

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150281

不同氮素水平对濒危植物黄檗幼苗光合荧光特性的影响

周志强¹ 彭英丽¹ 孙铭隆¹ 张玉红¹ 刘 彤²

(1 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室 2 东北林业大学生态研究中心)

摘要:为了探讨不同氮素水平对黄檗幼苗光合作用的影响,采用液体培养的方法,研究了4种不同的氮素(以NH₄NO₃计)水平下黄檗幼苗叶绿素含量以及光合和荧光特性的差异。结果显示:随着氮浓度的增加,叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和总叶绿素含量都是先升高后降低,都在N8(4 mmol/L的NH₄NO₃)时达到最大值,其次是N16(8 mmol/L的NH₄NO₃)、N4(2 mmol/L的NH₄NO₃)和N1(0.5 mmol/L的NH₄NO₃),而叶绿素a/b在N4时最大。N4、N8和N16处理条件下黄檗幼苗的光响应曲线变化趋势基本一致,其净光合速率(P_n)都随光合有效辐射(PAR)的增加而迅速增大,之后增速明显下降,最后呈平缓的变化趋势,N8的最大净光合速率(P_{nmax})最高,其次是N16,最后是N4;N1的光响应曲线则略有不同,其 P_n 值达到最大值之后却随PAR的增加而逐渐下降,且N1的 P_{nmax} 值最低。N8条件下的光饱和点、气孔导度都最高,表观量子效率和胞间二氧化碳浓度较高且光补偿点和暗呼吸速率较低。随着氮浓度的增加,最大荧光、可变荧光、光化学猝灭系数、光系统Ⅱ原初光能转换效率、PSⅡ量子效率和表观电子传递速率值都是先升高后降低,在N8时达到最大值,且在N1时最低,初始荧光和非光化学猝灭系数值则是N4最高。结果表明,适当增加供氮水平可以显著提高黄檗幼苗的光合能力,但过高的氮素供给反而不利于幼苗生长,N8条件最适合幼苗生长。

关键词:氮素条件;黄檗幼苗;叶绿素含量;光合作用;叶绿素荧光

中图分类号:S718.43;S792.31 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2015)12-0017-07

ZHOU Zhi-qiang¹; PENG Ying-li¹; SUN Ming-long¹; ZHANG Yu-hong¹; LIU Tong². **Effects of nitrogen levels on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of endangered plant *Phellodendron amurense*.** *Journal of Beijing Forestry University* (2015)37(12) 17-23 [Ch, 30 ref.]

1 Key Laboratory of Forestry Plant Ecology of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang, 150040, P. R. China;

2 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang, 150040, P. R. China.

To investigate the photosynthetic responses of *Phellodendron amurense* to nitrogen levels, we detected the photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence of liquid-cultured seedlings under four nitrogen (NH₄NO₃) levels, which are 1 mmol/L (N1), 4 mmol/L (N4), 8 mmol/L (N8), and 16 mmol/L (N16). The results showed that the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoid, and total chlorophyll increased initially, and then decreased with the increasing nitrogen supply. They reached the maximum under N8 (4 mmol/L NH₄NO₃), followed by that under N16 (8 mmol/L NH₄NO₃), N4 (2 mmol/L NH₄NO₃) and N1 (0.5 mmol/L NH₄NO₃). The chlorophyll a/b reached the maximum under N4. The light response curves of photosynthesis were consistent under N4, N8 and N16, while the net photosynthetic rate (P_n) increased rapidly, then slowed down significantly, and finally presented gentle changes when photosynthetically active radiation (PAR) was enhanced gradually. The maximum net

收稿日期: 2015-07-26 修回日期: 2015-09-26
基金项目: 林业行业科研专项(201104066)、黑龙江省博士后科研启动金(LBH-Q13011)。
第一作者: 周志强,教授,博士生导师。主要研究方向:植物生态学。Email:uwezhou@126.com 地址:150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路26号东北林业大学332信箱。
责任作者: 张玉红,博士,副教授。主要研究方向:药用植物生理生态学。Email:pzhangyh@126.com 地址:同上。刘彤,博士,教授。主要研究方向:森林生态学。Email:frauliu@126.com 地址:150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路26号东北林业大学生态研究中心。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

photosynthetic rate (P_{max}) under N8 condition was the highest, and P_{max} under N16 and N4 were lower. However, the light response curve under N1 was slightly different with others. After reaching the peak, P_n gradually decreased with the increase of PAR, and P_{max} under N1 was the lowest. Under N8, the light saturation point (LSP) and the stomatal conductance (G_s) were the highest, the apparent quantum yield (AQY) and the intercellular CO_2 concentration (C_i) were relatively higher, while the light compensation point (LCP) and the dark respiration rate (R_d) were relatively lower. With the increase of nitrogen concentration, the maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), photochemical quenching coefficient (qP), original light energy conversion efficiency of optical system II (F_v/F_m), PS II quantum efficiency ($\Phi_{\text{PS II}}$), and the electron transport rate (ETR) all increased first and then decreased, and reached the maximum under N8 and the minimum under N1. The initial fluorescence (F_o) and the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) under N4 were the highest ones. All these results indicate that increase of nitrogen supply can significantly enhance the photosynthetic capability of *P. amurense* seedlings, but excessive nitrogen is not conducive to seedling growth, and N8 is the optimal condition for seedling growth.

Key words nitrogen condition; *Phellodendron amurense* seedling; chlorophyll content; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

氮素是所有植物正常生长发育所必需的大量营养元素,一般在植物体内的含量为 0.3% ~ 5.0%,它是植物体内氨基酸和蛋白质的构成成分,也是植物进行光合作用起决定作用的叶绿素的组成部分,对植物生长起着非常重要的作用。植物叶片大部分的氮素都存在于叶绿体中,主要被用于光捕获、电子传递和碳同化等相关蛋白及酶的合成,是影响植物光合生理特性的重要营养因子^[1]。在长期的进化过程中植物已经形成了一些适应不良氮环境的方法,以保障其光合作用和生理代谢过程的正常进行,但不同种类植物对氮的适应范围不同,同种植物在不同的生长发育阶段对氮的需求也不同。许多研究表明,植物的氮含量与其净光合速率有着很强的相关性,然而,这些研究工作多集中于农作物与经济作物^[2-5],关于供氮水平与造林树种光合作用关系的研究相对较少^[6]。

黄檗 (*Phellodendron amurense*) 又称黄菠萝、黄柏等,是芸香科 (Rutaceae) 黄檗属落叶乔木,属于中国特有种,是东北阔叶红松林的重要伴生树种。主要分布于中国黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北等省,是中国名贵中药材关黄柏的药源植物^[7],也是东北地区的珍贵用材树种,又是东北园林绿化常用树种^[8-9]。由于黄檗的巨大市场价值,从 20 世纪 80 年代开始,野生黄檗遭到了掠夺式的开发利用,加之其长期进化过程中形成的不利于自身繁殖的遗传因素(种子具有深休眠特性和无性繁殖困难),从而导致野生资源急剧减少,1989 年出版的《中国珍稀濒危植物》^[10] 和 1990 年出版的《中国植物红皮书》^[11] 都把黄檗列入其中。到目前为止,对黄檗的研究主

要集中在其人工培育和有效成分的提取及资源生态等方面^[12-16]。本试验通过研究不同氮素条件下黄檗幼苗的光合和荧光特性,明确幼苗的最适氮素条件,为黄檗幼苗对环境响应与适应机理方面的研究提供参考,同时为黄檗苗木的高效培育提供依据和支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

黄檗幼苗在光照培养室中进行,温度在 18 ~ 25 °C,每日光照时间 12 h。将低温层积处理的黄檗种子经过消毒后播种于培养基,当幼苗长到两片真叶时,选取均匀一致的黄檗幼苗移植到长 35 cm、宽 25 cm、高 14 cm 的塑料盆中液体培养,每盆 20 株,上覆具孔泡沫板用于黄檗幼苗的固定。幼苗先以自来水培养 2 d,再以 1/2 强度的完全营养液培养 7 d,然后再完全营养液培养 7 d,使幼苗生长健壮,最后进行 4 种不同氮素浓度的培养处理。

完全营养液主要按文献[17]的方法配制,但略加修改: NH_4NO_3 4 mmol/L、 KH_2PO_4 1 mmol/L、KCl 1 mmol/L、 $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 1 mmol/L、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.6 mmol/L、 $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 0.02 mmol/L、 $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 6 $\mu\text{mol/L}$ 、 H_3BO_3 0.016 mmol/L、 ZnCl_2 0.3 $\mu\text{mol/L}$ 、 $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0.3 $\mu\text{mol/L}$ 、 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0.3 $\mu\text{mol/L}$ 。在完全营养液基础上,通过改变 NH_4NO_3 的浓度配制出 4 个氮浓度水平:1、4、8 和 16 mmol/L(分别标记为 N1、N4、N8 和 N16)。每个处理设 3 次重复,营养液 3 d 更换 1 次,全天用泵通气,每天用 0.1 mmol/L 的 KOH 和 HCl 将营养液 pH 值调至 6.0 左

右,并及时补充已配制好相应浓度的营养液。在不同氮素浓度处理 1 个月后测定不同处理幼苗生长状况和各项生理参数。

1.2 测定方法

1.2.1 叶绿素含量测定

叶绿素含量采用分光光度法^[18]进行测定。

1.2.2 光合荧光参数测定

在天气晴好无风的条件下,选择从上往下数第 3 片完全展开的功能叶片于 8:00—11:00 进行光合参数测定。采用 Li-6400 型便携式光合作用测定仪测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)等光合指标,每个处理重复 3 次。光合有效辐射(PAR)强度从高到低设定为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、200、100、50 和 0 $\mu\text{mol}(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 共 10 个。利用 4 种处理条件下幼苗的净光合速率,绘制 P_n -PPFD(光量子通量密度)响应曲线。运用直角双曲线修正模型结合 SPSS 软件的非线性回归计算光饱和时的最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)以及暗呼吸速率(R_d),用直线回归求得 P_n -PPFD 响应曲线的初始斜率即为表观量子效率(AQY)。

叶绿素荧光参数的测定与光合速率的测定同步进行。采用便携式脉冲调制荧光仪(FMS-2,英国 Hansatch 公司)参照 Hu 等^[19]方法测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、非光化学猝灭系数(NPQ)、光化学猝灭系数(qP)、光系统 II 原初光能转换效率(F_v/F_m)、PS II 量子效率($\Phi\text{PS II}$)、表观电子传递速率(ETR)等,每个处理重复 3 次。

1.2.3 数据分析方法

运用 Excel 和 SPSS 软件对试验数据进行统计分析,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异。

2 结果与分析

2.1 不同氮素条件下黄檗幼苗叶绿素含量的变化

从表 1 中可以看出,4 种不同氮浓度处理条件下黄檗幼苗叶片叶绿素 a 含量具有明显的差异。N8 幼苗叶片的叶绿素 a 含量最高,分别比 N1、N4 和 N16 条件下的高 54.9%、19.8% 和 13.5%;与 N1 差异极显著($P < 0.01$),与 N4 差异显著($P < 0.05$),与 N16 差异不显著($P > 0.05$)。4 种不同氮浓度处理条件下黄檗幼苗叶片叶绿素 b 含量也有差异,N8 条件下的叶绿素 b 含量最高,分别比 N1、N4 和 N16 条件下的高 50%、21.7% 和 9.3%。与 N1 差异极显著($P < 0.01$),与 N4 和 N16 差异不显著($P > 0.05$)。

不同处理条件下的类胡萝卜素含量也都有明显的差异,N8 条件下的类胡萝卜素含量最高,分别比 N1、N4 和 N16 条件下的高 113.8%、47.6% 和 35.5%,而且都达到了极显著水平($P < 0.01$)。N4 与 N16 相比,后者类胡萝卜素含量略高,差异不显著($P > 0.05$),但它们与 N1 相比,差异都达到了极显著水平($P < 0.01$)。

幼苗总叶绿素含量的变化情况与叶绿素 a 基本相同,N8 含量最高,依次是 N16、N4 和 N1。各处理之间的差异性显著,情况也与叶绿素 a 相同。叶绿素 a/b 中 N4 的值最高,然后依次是 N8、N1、N16,但各处理之间的差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 不同氮素条件对黄檗幼苗光响应曲线的影响

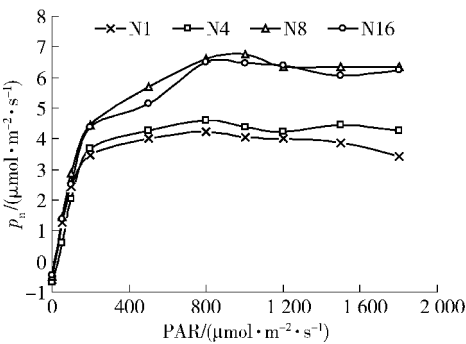
从图 1 可以看出 N4、N8 和 N16 三种处理条件下黄檗幼苗的光响应曲线变化趋势基本一致,其 P_n 值都是在 $\text{PAR} < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时随 PAR 的增加而迅速增大,之后增速明显下降,在达到各自的最大净光合速率之后呈平缓的变化趋势。其中 N8 的 $P_{n\text{max}}$ 值最高,其次是 N16,最后是 N4;但 N8 和 N16 之间差异不显著($P > 0.05$),二者都与 N4 差异极显

表 1 不同氮素条件下黄檗幼苗光合色素含量

Tab.1 Photosynthetic pigments content in leaves of <i>Phellodendrom amurense</i> seedlings under different nitrogen conditions					
供氮条件	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a/b	总叶绿素
Nitrogen levels	Chlorophyll a/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	Chlorophyll b/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	Carotenoid/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	Chlorophyll a/b	Total chlorophyll/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)
N1	1.126 \pm 0.127cB	0.392 \pm 0.019bB	0.116 \pm 0.010cC	2.870 \pm 0.255aA	1.518 \pm 0.140cB
N4	1.456 \pm 0.183bAB	0.483 \pm 0.091abAB	0.168 \pm 0.011bB	3.040 \pm 0.191aA	1.939 \pm 0.273bAB
N8	1.744 \pm 0.068aA	0.588 \pm 0.059aA	0.248 \pm 0.014aA	2.982 \pm 0.242aA	2.332 \pm 0.118aA
N16	1.536 \pm 0.081abA	0.538 \pm 0.051aAB	0.183 \pm 0.018bB	2.864 \pm 0.155aA	2.074 \pm 0.130abA

注:表中数据为平均值 \pm 标准差($n = 3$),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。Note: Data in the table are mean \pm SE ($n = 3$), different small letters indicate significant differences ($P < 0.05$), and different capital letters indicate significant differences ($P < 0.01$). The same below.

著($P < 0.01$)。N1 的光响应曲线则略有不同, P_n 在 $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时也随 PAR 的增加而迅速增大,之后增速下降,但达到最大值之后其 P_n 值却随 PAR 的增加而逐渐下降。且 N1 的 $P_{n\text{max}}$ 值最低,与 N4、N8 和 N16 相比差异都达到了极显著水平($P < 0.01$)。与 N4、N8 和 N16 的变化曲线相比,N1 后期可能发生了光抑制现象。



N1. 1 mmol/L; N4. 4 mmol/L; N8. 8 mmol/L; N16. 16 mmol/L;
下同 The same below.

图 1 不同氮素条件下黄檗幼苗光响应曲线
Fig. 1 Light response curves of *P. amurense* seedlings
under different nitrogen conditions

从表 2 中可以看出,N8 条件下黄檗幼苗的 $P_{n\text{max}}$

和 LSP 值最高,与 N16 差异不显著($P > 0.05$),但与 N1 和 N4 相比差异都达到极显著水平($P < 0.01$), $P_{n\text{max}}$ 值分别比 N1 和 N4 高 53.92% 和 42.11%,LSP 值分别高 81.81% 和 40.59%;N8 条件下的 LCP 值最低,与 N1 和 N16 差异不显著($P > 0.05$),与 N4 差异极显著($P < 0.01$),比 N4 低 88.91%;其 AQY 值也相对较高,但比 N1 低,差异显著($P < 0.05$);N8 条件下的 R_d 值也较低,比 N1 和 N4 分别低 21.07% 和 39.23%,差异都达到显著或极显著水平。从植物生长情况看,无论是株高、基径还是生物量,N8 条件下的都是最高的,与 N1 和 N4 差异极显著($P < 0.01$)。这些数据说明 N8 条件下黄檗幼苗的光合效率高,光强利用范围广,呼吸消耗少,是比较适合黄檗幼苗生长的。N16 条件下的 $P_{n\text{max}}$ 、LSP、LCP、 R_d 和株高、基径、生物量都与 N8 差异不显著($P > 0.05$),但 AQY 值最低,与其他 3 种处理差异都达到了显著或极显著水平,而植物生长状况也明显低于 N8 条件,说明 N16 条件下的黄檗幼苗在较低光强下的光能利用效率比较低。N1 条件下的 $P_{n\text{max}}$ 和 LSP 值最低,而 LCP 和 R_d 值较高,可以看出这种条件最不适合黄檗幼苗生长,但 AQY 值最高,说明其在较低光强下的光合活性较高。

表 2 不同氮素条件下黄檗幼苗光合参数和生长状况

供氮条件 Nitrogen levels	光合参数 Photosynthetic parameters/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$					生长状况 Growth Status		
	$P_{n\text{max}}$	LSP	LCP	AQY	R_d	株高 Height/cm	基径 Basal diameter/cm	生物量 Fresh biomass/g
N1	$4.21 \pm 0.099\text{cC}$	$689.23 \pm 43.329\text{cB}$	$11.88 \pm 1.014\text{bB}$	$0.060 \pm 0.003\text{aA}$	$0.636 \pm 0.057\text{bB}$	$8.532 \pm 0.879\text{bC}$	$0.289 \pm 0.020\text{cB}$	$5.223 \pm 0.954\text{bB}$
N4	$4.56 \pm 0.147\text{bB}$	$891.30 \pm 32.272\text{bB}$	$18.74 \pm 1.801\text{aA}$	$0.050 \pm 0.002\text{bcB}$	$0.826 \pm 0.058\text{aA}$	$10.231 \pm 0.737\text{bBC}$	$0.313 \pm 0.024\text{bcB}$	$5.607 \pm 0.407\text{bB}$
N8	$6.48 \pm 0.098\text{aA}$	$1253.12 \pm 117.157\text{aA}$	$9.92 \pm 0.716\text{bB}$	$0.054 \pm 0.003\text{bAB}$	$0.502 \pm 0.039\text{cBC}$	$14.433 \pm 1.307\text{aA}$	$0.381 \pm 0.023\text{aA}$	$7.410 \pm 0.714\text{aA}$
N16	$6.34 \pm 0.06\text{aA}$	$1240.19 \pm 144.275\text{aA}$	$10.26 \pm 1.352\text{bB}$	$0.048 \pm 0.003\text{cB}$	$0.468 \pm 0.070\text{cC}$	$12.835 \pm 1.624\text{aAB}$	$0.348 \pm 0.032\text{abAB}$	$6.257 \pm 0.503\text{abAB}$

2.3 不同氮素条件对黄檗幼苗胞间 CO_2 浓度和气孔导度的影响

从图 2a 中可以看出,在 $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

s) 时,各处理条件下黄檗幼苗的 C_i 值随 PAR 的增加而急剧下降,其变化趋势基本一致,但 N1 的下降幅度最大。随着光合有效辐射的继续增加,N4、N8 和

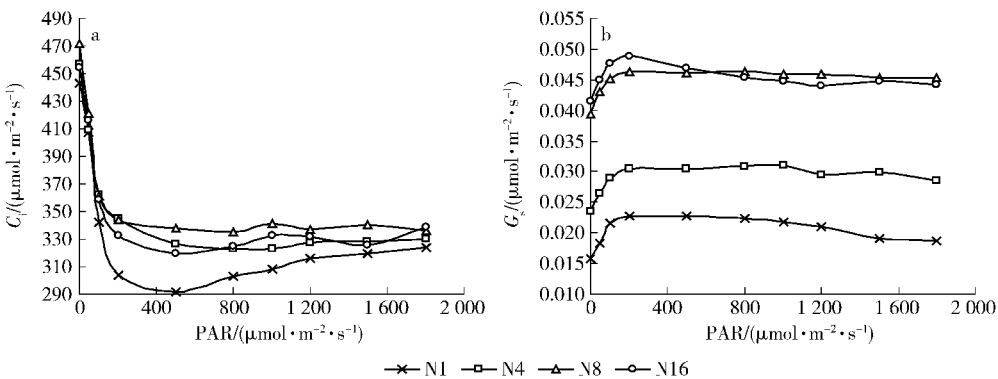


图 2 不同氮素条件下黄檗幼苗胞间 CO_2 浓度(a) 和气孔导度(b) 响应曲线
Fig. 2 Response curves of intercellula CO_2 concentration (a) and stomatal conductance
(b) of *P. amurense* seedlings under different nitrogen conditions

N16 均呈现平缓的变化趋势,N1 的 C_i 值却在达到最低值后出现随光合有效辐射的增加而逐渐升高的趋势,这可能与 N1 的 P_n 值在后期出现逐渐下降的趋势有关,出现了光抑制现象。最终 4 种处理之间的 C_i 值差异不显著($P>0.05$)。

从图 2b 中看出,各处理条件下黄檗幼苗的 G_s 值变化趋势基本一致,都在 $PAR<200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^{-2}\cdot\text{s})$ 时随 PAR 的增加而迅速增大,在 $200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^{-2}\cdot\text{s})$ 处达到最大值,而后随 PAR 的增加呈平缓略降的趋势。N16 的 G_s 值最高,其次是 N8、N4 和 N1。N8 和 N16 之间差异不显著($P>0.05$),但显著高于 N1 和 N4,其值达到最小值 N1 的 2 倍以上,N4 的 G_s 值也明显高于 N1。N1 处理下的黄檗幼苗 G_s 值较低,从而导致空气中的 CO_2 不能及时有效地进入细胞内,用来补充光合作用对 CO_2 的消耗,所以 N1 的 C_i 值急剧下降,这与图 2a 中 N1 的 C_i 值变化趋势相

一致。

2.4 不同氮素条件对黄檗幼苗叶绿素荧光参数的影响

从表 3 中可以看出,随着氮浓度的增加, F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 $\Phi\text{PS II}$ 和 ETR 值都是先升高后降低,在 N8 时达到最大值,且在 N1 时最低。N1 条件下的 F_m 值分别比 N4、N8 和 N16 条件下低 36.3%、44.4% 和 42.9%,差异极显著($P<0.01$); F_v 和 ETR 值也最低,与 N4 差异显著($P<0.05$),与 N8 和 N16 差异极显著($P<0.01$), F_v 值分别比 N4、N8 和 N16 低 41.6%、53.9% 和 52.5%,ETR 值分别低 53.3%、63.4% 和 58.8%; F_v/F_m 值也最低,与他 3 种条件相比差异不显著($P>0.05$); $\Phi\text{PS II}$ 值也分别低 37.2%、40.5% 和 38.9%,差异极显著($P<0.01$)。N1 的 qP 和 NPQ 值也最低,但 F_o 值比 N8 和 N16 的高。

表 3 不同氮素条件下黄檗幼苗叶绿素荧光参数				
Tab. 3 Chlorophyll fluorescence parameters of <i>P. amurense</i> seedlings under different nitrogen conditions				
	N1	N4	N8	N16
F_o	140.000 ± 19.287aA	172.333 ± 37.861aA	126.000 ± 4.726aA	126.667 ± 9.387aA
F_m	479.000 ± 36.638bB	752.333 ± 70.253aA	861.333 ± 22.259aA	840.667 ± 64.191aA
F_v	339.000 ± 37.072bB	580.000 ± 104.971aAB	735.333 ± 25.036aA	714.000 ± 54.945aA
F_v/F_m	0.706 ± 0.043aA	0.758 ± 0.077aA	0.853 ± 0.008aA	0.850 ± 0.002aA
$\Phi\text{PS II}$	0.406 ± 0.063bB	0.647 ± 0.044aA	0.682 ± 0.015aA	0.664 ± 0.005aA
qP	0.392 ± 0.076bB	0.761 ± 0.081aA	0.850 ± 0.016aA	0.737 ± 0.076aA
NPQ	0.900 ± 0.367aA	1.594 ± 0.444aA	1.027 ± 0.103aA	1.590 ± 0.109aA
ETR	1.111 ± 0.161bB	2.379 ± 0.427aAB	3.037 ± 0.036aA	2.697 ± 0.299aA

N4、N8 和 N16 三者相比较, F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 $\Phi\text{PS II}$ 和 ETR 值均是 N8 最高,其次是 N16,最后是 N4。三者的 F_o 和 NPQ 值则是 N4 最高,依次是 N16、N8,而 qP 值则是 $N8>N4>N16$,且它们之间差异均不显著($P>0.05$)。从叶绿素荧光参数的角度可以得出,N8 条件下的氮素浓度是最适宜幼苗生长的。

3 结论与讨论

叶绿素是植物叶片进行光合作用的物质基础,光合作用中光能的吸收、传递和转化都是在叶绿体类囊体膜上进行的,直接影响植物光合作用的光能利用,其含量和比例也是反映植物生长状况和光合能力的重要指标^[20]。有研究表明,叶绿素含量受氮供给水平的影响显著,供氮水平过高或过低都会降低叶绿素的含量^[6,21]。本研究结果表明,N1 条件下叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量都最低,氮供给过低;N16 条件下的叶绿素 a/b 最低,且叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量都较 N8 低,氮供给过高;N8 条件下的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量都最高,这表明

黄檗幼苗叶绿素含量随供氮水平的增加而增加,但达到一定浓度反而会随供氮水平的增加而减少,N8 条件对幼苗生长是最适宜的。

植物叶片的光响应曲线是了解植物光合作用动态变化的指标,对研究植物叶片对光能的利用情况具有重要意义^[22]。 P_{max} 是最能直接反映植物光合能力的指标,LSP 和 LCP 是植物利用强光和弱光能力大小的指标,反映了植物对光照强度的利用范围,AQY 是反应植物在弱光下吸收、转换和利用光能能力的指标,是光合作用中光能转化效率的指标之一^[23], R_d 是植物的暗呼吸速率,反应植物耗损的大小, C_i 值可以用来分析影响光合作用的因素是不是气孔限制, G_s 通常是反应光合速率的初始因素。本试验中,N8 条件下的 P_{max} 、LSP、 G_s 和 AQY 值都较高,LCP 和 R_d 值又较低,是最适宜幼苗生长的。N1 条件下的各项光合指标都与 N8 差异显著或极显著,是最不利于幼苗生长的,但其 AQY 值却最高,说明其在弱光下的光合活性是较高的,但很容易受到强光的抑制,这与其 P_n 值在后期随 PAR 的增加而降低相一致,也与 C_i 值在后期 PAR 值较高时反而升

高相对应,因为 N1 在 PAR 较高时可能发生了光抑制现象,光合速率降低,胞间 CO_2 消耗减少,而其 G_s 值却没有明显降低,说明胞外 CO_2 供应变化不大,所以导致后期胞间 CO_2 浓度升高。N16 的 P_{max} 、LSP、 G_s 值与 N8 差异都不显著,但都比 N8 小,说明 N8 条件更适合幼苗生长。

叶绿素荧光参数是描述植物光合机理和光合生理状况的一组常用变量,因此成为研究环境对植物影响程度的重要指标^[24]。 F_0 和 F_m 表示初始荧光和最大荧光,是光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放和完全关闭时的荧光产量。 F_0 增加表明反应中心受到了不易逆转的破坏或失活, F_m 降低则是光抑制的一个特征^[25]。本研究中 N1 的 F_0 值较高, F_m 值最低,而 N8 的 F_0 值最低, F_m 值最高。 F_0 升高,同时 F_m 下降,这就意味着反应中心蛋白或其他组分可能已受到破坏或失活^[26-27],因为氮供给不足通常会导致蛋白含量的下降,以致被光破坏的反应中心蛋白不能及时有效的修复,从而产生光抑制现象。 F_v 是可变荧光,它等于 F_m 与 F_0 两者之差,所以其大小变化与 F_m 一致。 F_v/F_m 是光系统 II (PS II) 最大光能转换效率,叶片在遭受环境胁迫时这一参数将会明显降低,正常条件下很少发生变化,大小一般在 0.75 (0.80)~0.85 之间^[28]。 $\Phi\text{PS II}$ 是 PS II 量子效率,它的大小可以反映 PS II 反应中心的实际光化学活性^[29]。ETR 则是反映实际光强条件下的表观电子传递速率。本试验中,随着氮浓度的增加, F_v/F_m 、 $\Phi\text{PS II}$ 和 ETR 均表现出先升高后降低的趋势,在 N8 时达到最大值。说明了在低氮条件下,黄檗幼苗更容易发生光抑制现象,而适当的增加氮肥可显著的提高光合效率,减小光抑制现象。但过量的氮素供给反而使光化学效率略有下降,说明过量的氮肥供给对黄檗幼苗的生长也是不利的。这可能是与此时较低的磷供给有关,过量的氮肥可能会影响植物对磷的吸收,导致相对于氮肥的营养失衡,从而抑制 Robisco 蛋白的合成而导致幼苗光合能力的降低^[30]。 qP 是光化学猝灭系数,表示 PS II 反应中心将吸收的光能转化为化学能的份额,反映了植物的光合效率和光合活性的高低,NPQ 是非光化学猝灭系数,反映的是 PS II 反应中心吸收的光能不用于光化学电子传递而以热能的形式耗散的部分。因此 qP 值越高,NPQ 值越低,植物的光合效率也就越高。本试验中,N8 条件下的黄檗幼苗 qP 值最高,且 NPQ 值较低,是最适宜幼苗生长的。

综上所述,黄檗幼苗在不同氮素条件下的光合和荧光特性反映出,在供氮水平较低的情况下,黄檗幼苗的生理生长都受到了较大的影响,严重抑制了

幼苗的光合作用,说明低氮对植物生长的影响较大。而过高的氮素营养也会抑制幼苗的生长,因此在人工栽培黄檗的过程中要十分注意氮肥的合理使用,避免过低或过高的氮肥引起叶片光合作用的降低或植物损伤,甚至导致植株死亡。

参 考 文 献

- [1] EVANS J R. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. *Photosynthesis and the Environment* [M]. New York: Springer, 1996: 281-304.
- [2] 关义新,林葆,凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响 [J]. 作物学报, 2000, 26(6): 806-812.
GUAN Y X, LIN B, LING B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6): 806-812.
- [3] 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.
ZHANG L M, SHANGGUAN Z P, MAO M C, et al. Effects of long-term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluorescence of upland winter wheat [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(5): 695-698.
- [4] 张旺锋,勾玲,王振林,等. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(8): 893-898.
ZHANG W F, GOU L, WANG Z L, et al. Effect of nitrogen on chlorophyll fluorescence of leaves of high-yielding cotton in Xinjiang [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(8): 893-898.
- [5] 杨自立,马履一,贾忠奎,等. 不同供氮水平对栓皮栎播种苗光响应曲线的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(5): 56-60.
YANG Z L, MA L Y, JIA Z K, et al. Effect of different nitrogen supply on light response curves of *Quercus variabilis* seedlings [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2011, 33(5): 56-60.
- [6] WU C, WANG Z Q, FAN Z Q, et al. Effects of different concentrations and form ratios of nitrogen on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis, and biomass partitioning in *Fraxinus mandshurica* seedlings [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(6): 771-779.
- [7] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典: 1 [M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2010: 137.
Chinese Pharmacopoeia Commission. *Pharmacopoeia of the People's Republic of China*: 1 [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2010: 137.
- [8] 刘文盈,张大光,杨艳丽. 黄波罗在园林绿化中的应用试验 [J]. 内蒙古农业科技, 2004(6): 35.
LIU W Y, ZHANG D G, YANG Y L. Application test of *Phellodendron amurense* in landscaping [J]. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, 2004(6): 35.
- [9] 张威,王艳君,毛子军,等. 哈尔滨市 6 种绿化树种生理特性比较 [J]. 森林工程, 2008, 24(3): 6-9.
ZHANG W, WANG Y J, MAO Z J, et al. Comparison of physiological characteristics of six greening tree species in Harbin city [J]. *Forest Engineering*, 2008, 24(3): 6-9.

[10] 傅立国. 中国珍稀濒危植物 [M]. 上海:上海教育出版社, 1989:342-345.
FU L G. China rare and endangered plants list [M]. Shanghai: Shanghai Education Press, 1989: 342-345.

[11] 傅立国. 中国植物红皮书:稀有濒危植物 [M]. 北京:科学出版社,1991:572-573.
FU L G. China species red list: rare and endangered plants [M]. Beijing: Science Press, 1991: 572-573.

[12] 秦彦杰,张玉红,王洋,等. 黄檗中生物碱含量的高效液相色谱分析 [J]. 林产化学与工业,2004,24(增刊1):115-118.
QIN Y J, ZHANG Y H, WANG Y, et al. Determination of alkaloids content in *Phellodendron amurense* Rupb. by HPLC [J]. Chemistry and Industry of Forest Products, 2004, 24 (suppl. 1): 115-118.

[13] 王殿波,吴昌春. 谈黄菠萝资源的培育技术及经营对策 [J]. 林业勘查设计,2010(1):76-77.
WANG D B, WU C C. Talking about the cultivation techniques and mangaging counter measures of *Phellodendron amurense* resources [J]. Forest Investigation Design,2010(1): 76-77.

[14] 张玉红,刘彤,周志强. 黑龙江黄檗皮中药用活性成分含量差异及聚类分析 [J]. 经济林研究,2012,30(3):51-54.
ZHANG Y H, LIU T, ZHOU Z Q. Content differences and cluster analysis of bioactive constituents in *Phellodendron amurense* bark from Heilongjiang [J]. Nonwood Forest Research, 2012, 30(3): 51-54.

[15] 徐丽娇,邱婧珺,孙铭隆,等. 季节和地理差异对天然黄檗小檗碱和药根碱含量的影响 [J]. 生态学报,2014,34(21):6355-6365.
XU L J, QIU J J, SUN M L, et al. The seasonal and geographical variance analysis of the berberine and jatrorrhizine contents in natural populations of *Phellodendron amurense* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6355-6365.

[16] ZHANG Y H, XU L J, QIU J J, et al. Provenance variations in berberine content of *Phellodendron amurense*, a rare and endangered medicinal plant grown in Northeast China [J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2014, 29(8): 725-733.

[17] UTRIAINEN J, HOLOPAINEN T. Influence of nitrogen and phosphorous availability and ozone stress on Norway spruce seedlings [J]. Tree Physiology,2001,21(7):447-456.

[18] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. Methods Enzymol, 1987, 148:350-382.

[19] HU Y B, GUANG Y S, WANG X C. Induction characteristics and response of photosynthetic quantum conversion to changes in irradiance in mulberry plants [J]. Journal of Plant Physiology, 2007,164(8):959-968.

[20] 王建华,任士福,史宝胜,等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 生态学报,2011,31(7):1811-1817.
WANG J H, REN S F, SHI B S, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(7): 1811-1817.

[21] 吴楚,王政权,孙海龙,等. 氮磷供给对对白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响 [J]. 林业科学,2005,41(4):31-36.
WU C, WANG Z Q, SUN H L, et al. Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll biosynthesis, chlorophyll a fluorescence, and photosynthetic rate in *Larix olgensis* seedlings [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(4): 31-36.

[22] 徐博超,周志强,李威,等. 东北红豆杉幼苗对不同水分条件的 光合和生理响应 [J]. 北京林业大学学报,2012,34(4):73-78.
XU B C, ZHOU Z Q, LI W, et al. Physiological and photosynthetic response to different water conditions of *Taxus cuspidate* seedlings [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2012, 34(4): 73-78.

[23] 张会慧,包卓,许楠,等. 钙对低温高光锻炼下烤烟幼苗光合的 促进效应 [J]. 核农学报,2011,25(3):582-587.
ZHANG H H, BAO Z, XU N, et al. Promoting effects of calcium on photosynthesis of tobacco seedlings under chilling and high light acclimation [J]. Journal of Nuclear Agricultural Science, 2011, 25(3): 582-587.

[24] 王萍,聂东伶,柏文富,等. 短梗大参叶片光合速率和叶绿素荧 光参数日变化 [J]. 经济林研究,2009,27(1):69-71.
WANG P, NIE D L, BO W F, et al. Diurnal changes of photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in *Macropanax rosthornii* leaves [J]. Nonwood Forest Research, 2009, 27(1): 69-71.

[25] 丁磊,胡万良,孔祥文,等. 遮荫对东北红豆杉苗期生长及光合 特性的影响 [J]. 吉林林业科技,2008,37(1):1-4.
DING L, HU W L, KONG X W, et al. Effects of shading on seedling growth and photosynthetic characteristics of *Taxus cuspidate* [J]. Jilin Forestry Science and Technology, 2008, 37(1): 1-4.

[26] HONG S S, XU D Q. Light-induced increase in initial fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves [J]. Chinese Science Bulletin,1997,42:684-688.

[27] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annual Review of Plant Biology, 1991,42(1):313-349.

[28] 何炎红,郭连生,田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及 其叶绿素荧光特性的研究 [J]. 西北植物学报,2006,25(11): 2226-2233.
HE Y H, GUO L S, TIAN Y L. Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 25(11): 2226-2233.

[29] 苏行,胡迪琴,林植芳,等. 广州市大气污染对两种绿化植物叶 绿素荧光特性的影响 [J]. 植物生态学报,2002,26(5):599-604.
SU X, HU D Q, LIN Z F, et al. Effect of air pollution on the chlorophyll fluorescence characters of two afforestation plants in Guangzhou [J]. Acta Phyoecologica Sinica, 2002, 26(5): 599-604.

[30] NAKAJI T, MOTOHIRO F, YUKIKO D, et al. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings [J]. Trees, 2001,15(8):453-461.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑委 蒋湘宁)