

# 小麦茎秆结构和细胞壁化学成分对抗压强度的影响

王 健 朱锦懋 林青青 李晓娟 滕年军 李振声  
李 滨 张爱民 林金星 \*

(中国科学院植物研究所光合作用与环境分子生理学重点实验室, 北京 100093; 福建师范大学生命科学学院, 福州 350007;  
中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101. \* 联系人, E-mail: linjx@ibcas.ac.cn)

**摘要** 应用光学显微镜、紫外分光光度计和傅立叶红外光谱(Fourier transform infrared spectroscopy, FTIR)等技术, 对小偃 54, 8602 和小偃 81 三个不同小麦品种茎秆的形态、解剖特征和细胞壁化学组分与茎秆抗压强度相关关系进行研究。在 3 个小麦品种茎秆结构的比较观察中, 茎秆外径、横切面上不同组织比例以及两种不同类型维管束的数目等参数均有很大差异。化学组分分析显示, 小偃 81 的纤维素含量最高, 而木质素含量介于另外两个品种之间。对茎秆抗压强度的分析表明, 小偃 81 的抗压强度最高。最后通过对上述特征的相关分析揭示, 茎秆外径和壁厚之比、厚壁组织比例、单位面积上大维管束平均数目和纤维素含量是影响小麦品种茎秆机械强度的 4 个主要因素。因此, 在选育小麦抗倒伏品种时, 应特别重视茎秆的上述 4 个主要特征。

**关键词** 小麦 茎秆 维管束 纤维素 木质素 抗压强度

茎是植物体的重要器官之一, 担负着输导和机械支持作用, 并兼有贮藏和繁殖的功能。小麦等禾谷类作物的茎秆多为中空, 具多个节和节间, 靠近基部的节间通常较短而壁厚, 上部节间较长而壁薄。茎秆节间横切面的结构由内向外由髓腔、薄壁组织、维管束、厚壁组织和表皮等部分组成。在横切面上维管束散落成内外两轮, 位于表皮下面的小维管束嵌埋在厚壁组织中, 而内轮大维管束则被包埋于薄壁组织间, 维管束的周围的维管束鞘和表皮下的厚壁组织均由纤维细胞构成。

有些禾谷类作物的品种, 由于茎秆机械强度较差, 从而导致茎秆的倒伏, 使谷物的收获质量和数量大为降低<sup>[1]</sup>。因此, 在谷物育种中, 通常将提高茎秆的机械强度作为重要的育种目标之一。

有关禾谷类作物茎秆强度与抗倒伏关系的研究, 以往已有不少报道, 其中多集中在茎秆的形态与结构特征<sup>[2~6]</sup>, 生理与发育机制<sup>[5]</sup>及其抗倒伏强度测定技术的研究<sup>[7,8]</sup>等方面。而关于茎秆细胞壁化学组分与茎秆机械强度关系的研究, 目前尚不多见<sup>[9,10]</sup>。本文以小麦新品种小偃 81 及其亲本小偃 54 和 8602 为研究对象, 对其茎秆形态、结构特征和细胞壁化学组分含量, 以及茎秆的抗压能力等进行比较研究, 并利用相关分析进一步阐明了细胞壁化学组分与茎秆机械强度的关系, 旨在细胞生物学水平上, 深入探讨决定小麦茎秆抗压能力高低的几个重要影响因素, 从

而为提高小麦抗倒伏性能的育种工作提供理论依据。

## 1 材料与方法

( ) 实验材料。选用小偃 81 及其亲本小偃 54 和 8602 等 3 个不同基因型的小麦品种, 其中小偃 81 是中国科学院遗传与发育生物学研究所 705 研究组选育的适于在高肥地种植的高产、优质和抗倒新品种, 已在我国黄淮麦区推广种植; 小偃 54, 属于中早熟、中矮秆、能高效利用水肥、抗逆性强的优质小麦品种; 8602 为茎秆较粗壮、旗叶直立转披、丰产性好的品种。实验材料于 2004 年 9 月 28 日种植于中国科学院遗传发育生物学研究所北京昌平的试验田中, 2005 年 5 月 1 日前取样。选取茎秆基部往上数第二个节间, 一部分材料保存于甲醇中, 用于检测抗压强度, 一部分材料用于其他指标的测量。

( ) 形态、解剖特征分析。以 3 个小麦品种茎秆的倒二节间作为分析材料, 分别取节间中部作徒手切片, 切片厚度约为 20 μm。切片置于带有数码相机(JVC, TK1280E, 日本)的光学显微镜(Olympus, BH2 REC, 日本)下进行观察, 并用成像分析系统(Leica, Qwin, 英国)统计和分析。在显微镜下观测茎秆外径和壁厚、大小维管束数目和各种组织比例等, 并进行统计和分析。

( ) 组织化学染色。对茎秆细胞壁木质素的组织化学定位, 系采用 Wiesner 反应法<sup>[11]</sup>。具体步骤为: 选取小麦茎秆的新鲜徒手切片(约 20 mm), 先在 2% 的

间苯三酚溶液中孵育2 min(间苯三酚溶于95%酒精溶液中),再用50%盐酸封片.在3CCD(charge-coupled device)彩色相机(DXC-390p; Sony, 日本)下拍照.纤维素的组织化学染色方法<sup>[9]</sup>为:徒手切片用0.005%水溶性calcofluor染色(fluorescent brightener 28; Sigma)2 min,之后在荧光显微镜(Axioskop 40, 德国)下观察,拍照.采用的激发和阻断滤色镜分别为FT365和LP420.

( )傅立叶红外光谱学(Fourier transform infrared spectroscopy, FTIR)分析.分别将3个小麦品种的倒二节茎秆剪碎,加入液氮并研磨成细粉状,再将粉末置于低温的磷酸缓冲液(50 mmol/L, pH 7.2)中漂洗5次,在70℃条件下用70%酒精抽提2次,每次1 h,真空干燥后,将抽出的细胞壁物质<sup>[9]</sup>进行FTIR分析.

用Nicolet Magna-750 FTIR光谱仪(Nicolet Corp., 日本)记录FTIR光谱.碲镉汞(mercury cadmium telluride, MCT)检测器需用液氮预冷,样品置于带有红外显微镜(Nicolet NicPlan IR microscope)装置的BaF<sub>2</sub>(barium fluoride window)上,光谱分辨率4 cm<sup>-1</sup>,光谱收集范围为100×100 μm,测量范围2000~800 cm<sup>-1</sup>,扫描次数64次;取相应吸收波峰(wave numbers, cm<sup>-1</sup>),用Excel作图并分析,Y轴数据设为相对吸光度(absorbance).每个品种收集3次光谱并平均,基线校准,以平均数作为光谱强度分析.

( )纤维素和木质素含量的测定.小麦茎秆中纤维素含量的分析步骤<sup>[12]</sup>为,将茎秆倒二节剪碎,依上述方法<sup>[9]</sup>加入液氮并研磨成粉末,抽提过后的细胞壁材料进行蒽酮反应,用Whatman 3 mm滤纸作为标

准物,测量纤维素含量.木质素含量的检测,先将材料研磨成粉末,用甲醇抽提4次后真空干燥,依据方法<sup>[13]</sup>进行测定.

( )抗压强度的测定<sup>[14]</sup>.测量仪器为中国纺织研究所提供的电子强力机(Intron-4469, England).为了避免样品间的差异,每个小麦品种的茎秆分别重复测量5次,并取其平均值.

( )统计分析.用Statistica 6.0软件对数据进行差异性分析(95%置信区间)和相关分析.其中相关分析系将不同品种小麦茎秆结构特征和细胞壁化合物含量等各项指标分别与茎秆的抗压强度进行相关分析.

## 2 结果

### 2.1 不同品种小麦茎秆形态与解剖特征

将经过Wiesner染色后的切片置于光学显微镜下观测,所得数值如表1.从表1可见,小偃54和8602的茎秆外径分别较小偃81大13%和9%;而小偃54的茎秆壁厚较小偃81小15%,8602和小偃81两者无显著差异(图1).三者茎秆壁厚与外径之比,依次为:小偃81>8602>小偃54.

3个小麦品种茎秆横切面的结构基本相同,即由外至内分别为表皮、厚壁组织、薄壁组织和维管束等部分组成(图1).但茎秆横切面中上述各部分的比例在3个品种间差别较大,小偃81的厚壁组织比例为16.45%,8602仅为10%,而小偃54较小偃81少了37%.大维管束数目以小偃54最多,小偃81和8602较少,在3个小麦品种中,小维管束的数目则无显著差异.因此,在茎秆横切面上维管束的总数仍以小偃

表1 不同小麦茎秆结构特征的比较<sup>a)</sup>

	小偃81	小偃54	8602
外径厚/mm	1.74±0.11	1.97±0.16 **	1.90±0.17 *
内壁厚/mm	0.80±0.09	0.68±0.12 **	0.81±0.14 ns
内壁/外径	0.46±0.04	0.34±0.05 **	0.43±0.07 *
厚壁组织(%)	16.45±2.05	10.33±3.05 **	14.7±3.00 *
机械组织(%)	8.63±1.38	7.00±1.90 **	8.90±2.69 *
薄壁组织(%)	74.92±10.72	82.67±12.27 **	76.40±14.44 *
大维管束	29.33±2.42	34.00±3.30 *	26.17±3.76 ns
小维管束	22.50±4.46	26.75±5.12 ns	20.00±4.43 ns
总维管束	51.83±4.17	60.75±4.83 **	46.17±1.60 *
单位面积大维管束数	4.29±0.35	4.17±0.43 *	3.39±0.56 **
单位面积小维管束数	3.40±0.64	3.88±0.67 ns	2.61±0.66 *
单位面积总维管束数	7.69±0.60	8.76±0.63 *	6.01±0.24 **

a) \*\*示P<0.01, \*示P<0.05, ns示P=0.05

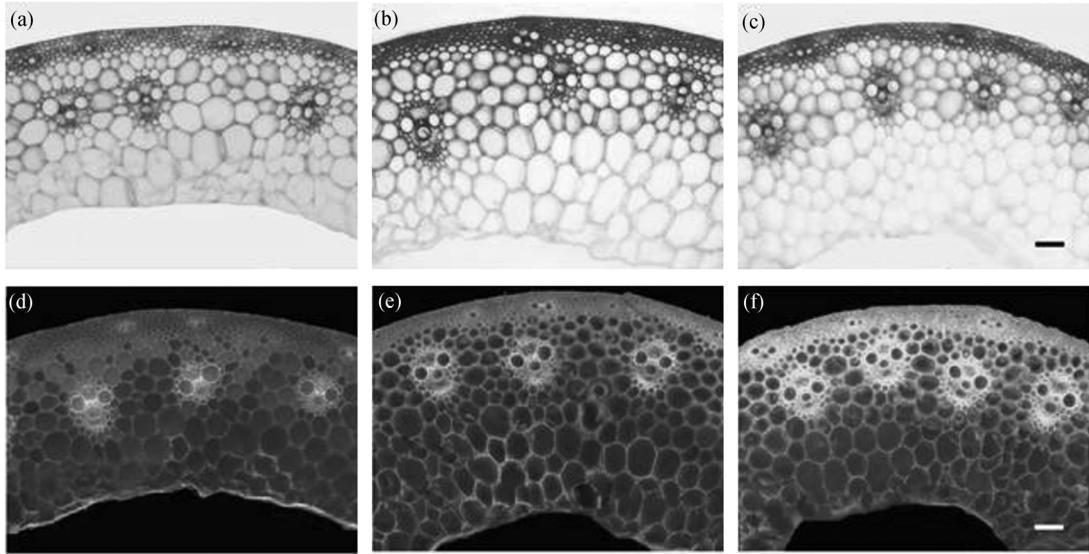


图 1 小偃 54 (a, d)、8602 (b, e) 和小偃 81 (c, f) 的横切面的 Wiesner 染色和 Calcofluor 荧光标记  
(a)~(c) 示 Wiesner 染色后木质素在小麦茎秆横切面上的细胞定位, 其中 8602 (b) 木质素含量最高; (d)~(f) 示 Calcofluor  
染色后纤维素的细胞定位, 其中以小偃 81(f) 纤维素含量最高。标尺=100  $\mu\text{m}$

54 为最多, 较小偃 81 多 17%, 而 8602 的维管束总数少, 仅占小偃 81 的 89%。但值得注意的是, 虽然小偃 81 的小维管束数目和大小维管束的总数均小于小偃 54, 但其单位面积(每平方毫米)大维管束数目最多, 约为 4.29 个/ $\text{mm}^2$ (表 1)。

## 2.2 茎秆细胞壁的组织化学定位与化学成分分析

( ) 不同品种木质素的组织化学显色分析。通过组织化学技术可以检测出小麦茎秆组织中细胞壁木质素含量的差异(图 1)。在茎秆横切面上所有厚壁组织、维管束鞘和导管等细胞壁均和间苯三酚-盐酸反应, 呈现出明显的樱红色。除此之外, 基本薄壁组织的细胞壁由内向外也逐渐显示出由浅至深的红色(图 1(a)~(c))。比较 3 种不同小麦品种茎秆中木质素含量的差异, 结果表明, 8602 有着明显的深红色(图 1(b)), 它与小偃 54 和小偃 81(均呈淡红色)比较更为显著(图 1(a)和(c))。

检测小麦茎秆横切面上纤维素的分布情况, 结果发现整个横切面的各种组织上均有纤维素的分布, 但荧光强度不均一, 在维管束区域尤为强烈(图 1(d)~(f))。此外, 通过比较不同小麦茎秆横切面的纤维素荧光, 观察到荧光强度强弱依次为: 小偃 81 最强(图 1(f)), 8602 次之(图 1(e)), 而小偃 54 最弱(图 1(d))。

( ) 不同小麦品种茎秆细胞壁的傅立叶红外光

谱(FTIR)分析。3 个不同基因型小麦品种的茎秆细胞壁物质经 FTIR 检测结果, 其光谱的波峰趋势大体相似, 与之化合物相关的波峰位置多位于 1800~800  $\text{cm}^{-1}$  处(图 2)。有关分子组成的官能团主要体现在: 1747 (羰基 C=O)、1668 (酰胺 键)、1612 (木质素有关的芳香环, 可能是阿魏酸)、1516 (芳香骨架的振动)、1462 (木质素)、1425 (木质素)、1381 (CH 键)、1320 (木质素)、1246 (酰胺 键)、1163 (芳香环相关基团)、1059 (CHO) 和 899  $\text{cm}^{-1}$  (CHO)<sup>[15-18]</sup>。但它们仍有一些细微的区别(图 2)。例如, 在 1200~900  $\text{cm}^{-1}$  主要为多糖吸收峰的相关区域<sup>[19]</sup>, 可以观察到 3 个品种有关波峰强度和上升趋势的微小差异。另外, 8602 与其他两个品种相比, 它在 1510 和 1595  $\text{cm}^{-1}$  处呈现出明显的吸收峰, 这 2 个峰是木质素或者类似木质素的基团特征峰。通常 1504 与 1595  $\text{cm}^{-1}$  的比值越高, 木质素的结构交联越为致密<sup>[18]</sup>。在对木质素吸收峰强度的定量分析后发现, 小偃 54 和小偃 81 中 1504 与 1595  $\text{cm}^{-1}$  的比值仅占 8602 的 56% 和 97%(表 2)。

通过对 3 种小麦品种茎秆的差谱进行分析时发现, 绝大多数波峰都显示出差异。例如, 8602 与小偃 54 及小偃 81 相比, 前者茎秆细胞壁具较多的木质素或类似木质素物质(吸收峰位于 1320, 1427, 1462, 1506 和 1597  $\text{cm}^{-1}$ ), 但纤维素(吸收峰位于 1128,

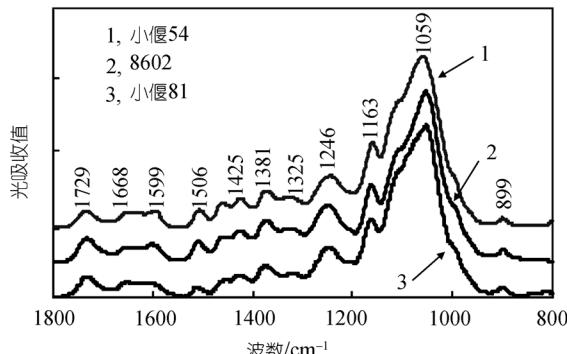


图 2 不同小麦茎秆细胞壁 FTIR 光谱  
趋势大致相同,但在细微处也有所差异

表 2 3 种不同小麦茎秆细胞壁木质素吸收峰的比较<sup>a)</sup>

样本	1504 cm <sup>-1</sup> 木质素吸收峰强度	1596 cm <sup>-1</sup> 木质素吸收峰强度	1504 cm <sup>-1</sup> 与 1595 cm <sup>-1</sup> 的吸收比
小偃 81	0.1068	0.1017	1.0501
小偃 54	0.0475	0.0782	0.6074
8602	0.1147	0.1062	1.0800

a) 数值为分离出的 FTIR 波峰强度的平均值。数值显示 8602 木质素含量最高

1336 和 1379 cm<sup>-1</sup>) 等多糖含量较少。同时, 小偃 81 和小偃 54 在多糖以外的多数相关吸收峰之间, 差异显著高于小偃 81 和 8602 之间的差异。另外, FTIR 差谱也显示, 3 种小麦品种茎秆之间果胶及蛋白质相关吸收峰的差异很小(1082 和 1045 cm<sup>-1</sup>, 图 3)。

( ) 茎秆细胞壁的纤维素和木质素含量。木质素对于细胞壁有着不容忽视的支持作用, 同时纤维素在维持茎秆机械强度作用中也是颇有争议的化合物之一。通过对 3 种不同基因型小麦茎秆细胞壁纤维素含量的测定表明, 小偃 81 的纤维素含量为 21.61%, 显著高于小偃 54 (8.16%) 和 8602 (19.72%)。Klason 木质素的含量以 8602 最高, 为 20.60%, 而小偃 54 和小偃 81 木质素含量仅具 13.61% 和 20.02% (图 4)。

### 2.3 小麦茎秆抗压强度

小麦茎秆抗压强度为衡量抗倒伏能力的重要指标之一。如图 5 所示, 在 3 个不同小麦品种茎秆的抗压能力比较中, 小偃 81 的平均抗压强度显著高于小偃 54 和 8602, 其茎秆的折断压力为 4.97 N, 较另外 2 个小麦品种分别高 1.93 和 1.66 N。

### 2.4 相关分析

通过对 3 种不同小麦品种茎秆的形态、解剖特征、细胞壁化学成分以及抗压强度等各项指标的相关

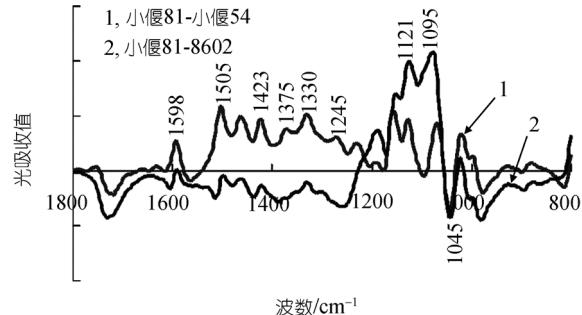


图 3 小偃 81 与小偃 54 的差谱及小偃 81 与 8602 的差谱图  
小偃 81 与小偃 54 相比, 木质素和纤维素含量高, 而与 8602 相比, 纤维素差异更大, 但木质素含量低于 8602

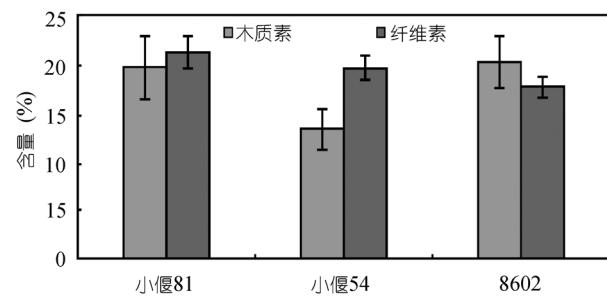


图 4 不同品种小麦茎秆抽提出的细胞壁中纤维素和木质素含量(每克细胞壁所含的毫克化合物)  
木质素以 8602 最高, 而纤维素以小偃 81 最高

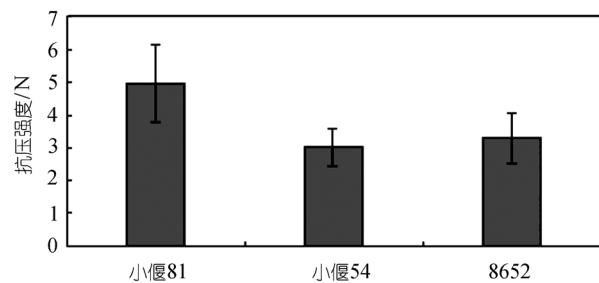


图 5 不同品种小麦茎秆抗压强度  
小偃 81 抗压强度显著高于小偃 54 和 8602

分析表明(表 3), 茎秆横切面上的厚壁组织与其抗压强度有最大相关性,  $R = 0.8043$ , 而茎秆外径、薄壁组织比例、单位面积上总维管束数目和横切面上各种维管束数目与茎秆抗压强度均呈现负相关。其中最高的负相关存在于茎秆外径与薄壁组织比例这两个指标。茎秆壁厚与外径之比与其抗压强度明显呈正相关( $R = 0.7806$ ), 较茎秆壁厚( $R = 0.5513$ )更高。同时, 茎秆横切面上大维管束、小维管束和总维管束数目均呈现负相关, 然而单位面积上的大维管束数目却显示正相关。此外, 值得注意的是, 茎秆细胞壁的木质素

表 3 小麦茎秆结构特征、细胞壁化合物含量与抗压强度相关性

指标	R(相关系数)
外径厚 (mm)	-0.9853
内壁厚 (mm)	0.5513
内壁/外径	0.7806
厚壁组织 (%)	0.8043
机械组织 (%)	0.4981
薄壁组织 (%)	-0.7406
大维管束	-0.2381
小维管束	-0.2745
总维管束	-0.2551
单位面积大维管束数	0.4944
单位面积小维管束数	0.0105
单位面积总维管束数	-0.0022
木质素 (%, 质量比)	0.5466
纤维素 (%, 质量比)	0.7637

含量与茎秆抗压强度的正相关性( $R = 0.5466$ )低于纤维素含量( $R = 0.7637$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 小麦茎秆形态与解剖特征对抗压强度的影响

禾谷类作物茎秆的抗倒伏能力与茎秆的长度、节数、重量以及密度等特征有关<sup>[8,20,21]</sup>, 同时还与茎秆外径、壁厚等指标密切相关<sup>[14]</sup>。一些研究者认为, 小麦茎秆的倒伏与其秆壁厚度呈显著正相关<sup>[22]</sup>。因而, 在禾谷类作物抗倒伏品种的选育中, 通常将较粗的茎秆外径和较厚的秆壁, 作为重要的选择特征<sup>[5,23,24]</sup>。但在燕麦和大麦中, 随着茎秆外径增加, 茎秆强度反而相应降低<sup>[25,26]</sup>。不同基因型大麦和水稻的研究<sup>[8,14]</sup>结果显示, 茎秆的外径等形态学特征, 可能不是影响茎秆机械强度的主要因子。本研究结果显示, 就茎秆外径而言, 高产小麦品种小偃 81 与小偃 54, 8602 相比并没有显著突出, 但其茎秆壁厚则显著大于小偃 54, 而与 8602 接近。如果对 3 个品种的茎秆壁厚与外径之比进行比较分析, 则可以看出小偃 81 显著高于其他 2 个品种。由上可见, 在评价茎秆机械强度时, 茎秆的壁厚与外径之比可能是首选的并且可信的形态指标。

纤维细胞普遍存在于维管束组织和厚壁组织之中, 它们对植物机械特性的增强起到重要作用<sup>[27]</sup>。在水稻正常和易折断的茎秆中, 厚壁组织和维管束等机械组织被认为是不同机械强度茎秆之间主要的差别<sup>[9]</sup>。据研究报道, 在拟南芥缺乏维管束间纤维的突

变体(*ifl1*)中, 植株无法直立, 且易受压力的破坏, 从而导致茎的抗压强度发生明显变化<sup>[20]</sup>。与前人<sup>[2,28]</sup>提出的玉米茎秆中单位面积维管束数目影响倒伏能力略有不同的是, 在本研究中, 3 个小麦品种茎秆大维管束的总数和维管组织比例无明显差异(表 1)。而单位面积大维管束数目统计结果显示, 小偃 81 显著高于其他 2 个品种。此外, 小偃 81 厚壁组织比例也显著大于小偃 54 和 8602。由此可以认为, 单位面积大维管束数目和厚壁组织比例对茎秆抗压强度有显著影响, 而小维管束的数目对茎秆抗压强度似无显著的作用。

#### 3.2 小麦茎秆细胞壁纤维素和木质素含量对抗压强度的影响

植物细胞壁具有强大的纤丝网状结构, 可为细胞、组织甚至整个植物体提供机械支持作用<sup>[9]</sup>, 细胞壁包括微纤丝构成的纤维素和大量聚合体构成的基质, 如多聚半乳糖(PGA)、半纤维素、蛋白质和包括木质素在内的酚类物质等<sup>[29,30]</sup>。对于细胞壁化合物的含量测定多用传统化学分析方法, 近年来探针技术、气相色谱-质谱(GC-MS)、高效液相色谱(HPLC)多见于细胞中化合物分析, 但是以上分析方法耗时费力<sup>[31]</sup>, 所以我们选用傅立叶红外光谱学(FTIR)技术来对细胞壁化学组分进行快速、高效的分析。

FTIR技术不仅广泛用于植物细胞壁化合物的分析上<sup>[15,19]</sup>, 而且还可用于不同品种茎秆细胞壁成分<sup>[8]</sup>及不同茎秆抗压强度影响<sup>[32]</sup>的比较研究上。在FTIR的检测中, 某些波峰的缺失或强度的差异可精确反应出化合物的种类与数量的区别。本文应用FTIR技术, 比较分析了 3 个不同基因型小麦品种茎秆细胞壁化合物成分。细胞壁的木质素含量可以粗略的用 1505 与 1595  $\text{cm}^{-1}$  的比值衡量, 因为这 2 个吸收峰是木质素或者类似木质素结构物质的特征峰<sup>[16,18]</sup>。本研究通过对木质素的特征峰分析发现, 小偃 81 茎秆细胞壁中木质素或者类似木质素结构物质含量介于小偃 54 和 8602 之间; 通过差谱分析得到的IR正负峰则表明, 小偃 81 的纤维素含量显著地高于其他 2 个品种。但是有研究明确指出, 并非所有木质素组分都与茎秆机械强度相关, 所以木质素含量并不一定是机械特性的直接指标<sup>[33]</sup>。另外, 在大麦和水稻正常茎秆与易折断茎秆的化学成分比较结果也显示, 抗压强度大的品种, 细胞壁中木质素含量较低, 而纤维素含量相应较高<sup>[9,34]</sup>。本研究进一步证实, 茎秆细胞壁中纤维素含量对增加茎秆抗压强度的作用大于木质

素含量。

### 3.3 小麦茎秆形态解剖特征和化学组分与茎秆强度的相关分析

茎秆抗压强度是一个综合指标, 可做为作物抗倒伏能力的直接证据。影响植物茎秆强度的因素很多, 其中包括形态、解剖特征和细胞壁化合物等<sup>[20,35]</sup>。据报道<sup>[14,34]</sup>, 大麦茎秆强度仅与茎秆横切面上细胞壁的面积及其纤维素含量相关, 而与茎秆的其他形态特征无显著关系。茎秆强度同时还受茎秆高度、粗细和壁厚影响<sup>[36]</sup>。王群瑛等人<sup>[2]</sup>认为, 茎秆内厚壁组织比率、维管束数目、薄壁细胞的木质化程度与抗倒伏密切相关。最近, Li 等人<sup>[9]</sup>通过分析水稻变种 BC1, 发现其茎秆抗压强度是受形态特征和细胞壁化合物的影响。这些不同结论的产生未必是结果的误差, 相反地这些不同结论恰好说明, 不同类型的抗倒伏品种不能用统一的模式来说明。秆粗与秆细, 秆壁厚与秆壁薄, 实心与中空的品种可能有不同的适应方式, 这在品种选育中应该给予特别注意。

另外, 过去的报道基本上是从定性的角度来描述茎秆各种形态、解剖特征和化学组分与茎秆强度的相关关系, 而很少有应用各种特征参数系统的进行比较和分析。本研究对 3 个小麦品种茎秆各种形态、解剖特征和化学组分的参数与其抗压强度相关性进行了分析。结果显示, 茎秆抗压强度与茎秆秆壁的厚度、茎秆壁厚与外径之比, 厚壁组织面积比例、维管束面积比例、单位面积上大维管束数目, 纤维素和木质素含量密切正相关, 其中以厚壁组织比例、茎秆壁厚与外径之比、单位面积上大维管束数目和纤维素含量较为显著。茎秆厚壁组织比例、茎秆壁厚与外径之比和单位面积上大维管束数目都说明具有纤维细胞的机械组织是提高抗压强度的关键因素。鉴于大多数禾本科植物茎秆具有中空的特性, 在小麦的常规育种过程中, 除了强调机械组织的比率外, 不能一味地追求茎秆直径的粗细, 而应该更加注重茎秆壁厚与外径的比率。尽管以往研究认为, 木质素对于维持茎秆机械强度具有明显的作用<sup>[10,37]</sup>, 但本研究所得出的结论正与上述相反, 认为纤维素的作用大于木质素的作用。其原因可能是纤维素为细胞壁最主要的化合物, 它是由成千上万条以微纤丝为基本单位构成的网状结构, 对细胞壁的机械支持特性具有不容忽视的作用。

### 4 结论

本研究通过对 3 种不同基因型小麦茎秆的抗压强度进行实测比较, 并将传统研究手段与现代技术(FTIR)相结合, 对茎秆结构特征与细胞壁化合物进行研究。通过相关分析证实, 小麦茎秆抗压强度高的品种小偃 81, 其茎秆壁厚与外径之比较高、厚壁组织比例大、单位面积大维管束平均数目多和纤维素含量高。这些特征可能是小麦抗倒伏品种选育的重要指标。

致谢 感谢北京大学 FTIR 实验室翁诗甫教授在 FTIR 分析方面提供的帮助; 感谢中国科学院植物研究所发育中心实验室的陈凌凤老师在紫外分光光度计使用上给予的帮助; 感谢中国纺织科学研究院检验中心王宝军工程师在电子强力机使用上给予的支持。本工作为国家自然科学基金(批准号: 30330390)和国家杰出青年基金(批准号: 30225005)资助项目。

### 参 考 文 献

- Berry P M, Spink J H, Griffin J M, et al. Research to understand, predict and control factors affecting lodging in wheat. Home-Grown Cereals Authority Research Project No. 169. HGCA, London. 1998
- 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究. 作物学报, 1991, 17(1): 70~75
- 王勇, 李朝恒. 小麦品种茎秆质量的初步研究. 麦类作物, 1997, 17(3): 28~31
- 王勇, 李晴祺. 小麦品种茎秆的质量及解剖学研究. 作物学报, 1998, 24(4): 452~458
- Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N, et al. Growth and morphology of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) culms and their association with lodging: Effects of genotypes, N levels and ethephon. Field Crops Research, 2003, 84: 271~290[DOI]
- Crook M J, Ennos A R. The effect of nitrogen and growth regulators on stem and root characteristics associated with lodging in two cultivars of winter wheat. J Exper Bot, 1995, 46: 931~938
- Berry P M, Spink J, Sterling M, et al. Methods for rapidly measuring the lodging resistance of wheat cultivars. J Agron Crop Sci, 2003, 189: 390~401[DOI]
- Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. Plant Physiol, 2004, 134: 676~683[DOI]
- Li Y H, Qian Q, Zhou Y H, et al. *Brittle Culm1*, which encodes a COBRA-like protein, affects the mechanical properties of rice plants. Plant Cell, 2003, 15: 2020~2031[DOI]
- Zhu L, Shi G X, Li Z S, et al. Anatomical and chemical features of high-yield wheat cultivar with reference to its parents. Acta Bot Sin, 2004, 46 (5): 565~572
- Strivastava L M. Histochemical studies on lignin. Tappi, 196, 49: 173~183

- 12 Updegraff D M. Semimicro determination of cellulose in biological materials. *Analyt Biochem*, 1969, 32: 420~424
- 13 Kirk T K, Obst, J R. Lignin determination. *Methods Enzymol*, 1988, 161: 87~101
- 14 Kokubo A, Kuraishi S, Sakurai N. Culm strength of barley: Correlation among maximum bending stress, cell wall dimensions, and cellulose content. *Plant Physiol*, 1989, 91: 876~882
- 15 Séne C F B, McCann M C, Wilson R H, et al. Fourier-transform raman and Fourier-transform infrared spectroscopy: An investigation of five higher plant cell walls and their components. *Plant Physiol*, 1994, 106: 1623~1631
- 16 Zhong R Q, Morrison H, Himmelsbach D S, et al. Essential role of caffeoyl coenzyme a O-methyltransferase in lignin biosynthesis in woody poplar plants. *Plant Physiol*, 2000, 124: 563~577[DOI]
- 17 Agarwal U P, Atalla R H, Forsskahl I. Sequential treatment of mechanical and chemi-mechanical pulps with light and heat: A Raman spectroscopic study. *Holzforschung*, 1995, 49: 300~312
- 18 Stewart D, Yahiaoui N, McDougall G J, et al. Fourier-transform infrared and Raman spectroscopic evidence for the incorporation of cinnamaldehydes into the lignin of transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants with reduced expression of cinnamyl alcohol dehydrogenase. *Planta*, 1997, 201: 311~318[DOI]
- 19 McCann M C, Shi J, Roberts K, et al. Changes in pectin structure and localization during the growth of unadapted and NaCl-adapted tobacco cells. *Plant J*, 1994, 5 (6): 773~785[DOI]
- 20 Zhong R Q, Taylor J J, Ye Z H. Disruption of interfascicular fiber differentiation in an *Arabidopsis* mutant. *Plant Cell*, 1997, 9: 2159~2170[DOI]
- 21 Kaack K, Schwarz K U, Brander P E. Variation in morphology, anatomy and chemistry of stems of *Miscanthus* genotypes differing in mechanical properties. *Industrial Crops Products*, 2003, 17: 131~142[DOI]
- 22 Mukherjee K K, Kohli S P, Sethi K L. Lodging resistance in wheat. *Indian J Agron*, 1967, 12: 56~61
- 23 肖世和, 张秀英, 闫长生, 等. 小麦茎秆强度的鉴定方法研究. *中国农业科学*, 2002, 35(1): 7~11
- 24 Ross S E, Callaghan T V, Ennos A R, et al. Mechanics and growth form of the moss *Hylocomium splendens*. *Annal Bot*, 1998, 82: 787~793[DOI]
- 25 Norden A J, Frey K J. Factors associated with lodging resistance in oats. *Agron J*, 1970, 51: 335~338
- 26 Dunn G J, Briggs K G. Variation in culm anatomy among barley cultivars differing in lodging resistance. *Can J Bot*, 1989, 67: 1838~1843
- 27 Fahn A. *Plant Anatomy*. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press Ltd, 1982. 4~6
- 28 王立新, 郭强, 苏青. 玉米抗倒性与茎秆显微结构的关系. *植物学通报*, 1990, 7(8): 34~36
- 29 Carpita N C, Gibeaut D M. Structural models of primary cell walls in flowering plants: Consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant J*, 1993, 3 (1): 1~30[DOI]
- 30 Brett C T, Waldron K W. *Physiology and biochemistry of plant cell walls*. London: Chapman & Hall, 1996. 42~43
- 31 McCann M C, Chen L, Roberts K, et al. Infrared microspectroscopy: Sampling heterogeneity in plant cell wall composition and architecture. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100: 729~738[DOI]
- 32 Wilson R H, Smith A C, Kačuráková M, et al. The mechanical properties and molecular dynamics of plant cell wall polysaccharides studied by Fourier-Transform Infrared Spectroscopy. *Plant Physiol*, 2000, 124: 397~405[DOI]
- 33 Köhler L, Spatz H C. Micromechanics of plant tissues beyond the linear-elastic range. *Planta*, 2002, 215: 33~40[DOI]
- 34 Kokubo A, Sakurai N, Kuraishi S, et al. Culm brittleness of barley (*Hordeum vulgare* L.) mutants is caused by smaller number of cellulose molecules in cell wall. *Plant Physiol*, 1991, 97: 509~514
- 35 Kamisaka S, Takeda S, Takahashi K, et al. Diferulic and ferulic acid in the cell wall of *Avena coleoptiles*: Their relationships to mechanical properties of the cell wall. *Physiologia Plantarum*, 1990, 78: 1~7[DOI]
- 36 Duan C R, Wang B C, Wang P Q. Relationship between the minute structure and the lodging resistance of rice stems. *Colloids Surfaces*, 2004, 35: 155~158[DOI]
- 37 Jones L, Ennos A R, Turner S R. Cloning and characterization of *irregular xylem4* (*irx4*): A severely lignin-deficient mutant of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2001, 26 (2): 205~216[DOI]

(2005-10-28 收稿, 2006-01-23 接受)