

施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响

孙旭生¹, 林 琪^{1,*}, 赵长星^{1,3,*}, 翟延举², 吴 钢³, Cheruth Abdul Jaleel⁴

(1. 青岛农业大学农学与植物保护学院, 青岛 266109; 2. 莱州市金海种业有限公司, 莱州 261400;

3. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085;

4. Stress Physiology Lab, Department of Botany, Annamalai University, Annamalai Nagar 608 002, Tamil Nadu, India)

摘要: 为冬小麦超高产栽培的氮肥管理提供技术支撑, 在大田条件下研究了施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响。采用开放式气路测定了小麦旗叶的净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率等相关指标, 并运用“米氏方程”对旗叶净光合速率进行了模拟, 计算了光响应曲线的特征参数。结果表明, 在 0 ~ 300 kg/hm² 施氮范围内, 随着光照强度的增加, 各处理的旗叶净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均随之增加, 而胞间二氧化碳浓度却随之降低, 但是在 375 kg/hm² 施氮水平下旗叶的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率的增加和胞间二氧化碳浓度的降低反而低于 300 kg/hm² 施氮水平, 表明合理的氮素水平对超高产小麦灌浆期旗叶的光响应曲线有明显的调节作用。在合理的施氮范围内, 增施氮肥小麦旗叶在整个灌浆期内的最大净光合速率随之增加。在本试验条件下, 超高产麦田的适宜施氮量为 300 kg/hm²。

关键词: 超高产; 小麦; 光响应曲线; 施氮量; 灌浆期

文章编号: 1000-0933(2009)03-1428-10 中图分类号: S153 文献标识码: A

Effects of nitrogen application rate on light-response curves of flag leaves in super-high yielding winter wheat at grain filling stage

SUN Xu-Sheng¹, LIN Qi^{1,*}, ZHAO Chang-Xing^{1,3,*}, ZHAI Yan-Ju², WU Gang³, Cheruth Abdul Jaleel⁴

1 College of Agriculture and Plant Protection, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

2 Laizhou Jinhai Seed Limited Company, Laizhou 261400, China

3 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

4 Stress Physiology Lab, Department of Botany, Annamalai University, Annamalai Nagar 608002, Tamil Nadu, India

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1428 ~ 1437.

Abstract: In order to provide a standard consortium for nitrogen fertilizer management of super-high yielding winter wheat cultivation, different nitrogen application rates were tested in concomitant with their effects on light-response curves in the flag leaves were studied. The experiments were conducted at grain filling stage of super-high yielding winter wheat under field conditions. Net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (Tr) in flag leaves of super-high yielding winter wheat were measured in an open-circuit gas channel system. Moreover, P_n was simulated by the Michaelis-Menten model, and then characteristic parameters of the light response curves were calculated. The results showed that P_n , G_s and Tr of flag leaves among all treatments increased with the increasing of the light intensity in the range of 0 — 300 kg/hm² nitrogen application rate, but C_i decreased. However, the increasing of P_n , G_s and Tr and the decreasing of C_i under the nitrogen level of 375 kg/hm² were lower than that under the nitrogen level of 300 kg/hm², which indicated that reasonable nitrogen application has significant regulating effect on light-response curves of flag leaves in super-high yielding winter wheat at grain filling stage. It can be concluded that at the

基金项目: 国家粮食丰产科技工程资助项目(2006BAD02A00); 中国博士后科学基金资助项目(20080430566); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD29B02); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD21B04)

收稿日期: 2008-08-06; 修订日期: 2008-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qlin@qau.edu.cn, cxzhao@qau.edu.cn

rational range of nitrogen application, the maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}) of the flag leaves with high yield increased in the whole grain filling stage with the increasing of nitrogen fertilizer. Under this experiment condition (N 300 kg/hm² application), the highest grain yield was observed and hence suggested for super-high yielding winter wheat cultivation.

Key Words: super-high yielding; wheat; light-response curve; nitrogen application rate; grain filling stage

光合作用是作物干物质积累和产量形成的基础,较高的光合碳同化能力是作物获得高产的前提。氮素是影响小麦生育和产量形成的重要因素^[1]。氮素通过影响叶绿素、Rubisco 及光合器官结构而直接影响 CO₂ 同化^[2],又通过影响植株生长发育而间接影响 CO₂ 同化、光合产物积累和对光合作用的反馈调节^[3]。

前人对光合作用所涉及的生理生化过程及光合作用的气孔限制和非气孔限制特征也有较为深刻的认识。殷毓芳等^[4]对小麦不同发育阶段光合性能分析时指出,小麦盛花期前期净光合速率主要受气孔因素限制,而盛花期后期非气孔因素是影响净光合速率的主要因子。胡延吉等^[5]在研究不同年代小麦主栽品种光合作用限制因素时也得出类似的结论。由于气孔导度降低,导致光合作用所需要底物 CO₂ 的供应受到限制,并由此导致净光合速率下降构成了光合作用的气孔限制。若叶肉细胞间隙和细胞内部 CO₂ 扩散能力(叶肉导度)下降及光合器官的羧化能力降低,导致净光合速率下降构成光合作用的非气孔限制^[6~8]。

灌浆期是小麦产量形成的关键时期^[9],维持灌浆期旗叶光合作用对获得高产具有重要价值^[10,11],然而,当籽粒灌浆需要光合产物输入时,旗叶的光合功能却在衰退^[12]。研究表明,追施氮肥可以提高植株叶片叶绿素含量,改善光合性能,并延长绿叶功能期,增加光合产物的积累,从而提高小麦产量^[13~15]。许大全等等国内外学者以大豆、玉米、水稻、小麦、棉花等农作物为材料,对作物的光合特性日变化进行了广泛深入的研究^[16~21],普遍认为,光合“午休”现象,主要归因于“气孔因素”与“非气孔因素”两个方面。氮素对超高产小麦生育后期的光合特性有较大的调节作用,随着施氮量增加,小麦的净光合速率增强^[22]。氮肥对超高产小麦光合日变化有较大的调节作用,但光合作用与产量并非均呈正相关关系^[23]。对于不同施氮量对灌浆期间光响应曲线的影响则研究较少。光是光合作用的主导因子,对每种绿色植物均可做出光合作用对光的响应曲线。陆佩玲等^[24]运用 Michaelis-Menten 模型,分不同生育时期对大田条件下小麦的光响应曲线进行了模拟,得出该模型适于小麦光响应的模拟,模拟值属于正常值。故本文采用该模型对大田条件下的超高产麦田的光响应曲线进行了模拟,目的是研究小麦在超高产条件下光响应曲线特征参数的变化规律,为超高产小麦合理氮素管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2006~2008 年在烟台市莱州金海种业有限公司超高产示范园小麦超高产试验田进行,前茬为玉米,大田土壤有机质含量为 1.55%,全氮 0.11 g/kg,速效氮 75.73 mg/kg,速效磷 91.32 mg/kg,速效钾 141.48 mg/kg。优质腐熟鸡粪 60000kg/hm²,磷、钾肥与鸡粪全部基施。氮肥分基追两次施入(基追比例 5:5),拔节期追肥,同时每亩基施硼砂 1kg,硫酸锌 2kg。除氮肥按设计施用外,各小区均按 P₂O₅ 105 kg/hm²,K₂O 135 kg/hm²施入磷钾肥。氮肥为尿素(含 N 46%),磷肥为过磷酸钙(含 P₂O₅ 14%),钾肥为氯化钾(含 K₂O 60%)。施氮量设:0、150、225、300、375 kg/hm²共 5 个水平,分别用 F0(CK)、F1、F2、F3、F4 表示。小区面积为 10m × 3m,等行距播种,行距为 16.7cm。试验随机区组排列,重复 3 次。供试品种为烟农 24。10 月 10 日播种,基本苗为 180 万/hm²。各处理田间管理一致,按超高产攻关田进行。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 光响应曲线的测定

在小麦的灌浆初期(花后 10d)、灌浆中期(花后 20d)、灌浆后期(花后 30d),分别选择晴天 9:00~11:30

观测,每处理选取 3~5 片生长一致的有代表性的旗叶叶片进行测定,结果取平均值。利用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合系统分析仪,在流速为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,叶面温度为 25°C 下,在 $0 \sim 1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光照范围内设置 11 个光照强度(0、50、100、200、400、600、800、1000、1200、1400、1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),测量各处理旗叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)等光合作用有关指标。在测定前先逐渐提高光强,然后按照设定的光强范围逐渐降低。通过光响应曲线可以确定光补偿点(light compensation point, LCP)、光饱和点(light saturation point, LSP)、表观暗呼吸速率(apparent dark respiration rate, R_d)、最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate, $P_{n_{\max}}$)表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)等指标。

1.3 数据处理

早在 1913 年,Michaelis-Menten 就提出了生化反应速率与底物浓度的关系式,光虽然不是光合作用的物质底物,但它是光合作用的能量来源,因此可以作为底物看待,光合速率对光强的响应遵循 Michaelis-Menten 方程(式 1),因而这个方程作为经典关系式被广泛应用于光合速率对光强响应特征的描述:

$$P_n = \alpha \cdot PAR \cdot P_{n_{\max}} / (\alpha \cdot PAR + P_{n_{\max}}) - R_d \quad (1)$$

式中, PAR 为入射到叶片上的光合有效光量子通量密度; α 为表征光合作用最大光能转化率的表观初始量子效率, $P_{n_{\max}}$ 为一定 CO_2 下的潜在最大光合速率, R_d 为暗呼吸速率^[25]。超高产小麦旗叶净光合速率(P_n)与光合有效辐射(PAR)之间的关系也遵循 Michaelis-Menten 模型^[24]:

$$\text{光补偿点}(LCP): LCP = P_{n_{\max}} R_d / \alpha (P_{n_{\max}} - R_d) \quad (2)$$

$$\text{光饱和点}(LSP): LSP = P_{n_{\max}} (0.75 P_{n_{\max}} + R_d) / \alpha (0.25 P_{n_{\max}} - R_d) \quad (3)$$

根据麦类作物的特点,这里假定当 P_n 达到最大净光合速率 75% 的光合有效辐射(PAR)来估计光饱和点(LSP)。试验数据用 DPS 7.5 统计软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 施氮量对小麦旗叶光合作用-光响应的影响

图 1 为大田条件下测定的旗叶的净光合速率与光合有效辐射的关系曲线,并进行模拟。从图中可以看出,各处理在不同光强下的最大光合速率对光强的响应表现出米氏响应的规律,用方程(1)的形式对其模拟均到了极显著水平。由以上分析可知,当 CO_2 浓度一定时,最大光合速率 $P_{n_{\max}}$ 由光合有效光量子通量密度决定,其中 $P_{n_{\max}}$ 为光合有效光量子通量密度无限增大时的潜在最大光合速率。以式(1)对光强和光合速率进行模拟,得到各种处理的光合参数如表 1 所示,对各处理的模拟均达到了极显著水平。进一步对模拟值和测定值的关系作图(图 1),模拟值与真实值之间吻合良好,说明式(1)能够很好地描述光合速率在光强作用下的响应特征。

图 1 同时表明的在灌浆的 3 个不同时期,在 $0 \sim 300 \text{kg}/\text{hm}^2$ 的范围内随着施氮量和光合有效辐射的增加,小麦旗叶的净光合速率逐渐升高,进一步提高施氮量 $375 \text{kg}/\text{hm}^2$ 净光合速率反而下降。因此在合理的施氮范围内,增施氮肥能提高小麦旗叶对光合有效辐射的响应。随着灌浆进程的推进,3 个时期的最大值有变化,旗叶的最大净光合速率逐渐降低。

图 2 表示灌浆期小麦旗叶气孔导度对光合有效辐射的响应曲线,可以看出随光照强度增加,在整个灌浆期间,小麦旗叶的气孔导度逐渐增大,而且各处理的变化趋势大致相同。在 $0 \sim 300 \text{kg}/\text{hm}^2$ 的范围内,通过比较灌浆初、中期,气孔导度,随着施氮量和光合有效辐射(PAR)的增大而增大;在 $375 \text{kg}/\text{hm}^2$ 水平上,施氮反而导致了气孔导度减少, F_4 甚至低于 F_3 ,说明过量施氮反而不利于气孔导度的增大。在光合有效辐射 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,气孔导度增速最快。当光合有效辐射继续增大时,气孔导度增幅减缓,并于 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 趋于稳定,这时 CO_2 成为光合的主要限制因子。在整个灌浆期间,气孔导度从灌浆初期的 $0.425 \sim 0.724 \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,降到灌浆后期的 $0.125 \sim 0.175 \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

图 3 是小麦灌浆期胞间 CO_2 浓度对光合有效辐射的响应曲线。可以看出各处理的胞间 CO_2 浓度随着光

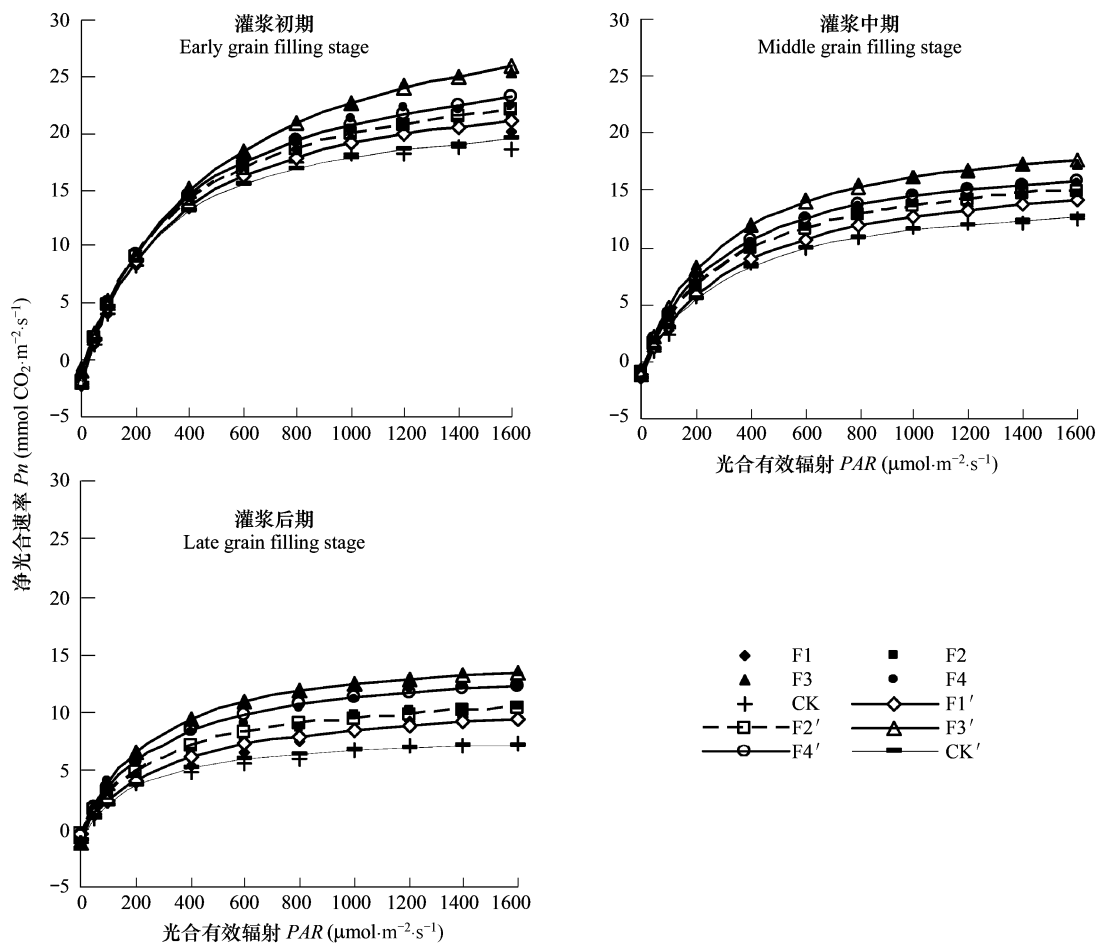


图1 灌浆期旗叶净光合速率的光响应

Fig. 1 Responses of P_n to light in flag leaves at grain filling stage

F1'、F2'、F3'、F4'、CK' 分别代表 F1、F2、F3、F4、CK 各处理的拟合值; 下同 F1'、F2'、F3'、F4'、CK' refer to fitted value of F1、F2、F3、F4 and CK, respectively. The same are as the following

照强度的增加而逐渐减少,在光合有效辐射($1000 \sim 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)时趋于稳定。胞间 CO_2 浓度下降较快,说明细胞进行光合作用对光合原料 CO_2 的需求较多,光合效率较高。在灌浆的不同时期,F3 的 CO_2 浓度均为最低,说明在试验设计的施氮范围内 F3 对光能的利用能力最高。从灌浆的不同时期比较看,随着灌浆进行,小麦旗叶的胞间 CO_2 浓度的积累量在逐渐增大。这可能是小麦旗叶衰老引起的。叶绿素逐渐丧失是叶片衰老最明显的特点^[26]。因为在小麦的碳同化过程的 3 个阶段(羧化、还原、再生)中,衰老使 RuBP 羧化酶的活性降低,进入叶绿体的 CO_2 与受体 RuBP 的结合受阻^[27]。RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶都是碳代谢的关键酶,其活性与光合作用和产量高度相关^[28]。

图 4 是各处理小麦旗叶灌浆期蒸腾速率对光合有效辐射的响应曲线。光合有效辐射在 $0 \sim 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,各处理的小麦旗叶蒸腾速率增幅较快,以满足小麦植株光合作用的需要。

同时从图 4 中可以看出,随着小麦灌浆进程的进行,各处理的小麦旗叶蒸腾速率的最大值在逐渐降低,这主要是花后小麦开始进入衰老阶段造成的,但是各处理降低的幅度存在差异,表现为: $F3 > F4 > F2 > F1 > \text{CK}$,这说明合理的供氮水平对延缓小麦叶片的衰老也有一定的效果。

2.2 小麦旗叶的光响应曲线特征参数

利用 Michaelis-Menten 模型^[26]拟合出光响应曲线并计算出其特征参数(表 1 ~ 表 3)。5 个处理的光响应曲线均拟合良好且有所不同,光响应曲线参数亦有变化。各处理在较低光强下($200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)光合速率

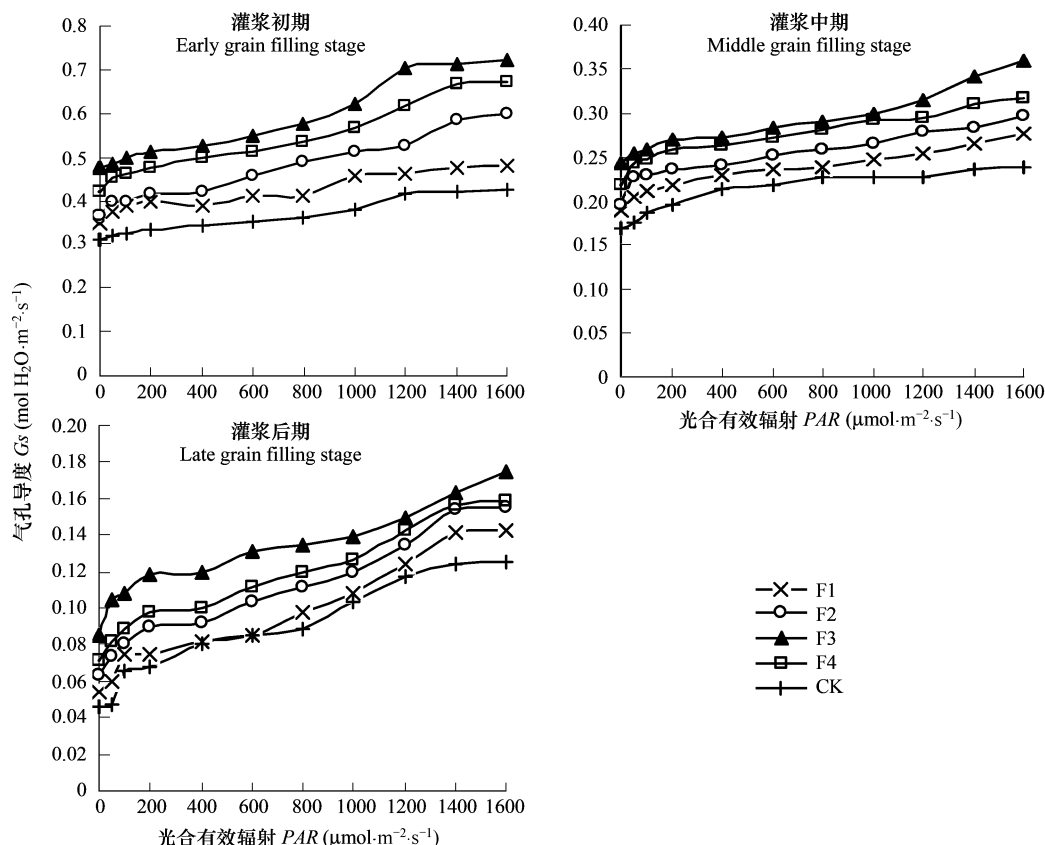


图2 灌浆期旗叶气孔导度的光响应

Fig. 2 Responses of G_s to light in flag leaves at grain filling stage

的响应曲线相似,处理间差异不大。在较高光强下($1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)光合速率的光响应曲线明显不同。在灌浆初期 F3 的 $P_{n_{\max}}$ 分别比 F4、F2、F1、CK 高 14.81%、20.97%、25.60%、37.20%,说明在初期旗叶对强光有效辐射的利用和适应能力均较高。在灌浆中期 F3 的 $P_{n_{\max}}$ 分别比 F4、F2、F1、CK 高 11.62%、16.23%、18.90%、32.31%,而灌浆后期 F3 的 $P_{n_{\max}}$ 分别比 F4、F2、F1、CK 高 11.11%、33.94%、42.42%、80.46%,说明在灌浆的中后期,F3 对强光有效辐射的利用和适应能力均最高。

各处理的光饱和点各不相同(表1~表3),其中在灌浆初期 F3 处理的光饱和点最高,达到 $1655.329 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光合潜力大,在光照强度增加时,能充分利用光照条件。随着灌浆进程的推进,光饱和点开始降低,说明随着时间的推移小麦旗叶利用外界光照的能力开始降低。但是在灌浆的中期和后期 F3 处理的光饱和点降幅最大,达到32.69%。而在灌浆初期各处理的光补偿点(LCP)范围在 $12.22 \sim 26.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

表1 不同施氮量下超高产小麦灌浆初期光响应曲线模拟参数

Table 1 Simulation parameters of light response curves in super-high yield wheat at early grain filling stage under different nitrogen application rates

处理 Treatments	表观初始量子效率 α ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ / $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{n_{\max}}$ ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	表观暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	模型拟合 R^2 值 R^2 of Model fitting
F1	0.0905	27.7401	2.1499	25.75	1470.425	0.9952 *
F2	0.0905	28.8007	1.9803	23.50	1437.651	0.997 *
F3	0.0724	34.8404	0.8629	12.22	1655.329	0.9985 *
F4	0.0888	30.345	1.8626	22.35	1469.985	0.9976 *
CK	0.1002	25.3943	2.4411	26.95	1393.621	0.9937 *

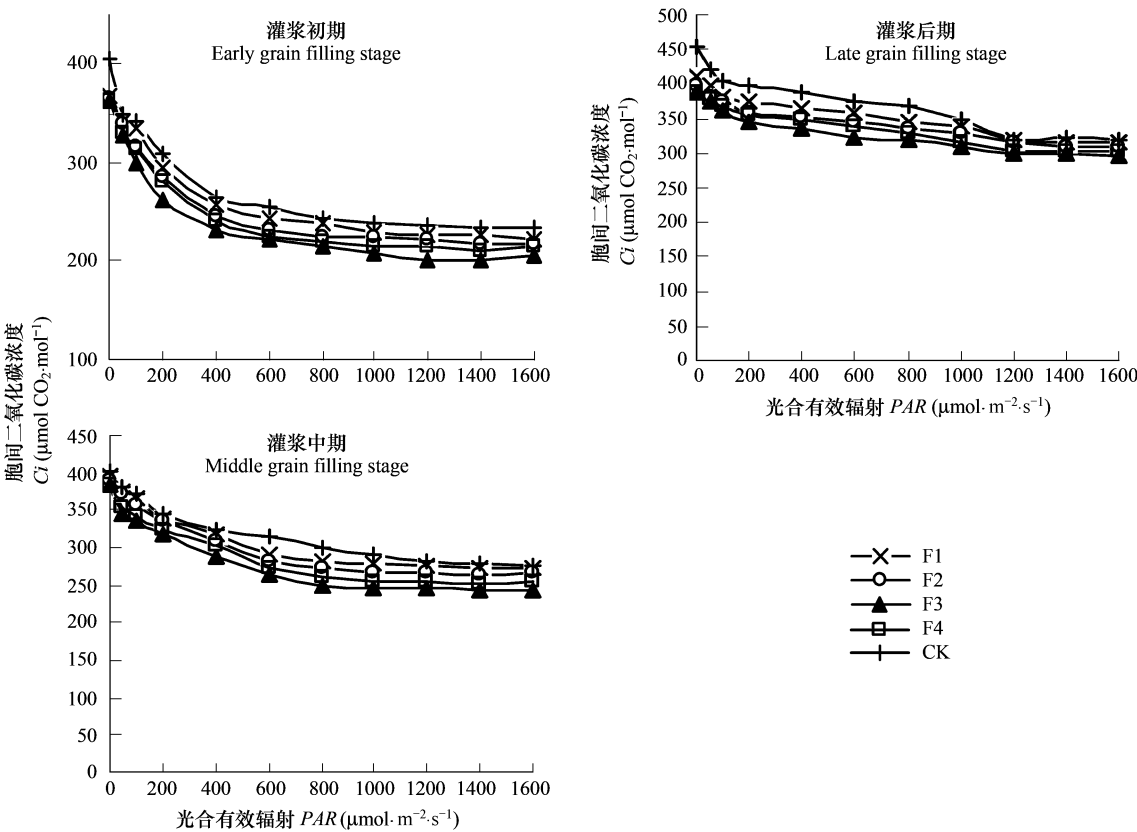


图3 灌浆期旗叶胞间二氧化碳浓度的光响应

Fig. 3 Responses of C_i to light in flag leaves at grain filling stage

表2 不同施氮量下超高产小麦灌浆中期光响应曲线模拟参数

Table 2 Simulation parameters of light response curves in super-high yield wheat at middle grain filling stage under different nitrogen application rates

处理 Treatments	表观初始量子效率 α ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ / $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	最大净光合速率 $Pn_{\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	表观暗呼吸速率 Rd ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	模型拟合 R^2 值 R^2 of Model fitting
F1	0.057	18.56	1.2865	24.25	1476.502	0.9952 *
F2	0.0636	18.9863	1.0251	17.04	1224.503	0.9994 *
F3	0.0779	22.068	1.0438	14.06	1114.273	0.9971 *
F4	0.0716	19.7705	0.996	14.65	1107.112	0.9989 *
CK	0.0592	16.6794	1.4845	27.53	1468.254	0.9976 *

表3 不同施氮量下超高产小麦灌浆后期光响应曲线模拟参数

Table 3 Simulation parameters of light response curves in super-high yield wheat at late grain filling stage under different nitrogen application rates

处理 Treatments	表观初始量子效率 α ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ / $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	最大净光合速率 $Pn_{\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	表观暗呼吸速率 Rd ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	模型拟合 R^2 值 R^2 of Model fitting
F1	0.0364	11.7697	0.3585	10.16	1149.476	0.9784 **
F2	0.0471	12.5146	0.3939	8.63	950.1904	0.9863 **
F3	0.0722	16.7623	1.1513	17.12	1048.278	0.9987 **
F4	0.0582	15.0858	0.682	12.27	1006.499	0.9928 **
CK	0.0481	9.2888	1.0523	24.67	1219.438	0.9922 **

* 表示模拟达到显著水平, ** 表示模拟达到极显著水平 * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

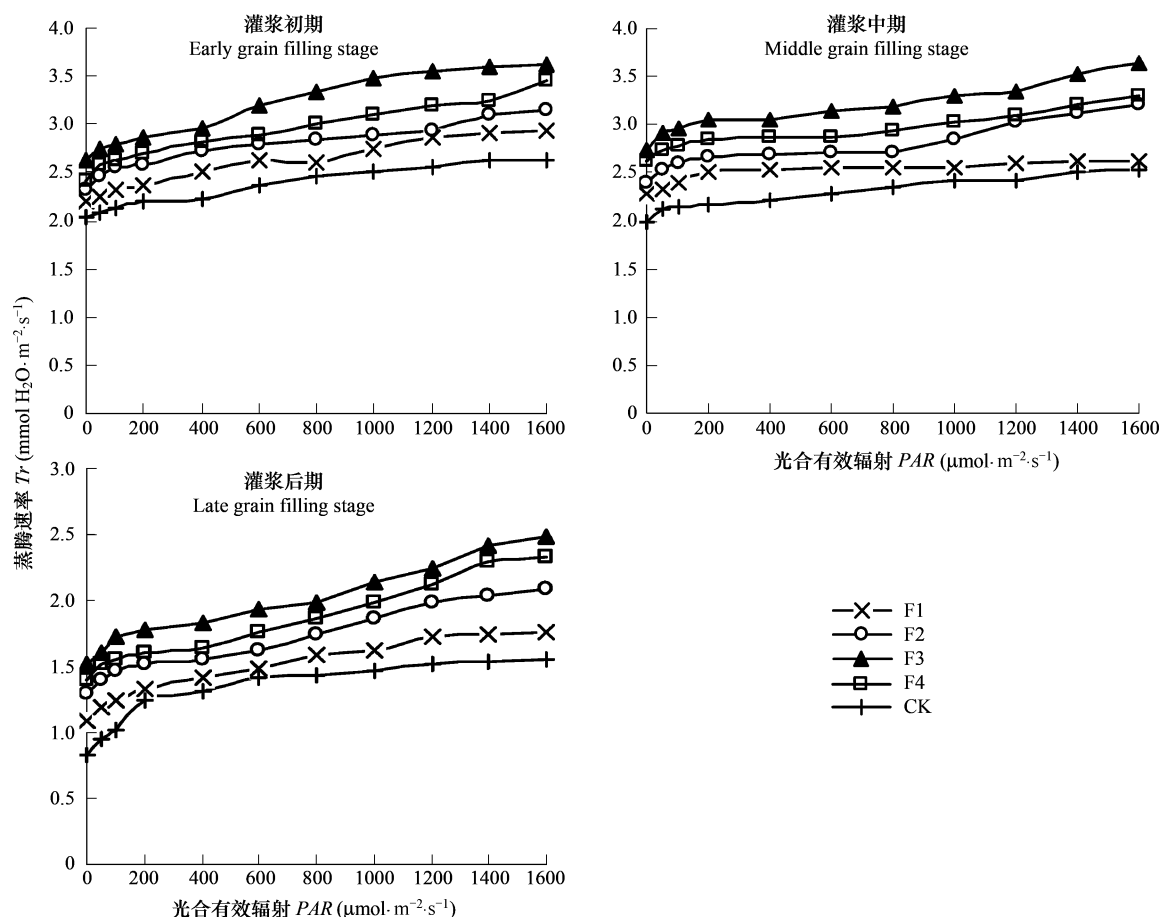


图4 灌浆期旗叶蒸腾速率的光响应

Fig. 4 Responses of T_r to light in flag leaves at grain filling stage

之间, F3 处理的光补偿点最低。在灌浆中后期, F1、F2、F4 处理和 CK 的光补偿点呈降低的趋势, 而 F3 处理的光补偿点呈上升趋势。说明在灌浆的中后期, F3 处理对弱光的利用能力降低。

在灌浆的初期, F3 的 α 值较其他处理的低, 推测在 300 kg/hm^2 供氮水平上, 小麦旗叶利用弱光的能力较低, 在灌浆的中后期, 在其他处理的 α 值均开始下降时, F3 处理的 α 值相对稳定, 为各处理中最高的, 说明中后期 F3 处理的小麦旗叶对光能的利用情况优于其他处理。F3 的暗呼吸速率随着灌浆的推移, 不降反升, 由于暗呼吸的主要场所是活细胞的细胞质和线粒体, 而线粒体又是合成 ATP 的场所之一, 这也是 F3 在灌浆中后期维持高光合速率的原因之一。

2.3 不同氮素处理小麦产量及产量构成因素的比较

由表 4 可以看出, 各处理中随着田间施氮量的增加, 产量构成诸因素中穗数在逐渐增加, F1 与 F2 处理差异不显著, F3 与其他处理差异极显著。穗粒数 F3 和 F4 与其他处理差异极显著, 但是 F3 和 F4 之间差异不显著 F3 大于 F4。千粒重在 F3 中达到最大后, 随着施氮量的进一步提高千粒重开始迅速下降。F3 处理的千粒重与其他处理相比较差异达到极显著水平, 说明该处理的施氮量有利于粒重的提高。原因主要是由于在超高产麦田下, F0、F1 和 F2 在大群体下养分不足, 功能叶片衰老过快, 限制了籽粒的灌浆造成粒重偏低, 而 F4 处理田间出现倒伏现象, 同时由于群体过大, 无效分蘖多, 冠层郁闭, 消耗了大量的养分, 灌浆期间出现养分亏缺造成功能叶片衰老迅速, 从而影响了千粒重的提高, 进而影响了产量的形成。从产量来看, F3 与其他处理相比, 差异极显著, 达到了超高产的水平, 是在超高产水平上适宜的施氮量。

表 4 不同施氮量对产量及其构成因素的影响

Table 4 Effects of different amount of nitrogen supply on yield and its composing factors

处理 Treatments	穗数($\times 10^4/\text{hm}^2$) Spikes($\times 10^4/\text{hm}^2$)	穗粒数 Grains per spike	千粒重 1000-grains weight(g)	产量 Grain yield (kg/hm^2)
CK	780.55d	30.36c	39.71c	8001.07d
F1	798.85c	30.80c	40.20c	8409.43c
F2	802.50c	31.70b	41.97b	9074.57b
F3	828.30b	33.06a	43.64a	10158.58a
F4	848.70a	32.96a	34.34d	8164.69cd

不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Different letters between treatments means significant at 5% level

3 讨论与结论

3.1 施氮量对超高产小麦叶片光合特性的影响

一定施肥量范围内施氮能增加旗叶叶绿素含量,改善旗叶光合性能^[29]。适量施氮有利于提高灌浆中、后期的旗叶光合速率;施氮过多不能继续提高旗叶光合速率^[30]。

本试验结果表明,随着光照强度的增加,各处理小麦旗叶的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率明显增加,而胞间 CO_2 浓度降低。净光合速率的增加有利于 CO_2 同化,产生较多的干物质,增加小麦产量。在适宜的施氮范围内,在不同的光照强度下,F3 处理的净光合速率均最高,过量施氮($375\text{kg}/\text{hm}^2$)反而不利于净光合速率的增加;随着施氮量的增加,F3 旗叶的气孔导度在不同光照强度下均最高,主要反映气孔交换能力最强,同时 F3 旗叶的蒸腾速率在不同光照强度下也均最高。表明在一定前提条件下,该处理在不同光照强度下的光合能力均最高,有利于光合作用合成更多的有机物质。

在本试验条件下,在小麦灌浆的初期旗叶的气孔导度最大值在($0.31 \sim 0.724 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)随着灌浆的进行在灌浆后期气孔导度的最大值在($0.054 \sim 0.159 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),呈逐渐降低的趋势,而此时旗叶胞间 CO_2 浓度的变化则恰恰相反,随着灌浆进程的推移逐渐升高,这种现象的出现主要反映了此时的旗叶的光合作用气孔限制因素的影响很小,光合作用主要受到了非气孔因素的制约,这与前人的研究结果一致^[4,5]。如很多研究已经表明 RUBP 羧化酶是非常重要的非气孔限制因素^[31],因为此时旗叶的光合作用受到多种因素的制约,其中光合器官的衰老就是其中很重要的一个因素。合理的施氮量,能在一定程度上延缓气孔导度的降低,提高旗叶对胞间 CO_2 的利用能力,进而促进光合性能的提高。

在合理的施氮范围内,随着施氮量的增加,以 F3 处理的蒸腾速率最高,说明合理的供氮水平可以提高小麦的蒸腾速率,过量施氮(F4)虽然也维持的相对较高的蒸腾速率,但是低于 F3,继续增施氮肥对提高小麦旗叶的蒸腾速率无益。

同时,研究发现,在灌浆初期和中期,表观暗呼吸速率 F3 最低,而在灌浆后期 F3 的表观暗呼吸速率则最高,在 $0 \sim 300 \text{ kg}/\text{hm}^2$ 范围内,随着施氮量的提高,旗叶的最大净光合速率越大,再增加施氮量最大净光合速率反而降低。这与“高氮处理明显地使小麦叶片的最大净光合速率提高、表观暗呼吸速率下降^[32]”的观点有所不同。这可能是与所选试验地块的土壤地力条件有关,也可能是施氮水平不同造成的。

3.2 不同施氮量下小麦叶片光饱和点与光补偿点的变化

植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求。光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强;而光补偿点较高、光饱和点较低的植物对光照的适应性较弱。光饱和点的高低,反映了光合机构暗反应过程对同化力最大需求量的多少。暗反应能力越强所需要的同化力越多,光饱和点也相应越高^[33]。光是影响光合作用的重要环境因子,对光的广幅适应是作物对环境适应能力强的重要表现。

灌浆初期,F3 的 $Pn_{\max}$ 、LSP 维持较高的值,光补偿点 LCP 也较低,意味着 F3 对光的广幅适应能力较其它处理强。以上结果表明适宜的施氮量提高了小麦对光的广幅适应能力。此阶段高光强有利于小麦的灌浆;灌浆的中后期,各处理的 $Pn_{\max}$ 、LSP 和 AQY 显著降低,说明灌浆的中后期利用强光的能力下降。

光合作用过程中最大量子效率在 0.08 ~ 0.125 之间。本文对光合曲线的拟合得出 α 在 0.0364 ~ 0.1002 之间, 小于理论上的最大值, 是合理的。 $Pn_{\max}$ 随生育期变化较大, 在灌浆开始后, 呈直线下降。拟合曲线的 $Pn_{\max}$ 还不是最佳条件的 $Pn_{\max}$, 只是平均状况的 $P_{\max}$, 由于 $Pn_{\max}$ 主要由羧化速率决定, 也就是最大同化力决定, 与营养状况及由温度决定的酶的活性有关^[24]。

在灌浆初期, F3 处理的光补偿点最低, 说明施氮量在 300kg/hm² 时, 在灌浆初期较低的光照强度下, 光合效率就可以达到很高。但是在灌浆中期 F3 处理的光饱和点不是很高, 但是补偿点是各处理中最低的; 灌浆后期甚至 CK 的光饱和点和光补偿点最高。表 1 ~ 表 3 中的各个参数并不是独立存在的, 它们之间是相互作用的, 在灌浆的中后期虽然光饱和点和补偿点不占优势, 但是小麦旗叶通过提高表观初始量子效率等途径改善了小麦旗叶的光合作用, 在合理的施氮范围内, 随着施氮量的提高最终使小麦旗叶的光合性能得到提升。

References:

- [1] Sun X. Plant Nutrition Principle. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1997. 1—13.
- [2] Rufty T W, Huber S C, Volk R J. Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress. *Plant Physiology*, 1988, 88: 725—730.
- [3] Boot R G A, Schildwacht P M, Lambers H. Partitioning of nitrogen and biomass at a range of N-addition rates and their consequences for growth and gas exchange in to perennial grasses from inland dunes. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86: 152—160.
- [4] Yin Y F, Zhang C L, Yao F X. Relationship of leaf photosynthetic rate with stomatal resistance and stomatal conductance to CO₂ in wheat cultivars. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(5): 561—567.
- [5] Hu Y J, Fan G H, Zhao T F, *et al.* Studies on leaf photosynthesis of three leading wheat cultivars released in different period. *Seed*, 1997, (4): 15—19.
- [6] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317—345.
- [7] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*, 1970, 46: 236—239.
- [8] Xu D Q, Ding Y, Wu H. Relationship between diurnal variations of photosynthetic efficiency and midday depression of photosynthetic rate in wheat leaves under field conditions. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1992, 18(3): 279—284.
- [9] Wu S G, Chen L, Yin G H, *et al.* Effect of drought at filling stage on some characters of physiology and chemophysiology in high-yield wheat. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2001, (9): 6—7.
- [10] Xu H Y, Zhao J S. Canopy photosynthesis capacity and the contribution from different organs in high yielding winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(2): 204—209.
- [11] Murchie E H, Chen Y, Hubbart S. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. *Plant Physiology*, 1999, 119: 553—563.
- [12] Chen G X, Zhang R X. Study on characteristics of PS II of flag leaves during photosynthetic functional decline process of yangmai5 (*Triticum aestivum* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(1): 36—42.
- [13] Sun Xi. Plant Nutrition Principle. Beijing: China Agriculture Press, 1997. 79—85.
- [14] Wang C Y, Zhu Y J, Xia G J, *et al.* Effect application of nitrogen at the later stage on grain yield and plant physiological characteristics of super-high-yielding winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(6): 978—983.
- [15] Xiao K, Zhang R X, Qian W P. Study on senescing characteristics of physiological functions of root and leaves during late growth stage in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30(5): 34—41.
- [16] Xu D Q, Xu B J, Shen Y G. Diurnal variation of photosynthetic efficiency in C₃ plants. *Acta Photophysiological Sinica*, 1993, 19(1): 43—48.
- [17] Tong G H. The effect of different levels of potassium nutrition on the diurnal variation of photosynthetic rates of wheat flag leaves. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(4): 547—553.
- [18] Feng Z Z, Wang X K, Duan X N, *et al.* Effect of nitrogen fertilization on diurnal changes of flag leaf photosynthetic rate in spring wheat. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(4): 90—92.
- [19] Zhang W F, Ren L T, Wang Z L, *et al.* Effect of different norms of under-mulch-drip irrigation on diurnal changes of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameter of high-yielding cotton in Xinjiang. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(2): 159—163.
- [20] Niu L Y, Wang Q L, Wang R F. Studies on the main photosynthetic characteristics of flag leaf in winter wheat on Huanghuai plain. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2004, (4): 3—6.
- [21] Zheng G S, Wang T. Nonstomatal limitations in midday depression of photosynthesis in winter wheat leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(5): 799—800.

- [22] Sun X S, Li Q, Li L Y, *et al.* Effects of nitrogen supply on photosynthetic characteristics at later developing stages and yield in superhigh-yield winter wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2008, 14(5):840—844
- [23] Sun X S, Li Q, Liu Y G, *et al.* Effects of different nitrogen content on diurnal variation of photosynthesis at grain filling stage in super-high-yield winter wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(1):158—162.
- [24] Lu P L, Luo Y, Liu J D, *et al.* Characteristic parameters of light response curves of photosynthesis of winter wheat in north china. *Quarterly Journal of Applied Meteorology*, 2000, (11):236—241.
- [25] Wang J L, Yu G R, Fang Q X, *et al.* Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and its modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2):525—533.
- [26] Wang Z. Reproductive and senescence of plants. In: Wang Z ed. *Plant Physiology*. Beijing: China Agriculture Press, 2000. 420—426.
- [27] Wang Z. Photosynthesis of plants. In: Wang Z ed. *Plant Physiology*. Beijing: China Agriculture Press, 2000. 148—157.
- [28] Cao G J, Du L P, Li G, *et al.* Effects of different potassium level on carbon metabolism of spring maize. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(4):46—49.
- [29] Wang Y F, Jang D, Yu Z W, *et al.* Effects of nitrogen rates on grain yield and protein content of wheat and its physiological basis. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(1):12—17.
- [30] Zhao J Y, Yu Z W. Effect of nitrogen fertilizer rate on photosynthetic rate and photochemical efficiency of flag leaf, grain yield and protein content of winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(5):92—96.
- [31] Li Y M, Wang H Z, Duan W W, *et al.* Comparative studies on photosynthetic performances between two wheat varieties with different water-requiring property. *Journal of Triticeae Crops*, 2000, 20(1):93—96.
- [32] Zhang Y L, Qi H, Jin L L, *et al.* Effect of nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristics of spring wheat leaf. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2005, (6):5—7.
- [33] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45:633—662.

参考文献:

- [1] 孙曦. 植物营养原理. 北京:中国农业出版社, 1997. 1~13.
- [4] 殷毓芳, 张存良, 姚风霞. 冬小麦不同品种叶片光合速率与气孔导度等性状之间关系的研究. *作物学报*, 1995, 21(5):561~567.
- [5] 胡延吉, 樊广华, 赵檀方, 等. 不同时期的三个小麦主栽品种叶片光合作用的研究. *种子*, 1997, (4):15~19.
- [8] 许大全, 丁勇, 武海. 田间小麦光合效率日变化与光合“午睡”的关系. *植物生理与分子生物学报*, 1992, 18(3):279~284.
- [9] 吴诗光, 陈龙, 殷贵鸿, 等. 灌浆期干旱对高产小麦某些生理生化特性的影响. *河南农业科学*, 2001, (9):6~7.
- [10] 徐恒永, 赵君实. 高产冬小麦的冠层光合能力及不同器官的贡献. *作物学报*, 1995, 21(2):204~209.
- [12] 陈国祥, 张荣铤. 小麦旗叶光合功能衰退过程中 PS II 特性的研究. *中国农业科学*, 2004, 37(1):36~42.
- [13] 孙曦. 植物营养原理. 北京:中国农业出版社, 1997. 79~85.
- [14] 王晨阳, 朱云集, 夏国军, 等. 氮肥后移对超高产小麦产量及生理特性的影响. *作物学报*, 1998, 24(6):978~983.
- [15] 肖凯, 张荣铤, 钱维朴. 小麦生育后期根叶生理功能衰退特性研究. *中国农业科学*, 1997, 30(5):34~41.
- [16] 许大全, 徐宝基, 沈允钢. C₃植物光合速率的日变化. *植物生理学报*, 1993, 19(1):43~48.
- [17] 童贯和. 不同供钾水平对小麦旗叶光合速率日变化的影响. *植物生态学报*. 2004, 28(4):547~553.
- [18] 冯兆忠, 王效科, 段晓男, 等. 不同氮水平对春小麦光合速率日变化的影响. *生态学杂志*, 2003, 22(4):90~92.
- [19] 张旺锋, 任丽彤, 王振林, 等. 膜下滴灌对新疆高产棉花光合特性日变化的影响. *中国农业科学*, 2003, 36(2):159~163.
- [20] 牛立元, 王启亮, 王瑞芳. 黄淮平原冬小麦旗叶光合特性研究. *河南农业科学*, 2004, (4):3~6.
- [21] 郑国生, 王焱. 田间冬小麦叶片光合午休过程中的非气孔限制. *应用生态学报*, 2001, 12(5):799~800.
- [22] 孙旭生, 林琪, 李玲燕, 等. 氮素对超高产小麦生育后期光合特性及产量的影响. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(5):840~844
- [23] 孙旭生, 林琪, 刘义国, 等. 不同施氮量对超高产小麦灌浆期光合日变化的影响. *华北农学报*, 2008, 23(1):158~162.
- [24] 陆佩玲, 罗毅, 刘建栋, 等. 华北地区冬小麦光合作用的光响应曲线的特征参数. *应用气象学报*, 2000, 11(2):236~241.
- [25] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 等. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟. *生态学报*, 2008, 28(2):525~533.
- [26] 王忠. 植物的生殖和衰老. 见:王忠主编, *植物生理学*. 北京:中国农业出版社, 2000. 420~426.
- [27] 王忠. 植物的光合作用. 见:王忠主编, *植物生理学*. 北京:中国农业出版社, 2000. 148~157.
- [28] 曹国军, 杜立平, 李刚, 等. 不同钾素营养水平对春玉米碳代谢的影响. *玉米科学*, 2008, 16(4):46~49.
- [29] 王月福, 姜东, 于振文, 等. 氮素水平对小麦籽粒产量及蛋白质含量的影响及其生理基础. *中国农业科学*, 2003, 36(1):12~17.
- [30] 赵俊晔, 于振文. 施氮量对小麦旗叶光合速率和光化学效率、籽粒产量与蛋白质含量的影响. *麦类作物学报*, 2006, 26(5):92~96.
- [31] 李雁鸣, 王焕忠, 段巍巍, 等. 需水特性不同的两个冬小麦品种叶片光合特性的比较研究. *麦类作物学报*, 2000, 20(1):93~96.
- [32] 张耀兰, 齐华, 金路路, 等. 氮肥对春小麦叶片光合特性的影响. *辽宁农业科学*, 2005, (6):5~7.