

水分亏缺对冬小麦籽粒充实的影响^{*}

盛 宏 达

(西北农学院基础课部)

摘 要

在盆栽条件下,冬小麦灌浆期间两个关键时期不同程度的缺水使籽粒产量均不同程度的低于对照。灌浆前期缺水,减少了穗粒数;后期缺水,只降低粒重,对穗粒数无明显影响。粒数的减少可能不是由于光合产物供应不足所致,其机理有待进一步研究。粒重的减轻从碳素代谢方面分析,主要是光合强度下降和功能叶片早衰共同作用的结果。缺水时光呼吸、暗呼吸、光合产物的运输、茎秆贮存物的调运等方面的变化,对籽粒增重没有较大影响。

我国北方在小麦灌浆期间经常发生土壤或大气干旱,给小麦生产带来巨大损失。因此,深入系统地研究干旱影响灌浆的程度和机理,对发展干旱半干旱地区的小麦生产具有重要意义。但目前,我国这方面的工作进行得还很不够,特别是灌浆的关键时期干旱发生后的生理变化以及由此产生的后效还不很清楚。为此,我们在小麦籽粒充实过程中对水分比较敏感的前期和中后期给予不同程度的土壤干旱,研究对籽粒产量及其构成因素的影响,并从碳素代谢的角度初步探讨其生理机理。

材料与amp;方法

试验材料为冬小麦咸农68—3,盆栽,聚乙烯盆直径21厘米,每盆装营养土6.58公斤(其中厩肥0.5公斤),土壤最大持水量占干土重的32%,萎蔫系数8%。81年10月18日播种,共种75盆,其中对照23盆,前期轻、重干旱处理各16盆,后期轻、重干旱处理各10盆,每盆留10株。分蘖末期和开花前2次剪除分蘖,只留主茎。

由播种至开花保持盆中土壤湿度在最大持水量的60~75%之间。开花后每天用称重法补充一次水分。开花后5~12天和19~26天分别给予轻、重两种不同程度的缺水处理。轻度缺水保持土壤水分在最大持水量的45-55%之间,严重缺水处理一周之内不补充水分,盆中土壤水分降至34~35%,对照始终保持最大持水量的65%左右,各处理结束后均恢复灌水至对照水平。全部处理组合分为前期轻度缺水、前期严重缺水、后期轻度缺水、后期严重缺水和对照,简称前轻、前重、后轻、后重(开花后19~26天的缺水处理在灌浆的中偏后期,为了叙述方便,称之为后期缺水)。

从开花后第5天开始,每周测定一次旗叶的光合、光呼吸及暗呼吸强度,用FQW

* 本研究工作是在王韶唐教授的悉心指导下进行的。

型红外气体分析仪,参照陈冠华(1)报导的方法,用零气(无CO₂的气体)法分别测定光合、光呼吸,叶片不离体,1000W碘钨灯照光,被测叶表面照度为4.0~4.5万勒克司,叶室内温度25~26℃;用普通大气气流法测暗呼吸,叶片离体,叶室内温度20℃,气流速度:光合,1.5升/分;光呼吸、暗呼吸,0.6升/分。测暗呼吸前先用L-3005型压力室测旗叶水势。测定暗呼吸后,用Witham⁽²⁾的方法测定旗叶叶绿素总量,然后将经上述测定后的植株的地上部取下,分别测定籽粒、穗(不包括粒)和茎秆干重。

每次缺水处理结束前一天的上午8时~10时,在自然光照下给植株饲喂¹⁴C₂,参照Johnson⁽³⁾的方法,用125×45×125(厘米)的塑料薄膜光合室,每次同时放入轻、重缺水处理及对照各1盆,用240μci的Ba¹⁴CO₃加过量的5%HCl释放¹⁴C₂,15分钟后取出,每个处理按上述方法重复饲喂3盆,饲喂后于半小时内、24小时和48小时三次取样,用Patterson⁽⁴⁾描述的方法分别测定籽粒、颖壳、穗轴、旗叶、穗下茎加旗叶鞘,地上其余部分以及根的放射活性,用FJ353型液体闪烁计数器计数。

成熟时每处理收获30株,每3株为1组,测定籽粒、颖壳、茎秆干重和穗粒数。

结果与分析

(一) 缺水对籽粒产量的影响

本试验所得到的产量结果见表1。

表1 各处理的单穗籽粒产量及构成因素

	对 照	前 轻	前 重	后 轻	后 重
粒重/穗±S.E (克/穗) 占对照%	2.17±0.22 —	2.06±0.13 95	0.67±0.13 31**	1.95±0.17 90**	1.47±0.13 68**
粒数/穗±S.E 占对照%	60.3±5.0 —	56.3±3.7 93*	45.3±3.7 75**	60.6±4.2 101	57.5±3.1 95
千粒重±S.E (克/千粒) 占对照%	35.96±1.87 —	36.73±2.60 102	14.80±2.00 41**	32.17±1.42 87**	25.61±1.75 71**

*: SSR测验 $\alpha < 0.05$; **: SSR测验 $\alpha < 0.01$ 。

各缺水处理的单穗籽粒产量皆低于对照,其中前轻处理产量降低最少,与对照差异不显著,前重处理产量最低。

本试验其所以每盆控制一定的穗数,是因为在大田生产中开花时每亩穗数已定,故灌浆期产量构成的可变因素只有穗粒数和粒重两项。

如表1所示,前期缺水使穗粒数明显降低,缺水程度越重降低越甚,而后期受到同样程度的缺水时粒数无显著变化。

缺水对粒重的影响较复杂,总的趋势是后期轻度缺水对粒重的影响大于前期轻度缺

水，而严重缺水发生得越早对粒重的影响越大。

(二) 缺水影响产量的机理

缺水影响籽粒产量的原因是很复杂的。由于籽粒干重的95%左右来自光合产物，所以本试验着重测定和分析了缺水对光合、呼吸及同化产物的积累与分配的影响。

1. 对植株光合作用的影响

光合作用是光合产物的唯一来源。 ^{14}C 示踪结果表明(见表2)，缺水时各绿色器官固定的 ^{14}C 量几乎均低于对照。若将各部位固定的 ^{14}C 占全株总固定量的百分率进行比较可以看出，各部位的光合能力所受影响不同，总的趋势是年令越老的部位受到的影响越大。值得注意的是，旗叶的水势仅比对照低2~3个巴时，光合就下降了10~15% (见表3)。但水势降至-33巴时，仍可测到微弱的光合。恢复灌水后，光合强度均未恢复到对照水平。说明水分亏缺的后效是长期的。

表2 ^{14}C 标记半小时内各部位的 ^{14}C 总量及其占全株的百分率

	处 理	穗(不包 括粒)	旗叶	穗下茎十 旗叶鞘	地上其余	总和
总标记量 cpm × 10 ⁴	前CK	15.53	31.59	23.82	111.90	183.04
	前轻	10.34	25.16	22.14	74.78	132.69
	前重	2.60	3.11	4.87	11.04	21.78
	后CK	27.53	43.33	29.51	101.83	203.13
	后轻	22.86	41.70	29.75	71.89	166.85
	后重	7.90	2.26	8.04	7.14	25.78
占全株标记 总量的 %	前CK	8.5	17.3	13.0	61.1	
	前轻	7.8	19.0	16.7	56.4	
	前重	11.9	14.3	22.1	50.7	
	后CK	13.6	21.3	14.5	50.1	
	后轻	17.3	25.0	17.8	43.1	
	后重	30.6	8.8	31.2	27.7	

光呼吸是影响表观光合强度的重要因素之一。我们测定的旗叶光呼吸结果是：缺水时，除后轻外，光呼吸强度均不同程度的低于对照(见表3)，轻度缺水时，光呼吸与光合强度的比值无明显变化，可见此时光呼吸与光合以大体相同的比率下降，因而可以认为对光合强度的变化趋势没有大的影响。严重缺水时光呼吸急剧降低，与光合的比值在前重处理中出现异常，可能系代谢紊乱之故。

缺水对光合作用的影响不仅在于光合强度的降低，还在于由水分亏缺引起的光合器官的早衰。我们测定叶绿素含量作为旗叶衰老的指标(见图1)，缺水不同程度地加速了叶绿素的减少。前轻复水后与对照的差距不再继续增大，但也不能恢复到对照水平，

表3 水分亏缺下旗叶的水势及其光合, 光呼吸率的变化

花后天数	处 理	水势 (巴)	光合强度 CO ₂ mg/dm ² /h	光呼吸强度 CO ₂ mg/dm ² /h	光呼吸/光合
5	对 照	-7.4	14.67	3.30	0.22
12	对 照	-6.7	13.65	3.44	0.25
	前 轻	-9.1	11.67	2.55	0.22
	前 重	-33.5	0.48	0.94	2.00
19	对 照	-5.8	11.87	2.74	0.23
	前 轻	-5.5	10.87	2.54	0.23
	前 重	-6.0*	0.33	0.04	0.12
26	对 照	-5.9	11.87	2.63	0.22
	前 轻	-6.4	10.07	2.85	0.29
	前 重	叶片死亡	0	0	0
	后 轻	-9.8	10.77	2.65	0.24
	后 重	-32.7	1.47	0.27	0.19

*: 该数字为叶片两侧小叶脉测定值, 主叶脉稍一加压即有气泡冒出, 可能水柱已被切断。

灌浆末期叶绿素减少的速度反比对照慢些。严重缺水不论何时发生, 叶绿素含量都急剧下降, 且下降的速度不因土壤水分状况的恢复而减慢, 最终分别比对照提前7天(前重)和3天(后重)死亡。旗叶的光合强度与叶绿素含量之间存在着显著的正相关($r=0.83$), 这也许是在水分亏缺下光合强度降低后不能完全恢复的原因之一。

总之, 在水分亏缺下光合强度的降低和光合器官的早衰使光合产物的生产能力下降, 这是缺水影响籽粒产量的主要原因。

2. 对呼吸消耗的影响

暗呼吸强度的变化对净光合积累有很大影响。如表4所示, 轻度缺水时, 48小时内全株总的¹⁴C呼吸消耗量与对照相比变化不大。严重缺水时呼吸消耗量锐减。用红外分析仪测定旗叶呼吸的结果, 轻度缺水与对照无明显差异(见110页图2)与¹⁴C示踪结果一致。严重缺水时旗叶的暗呼吸明显升高, 与¹⁴C示踪所得到的全株情况相反。不过总的来看, 缺水时暗呼吸变化的幅度比光合变化的幅度小得多, 对光合产物的制造与积累不会构成重大影响。

3. 对光合产物分配的影响

水分亏缺不论发生的时间和程度有何不同, 都无例外地降低了¹⁴CO₂饲喂后24小时内籽粒对¹⁴C的接收量和茎、叶的¹⁴C输出量(见表5)。但若以对光合固定量的相对值来衡量, 各处理均接近或高于对照, 显然, 缺水时籽粒对¹⁴C的接收量及茎、叶输出量的降低是光合产物生产不足造成的, 可见在缺水期间籽粒的接受能力以及运输速率基本

表 4 全株固定的¹⁴C总量及48小时内呼吸消耗量 C_{pm} × 10⁴

	前 期			后 期		
	CK	轻	重	CK	轻	重
48小时内呼吸消耗量比对照呼吸消耗增减量	24.86 —	24.12 -0.74	1.98 -22.88	35.91 —	39.08 +3.17	7.79 -28.12
全株固定 ¹⁴ C总量比对照少固定 ¹⁴ C量	183.04 —	132.69 50.35	21.78 161.26	203.13 —	166.85 36.28	25.87 177.35

表 5 饲喂¹⁴CO₂后24小时内茎、叶¹⁴C输出和籽粒接受情况

时期	处理	籽 粒		基 十 叶		
		接收量 C _{pm} × 10 ⁴	占标记量%	总标记量 C _{pm} × 10 ⁴	输出 C _{pm} × 10 ⁴	占标记量%
前期	CK	29.58	16.16	167.31	59.82	35.75
	轻	24.59	18.53	122.08	41.54	34.03
	重	6.32	29.02	19.02	7.91	41.59
后期	CK	93.80	46.18	174.67	108.56	62.15
	轻	82.32	49.34	143.34	107.66	75.11
	重	11.63	45.11	17.44	12.54	71.90

* 茎、叶¹⁴C输出量中包括呼吸消耗的损失。

未受影响。

灌浆前期(花后1~12天)籽粒增重缓慢,对光合产物的需要量尚不很大,光合器官制造的光合产物除满足籽粒的需要外,多余部分暂贮于颖壳和茎秆中,所以颖、茎干重继续增加(见表6)。此时受到轻度缺水,虽光合产物的生产量有所降低,但尚未降至籽粒需要量以下,所以籽粒增重未受影响,只是营养器官的贮存减少一些。严重缺水使该期内光合产物积累量低于对照籽粒增重量,表明光合产物的生产已不能满足籽粒正常发育的需要,因而提前调运贮存物质,颖、茎干重下降。有趣的是,调运的量并不局限在维持籽粒正常发育需要量所欠缺的部分,致使粒重一时高于对照。

灌浆中期(花后13~26天)籽粒迅速增重,对光合产物的需要量很大,除光合器官制造的光合产物很快输出外,营养器官贮存物质大量向籽粒调运,颖、茎干重明显下降。该期内各缺水处理的净光合积累均低于对照,而调运量除前重外都比对照高,一定程度上弥补了光合生产量减少的损失。前重处理由于光合生产严重不足,且可供调运的贮存物经前期调运又所剩不多,致使粒重增加量大减。从本期内净光合积累总量看,前期处理低于后期处理,表明前期缺水的后效大于后期缺水期间的影响。

表6 灌浆各期的光合产物积累与分配 克/株

花后天数	处理	籽粒		穗+茎		此期内净光合积累	光合积累占对照%
		增重	折光合产物①	增减	对粒贡献②		
5 12	对照	0.14	0.13	+0.26③	0	0.39	100
	前轻	0.15	0.14	+0.24	0	0.38	97.44
	前重	0.20	0.19	-0.12	0.08	0.11	28.21
13 26	对照	1.46	1.39	-0.31	0.21	1.19	100
	前轻	1.35	1.29	-0.38	0.25	1.03	87.11
	前重	0.52	0.49	-0.14	0.09	0.40	33.50
	后轻	1.41	1.34	-0.34	0.23	1.11	93.61
	后重	1.36	1.29	-0.37	0.25	1.04	87.78
27 成熟	对照	0.49	0.46	-0.06	0.04	0.42	100
	前轻	0.49	0.46	+0.03	0	0.49	117.55
	前重	-0.12	-0.12③	-0.08	0.05	-0.17	
	后轻	0.27	0.25	-0.05	0.03	0.22	52.35
	后重	-0.21	-0.21	-0.06	0.04	-0.25	

① 光合产物按籽粒干重的95%折算。

② 假定营养器官干重损失中的1/3用于呼吸消耗，其余贡献给籽粒，忽略缺水可能造成的上述比例的差异。

③ 假定籽粒重量的减轻和颖壳+茎秆干重的增加都是纯光合产物的变化，矿质元素的变化忽略不计。

表7 各处理的茎秆调运量 克/株

处理	总调运			与对照相比		
	总调出量	对粒贡献*	占籽粒产量%	多调出量	对粒贡献*	相当于对照籽粒产量%
对照	0.214	0.143	6.6	—	—	—
前轻	0.255	0.170	8.4	0.041	0.027	1.25
前重	0.289	0.192	28.5	0.075	0.050	2.29
后轻	0.278	0.186	9.5	0.064	0.043	1.98
后重	0.300	0.200	13.6	0.086	0.057	2.65

* 假定调出部分的1/3用于呼吸消耗，其余为对粒的贡献。

灌浆后期（花后27天~成熟）各处理的土壤水分都与对照相同，此期内净光合积累的差异是水分亏缺后效所致。严重缺水者光合积累皆呈负值，后轻处理的后效亦很显

著,光合积累仅为对照的一半左右。值得注意的是前轻的光合积累反略高于对照,联系到前面谈到的叶绿素含量的变化,似乎可以推测,早期轻度的水分亏缺一定程度地增强了光合器官对后期不利条件的忍耐力。

若将整个灌浆期间茎秆贮存物调出量作一比较,则可看出,调运对籽粒的贡献不到籽粒干重的1/10(见表7)。缺水时调运量有所增大,最高可达粒重的28.5%,但调运的绝对量增加甚微,最多不超过对照粒重的3%。

总之,水分亏缺未降低光合产物的运输速度和籽粒接受能力,至少在缺水的当时是如此,茎秆贮存物的调运量有所增加,但数量有限,不能补偿光合下降的损失,光合积累不足是粒重减轻的根本原因。

讨 论

在本试验条件下,各缺水处理的籽粒产量均不同程度的低于对照,籽粒产量的降低与穗粒数及粒重的变化有关。

灌浆前期缺水减少了穗粒数,后期缺水穗粒数基本未受影响,这与大多数研究者的结果一致。粒数减少的原因前人做过一些工作。李淑俊(5)和夏镇澳(6)曾分别用遮光和去叶的方法进行研究,认为开花后约10天内粒数的减少是光合产物供应不足造成的,但本试验中发现前期缺水期间籽粒并未遭受碳素营养亏缺,似乎表明缺水造成的粒数减少与遮光或去叶造成的粒数减少在机理上有所不同,Morgan(7)曾提出干旱使内源ABA(脱落酸)增加,ABA可使部分籽粒不育。看来这一问题还有再研究的必要。

缺水影响粒重的机理较复杂,但主要在碳素代谢方面,其中最重要的是光合强度的减弱和光合器官的早衰。灌浆期间,光合器官对水分亏缺相当敏感,旗叶在其水势仅低于对照2~3个巴时,光合强度就下降了10~15%,形态学上越老的部位受水分亏缺的影响越大。遭受一定程度的水分亏缺后,即使恢复灌水,光合仍不能恢复到对照水平,严重缺水还使叶片提前死亡,从而大大降低了光合生产力。

缺水时光呼吸减弱,轻度缺水对暗呼吸没有明显影响,严重缺水下的暗呼吸用两种方法测定的结果很不一致,这至少说明两个问题:①遭受严重的水分亏缺时植株某一器官的变化会与全株总体变化有很大差异;②呼吸性质发生改变,既呼吸基质已不是新合成的光合产物而是组织分解破坏时的大分子降解产物。不过总的来说缺水时光呼吸及暗呼吸的变化幅度远不如光合那样大,可以认为不是影响籽粒充实的重要因素。

光合产物的运输及籽粒的接受能力在缺水时未受阻抑,茎秆贮存物向籽粒的调运量比较稳定,因而当籽粒产量降低时,“调运”在籽粒产量中所占比例增大。随着缺水程度的加重,调运的绝对量也有增大的趋势,但增加量甚少,难以补偿光合下降的损失。

总之灌浆期的缺水降低了籽粒产量,其机理在碳素代谢方面主要是光合强度的下降和光合器官早衰共同作用的结果。

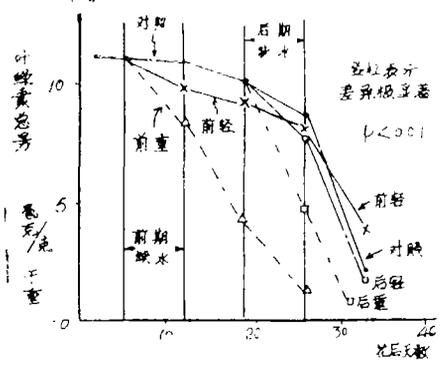


图1 水分亏缺下的旗叶叶绿素含量变化

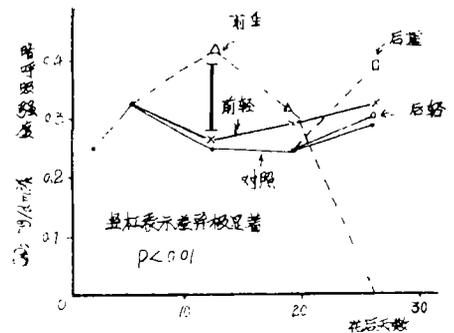


图2 水分亏缺下旗叶的暗呼吸率

参 考 文 献

1. 陈冠华 (1981) 植物生理学通讯 2 : 41~44
2. Witham, F.H. et al (1971) 植物生理学实验 (中) 中科院、植物所、生理生化室译
3. Johnson, R.R. and Moss, D.N. (1976) Crop Sci 16 : 697—701
4. Patterson, J.G. et al (1979) Crop Sci 19 : 635~640
5. 李淑俊, 刘怒东 (1963) 中国植物生理学会第一届年会论文集 174
6. 夏镇澳, 王辅德, 宛新杉 (1964) 植物生理学通讯 2 : 27—30
7. Morgan, J.M. (1980) Nature (uk) 285: 655—657

Effects of Water Deficients on Grain Filling in Winter Wheat Sheng Hongda

(Northwestern College of Agriculture)

Abstract

Effects of water deficiencies to some extent at two critical periods during grain filling were studied with the pot experiment of winter wheat-CV Xiannong 68-3. The treatment of water deficiencies was carried out under the earlier-light (E,L), earlier-heavy (E,H), later-light (L,L) and later-heavy (L,H) conditions, and at the same time, the mechanism was also studied.

The yield of every treatment was lower than that of the controlled one. The grain yield of E,L and L,L was 95% and 90% of the controlled one and that of E,H and L,H was 31% and 68% respectively. The grain number was reduced by 7% (E,L) and 25% (E,H) as compared with that of the controlled one. Therefore, the reduction of grain number was not due to lack of the photosynthates from 5 to 12 days after flowering, the water deficiencies do not reduce the grain number from 19 to 26 days after flowering as well.

The photosynthetic rate of every green tissue was decreased to different degrees because of water deficiencies. The older organs were more depressed than the young ones, but it was still lower than that of the controlled ones even after water recovery. Water deficiencies accelerated the chlorophyll of the flag leaf to decrease and the rate of dynamics of ageing of leaves under the heavy water deficiencies, the flag leaf died 7 days (E,H) or 3 days (L,H) earlier than that of the controlled one. There was a highly correlation ($r=0.83$) between chlorophyll content of the flag leaf and its photosynthetic rate. As the grain yield was decreased, the proportions of mobilization quantity to grain weight increased. However, the maximum increase of mobilization on absolute quantity was not more than 3% of grain yield of the controlled one. The transport speed of assimilates and the ability of grain to absorb the assimilates were not inhibited greatly. The decrease of photosynthetic rate and earlier ageing of photosynthetic tissues were the primary reason of yield reduction by water deficiencies.