

氮添加对紫花苜蓿生长特性及光合生理特性的影响

李雪芬

(广安职业技术学院 建筑与城市规划系,四川 广安 638000)

摘要:以紫花苜蓿为试材,通过连续3年人工氮添加控制试验,研究了不同氮添加水平(CK0 g·m⁻²·a⁻¹;低氮LN,10 g·m⁻²·a⁻¹;中氮MN,20 g·m⁻²·a⁻¹;高氮HN,40 g·m⁻²·a⁻¹)对紫花苜蓿生长特性及光合生理特性的影响。结果表明:氮添加能够促进紫花苜蓿的生长并提高光合性能,在生长过程中,不同氮添加处理下紫花苜蓿产量、生长特性及光合生理特性各指标均显著高于CK($P<0.05$),并且随氮浓度的增加表现为MN>HN>LN>CK变化规律,以中水平氮添加紫花苜蓿生长过程中各项指标最大;氮添加处理下紫花苜蓿净光合速率(Pn)和蒸腾速率日变化(EVAP)均呈双峰曲线,气孔限制导致了光合“午休”现象,胞间CO₂浓度(Ci)日变化随时间呈“N”字型变化规律,气孔导度(Gs)日变化随时间呈倒“V”字型变化规律;紫花苜蓿Chl a、Chl b和光合氮利用效率(NUE)随氮浓度的增加表现为相同的变化规律,并且显著高于CK($P<0.05$),而不同氮添加处理下紫花苜蓿光合磷利用效率(PUE)与CK没有显著差异($P>0.05$);相关性分析表明,氮添加处理下紫花苜蓿光合生理各指标之间具有统一性及相互作用和影响。

关键词:氮添加;紫花苜蓿;生长特性;生理特性

中图分类号:S 551⁺.7 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)02-0158-07

紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)素有“牧草之王”美称,对于调节气候和改善农业生态环境具有极其重要的意义^[1-2],具有生物产量高、营养丰富、抗逆性强、生态适应性广等特点,是北方农牧交错带粮草轮作的重要草种^[3-5]。我国内蒙荒漠草原处于干旱和半干旱的农牧复合区,该区草地大面积退化和沙化导致生态系统十分脆弱^[6-7],近年来,内蒙荒漠草原正逐年加大,紫花苜蓿的种植面积可以改善当地脆弱环境^[8]。人类活动增加了全

球大气中含氮化合物和陆地生态系统固氮量,我国已成为全球第三大氮沉降区,区域尺度研究氮沉降变得十分重要^[9-11]。我国西北荒漠草原生态系统受氮供应限制,随着草地的日益退化,牧草资源短缺已成为制约畜牧业和草业发展的重要因素,氮添加对牧草的生长特性、品质、生物量分配和产量等也将产生不同程度的影响^[12-13]。氮素是植物所需的基本元素之一,对植物生长和发育有着重要作用,施氮是调节和控制植物营养物质平衡的一项重要措施^[9,12-15],自然条件下氮添加对植物生长特性及光合特性的影响显得非常重要,不仅可以加深对其生理特性、生态适应、生产潜能和对光能利用效率的系统认识,而且可以为其高产优质栽培提供理论依

作者简介:李雪芬(1982-),女,山西运城人,硕士,讲师,现主要从事森林生态学等研究工作。E-mail:lsx711@163.com.

基金项目:四川省教育厅资助项目(13SB0381)。

收稿日期:2014-09-09

Abstract: Taking *Lonicerae* Flos as research object, the soil integrate fertility coefficient of *Lonicerae* Flos planting areas in Danzhai county of Guizhou province and evaluated the fertility of three sample plots were studied though the method of field investigation, sampling selection, index determination, evaluation screening and soil fertilizer calculation. The results showed that the average soil pH of plot I (slope top), plot II (mid slope), plot III (basal slope) were 4.59, 4.41, 4.63; organic matter contents were 22.18 g/kg, 21.9 g/kg, 25.39 g/kg; total nitrogen contents were 0.99 g/kg, 0.89 g/kg, 1.00 g/kg; average alkaline hydrolytic nitrogen content was 129.85 mg/kg, 90.67 mg/kg, 99.91 mg/kg; average content of available phosphorus were 13.44 mg/kg, 15.41 mg/kg, 18.35 mg/kg; available K were 122.00 mg/kg, 81.50 mg/kg, 77.75 mg/kg. The evaluation results showed that: plot I, plot II and plot III all belonged to fertile, in which plot III was the largest and plot II was the lowest, the soil integrate fertility coefficient were 2.39, 2.36, 2.32. Overall, *Lonicerae* Flos planting areas have such fertile soil which can satisfy the growth of it.

Keywords: *Lonicerae* Flos; soil fertility; comprehensive evaluation; Guizhou

据。鉴于此,在全球变化的背景下,在自然条件下连续3年进行氮添加控制试验,研究和探讨荒漠草原区紫花苜蓿生长特性、光合生理特征及总生物量对氮添加的响应及其对于干旱气候的适应方式和生存策略,从光合生理生态及生长特性等方面揭示紫花苜蓿对氮添加的响应机制,为探讨荒漠生态系统动态变化机制、紫花苜蓿合理建设、高效生产以及可持续利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于内蒙古自治区锡林郭勒盟二连浩特境内(东经 $111^{\circ}17'21''$,北纬 $42^{\circ}55'47''$),地带性土壤主要有黄绵土和灰钙土,非地带性土壤主要有风沙土和盐碱土等,平均海拔 1 123.5 m,年均气温 3.7°C ,极端最高气温 38.1°C ,极端最低气温 -35.6°C ,生长期总积温 $5\ 000^{\circ}\text{C}$ 以上,年降水量 170~280 mm,主要集中在 7—9 月,年蒸发量 2 500 mm 以上,日照丰富,全年日照时数 3 000 h 以上,无霜期 120~140 d,年平均风速 2.8 m/s,每年 5 m/s 以上的扬沙达 300 多次,地下水埋深 4.45~5.86 m,试验地为弃耕盐碱地,土壤为风沙土,水资源缺乏,矿化度较高,土壤养分较为贫瘠,具有充分的灌溉条件。0~20 cm 土层土壤有机质含量为 3.56 g/kg,全氮含量为 0.92 g/kg,碱解氮含量为 12.48 mg/kg,全磷含量为 0.43 g/kg,有效磷含量为 23.78 mg/kg,全钾含量 4.23 g/kg,速效钾 15.64 mg/kg。

1.2 试验材料

供试紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)千粒重 $(2.56 \pm 0.38)\text{g}$,种子纯度 97%,发芽率 90%以上,经过筛选消毒沙藏过冬。

1.3 试验方法

试验地土壤肥力及栽培管理模式基本一致,2011 年 3 月随机区组排列,设置试验小区面积为 $9\text{ m} \times 9\text{ m}$,每个处理设置 3 组重复(共 12 个小区),5 月进行条播,行距 10 cm,株距 10 cm,播种深度 3~6 cm,播种量 25 kg/hm^2 ,经过 3 个月自然条件下发芽生长,待幼苗高度达到 35 cm 时,对幼苗进行连续 3 年的氮添加试验,根据紫花苜蓿基本生理特性和同类氮添加试验及当地氮沉降量设置 3 个氮添加水平(NH_4NO_3):低氮添加(LN, $10\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、中氮添加(MN, $20\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和高氮添加(HN, $40\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),以无氮添加为 CK(CK, $0\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),采用 NH_4NO_3 混合 20 L 自来水均匀喷洒,以没有氮添加仅施加 20 L 自来水为对照(CK)。试验期间采取同样的管理措施,分别在播种后、苗期、初花期灌水 3 次,并且保证灌水量均相等,自然条件生长,试验期间不追肥,每年刈割 4 次,禁止放牧,定期除草。于 2013 年 11 月 16 日在不同氮添加处理的紫花苜蓿试

验地中选取 3 个具有代表性的样方,样方面积设置为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$,剪齐地面部分并挖取整个样方地下生物量,带回实验室烘干后测定干草产量(65°C , 48 h)。

1.4 项目测定

1.4.1 光合气体交换 采用英国 PP-Systems 公司生产的 CIRAS-2 便携式光合仪于 6 月中旬,时间设定为 7:00—19:00(晴天无风),每隔 2 h 测量 1 次,连续重复测定 3 d,每个处理选择 3 株健康紫花苜蓿重复测定,每株选取当年生的成熟叶片(从幼苗顶部数第 3~6 片完全展开的成熟叶),轮流测定以消除测定时间上的误差。仪器同时记录净光合速率(Pn , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(EVAP, $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(Gs , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(Ci , $\mu\text{mol/mol}$)、环境 CO_2 浓度(Ca)和光照强度(PAR),其中 PAR 和 CO_2 浓度以外界条件为准。气孔限制值(Ls)和叶片瞬时水分利用效率(WUE)由公式计算得到 $\text{Ls} = 1 - \text{Ci}/\text{Ca}$, $\text{WUE} = \text{Pn}/\text{EVAP}$ 。与此同时进行光合-光强响应特性的测定, CO_2 摩尔分数控制为 $350\text{ }\mu\text{mol/mol}$,温度设定 25°C 左右,湿度为大气湿度的 95%。设定光照强度梯度为 1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每个光照度下 5 min 后测定 Pn 值。根据 Pn -PAR 回归方程求出不同处理间的光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP);表观量子效率(AQY)根据低于 $200\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光照强度下测定的叶片 PFD- Pn 曲线计算求得; CO_2 羧化效率(CE)根据 CO_2 250 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下测定的叶片 CO_2 - Pn 曲线计算求得。

1.4.2 叶面积及叶比重 应用数字扫描仪和图像处理技术测定叶面积(包括叶柄),叶比重(SLW)=单位面积积叶干重/单位叶面积。

1.4.3 株高及分蘖数 每个处理选取有代表性的植株 10 株,每 10 d 测定绝对高度并记录其分蘖数。

1.4.4 根长及生物量 人工壕沟挖掘法将单株紫花苜蓿根系挖取出来,每株地上与地下部分用塑料袋分开,带回实验室,40 目筛网流水冲洗,筛选出的活根测定单株根系总长度(精确到 0.1 mm),在 65°C 烘干后测定其生物量干重(精确到 0.001 g),最后对不同氮添加处理紫花苜蓿进行全部收获,冲洗干净后置于 65°C 烘箱烘干测定总生物量(干草重量)。

1.4.5 叶片养分 采集紫花苜蓿叶片,洗净 65°C 烘箱烘干,粉碎后过 1.5 mm 筛,凯氏定氮法测定叶片全氮含量,钒钼黄吸光光度法测定叶片全磷含量,光合作用氮、磷利用效率(NUE、PUE),光合作用氮、磷利用效率=净光合速率(Pn)/单位叶面积氮、磷含量^[16]。

1.4.6 叶绿素含量 随机采摘 10~15 株紫花苜蓿各部分叶片除去叶脉研磨混合,以 80% 丙酮溶液浸提 24 h,分光光度计下比色分析,参照《植物生理学实验指导》方

法计算出叶绿素 a、b 值^[17]。

1.5 数据分析

试验数据采用 Excel 2003 软件和 SAS 8.2 软件进行统计分析, Origin 7.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 氮添加处理下紫花苜蓿生长环境因子

由图 1 可知, 一天中温度随时间变化呈单峰曲线, 在 15:00 温度值达到最大, 7:00 和 19:00 温度相对较低, 9:00 以后温度急剧上升; 相对湿度一天中随时间呈“V”型变化规律, 与温度的变化趋势相反, 15:00 达到最低值, 7:00 最高, 7:00 以后相对湿度急剧下降, 15:00 以后有上升的趋势; 从连续 3 年的降雨量月动态可知, 降雨多集中于 5—9 月, 连续 3 年降雨量最大值均在 6 月。

2.2 氮添加对紫花苜蓿生长特性的影响

根长在一定程度上反映了紫花苜蓿抗旱能力的强弱, 干旱条件下根系越长, 说明其抗旱能力越强。由表 1

可知, 不同氮添加处理的紫花苜蓿株高、分蘖数、根长、叶面积指数、比叶重、鲜重、地上、地下生物量和根冠比均高于 CK 处理, 且基本与 CK 达显著差异水平 ($P < 0.05$), 其中紫花苜蓿生长各指标大致表现为 $MN > HN > LN > CK$, 以中水平氮添加处理下紫花苜蓿生长各指标达到最大; 根冠比(R/S)可以描述和显示植物的抗旱能力, 抗旱植物通过增加根的相对重量, 减少地上部分的相对重量适应荒漠草原脆弱环境。以中水平氮添加处理下紫花苜蓿抗旱能力最强, 从地上-地下生物量来看, LN 和 CK 处理紫花苜蓿地上生物量高于地下生物量, 而 MN 和 HN 处理紫花苜蓿地下生物量高于地上生物量, 表明氮添加在一定程度上会改变紫花苜蓿地上与地下生物量的分配比例, 氮添加处理后紫花苜蓿倾向于将更多的生物量分配到地下, 这是氮添加处理后紫花苜蓿通过调节地上与地下生物量的分配关系而适应脆弱生态环境的一种繁殖策略。

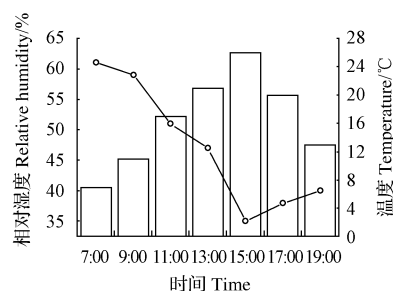
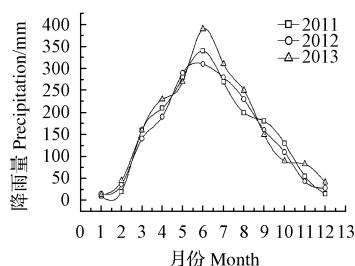


图 1 氮添加处理下紫花苜蓿生长环境因子

Fig. 1 Effect of nitrogen addition on seedling physiological indexes of *Medicago sativa*

表 1

氮添加对紫花苜蓿生长特性的影响

Table 1

Effect of nitrogen addition on growth properties of *Medicago sativa*

氮添加	株高 /cm	分蘖数 /个	根长 /cm	叶面积指数 LAI	比叶重 /(mg·cm ⁻²)	鲜重 /(g·m ⁻²)	地上生物量 /(g·m ⁻²)	地下生物量 /(g·m ⁻²)	根冠比 R/S
CK	35.17±4.6 c	5.36±1.9 c	28.37±4.6 d	9.5±1.3 c	5.3±1.4 c	110.54±12.8 d	62.87±4.3 c	47.67±4.3 c	0.76
LN	41.23±3.7 b	6.54±1.6 b	31.35±5.9 c	11.8±2.5 b	6.7±2.0 b	135.26±13.6 c	71.56±6.4 c	63.70±8.6 bc	0.89
MN	58.79±5.3 a	7.33±1.2 a	49.35±8.2 a	13.8±2.3 a	8.2±1.2 a	213.58±23.7 a	91.35±7.2 a	122.23±18.3 a	1.34
HN	49.28±6.4 b	5.12±1.8 c	38.21±5.7 b	11.6±1.9 b	7.9±1.9 ab	187.36±19.5 b	87.35±7.7 b	100.01±12.5 b	1.14

注: 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Note: Different lowercase letters show significant different at 0.05 level. The same below.

2.3 氮添加对紫花苜蓿干草产量的影响

图 2 表明, 氮添加处理下紫花苜蓿全年干草产量大小依次表现为 $MN > HN > LN > CK$, 紫花苜蓿干草产量随氮素的添加呈先增加后降低规律, 中水平氮添加处理下紫花苜蓿干草产量达到最高 (14 234.56 kg/hm²), 各处理下紫花苜蓿干草产量均达显著差异水平 ($P < 0.05$), 并且均显著高于 CK 处理, CK 紫花苜蓿干草产量最低 (8 456.35 kg/hm²), 与 CK 处理相比, LN、MN 和 HN 处理下紫花苜蓿干草产量分别增加了 19.67%、75.91% 和 56.13%。

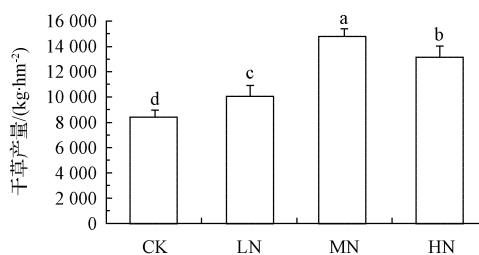


图 2 氮添加对紫花苜蓿产量的影响

Fig. 2 Effect of nitrogen addition on production of *Medicago sativa*

2.4 氮添加对紫花苜蓿光合生理的影响

由表 2 可知,光饱和点(LSP)变化范围为 836~1 407 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,各处理间差异均达显著水平($P < 0.05$);光补偿点(LCP)变化范围为 65~97 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LN 与 CK 处理之间差异不显著($P > 0.05$),MN 和 HN 均与 CK 处理达显著差异水平($P < 0.05$);表观量子效率(AQY)在 0.0163~0.0258,LN、MN 和 HN 与 CK 处理均达显著差异水平($P < 0.05$),MN 与 HN 处理之间差异不显著($P > 0.05$);羧化效率(CE)变化范围为 0.032~0.052,MN 与 HM、LN 和 CK 处理达到显著水平($P <$

0.05),HM、LN 与 CK 处理之间差异不显著($P > 0.05$);气孔限制值(Ls)在 0.78~0.94 $\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,各氮添加处理均显著高于 CK 处理($P < 0.05$),LN 与 HN 处理之间差异不显著($P > 0.05$);水分利用效率(WUE)3.78~5.12 $\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,各氮添加处理均显著高于 CK 处理($P < 0.05$),LN 与 MN 处理之间差异不显著($P > 0.05$)。不同氮添加处理下紫花苜蓿光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)、羧化效率(CE)、气孔限制值(Ls)和水分利用效率(WUE)均表现为:MN>HN>LN>CK。

表 2 氮添加对紫花苜蓿光合生理的影响

Table 2 Effect of nitrogen addition on photosynthetic physiology of *Medicago sativa*

氮添加	光饱和点 LSP /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY	羧化效率 CE	气孔限制值 Ls /($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE /($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	836±143 d	65±7.3 c	0.0163±0.008 c	0.032±0.005 b	0.78±0.13 c	3.78±1.23 c
LN	1 058±156 c	71±9.5 bc	0.0198±0.005 b	0.040±0.006 b	0.84±0.09 b	5.03±0.98 a
MN	1 407±178 a	97±8.6 a	0.0258±0.006 a	0.052±0.008 a	0.94±0.18 a	5.12±1.79 a
HN	1 279±93 b	82±4.2 b	0.0217±0.007 ab	0.047±0.007 b	0.87±0.23 b	4.73±1.56 b

2.5 氮添加对紫花苜蓿光合特性的影响

由图 3 可知,不同氮添加处理下紫花苜蓿光合指标在一天之中的变化趋势净光合速率(Pn)、蒸腾速率(EVAP)、气孔导度(Gs)和胞间 CO_2 浓度(Ci)基本表现为:MN>HN>LN>CK,局部有所波动;不同氮添加处理下紫花苜蓿光合速率(Pn)日变化均表现为典型的双峰型曲线,第 1 峰出现在 11:00 左右,13:00 紫花苜蓿光合速率出现低谷,第 2 高峰出现在 15:00 前后,15:00 以后紫花苜蓿光合速率明显下降,表现出明显的光合“午休”现象,在光合速率日变化曲线中,氮添加处理下紫花苜蓿光合速率明显高于 CK;由图 3B 可知,胞间 CO_2 浓度

(Ci)日变化随时间呈“N”字型变化规律,在 11:00 左右达到最大(峰值),11:00 以后急剧下降,14:00 左右出现低谷,而后随时间的变化缓慢上升;由图 3C 可知,气孔导度(Gs)日变化随时间呈倒“V”字型变化规律,其最大值出现在 11:00—13:00,而 HN 紫花苜蓿气孔导度日变化随时间呈倒“M”字型变化规律,第 1 峰出现在 9:00,第 2 峰出现在 13:00,MN 和 HN 处理紫花苜蓿气孔导度在 17:00 以后有上升趋势;由图 3D 可知,蒸腾速率(EVAP)日变化规律与光合速率(Pn)保持一致,均呈双峰曲线,局部峰值推迟或者提前。

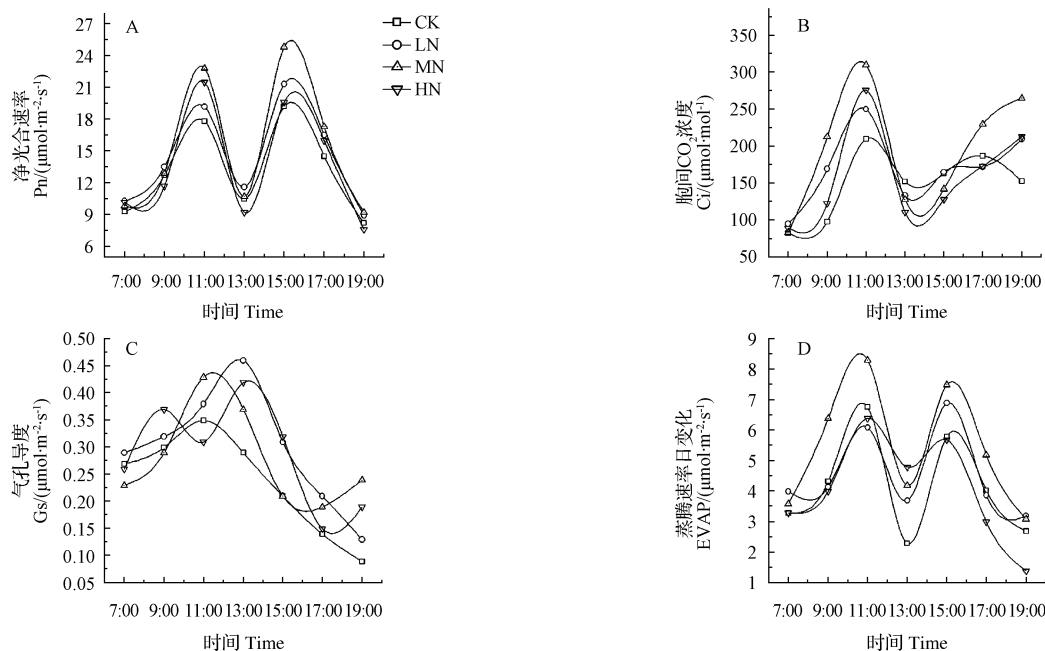


图 3 氮添加对紫花苜蓿光合特性的影响

Fig. 3 Effect of nitrogen addition on photosynthetic characteristics of *Medicago sativa*

2.6 氮添加对紫花苜蓿叶绿素含量及光合氮、磷利用率的影响

由图 4A、4B 可知,氮添加处理下紫花苜蓿 Chl a 和 Chl b 保持一致的变化规律,随氮浓度的增加均表现为 MN>HN>LN>CK,各氮添加处理下紫花苜蓿 Chl a 和 Chl b 含量均显著高于 CK($P<0.05$),其中 LN 和 HN 处理下紫花苜蓿 Chl a 和 Chl b 含量差异不显著($P>0.05$);由图 4C、4D 可知,氮添加处理下紫花苜蓿光合氮利用效率(NUE)和光合磷利用效率(PUE)随氮浓度的增加均表现为 MN>HN>LN>CK,并且不同氮添加处理下紫花苜蓿光合氮利用效率(NUE)均显著高于 CK($P<0.05$),MN 和 HN 处理差异并不显著($P>0.05$),

而各氮添加处理下紫花苜蓿光合磷利用效率(PUE)与 CK 处理没有显著差异($P>0.05$)。

2.7 紫花苜蓿叶片光合特征参数的相关分析

各氮添加处理下紫花苜蓿叶片光和特征参数标准化经 SPSS 双变量相关分析可知(表 3),Pn 与 LSP、Chl a、Chl b、NUE 和 PUE 呈极显著正相关($P<0.01$),与 WUE 呈显著正相关($P<0.05$),与 LCP、CE 和 Ls 呈极显著负相关($P<0.01$);Ci 与 CE、Ls 呈极显著正相关($P<0.01$),与 LSP、LCP、NUE 和 PUE 呈显著正相关($P<0.05$);Gs 与 LSP、CE 和 WUE 呈显著正相关($P<0.05$);EVAP 与 LSP、Chl a、Chl b、WUE、NUE 和 PUE 呈极显著正相关($P<0.01$),与 Ls 呈显著正相关($P<0.05$)。

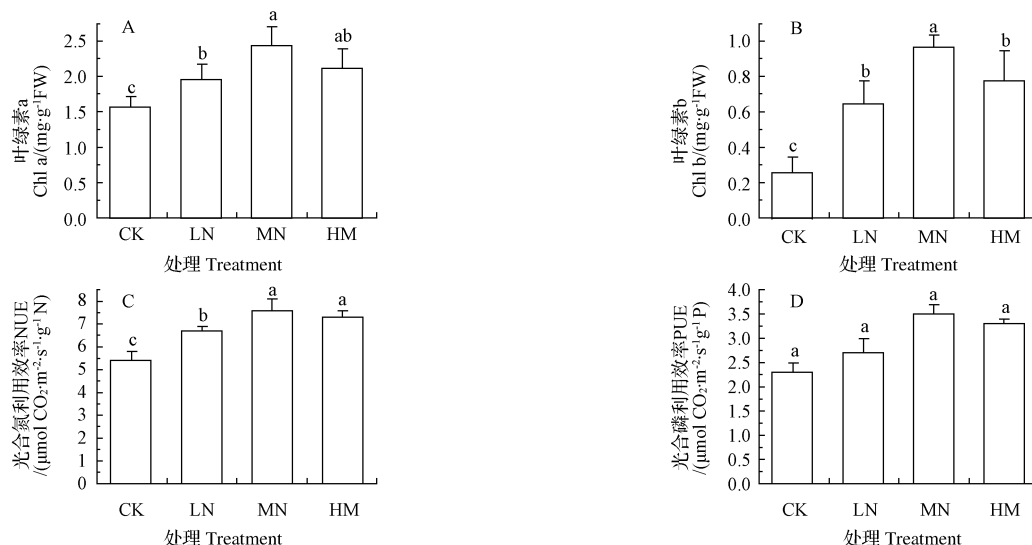


图 4 氮添加对紫花苜蓿叶绿素含量及光合氮、磷利用率的影响

Fig. 4 Effect of nitrogen addition on Chl a and Chl b, NUE, PUE of *Medicago sativa*

表 3

紫花苜蓿叶片光合特征参数的相关分析

Table 3

Correlation analysis of photosynthetic characteristic parameters of *Medicago sativa*

	LSP	LCP	AQY	CE	Ls	Chl a	Chl b	WUE	NUE	PUE
Pn	0.879 **	-0.596 **	0.278	-0.612 **	-0.756 **	0.632 **	0.745 **	0.301 *	0.823 **	0.912 **
Ci	0.431 *	0.375 *	-0.123	0.875 **	0.744 **	0.213	0.107	0.256	0.421 *	0.326 *
Gs	0.395 *	0.203	-0.217	0.356 *	0.213	-0.123	-0.029	0.489 *	0.317	0.211
EVAP	0.574 **	0.135	0.014	-0.230	0.356 *	0.654 **	0.732 **	0.814 **	0.741 **	0.856 **

注: ** 相关性在 0.01 水平上显著(双尾), * 相关性在 0.05 水平上显著(双尾)

Note: ** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed), * Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed).

3 讨论与结论

紫花苜蓿生长发育受叶片光合特性、生理代谢和光合产物代谢的共同影响^[18-19],该研究中连续 3 年氮添加处理下紫花苜蓿均完成了生活史,少部分停留在分蘖至拔节期,大多数进入抽穗期,由表 1 可知,中水平氮添加处理下紫花苜蓿株高增长较快,叶面积较大,分蘖数较多,根系发育较快,表现出较强的抗旱能力;不同氮添加处理下紫花苜蓿株高、分蘖数、根长、叶面积指数、比叶重、鲜重、地上、地下生物量和根冠比均高于 CK 处理,且均与 CK 处理达显著差异水平($P<0.05$),其中紫花苜蓿

生长各指标大致表现为 MN>HN>LN>CK,表明氮素的添加能够促进紫花苜蓿的生长及产量的提高。产量是由光合作用有机物质组成,可以认为紫花苜蓿产量的提高是通过改善其光合特性来实现的^[4-5,20],不同氮添加处理下紫花苜蓿光合指标差异较明显,而在紫花苜蓿种植期间,由于风沙土保水能力差,土壤盐碱化程度高,养分较为贫瘠,产量普遍较低,但总的来说,氮添加显著提高了紫花苜蓿的产量($P<0.05$),叶面积指数是植物冠层生长状况的指标,叶面积指数较大有利于捕获更多的光能^[4-5,20-21],中水平氮添加处理下的紫花苜蓿营养生长

期对光照尤为敏感。发达的根系和较大的 R/S 是紫花苜蓿适应干旱环境的生态机制,较大的 R/S 具有更强的抗干旱适应能力,从生长特性以及生物量的分配来看,中水平氮添加处理下紫花苜蓿 R/S 最高,不同氮素添加均与 CK 处理达显著差异水平($P < 0.05$),表明氮添加能够提高紫花苜蓿的抗干旱能力,紫花苜蓿这种生长特性是长期适应氮添加的结果,也是适应其干旱、高温、强辐射环境演化形成的重要生理特性^[8,16]。

由表 2 可知,不同氮添加处理紫花苜蓿光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)和羧化效率(CE)与 CK 处理均达显著差异水平($P < 0.05$),中水平氮添加处理下紫花苜蓿叶片的光能利用效率高,其叶片对低 CO_2 浓度和低光强的利用率最强,具有较强的再生速率。植物的光合特性反映了对外界环境的响应和适应,受到众多环境因素的影响,其中影响光合速率的因素主要是气孔限制和非气孔限制因素,即气孔的开张和叶肉细胞的光合活性^[16,22]。由图 3 可知,紫花苜蓿气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)变化方向与净光合速率(P_n)变化方向相反,由此可见,紫花苜蓿光合速率主要取决于气孔限制,即叶肉细胞的光合能力的变化主导其光合速率的变化。 P_n 是光合作用强弱的重要指标,对紫花苜蓿而言,氮添加处理下 P_n 日变化仍表现为双峰曲线,有明显的“午休”现象,主要是由于中午持续的强光使气温、蒸腾速率急剧增加,导致光合速率与蒸腾速率日变化保持一致的变化趋势^[4-5,8,23-24]。由图 1 可知,中午光合速率的最低值对应着光照度、温度的最高值和大气相对湿度的最低值,紫花苜蓿叶片水分代谢失调,叶面温度过高而抑制了参与光合过程酶的活性, G_s 、 C_i 和空气中 CO_2 浓度导致 P_n 下降,从而造成了紫花苜蓿光合“午休”现象。许多研究认为,中午 P_n 下降可能既有气孔因素也有非气孔因素,如果是气孔因素居主导地位,那么早在 P_n 和 G_s 下降的同时, C_i 也应该下降,该研究的结果正好与此结论相符,由此说明,紫花苜蓿光合午休现象主要是由气孔限制所决定的。

气孔是植物水分与叶片进行气体交换的通道和 CO_2 进入细胞的门户,控制着叶片和大气之间的 CO_2 和水分交换,气孔的闭合程度对光合与蒸腾作用会产生直接的影响^[25-26]。由图 3 可知,紫花苜蓿气孔导度(G_s)日变化与蒸腾速率(EVAP)曲线相似,说明紫花苜蓿气孔的开闭程度直接影响蒸腾作用,主要是由水蒸气浓度差及水蒸汽扩散阻力所决定。紫花苜蓿 EVAP 与 G_s 变化趋势一致,主要是由于叶内外水蒸气压差的增大和水蒸气浓度减少,加剧了植物体蒸腾扩散阻力^[4-5,8,25]。纵观全天,气孔阻力和叶内外水蒸气压差交互主导或共同影响 EVAP,不同时段以气孔运动因素的影响占优势,即植物自身的生理活动对 EVAP 起着主要的影响。

由图 4 可知,氮添加处理下紫花苜蓿叶绿素 a 和 b (Chl a, Chl b) 与 CK 处理均达到显著差异水平($P < 0.05$),说明氮添加能够促进紫花苜蓿叶片叶绿素合成,叶绿素是光合作用的物质基础和光敏化剂,在光合作用过程中起着接受和转换能量的作用,其含量的增加有助于光合作用的进行^[8,16,27-28]。该试验中氮添加处理后紫花苜蓿 Chl a 和 Chl b 含量增加可能是一种保护性反应,增加捕光色素复合体中天线色素的比例,促进对光能的吸收与转化能力,为光合补偿生长提供物质和能量基础,也增强对弱光的利用率,这与前人的研究结果一致^[22,24,29],同时也说明了紫花苜蓿能够在光照不足的情况下增加对光能的利用效率,这可能与紫花苜蓿自身的抗逆性和生理生化特性的差异有关^[4-5,8,20-22,24]。通过测定水分利用效率(WUE)、光合氮利用效率(NUE)和光合磷利用效率(PUE)可知(图 4),不同氮添加处理下紫花苜蓿 WUE 和 NUE 均显著高于 CK 处理($P < 0.05$),随氮浓度的增加均表现为 $MN > HN > LN > CK$,表明氮添加处理在一定程度上能够增加水分利用能力、光合氮利用效率和光合磷利用效率。

由表 3 可知,紫花苜蓿光合特性由多种因素共同决定,这些因素之间也相互影响,在氮添加处理下它们通过各种生理协同调节以适应荒漠环境,这种机制能够较大程度的适应干旱环境并保证其正常生长。有研究表明氮添加并没有引起光合速率的变化,也有研究发现氮添加量过高导致营养失衡,叶绿素形成受阻,光合速率反而降低^[30-31]。该研究中氮添加控制试验持续 3 年,但紫花苜蓿光合生理指标属于瞬间测定的结果,受环境影响较大,所测定的结果有一定的偏差,而后续还需要进行反复大量的野外监测来验证该试验的研究结果。除此此外,荒漠草原区降水格局会影响氮素的循环途径,土壤养分也会随不同的降水格局而淋失,影响植物对养分的吸收。因此,氮添加控制试验是多种生态环境因子综合的结果,在未来的研究中应排除其它环境因子的干扰。

参考文献

- [1] Gallego-Giraldo L, Jikumaru Y, Kamiya Y, et al. Selective lignin down-regulation leads to constitutive defense response expression in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. New Phytologist, 2011, 190(3): 627-639.
- [2] Wang Y, Li L, Cui W, et al. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway [J]. Plant and Soil, 2012, 351(1-2): 107-119.
- [3] 李源, 刘贵波, 高洪文, 等. 紫花苜蓿种质耐盐性综合评价及盐胁迫下的生理反应 [J]. 草业学报, 2010, 19(4): 79-86.
- [4] 李文晓, 张岁岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系 [J]. 生态学报, 2010(19): 5140-5150.
- [5] 李文晓, 李小利, 张岁岐, 等. 水分亏缺下紫花苜蓿和高粱根系水力学度与水分利用效率的关系 [J]. 生态学报, 2011, 31(5): 1323-1333.
- [6] 韩颖, 侯向阳. 内蒙古荒漠草原牧户对气候变化的感知和适应 [J].

应用生态学报, 2011, 22(4): 913-922.

[7] 陈军, 王玉辉. 1956—2009 年内蒙古苏尼特左旗荒漠草原的降水格局[J]. 生态学报, 2012, 32(22): 6925-6935.

[8] 范富, 徐寿军, 张庆国, 等. 氮, 磷, 钾肥配施对紫花苜蓿产量及营养物质含量的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2011(2): 51-56.

[9] 王汝南. 模拟大气氮沉降对温带森林土壤温室气体交换通量的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.

[10] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis [J]. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.

[11] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, et al. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J]. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 315-322.

[12] 赵新风, 徐海量, 张鹏, 等. 养分与水分添加对荒漠草地植物钠猪毛菜功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2014, 38(2): 134-146.

[13] 赵新风, 徐海量, 张鹏, 等. 植物养分与水分添加对荒漠草地植物群落结构和物种多样性的影响[J]. 植物生态学报, 2014, 38(1): 167-177.

[14] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis [J]. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.

[15] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, et al. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J]. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 315-322.

[16] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 等. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(14): 4226-4236.

[17] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[18] 贾宏涛, 赵成义, 盛钰, 等. 干旱地区紫花苜蓿光合日变化规律研究[J]. 草业科学, 2009, 26(7): 56-60.

[19] 刘慧霞, 申晓蓉, 郭正刚. 硅对紫花苜蓿种子萌发及幼苗生长发育的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(1): 155-160.

[20] 王先之, 蒋海亮, 许可旺, 等. 磷添加对紫花苜蓿幼苗地上部及根系

生长模式的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2013(1): 16.

[21] 温洋, 金继运. 施磷对紫花苜蓿光合特性以及生长的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2007(6): 34-37.

[22] 贾宏涛, 赵成义, 盛钰, 等. 干旱地区紫花苜蓿光合日变化规律研究[J]. 草业科学, 2009, 26(7): 56-60.

[23] 张哲, 杨妹, 杜桂娟, 等. 遮阴对三种豆科牧草光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(5): 212-219.

[24] 樊良新, 刘国彬, 薛蕊. CO₂ 浓度倍增及干旱胁迫对紫花苜蓿光合生理特性的协同影响[J]. 草地学报, 2014, 22(1): 85-93.

[25] 刘吉利, 赵长星, 吴娜, 等. 苗期干旱及复水对花生光合特性及水分利用效率的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(3): 469-476.

[26] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮阴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.

[27] Dall'Osto L, Holt N E, Kaligotla S, et al. Zeaxanthin protects plant photosynthesis by modulating chlorophyll triplet yield in specific light-harvesting antenna subunits[J]. Journal of Biological Chemistry, 2012, 287(50): 41820-41834.

[28] Zarco-Tejada P J, Catalina A, González M R, et al. Relationships between net photosynthesis and steady-state chlorophyll fluorescence retrieved from airborne hyperspectral imagery[J]. Remote Sensing of Environment, 2013, 136: 247-258.

[29] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响[J]. 生态学报, 2004, 24(5): 876-882.

[30] Schaberg P G, Perkins T D, McNulty S G. Effects of chronic low-level N additions on foliar elemental concentrations, morphology, and gas exchange of mature montane red spruce[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1997, 27(10): 1622-1629.

[31] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, et al. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 173-186.

Effect of Nitrogen Addition on Growth and Photosynthetic Physiological Characteristics of *Medicago sativa*

LI Xue-fen

(Architecture and Urban Planning Department, Guang'an Vocational and Technical College, Guang'an, Sichuan 638000)

Abstract: Taking *Medicago sativa* as test material, by three consecutive years of manual nitrogen addition method to study the responses of growth and photosynthetic physiological characteristics of *Medicago sativa* to different nitrogen addition levels CK ($0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), LN ($10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), MN ($20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), HN ($30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$). The results indicated that nitrogen addition stimulated the growth and photosynthetic physiological characteristics of *Medicago sativa*. The yield and the index of photosynthetic physiological characteristics of *Medicago sativa* were significantly higher than CK ($P < 0.05$), which showed $\text{MN} > \text{HN} > \text{LN} > \text{CK}$ with nitrogen addition. The daily variation of Pn and EVAP were in bimodal curve, while stomatal limitation resulted in different levels of photosynthetic "lunch break" phenomenon. The daily variation of Ci was in "N" word and Gs were in inverted "V". The Chl a, Chl b and NUE of *Medicago sativa* showed a consistent rule with nitrogen addition, which were significantly higher than CK ($P < 0.05$), while the PUE of *Medicago sativa* had no significant difference with CK ($P > 0.05$). Correlation analysis showed that the uniformity and interaction influence of the index of photosynthetic physiological characteristics of *Medicago sativa*.

Keywords: nitrogen addition; *Medicago sativa*; growth; physiological characteristics