

# 不同氮水平下冬油菜光合氮利用效率与光合器官氮分配的关系

刘涛, 鲁剑巍, 任涛\*, 李小坤, 丛日环

(华中农业大学资源与环境学院; 农业部长江中下游耕地保育重点实验室, 湖北武汉 430070)

**摘要:**【目的】氮是限制作物光合作用的重要因子,除含量之外,氮在光合器官各组间的分配可能也是影响光合作用的重要因素。本研究从叶片尺度探究冬油菜苗期氮素在光合器官中的分配,分析不同氮水平下光合氮素利用特征及其与光合氮利用效率的关系,以揭示氮素营养影响光合氮利用效率的机制。【方法】采用田间试验,设3个施氮水平(0、180、360 kg/hm<sup>2</sup>,分别以 N<sub>0</sub>、N<sub>180</sub>、N<sub>360</sub>表示),在苗期测定最新完全展开的叶净光合速率(Pn)、氮含量、光合氮利用效率(PNUE)以及最大羧化速率(V<sub>c max</sub>)、最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)等相关生理、光合参数,并计算叶片氮素在光合器官(羧化系统、生物力能学组分和捕光系统)的分配比例。【结果】施氮明显改善冬油菜苗期的生长,显著增加了叶片数、叶面积和叶片干重,但单位叶面积干重低于不施氮处理。与 N<sub>0</sub> 相比,N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理的冬油菜最新完全展开叶的氮含量和 Pn 显著升高,其中叶片氮含量分别增加了 155.0%、157.3%,Pn 则增加 57.6%、56.1%,N<sub>180</sub> 与 N<sub>360</sub> 处理间无显著差异;而 PNUE 随施氮水平的提高而降低,与 N<sub>0</sub> 相比,N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理分别下降了 35.6% 和 39.6%。施氮提高了冬油菜苗期叶片的光合能力,N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理的最大净光合速率(Pn<sub>max</sub>)、羧化效率(CE)、最大羧化速率(V<sub>c max</sub>)及最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)显著高于 N<sub>0</sub> 处理。氮肥用量同样影响氮素在光合器官中的分配,与 N<sub>0</sub> 相比,N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理的氮素在叶片光合器官投入的比例显著降低,降低幅度分别为 29.3%、34.5%;其分配比例在羧化系统(P<sub>C</sub>)、生物力能学组分(P<sub>B</sub>)及捕光系统(P<sub>L</sub>)分别降低了 24.1%、23.3%、34.6%和 31.0%、26.7%、38.5%。相关分析表明,叶片中羧化和生物力能学组分及光合组分氮的分配比例与 PNUE 均呈显著正相关关系,而非光合组分氮分配比例呈显著负相关关系。【结论】随施氮量的升高,油菜苗期光合氮利用效率呈下降趋势。氮素在光合器官(羧化系统、生物力能学组分和捕光系统)分配的差异是影响冬油菜苗期叶片光合氮利用效率的重要原因。在保证苗期适宜氮素供应的情况下,通过协调氮素在光合器官的分配对进一步提高作物光合氮素利用效率具有重要意义。

**关键词:** 冬油菜; 光合器官; 氮分配; 光合氮利用效率

中图分类号: S565.062.01

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2016)02-0518-07

## Relationship between photosynthetic nitrogen use efficiency and nitrogen allocation in photosynthetic apparatus of winter oilseed rape under different nitrogen levels

LIU Tao, LU Jian-wei, REN Tao\*, LI Xiao-kun, CONG Ri-huan

(College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University; Key Laboratory of Arable Land Conservation in Middle and Lower Reaches of Yangtse River, Ministry of Agriculture, Wuhan 430070, China)

**Abstract:** 【Objectives】Nitrogen is one of the most important factors limiting crop photosynthesis. Besides nitrogen (N) concentration, nitrogen allocation in the photosynthetic apparatus is also an important factor influencing crop photosynthesis. The aim of this study was to explore effects of nitrogen allocation on photosynthetic apparatus at the seedling stage of winter oilseed rape under different N levels, to analyze relationship with photosynthetic nitrogen use efficiency, and to reveal mechanism of photosynthetic nitrogen use efficiency affected by nitrogen. 【Methods】

收稿日期: 2014-09-12 接受日期: 2014-12-11 网络出版日期: 2015-07-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471941); 国家油菜产业技术体系建设专项(CARS-13)资助。

作者简介: 刘涛(1991—),男,湖北石首人,硕士研究生,主要从事植物营养生理方面的研究。E-mail: liutao3@webmail.hzau.edu.cn

\* 通信作者 E-mail: rentao@mail.hzau.edu.cn

An on-farm experiment was carried out to investigate the effects of different N levels (0, 180 and 360 kg/hm<sup>2</sup>; marked as N<sub>0</sub>, N<sub>180</sub> and N<sub>360</sub>, respectively). Some physiological and photosynthetic parameters (e. g., net photosynthetic rate (Pn), nitrogen content, photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), the maximum rate of carboxylation (V<sub>c max</sub>) and the maximum rate of electron transport (J<sub>max</sub>)) of the first fully expanded leaf were measured to calculate nitrogen allocation in the photosynthetic apparatus (carboxylation, bioenergetics and light-harvesting components). **【Results】** The results show that the N fertilization could significantly enhance crop growth. The leaf number, leaf area and dry matter of N treatment are significantly higher than those of the N<sub>0</sub> treatment. Under different N levels, the leaf nitrogen contents and net photosynthetic rates of the N<sub>180</sub> and N<sub>360</sub> treatments are increased by 155.0%, 157.3% and 57.6%, 56.1%, respectively, compared to those of the N<sub>0</sub> treatment. However, photosynthetic nitrogen use efficiencies are significantly decreased, which are 35.6% and 39.6% lower than that of the N<sub>0</sub> treatment. The photosynthetic capacity accompanied by the N-fertilizer application is increased, and the maximum net photosynthetic rates (Pn<sub>max</sub>), carboxylation efficiencies (CE), maximum rates of carboxylation (V<sub>c max</sub>) and the maximum electron transport rates (J<sub>max</sub>) of the N<sub>180</sub> and N<sub>360</sub> treatments are significantly higher than those of the N<sub>0</sub> treatment. The application of N fertilizer also has the effects on nitrogen allocation in the photosynthetic apparatus. The fractions of photosynthetic apparatus in the N<sub>180</sub> and N<sub>360</sub> treatments are decreased by 29.3% and 34.5%, respectively, and the fractions of the carboxylation (P<sub>C</sub>), bioenergetics (P<sub>B</sub>) and light harvesting system (P<sub>L</sub>) are reduced by 24.1%, 23.3%, 34.6% and 31%, 26.7%, 38.5%, respectively. The correlation analysis indicates that the PNUE has very significant positive correlation with partitioning coefficient for the leaf nitrogen in carboxylation and bioenergetics, photosynthetic apparatus, however, it is negatively correlated with the non-photosynthetic components. **【Conclusions】** With the increase of N application rate, the photosynthetic nitrogen use efficiency at the seedling stage of winter oilseed rape is decreased which is affected by the nitrogen allocation to photosynthetic apparatus (e. g., carboxylation, bioenergetics and light-harvesting components). Under the appropriate N application rate at the seedling stage, synchronizing the nitrogen allocation of photosynthetic apparatus will be helpful to improve the crop photosynthetic nitrogen use efficiency.

**Key words:** winter oilseed rape; photosynthetic apparatus; nitrogen allocation; photosynthetic nitrogen use efficiency

油菜作为需氮量较高的作物,由于其氮素利用效率较低,造成了大量的资源浪费和严重的环境问题<sup>[1-2]</sup>。因此,如何提高油菜的氮肥利用效率值得深入研究<sup>[3]</sup>。光合氮利用效率(单位叶片氮素含量的光合速率,PNUE)作为氮素生理利用效率的特征之一,和植物氮素利用率呈现良好的正相关关系,提高 PNUE 有助于提高作物的氮素利用率和产量<sup>[4-5]</sup>。

氮素是光合器官构建的关键因子,直接或间接地影响光合作用。氮缺乏或过量均会导致叶绿素含量、酶含量和酶活性的下降<sup>[6]</sup>。除氮含量之外,氮在光合器官各组分之间的分配同样也是影响光合作用的重要原因<sup>[7]</sup>。Zhu 等<sup>[8]</sup>通过数值模拟结果表明,在不增加氮素总投入的条件下,通过改变氮素在不同光合蛋白之间的分配比例,就能够提高光合能力 60%。由此,要提高光合氮利用效率就需要优化叶片中不同形态氮素(蛋白质、酶、叶绿素等)的分配比例,维持光合蛋白和酶(如 Rubisco 等)的量,同

时将非限制性蛋白转移出去<sup>[9]</sup>。叶片中氮素在光合与非光合组分中的分配以及光合组分中光捕获蛋白、电子传递、碳同化相关蛋白之间的分配受光强<sup>[10]</sup>、CO<sub>2</sub> 浓度<sup>[11]</sup>等因素的调节,而对氮素供应的调节作用还缺乏较为系统的研究;并且关于这方面的研究主要集中在植物的适应性<sup>[10-11]</sup>、种群差异<sup>[12]</sup>以及物种入侵<sup>[13-14]</sup>等生态方面,在农业生产上的应用还较少。因此,本研究以冬油菜为研究对象,通过田间试验探究了不同施氮水平对油菜苗期叶片光合器官各组分(羧化系统、生物力能学组分、捕光系统)及非光合组分氮素分配的调节作用,并分析各组分与光合氮素利用效率的关系,为提高油菜氮素利用效率提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于 2013 年 9 月至 2014 年 5 月在湖北省武穴市梅川镇(30°06'47" N, 115°35'35" E)进行,供试

田块前茬作物为水稻,0—20 cm 土层土壤有机质含量 29.69 g/kg、全氮 1.69 g/kg、有效磷 8.10 mg/kg、速效钾 47.21 mg/kg, pH 5.60。试验品种为华油杂 9 号,种植方式为育苗移栽,9 月 27 日育苗,10 月 31 日移栽,移栽密度为  $1.125 \times 10^5$  plant/hm<sup>2</sup>。

试验设 3 个施氮水平,分别为 0、180、360 kg/hm<sup>2</sup>,用 N<sub>0</sub>、N<sub>180</sub>、N<sub>360</sub> 表示。整个生育期内其他肥料施用量相同,分别为 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 90 kg/hm<sup>2</sup>、K<sub>2</sub>O 120 kg/hm<sup>2</sup>、硼砂 15 kg/hm<sup>2</sup>。氮肥(尿素)60%作基肥(移栽前施用),越冬期(1 月 16 日)和抽薹前期(2 月 26 日)分别追施 20%。磷肥(过磷酸钙)、钾肥(氯化钾)和硼肥(硼砂)全部作基肥施用。每个处理 3 次重复,小区面积 20 m<sup>2</sup>,随机区组排列。

## 1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶片光合指标的测定 在苗期(12 月 6~7 日)晴天时选取长势均匀的油菜 6 株,于上午 9:00~11:30,用 Li-6400XT 便携式光合测定仪(LI-COR, USA)测定最新完全展开叶的净光合速率(Pn)。测定时设置光强 1200 μmol/(m<sup>2</sup>·s),叶室温度 25℃,CO<sub>2</sub> 浓度为 400 μmol/mol。

CO<sub>2</sub> 响应曲线:保持光强和叶室温度条件不变,用 CO<sub>2</sub> 注入系统控制 CO<sub>2</sub> 浓度依次为 400、300、200、150、100、80、50、400、400、600、800、1000、1200 μmol/mol。测得各点的净光合速率(Pn)和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>)值,绘制 Pn-C<sub>i</sub> 曲线。根据 Farquhar 等<sup>[15]</sup>的生化模型和直线回归方程,计算 Rubisco 最大羧化效率(V<sub>c,max</sub>)、最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)、羧化效率(CE)及 CO<sub>2</sub> 补偿点(CCP)等参数。

1.2.2 叶片生理特性的测定 1)叶片全氮含量测定:光合测定结束后,将最新完全展开叶取下并带回实验室,将其置于 105℃ 杀青 30 min,60℃ 恒温烘干、称重,磨细过 0.5 mm 筛,采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消化,用流动分析仪(AA3,德国)测定消化液中的氮素含量。2)叶面积测定:取样后将叶片置于 A3 纸上并加 25 cm<sup>2</sup> 绿色纸板作对照,利用数码拍照获取图片,通过 image-pro plus 6.0 软件计算叶片叶面积。3)叶绿素的测定:避开主脉剪取 0.1 g 叶片,以 95% 乙醇定容至 25 mL,浸泡 48 h。分别在 665 nm、649 nm 测定吸光值,计算叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)的含量。

1.2.3 叶片光合器官中氮分配的计算 参考 Niinemets 等<sup>[16]</sup>的研究,将叶片光合器官按功能划分为羧化系统(主要为 Rubisco)、生物力能学组分

(即光合电子传递和光合磷酸化组分)和捕光系统(即 PSI、PSII 和 LHCII 等捕光色素蛋白复合体),各组分氮素分配比例计算公式如下:

$$\text{羧化系统的分配比例}(P_C) = \frac{V_{cmax}}{6.25 \times V_{cr} \times N_A} \quad (1)$$

$$\text{生物力能学组分分配比例}(P_B) = \frac{J_{max}}{8.06 \times J_{mc} \times N_A} \quad (2)$$

$$\text{捕光系统分配比例}(P_L) = \frac{C_c}{C_B \times N_A} \quad (3)$$

式(1)中, V<sub>cr</sub> 是 Rubisco 比活,即单位 Rubisco 蛋白的 CO<sub>2</sub> 固定活性,值为 20.8 [CO<sub>2</sub> μmol/(g Rubisco·s)], N<sub>A</sub> 为单位面积叶氮含量,6.25 为氮转换成蛋白的系数。式(2)中, J<sub>mc</sub> 为单位细胞色素 f(Cyt f)的最大电子传递速率,值为 155.6 [electrons μmol/(μmol Cyt f·s)], 8.06 为生物力能转换载体每 g 氮所含 μmol Cyt f 数。式(3)中, C<sub>c</sub> 为叶片叶绿素含量(mmol/m<sup>2</sup>), C<sub>B</sub> 为结合 PSI、PSII、LHCII 中的叶绿素,值为 2.15 mmol/g, N<sup>[16-18]</sup>。

光合组分的氮分配比例(P<sub>photo</sub>)为 P<sub>C</sub>、P<sub>B</sub> 和 P<sub>L</sub> 三者之和;非光合组分氮分配比例(P<sub>non-photo</sub>)为 1-P<sub>photo</sub>。

试验数据均采用 Excel 2007 和 SPSS 13.0 分析处理, LSD 法进行差异显著性检验(P<0.05)。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮水平对冬油菜苗期生理特征的影响

施氮显著增加冬油菜苗期叶片数、叶面积及叶总干重(表 1), N<sub>180</sub> 较 N<sub>0</sub> 处理叶片数、叶面积和地上部干重分别增加了 46.2%、382.9% 和 288.9%, 而 N<sub>180</sub> 与 N<sub>360</sub> 处理间无显著差异。随施氮水平的提高单位叶面积干重(LMA)逐渐降低,与 N<sub>0</sub> 相比 N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理分别下降了 20.0% 和 21.1%。施氮促进了叶绿素的合成,显著提高了叶绿素含量,升高幅度平均为 57.5%。

### 2.2 不同氮水平对冬油菜叶片光合氮利用效率的影响

表 2 结果显示,与 N<sub>0</sub> 相比, N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理冬油菜最新完全展开叶氮含量(N<sub>A</sub>)和净光合速率(Pn)显著升高,其中 N<sub>A</sub> 的升高幅度分别为 155.0%、157.3%, Pn 则为 57.6%、56.1%, N<sub>180</sub> 与 N<sub>360</sub> 处理间无显著差异。光合氮利用效率(PNUE)随施氮水平的提高而降低, N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理比 N<sub>0</sub> 分别下降了 35.6% 和 39.6%。

表 1 不同氮水平对冬油菜叶片生理特征的影响

Table 1 Effects of different nitrogen levels on physiological characteristics of winter oilseed rape leaves

氮素水平 Nitrogen level	叶片数 Leaf number (No./plant)	叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> /plant)	叶总干重 Leaf dry weight (g/plant)	单位叶面积干重 LMA (g/m <sup>2</sup> )	叶绿素含量 Chlorophyll (mmol/m <sup>2</sup> )
N <sub>0</sub>	5.2 ± 0.4 b	222 ± 47 b	2.7 ± 0.5 b	122.5 ± 8.1 a	0.73 ± 0.08 b
N <sub>180</sub>	7.6 ± 0.8 a	1072 ± 109 a	10.5 ± 0.7 a	98.0 ± 4.5 b	1.15 ± 0.10 a
N <sub>360</sub>	7.5 ± 0.4 a	898 ± 144 a	8.6 ± 1.3 a	96.6 ± 10.8 b	1.15 ± 0.05 a

注( Note ): LMA—Leaf mass per area; 同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

表 2 不同氮水平对冬油菜最新完全展开叶片光合特性的影响

Table 2 Effects of different nitrogen levels on photosynthetic characteristics of winter oilseed rape leaves

氮素水平 Nitrogen level	氮含量 N <sub>A</sub> (g/m <sup>2</sup> )	净光合速率 Pn [CO <sub>2</sub> μmol/(m <sup>2</sup> · s)]	光合氮利用效率 PNUE [CO <sub>2</sub> μmol/(g · s), N]
N <sub>0</sub>	1.31 ± 0.05 b	13.2 ± 0.9 b	10.12 ± 0.48 a
N <sub>180</sub>	3.34 ± 0.39 a	20.8 ± 3.8 a	6.52 ± 1.71 b
N <sub>360</sub>	3.37 ± 0.45 a	20.6 ± 3.6 a	6.11 ± 0.64 b

注( Note ): N<sub>A</sub>—Nitrogen content per area; Pn—Net photosynthetic rate; PNUE—Photosynthetic nitrogen use efficiency; 同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

### 2.3 不同氮水平对冬油菜叶片光合参数的影响

由生化模型和直线回归方程计算出不同氮水平的的光合参数(表 3)。可以看出,施氮能显著提高冬油菜苗期叶片的最大净光合速率(Pn<sub>max</sub>)和 CO<sub>2</sub> 补偿点(CCP)。施氮后羧化效率(CE)得到显著提高,说明 N<sub>0</sub> 处理的 Rubisco 含量及活性受到明显抑制; N<sub>180</sub> 与 N<sub>360</sub> 处理间无明显差异。最大羧化速率(V<sub>c max</sub>)和电子传递速率(J<sub>max</sub>)变化趋势与其他参数一致,与 N<sub>0</sub> 相比, N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理的最大羧化速率(V<sub>c max</sub>)分别提高了 89.0% 和 81.4%, 最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)分别提高了 92.0% 和 86.9%。

### 2.4 不同氮水平对冬油菜叶片光合器官中叶片氮

### 分配的影响

从表 4 可以看出,施氮水平对冬油菜叶片光合器官中各组分的氮分配产生明显影响。N<sub>180</sub> 处理氮素在光合器官中羧化系统(P<sub>C</sub>)、生物力能学组分(P<sub>B</sub>)及捕光系统(P<sub>L</sub>)中的分配比例显著低于 N<sub>0</sub> 处理:羧化系统(P<sub>C</sub>)和捕光系统(P<sub>L</sub>)分配比例降低幅度分别达到 24.1% 和 34.6%, N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理无明显差异。导致 N<sub>180</sub> 和 N<sub>360</sub> 处理叶氮在光合器官的投入比例(P<sub>photo</sub>)较 N<sub>0</sub> 处理显著降低,降低幅度分别为 29.3%、34.5%,而非光合组分(如细胞壁、线粒体等)氮分配比例(P<sub>non-photo</sub>)则随施氮量增加而升高。

表 3 不同氮水平对冬油菜叶片光合参数的影响

Table 3 Effects of different nitrogen levels on photosynthetic parameters of winter oilseed rape leaves

氮素水平 Nitrogen level	最大净光合速率 Pn <sub>max</sub> [CO <sub>2</sub> μmol/(m <sup>2</sup> · s)]	CO <sub>2</sub> 补偿点 CCP (μmol/mol)	羧化效率 CE	最大羧化速率 V <sub>c max</sub> [μmol/(m <sup>2</sup> · s)]	最大电子传递速率 J <sub>max</sub> [μmol/(m <sup>2</sup> · s)]
N <sub>0</sub>	27.0 ± 1.6 b	47.4 ± 1.4 c	0.064 ± 0.002 b	47.3 ± 3.1 b	48.8 ± 2.5 b
N <sub>180</sub>	49.3 ± 4.4 a	52.2 ± 1.6 b	0.135 ± 0.016 a	89.4 ± 4.6 a	93.7 ± 6.5 a
N <sub>360</sub>	48.3 ± 3.0 a	56.1 ± 1.4 a	0.129 ± 0.010 a	85.8 ± 1.7 a	91.2 ± 4.7 a

注( Note ): Pn<sub>max</sub>—Maximum net photosynthetic rate; CCP—Carbon dioxide compensation point; CE—Carboxylation efficiency; V<sub>c max</sub>—Maximum rate of carboxylation; J<sub>max</sub>—Maximum rate of electron transport; 同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

表 4 不同氮水平对冬油菜叶片光合器官中氮分配的影响

Table 4 Effects of different nitrogen levels on nitrogen allocation within the photosynthetic apparatus of winter oilseed rape leaves

氮素水平 Nitrogen level	光合器官中氮的分配比例 Nitrogen allocation within the photosynthetic apparatus				非光合组分比例 $P_{\text{non-photo}}$ (g/g)
	羧化系统 $P_C$	生物力能学组分 $P_B$	捕光系统 $P_L$	光合组分 $P_{\text{photo}}$	
	(g/g)	(g/g)	(g/g)	(g/g)	
$N_0$	0.29 ± 0.010 a	0.030 ± 0.0013 a	0.26 ± 0.017 a	0.58 ± 0.024 a	0.42 ± 0.024 b
$N_{180}$	0.22 ± 0.018 b	0.023 ± 0.0022 b	0.17 ± 0.010 b	0.41 ± 0.012 b	0.59 ± 0.012 a
$N_{360}$	0.20 ± 0.017 b	0.022 ± 0.0018 b	0.16 ± 0.003 b	0.38 ± 0.022 b	0.62 ± 0.022 a

注 (Note):  $P_C$ —The fraction of the carboxylation system;  $P_B$ —The fraction of bioenergetics;  $P_L$ —The fraction of light harvesting system;  $P_{\text{photo}}$ —The fraction of photosynthetic apparatus;  $P_{\text{non-photo}}$ —The fraction of non-photosynthetic components; 同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

## 2.5 光合氮利用效率和叶片氮分配的关系

进一步分析光合氮利用效率和各组分分配比例之间的关系(图 1)可以看出,叶氮在羧化和生物力能学组分( $P_{C+B}$ )及光合组分( $P_{\text{photo}}$ )分配比例与光合氮利用效率(PNUE)呈极显著正相关关系,而与

非光合组分分配比例呈极显著负相关关系。由此可见,随着施氮量的升高叶片分配于光合器官中的氮素比例出现下降,非光合组分比例上升,导致光合氮利用效率下降。

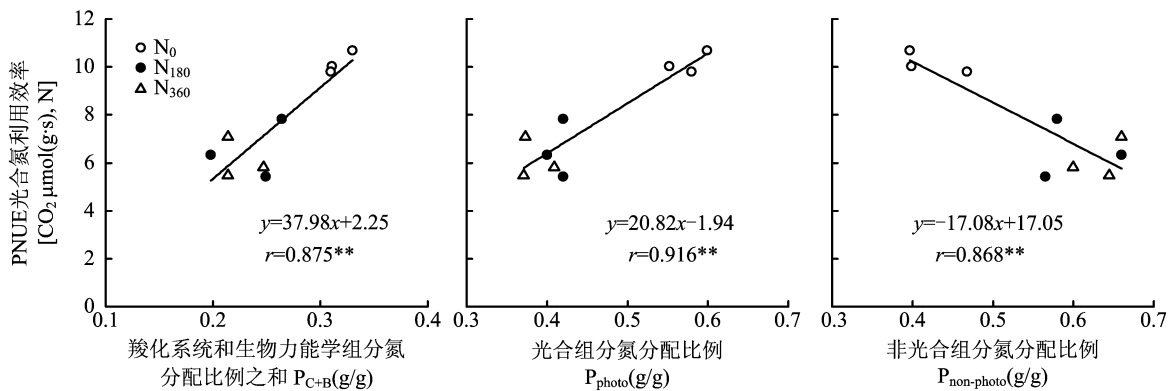


图 1 冬油菜叶片光合氮利用效率和叶片氮分配的关系

Fig. 1 Relationship between photosynthetic N-use efficiency and nitrogen allocation of winter oilseed rape leaves

[注 (Note):  $P_{C+B}$ —The fraction of carboxylation and bioenergetics;  $P_{\text{photo}}$ —The fraction of photosynthetic apparatus;  $P_{\text{non-photo}}$ —The fraction of non-photosynthetic components; PNUE—Photosynthetic nitrogen use efficiency.]

## 3 讨论

氮肥施用能明显改善油菜的生长发育,与不施氮相比,施氮能显著促进叶片数、叶面积、叶干重和叶绿素含量的增加,而施氮量为  $N_{180}$  与  $N_{360}$   $\text{kg}/\text{hm}^2$  的差异不显著,说明当氮素能够满足植株生长发育所需量后,继续增加氮肥投入并不能促进其生长。与叶面积、叶干重等参数的变化不同,单位叶面积干重(LMA)则随着施氮量的增加而降低。LMA反映了植物对生长环境的响应和适应,在氮供应不足的情况下,作物更倾向于减少叶片的伸展

(叶面积),将更多的氮素用于维持相对较高的叶绿素含量和光合速率,以增加碳的固定<sup>[19]</sup>。

氮是构成植物功能蛋白、结构蛋白和光合器官的最重要的营养元素,施氮能明显增加作物的光合速率<sup>[20]</sup>。在本研究中  $N_{180}$  和  $N_{360}$  处理的净光合速率和最大净光合速率也均明显高于  $N_0$  处理,然而光合氮利用效率与叶片氮含量呈负相关关系,曾建敏等<sup>[21]</sup>在水稻上的研究也发现相似的结果,这可能与氮素在光合中心的分配有关。Takashima等<sup>[22]</sup>研究发现,落叶植物叶片中分配到光合中心的氮素较常绿植物高,且形成细胞壁结构所需的氮素量较低,因

此其光合氮利用效率要高于常绿植物。本研究发  
现不施氮处理氮在光合器官中的分配比例显著高于  
施氮处理,这说明植物在氮胁迫下可通过调节自身  
氮在光合与非光合组分中的分配,最大限度地提升  
光合能力,以增加碳同化速率或者持续时间,从而  
维持自身状态以适应外界环境条件的胁迫<sup>[23]</sup>。

除了在光合器官分配总比例之外,氮素供应差  
异还引起光合器官内部组分(羧化系统、生物力能  
学组分及捕光系统)氮分配的改变,并对植物的光  
合氮利用效率产生影响。本研究中叶片中羧化和  
生物力能学组分氮的分配比例随施氮量的增加而  
下降。而大量研究表明,Rubisco 及叶绿素含量  
均和叶片氮素具有良好的相关性,然而 Rubisco  
含量高的植物,其叶片光合速率并不一定高。植  
物体内 Rubisco 活性受到 Rubisco 活化酶的调  
控,高氮叶片的 Rubisco 活性较低,高氮叶片中  
增加的 Rubisco 更多的作为氮库形式存在,并没  
有催化能力<sup>[24]</sup>。因此,本研究显示高氮条件下  
氮在羧化系统中的分配比例降低,并不是叶片中  
Rubisco 含量下降,而是有催化活性部分的比例  
较其他处理低,从而降低了光合氮利用效率。

此外,本研究显示叶片氮素在捕光系统的分  
配比例随施氮量的升高而出现下降。有研究表明  
弱光环境中叶片氮素在捕光系统分配的比例会升  
高<sup>[18]</sup>,而本试验中不施氮处理叶面积显著小于  
施氮处理,并不存在光照不足现象。这可能是由  
于缺氮导致光系统较施氮处理更为脆弱,从而  
使光照充足时需要投入更多的氮素进行能量的耗  
散,保护光系统不受强光损害(表 5)。因此,氮  
素在光合器官中羧化系统和生物力能学组分中  
的分配比例降低是导致施氮后光合氮素利用效率  
降低的主要原因。

表 5 不同氮水平对冬油菜叶片叶绿素荧光参数的影响  
Table 5 Effects of different nitrogen levels on chlorophyll  
fluorescence parameters of winter oilseed rape leaves

氮素水平 Nitrogen level	PSII 实际 光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}}$	非光化学 猝灭 NPQ	光化学 猝灭系数 qP
$N_0$	$0.26 \pm 0.03$ b	$2.32 \pm 0.28$ a	$0.62 \pm 0.06$ b
$N_{180}$	$0.45 \pm 0.03$ a	$1.67 \pm 0.33$ b	$0.74 \pm 0.13$ ab
$N_{360}$	$0.46 \pm 0.01$ a	$1.49 \pm 0.06$ b	$0.76 \pm 0.01$ a

注( Note):  $\Phi_{\text{PSII}}$ —Quantum efficiency of photosystem II; NPQ—  
Non-photochemical quenching; qP—Photochemical quenching  
coefficient; 同列数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平  
Values followed by different letters in a column are significant among  
treatments at the 5% level.

## 4 结论

施氮促进了冬油菜苗期叶片的生长,显著提高了  
单位叶面积氮含量、净光合速率,但光合氮利用  
效率随施氮量的升高而下降。随着施氮量的增加,  
叶片氮素在光合器官中羧化系统( $P_C$ )、生物力能  
学组分( $P_B$ )及捕光系统( $P_L$ )中的分配比例显著  
下降。叶片中羧化和生物力能学组分( $P_{C+B}$ )及光  
合组分( $P_{\text{photo}}$ )与光合氮素利用效率呈极显著正  
相关关系,而非光合组分呈极显著负相关关系。因  
此,光合器官(尤其是羧化系统和生物力能学组  
分)中氮素分配比例的降低是导致施氮后冬油菜  
苗期叶片光合氮利用效率降低的重要原因。

## 参考文献:

- [1] Weisler F, Behrens T, Horst W J. The role of nitrogen-efficient cultivars in sustainable agriculture [J]. The Scientific World Journal, 2001, 1: 61-69.
- [2] Schjoerring J K, Bock J G H, Gammelvind L, et al. Nitrogen incorporation and remobilization in different shoot components of field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) as affected by rate of nitrogen application and irrigation [J]. Plant and Soil, 1995, 177(2): 255-264.
- [3] 闫湘, 金继运, 何萍, 等. 提高肥料利用率技术研究进展 [J]. 中国农业科学, 2008, 4(2): 450-459.  
Yan X, Jin J Y, He P, et al. Recent advances in technology of increasing fertilizer use efficiency [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 4(2): 450-459.
- [4] 李勇. 氮素营养对水稻光合作用与光合氮素利用率的影响机制研究 [D]. 南京: 南京农业大学博士学位论文, 2011. 13-16.  
Li Y. Studies on mechanisms of the effects of different nitrogen supplies on photosynthesis and photosynthetic nitrogen use efficiency of rice plants [D]. Nanjing: PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2011. 13-16.
- [5] Ghallnoum O, Evans J R, Chow W S, et al. Faster rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme relative to NAD-malic enzyme  $C_4$  grasses [J]. Plant Physiology, 2005, 137(2): 638-650.
- [6] Furbank R T, Foyer C H, Walker D A. Regulation of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts during orthophosphate limitation [J]. Biochemistry et Biophysical Acta, 1987, 894(3): 552-561.
- [7] Makino A, Osmond B. Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat [J]. Plant Physiology, 1991, 96: 355-362.
- [8] Zhu X G, de Sturler E, Long S P. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an

- evolutionary algorithm [J]. *Plant Physiology*, 2007, 145: 513–526.
- [9] 米国华, 陈范骏, 张福锁. 作物养分高效的生理基础与遗传改良[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2012. 38–42.  
Mi G H, Chen F J, Zhang F S. Physiological basis and genetic improvement of nutrient use efficiency in crops [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2012. 38–42.
- [10] Hikosaka K. Nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus of *Plantago asiatica* leaves grown under different temperature and light conditions: similarities and differences between temperature and light acclimation [J]. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46: 1283–1290.
- [11] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 彭少麟. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对香蕉光合作用及光合碳循环过程中叶氮分配的影响[J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 429–434.  
Sun G C, Zhao P, Zeng X P, Peng S L. Influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and leaf nitrogen partition in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisiaca* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(3): 429–434.
- [12] 朱军涛, 李向义, 张希明, 等. 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配[J]. 植物生态学报, 2010, 34(9): 1025–1032.  
Zhu J T, Li X Y, Zhang X M, *et al.* Nitrogen allocation and partitioning within a leguminous and two non-leguminous plant species growing at the southern fringe of China's Taklamakan Desert [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(9): 1025–1032.
- [13] Feng Y L. Nitrogen allocation and partitioning in invasive and native *Eupatorium* species [J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132: 350–358.
- [14] Feng Y L, Fu G L, Zheng Y L. Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners [J]. *Planta*, 2008, 228: 383–390.
- [15] Farquhar G D, Von C S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species [J]. *Planta*, 1980, 149: 178–190.
- [16] Niinemets U, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum* [J]. *Plant Cell Environment*, 1997, 20: 845–866.
- [17] Niinemets U, Kull O, Tenhunen J D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Tree Physiology*, 1998, 18: 681–696.
- [18] Govert T, Sander W H, Jeremy H, *et al.* Photosynthetic acclimation in relation to nitrogen allocation in cucumber leaves in response to changes in irradiance [J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142: 157–169.
- [19] Wright I J, Reich P B. Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. *New Phytologist*, 2005, 166: 485–496.
- [20] Hikosaka K, Aki S. The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity [J]. *Oecologia*, 2009, 160: 443–451.
- [21] 曾建敏, 彭少兵, 崔克辉, 等. 热带水稻光合特性及氮素光合效率的差异研究 [J]. 作物学报, 2006, 32(12): 1817–1822.  
Zeng J M, Peng S B, Cui K H, *et al.* Genetic variation in photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen use efficiency in tropical rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(12): 1817–1822.
- [22] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species [J]. *Plant Cell Environment*, 2004, 27: 1047–1054.
- [23] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18: 419–425.
- [24] Warren C R, Dreyer E, Adams M A. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores [J]. *Tree*, 2003, 17: 359–366.