

小麦穗粒数的调节:

Ⅲ. 脱落酸对离体培养穗结实的影响

黄 琴^① 王志敏 王树安 苏宝林
(植物营养系) (农学与植物遗传育种系)

摘 要 利用离体穗培养方法研究了脱落酸(ABA)对小麦穗粒数的调节作用。在开花前 15 天和开花前 8 天进行离体穗培养,不同浓度(10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} mol·L⁻¹) ABA 处理均显著降低穗粒数,ABA 的作用一方面是降低了离体器官的蔗糖吸收量(源调节),另一方面是降低了穗器官的蔗糖代谢活性(库调节)。开花期穗培养,ABA 处理对穗粒数的影响力较小,而且主要是通过降低蔗糖吸收量而起作用。试验结果表明,在小麦穗发育过程中,蔗糖与 ABA 的相互作用可能是穗粒数的重要生理调控机制。

关键词 小麦; 穗粒数; ABA

中图分类号 Q945.1.18; S512.1

Regulation of Grain Number in Wheat:

Ⅲ Effect of Abscisic Acid on Grain Number of Detached Ear in Liquid Culture

Huang Qin Wang Zhimin Wang Shu'an Su Baolin
(Dept. of Plant Nutrition) (Dept. of Agronomy & Plant Genetics and Breeding)

Abstract The effect of abscisic acid (ABA) application on regulating grain number was examined using detached wheat ears in liquid culture. In ears detached 15 or 8 d before anthesis, applying ABA in any concentration could reduce grain numbers through decreasing sucrose uptake (source regulation) and sucrose metabolism activity (sink regulation) of cultured ears. The influence of ABA application at anthesis was mainly an indirect effect on grain number, and its impact mainly expressed as the reductions in sucrose uptake. The results suggested that the interaction of ABA and sucrose might be an important regulation mechanism for grain number of wheat.

Key words wheat; grain number; ABA

小麦的穗粒数受分化小花数和小花结实率两者制约。通常,一穗的分化小花数在穗发育进入四分体期已基本确定,此后直至开花后约 5 d 为小花集中退化时期^[1],在此时期环境胁迫导致结实率降低。迄今对小花退化的原因尚不完全清楚。一些人认为,小花退化是由于同

收稿日期: 1996-10-31

①黄琴,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

化物供给不足^[2,3];另一些人认为,小花发育过程受激素的调控,高温、干旱等环境胁迫诱导ABA积累,进而引起小花败育^[4,5]。Waters等人^[6]利用离体穗培养方法考察了蔗糖与ABA对穗粒数的影响,认为ABA处理降低了穗粒数主要是由于ABA降低了穗的蒸腾作用,导致离体穗蔗糖吸收量下降,但并没有分析ABA与穗库功能的关系。我们的研究表明^[7],开花前遮光限制了同化物供给,但也导致了穗中ABA水平上升,使穗库对蔗糖的利用能力下降。因此,有必要进一步研究蔗糖供给与ABA在穗花发育过程中的相互作用。本研究考察了ABA对离体培养穗小花结实的影响及其与同化物供给和利用的关系。

1 材料和方法

1.1 麦穗离体培养和处理

冬小麦品种“农大015”种植于田间。以穗中部小穗(以第6小穗为准)开花定为开花期。在开花前不同时间取生长一致的植株单茎(并在田间标记单茎以记录距开花的日数)进行离体穗培养。穗培养参照Armstrong等人^[8]的方法进行,但离体穗带有一片完整的旗叶和2~3个上部节间。基本培养基成分包括MS培养基无机成分、B₅培养基的有机成分、蔗糖浓度根据试验处理要求确定。培养瓶用铝箔色裹。在不同蔗糖浓度(表1)下设置几种ABA浓度(0, 10⁻⁴, 10⁻⁵和 10⁻⁶ mol·L⁻¹)处理,各处理穗培养5~6 d后转入无ABA的培养液(蔗糖4%)中继续培养、生长,直至籽粒形成。测量ABA处理期间每穗溶液利用量和蔗糖吸收量^[6]。

1.2 碳水化合物与酶活性分析

ABA处理6 d后取穗分析糖分含量和蔗糖降解酶[蔗糖:蔗糖果糖基转移酶(SST)和酸性蔗糖转化酶(AI)]的活性,分析方法见前文^[7,9]。

2 结果与分析

2.1 开花前15 d离体穗培养

在开花前15天进行麦穗离体培养,在不同蔗糖浓度(2%, 4%, 6%, W/V)下设置不同ABA浓度(0, 10⁻⁴, 10⁻⁵和 10⁻⁶ mol·L⁻¹)处理,试验结果见表1。可见,与不加ABA的对照处理相比,培养基中加入ABA的各处理均降低了培养穗的溶液利用量和蔗糖吸收量,这种影响随ABA浓度增加而加强。在不同蔗糖浓度下,10⁻⁴ mol·L⁻¹ ABA处理均导致离体穗不能抽穗结实;10⁻⁵ mol·L⁻¹ ABA处理,离体穗或者完全不实,或者结实很少;10⁻⁶ mol·L⁻¹ ABA处理,离体穗的结实粒数显著低于对照。分析离体穗的蔗糖吸收量与穗粒数的关系表明,未加ABA的对照处理,穗粒数随蔗糖吸收量增加而增加;在10⁻⁶ mol·L⁻¹ ABA处理下,增加蔗糖吸收量,穗粒数也呈增加趋势,但增加不明显;在10⁻⁴, 10⁻⁵ mol·L⁻¹ ABA处理下,穗粒数并不随蔗糖吸收量增加而相应增加。在接近相同的蔗糖吸收量下,离体穗的结实粒数因ABA处理浓度的差异而有明显差异,增加ABA浓度,穗粒数明显降低。

表1 开花前15 d 穗培养, ABA 处理对穗粒数的影响*

处 理		溶液利用量	蔗糖吸收量	穗粒数
蔗糖/%	ABA/mol·L ⁻¹	/mL	/mg	
2	0	6.1	120±8	13.4±3.0
	10 ⁻⁶	5.5	112±6	6.2±1.4
	10 ⁻⁵	4.6	90±11	1.5±1.7
	10 ⁻⁴	2.6	58±14	0.0±0.0
4	0	5.8	230±10	20.7±3.5
	10 ⁻⁶	4.9	188±12	10.0±2.6
	10 ⁻⁵	4.2	165±18	3.3±2.7
	10 ⁻⁴	2.8	110±5	0.0±0.0
6	0	5.3	300±10	24.0±2.5
	10 ⁻⁶	4.7	275±12	12.0±3.0
	10 ⁻⁵	4.0	246±18	4.0±1.2
	10 ⁻⁴	2.4	140±24	0.5±0.5

* ABA 处理 5 d 后离体穗均转入含 4% 蔗糖、无 ABA 的培养液中培养。表中测定值为平均数±标准差。

为了分析 ABA 对穗粒数的影响与穗器官糖分代谢的关系,测定了离体穗糖分含量及蔗糖降解酶活性的变化。结果表明,10⁻⁶,10⁻⁵mol·L⁻¹ ABA 处理穗的还原糖含量、果聚糖含量均显著低于无 ABA 的对照处理穗,但蔗糖含量却高于对照穗;ABA 处理穗的 SST 和 AI 活性明显低于对照穗(表 2)。

表2 开花前15 d 穗培养, ABA 处理 6 d 后穗中糖分含量和酶活性*

ABA 处理 /mol·L ⁻¹	糖分含量 /mg·g ⁻¹ (DW)			酶活性 /μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹	
	果聚糖	蔗糖	还原糖	SST	AI
0	96±7	43±3	126±12	3.0±0.8	15.0±2.1
10 ⁻⁵	29±9	60±5	67±10	0.9±0.3	6.4±1.0
10 ⁻⁶	44±4	54±3	84±8	1.3±0.5	9.6±1.7

* 平均值±标准差。

上述结果说明,在开花前早期(减数分裂期开始前)培养,离体穗的小花发育对 ABA 十分敏感。ABA 处理降低了离体穗的蔗糖吸收量,但 ABA 对穗粒数的降低作用主要不是由于降低了蔗糖供给,而是由于 ABA 对穗库功能的直接效应。在 ABA 处理下,穗库蔗糖降解酶活性下降反映了穗库功能的降低^[9]。

2.2 开花前 8 d 离体穗培养

在开花前 8 d 进行离体穗培养,在不同蔗糖浓度(2%,4%,6%,W/V)下设置不同 ABA 浓度(0,10⁻⁴,10⁻⁵和 10⁻⁶mol·L⁻¹)处理。试验结果表明(表 3),在不同蔗糖浓度下,ABA 处理均降低了穗粒数,而且穗粒数的降低程度随 ABA 处理浓度的加大而加大。ABA 处理也降低了离体穗的溶液利用量和蔗糖吸收量,从穗粒数与蔗糖吸收量的关系看,各处理增加蔗糖吸收量均导致穗粒数增加,但蔗糖吸收量超过一定水平(约为 0.23 g),继续增加蔗糖吸

收量穗粒数不再明显增加。在接近相同的蔗糖吸收量下,因 ABA 处理浓度的不同而出现了穗粒数的明显差异。

对 ABA 处理(10^{-5} , 10^{-6} mol·L⁻¹)6 d 后离体穗糖分和酶活性的分析表明(表 4),与对照(无 ABA)处理相比,ABA 处理显著降低了穗中还原糖和果聚糖含量,但穗中蔗糖含量没有明显变化。ABA 对穗库 SST 和 AI 活性也有明显抑制性影响,ABA 处理浓度加大,对穗酶活性的抑制作用也加强。

表 3 开花前 8 d 穗培养,ABA 处理对穗粒数的影响*

蔗糖/%	ABA/mol·L ⁻¹	溶液利用量 /mL	蔗糖吸收量 /mg	穗粒数
2	0	6.1	120±8	13.4±3.0
	10 ⁻⁶	6.2	118±10	12.9±1.8
	10 ⁻⁵	5.3	102±11	6.9±2.0
	10 ⁻⁴	3.6	72±3	0.0±0.0
4	0	6.0	241±12	24.0±3.1
	10 ⁻⁶	5.6	232±9	20.8±3.0
	10 ⁻⁵	5.0	194±16	14.3±2.1
	10 ⁻⁴	3.0	120±10	2.0±1.7
6	0	5.4	330±9	25.7±3.3
	10 ⁻⁶	5.1	310±12	22.3±2.8
	10 ⁻⁵	3.9	230±15	15.0±3.2
	10 ⁻⁴	2.6	138±7	4.6±2.0

* ABA 处理 5 d 后离体穗均转入含 4%蔗糖,无 ABA 的培养液中培养。表中测定值为平均数±标准差。

表 4 开花前 8 d 穗培养,ABA 处理 6 d 后穗中糖分含量和酶活性*

ABA 处理 /mol·L ⁻¹	糖分含量 /mg·g ⁻¹ (DW)			酶活性 /μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹	
	果聚糖	蔗糖	还原糖	SST	AI
0	45±6	38±4	105±10	1.1±0.1	17.4±2.0
10 ⁻⁵	10±3	34±4	74±9	0.3±0.05	8.3±1.0
10 ⁻⁶	13±3	37±2	89±6	0.5±0.03	14.7±0.8

* 平均值±标准差。

上述结果说明,在开花前 8 d 穗培养,离体穗的小花发育对 ABA 仍很敏感,ABA 处理降低了穗粒数,一方面是由于降低了蔗糖吸收量(源限制),另一方面是由于 ABA 对穗库功能的直接作用(库限制),在 ABA 处理下,穗库的蔗糖降解活性受到部分抑制。但在一定的 ABA 水平下,增加蔗糖供给可以部分减弱 ABA 对穗粒数的负作用。

2.3 开花期离体穗培养

在开花期进行离体穗培养,在 3 种蔗糖浓度(1%,3%,6%,W/V)下,设置不同 ABA 浓度(0,10⁻⁴,10⁻⁵和 10⁻⁶ mol·L⁻¹)处理。结果表明(表 5),10⁻⁵,10⁻⁶ mol·L⁻¹ ABA 处理导致穗粒数下降,但下降幅度没有开花前各处理大;即使在 10⁻⁴ mol·L⁻¹ ABA 处理下,穗粒数仍

达对照穗的 60%~80%。 $10^{-6}\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA 处理对穗粒数的影响已不显著。ABA 处理降低了离体穗的蔗糖吸收量,分析表明,穗粒数与蔗糖吸收量有密切的正相关性。

此结果说明,开花后的小花结实对 ABA 敏感性较低,高浓度 ABA 处理减少了穗粒数主要是通过降低蔗糖吸收量而起作用的。

表 5 开花期穗培养,ABA 处理 5 d 对离体穗结实的影响*

处 理		溶液利用量	蔗糖吸收量	穗粒数
蔗糖/%	ABA/ $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	/mL	/mg	
1	0	9.8	100±9	23.0±1.8
	10^{-6}	9.0	93±6	20.4±3.7
	10^{-5}	7.2	70±4	17.7±2.0
	10^{-4}	5.7	57±5	14.3±2.2
4	0	9.1	278±23	28.2±2.5
	10^{-6}	8.5	255±10	27.0±1.6
	10^{-5}	7.6	220±18	23.1±2.8
	10^{-4}	6.8	185±20	21.2±3.0
6	0	6.7	400±15	31.1±1.2
	10^{-6}	6.0	354±18	29.4±2.3
	10^{-5}	5.8	330±20	28.1±2.1
	10^{-4}	4.8	290±24	26.2±1.5

* 平均数±标准差。

3 讨 论

本研究利用穗培养技术,在开花前不同时期,在不同蔗糖供给水平下进行了 ABA 处理,考察了 ABA 对小花结实的影响。试验结果表明,小麦开花前小花的发育成粒受蔗糖供给水平的制约,但在同样的蔗糖供给水平下,增加 ABA 供给会导致大量小花退化,使穗粒数降低。ABA 对穗粒数的调节作用可区分为直接效应和间接效应。直接效应是对穗器官生理代谢过程的直接抑制作用,间接效应是通过降低器官的蒸腾作用^[6],降低同化物供给(蔗糖吸收量下降)进而影响穗花发育。从试验看,在穗发育的较早期阶段(开花前 15 d),ABA 处理对穗粒数调节的直接效应大于间接效应,因为在较高的 ABA 供给水平下,穗器官蔗糖浓度并没有降低(反而高于对照穗),而且增加蔗糖供给并不能减弱 ABA 对穗粒数的降低作用。根据观察,在 ABA 处理期间正是小花花粉母细胞形成,并进行减数分裂时期,说明此期也是小花发育对 ABA 反应最敏感的时期。

在开花前 8 d 离体穗培养,ABA 处理对穗粒数的影响既表现出明显的间接效应,也表现出直接效应。在 ABA 处理下,离体器官的蔗糖吸收量减少,通过增加蔗糖供给可以部分降低 ABA 对穗粒数的负向作用,但不能完全抵消。此结果与 Waters 等人^[6]的试验结果相似,但在我们的试验中,离体培养时穗发育已进入性细胞形成期,试验表明,此期的小花发育

结实对 ABA 仍很敏感,增加 ABA 处理浓度会导致穗粒数明显减少,甚至不实。

开花前 ABA 处理对穗发育直接作用的一个重要方面是降低穗库的蔗糖降解活性。在开花前不同时期的 ABA 处理下,穗器官的 SST 和 AI 活性均明显下降。以前的研究表明,这二种酶是麦穗发育过程中主要的蔗糖降解酶,在控制幼穗蔗糖输入和代谢,从而控制穗库功能中起重要作用^[7,9]。因此,即使在较高水平的蔗糖供给下,由于 ABA 对穗库活性的抑制性作用,穗粒数仍会下降。

前文^[7]报道,降低同化物供给(遮光),小麦幼穗的 ABA 水平会上升。本研究又表明,增加 ABA 供给,会降低麦穗的蔗糖吸收量,并使穗库蔗糖降解活性下降,影响穗中蔗糖的代谢、转化。根据这些试验结果以及 Waters 等人^[6]的研究报道,我们倾向于认为在小麦开花前穗发育期间同化物供给与 ABA 的相互作用是决定穗粒数的重要生理机制^[10],而穗器官蔗糖降解酶可能是穗粒数生理调控过程中的重要控制点。

本研究还表明,开花后的小花结实过程中对 ABA 处理的敏感性较低,此期高浓度 ABA 处理对穗粒数的影响主要是通过降低穗器官的蔗糖吸收量而起作用。这与 Waters 等人^[6]的试验结果一致。因此,我们认为,通常条件下开花后已受精小花的退化不实主要是由于同化物(或能量)供给不足引起的。

参 考 文 献

- 1 梅楠,迟范民. 冬小麦穗粒形成的生物学分析及其肥水调控. 河南职技师院校, 1990, 18(3): 1~6
- 2 Fischer R A, Stockman Y M. Kernel number per spike in wheat: responses to preanthesis shading. *Aust J Plant Physiol*, 1980, 7: 169~173
- 3 Stockman Y M, Fischer R A, Brittain E G. Assimilate supply and floret development within spike of wheat. *Aust J Plant Physiol*, 1983, 10: 585~588
- 4 Saini H S, Aspinall D. Sterility in wheat induced by water deficit and high temperature: possible mediation by ABA. *Aust J Plant Physiol*, 1982, 9: 529~534
- 5 Morgan J M. Possible role of ABA reducing seed set in water-stressed wheat plants. *Nature*, 1980, 285: 655~656
- 6 Waters S P, Martin P, Lee B. The influence of sucrose and ABA on the determination of grain number in wheat. *J Exp Bot*, 1984, 155: 829~832
- 7 王志敏,王树安,苏宝林. 小麦穗粒数的调节: I. 开花前遮光对穗碳水化合物代谢和内源激素水平的影响. *华北农学报*, 1997, 4: 20~24
- 8 Armstrong T A, Soony T S, Hinchee M A W. Culture of detached spike and the early development of the fourth floret caryopsis in wheat. *J Plant Physiol*, 1987, 131: 305~
- 9 王志敏,王树安,苏宝林. 小麦幼穗器官中蔗糖降解酶的活性与分布, *北京农业大学学报*, 1995, 21(2): 147~150
- 10 Lee B T, Martin P, Bangerth F. Phytohormone levels in the florets of a single wheat spikelet during pre-anthesis development and relationship to grain set. *J Exp Bot*, 1988, 39: 927~932