

小麦穗粒数的调节*

I. 开花前穗发育过程中的果聚糖代谢

王志敏 王树安 苏宝林

(中国农业大学农学与植物遗传育种系,北京 100094)

摘要: 对4个小麦品种开花前穗水溶性碳水化合物(WSC)的分析表明,在穗发育早期阶段,穗中WSC的主要组分是果聚糖,穗果聚糖浓度约在开花前11~12 d达高峰,此后迅速下降。测定了穗中与果聚糖代谢有关的几种酶[蔗糖-蔗糖果糖基转移酶(SST);果聚糖水解酶(FEH)和酸性蔗糖转化酶(AI)]的活性表明,在穗发育早期阶段,SST活性>FEH活性,而在穗发育后期阶段,FEH活性>SST活性;AI活性只在开花前的8 d内维持较高水平。根据研究得出结论:果聚糖的积累和利用是麦穗开花前糖代谢的一个重要特征;不同品种穗粒数的差异是与穗中果聚糖代谢能力的差异密切相关的。

关键词: 小麦; 穗粒数; 果聚糖

中图分类号: Q945. 1. 18; S512. 1

穗粒数是小麦重要产量构成因素,迄今对决定穗粒数的生理机制仍不很清楚。一些研究表明,开花前小花发育受制于同化物供给,在有限的资源供给下,穗、茎对同化物的竞争决定了小花成粒数^[2];矮秆基因型由于茎秆竞争力较低,有较多的同化物分配到穗中,从而表现出结实优势^[3]。然而,麦穗作为同化物竞争库,其本身对同化物的代谢、利用能力(库强度)也可能因品种而不同、因环境而变化,从而影响到实际的穗粒数。Hendrix等人的调查表明^[4],正在发育的穗中存在果聚糖,穗果聚糖含量与穗粒数有密切相关性。我们曾讨论了小麦开花前穗器官蔗糖降解途径^[1],认为幼穗器官果聚糖合成酶和蔗糖转化酶在控制幼穗的蔗糖浓度、维持穗库强度中发挥着重要作用。本文进一步报道小麦开花前穗果聚糖代谢的一般特点,并探讨其与小花发育的关系。

1 材料与方 法

1.1 取样 选用株高不同、穗粒数有较大差异的4个小麦品种(见表1)作为供试材料。每品种小区重复3次。在各品种旗叶露尖期对生长一致的植株单茎作标记,分期取标记植株。每重复每次取4个穗,称鲜重后立即于液N中冷冻,并转入-20℃下保存,作为酶活性测定样品。另取4穗于80℃下烘干,作为碳水化合物测定样品。

1.2 碳水化合物测定 取一定量的干样(50 mg)先用80%乙醇浸提2次,浓缩(蒸去乙醇)后定容(先去蛋白)。此提取液中含葡萄糖、果糖、蔗糖和低分子量果聚糖。葡萄糖、果糖和

表1 供试品种(标记株)的株高和穗粒数

Table 1 Plant height and grain number of four cultivars (marked plants) of field-grown wheat

品种 Cultivar	株高 Plant height (cm)	每穗小穗数 Spikelet number per spike	每穗总小花数 The sum of florets per spike	每穗可育花数 Number of fertile florets per spike	穗粒数 Grain number per spike
015	91	17.8	164	41.9	33.2
农大 92(ND92)	75	17.2	160	46.5	37.0
2410	48	17.6	167	50.1	42.8
燕大 1817(YD1817)	112	17.0	-	30.2	23.3

蔗糖含量用酶法^[9]测定。提取液中总果糖(包括游离态和结合态果糖单位)含量采用对果糖专一的蒽酮法^[10]测定,将总果糖含量减去游离果糖和蔗糖分子中的结合态果糖量算得低分子量果聚糖含量。样品经 80%乙醇浸提后的残渣再用蒸馏水(65℃)浸提 2 次,合并离心后的提取液并定容,此提取液中含高分子量果聚糖。用上述蒽酮法测定高分子量果聚糖含量。

用 TLC 法^[6]对上述乙醇浸提液进行了糖分的分离和测定表明,所含低分子量果聚糖的聚合度为 3~6。

1.3 酶活性测定

1.3.1 酶提取 蔗糖-蔗糖果糖基转移酶(SST)、果聚糖水解酶(FEH)和可溶性酸性蔗糖转化酶(AI)的提取参照 Wagner 等人^[5]的方法进行。

1.3.2 SST 和 AI 活性测定 在同一反应混合液中测 SST 和 AI 活性。反应混合液(终体积为 0.3 mL)含 0.1 mL 酶提取液、0.1 mol·L⁻¹蔗糖和 20 mmol·L⁻¹柠檬酸-磷酸缓冲液(pH5.6)。在 30℃下培养 1 h 后,立即于沸水浴中加热中止反应。用酶法^[9]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^[8]。酶活性单位:(果糖) $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

1.3.3 FEH 活性测定^[11] 反应混合液(0.3 mL)含 0.1 mL 酶提取液,50 mmol·L⁻¹柠檬酸-磷酸缓冲液(pH5.7)和 5%(W/V)菊苣果聚糖(Sigma 公司,I-2255)。30℃下培养 1 h 后加热中止反应。用上述酶法测定反应生成的果糖量。酶活性单位:(果糖) $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

2 结果与分析

2.1 穗碳水化合物浓度 从旗叶伸出到开花期,是麦穗重量迅速增长阶段(图 1)。在此阶段,所测 4 个品种穗水溶性碳水化合物

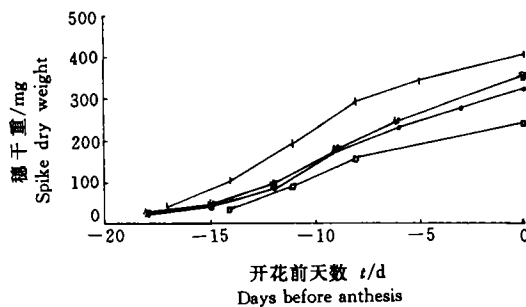


图1 4个品种(015,2410,农大 92,燕大 1817)开花前穗干重变化

Fig. 1 Changes in spike dry weight of four cultivars

(015,2410,ND92 and YD1817) before anthesis.

—·—·—015;—|—2410;—*—农大 92(ND92);—□—燕大 1817(YD1817)

浓度的变化如图 2 所示。可见,不同品种碳水化合物浓度的变化趋势基本相似。在开花前约 10 d 之前,穗中水溶性碳水化合物的主要组分是果聚糖,在果聚糖中又以高分子量的果聚

糖占优势。不同品种穗果聚糖浓度约在开花前 12~11 d 达高峰,此后迅速下降,至开花期,穗中果聚糖浓度均已降到很低水平($<8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。果聚糖绝对量($\text{mg}/\text{穗}$)的变化与浓度的变化基本一致,也表现出先增加后下降的趋势。这说明,在开花前穗生长过程中,果聚糖先积累而后大量降解。前期(开花前第 11 d 之前)的果聚糖积累量和后期(开花前第 11 d 之后)果聚糖降解量在不同品种之间有明显差异,均表现为 $2410 > \text{农大 } 92 > 015 > \text{燕大 } 1817$ 。分析表明,不同品种开花前第 11~12 d 的果聚糖浓度、果聚糖绝对含量以及此后(直到开花期)果聚糖减少(消耗)量均与最终的穗粒数有密切的相关性(表 2)。

随着幼穗生长,不同品种穗中还还原糖(葡萄糖+果糖)浓度逐渐增加,至开花前第 8 d (穗停止伸长)达最高值,此后维持较高水平(图 2)。分析表明,所测不同品种穗还原糖浓度的最高值也是与开花期可育小花数及最终穗粒数正相关的(表 2)。

不同品种穗的蔗糖浓度在开花前是起伏变化的,但变化幅度并不大,且品种间没有明显差异(图 2)。

2.2 酶活性 现已知催化果聚糖合成的关键酶是蔗糖-蔗糖果糖基转移酶(SST),该酶控制了植物 C 素同化物同果聚糖库的分配^[7];而果聚糖的降解则由果聚糖水解酶(FEH)调控^[7,11]。我们测定了 015,农大 92,2410 3 个品种穗生长期 SST 和 FEH 活性(图 3),表明,各品种穗 SST 活性均在穗生长早期较高,最高值约在开花前 11 d 出现,此后迅速降低。而 FEH 活性则在穗生长早期较低,直到抽穗期出现活性高峰。比较各品种 SST 和 FEH 活性

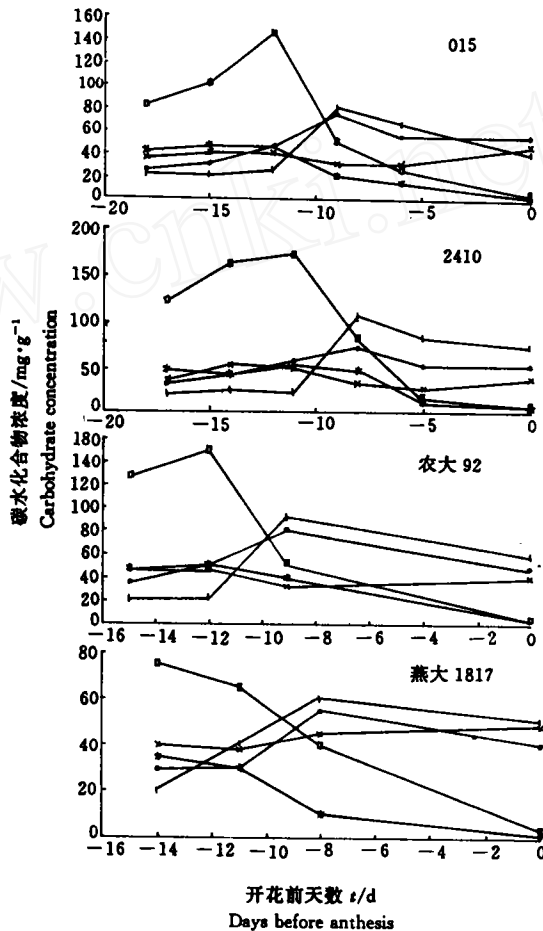


图 2 不同品种(015,2410,农大 92,燕大 1817)穗水溶性碳水化合物浓度的变化

Fig. 2 Changes in water-soluble carbohydrate concentration of spikes in four cultivars (015,2410,ND92 and YD1817)

—○—葡萄糖 glucose;—□—果糖 fructose;—×—蔗糖 Sucrose;
—□—高分子量果聚糖 high m. W. fructan
—*—低分子量果聚糖 Low m. w. fructan

表2 穗碳水化合物含量与穗粒数的相关系数($r, P=0.05$)Table 2 Correlative coefficient (r) of grains per spike with the content of carbohydrate in spike of wheat ($P=0.05$)

开花前天数 t/d Days before anthesis	穗粒数 Grain number per spike
开花前 11~12d 穗果聚糖浓度/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ The concentration of fructan in spike 11~12 days before anthesis	0.9186*
开花前 11~12d 穗果聚糖绝对含量/mg The content of fructan per spike 11~12 days anthesis	0.9734*
开花前 11~12d 内穗果聚糖消费量/mg The content of consumed fructan per spike during the 11~12 days before anthesis	0.9336*
开花前 8d 的穗还原糖浓度/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ The concentration of reducing sugars in spike 8 days before anthesis	0.8869*

的相对大小,可见在穗生长前期(开花前 11 d 之前)均是 SST 活性 > FEH 活性,而在穗生长的后期(开花前的 8 d 内)FEH 活性 > SST 活性,这说明开花前穗果聚糖的代谢前期以合成为主,后期以降解为主。

对上述 3 个品种穗可溶性酸性蔗糖转化酶(AI)活性的测定表明,各品种在穗生长早期,AI 活性较低,直到开花前约 8 d,AI 活性迅速上升到较高水平。以开花期的 AI 活性最高。

3 讨论

果聚糖是麦类作物营养器官的主要贮藏性碳水化合物^[5~7]。Hendrix 等人^[4]报道在小麦开花前的幼穗中也存在果聚糖,并认为果聚糖代谢与穗粒数有密切关系。我们曾调查了小麦幼穗器官中果聚糖的分布^[1]。本文在上述研究基础上进一步考察了小麦开花前穗果聚糖代谢的特点。对幼穗碳水化合物含量的一系列测定

结果表明,在幼穗生长早期阶段,果聚糖含量增加,并成为幼穗水溶性碳水化合物的主要成分,到穗生长后期(开花前第 11 d 之后),果聚糖含量急剧下降;测定各时期幼穗器官中 SST 和 FEH 酶活性表明,这两种酶在各时期的穗器官中均同时存在,但在穗生长早期阶段,SST

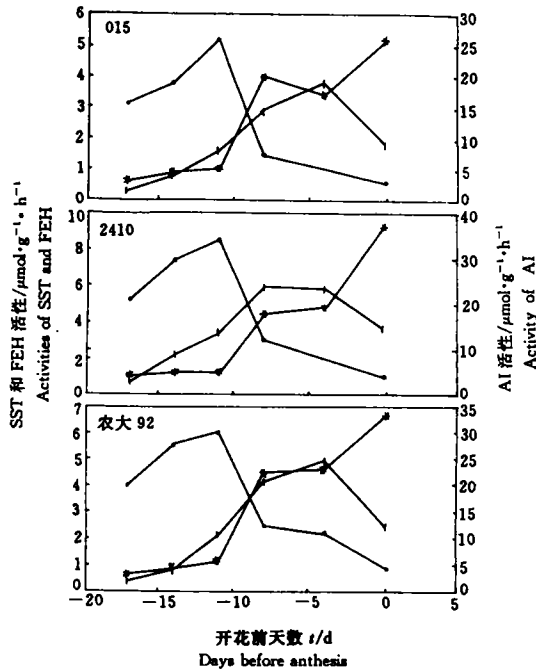


图3 不同品种(015,2410,农大 92)穗开花前 SST、FEH 和 AI 活性的变化

Fig 3 Changes in SST, FEH and AI activities of spikes in three cultivars (015,2410,ND92)
---SST —|—FEH —×—AI

活性>FEH活性,而在穗生长后期阶段(开花前第11天之后),穗中FEH活性>SST活性。这些结果说明,在开花前穗生长过程中,穗果聚糖代谢可区分为两个不同的阶段,即穗生长早期(开花前约11d之前)为第一阶段,此阶段穗中果聚糖合成活性大于降解活性,为果聚糖积累阶段;穗生长的后期(开花前约11d之后)为第二阶段,此阶段果聚糖降解活性大于果聚糖合成活性,为果聚糖大量消费、利用阶段。显然,果聚糖的积累与消费是麦穗开花前碳素代谢的一个重要特点。从我们的分析结果以及Hendrix等人的研究结果看,开花前穗果聚糖的积累量和消费量与穗粒数均有密切的相关性,说明,穗果聚糖代谢具有重要的生理意义。我们认为,穗果聚糖代谢的生理意义可能包括3个方面:①果聚糖的合成具有降解蔗糖的作用,通过将蔗糖转化为果聚糖,有利于降低幼穗的蔗糖浓度,维持穗库强度^[1];②果聚糖的合成与解聚可以调节幼穗的渗透势,维持细胞的膨压,从而有利于穗器官的扩张生长^[7];③在果聚糖合成与降解过程中释放出的还原糖,可以为穗生长所利用,特别是在开花前8d内,果聚糖大量降解可以缓和小花发育对同化物的急需。

通常认为,矮秆基因型穗粒数较多的原因是由于茎秆对同化物的竞争能力较低^[3]。从本试验看,不同株高类型的品种果聚糖代谢能力是有差异的,矮秆基因型穗中果聚糖积累量和消费量均大于高秆基因型。由于果聚糖代谢活性可以反映幼穗的库活性^[1],显然,矮秆基因型也具有穗库活性较高的优势。

在开花前约8d内,穗中还原糖浓度较高,且此期还原糖浓度与最终穗粒数也有密切相关性,说明此期小花发育对穗中还原糖水平有明显的依赖性。此期穗还原糖主要来自于果聚糖的水解和蔗糖的降解。本试验测定表明,不同品种此期穗中酸性蔗糖转化酶活性均较高,由于此阶段穗中果聚糖合成酶(SST)活性已下降,而蔗糖合成酶活性又很低^[1],因此,转化酶催化的蔗糖降解作用对于维持此阶段穗库强度并为小花发育提供还原糖基质具有重要作用。

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 Kirby E J M. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crop Res*, 1988, 18:127~140
- 3 Fischer R A, Stockman Y M. Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat; evaluation of the cause. *Aust J Plant Physiol*, 1986, 13:767
- 4 Hendrix J E, Linden J C, Smith D H, et al. Relationship of pre-anthesis fructan metabolism to grain numbers in winter wheat. *Aust J Plant Physiol*. 1986, 13:391
- 5 Wagner W, Wiemken A, Matile P. Regulation of fructan metabolism in leaves of Barley. *Plant Physiol*, 1991, 42:77
- 6 Jeong B R, Housley T L. Fructan metabolism in wheat in alternating warm and cold temperatures. *Plant Physiol*, 1990, 93:902
- 7 Nelson C J, Spollen W G. Fructans. *Physiol Plant*, 1987, 71:512
- 8 Housley T L, Kanabus J, Carpita N C. Fructan synthesis in wheat leaf blades. *J Plant Physiol*, 1989, 134:192

- 9 Blunden C. A specific method for the determination of soluble sugars in plant extracts using enzymatic analysis. *Analytical Bioch*, 1985, 151:402
- 10 Jermyn M A. A new method for the determination of ketohexoses in the presence of aldohexoses, *Nature*, 1956, 177:38
- 11 Henson C A. Purification and properties of Barley stem fructan exhydrolase. *J Plant Physiol*, 1989, 134:186

Regulation of Grain Number in Wheat

I . Fructan Metabolism During Pre-anthesis Development of Spike

Wang Zhimin Wang Shuan Su Baolin

(Dept. of Agronomy & Plant Genetics and Breeding, CAU, Beijing 100094)

Abstract: The water soluble carbohydrates (WSC) of spikes before anthesis were analyzed in the four cultivars (015, 2410, ND92 and YD1817) of winter wheat. It was showed that at early period of spike growth, fructan was the main component of WSC in the spike, and its content peaked at 11~12 days before anthesis, then fell quickly. The activities of fructan and sucrose metabolism enzymes (sucrose-sucrose fructosyltransferase SST, fructan exhydrolase FEH and soluble acid invertase AI) were measured, it was found that in the same spike, SST activity was higher than FEH activity in the earlier period of spike growth, but was lower in the last 8 days prior anthesis. Activity of AI was high within the week before anthesis. It was concluded that the accumulation and consumption of fructan is one of important characteristics of carbohydrate metabolism in young spike before anthesis; the difference in the ability of fructan metabolism is associated with the difference of grain number between genotypes.

Key words: wheat; fructan; grain number