

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2015.04.018

不同水肥条件下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线特征

吴爱姣¹, 徐伟洲^{2,3}, 郭亚力², 陈吉², 李帅⁴, 徐炳成^{4*}

(1. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100; 3. 榆林学院, 陕西 榆林 719000; 4. 中国科学院水利部水土保持研究所 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)

摘要:为揭示黄土丘陵区达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)在不同土壤水分与养分供应条件下的光合生理特征, 采用盆栽控制试验, 比较研究了在3种水分水平(高水 HW, 80±5%田间持水量 FC; 中水 MW, 60±5%FC 和低水 LW, 40±5%FC)与4种养分处理(CK, N, P 和 NP)下达乌里胡枝子生长旺期的叶片光合-光响应曲线特征。结果表明:直角双曲线修正模型比非直角双曲线模型更准确地拟合了不同水肥条件下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线。HW水平下, P处理显著提高达乌里胡枝子的最大净光合速率(P_{max}), 表观量子效率(AQY)与光饱和点(LSP); 施磷肥有利于提高充分供水条件下达乌里胡枝子的光合能力, 单施磷肥可以改善其在水分胁迫条件下叶片光合作用, 以及提高达乌里胡枝子对光能的广幅利用能力。

关键词:氮磷; 水分胁迫; 直角双曲线修正模型; 非直角双曲线模型; 光合作用

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2015)04-0785-08

Photosynthetic Light-response Curves of *Lespedeza davurica* under Different Water and Fertilization Conditions

WU Ai-jiao¹, XU Wei-zhou^{2,3}, GUO Ya-li², CHEN Ji², LI Shuai⁴, XU Bing-cheng^{4*}

(1. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 3. Yulin University, Yulin, Shaanxi Province, 719000; 4. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi Province 712100, China)

Abstract: In order to study the photosynthetic and physiological characteristics of *Lespedeza davurica* from loess hilly-gully region under different water and fertility conditions, the photosynthesis-light response curves (P_n -PAR) were determined under potted conditions with three water regimes (HW(80%±5% field capacity, FC), MW(60%±5%FC), LW(40%±5%FC)) and four nutrient treatments(CK, N, P, NP). Results indicated that a rectangular hyperbolic correction model was more appropriate to simulate the P_n -PAR curves of *L. davurica* under different water and fertility conditions. Under HW regime, NP application significantly improved the maximum net photosynthetic rate (P_{max}), apparent quantum yield (AQY) and light saturation point (LSP); Phosphorus fertilization or nitrogen and phosphorus application together could enhance photosynthetic capacity under adequate water supply, while P application not only can improve its photosynthesis under water stress, and increase its utilization ability to broader light intensity range.

Key words: Nitrogen and phosphorus; Water stress; Rectangular hyperbolic correction model; Non-rectangular hyperbolic model; Photosynthesis

光合作用是植物最基本的生理生态过程, 是植物正常生长发育和产量形成的基础^[1]。温度、水分、

收稿日期: 2014-07-23; 修回日期: 2014-12-10

基金项目: 国家自然科学基金(41371509); 教育部新世纪优秀人才支持计划(NECT-11-0444); 西北农林科技大学中央高校基本科研业务费专项(ZD2013020)资助

作者简介: 吴爱姣(1989-), 女, 陕西富平人, 硕士研究生, 研究方向为植物水分与抗旱分子生物学, E-mail: angela-ll@foxmail.com; * 通信作者 Author for correspondence, E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

光照和养分等环境因素改变,都会直接或间接地对植物的光合作用过程产生影响。植物光合-光响应曲线反映植物净光合速率随光合有效辐射的变化特性^[2]。通过拟合光合-光响应曲线,可获得光补偿点(light compensation point, LCP)、光饱和点(light saturation point, LSP)、表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)和最大光合速率(maximum photosynthesis rates, P_{max})等参数^[3],这些参数值反映了植物光反应过程中的光化学效率和光能利用率,是研究和判断植物生长发育过程对环境条件变化响应的依据,对解释植物应对环境变化的生理生态学过程具有重要意义^[4]。光响应曲线参数一般可采用经验或机理的光响应模型进行拟合而获得^[5-6],其中应用最为广泛的是非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型,非直角双曲线模型模拟光响应曲线时存在饱和光照强度与最大光合速率误差过大且无法处理光抑制条件下的光响应数据等问题^[7-8],直角双曲线修正模型对作物光合作用光响应的模拟效果较好^[9-11],但对豆科非作物灌木植物的模拟效果尚未作探讨。

达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.)是豆科胡枝子属多年生草本状半灌木,具有抗旱、耐瘠薄等优良特性,广泛分布于我国华北、西北和东北等地区,在东北亚及东西伯利亚等地区也有分布,是森林破坏及草原退化后的一种次生植被类型,陕北黄土丘陵区森林草原地带是其分布的几何和多度中心,达乌里胡枝子不仅是改良干旱、退化或沙化草地的重要植物之一,也是优良的水土保持植物^[12]。

水分胁迫和养分不足是黄土丘陵半干旱区植物生长与分布的主要限制因子^[13]。研究表明,施肥可以提高水分胁迫下植物的光合能力,但其作用与水分胁迫程度有关^[14]。李扬等^[15]对甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)的研究发现,磷素供应增加了水分胁迫条件下的最大净光合速率;张立新等^[16]对水分胁迫下氮对夏玉米(*Zea mays* L.)叶片光合特性的影响研究发现,施氮能不同程度提高水分胁迫下玉米的净光合速率,从而减缓水分胁迫对玉米的伤害,增强玉米的抗旱性。李冬生等^[17]对牛蹄豆(*Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.)幼苗生长和光合特征的研究表明,氮、磷量增加均可显著增加牛蹄豆的净光合速率。近年来,就达乌里胡枝子的群落分布与生物量^[18]、水分利用与抗旱性^[19]、叶绿素荧光特征^[20]等方面进行了大量研究,但关于水肥交互作用

对其叶片光合生理特征方面的研究尚未见报道。因此,本研究在盆栽控制条件下,模拟设置水分供应水平与施肥处理,通过比较不同水肥供应条件下达乌里胡枝子光合-光响应曲线特征及光合生理生态特性,为探讨其自然分布的生理生态机制提供理论依据。同时,分别采用非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型对其光响应曲线进行拟合,并与实测值比较,以明确 2 种模型的适用性。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

达乌里胡枝子种子于 2009 年 11 月采自中国科学院安塞水土保持综合试验站山地天然草地(N 36° 51'30'', E 109°19'23''),海拔 1068~1309 m。晒干后在自然状态下实验室储藏,试验开始前测定种子发芽率为 90%以上。

1.2 试验设计

采用盆栽控制试验,盆钵为内径 20 cm,高 30 cm 的 PVC 管,底部封堵。试验用土为采自安塞荒坡草地的黄绵土。土壤养分含量:有机质 0.27%,速效氮 11.21 mg·kg⁻¹,速效磷 6.55 mg·kg⁻¹,速效钾 94.85 mg·kg⁻¹,全氮 0.017%,全磷 0.063%,全钾 1.97%,pH 为 8.21,田间持水量(field moisture capacity, FC)为 20%。填土时在桶底铺碎石子,并沿内壁放置内径为 2 cm 的 PVC 管作为灌水管,每盆装入干土 9 kg。

试验采用随机区组设计,共设计 4 个养分处理,即 CK(不施肥)、N(纯 N 0.025 g·kg⁻¹干土)、P(纯 P 0.1 g·kg⁻¹干土)和 NP(纯 N 0.025 g·kg⁻¹干土,纯 P 0.1 g·kg⁻¹干土);3 个水分水平,即高水(HW,80%±5%FC)、中水(MW,60%±5%FC)和低水(LW,40%±5%FC),每处理重复 5 次。总管数:4(养分)×3(水分)×5(重复)=60。每盆施氮肥即尿素(CON₂H₄)0.4821 g,施磷肥(KH₂PO₄)3.949 g,均为底肥一次性施入。

试验于 2010 年 3 月 31 日播种,幼苗出齐时间苗,最终每盆定苗 12 株。控水于 2010 年 6 月 18 日开始,此时土壤水分为 HW(80%±5%FC),达乌里胡枝子处于分枝末期。盆栽土壤含水量采用称重法进行测定与控制,于每日 18:00 进行,日补水量根据实际土壤含水量和既定土壤含水量计算所得,所补水量由桶内侧灌水管加入。试验在黄土高原土壤侵蚀与

旱地农业国家重点试验室外防雨棚下进行。

1.3 光合-光响应曲线测定

选择晴朗无云天气,采用 Licor-6400 便携式光合仪(LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)于2010年8月20—24日对不同水肥处理下的达乌里胡枝子进行光响应曲线的测定,此时为达乌里胡枝子开花前期,测定时段为每天9:30—11:30,每次随机选取每处理中1株植物,选取新近充分展开叶片测定。测定过程中,将叶温设置为25℃,相对湿度设置为60%,大气CO₂浓度设为380 μmol·mol⁻¹,用自带红蓝光源(LI-6400-02B-LED)模拟光强梯度0, 40, 80, 120, 160, 200, 300, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1600, 2000 μmol·m⁻²·s⁻¹共14个光强,每次改变光强最少稳定时间设置为

$$P_n = \frac{AQE PAR + P_{max} - \sqrt{(AQE PAR + P_{max})^2 - 4\theta AQE PAR P_{max}}}{2\theta} - R_d \quad (3)$$

式中, P_n 为净光合速率(net photosynthetic rate, μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹), R_d 为暗呼吸速率(dark respiration rate, μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹)。为便于与实测值比较,本研究根据公式(2)将 P_{max} 转化为 P_{nmax} 来进行比较研究, P_{nmax} 为最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate, μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹)。

采用的直角双曲线修正模型为叶子飘^[9,22]构建的模型,其数学表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta PAR}{1 + \gamma PAR} (PAR - LCP) \quad (4)$$

式中: α 是光响应曲线的初始斜率(无量纲), β 和 γ 为系数(单位为m²·s⁻¹·μmol⁻¹), LCP 为植物的光补偿点(light saturation point, μmol·m⁻²·s⁻¹)。

1.5 数据统计

试验数据采用 Origin 8.1 绘图,用 SPSS 17.0 通过迭代法对光合-光响应曲线数据进行非线性回归拟合,并对光响应曲线特征参数进行单因素和双因素方差分析(ANOVA),其中单因素方差分析主要用于比较不同水分和养分处理下的差异显著性,双因素方差分析用于比较水分、养分处理间可能存在的交互效应($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同水肥条件下光合-光响应曲线

在达到光饱和点以前,不同水肥处理下达乌里

60 s,当测量结果变异率小于5%时由仪器自动记录。

1.4 模型选择

本研究中,采用的非直角双曲线模型表达式为^[9]:

$$\theta P^2 - P(AQE PAR + P_{max})AQE PAR P_{max} = 0 \quad (1)$$

式中, P 为总光合速率(photosynthetic rate, μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹), PAR 为光合有效辐射(photo-synthetic active radiation, μmol·m⁻²·s⁻¹), θ 为反映光合-光响应曲线弯曲程度的凸度,其取值范围在 $0 \leq \theta \leq 1$,凸度越大,说明曲线的弯曲程度越大^[3,21]。

当 $\theta \neq 0$ 时,由于 $P_n = P - R_d$ (2)

非直角双曲线方程即为:

胡枝子的净光合速率均随着 PAR 的增加而增加(图1)。当 $PAR < 200$ μmol·m⁻²·s⁻¹时,各水分水平和养分处理间 P_n - PAR 实测曲线变化规律差异不显著;当 $PAR > 200$ μmol·m⁻²·s⁻¹时, P_n - PAR 实测曲线变化规律存在显著差异。HW下,以P和NP处理的 P_n - PAR 实测曲线变化显著高于CK和N处理($P < 0.05$);MW下,以P处理的实测曲线变化显著高于其他3种养分处理($P < 0.05$),而CK,N和NP间无显著差异;LW下,以P处理的 P_n - PAR 实测曲线变化显著高于其他3种养分供应,NP与N处理次之,CK最低(图1)。可以看出,单施磷可显著提高水分胁迫条件下达乌里胡枝子的光合速率。

2.2 种光合-光响应模型拟合曲线的比较

对比2种模型拟合的 P_{nmax} 以及LSP结果得出,尽管非直角双曲线模型给出的决定系数 $R^2 > 0.99$,但其拟合结果与实测值相差较大,而直角双曲线修正模型求解得到的各光合参数值与实测值均较为吻合(表1)。比较2种模型拟合曲线和实测值拟合曲线可以看出(图2),2种模型拟合曲线在 $PAR < 200$ μmol·m⁻²·s⁻¹的拟合值与实测值较为接近,但当 PAR 达到LSP后,模型I的拟合结果仍有上升趋势,这不符合植物正常光合生理特征,II能很好地表示达乌里胡枝子 P_n 在高光强时存在的下降问题,与实测数据较为接近(图1)。因此,采用模型II拟合不同水肥条件下达乌里胡枝子光合-光响应曲线较为适宜。以下将主要阐述该模型的相关拟合结果。

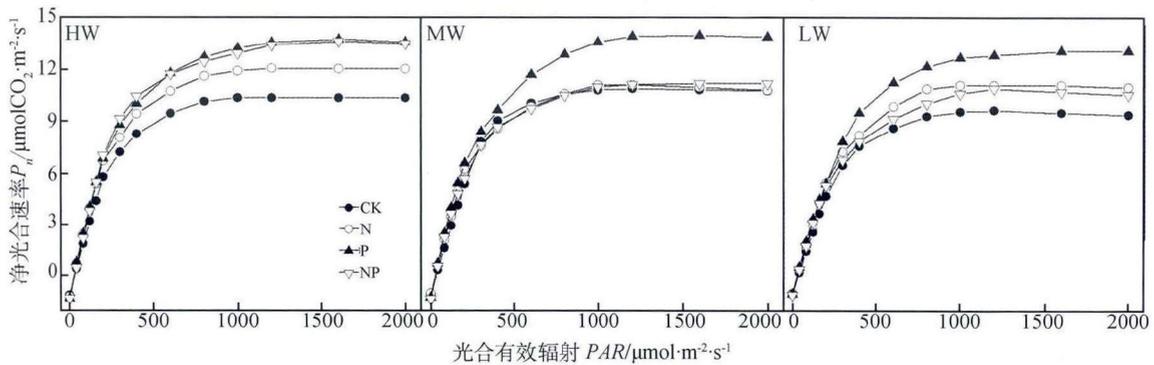


图 1 不同水肥处理下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线

Fig. 1 The P_n -PAR curves of *Lespedeza davurica* under different water supply and fertilization conditions

注: P_n , 净光合速率; PAR, 光合有效辐射。HW, 高水 80% ± 5% FC; MW, 中水 60% ± 5% FC; LW, 低水 40% ± 5% FC

Note: P_n , net photosynthetic rate; PAR, photosynthetic active radiation. Three water regimes:

HW-80% ± 5% FC; MW-60% ± 5% FC; LW-40% ± 5% FC

2.3 光合-光响应特征参数

根据直角双曲线修正模型拟合结果得出(表 1), HW 下 P 和 NP 处理间 P_{max} 显著高于其他 2 种养分供应, N 处理次之, CK 最低; MW 下, P 处理的 P_{max} 显著高于其他 3 种养分供应, 而 CK, N 和 NP 处理间无显著差异; LW 下, 以 CK 处理的 P_{max} 显著低于其他 3 种养分供应, P 处理的显著高于 N 处理, 而 NP 与 P, N 处理差异不显著。CK 处理下, 达乌里胡枝子的 P_{max} 在 3 种水分条件下差异显著, 以 MW 下最高, LW 下最低; N 或 P 处理下, 3 种水分水平间 P_{max} 无显著差异; NP 处理下, 以 HW 的 P_{max} 显著高于其他 2 种水分水平 ($P < 0.05$)。

在各水分水平下, 4 种养分处理间的 AQY 值均无显著差异。CK 处理下, 达乌里胡枝子的 AQY 值在 LW 下显著低于其他 2 种水分条件, 但 HW 和 MW 水平间无显著差异; P 处理下, 3 种水分水平间无显著差异; N 和 NP 处理下, HW 下的 AQY 值显著高于 LW, 且均与 MW 间无显著差异(表 1)。

R_d 拟合结果表明(表 1), HW 下, NP 处理的显著高于 CK, N 和 P 处理 ($P < 0.05$), 但后三者间无显著差异; MW 下, 以 NP, CK 的 R_d 值显著高于 N, P 处理; LW 下, 4 种养分处理间差异均不显著。水分水平间比较而言, CK 处理下, R_d 值以 MW 下显著高于 LW, 但均与 HW 间无显著差异; P 和 NP 处理间在 3 种水分供应下差异均不显著; N 处理下, 以 HW 的显著高于其他 2 种水分供应, 但 MW 和 LW 间无显著差异。

LCP 拟合结果表明(表 1), HW 下, N 和 P 处理的 LCP 显著低于 CK 和 NP 处理 ($P < 0.05$); MW 下, CK 显著高于其他养分处理; LW 下, 4 种养分处理间无显著差异。水分水平间比较而言, CK 处理的

LCP 以 HW 显著低于其他 3 种养分供应, N 处理下以 LW 显著高于 HW 和 MW, P 处理下以 LW 显著高于 MW, NP 处理下 3 种水分处理间无显著差异。LSP 拟合结果表明(表 1), 3 种水分水平下均以 P 显著高于其他 3 种养分供应, NP, N 次之, CK 最低。各养分处理下比较表明, P 和 NP 处理下, 3 种水分水平间无显著差异, CK 和 N 处理下以 HW 显著高于其他 2 种水分水平, MW 和 LW 处理间无显著差异。统计表明, 除养分处理对 R_d 作用不显著外, 水分或养分及二者交互作用对 P_{max} , AQY, R_d 以及 LCP 均具有显著影响 ($P < 0.05$)(表 2)。

3 讨论

在不同环境条件下, 植物光合-光响应曲线是解析光能驱动下光合有效辐射和净光合速率间关系的基础, 光响应曲线特征参数是研究植物光合生理特性及其适应性的重要指标^[22]。非直角双曲线模型无法直接得出 LSP 的解析解, 需通过把光通量在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下的 P_n -PAR 直线方程与 P_{max} 平行线相交得到 LSP 值, 但估算的饱和光强远低于实测值, 同时该模型无法拟合植物在饱和光强后光合速率随光强增加而下降的数据^[22], 这与本研究结果相一致; 本研究结果表明, 直角双曲线修正模型能很好地表达达乌里胡枝子 P_n 在高光强时存在的下降问题, 与实测数据较为接近, 这与前人的研究结果一致^[9-11]。因此, 采用直角双曲线修正模型拟合不同水肥条件下达乌里胡枝子光合-光响应曲线更为适宜。以下将通过分析该模型所拟合参数来分析达乌里胡枝子的光合-光响应特征。

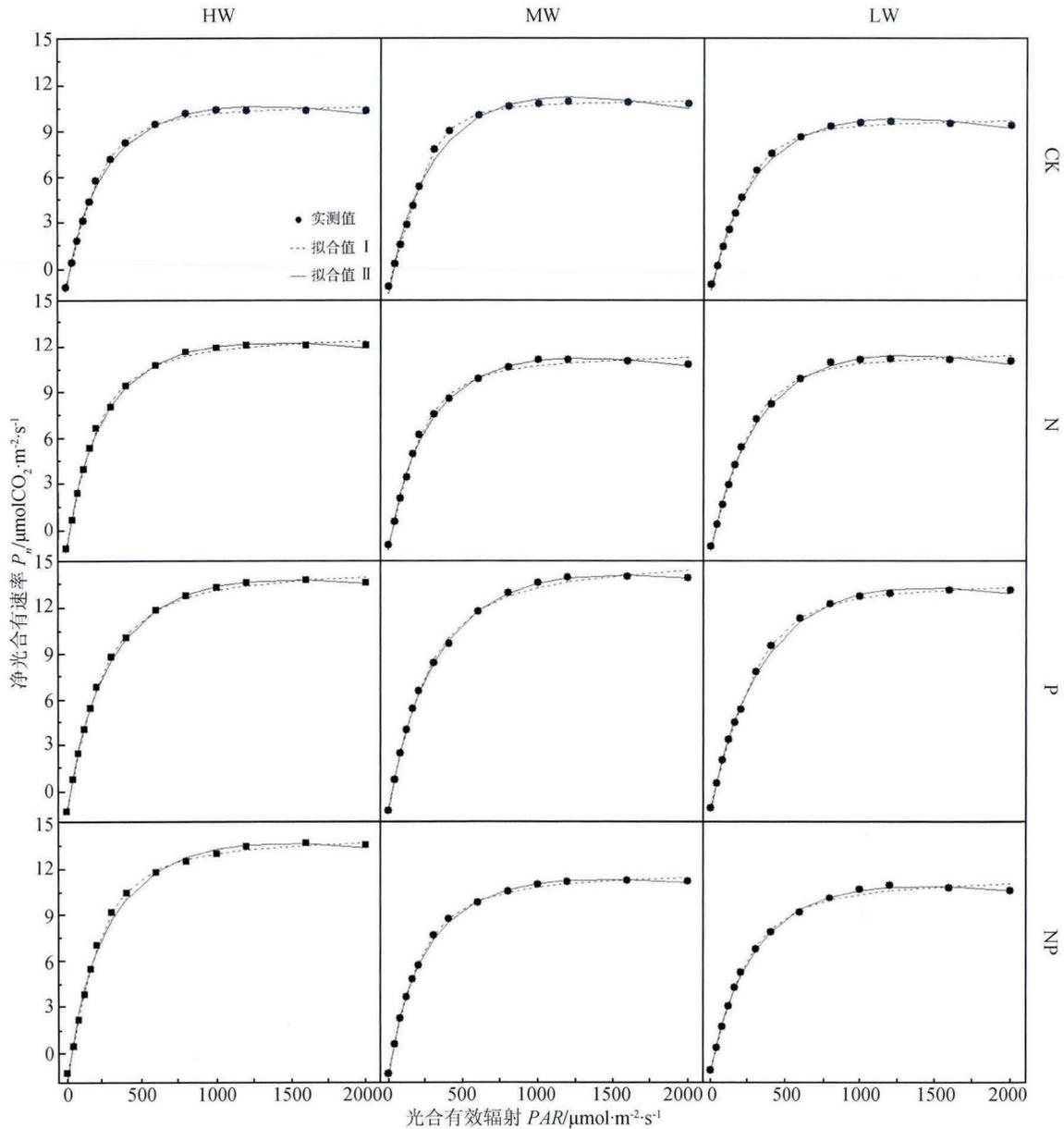


图 2 不同水肥处理下达乌里胡枝子光合-光响应曲线 (I :非直角双曲线模型; II :直角双曲线修正模型)
 Fig. 2 The P_n -PAR curves of *Lespedeza davurica* fitted by I (non-rectangular hyperbolic model) and II (rectangular hyperbolic correction model) under different water supply and fertilization conditions

P_{max} 反映了植物潜在光合能力,此值越高说明植物在强光下越不易产生光抑制反应。研究表明,水分胁迫降低植物的 P_{max} 而适当的养分供应可以促进的 P_{max} 增加^[15, 21, 23]。而本研究结果也表明,在 NP 养分供应条件下,随着水分胁迫程度增加 P_{max} 显著减小,中度和重度水分胁迫下,P 肥较 CK 处理下达乌里胡枝子的 P_{max} 分别提高了 25.73% 和 35.23%,不同水分水平下 P_{max} 以 P 处理下显著高于其他 3 种养分水平,原因可能是施磷肥有助于促进不同程度水分胁迫下达乌里胡枝子光合潜力的发挥。

AQY 是光合-光响应曲线的初始斜率,反映了植物叶片对光能的利用能力,尤其是对弱光的利用

能力^[24]。水分胁迫通常会造成植物的 AQY 下降^[25],而合适的养分添加可以提高 AQY,进而保证植物维持较高的量子产额^[19]。本研究中,在同一水分水平下,施肥对达乌里胡枝子的 AQY 值影响不显著;但在同一养分处理下,水分水平对 AQY 的影响随养分处理的不同而出现差异,其中 P 肥处理下的 AQY 值在 3 种水分水平下差异不显著;N 和 NP 处理 LW 下的 AQY 值较 HW 分别显著降低 25.37% 和 21.53%,可能是因为严重水分胁迫限制达乌里胡枝子对弱光的利用,而 P 素添加可以提高干旱胁迫下达乌里胡枝子对弱光的利用能力,这与前人的研究结果相一致^[20]。

表 1 不同水肥条件下达乌里胡枝子光合-光响应曲线特征参数
Table 1 The P_n -PAR curve parameters of *Lespedeza davurica* under different water supply and fertilization conditions

参数 Parameter	处理 Treatment	高水 HW				中水 MW				低水 LW			
		模型 I 拟合值 Fitted values by model I		模型 II 拟合值 Fitted values by model II		模型 I 拟合值 Fitted values by model I		模型 II 拟合值 Fitted values by model II		模型 I 拟合值 Fitted values by model I		模型 II 拟合值 Fitted values by model II	
		实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values	实测值 Measured values
最大净光合速率 P_{max}	CK	12.07±0.37 ^{Ca}	10.61±0.32 ^{Cb}	10.36±0.3 ^{Cb}	12.20±0.57 ^{Ba}	11.23±0.46 ^{Ba}	11.11±0.58 ^{Ba}	10.94±0.53 ^{Cb}	9.82±0.28 ^{Cc}	9.88±0.33 ^{Cc}	12.82±0.85 ^{Ba}	11.39±0.92 ^{Ba}	11.16±0.90 ^{Ba}
	N	14.13±0.85 ^{Ba}	12.24±0.61 ^{Ba}	12.10±0.64 ^{Ba}	12.70±0.91 ^{Ba}	11.20±0.69 ^{Ba}	11.10±0.69 ^{Ba}	12.82±0.85 ^{Ba}	11.39±0.92 ^{Ba}	11.16±0.90 ^{Ba}	14.77±0.77 ^{Ab}	13.28±0.77 ^{Aa}	13.10±0.72 ^{Ba}
	P	15.98±0.42 ^{Ab}	13.79±0.48 ^{Aa}	13.78±0.43 ^{Aa}	16.64±1.33 ^{Aa}	14.12±0.72 ^{Aa}	14.00±0.77 ^{Aa}	14.77±0.77 ^{Ab}	13.28±0.77 ^{Aa}	13.10±0.72 ^{Ba}	12.69±0.98 ^{Bb}	10.87±0.68 ^{ABb}	10.93±0.77 ^{Ab}
	NP	15.66±0.35 ^{Aa}	13.64±0.38 ^{Aa}	13.65±0.41 ^{Aa}	13.27±1.09 ^{Bb}	11.32±0.58 ^{Bb}	11.24±0.58 ^{Bb}	12.69±0.98 ^{Bb}	10.87±0.68 ^{ABb}	10.93±0.77 ^{Ab}	0.032±0.005 ^{Ab}	0.046±0.007 ^{Ab}	0.046±0.007 ^{Ab}
表观量子效率 AQY	CK	0.040±0.003 ^{Ba}	0.057±0.004 ^{Aa}	0.057±0.004 ^{Aa}	0.035±0.001 ^{Bab}	0.055±0.000 ^{Aa}	0.055±0.000 ^{Aa}	0.032±0.005 ^{Ab}	0.046±0.007 ^{Ab}	0.032±0.005 ^{Ab}	0.036±0.004 ^{Ab}	0.050±0.005 ^{Ab}	
	N	0.051±0.007 ^{Aa}	0.067±0.008 ^{Aa}	0.067±0.008 ^{Aa}	0.044±0.006 ^{ABbb}	0.059±0.007 ^{Ab}	0.059±0.007 ^{Ab}	0.036±0.004 ^{Ab}	0.050±0.005 ^{Ab}	0.036±0.004 ^{Ab}	0.037±0.004 ^{Ab}	0.051±0.006 ^{Aa}	
	P	0.051±0.007 ^{Aa}	0.065±0.012 ^{Aa}	0.065±0.012 ^{Aa}	0.051±0.011 ^{Aa}	0.060±0.009 ^{Aa}	0.060±0.009 ^{Aa}	0.037±0.004 ^{Ab}	0.051±0.006 ^{Aa}	0.037±0.004 ^{Ab}	0.040±0.008 ^{Ab}	0.050±0.009 ^{Ab}	
	NP	0.050±0.005 ^{Aa}	0.070±0.010 ^{Aa}	0.070±0.010 ^{Aa}	0.046±0.004 ^{Ab}	0.063±0.014 ^{Ab}	0.063±0.014 ^{Ab}	0.040±0.008 ^{Ab}	0.050±0.009 ^{Ab}	0.040±0.008 ^{Ab}	1.01±0.11 ^{Ab}	1.32±0.10 ^{Ab}	
暗呼吸速率 R_d	CK	1.14±0.07 ^{Ba}	1.440±0.10 ^{Bb}	1.440±0.10 ^{Bb}	1.08±0.04 ^{Ab}	1.54±0.04 ^{Aa}	1.54±0.04 ^{Aa}	1.01±0.11 ^{Ab}	1.32±0.10 ^{Ab}	1.01±0.11 ^{Ab}	1.03±0.12 ^{Aa}	1.32±0.14 ^{Aa}	
	N	1.21±0.08 ^{Ba}	1.404±0.06 ^{Ba}	1.404±0.06 ^{Ba}	1.07±0.13 ^{Aa}	1.29±0.11 ^{Ba}	1.29±0.11 ^{Ba}	1.03±0.12 ^{Aa}	1.32±0.14 ^{Aa}	1.03±0.12 ^{Aa}	0.92±0.05 ^{Ab}	1.28±0.06 ^{Aa}	
	P	1.23±0.14 ^{Ba}	1.470±0.19 ^{Bb}	1.470±0.19 ^{Bb}	1.18±0.20 ^{Aa}	1.32±0.11 ^{Ba}	1.32±0.11 ^{Ba}	0.92±0.05 ^{Ab}	1.28±0.06 ^{Aa}	0.92±0.05 ^{Ab}	1.11±0.19 ^{Ab}	1.27±0.15 ^{Ab}	
	NP	1.44±0.12 ^{Aa}	1.770±0.17 ^{Aa}	1.770±0.17 ^{Aa}	1.24±0.04 ^{Ab}	1.49±0.11 ^{Ab}	1.49±0.11 ^{Ab}	1.11±0.19 ^{Ab}	1.27±0.15 ^{Ab}	1.11±0.19 ^{Ab}	32.41±1.81 ^{Aa}	31.38±2.43 ^{Aa}	
光补偿点 LCP	CK	29.08±0.61 ^{Ab}	27.39±0.63 ^{Ab}	27.39±0.63 ^{Ab}	31.45±0.44 ^{Aa}	30.58±0.94 ^{Aa}	30.58±0.94 ^{Aa}	32.41±1.81 ^{Aa}	31.38±2.43 ^{Aa}	32.41±1.81 ^{Aa}	29.38±5.93 ^{ABa}	28.94±5.23 ^{Aa}	
	N	24.64±1.74 ^{Aa}	23.45±1.75 ^{Bb}	23.45±1.75 ^{Bb}	24.87±0.26 ^{Ca}	23.60±0.56 ^{Bb}	23.60±0.56 ^{Bb}	29.38±5.93 ^{ABa}	28.94±5.23 ^{Aa}	29.38±5.93 ^{ABa}	25.66±2.87 ^{Ba}	27.16±2.53 ^{Aa}	
	P	24.97±1.38 ^{Ba}	24.27±1.42 ^{Bb}	24.27±1.42 ^{Bb}	23.91±0.93 ^{Ca}	23.60±1.40 ^{Bb}	23.60±1.40 ^{Bb}	25.66±2.87 ^{Ba}	27.16±2.53 ^{Aa}	25.66±2.87 ^{Ba}	28.87±1.45 ^{ABa}	27.79±1.89 ^{Aa}	
	NP	29.42±0.68 ^{Aa}	27.55±1.21 ^{Aa}	27.55±1.21 ^{Aa}	28.04±3.35 ^{Ba}	26.43±3.89 ^{Ba}	26.43±3.89 ^{Ba}	28.87±1.45 ^{ABa}	27.79±1.89 ^{Aa}	28.87±1.45 ^{ABa}	230.11±6.93 ^{Ch}	1263.31±20.72 ^{Ch}	
光饱和点 LSP	CK	244.87±4.84 ^{Ca}	1299.18±43.97 ^{Ca}	1000—1100	246.49±7.37 ^{Ba}	1236.63±19.28 ^{Ba}	1000—1100	230.11±6.93 ^{Ch}	1263.31±20.72 ^{Ch}	230.11±6.93 ^{Ch}	254.57±11.01 ^{Ba}	1319.38±15.87 ^{Bb}	
	N	271.56±11.02 ^{Ba}	1400.20±66.27 ^{Ba}	1200—1300	253.03±11.81 ^{Ba}	1297.99±30.94 ^{Bb}	1200—1300	254.57±11.01 ^{Ba}	1319.38±15.87 ^{Bb}	254.57±11.01 ^{Ba}	279.86±10.02 ^{Ab}	1456.74±45.71 ^{Aa}	
	P	295.60±5.51 ^{Ab}	1499.26±52.34 ^{Aa}	1300—1400	304.20±17.30 ^{Aa}	1613.65±227.68 ^{Aa}	1200—1300	279.86±10.02 ^{Ab}	1456.74±45.71 ^{Aa}	279.86±10.02 ^{Ab}	252.91±12.76 ^{Bb}	1415.57±26.66 ^{Aa}	
	NP	291.44±4.58 ^{Aa}	1470.73±58.18 ^{ABa}	1300—1400	260.40±14.17 ^{Bb}	1435.16±172.68 ^{ABa}	1000—1100	252.91±12.76 ^{Bb}	1415.57±26.66 ^{Aa}	252.91±12.76 ^{Bb}	0.998	0.998	
决策系数 R^2	CK	0.998	0.998	0.998	0.997	0.995	0.995	0.998	0.998	0.998	0.996	0.997	
	N	0.998	0.998	0.998	0.996	0.996	0.996	0.996	0.997	0.997	0.999	0.998	
	P	0.998	0.999	0.999	0.998	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.998	
	NP	0.998	0.995	0.995	0.998	0.998	0.998	0.997	0.998	0.997	0.997	0.998	

注:表中模型 I 表示非直双曲线修正模型,模型 II 表示直角双曲线修正模型;数字后不同大写字母表示同一水分条件下不同水肥处理间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一水分条件下不同水肥处理间差异显著($P<0.05$);HW,高水 80%±5%FC;MW,中水 60%±5%FC;LW,低水 40%±5%FC。CK,N,P,NP, P_{max} :最大光合速率;AQY,表观量子效率; R_d ,暗呼吸速率;LCP,光补偿点;LSP,光饱和点; R^2 ,决策系数

Notes: I and II indicate non-rectangular hyperbolic and modified rectangular hyperbolic models, respectively. Different capital letters indicate significant differences across nutrient treatments under same water regime, whereas different small letters indicate significant differences across water regimes under same nutrient treatment at $P<0.05$ level. Three water regimes: HW-80%±5%FC, MW-60%±5%FC, LW-40%±5%FC; Four nutrient treatments CK, N, P, NP. P_{max} , maximum photosynthesis rates; AQY, apparent quantum yield; R_d , dark respiration rate; LCP, light compensation point; LSP, light saturation point; R^2 , decision coefficient

表2 水分与肥料处理及其交互作用对达乌里胡枝子光合-光响应曲线特征参数的影响

Table 2 Effects of water, fertilization and their interactions on the P_n -PAR curve parameters of *Lespedeza davurica*

变异来源	自由度	最大净光合速率	表观量子效率	暗呼吸速率	光补偿点
Source of variation	df	P_{max}	AQY	R_d	LCP
水分处理 Water treatment(WT)	2	2.205*	6.062**	14.293**	0.632
肥料处理 Fertilization treatment(FT)	3	10.786**	1.733*	2.537	4.189*
水分×肥料 WT×FT	6	7.706**	5.907**	9.194**	2.611*

注: * 和 ** 分别表示差异为显著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.01$)

Notes: * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively

正常情况下,植物的暗呼吸速率与净光合速率成正比^[26]。当植物受到环境胁迫时,植物暗呼吸随水分亏缺程度加大而降低^[27],本研究中,达乌里胡枝子的 R_d 随着水分胁迫程度的增加而逐渐降低,原因可能是达乌里胡枝子在重度干旱条件下能够通过减弱呼吸作用以减少对光合产物的消耗,以适应干旱土壤,这与韩刚^[28]对沙生灌木的研究结果相一致。另有研究指出,适当的养分供应可以提高植物的暗呼吸作用,从而促进其生长和生理活动^[29-30],这与本研究中,氮磷配施显著提高了达乌里胡枝子 HW 下的 R_d 的结果一致。

LSP 和 LCP 可以反映植物对光照条件的需求,分别体现植物对弱光和强光的利用能力^[3]。本研究中,达乌里胡枝子的 LCP 范围为 23~31 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这与典型阳性植物的 LCP (9~27 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 相符, LSP 范围为 1236~1613 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,高于典型阳性植物的 LSP (360~900 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),表明达乌里胡枝子光能利用范围较广,净光合作用有效时间较长^[31]; LCP 升高、LSP 降低导致植物对光环境适应性逐渐减弱^[10],因此 CK 和 N 处理下随着水分胁迫程度增加达乌里胡枝子光合作用受到抑制,这可能是达乌里胡枝子具有降低光能利用率以适应干旱逆境的生理策略。P 添加下中度和重度水分胁迫的 LCP 较 CK 处理相比显著降低,降幅分别为 22.83%, 13.45%,并具有较高的 LSP,这与李杨^[15]的研究结果相一致,可能的原因是磷肥添加提高了达乌里胡枝子对光能的广幅利用能力。

4 结论

直角双曲线修正模型比非直角双曲线模型能更好地拟合不同水肥条件下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线;拟合结果表明,充分供水下, NP 处理可

显著提高达乌里胡枝子的最大净光合速率(P_{max}),表观量子效率(AQY)与光饱和点(LSP);氮肥和磷肥配施有利于提高充分供水条件下达乌里胡枝子的光合能力,而单施磷肥可以改善其在水分胁迫条件下叶片光合作用,以及提高干旱胁迫下达乌里胡枝子对光能的广幅利用能力。

参考文献

- [1] 焦娟玉,尹春英,陈珂. 土壤水、氮供应对麻疯树幼苗光合特性的影响[J]. 植物生态学报,2011,35(1):91-99
- [2] 王颖,李晓彬,范阳阳,等. 不同水分处理对梨枣树花期光合特性影响研究[J]. 灌溉排水学报,2011,30(2):111-114
- [3] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报,2010,34(6):727-740
- [4] Sharp R E, Matthews M A, Boyer J S. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis light partially inhibits dark respiration [J]. Plant Physiology,1984,75(1):95-101
- [5] Rubio F C, Camacho F G, Sevilla J M, et al. A mechanistic model of photosynthesis in microalgae [J]. Biotechnology and Bioengineering,2003,81(4):459-473
- [6] Zonneveld C. Photoinhibition as affected by photoacclimation in phytoplankton: a model approach [J]. Journal of Theoretical Biology,1998,193(1):115-123
- [7] 陆佩玲,于强,罗毅,等. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J]. 中国农业气象,2001,22(2):13-15.
- [8] Luo Y Q, Hui D F, Cheng W X, et al. Canopy quantum yield in a mesocosm study [J]. Agricultural and Forest Meteorology,2000,100(1):35-48
- [9] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology [M]. London:Academic Press,1976,86-110
- [10] 王荣荣,夏江宝,杨吉华,等. 贝壳砂生境干旱胁迫下红柳叶片光合光响应模型比较[J]. 植物生态学报,2013,37(2):111-121
- [11] Ye Z P. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica,2007,45(4):637-640
- [12] 朱志诚. 陕北森林草原地带的植物群落类型 I. 疏林草原与灌木草原[J]. 中国草地学报,1982,2:1-8
- [13] 山仑,邓西平,康绍忠. 我国半干旱地区农业用水现状及发展

- 方向[J]. 水利学报, 2002, 33(9): 27-31
- [14] 张岁岐, 山仑, 薛青武. 氮磷营养对小麦水分关系的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 4(2): 147-151, 165
- [15] 李扬, 黄建辉. 库布齐沙漠中甘草对不同水分和养分供应的光合生理响应[J]. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1112-1124
- [16] 张立新, 李生秀. 长期水分胁迫下氮、钾对夏玉米叶片光合特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(1): 82-90
- [17] 李冬生, 陈进, 冯秋红, 等. 氮磷对牛蹄豆幼苗生长及光合特性的影响[J]. 林业资源管理, 2010(2): 89-93
- [18] 杜峰, 梁宗锁, 徐学选, 等. 陕北黄土丘陵区撂荒地群落生物量及植被土壤养分效应[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1673-1683
- [19] 赵祥, 侯志兵, 董宽虎, 等. 水分胁迫及复水对达乌里胡枝子酶促防御系统影响[J]. 草地学报, 2010, 18(2): 199-204, 211
- [20] 牛富荣, 徐炳成, 段东平, 等. 水肥条件对达乌里胡枝子叶绿素荧光参数的影响[J]. 草地学报, 2011, 19(4): 591-595, 606
- [21] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat[J]. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(2): 141-149
- [22] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用[J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326
- [23] 段东平, 徐炳成, 牛富荣, 等. 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[J]. 草业科学, 2012, 29(3): 422-428
- [24] 焦念元, 赵春, 宁堂原, 等. 玉米-花生间作对作物产量和光合作用光响应的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5): 981-985
- [25] 齐华, 白向历, 孙世贤, 等. 水分胁迫对玉米叶绿素荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2009, 24(3): 102-106
- [26] 孙金伟. 陆地植被暗呼吸的研究进展[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1739-1746
- [27] Crous K Y, Zaragoza-Castells J, Ellsworth D S, et al. Light inhibition of leaf respiration in field grown *Eucalyptus saligna* in whole tree chambers under elevated atmospheric CO₂ and summer drought[J]. Plant, Cell Environment, 2012, 35(5): 966-981
- [28] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性[J]. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026
- [29] 吴一群, 张丽娜, 郑丽敏, 等. 高磷对番茄幼苗光合作用的影响[J]. 热带作物学报, 2009, 30(6): 756-760
- [30] 周国兴, 张悦, 徐海军. 氮素对五味子幼苗光合作用的影响[J]. 国土与自然资源研究, 2010, 36(5): 83-85
- [31] 李博译. 植物生态生理学[M]. 第 5 版. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 78-80

(责任编辑 赵欢)