

氮和磷对不同基因型小麦水分状况的影响

黄明丽, 邓西平, 白登忠, 袁永慧

(中国科学院水土保持研究所, 西北农林科技大学资源与环境学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:为了阐明不同水分条件下氮、磷对不同基因型小麦的水分生理指标的作用及其变化趋势, 试验选用6个不同基因型的小麦进化材料, 研究了拔节期各基因型小麦的叶片保水力、叶水势、叶片膜透性与气孔导度。结果表明, 当土壤水分充足时, 施肥会提高叶片保水力、叶水势, 降低叶片膜透性, 增加二倍体小麦的气孔导度, 而降低六倍体小麦的气孔导度。在水分胁迫下, 施肥会提高叶片保水力, 降低叶水势、叶片膜透性和气孔导度; 而且随小麦染色体倍性从2n→4n→6n的进化方向, 小麦叶片保水力、叶水势、叶片膜透性均先降低, 然后又升高。

关键词:基因型; 小麦; 氮; 磷; 水分状况; 保水力; 水势

中图分类号:S 512.1; S 311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2003)04-0094-05

Effects of Nitrogen and Phosphorus on Leaf Water Status of Different Wheat Genotypes

HUANG Ming-li, DENG Xi-ping, BAI Deng-zhong, YUAN Yong-hui

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and College of Resource and Environment, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The leaf water retention capability, water potential, membrane permeability and stomatal conductance of six wheat genotypes, which are very important in the evolution of wheat, were investigated to study the effects of nitrogen and phosphorus on wheat water physiological indexes under different soil water condition. The results showed that under sufficient soil water condition, the application of nitrogen and phosphorus elevated leaf water retention capability and water potential, decreased membrane permeability, increased the stomatal conductance of diploid, but decreased the stomatal conductance of hexaploid. Under water stress, increasing fertilizer improved leaf water retention capability, but decreased leaf water potential, membrane permeability and stomatal conductance. And with the evolution from diploid to tetraploid to hexaploid, leaf water retention capability, water potential and membrane permeability decreased first, then increased.

Key words: Genotype; Wheat; Nitrogen; Phosphorus; Water status; Water retention capability; Water potential

在干旱、半干旱区, 水分亏缺和土壤肥力低下一直是限制作物增产的两个重要因素。经研究发现, 旱地合理施肥能大大提高小麦产量^[1~4]。在不同水分条件下, 施肥为作物提供所需代谢物质的同时, 也明显影响着植物的生理过程。Begg 和 Turner^[4]曾指出, 增加施肥量可以增强作物的抗旱性。植株水分状况作为衡量作物抗旱性的重要部分, 多年来一直为植物生理学家们所关注。很多研究认为, 施肥会增加植株对干旱的敏感性, 但研究的结果并不一致。经研究表明, 小麦随二倍体到四倍体再到六倍体的演化方向, 产量会显著增加^[5]。而且已有关于小麦进化材料光合特性及水分、养分利用的研究^[6~9], 但是不同水分条件下, 氮、磷肥配施对小麦进化材料水分状况有哪些影响, 至今还未见到相关报道。正是基于这样的研究背景, 我们选用了在小麦进化中重要的6个不同基因型材料, 研究其在不同水肥条件下的水分生理特性, 希望为充分挖掘小麦高产、稳产

收稿日期: 2003-02-24

修回日期: 2003-06-24

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1999011708)。

作者简介: 黄明丽(1977-), 女, 新疆昌吉人, 在读硕士, 研究方向为作物抗旱性及节水农业的生物学基础。

通讯作者: 邓西平(1962-), 男, 研究员。

潜力提供一些理论依据。

1 试验材料及方法

1.1 试验材料

试验选用了 6 个基因型的小麦进化材料,包括野生一粒小麦(AA, *Triticum boeoticum*)、斯卑尔脱山羊草(BB, *Aegilops speltoides*)和节节麦(DD, *Aegilops squarrosa*)、野生二粒小麦(AABB, *Triticum dicoccoides*)、栽培二粒小麦(AABB, *Triticum dicoccum*)和普通小麦(AABBDD, *Triticum aestivum*)。

供试土壤的基本养分状况为:有机质 7.23 g/kg,全氮 0.067%,全磷 0.076%,全钾 2.165%,水解氮 31.97 mg/kg,速效磷 17.232 mg/kg,速效钾 147.4 mg/kg。土壤的最大毛管持水量为 25.2%。

1.2 试验设计

试验在中科院水保所试验地干旱棚内进行,采用盆栽种植。用聚乙烯桶每桶装风干土 9 kg。试验采用基因型、供水和施肥三因素完全设计,土壤水分设 2 个水平:适宜水分处理(W_h),即土壤含水量保持最大毛管持水量的 70%~75%;水分胁迫处理(W_l),冬前正常供水保持最大毛管持水量的 70%~75%,拔节前使土壤自然干旱到最大毛管持水量的 40%~45%,此后一直维持该含水量。施肥因素有 2 个水平:高肥水平(F_h),施 N 0.12 g/kg 风干土, P_2O_5 0.06 g/kg 风干土;低肥水平(F_l),施 N 0.06 g/kg 风干土, P_2O_5 0.03 g/kg 风干土。试验共 24 个处理,5 个重复,总计 120 盆。每盆播 20 粒露白种子,定苗 10 株。称重法控制土壤水分,小麦全生育期不接受自然降水。

1.3 试验方法

所测项目均选取拔节期小麦的倒二叶测定。其中水势用压力室法测定;叶片保水力是将叶片饱和 3 h 后在室内自然风干至 48 h 的叶片相对含水量;叶片的细胞膜透性用 DDS-11A 型电导仪测定^[10];叶片气孔导度用 Li-6400 型便携式光合仪测定。采用 SPSS10.0 统计分析软件处理数据。

2 结果与分析

2.1 叶片保水力和水势

2.1.1 水肥条件对小麦进化材料叶片保水力和水势的影响

表 1 列出了不同基因型小麦拔节期各处理叶片的保水力和水势值。

表 1 不同基因型小麦拔节期的叶片保水力和水势
Table 1 Leaf water retention capability and water potential of different wheat genotypes at the jointing stage

基因型 Genotype	保水力(%) Water retention capability				水势(-10^{-1} MPa) Water potential			
	W_hF_h	W_hF_l	W_lF_h	W_lF_l	W_hF_h	W_hF_l	W_lF_h	W_lF_l
野生一粒 <i>Triticum boeoticum</i>	10.77±0.41	7.38±0.35	4.42±0.28	0.26±0.18	1.50±0.10	1.77±0.15	1.67±0.41	1.93±0.35
山羊草 <i>Aegilops speltoides</i>	3.59±0.30	1.15±0.14	2.45±0.21	1.79±0.12	1.67±0.15	2.50±0.27	3.07±0.15	2.70±0.27
节节麦 <i>Aegilops squarrosa</i>	4.28±0.27	1.83±0.21	3.10±0.26	1.45±0.25	1.93±0.21	1.93±0.12	3.00±0.27	2.40±0.36
野生二粒 <i>Triticum dicoccoides</i>	3.44±0.25	0.91±0.26	1.90±0.20	0.56±0.15	2.30±0.36	1.97±0.15	2.43±0.38	2.23±0.21
栽培二粒 <i>Triticum dicoccum</i>	2.60±0.15	0.83±0.15	1.22±0.16	0.69±0.08	2.20±0.26	2.87±0.15	2.97±0.31	2.93±0.36
普通小麦 <i>Triticum aestivum</i>	4.75±0.13	1.18±0.19	0.70±0.17	0.18±0.16	1.43±0.15	1.60±0.27	2.40±0.30	2.23±0.25

叶片保水力的方差分析结果表明(表 2),基因型、水、肥及其交互项对叶片保水力的效应均达到极显著水平。基因型、水、肥及其交互项对叶片保水力的效应存在差异。从各因子对总变异的贡献来看,从大到小依次为:基因型、基因型*水、肥、水分、基因型*肥、水*肥和基因型*水*肥的交互作用。相对而言,基因型对小麦叶片保水力的作用要大于土壤水分和肥料供给,水分的作用稍大于肥的,即小麦叶片保水力是基因型本身的一种属性,但外界水、肥等环境因素对它的作用也不可低估。对普通小麦来说,水、肥对其保水力的影响很大,水分充足时的叶片保水力几乎是水分胁迫时的 6 倍;而施低肥处理的保水力只为高肥处理的 25%。不同基因型小麦进化材料保水力的多重比较结果为:除野生二粒小麦(AABB)与普通小麦(AABBDD)间在 0.05 水平上无显著差异外,野生一粒(AA)、山羊草(BB)、节节麦(DD)和栽培二粒小麦(AABB)间均差异显著。

叶水势除施肥效应不显著外,其它因素及交互作用对叶水势都有明显的作用。但不能说施肥对叶水势就没有作用。从表 1 不同基因型小麦各处理的水势值不难看出,当水分充足时,高肥处理的叶水势高于低肥处理的;而在水分胁迫下,高肥处理往往会导致水势降低,因此,从总体上得出了施肥对叶水势作用不大的结果。小麦进化材料的基因型差异与供水水平的差异对叶水势差异的贡献较大。根据叶片水势的多重比较,野生一粒小麦与普通小麦的叶水势间没有显著差异;野生二粒小麦、节节麦和山羊草的叶水势相近;栽培二粒小麦的叶水势与上两组基因型小麦的差异显著。

2.1.2 叶片保水力与水势的变化

由于水、肥、基因型间保水力差异显著,那么保水力随小麦倍性递增过程是否存在一定的变化规律,在不同的水肥条件下这些变化规律又各自有那些特点?如图 1 A 所示,当水分充足时,高肥处理的叶片保水力要明显高于低肥处理的,而且野生一粒、山羊草和节节麦 3 个二倍体的保水力较高,野生二粒和栽培二粒的保水力都较其亲本的低,由于节节麦的保水力较强,使得普通小麦的保水力较其另一亲缘祖先——栽培二粒有所提高。在小麦从二倍体→四倍体→六倍体的进化过程中,保水力先降低,后略有上升。在水分胁迫条件下,施肥对各基因型小麦保水力均有较好的正效应。尤其对四倍体而言,低水分时施肥可使其保水力高于高水低肥处理。随进化方向,小麦叶片保水力呈逐渐下降的趋势。从整体上看,无论水分条件如何,适量施肥可以提高各基因型小麦的叶片保水能力,对提高小麦的抗性非常有利。

表 2 不同基因型小麦叶片保水力和水势的方差分析结果
Table 2 Variance analysis on leaf water retention capability and water potential of winter wheat genotypes

变异来源 Source	自由度 df	F 值 F value	
		保水力 Water retention capability	水势 Water potential
基因型 Genotype	5	231.34**	20.45**
水 Soil water	1	513.38**	55.42**
肥 Fertilizer	1	553.85**	0.17
基因型*水 Genotype * soil water	5	207.25**	3.10*
基因型*肥 Genotype * fertilizer	5	25.67**	3.92*
水*肥 Soil water * fertilizer	1	58.69**	10.26**
基因型*水*肥 Genotype * soil water * fertilizer	5	6.69**	3.46*

注: * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。
Note: * and ** indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

注: * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。在水分胁迫条件下,施肥对各基因型小麦保水力均有较好的正效应。尤其对四倍体而言,低水分时施肥可使其保水力高于高水低肥处理。随进化方向,小麦叶片保水力呈逐渐下降的趋势。从整体上看,无论水分条件如何,适量施肥可以提高各基因型小麦的叶片保水能力,对提高小麦的抗性非常有利。

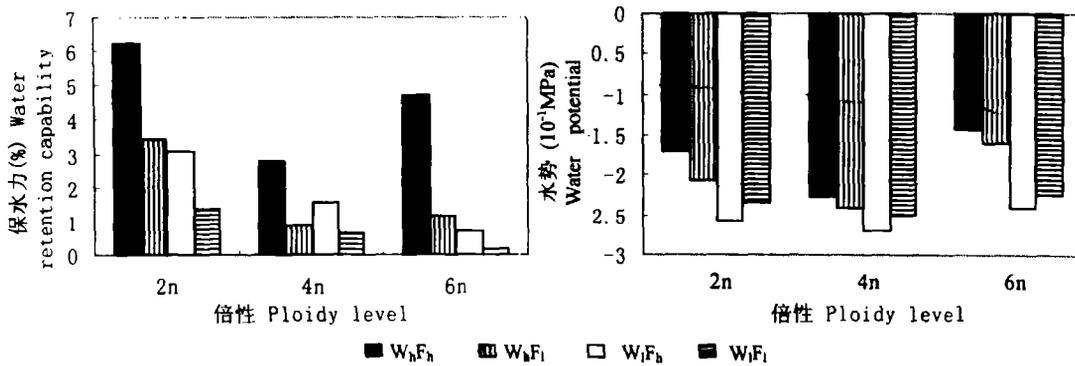


图 1 不同水肥条件下各倍性小麦的保水力和水势
Fig. 1 Leaf water retention capability and water potential of different ploidy level under different soil water and fertilizer conditions

由图 1B 知 6 个基因型小麦,水分充足的水势要高于水分胁迫时的。不同水分条件下,施肥对叶水势的作用效果不同。充分供水时,增加施肥对提高叶片水势较为有利;而在水分胁迫条件下,施高肥反而会使叶水势下降。说明施肥并不能真正改善植株的水分状况。随小麦从二倍体→四倍体→六倍体的进化方向,小麦叶水势先降低,后又升高。在各基因型中,野生一粒小麦各处理的水势都相对最高,说明野生一粒小麦较其它基因型小麦植株有更好的水分状况,而栽培二粒的水势最低。

2.2 叶片膜透性

2.2.1 拔节期叶片膜透性分析

植物组织在受到各种不利环境条件的胁迫时,细胞膜的结构和功能首先受到伤害,细胞膜透性增大。根据表 3 中的 F 值和显著值可知基因型、水、肥三个主因素对叶片膜透性的效应显著,而其交互项对叶片膜透性的作用却不大。虽然三个主因素的显著值均为零,但并不能表明基因型、水、肥对叶片膜透性的效应相同。

又由 η 值可得,各因素对总变异的贡献,从大到小依次为:基因型、肥、水、基因型 * 肥、基因型 * 水 * 肥、基因型 * 水和水 * 肥交互项。不难看出,基因型对小麦叶片膜透性的作用最大,其次为肥,最后为水;可以说,小麦叶片膜透性与其保水力一样仍为基因型本身的一种遗传特性,但外界肥、水等环境因素对它的影响也很重要。

由于基因型对叶片膜透性的效应显著,所以对各基因型进行了多重比较,以明确各基因型小麦叶片膜透性差异的显著性。在 0.05 显著水平上,普通小麦与野生二粒小麦、山羊草的叶片膜透性

间无显著差异;节节麦与野生一粒小麦的叶片膜透性相近;栽培二粒小麦与以上 5 个小麦进化材料的叶片膜透性间有显著差异。

2.2.2 叶片膜透性的变化

从图 2 可以看出,高水处理的叶片膜透性普遍低于水分胁迫处理,表明土壤水分条件好时,植株体内也保持了一个较好的水分状况,细胞膜也较为完整。另外,在两种水分条件下,各基因型小麦高肥处理的叶片膜透性均小于低肥处理,说明适当施肥有利于不同基因型小麦叶片保持其细胞膜结构和功能的完整性,即使在水分胁迫下,也能一定程度上减轻水分胁迫对叶片细胞膜造成的伤害,从而保证植物代谢活动的正常进行,对抗旱非常有利。由于节节麦(DD)的叶片膜透性较高,使得普通小麦(AABBDD)的叶片膜透性较其另一亲缘祖先——栽培二粒小麦(AABB)有较大的提高。随小麦进化材料染色体倍性的递增,叶片膜透性先降后升,其中四倍体小麦的叶片膜透性最为稳定。

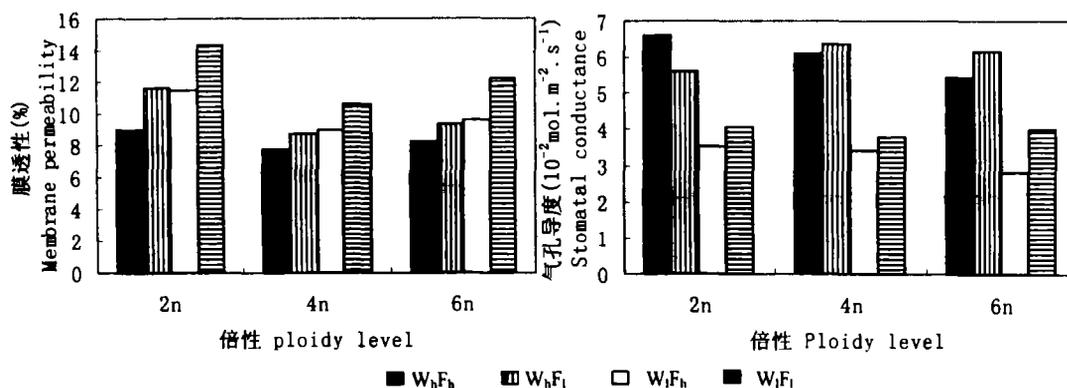


图 2 不同水肥条件下不同倍性小麦的膜透性与气孔导度

Fig. 2 Leaf membrane permeability and stomatal conductance of different ploidy level under different soil water content and fertilization

2.3 气孔导度

气孔作为植物与外界环境进行水分、气体交换的门户,其导度的大小直接会影响到植株体内的水分状况。分析认为施肥对气孔导度作用不显著的原因是,在不同的水分条件下,不同施肥处理对气孔导度的作用不同。具体而言(图 2),在水分充足的条件下,3 个二倍体小麦进化材料高肥处理的叶片气孔导度要大于低肥处理的;不同施肥水平对野生二粒小麦(AABB)气孔导度的作用不大,而栽培二粒小麦(AABB)和普通小麦(AABBDD)低肥处理的气孔导度反而比高肥处理的大。水分胁迫时,除了节节麦(DD)以外,其它 5 个基因型小麦进化材料高肥处理的叶片气孔导度都较低肥处理的小。说明在水分胁迫下,施肥增加了植物对干旱的敏感性。野生一粒小麦(AA)各处理的气孔导度均最低,山羊草(BB)和节节麦(DD)的最高。随小麦进化材料染色体倍性的递增(2n→4n→6n),气孔导度呈下降趋势,但不明显。野生一粒小麦的气孔导度明显低于其它基因型小麦,蒸腾失水较少,有利于保持体内较高的水分水平。

3 小结与讨论

对于不同基因型小麦而言,植株体的水分状况(保水力,水势,膜透性及气孔导度)属于基因型本身的特性,外界的水分、施肥状况能在一定程度上改变小麦进化材料的水分状况。当土壤水分充足时,植株体内水分状况良好,代谢旺盛,具有较高的叶片保水力、水势、气孔导度,较低的膜透性。此时施肥会提高叶片保水力、叶水势,降低叶片细胞膜透性,增加二倍体小麦进化材料(野生一粒、山羊草和节节麦)的气孔导度,而降低四倍体(野生二粒和栽培二粒小麦, AABB)和六倍体小麦(普通小麦, AABBDD)的气孔导度。

水分胁迫下,高肥处理提高了不同基因型小麦进化材料的叶片保水力,而降低叶片的细胞膜透性。张殿忠等^[11]也曾研究发现,在严重水分胁迫下,施 N 处理叶片的相对含水量和饱和含水量显著增加,离体叶片的脱水速率降低。这可能是由于施肥(尤其是施 N)在缺水前促进了氮化物的正常代谢,促进植株体内蛋白质合成,提高了蛋白质的含量,从而改变原生质的特性,提高了叶细胞束缚水的能力,从而提高了保水力,降低膜透性,使植物遇到干旱时仍保持了较好的水分状况^[11~13]。但是水分胁迫下高肥处理的叶水势却相较低,这与以前的一些研究结果较为一致^[12,14~16]。在本试验中,水分胁迫下高氮磷肥处理也减小了不同基因型小麦进化材料的气孔导度,与 Morgan 和张岁岐等人^[12,17,18]的研究结果相似,说明施肥增加了植物对干旱的敏感性。水分胁迫下,随小麦进化材料染色体倍性从 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的进化方向,叶片保水力、叶水势、细胞膜透性均先降低,然后又升高。不同基因型小麦对水肥可能有不同的反应机制,应继续研究。

参考文献:

- [1] 山 仑. 提高旱地农田生产力的若干生理生态问题[J]. 干旱地区农业研究, 1985, (4): 71—80.
- [2] 徐学远, 陈国良, 穆兴民. 水肥对春小麦产量的效应研究[J]. 干旱地区农业研究, 1995, 13(2): 34—38.
- [3] 金 剑, 刘晓冰, 李艳华, 等. 水肥耦合对春小麦灌浆光合特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(1): 65—68.
- [4] Begg J E, Turner N C. Crop water deficits[J]. Adv. Agron. , 1976, 28: 161—217.
- [5] Bamaktramah H S, Halloran G M, Wilson J H. Components of yield in diploid and hexaploid wheats (*Triticum* spp.)[J]. Annals of Botany, 1984, 54: 51—60.
- [6] Austin R B, Morgan C L. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species[J]. Ann Bot. , 1982, 49: 177—189.
- [7] 张正斌, 山 仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究[J]. 科学通报, 1997, 42(17): 1876—1881.
- [8] 张岁岐, 山 仑, 邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化及其与根系生长的关系[J]. 科学通报, 2002, 47(17): 1327—1331.
- [9] 刘敏娟, 李秧秧, 张岁岐. 小麦进化材料氮、磷养分利用效率间的关系[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(3): 34—37.
- [10] 西北农业大学植物生理生化教研组. 植物生理学试验指导[M]. 西安, 陕西科学技术出版社, 1987.
- [11] 张殿忠, 王沛洪. 水分胁迫与植物氮代谢的关系. I 水分胁迫时氮素对小麦叶片氮代谢的影响[J]. 西北农业大学学报(自然科学版), 1988, 16(4): 15—21.
- [12] 张岁岐, 山 仑. 氮素营养对春小麦抗旱适应性及水分利用的影响[J]. 水土保持研究, 1995, (1): 31—35.
- [13] 樊小林, 李玉坤, 何文勤, 等. 近等基因型抗旱性小麦氮素营养遗传性状的研究——小麦拔节期功能叶保水力[A]. 李生秀. 土壤—植物营养研究文集[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1999. 268—276.
- [14] 杜建军, 李生秀, 高亚军, 等. 氮肥对冬小麦抗旱适应性及水分利用的影响[J]. 西北农业大学学报(自然科学版), 1999, 27(5): 1—5.
- [15] 徐 萌, 山 仑. 不同水分条件下无机营养对春小麦水分状况和渗透调节的影响[J]. 植物学报, 1992, 34(8): 596—602.
- [16] 姚晓晔, 汪德水, 张宪国, 等. 不同施肥水平下旱地冬小麦水分效应研究[J]. 土壤肥料, 1994, 6: 15—18.
- [17] Morgan J A. Interaction of water supply and N in wheat[J]. Plant Physiol. , 1984, 76: 112—117.
- [18] 张岁岐, 李秧秧. 施肥促进作物水分利用机理对产量的影响的研究[J]. 水土保持研究, 1996, 3(1): 185—191.