

施磷对小麦小花发育过程中干旱耐性的影响

刘淋茹¹, 李雅辉¹, 刘家豪¹, 索柳楠¹, 李东雨¹, 张艳艳¹, 贺利^{1,2},

段剑钊^{1,2}, 冯伟^{1,2}, 王永华^{1,2}, 郭天财^{1,2}

(1. 河南农业大学农学院, 河南郑州 450046; 2. 国家小麦工程技术研究中心, 河南郑州 450046)

摘要:为明确施磷对小麦小花发育过程中耐旱性的调控效应,通过盆栽试验,以多穗型品种豫麦49-198(V1)和大穗型品种周麦22(V2)为材料,设置重度干旱(田间持水量的35%~45%,W0)和正常水分(田间持水量的75%~85%,W1)两种土壤水分条件,以及不施磷(P0)和施磷 $0.134\text{ g P}_2\text{O}_5 \cdot \text{kg}^{-1}$ (P1)两种供磷水平,研究施磷对小麦小花发育过程中可孕小花数和穗粒数以及旗叶光合特性、渗透调节和抗氧化性的影响。结果表明,与W1相比,W0条件下两个小麦品种的可孕小花数和穗粒数均显著减少,旗叶叶绿素含量(SPAD)、净光合速率(P_n)和最大光化学效率(F_v/F_m)以及植株磷含量均显著降低,旗叶可溶性蛋白(SP)、脯氨酸(PRO)、丙二醛(MDA)含量以及超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性均显著升高。与P0相比,P1显著增加两个小麦品种的可孕小花数和穗粒数,V1的可孕小花数和穗粒数增幅分别为5.74%~22.99%、9.90%~17.48%,V2的增幅分别为12.16%~15.63%、7.61%~27.45%;P1可增加旗叶SPAD、 P_n 、 F_v/F_m 、SP和PRO含量以及SOD和CAT活性,降低MDA含量,在W0条件下与P0差异显著,且施磷对V2的调控效应大于V1。这说明施磷显著增强小麦植株对干旱胁迫的耐性,提高光合能力,为可孕小花形成及发育成粒提供了充足的营养保障,进而实现增粒稳产,且对大穗型品种的调控效应优于多穗型品种。

关键词: 小麦; 施磷; 干旱胁迫; 光合特性; 渗透调节; 抗氧化性

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)10-1384-10

Effects of Phosphorus Application on Drought Tolerance during the Development of Wheat Florets

LIU Linru¹, LI Yahui¹, LIU Jiahao¹, SUO Liunan¹, LI Dongyu¹, ZHANG Yanyan¹, HE Li^{1,2},

DUAN Jianzhao^{1,2}, FENG Wei^{1,2}, WANG Yonghua^{1,2}, GUO Tiancai^{1,2}

(1. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450046, China;

2. National Engineering Research Center for Wheat, Zhengzhou, Henan 450046, China)

Abstract: To clarify the regulatory effects of phosphorus application on drought tolerance during the development of wheat floret, a multi-spike variety Yumai 49-198 (V1) and a large-spike variety Zhoumai 22 (V2) were used as experimental materials. A pot experiment was conducted under two soil water conditions: severe drought (35%–45% of field capacity, W0) and normal moisture (75%–85% of field capacity, W1), and two phosphorus application levels (no phosphorus application, P0; $0.134\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ phosphorus application, P1). The effects of phosphorus application on the number of fertile florets and grain number per spike during wheat floret development, as well as the photosynthetic characteristics, osmotic regulation, and antioxidant system of the flag leaf were investigated. The results showed that compared with W1, the number of fertile florets and grains per spike in the

收稿日期: 2025-01-09 修回日期: 2025-04-02

基金项目: 河南省科技攻关项目(242102111084); 国家重点研发计划项目(2023YFD2300204); 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)

第一作者 E-mail: 18237252514@163.com (刘淋茹)

通讯作者 E-mail: djz20008@163.com (段剑钊); tcguo888@sina.com (郭天财)

two wheat varieties under W0 condition were significantly reduced; the relative chlorophyll content (SPAD), net photosynthetic rate (P_n), maximum quantum efficiency of PS II (F_v/F_m) of flag leaf, and plant phosphorus content decreased significantly; the content of soluble protein (SP), proline (PRO), and malondialdehyde (MDA) and the activities of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) in the flag leaf were significantly increased. Compared with P0, P1 significantly increased the number of fertile florets and grain number per spike of the two varieties, with an increase rate of 5.74%–22.99%, 9.90%–17.48% for V1 and 12.16%–15.63%, 7.61%–27.45% for V2, respectively; P1 effectively increased the SPAD, P_n , F_v/F_m , SP content, PRO content, SOD and CAT activities in flag leaf, and decreased the MDA of flag leaf. The differences were significant under W0 condition, and the regulatory effect on V2 was greater than that on V1. In this study, phosphorus application significantly enhanced the drought tolerance of wheat plants, improved the photosynthetic assimilation, provided sufficient nutritional security for the formation and development of fertile florets into grains, thus achieving stable yield with increased grains, and the regulatory effect of which on the large-spike variety was higher than that of the multi-spike variety.

Keywords: Wheat; Phosphorus application; Drought stress; Photosynthetic characteristic; Osmotic regulation; Antioxidant property

小麦是中国主要的口粮作物之一,其生产对于保障国家粮食安全至关重要^[1-2]。近年来,全球气候变暖加剧造成气候极端性增加,降水时空分布不均衡程度加大,导致全球范围内水分胁迫频发^[3],已成为制约小麦生产的主要非生物胁迫之一^[4]。黄淮麦区春季干旱胁迫通常发生在小麦穗花分化和发育的关键阶段,影响小花结实成粒,加剧小花退化和败育,最终导致产量下降^[5-6]。干旱胁迫通常对植物的外部形态、细胞水势、组织结构、生理生化过程等产生不利影响^[7-8],造成光合作用减弱、渗透调节失衡、生物膜脂过氧化加剧^[9]。研究表明,植物遭遇胁迫时会通过关闭气孔^[10]、调节渗透^[7]、提高抗氧化酶活性^[11-12]等形成抗逆反应系统,以抵御和适应逆境环境。在春季干旱胁迫下,小麦抗逆性会增强。因此,探究小麦穗花发育关键阶段对干旱胁迫的生理响应,明确其抗逆机制对小麦小花发育成粒的影响,对于黄淮麦区春季水分时空分布不均衡下通过采取栽培调控措施实现小麦保花增粒稳产具有重要意义。

磷素在植物细胞组成、功能组分以及生理代谢中均具有重要作用。合理施磷不仅可以促进小麦根系发育,调控对水分的吸收利用,增强抗旱性^[13],还可以促进植物花器官的分化发育^[14],提升花后叶片抗氧化酶活性,增强抗氧化能力^[11]。磷素供应不足会抑制细胞分裂,影响根系发育,导致植株矮小^[15],推迟花器官分化,使落花落果增

多,最终造成产量下降。

目前,关于干旱胁迫和施磷对小麦生长发育的研究已较多,但多集中于单因素效应或不同施磷量、施磷深度对根系调控作用,而针对小麦穗花发育阶段磷素对小麦植株抗逆性的调控效应研究相对匮乏。因此,本研究通过水磷复合因素试验,探究施磷对干旱胁迫下小麦穗花发育关键阶段植株耐旱性的影响,从光合系统、渗透系统和抗氧化系统 3 个层次解析磷素的调控作用,为小麦生产中通过利用施磷措施保花增粒稳产提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

本试验于 2022—2024 年在河南省郑州市河南农业大学科教园区(34°52′4″N, 113°35′35″E)进行。试验采用盆栽方式,供试土壤为黏土,有机质含量为 20.11 g·kg⁻¹,全氮含量为 1.11 g·kg⁻¹,碱解氮含量为 103.16 mg·kg⁻¹,速效磷含量为 3.79 mg·kg⁻¹,速效钾含量为 235.67 mg·kg⁻¹,pH 值为 7.95。供试品种为多穗型品种豫麦 49-198(V1)和大穗型品种周麦 22(V2)。试验设置两种土壤水分条件:重度干旱(田间持水量的 35%~45%,W0)和正常水分(田间持水量的 75%~85%,W1);两种磷素水平:不施磷(P0)和施磷(0.134 g P₂O₅·kg⁻¹,P1)。干旱处理于拔

节前 15 d(参照近五年该区小麦平均拔节期推算)搭建遮雨棚(降雨前覆盖透明塑料布,雨停后拆除),并采用时域反射仪(TDR)监测土壤水分,每 2 d 补水一次,于拔节后控制至田间持水量的 60%~65%,第 10 天达到预设的水分条件,持续控水直至成熟期。施氮量为 $0.276 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,分别于播前和拔节期施用,基追比为 5:5;钾肥施用量 K_2O $0.07 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。氮、磷和钾肥分别采用尿素(N 46%)、重过磷酸钙(P_2O_5 46%)和氯化钾(K_2O 60%),磷钾肥均基施。试验用塑料盆直径和高均为 30 cm,每盆装土 15 kg,基本苗 24 株,每处理 15 盆。2022 年和 2023 年小麦均于 10 月 18 日播种,分别于 2023 年 5 月 22 日和 2024 年 5 月 23 日收获。

1.2 测定方法

1.2.1 小麦小花发育进程的监测

自拔节后第 10 天开始每 3 d 观察一次小花生长发育情况,每处理选取长势均匀具有代表性的植株 5 株,用体式显微镜(Sunny optical technology, SOPTOP SZN, 中国)观测并记录开花期可孕小花数,小花发育特征判定参考崔金梅等^[16]的方法。

1.2.2 旗叶相对叶绿素的测定

在小麦孕穗期、抽穗前期、抽穗期和开花期,于晴朗无风的上午 10:00—11:00,每处理选取长势均匀一致的 5 片旗叶,使用 SPAD-502 手持式叶绿素检测仪(KONICA MINOLTA)分别测定其基部、中部和上部的相对叶绿素(SPAD)值,取其平均值。

1.2.3 旗叶净光合速率和最大光化学效率的测定

在 1.2.2 部分所述 4 个生育时期,于上午 9:00—11:00 使用 Li-6800 便携式光合测定仪(LI-COR, 美国)测定旗叶的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n);使用 MINI-PAM-II 荧光仪测定旗叶 PS II 的最大光化学效率(F_v/F_m)。各处理重复 3 次。

1.2.4 旗叶渗透调节物质含量和抗氧化酶活性测定

在 1.2.2 部分所述 4 个生育时期,分别测定各处理旗叶中脯氨酸(PRO)含量、可溶性蛋白(SP)含量、丙二醛(MDA)含量及超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性^[17-18]。

1.2.5 磷含量的测定

在 1.2.2 部分所述 4 个生育时期,每处理分

别选取长势一致的小麦植株 10 株,将其分为茎、叶和穗 3 部分,105 °C 杀青 30 min,再 80 °C 烘干至恒重后称重。采用钼锑抗分光光度法测定各器官磷含量。小麦地上部磷含量=(茎磷含量×茎干物质质量+叶磷含量×叶干物质质量+穗磷含量×穗干物质质量)/(茎干物质质量+叶干物质质量+穗干物质质量)。

1.3 数据分析

采用 Excel 2021 和 Origin 2022 进行数据分析与作图,利用 SPSS 26.0 进行方差分析和相关性分析,采用 Duncan 法进行显著性检验。除可孕小花数和穗粒数外,其他数据均为 2022—2023 和 2023—2024 年数据均值。

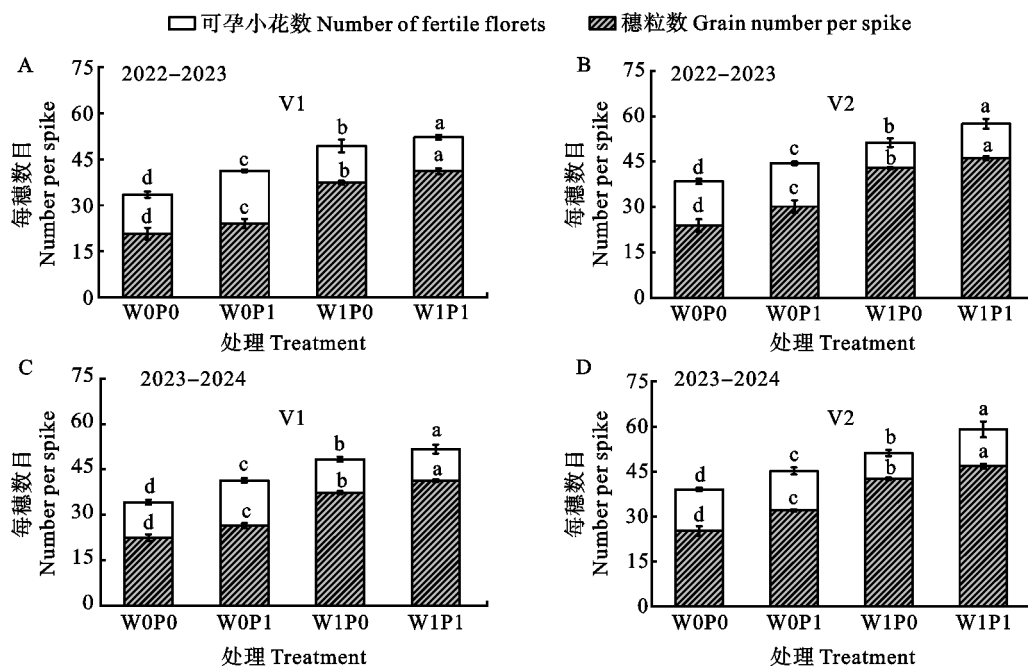
2 结果分析

2.1 施磷对不同水分条件下小麦可孕小花数和穗粒数的影响

2022—2023 年和 2023—2024 年同一品种的可孕小花数和穗粒数均表现为 $W1P1 > W1P0 > W0P1 > W0P0$, 差异均显著(图 1)。V2 的可孕小花数和穗粒数整体均高于 V1。与 P0 相比, P1 使两年度 V1 品种的可孕小花数在 W0 和 W1 条件下分别提高 20.98%~22.99%、5.74%~6.97%,使穗粒数分别提高 15.57%~17.48%、9.90%~10.45%; P1 使 V2 的可孕小花数分别提高 15.60%~15.63%、12.16%~15.31%,使穗粒数分别提高 26.05%~27.45%、7.61%~9.86%。

2.2 施磷对不同水分条件下小麦旗叶光合特性的影响

两个小麦品种旗叶 SPAD、 P_n 值在所测定的 4 个时期中均表现为随着生育时期的推进呈上升趋势,而 F_v/F_m 呈下降趋势(图 2)。在同一生育时期,两个品种的 SPAD 值、 P_n 值和 F_v/F_m 均表现为 $W1P1 > W1P0 > W0P1 > W0P0$, 且不同处理间 P_n 值在 4 个生育时期差异均显著,而 SPAD 值和 F_v/F_m 在 4 个生育时期内因处理不同而表现出不一致的差异显著性。与 P0 相比,开花期 P1 条件下 V1 的 SPAD、 P_n 和 F_v/F_m 值增幅分别为 2.78%~4.09%、10.93%~20.18%、1.46%~1.92%, V2 的增幅分别为 2.55%~4.38%、6.98%~21.41%、1.03%~1.35%。但总体而言, V2 的 F_v/F_m 值大于 V1, 说明前者耐旱性相对较强。



图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters above the error bars indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same in figures 2-5.

图 1 不同处理下小麦可孕小花数和穗粒数

Fig. 1 Fertile floret number and grain number per spike of wheat under different treatments

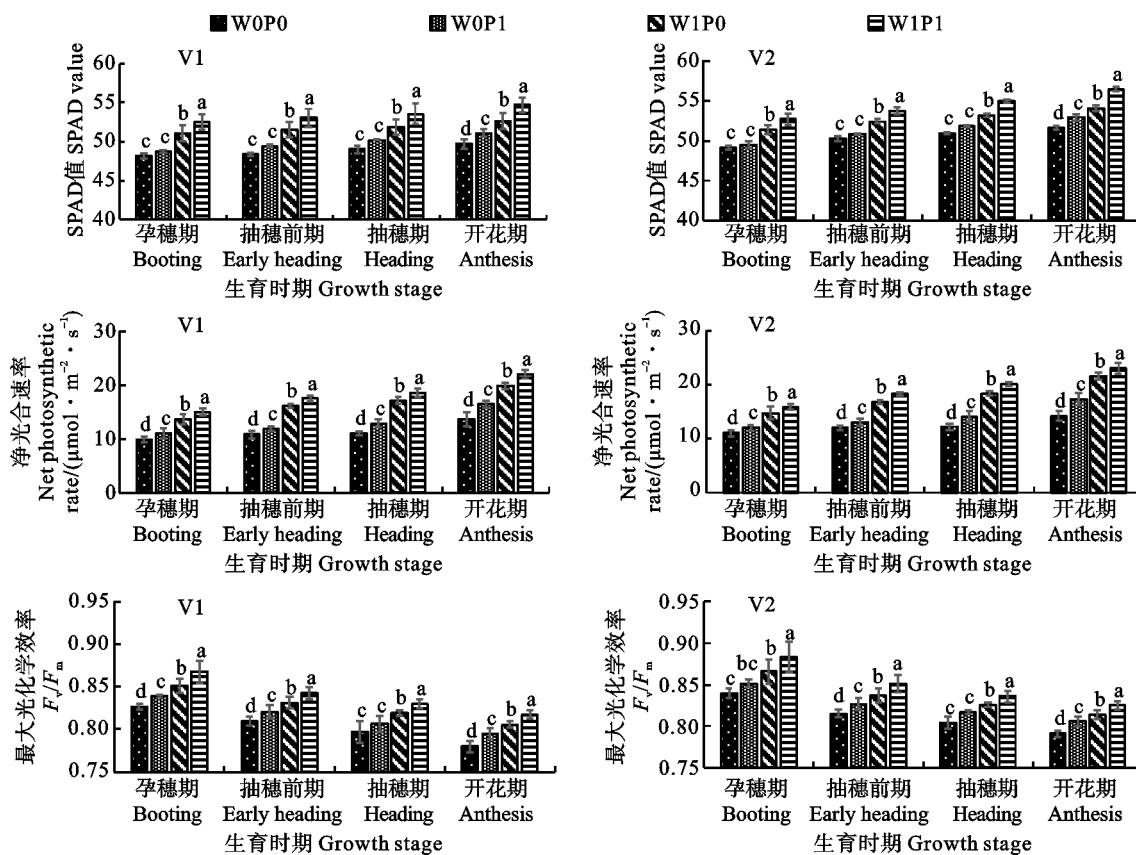


图 2 不同处理下小麦旗叶 SPAD 值、净光合速率和最大光化学效率

Fig. 2 SPAD value, net photosynthetic rate, and maximum fluorescence parameters of flag leaves in wheat under different treatments

2.3 施磷对于干旱胁迫下小麦旗叶渗透调节物质的影响

两个小麦品种旗叶脯氨酸(PRO)和可溶性蛋白质(SP)含量随着生育时期的推进均呈上升趋势,在开花期达到最高,且各生育时期大小表现均为 W0P1>W0P0>W1P1>W1P0(图 3)。其中,P0 与 P1 间在 W0 条件下差异均显著,在 W1 条件下总体上差异均不显著。此外,在各处

理下 V2 的 PRO 和 SP 含量普遍高于 V1。与 P0 相比,开花期 P1 条件下 V1 的 PRO 和 SP 含量的增幅分别为 7.75%~13.62%和 5.84%~22.12%,V2 的增幅分别为 9.19%~13.14%和 4.10%~11.01%。因此,干旱胁迫显著提高了两个品种小麦旗叶 PRO 和 SP 含量,施磷进一步增强了这一响应,有助于提升小麦植株的耐旱能力。

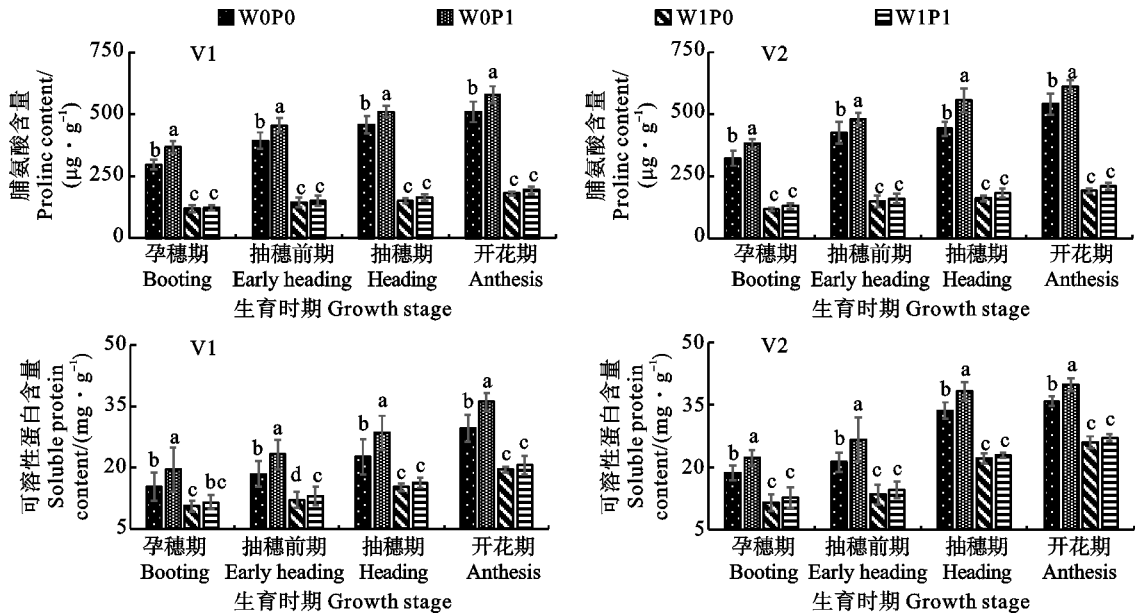


图 3 不同处理下小麦旗叶脯氨酸、可溶性蛋白含量
Fig. 3 Proline and soluble protein content in flag leaf of wheat under different treatments

2.4 施磷对于干旱胁迫下小麦旗叶 MDA 含量及抗氧化酶活性的影响

两个小麦品种各处理旗叶 MDA 含量、SOD 和 CAT 活性随着生育时期的推进总体呈上升趋势,但不同指标间变化存在差异(图 4)。其中,不同处理在各生育时期 MDA 含量大小表现均为 W0P0>W0P1>W1P0>W1P1,且 V1 高于 V2; SOD 和 CAT 活性大小均表现为 W0P1>W0P0>W1P1>W1P0,V1 均低于 V2,其中 P0 与 P1 间在 W0 条件下差异均显著,在 W1 条件下总体上差异均不显著。与 P0 相比,开花期 P1 条件下 V1 的 MDA 含量、SOD 和 CAT 活性增加幅度分别为 -5.50%~-10.17%、6.52%~10.76%、9.03%~15.04%,V2 的增加幅度分别为 -11.10%~-13.30%、6.32%~11.30%、5.30%~16.68%。总体而言,干旱胁迫加剧了小麦旗叶 MDA 的积累,而施磷可以通过提高 SOD 和 CAT 的活性来降低 MDA 的含量,从而提高小麦植株耐

旱性。

2.5 施磷对于干旱胁迫下小麦植株磷含量的影响

两个小麦品种各处理植株磷含量随着生育时期推进呈降低趋势,不同处理在各生育时期植株磷含量大小依次均表现为 W1P1>W1P0>W0P1>W0P0(图 5)。其中,P0 与 P1 间在 W0 条件下差异均显著,在 W1 条件下(除孕穗期外)差异均不显著;V2 的整体磷含量高于 V1。与 P0 相比,开花期 P1 条件下 V1 和 V2 的植株磷含量增幅分别为 11.52%~20.71%和 10.57%~18.70%。

2.6 小麦可孕小花数与开花期小麦旗叶光合特性的关系

相关分析结果(图 6)表明,在 W0 和 W1 条件下,小麦可孕小花数与穗粒数以及开花期旗叶 P_n、F_v/F_m、SPAD、PRO 和 SP 含量、SOD 和 CAT 活性、磷含量均呈极显著正相关,与 MDA 含量均呈极显著负相关;旗叶 MDA 含量与 CAT 活性均呈负相关,与 SOD 呈均显著负相关。W0

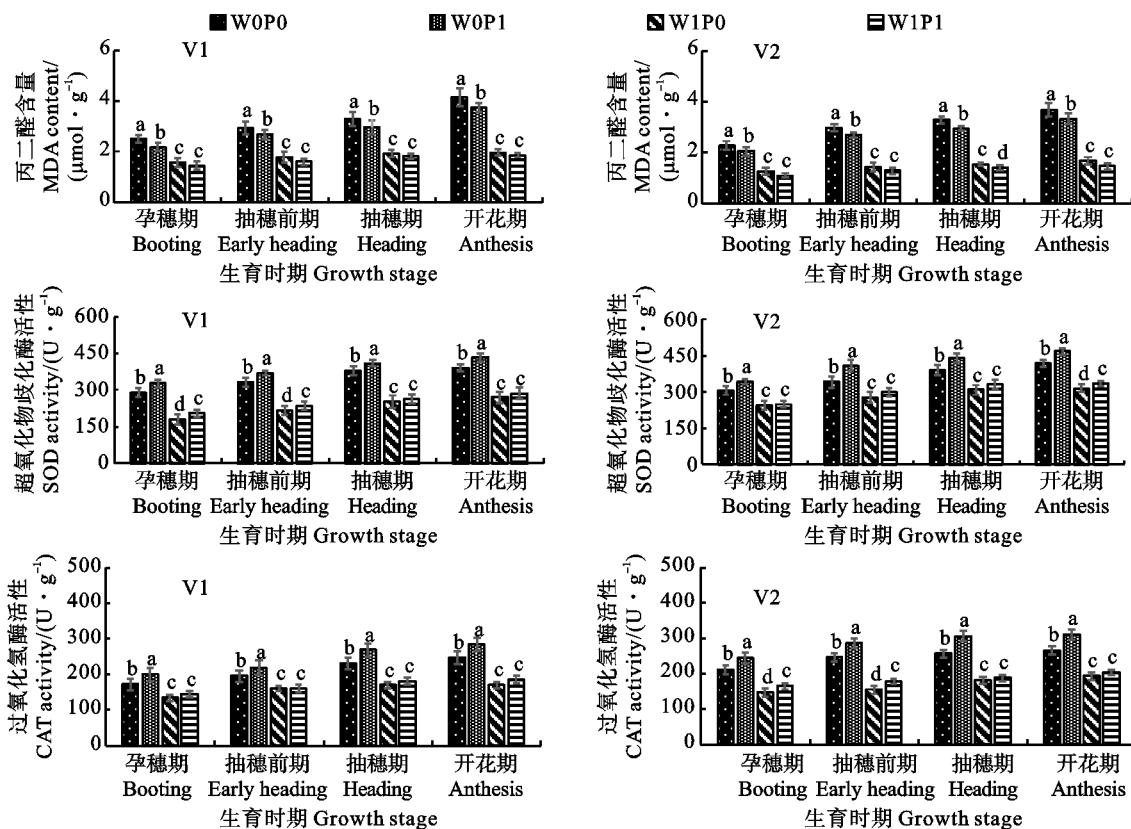


图 4 不同处理下小麦旗叶丙二醛含量及抗氧化酶活性

Fig. 4 Malondialdehyde content and antioxidant enzyme activity in flag leaves of wheat under different treatments

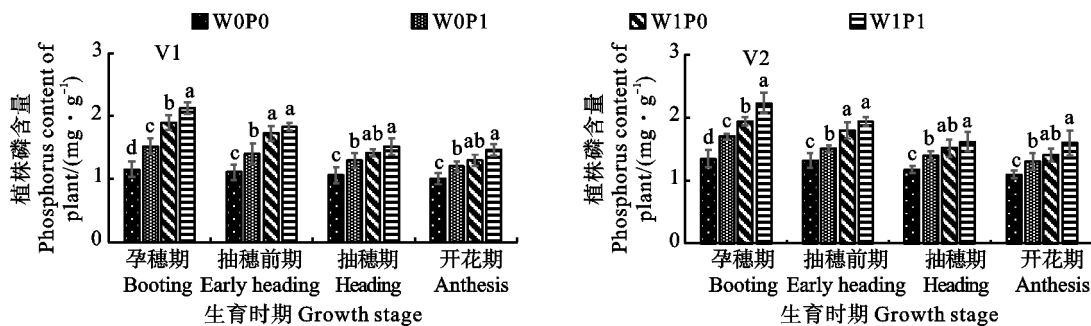


图 5 不同处理下小麦植株磷含量的变化

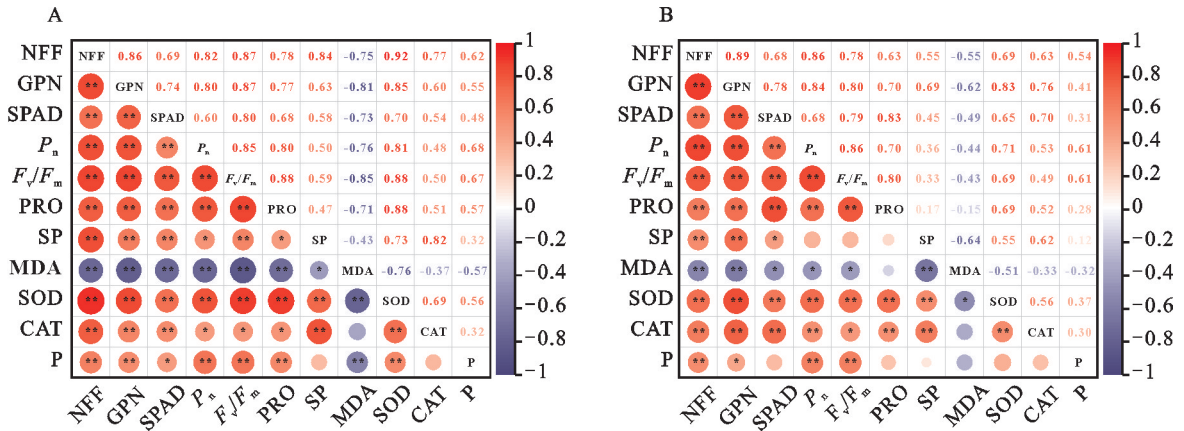
Fig. 5 Phosphorus content of wheat plants under different treatments

条件下,小麦可孕小花数与旗叶 SOD 活性、 F_v/F_m 、SP 含量和穗粒数的相关系数均高于其他指标;W1 条件下,小麦可孕小花数与旗叶 P_n 和 F_v/F_m 均表现出更高的相关性。总体而言,提高小麦旗叶的渗透调节物质含量和抗氧化酶活性,降低 MDA 含量,有助于提升叶片光合性能和植株磷素积累,增加可孕小花数,从而促进穗粒数提高。

3 讨论

穗粒数是小麦产量构成三因素之一,增加穗粒数是小麦实现高产再高产的重要突破口。开花

期可孕小花数决定着穗粒数,正常水分条件下可孕小花结实率达 80% 左右,而小花发育过程中遭遇干旱胁迫则导致可孕小花数减少,结实穗粒数降低,产量下降^[19]。本研究中,在小麦孕穗至开花的小花发育关键阶段设置干旱胁迫,两个小麦品种的可孕小花数和穗粒数均显著降低,与前人研究结果一致^[20]。这可能是因为干旱胁迫导致小麦植株水分需求供应不足,小麦的快速生长和花前生殖生长阶段的光合作用等生理代谢过程受到影响,导致光合物质生产和积累减少,穗花分化和发育所需营养物质供应不足,造成小花分化和



A: W0; B: W1; NFF: 可孕小花数; GPN: 穗粒数; SPAD: 相对叶绿素; P_n : 净光合速率; F_v/F_m : 最大光化学效率; PRO: 脯氨酸含量; SP: 可溶性蛋白含量; MDA: 丙二醛含量; SOD: 超氧化物歧化酶活性; CAT: 过氧化氢酶活性; P: 磷含量; *, * * 分别指在 0.05、0.01 水平上显著 ($N=24$)。

A: W0; B: W1; NFF: Number of fertile florets; GPN: Grain number per spike; SPAD: Relative chlorophyll; P_n : Net photosynthetic rate; F_v/F_m : Maximum quantum efficiency of PS II; PRO: Proline content; SP: Soluble protein content; MDA: Malondialdehyde content; SOD: Superoxide dismutase activity; CAT: Catalase activity; P: Phosphorus content; * and * * mean significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively ($N=24$).

图 6 不同处理下小麦可孕小花数与开花期旗叶光合特性和抗逆性指标的关系

Fig. 6 Relationships between the number of fertile florets and photosynthetic characteristics and stress resistance indices of flag leaf at anthesis stage in wheat under different treatments

发育形成的可孕小花数减少,降低穗粒数^[5]。

磷素是植物体内多种物质组成和转化的中间体,是维持植物正常生理代谢和生长发育的重要营养元素,其在植物光合生产过程中起着非常重要的作用^[21-22]。研究表明,干旱胁迫会引起植物气孔关闭、叶绿体破坏及相关酶活性下降,进而导致光合系统运行受阻、叶绿素含量和光系统活性等降低,减弱光合作用,使物质生产能力下降^[23-25]。而磷素可以有效增加叶片中的光合色素含量,提高光合作用能力和光能利用效率,促进物质生产和积累^[26],缓解干旱胁迫对植株养分供需平衡的破坏。在低磷环境下,小麦植株矮小、叶片发黄^[15],对穗器官营养供应能力减弱;此外,低磷环境会造成小麦穗子小且小穗小花数目大幅减少^[27-28],形成高穗粒数的能力减弱,从而导致穗花发育不良和小花结实数下降。本研究中,干旱胁迫使得小麦旗叶 SPAD、 F_v/F_m 和 P_n 值降低,显著减弱小麦植株的光合物质生产能力,而施磷明显提高了两个小麦品种旗叶 SPAD、 F_v/F_m 和 P_n 值,促进光能的吸收转化,进而增强了植株的光合生产性能,为穗花发育成粒奠定充足的物质基础^[29],且对大穗型品种 V2 的整体调控效应高于多穗型品种 V1。

当小麦遭遇干旱胁迫时,通常会表现出两种

抗逆性途径应答机制,即通过调控渗透调节和抗氧化能力来应对不利的干旱环境^[30],这对小麦在干旱逆境下的生存和生长具有重要作用。研究表明,在干旱胁迫下,小麦植株一方面会通过合成、转换和积累渗透调节物质来调控细胞内水势,从而维持细胞形态和代谢所必需的膨压和其他生理功能^[31-32];另一方面会启动抗氧化系统来清除氧化过程中过度积累的活性氧(ROS),保护细胞和亚细胞系统免受活性氧自由基的损伤^[33]。渗透调节过程中一般起作用的主要是无机离子和有机合成物质,如 PRO、SP、可溶性糖等。PRO 在干旱胁迫时能充当信号分子,其含量迅速增加,参与植物防御反应和代谢过程^[34-35]。SP 作为重要的渗透调节物质,也参与光合关键酶和叶绿素物质的合成,调控植物抗逆性^[36]。施磷可以调控柳枝稷^[37]、马铃薯^[38]、玉米^[39]等渗透调节作用,增加叶片中 PRO、SP、可溶性糖等物质的含量^[40]。本研究中,与正常水分条件相比,干旱胁迫下两个小麦品种的旗叶 PRO 和 SP 含量均显著增加,且在干旱胁迫下,施磷可以显著增加 PRO 和 SP 含量,这与前人研究结果一致。这可能是由于施磷提高了叶片渗透势,进而增强小麦穗花发育关键期植株抵御干旱胁迫的能力。

干旱胁迫会导致植物产生氧化损伤,进而引

发植物激活抗氧化酶系统,提高抗氧化酶的活性^[41]。本研究中,干旱胁迫下两个小麦品种旗叶膜脂过氧化产物 MDA 含量均升高,危害增强,而 SOD 和 CAT 活性均显著提升,从而减轻干旱胁迫氧化损伤的危害。研究发现,施磷可以调控镉胁迫下茄子苗期^[42]、干旱胁迫下马铃薯根系^[38]、冻害胁迫下小麦旗叶^[41]等的抗氧化酶活性,达到减轻镉毒害、旱灾和冻害等的作用。本研究中,施磷可以通过提高两个小麦品种抗氧化酶 SOD 和 CAT 的活性来清除 ROS,减少 MDA 的积累,减轻其对细胞和膜造成的损伤,进而增强植株的抗逆性,减轻其受干旱胁迫的影响。

小麦小花发育成粒与植株生产的营养物质是否能充足供应关系密切^[43]。有研究表明,可孕小花数目与植株光合碳水化合物含量呈正相关^[44],充足的营养物质供应有助于克服穗器官营养物质的限制,减少小花的退化,进而增加穗粒数^[45-46]。本研究发现,无论是干旱胁迫条件下还是正常水分条件下,两个小麦品种可孕小花数与开花期叶片光合特性指标(SPAD、 P_n 和 F_v/F_m)、渗透调节指标(PRO 和 SP 含量)和抗氧化酶(SOD 和 CAT)活性以及植株磷含量均呈极显著正相关,与 MDA 含量呈极显著负相关,说明提高小麦植株的渗透调节和抗氧化能力,促进光合性能的提升,有助于实现促花增粒的效果。本研究下,施磷可以有效调控春季干旱胁迫下小麦旗叶 SP 和 PRO 含量,调节细胞质的渗透势,平衡细胞内外渗透压,为维持叶片正常生理活动提供环境保障;同时可以调控旗叶 SOD 和 CAT 活性,提高其抗氧化能力,降低过氧化物含量,减少 MDA 积累,减轻其对细胞膜造成的损伤,进而调节光系统 II 反应中心活性,提升 F_v/F_m 和 P_n ,生产更多的光合物质,为小花发育成粒提供营养保障,进而实现增粒稳产目的。对大穗型品种 V2 的整体调控效应高于多穗型品种 V1。

4 结论

施磷可以有效调控两个小麦品种孕穗至开花阶段对干旱胁迫的耐性,主要是通过增加旗叶 SP 和 PRO 等渗透物质含量来平衡细胞内外渗透压,提高旗叶 SOD 和 CAT 的活性以提升其抗氧化能力,减少 MDA 的积累,减轻其对细胞和膜造成的伤害,提高叶片 F_v/F_m 和 P_n ,生产更多的光合同化物,为可孕小花形成和小花发育成粒提供

充足的营养保障,进而增加穗粒数实现稳产,对大穗型品种周麦 22 的总体调控效应高于多穗型品种豫麦 49-198。

参考文献:

- [1] 陈志钢,胡霜. 气候变化对全球粮食安全的影响与应对策略[J]. 农业经济问题,2024,45(10):44.
CHEN Z G, HU S. Impact of climate change on global food security and coping measures [J]. *Issues in Agricultural Economy*, 2024, 45(10): 44.
- [2] 李春喜. 粮食安全与小麦栽培发展趋势探讨[J]. 河南农业科学, 2012, 41(3): 16.
LI C X. Security of food and development of wheat cultivation [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2012, 41(3): 16.
- [3] DENG X, LIU Y, XU X X, et al. Comparative proteome analysis of wheat flag leaves and developing grains under water deficit [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 425.
- [4] WU H Z, YANG Z Q. Effects of drought stress and post-drought rewatering on winter wheat: A meta-analysis [J]. *Agronomy*, 2024, 14(2): 298.
- [5] 张荣,刘淋茹,付凯霞,等. 干旱胁迫下外源褪黑素对冬小麦小花发育及碳营养代谢的调控[J]. 中国农业科学, 2024, 57(23): 4647.
ZHANG R, LIU L R, FU K X, et al. Regulatory of exogenous melatonin on floret development and carbon nutrient metabolism in winter wheat under drought stress [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(23): 4647.
- [6] LI J, LI G G, LI Z Y, et al. Spermidine alleviates drought-induced wheat floret degeneration by mitigating oxidative damage and maintaining energy homeostasis [J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(6): 1765.
- [7] LAHUTA L B, SZABLINSKA-PIERNIK J, HORBOWICZ M. Changes in metabolic profiles of pea (*Pisum sativum* L.) as a result of repeated short-term soil drought and subsequent re-watering [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(3): 1704.
- [8] 拉本,胡娟,张旭萍. 干旱胁迫对植物生理的影响以及分子机制的响应研究进展[J]. 青海草业, 2022, 31(4): 32.
LA B, HU J, ZHANG X P. Research progress on the effect of drought on plant physiology and the response of molecular mechanism [J]. *Qinghai Prataculture*, 2022, 31(4): 32.
- [9] HUSSAIN M, FAROOQ S, HASAN W, et al. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives [J]. *Agricultural Water Management*, 2018, 201: 153.
- [10] 罗丹丹,王传宽,金鹰. 植物应对干旱胁迫的气孔调节[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4334.
LUO D D, WANG C K, JIN Y. Stomatal regulation of plants in response to drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4334.
- [11] 孙东岳,许辉,刘倩倩,等. 磷素后移对药隔期倒春寒小麦旗

- 叶光合及抗氧化系统的影响[J]. 中国农业气象, 2023, 44(2):129.
- SUN D Y, XU H, LIU Q Q, *et al.* Effects of phosphorus fertilizer postpone on photosynthesis and antioxidant system of wheat flag leaves under late spring coldness at connectivum stage [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(2):129.
- [12] GENG Z X, ZHAO B N, DUAN Y S, *et al.* Phosphorus mitigates the adverse effects of microplastics pollution on wheat and maize: Impacts on growth, photosynthesis, and antioxidant defense [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 228:105993.
- [13] 惠凯善, 吴召汉, 张永丽. 节水补灌下施磷量对小麦不同茎藨光合和衰老特性及产量的影响[J]. 应用生态学报, 2023, 34(2):454.
- HUI K S, WU Z H, ZHANG Y L. Effects of phosphorus application rates on photosynthetic and senescence characteristics and yield of different stems and tillers of wheat under water-saving supplementary irrigation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(2):454.
- [14] 郑一, 张振, 范金根, 等. 磷肥对不同结实能力马尾松无性系雌球花量及针叶氮磷营养的影响[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4):1189.
- ZHENG Y, ZHANG Z, FAN J G, *et al.* Effects of P fertilizer on female *Strobilus* and needle N and P nutrition of *Pinus massoniana* clones with different fruiting abilities [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(4):1189.
- [15] 蒲子天, 张弛, 张佳琦, 等. 供磷水平对苗期小麦地上和地下部性状关联性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(9):1601.
- PU Z T, ZHANG C, ZHANG J Q, *et al.* Effects of phosphorus supply level on the correlations between shoot and root traits of wheat at seedling stage [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(9):1601.
- [16] 崔金梅, 郭天财, 朱云集, 等. 小麦的穗[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008:22.
- CUI J M, GUO T C, ZHU Y J, *et al.* Spike of wheat [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008:22.
- [17] 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, 2000:184, 258, 260.
- LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000:184, 258, 260.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006:211, 214.
- GAO J F. Experimental guidance for plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006:211, 214.
- [19] 陈志豪, 王艳杰, 常旭虹, 等. 干旱胁迫对冬小麦物质转运和不同小穗位籽粒产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(6):1219.
- CHEN Z H, WANG Y J, CHANG X H, *et al.* Effects of drought stress on material transportation and grain yield at different panicle positions of winter wheat [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2024, 30(6):1219.
- [20] 王璐媛, 刘淋茹, 袁鑫茹, 等. 干旱胁迫条件下外源褪黑素提高小麦穗花发育和穗粒数的机理[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(8):1477.
- WANG L Y, LIU L R, YUAN X R, *et al.* Mechanism of exogenous melatonin improving the development of spike and floret and grain numbers per spike in wheat under drought stress [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2024, 30(8):1477.
- [21] 胡雨彤, 郝明德, 付威, 等. 不同降水年型和施磷水平对小麦产量的效应[J]. 中国农业科学, 2017, 50(2):300.
- HU Y T, HAO M D, FU W, *et al.* Effect of precipitation patterns and different phosphorus nutrition levels on winter wheat yield [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(2):300.
- [22] 李玲, 王会肖, 张玉铭, 等. 施肥对小麦旗叶光合特性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(6):1268.
- LI L, WANG H X, ZHANG Y M, *et al.* Effect of fertilization on photosynthetic characteristics of wheat flag leaf [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(6):1268.
- [23] 郭娅, 任昊, 王洪章, 等. 高温干旱复合胁迫抑制夏玉米光系统II性能降低籽粒产量[J]. 中国农业科学, 2024, 57(21):4216.
- GUO Y, REN H, WANG H Z, *et al.* High temperature and drought combined stress inhibited photosystem II performance and decreased grain yield of summer maize [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(21):4216.
- [24] 刘文瑜, 杨发荣, 黄杰, 等. 干旱胁迫对藜麦幼苗生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(4):171.
- LIU W Y, YANG F R, HUANG J, *et al.* Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence properties and seedling growth of quinoa seedlings [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(4):171.
- [25] 饶德民, 董青松, 程彤, 等. 作物光合效率对逆境适应及提高途径研究进展[J]. 植物生理学报, 2024, 60(8):1232.
- RAO D M, DONG Q S, CHENG T, *et al.* Research progress of crop photosynthetic efficiency adaptation to adversity and improving ways [J]. *Plant Physiology Journal*, 2024, 60(8):1232.
- [26] XU H, HASSAN M A, SUN D Y, *et al.* Effects of low temperature stress on source-sink organs in wheat and phosphorus mitigation strategies [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:807844.
- [27] 王兰珍, 米国华, 陈范骏, 等. 不同产量结构小麦品种对缺磷反应的分析[J]. 作物学报, 2003, 29(6):867.
- WANG L Z, MI G H, CHEN F J, *et al.* Response to phosphorus deficiency of two winter wheat cultivars with different yield components [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(6):867.
- [28] 谢炜, 贺鹏, 马宏亮, 等. 秸秆覆盖与施磷对旱地小麦小花发育与结实特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2024, 44(4):496.

- XIE W, HE P, MA H L, *et al.* Effects of straw mulching and phosphorus fertilization on floret development and seed-setting rate of dryland wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(4): 496.
- [29] 张振, 赵俊晔, 石玉, 等. 不同播幅对小麦花后叶片光合特性和产量的影响[J]. 作物学报, 2024, 50(4): 981.
- ZHANG Z, ZHAO J Y, SHI Y, *et al.* Effects of different sowing space on photosynthetic characteristics after anthesis and grain yield of wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(4): 981.
- [30] 张军, 刘红, 李晓萍, 等. 干旱对小麦孕穗期叶片生理特性及产量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(3): 1.
- ZHANG J, LIU H, LI X P, *et al.* Effect of drought on leaf physiological parameters and yield of wheat at booting stage [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2014, 32(3): 1.
- [31] 葛培, 郭广芳, 晏月明. 小麦抗旱机理研究进展[J]. 生物技术通报, 2010, 26(4): 23.
- GE P, GUO G F, YAN Y M. Progress in studies on drought resistance mechanisms in wheats [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2010, 26(4): 23.
- [32] 程莉, 李玉霖, 宁志英, 等. 木本植物应对干旱胁迫的响应机制: 基于水力学性状视角[J]. 生态学报, 2024, 44(7): 2692.
- CHENG L, LI Y L, NING Z Y, *et al.* Response mechanisms of woody plants to drought stress: A review based on plant hydraulic traits [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(7): 2692.
- [33] 董杰, 陈新新, 杨倩, 等. 高光、水分和盐胁迫下小麦光合特性和抗氧化酶系统的比较[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(3): 321.
- DONG J, CHEN X X, YANG Q, *et al.* Effects of high light, water and salt stresses on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme system in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(3): 321.
- [34] 晁漫宁, 史新月, 张健龙, 等. 灌浆期持续干旱对小麦光合、抗氧化酶活性、籽粒产量和品质的影响[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(4): 500.
- CHAO M N, SHI X Y, ZHANG J L, *et al.* Effects of persistent drought at grain filling stage on flag leaf photosynthesis, antioxidant enzyme activity, grain yield and quality of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(4): 500.
- [35] AHAMMED G J, LI X, WAN H J, *et al.* SIWRKY81 reduces drought tolerance by attenuating proline biosynthesis in tomato [J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 270: 109444.
- [36] ZHONG Y X, XU D C, HEBELSTRUP K H, *et al.* Nitrogen topdressing timing modifies free amino acids profiles and storage protein gene expression in wheat grain [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 353.
- [37] 何海锋, 吴娜, 刘吉利, 等. 盐碱条件下施磷对柳枝稷生长发育及耐盐性的影响[J]. 草业学报, 2022, 31(10): 64.
- HE H F, WU N, LIU J L, *et al.* Effects of phosphorus application on the growth and salt resistance of switchgrass under saline alkali conditions [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(10): 64.
- [38] 王天, 张舒涵, 闫士朋, 等. 干旱胁迫和磷肥用量对马铃薯根系形态及生理特征的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(1): 118.
- WANG T, ZHANG S H, YAN S P, *et al.* Effects of drought stress and application amount of phosphorus fertilizer on morphological and physiological characteristics of potato roots [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(1): 118.
- [39] 王玉凤, 薛盈文, 杨克军. 磷对 NaCl 胁迫下玉米幼苗渗透调节能力的影响[J]. 玉米科学, 2017, 25(2): 61.
- WANG Y F, XUE Y W, YANG K J. Effect of phosphorous on osmoregulatory capability in maize seedlings under salt stress [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(2): 61.
- [40] RU C, HU X T, CHEN D Y, *et al.* Drought stimulus enhanced stress tolerance in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by improving physiological characteristics, growth, and water productivity [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 214: 108906.
- [41] XU H, HOU K Y, FANG H, *et al.* Twice-split phosphorus application alleviates low-temperature impacts on wheat by improved spikelet development and setting [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22(12): 3667.
- [42] 孟庆慧, 樊文华, 刘奋武, 等. 不同磷肥对镉胁迫下茄子苗期光合作用及抗氧化酶系统的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2024(3): 112.
- MENG Q H, FAN W H, LIU F W, *et al.* Effects of different phosphorus fertilizers on photosynthesis and antioxidant enzyme systems of eggplant seedlings under cadmium stress [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2024(3): 112.
- [43] MIRALLES D J, RICHARDS R A, SLAFER G A. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley [J]. *Functional Plant Biology*, 2000, 27(10): 931.
- [44] SERRAGO R A, MIRALLES D J, SLAFER G A. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 28(3): 301.
- [45] 王志敏, 王树安, 苏宝林. 蔗糖供给对小麦离体培养穗小花结实的影响[J]. 北京农业科学, 1996(4): 19.
- WANG Z M, WANG S A, SU B L. Effect of sucrose supply on the fruiting of spike florets in wheat culture *in vitro* [J]. *Beijing Agricultural Sciences*, 1996(4): 19.
- [46] 王志敏, 王树安, 苏宝林. 乙烯对小麦小花发育和结实的影响[J]. 种子, 1996, 15(2): 15.
- WANG Z M, WANG S A, SU B L. The effect of ethylene on floret development and grain set in wheat [J]. *Seed*, 1996, 15(2): 15.