

# 小麦穗粒数的调节

## 开花前遮光对穗碳水化合物代谢和内源激素水平的影响

王志敏 王树安 苏宝林

(中国农业大学农学院, 北京 100094)

**摘要** 在小麦开花前 16~8d 和开花前 8d 至开花期进行遮光处理(遮光率 70%~80%) 分别使穗粒数减少了 37% 和 23%。在处理期间, 遮光穗的还原糖(葡萄糖+果糖)和果聚糖浓度显著低于对照穗, 而蔗糖浓度与对照差异较小。遮光处理降低了穗中蔗糖-蔗糖果糖基转移酶(SST)和可溶性酸性转化酶(AI)的活性。分析穗器官吲哚乙酸(IAA)、玉米素/玉米素核苷(Z/ZR)和脱落酸(ABA)含量表明, 遮光处理对穗中 IAA 和 Z/ZR 水平没有明显影响, 但显著提高了穗中 ABA 水平。这些结果暗示, 遮光限制了同化物供给, 也限制了穗库对同化物的转化和利用; 穗库活性的下降可能与 ABA 水平的上升有关。

**关键词** 小麦 穗粒数 碳水化合物 激素 遮光

小麦穗粒数的调控机理迄今尚不完全清楚。一些学者认为同化物供给不足是小花退化的主要原因(营养调节假说)<sup>[1~3]</sup>, 另一些学者则强调激素对小花发育和结实有重要调控作用(激素调节假说)<sup>[6]</sup>。穗粒数的营养调节和激素调节两大假说目前正处于探讨之中, 具体的调控过程与机制尚待分析, 特别是营养与激素在穗粒发育过程中的相互关系需要深入研究。我们曾研究了同化物在幼穗中的代谢特点, 认为开花前麦穗对蔗糖的降解主要由果聚糖合成酶(蔗糖-蔗糖果糖基转移酶)和蔗糖转化酶调节, 这两种酶在控制穗库蔗糖浓度、维持穗库活性中发挥重要作用<sup>[1]</sup>。本试验的目的是进一步考察在“源”受限制(遮光)条件下穗库碳水化合物代谢及内源激素水平的变化特点, 并探讨其与穗粒数的关系。

## 1 材料和方法

### 1.1 遮光处理与取样

冬小麦品种 015 种植于中国农业大学校内试验地。在开花前设置如下处理:

- (1) 遮光处理 1(S<sub>1</sub>): 开花前 16~8d 遮光; (2) 遮光处理 2(S<sub>2</sub>): 开花前 8d 至开花期遮光; (3) 对照(ck): 未遮光。

遮光棚由铁架支撑、覆盖 3 层白色纱布, 遮光率 70% ~ 80%。棚内温度、相对湿度与对照区差异微小。处理小区随机排列, 小区面积为 2<sub>m</sub> × 1. 6<sub>m</sub>, 3 次重复。

在旗叶伸出时(遮光前)对各小区生长一致的植株单茎作标记。遮光处理开始后, 分期采取标记植株穗样。一部分穗(每份样品 4 穗)称鲜重后立即于液氮中冷冻, 并转入- 25 下保存作为酶和激素测定样品; 另取一部分穗于 80 下烘干, 称重、粉碎后作为碳水化合物测定样品。开花期考察可育小花数<sup>[6]</sup>, 成熟期考察穗粒数。

1. 2 碳水化合物测定

穗样品(50mg)先用 80% 乙醇浸提 2 次, 残渣再用蒸馏水(65 )浸提 2 次, 合并提取液, 浓缩(蒸去乙醇)、定容。此提取液中含葡萄糖、果糖、蔗糖和果聚糖。葡萄糖、果糖和蔗糖含量用酶法<sup>[1]</sup>测定。样品液中总果糖(包括游离态和结合态果糖单位)量采用对果糖专一的蒽酮法<sup>[12]</sup>测定, 从总果糖量中减去游离果糖和蔗糖分子中的结合态果糖量算得果聚糖含量。

1. 3 酶活性测定

参照 Wagner 等人<sup>[13]</sup>的方法提取穗样品中蔗糖-蔗糖果糖基转移酶(SST)和可溶性酸性蔗糖转化酶(AI)。在同一反应混合液中测定 SST 和 AI 活性。反应混合液(终体积 0. 3ml)含 0. 1mL 酶提取液、0. 1mol L<sup>-1</sup>蔗糖和 20mmol L<sup>-1</sup>柠檬酸- 磷酸缓冲液(pH5. 6)。在 30 下培养 1h 后立即中止反应(沸水浴 3min)。用酶法<sup>[1]</sup>测定反应后的混合液中葡萄糖和果糖含量, 反应生成的果糖量用来表示 AI 活性, 反应生成的葡萄糖量与果糖量之差值用来表示 SST 活性。

1. 4 激素测定

参照何钟佩等人<sup>[1]</sup>介绍的间接酶联免疫吸附法(ELISA)测定穗样品中脱落酸(ABA)、吲哚乙酸(IAA)和玉米素/ 玉米素核苷(Z/ZR)含量。

2 结果与分析

2. 1 穗粒数与干物重

开花前不同时期遮光(遮光率 70% ~ 80%)对穗粒数有明显影响(图 1, 2)。与未遮光对照相比, S<sub>1</sub> 和 S<sub>2</sub> 两处理分别使穗粒数降低 37% 和 23%。前期遮光(S<sub>1</sub>)主要是减少了可育小花数, 后期遮光(S<sub>2</sub>)对可育小花数影响较小, 主要是降低了可育小花的结实率(表 1)

附表 遮光处理对穗粒数的影响

处理	穗粒数 (粒)	可育小花数 (个)	结实率 (%)
ck	28. 7	37. 3	76. 9
S <sub>1</sub>	18. 0	22. 6	80. 0
S <sub>2</sub>	22. 1	33. 0	67. 0

图 1 表示的是不同处理穗开花前干物重的变化。S<sub>1</sub> 处理穗的干重在遮光结束时仅为对照穗的 65%, 到开花期仅为对照穗的 72. 6%; S<sub>2</sub> 处理穗的干重在开花期也仅为对照穗的 84%。各期遮光处理均降低了茎秆的重量(资料未表示), 从处理结束和开花期穗/ 茎干重比率(W/W)看, S<sub>1</sub> 和 S<sub>2</sub> 处理均低于对照(图 2), 说明遮光不仅降低了总的干物质积累, 而且降低了干物质向穗的相对分配率。

2. 2 碳水化合物浓度

遮光穗和对照穗开花前水溶性碳水化合物浓度的变化见图 4。

2. 2. 1 果聚糖 对照穗的果聚糖浓度在开花前 16~12d 上升, 从开花前 12d 到开花期持续下

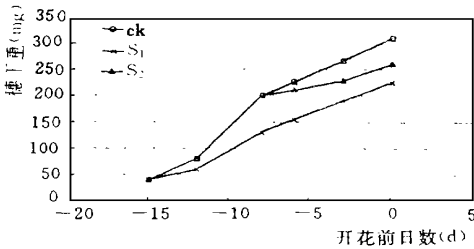


图 1 开花前遮光对穗干重的影响

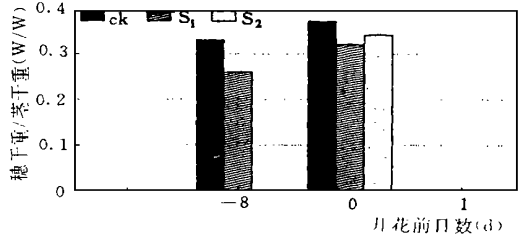


图 2 遮光对穗/茎比率(W/W)的影响

降。 $S_1$  处理穗的果聚糖浓度在遮光处理开始后就迅速下降,且在遮光期间明显低于对照穗,但在遮光处理结束并恢复正常光照后有一个回升过程,并超过对照。 $S_2$  处理穗的果聚糖浓度在遮光期间也一直低于对照穗。到开花期,对照和各处理穗的果聚糖浓度均降至很低水平( $< 8\text{mg/g}$ ),且相互间无明显差异。

2.2.2 还原糖(葡萄糖+果糖) 从开花前 15~8d,遮光处理( $S_1$ )穗与对照穗的还原糖浓度均在增加,但遮光穗明显低于对照穗;开花前 8d 至开花期,是穗还原糖浓度下降阶段,但遮光

处理( $S_2$ )穗的还原糖浓度下降幅度大于对照穗, $S_1$  处理穗在此阶段的还原糖浓度也持续低于对照穗(直到开花期才与对照穗相近)。

2.2.3 蔗糖 从图 4 可见,对照穗开花前 15d 内蔗糖浓度变幅不大,维持相对稳定的水平;不同时期遮光处理穗的蔗糖浓度在遮光期间均低于对照穗,但差异并不显著。 $S_1$  处理穗的蔗糖浓度在遮光结束后短期内迅速上升,并超过了对照穗。

由上可知,遮光处理降低了穗中水溶性碳水化合物的水平,其中影响最明显的是果聚糖和还原糖浓度。

### 2.3 SST 和 AI 活性

开花前穗库对蔗糖的降解与穗器官

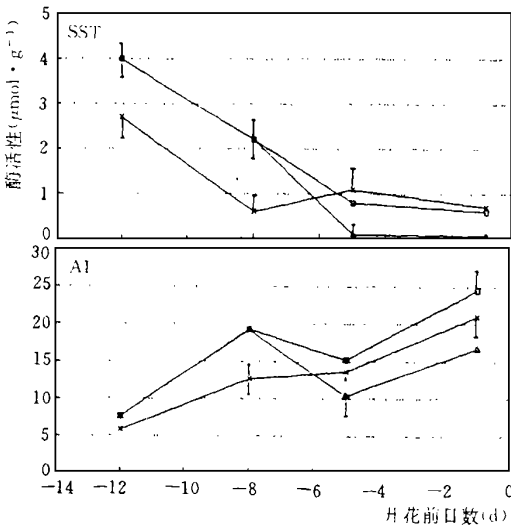


图 3 遮光处理对穗 SST 和 AI 活性的影响

AI 活性有密切关系;SST 是果聚糖合成的关键酶,对穗生长早期蔗糖降解也具有重要调控作用<sup>[1]</sup>(图 3)。结果表明,遮光期间处理穗 SST 活性明显低于对照穗。前期遮光处理( $S_1$ )穗在恢复光照后 SST 活性有所回升,并高于对照,这与前述穗中果聚糖浓度的变化是一致的。开花前 AI 活性随穗生长而逐渐上升,但遮光处理穗的 AI 活性均明显低于对照穗。

### 2.4 激素含量

从对照穗的激素动态(图 5)看,Z/ZR 水平在抽穗前较低,临近开花期迅速上升;IAA 水平变化平缓,约在开花前 8d 出现最高值;ABA 水平也在开花前约 8d 左右出现一个高峰,此后下降。从遮光处理穗与对照穗激素水平的比较看, $S_1$ 、 $S_2$  处理穗的 LAA 和 Z/ZR 水平均与对照穗

无明显差异, 但 ABA 水平在遮光期间显著高于对照穗。

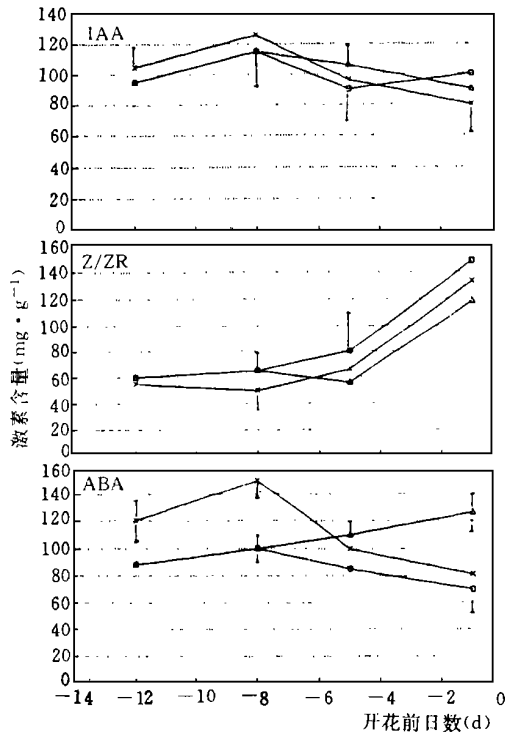
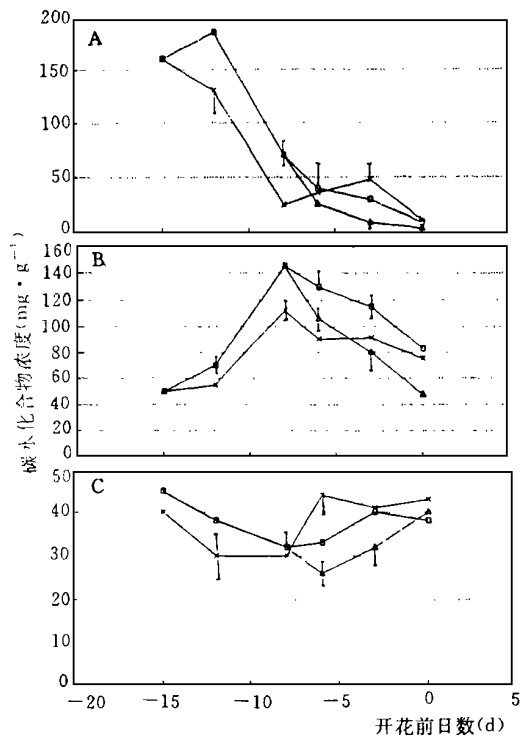


图 4 遮光处理对穗碳水化合物浓度的影响

A. 果聚糖; B. 还原糖(葡萄糖+果糖); C. 蔗糖

图 5 遮光处理对穗中激素水平的影响

### 3 讨论

从旗叶伸出(开花前约 15d)到开花期是小麦穗、茎干物重迅速增长时期,开花期穗干重的 85% 以上是在此期积累的(图 1)。本试验以及其他一些学者的试验结果<sup>[6~7]</sup>一致表明, 此期遮光处理对开花期穗干重及最终的穗粒数有显著降低作用。遮光限制了同化物供给, 在有限的资源供给下, 穗、茎生长对同化物的竞争将更为突出。Fischer 和 Stockman<sup>[6]</sup>认为在开花前源限制条件下, 植株干物质在器官间的分配并没有朝着有利于幼穗的方向改变, 而事实上可能降低穗的分配率。在本试验中, 开花前遮光使穗和茎秆的物质积累量均降低, 但穗干重受影响较大, 结果导致穗/茎干重比率下降。显然, 在开花前穗与茎的物质竞争中, 穗是相对较弱的库, 源限制对穗库的生长有较大的限制。

小麦开花前穗库强度的调控机理目前并不很清楚。在多种植物上的研究<sup>[11]</sup>表明, 库器官蔗糖降解酶的活性与库器官生长、物质积累有密切关系, 可作为库强度的生化指标。我们曾报道小麦开花前穗器官的蔗糖降解主要由 SST 和 AI 二种酶调节<sup>[1]</sup>。本试验发现, 遮光穗的 SST 和 AI 活性均低于对照穗。因此, 在源限制(遮光)条件下穗库蔗糖降解酶活性的下降可能导致了穗库活性的降低。从同化物在穗库中的化学分配看, 遮光显著降低了穗中还原糖和果聚糖含

量,而蔗糖浓度受影响较小,这也暗示了遮光处理穗中蔗糖向还原糖和果聚糖的转化过程受到一定抑制。

一些研究表明,激素参与了穗粒形成过程的调控<sup>[6]</sup>,开花前高温和干旱导致穗粒数下降可能与ABA积累有关<sup>[6,8]</sup>。Mengel等报道在开花后籽粒发育期降低光强引起了籽粒ABA含量增加<sup>[9]</sup>。Lee等人的穗培养试验也表明,限制蔗糖供给,提高了小穗上位籽粒ABA水平<sup>[10]</sup>。从我们的试验结果看,开花前遮光对麦穗内源激素状态也有一定影响,主要是增加了ABA水平。ABA水平的上升可能对穗库代谢活性有抑制作用。Morris曾评述道,激素通过调节蔗糖降解酶(如AI)活性从而调节库功能<sup>[14]</sup>。在本试验中,遮光处理穗SST和AI活性的下降是否与ABA水平的上升有关尚待进一步探讨。

## 参 考 文 献

- 1 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): 147~151
- 2 王志敏,王树安,苏宝林. 小麦穗粒数的调节——开花前穗果聚糖代谢及其与小花结实的关系. 中国农业大学学报, 1996, 1(5): 21~26
- 3 王志敏,王树安,苏宝林. 小麦穗粒数的调节(综述). 见: 邹琦,王学臣,主编. 作物高产、高效生理学研究进展. 北京: 科学出版社, 1994
- 4 何仲佩. 农作物化学控制实验指导. 北京: 北京农业大学出版社, 1994
- 5 Fischer RA, Stockman YM. Kernel number per spike in wheat: responses to preanthesis shading. Aust J Plant Physiol, 1980, 7: 169~180
- 6 Evans LT. The influence of irradiance before and after anthesis on grain yield and its components in microcrops of wheat grown in a constant daylength and temperature regime. Field Crops RES, 1978, 1: 5
- 7 Stockman YM, Fischer RA, Brittain EG. Assimilate supply and floret development within spike of wheat. Aust J Plant Physiol, 1983, 10: 585~594
- 8 Saini HS, Aspinall D. Sterility in wheat induced by water deficit and high temperature: possible mediation by ABA. Aust J Plant physiol, 1982, 9: 529~537
- 9 Mengel K, Friedrich B, Judel GK. Effect of light intensity on the concentration of phytohormones in developing wheat grains. J Plant Physiol, 1985, 120: 255~266
- 10 Lee B, Martin P, Bangerth F. The effect of sucrose on the levels of ABA, IAA and Z/ZR in wheat ears growing in liquid culture. Physiol Plant, 1989, 77: 73~80
- 11 Sung SS, Xu DP, Black CC. Identification of actively filling sucrose sinks. Plant Physiol, 1989, 89: 1117~1119
- 12 Jermyn MA. A new method for the determination of ketohexoses in the presence of aldohexoses. Nature, 1956, 177: 38
- 13 Wagner W, Wiemken A, Matile P. Regulation of fructan metabolism in leaves of barley. Plant Physiol, 1991, 42: 77~79
- 14 Morris DA. Hormonal regulation of assimilate partition: Possible mediation by invertase. News Bull Plant Growth Regel Group, 1983, 6: 23~35

# Regulation of Grain Number in Wheat

## Effects of Shading on Carbohydrate Metabolism and Hormone Levels in Spikes before Anthesis

Wang Zhimin Wang Shu 'an Su Baolin

(Department of Agronomy, Chinese Agricultural University, Beijing 100094)

**Abstract** Shading treatments (70~80% light) in 16~8 days and 8~0 days before anthesis decreased grain numbers of wheat spike by 36% and 22%, respectively. The concentrations of reducing sugar and fructan and the activities of sucrose-sucrose fructosyltransferase(SST) and soluble acid invertase(AI) were lower in shaded spikes than that in unshaded spikes. Shading did not alter the levels of indoleacetic acid and zeatin/zeatin riboside, but increased the level of abscisic acid (ABA) in the spikes. It is suggested that source limiting could decrease sink ability of wheat spike in using assimilates, maybe, through a influence on the ABA level of spike.

**Key words:** Wheat; Grain number; Carbohydrate; Hormones; Shading