

DOI: 10.20103/j.stxb.202311222554

张艳艳, 刘淋茹, 袁鑫茹, 张荣, 王璐媛, 段剑钊, 贺利, 王永华, 郭天财, 冯伟. 不同水分条件下施磷对冬小麦穗花结实及光合特性的影响. 生态学报, 2024, 44(14): 6331-6345.

Zhang Y Y, Liu L R, Yuan X R, Zhang R, Wang L Y, Duan J Z, He L, Wang Y H, Guo T C, Feng W. Effects of phosphorus application on spike floret development into grain and photosynthetic characteristics of winter wheat under different water treatments. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6331-6345.

不同水分条件下施磷对冬小麦穗花结实及光合特性的影响

张艳艳¹, 刘淋茹¹, 袁鑫茹¹, 张荣¹, 王璐媛¹, 段剑钊^{1,2,3}, 贺利^{1,2,3}, 王永华^{1,2}, 郭天财^{1,2}, 冯伟^{1,2,3,*}

1 河南农业大学农学院, 郑州 450046

2 省部共建小麦玉米作物学国家重点实验室, 郑州 450046

3 教育部作物生长发育调控重点实验室, 郑州 450046

摘要:为探究不同水分条件下施磷肥对冬小麦光合及结实特性的调控效应,明确施磷调控光合生产力促进穗花发育成粒的机制,于 2020—2022 年设置 3 种水分处理(W0:重度干旱;W1:中度干旱;W2:正常水分)和 2 种磷肥处理(P0:不施磷;P1:施磷)的盆栽试验,以大穗型品种周麦 16(V1)和多穗型品种豫麦 49-198(V2)为试验材料,通过测定不同穗位(基部、中部和顶部)的可孕小花数、结实数以及叶片净光合速率、叶绿素、叶绿素荧光参数、蔗糖含量等,分析不同水分条件下磷素对两类型品种冬小麦光合及结实特性的影响。结果表明,施磷肥可以有效增加冬小麦开花期(W10 时期)可孕小花数,尤其对基部穗位的可孕小花数提升效果最显著(13.74%—27.01%),其次是顶部(9.57%—20.19%),再次是中部(6.97%—14.01%)。对成熟期的结实粒数而言,施磷肥可以提高干旱胁迫下每穗的小穗数以及各小穗的结实数,进而显著提高每穗的结实粒数。此外,施磷肥可以有效提高两类型品种叶片净光合速率、叶绿素含量、光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII});对蔗糖含量的影响因水分而异,干旱处理下增施磷肥降低了蔗糖含量,正常水分条件下则增加了蔗糖含量。将两类型品种光合指标分别与可孕小花数和穗粒数进行通径分析发现,5 个光合指标与可孕小花数和穗粒数均呈正相关,其中净光合速率和蔗糖与可孕小花数的直接通径系数为 1.001 和 0.435,与穗粒数的直接通径系数为 0.996 和 0.626,远高于其他指标。最终,施磷通过增加穗数、穗粒数以及千粒重来显著增加产量,其中穗粒数在不同水分下均达到显著水平,穗数在 W1 和 W2 处理下显著,千粒重提升效果不显著。综上所述,在不同水分条件下施磷肥均可以通过调控冬小麦的光合性能提高其光合生产力,以维持正常的生理代谢功能,从而减少可孕小花的退化和败育以促进穗花成粒,最终达到缓解干旱胁迫危害以实现高产稳产的目的。研究结果为小麦生产中合理施用磷肥缓解干旱胁迫提供理论依据和技术支撑。

关键词:冬小麦;净光合速率;叶绿素含量;叶绿素荧光;结实特性

Effects of phosphorus application on spike floret development into grain and photosynthetic characteristics of winter wheat under different water treatments

ZHANG Yanyan¹, LIU Linru¹, YUAN Xinru¹, ZHANG Rong¹, WANG Luyuan¹, DUAN Jianzhao^{1,2,3}, HE Li^{1,2,3}, WANG Yonghua^{1,2}, GUO Tiancai^{1,2}, FENG Wei^{1,2,3,*}

1 Agronomy College of Henan Agriculture University, Zhengzhou 450046, China

2 State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science, Zhengzhou 450046, China

3 Key Laboratory of Regulating and Controlling Crop Growth and Development Ministry of Education, Zhengzhou 450046, China

基金项目:国家自然科学基金项目(32101830);财政部和农业农村部-国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-03)

收稿日期:2023-11-22; **网络出版日期:**2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fengwei78@126.com

Abstract: To investigate the effect of phosphorus fertilization on the regulation of photosynthetic and fruiting characteristics of winter wheat under different water treatments, and to clarify the mechanism of phosphorus application to regulate the photosynthetic productivity and promote the development of spike floret development into grains, three water treatments (severe drought treatment, W0; moderate drought treatment, W1; and normal water treatment, W2) and two phosphorus fertilizer treatments (no phosphorus fertilizer treatment, P0; and phosphorus fertilizer treatment, P1) were set up in 2020—2022 for pot experiment. Using the massive-spike variety Zhoumai 16 (V1) and the multi-spike variety Yumai 49-198 (V2) as experimental materials, we analyzed the effects of phosphorus on the photosynthetic and fruiting characteristics of winter wheat of the two types of varieties under different water treatments by determining the number of fertile florets and the number of grains in the different spikes (the basal, the central, and the apical parts of the spikes), as well as the net photosynthetic rate, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameter, and sucrose content of leaves. The results showed that the phosphorus fertilization could effectively increase the number of fertile florets at anthesis (W10 stage) in winter wheat, especially the most significant effect on the number of fertile florets at the basal spike position (13.74%—27.01%), followed by the top (9.57%—20.19%), and then the middle (6.97%—14.01%). For the number of grains at maturity, the phosphorus fertilizer application increased the number of spikelets per spike as well as the number of grains in each spikelet under drought stress, and then significantly increased the number of grains. In addition, the phosphorus fertilization was effective in increasing the net photosynthetic rate, chlorophyll content, photosystem II maximum photosynthetic efficiency (F_v/F_m) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of leaves of both types of varieties, and the effects on sucrose content varied according to water treatments, with phosphorus fertilization decreasing the sucrose content under drought treatments, and increasing the sucrose content under normal water treatments. Pathway analyses of the photosynthetic indexes of the two types of varieties with the number of fertile florets and the number of grains per spike respectively revealed that five photosynthetic indexes were positively correlated with the number of fertile florets and the number of grains per spike, among which the direct pathway coefficients of Pn and sucrose with the number of fertile florets were 1.001 and 0.435, and those with the number of grains were 0.996 and 0.626, which were much higher than those of other indexes. Finally, phosphorus application significantly increased yield by increasing spike number, grain number per spike and 1000-grain weight, among which grain number per spike reached significant level under different water treatments, spike number was significant under W1 and W2 treatments, and 1000-grain weight improvement effect was not significant. In summary, the application of phosphorus fertilizer under different water treatments could improve the photosynthetic productivity of winter wheat by regulating its photosynthetic performance to maintain normal physiological and metabolic functions, thus reducing the degradation and abortion of fertile florets and promoting the spike floret develop into grains, ultimately alleviating the damage caused by drought stress for the purpose of achieving high and stable yields. The results provide a theoretical basis and technical support for alleviating the adverse effects of drought stress on wheat growth through the application of phosphorus fertilizer.

Key Words: winter wheat; net photosynthetic rate; chlorophyll content; chlorophyll fluorescence; grain-setting characteristic

小麦是世界三大主粮之一^[1],世界上约 70% 的小麦种植于干旱或半干旱区^[2]。水资源短缺是制约农业发展的全球性问题,世界范围内由干旱造成的小麦减产超过其他因素所导致的产量损失总和^[3-4],严重威胁着人类的粮食安全。因此积极开展小麦抗旱调控研究以提高其抗旱性,对提升干旱半干旱地区小麦生产能力,促进小麦高产稳产以保障国家粮食安全具有重要意义和价值。

光合作用是植物最基本的生理现象^[5],研究发现,干旱胁迫会导致叶绿素降解、光合生产能力下降,加速植株的衰老,影响光合同化产物的流向和运输^[6-8],最终导致产量下降。因此,提高小麦植株光合能力是抵御

干旱胁迫、促进光合产物积累和籽粒增产的重要手段。磷素在植物光合作用过程中起着重要的调节作用,参与植株叶绿体的构成及能量代谢、光合同化力的形成及转化、光合产物的合成及运输等^[9]。缺磷导致净光合速率、蒸腾速率和气孔导度等降低^[10],同时还影响同化力的形成、Calvin 循环中酶的活性、RuBP 的再生以及同化物的运输^[11]。磷素营养与水分密切相关,张岁岐等^[12]研究表明,施磷肥可以明显改善小麦的水分状况,提高植株的束缚水含量、细胞膜稳定性和叶片保水能力,从而维持吸水、失水间的平衡来提高水分利用效率。在实际生产中,磷肥的合理施用可有效调节小麦的根系及分蘖使植物建立起一个比较合理的营养体,进而促进对土壤中养分和水分的吸收利用,提高植株的抗旱性并促进植株生长发育和物质生产以提高产量^[13-15]。此外,磷素对穗花结实起重要作用,小麦开花前穗中磷含量与可孕小花数呈正相关^[16],小花药隔形成期至四分体形成期缺磷会影响性细胞的发育,导致小花退化增加、结实率降低^[17]。

关于磷素调控根系、养分吸收利用等缓解小麦干旱胁迫的研究已有较多报道,但关于磷素如何通过影响光合作用来调控冬小麦结实特性进而缓解干旱胁迫的研究较少。本研究设置不同水分和施磷处理,瞄准穗粒数形成关键期——花前 20 d 左右,探讨磷素对不同水分条件下冬小麦穗花结实及光合特性的调控效应,以期通过合理施用磷肥来缓解干旱胁迫、提高穗花结实进而促进小麦生产提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2020—2022 年在河南省郑州市河南农业大学科教园区(34°86'N,113°59'E)进行。该试验地点位于黄淮冬麦区,属温带季风气候,年平均气温 15.56 ℃,常年平均降雨量 663.22 mm(1992—2022 年 30 年均值)。2020—2022 两年度冬小麦生育期内每日的最高温度、最低温度、平均温度以及降雨量变化如图 1 所示。供试土壤为黏土,土壤田间持水量为 24.73%,播种前土壤基础肥力为:pH 值 8.03,有机质含量 19.71 g/kg,全氮含量 1.13 g/kg,碱性氮含量 107.16 mg/kg,全磷含量 0.77 g/kg,有效磷含量 3.90 mg/kg,全钾含量 11.55 g/kg,速效钾含量 240.87 mg/kg。

1.2 试验设计

试验采用盆栽种植方式,塑料盆直径 30 cm,高 28 cm,每盆装土 15 kg,共计 120 盆(每处理 10 盆),每盆均定苗 18 株。供试品种选用大穗型品种周麦 16(V1)和多穗型品种豫麦 49-198(V2)。氮肥和钾肥分别按每千克土施用纯氮和纯钾 0.127 g、0.048 g 的量来施用,氮肥 50%基施,50%拔节期追施,钾肥播前基施;施磷量设置 2 种水平,每千克土分别施用纯磷 0 g(P0)和 0.042 g(P1),氮肥、磷肥和钾肥分别采用尿素(46%)、重过磷酸钙(44%)和氯化钾(60%)。两年度干旱处理均在拔节期前 15 d 搭遮雨棚同时利用时域反射仪(TDR)法开始控水,每两天补水一次,使土壤含水量分别达到田间持水量的 35%—45%(W0,重度干旱)、55%—65%(W1,中度干旱)、75%—85%(W2,正常水分),至成熟期结束。两年度播种日期分别为 2020 年 10 月 18 日和 2021 年于 10 月 24 日,收获日期分别为 2021 年 5 月 26 日和 2022 年 5 月 25 日。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 不同穗位可孕小花数和结实数测定

从拔节期开始,每隔 3 d 在 EMZ 解剖镜下观察穗花发育动态,按照 Waddington 等^[18]的标准观测主茎小花的发育时期,并在小花发育的 5 个主要阶段(W7.5、W8.5、W9、W9.5 和 W10)取样。在开花期(W10 时期)各处理选择发育一致的植株 5 株,重复 3 次,将各株主茎的麦穗分为基部(基部四个小穗)、中部(除基部和顶部小穗以外的小穗)和顶部(顶端四个小穗),同时记录主茎不同部位可孕小花数(即具有完整绿色花药和羽状柱头的小花数),以及在成熟期按常规考种法记载不同小穗位的结实粒数。

1.3.2 叶绿素含量测定

于冬小麦小花发育的 W7.5、W8.5、W9、W9.5 和 W10 时期进行取样。每次取植株顶展叶片,将叶脉去掉并剪碎,称 0.20 g 置于 50 mL 的棕色容量瓶并用 95%的酒精定容,在避光环境中浸泡至叶片完全变白,然后用

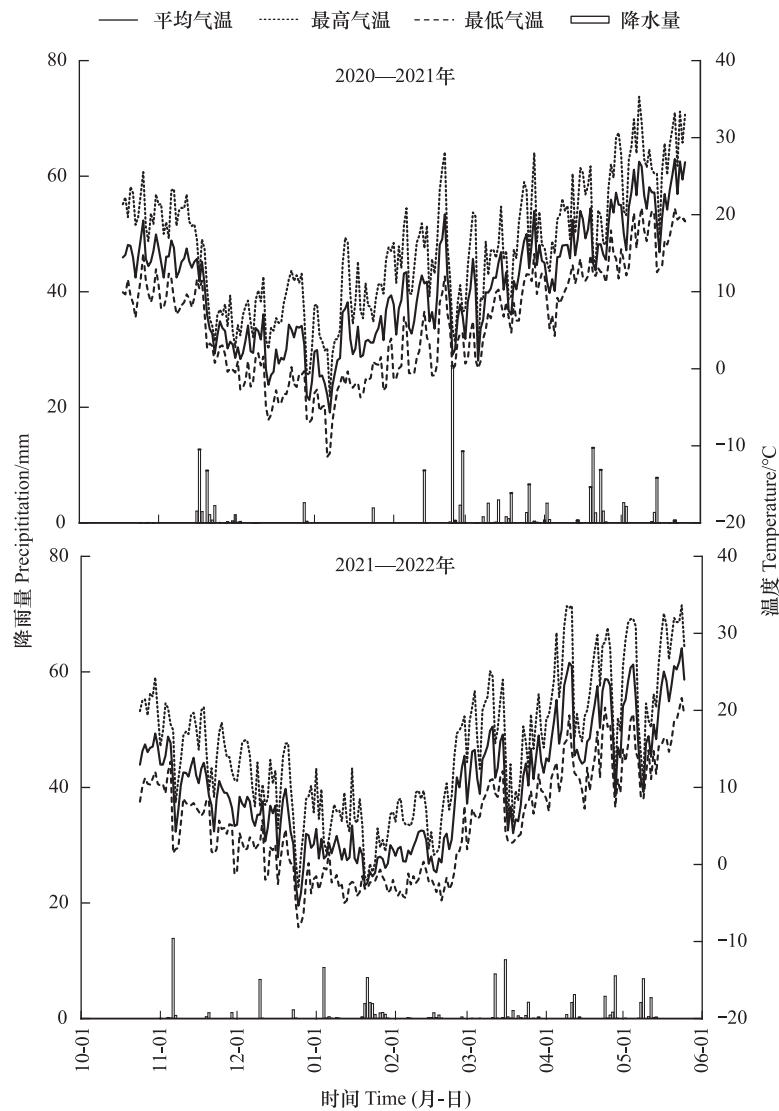


图 1 2020—2022 冬小麦生长季每日最高气温、最低气温、平均气温,以及降水量

Fig.1 Daily maximum temperature, minimum temperature, average temperature and precipitation recorded during the two growing seasons (2020—2021 and 2021—2022) of winter wheat

紫外分光光度计测量色素(叶绿素 a、叶绿素 b) OD 值,再根据 Lichtenthaler 法^[19] 计算叶绿素 a+b 含量,每处理重复测定 3 次。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

每次取样当天上午 8:00—9:30,夹上叶片夹使顶展叶片暗适应 30 min 后,使用 MINI-PAM-II 荧光仪测定叶片 PSII 的最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII}),各处理重复 3 次,取其平均值。

1.3.4 净光合速率的测定

净光合速率(P_n)采用 Li-6400(LI-COR Inc.,美国)便携式光合作用测定系统测定,每次取样时随机选择生长一致植株的顶展叶片,于晴天 9:00—11:00 进行净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)测定,每次测 3 片样叶,重复 3 次,取其平均值。

1.3.5 蔗糖含量的测定

将每次所获取植株的全部叶片于 105℃ 下杀青 30 min,然后 80℃ 烘干至恒重,称重后粉碎。称取 0.05 g 样品置于 10 mL 离心管,采用间苯二酚法测定蔗糖^[20],各处理重复 3 次。

1.3.6 产量及产量构成因素的测定

成熟期每处理实收 5 盆小麦,分别对穗数、穗粒数、千粒重以及产量进行测定。

1.4 数据分析

利用 Excel 2019、Origin 2022 和 GraphPad Prism 8 对试验数据进行处理与作图,并使用 SPSS 进行方差分析,Duncan 法进行显著性检验。

2 结果分析

2.1 不同水分条件下施磷对冬小麦不同穗位可孕小花数的影响

由图 2 可知,干旱降低了可孕小花数,施磷肥在一定程度上缓解了干旱胁迫的危害,两品种不同穗位的平均可孕小花数均表现为 $W2P1 > W2P0 > W1P1 > W1P0 > W0P1 > W0P0$,且大穗型品种高于多穗型品种。不同处理的可孕小花数均以中部小穗最多, $W0P0$ 、 $W0P1$ 、 $W1P0$ 、 $W1P1$ 、 $W2P0$ 、 $W2P1$ 处理的可孕小花数分别为 24.40、26.10、29.42、33.30、34.25 和 36.88 个(大穗型品种),以及 22.50、24.12、25.33、28.88、29.65 和 35.25 个(多穗型品种);其次是基部穗位, $W0P0$ 、 $W0P1$ 、 $W1P0$ 、 $W1P1$ 、 $W2P0$ 、 $W2P1$ 处理的可孕小花数分别为 8.17、9.29、9.75、12.38、13.55 和 15.70 个(大穗型品种),以及 7.00、8.08、8.98、11.35、11.92 和 13.72 个(多穗型品种);顶部穗位最少, $W0P0$ 、 $W0P1$ 、 $W1P0$ 、 $W1P1$ 、 $W2P0$ 、 $W2P1$ 处理的可孕小花数分别为 6.68、7.36、8.58、10.32、11.46 和 12.92 个(大穗型品种),以及 5.75、6.30、7.43、8.77、9.18 和 10.28 个(多穗型品种)。

与不施磷肥相比,施磷处理显著增加了两品种基部、中部和顶部的可孕小花数,在 $W0$ 、 $W1$ 和 $W2$ 下基部可孕小花数分别增加 13.74%、27.01% 和 15.94%(大穗型品种)以及 15.48%、26.35% 和 15.10%(多穗型品种)。

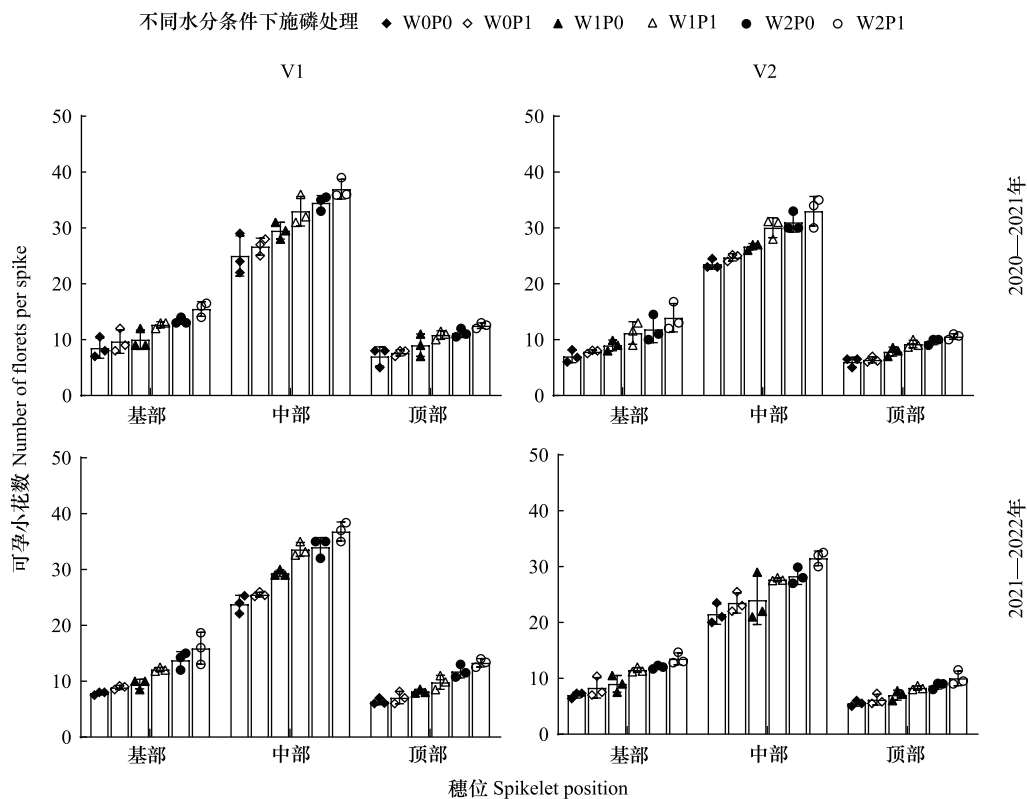


图 2 小麦主茎穗上不同穗位的平均可孕小花数

Fig.2 The average fertile florets in basal, central, and apical spikelet of the main-shoot spike

V1:大穗型品种周麦 16;V2:多穗型品种豫麦 49-198;W0P0:重度干旱+不施磷;W0P1:重度干旱+施磷;W1P0:中度干旱+不施磷;W1P1:中度干旱+施磷;W2P0:正常水分+不施磷;W2P1:正常水分+施磷

种);中部可孕小花数分别增加 6.97%、13.20%和 7.69%(大穗型品种)以及 7.19%、14.01%和 8.77%(多穗型品种);顶部可孕小花数分别增加 10.14%、20.19%和 12.73%(大穗型品种)以及 9.57%、17.94%和 11.98%(多穗型品种)。

2.2 不同水分条件下施磷对不同穗位结实数的影响

由图 3 可知,两穗型冬小麦品种不同穗位结实粒数均随小穗位自基部至顶部呈先增后降的单峰曲线趋势变化,且在第 8—11 小穗位的结实数达到最高值。小麦最终的结实粒数由每穗小穗数和每小穗结实粒数所决定。就小穗数而言,与不施磷处理相比,W0、W1 和 W2 条件下施磷处理的可孕小穗数分别增加 1、1.5 和 0 个(大穗型品种),以及 1、1 和 0 个(多穗型品种),其中,W0 和 W1 处理下达到显著水平,且大穗型品种多于多穗型品种。就小穗结实粒数来说,与不施磷处理相比,W0、W1 和 W2 条件下施磷处理的小穗平均结实粒数分别提高了 1.95%、15.88%和 8.09%(大穗型品种),以及 3.69%、13.69%和 11.18%(多穗型品种),其中 W1 和

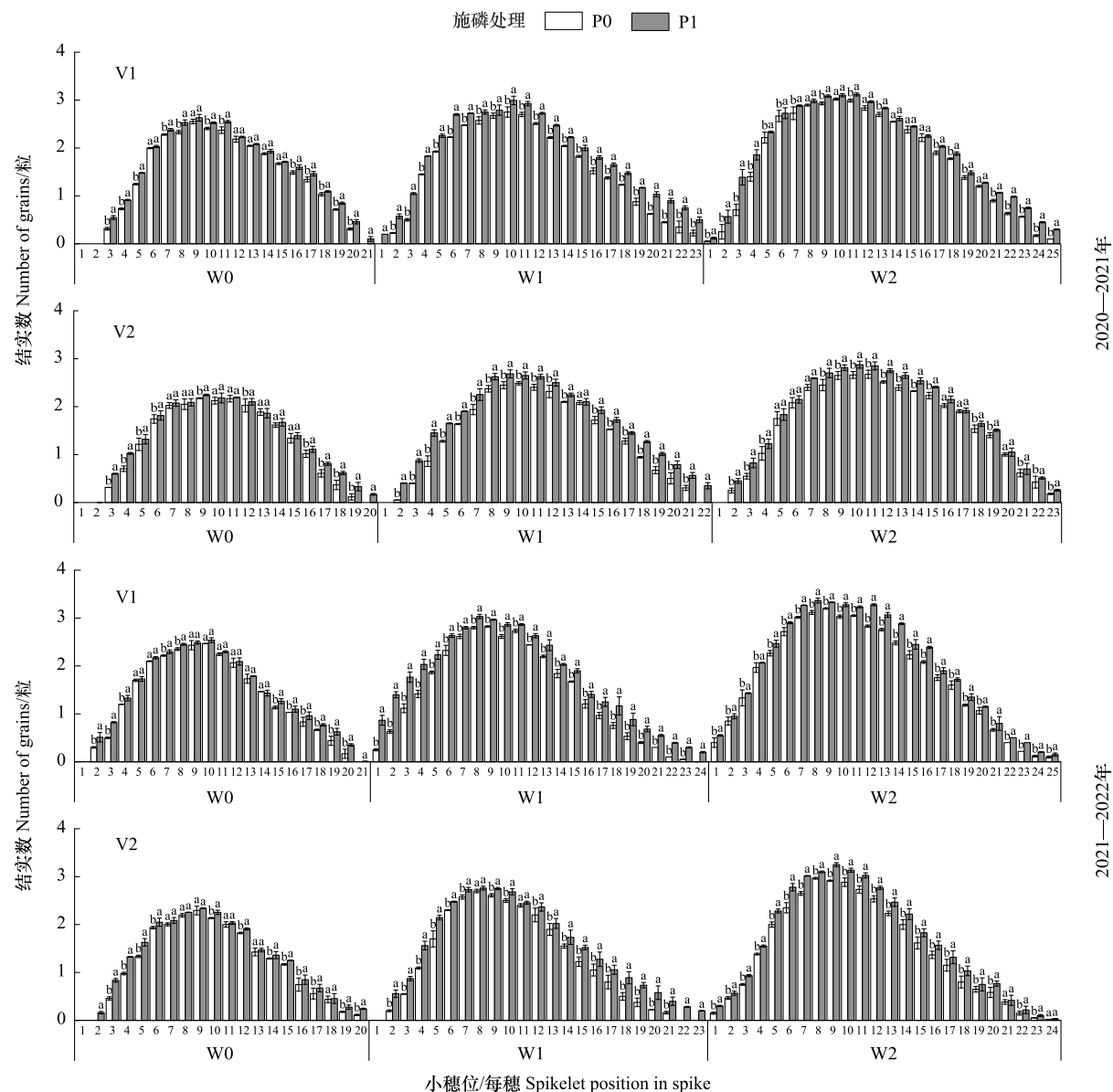


图 3 小麦主茎穗上不同小穗位的平均结实粒数

Fig.3 The average grains number in each spikelet of the main-shoot spike

W0:重度干旱;W1:中度干旱;W2:正常水分;P0:不施磷;P1:施磷;不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

W2 处理下达到显著水平。

2.3 不同水分条件下施磷对冬小麦叶绿素 a+b 含量的影响

由图 4 可知,两品种的 W0 和 W1 处理的叶绿素 a+b 含量随着小麦生育的推进而表现出先升后降的趋势,在 W9.5 时期达到最大值;W2 则呈现逐渐上升的趋势,在 W10 时期达到最大值。在 W9.5 时期至 W10 时期,干旱处理(W0 和 W1)与正常水分(W2)下叶绿素 a+b 含量呈现相反的趋势,说明干旱加速了叶片的衰老,而施磷肥可以提高同一水分处理下的叶绿素 a+b 含量,开花期(W10 时期)W0、W1 和 W2 处理分别增加 2.76%、5.70% 和 3.22% (大穗型品种)以及 2.78%、5.77% 和 3.60% (多穗型品种)。灌水对干旱的效果因施磷水平而异,与 W0 相比,W1 处理下叶绿素 a+b 含量的增幅为 6.65%—8.82% (P0) 和 9.98%—12.17% (P1);W2 处理下叶绿素 a+b 含量的增幅为 20.35%—23.49% (P0) 和 22.01%—24.77% (P1)。综上,增施磷肥和灌水均有利于叶片维持更高水平的叶绿素 a+b 含量,且灌水的效果要优于施磷肥的效果。

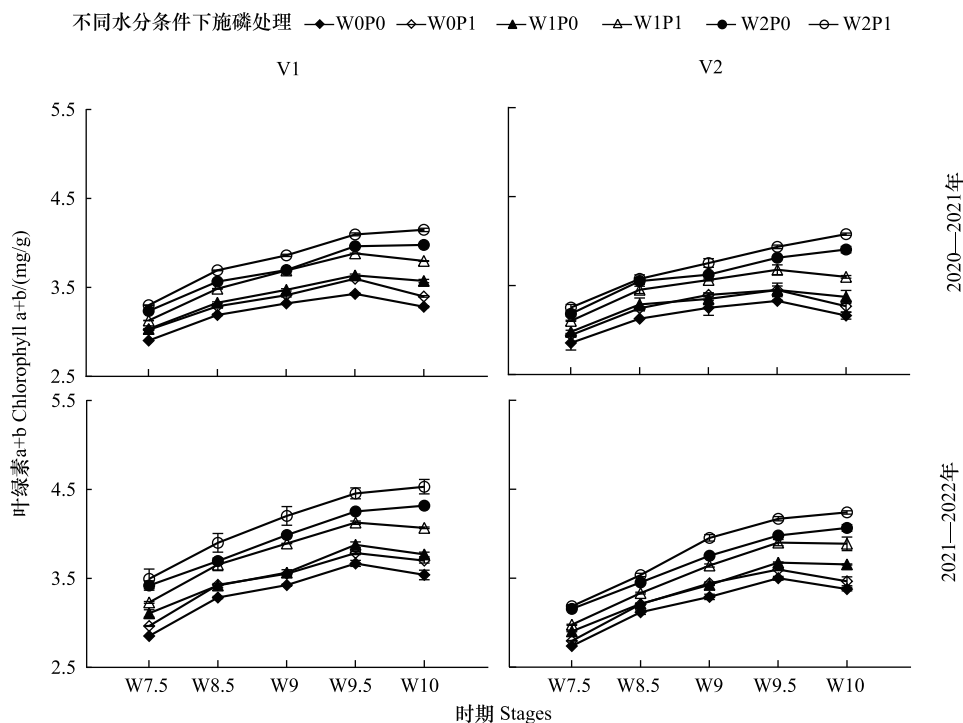


图 4 不同水分条件下施磷对叶片叶绿素 a+b 含量的影响

Fig.4 Effect of phosphorus application on chlorophyll a+b content of leaf under different water treatments

按照 Waddington 标准,将小花发育阶段分为 W7.5、W8.5、W9、W9.5 和 W10

2.4 不同水分条件下施磷对冬小麦净光合速率的影响

由图 5 可知,干旱胁迫明显降低了两品种叶片的净光合速率,与正常水分相比,干旱下降低了 18.26%—39.54%,三种水分处理下两品种叶片净光合速率均表现为 W2>W1>W0。施磷肥有利于提高两类型品种不同水分处理下小麦叶片净光合速率,不同时期均如此,以开花期(W10 时期)为例,与不施磷肥相比,施磷肥处理在 W0、W1 和 W2 下净光合速率分别提高 5.66%、14.22% 和 8.10% (大穗型品种)以及 3.47%、12.76% 和 7.74% (多穗型品种)。灌水对叶片净光合速率的调控效果更为显著,W1 和 W2 处理的净光合速率比 W0 处理的净光合速率分别增加 14.64%—33.23% 和 45.02%—65.39%。

2.5 不同水分条件下施磷对冬小麦最大光化学效率的影响

如图 6 所示,在 W7.5 至 W10 时期,两类型品种间最大光化学效率(F_v/F_m)变化趋势一致,即随着小麦生育进程的推进总体表现为下降趋势。 F_v/F_m 随着干旱胁迫的加剧而下降,与正常水分相比,中度干旱(W1)降

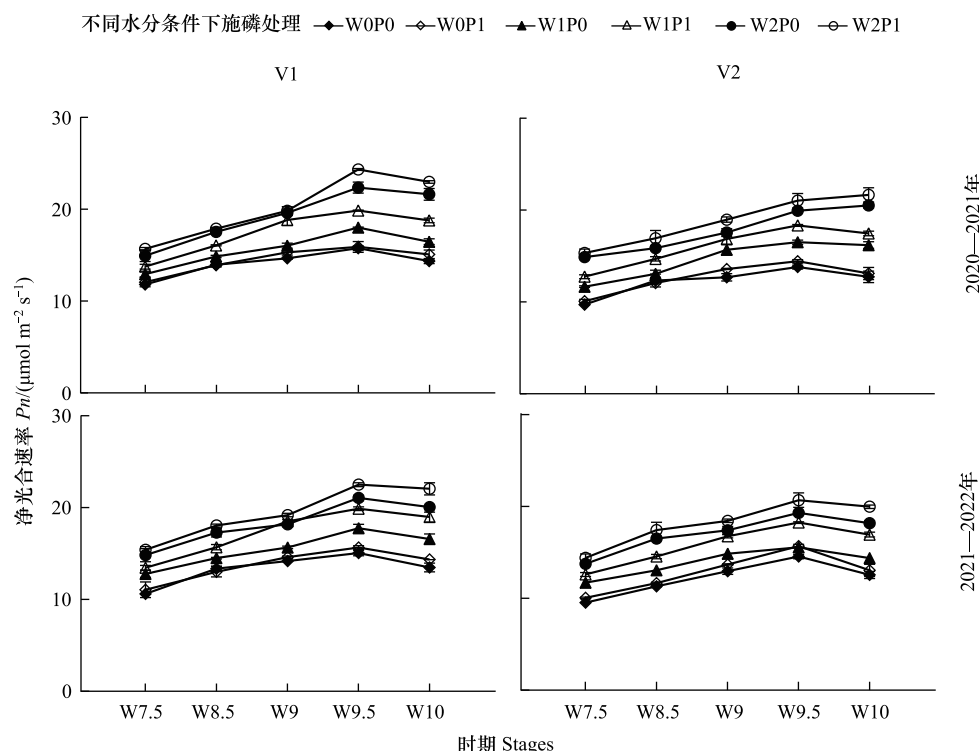


图5 不同水分条件下施磷对叶片净光合速率的影响

Fig.5 Effect of phosphorus application on net photosynthetic rate of leaf under different water treatments

幅为 0.86%—1.94%, 重度干旱 (W0) 降幅为 2.43%—3.39%。施用磷肥可以有效提高两类型品种的 F_v/F_m , 但其提升效应在不同水分之间表现不一致, 施磷对两品种在开花期 (W10 时期) 时 W0、W1 和 W2 处理的促进效应分别为 0.72%、1.65% 和 1.13% (大穗型品种) 以及 1.02%、1.64% 和 1.28% (多穗型品种), 在各时期不同处理之间均表现为 $W2P1 > W2P0 > W1P1 > W1P0 > W0P1 > W0P0$ 。

2.6 不同水分条件下施磷对冬小麦实际光化学效率的影响

如图 7 所示, 在 W7.5 至 W10 时期, 冬小麦实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 整体呈现先升后降再升的趋势, 且同一处理下大穗型品种的 Φ_{PSII} 高于多穗型品种。与 F_v/F_m 受影响趋势一致, 干旱明显抑制了光系统 II 的实际光化学效率 Φ_{PSII} , 两类型品种实际光化学效率 Φ_{PSII} 在各水分之间表现为 $W2 > W1 > W0$ 。施磷肥提高了两品种各水分处理下的实际光化学效率 Φ_{PSII} , 即表现为 $P1 > P0$, 其提升效应因时期、品种以及水分而异, 以开花期 (W10 时期) 为例, W0、W1 和 W2 处理下施磷处理的实际光化学效率 Φ_{PSII} 分别比不施磷处理提高 2.02%、5.43% 和 3.57% (大穗型品种) 以及 2.86%、4.62% 和 3.21% (多穗型品种)。

2.7 不同水分条件下施磷对冬小麦叶片蔗糖含量的影响

如图 8 所示, 随着小麦生育进程的推进, 两品种冬小麦叶片蔗糖含量均呈先升后降再升的趋势, 同一时期蔗糖含量随干旱程度的加剧而上升, 具体表现为 $W0 > W1 > W2$ 。施磷肥对干旱与正常水分下的蔗糖含量影响不同, 在干旱处理 (W0、W1) 下, 施磷肥降低了蔗糖含量, 缓解了干旱造成的蔗糖积累的加剧, 有利于减轻干旱对光合的伤害程度, 正常水分条件下 (W2) 则增加了蔗糖含量。磷肥对叶片蔗糖含量的调控效应因时期、品种而不同, 以开花期 (W10 时期) 为例, 相比于不施磷肥处理, 施磷肥处理下 W0 和 W1 处理的叶片蔗糖含量分别减少 5.69% 和 15.08% (大穗型品种), 以及 9.52% 和 17.60% (多穗型品种), W2 处理则增加 8.10% (大穗型品种) 以及 12.10% (多穗型品种), 总体而言, 相比于大穗型品种, 对多穗型品种叶片蔗糖影响更大。

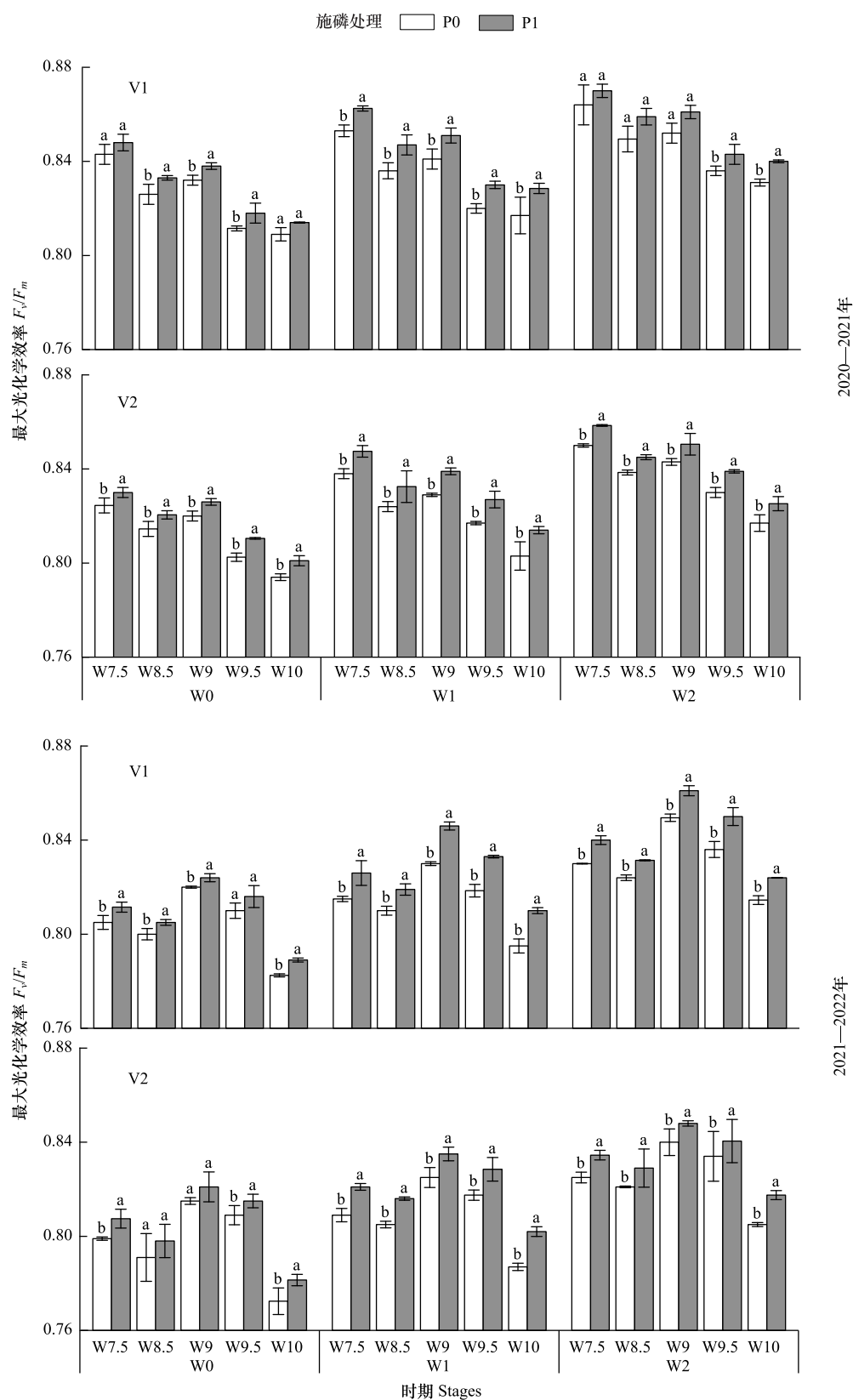
图6 不同水分条件下施磷对小麦最大光化学效率(F_v/F_m)的影响

Fig.6 Effect of phosphorus application on the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of wheat under different water treatments
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

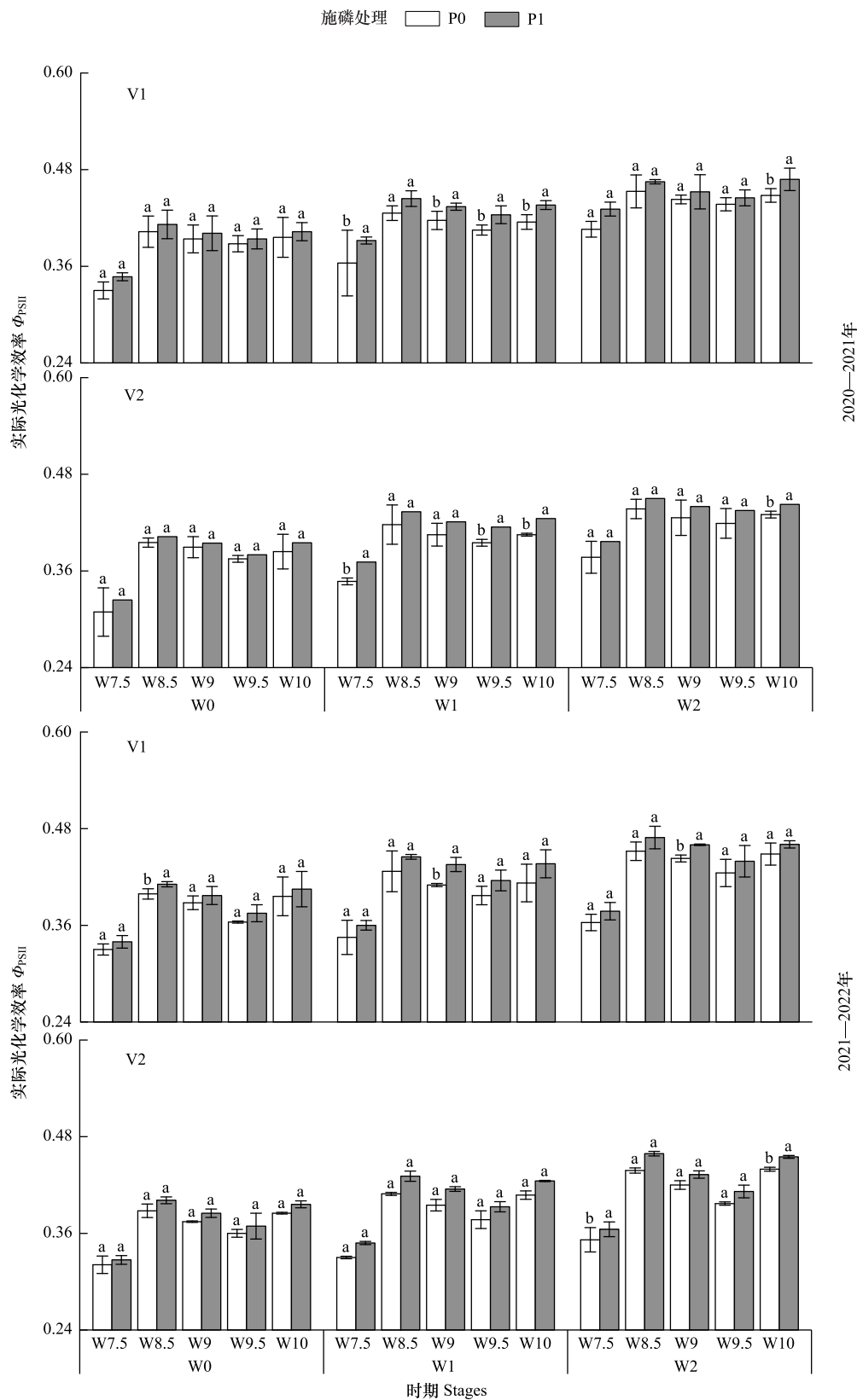


图 7 不同水分条件下施磷对小麦实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的影响

Fig.7 Effect of phosphorus application on the actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of wheat under different water treatments
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

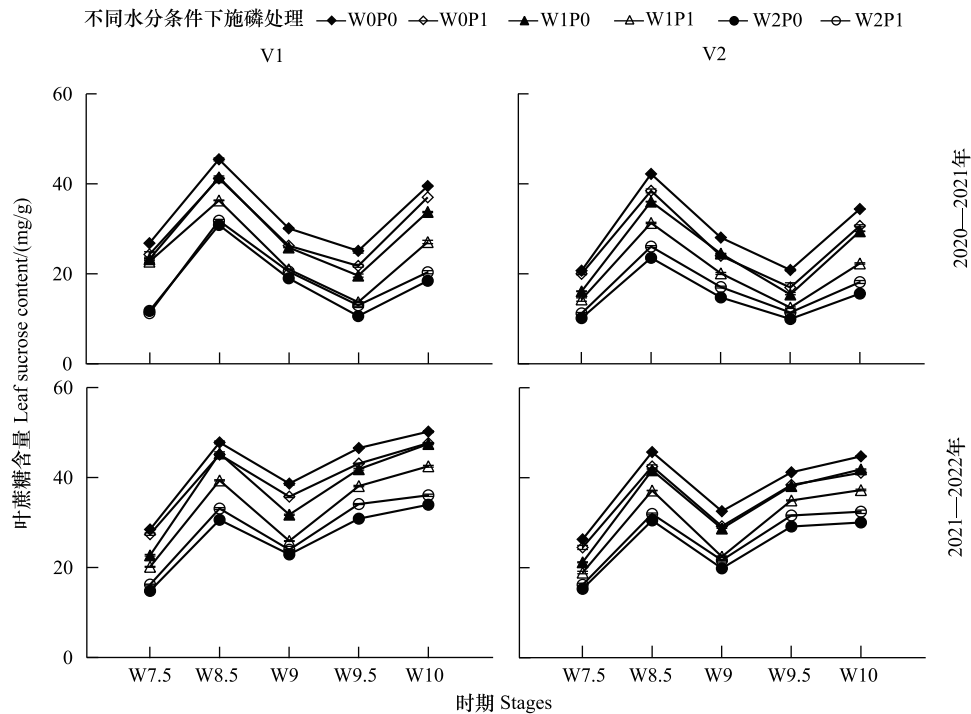


图 8 不同水分条件下施磷对叶片蔗糖含量的影响

Fig.8 Effect of phosphorus application on sucrose content in leaf under different water treatments

2.8 光合参数与可孕小花数和结实数的通径分析

由表 1 可知,5 个光合指标均与可孕小花数和结实数呈正相关,其中净光合速率、叶绿素含量、最大光化学效率和实际光化学效率达到极显著水平。相关性分析不能确切地阐明原因性状与目的性状的关系,因其既包含原因性状本身对目的性状的直接影响,又包含了其他性状对目的性状的间接作用。因此,在此基础上利用通径分析比较这 5 个性状分别与可孕小花数和结实数的直接通径系数可知,5 个光合指标对可孕小花数和结实数的直接影响几乎一致,其中 P_n 和蔗糖含量与可孕小花数的直接通径系数为 1.001 和 0.435,与结实数的直接通径系数为 0.996 和 0.626,要远高于其他指标,说明 P_n 和蔗糖含量对可孕小花数和结实数的直接正效应均较大。进一步分析其间接通径系数发现,净光合速率 P_n 主要是通过 F_v/F_m 和 Φ_{psII} 来影响可孕小花数和结实数; F_v/F_m 主要是通过影响 P_n 和 Φ_{psII} 来影响可孕小花数;蔗糖含量则主要是通过影响叶绿素含量来影响结实数。

表 1 光合参数与可孕小花数/结实数的通径分析

Table 1 Path analysis between Photosynthetic parameters and fertile florets and grains per spike

指标 Index	简单相关系数 Simple correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				
			X_1	X_2	X_3	X_4	X_5
X_1	0.837 ** / 0.772 **	1.001/0.996		0.234/0.233	0.762/0.758	0.538/0.535	-0.340/-0.339
X_2	0.597 ** / 0.636 **	0.065/0.065	0.015/0.015		0.015/0.015	0.041/0.041	0.049/0.049
X_3	0.603 ** / 0.563 **	0.144/0.052	0.459/0.040	0.135/0.012		0.371/0.032	-0.174/-0.015
X_4	0.749 ** / 0.727 **	0.203/0.109	0.109/0.059	0.129/0.069	0.125/0.067		0.064/0.035
X_5	0.152/0.238	0.435/0.626	-0.082/-0.213	0.097/0.478	0.093/0.181	0.048/0.198	

X_1 : 净光合速率 Net photosynthetic rate; X_2 : 叶绿素 a+b 含量 Chlorophyll a+b content; X_3 : 最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency; X_4 : 实际光化学效率 Actual photochemical efficiency; X_5 : 蔗糖含量 Sucrose content; * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著; 表中“/”前面的数值表示光合参数与可孕小花数的相关系数及通径系数,“/”后面的数值则表示光合参数与结实数的相关系数及通径系数

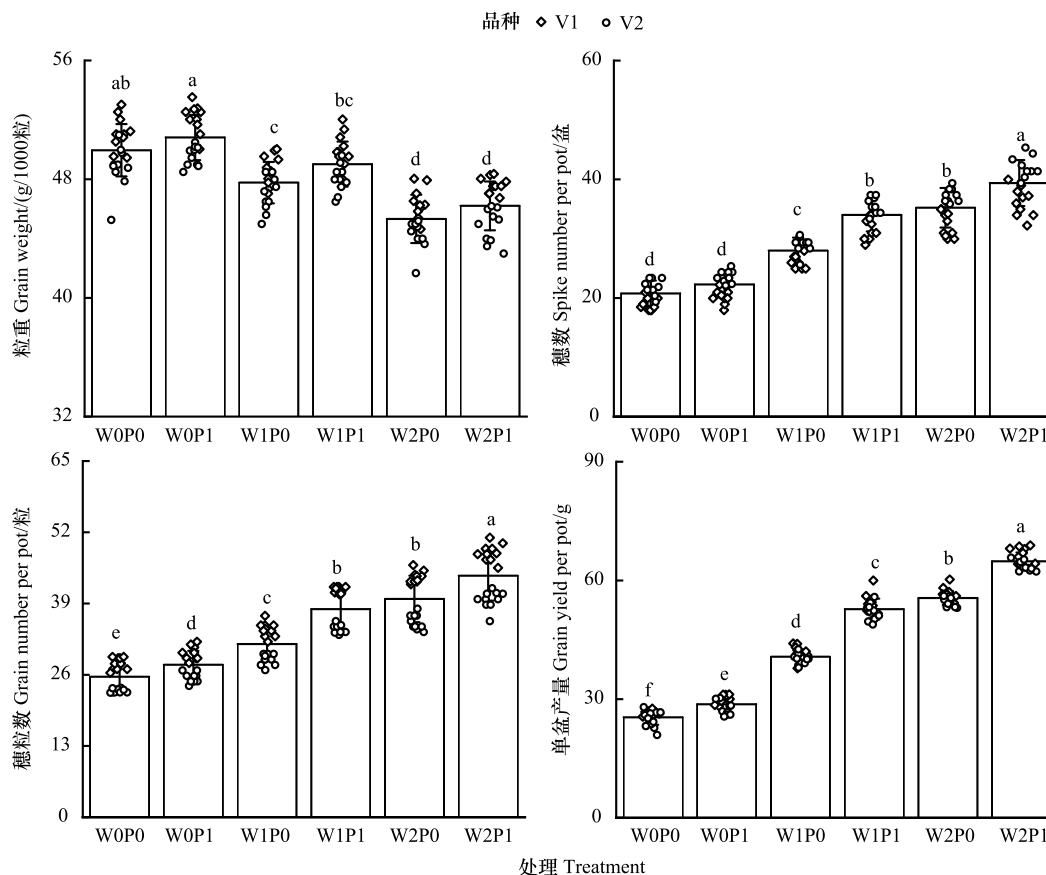


图9 不同水分条件下施磷对冬小麦产量及其构成因素的影响

Fig.9 Effect of phosphorus application on sucrose content in leaf under different water treatments

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.9 不同水分条件下施磷对冬小麦产量及其构成因素的影响

由图9可知,品种间产量及其构成因素比较,大穗型品种V1的千粒重、穗粒数以及产量要高于多穗型品种V2,穗数则表现为多穗型品种优于大穗型品种。干旱胁迫下两类型小麦品种产量均显著降低,中度干旱(W1)和重度干旱(W0)降幅分别为22.69%和55.00%。相比于P0,施磷肥可以显著提高产量,在W1条件下增幅最大,达29.55%;W2次之,增幅为17.24%;W0最小,增幅仅为17.24%。从产量构成因素上看,干旱显著降低穗数和穗粒数,但对千粒重的效应则呈相反的趋势,各水分处理之间千粒重表现为W0>W1>W2,两品种一致。施磷肥对穗数、穗粒数和千粒重均起到促进作用,但提升效果不一致。施磷相比于不施磷处理的千粒重稍有提高,但未达到显著水平;穗数则表现为W0条件下差异不显著,W1和W2条件下施磷处理的穗数显著高于不施磷处理;穗粒数则为施磷处理在三种水分条件下相比于不施磷处理均显著增加,W0、W1和W2条件下施磷处理的穗粒数增幅分别为7.39%、21.41%和11.83%。

3 讨论

3.1 施磷对不同水分条件下小麦穗花结实特性的影响

小麦穗粒数是决定产量的关键因素之一,也是变异性最大的产量因子^[21-23],受到小花发育及其退化败育的显著影响^[24]。不同小穗位和不同粒位的籽粒发育由于受到营养物质供应水平、遗传因素以及外界环境因素的影响导致其结实特性具有明显的差异^[25]。小麦籽粒所在穗部的位置显著影响其穗部籽粒结实情况^[26],这与小麦穗分化中小穗和小花的发育规律有关。本研究中小穗位发育存在差异,不同小穗位的可孕小花数

和最终结实粒数的分布均呈先升后降的单峰曲线变化,表现出籽粒发育的近中优势,这与前人研究结果一致^[27],且大穗型品种 V1 相比于多穗型品种 V2 具有更多的可孕小花数以及结实粒数。王沅等^[21]研究表明,土壤水分亏缺影响小花发育,首先影响基部和顶部小穗上小花的发育、受精和籽粒形成过程,其次才是中部小穗上的上位花,这与两端小穗上的小花和上位花的发育时间晚和速度慢有关。本研究中,干旱降低麦穗基部、中部和顶部的可孕小花数,施磷肥可以有效促进可孕小花数和最终结实粒数的增加,缓解干旱胁迫的抑制效应,这可能是由于磷肥延缓叶片净光合速率下降,使叶片在干旱情况下仍维持较高的光合能力,有利于保障光合养分的充分供应,进而减少不同穗位可孕小花的败育,促进其结实成粒,最终实现增产。此外,施磷对不同穗位的可孕小花数和结实粒数提升效果不同,施磷对两品种基部穗位的提升效果最显著,其次是顶部,中部最小,这说明基部小穗具有更大的调控潜力。穗粒数由每穗结实小穗数和每小穗结实粒数所决定,前人研究表明干旱胁迫大幅度减少了冬小麦的穗粒数^[28-29],主要体现在生育时期的缩短和营养物质的供应不足两个方面^[30],且与磷素营养供应密切相关^[31]。本研究中,干旱胁迫下的每穗小穗数和每小穗结实数均降低,施磷肥则可以缓解干旱胁迫的危害,通过提高每穗的小穗数以及各小穗的结实数来提高穗粒数;而正常水分处理下施磷肥对每穗的小穗数影响不显著,主要是通过提高各穗位的小穗结实数来实现穗粒数的增加。

3.2 施磷对不同水分条件下小麦光合特性的影响

水分是光合作用的原料之一^[32],水分亏缺会导致小麦叶片萎缩、叶面积减小、含水量降低、叶绿素减少、光合能力下降^[33-35]。本研究中,干旱胁迫导致两类型小麦品种叶片叶绿素含量、净光合速率(P_n)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})降低,光合器官功能受阻,这是因为干旱胁迫下冬小麦叶绿体结构受到破坏,光系统 II 反应中心损伤,光化学活性和潜在的光合能力受到抑制,光合电子传递能力下降^[36]。研究表明,充足的磷素营养可以促进小麦植株碳氮代谢,保证光合物质生产对磷素的需求,促进干物质积累增加^[37],而缺磷则会限制作物的生长、光合产物的积累及其在植株体内的分配,最终导致产量降低^[32, 38]。本研究结果显示,施磷肥增加了不同水分条件下两类型小麦品种的叶片净光合速率、叶绿素含量、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} ,这可能是因为施磷肥增强了光合系统反应中心的稳定性,缓解了干旱胁迫对植株造成的光抑制,从而对小麦的光合机构起到保护作用,进而改善植株生长发育和物质生产状况。小麦的籽粒产量主要取决于植株光合同化物的积累、分配和转运,而蔗糖是光合同化物在植物体中远距离运输的主要形式^[28]。在干旱胁迫下,蔗糖除了为小穗和小花的分化和发育提供碳骨架和能量外^[39-40],还可以作为渗透调节物质缓解不利环境带来的影响^[41]。本研究中,叶片蔗糖含量随干旱程度的加剧呈增加趋势,这是小麦植株受到干旱胁迫时的一种保护性反应,主要是发挥出其抗逆性的渗透调节能力,此时其作为能量供应能力的作用则减弱。干旱条件下施磷肥可以减轻干旱对光合系统的伤害程度,缓解干旱造成的蔗糖积累的加剧;正常水分条件下施磷肥则有利于增加蔗糖含量,提高叶片光合生产能力,从而促进光合产物的形成并向籽粒中转运,且大穗型品种的蔗糖含量要高于多穗型品种,这有利于大穗型品种形成更多的可孕小花数,提高穗粒数。

总的来说,施磷通过调控叶片叶绿素含量、净光合速率(P_n)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})以及蔗糖含量来提升光合性能,进而为穗花发育提供充足的营养物质以促进小花发育成粒。本研究着重分析了不同水分条件下施磷肥对穗花结实及光合特性的调控效应,但在磷素调控穗花发育的分子生物学机理以及如何在穗花发育关键期应用磷素来促进穗花发育方面还需进一步开展研究。深入分析磷素在穗花发育成粒中的调控效应及其作用机制,探明其最佳应用方式和施用技术,可以为小麦大田生产中利用磷肥增产增效及缓解干旱胁迫提供理论依据和技术支撑。

4 结论

干旱显著降低大穗型品种周麦 16 和多穗型品种豫麦 49-198 两类型品种不同穗位可孕小花数和结实粒数,施磷肥可以缓解干旱胁迫造成的可孕小花退化和败育,从而增加产量。干旱胁迫下两类型品种小麦的光合特性均受到不同程度的抑制,增施磷肥能增加叶绿素含量,缓解干旱胁迫对植株的光抑制程度,提高净光合

速率(P_n)、最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII}),改善光合性能,促进光合作用,以维持正常的生理代谢功能。干旱胁迫下两类型小麦品种蔗糖积累加剧,施磷肥有利于提高小麦植株抗旱性,降低蔗糖含量;正常水分条件下施磷肥则可以提高叶片光合生产能力,促进蔗糖含量增加。

参考文献(References):

- [1] 苏在兴,黄忠勤,高闰飞,朱雪成,王波,常勇,李小珊,丁震乾,易媛. 小麦矮秆突变体 Xu1801 的鉴定及其矮化效应分析. 作物学报, 2023, 49(8): 2133-2143.
- [2] 张林刚,邓西平. 小麦抗旱性生理生化研究进展. 干旱地区农业研究, 2000, 18(3): 87-92.
- [3] 李春雨,陈春宇,毛浩田,张怀渝,陈泽尔. 干旱胁迫下外源褪黑素对小麦生长和光系统活性的影响. 麦类作物学报, 2022, 42(7): 846-856.
- [4] Luo M Z, Wang D P, Delaplace P, Pan Y H, Zhou Y B, Tang W S, Chen K, Chen J, Xu Z S, Ma Y Z, Chen M. Melatonin enhances drought tolerance by affecting jasmonic acid and lignin biosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 202: 107974.
- [5] 刘蕾蕾,纪洪亭,刘兵,马吉锋,肖浏骏,汤亮,曹卫星,朱艳. 拔节期和孕穗期低温处理对小麦叶片光合及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学, 2018, 51(23): 4434-4448.
- [6] 覃凤飞,沈益新,李兰海,胡增运,程亮,马旭龙,陈青青,王凌越. 干旱胁迫对新疆三个优势牧草种的光合特性与水分利用效率的影响. 草业学报, 2016, 25(10): 86-94.
- [7] 严加坤,张宁宇,张岁岐. 谷子对干旱胁迫的生理生态响应. 生态学报, 2021, 41(21): 8612-8622.
- [8] Ru C, Hu X T, Chen D Y, Wang W E, Zhen J B, Song T Y. Individual and combined effects of heat and drought and subsequent recovery on winter wheat (*Triticum aestivum* L.) photosynthesis, nitrogen metabolism, cell osmoregulation, and yield formation. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 196: 222-235.
- [9] 郑彩霞,张富仓,张志亮,倪福全. 限量灌溉和施磷对冬小麦光合性能及水分利用效率的影响. 灌溉排水学报, 2009, 28(6): 78-80, 90.
- [10] 李玲,王会肖,张玉铭,蔡燕,刘丽芳. 施肥对小麦旗叶光合特性的影响研究. 中国生态农业学报, 2011, 19(6): 1268-1271.
- [11] 王菲,曹翠玲. 磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(3): 758-762.
- [12] 张岁岐,山仑. 磷素营养对春小麦抗旱性的影响. 应用与环境生物学报, 1998, 4(2): 115-119.
- [13] 梁银丽,陈培元. 土壤水分和氮磷营养对冬小麦根苗生长的效应. 作物学报, 1996, 22(4): 476-482.
- [14] 李刚,白阳,贾子颖,马正阳,张祥池,李春艳,李诚. 两种磷素水平下小麦苗期对干旱胁迫的离子组和代谢组响应. 中国农业科学, 2022, 55(2): 280-294.
- [15] 徐婷,邱悦,魏波,李诚,李春艳,朱长安. 不同水分条件下磷肥运筹对小麦旗叶和穗部叶绿素及核酸含量的影响. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(4): 654-664.
- [16] Sweeney D W, Granade G V, Eversmeyer M G, Whitney D A. Phosphorus, potassium, chloride, and fungicide effects on wheat yield and leaf rust severity. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(9): 1267-1281.
- [17] Elliot D E, Reuter D J, Reddy G D, Abbott R J. Phosphorus nutrition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). 1. Effects of phosphorus supply on plant symptoms, yield, components of yield, and plant phosphorus uptake. Australian Journal of Agricultural Research, 1997, 48(6): 855-867.
- [18] Waddington S R, Cartwright P M, Wall P C. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. Annals of Botany, 1983, 51(1): 119-130.
- [19] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. Biochemical Society Transactions, 1983, 11(5): 591-592.
- [20] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 210-211.
- [21] 王沅,田正国. 小麦小花发育不同时期土壤干旱对成花与成粒的影响. 作物学报, 1982, 8(4): 229-236.
- [22] Sinclair T R, Jamieson P D. Grain number, wheat yield, and bottling beer: an analysis. Field Crops Research, 2006, 98(1): 60-67.
- [23] Fischer R A. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. Field Crops Research, 2008, 105(1/2): 15-21.
- [24] Li S N, Song M, Duan J Z, Yang J H, Zhu Y J, Zhou S M. Regulation of spraying 6-BA in the late jointing stage on the fertile floret development and grain setting in winter wheat. Agronomy, 2019, 9(9): 546.
- [25] 裴雪霞,王姣爱,党建友,王秀斌,张定一. 小麦结实粒数、粒重和品质的小穗位和粒位效应. 中国农业科学, 2008, 41(2): 381-390.
- [26] 潘洁,姜东,曹卫星,孙传范. 小麦穗籽粒数、单粒重及单粒蛋白质含量的小穗位和粒位效应. 作物学报, 2005, 31(4): 431-437.
- [27] 屈会娟,李金才,沈学善,李如意,魏凤珍,张一. 播种密度对冬小麦不同穗位与粒位结实粒数和粒重的影响. 作物学报, 2009, 35(10): 1875-1883.

- [28] 刘北城, 张艳艳, 戎亚思, 魏永康, 段剑钊, 贺利, 王永华, 郭天财, 刘万代, 冯伟. 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. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(6): 1004-1015.
- [29] Khurshid N, Bukhari M A, Ahmad T, Ahmad Z, Jatoi W N, Abbas S M, Latif A, Raza A, Aurangzaib M, Hashem A, Avila-Quezada G D, Abd _Allah E F. Exogenously applied nicotinic acid alleviates drought stress by enhancing morpho-physiological traits and antioxidant defense mechanisms in wheat. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 263: 115350.
- [30] 王妮妮. 前期干旱对小麦穗粒数形成的影响及其生理基础[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [31] 娄梦玉, 薛华龙, 郭彬彬, 汪江涛, 咎志曼, 马超, 郭大勇, 焦念元, 付国占. 施磷水平与冬小麦产量和土壤有效磷含量的关系. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(9): 1582-1593.
- [32] 冯晓钰, 周广胜. 夏玉米叶片水分变化与光合作用和土壤水分的关系. 生态学报, 2018, 38(1): 177-185.
- [33] Ahmad Z, Ahmad Waraich E, Akhtar S, Anjum S, Ahmad T, Mahboob W, Bin Abdul Hafeez O, Tapera T, Labuschagne M, Rizwan M. Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40(4): 80.
- [34] Liu C G, Wang Y J, Jin Y Q, Pan K W, Zhou X M, Li N. Photoprotection regulated by phosphorus application can improve photosynthetic performance and alleviate oxidative damage in dwarf bamboo subjected to water stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 88-97.
- [35] Yang Z F, Tian J C, Wang Z, Feng K P, Ouyang Z, Zhang L X, Yan X F. Coupled soil water stress and environmental effects on changing photosynthetic traits in wheat and maize. *Agricultural Water Management*, 2023, 282: 108246.
- [36] 郑梦瑶, 李豪杰, 王文定, 杨晨璐, 李玉琳, 安露昌, 欧行奇, 郑会芳. 不同调亏灌溉处理对高产矮秆小麦光合性能的影响. 灌溉排水学报, 2023, 42(8): 55-62.
- [37] Rodriguez D, Andrade F H, Goudriaan J. Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability? *Field Crops Research*, 2000, 67(3): 227-238.
- [38] Wang S, Zheng S W, Bian T, Wu T, Li X X, Fu H D, Sun Z P, Li T L. Photosynthetic characteristics combined with metabolomics analysis revealed potential mechanisms of cucumber (*Cucumis sativus*) yield reduction induced by different phosphorus stresses. *Scientia Horticulturae*, 2022, 302: 111156.
- [39] Braun D M, Wang L, Ruan Y L. Understanding and manipulating sucrose phloem loading, unloading, metabolism, and signalling to enhance crop yield and food security. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(7): 1713-1735.
- [40] 王志敏, 黄琴. 蔗糖和植物生长调节剂对离体培养穗籽粒建成的影响. 种子, 2002, 21(4): 5-6.
- [41] 张玉斌, 薛仁, 王依杰, 李青, 石武良. 蔗糖在气孔运动调节中的功能研究进展. 植物生理学报, 2017, 53(6): 925-932.