

大气 CO₂ 浓度增高和施氮量对抽穗期春小麦 光合参数及水分利用效率的影响

王润佳¹, 张绪成^{2,3}, 高世铭², 于显枫², 马一凡²

(1. 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院 农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室, 甘肃 兰州 730070; 3. 中国农业大学资源环境学院, 北京 100094)

摘 要: 在开顶式小型温室内模拟大气 CO₂ 浓度增高, 并在 N₀, N₁₀₀, N₂₀₀ 计 3 个氮素水平[施 N 量分别为纯 N 0、0.1、0.2 g/kg(土)]下盆栽小麦, 研究小麦光合作用和水分利用效率(WUE)对大气 CO₂ 升高的响应及其氮素调控机制。结果表明, 760 μmol/molCO₂ 浓度×N 素小麦叶片的净光合速率、叶片胞间 CO₂ 浓度、气孔限制值及叶片水分利用效率较对照明显上升趋势, 叶片气孔导度显著降低, 蒸腾速率则呈先降后升的趋势; 在 400 μmol/molCO₂ 浓度下, N₀ 和 N₁₀₀ 处理的小麦光合速率明显下降, 但 N₂₀₀ 处理较当前 CO₂ 浓度处理明显升高; 气孔导度、胞间 CO₂ 浓度以及蒸腾速率呈现下降的趋势, 小麦的气孔限制值 Ls 和 WUE 在 N₂₀₀ 条件下表现最高, 较各个处理均达到极显著水平。两种大气 CO₂ 浓度下的小麦叶片光合速率和气孔导度均随氮素水平的提高而明显升高, 胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率表现均不一致。因此, 长期高 CO₂ 浓度使得小麦叶片 WUE 和 Ls 值显著升高, 在低中氮处理下产生明显的光合下调现象, 但在高氮处理下却不发生。

关键词: CO₂ 浓度升高; 施氮量; 光合参数; 气孔限制值; 水分利用效率

中图分类号: S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2010)05-0032-06

CO₂ 是植物光合作用的原料之一, 大气 CO₂ 浓度变化必然影响到有关植物生长的生理过程。C₃ 作物在 CO₂ 浓度倍增条件下, 光合作用增强, 光合时间延长, 光能利用率提高, 光补偿点明显下降^[1-3]; 而此时气孔阻力增加, 气孔导度减小 33%~50%, 蒸腾速率减少约 20%~27%, 呼吸速率降低, 光合速率提高 10%~50%, 水分利用效率增加 50%~150%^[4-6]。氮素是调控小麦叶片光合能力的有效因子之一, 在一定范围内, 提高叶片氮素含量可增加光能的吸收而改善植物光合特性^[7], 作物光合速率对大气 CO₂ 浓度升高的响应将会受到氮素水平的影响, 在低氮条件下, 大气 CO₂ 浓度增高条件下的雀麦光合速率比当前 CO₂ 浓度下的低; 而在高氮条件下则相反^[1]; 关于大气 CO₂ 浓度升高对小麦光合作用、气孔导度、胞间 CO₂ 以及水分利用效率等的影响, 国内外有不少报道, 大多研究是在水肥充足条件下, 或仅考虑施氮和 CO₂ 浓度共同升高对作物的影响^[8-10], 而就不同氮肥用量条件下, 大气 CO₂ 浓度升高对作物的光合作用、气孔导度、以及水分利用效率的影响的报道并不多。本研究在 CO₂ 浓度升高的

基础之上, 分析不同氮素水平对小麦旗叶光合生理特性的影响, 讨论高 CO₂ 浓度及不同氮素水平对小麦光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度, 蒸腾速率的互作效应及其对水分利用效率的影响, 以进一步明确高大气 CO₂ 浓度下小麦叶片光合作用的适应机制及其氮素调控, 以补充高大气 CO₂ 浓度下小麦光合作用适应性下调机理的理论知识体系。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验设在甘肃省农科院旱地农业研究所试验场, 于 2009 年进行, 盆栽试验供试土壤为黄麻土, 全氮含量为 1.1 g/kg, 水解氮为 118.43 mg/kg, 有机质为 13.2 g/kg, 供试土壤田间持水量为 23.76%。试验以春小麦(*Triticum aestivum* L.)为研究材料, 采用 2 因素 3 水平完全随机设计法, 利用开顶式培养室模拟大气 CO₂ 浓度升高, 2 个空气 CO₂ 浓度分别为: 400 μmol/mol 和 760 μmol/mol; 3 个氮素水平为: 纯 N 0、0.1、0.2 g/kg(土), 磷素施肥量为 P₂O₅ 0.08 g/kg(土)。每处理 3 次重复, 种植 10 盆小麦, 共计 180

收稿日期: 2010-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(30800668)

作者简介: 王润佳(1984—), 男, 甘肃陇西人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态方面的研究工作。

通讯作者: 高世铭(1962—), 男, 甘肃白银人, 研究员, 博士生导师, 主要从事农业生态学方面的研究工作。

盆。

试验以宁春4号为指示品种,将经过精选的小麦种子(籽粒饱满,大小基本一致,子叶完整)用3%的双氧水消毒5 min后,用去离子水冲洗净播种,每盆定植15株。肥料作为底肥一次施入,在小麦生长的全生育期进行空气CO₂浓度处理,水分控制在田间持水量的85%,每天用称重法确定每天的水分补充量。在抽穗期进行各参数的测定。

1.2 试验条件控制

试验在大田开顶式气室内进行,气室面积2.8 m×3 m,高2.5 m。该气室利用换气扇将新鲜空气从外部吸入,用8根输气管道在距地面30 cm处将CO₂均匀地分布于整个室内,并通过顶部开放处将CO₂排出,进行空气和CO₂循环。CO₂浓度增高系统由一个与CO₂浓度监测仪(ADC Ltd, UK)相连接的压缩CO₂钢瓶(液态CO₂,纯度为99.99%,核工业504工厂供给)组成,监测仪通过控制阀门24 h监视和调节CO₂浓度变化,并将换气扇电源与控制阀门相连,使CO₂供气与空气循环同步进行,室内风速小于0.5 m/s。气室内光源为自然光,温度通过顶部气体流通和换气扇气体交换控制在外界温度±1.5℃内,对照气室内的平均温度和相对湿度为28.1℃/20.3%和42.4%/67.9%(白天/夜间),温度范围为15.3℃~33.5℃(白天)和8.5℃~25.8℃(夜间);处理气室内的平均温度和相对湿度为28.3℃/20.4%和42.6%/68.1%(白天/夜间),温度范围为16.2℃~34.1℃(白天)和8.5℃~26.1℃(夜间)。

1.3 测定

在小麦抽穗期选择晴天,用6400型光合作用测定系统(Li-cor, USA)于早晨8:30~11:30进行光合速率[P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]、气孔导度(C_d , cm/s),蒸腾速率[T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]和胞间CO₂浓度[C_i , $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]的测定(活体)。选择红蓝光源叶室,光强控制为1000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,在高大气CO₂浓度开顶式气室控制叶室CO₂浓度为760 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 分别进行测定,并在正常大气CO₂浓度开顶式气室进行测定;测定气体流速5 ml/min,叶室温度25℃±0.5℃,样品室湿度75%±7%,每处理5次重复。单叶IWUE = $P_n[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]/T_r[\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$,单位为 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ 。根据阻力值的计算,得到的气孔限制值的公式 $L_s = 1 - C_i'/C_a'$ 。

1.4 数据分析

采用SPSS12.0统计分析软件对数据进行统计分析,并用Duncan新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 高大气CO₂浓度和氮素水平对760 $\mu\text{mol}/\text{mol}$

CO₂测定浓度春小麦光合参数的影响

CO₂浓度和氮素水平对春小麦光合参数影响的统计分析结果表明(表1),高CO₂浓度和高CO₂×N素处理下的光合速率,气孔导度,胞间CO₂浓度以及蒸腾速率的影响较对照组均达到极显著水平。氮肥施用也使以上指标达到极显著水平。在CO₂浓度倍增水平上,光合速率增加的多少,决定于氮肥施用水水平(表1)。中氮和高氮时,CO₂浓度增高,光合速率明显增加。氮肥用量为0,100,200 mg/kg土处理的光合速率比对照CO₂浓度处理的分别增加13.6%,40.7%和57.9%。而在当前CO₂浓度水平,N₀和N₁₀₀条件下,光合速率的增加并不明显,但在高氮时,却有着明显的增加,较N₀和N₁₀₀分别增加19.2%,16.5%。这说明氮素能够很好地改善叶片的光合活性,从而使作物的光合速率随之增加,但增加的幅度则取决于氮肥的浓度。

CO₂浓度倍增条件下,气孔导度随着氮素施用量的增加而有着明显的增高。但增加的幅度却没有当前CO₂浓度下的明显,较对照组平均降低54.5%,26.7%,24.9%。且CO₂×N素交互作用表现为较对照组差异极显著,这表明CO₂浓度的升高将对气孔导度有着明显的抑制作用。本研究结果还表明(表1),在对照组中N₀和N₁₀₀处理条件下气孔导度的增加并不明显,而高氮处理后的气孔导度却有着明显的上升,这说明高氮能很好地改善叶片的气孔导度,但高CO₂浓度却对小麦叶片气孔导度都存在明显的抑制作用,同时CO₂×N素的交互作用对叶片气孔导度表现为明显的抑制作用。

CO₂浓度倍增,胞间CO₂浓度(C_i)增加的多少取决于氮素水平(表1)。CO₂浓度倍增且随着氮素施用量的增加, C_i 均增加明显,分别较对照组高出42.2%,38.5%和85.2%。但本研究结果还表明,在当前CO₂浓度条件下 C_i 随氮素施用量的增加而减少,减少量不明显。所以, C_i 的增加的多少主要取决于CO₂浓度。

CO₂浓度升高,作物的蒸腾速率随着氮素施用量的增加而降低。在对照组中(表1),则表现为先降后升的趋势,且在不施氮肥和中氮条件下时,作物的蒸腾速率下降,但高氮处理后的蒸腾速率却较N₀和N₁₀₀处理有着明显的上升趋势,且平均高出49.4%,64.2%。而这和王静,李伏生等的研究结果

一致^[11,12]。以上结果表明;CO₂ 浓度的升高将对作物的蒸腾速率产生明显的升高趋势,这极有可能是气孔导度明显下降和叶温升高所致。王静等人的研究表明,气孔的开关程度影响植物叶片水分的散失,两者之间存在极显著的正相关关系^[11]。在对照组高氮情况下,能很好地改善小麦叶片的气孔导

度和气孔开度,从而使参与蒸腾作用的水分含量增大,故蒸腾速率增大,但在高 CO₂ 浓度下,细胞内外的水分主要参与了光合作用,而用于蒸腾的水分减少了,故而使得高氮时高 CO₂ 浓度下的蒸腾速率低于对照组。

表 1 760 μmol/molCO₂ 测定浓度下高大气 CO₂ 浓度和氮素水平对春小麦光合参数的影响

Table 1 Effects of CO₂ concentration increase and application of N on photosynthetic parameters of spring wheat under 760 μmol/mol CO₂ measurement condition

氮肥用量 N application rate(mg/kg)	光合速率 Pn [μmol/(m ² ·s)]		气孔导度 Cd (cm/s)		胞间 CO ₂ 浓度 Ci (μmol/mol)		蒸腾速率 Tr [mmol/(m ² ·s)]	
	T	CK	T	CK	T	CK	T	CK
0	21.73 ± 0.19d	19.12 ± 0.39e	0.183 ± 0.06e	0.393 ± 0.01c	505 ± 5.48e	355 ± 3.85d	6.75 ± 0.04b	5.56 ± 0.04c
100	27.52 ± 0.53b	19.55 ± 0.26e	0.276 ± 0.01d	0.387 ± 0.01c	565 ± 0.55b	347 ± 0.52de	5.52 ± 0.02c	5.06 ± 0.01d
200	35.98 ± 0.41a	22.78 ± 0.51c	0.595 ± 0.03b	0.793 ± 0.01a	604 ± 2.00a	326 ± 0.52de	5.01 ± 0.26d	8.30 ± 0.04a
变量 Parameter	差异显著性水平 Significance level							
CO ₂	* * * (P < 0.001)		* * *		* * *		* * *	
N	* * *		* * *		* * *		* * *	
CO ₂ × N	* * *		* * *		* * *		* * *	

注:数值为平均值 ± 标准误差,不同小写字母表示差异显著(P < 0.05)。CK,对照 CO₂ 浓度(约 400 μmol/mol);T,760 μmol/mol CO₂ 浓度。
* * * 在 0.001 水平上显著。

Note: Values are means ± standard errors, and different lowercase letters indicate significant difference(P < 0.05). CK, Ambient plants; T CO₂ - Enriched plants. * * * means significance at the level of 0.001.

2.2 高大气 CO₂ 浓度和氮素水平对 400 μmol/mol CO₂ 测定浓度春小麦光合参数的影响

通过以上的分析可以得到在 CO₂ 倍增的条件下,随着氮素水平的变化,作物的光合速率,蒸腾速率,以及气孔导度和胞间 CO₂ 浓度都发生了相应的

变化,其变化规律和李伏生,康绍忠等的研究结果基本一致^[12]。但是,为了能够更好的研究 CO₂ 浓度倍增后对光合适应性下调作用的机理,探明光合指标之间的相互关系,将 CO₂ 测定浓度降低到 400 μmol/mol,并做出与当前 CO₂ 浓度下的对比(表 2)。

表 2 400 μmol/molCO₂ 测定浓度下高大气 CO₂ 浓度和氮素水平对春小麦光合参数的影响

Table 2 Effects of CO₂ concentration increase and N application rate on the photosynthetic parameters of spring wheat under 400 μmol/mol CO₂ measurement condition

氮肥用量 N application rate(mg/kg)	光合速率 Pn [μmol/(m ² ·s)]		气孔导度 Cd (cm/s)		胞间 CO ₂ 浓度 Ci (μmol/mol)		蒸腾速率 Tr [mmol/(m ² ·s)]	
	T	CK	T	CK	T	CK	T	CK
0	11.98 ± 0.28f	19.12 ± 0.39d	0.144 ± 0.01e	0.393 ± 0.01b	251 ± 3.39d	355 ± 3.84a	2.77 ± 0.02f	5.56 ± 0.04b
100	17.57 ± 0.16e	19.55 ± 0.26c	0.235 ± 0.01d	0.387 ± 0.01b	264 ± 1.64c	347 ± 0.52ab	4.06 ± 0.02e	5.06 ± 0.01c
200	31.02 ± 0.15a	22.78 ± 0.51b	0.256 ± 0.01c	0.793 ± 0.01a	186 ± 1.03e	326 ± 0.52b	4.71 ± 0.01d	8.31 ± 0.04a
变量 Parameter	差异显著性水平 Significance level							
CO ₂	* * * (P < 0.001)		* * *		* * *		* * *	
N	* * *		* * *		* * *		* * *	
CO ₂ × N	* * *		* * *		* * *		* * *	

注:数值为平均值 ± 标准误差,不同小写字母表示差异显著(P < 0.05)。CK,对照 CO₂ 浓度(约 400 μmol/mol);T,760 μmol/molCO₂ 浓度(CO₂ 测定浓度为 400 μmol/mol)。* * * 在 0.001 水平上显著。

Note: Values are means ± standard errors, different letters indicate significant difference(P < 0.05). CK, Ambient plants; T, CO₂ - Enrichment plants. * * * Significance at standard level of 0.001.

在 400 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下,CO₂ 浓度倍增及氮素水平对春小麦光合参数影响的统计分析

结果表明, CO₂ 浓度倍增和 CO₂ × 氮素交互作用对光合速率, 气孔导度, 胞间 CO₂ 浓度以及蒸腾速率均达到极显著水平。氮肥对其以上指标也均达到极显著水平。CO₂ 浓度倍增, 在 N₀ 和 N₁₀₀ 情况下, 作物的光合速率出现回落, 比对照组的低, 且分别比对照组降低了 37.3%, 11.3%。而在 N₂₀₀ 条件下, 光合速率却有着明显的回升, 较对照组 N₂₀₀ 增高了 36.1% (表 2)。此研究结果表明, 在长期高 CO₂ 浓度处理后的作物光合速率会出现回落, 但在高氮情况之下则不发生。无论 CO₂ 浓度是处于当前水平还是高 CO₂ 处理水平, 随着氮肥用量的增加, 光合速率明显增高。

高 CO₂ 浓度处理的小麦叶片气孔导度随氮肥用量的增加而明显增加, 却较对照组的都有明显的下降趋势, 且分别降低 63.4%, 37.7%, 67.7%。在对照组 N₀ 和 N₁₀₀ 情况下, 作物的气孔导度并没有明显的变化, 而在高氮处理下, 有着明显的回升, 较 N₀ 和 N₁₀₀ 分别高 50.4%, 51.2%。表明高氮水平可以明显地增加叶片的气孔导度。并且高 CO₂ 浓度以及高 CO₂ × N 素对小麦叶片的气孔导度产生明显的抑制作用。高 CO₂ 浓度处理后的小麦叶片 *G_i* 随着氮素施用量的增加而出现了先升后降的趋势, 较对照组分别下降了 29.3%, 23.9%, 42.9%, 而这极有可能是由于气孔导度明显下降所造成的。在对照组中, 随着氮素量的升高, *G_i* 有所降低, 但降低并不明显。在 CO₂ 浓度倍增处理后的蒸腾速率随氮素施用量的增加而增加, 而这和 760 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下时所表现的结果相反 (表 1), 这主要是由于气孔导度的明显下降和叶片温度下降共同造成的。同时也较对照组出现了明显的下降趋势, 且较对照组分别下降了 50.2%, 19.7%, 43.2%。

2.3 大气 CO₂ 浓度升高和氮素水平对春小麦气孔限制值的影响

叶片光合作用主要受气孔因素和叶肉细胞光合活性的控制, 对光合作用的气孔限制程度一般用气孔限制值 (*L_s*) 来表示^[13]。由图 1 可以看出, 在 760 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下, CO₂ 浓度倍增, 随着氮素水平的升高, 小麦的 *L_s* 呈现降低的趋势。且 N₀ 处理的 *L_s* 值表现最高, 较 N₁₀₀ 和 N₂₀₀ 分别高出 23.6%, 和 38.8%。而在当前 CO₂ 浓度水平下, 随着氮素水平的升高, 小麦的 *L_s* 值依次明显升高, 且在 N₂₀₀ 时表现最高, 较 N₀ 和 N₁₀₀ 分别高出 53.4% 和 39.1%。达差异极显著。但是, 由 (图 1) 可以看出, 随着氮素水平的升高, CO₂ 浓度倍增条件下的 *L_s* 值较当前 CO₂ 浓度水平有着明显的升高, 且分别高出

80.4%, 66.4% 和 31.2%, 达到差异极显著。说明 CO₂ 倍增对小麦的 *L_s* 值有着明显的上调作用。但随着氮素水平的升高, 高 CO₂ × N 素的交互作用却表现为下降的趋势, 此现象主要是由于净光合速率的急剧升高以及气孔开度降低所致。在 400 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下, CO₂ 浓度倍增处理后的 *L_s* 值随着氮素水平的升高, 依次表现为先降后升的趋势, 且在 N₂₀₀ 条件下表现为较 N₀ 和 N₁₀₀ 分别高出 33.5%, 40.3%, 达到差异极显著水平, 同时较对照组表现为明显的升高趋势, 这主要是由于胞间 CO₂ 浓度和气孔导度急剧降低所致。由 (图 1) 还可以看出, 400 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下, 高 CO₂ 浓度处理对小麦 *L_s* 值的影响, 在 N₂₀₀ 时表现最高, 并且由于 *L_s* 值显著高于 0.5%, 说明在此条件下的小麦叶片的 *L_s* 值的大小主要是由气孔因素所造成, 所以小麦叶片在长期高 CO₂ 浓度, 高氮处理条件下出现的光合回落现象则极有可能是由于气孔因素所造成。

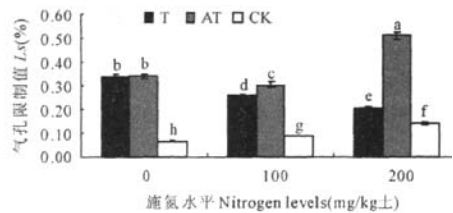


图 1 大气 CO₂ 浓度升高对小麦叶片 *L_s* 值的影响

Fig.1 Effects of atmospheric CO₂ enrichment on *L_s* of spring wheat leaves

注: 数据点代表平均值 ± 标准误差 ($n = 3$), 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$), T, 760 μmol/mol CO₂ 浓度 (CO₂ 测定浓度为 760 μmol/mol); AT, 400 μmol/mol CO₂ 浓度 (CO₂ 测定浓度为 400 μmol/mol); CK, 对照 CO₂ 浓度 (约 400 μmol/mol)。下同。

Note: Data points represent means ± S.E ($n = 3$). Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). T, CO₂-Enriched plant (760 μmol/mol CO₂ concentration); AT, CO₂-Enriched plant (400 μmol/mol CO₂ concentration); CK, Ambient plants. They are the same in the following.

2.4 大气 CO₂ 浓度升高和氮素水平对春小麦水分利用效率的影响

由图 2 可以看出, 在 760 μmol/mol CO₂ 浓度测定条件下, CO₂ 浓度倍增可以显著的提高小麦的瞬时水分利用效率。但随着氮素施用量的增大, 却表现先降后升的趋势。且较当前 CO₂ 水平分别高出 41.3%, 22.4% 和 48.6%, 差异达极显著水平。这与蒋高明在美国生物圈 2 号所做试验研究得出 CO₂ 浓度倍增时, 5 种荒漠植物和 5 种热带雨林植物水分

利用效率均提高 100% 以上的结论具有一致性^[14,15]。在当前 CO_2 浓度水平下,小麦的 IWUE 表现为先增后降的趋势,且 IWUE 在 N_{100} 处理下表现最高,较 N_0 和 N_{200} 分别高出 11% 和 29.1%,均达到极显著水平,而这和谭雪莲,张绪成等人的研究结果吻合^[16]。在 $400 \mu\text{mol/molCO}_2$ 浓度测定条件下, CO_2 浓度倍增,作物的 IWUE 在 N_0 和 N_{100} 情况下并没有显著差异,但在 N_{200} 处理下, IWUE 却表现为明显增加。且较同等氮素水平下 CO_2 浓度倍增和当前 CO_2 浓度下的 IWUE 分别高出 19.0%,58.3%。这极有可能是由于高氮处理下的小麦叶片光合速率急剧升高有关,而在此测定条件下的小麦 L_s 值同样表现最高,说明由于小麦气孔因素的作用,使得其小麦的蒸腾作用减小,从而使 IWUE 表现最高。

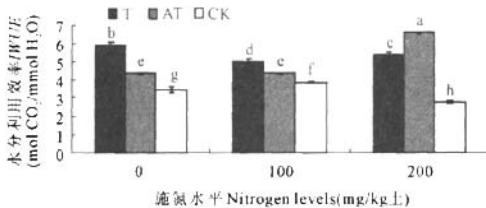


图 2 大气 CO_2 浓度升高对小麦叶片 IWUE 的影响

Fig.2 Effects of atmospheric CO_2 enrichment on IWUE of spring wheat leaves

3 讨论

3.1 大气 CO_2 浓度倍增春小麦光合参数的响应机制

CO_2 浓度增加对小麦生理代谢的最直接影响就是引起净光合速率的提高,同时在 CO_2 浓度倍增条件下,随着氮素施用量的增加,小麦的光合速率明显升高。这是由于大气 CO_2 浓度增加,直接增加了光合作用底物,并使叶绿体内 CO_2 分压增加,提高了 CO_2 对 Rubisco 酶的竞争力,影响到 Rubisco 酶的活性和方向,使 Rubisco 酶的羧化效率提高,氧化效率降低,导致净光合速率升高^[17,18]。但是小麦的气孔导度却呈现明显的降低趋势,这是由于大气浓度的升高,导致细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的明显增加(表 1),为保持胞间 CO_2 分压始终低于大气 CO_2 分压(约 20% ~ 30%),植物通过调节气孔开闭程度来降低 C_i ^[15]。同时由于大气 CO_2 浓度的升高,直接造成小麦的叶温升高,故引起小麦蒸腾速率的升高,但在 N_{200} 处理下的却表现为较对照明显下降的趋势。与此同时,由(图 2)可以明显的看出,在 CO_2 浓度倍增条件下的小麦 IWUE 有着较对照组明显的增高,说

明在 CO_2 浓度倍增的条件下,虽然小麦的蒸腾作用有着明显的升高,但增加的幅度却远不及光合速率的快,所以小麦的 IWUE 表现为明显的升高趋势。

3.2 大气 CO_2 浓度倍增春小麦光合下调的适应机制

CO_2 浓度升高后对小麦造成的最显著影响是光合速率的明显上升,而这主要是由于胞间 CO_2 浓度的升高,从而改善了小麦的光合系统,提高了小麦的光合活性,光合速率提高。但是在低 CO_2 浓度测定条件下,小麦是否还能保持以上的高光合速率呢?我们的研究结果表明(表 2),在 CO_2 浓度倍增处理后的小麦的气孔导度明显下降,这使得 C_i 较对照组有着显著性降低,所以小麦的光合活性在瞬间降低, Rubisco 酶的羧化效率迅速降低,导致净光合速率在短时间内降低,故小麦的光合速率在 N_0 和 N_{100} 处理下出现了较对照组显著性降低,但在高氮情况下,则有着明显的回升趋势,较对照组 N_{200} 高出 26.5%。Paul 等人的研究结果表明,高浓度 CO_2 下光合作用的酶如 Rubisco 含量降低^[19],而 Rubisco 等酶含量的降低可能和叶片含 N 量^[1,20]降低有关,这和研究结果一致。高 CO_2 浓度处理后的小麦的光合活性迅速降低,同时光合速率也明显降低,但与施氮水平有关,且在 N_{200} 处理水平下可以显著的提高小麦的光合活性,从而提高光合速率。

3.3 大气 CO_2 浓度倍增春小麦 IWUE 和 L_s 值的响应机制

由(图 1)可以看出,在 CO_2 浓度倍增处理后的小麦 L_s 值均表现为较当前 CO_2 浓度下有着明显的增高趋势,且均达到差异极显著水平。在 $400 \mu\text{mol/molCO}_2$ 浓度测定条件下, CO_2 浓度倍增,小麦叶片的 L_s 值在 N_{200} 条件下表现为最高,且较同等氮素水平下的 CO_2 倍增处理和当前 CO_2 浓度处理的分别高出 59.8% 和 72.3%。谭雪莲等人的研究结果表明,氮素水平越高,小麦的 L_s 值越高^[16],而这和研究结果一致,且 L_s 值均高于当前水平,差异均达极显著水平。说明 CO_2 浓度倍增, N 素的施用量和 L_s 值呈负相关关系,但高 CO_2 浓度可以显著性的提高小麦的 L_s 值。由(图 2)可以同样得出,在 CO_2 浓度倍增处理后的 N_{200} 条件下,小麦的 IWUE 表现最高,由此很可能由以下方面造成,在 CO_2 浓度倍增后,小麦的光合速率显著性提高,但由于叶温增高,造成小麦的蒸腾作用也增高,据报道, CO_2 浓度从 $350 \mu\text{mol/mol}$ 升高到 $700 \mu\text{mol/mol}$ 时,春小麦叶面积平均增加 22%,春大豆增加 17%,叶片温度升高 1°C ~

3℃^[21],增加了叶片蒸腾作用,抵消了 CO₂ 浓度升高对气孔导度减少所造成蒸腾下降的影响,但由于增高的幅度远不及光合速率增高的快,故 *WUE* 表现为较当前水平显著性增高。但在 400 μmol/molCO₂ 浓度测定条件下,CO₂ 浓度倍增,造成 *Ci* 降低,从而使小麦光合活性迅速降低,并且在 N₂₀₀ 下小麦叶片的 *Ls* 值明显大于 0.5%,所以小麦的气孔因素也极有可能是造成光合速率下降的主要原因。但高氮(N₂₀₀)能很好的改善小麦的光合活性,故光合速率明显升高,同时由于气孔导度的显著性下降,造成参与蒸腾作用的水分减少,故小麦的蒸腾作用较当前 CO₂ 浓度均明显降低。这使得小麦的 *WUE* 表现为明显增高的趋势,较各个处理均达到极显著水平。

参考文献:

- [1] Bloom A J, Smart D R, Nguyen D T, et al. Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002,99(3):1730—1735.
- [2] Hileman D R, Huluka G, Kenjige P K, et al. Canopy photosynthesis and transpiration of field grown cotton exposed to freeair CO₂ enrichment (FACE) and differential irrigation[J]. *Agric For Meteorol*, 1994,70:189—207.
- [3] Beerling D J, Chaloner W G. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂[J]. *The Holocene*, 1992,2:71—78.
- [4] 谢会成,姜志林.栓皮栎对 CO₂ 增长的生理生态响应[J]. *西南林学院学报*, 2002,22(1):1—4.
- [5] 蒋高明,渠春梅.北京山区辽东栎中几种木本植物光合作用对 CO₂ 浓度升高的响应[J]. *植物生态学报*, 2000,24(2):204—208.
- [6] Kimball B A, 朱建国,程磊,等.开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应[J]. *应用生态学报*, 2002,13(10):1323—1338.
- [7] 上官周平,李世清.旱地作物氮素营养生理生态[M].北京:科学出版社,2004:168.
- [8] Fernandez M D, Pieters A, Donoso C, et al. An effect of a natural source of very high CO₂ concentration on the leaf gas exchange, xylem water potential and stomatal characteristics of plants of *Spatiphyllum canni folium* and *Bauhinia multieruvia*[J]. *New Phytologist*, 1998,138(4):689—697.
- [9] Hunsaker D J, Kimball B A, Pinter P J, et al. CO₂ enrichment and soil nitrogen effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency[J]. *Agric For Meteorol*, 2000,104(2):85—105.
- [10] Whitehead S J, Caporn S J M, Press M C. Effects of elevated CO₂, nitrogen and phosphorus on the growth and photosynthesis of two upland perennials: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum*[J]. *New Phytol*, 1997,135(2):201—211.
- [11] 王静,冯永忠,杨改河,等.小麦光合特性对二氧化碳浓度升高的响应[J]. *干旱地区农业研究*, 2009,27(3):179—183.
- [12] 李伏生,康绍忠.CO₂ 浓度和氮素水平对春小麦水分利用效率的影响[J]. *作物学报*, 2002,28(6):835—840.
- [13] 张木清,陈如凯.作物抗旱分子生理与遗传改良[M].北京:科学出版社,2005:241.
- [14] Filella I, Llusia J, et al. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature condition[J]. *Environment and Experimental Botany*, 1998,39(3):213—220.
- [15] 蒋高明,韩兴国,林光辉.大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论[J]. *植物生态学报*, 1997,21(6):489—502.
- [16] 谭雪莲,张绪成,郭天文,等.氮素对小麦幼苗叶片气体交换和能量转化特性的调控[J]. *核农学报*, 2007,21(3):305—310.
- [17] 朱世东,徐文娟.大栅瓜瓜 CO₂ 加富的生理生态效应[J]. *应用生态学报*, 2002,13(4):429—432.
- [18] 何平.温室效应与植物光合作用——大气 CO₂ 浓度升高对植物光合机理影响的分析[J]. *中南林学院学报*, 2001,21(1):1—4.
- [19] Paul M J, Foyer C H. Sink regulation of photosynthesis[J]. *J Exp Bot*, 2001,52:1383—1400.
- [20] Makino A, Harada M, Kaneko K. Whole-plant growth and N allocation in transgenic rice plants with decreased content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase under different CO₂ partial pressures[J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000,27:1—12.
- [21] 康绍忠,张富仓,梁银丽,等.土壤水分和 CO₂ 浓度增加对小麦、玉米、棉花蒸散、光合及生长的影响[J]. *作物学报*, 1999,25(1):55—63.

(英文摘要下转第 58 页)

Study on site-specific long-term conservation tillage on dry sloping farmland in Western He'nan

—III. Analysis of conservation tillage on comprehensive benefits

WANG Yu-hong¹, YAO Yu-qing¹, CAI Dian-xiong², WANG Xiao-bin²,
LV Jun-jie¹, LI Jun-hong¹, DING Zhi-qiang¹, ZHANG Jie¹

(1. Luoyang Academy of Agricultural Sciences, Luoyang, Henan 471022, China;

2. Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 10082, China)

Abstract: This paper analyzed economical benefit, social benefit and environmental benefit of conservation tillage in western part of Henan so that proper tillage treatments can be selected to implement sustaining agricultural development. The research took use of field plots trial, field simulation rainfall trial and demonstration in farm field at the Songzhuang experiment station of Luoyang Dryland Farming Experiment Base of the Chinese Academy of Agricultural Sciences from 1999 ~ 2006. Compared with conventional tillage (CK), subsoil tillage with straw stubble mulch (ST) and no-tillage with straw stubble mulch (NT) could decrease production cost by 412 yuan and 562 yuan per hm^2 , increase wheat yield (average of 7 years) by 8.78% and 3.70%, net income by 888.2 yuan and 762.7 yuan, heighten WUE by 1.0 $\text{kg}/(\text{mm}\cdot\text{hm}^2)$ and 0.4 $\text{kg}/(\text{mm}\cdot\text{hm}^2)$, and boost rainfall storage ratio by 15.8% and 12.5%. Under natural rainfall and simulated rainfall experiments, conservation tillage had better effect on soil and water conservation with its implementation time continuing. The effect of ST was better than that of NT. But 2 years later, the effect of NT was little better than that of ST. Soil nutrient kalium loss of the sloping loess farmland was the most, secondly soil nitrogen, while soil phosphorus was the smallest. ST and NT could decrease runoff of nutrient concentration and quantity.

Keywords: conservation tillage; comprehensive benefits; dry sloping farmland in Western Henan

(上接第 37 页)

Effects of atmospheric CO_2 enrichment and nitrogen application rate on photosynthetic parameters and water use efficiency of spring wheat

WANG Run-jia¹, ZHANG Xu-cheng^{2,3}, GAO Shi-ming², YU Xian-feng², MA Yi-fan²

(1. College of Agriculture, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China; 2. Key Laboratory of Northwest Crop Drought-resistant Farming, Chinese Ministry of Agriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China; 3. College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: The top - open chamber was used to simulate elevating atmospheric CO_2 concentration, where wheat (*Triticum aestivum* L.) was grown under different N application levels and atmospheric CO_2 concentration to study the response of wheat photosynthesis and water use efficiency (WUE) to the change of these two factors and the regulation mechanism of nitrogen application. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal limitation value (L_s) and WUE were increased, but stomatal conductance (G_s) decreased gradually, while, transpiration rate (Tr) decreased first and then increased with nitrogen levels increasing under high atmospheric CO_2 concentration conditions. Compared to ambient atmospheric CO_2 treatments, P_n was decreased significantly in 0 and 0.1 g N/kg(soil) treatments and significantly increased in 0.2 g N/kg treatment with different atmospheric CO_2 concentration, while G_s , C_i and Tr were decreased. L_s and WUE got to the highest in 0.2 g N/kg, and the differences were significant compared to the other treatments. P_n and L_s were significantly increased with nitrogen levels under the condition of different atmospheric CO_2 concentration. but the response of C_i and Tr were inconsistent. So, WUE and L_s was significantly increased under long-term high CO_2 concentration. The photosynthetic down-regulation occurred in 0 and 0.1 g N/kg, but not under 0.2g N/kg treatment.

Keywords: CO_2 enrichment; nitrogen application; photosynthetic parameters; stomatal limitation value; water use efficiency