

水分和磷肥对达乌里胡枝子不同叶位 叶绿素荧光参数特征的影响

段东平¹, 徐炳成^{1,2}, 牛富荣¹, 徐伟洲¹

(1. 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要:采用盆栽控制试验,研究了达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)在3种水分水平[分别为土壤田间持水量的80%(HW)、60%(MW)、40%(LW)]与2种肥料处理(P处理:纯P 0.1 g·kg⁻¹干土;对照:不施肥)下不同叶位叶绿素荧光参数特征。结果表明,P处理中,MW下旗叶F₀和F_v/F_m值显著低于中叶,F_m值差异不显著,说明在轻度水分胁迫下旗叶PSII反应中心受到的损伤较小,虽然旗叶和中叶电子传递没有差异,但旗叶光能转换效率比中叶高。另外,P处理显著降低了达乌里胡枝子叶片NPQ值,同时显著提高了MW下新叶和旗叶F_v/F_m值,说明施用P肥能够有效减少叶片对光能的耗散,并提高其在一定水分胁迫下的光能利用能力,增强达乌里胡枝子对黄土丘陵区的适应能力。

关键词:达乌里胡枝子;叶位;叶绿素荧光;水肥

中图分类号:Q945;S541+.5

文献标识码:A

文章编号:1001-0629(2012)03-0422-07

叶绿素荧光动力学参数测定技术被称为研究植物叶片光合功能快速、无损伤的探针^[1]。近年来,叶绿素荧光参数测定被广泛应用于植物耐旱性鉴定、抗旱品种筛选和田间水肥管理等方面^[2-5],不同叶位荧光参数特征的研究主要集中在阐明光合功能衰退内在机制与叶片氮素快速诊断等方面^[6-8]。在半干旱黄土丘陵区,土壤水分是影响植物生长的主要限制性生态因子^[9]。此外,严重的水土流失又导致该地区土壤有效磷含量偏低^[10],而磷是植物生长所必需的大量营养元素,并在光合同化物形成和卡尔文循环中具有重要作用^[11]。目前,就不同水肥条件下野生植物优势种不同叶位荧光参数特征比较的研究鲜有报道,而这对阐明生长在土壤有效磷缺乏的半干旱黄土丘陵区植物的抗逆生理机制具有重要意义。

达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为豆科胡枝子属多年生半灌木状草本植物,具有耐旱、抗寒、耐贫瘠等优良特性,是改良干旱、半干旱区退化草地和建植放牧地的优良饲用型灌木^[12-13],广泛分布于我国的东北、华北、西北、华中以及云南等地区,其群落主要出现在森林草原地带,是黄土高原地带的代

表性群落之一,为草原群落的次优势种和伴生种^[14]。研究表明,植物体内发出的叶绿素荧光信号包含了丰富的光合作用信息,且极易随外界环境的变化而变化,可以快速、灵敏和非破坏性地分析逆境因子对光合作用的影响^[15-16]。关于达乌里胡枝子不同叶位荧光参数对水肥条件响应的研究尚未见报道,而这对正确分析评价其抗旱生理生态适应性,充分发挥其光合能力和生产潜力有重要意义。另外叶片衰老属渐近衰老^[18-19],随着叶位的下降叶龄逐渐增大,叶片逐渐衰老,其光合能力也随之下降。因此,研究不同叶位荧光参数特征,对全面正确分析达乌里胡枝子抗胁迫生理机制具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料 达乌里胡枝子种子于2008年10月采自陕北安塞天然草地,并装于纸袋在自然状态下储藏,播前发芽试验结果表明发芽率为90%以上。

1.2 试验设计 采用盆栽控制试验,盆钵规格为17.6 cm×19.0 cm×14.7 cm(高度×上径×下径),每盆装风干土3 kg。土壤为黄绵土,取自中国科学

收稿日期:2011-05-03 接受日期:2011-07-24

基金项目:中国科学院重要方向项目(KZCX2-YW-QN412);国家自然科学基金(41071339);西北农林科技大学基本科研业务费专项(QN2009079B01)

作者简介:段东平(1985-),男,内蒙古鄂尔多斯人,在读硕士生,主要从事植物生理生态适应性研究。E-mail: duandongping@126.com
通信作者:徐炳成 E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

院安塞水土保持综合试验站农田 20 cm 表层土,田间持水量(FC)20%,有机质含量 0.33%,速效磷、速效氮和速效钾含量分别为 3.99、27.72 和 83.40 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。桶底装鹅卵石,上铺滤纸与土隔离,沿桶内壁设一根内径为 2 cm 的 PVC 管作为灌水管,控水前土表覆盖 40 g 珍珠岩以防止水分蒸发。试验在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家实验室室外防雨棚内进行,于 2009 年 3 月 28 日开始,采用种子播种,苗期培养阶段土壤质量含水量保持在 80% FC 以上,经 2 次定苗后每盆保留 12 株。

1.3 试验处理 水分处理于 2009 年 6 月 30 日开始,此时达乌里胡枝子没有新分枝出现,定期称量补水,使水分维持在(80%±5%)FC(HW)、(60%±5%)FC(MW)与(40%±5%)FC(LW)3 个水平;肥料在装桶时一次性与土壤混合投入,共设 2 个养分处理即 P 处理(纯 P 0.1 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 干土)与对照(不施肥),每个处理重复 5 次,共计 30 桶。

1.4 测定项目与方法 叶绿素荧光参数采用 Imaging-PAM(WALZ, Germany)测定,2009 年 9 月 21 日—23 日进行,此时胡枝子正处于结实后期。每次测定时间段为 06:30—09:30,暗适应一夜后,随机选取每 3 盆中的 1 株胡枝子测定其新叶(顶部叶)、旗叶与中叶(中部叶)的荧光参数。测定项目主要包括初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m)、表观光合量子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)等参数。

1.5 数据分析 试验数据采用 SPSS 17.0 进行统计分析,用 Tukey's HSD 对主要因素(水分、肥料、叶位)及它们的互作进行显著性检验。

2 结果

2.1 初始荧光 对照中,HW 下新叶与旗叶 F_0 值显著低于中叶($P < 0.05$),MW 下新叶 F_0 值显著高于旗叶,LW 下不同叶位 F_0 值差异不显著($P > 0.05$);新叶在 HW 下 F_0 值显著低于 MW 和 LW,旗叶在 MW 下 F_0 值显著低于 LW,中叶 F_0 值在不同水分水平下差异不显著(表 1)。P 处理中,HW 和 MW 下不同叶位 F_0 值差异不显著,MW 下旗叶 F_0 值显著低于中叶;新叶在 HW 和 MW 下 F_0 值显著低于 LW,旗叶比较结果与新叶一致,中叶 F_0 值在不同水分水平下差异不显著(表 1)。就同一水分水平下相同叶位不同养分处理间比较而言,仅对照

中 MW 下新叶 F_0 值显著高于 P 处理,其余均不显著(表 1)。水分、养分及水分和叶位互作对 F_0 值具有极显著影响($P < 0.01$)(表 2)。

2.2 最大荧光 对照中,不同叶位 F_m 值差异均不显著($P > 0.05$);新叶 F_m 值在不同水分水平下差异不显著,旗叶比较结果与新叶一致,HW 的中叶 F_m 值显著高于 LW($P < 0.05$)。P 处理中,HW 下中叶 F_m 值显著高于新叶,MW 下新叶 F_m 值显著高于旗叶,LW 下旗叶 F_m 值显著高于中叶;新叶在 HW 下 F_m 值显著低于 MW,旗叶 F_m 值在不同水分水平下差异不显著,中叶在 HW 和 MW 下 F_m 值显著高于 LW(表 1)。就同一水分水平下相同叶位不同养分处理间比较而言,仅 P 处理中 MW 下新叶 F_m 值显著高于对照,其余均不显著(表 1)。水分、养分及水分和叶位互作对 F_m 值影响极显著($P < 0.01$),水分、养分和叶位三者互作对 F_m 值具有显著影响(表 2)。

2.3 最大光化学效率 对照中,HW 和 MW 下不同叶位 F_v/F_m 值差异均不显著($P > 0.05$),LW 下中叶 F_v/F_m 值显著高于新叶($P < 0.05$);新叶在 HW 和 MW 下 F_v/F_m 值显著高于 LW,旗叶 F_v/F_m 值在不同水分水平下差异不显著,中叶比较结果与旗叶一致。P 处理中,HW 下旗叶 F_v/F_m 值显著高于中叶,MW 下新叶和旗叶 F_v/F_m 值显著高于中叶,LW 下新叶 F_v/F_m 值显著高于中叶;新叶在 MW 下 F_v/F_m 值显著高于 HW 和 LW,旗叶比较结果与新叶一致,中叶在 MW 下 F_v/F_m 值显著高于 LW(表 1)。就同一水分水平下相同叶位不同养分处理间比较而言,P 处理中 MW 下新叶和旗叶 F_v/F_m 值显著高于对照,而 P 处理中 LW 下中叶 F_v/F_m 值显著低于对照,其余均不显著(表 1)。水分和叶位互作对 F_v/F_m 值具有显著影响,其他因素及互作对 F_v/F_m 值均具有极显著影响($P < 0.01$)(表 2)。

2.4 光化学淬灭系数 对照中,HW 下不同叶位 qP 值差异不显著($P > 0.05$),MW 下中叶 qP 值显著高于新叶和旗叶($P < 0.05$),LW 下新叶和中叶 qP 值显著高于旗叶;新叶在 HW 下 qP 值显著高于 MW,旗叶在 HW 和 MW 下 qP 值显著高于 LW,中叶 qP 值在不同水分水平下差异不显著(表 3)。P 处理中,HW 下新叶 qP 值显著低于旗叶与中叶,MW 下不同叶位 qP 值差异不显著,LW 下新叶 qP 值显著高于旗叶与中叶;新叶在 HW 和 MW 下 qP

表 1 不同水肥条件下胡枝子不同叶位荧光参数 F_0 、 F_m 和 F_v/F_m 值Table 1 Leat chlorophyll fluorescence of different positions of *Lespedeza daurica* urdel different water and fertility conditions

| 肥料处理 Fertilizer | 水分处理 Water | 叶位 Leaf position | F_0 | F_m | F_v/F_m |
|--------------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 对照 Control | 80%FC(HW) | 新叶 New leaf | 0.095±0.001cd(a) | 0.396±0.001ab(a) | 0.755±0.005ab(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.096±0.002bcd(a) | 0.401±0.004ab(a) | 0.755±0.002ab(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.107±0.002a(a) | 0.438±0.004a(a) | 0.756±0.002a(a) |
| | 60%FC(MW) | 新叶 New leaf | 0.106±0.001a(a) | 0.381±0.002b(b) | 0.760±0.006a(b) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.090±0.001d(a) | 0.388±0.017ab(a) | 0.752±0.005ab(b) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.100±0.001abc(a) | 0.398±0.010ab(a) | 0.753±0.003ab(a) |
| | 40%FC(LW) | 新叶 New leaf | 0.106±0.001a(a) | 0.383±0.007b(a) | 0.733±0.004c(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.103±0.003ab(a) | 0.366±0.019b(a) | 0.738±0.001bc(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.102±0.002abc(a) | 0.379±0.014b(a) | 0.754±0.002ab(a) |
| 磷 P | 80%FC(HW) | 新叶 New leaf | 0.095±0.001cd(a) | 0.397±0.003cd(a) | 0.765±0.005bc(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.097±0.001cd(a) | 0.427±0.007abc(a) | 0.768±0.001b(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.102±0.001abc(a) | 0.444±0.011a(a) | 0.748±0.006cd(a) |
| | 60%FC(MW) | 新叶 New leaf | 0.092±0.005cd(b) | 0.436±0.020ab(a) | 0.788±0.004a(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.085±0.002d(a) | 0.390±0.01cd(a) | 0.789±0.002a(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.100±0.004bc(a) | 0.427±0.001abc(a) | 0.760±0.004bcd(a) |
| | 40%FC(LW) | 新叶 New leaf | 0.115±0.006a(a) | 0.404±0.005bcd(a) | 0.744±0.002de(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.111±0.001ab(a) | 0.408±0.001abc(a) | 0.728±0.001ef(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.106±0.001abc(a) | 0.371±0.004d(a) | 0.713±0.001f(b) |

注: P 处理为每 kg 干土中纯 P 0.01 g; 数字后不同小写字母表示同一养分处理下不同水分和叶位间差异显著 ($P < 0.05$), 括号内不同小写字母表示同一水分中相同叶位不同养分处理间差异显著 ($P < 0.05$)。FC 为田间持水量。 F_0 为初始荧光, F_m 为最大荧光, F_v/F_m 为最大光化学效率。下表同。

Note: P, 0.01 g pure P in 1 kg dry soil. Different lower case letters in each column show significant difference under the same fertilizing application at 0.05 level; Lower case letters in brackets of the same parameter show significant difference at 0.05 level. FC, field capacity. F_0 , initial fluorescence; F_m , maximal fluorescence F_v/F_m , maximum photochemical efficiency. The same in table 3.

表 2 水分、养分和叶位及其互作对叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of water, nutrients, leaf position and their interaction on chlorophyll fluorescence

| 变异来源 Variation source | 自由度 <i>df</i> | F_0 | F_m | F_v/F_m | qP | NPQ | ETR |
|--|------------------|----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| 水分 Water | 2 | 40.540** | 18.250** | 131.400** | 18.490** | 85.820** | 37.440** |
| 养分 Nutrient | 1 | 0.099** | 19.880** | 9.425** | 9.996** | 621.500** | 29.380** |
| 叶位 Leaf position | 2 | 10.250 | 3.118 | 13.320** | 10.680** | 28.670** | 0.814 |
| 水分×养分 Water×nutrient | 2 | 13.100 | 1.403 | 41.64** | 30.310** | 17.100** | 0.751 |
| 水分×叶位 Water×leaf position | 4 | 10.250** | 7.172** | 3.130* | 38.660** | 19.220** | 4.333** |
| 养分×叶位 Nutrient×leaf position | 2 | 0.366 | 1.422 | 34.620** | 12.660** | 16.390** | 9.515** |
| 养分×叶位×水分 Nutrient×Leaf position×Water | 4 | 2.620 | 3.689* | 4.442** | 21.860** | 22.220** | 3.789* |

注: * 表示差异显著 ($P < 0.05$), ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$)。qP 为光化学淬灭系数, NPQ 为非光化学淬灭系数, ETR 为表观光合量子传递速率。表 3 同。

Note: * and ** mean significance at 0.05 and 0.01 level, respectively. qP, photochemical quenching coefficient; NPQ, non-photochemical quenching coefficient; ETR, electron transport rate. The same in table 3.

值显著低于 LW, 旗叶 qP 值在不同水分水平下差异不显著, 中叶在 HW 下 qP 值显著高于 MW 和 LW (表 3)。就同一水分水平下相同叶位不同养分处理间比较而言, P 处理中 HW 下新叶 qP 值显著低于对照, MW 下中叶 qP 值显著低于对照, LW 下新叶 qP 值显著高于对照, 其余均不显著 (表 3)。水分、养分和叶位及其互作对 qP 值均具有极显著影响 ($P < 0.01$) (表 2)。

2.5 非光化学淬灭系数 对照中, HW 和 MW 下不同叶位 NPQ 值差异均不显著 ($P > 0.05$), LW 的新叶 NPQ 值显著高于旗叶和中叶 ($P < 0.05$); 新叶在 HW 和 MW 下 NPQ 值显著低于 LW, 旗叶在 HW 下 NPQ 值显著低于 MW 和 LW, 中叶在 HW 下 NPQ 值显著低于 LW (表 3)。P 处理中, HW 下旗叶 NPQ 值显著高于新叶和中叶, MW 和 LW 下新叶 NPQ 值显著高于旗叶和中叶; 新叶在 HW 下 NPQ 值显著低于 MW 和 LW, 旗叶在 MW 的 NPQ 值显著低于 HW 和 LW, 中叶 NPQ 值在不同水分水平下差异不显著 (表 3)。就同一水分水平下相同

叶位不同养分处理间比较而言, P 处理中 HW 下旗叶和 MW 下新叶 NPQ 值与对照相比不显著外, 其余均显著低于对照 (表 3)。水分、养分和叶位及其互作对 NPQ 值均具有极显著影响 ($P < 0.01$) (表 2)。

2.6 表观光合量子传递速率 对照中, HW 和 MW 下不同叶位 ETR 值差异均不显著 ($P > 0.05$), LW 下新叶 ETR 值显著高于旗叶; 新叶在 HW 下 ETR 值显著高于 LW ($P < 0.05$), 中叶与新叶比较结果一致, 旗叶在 HW 下 ETR 值则显著高于 MW 和 LW (表 3)。P 处理中, 不同叶位 ETR 值差异均不显著; 新叶和旗叶 ETR 值在不同水分水平下差异均不显著, 中叶在 HW 下 ETR 值显著高于 LW。就同一水分水平下相同叶位不同养分处理间比较而言, P 处理中 HW 下中叶 ETR 值显著高于对照, MW 和 LW 下旗叶 ETR 值显著高于对照 (表 3)。水分、养分、水分与叶位和养分与叶位的交互作用对 ETR 值具有极显著影响, 水分、养分及叶位三者互作对 ETR 值具有显著影响 (表 2)。

表 3 不同水肥条件下胡枝子不同叶位荧光参数 qP、NPQ 和 ETR

Table 3 Leaf chlorophyll fluorescence of different leaf positions of *Lespedeza daurica* under different water and fertilizing conditions

| 肥料处理 Fertilizer | 水分处理 Treatment | 叶位 Leaf position | qP | NPQ | ETR |
|--------------------|-------------------|---------------------|------------------|-------------------|------------------|
| 对照 Control | 80%FC(HW) | 新叶 Nnew leaf | 0.750±0.005ab(a) | 0.207±0.001de(a) | 40.37±0.12a(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.739±0.001ab(a) | 0.194±0.001e(a) | 40.35±0.03a(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.754±0.008ab(a) | 0.215±0.001cde(a) | 40.00±0.06ab(b) |
| | 60%FC(MW) | 新叶 Nnew leaf | 0.714±0.002cd(a) | 0.217±0.008cde(a) | 39.20±0.40abc(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.735±0.001bc(a) | 0.240±0.010bcd(a) | 37.85±0.32cd(b) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.757±0.005a(a) | 0.254±0.003bc(a) | 38.45±0.26bcd(a) |
| | 40%FC(LW) | 新叶 Nnew leaf | 0.735±0.003bc(b) | 0.320±0.01a(a) | 38.35±0.26bcd(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.698±0.002d(a) | 0.258±0.006b(a) | 35.10±0.31e(b) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.741±0.005ab(a) | 0.261±0.010b(a) | 36.80±0.75de(a) |
| 磷 P | 80%FC(HW) | 新叶 Nnew leaf | 0.700±0.003d(b) | 0.133±0.005de(b) | 40.05±0.38ab(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.743±0.001bc(a) | 0.175±0.010b(a) | 40.83±0.32ab(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.755±0.006b(a) | 0.143±0.003cde(b) | 43.55±0.43a(a) |
| | 60%FC(MW) | 新叶 Nnew leaf | 0.706±0.010d(a) | 0.208±0.007a(a) | 37.97±1.31b(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.726±0.004cd(a) | 0.119±0.001e(b) | 41.35±0.61ab(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.702±0.005d(b) | 0.120±0.001de(b) | 40.43±0.27ab(a) |
| | 40%FC(LW) | 新叶 Nnew leaf | 0.785±0.004a(a) | 0.218±0.003a(b) | 39.30±1.70b(a) |
| | | 旗叶 Flag leaf | 0.716±0.001cd(a) | 0.169±0.002bc(b) | 39.15±0.26b(a) |
| | | 中叶 Middle leaf | 0.726±0.007cd(a) | 0.146±0.004cd(b) | 38.00±0.46b(a) |

3 讨论

3.1 最大光化学效率 研究表明,水分胁迫会引起植物叶片 F_0 值上升^[19], F_m 值和 F_v/F_m 值下降^[20]。 F_0 值升高是水分胁迫使 PSII 反应中心失活或损伤所致^[21-22],另有研究指出适当的水分条件下施用 P 肥可以提高植物的水分利用效率^[23]、降低植物叶片 F_0 值可以提高 PSII 反应中心活性^[24]。本研究表明,达乌里胡枝子新叶的 F_0 值在不施肥和 P 处理中以低水分处理最高,中叶 F_0 值在不同水分水平下差异不显著,同一水分相同叶位不施肥中水分处理下新叶 F_0 值显著高于 P 处理,说明重度水分胁迫造成新叶 PSII 反应中心失活或损伤,而轻度水分胁迫下 P 处理可以提高其 PSII 反应中心活性,而水分胁迫下中叶 F_0 值变化相对稳定,PSII 反应中心破坏较轻,表现出了较强抗旱能力^[21]。 $PSII F_v/F_m$ 值常用于度量植物叶片 PSII 原初光能转换效率,反映 PSII 利用光能的能力^[25],正常情况下该参数的变化稳定,几乎不受物种和生长条件的影响,胁迫条件下该参数明显下降^[26],岑显超和彭方仁^[27]认为水分胁迫下 F_v/F_m 值降低植物产生光抑制,王菲和曹翠玲^[24]研究指出磷供给使 F_v/F_m 值上升提高叶片光能转换效率,本研究表明,达乌里胡枝子新叶的 F_v/F_m 值在 P 处理中以中水分处理显著最高,同一水分相同叶位不同养分处理间比较表明,P 处理中中水分处理下新叶 F_v/F_m 和 F_m 值显著高于不施肥处理,而 F_0 值则显著低于不施肥处理,说明施磷后新叶光合机构受到破坏较小,保持较高的开放程度^[19]。因此,PSII 电子传递活性较高,能够将更多激发能传递给 PSII 反应中心,从而提高光能转换效率。

3.2 荧光淬灭 荧光淬灭分为非光化学淬灭 (NPQ) 与光化学淬灭 (qP) 两种,其中 NPQ 是 PS II 天线色素吸收来的光能不能用于光合电子传递而以热能形式耗散掉的光能部分,qP 是 PS II 天线色素吸收后用于光化学传递的部分^[28],qP 愈高,QA⁻重新氧化形成 QA 的量越大,PS II 反应中心电子传递活性越大^[1]。通常认为,水分胁迫下植物叶片的 NPQ 会升高^[29]而 qP 则下降^[30],本研究表明,不施肥处理中达乌里胡枝子旗叶在 HW 和中水分处理下 qP 值显著高于 LW,在 HW 下 NPQ 值显著低于中水分处理和低水分处理,说明重度水分胁迫下旗叶 PSII 反应中心电子传递活性受到抑制,电子传递受阻会造成激发能过剩积累。因此,为保护光合机构免

遭光破坏,叶片会以 NPQ 的方式将其耗散掉^[27]。相同叶位不同养分处理间比较表明,P 处理显著降低达乌里胡枝子叶片 NPQ 值,这与徐伟洲等^[31]研究结果相同,此外,P 处理中中水分处理和低水分处理下旗叶的 ETR 值显著高于不施肥,说明施磷可以减轻植物的光抑制^[24],从而降低光能的热耗散损失,将更多的光能用于推动光合电子传递^[29]。

3.3 不同叶位荧光参数比较 就植物个体而言,叶片从上到下叶龄逐渐增大。研究表明,随着叶片的衰老 F_0 值上升^[6], F_m 值变化不大^[32], F_v/F_m 值下降^[7]。本研究表明,P 处理中,中水分处理下旗叶 F_0 和 F_v/F_m 值显著低于中叶, F_m 值差异不显著,说明在轻度水分胁迫下旗叶 PS II 反应中心受到的损伤较小^[3],虽然两者电子传递^[24]没有差异,但旗叶光能转换效率比中叶高^[7]。低水分处理下不施肥与施 P 处理中不同叶位 F_0 值均无显著差异,较高水分处理和中水分处理都有不同程度的上升(表 1),说明重度水分胁迫下不同叶位 PS II 反应中心活性均受到抑制。P 处理中低水分处理下新叶 qP 值显著高于旗叶与中叶,同时低水分处理下新叶 NPQ 值显著高于旗叶与中叶,说明在重度水分胁迫下新叶 PS II 反应中心开放程度比旗叶和中叶高^[28],可能是因为新叶通过热耗散有效保护了 PS II 结构,从而使其具有较高光合活性。

3.4 水磷互作 水肥条件及其互作对植物生长和生理的影响是植物抗旱研究的重要内容^[33],干旱胁迫下,施肥通常能够改善植物的生理功能,提高水分利用率^[34]。张雷明等^[28]对水氮互作下小麦 (*Triticum aestivum*) 叶绿素荧光参数特征的研究表明,水分亏缺下施氮可以提高 F_v/F_m 和降低 qP。本研究中,水分和养分分别对所有参数均有极显著作用,磷水互作对 F_v/F_m 、qP 及 NPQ 的影响均为极显著,且对 F_v/F_m 表现为正效应,对 qP 和 NPQ 表现为负效应,说明在水分胁迫下施磷使达乌里胡枝子产生补偿效应^[23],减少了对光能的光化学和非光化学耗散^[28],从而提高其原初光能转换效率。有研究表明,适当的水分与磷素配比条件下可以产生耦合效应,而水分不足则会出现拮抗作用^[35]。本研究中,磷水互作对 F_0 、 F_m 及 ETR 作用不显著,说明水分胁迫下 P 素作用受到抑制,施 P 没有提高其 PS II 反应中心活性和开放程度^[24]。因此,光合电子传递速率没有变化。另外,水分和叶位互作对所有参数均

有显著影响,而叶位对 F_0 、 F_m 及 ETR 作用不显著,说明水分在互作中起到主导作用。养分和叶位及养分、水分和叶位三者互作均对 F_0 值无显著影响,这可能因为各处互作产生拮抗作用,也可能是原始荧光信号 F_0 易受背景噪音或生理生化过程影响所致^[36]。由于达乌里胡枝子是多年生植物,本研究主要探讨了水分和 P 肥对生长第 1 年达乌里胡枝子不同叶位叶绿素荧光参数特征的影响,有必要进一步研究不同生长年限达乌里胡枝子不同叶位荧光参数特征随肥料和水分供应水平及其互作的变化规律,以明确其对半干旱地区的生理生态适应性。

4 结论

1) F_0 值变化说明水分胁迫造成达乌里胡枝子新叶 PS II 反应中心失活或损伤,这可能是因为新叶光系统发育不够完善,抑制胁迫伤害机制不健全,所以较发育成熟叶片抗胁迫能力较低,但施用 P 肥可以显著提高新叶抗胁迫能力。 F_v/F_m 值变化表明旗叶光能利用能力高于中叶,是植物进行光合作用重要的部位。

2) 干旱胁迫下达乌里胡枝子不同叶位过剩光能耗散机制有所不同,新叶主要通过非光化学热耗散过程消耗过剩光能,而旗叶与中叶则可能是利用其它途径消耗过剩光能。

3) 施用 P 肥能够有效减少达乌里胡枝子叶片对光能的热耗散,并提高其在一定水分胁迫下的光能利用能力,增强达乌里胡枝子对干旱与半干旱黄土丘陵区的适应能力。

参考文献

- [1] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, 990(1): 87-92.
- [2] 李万峰, 李兆君, 梁永超, 等. 覆膜对不同施肥条件下玉米拔节期光合参数与荧光参数的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2009, 17(6): 1086-1089.
- [3] 罗明华, 胡进耀, 吴庆贵, 等. 干旱胁迫对丹参叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 619-623.
- [4] 徐爱东, 邱念伟, 姜苑颖. 判断玉米幼苗缺氮程度的叶绿素荧光动力学指标[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(2): 498-503.
- [5] 杨顺强, 任广鑫, 杨改河, 等. 水分胁迫对引进牧草渗透调节物质及叶绿素荧光参数的影响[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(9): 1826-1832.
- [6] 孙骏威, 付贤树, 奚辉, 等. 水稻不同叶位气体交换和叶绿素荧光研究[J]. *浙江大学学报*, 2007, 33(3): 277-283.
- [7] 金松恒, 蒋德安, 王品美, 等. 水稻孕穗期不同叶位叶片的气体交换与叶绿素荧光特性[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(5): 443-448.
- [8] 谭雪莲, 郭天文, 张国宏, 等. 氮素对小麦不同叶位叶片叶绿素荧光参数的调控效应[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(3): 437-441.
- [9] 靳淑静, 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土丘陵区不同立地达乌里胡枝子群落水分特征及生物量研究[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(3): 0542-0547.
- [10] 李裕元, 邵明安, 郑纪勇, 等. 黄绵土坡耕地磷素迁移与土壤退化研究[J]. *水土保持学报*, 2003, 17(4): 1-7.
- [11] 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.
- [12] 赵祥, 董宽虎, 张垚, 等. 不同居群达乌里胡枝子叶片解剖结构研究[J]. *草地学报*, 2009, 17(4): 446-451.
- [13] 陈默君, 李昌林, 祁永. 胡枝子生物学特性和营养价值研究[J]. *自然资源*, 1997(2): 74-81.
- [14] 赵慧婷, 赵祥, 高新中, 等. 不同处理对达乌里胡枝子种子萌发效果的影响[J]. *中国草地学报*, 2007, 29(1): 117-120.
- [15] 罗俊, 张木清, 吕建林, 等. 水分胁迫对不同甘蔗品种叶绿素 a 荧光动力学的影响[J]. *福建农业大学学报*, 2000, 29(1): 18-22.
- [16] 越会杰, 邹琦, 于振文, 等. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. *河南农业大学学报*, 2000, 34(3): 248-251.
- [17] Gan S, Amasino R M. Making sense of senescence[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(2): 313-319.
- [18] Smart C M. Gene expression during leaf senescence[J]. *New Phytologist*, 1994, 126(3): 419-448.
- [19] 白志英, 李存东, 赵金锋, 等. 干旱胁迫对小麦代换系叶绿素荧光参数的影响及染色体效应初步分析[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(1): 1-11.
- [20] 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2009, 31(6): 129-133.
- [21] 孙志勇, 季孔庶. 干旱胁迫对 4 个杂交鹅掌楸无性系叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(4): 35-39.
- [22] 种培芳, 李毅, 苏世平. 荒漠植物红砂叶绿素荧光参数日变化及其与环境因子的关系[J]. *中国沙漠*, 2010,

- 30(3):539-545.
- [23] 赵丽英,邓西平,山仑.水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J].应用生态学报,2004,15(3):523-526.
- [24] 王菲,曹翠玲.磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响[J].植物营养与肥料学报,2010,16(3):758-762.
- [25] Carrasco R M,Rodriguez J S,Perez P. Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia* Forst. and Forst[J]. Photosynthetica,2002,40(3):363-368.
- [26] Van Kooten O,Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology[J]. Photosynthesis Research,1990,25(4):147-150.
- [27] 岑显超,彭方仁.水分胁迫条件下不同品种(类型)楸树的叶绿素荧光特性研究第[J].福建林业科技,2010,37(2):5-9.
- [28] 张雷明,上官周平,毛明策,等.长期施氮对旱地小麦灌浆期叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2003,14(5):695-698.
- [29] 王可盼,许春晖,赵福洪,等.水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J].生物物理学报,1997,13(2):273-278.
- [30] 丛雪,齐华,孟凡超,等.干旱胁迫对玉米叶绿素荧光参数及质膜透性的影响[J].华北农学报,2010,25(5):141-144.
- [31] 徐伟洲,徐炳成,段东平,等.不同水肥条件下白羊草光合生理生态特征研究Ⅲ.叶绿素荧光参数[J].草地学报,2010,19(1):31-37.
- [32] 汪良驹,刘卫琴,孙国荣,等.ALA对萝卜不同叶位叶片光合作用与叶绿素荧光特性的影响[J].西北植物学报,2005,25(3):488-496.
- [33] 王海艺,韩烈保,黄明勇.干旱条件下水肥耦合作用机理和效应[J].林业科学,2009,22(6):124-128.
- [34] 关军锋,李广敏.干旱条件下施肥效应及其作用机理[J].中国生态农业学报,2003,10(1):59-61.
- [35] 赵长海,逢焕成,李玉义.水磷互作对潮土玉米苗期生长及磷素积累的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(1):236-240.
- [36] 李晓,冯伟,曾晓春.叶绿素荧光分析技术及应用进展[J].西北植物学报,2006,26(10):2186-2196.

Effects of water and phosphorus on chlorophyll fluorescence characteristics of different position leaves in *Lespedeza daurica*

DUAN Dong-ping¹, XU Bing-cheng^{1,2}, NIU Fu-rong¹, XU Wei-zhou¹

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China)

Abstract: A pot experiment was used to determine the Chlorophyll fluorescence characteristics of different position leaves in *Lespedeza daurica* under three different water level (80% FC, 60% FC and 40% FC) and two phosphorus treatments (0.1 Pg · kg⁻¹ dry soil and no P addition). The results of this study showed that the initial fluorescence (F₀) and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of flag leaves were significantly lower those of middle leaves under moderate water stress and supply phosphorus, while there were no significant differences in maximal fluorescence (F_m), implying that the PS II reaction center of flag leaves were less destroyed than the middle leaf and the light energy transformation efficiency of flag leaves was higher. The leaf quenching coefficient (NPQ) significantly decreased and the F_v/F_m values of flag leaf and new leaf under moderate water stress condition were significantly higher in supply phosphorus treatment, indicating that the light energy dissipation decreased and light energy transformation increased under water stress by addition of phosphorus, which suggested that the supply phosphorus improved the adaptive capacity of *L. daurica* to semiarid loess hilly-gully region.

Key words: *Lespedeza daurica*; leaf position; chlorophyll fluorescence; water and fertilizer