.3.4 子代材料发芽指标测定 分别在培养第 3 天和第 7 天观测种子发芽势和发芽率。第 3 天计算发芽势和相对发芽势,第 7 天计算发芽率、相对发芽率和相对旱害率、相对盐害率等指标。

发芽势 = 第 3 天发芽种子粒数/供试种子数 × 100%

相对发芽势 = 干旱(盐)处理发芽势/相应对照发芽势 × 100%

发芽率 = 第 7 天发芽种子粒数/供试种子数 × 100%

相对发芽率 = 干旱(盐)处理发芽率/相应对照发芽率 × 100%

发芽系数 $CG = \frac{100 \times (A_1 + A_2 + \dots + A_n)}{A_1 t_1 + A_2 t_2 + \dots + A_n t_n}$

式中, $A_1, A_2, \dots, A_n$ 为逐日发芽种子数; $t_1, t_2, \dots, t_n$ 为相应发芽天数。

日均发芽率 $MDG = \text{总发芽率 } G_r / \text{总发芽天数 } G_d$

发芽指数 $G_i = \sum \frac{G_t}{D_t}$

式中, G_t 为在时间 t 天的发芽数; D_t 为相应的发芽天数。

相对发芽指数 $RG_i = \text{处理发芽指数} / \text{对照发芽指数} \times 100\%$

相对盐害率 = (对照发芽率 - 盐处理发芽率) / 对照发芽率 × 100%

相对旱害率 = (对照发芽率 - 干旱处理发芽率) / 对照发芽率 × 100%

1.3.5 子代材料芽长、最大根长和根数测定 发芽 7 d 随机选取各处理 10 株幼苗,测定芽长、最大根长和根数。

1.3.6 隶属函数法进行综合评价 将发芽势和发芽率等指标作为评价指标对不同处理下的小麦品种进行综合评价。

隶属函数值 $u(X_j) = (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$, $j = 1, 2, 3, \dots, n$

式中, X_j 表示第 j 个评价指标值; $X_{\min}$ 表示第 j 个评价指标值的最小值; $X_{\max}$ 表示第 j 个评价指标值的最大值。根据评价指标的隶属函数计算各小麦品种在不同干旱胁迫和盐胁迫下的耐旱性和耐盐性的综合评价价值。

权重 W_j 的确定采用标准差系数法:

$V_j = \left[\sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j)^2 \right]^{1/2} / X_j$

$W_j = V_j / \sum_{i=1}^n V_j$

$D = \sum_{i=1}^n [u(X_j \times W_j)]$, $j = 1, 2, 3, \dots, n$

式中, X_{ij} 表示 i 处理 j 指标的隶属函数值; $\bar{X}_j$ 表示各处理第 j 个指标平均值; V_j 表示第 j 个指标的标准差系数; D 为各处理用隶属函数法求得的耐旱性、耐盐性综合评价值。

1.4 数据处理

数据分析使用 Excel 和 SPSS 19.0 软件,所有数据至少 3 个重复,方差分析采用 F 检验,多重比较采用 Duncan 法,显著水平为 $P < 0.05$ 。相关性分析采用皮尔逊双变量相关性分析,利用 Origin 软件及微信网站(<https://www.bioinformatics.com.cn/>)进行作图。

2 结果与分析

2.1 高温及干旱胁迫对父代小麦籽粒品质的影响

由表 2 可知,3 个小麦品种在 NW 环境下的千粒重均显著高于 DT 和 HT。‘SDWW-7’经 HT 和 DT 胁迫后的千粒重比 NW 分别下降 46.15% 和 39.51%。‘津农 6 号’和‘金石农 1 号’小麦在 HT 和 DT 胁迫后比 NW 的千粒重分别降低 23.55%、39.71% 和 33.23%、45.81%。水分和湿面筋含量在 DT、HT 环境与 NW 环境之间存在显著差异,在 HT 环境下与 NW 相比,‘SDWW-7’、‘津农 6 号’、‘金石农 1 号’的水分和湿面筋含量均显著下降;在 DT 环境下与 NW 相比,‘SDWW-7’的水分含量下降 12.26%,湿面筋含量上升 8.79%,‘津农 6 号’水分和湿面筋含量分别下降 7.82% 和 8.92%,‘金石农 1 号’水分含量下降 13.67%,湿面筋含量上升 5.15%。除‘津农 6 号’的 DT 环境外,‘SDWW-7’、‘金石农 1 号’在 HT 和 DT 环境下的沉降值均与 NW 存在显著差异。与 NW 相比,HT 和 DT 环境胁迫后小麦籽粒硬度显著增加,在 HT 和 DT 环境下‘SDWW-7’的籽粒硬度比 NW 环境分别增加 86.82% 和 35.92%。‘津农 6 号’小麦的硬度在 HT 和 DT 环境下比 NW 环境分别增加 47.14% 和 36.99%;‘金石农 1 号’在 HT 和 DT 环境下的籽粒硬度比 NW 环境分别增加 47.26% 和 42.61%。

方差分析表明,基因型对千粒重、水分和湿面筋含量、沉降值、硬度没有显著的影响。但环境以及环境和基因型之间的互作对籽粒的千粒重、水分和湿面筋含量、硬度有极显著的影响。

2.2 高温及干旱胁迫对父代小麦籽粒淀粉及蛋白质含量的影响

由表 3 可以看出,对于 HT 环境下的‘SDWW-7’的总淀粉、支链淀粉和直链淀粉含量均显著大于 DT 和 NW 处理。对于‘津农 6 号’,3 个处理之间淀粉含量差异不显著。对于‘金石农 1 号’,NW 环境下的总淀粉及其组分含量均显著大于 HT 和 DT 处理。DT 环境下 3 个小麦品种的蛋白质含量均显著大于 HT 和 NW 处理。方差分析表明,基因型、环境以及环境和基因型之间的互作对淀粉总含量、直链淀粉、支链淀粉、蛋白质含量均有显著或极显著的影响。

2.3 干旱胁迫对子代小麦发芽形态及发芽指标的影响

通过对高温、干旱锻炼后的子代小麦种子进行发芽试验,于发芽第 7 天观察形态。发现设置不同浓度 PEG-6000 的干旱胁迫处理后(图 1,见 174

页),各品种发芽率、地上部生物量均随胁迫程度的加剧呈现减小趋势,3 个小麦品种表型相比较后,发现其中经过高温锻炼后的‘SDWW-7’、‘津农 6 号’及经过干旱锻炼后的‘金石农 1 号’长势更好,适应性更强。

由表 4 可以看出,经过高温、干旱锻炼后的 3 个子代小麦品种在不同浓度的 PEG-6000 溶液干旱胁迫处理后,子代发芽势、发芽率均与 NW 环境下存在显著差异。通过对发芽势、发芽率、相对旱害率等发芽指标进行分析,发现‘SDWW-7’和‘津农 6 号’的高温锻炼效果均优于干旱锻炼;而‘金石农 1 号’则相反,DT 环境下收获的子代小麦在面临干旱胁迫时,其相对旱害率低于 HT 环境下的,即干旱锻炼效果优于高温锻炼效果。比较各品种子代发芽能力的差异后,发现 HT 和 DT 环境下收获的‘津农 6 号’子代发芽率及发芽势均最高,说明该品种经过逆境锻炼后的耐旱性最优;其次为‘SDWW-7’,其特点是

表 2 高温胁迫及干旱胁迫对父代小麦籽粒品质的影响

Table 2 Effects of high temperature and drought stress on grain quality of paternal wheat						
基因型 Genotype	环境 Environment	千粒重/g 1000-grain weight	水分/% Moisture	湿面筋含量/% Wet gluten content	SDS 沉降值 SDS sedimentation value	硬度 Hardness
SDWW-7	HT	25.76c	7.10c	27.33c	49.30c	110.73a
	DT	28.94b	8.80b	37.10a	67.40a	80.56b
	NW	47.84a	10.03a	34.10b	59.27b	59.27c
津农 6 号 Jinnong 6	HT	36.58b	7.00c	32.53b	65.13a	89.90a
	DT	28.85c	8.60b	31.36c	59.37b	83.70b
	NW	47.85a	9.33a	34.43a	58.27b	61.10c
金石农 1 号 Jinshinong 1	HT	26.12b	7.00c	27.83c	55.03c	109.46a
	DT	21.20c	8.46b	36.73a	64.80b	106.00b
	NW	39.12a	9.80a	34.93b	66.60a	74.33c
项目 Item		F 值 F value				
基因型 Genotype		2.27	0.18	0.62	0.04	0.87
环境 Environment		40.99 **	452.80 **	14.03 **	2.99	62.18 **
基因型×环境 Genotype×Environment		25.68 **	122.00 **	1046.10 **	104.89 **	72.26 **

注:同列数据后的不同小写字母表示同品种不同环境处理间存在显著差异($P<0.05$),*和**分别表示存在显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)差异。下同。

Note: Different lowercase letters after the data in the same column indicat that there are significant differences among environmental treatments ($P<0.05$), * and ** indicate significant ($P<0.05$) and very significant ($P<0.01$) differences, respectively. The same below.

表 3 高温胁迫及干旱胁迫对父代小麦籽粒淀粉及蛋白质的影响

Table 3 Effects of high temperature stress and drought stress on grain starch and protein of paternal wheat					
基因型 Genotype	环境 Environment	淀粉总含量/% Total starch content	直链淀粉/% Amylose	支链淀粉/% Amylopectin	蛋白质/% Protein
SDWW-7	HT	84.31a	30.54a	53.62a	10.57c
	DT	74.62b	26.62b	48.01b	14.81a
	NW	77.80b	27.91b	49.94b	13.11b
津农 6 号 Jinnong 6	HT	81.63a	29.40a	52.08a	12.76b
	DT	79.11a	28.43a	50.71a	14.27a
	NW	78.40a	28.14a	50.30a	13.03b
金石农 1 号 Jinshinong 1	HT	76.15b	27.28b	48.94b	11.82c
	DT	71.20c	25.18c	46.03c	15.50a
	NW	80.73a	29.05a	51.68a	13.03b
项目 Item		F 值 F value			
基因型 Genotype		7.19 **	5.89 *	8.70 **	32.83 **
环境 Environment		15.58 **	13.11 **	18.03 **	732.46 **
基因型×环境 Genotype×environment		6.99 **	6.41 **	7.24 **	61.79 **

在 D1 和 D2 处理时的发芽能力降低幅度最小,说明该品种对持续逆境有可能具有更强的耐受能力。

方差分析表明,基因型×环境和基因型×干旱处理的两因素交互作用对发芽势、发芽率、相对发芽率、日均发芽率、发芽系数无显著影响;基因型对相对发芽率和发芽系数有显著或极显著影响;干旱处理对发芽势和发芽系数有极显著影响;环境型×干旱处理和基因型×环境×干旱处理的交互作用对发芽势、发芽率、相对发芽率、日均发芽率、发芽系数、相对旱害率有显著或极显著影响。

2.4 盐胁迫对子代小麦发芽形态及发芽指标的影响

设置不同浓度的盐胁迫处理后(图 2,见 174 页),发现经过干旱锻炼的‘SDWW-7’、‘金石农 1 号’及高温锻炼的‘津农 6 号’长势更好,适应性更强。

由表 5 可以看出,‘SDWW-7’、‘津农 6 号’和‘金石农 1 号’3 个品种父代经过高温干旱胁迫后,子代在不同浓度的盐胁迫处理下,其发芽势、发芽率、日均发芽率、相对盐害率均与未经历胁迫锻炼的处理存在显著差异。通过对发芽势、发芽率、相对

表 4 干旱胁迫对子代材料发芽指标的影响
Table 4 Effects of drought stress on the germination indexes of progeny wheat

基因型 Genotype	环境 Environment	干旱处理 Drought treatment	发芽势/% Germination potential	发芽率/% Germination rate	相对发芽率/% Relative germination rate	日均发芽率/% Daily germination rate	发芽系数 Germination coefficient	相对旱害率/% Relative drought damage rate
SDWW-7	HT	CK	99.03a	99.03a	100.00a	14.15a	22.23a	0.00a
		D1	96.66ab	97.81ab	98.77a	13.97a	20.14c	1.23a
		D2	81.13cd	97.78ab	98.74a	13.97a	18.38e	1.26a
	DT	CK	99.00a	99.06a	100.00a	14.15a	22.25a	0.00a
		D1	88.94bc	97.78ab	98.71a	13.97a	21.30b	1.29a
		D2	80.06cd	97.82ab	98.75a	13.97a	18.94d	1.25a
	NW	CK	97.04ab	97.03ab	100.00a	13.86a	21.69b	0.00a
		D1	77.81d	94.40ab	97.29a	13.49a	18.34e	2.71a
		D2	62.22e	93.27b	96.12a	13.32a	17.85f	3.88a
津农 6 号 Jinnong 6	HT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.19a	0.00b
		D1	97.83a	98.91a	98.91a	14.13a	18.67c	1.09b
		D2	81.15b	97.85a	97.85a	13.98a	17.23d	2.15b
	DT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.13a	0.00b
		D1	94.44a	98.93a	98.93a	14.13a	20.89b	1.07b
		D2	74.41c	97.81a	97.81a	13.97a	18.38c	2.19b
	NW	CK	97.03a	97.00a	100.00a	13.86a	22.21a	0.00b
		D1	78.92bc	90.04b	92.82b	12.86b	18.46c	7.18a
		D2	46.73d	85.63b	88.28b	12.23b	17.44d	11.72a
金石农 1 号 Jinshinong 1	HT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.12a	0.00c
		D1	92.22bc	97.81a	97.81a	13.97a	20.19c	2.19c
		D2	85.56cd	95.63a	95.63ab	13.66a	18.75f	4.37bc
	DT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.20a	0.00c
		D1	87.81cd	97.82a	97.82a	13.97a	21.53b	2.18c
		D2	82.23d	96.74a	96.74a	13.82a	19.12e	3.26c
	NW	CK	98.02ab	98.03a	100.00a	14.00a	22.10a	0.00c
		D1	81.15d	90.04b	91.85b	12.86b	20.04d	8.15b
		D2	68.94e	81.10c	82.73c	11.59c	19.23e	17.27a
项目 Item			F 值 F value					
基因型 Genotype			0.41	1.61	3.59 *	1.61	6.22 * *	2.55
环境 Environment			4.47 *	4.83 *	3.64 *	4.84 *	4.23 *	13.91 * *
干旱处理 Drought treatment			23.88 * *	2.42	2.14	2.15	37.28 * *	2.65
基因型×环境 Genotype×environment			0.16	0.45	0.63	0.45	0.15	2.62 *
基因型×干旱处理 Genotype×drought treatment			2.05	0.50	0.67	0.50	0.03	0.41
环境×干旱处理 Environment×drought treatment			26.61 * *	23.61 * *	12.74 * *	23.61 * *	12.00 * *	4.86 *
基因型×环境×干旱处理 Genotype×environment× drought treatment			7.97 * *	6.53 * *	5.33 * *	6.53 * *	14.26 * *	2.39 *

旱害率等发芽指标进行分析,发现‘SDWW-7’、‘津农 6 号’总体上表面为经历高温锻炼后的子代表现最优,其次是经历干旱胁迫锻炼的处理,最后是适水条件灌溉的处理;‘金石农 1 号’表现更为特殊,在 S1 处理时,经历高温锻炼后的子代表现优于经历干旱胁迫锻炼的子代,在 S2、S3 处理时,经历干旱胁迫锻炼的子代表现却优于经历高温锻炼后的子代;两种锻炼方式对子代‘金石农 1 号’的耐盐性的影响差异最小,对子代‘SDWW-7’的耐盐性的影响差异最明显,‘津农 6 号’居中。

表 5 盐胁迫对子代材料发芽指标的影响
Table 5 Effects of salt stress on germination index of progeny wheat

基因型 Genotype	环境 Environment	盐胁迫 Salt stress	发芽势/% Germination potential	发芽率/% Germination rate	相对发芽率/% Relative germination rate	日均发芽率/% Daily germination rate	发芽系数 Germination coefficient	相对盐害率/% Relative salt damage rate
SDWW-7	HT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.20a	0.00c
		S1	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.17a	0.00c
		S2	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.15ab	0.00c
		S3	98.89a	98.89a	98.89a	14.13a	22.22a	1.11c
	DT	CK	97.78a	97.78a	100.00a	13.97a	22.17a	0.00c
		S1	94.44a	95.55a	97.72a	13.65a	22.16ab	2.28c
		S2	93.33a	93.33a	95.45a	13.33a	22.22a	4.55c
		S3	90.00ab	92.22a	94.31a	13.17a	21.76d	5.69c
	NW	CK	93.33a	96.67a	100.00a	13.81a	21.89cd	0.00c
		S1	87.78ab	89.99ab	93.09a	12.86ab	21.94bcd	6.91c
		S2	81.11bc	79.97bc	82.72b	11.42bc	22.06abc	17.28b
		S3	71.11c	72.09c	74.57c	10.30c	21.86cd	25.43a
津农 6 号 Jinnong 6	HT	CK	100.00a	100.00a	100.00a	14.29a	22.22a	0.00c
		S1	98.89a	98.89ab	98.89a	14.13ab	22.21a	1.11c
		S2	98.89a	98.89ab	98.89a	14.13ab	22.17a	1.11c
		S3	94.44ab	97.78abc	97.78ab	13.97abc	22.11ab	2.22bc
	DT	CK	98.89a	100.00a	100.00a	14.29a	22.16ab	0.00c
		S1	98.89a	100.00a	100.00a	14.29a	22.14ab	0.00c
		S2	95.56ab	96.67abc	96.67abc	13.81abc	22.13ab	3.33abc
		S3	91.11bc	93.33bc	93.33bc	13.33bc	21.94bc	6.67ab
	NW	CK	95.56ab	95.56abc	100.00a	13.65abc	22.15ab	0.00c
		S1	95.56ab	95.56abc	100.00a	13.65abc	22.22a	0.00c
		S2	92.22bc	92.22cd	96.50abc	13.17cd	22.15ab	3.50abc
		S3	87.78c	87.78d	91.86c	12.54d	21.75c	8.14a
金石农 1 号 Jinshinong 1	HT	CK	98.89a	98.89a	100.00a	14.13a	22.17ab	0.00c
		S1	98.89a	98.89a	100.00a	14.13a	22.23ab	0.00c
		S2	95.56abc	95.56a	96.63ab	13.65a	22.22a	3.37bc
		S3	95.56abc	95.56a	96.63ab	13.65a	21.54e	3.37bc
	DT	CK	98.89a	100.00a	100.00a	14.29a	22.11ab	0.00c
		S1	96.67ab	97.78a	97.78a	13.97a	22.08ab	2.22c
		S2	96.67ab	97.78a	97.78a	13.97a	22.11ab	2.22c
		S3	92.22abc	96.67a	96.67ab	13.81a	21.73d	3.33bc
	NW	CK	92.22abc	95.55a	100.00a	13.65a	22.05abc	0.00c
		S1	87.78bc	92.22ab	96.51ab	13.17ab	21.76d	3.49bc
		S2	85.56c	86.67b	90.71b	12.38b	22.02bc	9.29b
		S3	74.44d	72.22c	75.58c	10.32c	21.88cd	24.42a
项目 Item			F 值 F Value					
基因型 Genotype			4.32 *	4.67 *	7.15 **	4.66 **	10.69 **	7.15 **
环境 Environment			45.48 **	50.07 **	39.67 **	50.09 **	17.81 **	39.67 **
盐胁迫 Salt stress			14.64 **	17.02 **	32.00 **	17.02 **	34.83 **	32.00 **
基因型×环境 Genotype×environment			4.18 **	3.57 *	7.86 **	3.57 *	1.69	7.86 **
基因型×盐胁迫 Genotype×salt stress			0.20	0.61	1.21	0.60	2.69 *	1.21
环境×盐胁迫 Environment×salt stress			2.53 *	5.76 **	11.13 **	5.75 **	1.31	11.13 **
基因型×环境×盐胁迫 Genotype×environment×salt stress			0.61	1.07	2.03 *	1.07	5.51 **	2.03 *

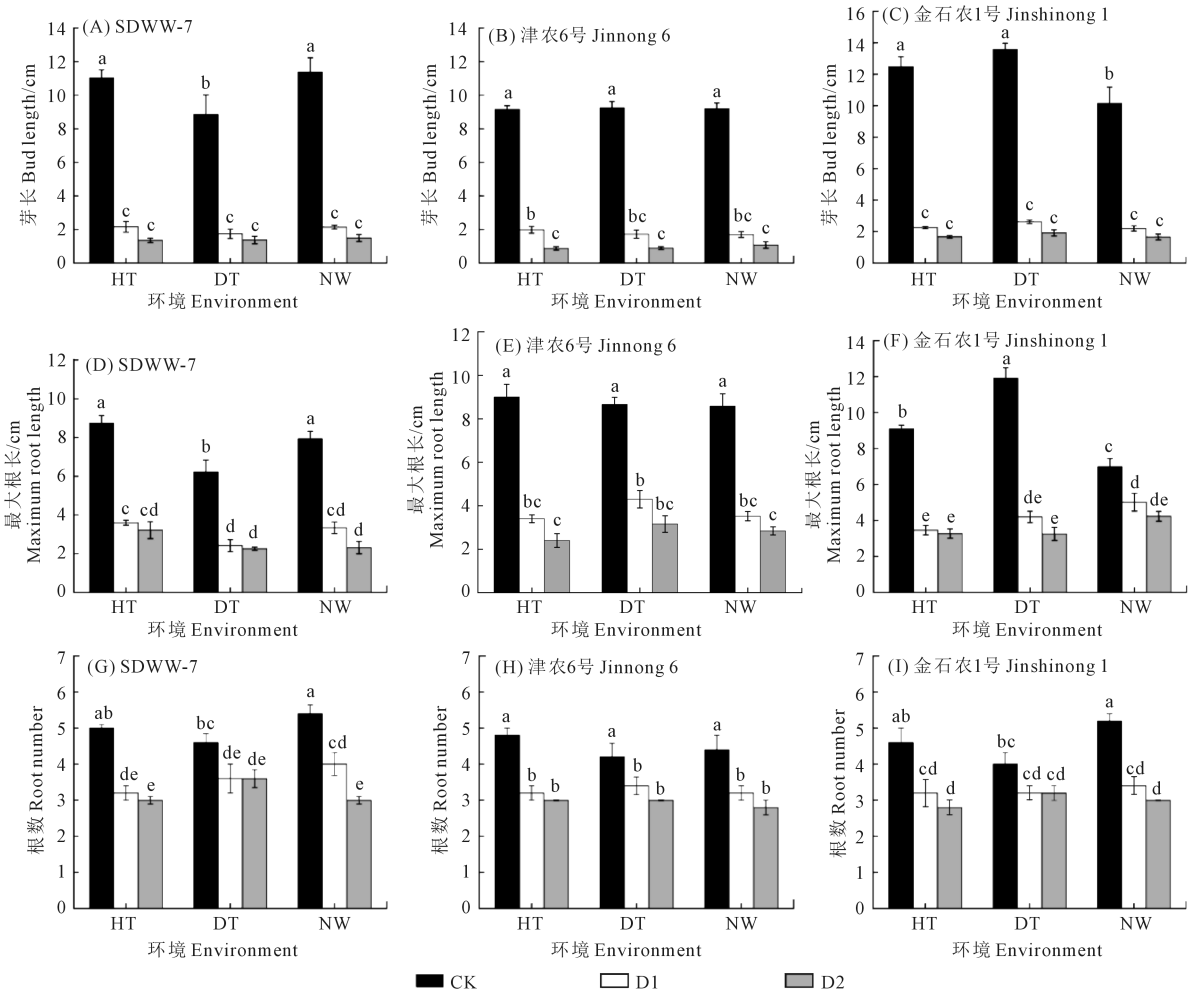
方差分析表明,除基因型×环境互作的发芽系数以外的所有指标,基因型、环境、盐胁迫、基因型×环境、环境×盐胁迫交互对其发芽指标有显著或极显著影响;基因型×盐胁迫交互仅对发芽系数有显著影响;基因型×环境×盐胁迫交互作用仅对相对发芽率、发芽系数、相对盐害率有显著或极显著影响。

2.5 干旱胁迫及盐胁迫对子代小麦材料芽长、最大根长和根数的影响

由图 3 可知,不同浓度的 PEG-6000 模拟干旱胁迫处理均会显著降低种子的芽长、最大根长及根数。干旱胁迫后 3 个品种的芽长、最大根长均在 CK 与 D1、D2 处理间存在显著差异,除 HT 环境下收获的‘津农 6 号’子代芽长的 D1 和 D2 处理外,其余各品种 D1 与 D2 处理之间差异均不显著。由图 3A、B、C 可知,在 CK 处理下,HT、NW 环境下收获的

‘SDWW-7’子代芽长显著高于其 DT 环境下的子代芽长;HT、DT 环境下收获的‘金石农 1 号’子代芽长显著高于其 NW 环境下的子代芽长;在 D1 处理或者 D2 处理下,HT、DT、NW 环境下收获的 3 个品种的子代芽长之间差异均不显著。

由图 3D、E、F 可知,在 CK 处理下,HT、NW 环境下收获的‘SDWW-7’的子代最大根长显著高于其 DT 环境下子代的最大根长;DT 环境下收获的‘金石农 1 号’的子代最大根长显著高于其 HT、NW 环境下收获的子代最大根长。在 D1 处理下,HT 环境下收获的‘SDWW-7’子代最大根长显著高于其 DT 环境下收获的子代最大根长;NW 环境下收获的‘金石农 1 号’子代最大根长显著高于其 HT 环境下收获的子代最大根长。在 D2 处理下,HT、DT、NW 环境下收获的 3 个品种的子代最大根长之间差异均不显著。



注:不同小写字母表示相同品种各处理间显著差异($P<0.05$)。下同。

Note:Different lowercase letters indicate significant differences among all treatments of the same variety ($P<0.05$). The same below.

图 3 干旱胁迫对子代小麦材料芽长、最大根长和根数量的影响

Fig.3 Effects of drought stress on bud length, maximum root length and root number of progeny wheat

由图 3G、H、I 可知,在 CK 处理下,NW 环境收获的‘SDWW-7’子代根数显著高于其 DT 环境下收获的子代根数;NW 环境下收获的‘金石农 1 号’子代根数显著高于其 DT 环境下收获的子代根数。在 D1 处理或者 D2 处理下,在 HT、DT、NW 环境下收获的 3 个品种的子代根数之间均不显著。

由图 4 可知,不同浓度的盐胁迫均会显著降低芽长、最大根长及根数。盐胁迫后 3 个品种的芽长、最大根长在 CK 与 S1、S2、S3 处理间均存在显著差异。

由图 4A、B、C 可知,在 CK 处理下,DT、NW 环境下收获的‘金石农 1 号’子代的芽长显著高于其 HT 环境下收获的子代芽长。在 S1 处理下,DT 环境下收获的‘SDWW-7’子代芽长显著高于其 HT、NW 环境下收获的子代芽长;NW 环境下收获的‘金石农 1 号’子代芽长显著高于其 HT、DT 环境下收获的子代芽长。在 S2 处理下,DT、NW 环境下收获的‘金

石农 1 号’子代芽长显著高于 HT 环境下收获的子代芽长。在 S3 处理下,HT、DT 环境下收获的‘金石农 1 号’的子代芽长显著高于 NW 环境下收获的子代芽长。

由图 4D、E、F 可知,在 CK 处理下,HT 环境下收获的‘SDWW-7’、‘金石农 1 号’子代的最大根长显著高于各自 DT、NW 环境下收获的子代最大根长。在 S1、S3 处理下,HT、DT、NW 环境下收获的 3 个品种的子代最大根长间差异均不显著。在 S2 处理下,HT、NW 环境下收获的‘SDWW-7’子代最大根长显著高于 DT 环境下收获的子代最大根长。

由图 4G、H、I 可知,在 CK 处理下,NW 环境下收获的‘金石农 1 号’子代根数显著高于其 HT 环境下收获的子代根数。在 S1、S3 处理下,HT、DT、NW 环境下收获的 3 个品种的子代根数间差异均不显著。在 S2 处理下,HT 环境下收获的‘津农 6 号’子代根数显著高于其 DT、NW 环境下收获的子代根数。

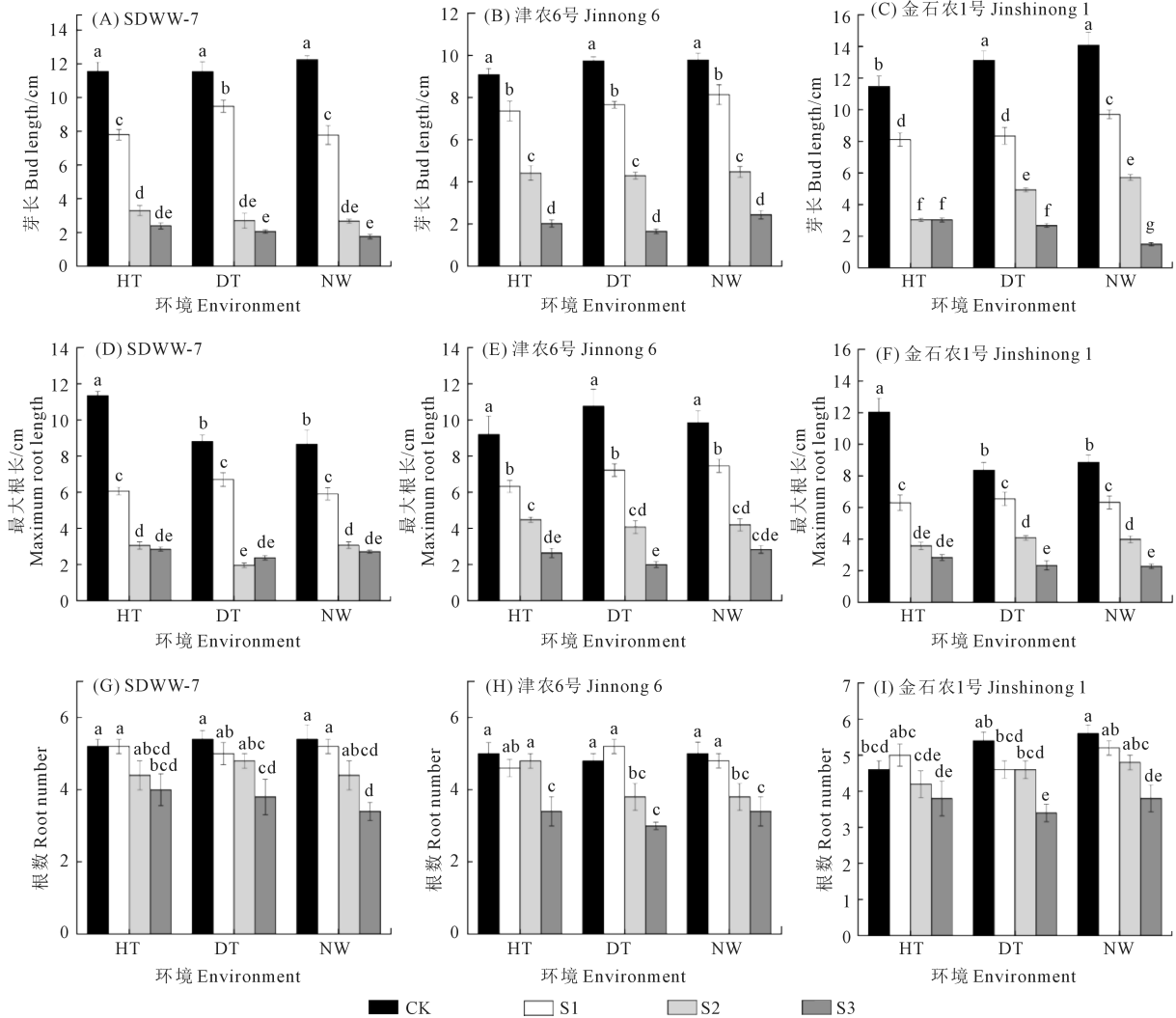


图 4 盐胁迫对子代小麦材料芽长、最大根长和根数量的影响

Fig.4 Effects of salt stress on bud length, maximum root length and root number of progeny wheat

2.6 干旱及盐胁迫对子代小麦综合评价的影响

小麦发芽能力的强弱可用多个指标来表示,为评价不同基因型的父代通过高温干旱锻炼对子代小麦发芽的综合影响,利用模糊数学隶属函数进行综合评价。计算各处理下每个指标的隶属函数值,应用标准差系数法计算各指标权重,得出各处理 D 值,并进行排序。如表 6 所示,根据干旱胁迫处理下小麦发芽指标的综合评价结果可知,3 个小麦品种 DT 环境下的 D 值均最大,其中 DT 环境收获的‘津农 6 号’子代材料在 D1 处理下的排名最高。D1 干旱胁迫处理下,DT 环境下收获的‘津农 6 号’子代材料耐旱性最好,位列第 1;其次是 DT 环境收获的‘金石农 1 号’子代材料,位列第 2;接着是 HT 环境收获的‘金石农 1 号’子代材料,位列第 3。D2 干旱胁迫处理下,DT 环境收获的‘金石农 1 号’子代材料耐旱性表现最好,位列第 7。以上结果均表明,父代小麦经 DT 及 HT 处理后,其子代小麦籽粒在遭遇干旱胁迫时具有明显的发芽优势。

由表 7 得出,在同一盐胁迫浓度下 3 个小麦品种中父代经 HT 和 DT 处理的综合评价位次高于 NW 处理的位次,且 HT 优于 DT,说明父代小麦进行 HT 和 DT 处理能增强子代小麦的耐盐性,且高温锻

炼效果优于干旱锻炼。S1 盐胁迫处理下,HT 环境收获的‘SDWW-7’子代小麦耐盐性最好,位列第 1;其次是 DT 环境收获的‘津农 6 号’子代小麦,位列第 2;接着是 HT 环境收获的‘金石农 1 号’子代小麦,位列第 3。S2 盐胁迫处理下,HT 环境收获的‘津农 6 号’子代小麦耐盐性最好,位列第 5。S3 盐胁迫处理下,HT 环境收获的‘SDWW-7’子代小麦耐盐性最好,位列第 11。以上结果均表明,父代小麦经 DT 及 HT 处理后,其子代小麦籽粒在遭遇盐胁迫时具有明显的发芽优势。

2.7 干旱及盐胁迫对子代小麦发芽指标相关性的影响

为进一步探索干旱胁迫及盐胁迫对子代小麦材料的发芽势、相对发芽势、发芽率、相对发芽率、日均发芽率、发芽系数、相对旱害率、芽长、最大根长、根数的影响,本研究分别对不同浓度的干旱胁迫及盐胁迫下上述指标的相关性进行了分析(图 5)。结果显示,子代小麦在遭遇干旱胁迫后,多数发芽指标之间呈现正相关关系,其中发芽势、相对发芽势与相对旱害率呈负相关关系;日均发芽率与相对旱害率呈负相关关系;相对旱害率与芽长、根数呈负相关关系。

表 6 子代小麦材料抗旱性的综合评价值
Table 6 Comprehensive evaluation of drought resistance of progeny wheat

隶属函数值 Value of the membership function													
基因型 Genotype	环境 Environment	干旱处理 Drought treatment	发芽势 Germination potential	相对 发芽势 Relative germination potential	发芽率 Germination rate	相对 发芽率 Relative germination rate	日均 发芽率 Daily germination rate	发芽 系数 Germination coefficient	芽长 Bud length	最大根长 Maximum root length	根数 Root number	D 值 D value	位次 Position
SDWW-7	HT	D1	1.00	1.00	1.00	0.98	0.96	0.67	0.74	0.49	0.33	0.407	4
		D2	0.67	0.67	1.00	0.98	0.96	0.24	0.28	0.35	0.17	0.344	10
	DT	D1	0.83	0.82	1.00	0.95	0.96	0.95	0.49	0.06	0.67	0.400	5
		D2	0.65	0.65	1.00	0.98	0.96	0.38	0.29	0.00	0.67	0.354	9
	NW	D1	0.61	0.64	0.80	0.93	0.76	0.26	0.72	0.39	1.00	0.360	8
		D2	0.30	0.33	0.73	0.86	0.68	0.12	0.36	0.02	0.17	0.251	16
津农 6 号 Jinnong 6	HT	D1	1.00	0.80	1.07	1.00	1.00	0.33	0.63	0.41	0.33	0.391	6
		D2	0.67	0.21	1.00	1.00	0.96	0.00	0.00	0.05	0.17	0.278	14
	DT	D1	0.93	0.93	1.07	1.00	1.00	0.86	0.48	0.74	0.50	0.431	1
		D2	0.54	0.54	1.00	0.93	0.96	0.26	0.01	0.33	0.17	0.317	13
	NW	D1	0.63	0.64	0.53	0.60	0.52	0.26	0.47	0.46	0.33	0.277	15
		D2	0.00	0.00	0.27	0.33	0.24	0.02	0.11	0.21	0.00	0.092	18
金石农 1 号 Jinshinong 1	HT	D1	0.89	0.87	1.00	0.93	0.96	0.86	0.79	0.43	0.33	0.407	3
		D2	0.76	0.74	0.87	0.80	0.84	0.33	0.46	0.37	0.00	0.326	11
	DT	D1	0.80	0.80	1.00	0.93	0.96	1.00	1.00	0.70	0.33	0.419	2
		D2	0.69	0.69	0.93	0.87	0.88	0.45	0.60	0.36	0.33	0.361	7
	NW	D1	0.67	0.67	0.53	0.53	0.52	0.64	0.76	1.00	0.50	0.321	12
		D2	0.43	0.43	0.00	0.00	0.00	0.45	0.45	0.72	0.17	0.142	17

表 7 子代小麦材料抗盐性的综合评价
Table 7 Comprehensive evaluation of salt resistance of progeny wheat

隶属函数值 Value of the membership function													
基因型 Genotype	环境 Environment	干旱处理 Drought treatment	发芽势 Germination potential	相对 发芽势 Relative germination potential	发芽率 Germination rate	相对 发芽率 Relative germination rate	日均 发芽率 Daily germination rate	发芽 系数 Germination coefficient	芽长 Bud length	最大根长 Maximum root length	根数 Root number	D 值 D value	位次 Position
SDWW-7	HT	S1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.92	0.77	0.75	1.00	0.23	1
		S2	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.89	0.22	0.20	0.64	0.21	9
		S3	0.96	0.95	0.96	0.96	0.96	0.99	0.11	0.16	0.46	0.20	11
	DT	S1	0.81	0.86	0.84	0.91	0.84	0.90	0.97	0.86	0.91	0.21	7
		S2	0.77	0.81	0.76	0.82	0.76	1.00	0.15	0.00	0.82	0.18	15
		S3	0.65	0.67	0.72	0.77	0.80	0.33	0.07	0.08	0.36	0.14	22
	NW	S1	0.58	0.75	0.64	0.73	0.84	0.59	0.77	0.72	1.00	0.18	14
		S2	0.35	0.45	0.28	0.32	0.32	0.76	0.15	0.20	0.64	0.12	25
		S3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.48	0.03	0.14	0.18	0.04	27
	HT	S1	0.96	0.95	0.96	0.96	0.96	0.96	0.72	0.79	0.73	0.22	4
		S2	0.96	0.95	0.96	0.96	0.96	0.92	0.36	0.46	0.82	0.22	5
		S3	0.81	0.77	0.92	0.91	0.92	0.83	0.07	0.12	0.18	0.17	17
津农 6 号 Jinnong 6	DT	S1	0.96	1.00	1.00	1.00	1.00	0.87	0.75	0.96	1.00	0.23	2
		S2	0.85	0.86	0.88	0.87	0.88	0.87	0.34	0.39	0.36	0.19	13
		S3	0.69	0.67	0.76	0.74	0.76	0.59	0.02	0.01	0.00	0.13	23
	NW	S1	0.85	1.00	0.84	1.00	0.84	1.01	0.81	1.00	0.82	0.22	6
		S2	0.73	0.86	0.72	0.87	0.72	0.89	0.36	0.41	0.36	0.18	16
		S3	0.58	0.67	0.64	0.78	0.64	0.31	0.12	0.16	0.18	0.12	24
	HT	S1	0.96	1.00	0.96	1.00	0.96	0.96	0.81	0.79	0.91	0.23	3
		S2	0.85	0.86	0.84	0.87	0.84	1.00	0.19	0.30	0.55	0.20	12
		S3	0.85	0.86	0.84	0.87	0.84	0.00	0.19	0.16	0.36	0.14	21
	DT	S1	0.89	0.91	0.92	0.91	0.96	0.78	0.83	0.83	0.73	0.21	8
		S2	0.89	0.91	0.92	0.91	0.88	0.82	0.42	0.39	0.73	0.20	10
		S3	0.73	0.72	0.88	0.87	0.88	0.28	0.15	0.07	0.18	0.14	20
金石农 1 号 Jinshinong 1	NW	S1	0.58	0.80	0.72	0.86	0.76	0.33	1.00	0.79	1.00	0.17	18
		S2	0.50	0.70	0.52	0.63	0.52	0.70	0.52	0.37	0.82	0.16	19
		S3	0.12	0.19	0.00	0.04	0.00	0.50	0.00	0.06	0.36	0.04	26

如图 5B 所示,子代小麦在进行盐胁迫后,发芽势、相对发芽势、发芽率、相对发芽率、日均发芽率、发芽系数均与相对盐害率呈负相关关系,与其他指标均呈正相关关系;相对盐害率与芽长、最大根长、根数呈负相关关系。

3 讨 论

小麦生长过程中外界环境因素对其生长发育有重要影响。籽粒灌浆期是小麦产量和品质形成的关键时期,前期研究表明,灌浆期干旱会加速籽粒胚乳细胞程序性死亡进程^[21],灌浆期高温^[22-23]和干旱胁迫^[24-25]还会对小麦籽粒的品质性状及产量产生重要影响,这与本试验中干旱和高温环境下小麦籽粒千粒重降低的结果相一致(表 2)。小麦籽粒中淀粉和蛋白是主要的储藏物质,碳水化合物代谢也在小麦灌浆期抵御外界胁迫中发挥了不可忽视的作用。本课题组前期研究表明,小麦植株可通过上调大量差异蛋白来调节淀粉和糖代谢,进而缓解和抵御水分胁迫带来的不利影响,保证子代的延

续,同时胚乳也表达了大量的热激蛋白、伴侣蛋白、LEA 蛋白、氧化还原等防御应激型蛋白质,以维持细胞内稳态,减少其对水分的依赖,增强植株的抗逆性^[26]。这可能就是本研究中 3 个参试品种在高温和干旱胁迫后籽粒淀粉总含量高于正常条件下籽粒淀粉总含量的一个重要原因(表 3)。蛋白质含量的增加可能是因为干旱胁迫诱导了 DNA 的甲基化修饰,参与了作物抗逆胁迫记忆的形成与维持,使得相关基因的表达量上升^[15,27],最终使蛋白质得到积累,关于此方面的研究尚需进一步深入。小麦籽粒中淀粉是以淀粉粒的形式存在。前期研究发现,灌浆期高温、干旱胁迫对 A、B 型淀粉粒的比例有重要影响,但存在品种间差异^[23,25,28],两种胁迫还可增加小麦胚乳淀粉粒表面微孔数量,提高淀粉的水解速率。而小麦籽粒萌发过程主要是淀粉降解为可溶性糖,为种子萌发提供能量和养分^[29]。这可能也是本试验中父代小麦经过高温干旱逆境胁迫后其子代小麦的芽期长势优于未经过逆境锻炼子代小麦的重要原因之一(图 1、2)。

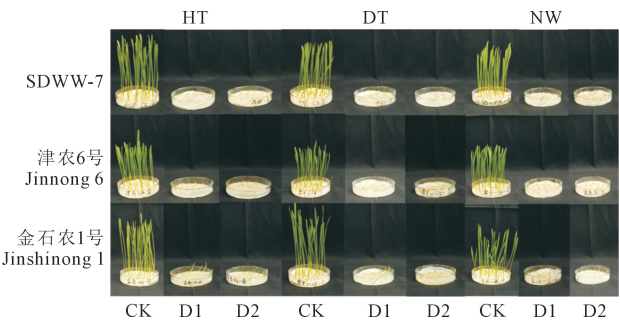


图 1 干旱胁迫对子代小麦发芽形态的影响

Fig.1 Effects of drought stress on the germination morphology of progeny wheat

种子萌发是小麦生命历程的起点,与小麦的后期生长密切相关。正如民间所说,“见苗收一半”,父代遭受胁迫后子代在同等胁迫或交叉逆境下能正常发芽对农业生产有重要意义。而当父代小麦处于高温或低温胁迫下,收获的种子休眠程度可能增加进而导致萌发速率降低^[30-31]。本研究表明经过高温和干旱逆境锻炼后,子代小麦在干旱胁迫、盐胁迫、正常条件下其发芽势、发芽率并未显著下降,反而出现显著上升现象,这与前人研究结果不一致,但也有学者认为跨代干旱锻炼对春小麦种子萌发有一定的促进作用^[32]。本研究发现父代经高

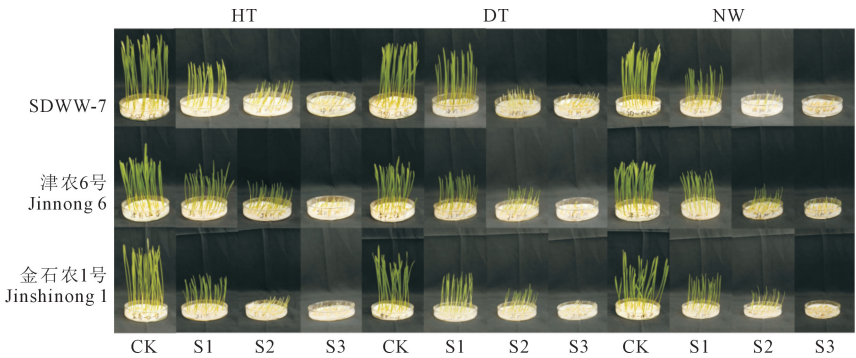


图 2 盐胁迫对子代小麦发芽形态的影响

Fig.2 Effects of salt stress on the germination morphology of progeny wheat

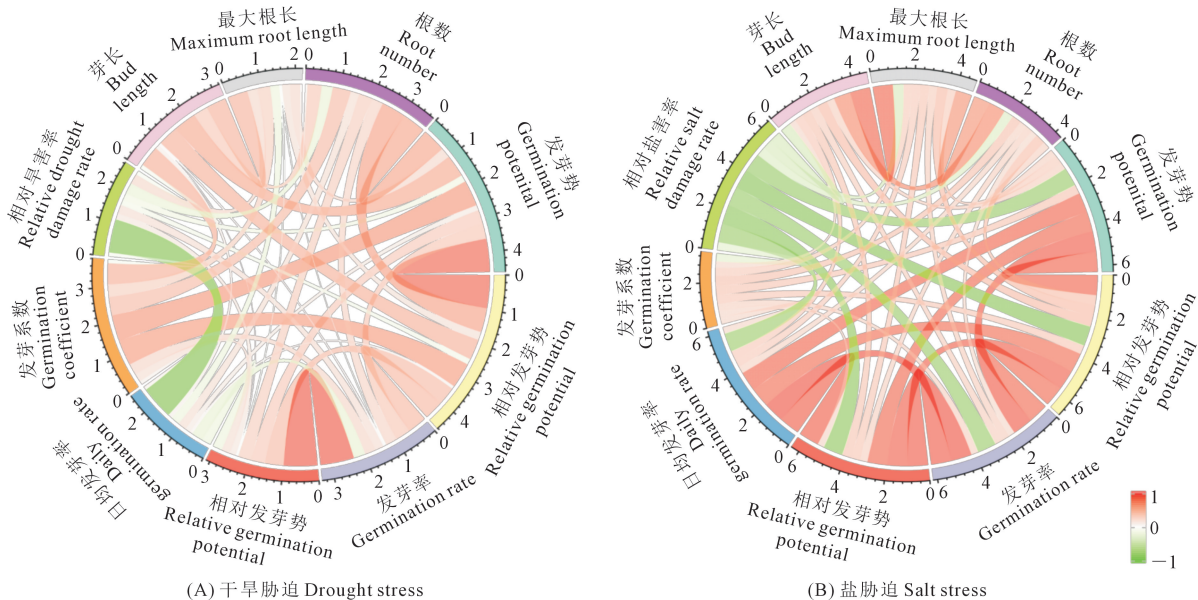


图 5 干旱胁迫及盐胁迫对子代小麦材料发芽指标相关性的影响

Fig.5 Effects of drought stress and salt stress on correlation of germination indexes of progeny wheat

温干旱胁迫后,子代小麦受到干旱胁迫或者盐胁迫时其发芽能力增强,即父代经高温或者干旱锻炼的子代其适应干旱胁迫及盐胁迫的能力更强。说明植物对非生物胁迫的响应并不局限于通过自身的生理代谢来应对胁迫,而且可以将这种胁迫应激响应传递给下一代^[33]。

研究表明,根系越发达、越强壮,作物越能够适应各种逆境,重度干旱胁迫对大麦后代的根形态和拓扑结构具有跨代影响,当父代受干旱胁迫后,子代再进行干旱胁迫时,可以保持相对较长的根系,生物量分配较低,这可能是一种适应性反应,可以最大限度地减少水分和养分获取^[14]。本研究发现

父代经过高温干旱锻炼后,其子代在经历干旱胁迫或者盐胁迫时根数、最大根长和芽长均显著增加,增强了子代对逆境胁迫的应激响应,最终适应性增强。经过逆境锻炼的植株后代能更快地产生次级代谢产物和调控信号物质来应对逆境胁迫,从而提高后代的抗逆性^[34]。此外,逆境锻炼可诱导作物染色质表观形态发生改变^[8],当作物再次遭遇相同或不同的逆境时,会产生一定的抗性,且这种抗性可以传递给下一代。推测高温和干旱锻炼后籽粒耐旱性和耐盐性的提高可能与其次级代谢产物和信号调控物质的快速产生以及染色质形态的改变有关。此外,芽期各指标相关性分析发现,跨代同种逆境锻炼效应和跨代交叉逆境锻炼效应在芽期的表现不尽相同,关于此方面的研究需要进一步深入。

多个发芽指标可以从不同的角度反映小麦对逆境胁迫环境的抗性,隶属函数法便可以综合多个发芽指标进行评价,使不同品种(系)间的抗逆性具有可比性与可信性^[35-36]。本研究通过对子代多个发芽指标的综合评价排序发现,同一品种父代经高温干旱锻炼后的位次要高于正常灌溉条件下所收获籽粒的位次,进一步说明父代经过高温干旱锻炼能将记忆遗传给下一代,使子代增强对干旱环境或者盐渍化环境的抗性,这与前人研究结果有共同之处^[15]。

综上所述,在干旱胁迫和盐胁迫下,父代经过高温和干旱锻炼后的小麦种子比正常条件下收获的种子有更好的芽期适应胁迫能力。随着现代种业快速发展,小麦品种的更替加快,快速了解和评价生产上正在大面积推广种植的品种特性对于小麦制种及其生产种植有重要意义。

4 结 论

灌浆期遭受高温、干旱胁迫会显著降低小麦粒重,并且对品质产生重要影响,其中高温胁迫较干旱胁迫影响更大。父代的逆境锻炼与籽粒品质的差异导致子代小麦材料在芽期遭遇干旱与盐胁迫时的响应存在品种间差异,但两者在提高小麦抗旱性和耐盐性方面具有相似的作用。子代小麦在抵抗逆境胁迫方面具有交叉适应性,表现为父代经过高温和干旱胁迫锻炼后,子代小麦在遭受逆境胁迫时具有更强的发芽优势;父代经过干旱胁迫锻炼可优先增强子代抗旱性,进行高温胁迫锻炼可优先增强子代耐盐性。因此,在小麦生产和制种过程中进行灌浆期的适度胁迫可增强子代的抗逆性。

参 考 文 献:

- [1] 张林刚, 邓西平. 小麦抗旱性生理生化研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2000, 18(3): 87-92.
ZHANG L G, DENG X P. Advances in studies on physiology and biochemistry of wheat drought resistance[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2000, 18(3): 87-92.
- [2] 雷军, 张凤华, 林海荣, 等. 干旱区盐渍化荒地不同开垦年限土壤碳氮储量研究[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(3): 266-271.
LEI J, ZHANG F H, LIN H R, et al. Soil carbon and nitrogen storage of different reclamation years in salinized wasteland in arid region[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2017, 35(3): 266-271.
- [3] 缙倩倩, 韩致文, 王国华. 中国西北干旱区灌区土壤盐渍化问题研究进展[J]. 中国农学通报, 2011, 27(29): 246-250.
GOU Q Q, HAN Z W, WANG G H. Research progress on soil salinization in arid irrigated area of northwestern China[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(29): 246-250.
- [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(3): 142-150.
- [5] POUDEL A, THAPA D B, SAPKOTA M. Cluster analysis of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes based upon response to terminal heat stress[J]. International Journal of Applied Sciences and Biotechnology, 2017, 5(2): 188-193.
- [6] PURI R R, GAUTAM N R, JOSHI A. Exploring stress tolerance indices to identify terminal heat tolerance in spring wheat in Nepal[J]. ET Journal, 2015, 7(1): 13-17.
- [7] 陈韬. 灌浆期干旱对小麦产量和品质的影响[J]. 农业科技通讯, 2021, (3): 48-50.
CHEN T. Effect of drought on wheat yield and quality[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2021, (3): 48-50.
- [8] BRUCE T J A, MATTHES M C, NAPIER J A, et al. Stressful “memories” of plants: evidence and possible mechanisms [J]. Plant Science, 2007, 173(6): 603-608.
- [9] 徐恒平. 播前干旱锻炼对植物抗旱性的影响及其生理基础[J]. 干旱地区农业研究, 1989, 7(2): 87-94.
XU H P. Effect of pre-sowing drought hardening on plant drought-resistance and its physiological bases[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 1989, 7(2): 87-94.
- [10] 邢佳伊, 李丽, 王超, 等. 施氮水平和干旱锻炼后复水程度对小麦水分利用效率的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(5): 52-61.
XING J Y, LI L, WANG C, et al. Effects of nitrogen level and rewetting degree after drought priming on water use efficiency of wheat [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(5): 52-61.
- [11] 王笑, 蔡剑, 周琴, 等. 非生物逆境锻炼提高作物耐逆性的生理机制研究进展[J]. 中国农业科学, 2021, 54(11): 2287-2301.
WANG X, CAI J, ZHOU Q, et al. Physiological mechanisms of abiotic stress priming induced the crops stress tolerance; a review[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(11): 2287-2301.
- [12] WHITTLE C A, OTTO S P, JOHNSTON M O, et al. Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana* [J]. Botany, 2009, 87(6): 650-657.
- [13] WANG X, XIN C Y, CAI J, et al. Heat priming induces trans-generational tolerance to high temperature stress in wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 501.
- [14] NOSALEWICZ A, SIECINSKA J, SMIECH M, et al. Transgenera-

tional effects of temporal drought stress on spring barley morphology and functioning[J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 131: 120-127.

[15] WANG X L, ZHANG X A, CHEN J, et al. Parental drought-priming enhances tolerance to post-anthesis drought in offspring of wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 261.

[16] ZHANG C Y, WANG NN, ZHANG Y H, et al. DNA methylation involved in proline accumulation in response to osmotic stress in rice (*Oryza sativa*)[J]. Genetics and Molecular Research, 2013, 12(2): 1269-1277.

[17] TABASSUM T, FAROOQ M, AHMAD R, et al. Seed priming and transgenerational drought memory improves tolerance against salt stress in bread wheat[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 118: 362-369.

[18] 杨少敏, 楚新正, 张杨. 近 65 年来吐鲁番市气温降水变化特征分析[J]. 生态科学, 2018, 37(3): 44-50.

YANG S M, CHU X Z, ZHANG Y. Analysis on characteristics of temperature and precipitation change in Turpan city in recent 65 years [J]. Ecological Science, 2018, 37(3): 44-50.

[19] MICHEL B E, KAUFMANN M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000[J]. Plant Physiology, 1973, 51(5): 914-916.

[20] 赵永亮. 一种同时测定小麦种子中直链淀粉、总淀粉含量的新方法-微量分光光度法[J]. 食品与发酵工业, 2005, 31(8): 23-26.

ZHAO Y L. A novel micro-amount method with spectrophotometer to determine amylose and total starch content of wheat seeds[J]. Food and Fermentation Industries, 2005, 31(8): 23-26.

[21] LI C, LI C, WANG B B, et al. Programmed cell death in wheat (*Triticum aestivum* L.) endosperm cells is affected by drought stress [J]. Protoplasma, 2018, 255(4): 1039-1052.

[22] 李春艳, 付凯勇, 张润琪, 等. 灌浆期高温对冬小麦淀粉粒发育的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(10): 1395-1402.

LI C Y, FU K Y, ZHANG R Q, et al. Effect of high temperature post anthesis on the development of starch granules in winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(10): 1395-1402.

[23] LI C Y, ZHANG R Q, FU K Y, et al. Effects of high temperature on starch morphology and the expression of genes related to starch biosynthesis and degradation[J]. Journal of Cereal Science, 2017, 73: 25-32.

[24] 李诚, 张润琪, 付凯勇, 等. 花后干旱对小麦胚乳淀粉粒发育和理化特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(9): 1284-1290.

LI C, ZHANG R Q, FU K Y, et al. Effect of drought post-anthesis on the development and physicochemical characteristics of starch granule in wheat [J]. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(9): 1284-1290.

[25] LI C, LI C Y, ZHANG R Q, et al. Effects of drought on the morphological and physicochemical characteristics of starch granules in different elite wheat varieties[J]. Journal of Cereal Science, 2015, 66: 66-73.

[26] LI C, FU K Y, GUO W T, et al. Starch and sugar metabolism response to post-anthesis drought stress during critical periods of elite wheat (*Triticum aestivum* L.) endosperm development[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(9): 5476-5494.

[27] 王霞, 尹晓雨, 于晓明, 等. 玉米跨代干旱胁迫记忆生理机制及 DNA 甲基化变化分析[J]. 西北植物学报, 2021, 41(10): 1691-1699.

WANG X, YIN X Y, YU X M, et al. Transgenerational drought stress on memory physiological mechanism and changes of DNA methylation in maize [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(10): 1691-1699.

[28] 郭树峰. 不同时期干旱胁迫对冬小麦籽粒品质的影响及氮肥调控 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015.

GUO S F. Effects of drought during different growth periods and nitrogen rates on grain quality of winter wheat[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015.

[29] VAN DONGEN J T, ROEB G W, DAUTZENBERG M, et al. Phloem import and storage metabolism are highly coordinated by the low oxygen concentrations within developing wheat seeds[J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1809-1821.

[30] HE H Z, DE SOUZA VIDIGAL D, SNOEK L B, et al. Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in *Arabidopsis* [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(22): 6603-6615.

[31] SAVIN R, CALDERINI D F, SLAFER G A, et al. Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1999, 26(5): 453-458.

[32] KIPROTICH S A. 跨代干旱锻炼对春小麦种子萌发及灌浆期干旱胁迫耐性的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.

KIPROTICH S A. Transgenerational responses of spring wheat seedlings under drought stress using a phenotyping conveyor system[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020.

[33] LIU Y, XU H, WEN X X, et al. Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(12): 2759-2774.

[34] CHINNUSAMY V, ZHU J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(2): 133-139.

[35] 王军, 周美学, 许如根, 等. 大麦耐湿性鉴定指标和评价方法研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2145-2152.

WANG J, ZHOU M X, XU R G, et al. Studies on selecting indices and evaluation methods for barley 's (*Hordeum vulgare* L.) waterlogging tolerance [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(10): 2145-2152.

[36] 吴秀宁, 敬樊, 张军, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对黑小麦种子萌发特性的影响[J]. 作物研究, 2022, 36(4): 307-312.

WU X N, JING F, ZHANG J, et al. Effects of PEG-6000 on seed germination of black-grain wheat varieties under simulated drought condition[J]. Crop Research, 2022, 36(4): 307-312.