

施肥量对山地核桃光合与快速叶绿素 荧光特性的影响

孔 芬¹, 刘小勇^{1*}, 王港振², 张 坤¹

(1. 甘肃省农业科学院林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070; 2 甘肃农业大学, 甘肃 兰州 730070)

摘要: [目的] 为探讨不同施肥量对山地核桃生长量、光合特性、快速叶绿素荧光特性的影响, 筛选出适合山地核桃的最佳肥料用量, 为西北山地核桃优质高产提供理论依据。 [方法] 以 10 年生核桃品种“鲁光”为试验材料, 采用随机区组设计方法, 通过测定山地核桃生长量、光合日变化、响应曲线及快速叶绿素荧光等指标分析不同施肥量处理下核桃的光合特性。 [结果] 表明: 山地核桃净光合速率日变化呈双峰曲线; 随着施肥量的增加, 核桃树体生长量、叶绿素含量、光合参数升高, 但超过一定范围, 尤其在高光强下, 高施肥量会造成叶绿素含量、光合速率下降; CO_2 饱和浓度下的最大净光合速率 ($P_{\text{max}2}$) 比饱和光强下的 $P_{\text{max}1}$ 高, 表明强光下核桃光合速率在很大程度上受 CO_2 供应的限制; 中午高光下核桃的 OJIP 曲线变形为 OKJIP 曲线, 高施肥量的荧光诱导曲线中 K 点和 J 点明显高于其它处理, 说明高温对核桃叶片放氧复合体 (OEC) 和 PS II 反应中心造成了伤害。 [结论] 适宜的施肥量能提高核桃光合能力, 可以缓解高温及强光对核桃叶片的胁迫程度, 而过高的施肥量不利于核桃光合速率的提高; 在本试验条件下, 建议山地核桃的株施肥量为尿素 612.8 g、磷酸二铵 187.5 g、硫酸钾 230.77 g。

关键词: 核桃; 山地; 施肥量; 光合特性; 快速叶绿素荧光

中图分类号: S664.1

文献标识码: A

Effects of Fertilizer Dosage on Photosynthesis and Fast Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Juglans regia* in Mountainous Region

KONG Fen¹, LIU Xiao-yong¹, WANG Gang-zhen², ZHANG Kun¹

(1. Institute of Fruit and Floriculture Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, Gansu, China;

2. College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: [Objective] A field experiment was conducted to study the effects of fertilizer dosage on the biomass, photosynthetic characteristics as well as the fast chlorophyll fluorescence on walnut in mountainous region in order to select suitable fertilizer dosage and provide theoretical basis for high yield and good quality of walnut in Northwest mountainous region. [Method] Using ten-year-old walnut variety “Lu Guang” as materials, random sampling group design method was used in field experiments. The photosynthetic characteristics of walnut were analyzed by measuring the growth amount, photosynthetic diurnal variation, response curve and fast chlorophyll fluorescence. [Result] The daily variation of net photosynthetic rate of walnut in mountainous region presented a bimodal curve, within a certain range, the biomass, chlorophyll content, photosynthetic parameters increased with increasing fertilizer dosage. But high fertilizer dosage treatment lead to the chlorophyll content and photosynthetic rate decreased and lower than that of CK, especially under high photosynthetic active radiation. The maximum net photosynthetic rate

收稿日期: 2016-04-14

基金项目: 甘肃省农业科学院创新工程学科团队(2014GAAS04); 甘肃省农业科学院科技创新专项(2012GAAS11-2); 甘肃省基础研究创新群体(1506RJJA116); 甘肃省科技重大专项(1203NKDK019)

作者简介: 孔 芬, 女, 硕士, 从事园艺作物的栽培生理研究。 E-mail: kongfen917@163.com

* 通讯作者: 刘小勇, 男, 研究员, 从事果树营养与生理生态研究工作。 电话: 13893207638。 E-mail: liuxy6607@163.com

($P_{\text{max}2}$) of the walnut leaves under saturated intercellular CO_2 concentration was higher than that under saturated irradiance, indicating that the photosynthetic efficiency was limited to the great extent by CO_2 supply. The chlorophyll fluorescence OJIP curve of walnut was deformation to OKJIP curve under high temperature and strong light at noon. The K and J points of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics curve under high fertilizer dosage treatments were higher than other treatments, indicating that high temperature damaged the leaf oxygen evolving complex (OEC) and PS II reaction centers. [Conclusion] Appropriate fertilizer dosage can improve photosynthetic capacity and alleviate the stress come from high temperature and strong light on walnut, while excessive fertilizer dosage is unfavorable to raise photosynthetic rate of walnut. It is suggested that the fertilization dosage should be kept at 612.8 g urea, 187.5 g P_2O_5 , and 230.77g K_2O per plant in the condition similar to the experiment site.

Keywords: *Juglans regia*; mountainous region; fertilizer dosage; photosynthetic characteristics; fast chlorophyll fluorescence

合理施肥是提高核桃 (*Juglans regia* L.) 产量、改善其品质的有效途径之一。研究表明, 适量施用化肥可以提高核桃的生长发育, 增加叶片的营养含量, 提高光合作用^[1-2]。光合作用的强弱可以反映果树对环境变化的应对能力, 通过施肥提高核桃叶片的光合作用, 进而影响核桃的产量及品质^[3-4]。西北山地核桃管理粗放, 没有施肥量的参考标准, 有的不施肥, 有的大量施肥甚至超过了核桃本身生长发育所需要的量, 既不利于核桃树体生长发育, 也造成了环境污染。近年来, 关于肥料对核桃光合特性的影响, 学者们开展了一些研究^[5-6], 但多集中在不同肥料或形态上, 有关施肥量对山地核桃光合特性, 尤其是在快速叶绿素荧光特性影响方面的研究报道较少。本文针对西北山地核桃, 通过测定不同施肥量对核桃生长发育、叶片光合特性及高温下快速叶绿素荧光特性的变化, 研究核桃叶片对不同施肥量的光合响应特征及高温下快速叶绿素荧光参数的变化特征, 旨在了解山地核桃需肥特性, 通过合理施肥, 改善光合性能, 为西北地区生产优质高产核桃提供参考。

1 试验地概况

试验地设在甘肃省天水市清水县秦亭镇秦亭村核桃示范园 (34°44'829" N, 106°18'823" E), 海拔 1 800 m, 年平均气温 6℃, 年日照 2 116 h, 年平均降水量 600 mm, 无霜期 120 d。试验地为雨养农业区, 无灌溉条件, 土壤为沙壤土, 土层深厚、疏松。pH 值 8.36, 有机质 18.1 g·kg⁻¹, 全氮 1.14 g·kg⁻¹, 碱解氮 75 mg·kg⁻¹, 全磷 0.56 g·kg⁻¹, 有效磷 7.66 mg·kg⁻¹, 全钾 17 g·kg⁻¹, 有效钾 178 mg·kg⁻¹。

2 研究方法

2.1 试验材料及设计

试验于 2013 年 3 月至 2015 年 10 月进行, 试验材料为 10 年生“鲁光”核桃品种 (2003 年栽植), 株行距 5 m × 6 m。肥料选择尿素 (含 N ≥ 46.4%)、磷酸二铵 (N + P_2O_5 ≥ 64.0%)、硫酸钾 (K ≥ 52%), 设置 4 个处理, 3 种处理施肥量的 N: P_2O_5 : K_2O 均为 3: 1: 1.5, 对照为不施肥, 试验设置及每株施肥量见表 1。试验采用随机区组设计, 重复 3 次, 共 12 个小区, 每小区 5 株核桃树, 小区面积 150 m²。肥料分 3 个阶段以放射沟方式土施, 即春季萌芽前施 40%, 果实膨大期施 40%, 采后期施 20%, 每年施肥沟的位置随着树冠的扩大而外移, 其他统一管理。

表 1 试验处理及施肥量

处理	尿素/(g·株 ⁻¹)	磷酸二铵/(g·株 ⁻¹)	硫酸钾/(g·株 ⁻¹)
T1	306.4	93.75	126.00
T2	612.8	187.50	230.77
T3	1 225.6	375.00	462.00
CK	0.0	0.00	0.00

2.2 指标测定

2.2.1 树体生长量及叶片叶绿素测定 在新梢停止生长期随机选取树冠中层的 10 个生长良好的新梢, 用游标卡尺和卷尺测量其长度、粗度及干周, 百叶干质量采用烘干法。叶绿素测定于每年 6 月中旬摘取成熟叶片 (顶叶下第 1 对叶), 用冰壶带回实验室, 参考 Arnon^[7] 的方法, 计算叶绿素含量, 重复 3 次, 取平均值。

2.2.2 光合指标及快速叶绿素荧光测定 采用 Li-6400 便携式光合仪, 于每年 (2013—2015) 6 月中旬晴天, 选择生长良好且无病虫害的植株, 取树冠中上

部枝条的外围成熟叶片(顶叶下第1对叶)进行测定,每处理各选3株,每株选定3片,取平均值。测定时保持叶片自然着生角度和方向不变。日变化测定从上午7:00到下午18:00,每1h测1次;光响应曲线测定在上午9:00—11:30利用系统自动光曲线程序,控制参比室的CO₂浓度为400 μmol·m⁻¹,诱导光强设定为1 800 μmol·m⁻²·s⁻¹,诱导30 min。光强设定17个梯度,依次为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、500、400、300、200、150、100、80、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹。CO₂响应曲线测定时光照强度设为光响应曲线计算得出的饱和光强,CO₂设14个浓度,分别为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、80、50 μmol·mol⁻¹。

叶绿素快相荧光动力学曲线及其参数采用连续激发式荧光仪(Handy PEA, Hansatech, 英国)进行测定。于12:30—14:00,将测定光合的叶片暗适应30 min,在3 000 μmol·m⁻²·s⁻¹饱和红闪光照射2 s下,以10 μs的间隔记录荧光信号,荧光信号的记录时程为1 s,每处理测定9个重复。

表2 施肥量对核桃生长量及叶片叶绿素含量的影响

处理	新梢长度/cm	新梢粗度/cm	干周长/cm	百叶干质量/g	叶绿素 a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a+b/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b
T1	40.76 ± 8.98Aab	11.47 ± 0.86Aab	43.40 ± 4.45Aab	25.30 ± 0.50Aa	2.18 ± 0.14ABb	0.72 ± 0.05ABa	2.90 ± 0.19ABb	3.01 ± 0.06ABbc
T2	42.52 ± 8.39Aa	11.92 ± 1.32Aa	45.18 ± 4.23Aa	25.59 ± 0.55Aa	2.26 ± 0.15Aa	0.77 ± 0.10Aa	3.04 ± 0.24Aa	2.94 ± 0.17Bc
T3	39.33 ± 9.68Aab	11.13 ± 1.20Aab	42.17 ± 5.78Aab	24.60 ± 0.46Bb	2.07 ± 0.08Bc	0.63 ± 0.04Cb	2.70 ± 0.13Cc	3.31 ± 0.07Aa
CK	35.57 ± 8.48 Ab	10.62 ± 0.89Ab	40.24 ± 1.89Ab	23.07 ± 0.56Cc	2.08 ± 0.10Bc	0.66 ± 0.07Bcb	2.74 ± 0.17BCc	3.19 ± 0.19ABab

注:表中同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$),不同大写字母表示差异极显著($p < 0.01$),下同。

3.2 不同施肥量对核桃光合特性的影响

3.2.1 净光合速率的日变化 从图1 A看出:不同施肥量处理下核桃叶片的净光合速率(P_n)日变化趋势相近,均呈不对称双峰曲线,上午7:00—11:00时,光合速率急剧上升,T1和T3在11:00达到第1个峰值,分别为20.65、18.39 μmol·m⁻²·s⁻¹;T2和CK则在12:00达到第1个峰值,分别为21.81、20.10 μmol·m⁻²·s⁻¹;中午 P_n 呈下降趋势,T1和T2在15:00时出现谷值,T3与CK则在16:00时出现谷值,

2.2.3 试验数据处理 试验数据采用 Excel 2003 进行作图,SPSS16.0、DPS13.01 软件进行统计比较、相关分析,用 Photosyn Assistant 软件计算光与 CO₂ 响应参数。

3 结果与分析

3.1 不同施肥量对核桃树体生长量和叶绿素含量的影响

由表2看出:3个施肥量处理下核桃新梢长度、粗度、干周长均比CK高,T2处理核桃的新梢长度、粗度及干周长显著增加,分别是对照的1.20、1.12、1.12倍。T1、T2处理的百叶干质量较高,CK的最低,T1与T2处理的百叶干质量差异不显著,但与T3、CK的差异极显著。随着施肥量的增加,叶绿素a、b含量及叶绿素总量呈先增加后减少的趋势,T2处理的最大,分别为2.26、0.77、3.04 mg·g⁻¹,分别比对照高8.7%、16.7%、10.9%,表明施肥有利于提高核桃叶片叶绿素的含量,T3处理的叶绿素a、b和叶绿素a+b与CK差异不显著,反而略低于CK。

呈现了短暂的光合“午休”现象,随后 P_n 又呈回升态势,到16:00时T1和T2出现第2峰值(14.79、14.46 μmol·m⁻²·s⁻¹),T3和CK则在17:00时达到第2峰值(9.83、8.91 μmol·m⁻²·s⁻¹),随后迅速下降趋于稳定。T1、T2处理的2次峰值明显高于T3和CK,在光合作用较强的10:30至16:00期间,处理间 P_n 值的大小排序为T2>T1>CK>T3。可见,中低肥量处理的净光合速率更高,高肥量处理的并没有更高的光合速率,反而低于对照。

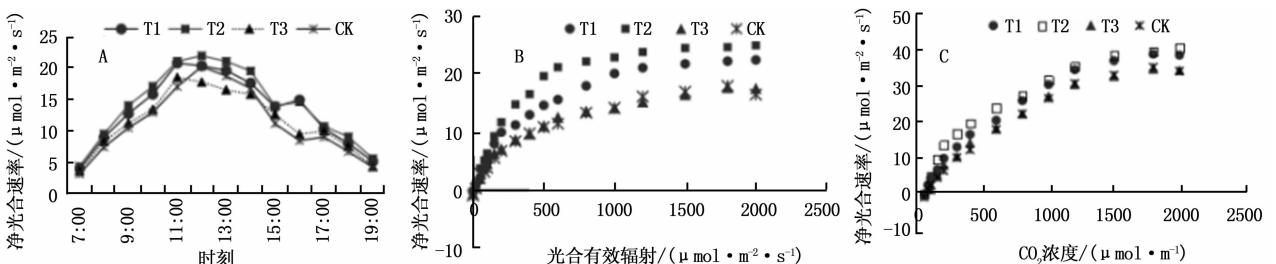


图1 不同施肥量处理下核桃叶片净光合速率(P_n)日变化(A)、光响应曲线(B)和CO₂响应曲线(C)

3.2.2 光响应曲线 由图 1 B 可知:4 个处理的光响应曲线趋势基本一致, P_n 起初随着光合有效辐射 (PAR) 的增加呈近似线性增加,而后逐渐变缓, PAR 在 $0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,施肥处理和对照差别不大;但 PAR 越强,处理间的 P_n 差值越大, PAR 在 $2\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以内,除 T3 和 CK 稍有下降外,T1、T2 均未达到完全饱和,说明核桃的潜在光合能力很大。在接近光饱和时,T2 处理的 P_n 值最高,T3 最低,分别为 24.73 、 $17.53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 在较高 PAR 下,T1 与 T2 仍能保持较高的光合速率,

表明合适的施肥量能减缓光抑制程度,使核桃叶片强光下保持较高的光合活性与光能利用率。

由表 3 可知:光响应中的最大净光合速率 ($P_{n\text{max1}}$) T2 的最大,其次为 T1,T3 的最小,说明 T1、T2 对山地高光强环境适应能力较强;核桃光合作用的光补偿点 (LCP) 为 $56.27 \sim 66.82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,T2 最高,CK 最低;光饱和点 (LSP) 为 $1\ 696 \sim 2\ 022 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,其中,T2 最高,T1 次之,T3 最低,处理间差异极显著;T2 处理的表观量子效率 (AQY) 和暗呼吸速率 (Rd) 值最高,CK 的最低。

表 3 不同施肥量处理下核桃叶片光与 CO_2 响应特征参数

处理	AQY	Rd	$P_{n\text{max1}}$			$P_{n\text{max2}}$	CE		
			$(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$				$(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$		
T1	0.058 ± 0.005	1.01 ± 0.19	22.56 ± 0.62	$1\ 915 \pm 13.01$	65.57 ± 1.06	38.6 ± 0.26	0.12 ± 0.048	$1\ 832 \pm 10.06$	61.07 ± 1.32
	ABa	Aab	Bb	Bb	Aa	Bb	Aa	Bb	Aa
T2	0.065 ± 0.003	1.29 ± 0.04	24.66 ± 0.15	$2\ 022 \pm 6.03$	66.82 ± 1.08	40.15 ± 0.22	0.11 ± 0.02	$2\ 007 \pm 9.29$	62.36 ± 1.79
	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa
T3	0.050 ± 0.002	0.98 ± 0.27	17.29 ± 0.22	$1\ 696 \pm 6.68$	58.15 ± 2.29	34.56 ± 0.23	0.072 ± 0.006	$1\ 785 \pm 19.46$	52.65 ± 2.32
	BCb	Aab	Cc	Cd	Bb	Cc	Aa	Cc	Bb
CK	0.045 ± 0.004	0.89 ± 0.04	17.4 ± 0.33	$1\ 714 \pm 4.72$	56.27 ± 0.85	34.75 ± 0.34	0.076 ± 0.003	$1\ 802 \pm 10.15$	59.47 ± 0.61
	Cb	Ab	Cc	Cc	Bb	Cc	Aa	Bc	Aa

注: $P_{n\text{max1}}$ 指光响应中的最大净光合速率, $P_{n\text{max2}}$ 指 CO_2 响应曲线中的最大净光合速率。

3.2.3 CO_2 响应曲线 由图 1 C 看出:4 个处理的 P_n 均随着 CO_2 浓度的升高逐渐升高直至趋于稳定,说明 CO_2 浓度的升高有利于核桃叶片 P_n 的提高, CO_2 浓度在 $0 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 内各处理间差别不大,随着 CO_2 浓度的升高, P_n 差异明显,除 T2 外,3 个处理在 $1\ 800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右达到最高值,而后 P_n 随 CO_2 浓度的增加有所下降,即发生了 CO_2 饱和和抑制现象;T2 处理在 CO_2 浓度达到 $2\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时还继续升高,没有发生明显的 CO_2 饱和和抑制现象,说明肥料用量太多或不足都会造成核桃叶片在高 CO_2 浓度下发生光抑制现象,不利于核桃叶片 P_n 的提高。在相同 CO_2 浓度条件下,4 个处理叶片的 P_n 大小为 $T2 > T1 > CK > T3$ 。在低 CO_2 浓度下,T3 的 P_n 比对照的高;但在高 CO_2 浓度下,T3 的 P_n 比对照的低,说明施肥量过大反而会降低光合速率。

的 CE 最高,T3 处理的 CE 、 $P_{n\text{max2}}$ 略低于 CK;不同施肥量处理下, CO_2 饱和点 (CSP) 差异显著,其中,T2 的 CSP 最高 ($2\ 007 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$),T1、CK 均在 $1\ 800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右,表明山地核桃叶片在较高 CO_2 浓度下能维持较高的 P_n ,保持较高的光合活性;核桃叶片的 CO_2 补偿点 (CCP) 在 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右,T3 的最低。

3.3 不同施肥量对核桃叶片快速叶绿素荧光特性的影响

从表 4 看出:T3 的初始荧光 (F_o) 最高,T2 的最低,T3 与其他处理差异极显著;T2 的最大荧光强度 (F_m) 显著提高,分别比 T3、CK 高出 19.7% 、 14.2% ,各处理间 F_m 差异极显著。T2 和 T1 的 PSII 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 在 0.82 左右,T3 最低,且与其他处理差异显著。T3 的 ψ_o 极显著低于 T1 和 T2;以吸收光能为基础的性能指数 (PI_{abs}) T2 极显著高于其他处理。

由表 3 可知: CO_2 响应曲线中的最大净光合速率 ($P_{n\text{max2}}$) T2 的最高,且与其他处理差异极显著;T1

表 4 不同施肥量处理下叶片荧光参数比较

处理	F_o	F_m	F_v/F_m	PI_{abs}	ψ_o
T1	329 ± 13.3	$1\ 723 \pm 10.3$	0.814 ± 0.007	2.88 ± 0.005	0.550 ± 0.01
T2	307 ± 9.8	$1\ 863 \pm 5.2$	0.836 ± 0.008	7.68 ± 0.008	0.657 ± 0.02
T3	379 ± 9.3	$1\ 556 \pm 5.5$	0.749 ± 0.006	1.46 ± 0.001	0.510 ± 0.01
CK	346 ± 11.0	$1\ 631 \pm 3.6$	0.793 ± 0.009	2.74 ± 0.003	0.535 ± 0.02

注: F_o 为初始荧光, F_m 为最大荧光强度, F_v/F_m 为 PSII 最大光化学量子产量, PI_{abs} 为以吸收光能为基础的性能指数, ψ_o 为反应中心捕获的激子将电子传递到电子传递链中下游的其它电子受体的概率。

由图2看出:高温强光下,核桃叶片的OJIP曲线变形为OKJIP曲线,即在曲线中出现明显的拐点K。起初各处理间差异不大,在K点以后明显分开,T3、CK在K点与J点明显高于其他处理,说明在高温下,T3、CK处理的放氧复合体OEC受到一定程度的伤害。CK、T3到达最大荧光所需的时间缩短,高温胁迫显著增加了 F_o 值,说明受到的高温胁迫大于其它处理。可见,合适的施肥量可缓解高温胁迫对核桃叶片叶绿素荧光的影响。

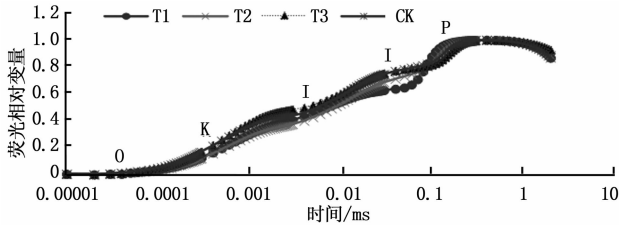


图2 不同施肥量处理对核桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

4 讨论

4.1 光合能力

叶绿素是叶片光合作用的基础,能反映植物光合能力和生长发育的状况^[8],营养、环境、温度等因素都可以影响叶片叶绿素的生成^[9]。本试验中,T1、T2的叶绿素a、b、a+b均比CK高,说明施肥处理可调控叶绿素的含量,进而提高植物的光合能力,但T3处理的叶绿素b和总量低于CK,说明施肥过量造成叶绿素含量降低,进而影响核桃的光合能力及对外界环境的适应能力。光合日变化可以作为分析环境因子对植物生长发育及生理代谢的影响指标,不同种类、不同品种、同一品种不同环境下的光合特性都存在明显差异^[10]。本试验中,核桃日变化呈不规则双峰曲线,有“光合午休”现象,这与前人在早实核桃上的研究结果一致,但峰值出现的时间比前人研究的推迟1~2 h^[11-13],可能是由于本试验地海拔高(1 800 m)造成的。本试验中,T2的 P_n 日变化高于其他3个处理,表现出较强的光合能力,上午T3处理 P_n 大于CK,但在中午高温强光下低于其他3个处理,可能是由于高温强光下,合适的施肥量处理缓解了强光和高温的胁迫,而过量施肥造成光合能力降低。这与程杰山等^[14]在葡萄上的研究结果一致。光响应曲线反映植物光合生理特性的差异及其对不同生长光强的适应潜力^[15]。本试验中,T2的 P_n 一直高于其他3个处理,表现出很强的光合能

力,而T3与CK差异不大,说明过量施肥并没有提高光合能力。

光响应参数可以反映出植物在逆境条件下光能利用率及光合潜能的情况^[16]。本试验中,核桃的LCP较低,LSP高,且在0~2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射范围内未达到最大净光合速率,表明山地核桃具有较强的耐高光强能力,这有利于适应高温与强光的山旱地环境;但在高光强下,T3处理反而低于CK,说明过高施肥量并不利于核桃叶净光合速率的提高,适宜的施肥量才是提高净光合速率,减缓后期净光合速率下降的关键,这与王晓乐等^[17]的研究结果一致。 CO_2 饱和点时的最大净光合速率反映了植物的光合能力,CE反应植物在较低 CO_2 浓度下的光合速率^[18-19]。本试验中,T2的CSP、CCP值最高,T1次之,其中,T2的CSP超过了2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1}$,T3的 CO_2 响应参数较低且低于CK,可能是过多的肥量造成了胁迫,降低了对 CO_2 的同化能力与利用效率,说明合适的施肥量能提高光合能力,减轻高温和强光对叶片的伤害,有利于保护光合机构并维持较高的光合速率,而过量施肥有害无益。从光合速率对光和 CO_2 响应曲线看,核桃叶在 CO_2 饱和浓度下的 $P_{\text{max}2}$ 比光饱和下的 $P_{\text{max}1}$ 高,这说明强光下(接近或超过光饱和点),核桃 P_n 的增加主要受 CO_2 供应的限制。

4.2 快速叶绿素荧光特性

植物叶绿素荧光和光合作用的原初反应之间存在着密切关系,它显示了反应中心及供体侧和受体侧所处的氧化还原状态,环境因素对光合作用的影响可通过叶绿素荧光动力学反映出来^[20-21],逆境胁迫、营养缺失等都可直接或间接地影响植物光系统性能,尤其是对PS II造成的影响^[22-23]。本试验中,随着施肥量增加, F_o 先减小后增加,而T3处理显著增高,与其他处理差异极显著,这可能是高温强光下,施肥量过多造成核桃叶片PS II反应中心出现可逆性失活或出现不易逆转的破坏,也可能是核桃叶片类囊体膜受到损害。植物在逆境条件下,容易发生或加重光抑制,光抑制时, F_v/F_m 明显下降^[24]。本试验中,随着施肥量增加, F_m 呈先上升后下降的趋势,处理间差异极显著,T2和T1处理的 F_v/F_m 在0.82左右,T3的最低,且与其他处理间差异显著,合理的施肥量可以在一定程度上保护光合机构并提高光合能力,而T3由于超出施肥量适宜值不仅没有缓解高温胁迫,反而加重了光抑制。

典型的快速荧光动力学曲线在荧光上升阶段有 O、J、I、P 相,本试验中核桃叶片在高温下 OJIP 曲线变形为 OKJIP 曲线,即在曲线中出现明显的拐点 K。研究表明,叶绿素荧光快速诱导曲线中 K 点的出现是 OEC 受伤害的标志,K 点的相对可变荧光代表 OEC 被破坏的程度^[25]。本试验中,CK、T3 最先出现 K 点,且值高于 T1 和 T2,说明 T3、CK 处理的 OEC 受到了一定程度的伤害,即光合电子传递链中 PS II 反应中心的供体侧受到了影响,而且 CK、T3 到达最大荧光所需时间缩短,说明 OEC 受破坏程度大于其它处理。可见,合适的施肥量可缓解高温胁迫对核桃树叶片光系统的破坏程度。

5 结论

在一定范围内,增加施肥量能提高山地核桃的光合能力,减缓高温和强光的胁迫,但超过一定范围再增加施肥量会造成核桃光合能力降低,不利于核桃生长。建议西北山地核桃的株施肥量为,尿素 612.8 g、磷酸二铵 187.5 g、硫酸钾 230.77 g。

参考文献:

- [1] 梁 智,邹耀湘,张计峰,新疆新疆核桃树氮磷钾肥料效应试验研究[J]. 新疆农业科学,2010,47(5):958-963.
- [2] 杜 研,杨文忠,孙林琦,等. 不同施肥处理对核桃叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2015,50(4):97-102.
- [3] 兰彦平,李雪英. 核桃光合特性与座果率关系的研究[J]. 山西农业大学学报:自然科学版,1998,18(1):39-41.
- [4] 朱 超,冀爱青,宁婵娟,等. 氮素形态对早实核桃叶片光合特性和果实品质的影响[J]. 河南农业大学学报,2012,46(5):526-529.
- [5] 张翠萍,孟 平,张劲松,等. 间作绿豆对核桃苗光合特性及根系导水力的作用[J]. 林业科学研究,2016,29(1):110-116.
- [6] 陈加利,姜 喜,张 宏,等. 不同水肥处理对核桃光合特性和产量的影响[J]. 新疆农业科学,2015,52(11):2043-2050.
- [7] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiol*,1949(24):1-15.
- [8] 许大全,张玉忠,张荣铄,等. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯,1992,28(4):237-243.
- [9] 蒋艾平,刘 军,姜景民. 檫木叶片秋季衰老时叶色、色素和营养

- 元素的关系[J]. 林业科学研究,2016,29(3):362-368.
- [10] 孔 芬,刘小勇,陶 俊,3 个芍药品种光合特性比较[J]. 甘肃农业科技,2015(6):41-46.
- [11] 张志华,高 仪,王文江,等. 核桃光合特性的研究[J]. 园艺学报,1993,20(4):319-323.
- [12] 贺 奇,王 贵,常月梅,等. 早实核桃光合特性的初步研究[J]. 山西农业大学学报,2010,30(3):197-200.
- [13] 辛洪河,杨俊明,曹书敏,等. 早实核桃田间光合荧光特性的研究[J]. 经济林研究,2011,29(2):72-77.
- [14] 程杰山,蒋爱丽,奚晓军,等. 施肥量对藤稔葡萄生理生化指标和光合作用的影响[J]. 中国南方果树,2014,43(4):117-121.
- [15] 韦兰英,曾丹娟,张建亮,等. 岩溶石漠化区四种牧草植物光合生理适应性特征[J]. 草业学报,2010,19(3):212-219.
- [16] Zhang G C, Xia J B, Shao H B, *et al.* Grading woodland soil water productivity and soil bioavailability in the semi-arid Loess Plateau of China [J]. *Clean-Soil, Air, Water*,2012,40:148-153.
- [17] 王晓乐,张 楠,张保军,等. 播种方式和施肥量对西农 979 冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 西北农业学报,2014,23(4):16-21.
- [18] 周小玲,田大伦,张旭东,等. 不同 CO₂ 浓度对 4 个椴木品系光合特性的影响[J]. 林业科学研究,2007,20(5):710-716.
- [19] Morse S R, Bazzaz F A. Elevated CO₂ and temperature alter recruitment and size hierarchies in C3 and C4 annuals [J]. *Ecology*,1994,75:966-975.
- [20] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics [J]. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology*,1991,42:313-349.
- [21] 褚建民,孟 平,张劲松,等. 土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究,2008,21(3):295-300.
- [22] 施 征,史胜青,肖文发,等. 脱水胁迫对梭梭和胡杨苗叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究,2008,21(4):566-570.
- [23] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem II complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves [J]. *Photosynthetica*,2003,41(2):267-271.
- [24] Zhu Z J, Gerandas J, Bendixen R, *et al.* Different tolerance to light stress in NO⁻³ and NH⁺⁴ grown *Phaseolus vulgaris* L. [J]. *Plant Biol*,2000,2(5):558-570.
- [25] 黄秋娟,赵 顺,刘春梅,等. 遮荫处理对铁尾矿基质臭柏实生苗快速叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学,2015,51(6):17-26.

(责任编辑:徐玉秀)