

外源茉莉酸甲酯对干旱胁迫下小麦花后内源激素含量及产量形成的影响

马超, 冯雅岚, 张均, 王贺正, 原佳乐, 李友军*

河南科技大学农学院, 河南洛阳471023

摘要: 采用盆栽控水的方法, 研究了外源茉莉酸甲酯(MeJA)对干旱胁迫下小麦植株花后内源激素含量和产量形成的影响。结果表明, 干旱胁迫严重打破了小麦植株内源激素的平衡, 灌浆过程受到严重影响, 同化产物的分配变化导致减产。干旱胁迫下与对照相比, 小麦各器官脂氧合酶(LOX)活性显著升高, 内源茉莉酸(JA)和脱落酸(ABA)含量显著增加, 而赤霉素(GA)和细胞分裂素(CTK)含量显著降低, 穗轴和根系生长素(IAA)含量显著增加, 旗叶IAA含量却显著降低; 干旱胁迫下外源喷施MeJA均能显著增加小麦各器官中LOX活性、JA和4种内源激素的含量。研究发现施用外源MeJA显著改善干旱胁迫下小麦籽粒灌浆参数, 有效灌浆持续时间和理论最大粒重都显著得到提高, 更多同化产物向籽粒转运, 产量增加。旗叶GA/ABA、GA/IAA、GA/ZR在花后0、10和20 d与产量之间有显著的相关关系。因此, 外源喷施MeJA对缓解干旱胁迫下小麦减产有重要作用。

关键词: 小麦; 干旱胁迫; 茉莉酸甲酯; 内源激素; 产量

茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)是存在于高等植物体内的一类重要的生长调节物质, 广泛参与响应各种生物胁迫和非生物胁迫(刘庆霞等2012)。研究发现, 许多植物在干旱胁迫条件下其内源茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)含量都会显著增加, 而外源施用茉莉酸类物质可以通过调节植物气孔运动、抗氧化系统活力以及诱导相关基因表达的形式增强植物的抗旱性(董桃杏等2009; 邹清成等2011; Pedranzani等2007)。前人研究表明: 外源施用JAs能显著增加许多植物对干旱胁迫的忍耐, 如棉花(杨艺等2015)、大麦(Bandurska等2003)、水稻(董桃杏等2010)和烤烟(金微微等2011)等。不仅如此, 外源施用JAs对盐胁迫(杨洪兵和孙萍2012)、UV-B胁迫(刘晓等2015)、热胁迫(Ding等2001)和冷胁迫(段小华等2009)均有缓解作用。由此可见, JAs参与了许多逆境胁迫共同的信号转导途径, 并诱导了植物的“自适应性”。

已有研究表明, 外源MeJA通过改善干旱胁迫下小麦光合特性, 从而增加了干物质积累量(Ma等2014; Anjum等2016), 但是MeJA提高小麦抗旱性与内源激素及灌浆特性之间的关系还鲜见报道。本试验在干旱胁迫下通过外源喷施MeJA, 研究其对花后小麦植株内源JA及其它激素含量的影响, 解析其与小麦灌浆及产量形成的相关关系, 为生产实践中利用MeJA作为一种化学调控物质提高小麦抗旱性提供理论依据。

材料与amp;方法

1 供试材料

供试植物为小麦(*Triticum aestivum* L.), 品种

名为‘周麦18’。

2 试验设计

试验在河南科技大学农场于2015年10月至2016年6月实施。小麦生长季节平均气温8.1°C, 月平均降雨量40 mm。试验采用盆栽的栽培方法以精确控制土壤含水量。15粒‘周麦18’的种子播种于深18 cm、直径25 cm的塑料盆中, 塑料盆埋于大田并将底部垫一层塑料膜以防大田水分反渗回塑料盆当中。先将大田土样经过风干晾晒, 挑除碎石和杂草备用。土壤基础肥力: 全氮0.156%、碱解氮49.1 mg·kg⁻¹、有效磷47.3 mg·kg⁻¹、速效钾101.3 mg·kg⁻¹和有机质1.71%。每盆装入20 kg备用土壤, 并拌入1.5 g复合肥(N:P₂O₅:K₂O=20:25:5)。2015年10月18日播种, 每盆浇2 L蒙头水以促进种子萌发。发芽后7 d进行间苗, 每盆留10株长势健壮的麦苗。视盆内土壤水分情况每隔几天浇一次水(每次2 L), 拔节期随灌水每盆追施尿素1.5 g, 其他栽培措施同一般高产田。

干旱胁迫以控水的方式于2016年4月1日开始。水分处理有2种, 干旱胁迫: 田间最大持水量的55%~50%; 正常灌溉: 田间最大持水量的85%~80%。为了精确控制土壤水分含量, 每隔一天傍晚18:00将塑料盆取出并称重, 浇入蒸发损失的水分直到小麦成熟。为了避免降雨对试验造成的误差,

收稿 2016-11-30 修定 2017-04-14

资助 国家自然科学基金(31401323)、河南省自然科学基金研究项目(132300410153)、河南科技大学基金(09001814)和河南科技大学学科提升振兴A计划项目(13660002)。

* 通讯作者(E-mail: hkdlyj@126.com)。

当下雨时用塑料棚进行遮雨。MeJA处理($0.25 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 浓度经预备试验筛选)于2016年4月15日(挑旗期)在小麦冠层进行喷施。整个试验设计包括4个处理: 对照(CK)、喷施 $0.25 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA (M)、干旱胁迫(D)和干旱胁迫+MeJA (D+M), 每个处理种植15盆待用。

3 指标测定

3.1 内源茉莉酸含量的测定

小麦JA的提取及测定参照吕桂珍(2013)的方法稍加改进。0.5 g试验材料在液氮中研磨为粉末状, 加入6 mL 80%预冷的甲醇(V/V) (含有0.01%抗坏血酸)于4°C浸提过夜。然后于4°C $8\ 000\times\text{g}$ 离心10 min, 吸取5 mL上清液用氮吹仪浓缩, 并用 $0.4 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 柠檬酸调pH至3.0, 加入等体积的乙酸乙酯, 混合液用氮吹仪吹干, 然后用0.4 mL甲醇溶解, 保存于-20°C待测定。JA含量用液质联用仪(QTRAP 4000, AB SCI-EX company, USA)测定, 用JA (Sigma)作为外标。

3.2 脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)活性的测定

LOX活性的测定参照Axelrod (1981)的方法稍加改进, 采用 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.0)研磨提取, 以亚油酸为底物的比色法进行测定。

3.3 内源激素含量的测定

内源激素含量的测定参照曹卫星(2000)的方法稍加改进采用酶联免疫法进行。取1 g植物材料于液氮中充分研磨至白色粉末状, 加入5 mL 80%预冷的甲醇(V/V)于冰浴中继续研磨匀浆, 后转入新的离心管中放于4°C冰箱中过夜, 尽量保证提取完全。 $12\ 000\times\text{g}$ 4°C条件下离心15 min。取上清液用 C_{18} Sep-Pak固相萃取小柱(Waters, Milford, MA)进行纯化。取400 μL 纯化过的上清液用氮吹仪吹干, 残渣溶解于400 μL 的磷酸缓冲液(PBS, $0.01 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 7.4)用酶联免疫法测定玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)含量。

另外, 另取600 μL 纯化过的上清液用氮吹仪吹干, 残渣溶解于200 μL 的磷酸缓冲液(PBS, $0.01 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 9.2), 并调节pH至8.5, 加入600 μL 乙酸乙酯, 而后将水相调节pH至2.5, 再用等体积乙酸乙酯进行萃取, 有机相用氮吹仪吹干, 残渣溶解于200 μL 的磷酸缓冲液(PBS, $0.01 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 7.4), 用酶联免疫法测定赤霉素(gibberellin, GA_{1+3})含量。或上一步的残渣溶解于200 μL 的甲醇和重氮甲烷进行甲基化, 加入400 μL 的磷酸缓冲液用酶联

免疫法对吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)进行测定。

3.4 灌浆特征参数的测定及计算

灌浆特征参数的测定及计算参照马冬云(2010)的方法进行。选取长势一致的小麦植株于开花当天对同一天开花的主茎麦穗进行挂绳标记, 从花后7 d开始取样, 每5 d取一次直至成熟, 每次取麦穗10穗, 剥去麦穗中部100粒籽粒, 于105°C烘箱30 min, 而后75°C烘干至恒重并称量。

籽粒灌浆特征参数用三次多项式: $f(x)=ax^3+bx^2+cx+d$ 。对小麦籽粒灌浆动态进行拟合, 参数计算如下: 籽粒有效灌浆持续期(Se): 令 $f'(x)=3ax^2+2bx+c=0$, 计算灌浆起始、终止时间 x_1 和 x_2 ($x_1 < x_2$), 则籽粒有效灌浆持续期(Se)= x_2-x_1 ; 理论最大粒重(W)和平均灌浆速率(V): 将 x_2 (籽粒灌浆终止时间)代入粒重增长方程, 得到理论最大粒重(W)= ax^3+bx^2+cx+d , 即得到平均灌浆速率(V)= W/Se ; 最大籽粒灌浆速率出现时间(T): 对 $f(x)$ 二次求导, 并令导数等于0, 求得 $x=-2b/6a$, 即为T; 最大籽粒灌浆速率(V_{\max}): 将T代入 $f'(T)=3aT^2+2bT+c$, 求得 V_{\max} 。

3.5 干物质的测定

将成熟期的小麦整株从盆内取出, 用清水洗净根部, 把整株小麦分为籽粒、地上植株和根系三部分, 放于105°C烘箱中杀青30 min后, 于70°C烘干至恒重, 并用天平称重。

4 数据分析

所有试验数据均用Excel 2003及SPSS 11.0软件进行统计分析, 多重比较采用Duncan法, 文中所有图表中数据均为3次重复的平均值。

实验结果

1 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后LOX活性及内源JA含量的影响

由表1可知, 小麦不同器官LOX活性表现为根系>旗叶>穗轴, 对照(CK)处理中LOX活性随着生育进程的推进呈逐渐升高趋势, 而其它处理则呈逐渐下降的趋势; 与对照相比, 外源MeJA、干旱胁迫及干旱+MeJA都显著提高了小麦各器官LOX活性, 穗轴、旗叶及根系中LOX活性分别提高了4.56%~67.02%、7.50%~89.59%和10.12%~76.36%, 而各处理的LOX活性表现为D+M>M>D>CK。LOX是植物内源JA合成的第一个酶, 也是限速

表1 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后LOX活性及内源JA含量的影响

Table 1 Effect of exogenous MeJA on LOX activities and endogenous JA contents of wheat after anthesis under drought stress

时间	处理	LOX活性/nmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹			JA含量/ng·g ⁻¹		
		穗轴	旗叶	根系	穗轴	旗叶	根系
花后0 d	CK	114.77±6.63 ^e	126.38±9.99 ^d	150.22±10.39 ^d	4.02±0.78 ^d	6.68±0.82 ^d	10.6±1.24 ^d
	M	165.32±5.49 ^b	213.26±6.87 ^b	241.63±11.45 ^b	12.45±0.88 ^b	19.93±0.76 ^b	25.87±1.07 ^b
	D	160.05±3.58 ^b	182.94±6.47 ^c	212.34±6.72 ^c	8.27±0.83 ^c	12.85±1.50 ^c	16.32±0.93 ^c
	D+M	191.69±5.07 ^a	239.61±5.32 ^a	264.93±8.97 ^a	15.87±1.05 ^a	23.16±0.74 ^a	29.12±0.56 ^a
花后10 d	CK	135.52±3.60 ^e	143.62±5.57 ^d	159.13±7.55 ^c	5.73±0.41 ^d	8.25±0.44 ^d	11.84±1.01 ^d
	M	157.31±3.92 ^b	195.57±5.89 ^b	221.82±8.03 ^{ab}	10.66±0.39 ^b	15.81±0.80 ^b	20.21±0.67 ^b
	D	151.86±2.38 ^b	171.88±6.65 ^c	200.06±8.55 ^b	7.54±0.58 ^c	10.36±0.73 ^c	14.37±0.51 ^c
	D+M	181.84±5.26 ^a	220.01±6.18 ^a	238.24±9.17 ^a	13.09±0.49 ^a	19.77±1.14 ^a	23.17±0.83 ^a
花后20 d	CK	142.33±1.91 ^d	154.76±3.01 ^d	171.33±4.16 ^d	6.79±0.42 ^c	9.15±0.64 ^b	12.68±0.40 ^c
	M	154.25±2.76 ^b	180.74±3.66 ^b	200.06±3.40 ^b	8.79±0.35 ^b	12.5±0.54 ^a	16.58±0.45 ^b
	D	148.82±1.64 ^c	166.37±2.24 ^c	188.67±2.80 ^c	7.25±0.38 ^c	10.05±0.40 ^b	13.77±0.43 ^c
	D+M	166.38±5.46 ^a	194.62±3.49 ^a	212.75±5.23 ^a	10.24±0.53 ^a	14.22±1.09 ^a	18.84±0.84 ^a

表中数值为平均值±标准误(n=3), 同列数据不同小写字母表示同一时间不同处理间差异达P<0.05水平。下表同此。

酶。表1显示, 小麦各器官内源JA含量与LOX活性变化规律基本一致, 外源喷施MeJA和干旱胁迫均能显著提高小麦各器官内源JA的含量, 并表现出加和效应, 穗轴、旗叶及根系中JA含量分别提高了6.77%~294.78%、9.84%~246.71%和8.60%~174.72%, 各处理内源JA含量表现为D+M>M>D>CK, 这说明外源MeJA对内源JA含量的促进效果要大于干旱胁迫。

2 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后内源激素含量的影响

由表2可知, 小麦植株各器官IAA、ABA和GA₁₊₃的含量均随着灌浆进程的推进呈先增加后降低的趋势, 并在花后10 d达到最大值, 而ZR含量则呈逐渐降低的趋势。不同器官的内源激素含量有所不同, IAA和GA₁₊₃表现为穗轴>根系>旗叶, ABA表现为根系>旗叶>穗轴, 而ZR则表现为根系>穗轴>旗叶。对于IAA来说, 不同花后时间在各个处理中规律基本一致, 在穗轴中, 外源MeJA和干旱都增加了IAA的含量, 且二者表现出加合效应; 在旗叶当中, 外源MeJA增加了IAA的含量, 而干旱则导致IAA含量的下降, 干旱+MeJA的IAA含量显著低于对照; 在根系当中, 外源MeJA和干旱都增加了IAA的含量, 且二者表现出加合效应。对于ABA来说, 干旱和外源MeJA都能增加小麦各器官ABA的含量, 干旱的促进效果要大于外源MeJA, 且干旱与外源MeJA表现出加合效应。对于GA₁₊₃来说, 在穗

轴和旗叶中, 干旱和外源MeJA都显著降低了GA₁₊₃的含量, 不同处理间顺序为对照>MeJA>干旱+MeJA>干旱; 在根系中, 花后0和20 d的干旱、外源MeJA及干旱+MeJA三个处理的GA₁₊₃含量均低于对照, 但干旱+MeJA处理显著高于干旱, 而在花后10 d, GA₁₊₃含量顺序表现为: 干旱+MeJA>干旱>对照>MeJA。对于ZR来说, 干旱胁迫降低了ZR含量, 而外源MeJA提高了ZR的含量, 干旱胁迫条件下喷施MeJA显著缓解了因干旱造成ZR含量的降低。

3 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后籽粒灌浆特征参数的影响

通过对不同处理小麦籽粒灌浆速率特征参数的模拟可知(表3), 在干旱条件下, 理论最大粒重下降, 喷施MeJA可以缓解干旱对理论最大粒重的不良影响。干旱胁迫降低了籽粒平均灌浆速率, 外源喷施MeJA在正常灌水和干旱胁迫下对平均灌浆速率没有明显的影响。干旱胁迫使最大籽粒灌浆速率出现时间提前, 并显著降低了籽粒最大灌浆速率, 但是喷施MeJA对干旱胁迫下最大籽粒灌浆速率出现时间和籽粒最大灌浆速率影响均不显著。干旱胁迫对有效灌浆持续期影响显著, 有效灌浆持续时间显著缩短, 外源喷施MeJA显著延长了有效灌浆持续期。

4 外源MeJA对干旱胁迫下小麦成熟期干物质重的影响

由图1可知, 干旱胁迫和外源MeJA均能显著

表2 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后内源激素含量的影响

Table 2 Effect of exogenous MeJA on endogenous hormone contents of wheat after anthesis under drought stress

时间	处理	IAA含量/nmol·g ⁻¹			ABA含量/nmol·g ⁻¹		
		穗轴	旗叶	根系	穗轴	旗叶	根系
花后0 d	CK	40.04±4.06 ^c	36.92±1.81 ^b	42.14±2.75 ^c	1.52±0.22 ^d	2.17±0.21 ^d	2.37±0.20 ^d
	M	44.96±4.16 ^c	44.61±1.57 ^a	52.47±2.28 ^c	2.43±0.09 ^e	4.55±0.20 ^c	3.85±0.28 ^c
	D	83.00±6.84 ^b	15.28±2.25 ^d	77.55±3.96 ^b	5.42±0.11 ^b	6.67±0.12 ^b	7.67±0.30 ^b
	D+M	139.05±6.04 ^a	26.29±2.32 ^e	107.54±4.55 ^a	6.49±0.18 ^a	7.81±0.26 ^a	9.58±0.33 ^a
花后10 d	CK	88.95±7.51 ^d	49.71±2.32 ^b	65.42±2.70 ^d	2.58±0.18 ^d	2.67±0.35 ^d	4.40±0.27 ^d
	M	122.06±5.69 ^c	67.79±2.86 ^a	80.68±3.24 ^c	3.93±0.23 ^c	5.41±0.35 ^c	6.08±0.37 ^c
	D	167.97±6.66 ^b	24.77±2.96 ^c	120.45±3.58 ^b	6.23±0.25 ^b	8.18±0.35 ^b	9.32±0.23 ^b
	D+M	237.07±8.54 ^a	41.64±1.97 ^b	145.05±4.88 ^a	7.32±0.30 ^a	9.95±0.39 ^a	11.12±0.29 ^a
花后20 d	CK	42.74±3.61 ^d	28.51±1.98 ^b	30.55±4.03 ^d	1.98±0.14 ^d	2.42±0.29 ^d	3.01±0.23 ^d
	M	69.96±4.10 ^c	39.48±1.60 ^a	45.45±3.00 ^c	3.22±0.17 ^c	4.97±0.34 ^c	4.55±0.60 ^c
	D	95.88±4.51 ^b	9.97±1.22 ^d	66.61±3.13 ^b	5.85±0.14 ^b	7.32±0.26 ^b	8.44±0.31 ^b
	D+M	121.06±4.73 ^a	18.62±1.55 ^c	90.02±3.12 ^a	6.94±0.18 ^a	8.93±0.37 ^a	10.08±0.32 ^a

时间	处理	GA ₁₊₃ 含量/pmol·g ⁻¹			ZR含量/pmol·g ⁻¹		
		穗轴	旗叶	根系	穗轴	旗叶	根系
花后0 d	CK	178.92±4.56 ^a	79.7±1.47 ^a	137.15±2.83 ^a	24.23±0.40 ^c	12.21±0.38 ^c	23.65±0.52 ^c
	M	147.70±6.93 ^b	70.02±0.75 ^b	116.63±3.22 ^b	29.61±0.50 ^a	17.64±0.43 ^a	29.48±0.47 ^a
	D	78.11±5.23 ^d	59.82±1.00 ^c	82.61±2.74 ^d	21.73±0.49 ^d	10.07±0.44 ^d	22.01±0.52 ^c
	D+M	106.37±6.09 ^c	66.56±0.97 ^b	96.21±2.48 ^c	26.57±0.59 ^b	15.23±0.42 ^b	26.76±0.59 ^b
花后10 d	CK	238.54±6.93 ^a	102.29±2.55 ^a	96.17±3.71 ^c	19.99±0.55 ^c	10.96±0.36 ^c	22.21±0.64 ^b
	M	182.64±8.68 ^b	90.68±1.53 ^b	82.63±3.58 ^d	26.19±0.66 ^a	15.78±0.45 ^a	27.52±0.78 ^a
	D	109.25±7.71 ^d	68.66±3.60 ^d	116.65±4.06 ^b	13.37±0.75 ^d	7.67±0.43 ^d	18.72±0.76 ^c
	D+M	141.34±5.61 ^c	79.68±1.94 ^c	137.11±3.31 ^a	22.91±0.59 ^b	13.52±0.41 ^b	23.34±0.61 ^b
花后20 d	CK	215.65±9.47 ^a	85.18±1.39 ^a	120.69±2.75 ^a	15.48±0.57 ^b	7.58±0.35 ^b	18.74±0.62 ^b
	M	144.07±6.03 ^b	70.66±0.90 ^b	103.01±4.00 ^b	20.15±0.71 ^a	11.87±0.36 ^a	23.71±0.61 ^a
	D	78.94±6.63 ^d	57.85±1.13 ^d	66.87±3.19 ^d	5.78±0.75 ^c	1.92±0.32 ^d	11.21±0.73 ^c
	D+M	106.37±5.23 ^c	65.74±1.35 ^c	82.03±2.50 ^c	14.02±0.71 ^b	5.75±0.38 ^c	18.17±0.73 ^b

表3 外源MeJA对干旱胁迫下小麦花后籽粒灌浆特征参数的影响

Table 3 Effect of exogenous MeJA on grain filling characteristics of wheat after anthesis under drought stress

处理	理论最大粒重/g	平均灌浆速率/g·d ⁻¹	最大籽粒灌浆速率出现时间/d	最大灌浆速率/g·d ⁻¹	有效灌浆持续期/d
CK	3.911±0.009 ^b	0.1229±0.0013 ^a	14.771±0.032 ^a	0.192±0.001 ^a	22.5±0.3 ^b
M	4.016±0.011 ^a	0.1244±0.0011 ^a	14.852±0.026 ^a	0.195±0.003 ^a	25.2±0.3 ^a
D	2.582±0.013 ^d	0.0657±0.0009 ^b	13.644±0.039 ^b	0.109±0.002 ^b	14.7±0.2 ^d
D+M	2.695±0.022 ^c	0.0680±0.0008 ^b	13.548±0.026 ^b	0.117±0.003 ^b	16.9±0.2 ^c

影响小麦植株的生物量。干旱胁迫显著降低了小麦籽粒、植株及根系的干重,与对照相比分别降低了34.5%、36.8%和19.5%。这说明在干旱胁迫下,小麦优先将光合同化产物向根系分配,以促进根系下扎获取更多的水分。而外源喷施MeJA则显著缓解了干旱胁迫导致的生物量降低,与干旱处理相比分别增加了31.2%、31.4%和13.7%,这说明小麦植株的水分状况得到了改善。

5 干旱胁迫下外施MeJA的小麦花后内源激素含量与籽粒干重物重的相关分析

由表4可知,籽粒干物质量与穗轴IAA/ABA、ZR/ABA、(IAA+ZR)/ABA、(IAA+GA+ZR)/ABA在花后20 d的相关系数达到显著水平,与穗轴GA/ABA、GA/ZR、IAA/ZR在花后10 d与花后20 d都达到显著水平,而在花后0 d均没有相关性。籽粒干物质量与旗叶ZR/ABA在花后20 d的相关系数达

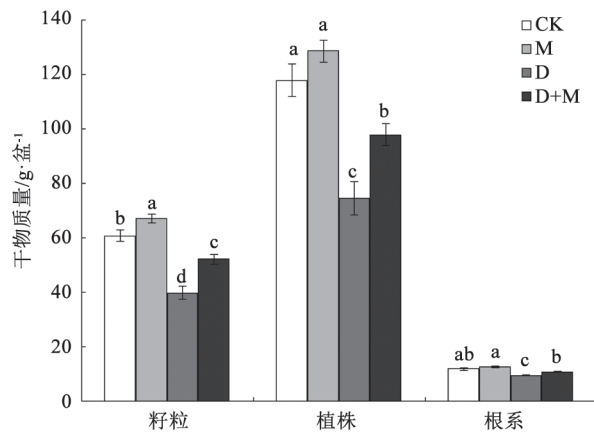


图1 外源MeJA对干旱胁迫下小麦成熟期干物质重的影响
Fig.1 Effect of exogenous MeJA on dry mass of wheat in mature stage under drought stress
不同小写字母表示差异达显著水平(P<0.05)。

到显著水平, 与旗叶IAA/ZR在花后0 d和10 d的相关系数都达到了显著水平, 而与旗叶GA/ABA、GA/IAA、GA/ZR在花后0、10和20 d的相关系数都达到显著水平。籽粒干物质量与根系IAA/ABA、IAA/ZR、(IAA+ZR)/ABA在花后20 d的相关性达到显著水平, 与根系GA/ABA、GA/ZR在花后10 d与20 d的相关性达到显著水平。其中, 旗叶内源激素含量与籽粒干物质量之间相关性最强。

讨论

生物体要想生存必须面临的首要问题便是生存环境是否有足够的水分(Alpert和Simms 2002)。水是植物光合作用的原料, 植物所吸收的水分大约有95%~99%用于蒸腾作用, 其余的才用于光合

表4 小麦花后不同器官内源激素含量与籽粒干物质重的相关分析

Table 4 Correlation coefficients between dry mass of grain and endogenous hormone levels in different organs of wheat after anthesis

器官	时间	籽粒干物质重与内源激素含量的相关分析									
		IAA/ABA	GA/ABA	ZR/ABA	GA/IAA	GA/ZR	IAA/ZR	(IAA+GA)/ABA	(IAA+ZR)/ABA	(GA+ZR)/ABA	(IAA+GA+ZR)/ABA
穗轴	花后0 d	0.517	-0.793	0.751	0.598	-0.793	-0.645	0.856	0.858	0.780	0.829
	花后10 d	0.700	-0.921*	0.813	-0.115	-0.921*	-0.887*	0.740	0.753	0.783	0.755
	花后20 d	0.942*	-0.977**	0.911*	0.226	-0.977**	-0.958*	0.874	0.929*	0.852	0.889*
旗叶	花后0 d	0.721	-0.923*	0.658	-0.982**	-0.923*	0.980**	0.618	0.704	0.557	0.624
	花后10 d	0.777	-0.966**	0.696	-0.989**	-0.966**	0.899*	0.662	0.761	0.562	0.666
	花后20 d	0.786	-0.924*	0.951*	-0.986**	-0.924*	-0.355	0.647	0.824	0.602	0.682
根系	花后0 d	0.703	-0.786	0.726	0.680	-0.786	-0.698	0.725	0.721	0.727	0.726
	花后10 d	0.472	-0.880*	0.818	0.796	-0.880*	-0.858	0.665	0.731	0.752	0.719
	花后20 d	0.959**	-0.983**	0.875	0.573	-0.983**	-0.939*	0.791	0.911*	0.787	0.818

*表示差异显著(P<0.05), **表示差异极其显著(P<0.01)。

作用和呼吸作用等代谢过程, 虽然仅占吸收量的一少部分, 但其间接作用很大(代微然等2010)。无论是哪个生育阶段发生干旱, 都将明显影响作物的发育过程。本试验结果表明, 干旱胁迫和外源施用MeJA都能激发小麦植株十八碳烯酸途径, LOX活性和内源JA含量显著升高, 这与Xin等(1997)在玉米上的研究结果一致, 干旱胁迫促进了整个植株内源JA的含量, 但与葛云霞等(2007)的研究结果不完全相同, 他们认为干旱胁迫仅使山杏地上部分JA含量上升而根系JA含量没有变化, 这可能与JA对干旱胁迫下植物的响应机制和植物种类有关。LOX特异催化含有顺,顺-1,4-戊二烯结构

的不饱和脂肪酸的加氧反应, 产物为一系列环状或脂肪族的氢过氧化物, 通常把这一代谢过程称之为脂氧合酶途径或十八碳烯酸途径; 许多研究表明, 植物LOX主要位于细胞质、原生质体和液泡中, 在响应植物发育、衰老和逆境胁迫等方面有重要的调节作用(Rangel等2002)。由此可见, 十八碳烯酸途径在小麦响应干旱胁迫以及外源MeJA诱导的“自适应性”中起重要作用。

灌浆是籽粒产量形成最重要的生命过程, 受到许多因素的调控。例如: 源-流-库代谢的平衡, 籽粒中蔗糖-淀粉代谢平衡以及植株内源激素的平衡等。研究证明, 植物激素之间的相互作用和适

宜的时空分布能控制植物生长发育乃至整个生命进程,除了激素自身的生理生化作用外,其含量的变化将引起相关下游基因表达的改变;因此,籽粒灌浆期间有机物的充实速度和粒重的大小在很大程度上取决于激素的平衡和调节(Kong等2015)。小麦籽粒的灌浆过程是小麦产量形成的基础,籽粒的最大粒重与平均灌浆速率和有效灌浆持续时间共同决定(张伟杨等2016)。干旱胁迫下小麦植株内源激素平衡被打破,目前较多的研究认为ABA含量与产量有密切的关系,而ABA并不是沟通根冠信号的唯一激素,但是干旱却能加速衰老并缩短灌浆有效期(Bano等1993);尽管内源ABA含量随着灌浆进程的推进而增加,但是干旱条件下高水平、持续的ABA可能会有利于籽粒的发育和产量的形成(董明辉等2013)。本试验结果表明,ABA含量与产量也呈负相关,而外源MeJA也增加了ABA含量,且与干旱胁迫有协同作用,而外源MeJA有利于提高干旱条件下的小麦产量,这说明干旱条件下的小麦产量并不是决定于ABA含量的高低,而与其他内源激素的含量也存在联系;这些结果都说明作物籽粒灌浆与内源ABA含量之间复杂且密切的关系。

GA在源库器官之间很少运输,而不同器官GA含量的高低多与自身器官合成能力有关(Tamaki等2015)。在本试验当中,干旱胁迫显著降低了GA₁₊₃含量,这可能是由于干旱胁迫加速植株衰老而影响了GA的合成,而外源MeJA又能增加其含量,因此,推测外源MeJA促进GA含量的增加在缓解干旱对籽粒形成过程有重要作用。

灌浆期小麦籽粒IAA含量达到最大值,并且对籽粒的充实有重要作用(Yoneyama等2015);然而在其他研究中也有相反的报道,IAA不利于光合同化物向籽粒中转运(Javid等2011)。本试验结果表明,干旱和外源MeJA显著增加了穗轴和根系内源IAA的含量,干旱胁迫却降低了旗叶IAA的含量,但外源MeJA增加了旗叶IAA的含量,这说明IAA在参与干旱响应中的作用机制较为复杂,这可能与干旱将缩短小麦有效灌浆时间,加速灌浆尽早完成籽粒发育有关(Rubio-Moraga等2014)。本试验中干旱胁迫使CTK和ZR含量的降低可能是小麦加速衰老的原因,而外源MeJA缓解了CTK和ZR含量的降低,这可能对缓解干旱条件下小麦植株的衰老十分重要(Yang等2000)。而对于不同抗旱性的小麦品种来

说,在穗部和根部中促进细胞生长的IAA含量和促进细胞分裂的ZR和GA含量对根系的生长和光合产物向穗部的转运和积累都起到重要作用,这些都说明促进生长和分裂的激素对作物抗旱高产和提高水分利用效率有重要作用(董宝娣等2007)。

作物产量的高低不仅要求其植株碳氮代谢的程度强,还要求植株中的光合同化产物由光合中心有效地向籽粒运输和分配,而干旱胁迫会导致小麦根系和地上部分水分的重新再分配,导致生物量降低并最终影响产量形成(宋明丹等2016;葛云侠等2007)。本试验结果表明,干旱胁迫显著改变了小麦干物质的分配情况,较多的有机物向根系积累,产量下降;而外源MeJA缓解了干旱对小麦生长的不利影响,较多的干物质向籽粒转运,产量得到提高。干旱诱导植物体内JA的合成,这种信号分子在不同植物及在不同逆境条件下含量变化很大。在干旱或者伤害胁迫条件下,植物叶片当中茉莉酸浓度可达500 nmol·g⁻¹以上(McConn等1997)。而干旱胁迫条件下诱导植物内源茉莉酸合成的详细作用仍不是十分清楚,作为一种信号分子,MeJA参与了复杂的信号网络系统,并对植物内源激素的含量起到调控作用。因为不同激素之间的互作关系以及激素之间含量的平衡可以阐明内源激素与产量之间的相互关系。对于籽粒产量来说,旗叶GA/ABA、GA/IAA、GA/ZR在整个灌浆期间的含量与产量之间有显著相关关系。ABA相对于GA、CTK和IAA来说,对于产量的形成起相反作用,这可能是由于ABA对植物衰老中氮素的再利用和分配起到重要作用(Tamaki等2015)。

综上所述,外源MeJA可以缓解小麦植株因干旱胁迫而打破的激素平衡,显著改善了小麦籽粒灌浆参数,有效灌浆持续期和理论最大粒重显著增加,使同化产物更多的向小麦籽粒转运,增强了小麦的抗旱性。在本试验条件下,0.25 μmol·L⁻¹ MeJA对调节干旱胁迫下小麦植株内源激素的平衡和产量形成有重要作用,而相关的抗旱及分子调控机理都值得进一步研究。

参考文献

- Alpert P, Simms EL (2002). The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evol Ecol*, 16 (3): 285–297
- Anjum SA, Tanveer M, Hussain S, Tung SA, Samad RA, Wang LC, Khan I, Rehman NU, Shah AN, Shahzad B (2016). Exogenously

- applied methyl jasmonate improves the drought tolerance in wheat imposed at early and late developmental stages. *Acta Physiol Plant*, 38: 25–35
- Axelrod B, Cheesbrough TM, Laakso S (1981). Lipoxygenase from soybeans: EC 1.13.11.12 Linoleate: oxygen oxidoreductase. *Method Enzymol*, 71: 441–451
- Bandurska H, Stroiński A, Kubiś J (2003). The effect of jasmonic acid on the accumulation of ABA, proline and spermidine and its influence on membrane injury under water deficit in two barley genotypes. *Acta Physiol Plant*, 25 (3): 279–285
- Bano A, Dorffling K, Bettin D, Hahn H (1993). Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soils. *Aust J Plant Physiol*, 20 (1): 109–115
- Cao WX, Wang ZL, Dai TB (2000). Changes in levels of endogenous plant hormones during floret development in wheat genotypes of different spike sizes. *Bull Bot*, 42 (10): 1026–1032 (in Chinese with English abstract) [曹卫星, 王兆龙, 戴廷波(2000). 不同穗型小麦小花发育过程中幼穗和叶片内源激素水平的动态变化. *植物学报*, 42 (10): 1026–1032]
- Dai WR, Ren J, Bi YF (2010). Effect of drought stress on light-response curves of centipedegrass. *Acta Pratac Sin*, 19 (3): 251–254 (in Chinese with English abstract) [代微然, 任健, 毕玉芬(2010). 干旱对假俭草光响应曲线的影响. *草业学报*, 19 (3): 251–254]
- Ding CK, Wang CY, Gross KC, Smith DL (2001). Reduction of chilling injury and transcript accumulation of heat shock proteins in tomato fruit by methyl jasmonate and methyl salicylate. *Plant Sci*, 161 (6): 1153–1159
- Dong BD, Liu MY, Zhang ZB, Li QQ (2007). Changes of endogenous hormones in different types of winter wheat during early grain filling stage under water stress. *J Trit Crops*, 27 (5): 852–858 (in Chinese with English abstract) [董宝娣, 刘孟雨, 张正斌, 李全起(2007). 水分胁迫条件下不同抗旱类型小麦灌浆初期内源激素的变化. *麦类作物学报*, 27 (5): 852–858]
- Dong MH, Gu JR, Chen PF, Liu TF, Zhao BH (2013). Difference of abscisic acid content in grains at different spikelet positions of rice and its relationship with grain filling. *Plant Physiol J*, 49 (8): 729–737 (in Chinese with English abstract) [董明辉, 顾俊荣, 陈培峰, 刘腾飞, 赵步洪(2013). 水稻不同粒位籽粒脱落酸含量差异及其与籽粒灌浆的关系. *植物生理学报*, 49 (8): 729–737]
- Dong TX, Cai KZ, Zeng RS (2009). Effects of methyl jasmonate (MeJA) on photosynthetic traits of rice seedlings under drought stress. *Ecol Environ*, 18 (5): 1872–1876 (in Chinese with English abstract) [董桃杏, 蔡昆争, 曾任森(2009). 茉莉酸甲酯(MeJA)对干旱胁迫下水稻幼苗光合作用特性的影响. *生态环境学报*, 18 (5): 1872–1876]
- Dong TX, Cai KZ, Zeng RS (2010). Effects of methyl jasmonate on permeability and inorganic ions content in rice leaves under drought stress. *Acta Agric Boreali Sin*, 25 (1): 136–140 (in Chinese with English abstract) [董桃杏, 蔡昆争, 曾任森(2010). 干旱胁迫下茉莉酸甲酯对水稻叶片质膜透性及无机离子含量的影响. *华北农学报*, 25 (1): 136–140]
- Duan XH, Deng ZY, Bin JH (2009). Effects of methyl jasmonate on cold resistance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Physiol J*, 45 (9): 881–884 (in Chinese with English abstract) [段小华, 邓泽元, 宾金华(2009). 茉莉酸甲酯对水稻幼苗抗冷性的影响. *植物生理学报*, 45 (9): 881–884]
- Ge YX, Yao YC, Xu XF, Zhang J, Han ZH (2007). The role of jasmonic acid induced by drought stress in apricot leaves. *Acta Hort Sin*, 34 (3): 575–578 (in Chinese with English abstract) [葛云侠, 姚允聪, 许雪峰, 张杰, 韩振海(2007). 干旱胁迫下杏叶片中茉莉酸积累的作用. *园艺学报*, 34 (3): 575–578]
- Javid MG, Sorooshzadeh A, Sanavy SAMM, Allahdadi I, Moradi F (2011). Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. *Plant Growth Regul*, 65 (2): 305–313
- Jin WW, Wang Y, Zhang HH, Jiao ZL, Wang P, Li X, Yue BB, Sun GY (2011). Effects of foliar spraying methyl jasmonate on leaf chlorophyll fluorescence characteristics of flue-cured tobacco seedlings under drought and re-watering. *Chin J Appl Ecol*, 22 (12): 3157–3162 (in Chinese with English abstract) [金微微, 王炎, 张会慧, 焦志丽, 王鹏, 李鑫, 岳冰冰, 孙广玉(2011). 茉莉酸甲酯对干旱及复水条件下烤烟幼苗叶绿素荧光特性的影响. *应用生态学报*, 22 (12): 3157–3162]
- Kong LG, Guo HH, Sun MZ (2015). Signal transduction during wheat grain development. *Planta*, 241 (4): 789–801
- Liu QX, Li MS, Guo J (2012). Regulation of jasmonic acid biosynthesis and jasmonic acid signaling pathway. *Plant Physiol J*, 48 (9): 837–844 (in Chinese with English abstract) [刘庆霞, 李梦莎, 国静(2012). 茉莉酸生物合成的调控及其信号通路. *植物生理学报*, 48 (9): 837–844]
- Liu X, Chi H, Li Q, Yue M, Li WJ, Jia EP (2015). Time and concentration effects of exogenous jasmonic acid on antioxidant system of wheat subjected to UV-B radiation. *Genom Appl Biol*, 34 (12): 256–261 (in Chinese with English abstract) [刘晓, 迟虹, 李倩, 岳明, 李文娟, 贾恩平(2015). 外源茉莉酸对UV-B胁迫下小麦抗氧化系统影响的时间和浓度效应. *基因组学与应用生物学*, 34 (12): 256–261]
- Lv GZ, Ma WB, Guo JF, Sun WY, Zhao BL, Li QY, Niu JS (2013). A study on the detection of JAs in wheat leaves by liquid chromatography mass-mass spectrometer. *J Henan Agric Univ*, 47 (3): 256–261 (in Chinese with English abstract) [吕桂珍, 马文斌, 郭俊峰, 孙武勇, 赵冰琳, 李巧云, 牛吉山(2013). 液相色谱质谱-质谱法检测小麦叶片中茉莉酸的研究. *河南农业大学学报*, 47 (3): 256–261]
- Ma C, Wang ZQ, Zhang LT, Sun MM, Lin TB (2014). Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate. *Photosynthetica*, 52 (3): 377–385
- Ma DY, Guo TC, Song X, Yue YJ, Zha FN (2010). Interrelationships among grain filling, milling quality in wheat and nitrogen fertilizer application. *Acta Agric Boreali Sin*, 25 (4): 226–230 (in Chinese with English abstract) [马冬云, 郭天财, 宋晓, 岳艳军, 查菲娜(2010). 籽粒灌浆特性对小麦磨粉品质的影响及其氮肥调控效应研究. *华北农学报*, 25 (4): 226–230]
- McConn M, Creehman RA, Bell E, Mullet JE, Browse J (1997). Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (10): 5473–5477
- Pedranzani H, Sierra-de-Grado R, Viglioco A, Miersch O, Abdala G (2007). Cold and water stresses produce changes in endogenous jasmonates in two populations of *Pinus pinaster* Ait. *Plant Growth Regul*, 52 (2): 111–116
- Rangel M, Machado OLT, Cunha MD, Jacinto T (2002). Accumulation of chloroplast-targeted lipoxygenase in passion fruit leaves in response to methyl jasmonate. *Phytochemistry*, 60 (6): 619–625
- Rubio-Moraga A, Ahrazem O, Pérez-Clemente RM, Gómez-Cadenas A, Yoneyama K, López-Ráez JA, Molina RV, Gómez-Gómez L (2014). Apical dominance in saffron and the involvement of the branching enzymes CCD7 and CCD8 in the control of bud sprouting. *BMC Plant Biol*, 14 (1): 171–186

- Song MD, Li ZP, Feng H (2016). Effects of irrigation and nitrogen regimes on dry matter dynamic accumulation and yield of winter wheat. *Transact Chin Soc Agric Engineer*, 32 (2): 119–126 (in Chinese with English abstract) [宋明丹, 李正鹏, 冯浩(2016). 不同水氮水平冬小麦干物质积累特征及产量效应. *农业工程学报*, 32 (2): 119–126]
- Tamaki H, Reguera M, Abdel-Tawab YM, Takebayashi Y, Kasahara H, Blumwald E (2015). Targeting hormone-related pathways to improve grain yield in rice: a chemical approach. *PLoS One*, 10 (6): e0131213
- Xin ZY, Zhou X, Pilet PE (1997). Level changes of jasmonic, abscisic, and indole-3yl-acetic acids in maize under desiccation stress. *J Plant Physiol*, 151 (1): 120–124
- Yang HB, Sun P (2012). Effects of exogenous salicylic acid and jasmonic acid on physiological traits of salt tolerance in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) seedlings. *Plant Physiol J*, 48 (8): 767–771 (in Chinese with English abstract) [杨洪兵, 孙萍(2012). 外源水杨酸和茉莉酸对荞麦幼苗耐盐生理特性的效应. *植物生理学报*, 48 (8): 767–771]
- Yang JC, Peng SB, Visperas RM, Sanico AL, Zhu QS, Gu SL (2000). Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul*, 30 (3): 261–270
- Yang Y, Chang D, Wang Y, Zhang XY, Li FG, Zhang FC (2015). Effects of JA and MeJA pretreatment on seed germination and seedling physiological characteristics of *Gossypium hirsutum* under drought stress. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 35 (2): 302–308 (in Chinese with English abstract) [杨艺, 常丹, 王艳, 张雪妍, 李付广, 张富春(2015). 茉莉酸与茉莉酸甲酯预处理对干旱胁迫下棉花种子萌发和种苗生理特性的影响. *西北植物学报*, 35 (2): 302–308]
- Yoneyama K, Kisugi T, Xie X, Arakawa R, Ezawa T, Nomura T, Yoneyama K (2015). Shoot-derived signals other than auxin are involved in systemic regulation of strigolactone production in roots. *Planta*, 241 (3): 687–698
- Zhang WY, Xu YJ, Qian XY, Li YY, Wang ZQ, Yang JC (2016). Free polyamines in grains in response to soil drought and their relationship with grain filling of wheat. *Acta Agron Sin*, 42 (6): 860–872 (in Chinese with English abstract) [张伟杨, 徐云姬, 钱希阳, 李银银, 王志琴, 杨建昌(2016). 小麦籽粒游离多胺对土壤干旱的响应及其与籽粒灌浆的关系. *作物学报*, 42 (6): 860–872]
- Zou QC, Zhu KY, Liu HC, Zhou JH, Ma GY (2011). Effect of exogenous methyl jasmonate on chlorophyll fluorescence and antioxidant characteristics in the leaves of *Phalaenopsis amabilis* under abiotic stress. *Plant Physiol J*, 47 (9): 913–917 (in Chinese with English abstract) [邹清成, 朱开元, 刘慧春, 周江华, 马广莹(2011). 外源茉莉酸甲酯对非生物胁迫下蝴蝶兰幼苗叶绿素荧光和抗氧化指标的影响. *植物生理学报*, 47 (9): 913–917]

Effects of exogenous methyl jasmonate on endogenous hormones and yield formation in wheat after anthesis under drought stress

MA Chao, FENG Ya-Lan, ZHANG Jun, WANG He-Zheng, YUAN Jia-Le, LI You-Jun*

College of Agricultural, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China

Abstract: Controlled soil and water conditions by using pot experiment were carried out to study the influence of exogenous methyl jasmonate (MeJA) on endogenous hormones contents and yield formation in wheat under drought stress after anthesis. The results showed that the balance of wheat endogenous hormones was seriously broken, and grain filling process was severely affected by drought stress. A decrease in wheat yield was due to the changes of distribution of assimilation products. Compared with the CK, LOX activity, jasmonic acid (JA) and ABA contents in all organs, IAA contents in rachilla and root were increased, GA and CTK contents in all organs and IAA contents in flag leaves were declined. LOX activity, JA and endogenous hormones were increased in all organs by exogenous MeJA under drought stress. Grain filling characteristics of wheat were improved by exogenous application of MeJA, which were resulted in elevated effective duration of grain fill and theory of maximum grain weight. More assimilation product were transported to spike, which led to increase of yield. Correlativity between GA/ABA, GA/IAA, GA/ZR in flag leaf and yield were significant in whole filling process. Thus, exogenous MeJA improved the balance of endogenous hormones and yield formation when wheat seedlings were exposed to drought stress.

Key words: wheat (*Triticum aestivum*); drought stress; methyl jasmonate; endogenous hormones; yield

Received 2016-11-30 Accepted 2017-04-14

This work was supported by the Natural Science Foundation of China (Grant No. 31401323), the Natural Science Foundation of Henan Province (Grant No. 132300410153), the Fund of Henan University of Science and Technology (Grant No. 09001814) and the HAUST Discipline Improvement and Promotion Plan A (Grant No. 13660002).

*Corresponding author (E-mail: hkdlj@126.com).