

外源油菜素内酯调控小麦小花退化、促进籽粒形成的生理机制研究

余徐润¹,董颢闻¹,任清铭¹,冉莉萍²,韦加固¹,王海博¹,霍佳怡¹,郅如意¹,熊飞¹

(1.扬州大学生物科学与技术学院,江苏扬州 225009; 2.扬州大学广陵学院,江苏扬州 225000)

摘要:为探明外源油菜素内酯调控小麦小花退化与籽粒形成的生理机制,以春小麦扬麦15为试验材料,在小麦孕穗期分别喷施0、0.1、0.2、0.4 mg·L⁻¹的油菜素内酯(Brassinolide, BR)。结果表明,与未喷施BR相比,喷施BR显著降低小花退化率,提高了穗粒数和穗粒重,其中0.2 mg·L⁻¹BR处理效果最佳,穗粒数增加了4.76粒,穗粒重提升了7.58%;喷施BR显著提高喷施后第5天—第25天的叶绿素的含量、最大光化学效率和净光合速率;喷施BR促进光合同化物的积累及其向穗部转运,喷施后第10天,0.2 mg·L⁻¹BR处理的穗部蔗糖含量增加10.47%,蔗糖合成酶活性上升,并上调*TaSUT1*、*TaSUS1*、*TaCWI*、*TaAGPL1*等蔗糖代谢关键基因表达;调控穗部内源激素平衡,0.2 mg·L⁻¹BR处理的赤霉素含量提升13.42%,脱落酸含量下降34.86%,IAA/ABA和GA₃/ABA分别显著提高37.10%和42.71%;喷施BR改善籽粒胚乳发育,花后胚乳细胞中淀粉体和蛋白体相对面积显著增加,其中0.2 mg·L⁻¹BR处理下分别显著提高27.12%和18.98%。综合来看,喷施外源BR通过增强小麦植株的光合能力、优化同化物分配、调节蔗糖代谢及内源激素平衡,有效减少小花退化并促进籽粒形成,从而提高穗粒数和穗粒重,最终实现增产。在本试验条件下,0.2 mg·L⁻¹为最佳喷施浓度。

关键词:小麦;油菜素内酯;小花退化;碳氮积累;光合性能

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)03-0356-12

Physiological Mechanism of Exogenous Brassinolide Reducing Floret Degeneration and Promoting Grain Formation in Wheat

YU Xurun¹, DONG Jinwen¹, REN Qingming¹, RAN Liping², WEI Jiagu¹,
WANG Haibo¹, HUO Jiayi, QIE Ruyi, XIONG Fei¹

(1. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China;

2. Guangling College, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225000, China)

Abstract: To clarify the physiological mechanisms by which exogenous brassinolide (Brassinolide, BR) regulates floret degeneration and grain formation in wheat, a spring wheat cultivar Yangmai 15 was used as the material. During the booting stage, plants were sprayed with 0, 0.1, 0.2, or 0.4 mg·L⁻¹ BR. The results showed that compared with un-spraying BR, spraying BR significantly reduced the floret degeneration rate and increased the number of grains per spike and grain weight. The 0.2 mg·L⁻¹ BR treatment was the most effective, increasing grains per spike by 4.76 and grain weight per spike by 7.58%. Spraying BR significantly improved the chlorophyll content, maximum photochemical efficiency, and net photosynthetic rate from 5 to 25 days after spraying. Spraying BR promoted the accumulation of photosynthetic assimilates and their translocation to the spike. 10 days after spraying, sucrose content in the spike increased by 10.47% under 0.2 mg·L⁻¹ BR; sucrose synthase

收稿日期:2025-05-13

修回日期:2025-06-23

基金项目:国家自然科学基金(31971810, 32071999);江苏省高等学校自然科学面上项目(23KJB210018);扬州大学广陵学院院级自然科学项目(ZKZD23006)

第一作者 E-mail: xryu@yzu.edu.cn(余徐润)

通讯作者 E-mail: feixiong@yzu.edu.cn(熊飞)

activity also increased, accompanied by upregulated expression of key sucrose-metabolism genes, including *TaSUT1*, *TaSUS1*, *TaCWI*, and *TaAGPL1*. Spraying BR modulated endogenous hormone balance in the spike: the $0.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR treatment increased gibberellin content by 13.42%, decreased abscisic acid content by 34.86%, and significantly raised the IAA/ABA and GA_3 /ABA ratios by 37.10% and 42.71%, respectively. Spraying BR improved endosperm development. After anthesis, the relative areas of amyloplasts and protein bodies in endosperm cells under $0.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR increased significantly with 27.12% and 18.98% respectively. In conclusion, exogenous BR effectively reduced floret degeneration and promoted grain formation by enhancing photosynthetic capacity, optimizing assimilate partitioning, and regulating sucrose metabolism and hormonal homeostasis. This led to higher grains per spike and grain weight per spike, and ultimately increased yield. Under the experimental conditions, the optimal BR concentration was $0.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$.

Keywords: Wheat; Brassinolide; Floret degeneration; Carbon and nitrogen accumulation; Photosynthetic performance

小麦(*Triticum aestivum* L.)是全球重要的谷类作物之一,其种植规模位居世界三大粮食作物首位,因此小麦的稳产高产对全球粮食安全至关重要^[1]。小麦产量取决于单位面积有效穗数、穗粒数和千粒重三大产量构成要素,合理协调产量构成的三要素是小麦获得高产的关键^[2]。然而,随着中国农业生产力水平的不断提高,小麦单位面积穗数增加潜力逐渐减弱,千粒重作为受品种遗传特性影响较强的指标,其可提高幅度亦受到限制。相较而言,穗粒数因其较强的可塑性和较高的遗传改良潜力,成为当前小麦高产育种的重要突破点^[3-4]。

穗粒数主要由小花分化、发育、退化、结实等一系列生理过程决定。研究发现,多数小麦品种每穗可分化出8~12个小花原基,但仅有20%~30%能发育成结实小花,其余因养分竞争或环境胁迫逐渐退化^[5]。从小花开始退化至胚胎发育初期均会出现小花退化现象,但大部分小花退化时间比较集中,从而形成小花退化高峰期,该高峰出现在中部小穗第一朵小花的柱头羽毛伸长期^[6-7]。同时,在这一时期小麦穗下节间也在迅速生长,急需大量养分,同穗之间存在同化物的竞争,若此期养分供给不足,小花仍可能因发育不良而败育^[8]。因此,提升小花退化敏感期光合同化物的积累和向穗部的分配效率,是提高穗粒数和产量的关键途径^[9]。

油菜素内酯(brassinolide, BR)是一种广泛存在于植物体内的甾醇类激素,在促进细胞分裂和伸长、种子发育和萌发、维管系统分化、营养物质积累和运输、增强植物抗逆性等具有重要的调控

作用^[10-14]。已有研究报道,外源喷施 BR 在干旱条件下可通过提高小麦旗叶的气孔导度、叶面积指数、相对含水量和叶绿素含量,进而改善干旱胁迫的影响;在低氮条件下,通过提高抗氧化酶的活性、清除活性氧等方式降低小穗内小花的退化率;在低温条件下,可通过促进幼苗中 *ERF003*、*WRKY28-like* 等抗寒相关基因的表达,提高小麦的耐寒性^[15-17]。*TaBR11* 是 BR 受体基因,其缺失的突变体会导致小麦光合作用降低、光合同化物的减少,进而降低同化物向小穗小花的供应,增加小花退化率并显著降低籽粒产量。此外,在拟南芥中, *BES1* (*BR11-ems suppressor 1*) 是 BR 信号通路的一个关键转录因子, *AtBES1* 能够通过诱导赤霉素(GAs)的生物合成促进开花^[18]。BRs 还可以通过对核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SUS)、谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)以及硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)等活性的调节参与植物体内碳氮代谢平衡,从而增强植物的光合同化能力,为小花发育提供更多养分^[19]。研究表明,当 BR 喷施浓度为 $0.05 \sim 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,其对小麦生长发育具有积极的调控效应^[20-21]。综上所述, BR 在提升小麦抗逆性、改善光合同化和调控营养物质分配方面发挥着重要作用,但针对 BR 如何影响小花退化进程、调节穗粒数形成及其生理机制尚缺乏系统研究。因此,本研究以扬麦 15 为材料,通过外源喷施 BR, 分析其对小花退化、穗粒数形成及产量提升的作用途径, 以期农业生产上降低小花退化率、提高穗粒

数和增加小麦产量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料地概况

本研究于2023—2024年在扬州大学文汇路校区试验田(32°39'N, 119°42'E)进行,该地区属亚热带湿润气候区,年平均气温17℃,年总降水量748 mm。试验地土壤为沙壤土,前茬种植水稻,播前耕层土壤有机质含量24.5 g·kg⁻¹,速效钾含量66.4 mg·kg⁻¹,速效磷含量33.8 mg·kg⁻¹,速效氮含量106 mg·kg⁻¹。

1.2 试验设计

试验采用随机区组设计,从小麦拔节起,通过每隔3 d取样观察小花分化、发育情况以确定小麦小花退化高峰的时间,在小麦小花退化高峰喷施BR,设置0、0.1、0.2和0.4 mg·L⁻¹ 4种不同浓度,分别标记为BR0、BR1、BR2和BR4,每处理3次重复,小区面积为14 m²。BR(购买于上海源叶生物科技有限公司,纯度为92%)在水乙醇中溶解后用纯水稀释至4种浓度,并添加0.01%吐温20,以确保试剂在叶片表面的粘附。在晴朗无风的晚上(17:00—19:00)连续喷洒3天,以叶面表层形成一层水雾但不下滴为准。供试品种为优质弱筋小麦品种扬麦15。小麦于2023年11月18日人工播种,2024年5月22日收获,播种间距为30 cm,基本苗180万株·hm⁻²。基肥用量为氮肥(纯N)180 kg·hm⁻²,磷肥(P₂O₅)120 kg·hm⁻²,钾肥(K₂O)90 kg·hm⁻²,于播种前一次性施入。其他田间管理同当地常规管理一致。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 成熟期小麦农艺性状测定

于成熟期每小区取15株长势一致的小麦,按常规考种方法测定每穗小穗数、每穗重、穗粒数、穗粒重、单粒重、千粒重等农艺性状。

1.3.2 小麦颖果的显微结构观察和蛋白体面积统计

取开花后第18天的小麦穗中部的第三位籽粒,参考杨佳庆等^[22]的方法,取颖果中部厚度2 mm的组织(横切),置于2.5%的戊二醛中固定,然后进行组织包埋,用超薄切片机(Ultracut R, Leica, Germany)将包埋块切成1 μm厚的半薄切片,经0.5%甲基紫染色5 min,在光学显微镜下观察中央胚乳细胞,每个处理重复3次。使用Image-Pro Plus 6.0软件分析胚乳细胞中蛋白体

的相对面积。

1.3.3 小花及籽粒发育的形态观察

BR喷施后第5、第15、第30天各取长势一致的植株,采用体式显微镜(LM, Leica, Germany)观察穗基、中、顶部的小花和籽粒发育状态。

1.3.4 小麦顶展叶光合性能、叶绿素荧光参数及叶绿素含量的测定

在喷施BR后第5、第10、第15、第25天每小区随机选取长势一致的顶展叶(顶部第一片完全展开叶),在晴天无风的上午(09:00—11:00)使用便携式光合仪(Yaxin-1102G, China)测定叶片中部的净光合速率(photosynthetic rate, P_n),每个处理重复3次。对小麦顶展叶中部进行遮光处理30 min后,使用叶绿素荧光仪(FluorPen FP110, PSI, USA)测定叶片的最大光化学效率(F_v/F_m),其中 F_v 为可变荧光, F_m 为最大荧光,每个处理重复3次。

叶绿素的测定参考努尔凯麦尔等^[23]的方法,并改进:称取新鲜小麦顶展叶叶片0.2 g,加10 mL无水乙醇浸提并避光放置3 d至叶片褪色,用无水乙醇定容至25 mL,使用UV-759型紫外分光光度计分别测定其分别在663 nm和645 nm处的吸光度,计算叶绿素a、叶绿素b含量。

1.3.5 蔗糖含量测定

喷施BR后第5、第10、第15天各小区取长势一致的小麦植株,按茎、叶、穗分装并于105℃杀青30 min,后于70℃烘干后研磨备用。采用间苯二酚比色法测定蔗糖含量。

1.3.6 蔗糖合成酶(SUS)活性

喷施BR后第5、第10、第15天各小区取长势一致的小麦植株穗鲜样0.5 g,于液氮下研磨,加入7 ml的Hepes-NaOH缓冲液(pH 7.5),于10 000 rpm 4℃下离心10 min后收集上清,即为粗酶液,其活性测定参照Anna^[24]等方法。

1.3.7 糖代谢关键基因的相对表达量

取花后第5天的小麦穗,称取20 mg样品液氮冷冻研磨后,利用FastPure Universal Plant Total RNA Isolation Kit试剂盒(购于南京诺唯赞生物科技股份有限公司)提取RNA后,进行RNA纯度鉴定测定,其纯度A260/A280位于1.8~2.2,使用HiScript II Q RT Super Mix for qPCR + gDNA wiper(购于南京诺唯赞生物科技股份有限公司)对提取的RNA进行反转录,合成的cDNA经1.2%琼脂糖凝胶电泳检测质量,在-20℃冰箱

保存备用。采用实时荧光定量 PCR 仪(qTOWER3G IVD,Analytik-jena,Germany)测定样品 C_t 值,内参基因选用 $TaCYC$ ^[25],引物序列见表 1,通过 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法进行基因相对表达量的计算。

1.3.8 小麦不同组织鲜、干重和碳氮元素含量测定

喷施 BR 后每 5 d 取各小区长势均匀一致的 5 株小麦,将其按叶(含叶鞘)、茎、穗分离,称取鲜重。于 105 ℃下杀青 30 min,70 ℃下烘至恒重后称重。取喷施 BR 后第 10 天组织干样研磨过 100 目筛后称取 7 mg 样品,采用元素分析仪(Vario EL cube,Elementar,Germany)测定小麦各组织中的总碳、总氮含量,并计算 C/N。

1.3.9 小麦穗中内源激素含量测定

喷施 BR 后 5 d 取各小区小麦穗 0.5 g,液氮研磨后加入 5 mL 的 PBS(pH 7.4)于 10 000 rpm 4 ℃离心 10 min,取上清液使用双抗一步夹心法酶联免疫吸附 Elisa 试剂盒(购于上海科艾博生物公司)测定生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)和脱落酸(ABA)含量,每个处理重复 3 次。

1.4 数据处理

用 Photoshop 2020 处理图像,Excel 2016、Graph Pad Primism 10 和 SPSS 19.0 等软件进行数据处理、分析和绘图,以单因素 ANOVA 方差

分析进行显著性检验($\alpha=0.05$)。

2 结果和分析

2.1 喷施外源 BR 对小麦农艺性状的影响

由表 2 可知,喷施外源 BR 对小麦小穗数和千粒重无显著影响,但显著增加了穗粒数、穗重和穗粒重,且各指标均随 BR 浓度的增加呈现先增后减趋势,在 BR2 浓度下达最大值。与 BR0 处理相比,BR1、BR2 和 BR4 处理下穗粒数分别增加 2.56、4.76 和 3.72 粒,穗重增幅分别为 7.85%、7.99%和 7.44%,穗粒重分别提高 4.03%、7.58%和 7.41%。这表明适宜 BR 浓度可通过增加结实粒数和单穗物质量有效提升单穗产量水平。

2.2 外源喷施 BR 对小麦小花退化及籽粒形成的影响

由图 1 可知,喷施 BR 后第 5 天,小麦基部小穗在 BR0 和 BR1 处理下有 2 朵可育小花,且在第 15 天和第 25 天均正常发育成籽粒,其余小花则败育,而 BR2 和 BR4 处理下有 3 朵可育小花,其中前 2 朵小花能够形成正常籽粒,第 3 朵小花虽能结实,但籽粒发育不充分,粒型较小;对于中部小穗,BR0 处理下有 3 朵小花可以正常发育结实,第 4 朵小花退化,而 BR1、BR2、BR4 处理下 4

表 1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences forreal-time quantitative PCR

名称 Name	正向引物 Forward primer(5′-3′)	反向引物 Reverse primer(5′-3′)
<i>TaCYC</i>	ACGGCTCCCAGTTCTTCA	GCCACCTTCTCGATGTTC
<i>TaSUS1</i>	TGAAGTGTGCGCTGCGTTAT	ATGGGCAGGCGTTTATTCC
<i>TaCWI</i>	GGACCTGCATCCTATCGAGAGT	TGCCGTTAGTTTGGACACCTT
<i>TaSU1</i>	TGGATTCTGGCTCCTTGAC	GCCATCCAAGAACAGAAGATT
<i>TaAGPL1</i>	GCCCTGTTGGAGAGAGCCG	TAGCAGGGTCGTCGATGGCG

表 2 喷施不同浓度 BR 对小麦农艺性状的影响

Table 2 Effects of different BR concentrations on agronomic traits of wheat

处理 Treatment	每穗小穗数 Spikelet number per spike	穗粒数 Grain number per spike	穗重 Spike weight/g	穗粒重 Grain weight per spike/g	千粒重 1 000-grain weight/g
BR0	18.70±1.57a	42.04±0.89c	3.05±0.18b	2.50±0.14c	49.43±0.23a
BR1	19.60±1.07a	44.60±1.14b	3.35±0.09a	2.71±0.0b	49.54±0.72a
BR2	19.10±0.99a	46.80±1.19a	3.58±0.13a	2.91±0.08a	50.23±0.69a
BR4	19.30±1.16a	45.76±1.30b	3.54±0.32a	2.90±0.14a	50.22±0.73a

同列数值后不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。
Different lowercase letters after the values in the same columns indicate significant differences among different treatments($P<0.05$).

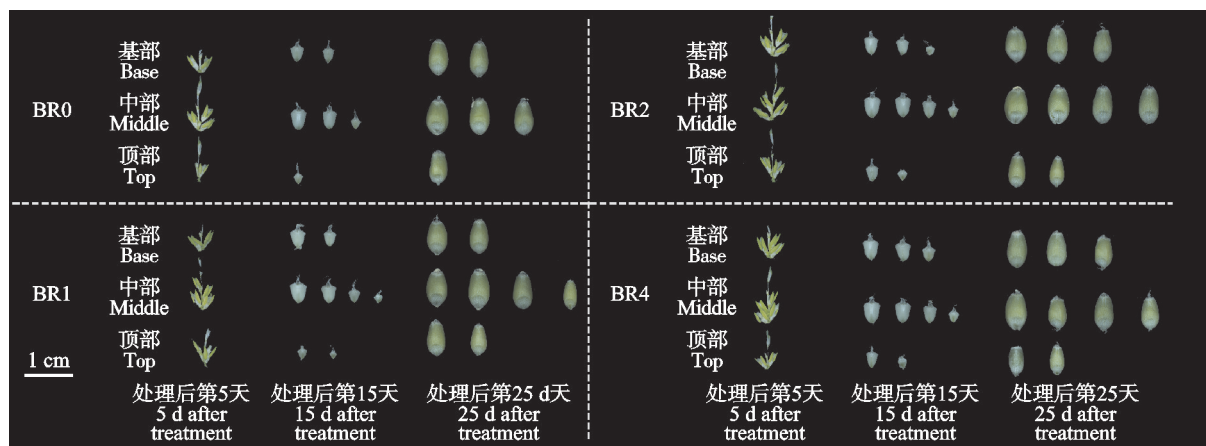


图1 喷施不同浓度BR下小麦小花及籽粒发育的形态学观察

Fig. 1 Morphological observation of floret and grain development under different concentrations of BR

朵小花均可正常发育并形成籽粒;对于顶部小穗, BR0 处理下第1朵小花可正常可育形成籽粒,第2朵小花败育,而BR1、BR2、BR4处理下均有2朵小花能够正常发育形成籽粒。喷施外源BR能够有效提高不同部位小穗小花的成活率和结实能力,显著抑制小花退化,其中以BR2处理的促进效应最为稳定。

2.3 喷施外源BR对小麦籽粒胚乳发育的影响

小麦胚乳的发育主要包括胚乳细胞的生长、分裂及细胞中淀粉体和蛋白体的充实等过程。花后第18天小麦籽粒正处于灌浆高峰期,此时籽粒中胚乳细胞不再进行有丝分裂,且细胞的形态和结构趋于稳定,而胚乳细胞中淀粉体进一步发育和充实,蛋白体在淀粉体间隙中大量积累。与BR0处理相比,喷施BR后小麦胚乳细胞中淀粉体相对面积显著增加,BR1、BR2和BR4处理下分别增加了21.50%、27.12%和22.17%(图2);在蛋白体相对面积方面,BR1与BR0处理间差异不显著;BR2、BR4处理较BR0处理分别显著提高18.98%和18.52%。喷施外源BR能显著增加小麦籽粒胚乳细胞中淀粉体和蛋白体的积累,其中BR2处理下最佳。

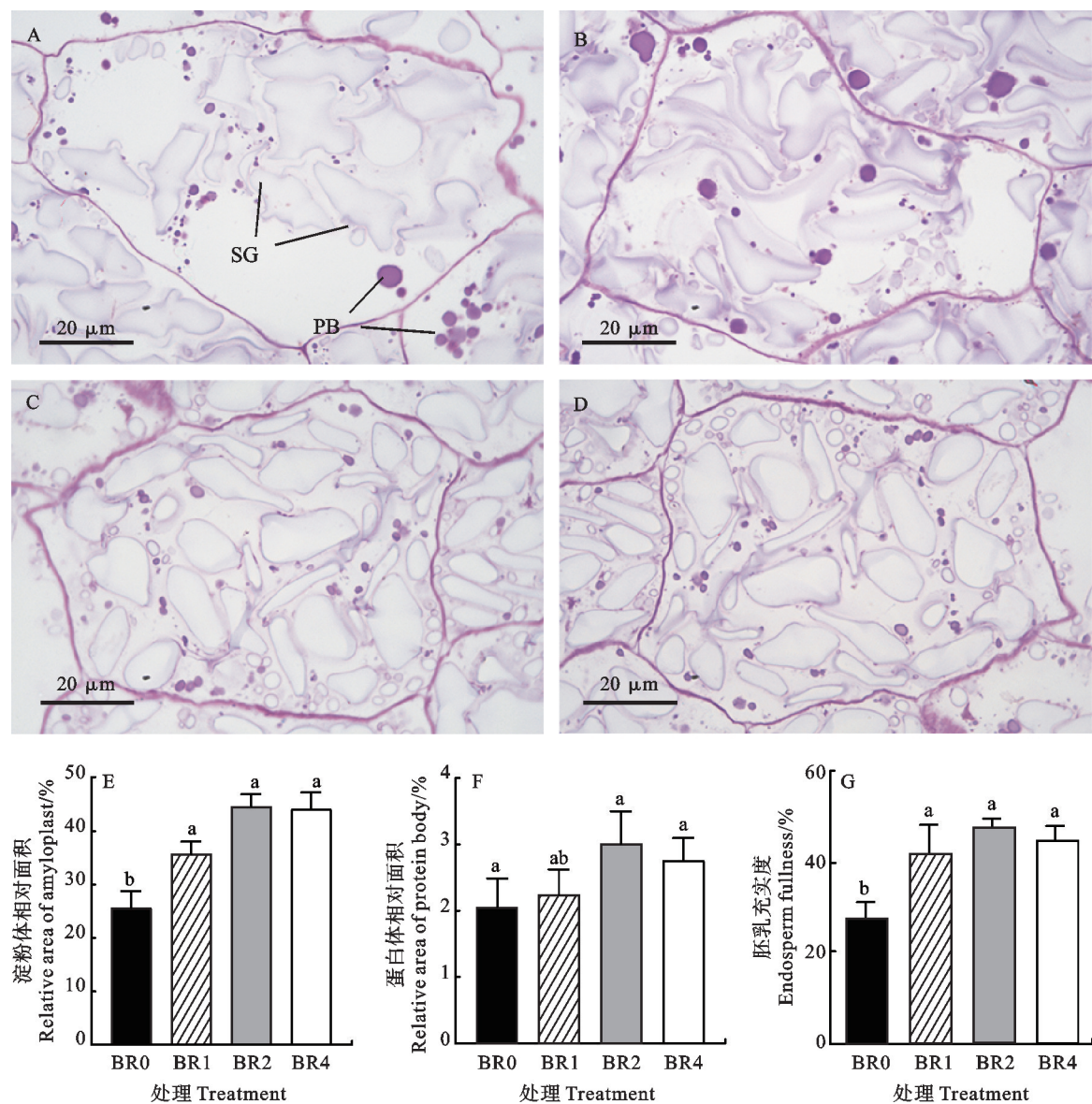
2.4 喷施外源BR对小麦顶展叶光合性能和叶绿素含量的影响

喷施BR后,小麦顶展叶的 P_n 均随生育进程的推进呈上升趋势(图3A), F_v/F_m 则呈下降趋势(图3B)。与BR0处理相比,BR1处理在喷施初期对 P_n 的影响不显著,但在喷施后第20天显著提高9.22%;BR2和BR4处理下 P_n 在各测定时期均显著提高,在喷施后第20天分别显著提高

17.93%和13.49%。喷施BR均显著提高小麦顶展叶的 F_v/F_m ,在喷施BR后第20天,BR1、BR2和BR4处理分别较BR0处理提高1.55%、2.17%和2.16%。小麦顶展叶的叶绿素a和叶绿素b含量均随发育进程的推进总体均呈先升后降趋势,且在喷施后第15天达到最大值(图3C和图3D)。与BR0处理相比,BR1和BR4处理下叶绿素的含量整体增加,但部分时期差异未达显著水平,BR2处理下叶绿素a和叶绿素b含量在各个时期均显著提高,在喷施后第15天分别较BR0处理提高2.20%和3.01%。喷施外源BR能显著提高小麦顶展叶光合性能和叶绿素含量,其中以BR2处理的综合促进效应最为显著。

2.5 喷施外源BR对小麦不同组织中蔗糖含量的影响

喷施外源BR显著影响小麦不同组织中蔗糖的积累与分配(图4)。与BR0处理相比,喷施第5天BR1处理对小麦植株中总蔗糖积累量影响不显著,BR2和BR4处理分别显著提高5.72%和5.74%,其中茎鞘中的蔗糖积累量分别增加了6.09%和6.15%,穗部分别增加了10.47%和8.80%,而叶片分别下降了10.26%和7.83%(图4A);喷施后第10天BR1、BR2和BR4处理的总蔗糖积累量分别显著提升了3.29%、5.23%、5.1%,其中茎鞘中增幅分别为3.00%、5.58%和5.77%,穗部增幅分别为4.20%、10.47%和8.80%,叶片的蔗糖均降低(图4B);喷施后第15天BR2和BR4处理下总蔗糖积累量增幅为4.24%和3.41%,穗部增幅分别为7.20%和4.90%,叶片和茎鞘中蔗糖含量与其他浓度无显著差异(图4C)。



A、B、C、D 分别为 BR0、BR1、BR2、BR4 处理中部小穗第 3 号位籽粒;SG 为淀粉粒;PB 为蛋白体。图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。图 3—图 8 同。

A, B, C, and D represent the third-position grains of the middle spikelets of BR0, BR1, BR2, and BR4 treatments, respectively; SG is starch granule; PB is protein body. Different lowercase letters above the columns indicate significant differences among different treatments($P<0.05$). The same in figure 3—figure 8.

图 2 喷施不同浓度 BR 下小麦花后第 18 天胚乳细胞的显微结构和贮藏物质的相对面积

Fig. 2 Microstructure and the relative area of the storage substances of wheat endosperm cells 18 days after flowering after treated with different concentrations of BR

2.6 喷施外源 BR 对小麦穗部蔗糖合酶活性和蔗糖代谢关键基因表达量的影响

喷施 BR 下小麦穗中 SUS 活性随着小麦发育进程的推进均呈上升趋势(图 5A)。与 BR0 处理相比,在喷施后第 5 天,BR4 处理下 SUS 活性显著提升;喷施后第 10 天,喷施 BR 处理的蔗糖合酶均显著提升;喷施后第 15 天,BR1、BR2 和 BR4 处理分别显著提高 10.49%、21.34%和 12.75%,

且 BR2 处理显著高于其他处理。对开花后第 5 天小麦穗部蔗糖代谢关键基因表达分析表明,喷施外源 BR 显著上调了穗部蔗糖代谢相关基因的转录水平(图 5B~图 5E)。*TaSUS1* 的相对表达量在 BR4 处理下最大,较 BR0 处理提高 19.65%;*TaCWI*、*TaSUT1* 和 *TaAGPL1* 的相对表达量均在 BR2 下最大,分别较 BR0 处理提高 27.35%、18.68%和 28.01%。

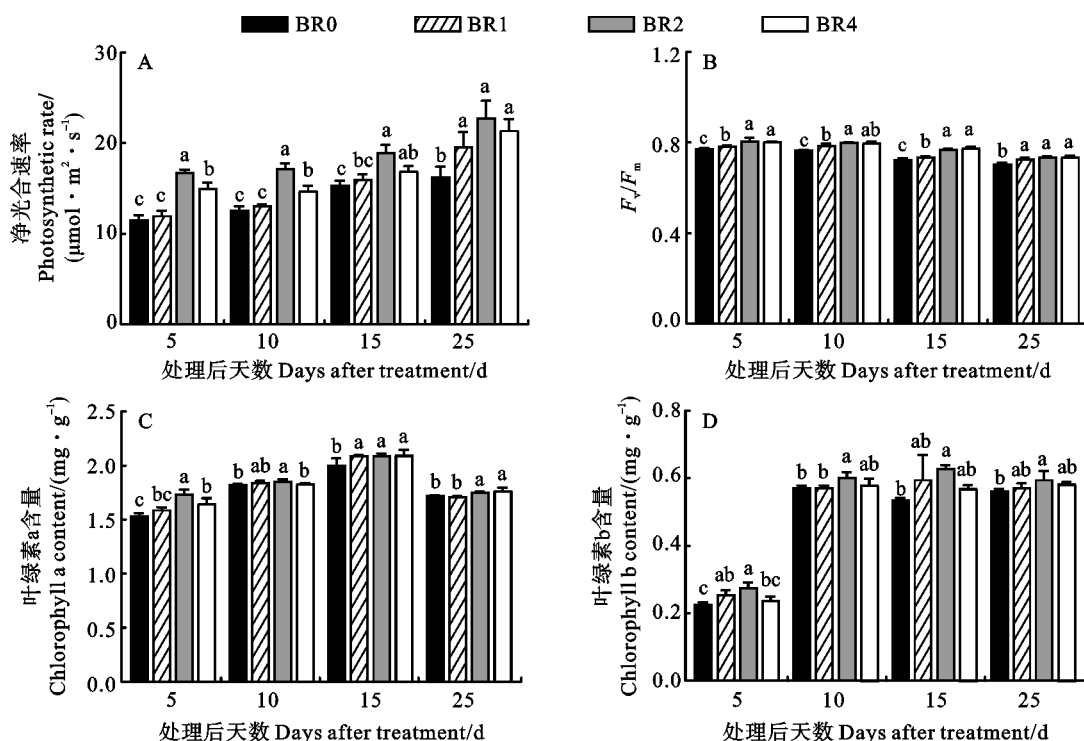


图 3 喷施不同浓度 BR 下小麦顶展叶的净光合速率、最大光化学效率和叶绿素(a、b)的含量

Fig. 3 Net photosynthetic rate and maximum photochemical efficiency of wheat flag leaves under different concentrations of BR

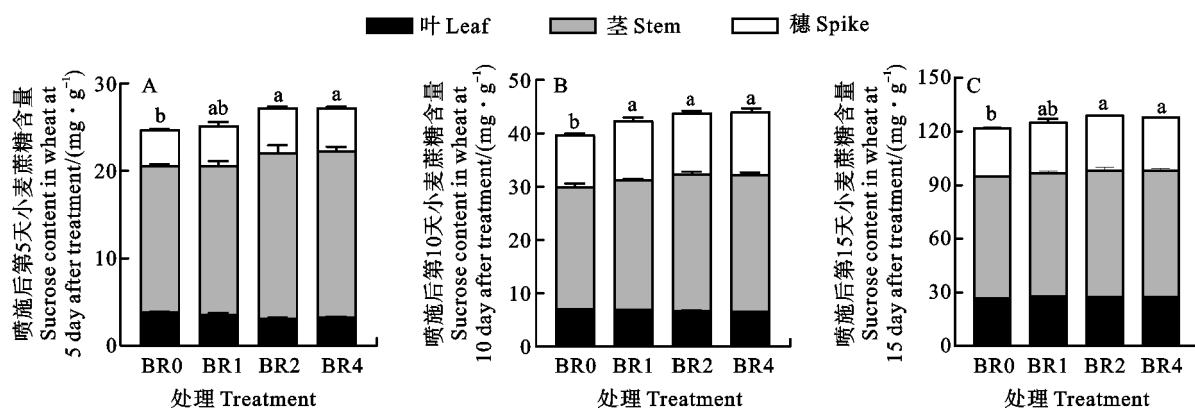


图 4 喷施不同浓度 BR 后第 5 天(A)、10 天(B)、15 天(C)小麦各组织中蔗糖的含量

Fig. 4 Sucrose content in wheat tissues at 5 d(A), 10 d(B), and 15 d(C) after treated different BR concentrations

2.7 喷施外源 BR 对小麦各组织中碳、氮物质积累量及碳/氮的影响

喷施外源 BR 可以显著提升小麦开花期叶片、茎鞘和穗部的中的碳、氮含量(图 6)。与 BR0 处理相比,喷施 BR 后叶片中碳、氮含量均显著增加,C/N 比均显著降低;茎鞘的碳含量仅在 BR4 处理下显著增加,氮含量均显著增加,C/N 均显著降低;穗部碳含量、C/N 均在 BR2、BR4 处理下显著增加,氮含量不同处理间差异不显著,BR2 和 BR4 处理下穗部 C/N 较 BR0 处理分别显著提高 2.80% 和 1.84%。

2.8 喷施外源 BR 对小麦各组织干物质积累的影响

小麦茎鞘和叶片的干重均随生育进程的推进呈先增后减的趋势,穗部干物质积累量则呈上升趋势(图 7)。与 BR0 处理相比,喷施 BR 后第 30 天,BR1、BR2 和 BR4 处理下茎鞘干重分别提高 2.20%、8.64%、9.97%;叶片干重分别提高 5.92%、17.59%、20.74%;穗干重分别提高 8.08%、17.78%、11.54%。穗部的干重在喷施后第 5 天—第 20 天各处理间差异较小,但在喷施后第 25 天喷施 BR 处理显著高于 BR0 处理。

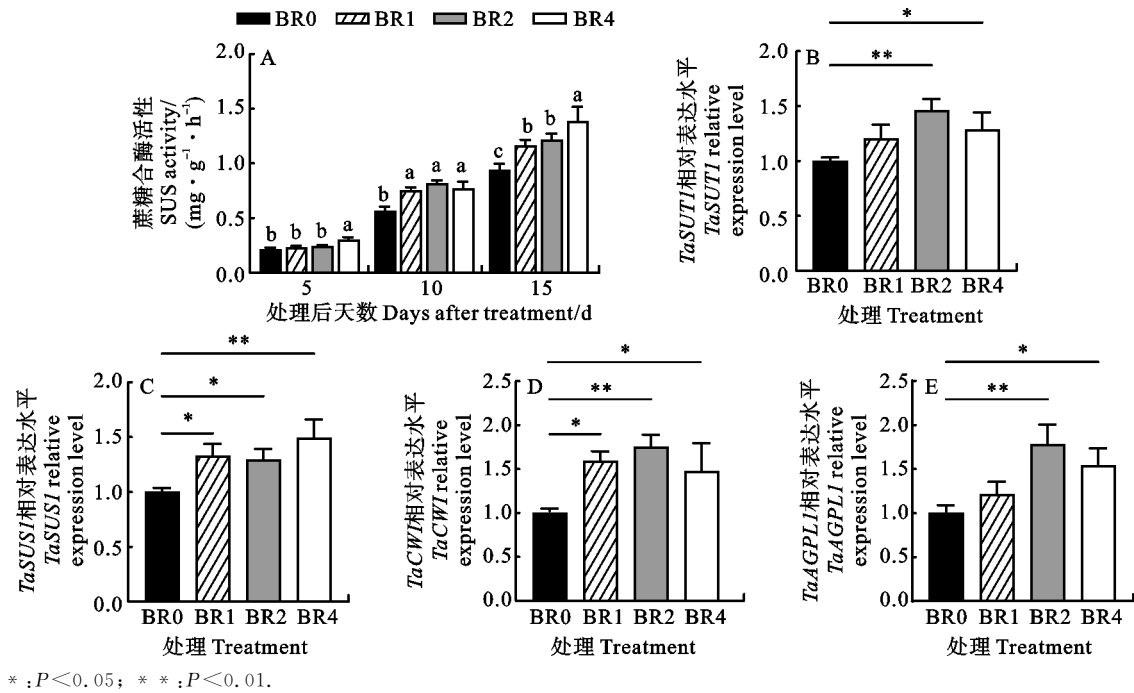


图 5 不同 BR 喷施浓度下小麦穗部蔗糖合成酶活性和糖代谢关键基因相对表达量的影响

Fig. 5 Effects of different BR concentrations treatments on sucrose synthase activity and relative expression levels of key glucose metabolism genes in wheat spike

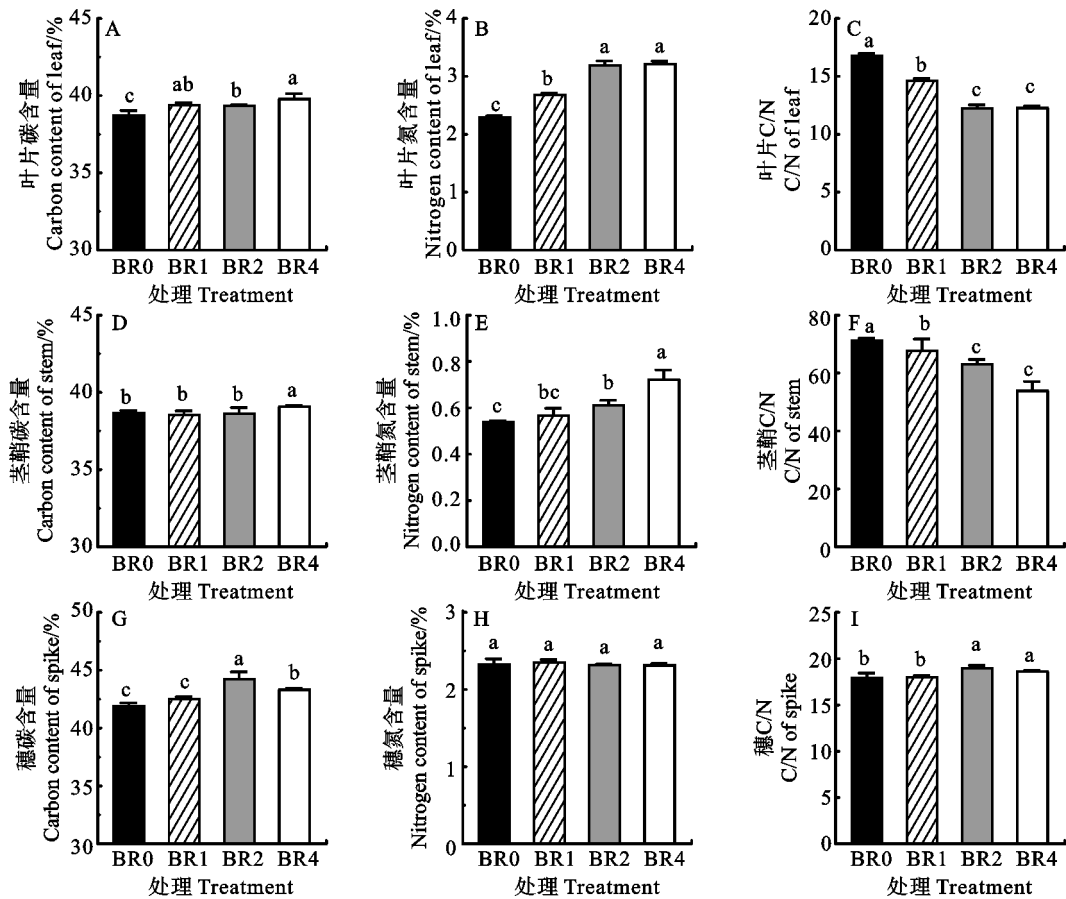


图 6 不同 BR 喷施浓度下小麦叶片、茎鞘和穗部的碳、氮积累量及碳/氮比

Fig. 6 Carbon and nitrogen accumulation and carbon/nitrogen in leaves, stems and sheaths, and spikes of wheat under different BR concentrations

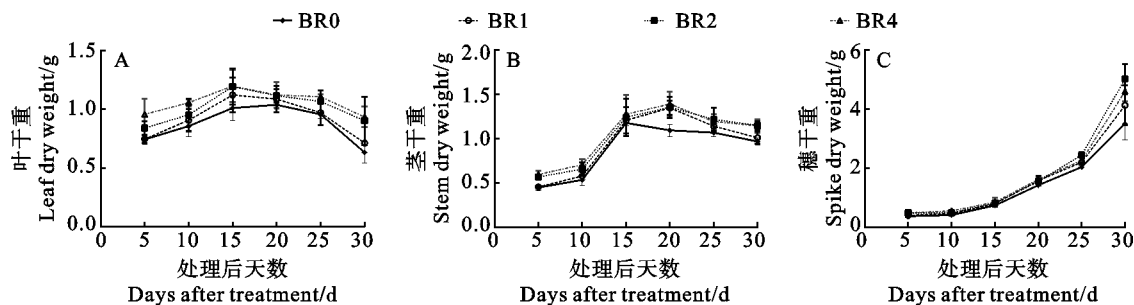


图 7 不同 BR 喷施浓度下小麦叶片、茎和穗部的干物质积累量的变化

Fig. 7 Changes of dry matter accumulation in leaves, stems and spikes of wheat under different BR concentrations

2.9 喷施外源 BR 对小麦穗器官内源激素含量及其比值的影响

喷施 BR 对小麦穗部 IAA 含量无显著影响；而 GA_3 含量随 BR 浓度升高显著增加，BR1、BR2 和 BR4 处理较 BR0 处理分别显著提高 6.85%、13.42%、21.54%；ABA 含量随 BR 浓度的升高

则呈先降后升的趋势，BR1 和 BR2 处理较 BR0 分别显著降低 13.61% 和 34.86%，BR4 处理较 BR0 处理有所下降，但差异不显著（图 8）。此外，IAA/ABA 和 GA_3 /ABA 值随 BR 浓度升高呈先降后升趋势，均在 BR2 处理下达峰值，较 BR0 处理分别显著提高 37.10% 和 42.71%。

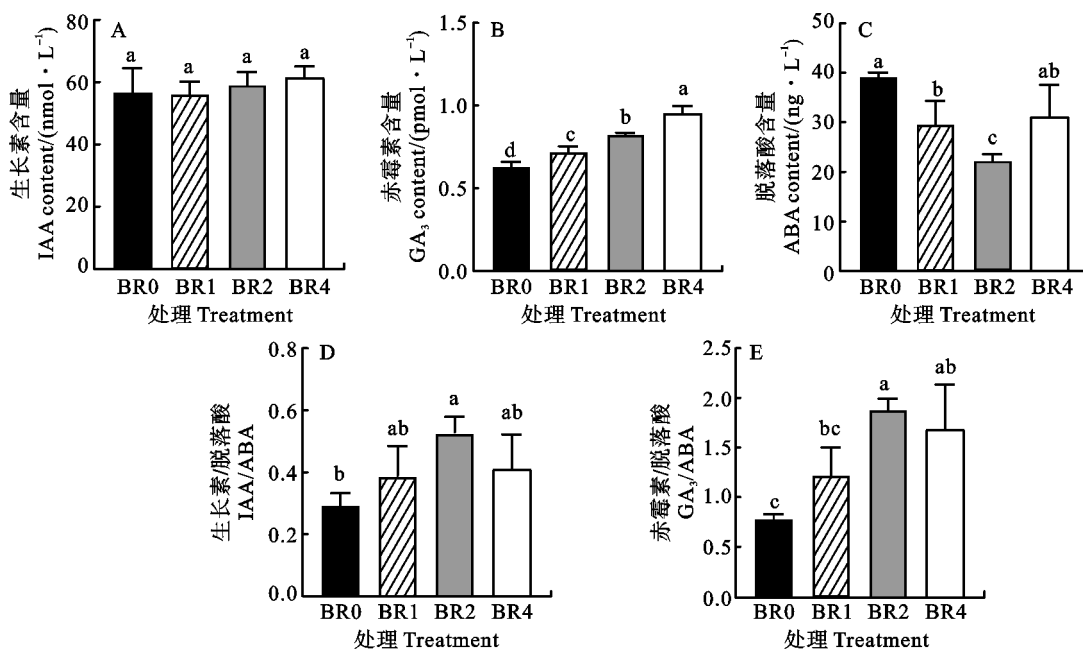


图 8 不同 BR 喷施浓度下小麦穗内源激素 IAA(A)、 GA_3 (B)、ABA(C) 含量及 IAA/ABA(D) 和 GA_3 /ABA(E) 比值

Fig. 8 Contents of endogenous hormones IAA(A), GA_3 (B), and ABA(C), and ratios of IAA/ABA(D) and GA_3 /ABA(E) in wheat spike treated with different BR concentrations

3 讨论

3.1 喷施外源 BR 对小花成粒及产量构成因素的影响

穗粒数是决定小麦产量的主要因素之一，其形成受每穗小穗数、每小穗小花数和小花结实率的共同影响^[26-27]，小花的结实率则主要取决于小花的存活率即小花退化率，因此减少小花退化率

是增加穗粒数并提升产量的关键^[28]。有研究表明，在胁迫条件下水稻幼穗中 BRs 含量的增加可以降低水稻小花的退化率^[29]。本研究中，喷施外源 BR 能够有效减少小花退化的数量，其中喷施 BR 后中部小穗和顶部小穗的退化小花数均较 BR0 处理减少，BR2 和 BR4 处理下基部小穗的退化小花数减少。同时，喷施 BR 后成熟期的穗粒数均显著提高，且在 BR2 处理下最大。由此说明

喷施外源 BR 能够通过缓解小花退化有效提高结实小花数量,从而增加穗粒数。在本研究中,喷施 BR 后,千粒重虽有一定程度的提升,但变化不显著。其原因可能是小麦穗部不同粒位籽粒的发育存在显著差异,远端小花发育形成的籽粒质量显著低于近端小花发育所形成的籽粒,而喷施 BR 主要通过提高近端小花发育进而增加穗粒数,但并未提升其籽粒的质量,因而对千粒重的提升不显著。

3.2 喷施外源 BR 对籽粒形成的影响

小麦籽粒的形成是光合产物和营养物质向穗部运输、分配并最终储存的过程。蔗糖合酶在可逆反应中催化蔗糖与二磷酸尿苷(Uridine diphosphate, UDP)转化为 UDP-葡萄糖和果糖^[30],为淀粉合成提供原料。在本研究中,喷施外源 BR 能够显著提升开花后穗部 SUS 活性,表明喷施 BR 能够促进蔗糖代谢,为籽粒淀粉合成供应更多的原料。小麦灌浆过程中蔗糖代谢受到多个基因的协同调控,其中 *TaSUT* 在营养物质向穗部运输和分配中发挥重要作用^[31], *TaSUS* 和 *TaCWI* 表达量的提高能促进蔗糖向葡萄糖和果糖的转化, *TaAGPL1* 正调节蔗糖进入胚乳并使其转化为 APD-葡萄糖^[32]。本研究表明,喷施外源 BR 能显著提升穗部 *TaSUT*、*TaSUS*、*TaCWI* 和 *TaAGPL1* 的表达量。同时,结合显微结构观察发现,花后 18 d BR2 和 BR4 处理的淀粉体和蛋白体的相对面积相较于 BR0 处理显著增大,推断喷施 BR 能够促进蔗糖代谢相关基因的表达,进而影响蔗糖的代谢和淀粉的合成。

3.3 喷施外源 BR 对小麦光合能力的影响

光合作用是光合同化物形成的基础。在小花退化高峰期,穗部与茎秆之间以及同一小穗不同粒位之间均存在明显的同化物竞争关系,当光合同化物供给不足时,弱势小花更易退化^[33]。研究发现,BR 可通过提高叶片的叶绿素含量、净光合速率、光化学效率,增强植物光合作用及 CO₂ 的利用效率,从而提高植物叶片的光合同化能力,促进植物的生长发育,最终增加作物产量^[34-35]。在本研究中,与 BR0 处理相比,BR2 和 BR4 处理显著提高顶展叶叶绿素 a 和 b 的含量、净光合速率和最大光化学效率,说明适宜浓度的 BR 能够有效提高顶展叶的叶绿素含量,同时提高了光能转化效率,进而提高顶展叶的光合速率。

3.4 喷施外源 BR 对小麦光合同化物的影响

蔗糖是光合同化物的主要运输形式之一,其

积累和分配对小花发育至关重要^[36]。本研究发现,喷施外源 BR 显著提高了小麦植株各生育时期的蔗糖总积累量,在喷施后 5 d 和 10 d 叶片中蔗糖含量下降,而穗部的蔗糖含量均显著增加,说明喷施 BR 能够促进顶展叶光合同化物从源器官到库器官的运输,为小花发育提供了充足的碳源基础。

可育小花数与穗部的碳、氮营养状况关系密切^[37-38]。有研究指出,在干旱胁迫下,喷施 14-羟基芸苔素甾醇(14-hydroxylated brassinosteroid)可降低叶片 C/N 比而提高穗部碳氮 C/N 比,从而促进同化物向穗部转运^[39]。本研究中,喷施外源 BR 能够提高小麦植株中总碳和氮含量,且 BR2 和 BR4 处理下叶片和茎鞘的 C/N 比降低,穗部的 C/N 比增加,说明喷施适宜浓度的 BR 不仅增强了营养物质的积累,还促进其从源器官向库的分配,为远端小花的发育和结实提供了更充足的物质基础。

3.5 外源喷施 BR 对小麦穗部内源激素的影响

穗部内源激素含量及其相互之间的平衡是影响小花退化的重要因素之一^[40]。在小花退化高峰期,过高的 IAA 含量会加剧小花退化^[41];ABA 含量升高会抑制花粉育性并限制弱势小花发育^[42];GA₃ 则通过促进细胞伸长和花器官发育提高结实率^[43]。维持较高的 GA₃/ABA、IAA/ABA 比值有利于增加可育小花数量^[44]。在本研究中,喷施外源 BR 对穗中 IAA 含量影响不显著,但显著提高了 GA₃ 含量,降低了 ABA 含量,从而提高 GA₃/ABA 和 IAA/ABA 的比值。这表明外源 BR 可以通过影响其他激素的含量并改变其平衡关系,从而影响小花的退化。

4 结论

喷施外源 BR 可以提升小麦顶展叶的净光合速率、最大光化学效率和叶绿素含量,增强光合同化物的积累,提升营养物质穗部转运的能力。此外,喷施外源 BR 增加了小麦植株的蔗糖含量,提高了穗部 SUS 活性,穗部蔗糖转运和代谢相关基因的表达量上调,从而促进蔗糖的转运和代谢,为籽粒灌浆提供了更多的物质基础。本研究条件下,0.2 mg · L⁻¹ 为 BR 最佳喷施浓度。

参考文献:

[1] GROTE U, FASSE A, NGUYEN TT, *et al.* Food security and

- the dynamics of wheat and maize value chains in Africa and Asia [J]. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 2021, 4: 617009.
- [2] TILLEY M S, HEINIGER R W, CROZIER C R. Tiller initiation and its effects on yield and yield components in winter wheat [J]. *Agronomy Journal*, 2019, 111(3): 1323.
- [3] BRINTON J, UAUY C. A reductionist approach to dissecting grain weight and yield in wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(3): 337.
- [4] LYNCH J P, DOYLE D, MCAULEY S, *et al.* The impact of variation in grain number and individual grain weight on winter wheat yield in the high yield potential environment of Ireland [J]. *European Journal of Agronomy*, 2017, 87: 40.
- [5] FERRANTE A, SAVIN R, SLAFER G A. Floret development of durum wheat in response to nitrogen availability [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(15): 4351.
- [6] 王兆龙. 小麦小花发育的生理基础及调控研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2000: 6.
WANG Z L. Physiological basis and regulation of floret development in wheat [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2000: 6.
- [7] 崔金梅, 郭天财. 小麦的穗. 小麦的穗[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 41.
CUI J M, GUO T C. Spike of wheat [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008: 41.
- [8] ZHANG Z, SUN W, WEN L Y, *et al.* Dynamic gene regulatory networks improving spike fertility through regulation of floret primordia fate in wheat [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(11): 3628.
- [9] ZHANG Z, LI J, HU N Y, *et al.* Spike growth affects spike fertility through the number of florets with green anthers before floret abortion in wheat [J]. *Field Crops Research*, 2021, 260: 108007.
- [10] 张家兴, 黄健博, 贾纹祺, 等. 外源 2,4-表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下大丁草种子萌发的影响[J]. 园艺与种苗, 2024, 44(10): 1.
ZHANG J X, HUANG J B, JIA W Q, *et al.* Effects of exogenous 2,4-epibrassinolide on seed germination of *Leibnitzia anandria* under NaCl stress [J]. *Horticulture & Seed*, 2024, 44(10): 1.
- [11] 胡娅晴. 油菜素内酯调控水稻碳代谢及籽粒灌浆的生理机制[D]. 长春: 吉林农业大学, 2024: 1.
HU Y Q. The physiological mechanism of brassinolide regulating carbon metabolism and grain filling in rice [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2024: 1.
- [12] TANVEER M, SHAHZAD B, SHARMA A, *et al.* 24-Epi-brassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 130: 69.
- [13] AVALBAEV A, FEDYAEV V, LUBYANOVA A, *et al.* 24-epibrassinolide reduces drought-induced oxidative stress by modulating the antioxidant system and respiration in wheat seedlings [J]. *Plants*, 2024, 13(2): 148.
- [14] 李勇, 王红光, 李瑞奇, 等. 表油菜素内酯对冬小麦产量及氮素吸收、积累和分配的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(2): 239.
LI Y, WANG H G, LI R Q, *et al.* Effect of epibrassinolide on grain yield, and absorption, accumulation and distribution of nitrogen in winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(2): 239.
- [15] LIANG Z M, LI J, FENG J Y, *et al.* Brassinosteroids improve the redox state of wheat florets under low-nitrogen stress and alleviate degeneration [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2025, 24(8): 2920.
- [16] RAZA M A S, IBRAHIM M A, DITTA A, *et al.* Exploring the recuperative potential of brassinosteroids and nano-biochar on growth, physiology, and yield of wheat under drought stress [J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 15015.
- [17] DING M Y, WANG L Y, SUN Y T, *et al.* Transcriptome analysis of brassinolide under low temperature stress in winter wheat [J]. *AoB Plants*, 2023, 15(2): plad005.
- [18] JIANG J J, ZHANG C, WANG X L. A recently evolved isoform of the transcription factor BES1 promotes brassinosteroid signaling and development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(2): 361.
- [19] 刘北城, 段剑钊, 戎亚思, 等. 外源 14-羟基芸苔素甾醇对冬小麦小花成粒及生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(7): 1143.
LIU B C, DUAN J Z, RONG Y S, *et al.* Effects of exogenous 14-hydroxybrassinolide on floret development into grain and physiological characteristics of winter wheat [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2022, 30(7): 1144.
- [20] HOU L, ZHANG A, WANG R, *et al.* Brassinosteroid regulates root development with highly redundant genes in hexaploid wheat [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(8): 1762.
- [21] MAGHSOUDI K, ARVIN M J, ASHRAF M. Mitigation of arsenic toxicity in wheat by the exogenously applied salicylic acid, 24-epi-brassinolide and silicon [J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2020, 20(2): 577.
- [22] 杨佳庆, 郝朵, 冉莉萍, 等. 花后低温条件下小麦颖果发育的显微结构观察[J]. 西北植物学报, 2022, 42(4): 578.
YANG J Q, HAO D, RAN L P, *et al.* Microstructural observation of caryopsis development in wheat at low temperature after anthesis [J]. *Northwest Botanical Acta*, 2022, 42(4): 578.
- [23] 努尔凯麦尔·木拉提, 杨亚杰, 帕尔哈提·阿布都克日木, 等. 小麦叶绿素含量测定方法比较[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(9): 156.
NURKAMIL MURALI, YANG Y J, PARHATI ABDUKERIM, *et al.* Comparative study on determination methods of chlorophyll content in wheat [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(9): 156.
- [24] BILSKA-KOS A, MYTYCH J, SUSKI S, *et al.* Sucrose

- phosphate synthase(PS), sucrose synthase(SUS) and their products in the leaves of *Miscanthus* $\times$ *giganteus* and *Zea mays* at low temperature [J]. *Planta*, 2020, 252(2): 23.
- [25] CAREY-FUNG O, BEASLEY J T, JOHNSON A A T. Annotation and molecular characterisation of the *TaIRO3* and *TaHRZ* iron homeostasis genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Genes*, 2021, 12(5): 653.
- [26] ZHENG C, ZHU Y, WANG C, GUO T. Wheat grain yield increase in response to pre-anthesis foliar application of 6-benzylaminopurine is dependent on floret development [J]. *PLoS One*, 2016, 11(6): 4889.
- [27] SIBONY M, PINTHUS M J. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Annals of Botany*, 1988, 61(4): 473.
- [28] WEN L Y, LIU Y Q, ZHOU B J, et al. Differences between two wheat genotypes in the development of floret primordia and contents of pigments and hormones [J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(4): 1196.
- [29] ZHANG W Y, HUANG H H, ZHOU Y J, et al. Brassinosteroids mediate moderate soil-drying to alleviate spikelet degeneration under high temperature during meiosis of rice [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(4): 1340.
- [30] BAROJA-FERNÁNDEZ E, MUÑOZ F J, SAIKUSA T, et al. Sucrose synthase catalyzes the *de novo* production of AD-Pglucose linked to starch biosynthesis in heterotrophic tissues of plants [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2003, 44(5): 500.
- [31] LIANG X G, GAO Z, FU X X, et al. Coordination of carbon assimilation, allocation, and utilization for systemic improvement of cereal yield [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1206829.
- [32] MUKHERJEE S, LIU A H, DEOL K K, et al. Transcriptional coordination and abscisic acid mediated regulation of sucrose transport and sucrose-to-starch metabolism related genes during grain filling in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Science*, 2015, 240: 143.
- [33] GUO Z F, SCHNURBUSCH T. Variation of floret fertility in hexaploid wheat revealed by tiller removal [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(19): 5945.
- [34] 李蒙, 束胜, 郭世荣, 等. 24-表油菜素内酯对樱桃番茄光合特性和果实品质的影响 [J]. *西北植物学报*, 2015, 35(1): 138.
- LI M, SHU S, GUO S R, et al. Effect of 24-brassinolides on photosynthetic characteristics and fruit quality of cherry tomato [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(1): 138.
- [35] XIA X J, HUANG L F, ZHOU Y H, et al. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus* [J]. *Planta*, 2009, 230(6): 1185.
- [36] XU S M, BRILL E, LLEWELLYN D J, et al. Overexpression of a potato sucrose synthase gene in cotton accelerates leaf expansion, reduces seed abortion, and enhances fiber production [J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(2): 430.
- [37] ZHANG Z, LI Y J, WU Y X, et al. A dynamic regulation of nitrogen on floret primordia development in wheat [J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(1): 271.
- [38] 文祥朋, 任伟, 孙克刚, 等. 不同穗型小麦小花发育过程中幼穗内同化物分配与穗粒数的关系 [J]. *江西农业学报*, 2017, 29(8): 11.
- WEN X P, REN W, SUN K G, et al. Relationship between photosynthate distribution in young ear at floret development stage and grain number per ear of different ear-type wheat varieties [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2017, 29(8): 11.
- [39] 刘北城, 张艳艳, 戎亚思, 等. 干旱胁迫下喷施 14-羟基芸苔素甾醇对冬小麦穗花发育及碳氮代谢的调控 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(6): 1004.
- LIU B C, ZHANG Y Y, RONG Y S, et al. Regulation of spraying 14-hydroxylated brassinosteroid on spike and fertile floret development and carbon and nitrogen metabolism of winter wheat under drought stress [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2021, 27(6): 1004.
- [40] 王兆龙, 曹卫星, 戴廷波. 小麦小花两极分化中内源植物激素与糖氮含量的变化特征 [J]. *作物学报*, 2001, 27(4): 447.
- WANG Z L, CAO W X, DAI T B. Changes of endogenous plant hormones and soluble sugars and proteins during floret development and degeneration in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(4): 447.
- [41] 魏育明, 郑有良. 内源激素对小麦可育小花数的调控 [J]. *四川农业大学学报*, 1998, 16(3): 289.
- WEI Y M, ZHENG Y L. The regulation of phytohormone in determination of fertile floret number in wheat [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 1998, 16(3): 289.
- [42] SUN W, LU C J, WEN L Y, et al. Low sucrose availability reduces basal spikelet fertility by inducing abscisic acid and jasmonic acid synthesis in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(7): 1967.
- [43] ZHANG J K, ZONG X F, YU G D, et al. Relationship between phytohormones and male sterility in thermo-photo-sensitive genic male sterile (TGMS) wheat [J]. *Euphytica*, 2006, 150(1): 241.
- [44] 刘北城. 外源 14-羟基芸苔素甾醇对冬小麦穗花发育与结实的影响 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2021: 2.
- LIU B C. Effects of exogenous 14-hydroxy brassinosterol on floret development and grain setting of winter wheat [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2021: 2.