A Dissertation for the Degree of Doctor

**Influence Mechanism of Transient High Temperature and Waterlogging after Anthesis on Yield and Quality in Winter Wheat and Nitrogen Management**

Submitted to

Anhui Agricultural University

In partial fulfillment of the requirement for the degree of Doctor

Written by WU Jin­Dong

Supervised by Prof.

LI Jin­Cai

Anhui Agricultural University Hefei, Anhui, China

June 2013

**花后短暂高温渍水逆境对冬小麦产量和品质影响机理及其氮素调控**

摘要

高温和渍水是黄淮麦区南部和长江中下游麦区冬小麦(*Triticum aestivum* L.)生育中后期主要气象灾害因子，随着全球气候变暖，其发生程度及频数都逐渐增加，严重影响小麦产量和品质。氮素是小麦生长发育所必需的大量营养元素之一，合理的氮肥营养是缓解逆境胁迫，调控作物生长、群体发育、提高同化能力的重要措施。试验选用“烟农19”为材料，采用盆栽方式于2010-2012连续两个年度在研究了花后不同时期短暂高温渍水逆境胁迫对冬小麦生理生态、产量和品质的影响及其氮素调控效应，以期为黄淮南部麦区和长江中下游麦区冬小麦后期叶面喷肥防衰和抗渍高产栽培技术提供理论基础。主要研究结果如下：

1花后短暂高温渍水逆境对冬小麦植株生理的影响及其氮素调控

（1）花后短暂高温胁迫、渍水胁迫、高温渍水双胁迫均使冬小麦膜脂过氧化程度加剧，旗叶SOD、POD、CAT活性短暂小幅升高后随即显著下降，MDA含量显著高于对照，加速植株衰老。上述逆境胁迫均显著降低小麦根系活力，抑制叶绿体生物合成，叶片叶绿素含量下降，Pn、Gs持续低于对照，Ci持续升高，高温使Tr短暂升高后显著降低，渍水、高温渍水双胁迫均导致小麦旗叶Tr持续低于对照。（2）短暂高温和渍水胁迫互作显著，高温极显著地加重了渍水危害。各逆境胁迫对冬小麦植株生理各指标的不良效应大小为高温渍水双胁迫>渍水胁迫>高温胁迫；籽粒形成期逆境不良胁迫效应显著大于籽粒乳熟期胁迫。（3）氮素补偿缓解各逆境的不良胁迫。

（4）旗叶Ci的变化与Pn变化趋势相反，说明光合作用的主要限制因素是非气孔因素，由气孔关闭造成的影响较小。

2花后短暂高温渍水逆境对冬小麦灌浆特性及产量构成因素的影响及其氮素调控

（1）花后短暂高温胁迫、渍水胁迫、高温渍水双胁迫均可显著减小冬小麦籽粒体积，降低灌浆速率，缩短灌浆历期，减少穗粒数，降低千粒重与产量，而对穗数无显著影响。（2）高温与渍水交互作用显著，高温加重渍水逆境危害；各逆境不良影响程度为高温渍水双逆境>渍水逆境>高温逆境；籽粒形成期逆境的不良效应比籽粒乳熟期大。（3）氮肥补偿可显著增加冬小麦籽粒体积，提高灌浆速率，延长灌浆历期，提高千粒重与产量，对穗数、穗粒数无显著影响。（4）花后短暂高温渍水情况下，小麦最终千粒重与各灌浆速率参数的相关性大于与各灌浆历期参数的相关性，

决定千粒重的主要是籽粒灌浆速率，而各历期参数属次要影响；冬小麦产量与中后期灌浆速率的关联性大于与渐增期灌浆速率的关联性。

3花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒蛋白质合成与积累的影响及其氮素调控

（1）花后短暂高温胁迫下小麦旗叶GS、籽粒GPT活性先小幅升高，不久显著下降；花后短暂渍水胁迫、高温渍水双胁迫均持续降低旗叶GS、籽粒GPT活性。高温降低籽粒蛋白质累积量，提高蛋白质及各组分含量，降低谷醇比。渍水则降低蛋白质累积量、蛋白质及各组分含量、谷醇比。高温渍水双胁迫提高了醇溶蛋白含量，降低了蛋白质累积量、谷蛋白含量和谷醇比，对清蛋白、球蛋白含量无显著影响。（2）高温和渍水对旗叶GS、籽粒GPT活性、蛋白质累积量的交互效应显著，对蛋白质及各组分含量与谷醇比交互效应不显著。各因素对旗叶GS、籽粒GPT活性、蛋白质累积量、谷醇比的影响程度为高温+渍水>渍水>高温，对蛋白质及组分含量的影响程度为渍水>高温+渍水>高温。籽粒形成期逆境胁迫对旗叶GS、籽粒GPT活性、蛋白质累积量的不良效应显著大于籽粒乳熟期的不良效应，而两时期对蛋白质及组分含量、谷醇比的效应差异不显著。（3）叶面喷氮补偿氮素营养，提高旗叶GS、籽粒GPT活性、籽粒蛋白质累积量、蛋白质含量、清蛋白含量、球蛋白含量及谷蛋白含量，但对醇溶蛋白含量无显著影响，提高谷醇比。（4）相关分析表明，试验中蛋白质合成关键酶活性与籽粒产量、蛋白质累积量、谷醇比显著正相关，与蛋白质含量无显著相关。

4花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒淀粉合成与积累的影响及其氮素调控

（1）花后短暂高温胁迫、渍水胁迫、高温渍水双胁迫均抑制了淀粉合成原料蔗糖向籽粒的供应，也抑制了淀粉合成系统酶活性，从而导致籽粒淀粉积累量降低。花后高温胁迫下小麦籽粒SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性先小幅升高，不久显著下降。花后渍水胁迫、高温渍水双胁迫均持续降低籽粒SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性。花后高温对籽粒GBSS活性的不良影响比对籽粒ADPGPPase、SSS活性的不良影响小，导致淀粉含量下降，直链淀粉含量上升，支链淀粉含量下降，支直比下降。渍水造成籽粒淀粉含量、支链淀粉含量显著低于对照，对直链淀粉含量影响不显著，支直比下降。（2）高温渍水对淀粉合成相关指标的互作显著，可见高温极显著地加重了渍水危害。籽粒形成期逆境胁迫降低了小麦籽粒蔗糖含量，籽粒SS、ADPGPPase、

SSS、GBSS活性，淀粉累积累量下降，不同时期对淀粉组分含量、支直比影响不显著。（3）氮素补偿提高淀粉合成相关酶的活性、淀粉累积量与支直比，降低直链淀粉含量，对淀粉含量，支链淀粉含量无显著影响。

5花后短暂高温渍水逆境对冬小麦面粉加工品质的影响及其氮素调控

（1）花后短暂高温提高了面粉的湿面筋含量，改善了粉质参数、拉伸参数，而对糊化温度影响不显著，对其它淀粉糊化参数产生不利影响。花后短暂渍水降低了湿面筋含量，粉质参数、拉伸参数均变劣，对糊化温度影响不显著，提高了其它淀

粉糊化参数。由于高温逆境和渍水逆境对小麦籽粒蛋白质含量及组分与淀粉含量及组分具有“对冲”效应，导致与对照相比较，高温渍水双逆境对面粉的淀粉糊化参数产生不利影响，但改善了拉伸参数，而对湿面筋含量与粉质参数无显著影响。（2）不同时期逆境对湿面筋含量与粉质参数、拉伸参数、稀懈值、糊化温度的影响差异不显著，籽粒形成期逆境对峰值粘度、低谷粘度、最终粘度、反弹值显著大于乳熟期逆境。（3）叶面氮肥补偿提高除糊化温度的其它糊化参数、湿面筋与粉质参数、拉伸阻力，对糊化温度、拉伸面积、延伸度、拉伸比例无显著影响。

在花后短暂高温渍水逆境下，叶面氮素补偿主要通过缓解小麦植株早衰，提高蛋白质、淀粉合成相关酶活性而改善蛋白质、淀粉含量与品质，是缓解逆境不良效应，提高小麦产量与品质的有效途径。

**关键词：**冬小麦； 花后； 高温； 渍水； 产量和品质； 氮素调控

**Influence Mechanism of Transient High Temperature and Waterlogging after Anthesis on Yield and Quality in Winter Wheat and Nitrogen Management**

**Abstract**

High temperature and waterlogging in the middle and later growing season are the major limiting factors for winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield and quality improvement in the Southern Huanghuai and Yangtze Valley region of China. Along with the global climate change, both the magnitude and frequency of high temperature and waterlogging are predicted to increase. Nitrogen is one of necessary macro­nutrient for the wheat growth and development. Reasonable application of nitrogenous fertilizers is an important way to alleviate the negative effects of stress, regulate crop growth and development and improve its assimilation capacity. Field experiments with 'Yannong 19' (*Triticum aestivum* L.) by pot method were conducted to investigate the effects of high temperature and waterlogging on physiology and ecology, yield, quality of winter wheat and its nitrogen management in continuous growing seasons from 2010 to 2012 in order to provide basic theory for high yield cultivation technology to alleviate high temperature stress, waterlogging stress and senescence of winter wheat by spraying foliar nitrogen in later growth season in the Southern Huanghuai and Yangtze Valley region of China. The main contents and results were below:

1 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on physiology of winter wheat and nitrogen management: (1) Compared with control, high temperature stress, waterlogging stress, high temperature + waterlogging double stress after anthesis all increased degree of membrane lipid peroxidation, resulting in activities of SOD, POD, CAT of winter wheat flag leaf increasing slightly briefly and soon dropping significantly and MDA contents under each adverse stress being always higher than those of control, accelerating plant senescence. Each adverse stress after anthesis decreased the wheat root activities, chlorophyll contents, *P*n, *G*s of winter wheat flag leaf and their *C*i rised continually. High temperature stress decreased wheat flag leaf *T*r significantly after the briefly rise and waterlogging stress and high temperature + waterlogging double stress both decreased it continually. (2) There were significant interactions between high temperature and waterlogging and high temperature deteriorated the negative effects of waterlogging. According to degree of negative effects in indexes of physiology in winter wheat, the order was waterlogging + high temperature> waterlogging> high temperature. Negative effects

Of each adverse stress in grain formation stage were higher than those of in milk­ripe stage. (3) Spraying foliar nitrogen alleviated negative effects of each adverse stress. (4) The change trends of *C*i and *P*n in the flag leaf were opposite in the experiment, which indicated that the factors affecting photosynthesis should be non­stomatal factors.

2 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain filling characteristics and yield components of winter wheat and nitrogen management: (1) Be consistent with changes of physiological indexes, transient high temperature stress, waterlogging stress, high temperature + waterlogging double stress after anthesis all significantly reduced 1000­grain volume, grain filling rate, grain filling duration, 1000­grain dry weight, grains per spike and yield of winter wheat, but had no significant effect on spikes. (2) There were significant interactions between high temperature and waterlogging and high temperature deteriorated the negative effects of waterlogging. According to degree of negative effects in indexes of yield components in winter wheat, the order was waterlogging + high temperature> waterlogging> high temperature. Negative effects of each stress in grain formation stage were higher than those of in milk­ripe stage. (3) Spraying foliar nitrogen improved 1000­grain volume, grain filling rate, grain filling duration,

1000­grain dry weight, and yield of winter wheat, but had no significant on spikes and grains per

Spike. (4) According to grey correlations between yield and grain filling parameters of winter wheat, the relationships with grain filling rate parameters were more significant than those with grain filling duration parameters and each treatment affected yield of winter wheat mainly by affecting grain filling rates in middle and later grain filling stages.

3 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain protein synthesis and accumulation of winter wheat and nitrogen management: (1) High temperature stress after anthesis increased slightly activities of flag leaf GS, grain GPT in winter wheat first and soon dropped significantly and waterlogging stress, high temperature + waterlogging double stress both decreased them continually. High temperature reduced protein accumulation, ratio of Glu/Gli, while improved protein content and each protein ingredient content. Waterlogging reduced protein accumulation, protein content and each protein ingredient content, ratio of Glu/Gli. High temperature + waterlogging double stress improved gliadin content, reduced protein accumulation, glutelin content, ratio of Glu/Gli, had no significant effect on contents of albumin, globulin. (2) The interactions between high temperature and waterlogging of flag leaf GS, grain GPT, protein accumulation were significant but those of protein content and each protein ingredient content, ratio of Glu/Gli were not significant. According to degree of negative effects on indexes of grain protein synthesis in winter wheat, the orders of flag leaf GS, grain GPT, protein accumulation, ratio of Glu/Gli were waterlogging + high temperature> waterlogging> high temperature and those

Of protein content and each protein ingredient content were waterlogging> waterlogging + high temperature> high temperature. The negative effects on flag leaf GS, grain GPT, protein accumulation of each stress in grain formation stage were higher than those of in milk­ripe stage, but there were no significant different on protein content and each protein ingredient content between two stages. (3) Spraying nitrogen compensated nitrogen nutrition, improved flag leaf GS, grain GPT, protein accumulation, protein accumulation, contents of protein, albumin, globulin and glutelin, had no significant effect on gliadin content, and led to improving ratio of Glu/Gli. (4) Correlation analysis indicated that correlation coefficients between activities of key regulatory enzymes involved in protein formation and grain yield, protein accumulation, ratio of Glu/Gli were significant, while correlation coefficient with protein content was not significant.

4 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain starch synthesis and accumulation of winter wheat and nitrogen management: (1) High temperature stress, waterlogging stress, high temperature + waterlogging double stress after anthesis all inhabited the sucrose, which is starch synthesis materials, supplying to grain, and inhibited the activities of starch synthesis enzymes which resulted in the decrease of grain starch accumulation. High

Temperature stress after anthesis increased slightly activities of SS、ADPGPPase、SSS、GBSS in

Winter wheat grain first and soon dropped significantly and waterlogging stress, high temperature + waterlogging double stress all decreased them continually. Compared with the reductions of grain ADPGPPase, SSS activities, high temperature decreased GBSS activities relatively slight, which resulted in increasing amylose content and decreasing amylopectin content, ratio of amylopectin and amylase. Waterlogging decreased grain starch accumulation, starch content, amylopectin content, and ratio of amylopectin and amylose, had no significant effect on amylose content. (2) There were significant interactions between high temperature and waterlogging. Adversity stress in grain formation reduced SS content, grain SS, ADPGPPase, SSS, GBSS activities, starch accumulation. There were no significant different on starch content and each starch ingredient content, ratio of amylopectin and amylase between two stages. (3) Spraying nitrogen improved SS content, grain SS, ADPGPPase, SSS, GBSS activities, starch accumulation, ratio of amylopectin and amylase, decreased content of amylose, and had no significant different on starch content and amylopectin content.

5 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on flour processing quality of winter wheat and nitrogen management: (1) High temperature increased flour wet gluten content, improved farinograph parameters, extensograph parameters, had no significant effects on pasting temperature, and had negative effect on other pasting parameters. Waterlogging reduced flour wet gluten content, had negative effect on farinograph parameters, extensograph parameters,

Had no significant effects on pasting temperature and increased other pasting parameters. Due to high temperature stress and waterlogging stress have a" hedge" effect in contents of starch and its composition, protein and its composition of wheat grain, high temperature + waterlogging double stress had an adverse effects on starch pasting parameters, but improved grain extensograph parameters, and had no significant effects on wet gluten content and farinograph parameters. (2) The negative effects on peak viscosity, hold trough, final viscosity, setback of each stress in grain formation stage were larger than those of in milk­ripe stage, but those of breakdown, pasting temperature, wet gluten content, farinograph parameters and extensograph parameters were not significant. (3) Spraying nitrogen improved wet gluten content, farinograph parameters, and esistance to extension, pasting parameters except pasting temperature and had no significant effects on pasting temperature, extension area, extensibility, and extension ratio.

Spraying nitrogen improved grain yield and quality of winter wheat mainly through alleviating wheat plant senescence, improving the activities of enzymes related to synthesis of protein, starch and it was an effective way to alleviate negative effects of high temperature stress and waterloging stress.

**Key words:** Winter wheat; After anthesis; High temperature; Waterlogging; Yield and quality; Nitrogen management

目 录

[摘](#_Toc68657380)[要](#_Toc68657380) 2

**[Abstract](#_Toc68657381)** 2

[目](#_Toc68657382)[录](#_Toc68657382) 3

[第一章 花后短暂高温渍水对冬小麦产量和品质的影响机理及其氮素调控的研究进展](#_Toc68657383) 6

[1 研究意义](#_Toc68657384) 6

[2 国内外研究现状及分析](#_Toc68657385) 6

[2.1 高温渍水逆境胁迫对小麦Th理Th态及产量的影响](#_Toc68657386) 6

[2.2 高温渍水逆境胁迫对小麦蛋白质含量及品质的影响](#_Toc68657387) 7

[2.3 高温渍水逆境胁迫对小麦淀粉含量及品质的影响](#_Toc68657388) 7

[2.4 高温渍水逆境胁迫对面粉加工品质的影响](#_Toc68657389) 7

[2.5 高温渍水逆境胁迫的氮肥调控效应](#_Toc68657390) 7

[3 存在问题及研究目标](#_Toc68657391) 8

[3.1 存在问题](#_Toc68657392) 8

[3.2 研究目标](#_Toc68657393) 8

[第二章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦植株Th理的影响](#_Toc68657394) 8

[1 材料与方法](#_Toc68657395) 8

[1.1 材料与试验设计](#_Toc68657396) 8

[1.2 测定项目与方法](#_Toc68657397) 9

[1.3 统计分析](#_Toc68657398) 10

[2 结果与分析](#_Toc68657399) 10

[2.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦根系活力影响](#_Toc68657400) 10

[2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦旗叶衰老的影响](#_Toc68657401) 13

[2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦叶绿素含量和光合特性的影响](#_Toc68657402) 22

[3 讨论](#_Toc68657403) 28

[第三章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦灌浆特性及产量构成因素的影响](#_Toc68657404) 28

[1 材料与方法](#_Toc68657405) 28

[1.1 材料与试验设计](#_Toc68657406) 28

[1.2 测定项目与方法](#_Toc68657407) 28

[1.3 统计分析](#_Toc68657408) 28

[2 结果与分析](#_Toc68657409) 28

[2.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒体积的影响](#_Toc68657410) 28

[2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒灌浆的影响](#_Toc68657411) 29

[2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦产量构成因素的影响](#_Toc68657412) 33

[3 讨论](#_Toc68657413) 37

[第四章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒品质的影响](#_Toc68657414) 37

[1 材料与方法](#_Toc68657415) 37

[1.1 材料与试验设计](#_Toc68657416) 37

[1.2 测定项目与方法](#_Toc68657417) 37

[1.3 统计分析](#_Toc68657418) 37

[2 结果与分析](#_Toc68657419) 38

[2.1 花后短暂高温渍水对小麦蛋白质相关酶活性的影响](#_Toc68657420) 38

[2.2 花后短暂高温渍水对小麦淀粉合成及其相关酶活性的影响](#_Toc68657421) 40

[2.3 花后短暂高温渍水对冬小麦面粉加工品质的影响](#_Toc68657422) 48

[3 讨论](#_Toc68657423) 53

[3.1 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦蛋白质合成及其相关酶活性的影响](#_Toc68657424) 53

[3.2 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦淀粉合成及其相关酶活性的影响](#_Toc68657425) 53

[3.3 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦面粉品质的影响](#_Toc68657426) 53

[第五章](#_Toc68657427)[氮素补偿对冬小麦花后短暂高温渍水逆境的调控效应](#_Toc68657427) 53

[1 材料与方法](#_Toc68657428) 53

[1.1 材料与试验设计](#_Toc68657429) 53

[1.2 测定项目与方法](#_Toc68657430) 55

[1.3 统计分析](#_Toc68657431) 55

[2 结果与分析](#_Toc68657432) 55

[2.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦根系活力调控效应](#_Toc68657433) 56

[2.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶衰老调控效应](#_Toc68657434) 58

[2.3 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦叶绿素含量和光合特性的调控效应](#_Toc68657435) 61

[2.4 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦灌浆特性及产量构成的调控效应](#_Toc68657436) 69

[2.5 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦蛋白质合成及其相关酶的调控效应](#_Toc68657437) 72

[2.6 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦淀粉合成及其相关酶的调控效应](#_Toc68657438) 75

[2.7 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒面粉加工品质的调控](#_Toc68657439) 80

[3 讨论](#_Toc68657440) 81

[第六章 结](#_Toc68657441)[论](#_Toc68657441) 82

[参考文献](#_Toc68657442) 82

[作者简介](#_Toc68657443) 88

[在读期间发表的学术论文](#_Toc68657444) 88

**缩略词**

(Abbreviations)

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| DAA | Days after anthesis | 花后天数 |
| CK | Control | 对照处理 |
| T | High temperature | 高温处理 |
| W | Waterlogging | 渍水处理 |
| T+W | High temperature and waterlogging | 高温+渍水处理 |
| N | Nitrogen compesation | 氮肥补偿 |
| RIR | Relative rate of injury | 相对受害率 |
| RAR | Relative rate of addition | 相对提高率 |
| *P*n | Net photosynthetic rate | 净光合速率 |
| *G*s | Stomatal conductance | 气孔导度 |
| *T*r | Transpiration rate | 蒸腾速率 |
| *C*i | Intercellular CO2 concentration | 胞间 CO2 浓度 |
| Chl | Chlorophyll | 叶绿素 |
| ROS | Reactive oxygen species | 活性氧簇 |
| SOD | Superoxide dismutase | 超氧化物歧化酶 |
| POD | Peroxidase | 过氧化物酶 |
| CAT | Catalase | 过氧化氢酶 |
| MDA | Malondiadehyde | 丙二醛 |
| GS | Glutamine synthetase | 谷氨酰胺合成酶 |
| GPT | Glutamic Pyruvic Transaminase | 谷丙转氨酶 |
| SS | Sucrose synthase | 蔗糖合成酶 |
| SSS | Soluble starch synthase | 可溶性淀粉合成酶 |
| GBSS | Granule­bound starch synthase | 束缚态淀粉合成酶 |
| ADPG­PPase | ADP­glucose pyrophosphorylase | ADP­葡萄糖焦磷酸化酶 |

# 第一章 花后短暂高温渍水对冬小麦产量和品质的影响机理及其氮素调控的研究进展

## 1 研究意义

小麦(*Triticum astivum* L.)是世界范围重要的粮食作物，全世界有40%左右的人口以小麦作为主要粮食[1­3]。中国是世界上最大的小麦生产国和消费国[4­7]。我国小麦种植面积及产量均居第二位，仅次于水稻，分别占粮食播种面积与产量的24%和20%左右[8­11]。小麦还是食品工业的主要原料[2]。所以，小麦生产对我国的粮食安全具有至关重要的作用。

小麦籽粒灌浆过程的适宜温度为22℃左右，而小麦生育后期气温逐渐升高，常常高出灌浆适宜温度[12]。小麦花后是籽粒产量和品质形成的关键阶段，该期间高温胁迫加速植株水分散失，降低根系活力，抑制叶绿体生物合成，促进叶片衰老，降低光合速率、产量和品质[13­15]。小麦中后期降雨过多造成田间渍水，使根层缺氧，抑制根系生长发育，根系活力下降，营养失调，造成产量下降，品质变劣[16]。由于近年来在黄淮麦区南部和长江中下游麦区高温逆境和渍水逆境在小麦生育中后期频繁发生，因此，花后高温和渍水逆境引起产量和品质的不稳定性是该区优质小麦生产的重要问题。

不少学者曾围绕高温或渍水逆境对小麦生理生态、产量构成因素及籽粒品质形成的影响及其缓解途径开展了大量研究[17­23]，然而有关不同时期高温和渍水逆境互作对籽粒蛋白质和淀粉形成的影响及其生理机理尚不明确；对小麦面粉加工品质的研究报道也较少。试验拟深入研究高温渍水互作对小麦产量与品质影响的生理生态原因及其氮肥补偿调控措施与机理，对于改善该麦区小麦产量及品质，提高避灾减灾能力具有重要的科学意义和实践价值。

## 2 国内外研究现状及分析

### 2.1 高温渍水逆境胁迫对小麦Th理Th态及产量的影响

长期以来，国内外学者围绕小麦花后高温逆境和渍水逆境对小麦产量及品质的影响开展了广泛而深入的研究，并对缓解其不良效应作出积极探索[24­34]。

#### 2.1.1 高温逆境胁迫对小麦Th理Th态及产量的影响

温度是影响小麦籽粒产量和品质的重要环境因子，只有在温度适宜的条件下，作物才能够良好地生长发育，实现高产优产[35]。根据高温胁迫时间的长短可分为和两种情况，其中相对短时间的极端高温胁迫称为热休克(Heat shock)，较长时间的相对高温胁迫称为慢性热胁迫(Chronic heat)。高温胁迫造成美国和澳大利亚的小麦每年减产

10%­15%，也是影响我国小麦生产的主要因素[14]。

高温主要通过改变膜的流动性来影响膜的功能，引起膜脂过氧化，导致膜泄漏，影响膜功能[36]。在高温胁迫条件下，植物体内积累大量的活性氧簇(ROS)，激活有关保护酶类表达量及活性，以清除过多的活性氧，对植株起协同保护作用[36, 37]。酶促活性氧清除系统的主要组成成分包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)，这些酶对防止膜脂过氧化，减轻逆境造成的膜伤害和延缓植物衰老有重要作用[12, 38]。关于高温逆境下清除ROS相关酶的变化尚无一致结论。Vettakkoru­

makankav、张保仁分别在水稻、玉米等作物中的研究指出，高温胁迫下，水稻、玉米为了适应高温胁迫而产生抗热性生理反应，叶片的膜透性增强、游离脯氨酸累积、

SOD、POD和CAT活性升高，丙二醛（MDA）的含量增加，即作物叶片为了适应环境，清除活性氧的能力增强，但膜脂过氧化程度加剧[39, 40]。而刘萍等认为，温度升高导致旗叶SOD、POD和CAT的活性下降，MDA含量上升[41]。郭天财等报道，后期高温促进了小麦根系的衰老，加速地上部的衰老，表现为叶片和根系中SOD和POD活性先升高后下降，且叶片酶活性下降较早，下降的幅度也较大[42]。裴红宾等、魏乐等研究认为，小麦根系抗氧化酶活性显著受到高温影响。高温具有激活小麦根系

POD和SOD活性的效应，但随胁迫时间的延长，高温抑制SOD活性，导致SOD活性迅速下降，MDA含量明显增加，从而抑制小麦根系的生长，根长、根重、根系活性吸收面积与总面积及根冠比都有所降低[43]；小麦根系细胞代谢紊乱，呼吸加强，电导率增加[44]，加剧植株衰老进程[45]。高温减少绿叶面积[46, 47]，破坏叶片叶绿体结构及原生蛋白质，从而抑制叶绿体生物合成，降低旗叶Fo、Fv、Fm、Fv/Fm及Fv/Fo，光系统Ⅱ(PSⅡ)受到损伤，降低其潜在活性及光化学效率[48]。江华等利用离体叶片研究得出当温度超过30℃时，光合性能即显著降低[49]。

高温胁迫影响旗叶光合性能，影响光合产物的输出与分配，导致灌浆强度和千粒重下降，最终降低产量[50, 51]。Wiegand等研究得出，灌浆期间日均气温在15.8­27.7℃范围内，平均温度每升高1℃，小麦粒重下降2.8 mg，灌浆期将缩短3.1 d [52]。高温胁迫在灌浆不同时期引起的产量下降的结论不一致。Gibson和Paulsen研究在昼夜温度35/20℃，花后10 d，15 d和20 d高温处理对产量的影响，发现与昼夜温度30/20℃模式相比，花后15 d和20 d高温处理均使产量下降18%左右，花后l0 d的高温处理使产量下降78%[53]，灌浆早期遭遇高温胁迫导致配子发育畸形，严重影响受精过程，对作物产量影响更大[54]。而王晨阳等认为高温的危害随生育期的推进而加剧，对后期植株光合性能产生了不可逆的抑制[55]。刘霞等研究表明，虽然灌浆前期高温对旗叶的伤害程度明显大于中期处理，但灌浆中期遭受伤害后，PSⅡ反应中心难以恢复，导致灌浆中期高温对产量的影响显著大于前期[56]。郅胜军等得出灌浆前期和中期对旗叶光合参数影响较大，后期影响减小[57]。胡吉帮等认为高温导致渐增期平均灌浆速率的降

低及快增期、缓增期持续时间的缩短是最终导致粒重降低的主要原因[58]。

#### 2.1.2 渍水逆境胁迫对小麦Th理Th态及产量的影响

渍害是我国小麦生产的主要自然灾害之一，严重影响到小麦的稳定增产。小麦花后渍水降低土壤氧气含量，导致植株细胞内活性氧的增加，活性氧清除系统酶活性降低，引起自由基的积累和膜脂过氧化，使膜系统的结构和功能受到损伤。蔡永萍等研究得出，随渍水胁迫加剧，小麦旗叶中的SOD, POD活性逐渐升高，膜脂过氧化产物MDA含量逐渐增加，加速植株衰老[59]。渍水也易引起小麦根系腐烂，根系活力下降，导致根系吸收能力和矿质养分的吸收量都下降，严重阻碍小麦氮、磷、钾营养元素的吸收与同化[60­64]。

渍水使小麦叶片叶绿素含量，绿叶数量及面积降低，叶绿素荧光动力学参数Fo提高，Fv/Fm、ΦPSII和qP受到抑制，光合机构受损，造成小麦旗叶*P*n降低和光合功能期缩短，加速植株衰老[65­67]，小麦干物质积累量和产量显著下降[68, 69]。土壤渍害不仅削弱小麦光合产物的积累量和积累速度，而且还改变光合产物在地上和地下部分的分配比例，根系日增干重的下降比例大于地上部分，表明渍害对小麦根系的危害比地上部分更为严重[70]。李金才认为花后渍水降低果聚糖外水解酶活性，是营养器官贮藏物质再运转降低的主要原因[71]。花后渍水同时会导致穗粒数、粒重和产量下降

[72]。

蔡士宾等、赵辉等均研究认为，高温和渍水对产量影响具有叠加效应，而且不同小麦品种对高温渍水的反应也有明显差异[73, 74]，但蔡士宾等认为渍害对叶片枯萎、穗部失水和粒重影响大于高温的影响，而赵辉等得出高温的不良效应大于渍水[74]。

### 2.2 高温渍水逆境胁迫对小麦蛋白质含量及品质的影响

蛋白质含量主要由蛋白质和淀粉积累的相对速率和持续时间决定，易受环境影响

[75]. 籽粒氮素的来源包括开花前植株贮藏氮素的再运转，占籽粒总氮素的80%；还有开花后吸收的氮素，仅占20%左右[76]。因此，花后植株体内氮素的再运转对籽粒蛋白质含量有明显影响。谷丙转氨酶(GPT)和谷氨酰胺合成酶(GS)对贮藏蛋白在籽粒库器官中积聚的初始阶段均起重要调控作用[77]。

#### 2.2.1 高温逆境胁迫对蛋白质含量及品质的影响

小麦灌浆期遭受高温胁迫对蛋白质产量和品质的影响研究结果不统一。Benzian研究认为，冬小麦灌浆早期气温平均每上升1℃，籽粒含氮量提高0.07%[78]. Sofield等认为，灌浆过程在15­29℃之间，温度的提高有利于籽粒蛋白质绝对含量提高，而对淀粉含量没有明显影响；如果温度超过30℃，则对蛋白质和淀粉的积累均有抑制效应，但由于高温对淀粉的影响更大，使蛋白质含量显著提高[79]。Randall和Moss研究表明，当温度在30℃以下时，温度越高，蛋白质含量随之提高；当温度升高到32℃

时，不抗高温型品种籽粒蛋白质含量降低，抗高温型品种则升高；而35℃的高温胁迫3 d显著降低大多数品种的蛋白质含量[80]。Blumenthal等研究认为，灌浆期高温在不同阶段反应不同：灌浆前期高温使蛋白质含量显著下降，而中后期高温胁迫对蛋白质含量的影响较小[81]。

蛋白质及其组分含量，特别是麦谷蛋白含量与醇溶蛋白含量的比值显著影响着蛋白质的品质[82]。戴廷波等研究表明花后高温情况下，小麦籽粒蛋白质含量及清蛋白、球蛋白和醇溶蛋白含量显著提高，但谷蛋白含量降低，导致谷/醇比降低[74]，因为灌浆期高温胁迫条件下，籽粒中醇溶蛋白的合成速度比麦谷蛋白质快[82­86]. Stone 和

Nicolas的结果显示，75个小麦品种中只有5个品种在高温条件下的醇溶蛋白比例升高[24]。而吴翠平等认为灌浆期高温胁迫下，不溶性麦谷蛋白的含量及其占谷蛋白总量的比例无显著变化[87]。

#### 2.2.2 渍水逆境胁迫对蛋白质含量及品质的影响

周苏玫等试验指出花后渍水与小麦籽粒蛋白质含量呈显著负相关[88]。有研究认为花后渍水逆境降低了籽粒蛋白质及其组分的积累量[89]，降低籽粒蛋白质含量及麦谷蛋白含量与醇溶蛋白含量的比值[90]。谢祝捷等研究表明，花后渍水降低小麦籽粒产量和蛋白质产量，渍水处理下籽粒蛋白质含量的降低主要是由于蛋白质产量的显著降低造成[77]。张保军等研究认为土壤水分过多容易淋洗掉小麦根部的硝酸盐，且降低根系活性，使氮素供应不足和延长营养运转时间而降低蛋白产量[91]。范雪梅等研究表明渍水降低了小麦旗叶NR，GS活性和籽粒中GS, GPT活性，从而使籽粒蛋白质产量和含量降低[92­94]。

前人的研究指出，作为主要生态因子的土壤水分和温度对小麦籽粒的蛋白质含量等品质特性均有明显影响。高温和渍水对蛋白质合成相关酶及产量不良影响具有叠加效应，对蛋白质品质的影响比较复杂，前人研究结论不统一。

### 2.3 高温渍水逆境胁迫对小麦淀粉含量及品质的影响

淀粉的支/直比与面条、馒头等制品的品质关系密切[95]。一般认为，可溶性淀粉合成酶(SSS)、束缚态淀粉合成酶(GBSS)、ADP­葡萄糖焦磷酸化酶(ADPG­PPase)与蔗糖合成酶(SS)对淀粉积累起着重要的调节作用，是小麦[96]、水稻[97]、玉米[98]籽粒淀粉合成的关键酶，其中GBSS对直链淀粉积累起重要作用，SSS对支链淀粉积累起重要作用。籽粒的库容量和物质转化能力是影响淀粉积累的主要因素[99]。方先文等研究表明总淀粉积累速率的变化表现为随灌浆进程逐渐推移逐渐增加，到灌浆中期达到最大值，之后下降；支链淀粉的积累速率在灌浆期呈单峰曲线，花后先缓慢上升，花后20 d左右达到最大，之后缓慢下降；直链淀粉在花后14d持续增大，于花后28d前后达最大[100]。王东等研究发现，灌浆初期蔗糖的供应能力不影响淀粉积累，灌浆中后

期则显著影响淀粉的积累[101]。Jenner等也研究得出籽粒灌浆后期蔗糖转化为淀粉生理过程的抑制是淀粉积累减少的主要原因，外界环境显著影响淀粉累积[102]。

#### 2.3.1 高温逆境胁迫对小麦淀粉含量及品质的影响

花后高温胁迫降低小麦淀粉含量，但对其原因目前尚不统一。Jenner等、Keeling等研究表明，灌浆期高温使SSS活性下降，蔗糖向淀粉的转化过程受到抑制，进而导致淀粉含量和粒重降低[103,104]。SSS活性对温度极为敏感，当温度超过25℃时，SSS活性显著降低，称为“Knock­down”，SSS 在控制小麦籽粒淀粉合成方面可能比

ADPG­PPase更加重要[103, 104]。闫素辉等研究认为灌浆期高温使籽粒淀粉积累量降低，主要因高温抑制了籽粒灌浆中后期的淀粉合成，这是由籽粒蔗糖供应不足和籽粒淀粉合成相关酶活性下降所造成的[105]。但Bhullar等认为高温没有影响蔗糖的供应，但降低了向淀粉的转化率[106]。Altenbach等则认为，造成籽粒淀粉含量低的原因在于高温使得淀粉积累提前结束，而并不是淀粉合成酶被抑制[107]，与封超年等、Jenner等的高温可以在短时间内提高籽粒胚乳细胞分裂速率，但明显缩短胚乳细胞分裂时间，减少了胚乳细胞数，显著降低粒重结论相一致[107, 108]。刘萍等研究认为，在25℃­30℃间，随着温度的升高，籽粒总淀粉积累量随之增加，超过30℃的高温导致总淀粉含量下降，其中以花后25­27 d高温下降幅度最大[110]。但王珏等认为高温胁迫时间越早，粒重和淀粉积累量下降幅度越显著；随着高温时间的后移，其不良胁迫效应逐渐降低，说明前期高温对籽粒淀粉形成影响较大[111]。

灌浆前期高温使籽粒小淀粉粒所占比例下降，大淀粉粒所占比例升高[105]。方先文等曾研究认为，小麦花后17­27 d籽粒中直链淀粉积累最快；而支链淀粉在灌浆中后期积累较快[100]。高温提高了灌浆初期小麦籽粒中SS和GBSS活性，但明显降低了灌浆后期SS、GBSS和SSS活性[112]，高温对SSS活性的抑制较GBSS更大，显著降低了籽粒总淀粉和支链淀粉含量及支/直比[102]。高温胁迫使籽粒中ADPGPPase活性降低，其中前期下降幅度较小，后期下降显著，即随生育期的推进，籽粒ADPGPPase活性受高温胁迫的影响越来越大[100]。

#### 2.3.2 渍水逆境胁迫对小麦淀粉含量及品质的影响

渍害不但抑制蔗糖向籽粒运输，而且加速绿色器官衰老，降低小麦籽粒ADPGPPase，SSS和GBSS活性，从而使籽粒淀粉产量和含量下降[77]。兰涛等的研究亦证明，花后土壤渍水使籽粒淀粉产量和支链淀粉含量[94]。郑春芳等得出渍水显著降低了小麦的籽粒直链淀粉含量，但对支链淀粉含量的影响不大，说明渍水逆境降低小麦籽粒淀粉含量主要是通过减少直链淀粉含量[93]。李诚永等研究认为花前渍水预处理使小麦植株对花后渍害的抗性得以提高，从而缓解花后渍害[113]。

### 2.4 高温渍水逆境胁迫对面粉加工品质的影响

面粉的加工品质不但受到基因型的影响，也受到环境和基因型的影响[114]，形成机制复杂。粘度参数、湿面筋含量及粉质仪参数、拉伸参数是影响食品加工品质的重要因素。高温渍水逆境通过影响小麦蛋白质、淀粉含量及组成来影响食品加工品质

[115]，目前研究结果不一致。Clvde等研究认为灌浆中期高温胁迫显著降低小麦籽粒的淀粉含量、支链淀粉含量、支链淀粉/直链淀粉的比值，使淀粉品质变劣，而籽粒蛋白质含量相应提高，改善面团的流变学特性[86]。Ciaffi等得出高温胁迫下，麦谷蛋白颗粒的体积增大，面团的形成时间延长[85]。李永庚等结果表明前期高温增加淀粉膨胀势和峰值粘度，中期和后期高温使其下降[116]。Musgrave等研究指出随着开花—成熟期日均温上升和总降雨量增多，籽粒中醇溶蛋白含量上升，谷蛋白含量减少，降低加工品质[117]。王立秋等研究表明，渍水对品质性状有不利影响，表现出水分对小麦品质有“稀释”效应，如籽粒蛋白质含量、干面筋和湿面筋含量、沉降值等均随灌水量的增加而呈递减趋势[118]，但这种“稀释”效应可通过增加施肥得以缓冲[119, 120]。

### 2.5 高温渍水逆境胁迫的氮肥调控效应

小麦籽粒产量品质的形成，不仅取决于品种的遗传特性，而且受气候、土壤条件和栽培技术的影响很大[121]。很多学者研究了高温渍水逆境对冬小麦产量和品质不良效应的缓解作用。花前渍水预处理[113]、筛选抗逆性强的小麦品种[122]、喷施外源物质

[123, 124]、增施S肥[125]、氮肥后移[126]、改进栽培技术[127]都可以提高小麦抗高温渍水逆境。

氮素是组成植物体内蛋白质、核酸、叶绿素和一些激素的重要元素，对小麦产量品质有显著影响[126]。小麦产量品质取决于小麦对氮素的吸收、转化、运输和积累。花后增施氮肥能改善小麦植株体内活性氧清除酶的代谢合成，维持其较高的生理活性，降低MDA的含量，明显延缓叶片衰老，提高开花后旗叶叶绿素含量和*P*n，有利于籽粒进行灌浆[128, 129]。增施氮肥提高氮素同化关键酶NR、GS和GPT的活性[130­132]和地上各器官中游离氨基酸含量，进而促进籽粒蛋白质的合成，提高籽粒蛋白质产量，并改变蛋白质各组分所占的比例，从而改善小麦加工品质[120, 133]。清蛋白和球蛋白含量决定了小麦籽粒营养品质，而谷蛋白和醇溶蛋白含量和比例决定了面筋面团的延展性和弹性以及加工品质[134]。花后喷施氮素显著提高提高谷醇比、湿面筋含量、沉降值，不同品种对外在环境变化的敏感程度不同[135]。氮肥可在一定程度上调控渍水逆境下小麦籽粒的加工品质，缓解渍害的影响[136, 137]。此外，增施氮肥可以提高小麦旗叶淀粉合成相关酶SS, ADPGPPase, SSS, GBSS和SPS活性，淀粉积累速率增大[77, 138]，提高小麦籽粒支链淀粉含量，降低直链淀粉含量，从而提高支/直链淀粉比值，改善小麦品质[138,139]。

## 3 存在问题及研究目标

### 3.1 存在问题

3.1.1目前围绕小麦花后高温与渍水逆境胁迫所开展的单项研究较多，而二者互作研究较少。

3.1.2针对小麦花后不同时期高温渍水逆境胁迫对籽粒产量和品质不良影响的研究结论不一致。

3.1.2针对小麦花后高温渍水逆境胁迫对籽粒产量和品质的不良影响，目前大多采用氮素调控手段，但缺乏氮素调控缓解高温渍水逆境胁迫的效果及其生理生态机理研究。

### 3.2 研究目标

3.2.1阐明花后短暂高温渍水互作影响小麦产量和品质的生理生态基础及小麦籽粒蛋白质和淀粉合成与积累的酶学机制，为减灾调控提供理论依据。

3.2.2花后不同时期高温渍水逆境胁迫对小麦产量与品质影响程度比较。

3.2.3明确追施氮素对缓解花后短暂高温渍水逆境胁迫的效果及其机理，为灾后调控提供技术手段和理论支持。

因此，本课题拟通过研究高温与渍水逆境互作对小麦产量与品质形成规律的影响及其氮素调控效果和机理，以期为明确小麦耐热性和耐渍性生理机制和小麦籽粒品质调优栽培技术提供理论依据。

# 第二章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦植株Th理的影响

黄淮麦区南部和长江中下游麦区小麦生育中后期，高温、渍水是小麦生产中的主要气象灾害因子。前人关于高温、渍水单一因子对小麦花后生理影响的研究表明，小麦花后高温或渍水导致根系和旗叶细胞内活性氧的生成与清除平衡遭到破坏，引起膜脂过氧化，损伤膜系统的结构和功能，从而造成植物细胞的伤害[36, 59]，导致根系活力下降，影响植株对养分和水分的吸收[43, 60]；植株上部功能叶早衰，叶绿素含量和功能叶面积减小，光合作用受抑制[50, 67]，影响植株干物质的积累与转运，最终导致小麦减产，品质下降[67, 71]。

小麦花后高温胁迫、渍水胁迫可单独发生，亦可同时发生。目前，围绕小麦花后高温与渍水胁迫所开展的单项研究较多，然而有关花后不同时期短暂高温渍水逆境胁迫对冬小麦植株生理的交互作用研究较少。因此，试验研究了花后不同时期短暂高温渍水逆境胁迫对冬小麦根系、旗叶衰老及光合特性的影响，以期为黄淮南部麦区和长江中下游麦区冬小麦抗逆高产栽培技术提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验设计

试验于2010～2012年在安徽农业大学农萃园试验地进行，试验用土壤为黄棕壤，土壤的养分状况：2010～2011年土壤有机质含量10.5g/kg、全氮1.12 g/kg、速效氮83.5mg/kg、速效磷34.7 mg/kg、速效钾72.3 mg/kg；2011～2012年土壤有机质含量10.2g/kg、全氮1.08 g/kg、速效氮79.5mg/kg、速效磷32.4 mg/kg、速效钾78.5 mg/kg。试验材料为冬小麦烟农19。采用盆栽试验，试验盆钵采用高为30cm、直径为25cm的聚乙烯塑料桶，桶底中央有排水孔。土壤在播种前过1cm淌筛（首先把地用锹翻过来，晒干，然后再淌），与肥料充分混匀后装入聚乙烯塑料桶中，每盆10kg土，浇透水后，待晾干再打孔播种（种子先催芽）。播种后将塑料桶埋入试验田土中，塑料桶内土壤与桶外大田土齐平。试验施肥情况为N: P2O5: K2O= 225kg/ hm2: 112.5 kg/ hm2: 112.5 kg/ hm2，其中N肥基追比5: 5，在拔节期追施尿素，播种时每桶施饼肥20 g。10月26日播种，3叶期定苗，每盆均匀留苗7株，小麦生长期间按正常田间管理进行维护，花后进行试验处理。

试验采用三因素完全随机设计（表1）。三因素分别为温度、渍水和逆境处理时期。温度：两水平分别为T0（常温）、T1（高温），在人工温室中对小麦进行温度处理，高温处理昼夜温度为35℃/25℃±2℃，常温处理昼夜温度为27℃/17℃

±2℃；渍水：两水平分别为W0（常湿）、W1（渍水），渍水处理时用无孔塑料桶

套上试验桶，浇水保持桶内水层2.0cm左右，常湿处理保持土壤田间最大持水量

75%左右[TDR(Spectrum，美国)法测定]；逆境处理时期：两水平分别为冬小麦籽粒形成期（S0, 花后5-8d）与乳熟期（S1, 花后15-18d）。每处理60盆。

表1 试验设计表

Table 1 experimental designs

| 时期(S) | 温度(T) | 渍水(W) | 处理(Treatment) | 编号(name) |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| S0 | T0 | W0  W1 | S0T0 W0  S0T0 W1 | CK  A |
|  | T1 | W0  W1 | S0T1 W0  S0T1 W1 | B  C |
| S1 | T0  T1 | W0  W1 W0 | S1T0 W0  S1T0 W1 S1T1 W0 | CK  D E |
|  |  | W1 | S1T1 W1 | F |

### 1.2 测定项目与方法

#### 1.2.1 根系活力：采用TTC还原法测定[140]，3次重复。

#### 1.2.2 旗叶衰老指标，均为3次重复。

##### 1.2.2.1 MDA 含量 采用硫代巴比妥酸(TBA)显色法测定[141]。

##### 1.2.2.2 SOD 活性 采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定[141]。

1.2.2.3 POD 活性 采用愈创木酚显色法测定[141]。

1.2.2.4 CAT 活性 采用紫外吸收法测定[142]。

#### 1.2.3 叶绿素含量：采用SPAD­502型叶绿素计(Minolta，日本)，自开花当日开始测定，每5 d测一次，直到花后35d。在距旗叶叶尖1/3处读出SPAD值，每片叶读

3次，用其平均数作为该叶叶绿素含量，每小区随机测定10片旗叶作为10次重复。

#### 1.2.4 光合特性：在测定叶绿素含量的同时，用LI­6400光合仪(LI­COR, 美国)测定旗叶的净光合速率(*P*n)、气孔导度(*G*s)、胞间CO2浓度(*C*i )和蒸腾速率(*T*r)。叶室

CO2 浓度设置为400μmol mol–1，光合有效辐射设置为1 000μmol m–2 s–1。每处理随机选取生长一致的旗叶10片，每叶测3点，取平均值作为该叶的光合特性指标。

#### 1.2.5 RIR、RAR分别表示相对受害率和相对提高率，其计算公式为RIR(%) =（对照平均值­处理平均值）/对照平均值×100、RAR(%) =（处理平均值­对照平均值）/对照区平均值×100[34]，S0T0W0处理作为对照组（CK），处理平均值计算方法见表

2. 为减小误差，对各指标的平均值计算方法进行校正，即由花后5、10、15、20、

25、30、35 d的测量值计算各指标平均值。

表2 RIR 、RAR公式中的对照平均值与处理平均值来源

Table 2 Average derivations of CK and treatments in the formulas of RIR, RAR, respectively.

因素

Factor

对照平均值

Average of CK

处理平均值

Average of treatment

高温 (T, high temperature) CK B, E

渍水 (W, waterlogging) CK A, D

高温渍水(W+T, high temperature+ waterlogging) CK C, F

时期(S, stage) A, B, C D, E, F

### 1.3 统计分析

两年度的数据变化趋势基本一致，用t检验比较年度间差异；采用2011～2012年度的数据，应用DPS6.55软件进行方差分析，Duncan氏检验进行处理间多重比较；2010～2011年度数据利用Microsoft Excel 2003作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦根系活力影响

C K A B C D E F

1 7 0

­1 h ­1 )

1 5 0

1 3 0

1 1 0

(m g T T C .g

ro o t a ct iv i tie s

9 0

7 0

5 0

根系活力

3 0

1 0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数( d )

D a y s a f t e r a n th e s is

图1 花后短暂高温渍水对冬小麦根系活力的影响2010-2011

Fig. 1 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on root activities of winter wheat in 2010­2011

两年间高温渍水逆境胁迫对根系活力的影响基本一致。图1、表3表明，从开

花到花后5d时，小麦根系活力略有上升，此后缓慢下降，到花后30d时，根系活力已很低。对2011～2012年度各处理的根系活力进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了根系活力(*p*<0.05)，高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒

形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应(*p*<0.05)。各处理平均根系活力大小依次为CK> E> D> F> B> A> C，各处理的根系活力依次为CK的90.7%、88.5%、82.5%、

80.3%、74.7%、65.8%。不同逆境胁迫导致根系活力的相对受害率(RIR)为高温渍水双逆境(25.9%)>渍水逆境(18.4%)>高温逆境(14.5%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的根系活力提高11.3%。

表3 花后短暂高温渍水对冬小麦根系活力的影响2011-2012单位：mgTTC g­1 h­1

Table 3 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on root activities of winter wheat in

|  | | | | 2011­2012 |  | | | |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 140±8a | 153±5a | 137±4a | 126±4a | 110±5a | 85±4a | 52±3a | 44±2a |
| A | 142±6a | 151±5a | 94±5c | 86±3e | 76±3d | 63±3d | 32±2d | 26±4c |
| B | 144±7a | 147±4ab | 109±4b | 96±5d | 82±4c | 67±3cd | 39±2bc | 28±3bc |
| C | 138±5a | 143±6bc | 89±4c | 74±5f | 64±4f | 50±4f | 25±2e | 20±2d |
| D | 141±6a | 154±6a | 135±5a | 117±4b | 86±6b | 69±5bc | 36±3c | 29±2b |
| E | 140±5a | 152±6a | 138±6a | 119±5b | 88±3b | 72±3b | 41±2b | 31±3b |
| F | 139±7a | 154±5a | 138±5a | 111±6c | 72±4e | 56±3e | 31±3d | 21±2d |

注：DAA: 开花后天数。同一列中，数据后不同小写字母表示处理间有显著差异(*P* <0.05)，下同。

Note: DAA: Days after anthesis. In each column, values followed by different small letters are significantly different at *P* <0.05, the same as below.

### 2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦旗叶衰老的影响

#### 2.2.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦旗叶SOD活性的影响

SOD能够清除细胞内活性氧自由基，抑制膜内不饱和脂肪酸的过氧化作用，减少过氧化产物MDA的积累，从而维持细胞质膜的稳定性和完整性，延迟植物衰老，在质膜保护系统中处于核心地位。如图2、表4所示，从CK处理可以看出，花后小麦旗叶SOD活性呈单峰曲线，于花后10 d达到最大值，此后缓慢下降，20d后快速下降，到30d已降得很低了；高温胁迫或渍害胁迫后虽可以诱导旗叶SOD活性短暂升高，减轻逆境伤害，但很快又低于CK。对2011～2012年度各处理的小麦旗叶SOD活性进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了小麦旗叶SOD 活性

（*p*<0.05），高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应（*p*<0.05）. 各处理平均小麦旗叶SOD活性大小依次为CK> E> D > B> F > A > C，各处理的小麦旗叶SOD活性依次为CK的93.3%、92.3%、86.4%、85.3%、81.0%、

73.0%。不同逆境胁迫导致小麦旗叶SOD活性的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境

（20.0%）>渍水逆境(13.4%)>高温逆境(10.7%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的小麦旗叶SOD活性提高8.6%。

C K A B C D E F 8 1 0

7 1 0

6 1 0

5 1 0

S O D 活 性 （ U / g F M ） S O D a c t i v i t i e s

4 1 0

3 1 0

2 1 0

1 1 0

1 0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数( d )

D a y s a f ter an th es is

C K A B C D E F

2 6 0



2 1 0

1 6 0

P O D 活 性 （ U / g F M ) P O D a c t i v i t i s

1 1 0

6 0

1 0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d) D a y s a fter a n th e s is

图2 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶SOD活性的影响2010-2011

Fig. 2 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on SOD activities of flag leaf in 2010­2011

图3 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶POD活性的影响2010-2011

Fig. 3 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on POD activities of flag leaf in 2010­2011

表4 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶SOD活性的影响2011-2012单位：U g­1 FM

Table 4 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on SOD activities of flag leaf in 2011­2012

| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 537±21a | 587±21c | 682±18a | 639±21a | 580±12a | 490±11a | 248±9a | 201±8a |
| A | 539±17a | 616±23ab | 581±12bc | 521±15b | 440±14e | 336±12d | 161±8c | 122±9c |
| B | 536±15a | 626±18a | 602±14b | 544±16b | 475±11d | 370±14f | 178±9b | 129±6c |
| C | 541±16a | 610±16b | 550±18c | 455±18c | 410±14f | 290±10h | 126±8e | 80±8e |
| D | 535±20a | 589±21c | 679±21a | 657±22a | 508±18bc | 400±10b | 186±7b | 139±9b |
| E | 537±21a | 594±24c | 684± 23a | 668±24a | 528±12b | 401±12b | 176±8b | 145±9b |
| F | 541±16a | 594±18c | 679±28a | 656±13a | 490±14cd | 310±9e | 143±6d | 90±6d |

#### 2.2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦旗叶POD活性的影响

POD是细胞活性氧保护酶系统的成员之一，可以清除过多H2O2。由图3、表5所示，从CK处理可以看出，花后小麦旗叶POD活性和SOD活性变化趋势基本一致，呈单峰曲线，只是活性高峰期维持得更短，于花后10 d达到最大值，此后缓慢下降，花后15d后快速下降，到花后30d时各处理POD活性已经很低，与对照差异不显著。

花后不同时期高温渍水胁迫都可以短暂诱导旗叶POD活性升高，减轻逆境伤害，但均很快又显著低于CK。对2011～2012年度各处理的小麦旗叶POD活性进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了小麦旗叶POD活性(*p*<0.05)，高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应（*p*<0.05）。各处理平均小麦旗叶POD活性大小依次为CK> E> D> F> B> A> C，各处理的小麦旗叶

POD活性依次为CK的94.1%、90.7%、86.4%、85.6%、83.1%、76.7%。不同逆境胁迫导致小麦旗叶POD 活性的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境(18.3%)>渍水逆境

（12.9%）>高温逆境（9.9%），乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的小麦旗叶POD 活性提高

7.0%。

表5 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶POD活性的影响2011-2012单位：U g­1 FM

Table 5 Effects of transient high temperature and waterloggingt after anthesis on POD activities of flag leaf in 2011­2012

| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 166±4a | 189±6b | 219±3a | 193±5b | 152±3a | 132±4a | 75±3a | 46±2a |
| A | 168±5a | 200±5a | 197±6b | 167±4c | 107±4de | 88±3d | 47±4c | 32±3bc |
| B | 171±7a | 202±3a | 199±5b | 170±3c | 110±6cd | 94±2c | 54±2b | 34±2b |
| C | 170±5a | 203±6a | 184±8c | 145±6d | 98±5f | 73±3f | 41±4d | 29±2c |
| D | 165±4a | 188±6b | 219±7a | 211±5a | 116±5b | 97±3c | 49±4c | 34±3b |
| E | 168±3a | 190±5b | 223±5a | 218±2a | 120±3b | 107±4b | 56±3b | 35±2b |
| F | 165±5a | 187±7b | 218±2a | 211±6a | 104±4e | 80±3e | 41±2d | 30±c |

#### 2.2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦CAT活性的影响

CAT和SOD、POD协同保护质膜系统，清除过多H2O2,阻止了膜脂过氧化。如图4、表6所示，CAT和POD变化趋势基本一致，CAT活力迅速达到最高后，又迅速下降，花后10 d达到最大值，但维持活性高峰期比SOD短，15d后快速下降，下降幅度比POD大。对2011～2012年度各处理的小麦旗叶CAT活性进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了小麦旗叶CAT活性(*p*<0.05)，高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应（*p*<0.05）。各处理平均小麦旗叶CAT活性大小依次为CK> E> D> B> F> A> C，各处理的小麦旗叶CAT活性依次为CK的94.9%、93.2%、86.6%、86.1%、82.7%、76.6%。不同逆境胁迫导致小麦旗叶CAT活性的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境(18.6%)>渍水逆境（12.1%）>高温逆境(9.2%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的小麦旗叶CAT活性提高7.6%。

C K A B C D E F C K A B C D E F

3 0

2 2 0 0 2 5

1 7 0 0 2 0

C A T 活 性 （ U / g F M ) C A T a c t i v i t i s

M D A 含 量 （ μ m o l g - 1 F W ）

M D A c o n t e n t s

1 5

1 2 0 0

1 0

7 0 0 5

2 0 0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d )

D a y s a ft e r a n th e s is

0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 30

花后天数(d )

D a y s a fte r a n th e s is

图4 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶CAT活性的影响2010-2011

Fig. 4 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on CAT activities of flag leaf in 2010­2011

图5 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶MDA含量的影响2010-2011

Fig. 5 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on MDA contend of flag leaf in 2010­2011

表6 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶CAT活性的影响2011-2012单位：U g­1 FM

Table 6 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on CAT activities of flag leaf in 2011­2012

| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 1617±89a | 1814±98b | 2441±105a | 2099±88a | 1467±78a | 577±36a | 392±18a | 336±16a |
| A | 1627±87a | 1927±86a | 2056±123bc | 1730±86c | 1017±85de | 362±48e | 256±16bc | 201±13e |
| B | 1593±56a | 1942±83a | 2168±106b | 1798±81c | 1088±88cd | 424±32bc | 259±20bc | 223±15d |
| C | 1608±89a | 1901±87a | 1996±89c | 1624±79d | 812±68f | 272±36g | 207±17d | 180±17f |
| D | 1645±96a | 1854±92b | 2448±87a | 2156±93a | 1151±96c | 392±24cd | 263±14b | 239±12c |
| E | 1621±93a | 1822±110b | 2436±96a | 2198±101a | 1228±82b | 451±43b | 274±16b | 258±11b |
| F | 1638±84a | 1830±69b | 2445± 106a | 1912±112b | 950±88e | 302±33f | 220±20cd | 200±18e |

#### 2.2.4 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦MDA含量的影响

丙二醛(MDA)是细胞膜脂过氧化作用的直接产物, MDA积累过多可使蛋白质分子交联而变性失活，对细胞造成伤害。如图5、表7所示，MDA含量和SOD活性呈相反趋势。从CK处理可以看出，花后小麦旗叶MDA含量呈上升趋势，于花后15d之前，上升缓慢，此后快速上升。对2011～2012年度各处理的小麦旗叶MDA含量进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了小麦旗叶MDA含量(*p*<0.05)，高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应

（*p*<0.05）. 各处理平均小麦旗叶MDA含量大小依次为CK<E<D<B<A <F<C，各处理的小麦旗MDA含量依次比为CK增加23.1%、24.0%、34.0%、37.9%、40.3%、60.1%. 不同逆境胁迫导致小麦旗叶MDA 含量的相对提高率（RAR）为渍水高温双逆境

（49.8%）>渍水逆境(30.6%)>高温逆境(28.2%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的小麦旗叶MDA含量降低9.1%。

表7 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶MDA含量的影响2011-2012单位：μmol g­1 FM

Table 7 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on MDA contend of flag leaf in 2011­2012

| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 4.4±0.5a | 4.0±0.3b | 5.7±0.5c | 7.3±0.4e | 9.8±0.8e | 12.8±1.1e | 15.1±0.9f | 20.4±1.1f |
| A | 4.5±0.3a | 5.2±0.5a | 9.3±0.5b | 10.4±0.6b | 13.9±0.9c | 17.4±1.2c | 22.1±1.2c | 25.0±1.2c |
| B | 4.6±0.3a | 5.0±0.3a | 8.6±0.4b | 9.5±0.5c | 13.1±0.9d | 17.2±1.3c | 22.5±1.5c | 24.5±1.6c |
| C | 4.3±0.4a | 5.3±0.3a | 10.1±0.7a | 11.8±0.7a | 15.9±1.2a | 21.1±1.3a | 26.8±1.0a | 28.9±1.6a |
| D | 4.6±0.2a | 4.3±0.2b | 5.5±0.4c | 8.4±0.6cd | 13.0±1.0d | 16.6±1.1c | 21.5±1.4d | 23.6±1.7cd |
| E | 4.4±0.4a | 4.0±0.4b | 5.7±0.5c | 8.0±0.6d | 12.8±1.0d | 16.5±0.8c | 21.2±1.6d | 24.0±1.2c |
| F | 4.4±0.5a | 4.2±0.3b | 5.7±0.5c | 9.2±0.5c | 14.7±1.2b | 19.2±1.3b | 24.6±1.3b | 27.5±1.8b |

### 2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦叶绿素含量和光合特性的影响

#### 2.3.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦叶绿素含量的影响

叶绿体色素在光能的吸收、传递和转换中起着重要作用。叶绿体色素含量除受植物本身遗传控制外，也受环境条件的影响，其中高温渍水都是最重要的影响因素。如图6、表8所示，冬小麦旗叶叶绿素含量在花后随着生育进程的推移呈持续下降趋势，对照组（CK）花后0~20 d旗叶叶绿素含量保持较高水平，此后开始快速下降，开花

25d后叶绿素含量迅速下降到较低水平；高温胁迫后虽短暂提高了叶绿素含量，但又迅速降低。渍害胁迫的叶绿素含量一直低于对照。对2011～2012年度各处理的叶绿素含量进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了叶绿素含量(*p*<0.05)，高温渍水交互效应显著（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应

（*p*<0.05）。各处理平均叶绿素含量大小依次为CK> E> D> B> F> A> C，各处理的叶绿素含量依次为CK的91.1%、88.8%、84.4%、79.9%、77.0%、68.1%。不同逆境胁迫导致叶绿素含量的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境（26.0%）>渍水逆境(17.1%)>高温逆境(12.3%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的叶绿素含量提高8.4%。

C K A B C D E F



7 0

(S P A D 值 )

6 0

C h l o ro p h y l l c o n t e n t o f fl a g l e a f

(S P A D v a l u e )

5 0

4 0

旗 叶 叶 绿 素 含 量

3 0

2 0

1 0

0 5 1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d )

D a y s a ft e r a n t h e s is

图6 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶叶绿素含量的影响2010-2011

Fig. 1 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on chlorophyll contents of winter wheat flag leaf in2010­2011

表8 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶叶绿素含量的影响2011-2012单位：SPAD 值

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 55±2a | 60±2a | 58±2a | 52±2bc | 49±2a | 41±1a | 30±1a | 23±1a |
| A | 57±2a | 55±2b | 48±2c | 43±1e | 37±1c | 26±1cd | 18±1d | 14±1c |
| B | 55±2a | 62±1a | 53±2b | 45±1d | 39±1bc | 31±1b | 19±1cd | 15±1c |
| C | 58±1a | 56±2b | 46±1c | 39±1f | 33±1c | 19±1e | 11±1e | 9±1d |
| D | 57±2a | 60±2a | 59±2a | 53±1b | 43±1b | 29±1bc | 20±1bc | 14±1c |
| E | 57±2a | 59±2a | 58±1a | 55±1a | 42±1b | 33±1b | 21±1b | 17±1b |
| F | 57±2a | 60±1a | 58±2a | 51±1c | 36±1c | 23±1de | 12±1e | 10±1d |

Table 8 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on chlorophyll contents of winter wheat flag leaf in 2011­2012

#### 2.3.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦旗叶光合特征的影响

*P*n高低决定了作物是否获得高产。*G*s表示气孔张开的程度，影响光合作用，呼吸作用及蒸腾作用。*T*r影响光合作用的高低，当作物受到高温胁迫时，较高的蒸腾速率降低了旗叶表面温度，对旗叶光合机构起到保护作用，从而维持较高光合速率。

*C*i是内环境二氧化碳的浓度，它的变化与光合速率的变化趋势相比较可以判断光合速率的降低是否源于气孔因素引起的。由图7­10，表9­12所示：各处理的*P*n均在开花期达到最大值，随着生育进程的推移净光合速率开始下降。对照组花后20d左右开始迅速下降。其它受胁迫各处理*P*n均有下降，保持较高值天数缩短。小麦旗叶*G*s、

*T*r变化趋势和*P*n基本一致，而*C*i的变化与*P*n的变化基本上呈相反趋势，说明逆境胁迫后光合作用下降的主要因素是非气孔因素。

对2011～2012年度各处理的光合特性指标进行方差分析和多重比较得：各逆境胁迫均显著降低了旗叶*P*n，*G*s，*T*r，提高了*C*i (*p*<0.05)，高温渍水交互效应均显著

（*p*<0.05）；籽粒形成期的胁迫效应显著大于乳熟期胁迫效应（*p*<0.05）。其中，不同逆境胁迫导致*P*n的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境(36.9%)>渍水逆境(23.6%)>高温逆境(20.7%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的*P*n提高9.5%；不同逆境胁迫导致*G*s的相对受害率（RIR）为渍水高温双逆境(24.8%)>渍水逆境(17.0%)>高温逆境(12.6%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的*G*s提高7.1%；不同逆境胁迫导致*T*r的相对受害率(RIR)为渍水高温双逆境（24.7%）>渍水逆境（17.5%）>高温逆境(12.2%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的*T*r提高9.0%；不同逆境胁迫导致小麦旗叶*C*i的相对提高率(RAR)为渍水高温双逆境(24.4%)>渍水逆境(12.6%)>高温逆境(9.2%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的小麦旗叶*C*i降低5.1%。

C K A B C D E F



20

18

* s - ¹ ）

16

14

- 2

12

2 • m

10

8

m o l C O

6

4

P n （ μ

2

0

0 5 10 15 20 25 30

花后天数(d) D a y s a fte r a n th e s is

C K A B C D E F

46 0

41 0

36 0

- 1

s )

31 0

- 2

26 0

21 0

G s ( m m o l m

16 0

11 0

6 0

1 0

0 5 10 1 5 2 0 2 5 30

花 后 天 数 (d )

D a y s a fte r a n t h e s is

图7花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*P*n的影响2010-2011 Fig. 7 Effects of transient waterlogging and high temperature after anthesis on Pn of winter wheat flag leaf (μmol CO2 m­1 s­1) in 2010­2011

图8 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*G*s的影响2010-2011

Fig. 8 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*G*s of winter wheat flag leaf (mmolm­2s­1) in 2010­2011

表9 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*P*n的影响 2011-2012单位：μmolCO2 m­2 s­¹

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 18.5±0.8a | 17.9±0.8a | 17.1±0.6a | 15.8±0.5a | 14.5±0.5a | 11.0±0.8a | 8.5±0.3a | 3.5±0.2a |
| A | 18.4±0.8a | 17.2±0.6b | 15.2±0.7c | 12.7±0.5e | 8.1±0.5c | 5.5±0.5e | 4.0±0.3e | 0.9±0.1c |
| B | 18.5±0.9a | 17.8±0.5a | 15.8±0.6b | 13.1±0.6d | 8.9±0.6b | 6.1±0.4d | 4.4±0.3d | 0.2±0.1e |
| C | 18.7±0.7a | 16.6±0.6c | 13.9±0.6d | 10.2±0.6f | 4.2±0.5e | 3.0±0.3g | 1.3±0.2f | 0.1±0.1e |
| D | 18.4±0.6a | 18.1±0.8a | 17.1±0.5a | 14.4±0.4c | 8.9±0.6b | 6.9±0.3c | 5.2±0.4c | 0.7±0.1d |
| E | 18.4±0.9a | 18.0±0.6a | 17.0±0.7a | 15.0±0.8b | 9.3±0.5b | 7.3±0.3b | 6.0±0.3b | 1.1±0.1b |
| F | 18.3±0.9a | 17.9±0.7a | 16.8±0.6a | 13.8±0.6c | 7.3±0.4d | 4.5±0.3f | 1.6±0.2f | 0.2±0.1e |

Table 1 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*P*n of winter wheat flag leaf (μmol CO2 m­1 s­1) in 2011­2012

表 10 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*G*s的影响2011-2012单位：mmol m­2 s­1

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 390±15a | 375±11a | 352±9a | 313±8a | 240±8a | 179±9a | 116±7a | 90±2a |
| A | 396±17a | 352±14bc | 314±10b | 252±9d | 158±7f | 115±8c | 62±5e | 53±5e |
| B | 391±13a | 359±12b | 323±11b | 265±7cd | 172±5d | 138±5b | 79±3c | 66±4c |
| C | 396±16a | 344±14c | 294±9c | 225±6e | 142±6g | 87±6d | 42±6g | 36±3f |
| D | 389±14a | 371±13a | 355±8a | 283±8b | 182±5c | 135±4b | 73±5d | 60±6d |
| E | 393±15a | 369±1a | 352±11a | 289±10b | 195±6b | 140±2b | 90±4b | 75±5b |
| F | 396±16a | 369±0a | 349±10a | 270±11c | 163±8e | 92±5d | 56±2f | 34±22f |

Table 2 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*G*s of winter wheat flag leaf (mmolm­2s­1) in 2011­2012

表11 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*T*r的影响2011­2012 单位：mmol H2O m­2 s­1

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 11.4±0.5a | 9.7±0.3ab | 8.7±0.3a | 7.4±0.3b | 4.6±0.2a | 3.7±0.3a | 1.8±0.1a | 1.3±0.1a |
| A | 11.5±0.4a | 9.0±0.3b | 7.5±0.2bc | 6.1±0.3e | 3.0±0.2d | 1.8±0.1d | 0.7±0.1c | 0.5±0.1de |
| B | 11.3±0.3a | 10.1±0.2a | 8.0±0.3b | 6.4±0.2de | 3.1±0.2d | 2.0±0.2cd | 1.0±0.1b | 0.7±0.1bc |
| C | 11.4±0.4a | 8.6±0.3c | 7.1±0.3c | 5.2±0.2f | 2.3±0.3f | 1.3±0.1e | 0.7±0.1c | 0.2±0.1f |
| D | 11.6±0.3a | 9.9±0.2a | 8.9±0.2a | 6.9±0.2c | 3.5±0.2c | 2.1±0.1c | 0.9±0.1b | 0.6±0.1cd |
| E | 11.5±0.3a | 9.5±0.3ab | 8.6±0.2a | 7.9±0.3a | 3.8±0.2b | 2.4±0.2b | 1.0±0.1b | 0.8±0.1b |
| F | 11.4±0.3a | 9.7±0.3a | 8.8±0.2a | 6.6±0.2cd | 2.7±0.2e | 1.8±0.1d | 0.6±0.1c | 0.4±0.1e |

Table 11 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*T*r of winter wheat flag leaf in 2011­2012

C K A B C D E F C K A B C D E F

14

12

- 2 s - 1 )

10

2 O m

8

6

T r （ m m o l H

4

2

0

0 5 10 15 20 25 30

花后天数(d) D a y s a ft er a n t h e s is

460

410

360

C i ( μ m o l C O 2 • m o l ­ 1 )

310

260

210

160

0 5 10 15 20 25 30

花后天数(d )

D a y s a fte r a n th e s is

图9 花后短暂高温渍水双逆境对冬小麦旗叶*T*r的影响2010-2011

Fig. 9 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*T*r of winter wheat flag in 2010­2011

图10 花后短暂高温渍水双逆境对冬小麦旗叶*Ci*的影响

2010­2011

Fig. 10 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on *C*i of winter wheat flag leaf (μmolCO2•mol­1)

In 2010­2011

表12 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶*C*i的影响2011­2012 单位：μmolCO2 mol­1

Table 12 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on*C*i of winter wheat flag leaf in

|  | | | | 2011­2012 |  | | | |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 156±7a | 179±7c | 198±10c | 229±17e | 259±17e | 293±18e | 326±21e | 368±21d |
| A | 152±8a | 197±8b | 224±8b | 270±16b | 315±18c | 343±19c | 380±23c | 412±24c |
| B | 152±6a | 190±9bc | 215±8bc | 253±15c | 306±16cd | 331±21cd | 373±25cd | 400±20cb |
| C | 159±8a | 214±8a | 241±7a | 293±20a | 350±18a | 402±21a | 446±21a | 462±15a |
| D | 152±7a | 175±8c | 194±9c | 246±11d | 308±19cd | 336±21cd | 372±18cd | 398±18cb |
| E | 158±6a | 173±9c | 199±9c | 240±12d | 291±16d | 329±16cd | 361±16c | 385±16d |
| F | 155±5a | 174±8c | 196±8c | 259±11c | 330±20b | 372±15b | 426±24b | 441±19b |

## 3 讨论

小麦花后高温胁迫使小麦叶片MDA含量增加，SOD、POD、CAT活性呈先升后降趋势。植株的根系活力、叶绿素含量、*P*n、*G*s、*T*r下降，*C*i升高。可能由于高温逆境引起质膜过氧化加剧，其产物MDA含量上升，激活质膜系统保护酶活性，但降低很快酶活性，造成蛋白质变性，破坏PSⅡ及叶绿体结构[48]，从而加速功能叶片衰老进程，导致缩小功能叶面积，光合速率降低。花后渍水胁迫导致根系活力下降，降低了旗叶SOD、POD、CAT活性；使植株体内氧自由基含量明显积累，小麦叶片的膜脂过氧化产物MDA含量增加，致使植物组织衰老死亡，叶片叶绿素合成受到抑制，

光合作用降低，与蔡永萍等、吕军等结论一致[59, 66]。高温渍水对冬小麦根系及旗叶衰老与光合的胁迫效应大小为高温渍水>渍水>高温，籽粒形成期>乳熟期。高温胁迫由地上至地下影响植株，渍水胁迫由地下至地上影响植株，高温渍水双胁迫则地上部分与地下部分同步受到影响。高温使受渍根系呼吸作用及根际微生物活动得到加强，氧气消耗加剧[31]，植株快速失水，体内激素平衡被打破，加重渍害。籽粒形成期胁迫的效应显著大于乳熟期胁迫效应，这与王珏等结果一致，随着时间的后移，高温对小麦的胁迫效应逐渐降低[111]；而与姜春明等的试验则结果不同[12]，姜春明等认为灌浆前期高温胁迫诱导旗叶内的活性氧防卫系统更加有效地启动，而灌浆中期高温胁迫造成的过氧化伤害不可恢复。郅胜军等则认为影响高温对小麦胁迫效应大小的因素很多，不仅包括不同的胁迫时期，品种类型也有很大的关系[57]。

Farquhar和Sharkey的研究认为，*C*i的变化趋势与*P*n的变化趋势相比较可以判断*P*n变化的原因是否是气孔因素的重要依据[144] 。试验各逆境处理旗叶*C*i的变化与

*P*n变化趋势相反，说明高温渍水逆境处理后光合作用的主要限制因素是非气孔因素，可能由于逆境胁迫后根系活力下降，叶绿素含量降低，RuBP羧化酶活性显著下降，电子传递和光合磷酸化受抑制等原因造成，而由气孔关闭造成的影响较小。高温与渍水都使气孔关闭，*C*i 升高，*T*r 降低，与王晨阳等、Salvucci等的研究一致[55, 145]，而

Sharma认为渍水使*G*s与*C*i都降低[28]，Liao认为渍水使*G*s下降，*P*n不降低，导致

*C*i降低[146]。导致这些不同结论原因尚不十分清楚，可能是由于小麦品种的不同造成的。

# 第三章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦灌浆特性及产量构成因素的影响

灌浆期是最终决定小麦粒重的关键期，郭天财等指出对冬小麦籽粒灌浆参数的研究可以为育种和田间管理提供重要科学依据[147]。灌浆参数除受小麦品种本身的生物学特性影响外，温度、水分和氮肥对其都具有着重要影响[72]。黄淮麦区南部和长江中下游麦区小麦生育中后期，高温渍水逆境是小麦生产中的主要气象灾害因子。小麦灌浆期高温、渍水逆境可单独发生，亦可同时发生。前人关于高温、渍水单一因子对小麦灌浆进程影响的研究表明，高温胁迫加速植株水分散失，抑制叶绿体生物合成，促进叶片衰老，降低光合速率，明显缩短子粒灌浆时间，从而导致小麦大幅度减产[50]。渍害则导致小麦根系活力下降，上部功能叶早衰，光合作用受到抑制，减少了小麦光合产物的积累量和积累速率，最终导致减产[68]。

目前有关小麦灌浆进程的研究较多，然而有关花后不同时期短暂高温渍水胁迫对冬小麦灌浆进程的研究较少，特别是二者互作研究尚未非常明晰，对花后受高温渍水逆境胁迫冬小麦籽粒灌浆规律，制约粒重提高的主要因素的研究更少。因此，研究花后不同时期短暂高温渍水对冬小麦灌浆特性的影响有很强的实用价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验设计

见第二章。

### 1.2 测定项目与方法

小麦开花期每个处理选择花期一致，长相、长势、穗子大小基本相同，无病虫危害的单茎100个进行标记。从开花后5 d开始取样，以后每5 d取样一次，直至完熟。

每个处理每次取10个单茎剥下籽粒，随机取200粒，用排水法测其体积[12]。成熟后，每处理随机收获5盆小麦，测其穗数、穗粒数、千粒重及产量，再转换成每m2小麦穗数、穗粒数、千粒重及产量，其中，千粒重测定是剥取1000粒籽粒，置于烘箱105

℃下杀青30 min，之后降至80℃烘干至恒重，称其干重。

以开花后天数（t）为自变量，3次重复的平均千粒体积（y）为因变量，对籽粒千粒体积采用三次多项式y=a+bx+cx2+dx3方程进行拟合[148]，a, b, c，d为待定系数，根据方程推导出一系列体积参数：籽粒体积达到最大的时间x1=[­c­(c2­3bd) 1/2] /(3d)；籽粒体积增加速率达到最大的时间x2=­c/(3d)，将x1、x2代入多项式可求得籽粒最大的体积Vm和籽粒体积最大的增加速率VRm。参照郭天财等方法，以开花后天数（t）为自变量，3

次重复的平均千粒重（y）为因变量，采用Logistic方程y= k/(1+ea­bt)对籽粒千粒重进行拟合，得到相应的灌浆参数。

RIR 、RAR分别表示相对受害率和相对提高率，其计算公式见第二章。

### 1.3 统计分析

两年度的数据变化趋势基本一致，用t检验比较年度间差异；采用2011­2012年度的数据，应用DPS6.55软件进行方差分析，Duncan氏检验进行处理间多重比较；2010­2011年度数据利用Microsoft Excel 2003作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒体积的影响



图11 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒千粒体积2010-2011

Fig. 11 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on 1000­grain volume of winter wheat in 2010­2011

小麦籽粒体积是形成库容的基础。由图11可以看出，各处理籽粒体积的变化趋势均呈现一定规律性。小麦籽粒体积变化呈先上升后下降趋势，各处理的籽粒的最大体积出现在20d左右。籽粒体积的变化适用一元三次多项式y= a+bx+cx2+dx3方程拟合，灌浆期籽粒体积的增长曲线方程（表13），其决定系数R2均达极显著水平(p<0.01)。

t­检验结果显示两年度间各处理籽粒最终体积显著差异（p<0.05），2011～2012年度高于2010～2011年度，但各处理年度间变化趋势基本一致。由2011­2012年度籽粒体积参数的变异系数可知，各处理间籽粒体积达最大时间（x1）波动幅度小，而籽粒体

积增速达最大时间(x2)、籽粒最大体积(Vm)和籽粒体积最大增速(VRm)波动幅度大。按

2011～2012年度比较花后两时期高温渍水各处理冬小麦的体积参数的相对受害率

（RIR%）可知（表13），花后高温、渍水、高温渍水双逆境对x1影响小，对x2、VRm、

Vm影响大，其中渍水高温双逆境>渍水逆境>高温逆境；籽粒形成期逆境对体积的不良效应比籽粒乳熟期大。

表13 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒体积参数的影响2011-2012

Table 13 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on 1000­grain volume of winter wheat in 2011­2012

处理Y=a+bx+cx2+dx3

x1 x2

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| treatments | a |  | b |  | c |  | d |  |  | (d) | (d) | [ml/(1000­grain∙d)] | (ml/1000­grain) |
| CK |  | 5.1857 |  | 0.9454 |  | 0.1859 |  | ­0.0050 | 0.977 | 27.11 | 12.39 | 2.31 | 67.82 |
| A |  | 3.1857 |  | 1.6079 |  | 0.1104 |  | ­0.0036 | 0.970 | 26.14 | 10.22 | 2.03 | 56.35 |
| B |  | 2.8429 |  | 1.6303 |  | 0.1187 |  | ­0.0038 | 0.970 | 26.27 | 10.41 | 2.13 | 58.70 |
| C |  | 2.9290 |  | 1.6950 |  | 0.0660 |  | ­0.0026 | 0.945 | 25.42 | 8.44 | 1.69 | 45.83 |
| D |  | 3.3429 |  | 1.5372 |  | 0.1327 |  | ­0.0041 | 0.970 | 26.32 | 10.79 | 2.19 | 60.97 |
| E |  | 2.8413 |  | 1.6199 |  | 0.1348 |  | ­0.0042 | 0.971 | 26.29 | 10.70 | 2.26 | 62.28 |
| F |  | 1.6860 |  | 2.0790 |  | 0.0820 |  | ­0.0031 | 0.967 | 26.14 | 8.80 | 2.10 | 56.55 |
| C.V% |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 2.09 | 13.70 | 9.59 | 11.95 |
| RIR%(W) |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 3.24 | 15.23 | 8.60 | 13.50 |
| RIR%(T) |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 3.07 | 14.83 | 5.05 | 10.81 |
| RIR%(T+W) |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 4.91 | 30.48 | 18.05 | 24.52 |
| RAR%(S) |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 1.19 | 4.17 | 11.99 | 11.76 |

R2

VRm Vm

注：x1、x2、VRm和Vm分别表示籽粒体积达最大时间、籽粒体积增速达最大时间、籽粒体积最大增速和籽粒最大体积，C. V是变异系数。经*t*­测验，x1 (*t* = 4.23, *P* <0.01)、x2 (*t* =4.20, *P* <0.01)、VRm (*t* = 3.59, *P* <0.01)、Vm (*t* =4.55, *P* <0.01)在年度间有显著差异，

Note: x1, x2, VR and Vm meant the time when grain volume reach maximum, the time when the increase rate of grain volume reach maximum, maximum rate of grain volume and maximum volume, respectively. C. V was coefficient of variation. The values of x1, x2, VRm and Vm were significantly different between growing seasons according to *t*­test x1 (*t* = 4.23, *P* <0.01)、x2 (*t* =4.20, *P* <0.01)、VRm (*t* = 3.59, *P* <0.01)、Vm (*t*

=4.55, *P* <0.01), respectively.

### 2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒灌浆的影响

#### 2.2.1 花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒灌浆进程的拟合曲线

各处理年度间变化趋势基本一致。根据冬小麦灌浆期籽粒千粒重呈现出“慢­快­慢”的变化趋势，使用Logistic生长曲线对其进行拟合（图12，表14），所有方程的决定系数R2均达到极显著水平(*p*<0.01)，说明Logistic方程真实地反映了小麦籽粒的灌浆进程。根据Logistic方程可以将小麦灌浆期分为渐增期、快增期、缓增期，进而推导出诸灌浆参数（表14）。



图12 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒千粒重的影响2010-2011

Fig. 12 Effects oftransient high temperature and waterlogging after anthesis on 1000 grain weight of winter wheat in 2010­2011

#### 2.2.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦灌浆历期参数的影响

将2011～2012年度籽粒灌浆进程使用Logistic生长曲线对其进行拟合，得各灌浆参数的变异系数（表14）。不同时期高温渍水逆境缩短冬小麦籽粒各灌浆历期参数。花后高温、渍水、高温渍水双逆境影响大小依次为渍水高温双逆境>高温逆境>渍水逆境；籽粒形成期逆境处理的灌浆历期短于籽粒乳熟期处理的灌浆历期。

#### 2.2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦灌浆速率参数的影响

由各灌浆速率参数的变异系数（表14）可知，各处理对冬小麦籽粒各灌浆速率参数均有明显影响。由冬小麦灌浆各速率参数的相对受害率RIR与相对提高率RAR可知，花后高温、渍水、高温渍水双逆境对速率参数影响程度均为R3> R2> R1，且渍水高温双逆境>渍水逆境>高温逆境，表明逆境主要降低了籽粒缓增期与快增期增速，高温加重渍水危害；籽粒形成期逆境对速率参数的不良效应比籽粒乳熟期大。

表14 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒灌浆参数的影响的影响2011-2012

Table 14 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on parameters of grain filling of winter wheat in 2011­2012

|  | k(g/ |  |  |  | R[g/( Rm[g/( | R1[g/( | R2[g/( | R3[g/( |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处 理 | 1000­ | T Tm | T1 T2 | T3 | 1000­grain 1000­grain | 1000­grain | 1000­grain | 1000­grain |
| treatments | grain) | (d) (d) | (d) (d) | (d) | ∙d)] ∙d)] | ∙d)] | ∙d)] | ∙d)] |
| CK | 43.58 | 38.07 16.70 | 10.57 12.25 | 15.25 | 1.14 2.34 | 0.87 | 2.05 | 0.58 |
| A | 35.62 | 36.90 15.75 | 9.69 12.12 | 15.09 | 0.97 1.94 | 0.78 | 1.70 | 0.48 |
| B | 36.61 | 36.58 15.74 | 9.76 11.95 | 14.87 | 1.00 2.02 | 0.79 | 1.77 | 0.50 |
| C | 24.69 | 31.42 13.56 | 8.44 10.24 | 12.74 | 0.79 1.59 | 0.62 | 1.39 | 0.39 |
| D | 39.04 | 37.16 16.05 | 10.00 12.10 | 15.06 | 1.05 2.12 | 0.82 | 1.86 | 0.52 |
| E | 39.98 | 37.04 16.08 | 10.07 12.02 | 14.95 | 1.08 2.19 | 0.84 | 1.92 | 0.54 |
| F | 33.23 | 34.88 14.87 | 9.14 11.47 | 14.28 | 0.95 1.91 | 0.77 | 1.67 | 0.47 |
| C.V% | 16.69 | 6.06 6.62 | 7.33 5.74 | 5.75 | 11.40 12.15 | 10.13 | 12.22 | 12.41 |
| RIR%(W) | 14.34 | 2.73 4.79 | 6.86 1.14 | 1.15 | 11.40 13.25 | 8.05 | 13.17 | 13.79 |
| RIR%(T) | 12.13 | 3.31 4.73 | 6.20 2.16 | 2.23 | 8.77 10.04 | 6.32 | 10.00 | 10.34 |
| RIR%(T+W) | 33.55 | 12.92 14.88 | 16.84 11.39 | 11.41 | 23.68 25.21 | 20.11 | 25.37 | 25.86 |
| RAR%(S) | 15.82 | 3.98 4.33 | 4.73 3.73 | 3.72 | 11.59 12.07 | 10.96 | 12.14 | 11.68 |

注：k 为千粒重潜力值，T、Tm、T1、T2、T3 分别表示灌浆总历期、最大灌浆速率到达时间、灌浆渐增期、快增期和缓增期历期；R、Rm、

R1、R2、R3分别表示平均灌浆速率、最大灌浆速率、灌浆渐增期、快增期和缓增期灌浆速率。下同。经*t*­测验，K (*t* = 5.74, *P* <0.01)、T (*t*

=3.10, *P* <0.05)、T2 (*t* = 3.67, *P* <0.01)、T3 (*t* = 3.66, *P* <0.01)、R (*t* = 11.00, *P* <0.01)、Rm (*t* = 13.05, *P* <0.01)、R1 (*t* = 7.51, *P* <0.01)、R2 (*t* = 12.00, *P* <0.01)、R3 (*t* = 10.69, *P* <0.01)在年度间有显著差异，而Tm (*t* = 1.92, *P*> 0.05)、T1 (*t* = 0.14, *P*> 0.05)无显著差异。

Note: K meant potential weight of 1000­grain, T meant duration of grain filling and Tm meant time when increase rate of 1000­grain weight reach maximum respectively;T1, T2, T3 meant the durations of the gradual increase stage, the rapid increase stage and the slow increase stage of grain filling respectively;R, Rm, R1, R2, R3 meant the grain filling rates of average, the biggest, the gradual increase stage, the rapid increase stage and the slow increase stage respectively. The same as below. The values of K, T, T2, T3, R, Rm, R1, R2 R3 were significantly different while the values of Tm, T1 had no significantly different between growing seasons according to *t*­test K (*t* = 5.74, *P* <0.01), T (*t* =3.10, *P* <0.05), T2 (*t* = 3.67, *P* <0.01), T3 (*t* = 3.66, *P* <0.01), R (*t* = 11.00, *P* <0.01), Rm (*t* = 13.05, *P* <0.01), R1 (*t* = 7.51, *P* <0.01), R2 (*t* = 12.00, *P* <0.01), R3 (*t* = 10.69, *P*

< 0.01), Tm (*t* = 1.92, *P*> 0.05), T1 (*t* = 0.14, *P*> 0.05), respectively.

#### 2.2.4 各处理冬小麦产量与灌浆参数的灰色关联度分析

表15 花后短暂高温渍水对冬小麦产量与灌浆参数的灰色关联度

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 参数 parameters T | Tm | T1 | T2 | T3 | R | Rm | R1 | R2 | R3 |
| 关联度(γ)  0.612 | 0.646 | 0.685 | 0.595 | 0.594 | 0.803 | 0.826 | 0.705 | 0.829 | 0.823 |
| 关联序 order of γ 8 | 7 | 6 | 9 | 10 | 4 | 2 | 5 | 1 | 3 |

Table 15 Grey correlations between wheat yield and grain filling parameters of winter wheat suffered transient high temperature and waterlogging after anthesis

Degree of correlation

将冬小麦产量与各灌浆参数进行灰色关联度分析，把产量作为母序列，选择标准化，设分辨系数ρ=0.5，⊿min=0，得出两年度各灌浆参数与产量关联度γ（表15），各关联度大小依次为R2> Rm> R3> R> R1> T1> Tm> T> T2> T3。表明小麦产量与灌浆各速率参数的关联性大于与灌浆各历期参数的关联性，与缓增期、快增期的灌浆速

率的关联性大于与渐增期灌浆速率的关联性。

### 2.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦产量构成因素的影响

对年度间产量构成因素的t检验可知，2011～2012年度小麦穗数、千粒重、产量显著高于2010～2011年度(p<0.05)，穗粒数差异不显著（p> 0.05）。两年度不同时期高温渍水逆境对冬小麦籽粒产量构成因素的影响基本一致。对各年度各处理的产量构成各因素进行方差分析和多重比较均得：花后高温、渍水均极显著降低了冬小麦穗粒数、籽粒千粒重和产量（p<0.01），对穗数无显著影响（p> 0.05），高温渍水交互效应

表16 花后短暂高温渍水对冬小麦产量构成因素的影响

Table 16 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on components of yield of winter wheat

| 处理  Treatment | 穗数  Spikes /m2 | 穗粒数  grains/spike | 千粒重  1000­grain weight (g) | 产量  yield(g/m2) |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| 2010—2011 |  |  |  |  |
| CK | 530±12a | 41.0±1.0a | 40.7±0.7a | 866±48a |
| A | 528±8a | 36.6±0.4c | 29.9±1.0c | 572±32c |
| B | 527±12a | 37.0±0.8c | 31.5±0.7c | 612±39e |
| C | 532±15a | 33.6±0.7d | 26.4±0.4d | 465±28f |
| D | 531±10a | 38.3±0.6b | 33.5±0.8bc | 675±34d |
| E | 534±9a | 38.6±0.4b | 34.6±0.7b | 701±34b |
| F | 526±12a | 36.6±0.4c | 29.7±0.9c | 570±31c |
| RIR%(W) | 0.09 | 8.66 | 22.11 | 28.00 |
| RIR%(T) | ­0.09 | 7.80 | 18.80 | 24.19 |
| RIR%(W+T) | 0.19 | 14.39 | 31.08 | 40.24 |
| RAR%(S) | 0.44 | 5.88 | 11.39 | 18.01 |
| 2011—2012 |  |  |  |  |
| CK | 543±13a | 40.2±0.4a | 41.6±0.7a | 898±52a |
| A | 538±11a | 36.5±1.0c | 34.0±0.5e | 660±36e |
| B | 545±10a | 36.6±0.7c | 34.9±0.6d | 686±33d |
| C | 546±8a | 33.6±0.6d | 23.6±0.9g | 426±28g |
| D | 538±8a | 37.8±0.6b | 37.4±0.7c | 755±34c |
| E | 544±11a | 38.4±0.5b | 38.4±0.8b | 795±39b |
| F | 539±9a | 36.2±0.5c | 32.0±0.9f | 618±39f |
| RIR%(W) | 0.92 | 7.59 | 14.18 | 21.31 |
| RIR%(T) | ­0.28 | 6.72 | 11.90 | 17.51 |
| RIR%(W+T) | 0.09 | 13.18 | 33.17 | 41.80 |
| RAR%(S) | ­0.49 | 5.34 | 16.54 | 21.70 |

注：每列中不同小写字母表示处理在0.05概率水平上差异显著。\*\* 表示*p*<0.01, \* 表示*p*<0.05. 经*t*­测验，年度间穗数（*t* = 5.09, *P* <0.01）、千粒重(*t* = 5.10, *P* <0.01)、产量(*t* = 5.55, *P* <0.01)在年度间有显著差异，而穗粒数（*t* = 1.10, *P*> 0.05）无显著差异。

Note: In each column, values followed by different small letters are significantly different at *p* <0.05. \*\* meant *p*<0.01, \* meant *p*<0.05. The values of spikes per m2, 1000­grain weight and yield were significantly different while grains per spike had no significantly different between growing seasons according to *t*­test spikes per m2 (*t* = 5.09, *P* <0.01), 1000­grain weight (*t* = 5.10, *P* <0.01), yield(*t* = 5.55, *P* <0.01) and grains

Per spike (*t* = 1.10, *P*> 0.05).

显著(p<0.05)；相较于籽粒乳熟期，籽粒形成期逆境胁迫冬小麦穗粒数、籽粒千粒

重和产量的降低幅度更大(p<0.05)。由表16可知，不同逆境胁迫导致穗粒数的相对受害率（RIR）为高温渍水双逆境(13.18%)>渍水逆境(7.59%)>高温逆境(6.72%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的穗粒数提高5.34%。不同逆境胁迫导致千粒重的相对受害率（RIR）为高温渍水双逆境(33.17%)>渍水逆境(14.18%)>高温逆境(11.90%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的千粒重提高19.78%。不同逆境胁迫导致产量的相对受害率

（RIR）为高温渍水双逆境(41.80%)>渍水逆境(21.31%)>高温逆境(17.51%)，乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的产量提高21.70%。

## 3 讨论

试验表明，2011～2012年度试验冬小麦的各灌浆参数和产量都优于2010～2011年度，但年度间各种逆境胁迫的效应基本一致。冬小麦花后渍水、高温、高温渍水双逆境均可显著减小冬小麦籽粒体积，降低灌浆速率，缩短灌浆历期，减少穗粒数，降低千粒重与产量，而对穗数无显著影响，且其影响程度为高温渍水双逆境>渍水逆境

>高温逆境，高温与渍水交互作用显著，高温加重渍水逆境危害；籽粒形成期逆境的不良效应比籽粒乳熟期大。

通过对冬小麦灌浆参数的相关分析表明，小麦最终千粒重与各灌浆速率参数的相关性大于与各灌浆时间参数的相关性，决定千粒重的主要因素是籽粒灌浆速率，而各时间参数属次要因素，与刘培等[149]的结论一致，而与杨茹[150]等研究结果不一致，杨茹认为影响小麦产量的主要是灌浆历期。造成研究结论不一致的原因可能是试验所处的品种特性以及生态环境类型所致。韩占江等[151]研究认为快增期灌浆速率变化不大而渐增期与缓增期速率不稳定，而试验表明冬小麦产量与中后期灌浆速率的关联性大于与渐增期灌浆速率的关联性，可能由于花后高温、渍水处理导致冬小麦根系和叶片早衰[59, 60]，影响胚乳细胞分裂和籽粒体积形成，且过早过多地动用植株贮藏物质

[152]，导致灌浆中后期贮藏物向籽粒转运量显著下降，中后期灌浆强度不足，从而导

致粒重下降。冬小麦成穗数在逆境产生胁迫前已经确定，高温渍水逆境对其无显著影响。高温渍水逆境胁迫使植株吸收矿质营养的能力下降，增加不孕小花数，降低穗粒数。籽粒形成期逆境不良后效显著大于籽粒乳熟期，原因可能是由于籽粒形成期是胚乳细胞快速分裂，形成库容的重要时期，此时高温渍水逆境使库容减小，库活性降低，且逆境胁迫不良后效持续时间长，而籽粒乳熟期库容已经形成，对渍水高温逆境胁迫的抵抗力较强，这与封超年等研究结果不一致[108]。

# 第四章 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒品质的影响

高温和渍水是黄淮麦区南部和长江中下游麦区冬小麦(*Triticum aestivum* L.)生育中后期主要气象灾害因子，且随全球气候变暖，冬小麦花后高温和渍水逆境频繁发生，严重影响冬小麦籽粒产量和品质[17]。随着经济的发展，人民生活水平的提高，小麦生产不仅要追求产量，其籽粒品质越来越受到重视。籽粒品质包括面粉的营养品质和加工品质。营养品质主要指籽粒蛋白质、淀粉的含量及其组分；加工品质主要包括糊化参数、湿面筋含量、粉质仪参数、拉伸参数等。

籽粒蛋白质及各组分含量是籽粒品质的重要指标。很多学者就高温或渍水逆境下冬小麦蛋白质合成进行了相关研究。刘萍等认为旗叶谷氨酰胺合成酶(GS)活性和硝酸还原酶( NR)在25℃时较高，随温度的升高而降低，且与籽粒蛋白质含量呈极显著负相关[153]。范雪梅等得出花后渍水降低旗叶谷丙转氨酶(GPT)和GS活性，从而降低蛋白质含量[92]。戴廷波[74]、赵辉[45]等指出籽粒蛋白质及其组分含量受水分、温度和温度+水分的影响，且温度的影响大于水分及温度+水分效应。小麦胚乳的淀粉由直链淀粉和支链淀粉组成。淀粉的含量与支/直淀粉比例显著影响籽粒品质。花后高温胁迫降低小麦淀粉含量，但对其原因目前尚不统一。闫素辉等研究认为籽粒淀粉合成相关酶活性下降和籽粒蔗糖供应不足是导致灌浆期高温抑制籽粒淀粉合成的主要原因

[105]. Bhullar 等认为高温没有减少蔗糖的供应量，但降低了向淀粉的转化率[75] 。

Altenbach等则认为，造成籽粒淀粉含量低的原因在于高温缩短淀粉积累期，而并不是淀粉合成酶下降[107]。谢祝捷研究认为渍水抑制了小麦旗叶可溶性淀粉合成酶

（SSS）、结合态淀粉合成酶(GBSS)和蔗糖合成酶(SS)活性，从而降低籽粒淀粉产量和含量[77]。兰涛等的研究指出，花后土壤渍水同时降低籽粒淀粉产量和支链淀粉含量

[94]. 郑春芳等得出渍水显著降低了小麦的籽粒直链淀粉含量，但对支链淀粉含量的影响不大[93]。很多学者研究了花后不同时期逆境影响。刘萍等[110]、敬海霞等[154]研究认为，灌浆中期高温胁迫对淀粉累积的影响最大[110]；但王珏等认为高温胁迫时间越早，粒重和淀粉积累量下降越显著，以花后5­7 d影响最大[111]。面粉的加工品质由于受到环境和基因型的共同作用[114]，形成机制较为复杂。高温渍水通过影响小麦蛋白质、淀粉含量及组成来影响食品加工品质[115]。有研究表明，高温增加麦谷蛋白颗粒体积，延长面团的形成时间，但缩短面团的稳定时间[82, 85]。灌浆中期高温胁迫提高籽粒蛋白质含量，对淀粉品质有不良效应，改善面团的流变学特性[86]。李永庚等认为前期高温使淀粉峰值粘度和膨胀势显著增加，中期和后期高温使其下降[116]。有研究表明，渍水对小麦品质有“稀释”效应，降低小麦品质[118]。

前人关于渍水、高温单一因子对小麦籽粒品质的影响进行了广泛的研究，然

而有关冬小麦花后不同时期高温渍水胁迫对籽粒品质形成的规律尚无定论。由于近年来在黄淮麦区南部和长江中下游麦区高温和渍水在小麦生育中后期频繁发生，严重影响小麦品质稳定性。因此，研究花后不同时期短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒品质的影响机理有很强的实用意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验设计

见第二章。

### 1.2 测定项目与方法

#### 1.2.1 酶活性测定

开花期选择同天开花、大小均匀的穗挂牌标记，于花后0、5、10、15、20、25、

30和35 d取旗叶，花后10、15、20、25、30 和35 d 取麦穗，每次取50 穗和50 片旗叶。穗子剥取从基部数起第5­12个小穗的第1、2 位籽粒，将穗子及旗叶于液氮中快速冷冻，存于­40℃冰箱用于酶活性测定。采用蒽酮比色法测定蔗糖含量[141]。采用文献[ 155]的方法测定旗叶GS和籽粒GPT活性。参照Douglus等的方法[156]测定籽粒SS活性。参照Nakamura等的方法[157]测定籽粒ADPG焦磷酸化酶(ADPGPPase)、

SSS和GBSS活性。

#### 1.2.2 制粉将各处理籽粒自然晒干，存放2个月后使用德国Brabender公司产Quadrumat Junior实验磨制粉。籽粒含水量12%，过100目筛，面粉出粉率为65%。

#### 1.2.3 籽粒蛋白质及组分含量籽粒中蛋白质含量及清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白含量采用连续提取法测定[156]。含氮量采用半微量凯氏定氮法测定，含氮量乘以

5.7算得到籽粒蛋白质含量[ 156]。蛋白质累积量等于籽粒产量乘以蛋白质含量。

1.2.4籽粒淀粉及组分含量支链淀粉和直链淀粉含量采用双波长比色法测定[141]，直链淀粉和支链淀粉含量之和为总淀粉含量。籽粒产量乘以淀粉含量得淀粉累积量。

1.2.5黏度参数测定用德国产Brabender微型糊化黏度仪(Micro ViscoAmylo-Graph, MVAG,)测定。

1.2.6面粉湿面筋称取小麦面粉10.0 g，用瑞士Perten公司生产的2200型面筋洗涤仪，按国标GB13150628测定湿面筋含量。

1.2.7粉质仪参数采用德国Brabender公司产810106002型粉质仪，按AACC54-21的方法测定。

1.2.8沉降值按AACC56-63的方法测定。

1.2.9膨胀势(Swelling power, SP) 采用McCormick等[158]的方法进行测定。

1.2.10面团拉伸参数采用德国Brabender公司产Extensograph-E拉伸仪测定。

1.2.11 RIR、RAR分别表示相对受害率和相对提高率，其计算公式见第二章，其中对旗叶GS活性由花后5、10、15、20、25、30、35 d的测量值计算平均值；蔗糖含量、籽粒GPT、ADPGPPase、SSS、GBSS活性由花后10、15、20、25、30、35 d的测量值计算各指标平均值。

### 1.3 统计分析

两年度的数据变化趋势基本一致，用t检验比较年度间差异；采用2011­2012年度的数据，应用DPS6.55软件进行方差分析，Duncan氏检验进行处理间多重比较；2010­2011年度数据利用Microsoft Excel 2003作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 花后短暂高温渍水对小麦蛋白质相关酶活性的影响

#### 2.1.1 花后短暂高温渍水对小麦旗叶GS活性的影响

旗叶是氮素同化的主要场所。GS参与多种氮代谢的调节，是处于氮代谢中心的多功能酶，其活性的高低反映氮素同化能力的强弱。图13、表17表明，两年间高温渍水胁迫对旗叶GS活性的影响基本一致。小麦旗叶GS活性随灌浆进程的推进呈先升后降趋势，开花后5 d达到最大，其中花后5­20 d缓慢下降，花后20 d以后进入速降期。对2011～2012年度各处理的旗叶GS活性进行方差分析和多重比较得：高温、渍水逆境均显著降低旗叶GS的活性(*p*<0.05)，高温渍水互作显著（*p*<0.05）；籽粒形成期逆境和乳熟期逆境对旗叶GS活性的影响差异显著（*p*<0.05）。从RIR值大小看，各因素对旗叶GS活性的影响程度为高温+渍水(16.8%)>渍水(11.3%)>高温(8.2%)。高温、渍水、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的旗叶GS活性分别提高

6.25%、9.79%、10.82%，平均提高8.95%。

C K A B C D E F 19 0



17 0

15 0

旗 叶 G S 活 性 （ μ m o l g - 1 F W m i n - 1 ) G S a c t i v i t i e s

o f f l a g l e a f

13 0

11 0

9 0

7 0

5 0

3 0

1 0

0 5 1 0 1 5 20 2 5 3 0

花 后 天 数 (d )

D a y s a fte r a n t h e s is

图13 花后短暂高温渍水对冬小麦旗叶GS活性的影响2010­2011 Fig. 13 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis

On Gs activities of winter wheat flag leaf in 2010­2011

表17 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期旗叶GS活性的影响2011­2012 单位μmol g­1FW min­1

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 162±8a | 172±9a | 160±8a | 150±6a | 133±5a | 91±4a | 46±3a | 21±2a |
| A | 162±7a | 168±9a | 144±7b | 126±7d | 103±6d | 62±5c | 33±5cd | 18±1b |
| B | 162±5a | 178±10a | 150±8b | 132±7cd | 109±5c | 68±7b | 35±6bc | 16±2cd |
| C | 163±6a | 174±11a | 130±6c | 116±6e | 97±6e | 50±6d | 28±4e | 15±1d |
| D | 162±8a | 174±8a | 162±8a | 140±6b | 116±6b | 72±5b | 36±5bc | 18±2b |
| E | 163±9a | 172±9a | 161±7a | 155±6a | 116±6b | 71±2b | 38±1b | 18±2b |
| F | 164±9a | 175±12a | 164±8a | 135±5bc | 101±5de | 54±4d | 30±2de | 17±2bc |

Table 17 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on Gs activities of winter wheat flag leaf in 2011­2012

#### 2.1.2 花后短暂高温渍水对小麦籽粒GPT 活性的影响

GPT在将N从其主要载体谷氨酸转移到组成蛋白质的其它氨基酸的过程中起关键作用，其活性显著受水分和温度等外界条件的影响。图14、表18表明，两年间高温渍水胁迫对籽粒GPT活性的影响基本一致。小麦籽粒GPT活性随灌浆进程的推进呈逐渐下降趋势，籽粒GPT活性花后10­20 d缓慢下降，花后20 d以后进入速降期。对2011～

2012年度各处理的籽粒GPT活性进行方差分析和多重比较得：高温、渍水逆境均显著降低籽粒GPT的活性(*p*<0.05)，高温渍水互作显著（*p*<0.05）；籽粒形成期逆境和乳熟期逆境对籽粒GPT活性的影响差异显著（*p*<0.05）。从RIR值大小看，各因素对籽粒

GPT活性的影响程度为高温+渍水(25.4%)>渍水(14.3 %)>高温(9.5%)。高温、渍水、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的籽粒GPT 活性分别提高10.60 %、

12.14%、22.65%，平均提高15.13%。表明渍水危害大于高温危害，高温+渍水双逆境加速破坏小麦个体生长的代谢平衡，加重危害。

C K A B C D E F



1 6

1 4

1 2

籽 粒 G P T 活 性 （ μ m o l • g - 1 • m i n - 1 ) G P T a c t i v i t i e s o f

g r a i n

1 0

8

6

4

2

0

1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d )

D a y s a ft e r a n t h e s is

图14 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒GPT活性的影响2010­2011

Fig. 14 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain GPT activities of winter wheat in 2010­2011

表18 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒GPT活性的影响2011­2012 单位μmol g­1 min­1

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 13.9±0.7a | 11.8±0.5a | 7.0±0.4a | 4.3±0.2a | 3.7±0.2a | 2.1±0.2a |
| A | 13.3±0.6b | 8.7±0.6d | 4.8±0.3d | 3.3±0.3cd | 2.7±0.1b | 1.8±0.1bc |
| B | 13.7±0.8a | 9.5±0.7c | 5.5±0.3c | 3.6±0.3bc | 2.7±0.2b | 1.8±0.1bc |
| C | 10.6±0.8c | 8.0±0.4e | 4.3±0.5e | 2.3±0.2e | 1.9±0.2c | 1.6±0.1c |
| D | 13.7±0.4a | 11.0±0.6b | 5.9±0.3b | 3.5±0.2bc | 2.7±0.2b | 2.0±0.2a |
| E | 13.6±0.5ab | 12.3±0.6a | 6.1±0.3b | 3.8±0.2b | 2.9±0.2b | 2.0±0.1a |
| F | 13.6±0.8ab | 9.3±0.6c | 5.3±0.4c | 3.0±0.3d | 2.1±0.1c | 1.9±0.1ab |

Table 18 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain GPT activities of winter wheat in 2011­2012

#### 2.1.3 花后短暂高温渍水对小麦籽粒蛋白质及各组分含量与累积量的影响

对各指标年度间的t检验可知，2011～2012年度小麦蛋白质及各组分含量与蛋白质累积量显著高于2010～2011年度(*p*<0.05)。两年度花后高温渍水对冬小麦蛋白质及各组分含量与累积量的影响基本一致。方差分析结果表明，高温显著提高清蛋白、球蛋白、谷蛋白与蛋白质含量（*p*<0.05），极显著提高醇溶蛋白含量（*p*<0.01），降低谷醇比

（*p*<0.01），显著降低蛋白质累积量（*p*<0.05）；渍水极显著降低蛋白质及各组分含量、谷醇比与蛋白质累积量（*p*<0.01）；蛋白质及各组分含量与谷醇比高温渍水互作不显著

（*p*> 0.05），蛋白质累积量的高温渍水交互作用显著（*p*<0.05）；相较于籽粒乳熟期，籽粒形成期逆境胁迫显著降低了蛋白质累积量，对蛋白质及组分含量、谷醇比无显著影响

（*p*> 0.05）。各因素对蛋白质累积量的影响程度为高温+渍水(41.38%)>渍水(26.98%)>高温(9.58 %)，对蛋白质含量的影响程度（RIR）为渍水（7.16%）>高温+渍水(­0.96%)>高温(­9.69%)，对各蛋白组分含量的影响程度为渍水>高温+渍水>高温；对谷醇比的影响程度为高温+渍水>渍水>高温。高温、渍水、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的蛋白质累积量分别提高15.23%、13.92%、44.11%。

表 19 花后短暂高温渍水对小麦籽粒蛋白质组分及谷醇比的影响2011­2012 (%)

Table 19 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on protein ingredient contents of winter wheat grain in 2011­2012

处理

Treatment

清蛋白

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | | | | | (g/m2) |
| CK 2.36±0.06c | 1.35±0.02c | 4.02±0.09d | 4.40±0.10b | 1.09±0.01a | 13.06±0.25d | 118.6±8.6a |
| A 2.21±0.05e | 1.28±0.04d | 3.82±0.09e | 3.94±0.13d | 1.03±0.01c | 12.22±0.30e | 81.6±6.0d |
| B 2.54±0.07a | 1.45±0.01a | 4.51±0.09b | 4.73±0.08a | 1.05±0.01b | 14.45±0.24a | 100.6±6.0b |
| C 2.40±0.07bc | 1.38±0.04bc | 4.29±0.11c | 4.31±0.09b | 1.00±0.01d | 13.36±0.31c | 57.9±4.7e |
| D 2.21±0.07d | 1.24±0.03d | 3.88±0.09e | 3.80±0.10e | 0.98±0.01e | 12.03±0.28f | 91.6±5.8c |
| E 2.44±0.05b | 1.41±0.02ab | 4.66±0.07a | 4.74±0.06a | 1.02±0.01c | 14.20±0.19b | 113.9±6.6a |
| F 2.35±0.06c | 1.34±0.03c | 4.20±0.06c | 4.16±0.08c | 0.99±0.01de | 13.01±0.22d | 81.2±5.9d |
| RIR%(W) 6.36 | 6.67 | 4.23 | 12.05 | 8.14 | 7.16 | 26.98 |
| RAR%(T) 5.51 | 5.93 | 14.05 | 7.61 | ­5.62 | 9.69 | ­9.58 |
| RIR%(W+T) ­0.64 | ­0.74 | ­5.60 | 3.75 | 8.86 | ­0.96 | 41.38 |
| RIR%(S) 2.01 | 2.93 | ­0.93 | 2.27 | 3.16 | 1.97 | ­21.91 |

Albumin

球蛋白

Globulin

醇溶蛋白

Gliadin

谷蛋白

Glutenin

谷醇比

Glu/Gli

蛋白含量protein content

蛋白积累量

Protein accumulation

#### 2.1.4 小麦籽粒蛋白质积聚相关酶活性与籽粒蛋白质累积量及各组分含量的关系

小麦籽粒蛋白质积聚相关酶活性与籽粒蛋白质累积量及各组分含量的相关关系

（表20）表明，蛋白质积聚相关酶活性相互极显著正相关(*p*<0.01)，与谷醇比、蛋白质累积量的相关关系均达极显著水平（*p*<0.01），而与籽粒蛋白质及组分含量的相关关系

未达显著水平(*p*> 0.05)。蛋白质含量与谷醇比、蛋白质累积量的相关关系未达显著水平（*p*> 0.05）。蛋白质累积量与谷醇比的相关关系均达极显著水平（*p*<0.01），与谷蛋白含量的相关关系达显著水平（*p*<0.05），而与清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白含量的相关关系未达显著水平（*p*> 0.05）。

表20 小麦籽粒蛋白质积聚相关酶活性与籽粒蛋白质累积量及含量的相关关系

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| r | x2 | x3 | x4 | x5 | x6 | x7 | x8 | x9 |
| x1 | 0.99\*\* | 0.26 | 0.36 | ­0.03 | 0.37 | 0.73\*\* | 0.25 | 0.94\*\* |
| x2 |  | 0.27 | 0.36 | 0.00 | 0.38 | 0.70\* | 0.26 | 0.96\*\* |
| x3 |  |  | 0.95\*\* | 0.82\*\* | 0.93\*\* | 0.44 | 0.97\*\* | 0.48 |
| x4 |  |  |  | 0.72\*\* | 0.95\*\* | 0.61\* | 0.94\*\* | 0.56 |
| x5 |  |  |  |  | 0.83\*\* | ­0.01 | 0.90\*\* | 0.23 |
| x6 |  |  |  |  |  | 0.54 | 0.97\*\* | 0.60\* |
| x7 |  |  |  |  |  |  | 0.40 | 0.75\*\* |
| x8 |  |  |  |  |  |  |  | 0.50 |

Table 20 Correlation coefficients between grain protein accumulation, protein content and activities of the relevant enzymes for protein formation

注：x1、x2分别表示旗叶GS活性、籽粒GPT的活性，x3、x4、x5、x6分别表示清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白、谷蛋白的含量，x7表示谷 醇比，x8、x9分别表示蛋白质含量、蛋白质累积量。\*\*表示P<0.01, \*表示P<0.05。

Note: x1, x2 mean activities of GS in flag leaf, activities of GPT in grain respectively, x3、x4, x5, x6 mean content of Albumin, Globulin, Gliadin, Glutenin respectively, x7 means ratio of Glu/Gli and x8, x9 mean content of protein and protein accumulation, respectively. \*\* mean P<0.01, \* mean P<0.05.

### 2.2 花后短暂高温渍水对小麦淀粉合成及其相关酶活性的影响

#### 2.2.1 花后短暂高温渍水对小麦籽粒蔗糖含量及蔗糖合成酶(SS)活性的影响

运输到籽粒中的光合产物最初以蔗糖形式存在，籽粒中蔗糖含量高有利于淀粉合成。SS活性的高低反映了籽粒利用蔗糖的能力。图15、16，表21、22表明，两年间高温渍水胁迫对蔗糖含量、SS活性的影响基本一致。从花后10 d到花后30 d各处理籽粒蔗糖积累量始终呈下降趋势，且下降幅度最大的时期均在花后15~25 d之间。对

2011～2012年度各处理的蔗糖含量进行方差分析和多重比较得：高温、渍水逆境均显著降低蔗糖含量(*p*<0.05)，高温渍水互作显著（*p*<0.05）；籽粒形成期逆境和乳熟期逆境对蔗糖含量的影响差异显著（*p*<0.05）。从RIR值大小看，各因素对蔗糖含量的影响程度为高温+渍水(21.3%)>渍水(15.5%)>高温(10.8%)。渍水、高温、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的蔗糖含量分别提高8.49%、6.31%、11.34%，平均提高8.72%。籽粒SS活性在灌浆期呈单峰曲线变化，基本上在花后20~25 d达到最高值，然后迅速下降。对2011～2012年度各处理的SS活性进行方差分析和多重比较得：高温、渍水逆境均显著降低籽粒SS活性（*p*<0.05），高温渍水互作显著(*p*<0.05)；籽粒形成期逆境和乳熟期逆境对籽粒SS活性的影响差异显著（*p*<0.05）。从RIR值大小看，各因素对籽粒SS 活性的影响程度为高温+渍水(35.2%)> 渍水(24.9%)> 高温

（14.2%）。渍水、高温、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的籽粒SS活性分别提高10.54%、5.85%、12.77%，平均提高9.72%。表明高温渍水逆境降低了旗叶蔗糖合成能力，导致淀粉合成底物的供应不足，且降低了籽粒SS活性，不利于灌浆中后期籽粒蔗糖的降解，导致淀粉的合成减少。

C K A B C D E F



4 50

4 00

3 50

n含 s量 （ s ugc rgo sWe

m / D ）

3 00

2 50

2 00

t e t

1 50

c o nS S

1 00

10 15 20 25 30

花后天数(d) D a y s a fte r a n t h e s is

CK A B C D E F 2

1.8

（ m g s u c r o s e g ­

1 F W m i n ­ 1 ） S S a c t i v i t y

1.6

1.4

1.2

1

0.8

S S 活 性

0.6

0.4

10 15 20 25 30

花后天数(d) D a y s a fte r a n th e s is

图15 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒蔗糖含量的影响

2010­2011

Fig. 15 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on sucrose content of winter wheat in 2010­2011

图16 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒SS活性的影响

2010­2011

Fig. 16 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain SS activities of winter wheat in 2010­2011

表21 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒蔗糖含量的影响2011­2012 单位mg g­1DW

Table 21 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain sucrose content of winter wheat in

|  | | | 2011­2012 |  | | |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 402±13a | 362±15a | 271±8a | 189±8a | 173±5a | 142±5a |
| A | 366±15bc | 325±12c | 217±9d | 131±7d | 111±6d | 98±3c |
| B | 374±16b | 334±10c | 231±10c | 158±5b | 122±8c | 112±4b |
| C | 351±15c | 306±11d | 183±6e | 115±9f | 102±9d | 89±6d |
| D | 406±13a | 345±12b | 234±9bc | 140±11c | 128±7bc | 101±2c |
| E | 402±15a | 373±13a | 243±8b | 158±6b | 136±2b | 103±4c |
| F | 399±16a | 340±14b | 208±7d | 121±5e | 110±3d | 98±5c |

表22 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒SS活性的影响2011­2012 单位mg suc g­1FW min­1

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK 0.65±0.03a | 1.27±0.06a | 1.53±0.06a | 1.80±0.08a | 1.42±0.08a | 0.91±0.04a |
| A 0.54±0.04bc | 0.74±0.03d | 1.24±0.08d | 1.43±0.10cd | 0.84±0.05c | 0.62±0.03d |
| B 0.58±0.03b | 1.17±0.05b | 1.35±0.09c | 1.53±0.01b | 1.04±0.05b | 0.65±0.03d |
| C 0.52±0.05c | 0.79±0.06d | 1.15±0.03e | 1.16±0.05f | 0.50±0.03e | 0.50±0.02e |
| D 0.65±0.03a | 0.94±0.06c | 1.47±0.05ab | 1.35±0.09d | 0.88±0.04c | 0.70±0.02c |
| E 0.70±0.03a | 1.29±0.06a | 1.43±0.06bc | 1.48±0.12bc | 0.98±0.04b | 0.81±0.02b |
| F 0.67±0.02a | 0.97±0.05c | 1.18±0.06de | 1.24±0.10e | 0.65±0.03d | 0.50±0.03e |

Table 22 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain SS activities of winter wheat in 2011­2012

#### 2.2.2 花后短暂高温渍水对小麦籽粒ADPGPPase、SSS、GBSS活性的影响

ADPGPPase把ADPG的葡萄糖基转移到α­1,4葡萄糖链的非还原端，从而催化淀粉的形成，是淀粉生物合成的关键酶。可溶性淀粉合成酶(SSS)主要催化合成支链淀粉，结合态淀粉合成酶(GBSS)主要催化合成直链淀粉。



C K A

B

C D E F

6 0 0

5 0 0

4 0 0

A D P G P P a s e 活 性 （ n m o l • g r a i n - 1 • m i n - 1 ) A D P G P P a s e

a c t i v i t i e s

3 0 0

2 0 0

1 0 0

0

1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花 后 天 数 (d )

D a y s a ft e r a n th e s is

图17 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒ADPGPPase活性的影响2010­2011 Fig. 17 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on

Grain ADPGPPase activities of winter wheat in 2010­2011

CK A B C D E F CK A B C D E F





2 8

2 6

n m o l • g r a i n ­ 1 • m i n ­

2 4

2 2

S S S a c t i v i t y

2 0

1 8

1 6

（

1 ）

1 4

1 2

S S S 活

性

1 0

1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d) D a y s a fter a n th e s is

2 6

2 1

n m o l • g r a i n ­ 1 •

m i n ­ 1 ） G B S S a c t i v i t y

1 6

（

1 1

S S 活 性

6

G B

1 0 1 5 2 0 2 5 3 0

花后天数(d) D a y s a fte r a n th e s is

图18 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒SSS活性的影响

2010­2011

Fig. 18 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain SSS activities of

Winter wheat in 2010­2011

图19 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒GBSS活性的影响

2010­2011

Fig. 19 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain GBSS activities of

Winter wheat in 2010­2011

图17、18、19，表23、24，25表明，两年间高温渍水胁迫对ADPGPPase、SSS、

GBSS活性的影响基本一致。ADPGPPase、GBSS、SSS活性均呈单峰曲线，高峰期均出在开花后20~25d。对2011～2012年度各处理的ADPGPPase活性进行方差分析和多重比较得：高温、渍水逆境均显著降低ADPGPPase、SSS、GBSS活性(*p*<0.05)，高温渍水互作显著（*p*<0.05）；形成期逆境处理对上述酶的不良效应极显著大于乳熟期逆境处理（*p*<0.05）。从RIR值大小看，各因素对ADPGPPase活性的影响程度为高温

+渍水(38.1%)> 渍水(27.9%)> 高温(18.0%)；对SSS 活性的影响程度为高温+渍水

（28.9%）> 渍水(16.8%)> 高温(11.0%)；对GBSS活性的影响程度为高温+渍水(34.1%)>渍水(17.9%)>高温(6.6%). 渍水、高温、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的ADPGPPase活性分别提高10.26%、10.49%、12.75%，平均提高11.17%; SSS活性分别提高10.91%、5.01%、14.02%，平均提高9.98%; GBSS活性分别提高8.23%、

3.87%、9.84%，平均提高7.31%。高温渍水通过降低ADPGPPase、GBSS、SSS活性降低淀粉合成水平，从而降低粒重。高温虽在处理后通过一定程度的热激能短期提高各酶活性，使其短暂高于对照，但很快又低于对照，特别是在灌浆高峰期低于对照。高温对GBSS活性影响小于对SSS的影响。渍害处理的各酶活性一直低于对照。高温渍水逆境各酶活性最低。

表23花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒ADPGPPase活性的影响2011­2012单位nmol grain­1 min­1 Table 23 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain ADPGPPase activitiesof winter

Wheat in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 85±4b | 215±12b | 493±21a | 536±22a | 420±11a | 368±9a |
| A | 68±3c | 171±11e | 406±22c | 341±25e | 268±14d | 198±12d |
| B | 101±5a | 201±10c | 417±21c | 419±24d | 299±16c | 212±14c |
| C | 58±3d | 163±8f | 370±20d | 262±12g | 200±20f | 178±10e |
| D | 86±5b | 198±9c | 409±18c | 400±16c | 295±18c | 213±15c |
| E | 90±4b | 223±14a | 464±19b | 458±23b | 351±19b | 236±10b |
| F | 88±4b | 182±12d | 386±16d | 306±20f | 241±12e | 185±15fe |

表24 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒SSS活性的影响2011­2012单位nmol grain­1 min­1

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 13.1±0.6a | 17.6±0.6ab | 23.9±1.2a | 27.1±1.4a | 20.8±1.0a | 10.2±0.5a |
| A | 11.8±0.5b | 16.0±0.3d | 17.1±1.3d | 19.0±1.6d | 17.0±1.2c | 8.0±0.5d |
| B | 13.3±0.4a | 17.3±0.6bc | 19.5±1.2c | 21.4±1.9c | 17.5±1.1bc | 8.8±0.4c |
| C | 11.6±0.5b | 14.6±0.5e | 16.1±1.2e | 14.5±1.8f | 11.2±0.8e | 6.9±0.4e |
| D | 13.5±0.5a | 17.0±0.6bc | 19.5±1.3c | 22.0±1.5bc | 17.7±1.2bc | 8.9±0.5c |
| E | 12.8±0.5a | 18.3±0.7a | 21.3±1.3b | 22.6±1.6b | 18.2±1.1b | 9.5±0.6b |
| F | 12.6±0.4a | 16.7±0.6cd | 18.7±1.0c | 16.0±1.6e | 13.4±1.1d | 8.0±0.3d |

Table 24 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain SSS activities of winter wheat in 2011­2012

表25 花后短暂高温渍水对冬小麦灌浆期籽粒GBSS活性的影响2011­2012单位nmol grain­1 min­1

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 8.4±0.4b | 12.9±0.6b | 18.9±0.8a | 24.5±1.1a | 19.8±0.8a | 14.2±0.5a |
| A | 7.9±0.3c | 11.6±0.7de | 15.7±0.8d | 17.8±1.0d | 14.7±0.6d | 10.1±0.5c |
| B | 8.9±0.5a | 12.3±0.6c | 17.8±0.6b | 21.0±1.0c | 17.2±0.8b | 13.2±0.6b |
| C | 7.3±0.4d | 9.6±0.5f | 14.2±0.9e | 13.5±1.0f | 9.3±0.7e | 8.1±0.4d |
| D | 8.3±0.4a | 11.9±0.6d | 16.9±0.6c | 20.4±1.2c | 16.1±0.7c | 10.6±0.8c |
| E | 8.5±0.5a | 13.5±0.5a | 18.2±0.7ab | 22.9±1.2b | 17.8±0.7b | 13.0±0.8b |
| F | 8.4±0.4a | 11.5±0.5e | 15.1±0.6d | 14.8±1.3e | 9.8±0.9e | 8.5±0.5d |

Table 25 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain GBSS activities of winter wheat in 2011­2012

#### 2.2.3 花后短暂高温渍水对小麦籽粒淀粉及各组分含量与淀粉积累量的影响

蔗糖含量、SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性的高低决定了淀粉及各组分含量与淀粉积累量。对各指标年度间的t检验可知，2011～2012年度小麦淀粉含量、淀粉积累量显著高于2010～2011年度(*p*<0.05)。两年度花后高温渍水对冬小麦淀粉及各组分含量与淀粉积累量的影响基本一致。方差分析结果表明，高温显著提高直链淀粉含量（*p*<0.05），降低淀粉含量、支链淀粉含量、支直比与淀粉积累量（*p*<0.05）；渍水显著降低淀粉含量、支链淀粉含量、支直比与淀粉积累量（*p*<0.01），对直链淀粉含量无显著影响（*p*> 0.05）；淀粉及各组分含量与支直比高温渍水互作不显著（*p*> 0.05），淀粉积累量的高温渍水交互作用显著(*p*<0.05)；相较于籽粒乳熟期，籽粒形成期逆境胁迫显著降低了淀粉积累量，对淀粉及组分含量无显著影响（*p*> 0.05）。各因素对淀粉积累量的影响程度为高温+渍水（45.93%）>渍水（25.12%）>高温(22.45%)，渍水、高温、高温+渍水处理的乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的淀粉积累量分别提高14.41%、16.24%、

45.61%；对淀粉含量的影响程度为高温+渍水(7.18%)>高温(6.02%)>渍水(4.86%)。

表26 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒淀粉组分积累量的影响2011­2012

Table 26 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on starch component accumulation of winter wheat grain in 2011­2012

淀粉积累量

处理

Starch

淀粉含量

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment  accumulation(g/m2) |  | content(%) | content(%) | ratio |
| CK 664±20.3a | 73.10±1.82a | 16.23±0.41f | 56.87±1.24a | 3.50±0.01a |
| A 464±16.2d | 69.40±1.66bc | 17.13±0.23d | 52.27±1.14bc | 3.05±0.01c |
| B 476±15.8d | 68.40±1.54d | 17.40±0.18c | 51.00±1.37d | 2.93±0.01cd |
| C 292±14.1f | 67.50±1.32e | 18.00±0.36a | 49.50±1.03e | 2.75±0.01e |
| D 530±14.6c | 69.70±1.69b | 16.78±0.45e | 52.92±1.55b | 3.15±0.01b |
| E 553±13.5b | 69.00±1.78cd | 17.17±0.42d | 51.83±1.28c | 3.02±0.01c |
| F 426±17.9e | 68.20±1.10d | 17.67±0.31b | 50.53±1.32d | 2.86±0.01d |
| RIR%(W) 25.12 | 4.86 | ­4.47 | 7.52 | 11.46 |
| RIR%(T) 22.45 | 6.02 | ­6.50 | 9.59 | 15.10 |
| RIR%(W+T) 45.93 | 7.18 | ­9.89 | 12.05 | 19.95 |
| RIR%(S) 22.52 | 0.78 | ­1.73 | 1.64 | 3.43 |

Starch content(%)

直链淀粉含量

amylose

支链淀粉含量

amylopectin

支/直比

amylopectin/amylose

#### 2.2.4 小麦籽粒淀粉积聚相关酶活性与籽粒淀粉累积量及各组分含量的关系

籽粒淀粉合成相关酶活性与籽粒淀粉组分积累量的相关关系如表27所示：花后高温渍水处理中籽粒淀粉积累量、淀粉含量、支链淀粉含量、支直比与籽粒SS含量以及籽粒SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性极显著相关(*p*<0.01)。直链淀粉含量与其它各指标均极显著负相关（*p*<0.01）。

表27 小麦籽粒淀粉积聚相关酶活性与籽粒淀粉累积量及含量的相关关系

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| r | x2 | x3 | x4 | x5 | x6 | x7 | x8 | x9 | x10 |
| x1 | 0.98\*\* | 0.99\*\* | 0.97\*\* | 0.96\*\* | 0.89\*\* | ­0.91\*\* | 0.90\*\* | 0.90\*\* | 0.98\*\* |
| x2 |  | 0.99\*\* | 0.98\*\* | 0.99\*\* | 0.84\*\* | ­0.86\*\* | 0.85\*\* | 0.85\*\* | 0.96\*\* |
| x3 |  |  | 0.97\*\* | 0.97\*\* | 0.89\*\* | ­0.90\*\* | 0.90\*\* | 0.91\*\* | 0.96\*\* |
| x4 |  |  |  | 0.99\*\* | 0.86\*\* | ­0.90\*\* | 0.88\*\* | 0.88\*\* | 0.98\*\* |
| x5 |  |  |  |  | 0.83\*\* | ­0.87\*\* | 0.85\*\* | 0.85\*\* | 0.97\*\* |
| x6 |  |  |  |  |  | ­0.96\*\* | 1.00\*\* | 0.98\*\* | 0.89\*\* |
| x7 |  |  |  |  |  |  | ­0.98\*\* | ­0.99\*\* | ­0.93\*\* |
| x8 |  |  |  |  |  |  |  | 0.99\*\* | 0.91\*\* |
| x9 |  |  |  |  |  |  |  |  | 0.91\*\* |

Table 27 Correlation coefficients between grain starch accumulation, starch content and activities of the relevant enzymes for starch formation

注：x1表示SS含量，x2，x3, x4, x5分别表示冬小麦籽粒SS, ADPGppase, SSS, GBSS活性，x6、x7、x8、x9、x10分别表示淀粉含量、直链淀粉、支链淀粉、直支比、淀粉累积量。\*\*表示P<0.01，\*表示P<0.05。

Note: x1 means content of SS, x2, x3, x4, x5 mean activities of SS, ADPGppase, SSS, GBSS in grain of winter wheat, respectively, x6、x7、x8、

X9、x10 mean starch content, amylose content, amylopectin content, amylopectin/amylose ratio and starch accumulation, respectively. \*\* mean P<0.01, \* mean P<0.05.

### 2.3 花后短暂高温渍水对冬小麦面粉加工品质的影响

#### 2.3.1 花后短暂高温渍水对冬小麦糊化特性的影响

表28 花后短暂高温渍水对冬小麦面粉糊化特性的影响2011­2012

Table 28 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on lour pasting properties of winter wheat in 2011­2012

处理

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | sity (BU) | (BU) | (BU) | (BU) | (BU) | perature (℃) |
| CK | 875.3±11.4a | 580.3±12.1a | 1203.8±20.4a | 295.0±5.6a | 623.5±12.4a | 62.8±0.9a |
| A | 768.0±12.6bc | 475.1±11.3c | 998.7±22.3c | 292.9±4.9ab | 523.6±11.7cd | 61.9±0.6a |
| B | 735.6±14.8d | 452.8±9.8d | 951.5±21.8d | 282.8±6.2c | 498.7±12.8d | 61.9±0.9a |
| C | 698.7±10.1e | 412.6±8.6e | 879.4±21.6e | 286.1±6.8bc | 466.8±9.8e | 61.7±0.8a |
| D | 795.0±12.7b | 501.6±14.6b | 1065.8±19.8b | 293.4±5.3ab | 564.2±14.6b | 62.2±0.6a |
| E | 776.5±14.5bc | 478.7±12.3c | 1042.5±16.8b | 297.8±5.7a | 563.8±14.3b | 62.3±0.7a |
| F | 751.4±14.3cd | 459.0±14.7d | 993.6±23.7c | 292.4±4.2ab | 534.6±15.4c | 62.0±0.7a |
| RIR%(W) | 10.72 | 15.85 | 14.25 | 0.63 | 12.77 | 1.19 |
| RIR%(T) | 13.62 | 19.74 | 17.18 | 1.59 | 14.80 | 1.11 |
| RIR%(W+T) | 17.17 | 24.90 | 22.20 | 1.95 | 19.70 | 1.51 |
| RIR%(S) | 5.48 | 7.37 | 9.62 | 2.53 | 11.65 | 0.54 |

Treatment

峰值粘度

Peak visco­

低谷粘度

Hold trough

最终粘度

Final visco­sity

稀懈值

Breakdown

反弹值

Setback

糊化温度

Pasting tem­

淀粉糊化特性是反应淀粉品质的重要指标，对面条品质有显著影响。方差分析结果表明：渍水、高温、渍水+高温均显著降低峰值粘度、低谷粘度、最终粘度与反弹值(p<0.05)，三处理中按RIR比较（表28），各指标均表现为高温+渍水>高

温>渍水，高温渍水互作不显著（p> 0.05）。籽粒形成期逆境处理影响显著大于乳熟期逆境处理（p<0.05），但不同时期逆境处理对稀懈值影响不显著（p> 0.05）；各处理对稀懈值、糊化温度影响不显著（p> 0.05）。由表29相关分析得糊化指标与总淀粉含量、支链淀粉、支直比显著正相关（p<0.01），且淀粉糊化特性与支链淀粉、支直比的相关性大于与淀粉总含量的相关性，唯一例外的是稀懈值与淀粉含量相关性不显著（p> 0.05）；而淀粉糊化特性与直链淀粉显著负相关（p<0.05）。

表29 小麦籽粒淀粉累积量及含量与籽粒面粉糊化特性的相关关系

Table 29 Correlation coefficients between grain starch accumulation, protein content and grain lour pasting properties

| r | x2 | x3 | x4 | x5 | x6 | x7 | x8 | x9 | x10 |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| x1 | ­0.84\*\* | 0.99\*\* | 0.94\*\* | 0.94\*\* | 0.97\*\* | 0.94\*\* | 0.52 | 0.91\*\* | 0.85\*\* |
| x2 |  | ­0.91\*\* | ­0.97\*\* | ­0.95\*\* | ­0.93\*\* | ­0.93\*\* | ­0.80\*\* | ­0.91\*\* | ­0.87\*\* |
| x3 |  |  | 0.98\*\* | 0.97\*\* | 0.99\*\* | 0.97\*\* | 0.61\* | 0.94\*\* | 0.88\*\* |
| x4 |  |  |  | 0.98\*\* | 0.98\*\* | 0.97\*\* | 0.72\*\* | 0.95\*\* | 0.89\*\* |
| x5 |  |  |  |  | 0.99\*\* | 0.99\*\* | 0.76\*\* | 0.98\*\* | 0.93\*\* |
| x6 |  |  |  |  |  | 0.99\*\* | 0.68\* | 0.97\*\* | 0.92\*\* |
| x7 |  |  |  |  |  |  | 0.74\*\* | 0.99\*\* | 0.93\*\* |
| x8 |  |  |  |  |  |  |  | 0.79\*\* | 0.71\*\* |
| x9 |  |  |  |  |  |  |  |  | 0.92\*\* |

注：x1, x2, x3, x4分别表示淀粉含量、直链淀粉、支链淀粉、直支比，x5, x6, x7, x8, x9, x10分别表示峰值粘度、低谷粘度、最终粘度、稀懈值、反弹值、糊化温度。\*\*表示P<0.01, \*表示P<0.05。

Note: x1, x2, x3, x4 mean starch content, amylose content, amylopectin content, amylopectin/ amylose ratio, respectively, x5, x6, x7, x8, x9, x10 mean peak viscosity, hold trough, final viscosity, breakdown, setback, pasting temperature, respectively. \*\* mean P<0.01, \* mean P<0.05.

表30 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒湿面筋含量和粉质仪指标的影响2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理  Treatment | 湿面筋含量  Wet gluten content(%) | 吸水率  Water ab­ sorption (%) | 形成时间  Development time (min) | 稳定时间  Stability time (min) | 弱化度  Softening degree(BU) | 膨胀势  Swelling power (%) | 沉淀值  Sedimention value (mL) |
| CK | 34.4±1.2b | 65.1±2.1b | 5.1±0.3b | 10.4±0.8b | 75±2b | 7.0±0.5de | 53.6±1.7bc |
| A | 31.9±0.7c | 56.3±0.9f | 3.4±0.5d | 7.3±0.6e | 90±4a | 6.6±0.4ef | 42.6±1.6d |
| B | 37.4±1.4a | 68.5±1.6a | 5.7±0.4a | 12.1±0.5a | 67±3c | 7.9±0.3ab | 57.0±1.4a |
| C | 35.1±1.1b | 61.8±1.3c | 5.0±0.3b | 10.5±0.7b | 73±3b | 7.5±0.3bc | 54.9±1.6b |
| D | 32.2±0.9c | 57.9±1.1e | 3.8±0.3d | 8.0±0.8d | 93±5a | 6.5±0.5f | 43.5±1.6d |
| E | 37.9±1.1a | 67.9±1.4a | 5.8±0.5a | 12.6±0.8a | 63±3c | 8.2±0.5a | 57.8±1.7a |
| F | 34.7±1.0b | 59.5±0.5d | 4.3±0.3c | 9.7±0.6c | 77±4b | 7.3±0.4cd | 52.2±1.2c |
| RIR%(W) | 6.83 | 12.29 | 29.41 | 26.44 | ­22.00 | 6.43 | 19.68 |
| RAR%(T) | 9.45 | 4.76 | 12.75 | 18.75 | ­13.33 | 15.00 | 7.09 |
| RIR%(W+T) | ­1.45 | 6.84 | 8.82 | 2.88 | 0.00 | ­5.71 | 0.09 |
| RAR%(S) | 0.38 | ­0.70 | ­1.42 | 1.34 | 1.30 | 0.00 | ­0.65 |

Table 30 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain wet gluten content and farinograph parameters of winter wheat in 2011­2012

#### 2.3.2 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒湿面筋含量和粉质仪指标的影响

粉质参数是评价籽粒加工品质的重要指标。方差分析结果表明：渍水显著降低湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、膨胀势、沉淀值(p<0.05)，提高弱化度（p<0.05）；高温显著提高湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、膨胀势、沉淀值（p<0.05），降低弱化度（p<0.05）；渍水+高温显著降低吸水率（p<0.05），提高了膨胀势，对湿面筋含量、形成时间、稳定时间、沉淀值无显著影响（p> 0.05）；各指标高温渍水互作不显著（p> 0.05）。不同时期逆境处理对面筋含量和粉质参数影响不显著（p> 0.05）。由表31相关分析得弱化度与总蛋白质含量、醇溶蛋白、谷蛋白含量均负相关（p<0.01），湿面筋含量和其它粉质仪指标与总蛋白质含量、醇溶蛋白、谷蛋白含量均正相关（p<0.01），其中湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、沉淀值与总蛋白质含量、谷蛋白相关性强于与醇溶蛋白的相关性，而膨胀势与总蛋白质含量、醇溶蛋白相关性强于与谷蛋白的相关性，各湿面筋含量和粉质仪指标与谷醇比相关性不显著（p> 0.05）。

表31 小麦籽粒蛋白质累积量及含量与籽粒湿面筋含量和粉质仪指标的相关关系

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| r | x2 | x3 | x4 | x5 | x6 | x7 | x8 | x9 | x10 | x11 |
| x1 | 0.90\*\* | 0.97\*\* | 0.40 | 0.98\*\* | 0.95\*\* | 0.95\*\* | 0.97\*\* | ­0.96\*\* | 0.95\*\* | 0.93\*\* |
| x2 |  | 0.83\*\* | ­0.01 | 0.88\*\* | 0.78\*\* | 0.85\*\* | 0.90\*\* | ­0.90\*\* | 0.97\*\* | 0.83\*\* |
| x3 |  |  | 0.54 | 0.96\*\* | 0.97\*\* | 0.96\*\* | 0.97\*\* | ­0.97\*\* | 0.89\*\* | 0.91\*\* |
| x4 |  |  |  | 0.40 | 0.56 | 0.44 | 0.38 | ­0.39 | 0.15 | 0.38 |
| x5 |  |  |  |  | 0.94\*\* | 0.93\*\* | 0.96\*\* | ­0.95\*\* | 0.95\*\* | 0.93\*\* |
| x6 |  |  |  |  |  | 0.96\*\* | 0.95\*\* | ­0.92\*\* | 0.84\*\* | 0.89\*\* |
| x7 |  |  |  |  |  |  | 0.99\*\* | ­0.96\*\* | 0.88\*\* | 0.94\*\* |
| x8 |  |  |  |  |  |  |  | ­0.99\*\* | 0.93\*\* | 0.94\*\* |
| x9 |  |  |  |  |  |  |  |  | ­0.93\*\* | ­0.94\*\* |
| x10 |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 0.90\*\* |

Table 31 Correlation coefficients between grain protein accumulation, protein content and grain wet gluten content and farinograph parameters

注：x1, x2, x3, x4分别表示蛋白质含量、醇溶蛋白含量、谷蛋白含量、谷醇比，x5, x6, x7, x8, x9, x10, x11分别表示湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、弱化度、膨胀势、沉淀值。\*\*表示P<0.01, \*表示P<0.05。

Note: x1, x2, x3, x4 mean content of protein, Gliadin, Glutenin and ratio of Glu/Gli, respectively, x5, x6, x7, x8, x9, x10, x11 means wet gluten content, water absorption, development time, stability time, softening degree, swelling power, sedimention value,, respectively. \*\* mean P<0.01,

\* mean P<0.05.

#### 2.3.3 花后短暂高温渍水逆境对冬小麦籽粒拉伸参数的影响

拉伸参数反映面条的韧性。方差分析结果表明：渍水显著降低拉伸面积、拉伸阻力、延伸度、拉伸比例(p<0.05)；高温显著提高拉伸面积、拉伸阻力、延伸度、拉伸比例（p<0.05）；渍水+高温均显著提高拉伸面积、拉伸比例（p<0.05），而对拉伸阻力、延伸度无显著影响（p> 0.05）；高温渍水互作不显著（p> 0.05）。不同时期逆境处理对拉伸参数影响不显著（p> 0.05）。

表32 花后短暂高温渍水对冬小麦籽粒拉伸参数的影响

Table 32 Effects of transient high temperature and waterlogging after anthesis on grain extensograph parameters of winter wheat in 2011­2012

处理

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | extension(E.U) |  | ratio (%) |
| CK | 100±4c | 446±12b | 164±6b | 520±18c |
| A | 93±4d | 368±13d | 138±7d | 492±16d |
| B | 112±5a | 470±14a | 175±5a | 571±15a |
| C | 106±5b | 432±11bc | 166±4b | 548±19d |
| D | 95±4d | 370±15d | 146±4c | 488±21d |
| E | 114±5a | 469±13a | 175±5a | 580±9a |
| F | 103±3bc | 425±12c | 165±6b | 545±15b |
| RIR%(W) | 6.00 | 17.26 | 13.41 | 5.77 |
| RAR%(T) | 13.00 | 5.27 | 6.71 | 10.67 |
| RIR%(W+T) | ­4.50 | 3.92 | ­0.91 | ­5.10 |
| RIR%(S) | 0.32 | ­0.47 | 1.46 | 0.12 |

Treatment

拉伸面积

Extension area (cm2)

拉伸阻力

Resistance to

延伸度

Extensibility (mm)

拉伸比例

Extension

由表33相关分析得拉伸参数与谷醇比相关性不显著(p> 0.05)；与总蛋白质含量、醇溶蛋白、谷蛋白含量均正相关（p<0.01），其中拉伸阻力与总蛋白质含量、谷蛋白相关性强于与醇溶蛋白的相关性，而拉伸面积、延伸度、拉伸比例与总蛋白质含量、醇溶蛋白相关性强于与谷蛋白的相关性。

表33 小麦籽粒蛋白质累积量及含量与籽粒拉伸参数的相关关系

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| R | x2 | x3 | x4 | x5 | x6 | x7 | x8 |
| x1 | 0.90\*\* | 0.97\*\* | 0.40 | 0.96\*\* | 0.96\*\* | 0.91\*\* | 0.93\*\* |
| x2 |  | 0.83\*\* | ­0.01 | 0.96\*\* | 0.81\*\* | 0.89\*\* | 0.97\*\* |
| x3 |  |  | 0.54 | 0.93\*\* | 0.97\*\* | 0.85\*\* | 0.86\*\* |
| x4 |  |  |  | 0.22 | 0.52 | 0.19 | 0.07 |
| x5 |  |  |  |  | 0.91\*\* | 0.92\*\* | 0.95\*\* |
| x6 |  |  |  |  |  | 0.92\*\* | 0.87\*\* |
| x7 |  |  |  |  |  |  | 0.94\*\* |

Table 33 Correlation coefficients between grain protein accumulation, protein content and grain extensograph parameters

注：x1、x2、x3、x4分别表示蛋白质含量、醇溶蛋白含量、谷蛋白含量、谷醇比，x5、x6、x7、x8分别表示拉伸面积、拉伸阻力、延伸度、拉伸比例。\*\*表示P<0.01, \*表示P<0.05。

Note: x1, x2, x3, x4 mean content of protein, Gliadin, Glutenin and ratio of Glu/Gli, respectively, x5, x6, x7, x8 means extension area, resistance to extension, extensibility, extension ratio, respectively. \*\* mean P<0.01, \* mean P<0.05.

## 3 讨论

小麦籽粒品质不仅受品种遗传特性影响，也受栽培环境的影响，主要由蛋白质和淀粉含量和组分决定[20]。

### 3.1 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦蛋白质合成及其相关酶活性的影响

花后高温加剧了质膜过氧化，引起蛋白质变性[49]，加速功能叶片衰老，降低籽粒GPT、旗叶GS活性，降低蛋白质的累积量，但可能由于高温同时导致籽粒淀粉累积量降低，减少粒重[108]，形成“浓缩”效应，相应增加籽粒蛋白质及各组分含量，但谷蛋白含量提高幅度较小，谷醇比降低。试验结论与Blumenthal[81]等结果一致，而Stone 和Nicolas研究指出，温度提高到30℃以上，抑制了蛋白质和淀粉的积累，高温对淀粉的抑制作用更大，使蛋白质含量显著提高，40℃以上高温胁迫每增加1 d，抗热性品种的蛋白质增加13%，热敏感品种的蛋白质含量也提高0.22%；谷/醇比变化因品种不同而不同[24]。Gupta指出高温提高醇溶蛋白以及清蛋白和球蛋白含量，降低谷蛋白含量，醇溶蛋白占蛋白质的比例升高，谷/醇比降低[22]。花后渍水加强土壤硝酸盐淋溶和反硝化作用，导致根部硝酸盐供应下降[159­162]，降低小麦根系活力与吸收能力，植株体内膜脂过氧化程度加剧，植株加速衰老，影响物质转运[27, 28]，影响旗叶GS、籽粒GPT活性，不利于蛋白质的合成，使籽粒产量、蛋白质累积量、蛋白质及各组分含量、谷醇比都降低且降低幅度大于高温，与戴廷波等高温影响大于渍水的结论不一致

[74]. 高温加重渍水危害，与赵辉等的结论一致[45]。可能由于高温加强受渍根系呼吸

作用及根际微生物活动，加剧氧气消耗[31]，从而加重渍害，引起植株早衰，导致旗叶GS、籽粒GPT活性最低，籽粒产量、蛋白质累积量下降幅度最大，但蛋白质含量及组分含量降低幅度高于高温，低于渍水。籽粒形成期与乳熟期间高温渍水逆境对旗叶GS、籽粒GPT活性、蛋白质累积量的不良效应差异显著，而对蛋白质及组分含量的不良效应差异不显著。不同时期对蛋白质合成相关酶的影响与小麦植株的生理状况密切相关，同时也影响小麦产量与蛋白质累积量，而对蛋白质及组分含量的影响被产量变化所“稀释”。结论与Blumenthal[81]等认为灌浆前期高温使蛋白质含量显著下降，而中后期高温胁迫对蛋白质含量的影响较小的结果不一致。相关分析表明，试验中蛋白质合成关键酶活性与谷醇比、籽粒产量、蛋白质累积量显著相关，与蛋白质含量相关不显著。结论支持王月福等[120]提出的小麦花后旗叶GS和NR活性与小麦花后氮素累积量相关密切，而与籽粒蛋白质含量的变化并不一致，而与Miflin[33]等认为功能叶GS活性高，有利于提高籽粒蛋白质含量的结论不一致。可能由于籽粒淀粉累积量远大于蛋白质累积量，由此对籽粒蛋白质含量产生了“稀释”效应[163]所致。

### 3.2 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦淀粉合成及其相关酶活性的影响

小麦叶片的光合产物以蔗糖形式输入籽粒，再经一系列酶催化作用将蔗糖转化为淀粉。库强决定了小麦籽粒淀粉积累速率。库强受库容量和库活性两个方面影响。库容量取决于胚乳细胞数目和大小等，而库活性则由蔗糖供应水平和物质转化能力决定

[164]. 库强与花后外界环境密切相关，不但影响小麦籽粒的淀粉积累量，也影响淀粉

含量及各组分含量的重要因素。

高温降低了籽粒体积，抑制了淀粉合成原料蔗糖向籽粒的供应，也抑制了淀粉合

成系统酶活性，降低灌浆速率，缩短小麦灌浆期，从而导致籽粒淀粉积累量降低。花后高温处理中淀粉积累量下降与其籽粒SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性下降显著相关；与籽粒ADPGPPase、SSS活性相比，灌浆期高温对GBSS活性的影响相对较小，小麦籽粒支链淀粉的合成更易受到高温影响，造成支直比下降。这与Stoddard [165]等结果相同，而与赵辉[112]等结果不一致。Jenner等[103]研究表明，在高温逆境下，小麦籽粒淀粉合成受SSS和ADPGPPase调控，灌浆期高温主要通过抑制SSS活性，阻遏蔗糖向淀粉的转化，进而降低淀粉含量和粒重。而Keeling等[104]研究认为，在控制小麦籽粒淀粉合成方面，SSS可能比ADPGPPase 重要，因为SSS对温度极为敏感，存在“Knockdown”现象，即温度超过25℃时SSS活性显著降低，抑制支链淀粉的生物合成，降低粒重。试验表明ADPGPPase活性甚至比SSS活性更重要，这可能在花后高温渍水条件下，淀粉合成的主要限制因素是ADPG供应不足，其次才是SSS活性、SS活性等因素。渍水造成籽粒蔗糖含量及SS、ADPGPPase、SSS和GBSS活性、籽粒淀粉含量、支链淀粉含量、支直比、淀粉累积量极显著低于对照，对直链淀粉含量无显著影响。这与范雪梅、兰涛等研究结果一致[139, 90]。可见渍害一方面可抑制营养器官中贮存的光合产物向籽粒运输，同时又加速绿色器官衰老，籽粒淀粉合成相关酶活性下降。高温加重渍水对冬小麦籽粒产量、淀粉累积量的危害，且其影响幅度基本一致，导致其对淀粉及组分含量的互作不显著。试验表明籽粒形成期逆境处理对籽粒产量、淀粉累积量的不良影响显著大于乳熟期逆境处理。花后早期是籽粒体积形成的关键时期，此时遭受逆境胁迫严重抑制库容的形成，影响库强，降低了碳代谢相关酶的活性。不同时期对淀粉组分含量、支直比影响不显著。

### 3.3 花后高温渍水逆境胁迫对冬小麦面粉品质的影响

面粉中的蛋白质、淀粉总量及其各组分含量决定了面粉加工品质，花后高温渍水对面粉加工品质有显著影响。试验表明淀粉糊化参数与淀粉含量、支链淀粉含量、支直比正相关，与直链淀粉含量负相关，与zeng等结论一致[166]。但Tsai认为淀粉粒大小和比例决定淀粉的粘度特性，与直链淀粉的含量正相关[167] 。

Panozzo等认为直链淀粉含量和峰值粘度没有明显的关系，其研究发现两个峰值粘度差别不大品种的直链淀粉含量明显不同[168]。小麦籽粒蛋白质由清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和麦谷蛋白等组成。清蛋白和球蛋白决定小麦的营养品质，是生理活性蛋白；醇溶蛋白和麦谷蛋白是组成面筋的主要成分，为贮藏蛋白。刘锐等认为小麦醇溶蛋白及麦谷蛋白的含量和比例决定面条的品质[169]。试验表明，湿面筋含量和其它粉质仪指标与总蛋白质含量、醇溶蛋白、谷蛋白含量均正相关，其中湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、沉淀值与总蛋白质含量、谷蛋白相关性强于与醇溶蛋白的相关性，而膨胀势与总蛋白质含量、醇溶蛋白相关性强于与谷蛋白的相关性，各湿面筋含量和粉质仪指标与谷醇比相关性不显著；弱化度与总

蛋白质含量、谷蛋白含量、醇溶蛋白均负相关，与赵广才结论一致[170]。吸水率与蛋白质含量有关，蛋白质有很强的水合能力。形成时间、稳定时间、沉淀值由面筋含量和质量决定的。弱化度表示面团在搅拌过程中的破坏速率，其值越大，面筋越弱，面团越不易加工。研究还表明，醇溶蛋白含量决定延伸度，谷蛋白含量决定最大抗延伸阻力，与张翼涛等结论一致[171]。麦谷蛋白相对含量决定小麦籽粒中生面团的黏弹性。小麦醇溶蛋白是单链蛋白，容易被“打断”，所以小麦醇溶蛋白相对含量决定面筋的黏性和延伸性。蛋白质含量越高，面团形成时间和最大抗延伸阻力越大，但对面团的延伸性影响不大。而Sissons等研究表明，提高蛋白质含量决定面团的耐揉性，但对最大抗延伸阻力无显著影响[172]。

研究表明，高温显著提高了面粉的湿面筋含量，改善了拉伸参数与粉质参数，而对其淀粉糊化参数具有不利影响，与吴翠平等结论一致[87]。但Gupta等认为高温胁迫影响谷蛋白大聚体(GMP)的形成，降低谷蛋白亚基的聚合度，提高球蛋白以及醇溶蛋白相对含量，降低了谷蛋白相对含量，对面团的加工品质有不良影响[22]。

Randall认为当温度大于30℃时，显著降低面团形成时间和最大抗延阻力，面包评分[80]。渍水降低了湿面筋含量，粉质参数、拉伸参数均变劣，提高了淀粉糊化参数，而对稀懈值、糊化温度影响不显著。王晓英等研究表明，水分对小麦籽粒品质具有“稀释”效应，影响面粉的淀粉糊化参数、拉伸参数、湿面筋含量与粉质参数[173]。大量研究表明，土壤水分增多能显著降低面粉沉降值和面团稳定时间，从而影响小麦的加工品质[174­177]。可能由于高温逆境和渍水逆境对小麦籽粒蛋白质与淀粉效应的对冲，导致高温+渍水对面粉的淀粉糊化参数产生不利影响，改善了拉伸参数，而对湿面筋含量与粉质参数无显著影响。与面粉中的蛋白质、淀粉总量及其各组分含量的影响有关，籽粒形成期逆境处理对淀粉糊化参数影响显著大于乳熟期逆境处理，而不同时期逆境处理对湿面筋含量与粉质参数、拉伸参数影响差异不显著。

# 第五章氮素补偿对冬小麦花后短暂高温渍水逆境的调控效应

高温渍水导致植株早衰，物质吸收和转运能力下降，严重影响冬小麦籽粒产量与品质的稳定性[121]。很多学者对高温渍水逆境的缓解作出积极的探索。花前渍水预处理[113]、筛选抗逆性强的小麦品种[122]、喷施外源物质[123, 124]、增施S肥[125]、氮肥后移[126]以及改进其它栽培技术[127]都可以提高小麦抗高温渍水逆境。

合理的氮肥营养可以缓解逆境胁迫，调控作物生长、群体发育、提高同化能力和水分利用的有效措施[178]。小麦产量与品质取决于小麦对氮素的吸收、转化、运输和积累。花后增施氮肥能提高小麦植株体内活性氧清除酶的代谢合成量，维持其较高的生理活性，降低MDA的含量，明显延缓植株衰老，提高开花后旗叶叶绿素含量和*P*n，有利于籽粒进行灌浆[128, 129]。增施氮肥提高氮素同化关键酶GPT、GS和NR的活性[130­132]，有利于籽粒蛋白质的合成，提高籽粒蛋白质累积量，并改变蛋白质各组分含量，从而改善小麦加工品质[120, 133]。增施氮肥可以提高小麦旗叶淀粉合成相关酶的活性，淀粉积累速率增大[77, 138]，降低小麦籽粒直链淀粉含量，提高支链淀粉含量，从而提高支/直链淀粉比值，改善小麦品质[138,139]。

由于近年来在黄淮麦区南部和长江中下游麦区高温和渍水在小麦生育中后期频繁发生，严重影响小麦品质稳定性。因此，研究氮素补偿对冬小麦花后不同时期短暂高温渍水逆境的缓解效应有很强的实用意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试验设计

试验于2010～2012年在安徽农业大学农萃园试验地进行，试验用土壤为黄棕壤，土壤的养分状况：2010～2011年土壤有机质含量10.5g/kg、全氮1.12 g/kg、速效氮83.5mg/kg、速效磷34.7 mg/kg、速效钾72.3 mg/kg；2011～2012年土壤有机质含量10.2g/kg、全氮1.08 g/kg、速效氮79.5mg/kg、速效磷32.4 mg/kg、速效钾78.5 mg/kg。试验材料为冬小麦烟农19。采用盆栽试验，试验盆钵采用高为30cm、直径为25cm的聚乙烯塑料桶，桶底中央有排水孔。土壤在播种前过1cm淌筛（首先把地用锹翻过来，晒干，然后再淌），与肥料充分混匀后装入聚乙烯塑料桶中，每盆10kg土，浇透水后，待晾干再打孔播种（种子先催芽）。播种后将塑料桶埋入试验田土中，塑料桶内土壤与桶外大田土齐平。试验施肥情况为N: P2O5: K2O= 225kg/ hm2: 112.5 kg/ hm2: 112.5 kg/ hm2，其中N肥基追比5: 5，在拔节期追施尿素，播种时每桶施饼肥20 g。10月26日播种，3叶期定苗，每盆

均匀留苗7株，小麦生长期间按正常田间管理进行维护，花后进行试验处理。

试验采用三因素完全随机设计（表34）。三因素分别为温度、渍水和氮素补偿。温度：两水平分别为T0（常温）、T1（高温），在人工温室中对小麦进行温度处理，高温处理昼夜温度为35℃/25℃±2℃，常温处理昼夜温度为27℃/17℃±2℃；渍水：两水平分别为W0（常湿）、W1（渍水），渍水处理时用无孔塑料桶套上试验桶，浇水保持桶内水层2.0cm左右，常湿处理保持土壤田间最大持水量75%左右

[TDR(Spectrum，美国)法测定]；氮素补偿处理两水平分别为N0（喷施清水）、N1

（喷施氮肥），N1的N肥的纯氮使用量为1 g/m2，配成1%尿素水溶液，N0喷等量清水，于花后19 d在下午5: 00-6:00喷施。每处理60盆。

表34 试验设计表

Table 34 experimental designs

| 氮素补偿(N) 温度(T) | 渍水(W) | 处理(Treatment) | 编号(name) |
| --- | --- | --- | --- |
| T0  N0 | W0  W1 | N0T0 W0  N0T0 W1 | CK  D |
| T1 | W0  W1 | N0T1 W0  N0T1 W1 | E  F |
| T0  N1  T1 | W0  W1 W0 | N1T0 W0  N1T0 W1 N1T1 W0 | G  H I |
|  | W1 | N1T1 W1 | J |

### 1.2 测定项目与方法

#### 1.2.1 根系活力同第二章。

#### 1.2.2 旗叶衰老指标

1.2.2.1 MDA 含量的测定 同第二章。

1.2.2.2 SOD 活性的测定 同第二章。

1.2.2.3 CAT 活性的测定 同第二章。

1.2.2.4 POD 活性的测定 同第二章。

1.2.3叶绿素含量同第二章。

1.2.4光合特性同第二章。

1.2.5灌浆各参数、产量构成同第三章。

1.2.6 蛋白质、淀粉合成相关酶活性测定 同第四章。

1.2.7籽粒品质指标同第四章。

1.2.8 RAR分别表示氮素补偿的相对受害率和相对提高率，其计算公式为RAR(%) =

（处理平均值­对照平均值）/对照区平均值×100[34]，N0T0W0 处理作为对照组

（CK），处理平均值计算方法见表35。为减小误差，由花后15、20、25、30、35 d

的测量值计算各指标平均值。

表 35 RIR 、RAR公式中的对照平均值与处理平均值来源

Table 35 Average derivation of CK and treat in the formulas of RIR, RAR, respectively.

因素Factor对照平均值

Average of CK

处理平均值

Average of treat

对照 (CK) CK J

渍水(W, waterlogging) D G

高温(T, high temperature) E H

高温渍水(W+T, high temperature+ waterlogging) F I

### 1.3 统计分析

两年度的数据变化趋势基本一致，采用2011～2012年度的数据，应用DPS6.55

软件进行方差分析，Duncan氏检验进行处理间多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦根系活力调控效应

表36氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦根系活力调控效应2011-2012单位：mgTTC g­1 h­1 Table 36 Effects of nitrogen compensation on root activities of winter wheat under transient high temperature and

Waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 140±8a | 153±5a | 137±4a | 126±4a | 110±5b | 85±4b | 52±3b | 44±2b |
| D | 141±6a | 154±6a | 135±5a | 117±4b | 86±6e | 69±5d | 36±3e | 29±2d |
| E | 140±5a | 152±6a | 138±6a | 119±5b | 88±3e | 72±3d | 41±2d | 31±3d |
| F | 139±7a | 154±5a | 138±5a | 111±6c | 72±4g | 56±3f | 31±3f | 21±2f |
| G | 141±5a | 155±8a | 137±5a | 120±6b | 96±5d | 78±4c | 42±2d | 35±2c |
| H | 142±7a | 155±6a | 136±4a | 119±3b | 102±6c | 80±4c | 48±2c | 36±2c |
| I | 141±8a | 154±8a | 140±5a | 113±5c | 80±4f | 62±3e | 33±3f | 26±2e |
| J | 143±4a | 152±5a | 138±5a | 129±4a | 117±5a | 96±4a | 62±2a | 49±3a |

表3表明，两年间高温渍水逆境胁迫对根系活力的影响基本一致。对2011～2012年度各处理的根系活力（表36）进行方差分析和多重比较得：氮素补偿处理显著提高了根系活力(*p*<0.05)。对于CK、高温、渍水、高温+渍水处理的根系活力，氮素补

偿分别提高了8.63%、9.69%、10.09%、7.90%，平均提高9.08%。

### 2.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶衰老调控效应

对2011～2012年度各处理的小麦旗叶SOD（表37）、POD（表38）、CAT（表

39）活性和MDA含量（表40）进行方差分析和多重比较得：氮素补偿处理显著提高了小麦旗叶SOD、POD、CAT活性(*p*<0.05)，提高MDA含量(*p*<0.05)。对于CK、高温、渍水、高温+渍水处理的SOD活性，氮素补偿分别提高了10.94%、7.35%、7.25%、8.70%，平均提高8.56%; POD活性分别提高了13.71%、4.34%、3.92%、5.58%，平均提高6.89%; CAT活性分别提高了9.92%、3.65%、6.62%、5.86%，平均提高

6.51%; MDA含量分别降低了9.33%、8.00%、6.50%、10.29%，平均降低8.53%。

表37 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶SOD活性调控效应2011­2012单位：U g­1 FM

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 537±21a | 587±21a | 682±18a | 639±21b | 580±12b | 490±11b | 248±9b | 201±8b |
| D | 535±20a | 589±21a | 679±21a | 657±22ab | 508±18e | 400±10d | 186±7e | 139±9d |
| E | 537±21a | 594±24a | 684± 23a | 668±24a | 528±12cd | 401±12d | 176±8e | 145±9d |
| F | 541±16a | 594±18a | 679±28a | 656±13ab | 490±14f | 310±9f | 143±6f | 90±6f |
| G | 539±19a | 586±13a | 683±12a | 662±17a | 539±15c | 443±12c | 220±5c | 163±5c |
| H | 533±20a | 594±25a | 679±19a | 672±16a | 552±17c | 449±14c | 220±6c | 166±8c |
| I | 539±14a | 590±14a | 685±16a | 653±13ab | 515±12de | 369±16e | 199±8d | 100±3e |
| J | 543±17a | 589±21a | 679±14a | 641±17b | 620±20a | 541±18a | 352±10a | 240±6a |

Table 37 Effects of nitrogen compensation on SOD activities of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

表38 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶POD活性调控效应2011­2012单位：U g­1 FM

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 166±4a | 189±6a | 219±3a | 193±5b | 152±3b | 132±4b | 75±3b | 46±2b |
| D | 165±4a | 188±6a | 219±7a | 211±5a | 116±5cd | 97±3ef | 49±4e | 34±3cd |
| E | 168±3a | 190±5a | 223±5a | 218±2a | 120±3c | 107±4d | 56±3de | 35±2c |
| F | 165±5a | 187±7a | 218±2a | 211±6a | 104±4e | 80±3gh | 41±2f | 30±1e |
| G | 169±5a | 191±3a | 221±6a | 210±8a | 123±2c | 103±4de | 57±3d | 36±2c |
| H | 168±4a | 187±4a | 216±3a | 215±8a | 124±5c | 117±3c | 65±3c | 36±3c |
| I | 167±5a | 187±5a | 221±6a | 209±9a | 111±7de | 88±5fg | 52±3de | 32±3de |
| J | 170±4a | 190±4a | 223±4a | 195±9b | 168±5a | 152±3a | 99±4a | 66±2a |

Table 37 Effects of nitrogen compensation on POD activities of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

表39 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶CAT活性调控效应2011­2012单位：U g­1 FM

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 1617±89a | 1814±98a | 2441±105a | 2099±88a | 1467±78b | 577±36b | 392±18b | 336±16b |
| D | 1645±96a | 1854±92a | 2448±87a | 2156±93a | 1151±96d | 392±24e | 263±14d | 239±12e |
| E | 1621±93a | 1822±110a | 2436±96a | 2198±101a | 1228±82c | 451±43d | 274±16d | 258±11d |
| F | 1638±84a | 1830±69a | 2445± 106a | 1912±112b | 950±88e | 302±33f | 220±20e | 200±18g |
| G | 1628±76a | 1840±84a | 2425± 110a | 2145±106a | 1256±69c | 482±36c | 335±19c | 261±12d |
| H | 1602±58a | 1838±114a | 2421±87a | 2187±124a | 1268±91c | 488±23c | 338±21c | 289±9c |
| I | 1636±91a | 1816±109a | 2428±89a | 1942±87b | 1023±76e | 361±28e | 242±12e | 226±17f |
| J | 1600±78a | 1823±107a | 2436±99a | 2151±89a | 1586±70a | 705±25a | 489±18a | 423±16a |

Table 39 Effects of nitrogen compensation on CAT activities of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

表40 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶MDA含量调控效应2011­2012单位：μmol g­1 FM Table 37 Effects of nitrogen compensation on MDA contend of flag leaf of winter wheat under transient high temperature

And waterlogging after anthesis in 2011­2012

| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 4.4±0.5a | 4.0±0.3a | 5.7±0.5a | 7.3±0.4c | 9.8±0.8d | 12.8±1.1d | 15.1±0.9e | 20.4±1.1e |
| D | 4.6±0.2a | 4.3±0.2a | 5.5±0.4a | 8.4±0.6ab | 13.0±1.0b | 16.6±1.1b | 21.5±1.4c | 23.6±1.7bc |
| E | 4.4±0.4a | 4.0±0.4a | 5.7±0.5a | 8.0±0.6b | 12.8±1.0b | 16.5±0.8b | 21.2±1.6c | 24.0±1.2b |
| F | 4.4±0.5a | 4.2±0.3a | 5.7±0.5a | 9.2±0.5a | 14.7±1.2a | 19.2±1.3a | 24.6±1.3a | 27.5±1.8a |
| G | 4.5±0.3a | 4.1±0.3a | 5.5±0.4a | 8.0±0.7b | 12.0±0.8c | 15.0±0.8c | 20.2±1.3d | 22.5±1.2c |
| H | 4.5±0.5a | 4.0±0.2a | 5.7±0.3a | 7.5±0.5c | 11.8±0.6c | 15.0±1.0d | 19.6±0.8d | 22.0±1.4d |
| I | 4.6±0.4a | 4.2±0.4a | 5.4±0.3a | 8.7±0.4b | 13.1±0.7b | 17.0±1.2b | 22.6±1.4b | 24.0±1.3b |
| J | 4.5±0.2a | 4.0±0.2a | 5.7±0.4a | 7.3±0.3c | 9.0±0.7e | 11.0±0.7e | 13.5±1.2f | 18.5±1.8f |

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 55±2a | 60±2a | 58±2a | 52±2bc | 49±2a | 41±1b | 30±1b | 23±1b |
| D | 57±2a | 60±2a | 59±2a | 53±1b | 43±1bc | 29±1f | 20±1e | 14±1d |
| E | 57±2a | 59±2a | 58±1a | 55±1a | 42±1c | 33±1e | 21±1e | 17±1c |
| F | 57±2a | 60±1a | 58±2a | 51±1c | 36±1e | 23±1h | 12±1g | 10±1e |
| G | 57±2a | 58±2ab | 59±1a | 53±1b | 43±2bc | 35±1d | 23±d | 15±1d |
| H | 57±2a | 61±2a | 58±2a | 56±2a | 44±1b | 38±1c | 25±1c | 18±1c |
| I | 56±2a | 59±2a | 58±2a | 50±2c | 39±1d | 26±1g | 18±1f | 14±1d |
| J | 54±2a | 61±2a | 56±2a | 53±2b | 51±2a | 44±2a | 35±1a | 26±1a |

表41 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶叶绿素含量调控效应2011­2012单位：SPAD 值Table 37 Effects of nitrogen compensation on chlorophyll contents of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

### 2.3 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦叶绿素含量和光合特性的调控效应

#### 2.3.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦叶绿素含量的调控效应

对2011～2012年度各处理的叶绿素含量（表41）进行方差分析和多重比较得：对于CK、高温、渍水、高温+渍水处理的叶绿素含量，氮素补偿分别提高了7.18%、

7.74%、6.29%、11.36%，平均提高8.14%。

#### 2.3.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦光合特性的调控效应

对2011～2012年度各处理的光合特性指标（表42­45）进行方差分析和多重比较得：氮肥补偿显著提高了*P*n，*G*s，*T*r，降低了*C*i (*p*<0.05)，氮素补偿处理显著缓解了不良效应。对于CK、高温、渍水、高温+渍水处理的*P*n，氮素补偿分别提高了9.01%、

12.40%、13.85%、19.71%，平均提高13.74%；*G*s分别提高了8.85%、7.73%、8.32%、

8.62%，平均提高8.38%；*T*r分别提高了8.51%、7.55%、15.00%、8.26%，平均提高9.83%；*C*i分别降低了6.31%、3.18%、4.10%、7.93%，平均降低5.38%。小麦旗叶*G*s、*T*r变化趋势和*P*n基本一致，而*C*i的变化与*P*n的变化基本上呈相反趋势，说明逆境胁迫后光合作用的主要限制因素则是非气孔因素。

表42 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶*P*n调控效应2011­2012单位：μmolCO2 m­2 s­¹ Table 42 Effects of nitrogen compensation on *P*n of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 18.5±0.8a | 17.9±0.8a | 17.1±0.6a | 15.8±0.5a | 14.5±0.5b | 11.0±0.8b | 8.5±0.3b | 3.5±0.2b |
| D | 18.4±0.6a | 18.1±0.8a | 17.1±0.5a | 14.4±0.4c | 8.9±0.6e | 6.9±0.3f | 5.2±0.4e | 0.7±0.1f |
| E | 18.4±0.9a | 18.0±0.6a | 17.0±0.7a | 15.0±0.8b | 9.3±0.5de | 7.3±0.3e | 6.0±0.3d | 1.1±0.1e |
| F | 18.3±0.9a | 17.9±0.7a | 16.8±0.6a | 13.8±0.6c | 7.3±0.4g | 4.5±0.3g | 1.6±0.2g | 0.2±0.1g |
| G | 18.7±0.9a | 17.9±0.6a | 17.0±0.5a | 14.2±0.6cd | 9.6±0.6d | 8.4±0.4d | 6.6±0.4c | 2.3±0.1d |
| H | 18.5±0.6a | 18.2±0.7a | 17.2±0.6a | 14.9±0.5b | 10.4±0.4c | 8.9±0.3c | 6.8±0.3c | 2.5±0.1c |
| I | 18.7±0.8a | 17.9±0.8a | 16.8±0.4a | 13.8±0.5d | 8.4±0.6f | 6.6±0.3f | 2.9±0.2f | 1.1±0.1e |
| J | 18.3±0.8a | 18.0±0.7a | 17.0±0.6a | 16.2±0.6a | 15.6±0.7a | 12.0±0.6a | 9.8±0.3a | 4.5±0.2a |

表43 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶*G*s调控效应2011­2012单位：mmol m­2 s­1 Table 37 Effects of nitrogen compensation on *G*s of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and

Waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 390±15a | 375±11a | 352±9a | 313±8a | 240±8b | 179±9b | 116±7b | 90±2b |
| D | 389±14a | 371±13a | 355±8a | 283±8c | 182±5e | 135±4d | 73±5f | 60±6f |
| E | 393±15a | 369±1a | 352±11a | 289±10bc | 195±6d | 140±2d | 90±4d | 75±5d |
| F | 396±16a | 369±0a | 349±10a | 270±11d | 163±8f | 92±5f | 56±2f | 34±22h |
| G | 395±17a | 374±12a | 346±6a | 296±9b | 191±9d | 158±6c | 83±5e | 66±4e |
| H | 390±15a | 376±11a | 348±8a | 301±4b | 206±2c | 161±3c | 96±3c | 86±3c |
| I | 391±16a | 374±10a | 353±7a | 281±8c | 170±5d | 102±7e | 65±6d | 50±4g |
| J | 395±12a | 372±9a | 350±9a | 318±6a | 261±8a | 201±4a | 132±4a | 109±3a |

表44 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶*T*r调控效应2011­2012单位：mmol H2O m­2 s­1 Table 44 Effects of nitrogen compensation on *T*r of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 11.4±0.5a | 9.7±0.3a | 8.7±0.3a | 7.4±0.3b | 4.6±0.2b | 3.7±0.3b | 1.8±0.1b | 1.3±0.1b |
| D | 11.6±0.3a | 9.9±0.2a | 8.9±0.2a | 6.9±0.2c | 3.5±0.2e | 2.1±0.1e | 0.9±0.1d | 0.6±0.1d |
| E | 11.5±0.3a | 9.5±0.3a | 8.6±0.2a | 7.9±0.3a | 3.8±0.2d | 2.4±0.2d | 1.0±0.1d | 0.8±0.1c |
| F | 11.4±0.3a | 9.7±0.3a | 8.8±0.2a | 6.6±0.2c | 2.7±0.2f | 1.8±0.1f | 0.6±0.1e | 0.4±0.1e |
| G | 11.3±0.4a | 9.5±0.2a | 8.7±0.2a | 7.0±0.3bc | 4.0±0.2cd | 2.9±0.1c | 1.4±0.1c | 0.8±0.1c |
| H | 11.4±0.4a | 9.8±0.3a | 9.0±0.3a | 7.9±0.3a | 4.2±0.3c | 2.9±0.1c | 1.3±0.1c | 0.8±0.1c |
| I | 11.5±0.4a | 9.6±0.2a | 8.8±0.3a | 6.7±0.3c | 3.3±0.2e | 1.8±0.1f | 0.7±0.1e | 0.6±0.1d |
| J | 11.6±0.3a | 9.5±0.2a | 9.0±0.3a | 7.4±0.2b | 5.0±0.2a | 4.2±0.3a | 2.3±0.2a | 1.5±0.1a |

表45 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶*C*i调控效应2011­2012 单位：μmolCO2 mol­1 Table 45 Effects of nitrogen compensation on *C*i of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and

Waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 156±7a | 179±7a | 198±10a | 229±17c | 259±17e | 293±18d | 326±21d | 368±21c |
| D | 152±7a | 175±8a | 194±9a | 246±11b | 308±19b | 336±21bc | 372±18bc | 398±18bc |
| E | 158±6a | 173±9a | 199±9a | 240±12b | 291±16c | 329±16bc | 361±16b | 385±16c |
| F | 155±5a | 174±8a | 196±8a | 259±11a | 330±20a | 372±15a | 426±24a | 441±19a |
| G | 156±4a | 180±9a | 196±11a | 244±14b | 288±18cd | 321±18c | 357±18c | 382±20c |
| H | 151±3a | 178±7a | 188±9a | 245±17b | 278±21d | 318±17c | 338±16d | 376±12c |
| I | 153±5a | 175±8a | 188±8a | 253±16a | 302±22bc | 345±16b | 379±20b | 404±18b |
| J | 156±6a | 182±9a | 196±11a | 230±18c | 241±14f | 275±20e | 306±18e | 330±17d |

### 2.4 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦灌浆特性及产量构成的调控效应

#### 2.4.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒体积的调控效应

籽粒体积的变化适用一元三次多项式y= a+bx+cx2+dx3方程拟合得灌浆期籽粒体积的增长曲线方程（表46），其决定系数R2均达极显著水平(*p*<0.01)。由2011­2012年度籽粒体积参数的变异系数可知，各处理间籽粒体积达最大时间（x1）和籽粒体积最大增速（VRm）波动幅度小，而籽粒体积增速达最大时间（x2）和籽粒最大体积（Vm）波动幅度大。按2011～2012年度比较氮素补偿对花后高温渍水各处理冬小麦的体积参数的相的相对提高率（RAR%）可知（表46），氮素补偿对x1、VRm的调控效应很小，对x2、

Vm影响大；氮肥补偿显著提高Vm，可能因为氮素补偿延长了籽粒体积高速增长历期，在用三次多项式拟合中，虽然VRm差异不显著，但x2延后，表明氮肥补偿花后高温渍水冬小麦籽粒体积发育的不良胁迫有显著缓解效应。

表46 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦灌浆期籽粒体积参数调控效应2011­2012

Table 46 Effects of nitrogen compensation on parameters of 1000­grain volume of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

处理Y=a+bx+cx2+dx3

x1 x2

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| treatments | a | b | c | d |  | (d) | (d) | [ml/(1000­grain∙d)] | (ml/1000­grain) |
| CK | 5.1857 | 0.9454 | 0.1859 | ­0.0050 | 0.977 | 27.11 | 12.39 | 2.31 | 67.82 |
| D | 3.3429 | 1.5372 | 0.1327 | ­0.0041 | 0.970 | 26.32 | 10.79 | 2.19 | 60.97 |
| E | 2.8413 | 1.6199 | 0.1348 | ­0.0042 | 0.971 | 26.29 | 10.70 | 2.26 | 62.28 |
| F | 1.6860 | 2.0790 | 0.0820 | ­0.0031 | 0.967 | 26.14 | 8.80 | 2.10 | 56.55 |
| G | 5.4000 | 0.9540 | 0.1743 | ­0.0048 | 0.973 | 26.69 | 12.10 | 2.19 | 63.76 |
| H | 5.3286 | 0.8706 | 0.1850 | ­0.0050 | 0.973 | 26.83 | 12.33 | 2.23 | 65.29 |
| I | 3.2286 | 1.6143 | 0.1195 | ­0.0038 | 0.967 | 26.34 | 10.48 | 2.13 | 59.21 |
| J | 7.8714 | 0.0937 | 0.2499 | ­0.0061 | 0.978 | 27.50 | 13.66 | 2.35 | 72.57 |
| C.V% |  |  |  |  |  | 1.77 | 13.23 | 3.94 | 7.95 |
| RAR(CK) |  |  |  |  |  | 1.44 | 10.25 | 1.73 | 7.00 |
| RAR %(W) |  |  |  |  |  | 1.41 | 12.14 | 0.00 | 4.58 |
| RAR %(T) |  |  |  |  |  | 2.05 | 15.23 | ­1.33 | 4.83 |
| RAR%(T+W) |  |  |  |  |  | 0.77 | 19.09 | 1.43 | 4.70 |
| 平均 average |  |  |  |  |  | 1.42 | 14.18 | 0.46 | 5.28 |

R2

VRm Vm

#### 2.4.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒灌浆参数的调控效应

表47 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒灌浆参数调控效应2011­2012

Table 47 Effects of nitrogen compensation on parameters of grain filling of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

处 理

treatments

K(g/ 1000­

grain)

T

(d)

Tm (d)

T1

(d)

T2

(d)

T3

(d)

R[g/( 1000­grain

∙d)]

Rm[g/( 1000­grain

∙d)]

R1[g/( 1000­grain

∙d)]

R2[g/( 1000­grain

∙d)]

R3[g/( 1000­grain

∙d)]

CK 43.58 38.07 16.7 10.57 12.25 15.25 1.14 2.34 0.87 2.05 0.58

D 39.04 37.16 16.05 10 12.1 15.06 1.05 2.12 0.82 1.86 0.52

E 39.98 37.04 16.08 10.07 12.02 14.95 1.08 2.19 0.84 1.92 0.54

F 33.23 34.88 14.87 9.14 11.47 14.28 0.95 1.91 0.77 1.67 0.47

G 41.66 37.88 16.56 10.45 12.22 15.2 1.1 2.25 0.84 1.97 0.55

H 42.77 37.84 16.67 10.6 12.14 15.11 1.13 2.32 0.85 2.03 0.57

I 37.17 36.83 15.81 9.79 12.05 15 1.01 2.03 0.8 1.78 0.5

J 46.67 38.64 17.2 11.06 12.29 15.29 1.21 2.5 0.89 2.19 0.61

C. V% 10.24 3.07 4.38 5.79 2.15 2.14 7.48 8.48 4.57 8.49 8.35

RAR(CK) 7.09 1.50 2.99 4.64 0.33 0.26 6.14 6.84 2.30 6.83 5.17

RAR %(W) 6.71 1.94 3.18 4.50 0.99 0.93 4.76 6.13 2.44 5.91 5.77

RAR %(T) 6.98 2.16 3.67 5.26 1.00 1.07 4.63 5.94 1.19 5.73 5.56

RAR%(T+W) 11.86 5.59 6.32 7.11 5.06 5.04 6.32 6.28 3.90 6.59 6.38

平均 average 8.16 2.80 4.04 5.38 1.84 1.83 5.46 6.30 2.46 6.26 5.72

采用Logistic生长曲线对其进行拟合（表47），所有方程的决定系数R2均达到极

显著水平(*p*<0.01)。氮肥补偿延长了各灌浆历期，但除明显延长了渐增期，其它历期参数影响不大。各处理对冬小麦籽粒渐增期灌浆速率影响不明显，对其它各灌浆速率参数均有明显影响。由氮素调控对冬小麦灌浆各速率参数的相对提高率RAR可知，氮肥补偿明显提高速率参数，提高程度均为R2> R3> R1，表明氮肥补偿主要通过提高缓增期和快增期的灌浆速率增加粒重，而对渐增期灌浆速率的影响较小。

#### 2.4.3 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦产量构成的调控效应

对2011～2012年度年度氮素调控的产量构成各要素进行方差分析和多重比较均得：氮肥补偿极显著增加受渍冬小麦籽粒千粒重和产量(p<0.05)，对穗粒数、穗数无显著影响（p> 0.05）。由表48可知，氮肥补偿平均提高小麦籽粒千粒重和产量分别达

8.24%、10.63%。表明氮肥补偿可以有效地缓解花后小麦高温渍水逆境危害，协调产量构成要素，获得高产。

表48 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦产量构成调控效应2011­2012

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理  Treatment | 穗数  spikes /m2 | 穗粒数  grains/spike | 千粒重  1000­grain weight (g) | 产量  yield(g/m2) |
| CK | 543±13a | 40.2±0.4ab | 41.6±0.7b | 898±52b |
| D | 538±8a | 37.8±0.6de | 37.4±0.7d | 755±34ef |
| E | 544±11a | 38.4±0.5bcd | 38.4±0.8cd | 795±39de |
| F | 539±9a | 36.2±0.5f | 32.0±0.9f | 618±39h |
| G | 540±10a | 38.0±0.6d | 40.0±0.7bc | 812±36d |
| H | 545±6a | 39.2±0.6bc | 41.2±0.9b | 871±30c |
| I | 546±9a | 37.0±0.6ef | 35.6±0.7e | 711±39fg |
| J | 537±21a | 41.5± 0.9a | 44.7±0.8a | 1018±84a |
| RAR(CK) | ­1.10 | 3.23 | 7.45 | 9.69 |
| RAR %(W) | 0.37 | 0.53 | 6.95 | 7.88 |
| RAR %(T) | 0.18 | 2.08 | 7.29 | 9.73 |
| RAR%(T+W) | 1.30 | 2.21 | 11.25 | 15.22 |
| 平均 average | 0.19 | 2.01 | 8.24 | 10.63 |

Table 48 Effects of nitrogen compensation on yield components of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

### 2.5 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦蛋白质合成及其相关酶的调控效应

#### 2.5.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶GS、籽粒GPT活性的调控效应

对2011～2012年度各处理的旗叶GS活性（表49）、籽粒GPT活性（表50）进行方差分析和多重比较得：氮素补偿极显著提高旗叶GS活性(*p*<0.01)、籽粒GPT活性(*p*<0.01)。从RAR值大小看，氮素补偿提高对照、高温、渍水、高温+渍水处理的旗叶GS活性分别达9.30%、5.53%、3.4%、6.235%，平均提高6.11%；籽粒GPT分别达12.80%、4.06%、5.58%、12.08%，平均提高8.62%。

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 0 d | 花后 5 d | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 0 DAA | 5 DAA | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 162±8a | 172±9a | 160±8a | 150±6ab | 133±5b | 91±4b | 46±3b | 21±2b |
| D | 162±8a | 174±8a | 162±8a | 140±6bcd | 116±6d | 72±5d | 36±5d | 18±2c |
| E | 163±9a | 172±9a | 161±7a | 155±6ab | 116±6d | 71±2d | 38±1c | 18±2c |
| F | 164±9a | 175±12a | 164±8a | 135±5cd | 101±5f | 54±4f | 30±2e | 17±2c |
| G | 162±9a | 173±8a | 162±7a | 146±6bc | 120±4cd | 75±5d | 36±5d | 18±1c |
| H | 165±8a | 171±9a | 160±8a | 158±7a | 124±6c | 81±6c | 38±3c | 19±2bc |
| I | 158±8a | 173±8a | 161±6a | 140±8bcd | 110±7e | 60±5e | 31±4e | 17±1c |
| J | 163±7a | 175±10a | 162±7a | 151±9ab | 139±5a | 106±5a | 57±5a | 29±2a |

表49 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦旗叶GS活性调控效应2011­2012 单位μmol g­1FW min­1 Table49 Effects of nitrogen compensation on GS activities of flag leaf of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

表50 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒GPT活性调控效应2011­2012 单位μmol g­1 min­1 Table 50 Effects of nitrogen compensation on grain GPT activities of winter wheat under transient high temperature and

Waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 13.9±0.7ab | 11.8±0.5b | 7.0±0.4b | 4.3±0.2b | 3.7±0.2b | 2.1±0.2b |
| D | 13.7±0.4b | 11.0±0.6c | 5.9±0.3d | 3.5±0.2e | 2.7±0.2d | 2.0±0.2c |
| E | 13.6±0.5b | 12.3±0.6a | 6.1±0.3d | 3.8±0.2d | 2.9±0.2c | 2.0±0.1c |
| F | 13.6±0.8b | 9.3±0.6d | 5.3±0.4e | 3.0±0.3g | 2.1±0.1e | 1.9±0.1d |
| G | 13.5±0.9bc | 11.0±0.5c | 5.9±0.4d | 4.0±0.2c | 3.6±0.2b | 2.0±0.1c |
| H | 13.8±1.1ab | 12.2±0.5a | 6.4±0.2c | 4.0±0.2c | 3.6±0.3b | 2.0±0.1c |
| I | 13.8±0.6ab | 10.7±0.8c | 5.5±0.4e | 3.3±0.2f | 2.9±0.2c | 1.8±0.1e |
| J | 14.0±0.5a | 12.0±0.5ab | 7.8±0.3a | 5.4±0.3a | 4.2±0.3a | 3.2±0.2a |

#### 2.5.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒蛋白质各组分含量和累积量的调控效应

方差分析结果表明，氮肥补偿极显著提高小麦籽粒蛋白质累积量(p <0.01)，显著提高蛋白质含量、清蛋白、球蛋白、谷蛋白含量及谷醇比（p<0.05），对醇溶蛋白无显著影响（p> 0.05）。氮素补偿提高对照、高温、渍水、高温+渍水处理的蛋白质累积量分别达15.57%、14.90%、14.34%、20.10%；提高蛋白质含量分别达5.36%、4.72%、5.99%、4.23%。氮素补偿平均提高清蛋白含量4.72%，球蛋白含量6.32%，醇溶蛋白含量1.28%，谷蛋白含量5.05%，谷醇比3.74%（表51）。

表51 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒蛋白质组分及累积量的调控效应2011­2012 (%)

Table 51 Effects of nitrogen compensation on protein ingredient contents and accumulation of grain of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

处理

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | | | | | | (g/m2) |
| CK | 2.36±0.06c | 1.35±0.02cd | 4.02±0.09c | 4.40±0.10c | 1.09±0.01b | 13.06±0.25cd | 118.6±8.6bc |
| D | 2.21±0.07d | 1.24±0.03e | 3.88±0.09d | 3.80±0.10f | 0.98±0.01e | 12.03±0.28f | 91.6±5.8ef |
| E | 2.44±0.05b | 1.41±0.02b | 4.66±0.07a | 4.74±0.06b | 1.02±0.01d | 14.20±0.19b | 113.9±6.6cd |
| F | 2.35±0.06c | 1.34±0.03cd | 4.20±0.06b | 4.16±0.08de | 0.99±0.01e | 13.01±0.22cd | 81.2±5.9f |
| G | 2.34±0.07c | 1.30±0.03d | 4.01±0.11c | 4.04±0.05e | 1.01±0.01d | 12.75±0.25de | 104.7±5.9de |
| H | 2.56±0.08a | 1.51±0.03a | 4.71±0.10a | 4.99±0.13a | 1.06±0.01c | 14.87±0.33a | 130.9±7.0ab |
| I | 2.44±0.08b | 1.39±0.03bc | 4.25±0.07b | 4.32±0.13cd | 1.02±0.01d | 13.56±0.31c | 97.5±7.0e |
| J | 2.46±0.06b | 1.48±0.04a | 4.00±0.08c | 4.61±0.10b | 1.15±0.01a | 13.76±0.28c | 137.1±13.4a |
| RAR(CK) | 4.24 | 9.63 | ­0.50 | 4.77 | 5.30 | 5.36 | 15.57 |
| RAR %(W) | 5.88 | 4.84 | 3.35 | 6.32 | 2.87 | 5.99 | 14.34 |
| RAR %(T) | 4.92 | 7.09 | 1.07 | 5.27 | 4.16 | 4.72 | 14.90 |
| RAR%(T+W) | 3.83 | 3.73 | 1.19 | 3.85 | 2.62 | 4.23 | 20.10 |
| 平均 average | 4.72 | 6.32 | 1.28 | 5.05 | 3.74 | 5.07 | 16.23 |

Treatment

清蛋白

Albumin

球蛋白

Globulin

醇溶蛋白

Gliadin

谷蛋白

Glutenin

谷醇比

Glu/Gli

蛋白含量protein content

蛋白积累量

Protein accumulation

### 2.6 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦淀粉合成及其相关酶的调控效应

#### 2.6.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒蔗糖含量及淀粉合成相关酶活性的调控效应

表52 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒蔗糖含量的调控效应2011­2012 单位mg g­1DW Table 52 Effects of nitrogen compensation on grain sucrose content of winter wheat under transient high temperature and

Waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 402±13a | 362±15a | 271±8b | 189±8b | 173±5b | 142±5b |
| D | 406±13a | 345±12bc | 234±9de | 140±11e | 128±7e | 101±2d |
| E | 402±15a | 373±13a | 243±8d | 158±6d | 136±2cd | 103±4d |
| F | 399±16a | 340±14bc | 208±7f | 121±5f | 110±3f | 98±5d |
| G | 404±12a | 353±10b | 242±6d | 156±8d | 140±5bc | 112±3c |
| H | 401±13a | 370±15a | 259±11c | 176±5c | 146±4b | 118±6c |
| I | 403±12a | 344±12bc | 228±10e | 135±2e | 130±6de | 102±5d |
| J | 395±12a | 365±11a | 295±8a | 226±6a | 193±5a | 160±4a |

对2011～2012年度各处理的蔗糖含量（表52）、SS（表53）、ADPGPPase（表

54）、SSS（表55）、GBSS活性（表56）进行方差分析和多重比较得：氮素补偿极显著提高蔗糖含量、SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性(*p*<0.01)。从RAR值大小看，

氮素补偿提高对照、渍水、高温、高温+渍水处理的蔗糖含量分别达8.97%、5.80%、

5.53%、7.07%，平均提高6.84%；提高SS活性分别达6.35%、7.49%、8.18%、12.56%，平均提高8.64%；提高ADPGPPase活性分别达11.07%、8.18%、5.20%、13.00%，平均提高9.36%；提高SSS活性分别达6.93%、9.99%、9.68%、12.77%，平均提高9.84%；提高GBSS活性分别达7.53%、6.32%、3.86%、12.40%，平均提高7.53%。氮素补偿提高光合器官对籽粒蔗糖的供应能力，提高淀粉合成相关酶的活性。

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 0.65±0.03a | 1.27±0.06b | 1.53±0.06b | 1.80±0.08b | 1.42±0.08b | 0.91±0.04b |
| D | 0.65±0.03a | 0.94±0.06c | 1.47±0.05c | 1.35±0.09f | 0.88±0.04e | 0.70±0.02e |
| E | 0.70±0.03a | 1.29±0.06b | 1.43±0.06cd | 1.48±0.12d | 0.98±0.04e | 0.81±0.02c |
| F | 0.67±0.02a | 0.97±0.05c | 1.18±0.06e | 1.24±0.10g | 0.65±0.03f | 0.50±0.03g |
| G | 0.65±0.04a | 0.98±0.05c | 1.44±0.07cd | 1.43±0.10de | 1.14±0.07c | 0.75±0.02d |
| H | 0.69±0.04a | 1.43±0.08a | 1.52±0.05b | 1.59±0.11c | 1.10±0.05c | 0.84±0.03c |
| I | 0.70±0.04a | 0.92±0.03c | 1.23±0.04e | 1.37±0.09ef | 0.98±0.03d | 0.61±0.04f |
| J | 0.65±0.03a | 1.30±0.05b | 1.60±0.08a | 1.92±0.12a | 1.52±0.09a | 1.03±0.05a |

表53氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒SS活性调控效应2011­2012单位mg suc g­1FW min­1 Table 53 Effects of nitrogen compensation on grain SS activities of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

表54氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒ADPGPPase活性调控效应2011­2012单位nmol grain­1 min­1 Table 54 Effects of nitrogen compensation on grain ADPGPPase activities of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 85±4a | 215±12ab | 493±21b | 536±22b | 420±11b | 368±9b |
| D | 86±5a | 198±9cd | 409±18e | 400±16f | 295±18f | 213±15e |
| E | 90±4a | 223±14a | 464±19c | 458±23d | 351±19d | 236±10d |
| F | 88±4a | 182±12d | 386±16f | 306±20h | 241±12h | 185±15f |
| G | 86±3a | 201±10bc | 432±15d | 424±21e | 328±15e | 254±16c |
| H | 89±4a | 229±12a | 469±20c | 475±20c | 381±17c | 268±12c |
| I | 88±5a | 191±11cd | 414±13de | 358±15g | 272±12g | 234±13d |
| J | 83±4a | 216±10ab | 525±19a | 572±18a | 546±22a | 398±17a |

表55 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒SSS活性调控效应2011­2012单位nmol grain­1 min­1 Table 55 Effects of nitrogen compensation on grain SSS activities of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 13.1±0.6a | 17.6±0.6ab | 23.9±1.2b | 27.1±1.4b | 20.8±1.0b | 10.2±0.5bc |
| D | 13.5±0.5a | 17.0±0.6bc | 19.5±1.3de | 22.0±1.5e | 17.7±1.2e | 8.9±0.5de |
| E | 12.8±0.5a | 18.3±0.7a | 21.3±1.3c | 22.6±1.6e | 18.2±1.1d | 9.5±0.6cd |
| F | 12.6±0.4a | 16.7±0.6cd | 18.7±1.0e | 16.0±1.6g | 13.4±1.1f | 8.0±0.3f |
| G | 12.6±0.4a | 17.7±0.5ab | 22.2±1.4c | 24.5±1.5d | 19.3±1.0c | 9.9±0.5cd |
| H | 12.5±0.6a | 18.5±0.5a | 23..6±1.0b | 25.5±1.2c | 20.2±0.8bc | 10.8±0.4b |
| I | 12.7±0.3a | 17.5±0.6bc | 20.2±1.2d | 20.4±1.5f 15.6±0.9e 8.4±0.5ef | | |
| J | 12.8±0.5a | 17.9±0.6ab | 24.9±1.1a | 29.3±1.0a 22.4±1.2a 12.0± 0.3a | | |

表56 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒GBSS活性调控效应2011­2012单位nmol grain­1 min­1 Table 56 Effects of nitrogen compensation on grain GBSS activities of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 处理 | 花后 10 d | 花后 15 d | 花后 20 d | 花后 25 d | 花后 30 d | 花后 35 d |
| Treatment | 10 DAA | 15 DAA | 20 DAA | 25 DAA | 30 DAA | 35 DAA |
| CK | 8.4±0.4a | 12.9±0.6b | 18.9±0.8b | 24.5±1.1b | 19.8±0.8b | 14.2±0.5b |
| D | 8.3±0.4a | 11.9±0.6c | 16.9±0.6d | 20.4±1.2e | 16.1±0.7e | 10.6±0.8e |
| E | 8.5±0.5a | 13.5±0.5a | 18.2±0.7c | 22.9±1.2d | 17.8±0.7d | 13.0±0.8c |
| F | 8.4±0.4a | 11.5±0.5c | 15.1±0.6f | 14.8±1.3g | 9.8±0.9g | 8.5±0.5f |
| G | 8.3±0.4a | 12.0±0.4c | 17.8±0.5c | 22.0±1.0d | 17.4±0.9d | 11.5±0.2d |
| H | 8.4±0.5a | 13.8±0.5a | 18.9±0.6b | 23.8±0.8c | 18.9±1.0c | 13.3±0.6c |
| I | 8.3±0.3a | 11.9±0.4c | 16.4±0.8e | 18.0±0.9f | 11.3±0.8f | 9.5±0.3e |
| J | 8.4±0.3a | 13.0±0.4b | 19.8±0.7a | 26.7±1.0a | 22.3±0.9a | 15.3±0.8a |

#### 2.6.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒淀粉各组分含量和累积量的调控效应

方差分析结果表明，叶面氮肥补偿极显著提高小麦籽粒淀粉积累量(p <0.01)及淀粉含量（p<0.01）；显著提高淀粉累积量及支直比（p<0.05），降低了直链淀粉含量

（p<0.05），对籽粒淀粉含量、支链淀粉含量无显著影响（p> 0.05）。氮素补偿平均提高了淀粉积累量、淀粉含量、支链淀粉含量、支/直比分别达11.29%、0.61%、2.10%、6.48%，降低了直链淀粉含量达4.03%（表57）。

表57 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒淀粉组分及积累量调控效应2011­2012

Table 57 Effects of nitrogen compensation on starch ingredient contents and accumulation of grain of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

淀粉积累量

###### 处理Starch

淀粉含量

直链淀粉含量支链淀粉含 量

支/直比

Treatment

Accumulation (g/m2)

Starch content(%)

Amylose content(%)

Amylopectin content(%)

Amylopectin/amylose ratio

CK 664±20.3b 73.10±1.82a 16.23±0.41c 56.87±1.24b 3.50±0.01b

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| E 553±13.5e | 69.00±1.78cd | 17.17±0.42b | 51.83±1.28d | 3.02±0.01d |
| F 426±17.9g | 68.20±1.10d | 17.67±0.31a | 50.53±1.32e | 2.86±0.01e |
| G 577±20.1d | 70.30±1.98b | 16.52±0.27bc | 53.78±1.46c | 3.26±0.01c |
| H 611±19.7c | 69.40±1.36c | 16.89±0.44b | 52.51±1.45d | 3.11±0.01c |
| I 491±14.2f | 68.31±1.74d | 16.33±0.38c | 51.98±1.27d | 3.18±0.01b |
| J 734±24.8a | 73.70±2.32a | 15.36±0.34d | 58.34±0.98a | 3.80±0.01a |
| RAR(CK) 10.59 | 0.82 | ­5.36 | 2.58 | 8.40 |
| RAR %(W) 8.81 | 0.86 | ­1.55 | 1.63 | 3.22 |
| RAR %(T) 10.36 | 0.58 | ­1.63 | 1.31 | 2.99 |
| RAR%(T+W) 15.41 | 0.16 | ­7.58 | 2.87 | 11.31 |
| 平均 average 11.29 | 0.61 | ­4.03 | 2.10 | 6.48 |

表58 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦面粉糊化特性的调控效应2011­2012

Table 58 Effects of nitrogen compensation on lour pasting properties of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Peak visco­ | | Hold trough | Final visco­ sity | Breakdown | Setback | Pasting tem­ |
|  | sity (BU) | (BU) | (BU) | (BU) | (BU) | perature (℃) |
| CK | 875.3±11.4b | 580.3±12.1b | 1203.8±20.4b | 295.0±5.6cd | 623.5±12.4b | 62.8±0.9a |
| D | 795.0±12.7de | 501.6±14.6d | 1065.8±19.8cd | 293.4±5.3cd | 564.2±14.6cd | 62.2±0.6a |
| E | 776.5±14.5ef | 478.7±12.3ef | 1042.5±16.8de | 297.8±5.7c | 563.8±14.3cd | 62.3±0.7a |
| F | 751.4±14.3g | 459.0±14.7g | 993.6±23.7f | 292.4±4.2d | 534.6±15.4e | 62.0±0.7a |
| G | 835.2±17.6c | 536.9±8.8c | 1116.7±23.6c | 298.3±4.9c | 579.8±12.1c | 62.5±0.7a |
| H | 814.3±12.3cd | 504.6±14.9d | 1085.4±22.4cd | 309.7±6.2b | 580.8±13.6c | 62.5±0.8a |
| I | 795.7±9.8de | 483.6±13.7de | 1036.8±23.8de | 312.1±5.7b | 553.2±9.8cde | 62.3±0.9a |
| J | 953.2±12.7a | 630.2±10.8a | 1342.2±29.7a | 323.0±7.2a | 712.0±15.6a | 62.8±0.6a |
| RAR(CK) | 8.90 | 8.60 | 11.50 | 9.49 | 14.19 | 0.00 |
| RAR %(W) | 5.06 | 7.04 | 4.78 | 1.67 | 2.76 | 0.48 |
| RAR %(T) | 4.87 | 5.41 | 4.12 | 4.00 | 3.02 | 0.32 |
| RAR%(T+W) | 5.90 | 5.36 | 4.35 | 6.74 | 3.48 | 0.48 |
| 平均 average | 6.18 | 6.60 | 6.18 | 5.47 | 5.86 | 0.32 |

处理

Treatment

峰值粘度

低谷粘度

最终粘度

稀懈值

反弹值

糊化温度

### 2.7 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒面粉加工品质的调控

效应

#### 2.7.1 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦淀粉糊化特性的调控效应

方差分析结果表明：氮肥补偿显著提高峰值粘度、低谷粘度、最终粘度、稀懈值与反弹值(p<0.05)，对糊化温度影响不显著（*p*> 0.05）。氮肥补偿对峰值粘度、低谷粘度、最终粘度、稀懈值与反弹值平均分别提高6.18%、6.60%、6.18%、5.47%、

5.86%（表58）。

#### 2.7.2 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦面粉湿面筋含量和粉质仪指标的调控效应

表59 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒湿面筋含量和粉质仪指标的调控效应2011­2012 Table 58 Effects of nitrogen compensation on grain wet gluten content and farinograph parameters of winter wheat under

Transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | 湿面筋含 |  | | | | | |
| 吸水率 | | | 形成时间 | 稳定时间 | 弱化度 | 膨胀势 | 沉淀值 |
| Water ab­ | | | Development | Stability time | Softening | Swelling | Sedimention |
| Treatment gluten  sorption (%) | | | time (min) | (min) | degree(BU) | power (%) | value (mL) |
|  | content(%) |  |  |  |  |  |  |
| CK | 34.4±1.2d | 65.1±2.1c | 5.1±0.3b | 10.4±0.8cd | 75±2b | 7.0±0.5d | 53.6±1.7c |
| D | 32.2±0.9e | 57.9±1.1e | 3.8±0.3d | 8.0±0.8e | 93±5a | 6.5±0.5e | 43.5±1.6f |
| E | 37.9±1.1b | 67.9±1.4b | 5.8±0.5a | 12.6±0.8b | 63±3c | 8.2±0.5ab | 57.8±1.7a |
| F | 34.7±1.0d | 59.5±0.5d | 4.3±0.3c | 9.7±0.6d | 77±4b | 7.3±0.4cd | 52.2±1.2d |
| G | 34.1±0.9d | 59.2±0.9d | 4.0±0.5cd | 8.6±0.4e | 86±4a | 7.2±0.5cd | 50.8±1.2e |
| H | 39.2±1.6a | 71.2±1.7a | 6.0±0.2a | 13.5±0.5a | 58±2d | 8.4±0.5a | 58.9±1.6a |
| I | 36.3±1.4c | 65.4±1.4c | 4.8±0.4b | 10.1±0.7cd | 77±4b | 7.6±0.5bc | 54.0±1.2c |
| J | 36.9±1.5bc | 67.0±1.3bc | 5.2±0.5b | 11.0±0.8c | 72±3b | 7.3±0.5cd | 55.1±1.2b |
| RAR(CK) | 7.27 | 2.92 | 1.96 | 5.77 | ­4.00 | 4.29 | 2.80 |
| RAR %(W) | 5.90 | 2.25 | 5.26 | 7.50 | ­7.53 | 10.77 | 16.78 |
| RAR %(T) | 3.43 | 4.86 | 3.45 | 7.14 | ­7.94 | 2.44 | 1.90 |
| RAR%(T+W) | 4.61 | 9.92 | 11.63 | 4.12 | 0.00 | 4.11 | 3.45 |
| 平均 average | 5.30 | 4.98 | 5.58 | 6.13 | ­4.87 | 5.40 | 6.23 |

###### 处理量Wet

方差分析结果表明：氮肥补偿显著提高湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、膨胀势、沉淀值(p<0.05)，降低弱化度（p<0.05）。氮肥补偿对湿面筋含量、吸水率、形成时间、稳定时间、膨胀势、沉淀值平均分别提高5.30%、4.98%、5.58%、

6.13%、5.40%、6.23%，降低弱化度达4.87%（表59）。

#### 2.7.3 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦面粉拉伸参数的调控效应

方差分析结果表明：氮肥补偿极显著提高拉伸阻力(p<0.05)，对拉伸面积、延伸度、拉伸比例无显著影响（p> 0.05）。氮肥补偿平均提高拉伸阻力达5.34%（表60）。

表60 氮素补偿对花后短暂高温渍水逆境冬小麦籽粒拉伸参数的调控效应2011­2012

Table 60 Effects of nitrogen compensation on grain extensograph parameters of winter wheat under transient high temperature and waterlogging after anthesis in 2011­2012

处理

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
|  | | extension(E.U) |  | ratio (%) |
| CK | 100±4bc | 446±12c | 164±6de | 520±18e |
| D | 95±4d | 370±15f | 146±4f | 488±21f |
| E | 114±5a | 469±13b | 175±5ab | 580±9b |
| F | 103±3b | 425±12d | 165±6cd | 545±15d |
| G | 100±4bc | 402±9e | 160±6e | 521±13e |
| H | 116±5a | 492±11a | 179±3a | 592±8a |
| I | 103±4b | 442±14c | 169±6bc | 556±16c |
| J | 105±4b | 463±13b | 162±5de | 525±20e |
| RAR(CK) | 5.00 | 3.81 | ­1.22 | 0.96 |
| RAR %(W) | 5.26 | 8.65 | 9.59 | 6.76 |
| RAR %(T) | 1.75 | 4.90 | 2.29 | 2.07 |
| RAR%(T+W) | 0.00 | 4.00 | 2.42 | 2.02 |
| 平均 average | 3.00 | 5.34 | 3.27 | 2.95 |

Treatment

拉伸面积

Extension area (cm2)

拉伸阻力

Resistance to

延伸度

Extensibility (mm)

拉伸比例

Extension

## 3 讨论

氮素是组成植物体内蛋白质、核酸、叶绿素和一些激素的重要元素，对植物生长和产量形成有重要影响[126]。花后渍水使淋溶和反硝化作用加强，导致土壤中氮肥缺乏，造成小麦减产[159]；渍水高温逆境降低了植株营养吸收和转运能力，导致氮肥营养缺乏[179]。叶面施肥在作物受到逆境胁迫情况下，根系吸收能力下降时，比土壤施肥更为有效，因其可使营养物质从叶部直接进入植物体内，参与作物的新陈代谢与有机物的合成过程[180, 181]。

花后氮素补偿提高植株氮素营养，提高保护酶系的活性和降低过氧化物的含量，减缓了小麦根系和旗叶的衰老，维持小麦旗叶叶绿素含量和旗叶光合速率保持较长的高值持续时间，有利于光合产物的形成和累积，同时促进营养器官贮存性同化物向籽粒的运转。氮肥补偿显著增加冬小麦籽粒体积，提高灌浆速率，延长灌浆历期，提高千粒重与产量，对穗数、穗粒数无显著影响，与武文明等[72]氮肥补偿提高冬小麦经济产量的结论一致。冬小麦从拔节期到开花期处于吸氮高峰期，所以氮肥补偿使高温渍水逆境下小麦中后期土壤养分得到充分供应，延缓植株衰老，协调产量构成各因素，显著缓解花后高温渍水逆境对冬小麦的不良效应[182]。

氮素补偿主要通过提高蛋白质、淀粉合成相关酶活性，促进碳氮的转运累积而提高蛋白质和淀粉的含量与品质。氮素补偿提高旗叶GS、籽粒GPT活性，从而提高氮素同化能力，为籽粒蛋白质合成提供了充足的底物[32]，解除个别氨基酸不足对蛋白质

合成的限制，提高籽粒蛋白质累积量，增加籽粒蛋白质及其组分含量，与王月福等[120]结论一致。试验还表明谷蛋白增加的幅度大于醇溶蛋白增加幅度，所以谷醇比提高，与戴廷波等结论一致[183]。氮素补偿提高了光合器官向籽粒转运的蔗糖含量，也提高

SS、GBSS、ADPGPPase、SSS活性，增加淀粉累积量。淀粉及其组分含量受其累积量与籽粒产量的共同影响，由于淀粉累积量和产量同步提高，导致淀粉含量提高不显著；又因为氮素补偿对SSS活性的提高率大于对GBSS活性的提高率，导致支链淀粉含量的增加而直链淀粉含量却降低，导致支/直比提高。由于高温加重渍水危害，高温+渍水双逆境比单一渍水、高温逆境更加影响氮营养的吸收和运输，氮素补偿对其缓解效应最大。

试验表明，氮素补偿提高了冬小麦面粉加工品质。氮肥补偿提高糊化参数、湿面筋与粉质参数，可以缓冲渍水对其稀释效应，对拉伸阻力，对拉伸面积、延伸度、拉伸比例无显著影响，与江洪芝等结论一致[184]，可能因为氮素补偿显著提高支直比、谷醇比。但盛婧[185]认为施氮使面粉峰值粘度、低谷粘度、稀懈值、最终粘度、反弹值均呈下降的趋势，糊化温度增加。

# 第六章 结论

在黄淮麦区南部和长江中下游麦区，冬小麦花后短暂高温和渍水逆境胁迫频繁发生，严重影响其产量和品质。

高温胁迫引起植株生理变化而导致品质变劣和产量降低。试验得出，与对照相比较，小麦在遭受花后短暂高温胁迫后，导致膜脂过氧化程度加剧，冬小麦叶片的

SOD、POD、CAT活性先小幅升高，不久显著下降，MDA含量持续高于对照，加剧植株衰老。花后短暂高温降低小麦根系活力，影响叶绿体生物合成，削弱光合性能，植株叶片*P*n、*G*s持续低于对照，*T*r短暂升高后显著降低，*C*i持续升高。花后短暂高温减小小麦籽粒体积，降低灌浆速率，缩短灌浆历期，减少穗粒数，降低千粒重与产量，而对穗数无显著影响。花后短暂高温胁迫不仅降低小麦籽粒产量，而且引起品质性状的显著改变。高温短暂升高又大幅降低小麦旗叶GS、籽粒GPT活性，降低籽粒蛋白质累积量，但对淀粉的积累产生负面影响更大，提高蛋白质含量及各组分含量，麦谷蛋白/醇溶蛋白的比值降低；花后短暂高温抑制了小麦淀粉合成原料蔗糖向籽粒的供应，也抑制了淀粉合成系统酶活性，籽粒SS、ADPGPPase、SSS、GBSS活性显著下降，导致籽粒淀粉积累量降低；与籽粒ADPGPPase、SSS活性相比，花后短暂高温对GBSS活性的影响相对较小，导致支直比下降。短暂高温提高了面粉的湿面筋含量，改善了粉质参数、拉伸参数，而对稀懈值、糊化温度影响不显著，对其它淀粉糊化参数产生不利影响。

渍害是我国小麦生产的主要自然灾害之一，严重影响到小麦的稳定增产。与对照相比较，小麦花后渍水使得土壤氧气亏缺，抑制了作物的生理代谢，导致膜脂过氧化，小麦旗叶中的MDA含量增加，SOD、POD、CAT活性先小幅升高，不久显著下降，加速植株衰老。花后短暂渍水引起小麦根系腐烂，降低根系活力，小麦叶片叶绿素含量降低，导致小麦旗叶*P*n、*G*s、*T*r持续低于对照，*C*i持续升高。花后短暂渍水减小小麦籽粒体积，降低灌浆速率，缩短灌浆历期，减少穗粒数，降低千粒重与产量，而对穗数无显著影响。花后短暂渍水影响了小麦籽粒蛋白质积聚的关键调控酶活性，降低了小麦旗叶GS活性和籽粒中GPT活性；渍水降低小麦产量和蛋白质积累量，并且由于蛋白质积累量降低的幅度大于产量降低的幅度，对小麦籽粒品质具有“稀释”效应，从而降低了籽粒蛋白质含量及其组分含量；谷醇比降低。花后渍水造成籽粒蔗糖含量及SS、ADPGPPase、SSS和GBSS活性、籽粒淀粉含量、支链淀粉含量、支直比、淀粉累积量极显著低于对照，对直链淀粉含量影响不显著。渍水降低了湿面筋含量，粉质参数、拉伸参数均变劣，提高了淀粉糊化参数，而对稀懈值、糊化温度影响不显著。

高温胁迫由地上至地下影响植株，渍水胁迫由地下至地上影响植株，高温渍水双胁迫则地上部分与地下部分同步受到影响。可能由于高温使受渍根系呼吸作用及根际微生物活动加强，氧气消耗加剧，加重渍害。花后短暂高温渍水双逆境对小麦的膜脂过氧化水平、MDA含量、SOD、POD、CAT活性、根系活力、叶绿素含量、旗叶*P*n、

*G*s、*T*r、*C*i、灌浆参数、穗粒数、粒重和产量、旗叶GS、籽粒GPT活性、蛋白质累积

量、籽粒蔗糖含量及SS、ADPGPPase、SSS和GBSS活性、谷醇比、籽粒淀粉含量、支链淀粉含量、支直比、淀粉累积量的不良影响具有叠加效应，导致这些指标在高温渍水双逆境胁迫时下降幅度最大，而蛋白质含量及组分含量降低幅度高于高温，低于渍水，直链淀粉含量却最高。由于高温逆境和渍水逆境对小麦籽粒蛋白质含量及组分与淀粉含量及组分具有“对冲”效应，导致与对照相比较高温渍水双逆境对面粉的淀粉糊化参数产生不利影响，但改善了拉伸参数，而对湿面筋含量与粉质参数无显著影响。

氮是氨基酸、蛋白质的主要构成元素，是对小麦产量品质影响最大的营养元素。小麦产量品质取决于小麦对氮素的吸收、转化、运输和积累，所以氮素补偿可显著地调控小麦籽粒和面粉的营养品质和加工品质。花后高温渍水逆境胁迫后叶面喷施氮肥能改善小麦植株体内活性氧清除酶的代谢合成，维持其较高的生理活性，有利于提高叶片SOD、POD、CAT活性，降低MDA的含量，延缓衰老。有利于提高根系活力，旗叶叶绿素含量和*P*n、*G*s、*T*r，降低*C*i，从而提高灌浆期籽粒体积、灌浆时期和速率，提高小麦千粒重和产量。氮素补偿与小麦籽粒蛋白质含量呈显著正相关，通过提高蛋白质合成相关酶与淀粉合成相关酶，如小麦旗叶GS和籽粒GPT、SS，ADPG­PPase, SSS和GBSS的活性，促进氨基酸的转化与合成，提高淀粉积累速率，可提高小麦籽粒蛋白质、淀粉含量并改善其各组分所占的比例，特别是提高了籽粒中谷醇比与支直比。氮素补偿不但改善小麦营养品质，也改善了其加工品质。叶面氮肥补偿提高除糊化温度的其它糊化参数、湿面筋与粉质参数、拉伸阻力，对糊化温度、拉伸面积、延伸度、拉伸比例无显著影响。

籽粒形成期高温渍水逆境对冬小麦生理、灌浆参数、各产量构成因素、蛋白质、淀粉产量的不良效应大于乳熟期。可能是由于籽粒形成期是胚乳细胞快速分裂，库容形成的重要时期，此时高温渍水逆境胁迫导致配子发育畸形，严重影响受精过程，对作物产量影响更大，而籽粒乳熟期库容已经基本形成，对渍水高温逆境胁迫的抵抗力较强所致。不同时期逆境处理对稀懈值、糊化温度、面筋含量、粉质参数以及拉伸参数影响不显著，籽粒形成期逆境处理对峰值粘度、低谷粘度、最终粘度、反弹值显著大于乳熟期逆境处理。

研究还得出，高温渍水逆境下决定千粒重的主要是籽粒灌浆速率，而各历期参数属次要影响；冬小麦产量下降主要是中后期灌浆强度不足所致。不同逆境胁迫导致产

量的相对受害率(RIR)为高温渍水双逆境(41.80%)>渍水逆境(21.31%)>高温逆境

（17.51%），乳熟期逆境比籽粒形成期逆境的产量提高21.70%，氮肥补偿提高10.37%。对品质产生的影响相对复杂，主要是由各逆境对蛋白质和淀粉的含量及组分影响所决定的。

本试验仅研究一个品种小麦高温渍水逆境的胁迫效应，未涉及不同品种类型小麦间的差异比较。今后将选择更多不同品种小麦进行试验，从而对小麦高温渍水逆境下氮素调控作更加深入了解。

总之，在黄淮麦区南部和长江中下游麦区，由于易遭受高温渍水逆境胁迫，小麦生产上措施积极应对。选用耐高温渍水冬小麦品种，推广“三沟配套”和灌浆期田间即时清沟沥水降渍，使用外源物质如叶面喷施氮肥缓解逆境胁迫的栽培管理技术，均可以缓解短暂高温逼熟危害，提高小麦产量和品质。

参考文献

[1] 钟永玲. 中国小麦贸易现状及前景展望[J]. 中国食物与营养, 2011, 17(12)：48­51.

[2] 李里特. 中国小麦产业发展的机遇在于传统主食现代化[J]. 粮食加工, 2006， (4)：5­8.

[3] 王瑞元. 我国粮食加工业的发展趋势[J]. 中粮食与食品工业, 2011, 18(5)：1­6.

[4] 韩一军. 中国小麦产业发展分析[J]. 农业展望, 2006, (3):3­7.

[5] 于 格， 刘爱民. 我国小麦供求平衡研究[J]. 中国粮食经济, 2003, (11):9­11.

[6]邢素丽，刘孟朝，等. 我国小麦资源与综合生产能力研究[J]. 干旱地区农业研究, 2006，(2)：169­172.

[7] 翟雪玲， 沈贵银. 2011 年我国农产品市场分析与2012 年展望[J]. 农业展望, 2012, 3:3­6.

[8] 钟永玲. 当前小麦市场特点分析及后期趋势展望[J]. 农业展望, 2012, 5: 3­8.

[9] 申洪源. 2011 年我国小麦市场回顾及2012 年行情展望[J]. 现代面粉工业, 2012, 1:45­48.

[10] 刘晓真. 中国小麦产业链问题解析[J]. 中国科技产业, 2004, (6):54­57.

[11] 魏益民. 中国优质小麦生产的现状与问题分析[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(1)：95­96.

[12] 姜春明， 尹燕枰， 刘霞， 等. 不同耐热性小麦品种旗叶膜脂过氧化和保护酶活性对花后高温胁迫的响应[J]. 作物学报, 2007, 33(1)：143­148.

[13]王志敏，张英华，张永平，等. 麦类作物穗器官的光合性能研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(4)：136­139.

[14]张平平，何中虎，夏先春，等. 高温胁迫对小麦蛋白质和淀粉品质影响的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2005, 25( 5)：129­132.

[15]吴宏亮，周续莲，康建宏. 花后高温干旱对小麦淀粉形成的研究进展[J].农业科学研究, 2011, 9: 67­71.

[16]佟汉文， 黄荣华， 张宇庆， 等. 小麦、大麦耐渍性种质改良的研究综述[J]. 湖北农业科学，

2007, 46(6):1023­1026.

[17] Mitra R, Bhatia C R. Bioenergetic cost of heat tolerance in wheat crop [J]. Curr Sci, 2008, 94: 1049–1053.

[18] Barnawal, D., N. Bharti. 1­Aminocyclopropane­1­carboxylic acid (ACC) deaminase­containing rhizobacteria protect Ocimum sanctum plants during waterlogging stress via reduced ethylene generation [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 58(10): 227­235.

[19] El­Khalifa A. O. El­Tinay A. H. Effect of fermentation on protein fractions and tannin content of low and high tannin cultivars of sorghum [J]. Food Chem. 1994, 49: 265–269.

[20] Souza E J, Martin J M, Guttieri M J. Influence of genotype, environment and nitrogen management on spring wheat quality [J]. Crop Science, 2004, 44 (2): 425–432.

[21] Almeselmani M, Deshmukh P S, Sairam R K, Kushwaha S R, Singh T P. Protective role of antioxidant enzymes under heat stress [J]. Plant Sci, 2006, 171: 382–388.

[22] Gupta R B, Masci S, Lafiandra D. Accumulation of protein subunits and their polymers in developing grains of hexaploid wheats [J]. J. Experi. Bot., 1996, 47: 1377–1385.

[23] Blumenthal C S, Barlow E W R, Wrigley C W. Growth environment and wheat quality: the effect of heat stress on dough properties and gluten proteins [J]. Journal of Cereal Science, 1993, 18:2–21.

[24] Stone P J, Nicolas ME. Wheat cultivars vary widely in their response of grain yield and quality of short period of post anthesis heat stress [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1994, 21:887–900.

[25] Dickin, E. and D. Wright. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. European Journal of Agronomy, 2008, 28(3): 234­244.

[26] Tan W, Liu J, Dai T, Jing Q, Cao W, Jiang D. Alterations in photosynthesis and antioxidant enzyme activity in winter wheat subjected to post­anthesis waterlogging [J]. Photosynthetica, 2008, 46: 21–27.

[27] Kumutha D, Ezhilmathi K, Sairam R K, Srivastava G C, Deshmukh P S, Meena R C. Waterlogging induced oxidative stress and antioxidant activity in pigeonpea genotypes [J]. Biol Plant, 2009, 53: 75–84.

[28] Sharma P K, Sharma S K, Choi I Y. Individual and combined effects of waterlogging and alkalinity on yield of wheat (Triticum aestivum L.) imposed at three critical stages [J]. Physiol Mol Biol Plants, 2010, 16: 317–320.

[29] Candan N. and L. Tarhan. Tolerance or sensitivity responses of Mentha pulegium to osmotic and waterlogging stress in terms of antioxidant defense systems and membrane lipid peroxidation [J]. Environmental and Experimental Botany, 2012, 75(0): 83­88.

[30] Hossain, M. A., H. Araki, et al. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan [J]. Field Crops Research, 2011, 123(2): 100­108.

[31] Irfan M, Hayat S, Hayat Q, Afroz S, Ahmad A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging [J]. Protoplasma, 2010, 241: 3–17.

[32] Duff S M G, Chollet R. In vivo regulation of wheat­leaf phosphoeno/pyruvate carboxylase by reversible phosphorylation [J]. Plant Physiology, 1995, 107: 775–782.

[33] Miflin B J, Habash D Z. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops [J]. Journal of

Experimental Botany, 2002, 53 (370): 979–987.

[34]李金才，魏凤珍，王成雨，等. 孕穗期渍水逆境对冬小麦根系衰老的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(9)：1355­1360.

[35] Wrigley C W, Blumenthal C S, Gras P W, Barlow E W R. Temperature variation during grain filling and changes in wheat­grain quality [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1994, 21: 875­885.

[36]秦舒浩， 张俊莲， 孔令娟， 等. 高温强光下Ca2+对西葫芦幼苗膜质过氧化、抗氧化酶系统及热

耗散的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(3): 343−347.

[37] Edwards G E, Baker N K. Can CO2 assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlornphyll fluorescence analysis [J]. Photosyn Res, 1993, (37):89­102.

[38] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat [J]. Crop Sci, 1981, (2l): 43­47.

[39] Vettakkorumakankav N N, Falk D, Saxena P, et al. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants [J]. Plant Cell Physioogy, 1999, (40): 542­548.

[40]张保仁. 高温对玉米产量和品质的影响及调控研究[D].泰安：ft东农业大学,2003。

[41]刘萍，郭文善，浦汉春，等. 灌浆期高温对小麦旗叶抗氧化酶及膜脂过氧化的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38 (12)：2403­2407.

[42]郭天财，王晨阳，朱云集，等. 后期高温对冬小麦根系及地上部衰老的影响[J]. 作物学报, 1998, 24(6)：957­962.

[43]裴红宾， 张永清， 上官铁梁. 根区温度胁迫对小麦抗氧化酶活性及根苗生长的影响[J]. ft西

师范大学学报（ 自然科学版）, 2006, 20(2):78­81.

[44]魏乐， 杜军华. 高温和零上低温对小麦根系含糖量及细胞透性的影响[J]. 青海师范大学学报

（自然科学版）,1999, (1):35­39.

[45]赵辉，荆奇，戴廷波，等. 花后高温和水分逆境对小麦籽粒蛋白质形成及其关键酶活性的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(12)：2010­2027.

[46]徐晓玲，王志敏，张俊平. 灌浆期热胁迫对小麦不同绿色器官光合性能的影响[J]. 植物学报, 2001, 43(6)：571­577.

[47]刘祚昌，苏德荫. 高温对小麦叶绿体核糖体和叶绿素蛋白质生物合成的影响[J]. 植物学报，

1985, 27(1):63­67.

[48]王晨阳，何英，郭天财，等. 灌浆期高温胁迫对强筋小麦旗叶叶绿素a荧光参数的影响[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(6)：87­90.

[49]江华，师生波，许大全. 冬季小麦叶片光合作用对温度响应方式的变化[J]. 植物生理学报, 2000, 26(1)：69­74.

[50] Shah N H, Paulsen G M. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain­filling of wheat [J]. Plant and Soil, 2003, 2:57­61.

[51]郑飞，何钟佩. 高温胁迫对冬小麦灌浆期物质运输与分配的影响[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(l):73­76.

[52] Wiegand C L, Cuellar J A. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature [J]. Crop Science, 1981, 21:95­101.

[53] Gibson L R, Paulsen G M. Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth [J]. Crop Science, 1999, 39:1841­1846.

[54]赵龙飞， 李潮海， 刘天学. 作物耐热性研究进展[J]. 中国农学通报, 2012, 28(09):11­15.

[55]王晨阳，郭天财，阎耀礼，等. 花后短期高温胁迫对小麦叶片光合性能的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(1)：88­91.

[56]刘霞， 尹燕枰， 姜春明， 等. 花后不同时期弱光和高温胁迫对小麦旗叶荧光特性及籽粒灌浆

进程的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16( 11):2117­2121.

[57] 郅胜军， 李如意， 魏凤珍， 等. 花后不同时期高温处理和行距对不同品种小麦旗叶光合特性的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2008, 35(3)： 340­345.

[58] 胡吉帮， 王晨阳， 郭天财， 等. 灌浆期高温和干旱对小麦灌浆特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2008, 42：(6)：597­608.

[59]蔡永萍，陶汉之，张玉琼. 土壤渍水对小麦开花后叶片几种生理特性的影响[J]. 植物生理学通讯, 2000, 36(2)：110­113.

[60] 魏凤珍， 李金才， 尹钧， 等. 不同生育时期根际土壤渍水逆境对冬小麦N、P、K素营养的影响

[J]. 水土保持学报, 2006, 20(3):162­165.

[61] 王琼， 张春雷， 李光明， 等. 渍水胁迫对油菜根系形态与生理活性的影响 [J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(2) ： 157­162.

[62] 常江， 李金才. 渍水对小麦氮磷钾营养效应的研究[J]. 土壤学报, 1999, 36:423­427.

[63]李金才，魏凤珍，余松烈，等. 孕穗期渍水对冬小麦根系衰老的影响[J]. 应用生态学报, 2000, 11(5)：723­726.

[64] 张阳， 李瑞莲， 张德胜， 等. 涝渍对植物影响研究进展[J]. 作物研究, 2011, 25(2):420­424.

[65] 武文明， 陈洪俭， 李金才， 等. 氮肥运筹对孕穗期受渍冬小麦旗叶叶绿素荧光与籽粒灌浆特性的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(6)：1088­1096.

[66] 吕军. 渍水对冬小麦生长的危害及其生理效应[J]. 植物生理学报, 1994, 20(3)：221­226.

[67]赵辉，戴廷波，姜东，等. 高温下干旱和渍水对冬小麦旗叶光合特性和物质运转的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(2)：333­338.

[68] 谭维娜， 戴廷波， 荆奇， 等. 花后渍水对小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报

2007, 27(2):314­317.

[69]王晨阳，马元喜，周苏玫，等. 土壤渍水对冬小麦根系活性氧代谢及生理活性的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(6)：712­719.

[70]姜东，谢祝捷，曹卫星，等. 花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(2)：175­182.

[71]李金才，董琦，余松烈. 不同生育期根际土壤淹水对小麦品种光合作用和产量的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(4)：434­441.

[72]武文明，李金才，陈洪俭，等. 氮肥运筹方式对孕穗期受渍冬小麦穗部结实特性与产量的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(10)：1888­1896.

[73]蔡士宾，曹阳，方先文. 小麦灌浆期渍水和高温对植株早衰和籽粒增重的影响[J]. 作物学报, 1994, 20(4)：457­463.

[74]戴廷波， 赵辉， 荆奇，等. 灌浆期高温和水分逆境对冬小麦籽粒蛋白质和淀粉含量的影响[J].

生态学报, 2006, 26(11): 3670­3676.

[75] Bhullar S S, Jenner C F. Effects of temperature on the conversion of sucrose to starch in the developing wheat endosperm [J]. Aust. J. Plant Physiol., 1986, 13: 605­615.

[76] Smith C J, Whitfield D M. Nitrogen accumulation and redistribution of late applied of 15C labelled

Fertilizer by wheat [J]. Field Crop Res, 1990, 24: 221­228.

[77]谢祝捷，姜东，曹卫星，等. 花后土壤水分状况对小麦籽粒淀粉和蛋白质积累关键调控酶活性的影响[J]. 植物生理与分子生物学报, 2003, 29(4)：309­316.

[78] Benzian B. Protein concentration of grain in relation to some weather and soil factors during 17 years of English winter­wheat experiment [J]. J Sci Food Agric, 1986, 37: 435­444.

[79] Sofield I, Evans L T, Cook M G, et al. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat [J]. Aust. J. Plant Physiol., 1977, 4: 785­797.

[80] Randall P J, Moss H J. Some effect of temperature regime during grainfilling on wheat quality [J]. Aust J Agric Res, 1990, 41:602­617.

[81] Blumenthal C S, Bekes F, Batey I L, et al. Interpretation of grain quality results from wheat variety trials with reference to high temperature stress [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1991, 42: 325­334.

[82] Carceller J L, Aussenac T. Size characterization of glutenin polymers by HPSEC­MALLS [J]. Journal of Cereal Science, 2001, 33:131­142.

[83] Hurkman W J, DuPont F M, Altenbach S B. BiP, HSP70, NDK and PDI in wheat endosperm. II. Effects of high temperature on protein and mRNA accumulation [J]. Physiologia Plantarum, 1998, 103: 80­90.

[84] Tribo E, Tribo­Blondel A M. Environmental effects on wheat grain growth and composition [J]. Aspects of Applied Bio., 2001, 64:91­101.

[85] Ciaffi M, Tozzi L, Borghi B, et al. Effects of heat shock during grain filling on the gluten protein composition of bread wheat [J]. J. Cereal Sci., 1996, 24: 91­100.

[86] Clvde Don, George Look Hart, Hamid Naeem. Heat stress and genotype affect the glutenin particles of the glutenin macropolymer­gel fraction [J]. Journal of Cereal Science, 2005, 42:69­80.

[87]吴翠平， 贺明荣， 张宾， 等. 氮肥基追比与灌浆中期高温胁迫对小麦产量和品质的影响[J].

西北植物学报, 2007, 27(4):0734­0739.

[88]周苏玫，王晨阳，张重义，等. 土壤渍水对冬小麦根系生长及营养代谢的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(5)：673­679.

[89]郑春芳， 姜东， 戴廷波， 等. 花后盐与渍水逆境对小麦籽粒产量及蛋白质和淀粉积累的影响

[J]. 应用生态学报, 2009, 20(10):2391­2398.

[90]兰涛，姜东，谢祝捷，等. 花后土壤干旱和渍水对不同专用型小麦籽粒品质的影响[J]. 水土保持学报, 2004, 18(1)：193­196.

[91]张保军，樊虎玲. 环境条件对小麦蛋白质的影响研究进展[J]. 水土保持研究, 2002, 9(2)：61­63.

[92]范雪梅， 姜东， 谢祝捷， 等. 花后干旱和渍水下对小麦籽粒蛋白质和淀粉积聚关键调控酶活

性的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6):1132­1141.

[93]洪剑明，柴小清，曾晓光，等. 小麦硝酸还原酶活性与营养诊断和品种选育研究[J]. 作物学报, 1996, 22(5)：634­637.

[94] Peeters K M U, VanLaere J. Amino acid metabolism associated with N­mobilization from the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) during grain development [J]. Plant Cell and Environment, 1994, 17: 131­141.

[95]周竹青， 李继伟， 邓祥宜， 等. 小麦颖果韧皮部细胞ATPase活性及其与籽粒光合同化物积累

关系[J]. 中国农业科学, 2009, 42(7):2314­2325.

[96] Greeny T W, Hannah L C. Enhanced stability of maize endosperm ADP­glucose pyrophosphory­lase is grained through mutants that alter subunit interactions [J]. Proc Natl Acad Science USA, 1998, 95: 13342­13347.

[97]程方民， 蒋德安， 吴平， 等. 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征[J].

作物学报, 2001, 27 (2 ): 201­206.

[98] Denyer K. The isolation and characterization of novel low amylose mutants of *Pisum sativum* L [J]. Plant Cell Enrion, 1995, 18:1019­1026.

[99]刘晓冰， 李文雄. 春小麦籽粒灌浆过程中淀粉和蛋白质积累规律的初步研究[J]. 作物学报，

1996, 22(6 ): 736­740.

[100]方先文，姜东，戴廷波，等. 小麦淀粉组分的积累规律[J]. 江苏农业学报, 2002, 18 (3):139­142.

[101]王东， 于振文， 王旭东， 等. 硫营养对小麦籽粒淀粉合成及相关酶活性的影响[J]. 植物生理

与分子生物学学报, 2003, 29(5):437­442.

[102] Jenner C F. Starch synthesis in the kernel of wheat under high temperature conditions [J]. Aust. J Plant Physiol, 1994, 21(6):791­806.

[103] Jenner C F. Effects of exposure of wheat ears to high temperature on dry matter accumulation and carbohydrate metabolism in the grain of two cultivars: I. Immediate responses [J]. Aust J Plant Physiol, 1991, 18: 165.177.

[104] Keeling P L, Bacon P J, Holt D C. Elevated temperature reduced starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase [J]. Planta, 1993, 191: 342­348.

[105]闫素辉， 尹燕枰， 李文阳， 等. 灌浆期高温对小麦籽粒淀粉的积累、粒度分布及相关酶活性

的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 1092­1096.

[106]张保仁，董树亭，胡昌浩，等. 高温对玉米籽粒淀粉合成及产量的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(1)：38­42.

[107] Altenbach S B, Dupont F M, Kothari K M, et al. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat [J]. J. Cereal Sci., 2003, 37: 9­20.

[108]封超年， 郭文善， 施劲松， 等. 小麦花后高温对籽粒胚乳细胞发育及粒重的影响[J].作物学

报, 2000, 26(4): 399­405.

[109] Jenner C F. The physiology of starch and protein deposit in the endosperm of wheat. Australian [J]. Journal of Plant Physiology, 1991, 18:211­226.

[110]刘萍， 郭文善， 浦汉春， 等. 灌浆期短暂高温对小麦淀粉形成的影响[J].作物学报, 2006，

32(2): 182­188.

[111] 王珏， 封超年， 郭文善， 等. 花后高温胁迫对小麦籽粒淀粉积累及晶体特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(2)：260­265.

[112]赵辉，戴廷波，荆奇，等. 灌浆期高温对两种品质类型小麦品种籽粒淀粉合成关键酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(3)：423­429.

[113] 李诚永， 蔡剑， 姜东， 等. 花前渍水预处理对花后渍水逆境下扬麦9 号籽粒产量和品质的影响[J]. 生态学报, 2011, 31( 7) ： 1904­1910.

[114] 张林生， 张保军， 汪沛洪， 等. 施氮水平对小麦籽粒发育过程中氨基酸含量的影响[J]. 西北植物学报, 2002, 22(3)：646­650.

[115]姚大年，刘广田，朱金宝. 基因型和环境对小麦品种淀粉性状和面粉粘度参数的影响[J]. 粮食与饲料工业, 1999, 6: 1­4.

[116] 李永庚， 于振文， 张秀杰， 等. 小麦产量与品质对灌浆不同阶段高温胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3)：461­466.

[117] Musgrave M E. Waterlogging effects on yield and photosynthesis in eight wheat cultivars [J]. Crop Sci., 1994, 34:1314­1320.

[118]王立秋，靳占忠. 水肥因子对小麦籽粒及面包烘烤品质的影响[J]. 中国农业科学, 1997, 30 (3)：67­73.

[119]王月福， 陈建华， 曲健磊， 等. 土壤水分对小麦籽粒品质和产量的影响[J]. 莱阳农学院学报，

2002, 19(1): 7­9.

[120]王月福，于振文，李尚霞，等. 不同施肥水平对不同品种小麦籽粒蛋白质和地上器官游离氨基酸含量的影响[J]. 西北植物学报, 2003, 23(3)：417­421.

[121] Rharrabti Y, Royo C, Villegas D, et al. Durum wheat quality in Mediterranean environments I Quality expression under different zones, latitudes and water regimes across Spain [J]. Field Crops Research, 2003, 80: 123­131.

[122] YANG Wei­di, CHEN Hong­hao, WANG Mei­nan. Screening of wheat cultivars for high tempera­ture resistance to stripe rust from wheat resources in Huanghuai growth area [J]. Agricultural Science & Technology, 2008, 9(3): 89­91.

[123]李利红， 梁书荣， 曲小菲， 等. 外源钙对高温强光胁迫下小麦叶中蛋白激酶活性和D1 蛋白

磷酸化的影响[J]. 植物生理学通讯, 2009, 46(5):427­430.

[124]李晓玲，骆炳ft. 油菜素甾醇类物质对小麦孕穗期抗渍性的影响[J]. 麦类作物学报, 2000, 20(1)：63­66.

[125]张洪华， 贺明荣， 刘永环， 等. 氮、硫肥与灌浆后期高温胁迫对小麦籽粒产量和品质的影响

[J]. 生态学杂志, 2008, 27( 2): 162­166.

[126]刘永环， 贺明荣， 王晓英， 等. 不同氮肥基追比例对高温胁迫下小麦籽粒产量和品质的影响

[J]. 生态学报, 2009, 29(11):5930­5935.

[127]魏凤珍，李金才. 精播栽培技术对孕穗期渍水小麦产量和生理特性的影响[J]. 中国农学通报，2000，(2)：186­188.

[128]姜丽娜，李春喜，代西梅. 不同氮肥处理对小麦生育后期旗叶生理活性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 1999, 30(6)：609­612.

[129]王月福，于振文，李尚霞，等. 氮素营养水平对小麦开花后碳素同化、运转和产量的影响[J]. 麦类作物学报,2002, 22(2)：55­59.

[130]李金才，魏凤珍. 氮素营养对小麦产量和籽粒蛋白质及组分含量的影响[J]. 中国粮油学报, 2001, 16(2)：6­8.

[131]武际， 郭熙盛， 王允青， 等. 氮肥基追比例对烟农19小麦氮素吸收利用及产量和品质的影响

[J]. 麦类作物学报, 2008, 28( 6): 1021­1027.

[132]李姗姗，赵广才，常旭虹，等. 追氮时期对强筋小麦产量、品质及其相关生理指标的影响[J]. 麦类作物学报, 2008, 28((3)：461­465.

[133]王月福，于振文，李尚霞，等. 施氮量对小麦籽粒蛋白质组分含量及加工品质的影响[J].中国农业科学, 2002, 35(9)：1071­1078.

[134]张宝军， 蒋纪芸. 小麦籽粒品质及其影响因素分析[J]. 国外农学一麦类作物, 1995, 4: 29­32.

[135]毛凤梧，赵会杰，徐立新，等. 水氮运筹对小麦品质形成的调控效应[J]. 河南农业大学学报, 2001, 35(1)：13­15.

[136]丁锦峰， 陈芳芳， 王云翠， 等. 后期追氮时期对扬麦２０花后光合物质生产力和产量的影响

[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版, 2012, 33(3):56­62.

[137] 范雪梅， 姜东， 谢祝捷， 等. 花后干旱或渍水下氮素供应对小麦光合和籽粒淀粉积累的影响

[J]. 应用生态学报, 2005, 16(10):1883­1888.

[138] 姜东， 于振文， 李永庚， 等. 施氮水平对高产小麦蔗糖含量和光合产物分配及籽粒淀粉积累的影响[J]. 中国农业科学, 2002, 35 (2 )： 157­162.

[139]范雪梅，姜东，戴廷波，等. 花后干旱和渍水对不同品质类型小麦籽粒品质形成的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(5)：680­685.

[140] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京： 高等教育出版社, 2000: 123–127.

[141] 高俊凤. 植物生理学试验指导[M]. 北京：高等教育出版社， 2006: 59–60

[142] 陈建勋， 王晓峰. 植物生理学实验指导（第二版）。 广州： 华南理工大学出版社, 2006: 72­73.

[143] Al­Khatib K, Paulsen G M. Mode of high temperature injury to wheat during grain development [J]. Physiologia Plantarum, 1984, 61(3): 363­368.

[144] Farquhar S P, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Anne Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317­345.

[145] Salvucci M E, Crafts­Brandner S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis [J]. Physiol Plant, 2004, 120: 179–186.

[146] Liao C T, Lin C H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress [J]. Proc Natl Sci Counc ROC (B), 2001, 25: 148–157.

[147]郭天财， 岳艳军， 马冬云， 等. 追氮时期对冬小麦籽粒灌浆及淀粉特性的影响[J]. 麦类作物

学报，2007, 27(5)：836–840.

[148]薛香，吴玉娥，陈荣江，等. 小麦籽粒灌浆过程的不同数学模型模拟比较[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(6)：169–171.

[149]刘培， 蔡焕杰， 王健. 土壤水分胁迫下冬小麦籽粒灌浆特性的研究[J]. 节水灌溉, 2010，

1:1­4.

[150]杨茹，马富裕，何海兵，等. 滴灌春小麦的籽粒灌浆特性[J]. 麦类作物学报, 2012, 32 (4):743­746.

[151]韩占江， 郜庆炉， 吴玉娥， 等. 小麦籽粒灌浆参数变异及与粒重的相关性分析[J]. 种子，

2008, 6: 27–30.

[152]余松烈. ft东小麦[M]. 北京： 中国农业出版社, 1996:42­43.

[153]刘萍， 郭文善， 浦汉春， 等. 花后短暂高温对小麦籽粒蛋白质含量的影响及其生理机制[J].

作物学报, 2007, 33( 9): 1516­1522.

[154]敬海霞，王晨阳，冯辉，等. 花后高温胁迫对郑麦9023品质的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(11): 48­51.

[155]上海植物生理学会. 现代植物生理学试验手册[M]. 北京： 科学出版社, 1999: 32­33.

[156] Douglas C D, Kuo T M, Felker F C. Enzymes of sucrose and hexosemetabolismin developing kernels of two inbreds of maize [J]. Plant Physiol, 1988, 86: 1013­1019.

[157] NakamuraY, Yuki K, Park S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. Plant Cell Physiology, 1989,30(6): 833­839.

[158] MoCornick K M, Panozza J F, Hong S H. A swelling power test for selecting potential noodle quality in wheat [J]. Aust. J. Agric. Res., 1991, 42:317­323.

[159] Xiao­Tang Ju, Guang­Xi Xing, Xin­Ping Chen, Shao­Lin Zhang. Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems [J]. PNAS. 2009, 106 (9):3041–3046.

[160] K F Bronson & I R P Fillery. Fate of nitrogen­15­labelled urea applied to wheat on a waterlogged texture­contrast soil [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 1998, 51: 175–183.

[161] J R Freney, C J Smith & A R Mosier. Effect of a new nitrification inhibitor (wax coated calcium carbide) on transformations and recovery of fertilizer nitrogen by irrigated wheat [J]. Fertilizer Research, 1992, 32: 1­11.

[162]胡博， 樊明寿， 郝云凤. 农田土壤硝态氮淋洗影响因素及阻控对策研究进展[J].中国农学通

报, 2011,27(27):32­38.

[163]李建敏，王振林，尹燕枰，等. 不同蛋白质含量小麦品种籽粒形成期氮代谢及相关酶活性的比较[J]. 中国农业科学, 2009, 42(9)：3078–3086.

[164] Liang J, Zhang J, Cao X. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of indica­japonicarice (Oryza sativa) hybrids [J]. Physiol Plant, 2001,112: 470­477.

[165] Stoddard F L. Survey of starch particle­size distribution in wheat and related species [J]. Cereal Chem, 1999, 76: 145­149.

[166] Zeng M, Morris C F, Batey I L, *et al*. Sources of variation for starch gelatinization, pasting and gelation properties in wheat [J]. Cereal Chem, 1997, 74(1):63­71.

[167] Tsai C Y. The function of waxy locus in starch synthesis in Maize endsperm [J]. Biochem. Genet., 1997, 11:83­96.

[168] Panozzo J F, Eagles H A. Cultivar and environmental effects on quality characters in wheat starch [J]. Aust. J. Agrie. Res., 1998, 49(5):757­766.

[169]刘锐， 魏益民， 张波. 小麦蛋白质与面条品质关系的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2011，

31(6):1183­1187.

[170]赵广才，常旭虹. 施氮量对不同强筋小麦产量和加工品质的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(5)：723­727.

[171]张翼涛， 李硕碧， 张联会. 不同栽培条件与小麦籽粒品质的关系[J]. 干早地区农业研究，

1991, 9(2):16­21.

[172] Sissons M J, Egan N E, Gianibelli M C. New insights into the role ofgluten on durum pasta quality using reconstitution method [J]. Cereal Chem, 2005, 82: 601­608.

[173]王晓英， 贺明荣. 水氮耦合对济麦20籽粒蛋白质组分及品质的影响[J].作物学报, 2007，

33(1):126­131.

[174]姚凤娟，贺明荣，贾殿勇，等. 花后灌溉对小麦籽粒贮藏蛋白聚合程度和面团流变学特性的影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(3)：271­278.

[175]马少康，赵广才，常旭虹，等. 不同水氮处理对济麦20蛋白质组分和加式品质的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(3)：477­481.

[176] Guttieri M J, McLean R, Stark J C, *et al.* Managing irrigation and nitrogen fertility of hard spring wheats for optimum bread and noodle quality [J]. Crop Science, 2005, 45 (5):2049­2059.

[177]王小燕， 于振文. 灌水时期和灌水量对小麦氮代谢相关酶活性和籽粒蛋白质品质的影响[J].

西北植物学报, 2009, 29(7):1415­1420.

[178]上官周平. 小麦13C分辨率和水分利用效率对氮素与水分的响应[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 6(3)：345­348.

[179]李淑文， 文宏达， 薛宝民， 等. 小麦高效吸收利用氮素的生理生化特性研究进展[J].麦类作

物学报, 2003, 23(4):131­135.

[180] 赵广才， 常旭虹， 杨玉双， 等. 叶面喷施不同营养元素对冬小麦产量和品质的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(4)：689–694.

[181] 王宪泽， 张树芹， 田纪春， 等. 喷洒亚硫酸氢钠对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响[J]. 中国农业科学, 2002, 35( 3) ： 277­ 281.

[182] Fillery I R P, McInnes K J. Components of the fertilizer nitrogen balance for wheat production on duplex soils [J]. Aust. J. Exp Agric, 1992, 32: 887–899.

[183] 戴廷波， 邹铁祥， 荆奇， 等. 氮、钾水平对小麦籽粒蛋白质合成关键酶活性的影响[J]. 生态

学报, 2009, 29, (9)：4976–4982.

[184] 江洪芝， 晏本菊， 谭飞泉， 等. 氮肥施用量及施用时期对小麦品质性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2009, 29 (4)：658­662.

[185] 盛婧. 不同类型专用小麦籽粒淀粉形成及其与加工品质的关系[D]. 扬州：扬州大学, 2004。

致**谢**

本文是在导师李金才教授的精心指导下完成的。李老师从论文的选题、试验设计、试验的实施，数据的采集与处理到论文撰写，都倾注了大量的心血。三年来，导师平易近人的风格，渊博的专业知识、严谨的治学态度、不倦的敬业精神，时刻鞭策我不敢怠慢，敦促我不断进步。导师的影响是我不可多得的一笔财富。值此论文答辩之际，谨对导师致以衷心的感谢和无尽敬意。

安徽农业大学浓厚的学术氛围，广泛的国内外学术交流，优良的研究工作环境，极大地开阔了我的视野，丰富了我的知识，培养了我的技能，使我学到了许多终身受益的基础理念和研究方法。

特别感谢魏凤珍教授、吴德祥教授、武立权教授、朱林教授、王成雨老师在试验实施和论文撰写过程中给予的指导和帮助，论文的顺利完成与他们的大力支持密不可分。

试验过程得到了安徽农科院王世济老师、安徽阜南县农科所丁广礼所长和博士生沈学善、屈会娟、武文明、沈嘉、张一、硕士生马蓓、李傅蓉、王艳红、王峰、本科生刘明明、施方宇杰、陈龙、陶伯玉、孙明明、刘治国、李惠敏、凡迪等的帮助，在此向所有关心和帮助过我的人表示衷心的感谢！

最后感谢我的家人和亲朋好友对我的关心、理解和支持，谢谢！

吴进东

2013年6 月

# 作者简介

吴进东，男，1974年3月生，安徽舒城人。1993.9-1997.7在甘肃农业大学草业学院草学专业学习，获农学学士学位。2002.9-2005.6在安徽师范大学生命科学学院学习，师从于植物学专家张小平教授，研究方向为植物学，2005年6月获理学硕士学位。2009年9月考入安徽农业大学农学院作物栽培学专业攻读博士学位至今，研究方向为作物生理生态，在读期间参加了国家科技支撑计划（2009BADA6B03）和国家自然科学基金（31071356），并于2009年获得安徽省科技进步一等奖（安徽江淮区域小麦高产工程技术研究与应用）。

# 在读期间发表的学术论文

[1] 吴进东, 李金才, 魏凤珍, 等. 喷施氮肥与外源物质对花后渍水胁迫冬小麦的调控效应[J]. 天津农业科学, 2011, 17(1): 63-67.

[2] 吴进东, 李金才, 魏凤珍, 等. 花后渍水高温交互效应对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(6): 1071-1079.

[3] 吴进东, 李金才, 魏凤珍, 等. 氮肥和6-BA对花后受渍冬小麦抗渍性的调控效应[J]. 西北植物学报, 2012, 32（12）: 2512-2517.

[4] 吴进东, 李金才, 魏凤珍, 等. 氮肥后移对花后受渍冬小麦灌浆特性及产量构成的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33（3）: 0570-0576.

[5] WU Jin­Dong, LI Jin­Cai, WANG Cheng­Yu, *et al.* (2013). Effects of spraying foliar nitrogen on activities of key regulatory enzymes involved in protein formation in winter wheat suffered post­anthesis high temperature and waterlogging[J]. Journal of Food Agriculture and Environment, 2013, 11(3): 668­673.