



# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与氮肥互作对玉米花后碳氮代谢及产量的影响

李明<sup>1</sup>, 李迎春<sup>1</sup>, 牛晓光<sup>1</sup>, 马芬<sup>1</sup>, 魏娜<sup>1</sup>, 郝兴宇<sup>2</sup>, 董李冰<sup>1,2</sup>, 郭李萍<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup> 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所/农业农村部农业环境重点实验室, 北京 100081; <sup>2</sup> 山西农业大学农学院, 山西太谷 030801

**摘要:**【目的】研究大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高 (eCO<sub>2</sub>) 及氮肥施用对夏玉米开花吐丝后不同组分碳氮代谢物含量及动态和产量的影响, 为全球气候变化下玉米生理过程及产量形成的变化提供理论支撑, 同时为玉米作物模型调参提供实证数据。【方法】利用自由大气 CO<sub>2</sub> 富集 (FACE) 平台, 以夏玉米品种农大 108 为试验材料开展田间试验。在常规大气 CO<sub>2</sub> 浓度 (aCO<sub>2</sub>, (400 ± 15) μmol·mol<sup>-1</sup>) 和高 CO<sub>2</sub> 浓度 (eCO<sub>2</sub>, (550 ± 20) μmol·mol<sup>-1</sup>) 下分别设置不施氮 (ZN) 和施氮 (CN, 180 kg N·hm<sup>-2</sup>) 2 个氮水平。对夏玉米产量及其构成要素、干物质积累、花后碳代谢物 (可溶性糖、淀粉、总碳) 动态和氮代谢物 (硝态氮, 游离氨基酸、可溶性蛋白、非溶性氮化合物细胞壁氮素和类囊体氮素、总氮) 动态以及碳氮比动态进行监测。【结果】(1) eCO<sub>2</sub> 与施氮对夏玉米生物量积累有一定促进作用, 但对产量及产量构成因素的影响均不显著。(2) eCO<sub>2</sub> 使玉米花后功能叶碳组份中的可溶性糖浓度显著提高, 灌浆后期叶片碳氮比显著提高。(3) eCO<sub>2</sub> 下花后玉米功能叶氮代谢中的必需功能氮组分浓度未受影响, 而一些结构性氮组分浓度有降低, eCO<sub>2</sub> 对功能叶中功能氮组分 (如可溶性蛋白) 的含量没有显著影响; 氮代谢中的简单组分 (如游离氨基酸) 在功能叶中的浓度仅在开花期比 aCO<sub>2</sub> 有显著增加, 后期没有显著影响; 但 eCO<sub>2</sub> 下氮代谢中的非溶性氮组分 (如细胞壁氮素和类囊体氮素) 含量在花后一些时期显著降低。(4) 氮肥施用使玉米从抽雄到灌浆后期功能叶非结构性碳水化合物 (如可溶性糖) 浓度、硝态氮浓度、细胞壁氮素和类囊体氮素含量显著提高; 中等土壤肥力下不施氮处理的功能叶可溶性蛋白含量没有受影响, 但非溶性氮组分 (如类囊体氮和细胞壁氮) 含量降低, 氮素优先满足作物生长必需的可溶性蛋白。(5) eCO<sub>2</sub> 和氮肥交互作用对不同组分碳氮代谢物的影响不同, 体现在不同时期, 主要表现为提高了玉米功能叶简单碳氮组分 (如可溶性糖和硝态氮) 在后期的浓度, 且碳氮比提高; 提高了灌浆初期细胞壁氮素含量, 功能叶总氮浓度仅在灌浆后期表现降低, 其他时期没有显著影响。【结论】eCO<sub>2</sub> 对夏玉米的生物量增加有一定作用, 玉米穗位叶碳氮比在一些时期显著增加, 但对产量无显著影响; eCO<sub>2</sub> 下玉米花后穗位叶非结构性碳水化合物浓度增加, 但总氮和非溶性氮素化合物在花后均发生不同程度降低。在未来大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高为特征之一的气候变化情景下, 合理增施氮肥对促进作物碳氮代谢的协调有一定必要性。

**关键词:** 玉米; CO<sub>2</sub> 浓度升高; 氮肥; 产量; 碳氮代谢

## Effects of Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration and Nitrogen Fertilizer on the Yield of Summer Maize and Carbon and Nitrogen Metabolism After Flowering

LI Ming<sup>1</sup>, LI YingChun<sup>1</sup>, NIU XiaoGuang<sup>1</sup>, MA Fen<sup>1</sup>, WEI Na<sup>1</sup>, HAO XingYu<sup>2</sup>, DONG LiBing<sup>1,2</sup>, GUO LiPing<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory for Agro-Environment, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081; <sup>2</sup>College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi

收稿日期: 2020-09-10; 接受日期: 2020-12-18

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0300301)

联系方式: 李明, E-mail: liming3633@163.com。通信作者郭李萍, E-mail: GuoLiping@caas.cn

**Abstract: 【Objective】** To provide the theoretical support on the mechanism on the sustainable production of maize under future climate change and give suggestions on associate parameter adjustment for crop models, the effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations (eCO<sub>2</sub>) and nitrogen application on the content and dynamics of different carbon and nitrogen metabolites after flowering of summer maize were studied. **【Method】** Based on the free atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) platform, a field experiment was carried out with Nongda 108, a summer maize variety, as the experimental material. Two nitrogen levels (ZN-zero nitrogen and CN-180 kg N·hm<sup>-2</sup>) were set under the ambient atmospheric CO<sub>2</sub> concentration (aCO<sub>2</sub>) of about (400±15) μmol·mol<sup>-1</sup> and high CO<sub>2</sub> concentration of (550±20) μmol·mol<sup>-1</sup>, respectively. The following measurements were monitored in the experiment: the maize yield and its components, accumulation of dry matter, content and dynamics of carbon metabolites, including non-structural carbohydrates (ie. soluble sugar and starch), total carbon and nitrogen metabolites including soluble nitrogen (ie. nitrate nitrogen, free amino acids, and soluble protein), and insoluble nitrogen compounds (ie. cell walls-N, thylakoid-N, and total-N), and the carbon to nitrogen ratio. **【Result】** (1) eCO<sub>2</sub> and nitrogen application could promote the accumulation of biomass of summer maize, however the effects on maize yield and yield components were not significant. (2) Under eCO<sub>2</sub>, the concentration of soluble sugar, one of the components of carbon metabolites, showed significant increase in the functional leaves after the flowering stage, as well as the C/N ration at the late seed-filling stage. (3) Under eCO<sub>2</sub>, the concentration of essential functional N components did not show obvious variation in the functional leaves after the flowering stage, but the content of some structural nitrogen components were decreased: The content of soluble protein, the functional N component, was not affected by eCO<sub>2</sub> in the functional leaves. The concentration of free amino acid, one of the simple N components, only showed increase at the flowering stage and then showed less change at the later growth period compared with that under aCO<sub>2</sub>. However, the content of cell wall-N and thylakoid-N, the non-soluble N components, were significantly decreased at the late period after flowering stage. (4) Nitrogen fertilizer application could increase the concentration of non-structural carbohydrates (soluble sugars) and nitrate-N significantly in functional leaves from tasseling to the later stage of filling, as well as the content of cell wall-N and thylakoid-N. However, the content of soluble protein was not affected in functional leaves without nitrogen application under the medium soil fertility. In comparison, the content of thylakoid-N and cell wall-N showed decrease in the functional leaves in the treatment without nitrogen fertilizer application, implying that nitrogen was usually preferentially supplied for the soluble protein to meet the necessary requirement of crop growth. (5) The interaction function of eCO<sub>2</sub> and nitrogen fertilizer showed difference for varied components of the carbon and nitrogen metabolites, usually exhibited at different stages: combination of N application and eCO<sub>2</sub> improved the concentration of simple carbon and nitrogen components, such as soluble sugars and nitrate nitrogen in the later stage of maize functional leaves, and increased the C/N ration. The content of cell wall nitrogen could be increased at the early stage of grouting for summer maize. For total nitrogen content in functional leaves, it showed decreased only at the later stage of seed filling grouting, and there was no other impact on the total nitrogen at other stages in summer maize growth period. **【Conclusion】** eCO<sub>2</sub> had a certain effect on the biomass increase of summer maize, and the carbon nitrogen ratio of ear to leaf increase significantly in some stages, but had no significant effect on the yield. Under eCO<sub>2</sub>, the content of unstructured carbohydrates in ear leaves increased, but the total nitrogen and insoluble nitrogen compounds decreased to different degrees after flowering. Therefore, it was important to increase nitrogen application level rationally under the future climate change scenarios in which eCO<sub>2</sub> would be one of the characteristics.

**Key words:** maize(*Zea mays* L.); elevated CO<sub>2</sub> concentration; nitrogen fertilizer; production; carbon and nitrogen metabolism

## 0 引言

**【研究意义】** 气候正在以人类能够明显感知到的速度发生着变化。2017 年全球和中国陆地区域大气中的 CO<sub>2</sub> 平均浓度已分别达 (405.5±0.1) μmol·mol<sup>-1</sup> 和 (407.0±0.2) μmol·mol<sup>-1</sup> [1]。根据不同的温室气体排放情景预估, 到 2050 年大气 CO<sub>2</sub> 浓度将达到 450—550 μmol·mol<sup>-1</sup> (IPCC, 2001); 到 21 世纪末, 将增加到约 900 μmol·mol<sup>-1</sup> (IPCC, 2014)。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高 (简称 eCO<sub>2</sub>) 可以通过影响植物的各项生理活

动而影响根、茎、叶等器官的生长发育, 并影响作物的产量 [2]。目前国内外关于 eCO<sub>2</sub> 对植物影响的研究手段主要有控制环境试验 (controlled environment, CE)、开顶式气室 (open-top chambers, OTC) 和自由开放式高浓度 CO<sub>2</sub> 试验 (free-air CO<sub>2</sub> enrichment, FACE) [3], eCO<sub>2</sub> 对作物生长的影响研究方面, 目前主要对 C<sub>3</sub> 植物开展的研究较多。氮素是植物生长发育中所不可或缺并且也是最重要的矿质营养元素, 是植物生长和产量形成的重要限制因子, 在植物的各种生长代谢过程中都起到直接作用。氮素是氨基酸、蛋白

质、叶绿体、细胞核等组份及细胞器的重要组成元素, 根据氮素的存在状态可将含氮化合物分为可溶性含氮化合物(包括氨基酸、硝态氮、可溶性蛋白等)和非溶性氮素化合物(包括细胞壁、类囊体、细胞膜氮素等)两大类<sup>[4]</sup>。碳水化合物是植物光合作用的主要产物, 按其存在形式可分为结构性碳水化合物(SC)和非结构性碳水化合物(NSC)两大类, NSC 是光合碳同化物在植物源库间转运的主要形式, 对植株生理代谢过程和产量形成起直接作用<sup>[5]</sup>。碳代谢指碳水化合物代谢, 它包括碳的同化即光合作用、复杂碳水化合物的合成、分解(包括呼吸作用)和碳水化合物的相互转化等方面。氮代谢则是指植物体内含氮化合物的吸收、合成、分解和再合成, 如由铵态氮合成为氨基酸、氨基酸合成蛋白质的过程等。碳氮代谢是作物生长最基本的代谢过程, 其在生育期间的动态变化与光合作用各过程及光合产物的形成、转化以及矿质营养的吸收、蛋白质的合成密切相关, 并受到环境因素的影响。氮代谢需要依赖碳代谢提供碳源和能量, 而碳代谢则需要氮代谢提供酶和光合色素等重要物质, 多种代谢过程共同完成作物产量建成及品质形成<sup>[6]</sup>。碳、氮代谢的协调程度不仅影响作物生长发育进程, 还是源-库关系协调的基础, 最终关系到产量和品质高低<sup>[7-9]</sup>。作为光合底物, eCO<sub>2</sub> 不仅会影响植物的光合作用过程, 而且会影响碳氮代谢及产量形成<sup>[10]</sup>。eCO<sub>2</sub> 对植物生长的影响还与养分供应及水分状况等环境因素密切相关<sup>[11-12]</sup>。玉米花后储存在营养器官中的养分开始转移到籽粒中并决定粒数和粒重<sup>[4, 13]</sup>。养分是影响植物生长的主要因素之一, 生产实践中气候变化是与多种环境因子共同交互存在的, 有必要开展多因素互作(如 eCO<sub>2</sub> 与氮肥对不同光合途径作物花后的碳氮代谢及产量反应的互作)效应研究。【前人研究进展】ZONG 等<sup>[14]</sup>通过对玉米的研究发现, eCO<sub>2</sub> 会缓解干旱对光合作用的限制, 缓解情况随供氮水平的不同而不同。在 eCO<sub>2</sub> 下, 一些植物碳同化能力增强, 生物量积累加快, 对氮素供给提出了更高的要求<sup>[15]</sup>。土壤养分通过影响光合作用和植株生长发育而影响 CO<sub>2</sub> 同化, 进而影响产量和品质<sup>[16]</sup>。这与作物体内 C/N<sup>[17]</sup>和源库关系<sup>[3]</sup>有关。梁煜等<sup>[18]</sup>采用 OTC 盆栽试验的研究表明, 氮素胁迫在 aCO<sub>2</sub>(常规大气 CO<sub>2</sub> 浓度)和 eCO<sub>2</sub> 下均显著降低了谷子叶片比叶质量和叶片氮含量。eCO<sub>2</sub> 下谷子叶片光合性能较 aCO<sub>2</sub> 对氮素胁迫的响应更加敏感, 但构成籽粒产量的参数并未显著下降。王小娟等<sup>[19]</sup>在油菜上的研究表明, eCO<sub>2</sub> 下氮素胁迫

的植株中根茎粗和地上部干重的增加幅度显著低于充足氮素处理。有研究表明, eCO<sub>2</sub> 环境下, 植物光合作用显著提高将促进植物的碳同化, 导致茶树叶片中的葡萄糖、果糖和淀粉等碳水化合物明显增加<sup>[20-22]</sup>; 另一方面, eCO<sub>2</sub> 下茶叶中的游离氨基酸有所下降<sup>[23]</sup>, 并改变茶树的碳氮代谢。eCO<sub>2</sub> 促进了茶树的碳同化, 而叶片中的氮素含量会显著降低, 进而导致植株碳氮比升高<sup>[20-21]</sup>。LEAKEY 等<sup>[23]</sup>证明 eCO<sub>2</sub> 促进了淀粉代谢、糖代谢、糖酵解、三羧酸循环及线粒体电子转移链相关基因的表达, 这些基因表达水平的改变与光合作用碳固定效率和暗呼吸速率的提升有关联。有报道表明, 在相同施氮水平下, eCO<sub>2</sub> 对于玉米产量没有显著影响<sup>[24]</sup>。也有研究显示, eCO<sub>2</sub> 长期处理会使得茶树的光合作用不再上升, 甚至可能慢慢低于对照。这种由于在 eCO<sub>2</sub> 环境下长期培养而导致的植物光合能力下降的现象被称为“光适应现象”<sup>[20]</sup>。目前关于光适应现象的发生机理, 学界还没有达成共识。【本研究切入点】目前关于 eCO<sub>2</sub> 和氮肥互作对作物影响的研究主要集中在 C<sub>3</sub> 作物上, 并且大多数利用开顶式气室进行, 对 C<sub>4</sub> 作物的研究较少, C<sub>4</sub> 作物产量及碳氮代谢在 eCO<sub>2</sub> 和氮肥互作下的影响尚不明确。玉米作为重要的 C<sub>4</sub> 作物, 是全球及我国种植面积最广的作物, 气候变化是一个多因素变化的综合体现, 在当前全球变化背景下, 研究 eCO<sub>2</sub> 与其他因子如供氮水平等的交互作用对玉米生长的实际影响非常必要。无论从影响机理、对产量和品质的影响及对模型评估参数的校准等各方面都需要这些直接的试验数据。【拟解决的关键问题】本研究利用中国农业科学院建立在北京市昌平区的 FACE 平台系统, 研究 eCO<sub>2</sub> 与氮素互作对玉米生物量和产量以及花后功能叶不同碳氮组分的含量及动态的影响, 为全球气候变化下玉米的稳产增产提供理论指导及为玉米作物模型调参提供实证数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验平台概况

本 FACE 平台由中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所于 2007 年建立, 位于北京市昌平区(40.13°N, 116.14°E)。FACE 试验系统主要包括 CO<sub>2</sub> 气体供应装置、控制系统、CO<sub>2</sub> 传感器及气象站。FACE 圈由 8 根 CO<sub>2</sub> 气体释放管组成八边形, 圈直径为 4 m, 圈中心冠层上方放置芬兰 Vaisala CO<sub>2</sub> 传感器, 用于检测圈内 CO<sub>2</sub> 浓度; 同时有气象站监测温度、湿度和风

速等气象指标。 $\text{CO}_2$  浓度通过计算机程序控制, 并根据具体风向和风速控制释放管电磁阀的开合度和方向, 以实现预定浓度 ( $550 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ), FACE 平台详细介绍详见文献[25]。该 FACE 平台在 2007—2016 年轮作方式为“冬小麦-夏大豆/夏玉米”模式, 2017 年之后为“冬小麦-夏玉米”模式, 其间对设备持续进行维护, 保证系统顺利运行; 于 2019 年春季进行升级维护, 增加了 FBox 远程管理系统, 能够对田间的  $\text{CO}_2$  气体浓度进行远程实时监控。

## 1.2 试验设计

2019 年度试验所用夏玉米品种为“农大 108”。从夏玉米出苗开始释放  $\text{CO}_2$  气体, 一直到玉米成熟时

停止供气。通气时间为每日 6:00—18:00, 夜间不释放  $\text{CO}_2$ 。 $\text{CO}_2$  释放圈的高度在冠层上方 15 cm 处, 玉米季有 2 层  $\text{CO}_2$  气体释放圈, 下层圈最高高度在玉米棒三叶处; 上层圈高度保持在冠层上方 15 cm 处。

本 FACE 系统的 2 个大气  $\text{CO}_2$  浓度处理分别为目标高  $\text{CO}_2$  浓度 ( $\text{eCO}_2$ ,  $(550\pm 20) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) 及常规浓度  $\text{CO}_2$  ( $\text{aCO}_2$ , 多年监测结果为日平均  $(400\pm 15) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  左右)。2019 年夏玉米生长季整个生育期 FACE 圈内与对照  $\text{CO}_2$  浓度见图 1 (其中生育期 FACE 圈 91% 的时间内  $\text{CO}_2$  浓度在  $(550\pm 40) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ; 常规大气  $\text{CO}_2$  浓度监测情况为 91% 时间内  $\text{CO}_2$  浓度在  $(400\pm 35) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )。

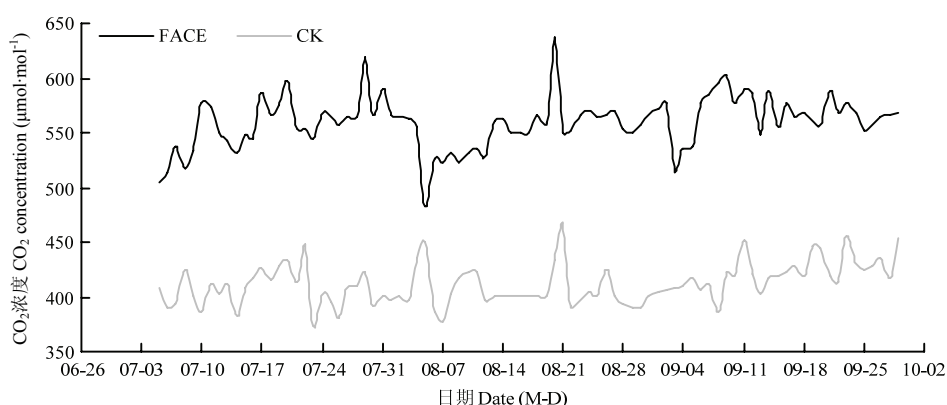


图 1 玉米生长季 FACE 圈及常规处理的大气  $\text{CO}_2$  日平均浓度

Fig. 1 Mean value of  $\text{CO}_2$  concentration in the FACE plot and ambient atmospheric  $\text{CO}_2$  concentrations during maize growth stage

试验点所在地区属暖温带半湿润大陆性季风气候区, 土壤类型为潮褐土, 2019 年夏玉米播前 0—20 cm 土壤基础理化性状为有机质含量  $29.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 总氮  $1.60 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 碱解氮  $111.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 速效磷  $39.4 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 速效钾  $157.1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , pH 8.4。

在  $\text{aCO}_2$  和  $\text{eCO}_2$  下分别设置无氮和施氮 (分别简称 ZN 和 CN) 2 个氮水平, 对应的氮肥用量分别为 0 和  $180 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}$ , 氮肥基追比为 4:6, 追肥在玉米大喇叭口期降雨前撒施。各处理的磷钾肥用量相同, 分别为  $150 \text{ kg P}_2\text{O}_5\cdot\text{hm}^{-2}$  和  $90 \text{ kg K}_2\text{O}\cdot\text{hm}^{-2}$ ; 磷肥和钾肥全部作为基肥一次性施入。2019 年 6 月 19 日施基肥、施入方式为条施。夏玉米于 2019 年 6 月 20 日播种、9 月 28 日收获。其中, 6 月 21 日喷灌约 3 cm 以保证出苗整齐; 7 月 29 日雨后土壤湿润、8 月 1 日撒施氮肥追肥; 灌浆后期 (8 月 30 日) 由于土壤偏干, 进行了一次渠灌, 灌溉量约 5 cm, 夏玉米生育期气温和降水

情况见图 2。

## 1.3 测定指标及方法

1.3.1 生物量 在玉米 6 叶期 (V6)、大喇叭口期 (V12)、吐丝期 (VT)、吐丝后 14 d (R2)、吐丝后 24 d (R3) 和成熟期 (R6) 取 3 株地上部整株。将叶片、秸秆和 (穗) 分离。记录各部分鲜重; 放入牛皮纸袋在  $105^\circ\text{C}$  下杀青 30 min, 之后  $75^\circ\text{C}$  烘干至恒重。

1.3.2 测产 在玉米籽粒成熟期实收测产。每小区选择  $1 \text{ m}^2$  内 3 行 12 株玉米, 果穗去苞叶, 计数称重。待风干后脱粒称重计算产量。

1.3.3 产量要素考种 将每小区所收获的玉米选择 3 株长势均匀的玉米穗进行详细考种。包括穗长、秃尖长、穗周长、列数、列粒数和穗粒数。风干脱粒后测量千粒重并用谷物水分测定仪 (Kett PM-8188-A) 测定籽粒含水量, 籽粒产量统一换算为 14% 含水量下的产量并计算经济系数。

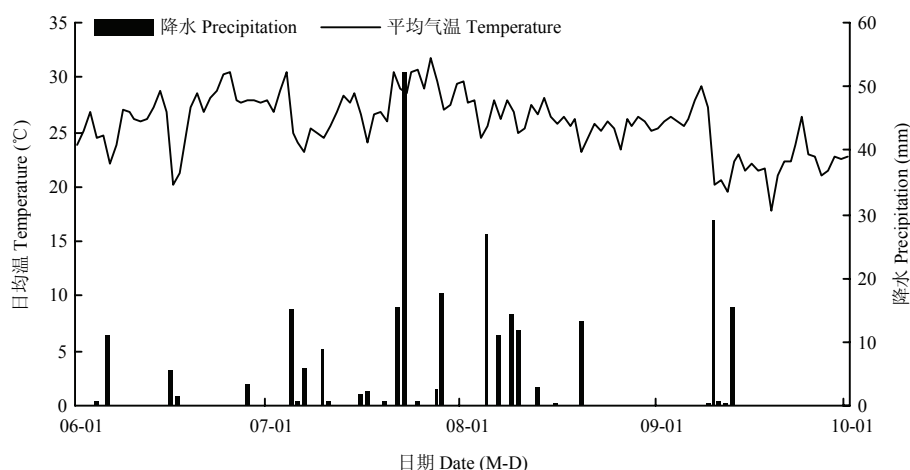


图2 玉米生育期间(6—9月)的日均气温和降水

Fig. 2 Mean daily temperature and precipitation during maize growth stage (June-September)

**1.3.4 碳氮组分测定** 在玉米吐丝期(VT)、吐丝后14 d(R2)和吐丝后28 d(R3)测定功能叶的碳氮组分含量。每个圈选取有代表性的植株3株,取穗位叶(除去叶脉)测定不同的碳氮组分浓度。其中,可溶性糖和淀粉浓度,采用硫酸蒽酮比色法<sup>[26]</sup>;功能叶硝态氮,采用水杨酸比色法测定<sup>[27]</sup>;功能叶游离氨基酸,采用水合茚三酮比色法测定<sup>[28]</sup>;功能叶可溶性蛋白,采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定<sup>[26]</sup>;细胞壁氮和类囊体氮测定方法按照文献<sup>[29-31]</sup>测定。功能叶及籽粒全碳和总氮,采用干样粉碎过筛后碳氮元素分析仪测定。

#### 1.4 数据处理和分析方法

用 Microsoft Excel 2016 进行数据处理和图表绘制。处理间方差分析和显著性检验采用 SPSS 中的 ANOVA 功能进行(Duncan 法);CO<sub>2</sub> 浓度和氮肥双因素交互作用,用 SPSS 软件中的一般线性模型进行评估。

## 2 结果

### 2.1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮肥对夏玉米生物量的影响

本试验在玉米生长的各主要生育时期(V6、V12、VT、R2、R3 及 R6 期)测定了不同处理的地上部生物量(图3)。结果表明,各处理地上部生物量随玉米生育期进程而逐渐增加,R2 期至 R3 期增长速率最快。eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对玉米地上部生物量总体有促进趋势,但未达到显著水平。eCO<sub>2</sub> 和氮肥对玉米地上部生物量的交互作用也不显著。

### 2.2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮肥施用对夏玉米产量及其构成因素的影响

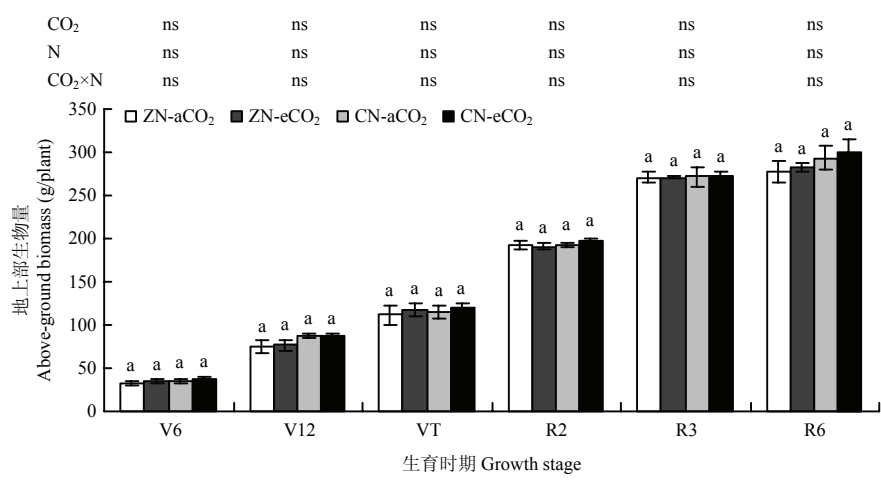
考种结果显示,eCO<sub>2</sub> 和施氮对夏玉米单株的单穗重量、单穗粒重、千粒重及产量的影响均未达显著水平(表1)。aCO<sub>2</sub> 下施氮,夏玉米穗粒重及产量有一定增加趋势,但未达显著水平。相同施氮水平下,eCO<sub>2</sub> 处理的夏玉米产量及主要产量要素(穗粒重、千粒重)也略有增加,也都未达显著水平。

### 2.3 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对玉米花后功能叶不同组分碳的影响

**2.3.1 可溶性糖浓度** 植物叶片中的可溶性糖包括葡萄糖、果糖、蔗糖等单糖和二糖,其浓度的高低,可反映植株体内碳水化合物供应水平。本研究中华夏玉米花后穗位叶可溶性糖浓度在2.1%—4.8%,开花吐丝后随着玉米生育进程的延续总体呈现先增加后降低的趋势(图4)。

单因素方差分析表明,在营养生长盛期向生殖生长过渡的抽雄期(VT 期),不施氮水平下 eCO<sub>2</sub> 处理功能叶可溶性糖浓度比 aCO<sub>2</sub> 处理显著升高,浓度升高幅度达 26.4%。在灌浆中期,eCO<sub>2</sub> 对功能叶可溶性糖的影响不显著,主要是施氮处理的浓度显著高于无氮处理。到灌浆后期,功能叶可溶性糖浓度总体低于之前的时期,无论施氮或不施氮,eCO<sub>2</sub> 处理的可溶性糖浓度均显著高于 aCO<sub>2</sub> 处理。ZN 水平下,eCO<sub>2</sub> 处理的可溶性糖浓度比 aCO<sub>2</sub> 处理显著升高 5.6%;CN 水平下,eCO<sub>2</sub> 可溶性糖浓度比 aCO<sub>2</sub> 显著升高 22.7%。





ZN、CN 分别指不施氮和常规氮用量处理，aCO<sub>2</sub> 和 eCO<sub>2</sub> 分别指常规浓度 CO<sub>2</sub> 处理和高浓度 CO<sub>2</sub> 处理。V6：6 叶期；V12：大喇叭口期；VT：吐丝期；R2：吐丝后 14 d；R3：吐丝后 28 d；R6：成熟期。不同小写字母表示在同一时期不同处理间差异达 5%显著水平。ns 表示不显著。下同  
ZN and CN mean the treatments of no nitrogen and control nitrogen. aCO<sub>2</sub> and eCO<sub>2</sub> mean the CO<sub>2</sub> treatment of control concentration and elevated concentration. V6: 6-leaf stage; V12: 12-leaf stage; VT: Silking stage; R2: 14 days after silking stage; R3: 28 days after silking stage; R6: Physiological maturity. Different lowercase letters indicate a 5% significant difference between different treatments in the same stage. ns means not significant among different treatments at 5% level. The same as below

图 3 不同处理主要时期夏玉米地上部生物量  
Fig. 3 The above-ground biomass of summer maize under different treatments

表 1 不同处理下的夏玉米产量及产量要素				
Table 1 The yield and associated compositional elements of summer maize under different treatments				
处理 Treatment	穗重 Ear weight (g)	穗粒重 Kernel weight (g)	千粒重 1000-kernel weight (g)	产量 Grain yield (t·hm <sup>-2</sup> )
ZN-aCO <sub>2</sub>	185.2±14.7a	129.6±8.2a	264.6±8.3a	8.64±0.55a
ZN-eCO <sub>2</sub>	184.6±14.4a	129.8±0.3a	264.0±2.8a	8.65±0.02a
CN-aCO <sub>2</sub>	202.9±6.4a	132.7±0.2a	270.0±0.7a	8.85±0.01a
CN-eCO <sub>2</sub>	203.9±8.3a	135.6±5.9a	272.0±4.5a	9.04±0.40a
差异显著性 Significance	CO <sub>2</sub>	ns	ns	ns
	N	ns	ns	ns
	CO <sub>2</sub> ×N	ns	ns	ns

ZN、CN 分别指不施氮和常规氮用量处理，aCO<sub>2</sub> 和 eCO<sub>2</sub> 分别指常规浓度 CO<sub>2</sub> 处理和高浓度 CO<sub>2</sub> 处理，ns 表示不显著。下同  
ZN and CN denote the treatments of zero-N and conventional-N, respectively; aCO<sub>2</sub> and eCO<sub>2</sub> mean the ambient CO<sub>2</sub> concentration and elevated CO<sub>2</sub> concentration, respectively, ns means no significance. The same as below

双因素分析结果表明，eCO<sub>2</sub> 和施氮的交互作用在灌浆后期（R3 期）极显著提高了可溶性糖浓度。

**2.3.2 淀粉浓度** 淀粉是植物进行光合作用后在叶片中合成复杂碳水化合物的储存形式。由图 5 可知，夏玉米穗位叶淀粉浓度在开花吐丝后随生育进程而逐渐增加，浓度为 5.0%—6.4%。

单因素方差分析表明，施氮使功能叶淀粉浓度增加，其中在 VT 期和 R3 期增加显著，增幅分别为 10.3% 和 9.3%。而 eCO<sub>2</sub> 对玉米开花后功能叶淀粉浓度没有

显著影响。

双因素方差分析结果显示，本试验条件下 eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对玉米穗位叶淀粉浓度没有显著的交互作用。

**2.3.3 总碳浓度** 功能叶中的总碳，包括叶片所有形式的碳水化合物，是结构性碳和非结构性碳的总量。夏玉米开花后功能叶总碳浓度在 41.2%—44.6%，随夏玉米花后生育进程的发展，穗位叶总碳浓度总体呈现降低趋势（图 6）。

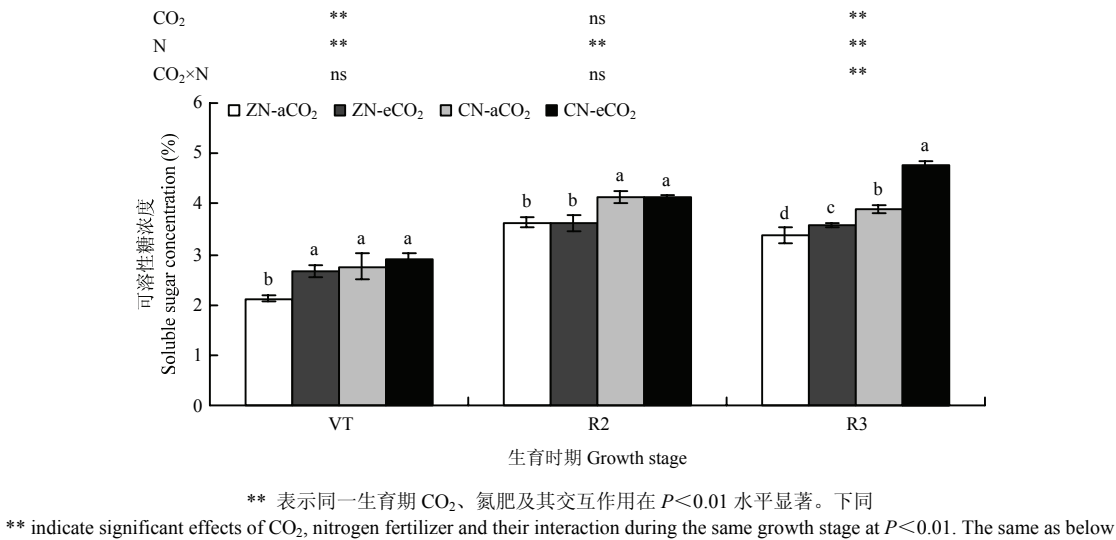


图 4 开花后夏玉米不同处理功能叶可溶性糖浓度

Fig. 4 The concentration of soluble sugar in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

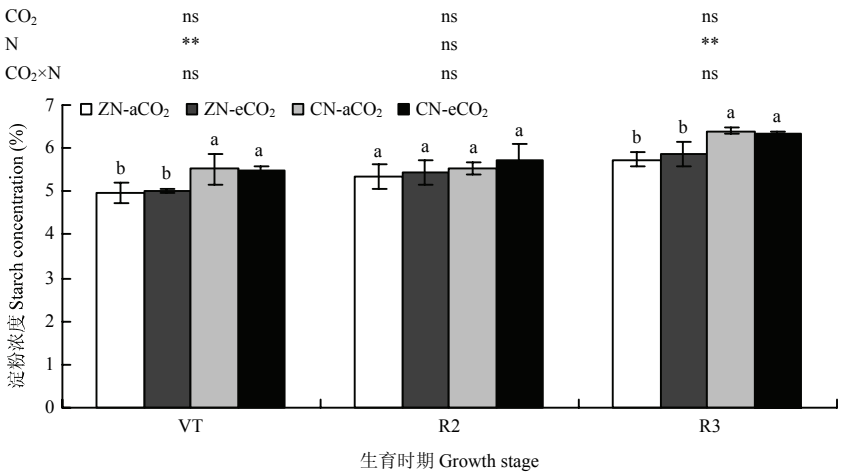


图 5 开花后夏玉米不同处理功能叶淀粉浓度

Fig. 5 The concentration of starch in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

单因素方差分析表明，eCO<sub>2</sub>和氮肥施用使花后大部分时期功能叶总碳浓度增加，在 VT、R3 和 R6 期促进作用显著。eCO<sub>2</sub>下，VT 期、R3 期和 R6 期功能叶总碳浓度分别比 aCO<sub>2</sub> 处理显著提高了 4.8%、4.2% 和 3.2%；施用氮肥的处理，功能叶总碳浓度在这 3 个时期分别比无氮条件下提高 2.3%、2.1%和 2.5%。

双因素方差分析结果表明，CO<sub>2</sub> 与氮肥的交互作用对功能叶总碳在各时期影响均不显著。

**2.4 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对玉米花后不同组分氮的影响**

植株体内不同形态氮素的浓度及吸收量状况，可

以从不同层次反映植物的营养状况及生理活动强度。

**2.4.1 硝态氮浓度** 作物从土壤中吸收无机氮的形式为铵态氮和硝态氮，其中旱地农田土壤中速效氮的主要形式是硝态氮。植物吸收硝态氮后，要将硝态氮同化转化为铵态氮，进而进入氨基酸及蛋白质合成过程。功能叶硝态氮浓度能够直接体现植株体内无机氮供应状况，有研究采用玉米最新展开叶中部叶脉的硝态氮含量作为玉米氮素营养诊断的指标<sup>[32]</sup>。

由图 7 可知，玉米开花吐丝期后穗位叶硝态氮吸收量呈先升高后降低的趋势，范围在 497.4—955.3 μg·g<sup>-1</sup> 之间。

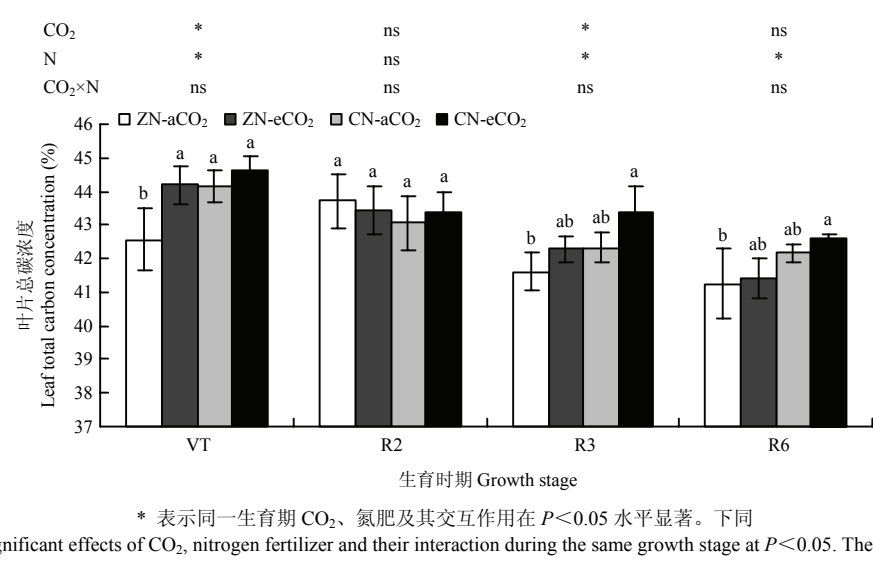


图 6 开花后夏玉米不同处理功能叶总碳浓度

Fig. 6 The concentration of total carbon in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

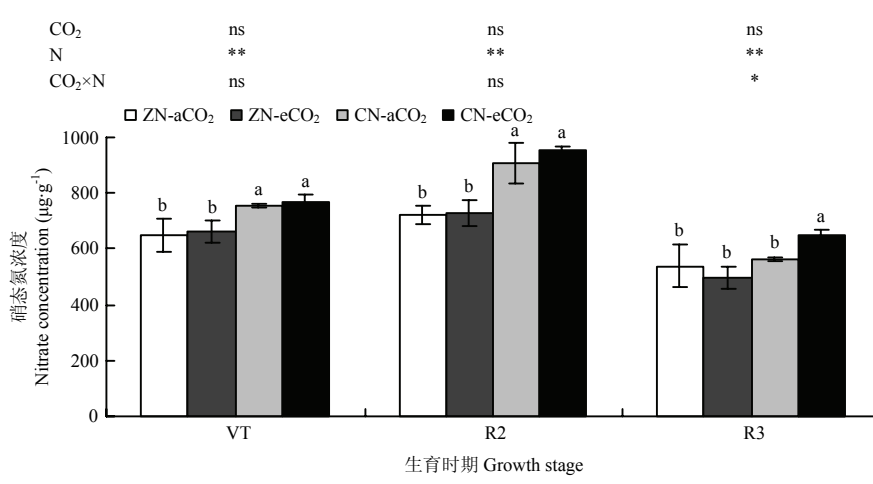


图 7 开花后夏玉米不同处理功能叶硝态氮浓度

Fig. 7 The concentration of nitrate in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

单因素方差分析表明，eCO<sub>2</sub> 对玉米花后功能叶硝态氮浓度仅在 R3 期 CN 水平下有影响，显著提高 15.2%。而氮肥施用对花后功能叶硝态氮浓度有显著影响。在 VT、R2 和 R3 期，CN 处理的功能叶硝态氮浓度分别比 ZN 处理显著增加了 15.9%、28.5%和 16.4%。

双因素方差分析结果显示，eCO<sub>2</sub> 和氮肥交互作用对花后功能叶硝态氮浓度仅在 R3 期表现显著，其他时期没有显著影响。

**2.4.2 游离氨基酸浓度** 游离氨基酸是植株氮素在合成结构性氮组份前的氮素过渡形态。从图 8 可以看出，玉米开花吐丝后穗位叶游离氨基酸浓度随着生育

进程的推进，总体略呈增加趋势，浓度范围在 334.8—468.3 μg·g<sup>-1</sup>。

单因素方差分析结果显示，eCO<sub>2</sub> 下功能叶游离氨基酸浓度有一定提升，在 VT 期浓度差异显著。在不施氮水平下，eCO<sub>2</sub> 处理的功能叶游离氨基酸浓度比 aCO<sub>2</sub> 显著提高 16.7%；施氮水平下，显著增加 21.7%。氮肥施用对 R3 期的功能叶游离氨基酸浓度有一定提高，但未达显著水平。

双因素方差分析结果表明，eCO<sub>2</sub> 和氮肥的交互作用对功能叶游离氨基酸浓度各时期均没有显著的交互作用。



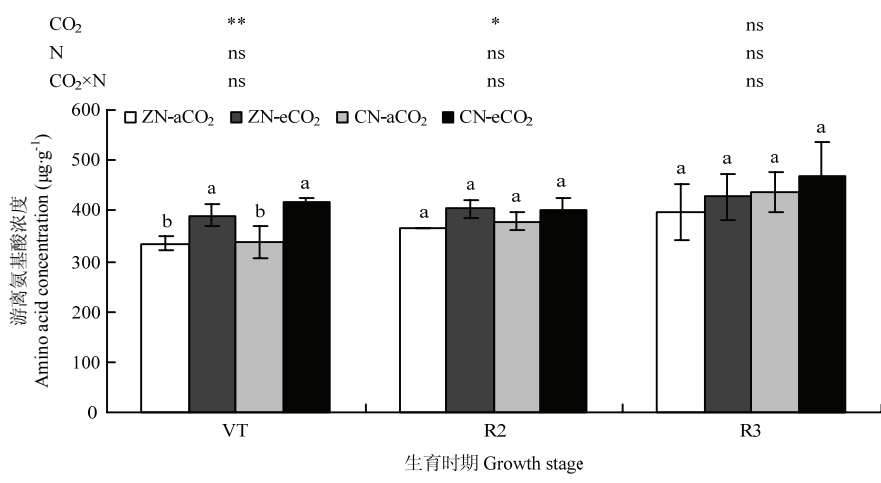


图 8 开花后夏玉米不同处理功能叶游离氨基酸浓度

Fig. 8 The concentration of amino acid in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

**2.4.3 可溶性蛋白含量** 植株体内诸多生理活动各种必需的酶，是各种组成结构不同的可溶性蛋白，对植物体内光合作用、物质代谢及转运等起着重要作用。本文将结构性氮分类归纳为可溶性蛋白、细胞壁氮及类囊体氮 3 类进行分析。

玉米开花吐丝后穗位叶可溶性蛋白含量总体呈现

先降低后增加趋势，范围在 16.8—26.5 mg·g<sup>-1</sup>，单位叶面积的含量为 923.6—1 467.0 mg N·m<sup>-2</sup>(图 9)。eCO<sub>2</sub> 和氮肥对花后功能叶可溶性蛋白含量没有显著影响。双因素方差分析结果显示，本试验条件下 eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对玉米穗位叶可溶性蛋白含量没有显著的交互作用。

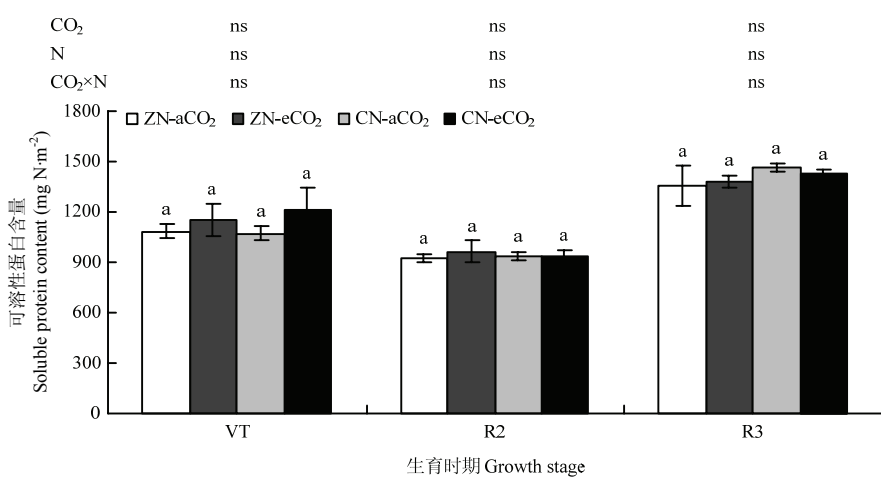


图 9 开花后夏玉米不同处理功能叶可溶性蛋白含量

Fig. 9 The content of soluble protein in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

**2.4.4 细胞壁氮素含量** 细胞壁氮主要是植物细胞壁的构成组份，其在调节气孔导度、影响光合速率方面有一定作用。相比较而言，在总氮供应不足的情况下，可溶性蛋白对作物各项生理活动的必要性比细胞

壁氮素更为迫切。夏玉米开花吐丝后功能叶细胞壁氮含量范围在 240.4—391.3 mg N·m<sup>-2</sup>，随着生育进程的发展，一直到灌浆后期，单位叶面积的细胞壁氮含量呈增加趋势(图 10)。eCO<sub>2</sub> 在处理的功能叶细胞壁

氮含量在花后各生育期均低于 aCO<sub>2</sub> 处理。在 R2 期，eCO<sub>2</sub> 处理的功能叶细胞壁氮在 ZN 和 CN 下分别比 aCO<sub>2</sub> 处理显著降低 12.2%和 21.1%；在 R3 期，在 ZN 和 CN 水平下，eCO<sub>2</sub> 处理的功能叶细胞壁氮素分别比 aCO<sub>2</sub> 处理低 3.2%和 8.7% ( $P<0.05$ )。氮肥在开花后各个时期均极显著增加了穗位叶细胞壁氮素含量，这 3 个时期 2 种 CO<sub>2</sub> 浓度下分别平均增加 12.6%，24.4% 和 12.3%。

双因素方差分析结果表明，eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对功能叶细胞壁氮只在 R2 时期有明显的交互作用。功能叶细胞壁氮素在生育后期降低，反映出体内碳氮代谢

的相对变化，eCO<sub>2</sub> 下功能叶结构性氮素含量略下降。

**2.4.5 类囊体氮素含量** 类囊体是叶绿体内光合作用的反应场所，类囊体氮素是光合器官氮素的主要组成部分。由图 11 可知，类囊体氮含量在夏玉米开花吐丝后，在 155.8—358.4 mg N·m<sup>-2</sup> 范围内，整体来讲，单位叶面积内的含量随生育期推进而略呈增加趋势。eCO<sub>2</sub> 对类囊体氮素的影响在 VT 期 CN 条件下表现为显著降低，降低幅度 19.5%；R3 期 ZN 和 CN 条件下表现为显著降低，分别比 aCO<sub>2</sub> 处理显著降低 26.6%和 22.3%。而氮肥施用对功能叶类囊体氮的影响，表现在花后各主要时期，其含量显著高于不施氮处理，3

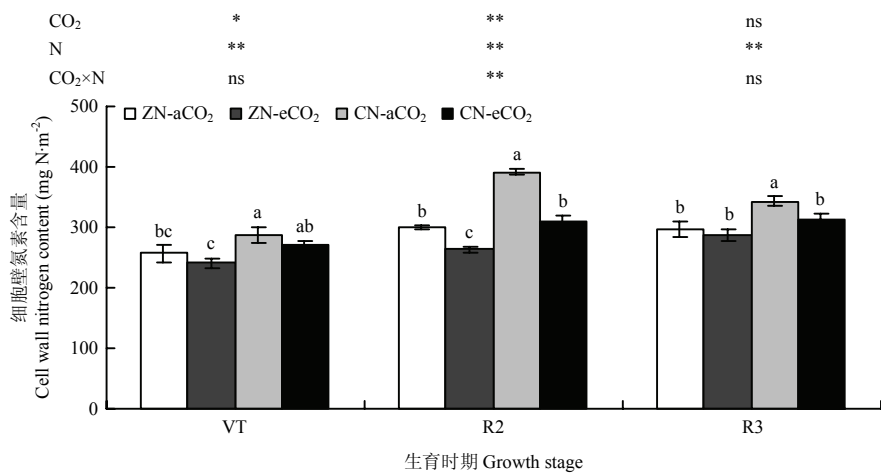


图 10 开花后夏玉米不同处理功能叶细胞壁氮素含量

Fig. 10 The content of cell wall nitrogen in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

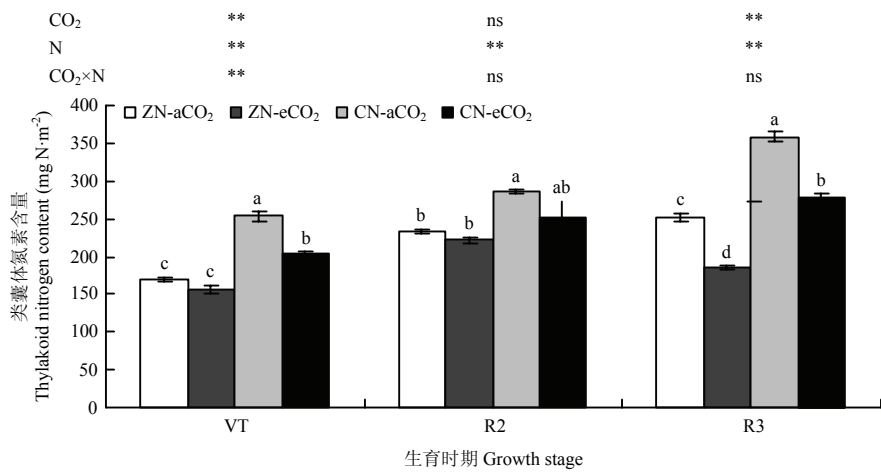


图 11 开花后夏玉米不同处理功能叶类囊体氮素含量

Fig. 11 The content of thylakoid nitrogen in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

个时期 aCO<sub>2</sub> 和 eCO<sub>2</sub> 下的平均增幅分别为 40.9%、18.2%和 45.4%。eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对花后功能叶类囊体氮含量仅在 VT 期有正交互作用，后期交互作用不显著。

**2.4.6 总氮浓度** 功能叶总氮是指叶片内所有形态氮的含量，包括非结构性氮（如硝态氮、氨基酸）和结构性氮（如可溶性蛋白、类囊体氮、细胞壁氮等），是叶片内氮素总体状况的反映。

夏玉米在抽雄开花期后，功能叶总氮浓度随生育进程的继续，总体呈降低趋势，浓度在 2.24%—3.21%，

功能叶内的各种养分逐渐向籽粒转移，叶片逐渐趋向衰老（图 12）。

eCO<sub>2</sub> 下功能叶总氮浓度总体略低于 aCO<sub>2</sub>，在 R3 期施氮水平下表现显著，浓度相对显著降低了 7.5%，其他时期差异不显著。施用氮肥对功能叶总氮浓度的影响在 R2 期和 R3 期表现明显，在 aCO<sub>2</sub> 水平下功能叶总氮浓度分别增加 10.8%和 2.5%。

双因素方差分析结果显示，eCO<sub>2</sub> 与氮肥施用对夏玉米穗位叶总氮浓度在 R3 期有交互作用，总氮浓度显著降低（可能与碳含量相对增加有关）。

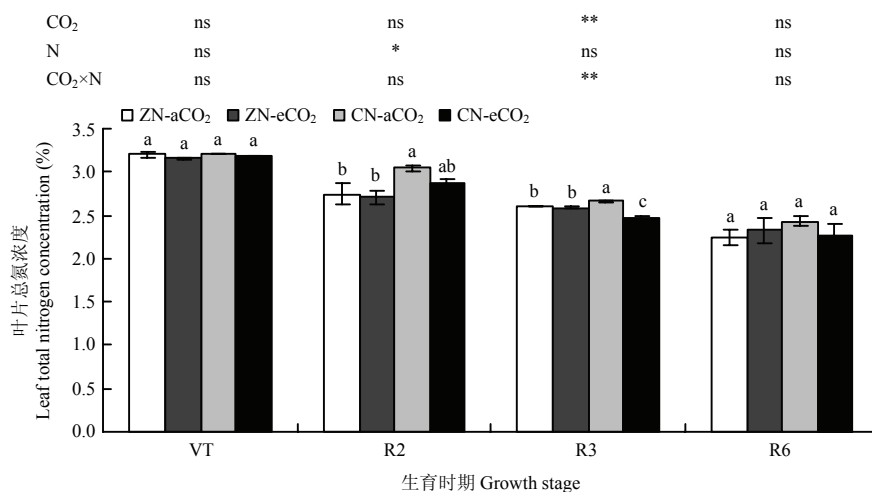


图 12 开花后夏玉米不同处理功能叶总氮浓度

Fig. 12 The concentration of total nitrogen in the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

## 2.5 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对夏玉米穗位叶碳氮比的影响

不同时期叶片碳氮比能反映植株体内碳氮养分总体供应情况及碳氮代谢的相对状况。测定数据显示，穗位叶碳氮比在夏玉米抽雄开花后随玉米生育进程的进行总体呈升高趋势，从抽雄期的（13.1—14.8）：1 增加到成熟期的（17.4—19.0）：1（图 13）。

eCO<sub>2</sub> 总体会促进碳氮比的增加。与 aCO<sub>2</sub> 相比，eCO<sub>2</sub> 处理在 VT 期 ZN 水平下和 R3 期 CN 水平下功能叶碳氮比差异显著增加，相对增幅分别为 4.2%和 7.0%；其余生育期 eCO<sub>2</sub> 处理的功能叶碳氮比总体高于 aCO<sub>2</sub> 处理，但未达显著水平。氮肥施用在 R3 期对穗位叶碳氮比有一定影响，C/N 有一定增加，说明施氮促进了碳水化合物的合成，C/N 在灌浆后期有一定提高；但施氮在其他大部分时期对功能叶碳氮比没有显著影响。

eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对功能叶碳氮比交互作用的影响，在 R3 期作用显著，交互作用显示碳氮比增加，即碳组分浓度相对增加而氮组份相对下降，说明 eCO<sub>2</sub> 和氮肥共同作用对作物体内碳氮代谢有协同作用。

## 3 讨论

CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的碳来源，氮是植物生长必需的第一营养元素，eCO<sub>2</sub> 和氮素合理供应会使植物的产量形成及各项生理代谢活动协调进行，进而达到作物产量及品质的双优。

### 3.1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对夏玉米开花后叶片不同组分碳的影响

本文研究结果显示，eCO<sub>2</sub> 和施氮对玉米抽雄开花后功能叶可溶性糖、淀粉和总碳浓度增加均有一定的促进作用，但具体的促进程度在不同时期表现不尽相同，也并非所有时期都呈现显著促进作用。具体来讲，

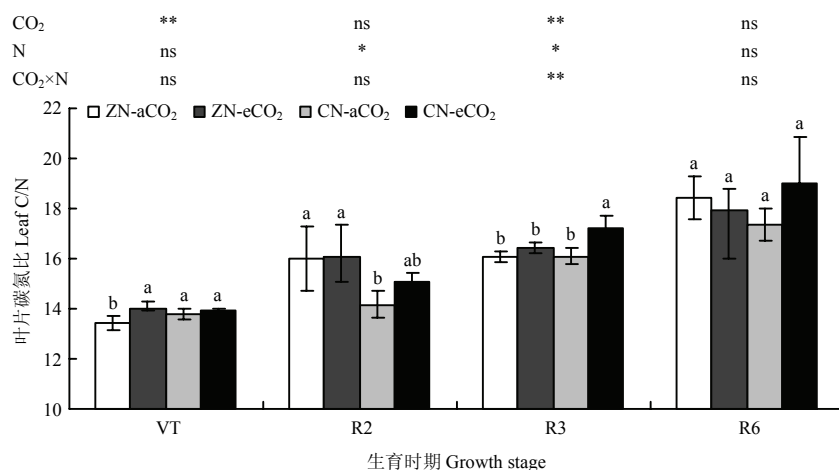


图 13 开花后夏玉米不同处理功能叶碳氮比

Fig. 13 The C/N at the functional leaves after flowering during summer maize growth stage

eCO<sub>2</sub> 在 ZN 水平下使 VT 期可溶性糖浓度显著增加 26.4% (图 4); R3 期则无论施氮与否, 与 eCO<sub>2</sub> 相比, aCO<sub>2</sub> 均显著提高了功能叶可溶性糖浓度, ZN 下提升幅度为 5.6%, CN 下为 22.7% (图 4)。这与 LI 等<sup>[20]</sup>、LI 等<sup>[21]</sup>和蒋跃林等<sup>[22]</sup>在茶树, LI 等<sup>[33]</sup>在小麦的研究结果一致。而本试验结果表明, eCO<sub>2</sub> 对夏玉米穗位叶淀粉浓度影响不显著; 功能叶淀粉浓度在 VT 期和 R3 期主要受施氮的影响而呈增加趋势。钱蕾等<sup>[34]</sup>对四季豆、ARANJUELO 等<sup>[35]</sup>对小麦和 WATANABE 等<sup>[36]</sup>对拟南芥的研究表明, eCO<sub>2</sub> 使叶片淀粉浓度显著提高, 而本研究 eCO<sub>2</sub> 对功能叶淀粉浓度没有显著影响, 原因可能是前人的研究中 eCO<sub>2</sub> 浓度为 700—800 μmol·mol<sup>-1</sup>, 高于本研究的 550 μmol·mol<sup>-1</sup>。

氮肥施用对夏玉米功能叶不同组份碳的影响方面, 主要体现为显著促进了花后各主要时期穗位叶简单碳组分 (如可溶性糖) 的浓度; 而对淀粉及总碳浓度的增加作用则主要体现在部分时期。这与潘彤彤等<sup>[37]</sup>对菠萝蜜叶片可溶性糖及淀粉浓度随施氮量增加而升高, 与刘娜等<sup>[38]</sup>对甜菜叶片可溶性糖浓度在生育后期适量施氮而提高的研究结论一致。

eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用的交互作用仅在 R3 期的功能叶可溶性糖浓度方面为显著增加, 其他时期对不同组分碳浓度的交互作用均不显著。这可能是由于 C<sub>4</sub> 作物对 CO<sub>2</sub> 的亲合力高, 因此对外界 eCO<sub>2</sub> 的反应不敏感<sup>[39]</sup>, 且本研究中土壤氮背景值较高, 氮素不至严重缺乏的缘故。

### 3.2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对夏玉米开花后穗位叶不同组分氮含量的影响

本文结果表明, eCO<sub>2</sub> 和施氮对夏玉米功能叶不同组分氮含量的影响在不同时期不尽相同。eCO<sub>2</sub> 对玉米花后功能叶不同组分氮含量的影响具体表现为, ZN 水平 eCO<sub>2</sub> 条件下抽雄期功能叶硝态氮浓度及游离氨基酸浓度相比 aCO<sub>2</sub> 处理有一定程度增加; 另外, 在 VT 期 ZN 和 CN 水平下, eCO<sub>2</sub> 下游离氨基酸浓度比 aCO<sub>2</sub> 也表现为显著增加, 增加幅度为 16.7% 和 21.7% (图 8)。这与陈法军等<sup>[40]</sup>对棉花苗期和钱蕾等<sup>[34]</sup>对四季豆叶片游离氨基酸的研究报道一致。eCO<sub>2</sub> 对花后功能叶可溶性蛋白含量没有显著影响 (图 9)。eCO<sub>2</sub> 下功能叶细胞壁氮和类囊体氮含量相比 aCO<sub>2</sub> 分别在 R2 期和 R3 期表现为下降 (图 10—11)。总体来讲, eCO<sub>2</sub> 会对抽雄及灌浆期功能叶硝态氮和游离氨基酸浓度有促进作用; 但在灌浆后期功能叶的细胞壁氮、类囊体氮含量则有所降低; 而结构性氮组分中的可溶性蛋白含量在玉米抽雄开花后没有受到影响, 说明氮素优先满足必需氮组份 (可溶性蛋白) 的需求, 而结构性氮组分 (细胞壁氮及类囊体氮) 的含量在后期有一定降低。这与 MU 等<sup>[41]</sup>关于常规施氮和不施氮处理下, 类囊体氮素在花后出现快速下降的时间均明显早于可溶性蛋白含量出现快速下降时间的研究结果一致。

有研究表明, 施用氮肥会显著提高叶片硝态氮浓度<sup>[42]</sup>、游离氨基酸和可溶性蛋白含量<sup>[43-45]</sup>, 且使

细胞壁氮素和类囊体氮素含量提高<sup>[4]</sup>。但也有研究显示, 施氮与否对作物叶片可溶性蛋白含量的影响较小, 不具有统计显著性<sup>[46-47]</sup>。本试验中, 氮肥施用对玉米花后功能叶不同组分氮含量的影响主要体现为施氮普遍提高了玉米花后各主要时期功能叶硝态浓度(图 7)、细胞壁氮素(图 10)和类囊体氮素含量(图 11), 这与大部分研究结果相似<sup>[4, 42]</sup>; 而对游离氨基酸及可溶性蛋白的含量则仅在个别时期有一定促进作用, 如对后期(R3 期)功能叶可溶性蛋白含量有一定促进作用(图 9), 未达显著水平。可见, 本研究中氮肥施用促进了功能叶中无机氮及活性有机氮的含量, 没有造成非必需氮(以细胞壁氮含量为指示)的下降和分解, 起到了对作物必需元素氮的充足供应(以硝态氮浓度为指示)。本试验由于土壤背景氮供应较为充足(碱解氮 111.8 mg·kg<sup>-1</sup>), 因此 ZN 处理并未造成玉米生长中氮素的严重亏缺而特别影响氮代谢, ZN 处理仅表现为功能叶氮组分中的细胞壁氮含量在后期有降低, 而对关键氮组分(如可溶性蛋白)并未产生影响, 氮素优先满足作物生长必需的可溶性蛋白, 因此对作物氮代谢没有引起显著负面影响。

总体来讲, eCO<sub>2</sub> 和氮肥交互作用在促进作物氮供应方面的作用仅表现为某些时期关键氮组分的含量增加。这可能由于本研究中土壤氮素背景值较高, 因此 eCO<sub>2</sub> 下氮的供应没有严重缺乏, 个别时期非必需氮组分的暂时缺乏(如某些时期功能叶细胞壁氮素含量降低), 并不严重影响氮代谢。此外, 本试验供试土壤氮背景值高, 加之夏玉米生育期雨热同季、适宜的水热状况下土壤有机氮矿化速率高、土壤氮对作物氮素的供应占到作物吸氮量的一半甚至更多<sup>[48-50]</sup>, 因此本研究中 eCO<sub>2</sub> 和氮肥交互作用对关键氮组分的浓度没有产生负面影响。

营养性氮素(硝态氮、铵态氮和各种氨基酸)是合成各种功能性氮素(各种酶类所含的氮素)和结构性氮素(形成细胞壁和各种膜的含氮化合物)的“原料”, 后两者是植物氮素同化中的最终产物<sup>[51-53]</sup>。结合本文的研究结果分析, 玉米灌浆中后期非溶性含氮化合物(细胞壁氮素在 R2、R3 期, 类囊体氮素在 R3 期)作为最终氮合成产物在 eCO<sub>2</sub> 下表现出降低趋势(图 10—11), 可能是由于其合成过程要经过一系列复杂碳氮代谢过程的协调配合才能完成, 因此其合成在玉米生育后期碳氮代谢协调不平衡时会降低; 而作为“原初原料”的可溶性含氮化合物则在因 eCO<sub>2</sub>

及氮肥施用方面的作用较为直观, 表现则相对简单或直观。

类囊体是光合作用在叶绿体内进行的主要场所。植物长期处于 eCO<sub>2</sub> 下会出现光合速率逐渐下降并最终接近正常 CO<sub>2</sub> 浓度下的水平, 这被称作光合适应现象<sup>[54]</sup>。本研究中, eCO<sub>2</sub> 处理中类囊体氮素的含量在玉米花后有所降低, 也可能与长期 eCO<sub>2</sub> 下的光合适应现象有一定关系。这与研究人员在多种不同作物<sup>[55-56]</sup>上的研究结果一致, 即 eCO<sub>2</sub> 对 NSC 有促进效果、而对类囊体氮素在后期有抑制效果。

### 3.3 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮肥施用对夏玉米叶片碳氮比的影响

本研究中, eCO<sub>2</sub> 使玉米功能叶中大部分生育期(VT 期和 R3 期 2 种氮水平下以及 R2 和 R6 期常规氮水平下)的 C/N 显著升高(图 13)。这与非结构性碳水化合物及总碳在 eCO<sub>2</sub> 下增加及部分含氮化合物和总氮浓度下降有关。该结果与一些研究对水稻在 eCO<sub>2</sub> 后植株地上部碳养分累积量增加、植株 C/N 增加的结果一致<sup>[57-58]</sup>。

### 3.4 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮对夏玉米产量及产量构成因素和生物量的影响

LI 等<sup>[59]</sup>对绿豆的研究表明, eCO<sub>2</sub> 会增加绿豆在成熟期的生物量; KIMBALL 等<sup>[60]</sup>也报道, eCO<sub>2</sub> 会使 C<sub>3</sub> 作物生物量增加。本研究对 C<sub>4</sub> 作物夏玉米产量及各生育期生物量的研究结果显示, eCO<sub>2</sub> 和氮肥施用对玉米地上部生物量总体有一定促进趋势, 但均未达到显著水平。这与 LONG 等<sup>[61]</sup>对 FACE 研究的结果相似。如前所述, 由于本供试土壤基础肥力高, 夏玉米季雨热同期, 土壤有机氮矿化速率及数量都较高<sup>[48-49]</sup>。当季不施氮也并未对玉米生长起到显著的抑制作用, 这可能是本试验中施氮及氮肥与 eCO<sub>2</sub> 互作的产量效应不显著的主要原因。

本试验中 eCO<sub>2</sub> 处理病虫害加重也是 eCO<sub>2</sub> 对玉米增产不显著的原因之一, 考种数据显示, CN 水平下 eCO<sub>2</sub> 处理受虫害侵染的玉米坏籽粒占比从 2.1/500 增加到 7.6/500。本试验地玉米季的其他测定指标表明, eCO<sub>2</sub> 会显著降低玉米叶片的气孔导度, 提高 CO<sub>2</sub> 固定过程中的水分利用效率<sup>[24]</sup>, 这为害虫提供了潜在的有利生境<sup>[62]</sup>。有研究表明, eCO<sub>2</sub> 对咀嚼式口器昆虫的生长有利, eCO<sub>2</sub> 下玉米螟幼虫平均取食危害增加<sup>[63]</sup>, 昆虫幼虫数量和存活率有所增加<sup>[64]</sup>。此外, eCO<sub>2</sub> 有利于促进果实中糖分的积累<sup>[65]</sup>, 吸引更多的昆虫取食。有报道显示, eCO<sub>2</sub> 使得大豆害虫种群数量增加<sup>[66]</sup>, eCO<sub>2</sub>

下小麦蚜虫的繁殖量及相对增长率都提高<sup>[67]</sup>。还有报道指出,  $e\text{CO}_2$  导致番茄花叶病、水稻稻瘟病和纹枯病发生严重<sup>[68]</sup>, 玉米螟的危害加重<sup>[63,69]</sup>。这可能也是本试验下  $e\text{CO}_2$  对夏玉米产量反应不显著的可能原因之一。

氮肥过量施用也会使植物产生一定程度的贪青晚熟而引起一定的负面影响。李雪涛等<sup>[70]</sup>对玉米的研究结果表明, 土壤中氮素过多会使玉米茎秆变得细嫩、易倒伏, 而倒伏率每增加 1%, 玉米大约减产  $108 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。孟战赢等<sup>[71]</sup>的研究结果表明, 相同水分条件下, 氮肥追肥量为  $180 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$  的处理产量高于追肥量为  $120 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$  的处理, 而追氮量为  $240 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$  的处理产量低于追肥量为  $180 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$  的处理。水肥互作共同对作物产量产生影响, 本试验 7 月中旬至 8 月中旬为夏玉米拔节期, 此期间的降水量占到全玉米生育期降水量的 60% (图 2), 玉米生育期水分充足、加之土壤基础肥力高保证了氮供应, 在此基础上再施氮玉米生长速度快、易发生徒长。试验记录表明, 试验期间 7 月 22 日夜发生极端大风灾害事件, 玉米出现倒伏现象, 其中施氮处理的玉米较不施氮玉米倒伏现象更为严重, 虽未发生根折茎折并且在随后一周内自行恢复, 但也可能对产量造成了一定的影响。这也可能是造成本试验施氮处理产量差异不显著的又一原因。

综上所述, 本试验施氮处理及其与  $\text{CO}_2$  处理的互作对玉米生长和最终产量均没有显著影响的原因, 可能包括以下 3 个方面: (1) 土壤基础供氮能力高;

(2)  $e\text{CO}_2$  处理病虫害危害加重、虫害籽粒多; (3) 施氮处理由于大风极端事件造成的短时倒伏对产量有一定影响。此外, 有研究显示,  $\text{C}_4$  作物产量在水分及氮素都充足供应下,  $e\text{CO}_2$  对产量并没有明显的促进作用。美国 Illinois 及 Arizona 的 FACE 试验结果也报道,  $e\text{CO}_2$  对  $\text{C}_4$  作物产量的作用在作物胁迫的条件下 (如干旱) 才显示其对产量的显著补偿作用<sup>[72]</sup>。

总体来讲, 本试验针对  $\text{C}_4$  作物夏玉米的研究显示,  $e\text{CO}_2$  和氮肥施用对夏玉米不同碳氮组分含量及产量的影响, 主要表现为  $e\text{CO}_2$  提高了花后功能叶可溶性糖浓度, 对抽雄期淀粉浓度、叶片总碳浓度及游离氨基酸浓度也有一定增加作用; 氮肥施用显著提高了花后各生育时期功能叶硝态氮浓度, 为玉米的产量形成及主要生理活动提供了充足的氮素供应;  $e\text{CO}_2$  和氮肥施用的交互作用对灌浆后期功能叶

可溶性糖浓度、硝态氮浓度及叶片碳氮比提升起到了促进作用, 为碳氮生理代谢和产量提升提供了可能潜力。本研究目前是在  $e\text{CO}_2$  下针对  $\text{C}_4$  作物不同碳氮组分含量及动态的一些初步探索, 还需要在不同土壤地力条件下, 开展更多针对  $e\text{CO}_2$  和氮肥施用及不同土壤水分状况下多因素交互作用对  $\text{C}_4$  作物碳氮代谢影响的深入研究。

## 4 结 论

本研究在 FACE 平台下, 针对夏玉米农大 108 在施氮与不施氮条件下开展田间试验, 对夏玉米的生物量、产量及产量构成因素、玉米抽雄开花后功能叶不同碳氮组分含量动态进行了研究, 得到如下主要结论:

(1) 在中等地力水平下, 大气  $\text{CO}_2$  浓度升高和氮肥施用均对夏玉米生物量及产量增加有一定促进作用, 但均未达显著水平。在土壤供氮不匮乏的情况下,  $e\text{CO}_2$  和氮肥对产量的交互作用也不显著。

(2) 大气  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下, 玉米从抽雄开花到灌浆末期, 功能叶中可溶性糖浓度提高, 抽雄期和灌浆后期总碳浓度增加, 总氮浓度降低, 碳氮比增加。

(3) 大气  $\text{CO}_2$  浓度升高对抽雄及灌浆期功能叶游离氨基酸浓度有促进作用; 但使吐丝后功能叶的细胞壁氮素、类囊体氮素含量有所降低; 而结构性氮组份中的必需类氮-可溶性蛋白含量在玉米抽雄开花后没有受到影响。

(4) 氮肥施用使玉米从抽雄到灌浆后期功能叶非结构性碳水化合物浓度、硝态氮浓度、细胞壁氮素和类囊体氮素含量显著提高; 中等土壤肥力下不施氮处理的功能叶可溶性蛋白含量没有受到影响, 但类囊体氮和细胞壁氮含量降低, 氮素优先满足作物生长必需的可溶性蛋白。

(5) 大气  $\text{CO}_2$  浓度升高和氮肥交互作用对灌浆前期功能叶类囊体氮素, 灌浆中期细胞壁氮素有提高作用, 后期作用不显著; 交互作用仅对灌浆后期碳氮组份中的可溶性糖、硝态氮浓度有一定增加作用。

## 参考文献 References

- [1] 中国气象局科技与气候变化司. 2017 年中国温室气体公报. 北京, 2019.  
Department of Science, Technology and Climate Change, China Meteorological Administration. 2017 China Greenhouse Gases Bulletin.



- Beijing, 2019. (in Chinese)
- [2] 王阳, 高士杰, 李继洪, 胡喜连. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物形态生理及育种的影响. 华北农学报, 2009, 24(B08): 126-130.
- WANG Y, GAO S J, LI J H, HU X L. The influence of crop's morphological characters and breeding by elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2009, 024(B08): 126-130. (in Chinese)
- [3] 宗毓铮. 大气二氧化碳浓度升高对玉米幼苗碳氮资源分配的影响[D]. 北京: 中国科学院, 2013.
- ZONG Y Z. Responses of C and N allocation of maize seedlings under elevated CO<sub>2</sub>[D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2013. (in Chinese)
- [4] 母小焕. 叶片水平上玉米氮素高效利用的生理机制[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- MU X H. The physiological mechanism of efficient nitrogen use in maize at leaves[D]. Beijing: China Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [5] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.
- PAN Q M, HAN X G, BAI Y F, YANG J C. Advances in physiological and ecological studies on stored non-structure carbohydrates in plants. Bulletin of Botany, 2002, 19(1): 30-38. (in Chinese)
- [6] 申丽霞, 王璞. 玉米穗位叶碳氮代谢的关键指标测定. 中国农学通报, 2009, 25(24): 155-157.
- SHEN L X, WANG P. Determination of C-N metabolism indices in ear-leaf of maize (*Zeamays* L.). Chinese Agricultural Sciences Bulletin, 2009, 25(24): 155-157. (in Chinese)
- [7] 阳剑, 时亚文, 李宙炜, 陶优生, 唐启源. 水稻碳氮代谢研究进展. 作物研究, 2011, 25(4): 383-387.
- YANG J, SHI Y W, LI Z W, TAO Y S, TANG Q Y. Research progress of carbon and nitrogen metabolism in rice. Crop Research, 2011, 25(4): 383-387. (in Chinese)
- [8] 王强, 钟旭华, 黄农荣, 郑海波. 光、氮及其互作对作物碳氮代谢的影响研究进展. 广东农业科学, 2006(2): 37-40.
- WANG Q, ZHONG X H, HUANG N R, ZHENG H B. Interactions of nitrogen with light in the photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen of crop. Guangdong Agricultural Sciences, 2006(2): 37-40. (in Chinese)
- [9] 戴明宏, 赵久然, 杨国航, 王荣焕, 陈国平. 不同生态区和不同品种玉米的源库关系及碳氮代谢. 中国农业科学, 2011, 44(8): 1585-1595.
- DAI M H, ZHAO J R, YANG G H, WANG R H, CHEN G P. Source-sink relationship and carbon-nitrogen metabolism of maize in different ecological regions and varieties. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(8): 1585-1595. (in Chinese)
- [10] ELIZABETH A A, STEPHEN P L. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? a meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. New Phytologist, 2005, 165(2): 351-372.
- [11] 李伏生, 康绍忠. CO<sub>2</sub> 浓度升高、氮和水分对春小麦养分吸收和土壤养分的效应. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(3): 303-309.
- LI F S, KANG S Z. Effects of CO<sub>2</sub> concentration enrichment, nitrogen and water on soil nutrient content and nutrient uptake of spring wheat. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2002, 8(3): 303-309. (in Chinese)
- [12] QIAO Y Z, ZHANG H Z, DONG B D, SHI C H, LI Y X, ZHAI H M, LIU M Y. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on growth and water use efficiency of winter wheat under two soil water regimes. Agricultural Water Management, 2010, 97(11): 1742-1748.
- [13] 孙立军. 春玉米中后期管理技术. 农民致富之友, 2014(7): 105.
- SUN L J. Management technology of spring maize in middle and late stage. Friends of Farmers Getting Rich, 2014(7): 105. (in Chinese)
- [14] ZONG Y Z, SHANGGUAN Z P. Nitrogen deficiency limited the improvement of photosynthesis in maize by elevated CO<sub>2</sub> under drought. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(1): 73-81.
- [15] REICH P B, HUNGATE B A, LUO Y Q. Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2006, 37: 611-636.
- [16] 王帅. 长期不同施肥对玉米叶片光合作用及光系统功能的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2014.
- WANG S. Effects of long-term different fertilization on photosynthesis and photosystem function of maize leaves[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2014. (in Chinese)
- [17] 唐美玲, 肖谋良, 袁红朝, 王光军, 刘守龙, 祝贞科, 葛体达, 吴金水. CO<sub>2</sub> 倍增条件下不同生育期水稻碳氮磷含量及其计量比特征. 环境科学, 2018, 39(12): 5708-5716.
- TANG M L, XIAO M L, YUAN H C, WANG G J, LIU S L, ZHU Z K, GE T D, WU J S. Effect of CO<sub>2</sub> Doubling and different plant growth stages on rice carbon, nitrogen, and phosphorus and their stoichiometric Ratios. Environmental Science, 2018, 39(12): 5708-5716. (in Chinese)

- [18] 梁煜, 常翠翠, 郝兴宇, 张东升, 王卫峰, 高志强, 宗毓铮. CO<sub>2</sub> 浓度升高与氮素胁迫对谷子光合特性和产量因素的影响. 山西农业科学, 2020, 48(3): 401-406, 410.
- LIANG Y, CHANG C C, HAO X Y, ZHANG D S, WANG W F, GAO Z Q, ZONG Y Z. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen stress on the physiological characteristics and yield components of foxtail millet. Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(3): 401-406, 410. (in Chinese)
- [19] 王小娟, 王文明, 张振华, 张力, 杨春, 宋海星, 官春云. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和供氮水平对油菜前期生长及氮素吸收利用的影响. 生态学杂志, 2014, 33(1): 83-88.
- WANG X J, WANG W M, ZHANG Z H, ZHANG L, YANG C, SONG H X, GUAN C Y. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and N application levels on the growth, N uptake and utilization of oilseed rape during vegetative stage. Journal of Ecology, 2014, 33(1): 83-88. (in Chinese)
- [20] LI X, ZHANG L, AHAMMED G J, LI Z X, WEI J P, SHEN C, YAN P, ZHANG L P, HAN W Y. Stimulation in primary and secondary metabolism by elevated carbon dioxide alters green tea quality in *Camellia sinensis* L. Scientific reports, 2017, 7(1): 81-89.
- [21] LI L K, WANG M F, SABIN S P, LI C X, MEGHA N P, CHEN F J, FANG W P. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on foliar soluble nutrients and functional components of tea, and population dynamics of tea aphid, *Toxoptera aurantii*. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 145: 84-94.
- [22] 蒋跃林, 张庆国, 张仕定. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度对茶叶品质的影响. 茶叶科学, 2006(4): 299-304.
- JIANG Y L, ZHANG Q G, ZHANG S D. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on tea quality. Tea Science, 2006(4): 299-304. (in Chinese)
- [23] LEAKEY A D B, XU F X, GILLESPIE K M, MCGRATH J M, AINSWORTH E A, ORT D R, OGREN W L. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(9): 3597-3602.
- [24] 牛晓光, 杨荣全, 李明, 段碧华, 刁田田, 马芬, 郭李萍. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与氮肥互作对玉米光合特性及产量的影响. 中国生态农业学报, 2020(2): 255-264.
- NIU X G, YANG R Q, LI M, DUAN B H, DIAO T T, MA F, GUO L P. Effects of interaction between elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristic and yield of maize. Chinese Journal of Ecological Agriculture, 2020(2): 255-264. (in Chinese)
- [25] 居辉, 姜帅, 李靖涛, 韩雪, 高霁, 秦晓晨, 林而达. 北方冬麦区 CO<sub>2</sub> 浓度增高与氮肥互作对冬小麦生理特性和产量的影响. 中国农业科学, 2015, 48(24): 4948-4956.
- JU H, JIANG S, LI J T, HAN X, GAO J, QIN X C, LIN E D. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen on the physiology and yield of winter wheat in north winter wheat region of China. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(24): 4948-4956. (in Chinese)
- [26] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 142-148.
- GAO J F. Experimental Guidance of Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2006: 142-148. (in Chinese)
- [27] CATALDO D A, MAROON M, SCHRADER L E, YOUNGS V L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1975, 6(1): 71-80.
- [28] 蔡永萍. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业大学出版社, 2014: 166-169.
- CAI Y P. Experimental Guidance of Plant Physiology. Beijing: China Agricultural University Press, 2014: 166-169. (in Chinese)
- [29] ONODA Y, HIKOSAKA K, HIROSE T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. Functional Ecology, 2004, 18: 419-425.
- [30] ZHANG L, PAAKKARINEN V, VAN W K J, ARO E M. Co-translational assembly of the D1 protein into photosystem II. The Journal of Biological Chemistry, 1999, 274(23): 16062-16067.
- [31] PENG L W, MA J F, CHI W, GUO J K, ZHU S Y, LU Q T, LU C M, ZHANG L X. Low PSII accumulation is involved in efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Cell, 2006, 18(4): 955-969.
- [32] 肖焱波, 段宗颜, 张福锁, 苏凡, 金航, 陈新平, 雷宝坤. 移栽玉米的氮素诊断及追肥推荐研究. 土壤肥料, 2001(6): 16-20.
- XIAO Y B, DUAN Z Y, ZHANG F S, SU F, JIN H, CHEN X P, LEI B K. Study on the nitrogen diagnosis of transplanting maize recommendation of nitrogen fertilizer as top dressing. Soil Fertilizer, 2001(6): 16-20. (in Chinese)
- [33] LI X N, ULFAT A, LV Z Y, FANG L, DONG J, LIU F L. Effect of multigenerational exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on grain quality in wheat. Environmental and Experimental Botany, 2019, 157: 310-319.

- [34] 钱蕾, 蒋兴川, 刘建业, 罗丽芬, 桂富荣. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对西花蓟马生长发育及其寄主四季豆营养成分的影响. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1553-1558.
- QIAN L, JIANG X C, LIU J Y, LUO L F, GUI F R. Effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on development of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) and nutrients of their host plant, *Phaseolus vulgaris*. Journal of Ecology, 2015, 34(6): 1553-1558. (in Chinese)
- [35] ARANJUELO I, SANZSÁEZ Á, JÁUREGUI I, IRIGOYEN J J, ARAUS J L, SÁNCHEZDÍAZ M, ERICE G. Harvest index, a parameter conditioning responsiveness of wheat plants to elevated CO<sub>2</sub>. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(7): 1879-1892.
- [36] WATANABE C K, SATO S, YANAGISAWA S, UESONO Y, TERASHIMA I, NOGUCHI K. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on levels of primary metabolites and transcripts of genes encoding respiratory enzymes and their diurnal patterns in *Arabidopsis thaliana*: Possible relationships with respiratory rates. Plant & Cell Physiology, 2014, 55(2): 341-357.
- [37] 潘彤彤. 氮肥对菠萝蜜碳氮代谢及树体营养水平的影响[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2019.
- PAN T T. Effects of nitrogen fertilizer on carbon and nitrogen metabolism and tree nutrition of jackfruit[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2019. (in Chinese)
- [38] 刘娜, 宋柏权, 闫志山, 范有君, 杨骥. 氮肥施用量对甜菜蔗糖代谢关键酶和可溶性糖含量的影响. 中国农学通报, 2015, 31(27): 183-189.
- LIU N, SONG B Q, YAN Z S, FAN Y J, YANG J. Effect of nitrogen application on the content of soluble sugar and key enzyme activities in sugar metabolism of sugar beet. Chinese Agricultural science bulletin, 2015, 31(27): 183-189. (in Chinese)
- [39] SAGE R F, KUBIEN D S. The temperature response of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(9): 1086-1106.
- [40] 陈法军, 戈峰, 刘向辉. 棉花对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应及其对棉蚜种群发生的作用. 生态学报, 2004, 24(5): 991-996.
- CHEN F J, GE F, LIU X H. Responses of cotton to elevated CO<sub>2</sub> and the effects on cotton aphid occurrences. Ecologica Sinica, 2004, 24(5): 991-996. (in Chinese)
- [41] MU X H, CHEN Q W, CHEN F J, YUAN L X, MI G H. Dynamic remobilization of leaf nitrogen components in relation to photosynthetic rate during grain filling in maize. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 129: 27-34.
- [42] 红艳. 氮素添加对荒漠区 5 种植物氮素代谢的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古师范大学, 2018.
- HONG Y. Effect of nitrogen addition on nitrogen metabolism of 5 species in desert area[D]. Hohhot: Inner Mongolia Normal University, 2018. (in Chinese)
- [43] 于华荣, 郭园, 朱爱民, 鲁富英, 王乐, 张玉霞. 氮素水平对沙地燕麦叶片非结构性碳氮代谢的影响. 草业学报, 2018, 27(5): 61-72.
- YU H R, GUO Y, ZHU A M, LU F Y, WANG L, ZHANG Y X. Effects of nitrogen fertilizer level on non-structural carbon and nitrogen metabolite levels in oats grown in sandy desert soil. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 27(5): 61-72. (in Chinese)
- [44] 黄茹, 吴玉萍, 夏振远, 王正银, 李银科. 氮素水平对红花大金元烟叶游离氨基酸和蛋白质含量的影响. 中国烟草科学, 2017, 38(5): 50-55.
- HUANG R, WU Y P, XIA Z Y, WANG Z Y, LI Y K. Effect of nitrogen level on free amino acid and protein contents of Honghuadajinyuan tobacco leaves. China tobacco science, 2017, 38(5): 50-55. (in Chinese)
- [45] 梁晓红. 不同供氮水平对烤烟碳氮代谢及烟叶品质的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- LIANG X H. Effects of various nitrogen levels on carbon-nitrogen metabolism and leaves quality of flue-cured tobacco[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2009. (in Chinese)
- [46] 刘备. 不同施氮量对木薯氮素营养特性的影响及氮素营养诊断指标初探[D]. 海口: 海南大学, 2016.
- LIU B. Research on nitrogen nutrition characteristics under different N applying levels and preliminary study on nitrogen nutrition diagnose on cassava[D]. Haikou: Hainan University, 2016. (in Chinese)
- [47] 胡紫璟. 不同氮素水平对酿酒葡萄‘蛇龙珠’植株碳氮代谢影响的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- HU Z J. The study on the influence of different nitrogen levels on metabolism of carbon and nitrogen in wine grape ‘Cabernet Gernischet’ tree[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016. (in Chinese)
- [48] 田飞飞, 纪鸿飞, 王乐云, 郑西来, 辛佳, 能惠. 施肥类型和水热变化对农田土壤氮素矿化及可溶性有机氮动态变化的影响. 环境科学, 2018, 39(10): 4717-4726.
- TIAN F F, JI H F, WANG L Y, ZHENG X L, XIN J, NENG H. Effects of various combinations of fertilizer, soil moisture, and temperature on nitrogen mineralization and soluble organic nitrogen in agricultural

- soil. *Environmental Science*, 2018, 39(10): 4717-4726. (in Chinese)
- [49] 葛晓敏, 王瑞华, 唐罗忠, 贾志远, 朱玲, 李勇. 不同温湿度条件下杨树人工林土壤氮矿化特征研究. *中国农学通报*, 2015, 31(10): 208-213.
- GE X M, WANG R H, TANG L Z, JIA Z Y, ZHU L, LI Y. Study on the effects of temperature and moisture on nitrogen mineralization of soil in poplar plantations. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(10): 208-213. (in Chinese)
- [50] 郭李萍, 王兴仁, 张福锁, 陈新平, 毛达如. 不同年份施肥对作物增产效应及肥料利用率的影响. *中国农业气象*, 1999(4): 3-5.
- GUO L P, WANG X R, ZHANG F S, CHEN X P, MAO D R. Effect of fertilizer application in different years on crop yields and fertilizer recovery. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1999(4): 3-5. (in Chinese)
- [51] 黄亿, 李廷轩, 张锡洲, 戢林, 吴沂珀. 氮高效利用基因型大麦氮素转移及氮形态组分特征. *中国农业科学*, 2015, 48(6): 1151-1161.
- HUANG Y, LI T X, ZHANG X Z, JI L, WU Y P. Characteristics of nitrogen transportation and fractions in different organs of barley genotype with high nitrogen utilization efficiency. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(6): 1151-1161. (in Chinese)
- [52] CLAVER I P, ZHOU H. Enzymatic hydrolysis of defatted wheat germ by proteases and the effect on the functional properties of resulting protein hydrolysates. *Journal of Food Biochemistry*, 2005, 29(1): 13-26.
- [53] RHODES D I, STONE B A. Proteins in walls of wheat aleurone cells. *Journal of Cereal Science*, 2002, 36(1): 83-101.
- [54] DELUCIA E H, SASEK T W, STRAIN B R. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research*, 1985, 7(2): 175-184.
- [55] STITT M. Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell & Environment*, 2006, 14(8): 741-762.
- [56] SAWADA S, KUNINAKA M, WATANABE K, STATO A, KAWAMURA H, KOMINE K, SAKAMOTO T, KASAI M. The mechanism to suppress photosynthesis through end-product inhibition in single-rooted soybean leaves during acclimation to CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant & Cell Physiology*, 2001, 42(10): 1093-1102.
- [57] 张立极, 潘根兴, 张旭辉, 李恋卿, 郑经伟, 郑聚峰, 俞欣妍, 王家芳. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对水稻植株碳氮吸收及分配的影响. *土壤*, 2015, 47(1): 26-32.
- ZHANG L J, PAN G X, ZHANG X H, LI L Q, ZHENG J W, ZHENG J F, YU X Y, WANG J F. Effect of experimental CO<sub>2</sub> enrichment and warming on uptake and distribution of C and N in rice plant. *soils*, 2015, 47(1): 26-32. (in Chinese)
- [58] ZHU C W, ZISKA L, ZHU J G, ZENG Q, XIE Z B, TANG H Y, JIA X D, HASEGAWA T. The temporal and species dynamics of photosynthetic acclimation in flag leaves of rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticum aestivum*) under elevated carbon dioxide. *Physiologia Plantarum*, 2012, 145(3): 395-405.
- [59] LI P, HAN X, ZONG Y Z, LI H Y, LIN E D, HAN Y H, HAO X Y. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on the uptake and utilization of N, P and K in *Vigna radiata*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2015, 202: 120-125.
- [60] KIMBALL B A. Crop responses to elevated CO<sub>2</sub> and interactions with H<sub>2</sub>O, N, and temperature. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 31: 36-43.
- [61] LONG S P, AINSWORTH E A, LEAKEY A D B, NÖSBERGER J, ORT D R. Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science*, 2006, 312(5782): 1918-1921.
- [62] 马丽. 气候变化和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对森林影响的探讨. *林业资源管理*, 2014(5): 28-34.
- MA L. Study on the effects of climate changes and CO<sub>2</sub> concentration increase on forest ecosystem. *Forest Resources Management*, 2014(5): 28-34. (in Chinese)
- [63] 解海翠. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对“玉米—害虫—天敌”系统的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- XIE H C. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on “maize-pest-enemy” system[D]. Beijing: China Agricultural University, 2014. (in Chinese)
- [64] FRANCES C, BUNCE J A. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration affects interactions between *spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and two host plant species outdoors. *Environmental Entomology*, 1994(4): 999-1005.
- [65] 杨苏苏. 高浓度 CO<sub>2</sub> 环境下番茄应答 TMV 侵染的转录组分析[D]. 太谷: 山西农业大学, 2018.
- YANG S S. The transcriptome analysis of tomato response to TMV infection under high concentration of CO<sub>2</sub>[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [66] ORLA D, BRIDGET F O, ARTHUR R Z, MAY R B, EVAN H D. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on leaf damage and insect abundance in a soybean agroecosystem. *Arthropod-Plant Interactions*, 2008, 2(3): 125-135.

- [67] 陈法军, 吴刚, 戈峰. 春小麦对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应及其对麦长管蚜生长发育和繁殖的影响. 应用生态学报, 2006, 17(1): 91-96.  
CHEN F J, WU G, GE F. Responses of spring wheat to elevated CO<sub>2</sub> and their effects on *Sitobion avenae* aphid growth, development and reproduction. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(1): 91-96. (in Chinese)
- [68] KOBAYASHI T, ISHIGURO K, NAKAJIMA T, KIM H Y, OKADA M, KOBAYASHI K. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on the infection of rice blast and sheath blight. Phytopathology, 2006, 96(4): 425-431.
- [69] 刘紫娟, 李萍, 宗毓铮, 董琦, 郝兴宇. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对谷子生长发育及玉米螟发生的影响. 中国生态农业学报, 2017, 25(1): 55-60.  
LIU Z J, LI P, ZONG Y Z, DONG Q, HAO X Y. Effect of elevated [CO<sub>2</sub>] on growth and attack of Asian corn borers (*Ostrinia furnacalis*) in foxtail millet (*Setaria italica*). Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(1): 55-60. (in Chinese)
- [70] 李雪涛. 玉米倒伏成因及预防. 河南农业, 2015(18): 46-50.  
LI X T. Causes and prevention of maize lodging. Henan Agriculture, 2015(18): 46-50. (in Chinese)
- [71] 孟战赢, 林同保, 王育红. 水肥效应对夏玉米产量及氮代谢相关指标的影响. 玉米科学, 2009, 17(5): 100-103.  
MENG Z Y, LIN T B, WANG Y H. Effects of water-fertilizer on summer corn nitrogen metabolism. Maize Science, 2009, 17(5): 100-103. (in Chinese)
- [72] LEAKEY A D B, URIBELARREA M, AINSWORTH E A, NAIDU S L, ROGERS A, ORT D R, LONG S P. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the absence of drought. Plant Physiology, 2006, 140(2): 779-790.

(责任编辑 杨鑫浩)