

棉花叶片氮含量的空间分布与光合特性

张雪松^{1,2}, 申双和^{2,*}, 宋 洁^{1,3}

(1. 南京信息工程大学重点实验室, 江苏南京 210044; 2. 南京信息工程大学应用气象学院, 江苏南京 210044;

3. 北伊利诺大学地理系, 美国 60115)

摘要:在棉花生长旺季, 将冠层按高度分多层测定了田间叶片含氮量和叶片净光合速率对光合有效辐射通量密度的响应(光响应曲线, P_n -PPFD response curve)及相应的生物指标。结果表明, 各层叶片氮含量与光合作用关系密切, 各层平均值大小依次为上层 > 中层 > 下层, 对应层叶片的最大净光合速率 $P_{\max}$ 、表观暗呼吸速率 R_d 、光补偿点 LCP 及光饱和点 LSP 均从上到下依次递减, 与氮含量分布一致, 而表观光合量子效率 AQY 则略有不同; 氮含量的指数衰减系数 $k_n = 0.762$ ($R^2 = 0.593$), 根据观测结果, 棉田叶片氮含量(N)空间分布可以用相对累积叶面积指数(L_c/L_i)为自变量的指数方程来模拟, 从而为建立光合作用机理模型与进行生产力奠定基础。

关键词:叶片氮含量的空间分布; 光响应曲线特征参数; 模型模拟

文章编号: 1000-0933(2009)04-1893-06 中图分类号: Q948 文献标识码: A

The vertical distribution of cotton leaf nitrogen content and photosynthetic characteristics in the north China plain

ZHANG Xue-Song¹, SHEN Shuang-He^{2,*}, SONG Jie^{1,3}

1 Key Laboratory of Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

2 College of Applied Meteorology of Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

3 Department of Geography, Northern Illinois University, DeKalb, Illinois 60115, USA

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1893 ~ 1898.

Abstract: Experimental studies on vertical distribution of cotton leaf nitrogen content per unit leaf dry mass and light response of photosynthesis (P_n -PPFD response curve) over canopy depth were conducted at the Yucheng Comprehensive Experimental Station of the Chinese Academy of Sciences during the period from July to August in 2007. Results show that both the mean nitrogen content and the parameters of photosynthetic characteristics including maximum net photosynthetic rate, apparent dark respiration rate, light compensation point and light saturation point decrease with canopy depth, which was divided into three layers (top, middle and bottom), while apparent quantum yield is a little different. Based on observations of the vertical distribution of leaf nitrogen content in the canopy on different dates, attenuation coefficient of k_n 0.762 changes leaf nitrogen content with a relative cumulative leaf area index in the canopy was modeled as an exponential function.

Key Words: vertical distribution of leaf nitrogen content; parameters of photosynthetic characteristic; modelling

氮是植物的生命元素^[1], 直接影响植物体内叶绿素和可溶蛋白水平及光合酶类的合成与活性, 从而调节光合作用与光呼吸^[2]。一般认为, 叶片的净光合速率不仅与光量子通量密度有关, 还与叶片吸收光量子数和固

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40675067); 中国科学院开放基金课题资助项目(LENOM07YC-02); 江苏省研究生培养创新资助项目(CX08B_019Z)

收稿日期: 2007-12-26; 修订日期: 2008-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yqzhr@nuist.edu.cn

定二氧化碳的能力有关,单位面积氮含量高的叶片往往具有更高的光合能力^[3~5]。在密集生长的植被内部,光量子通量密度随冠层深度的增加而减小^[6],那些长在冠层较高处的、可以获得更多光照的叶子,比长在冠层较低处、被更多遮蔽的叶子的固碳能力要强,叶片的单位面积氮含量也相对较高,从而有更大的光合能力^[7],前人已经通过试验证明^[8],冠层内叶片氮素的空间分布存在明显的垂直梯度,最高氮含量位于冠层顶部。由于冠层内部微气象条件的不一致性而产生的氮素非均匀分布是决定整个冠层光合能力的重要因素,因为叶片最大羧化速率是温度和叶片氮素含量的函数^[9],因此在运用模型计算冠层光合作用时,如果不考虑氮素空间非均匀分布的特点,会导致光合作用模拟结果明显偏低^[10,11]。

本文以棉花为研究对象,同时考虑植物体中氮素的移动性大、老叶中的氮化物分解后可运到幼嫩组织中去被重复利用、缺氮时叶片发黄、氮素由下部叶片开始逐渐向上转移的特性,将冠层按高度分多层观测,拟解决以下问题:(1)分析叶片氮含量与光合特性存在怎样的联系,(2)在已经确认这种相互联系的基础上,引入冠层内叶片氮含量空间分布理论,并用试验方法修正有关系数,实现在多层空间模拟冠层叶片氮含量分布的目的,进而为建立农田生态系统光合作用多层模型奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验点概况

观测点设在中国科学院禹城综合试验站(116.57°E,36.83°N,海拔23m),该站属暖温带半湿润半干旱季风气候,平均年降水量583mm,降水主要集中在6~8月份,占年降水总量的68.8%,年平均气温13.1℃,年总辐射量为506.6kJ/cm²,年日照时数2640h。农田土壤质地以粉砂、轻壤为主,表层土壤pH值较高,为8.0~8.5,土壤有机质含量较低,为1.0%~1.4%,全氮含量为0.05%~0.15%。

供试棉田采取地膜覆盖栽培技术,于2007年4月29日以机械直播方式播种,品种为鲁棉研21号。试验观测于2007年7~8月进行,此时正值大田棉花开花结铃期,是棉花群体的旺盛生长期,打顶打杈日期及其他田间管理按常规进行。

1.2 试验设计与实施

1.2.1 分层叶片氮含量、光响应曲线的测定

于7月18日、24日、8月1日、8日、15日和21日的9:00时开始,按照从地面起70cm以上(上层Top)、30~70cm(中层Middle)、30cm到地面(下层Basal)依次将植株分为3个层次,每层各选取一张果枝上靠近主茎秆的叶片,并尽量保证所取叶位的一致性,其中上层叶片是棉花主茎上的倒一叶(棉花打顶后倒一叶为功能叶)。每次每层取30个样本,迅速带回实验室做氮含量的测定,分别分析然后做平均。氮含量的测定方法是将各层鲜叶置于烘箱中用105℃杀青1.5h后再在75℃下烘干48h至恒重,经称干重后磨碎,用凯氏定氮法测定叶片氮素含量(干重百分比N%)。

另外在8月9、11和13日,于9:00~12:00和14:00~17:00,利用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA),测定单张叶片的净光合速率(P_n)对光合有效辐射通量密度(PPFD)的响应(光响应曲线 P_n -PPFD response curve)。光强由Li-6400红蓝2BLED光源进行人工控制,测定时使用开放式气路,CO₂浓度380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度29~32℃,相对湿度70%~80%。每次选3棵长势均匀的植株,分上、中、下3个层次测定,冠层分层及选叶标准同上。

1.2.2 叶片氮含量空间分布、叶面积的测定

分别于7月25日、8月1日、8日、15日和21日9:00,各选取大田长势均匀的植株6株,按照从地面起70cm以上、50~70cm、30~50cm、30cm到地面依次将植株分为4个高度层,将每层叶片全部摘下后收集在保鲜袋中,迅速返回实验室,逐层称叶片鲜重、测量叶面积(LI-3000, Li-Cor, USA),整个过程注意保鲜。氮含量的测定方法同1.2.1。

1.3 统计分析

数据分析与模型模拟在Microsoft Excel、SPSS10.0中完成。

1.3.1 光响应(P_n -PPFD response curve)拟合

棉花叶片净光合速率(P_n)与光合有效辐射(PAR)之间的关系(净光合速率的光响应 P_n -PPFD response curve)可以用 Michaelis-Menten 模型^[12]的直角双曲线形式来表达,

$$P_n = \frac{\alpha PAR M_{\max}}{\alpha PAR + P_{\max}} - R_d \quad (1)$$

式中, α 是表观光合量子效率(apparent quantum yield),为弱光下光响应曲线的斜率; $P_{\max}$ 是最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate),为强光下的光合作用速率; R_d 是暗呼吸速率(dark respiration rate)。

$$\text{光补偿点}(LCP, \text{light compensation point}) \quad LCP = \frac{P_{\max} R_d}{\alpha(P_{\max} + R_d)} \quad (2)$$

$$\text{光饱和点}(LSP, \text{light saturation point}) \quad LSP = \frac{P_{\max}(0.7P_{\max} + R_d)}{\alpha(0.3P_{\max} - R_d)} \quad (3)$$

这里假定当 P_n 达到最大净光合速率的 70% 时的光合有效辐射(PAR)来估计光饱和点(LSP)。

1.3.2 叶片氮含量空间分布模型

在冠层多层空间内,叶片氮含量的分布(N)随相对累积叶面积指数(L_c/L_t)呈指数递减^[10],并可以用公式(4)来描述其变化^[13]

$$N = (N_m - N_b) \exp(-k_n L_c / L_t) + N_b \quad (4)$$

式中, L_c 是从冠层顶部向下到所涉及层的累积叶面积指数, L_t 是冠层总的叶面积指数, N_b 是叶片氮的最低含量,与光合作用无关^[14],此时冠层内叶片中的氮素含量分布不受其吸收的辐射强弱的影响。叶片氮素含量可以被转化成羧化能力,当羧化能力为 0 时的叶片含氮量为最低氮含量^[15],只有叶片氮含量分布在冠层顶部新叶的最大可能含氮量(N_m)与底层老叶的最低含氮量(N_b)之间时,光合作用才会随氮含量的变化而变化^[13~15]。本文使用干重百分比(%)来表示氮素含量,并取 $N_m = 4\%$ ①, $N_b = 1.1\%$ ^[16]。 k_n 是叶片氮含量在冠层中的衰减系数,模型中假定为常数,也是叶片氮含量经过对数变换后与累积相对叶面积指数呈直线负相关时的斜率。

根据公式(4),各层叶片的氮含量分布可以表示为:

$$N_i = (N_m - N_b) \exp(-k_n L_{ci} / L_t) + N_b \quad (4a)$$

式中, $i = 1, 2, 3, 4$,分别表示从上到下 4 个不同的高度层次。

$$\text{令 } Y = \ln \frac{N_i - N_b}{N_m - N_b}, X = L_{ci} / L_t,$$

$$\text{则(4a)式简化为} \quad Y = -k_n X \quad (5)$$

(5)式中 Y 和 X 可以通过田间试验观测得到,所以只要确定了直线方程的斜率,就可以确定 k_n 的值,进而建立适用于棉田的叶片氮含量空间分布模型。本文近似认为在观测时段内,棉田叶片氮含量衰减系数 k_n 及底层叶片氮含量(此时 $L_c / L_t = 1$)保持不变。

2 结果与分析

2.1 各层叶片氮素含量、光响应曲线及其特征参数的比较

观测时段正值棉花盛花结铃期,各层叶片氮含量平均值大小依次为:上层 > 中层 > 下层(表 1),并随生育期推进呈总体下降趋势,表明氮素代谢逐渐减弱,转以旺盛的碳素代谢为主(图 1)。一般的,棉花在苗期含氮水平最高,随生育期的推延而渐趋下降,并在现蕾前和开花期前后出现两个低谷,后者出现的主要原因就是植株由营养生长占优势向生殖生长占优势转变,从本试验的数据结果分析,大田群体发生这种明显转变的时间应该在 8 月中旬左右。下层叶片氮含量似乎始终能够维持在一个相对稳定的范围内,变化趋势不如上、中层

① 王彧,中国农业植被净初级生产力模拟研究,硕士论文,2006 年。

Wang Y. Simulating net primary production of agricultural vegetation in China. Master degree paper, 2006.

明显,这个观测事实证明建立氮含量的空间分布模型所提出的“近似认为底层叶片氮含量(此时 $L_c/L_t = 1$)保持不变”可行。施肥能够提高叶片氮素含量。

表 1 棉花各层叶片净光合速率光响应曲线特征参数及氮含量

Table 1 Photosynthetic parameters of cotton leaf in response of P_n to PPFD and nitrogen contents in different layers

参数 Parameter	表观光合量子效率 AQY	最大净光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	表观暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	氮含量 Nitrogen contents (%)
上层 Top	0.040	24.6	2.378	66.2	2422.8	3.0
中层 Middle	0.032	17.5	1.374	47.1	1940.2	2.7
下层 Basal	0.033	12.3	1.167	39.0	1452.4	2.4

利用 Michaelis-Menten 模型拟合得到的各层叶片光响应曲线及光合特征参数见图 2、表 1, 曲线拟合效果良好, 各个光合特征参数取值符合大田观测实际, 各层叶片净光合速率平均值上层 > 中层 > 下层, 与各层叶片氮含量变化有很好的对应关系。8 月上旬棉花处于营养生长与生殖生长并进的花铃期, 各种生理活动旺盛, 此时天空有效净辐射最大在 $1800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 左右, 对于棉花上部叶片来说还未达到光饱和点, 如果田间温、光、水条件适宜, 叶片的氮素含量将对群体光能利用率及产量构成有重要影响。上层叶片的 AQY 值大于中、下层叶片, 且中、下层 AQY 值相当, 说明上层叶片利用弱光的能力要比其下部叶片强些, 而那些处在冠层底部的下层叶片, 由于长期遮荫影响, 产生了生存适应性, AQY 值并不比中层叶片的低。其余各光合特征参数均与氮含量变化相似, 表现为上层 > 中层 > 下层, 这可以理解为随着冠层深度的增加, 光能透过率逐渐减少, 叶片对强光的利用能力随深度降低, 但低呼吸速率和低光补偿点可以保证在光强有限的条件下减少有机物的消耗和提高对弱光的利用能力, 这也进一步证明了植物的生存适应性。

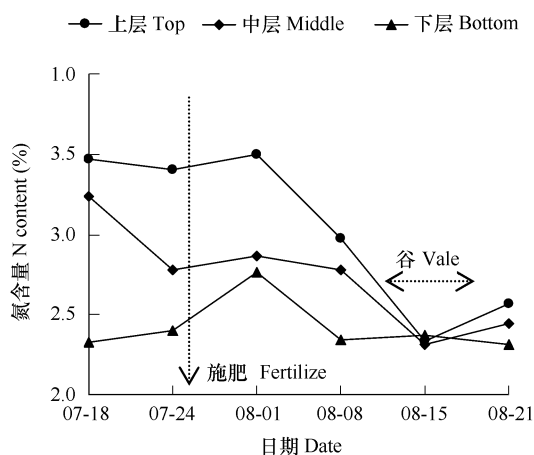


图 1 不同层次叶片氮含量随时间的变化

Fig. 1 The change of leaf nitrogen content in different layer and different dates

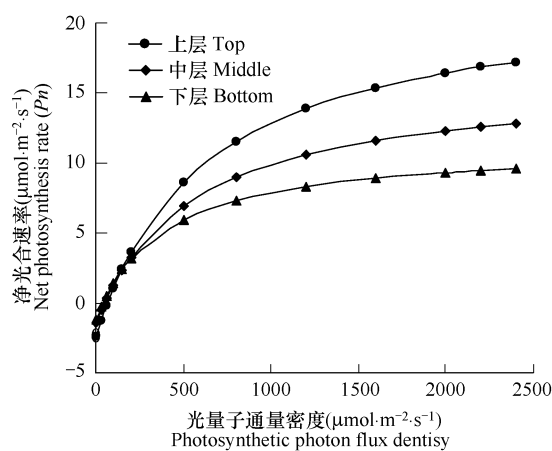


图 2 不同层次棉花叶片光响应曲线

Fig. 2 Responses of P_n to PPFD in different layers

2.2 叶片氮含量的空间分布模拟

田间实测得到时段内各层平均氮含量(N_i)的对数与相对累积叶面积指数(L_{ci}/L_t)相关关系(见图 3), 最终确定叶片氮含量衰减系数 $k_n = 0.762$ ($R^2 = 0.593$)。由此, 棉花冠层内叶片氮含量(N)的空间分布可以用以相对累积叶面积指数(L_c/L_t)为自变量的函数来模拟(见图 4)。

棉花田间管理措施及不利天气条件影响, 使理想条件下的氮含量空间分布模拟值与大田实测值不完全一致。整枝、打顶(7 月 28 日)以后, 棉花顶端优势被打破, 体内养分运转和分配发生改变, 以促进冠层中部果枝生长发育为主, 所以实测氮含量最大值并不是分布在顶层而是在中层偏上位置, 对应高度为距地 50 ~ 70cm

左右。进入8月后降水频繁,尤其8月12~18日的连阴雨天气,致使大田发生滞害,加上多年连作带来的病害,棉株早衰,随着中上部叶片营养生长减弱并渐趋停止,新的枝叶很少生出,这也是造成实测氮含量值偏低的原因。

3 结论与讨论

(1)棉花冠层分3层测定叶片全氮含量和光响应曲线结果表明,各层叶片氮含量平均值大小依次为上层>中层>下层,对应层叶片的最大净光合速率 $P_{\max}$,表观暗呼吸速率 R_d ,光补偿点 LCP ,光饱和点 LSP 均存在从上到下依次递减的规律,即上层>中层>下层,与氮含量分布一致,而表观光合量子效率 AQY 则略有不同。

(2)通过多层(4层)实测数据,确定氮含量在冠层中的衰减系数 $k_n = 0.762$ ($R^2 = 0.593$),棉田叶片氮含量(N)的空间分布可以用以相对累积叶面积指数(L_{ci}/L_t)为自变量的函数来模拟。

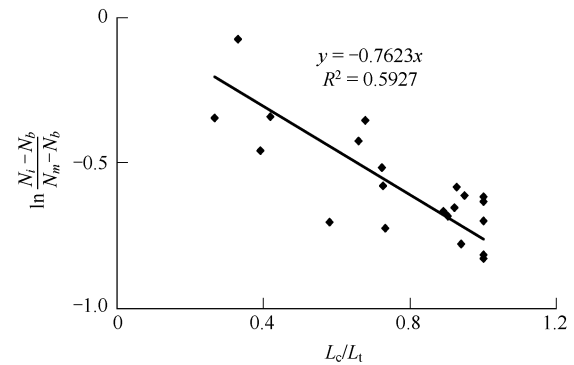


图3 叶片氮含量与相对累积叶面积指数的相关

Fig. 3 Relationship between leaf nitrogen content and relative cumulative leaf area index

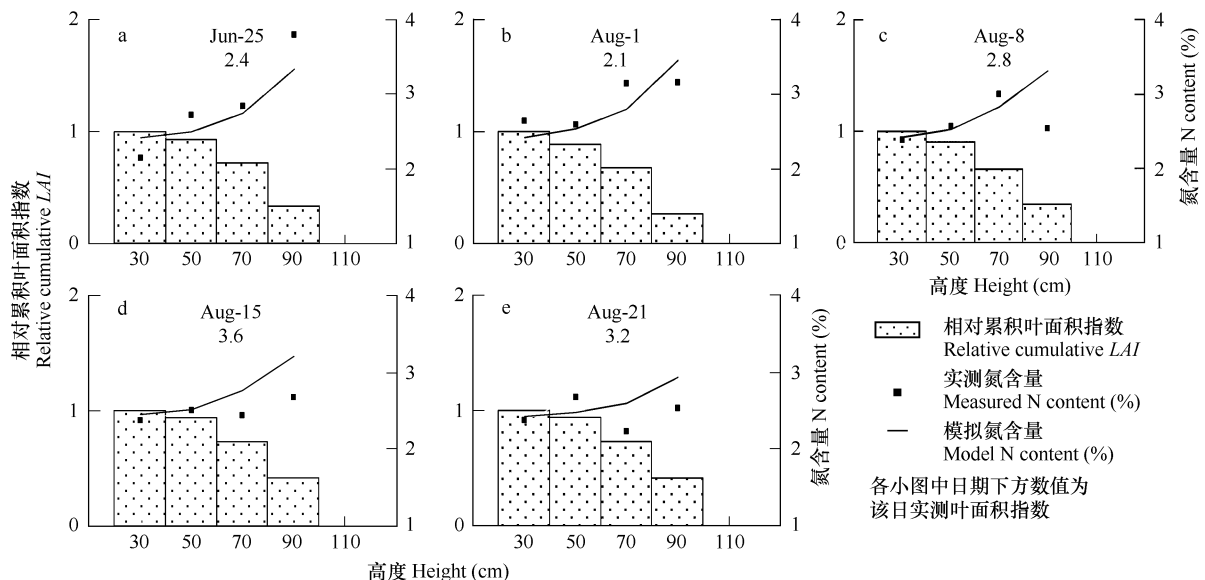


图4 棉花各生育期冠层内叶片氮含量空间分布与相对累积叶面积指数

Fig. 4 The vertical distribution of leaf nitrogen content and relative cumulative LAI in canopy in different dates

国内外很多学者对不同物种、不同叶龄、不同叶位、不同的N有效性和光照水平的研究表明,单片叶子在光饱和的条件下,净光合速率与氮含量成正比^[17~20],光合能力与氮含量成直线正相关或二次曲线关系^[21],本试验则从空间分层的角度,进一步说明冠层内叶片氮含量分布方式与其光合特性关系密切,证明了生物对光环境具有适应性,并引用比较成熟的叶片氮含量空间分布模型,利用一种简单有效的方法建立了棉田冠层内部叶片氮含量的多层模式,通过试验观测数据修正了原模型中的系数,建立了适用于棉田氮含量空间分布函数,这对分析氮素含量与光合作用及产量估计具有理论与实际应用价值,也为下一步建立光合作用机理模型奠定基础,但该结论尚待在未来的试验观测和研究中不断修正,同时要考虑棉花生理特性、田间管理措施、不利天气条件等对叶片氮含量的影响与模拟。

References:

- [1] Wu W H. Plant Physiology (Textbook Series for 21st Century). Beijing: Science Press, 2003. 4. 90 — 91.
- [2] Zhao P, Sun G C, Peng S L. Ecophysiological research on nitrogen nutrition of plant. *Ecologic Science*, 1998, 17(2): 37 — 42.
- [3] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78: 9 — 19.
- [4] Field C and Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light water and nitrogen efficiency in a California shrub. *Oecologia*, 1983, 56: 348 — 355.
- [5] Field C A, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the Economy of Plant Form and Function*. In: T J Givnish ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. 25 — 55.
- [6] Monsi M, Saeki T. Ueber den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung fur die stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*, 1953, 14: 22 — 52.
- [7] Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1983, 56: 341 — 347.
- [8] Hirose T, Werger M J A, van Rheeën J W A. Canopy development and leaf nitrogen distributions in a stand of *Carex acutiformis*. *Ecology* 1989, 70: 1610 — 1618.
- [9] Bonan G B. Land-atmosphere CO_2 exchange simulated by a land surface process model coupled to an atmospheric general circulation model. *J Geophys Res*, 1995, 100: 2817 — 2831.
- [10] Hirose T, Werger M J A Werger. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia*, 1987, 72: 520 — 526.
- [11] Pons T L, Schieving F, Hirose T, Werger M J A. Optimization of leaf nitrogen allocation for canopy photosynthesis in *Lysimachia vulgaris* (L). In: *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. In: H Lambers, M L Cambridge, H Konings and T L Pons. eds. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 1989. 175 — 186.
- [12] Harley P C, Tenhunen J D. Modeling the photosynthetic response of C_3 leaves to environment factors. In: Boote K J ed. *Modeling Crop Photosynthesis from Biochemistry to Canopy*, CSSA Special Publication No. 19. Madison: American Society of Agronomy and Crop Science Society of American, 1991. 17 — 39.
- [13] de Pury D G G, Farquhar G D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell Envir*, 1997, 20: 537 — 557.
- [14] Anten N P R, Schieving F, Werger M J A. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C_3 and C_4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia*, 1995, 101: 504 — 513.
- [15] Evans J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, 1983, 72: 297 — 302.
- [16] Pons T L, Schieving F, Werger M J A, Hirose T. The vertical distribution of nitrogen and photosynthetic activity at different plant densities in *Carex acutiformis*. *Plant and Soil*, 1992, 14: 9 — 17.
- [17] Mooney H A, Field C, Gulmon S L, et al. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia*, 1981, 50: 109 — 112.
- [18] Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1989, 56: 341 — 347.
- [19] Field C, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a california shrub. *Oecologia*, 1983, 56: 348 — 355.
- [20] Gulmon S L, Chu C C. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus*. *Oecologia*, 1981, 49: 207 — 212.
- [21] Fan J, Zhang Y H. Study on photosynthetic capacity and leaf nitrogen content of main secondary forest-forming species in Heilongjiang Province. *Bulletin of Botanical Research*, 2005, 25(3): 343 — 347.

参考文献:

- [1] 武维华. 植物生理学 (面向 21 世纪课程教材). 北京: 科学出版社, 2003. 4. 91 ~ 92.
- [2] 赵平, 孙谷畴, 彭少麟. 植物氮素营养的生理生态学研究. *生态科学*, 1998, 17(2): 37 ~ 42.
- [21] 范晶, 张玉红. 黑龙江省次生林主要组成树种光合能力与叶片含氮量研究. *植物研究*, 2005, 25(3): 343 ~ 347.