

土壤水分胁迫下氮素营养对冬小麦光合生理和环境的关 系的影响*

李卫民 周凌云 徐梦雄

(中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘 要 对冬小麦光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(G_s)和细胞间隙 CO_2 浓度(C_{int})等生理指标与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、大气温度和大气湿度等环境因子间相关系数作了分析;通过求解不同处理相关系数的微分,初步研究了大田条件下生理指标对环境因子的灵敏度,结果表明:生理指标与环境间的相关性随施氮量的不同而不同;氮素营养改变了生理指标对环境因子响应的灵敏度。

关键词 土壤水胁迫, 氮素营养, 冬小麦, 光合生理, 环境

中图分类号 Q945

旱地农业中,植物营养的基本问题是如何在水分胁迫条件下,合理使用肥料,充分发挥“以肥调水”的作用,从而获得最大的经济效益。在探讨以肥调水的生理基础方面,国内外学者做了大量研究^[1-3],但是,对于土壤水分胁迫条件下,氮素营养如何调控作物光合生理方面尚不清楚,由于光合特性调控在作物科学中的重要地位^[3,4],我们拟就封丘地区冬小麦为研究材料,对土壤水分胁迫和不同氮素营养条件下,小麦光合生理对环境因子的响应做了初步研究,以期能为旱地协调作物光合生理与环境间的关系提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 1998~1999 年在中国科学院封丘农业生态实验站实施。供试品种为当地品种温麦 6 号,试验处理布置在 12 个 $\phi 41\text{cm} \times L100\text{cm}$ 白铁皮桶中,将桶埋入田间,地上部分留 10cm 高,桶周围种小麦保护区,并设有轨道式活动防雨棚防止降水干扰。土壤含水量为 $0.12\text{cm}^3\text{cm}^{-3}$,氮因素分四水平(0、90、180、 $270\text{kg}\text{hm}^{-2}$)共 4 个处理,每处理 3 个重复,计 12 个小区。供试土壤为砂壤土(容重 $1.43\text{g}\text{cm}^{-3}$),全氮含量 $0.51\text{g}\text{kg}^{-1}$,有机质含量 $9.4\text{g}\text{kg}^{-1}$ 。其它管理措施同大田。

1.2 测定方法

从 4 月 10 号小麦拔节到 5 月 10 号灌浆,每 10 天用 CF-301PS(美国产)光合测定仪从早上 6:00 到下午 5:00 进行一次全日测定,测定指标为小麦第一叶片光合速率、蒸腾速率、叶片气孔导度和细胞间隙 CO_2 浓度。

* 国家重点基础发展规划项目(G1999011803)和国家自然科学基金项目(49890330)资助

收稿日期:2000-10-05;收到修改稿日期:2000-12-11

1.3 数据处理

对每次测定的数据,分析生理指标与环境因子数据间的相关性,取得各处理生理指标与环境因子的相关系数,将单一生理指标与环境各因子的相关系数的和作为该生理指标与环境间总的相关系数,再对四次全日测定各处理分析的相关系数取平均值,作为研究分析的基础;对生理指标与环境因子间的相关系数方程求得各处理在施氮量增量为 0.015kg hm^{-2} 时的相关系数微分绝对值,再扩大 100 倍,以比较不同处理小麦生理指标对环境因子的敏感性,数据见表 1。

表 1 相关系数方程微分的绝对值

Table 1 The absolute value of differential of the correlation equation

生理指标 Physiologic index	处理 Treatments	环境因子 Environment factors				
		大气 CO ₂ 浓度 Atmospheric CO ₂ concentration	光合有效辐射 Photon flux density	气温 Atmospheric temperature	湿度 Air humidity	环境 Environment
Pn	0	0.011	0.005	0.002	0.010	0.004
	90	0.020	0.009	0.007	0.009	0.013
	180	0.050	0.012	0.015	0.007	0.029
	270	0.080	0.016	0.024	0.005	0.045
E	0	0.052	0.056	0.013	0.006	0.061
	90	0.039	0.008	0.001	0.002	0.049
	180	0.026	0.004	0.010	0.003	0.037
	270	0.013	0.003	0.022	0.007	0.025
Gs	0	0.019	0.025	0.021	0.031	0.024
	90	0.009	0.013	0.016	0.007	0.006
	180	0.001	0.001	0.011	0.018	0.011
	270	0.011	0.011	0.006	0.042	0.029
Cint	0	0.016	0.015	0.013	0.007	0.004
	90	0.006	0.009	0.012	0.012	0.004
	180	0.029	0.034	0.037	0.032	0.011
	270	0.051	0.058	0.063	0.051	0.019

2 结果与分析

2.1 土壤水分胁迫下氮素营养对生理指标和环境响应的影响

2.1.1 光合速率(Pn)与环境因子的相关性 Pn 与大气 CO₂ 浓度、光合有效辐射、气温、湿度和综合环境间的相关系数方程依次为:

$$\rho_{\text{P}} = 0.000288N^2 + 0.005438N + 0.508425 \quad R^2 = 0.802 \quad F = 16.244 \quad C.V. = 8.5\%$$

$$\rho_{\text{P}} = -0.00252N^2 + 0.01066N + 0.563053 \quad R^2 = 0.990 \quad F = 198.93 \quad C.V. = 13.5\%$$

$$\rho_{\text{P}} = 0.000733N^2 - 0.002208N + 0.080402 \quad R^2 = 0.948 \quad F = 36.242 \quad C.V. = 13.2\%$$

$$\rho_{IP} = 0.000144N^2 - 0.010228N - 0.187209 \quad R^2 = 0.846 \quad F = 10.996 \quad C.V. = 8.4\%$$

$$\rho_{Ph} = -0.00135N^2 + 0.00364N + 0.96495 \quad R^2 = 1.000 \quad F \rightarrow \infty \quad C.V. = 0^{(1)}$$

式中, ρ_{CP} 、 ρ_{PP} 、 ρ_{TP} 、 ρ_{IP} 和 ρ_{Ph} 分别为光合速率与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、大气温度、大气湿度和环境在不同施氮量时的相关系数, N 为施氮量。在不同施氮条件下, P_n 与环境间的相关系数见图 1, 由图可见 P_n 与大气 CO_2 浓度相关系数随施氮量增加而下降, 低施氮条件下, 正相关; 在高施氮条件下, 呈负相关。其与光合有效辐射正相关, 相关系数随施氮量增加而升高。其与气温正相关, 相关系数随施氮量增加而升高。其与湿度负相关, 相关系数随施氮量增加而下降。在一般施氮条件下, 其与环境呈正相关, 而其相关系数则随施氮量增加而下降, 表明氮肥增施降低了作物光合作用对环境的依赖性。

其对大气 CO_2 浓度的灵敏度最大(见表 1)。不施氮条件下, 其对光合有效辐射与气温的灵敏度相对较低; 在低施氮条件下, 其对气温的灵敏度相对较低; 在中、高施氮条件下, 其对环境因子的灵敏度由高到低依次为大气 CO_2 浓度、气温、光合有效辐射和湿度。随施氮量的增加, 其对环境因子(除对湿度下降外)的灵敏度都呈上升趋势, 表明氮肥增施, 降低了光合作用对大气湿度的敏感度, 增强了对其它环境因子的敏感性。

2.1.2 蒸腾速率(E)与环境因子的相关性 E 与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、气温、湿度和综合环境间的相关系数方程依次为:

$$\rho_{CE} = 0.001102N^2 - 0.05212N - 0.1148205 \quad R^2 = 0.993 \quad F = 268.528 \quad C.V. = 5.4\%$$

$$\rho_{PE} = 0.909001N^{-0.06201} \quad R^2 = 0.904 \quad F = 61.259 \quad C.V. = 11.2\%$$

$$\rho_{TE} = -0.00096N^2 + 0.012948N + 0.772723 \quad R^2 = 0.968 \quad F = 60.616 \quad C.V. = 1.6\%$$

$$\rho_{HE} = 0.000364N^2 - 0.00601N - 0.852024 \quad R^2 = 0.904 \quad F = 19.983 \quad C.V. = 1.1\%$$

$$\rho_{E} = 0.000993N^2 - 0.06124N + 0.70421 \quad R^2 = 0.992 \quad F = 256.488 \quad C.V. = 3.5\%$$

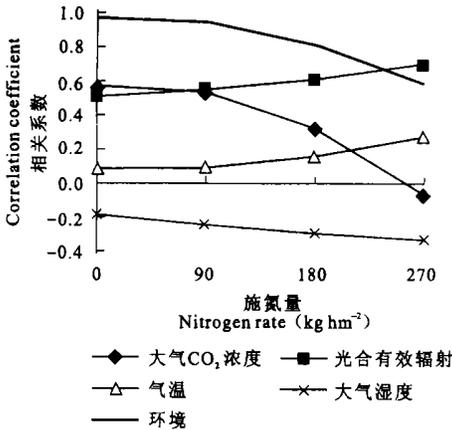


图 1 氮素营养对 P_n 与环境因子相关性的影响

Fig. 1 Effect of nitrogen nutrition on the correlation between P_n and environmental factors

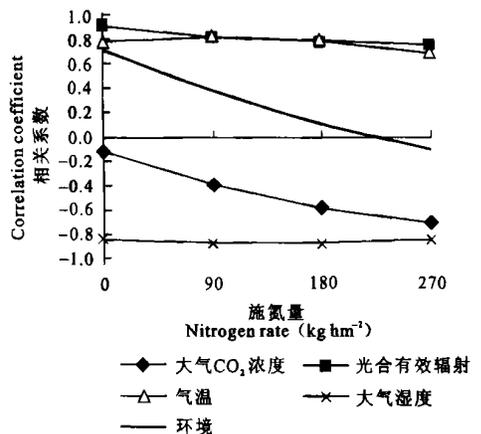


图 2 氮素营养对 E 与环境因子相关性的影响

Fig. 2 Effect of nitrogen nutrition on the correlation between E and environmental factors

(1) 本文回归方程自由度均为 15, $F_{0.01} = 6.70$, 置信度 0.99, 以下不再重复

式中, ρ_{CE} 、 ρ_{PE} 、 ρ_{TE} 、 ρ_{HE} 和 ρ_E 分别为蒸腾速率与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、大气温度、大气湿度和环境在不同施氮量时的相关系数, N 为施氮量。在不同施氮条件下, E 与环境间的相关系数见图 2, 由图可见 E 与大气 CO_2 浓度负相关, 其负相关程度随施氮量增加而加强。 E 与光合有效辐射正相关, 其正相关程度随施氮量增加而下降。 E 与气温正相关, 相关系数在低施氮条件下比较高, 表明氮肥增施可以降低气温对作物蒸腾的促进作用。 E 与湿度高度负相关。在低施氮条件下, E 与环境呈正相关, 高施氮条件下 E 与环境呈负相关, 其相关系数随施氮量增加而下降, 表明随着氮肥的增施, 环境对小麦蒸腾速率的促进作用逐渐减弱并演变为抑制作用, 这对胁迫条件下小麦的节水极为重要。

不施氮条件下, 其对光合有效辐射的灵敏度最大(见表 1); 在低施氮条件下, 其对大气 CO_2 浓度的灵敏度最大, 其次光合有效辐射, 再次是大气 CO_2 浓度和湿度; 在中等施氮条件下, 其对大气 CO_2 浓度灵敏度最大, 其次气温, 再次光合有效辐射和湿度; 在高氮条件下, 其对气温灵敏度最大, 其次为大气 CO_2 浓度, 再次为湿度和光合有效辐射。总的来看, E 对环境反应的灵敏度随氮肥增施而线性降低, 再次表明氮肥增施在降低环境对蒸腾影响中的重要性。

2.1.3 气孔导度 (G_s) 与环境因子的相关性 G_s 与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、气温、湿度和综合环境间的相关系数方程依次为:

$$\rho_{CG} = 0.000816N^2 - 0.018536N + 0.000247 \quad R^2 = 0.978 \quad F = 89.725 \quad C. V. = 14.2\%$$

$$\rho_{PG} = -0.00098N^2 + 0.02461N + 0.199606 \quad R^2 = 0.879 \quad F = 14.587 \quad C. V. = 8.6\%$$

$$\rho_{TG} = -0.00042N^2 + 0.021302N + 0.312174 \quad R^2 = 0.942 \quad F = 32.36 \quad C. V. = 9.6\%$$

$$\rho_{HG} = 0.00204N^2 - 0.03101N - 0.231432 \quad R^2 = 0.829 \quad F = 9.703 \quad C. V. = 16.5\%$$

$$\rho_{Gs} = 0.00145N^2 - 0.023628N + 0.28274 \quad R^2 = 0.916 \quad F = 21.903 \quad C. V. = 28.9\%$$

式中, ρ_{CG} 、 ρ_{PG} 、 ρ_{TG} 、 ρ_{HG} 和 ρ_{Gs} 分别为气孔导度与大气 CO_2 浓度、光合有效辐射、大气温度、大气湿度和环境在不同施氮量时的相关系数, N 为施氮量。 G_s 与环境间在不同施氮条件下的相关系数见图 3, 由图 3 可见 G_s 与大气 CO_2 浓度呈负相关, 在施氮量为 180kg hm^{-2} 时, 其相关系数相对较低。 G_s 与光合有效辐射正相关, 相关系数在施氮量为 180kg hm^{-2} 时, 其相关系数相对较高。 G_s 与气温正相关, 其正相关程度随施氮量增加而下降。 G_s 与湿度负相关, 相关系数在施氮量为 90kg hm^{-2} 时, 其相关系数相对较低。一般施氮条件下, G_s 与环境正相关, 而在施氮量为 90kg hm^{-2} 时, 其相关系数相对较低, 表明施用氮肥初始会降低 G_s 与环境的相关程度, 此后则随着氮肥的增施, 其正向促进作用增强。 G_s 与光合作用关系很大, 而这里却出现了 G_s 对环境反应与 P_n 不一致的现象, 这可能是土壤水分胁迫改变导致 G_s 和 P_n 线性关系改变的缘故^[5,6]。

不施氮条件下, 其对湿度的灵敏度最大(见表 1); 在低施氮条件下, 其对气温的灵敏度最大, 其次是光合有效辐射, 再次是大气 CO_2 浓度和湿度; 在中等施氮条件下, 其对湿度灵敏度最大, 其次气温, 再次为光合有效辐射和大气 CO_2 浓度; 在高氮条件下, 其对湿度灵敏度最大, 其次为大气 CO_2 浓度, 再次为气温。表明土壤水分胁迫条件下, 气孔导度对大气湿度的反应要比对其它环境因子敏感得多。不施氮肥或高施氮肥处理, G_s 对总的环境变化较为敏感。

2.1.4 细胞间隙 CO₂ 浓度(C_{int}) 与环境因子的相关性 C_{int} 与大气 CO₂ 浓度、光合有效辐射、气温、湿度和综合环境间的相关系数方程依次为:

$$\rho_{CC} = 0.001\ 884N^2 - 0.016\ 43N + 0.356\ 519\ 6 \quad R^2 = 0.920 \quad F = 31.542 \quad C.V. = 28.9\%$$

$$\rho_{PC} = -0.002\ 04N^2 + 0.015\ 18N - 0.329\ 96 \quad R^2 = 0.896 \quad F = 17.286 \quad C.V. = 34.9\%$$

$$\rho_{TC} = -0.002\ 11N^2 + 0.013\ 252N - 0.338\ 398 \quad R^2 = 0.927 \quad F = 25.228 \quad C.V. = 32.7\%$$

$$\rho_{HC} = 0.001\ 624N^2 - 0.007\ 32N + 0.373\ 791 \quad R^2 = 0.850 \quad F = 11.362 \quad C.V. = 35.5\%$$

$$\rho_{Cint} = -0.000\ 63N^2 + 0.003\ 778N + 0.066\ 93 \quad R^2 = 0.964 \quad F = 53.558 \quad C.V. = 6.9\%$$

式中, ρ_{CC} 、 ρ_{PC} 、 ρ_{TC} 、 ρ_{HC} 和 ρ_{Cint} 分别为胞间隙 CO₂ 浓度与大气 CO₂ 浓度、光合有效辐射、大气温度、大气湿度和环境在不同施氮量时的相关系数, N 为施氮量。在不同施氮条件下 C_{int} 与环境间的相关系数见图 4, 由图可见 C_{int} 与大气 CO₂ 浓度和湿度呈正相关, 正相关程度随施氮量增加而加强。其与光合有效辐射和气温呈负相关, 负相关程度随施氮量增加而加强。总的来看, 其与环境相关系数随施氮量增加而下降, 在中低施氮条件下, 其与环境呈正相关, 在高施氮条件下呈负相关。比较图 3 和图 4, 可以看出随施氮量的增加, G_s 和 C_{int} 与环境的相关系数呈相反变化趋势, 这表明细胞间隙二氧化碳浓度对气孔导度的确存在抑制作用, 而这种抑制作用随着氮肥的增施, 表现愈明显。

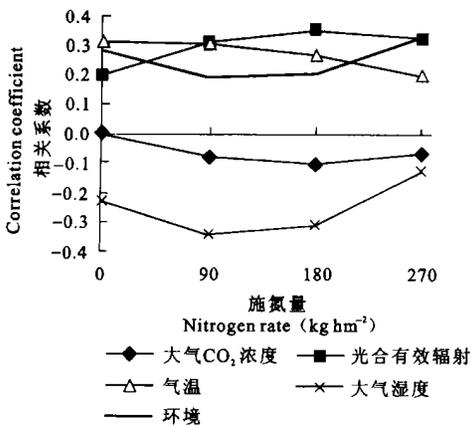


图3 氮素营养对 G_s 与环境因子相关性的影响

Fig.3 Effect of nitrogen nutrition on the correlation between G_s and environmental factors

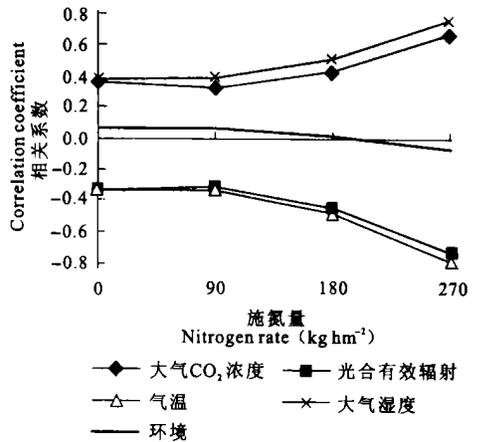


图4 氮素营养对 C_{int} 与环境因子相关性的影响

Fig.4 Effect of nitrogen nutrition on the correlation between C_{int} and environmental factors

不施氮条件下, 其对环境因子的灵敏度由高到低依次为大气 CO₂ 浓度、光合有效辐射、气温和湿度(见表 1); 在低施氮条件下, 其对环境因子的灵敏度由高到低依次为湿度、气温、光合有效辐射和大气 CO₂ 浓度; 在中等施氮条件下, 其对环境因子的灵敏度由高到低依次为气温、光合有效辐射、湿度和大气 CO₂ 浓度; 在高氮条件下, 其对环境因子的灵敏度由高到低依次为气温、光合有效辐射、大气 CO₂ 浓度和湿度。

2.2 土壤水分胁迫和不同氮营养条件下生理指标对环境响应的横向比较

2.2.1 大气 CO₂ 浓度与生理指标相关性 比较图 1~ 4, 可知大气 CO₂ 浓度与 P_n、C_{int} 正相关, 二者与大气 CO₂ 浓度的相关系数随施氮量的增加呈反向变化: 在 0~ 90kg hm⁻² 施

氮条件下, 大气 CO_2 浓度与 P_n 的正相关程度高于 C_{int} ; 在 $180\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 施氮条件下, 大气 CO_2 浓度与 C_{int} 的相关系数则较高。这表明中、低施氮处理, 大气 CO_2 浓度对作物 P_n 的促进作用要高于对 C_{int} 的作用, 高氮处理则相反。

大气 CO_2 浓度与 G_s 、 E 负相关, 大气 CO_2 浓度与 E 的负相关程度高于其与 G_s 的相关程度。

不施氮条件下, 对大气 CO_2 浓度响应的幅度由大到小依次为 E 、 G_s 、 C_{int} 、 P_n ; 随着施氮量的增加, P_n 、 G_s 和 C_{int} 对大气 CO_2 浓度的响应开始上升, 而 E 则呈下降趋势, 在施氮量为 $180\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 时, 对大气 CO_2 浓度响应幅度由高到低依次为: P_n 、 C_{int} 、 E 、 G_s 。

2.2.2 光合有效辐射与生理指标相关性 光合有效辐射与 C_{int} 负相关; 与 P_n 、 E 、 G_s 正相关, 正相关程度由强到弱依次为 E 、 P_n 、 G_s 。随施氮量的增加, E 、 P_n 与光合有效辐射相关系数逐渐接近, P_n 、 G_s 与光合有效辐射的相关系数则逐渐拉开差距。

不施氮条件下, 对光合有效辐射响应的幅度由大到小依次为 E 、 G_s 、 C_{int} 、 P_n ; 随着施氮量的增加, P_n 和 C_{int} 对光合有效辐射的响应开始上升, 而 E 则呈下降趋势, 在施氮量为 $180\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 时, 对光合有效辐射响应幅度由高到低依次为: C_{int} 、 P_n 、 G_s 、 E 。

2.2.3 气温与生理指标相关性 气温与 C_{int} 负相关; 与 P_n 、 E 、 G_s 正相关, 正相关程度由强到弱依次为 E 、 G_s 、 P_n 。随施氮量的增加, E 、 P_n 、 G_s 与气温相关系数逐渐接近。

不施氮条件下, 对气温响应的幅度由大到小依次为 G_s 、 E 、 C_{int} 、 P_n ; 随着施氮量的增加, P_n 、 E 和 C_{int} 对气温的响应开始上升, 而 G_s 则呈下降趋势, 在施氮量为 $180\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 时, 对气温响应幅度由高到低依次为: C_{int} 、 P_n 、 E 、 G_s 。

2.2.4 湿度与生理指标相关性 湿度与 C_{int} 正相关; 与 P_n 、 E 、 G_s 负相关, 中、低施氮条件下, 负相关程度由强到弱依次为 E 、 G_s 、 P_n , 高施氮条件下, 负相关程度由强到弱依次为 E 、 P_n 、 G_s 。随施氮量的增加, P_n 、 E 与湿度的相关系数逐渐接近。

不施氮条件下, 对湿度响应的幅度由大到小依次为 G_s 、 P_n 、 C_{int} 、 E ; 施氮量 $90\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 时, C_{int} 对湿度灵敏度最高, 其次为 G_s , 再次为 P_n , 最低为 E 。

2.2.5 环境与生理指标相关性 在 $0\sim 90\text{kg hm}^{-2}$ 施氮条件下, 与环境相关系数由高到低的生理指标为 P_n 、 E 、 G_s 、 C_{int} ; 在 $180\sim 270\text{kg hm}^{-2}$ 施氮条件下, 与环境相关系数由高到低的生理指标为 P_n 、 G_s 、 E 、 C_{int} ; 在 270kg hm^{-2} 施氮条件下, E 和 C_{int} 与环境呈负相关, E 与环境具有较 C_{int} 要高的负相关性。

不施氮条件下, 对环境响应的幅度由大到小依次为 E 、 G_s 、 P_n 、 C_{int} , 其中 P_n 和 C_{int} 对环境灵敏度非常接近; 施氮量 90kg hm^{-2} 时, 对环境响应的幅度由大到小依次为 E 、 P_n 、 C_{int} 、 G_s ; 施氮量 180kg hm^{-2} 时, G_s 和 C_{int} 对环境的灵敏度非常接近; 施氮量 270kg hm^{-2} 时, 对环境响应的幅度由大到小依次为 P_n 、 G_s 、 E 、 C_{int} 。

总的来看, 随着施氮量的增加, E 对环境的灵敏度下降, 其它生理指标则上升, 上升的幅度由高到低依次为 P_n 、 G_s 和 C_{int} , 这表明低氮处理, 作物蒸腾速率对环境的敏感程度远较其它生理指标要高, 而作物 P_n 、 G_s 和 C_{int} 三者与环境间的互动关系则是: 发生光合反应 \rightarrow 气孔导度增加 \rightarrow 细胞间隙二氧化碳浓度下降, 并且, 这种互动关系随着施氮量的增加而得到加强。

参 考 文 献

1. Morgan J A. The effects of N nutrition on the water relations and gas exchange characteristics of wheat. *Plant Physiology*, 1986, 80: 52~ 58
2. 王德水主编. 旱地农田肥水协同效应与耦合模式. 北京: 气象出版社, 1999
3. Berry J A, Downton W J S. Environment regulation of photosynthesis. In: Govindjee N Y. ed. *Photosynthesis Vol. II*. New York: Academic Press, 1982, 263~ 343
4. 董树亭. 高产冬小麦群体光合能力与产量关系的研究. *作物学通讯*, 1991, 17(6): 461~ 463
5. Nagarajah S, Schulze E D. Responses of *Vigna unguiculata* Walp to atmospheric and soil drought. *Aust. J. Plant Physiol.* 1983, 10: 385~ 394
6. 傅伟, 王天铎. 净光合速率与气孔导度相互关系的电学类比分析和模拟研究. *植物学报*, 1994, 36(7): 511~ 517

EFFECTS OF NITROGEN AND WATER STRESS ON THE RELATIONS BETWEEN ENVIRONMENT AND THE PHYSIOLOGICAL PROPERTIES OF WHEAT PLANT

Li Wei-min Zhou Ling-yun Xu Meng-xiong

(*Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008*)

Summary

By analyzing the correlations between plant physiological indexes (such as net photosynthetic rate(P_n), transpiration rate (E), stomatal conductance(G_s) and, intercellular CO_2 concentration (C_{int})), and environmental factors (such as photon flux density, atmospheric CO_2 concentration, atmospheric temperature, air humidity etc.), and by computing absolute value of differential of the correlation equation, it is found that the correlation between physiologic indexes and environmental factors varies with nitrogen rate, which in turn affects the sensitivity of the physiologic indexes to the environmental factors.

Key words Water stress, Nitrogen nutrition, Winter wheat, Photosynthesis, Environment