DOI: 10.5846/stxb201504100733

邱权,李吉跃,王军辉,何茜,苏艳,马建伟,董菊兰.水肥耦合效应对楸树苗期叶片净光合速率和 SPAD 值的影响.生态学报,2016,36(11): - . Qiu Q, Li J Y, Wang J H, He Q, Su Y, Ma J W, Dong J L.Interactive effects of soil water and fertilizer application on leaf net photosynthetic rate and SPAD readings of *Catalpa bungei* seedlings.Acta Ecologica Sinica,2016,36(11): - .

水肥耦合效应对楸树苗期叶片净光合速率和 SPAD 值 的影响

邱 权1,李吉跃1,*,王军辉2,何 茜1,苏 艳1,马建伟3,董菊兰3

1 华南农业大学林学与风景园林学院,广州 510642

2 中国林业科学研究院林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091

3 甘肃省小陇山林业科学研究所,天水 741022

摘要:以楸树无性系 004-1 苗木为研究对象,采用三因素五水平二次回归通用旋转组合设计,通过盆栽试验测定不同处理下楸树苗木叶片净光合速率(Pn)和 SPAD 值,并建立其与土壤水分(W)、施氮量(N)和施磷量(P)回归模型,分析土壤水分、施氮量和施磷量的主因子、单因素及耦合效应对楸树苗木叶片 Pn和 SPAD 值的影响。研究结果表明:(1)W和N对楸树苗木叶片 Pn和 SPAD 均有显著正效应,并且N主效应大于W,而施磷量主效应不显著;(2)单因素效应分析结果表明,楸树苗木叶片 Pn和 SPAD 值随着N的增加均呈现出先增大后减小的变化趋势,与N类似,叶片 Pn和 SPAD 值对W的响应曲线也呈现出类似的"抛物线式"变化趋势;(3)W×N对楸树苗木 Pn和 SPAD 值均存在显著耦合正效应,但Pn和 SPAD 值与W×N的响应曲面关系图有所不同:随着土壤水分和施氮量的同时增加,叶片 Pn逐渐增加,而叶片 SPAD 值呈现出先增加后减小的变化趋势;(4)楸树苗木叶片 Pn 与 SPAD 值呈现出极显著正相关关系(P<0.0001)。总体而言,与土壤水分和施磷量相比,楸树生长更容易受土壤施氮量限制,此外,通过合理水肥配施措施,能一定程度提高楸树苗木的光合生产力和叶片 SPAD 值。 关键词:水肥耦合;叶片;净光合速率;SPAD;楸树

Interactive effects of soil water and fertilizer application on leaf net photosynthetic rate and SPAD readings of *Catalpa bungei* seedlings

QIU Quan¹, LI Jiyue^{1,*}, WANG Junhui², HE Qian¹, SU Yan¹, MA Jianwei³, DONG Julan³

1 College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China

3 Xiaolongshan Forestry Science and Technology Research Institute, Tianshui 741022, China

Abstract: Recent studies have examined problems related to water and fertilizer consumption, including the excessive application of these resources and their use in forest management. Many forest researchers maintain that the choice of suitable irrigation and fertilization strategies for seedling culture and field planting could save water and improve production. *Catalpa bungei* is a common, high-quality timber tree. The Chinese government plans to promote large-scale planting of *C. bungei* in appropriate areas; thus, information about irrigation and fertilization of this species is important. Response surface methodology (RSM) can be used to design experiments, establish models, assess significance, and determine optimal conditions. In addition, RSM can be used to analyze how process variables affect responses and to generate three-

收稿日期:2015-04-10; 修订日期:2015-11-30

基金项目:国家"十二五"科技支撑计划项目(2012BAD21B03; 2012BAD21B0304);教育部博士点基金(20124404120008)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ljyymy@vip.sina.com

dimensional plots. Rotatable central composite design (RCCD) is a common experimental method for studying the relationship between plant growth and soil water or fertilizer. Here, we used RCCD for a pot experiment with three factors, five levels, and 20 runs to examine leaf net photosynthetic rate (Pn) and SPAD values of C. bungei seedlings (clone 004-1). Mathematical models were established to examine the effects of main factors, monofactors, and the combination of soil water (W), nitrogen (N), and phosphorus (P) application on Pn and SPAD. Both W and N had significant positive effects on leaf Pn and SPAD values (the sequence of main factor effects was N > W); P did not affect these variables significantly. Analysis of monofactor effects showed that the values of leaf Pn and SPAD increased initially and then decreased with increasing N or W, indicating that leaf Pn and SPAD would be limited in seedlings subjected to excessive irrigation and fertilizer application. RSM based on RCCD showed that the interaction $W \times N$ had a significant positive effect on leaf Pn and SPAD; Pn values increased gradually with increasing W and N, while SPAD first increased and then decreased. The $W \times P$ and $N \times P$ interactions had no significant effects on leaf Pn or SPAD. In addition, leaf Pn and SPAD were positively correlated (P < 0.0001). Our results showed that N, rather than W or P, was the most important limiting factor in the growth of C. bungei seedlings, and we conclude that leaf Pn and SPAD in C bungei can be promoted by rational irrigation and fertilization practices. Our findings provide fundamental information for seedling culture and afforestation of C. bungei.

Key Words: combined effects of soil water and fertilizer; leaf; net photosynthetic rate; SPAD; Catalpa bungei

叶片是植物进行光合作用的主要器官,其叶绿素含量和光合速率的高低可以反映出植物光合生产潜力和 实际光合产量水平^[1]。由于植物叶片 SPAD 值与叶绿素含量具有显著相关性^[1-4],因而叶片 SPAD 值常被用 来表征植物体叶片叶绿素含量,因此,近年来,SPAD-502 叶绿素计被广泛应用于叶绿素含量的测定^[4-6]。土 壤水肥条件通常会直接影响植物叶片水分和养分含量以及其它光合功能性状,进而对植物体的光合生产力和 叶绿素含量产生显著影响。已有大量研究证实土壤水分和养分会显著影响植物体叶片光合生理^[7-10]和 SPAD 值^[10-15],合适的灌溉和施肥管理能大幅提高植物光合生产力。楸树(*Catalpa bungei*)是紫葳科、梓树属 (*Catalpa*)植物,是中国的珍贵速生树种之一,由于国家重视其推广和应用,近年来受到关注较多。当前已有 关于其叶片光合生理指标与土壤环境因子的关系研究报道,但主要研究的内容是水分^[16-17]和施肥^[18]单因素 效应对其叶绿素含量和光合特性的影响。一般而言,水分是植物根系吸收和运输养分的溶剂,而土壤养分也 会影响根系对水分的吸收和利用,因此,两者通常存在交互效应。然而,当前鲜见关于楸树叶片光合速率和 SPAD 值水肥耦合效应研究的相关报道。

本研究以楸树无性系 004-1 苗木为研究对象,采用三因素五水平二次回归通用旋转组合设计,通过盆栽 试验测定不同水肥处理下楸树苗木生长期叶片净光合速率(Pn)和 SPAD 值,建立其与土壤水分(W)、施氮量 (N)和施磷量(P)回归模型,分析土壤水分、施氮量和施磷量的主因子、单因素及耦合效应对楸树苗木叶片 Pn 和 SPAD 值的影响。本文主要研究目的是,从叶片器官 Pn 和 SPAD 值两方面认识楸树叶片光合生产力对土 壤环境因子响应规律,以期为楸树育苗过程中的水肥管理提供理论参考和有效建议。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

试验设在甘肃省小陇山林业科学研究所苗圃,该地位于 105° 54′ E,34° 28′N,海拔 1160 m。属温带半 湿润季风气候,年降水量 600—800 mm,年蒸发量 1290 mm,年平均气温 11.0℃,极端最高气温 39.0℃,极端 最低气温-19.2℃。4—9月晴天日平均光照时数 11—14 h,夏季最高光照强度 2500 μmol m⁻² s⁻¹,无霜期约 180 d。

1.2 研究材料

试验材料为楸树无性系 004-1,苗木由"国家林木种质资源平台—楸树种质资源保存库"提供,在小陇山 林科所进行培育。肥料选用氮肥(尿素 H₂NCONH₂含 N46%)、磷肥(过磷酸钙 CaSO₄ Ca(H₂PO₄)₂含 P₂O₅ 12%)、钾肥(硫酸钾 K₂SO₄含 K₂O 50%)。2013 年 3 月选择生长一致的健康二年生组培苗进行移苗,采用 30 cm×30 cm×45 cm(底径×上口径×高)的花盆,每盆栽植 1 株。每处理 5 株,20 个处理共计 100 株。基质组成 为黄土和森林土,体积比为 6:4,盆土质量统一为 15 kg。基质土壤容重 1.15±0.03 g/cm³,田间持水量(FC) (29.96±2.18)%,pH (7.47±0.14),有机质,全 N、全 P、全 K、碱解 N、有效 P 和速效 K 含量分别为(29.62± 2.24) g/kg、(1.55±0.04) g/kg、(0.81±0.01) g/kg、(18.68±0.67) g/kg、(152.36±3.89) mg/kg、(48.34±0.31) mg/kg 和(103.06±0.99) mg/kg。待苗木生长至 5 月初进行试验,试验处理前苗本高度和地径分别为 31.2 cm 和 5.9 mm。

1.3 研究方法

1.3.1 试验设计

采用三因素五水平二次回归通用旋转设计(CCD),共20个处理,各试验因素和水平编码值见表1,试验 结构矩阵见表2。

	Table 1 Coded and physica	l values of experimental factors	
编码水平 Coding value	土壤水分 Soil water content(W) (x1/%FC)	施氮量 Nitrogen application(N) (x ₂ /g/plant)	施磷量 phosphorus application(P) (x ₃ /g/plant)
-1.682	30	0	0
-1	40	1.2	0.6
0	55	3	1.5
1	70	4.8	2.4
1.682	80	6	3

表1 试验因素和水平编码值

			Table 2	Experimental design mat	rix		
处理	W	N	Р	处理	W	Ν	Р
Treatments	<i>x</i> ₁	<i>x</i> ₂	<i>x</i> ₃	Treatments	x_1	<i>x</i> ₂	<i>x</i> ₃
T1	-1	-1	-1	T11	0	-1.682	0
T2	-1	-1	1	T12	0	1.682	0
T3	-1	1	-1	T13	0	0	-1.682
T4	-1	1	1	T14	0	0	1.682
T5	1	-1	-1	T15	0	0	0
Т6	1	-1	1	T16	0	0	0
Τ7	1	1	-1	T17	0	0	0
Т8	1	1	1	T18	0	0	0
Т9	-1.682	0	0	T19	0	0	0
T10	1.682	0	0	T20	0	0	0

表 2 试验结构矩阵

1.3.2 施肥

采用穴施法,即在楸树苗木根系分布范围内挖穴 5 cm,将肥料平均施入。氮肥于 5 月 15 日、6 月 15 日、7 月 15 日共分 3 次施入,每次 1/3,磷肥、钾肥(硫酸钾 3g)均在 5 月 15 日一次性施入。

1.3.3 水分控制

采用 FOM/mts 便携式土壤湿度、温度和盐度计进行土壤水分测量。每隔1d 对土壤含水量进行测定。每次测定前,先用小铲铲开表层10 cm 左右土层,再将传感器的探针插入进行测定,得到体积含水量,根据土壤

容重,经换算得到质量含水量。土壤水分(占田间持水量的比例)上限设为田间持水量,下限如表 2,如果测得的土壤含水量低于下限则灌水。灌水量计算公式如下:灌水量(ml)=[(田间持水量-土壤含水量)/容重]× 盆土质量/水的密度,采用容积 1000 ml(精确度 10 ml)的量筒测定。

处理 Treatments	Pn	SPAD	处理 Treatments	Pn	SPAD
T1	10.98±0.62	33.9±1.3	T12	13.31±0.50	38.6±0.8
T2	10.72±0.99	33.3±1.1	T13	12.38±0.92	38.4±1.3
T3	11.11±0.36	34.5±0.4	T14	12.66±0.56	38.5±1.0
T4	11.23±0.28	35.4±1.3	T15	12.66±0.43	37.2±1.1
T5	9.18±0.68	31.7±1.0	T16	12.65 ± 0.32	38.3±1.4
T6	9.64±0.26	31.8±0.7	T17	11.71±0.24	38.5±1.1
Τ7	12.93 ± 0.26	39.4±0.9	T18	11.96±0.33	38.3±0.6
T8	13.79±0.26	39.7±1.2	T19	11.80±0.62	38.5±0.7
Т9	9.05 ± 0.49	31.8±0.9	T20	12.30±0.54	37.9±1.0
T10	11.56±0.57	34.6±0.5	sig	< 0.01	< 0.01
T11	8.58±0.71	25.0±0.5			

表 3 楸树苗木叶片净光合率和 SPAD 平均值* Table 3 Average leaf Pn and SPAD of *C. hungei* seedlings

*平均值是指6月、7月和8月三次测定值的平均值

1.3.4 测定指标

(1)叶片瞬时净光合速率(Pn)

于 2013 年 6 月、7 月和 8 月中旬,用 Li-6400 便携式光合作用分析系统(美国)于上午 9:00—11:00 进行 测定,每处理 5 株。测定时,每株选择 3 片功能叶,取平均值。测定过程中使用 LI-6400-2B 红蓝光源,光强设 置为 1200 μmol m⁻² s⁻¹,叶温设定为 35 ℃,相对湿度为(44.7±5.0)%,大气 CO₂浓度为(396.3±6.0) μmol · mol⁻¹。

(2) 叶片 SPAD 值

与叶片净光合速率测定同步,用 SPAD-502 叶绿素测定仪分别测定楸树苗木叶片 SPAD 值。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2007 进行作图,用 SAS 9.0 建立模型,并进行回归分析和回归系数显著性检验。其中,叶片净 光合速率和 SPAD 值回归模型采用一般线性模型。叶片净光合速率和 SPAD 值与土壤水分、施氮量和施磷量 的回归分析采用如下模型:

 $y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + b_3 x_3 + b_{12} x_1 x_2 + b_{13} x_1 x_3 + b_{23} x_2 x_3 + b_{11} x_1^2 + b_{22} x_2^2 + b_{33} x_3^2$ 式中, y 表示响应变量, x₁, x₂和 x₃分别表示土壤水分、施氮量和施磷量的水平编码值, b 表示回归系数。

2 结果与分析

2.1 楸树苗木叶片净光合速率 Pn 分析

由图 1 可知,楸树苗木叶片净光合速率总体呈现出 7 月>6 月>8 月的动态变化规律,可见不同处理楸树 苗木叶片净光合速率呈现出了相对一致的月动态变化规律。比较各处理 6 月、7 月和 8 月叶片净光合速率平 均值(表 3)时发现,处理间叶片净光合速率存在极显著差异(P<0.01),其中,净光合速率较高的楸树苗木主 要来自高氮高水(T7、T8)和高氮(T12)处理,而低水(T9)和低氮(T11)处理楸树苗木则数值较低。初步分析 来看,高氮高水处理会促进楸树苗木叶片光合产力的提高,而水、氮供应不足则会限制叶片光合生产力。

2.2 楸树苗木叶片 SPAD 值分析

由图 2 可知, 楸树叶片 SPAD 值总体呈现出 8 月>7 月>6 月的动态变化规律, 而 T9 和 T11 则呈现出 6 月>

5



图1 楸树苗木叶片净光合速率月动态变化

Fig.1 Monthly dynamic of leaf net photosynthetic rate (Pn) of Catalpa bungei seedlings

7月>8月的动态变化规律。就各处理6月、7月和8月叶片 SPAD平均值而言,由表3可知,处理间叶片 SPAD 值存在极显著差异(P<0.01),其中,T7、T8和T12处理楸树苗木具有相对较高的 SPAD 值,而 SPAD 数 值较低的楸树苗木来自T9和T11处理。由此可见,与叶片净光合速率一样,高氮高水处理能一定程度提高楸树苗木叶片 SPAD 值,相反,水氮亏缺则会导致楸树苗木叶片 SPAD 值大幅下降。



图 2 楸树苗木叶片 SPAD 值月动态变化



2.3 回归分析

11 期

分别建立以楸树苗期叶片净光合速率和 SAPD 值(取 6 月、7 月和 8 月测定值平均值)为响应变量,土壤水分(x₁),施氮量(x₂)和施磷量(x₃)为自变量的回归模型。由表 4 可知,ANOVA 分析结果显示 2 个回归模型均达到了极显著性水平(P<0.01),并且 R²分别到了 0.944 和 0.950,说明模型拟合效果较好,各响应变量与土壤水肥因子均有较强的相关性。根据模型回归系数检验结果(表 4),剔除掉不显著因素,各响应变量与土壤水肥因子的回归模型如下:

$$\gamma_{PN} = 12.181 + 0.419 x_1 + 1.208 x_2 + 0.907 x_1 x_2 - 0.664 x_1^2 - 0.438 x_2^2$$
(1)

$$y_{SP} = 38.094 + 0.748 x_1 + 3.015 x_2 + 1.613 x_1 x_2 - 1.591 x_1^2 - 2.086 x_2^2$$
(2)

式中, y_{PN}和 y_{SP}分别表示响应变量楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值(取 6 月、7 月和 8 月测定值平均值); x₁、x₂和 x₃分别表示土壤水分、施氮量和施磷量。

Table 4 Significance test of regression coefficients and x for the regression models after ANOVA					
变量 Variance source	y	PN		$y_{\rm SP}$	
	F ratio	p value	F ratio	p value	
<i>x</i> ₁	10.43	0.0009	5.73	0.0377	
<i>x</i> ₂	86.60	< 0.0001	93.19	< 0.0001	
<i>x</i> ₃	0.88	0.3713	0.04	0.8428	
x_1^2	27.62	0.0004	27.38	0.0004	
$x_1 x_2$	28.60	0.0003	15.62	0.0027	
$x_{1}x_{3}$	1.17	0.3047	< 0.01	0.9762	
x_{2}^{2}	12.01	0.0061	47.07	< 0.0001	
<i>x</i> ₂ <i>x</i> ₃	0.34	0.5753	0.27	0.6138	
x_{3}^{2}	0.90	0.3651	0.76	0.4030	
模型 Model	18.61	< 0.0001	20.75	< 0.0001	
R^2	0.944		0.950		

表 4 回归模型和系数检验

Table 4 Significance test of regression coefficients and R^2 for the regression models after ANOVA

y_{PN}和 y_{SP}分别表示响应变量叶片净光合速率和 SPAD 值(取 6 月、7 月和 8 月测定值的平均值)

2.3.1 主效应分析

由于试验中各因素水平已经过无量纲线性编码代换,偏回归系数已经标准化,故直接比较其系数绝对值的大小,可以判断各因素对细根生物量和特征值的影响效应,正负号表示各因素对响应变量的影响方向^[19]。从回归方程(1)和(2)可以看出,施氮量和土壤水分对楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值均有显著正效应,并且综合比较 2 个回归方程中 2 个因子回归系数发现,其主效应总体大小顺序为:施氮量>土壤水分,而施磷量对楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值主效应不显著。此外,发现土壤水分×施氮量对楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值均有显著正效应均有显著耦合正效应,而土壤水分×施氮量、施氮量×施磷量对楸树苗木叶 片净光合速率和 SPAD 值无显著耦合效应。

2.3.2 单因素分析

由于施磷量对楸树苗木净光合速率和 SPAD 值主效应不显著,因此,将重点分析土壤水分和施氮量对楸树苗木净光合速率和 SPAD 值的单因素效应。具体来讲,令 x₂=0,得到响应变量 y_{PN}和 y_{SP}与土壤水分(x₁)的 单因素回归方程,对应回归方程详见图 3A 和 3B。如图 3A 和 3B 所示,楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值 均随土壤水分增加呈现出"抛物线式"变化趋势,即随着土壤水分量的增加,2 个响应变量均呈现出先增加后 减小的变化趋势,由此说明,当水分灌溉过量时,楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值均会受到抑制。类似 地,令 x₁=0,得到响应变量 y_{PN}和 y_{SP}与施氮量(x₂)的单因素回归方程,对应回归方程详见图 3C 和 3D。由图 3C 和 3D 可知,楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值均随施氮量增加也呈现出"抛物线式"变化趋势,由此可 见,当氮肥施入过量时,楸树叶片净光合速率和 SPAD 值也会受到抑制。

2.3.3 水肥耦合效应分析

由于仅发现土壤水分和施氮量对楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值有显著耦合效应,因此,本研究仅 分析土壤水分和施氮量耦合效应对楸树苗木叶片净光合速率和 SPAD 值的影响。根据回归方程(1)和(2), 分别得到 y_{PN}和 y_{SP}与土壤水分×施氮量耦合效应响应面图(图 4A 和图 4B)。由图 4A 可知,随着土壤水分和 施氮量的增加,楸树苗木叶片净光合速率呈现出逐渐增加的变化趋势,当土壤水分和施氮量因子水平同时达 到 1.682 时,其叶片净光合速率达到峰值。叶片 SPAD 值方面,如图 4B 所示,随着土壤水分和施氮量的增加, 楸树苗木叶片 SAPD 值呈现出先增加后减小的变化趋势。具体来讲,随着土壤水分和施氮量逐渐增加,叶片 SPAD 值随之增加,当土壤水分和施氮量因子水平同时达到 0.841 时,叶片 SAPD 值达到峰值,而当土壤水分 和施氮量继续增加时,叶片 SPAD 值便出现缓慢下降的变化趋势。

总体而言,在一定范围内,随着土壤水分和施氮量的增加,叶片净光合速率和 SPAD 值均随之增加,但当





土壤水分和施氮量过量时,叶片 SPAD 反而下降,表现出了一定的抑制作用。





2.4 叶片净光合速率与 SPAD 值的关系

为了研究楸树苗木叶片净光合速率与 SPAD 值的相关关系,对楸树叶片净光合速率与 SPAD 值(取6月、7月和8月测定值的平均值)进行回归分析,结果见图5。由图5可知,楸树苗木叶片净光合速率与 SPAD 值 呈现出极显著正相关关系(*P*<0.0001),并且回归模型 *R*²达到了0.750,说明两者相关性程度较高。

3 讨论

3.1 植物叶片光合作用容易受叶片自身生理特征(营养元素含量、叶绿素含量等)和外界环境因子(光照、温度、湿度和 CO₂浓度等)影响^[20-22],其中,叶片中氮元素对植物体叶片光合作用过程具有重要影响。大部分植物叶氮组成直接影响碳同化过程相关联 Rubisco、叶绿素及其他生物化学结构,其浓度与光合作用中碳的固定密切相关,因此,叶氮浓度的高低会显著影响叶片光合速率。另一方面,大量研究证实叶氮会直接影响植物体叶绿素合成,并且与植物体叶片 SPAD 值呈显著正相关关系^[23-26]。从目前的研究结果来看,普遍认为叶氮浓

度与叶片净光合速率和 SPAD 值均呈密切的正相关关系。就叶片净光合速率和 SPAD 值而言,由于叶绿素是与植物光合作用相关的最重要光合色素,而且叶片 SPAD 值常用来表征叶绿素含量,因此,叶片净光合速 率与 SPAD 值通常关系密切,本文研究结果(图 5)显示 两者存在极显著的正相关关系(P<0.0001),进一步证 实了此结论。但需要指出的是,影响叶片光合作用的因素较多,树种之间光合作用主要限制因子可能存在差 异,也有针对其它树种的研究认为 SPAD 值与净光合速 率并不存在显著的相关关系^[1],由此可见,本文的研究 结论不一定适用于其它树种,甚至其它楸树无性系是否 能得到相同结论尚缺乏数据支持,当然,在今后的研究 中,如果能证实其它楸树无性系叶片净光合速率与



Fig.5 The relationship between leaf Pn and SPAD values of *C. bungei* seedlings

SPAD 同样密切相关,那么叶片 SPAD 值便能用于指示楸树无性系的光合生长能力,也为比较楸树无性系之间 生长性能差异提供了便利条件。一般而言,土壤环境因子主要通过直接影响叶片光合作用相关生理特征,例 如,叶氮浓度、含水量等,进而间接对叶片净光合速率和 SPAD 值产生影响。因此,要解释叶片净光合速率和 SPAD 值对土壤水肥因子响应规律,需从叶片光合生理特征的角度进行关联分析。

3.2 本文主效应分析结果显示土壤水分显著正向作用于楸树叶片净光合速率和 SPAD 值。主要原因是:土 壤水分充足时,既促进植物体吸收和运输水分和养分效率的提高^[27],又可以增加叶片气孔开度,因此,适量增 加水分灌溉能正向提升植物光合生产力;此外,水分是保证植物叶绿素合成的重要因子,已有大量研究表明, 良好的土壤水分条件能促进叶绿素的合成,而水分严重亏缺时,会导致叶片严重失水,叶绿素合成则会受 阻^[28-29]。施氦量方面,本文研究结果表明,施氦量也是正向作用于叶片净光合速率和 SPAD 值。原因是:随着 氮肥施入量的增多,土壤中可利用氮随之增多,因而植物可以大量吸收土壤中有效氮素,促使叶氮浓度不断增 加。施磷量方面,本文研究结果显示施磷量对叶片净光合速率和 SPAD 值无显著影响,可能与楸树苗期的需 肥特性有关,具体原因有待进一步研究。当前,已有大量关于速生树种水肥耦合效应的相关研究报道,其中, Dong 等^[30]针对毛白杨 Populus tomentosa 和林国祚等^[31]针对尾巨桉 Eucalyptus urophylla × E. grandi 的研究结 果表明土壤水分和施氮量均显著正向作用于植物体生物量干物质积累,说明本文的研究树种楸树与前人研究 速生树种毛白杨和尾巨桉可能具有相似的水肥需求特征,但树种之间也存在差异,具体来讲,本文研究结果显 示施氦量主效应程度高于土壤水分,而前人的研究认为,对于毛白杨和尾巨桉的生物量积累而言,土壤水分主 效应程度高于施氮量。初步分析来看,这两种不同结论可能与树种之间需水需肥特征差异性有关,但还有待 进一步研究。

3.3 大量研究结果表明土壤水肥因子交互效应对植物体叶片 SPAD 值^[6]、光合速率^[9-10,30]、及其它生理特性^[7-8]有显著影响,其中 Dong 等^[30]研究显示水氮耦合效应显著正向作用毛白杨苗木生长时期叶片净光合速率,与前人研究结果相似,本研究也发现土壤水分×施氮量对叶片净光合速率和 SPAD 值存在显著耦合正效应。原因可以解释为:随着水分灌溉量和氮肥施入量的不断增加,土壤中氮有效性随之增加,并且当土壤水分充足时,苗木养分运输效率也会得到显著提高^[27],因此,在两者交互作用下,随着土壤水氮供应量的同时增加,苗木可以吸收更多的氮元素,然后快速有效地被运输茎和叶片器官,叶片氮浓度也会显著升高,另一方面,养分充足时也会促进植物对水分的吸收和利用^[32],以便促进植物合成叶绿素合成和光合生产。

3.4 近年来,速生树种的水肥消耗问题一直是社会关注的热点问题。在速生树种人工林经营时,经常被指责存在过度消耗水肥资源问题,破坏区域水资源平衡和耗竭土壤肥力资源。最近的研究中,已有大量报道开始 关注树木栽培的大量水肥消耗问题和水肥管理技术^[33-35]。国内外专家学者普遍认为,在树木培育和田间种 植过程中,选择合适的灌溉和施肥策略,既能节约水肥又能实现增产效果^[30-31,36]。从本文单因素分析结果 (图 3)以及叶片 SPAD 值的水氮耦合效应响应图(图 4B)来看,过量的水分灌溉和施氮,反而会抑制楸树苗木 光合生产力和叶绿素合成,并且会导致大量水肥资源浪费。在楸树适生区进行大面积推广种植时,特别是在 一些干旱地区,同样会面临水肥管理问题,因此,科学的水肥调控技术在楸树育苗和人工林经营过程中意义重 大。本文仅从楸树苗期需水需肥规律角度,认识了楸树育苗过程应注意的水肥管理问题,主要关注了如何通 过灌溉量和施肥量精准控制和水肥配施措施等手段实现增产和节约水肥双重功效。但研究结果存在局限性, 只能为楸树育苗提供有效建议,无法回答在楸树人工林种植过程中的水肥管理问题,在今后的研究中,将重点 关注该项研究内容。

4 结论

(1)从楸树苗期叶片净光合速率和 SPAD 对土壤水肥因子响应特征来看,土壤水分和施氮量是引起楸树 苗木叶片净光合光合速率和 SPAD 值变化的主要影响因子,其中,施氮量主效应程度更高,说明楸树苗期光合 生长更容易受土壤中氮有效性限制。因此,在今后的楸树育苗过程中,应当重视适量精准施氮,此外,适量的 水分灌溉对于楸树苗木的光合生长也具有明显的促进作用。

(2)需要注意的是,本文研究结果显示,单一地过量灌溉和施氮反而抑制楸树苗木的光合生长,并会引起 水肥资源浪费。此外,研究表明,水氮耦合效应对楸树苗木叶片净光合速率和 SAPD 值有显著正向作用,因 此,通过合理水肥配施措施,既能大幅提高楸树苗木的光合生产力,又能节约水肥。

参考文献(References):

- [1] 钟全林,程栋梁,胡松竹,贺利中,唐承财,文雅香,邱剑飞,李秀花.刨花楠和华东润楠叶绿素含量分异特征及与净光合速率的关系. 应用生态学报,2009,20(2):271-276.
- [2] Bielinis E, Jóźwiak W, Robakowski P. Modelling of the relationship between the SPAD values and photosynthetic pigments content in Quercus petraea and Prunus serotina leaves. Dendrobiology, 2015, 73: 125-134.
- [3] Uddling J, Gelang-Alfredsson J, Piikki K, Pleijel H. Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. Photosynthesis Research, 2007, 91(1): 37-46.
- [4] Yamamoto A, Nakamura T, Adu-Gyamfi J J, Saigusa M. Relationship between chlorophyll content in leaves of sorghum and pigeonpea determined by extraction method and by chlorophyll meter (SPAD-502). Journal of Plant Nutrition, 2002, 25(10): 2295-2301.
- [5] Abdelhamid M, Horiuchi T, Oba S. Evaluation of the SPAD value in faba bean (Vicia faba L.) leaves in relation to different fertilizer applications. Plant Production Science, 2003, 6(3): 185-189.
- [6] 鲍雅静, 覃名茗, 李政海, 孙丽, 高伟, 洪光宇. 羊草叶片 SPAD 值对水分梯度和氮素添加梯度的响应. 中国草地学报, 2012, 34(4): 26-30.
- [7] 杨浩, 罗亚晨. 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应. 植物生态学报, 2015, 39(1): 32-42.
- [8] 丁红,张智猛,戴良香,慈敦伟,秦斐斐,宋文武,刘孟娟,付晓.水分胁迫和氮肥对花生根系形态发育及叶片生理活性的影响.应用生态学报,2015,26(2):450-456.
- [9] 李建明,潘铜华,王玲慧,杜清洁,常毅博,张大龙,刘媛.水肥耦合对番茄光合、产量及水分利用效率的影响.农业工程学报,2014,30 (10):82-90.
- [10] 沈玉芳,李世清,邵明安.水肥空间组合对冬小麦光合特性及产量的影响.应用生态学报,2007,18(10):2256-2262.
- [11] 王飞,宋希云,刘树堂,宋祥云.水肥耦合下夏玉米不同生育时期的高光谱特性与反演模型研究.植物生理学报,2014,50(3):358-363.
- [12] Swiader J M, Moore A. SPAD-chlorophyll response to nitrogen fertilization and evaluation of nitrogen status in dryland and irrigated pumpkins. Journal of Plant Nutrition, 2002, 25(5): 1089-1100.
- [13] Natywa M, Pociejowska M, Majchrzak L, Pudełko K. Influence of irrigation and nitrogen fertilization on yield and leaf greenness index (SPAD) of Maize. Acta Scientarum Polonorum, Agricultura, 2014, 13(1): 39-50.
- [14] Azizian A, Sepaskhah A R. Maize response to water, salinity and nitrogen levels: physiological growth parameters and gas exchange. International Journal of Plant Production, 2014, 8(1): 131-162.
- [15] Schlichting A F, Koetz M, Bonfim-Silva E M, da Silva T J A. Maize development under different nitrogen levels and soil water tensions. IRRIGA,

2014, 19(4): 598-611.

- [16] 王新建,何威,杨淑红,丁鑫,朱延林.干旱胁迫下4种楸树嫁接苗叶绿素含量的变化.经济林研究,2008,26(1):20-24.
- [17] 王改萍, 岑显超, 何力, 彭方仁. 水分胁迫对楸树苗木光合特性的影响. 南京林业大学学报:自然科学版, 2007, 31(6): 57-60.
- [18] 王力朋,晏紫伊,李吉跃,王军辉,何茜,苏艳,董菊兰. 氮素指数施肥对 3 个楸树无性系光合特性的影响. 林业科学研究, 2013, 26 (1): 46-51.
- [19] Zhou X L, Wang H, Chen Q G, Ren J Z. Coupling effects of depth of film-bottomed tillage and amount of irrigation and nitrogen fertilizer on spring wheat yield. Soil & Tillage Research, 2007, 94(1): 251-261.
- [20] Heerema R J, VanLeeuwen D, St Hilaire R, Gutschick V P, Cook B. Leaf photosynthesis in nitrogen-starved 'Western' pecan is lower on fruiting shoots than non-fruiting shoots during kernel fill. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2014, 139(3): 267-274.
- [21] Sun J D, Feng Z Z, Leakey A D B, Zhu X G, Bernacchi C J, Ort D R. Inconsistency of mesophyll conductance estimate causes the inconsistency for the estimates of maximum rate of Rubisco carboxylation among the linear, rectangular and non-rectangular hyperbola biochemical models of leaf photosynthesis-A case study of CO₂ enrichment and leaf aging effects in soybean. Plant Science, 2014, 226: 49-60.
- [22] Reynaud S, Leclercq N, Romaine-Lioud S, Ferrier-Pagés C, Jaubert J, Gattuso J P. Interacting effects of CO₂ partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. Global Change Biology, 2003, 9(11): 1660-1668.
- [23] Wang Q B, Chen J J, Li Y C. Nondestructive and rapid estimation of leaf chlorophyll and nitrogen status of peace lily using a chlorophyll meter. Journal of Plant Nutrition, 2004, 27(3): 557-569.
- [24] Lopez-Bellido R J, Shepherd C E, Barraclough P B. Predicting post-anthesis N requirements of bread wheat with a Minolta SPAD meter. European Journal of Agronomy, 2004, 20(3): 313-320.
- [25] Fritschi F B, Ray J D. Soybean leaf nitrogen, chlorophyll content, and chlorophyll a/b ratio. Photosynthetica, 2007, 45(1): 92-98.
- [26] Gábor ík N. Relationship between contents of chlorophyll (a+b) (SPAD values) and nitrogen of some temperate grasses. Photosynthetica, 2003, 41(2): 285-287.
- [27] Hu T T, Kang S Z, Li F S, Zhang J H. Effects of partial root-zone irrigation on the nitrogen absorption and utilization of maize. Agricultural Water Management, 2009, 96(2): 208-214.
- [28] Nikolaeva M K, Maevskaya S N, Shugaev A G, Bukhov N G. Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant enzyme activities in leaves of three wheat cultivars varying in productivity. Russian Journal of Plant Physiology, 2010, 57(1): 87-95.
- [29] Sarani M, Namrudi M, Hashemi S M, Raoofi M M. The effect of drought stress on chlorophyll content, root growth, glucosinolate and proline in crop plants. International Journal of Farming and Allied Sciences, 2014, 3(9): 994-997.
- [30] Dong W Y, Qin J, Li J Y, Zhao Y, Nie L S, Zhang Z Y. Interactions between soil water content and fertilizer on growth characteristics and biomass yield of Chinese white poplar (*Populus tomentosa* Carr.) seedlings. Soil Science and Plant Nutrition, 2011, 57(2): 303-312.
- [31] 林国祚,谢耀坚,彭彦.水肥耦合对尾巨桉苗木生物量的影响.桉树科技,2013,30(2):1-8.
- [32] Al-Kaisi M M, Yin X H. Effects of nitrogen rate, irrigation rate, and plant population on corn yield and water use efficiency. Agronomy Journal, 2003, 95(6): 1475-1482.
- [33] Pires A L, Xavier R. Influence of vegetation management and fertilization on *Pinus pinaster* growth and on understory biomass and composition. Forest Systems, 2010, 19(3): 404-409.
- [34] Rahbari A, Sinaki J M, Zarei M. Phosphate fertilizer and drought effects on growth components and elements of forage millet varieties. International Journal of Agronomy and Plant Production, 2013, 4(2): 292-299.
- [35] de Andrade Porto R, Koetz M, Bonfim-Silva E M, Polizel A C, da Silva T J A. Effects of water replacement levels and nitrogen fertilization on growth and production of gladiolus in a greenhouse. Agricultural Water Management, 2014, 131: 50-56.
- [36] Haghjoo M, Nezhad F P, Amiri E, Vazan S, Manesh M M K. Maize response to nitrogen and irrigation regimes. American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences, 2013, 13(5): 639-646.