

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.23058

吉林省不同年代玉米品种光合生理特性对施氮量的响应

曹玉军 刘志铭 兰天娇 刘小丹 魏雯雯 姚凡云 吕艳杰 王立春
王永军*

吉林省农业科学院农业资源与环境研究所 / 农业农村部作物生理生态与耕作重点实验室, 吉林长春 130033

摘要: 明确吉林省不同年代玉米品种产量、叶片氮含量与光合特性对不同氮素用量的响应趋势, 对东北地区玉米高产品种选育具有重要的实践意义。本研究以 20 世纪 70 年代以来吉林省大面积推广应用的 6 个代表性品种为研究对象(1970s: 吉单 101、中单 2 号; 1990s: 四单 19、吉单 159; 2010s: 先玉 335 和农华 101), 在大田条件下共设置 4 个氮素水平(0、125、250 和 375 kg hm⁻²), 分析了氮素施用量对不同年代玉米品种产量、叶片氮含量及光合特征参数等的影响。结果表明, 所有氮水平下玉米籽粒产量均随品种更替而提高, 现代品种在较高氮水平下(250 kg hm⁻²)产量优势更明显, 各处理产量的提高主要是单穗粒数和粒重同时增加的结果。当施氮量不高于 250 kg hm⁻² 时, 各年代玉米品种穗位叶净光合速率(P_n)均随施氮量增加而提高, 现代品种显著高于老品种, 当施氮量为 375 kg hm⁻² 时 P_n 均显著降低, 降低幅度表现为老品种高于现代品种。而吐丝至蜡熟期, P_n 降低幅度随施氮量增加和品种更替而减小。玉米光补偿点、暗呼吸速率在不同时期均表现为 2010s 最高、1990s 次之、1970s 最低, 其中 2010s 品种的光补偿点比 1990s、1970s 品种平均分别提高 9.72%、27.84%, 暗呼吸速率平均提高 7.82%、32.98%。各年代品种比叶重(specific leaf weight, SLW)随施氮量增加而提高, 同一施氮量下 SLW 表现为随品种更替而降低。不同品种叶片单位面积氮含量(N_{area})均随施氮量增加而提高, 不施氮处理老品种显著降低, 施氮处理品种间无显著差异。相关分析表明, P_n 与 SLW 呈显著正相关关系, 而 P_n 与 N_{area} 之间关系可用二次曲线方程拟合, P_n 随 N_{area} 增加出现转折的 N_{area} 值为 1.57 g m⁻²。不同年代品种的光合氮利用效率(PNUE)均随施氮量增加而降低, 而较高氮水平下(250 kg hm⁻²) PNUE 随品种更替而显著提高。综上, 在较高氮水平下现代玉米品种比老品种显著增产主要归因于其 P_n 和 PNUE 的提高, 而 P_n 和 PNUE 的提高又与比叶重(SLM)、叶片 N 含量(N_{mass} 、 N_{area})等性状密切相关, 推荐在玉米品种选育过程中参考。

关键词: 品种改良; 施氮量; 光合特性; 比叶重; 叶片含氮量; 产量

Responses of photosynthetic physiological characteristics of maize varieties released in different decades to nitrogen application rate in Jilin province

CAO Yu-Jun, LIU Zhi-Ming, LAN Tian-Jiao, LIU Xiao-Dan, WEI Wen-Wen, YAO Fan-Yun, LYU Yan-Jie, WANG Li-Chun, and WANG Yong-Jun*

Institute of Agricultural Resources and Environment, Jilin Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Eco-physiology and Farming System in the Northeastern, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changchun 130033, Jilin, China

Abstract: It is of great practical significance to clarify the response trend of yield, leaf nitrogen content, and photosynthetic characteristics of maize varieties released in different years in Jilin province to different nitrogen levels for the breeding of high-yield

本研究由财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-02-19), 吉林省科技发展计划项目(20220404007NC)和吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017ZY015)资助。

This study was supported by the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-02-19), the Science and Technology Development Plan Project of Jilin Province (20220404007NC), and the Agricultural Science and Technology Innovation Project of Jilin Province (CXGC2017ZY015).

* 通信作者(Corresponding author): 王永军, E-mail: yjwang2004@126.com

第一作者联系方式: E-mail: caoyujun828@163.com

Received (收稿日期): 2022-08-24; Accepted (接受日期): 2023-02-10; Published online (网络出版日期): 2023-02-22.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail//11.1809.S.20230221.1637.002.html>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

maize varieties in Northeast China. In this study, six representative varieties popularized and applied in Jilin province since 1970s were used as the materials (1970s: JD101, ZD2; 1990s: SD19, JD159; 2010s: XY335, NH101). Field experiments with four nitrogen levels (0, 125, 250, and 375 kg hm⁻²) were set up to analyze the effects of nitrogen application on the yield, leaf nitrogen content, and photosynthetic characteristic parameters of maize varieties released in different decades. The results showed that maize grain yield under all nitrogen levels increased with the replacement of varieties, and the yield advantage of modern varieties was more obvious under high nitrogen levels. The increase of grain yield under different treatments was mainly due to the simultaneous increase of kernel numbers per ear and kernel weight. The net photosynthetic rate (P_n) of ear leaf increased with the increase of nitrogen application rate at no more than 250 kg hm⁻², and the P_n of modern varieties was significantly higher than that of old varieties. When the nitrogen application rate was 375 kg hm⁻², P_n decreased significantly, and the degree of reduction showed that the old varieties were higher than the modern varieties. From silking to dough stage, the decrease of P_n decreased with the increase of nitrogen application and varieties evolution. The light compensation point and dark respiration rate of maize were the highest in 2010s, the second in 1990s and the lowest in 1970s at different stages. Compared with 1990s and 1970s, the light compensation point of maize in 2010s increased by 9.72% and 27.84% on average, and the dark respiration rate increased by 7.82% and 32.98% on average. The specific leaf weight (SLW) of varieties increased with the increase of nitrogen application rate, but SLW decreased with the evolution of varieties under the same nitrogen application rate. The leaf nitrogen content per unit area (N_{area}) of different varieties increased with the increase of nitrogen application rate, but it was significantly decreased in the old cultivars without nitrogen application, and there was no significant difference among the cultivars treated with nitrogen application rate. The correlation analysis showed that there was a significant positive linear correlation between P_n and SLW, and the relationship between P_n and N_{area} can be fitted by the quadratic equation, the N_{area} value of P_n turning with the increase of N_{area} was 1.57 g m⁻². The photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of all varieties decreased with the increase of nitrogen application rate, while the PNUE of cultivars at higher nitrogen levels (≥ 250 kg hm⁻²) increased significantly with the evolution of varieties. Thus, compared with the old varieties, the modern varieties were more beneficial to yield improvement in the higher nitrogen levels (≥ 250 kg hm⁻²), which was mainly attributed to the higher P_n and PNUE of the modern varieties, while the increase of P_n and PNUE was closely related to the specific leaf weight (SLM), leaf N content (N_{mass} , N_{area}), and other characters, which was recommended for reference in the breeding process of maize varieties.

Keywords: genetic improvement; nitrogen application rate; photosynthetic characteristics; specific leaf weight; nitrogen content of leaves; yield

玉米是吉林省的第一大粮食作物。近年来,吉林省玉米产量大幅度增加,主要归功于品种改良和栽培技术的改进,其中品种改良对产量增益的贡献率达到52%^[1]。在品种改良过程中,其农艺性状和生理性状均发生了相应变化^[2]。史新海等^[3]研究表明,我国不同年代玉米品种更替中,对产量贡献最大的是单位面积总粒数,其数量增加是由于株型紧凑,种植密度大幅增加的结果。而Yan等^[4]研究表明,当代玉米品种在高密度下产量提高的主要原因是生育后期叶绿素含量较高,光合作用时间较长,从而使得千粒重显著增加。在根系方面,随品种更替,根系形态构型逐渐优化,根系活性逐渐增强,根系对低氮和干旱等胁迫的抗性也显著增强^[5]。在物质生产分配方面,老品种干物质从茎秆向籽粒转运较多,新品种则依赖开花后较强的同化能力^[6]。而玉米单产提高过程中肥料的投入也发挥了重要的作用,其中氮素尤为重要,它是构成植物光合器官关键的营养元素,在植物的光合作用中发挥着至关重要的作用,玉米营养生长阶段器官建成、花后籽粒灌浆及最终产量形成均与氮素供应有着密切关系^[7]。氮素亏缺增大了老品种叶片叶绿素和可溶性蛋白质的降

低速率,使老品种的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)活性显著低于新品种,而充足的氮素供应显著提高了新品种生育后期的光化学效率和净光合速率^[8]。

光合作用参数中最重要的是光合速率,其高低受叶片结构特征和生物化学组成影响,其中比叶重(单位叶面积叶片重, specific leaf weight, SLW)和叶片氮含量(包括单位叶面积氮含量和单位叶质量氮含量)是决定光合能力的两个重要因素^[9-10]。SLW 较高的叶片通常具有较高的单位面积叶绿素浓度,比较薄的叶片具有更长的光合持续期,更强的光合能力^[11]。近年的研究结果显示,SLW 与植物单位叶面积的光合能力之间相关性不明显,而是随着SLW 的增加,单位叶片干物质的最大光合能力呈降低的变化趋势^[12-13]。在某种意义上SLW 决定着植物潜在的生长速率,与植物许多生理过程都有着密切的联系。当环境变化时,植物可以通过SLW 的改变而使生理反应发生改变,最终使植物生长达到最优状态^[14-15]。而玉米品种在遗传改良过程中随着施氮量的变化SLW 如何变化?SLW 的变化是否会引起光合能力的变化?这些都需要进一步研究。

叶片含氮量在冠层内的分布对玉米叶片的光合作用有显著影响, 是冠层光合氮利用率的主要决定因素^[16]。关于叶片光合能力与叶片 N 含量之间的关系前人进行了较多研究。崔菁菁等^[17]研究表明, 随着水稻品种育成年代的推进, 新品种植株叶片氮含量和净光合速率都得到了显著提高, 但二者提高的幅度存在着明显差异。朱启林等^[18]研究表明, 无论单作还是间作玉米叶片单位面积氮含量达到一定阈值后, 光合速率(P_n)随叶片氮含量的增加均不再提高。张彦群等^[19]研究指出小麦施氮增产的内在机理是抽穗后旗叶 P_n 的提高, 且持续期较长, P_n 与比叶重、叶片氮含量之间呈显著的正相关关系。而 Evans^[20]在综述中指出, 小麦旗叶中 N 含量与光合速率之间存在独立相关性, 这种相关性与养分供应、种植年份及生育时期无关, 而与品种特性有关。然而, 随着玉米品种更替, 不同氮素用量下玉米叶片氮含量与光合特性之间的变化关系仍缺乏深入研究。

因此, 本研究以吉林省不同年代的代表性玉米

品种为材料, 对主要生育时期叶片比叶重、叶片氮含量及光合特征参数等进行了测定, 分析不同年代玉米品种叶片氮含量与产量及光合氮利用效率对不同施氮量的响应趋势, 以期明确玉米品种改良过程中玉米叶片氮含量与光合特性的演化规律, 为玉米高产新品种选育提供一定的参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2018—2019 年, 在吉林省农业科学院公主岭院区(43°30'N, 124°48'E)进行, 试验区属温带大陆性季风气候, 雨热同期, 年均降雨量 450~600 mm, 为典型的雨养农业区。试验区年平均气温 4~5℃, 无霜期 120~140 d, 有效积温 2600~3000℃。供试土壤类型为中层黑土, 0~20 cm 耕层土壤含有机质 24.3 g kg⁻¹、全氮 1.60 g kg⁻¹、速效磷 37.8 mg kg⁻¹、速效钾 131.4 mg kg⁻¹、pH 6.5。生育期气象数据(降雨量、平均温度、辐射量)见表 1。

表 1 玉米生长季节气象条件

Table 1 Meteorological conditions during 2018 and 2019 growing period

气象因子 Meteorological factor	2018					2019				
	5 月 May	6 月 Jun.	7 月 Jul.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	5 月 May	6 月 Jun.	7 月 Jul.	8 月 Aug.	9 月 Sep.
降雨量 Precipitation (mm)	63.9	111.4	135.8	198.7	42.1	95.9	99.9	116.7	234.4	52.3
平均气温 Mean air temperature (°C)	17.4	22.5	26.0	22.2	16.0	18.3	20.9	25.1	22.1	18.2
总辐射 Total radiation (MJ m ⁻² d ⁻¹)	543.4	524.8	518.3	411.1	344.6	499.8	502.5	548.3	422.9	389.0

1.2 试验设计

选用 20 世纪 70 年代(1970s)、90 年代(1990s)和当代(2010s) 3 个年代吉林省大面积推广应用的 6 个代表性玉米品种为材料, 每个年代选用 2 个试验品种, 即 1970s 的吉单 101 (JD101)和中单 2 号(ZD2)、1990s 的四单 19 (SD19)和吉单 159 (JD159)、2010s 的先玉 335 (XY335)和农华 101 (NH101), 供试品种由吉林省农业科学院玉米研究所提供玉米品种育成单位、杂交组合等信息详见参考文献[21]。试验采用两因子裂区设计, 其中以氮肥施用量为主区, 不同年代品种为副区, 小区为 4 行区, 7 m 行长, 行距 0.65 m, 小区面积 18.2 m², 重复 2 次。施氮量共设置 4 个处理, 为 0、125、250 和 375 kg hm⁻², 分别用 N₀、N₁、N₂、N₃ 表示, 其中 N₂ 代表当地常规施肥水平。各品种种植密度均为 60,000 株 hm⁻²。2018

年和 2019 年播种日期分别为 4 月 25 日和 4 月 29 日, 收获日期分别为 9 月 26 日和 9 月 30 日。氮肥分 2 次施入, 其中 50%做底肥, 50%拔节期追施, 磷肥(P₂O₅)与钾肥(K₂O)均施 100 kg hm⁻², 做底肥一次性施入, 其他田间管理同一般生产田。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 光合特征参数及光合光响应曲线测定 在玉米吐丝期和蜡熟期, 选取晴朗无风天气的 09:00—12:00, 用 Li-6400 型便携式光合测定系统(Li-COR, 美国)测定玉米穗位叶净光合速率 P_n (μmol m⁻² s⁻¹)、蒸腾速率 T_r (mmol m⁻² s⁻¹)、气孔导度 G_s (mmol m⁻² s⁻¹)和细胞间隙 CO₂ 浓度 C_i (μmol mol⁻¹), 每处理测定 3 株。

于 2019 年的玉米吐丝期和蜡熟期, 选择常规施氮(N₂)条件下, 各年代品种各选 1 株有代表性的植

株, 进行玉米穗位叶片光合速率对光照强度的响应测定。共设定 15 个光强梯度, 分别测定 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、300、200、150、100、50 和 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 测定时叶室 CO_2 浓度设定为 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。运用 Photosyn assistant 软件对测得数值进行分析, 得出表观量子效率(AQE)、饱和光强下的最大净光合速率($P_{n,\max}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)以及暗呼吸速率(Rd)。

1.3.2 比叶重和叶片单位质量含氮量(N_{mass} , g kg^{-1})测定 选取玉米穗位叶片, 避开叶片主叶脉, 用面积 0.785 cm^2 的打孔器, 随机打 10 个叶圆片, 放入烘箱烘至恒重, 用电子天平进行称重, 比叶重(SLW, g m^{-2})=叶圆片干重/圆片面积, 每处理重复 5 次。将用于测定比叶重的叶片和剩余叶片进行烘干, 烘干后粉碎过筛, 用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮, 并用 BüCHI 全自动凯氏定氮仪进行全氮测定。

1.3.3 单位面积氮含量及光合氮利用效率的计算

单位面积氮含量(N_{area} , mg cm^{-2}), 用单位质量叶片氮含量与比叶重的乘积值表示, 即 $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} \times \text{SLW}$; 光合氮利用效率(PNUE)参照文献^[22]计算, 即 $\text{PNUE} = (\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}) = P_n/N_{\text{area}}$

1.3.4 产量及产量构成因素 在生理成熟期, 每个小区选取中间 2 行进行人工收获, 统计有效穗数, 用均值法选取 10 穗, 自然风干后进行考种, 测定穗粒数、百粒重及含水量, 籽粒产量按含水量 14% 进行折算。

1.4 数据处理与统计分析

采用 Microsoft Excel 2016 进行数据处理, 运用 SPSS 19.0 软件进行数据统计分析, 采用单因素方差分析(ANOVA)检验各处理间指标的差异($P < 0.05$), 使用最小显著性差异(LSD)进行多重比较; 采用 SigmaPlot 14.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 产量与叶片主要生理性状的方差分析

如表 2 所示, 籽粒产量、单位质量氮含量、穗位叶净光合速率在氮素处理、不同年代间及各年代品种间均存在显著或极显著的差异, 但年度(2 年试验)及年度与氮素处理、年度与品种、年度与年代(3 个年代)各指标间均无显著的交互作用。因此, 2 年指标测定的结果基本一致, 故本文中除产量用 2 年的数据表示外, 其余未特别标注数据均采用 2 年数据的平均值。

表 2 不同年代玉米品种产量和叶片主要生理性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of grain yield and main physiological characters of maize leaves of varieties in different decades

变异来源 Source of variation	自由度 DF	籽粒产量 Grain yield	比叶重 Specific leaf weight	单位质量氮含量 Leaf nitrogen content per mass	净光合速率 Net photosynthetic rate	叶面积 Leaf area
年度 Year (Y)	1	NS	NS	NS	NS	NS
氮素 Nitrogen (N)	3	277.62**	47.59*	25.17**	36.28**	134.75**
品种 Variety (V)	5	911.39**	NS	29.58*	30.29**	NS
年代 Decade (D)	2	153.83**	NS	NS	111.30**	177.62*
年度×氮素 Y×N	3	NS	NS	NS	NS	NS
年度×品种 Y×V	5	NS	NS	NS	NS	NS
年度×年代 Y×D	2	NS	NS	NS	NS	NS

*和**分别表示在 0.05 和 0.01 概率水平差异显著, NS 表示差异不显著。

* and ** mean significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. NS: not significant.

2.2 不同年代玉米品种产量及产量构成对施氮量的响应特征

由表 3 所示, 不同施氮水平下玉米籽粒产量均随着育种年代的递进而提高, 其中 2010s 品种产量平均分别比 1990s、1970s 提高 5.00%、20.74% (N_0)、1.02%、8.54% (N_1)、9.46%、22.81% (N_2)、10.11%、28.83% (N_3)。各年代玉米品种产量随着施氮量的增加而增加, 均在 N_2 处理时达到最大, 其中 N_1 比 N_0 、

N_2 比 N_1 平均分别增产 60.18%、3.36% (1970s)、42.06%、8.72% (1990s)、37.52%、17.08% (2010s), 继续增施氮肥产量均不同程度降低, 与 N_2 相比, N_3 处理不同年代品种产量降幅平均分别为 6.42% (1970s)、2.00% (1990s)、1.41% (2010s)。不同年代玉米品种干物质积累总量随着氮素用量的增加而提高(N_3 最高), 而干物质总积累量年代间差异规律与籽粒产量基本一致。从产量构成因素分析, 随品种

表 3 不同施氮水平对不同年代玉米品种产量、产量构成及总生物量的影响

Table 3 Effects of different nitrogen rate on yield, yield components, and the total biomass accumulation of maize varieties in different decades

年份 Year	氮素水平 Nitrogen level	年代 Decade	品种 Variety	产量 Yield (t hm ⁻²)	单位面积穗数 Ears per unit area (×10 ⁴ hm ⁻²)	穗粒数 Kernel number per ear	百粒重 100-kernel weight (g)	干物质总积累量 Total biomass accumulation (t hm ⁻²)	收获指数 Harvest index
2018	N ₀	1970s	JD101	6.69 f	5.38 a	382.42 f	32.39 b	12.55 f	0.458 b
			ZD2	7.06 f	5.70 a	375.21 f	33.01 b	13.37 f	0.454 b
		1990s	SD19	7.61 e	5.60 a	400.65 e	33.10 b	14.08 e	0.465 b
			JD159	7.73 e	5.78 a	415.64 e	32.06 b	14.53 e	0.458 b
		2010s	XY335	8.06 e	5.89 a	411.22 e	33.21 b	14.26 e	0.470 b
			NH101	8.09 e	5.90 a	407.35 e	33.69 b	14.58 e	0.477 b
	N ₁	1970s	JD101	10.32 d	5.67 a	533.63 c	33.93 ab	17.93 de	0.495 ab
			ZD2	10.19 d	5.80 a	528.67 c	33.24 ab	18.07 d	0.485 ab
		1990s	SD19	10.52 cd	5.69 a	538.25 bc	34.30 a	18.18 cd	0.498 ab
			JD159	10.72 c	5.70 a	542.14 bc	34.69 a	19.13 cd	0.482 ab
		2010s	XY335	10.84 bc	5.90 a	529.26 c	34.71 ab	18.61 cd	0.478 ab
			NH101	10.92 c	5.79 a	538.54 bc	34.99 ab	18.39 cd	0.487 ab
	N ₂	1970s	JD101	10.53 cd	5.67 a	526.22 c	35.12 a	17.77 de	0.501 ab
			ZD2	10.93 c	5.64 a	540.17 bc	36.04 a	18.39 cd	0.511 a
		1990s	SD19	11.55 b	5.78 a	558.66 b	35.67 a	19.87 bc	0.500 ab
			JD159	11.58 b	5.80 a	560.60 b	35.62 a	19.53 c	0.510 a
		2010s	XY335	13.12 a	6.00 a	609.60 a	35.88 a	21.70 ab	0.520 a
			NH101	12.73 a	5.90 a	598.91 a	36.02 a	21.38 ab	0.512 a
	N ₃	1970s	JD101	9.74 cd	5.45 a	498.61 d	35.50 a	18.01 d	0.465 b
			ZD2	9.54 d	5.30 a	525.55 c	34.98 ab	17.31 de	0.474 b
		1990s	SD19	11.09 b	5.88 a	542.62 bc	35.18 ab	20.47 bc	0.466 b
			JD159	11.23 b	5.90 a	598.93 a	34.59 ab	20.16 b	0.479 ab
		2010s	XY335	12.94 a	5.78 a	588.22 a	36.40 a	22.26 a	0.500 a
			NH101	12.77 a	5.90 a	580.30 a	37.44 a	22.05 ab	0.498 a
2019	N ₀	1970s	JD101	5.59 g	5.40 a	348.74 e	29.68 c	10.59 f	0.454 b
			ZD2	5.87 g	5.65 a	340.65 e	30.24 c	10.93 f	0.462 b
		1990s	SD19	7.38 f	5.50 a	417.55 d	32.12 bc	13.71 e	0.463 b
			JD159	7.47 f	5.65 a	420.60 d	31.14 c	13.67 de	0.470 b
		2010s	XY335	7.83 f	5.70 a	428.93 d	32.03 bc	14.70 de	0.458 b
			NH101	7.72 f	5.55 a	429.55 d	32.11 c	14.16 e	0.469 b
	N ₁	1970s	JD101	9.63 de	5.70 a	524.66 b	32.21 c	17.36 d	0.477 b
			ZD2	10.24 d	5.90 a	531.64 b	32.65 c	18.27 d	0.482 b
		1990s	SD19	10.74 c	5.60 a	555.14 ab	34.56 ab	18.74 cd	0.493 b
			JD159	10.91 c	5.80 a	536.96 b	35.02 ab	19.22 bc	0.488 b
		2010s	XY335	11.01 c	5.95 a	546.54 ab	34.15 b	19.52 b	0.485 b
			NH101	10.82 c	5.70 a	557.25 ab	34.08 b	19.43 bc	0.479 b
	N ₂	1970s	JD101	10.01 de	5.90 a	490.61 c	34.58 ab	17.29 d	0.498 ab
			ZD2	10.27 d	5.80 a	524.62 b	33.74 bc	17.25 d	0.512 a
		1990s	SD19	11.62 b	5.80 a	558.22 a	35.89 ab	19.18 bc	0.521 a
			JD159	11.88 b	5.70 a	576.31 a	36.18 a	19.88 b	0.514 a
		2010s	XY335	12.27 a	5.80 a	581.50 a	36.38 a	20.14 b	0.524 a
			NH101	12.92 a	5.75 a	600.44 a	37.11 a	21.58 a	0.515 a

(续表 3)

年份 Year	氮素水平 Nitrogen level	年代 Decade	品种 Variety	产量 Yield (t hm ⁻²)	单位面积穗数 Ears per unit area (×10 ⁴ hm ⁻²)	穗粒数 Kernel number per ear	百粒重 100-kernel weight (g)	干物质总积累量 Total biomass accumulation (t hm ⁻²)	收获指数 Harvest index
2019	N ₃	1970s	JD101	9.54 de	5.40 a	520.40 b	33.96 b	18.76 c	0.462 b
			ZD2	10.24 d	5.65 a	576.32 a	34.15 b	19.22 bc	0.458 b
		1990s	SD19	11.64 b	5.60 a	568.93 a	36.54 a	20.56 ab	0.487 a
			JD159	11.74 b	5.80 a	560.56 a	36.12 a	21.53 a	0.469 b
		2010s	XY335	12.09 ab	5.70 a	588.91 a	36.01 a	21.21 a	0.490 ab
			NH101	12.52 a	5.85 a	580.34 a	36.58 a	21.54 a	0.500 ab
方差分析 Analysis of variance									
年度	Year (Y)			1.625 ^{ns}	0.785 ^{ns}	2.207 ^{ns}	23.447 [*]	0.584 ^{ns}	0.942 ^{ns}
氮素	Nitrogen (N)			277.621 ^{**}	1.565 ^{ns}	123.640 ^{**}	67.592 ^{**}	187.475 ^{**}	59.799 ^{**}
品种	Variety (V)			911.392 ^{**}	3.478 ^{ns}	146.265 ^{**}	1.163 ^{ns}	29.580 ^{**}	25.173 ^{**}
年代	Decade (D)			153.828 ^{**}	4.574 ^{ns}	45.062 [*]	36.297 ^{**}	111.296 ^{**}	14.986 ^{**}
年度×品种	Y×V			2.784 ^{ns}	1.548 ^{ns}	2.503 ^{ns}	1.829 ^{ns}	0.779 ^{ns}	1.054 ^{ns}
年度×年代	Y×D			0.047 ^{ns}	0.035 ^{ns}	2.035 ^{ns}	2.374 ^{ns}	0.277 ^{ns}	0.763 ^{ns}

同一列中同一年份不同处理间进行比较, 不同字母值表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。*和**分别表示在 0.05 和 0.01 概率水平差异显著, ^{ns} 表示差异不显著。

Values followed by different letters in the same column and in the same year indicate significant difference among the treatments at $P < 0.05$.

* and ** mean significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. ^{ns}: not significant.

更替玉米单位面积有效穗数均无显著差异, 而穗粒数和百粒重呈递增的趋势, 且对施氮量的响应呈显著性差异。在同一氮素用量下 1970s 品种穗粒数均显著低于 1990s 和 2010s, 而品种百粒重年代间差异不显著。玉米收获指数在 N_0 至 N_2 范围内随着施氮量的增加而提高, 但在相同氮素用量下 1990s 的品种与现代品种无明显差异。

2.3 不同年代玉米品种叶片光合参数对施氮量的响应

由图 1 可知, 随着品种年代的推进不同生育时期玉米 P_n 在各施氮水平下均显著提高(吐丝期 N_1 除外), 其中, 吐丝期 2010s 比 1990s、1990s 比 1970s 平均分别提高 6.96%、7.50%; 蜡熟期 2010s 比 1990s、1990s 比 1970s 平均分别提高 10.31%、14.92% (4 个氮水平平均)。吐丝期, 不同年代玉米 P_n 均随施氮量的增加呈先升高后降低的趋势, 在 N_2 水平下达最大值, N_2 比 N_0 、 N_1 、 N_3 分别提高 33.84%、5.17%、4.08% (1970s)、34.59%、16.41%、10.68% (1990s)、24.92%、17.93%、7.34% (2010s); 蜡熟期, 不同年代玉米品种 P_n 均随施氮量的增加呈逐渐增加的趋势, 但 N_3 与 N_2 无显著差异。不同年代玉米品种 C_i 的变化趋势与 P_n 基本相反, 表现为随品种年代推进和施氮量增加呈降低趋势。吐丝期, G_s 在 N_0 、 N_1 、 N_2 水平下随品种年代的推进均显著提高, 其中 2010s 比

1990s、1990s 比 1970s 平均提高 11.14%、10.08%, 而在 N_3 水平下品种年代间无显著差异; 蜡熟期, G_s 在 N_0 、 N_1 水平下年代间差异显著。不同年代玉米 T_r 均随施氮量的增加呈先升高后降低的变化趋势, 而在相同施氮水平下随年代的推进而提高, 变化趋势与 P_n 基本一致。

2.4 不同年代玉米品种光响应曲线的变化特征

由光合-光强响应曲线可知(图 2), 当光照强度低于 $800 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时, 随着光照强度的增加, 不同年代玉米品种 P_n 在 2 个生育时期均迅速提高, 当光强进一步增加时光合速率缓慢提高, 直至光饱和和点时受光抑制的影响光合速率趋于稳定或稍有下降。吐丝期, 当光照强度低于 $600 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时 P_n 表现为随年代的推进呈降低趋势, 当光照强度高于 $600 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时 P_n 则表现为随年代的推进而提高, 说明当代玉米品种对强光的吸收能力增强, 对弱光吸收能力降低。

通过对不同年代玉米叶片的光响应参数分析可知(表 4), 光补偿点、表观量子效率、暗呼吸速率品种年代间均表现为 2010s>1990s>1970s, 其中吐丝期光补偿点 2010s 比 1990s、1990s 比 1970s 分别提高 11.34%、17.39%, 蜡熟期 2010s 比 1990s、1990s 比 1970s 分别提高 7.88%、15.54%; 2 个时期平均暗呼吸速率 2010s 比 1990s、1990s 比 1970s 分别提高了

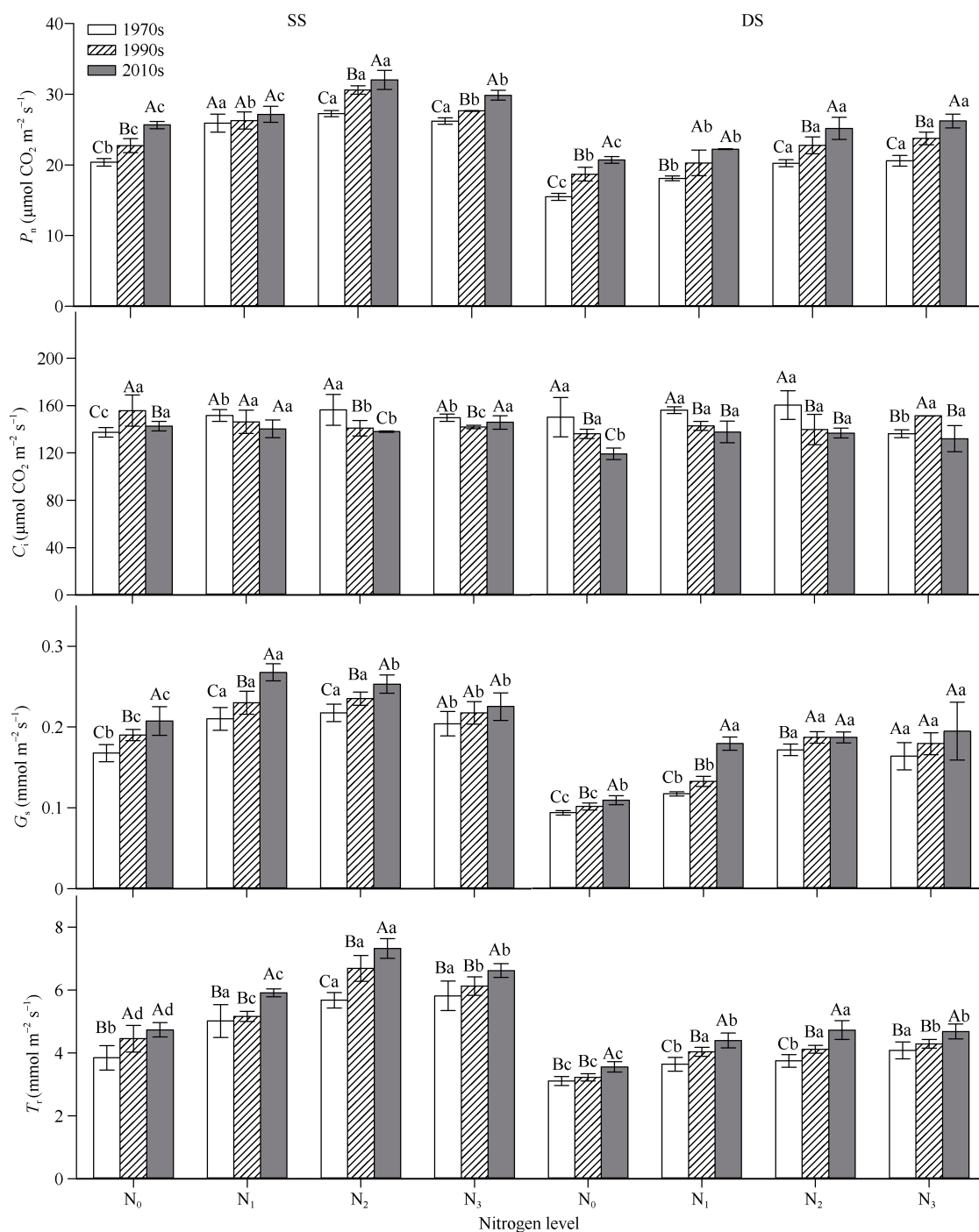


图 1 不同年代玉米品种光合特性对不同施氮水平的响应

Fig. 1 Responses of photosynthesis characteristic of maize varieties in different decades to different nitrogen application levels

SS: 吐丝期; DS: 蜡熟期。柱上不同大写字母代表同一施氮水平下不同年代间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母代表相同年代品种不同氮水平间差异显著 ($P < 0.05$)。

SS: silking stage; DS: dough stage. Different uppercase letters above the bars mean significant difference between the different ages in the same N level at $P < 0.05$. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among the different N levels in the same decade at $P < 0.05$.

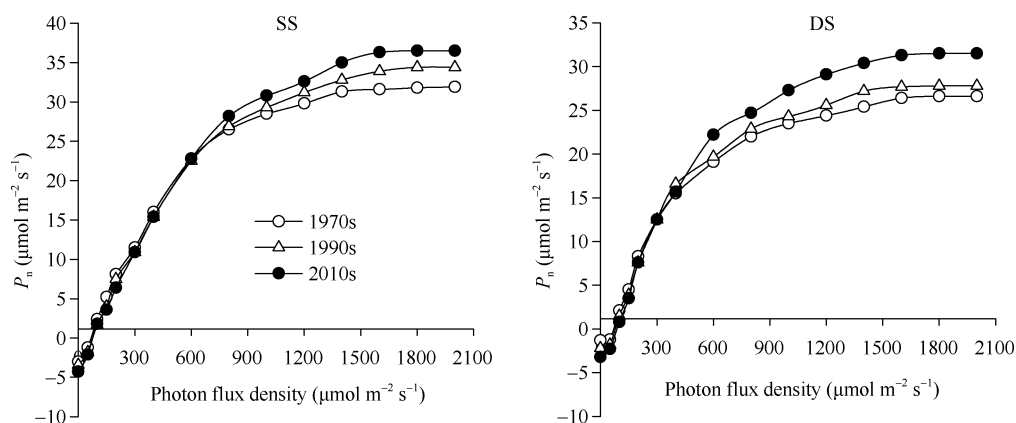


图 2 不同年代玉米品种吐丝期和蜡熟期叶片的光响应曲线

Fig. 2 Light response curves of maize leaves under different decades at silking and dough stages

SS: 吐丝期; DS: 蜡熟期. SS: silking stage; DS: dough stage.

表 4 不同年代玉米品种叶片的光响应参数

Table 4 Light response parameters of maize leaves under different decades

时期 Stage	年代 Decade	AQE (mol mol ⁻¹)	$P_{n,max}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	相关系数 Correlation coefficient
吐丝期 Silking stage	1970s	0.060	31.92	1709.66	62.81	4.08	0.999
	1990s	0.061	34.32	1899.55	73.73	4.84	1.000
	2010s	0.063	36.52	1855.84	82.09	5.36	0.999
蜡熟期 Dough stage	1970s	0.064	23.10	1814.14	56.42	3.59	0.999
	1990s	0.065	24.21	1840.08	65.19	4.62	0.998
	2010s	0.067	26.33	1887.80	70.33	4.84	0.999

AQE: 表观量子效率; $P_{n,max}$: 最大净光合速率; LSP: 光饱和点; LCP: 光补偿点; Rd: 暗呼吸速率。

AQE: apparent quantum yield; $P_{n,max}$: maximum net photosynthetic rate; LSP: light saturation point; LCP: light compensation point; Rd: dark respiration rate.

7.75%和 20.56%，年代间差异均达显著水平，表明当代玉米品种呼吸消耗的光合产物更高，而表观量子效率品种间均无明显差异。

2.5 不同年代玉米品种叶片生理特征对施氮量的响应

如表 4 所示，吐丝期，各年代玉米单株叶面积均随着施氮量增加而显著提高，且在同一施氮量下玉米单株叶面积随着品种年代的推进而提高，除 2010s 品种显著高于 1970s 外，其他年代间无显著差异；蜡熟期，玉米植株叶面积的演变趋势与吐丝期一致，但不同年代玉米叶面积降低的幅度不同，吐丝至蜡熟期单株叶面积平均分别降低了 31.75% (1970s)、28.72% (1990s) 和 25.97% (2010s)。不施氮条件下 SLW 表现为 2010s>1990s>1970s，而在其他氮素施用量下 SLW 两时期均表现为随年代的推进呈降低趋势。吐丝期， N_{mass} 在不同氮素水平下均表

现为 2010s>1990s>1970s，其中在 N_0 、 N_1 水平下 2010s 要显著高于 1970s，而在 N_2 、 N_3 水平下年代间无显著差异。此外，各年代玉米品种 N_{mass} 在 N_0 至 N_2 范围内随着施氮量的增加而显著提高，进一步增施氮肥 N_{mass} 无显著提高；蜡熟期， N_{mass} 各处理均较吐丝期显著降低，除 N_3 处理 N_{mass} 随着年代的推进有所降低外，其他氮素用量下变化趋势与吐丝期基本一致。各年代品种 PNUE 随着施氮量的增加而降低，氮素处理间差异可达显著水平， N_0 比 N_1 、 N_2 、 N_3 两时期平均分别提高了 12.53%、36.52%、64.64% (1970s)、10.09%、28.26%、57.23% (1990s)、6.28%、16.00%、35.59% (2010s)；PNUE 在 N_2 以下时品种年代间无显著差异，在 N_2 及以上时随品种的更替而显著提高，以 N_2 为例，2010s 比 1990s、1970s 分别提高 8.91%、18.02% (吐丝期)，7.16%、18.22% (蜡熟期)。

表 5 不同年代玉米品种叶片生理特征对不同施氮水平的响应
Table 5 Responses of leaf physiological characteristics of maize in different decades to different nitrogen application levels

生育时期 Stage	指标 Index	年代 Decade	氮素水平 Nitrogen level			
			N ₀	N ₁	N ₂	N ₃
吐丝期 Silking stage	单株叶面积	1970s	5219.43±123.3 Bc	6524.62±300.1 Bb	6902.56±276.1 Bb	7742.53±245.9 Aa
	Leaf area per plant (cm ² plant ⁻¹)	1990s	5631.56±266.9 Ad	6692.57±244.3 ABc	7336.94±330.2 ABb	8060.50±500.1 Aa
		2010s	5910.65±437.3 Ac	6972.69±348.6 Ab	7686.31±192.1 Aa	8164.42±3665.2 Aa
	比叶重	1970s	40.24±0.21 Bd	44.99±0.20 Ac	50.00±1.56 Ab	54.82±0.30 Aa
	SLW (g m ⁻²)	1990s	42.84±1.71 ABc	43.86±0.34 Ac	49.46±0.58 ABb	53.49±1.35 Aa
		2010s	43.78±1.13 Ac	43.64±0.15 Ac	46.56±3.04 Bb	51.28±0.89 Aa
	单位质量含氮量	1970s	19.13±0.46 Bc	23.14±1.19 Bb	29.50±1.38 Aa	31.27±0.39 Aa
	N _{mass} (g kg ⁻¹)	1990s	19.81±0.34 ABc	23.62±0.59 Bb	31.59±0.86 Aa	32.45±0.29 Aa
		2010s	20.75±0.43 Ac	25.29±0.37 Ab	31.85±0.20 Aa	32.62±0.21 Aa
	单位面积含氮量	1970s	0.78±0.02 Cd	1.04±0.06 Ac	1.48±0.07 Ab	1.69±0.03 Aa
	N _{area} (g m ⁻²)	1990s	0.85±0.02 Bd	1.06±0.05 Ac	1.53±0.06 Ab	1.74±0.06 Aa
		2010s	0.91±0.00 Ad	1.10±0.02 Ac	1.47±0.11 Ab	1.69±0.04 Aa
蜡熟期 Dough stage	光合氮利用率	1970s	27.83±0.07 Aa	24.10±1.22 Ab	18.53±1.08 Cc	15.52±0.55 Bd
	PNUE (μmol g ⁻¹ N s ⁻¹)	1990s	28.29±0.75 Aa	25.42±0.84 Ab	20.08±0.34 Bb	15.94±0.50 Bb
		2010s	27.15±0.47 Aa	25.77±1.04 Aa	21.87±1.48 Ab	17.72±0.79 Ac
	单株叶面积	1970s	3159.52±157.9 Cc	4656.47±148.9 Ab	4965.56±300.6 Bb	5352.51±106.9 Ba
	Leaf area per plant (cm ² plant ⁻¹)	1990s	3501.79±196.1 Bd	4926.96±200.3 Ac	5225.78±200.1 ABb	5648.82±268.8 Ba
		2010s	4714.35±279.1 Ad	5212.35±225.6 Ac	5785.89±121.3 Ab	6223.25±201.9 Aa
	比叶重	1970s	39.22±1.09 Bc	44.33±0.91 Ab	49.23±2.52 Aa	50.50±3.29 Aa
	SLW (g m ⁻²)	1990s	42.13±0.19 Ab	43.95±1.30 Ab	47.25±0.33 ABa	49.46±1.85 ABa
		2010s	42.79±0.28 Aa	43.77±0.06 Aa	45.93±1.06 Ba	45.56±0.21 Ba
	单位质量含氮量	1970s	16.62±1.09 Bd	19.32±0.58 Bc	21.25±0.29 Bb	27.48±0.01 Aa
	N _{mass} (g kg ⁻¹)	1990s	17.95±1.11 Ad	20.59±0.42 ABc	22.75±0.80 Ab	27.06±1.17 Aa
		2010s	17.84±0.79 Ad	21.70±0.41 Ac	23.60±0.34 Ab	26.42±0.37 Aa
	单位面积含氮量	1970s	0.65±0.02 Cd	0.86±0.01 Bc	1.05±0.02 Ab	1.39±0.03 Aa
	N _{area} (g m ⁻²)	1990s	0.76±0.05 Bd	0.91±0.05 ABc	1.08±0.03 Ab	1.34±0.04 Aa
		2010s	0.83±0.03 Ac	0.94±0.02 Ab	1.08±0.02 Aa	1.20±0.06 Aa
	光合氮利用率	1970s	23.80±2.14 Aa	21.72±0.61 Ab	19.37±1.16 Cc	15.87±0.87 Cd
	PNUE (μmol g ⁻¹ N s ⁻¹)	1990s	24.71±0.86 Aa	22.69±1.33 Ab	21.37±0.68 Bb	18.04±0.82 Bc
		2010s	24.70±1.05 Aa	23.04±1.61 Aab	22.90±1.11 Ab	20.94±0.44 Ac

同一列不同大写字母代表同一施氮水平下不同年代间差异显著($P < 0.05$)，同一行不同小写字母代表相同年代品种不同氮水平间差异显著($P < 0.05$)。

Different uppercase letters mean significant difference between different decades in the same N level at $P < 0.05$. Different lowercase letters indicate significant difference among different N levels in the same decade at $P < 0.05$.

2.6 比叶重、单位面积含氮量与叶片净光合速率、光合氮利用效率的关系

如图 3 所示，叶片比叶重(SLW)与净光合速率(P_n)呈显著的正相关关系($P<0.05$)，而与光合氮利用效率(PNUE)呈极显著的负相关关系($P<0.01$)；单位

面积含氮量(N_{area})与 P_n 之间呈二次曲线关系，拟合方程为 $y = -12.08x^2 + 38.00x - 2.73$ ($R^2=0.598^{**}$)，通过方程估算当 N_{area} 为 1.57 g m^{-2} 时， P_n 达最高值，当 N_{area} 进一步升高， P_n 呈降低趋势，而 N_{area} 与 PNUE 之间同样呈极显著的负相关关系($P<0.01$)。

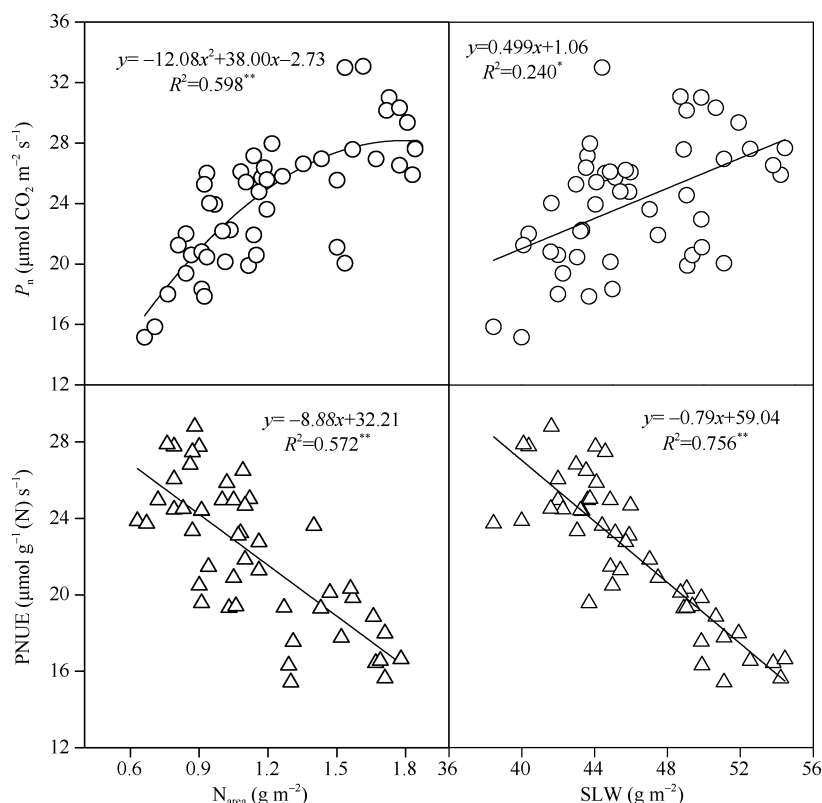


图3 比叶重(SLW)、单位面积含氮量(N_{area})与净光合速率(P_n)、光合氮利用效率(PNUE)的关系

Fig. 3 Relationship between specific leaf weight (SLW), nitrogen content per unit area (N_{area}), net photosynthetic rate (P_n), and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE)

3 讨论

本研究中随着玉米品种更替,所有氮水平下现代玉米品种比老品种具有明显的产量优势。从产量构成因素分析,随品种演进不同施氮水平下玉米产量提高主要是单位面积穗粒数和粒重协同增加的结果。从同化物分配分析,现代玉米品种产量的提高主要是由于总生物量显著提高,而收获指数年代间没有显著的变化。可见,吉林省玉米品种改良过程中生产力的提升是源与库同步改善的结果。进一步分析发现,1970s 玉米品种在较低的氮肥水平下 (125 kg hm^{-2}) 可获得较高的产量,随着氮肥进一步提高玉米产量增加不明显,当施氮量达 375 kg hm^{-2} 时玉米产量显著降低,而 1990s 以后的品种均在常规施氮量下 (250 kg hm^{-2}) 时产量最高,进一步施氮产量无显著变化。表明与老品种相比,现代玉米品种产量对氮肥的响应较为迟钝,这可能是由于现代育种过程中氮肥施用量较高导致现代玉米品种对氮肥的敏感度降低,张仁和等^[23]在陕西省不同年代玉米品种演变的相关研究中也发现,较低氮肥水平下老品种对施氮的增产效应要明显高于现代品种,而

在较高氮肥水平下现代玉米品种的增产效应高于老品种。这表明现代玉米品种产量的提升与施氮水平提高是同步的,现代品种在较高氮水平下更有利于产量的提高。

施氮对作物产量的影响主要由叶片光合作用驱动,较低的 N 素供应下作物叶片 N 含量和光合速率显著降低,关于氮素施用量与玉米叶片 P_n 关系的研究前人做了较多报道^[24],而有关品种演进过程中玉米叶片 P_n 与氮素施用量关系的研究则不多见。本研究中,当施氮量 250 kg hm^{-2} 时,各年代品种 P_n 均随着施氮量的增加而提高,且现代品种显著高于老品种,当施氮量达 375 kg hm^{-2} 时,表现出过量施氮对吐丝期 P_n 有显著降低的作用,但 P_n 降低幅度表现为现代品种低于老品种。这可能正是相同施氮量情况下现代玉米品种比老品种产量更高的原因,而产量与叶片光合速率成正比的研究结果在小麦、大豆等 C_3 作物^[25-26]和玉米、高粱等 C_4 作物中也多见报道^[4,27]。此外,前人研究表明延缓叶片衰老,提高花后玉米叶片光合性能高值持续期有利于粒重的增加^[28]。本研究结果也显示,吐丝期至蜡熟期,玉米 P_n 降低幅度随着氮素用量的增加和品种年代的更替

而减小,表明随着氮素用量的增加现代玉米品种在生育后期仍能保持较高的 P_n 值,从而有利于籽粒充实和产量的提高。植物碳水化合物利用率的增加与二氧化碳浓度升高条件下暗呼吸速率(Rd)的增加有关^[29]。通过光响应曲线我们发现,灌浆期品种 Rd 随着年代的推进而升高,这与 P_n 的变化是一致的。此外,暗呼吸增加与更高的生长速率有关,因为暗呼吸提供 ATP 并将碳水化合物转化为生长所需的碳(C)素。因此,光合作用和呼吸作用高度协调以维持植物生长。这些观察结果均表明,不同年代玉米品种光合能力的提高是籽粒产量提高的关键因素。

比叶重(SLW)是一种重要的叶片结构性状,也是植物生长策略的一个重要指标^[30],对叶片光合作用和植株生长有重要影响。SLW 较高的叶片通常较厚,叶肉组织密度较大,SLW 较低的叶片通常较薄,叶肉组织密度较小,而叶的特性如密度、厚度和化学成分会影响植物的存活和新陈代谢^[31]。作物养分管理对植物叶片特性具有重要作用。对玉米不同叶片特征的田间研究表明,SLW、叶面积指数和叶面积比等指标不同品种间有较大差别,且随着氮、磷施用水平及施用时间的变化而变化^[32-33]。刘涛等^[34]研究表明,冬油菜在供氮不足条件下倾向于减少叶片的伸展,苗期比叶重随着施氮量的增加而降低。而本研究结果显示,不同年代玉米的 SLW 均随氮素施用量的增加而提高,不施氮条件下老品种要显著低于现代品种,而施氮 SLW 均表现为随着年代的推进呈降低的趋势。关于 SLW 与 P_n 的关系前人研究结果有的显示为正相关^[35]、有的显示为负相关^[36]或无相关关系^[37],而本研究结果表明叶片比叶重与净光合速率呈显著的线性正相关关系。叶片氮含量与净光合速率及其他重要光合特性,如羧化能力和电子传递速率等密切相关,较高的叶 N 含量有利于提高叶绿素含量和叶绿体中光合相关酶的活性,进而提高光合速率^[38]。先前研究表明,当氮素供应不充足,小麦叶片含氮量较低时, P_n 随叶片氮含量增加呈线性增加关系,当叶片 N 含量较高且变化范围较广时, P_n 随叶片氮含量增加的速率大大降低, P_n 与 N_{area} 之间呈指数关系,出现转折的 N_{area} 值 1.50 g m^{-2} ^[39]。本研究结果显示,不同年代玉米品种叶片 N_{mass} 、 N_{area} 均随施氮量的增加而提高,较低施氮水平表现为老品种显著降低,而正常或过量施氮量时品种间无显著差异。本研究将所有处理的点放到一起, P_n 与 N_{area} 间的关系可以用二次曲线方程拟合,表明叶

片 N 含量达到一定阈值后, P_n 呈降低趋势, P_n 随 N_{area} 增加出现转折的 N_{area} 值为 1.57 g m^{-2} 。

光合氮利用效率(PNUE)被认为是表征植物叶片生理、形态和适应环境机制的重要指标,通常情况下 PNUE 较高,意味着植物生长较快,生产力较高^[40]。本研究结果表明,不同年代品种的 PNUE 均随施氮量增加而降低,这与朱启林等^[17]在玉米和 Liu 和 Li^[41]在水稻上的研究结果基本一致,主要可能是因为随着氮素施用量的增加 P_n 提高幅度要远低于单位叶面积氮含量的提高幅度,从而导致 PNUE 降低^[42]。此外,植物在低氮胁迫下可通过调节自身氮在光合与非光合器官中的分配,最大限度地提升光合能力,以提高碳同化速率,从而维持自身状态以适应外界胁迫环境^[43]。本研究在不施氮或在较低施氮量时 PNUE 年代间无显著差异,在较高施氮水平下(250 kg hm^{-2}) PNUE 随着品种的更替而显著提高,其中吐丝期和蜡熟期 2010s 品种比 1990s、1970s 品种平均分别提高 8.91%、18.02%和 7.16%、18.22%,这主要是因为氮素施用量超过一定限度后,老品种叶片含氮量过高,导致氮素储存于不直接参与光合的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPc)中,而直接参与光合的 Rubisco 酶活性大大降低,从而使 P_n 降低幅度较大,进而导致高氮下 PNUE 的降低^[32]。可见,在较高氮水平下 P_n 和 PNUE 的提高可能是现代玉米品种产量提高主要原因,对于较高氮条件下,如何在光合酶活性、基因表达层次进一步提高现代玉米品种分 P_n 和 PNUE 值得深入研究。

4 结论

与老品种相比,现代品种在较高氮水平下更有利于产量的提高,这主要归因于较高氮水平下现代品种有更高的 P_n 和 PNUE,而 P_n 和 PNUE 的提高又与比叶重(SLM)、叶片 N 含量(N_{mass} 、 N_{area})等性状密切相关,推荐在玉米品种选育过程中参考。

References

- [1] 慈晓科,张世煌,谢振江,徐家舜,卢振宇,茹高林,张德贵,李新海,谢传晓,白丽,李明顺,董树亭. 1970–2000 年代玉米单交种的遗传产量增益分析方法的比较. 作物学报, 2010, 36: 2185–2190.
- Ci X K, Zhang S H, Xie Z J, Xu J S, Lu Z Y, Ru G L, Zhang D G, Li X H, Xie C X, Bai L, Li M S, Dong S T. Comparison of analysis method of genetic yield gain for the single-cross hybrids released during 1970s–2000s. *Acta Agron Sin*, 2010, 36: 2185–2190 (in Chinese with English abstract).

- [2] Niu X K, Xie R Z, Liu X, Zhang F L, Li S K, Gao S J. Maize yield gains in northeast China in the last six decades. *J Integr Agric*, 2013, 12: 630–637.
- [3] 史新海, 赵格. 山东省紧凑型玉米杂交种主要农艺性状对产量的影响及其演变规律的研究. *玉米科学*, 2003, 11(2): 59–61. Shi X H, Zhao G. Studies on effect of major agronomic characters of maize hybrid on maize yield and its development rule in Shandong Province. *J Maize Sci*, 2003, 11(2): 59–61 (in Chinese with English abstract).
- [4] Yan Y Y, Hou P, Duan F Y, Dai T B, Wang K R, Zhao M, Li S K, Zhou W B. Improving photosynthesis to increase grain yield potential: an analysis of maize hybrids released in different years in China. *Photosynth Res*, 2021, 150: 295–311.
- [5] 牛平平, 穆心愿, 张星, 杨春收, 李潮海. 不同年代玉米品种根系对低氮干旱胁迫的响应分析. *作物学报*, 2015, 41: 1112–1120. Niu P P, Mu X Y, Zhang X, Yang C S, Li C H. Response of roots of maize varieties released in different years to low nitrogen and drought stresses. *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 1112–1120 (in Chinese with English abstract).
- [6] Borrás L, Otegui M E. Maize kernel weight response to post-flowering source-sink ratio. *Crop Sci*, 2001, 41: 1816–1822.
- [7] Yang L F, Yan J J, Cai Z C. Effects of N-applications and photosynthesis of maize (*Zea mays* L.) on soil respiration and its diurnal variation. *Front Agric China*, 2010, 4: 42–49.
- [8] Ding L, Wang K J, Jiang G M, Liu M Z, Niu S L. Post-anthesis changes in photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Field Crops Res*, 2005, 93: 108–115.
- [9] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J Plant Res*, 2004, 117: 481–494.
- [10] Poorter H, Niinemets L, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol*, 2009, 182: 565–588.
- [11] Craufurd P Q, Wheeler R H, Elli R J, Summerfield R J, Williams J H. Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Sci*, 1999, 39: 136–142.
- [12] Niinemets Ü, Sack L. Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg 2006. pp 385–419.
- [13] Hassiotou F, Renton M, Ludwig M, Evanset J R, Veneklaas E J. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *J Exp Bot*, 2010, 61: 3015–3028.
- [14] Diaz S, Lavorel S, Bello de F, Quetier F, Grigulis K, Robson M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 20684–20689.
- [15] Galmés J, Conesa M À, Ochogavía J M, Perdomo J A, Francis D M, Ribascarbó M, Savé R, Flexas J, Medrano H, Cifre J. Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Environ*, 2011, 34: 245–260.
- [16] Gastal F, Lemaire G. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *J Exp Bot*, 2002, 53: 789–799.
- [17] 崔菁菁, 徐克章, 武志海, 陈展宇, 张治安, 吴春胜. 不同年代水稻品种叶片氮含量变化及其与净光合速率的关系. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(7): 70–78. Cui J J, Xu K Z, Wu Z H, Chen Z Y, Zhang Z A, Wu C S. Change of nitrogen content in leaf and its correlation with net photosynthetic rate of rice cultivars in different years. *J Northwest Sci Tech Univ Agric For (Nat Sci Edn)*, 2016, 44(7): 70–78 (in Chinese with English abstract).
- [18] 朱启林, 向蕊, 汤利, 龙光强. 间作对氮调控玉米光合速率和光合氮利用效率的影响. *植物生态学报*, 2018, 42: 672–680. Zhu Q L, Xiang R, Tang L, Long G Q. Effects of intercropping on photosynthetic rate and net photosynthetic nitrogen use efficiency of maize under nitrogen addition. *Acta Phytophysiol Sin*, 2018, 42: 672–680 (in Chinese with English abstract).
- [19] 张彦群, 王建东, 龚时宏, 隋娟. 滴灌条件下冬小麦施氮增产的光合生理响应. *农业工程学报*, 2015, 31(6): 170–177. Zhang Y Q, Wang J D, Gong S H, Sui J. Photosynthetic response of yield enhancement by nitrogen fertilization in winter wheat fields with drip irrigation. *Trans CSAE*, 2015, 31(6): 170–177 (in Chinese with English abstract).
- [20] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78: 9–19.
- [21] 曹玉军, 路明, 都钧, 吕艳杰, 姚凡云, 魏雯雯, 刘志铭, 王虹霏, 刘卓, 王永军. 长期水分亏缺对吉林省不同年代玉米品种光合及物质生产特性的影响. *玉米科学*, 2020, 28(3): 119–126. Cao Y J, Lu M, Du J, Lyu Y J, Yao F Y, Wei W W, Liu Z M, Wang H F, Liu Z, Wang Y J. Effects of long-term water deficit on photosynthesis and dry matter production characteristics of maize varieties released in different eras in Jilin province. *J Maize Sci*, 2020, 28(3): 119–126 (in Chinese with English abstract).
- [22] 李大勇, 陈展宇, 徐克章, 张志安, 武志海, 季平, 张鹏. 不同年代大豆品种叶片氮含量及其与净光合速率的关系. *中国油料作物学报*, 2013, 35(2): 171–178. Li D Y, Chen Z Y, Xu K Z, Zhang Z A, Wu Z H, Ji P, Zhang P. Changes of nitrogen content in leaf and its correlations with net photosynthetic rate of soybean cultivars released in different years. *Chin J Oil Crop Sci*, 2013, 35(2): 171–178 (in Chinese with English abstract).
- [23] 张仁和, 杜伟莉, 郭东伟, 张爱瑛, 胡富亮, 李凤艳, 薛吉全. 陕西省不同年代玉米品种产量和氮效率性状的变化. *作物学报*, 2014, 40: 915–923. Zhang R H, Du W L, Guo W D, Zhang A Y, Hu F L, Li F Y, Xue J Q. Changes of grain yield and nitrogen use efficiency of maize hybrids released in different eras in Shaanxi province. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 915–923 (in Chinese with English abstract).
- [24] 王帅, 韩晓日, 战秀梅, 杨劲峰, 王月, 刘轶飞, 李娜. 氮肥水平对玉米灌浆期穗位叶光合功能的影响. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(2): 280–289. Wang S, Han X R, Zhan X M, Yang J F, Wang Y, Liu Y F, Li N. Effect of nitrogenous fertilizer levels on photosynthetic functions of maize ear leaves at grain filling stage. *J Plant Nutr*, 2014, 20: 280–289 (in Chinese with English abstract).
- [25] Carmo-silva E, Andralojc P J, Scales J C, Driever S M, Mead A. Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield. *J Exp Bot*, 2017, 68: 3473–3486.

- [26] Wells R, Schulze L L, Ashley D A, Boerma H R, Brown R H. Cultivar differences in canopy apparent photosynthesis and their relationship to seed yield in soybeans. *Crop Sci*, 1982, 22: 886–890.
- [27] Peng S, Krieg D R, Girma F S, Girma F S. Leaf photosynthetic rate is correlated with biomass and grain production in grain sorghum lines. *Photosynth Res*, 1991, 28: 1–7.
- [28] Cao Y J, Wang L C, Gu W R, Zhang J H, Wang Y J. Increasing photosynthetic performance and post-silking N uptake by moderate decreasing leaf source of maize under high planting density. *J Integr Agric*, 2021, 20: 494–510.
- [29] Li X, Zhang G Q, Sun B, Zhang S, Zhang Y Q, Liao Y W, Zhou Y H, Xia X J, Shi K, Yu J Q. Stimulated leaf dark respiration in tomato in an elevated carbon dioxide atmosphere. *Sci Rep*, 2013, 3: 3433.
- [30] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159.
- [31] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87: 1733–1743.
- [32] Amanullah. Specific Leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *J Plant Nutr*, 2015, 38: 1694–1708.
- [33] Amanullah, Zakirullah M, Tariq M, Nawab K. Levels and time of phosphorus application influence growth, dry matter partitioning and harvest index in maize. *Pak J Bot*, 2010, 42: 4051–4061.
- [34] 刘涛, 鲁剑巍, 任涛, 李小坤, 丛日环. 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. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22: 518–524.
- Liu T, Lu J W, Ren T, Li X K, Cong R H. Relationship between photosynthetic nitrogen use efficiency and nitrogen allocation in photosynthetic apparatus of winter oilseed rape under different nitrogen levels. *J Plant Nutr*, 2016, 22: 518–524 (in Chinese with English abstract).
- [35] Terashima I, Hanba Y T, Tholen D, Niinemets Ü. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiol*, 2011, 155: 108–116.
- [36] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol*, 2017, 214: 1447–1463.
- [37] Ye M, Peng S B, Li Y. Intraspecific variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency is positively related to photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Photosynthetica*, 2019, 57: 311–319.
- [38] Li D D, Tian M M, Cai J, Jiang D, Cao W X, Dai T B. Effects of low nitrogen supply on relationships between photosynthesis and nitrogen status at different leaf position in wheat seedlings. *Plant Growth Regul*, 2013, 70: 257–263.
- [39] Tambussi E A, Nogués S, Araus J L. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, 2005, 221: 446–458.
- [40] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. *生态学报*, 2007, 27: 171–181.
- Zheng S X, Shang-Guan Z P. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types. *Acta Ecol Sin*, 2007, 27: 171–181 (in Chinese with English abstract).
- [41] Liu X, Li Y. Varietal difference in the correlation between leaf nitrogen content and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) plants is related to specific leaf weight. *J Integr Agric*, 2016, 15: 2002–2011.
- [42] 叶苗. 水稻品种间光合特性的差异及其机理研究. 华中农业大学博士学位论文, 湖北武汉, 2016.
- Ye M. Studies on the Mechanisms of the Varietal Differences in Leaf Photosynthesis in *Oryza sativa* L. PhD Dissertation of Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [43] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Funct Ecol*, 2004, 18: 419–425.