

小麦小花两极分化中内源植物激素与糖氮含量的变化特征*

王兆龙 曹卫星** 戴廷波

(农业部作物生长调控重点开放实验室, 南京农业大学, 江苏 南京 210095)

提 要 以扬麦 158 为材料研究了小麦小花发育与退化两极分化过程中可孕花与不孕花的内源植物激素、可溶性糖和蛋白质含量的变化动态。不孕花在开花前 18 天可溶性蛋白质含量即开始迅速下降, 开花前 14 天其鲜重和果聚糖含量也开始出现明显下降, 表明已进入生理功能衰退期。在两极分化期间可孕花与不孕花在内源植物激素水平上表现出了截然不同的变化动态。可孕花的 ABA 和 GA_{1+3} 含量随其发育逐步下降, IAA 含量则稳定地维持在较低的水平上, 因而其激素之间的比值也极为稳定; 而不孕花的 IAA 含量在开始退化时处在较高的水平上, ABA 含量则随着小花的退化而逐步上升, 且 IAA/ABA、 GA/ABA 和 iPA/ABA 的比值在退化开始时均出现大幅度的下降。结果表明, 不孕花中较高的 IAA 含量及 IAA/ABA、 GA/ABA 和 iPA/ABA 比值的剧烈下降可能是导致其退化的主要生理原因。

关键词 小麦; 小花发育; 小花退化; 内源植物激素; 可溶性糖; 蛋白质

Changes of Endogenous Plant Hormones and Soluble Sugars and Proteins during Floret Development and Degeneration in Wheat

WANG Zhao-Long CAO Wei-Xing DAITing-Bo

(MOA Key Laboratory of Crop Growth Regulation, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract The changes of endogenous content of plant hormones and soluble sugars and proteins in fertile and infertile florets during the process of their development and degeneration were studied with wheat variety Yangmai 158. Soluble proteins in infertile florets began to decrease sharply on 18 days before anthesis, which indicates the beginning of floret degeneration. The fresh weight and the content of fructan and soluble sugars began to decrease sharply on 14 days before anthesis. The endogenous hormones showed the opposite changes between fertile and infertile florets. The fertile floret showed the steady decrease of ABA and GA_{1+3} levels and lower level of IAA as it developed, as well as hormone balance. The infertile floret, however, showed the higher level of IAA and sharp decrease of IAA/ABA and GA_{1+3}/ABA and iPA/ABA ratio at the beginning of its degeneration, and increase of ABA level as it degenerated. The results indicated that the higher level of IAA and sharp decrease of IAA/ABA and GA_{1+3}/ABA and iPA/ABA ratio might be the main physiological reason of floret degeneration.

Key words Wheat; Floret development; Floret degeneration; Endogenous hormones; Soluble sugars; Proteins

* 本文为曹卫星教授所获国家杰出青年科学基金项目的部分内容。

** 通讯联系人。

收稿日期: 2000-01-11, 接收日期: 2000-06-14

Received on: 2000-01-11, Accepted on: 2000-06-14

小麦籽粒是由小花发育结实而形成的。然而,约有70%至80%的分化小花在开花前即已退化为无效小花,这是限制小麦穗粒数增加的直接原因^[1]。小麦小花的分化时间较长,每小穗的分化小花数也较为稳定。小花分化的数目至幼穗发育的四分体时期即达到高峰,之后出现有效和无效两极分化,小穗基部先期分化的小花能继续发育成为可孕小花,而大量分化较迟且发育相对滞后的小花则停止发育,并迅速退化,小花退化时间短且集中,呈现线性速降模式^[2,3]。

植物激素在植物花的发育和退化过程中起着重要的调控作用^[4-15]。已有研究表明,IAA参与了生殖器官之间相互抑制^[4-6],而细胞分裂素则能打破生殖器官之间的相关抑制,并能刺激蔗糖向小麦穗中运转^[7,8],ABA和GA则与植物花的败育有关^[9-13]。然而,有关小麦小花发育与退化两极分化过程中内源植物激素的调控作用至今仍未有研究涉及。本文研究小麦发育小花与退化小花中内源植物激素和糖氮水平的动态变化特征,以探讨小麦小花退化的激素生理及穗粒数形成的调控途径。

1 材料与方法

试验于1997~1999年在南京农业大学实验农场进行。以扬麦158品种为供试材料,试验地的土壤有机质含量为2.656%,全氮为0.1728%,速效氮为141 mg/kg,速效磷为102.5 mg/kg,速效钾为150.59 mg/kg土。试验小区面积为15m²,3次重复,每年11月1日播种,基本苗为160株/m²,行宽25 cm,按常规高产栽培技术体系进行田间管理。

在小麦穗分化开始后定期取样观察并记载穗分化进程。从开花前18天(即小花分化停止,即将进入小花两极分化)开始至开花期,每隔4天选发育一致的主茎20个左右,以穗中部第8~13小穗上基部1、2、3小花为可孕小花,第4朵及以上小花为退化小花(预备试验已证实扬麦158在本栽培条件下第1、2、3朵小花均可发育成为可孕小花,第4小花均在开花前退化),分别在冰面剥取各约0.5g左右。可孕花包括所有的发育器官,如内外稃片、雌蕊等;不孕花包括第4小花以上的所有器官,如第4小花不完整的外稃和正在退化的生长锥。所取材料在-20℃冰箱中保存待测。内源植物激素测定材料立即用5倍体积预冷的80%甲醇固定并抽提后,在-20℃冰箱中保存待测。

植物激素的测定采用ELISA法,步骤同李宗霖、周燮(1996)^[16]。

可溶性总糖、蔗糖采用蒽酮比色法测定。

果聚糖参照Dale Smith(1981)的方法提取和测定^[17]。样品匀浆后经80%热酒精提取3次;用5倍体积的蒸馏水提取其中的可溶性糖;再用等体积的0.4 mol/L HCl在60℃消解1小时,用蒽酮比色法测定酸解前后提取液中葡萄糖和果糖含量,果聚糖的含量根据消解后的总量减去消解前提取液中的葡萄糖、果糖和蔗糖的量来确定。

可溶性蛋白质采用考马斯亮蓝G-250的方法测定^[18]。

2 结果与分析

2.1 小花两极分化过程中可孕花与不孕花鲜重的变化

自开花前18天起,每穗中可孕花生长迅速,其鲜重呈抛物线式上升,到开花前2天鲜重达到最大值。而每穗不孕花的鲜重在开花前18天尽管仍在上升,但与可孕花相比鲜重增加速率明显下降,可见其生长已经明显减缓,自开花前14天起即已发生退化,表现为鲜重不升反

降(图 1)。形态观察表明: 至开花前 6 天不孕花已完全退化, 仅留下第 4 小花的外稃。

2.2 小花两极分化过程中碳水化合物和可溶性蛋白质的变化

在整个小花两极分化过程中, 可孕花中可溶性糖类的水平均明显高于不孕花(图 2-A, B, C)。可孕花中可溶性总糖和果聚糖含量的变化动态相似, 均随着小花的发育稳步上升, 到开花前 6 天达到高峰, 在开花前 2 天有明显的回落, 开花时又有所上升; 可孕花中蔗糖含量则随小花的发育逐步上升, 至开花前 2 天达到高峰, 开花时迅速下降。不孕花中糖类水平明显较低, 且均随小花的退化而逐步下降, 果聚糖含量在开花前 10 天已下降至检测不到的水平, 蔗糖含量在开花前 6 天也已下降至 0 点, 而可溶性总糖含量则至开花前 2 天才下降至 0 点。形态观察表明, 在开花前 6 天不孕花即已全部退化, 只剩下第 4 小花的外稃。

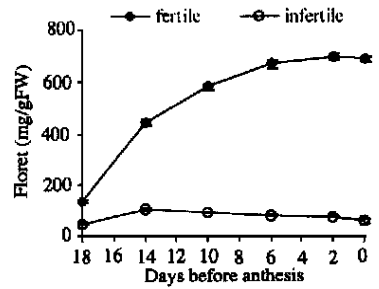


图 1 小花两极分化中可孕花与不孕花鲜重的变化

Fig. 1 Time-course changes in fresh weight of fertile and infertile florets

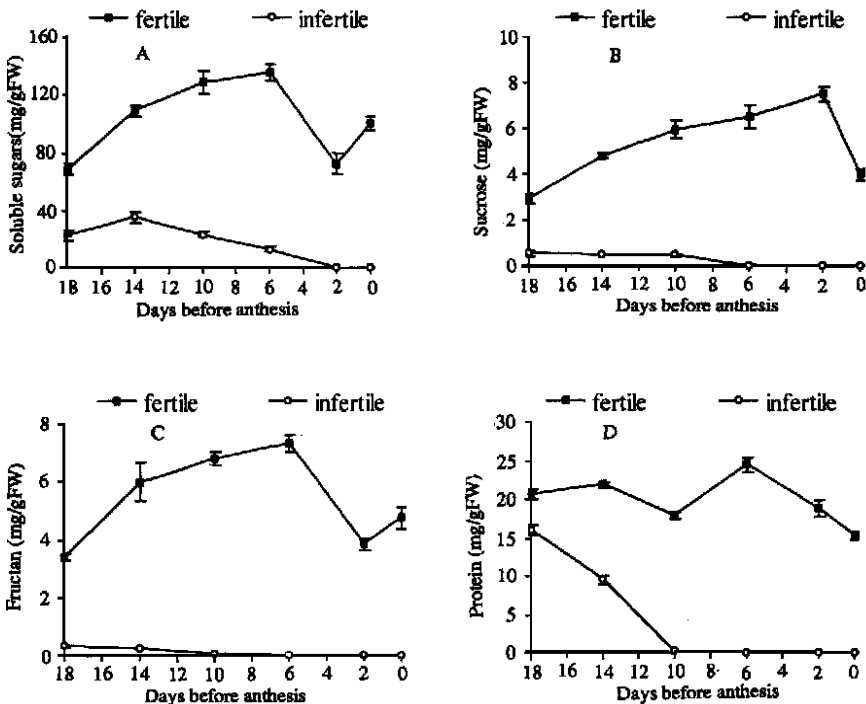


图 2 可孕花与不孕花中糖类与蛋白质的变化动态

A 可溶性总糖; B 蔗糖; C 果聚糖; D 可溶性蛋白质

Fig. 2 Time-course changes in soluble sugars and protein in fertile and infertile florets

A total soluble sugars; B sucrose; C fructan; D soluble proteins

可孕花中可溶性蛋白质的含量在整个过程中一直处于高位水平上波动, 开花前 6 天达到最高之后有所下降; 而不孕花则随小花的退化快速下降, 至开花前 10 天即已达到 0 点(图 2-

D)。

2.3 小花两极分化过程中内源植物激素水平的变化

在开花前 18 天到开花这段发育过程中, 可孕花中 GA_{1+3} 含量呈现出“V”形的变化动态, 一开始逐步下降, 至开花前 6 天才快速回升; 而不孕花中 GA_{1+3} 含量变化不明显(图 3-A)。在开花前 18 天, 14 天以及开花时可孕花中 GA_{1+3} 含量明显高于不孕花, 而在开花前 6 天则明显低于不孕花。

可孕花中 IAA 含量在开花前 18 天处在较低水平, 随着小花的发育一直维持在低水平上, 至开花前 2 天才缓慢上升; 而不孕花中 IAA 含量在开花前 18 天即处在很高水平, 是可孕花中的 2 倍多, 之后随着小花的退化 IAA 含量则迅速下降, 但在开花前 6 天以前一直高于可孕花(图 3-B)。

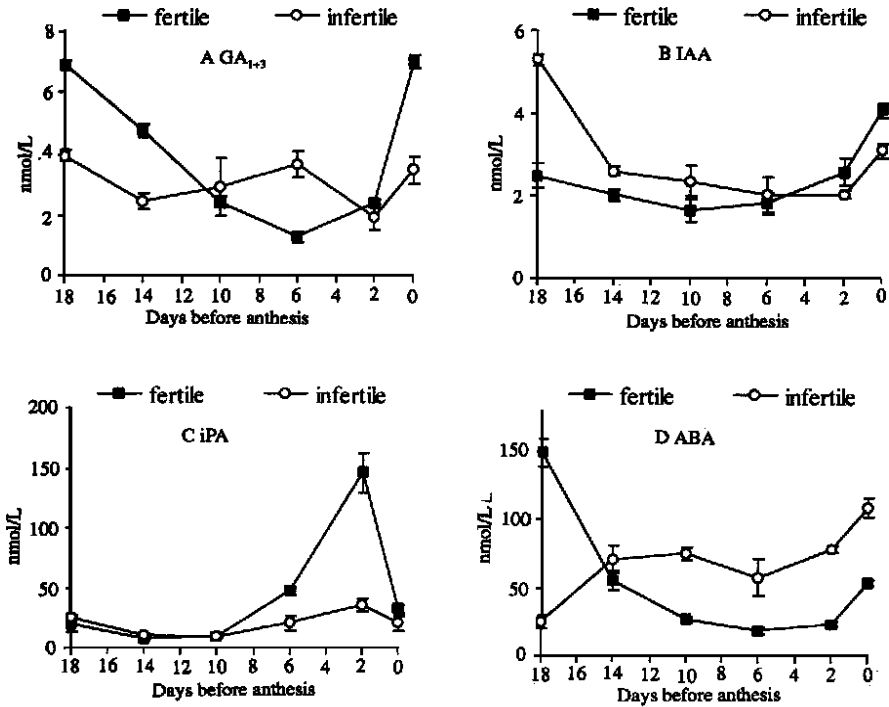


图3 可孕花与不孕花中内源植物激素含量的变化动态

Fig. 3 Time-course changes in endogenous plant hormones in fertile and infertile florets

开花前 10 天以前可孕花与不孕花之间在 iPA 水平上无明显的差别, 但可孕花在开花前 6 天 iPA 的水平开始迅速上升, 至开花前 2 天达到高峰, 增加幅度达 10 倍多(图 3-C); 而不孕花内 iPA 的含量则无明显的变化。

可孕花中 ABA 含量随着小花的发育呈现明显的下降态势, 在开花前 10 天即回落到最低位, 之后一直维持在低水平上, 至开花时才略有上升; 而不孕花随着小花的退化 ABA 含量呈现逐步上升的态势(图 3-D)。

2.4 小花两极分化过程中内源植物激素比值的变化

可孕花中 GA_{1+3}/ABA 、 IAA/ABA 的比值随着小花的发育总体上呈逐步上升的趋势。可

孕花中 GA_{1+3}/ABA 的比值在开花前 18 天和开花前 6 天均有一个上升期, 在开花前 14 天至开花前 6 天变化不大; 而不孕花中 GA_{1+3}/ABA 比值的曲线与可孕花呈对称型, 其动态变化完全相反, 在开花前 18 天至开花前 14 天有一个快速下降的过程, 下降幅度近 5 倍(图 4-A)。可孕花中 IAA/ABA 的比值随着小花的发育稳步上升, 至开花时才略有回落; 而不孕花中 IAA/ABA 的比值则在开花前 18 天迅速下降, 下降幅度近 7 倍, 之后一直维持在极低的比值上(图 4-B)。可孕花中 iPA/ABA 的比值一开始随小花发育缓慢上升, 到开花前 10 天后迅速上升并在开花前 2 天达到高峰; 而不孕花中 iPA/ABA 的比值在开花前 18 天也出现快速下降, 下降幅度达 7 倍多, 之后一直处在低比值上(图 4-C)。

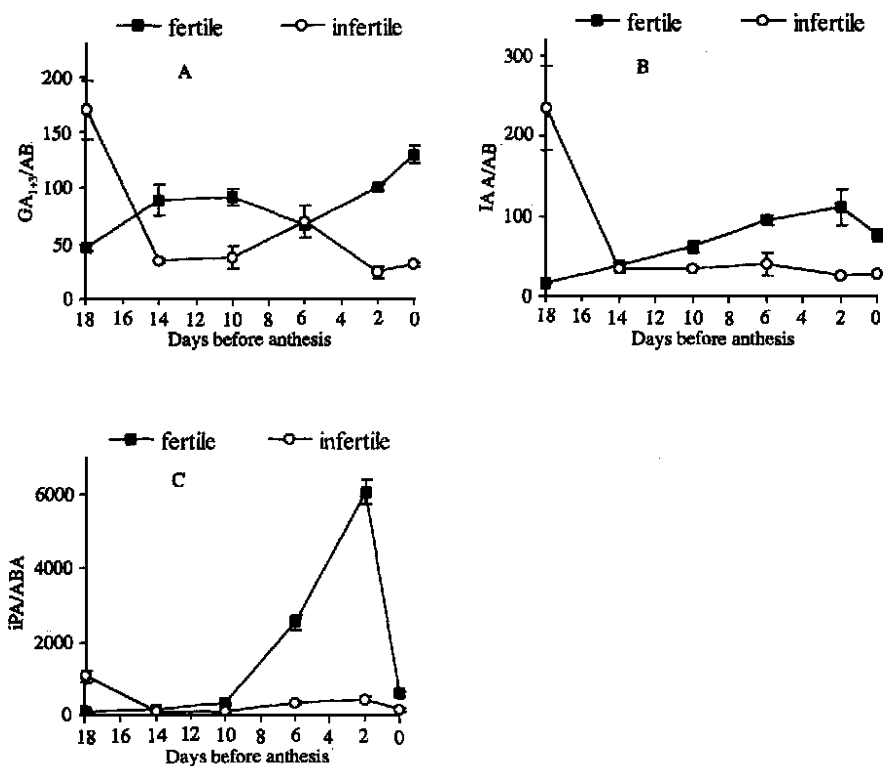


图 4 可孕花与不孕花中内源植物激素比值的变化动态

Fig 4 Time-course changes in ratio of endogenous plant hormones in fertile and infertile florets

3 小结与讨论

小麦小花在两极分化中发生着截然不同的生理生化和形态变化, 可孕小花继续发育, 外部表现为体积和重量的快速增加, 内部表现为大、小孢子的正常发育和成熟; 而不孕小花则逐渐停止发育, 并在开花前完全退化。研究表明, 小麦不孕小花的生长在开花前 18 天即已减缓, 到开花前 14 天即已进入快速退化期, 其鲜重增长停止, 可溶性总糖、蔗糖、果聚糖及可溶性蛋白质含量均先后出现快速下降, 特别是果聚糖和可溶性蛋白在开花前 18 天即已出现下降, 说明不孕花中原来积累的一些生理物质已开始降解并撤离。

IAA 是决定植物生长优势的主要激素, IAA 的极性输出也可能是植物生殖器官之间相互

抑制的主要途径^[4-6]。Bangerth (1989) 提出了“早育优势”的假说, 认为先发育的生殖器官对后发育生殖器官的 IAA 极性输出是生殖抑制的主要原因。本研究在小麦开花前 18 天, 不孕花中 IAA 的含量即达到了可孕花中的 2 倍多, 此结果支持了 Bangerth 的观点。这可能是可孕花中 IAA 的极性输出并在不孕花中积累的结果, 此时不孕花中高水平的 IAA 含量可能是抑制其进一步发育的主要原因之一。大量研究已经表明, ABA 与花的败育密切相关^[9-11]。本研究观察到在小麦不孕花生长明显减缓的花前 18 天, 不孕花中 ABA 的含量显著低于可孕花, 但随着不孕花的退化, 不孕花中 ABA 含量表现为逐渐上升, 其 ABA 的积累与小花的退化同步, 因此 ABA 的积累可能是小麦小花的退化进程的促进因子, 而似乎并非是小花退化的启动因子。可孕花中 ABA 水平随着小花发育成熟不断下降, 而不孕花则随着小花退化不断上升, 可能是由于可孕花中降解 ABA 的能力较强, 而不孕花由于已处于生理物质撤离阶段, 对 ABA 降解能力较弱。

植物体内激素之间的平衡是调控植物生长发育的重要因素, IAA/ABA 和 GA₁₊₃/ABA 的比值降低可导致植物花药的不育^[16]。本研究中小麦不孕小花在退化开始时 IAA/ABA、GA₁₊₃/ABA 和 iPA/ABA 的比值均有大幅度的下降, 而可孕花中激素之间的比值则较为稳定。因此, 小麦小花两极分化过程中内源激素平衡的剧烈变化也可能是启动小花退化的一个重要原因。

参 考 文 献

- 1 王俊英, 赵春江, 杨宝祝 华北农学报, 1996, 11(2): 9~13
- 2 李存东, 曹卫星, 戴廷波等 中国农业科学, 1999, 32(5): 98~100
- 3 Sibony M, M J Pinthus *Ann of Bot*, 1988, 61: 473~479
- 4 Bangerth F. *Physiol Plant*, 1989, 76: 608~614
- 5 Darussalam M, A Cole, J W Patrick *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 69~77
- 6 Gruber J, F Bangerth. *Physiol Plant*, 1990, 79: 354
- 7 Brokove V, S Prochazka *J Agron Crop Sci*, 1992, 169: 229~235
- 8 Williams R H. *Ann Bot*, 1980, 46: 445~452
- 9 Medhu A, T Gianfagna, E Ng *Plant Growth Regul*, 1999, 27(3): 149~155
- 10 Kitsaki C K, J B Drossopoulos, G Aivalakis et al *J of Hort Sci and Biotech*, 1999, 74(1): 19~25
- 11 Van Doorn W G, A D Stead *J of Exp Bot*, 1997, 48(309): 821~831
- 12 Lejeune P, E Prinsen, H V Onckelen et al *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 481~488
- 13 Colombo N, E A Favret *Euphytica*, 1996, 91: 297~303
- 14 Miralles J D, S D Katz, A Colloca et al *Field Crops Res*, 1998, 59: 21~30
- 15 Youssefian S, E J M Kirby, M D Gal *Field Crops Res*, 1992, 28: 191~210
- 16 李宗霆, 周燮 植物激素及其免疫检测技术. 江苏: 江苏科学技术出版社, 1996
- 17 Dale Smith *Recovering and Analyzing Total Nonstructural Carbohydrates from Plant Tissue*. Wisconsin Agric Exp Stn Res Report, 1981, R2107
- 18 李琳, 焦新之 植物生理学通讯, 1981, (4): 52~55