

氮素水平对旱作小麦光合特性的影响

高素玲¹, 苗 丰², 陈建辉², 信龙飞², 邵瑞鑫²

(1. 河南农业职业学院, 河南 中牟 451450; 2. 河南省粮食作物生理生态与遗传改良重点实验室, 河南 郑州 450002)

摘要: 在大田试验条件下, 以长武 134(旱地品种)与郑麦 9023(水地品种)为试验材料, 研究了 4 个施氮水平对小麦不同生育时期光合作用和产量的影响。结果表明: 在 0~180 kg/hm² 施氮水平范围内, 随着施氮量的增加, 2 个品种的叶绿素(Chl)含量、光合速率(Pn)、光合性能指数(PI)、生物量在各个生育时期均表现为上升趋势; 施氮量继续增加(≥180 kg/hm²) 2 个品种的 Pn、生物量开始呈下降趋势, 而 PI 值和 Chl 含量则无明显变化。同时, 随着氮水平的提高, 2 个品种的产量也表现出先升后降的趋势, 在 180 kg/hm² 施氮水平时小麦产量最高。

关键词: 氮素水平; 小麦; 旱作; 光合作用; 产量

中图分类号: S143.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)04-0169-05

Effects of Nitrogen Levels on Photosynthetic Characteristics of *Triticum aestivum* L. in Dry Farmland

GAO Su-ling¹, MIAO Feng², CHEN Jian-hui², XIN Long-fei², SHAO Rui-xin²

(1. Henan Vocational College Agriculture Zhongmu 451450, China; 2. Key Laboratory of Physiology, Ecology and Genetic Improvement of Food Crops in Henan Province Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Nitrogen (N) is one of the main factors restricting the photosynthesis, and the deficiency of N will ultimately affect the yield and quality of crops. Field trials were conducted using Changwu 134 (Dryland cultivar) and Zhengmai 9023 (Irrigated-land cultivar) as material to study the effect of four nitrogen rates on photosynthesis and biomass of wheat at different growth stages. The results showed that, in the range of N 0–180 kg/ha, the chlorophyll (Chl) content, photosynthetic rate (Pn), photosynthetic performance index (PI) and biomass of the two varieties at different stages all showed a upward trend with the increasing nitrogen application level. However, when the nitrogen application level was increased further (≥180 kg/ha), the Pn and biomass of the two varieties began to present a downward trend, while the PI and Chl contents had no significant changes. Furthermore, the changing trend of yield with increasing nitrogen level were the same to that of photosynthesis and biomass in the two varieties, the highest yield being from the treatment 180 kg/ha.

Key words: Nitrogen levels; Dry farm; Wheat; Photosynthesis; Yield

小麦是半干旱地区主要农作物之一, 氮素在其生长发育过程中起着重要作用。氮作为叶绿素(Chl)分子和色素蛋白复合体的主要组成成分^[1], 在一定范围内, 叶片 Chl 含量、光合速率(Pn)与氮含量呈正相关, 氮素供应不足导致作物光合能力下降, 从而导致产量下降。已有研究证明, 不同供氮水平对作物叶片的 Chl 含量、Pn 及 Chl 荧光特性等均有显著影响^[2]。此外, 施氮可改善作物叶肉细胞的光合能力, 降低光合底物 CO₂ 在传输中的非气孔限制, 提升生育后期叶片的光合能力, 从而延长高光合

持续期^[3]。因此, 在农业生产中, 选用耐瘠薄的品种或通过合理增施氮肥提高作物不同生育时期的光合能力, 对作物的高产至关重要。尽管不同施氮量对作物叶片 Chl 荧光、Pn 及产量等方面的影响已有较多报道^[4-6], 但在旱地条件下, 氮肥水平对小麦在不同生育时期的光合功能特性的调控效应报道较少, 还需要进行深入的研究。

本试验通过施用不同水平的氮肥作基肥, 在小麦拔节期、抽穗期、灌浆期和成熟期, 利用快速叶绿素荧光诱导动力学技术, 对不同类型小麦品种在旱

收稿日期: 2013-03-27

基金项目: 河南省基础科研项目(122300410012)

作者简介: 高素玲(1967-), 女, 河南民权人, 副教授, 主要从事作物栽培研究。

通讯作者: 邵瑞鑫(1982-), 女, 河南长垣人, 讲师, 博士, 主要从事作物逆境调控研究。

作条件下的光合性能指标进行了分析,以期揭示旱作小麦叶片的光合功能特性及生物量积累对氮素水平的生理响应机制,为半干旱地区小麦的氮素高效管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

本试验于 2008–2011 年在中国科学院水利部水土保持研究所试验场进行。该试验场年均气温 $12.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, 年降水量 $635.1\sim 663.9\text{ mm}$, 属暖温带季风半湿润气候。供试土壤肥力基础: 有机质 13.2 g/kg , 水解氮 118.43 mg/kg , 铵态氮 15.5 mg/kg , 硝态氮 7.0 mg/kg , 全磷 0.93 g/kg 。

试验采取二因素完全随机区组设计, 重复 3 次, 以中熟、弱冬性品种长武 134 (CW134) 和郑麦 9023 (ZM9023) 为试验材料 2 个品种千粒质量无明显差异 (分别为 $43.61\text{ }43.58\text{ g}$)。氮肥 (纯 N) 以尿素的形式施入土壤, 施氮水平设置 4 个处理: 0 kg/hm^2 (N0)、 90 kg/hm^2 (N90)、 180 kg/hm^2 (N180) 和 360 kg/hm^2 (N360)。磷素 (P_2O_5) 以过磷酸钙形式施入土壤, 施肥量为 75 kg/hm^2 。小区面积为 6.0 m^2 ($2\text{ m}\times 3\text{ m}$), 小区之间设有保护行, 且用深 3 m 的水泥板分隔。

试验于每年的 10 月中旬播种, 播种量为 300 万粒/hm^2 , 每小区播种 20 行, 行距 15 cm 。次年的 6 月份收获。小麦生长期不灌溉, 并用遮雨棚防止天然降水的干扰, 栽培管理同一般大田。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶绿素荧光参数的测定 选取正常生长的小麦倒二叶, 于晴天 $9:00\sim 11:30$ 先暗适应 15 min , 然后用植物效率仪 (PEA, Hansatech, 英国) 依次打 1 s 的红光, 10 s 的远红光和 2 s 的红光, 测定叶片叶绿素荧光动力学曲线 (O-J-I-P 荧光诱导曲线)。

1.2.2 叶绿素含量和净光合速率的测定 在叶片快速叶绿素荧光诱导曲线测定的同时, 采用 LI-6400 型光合作用系统 (LI-cor, 美国) 测定叶片的光合速率 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。同时, 采用 SPAD-502 叶绿素测定仪 (柯尼卡美能达, 日本) 测定小麦叶片 Chl 含量, 每小区选取 3 株, 每株叶片测定 10 次, 取平均值。

1.2.3 生物量测定 在拔节、扬花、灌浆和成熟期 4 个生育时期, 分别取小麦植株的地上部分和 $0\sim 20\text{ cm}$ 土层的根系 (采用直径为 11 cm 的土钻取出, 自来水冲洗干净) 在 $110\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下杀青 5 min 后, $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘至质量恒定。

1.2.4 产量测定 成熟期在每小区选取面积为 1.0 m^2 ($1\text{ m}\times 1\text{ m}$) 计产, 并选择长势一致的小麦 20 株室内考种。

2 结果与分析

2.1 不同氮素水平对旱作小麦叶片叶绿素和光合速率的影响

图 1 表明, 在小麦拔节期、抽穗期和灌浆期, 同一氮素水平处理的叶片叶绿素含量差异不明显。在小麦抽穗期, 叶绿素含量最高, 拔节期次之, 成熟期叶绿素下降幅度较大。在 $0\sim 180\text{ kg/hm}^2$ 施氮水平

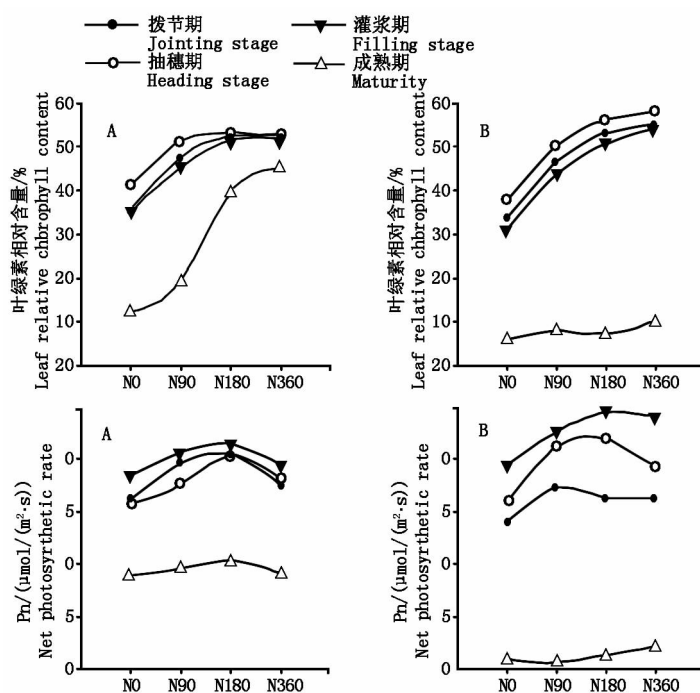


图 1 氮素水平对长武 134 (A) 和郑麦 9023 (B) 不同生育时期叶绿素值和 Pn 的影响

Fig. 1 The effects of nitrogen on SPAD and Pn of CW134 (A) and ZM9023 (B) at the different stages

内, 叶片叶绿素含量随施氮水平的增加也明显升高, 但在 N180 水平时, 叶绿素值不再明显升高, 而郑麦 9023 叶片叶绿素含量, 在 N360 水平较长武 134 还有所升高。在成熟期, 长武 134 在不同氮素水平之间的叶片叶绿素含量差异显著, 而郑麦 9023 的叶片叶绿素含量接近零, 氮素水平之间也无差异, 这表明增施氮肥(N180 和 N360) 能明显增加长武 134 叶片叶绿素含量。

同一氮素水平的叶片光合速率在灌浆期最高, 且长武 134 在拔节期、抽穗期和灌浆期叶片光合速率均无明显差异; 成熟期两品种的叶片光合速率最低, 郑麦 9023 的叶片光合速率接近于零。不同氮素水平的叶片光合速率变化趋势与叶绿素变化趋势一致, 其差异是除成熟期郑麦 9023 在 N360 水平时叶片光合速率增加外, 在其他生育时期都有所下降, 且

长武 134 在 N360 水平时, 叶片光合速率也有所下降。

2.2 不同氮素水平对旱作小麦叶片光合性能指数及其组成参数的影响

叶片光合性能指数(PI) 由 RC/ABS 、 P_{TR} 和 P_{ET} 3 个参数组成: RC/ABS 参数反映单位叶绿素面积上活性反应中心的数量; P_{TR} 参数是用于反应中心捕获的那部分能量; P_{ET} 参数是指反应中心激发能被转化为还原能, 并进行电子传递, 用于固定 CO_2 或其他途径。所以, PI 值可以更准确地反映出植物光合机构的状态, 较 F_v/F_m 对胁迫的反应更敏感, 能更好地反映胁迫条件下对光合机构的影响^[4-6]。图 2 表明, 在小麦拔节期和抽穗期, 长武 134 的 PI 值低于郑麦 9023(主要因 P_{ET} 的贡献), 在同一生育时期内, 随着施氮水平的增加, PI 值升高。在 N180 水平时, PI 值及其 3 个组成参数最大, 而在 N360 水平下, PI

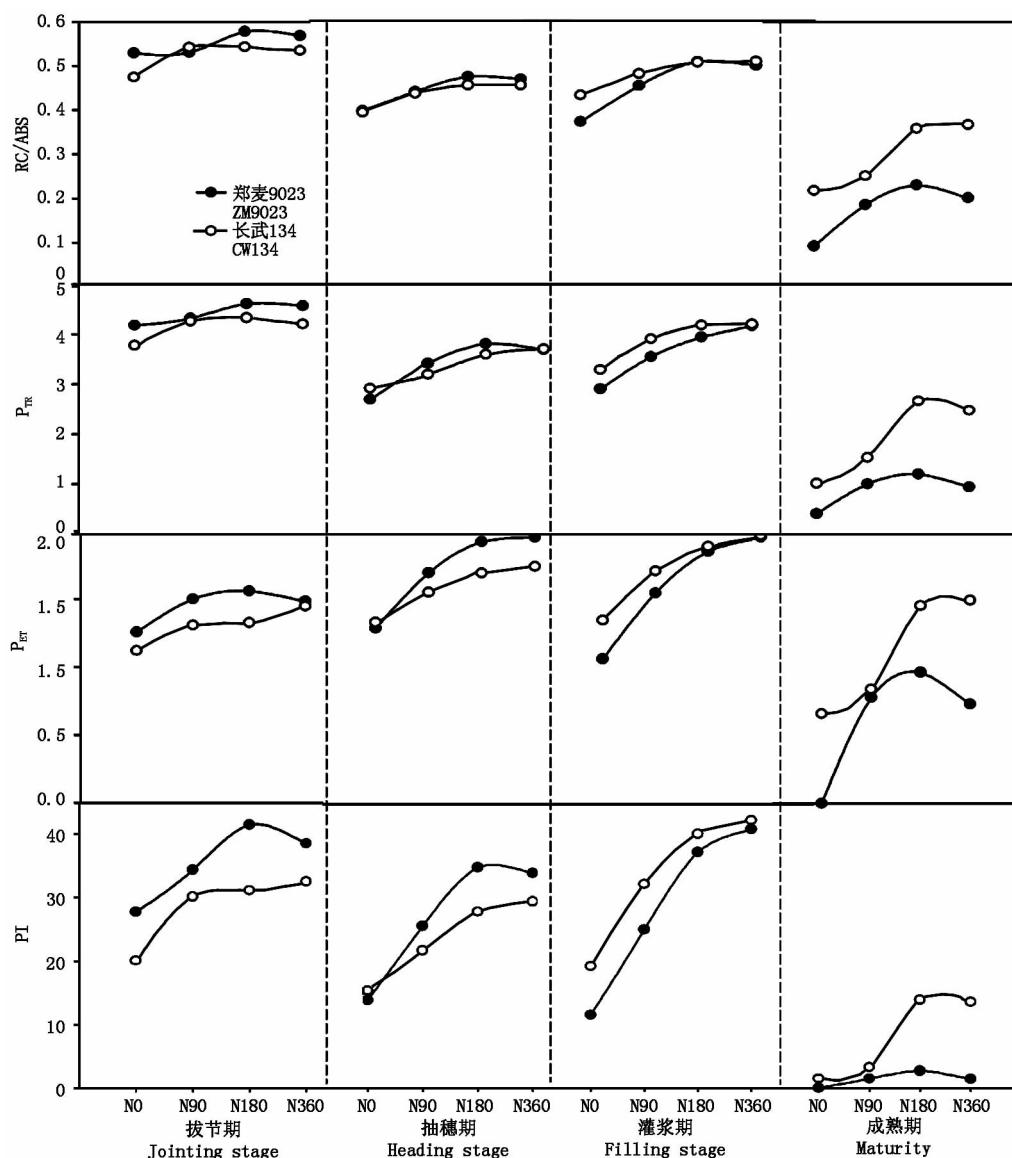


图2 氮素水平对小麦不同生育时期 PI 及其 3 个组成部分(RC/ABS 、 P_{TR} 和 P_{ET}) 的影响

Fig. 2 The effects of nitrogen on PI and three components(RC/ABS , P_{TR} and P_{ET}) at the different stages of wheat

值相对 N180 水平有所降低,但两者无明显差异。在灌浆期以后,长武 134 的 PI 值明显高于郑麦 9023,随着施氮水平的增加 PI 值一直升高,但在 N180 水平之后,增加幅度不明显。成熟期的 PI 值明显低于灌浆期,尤其是郑麦 9023;2 个小麦品种的 PI 值在 N0 和 N90 水平时,均无明显差异(主要因 P_{TR} 的贡献),但随着施氮水平的增加,2 个品种间 PI 值差异显著, PI 值在 N180 水平下,均达到最高值,而在 N360 水平下,则有所降低。

2.3 不同氮素水平对旱作小麦生物量和籽粒产量的影响

从表 1 可知,在一定范围内,施氮能明显增加小麦根系的生物量,在 N180 水平下,小麦根系生物量

最大,而在 N360 水平下,小麦根系生物量又表现出降低。同一氮素水平不同生育时期,以抽穗期根系生物量最大,而在成熟期因根系活性降低而引起生物量的明显减少。施氮也能增加地上群体生物量,且随着氮肥水平的增加地上群体生物量也一直在增加。随着生育进程的推进,地上群体生物量也在逐渐增加,成熟期达到最大值。根冠比与氮肥水平成反比关系,除在小麦成熟期外,拔节期和抽穗期的不同氮素水平的根冠比值存在差异显著。施氮能明显提高 2 个小麦品种的产量,在 $0 \sim 180 \text{ kg/hm}^2$ 氮水平范围内,小麦产量随着氮肥水平的增加而提高。郑麦 9023 在各氮素水平下的生物量和产量都明显大于长武 134,而根冠比低于长武 134。

表 1 氮素水平对小麦不同生育时期生物量分配和产量的影响

Tab. 1 The effects of nitrogen on biomass allocation and yield at the different stages of wheat

品种 Variety	氮素水平 /(kg/hm^2) Nitrogen fertilizer	产量 /(kg/hm^2) Yield	根系干质量/(kg/hm^2)			地上部干质量/(kg/hm^2)			根冠比		
			拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	收获期 Maturity	拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	收获期 Maturity	拔节期 Jointing stage	抽穗期 Heading stage	成熟期 Maturity
长武 134	0	2 340e	1 150d	2 070c	900d	2 470d	2 700e	3 760e	0.47a	0.77a	0.24a
CW134	90	4 080d	1 480c	3 150b	1 040c	4 110c	4 540c	5 220d	0.36b	0.69b	0.20a
	180	4 900c	1 640b	3 180b	1 260b	4 590c	4 970c	6 400c	0.36b	0.64b	0.20a
	360	4 760c	1 790b	3 050b	1 240b	5 780b	7 130a	5 900c	0.31c	0.43c	0.21a
郑麦 9023	0	3 140e	1 040d	2 230c	890d	3 560c	3 800d	5 910c	0.29c	0.59b	0.15b
ZM9023	90	5 480b	1 500c	3 250b	1 190c	5 990b	6 730b	7 640b	0.25d	0.48c	0.16b
	180	6 200a	2 110a	3 400a	1 580a	6 700a	7 550a	9 430a	0.32c	0.45c	0.17b
	360	5 580a	2 130a	3 380a	1 600a	6 540a	7 470a	9 090a	0.32c	0.45c	0.18b

注:不同小写字母表示在同一列中数据间差异显著;产量、根系和地上部生物量均为 2008—2011 年平均值。

Note: Values followed by a different letter within a column are significantly different at $P < 5\%$; biomass of roots and aboveground parts and yield were the mean from 2008 to 2011.

3 讨论

氮素是植物生长发育所必需的营养元素,也是作物产量的主要限制因子之一。适量施氮不仅可以促进作物生长发育,而且可以提高作物对氮素的吸收利用能力;过量施氮不仅增产效果较小,反而会导致大量氮素残留在土壤中^[7]。本研究结果表明,在供试氮素水平范围内,小麦叶片的光合作用及其形态和产量指标并非是随着施氮水平的增加而提高,以 180 kg/hm^2 氮肥水平最合适,这与前人^[8-9]的研究结果基本一致。

植物自身的生理代谢变化如衰老^[10],以及非生物胁迫如缺铁、缺锰^[11]、高温低温^[12-13]、盐胁迫^[14]、干旱^[15]等均直接或间接地影响植物叶片 PS II 的功能。利用 PEA 测定的植物叶片快速叶绿素荧光诱导曲线中,包含着大量反映 PS II 反应中心原初光化学反应的信息,通过对叶绿素荧光诱导曲线荧光参数的分析,可深入了解环境变化对植物叶

片光合机构(主要是 PS II 的影响)以及光合机构对环境的适应机制^[16]。本试验中,在不施氮的条件下,小麦生育后期表现出了反应中心(P_{TR})的破坏,而增施氮肥能增强反应中心的自我修复能力;小麦品种长武 134 在灌浆期和成熟期表现出了比郑麦 9023 较高的 P_{TR} ,且增施氮肥可明显增强其反应中心对光能的捕获能力。在小麦成熟期, PI 值低于生育前期的属于自然规律,较低的叶片叶绿素含量和光能捕获能力(P_{TR})可能是引起 PI 值降低的主要原因。拔节期是小麦的旺盛生长期,旗叶的 PI 值和光合效率(P_n)最高;品种郑麦 9023 较长武 134 所表现出的优势,在于其能较好地调节光能到达反应中心的数量(RC/ABS),捕获更多的光能用于 CO_2 的固定,使叶绿体内光合电子传递(ET)和碳固定之间达到平衡状态。在小麦抽穗期和灌浆期,旗叶的光合性能指数在不施氮和低氮水平下较低,这可能是因为氮亏缺破坏了 PS II 反应中心,然而由于叶片仍保持一定水平的叶绿素含量,光合机构对光能的吸

收利用,以及光合作用的进行并没有受到明显影响。在小麦灌浆期之后,长武 134 较郑麦 9023 表现出较高的叶绿素水平和光合效率,是其在成熟期保持较高光合能力的重要原因之一。

作物的产量除了与个体参数,如单叶光合作用有密切关系外,在很大程度上取决于作物的生物量,且相关程度随生育进程而逐渐增强,成熟期生物量与产量相关性最高^[17]。作物干物质积累及量的分配受环境因子和生物因子的共同影响^[18]。一般认为,增施氮肥可调节光合产物的分配,从而提高作物的产量。本试验中,氮肥对生物量的影响因小麦品种、生育时期、器官不同而有所差异。郑麦 9023 和长武 134 生物量分配和产量分析结果表明,郑麦 9023 的单叶 P_n 值较低,但具有较高的群体生产力(地上生物量)和比叶质量,这是其产量较高的主要原因。小麦在拔节期后进入旺盛生长期,本试验中,增施氮肥可促进拔节期后地上部生物量的积累,降低根冠比。在小麦抽穗期前后,根系进入旺盛生长期,到成熟期根系活性降低,根系生物量也相应下降。增施氮肥对抽穗前小麦表层根系影响较大,成熟期 N360 与 N180 施氮水平的根系生物量无明显差异,与成熟期这 2 个处理的地上部分之间的差异是一致的,这可能是在 N360 水平下小麦产量没有增加的重要原因。以上试验结果表明:在小麦基肥中增施氮肥的量并不是越多增产效果越好,对水地品种或旱地品种,增施氮肥均以 ≤ 180 水平为最佳,这对小麦高产栽培具有一定的实践意义。

参考文献:

- [1] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants [M] // Givnish T J. On the economy of form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25 - 55.
- [2] Sun N X, Zong X F, Wang S G. Effects of nitrogen supply on photosynthetic traits of maize [J]. Journal of Southwest Agricultural University 2005 27(3): 389 - 392.
- [3] Nziger M, Edmeades G O, Lafitte R H. Selection for drought tolerance increases maize yields across a range of nitrogen levels [J]. Crop Science, 1999, 39(4): 1035 - 1040.
- [4] Appenroth K J, Stekel J, Srivastava A, et al. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements [J]. Environmental Pollution 2001, 115: 49 - 64.
- [5] Van Heerden P D R, Tsimilli-Michael M, Krüger G H J, et al. Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO_2 assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation [J]. Physiology Plant 2003, 117: 476 - 491.
- [6] Van Heerden P D R, Strasser R J, Krüger G H J. Reduction of dark chilling stress in N_2 -fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics [J]. Physiology Plant 2004, 121: 239 - 249.
- [7] 王西娜, 王朝辉, 李生秀. 施氮量对夏季玉米产量及土壤水氮动态的影响 [J]. 生态学报 2007 27(1): 197 - 204.
- [8] 段巍巍, 赵红梅, 郭程瑾, 等. 夏玉米光合特性对氮素用量的反应 [J]. 作物学报 2007 33(6): 949 - 954.
- [9] 王继芳, 刘树堂, 宋希云. 长期定位施肥对夏玉米光合性状及产量的影响 [J]. 中国农学通报 2009 25(15): 136 - 139.
- [10] Dai J, Gao H, Dai Y, et al. Changes in activity of energy dissipating mechanisms in wheat flag leaves during senescence [J]. Plant Biol 2004 6(2): 171 - 177.
- [11] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem II complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves [J]. Photosynthetica 2003 4(2): 267 - 271.
- [12] Chen S G, Dai X B, Qiang S, et al. Effect of a nonhost-selective toxin from *Alternaria alternata* on chloroplast-electron transfer activity in *Eupatorium adenophorum* [J]. Plant Pathology 2005 54: 671 - 677.
- [13] Fryer M J, Andrews J R, Oxborough K, et al. Relationship between CO_2 assimilation, photosynthetic electron transport and active O_2 metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature [J]. Plant Physiology 1998, 116: 571 - 580.
- [14] Chen H X, Li W J, An S Z, et al. Dissipation of excess energy in Mehler-peroxidase reaction in *Rumex* leaves during salt shock [J]. Photosynthetica 2004 42(1): 117 - 122.
- [15] Shao R X, Wang K B, Shangguan Z P. Cytokinin-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to drought stress associated with nitric oxide signal: Probed by ESR spectroscopy and fast OJIP fluorescence rise [J]. Journal of Plant Physiology 2010, 167(6): 472 - 479.
- [16] Thach L B, Shapcott A, Schmidt S, et al. The OJIP fast fluorescence rise characterizes Graptophyllum species and their stress responses [J]. Photosynthesis Research, 2007 94(2-3): 423 - 436.
- [17] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 等. 大豆生物量积累、收获指数及产量间的相关与 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2008(6): 944 - 951.
- [18] 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因子研究进展 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 100 - 111.