

干旱胁迫对冬小麦物质转运和不同小穗位籽粒产量的影响

陈志豪^{1,2}, 王艳杰^{2*}, 常旭虹², 王德梅², 刘希伟², 杨玉双², 石书兵^{1*}, 赵广才^{2*}

(1 新疆农业大学农学院, 新疆乌鲁木齐 830000; 2 中国农业科学院作物科学研究所 / 农业农村部作物生理生态重点实验室, 北京 100081)

摘要:【目的】探究不同冬小麦品种物质转运和不同小穗位产量对拔节至成熟期干旱胁迫的响应。【方法】试验以常规品种济麦 22 和抗旱品种中麦 36 为材料, 在自动防雨水肥控制池内进行, 采用测墒补灌技术实现水分条件的控制。设置顶端小穗形成期到成熟期持续干旱 (WS: 40%~45% FC, FC 为田间持水量) 和对照处理 (CK: 80%~85% FC)。调查拔节后不同小穗位小花发育动态, 强、弱勢粒灌浆速率和产量等指标, 以及各器官花前、花后干物质积累运转量。【结果】1) 干旱胁迫促进济麦 22 穗中部和上部的小花原基发育进程, 显著减少了小花原基数量, 导致穗部发育不平衡, 而对中麦 36 各部位小花原基发育进程和数量无显著影响。2) 干旱胁迫下, 抗旱品种中麦 36 的开花前营养器官贮藏干物质转运量 (Pre-DT) 和转运率 (Pre-DTE) 较对照条件下分别显著降低 34.8% 和 33.2%, 降低了花前贮藏干物质运转对籽粒的贡献率 (Pre-DCR), 但开花后干物质积累量 (Post-DA) 及其对籽粒的贡献率 (Post-DCR) 分别提高 5.1% 和 25.7%; 常规品种济麦 22 的花前营养器官贮藏干物质转运量对籽粒的贡献率比对照提高了 32.1%, Post-DA 和 Post-DCR 分别降低了 40.4% 和 21.3%。干旱胁迫下, 中麦 36 Pre-DCR 的下降主要因为茎秆 Pre-DCR 的降低, 而济麦 22 的 Pre-DCR 比对照提高了 1.4 倍, 主要是由穗轴和颖壳 Pre-DCR 的增加所致。3) 济麦 22 叶鞘、茎秆及穗轴+颖壳中的干物质向籽粒转运受到干旱的抑制, 而中麦 36 仅茎秆和穗轴+颖壳受到干旱的抑制。与正常条件相比, 干旱致使济麦 22 的籽粒灌浆速率下降 42%, 对中麦 36 无显著影响。济麦 22 上部和中部小穗位强势粒受干旱影响较大, 而中麦 36 上部小穗位弱勢粒受干旱影响较大, 表现为济麦 22 的穗粒数、单粒重和单穗产量降幅 (7.6%、15.9% 和 24.3%) 均高于中麦 36 (3.3%、9.5% 和 16.3%)。【结论】抗旱品种主要靠开花后干物质积累来增加籽粒产量, 而常规品种主要靠转运开花前营养器官贮藏干物质来增加籽粒产量。干旱胁迫条件下, 常规品种济麦 22 的籽粒产量降幅显著高于抗旱品种中麦 36, 主要原因是干旱导致济麦 22 不同小穗位小花原基的发育不平衡, 叶鞘、茎秆及穗轴+颖壳的干物质转移到籽粒的过程均受抑制, 且中部和上部小穗位强势粒受到影响, 导致灌浆速率显著降低。抗旱品种中麦 36 在干旱胁迫下通过降低茎秆开花前营养器官贮藏干物质转运量, 提高开花后营养器官干物质积累量对籽粒贡献率应对干旱胁迫, 且干旱胁迫主要影响弱勢粒。

关键词: 小麦; 干旱胁迫; 强弱勢粒; 物质转运; 产量

Effects of drought stress on material transportation and grain yield at different panicle positions of winter wheat

CHEN Zhi-hao^{1,2}, WANG Yan-jie^{2*}, CHANG Xu-hong², WANG De-mei², LIU Xi-wei², YANG Yu-shuang²,
SHI Shu-bing^{1*}, ZHAO Guang-cai^{2*}

(1 College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang 830000, China; 2 Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China)

Abstract: 【Objectives】We investigated the variation characteristics of different wheat cultivars from aspect of spikelet development and dry matter accumulation and transportation under drought stress. 【Methods】A pot experiment was conducted in an artificial chamber, a conventional wheat cultivar “Jimai 22 (JM22)” and a

收稿日期: 2024-01-18 接受日期: 2024-04-07

基金项目: 财政部和农业农村部—国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-03-16)。

联系方式: 陈志豪 E-mail: 18399599296@163.com

* 通信作者 王艳杰 E-mail: wangyanjie@caas.cn; 石书兵 E-mail: shubshi@sina.com; 赵广才 E-mail: zhaogc1@163.com

drought-resistant cultivar “Zhongmai 36 (ZM36)” were used as materials. Drought stress lasted from late spikelet stage to maturity (WS, the soil moisture was 40%–45% of the field water capacity), and full soil moisture (80%–85% of field water capacity) was used as control. The floret primordia development at different spike positions, the dry matter accumulation before and after anthesis in different organs, and the grain-filling rate were determined, and the yield of superior and inferior grains at different spike positions was investigated. 【 Results 】

1) Drought stress accelerated the development of floret primordia in the central and apical spikelets, and reduced the number of floret primordia in the apical and basal spikelets of JM22, resulting in unbalanced spike development in JM22. However, drought stress had no significant effect on the development of floret primordia of ZM36. 2) For the drought resistant cultivar ZM36 under drought stress, the transportation amount and efficiency of pre-anthesis dry matter stored in vegetative organs (Pre-DT, and Pre-DTE) were significantly decreased by 34.8% and 33.2%, which severely reduced its contribution rate to grain (Pre-DCR), however, the post-anthesis dry matter accumulation (Post-DA) and its contribution rate to grain (Post-DCR) increased by 5.1% and 25.7%, respectively, for the conventional cultivar JM22, the Pre-DCR was increased by 32.1% while the Post-DA and Post-DCR decreased by 40.4% and 21.3%. So the post-anthesis dry matter accumulation dominant grain yield in ZM36, and pre-anthesis vegetative organ dry matter translocation decides the grain yield of JM22 under drought stress. The decrease of Pre-DCR in stem of ZM36 was higher than those in the other organs, while the increase of Pre-DCR in spike axis+glume of JM22 was the highest, which was 1.4 times of that in control. 3) Drought stress inhibited the dry matter transportation of leaf sheath, stem and spike axis+glume of JM22, resulting in a reduction of grain-filling rate, but drought stress only inhibited the dry matter transportation of steam and spike axis+glume of ZM36, without impacting its grain-filling rate. The decrease in grain number, single-grain weight and yield at different spike positions in JM22 caused by drought stress (7.6%, 15.9% and 24.3%) were higher than those of ZM36 (3.3%, 9.5% and 16.3%). The adverse effect of drought stress on JM22 was mainly happened in the superior grains, but on ZM36 was mainly in the inferior grains. 【 Conclusion 】 Drought stress decreases the grain yield of JM22 as it causes unbalanced development of floret primordia in different spike position, blocks the post-anthesis dry matter accumulation and translocation from leaf sheath, stem and spike axis+glume to superior grains in apical and central spikelet position, resulting in a significant decrease in the grain-filling rate. For cultivar ZM36, drought stress reduces the pre-anthesis vegetative organ dry matter translocation to grain, but increases the post-anthesis vegetative organ dry matter accumulation, so the adverse impact to yield mainly happened on the inferior grains, not reducing grain yield severely. Therefore, the study of drought stress is very important to ensure stable and high yield of wheat.

Key words: wheat; drought stress; superior and inferior grains; matter transportation; yield

小麦 (*Triticum aestivum*) 是三大谷物之一, 占世界粮食总产量的 30%。干旱是影响作物产量的主要因素, 干旱胁迫导致小麦减产幅度可达 10%~70%^[1]。在华北平原, 冬小麦生长季降雨量仅能满足其需水量的 25%~40%, 干旱已成为影响该地区小麦产量的最主要非生物胁迫因素^[2-3]。干旱胁迫下, 小麦生命周期缩短, 营养生长和生殖生长均受到抑制, 穗粒数和粒重减少, 进而导致产量降低^[4-5]。随着干旱胁迫程度的加剧, 小麦减产幅度加大^[6]。播种前干旱影响小麦发芽和出苗, 出苗后干旱减少分蘖数、株高和叶面积, 开花期干旱导致授粉受阻^[7], 降低可育小穗的比例和籽粒数^[4]; 拔节期干旱胁迫显著降低

小麦的有效穗数、穗粒数、千粒重、单株籽粒产量等^[8]; 灌浆期干旱影响籽粒淀粉和蛋白质合成, 减小籽粒大小, 影响产量和品质^[9]。

小麦穗部不仅是小麦同化物的储藏器官, 也是形成小花和籽粒的基础, 且籽粒在不同小穗位和粒位发育的不均衡, 严重制约着小麦产量的提高^[10]。不同小穗位粒数与粒重的分布具有近中优势, 即下、中部小穗的粒数和粒重均高于上部^[11-12]。随着小穗位的升高, 小麦的小穗结实粒数和小穗重在不同穗型小麦中呈现先增加后降低的变化趋势^[13-14]。根据粒位和开花时间, 前人多将开花较早的小花形成的第 1 花位和第 2 花位籽粒定义为强势粒, 开花迟的小花

形成的第 3 花位及以上花位籽粒定义为弱势粒^[15], 并发现弱势粒的粒重显著低于强势粒^[12-16]。Zhang 等^[5]发现在干旱胁迫的影响下, 顶部小穗位的强势粒和中部小穗位弱势粒显著减少, 并且小孢子期干旱胁迫导致顶部小穗的强势粒和中部小穗的弱势粒粒数降低的幅度较开花期干旱胁迫更大。

关于不同穗(粒)位籽粒数量和重量的影响因素, 前人研究大多集中在氮肥^[17]、播期^[18]、种植密度^[12, 19]、倒春寒^[20]等栽培措施和逆境条件。有关干旱对不同小穗位数量和重量的影响研究, 多集中在某一个生长阶段干旱的影响^[5], 而关于持续干旱胁迫对不同器官干物质转运及不同小穗位籽粒产量影响的研究还相对缺乏。因此, 通过研究各个器官干物质积累和转运, 不同小穗位小花原基发育动态、强势粒和弱势粒的灌浆速率及单穗产量等指标, 阐明持续干旱胁迫对干物质转运规律, 以及对不同小穗位籽粒产量形成机制的影响, 为优化小麦生产中的水分管理提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验于 2022—2023 年在中国农业科学院作物科学研究所(116°33'E, 39°96'N)自动防雨水肥控制池进行, 降水时防雨棚自动关闭, 避免自然降水影响试验水分, 其余时间为自然光照。试验区域属于温带大陆性气候。小区面积 3 m²。试验地土壤为砂壤土, 播种前 0—20 cm 土层土壤基础养分状况如下: pH 8.0, 有机质 17.72 g/kg, 全氮 1.04 g/kg, 速效磷 30.58 mg/kg, 速效钾 139.31 mg/kg。

1.2 试验设计

选用常规对照品种济麦 22 和抗旱品种中麦 36 为试验材料, 设置顶端小穗期到成熟期持续干旱胁迫(DS, 40%~45% FC, FC 为田间持水量)和对照处理(CK, 80%~85% FC)。各处理 3 个重复。于 2022-10-11 播种, 基本苗 225 万株/hm², 人工均匀点播。试验田统一底施 N 120 kg/hm², P₂O₅ 172.5 kg/hm², K₂O 67.5 kg/hm², 于拔节期追施 N 120 kg/hm², 然后少量浇水利于氮肥溶解进入土壤(灌水量忽略不计)。底墒水浇水量 1200 m³/hm², 越冬水浇水量 900 m³/hm²。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 小花原基发育动态 在水分处理后每隔 2~7 天, 每个处理选取长势一致的 5 株小麦主茎, 从底部到顶部对小穗进行顺序编号, 最底部的小穗编

号标为 1。将 1~6、7~12 和 13 以上小穗分别记为下部、中部和上部小穗位(图 1-a), 用体视显微镜(Zeiss, Stemi2000-C, 德国)观测小穗中小花原基状态和数量。将不同小穗上的第 1~2 位籽粒和第 3~5 位籽粒剥离出来(图 1-b), 分别作为强势粒和弱势粒^[17]。

1.3.2 干物质 于开花期和成熟期, 各个处理小区分别取 20 株小麦主茎, 按叶片、叶鞘、茎秆、穗轴+颖壳和籽粒分别取样, 放置到烘箱中 105℃ 杀青 30 min 后, 调至 75℃ 烘至恒重, 称量干物质重量(DMW)。

干物质转运与积累特征参数计算方法如下:

开花前营养器官贮藏干物质转运量(Pre-DT, pre-anthesis storage dry matter translocation, mg/株)=开花期营养器官干物质积累量-成熟期营养器官干物质积累量;

开花前营养器官贮藏干物质转运率(Pre-DTE, pre-anthesis storage dry matter transport efficiency)=开花前营养器官贮藏干物质转运量/开花期干物质积累量×100%;

开花前营养器官贮藏干物质转运量对籽粒的贡献率(Pre-DCR, pre-anthesis storage dry matter contribution ratio to grain)=开花前营养器官贮藏干物质转运量/成熟期籽粒干重×100%;

开花后干物质积累量(Post-DA, post-anthesis dry matter accumulation, mg/株)=成熟期籽粒干重-开花前

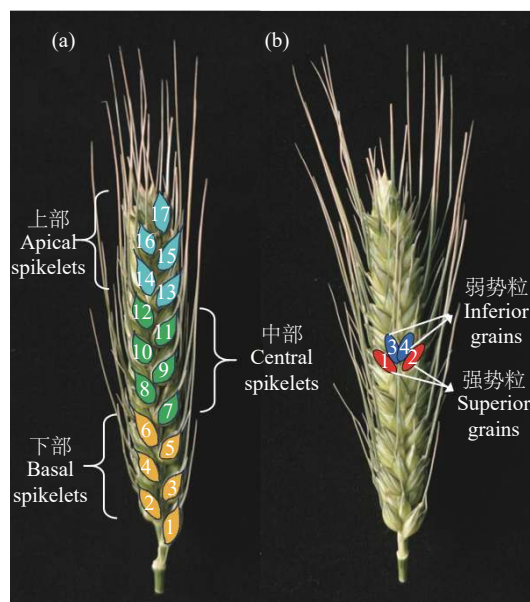


图 1 麦穗中的小穗位和强弱势粒示意图
Fig. 1 Schematic diagram of spikelets and superior and inferior grains in a wheat ear

营养器官贮藏干物质转运量;

开花后干物质积累量对籽粒的贡献率 (Post-DCR, post-anthesis dry matter contribution ratio to grain)=开花后干物质积累量/成熟期籽粒干重 $\times 100\%$

1.3.3 籽粒灌浆动态 抽穗期每个处理小区选取生长状况一致的小麦主茎标记, 在开花后 7、14、21、28、35 天取样, 每次取 20 株, 按照穗部不同小穗位收集强、弱势粒, 用烘箱 105°C 杀青 30 min 后, 将温度调至 75°C 烘至恒重, 称重, 观测籽粒灌浆动态。

1.3.4 籽粒数量和重量 成熟期每个处理小区选取 20 株小麦主茎, 自然风干后室内考种, 测量不同小穗位强弱势籽粒的数量和重量。

1.3.5 田间持水量测定 分别取 0—20、20—40 cm 土层土壤样品测定田间持水量, 分别维持两个水分处理: 干旱胁迫处理 (DS) 即土壤含水量保持田间持水量的 $40\%\sim 45\%$; 对照处理 (CK) 保持充分灌水, 土壤含水量为田间持水量的 $80\%\sim 85\%$ 。田间持水量的计算公式为:

$$X = (m_1 - m_2) / (m_2 - m_0) \times 100\%$$

式中: m_0 为烘干空铝盒质量, m_1 为烘干前铝盒+湿土样质量, m_2 为烘干后铝盒+干土样质量, 单位 (g)。

1.4 统计分析

采用 Excel 2022 软件处理数据, 用 DPS 统计分

析数据, 采用 Duncan 新复极差法进行多重比较 ($P < 0.05$ 为差异显著), 利用 Origin 2022 制作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对小花发育动态的影响

与 CK 处理相比, 干旱胁迫下, 不同品种穗中部的小花原基发育进程加快, 济麦 22 穗上部的小花原基发育进程也显著加快, 而中麦 36 穗中部和上部的小花原基发育进程在干旱胁迫与对照处理间无显著变化 (图 2)。不同处理下小花原基数量分布均呈现下部小花数量最多, 中部次之, 上部最少。干旱胁迫处理 7 天后, 两个品种的不同小穗位小花原基数量有所不同 (图 3), 干旱胁迫下, 中麦 36 的上部、中部和下部小穗位的小花原基数量均无显著差异; 济麦 22 的上和下部小穗位的小花原基数量均显著减少 ($P < 0.05$), 减少约 0.67 个, 中部小穗位的小花原基数量无显著差异。

2.2 干旱胁迫对干物质转运和积累的影响

2.2.1 成熟期干物质分配比例的差异 从图 4 总体来看, 各器官干物质分配比例为籽粒 $>$ 茎秆 $>$ 叶鞘 $\approx$ 颖壳+穗轴 $>$ 叶片。与 CK 处理相比, 干旱胁迫下中麦 36 籽粒占比显著降低 8.2%, 但茎秆、穗轴+颖壳的干物质占比分别显著提高了 2.8% 和 4.2%; 干旱胁迫下济麦 22 的籽粒和叶片干物质占比较 CK 处理



图 2 中麦 36 和济麦 22 在干旱和充分灌水处理下的小花原基发育动态图

Fig. 2 Development dynamics of floret primordia in ZM36 and JM22 under drought stress (DS) and (CK)

注: TS+7 表示顶端小穗期 7 天后, 其余以此类推。红色框表示充分灌水和干旱处理下小花原基发育速度差别较大。

Note: TS+7 indicates 7 days after the terminal spikelet (TS) stage, and the rest follows the same pattern. The red box indicates significant difference in the rate of floret primordia development between CK and DS.

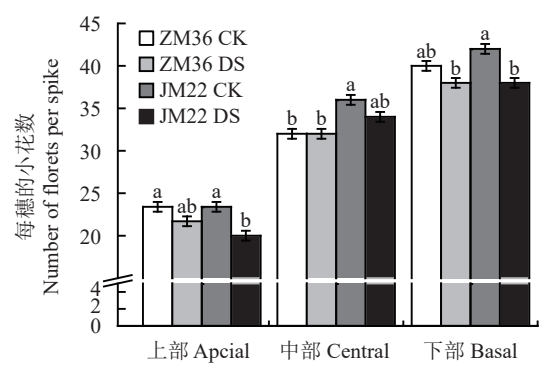


图3 干旱胁迫处理7天后不同小穗位每小穗的小花原基数量

Fig. 3 Floret primordia number at different spike positions at 7 days after drought stress

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。柱上不同小写字母表示同一部位处理间在 0.05 水平差异显著。
Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters above the bars indicate significantly different among treatments at the same position at 0.05 level.

分别显著降低了 11.1% 和 1.2%, 叶鞘、茎秆及穗轴+颖壳干物质占比均显著提高, 分别提高了 2.1%、3.6% 和 6.5%。可见, 不同品种均通过在茎秆和穗轴+颖壳中增加干物质占比以应对干旱胁迫, 而且济麦 22 茎秆和穗轴+颖壳的干物质占比增幅较中麦 36 分别高 0.8% 和 2.3%; 此外, 济麦 22 还通过减少叶片干物质占比、增加叶鞘干物质占比应对干旱胁迫。

2.2.2 开花前营养器官干物质转运和开花后干物质积累的差异 从表 1 中看出, 对于开花前营养器官贮藏干物质转运, 干旱胁迫下中麦 36 的 Pre-DT、Pre-DTE 和 Pre-DCR 分别较 CK 处理显著降低

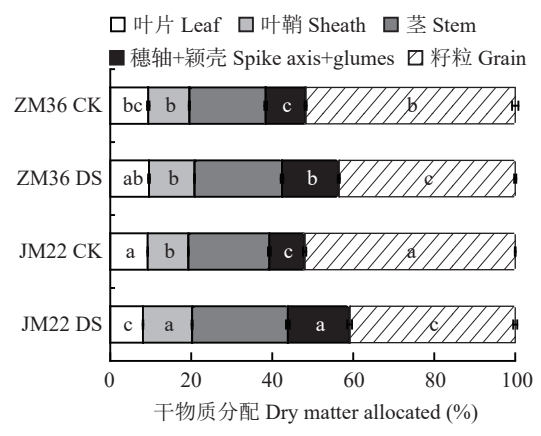


图4 成熟期不同器官干物质分配比例

Fig. 4 The proportion of dry matter allocated to different organs at maturity stage

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。柱中不同小写字母表示同一器官处理间在 0.05 水平差异显著。
Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters in a bars are significantly different indicate significantly different among treatments for the same organ at 0.05 level.

34.8%、33.2% 和 22.2%。而和 CK 比, 干旱胁迫下济麦 22 的 Pre-DT 无显著变化, Pre-DTE 降低 11.5%, Pre-DCR 提高 32.1%。对于开花后干物质积累, 干旱胁迫下中麦 36 的 Post-DA、Post-DCR 比 CK 分别显著提高 5.1%、25.7%, 济麦 22 的 Post-DA 和 Post-DCR 分别显著降低 40.4% 和 21.3%。可见, 与对照品种济麦 22 比较, 干旱胁迫下抗旱品种中麦 36 的开花前营养器官贮藏干物质对籽粒贡献率降低, 开花后干物质积累对籽粒贡献率显著提高。

2.2.3 不同营养器官开花前贮藏干物质转运和积累的差异 进一步分析发现 (图 5), 干旱胁迫下, 与济

表 1 干旱胁迫下不同品种干物质转运和积累对籽粒的贡献

Table 1 Contribution to grain of the dry matter translocation and accumulation in two cultivars under drought stress						
品种 Cultivar	处理 Treatment	Pre-DT (mg)	Pre-DTE (%)	Pre-DCR (%)	Post-DA (mg)	Post-DCR (%)
ZM36	CK	691.6 a	36.5 a	53.7 a	596.7 b	46.3 b
	DS	451.0 b	24.4 c	41.8 b	627.3 b	58.2 a
JM22	CK	569.1 c	30.2 b	39.9 b	858.4 a	60.1 a
	DS	569.3 c	26.7 c	52.7 a	511.4 c	47.3 b

注: ZM36—中麦36; JM22—济麦22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。Pre-DT—开花前营养器官贮藏干物质转运量; Pre-DTE—开花前营养器官贮藏干物质转运率; Pre-DCR—开花前营养器官贮藏干物质转运量对籽粒贡献率; Post-DA—开花后干物质积累量; Post-DCR—开花后干物质积累量对籽粒贡献率。同列数据后不同小写字母表示处理间在0.05水平差异显著。
Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Pre-DT—Transport amount of dry matter stored in vegetative organs before anthesis; Pre-DTE—Transport rate of dry matter stored in vegetative organs before anthesis; Pre-DCR—Contribution to grains of the transported dry matter from vegetative organ storage before anthesis; Post-DA—Dry matter accumulation in vegetative organs after anthesis; Post-DCR—Contribution to grains of the dry matter accumulated after anthesis. Values followed by different lowercase letters within a column are significantly different among treatments at 0.05 level.

麦 22 相比, 中麦 36 的 Pre-DT 和 Pre-DTE 降低主要由叶片的 Pre-DT 和 Pre-DTE 降低引起, Pre-DCR 降低主要受茎秆 (显著降低 56.3%) 影响, 济麦 22 Pre-DCR 增加主要由穗轴+颖壳的 Pre-DCR 的增加引起。干旱胁迫促使对照品种穗轴和颖壳的 Pre-DT 显著增加 77.1%, Pre-DCR 提高了 1.4 倍。

2.3 干旱胁迫对不同小穗位强势粒和弱势粒灌浆速率的影响

干旱胁迫对不同小穗位籽粒的灌浆速率影响较大 (图 6)。干旱胁迫使籽粒平均灌浆速率降低 15%, 其中强势粒的灌浆速率降低 6%, 弱势粒降低 24%, 可见弱势粒受干旱胁迫的影响较大。在强势粒中,

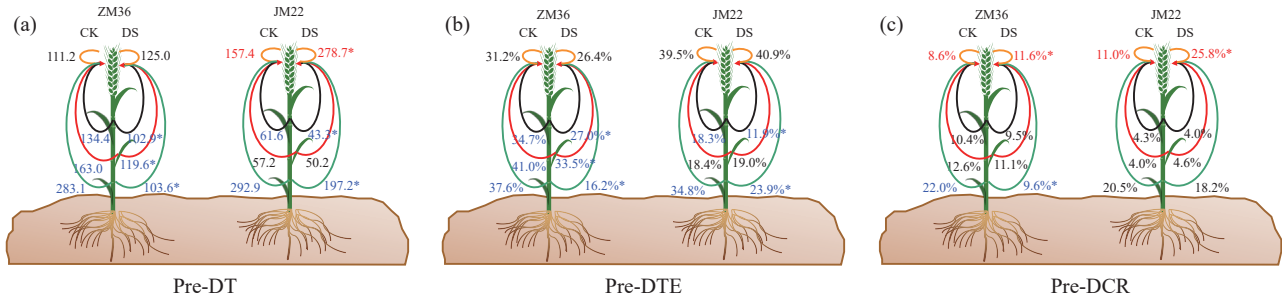


图 5 干旱胁迫下两品种小麦不同器官花前干物质积累 (a)、运转 (b) 及对籽粒的贡献 (c)

Fig. 5 Accumulation (a) and transportation (b) of dry matter in different organs before anthesis and the contribution to grains (c) of two wheat cultivars under drought stress

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。绿色、红色、黑色、橙色线条分别指茎秆、叶片、叶鞘、穗轴+颖壳。红色加*表示干旱胁迫下干物质转运指标较 CK 显著增加, 蓝色加*表示干旱胁迫下干物质转运指标较 CK 显著降低, 黑色字体表示无显著差异。显著性差异均为 0.05 水平。

Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. The green, red, black, and orange lines represent stem, leaf, sheath, and spike axis+glumes. The red plus *, and blue plus * indicate significant increase, and decrease ($P < 0.05$), respectively, and black indicates no significant difference, compared to CK.

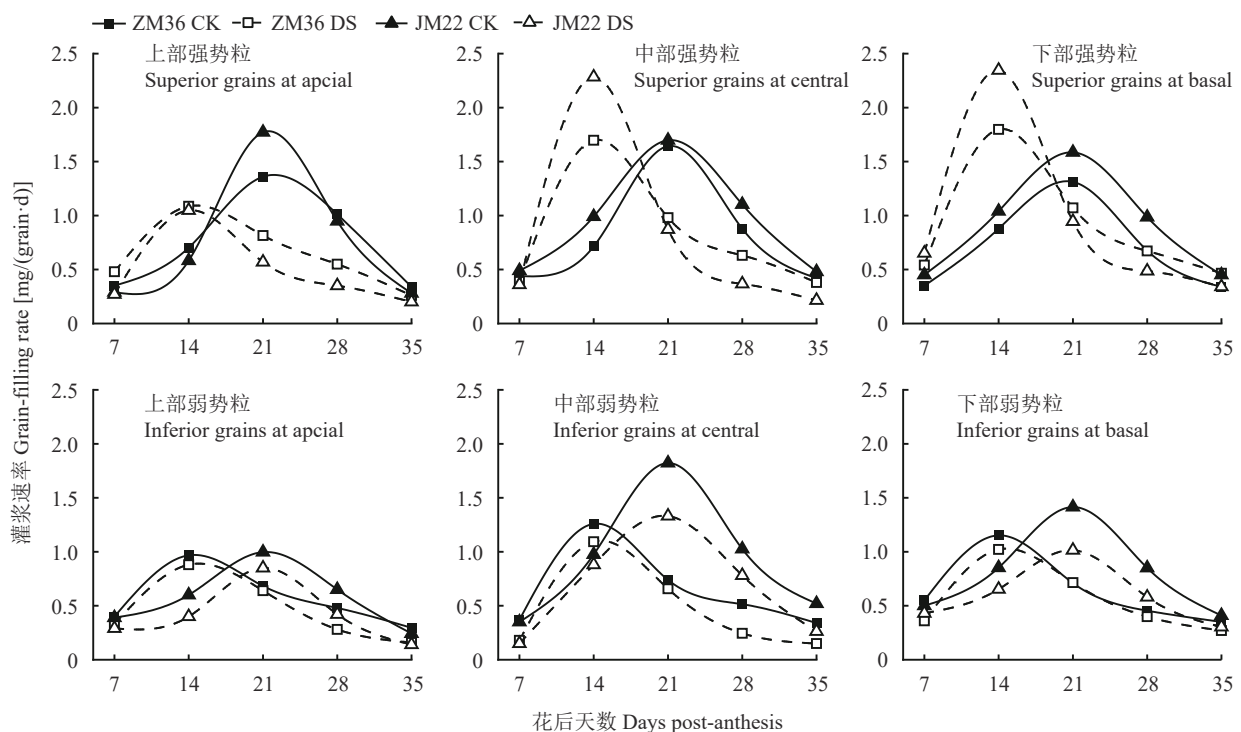


图 6 干旱胁迫下上部、中部和下部小穗位强势和弱势籽粒灌浆速率

Fig. 6 Grain-filling rate of superior and inferior grains at apical, central and basal spike positions under drought stress

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。

Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress.

干旱胁迫导致两个品种的最大灌浆速率出现的时间提前了 7 天。济麦 22 的平均灌浆速率降低 42%，中麦 36 降低 16%，济麦 22 灌浆速率的降低主要由上部强势粒引起，表明济麦 22 灌浆受干旱胁迫影响大于中麦 36。

2.4 干旱胁迫对单穗产量及其构成的影响

干旱胁迫对不同品种穗粒数、单粒重和单穗产量的影响趋势基本一致，3 个指标均在干旱胁迫下显著降低 (图 7)。中麦 36 的穗粒数、单粒重和单穗产量分别降低 3.3%、9.5% 和 16.3%；济麦 22 的穗粒数、单粒重和单穗产量分别降低 7.6%、15.9% 和 24.3%。

2.4.1 干旱胁迫对不同小穗位强弱势粒数量的影响

干旱胁迫下中麦 36 的穗上、下部强势粒和穗上、

中部弱势粒数量较 CK 显著降低，分别下降 20.9%、12.6% 和 29.6%、22.6%；济麦 22 穗上部强势粒和中部弱势粒数量较 CK 显著降低，分别降低 11.2% 和 15.6% (图 8)。因此，两个品种穗粒数降低均受上部强势粒和中部弱势粒影响，但中麦 36 还受上部弱势粒影响，济麦 22 受上部强势粒影响较大。

2.4.2 干旱胁迫对不同小穗位强弱势粒重量的影响

干旱胁迫下，中麦 36 的穗上、下部强势粒和穗上、中部弱势粒粒重较 CK 显著降低，分别下降 12.5%、9.8% 和 9.3%、14.1%；济麦 22 的穗上、中、下部强势粒和穗中、下部弱势粒粒重较 CK 显著降低，分别下降 19.8%、21.9%、17.2% 和 15.1%、11.4% (图 9)。因此，两个品种粒重降低均受上、下部强势粒和中部弱势粒影响，但中麦 36 还受上部弱势粒影响，济

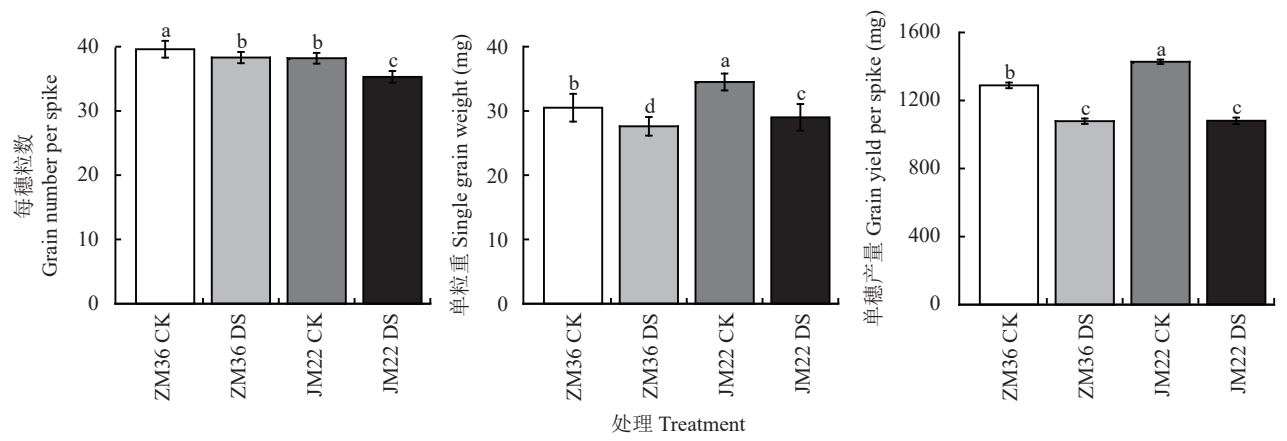


图 7 干旱胁迫下不同品种穗粒数、单粒重和单穗产量

Fig. 7 Grain number, single grain weight and yield at different spike positions of different cultivars under drought stress

注：ZM36—中麦 36；JM22—济麦 22；CK—充分灌水；DS—干旱胁迫。柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

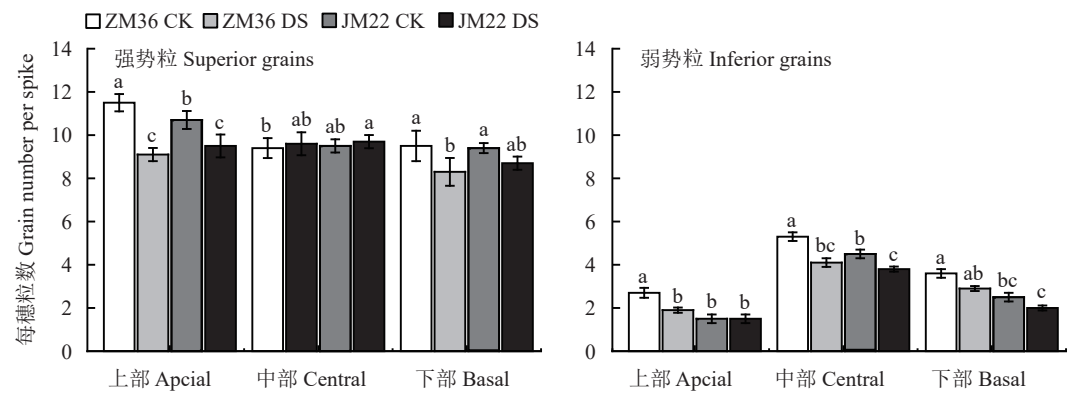


图 8 干旱胁迫下不同小穗位强弱势粒数量

Fig. 8 Number of superior and inferior grains at different spike position under drought stress

注：ZM36—中麦 36；JM22—济麦 22；CK—充分灌水；DS—干旱胁迫。柱上不同小写字母表示同一部位处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among treatments at the same position ($P<0.05$).

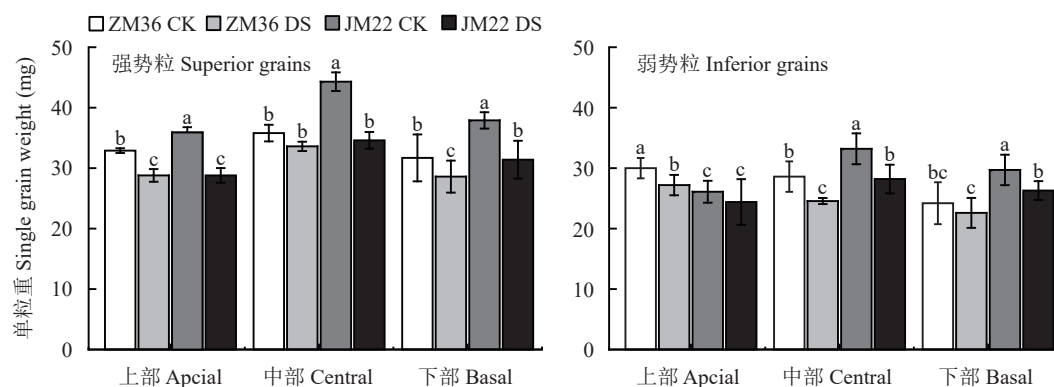


图 9 干旱胁迫下不同小穗位强弱势粒重量

Fig. 9 Single weight of superior and inferior grains at different spike positions under drought stress

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。柱上不同小写字母表示同一部位处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among treatments at the same position ($P < 0.05$).

麦 22 受中部强势粒和下部弱势粒影响较大。

2.4.3 干旱胁迫对不同小穗位单穗产量的影响 干旱胁迫下, 中麦 36 的穗上、下部强势粒和穗上、中、下弱势粒单穗产量较 CK 显著降低, 分别下降了 9.7%、20.6% 和 36.6%、33.4%、25.5%, 其中弱势粒的影响更大, 且主要表现为上部弱势粒的影响 (图 10)。济麦 22 的穗上、中、下部强势粒及穗中、下部弱势粒单穗产量较 CK 显著降低, 分别下降 28.9%、20.2%、23.1% 和 28.7%、30.1%, 其中强势粒的影响较大, 且主要表现为上部强势粒的影响。

3 讨论

3.1 干旱胁迫对小花发育动态及穗粒数的影响

干旱胁迫对小花发育动态的影响, 取决于干旱

胁迫发生的时间与小花发育状态^[21]。大量研究认为, 胁迫会造成穗茎同化物竞争, 导致穗部同化物减少, 从而加速小花退化, 减少穗粒数^[22-24]。本研究中, 持续干旱胁迫使中麦 36 和济麦 22 的茎秆干物质占比分别显著增加了 2.8% 和 3.6%, 而穗部 (穗轴、颖壳和籽粒) 干物质占比分别显著降低了 4.04% 和 4.57%, 穗茎同化物竞争加剧, 导致中麦 36 和济麦 22 的穗粒数分别降低 3.3% 和 7.6%。也有研究表明, 不同小穗位的小花发育速率不一致^[25], 干旱胁迫会使中部小穗位小花发育速度明显快于上部和下部, 导致上部和下部小穗位小花数量受干旱胁迫的影响程度更大^[26]。本研究结果表明, 干旱胁迫导致穗部发育不平衡, 加速了穗中部小花发育进程, 而上部和下部小花发育相对滞后, 导致上部和下部的小花原基数量显著下降, 且对照品种济麦 22 受影

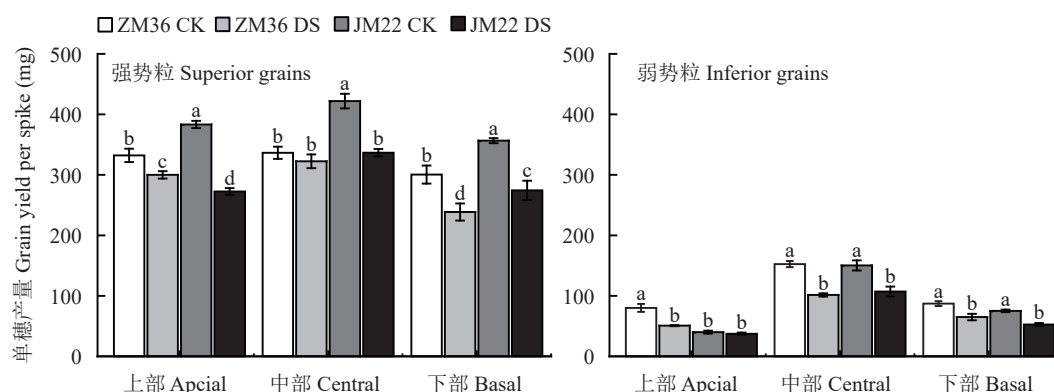


图 10 干旱胁迫下不同小穗位单穗产量

Fig. 10 Grain yield at different spike positions under drought stress

注: ZM36—中麦 36; JM22—济麦 22; CK—充分灌水; DS—干旱胁迫。柱上不同小写字母表示同一部位处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: ZM36—Zhongmai 36; JM22—Jimai 22; CK—Full irrigation; DS—Drought stress. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among treatments at the same position ($P < 0.05$).

响大于抗旱品种中麦 36, 与前人^[26]研究结果一致。Zhang 等^[5]研究发现, 干旱胁迫下不同抗旱品种小麦下部和上部小穗的强势粒和中部小穗的弱势粒粒数减少。本研究中, 干旱胁迫下两品种穗中部弱势粒粒数都下降, 对中麦 36 上部弱势粒影响较大, 而对济麦 22 上部强势粒影响较大。说明干旱胁迫使小花退化加速, 最后导致对照品种强势粒穗粒数减少, 而抗旱品种弱势粒穗粒数减少。

3.2 干旱胁迫对不同器官干物质积累和转运的影响

成熟期干物质占比结果显示, 干旱胁迫下济麦 22 的籽粒干物质质量占比较 CK 降低程度 (11.1%) 比中麦 36 大 (8.2%), 这是由于济麦 22 的叶鞘、茎秆及穗轴+颖壳干物质转运均受到抑制, 且主要为开花前营养器官积累的干物质受到抑制, 而中麦 36 仅茎秆和穗轴+颖壳的干物质运输受阻, 且主要为开花后合成的干物质受阻, 导致对照品种粒重显著降低。不同时期干旱胁迫对小麦生长发育和干物质积累及转运的影响不同^[27]。Liu 等^[3]发现灌浆期干旱胁迫使籽粒干物质质量占比显著降低, 但返青拔节期和拔节开花期干旱胁迫导致籽粒干物质质量占比显著增加。本研究是在拔节到成熟期干旱胁迫处理下, 发现籽粒干物质占比较 CK 显著降低。

开花后干物质的积累和开花前营养器官贮藏干物质的转运, 是影响小麦籽粒产量的重要因素^[28], 干旱胁迫导致开花前营养器官贮藏干物质的转运量降低 6.3%, 而开花后干物质积累量对籽粒的贡献率增加 2.7%^[29]。本研究发现, 抗旱性不同的品种对干旱胁迫的响应不同, 干旱胁迫下济麦 22 将较多的开花前营养器官贮藏的干物质转移到籽粒中, 而中麦 36 开花后干物质积累量对籽粒的贡献率更大, 与前人^[29]研究结果一致, 这也体现了抗旱品种对水分亏缺的响应特征。Liu 等^[3]发现抗旱品种在拔节—开花期干旱胁迫下, Pre-DT、Pre-DTE 显著降低, 而对照品种无明显变化。可见, 拔节后干旱胁迫对不同品种开花前营养器官贮藏干物质转运及籽粒贡献率的影响, 主要为拔节到开花期干旱的影响。

丁彤彤等^[29]研究发现干旱胁迫下所有基因型小麦旗叶、叶+茎+鞘 Pre-DT 均有所降低, Pre-DTE、Post-DCR 均显著降低。本研究发现, 抗旱品种中麦 36 的 Pre-DT、Pre-DTE 和 Pre-DCR 均降低, 其降低主要受茎秆影响, 茎秆的 Pre-DCR 降低了 56.3%, 对照品种则相反, 干旱胁迫导致穗轴+颖壳的 Pre-

DT 显著增加 77.1%, 其 Pre-DCR 提高 1.4 倍, 说明干旱胁迫下抗旱品种主要靠开花后干物质积累形成产量, 而对照品种主要靠开花前营养器官贮藏干物质转运形成产量。

3.3 干旱胁迫对不同小穗位强弱势粒重的影响

梁海燕^[30]研究发现, 小麦弱势粒比强势粒灌浆需要更多的能量, 且弱势粒对水分的敏感性显著高于强势粒。本研究表明, 与对照相比, 干旱胁迫会导致籽粒灌浆速率平均降低 15%, 其中强势粒降低 6%, 弱势粒降低 24%, 表明干旱胁迫对弱势粒的影响大于强势粒, 也验证了弱势粒对水分等环境较为敏感这一结论^[30]。水分亏缺会显著提高籽粒前期灌浆速率, 降低后期灌浆速率, 不利于中后期粒重积累, 导致粒重降低, 影响小麦产量^[31]。本研究发现干旱胁迫导致不同小穗位的籽粒最大灌浆速率提前 7 天, 济麦 22 的平均灌浆速率下降了 42%, 降幅较中麦 36 较大。此外, 济麦 22 的穗上部和中部强势粒较 CK 降幅较大, 中麦 36 的穗上部弱势粒较 CK 降幅较大。Zhang 等^[5]研究发现, 干旱胁迫对不同抗旱品种不同小穗位粒重的影响主要体现在上部强势粒和中部弱势粒, 与本研究结果不同, 这可能与干旱胁迫阶段和程度不一致有关。

4 结论

干旱胁迫下, 抗旱性不同的两个品种的干物质积累与转运及不同小穗位的小花原基发育动态、灌浆速率、单穗粒数和重量受到的影响不同。抗旱品种中麦 36 通过降低开花前茎秆贮藏的干物质转运量, 提高花后干物质积累量对籽粒贡献率应对干旱胁迫, 因而不同小穗位小花原基发育较为平衡, 籽粒平均灌浆速率降低 16%, 且干旱胁迫主要影响弱势粒; 而济麦 22 通过提高开花前穗轴和颖壳贮藏的干物质转运量, 降低开花后干物质积累量对籽粒的贡献率应对干旱胁迫, 导致中上部小穗位小花原基发育较快, 籽粒平均灌浆速率降低 42%, 且干旱主要影响中部和上部穗位强势粒。

参 考 文 献:

- [1] Curtis T, Halford N G. Food security: The challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety[J]. *Annals of Applied Biology*, 2014, 164(3): 354–372.
- [2] Fang Q X, Ma L, Green T R, et al. Water resources and water use efficiency in the North China Plain: Current status and agronomic management options[J]. *Agricultural Water Management*, 2010, 97(8): 1102–1116.

- [3] Liu E K, Mei X R, Yan C R, *et al.* Effects of water stress on photosynthetic characteristics, dry matter translocation and WUE in two winter wheat genotypes[J]. *Agricultural Water Management*, 2016, 167: 75–85.
- [4] 刘北城, 张艳艳, 戎亚思, 等. 干旱胁迫下喷施14-羟基芸苔素甾醇对冬小麦穗花发育及碳氮代谢的调控[J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(6): 1004–1015.
Liu B C, Zhang Y Y, Rong Y S, *et al.* Regulation of spraying 14-hydroxylated brassinosteroid on spike and fertile floret development and carbon and nitrogen metabolism of winter wheat under drought stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2021, 27(6): 1004–1015.
- [5] Zhang Z, Huang J, Gao Y M, *et al.* Suppressed ABA signal transduction in spike promotes sucrose utility in stem and reduces grain number in wheat under water stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(22): 7241–7256.
- [6] 鲁英超, 李娜, 姜颖. 干旱胁迫对小麦形态与生理指标及产量影响的研究进展[J]. *现代农业科技*, 2023, (16): 10–13.
Lu Y C, Li N, Jiang Y. Research progress on effects of drought stress on wheat morphology, physiological indexes and yield[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2023, (16): 10–13.
- [7] Nawaz F, Ahmad R, Waraich E A, *et al.* Nutrient uptake, physiological responses, and yield attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.) exposed to early and late drought stress[J]. Taylor & Francis Group, 2012, 35(6): 961–974.
- [8] 杨文平, 单长卷, 胡喜巧, 李杰. 土壤干旱对冬小麦拔节期叶片碳代谢的影响[J]. *河南农业科学*, 2008, 37(9): 20–22.
Yang W P, Shan C J, Hu X Q, Li J. Effects of soil drought on carbon metabolism of winter wheat during jointing stage[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2008, 37(9): 20–22.
- [9] Wardlaw I F, Willenbrink J. Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling[J]. *New Phytologist*, 2000, 148(3): 413–422.
- [10] 贺明荣, 王振林, 张杰昌. 小麦开花后光合物质在不同穗位间的分配及其与穗粒重的关系[J]. *作物学报*, 2000, 26(2): 190–194.
He M R, Wang Z L, Zhang J C. Distribution of photoassimilate to different parts of wheat ear after anthesis and its relation to kernel weight per ear[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(2): 190–194.
- [11] 马冬云, 郭天财, 王晨阳, 等. 冬小麦品种粒重和淀粉特性的穗粒位差异分析[J]. *麦类作物学报*, 2010, 30(6): 1076–1079.
Ma D Y, Guo T C, Wang C Y, *et al.* Effect of spikelet and grain position on grain weight and starch property of winter wheat varieties[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2010, 30(6): 1076–1079.
- [12] 屈会娟, 李金才, 沈学善, 等. 播种密度对冬小麦不同穗位与粒位结实粒数和粒重的影响[J]. *作物学报*, 2009, 35(10): 1875–1883.
Qu H J, Li J C, Sheng X S, *et al.* Effects of plant density on grain number and grain weight at different spikelets and grain positions in winter wheat cultivars[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(10): 1875–1883.
- [13] 茹振钢, 李淦, 胡铁柱, 栗利波. 强筋小麦不同穗位及花位籽粒粒重和品质的变化[J]. *麦类作物学报*, 2006, 26(5): 134–136.
Ru Z G, Li G, Hu T Z, Li L B. Analysis of grain weight and quality at different floret position of strong glutinin wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(5): 134–136.
- [14] 黄开红, 卞祖华, 石伟旗, 等. 小麦粒重分布特性及争重分析[J]. *江苏农业科学*, 1992, 20(2): 8–9.
Huang K H, Bian Z H, Shi W Q, *et al.* Distribution characteristics of wheat grain weight and weight competition analysis[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 1992, 20(2): 8–9.
- [15] 李艳霞, 杨卫兵, 尹燕桦, 等. 小麦小穗不同粒位粒重形成的生理特性差异[J]. *作物学报*, 2019, 45(11): 1715–1724.
Li Y X, Yang W B, Yin Y P, *et al.* Difference of physiological characteristics of grain weight at various kernel positions in wheat spikelets[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(11): 1715–1724.
- [16] 李豪圣, 曹新有, 宋健民, 等. 不同小麦品种粒重和蛋白质含量的穗粒位效应分析[J]. *作物学报*, 2017, 43(2): 238–252.
Li H S, Cao X Y, Song J M, *et al.* Effects of spikelet and grain positions on grain weight and protein content of different wheat varieties[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(2): 238–252.
- [17] 严美玲, 殷岩, 姜鸿明, 等. 氮肥用量对小麦籽粒粒重及淀粉含量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(6): 1011–1015.
Yan M L, Yin Y, Jang H M, *et al.* Effect of nitrogen amount on grains weight and amylose, amylopectin content of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(6): 1011–1015.
- [18] 李梅. 播种期对强筋小麦品种不同穗(粒)位产量和品质性状的影响[D]. 山东泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2020.
Li M. Effects of sowing dates on grain yield and quality traits at different spikelet (grain) position of strong gluten wheat cultivars[D]. Tai'an, Shandong: MS Thesis of Shandong Agricultural University, 2020.
- [19] 梁翠丽, 田向东, 海江波, 等. 播种密度与播种方式对小麦不同穗位结实特性及产量的影响[J]. *西北农业学报*, 2021, 30(6): 796–806.
Liang C L, Tian X D, Hai J B, *et al.* Effects of seeding rate and sowing mode on fruiting characters and yield of different spikelet positions in wheat[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2021, 30(6): 796–806.
- [20] 陈翔, 于敏, 王捧娜, 等. 药隔期倒春寒对小麦主茎穗不同穗粒位结实数与粒重的影响[J]. *中国农业气象*, 2023, 44(7): 575–587.
Chen X, Yu M, Wang P N, *et al.* Effects of late spring coldness during the anther differentiation period on grain number and weight of wheat main stem at different spikelet and grain position[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(7): 575–587.
- [21] Zhang Z, Li J, Hu N Y, *et al.* Spike growth affects spike fertility through the number of florets with green anthers before floret abortion in wheat[J]. *Field Crops Research*, 2021, 260: 108007.
- [22] Ferrante A, Savin R, Slafer G A. Is floret primordia death triggered by floret development in durum wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(10): 2859–2869.
- [23] Foulkes M J, Slafer G A, Davies W J, *et al.* Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(2): 469–486.
- [24] González F G, Miralles D J, Slafer G A. Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4889–4901.
- [25] Hanif M, Langer R H M. The vascular system of the spikelet in wheat

- (*Triticum aestivum*)[J]. *Annals of Botany*, 1972, 36(4): 721–727.
- [26] Guo Z, Schnurbusch T. Variation of floret fertility in hexaploid wheat revealed by tiller removal[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(19): 5945–5958.
- [27] 姜东, 谢祝捷, 曹卫星, 等. 花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(2): 175–182.
- Jang D, Xie Z J, Cao W X, *et al.* Effects of post-anthesis drought and waterlogging on photosynthetic characteristics and substance movement of winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2): 175–182.
- [28] 田中伟, 王方瑞, 戴廷波, 等. 小麦品种改良过程中物质积累转运特性与产量的关系[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(4): 801–808.
- Tian Z W, Wang F R, Dai T B, *et al.* Characteristics of dry matter accumulation and translocation during the wheat genetic improvement and their relationship to grain yield[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(4): 801–808.
- [29] 丁彤彤, 李朴芳, 曹丽, 等. 干旱胁迫下不同基因型小麦干物质转运对产量形成的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2021, 39(6): 62–72.
- Ding T T, Li P F, Cao L, *et al.* Effects of dry matter transport on yield formation in different wheat genotypes under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2021, 39(6): 62–72.
- [30] 梁海燕. 干旱胁迫对小麦籽粒灌浆的影响及其与激素的关系[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2016.
- Liang H Y. Effect of drought on grain filling of wheat and the relationship of that with hormones[D]. Yangling, Shaanxi: MS Thesis of Northwest A&F University, 2016.
- [31] 惠海滨, 林琪, 刘义国, 等. 灌水对超高产麦田小麦灌浆期旗叶和籽粒糖含量与产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(5): 887–893.
- Hui H B, Lin Q, Liu Y G, *et al.* Effect of irrigation on sugar content and yield of flag leaf and grain in super-high-yield wheat field during grain-filling stage[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(5): 887–893.