

氮钾配施对冬油菜角果皮光合作用及光合器官氮分配的影响

李 静, 周杨果, 陆志峰, 丛日环, 李小坤, 任 涛*, 鲁剑巍

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

摘要:【目的】角果皮作为典型的非叶器官, 其光合作用不仅是油菜 (*Brassica napus* L.) 光合作用的重要补充, 更是生育后期产量建成的重要碳源。我们研究了氮、钾营养及氮钾配施对冬油菜角果形态、角果皮光合特性、光合器官氮分配的影响及光合氮利用效率 (PNUE) 差异机制。【方法】采用双因素田间试验, 设 4 个施氮量 (N_0 、90、180、270 kg/hm², 分别以 N_0 、 N_{90} 、 N_{180} 、 N_{270} 表示), 两个钾用量 (K_2O 0、120 kg/hm², 分别以 K_0 、 K_{120} 表示), 试验共计 8 个处理: N_0K_0 、 N_0K_{120} 、 $N_{90}K_0$ 、 $N_{90}K_{120}$ 、 $N_{180}K_0$ 、 $N_{180}K_{120}$ 、 $N_{270}K_0$ 、 $N_{270}K_{120}$, 每个处理 3 次重复。在角果期测定角果形态参数、净光合速率 (A_n)、角果皮氮钾养分含量、光合氮利用效率 (PNUE) 以及最大羧化速率 (V_{cmax}) 等相关光合、生理参数, 并计算角果皮氮素在光合器官 (羧化系统、电子传递系统和捕光系统) 的分配比例。【结果】与 N_0K_0 处理相比, 氮钾配施处理单株角果数增加了 1.7~3.0 倍, 角果长和角果面积分别提高了 12.1%~30.2% 和 9.9%~43.8%。在不同氮肥施用量下, 施钾后角果皮氮含量平均降低了 19.5%; 在不同施钾量下, 氮肥施用后角果皮钾含量平均降低了 20.9%。氮钾配施处理角果皮气孔导度 (g_s)、叶肉导度 (g_m)、 V_{cmax} 及 A_n 较 N_0K_0 处理平均提高了 11.1%、158.8%、88.2% 和 115.0%。与 N_0 处理相比, 施氮后角果皮光合系统氮库平均增加了 51.1%, 但羧化系统 (N_{cb}) 和电子传递系统 (N_{et}) 中氮分配比例分别下降了 8.4 和 2.5 个百分点, PNUE 降低了 21.1%; 相反, 施钾后角果皮光合氮库和分配比例分别较 K_0 处理提高了 28.7% 和 15.6 个百分点, 其中 N_{cb} 和 N_{et} 氮库分别提高了 35.9% 和 31.4%, PNUE 增幅高达 65.7%。与 N_0K_0 处理相比, 尽管氮钾配施对角果皮光合系统氮分配比例的提升作用较小, 但光合系统氮库容量增加了 90.7%, 远高于单施氮肥或钾肥对角果皮光合氮库的提升幅度。PNUE 与角果皮钾含量和光合系统中各组分氮分配比例呈极显著正相关关系, 而与角果皮氮含量及氮钾比呈显著负相关。【结论】氮钾配施一方面提高了角果皮光合面积、协调氮钾营养平衡、降低 CO_2 传输阻力, 另一方面增加了角果皮光合氮库、改善了光合系统中氮分配比例, 从而提高了角果光合能力、优化了 PNUE。因此, 在实际生产中氮钾肥要合理配施, 最大化个体光合潜能, 进而提高群体生产力达到增产增效的目的。

关键词: 冬油菜; 氮钾配施; 角果皮; 光合速率; 氮分配; 光合氮利用效率

The effects of combined nitrogen and potassium application on photosynthesis and nitrogen allocation in photosynthetic organs of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) silique wall

LI Jing, ZHOU Yang-guo, LU Zhi-feng, CONG Ri-huan, LI Xiao-kun, REN Tao*, LU Jian-wei

[College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University / Key Laboratory of Arable Land Conservation (Middle and Lower Reaches of Yangtze River), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan, Hubei 430070, China]

Abstract: 【Objectives】As a typical non-leaf organ, silique wall photosynthesis is an important complement to photosynthesis in oilseed rape (*Brassica napus* L.) and a crucial carbon source for building yield in the late growth stage. This study aims to clarify the effects of nitrogen (N), potassium (K), and their interaction on silique morphology, photosynthetic characteristics, and N allocation in photosynthetic organs. We also investigated the mechanism of photosynthetic N use efficiency (PNUE) of the silique wall. 【Methods】Four N application rates at 0 (N_0), 90 (N_{90}), 180 (N_{180}), and 270 kg/hm² (N_{270}) and two K_2O rates at 0 (K_0) and 120 kg/hm² (K_{120}), were used

收稿日期: 2021-09-24 接受日期: 2022-04-22

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872173); 财政部和农业农村部“国家现代农业产业技术体系”项目 (CARS-12)。

联系方式: 李静 E-mail: ljing@webmail.hzau.edu.cn; * 通信作者 任涛 E-mail: rentao@mail.hzau.edu.cn

in a two-factor field experiment. The experiment consisted of eight treatments: N_0K_0 , N_0K_{120} , $N_{90}K_0$, $N_{90}K_{120}$, $N_{180}K_0$, $N_{180}K_{120}$, $N_{270}K_0$, $N_{270}K_{120}$, and each treatment was repeated three times. The photosynthetic and physiological parameters of silique were evaluated to calculate N allocation in the photosynthetic organs (carboxylation, electron transport, and light capture system). These included morphological parameters, net photosynthetic rate (A_n), N and K nutrient concentration, PNUE and maximum carboxylation rate (V_{cmax}). **【 Results 】** Compared with N_0K_0 , the number of siliques per plant was improved by 1.7–3.0 times, while silique length and area increased by 12.1%–30.2% and 9.9%–43.8%, respectively, with the combined application of N and K fertilizers. Silique wall's N content was reduced by 19.5% with K fertilization at different N application rates. Under different levels of K application, the K content of the silique wall decreased by an average of 20.9% after N fertilization. Stomatal conductance (g_s), mesophyll conductance (g_m), V_{cmax} , and A_n increased by 11.1%, 158.8%, 88.2% and 115.0% after N and K supplementation, in contrast to N_0K_0 . Compared with N_0 , the photosynthetic system's N pool of the silique wall increased by 51.1% after N application. However, the N allocation ratio in the carboxylation system (N_{cb}) and electron transfer system (N_{et}) decreased by 8.4 and 2.5 percentage points, and PNUE reduced by 21.1%. On the contrary, the photosynthetic N pool and allocation ratio of the silique wall increased by 28.7% and 15.6 percentage points, N_{cb} and N_{et} pool improved by 35.9% and 31.4%, and the PNUE was accelerated by 65.7% after K fertilization compared with the K_0 . Compared with N_0K_0 , although there was a small effect on the improvement of the N allocation ratio of the photosynthetic system in the siliques wall after the combined application of N and K, the N pool capacity of the photosynthetic system increased by 90.7%, which was much higher than the amelioration of the photosynthetic N pool with a single application of N or K fertilizer. PNUE was significantly and positively related to the K concentration of silique wall and the N allocation ratio of each component in the photosynthetic system. In contrast, N concentration and the N to K ratio of silique wall was negatively correlated with the PNUE. **【 Conclusions 】** The combined application of N and K increased the photosynthetic area of the siliques wall, coordinated the balance of N and K nutrients, reduced the resistance to CO_2 transmission, and promoted the photosynthetic N pool of the siliques wall and improved the N allocation ratio in the photosynthetic system, thus improving the photosynthetic capacity and optimizing PNUE in the siliques wall. Therefore, in actual production, it is necessary to apply reasonable N and K fertilizers to maximize individual photosynthetic potential, so as to improve population productivity and achieve the purpose of increasing production and efficiency.

Key words: winter oilseed rape; combined application of nitrogen and potassium; silique wall; photosynthetic rate; nitrogen allocation; photosynthetic nitrogen use efficiency

光合作用利用光能将 CO_2 转化为碳水化合物, 贡献了 90% 以上的作物生物量及产量^[1]。叶片作为高等植物主要光合器官, 是植物生长最重要的碳获取源。然而, 越来越多的研究表明, 非叶器官含有发育良好的叶绿体, 对碳同化有很大贡献, 是植物光合作用重要补充^[2-3]。冬油菜 (*Brassica napus* L.) 是我国重要的油料作物, 其生长过程中存在明显的光合器官演替过程, 在开花前叶片是主要的光合器官, 为油菜冠层结构形成及后期角果建成贡献了大量碳水化合物。花后油菜叶片大量凋落, 角果成为此时最主要的光合碳获取源。前人研究表明, 尽管角果层面积指数 (PAI) 略低于叶面积指数 (LAI), 但角果冠层拦截了约 80% 的入射辐射, 并在角果填充阶段贡献了 80%~95% 的总碳增益^[4-5]。此外, 籽粒

产量的 60%~70% 来源于角果皮的碳固定^[6], 由此可见, 角果光合作用对油菜产量形成具有重要意义。

角果为源库一体, 其光合作用是油菜产量形成的基础。氮是光合系统构建的关键因子, 直接或间接地影响光合作用。前人在水稻叶片上的研究表明, 叶片氮含量增加后叶绿体变长变厚, 细胞壁变薄, 叶肉细胞和叶绿体面向细胞间隙的比例增加, 提高了气孔导度和叶肉导度, 从而改善 CO_2 在叶片中的传导^[7], 但过高的叶片氮含量并未进一步提高光合作用, 致使光合氮利用效率 (PNUE) 明显降低, 这主要与施氮后叶绿体增大导致叶肉导度和 Rubisco 酶含量间的比值降低密切相关^[8]。PNUE 是氮素生理利用效率的特征之一, 受光合系统各组分氮分配比例的调控, 提高 PNUE 有助于提升作物氮利用效率^[9],

而 PNUE 的提高需要优化叶片中不同形态氮素的分配比例^[10]。与氮不同, 钾并非光合作用关键酶或蛋白的组成元素, 钾在植物体内主要通过维持细胞渗透压及大分子物质的电荷平衡, 进而影响酶的活性、气孔运动、CO₂ 传导以及光合产物转运等影响光合作用^[11]。胡文诗等^[12]研究表明, 钾肥施用提高了角果皮光合面积, 降低了中果皮细胞壁厚度、增加了细胞及叶绿体面向细胞空隙面积, 从而降低了 CO₂ 的传输阻力, 提高了角果光合速率。

氮和钾在 CO₂ 传导及同化中既有相似性又有差异性和互补性, 在 CO₂ 传导上, K⁺和 NO₃⁻均是维持细胞渗透压, 调节气孔开闭的重要物质^[13-14]。氮、钾均可调控叶绿体形状和分布, 增加叶肉细胞和叶绿体面向细胞间隙的面积比例, 降低 CO₂ 的液相传输阻力, 提高叶肉导度^[7,15]。在 CO₂ 同化上, 氮直接参与 CO₂ 固定, 高氮供应增加叶片 Rubisco 酶含量, 施钾可以提高 Rubisco 酶活性^[16]。此外, Hou 等^[17]在水稻中的研究表明, 钾肥施用降低单位面积叶片氮含量, 但增加了光合系统氮分配比例, 进而提高叶片净光合速率和 PNUE。那么在油菜角果这样一个“源、库”结合紧密的非叶光合器官中, 钾如何协调光合氮分配进而改善光合作用、提高角果 PNUE 仍需进一步探究。为此, 开展了不同氮钾肥配施对冬油菜角果形态、光合特性及光合氮分配影响的田间试验, 研究了不同氮、钾营养条件下角果皮光合特性和光合系统氮分配的变化, 并分析了 PNUE 与角果皮养分含量及光合系统不同组分分配比例间的关系, 为深入理解氮钾配施提高角果光合效率的机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验点概况

试验在湖北省武穴市梅川镇 (30°06'N, 115°36'E) 进行, 供试土壤为花岗片麻岩母质发育的水稻土, 0—20 cm 耕层土壤 pH 5.76, 含有机质 32.1 g/kg、全氮 1.75 g/kg、速效钾 54.5 mg/kg、速效磷 13.4 mg/kg、有效硼 0.48 mg/kg。试验点前茬作物为水稻。

1.2 试验设计

采用氮钾两因素试验设计, 氮肥 (N) 用量为 0、90、180、270 kg/hm² 4 个水平, 记做 N₀、N₉₀、N₁₈₀、N₂₇₀; 钾肥 (K₂O) 用量设 0 和 120 kg/hm² 2 个梯度, 用 K₀ 及 K₁₂₀ 表示。试验共计 8 个处理分别为: N₀K₀、N₀K₁₂₀、N₉₀K₀、N₉₀K₁₂₀、N₁₈₀K₀、N₁₈₀K₁₂₀、N₂₇₀K₀、

N₂₇₀K₁₂₀。每个处理 3 次重复, 完全随机区组排列, 小区面积为 20 m²。

各处理磷、硼肥用量相同, 分别为 P₂O₅ 90 kg/hm²、硼砂 9 kg/hm²。供试肥料分别为尿素 (含 N 46%)、过磷酸钙 (含 P₂O₅ 12%)、氯化钾 (含 K₂O 60%) 和硼砂 (含 B 11%)。氮肥按基肥: 越冬肥: 薹肥 = 6: 2: 2 比例分 3 次施用, 其他肥料均一次性基施。

供试油菜品种为华油杂 9 号, 采用育苗移栽的方式种植。在 2018 年 9 月中下旬播种育苗, 选取 4~5 片叶 (苗龄约 35 天) 大小均一的油菜幼苗移栽到试验田, 移栽密度为 11.25×10⁴ 株/hm²。所有试验小区布置完成后在整个试验外围设保护区, 保护区内亦种植移栽油菜, 在试验过程中, 所有田间管理, 包括除草剂施用和病虫害防治等, 均采用当地栽培管理方法。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 角果光合指标的测定与计算 选取油菜盛花期同一天开花标记的主序角果 (开花后 35 天左右, 单株标记 10~15 个角果), 此时角果位于主序中上部, 长和宽均已达最大值 (图 1), 每个小区选择 3 株油菜, 每株油菜选取 3 个标记角果用于光合参数的测定。

使用 LI-COR6400XT 便携式光合测定系统测定饱和光强下气体交换参数和 CO₂ 响应曲线。于饱和



图 1 不同氮钾肥处理的角果对比照片

Fig. 1 Comparative photos of silique under different N and K fertilizers

光强 $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 下测定各处理油菜角果净光合速率 (A_n)、气孔导度 (g_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i)。叶室内 CO_2 浓度设定为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$, 角果温度和叶室内空气湿度分别控制在 25°C 和 $55\% \sim 65\%$, 流速为 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$ 。待角果光活化 $10 \sim 20 \text{ min}$ 稳定后, 记录各气体交换参数。保持上述参数不变, 外接 CO_2 注入系统测定 CO_2 响应曲线, 设置 CO_2 浓度梯度为 400 、 300 、 200 、 150 、 100 、 80 、 50 、 400 、 600 、 800 、 1000 、 1200 、 1500 和 $1800 \mu\text{mol}/\text{mol}$, 待参数稳定后记录各 CO_2 浓度下气体交换参数, 每个处理 3 次重复。参考 Long 等^[18]的方法计算最大羧化速率 (V_{cmax}) 和最大电子传递速率 (J_{max}); 羧化效率 (CE) 为 C_i 小于 $200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时 A_n - C_i 响应曲线拟合线的斜率; 参考 Ethier 等^[19]的方法, 采用非直角双曲线模型对 CO_2 响应曲线进行拟合, 计算叶肉导度 (g_m)。

1.3.2 角果皮特征参数的测定 光合参数测定结束后, 每个处理选取至少 15 个标记角果带回实验室, 用游标卡尺量取角果长、宽后, 将角果分为果壳和籽粒, 角果皮剥开重物压平置于黑色棉布上, 黑色棉布上放置 25 cm^2 白色纸板作对照, 用数码相机拍照获取图片, 通过 image-pro plus 6.0 软件计算果皮面积。后置于 105°C 杀青 30 min , 60°C 恒温烘干、称重, 磨细过 0.5 mm 筛。

养分含量测定: 采用 H_2SO_4 - H_2O_2 消化, 流动分析仪 (AA3, Seal Analytical Inc., Southampton, UK) 测定角果皮中氮含量, 火焰光度计测定钾含量。

叶绿素的测定: 剪取 0.1 g 果皮于比色管中, 加 95% 乙醇定容至 25 mL , 黑暗浸提 48 h 。分别在 665 、 649 nm 处测定浸提液吸光值, 计算叶绿素 a、叶绿素 b 浓度及总叶绿素含量^[20]。

1.3.3 角果皮光合系统氮分配估算 根据前人研究结果^[21], 将参与光合作用的氮素 (N_{psn}) 分为 3 个主要部分: 卡尔文循环中用于羧化反应的蛋白质, 归为羧化系统 (N_{cb}); 用于电子传输的蛋白质, 划为电子传递组分 (N_{et}); 用于光系统 I、II 和其他捕光色素蛋白复合物中的光捕获蛋白构成捕光系统 (N_{lc})。模型假设 Rubisco 活化数量与最大羧化速率 (V_{cmax}) 成正比。通过 Rubisco 的比活性 (V_{cr}), 即每单位 Rubisco 的最大羧化速率估算氮在羧化系统的分配比例 (PN_{cb}):

$$PN_{\text{cb}} = \frac{V_{\text{cmax}}}{6.25 \times V_{\text{cr}} \times N_a}$$

式中, 6.25 是 Rubisco 酶氮转化系数; V_{cr} 在 25°C 为 $20.78 [\text{CO}_2 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{s}), \text{Rubisco}]$ ^[22]; N_a 为单位面积角果皮氮含量 (g/m^2)。

模型假设氮在电子传递组分的投入与最大电子传递速率 (J_{max}) 成正比。通过单位细胞色素 f 在单位时间的最大电子传输速率 (J_{mc}) 估算氮在电子传递组分的分配比例 (PN_{et}):

$$PN_{\text{et}} = \frac{J_{\text{max}}}{8.06 \times J_{\text{mc}} \times N_a}$$

式中, 8.06 是每单位细胞色素 f 氮转换系数^[23]; J_{mc} 在 25°C 为 $155.65 [\text{e}^- \mu\text{mol}/(\mu\text{mol} \cdot \text{s}), \text{Cyt } f]$ ^[22]。

氮在捕光系统的分配比例 (PN_{lc}) 为:

$$PN_{\text{lc}} = \frac{C_c}{C_B \times N_a}$$

式中, C_c 为叶绿素含量 (mmol/m^2); C_B 为结合光系统 I (PSI)、光系统 II (PSII)、捕光复合物 (LHCII) 中的叶绿素, 值为 $2.15 (\text{mmol}/\text{g}, \text{N})$ ^[21]。

光合系统氮分配比例 (PN_{psn}) 为 PN_{cb} 、 PN_{et} 和 PN_{lc} 三者之和; 非光合组分氮分配比例 ($PN_{\text{non-psn}}$) 为 $1 - PN_{\text{psn}}$ 。

1.4 数据统计分析

试验数据利用 Excel 软件进行计算处理, 采用 SPSS 18.0 软件中的双因素方差分析程序进行数据的统计分析, 根据分析结果中 F 值大小, 评价各因素及其交互作用的影响。采用 Origin 9.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同氮钾肥用量对冬油菜角果形态的影响

氮钾肥施用均能增加单株角果数, 且存在显著的交互作用 (表 1)。与不施氮处理相比, 施用氮肥后单株角果数平均增加了 161.6 个, 增幅为 143.9% ; 与不施钾处理相比, 施钾后单株角果数平均增加 72.4% ; 氮钾配施下, 单株角果数较不施氮钾处理提高了 $1.7 \sim 3.0$ 倍; 氮肥施用对角粒数无显著影响, 但施钾后角粒数显著增加, 增幅为 11.3% , 氮钾肥施用对角粒数变化的影响具有显著交互作用, 氮钾配施后角粒数平均增加了 6.9% ; 氮肥施用对角果长和角果面积的提升作用不如钾肥 (表 1), 与不施氮肥处理相比, 氮肥施用后角果长和角果面积平均提高了 2.3% 和 10.8% , 而钾肥施用后角果长和角果面积平均增加了 26.9% 和 29.8% ; 相反, 钾肥施用对角果宽度的提升作用不如氮肥, 钾肥施用后角果宽度平均只增加了 1.7% , 而氮肥施用后角果宽度平均增幅可达 25.2% ; 氮钾肥配施有利于角果长、宽和角果面积的综合提升, 氮钾肥配施后角果长和角果面积较不施氮钾肥处理分别增加了 $12.1\% \sim 30.2\%$ 和 $9.9\% \sim$

表 1 不同氮钾配施处理油菜的角果形态指标
Table 1 Silique morphological parameters in oilseed rape as affected by N and K application

处理 Treatment		单株角果数 Silique number per plant	角粒数 Seed number per silique	角果长 Silique length (mm)	角果宽 Silique width (mm)	角果面积 Silique area (cm ²)	角果皮比叶重 LMA (g/m ²)
N ₀	K ₀	101.6±4.7	22.0±0.6	64.02±1.33	4.54±0.11	7.91±0.30	77.7±6.1
	K ₁₂₀	123.0±5.3	22.0±0.7	71.82±3.40	4.27±0.15	8.34±0.61	76.8±5.1
N ₉₀	K ₀	197.1±9.1	21.1±0.6	60.17±2.47	4.33±0.16	7.10±0.55	82.2±3.2
	K ₁₂₀	273.7±8.4	22.5±0.3	71.76±2.85	4.44±0.19	8.69±0.71	78.8±3.0
N ₁₈₀	K ₀	199.1±13.1	20.4±0.5	60.13±1.30	4.75±0.11	7.78±0.30	81.4±2.3
	K ₁₂₀	381.9±23.3	23.7±0.7	82.23±1.73	5.05±0.14	11.29±0.30	75.5±1.8
N ₂₇₀	K ₀	188.1±17.6	19.6±1.1	59.25±2.57	4.83±0.10	7.79±0.43	82.9±3.9
	K ₁₂₀	403.8±23.3	24.3±0.7	83.32±3.33	5.02±0.08	11.37±0.31	73.0±1.5
F 值 F-value							
N		197.4***	0.2 ^{ns}	6.5**	29.2***	22.3***	1.1 ^{ns}
K		418.0***	70.1***	258.0***	2.1 ^{ns}	143.4***	15.1**
N×K		55.8***	14.0***	15.1***	5.0*	16.3***	2.2 ^{ns}

注: *— $P<0.05$; **— $P<0.01$; ***— $P<0.001$; ns—不显著。
Note: LMA—Leaf mass investment per area of silique wall. *— $P<0.05$; **— $P<0.01$; ***— $P<0.001$; ns—Not significant.

43.8%, 而角果宽平均只增加了 6.5%; 氮肥施用对
角果皮比叶重 (LMA) 影响不显著, 相反, 不同氮肥
用量下钾肥施用均能降低角果皮 LMA, 与不施钾处
理相比, 钾肥施用后 LMA 平均降低 6.2%。

2.2 不同氮钾肥用量对冬油菜角果皮氮钾养分及
叶绿素含量的影响

钾肥施用可以降低角果皮氮含量 (表 2), 与不施
钾处理相比, 施钾后角果皮氮含量平均降低了 19.5%;
同样地, 氮肥施用也能降低角果皮钾含量, 与不施
氮处理相比, 施氮后角果皮钾含量平均降低了 20.9%;
氮钾肥施用对角果皮氮钾比有显著影响, 氮肥施用
后角果皮氮钾比平均增加了 186.1%, 而钾肥施用可
显著降低角果皮氮钾比, 平均降幅为 50.9%; 角果皮
叶绿素含量受氮肥供应量的显著影响, 而钾肥施用
对角果皮叶绿素含量的影响不大, 与不施氮处理相
比, 施氮后叶绿素 a、b 含量平均增加了 96.6% 和
75.2%; 氮钾肥施用对角果皮叶绿素 a/b 的值有明显
影响, 且存在显著的交互作用, 与不施氮处理相
比, 氮肥施用后叶绿素 a/b 的值平均增加了 12.0%,
同样地, 钾肥施用后叶绿素 a/b 的值平均提高了 9.4%。

2.3 不同氮钾肥用量对冬油菜角果皮光合特性的
影响

如表 3 所示, 氮肥施用后角果皮 A_n 平均提高了

56.6%, 钾肥施用后 A_n 平均增加了 42.0%; 氮钾配施
较不施氮钾肥处理 A_n 平均提升了 115.0%; 角果皮气
孔导度 (g_s) 和叶肉导度 (g_m) 均受氮钾营养的调控且
存在显著的交互作用。在不施钾时, 氮肥施用后 g_s
降低了 19.6%, 而供钾充足时氮肥施用对 g_s 影响不
显著, 相反, 钾肥施用后 g_s 提高了 30.5%。氮肥施
用对 g_m 的影响同样受钾肥供应量的影响, 在不施钾
时, 氮肥施用后 g_m 提高了 39.8%, 而在钾供应充足
时施氮 g_m 增幅可达 77.4%; 氮钾配施后 g_s 和 g_m 分
别较不施氮钾处理平均高 11.1% 和 158.8%。从 CO_2 同
化上看, 随着胞间 CO_2 浓度的升高, 角果皮净光合
速率逐渐增加 (图 2)。不同氮肥施用量下配施钾肥均
能提高角果皮 CO_2 同化特性, 且随氮肥施用量的增
加, 钾对 CO_2 同化特征参数的提升作用更加明显
(表 3)。最大羧化速率 (V_{cmax})、最大电子传递速率
(J_{max}) 和羧化效率 (CE) 受氮钾肥施用的显著影响, 与
不施氮处理相比, 氮肥施用后 V_{cmax} 、 J_{max} 和 CE 分别
提高了 44.0%、45.1% 和 57.4%, 同样地, 钾肥施用
后 V_{cmax} 、 J_{max} 和 CE 分别较不施钾处理增加了 35.9%、
31.4% 和 43.1%; 而与不施氮钾肥处理相比, 氮钾配
施后 V_{cmax} 、 J_{max} 和 CE 增幅可达 88.2%、88.7% 和
113.0%; 进一步分析不同氮钾肥施用量下角果皮光
合氮利用效率 (PNUE) 的差异发现, PNUE 受氮钾肥

表 2 不同氮钾配施油菜角果皮氮钾养分及叶绿素含量
Table 2 N and K nutrients and chlorophyll content of silique wall as affected by N and K application

处理 Treatment		氮含量 N content (g/m ²)	钾含量 K content (g/m ²)	氮钾比 N/K ratio	叶绿素 a Chlorophyll a (mmol/m ²)	叶绿素 b Chlorophyll b (mmol/m ²)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
N ₀	K ₀	0.38±0.04	0.85±0.14	0.45±0.04	0.037±0.007	0.015±0.003	2.39±0.28
	K ₁₂₀	0.37±0.04	1.31±0.07	0.28±0.03	0.043±0.008	0.014±0.002	2.99±0.10
N ₉₀	K ₀	0.68±0.04	0.67±0.07	1.02±0.09	0.078±0.008	0.027±0.004	2.81±0.14
	K ₁₂₀	0.55±0.02	1.31±0.06	0.42±0.03	0.069±0.006	0.023±0.002	3.01±0.20
N ₁₈₀	K ₀	0.84±0.05	0.64±0.05	1.31±0.12	0.079±0.013	0.027±0.005	2.92±0.16
	K ₁₂₀	0.63±0.03	1.07±0.11	0.59±0.08	0.076±0.009	0.025±0.003	3.03±0.15
N ₂₇₀	K ₀	1.09±0.07	0.58±0.04	1.90±0.19	0.075±0.008	0.024±0.004	3.07±0.26
	K ₁₂₀	0.86±0.03	0.86±0.04	1.00±0.05	0.098±0.012	0.030±0.004	3.21±0.10
F 值 F-value							
N		266.6***	32.6***	185.9***	39.2***	22.8***	8.2**
K		88.4***	258.7***	318.2***	1.8 ^{ns}	0.4 ^{ns}	16.1**
N×K		10.2***	6.6**	21.5***	4.7*	3.9*	3.1*

*— $P<0.05$; **— $P<0.01$; ***— $P<0.001$; ns—不显著 Not significant.。

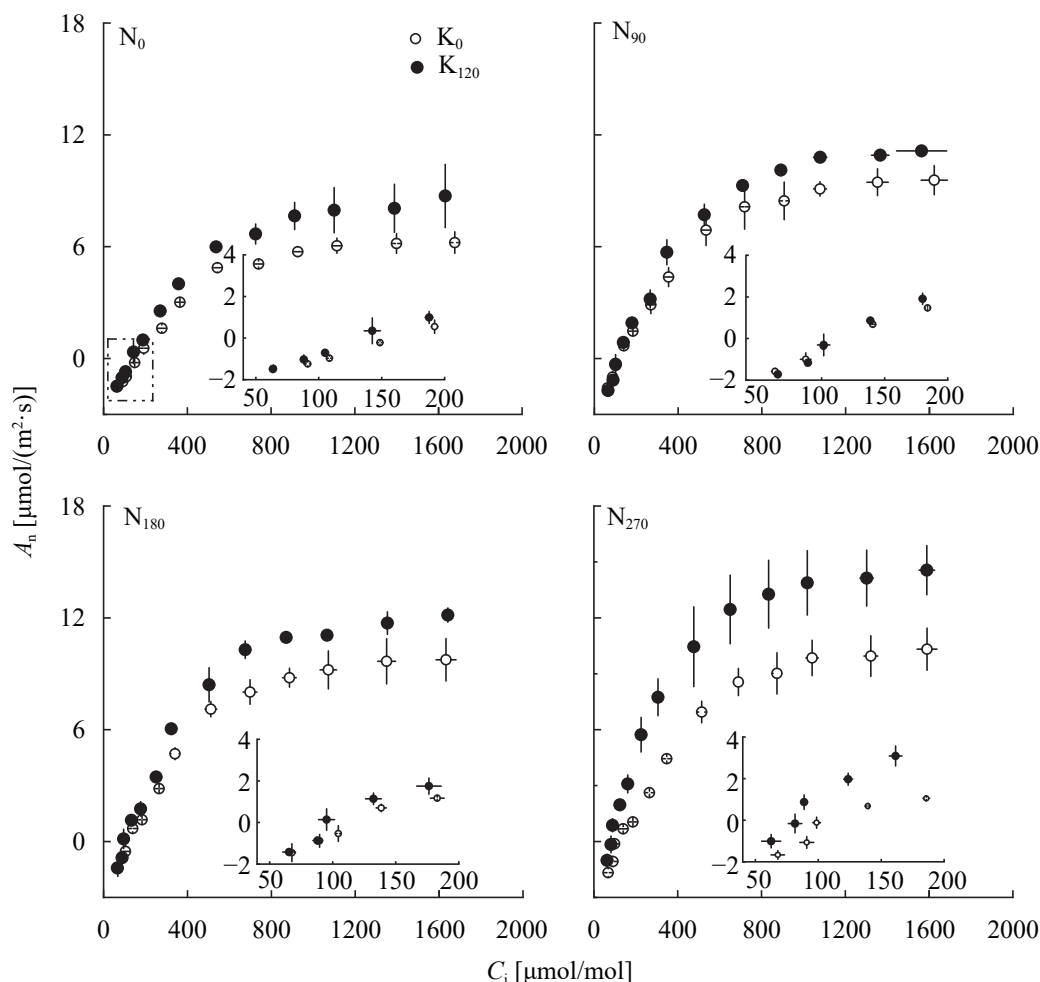
表 3 不同氮钾配施处理角果光合特征参数
Table 3 Silique photosynthesis parameters as affected by N and K application

处理 Treatment		A_n [μmol/(m ² ·s)]	g_s [mol/(m ² ·s)]	g_m [mol/(m ² ·s)]	V_{cmax} [μmol/(m ² ·s)]	J_{max} [μmol/(m ² ·s)]	CE [μmol/(m ² ·s)]	PNUE [CO ₂ μmol/(g·s), N]
N ₀	K ₀	3.02±0.03	0.18±0.02	0.018±0.001	13.1±0.6	38.1±4.9	0.016±0.002	8.08±0.84
	K ₁₂₀	4.01±0.17	0.20±0.03	0.026±0.009	16.4±0.2	49.0±2.7	0.021±0.003	11.05±1.40
N ₉₀	K ₀	4.37±0.51	0.18±0.01	0.026±0.003	17.4±0.3	50.9±4.8	0.026±0.002	6.40±0.53
	K ₁₂₀	5.70±0.67	0.22±0.01	0.032±0.006	21.7±2.2	68.1±5.4	0.032±0.001	10.47±1.54
N ₁₈₀	K ₀	4.71±0.32	0.12±0.00	0.027±0.001	19.1±0.3	60.3±1.1	0.022±0.003	5.66±0.63
	K ₁₂₀	6.05±0.19	0.19±0.02	0.034±0.007	22.9±1.2	68.7±7.1	0.031±0.004	9.62±0.61
N ₂₇₀	K ₀	4.44±0.12	0.13±0.02	0.023±0.001	16.9±2.1	52.1±11.6	0.023±0.002	4.10±0.25
	K ₁₂₀	7.74±0.99	0.19±0.00	0.074±0.039	29.2±1.4	78.9±13.0	0.041±0.004	9.01±1.02
F 值 F-value								
N		40.2***	11.9***	5.0**	60.1***	15.0***	30.0***	14.4***
K		102.2***	73.3***	12.7**	170.5***	36.4***	78.6***	141.1***
N×K		9.4***	3.8*	4.7*	22.2***	2.4 ^{ns}	9.1***	1.4 ^{ns}

注： A_n —净光合速率； g_s —气孔导度； g_m —叶肉导度； V_{cmax} —最大羧化速率； J_{max} —最大电子传递速率；CE—羧化效率；PNUE—光合氮利用效率。*— $P<0.05$ ；**— $P<0.01$ ；***— $P<0.001$ ；ns—不显著。

Note: A_n —Net photosynthetic rate; g_s —Stomatal conductance; g_m —Mesophyll conductance; V_{cmax} —Maximum carboxylation rate; J_{max} —Maximum electron transport rate; CE—Carboxylation efficiency; PNUE—Photosynthetic N use efficiency. *— $P<0.05$; **— $P<0.01$; ***— $P<0.001$; ns—Not significant.

施用的显著影响，氮肥施用后 PNUE 降低了 21.1%，而钾肥施低了 21.1%，而钾肥施用后 PNUE 提高了 65.7%，且钾肥施用对 PNUE 的提升作用随氮肥施用量的增加而提高。

图 2 不同氮钾肥用量下油菜角果 CO_2 同化响应曲线Fig. 2 CO_2 assimilation response curve of oilseed rape silique under different N and K application rates

2.4 不同氮钾肥用量对冬油菜角果皮光合系统氮分配的影响

氮钾肥施用不仅影响角果皮氮含量 (表 2), 还对角果皮中光合氮即羧化系统氮 (N_{cb})、电子传递系统氮 (N_{et})、捕光系统氮 (N_{lc}) 和非光合氮 ($N_{non}-N_{psn}$) 库容及比例产生显著影响 (图 3)。角果皮中氮主要以 N_{cb} 及 $N_{non}-N_{psn}$ 为主, 分别占角果皮全氮的 12.0%~34.7% 和 47.3%~79.9%, 而参与光能捕获及电子传递的氮占比较小。氮钾肥施用显著影响角果皮光合氮 (N_{psn}) 及非光合氮分配, 与不施氮处理相比, 氮肥施用后 N_{psn} 库容平均增加了 51.1%, 但光合系统氮分配比例 (PN_{psn}) 却降低了 11.2 个百分点, 其中 N_{cb} 与 N_{et} 分配比例分别降低了 8.4 和 2.5 个百分点, 而 N_{lc} 分配比例在氮肥施用后增加了 0.34 个百分点; 与氮肥施用不同的是, 钾肥施用后可以显著提高角果皮光合系统氮库容量和分配比例, 与不施钾处理相比, 钾肥施用后角果皮 N_{psn} 库容量平均提高了 28.7%, PN_{psn} 增

加了 15.6 个百分点, 进一步细分钾对光合作用各部分氮分配比例提升作用差异发现, 钾肥施用后对 N_{cb} 库容增加提升作用最大, 增幅可达 35.9%, 其次是 N_{et} , 施钾后其增幅也可达 31.4%, 而钾肥施用对 N_{lc} 库容的提升作用相对较小, 施钾后 N_{lc} 只提高了 4.2%; 与不施氮钾肥处理相比, 尽管氮钾配施后光合系统氮分配比例平均只提高了 2.9 个百分点, 但光合系统氮库容量却提升了 90.7%, 远高于单施氮肥 (51.0%) 或单施钾肥 (28.7%) 对角果皮光合氮库的提升。

2.5 光合氮利用效率、叶片氮分配比例与角果皮氮钾养分含量间的关系

进一步分析光合氮利用效率 (PNUE) 与角果皮氮钾养分含量及氮钾比关系可以看到 (图 4), PNUE 与角果皮氮含量及氮钾比均呈极显著负相关关系, 且与氮钾比间关系更为密切, 而与角果皮钾含量呈极显著正相关关系。由此可见, PNUE 受氮钾养分的综

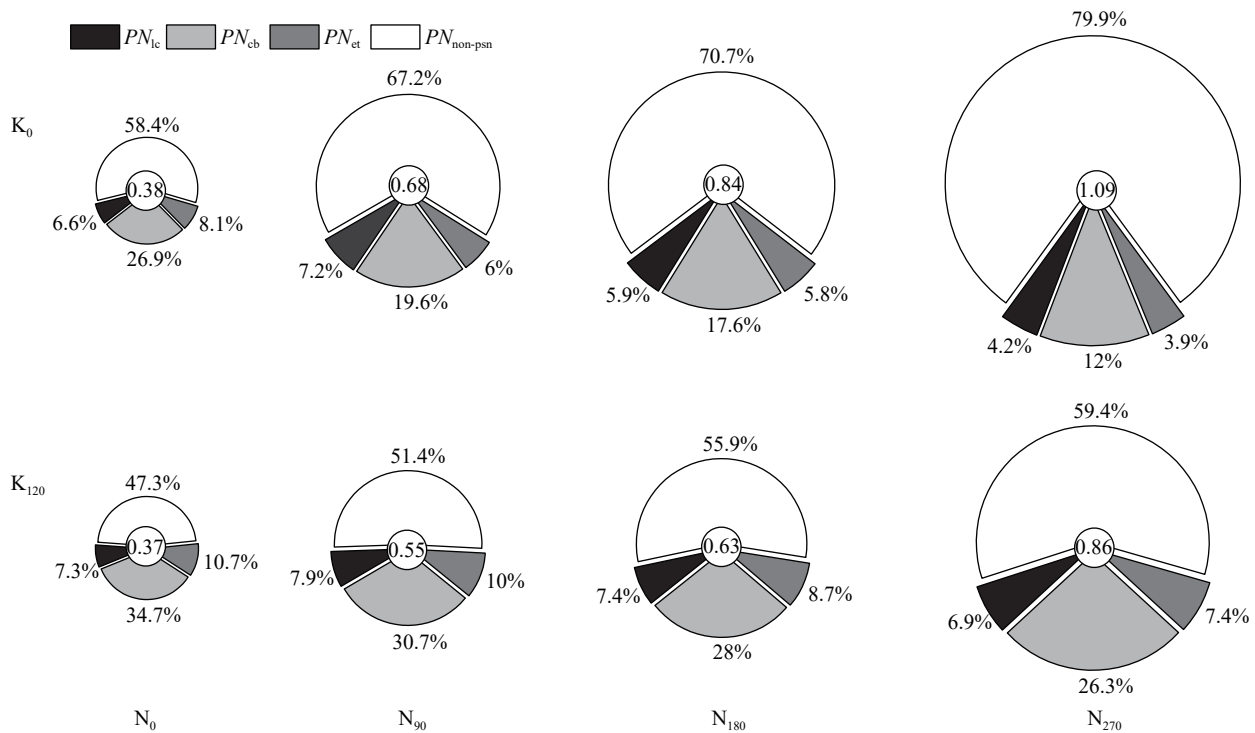


图 3 不同氮钾肥供应对角果皮光合系统氮分配的影响

Fig. 3 Effects of different N and K supply on N allocation within the photosynthetic apparatus of silique wall

注: 不同颜色填充扇形图表示角果皮光合系统中不同组分氮分配, 数据表示氮分配比例 (%); 饼图大小以及内圈数值均表示角果皮全氮含量 (g/m²); PN_{cb} —羧化系统氮分配比例; PN_{ct} —电子传递组分氮分配比例; PN_{lc} —捕光系统氮分配比例; $PN_{non-psn}$ —非光合氮分配比例。

Note: The sector diagram filled with different colors shows the N distribution of different components in the silique wall photosynthetic system, and the data shows the proportion of N distribution, the unit is %; the size of pie chart and the data of inner-circle indicate the total N content of silique wall, the unit is g/m²; PN_{cb} —The fraction of nitrogen allocated to carboxylation system; PN_{ct} —The fraction of nitrogen allocated to electron transport components; PN_{lc} —The fraction of nitrogen allocated to light capture system; $PN_{non-psn}$ —The fraction of nitrogen allocated to non-photosynthetic nitrogen.

合调控, 氮钾营养失衡 PNUE 急剧下降, 而施钾可以极大地提高 PNUE。此外, PNUE 受光合系统中光合氮分配比例的调控, 由分析可以看出, PNUE 与光合系统中各组分比例均呈显著正相关关系, 其中与羧化系统氮分配比例 (PN_{cb}) 相关性最高, 而非光合系统氮分配比例 ($PN_{non-psn}$) 呈极显著负相关; 同样地, 角果皮光合系统氮分配比例受角果皮氮钾养分含量及比值的影响, 捕光系统的氮分配比例 (PN_{lc})、羧化系统氮分配比例 (PN_{cb}) 和电子传递组分的氮分配比例 (PN_{ct}) 与角果皮氮含量呈极显著负相关, 而非光合组分氮分配比例 ($PN_{non-psn}$) 与角果皮氮含量呈极显著正相关; 相反, 光合系统中不同组分氮分配比例与角果皮钾含量均呈极显著正相关, 而非光合组分氮分配比例 ($PN_{non-psn}$) 与角果皮钾含量呈极显著负相关。与角果皮氮含量或钾含量相比, 角果皮氮钾比对角果皮光合系统氮分配比例的影响要更大。由此可见, 氮钾肥施用通过影响角果皮氮钾养分含量和比值从而调节角果皮光合系统氮分配比例进而调

控 PNUE, 随着施氮量的升高角果皮分配于光合器官中的氮素比例下降, 非光合组分氮分配比例上升, 导致 PNUE 下降, 而钾含量的增加提高了光合器官中的氮分配比例, 降低了非光合组分氮分配比例进而提高 PNUE。

3 讨论

调控光合面积和光合速率是提高作物生产力的主要途径。氮和钾是植物必需的大量营养元素, 可协同调控植物光合面积和光合能力^[24]。本研究中, 氮钾配施可以提高角果皮光合面积, 调节角果皮氮钾养分含量和比例, 提高角果皮叶绿素含量, 增加角果皮光能捕获, 进而提高角果皮的净光合速率; 此外, 表征角果皮 CO₂ 同化能力的最大羧化速率 (V_{cmax}) 和羧化效率 (CE) 受氮钾营养的共同调控且表现出显著的交互作用。氮肥施用对角果皮 CO₂ 同化能力的影响受钾肥供应量的影响, 在钾供应不足时, 氮肥施用量的增加对 V_{cmax} 和 CE 的提升作用较小, 这主要

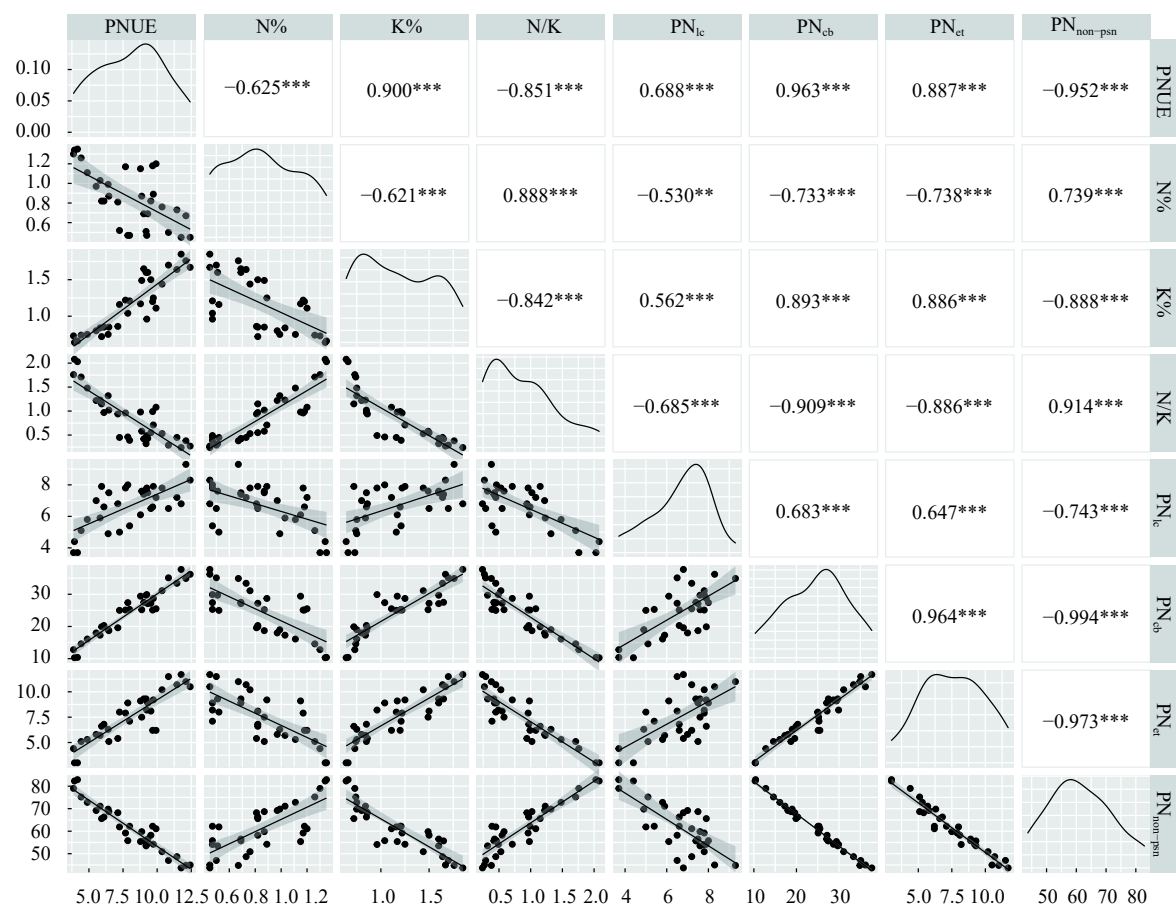


图 4 冬油菜角果皮光合氮利用效率、光合系统中氮分配比例与角果皮养分含量间关系

Fig. 4 Relationship between photosynthetic N utilization efficiency, N distribution ratio in the photosynthetic system, and nutrient content of silique wall in winter rape

注: PNUE—光合氮利用效率; N%—角果皮氮含量; K%—角果皮钾含量; N/K—角果皮氮钾比; PN_{cb} —羧化系统氮分配比例; PN_{ct} —电子传递组分氮分配比例; PN_{lc} —捕光系统氮分配比例; $PN_{non-psn}$ —非光合氮分配比例。**— $P < 0.01$; ***— $P < 0.001$ 。

Note: PNUE—Photosynthetic N use efficiency; N%—N concentration of silique wall; K%—K concentration of silique wall; N/K—N/K ratio of silique wall; PN_{cb} —The fraction of nitrogen allocated to carboxylation system; PN_{ct} —The fraction of nitrogen allocated to electron transport components; PN_{lc} —The fraction of nitrogen allocated to light capture system; $PN_{non-psn}$ —The fraction of nitrogen allocated to non-photosynthetic nitrogen. **— $P < 0.01$; ***— $P < 0.001$.

与角果皮中氮钾养分失衡加剧有关, 在高 N/K 下, 蛋白质合成受阻, 低 K 浓度会导致游离氨基酸的积累, 并破坏蛋白质上的电荷平衡, 降低氮代谢和氮同化酶活性^[25-26]。相反, 钾供应充足可以提高氮同化酶及 Rubisco 酶含量和活性, 提高 V_{cmax} 和 CE, 进而提高光合速率^[27]。前人在叶片上的研究结果表明, 氮钾配施可以协同提高 CO_2 传导和同化能力, 从而增强光合作用^[17,24]。在角果皮中氮钾配施同样可以协调 CO_2 传导、改善 CO_2 同化能力, 从而提高单个角果生产力。

前人研究表明, 优化光合系统中的氮分配比例, 可以提高作物光合能力, 从而提高氮素光合利用效率^[28]。Mu 等^[29]在玉米上的研究发现, 玉米叶片倾向于投入更多的氮用于维持电子传递, 相应的减少捕

光系统中氮分配比例以应对低氮环境。本研究中, 氮肥施用增加了角果皮光合系统氮库, 但降低了角果皮光合系统中氮分配比例从而降低了角果皮光合氮利用效率 (PNUE); 相反, 钾肥施用后显著提高了角果皮光合系统氮库及分配比例, 其中对羧化系统氮分配比例的提升作用最大。Warren 等^[30]指出高氮叶片中的单位 Rubisco 酶活性较低, 叶片中增加的 Rubisco 酶更多以存储氮的形式存在, 并没有催化能力。因此, 随着施氮量的增加角果皮羧化系统中的分配比例的降低, 并不是角果皮中 Rubisco 酶含量下降, 而是有催化活性部分的比例较其他处理低, 从而降低了 PNUE。钾肥施用提高角果皮光合系统氮分配比例主要与羧化系统中 Rubisco 酶含量和活性提高密切相关。综上, 氮肥施用增加了光合氮库, 但降

低了角果皮光合氮分配比例, 而钾肥施用可以调动部分存储氮活性, 增加光合系统氮分配比例, 从而提高角果皮 PNUE。

4 结论

角果形态受氮钾营养的综合调控, 氮钾配施后角果长、宽及角果面积显著增加。角果 A_n 的提高与氮钾配施协调角果皮氮钾营养平衡、改善角果皮 CO_2 传导及同化密切相关。施氮后增加了角果皮氮库容量, 但降低了光合系统中各组分氮分配比例, 从而降低 PNUE。相反, 钾肥施用显著提高了角果皮羧化、电子传递和捕光系统氮分配比例, 进而提高角果 A_n , 改善 PNUE。此外, 氮钾配施对群体角果数的提升作用巨大。因此, 在实际生产中要氮钾肥合理配施, 在增加角果皮光合氮库的同时优化光合系统氮分配比例, 从而最大程度地提升个体光合潜能, 进而提高群体生产力以达到增产增效的目的。

参 考 文 献:

- [1] Simkin A J, López-Calcano P E, Raines C A. Feeding the world: improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(4): 1119–1140.
- [2] Sanchez-Bragado R, Molero G, Reynolds M P, *et al.* Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}C$ [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(18): 5401–5413.
- [3] Brazel A J, O'Maoileidigh D S. Photosynthetic activity of reproductive organs [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(6): 1737–1753.
- [4] Kuai J, Sun Y Y, Zuo Q S, *et al.* The yield of mechanically harvested rapeseed (*Brassica napus* L.) can be increased by optimum plant density and row spacing [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 18835.
- [5] 胡文诗, 孟凡金, 李静, 等. 不同钾肥用量对冬油菜主要光合器官演替的影响 [J]. *中国油料作物学报*, 2021, 43(5): 843–850.
Hu W S, Meng F J, Li J, *et al.* Effects of potassium application rate on succession of main photosynthetic organs in oil seed rape [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2021, 43(5): 843–850.
- [6] Bennett E J, Roberts J A, Wagstaff C. The role of the pod in seed development: Strategies for manipulating yield [J]. *New Phytologist*, 2011, 190(4): 838–853.
- [7] Xiong D L, Liu X, Liu L M, *et al.* Rapid responses of mesophyll conductance to changes of CO_2 concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(12): 2541–2550.
- [8] Li Y, Ren B B, Ding L, *et al.* Does chloroplast size influence photosynthetic nitrogen use efficiency? [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(4): e62036.
- [9] Ghannoum O, Evans J R, Chow W S, *et al.* Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme C_4 grasses [J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(2): 638–650.
- [10] 米国华, 陈范骏, 张福锁. 作物养分高效的生理基础与遗传改良 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2012. 38–42.
Mi G H, Chen F J, Zhang F S. Physiological basis and genetic improvement of nutrient use efficiency in crops [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2012. 38–42.
- [11] Kunz H H, Gierth M, Herdean A, *et al.* Plastidial transproters KEA1, -2, and -3 are essential for chloroplast osmoregulation, integrity, and pH regulation in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(20): 7480–7485.
- [12] 胡文诗, 陆志峰, 孟凡金, 等. 施钾量对冬油菜角果皮光合作用的影响机制 [J]. *植物生理学报*, 2019, 55(6): 774–782.
Hu W S, Lu Z F, Meng F J, *et al.* Effect of potassium application rate on photosynthesis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) silique wall [J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, 55(6): 774–782.
- [13] Franks P J, Drake P L, Beerling D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(12): 1737–1748.
- [14] Kim T H, Böhmer M, Hu H H, *et al.* Guard cell signal transduction network: Advances in understanding abscisic acid, CO_2 , and Ca^{2+} signaling [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 561–591.
- [15] Lu Z F, Lu J W, Pan Y H, *et al.* Anatomical variation of mesophyll conductance under potassium deficiency has a vital role in determining leaf photosynthesis [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(11): 2428–2439.
- [16] Yamashita T, Hikasa S. Changes in photosynthesis and content of ribulose biphosphate carboxylase and other cellular constituents depending on the level of potassium supplied to mulberry (*Morus alba* L.) [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1988, 34(4): 627–631.
- [17] Hou W F, Yan J Y, Jáklí, B, *et al.* Synergistic effects of nitrogen and potassium on quantitative limitations to photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(20): 5125–5132.
- [18] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54: 2393–2401.
- [19] Ethier G J, Livingston N J. On the need to incorporate sensitivity to CO_2 transfer conductance into Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(2): 137–153.
- [20] Wintermans J, De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1965, 109(2): 448–453.
- [21] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(8): 1047–1054.
- [22] Niinemets U, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and

- physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1997, 20(7): 845–866.
- [23] Nolan W G, Smillie R M. Temperature-induced changes in Hill activity of chloroplasts isolated from chilling-sensitive and chilling-resistant plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(6): 1141–1145.
- [24] Hu W S, Ren T, Meng F J, *et al.* Leaf photosynthetic capacity is regulated by the interaction of nitrogen and potassium through coordination of CO₂ diffusion and carboxylation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 167(3): 418–432.
- [25] Hu W, Coomer T D, Loka D A, *et al.* Potassium deficiency affects the carbon-nitrogen balance in cotton leaves[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2017, 115: 408–417.
- [26] Rachmilevitch S, Cousins A B, Bloom A J. Nitrate assimilation in plant shoots depends on photorespiration[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(31): 11506–11510.
- [27] Ali S, Hafeez A, Ma X L, *et al.* Equal potassium-nitrogen ratio regulated the nitrogen metabolism and yield of high-density late-planted cotton (*Gossypium hirsutum* L.) in Yangtze River valley of China[J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 129: 231–241.
- [28] Zhu X G, de Sturler E, Long S P. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: A numerical simulation using an evolutionary algorithm[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(2): 513–526.
- [29] Mu X H, Chen Q W, Chen F J, *et al.* Within-leaf nitrogen allocation in adaptation to low nitrogen supply in maize during grain-filling stage[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 399.
- [30] Warren C R, Dreyer E, Adams M A. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores[J]. *Tree*, 2003, 17(4): 359–366.