

# 小麦花后水分亏缺和复水对同化物转运和籽粒灌浆的影响

杨丽丽<sup>1</sup>, 任建宏<sup>2</sup>, 刘溢建<sup>1</sup>, 殷俐娜<sup>1,3</sup>, 邓西平<sup>2,3</sup>, 王仕稳<sup>1,3\*</sup>

(1 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西杨陵 712100; 3 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, 陕西杨陵 712100)

**摘 要:** 为了阐明水分亏缺对小麦花后同化物转运和籽粒灌浆的影响及其生理机制的相关变化, 以盆栽小麦旱作品种‘长旱 58’为材料, 自花后 9 d 起, 设置正常供水(WW)、中度干旱胁迫后复水(MD)和重度干旱胁迫后复水(SD)3 个水分处理, 比较干旱胁迫后复水处理对小麦籽粒产量、产量构成因素及水分利用效率、强弱势粒灌浆动态、旗叶光合性能、茎鞘非结构性碳水化合物(NSC)转运、籽粒形成关键酶活性变化等的影响。结果表明: (1) 与 WW 相比, MD 处理显著增加了小麦穗粒数和千粒重, 进而提高籽粒产量、水分利用效率和小麦弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率, 对强势粒则无显著影响, 而 SD 处理则显著降低了穗粒数、千粒重、强弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率, 但水分利用效率显著高于 WW 处理。(2) MD 处理植株旗叶在小麦灌浆过程中维持了与 WW 基本相同的净光合速率, 同时在小麦花后 9~20 d 时 MD 处理下气孔导度和蒸腾速率变化不明显, 而在 SD 处理下气孔导度和蒸腾速率则急剧下降; 另外, 与 WW 相比, 在整个灌浆期 MD 处理下旗叶叶绿素含量变化不显著, 而 SD 处理下叶绿素含量呈大幅下降趋势。(3) MD 处理提高了小麦弱势粒蔗糖合成酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性; 同时使灌浆中后期有较高的果聚糖水解酶(FEH)活性和较低果聚糖含量, 显著增强了茎鞘同化物质转运, 提高茎鞘储藏物质对粒重的贡献率。研究发现, 中度水分胁迫后复水处理小麦植株具有较好的叶片性能、花后较多的茎鞘同化物向籽粒转运以及较高的弱势粒库活性, 从而提高旱作小麦弱势粒灌浆速率, 增加穗粒数和粒重, 进而提高籽粒产量。

**关键词:** 小麦; 水分亏缺; 籽粒灌浆; 强势粒; 弱势粒; 茎鞘物质运转

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

## Effect of Water Deficit and Rehydration on the Post-flowering Assimilate Transport and Grain Filling in Wheat

YANG Lili<sup>1</sup>, REN Jianhong<sup>2</sup>, LIU Yijian<sup>1</sup>, YIN Lina<sup>1,3</sup>, DENG Xiping<sup>2,3</sup>, WANG Shiwen<sup>1,3\*</sup>

(1 College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** In order to clarify the effects of water deficit and rehydration on the assimilation transport and grain filling of wheat after anthesis, we applied three treatments, named, well water (WW), rehydration after moderate drought stress (MD) and rehydration after severe drought stress (SD), after 9 days flowering in pot experiment with wheat cultivar ‘Changhan 58’. The yield, grain filling dynamics, photosyn-

收稿日期: 2020-08-22; 修改稿收到日期: 2020-10-20

基金项目: 国家自然科学基金(52079132)

作者简介: 杨丽丽(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理及分子生物学研究。E-mail: 364699157@qq.com

\* 通信作者: 王仕稳, 博士, 研究员, 主要从事旱地农业高产高效、作物抗旱生理与分子生物学, 以及植物生理生态和植物营养等方面的研究。E-mail: shiwenwang@nwsuaf.edu.cn

thetic performance of flag leaves, non-structural carbohydrate (NSC) transport in stem and sheath and the activities of key enzymes in grain, were investigated during the process of drought and rehydration. The results showed that: (1) compared with WW treatment, MD significantly increased the number of grains per spike and thousand-grain weight of wheat and thus improving the grain yield, water use efficiency and maximum grouting rate of grains and the average filling rate. For the SD treatment, grain numbers per spike, the superior and inferior spikelets of maximum grouting rate and the average filling rate were significantly decreased, but the water use efficiency was significantly increased compared with WW. (2) The photosynthetic rate of flag leaves during wheat filling had no difference between MD treatment and WW treatment. Meanwhile, compared with WW, stomatal conductance and transpiration rate at 9–20 d after wheat flowering were not changed under MD, while they were profoundly decreased under SD. (3) The activities of sucrose synthase and adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase in wheat was increased by MD treatment; Meanwhile, MD had lower fructose content, which suggested that contribution of substances in stem to the yield were increased. The study found that higher photosynthesis, more assimilates in the stem after anthesis transfer to the grain and higher sugar metabolism enzyme activity in the inferior spikelets, and the number of grains per spike and thousand-grain weight, then finally increase the physiological basis of yield.

**Key words:** wheat; water deficit; grain filling; superior spikelets; inferior spikelets; stem sheath matter runs

小麦是世界上主要的粮食作物之一,为全世界三分之一以上的人口提供主食,在世界粮食生产中占据重要地位,因此提高小麦产量事关粮食安全<sup>[1]</sup>。小麦单产高低取决于籽粒库容大小和灌浆后籽粒的饱满程度<sup>[2]</sup>。对于小麦来讲,其穗上不同籽粒间的粒重因其在穗上着生位置不同而有较大的差异。一般来说,在籽粒灌浆过程中,将灌浆速率快、充实度高、粒重大的籽粒称为强势粒;将灌浆速率慢、充实度低和粒重低的籽粒称为弱势粒<sup>[3]</sup>。研究表明,小麦花后土壤水分供应对籽粒灌浆极为重要,能够直接决定小麦产量的高低<sup>[4]</sup>。因此,通过调控花后土壤水分供应促进弱势粒灌浆是提高小麦产量的重要途径,也一直受到研究者的关注<sup>[5-6]</sup>。

花后水分供应充足有利于提高小麦产量,但同时也会导致水分利用效率低下,在干旱半干旱缺水地区会浪费宝贵的水资源<sup>[7]</sup>。大量研究表明,花后水分亏缺可以显著减少灌溉用水,提高水分利用效率,同时还能保证产量不降低<sup>[8-9]</sup>。同时部分研究也表明即使轻度的水分亏缺也可能会降低产量<sup>[10]</sup>。目前有关水分亏缺对产量造成的影响及其机制一直受到广大研究者的关注。例如郝卫平<sup>[2]</sup>研究表明,在玉米上进行适度土壤干旱不仅仅可以节约用水,而且也可以提高玉米的产量。徐芬芬等<sup>[11]</sup>也观察到,在水稻上进行中度土壤干旱可以增强灌浆前期籽粒生理活性,有利于增加灌浆速率和粒重;杨建昌等<sup>[12]</sup>报道,水稻灌浆期适度的干湿交替灌溉可以促进水稻花后茎叶中同化物向籽粒转运,从而会提高籽粒中同化物合成酶活性,增加收获指数,提高产

量;张慎凤<sup>[13]</sup>的研究也发现,水稻无论是在各生育期还是在全生育期,轻度干湿交替灌溉均可显著提高产量,重度干湿交替灌溉则会降低产量。刘溢健等<sup>[14]</sup>在马铃薯上的研究发现,适度干旱后复水可以促进块茎中淀粉的积累以及相关酶活性的变化,而且对叶绿素含量和光合参数都有积极的影响作用。

目前,前人对禾谷类作物中度水分亏缺的研究大多集中在根系活力、叶片光合性能、籽粒内部活性,而有关水分亏缺对花后茎鞘中果聚糖转运的研究较少。小麦产量的 80%~90%来自花后光合产物,一般情况下灌浆期旗叶的光合产物对籽粒的贡献率可达 80%,茎鞘对籽粒的贡献在 20%左右;但是在干旱半干旱区,茎鞘对籽粒产量的贡献可以达到 40%<sup>[15-16]</sup>。然而水分亏缺是否可以通过促进茎鞘中果聚糖的转运并促进弱势粒灌浆来提高产量并不清楚。因此,本研究以小麦‘长旱 58’为材料,考察水分亏缺和复水对小麦籽粒产量及产量构成因素、强弱势粒灌浆动态、籽粒中酶活性的变化、旗叶光合参数以及茎鞘果聚糖等的变化,以期从光合、茎鞘果聚糖转运和籽粒库活性等方面揭示水分亏缺后复水对小麦花后同化物转运和籽粒灌浆的影响机制,为旱区小麦高产高效栽培和节水农业提供理论指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

本试验参试品种为旱作小麦‘长旱 58’。试验于 2017 年 10 月~2018 年 6 月在陕西杨陵中国科学院水利部水土保持研究所遮雨棚内进行。于

2017 年 10 月 20 日将小麦种子种到桶内,试验用土为黄绵土。试验中各处理所用的氮肥、磷肥以及钾肥的用量相同,分别为纯氮  $0.2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $\text{P}_2\text{O}_5$   $0.2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $\text{K}_2\text{O}$   $0.24\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,分别以尿素(含纯氮 46%)、过磷酸钙(含纯磷 16%)和氯化钾(含纯钾 35.6%)作为氮、磷、钾的主要肥料来源。

1.2 试验设计

试验设置 3 个水分处理。(1)正常供水(WW):土壤含水率一直保持在最大田间持水量的 75%~80%之间;(2)中度干旱胁迫后复水(MD):在干旱阶段土壤含水率降至最大田间持水量的 55%~60%之间;(3)重度干旱胁迫后复水(SD):在干旱阶段使土壤含水率降至最大田间持水量的 35%~40%之间。在小麦开花后第 9 天开始进行干旱处理,小麦开花后 21 d 进行复水处理,花后 30 d 复水结束。3 个不同的水分处理均进行干旱-复水两个阶段的处理,干旱阶段植株取样 3 次,复水阶段植株取样 3 次,收获取样 1 次,取样时间分别为小麦花后的第 9、15、20、22、25、30、35 天,每次取样均于上午进行。每个处理取样 10 株,旗叶、茎鞘和籽粒于-80℃冰箱中保存,生物样立即用烘箱烘干。

试验选取高 30 cm、直径 30 cm 的圆形塑料桶,将风干的黄绵土和事先称好的肥料充分混合均匀,使每桶都装 11 kg 的量。之后在每个桶内播种 15 粒,使播种深度及 15 粒种子的间隔保持一致。每个水分处理种 20 桶,共计 60 桶。在出苗 10 d 后每桶间苗至 10 株,间苗后在每个塑料桶内的土壤表面覆盖约 1.0 cm 厚的蛭石以避免土壤由于浇水而形成板结。从 5 月 5 日(即小麦开花后 9 d,此时处于小麦籽粒灌浆期初期)开始进行不同程度的水分处理,自水

分处理日起每天下午 6:00 将每桶小麦称重、记录耗水量,干旱胁迫阶段确保水分缓慢下降至试验设置的相应土壤水分含量,若下降过快则称重后进行补水;复水阶段则确保桶内水分维持在 75%~85%的田间持水量。试验结束时为小麦灌浆期的第 35 天,此时为小麦的收获期。整个试验过程中塑料桶内的土壤含水量变化以及具体水分处理时间及采样点见图 1。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 小麦产量及产量构成要素 在试验结束时(6 月 10 日)取样,每个处理取 5 盆,对实际籽粒产量进行称重,并测定小麦穗数、穗粒数以及千粒重。

1.3.2 水分利用效率 依据测定数据采用公式计算水分利用效率(WUE)。WUE = 籽粒产量/作物耗水量<sup>[17]</sup>。其中,作物耗水量( $\text{m}^3$ )=(播种前土壤含水量-收获后土壤含水量)+降水量+灌水量,而降水量在本试验条件下为 0。

1.3.3 叶绿素含量 采用 80%丙酮浸提法<sup>[18]</sup>进行叶绿素含量的测定,其中各处理重复测 5 次,用 UV-2802 紫外可见分光光度计在 645、663 和 652 nm 波长下测定其吸光度值  $A_{645}$ 、 $A_{663}$  和  $A_{652}$ ,以 80%丙酮为空白对照。并按下列公式计算叶绿素 a、b 和总叶绿素含量:

$$\text{叶绿素 a 含量}(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})=12.7A_{663}-2.59A_{645}$$

(1)

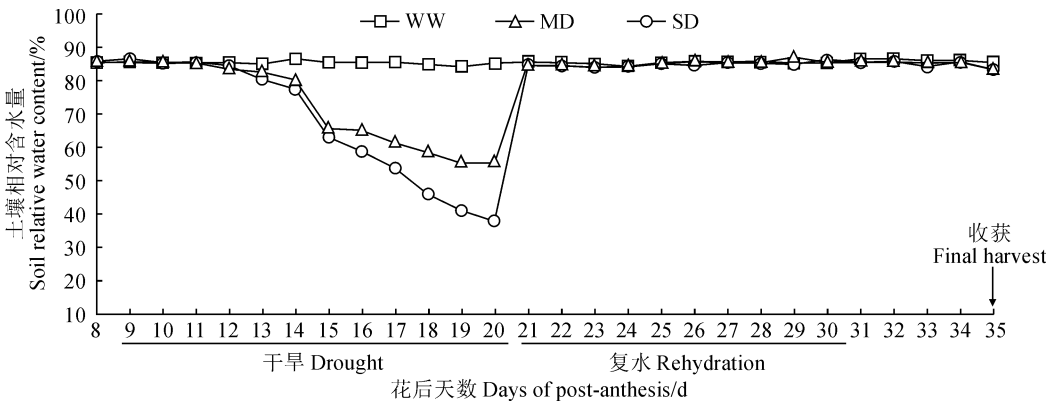
$$\text{叶绿素 b 含量}(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})=22.9A_{645}-4.67A_{663}$$

(2)

$$\text{总叶绿素含量}(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})=20.3A_{645}-8.04A_{663}$$

(3)

1.3.4 光合参数 光合参数用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合仪于小麦花后 9、15、20、22、



WW, 充分供水; MD, 中度干旱后复水; SD, 重度干旱后复水;下同

图1 水分处理时期土壤相对含水量变化和3个水分处理时间及取样点

WW, Well water; MD, Moderate drought stress; SD, Severe drought stress; the same as below

Fig.1 Changes of soil relative water content during the water treatment period and sampling time points

25、30 d 晴天的上午 9:30~11:00 测定,选取空间取向和角度及大小一致的小麦旗叶测定净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )。

**1.3.5 籽粒灌浆动态** 在小麦抽穗开花期选取穗大小基本一致的 20 株小麦标记,并且标记开花日期。从开花后 0、5、10、15、20、25、30 和 35 d 在每桶选取已标记的 5 个穗测定强、弱勢粒的增重动态。在干旱阶段和复水期阶段分别取 10 个标记穗(每个处理 5 个)分为强、弱勢粒,将其剥取之后放入 $-80^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存,用于后期测定蔗糖-淀粉代谢途径关键酶的活性。强势粒为穗上第 1、2 天开花的颖花,着生于穗顶部一次枝梗,弱勢粒为穗上最后 2 d 开花的颖花,着生在穗基部二次枝梗。用于测定籽粒灌浆动态的籽粒在 $105^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min 后,置于 $70^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘至恒重,剥去颖壳后称重,测定籽粒重量动态变化并参照朱庆森等<sup>[20]</sup>方法用 Richards 方程<sup>[19]</sup>对籽粒灌浆过程进行拟合,计算灌浆速率。计算过程如下:

$$W=A/(1+Be^{-kt})^{1/N} \quad (1)$$

对方程(1)求导,得到籽粒灌浆速率( $G$ )。

$$G=AkBe^{-kt}/N(1+Be^{-kt})(N+1)/N \quad (2)$$

式中, $W$  为籽粒重量, $A$  为最大籽粒重, $t$  为开花后的时间(d), $B$ 、 $k$  和  $N$  为方程参数。从籽粒最大粒重( $A$ ) 的 5% ( $t_1$ )到 95% ( $t_2$ )定义为活跃灌浆期( $D$ ),  $D = 2(N+2)/K$ 。活跃灌浆期内籽粒增加的重量除以活跃灌浆期为籽粒平均灌浆速率( $G_{\text{mean}}$ )。

**1.3.6 果聚糖含量与果聚糖水解酶活性** 小麦灌浆期茎鞘果聚糖含量测定参考刘燕琼等<sup>[21]</sup>的方法。果聚糖水解酶(FEH)活性的测定方法如下:(1)称取 0.5 g 倒二茎鲜样品加入 5 mL  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  柠檬酸缓冲液(pH 5.5,含  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  氯化镁, $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  DTT, $0.1\%$  BSA, $0.3\%$  PVP-90)冰浴研磨,置 $4^{\circ}\text{C}$ 冰箱提取 1 h, $10\,000 \text{ g}$  离心 15 min 去除粗物质,获取粗酶液;(2)在 0.5 mL 反应介质中(用 pH 5.5 柠檬酸缓冲液配制成  $1.5\%$  果聚糖溶液),加入 0.3 mL 粗酶液,于 $30^{\circ}\text{C}$ 水浴反应 60 min 后,再于 $100^{\circ}\text{C}$ 水浴 3 min 终止反应;(3)流水冷却后,加入 0.2 mL 混合反应液( $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NAD, $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ATP, $4 \text{ U}$  磷酸葡萄糖异构酶, $4 \text{ U}$  己糖激酶, $2 \text{ U}$  葡萄糖-6-磷酸脱氢酶),于 $30^{\circ}\text{C}$ 水浴反应 20 min,沸水浴 1 min 终止反应,于 340 nm 处测定吸光度值  $A_{340}$ ,以单位鲜重每小时产生的 NADH 量为酶活性单位。每个处理重复 3 次。

**1.3.7 籽粒淀粉含量** (1)沉淀制备:称取植物干样 0.05 g 于 5 mL 离心管中,加入 3 mL 80%乙醇

溶液, $80^{\circ}\text{C}$ 水浴 30 min,摇匀即可。用少量 80%乙醇冲洗玻璃棒,并将溶液冷却至室温后  $3\,500 \text{ g}$  下离心 10 min,上清液转入 10 mL 离心管中;再向沉淀中加入 3 mL 80%乙醇,按上述步骤重复浸提 2 次,将上清液合并于 10 mL 离心管中,并定容至刻度,该提取液用于测定可溶性糖和还原糖,沉淀用于测定淀粉含量。(2)淀粉含量测定:向上述沉淀中加入 2 mL 蒸馏水,在沸水浴中糊化 15 min,冷却后加入 2 mL  $9.2 \text{ mol/L}$   $\text{HClO}_4$ ,搅拌均匀,在  $4\,000 \text{ g}$  下离心 10 min,上清液转入 10 mL 离心管。再向沉淀中加入 2 mL  $4.6 \text{ mol/L}$   $\text{HClO}_4$ ,搅拌提取 15 min,加入 5 mL 蒸馏水,混匀后离心 10 min,合并上清液,用蒸馏水洗沉淀 2 次,每次 3 mL,合并上清液并用蒸馏水定容到刻度。取上述淀粉提取液适当稀释(10~50 倍)后取 2 mL 于 10 mL 离心管中,再加入 3.5 mL 的硫酸-萘酮试剂,将其放在 $100^{\circ}\text{C}$ 水浴中准确加热 10 min,取出后用自来水冷却至室温后测定 620 nm 波长下吸光度<sup>[22-23]</sup>。

**1.3.8 籽粒蔗糖合成酶活性** (1)酶液制备:称取 0.1 g 预先剥粒备用的小麦籽粒,至于预冷的研钵中,加入 0.5 mL 提取缓冲液[ $0.1 \text{ mol/L}$  磷酸缓冲液(pH 7.5, $5 \text{ mmol/L}$   $\text{MgCl}_2$ , $1 \text{ mmol/L}$  EDTA, $0.1\%$  巯基乙醇, $0.1\%$  TritonX-100)]在冰浴下研磨, $2^{\circ}\text{C}$ 、 $10\,000 \text{ g}$  离心 15 min,吸取上清液置于 5 mL 离心管中,沉淀用 0.2 mL 提取液再提取 1 次,合并上清液定容至 5 mL,该提取液用于蔗糖合成酶活性的测定。(2)酶活性测定:取 50  $\mu\text{L}$  酶提取液,加入 50  $\mu\text{L}$  反应液[ $4 \text{ mmol/L}$  UDP-葡萄糖, $0.06 \text{ mol/L}$  果糖, $15 \text{ mmol/L}$   $\text{MgCl}_2$ , $0.1 \text{ mol/L}$  磷酸缓冲液(pH 8.0)],在 $34^{\circ}\text{C}$ 下反应 1 h 后加入 0.2 mL 30% KOH 溶液,转入沸水浴 10 min 终止反应,冷却至室温,混匀后加入 3.5 mL 的硫酸萘酮溶液(0.15 g 萘酮溶于 100 mL 浓硫酸中)在 $4^{\circ}\text{C}$ 下反应 20 min 后冷却,测定 620 nm 的吸光度;对照用 50  $\mu\text{L}$  酶液在沸水浴杀酶 10 min 后,其余操作同上。用两者的差值来计算蔗糖合成量,表示蔗糖合成酶活性<sup>[22-23]</sup>。

**1.3.9 籽粒 AGDP 焦磷酸化酶活性** (1)酶液制备:称取 0.1 g 预先剥粒备用的小麦籽粒,至于预冷的研钵中,加入 2 mL 预冷的酶提取液[ $0.06 \text{ mol/L}$  MOPS pH7.0 缓冲液内含  $2.0 \text{ mmol/L}$  DTT, $3.0 \text{ mmol/L}$  EDTA 和  $10 \text{ mmol/L}$  BSA],在冰浴上研磨成匀浆。匀浆液于 $4^{\circ}\text{C}$ 、 $10\,000 \text{ g}$  离心 5 min,转移出上清液,用于酶活性测定。(2)酶活性测定:取 1.5 mL 离心管 3 只,分别加入 40  $\mu\text{L}$  提取上清液,



加 1.0 mL 酶反应介质 [100 mmol/L HEPES pH8.5 内含 2.5 mmol/L  $MgCl_2$ 、2.5 mmol/L  $Na_4P_2O_7$ 、3.0 mmol/L NAD、2.0 mmol/L ADPG, 2.0 U 磷酸葡萄糖变位酶和 5.0 U 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶], 25 ℃温育 10 min, 中间摇动 2~3 次。每管加入 5% TCA 60  $\mu$ L, 终止反应, 在波长为 340 nm 下测定 NADH 吸光度<sup>[22-23]</sup>。

1.4 数据处理

试验数据采用 Excel 2013 软件处理, 用 SPSS 19.0 进行数据统计分析和 Duncan 显著性检验 ( $\alpha=0.05$ ), 运用 Sigmaplot 12.0 制作图表。

2 结果与分析

2.1 干旱和复水处理下小麦籽粒产量及构成因素与水分利用效率

表 1 显示, 与正常供水(WW)处理相比, 中度干

旱胁迫(MD)处理小麦单株籽粒产量显著增加 11.7%, 而重度干旱胁迫(SD)处理小麦单株籽粒产量显著降低了 10.7%。同时, 在小麦籽粒产量构成要素中, 相比于 WW, 小麦穗数在 MD 和 SD 处理下均无显著变化; 小麦的穗粒数在 MD 处理下无显著变化, 而在 SD 处理下显著降低 17.1%; 小麦的千粒重在 MD 处理下显著增加 7.8%, 而在 SD 处理下显著降低 10.3%。另外, 与 WW 相比, 小麦水分利用效率在 MD 和 SD 处理下都显著增加, 且 MD 处理更高。由以上结果可以看出, 小麦籽粒灌浆期中度干旱后复水对提高单株小麦产量以及水分利用效率具有积极作用。

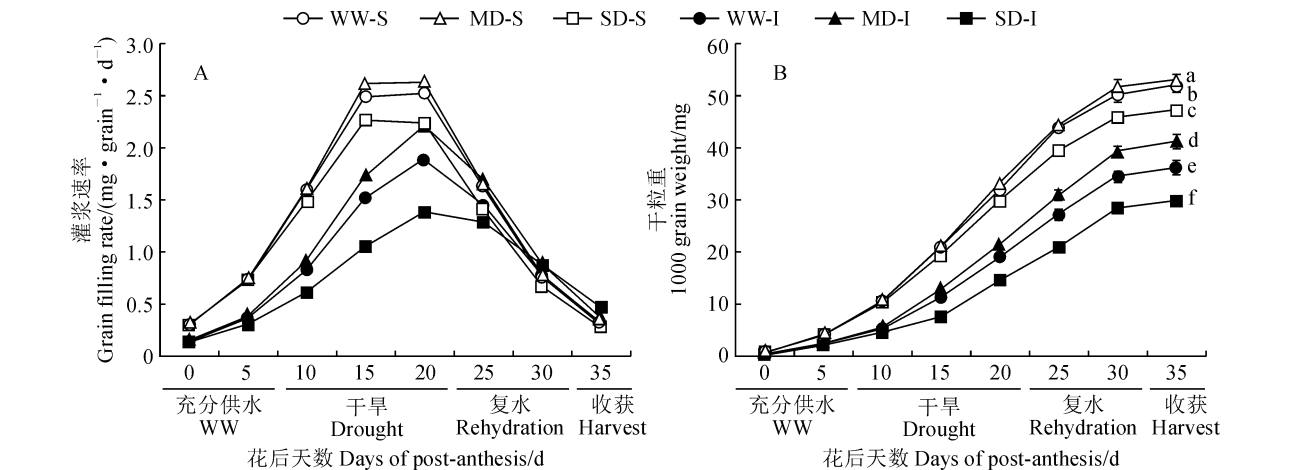
2.2 干旱和复水处理下小麦籽粒灌浆特性分析

用 Richards 生长方程拟合强弱势粒灌浆速率(图 2 和表 2), 结果表明, 在不同的水分处理中, 整个灌浆期小麦强势粒的千粒重、最大灌浆速率和平

表 1 干旱和复水处理下小麦产量及构成因素与水分利用效率  
Table 1 Wheat yield, yield components and shoot biomass under drought stresses and rehydration

处理 Treatment	单株产量 Yield of single plant /g	穗数 Panicles/g	穗粒数 Number of spikelets per panicle	千粒重 1000-grain weight /g	水分利用效率 Water use efficiency /(kg·m <sup>-3</sup> )
WW	12.72b	5.85a	48.5a	44.8b	1.59b
MD	14.40a	6.01a	49.6a	48.3a	1.75a
SD	11.36c	5.73a	40.2c	40.2c	1.71a

注: WW. 充分供水; MD. 中度干旱胁迫; SD. 重度干旱胁迫; 下同。 同列不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著 ( $P<0.05$ )  
Note: WW. Well water; MD. Moderate drought stress; SD. Severe drought stress; the same as below. Different normal letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level



S. 强势粒; I. 弱势粒; 不同小写字母表示各处理在 0.05 水平存在显著性差异; 下同  
图 2 干旱及复水处理对小麦强、弱勢粒灌浆速率(A)及千粒重(B)的影响  
S. Superior spikelets; I. Inferior spikelets; Different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level; the same as below

Fig. 2 Effect of drought and rehydration on the 1000-grain weight, grain filling rate of wheat superior and inferior spikelets

均灌浆速率均高于相应的弱势粒。与 WW 相比, MD 处理使得小麦弱势粒的粒重、最大灌浆速率和平均灌浆速率分别显著增加 14. 2%、13. 9%、15. 2%,而对强势粒无显著影响;SD 处理则使强势粒和弱势粒的粒重、最大灌浆速率和平均灌浆速率均显著降低,强势粒降幅分别为 20. 5%、11. 6%、9. 4%,弱势粒降幅分别为 17. 3%、30. 5%、15. 6%。

2.3 干旱和复水处理下小麦旗叶叶绿素含量和光合参数的变化

光合作用是植株积累同化物的基础,衡量光合作用的基本指标是光合速率。由图 3,A~C 可知:在对小麦进行不同程度的干旱胁迫处理时,都会导

致植株叶片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )不同程度降低,且随着干旱胁迫程度的加剧降低幅度也逐渐增大。与 WW 相比,MD 和 SD 处理小麦旗叶  $P_n$  在开花后 9~20 d 间均变化不明显;在花后 22~30 d,3 个水分处理的小麦旗叶  $P_n$  均呈现下降趋势,而其  $G_s$  和  $T_r$  在 MD 处理下仍变化不明显,但在 SD 处理下均急剧大幅下降;在籽粒灌浆 30 d 时,小麦叶片  $G_s$  表现为 MD 处理显著高于 WW 和 SD 处理,而其  $P_n$  表现为 SD<MD<WW,且处理间均差异显著,但叶片  $T_r$  在各处理间差异不显著。同时,图 3,D 显示,随着花后天数的不断增加,3 个水分处理小麦旗叶的总叶绿素含量

表 2 干旱和复水处理对小麦强、弱势粒灌浆特征参数的影响

Table 2 Effect drought and rehydration on the grain filling parameters of wheat superior and inferior spikelets				
处理 Treatment	粒位 Grain position	千粒重 1000-grain weight /mg	最大灌浆速率 The maximum grain-filling rate /(mg · grain <sup>-1</sup> · d <sup>-1</sup> )	平均灌浆速率 The mean grain-filling rate /(mg · grain <sup>-1</sup> · d <sup>-1</sup> )
WW	S	51.56a	2.51a	1.28a
	I	35.87d	1.51d	0.9d
MD	S	52.67a	2.62a	1.32a
	I	40.98c	1.72c	1.037c
SD	S	40.98b	2.22b	1.16b
	I	29.68e	1.05e	0.76e

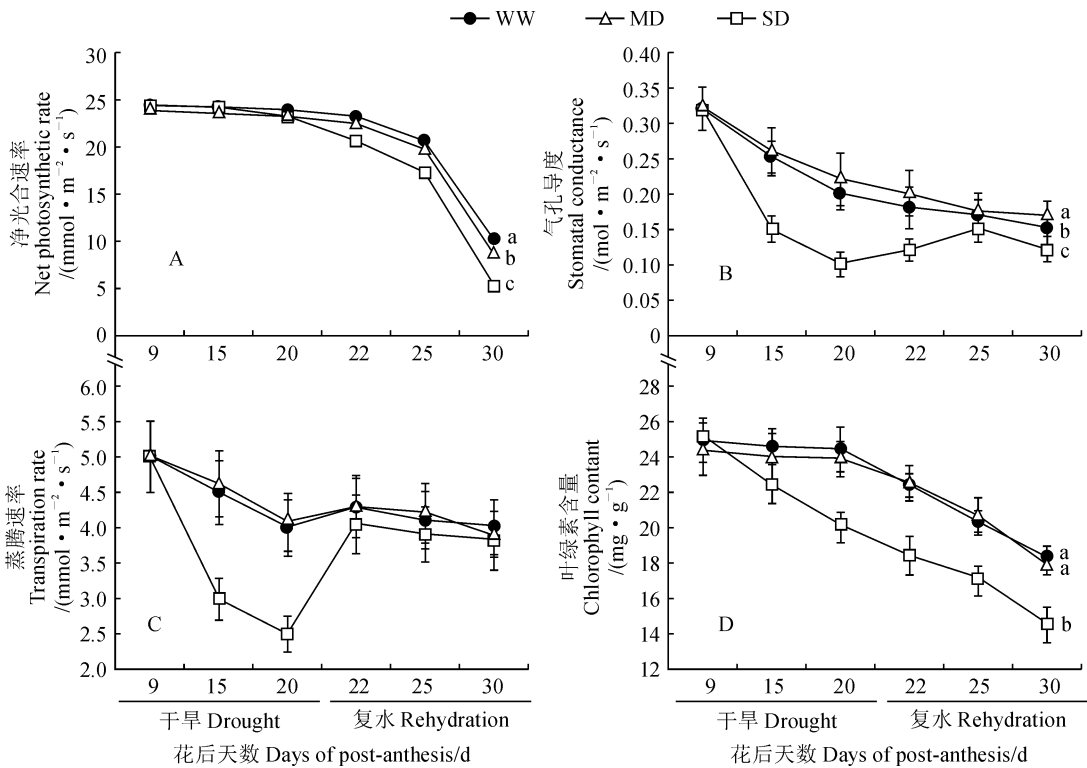


图 3 干旱和复水处理对小麦旗叶光合参数和总叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effect of drought and rehydration on photosynthetic parameters and total chlorophyll content in wheat flag leaves

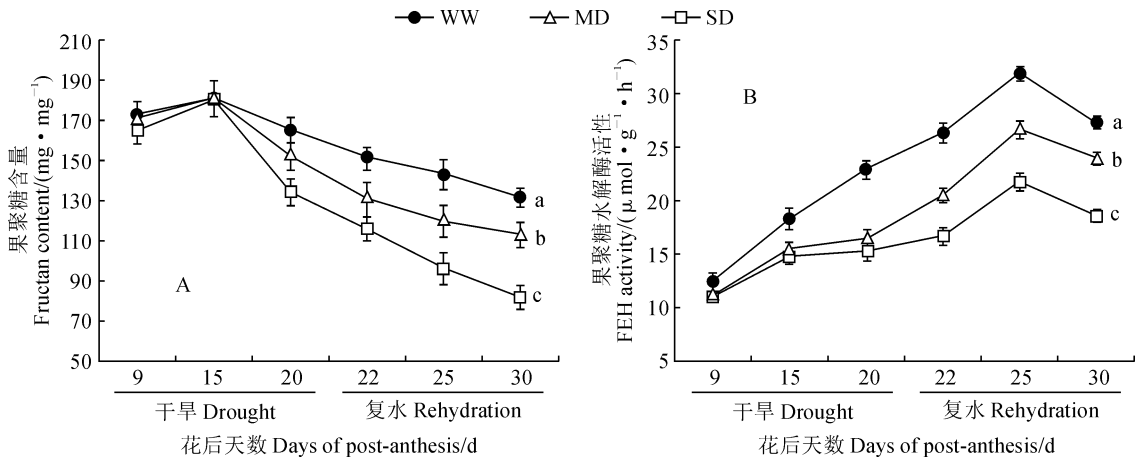


图 4 处理对小麦茎鞘果聚糖含量和果聚糖水解酶活性的影响

Fig. 4 Effect of drought and rehydration on the scabard fructan content and fructan hydrolase activity of wheat stems

均呈现出逐渐下降的趋势,但是不同处理之间降低的速率与幅度存在较大差异。其中,小麦旗叶的总叶绿素含量在 WW 和 MD 之间于整个灌浆期始终无显著差异,而在 SD 处理下呈快速大幅下降趋势,在整个灌浆期均明显低于 WW 和 MD 处理。

#### 2.4 干旱和复水处理下小麦茎鞘中果聚糖含量及其水解酶活性变化

由图 4,A 可知,各处理小麦茎鞘中果聚糖含量随花后时间均呈先升后降的单峰值变化趋势,即在花后第 9 天开始上升,到花后第 15 天达到峰值,随后又逐渐下降,一直下降到成熟期 30 d 达到最低值;在籽粒灌浆期间,茎鞘果聚糖含量始终表现为 WW>MD>SD,MD 和 SD 处理的小麦茎鞘果聚糖含量在花后 9~15 d 内与 WW 处理相比无显著差异,而在小麦花后的第 30 天时,表现为 MD 和 SD 处理均显著低于 WW 处理。同时,各处理小麦茎鞘中的果聚糖水解酶(FEH)的活性也随花后时间均呈先升后降的单峰曲线变化趋势,也在籽粒灌浆期间始终表现为 WW>MD>SD,但与果聚糖含量变化趋势不同之处是,FEH 活性是从花后第 9 天逐渐升高到花后第 25 天达到了高峰,之后又逐渐下降(图 4,B);与果聚糖含量表现相似,MD 和 SD 处理的 FEH 活性均在花后 9~15 d 与 WW 处理相差相对较小,而在小麦花后的第 30 天时,MD 处理和 SD 处理均显著低于 WW 处理。

#### 2.5 干旱和复水处理下小麦籽粒中蔗糖—淀粉代谢途径关键酶活性变化

在灌浆期,各处理小麦籽粒中淀粉含量均不断上升,并且在灌浆前期(花后 9~15 d)表现为强势粒明显高于弱势粒;在灌浆中后期,SD 处理强势粒和弱

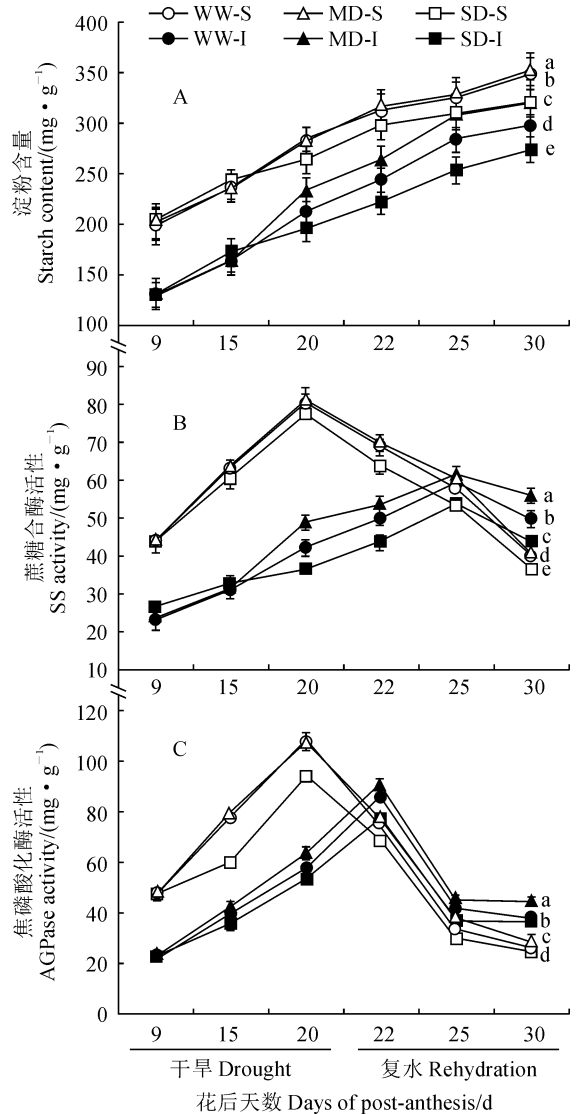


图 5 干旱和复水处理对小麦籽粒中淀粉含量及淀粉相关酶活性的影响

Fig. 5 Effect of drought and rehydration on the starch content and starch related enzyme activities in wheat grains

势粒的淀粉含量均明显低于 MD 和 WW 处理,而 MD 处理强势粒的淀粉含量与 WW 处理相近,而其弱势粒的淀粉含量明显高于 WW 处理(图 5,A),即在灌浆中后期 MD 处理提高弱势粒的淀粉含量,而 SD 处理降低了弱势粒的淀粉含量。同时,小麦强势粒的蔗糖合成酶(图 5,B)和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(图 5,C)活性在灌浆前期也均明显高于弱势粒,而在灌浆中后期与弱势粒的差距逐渐缩小,在灌浆末期反而表现为弱势粒的酶活性高于强势粒。另外,水分胁迫对弱势粒的蔗糖合酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性影响不同于强势粒。MD 处理小麦弱势粒中蔗糖合酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性在灌浆前期与 WW 相比均无明显变化,而它们的活性在灌浆中后期明显高于 WW 和 SD 处理,即 MD 处理显著提高了灌浆中后期弱势粒中 2 种合成酶活性,而 SD 处理则降低了它们的活性。

### 3 讨论

#### 3.1 小麦花后水分亏缺对旗叶叶绿素含量和光合参数的影响

叶绿素是植物进行光合作用的载体,随着叶绿素含量的下降,光合速率也呈下降趋势,导致植物进行光合作用的能力减弱<sup>[24]</sup>。胁迫程度愈严重,其叶片光合作用降低得愈快<sup>[25]</sup>。当作物遭受干旱胁迫时,也可通过气孔调节来改变蒸腾和光合作用,在获得最大限度  $\text{CO}_2$  同化作用的同时,减少水分损失<sup>[26]</sup>。适度干旱处理能提高叶片光合速率、维持较高的叶绿素含量,由此来延长叶片的生理功能期,减缓叶片衰老<sup>[27]</sup>。本研究结果表明,在干旱胁迫阶段,与正常供水相比,中度干旱胁迫后复水处理下小麦旗叶叶绿素含量降低程度不显著,而重度干旱胁迫后复水处理下叶绿素含量降低比较明显;但是中度和重度干旱胁迫均会导致其小麦旗叶叶片的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )降低,并且随着干旱胁迫程度增加,降低幅度也会增加;在经过复水之后,中度干旱胁迫后复水处理下的旗叶小麦叶片  $T_r$  和  $G_s$  均高于正常供水和重度干旱胁迫后复水处理,但是其净光合速率( $P_n$ )未表现出显著增加。

#### 3.2 小麦花后水分亏缺对茎鞘果聚糖含量和果聚糖水解酶活性的影响

在小麦茎秆中贮藏的主要非结构性碳水化合物是果聚糖和蔗糖<sup>[28]</sup>,其中果聚糖含量可达茎秆干重的 40% 以上。外界环境因素可以通过调节植物体

内碳水化合物代谢,从而对贮藏物质累积转运进行调控。研究表明,小麦灌浆期间中度水分亏缺可以通过调控参与果聚糖代谢的酶活性,从而促进茎秆碳贮藏物质的再运转,加速籽粒的灌浆<sup>[29]</sup>。姜东等<sup>[30]</sup>的研究表明,在花后 0~10 d 之前,茎鞘中果聚糖的分解能力很弱,花后 10 d 开始 FEH 活性逐渐升高,花后 25~30 d 是果聚糖分解的高峰期,此后因植株衰老,茎中果聚糖分解能力降低。本研究结果表明,小麦茎秆果聚糖分解代谢酶(FEH)活性变化趋势与前人的研究结果基本一致,小麦灌浆前期果聚糖水解酶活性较低,对果聚糖分解能力较弱,导致果聚糖在小麦茎中积累,随着茎鞘中果聚糖水解酶活性逐渐升高,对果聚糖分解能力逐渐增强,果聚糖含量开始逐渐降低;干旱处理降低了茎鞘中果聚糖含量,同时对茎鞘中 FEH 活性也产生了明显的影响。在本研究中,虽然中度干旱胁迫后复水处理降低了茎鞘中 FEH 活性,但是其果聚糖含量也维持在较低水平,说明茎秆中同化物的转运是花前同化物利用的主要限制性因素,中度干旱胁迫后复水处理增加了小麦花前同化物的利用,可能与库活性提高密切相关。

#### 3.3 小麦花后水分亏缺对籽粒淀粉含量、AGPase 活性和 SSase 活性的影响

水分亏缺首先影响作物的生理生化过程,进而影响植物的生长发育,最终对小麦的产量和品质产生影响。小麦淀粉的合成与积累是一个复杂的生理生化调控过程,需要多种酶的共同参与,这些酶主要包括腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉分支酶(Qase)、蔗糖合成酶(SSase),每一种酶在不同的植物中又有许多同工酶<sup>[23]</sup>,而蔗糖合酶、淀粉合酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶起着十分关键的作用。其中,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶是小麦籽粒中淀粉合成的限速酶,抑制其活性会导致淀粉合成部分或全部终止;蔗糖合成酶主要存在于造粉体中,是小麦籽粒中淀粉生物合成另一重要的调节酶<sup>[31]</sup>,这 3 种酶与禾谷类作物籽粒的灌浆速率或者淀粉的积累速率呈现正相关的关系<sup>[32-33]</sup>。有研究发现,灌浆期进行中度干旱胁迫能提高小麦灌浆前、中期籽粒中淀粉合成酶活性,促进籽粒淀粉的合成与积累<sup>[4]</sup>。本研究结果表明,与正常供水处理相比,中度干旱胁迫后复水处理增加了小麦弱势粒中淀粉含量、蔗糖合成酶活性和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性,重度干旱胁迫后复水处理则降低了籽粒中淀粉含量和相关酶活性,说明小麦灌浆期生



理活性的增强可能是中度干旱胁迫后复水处理促进弱势粒灌浆和增加粒重的重要原因;同时这些酶活性的增加,促进同化物向籽粒转运,可能也是中度干旱胁迫后复水处理小麦茎秆中果聚糖含量下降的重要原因。

3.4 小麦花后适度水分亏缺对产量及强弱势粒的影响

在小麦生产中,适度水分亏缺对产量影响的结果并不统一,增产减产均有报道,其差异可能与干旱处理时期、处理时间、胁迫程度和小麦品种的抗旱性等有关<sup>[34]</sup>。本研究采用的‘长旱 58’为抗旱性较强的旱地小麦品种。本研究结果表明,与正常供水处理相比,中度干旱胁迫后复水处理下单株小麦产量显著增加,重度干旱胁迫后复水处理则使小麦单株产量显著减少了 12%。此外,相比于正常供水处理和重度干旱胁迫后复水处理,中度干旱胁迫后复水处理植株的水分利用效率(WUE)最高。因此,中度干旱胁迫后复水处理下小麦产量增加是由于花后适度干旱有利于穗粒数及千粒重的提高。有研究报告,花后中度水分亏缺后复水小麦产量的提高可能是由于植物在遭受适度的干旱胁迫时,能促使更多的干物质转运到籽粒中,从而提高产量和水分利用效率。在本研究中,与正常供水处理相比,中度和重度干旱胁迫后复水处理对小麦强势粒的灌浆速率和粒重影响不显著,但中度干旱胁迫后复水处理显著增加了小麦弱势粒的粒重、最大灌浆速率和平均灌

浆速率,而重度干旱胁迫后复水处理则显著降低了弱势粒的灌浆速率和粒重。因此,促进弱势粒灌浆可能是花后水分亏缺后小麦穗粒数和粒重提高的主要原因。

4 结 论

本研究的中度干旱胁迫后复水处理显著提高了旱作小麦品种‘长旱 58’单株籽粒产量。在小麦灌浆期进行中度干旱胁迫后,其旗叶能够维持与正常水分下基本相同的光合速率,但是显著降低了蒸腾速率和气孔导度,提高了水分利用效率、小麦弱势粒的粒重、最大灌浆速率和平均灌浆速率,同时降低了茎秆中果聚糖含量和籽粒中蔗糖合酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性。可见,中度干旱胁迫后复水能基本维持旱作小麦正常的光合能力,但是增强了弱势粒中库活性的同时降低了茎秆中果聚糖的含量,促进了茎秆中光合产物向籽粒中的转运,提高了弱势粒的灌浆速率和灌浆强度,最终通过提高穗粒数和粒重来提高产量。而重度干旱胁迫后复水会抑制旱作小麦弱势粒灌浆,降低了茎秆中果聚糖水解酶活性。因此,小麦茎中同化物向籽粒转运的增加以及弱势粒活性的增强是中度干旱胁迫下籽粒产量和水分利用效率提高的重要生理基础。此外,本试验只采用了一个品种,未来需要在更多的品种间开展比较研究。

参考文献:

[1] 王 禹. 新形势下我国粮食安全保障研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.

[2] 郝卫平. 干旱复水对玉米水分利用效率及补偿效应影响研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.

[3] 徐云姬, 张伟杨, 钱希阳, 等. 3 种禾谷类作物弱势粒灌浆机理与调控途径[J]. 安徽农业科学, 2015, **43**(2): 59-61, 122. XU Y J, ZHANG W Y, QIAN X Y, *et al.* Mechanism and regulation in the filling of inferior caryopses in three kinds of cereal crops [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, **43**(2): 59-61, 122.

[4] 徐云姬. 三种禾谷类作物强、弱势粒灌浆差异机理及其调控技术[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2016.

[5] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, *et al.* Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling[J]. *Plant Physiology*, 2004, **135**(3): 1 621-1 629.

[6] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, *et al.* Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**(1): 149-160.

[7] 李 华. 旱地地表覆盖栽培的冬小麦产量形成和养分利用[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2012.

[8] ZHANG H, ZHANG S F, YANG J C, *et al.* Postanthesis moderate wetting drying improves both quality and quantity of rice yield[J]. *Agronomy Journal*, 2008, **100**(3): 726-734.

[9] BOUMAN B, TUONG T. Field water management to save water and increase its productivity in irrigated lowland rice[J]. *Agricultural Water Management*, 2001, **49**(1): 11-30.

[10] 陈新红. 土壤水分与氮素对水稻产量和品质的影响及其生理机制 [D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2004.

[11] 徐芬芬, 曾晓春, 石庆华. 干湿交替灌溉方式下水稻节水增产机理研究[J]. 杂交水稻, 2009, **24**(3): 72-75. XU F F, ZENG X C, SHI Q H. Studies on yield-increasing effects of intermittent irrigation and its physiological mechanism in rice[J]. *Hybrid Rice*, 2009, **24**(3): 72-75.

[12] 杨建昌, 张建华. 促进稻麦同化物转运和籽粒灌浆的途径与机制[J]. 科学通报, 2018, **63**(28): 2 932-2 943.  
YANG J C, ZHANG J H. Approach and mechanism in enhancing the remobilization of assimilates and grain-filling in rice and wheat[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2018, **63**(28): 2 932-2 943.

[13] 张慎凤. 干湿交替灌溉对水稻生长发育、产量与品质的影响[D]. 江苏扬州:扬州大学, 2009.

[14] 刘溢健, 任建宏, 殷俐娜, 等. 马铃薯块茎膨大期不同程度干旱后复水的源库补偿效应[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(11): 3 777-3 786.  
LIU Y J, REN J H, YIN L N, *et al.* Source-sink compensation effects of rewatering after different degrees of drought during potato tuber expansion period[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(11): 3 777-3 786.

[15] COCK J H, YOSHIDA S. Accumulation of <sup>14</sup>C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1972, **41**(2): 226-234.

[16] 杨建昌, 徐国伟, 王志琴, 等. 旱种水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制[J]. 作物学报, 2004, **30**(2): 108-114.  
YANG J C, XU G W, WANG Z Q, *et al.* Remobilization of carbon assimilates in the stems during grain filling and its physiological mechanism in dry-cultivated rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, **30**(2): 108-114.

[17] 任爱霞, 孙 敏, 王培如, 等. 深松蓄水和施磷对旱地小麦产量和水分利用效率的影响[J]. 中国农业科学, 2017, **50**(19): 3 678-3 689.  
REN A X, SUN M, WANG P R, *et al.* Effects of water storage and phosphorus application on wheat yield and water use efficiency in upland[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, **50**(19): 3 678-3 689.

[18] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 2004.

[19] 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.  
ZHU Q S, CAO X Z, LUO Y Q. Growth analysis of rice grain filling[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1988, **14**(3): 182-193.

[20] RICHARDS F J. A flexible growth function for empirical use[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1959, **10**(2): 290-301.

[21] 刘燕琼, 黄雪松. 大蒜中果聚糖的测定[J]. 食品与发酵工业, 2005, **31**(8): 84-86.  
LIU Y Q, HUANG X S. Determination of fructan in garlic[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2005, **31**(8): 84-86.

[22] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版公司, 2000.

[23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.

[24] 王智威. 水分胁迫下玉米苗期的生长及生理响应[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2013.

[25] SPITTERS C J T, SCHAPENDONK A H C M. Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation[J]. *Plant and Soil*, 1990, **123**(2): 193-203.

[26] 王秀波. 干旱下氮素营养对不同穗型小麦苗期耐旱性的影响机制[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.

[27] BALA SUBRAMANIAN V, MAHESWARI M. Compensatory growth responses during reproductive phase of cowpea after relief of water stress[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 1992, **168**(2): 85-90.

[28] 王 彬, 张英华, 邓万云, 等. 小麦茎鞘非结构性碳水化合物代谢与调控研究进展[J]. 科技导报, 2016, **34**(22): 87-94.  
WANG B, ZHANG Y H, DENG W Y, *et al.* Review on metabolism and regulation of non-structural carbohydrates in wheat stem[J]. *Science & Technology Review*, 2016, **34**(22): 87-94.

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

[30] 姜 东, 于振文, 李永庚. 高产冬小麦茎中果聚糖代谢及氮素水平的调控[J]. 作物学报, 2002, **28**(1): 79-85.  
JIANG D, YU Z W, LI Y G. Study on fructans metabolism in stems of high-yielding winter wheat and effects of nitrogen levels applied on fructans metabolism[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, **28**(1): 79-85.

[31] KRAPP A, STITT M. Influence of high carbohydrate content on the activity of plastidic and cytosolic isoenzyme pairs in photosynthetic tissues[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1994, **17**(7): 861-866.

[32] 王雅梅. 小麦非结构性碳水化合物累积分配和光合生理对水分胁迫的响应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.

[33] 侯 健. 小麦蔗糖合酶和腺苷二磷酸葡萄糖蔗糖磷酸化酶基因在籽粒形成中的遗传效应及全球育种选择研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.

[34] 孟兆江. 调亏灌溉对作物产量形成和品质性状及水分利用效率的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.

(编辑: 裴阿卫)