

DOI: 10.20103/j.stxb.202301090057

贺鹏, 谢伟, 马宏亮, 黄秀兰, 祝婷婷, 樊高琼, 杨洪坤. 秸秆覆盖与施磷对西南冬小麦叶肉导度和 CO_2 同化效率的影响. 生态学报, 2023, 43(23): 9674-9685.

He P, Xie W, Ma H L, Huang X L, Zhu T T, Fan G Q, Yang H K. Effects of straw mulching and phosphorus fertilization on mesophyll conductance and CO_2 assimilation efficiency of winter wheat in southwest hilly regions of China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(23): 9674-9685.

秸秆覆盖与施磷对西南冬小麦叶肉导度和 CO_2 同化效率的影响

贺 鹏², 谢 伟², 马宏亮², 黄秀兰², 祝婷婷², 樊高琼^{1,2}, 杨洪坤^{1,2,*}

1 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室, 成都 611130

2 农业农村部西南作物生理生态与耕作重点实验室, 成都 611130

摘要:为探究西南麦区冬小麦旗叶叶肉导度(g_m)与 CO_2 同化对土壤速效磷缺乏的响应。试验于 2020—2022 年在四川仁寿试验站进行秸秆覆盖和磷素水平的二因素裂区试验, 以秸秆覆盖(SM)和不覆盖(NSM)为主区; 三个磷水平 0(P0) kg/hm^2 、75(P75) kg/hm^2 和 120(P120) kg/hm^2 为裂区, 分析小麦旗叶光响应曲线、叶肉导度和 CO_2 同化对旗叶磷素水平的响应。结果表明: 与 NSM 相比, SM 下旗叶比叶重(LMA)、单位面积磷含量(PA)、单位质量磷含量(PM)和净光合速率(P_n)分别提高 4.1%、16.9%、12.2% 和 6.9%, 且随着施磷量的增加, 旗叶的 LMA、PA、PM 和 P_n 呈增加趋势。秸秆覆盖与施磷显著提高旗叶最大净光合速率($P_{n\max}$)和表观量子效率(AQY), 增加旗叶的光合潜能。施磷显著提高旗叶光系统 II 实际光化学效率(Φ_{PSII}), 最大羧化效率($V_{c\max}$)、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活力、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶绿体 CO_2 浓度(C_c)、气孔导度(g_s)和 g_m , P75 和 P120 较 P0 分别提高 16.8%—23.8%、27.9%—35.3%、30.9%—61.7%、1.4%—3.6%、4.8%—13.1%、9.0%—10.2% 和 16.0%—16.9%, P75 和 P120 无显著差异。秸秆覆盖与施磷降低旗叶的气孔限制(L_s)和叶肉限制(L_m), 生化限制(L_b)是光合速率的主要限制因子。综上所述, 秸秆覆盖配施 75 kg/hm^2 磷肥可提高西南冬小麦旗叶磷素含量、光系统 II 实际光化学效率、叶肉导度和 CO_2 同化效率, 降低气孔限制和叶肉限制, 从而提高旗叶净光合速率。

关键词: 冬小麦; 秸秆覆盖; 施磷; 叶肉导度; CO_2 同化效率

Effects of straw mulching and phosphorus fertilization on mesophyll conductance and CO_2 assimilation efficiency of winter wheat in southwest hilly regions of China

HE Peng², XIE Wei², MA Hongliang², HUANG Xiulan², ZHU Tingting², FAN Gaoqiong^{1,2}, YANG Hongkun^{1,2,*}

1 State Key Laboratory for Exploitation and Utilization of Crop Genetic Resources in Southwest China, Chengdu 611130, China

2 Southwest Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chengdu 611130, China

Abstract: To explore the response of mesophyll conductance (g_m) and CO_2 assimilation of wheat flag leaves to soil available phosphorus (P) deficiency in the southwest wheat production region. During the years of 2020 to 2022, the experiment was conducted in the Renshou experiment station. Straw mulching (SM) and no mulch (NSM) were the main plots. Three P levels of 0 (P0) kg/hm^2 , 75 (P75) kg/hm^2 and 120 (P120) kg/hm^2 were set as the split plots. The responses of light response curve, mesophyll conductance and CO_2 assimilation efficiency to P levels of flag leaves of wheat were analyzed. The results show that the leaf mass per area (LMA), P content per unit area (PA), P content per unit mass

基金项目: 国家自然科学基金项目(32201904); 四川省作物育种项目(22ZDZX0018); 四川省重点研发计划项目(2021 YFYZ0002)

收稿日期: 2023-01-09; **网络出版日期:** 2023-08-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yhk159357@163.com

(PM) and net photosynthetic rate (P_n) of flag leaf under SM were 4.1%, 16.9%, 12.2% and 6.9% respectively, greater than that in NSM, and the LMA, PA , PM and P_n of flag leaf increased with the increase of phosphorus fertilization rate. Straw mulching with phosphorus increased the maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) and apparent quantum efficiency (AQY) of flag leaves and increased the photosynthetic potential of flag leaves. Phosphorus fertilization significantly improves the actual photochemical efficiency of photosystem II ($\Phi PSII$), the maximum carboxylation efficiency (V_{cmax}), ribulose 1,5-diphosphate carboxylase (Rubisco), intercellular CO₂ concentration (C_i), chloroplast CO₂ concentration (C_c), stomatal conductance (g_s) and g_m of flag leaf. These value under P75 and P120 were 16.8%—23.8%, 27.9%—35.3%, 30.9%—61.7%, 1.4%—3.6%, 4.8%—13.1%, 9.0%—10.2% and 16.0%—16.9% higher than that under P0, respectively. There was no significant difference between P75 and P120. Straw mulching and phosphorus fertilization decreased stomatal limitation (L_s) and mesophyll limitation (L_m), and biochemical limitation (L_b) was the main limiting factor of photosynthetic rate in flag leaves. In conclusion, straw mulching combined with 75 kg/hm² can improve the phosphorus content, resulting in the enhancement of the actual photochemical efficiency of photosystem II, mesophyll conductance and CO₂ assimilation efficiency of flag leaves of southwest winter wheat, reduce stomatal restriction and mesophyll restriction, and thus increase the net photosynthetic rate of flag leaves.

Key Words: winter wheat; straw mulching; phosphorus application; mesophyll conductance; CO₂ assimilation efficiency

磷素在能量代谢中起着至关重要的作用,也是叶片核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)再生过程中磷酸化的重要底物^[1]。西南麦区是我国第三大小麦产区,70%小麦分布在丘陵旱地,其气候冬干春旱,土壤速效磷含量低^[2]。缺磷严重限制作物光合作用,直接影响生物量和产量^[3]。磷在土壤中的移动性差,且无机磷容易被吸附固定,导致磷肥的利用率低^[4]。此外,磷矿储量逐渐枯竭,过量的磷肥投入导致土壤质量退化,还引起地表水富营养化^[5]。在麦玉轮作系统中,采用玉米秸秆粉碎覆盖还田,不仅可有效缓解长期施用化肥造成的土壤退化,促进土壤磷形态的转化并提高土壤速效磷的含量^[6-8],能改善群体结构,延缓叶绿素降解,延长光合时间,提高光合速率^[9-10]。

花后旗叶光合在作物产量形成中起着关键作用^[11],其光合效率的高低取决于气体交换、CO₂扩散和碳固定,这些因素都受到磷素有效性的影响^[12-13]。徐龙龙^[14]等发现玉米覆盖提高小麦的光合势和光合速率从而实现增产。岳俊芹^[15]等研究表明随施磷量(P₂O₅ 0—225 kg/hm²)的增加,小麦花后同化物、光合速率及产量均不同程度增加。Zhang^[16]等研究认为秸秆覆盖增加花后净光合速率、气孔导度、最大羧化速率和最大光合电子传输速率。前人研究已明确缺磷条件下光合作用降低归因于气孔导度或叶肉导度的降低^[17]。磷胁迫下,大气 CO₂向叶绿体的扩散受到限制是光合作用降低的主要原因^[18]。但也有研究表明,磷素限制大豆光合作用的主要机制不是 CO₂扩散,而是叶绿素、光化学和羧化效率的降低^[9]。然而,秸秆覆盖与施磷下小麦旗叶叶肉导度、CO₂同化效率和叶片磷含量的关系仍然不清楚。

前期研究表明:秸秆覆盖配施固定氮钾肥不仅可以蓄水保墒缓解分蘖期干旱,还可增加土壤速效磷、旗叶净光合速率和产量^[19-21]。在前期研究基础上,本研究采用秸秆覆盖和磷素水平二因素裂区实验,明确小麦旗叶光响应曲线、叶肉导度、CO₂同化效率和光合限制因素对叶片磷含量的响应,阐明秸秆覆盖与施磷对西南冬小麦光合限制因素的影响机制,以期为西南冬小麦高产磷高效提供理论依据和技术支撑。本研究假设秸秆覆盖与施磷提高小麦旗叶比叶重和磷素含量,增加旗叶叶肉导度和 CO₂同化效率,从而提高旗叶的净光合速率。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

本试验于 2020—2022 年在四川省眉山市仁寿县珠嘉镇踏水村(30°04'N, 104°13'E)进行。该地区属亚热带季风湿润气候,丘陵地貌,海拔 482m,前茬作物为夏玉米。年均气温 17.9℃,年均日照 986.6h,无霜期

312d。2021—2020 和 2021—2022 年小麦生长季总降雨量分别为 195.5mm 和 228.4mm,两个生长季均出现严重的冬春干旱。土壤类型为碱性石灰性紫色土,供试土壤(0—20cm)贫氮、缺磷和富钾是该地区土壤的主要特征(表 1)。

表 1 供试土壤基础理化性状

Table 1 The physical and chemical properties of the tested soils

年份 Year	pH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	碱解氮 Available N/ (mg/kg)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)
2020—2021	7.75	15.36	0.95	0.73	56.29	6.18	139
2021—2022	7.88	16.11	1.08	0.84	56.56	6.67	138

1.2 试验设计

本试验采用二因素裂区设计,主区为玉米秸秆粉碎覆盖(SM)与不覆盖(NSM),裂区为三个磷素水平。在麦玉轮作系统中,夏玉米 5 月中旬播种,8 月底收获后将玉米秸秆粉碎覆盖在各试验小区,覆盖量为 8000kg/hm²。裂区三个磷素水平为:0(P0)kg/hm²、75(P75)kg/hm²和 120(P120)kg/hm²磷肥,共计 6 个处理,每个处理均设 3 次重复。供试品种为川麦 104,由四川省农业科学院提供。小麦于每年 10 月 30 日采用开沟点播的方式播种,2021 年 5 月 9 日和 2022 年 5 月 6 日收获。行距 20cm,穴距 10cm。氮肥为普通尿素(N 46.2%),磷肥为过磷酸钙(P₂O₅ 12.5%),钾肥为氯化钾(K₂O 60.0%),氮肥和钾肥用量分别为 150 kg/hm²和 75 kg/hm²,60%氮肥和全部磷、钾作为基肥,其余部分氮肥在拔节期作为追肥,施肥方式采用撒施。小麦收获后种植夏玉米,品种为正红 6 号。该区域为典型雨养农作系统,主要通过秸秆覆盖蓄积土壤水分满足小麦水分需求。其它栽培管理措施与当地高产栽培管理技术一致。商用除草剂、杀虫剂和杀菌剂在分蘖后每隔一个月进行预防,以避免产量损失。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 旗叶比叶重、磷含量和净光合速率

记录各处理小麦开花期,于同天上午的 8:00 至 11:00 选择生长和受光一致且完全展开小麦主茎旗叶进行净光合速率、光响应曲线、CO₂响应曲线和荧光参数测定,测定时随机选取整张叶片的中间部分,各处理重复测定 5 次。采用 LI-6800 便携式光合作用系统(美国 LI-COR 公司,内布拉斯加州,美国),在 1200μmol m⁻² s⁻¹光照强度、65%±5%相对湿度和 400μmol m⁻² s⁻¹的大气 CO₂浓度(C_a)下记录净光合速率(P_n)、细胞间 CO₂浓度(C_i)和气孔导度(g_s)。

完成叶片气体交换测量后,每个处理收集 10 片旗叶用于测定旗叶比叶重(LMA)和磷(P)含量。从每片旗叶剪下叶片中间部位 5cm 长,测量宽度,计算旗叶面积。旗叶在 105℃杀青 30min,70℃下干燥至少 48h,然后称重计算旗叶的 LMA,使用钒钼黄比色法^[22]进行分析确定单位质量旗叶 P 含量。

旗叶的比叶重 LMA(g/m²)为单位旗叶面积的干物重,其计算公式^[23]为:

$$LMA = DW/LA$$

其中,LA 为旗叶面积(cm²),DW 为干物重(g)。

单位叶面积磷含量 PA(g/m²),其计算公式为:

$$PA = PM \times LMA/100$$

其中,PM(mg/g)为单位质量的磷含量,LMA 为比叶重(g/m²)。

1.3.2 旗叶光响应曲线

采用便携式光合作用系统(LI-6800)测量旗叶光响应曲线。在 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、50、0μmol m⁻² s⁻¹的光量子通量密度(PPFD)和 C_a浓度为 400±5μmol/mol 下测定旗叶的光响应曲线。使用非线性双曲线模型^[24]拟合叶片光响应曲线,如下所示:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max}) \alpha I + P_{n\max} - 4\alpha I P_{n\max}}}{2\theta} - R_n$$

其中, α 表示表观量子产率(AQY), I 表示光量子通量密度, $P_{n\max}$ 表示最大净光合速率, R_n 表示暗呼吸速率。使用 SPSS 19.0 进行线性回归分析, PPFD 为 0 至 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。该线与 x 轴(光合作用有效辐射, PAR)的交叉点是光补偿点(LCP, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。沿 y 轴交叉点的相应 x 轴值为光饱和点(LSP, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

1.3.3 旗叶荧光参数

采用便携式调制叶绿素荧光仪(PAM-2500, 德国 Walz 公司, 巴伐利亚州, 德国)测定叶绿素荧光诱导动力学参数。先用暗适应叶夹固定叶片, 控制环境温度在 30℃ 左右, 相对湿度 50%—60%, 充分暗适应 20min, 然后测定暗适应下的叶绿素荧光参数(叶片的初始荧光(F_o)、最大荧光产量(F_m)、可变荧光(F_v)和实际光化学效率(ΦPSII))。

1.3.4 旗叶叶肉导度与叶绿体 CO₂ 浓度

采用便携式光合作用系统(LI-6800XT)测量旗叶 CO₂ 响应曲线。其中在 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的稳定 PPFD 下, C_a 从 500 $\mu\text{mol/mol}$ 依次降低至 400、300、200、150、100 和 50 $\mu\text{mol/mol}$, 并从 50 $\mu\text{mol/mol}$ 增加至 400、600、800、1000、1500 和 2000 $\mu\text{mol/mol}$ 。每个处理取 10 片旗叶, 用锡箔纸包裹旗叶, 迅速用液氮冷冻 5min, -80℃ 冰箱储藏用于 Rubisco 酶活测定。Rubisco 活性采用蛋白质检测器酶联免疫吸附试验(ELISA)试剂盒(KPL, Gaithersburg, USA)测量。

采用 Harley^[25] 等方法计算叶肉电导(g_m)和叶绿体 CO₂ 浓度(C_c)。

$$g_m = \frac{P_n}{C_i - \frac{I^* \times (J + 8 \times (P_n + R_d))}{J - 4 \times (P_n + R_d)}}$$

$$C_c = C_i - \frac{P_n}{g_m}$$

其中 P_n 表示净光合速率; I^* 表示线粒体呼吸缺失时的 CO₂ 补偿点, 根据 Bernacchi^[26] 等计算为 44.04 $\mu\text{mol/mol}$; C_i 表示细胞间 CO₂ 浓度; R_d 表示光中的非光呼吸呼吸, 计算为暗呼吸速率(R_n)的一半^[27]。

1.3.5 旗叶光合限制因素

P_n 的相对限制, 包括气孔导度(L_s)、叶肉导度(L_m)和生化(L_b)限制, 计算公式如下^[28]。

$$L_s = \frac{\frac{g_{\text{tot}}}{g_{sc}} \times \frac{\partial A_N}{\partial C_c}}{g_{\text{tot}} + \frac{\partial A_N}{\partial C_c}}$$

$$L_m = \frac{\frac{g_{\text{tot}}}{g_m} \times \frac{\partial A_N}{\partial C_c}}{g_{\text{tot}} + \frac{\partial A_N}{\partial C_c}}$$

$$L_b = \frac{g_{\text{tot}}}{g_{\text{tot}} + \frac{\partial A_N}{\partial C_c}}$$

其中, g_{tot} 表示 CO₂ 从环境空气到叶绿体的总传导率($1/g_{\text{tot}} = 1/g_{sc} + g_m$), g_{sc} 表示气孔对 CO₂ 的传导率($g_{sc} = g_s/1.6$)。 $\partial A_N/\partial C_c$ 计算为 C_c 范围为 50—100 $\mu\text{mol/mol}$ 时 P_n - C_c 响应曲线的斜率^[29]。

1.4 数据处理

试验数据用 Excel 2016 进行整理计算,用 SPSS 19.0 进行统计分析及相关性分析,最小显著性差异法对不同处理间差异显著性进行多重比较($P<0.05$),采用 Origin 2019b 作图。

2 结果与分析

2.1 秸秆覆盖与施磷对旗叶比叶重、磷含量和净光合速率的影响

秸秆覆盖与施磷显著提高旗叶比叶重(LMA)、磷含量(单位面积的磷含量 PA 和单位质量的磷含量 PM)和净光合速率(P_n),二者的交互作用对其影响不显著($P>0.05$,表2)。与不覆盖(NSM)相比,秸秆覆盖(SM)条件下小麦旗叶 LMA、 PA 、 PM 和 P_n 分别提高 4.1%、16.9%、12.2% 和 6.9%。与不施磷(P0)相比,施磷 75kg/hm²(P75)小麦旗叶 LMA、 PA 、 PM 和 P_n 分别提高 3.9%、23.3%、18.5% 和 4.9%,施磷 120kg/hm²分别提高了 4.0%、24.5%、19.7% 和 9.8%。说明秸秆覆盖配施磷肥提高小麦旗叶磷含量,从而促进旗叶干物质的积累和净光合速率。

表 2 秸秆覆盖与施磷对旗叶比叶重、磷含量和净光合速率的影响

Table 2 Effects of straw mulching and phosphorus fertilization on leaf mass per area, phosphorus content and net photosynthetic rate of flag leaves

年份 Year	处理 Treatments	LMA/ (g/m ²)	PA/ (g/m ²)	PM/ (mg/g)	P _n / (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	
2020—2021	SM	P0	236±5b	1.30±0.04c	5.5±0.1c	25.0±0.2bc
		P75	246±5a	1.66±0.05a	6.7±0.1a	25.5±0.4b
		P120	245±3ab	1.66±0.02a	6.8±0.1a	26.6±0.5a
	NSM	P0	226±6c	1.19±0.04c	5.3±0c	22.9±0.1d
		P75	237±3b	1.46±0.07b	6.2±0.2b	24.7±0.4c
		P120	236±9bc	1.42±0.10b	6.0±0.2b	26.1±0.3a
	F 值	M	14.3 **	56.1 **	41.2 **	45.5 **
		P	6.4 *	100 **	50.8 **	73.4 **
		M×P	0ns	5.1 *	2.0ns	9.6 **
2021—2022	SM	P0	235±3cd	1.12±0.05b	4.8±0.2b	25.0±0.3c
		P75	245±4a	1.36±0.04a	5.6±0.1a	25.9±0.4b
		P120	244±8ab	1.43±0.01a	5.9±0.1a	27.2±0.6a
	NSM	P0	226±5d	0.94±0.01c	4.2±0.1c	22.5±0.9e
		P75	232±4cd	1.12±0.03b	4.8±0.2b	24.0±0.3d
		P120	236±2bc	1.16±0.02b	4.9±0.1b	24.8±0.5c
	F 值	M	17.4 **	179 **	297 **	83.0 **
		P	6.3 *	101 **	151 **	28.0 **
		M×P	0.5ns	2.6ns	3.7ns	0.4ns

SM: 秸秆覆盖 straw mulching; NSM: 秸秆不覆盖 no straw mulch; P: 小麦季施磷水平 Phosphorus application level of and wheat season; LMA: 比叶重 Leaf mass per area; PA: 单位面积磷含量 Phosphorus content per unit area; PM: 单位质量磷含量 Phosphorus content per unit mass; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; * 和 ** 表示处理间在 5% 和 1% 上存在显著差异; ns 处理间无显著差异; 不同小写字母表示处理之间有显著差异 ($P<0.05$)

2.2 秸秆覆盖与施磷对旗叶光响应曲线的影响

秸秆覆盖与施磷显著影响不同光强下的旗叶净光合速率(图1)。当光合有效辐射(PAR) $<300\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时, P_n 随着 PAR 的增加而线性增加。随着 PAR 的进一步增加,旗叶出现最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)出现。在 P75 和 P120 下, P_n 在 PAR 为 $1400\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 下检测到最大值,然后缓慢下降并保持在较高水平。在 P0,当 PAR $>1200\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时, P_n 随着 PAR 的持续增加而不改变。由表 3 可知,两个试验年度,SM 较 NSM 的小麦旗叶最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)分别提高了 10.0%、27.0%、18.8% 和 18.2%。P75 与 P120 较 P0 的 $P_{n\text{max}}$ 、AQY、LCP 和 LSP 分别提高了 5.3%—10.1%、16.6%—22.5%、20.7%—27.6% 和 13.9%—19.5%。说明秸秆覆盖与施磷主要影响高 PAR 下对小麦旗叶的光合效率。

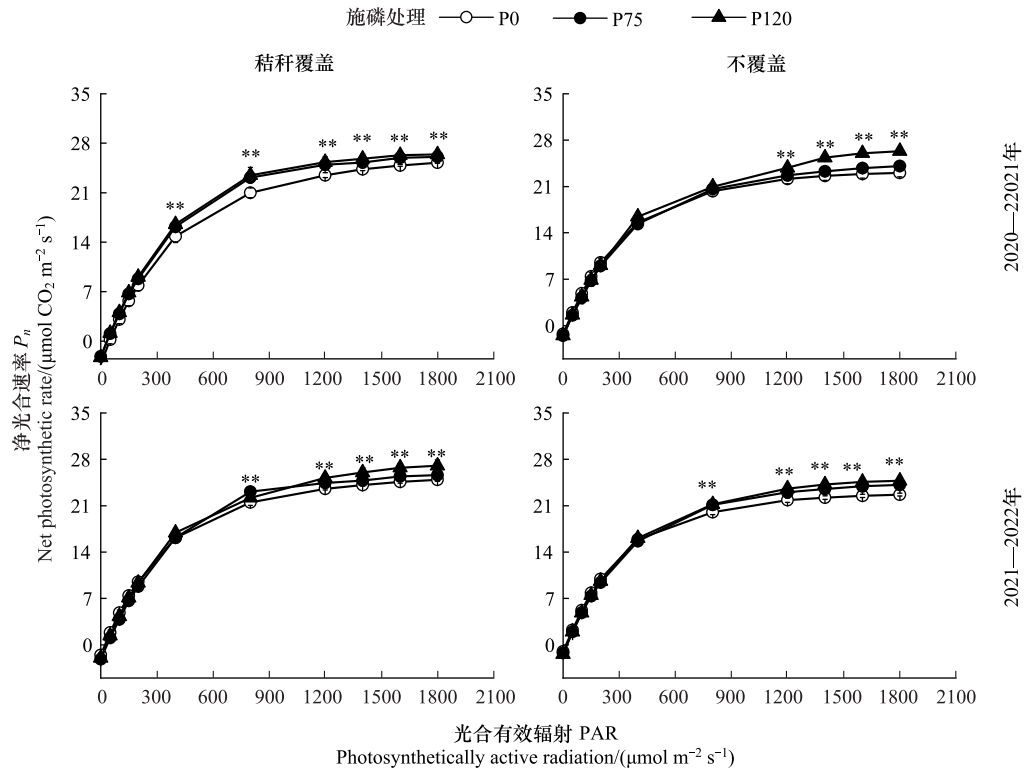


图 1 秸秆覆盖与施磷对旗叶光响应曲线的影响

Fig.1 Effect of straw mulching and phosphorus fertilization on light response curve of flag leaf

P0: 不施磷 no phosphorus application; P75: 施磷 75kg/hm² phosphorus application 75kg/hm²; P120: 施磷 120kg/hm² phosphorus application 120kg/hm²; * 和 ** 表示施磷 75kg/hm² 和不施磷之间在 5% 和 1% 上存在显著差异

表 3 秸秆覆盖与施磷对旗叶光响应参数的影响

Table 3 Effects of straw mulching and phosphorus application on light response parameters of flag leaves

年份 Year	处理 Treatments	$P_{nmax}/$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	AQY/ (mol/mol)	LCP/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	
2020—2021	SM	P0	25.7±0.4bc	0.050±0.004b	40.3±1.2c	1412±71bc
		P75	26.7±0.7b	0.055±0.001a	46.4±1.8a	1750±76a
		P120	28.8±0.6a	0.056±0.003a	47.7±0.5a	1750±45a
	NSM	P0	23.8±0.4e	0.034±0.001c	32.4±0.7d	1317±75c
		P75	24.3±0.7de	0.049±0.002b	42.5±0.4b	1408±65bc
		P120	25.2±0.7cd	0.049±0.001b	39.2±0.7c	1485±101b
	F 值	M	87.7 **	69.4 **	196 **	44.9 **
		P	22.0 **	36.5 **	113 **	20.3 **
		M×P	3.5ns	6.7 *	9.1 *	4.3 *
2021—2022	SM	P0	25.6±0.3b	0.046±0c	32.8±0.7d	1332±36b
		P75	27.1±0.8a	0.050±0.001b	42.1±1.9b	1564±51a
		P120	28.0±0.2a	0.056±0.001a	45.6±1.3a	1636±28a
	NSM	P0	22.9±0.7c	0.036±0.002e	29.3±0.5e	1169±55c
		P75	25.0±0.8b	0.039±0.001de	31.6±1.0d	1233±16c
		P120	25.9±0.6b	0.041±0.001d	39.5±1.8c	1379±58b
	F 值	M	60.6 **	587 **	120 **	151 **
		P	29.4 **	75.8 **	127 **	53.5 **
		M×P	0.5ns	8.7 *	10.9 **	5.7 *

SM: 秸秆覆盖 straw mulching; NSM: 秸秆不覆盖 no straw mulch; P: 小麦季施磷水平 Phosphorus application level of and wheat season; P_{nmax} : 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; AQY: 表观量子产率 Apparent quantum yield; LCP: 光补偿点 Light compensation point; LSP: 光饱和点 Light saturation point; * 和 ** 表示处理间在 5% 和 1% 存在显著差异, ns 处理间无显著差异, 不同小写字母表示处理之间有显著差异 ($P < 0.05$)

2.3 秸秆覆盖与施磷对旗叶叶绿素荧光参数的影响

由图 2 可知,秸秆覆盖与施磷显著影响旗叶光系统 II 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 和实际光化学效率 (Φ_{PSII}),且二者的交互作用对 Φ_{PSII} 影响显著。随着施磷量的增加,不同处理的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 呈现出增加的趋势,且均以秸秆覆盖配施磷肥 120kg/hm² 最高。两个试验年度,SM 较 NSM 的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 分别提高了 8.6% 和 17.6%,P75 较 P0 的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 分别提高了 6.9% 和 16.8%,P120 较 P0 的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 分别提高了 8.3% 和 23.8%。随着施磷量的提高 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 呈上升趋势。说明秸秆覆盖与施磷保护光系统 II 的活性,增加光系统 II 的最大光化学效率和实际光化学效率。

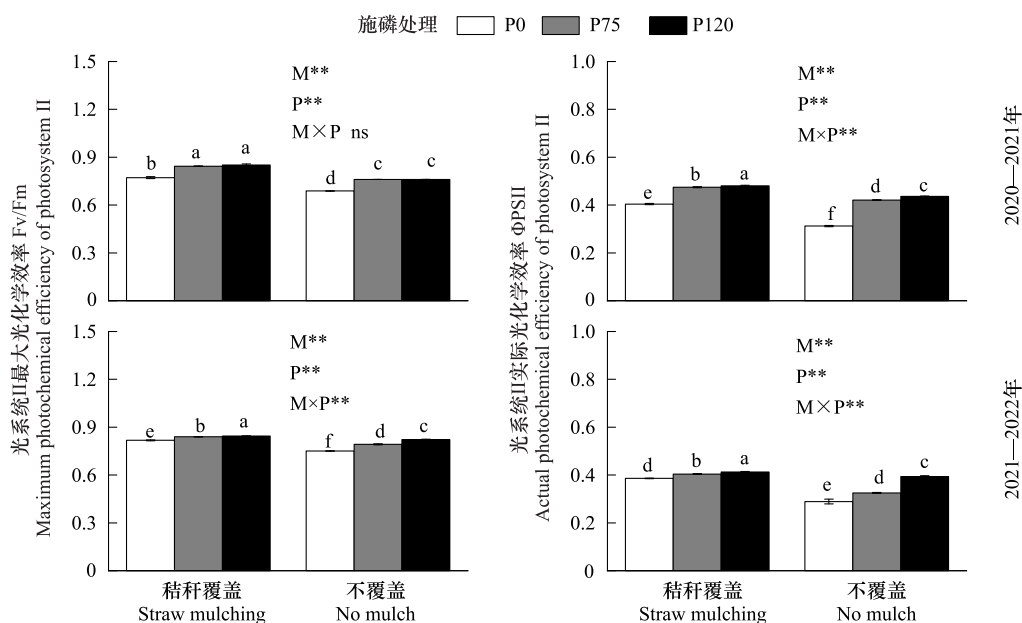


图 2 秸秆覆盖与施磷对旗叶荧光参数的影响

Fig.2 Effects of straw mulching and phosphorus application on flag leaf fluorescence parameters

M: 玉米秸秆覆盖 Corn straw mulching; P: 小麦季施磷水平 Phosphorus application level of and wheat season; * 和 ** 表示处理间在 5% 和 1% 上存在显著差异; ns 处理间无显著差异; 不同小写字母表示处理之间有显著差异 ($P < 0.05$)

2.4 秸秆覆盖与施磷对旗叶光合参数的影响

秸秆覆盖与施磷显著增加旗叶最大羧化效率 (V_{cmax})、初始羧化效率 (CE) 和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 (Rubisco) 活性,但不影响电子传递效率 (J_m) (图 3)。SM 较 NSM 的 V_{cmax} 、 CE 和 Rubisco 分别提高了 17.3%、6.8% 和 32.0%。与 P0 相比,P75 的 V_{cmax} 、 CE 和 Rubisco 分别提高了 27.9%、6.5% 和 30.9%。P120 分别提高了 35.3%、9.1% 和 61.7%。施磷显著提高了旗叶 CO_2 传导效率,但秸秆覆盖及与施磷的交互作用对胞间 CO_2 浓度 (C_i)、叶绿体 CO_2 浓度 (C_c) 和叶肉导度 (g_m) 没有显著影响。与 NSM 相比,SM 的气孔导度 (g_s) 提高了 5.3%。与 P0 相比,P75 与 P120 的 C_i 、 g_s 、 C_c 和 g_m 增幅分别达到 1.4%—3.6%、4.8%—13.1%、9.0%—10.2% 和 16.0%—16.9%。

2.5 秸秆覆盖与施磷对旗叶光合限制因素的影响

由表 4 可知,秸秆覆盖和施磷显著影响旗叶气孔限制 (L_s)、叶肉限制 (L_m) 和生化限制 (L_b)。然而,二者的交互作用对旗叶 P_n 的限制因素没有显著影响。秸秆覆盖下净光合速率的提高主要受生化限制 (0.46—0.55) 的影响,施磷降低 L_s 和 L_m 显著降低,而 L_b 显著增加。在 NSM 条件下, L_s 和 L_m 是不施磷条件下 P_n 提升的主要限制因子。综上,秸秆覆盖与施磷提高旗叶净光合速率是由于降低了气孔限制和叶肉限制值。

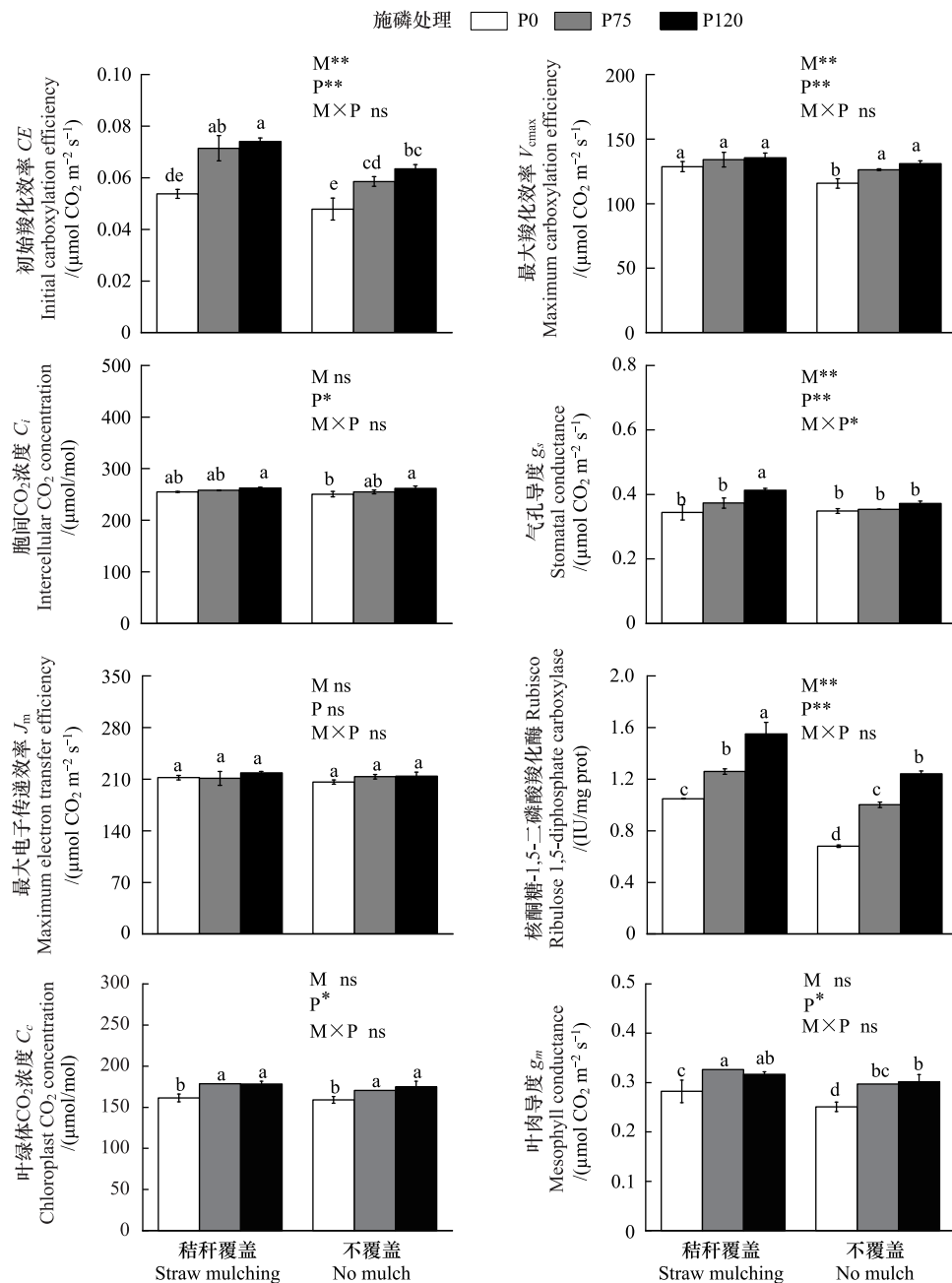


图3 秸秆覆盖与施磷对旗叶光合生理参数的影响

Fig.3 Effects of straw mulching and phosphorus application on photosynthetic physiological parameters of flag leaf

2.6 旗叶磷含量和比叶重与光合生理参数的关系

旗叶 P_n 与 LMA、PA、PM 呈极显著正相关 (表 5), 说明小麦旗叶 LMA 和磷含量的增加有利于旗叶 P_n 提高。旗叶 P_n 与 ΦPSII 、 $V_{\max}$ 、Rubisco、 C_i 和 C_c 呈极显著正相关, 说明小麦旗叶 P_n 的提高与羧化效率、叶肉导度和 CO_2 同化密不可分。旗叶 P_n 与 g_s 和 g_m 呈极显著正相关, 说明小麦旗叶 P_n 的增加主要是由于气孔导度和叶肉导度的提高。由图 4 可知, 旗叶 P_n 、 g_s 和 g_m 随着 PA、PM 的升高而升高。旗叶中的 PA 每增加 1 个单位, 旗叶的 P_n 、 g_s 和 g_m 分别增加 4.76、0.09 和 0.15 个单位。旗叶中的 PM 每增加 1 个单位, 旗叶的 P_n 、 g_s 和 g_m 分别增加 1.31、0.03 和 0.04 个单位。说明在秸秆覆盖与施磷处理下, 旗叶磷含量的增加导致旗叶 g_s 和 g_m 的增加, 最终提高旗叶 P_n 。

表 4 秸秆覆盖与施磷对旗叶净光合速率相对限制的影响

Table 4 Effects of straw mulching and phosphorus fertilization on relative limitation of net photosynthetic rate of flag leaf

处理 Treatment		L_s	L_m	L_b
SM	P0	0.31±0.02c	0.23±0.02c	0.46±0.03b
	P75	0.26±0.01d	0.19±0.02d	0.55±0.01a
	P120	0.26±0.02d	0.21±0.01cd	0.54±0.04a
NSM	P0	0.39±0.01a	0.34±0a	0.28±0.01d
	P75	0.36±0.02ab	0.27±0.02b	0.36±0.02c
	P120	0.35±0.01b	0.27±0.02bc	0.39±0.01c
F-value	M	145 **	81.1 **	267 **
	P	12.7 **	14.1 **	32.3 **
	M×P	0.7ns	2.0ns	1.4ns

L_s : 气孔限制 Stomatal limitation; L_m : 叶肉限制 Mesophyll limitation; L_b : 生化限制 Biochemical limitation

表 5 旗叶磷含量和比叶重与光合生理参数的相关关系

Table 5 Correlation between phosphorus levels and the leaf mass area of flag leaves and photosynthetic parameters of flag leaves

参数 Parameters	P_n	LMA	PA	PM	ΦPSII	CE	V_{cmax}	J_m	Rubisco	C_i	g_s	C_c	g_m
P_n	1.00												
LMA	0.66 **	1.00											
PA	0.71 **	0.90 **	1.00										
PM	0.71 **	0.82 **	0.99 **	1.00									
ΦPSII	0.89 **	0.69 **	0.68 **	0.64 **	1.00								
CE	0.82 **	0.75 **	0.91 **	0.93 **	0.76 **	1.00							
V_{cmax}	0.89 **	0.67 **	0.72 **	0.72 **	0.85 **	0.85 **	1.00						
J_m	0.65 **	0.31ns	0.39ns	0.42 *	0.45 *	0.61 **	0.73 **	1.00					
Rubisco	0.94 **	0.73 **	0.81 **	0.81 **	0.89 **	0.90 **	0.87 **	0.61 **	1.00				
C_i	0.79 **	0.44 *	0.55 **	0.56 **	0.73 **	0.64 **	0.64 **	0.35ns	0.76 **	1.00			
g_s	0.68 **	0.49 *	0.65 **	0.67 **	0.59 **	0.72 **	0.59 **	0.53 **	0.81 **	0.55 **	1.00		
C_c	0.60 **	0.74 **	0.79 **	0.77 **	0.57 **	0.63 **	0.46 *	-0.02ns	0.64 **	0.65 **	0.50 **	1.00	
g_m	0.57 **	0.81 **	0.77 **	0.72 **	0.58 **	0.58 **	0.48 *	-0.01ns	0.60 **	0.42 *	0.42 *	0.92 **	1.00

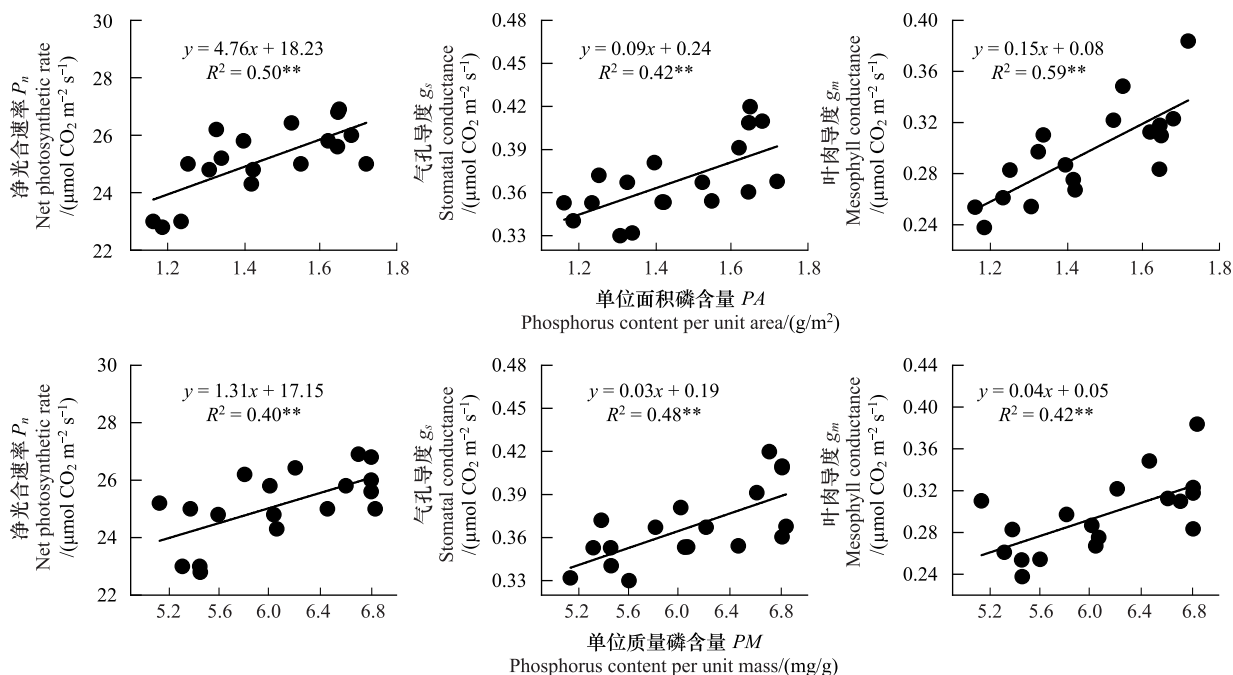
** 表示在 P=0.01 显著性水平上(两尾)极显著相关; * 表示在 P=0.05 显著性水平上(两尾)显著相关;ΦPSII: 光系统 II 实际光化学效率

Actual photochemical efficiency of photosystem II; CE: 初始羧化效率 Initial carboxylation efficiency; V_{cmax} : 最大羧化效率 Maximum carboxylation efficiency; J_m : 最大电子传递效率 Maximum electron transfer efficiency; Rubisco, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 Ribulose 1,5-diphosphate carboxylase; C_i : 胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration; g_s : 气孔导度 Stomatal conductance; C_c : 叶绿体 CO₂ 浓度 Chloroplast CO₂ concentration; g_m : 叶肉导度 Mesophyll conductance

3 讨论

3.1 秸秆覆盖与施磷提高旗叶磷素含量和比叶重,促进旗叶的光能利用

磷在调节核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)再生、羧化效率和气孔导度方面起着关键作用^[30],但西南丘陵旱地石灰性紫色土富钾贫磷,尤其是土壤速效磷缺乏^[31]。本研究发现,秸秆覆盖和施磷提高小麦旗叶磷含量、LMA 和 P_n 。究其原因,秸秆覆盖显著提高土壤速效磷含量,增加土壤蓄水保墒能力,利于小麦根系生长,维持较高的根系活力,扩大根系吸收磷素面积,从而提高根系磷吸收和磷素吸收效率^[32—33]。旗叶磷含量和 LMA 与 P_n 呈极显著的正相关,与先前的研究一致^[34]。一定施肥量范围内施磷能增加旗叶叶绿素含量,改善旗叶光合性能^[35],但施磷过多不能继续提高旗叶光合速率^[36]。LMA 增加说明秸秆覆盖与施磷增加旗叶厚度,但由于 CO₂从空气扩散到叶绿体与叶片厚度呈负相关。因此,植物遭受非生物胁迫时较厚的叶片并不总是伴随高光合能力^[37]。较薄的叶片通过减少有效 CO₂路径长度有利于 CO₂固定,但这不足以补偿缺磷导致的叶片

图4 秸秆覆盖与施磷处理下磷含量与 P_n 、 g_s 和 g_m 的关系Fig.4 Relationship between phosphorus content and P_n , g_s and g_m under straw mulching and phosphorus application

光合作用减少^[38]。

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^[39]。小麦旗叶 LMA 和磷浓度的改变导致旗叶对外部光环境的适应能力的改变,在本试验中发现,秸秆覆盖和磷肥增加了小麦旗叶 P_{nmax} 、AQY、LCP 和 LSP,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在 0.036—0.056 之间,小于理论上的最大值,因此是合理的。在遮荫和氮肥条件下观察到类似的适应策略^[40—41]。说明秸秆覆盖与施磷改善了小麦灌浆期旗叶的光合作用能力,增强了小麦旗叶对强光适应能力,同时利用弱光的能力也有所提升,表现出更高的光合效率,与孙旭生等^[39]研究结果一致。这是秸秆覆盖与施磷处理下小麦具有较强光合能力的光合生理基础,也就是叶片磷素营养与光合效率密切相关^[39],如 Rubisco^[42]、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶^[43]。综上,秸秆覆盖和磷肥增加小麦旗叶在相同质量或相同面积下的磷浓度和 LMA,提高旗叶对外部光环境的适应能力和光能利用能力。

3.2 秸秆覆盖与施磷增强旗叶叶肉导度和羧化效率,提高 CO₂ 同化效率

植物叶片的叶绿素荧光参数能直接或间接反应光合作用的原初反应、电子传递以及 CO₂ 同化过程^[44]。有研究显示,当植物处于逆境时,叶片叶绿素荧光参数 $\Phi PSII$ 和 F_v/F_m 等则呈下降趋势,说明此时光系统 II 反应中心可逆性失活^[45]。缺磷会损害光系统 II (PSII)、光系统 I (PSI)、电子传输、降低类囊体膜流动性、Rubisco 活性和细胞膜稳定性^[46]。在本研究中,秸秆覆盖与施磷显著提高花后旗叶的 $\Phi PSII$ 和 F_v/F_m 。说明小麦旗叶在秸秆覆盖与施磷条件下对土壤磷素的缺乏具有一定的适应性反应,能应对磷素缺乏以热耗散的形式做出自我保护,防止光合机构的破坏。进一步说明生育后期秸秆覆盖与施磷保护小麦旗叶光系统 II 反应中心,避免受磷素缺乏胁迫可逆性失活,光合机构受到破坏,从而提高旗叶光系统 II 的光化学效率和净光合速率。

气孔因素是可恢复胁迫水平下 P_n 降低的主要原因,非气孔限制被认为是不可恢复胁迫条件下 P_n 下降的主要原因^[47—49]。本研究中,秸秆覆盖与施磷显著提高气孔导度、叶肉导度和羧化效率。这表明,旗叶磷素缺乏降低羧化效率和电子传递效率,限制 CO₂ 向气孔和细胞间隙空间的扩散,导致 P_n 的降低。气孔关闭和植物扩散过程中的进一步限制如细胞壁增厚及细胞间隙增大是植物对磷缺乏的常见反应^[50]。在本研究中也发

现,秸秆覆盖与施磷显著提高旗叶的 Rubisco 酶活,增强了旗叶的碳固定,这与秸秆覆盖与施磷条件下小麦处于充足的水分和磷营养供给状态有关。秸秆覆盖和磷肥降低气孔限制和叶肉限制值,生化限制是限制 P_n 增加的主要因子,进一步说明叶肉导度和 CO_2 同化效率在提高 P_n 方面的关键作用。以上研究证实了的假设,即秸秆覆盖和施磷提高小麦旗叶磷含量,增强叶肉导度和 CO_2 同化效率,并提高净光合速率。

4 结论

通过两年大田定位试验,研究秸秆覆盖与施磷对西南麦区冬小麦叶肉导度与 CO_2 同化效率的影响。主要的结论如下:(1)秸秆覆盖与施磷增加小麦旗叶磷含量和比叶重,从而提高净光合速率;(2)秸秆覆盖与施磷显著提高小麦旗叶的 $P_{n\max}$ 和 AQY,促进其在高 PAR 下的光能效率;(3)秸秆覆盖与施磷显著提高小麦旗叶 ΦPSII 和 F_v/F_m ,增加光系统 II 的光化学效率;(4)秸秆覆盖与施磷显著增加气孔导度、叶肉导度和羧化效率,生化限制是限制小麦光合速率增加的主要因子。秸秆覆盖与施磷提高旗叶磷含量和比叶重,增加叶肉导度和 CO_2 同化效率,从而提高净光合速率。

参考文献 (References):

- [1] Carstensen A, Herdean A, Schmidt S B, Sharma A, Spetea C, Pribil M, Husted S. The impacts of phosphorus deficiency on the photosynthetic electron transport chain. *Plant Physiology*, 2018, 177(1): 271-284.
- [2] 向晓玲, 陈松鹤, 杨洪坤, 杨永恒, 樊高琼. 秸秆覆盖与施磷对丘陵旱地小麦产量和磷素吸收利用效应的影响. *中国农业科学*, 2021, 54(24): 5194-5205.
- [3] Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, Finnegan P M, Lovelock C E, Plaxton W C, Price C A, Scheible W R, Shane M W, White P J, Raven J A. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *The New Phytologist*, 2012, 195(2): 306-320.
- [4] Wang Y, Chen Y F, Wu W H. Potassium and phosphorus transport and signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 34-52.
- [5] Guo J H, Liu X J, Zhang Y, Shen J L, Han W X, Zhang W F, Christie P, Goulding K W T, Vitousek P M, Zhang F S. Significant acidification in major Chinese croplands. *Science*, 2010, 327(5968): 1008-1010.
- [6] 高仁才, 陈松鹤, 马宏亮, 莫飘, 柳伟伟, 肖云, 张雪, 樊高琼. 秋闲期秸秆覆盖与减氮优化根系分布提高冬小麦产量及水氮利用效率. *中国农业科学*, 2022, 55(14): 2709-2725.
- [7] 王健波, 严昌荣, 刘恩科, 陈保青, 张恒恒. 长期免耕覆盖对旱地冬小麦旗叶光合特性及干物质积累与转运的影响. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(2): 296-305.
- [8] 陈松鹤, 向晓玲, 雷芳, 邹乔生, 艾代龙, 郑亨, 黄秀兰, 樊高琼. 秸秆覆盖配施氮肥根际土真菌群落及其与小麦产量的关系. *生态学报*, 2022, 42(21): 8751-8761.
- [9] Zhang Y Q, Wang J D, Gong S H, Xu D, Mo Y, Zhang B Z. Straw mulching improves soil water content, increases flag leaf photosynthetic parameters and maintains the yield of winter wheat with different irrigation amounts. *Agricultural Water Management*, 2021, 249: 106809.
- [10] Yang Y H, Ding J L, Zhang Y H, Wu J C, Zhang J M, Pan X Y, Gao C M, Wang Y, He F. Effects of tillage and mulching measures on soil moisture and temperature, photosynthetic characteristics and yield of winter wheat. *Agricultural Water Management*, 2018, 201: 299-308.
- [11] Farooq M, Hussain M, Siddique K H M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2014, 33(4): 331-349.
- [12] Chen B Y, Wang C H, Tian Y K, Chu Q G, Hu C H. Anatomical characteristics of young stems and mature leaves of dwarf pear. *Scientia Horticulturae*, 2015, 186: 172-179.
- [13] Zou J, Hu W, Li Y X, Zhu H H, He J Q, Wang Y H, Meng Y L, Chen B L, Zhao W Q, Wang S S, Zhou Z G. Leaf anatomical alterations reduce cotton's mesophyll conductance under dynamic drought stress conditions. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2022, 111(2): 391-405.
- [14] 徐龙龙, 殷文, 胡发龙, 范虹, 樊志龙, 赵财, 于爱忠, 柴强. 水氮减量对地膜玉米免耕轮作小麦主要光合生理参数的影响. *作物学报*, 2022, 48(2): 437-447.
- [15] 岳俊芹, 李向东, 邵运辉, 方保停, 王汉芳, 张素瑜, 张德奇, 秦峰, 时艳华, 杨程, 杜思梦. 氮钾固定配施下施磷量对小麦光合、干物质转运及产量形成的影响. *麦类作物学报*, 2020, 40(4): 473-481.
- [16] Zhang Y Q, Wang J D, Gong S H, Xu D, Mo Y, Zhang B Z. Straw mulching improves soil water content, increases flag leaf photosynthetic parameters and maintains the yield of winter wheat with different irrigation amounts. *Agricultural Water Management*, 2021, 249: 106809.
- [17] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(7): 834-849.
- [18] 李娜, 张峰举, 许兴, 肖国举. 增温对宁夏北部春小麦叶片光合作用的影响. *生态学报*, 2019, 39(24): 9101-9110.
- [19] Yang H K, Xiao Y, He P, Ai D L, Zou Q S, Hu J, Liu Q, Huang X L, Zheng T, Fan G Q. Straw mulch-based no-tillage improves tillering capability of dryland wheat by reducing asymmetric competition between main stem and tillers. *The Crop Journal*, 2022, 10(3): 864-878.
- [20] Yang H K, Wu G, Mo P, Chen S H, Wang S Y, Xiao Y, Ma H, Wen T, Guo X, Fan G Q. The combined effects of maize straw mulch and no-tillage on grain yield and water and nitrogen use efficiency of dry-land winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Soil and Tillage Research*, 2020,

- 197; 104485.
- [21] 柳伟伟. 增施磷肥和氮肥后移对四川丘陵旱地中强筋小麦籽粒产量和品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 39-114.
- [23] Yao H S, Zhang Y L, Yi X P, Hu Y Y, Luo H H, Gou L, Zhang W F. Plant density alters nitrogen partitioning among photosynthetic components, leaf photosynthetic capacity and photosynthetic nitrogen use efficiency in field-grown cotton. *Field Crops Research*, 2015, 184: 39-49.
- [24] Wu Z, Dutkiewicz S, Jahn O, Sher D, White A, Follows M J. Modeling photosynthesis and exudation in subtropical oceans. *Global Biogeochemical Cycles*, 2021, 35(9): e2021GB00694.
- [25] Harley P C, Loreto F, Di Marco G, Sharkey T D. Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiology*, 1992, 98(4): 1429-1436.
- [26] Bernacchi C J, Portis A R, Nakano H, von Caemmerer S, Long S P. Temperature response of mesophyll conductance: implications for the determination of rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology*, 2002, 130(4): 1992-1998.
- [27] Niinemets U, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(12): 1552-1566.
- [28] Zhu K, Yuan F H, Wang A Z, Wu J B, Guan D X, Jin C J, Flexas J, Gong C J, Zhang H X, Zhang Y S. Stomatal, mesophyll and biochemical limitations to soil drought and rewetting in relation to intrinsic water-use efficiency in Manchurian ash and Mongolian oak. *Photosynthetica*, 2021, 59(1): 49-60.
- [29] Tomás M, Flexas J, Copolovici L, Galmés J, Hallik L, Medrano H, Ribas-Carbó M, Tosens T, Vislap V, Niinemets Ü. Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(8): 2269-2281.
- [30] 丛孟菲, 赖宁, 胡洋, 吴江红, 马雯琪, 孙霞, 陈署晃, 贾宏涛. 化肥减施对滴灌冬小麦灌浆期光合生理特性的影响. *中国土壤与肥料*, 2022(5): 43-50.
- [31] 向晓玲, 陈松鹤, 杨洪坤, 贺鹏, 樊高琼. 秸秆覆盖与施磷对四川丘陵旱地土壤磷形态及有效性的影响. *应用生态学报*, 2022, 33(12): 3337-3344.
- [32] 吉庆凯, 王栋, 杨文宝, 韩彦茹, 马文奇, 魏静. 长期施磷对玉米-小麦轮作系统作物产量和磷素吸收及土壤磷积累的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2469-2476.
- [33] 刘冲, 贾永红, 张金汕, 孙鹏, 罗四维, 王欢, 李鹏, 石书兵. 施磷量对不同播种方式下冬小麦干物质转运及养分吸收利用的影响. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(5): 975-986.
- [34] Cai Q, Ji C J, Yan Z B, Jiang X X, Fang J Y. Anatomical responses of leaf and stem of *Arabidopsis thaliana* to nitrogen and phosphorus addition. *Journal of Plant Research*, 2017, 130(6): 1035-1045.
- [35] 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.
- [36] Su Y Y. Revisiting carbon, nitrogen, and phosphorus metabolisms in microalgae for wastewater treatment. *Science of the Total Environment*, 2021, 762: 144590.
- [37] Wang C, Du Y M, Zhang J X, Ren J T, He P, Wei T, Xie W, Yang H K, Zhang J X. Effects of exposure of the leaf abaxial surface to direct solar radiation on the leaf anatomical traits and photosynthesis of soybean (*Glycine max L.*) in dryland farming systems. *Photosynthetica*, 2021, 59(4): 496-507.
- [38] Earles J M, Theroux-Rancourt G, Roddy A B, Gilbert M E, McElrone A J, Brodersen C R. Beyond porosity: 3D leaf intercellular airspace traits that impact mesophyll conductance. *Plant Physiology*, 2018, 178(1): 148-162.
- [39] 孙旭生, 林琪, 赵长星, 翟延举, 吴钢, Cheruth Abdul Jaleel. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1428-1437.
- [40] Evangelini K, Nikolaos K. Effect of shading on photosynthesis of greenhouse hydroponic cucumber crops. *Italian Journal of Agrometeorology-Rivista Italiana Di Agrometeorologia*, 2020, 25(1): 41-48.
- [41] Chen S H, Gao R C, Xiang X L, Yang H K, Ma H L, Zheng T, Xiao Y, Zhang X, Li H, Fan G Q, Yu Y. Straw mulching and nitrogen application altered ammonia oxidizers communities and improved soil quality in the alkaline purple soil of southwest China. *AMB Express*, 2021, 11(1): 52.
- [42] Bathellier C, Tcherkez G, Lorimer G H, Farquhar G D. Rubisco is not really so bad. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(4): 705-716.
- [43] Hammond J P, White P J. Sugar signaling in root responses to low phosphorus availability. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1033-1040.
- [44] 吴晓丽, 汤永禄, 李朝苏, 吴春, 黄钢. 不同生育时期渍水对冬小麦旗叶叶绿素荧光及籽粒灌浆特性的影响. *中国生态农业学报*, 2015, 23(3): 309-318.
- [45] 杨鲤慷, 蒋桂英, 祁郁玉. 减量施氮对滴灌春小麦光合特性和荧光参数的影响. *新疆农业科学*, 2020, 57(12): 2164-2175.
- [46] Ellsworth D S, Crous K Y, Lambers H, Cooke J. Phosphorus recycling in photorespiration maintains high photosynthetic capacity in woody species. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(6): 1142-1156.
- [47] Twalla J T, Ding B, Cao G Y, Bao S G, Li M, Chen X Q, Xie X D, Wang J B. Roles of stomata in gramineous crops growth and biomass production. *Cereal Research Communications*, 2022, 50(4): 603-616.
- [48] Ehonen S, Yarmolinsky D, Kollist H, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species, photosynthesis, and environment in the regulation of stomata. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2019, 30(9): 1220-1237.
- [49] Jin J, Tang C X, Sale P. The impact of elevated carbon dioxide on the phosphorus nutrition of plants: a review. *Annals of Botany*, 2015, 116(6): 987-999.
- [50] Sun Y Q, Yan F, Cui X Y, Liu F L. Plasticity in stomatal size and density of potato leaves under different irrigation and phosphorus regimes. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(14): 1248-1255.