

紫花苜蓿光合气体交换和叶绿素 荧光特征的时间变异性

王振南, 陆姣云, 赵玉信, 罗崇亮, 张曦, 杨惠敏*

(草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学 草地农业科技学院, 兰州 730020)

摘要: 气体交换和荧光特性是植物环境适应的重要表征, 会随植物生长而变化, 但其变化规律尚不明确。以多年生豆科牧草陇东苜蓿为材料, 测定了其 3 茬不同生育时期气体交换和叶绿素荧光、叶绿素组分含量、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性等参数, 从时间变异性角度探讨紫花苜蓿环境适应的光合作用机制。结果表明: (1) 随陇东苜蓿的生长, 其地上部分和叶干重在各茬内都呈增加趋势, 而平均日增干重在前两茬内呈增加趋势, 在第 3 茬内呈先上升后下降的趋势, 符合“S”型生长规律。(2) 叶片净光合速率、气孔导度和羧化效率在各茬内呈降低的趋势, 而叶片胞间 CO_2 浓度则相反, 水分利用效率和气孔限制值在第一茬内呈下降的趋势而在第二茬和第三茬内则呈增加的趋势。(3) 叶片蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性均不随陇东苜蓿生长而发生明显变化, 蔗糖含量则呈增加的趋势。(4) 同一茬内, 叶片叶绿素含量随陇东苜蓿的生长而呈增加趋势, 叶绿素荧光参数只在第一茬初期有较明显的变化, 后两茬内变化不明显。研究发现, 为适应不同生育时期的环境条件, 紫花苜蓿叶片气体交换和叶绿素荧光特性表现出时间变异性, 且二者间存在差异。

关键词: 物质积累; 茬次; 环境适应性; 生长阶段; 陇东苜蓿; 光合特性

中图分类号: Q945.11 **文献标志码:** A

Temporal Variation in the Characteristics of Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence in Lucerne

WANG Zhennan, LU Jiaoyun, ZHAO Yuxin, LUO Chongliang, ZHANG Xi, YANG Huimin*

(State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China)

Abstract: Photosynthetic gas exchange and chlorophyll fluorescence are important measures of plant adaptation to environments. However, their temporal variation during plant growth is still not clear. Our objective is to elucidate how they change as the plant grows. A local lucerne (*Medicago sativa* L. cv. Longdong) was chosen and gas exchange, chlorophyll fluorescence, chlorophyll content, sucrose content and related synthase activities, and biomass were measured at different growth stages of each cut in a glass house experiment. (1) Dry matter of the aboveground part and leaf increased as lucerne grew in each cut, while the average dry matter increment per day increased in the anterior two cuts and first increased and then decreased in the third cut, appearing some “S” type of growth. (2) Net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance and carboxylation efficiency decreased as lucerne grew in each cut, while intercellular CO_2 con-

收稿日期: 2013-06-19; 修改稿收到日期: 2013-10-18

基金项目: 国家自然科学基金(31172248); 人力资源和社会保障部 2012 年度留学人员科技活动项目择优资助经费; 甘肃省科技重大专项(1203FKDA035)

作者简介: 王振南(1988-), 男, 在读博士研究生, 主要从事植物生态化学计量学研究。E-mail: wangzn11@lzu.edu.cn

* 通信作者: 杨惠敏, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事植物逆境生物学研究。E-mail: huimyang@lzu.edu.cn

centration did oppositely, and water use efficiency and stomata limitation to P_n decreased in the first cut but increased in the latter two cuts. (3) Sucrose content increased, while the activities of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase did not change significantly. (4) Chlorophyll contents, including chlorophyll a, b and both, increased as lucerne grew in each cut. Chlorophyll fluorescence changed obviously only at the beginning in the first cut, and maintained stable in the rest cuts. Conclusively, lucerne showed obvious but different temporal variations in gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to the environmental factors during stand growth.

Key words: biomass accumulation; cut; environmental adaptability; growth stage; *Medicago sativa* L. cv. Longdong; photosynthesis

紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 是优良的多年生豆科牧草, 在饲草供应^[1-2]、土壤改良和生态恢复^[2-3]等方面发挥着重要作用。苜蓿具有较强耐旱、耐寒、耐贫瘠等特性, 适应性广, 全球紫花苜蓿种植面积达 3 200 万 hm^2 ^[4], 并且逐年增加。然而, 紫花苜蓿虽然可以通过调节形态结构^[5]和生理生化等特性^[6-7]来适应不同环境, 但是牧草产量等仍会受到恶劣环境条件的极大影响^[8-10]。因此, 深入系统地研究紫花苜蓿适应环境的机制对促进其推广利用、生产力的稳定和提升具有重要的理论和实践意义。

光合特性是紫花苜蓿生物量形成和环境适应的重要表征, 其相关研究是紫花苜蓿环境适应机制研究的重要内容之一。据报道, 紫花苜蓿净光合速率 (P_n) 日动态呈“双峰”曲线^[11-12]、“三峰”曲线^[13], 或者“单峰”型曲线^[14]。Zhang 等^[15]还发现, 2 年龄紫花苜蓿 P_n 高于 6 年龄紫花苜蓿, 而且高龄苜蓿的叶绿素 a 和 b 含量较低。在干旱胁迫下, 紫花苜蓿最大光化学效率 (F_v/F_m)、潜在活性 (F_v/F_0) 和光合色素含量^[16]、 P_n 和气孔导度 (G_s)^[6,17]、羧化效率^[18]等均降低。但水分供应较多时, 上述参数并不呈现一致的相反变化, 如孙东宝等^[19]的研究表明, 增加水分供应会提高苜蓿叶片的 F_v/F_m 、 P_n 和蒸腾速率 (T_r), 但 Smethurst 等^[20]发现, 水分过多会降低苜蓿的 F_v/F_m 和光化学淬灭系数 (q_p), 增加非光化学淬灭系数 (q_n)。此外, 何树斌等^[21]发现, 刈割短时间内紫花苜蓿的 P_n 和 G_s 具有不同程度的增加, 可能与刈割缓解了水分胁迫有关。以上研究为全面阐明紫花苜蓿的环境适应性提供了线索, 也为高效管

理和利用紫花苜蓿提供了依据。

然而, 植物适应特定的环境并形成一定的生物量是植物同化作用(如光合作用)和异化作用平衡的体现, 是植物特定生活阶段各种过程和反应持续进行的结果^[22]。因此, 从时间变异性的角度研究植物不同生育时期的光合作用和碳同化的表现, 将有助于更深入了解植物生物量形成、适应环境的机制。尽管目前对紫花苜蓿不同生育时期光合色素含量变化的研究已有涉及^[23], 但紫花苜蓿光合特性的时间变异性尚不明确。因此, 本研究以陇东苜蓿为材料, 测定了其不同生育时期气体交换和叶绿素荧光、叶绿素组分含量、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性等参数, 从时间变异性的角度探讨了紫花苜蓿环境适应的光合作用机制, 为其合理利用和高效管理提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

实验在智能日光温室内进行。温室昼/夜温度为 $(30 \pm 2)^\circ\text{C}/(25 \pm 2)^\circ\text{C}$, 白天光照度为 7 000 ~ 11 000 Lx 。采用土培法培养材料, 土壤中基本元素含量见表 1。陇东苜蓿 (*Medicago sativa* L. cv. Longdong) 种子购自种子站, 千粒重为 1.902 g, 10 d 发芽率为 74.26%。小区面积 10 m^2 (4 m \times 2.5 m), 3 次重复。于 2011 年 11 月 5 日条播, 播量 3.34 kg/hm^2 , 播深 2 cm, 行距 20 cm。植物生长期间不追肥, 进行常规水分管理。

从 2011 年 12 月 6 日开始, 进行了 3 茬初花期

表 1 试验土壤的基本元素含量

Table 1 Basic nutrient contents of soil in the experiment

土层 Depth/cm	有机碳 Organic carbon/(g/kg)	全氮 Total nitrogen/(g/kg)	全磷 Total phosphorus/(g/kg)	速效磷 Available phosphorus/(mg/kg)
0~10	12.2	1.2	0.787	1.4
10~20	7.9	0.9	0.773	0.5
20~30	5.0	0.6	0.420	0.4

前多次取样,分别为2011年12月6日、12月24日、2012年1月9日(初花期,第一茬)、2月17日、2月24日(初花期,第二茬)、3月8日、4月3日、4月30日(初花期,第三茬)。其中,在2012年1月9日和2月24日测定完相关数据后进行刈割,刈割留茬高度为5 cm。

1.2 指标测定

1.2.1 气体交换参数 用便携式光合仪(LI-6400, Li-Cor, USA)于取样当天上午 10:30~11:30 测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i),并计算水分利用效率($WUE = P_n/T_r$)、气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$)和羧化效率($CE = P_n/C_i$)等指标^[18,21]。其中, C_a 为空气 CO_2 浓度。

1.2.2 叶绿素荧光参数 叶片叶绿素荧光参数光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率(F_v'/F_m')、光化学淬灭系数(q_p)和非光化学淬灭系数(q_n)用便携式光合仪(LI-6400, Li-Cor, USA)测定^[24]。叶室为配套的荧光叶室。

1.2.3 叶绿素组分含量 用乙醇-丙酮混合液浸提叶片光合色素,再用分光光度计测浸提液吸光值,最终确定叶绿素组分含量^[25]。

1.2.4 蔗糖含量和相关酶活性 用分光光度法测定叶片蔗糖含量以及蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性^[26]。

1.2.5 生物量 用称重法测定单株地上部分和叶干重,计算每一阶段每天的平均干重增加量。

1.3 数据分析

所有数据均用 Microsoft Excel 录入并制图,用

SPSS 11.5 和 Genstat 2.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 紫花苜蓿不同生育时期地上部分和叶干重及生长速率变化特征

随陇东苜蓿的生长,各茬内其植株地上部分和叶干重都呈增加趋势(图 1, A),二者的平均日增干重也呈相同变化趋势(图 1, B)。其中,随苜蓿生长的进行,其第一和二茬内平均日增干重呈增加趋势,而第三茬内则是先增大后减小,但在生长初期仍然最小。这表明随陇东苜蓿的生长,其植株各项功能逐渐成熟,物质积累速度加快,尤其在第二茬初花期前(2012年2月17日到2月24日)平均每天增加的干重最多。但是,第三茬初花期前陇东苜蓿的物质积累减缓,可能与其植株功能的减弱有关。

2.2 紫花苜蓿不同生育时期叶片叶绿素组分含量变化特征

随陇东苜蓿的生长,其叶片叶绿素 a(图 2, A)、叶绿素 b(图 2, B)和叶绿素总量(图 2, C)在第一茬内均呈先上升后下降的趋势,在第二茬内均上升,而在第三茬内又均呈先上升后下降的趋势。而其叶绿素 a/b 在第一茬内显著($P < 0.05$)升高,在第二茬内呈下降的趋势,在第三茬内则呈先上升后下降的趋势(图 2, D)。这表明随陇东苜蓿的生长,其叶绿素含量(尤其叶绿素 a)增加,光合潜力增加;第三茬初花期前色素含量的下降可能是陇东苜蓿生长不良导致的,这也与该阶段日增干重减缓(图 1, B)结果吻合。

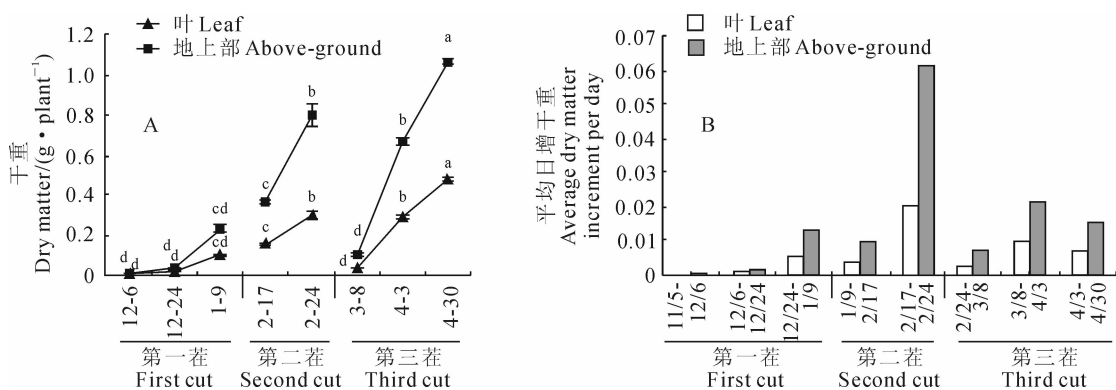


图 1 陇东苜蓿地上部分和叶干重及其平均日增干重随生育期的变化
不同小写字母表示不同时间点间在 0.05 水平差异显著;下图同

Fig. 1 Changes in dry matter and average dry matter increment per day of the above-ground part and leaf of lucerne during growth stage

Different lowercase letters showed significant difference among different time points at 0.05 level; The same as below

2.3 紫花苜蓿不同生育时期叶片气体交换参数变化特征

随陇东苜蓿的生长,各茬内其叶片净光合速率(P_n)呈降低的趋势,但在第三茬初花期略有上升(图 3,A)。其叶片气孔导度(G_s ,图 3,B)和羧化效率(CE,图 3,E)也呈类似的变化趋势,但在第三茬初花期不上升。叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)则在各茬内都呈增加的趋势(图 3,C)。水分利用效率(WUE)在第一茬内呈下降的趋势,而在第二和三茬内则呈增加的趋势(图 3,D)。气孔限制值(L_s)也呈类似于 WUE 的变化趋势(图 3,F)。陇东苜蓿叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 L_s 的随生育期的变化趋势表明,在该环境下,其光合作用并不主要受气孔的限制,CE 的变化证实了这一结果。此外,尽管陇东苜蓿生长初

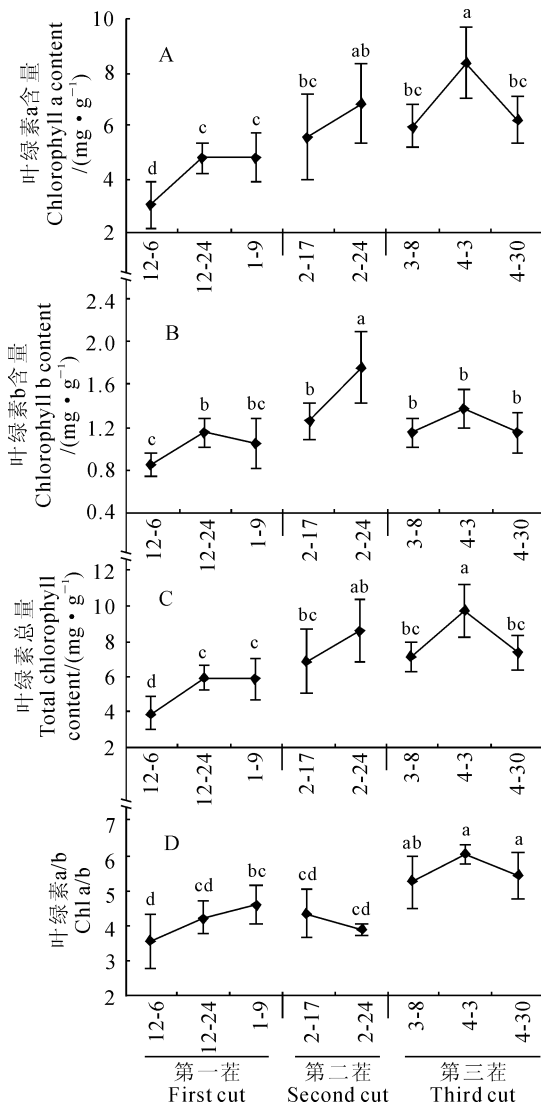


图 2 陇东苜蓿叶片叶绿素组分含量随生育期的变化
Fig. 2 Change in chlorophyll content in lucerne leaf during growth stage

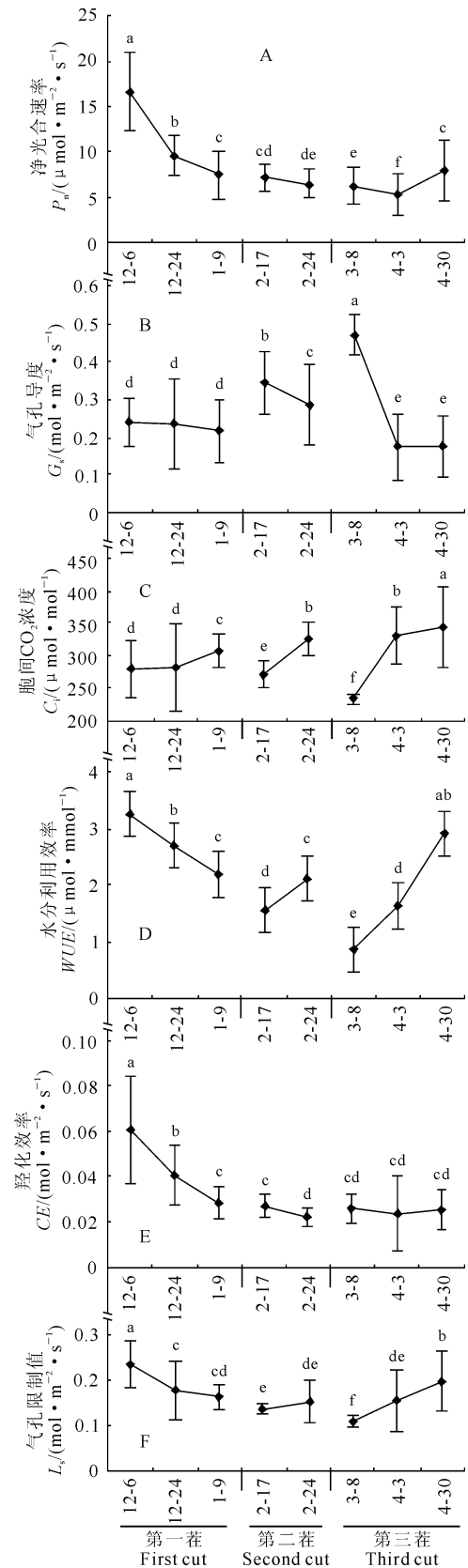


图 3 陇东苜蓿叶片气体交换参数随生育期的变化
Fig. 3 Change in gas exchange parameters in lucerne leaf during growth stage

期 P_n 较高,但其消耗也较大(以保证细胞大量分裂的需要),物质积累较少(图 1,A)较慢(图 1,B),因此,在第一茬内 WUE 逐渐降低,与 P_n 变化趋势一致。

2.4 紫花苜蓿不同生育时期叶片叶绿素荧光参数变化特征

随陇东苜蓿的生长,其叶绿体 PS II 的最大光化学效率(F_v/F_m)在第一茬内呈显著降低的趋势,在第二和三茬内略呈升高的趋势但变化不明显;PS II 的实际光化学效率(F_v'/F_m')、光化学淬灭系数(q_p)在第一茬内呈显著升高后降低的趋势,在第二和三

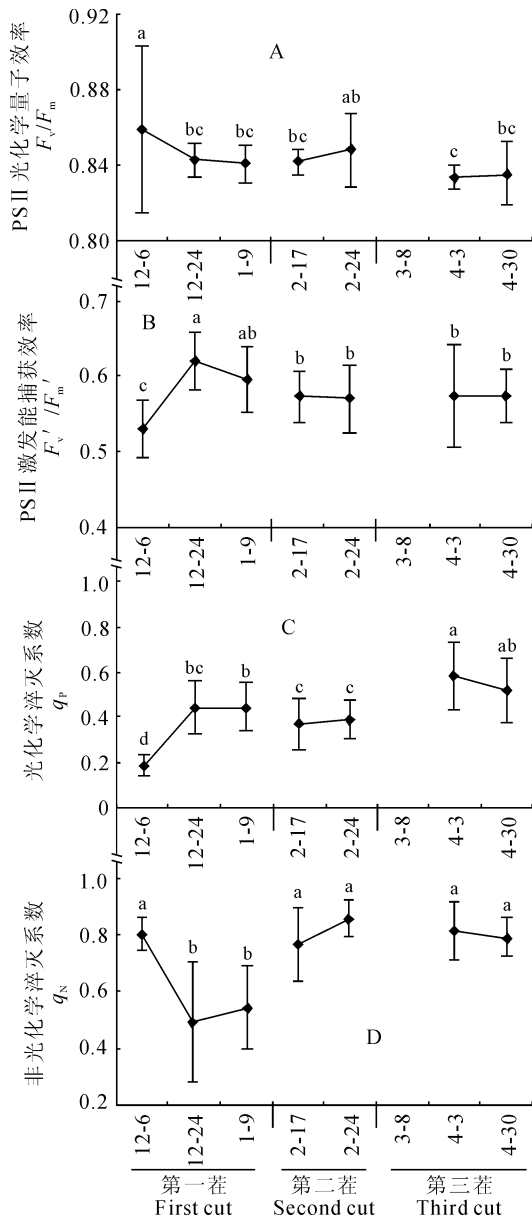


图 4 陇东苜蓿叶片叶绿素荧光参数随生育期的变化
Fig. 4 Change in chlorophyll fluorescence in lucerne leaf during growth stage

茬内变化不明显;非光化学淬灭系数(q_n)在第一茬内呈明显下降后上升的趋势,在第二和三茬内变化不明显(图 4)。以上结果表明,陇东苜蓿在第一茬初期发育不成熟,叶绿体 PS II 功能不完善,因而其光子捕获和光量子转换能力尚未达到正常水平且不稳定,通过热耗散释放的能量较多。

2.5 紫花苜蓿不同生育时期叶片蔗糖合成及相关酶活性变化特征

随陇东苜蓿的生长,其叶片蔗糖含量在第一茬内显著($P < 0.05$)增加,在第二茬内变化不明显,而在第三茬内则呈先增加后降低的趋势(图 5,A);其叶片蔗糖合成酶(图 5,B)和蔗糖磷酸合成酶活性(图 5,C)在第一茬内均呈先降低后升高的趋势,在第二茬内呈降低的趋势,而在第三茬内呈先升高后降低的趋势。这表明,陇东苜蓿体内蔗糖含量随生

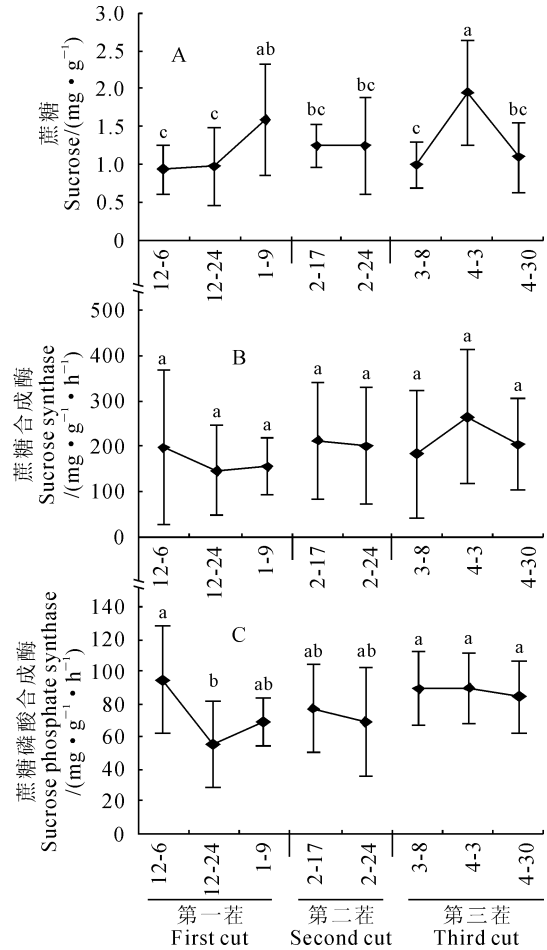


图 5 陇东苜蓿叶片中的蔗糖含量、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性随生育期的变化
Fig. 5 Changes in sucrose content, the activities of sucrose synthase and sucrose phosphate syntheses in lucerne leaf during growth stage

长的进行而增加,与其体内蔗糖合成过程中所需的酶活性变化趋势基本一致。

3 讨 论

植物体内物质会随生长而呈现逐渐增加的趋势,因而在本研究中,陇东苜蓿干重逐渐增加,这与 Danalatos 等^[27]的研究结果类似,而且叶片蔗糖含量也呈现类似的变化。然而,在不同生育时期,植物的形态结构和生理生化特征会有较大差异,在环境因素和内部因素的协同作用下,植物生长(速率)会表现出明显的时间变异性。一般地,植物开始时生长缓慢,以后逐渐加快,然后又减慢以至停止,表现出“慢-快-慢”的基本规律,呈现“S”型生长曲线^[28]。本研究中,陇东苜蓿在各茬内不同生育时期的平均日增干重不一致,但基本上随成熟度的增加而增加,而且第三茬内的平均日增干重的变化符合“S”型的生长规律。陇东苜蓿生长的这种时间变异性是其光合作用随生长的进行而发生相应变化的集中体现。

但是陇东紫花苜蓿在生长初期叶片净光合速率较高,随后逐渐降低至稳定,并不与其干重的日增加趋势相一致。不同生育时期具有不同的气体交换特性。在生长初期和刈割后再生早期,紫花苜蓿会进行“补偿性”光合作用,具有较大的净光合速率,从而固定更多的碳来满足生长需求^[21]。气孔导度也呈现类似的变化趋势,从而为光合作用提供相应的 CO₂^[21,29]。此外,胞间 CO₂ 浓度的上升、羧化效率的降低和气孔限制值的不一致变化表明,正常条件下,陇东苜蓿的光合作用主要受非气孔因素限制^[30-31],可能是种植区的土壤干旱^[6,18]和刈割“刺激”^[21]等影响了苜蓿体内的生理生化特性的结果。

叶绿素是陆生植物的主要光合作用相关色素,随植物生长的进行,其含量会增加至稳定。本研究表明,在较稳定的环境条件下,陇东苜蓿叶绿素 a、叶绿素 b 及其总量呈增加的趋势。这与陇东苜蓿逐渐成熟而功能逐渐完善相一致,表明其光合能力逐渐增强,生长速度加快。但是在生长后期,随陇东苜蓿的完全成熟和生长目的的变化(如由营养生长向生殖生长转变),叶绿素含量减少,这与冯长松等^[23]的结果一致。

叶绿素荧光是植物光合作用过程中光量子传递和转换无效的表征,是研究植物应对环境变化的有效指标^[17],叶绿素通过发射荧光而释放的能量与光合作用(光化学)所用的能量呈竞争关系^[28]。在本研究的环境条件下,除了第一茬初期外,陇东苜蓿叶绿体 PS II 的最大光化学效率和实际光化学效率并没有发生明显的变化,并与叶片净光合速率的变化趋势不一致,而且在第一茬初期光化学淬灭系数呈增加的趋势而非光化学淬灭系数呈降低的趋势,之后逐渐稳定。非光化学淬灭能够利用热耗散释放吸收的过多光能来调节和保护光合作用的进行^[32-34]。因此,在第一茬初期,陇东苜蓿 PS II 功能还不完全,并不能完全利用吸收的光量子,而后随生长其实际光化学效率逐渐增强后保持稳定。在本研究中,随生长的进行,陇东苜蓿叶绿体中光系统对电子传递的效率增大,通过热耗散释放的能量减少。

综上所述,陇东苜蓿不同生育时期的叶绿素含量的差异,可能影响了其对光能的利用,表现出气体交换、叶绿素荧光特性的不同,最终生物量积累不同。从时间变异性角度探讨紫花苜蓿的生长与环境适应机制的研究仍需深入。

参考文献:

- [1] LIU Y H(刘玉华), JIA ZH K(贾志宽), HAN Q F(韩清芳), *et al.* Comprehensive appraisal on hay yield and economic value of different alfalfa varieties in first cutting[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2003, **12**(4): 75—81(in Chinese).
- [2] XU F R(许付仁). Analysis of eco-environment effect and economic benefit of growing alfalfa-experiment of growing alfalfa on Hongjia livestock farm in Taian County[J]. *Environmental Science and Management* (环境科学与管理), 2007, **32**(1): 142—146(in Chinese).
- [3] LI Y S, HUANG M B. Pasture yield and soil water depletion of continuous growing alfalfa in the Loess Plateau of China[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2008, **124**: 24—32.
- [4] BOUTON J H. Alfalfa [C]//GOMIDE J A, MATTOS W R S, DA SILVA S C. Proceedings of the XXI International Grassland Congress: Piracicaba, Brazil: Brazilian Society of Animal Husbandry, 2001: 545—547.
- [5] GUO Y J(郭彦军), GUO Y J(郭芸江), TANG H(唐 华), *et al.* Effect of soil water deficit and enhanced ultraviolet radiation on contents and crystal structure of cuticular waxes in alfalfa (*Medicago sativa*) leaf[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2011, **20**(6): 77—84 (in Chinese).
- [6] HE S B, LIU G L, YANG H M. Water use efficiency by alfalfa: Mechanisms involving anti-oxidation and osmotic adjustment under drought[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, **59**(3): 348—355.

- [7] NI Y, GUO Y J, GUO J Y, *et al.* Leaf cuticular waxes and physiological parameters in alfalfa leaves as influenced by drought[J]. *Photosynthetica*, 2012, **50**(3): 458–466.
- [8] HAN D L(韩德梁), WANG Y R(王彦荣). Adaptability of *Medicago sativa* under water stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2005, **14**(6): 7–13(in Chinese).
- [9] ERICE G, LOUAHLIA S, IRIGOYEN J J, *et al.* Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, **167**(2): 114–120.
- [10] ANNICCHIARICO P, PECETTI L, TAVA A. Physiological and morphological traits associated with adaptation of lucerne (*Medicago sativa*) to severely drought-stressed and to irrigated environments[J]. *Annals of Applied Biology*, 2013, **162**: 27–40.
- [11] LIUY H(刘玉华), SHI J A(史纪安), JIA ZH K(贾志宽), *et al.* Analysis of major effecting factors on diurnal changes of photosynthetic rate for leaves of alfalfa[J]. *Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2008, **17**(6): 242–246(in Chinese).
- [12] WAN S M(万素梅), JIA ZH K(贾志宽), YANG B P(杨宝平). Relationship between diurnal changes of alfalfa net photosynthetic rate and environmental factors[J]. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2009, **17**(1): 27–31(in Chinese).
- [13] HAN Q F(韩清芳), JIA ZH K(贾志宽), WANG J P(王俊鹏), *et al.* Study on diurnal photosynthetic characteristics in different alfalfa leaf layers in Loess Plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2009, **17**(5): 558–63(in Chinese).
- [14] XU L J(徐丽君), WANG B(王波), SUN Q ZH(孙启忠). Diurnal dynamics of photosynthetic characteristics of alfalfa on Kerqin sandy land[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(10): 2189–2193(in Chinese).
- [15] ZHANG L Y, YANG H S, ZHANG H Y, *et al.* Study on growth and production performances of different years old lucerne under irrigation conditions[J]. *Pratacultural Science*, 2009, **27**(1): 85–91.
- [16] LI W R(李文晓), ZHANG S Q(张岁岐), SHAN L(山仑). Effect of water stress and rehydration on the chlorophyll fluorescence characteristics of alfalfa seedling leaves[J]. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2007, **15**(3): 206–211(in Chinese).
- [17] DIAS M C, BRÜGGEMANN W. Limitation of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes[J]. *Photosynthetica*, 2010, **48**(1): 96–102.
- [18] LIU G L(刘国利), HE SH B(何树斌), YANG H M(杨惠敏). The responses and mechanisms of water use efficiency to different water stresses of three alfalfa varieties[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(3): 207–213(in Chinese).
- [19] SUN D B(孙东宝), WANG Q S(王庆锁). Effects of water on the photosynthetic characteristics of alfalfa (*Medicago sativa*) [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(1): 72–80(in Chinese).
- [20] SMETHURST C F, GARNETT T, SHABALA S. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery[J]. *Plant and Soil*, 2005, **270**: 31–45.
- [21] HE SH B(何树斌), LIU G L(刘国利), YANG H M(杨惠敏). Changes and mechanism in response of photosynthetic rates of lucerne residue to cutting under different water treatments[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(6): 192–197(in Chinese).
- [22] HREMANS C, HAMMOND J P, WHITE P J, *et al.* How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, **11**(12): 610–617.
- [23] FENG CH S(冯长松), YAN X J(严秀将), LU X SH(卢欣石). Comparative study on photosynthetic pigments of different fall dormancy types of alfalfa in Beijing[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2009, **26**(5): 95–98(in Chinese).
- [24] SUN J W(孙骏威), FU X SH(付贤树), XI H(奚辉), *et al.* Gas exchange and chlorophyll fluorescence research on different position leaves of rice plant[J]. *Journal of Zhejiang University* (Agriculture & Life Science) (浙江大学学报·农业与生命科学版), 2007, **33**(3): 277–283(in Chinese).
- [25] ZHAO X M(赵先明), WANG Y X(汪艳霞), DU X(杜晓), *et al.* Optimization of mixture extraction condition for chlorophyll from tea [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences* (西南农业学报), 2011, **24**(4): 303–308(in Chinese).
- [26] ZHAO Y(赵越), WEI Z M(魏自民), MA F M(马凤鸣). Influence of ammonical nitrogen on sucrose synthase and sucrose phosphate synthase in sugar beet[J]. *Sugar Crops of China* (中国糖料), 2003, **3**: 1–5(in Chinese).
- [27] DANALATOS N G, ARCHONTOULIS S V, MITSIOS I. Potential growth and biomass productivity of *Miscanthus × giganteus* as affected by plant density and N-fertilization in central Greece[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2007, **31**: 145–152.
- [28] 王忠. 植物生理学(第2版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
- [29] LIU Y H(刘玉华), JIA ZH K(贾志宽), SHI J A(史纪安), *et al.* Daily dynamics of photosynthesis in alfalfa varieties under dry farming conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(5): 1468–1477(in Chinese).
- [30] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317–345.
- [31] HAN R H(韩瑞宏), TIAN H(田华), ZHANG Y G(张亚光), *et al.* The diurnal variation of leaf photosynthesis of alfalfa Gongnong No. 1[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2008, **25**(6): 34–38(in Chinese).
- [32] DEMMING-ADAMS B, ADAMS III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, **43**: 599–626.
- [33] MÜLLER P, LI X P, NIYOGI K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy[J]. *Plant Physiology*, 2001, **125**: 1558–1566.
- [34] LIU J, SHI D C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress[J]. *Photosynthetica*, 2010, **48**(1): 127–134.