

不同倍体春小麦非水力根信号特征初探

张 婷¹, 熊有才²

(1. 内江师范学院 招生就业处, 四川 内江 641112;

2. 兰州大学 干旱与草地生态教育部重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

摘要: 为了比较不同倍体小麦品种的非水力根信号(non-hydraulic root signal, nHRS), 揭示其在干旱条件下与产量稳定性的关系, 采用盆栽试验, 在土壤逐渐干旱条件下跟踪测量六倍体小麦(高原 602 和陇春 8139)、四倍体小麦(DM22 和 DM31)及二倍体小麦(MO1 和 MO4)响应土壤干旱的 nHRS 特征。测量其在充分供水(WW, 土壤含水量为 80%)及严重干旱(SD, 土壤含水量为 45%)处理下收获时的水分利用效率和籽粒产量。结果显示, 六倍体小麦(高原 602 和陇春 8139)、四倍体小麦(DM22 和 DM31)及二倍体小麦(MO1 和 MO4)nHRS 开始和消失的土壤含水量值及其阈值(TR)存在差异, 且六倍体品种(高原 602 和陇春 8139)nHRS 开始和消失的 TR 范围(分别为 68.1%~35.6% 和 71%~35.6%)明显宽于二倍体(MO1 和 MO4)(分别为 53.6%~45.8% 和 53.4%~45.6%)和四倍体(DM22 和 DM31)(分别为 58.2%~42% 和 57.2%~41%)。同时, 六倍体小麦(陇春 8139 和高原 602)表现出较高的水分利用效率(WUE)和较稳定的籽粒产量维持率(MRGY 分别为 66.9% 和 60.4%)。因此, 土壤干旱时, 六倍体小麦(高原 602 和陇春 8139)的产量和 WUE 较高可能与非水力根信号土壤含水量阈值范围较宽有关。研究结果有助于在基因型水平讨论非水力根信号及其阈值范围对小麦产量的影响。

关键词: 小麦; 非水力根信号; 水分利用效率; 籽粒产量维持率

中图分类号: S512.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2013)07-0006-05

Non-hydraulic Root Signal Characteristics of Spring Wheat with Different Ploidies

ZHANG Ting¹, XIONG You-cai²

(1. Admission Employment Department of Neijiang Normal University, Neijiang 641112, China;

2. The State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: In order to compare the non-hydraulic root signal (nHRS) of wheat varieties with different ploidies and reveal its relation with yield stability under drought conditions, the pot experiment was used to track the nHRS characteristics responding to soil drought in hexaploid wheat (Gaoyuan 602 and Longchun 8139), tetraploid wheat (DM22 and DM31) and diploid wheat (MO1 and MO4). The water use efficiency and grain yield were measured in full water treatment (WW, soil moisture content 80%) and severe drought treatment (SD, soil moisture content 45%) at the harvest period. The results showed that the soil water content value and its threshold range (TR) of nHRS beginning and disappearing were different among hexaploid wheat, tetraploid wheat and diploid wheat. The nHRS beginning and disappearing TR range of hexaploid varieties (68.1% - 35.6% and 71% - 35.6%) was apparently wider than that of diploid (53.6% - 45.8% and 53.4% - 45.6% respectively) and tetraploid (58.2% - 42% and 57.2% - 41% respectively)

收稿日期: 2013-03-11

基金项目: 国家公益性行业(气象)科研专项项目(GYHY201106029-2)

作者简介: 张 婷(1984-), 女, 辽宁鞍山人, 讲师, 硕士, 主要从事植物抗旱对策与机理研究。E-mail: 455393768@qq.com

wheat. At the same time, the hexaploid wheat showed higher water use efficiency (WUE) and stable maintenance rate of grain yield (MRGY were 66.9% and 60.4% respectively). This suggested that the high yield and WUE of hexaploid wheat (Gaoyuan 602 and Longchun 8139) might be related to the wider range of nHRS value. The research results might be helpful for discussing the effect of nHRS and its threshold range on wheat yield in genotype level.

Key words: wheat; nHRS; WUE; MRGY

植物的非水力根信号(non-hydraulic root signal, nHRS)是指在植物遇到水分胁迫时,叶片气孔导度显著下降而叶片水分状况却没有发生显著变化的现象。它在植株适应干旱逆境中具有重要作用,在即将发生干旱并且植株处于良好的水分状态时,非水力根信号可以诱导地上部叶片降低气孔开度以适应干旱环境,这是一种典型的早期干旱预警机制^[1-6]。非水力根信号的载体主要是一些化学物质,现在普遍认为是脱落酸(ABA)和木质部液流 pH 值等^[7-14]。有研究表明,具有较低的根冠比和较好的稳产性的大豆品种可能与非水力根信号土壤含水量阈值范围较宽有关^[15]。目前对于 nHRS 的研究大部分集中在分子、细胞和植株水平上,而针对小麦自身遗传特质的研究较少。为此,本研究比较了不同倍体小麦品种的 nHRS,揭示其在干旱条件下与产量稳定性的关系,以期小麦旱地育种与栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料:近缘种二倍体野生小麦品种 MO1 和 MO4(基因型为 AA)、四倍体野生小麦品种 DM22 和 DM31(基因型为 AABB),现代春小麦品种六倍体高原 602 和陇春 8139(基因型为 AABBDD)

1.2 试验设计

采用盆栽土培方法。选择直径 26 cm,深 30 cm 型号的圆柱形塑料盆共计 128 个,每盆装土 13.5 kg,桶质量 1.8 kg。土壤取自田间耕作层,土壤类型为黄绵土,过 0.5 cm 孔径筛,每盆加 0.07 kg/L 过磷酸钙 200 mL。为了防止根系盘结,盆底铺上约 5 cm 厚的砂土。同时在土壤表层覆以塑料薄膜以防土表蒸发。精选种子,置于冰箱春化后于 3 月 20 日手工点播,将所有 6 个品种全部种在同一盆内(混栽),三叶一心时定苗,每盆定苗 18 株(每个品种 3 株)。空气干燥度 ≥ 4.00 ,田间持水量为 26.6%。

控水测产试验:自苗期开始控水处理,至全生育期结束为止,成熟时收获植株样品并测产。共设置 2 个水分处理:①以充分供水(WW)为对照(CK),

土壤含水量保持在田间持水量(FC)的 80%;②严重干旱(SD),土壤含水量为 FC 的 45%;重复 5 次。

非水力根信号 nHRS 跟踪试验:在土壤逐渐干旱条件下跟踪测量 6 个品种响应土壤干旱的 nHRS 特征。跟踪开始前,所有试验材料保持充分供水状态(土壤含水量保持在田间持水量的 80%);开始时,每个品种各取 20 桶,分为 4 组,每组 5 桶,4 组分别记作 FC80%(CK)、FC72%、FC60%、FC50%,平衡 2 d 后再逐渐降低其土壤含水量,每天下降梯度约为 FC 的 3%。

1.3 测定项目与方法

土壤相对含水量测定:采用称质量法和烘干法测定,播种装土前用烘干法测量每盆内干土的质量,在跟踪观察的每一个时期用称质量法测算土壤相对含水量。

叶绝对含水量采用烘干法测定;叶相对含水量采用通用方法计算:叶相对含水量(RWC)=(叶鲜质量-叶干质量)/(叶饱和质量-叶干质量)。

叶片气孔导度测定:采用美国 CIA 公司生产的 CIRAS-1 便携式光合仪测量,于 nHRS 跟踪试验期的每天 9:30-11:30 测定供试材料的叶片气孔导度。各处理 5 次重复;记录当时的土壤含水量。

nHRS 和水力根信号(HRS)确定^[5,16]:在土壤水分下降初期,叶片气孔导度和叶片相对含水量均与充分供水时水平接近,植株生长良好。随着土壤逐渐干旱,气孔导度开始下降,而叶片相对含水量仍保持与对照接近,由此判断非水力根信号出现。土壤进一步干旱,气孔导度持续降至较低水平,此时叶片相对含水量开始下降,作为 nHRS 结束而 HRS 出现的标志。

水分利用效率(WUE)(g/L)=籽粒产量/生育期耗水量。其中,籽粒产量为每盆收获的全部有效籽粒的干物质质量。每处理重复 5 次。

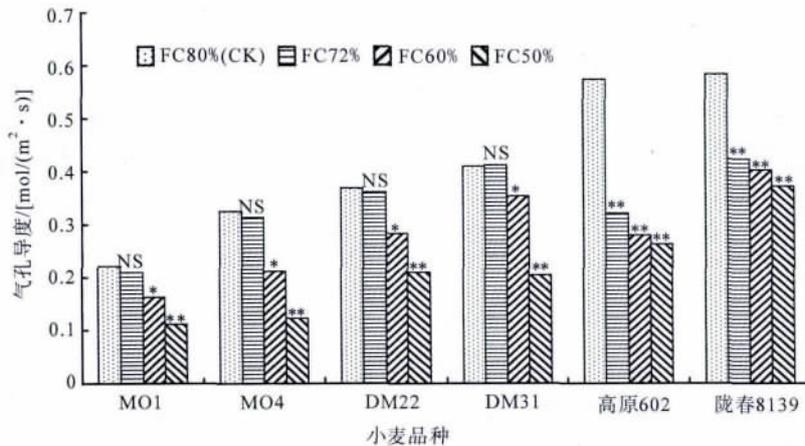
籽粒产量维持率(maintenance rate of grain yield,MRGY)=干旱条件下的籽粒产量/充分供水时的籽粒产量 $\times 100\%$ 。MRGY 用来表征干旱条件下作物的稳产性。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下不同倍体小麦的气孔导度及叶片相对含水量变化

从图 1 可以看出,六倍体品种(高原 602 和陇春 8139)在 FC72%、FC60%、FC50% 土壤水分条件下气孔导度较 CK 极显著降低($P < 0.01$),叶片含水

量下降不明显,说明此时出现明显的 nHRS 现象;二倍体(MO1, MO4)和四倍体品种(DM22, DM31)气孔导度与 CK 比表现为 FC60% 处理显著下降($P < 0.05$)(图 1),叶片水分含量并没有明显变化(图 2)。各品种 FC50% 处理气孔导度均极显著下降($P < 0.01$),叶片含水量也显著下降($P < 0.05$),标志着 nHRS 消失, HRS 出现。



与 CK 比, NS 为无显著差异, * 为显著差异, ** 为极显著差异, 下同

图 1 在不同水分条件下 6 个小麦品种气孔导度变化动态

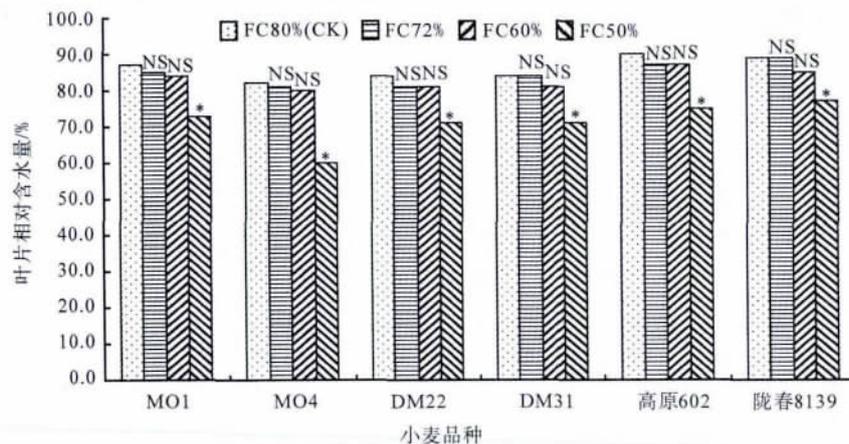
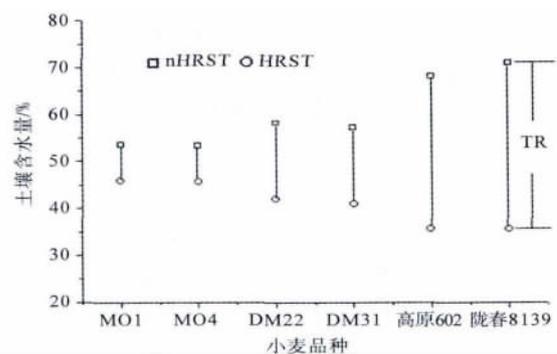


图 2 在不同水分条件下 6 个小麦品种叶片相对含水量变化动态

2.2 不同倍体小麦品种 nHRS 阈值变化动态

在土壤干旱过程中, nHRS 从开始出现到消失的土壤含水量区间为 nHRS 阈值范围(threshold range, TR)。图 3 中,六倍体品种(高原 602 和陇春 8139) nHRS 出现和消失时的 TR 为 68.1% ~ 35.6%, 71% ~ 35.6%, 二倍体(MO1 和 MO4)分别为 53.6% ~ 45.8% 和 53.4% ~ 45.6%, 四倍体(DM22 和 DM31)分别为 58.2% ~ 42% 和 57.2% ~ 41%, 即六倍体小麦(高原 602 和陇春 8139) nHRS 阈值范围明显宽于二倍体(MO1 和 MO4)和四倍体(DM22 和 DM31)。



nHRST: nHRS 开始出现时的土壤含水量阈值;
HRST: HRS 开始出现时的土壤含水量阈值;
TR: nHRS 土壤含水量阈值范围

图 3 不同小麦品种 nHRS 出现和消失的阈值范围

2.3 不同水分条件下不同倍体小麦的水分利用效率变化

从表1可以看出,干旱条件下各小麦品种水分利用效率明显提高,两水分处理下的水分利用效率随染色体倍性的增大而增大。从二倍体小麦(MO1和MO4)到六倍体小麦(高原602和陇春8139)水分利用效率显著增大,(除分蘖期SD处理外)高原602与陇春8139间差异不显著。

表1 不同水分条件下不同倍体小麦水分利用效率 g/L

品种	分蘖期		拔节期		开花期	
	WW	SD	WW	SD	WW	SD
MO1	0.96c	1.32d	2.33d	2.57d	2.07d	2.78d
MO4	0.90c	1.22d	2.19d	2.67d	1.97d	2.54d
DM22	1.37bc	2.64c	3.28c	3.87c	3.36c	3.79c
DM31	1.40bc	2.73c	3.42c	3.98c	3.76c	4.02c
高原602	3.26a	4.07b	5.08ab	5.25a	4.31ab	4.87ab
陇春8139	3.79a	4.38a	5.25a	5.59a	4.85a	4.98a

注:同列相同字母表示在0.05差异水平显著。下同。

2.4 不同水分条件下不同倍体小麦的产量变化

从表2可以看出,干旱条件下,各品种小麦的产量与充分供水时相比都有所下降,但六倍体小麦(陇春8139和高原602)籽粒产量维持率(分别为66.9%和60.4%)明显高于四倍体小麦(DM22和DM31)和二倍体小麦(MO1和MO4),即六倍体小麦具有较好的稳产性,这与其具有较宽的nHRS阈值范围有关。

表2 不同倍体小麦产量(g/盆)变化

品种	WW	SD	MRGY/%
MO1	24.03c	9.31c	38.7
MO4	22.05c	9.03c	40.9
DM22	64.84b	36.31b	56.0
DM31	64.52b	34.78b	53.9
高原602	65.66b	39.66a	60.4
陇春8139	62.40b	41.77a	66.9

3 结论与讨论

本研究中,在土壤逐渐干旱进程中,供试六倍体小麦(高原602和陇春8139)、四倍体小麦(DM22和DM31)和二倍体小麦(MO1和MO4)nHRS出现和消失时土壤含水量及其阈值存在差异,即六倍体品种(高原602和陇春8139)nHRS出现和消失时的TR分别为68.1%~35.6%,71%~35.6%,二倍体(MO1和MO4)分别为53.6%~45.8%和53.4%~45.6%,四倍体(DM22和DM31)分别为58.2%~42%和57.2%~41%,即六倍体小麦(高原602和陇春8139)nHRS阈值范围明显宽于二倍体(MO1和MO4)和四

倍体(DM22和DM31),这反映出不同品种对土壤水分的敏感性及对nHRS反应敏感性的差异。同时,六倍体小麦(陇春8139和高原602)表现出较高的水分利用效率和较稳定的籽粒产量维持率(分别为66.9%和60.4%)。而四倍体小麦(DM22和DM31)的籽粒产量维持率(分别为56.0%和53.9%)和二倍体小麦(MO1和MO4)的籽粒产量维持率(分别为38.7%和40.9%)也明显低于六倍体小麦。因此,本研究中六倍体小麦(高原602和陇春8139)在干旱条件下籽粒产量维持率较高,表现出较强的抗旱能力,这可能与具有较宽的TR,nHRS机制作用时间较长有关。

土壤干旱加剧过程中,不同品种小麦开始出现nHRS的土壤含水量阈值及其持续的阈值在品种间有差异;在干旱条件下,六倍体小麦(高原602和陇春8139)的产量和WUE较高,具较高稳产性,并与其较宽的非水力根信号阈值范围相一致。在不同倍性小麦品种上通过跟踪植物叶片气孔导度和叶片相对含水量对土壤水分下降的反应,有助于在基因型水平讨论非水力根信号及其阈值范围对小麦产量的影响,从而为旱地农业生产和小麦抗旱育种提供科学依据。

参考文献:

- [1] 李凤民,郭安红. 试论麦类作物非水力根信号与生活史对策[J]. 生态学报,2000,20(3):510-513.
- [2] Xiong YC, Li F M, Xu B C, *et al.* Hydraulic and non-hydraulic root-sourced signals in old and modern spring wheat cultivars in a semiarid area[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2006, 25: 120-136.
- [3] Blum A, Johnson J W, Blum A, *et al.* Wheat species respond differently to a drying topsoil and a possible non-hydraulic root signal[J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44: 1149-1153.
- [4] Blackman P G, Davis W J. Root-to-shoot communication in maize plants of the effects of soil drying[J]. Journal of Experimental Botany, 1985, 36: 39-48.
- [5] Davies W J, Zhang J H. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 55-76.
- [6] Davies W J, Tardieu F, Trejo C L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil[J]. Plant Physiology, 1994, 104: 309-314.
- [7] Ober E S, Sharp R E. Electrophysiological responses of maize roots to low water potentials: Relationship to growth and ABA accumulation[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 813-824.

(下转第13页)

续表5 小麦产量结果

年份	地点	处理编号	产量/(kg/hm ²)	产量增加量/(kg/hm ²)			
				比对照	比处理2	比处理4	比处理3
2011	路河乡	3	11 119.5aA	3 726.0	2 176.0	2 123.0	—
		4	8 996.5bB	1 603.0	53.0	—	
		2	8 943.5bB	1 550.0	—	—	
	平台乡	1	7 393.5cC	—	—	—	—
		3	9 021.0aA	2 401.5	1 347.5	1 131.0	—
		4	7 890.0bB	1 270.5	216.5	—	—
		2	7 673.5bcB	1 054.0	—	—	—
		1	6 619.5cC	—	—	—	—

注:不同大、小写字母表示差异达极显著($P < 0.01$)、显著($P < 0.05$)水平。

3 结论

2 a 4 点次试验结果表明,冬小麦在旋耕施肥的基础上施用土壤调理剂能降低土壤容重,增加土壤孔隙度,疏松土壤,改良土壤结构,破除土壤板结,增强土壤的保水性。改善根系生长环境,促进根系早发生,增加地上部分分蘖的数量,能明显提高小麦的成穗数、穗粒数和千粒重,处理3比处理2平均增产21.9%,比处理4平均增产25.0%,差异均达到极显著水平;在目前耕作制度下,小麦生产中增施土壤调理剂是一项值得推广的新技术。

参考文献:

[1] 魏岚,杨少海,邹献中,等.不同土壤调理剂对酸性土壤的

改良效果[J].湖南农业大学学报:自然科学版,2010,36(1):77-81.

- [2] 杨光立,喻乐辉,吴嘉渊.“免深耕”土壤调理剂的作用机理与使用技术[J].作物研究,2006,20(1):27-29.
- [3] 王小彬,蔡典雄.土壤调理剂PAM的农用研究和应用[J].植物营养与肥料学报,2000,6(4):457-463.
- [4] 王小彬,蔡典雄,张树勤.土壤调理剂显效水分阈值试验研究[J].中国农业气象,2005,26(1):34-37.
- [5] 王月星,赵伟明,陈叶平,等.免深耕土壤调理剂在晚稻上的应用效果[J].作物研究,2006,20(2):114-118.
- [6] 王友华,程辉,张林娟,等.免深耕土壤调理剂在油菜免耕直播上的应用效果初报[J].河南农业科学,2005(9):36-37.
- [7] 钟权,李宏光,肖艳松.“免深耕”土壤调理剂在烤烟田的应用效果研究[J].江西农业学报,2008,20(3):70-71.

(上接第9页)

- [8] Saab I N, Sharp R E, Pritchard J, *et al.* Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedling at low water potentials [J]. *Plant Physiology*, 1990, 93: 1329-1336.
- [9] Croker J L, Witte W T, Augé R M. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signaling of partial soil drying[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 761-774.
- [10] Mingo D M, Bacon M A, Davies W J. Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Solairo) growing in drying soil [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54: 1205-1212.
- [11] Augé R M, Duan X. Mycorrhizal fungi and nonhydraulic root signals of soil drying [J]. *Plant Physiology*, 1991, 97: 821-824.
- [12] Ali M, Jensen C R, Mogensen V O, *et al.* Root signal-

ling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat [J]. *Field Crops Research*, 1999, 62(1): 35-52.

- [13] Wilkinson S, Hartung W. Food production: reducing water consumption by manipulating long-distance chemical signalling in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1885-1891.
- [14] Xiong Y C, Li F M, Zhang T, *et al.* Evolutional mechanism of non-hydraulic root-to-shoot signal during the anti-drought genetic breeding of spring wheat [J]. *Environmental Experimental Botany*, 2007, 59: 193-205.
- [15] 杨慎骄,徐炳成,方燕,等.干旱条件下两个大豆品种非水力根信号特征及稳产性比较[J].中国农业科学,2010,43(3):480-488.
- [16] Wang Z Y, Li F M, Xiong Y C. Soil-water threshold range of chemical signals and drought tolerance was mediated by RO homeostasis in winter wheat during progressive soil drying [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27: 309-319.