

土壤水分、系统化控对小麦灌浆期旗叶碳同化物运转的影响

关彩虹 段留生 翟志席 何钟佩* 李召虎

(中国农业大学作物化控中心, 北京 100094)

摘要 应用 ^{14}C 示踪活体动力学和离体测量方法, 探讨小麦旗叶碳同化产物在不同土壤水分条件下的运输分配情况和化学调控的影响。结果表明: 灌浆期旗叶同化物活跃输出时间为饲喂后 1.5 d 内, ^{14}C 同化物输出百分率随饲喂后时间的变化动态, 在灌浆前期可拟合为对数方程, 而灌浆后期可拟合为直线方程。土壤欠水处理加快了灌浆后期同化物输出, 影响同化物在植株各部位的分配比例, 其中向根系的分配明显增加。系统化控缓和了欠水的影响, 显著缩短了 ^{14}C 同化物输出半时, 促进了同化物输出。

关键词 小麦; 土壤水分; 化学调控; 同化物运输分配

中图分类号 S512; Q945.18

Effect of Soil Water and Chemical Regulation on Exportation and Partitioning of ^{14}C -Assimilates of Wheat Flag Leaf During Filling Stage

Guan Caihong Duan Liusheng Zhai Zhixi He Zhongpei Li Zhaohu

(Center of Crop Chemical Regulation, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract Photosynthetic matter transportation and partitioning of wheat flag leaf were studied. The wheat plants were exposing to different soil water and under HK6 (a new PGR) regulation condition during grain filling stages using *in vivo* dynamic method and *in vitro* determination $^{14}\text{CO}_2$ technique. The results showed that active period of ^{14}C assimilates transportation out of the wheat flag leaf is within 1.5 days when they are formed and the assimilates' dynamic transportation and distribution were different in respond to various treatments. During determination period, the output rate of assimilate followed a logistic curve in the prophase of filling stages, while a linear pattern of output happened in the anaphase. Deficit water treatment caused the curve more fluctuating, fastened the transportation of ^{14}C and impacted the partitioning rate of assimilates within different parts of plant, favoring the supply to root; systemically chemical control was helpful to export and partition for assimilates and shortened the half-time of ^{14}C assimilates transporting, especially in late grain filling stage, can alleviate the adverse impacts caused by water shortage in the anaphase of kernel filling.

Key words winter wheat; soil water; chemical regulation; assimilate transportation and partition

收稿日期: 2001-11-13

* 何钟佩, 教授, 博士生导师, 研究方向为作物生长发育的化学调控。联系作者。北京圆明园西路 2 号

小麦灌浆期常会遇到降水分布不均、土壤水分不稳定等问题,影响小麦籽粒灌浆和产量。目前已对小麦灌浆期碳同化物源端装载、运输^[1]和库端卸出特征进行了研究^[2],提出了光合产物输配机理的学说^[3,4],并用于小麦栽培提高籽粒产量。应用植物生长调节剂可诱导激素系统变化,从而有效改变源库活性和物质分配^[5-8]。由于灌浆期历时较长,在不同土壤水分情况下,光合产物输配动态特征及调控潜力尚不清楚。本研究通过控制灌水,研究不同水分水平和系统化控对旗叶同化物输出和分配特征的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2000-09—2001-06在中国农业大学校内网室进行。供试材料为京冬8号。采用长1 m、直径25 cm的PVC白色管种植,埋于土中,管内土面基本与地表相平。试验用土取自大田麦田,并按土壤剖面次序分层装入。土壤有机质2.313%,全氮0.144%,碱解氮73.05 mg·kg⁻¹,速效磷53.25 mg·kg⁻¹,速效钾321.0 mg·kg⁻¹,硝态氮55 mg·kg⁻¹。2000-10-07播种,每管留苗5株。

1.2 试验处理

本试验设置2个土壤水分水平,分别在小麦开花后,按称重法控制使其分别达到田间持水量的60%~65%(欠水处理)和80%~85%(足水处理)。并用北农化控6号(本中心研制的新型植物生长调节剂,以下简称HK6)对小麦进行系统化控,以清水处理作为对照。系统化控方式为:(1)拌种。每5 mL加水至500 mL,拌10 kg种子;(2)拔节前1 000 μL·L⁻¹的HK6进行叶面喷施。

在05-12(灌浆前期)和05-29(灌浆后期)旗叶饲喂¹⁴C₂O₂。每处理3管,每管选取1株,饲喂时去掉分蘖。饲喂后,立即用PRS-3型放射性测定仪(Miniscaler/Ratemeter,美国Technical Associates生产)测定饲喂叶¹⁴C强度,以后定期进行定位活体测量,连续48 h。每叶每次重复测量3次。48 h后用自来水仔细冲去管内土,取出植株,分为籽粒、颖壳穗轴、旗叶、旗叶鞘、其余叶、其余鞘、穗下节、其余节和根系共9部分分别装入纸袋,105℃杀青15 min,转入80℃烘箱,烘至恒重,称量粉碎制样,用BH1216低本底αβ测量装置测定¹⁴C₂O₂活度CPM值。将饲喂结束时测得的叶片¹⁴C CPM值记为a,各次定位测量的¹⁴C比活度记为b,以(a-b)/a计算旗叶合成的¹⁴C输出百分率(简称输出率)。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对灌浆前、后期同化物输出的影响及调控效应

2.1.1 对旗叶合成同化物输出的影响 由图1可见,在观测的48 h内,各处理的¹⁴C₂O₂输出率均呈与时俱增的趋势。灌浆时段不同,输出动态有明显差异。在饲喂后24 h内,CK前期的输出动态呈规则的对数方程曲线规律,而后期则几乎呈直线形式输出,同化物输出率均高于灌浆后期,如CK前期,欠水处理为13.23%~78.29%,足水处理为6.85%~80.17%;而后期分别为6.19%~70.54%和1.08%~70.22%。HK6处理则缓和了二者之间的这种差距,使¹⁴C运输率明显增加,在饲喂后7 h欠水条件下前期CK输出55.57%,后期低为33.29%,而系统化控则使输出率增至50.09%。饲喂36 h至48 h间各处理的输出百分率变化不大,存留的同化产物数量与输出回流数量趋于动态平衡状态,表明¹⁴C₂O₂同化物输出的活跃时间约为1.5 d

左右。旗叶光合同化物运输状况与小麦生长阶段及各阶段植株的生理活性密切相关。

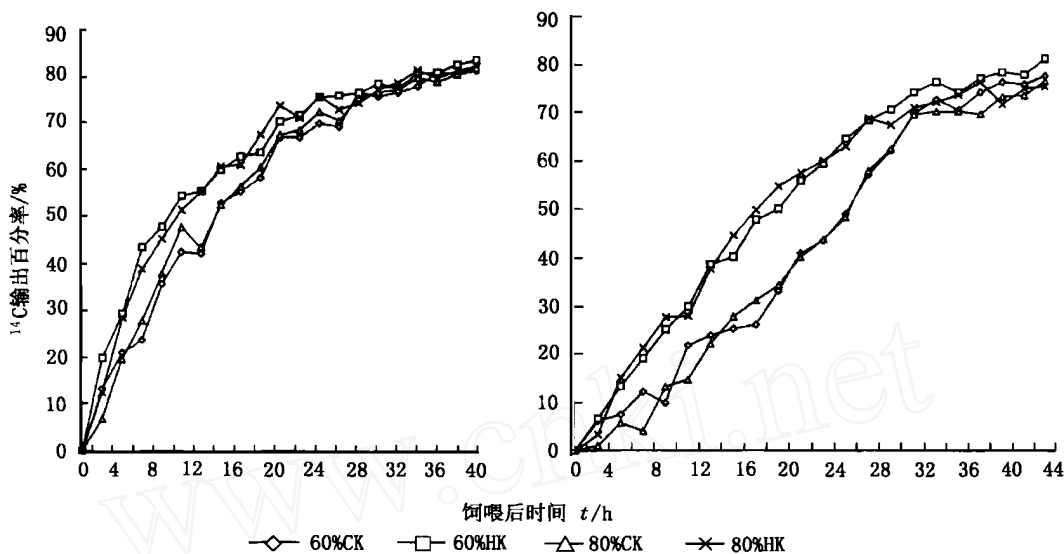


图 1 灌浆前期(05-12)、灌浆后期(05-29)旗叶同化物输出动态

注: 以上图中数据都为 3 次重复的平均值, 标准差均小于 10%。

土壤水分的差异影响灌浆期旗叶同化物的运转, 但其增减变动情况较不稳定。如灌浆前期, 饲喂结束后 1 h 内, 欠水处理的输出率高于足水; 随后又低于足水或持平。在检测的 48 h 内, 多次出现高低变动, 其中以较低的居多。灌浆后期也有一定的波动, 但与前期相比情况有较大的不同, 即欠水处理的输出率高于足水的占绝大多数, 表明后期土壤欠水状况可能有增进旗叶 ^{14}C 同化产物输出的效应, 并使植株不断地调节生理功能以适应环境状况, 最终达到较为平衡的运输状态。

系统化控处理对小麦旗叶 ^{14}C 同化物输出在 2 种土壤水分条件下都有明显的促进效应。在灌浆阶段 HK6 的输出率都极显著大于 CK, 特别在灌浆后期, 无论土壤欠水或足水, 维持较高 ^{14}C 输出量的持续时间明显长于 CK。

2.1.2 对旗叶同化物输出特征参数的影响 表 1 列出了灌浆前期和后期各处理旗叶 ^{14}C 同化物输出百分率动态方程和方程的特征参数, 其中 $T_{1/2}$ 为输出引入量的 50% 时所需时间, 称为输出半时, 表示了叶片物质输出的快慢, E_{12h} 表示饲喂 12 h 后叶片输出的比例。从输出半时可以看出, 灌浆后期在小麦内部机能逐渐衰退、籽粒灌浆基本完成的情况下, 旗叶同化物输出明显延迟, CK 的输出半时比灌浆前期都要多长 6 h 左右; 然而系统化控却明显减少了这种差距, 使灌浆后期旗叶同化物输出半时显著短于对照, 输出速率和输出效率明显提高, 这与其综合提高和改善植株整体机能, 延缓衰老有直接关系。土壤水分对 $T_{1/2}$ 的影响表现为灌浆前期足水都短于欠水, 而灌浆后期则以微弱的优势长于欠水。在灌浆前期土壤水分充足的条件下, HK6 更有利于同化物的快速输出。

2.2 土壤水分对灌浆前、后期 $^{14}\text{CO}_2$ 同化物分配的影响及调控效应

动态检测 48 h 饲喂株后, 进行取样离体测量比活度, 结果见表 2, 说明各处理同化物在整株水平上的分配状况。整个灌浆期间, 穗部是同化物分配的中心所在。但不同的灌浆阶段分配

表1 灌浆前、后期各处理输出动态方程及特征参数

日期	土壤含水量 w /%	处理	输出百分率动态方程	R^2	$T_{1/2}$	E_{12h} /%
05-12	60~ 65	CK	$Y = 29.839 \ln(x) - 8.7868$	0.9764**	7.172	65.36
		HK6	$Y = 27.464 \ln(x) + 2.209$	0.992**	5.698	70.45
	80~ 85	CK	$Y = 30.34 \ln(x) - 9.2086$	0.9795**	7.039	66.18
		HK6	$Y = 28.414 \ln(x) - 0.8798$	0.9853**	3.993	69.73
05-29	60~ 65	CK	$Y = 4.1099x - 4.6668$	0.9752**	13.300	44.65
		HK6	$Y = 30.787 - \ln(x) - 16.489$	0.9501**	8.668	60.01
	80~ 85	CK	$Y = 4.1316x - 6.109$	0.9734	13.580	43.47
		HK6	$Y = 29.432 - \ln(x) - 14.179$	0.9599**	8.851	58.96

x : 饲喂后时间(h), y : ^{14}C 同化物输出百分率(%)

比重不同。灌浆前期虽然穗部占的比例最大,籽粒分配的同化产物在35%~45%间波动,但输配给穗其余部分(颖壳和穗轴)占到全株的7.40%~9.85%,27.58%~42.75%运往茎中,进入临时库中暂存。而在灌浆后期,小麦直接将70%以上的同化产物送往穗部粒中,颖壳和穗轴所占的比例大大减少,茎中所占的比例也明显下降。不同时期土壤水分的变化对同化物向穗粒部分配的影响随灌浆时段和调控与否而不同,如灌浆前期CK欠水与足水差别不大,分别为35.25%和35.62%,但HK6却明显促进了欠水条件下同化物向穗粒部的分配量,使分配率达45.66%。灌浆后期足水促进了同化物向穗粒部的分配:80%~85%田间持水量下HK6与CK平均分配给籽粒为80.48%,较欠水处理增加了8.27%,分配给穗其余部分则减少了56.1%。采用系统化控更有效地促进了同化物向穗部,特别向穗粒中的分配,这也正是本试验中HK6使千粒重分别平均增加7.14%(欠水)和2.52%(足水)的原因所在。值得注意的是根系中同化物分配量虽然较少,但却呈现出明显特征:在水分欠适宜条件下,灌浆前期根系的 ^{14}C 分配率远远低于灌浆后期,另外,与CK相比,系统化控均引起根部同化物分配额下降。这说明了系统化控植株对水分欠缺和灌浆后期的调节和适应,明显降低了小麦用于维持根系生理活性所需的物质,使植株对缺水的适应性增加,是为维持高光合和高根系活力而作的努力。而在水分充足和生理活性旺盛的灌浆前期,这种调节能力并未充分表达。

表2 灌浆前、后期旗叶 $^{14}\text{CO}_2$ 同化物分配状况

日期	土壤含水量 w /%	处理	旗叶	旗叶鞘	其余叶	其余叶鞘	籽粒	颖壳和穗轴	穗下节	其余节	根
05-12	60~ 65	CK	14.47±2.69	2.26±0.39	0.83±1.3	0.11±0.09	35.25±0.39	8.92±0.20	21.56±3.20	16.53±2.28	0.07±0.05
		HK6	14.12±1.50	2.63±0.92	0.05±0.02	0.07±0.08	45.66±3.52	9.85±0.27	16.16±3.20	11.42±2.58	0.04±0.01
	80~ 85	CK	13.72±1.89	2.24±0.44	0.10±0.07	0.17±0.14	35.62±4.44	8.91±1.34	16.85±2.68	21.78±3.78	0.60±0.64
		HK6	12.82±2.19	1.89±0.47	0.09±0.01	0.53±0.70	37.02±3.23	7.40±0.59	18.06±2.09	21.69±3.35	0.50±0.28
05-29	60~ 65	CK	13.29±2.43	0.90±0.21	0.14±0.03	0.11±0.04	72.81±3.48	4.21±0.59	6.21±1.46	2.06±0.87	0.28±0.14
		HK6	11.36±2.58	1.00±0.17	0.15±0.03	0.14±0.01	75.85±3.83	3.83±0.32	6.56±1.84	0.98±0.63	0.13±0.06
	80~ 85	CK	13.66±2.26	0.61±0.17	0.08±0.02	0.08±0.03	78.19±3.75	2.99±1.27	1.77±0.70	1.95±1.18	0.66±0.33
		HK6	10.26±2.79	0.65±0.23	0.06±0.01	0.10±0.01	83.48±1.67	2.16±1.02	1.60±1.57	1.35±1.40	0.34±0.22

3 讨论

1) 分析结果看出,正常情况下,小麦灌浆前期和后期的旗叶同化物运输率呈现不同规律。

前期以对数方程形式输出, 而后期则为直线形式且具有较大的波动性。表明同化物的运输与植株当时的生理状况, 特别与库容活性密切相关。贺明荣、王振林等^[9]认为库容活性的增加主要表现为利用光合产物的速率增加; Jenner 等^[10]认为库容活性与籽粒中的淀粉合成酶系统特别是可溶性淀粉合成酶的活性高度相关。灌浆初期穗部和茎秆为分配中心, 而在灌浆后期, 穗子几乎成为同化产物的唯一去向。这种分配重心的变化, 主要与籽粒库活力增大和源器官的渐进衰亡有关。但旗叶总的运输能力还是随植株的衰败而减弱。

2) 灌浆期间土壤水分的变化对¹⁴CO₂ 同化物运输和分配都有影响。Rane 等研究认为水分胁迫使小麦籽粒 C 含量的降低较 N 含量更为明显^[11], 小麦花后生产的同化物 70% ~ 95% 依赖于环境水分状况^[12, 13]。说明了水分对灌浆期同化物生产积累的重要作用。本试验结果表明灌浆后期同化物输出受土壤水分的影响大于灌浆前期, 主要表现为后期土壤水分欠缺有增进旗叶¹⁴C 同化产物更彻底输出的效应。肖凯等认为叶中同化物输出的加快可能是植株早衰表现之一^[8]。笔者认为此现象可能属局部器官的特征, 并不能代表整株水平。根据结果分析看出, 植株体内源、库、流的协调统一而使旗叶同化物的运输加快也是可能的。试验中的欠水处理对旗叶同化物分配的影响不致于达到胁迫伤害的程度, 反而在一定程度上促进了作物适应环境的能力, 提高了水分的利用效率, 这一点与冯广龙等认为的 60% 田间持水量是小麦根冠生长与功能之间形成良性循环^[14]及籽粒正常灌浆成熟^[15]的下限指标的结论可以相互印证。

3) 同化物分配受源库活性的变化而调节, 而源库活性的变化与激素作用有关。大量试验证明激素参与了源库关系的调控。细胞分裂素是一种强有力的影响光合产物运输的调节剂^[16], 在缺水条件下常常导致株体内 CTK 的减少, ABA 的积累^[17]。灌浆期籽粒中 ABA 含量 (随环境和作物不同) 存在一个阈值, 在此阈值范围内 ABA 增加, 产量增加, 但太多的 ABA 则影响灌浆, 降低产量^[18]; ABA 的生理效应主要是降低气孔导性, 使气孔关闭, 减少水分丢失^[18]。小麦源库活性的调节可能是 CTK、ABA、IAA、GA 协调平衡的效果^[3]。系统化控通过改变植物体内源激素变化, 对植株多个生理过程、多个环节进行多位点调控^[8]。研究表明, 通过施用新型植物生长调节剂 HK6 号进行系统化控, 明显提高灌浆期 (特别是欠水条件下) 旗叶同化物的运输能力及向籽粒的分配, 但系统化控如何通过影响体内信号系统的综合变化而提高对水分的适应性, 正在研究中。

参 考 文 献

- 1 张浩, 罗时石, 龚荐, 等. 吲哚乙酸对水稻花后剑叶光合产物输配作用得示踪动力学研究. 江苏农业院学报, 1996, 17(1): 31~ 36
- 2 段留生. 小麦籽粒发育期碳氮源库关系及其调控. [学位论文]. 北京: 中国农业大学, 1997
- 3 Brenner M I, Nordine C. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. In: Davies P J, ed. Plant Hormones: Physiology, Chemistry and Molecular Biology. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995, 649~ 670
- 4 刘建利, 罗远培, 石元春. 干物质分配的机制探讨. 见: 石元春, 刘昌明, 龚元石, 主编. 节水农业应用基础研究进展. 北京: 中国农业出版社, 1995
- 5 李玲, 潘瑞炽. BA 对花生光合产物分配、积累和碳水化合物得影响. 植物生理学通讯, 1991, 27(5): 363~ 365
- 6 林红英, 龚荐, 罗时石, 等. 小麦灌浆期光合产物运转的示踪动力学研究. 江苏农学院学报, 1995, 16(3): 1~ 8

- 7 张玉文, 张萍, 于凤义 冬小麦籽粒灌浆期旗叶¹⁴C-同化物在源端装入的昼夜变化 作物学报, 1997, 23(2): 252~ 255
- 8 肖凯, 张荣铎 外界条件对作物叶片衰老的影响 国外农学, 麦类作物, 1994, (31): 41~ 43
- 9 贺明荣, 王振林 源库关系改变对小麦灌浆期植株光合速率及¹⁴C 同化物运转分配的影响 西北植物学报, 1998(4): 555~ 560
- 10 Jenner C F. Control of the accumulation of starch and protein in cereal grains, British Plant Growth Regulator Group. Monograph, 1985, 12: 195~ 209
- 11 Rane N S J, Matheswari M, et al Effect of post-anthesis water stress on accumulation of dry matter, carbon and nitrogen and their partitioning in wheat varieties differing in drought tolerance. J Agron & Crop Sci, 1999, 183: 129~ 136
- 12 Kobata T, Palta J A, Turner N C. Rate of development of post-anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. Crop Sci, 1992, 32: 1238~ 1242
- 13 Rawson H M, Evans L T, et al The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. Aust J Agric Res, 1971, (22): 851~ 863
- 14 石岩, 位东斌 控灌对小麦植株体内激素含量与籽粒灌浆速率的影响 西北植物学报, 1999, 19(3): 466~ 470
- 15 冯广龙, 罗远培 不同水分条件下冬小麦根与冠生长及功能间的动态消长关系 干旱地区农业研究, 1997, 15(2): 73~ 79
- 16 Patrick J M. Plant Growth Substances New York: Academic Press, 1982 669
- 17 Wang S M, Lue W L, Einert K, et al Phytohormone-regulated α -amylase gene-expression in rice. Plant Biol, 1996, 31: 975~ 982
- 18 Ahmadi A, Baker D A. Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat. Plant Growth Regulation, 1999, 28: 187~ 197