

不同氮肥处理夏玉米生理生态因子对光合-蒸腾作用的调控

李丰琇,马英杰

(新疆农业大学水利与土木工程学院,新疆乌鲁木齐 830052)

摘要: 2016年在新疆阿克苏地区林果实验基地无底测坑内进行灌溉试验,设置N1、N2和N3三个氮肥处理,N1、N2和N3分别施纯氮503.88、413.4和322.92 kg·hm⁻²,分析夏玉米灌浆期内不同施氮水平,玉米叶片光合、蒸腾调控因子的日变化特征及光合-蒸腾耦合关系。结果表明:(1)在观测时段内(09:00-19:00),处理N1、N2、N3的玉米叶片光合速率(A)、蒸腾速率(E)、光合有效辐射(PAR)、叶片表面温度(T)和气孔导度(Gs)均表现出较相似的变化趋势,即N2>N3>N1的变化趋势。(2)玉米叶片A-E呈现出极显著的相关关系,体现出明显的线性耦合关系。(3)对于光合作用,各影响因子对施氮量的响应表现为Gs和PAR>Ci>T;对于蒸腾作用,各影响因子对施氮量的响应表现为Gs>PAR>T和Ci。(4)在日变化过程中,A、E和PAR、T、Gs的变化趋势相似,使得A-PAR、E-PAR、A-T、E-T、A-Gs与E-Gs都具有形态相似的线性正相关关系,使得A-E具有良好的线性关系。因此,在喇叭口期施纯氮量241.5~297.18 kg·hm⁻²,在吐丝期施纯氮量171.9~206.7 kg·hm⁻²,玉米叶片光合作用强度能保持较高水平。

关键词: 覆膜滴灌;玉米;光合;蒸腾

中图分类号: S147.21 **文献标志码:** A

Regulation of photosynthesis and transpiration of summer maize under different nitrogen treatments

LI Feng-xiu, MA Ying-jie

(College of Water Conservancy and Civil Engineering, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang 830052, China)

Abstract: Experiments were conducted in fruit experimental of Aksu prefecture of Xinjiang in 2016. Three nitrogen fertilizer treatments, 503.88 (N1), 413.4 (N2) and 322.92 kg·hm⁻² (N3) respectively were set up to analyze the diurnal variation of control factors of photosynthesis and transpiration and the coupling relationship between photosynthesis and transpiration during the grain filling stage of summer maize. The results showed that: (1) Photosynthesis rate (A), transpiration rate (E), photosynthetic active radiation (PAR), leaf temperature (T) and stomatal conductance (Gs) demonstrated a similar trend from 9:00 to 19:00, and ordered as N2>N3>N1. (2) A correlated positively to E with significant linear relation. (3) For photosynthesis, the response of factors to nitrogen application rate was Gs and PAR>Ci>T. For transpiration, the response of various factors to nitrogen application rate was Gs>PAR>T and Ci. (4) During daily variance, A, E and PAR, T, Gs showed a similar trend, this lead to the similar linear correlations of A-PAR and E-PAR, A-T and E-T, A-Gs and E-Gs. Therefore, applying with 241.5~297.18 kg·hm⁻² during flare opening stage and 171.9~206.7 kg·hm⁻² during silking stage could keep the photosynthetic intensity on a high level.

Keywords: mulch drip irrigation; maize; photosynthesis; transpiration

光合作用是玉米进行物质生产的基本生理过程^[1],而叶片是玉米主要的光合器官,其较高的光

合碳同化能力是作物获得高产的前提,在玉米生长发育过程中,氮素作为其吸收最多的矿质元素,是

蛋白质(酶)及核酸的重要组成元素,主要通过影响叶绿素、二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)及光合器官结构而直接影响 CO_2 同化^[2],氮素亏缺对玉米叶片的生长和光合作用具有一定的影响^[3-5],通常以光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度等指标来反映^[6]。

随着一个日变化过程中,太阳辐射、温度、湿度等环境因素的变化,影响玉米光合和蒸腾作用的生理、生态因子也随之发生不同的变化,对于描述不同施肥条件下玉米光合日变化特征的报道有很多。王晓娟等认为,施用有机肥比单施化肥更能促进玉米各生育期的光合强度^[7]。吕鹏等认为与一次性施氮相比,分次施氮能延缓玉米叶片衰老且能提高光合利用率^[8]。李耕等人通过两年的实验得出施氮后灌浆期玉米叶片的叶绿素含量的变化不是影响光合速率的主要因素^[9]。张秋英等人对不同水肥耦合条件下,玉米的光合速率等因子及产量的变化趋势进行研究,认为无机肥和有机肥的配合可以在黑龙江省北部黑土区发挥玉米的生产潜力^[10]。但是,对于不同施氮条件下,玉米叶片光合-蒸腾耦合机理的研究,及影响其变化的主要因素的研究还比较欠缺^[11]。

夏玉米是新疆阿克苏地区的重要经济产物。本研究对日变化中玉米光合-蒸腾耦合关系进行观测分析,研究目的包括:1)探讨不同施氮量夏玉米叶片光合-蒸腾耦合关系的一般特征;2)探讨不同施氮量条件下玉米叶片光合-蒸腾耦合关系形成的机理。本研究将有利于增强对新疆干旱区夏玉米光合蒸腾作用的认识。

1 试验材料及方法

1.1 研究区概况

试验于2016年6月至10月在阿克苏地区温宿县红旗坡新疆农业大学林果实验基地内进行(东经 $80^{\circ}20'$,北纬 $41^{\circ}16'$)。气候类型为暖温干旱气候,降雨量少、蒸发量大、气候干燥,光热资源丰富,

年日照时数2 800~3 000 h,无霜期每年有200~220 d。试验地地势平缓,地下水埋深10 m以上。试验区土壤性质如表1所示,有机质含量从表层0~20 cm的 $8.88\sim 9.07\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 到50~60 cm的 $3.67\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,随土层深度增加逐渐降低,各层土壤pH值较均一,总盐含量 $0.47\sim 0.6\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

1.2 试验区的气象资料

根据设置在试验站的Watchdog气象站观测的气象资料,2016年6~10月的最高气温 39.9°C (7月3日),最低气温 0.1°C (10月17日和10月27日),6~10月平均气温 19.6°C ,累积降水量91 mm,最高太阳辐射 $388.54\text{ wat}\cdot\text{m}^{-2}$ (7月11日),由于降雨导致最低太阳辐射出现在8月26日($86.73\text{ wat}\cdot\text{m}^{-2}$),最高月累积太阳辐射量出现在7月($8717.32\text{ wat}\cdot\text{m}^{-2}$),最低月累积太阳辐射出现在10月为 $4416.98\text{ wat}\cdot\text{m}^{-2}$ 。6月22日至10月14日气象因素变化见图1。

1.3 供试材料与试验设计

供试玉米品种为新玉9号。种植在 $3\text{ m}\times 2.2\text{ m}$ 的无底测坑内,采用人工点播,株行配置为 $(30+40+30+60)\times 25\text{ cm}$,种植密度为 $96\ 000\text{ plant}\cdot\text{hm}^{-2}$,采用一膜两管四行的膜下滴灌灌溉方式,两行玉米中间布一根滴灌带,滴头流量为 $0.8\text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$,滴头间距0.1 m。一个测坑内共种植8行玉米(小区布置见图2)。

试验在6月初玉米播种前,对所有测坑均漫灌1次。6月22日统一播种,7月20日采用滴灌灌溉,9月14日停水,10月14日收获。

试验根据不同施氮量共设置3个处理(处理N1、N2和N3,设置N1为对照处理),每处理3次重复,试验随机布置在9个测坑内。生育期内各处理每次灌水定额为 $375\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$,灌水周期均为8 d。各处理均在播种前一次性施入纯磷 $189\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、纯钾 $60\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 及纯氮 $67.5\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 为底肥。后期均在玉米喇叭口期和玉米吐丝期追施氮肥(尿素),采用滴施,各处理施纯氮量详见表2。

表1 试验区初始土壤性质

Table 1 Initial soil properties of experimental plots

土层/cm Soil layer	有机质/($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) Organic matter	速氮/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) Available nitrogen	速磷/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) Available phosphorus	速钾/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) Available potassium	pH	总盐/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) Total salinity	田间持水量/% Field capacity
0~10	8.88	36.57	12.96	119.91	8.53	0.52	22.57
>10~20	9.07	36.72	15.01	111.33	8.61	0.49	23.22
>20~30	7.99	31.29	7.75	98.48	8.52	0.47	22.77
>30~40	6.28	27.93	5.49	113.00	8.72	0.54	18.78
>40~50	5.76	26.33	6.13	125.01	8.68	0.60	27.94
>50~60	3.67	16.57	5.31	78.62	8.70	0.49	28.05

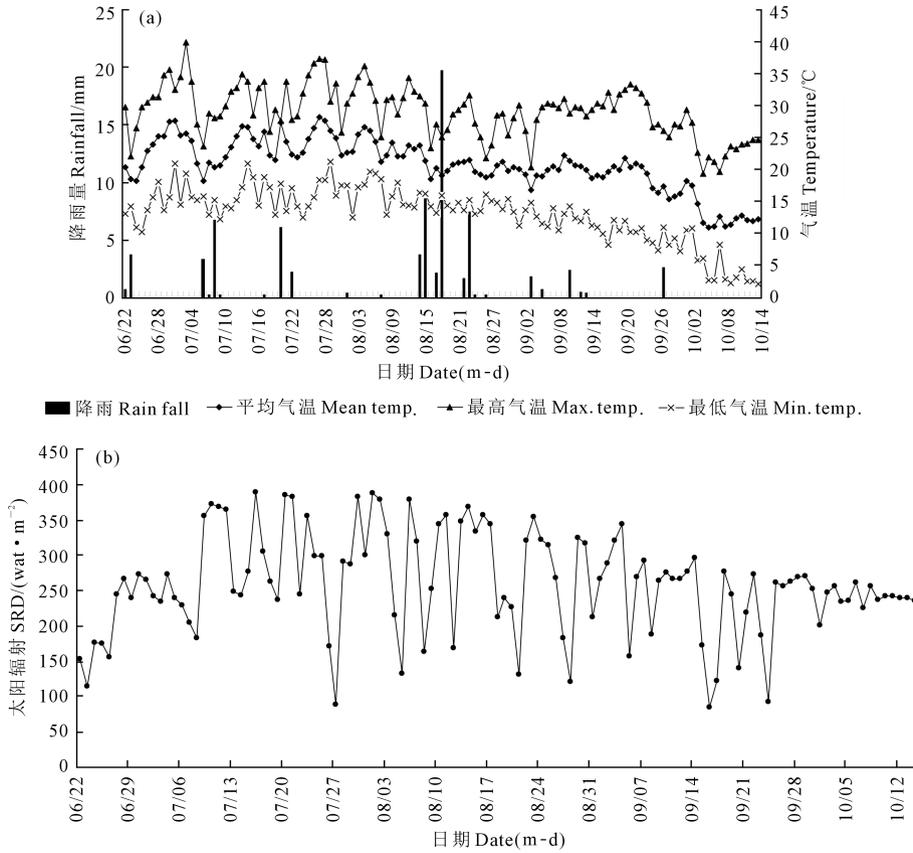


图 1 2016 年气象因素的变化

Fig.1 Changes of whether elements in 2016

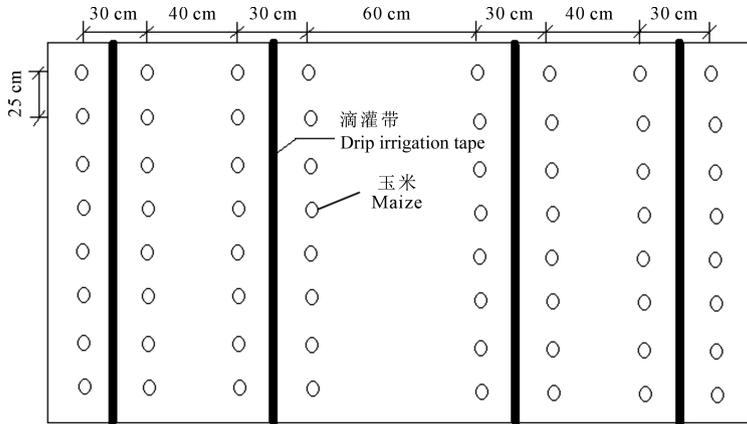


图 2 小区布置图

Fig.2 Diagram showing the plot arrangement

表 2 试验方案

Table 2 Test scheme

处理 Treatment	灌水周期/d Irrigation cycle	灌水定额/ $(\text{m}^3 \cdot \text{hm}^{-2})$ Irrigation quota	灌水次数 Irrigation times	灌水日期 Irrigation date (d/m)	追施纯氮量/ $(\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2})$ Pure nitrogen	
					喇叭口期 Flare opening stage (7月31日)	吐丝期 Silking stage (8月13日)
N1	8	375	7	20/7, 28/7, 5/8, 13/8, 29/8, 6/9, 14/9	297.18	206.7
N2	8	375	7	20/7, 28/7, 5/8, 13/8, 29/8, 6/9, 14/9	241.5	171.9
N3	8	375	7	20/7, 28/7, 5/8, 13/8, 29/8, 6/9, 14/9	185.82	137.1

注:在 8 月 18 日由于一次较大降雨,各灌水时间顺延。

Note: Due to a heavy rainfall in August 18th, the irrigation time was postponed.

1.4 测定项目与方法

叶片光合-蒸腾日变化测定:采用 CIRAS-3 便携式光合仪配备透明方形叶室进行观测。该仪器可测定的参数包括:光合速率(A)、蒸腾速率(E)、叶片表面光合有效辐射(PAR)、叶片表面温度(T)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等多个微气象和生理参数(下文中,均用 A 表示“光合速率”, E 表示“蒸腾速率”, PAR 表示“叶片表面光合有效辐射”, T 表示“叶片表面温度”, G_s 表示“气孔导度”, C_i 表示“胞间 CO_2 浓度”)。日变化测定选择在玉米的灌浆期(9月11日),在晴朗的天气状况下进行。每处理选择3个生长状况良好、叶面朝向一致、无病斑和破损且完全伸展的上部第1叶片进行观测。观测时间为9:00到19:00,每2h观测1次。

叶片全氮含量测定:在玉米灌浆期,每个处理中取三片生长状况良好、无病斑且完全伸展的玉米叶片,烘干后运用 FOSS 全自动定氮仪对叶片全氮含量进行测定,每处理叶片全氮含量平均值见表3。

表3 各处理叶片含氮量/($g \cdot kg^{-1}$)

Table 3 Nitrogen content of leaf

处理 Treatment	叶片含氮量 Leaf nitrogen content
N1	25.67b
N2	23.85ab
N3	22.52a

1.5 数据分析

采用 Excel 2003 对数据进行整理,SPSS 20.0 进行统计分析以及 SigmaPlot 12.5 制图。

2 结果与分析

2.1 不同氮肥处理光合与蒸腾调控因子的日变化

对于植物生长来说,氮肥与光照是两个重要因素^[12],叶片表面光合有效辐射(下文中“叶片表面光合有效辐射”均用 PAR 表示)是光合作用的能量来源,叶片表面温度(下文中“叶片表面温度”均用 T 表示)是叶片能量平衡力的感热组分,两者都与太阳辐射有密切关系^[1]。在观测时段(9:00-19:00)内,处理 N1、N2 和 N3 的 PAR 和 T 受太阳高度和角度变化的影响呈现出单峰日变化特性。三个处理中,玉米叶片 PAR 峰值均出现在 15:00,分别为 $1\ 312.0 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、 $1\ 376 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $1\ 342 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$;19:00 时最低,分别为 $117.5 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、 $153 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $155 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。如图3所示,三个处理 PAR 的日变化特

征并未呈现出随着施氮量的增大而增大的变化趋势,N1 处理的 PAR 小于 N2、N3 处理的 PAR 。处理 N1 和 N3 玉米叶片 T 峰值出现在 13:00,N2 处理 T 峰值出现在 15:00,分别为 $38.3^\circ C$ 、 $39.55^\circ C$ 和 $41.35^\circ C$ 。

由图3可以看出,处理 N1、N2 和 N3 的胞间 CO_2 浓度值在观测时段内,呈“U”型分布,在 9:00 和 19:00 较高,出现在 PAR 相对较低的时刻,分别为 300 、 $313 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 和 309 、 301 、 $370 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 和 $305 \mu mol \cdot mol^{-1}$;从 9:00-15:00 C_i 呈现出下降趋势,15:00 时出现最低值,15:00-19:00 呈现出逐渐升高的趋势。然而, C_i 并未呈现出随着施氮量的增加而增加的变化趋势,而是呈现出 $N2 > N3 > N1$ 的变化趋势,但三者差异不显著。原因是早晨和傍晚玉米光合强度相对较弱(图4),通过光合作用利用 CO_2 较少,而在 11:00-15:00 是玉米通过光合作用利用 CO_2 较多的时段。

气孔是叶片-大气间 CO_2 和水汽交换的通道,是调控光合和蒸腾的重要生物学因子。在观测时段内,处理 N1、N2 和 N3 的气孔导度(下文中“气孔导度”均用 G_s 表示)均呈现出单峰日变化特征。三个处理的峰值均出现在 15:00,与 PAR 和 T 的峰值在相同时段出现,分别为 $186.5 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、 $253.5 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $192 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$;最小值出现在 19:00,也与 PAR 最低值出现在同一时刻,其值分别为 $57.5 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、 $77.5 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $82 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。如图3所示,1天中 G_s 的变化趋势呈现出 N1 和 N3 处理处于较低水平,而 N2 处理处于相对较高水平,这是因为合理施氮肥可以改善叶肉细胞的光合能力,增强对细胞间 CO_2 的利用,使 C_i 处于较低水平,从而导致 G_s 值较大,但过量施氮肥(N1),可能会引起盐分胁迫,降低 G_s 值。

4个因子相互关联,其中玉米 $PAR-T$ 、 $PAR-G_s$ 和 $T-G_s$ 之间具有极显著的正相关关系, r 值分别为 0.785^{**} 、 0.845^{**} 和 0.765^{**} ;玉米 $PAR-C_i$ 、 $T-C_i$ 个 G_s-C_i 呈极显著的负相关关系, r 值分别为 -0.927^{**} 、 -0.884^{**} 、 -0.739^{**} (* * 代表达到统计极显著水平 $P < 0.01$)。

2.2 不同氮肥处理光合速率与蒸腾速率的日变化

在观测时段(8:00-19:00)内,三个处理中光合速率和蒸腾速率均呈现出单峰日变化特征(图4)。处理 N1、N2 和 N3 玉米叶片 A 和 E 的峰值出现

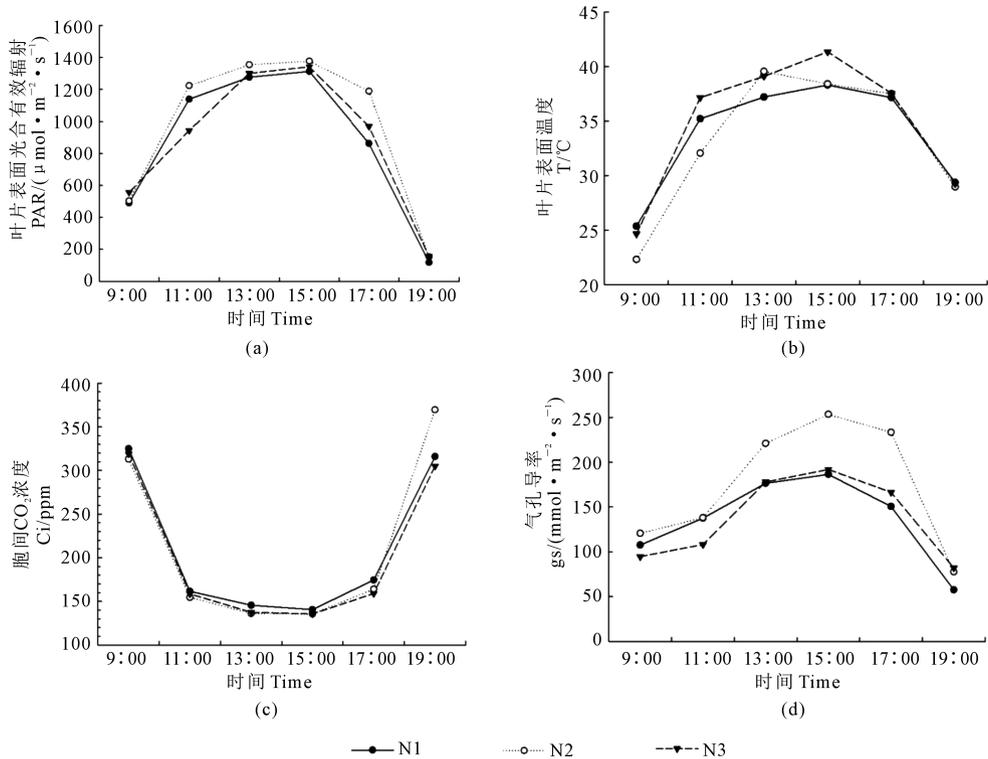


图 3 不同施肥水平玉米叶片表面光合有效辐射 (PAR)、叶片温度 (T)、细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔导度 (G_s) 的日变化

Fig.3 Diurnal changes of summer maize PAR , T , C_i and G_s on different fertilizer amounts

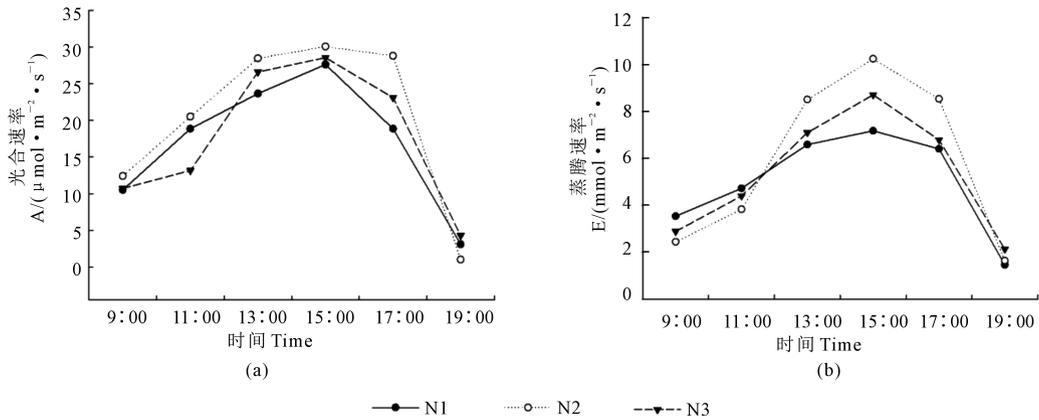


图 4 不同施肥水平玉米叶片光合速率 (A) 和蒸腾速率 (E) 的日变化

Fig.4 Diurnal changes of summer maize A and E on different fertilizer amounts

在 PAR 相对较高的 15:00, 其值分别为 27.6、30.05 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 28.55、7.18、10.25 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 8.715 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 最小值出现在 T 最小的 19:00, 其值分别为 3.1、1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 4.3、1.455、1.63 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 2.125 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。处理 N1、N2、N3 的 A 和 E 值的日变化特征均随着施氮量的增加呈现出先增大后减小的变化趋势。

2.3 玉米叶片光合-蒸腾日变化中的耦合关系特征
光合速率 (A) 是 CO_2 向叶片内扩散, 蒸腾速率

(E) 是水汽分子从叶肉细胞间隙向外扩散, A 和 E 是一种平行关系。综合处理 N1、N2 和 N3 玉米的 A - E 呈现出极显著正相关关系 (图 5), r 为 0.934**, 其线性回归方程斜率为 3.109。这说明在日变化过程中玉米叶片光合-蒸腾具有良好的线性耦合关系。

2.4 玉米叶片光合、蒸腾及其调控因子日变化中的关联关系

由图 6 可以看出, 在玉米叶片光合、蒸腾及其生理和生态因子日变化中, PAR - A 、 PAR - E 、 T - A 、 T - E 、

G_s-A 、 G_s-E 、 C_i-A 与 C_i-E 都具有形态相似的线性正相关关系(表 4)。在 PAR 、 T 、 G_s 和 C_i 以及 A 和 E 发生较大变化的日变化中 $PAR-A$ 、 $T-A$ 、 G_s-A 和 C_i-A 与 $PAR-E$ 、 $T-E$ 、 G_s-E 、和 C_i-E 之间良好且形态相似的线性关系是维持 $A-E$ 具有良好耦合性作用关系的生理生态学机理。

虽然 PAR 、 T 、 G_s 和 C_i 4 个因子与 A 和 E 都表现出极显著正相关关系,但是它们的相关系数 r 具有明显差异。在 PAR 、 T 、 G_s 和 C_i 4 个因子与 A 的线性回归中, PAR 和 G_s 的 r 最大,表明 PAR 和 G_s 为调控 A 的主要因子。在 PAR 、 T 、 G_s 和 C_i 4 个因子与 E 的

线性回归中, G_s 的 r 最大,表明 G_s 是调控 E 的最主要因子。

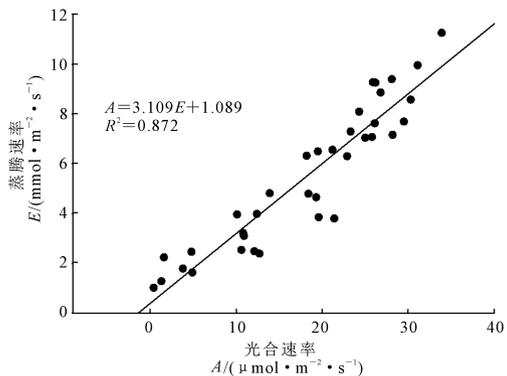


图 5 $A-E$ 的耦合关系

Fig.5 The linear coupling relationships between A and E

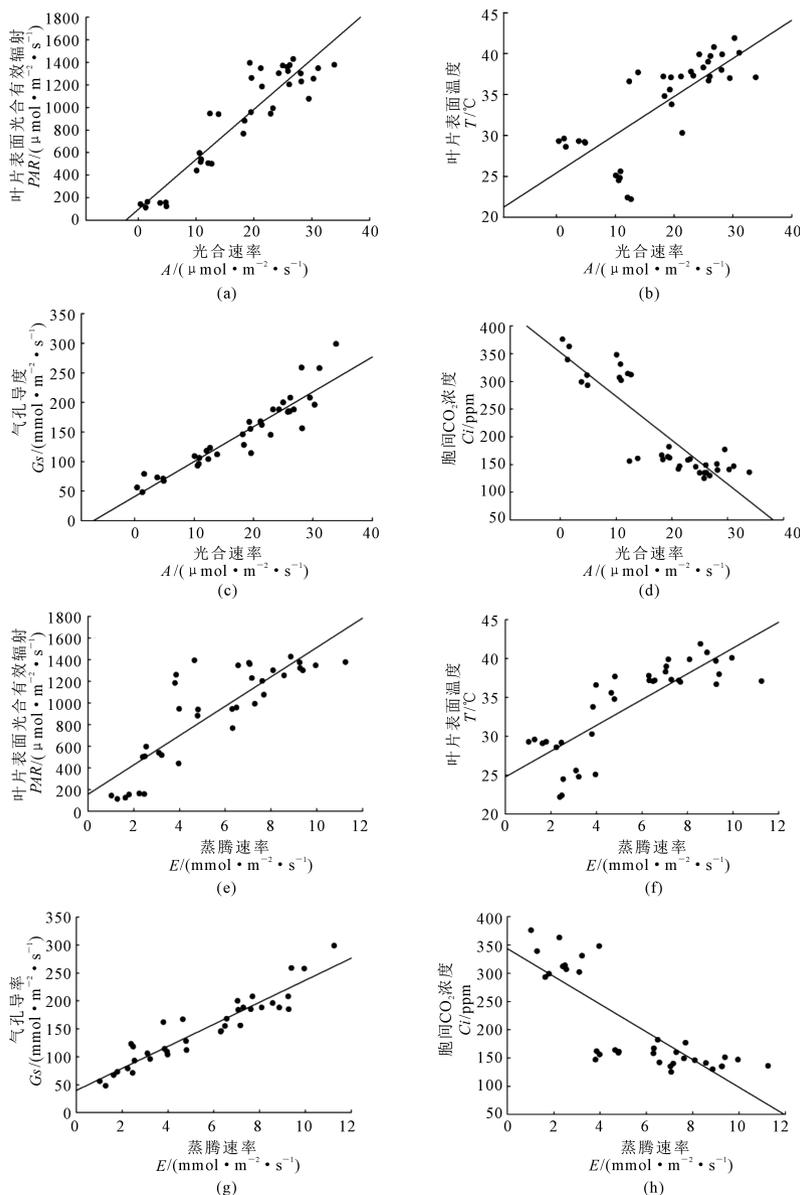


图 6 $PAR-A$ 、 $PAR-E$ 、 $T-A$ 、 $T-E$ 、 G_s-A 、 G_s-E 、 C_i-A 、 C_i-E 的相关关系

Fig.6 The correlation of $PAR-A$ 、 $PAR-E$ 、 $T-A$ 、 $T-E$ 、 G_s-A 、 G_s-E 、 C_i-A and C_i-E

表 4 $PAR-A$ 、 $PAR-E$ 、 $T-A$ 、 $T-E$ 、 G_s-A 、 G_s-E 、 C_i-A 、 C_i-E 的线性拟合方程Table 4 The linear regression equations of $PAR-A$ 、 $PAR-E$ 、 $T-A$ 、 $T-E$ 、 G_s-A 、 G_s-E 、 C_i-A and C_i-E

参数 Parameter	A		E	
	线性回归方程 Linear regression equation	相关系数 Correlation coefficient	线性回归方程 Linear regression equation	相关系数 Correlation coefficient
PAR	$A = 0.019PAR + 0.825$	$r = 0.924^{**}$	$E = 0.005PAR + 0.708$	$r = 0.849^{**}$
T	$A = 1.252T - 24.248$	$r = 0.764^{**}$	$E = 0.401T - 8.102$	$r = 0.816^{**}$
G_s	$A = 0.148G_s - 3.69$	$r = 0.933^{**}$	$E = 0.045G_s - 1.105$	$r = 0.938^{**}$
C_i	$A = -0.097C_i + 38.492$	$r = 0.878^{**}$	$E = -0.027C_i + 11.178$	$r = 0.818^{**}$
E	$A = 3.109E + 1.089$	$r = 0.934^{**}$		

注: ** 代表达到统计极显著水平 $P < 0.01$ 。Note: ** indicates significant at 0.01 level.

3 讨论

3.1 不同氮肥处理光合作用日变化的调控因子

蒋菊芳^[12]等认为在充分灌溉条件下,随着 PAR 的增大 A 也呈现出逐渐增大的变化趋势,且当 PAR 值达到 $2\ 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 A 值仍在缓慢增大,而 PAR 值在 $1\ 300\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右时, A 值随 PAR 值的增高迅速增大,即在低于 $1/2$ 饱和光强下, $A- PAR$ 呈很好的线性关系。在本次试验中,三个处理玉米叶片 PAR 的峰值分别为 $1\ 312.0\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1\ 376\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1\ 342\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与本试验中 $A- PAR$ 表现出极显著的线性相关关系(图 6,表 4)的结果类似。在 PAR 、 T 、 C_i 和 G_s 4 个因子中,玉米叶片 $A- PAR$ 和 $A- G_s$ 的 r 均相对其它因子较大($r = 0.924^{**}$, $r = 0.933^{**}$), 这表明 PAR 和 G_s 对 A 均具有明显的正向调控作用,对 A 的影响均较大(图 6,表 4)。 T 和 PAR 均是受太阳辐射可控制的微气象因子, $T- PAR$ 具有显著正相关关系($r = 0.785^{**}$)。因此, $A- T$ 也表现为极显著正相关关系(图 6,表 4)。

根据表 3,处理 N1、N2 和 N3 的叶片含氮量呈现出 $N1 > N2 > N3$ 变化趋势,结合三个处理玉米叶片含氮量及图 3 中各因子的日变化特征可说明,光和有效辐射 PAR 是致使处理 N2 玉米的 A 值明显高于处理 N1 和 N3 玉米叶片 A 值的重要原因。虽然处理 N1 所施氮肥量最大且叶片含氮量最大,但是该处理玉米叶片的 A 值却最低,原因是由于过高的施氮量可能导致玉米叶片 PAR 值变小,叶肉细胞光合强度减弱,利用 CO_2 的能力变弱,致使 G_s 值变小, C_i 变大。

3.2 不同氮肥处理蒸腾作用日变化的调控因子

E 由 G_s 和叶片表面水汽压饱和差 (VPD) 共同控制,三者之间的关系表现为:

$$E = G_s \cdot VPD \quad (1)$$

由上式可以看出, G_s 和 VPD 均对 E 有正向的

调控作用。在 PAR 、 T 、 G_s 和 C_i 4 个因子中,玉米叶片 $E- G_s$ 的 r 最大(图 6,表 4), 这表明 G_s 对 E 的线性调控作用最强,这一结果与赵风华^[13]的研究结果类似。同时, T 可影响 VPD 的变化,且 $T- VPD$ 具有极显著正相关关系($r = 0.934^{**}$)。因此, $E- T$ 也表现出极显著正相关关系。 $E- PAR$ 呈现出正相关关系(图 6,表 4),原因是植株的蒸腾作用是通过气孔散失水分和散热的过程, E 作为玉米叶片潜热分量,受到太阳辐射的影响较大,即随着太阳辐射的增强而增强^[14]。这表明 PAR 对 E 具有正向调控作用。结合三个处理玉米叶片含氮量及图 3 中各因子的日变化特征可说明,气孔导度是致使处理 N2 玉米的 E 值明显高于处理 N1 和 N3 玉米叶片 E 值的原因。虽然处理 N1 所施氮肥量最大且叶片含氮量最大,但是该处理玉米叶片的 E 值却最低,原因是,过高的施氮量可能导致利用 CO_2 的能力减弱致使 G_s 值变小, C_i 变大。

3.3 不同氮肥处理光合-蒸腾日变化耦合关系的形成机制

光合强度的大小是以太阳辐射 (R_s) 为起始点的生理因子(如: E 、 G_s 、 C_i) 和生态因子(如: T 、 PAR 等)的协同作用的结果。随着 R_s 的增大使得玉米叶片 PAR 升高, PAR 的升高引起 A 变大, A 的增强导致 C_i 降低,促使气孔张大,导致 G_s 变大。石多琴、陈延昭^[15-16]等研究发现,随着施氮量的增加,玉米 A 、 E 、 PAR 和 G_s 值随着施氮量的增大而增大,但是施氮量达到 $540\ \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时玉米 A 、 E 、 PAR 和 G_s 值呈下降趋势,与本研究的结果类似,玉米叶片 A 、 E 、 PAR 和 G_s 值并未呈现出随施氮量增大,玉米叶片光合强度增大的变化趋势,而是呈现出 $N2 > N3 > N1$ 的变化趋势。结合 N1、N2 和 N3 处理的玉米叶片含氮量及表 3 分析,原因可能是,随着 R_s 的升高 PAR 值升高,通过增加一定量的氮肥可以促进玉米叶片的叶肉细胞进行光合作用,引起 A 变大并消耗大量的 CO_2 ,引起 C_i 值降低 G_s 值升高,导致 E 变强。相反,

处理 N1 的施氮量过高,不利于玉米叶片的叶肉细胞进行光合作用,引起 A 值降低,导致 C_i 升高, G_s 值降低。对于玉米叶片的蒸腾日变化特征,随着 R_s 的升高 T 升高,导致 VPD 增大,VPD 和 G_s 同时增大促使玉米叶片的 E 值增大。但是同玉米叶片光合速率的日变化特征一样,随着施氮量的增大,玉米叶片的 E 值并未表现出增大趋势。原因可能是,适宜的施氮量(如 N2 处理的 $600 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)促使 CO_2 和水汽交换过程变强,引起玉米叶片气孔变大 G_s 增大,导致 E 增强,但是过多或过少的施氮量会导致 E 减弱。

综合来看,日变化过程中, PAR 、 T 、 VPD 和 G_s 的变化会引起 A 和 E 的变化,而 PAR 和 G_s 对 $A-E$ 的同向调控使得 A 和 E 的变化趋势一样,因此综合处理 N1、N2 和 N3 的 $A-E$ 表现出较为稳定的线性耦合关系。本研究所表述的不同施氮量光合-蒸腾耦合关系特征及其形成机理仅适用于生长在水分、氮素都较适宜环境的玉米叶片,对于各种胁迫条件下光合-蒸腾耦合关系变化过程的研究还需要做更多的工作。

4 结 论

1) 在日变化过程中,处理 N1、N2、N3 的玉米叶片 A 、 E 、 PAR 、 T 和 G_s 均表现出较相似的变化趋势,即 $N2 > N3 > N1$ 的变化趋势。

2) 在日变化过程中,玉米叶片 $A-E$ 呈现出极显著的相关关系,体现出明显的线性耦合关系。

3) 在日变化过程中,影响玉米叶片光合作用的光合蒸腾生理参数之间的耦合特征存在明显差异。对于光合作用,各影响因子对施氮量的响应表现为 G_s 和 $PAR > C_i > T$; 对于蒸腾作用,各影响因子对施氮量的响应表现为 $G_s > PAR > T$ 和 C_i 。

4) 在日变化过程中, A 、 E 和 PAR 、 T 、 G_s 的变化趋势相似,使得 $A-PAR$ 、 $E-PAR$ 、 $A-T$ 、 $E-T$ 、 $A-G_s$ 与 $E-G_s$ 都具有形态相似的线性正相关关系,使得 $A-E$ 具有良好的线性关系。

5) 对比 N1、N2 和 N3 处理,在喇叭口期施纯氮量 $241.5 \sim 297.18 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,在吐丝期施纯氮量 171.9

$\sim 206.7 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,玉米叶片光合作用强度能保持较高水平。

参 考 文 献:

- [1] 户刘义次.作物的光合作用与物质生产[M].北京:科学出版社,1979.
- [2] Rufty T W, Huber S C, Volk R J. Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress[J]. Plant Physiology, 1988, 88: 725-730.
- [3] Peng Y, Li C, Fritschi F B, et al. Apoplastic infusion of sucrose into stem internodes during female flowering does not increase grain yield in maize plants grown under nitrogen-limiting conditions[J]. Physiol plant, 2013, 148(4): 470-480.
- [4] Chen Yuhang, Liu Li, Guo Qiaosheng, et al. Effects of different water management options and fertilizer supply on photosynthesis, fluorescence parameters and water use efficiency of *Prunella vulgaris* seedlings[J]. Biological Research, 2016, 49: 12.
- [5] 何萍,金继运,林葆,等.不同氮磷钾用量下春玉米生物产量及其组分动态与养分吸收模式研究[J].植物营养与肥料学报, 1998, 4(2): 123-130.
- [6] 王帅,杨劲峰,韩晓日,等.不同施肥处理对旱作春玉米光合特性的影响[J].中国土壤与肥料, 2008, (6): 23-27.
- [7] 王晓娟,贾志宽,梁连友,等.不同有机肥量对旱地玉米光合特性和产量的影响[J].应用生态学报, 2012, 23(2): 419-425.
- [8] 吕鹏,张吉旺,刘伟,等.施氮时期对高产夏玉米光合特性的影响[J].生态学报, 2013, 33(2): 576-585.
- [9] 李耕,高辉远,刘鹏,等.氮素对玉米灌浆期叶片光合性能的影响[J].植物营养与肥料学报, 2010, 16(3): 536-542.
- [10] 张秋英,刘晓冰,金剑,等.水肥耦合对玉米光合特性及产量的影响[J].玉米科学, 2001, 9(02): 64-67.
- [11] 中国科学院.水利科学与工程[M].北京:科学出版社, 2016.
- [12] 裴磊,王振华,郑旭荣,等.氮肥对北疆滴灌复播青贮玉米光合特性及养分利用的影响[J].干旱地区农业研究, 2015, 33(2): 176-182.
- [13] 蒋菊芳.干旱胁迫下春玉米叶片对光强和 CO_2 浓度的反应[J].中国农学通报, 2015, 31(36): 43-48.
- [14] 赵风华,王秋风,王建林,等.小麦和玉米叶片光合-蒸腾日变化耦合机理[J].生态学报, 2011, 31(24): 7526-7532.
- [15] 于贵瑞,王秋风.植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学[M].北京:科学出版社, 2010.
- [16] 石多琴,柴强,于爱忠.水氮互作全膜覆盖玉米光合特性和叶水势的日变化[J].甘肃农业大学学报, 2014, (1): 54-59.
- [17] 陈延昭,张正,韩国君,等.水氮耦合对黑河中游绿洲制种玉米光合特性的影响[J].甘肃农业大学学报, 2014, (2): 72-76.