

# 不同粒型小麦品种籽粒内源激素变化 与籽粒灌浆特征的比较

李文阳, 尹燕枰, 闫素辉, 戴忠民, 梁太波, 王振林

(山东农业大学 农学院, 农业部小麦栽培生理与遗传改良重点开放实验室 山东省作物生物学重点实验室, 山东 泰安 271018)

**摘要:** 选用 2 个粒重差异较大的小麦品种济麦 20(小粒型)和山农 710331(大粒型), 对比研究其籽粒发育过程中 4 种主要内源激素(IAA, GAs, ZR 和 ABA)的含量变化及籽粒灌浆特征。结果表明, 2 个品种内源激素含量变化动态趋势基本一致, 但品种间内源激素含量存在基因型差异。在籽粒发育过程中, IAA, GAs 和 ZR 含量呈籽粒发育前期高、后期低的趋势, 而 ABA 含量呈“V”型曲线变化。用 Logistic 方程拟合籽粒灌浆过程可以看出, 籽粒灌浆启动时间、灌浆速率以及灌浆持续时间共同决定小麦最终籽粒重的高低。与小粒型品种济麦 20 相比, 大粒型品种山农 710331 籽粒发育初期较高的 ZR 含量使其籽粒灌浆启动时间早; 在整个籽粒发育过程中较高的 GAs, ZR 和 ABA 含量与较高的籽粒灌浆速率相联系; 籽粒发育后期较高的 ZR 含量及相对较低的 ABA 增幅, 可能是其籽粒灌浆持续时间较长的一个重要原因。

**关键词:** 冬小麦; 粒型; 内源激素; 籽粒灌浆

中图分类号: S512.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)01-0005-04

## Hormonal Changes in Relation to Filling Characters in Developing Grains of Two Wheat Cultivars Differing in Grain Size

LI Wen-yang, YIN Yan-ping, YAN Su-hui,  
DAI Zhong-min, LIANG Tai-bo, WANG Zhen-lin

(Agronomy College, Shandong Agricultural University, Key Laboratory of Wheat Cultivation Physiology and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Shandong Provincial Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China)

**Abstract:** The concentration of endogenous hormones in developing grains was one of important factor to regulate and control wheat grains growth. In order to investigate the relationship between dynamic changes of endogenous hormones in developing grains and their characteristic of wheat grain filling, two wheat cultivars, JM20 (small grain size) and SN710331 (large grain size) were used in this experiment. The concentrations of IAA, GAs, ZR, and ABA in developing grains, as well as the kernel weights were determined during grain filling. The results showed that dynamic changes of endogenous hormones were similar between two wheat cultivars. However, there were significantly genotypic differences between their endogenous concentration. The concentration of IAA, GAs and ZR were high in early grain filling, and low in late grain filling. The changes of ABA concentration showed ‘V’ curve, and the ABA concentration reached the lowest at 21 days after anthesis. Simulating the process of grain filling with Logistic Equation showed that it was early initiating time, high grain filling rate and long grain filling duration that determined the high kernel weight of SN710331. After it was analyzed that the relationship between the changes of endogenous hormones and the grain filling of two wheat cultivars. The results suggested that the differences of endogenous hormones were probably the reason that kernel weights were different between the cultivars. Endogenous hormones affected grains filling, and then influenced wheat kernel weight. The ZR concentration at the early grain filling, the concentration of GAs, ZR and ABA at whole grain filling of SN710331 were higher than that of JM20. And it probably advanced the initiating time and enhanced the strength of grain filling. At

收稿日期: 2006-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(30270781, 30571099); 教育部高校博士学科点科研基金(20040434007); 山东省自然科学基金(Y2005D13)

作者简介: 李文阳(1981-), 男, 山东滕州人, 在读硕士, 主要从事小麦产量品质生理生化与栽培学方面的研究

通讯作者: 王振林(1959-), 男, 山东汶上人, 教授, 博士生导师, 主要从事小麦产量品质生理生化与栽培学方面的研究。

late grain filling, the high ZR concentration and relative low increased extent of ABA concentration of SN710331 were likely to prolong the length of grain filling duration, compared with JM20.

**Key words:** Winter wheat; Kernel size; Endogenous hormones; Grain filling

内源激素对植物生长发育起重要的调控作用, 具有促进、抑制或改变植物生理过程的功能<sup>[1,2]</sup>。植物内源激素主要包括生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTKs)、脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)等, 其中玉米素(Z)和玉米素核苷(ZR)是高等植物体内主要的并可转运的细胞分裂素<sup>[3,4]</sup>。小麦籽粒的生长发育是细胞分裂、分化、膨大和内含物不断充实的结果, 而内源激素不仅能调节细胞的分裂和分化, 还对光合产物的运输分配有较大的调节作用<sup>[5,6]</sup>。一方面, 植物内源激素含量变化与胚乳细胞的分裂有密切的关系<sup>[7]</sup>; 另一方面, 植物内源激素含量变化及各激素之间的协同或拮抗调节着籽粒中蔗糖、氨基酸、蛋白质的合成及转运, 进而调节籽粒灌浆进程<sup>[8]</sup>。可见, 小麦籽粒的形成除受碳水同化物的多寡等影响外, 内源激素的作用亦不可忽视。然而, 前人关于不同粒型小麦品种籽粒生长发育过程中内源激素变化及与籽粒灌浆关系的比较研究较少。本试验以粒重差异较大的 2 个小麦品种为材料, 对品种间花后籽粒内源激素含量变化动态及籽粒灌浆特性进行比较, 进而阐明小麦籽粒内源激素含量变化与籽粒灌浆的关系, 为调控籽粒发育、增加粒重提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料与种植方法

试验于 2004–2005 年在山东农业大学农学试验站进行。供试小麦品种为小粒型品种济麦 20 (JM20, 粒重约为 37 mg/粒) 和大粒型品种山农 710331 (SN710331, 粒重约为 66 mg/粒)。10 月 15 日播种, 种植密度 120 株/m<sup>2</sup>。小区面积 3 m × 3 m, 随机排列, 重复 3 次, 田间管理同一般高产田。

### 1.2 取样及测定方法

小麦开花期挂牌标记同一日开花的麦穗。开花后每隔 7 d 取样。每小区每次取 15 个麦穗, 其中 10 个麦穗于 70 °C 烘箱内烘干, 用于测量干粒重; 5 个麦穗经液氮速冻 10 min 后放入–40 °C 的冰柜中备用。

内源激素提取及测定参照何钟佩酶联免疫吸附法(ELISA)<sup>[9]</sup>。测定方法为: 称小麦籽粒样品 1.0 g 左右, 用 40% 甲醇溶液于冰浴上研磨成匀浆, 4 °C 提取 5 h, 4 000 × g 冷冻离心 15 min, 沉淀重复提取 2

次, 合并上清液, 氮气吹干, 样品稀释液定容, 摇匀后用 ELISA 测定。试剂盒由中国农业大学作物化学控制研究室提供。

用 Logistic 方程拟合籽粒增重动态<sup>[10]</sup>, 即  $W = K / (1 + e^{A+Bt})$ , 其中  $Y$  为观测时的籽粒重,  $t$  为开花至观测时的天数,  $A$  和  $B$  为方程对不同品种所确定的参数,  $K$  为拟合最大籽粒重。对该方程求一阶导数  $W'$ , 可得籽粒生长速率方程。并可以得到以下积累特征参数: 籽粒生长起始势  $C_0 = K / (1 + e^A)$ ; 籽粒最大灌浆速率出现的时间  $T_{\max} = -A/B$ , 并得最大灌浆速率  $R_{\max} = -KB/4$ ; 灌浆持续期(大约完成淀粉总积累量的 90%)  $T = (-2.1972 - A)/B$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 籽粒内源激素的变化动态

2.1.1 生长素(IAA) 由图 1-A 可以看出, 在小麦籽粒灌浆过程中, 2 个小麦品种均呈现前期高、后期低的总趋势。即灌浆初期籽粒中的 IAA 含量较高, 而中、后期下降较快。2 品种相比, JM20 在整个灌浆期的 IAA 的含量均高于 SN710331。其中 JM20 在整个灌浆期的 IAA 含量变幅较大, 开花后 7 d IAA 的含量很高。而 SN710331 籽粒 IAA 的含量在整个灌浆期变幅较小。结合图 2 可以发现, 灌浆初期较高的 IAA 含量可能并不利于籽粒灌浆。

2.1.2 赤霉素(GAs) 与籽粒中 IAA 含量的变化趋势相似, 籽粒中 GAs 含量在灌浆初期最高, 随着灌浆进程的推移, 其含量逐渐降低(图 1-B)。品种间比较可看出, GAs 含量的变化存在明显的基因型差异, 大粒型品种 SN710331 的 GAs 的含量显著高于小粒型品种 JM20。

2.1.3 玉米素核苷(ZR) 细胞分裂素是促进细胞分裂的激素。已有的研究表明, 在已发现的 30 多种细胞分裂素中, ZR 是高等植物体内主要的并可转运的细胞分裂素<sup>[3]</sup>。与 IAA、GAs 相似, ZR 在小麦灌浆期也基本呈现前期高、后期低的趋势(图 1-C)。比较 2 品种 ZR 含量的差异发现, SN710331 ZR 含量在花后 7 d 极显著高于 JM20, 且前者在花后 28 d 出现一定程度的上升。说明大粒型品种 SN710331 较小粒型品种 JM20 在灌浆初期有更强的胚乳细胞分裂能力。

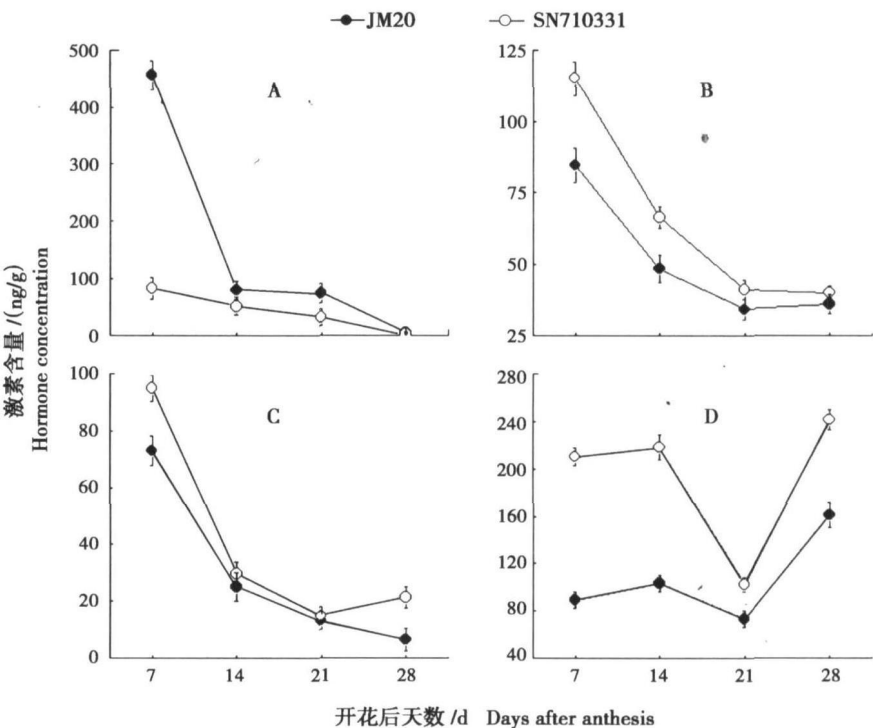


图 1 籽粒生长过程中内源激素含量的变化

Fig 1 Changes in hormone concentration during grains development

2.1.4 脱落酸(ABA) 由图 1-D 可见, 灌浆期 2 品种 ABA 含量的变化呈“V”型曲线变化, 花后 21 d 出现低谷。2 品种间籽粒 ABA 含量存在极显著的基因型差异, 大粒型品种 SN710331 的 ABA 含量极显著高于小粒型品种 JM20。与各自花后 7 d 籽粒 ABA 含量相比, 花后 28 d JM20, SN710331 籽粒 ABA 含量上升幅度分别为 80.5%, 15%。可见, JM20 灌浆后期 ABA 的增幅极显著高于 SN710331, 结合图 2 及表 1 表明, 与大粒型品种 SN710331 相比, 小粒型品种 JM20 在灌浆后期小麦的衰老更为迅速。

2.2 籽粒增重的变化规律

图 2 显示, 2 品种籽粒重增长趋势均呈 S 型曲线变化, 可用 Logistic 方程很好的拟合 ( $R^2 > 0.999$ ), 部分籽粒灌浆特征参数列于表 1。由表 1 可知, 2 品种间籽粒起始生长势 ( $C_0$ )、平均灌浆速率 ( $R$ )、最大灌浆速率 ( $R_{max}$ ) 及出现的时间 ( $T_{max}$ )、灌浆持续期 (D) 存在显著差异, 大粒型品种 SN710331 的上述参

数均显著大于小粒型品种 JM20, 进而导致其最终粒重较 JM20 大。可见, 灌浆启动时间的早晚、灌浆速率的高低以及灌浆持续时间的长短共同决定小麦最终籽粒重的高低。

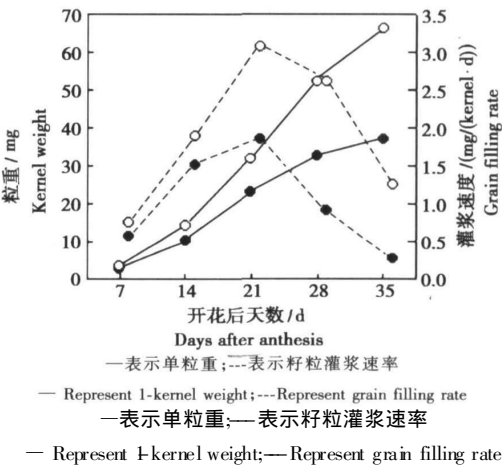


图 2 籽粒重及其灌浆速率的变化

Fig 2 Changes in 1-kernel weight and grain filling rate

表 1 小麦籽粒灌浆特征参数

Tab. 1 Characteristic parameters of wheat grain filling										
品种 Variety	K	A	B	R <sup>2</sup>	C <sub>0</sub>	T <sub>max</sub>	R <sub>max</sub>	D	R	
JM20	38.4	3.822 6	- 0.201 7	0.999 7	0.82	18.9	1.935	29.9	1.29	
SN710331	74.4	3.844 4	- 0.168 6	0.999 3	1.56	22.8	3.137	35.8	2.08	

3 讨论与结论

小麦籽粒的形成很大程度上受植物内源激素的调控<sup>[6,11]</sup>。由本试验可以看出, 2 品种 4 个籽粒内

源激素含量变化动态趋势基本一致, IAA, GAs, ZR 均为灌浆前期高、后期低的趋势, ABA 呈“V”型曲线变化, 但 2 个小麦品种间内源激素含量存在显著的基因型差异。除 IAA 外, 大粒型品种 SN710331 在整

个灌浆期的 GAs, ZR 和 ABA 含量均显著或极显著高于小粒型品种 JM20, 这与大粒小麦品种籽粒 GA<sub>3</sub> 含量高于小粒品种, 而 ABA 含量低于小粒品种的研究结果<sup>[12]</sup> 不尽一致。

由本试验 2 品种的 Logistic 方程拟合参数可以看出, SN710331 的最终籽粒重比 JM20 大的主要原因是其灌浆启动时间早, 灌浆速率高, 以及灌浆持续时间长。因此, 结合图 1 可以认为, 内源激素分别通过影响籽粒灌浆启动时间的早晚、灌浆速率的高低和灌浆持续时间的长短, 进而影响最终籽粒重的形成。

研究表明, 细胞分裂素对促进细胞分裂和延缓植株衰老起重要调控作用<sup>[13]</sup>。ABA 通常被认为是抑制型植物激素, 但许多研究发现, ABA 对作物籽粒的发育充实起正调控作用, 可以促进碳水化合物向库的运输<sup>[14]</sup>。由本试验可知, 与 JM20 相比, SN710331 在籽粒灌浆的前、中期 GAs, ZR, ABA 含量较高, 而 IAA 含量较低。说明, SN710331 较高籽粒重的形成, 首先可能是其灌浆初期较高的 ZR 含量, 增加了胚乳细胞的分化和分化速度, 即有利于籽粒灌浆的启动。同时, 灌浆前、中期较高的 GAs, ABA 含量增加了胚乳细胞的物质吸收, 提高了胚乳细胞的充实速率, 即可提高籽粒灌浆速率。而灌浆前期较高的 IAA 含量似乎对最终籽粒重的形成不利, 这可能是由于较高 IAA 含量对籽粒内源激素间的平衡产生了不利的影响造成的。

灌浆后期, 较之于 JM20, SN710331 ZR 含量有一定程度的回升。Lee 等<sup>[15]</sup> 研究认为 ABA 既可以促进同化物向籽粒运转, 又可加速成熟, 与灌浆前、中期 ABA 含量不同, 后期 ABA 含量促进籽粒成熟和衰老。本试验亦发现, 随着灌浆后期籽粒的成熟, ABA 含量逐渐上升; 与灌浆初期相比, JM20, SN710331 灌浆末期籽粒 ABA 含量增幅分别为 80.5%, 15%。结合图 1 及表 1, SN710331 灌浆持续期较 JM20 长, 说明灌浆后期 ZR 可能对延缓籽粒衰老和延长灌浆期起重要作用; 另外灌浆后期的 ABA 含量相对过高的增幅, 可能是缩短籽粒灌浆持续期的原因之一。

#### 参考文献:

[1] Gardner F P, Pearce R B, Mitchell R L. Physiology of Crop

Plants [M]. Ames: Iowa State University Press, 1985: 201 - 242.

- [2] 尚玉磊, 李春喜, 邵云, 等. 禾本科主要作物生育初期内源激素动态及其作用的比较[J]. 华北农学报, 2004, 19(4): 47- 50.
- [3] 朱中华, 段留生, 冯雪梅, 等. 内源激素对小麦叶片衰老调控的系统研究[J]. 作物学报, 1998, 24(2): 176- 181.
- [4] 赵春江, 康书江, 王纪华, 等. 植物内源激素对小麦叶片衰老的调控机理研究[J]. 华北农学报, 2000, 15(2): 53 - 56.
- [5] Brenner M L, Cheikh N. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling [C]//Davies P J, Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995: 649- 670.
- [6] 王振林. 麦类作物产量形成与激素的关系[J]. 麦类作物, 1989(6): 35- 38.
- [7] 常二华, 王朋, 唐成, 等. 水稻根和籽粒细胞分裂素和脱落酸浓度与籽粒灌浆及蒸煮品质的关系[J]. 作物学报, 2006, 32(4): 540- 547.
- [8] Rook F, Corker F, Card R, et al. Impaired sucrose induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthetic gene expression by abscisic acid signaling[J]. Plant J, 2001, 26: 421- 433.
- [9] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1993: 60- 68.
- [10] 李世清, 邵明安, 李紫燕, 等. 小麦籽粒灌浆特征及影响因素的研究进展[J]. 西北植物学报, 2003, 23(11): 2031- 2039.
- [11] 王瑞英, 于振文, 潘庆民, 等. 小麦籽粒发育过程中激素含量变化[J]. 作物学报, 1999, 25(2): 227- 231.
- [12] 王文静, 高松洁. 不同粒型小麦品种内源 GA<sub>3</sub> 和 ABA 含量变化及其与源库的关系[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(4): 324- 326.
- [13] Kwak K S, Jina M, Yamauchi A, et al. Changes with aging of endogenous abscisic acid and zeatin riboside in the root system of rice [J]. Jpn J Crop Sci, 1996, 65: 686- 692.
- [14] Schussler J R, Brenner M L, Brun W A. Relationship of endogenous abscisic acid to sucrose level and seed growth rate of soybeans [J]. Plant Physiol, 1991, 91: 1308- 1313.
- [15] Lee B T, Martin P, Bangerth F. Phytohormone levels in the florets of a single wheat spikelet during preanthesis development relationships to grain set [J]. J Exp Bot, 1988, 39: 933- 937.