

夏玉米冠层叶片表现自由空间的差异研究

吉春容^{1,2}, 李世清^{1,2*}, 冯宏昭², 李生秀²

(1 西北农林科技大学,中国科学院水利部水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; 2 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 叶片自由空间在环境与冠层养分交换间具有重要作用,是目前植物营养学研究的重要领域之一。通过盆栽试验,以不同株型夏玉米为试材,研究了不同施氮水平(N 0、0.15 和 0.30 g/kg)下玉米冠层叶片表现自由空间(AFS)的差异。结果表明,不同生育期叶片 AFS 差异极显著($P < 0.01$),表现为随生育期推进,叶片 AFS、生物量和全氮含量均逐渐降低;除成熟期,其它各生育期品种与施氮水平对叶片 AFS 的影响均存在显著的交互作用。施氮对叶片生物量的影响不显著,但施氮后叶片全氮含量显著增加。不同施氮水平下,植株冠层叶片 AFS 也存在显著差异,中量施氮处理(即 N 0.15 g/kg)植株叶片 AFS 值(9.49)明显高于不施氮处理(9.03),但随施氮量进一步增加,叶片 AFS 下降,施氮量为 N 0.30 g/kg 时,叶片 AFS 为 8.62;不同施氮水平各生育期不同叶层间叶片 AFS、生物量和全氮含量差异显著($P < 0.05$)。不同品种间叶片全氮含量和 AFS 存在显著差异($P < 0.05$),以紧凑型品种陕单 902 叶片 AFS 最大,平均为 9.24,显著高于其它品种;中间型品种农大 108 与平展型品种陕单 9 号间差异不显著,二者平均分别为 9.06 和 8.85;不同株型品种各生育期不同叶层间叶片全氮含量和 AFS 缺乏规律性。相关分析表明,叶片全氮与叶片 AFS 存在极显著正相关($R = 0.9481$),说明植物冠层叶片 AFS 大小除受遗传特性影响外,植物体和介质氮素营养水平不同,AFS 也存在差异,且这些差异随生育期变化而不同。

关键词: 夏玉米;冠层;表现自由空间;氮素营养

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2008)04-0638-08

Differences in apparent free space (AFS) of summer maize canopy leaves

Ji Chun-rong^{1,2}, Li Shi-qing^{1,2*}, Feng Hong-zhao², Li Sheng-xiu²

(1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest Agriculture & Forest University, Institute of Soil and Water Conservation, CAS and MWR, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Department of Natural Resources and the Environment, Northwest Agriculture & Forest University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Leaf free space plays an important role in nutrient exchange between environment and plant canopy, and is a major field of plant nutritional research. A pot experiment was carried out with different plant types of maize to study the differences of leaf apparent free space (AFS) at different layers of canopy under different nitrogen (N) fertilization treatments. The plant types of summer maize were plate conformation Shandan 9, middle conformation Nongda 108 and compact conformation Shandan 902. The N rates were N 0, 0.15 and 0.30 g/kg. The results showed that AFS of canopy leaf was significantly different at different growth stages, and decreased gradually with growth, as well as the biomass and total N content. The interaction between variety and N rates was significant for AFS, biomass and total nitrogen content across the whole growing period, except the interaction for AFS at maturity stage. There was not a significant effect of N fertilization on biomass, but total leaf N content increased significantly with N rate. AFS of canopy leaf was significantly different among different N rates, with AFS of mid-level N fertilization treatment being larger than either no or higher N fertilization treatment. Leaf AFS, biomass and total N content differed with different layers of plant canopy, N fertilization rates and varieties across different growth stages. Among different maize plant type, AFS of compact middle conformation

收稿日期: 2007-08-27 接受日期: 2007-11-26

基金项目: 国家自然科学基金(30670326, 30571116); 中国科学院西部之光项目(2006LH01)资助。

作者简介: 吉春容(1983—),女,四川潼南人,博士研究生,主要从事植物营养生理生态研究。E-mail: jcr83@163.com

* 通讯作者 Tel: 029-87016171, E-mail: sqli@ms.iswc.ac.cn

Nongda 108 and plate conformation Shandan 9, and the average were 9.06% and 8.85%, respectively. Correlation analysis showed that there was a significantly positive correlation between total N content and AFS. The research indicated that AFS of canopy leaf was not only controlled by genetic characteristics of plant, but also affected by nutrition of plant and medium. AFS was significantly affected by the nutrient levels of plant and medium and growth stages.

Key words: summer maize; canopy; apparent free space; nitrogen nutrition

植物冠层在养分循环及改变养分循环流量方面的作用,已受到植物营养学和生态学研究者的共同关注^[1-2]。据报道,植物冠层氮素损失的主要途径可能有三条,一是衰老过程中的气态损失,一是淋洗损失^[3-6]。叶片是氮素的重要贮存库,是植物吸收氮素的主要器官之一,同时也是发生养分淋失的主要部位^[7];尤其是叶片自由空间中存在的大量矿质态氮和小分子有机氮,被认为是淋洗氮素的主要来源^[8-10]。植物叶部对养分的被动吸收不仅与外界的环境条件(温度、溶液浓度等)有关^[11-12],而且还与叶部组织结构^[14-15],特别是自由空间大小有关。养分离子无论以何种方式进入植物叶部,首先需要经过自由空间,即与外界溶液保持扩散平衡时,扩散离子自由出入的区域,由细胞间隙、细胞壁微孔和细胞壁与原生质膜之间的空隙三部分组成,因而叶部自由空间的大小直接影响叶片对养分的吸收利用^[16-17]。植物株型结构不同,植物冠层叶片的着生角度、叶面积等也有差异^[18-20];氮素与玉米叶片营养和生长也密切相关,介质氮素供应水平直接影响植物冠层氮素浓度的变化^[21-22]。有关氮素水平对玉米生长发育的影响研究较多^[23-25],但很少涉及研究供氮后对叶片自由空间的影响。植物组织的真正自由空间难以测定,所测定的实际上是表观自由空间,即自由空间与生物体体积的比值。本试验以不同株型玉米品种为试材,研究不同氮素水平下,不同生育期冠层内不同层次叶片表观自由空间的大小差异及变化规律,以期为深入理解自由空间大小对冠层养分淋洗的影响提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

盆栽试验在西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室防雨棚内进行。供试土样为土垫旱耕人为土,其有机质含量为 14.25 g/kg、全 N 0.81 g/kg、有效 P 10.16 mg/kg、NO₃⁻-N 7.83 mg/kg、NH₄⁺-N 9.64 mg/kg。

试验设不同株型玉米品种和施氮两个因子。不同株型玉米品种选用陕单 9 号(S9,平展型)、农大

108(N108,中间型)和陕单 902(S902,紧凑型);施氮设不施氮(N0)和每千克土施 N 0.15 g(标记为 N1)、N 0.30 g(标记为 N2)3 个水平,每处理播种 12 盆,完全随机排列。每盆装土 8.5 kg,各处理均基施 P₂O₅ 0.15 g/kg,以尿素为氮源,磷酸二氢钾为磷源。每盆播种 3 粒,出苗后定植,每盆保留 1 株。全生育期共观测 3 次,每次测定 3 盆,相当于重复 3 次。生长期内适时浇水(TDR 测定盆内土壤含水量,以保持田间持水量的 70% 为标准进行换算后按量灌水),其它管理同常规盆栽试验管理。

1.2 样品采集和分析测定方法

1.2.1 冠层垂直分层及取样 根据玉米生育时期株高差异,参考蒋海荣等^[26-27]的方法进行分层。分层标准以植株所有展开叶片为总数的 1/3 为基准,将冠层自顶部向地表平均分为上层、中层和下层。有果穗后以果穗位叶为基准,果穗位叶和其上、下各一片叶确定为中层叶,其余上部所有叶为上层叶,下部所有叶为下层叶。取样时依次剪取各层最上部一片完全叶,分别在拔节期、孕穗期和成熟期等生育时期进行。

1.2.2 表观自由空间的测定 自由空间是由细胞间隙和细胞壁所组成的空间,将植物组织浸没在溶液中,溶质沿电化势梯度或化学势梯度可通过自由扩散进入自由空间内。若假定溶质进入器官组织的过程纯粹属物理扩散作用,器官组织内的自由空间与外部溶液离子达到平衡后,由扩散以外的其它过程而进行的吸收过程尚未发生之前,进入组织内的溶质量可被测定。如果外部溶液体积一定,测定这一数量的简便方法是确定溶液中溶质的损失量,而这一量的大小可表示自由空间的相对大小^[28-29]。

具体方法是,剪取叶片中间部分(长约 3 cm),冲洗所带杂质(如灰尘等)后用排水法测定其体积,随即将叶片用吸水纸吸干表面后放入无离子水中,并做好时间记录。连续处理 4 次,每次 15 min,使处理材料自由空间内养分离子充分释放,直至处理水中无离子检出,即不再发生扩散为止。将去离子处理好的叶片迅速用吸水纸吸干表面后放入 0.1 mol/L KCl 平衡液中,先轻轻搅拌 5 min,然后平衡 60

min。之后用电导率仪 (DDBJ - 350 型电导率仪, 上海精密科学仪器有限公司) 测定平衡液电导率, 重复 3 次。根据配置的标准曲线图, 查出平衡溶液中相应的 Cl^- 的浓度, 计算叶片表观自由空间。表观自由空间 (Apparent free space, 简称为 AFS) 为自由空间与生物体总体积的比值。计算式如下:

$$\text{AFS}(\%) = \frac{\text{平衡时溶液体积 (mL)} \times [\text{平衡前溶液中 } \text{Cl}^- \text{ 浓度 (mol/L)} - \text{平衡后溶液中 } \text{Cl}^- \text{ 浓度 (mol/L)}]}{\text{处理材料叶片体积 (mL)} \times \text{平衡后溶液中 } \text{Cl}^- \text{ 浓度 (mol/L)}} \times 100$$

1.2.3 生物量和叶片全氮的测定 冠层叶片取样后立即称量单叶鲜重, 烘干后粉碎采用 $\text{H}_2\text{SO}_4 - \text{H}_2\text{O}_2$ 消煮, 凯氏法测定叶片全氮^[30]。本试验所涉

及生物量为单叶鲜重, 以便能更好地反映其与表观自由空间的关系。

不同处理间测定结果均用 SAS 软件进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同生育期叶片表观自由空间 (AFS) 的差异

方差分析结果表明, 在本试验范围内, 各品种在不同生育期叶片 AFS 存在极显著差异 ($P < 0.01$)。从总体看, 随生育期推进, 叶片 AFS 显著降低。孕穗期 (8.7%) 比拔节期 (14.5%) 下降 5.8 个百分点, 成熟期 (3.9%) 比拔节期下降 10.6 个百分点, 成熟期比孕穗期下降 4.8 个百分点 (图 1A)。

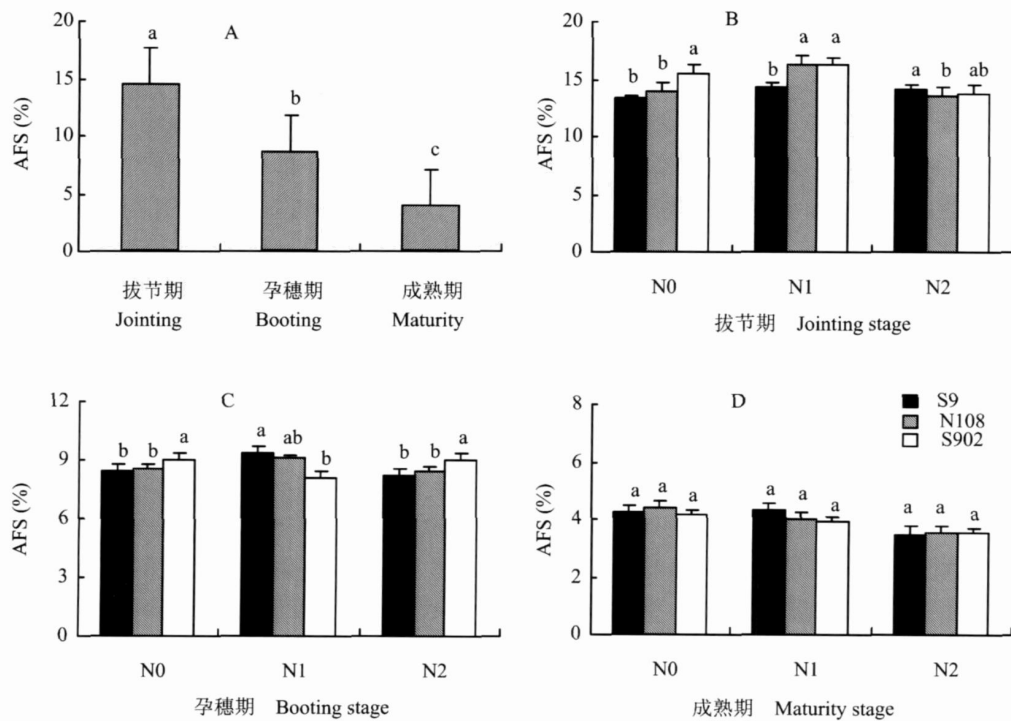


图 1 不同生育期叶片表观自由空间的差异

Fig. 1 Leaf AFS at different growth stages

进一步分析各生育期不同品种在不同施氮水平下叶片 AFS 的差异发现, 拔节期 (图 1B), 不同株型品种间、不同施氮水平下叶片 AFS 均存在极显著差异 ($P < 0.01$); 品种与施氮水平对拔节期 AFS 的影响存在极显著交互作用 ($P < 0.01$)。不施氮 N0 和 N1 处理, 叶片 AFS 均以紧凑型品种陕单 902 明显高于其它品种, 中间型品种农大 108 居中, 平展型品种陕单 9 号较低; N2 处理与此相反, 以陕单 9 号最高。

孕穗期 (图 1C), 不同株型品种间、不同施氮水平下叶片 AFS 差异不显著, 品种与施氮水平间对孕穗期 AFS 的影响存在极显著交互作用 ($P < 0.01$); N0 和 N2 处理叶片 AFS 以紧凑型品种陕单 902 较高, 平展型品种陕单 9 号较低; N1 处理与之相反, 以陕单 902 最低, 陕单 9 号略高。成熟期 (图 1D), 不同株型品种间叶片 AFS 存在极显著差异 ($P < 0.01$), 但不同施氮水平间差异不显著, 品种与施氮对该时期叶

片 AFS 影响的交互作用不显著; N1 处理以平展型品种陕单 9 号明显高于其它品种, N0 和 N2 处理均以中间型品种农大 108 略高于陕单 9 号和陕单 902。

2.2 不同施氮水平叶片表观自由空间的差异

氮素与叶片生长和叶片营养直接相关。方差分析结果表明,不同施氮水平植株冠层叶片 AFS 差异显著 ($P < 0.05$)。从平均看(图 2A),以 N1 处理叶片表观自由空间最大,但与不施氮 N0 处理间差异不显著,与 N2 处理间差异显著。这一结果揭示,适当施氮后,在一定程度上能够增加叶片表观自由空间,但随着施氮量进一步增加,叶片表观自由空间减小,甚至小于不施氮 N0 处理。N1 处理叶片表观自由空间平均为 9.5%,比 N0 及 N2 分别增加 0.46、0.87 个百分点; N0 与 N2 处理间差异不显著。

图 2B 看出,不同生育期内均以 N1 处理叶片表

观自由空间明显高于 N0 和 N2 处理,这种差异以拔节期最显著。方差分析结果表明,拔节期,不同施氮处理间叶片 AFS 存在极显著差异 ($P < 0.01$), N1 处理平均为 15.6%,其次是 N0,平均为 14.2%, N2 处理最低,平均为 13.8%, N2 与 N0 处理间差异不显著。孕穗期,不同施氮处理间叶片 AFS 差异不显著,以 N1 处理略高, N2 与 N0 间基本一致;成熟期,不同施氮处理间差异极显著 ($P < 0.01$),但这一时期以 N0 处理叶片 AFS 显著高于其它处理,其次是 N1 处理; N0 与 N1 间差异不显著,施氮处理 N1 与 N2 间差异显著。以上结果说明,氮素营养不同,冠层叶片表观自由空间大小也不同;施氮对表观自由空间的影响效果与生育期有关,以生育前期影响最为显著,其次为成熟期,而孕穗期基本没有影响。

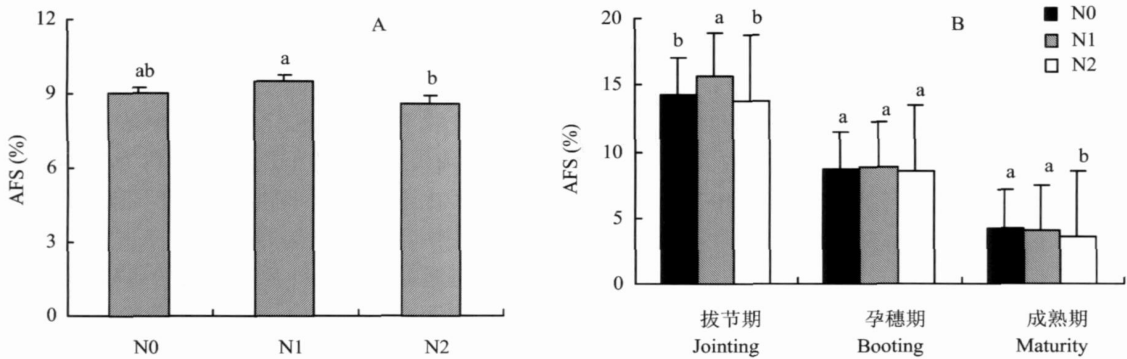


图 2 不同氮素水平下叶片表观自由空间的差异

Fig. 2 Leaf AFS at different nitrogen levels

2.3 不同株型品种叶片表观自由空间的差异

株型指植株个体在空间的几何分布,是构成冠层结构的重要因素之一。对不同株型品种冠层叶片表观自由空间进行的方差分析表明,在本试验条件下,不同株型品种叶片表观自由空间差异显著 ($P < 0.05$)。从图 3A 看出,品种间以紧凑型品种陕单 902 叶片 AFS 最大,平均为 9.2%,与中间型品种农大 108 (9.0%) 差异不显著,与平展型品种陕单 9 号 (8.8%) 间差异显著;农大 108 与陕单 9 号间差异不显著。

对不同株型品种叶片表观自由空间随生育期变化的进一步分析(图 3B)看出,各品种叶片 AFS 不同生育期差异显著 ($P < 0.01$),从拔节期、孕穗期到成熟期,叶片 AFS 逐渐降低,但不同品种变化趋势有所不同。拔节期不同株型品种间叶片 AFS 存在极

显著差异 ($P < 0.01$),以紧凑型品种陕单 902 叶片 AFS 最高,平均为 15.1%,与中间型品种农大 108 (平均为 14.5%) 间差异不显著,但显著高于平展型品种陕单 9 号 (平均为 13.9%)。孕穗期和成熟期,不同株型品种间叶片 AFS 差异不显著,孕穗期以陕单 902 叶片 AFS 较高,而成熟期则以平展型品种陕单 9 号略高于其它品种。说明植物遗传特性不同,其表观自由空间随生育期的变化也存在差异。

2.4 不同叶位叶片表观自由空间的差异

在本试验条件下,各生育期不同叶层叶片 AFS 差异不显著,但施氮水平显著影响各生育期不同叶层叶片 AFS ($P < 0.05$) (表 1)。比较相同施氮水平下不同叶层发现,拔节期 N1 与 N2 处理叶片 AFS 均表现为上层明显高于下层; N0 不同叶层间差异较大,其下层显著高于上、中层 ($P < 0.05$),平均分别

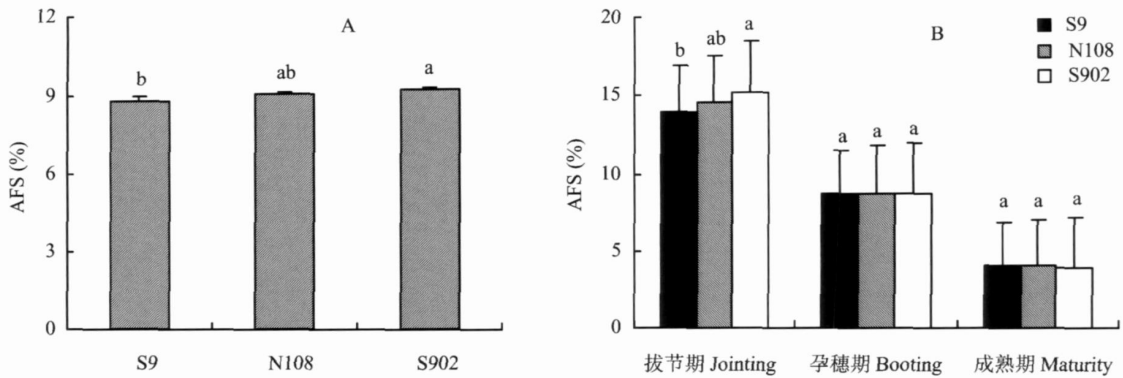


图3 不同株型品种叶片表观自由空间的差异

Fig. 3 Leaf AFS among different plant type varieties

相差约 0.83 和 1.43 个百分点。在孕穗期和成熟期,各施氮水平下不同叶层间叶片 AFS 差异均不显著。

表 1 还看出,在本试验条件下,不同株型品种全生育期不同叶层叶片表观自由空间差异不显著。对同株型品种不同叶层的比较发现,拔节期平展型品种陕单 9 号和紧凑型品种陕单 902 均表现为上层叶片 AFS 高于中下层叶片,中间型品种农大 108 下层叶片 AFS 较大;孕穗期与拔节期正好相反,在成熟期,各品种不同叶层间 AFS 基本一致。在不同生育期内,由于不同品种不同叶层叶片光合呼吸等生理过程不同,同化产物的累积及其转移也存在差异,因而其叶片 AFS 的差异也不完全一致,但其原因还有待于进一步研究。

2.5 不同叶位叶片生物量和全氮的差异

玉米不同冠层叶片生物量和全氮含量差异见表 2。方差分析结果表明,不同生育期不同冠层叶片生物量存在极显著差异 ($P < 0.01$),但在不同施氮水平下各品种的差异表现有所不同;品种与施氮水平间对冠层叶片生物量的影响存在极显著交互作用 ($P < 0.01$)。在拔节期,不同施氮处理间叶片生物量差异不显著,不同株型品种和不同叶位间均存在极显著差异 ($P < 0.01$);品种间以平展型品种陕单 9 号最高,平均为 6.18 g,其次是紧凑型品种陕 902,平均为 5.26 g,中间型品种农大 108 最低,平均为 4.87 g;不同叶位间叶片生物量按上层、中层、下层的顺序依次降低,平均分别为 7.11、5.63 和 3.58 g。在孕穗期,不同施氮处理和不同叶位间叶片生物量均存在极显著差异 ($P < 0.01$),品种间差异不显著;施氮后叶片生物量均显著低于不施氮处理,随施氮量增加,叶片生物量逐渐降低,以 N2 处理最低,平

均为 4.62 g;不同叶位间以中层最高,平均为 6.15 g,下层最低,平均为 4.71 g。在成熟期,不同施氮处理、不同株型品种和不同叶位间叶片生物量均存在极显著差异 ($P < 0.01$),不同施氮处理间以 N2 处理最高(平均为 4.78 g),N1 处理最低(平均为 3.77 g);不同株型品种以中间型品种农大 108 最高,不同叶位间按照下层、中层、上层的顺序依次降低,下层最高,平均为 5.11 g,上层最低,平均为 3.24 g。

表 2 还看出,不同生育期、不同施氮处理和不同株型品种叶片全氮均存在极显著差异 ($P < 0.01$),品种与施氮水平对叶片全氮含量的影响存在极显著的交互作用 ($P < 0.01$)。随生育期推进,叶片全氮含量有所降低,拔节期最高,平均为 1.01%,成熟期较低,平均为 0.62%。施氮后叶片全氮含量显著增加,与不施氮 N0 处理(平均为 0.53%)相比,N1 处理(平均为 0.94%)增加 77.4%,N2 处理(平均为 1.01%)增加 88.1%。不同株型品种间以紧凑型品种陕 902 叶片全氮含量最高,平均为 0.88%,其次是平展型陕单 9 号,平均为 0.82%,中间型农大 108 最低,平均为 0.77%。不同叶位叶片全氮含量的差异因生育期不同而不同,拔节期以中层最高,下层最低,但各层间差异不显著;孕穗期和成熟期,各层叶片全氮含量间的差异均达到极显著水平,且均以上层最高,中层居中,下层最低。

3 讨论

叶片自由空间是植物与大气首先接触的组织部分,是植物与环境发生物质交换的主要通道及场所,外界营养水平高低直接影响叶片生长与养分累积。由于自由空间体积很小,很少量的离子浓度变化就会使渗透势明显增加或减少,是植物叶片吸收和流

表 1 不同叶层叶片表现自由空间大小差异变化 (%)
Table 1 Leaf AFS at different layers of canopy

项目	S9			N108			S902			平均 Avg. (M2)		
	U	M	L	U	M	L	U	M	L	U	M	L
拔节期	13.86 ± 0.88 a	12.31 ± 0.14 a	13.71 ± 0.26 a	12.81 ± 0.33 b	13.35 ± 0.55 b	15.46 ± 1.1 a	15.74 ± 0.39 a	14.94 ± 0.81 a	15.72 ± 0.13 a	14.13 ± 1.08 b	13.53 ± 1.33 b	14.96 ± 1.09 a
Jointing stage	13.81 ± 0.45 a	14.48 ± 0.38 a	14.73 ± 0.85 a	16.22 ± 0.99 ab	17.01 ± 0.73 a	15.39 ± 0.97 b	17.89 ± 0.34 a	16.51 ± 0.93 a	14.24 ± 0.48 b	15.97 ± 1.14 a	16.01 ± 1.21 a	14.79 ± 0.5 b
平均 Avg. (M ₁)	15.19 ± 0.79 a	13.96 ± 0.61 ab	13.49 ± 0.82 b	13.83 ± 0.92 a	13.21 ± 0.39 a	13.30 ± 1.0 a	12.91 ± 0.07 b	14.07 ± 0.92 a	14.33 ± 1.02 a	13.97 ± 1.15 a	13.75 ± 0.47 a	13.71 ± 0.55 a
孕穗期	8.64 ± 0.51 a	7.78 ± 0.32 a	8.78 ± 0.89 a	8.96 ± 0.68 a	8.17 ± 0.54 a	8.51 ± 1.05 a	9.11 ± 0.79 a	8.90 ± 0.49 a	9.07 ± 0.24 a	8.91 ± 0.24 a	8.28 ± 0.57 a	8.78 ± 0.29 a
Booting stage	9.62 ± 0.74 a	9.35 ± 0.25 a	8.95 ± 0.47 a	9.78 ± 0.34 a	8.38 ± 0.07 a	9.05 ± 0.34 a	7.75 ± 0.21 a	8.30 ± 0.57 a	8.31 ± 1.02 a	9.04 ± 1.12 a	8.68 ± 0.58 a	8.77 ± 0.41 a
平均 Avg. (M ₁)	7.89 ± 0.68 a	7.91 ± 0.74 a	8.67 ± 1.08 a	7.83 ± 0.20 a	8.55 ± 0.09 a	8.99 ± 0.11 a	8.66 ± 0.72 a	9.13 ± 1.02 a	9.29 ± 0.86 a	8.13 ± 0.46 a	8.53 ± 0.63 a	8.98 ± 0.31 a
成熟期	4.22 ± 0.38 a	4.41 ± 0.19 a	3.98 ± 0.51 a	4.92 ± 0.07 a	4.06 ± 0.89 a	4.17 ± 0.70 a	3.19 ± 0.95 b	4.38 ± 0.54 ab	4.80 ± 0.19 a	4.11 ± 0.87 a	4.28 ± 0.19 a	4.32 ± 0.43 a
Maturity stage	4.83 ± 0.12 a	4.52 ± 0.22 a	3.54 ± 0.17 a	3.51 ± 0.29 a	4.02 ± 0.44 a	4.47 ± 0.13 a	3.75 ± 0.57 a	3.43 ± 0.39 a	4.52 ± 0.22 a	4.03 ± 0.69 a	3.99 ± 0.55 a	4.18 ± 0.54 a
平均 Avg. (M ₁)	4.13 ± 0.33 a	2.95 ± 0.49 b	3.35 ± 0.61 ab	3.56 ± 0.58 a	3.86 ± 0.05 a	3.27 ± 0.05 a	3.22 ± 0.05 a	3.97 ± 0.80 a	3.34 ± 0.01 a	3.64 ± 0.46 a	3.59 ± 0.56 a	3.32 ± 0.04 a

注 (Note): M₁—不同生育期同一施肥处理相同叶层叶片表现自由空间平均值 Means the average AFS of leaf at the same layer of canopy with the same N fertilization during different growth stages; M₂—不同生育期同一品种相同叶层叶片表现自由空间平均值 Means the average AFS of leaf at the same layer of canopy with the same variety during different growth stages; U—上层叶 Upper leaf; M—中层叶 Middle leaf; L—下层叶 Lower leaf. 同行不同字母表示差异达到 0.05 显著水平 Different letters in a row mean the significance at 0.05 level.

表 2 不同叶层叶片生物量和全氮含量大小差异变化
Table 2 Leaf biomass and total nitrogen content at different layers of canopy

项目	拔节期 Jointing stage			孕穗期 Booting stage			成熟期 Maturity stage		
	U	M	L	U	M	L	U	M	L
N0 生物量 (g) Biomass	6.83 ± 0.48 a	5.88 ± 0.57 b	3.84 ± 0.66 c	4.43 ± 1.03 b	6.82 ± 1.24 a	6.08 ± 1.22 a	3.25 ± 0.57 b	4.54 ± 0.95 ab	5.11 ± 0.91 a
全氮 (%) Total N	0.73 ± 0.11 a	0.62 ± 0.09 a	0.69 ± 0.16 a	0.79 ± 0.37 a	0.31 ± 0.05 b	0.32 ± 0.05 c	0.53 ± 0.07 a	0.30 ± 0.09 b	0.31 ± 0.02 b
N1 生物量 (g) Biomass	7.43 ± 1.03 a	5.23 ± 1.97 b	3.22 ± 1.65 c	4.65 ± 0.58 b	6.16 ± 0.98 a	5.05 ± 1.20 b	3.31 ± 0.54 a	3.82 ± 0.98 a	4.16 ± 0.72 a
全氮 (%) Total N	1.09 ± 0.09 a	0.97 ± 0.10 a	1.04 ± 0.05 a	1.11 ± 0.06 a	1.06 ± 0.05 a	0.92 ± 0.08 a	0.85 ± 0.11 a	0.75 ± 0.09 a	0.71 ± 0.24 a
N2 生物量 (g) Biomass	7.06 ± 0.52 a	5.67 ± 1.31 b	3.67 ± 1.32 c	5.39 ± 0.41 a	5.45 ± 0.77 a	3.02 ± 1.05 b	3.16 ± 0.44 b	5.11 ± 0.56 a	6.07 ± 0.16 a
全氮 (%) Total N	1.39 ± 0.09 a	1.24 ± 0.11 a	1.19 ± 0.12 a	1.06 ± 0.12 a	1.08 ± 0.04 a	0.96 ± 0.09 a	0.81 ± 0.16 a	0.72 ± 0.09 a	0.57 ± 0.09 a
S9 生物量 (g) Biomass	7.51 ± 1.02 a	6.58 ± 0.95 b	4.43 ± 0.89 c	4.72 ± 1.08 b	6.31 ± 0.45 a	5.01 ± 1.05 b	2.91 ± 0.42 b	3.94 ± 1.07 ab	4.43 ± 0.32 a
全氮 (%) Total N	1.14 ± 0.26 a	1.03 ± 0.27 a	0.95 ± 0.34 a	0.86 ± 0.33 a	0.85 ± 0.34 a	0.72 ± 0.27 a	0.76 ± 0.22 a	0.56 ± 0.29 a	0.51 ± 0.16 a
N108 生物量 (g) Biomass	6.97 ± 0.25 a	4.85 ± 1.21 b	2.81 ± 1.09 c	4.97 ± 0.66 b	6.42 ± 1.08 a	4.57 ± 0.99 b	3.65 ± 0.29 b	4.95 ± 0.37 ab	5.37 ± 0.68 a
全氮 (%) Total N	0.98 ± 0.29 a	0.82 ± 0.25 a	0.96 ± 0.17 a	1.02 ± 0.19 a	0.87 ± 0.25 a	0.73 ± 0.32 a	0.62 ± 0.12 a	0.55 ± 0.18 a	0.43 ± 0.09 a
S902 生物量 (g) Biomass	6.82 ± 0.62 a	5.46 ± 1.03 ab	3.52 ± 1.06 b	4.77 ± 0.51 ab	5.71 ± 0.82 a	4.56 ± 0.75 b	3.17 ± 0.49 b	4.59 ± 0.71 ab	5.53 ± 0.69 a
全氮 (%) Total N	1.08 ± 0.32 a	0.97 ± 0.29 a	1.01 ± 0.19 a	1.08 ± 0.22 a	0.91 ± 0.29 a	0.77 ± 0.36 a	0.81 ± 0.17 a	0.67 ± 0.21 a	0.65 ± 0.31 a

注 (Note): 同行同一生育期数据后不同字母表示差异达 0.05 显著水平 Values followed by different letters in the same row at different growth stages mean significant at 0.05 level.

失养分的主要通道之一。一般表现自由空间为5%~20%^[31]。本试验结果与之基本一致,叶片表现自由空间变化在3%~17%之间,除成熟期大部分在5%以上。随生育期推进,叶片表现自由空间逐渐降低。拔节期是冠层与环境进行气体交换的活跃期,同化所需交换物质最多,自由空间相对较大;而成熟期主要以体内物质再转移为主,自由空间相对减少。不同生育期自由空间的这种变化规律,显然与作物自身生长发育特点相适应。

不同施氮水平下和不同叶层间叶片表现自由空间均存在显著差异,施氮处理明显高于不施氮处理。另外,在本试验条件下,施氮后叶片全氮含量显著增加;相关分析表明,叶片全氮与叶片自由空间存在极显著正相关,相关系数为0.9481。这说明植物冠层叶片表现自由空间大小除随生育期发生变化外,介质氮素营养和植物本身营养浓度的变化对其也有影响。无论施氮是否充足,植株不同层次叶片间氮素营养竞争始终存在。在生育中后期,下层叶片氮素向中上层幼嫩叶片转移,上中层叶片间氮素含量梯度变小,而中下层叶片间梯度进一步增大,从而导致不同叶层叶片表现自由空间不同。不同品种间叶片表现自由空间差异显著,其差异与不同玉米株型结构有关。在本试验条件下,紧凑型品种陕单902植株叶片表现自由空间较大,其次是中间型品种农大108和平展型品种陕单9号。但平展型品种各生育期不同叶层间叶片表现自由空间差异较小,紧凑型品种差异最大,说明叶片表现自由空间大小受植物本身基因型和株型结构控制;除成熟期品种与施氮对叶片表现自由空间影响的交互作用不显著外,在各生育期,品种与施氮水平间对叶片自由空间、生物量和叶片全氮含量的影响均存在显著的交互作用。

有研究表明,小麦不同器官的自由空间大小受温度的影响,以25℃条件下小麦器官的自由空间最大^[29]。本研究初步探索了不同施氮水平下不同株型玉米品种不同冠层叶片表现自由空间的差异及随生育期的动态变化,植物冠层叶片表现自由空间大小除受遗传特性影响外,植物本身营养浓度和介质氮素营养水平不同,表现自由空间也存在差异。而且可以肯定的是在研究和评价植物叶片表现自由空间时,不仅要考虑植物遗传特征,还需要考虑植物生育期、叶位及氮素营养水平。但是,本研究结果仅探讨了植物内在因子和外界介质营养对自由空间的影响,关于其它环境因子如温度、降雨等对自由空间的

影响以及自由空间在冠层养分循环和养分流失中的重要作用,尚待进一步研究。

参考文献:

- [1] Prescott C E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling [J]. *Tree Physiol.*, 2002, 22: 1193-1200.
- [2] Lin T C, Hamburg S P, Hsia Y J *et al.* Base ions leaching from the canopy of a subtropical rainforest in northeastern Taiwan [J]. *Can. J. For. Res.*, 2001, 31: 1156-1163.
- [3] 李世清,赵琳,邵明安. 植物冠层与大气氮交换研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2004, 24(11): 2154-2162.
Li S Q, Zhao L, Shao M A. Ammonia exchanges between plant canopy and the atmosphere - a review [J]. *Acta Bot. Boriearoccid. Sin.*, 2004, 24(11): 2154-2162.
- [4] 李生秀,李宗让,田霄鸿,等. 植物地上部分氮素的挥发损失 [J]. *植物营养与肥料学报*, 1995, 1(2): 18-25.
Li S X, Li Z R, Tian X H *et al.* Nitrogen loss from above-ground plants by volatilization [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 1995, 1(2): 18-25.
- [5] Tukey H B Jr. The leaching of substances from plants [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1970, 21: 305-324.
- [6] Leonardi S, Fluckiger W. Effect of cation leaching on mineral cycling and transpiration: Investigations with beech seedlings, *Fagus sylvatica* L [J]. *New Phytol.*, 1989, 111: 173-179.
- [7] 刘华山,曾涛,韩锦峰,等. 淋溶对烟草叶片中钾素外排的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(2): 183.
Liu H S, Zeng T, Han J F *et al.* Effect of leaching on K⁺ loss from tobacco leaf [J]. *Plant Physiol. Commun.*, 2005, 41(2): 183.
- [8] Fairfax J A W, Lepp N W. Effect of simulated acid rain on cation loss from leaves [J]. *Nature*, 1975, 255: 324-325.
- [9] Barnabas A D. Apoplastic tracer studies in the leaves of a seagrass I. Pathway through epidermal and mesophyll tissues [J]. *Aquat. Bot.*, 1988, 32(1-2): 63-77.
- [10] Barnabas A D. Apoplastic tracer studies in the leaves of a seagrass. II. Pathway into leaf veins [J]. *Aquat. Bot.*, 1989, 35(3-4): 375-386.
- [11] 唐鸿寿. 酸沉降对柳州主要乔灌木影响的研究 [J]. *生态学报*, 1996, 16(6): 640-644.
Tang H S. Effects of acid deposition on trees and shrubs in Liuzhou [J]. *Acta Ecol. Sin.*, 1996, 16(6): 640-644.
- [12] Gjengedal E. Effects of acidification on foliar leaching and retranslocation of metals vascular plants [J]. *Water Air Soil Poll.*, 1996, 86(1): 22-34.
- [14] 王醇儒,罗仲全,赵仕远. 西双版纳地区降雨和橡胶林内雨养分含量的初步研究 [J]. *生态学报*, 1984, 4(3): 259-266.
Wang C R, Luo Z Q, Zhao S Y. A preliminary study on the content of nutrients in the rainfall and the throughfall in Xishuanbanna hevea [J]. *Acta Ecol. Sin.*, 1984, 4(3): 259-266.
- [15] Mattsson M, Schjoerring J K. Senescence-induced changes in apoplastic and bulk tissue ammonia concentrations of ryegrass leaves [J]. *New Phytol.*, 2003, 160(3): 489-499.
- [16] 李春俭,张福锁. 高等植物物质外体的作用 [J]. *世界农业*, 1997(7): 35-36.
Li C J, Zhang F S. The function of apoplast for plant [J]. *World Agric.*, 1997, (7): 35-36.
- [17] Speer M, Werner M K. Ion relations of symplastic and apoplastic

- space in leaves from *Spinacia oleracea* L. and *Pism sativm* L. under salinity[J]. *Plant Physiol.*, 1991, 97: 990-997.
- [18] 董树亭,胡昌浩,岳寿松,等. 夏玉米群体光合速率特性及其与冠层结构的关系[J]. *植物生态学报*,1992,16(4): 22-28.
Dong S T, Hu C H, Yu S S *et al.* The characteristics of canopy photosynthesis of summer corn and its relation with canopy structure and ecological conditions [J]. *J. Plant Ecol.*, 1992, 16(4): 22-28.
- [19] 于强,王天铎,孙菽芬,等. 玉米株型与冠层光合作用的数学模拟研究[J]. *作物学报*,1998,24(3): 272-279.
Yu Q, Wang T D, Sun S F *et al.* A mathematical study on crop architecture and canopy photosynthesis[J]. *Acta Agron. Sin.*, 1998, 24(3): 272-279.
- [20] 马韞韬,郭焱,李保国. 应用三维数字仪对玉米植株叶片方位分布的研究[J]. *作物学报*,2006,32(6): 791-98.
Ma Y T, Guo Y, Li B G. Azimuthal distribution of maize plant leaves determined by 3d digitizer[J]. *Acta Agron. Sin.*, 2006, 32(6): 791-98.
- [21] 王磊,白由路. 不同氮处理春玉米叶片光谱反射率与叶片全氮和叶绿素含量的相关研究[J]. *中国农业科学*,2005,38(11): 2268-2276.
Wang L, Bai Y L. Correlation between corn leaf spectral reflectance and leaf total nitrogen and chlorophyll content under different nitrogen level [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2005, 38(11): 2268-2276.
- [22] 庄克章,郭新宇,王纪华,等. 作物冠层中叶片氮素垂直分布研究进展[J]. *玉米科学*,2006,14(2): 104-107,129.
Zhuang K Z, Guo X Y, Wang J H *et al.* Development of leaf nitrogen vertical distribution in crop canopy research[J]. *J. Maize Sci.*, 2006, 14(2): 104-107, 129.
- [23] 谭昌伟,王纪华,黄文江,等. 不同氮素水平下夏玉米冠层辐射特征的研究[J]. *南京农业大学学报*,2005,28(2): 12-16.
Tan C W, Wang J H, Huang W J *et al.* Influence of different nitrogen level on characteristic of summer corn canopy light radiation [J]. *J. Nanjing Agric. Univ.*, 2005, 28(2): 12-16.
- [24] 徐祥玉,张敏敏,翟丙年,等. 夏玉米氮效率基因型差异研究[J]. *植物营养与肥料学报*,2006,12(4): 495-499.
Xu X Y, Zhang M M, Zhai B N *et al.* Genotypic variation in nitrogen use efficiency in summer maize [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2006, 12(4): 495-499.
- [25] 易镇邪,王璞,张红芳,等. 氮肥类型与施用量对华北平原夏玉米源库关系的影响[J]. *植物营养与肥料学报*,2006,12(3): 294-300.
Yi Z X, Wang P, Zhang H F *et al.* Effects of type and application rate of nitrogen fertilizer on source-sink relationship in summer maize in North China Plain[J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2006, 12(3): 294-300.
- [26] 蒋海荣,王纪华,谢瑞芝,等. 玉米叶片纤维素含量与冠层光谱特征的研究[J]. *农业工程学报*,2005,21(10): 5-8.
Jiang H R, Wang J H, Xie R Z *et al.* Canopy spectral reflectance in relation to the leaf cellulose content at different vertical layers of maize plants[J]. *Trans. CSAE*, 2005, 21(10): 5-8.
- [27] 郭焱,李保国. 玉米冠层的数学描述与三维重建研究[J]. *应用生态学报*,1999,10(1): 39-41.
Guo Y, Li B G. Mathematical description and three-dimensional reconstruction of maize canopy [J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1999, 10(1): 39-41.
- [28] 何念祖,孟赐福. *植物营养原理*[M]. 上海:上海科技出版社,1987. 11-12.
He N Z, Meng C F. *Theory of plant nutrition* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1987. 11-12.
- [29] 崔秀珍,吴国梁. 小麦不同器官表观自由空间的比较[J]. *河南职业技术学院学报*,2004,32(1): 5-8.
Cui X Z, Wu G L. Contrast among different wheat organs free spaces [J]. *J. Hennan Vocat. - Techn. Teach. Coll.*, 2004, 32(1): 5-8.
- [30] 鲍士旦. *土壤农化分析*[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
Bao S D. *Methods of soil and agricultural chemistry analysis*[J]. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- [31] 曹仪植,宋占午. *植物生理学*[M]. 兰州:兰州大学出版社,1994. 90.
Cao Y Z, Song Z W. *Plant physiology* [M]. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1994. 90.