

刘中华, 彭舜磊, 吕秀立. 氮磷添加对考来木光合特性和叶绿素荧光的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(19): 148–154.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.19.036

氮磷添加对考来木光合特性和叶绿素荧光的影响

刘中华¹, 彭舜磊¹, 吕秀立²

(1. 平顶山学院艺术设计学院, 河南平顶山 467000; 2. 上海市园林科学规划研究院植物研究所, 上海 200232)

摘要:通过在土壤中添加 12 个梯度的氮(N)、磷(P)试验, 研究氮、磷添加对考来木光合生理参数和叶绿素荧光参数的影响。结果如下表明, (1)单施 P 肥, 考来木叶片叶绿素含量、净光合速率及荧光最大光化学效率 F_v/F_m 值等光合生产力指标整体上随着施 P 量的增加而下降, 初始荧光 F_0 、非光化学淬灭系数 NPQ 等光能散指标则整体上随着施 P 量的增加而增加; (2)单施 N 肥, 考来木叶片光合生产力指标大致随着施 N 量的增加而增加, 光能散指标则大致随施 N 量的增加而降低; 当施 N 量达到 247.9 mg/kg 后, 光合生产力大致随着施 N 量的增加而下降, 光能散指标大致随着施 N 量增加而上升; (3)同时增施 N、P 肥, 施 P 效果大致随着施 N 量的增大而提高, 而施 N 效果大致随着施 P 量的增大而先升后降, 其中低 N 高 P 和低 P 高 N 处理均降低了考来木的光能利用率。在 N_2P_1 施肥组合下, 考来木的光合生产力最高。上述结果表明, 考来木对 P 反应敏感且需求量低, 在低 N 土壤中增施 P 肥可降低考来木的光合生产力; 若 N、P 肥同时增施, 不仅可提高考来木叶片的光合生产力, 且 N、P 肥可相互增效。研究探讨了土壤 N、P 对考来木光能利用率的影响, 为土壤-植物养分循环理论的丰富与发展贡献了微薄的力量, 同时为考来木的栽培管理提供了理论依据。

关键词:叶绿素荧光; 考来木; 氮磷添加; 光合生理; 土壤-植物养分循环

中图分类号: S685.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)19-0148-07

氮(N)和磷(P)是限制生态系统中植物生长的关键养分因子, 对植物的生长有十分重要的作用, 能够影响生态系统的生产力和生态过程^[1-2]。在自然生态系统中, 植物的生长一般表现为 N 限制或者 P 限制或者 N、P 共同限制^[3]。荣钺钺等研究表明, 植物体内的 N、P 元素含量及 N:P 能充分反映土壤养分供应与植物养分需求的动态平衡, 可表征土壤氮素或磷素对植物生长的限制^[4]。氮、磷添加可调节土壤养分转化^[5], 提高植物的净初级生产力^[6-7], 但长期、连续、过量的氮、磷输入会降低植物的净光合速率和净初级生产力^[8]。植物通常会自身资源进行配置、补偿和平衡, 以最大限度地减小环境变化对自身的不良影响^[9]。因此, 探索植物与环境之间的关系, 研究土壤-植物相互作用及碳、氮、磷循环, 一直都是生态学的研究重点, 近年来被越来越多地关注^[10]。作为植物对环境变化最敏感的器官, 叶片的功能性态能快速、准确地反映植物对环境变化的响应与适应机制^[11-12], 是当前研究生态系统响应环境变化的重要方法和依据^[13]。

考来木(*Correa carmen*)为芸香科考来木属常绿灌木, 2010 年上海市园林科学研究所首次将其从澳大利亚引入我国, 作为园林植物进行栽培繁育。其株型密集、花朵繁多、花型奇特、芳香且多彩、花期长, 具有较高的园林观赏价值, 被誉为“冬之精灵”^[14]。考来木的生态适应性很强, 耐旱、耐寒、耐盐碱, 作为生态修复的先锋种或园林绿化的主栽种而被广泛栽培, 市场占有率与日俱增。但目前, 有关考来木生态位及

生态价值的研究尚无报道, 仅有的研究成果主要集中在快速繁殖^[15]和耐高温干旱^[16]等逆境生理方面。为了深入探究作为生态修复先锋种的考来木对陆地生态系统物质化学循环的贡献, 本研究根据 12 种土壤氮磷添加比例对考来木叶片的营养含量、光合生理指标和叶绿素荧光参数的影响, 分析叶片性状与土壤 N、P 的化学计量特征的关系, 以探讨考来木响应土壤养分的生理生态机制, 为考来木的应用与推广以及植物响应环境变化的研究提供科学理论依据。

1 材料与方法

采用盆栽控制试验法。

1.1 供试材料

2 年生红花考来木幼苗, 栽于白色塑料盆中, 每盆 1 株。花盆规格为 12 cm × 12 cm × 9 cm (高 × 上口径 × 底径), 每盆装干土量 0.6 kg。盆土取自平顶山市新城区白龟山下 0 ~ 20 cm 的表层土, 黄棕壤, 有机质含量为 21.2 g/kg, 速效氮含量为 97.9 mg/kg, 速效磷含量为 16.3 mg/kg, 速效钾含量为 79.2 mg/kg, pH 值为 8.18。

氮肥采用川化集团有限责任公司生产的硝酸铵肥, 含 N 量 ≥ 15%; 磷肥采用北京康普汇维科技有限公司生产的磷酸二氢钠 [$NaH_2(PO_4) \cdot 2H_2O$], 化学纯(98%)。

试验用水为平顶山市自来水公司提供的自来水, 经四川优普超纯科技有限公司生产的 UPT-II-20T UPT 超纯水机进行超纯过滤后直接使用或贮存备用。

1.2 试验设计

1.2.1 土样处理 将取回的土置于温室试验区的水泥地面上风干、粉碎后, 均匀地掺入 K_2SO_4 和 $FeSO_4$, 以降低 pH 值并作为底肥, K_2SO_4 掺入量(以纯钾计)为 75 mg/kg(干土),

收稿日期: 2018-06-17

基金项目: 河南省科技攻关计划(编号: 162120110070)。

作者简介: 刘中华(1965—), 女, 河南潢川人, 副教授, 主要从事植物生理、园艺学方面的研究。E-mail: 1098505701@qq.com。

FeSO₄ 掺入量为(商品量)70 mg/kg(干土),将土壤 pH 值调节至 7.0~7.5。

然后将土分成 3 堆,添加不同数量的磷肥[NaH₂(PO₄)·2H₂O],分别称作 P₀、P₁、P₂ 处理。P₀ 处理,不添加磷肥,试验中作为对照处理;P₁ 处理,添加磷肥的量为 36.3 mg/kg(干土);P₂ 处理,添加磷肥的量为 56.3 mg/kg(干土)。充分搅拌均匀,备用。

表 1 各处理土样的 N、P 化学计量特征

施肥处理	施 P 量 (mg/kg)	施 N 量 (mg/kg)	土壤 N : P	施肥处理	施 N 量 (mg/kg)	施 P 量 (mg/kg)	土壤 N : P
P ₀ N ₀	16.3	97.9	6.01	N ₀ P ₀	97.9	16.3	6.01
P ₀ N ₁	16.3	197.9	12.14	N ₀ P ₁	97.9	36.3	2.70
P ₀ N ₂	16.3	247.9	15.21	N ₀ P ₂	97.9	56.3	1.74
P ₀ N ₃	16.3	297.9	18.28	N ₁ P ₀	197.9	16.3	12.14
P ₁ N ₀	36.3	97.9	2.70	N ₁ P ₁	197.9	36.3	5.45
P ₁ N ₁	36.3	197.9	5.45	N ₁ P ₂	197.9	56.3	3.52
P ₁ N ₂	36.3	247.9	6.83	N ₂ P ₀	247.9	16.3	15.21
P ₁ N ₃	36.3	297.9	8.21	N ₂ P ₁	247.9	36.3	6.83
P ₂ N ₀	56.3	97.9	1.74	N ₂ P ₂	247.9	56.3	4.40
P ₂ N ₁	56.3	197.9	3.52	N ₃ P ₀	297.9	16.3	18.28
P ₂ N ₂	56.3	247.9	4.40	N ₃ P ₁	297.9	36.3	8.21
P ₂ N ₃	56.3	297.9	5.29	N ₃ P ₂	297.9	56.3	5.29

1.2.2 试验分组 在 2016 年 2 月 24 日,将配制好的土壤装入花盆,同时栽入考来木幼苗。每堆土壤分 3 批装盆,每批装 3 盆。将同批装的 36 盆作为 1 组,3 批即 3 次重复,共 108 盆。幼苗上盆后浇透水,置于智能温室中生长。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 土壤速效 N、P 含量的测定 取土样风干、粉碎、过 1 mm 孔筛,备用。

土壤速效 N 含量的测定:采用扩散吸收法。称取过筛土样 2.00 克,置于扩散皿的外室,均匀铺平;吸取 2 mL H₃BO₃ 并加 1 滴定氮混合指示剂于扩散皿内室,盖严盖子。旋转数次后,转开盖子使扩散皿外室露出 1 条狭缝,迅速加入 10 mL 1 mol/L NaOH 溶液,立即盖严,放入 40 ℃ 恒温箱中碱解扩散 24 h。取出扩散皿,用 0.005 mol/L H₂SO₄ 标准液滴定内室的吸收液,记录酸用量。由公式(1)计算速效 N 含量:

速效 N 含量(mg/kg) = $D \times 14.0 \times 10^3 \times (V - V_0) / m$ 。(1)
式中: D 为 H₂SO₄ 标准液的浓度, mol/L; V 为滴定样品用的 H₂SO₄ 标准液体积, mL; V_0 为滴定空白用的 H₂SO₄ 标准液体积, mL; m 为土样质量, g。

土壤速效 P 含量的测定:采用钼锑抗混合液分光光度法。称取过筛土样 5.00 g 置于三角瓶,加入 0.5 mol/L NaHCO₃ 溶液 100 mL(pH 值为 8.5),振荡浸提 30 min,过滤。吸取滤液 10 mL 于 50 mL 容量瓶中,加钼锑抗混合显色剂 5 mL,静置显色 30 min 后,在 722 型分光光度计中用波长 660 nm(光电比色计用红色滤光片)比色,读出吸光度。利用公式(2)计算速效 P 含量:

速效 P 含量(mg/kg) = $(250 \times C) / m$ 。(2)
式中: C = $(D - 0.008) / 0.4997$, D 为吸光度; m 为土样质量, g。

1.3.2 叶片 N、P 含量及叶绿素含量的测定 分别于 2016 年 3 月 20 日、6 月 20 日、9 月 20 日,采摘考来木枝条的健康

将 P₀、P₁、P₂ 处理分别分成 4 小堆,每小堆添加不同数量的氮肥(NH₄NO₃),分别称作 N₀、N₁、N₂、N₃ 处理。N₀ 处理,不添加 N 肥;N₁ 处理,添加氮肥的量为 197.9 mg/kg(干土);N₂ 处理,N 肥添加量为 247.9 mg/kg(干土);N₃ 处理,N 肥添加量为 297.9 mg/kg(干土)。12 小堆即 12 个土样处理,分别编号为 P₀N₀、P₀N₁、P₀N₂、P₀N₃、P₁N₀、P₁N₁、P₁N₂、P₁N₃、P₂N₀、P₂N₁、P₂N₂、P₂N₃,详见表 1。

功能叶,保湿避光处理并立即带回实验室,用去离子水清洗干净后,留少许进行叶绿素含量的测定,其余置于烘箱中在 80 ℃ 条件下烘干至恒质量,取出冷却、粉碎、过 0.25 mm 筛,备用。

叶片全 N 含量的测定:采用张薇等的凯氏定氮法^[17]。称取过筛叶片样品 0.200 0 g(精确至 0.000 1 g),用 H₂SO₄ - HClO₄ 在 180 ℃ 条件下消煮 1~1.5 h,冷却,过滤,置于 K-370 全自动凯氏定氮仪中加碱蒸馏 3 min,用 H₃BO₃ 吸收,用盐酸标准液滴定,以甲基红-溴甲酚绿混合指示剂指示终点。记录消耗盐酸的体积,用公式(1)计算叶片全氮含量。

叶片全 P 含量的测定:采用钼锑抗吸光光度法。称取过筛叶片样品 0.25 g,采用 H₂SO₄ - HClO₄ 消煮,冷却,过滤,定容,得消煮液(V_1 , mL)吸取澄清液 5.00 mL(V_2 , 含 P 量 5~30 μg)于 50 mL 容量瓶中,用水稀释至约 30 mL,滴加酚指示剂、NaOH 溶液和 1/2 H₂SO₄ 溶液,调节溶液至黄色刚刚褪去,然后加入钼锑抗显色剂 5.00 mL(V_3),在室温高于 15 ℃ 的条件下放置 30 min,用 1 cm 光径比色槽在波长 700 nm 处测定吸光度。根据吸光度,采用公式(2)计算叶片全 P 的含量。

$C_p = 1\,000 \times [C \times V_3 \times (V_1/V_2)] / (m \times 10^6)$ 。(3)
式中: C_p 为叶片 P 含量, mg/g; C 为从标准曲线中查得的显色液中的 P 含量, mg/L; m 为叶样质量, g。

叶绿素含量的测定:采用孙俊宝等的方法^[18],即用丙酮乙醇混合液浸提、分光光度计测定吸光度的方法。将 80% 丙酮、95% 无水乙醇按 1:1 的比例配成混合浸提液;将新鲜、洗净的叶片剪成细丝,称取 0.1 g 置于含有浸提混合液的试管中,加塞放于暗处,于室温下浸提直至叶丝完全变白。然后,利用分光光度计分别测定浸提液在波长 663、645 nm 处的吸光度,根据公式(3)、(4)、(5)分别求出叶绿素 a、叶绿素 b 的含量和叶绿素总含量:

叶绿素 a 含量 (mg/g) = $(12.71D_{663\text{ nm}} - 2.59D_{645\text{ nm}}) \times V / (1\ 000 \times m)$; (4)

叶绿素 b 含量 (mg/g) = $(22.88D_{645\text{ nm}} - 4.67D_{663\text{ nm}}) \times V / (1\ 000 \times m)$; (5)

叶绿素总含量 (mg/g) = $(8.04D_{663\text{ nm}} + 20.29D_{645\text{ nm}}) \times V / (1\ 000 \times m)$ 。 (6)

式中: V 为提取液的体积, mL; m 为叶片质量, g; $D_{663\text{ nm}}$ 、 $D_{645\text{ nm}}$ 分别为 663、645 nm 处的吸光度。

1.3.3 光合生理与叶绿素荧光参数的测定 光合生理指标的测定。选择考来木枝条中部的健康功能叶, 采用美国 CIRAS-3 便携式光合作用测定系统, 测定其净光合速率 P_n [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、气孔导度 G_s [$\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)、蒸腾速率 T_r [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、光合有效辐射 PAR [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、空气相对湿度 (RH) 等光合生理指标, 每株测定 3 张叶片, 取其平均值。光合测定时, 将仪器连接好后按“on”开机, 按“F₂”进入设置界面, 设置参数: 叶室窗口为长方形, 18 mm × 25 mm; 光源为发光二极管 (LED), 红光, 光照度为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 控制参比 CO_2 浓度为 390 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; 控制参比空气湿度为 80% ~ 100%。

叶绿素荧光参数的测定。利用德国 WALZ 公司的 Imaging PAM-2500 调制式叶绿素荧光仪, 参照付为国等的方法^[19]: 测试前先将叶片进行 30 min 的暗处理, 然后把叶片夹入叶绿素荧光仪中, 开启仪器, 由仪器自动陆续打开调制测量光 (measuring light, 简称 ML) 和饱和脉冲光 (saturation pulse, 简称 SP), 测得叶片的叶绿素最小荧光 (暗) F_0 、最大荧光 (暗) F_m 以及 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m ; 然后开启

580 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光 (actinic light, 简称 AL), 进行叶绿素荧光动力学诱导荧光测试, 每隔 20 s 开启 1 次饱和脉冲, 从而获得饱和脉冲图像和一些叶绿素荧光参数如实际光化学效率 $Y(\text{II})$ 、相对电子传递速率 $rETR$ 、光化学淬灭系数 q_P 和非光化学淬灭系数 NPQ 等系列参数。

1.4 数据处理和统计分析

试验数据的初步统计与整理、作图等均在软件 Excel 2007 中完成, 数据的变异度方差分析与最小显著性差异法 (LSD) 多重比较则由软件 SPSS 20.0 完成。

2 结果与分析

2.1 考来木叶片 N、P 含量与土壤添加 N、P 肥量的关系

由图 1 可知, 在相同水平的 P 肥添加量处理下, 考来木叶片的 N、P 含量均随土壤添加 N 肥用量的增加而提高, 呈显著 ($P < 0.05$) 的正相关关系, 不同处理间叶片的 N 含量差异显著 ($P < 0.05$), 而叶片的 P 含量差异不显著。当土壤 N 肥添加量为 N_0 水平时, 叶片含 N 量随着土壤添加 P 肥量的增加而减小; 当土壤添加 N 肥量为 N_1 、 N_2 水平时, 叶片含 N 量随着土壤添加 P 肥量的增加而增加; 当土壤添加 N 肥量为 N_3 水平时, 叶片含 N 量随着 P 肥添加量的增加而呈现先增后降的趋势。叶片含 P 量随着土壤添加 P 肥量的增大而增加, 处理间差异显著。由此可以看出, 增施 N 肥, 不仅可以显著提高叶片中的 N 含量, 还能提高叶片中的 P 含量; 增施 P 肥, 不仅可以显著提高叶片中的 P 含量, 还能提高叶片中 N 的含量; N、P 肥具有相互增效的生态效应。但过量施肥会引起 N、P 元素在植物体内累积而导致生长发育不正常。

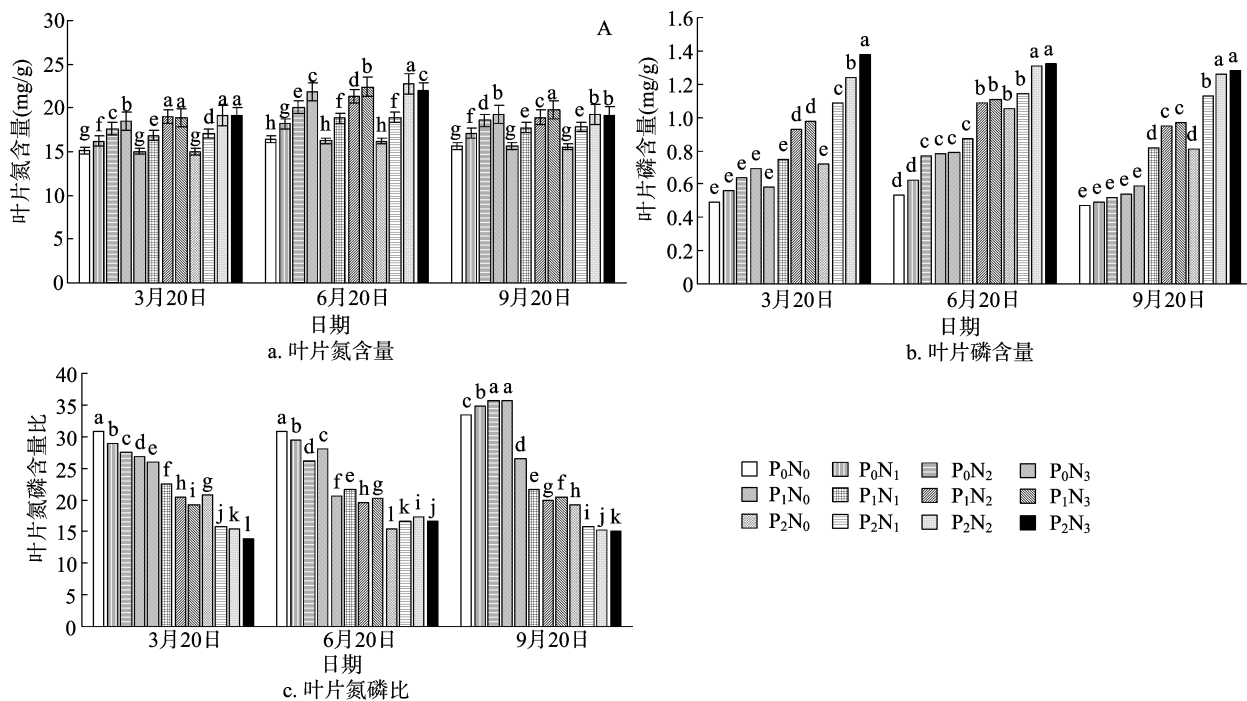


图1 土壤添加 N、P 水平对考来木叶片 N、P 含量的影响

由图 1 还可以看出, 叶片中的 N、P 含量均呈现由春至夏增加、由夏至秋减少的趋势。春季 (3 月), 叶片中的 N 含量平均为 17.29 mg/g, 夏季 (6 月) 平均为 19.60 mg/g, 秋季 (9

月) 平均为 17.87 mg/g, 春、夏、秋季差异显著; 而叶片中的 P 含量, 春季平均为 0.84 mg/g, 夏季平均为 0.95 mg/g, 秋季平均为 0.82 mg/g, 由春至夏 P 含量差异不显著, 而由夏至秋 P

含量差异显著。结果表明,考来木体内 N 含量的季节变化明显,而体内的 P 含量相对稳定。相较于我国常见植物叶片的 N 含量 20.24 mg/g、P 含量 1.12 mg/g 的平均水平^[21-24],考来木叶片的 N、P 含量偏低,差异显著;其中叶片的 P 含量达到极显著水平。

2.2 考来木叶片叶绿素含量与土壤 N、P 添加水平的关系

由图 2 可知,春、夏、秋各季节内,考来木叶片叶绿素含量受土壤 N、P 水平变化的影响是相同的:在土壤 P 肥添加量相同的 4 个 N 水平梯度的处理中,叶绿素含量由高到低的排序大致是 N_2 、 $N_3 > N_1 > N_0$ 。如春季的 P_1 处理下, N_1 、 N_2 、 N_3 处理的叶绿素含量分别比 N_0 处理增加了 16.69%、23.80%、19.89%。在同一 N 肥添加量的 3 个施 P 处理中,叶绿素含量随着 P 肥添加量的提高而产生变化,施 N 水平不同,变化趋势不同。在 N_0 水平下的 3 个 P 梯度处理中,叶绿素含量随

着 P 肥添加量的增加而降低,如春季在 N_0 水平下, P_1 、 P_2 处理的叶绿素含量分别比 P_0 处理降低了 2.55%、5.70%。在 N_1 、 N_2 、 N_3 的任一水平下,叶绿素含量均以 P_1 处理最高, P_2 处理最低, P_0 处理居中,仅 6、9 月的 P_0N_1 处理例外。在春季的 N_1 水平下, P_1 处理的叶绿素含量比 P_0 处理提高了 4.94%,而 P_2 处理却比 P_0 处理降低了 2.88%。各季节考来木的叶绿素含量均以 P_1N_2 处理最高。以上结果表明,考来木的叶绿素含量受到 N、P 双因素的综合影响。

由图 2 还可看出,各处理的考来木叶片叶绿素含量,均呈现由春季至夏季增加、由夏季至秋季减少的趋势,且由春季至夏季的增幅显著大于由夏至秋的降幅。叶绿素含量的这一季节变化趋势与叶片 N、P 含量的季节变化趋势相同。经方差分析和 LSD 多重检验,土壤添加 N、P 量与考来木叶片的 N、P 含量及叶片的叶绿素含量呈显著的正相关关系。

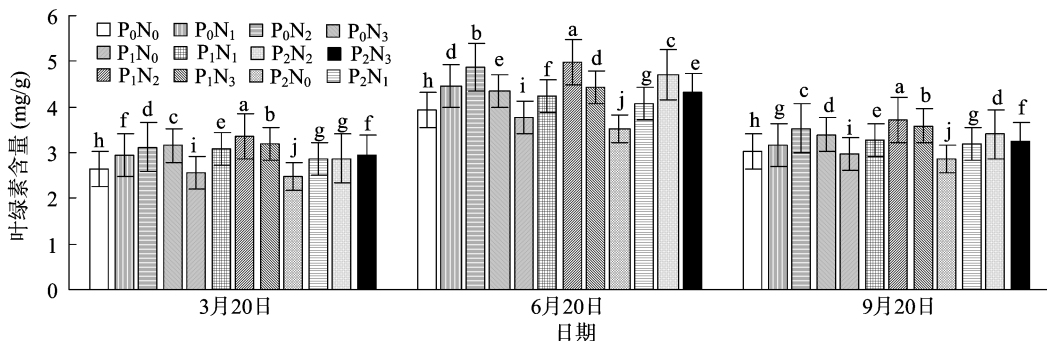


图2 土壤添加 N、P 水平对考来木叶片叶绿素含量的影响

总之,增施 N 肥可以提高土壤氮磷比,可显著提高考来木叶片的叶绿素含量;在低 N 的土壤条件下,增施 P 肥(即降低土壤氮磷比),考来木叶片的叶绿素含量下降;在高 N 的土壤条件下,增施 P 肥可提高考来木叶绿素含量,但进一步提高

施 P 量,则叶绿素含量下降。说明考来木对 P 的需求量较小,提高土壤或叶片的 N 水平可加速考来木对 P 的吸收与代谢。

2.3 考来木叶片光合生理指标与土壤 N、P 添加水平的关系

由图 3 可知,考来木叶片的净光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、

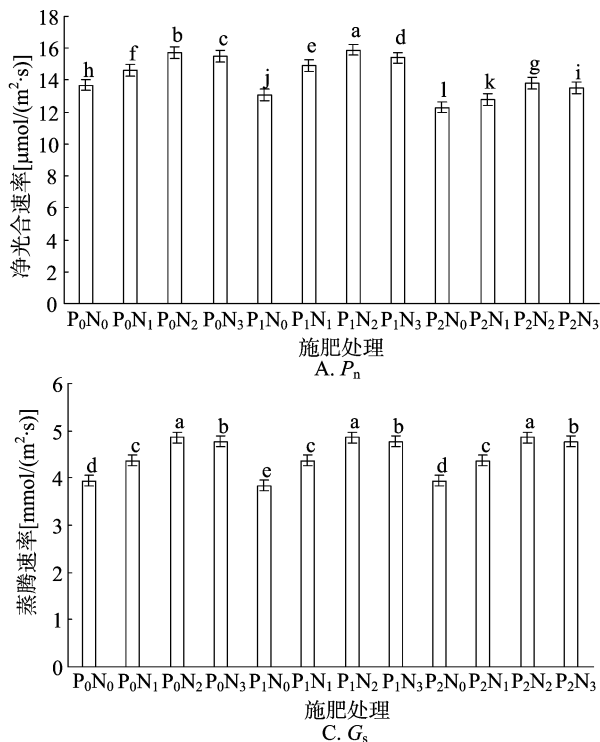
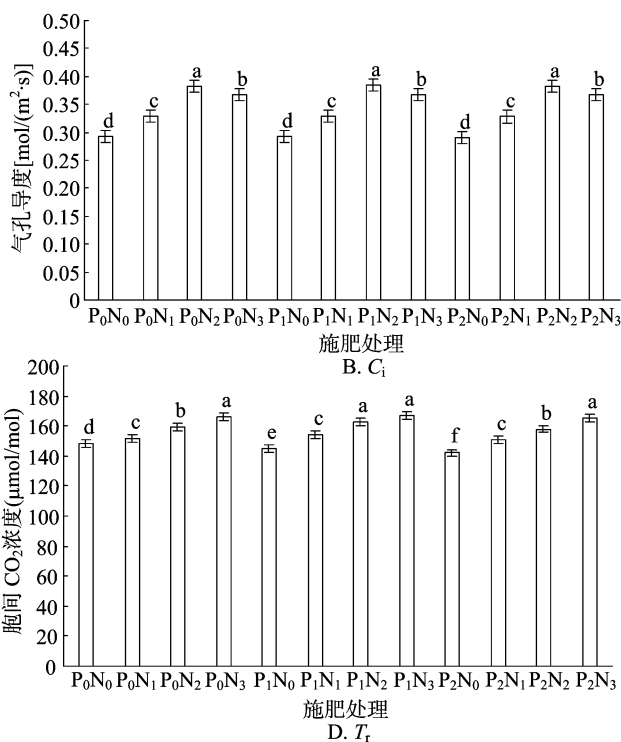


图3 土壤添加氮磷水平对考来木叶片光合生理参数的影响



和蒸腾速率 T_r 对土壤 N 添加水平或氮磷比水平的响应趋势一致,大都随土壤 N 添加水平的增加而先增后减,在 N_2 水平达到最高值;而叶片细胞间 CO_2 浓度 C_i 则随土壤 N 添加水平或氮磷比水平的增加而呈现持续增加的趋势,在 N_3 水平达最高值。如在土壤添加 P 的量为 P_1 的 4 个 N 添加量梯度的处理中, N_1 、 N_2 、 N_3 处理的叶片净光合速率 P_n 分别比 N_0 处理高 7.46%、13.43% 和 11.19%,叶片气孔导度 G_s 分别增加了 13.01%、31.51% 和 25.68%,叶片蒸腾速率 T_r 分别增加了 10.96%、23.32% 和 21.14%;叶片细胞间 CO_2 浓度 C_i 分别增加了 6.21%、12.41% 和 15.17%。由此可见,考来木叶片的各项光合生理指标均与土壤 N 水平或土壤氮磷比水平呈显著的正相关关系。

P 素对考来木叶片光合生理指标的影响与 N 不同。由图 2 可以看出,在 N_0 水平下的 3 个水平梯度的 P 处理中,随着土壤 P 添加水平的提高即土壤氮磷比的下降,考来木叶片的净光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、胞间 CO_2 浓度 C_i 均呈下降趋势;在 N_1 、 N_2 、 N_3 任一水平下的 3 个土壤有效 P 梯度中,光合生理各项指标整体上均随土壤氮磷比的降低而呈现出先增加后降低的趋势,基本是 P_1 处理最高, P_2 处理最低。如 N_2 水平下, P_1 处理的 P_n 比 P_0 处理增加了 2.70%,而 P_2 处理比 P_0 处理降低了 2.07%。以上结果表明,在低 N 土壤条件下增施 P 肥即降低氮磷比,对考来木叶片的光合生理产生抑制效应;提高土壤 N 水平,P 抑制现象缓解或消除,施 P 对光合生理产生促进效应;随着 P 水平的进一步提高,光合生理受抑制。总的看来,P 对光合生理指标的影响受 N 水平的制约。经方差分析可知,土壤 P 水平的变化对考来木叶片净光合速率影响显著,对其他光合生理指标的影响未达到显著水平。

2.4 考来木叶片叶绿素荧光参数与土壤 N、P 添加水平的关系

由图 4 可知,在土壤添加 P 水平相同的 4 个 N 处理水平下, F_0 随土壤氮磷比的增加而呈现先降低后增加的变化趋势, F_m 呈现先增加后降低的变化趋势, F_v/F_m 呈现与 F_m 相同的变化趋势。在 P_1 水平下, N_1 、 N_2 、 N_3 处理的 F_0 分别比 N_0 处理降低了 19.57%、25.00% 和 10.87%, F_m 分别增加了 14.84%、17.63% 和 13.49%, F_v/F_m 分别提高了 10.90%、12.95% 和 8.17%。表明向土壤中添加 N 肥提高了氮磷比,可提高考来木的光化学效率潜能,若 N 肥添加过量($\geq N_3$ 水平), F_0 升高,表明光系统 II 活性受抑制或受损伤。总体上,在适量施肥的基础上,N 与考来木的光化学潜能呈正相关。

在 N_0 水平的 3 个施 P 处理中, F_0 随土壤氮磷比的降低而呈现持续增加的趋势,而 F_m 、 F_v/F_m 则呈现持续降低的趋势; P_1 、 P_2 处理的 F_0 分别比 P_0 处理增加了 5.75%、11.49%, F_m 分别降低了 5.22%、8.41%, F_v/F_m 分别降低了 3.90%、7.33%;在 N_1 处理下, F_0 随着土壤氮磷比的降低而呈现先降低后增加的趋势,处理间差异不显著;在 $N_1 \sim N_3$ 处理下, F_m 、 F_v/F_m 均呈现先升高后降低的趋势,其中不同处理的 F_v/F_m 间差异显著(图 4)。

由图 4 还可看出,考来木叶片的 q_p 、 $Y(II)$ 和 NPQ 随着土壤氮磷比的变化而呈现出不同的变化趋势:在 N_0 水平下的 3 个 P 处理中, q_p 、 $Y(II)$ 均随着土壤速效氮磷比的降低而降低,NPQ 随着土壤氮磷比的降低而增加。其中 P_1 、 P_2 处理

的 q_p 分别比 P_0 处理下降了 4.79%、10.28%, $Y(II)$ 依次下降了 6.22%、13.73%,而 NPQ 分别提高了 4.19%、9.25%。很明显,土壤 P 水平的提高对考来木 PS II 的光化学活性具有抑制作用。在 $N_1 \sim N_3$ 处理下,考来木叶片的 q_p 均随着土壤氮磷比的降低而呈现出先增后降的变化趋势,最大值均出现在 P_1 水平,在 N_1 处理下考来木叶片的 $Y(II)$ 也表现出相似的规律;而 NPQ 随着土壤氮磷比的降低而呈现先降后增的变化趋势,最低值亦出现在 P_1 水平。由此可以看出,提高土壤 N 水平,可以减弱 P 对考来木叶片光化学活性的抑制。

在不同水平的土壤 P 添加处理下,考来木叶片的 q_p 、NPQ 和 $Y(II)$ 均随土壤氮磷比的增加呈现出不同的变化趋势:在 P_0 、 P_1 水平下, q_p 、 $Y(II)$ 均随土壤氮磷比的增加而先增后减,且均在土壤 N 添加量为 247.9 mg/kg 的 N_2 处理达最大值;而 NPQ 随土壤氮磷比的增加呈现出先降低后增加的变化趋势,最小值出现在 N_2 处理;在 P_2 水平下, q_p 、 $Y(II)$ 均随土壤氮磷比的增加而持续增加,而 NPQ 则随土壤氮磷比的增加而持续降低。

经方差分析和 LSD 显著性检验,土壤 N、P 化学计量特征对考来木叶片的各项叶绿素荧光产量均有显著影响。其中,考来木叶片的荧光产量及光化学效率,均在土壤 N 添加量为 247.9 mg/kg、土壤 P 添加量为 36.3 mg/kg、土壤氮磷比为 6.83 的 P_1N_2 处理下达到最高水平,可作为考来木栽培的理想土壤。

3 讨论

外源 N、P 的输入,在很大程度上改变了陆地生态系统中土壤 N、P 的可利用状态,从而对植物的初级生产力产生重要影响,因此施肥已成为一项促进植物生长的常规管理措施^[20]。但过度施肥或不合理施肥则会使土壤-植被系统中营养元素失衡,造成土壤酸化或植物减产甚至受伤害^[21-22]。N、P 是植物光合器官建造必不可少的营养元素,叶片中 N、P 含量直接影响叶绿素水平和光合能力。有研究表明,叶中 N、P 含量与土壤 N、P 水平存在着显著的正相关关系^[23-26]。本研究中, N_1 、 N_2 、 N_3 处理的光合性能及荧光产量整体上比 N_0 处理依次提高,表明向土壤中添加氮肥或磷肥是提高植物光合性能和荧光产量的有效措施。

在 N_0 处理下向土壤中添加 P,植物体内 P 素累积水平较高,而无机 P 是 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)的 1 个竞争性抑制剂^[27-28],高浓度的 P 可能抑制了 RuBPCase 的活性,使光合生产力下降或增强了光呼吸而使光合效率降低。因此,在 N_0 处理下,叶片的光合生产力及荧光产能等大致随 P 素水平的提高而降低。而此时向土壤中添加 N 素,考来木的叶绿素合成增多,同时需要更多的 P 参与到光合器官的建造中,叶片中 P 的积累和抑制减弱或消除,光合生产力提高。但随着添加 P 素水平的进一步提高,考来木叶中又开始大量积累无机 P 而使光合性能降低。在 N 素的各个添加水平中,考来木的最大光合效率均出现在 P_1 处理,说明 N、P 均具有促进考来木光合作用的效果,且二者具有相互增效的生态效应。因考来木对 P 的需求量较小或对土壤速效 P 反应敏感,易出现 P 抑制现象。

增施 N 肥可提高叶片中叶绿素的浓度,从而提高植物的

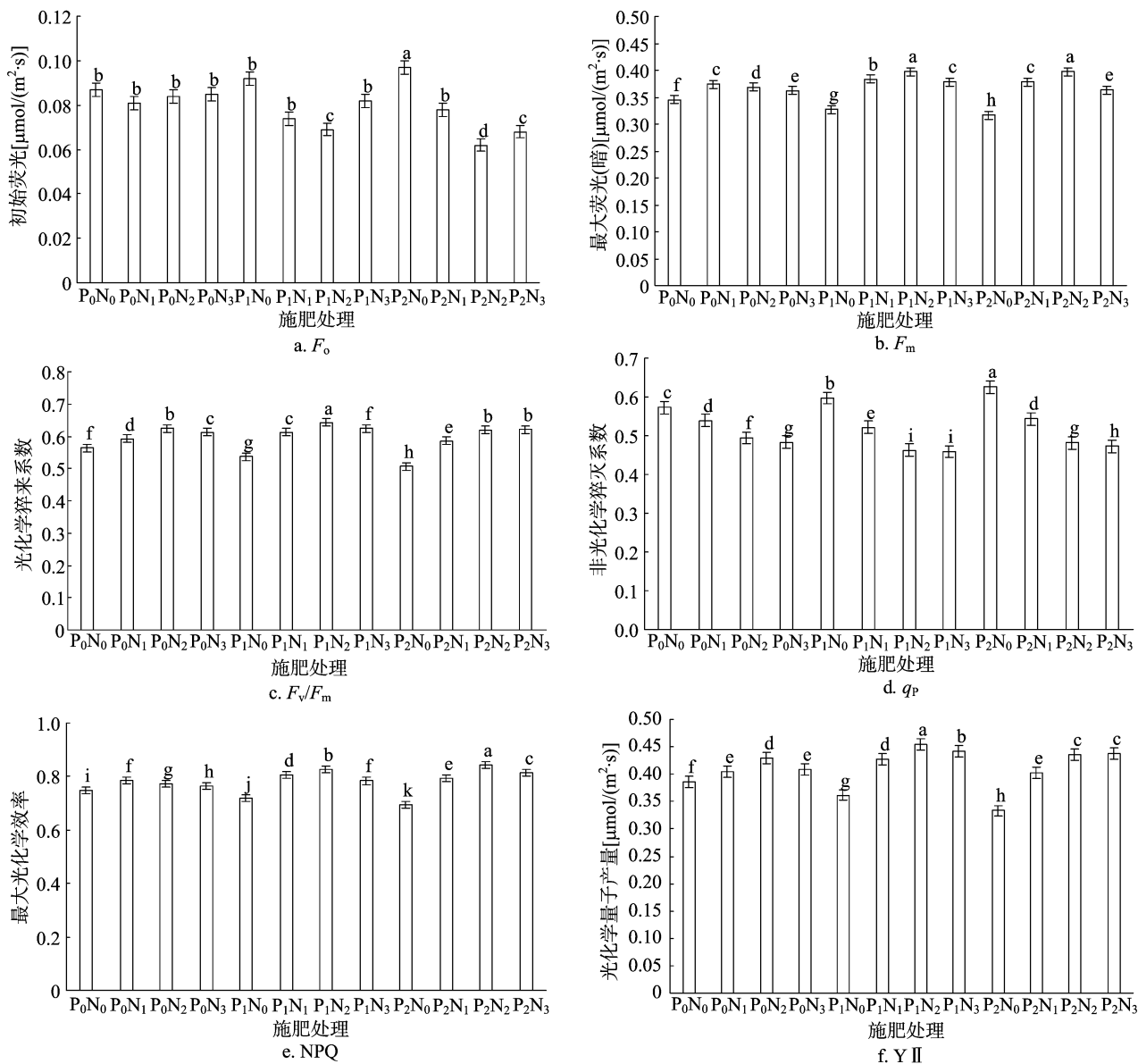


图4 土壤添加氮磷水平对考来木叶片叶绿素荧光特性的影响

光合生产力,这一点可用来解释考来木的荧光参数 F_v/F_m 值随土壤氮磷比的提高而先升高后降低的变化规律。 F_v/F_m 值是植物 PS II 的最大量子产量,反映植物的最大光合能力或光合效率。土壤氮磷比的提高使得植物体内 N 素水平提高,从而加强了光合器官的建造和功能。但施 N 过多又会引起植物徒长,比如叶面积增大、叶片变薄等,使叶绿素含量降低,光能利用率下降;大量生长器官的建造,使 C 素的消耗增加,则光合效率下降。

初始荧光 F_0 。一般较小且稳定,当植物遭受胁迫时, F_0 升高;与此同时, F_v/F_m 值显著下降。 q_p 是由光合作用引起的荧光淬灭,反映了光合活性的高低;而 Y(II) 反映的是 PS II 的实际量子产量即实际光合产量^[29]。本研究中, F_0 随土壤 P 水平提高即氮磷比的降低而逐渐升高, F_v/F_m 、 q_p 和 Y(II) 均持续降低,这从荧光的角度进一步表明,在土壤“低 N”情况下增施 P 素,会造成考来木体内积累大量的无机 P 而产生“P 胁迫”;提高土壤 N 水平,则“P 胁迫”得以缓解或消除;N、P

肥具有相互增效的生态效应。这与张玉斌等在玉米上的研究结果^[30]相一致。

同时,NPQ 的变化规律也可以用“P 胁迫”来解释。众所周知,叶片所获取的光能,大部分用于光合作用,较少的光能以光的形式释放出来(即荧光);当光能过剩时,便以热能的形式(即 NPQ)耗散掉。因此,NPQ 可表达植物的光保护能力。本研究中,在低 N 土壤中添加 P,考来木叶片中无机 P 累积而发生 P 胁迫,光化学淬灭即光合作用对光能的利用率降低,则更多的光能以非光化学淬灭即 NPQ 的形式耗散出来。此时提高土壤 N 水平,则 NPQ 下降。这可能是由于土壤 N、P 水平的提高,刺激了考来木叶片 PS II 反应中心而使反应中心活性增强,电子传递速率增大进而使原初光能转换效率提高,即较多的光能用于光合作用,则光能的热耗散减少。

4 结论

增施 N、P 肥均能提高考来木叶片的叶绿素含量、净光合

速率和光化学效率,但过量施肥会引起作物徒长或打破体内营养平衡而引起叶绿素含量降低,或使光系统中心受伤害。考来木对 P 的需求量小且反应敏感,在低 N 土壤中增施 P 肥会产生 P 胁迫而使作物生长发育受阻。试验条件下, $P_1 N_2$ 是考来木光合性能最优、光化学产量与效率最大化的土壤氮、磷添加组合,其化学计量特征是 N 含量为 247.9 mg/kg, P 含量为 36.3 mg/kg,土壤化学比氮碳比为 6.83。

参考文献:

- [1] Elser J J, Bracken M E, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10 (12): 1135 – 1142.
- [2] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen – phosphorus interactions [J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5 – 15.
- [3] 张仁懿, 徐当会, 杨智永, 等. 植物 N : P 化学计量特征对亚高寒草甸限制类型的指示作用研究 [J]. *中国草地学报*, 2014, 36(3): 79 – 83.
- [4] 荣钺钺, 刘京涛, 夏江宝, 等. 莱州湾湿地柽柳叶片 N、P 生态化学计量学特征 [J]. *生态学杂志*, 2012, 31(12): 3032 – 3037.
- [5] 罗亲普, 龚吉蕊, 徐 沙, 等. 氮磷添加对内蒙古温带典型草原净氮矿化的影响 [J]. *植物生态学报*, 2016, 40(5): 480 – 492.
- [6] 杨晓霞, 任 飞, 周华坤, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 159 – 166.
- [7] 陈慧敏, 石福习, 杨桂生, 等. 养分添加对三江平原沼泽化草甸植物群落组成和地上生物量的影响 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35(6): 1440 – 1446.
- [8] Hidaka A, Kitayama K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus – use efficiency versus nitrogen – use efficiency of tree leaves along nutrient – availability gradients [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 984 – 991.
- [9] 白 雪, 程军回, 郑淑霞, 等. 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 103 – 115.
- [10] 韦莉莉, 卢昌熠, 丁 晶, 等. 丛枝菌根真菌参与下植物 – 土壤系统的养分交流及调控 [J]. *生态学报*, 2016, 36(14): 4233 – 4243.
- [11] Li S, Liu W Y, Li D W. Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in southwest China [J]. *Ecological Indicators*, 2013, 29: 93 – 104.
- [12] Elumeeva T G, Onipchenko V G, Wu Y. Leaf functional traits of plants of alpine pastures at the Eastern Qinghai – Tibetan Plateau [J]. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2015, 70(1): 46 – 52.
- [13] 盘远方, 陈兴彬, 姜 勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应 [J]. *生态学报*, 2018, 38(5): 1 – 8.
- [14] 吕秀立. 冬之精灵——考来木 [J]. *园林*, 2011(6): 76.
- [15] 吕秀立. 考来木离体培养及产业化研究 [J]. *上海农业学报*, 2012, 2(3): 46 – 48.
- [16] 张志录, 刘中华, 陈明辉, 等. 高温干旱胁迫下考来木幼苗的生理响应 [J]. *北方园艺*, 2017(19): 81 – 88.
- [17] 张 薇, 付 昀, 李季芳, 等. 基于凯氏定氮法与杜马斯燃烧法测定土壤全氮的比较研究 [J]. *中国农学通报*, 2015, 31(35): 172 – 175.
- [18] 孙俊宝, 王建新. 樱桃叶叶绿素含量测定方法研究 [J]. *山西农业科学*, 2010, 38(3): 18 – 19, 33.
- [19] 付为国, 王凡坤, 赵 云, 等. 土壤氮磷化学计量特征对小麦光合气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(7): 1435 – 1442.
- [20] 李 曼, 靳冰洁, 钟全林, 等. 氮磷添加对刨花楠幼苗叶片 N、P 化学计量特征的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(2): 285 – 291.
- [21] Wang C T, Long R J, Wang Q L, et al. Fertilization and litter effects on the functional group biomass, species diversity of plants, microbial biomass, and enzyme activity of two alpine meadow communities [J]. *Plant and Soil*, 2010, 331(1/2): 377 – 389.
- [22] Lieb A M, Darrouzet, Nardi A, et al. Nitrogen deposition decreases acid buffering capacity of alpine soils in the southern Rocky Mountains [J]. *Geoderma*, 2011, 164(3/4): 220 – 224.
- [23] Bradshaw C, Kautsky U, Kumbalad L. Ecological stoichiometry and multi – element transfer in a coastal ecosystem [J]. *Ecosystems*, 2012, 15(4): 591 – 603.
- [24] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 藏北高寒草原紫花针茅根系碳氮磷生态化学计量学特征 [J]. *山地学报*, 2014, 32(4): 467 – 474.
- [25] 李天平. 湖北丘陵区混交阔叶林不同树种土壤 C、N、P 生态化学计量学特征研究 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [26] Lu X T, Reed S C, Yu Q, et al. Nutrient resorption helps drive intra – specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient – enriched conditions [J]. *Plant and Soil*, 2016, 398(1/2): 111 – 120.
- [27] 吴一群. 高磷对蔬菜生长的影响及其环境效应 [D]. 福州: 福建农林大学, 2008.
- [28] Yadav S, Irfan M, Ahmad A, et al. Causes of salinity and plant manifestations to salt stress: a review [J]. *Journal of Environmental Biology*, 2011, 32(5): 667 – 685.
- [29] 石朝毅. 可变光脉冲诱导荧光浮游植物光合作用参数测量技术研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [30] 张玉斌, 曹庆军, 张 铭, 等. 施磷水平对春玉米叶绿素荧光特性及品质的影响 [J]. *玉米科学*, 2009, 17(4): 79 – 81.