

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

付为国, 王凡坤, 赵 云, 滕博群, 王雨轩

(江苏大学 江苏省农业装备与智能化高新技术研究重点实验室, 江苏镇江 212013)

摘 要:选取‘镇麦 168’为实验对象, 采用盆栽实验, 设置 16 个不同土壤氮磷梯度, 测定不同土壤氮磷化学计量比处理下小麦叶片叶绿素含量、光合气体交换参数和叶绿素荧光参数的响应特征, 以揭示不同土壤氮磷化学计量关系对小麦叶片光合特性影响的生理生态机制。结果表明: (1) 不同生育期内小麦叶片叶绿素含量均随土壤速效 N 或速效 P 含量的增加而增加。 (2) 随着土壤化学计量比 N:P 下降, 小麦叶片净光合速率(P_n) 在土壤中低氮水平 ($\leq 258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 下持续增加, 在高氮水平 ($308.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 下则呈现先增后降的趋势。 (3) 在土壤速效 N 相同水平处理下, 土壤化学计量比 N:P 的降低显著提高了小麦叶片叶绿素荧光参数最小荧光(F_0 , 7.27%~20.00%)、最大荧光(F_m , 5.28%~16.15%)、光化学猝灭系数(qP , 6.64%~20.92%)及实际光化学效率(Φ_{PSII} , 6.95%~18.82%), 显著降低了非光化学猝灭系数(NPQ , 7.42%~25.63%, $P < 0.05$)。研究认为, 在中、高氮磷养分水平下, 土壤化学计量比 N:P 为 2.88 时, ‘镇麦 168’叶片净光合速率和实际光化学效率均达到最高水平, 表现出较强的光能利用能力。

关键词:生态化学计量; 光合生理; 叶绿素; 氮磷元素; 小麦

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Soil Nitrogen and Phosphorus Stoichiometric Characteristics on Photosynthetic Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence of Wheat

FU Weiguo, WANG Fankun, ZHAO Yun, TENG Boqun, WANG Yuxuan

(Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China)

Abstract: To clarify the effect of stoichiometric of soil available nitrogen (N) and phosphorus (P) on the photosynthetic characteristic of wheat, we conducted a pot experiment with 16 different N-P levels to examine the characteristic of photosynthetic gas exchange and fluorescence parameters of ‘Zhenmai168’ in response to different N-P treatments. Our results showed that: (1) The chlorophyll content of the wheat leaves increased with an increase of soil available N and P. (2) Photosynthesis (P_n) exhibited a continuously increasing trend with decline of soil N/P ratio under the condition that soil available N was less than $258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$. In contrast, photosynthesis (P_n) firstly showed an increasing trend and then decreased under higher N level with $308.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$. (3) F_0 , F_m , qP and Φ_{PSII} values of wheat increased 7.27%–20.00%, 5.28%–16.15%, 6.64%–20.92% and 6.95%–18.82%, respectively, and NPQ value decreased 7.42%–25.63% under decline of soil N/P treatments with the same level of available N. Our results suggested that both of P_n and Φ_{PSII} of Zhenmai168 reached the highest level and showed strong light

收稿日期: 2016-02-09; 修改稿收到日期: 2016-06-12

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金[CX(15)1004]; 江苏高校优势学科建设工程(苏政办发[2014]37号)

作者简介: 付为国(1968—), 男, 博士, 副研究员, 主要从事农业生物环境研究。E-mail: fuweiguo@ujs.edu.cn

energy use efficiency under higher N-P level condition with 2.88 value of N : P ratio.

Key words: ecological stoichiometry; photosynthetic physiology; chlorophyll; nitrogen and phosphorus; wheat

随着中国化肥工业的发展,化肥已经成为维持中国农业稳产增产最重要的生产资料,至 2011 年中国单位耕地面积化肥使用量已高达 468.7 kg · hm⁻²^[1]。不可否认,化肥的大量使用对促进中国粮食增产、农民增收和保障粮食安全发挥了重要的作用。然而,持续的过量化肥施用及其低效利用造成了大量氮磷养分的流失,进而严重威胁到区域的生态安全^[2]。2010 年《第一次全国污染源普查公报》已指出,化肥的过量施用已成为中国农业面源污染的主要来源^[3]。因此,关于化肥减施增效途径探索的研究持续被报道^[4-5]。

生态化学计量学是研究植物生态过程中体内不同元素比例关系的一种理论,被认为是连接分子、细胞、种群、群落和生态系统等不同尺度生物学研究桥梁^[6]。其基础为内稳态理论(homeostasis theory)和生长速率假说^[4]。其中,内稳态理论认为生物在不同的环境中具有维持体内化学元素组成相对稳定的能力,化学元素组成随外部环境的改变并不保持恒定或剧烈变化,而是在相对狭窄的范围内保持稳定^[7];生长速率假说认为生物个体的生长速率与体内的氮磷比(N : P)、碳磷比(C : P)具有负相关的关系,与体内的磷含量呈显著的正相关关系^[6-9]。目前,生态化学计量学已被广泛应用于水生藻类和自然生态系统中陆生植物的研究^[10-11],而陆生植物 N、P 环境主要指土壤 N、P 元素的供应能力^[12]。土壤 N 元素和 P 元素含量对植物主要功能器官的 N、P 化学计量特征均有一定的影响^[13]。基于生态化学计量学理论,在农作物的生长过程中,养分的供给量通常只需满足维持植物体内养分元素组成稳定的下限即可,而在施肥时间上应根据农作物在不同生长阶段对养分需求的比例不同而定。因此,基于作物的生态化学计量理论进行作物施肥管理,极有可能是实现化肥减施增效的又一条途径。

因此,本研究向盆栽小麦的栽培土中添加不同量的氮磷养分,构建不同梯度的土壤氮磷养分比例,通过研究其对小麦光合气体交换和叶绿素荧光参数的影响,为小麦最优施肥总量的确定提供理论指导和技术支持。

1 材料和方法

1.1 供试材料

以强筋小麦品种‘镇麦 168’为供试材料,采用

盆栽实验,栽培土取自江苏大学农业工程研究院作物栽培槽表土层(0~25 cm),土壤含有机质 11.2 g · kg⁻¹、速效氮 108.4 mg · kg⁻¹、速效磷 29.6 mg · kg⁻¹,pH 8.14。肥力中等偏低,土壤风干后,过 5 mm 筛备用。

1.2 实验设计

以原始盆栽土壤为对照(表示为 N₀P₀),通过向盆土中添加 NH₄NO₃ 和 NaH₂(PO₄) · 2H₂O 的方式,使土壤速效 N 和速效 P 浓度达到预设浓度(分别表示为 N₀P₁、N₀P₂、N₀P₃、N₁P₀、N₁P₁、N₁P₂、N₁P₃、N₂P₀、N₂P₁、N₂P₂、N₂P₃、N₃P₀、N₃P₁、N₃P₂、N₃P₃),共 16 个处理。各处理土壤 N、P 化学计量特征见表 1。每组实验设 3 个重复,每个重复 3 盆。所有处理均施 K₂SO₄(K 74 mg · kg⁻¹)为底肥,氮、磷、钾肥均与风干土混合均匀后装盆。小麦于 2014 年 10 月 14 日播种,每盆播种 14 粒,3 叶期后留苗 7 株。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶绿素含量 分别于 2015 年 3 月 18 日(拔节期)、4 月 3 日(孕穗期)、4 月 24 日(灌浆期)13:00 采摘小麦旗叶,采用 95% 乙醇提取,采用分光光度法测定叶绿素含量^[14]。

表 1 各组实验土壤的 N、P 水平及 N、P 化学计量特征
Table 1 N, P levels and N, P stoichiometric characteristics in soil with different treatments

土壤 N、P 水平 Soil N, P level	土壤速效 N Soil avail. N /(mg · kg ⁻¹)	土壤速效 P Soil avail. P /(mg · kg ⁻¹)	土壤 N : P Soil N : P
N ₀ P ₀	108.4	29.6	3.66
N ₀ P ₁	108.4	49.6	2.19
N ₀ P ₂	108.4	69.6	1.56
N ₀ P ₃	108.4	89.6	1.21
N ₁ P ₀	208.4	29.6	7.04
N ₁ P ₁	208.4	49.6	4.20
N ₁ P ₂	208.4	69.6	2.99
N ₁ P ₃	208.4	89.6	2.33
N ₂ P ₀	258.4	29.6	8.73
N ₂ P ₁	258.4	49.6	5.21
N ₂ P ₂	258.4	69.6	3.71
N ₂ P ₃	258.4	89.6	2.88
N ₃ P ₀	308.4	29.6	10.42
N ₃ P ₁	308.4	49.6	6.22
N ₃ P ₂	308.4	69.6	4.43
N ₃ P ₃	308.4	89.6	3.44

1.3.2 光合气体交换参数 采用美国 Li-6400 型便携式光合作用测定仪 (Li-Cor 6400, Lincoln, USA), 于 2015 年 4 月 24 日 (灌浆期) 上午 9:30~10:00 选择主茎旗叶测定净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度 (G_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 和蒸腾速率 (T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 等光合气体交换参数。

1.3.3 叶绿素荧光参数 于 2015 年 4 月 25 日 (灌浆期) 下午 7:00~9:00, 利用调制叶绿素荧光仪 (Imaging PAM, Heinz Walz, Effeltrich, Germany) 进行一系列叶绿素荧光参数的测量。在测量前分别对供试小麦进行 30 min 的暗处理, 然后, 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, ML) 和饱和脉冲光 (saturation pulse, SP), 测得叶片叶绿素最小荧光 F_0 、最大荧光 F_m 以及 PS II 最大光化学量子产量 F_v/F_m ; 然后开启 $581 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光化光 (actinic light, AL), 进行叶绿素荧光动力学诱导荧光测试, 每隔 20s 开启一次饱和脉冲, 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 Φ_{PSII} 、光化学淬灭 qP 和非光化学淬灭 NPQ 等。

叶绿素荧光动力学诱导荧光测试后, 设置光合有效辐射 (PAR) 为 0、1、21、41、76、134、205、298、456、581、726、923 和 $1\,176 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强梯度, 每梯度间隔时间为 20 s, 进行 RLC 的测定, 从而得到相对电子传递速率 ETR 。

1.4 数据处理和统计分析

对各处理水平的 3 次重复取平均值后进行方差分析 (Anova), 并在 $\alpha = 0.05$ 水平下进行 Tukey 多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同土壤 N、P 对小麦叶片叶绿素含量的影响

不同土壤 N、P 处理水平下小麦叶片叶绿素含量测定结果 (表 2) 显示, 各处理小麦在由拔节期→孕穗期→灌浆期这一生长发育进程中, 其叶片叶绿素含量均呈持续增加的趋势, 但由孕穗期到灌浆期增幅较大; 各生育期内叶片叶绿素的含量随土壤 N 和 P 水平的增加而增大; 土壤施肥量对于不同生长阶段的小麦叶片中叶绿素含量的促进程度存在差异, 灌浆期小麦叶片中叶绿素的增量均高于拔节期和孕穗期。另外, 小麦叶片叶绿素含量对于土壤 N 和 P 表现出不同需求。如在小麦灌浆期, 在 N_0 处理

情况下, 叶片中叶绿素含量随着土壤 N:P 的降低分别比 P_0 增加了 11.82%、20.45% 和 42.81%; 在 P_0 处理情况下, 叶片中叶绿素含量随着土壤 N:P 的增加分别比 N_0 增加了 23.32%、24.60% 和 41.21%。

2.2 不同土壤 N、P 水平对小麦叶片光合气体交换参数的影响

从表 3 可看出, 在土壤速效 N 含量小于 $258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 即在 N_0 、 N_1 和 N_2 处理水平下, 小麦叶片净光合速率 (P_n) 随土壤 N:P 的降低呈现出增加的趋势; 而当土壤速效 N 含量为 $308.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 即在 N_3 处理水平下, 其 P_n 随土壤 N:P 的降低而呈现出先增加后降低的趋势。在土壤速效 P 水平相同处理下, 小麦叶片 P_n 随土壤 N:P 的增加而增加, 且均在土壤速效 N 含量为 $258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_2) 时达到最高值。在土壤速效 N 水平相同处理下, P_n 平均值随土壤 N:P 的下降分别增加了 2.59%、6.85% 和 8.33%; 在土壤速效 P 水平相同处理下, P_n 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 3.98%、13.66% 和 10.44%。

同时, 表 3 还显示, 小麦叶片 G_s 和 T_r 对土壤速效 N 和 P 处理表现出相同的响应变化趋势, 在土壤速效 N 水平相同处理下, 两者均随土壤 N:P 的降低呈现出持续增加的趋势; 在土壤速效 P 水平相同处理下, 两者均随土壤 N:P 的增加表现出先增加后降低的趋势, 且均在土壤速效 N 含量为 $258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_2) 时达到最大值 (N_0P_1 和 N_3P_3 处理 T_r 除外, 个体原因)。在土壤速效 N 水平相同处理下, G_s 平均值随土壤 N:P 的下降分别增加了 16.82%、30.84% 和 28.97%, 而 T_r 平均值随土壤 N:P 的下降分别增加了 9.65%、16.37% 和 17.22%; 在土壤速效 P 水平相同处理下, G_s 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 16.35%、43.27% 和 30.77%, 而 T_r 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 8.02%、21.62% 和 16.82%。此外, 小麦叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 直接影响着叶片的光合速率, 其不同土壤速效 N、P 水平处理间也存在显著差异 ($P < 0.05$)。在土壤速效 N 水平相同处理下, C_i 值随土壤 N:P 的下降呈现出持续增加的趋势, 其平均值分别增加了 6.09%、7.28% 和 8.12%; 而在土壤速效 P 水平相同处理下, C_i 值则随土壤 N:P 的增加呈现出先降低后增加的变化趋势, 其平均值在 P_1 水平下降低了 1.33%, 而在 P_2 和 P_3 水平下平均值分别增加了 6.47% 和 7.96%。

表 2 不同土壤氮磷水平下小麦叶片叶绿素含量变化

Table 2 The chlorophyll content of wheat leaves under different nitrogen and phosphorus application lelels

土壤 N、P 水平 Soil N, P level	叶片叶绿素含量 Leaf chlorophyll content/(mg · g ⁻¹)		
	拔节期 Jointing stage	孕穗期 Booting stage	灌浆期 Filling stage
N ₀ P ₀	2.290±0.102 i	2.452±0.103 h	3.125±0.101 j
N ₀ P ₁	2.514±0.135 h	2.762±0.116 g	3.497±0.104 i
N ₀ P ₂	2.545±0.134 gh	2.858±0.109 fg	3.770±0.112 h
N ₀ P ₃	2.725±0.126 fg	3.046±0.103 de	4.465±0.132 cde
N ₁ P ₀	2.742±0.108 ef	2.835±0.131 fg	3.861±0.128 gh
N ₁ P ₁	2.825±0.112 cd	2.941±0.105 ef	4.067±0.122 fg
N ₁ P ₂	2.919±0.123 bc	3.139±0.118 cde	4.247±0.142 ef
N ₁ P ₃	3.046±0.113 bc	3.240±0.124 bc	4.540±0.152 cd
N ₂ P ₀	2.688±0.108 fg	2.852±0.101 fg	3.797±0.133 h
N ₂ P ₁	2.786±0.129 de	2.929±0.122 ef	4.273±0.142 ef
N ₂ P ₂	2.929±0.138 bc	3.202±0.137 bc	4.343±0.105 de
N ₂ P ₃	3.131±0.131 ab	3.276±0.126 bc	4.666±0.149 bc
N ₃ P ₀	2.664±0.142 fg	3.092±0.109 cd	4.423±0.123 cde
N ₃ P ₁	2.756±0.124 ef	3.179±0.147 cd	4.647±0.162 bc
N ₃ P ₂	3.095±0.116 ab	3.413±0.127 b	4.786±0.158 ab
N ₃ P ₃	3.277±0.143 a	3.649±0.133 a	4.971±0.161 a

注:同列不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异,下同
Note:The different normal letters in the same column indicated significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below

表 3 不同土壤氮磷水平下光合气体交换参数

Table 3 Photosynthetic gas parameters of different nitrogen and phosphorus application levels

土壤 N、P 水平 Soil N, P level	土壤 N : P Soil N : P	净光合速率	气孔导度	蒸腾速率	胞间 CO ₂ 浓度
		$P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$G_s/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
N ₀ P ₀	3.66	12.5±0.02 i	0.22±0.02 k	3.46±0.20 o	138±10.2 i
N ₀ P ₁	2.19	13.3±0.74 h	0.26±0.04 i	4.01±0.21 i	155±11.2 ef
N ₀ P ₂	1.56	13.3±0.09 h	0.28±0.05 h	3.84±0.52 l	152±10.5 fg
N ₀ P ₃	1.21	13.6±0.39 f	0.28±0.02 h	3.91±0.28 k	158±12.8 de
N ₁ P ₀	7.04	13.5±0.28 g	0.25±0.03 j	3.77±0.04 n	142±13.4 h
N ₁ P ₁	4.20	13.6±0.05 f	0.29±0.03 g	3.80±0.47 m	144±10.7 h
N ₁ P ₂	2.99	13.6±0.84 f	0.32±0.03 f	4.22±0.41 g	149±14.1 g
N ₁ P ₃	2.33	14.1±0.12 e	0.35±0.04 d	4.65±0.41 d	160±12.1 cd
N ₂ P ₀	8.73	14.4±0.47 d	0.32±0.01 f	3.93±0.34 j	149±12.4 g
N ₂ P ₁	5.21	14.4±0.10 d	0.36±0.07 c	4.65±0.15 d	165±11.5 ab
N ₂ P ₂	3.71	15.4±0.11 b	0.40±0.04 b	4.90±0.25 b	165±13.5 ab
N ₂ P ₃	2.88	15.7±0.87 a	0.41±0.03 a	5.03±0.19 a	163±11.9 bc
N ₃ P ₀	10.42	13.6±0.25 f	0.28±0.03 h	4.17±0.12 h	162±12.2 bc
N ₃ P ₁	6.22	14.1±0.06 e	0.34±0.01 e	4.35±0.38 f	163±13.8 bc
N ₃ P ₂	4.43	15.4±0.46 b	0.40±0.03 b	4.88±0.42 c	168±14.2 a
N ₃ P ₃	3.44	15.1±0.31 c	0.34±0.02 e	4.38±0.70 e	158±10.7 de

2.3 不同土壤 N、P 水平对小麦叶片叶绿素荧光参数的影响

表 4 显示,在土壤速效 N 水平相同处理下,叶片 F_0 值和 F_m 值随土壤 N:P 的降低呈现出持续增加趋势;在土壤速效 P 水平相同处理下,叶片 F_0 随土壤 N:P 的增加呈现出先增加后趋于平稳的变化趋势,而叶片 F_m 随土壤 N:P 的增加呈现先增加后降低的变化趋势,且均在土壤速效 N 含量为 $258.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}(\text{N}_2)$ 处理时达到最大。在土壤速效 N 水平相同处理下,叶片 F_0 平均值随土壤 N:P 的降低分别增加了 7.27%、14.55%和 20.00%, F_m 平均值分别增加了 5.28%、9.94%和 16.15%;在土壤速效 P 水平相同处理下,叶片 F_0 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 15.09%、22.64%和 20.75%, F_m 平均值分别增加了 7.35%、24.28%和 12.14%。在 N_0 处理水平下,叶片 F_v/F_m 随土壤 N:P 的降低呈现出先增加后降低的变化趋势,在 N_1 和 N_2 处理水平下则随土壤 N:P 的增加呈现出降低的变化趋势,而在 N_3 处理水平下随土壤 N:P 的增加呈现出增加的变化趋势。在 P_0 和 P_1 处理水平下,叶片 F_v/F_m 随土壤 N:P 的增加均呈现出先增加后降低的变化趋势,而在 P_2 和 P_3 处理水平下,叶片 F_v/F_m 随土壤 N:P 的增加均呈现出先降低后增加的变化趋势。且在土壤速效 N 含量为 $258.4\text{ mg}\cdot$

$\text{kg}^{-1}(\text{N}_2)$ 处理时达到最大。在土壤速效 N 水平相同处理下,叶片 F_v/F_m 平均值随土壤 N:P 的降低分别增加了 0.18%、0.70%和 0.67%;在土壤速效 P 水平相同处理下,叶片 F_v/F_m 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 1.70%、3.13%和 1.33%。

同时,由表 4 还可知,在土壤速效 N 水平相同处理下,小麦叶片 qP 和 Φ_{PSII} 均随土壤 N:P 的降低呈现出持续增加的变化趋势;而小麦叶片 NPQ 则随土壤 N:P 的降低呈现出持续减少的变化趋势。在土壤速效 P 水平相同处理下,小麦叶片 qP 和 Φ_{PSII} 均随土壤 N:P 的增加呈现出先增加后降低的变化趋势,且均在土壤速效 N 含量为 $258.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}(\text{N}_2)$ 处理时达到最大;而小麦叶片 NPQ 则随土壤 N:P 的增加呈现出先降低后增加的变化趋势,且均在土壤速效 N 含量为 $258.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}(\text{N}_2)$ 处理时最小。在土壤速效 N 水平相同处理下,小麦叶片 qP 平均值随土壤 N:P 的降低分别增加了 6.64%、10.41%和 20.92%, Φ_{PSII} 平均值分别增加了 6.95%、9.07%和 18.82%, NPQ 平均值则分别降低了 7.42%、11.69%和 25.63%;在土壤速效 P 水平相同处理下, qP 平均值随土壤 N:P 的增加分别增加了 12.49%、25.40%和 13.65%, Φ_{PSII} 平均值分别增加了 9.33%、31.38%和 14.07%, NPQ 平均值则分别降低了 16.53%、32.76%和 20.95%。

表 4 不同土壤氮磷水平下小麦叶片叶绿素荧光参数

Table 4 The photosynthetic fluorescence parameters of different nitrogen and phosphorus application levels							
土壤 N、P 水平 Soil N, P level	土壤 N:P Soil N:P	最小荧光 F_0	最大荧光 F_m	最大光化学产量 F_v/F_m	光化学淬灭 qP	非光化学淬灭 NPQ	实际光化学产量 Φ_{PSII}
N_0P_0	3.66	0.011±0.0005 f	0.065±0.007 l	0.782±0.007 i	0.424±0.04 i	0.659±0.02 a	0.287±0.06 i
N_0P_1	2.19	0.012±0.0011 e	0.075±0.007 k	0.801±0.009 h	0.525±0.01 h	0.647±0.04 a	0.295±0.04 h
N_0P_2	1.56	0.014±0.0006 d	0.082±0.001 h	0.826±0.002 cd	0.561±0.06 g	0.647±0.05 a	0.314±0.06 g
N_0P_3	1.21	0.016±0.0007 b	0.091±0.005 d	0.823±0.009 de	0.651±0.01 c	0.443±0.06 efg	0.369±0.04 d
N_1P_0	7.04	0.014±0.0002 d	0.081±0.002 i	0.828±0.003 c	0.588±0.01 ef	0.557±0.04 b	0.335±0.04 f
N_1P_1	4.20	0.015±0.0006 c	0.082±0.005 h	0.821±0.006 ef	0.588±0.04 ef	0.518±0.07 c	0.336±0.07 f
N_1P_2	2.99	0.016±0.0003 b	0.086±0.002 g	0.819±0.003 ef	0.604±0.07 de	0.482±0.05 d	0.341±0.05 e
N_1P_3	2.33	0.016±0.0008 b	0.087±0.004 f	0.819±0.004 f	0.651±0.06 c	0.443±0.01 efg	0.371±0.05 d
N_2P_0	8.73	0.015±0.0004 c	0.097±0.004 b	0.844±0.006 a	0.643±0.07 c	0.443±0.07 efg	0.381±0.05 c
N_2P_1	5.21	0.016±0.0010 b	0.096±0.003 c	0.837±0.007 b	0.655±0.02 c	0.439±0.03 fg	0.415±0.03 b
N_2P_2	3.71	0.017±0.0008 a	0.098±0.007 a	0.826±0.007 cd	0.675±0.08 b	0.388±0.04 h	0.418±0.03 b
N_2P_3	2.88	0.017±0.0005 a	0.098±0.005 a	0.826±0.007 cd	0.737±0.02 a	0.341±0.05 i	0.448±0.03 a
N_3P_0	10.42	0.015±0.0006 c	0.079±0.005 j	0.815±0.004 g	0.573±0.01 fg	0.565±0.05 b	0.320±0.04 g
N_3P_1	6.22	0.016±0.0004 b	0.086±0.004 g	0.816±0.003 g	0.608±0.04 d	0.455±0.02 e	0.369±0.04 d
N_3P_2	4.43	0.016±0.0007 b	0.088±0.004 e	0.821±0.008 ef	0.620±0.01 d	0.447±0.03 ef	0.370±0.06 d
N_3P_3	3.44	0.017±0.0004 a	0.098±0.003 a	0.823±0.005 de	0.655±0.04 c	0.427±0.04 g	0.384±0.07 c

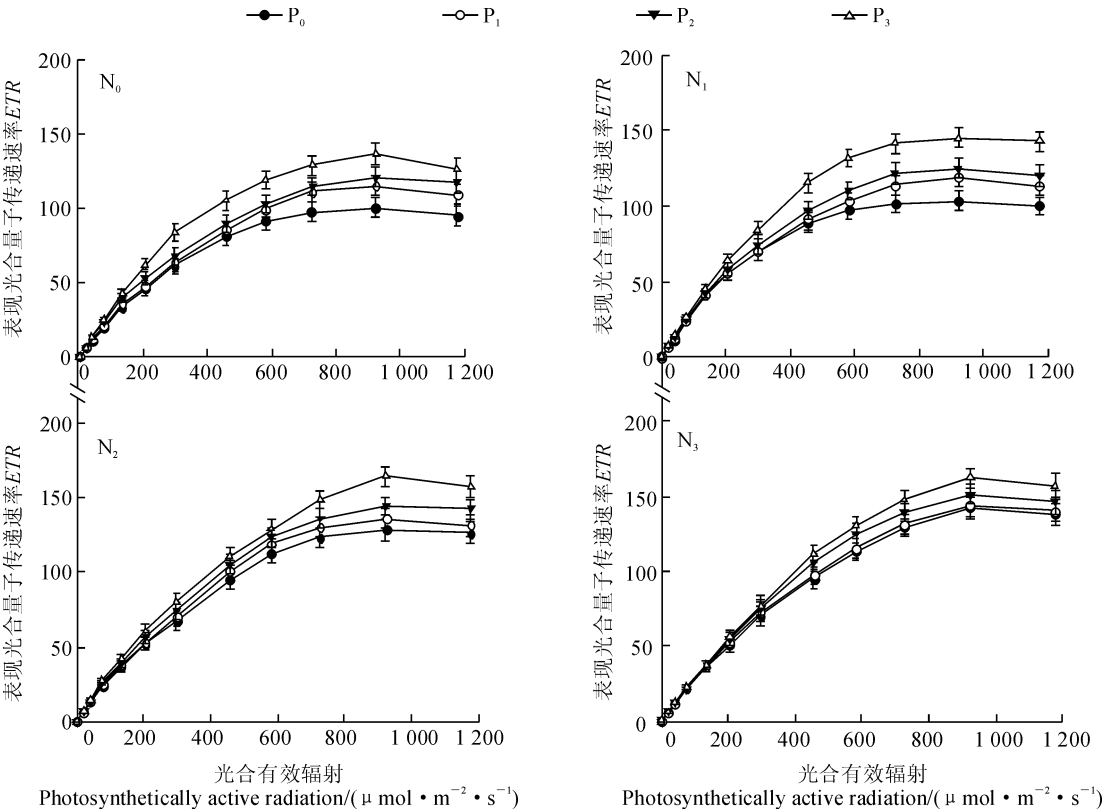


图 1 不同土壤氮磷水平下小麦叶片 ETR 的快速光曲线

Fig. 1 Light-response curves of ETR under different nitrogen and phosphorus application levels

表明土壤 N、P 含量和土壤 N : P 对‘镇麦 168’幼苗叶片的 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 、 qP 、 NPQ 及 Φ_{PSII} 有显著影响 ($P<0.05$)。以上结果说明在土壤速效 N 含量为 $258.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (N_2), 土壤速效 P 含量为 $89.6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (P_3), 即在本实验的中、高土壤 N、P 养分水平下, 土壤 N : P 为 2.88 时, 小麦叶片最大光化学产量、光化学淬灭和实际光化学产量均达到较高水平, 表现出较强的光能利用能力。

2.4 不同土壤 N、P 水平对小麦叶片表现电子传递速率 (ETR) 动态的影响

由图 1 可知, 当光合有效辐射从 $0\sim 200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 不同土壤速效 N、P 水平处理间小麦的 ETR 值差异很小, 表现为快速光曲线图的高度重合; 随着光合有效辐射由 $200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 上升至 $1\,200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 不同处理间小麦的 ETR 值差异变大, 表现为快速光曲线图出现了不同程度的分离。总体上, 在相同土壤速效 N 水平下, ETR 值均随土壤 N : P 的降低而升高, 并以 N_2P_3 处理下最高, N_0P_0 处理下最低。尽管如前所述, 各处理间快速光曲线图出现了不同程度的分离, 但差异显著性比较显示, 在相同 N_0 、 N_1 和 N_2 水平下, P_1 、 P_2 和 P_3 各处理 ETR 值均显著高于 P_0 处理 ($P<0.05$);

而相同 N_3 水平下, P_2 和 P_3 处理显著高于 P_0 处理 ($P<0.05$), 而 P_1 与 P_0 处理间差异不显著。表明土壤 N、P 含量和土壤 N : P 对‘镇麦 168’幼苗叶片的 ETR 值具有显著影响。

3 讨论

土壤养分状况强烈地影响着植物的组成结构, 进而影响植物生理功能的发挥^[12], 因此探索土壤 N、P 化学计量特征与叶片叶绿素含量的关系有利于深入了解土壤 N、P 养分状况对叶片光合功能的影响。通过研究不同土壤速效 N、P 水平对‘镇麦 168’叶片叶绿素含量的影响可知, 在土壤速效 P 水平相同处理下, 叶片叶绿素含量随土壤 N : P 的增加而增加, 这是因为 N 素是叶绿素的主要组成元素之一。这与在群落水平上叶片 N 素水平与光合作用能力以及系统生产力密切相关的研究结果一致^[15-16]。

叶绿体是植物进行光合作用的主要器官, 叶绿体内叶绿素含量的高低直接影响叶片光合能力的大小。对于小麦, 灌浆期叶片的光合作用尤为旺盛, 光合能力大小强烈影响乃至决定小麦最终产量的高低^[17]。本实验中, 在土壤速效 P 水平相同处理下, 小麦叶片 P_n 随着土壤 N : P 的增加呈先升后降的

趋势,峰值所对应的土壤速效 N 含量为 $258.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$;在土壤速效 N 水平相同处理下,小麦叶片 P_n 随土壤 N:P 的降低持续增加。以上结果可能是由于小麦在低土壤 N、P 水平时,其叶片中叶绿素含量过低,导致其叶片捕光能力弱^[18]。目前人们常用以下方法判断土壤 N 或 P 养分限制类型,即如果植物器官内某种元素与土壤中该元素的供应能力成正比,则说明这种植物生长受该元素限制^[19]。本研究若以植物的光合能力与土壤中 N 或 P 等主要养分元素供应能力比的关系来判断土壤 N 或 P 养分限制类型,发现小麦叶片 P_n 随土壤速效 P 含量的增加而增大,而与土壤速效 N 含量的增加并未保持持续增加的趋势,说明了 N、P 添加前土壤速效 P 是‘镇麦 168’正常生长的限制元素,这与 Aerts 等的研究结果一致^[20]。

叶绿体内叶绿素含量的高低同时也影响植物的一系列叶绿素荧光参数。叶绿素荧光常被用于评价植物光合系统的功能及其对各类环境胁迫的响应能力^[21-22]。作为叶绿素荧光参数中最为重要指标之一的 F_v/F_m ,反映的是经过暗处理后植物 PS II 反应中心的最大光化学效率,其值越大,说明植物的光能利用效率的潜力越大^[23]。通常状况下,大多数 C_3 植物 F_v/F_m 值为 $0.80 \sim 0.84$ 。当植物 F_v/F_m 值低于这一范围时,说明植物可能处于某种胁迫环境中(光抑制、环境胁迫等)^[24-25]。在本研究中,多数土壤 N、P 水平处理小麦叶片 F_v/F_m 比值变化不大,且都在 $0.80 \sim 0.84$ 范围之内;而对照(N_0P_0)处理 F_v/F_m 比值显著降低,仅为 0.782 。这可能是因为对照处理的叶绿素含量过低,使得叶片的同化能力、合成酶的含量以及酶的活性下降,进而导致叶片捕光能力降低的缘故^[18]。光能被叶肉细胞中叶绿素分子吸收后,一般有 3 种途径进行消耗:用于光合作用、以热的形式耗散掉和发射叶绿素荧光。这 3 种途径间互相竞争,以至于某一种途径消耗量增加,必导致其他途径消耗量的减少^[26]。通常情况下,叶绿素荧光所占的数量比例很小,植物吸收的光能大部分被用于光合作用,即光化学淬灭 qP ,或者以热的形式耗散掉,即非光化学淬灭 NPQ ^[27]。Evan 等^[28]的研究表明光合电子传递不依赖于叶片 N 素的含量。张玉斌等^[29]发现适当的增施磷肥可以提高玉米叶片 F_0 、 F_m 及叶绿体光系统 II 的光化学效率。本实验中,土壤 N:P 对 qP 、 NPQ 、 Φ_{PSII} 及 ETR 均有显著影响($P < 0.05$)。在土壤速效 N 水平相同处

理下,土壤 N:P 对 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 表现为负效应,对 NPQ 表现为正效应;在土壤速效 P 水平相同处理下,土壤 N:P 对 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 表现为正效应,对 NPQ 表现为负效应。这表明随着土壤速效 N、P 水平的提高,同时提高了小麦 PS II 反应中心活性,进而提高其原初光能转换效率,减少对吸收光能的热耗散。说明 N、P 肥能够提高‘镇麦 168’幼苗叶片的光合能力。事实上,在 ETR 快速光曲线图中,不同处理间 ETR 值高低差异主要源于 Φ_{PSII} 高低差异,因为 $ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.5 \times 0.84$,因此,这里 ETR 动态和前面 Φ_{PSII} 动态表现相一致。另外,导致 N_0P_0 处理 ETR 值较低的原因是由于该处理 NPQ 值较高的缘故,即吸收的光能较多地以热的形式耗散了。

综上所述,在本实验条件下,不同土壤速效 N、P 含量对小麦‘镇麦 168’叶片的叶绿素含量、光合气体交换参数和叶绿素荧光参数具有不同的影响。(1)随着土壤速效 N、P 含量的增加,‘镇麦 168’小麦叶片叶绿素含量呈现持续增加的变化趋势,但由孕穗期到灌浆期增幅较大,且在整个生长发育阶段叶片叶绿素含量表现为:灌浆期 > 孕穗期 > 拔节期。(2)‘镇麦 168’叶片 P_n 在 N_0 、 N_1 和 N_2 处理水平下随土壤 N:P 的降低呈现出增加的趋势,而 N_3 处理水平下随土壤 N:P 的降低而呈现出先增加后降低的趋势;在土壤速效 P 水平相同处理下,叶片 P_n 随土壤 N:P 的增加而增加。‘镇麦 168’叶片 G_s 和 T_r 在土壤速效 N 水平相同处理下均随土壤 N:P 的降低呈现出持续增加,在土壤 P 水平相同处理下均随土壤 N:P 的增加表现出先增加后降低的趋势。(3)‘镇麦 168’叶片的光化学淬灭(qP)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和表观电子传递速率(ETR)在土壤速效 N、P 含量分别为 258.4 和 $89.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时均较高,显示 N_2 、 P_3 处理水平下小麦具有较高的光能利用效率,而且 N_2P_3 处理小麦的光能利用效率最高;当土壤速效 N、P 含量分别为 108.4 和 $29.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,叶片 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 均较低,显示此处理水平下‘镇麦 168’表现出较低的光能利用效率。同时,叶片 F_v/F_m 显示,土壤 N 和 P 分别为 108.4 和 $29.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理下,‘镇麦 168’幼苗已处于抑制胁迫状态。总之,土壤化学计量比 N:P 为 2.88 时(N_2P_3 处理),‘镇麦 168’叶片净光合速率和实际光化学效率分别达到最高水平,表现出较强的光能利用能力。

参考文献:

- [1] 洪传春,刘某承,李文华. 我国化肥投入面源污染控制政策评估[J]. 干旱区资源与环境, 2015, **29**(4): 01-06.
HONG C C, LIU M C, LI W H. Evaluation on the policies of non-point pollution control of chemical fertilizer in China[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2015, **29**(4): 1-6.
- [2] 黄文芳. 农业化肥污染的政策成因及对策分析[J]. 环境科学学报, 2011, **20**(1): 193-198.
HUANG W F. Analysis of the policy causes of pollution from agriculture fertilizers and its countermeasures [J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2011, **20**(1): 193-198.
- [3] 张郁,张峥,苏明涛. 基于化肥污染的黑龙江垦区粮食生产灰水足迹研究[J]. 干旱区资源与环境, 2013, **27**(7): 28-32.
ZHANG Y, ZHANG Z, SU M T. Research on grey water footprint based on chemical fertilizer use in the grain production in Heilongjiang reclamation area [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, **27**(7): 28-32.
- [4] STERNER R W, ELSER J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]. New Jersey, Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [5] STERNER R W, ELSER J J, *et al.* The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and press[J]. *American Naturalist*, 1997, 150: 663-684.
- [6] ELSER J J, DOBBERFUHL D, *et al.* Organism size, life history, and N: P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. *Bioscience*, 1996, 46: 674-684.
- [7] KOIJMAN S. The stoichiometry of animal energetics[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177, 139-149.
- [8] HESSEN D, LYCHE A. Inter-and intraspecific variations in zooplankton element composition[J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 1991, 121: 335-363.
- [9] STER R, SCHULZ K. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check [J]. *Aquatic Ecology*, 1998, 32, 261-279.
- [10] 孙谷畴,赵平,曾小平,等. 大气 CO₂ 浓度升高对香蕉光合作用及光合碳循环过程中叶氮分配的影响[J]. 应用生态学报, 2001, **12**(3): 429-434.
SUN G C, ZHAO P, ZENG X P, *et al.* Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration on photosynthesis and leaf nitrogen partition in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisical* [J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, **12**(3): 429-434.
- [11] BRADFORD K J, TSIAO T C. Physiological response to moderate water stress[M] // Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology. Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag, 1982, 12/b: 263-324.
- [12] 顾大形,陈双林,黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(12): 1 219-1 225.
GU D X, CHEN S L, HUANG Y Q. Effects of soil nitrogen and phosphonium on leaf nitrogen and phosphonium stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyum lubricum* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(12): 1 219-1 225.
- [13] YANG K, HUANG J H, *et al.* Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34: 17-22.
- [14] 赵世杰,刘华山,董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 68-72.
- [15] FIELD C, MOONEY H. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants[M] // Givnish T J. On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1986: 25-55.
- [16] SCHLESINGER W H, ANDREWS J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 7-20.
- [17] 曹莉,王辉,等. 小麦黄化突变体光合作用及叶绿素荧光特性研究[J]. 西北植物学报, 2006, **26**(10): 2 083-2 087.
CAO L, WANG H, *et al.* Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters of xantha wheat mutants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(10): 2 083-2 087.
- [18] 魏慧敏,陈云伟,张年辉,等. 黄化油菜突变体 Cr3529 子叶类囊体膜光谱性质研究[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(2): 250-255.
WEI H M, CHEN Y W, ZHANG N H, *et al.* Study on the spectra properties of cotyledon thylakoid membranes in chlorophyll-reduced rapeseed mutant Cr3529 and its wild type [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, **25**(2): 250-255.
- [19] GARNIER E. Interspecific Variation in Plasticity of Grasses in Response to Nitrogen Supply[M] // Cheplick G P. Population biology of Grasses. Cambridge: Cambridge University Press, 1998: 155-181.
- [20] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [21] 王海珍,韩路,徐雅丽,等. 胡杨异形叶叶绿素荧光特性对高温的响应[J]. 生态学报, 2011, **31**(9): 2 444-2 453.
WANG H Z, HAN L, XU Y L, *et al.* Response of chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* heteromorphic leaves to high temperature [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(9): 2 444-2 453.
- [22] VAN K O, SNEL J. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynth. Res.*, 1990, 25: 147-150.
- [23] 燕辉,胡笑涛,姚付启. 限量灌溉对冬小麦光合与叶绿素荧光的影响[J]. 农业机械学报, 2011, **42**(11): 49-54.
YAN H, HU X T, YAO F Q. Effects of Limited Irrigation on photosynthesis and fluorescence of winter wheat [J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2011, **42**(11): 49-54.
- [24] ROHÁČEK K, BARTÁK M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications[J]. *Photosynthetica*, 1999, **37**(3): 339-363.
- [25] 武丽,李章海,叶文玲,等. 钼胁迫对烟草光合荧光参数和叶绿体超微结构的影响[J]. 农业机械学报, 2014, **45**(8): 262-268.
WU L, LI Z H, YE W L, *et al.* Effects of photosynthetic fluorescence parameters and chloroplast ultrastructure of tobacco under molybdenum stress [J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2014, **45**(8): 262-268.
- [26] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 659-668.
- [27] RALPH P J, GADEMANN R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity[J]. *Aquatic Botany*, 2005, 82: 222-237.
- [28] EVANS J R, TERASHIMA I. Effects of nitrogen nutrition on electron transport components and photosynthesis in spinach[J]. *Functional Plant Biology*, 1987, **14**(1): 59-68.
- [29] 张玉斌,曹庆军,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.
ZHANG Y B, CAO Q J, *et al.* Effects of phosphorus application on chlorophyll fluorescence characteristic and quality of Spring Maize [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2009, **17**(4): 79-81.