

# 冬小麦拔节期不同茎蘖对低温胁迫的反应及抗冻性评价\*

徐海成 尹燕枰 蔡 铁 倪英丽 杨卫兵 彭佃亮 杨东清 王振林\*\*

(山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘 要** 以小麦济南 17 和山农 8355 为材料,在低温胁迫条件下,测定了不同茎蘖功能叶和叶鞘超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性及丙二醛(MDA)和可溶性蛋白含量,并利用主成分分析、聚类分析对其抗冻性进行综合评价.结果表明:低温胁迫条件下,小麦拔节期不同茎蘖功能叶和叶鞘中 SOD、POD 和 CAT 活性均不同程度地上升,MDA 和可溶性蛋白含量则不同程度地上升或下降.利用主成分分析和聚类分析,将济南 17 不同茎蘖分为 3 类:主茎和一级分蘖 I、II 属强抗冻蘖组,一级分蘖 III、IV 和二级分蘖 I p 属中度抗冻蘖组,二级分蘖 II p 属弱抗冻蘖组;将山农 8355 不同茎蘖分为 3 类:主茎和一级分蘖 I、II、III 属强抗冻蘖组,一级分蘖 IV 和二级分蘖 I p 属中度抗冻蘖组,二级分蘖 II p 属弱抗冻蘖组.表明冬小麦拔节期不同茎蘖存在抗冻性差异,且低位蘖较高位蘖抗冻.

**关键词** 低温胁迫 主茎 分蘖 抗冻性 综合评价 冬小麦

**文章编号** 1001-9332(2013)08-2197-08 **中图分类号** S275.5, S512.1 **文献标识码** A

**Responses of winter wheat tillers at different positions to low temperature stress at stem elongation stage and their freezing resistance evaluation.** XU Hai-cheng, YIN Yan-ping, CAI Tie, NI Ying-li, YANG Wei-bing, PENG Dian-liang, YANG Dong-qing, WANG Zhen-lin (*State Key Laboratory of Crop Biology/College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(8): 2197–2204.

**Abstract:** Taking two winter wheat cultivars Ji'nan 17 and Shannong 8355 as test materials, this paper measured the superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) activities and the malondialdehyde (MDA) and soluble protein contents in the functional leaves and sheaths of the tillers at different positions at stem elongation stage under low temperature stress, and then, the freezing resistance of the tillers was comprehensively evaluated by the methods of principal component analysis and cluster analysis. The results showed that under low temperature stress, the SOD, POD, and CAT activities in the functional leaves and sheaths of each tiller at stem elongation stage increased, but the MDA and soluble protein contents increased or decreased to some extent. By using principal component analysis and cluster analysis, the tillers of each cultivar were grouped into three kinds of freezing resistance type. For Ji'nan 17, the main stem, tiller I, and tiller II belonged to high freezing resistance type, the tiller III, tiller IV, and tiller I p belonged to medium freezing resistance type, and the tiller II p belonged to low freezing resistance type. For Shannong 8355, the main stem, tiller I, tiller II, and tiller III belonged to high freezing resistance type, the tiller IV and tiller I p belonged to medium freezing resistance type, and the tiller II p belonged to low freezing resistance type. It was concluded that the freezing resistance of the winter wheat tillers at different positions at stem elongation stage differed, with the lower position tillers being more resistant than the higher position tillers.

**Key words:** low temperature stress; main stem; tiller; freezing resistance; comprehensive evaluation; winter wheat.

\* 国家自然科学基金项目(31271661)、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB118602)和国家公益性行业(农业)科研专项(201203100)资助.

\*\* 通讯作者. E-mail: zlwang@sdaa.edu.cn

2012-12-19 收稿, 2013-06-02 接受.

合理的群体结构是小麦高产的基础<sup>[1]</sup>. 茎蘖构成是群体结构的重要指标<sup>[2]</sup>. 许多因素包括品种、栽培措施和环境条件等均可影响小麦群体的茎蘖构成,其中低温危害尤为严重. 早春冻害在黄淮冬麦区频繁发生,严重影响小麦茎蘖发育,进而导致小麦群体茎蘖构成发生变化,群体成穗构成质量降低,从而导致减产<sup>[3]</sup>. 研究低温胁迫下小麦不同蘖位茎蘖的抗冻性反应,对构建合理的群体茎蘖构成结构及提高小麦群体的成穗质量,均具有重要的理论价值和实践意义.

低温胁迫后,植株活性氧产生与清除的平衡被打破,活性氧代谢失调,过剩的自由基导致膜脂过氧化,造成膜系统的氧化损伤<sup>[4-5]</sup>. 植物体内存在活性氧清除系统,其中包括 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶系,能及时清除过剩自由基,在一定程度上减轻低温胁迫伤害<sup>[6-8]</sup>. 小麦抗寒性越强,保护酶对细胞的保护能力越强. 研究表明,小麦经过抗寒锻炼后会引引起一系列的生理生化变化,其中一些指标如 SOD 活性和 MDA 含量等可以作为小麦抗寒性评价的指标,POD 活性也可作为鉴定小麦抗寒性的参考指标<sup>[9]</sup>. 鉴于评价作物抗逆性的指标很多,许多学者先利用主成分分析法从多个彼此相关的单独指标中选出几个新的且彼此独立的综合指标,然后再求出各综合指标值及相应的隶属函数值后进行加权,最后得到作物抗逆性的综合评价值,从而对作物抗逆性进行科学评价<sup>[10-12]</sup>. 目前,小麦不同茎蘖间差异性如干物质积累差异<sup>[13]</sup>、碳氮代谢差异<sup>[14]</sup>、品质差异<sup>[15]</sup>、幼穗激素差异<sup>[16]</sup>等已有深入研究,但对小麦不同茎蘖间抗冻性差异研究较少. 为此,本试验以济南 17 和山农 8355 为材料,于拔节期对其进行低温处理,测定植株体内抗氧化酶等生理指标的变化,并运用主成分分析对冬小麦不同茎蘖抗冻能力进行综合评价,旨在探讨小麦茎蘖间抗性差异的生理基础,以期高产小麦群体结构的构建提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料及培养

试验于 2011—2012 年在山东农业大学泰安试验农场进行,以济南 17 和山农 8355 为材料,种子精选后于 10 月上旬播于装肥沃表土的盆中,表土取自试验田耕层(0~20 cm)的过筛土,耕层土壤含有机质 13.5 g·kg<sup>-1</sup>、全氮 0.89 g·kg<sup>-1</sup>、碱解氮 77.8 mg·kg<sup>-1</sup>、速效磷 26.6 mg·kg<sup>-1</sup>、速效钾 75.2 mg·kg<sup>-1</sup>,每盆土质量约 7.5 kg. 盆直径 20 cm、高

25 cm,每盆施尿素 0.819 g、过磷酸钙 1.649 g、氯化钾 0.523 g,全部底施. 出苗后每盆留 6 株,4 叶期定苗,每盆留 3 株,每品种 12 盆,埋于山东农业大学试验田中,其他管理参照大田生产. 在小麦开始分蘖时,连续挂牌标记以区分主茎及不同蘖位. 用 O 代表主茎,由主茎上长出的一级分蘖按先后顺序用 I、II、III、…表示,由 I 蘖上长出的二级分蘖用 I<sub>p</sub>、I<sub>1</sub>、…表示,其余类推.

1.2 低温胁迫处理

于冬小麦拔节期(2012 年 3 月 27 日)将盆栽小麦置于室内,连续 3 d 于 20:00 移入低温人工气候箱中,第 2 天 8:00 取出,置于室外,以大田盆栽小麦为对照,处理 3 d 的气候箱温度分别为 0、-2、-4℃,处理 3 d 后按蘖位分样,观察记录小麦不同茎蘖的形态特征,并取其茎蘖功能叶(最上部 3 片叶)和叶鞘,液氮速冻,-40℃保存,用于测定 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 和可溶性蛋白含量.

1.3 测定项目及方法

参照蔡瑞国等<sup>[17]</sup>的方法,称取 0.5 g 叶片,在 5 mL 预冷的磷酸缓冲液(pH 7.8)中冰浴研磨,于 4℃下 12000×g 离心 15 min,上清液即为酶提取液. 参照 Giannopolitis 和 Ries<sup>[18]</sup>的方法测定 SOD 活性;参照 Klapheck 等<sup>[19]</sup>的方法测定 POD 活性;参照 Aebi<sup>[20]</sup>的方法测定 CAT 活性;采用赵世杰等<sup>[21]</sup>的方法测定丙二醛(MDA)含量;采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量<sup>[22]</sup>,3 次重复,取平均值.

1.4 统计分析

抗冻系数计算公式:

抗冻系数=处理测定值/对照测定值×100% (1)

小麦茎蘖各综合指标的隶属函数值<sup>[12,23]</sup>:  
$$u(X_j) = (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (j=1,2,\cdots,n)$$
 (2)

式中: $X_j$ 表示第  $j$  个综合指标; $X_{\min}$ 表示第  $j$  个综合指标的最小值; $X_{\max}$ 表示第  $j$  个综合指标的最大值.

各综合指标的权重计算公式为<sup>[23]</sup>:

$$w_j = p_j / \sum_{j=1}^n p_j \quad (j=1,2,\cdots,n)$$
 (3)

式中: $w_j$ 表示第  $j$  个综合指标在所有综合指标中的重要程度即权重; $p_j$ 为各小麦品种主茎和分蘖第  $j$  个综合指标的贡献率.

小麦不同茎蘖的综合抗冻能力计算公式<sup>[12,23]</sup>:

$$D = \sum_{j=1}^n [u(X_j) \times w_j] \quad (j=1,2,\cdots,n)$$
 (4)

式中: $D$  为小麦不同茎蘖在低温胁迫条件下用综合指标评价所得的抗冻性综合评价值。

利用 Excel 2003 软件进行数据处理,利用 Sigma Plot 10.0 软件作图,并利用 PASW Statistics 18 软件对数据进行方差分析、主成分分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对冬小麦形态特征的影响

低温胁迫 3 d 后,两品种小麦表现出不同程度的冻害特征. 其中,山农 8355 冻害程度较轻,茎蘖叶片颜色加深,呈墨绿色,仅下部叶片出现轻微萎蔫,且一级分蘖Ⅳ、二级分蘖Ⅱ<sub>p</sub>(高位蘖)发生程度较主茎及其余分蘖重;济南 17 冻害程度较重,植株大部分叶片叶尖失绿,主茎和一级分蘖Ⅱ、Ⅲ(低位蘖)的叶片下垂,一级分蘖Ⅳ和二级分蘖Ⅰ<sub>p</sub>、Ⅱ<sub>p</sub>(高位蘖)叶片出现萎蔫. 说明两品种小麦在低温胁迫下均受到一定的冻害,并且不同茎蘖对低温的抵

抗能力不同。

2.2 低温胁迫对冬小麦拔节期不同茎蘖生理指标的影响

2.2.1 抗氧化酶活性 低温胁迫 3 d 后,小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中 SOD 活性均高于对照. 济南 17 一级分蘖Ⅰ功能叶 SOD 活性升幅最大,为 17.5%,二级分蘖Ⅱ<sub>p</sub>升幅最小,为 5.8%;其叶鞘中 SOD 活性升幅最大的也是一级分蘖Ⅰ,为 15.6%,升幅最小的为二级分蘖Ⅰ<sub>p</sub>,为 6.2%;其余茎蘖升幅均介于二者之间. 山农 8355 一级分蘖Ⅲ功能叶 SOD 活性升幅最大,为 19.4%,二级分蘖Ⅱ<sub>p</sub>升幅最小,为 4.6%;其叶鞘中 SOD 活性升幅最大的是一级分蘖Ⅱ,为 50.1%,一级分蘖Ⅳ升幅最小,为 6.2%;其余茎蘖升幅均介于二者之间(图 1)。

低温胁迫 3 d 后,小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中 POD 活性均高于对照,且茎蘖间升幅存在差异. 济南 17 主茎功能叶和叶鞘中 POD 活性升幅均最

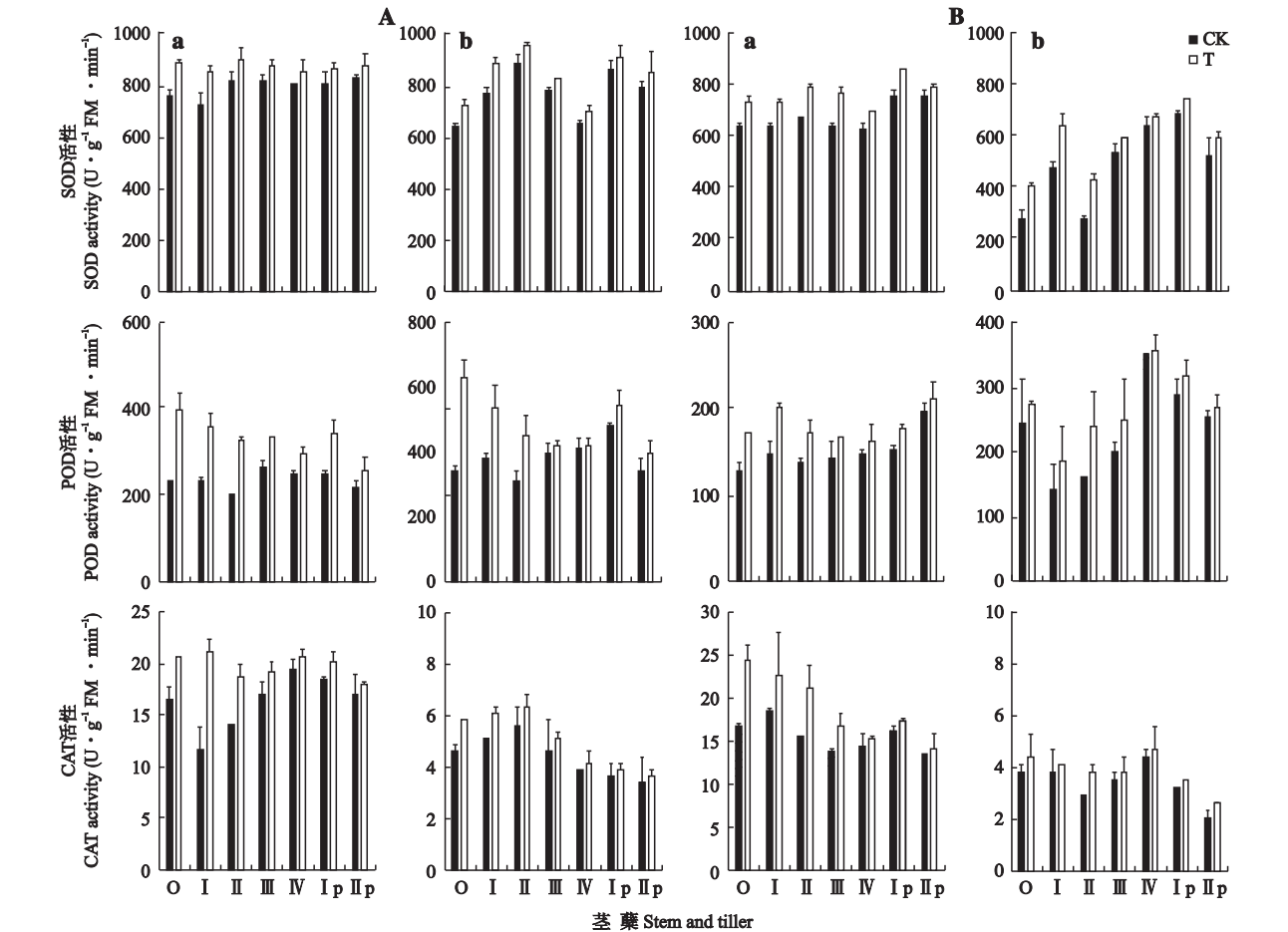


图 1 低温胁迫对冬小麦拔节期不同茎蘖 SOD、POD 和 CAT 活性的影响  
Fig. 1 Effects of low temperature stress on SOD, POD and CAT activities in leaf and sheath of winter wheat tillers at stem elongation stage.  
CK:对照 Contral; T:处理 Treatment. a)功能叶 Functional leaf; b)叶鞘 Sheath. A:济南 17 Ji' nan 17; B:山农 8355 Shannong 8355. 下同 The same below.

大,分别为72.7%和83.7%,一级分蘖Ⅳ功能叶和叶鞘中 POD 活性升幅均最小,分别为16.7%和0.8%;其余茎蘖升幅均介于二者之间.山农8355一级分蘖Ⅰ功能叶 POD 活性增加了34.1%,升幅最大,二级分蘖Ⅱp 升幅最小,为6.3%;其叶鞘中 POD 活性升幅最大的是一级分蘖Ⅱ,为50.6%,一级分蘖Ⅳ升幅最小,为0.6%;其余茎蘖升幅均介于二者之间(图1).

低温胁迫3 d 后,小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中 CAT 活性均不同程度升高.济南17一级分蘖Ⅰ功能叶 CAT 活性升高了82.9%,升幅最大,二级分蘖Ⅱp 升幅最小,为5.3%;其叶鞘中 CAT 活性升幅最大的是主茎,为23.1%,升幅最小的是二级分蘖Ⅱp,为4.7%;其余茎蘖升幅均介于二者之间.山农8355主茎功能叶中 CAT 活性升幅最大,为46.6%,二级分蘖Ⅱp 升幅最小,为5.7%;其叶鞘中 CAT 活性升幅最大的是一级分蘖Ⅱ,为33.0%,升幅最小的是一级分蘖Ⅳ,为2.6%;其余茎蘖升幅均介于二者之间(图1).

**2.2.2 丙二醛含量** 由图2可以看出,低温胁迫3 d 后,小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中 MDA 含量不同程度上升或下降.济南17功能叶中 MDA 含量只有主茎下降,降幅为6.8%,其余各分蘖功能叶中 MDA 含量不同程度升高,二级分蘖Ⅱp 升高幅度最大,为53.1%,一级分蘖Ⅱ升高幅度最小,为15.7%;其主茎和一级分蘖Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ叶鞘中 MDA 含量均有不同

程度下降,下降幅度最大的是一级分蘖Ⅰ,为27.1%,下降幅度最小的是一级分蘖Ⅲ,为5.5%,其余分蘖叶鞘中 MDA 含量均不同程度上升,二级分蘖Ⅱp 升高幅度最大,为86.5%,二级分蘖Ⅰp 升高幅度最小,为8.2%.山农8355不同茎蘖功能叶中 MDA 含量均不同程度上升,二级分蘖Ⅱp 升高幅度最大,为28.8%,主茎升高幅度最小,为0.8%;其叶鞘中 MDA 含量只有主茎和一级分蘖Ⅰ下降,降幅分别为16.6%和20.5%,其余分蘖均不同程度上升,二级分蘖Ⅱp 升高幅度最大,为78.0%,一级分蘖Ⅱ升高幅度最小,为20.8%.

**2.2.3 可溶性蛋白含量** 由图2可以看出,低温胁迫3 d 后,小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中可溶性蛋白含量不同程度上升或下降.济南17二级分蘖Ⅱp 功能叶和叶鞘中可溶性蛋白含量均下降,降幅分别为11.7%和5.7%;其余茎蘖中可溶性蛋白含量均不同程度上升,功能叶和叶鞘中可溶性蛋白含量升幅最大的均为主茎,分别为20.6%和12.0%,升幅最小的均为一级分蘖Ⅳ,分别为9.4%和5.0%.山农8355功能叶中可溶性蛋白含量只有二级分蘖Ⅱp 下降,降幅为7.9%,其余茎蘖功能叶中可溶性蛋白含量均不同程度上升,主茎升幅最大,为12.1%,一级分蘖Ⅳ升幅最小,为2.2%;各茎蘖叶鞘中可溶性蛋白含量均不同程度上升,主茎升幅最大,为25.7%,二级分蘖Ⅱp 升幅最小,为4.1%,其余茎蘖升幅均介于二者之间.

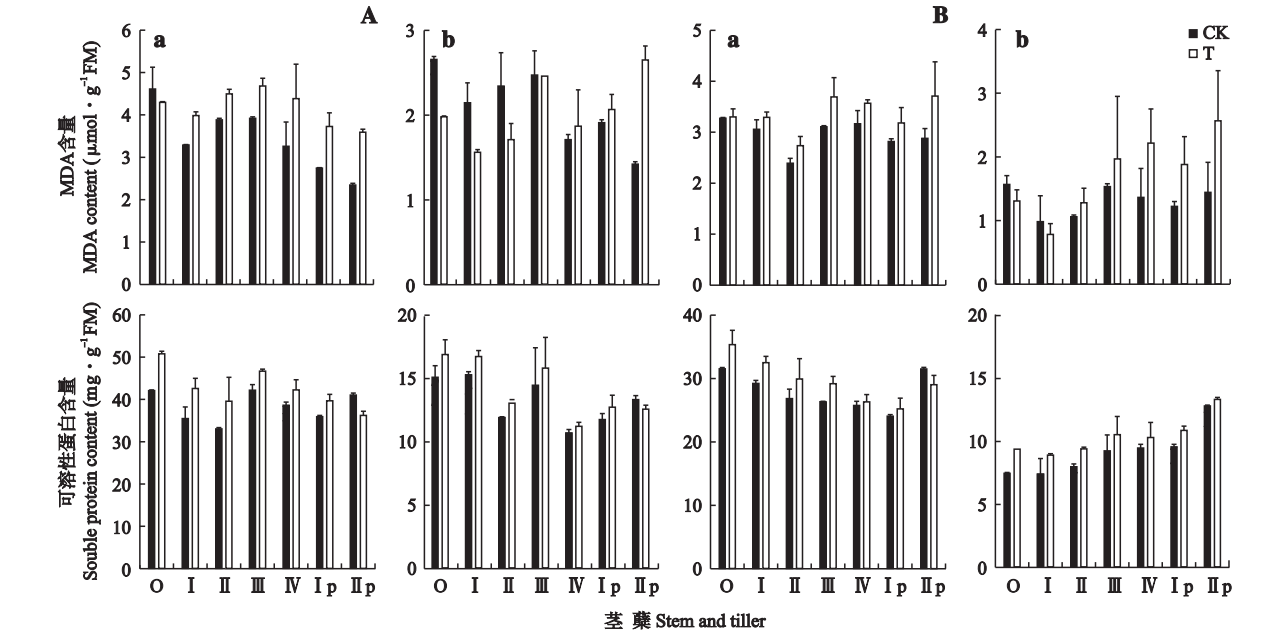


图2 低温胁迫对冬小麦拔节期不同茎蘖丙二醛和可溶性蛋白含量的影响  
Fig.2 Effects of low temperature stress on MDA and soluble protein contents in leaf and sheath of winter wheat tillers at stem elongation stage.



2.3 冬小麦不同茎蘖功能叶各单项指标的抗冻系数及其相关分析

根据不同茎蘖功能叶各生理指标的测定值,用公式(1)求出各单项指标的抗冻系数(表1).由2.2各项指标分析结果可以看出,低温胁迫条件下,不同茎蘖功能叶和叶鞘中SOD、POD和CAT活性均不同程度上升,MDA和可溶性蛋白含量则不同程度上升或下降.但不同茎蘖各单项指标的变化幅度不同,因此用不同单项指标的抗冻系数来评价其抗冻性,其结果均不相同.此外,从相关系数矩阵(表2)来看,各单项指标之间都存在不同程度的相关性,从而使得它们所提供的信息发生重叠.同时,各单项指标在小麦抗冻性中所起的作用也不尽相同.因此直接利用这些指标很难准确地对小麦不同茎蘖抗冻性进行评价.为弥补单项指标抗冻性评价的不足,进一步采用主成分分析法对其进行综合评价.

2.4 冬小麦不同茎蘖功能叶各单项指标主成分分析

利用PASWStatistics18软件,分别对两品种小

表1 功能叶各单项指标的抗冻系数  
Table 1 Freezing resistant coefficient of each single index of functional leaf (%)

品种 Variety	茎蘖 Stem and tiller	SOD	POD	CAT	MDA	可溶性蛋白 Soluble protein
济南 17	O	115.9	172.7	124.3	93.1	120.6
Ji'nan 17	I	117.5	151.9	182.9	121.0	120.0
	II	109.3	166.2	134.7	115.7	119.7
	III	107.2	127.1	112.5	119.4	110.7
	IV	106.2	116.7	105.7	134.4	109.4
	I <sub>p</sub>	106.6	136.7	110.2	135.9	110.4
	II <sub>p</sub>	105.7	119.2	105.3	153.1	88.2
山农 8355	O	113.5	131.4	146.6	100.7	112.1
Shannong 8355	I	114.5	134.0	122.2	107.6	111.1
	II	117.7	126.0	135.4	114.4	111.5
	III	119.4	115.9	120.2	118.9	110.8
	IV	111.4	110.5	105.8	112.7	102.2
	I <sub>p</sub>	113.8	115.6	108.0	112.9	104.8
	II <sub>p</sub>	104.6	106.3	105.7	128.8	92.1

表3 功能叶各综合指标贡献率  
Table 3 Contribution rate of each comprehensive index of functional leaf (%)

品种 Variety	指标 Index	SOD	POD	CAT	MDA	可溶性蛋白 Soluble protein	贡献率 Contribution
济南 17	CI <sub>1</sub>	46.1	45.7	40.5	-44.7	46.3	75.1
Ji'nan 17	CI <sub>2</sub>	33.5	-27.6	71.2	52.2	-18.0	15.4
	CI <sub>3</sub>	-47.4	-44.2	22.4	1.5	72.6	5.3
山农 8355	CI <sub>1</sub>	38.9	47.1	44.1	-42.9	49.9	75.5
Shannong 8355	CI <sub>2</sub>	76.6	-30.7	-26.4	41.5	28.1	14.6
	CI <sub>3</sub>	-5.4	5.1	73.8	66.5	-8.5	7.0

麦不同茎蘖功能叶SOD、POD、CAT活性及MDA和可溶性蛋白含量5个单项指标的抗冻系数进行主成分分析(表3),将5个单项指标转化成5个新的相互独立的综合指标CI<sub>1</sub>~CI<sub>5</sub>,济南17前3个综合指标的贡献率分别为75.1%、15.4%和5.3%,累计贡献率达95.8%,CI<sub>4</sub>、CI<sub>5</sub>可忽略不计;山农8355前3个综合指标的贡献率分别为75.5%、14.6%和7.0%,累计贡献率达97.0%,CI<sub>4</sub>、CI<sub>5</sub>可忽略不计,根据贡献率的大小可知各综合指标的相对重要性.

2.5 冬小麦抗冻性综合评价

2.5.1 隶属函数分析 根据式(2)求出小麦不同茎蘖所有综合指标的隶属函数值(表4).对于同一综合指标如济南17CI<sub>1</sub>而言,在低温胁迫下,主茎(O)的u<sub>i</sub>值最大,为1,表明济南17主茎在CI<sub>1</sub>这一综合指标上表现为抗冻性最强;二级分蘖II<sub>p</sub>的u<sub>i</sub>值最小,为0,说明济南17二级分蘖II<sub>p</sub>在这一综合指标上表现为抗冻性最差.

2.5.2 权重的确定 根据小麦不同茎蘖各综合指标贡献率的大小(济南17分别为75.1%、15.4%和5.3%;山农8355分别为75.5%、14.6%和7.0%),

表2 功能叶各单项指标的相关系数矩阵  
Table 2 Correlation coefficient matrix of each single index of functional leaf

品种 Variety	指标 Index	SOD	POD	CAT	MDA	可溶性蛋白 Soluble protein
济南 17	SOD	1	0.744	0.819	-0.705	0.676
Ji'nan 17	POD	0.744	1	0.535	-0.821	0.761
	CAT	0.819	0.535	1	-0.359	0.581
	MDA	-0.705	-0.821	-0.359	1	-0.841
	可溶性蛋白 Soluble protein	0.676	0.761	0.581	-0.841	1
山农 8355	SOD	1	0.512	0.489	-0.415	0.890
Shannong 8355	POD	0.512	1	0.804	-0.795	0.825
	CAT	0.489	0.804	1	-0.648	0.751
	MDA	-0.415	-0.795	-0.648	1	-0.740
	可溶性蛋白 Soluble protein	0.890	0.825	0.751	-0.740	1

表 4 各茎蘖的综合指标值、权重、 $U_j(X_j)$ 、 $D$  值及综合评价  
Table 4 Value of each wheat tiller's comprehensive index, weight,  $U(X_j)$ ,  $D$  value and comprehensive evaluation

品种 Variety	茎蘖 Stem and tiller	$CI_1$	$CI_2$	$CI_3$	$U(X_1)$	$U(X_2)$	$U(X_3)$	$D$	综合评价 Comprehensive evaluation
济南 17 Ji'nan 17	O	2.355	-0.948	-0.634	1	0	0.123	0.790	强抗冻 High
	I	2.201	1.671	0.184	0.970	1	0.716	0.961	强抗冻 High
	II	1.152	-0.434	0.101	0.764	0.196	0.656	0.666	强抗冻 High
	III	-0.616	-0.483	0.364	0.417	0.178	0.847	0.402	中度抗冻 Medium
	IV	-1.432	-0.203	0.576	0.257	0.285	1	0.303	中度抗冻 Medium
	I p	-0.918	-0.247	0.212	0.358	0.268	0.737	0.364	中度抗冻 Medium
	II p	-2.742	0.644	-0.803	0	0.608	0	0.098	弱抗冻 Low
	权重 Weight				0.783	0.161	0.056		
山农 8355 Shannong 8355	O	2.251	-1.171	0.223	1	0	0.684	0.827	强抗冻 High
	I	1.367	-0.391	-0.386	0.845	0.295	0.251	0.719	强抗冻 High
	II	1.337	0.477	0.667	0.840	0.623	1	0.819	强抗冻 High
	III	0.331	1.472	0.238	0.663	1	0.695	0.716	强抗冻 High
	IV	-1.242	-0.033	-0.738	0.388	0.431	0	0.366	中度抗冻 Medium
	I p	-0.591	0.269	-0.653	0.502	0.545	0.060	0.476	中度抗冻 Medium
	II p	-3.453	-0.623	0.649	0	0.207	0.987	0.102	弱抗冻 Low
	权重 Weight				0.778	0.150	0.072		

用式(3)求出其权重. 经计算, 济南 17 不同茎蘖 3 个综合指标的权重分别为 0.783、0.161 和 0.056; 山农 8355 不同茎蘖 3 个综合指标的权重分别为 0.778、0.150 和 0.072(表 4).

2.5.3 抗冻性评价 用式(4)计算小麦不同茎蘖的综合抗冻能力的大小, 根据各品种茎蘖的  $D$  值(表 4)对其抗冻性进行强弱排序. 其中, 济南 17 一级分蘖 I 的  $D$  值最大, 表明其抗冻性最强; 其次为主茎和二级分蘖 II p 的  $D$  值最小, 表明其抗冻性最差.

山农 8355 主茎的  $D$  值最大, 表明其抗冻性最强; 其次为一级分蘖 II 和二级分蘖 II p 的  $D$  值最小, 表明其抗冻性最差. 采用最大距离法对  $D$  值进行聚类分析(图 3), 可将济南 17 不同茎蘖分为 3 类: 主茎和一级分蘖 I、II 为一类, 属强抗冻类型; 一级分蘖 III、IV 和二级分蘖 I p 为一类, 属中度抗冻类型; 二级分蘖 II p 属弱抗冻类型. 可将山农 8355 不同茎蘖分为 3 类: 主茎和一级分蘖 I、II、III 为一类, 属强抗冻类型; 一级分蘖 IV、二级分蘖 I p 为一类, 属中度抗冻类型; 二级分蘖 II p 属弱抗冻类型.

3 讨 论

3.1 低温胁迫下小麦不同茎蘖生理生化差异  
低温胁迫后, 植株活性氧产生与清除的平衡被打破, 植株自身保护机制启动, 主要表现为活性氧清除酶活性增强. 李春燕等<sup>[24]</sup>指出, 小麦苗期低温胁迫开始时, 抗氧化酶活性增强, 当胁迫达一定程度后, SOD 较 POD、CAT 先表现出功能下降, 随后 POD 和 CAT 活性增加变缓或下降. 本研究表明, 低温处理后, 两品种小麦不同茎蘖功能叶和叶鞘中 SOD、POD 和 CAT 活性均升高, 且低位蘖抗氧化酶活性的升幅较高位蘖大, 表明小麦不同茎蘖对低温胁迫的抗性存在明显差异.

MDA 产生的多少能够代表膜脂过氧化的程度, 也能间接反映植物组织的抗氧化能力<sup>[25]</sup>. 刘艳阳等<sup>[9]</sup>研究表明, 低温逆境下, 小麦抗寒性越强, 叶片 MDA 含量积累越少, 膜脂过氧化程度越小, 表明机

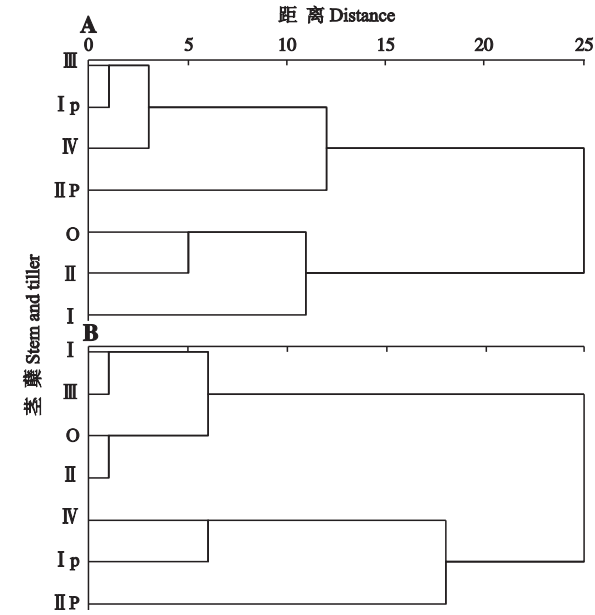


图 3 冬小麦不同茎蘖  $D$  值聚类分析图  
Fig.3 Clustering chart on  $D$  value of different stems and tillers of winter wheats.

体保护能力越强。陈贵等<sup>[26]</sup>研究表明, SOD 能清除低温胁迫产生的活性氧自由基, 抑制膜内不饱和脂肪酸的过氧化作用, 减少 MDA 的积累, 但当活性氧产生速率超出 SOD 清除能力时, 多余的活性氧自由基就易引起膜脂不饱和脂肪酸发生过氧化, 产生大量 MDA。本研究中, 低温处理后, 济南 17 主茎功能叶与叶鞘、一级分蘖 I、II、III 叶鞘以及山农 8355 主茎和一级分蘖 I 叶鞘中 MDA 含量均下降, 这可能是由于抗氧化系统及时清除了低温胁迫产生的活性氧自由基, 防止不饱和脂肪酸的过氧化作用, 从而减少了 MDA 的积累; 济南 17、山农 8355 其余茎蘖功能叶和叶鞘中 MDA 含量均上升, 且高位蘖上升幅度较低位蘖大, 表明高位蘖膜脂过氧化程度较低位蘖高。

研究表明, 可溶性蛋白的含量与植物的抗冷性之间存在密切关系<sup>[27-28]</sup>。低温锻炼能诱导植物形成新的蛋白质<sup>[27]</sup>。其中一些可能直接参与了提高植物耐寒性的变化, 如抵御低温下发生的渗透胁迫, 稳定酶结构功能; 另一些是酶类, 在低温胁迫下协调细胞各生理代谢平衡或提高细胞防御能力。也有研究表明, 低温胁迫抑制蛋白组分或加速它们的分解, 导致蛋白质匮乏, 表现为植物体内可溶性蛋白含量的负效应<sup>[28]</sup>。本研究中, 低温处理后, 济南 17、山农 8355 均只有二级分蘖 II p 茎叶中可溶性蛋白含量下降, 而其余茎蘖中蛋白含量均上升, 表明二级分蘖 II p 茎叶中可溶性蛋白的负效应已经超过了正效应, 导致茎叶中蛋白质匮乏。

### 3.2 低温胁迫下小麦不同茎蘖的抗冻性比较

评价作物抗逆性的指标较多, 直接利用单项指标评价其抗逆性, 难以全面准确地反映作物抗逆性, 应以多种指标来综合评价作物对逆境的适应能力。但多种指标间有着一定的相关性, 仅用隶属函数法对作物抗逆性进行综合评价存在一定的局限性<sup>[10]</sup>。而主成分分析法可以在不损失或很少损失原有信息的前提下, 将原来个数较多而且彼此相关的指标转换成新的个数较少且彼此独立的综合指标。本研究利用主成分分析方法, 分别将小麦 5 个相互关联的单项指标综合成 3 个独立的综合指标, 根据 3 个综合指标值的贡献率求出其相应的隶属函数值, 并根据各综合指标的相对重要性进行加权, 得到不同茎蘖抗冻性的综合评价价值 ( $D$  值)。由于  $D$  值是一个无量纲的纯数, 从而使各茎蘖之间的抗冻性差异具有可比性。

赵广才<sup>[29]</sup>根据小麦不同蘖位的植株性状以及

产量形成功能的差异比较, 划分主茎和低位蘖作为小麦的优势蘖组, 并提出小麦优势蘖组的合理利用模式。本研究根据低温胁迫下小麦茎蘖抗冻性的  $D$  值, 利用聚类分析对其进行分类, 分析比较茎蘖间抗冻差异, 以尝试探讨冬小麦优势抗性蘖组的利用范围, 为构建小麦高质量群体结构提供理论参考依据。而小麦茎蘖在不同生育时期对低温的敏感性不同, 越冬期小蘖比大蘖、主茎更易受冻, 拔节期主茎、大分蘖则更易受低温影响, 而且此时包在茎顶端的幼穗对低温反应也十分敏感<sup>[3]</sup>。冯玉香等<sup>[30]</sup>研究表明, 小麦幼穗受冻程度与其发育进程密切相关。本研究中, 小麦低位蘖较高位蘖抗冻, 说明小麦不同茎蘖的抗冻性可能与其生长发育进程有关, 而低温胁迫下茎蘖间的不同生理变化可能是茎蘖抗冻性差异的生理基础, 其机理还有待进一步研究。

### 参考文献

- [1] Wang S-H (王士红), Jing Q (荆 奇), Dai T-B (戴廷波), *et al.* Evolution characteristics of flag leaf photosynthesis and grain yield of wheat cultivars bred in different years. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(6): 1255-1260 (in Chinese)
- [2] Li Z-J (李志坚), Zhou D-W (周道玮), Hu Y-G (胡跃高). Effects of accumulated temperature and planting density on tillering dynamics of forage rye. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(3): 413-419 (in Chinese)
- [3] Wang Y-H (王永华), Li J-C (李金才), Wei F-Z (魏凤珍), *et al.* Types of freeze injury and diagnostic characteristics of winter wheat and prevention measure and salvage measure. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2006, **22**(4): 345-348 (in Chinese)
- [4] Prasad TK. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: Changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities. *The Plant Journal*, 1996, **10**: 1017-1026
- [5] Dat J, Vandenabeele S, Vranova E, *et al.* Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2000, **57**: 779-795
- [6] Yordanova RY, Christov KN, Popova LP. Antioxidative enzymes in barely plants subjected to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, **51**: 93-101
- [7] Jiang D (姜 东), Tao Q-N (陶勤南), Zhang G-P (张国平). Effect of waterlogging on senescence of flag leaf and root of wheat Yangmai. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(11): 1519-1521 (in Chinese)
- [8] Kuk YI, Shin JS, Burgos NR, *et al.* Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants. *Crop Science*, 2003, **43**: 2109-2117

- [9] Liu Y-Y (刘艳阳), Li J-Z (李俊周), Chen L (陈磊), *et al.* Effect of low temperature stress on peroxidation product of membrane lipids and activity of related enzymes in wheat seedling leaves. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2006, **26**(4): 70–73 (in Chinese)
- [10] Zhou G-S (周广生), Mei F-Z (梅方竹), Zhou Z-Q (周竹青), *et al.* Comprehensive evaluation and forecast on physiological indices of waterlogging resistance of different wheat varieties. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2003, **36**(11): 1378–1382 (in Chinese)
- [11] Wang J (王 军), Zhou M-X (周美学), Xu R-G (许如根), *et al.* Studies on selecting indices and evaluation methods for barley's (*Hordeum vulgare* L.) waterlogging tolerance. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(10): 2145–2152 (in Chinese)
- [12] Wang S-G (王树刚), Wang Z-L (王振林), Wang P (王 平), *et al.* Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(4): 1064–1072 (in Chinese)
- [13] Guo T-C (郭天财), Sheng K (盛 坤), Feng W (冯伟), *et al.* Effects of plant density on physiological characteristics of different stems during tillering stage in two spike-types winter wheat cultivars. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2009, **29**(2): 350–355 (in Chinese)
- [14] Wang X-Y (王晓宇), Feng W (冯 伟), Guo T-C (郭天财), *et al.* Difference of carbon and nitrogen metabolism in leaves between main caulis and tillers during tiller senescence of two spike-type winter wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2010, **19**(11): 38–42 (in Chinese)
- [15] Zhang J (张 晶), Wang J-A (王娇爱), Dang J-Y (党建友), *et al.* Difference of grain yield and quality between the main stems and tillers of wheat. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2010, **30**(3): 526–528 (in Chinese)
- [16] Xu L-N (徐丽娜), Feng W (冯 伟), Sheng K (盛坤), *et al.* Difference of endogenous hormones in young spike between main stem and tillers and its effects under different densities in Lankao Aizao 8. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2011, **44**(6): 1283–1291 (in Chinese)
- [17] Cai R-G (蔡瑞国), Zhang M (张 敏), Yin Y-P (尹燕樨), *et al.* Photosynthetic characteristics and antioxidative metabolism of flag leaves in responses to nitrogen application in wheat during grain filling. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(1): 53–62 (in Chinese)
- [18] Giannopolitis C, Ries S. Superoxide dismutases. I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 309–314
- [19] Klapheck S, Zimmer I, Cosse H. Scavenging of hydrogen peroxide in the endosperm of *ricinus communis* by ascorbate peroxidase. *Plant and Cell Physiology*, 1990, **31**: 1005–1013
- [20] Aebi H. Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*, 1984, **105**: 121–126
- [21] Zhao S-J (赵世杰), Shi A-G (史安国), Dong X-C (董新纯). Laboratory Guide for Plant Physiology. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002: 55–143 (in Chinese)
- [22] Zou Q (邹 琦). The Instruction of Experiment on Plant Physiology. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
- [23] Xie Z-J (谢志坚). Method of Fuzzy Mathematics in Agricultural Science. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology Press, 1983: 99–193 (in Chinese)
- [24] Li C-Y (李春燕), Chen S-S (陈思思), Xu W (徐雯), *et al.* Effect of low temperature at seedling stage on antioxidation enzymes and cytoplasmic osmoticum of leaves in wheat cultivar Yangmai 16. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2011, **37**(12): 2293–2298 (in Chinese)
- [25] Liu M-X (刘明学), Li B-F (李邦发), Wang X-D (王晓东). Effects of drought stress on the antioxidant enzyme activity of wheat varieties with different senescence types. *Journal of Anhui Agricultural Sciences* (安徽农业科学), 2008, **36**(23): 9851–9853 (in Chinese)
- [26] Chen G (陈 贵), Kang Z-L (康宗利), Zhang L-J (张立军). Effects of low temperature stress on physiological and biochemical characteristics of wheat. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 1998, **18**(3): 42–43 (in Chinese)
- [27] Liu Z-Q (刘祖棋), Wang H-C (王洪春). Cold Tolerance and Cold-proof Techniques in Plants. Shanghai: Academic Publications Press, 1989: 93–115 (in Chinese)
- [28] Zuo F (左 芳), Fan B-L (范宝莉). Research on the physiological-biochemical and protein component changes of wheat under low temperature stress. *Journal of Anhui Agricultural Sciences* (安徽农业科学), 2009, **37**(4): 1430–1431 (in Chinese)
- [29] Zhao G-C (赵广才). Studies on super-high yield cultivation technique using superior tiller in wheat. *Review of China Agricultural Science and Technology* (中国农业科技导报), 2007, **9**(2): 44–48 (in Chinese)
- [30] Feng Y-X (冯玉香), He W-X (何维勋), Rao M-J (饶敏杰), *et al.* Relationship between frost damage and leaf temperature with winter wheat after jointing stage. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2000, **26**(6): 707–712 (in Chinese)

作者简介 徐海成,男,1989年生,硕士研究生.主要从事作物高产优质生理生态研究. E-mail: xuhaich@126.com

责任编辑 张凤丽