

淹水胁迫下枫香叶片对富氮水平的光合响应

苏守香^{1,2}, 彭镇华², 孙启祥², 方建民³, 徐凯^{4*}

(1. 国际竹藤中心, 北京 100102; 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. 安徽省林业科学研究院, 合肥 230031; 4. 浙江农林大学农业与食品科学学院, 临安 311300)

摘要: 研究了不同富氮水平 (16、6、0.5 和 0 mg·kg⁻¹) 没顶全淹、冠层半淹和根部渍水对枫香叶片光合作用的影响。结果表明, 淹水下枫香叶片的净光合速率 (P_n) 显著下降, 但较高富氮水平 (16 和 6 mg·kg⁻¹) 淹水胁迫下枫香叶片净光合速率的下降幅度明显低于低富氮水平 (0.5 mg·kg⁻¹)、零富氮水平 (0 mg·kg⁻¹) 和对照。淹水胁迫下, 枫香叶片的非光化学淬灭系数 (q_N 或 NPQ) 随富氮水平的提高而降低, 而光化学淬灭系数 (q_P) 则相反。不同富氮水平淹水胁迫下, 枫香叶片的最大光化学效率 (F_v/F_m) 均出现不同程度下降, 淹水 1~30 d 各富氮处理间的 F_v/F_m 差异均不显著, 但淹水 40 d, 各处理间的 F_v/F_m 下降幅度明显增大, 而且较高富氮水平 (16 和 6 mg·kg⁻¹) 枫香叶片净光合速率的下降幅度明显低于低富氮水平 (0.5 mg·kg⁻¹)、零富氮水平 (0 mg·kg⁻¹) 和对照。上述试验结果说明, 富氮可缓解淹水对枫香叶片光合作用的胁迫损害, 枫香在富营养的湿地环境中适应性更强, 可作为滩地造林和湿地绿化的首选树种。

关键词: 枫香; 淹水; 富氮; 光合作用

中图分类号: S718.45

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2013)03-0357-08

Photosynthetic response to nitrogen levels under flooding stress of *Liquidambar formosana* Hance. leaves

SU Shou-xiang^{1,2}, PENG Zhen-hua², SUN Qi-xiang², FANG Jian-min³, XU Kai⁴

(1. International Center for Bamboo and Rattan, Beijing 100102;

2. Research Institute of Forestry, CAF; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091;

3. Anhui Academy of Forestry, Hefei 230031; 4. School of Agricultural and Food Science, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300)

Abstract: The effects of different rich nitrogen levels (16, 6, 0.5, 0 mg·kg⁻¹) on photosynthesis of *Liquidambar formosana* Hance. under fully flooded, canopy semi-submerged and roots waterlogging were studied. The results show that the net photosynthetic rate (P_n) in leaves of *L. formosana* decreased significantly under flooding, but the declining degree of P_n in leaves of *L. formosana* treated with higher nitrogen levels (16, 6 mg·kg⁻¹) was clearly smaller than that with low nitrogen levels (0.5 mg·kg⁻¹), zero nitrogen level (0 mg·kg⁻¹) and the control. Under flooding stress, non-photochemical quenching parameters (q_N or NPQ) decreased with the increase of rich nitrogen level, while photochemical quenching parameters (q_P) was the opposite. Under flooding stress with different levels of nitrogen, all the maximum photochemical efficiencies decreased in leaves of *L. formosana*, however, the differences between two maximum photochemical efficiencies were not dramatic in flooding from day one to day thirty, but they increased clearly after flooding for 40 days, and declining degree of the maximum photochemical efficiencies in leaves of *L. formosana* with higher nitrogen levels (16, 6 mg·kg⁻¹) was clearly smaller than that with low nitrogen levels (0.5 mg·kg⁻¹), zero nitrogen level (0 mg·kg⁻¹) and the control. The experiment results reveal that rich nitrogen can buffer the stress damage of flooding to photosynthesis in leaves of *L. formosana*, indicating the *L. formosana* has stronger adaptability in eutrophic wetland environment, and can be used as a suitable species for afforestation on tidal flat and greening of wetland.

Key words: *Liquidambar formosana* Hance.; flooding; rich nitrogen; photosynthesis

收稿日期: 2013-03-01

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD38B07)资助。

作者简介: 苏守香, 男, 博士研究生。E-mail: 446495047@qq.com

* 通信作者: 徐凯, 男, 教授。E-mail: 1213992897@qq.com

水体富营养化已成为世界范围内水环境保护中的重大环境问题^[1],是当今世界面临的一个严峻的环境问题。我国的水体富营养化情况也很严重,其中湖泊富营养化是我国目前面临的最为严重的水环境问题之一^[2]。长江中下游地区大面积滩地具有独特的季节性淹水特征。不同地区滩地淹水环境中的富营养水平差异较大。氮素是水体富营养化中的一个很重要的污染因子。国内外有关淹水胁迫下植物响应富营养化水体的研究对象主要包括藻类等浮游植物^[3]、水稻^[4-6]等草本。富氮(用字母N表示,下同)淹水胁迫对林木光合作用等生理代谢的影响尚缺少研究^[7]。

叶绿素荧光与光合作用中各个反应过程紧密相关,与传统的“表现性”的气体交换指标相比,其更能反映植物的“内在性”特征,可以用它快速、灵敏和非破坏性地分析光合作用的内在机理。因此,作为光合作用研究的探针,叶绿素荧光技术在植物生理研究上、特别是逆境胁迫机理分析方面已经得到了广泛的应用^[8-9]。

枫香(*Liquidambar formosana* Hance.)在我国长江流域分布十分广泛,是极为重要的乡土树种。自然条件下,枫香主要生长在山丘区,近年来的研究发现,枫香具有较强的耐水湿特性,在季节性淹水的长江滩地上栽培表现良好^[10]。本试验选择枫香为材料,通过不同富氮水平淹水胁迫下叶绿素荧光及相关光合参数的测定分析,探索滩地季节性富氮水平淹水胁迫对枫香林木的光合生理的影响机制,以进一步探明滩地季节性淹水下林木光合产物积累的影响,从而为滩地枫香林的科学经营提供实践指导和理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验时间、地点

试验于2010年7月~2011年12月在浙江农林大学东湖校区内(浙江省临安市)进行。临安地处浙江省西北部、属中亚热带季风气候区南缘,年平均气温为16℃,绝对最低温度-8.1℃,绝对最高温度39.9℃。

1.2 试验材料与处理

试验材料为枫香1年生(*Liquidambar formosana* Hance.)实生苗,2010年4月下旬选取120株长势一致、生长健壮的1年枫香实生幼苗栽于塑料盆(高18 cm,直径23 cm)中,栽培基质为黄土:即河沙:泥炭:蛭石混合土(体积比为4.5:2.5:2:1,v/v/v),每盆基质重3.5 kg。测得田间持水量为

28.3%,基质饱和持水量为51.7%。生长期保证水分供应充足,其它管理同常规。7月上旬将试验材料移至浙江农林大学温室大棚内培养。

2010年7月20日将盆栽苗连盆放入高68 cm、口部直径96 cm、底部直径92 cm的塑料桶中进行套盆淹水处理。每隔1 d调整各处理在玻璃温室中位置,以消除温室内不同位置的环境差异而致的试验误差。2011年试验材料培养和处理方法与上述相同。

将实验植株随机按照富N水平分成4组,分别为零富N(N-0 mg·kg⁻¹,简称为N-0,下同)、低富N(N-0.5 mg·kg⁻¹,简称为N-0.5,下同)、中富N(N-6 mg/kg,简称为N-6,下同)、高富N(N-16 mg·kg⁻¹,简称为N-16,下同)和对照(未淹水CK),每组根据淹水深度,设3个处理水平:盆土表面以上5 cm、25 cm和50 cm分别代表根部渍水、冠层半淹和冠层没顶全淹。

实验期间及时补充水分或不同N水平富营养水维持淹水水位。实验从7月19日始,到8月31日止,测定处理0、1、3、7、13、20、30和40 d枫香幼苗叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数。实验设12个处理,每处理3株,每株测3片叶,9次重复。

1.3 研究方法

1.3.1 叶片气体交换参数测定 淹水处理后,每处理选取3盆试验材料移至光照培养室中预照光2 h后进行气体交换参数测定。光源为镉灯,灯与材料间以经流动水层(水槽)滤热,叶片表面平均光强(445±10) μmol·m⁻²·s⁻¹,室温为(25±1)℃。随机选完全展开成熟叶,以GFS-3000(Walz, Germany)光合测定系统进行连体叶片气体交换参数测定,测定光源为红蓝光源。

1.3.2 叶片叶绿素荧光参数的测定 淹水处理后,每处理选取3盆试验材料暗适应0.5 h以上。然后以PAM-2500(Walz, Germany)便携式叶绿素荧光仪测定 F_0 (初始荧光)、 F_m (最大荧光)、 F_v/F_m (光系统II最大光化学效率)、 F_m' (光下的最大荧光)和 F_0' 。测定时,打开检测光(<0.1 μmol·m⁻²·s⁻¹,频率为600 Hz)测定 F_0 ,再打开一次饱和脉冲光(PFD为8 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,频率为20 kHz,0.8 s,1个脉冲),测定 F_m 以及 F_v/F_m 。然后打开作用光(PFD为336 μmol·m⁻²·s⁻¹,白光), F_t (光下稳态荧光)稳定后,再打一次饱和脉冲光测定 F_m' ,关闭作用光,继以一次远红外光(PFD为5 μmol·m⁻²·s⁻¹,频率为20 kHz,3 s)测定 F_0' 。

1.4 数据处理

q_P (光化学淬灭)、 q_N (非光化学淬灭)、 Φ_{PSII} (PS II 的量子产额) 和 ETR (电子传递速率) 按下列公式计算:

$$q_P = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0)$$

$$q_N = 1 - (F_m' - F_0') / (F_m - F_0)$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_t) / F_m'$$

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PFD \times 0.5 \times 0.84$$

数据处理软件为 PAMWin (Walz, Germany)。

为比较富氮淹水处理对各叶绿素荧光参数 (除 F_v/F_m 外) 的影响, 荧光参数取淹水 20 d (整个 40 d 淹水处理时段的时间中值) 时的测定数值。

本研究利用 EXCEL 对原始数据进行整理, 统计分析方法工作利用 SPSS 统计分析软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同富氮水平下淹水对枫香叶片净光合速率的影响

由表 1 可知, 根部渍水 1~40 d 时, 零富 N ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的净光合速率下降幅度分别为 37.8%~58.1%, 大于相同淹水时间高富 N ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下分别为 26.6%~48.1% 的降幅, 且差异均显著 ($P < 0.05$); 亦大于相同淹水时间中富 N ($6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 27.3%~48.1% 的降幅, 差异亦均显著 ($P < 0.05$)。冠层半淹 1~40 d 时, 零富 N ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的净光合速率下降幅度为

39.5%~59.2%, 大于相同淹水时间高富 N ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 28.0%~49.3% 的降幅, 而且除淹水 3 d、7 d 和 20 d 时差异不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其它差异均显著 ($P < 0.05$); 亦大于相同淹水时间中富 N ($6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 24.3%~51.4% 的降幅, 而且除淹水 3 d、7 d、40 d 时差异不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其它差异亦均显著 ($P < 0.05$)。没顶全淹 1~40 d 时, 零富 N ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的净光合速率下降幅度分别为 50.6%~79.7%, 大于相同淹水时间高富 N ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 34.7%~56.0% 的降幅, 且差异均显著 ($P < 0.05$); 亦大于中富 N ($6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 35.8%~64.2% 的降幅, 而且除淹水 3 d、7 d 和 30 d 时差异不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其他差异亦均显著 ($P < 0.05$)。

这表明高、中富 N 水平下, 由于高、中富 N 下的净光合速率总体比零富 N 下的高, 说明高、中富 N 水平明显减缓了淹水下枫香叶片净光合速率的下降。

低富 N ($0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 下的枫香叶片, 在淹水处理 40 d 期间, 除根部渍水 7 d 时, 冠层半淹 20 d 时, 以及没顶全淹 3、7、20 和 40 d 时与零富 N ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的差异显著 ($P < 0.05$) 外, 其它差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。这说明, 低富氮水平未能明显减缓淹水下枫香叶片净光合速率的下降 (图 1)。

表 1 不同富氮水平下淹水深度对枫香叶片净光合速率的影响

Table 1 Effects of flood depth on the net photosynthetic rate of *Liquidambar formosana* Hance. under different nitrogen concentrations

N / $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	淹水深度/cm Flood depth	$P_n/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$							
		0	1	3	7	13	20	30	40
CK	0	8.2±0.9 ^a	6.9±0.1 ^a	7.2±0.3 ^a	6.9±0.4 ^a	7.4±0.5 ^a	7.1±0.8 ^a	7.0±0.3 ^a	7.4±1.3 ^a
0	5	7.4±0.5 ^a	4.6±0.2 ^{df}	4.4±0.4 ^{cd}	3.7±0.3 ^e	3.6±0.3 ^{ef}	3.7±0.2 ^{de}	3.1±0.2 ^c	3.2±0.2 ^d
	25	7.6±0.3 ^a	4.4±0.2 ^{ef}	4.6±0.4 ^{bc}	4.1±0.3 ^{de}	3.5±0.3 ^f	3.6±0.2 ^e	3.1±0.2 ^c	3.3±0.3 ^d
	50	7.9±0.4 ^a	3.9±0.2 ^e	3.5±0.3 ^e	3.2±0.2 ^f	2.8±0.2 ^g	3.0±0.2 ^f	2.5±0.2 ^d	1.6±0.1 ^e
0.5	5	7.8±0.3 ^a	5.1±0.4 ^{bcd}	4.3±0.2 ^{cd}	4.3±0.2 ^d	3.9±0.2 ^{ef}	3.3±0.3 ^{ef}	3.7±0.6 ^{bc}	3.0±0.2 ^{cd}
	25	8.0±0.5 ^a	5.0±0.4 ^{cd}	4.6±0.2 ^c	4.3±0.2 ^d	4.0±0.3 ^{ef}	3.1±0.3 ^f	3.3±0.5 ^c	3.3±0.3 ^d
	50	7.6±0.3 ^a	4.0±0.3 ^e	4.1±0.2 ^d	3.7±0.2 ^e	2.7±0.2 ^g	2.4±0.2 ^g	2.1±0.3 ^d	1.3±0.1 ^f
6	5	7.7±0.4 ^a	5.6±0.3 ^{bc}	5.1±0.3 ^b	5.1±0.3 ^b	5.0±0.3 ^{bc}	4.6±0.2 ^b	4.1±0.4 ^b	4.0±0.3 ^{bc}
	25	7.4±0.4 ^a	5.6±0.3 ^{bc}	4.8±0.2 ^{bc}	4.5±0.3 ^{cd}	4.9±0.3 ^{bc}	4.3±0.2 ^{bc}	4.1±0.4 ^b	3.6±0.2 ^{cd}
	50	8.1±0.5 ^a	5.2±0.3 ^{bc}	4.9±0.3 ^{bc}	4.1±0.3 ^{de}	4.1±0.3 ^e	4.0±0.2 ^{cd}	2.9±0.3 ^{cd}	3.2±0.2 ^d
16	5	7.9±0.4 ^a	5.8±0.4 ^b	5.1±0.3 ^b	5.0±0.2 ^{bc}	5.1±0.2 ^b	4.3±0.2 ^{bc}	4.1±0.3 ^b	4.3±0.2 ^b
	25	7.5±0.3 ^a	5.4±0.4 ^{bc}	5.1±0.3 ^b	4.7±0.3 ^{bcd}	4.6±0.2 ^{cd}	3.9±0.2 ^{de}	4.0±0.3 ^b	3.8±0.2 ^c
	50	7.5±0.4 ^a	4.6±0.3 ^{df}	4.9±0.3 ^{bc}	4.5±0.3 ^{cd}	4.4±0.2 ^{de}	3.7±0.2 ^{de}	3.3±0.2 ^c	3.6±0.2 ^{cd}

注: 上表同列的值中带有不同字母的表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters within the same column mean significant difference at the 0.05 level. The same below.

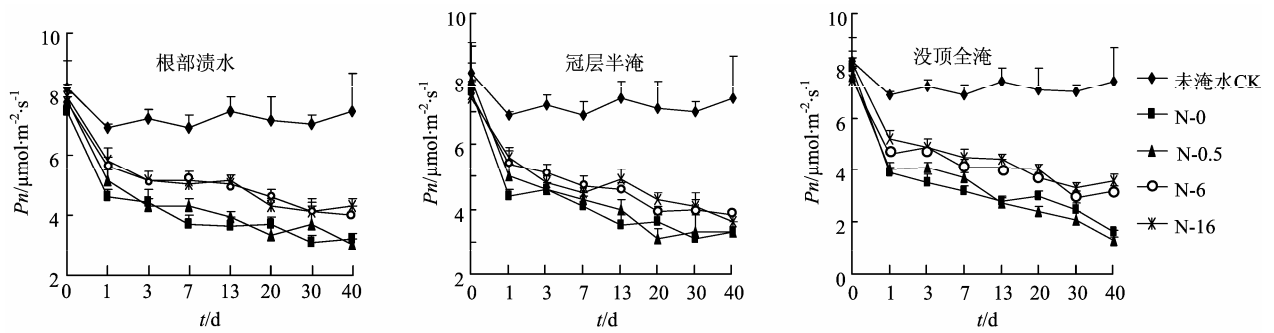


图 1 淹水时间及富 N 的浓度对枫香叶片净光合速率 P_n 变化的影响

Figure 1 Effects of the flooding period and nitrogen concentrations on the net photosynthetic rate of *Liquidambar formosana* Hance

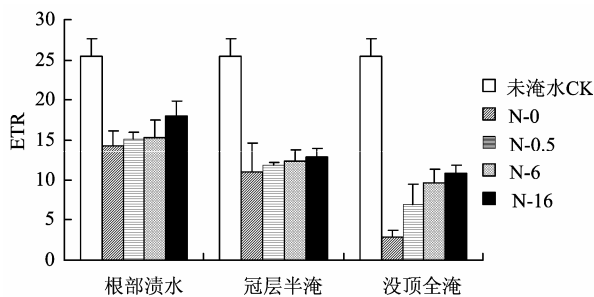


图 2 淹水对不同氮素水平下枫香叶片光合电子传递速率 (ETR) 的影响

Figure 2 Effects of flood on electron transfer rate (ETR) of photosynthesis in leaves of *Liquidambar formosana* Hance. under different nitrogen concentrations

2.2 富氮对淹水下枫香叶片光合电子传递速率和非光化学淬灭系数的影响

如图 2 所示, 根部渍水时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较未淹水对照的分别降低了 29.4%、39.8%、40.5% 和 43.8%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的分别增加了 25.6%、7.0% 和 5.8% (图 2)。

冠层半淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较未淹水对照的分别降低了 49.8%、51.6%、53.6% 和 56.8%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的分别增加了 16.4%、12.1% 和 7.6% (图 2)。

根部渍水和冠层半淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平与未淹水对照间差异均显著 ($P < 0.05$), 不同富氮水平间差异不显著 ($P \geq 0.05$) (图 2)。没顶全淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较未淹

水对照的分别降低了 57.5%、62.1%、73.2% 和 88.8%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的光合电子传递速率 (ETR) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的分别增加了 279.2%、238.3% 和 139.2% (图 2); 除中富氮 ($6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平和高、低富氮 (16 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其它差异均显著 ($P < 0.05$) (图 2)。

根部渍水时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较未淹水对照的分别升高了 100.5%、164.5%、175.0% 和 203.3%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 33.9%、12.8% 和 9.3% (图 3)。

冠层半淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较未淹水对照的分别升高了 204.6%、223.1%、238.0% 和 243.6%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 11.3%、6.0% 和 1.6% (图 3)。

没顶全淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较未淹水对照的分别升高了 309.6%、351.7%、363.2% 和 395.5%, 高、中和低富氮 (16、6 和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (NPQ) 较零富氮 ($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 17.3%、8.8% 和 6.5% (图 3)。

根部渍水和没顶全淹时, 除中、低和零富氮 (6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其它差异均显著 ($P < 0.05$); 冠层半淹时, 除各富氮 (16、6、0.5 和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平和未淹水对照间的差异显著 ($P < 0.05$) 外, 不同富氮水平间差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。

富氮淹水处理对光系统 PS II 的另一个非光化学淬灭系数 (q_N) 的影响与 NPQ 基本一致 (图 3), 均随着富氮水平的增加而下降。

根部渍水时, 各富氮 (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的非光化学淬灭系数 (q_N) 较未淹水对照的分别升高了 155.5%、183.4%、194.4% 和 199.4%, 高、中和低富氮 (16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 较零富氮 (0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 14.7%、5.4% 和 1.7% (图 3)。

冠层半淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (q_N) 较未淹水对照的分别升高了 203.3%、207.6%、209.6% 和 212.8%, 高、中和低富氮 (16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 较零富氮 (0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 3.0%、

1.7% 和 1.0% (图 3);

没顶全淹时, 各富氮 (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下枫香叶片的非光化学淬灭系数 (q_N) 较未淹水对照的分别升高了 227.3%、243.4%、243.9% 和 250.8%, 高、中和低富氮 (16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 较零富氮 (0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的分别降低了 6.7%、2.1% 和 2.0% (图 3)。

除根部渍水、冠层半淹和没顶全淹时各富氮 (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平与不淹水对照间, 根部渍水和没顶全淹时高富氮 (16 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 与低、零富氮 (0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平以及没顶全淹时高、中富氮 (16 和 6 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异显著 ($P < 0.05$) 外, 其它不同富氮水平间的差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。

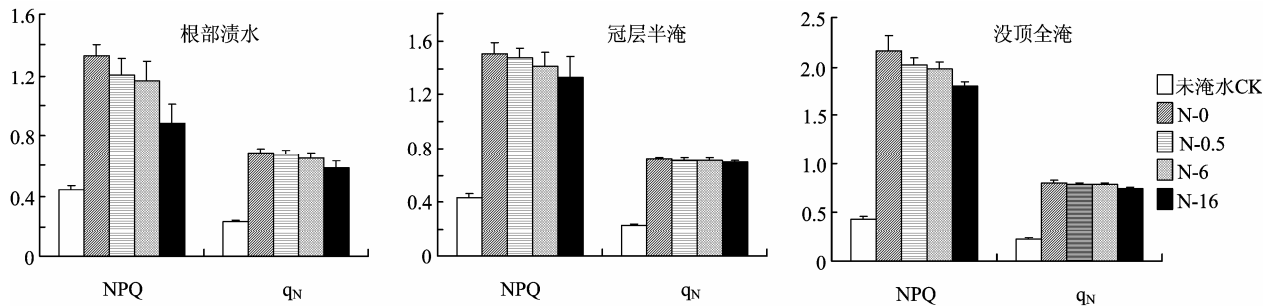


图 3 不同氮素水平对枫香叶片光合系统 II 两种非光化学淬灭系数的影响

Figure 3 Effects of different nitrogen concentrations on the two non-photochemical quenching parameters (NPQ and q_N) of photosynthetic system in leaves *Liquidambar formosana* Hance

2.3 富氮对淹水下枫香叶片 q_P 、 q_N 、 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 的影响

光化学猝灭 (q_P) 反映了 PSII 原初电子受体 Q_A 的还原状态, 它由 Q_A^- 重新氧化形成, 光化学猝灭系数 q_P 愈大, Q_A^- 重新氧化形成 Q_A 的量愈大, 即 PSII 的电子传递活性愈大。PSII 实际光化学效率 (F_v'/F_m') 反映了开放的 PSII 反应中心原初光能捕获效率。PSII 的光合量子产额 (Φ_{PSII}) 反映了 PSII 线性电子传递的量子效率。非光化学猝灭系数 (q_N) 反映的是 PSII 天线色素吸收的光能未用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 它是植物的一种自我保护机制, 对光合机构起一定的保护作用。

表 2 展示淹水 20 d 时, 各富 N (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下的枫香叶片的 q_P 。根部渍水时较不淹水对照的分别降低了 53.8%、56.7%、56.9% 和 61.9%, 16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平淹水下的枫香叶片的 q_P 较 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 21.4%、13.7% 和 13.2%。冠层半淹时较不淹水对照的分别降低了

62.6%、66.4%、67.6% 和 70.3%, 16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平淹水下的枫香叶片的 q_P 较 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 25.9%、13.3% 和 9.3%。没顶全淹时较不淹水对照的分别降低了 71.7%、72.4%、80.7% 和 85.3%, 16、6 和 0.5 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平淹水下的枫香叶片的 q_P 较 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 92.8%、88.1% 和 31.6%。除根部渍水、冠层半淹和没顶全淹时各富氮 (16、6、0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平与不淹水对照间, 以及没顶全淹时高、中富氮 (16 和 6 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 与低、零富氮 (0.5 和 0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异显著 ($P < 0.05$) 外, 其它不同富氮水平间的差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。总体来看, q_P 随着淹水深度的增加呈下降趋势, 且除根部渍水与冠层半淹间的差异在高富氮 (16 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平、零富氮 (0 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下, 以及冠层半淹与没顶全淹在中富氮 (6 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下不显著 ($P \geq 0.05$) 外, 其它淹水深度间的差异在各富氮水平下均显著 ($P < 0.05$)。

淹水下不同富氮水平对枫香叶片 q_N 的影响与

q_P 相反(表2)。表2展示淹水20 d时,各富N(16、6、0.5和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平枫香叶片的 q_N 。对不同富氮水平间 q_N 的差异性分析同2.2,在此不再重复赘述。总体来看, q_N 随着淹水深度的增加呈上升趋势,且除冠层半淹与根部渍水间的差异在低、零富氮(6和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平不显著($P\geq 0.05$)外,其它不同淹水深度间的差异在各富氮水平均显著($P<0.05$)。

表2展示淹水20 d时,各富N(16、6、0.5和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平枫香叶片的 F_v'/F_m' 。根部渍水时较不淹水对照的分别降低了2.4%、3.6%、3.7%和4.7%,16、6和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 F_v'/F_m' 较 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了2.4%、1.1%和1.0%。冠层半淹时较不淹水对照的分别降低了4.9%、5.1%、5.9%和6.5%,16、6和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 F_v'/F_m' 较 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了1.7%、1.4%和0.7%。没顶全淹时较

不淹水对照的分别降低了8.5%、11.9%、15.3%和18.1%,16、6和 $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 F_v'/F_m' 较 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了11.7%、7.6%和3.4%。除冠层半淹和没顶全淹时各富氮(16、6、0.5和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平间、根部渍水时零富氮($0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平与不淹水对照间,以及没顶全淹时高、中富氮(16和 $6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)与低、零富氮(0.5和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平间的差异均显著($P<0.05$)外,其它不同富氮水平间的差异均不显著($P\geq 0.05$)。总体来看, F_v'/F_m' 随着淹水深度的增加呈下降趋势,且除没顶全淹与根部渍水、冠层半淹间的差异在富氮(6、0.5和 $0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平,以及没顶全淹与根部渍水间的差异在富氮($16\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)水平均显著($P<0.05$)外,其它不同淹水深度间的差异在各富氮水平均不显著($P\geq 0.05$)。

表2 淹水对不同氮素水平下枫香叶片的 q_P 、 q_N 、 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 的影响

Table 2 Effects of flood on the q_P , q_N , F_v'/F_m' and Φ_{PSII} in leaves of *Liquidambar formosana* Hance. under different nitrogen concentrations

N/mg·kg ⁻¹	淹水深度/cm Flood depth	Relative unit			
		q_P	q_N	F_v'/F_m'	Φ_{PSII}
CK	0	0.182±0.011 ^a	0.230±0.015 ^g	0.568±0.007 ^a	0.533±0.023 ^a
0	5	0.069±0.009 ^{bc}	0.687±0.026 ^{cde}	0.541±0.010 ^{bc}	0.446±0.023 ^{bc}
	25	0.054±0.007 ^{cd}	0.718±0.011 ^c	0.531±0.010 ^c	0.433±0.010 ^c
	50	0.027±0.005 ^e	0.805±0.017 ^a	0.465±0.013 ^e	0.260±0.034 ^e
0.5	5	0.079±0.004 ^b	0.676±0.027 ^{de}	0.547±0.014 ^{abc}	0.462±0.022 ^{bc}
	25	0.059±0.006 ^{cd}	0.711±0.015 ^{cd}	0.535±0.015 ^{bc}	0.433±0.027 ^c
	50	0.035±0.007 ^e	0.789±0.008 ^a	0.481±0.009 ^e	0.302±0.021 ^e
6	5	0.079±0.010 ^b	0.650±0.033 ^{ef}	0.547±0.005 ^{ab}	0.474±0.026 ^{bc}
	25	0.061±0.003 ^c	0.706±0.018 ^{cd}	0.539±0.011 ^{bc}	0.435±0.020 ^c
	50	0.050±0.014 ^{cd}	0.788±0.006 ^a	0.500±0.003 ^d	0.339±0.007 ^d
16	5	0.084±0.009 ^b	0.586±0.039 ^f	0.554±0.012 ^{ab}	0.480±0.013 ^b
	25	0.068±0.011 ^{bc}	0.696±0.016 ^{cde}	0.540±0.010 ^{bc}	0.437±0.022 ^c
	50	0.052±0.004 ^d	0.751±0.007 ^b	0.520±0.019 ^{cd}	0.415±0.039 ^c

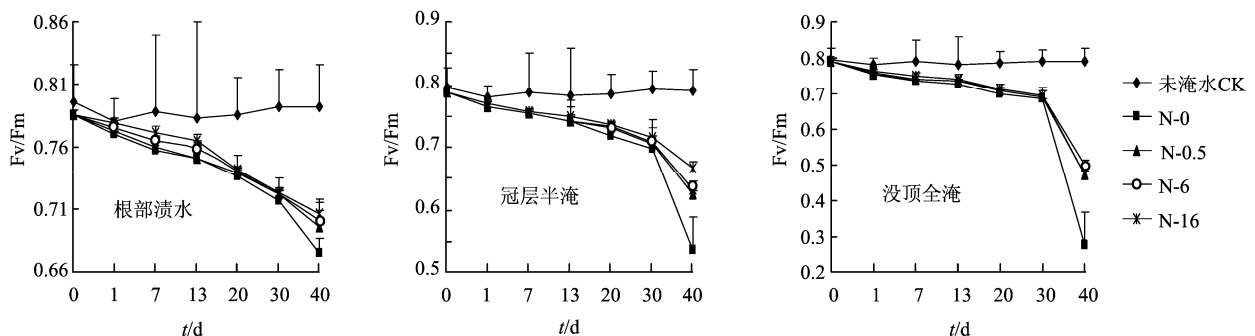


图4 淹水期间不同N浓度对枫香叶片最大光化学效率 F_v/F_m 变化的影响

Figure 4 Effects of different nitrogen concentrations on the maximum photochemical efficiency in leaves of *Liquidambar formosana* Hance. during the flooding period

表 2 展示淹水 20 d 时, 各富 N (16、6、0.5 和 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平枫香叶片的 Φ_{PSII} 。根部渍水时较不淹水对照的分别降低了 9.9%、11.0%、13.3% 和 16.4%, 16、6 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 Φ_{PSII} 较 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 7.7%、6.4% 和 3.7%。冠层半淹时较不淹水对照的分别降低了 18.0%、18.4%、18.7% 和 18.8%, 16、6 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 Φ_{PSII} 较 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 0.2%、0.5% 和 1.0%。没顶全淹时较不淹水对照的分别降低了 22.2%、36.3%、43.3% 和 51.2%, 16、6 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 水平的 Φ_{PSII} 较 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的分别升高了 16.1%、30.4% 和 59.4%。除根部渍水、冠层半淹和没顶全淹时各富氮 (16、6、0.5 和 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平与不淹水对照间, 没顶全淹时高和中富氮 (16 和 $6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 及其与低、零富氮 (0.5 和 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异均显著 ($P < 0.05$) 外, 其它不同富氮水平间的差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。总体来看, Φ_{PSII} 随着淹水深度的增加呈下降趋势, 且除没顶全淹与根部渍水、冠层半淹间的差异在富氮 (6、0.5 和 $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平下, 以及没顶全淹、冠层半淹与根部渍水间的差异在富氮 ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平均显著 ($P < 0.05$) 外, 其它不同淹水深度间的差异在各富氮水平均不显著 ($P \geq 0.05$)。

2.4 富氮对淹水下枫香叶片最大光化学效率 F_v/F_m 变化的影响

如图 4, 不同富氮水平淹水胁迫下, 枫香叶片的最大光化学效率 (F_v/F_m) 均出现不同程度下降。根部渍水 1~30、40 d 时, 零富氮 ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平 F_v/F_m 的下降幅度分别为 2.1%~8.8%、14.2%, 大于相同淹水时间高富氮 ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 0.9%~8.1%、10.1% 的降幅, 淹水 1d 差异不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 7 和 13d, 差异均显著 ($P < 0.05$), 淹水 20 d 差异不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 30 和 40 d, 差异均显著 ($P < 0.05$); 亦大于相同淹水时间中富氮 ($6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 1.3%~8.2%、10.7% 的降幅, 淹水 1d 差异均不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 7 d 和 13 d, 差异均显著 ($P < 0.05$), 淹水 20 d 差异不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 30 和 40 d, 差异均显著 ($P < 0.05$); 同时大于低富氮 ($0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 1.7%~8.2%、11.5% 的降幅, 淹水 1~20 d 差异均不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 30 和 40 d, 差异均显著 ($P < 0.05$)。

冠层半淹 1~30、40 d 时, 零富氮 ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平 F_v/F_m 的降幅分别为 3.2%~11.7%、32.1%, 大于相同淹水时间高、中富氮 (16 和 $6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 2.5%~9.3%、15.5%, 3.0%~10.2%、19.9% 的降幅, 淹水 1~13 d 差异均不显著 ($P \geq 0.05$),

淹水 20~40 d 差异均显著 ($P < 0.05$); 亦大于相同淹水时间低富氮水平分别为 3.0%~10.7%、20.9% 的降幅, 淹水 1~13 d 差异不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 20d 差异显著 ($P < 0.05$), 淹水 30 d 差异不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 40 d 差异显著 ($P < 0.05$)。

没顶全淹 1~30、40 d 时, 零富氮 ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平 F_v/F_m 的降幅分别为 4.7%~12.7%、64.9%, 大于相同淹水时间高富氮 ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别为 3.8%~13.6%、36.6% 的降幅, 淹水 1~30 d 差异均不显著 ($P \geq 0.05$), 淹水 40d 差异显著 ($P < 0.05$); 亦大于中、低富氮 (6 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平分别均为 4.5%~12.4%、40.2% 的降幅, 淹水 1~40 d 差异均不显著 ($P \geq 0.05$)。

淹水 40 d 时, 根部渍水下高富氮 ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平的 F_v/F_m , 仅与中富氮 ($6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异不显著 ($P \geq 0.05$), 与低富氮 ($0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、零富氮 ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间差异均显著 ($P < 0.05$); 冠层半淹和没顶全淹下高富氮 ($16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 和其它富氮水平间的差异均显著 ($P < 0.05$); 而根部渍水、冠层半淹和没顶全淹下中、低富氮 (6 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 与零富氮 ($0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 水平间的差异均显著 ($P < 0.05$) (图 4)。

这说明富氮对最大光化学效率 (F_v/F_m) 下降的减缓作用需要在淹水一段时间后才可明显减轻环境胁迫对光合的抑制作用 (图 4)。

3 小结与讨论

本试验系统研究了富氮淹水对枫香叶片光合生理的影响, 综上所述, 可以得出以下结论:

(1) 淹水胁迫下枫香叶片的净光合速率 (P_n) 较不淹水对照均显著下降 (表 1), 但在相同的淹水处理时间和相同的淹水深度下, 高、中富 N 水平明显减缓了淹水下枫香叶片净光合速率的下降, 低富氮水平未能明显减缓淹水下枫香叶片净光合速率的下降 (图 1), 说明富氮水平对淹水下枫香叶片净光合速率下降的影响存在临界值, 只有达到这个临界值以上, 才能起到明显的减缓作用。

(2) 在相同的淹水处理时间和相同的淹水深度下, 枫香叶片 PS II 的各光合荧光参数光合电子传递速率 (ETR) (图 2)、光化学淬灭系数 (q_P) (表 2)、实际光化学效率 (F_v'/F_m') (表 2) 和光合量子产额 (Φ_{PSII}) (表 2) 都小于不淹水对照的, 但较不淹水对照的降幅均随富氮水平的提高而有不同程度的减小, 而非光化学淬灭系数 (q_N 或 NPQ) 则相反 (图 3), 说明富氮确实改善了枫香叶片的光合生理。

(3) 淹水处理 1~30 d 期间,在枫香叶片各富氮 (16、6、0.5 和 0 mg·kg⁻¹) 水平最大光化学效率 (F_v/F_m) 中任何一对富氮水平没有出现始终差异显著的情况(图 4),淹水处理 40 d 时,各富氮 (16、6 和 0.5 mg·kg⁻¹) 水平的 F_v/F_m 均显著大于零富氮 (0 mg·kg⁻¹) 的,说明富氮减缓枫香叶片 F_v/F_m 的下降并不是直接作用,而是通过增强枫香叶片的生理代谢活性来减轻环境胁迫对光合的抑制作用。

植物的光合作用对淹水胁迫十分敏感。本试验中枫香叶片净光合速率在淹水过程中出现明显下降,这是木本植物对淹水正常生理反应,与乌桕^[11]的研究结果基本一致。有研究指出淹水初期光合作用下降的原因主要是气孔关闭^[12],CO₂扩散的气孔阻力增加,随着淹水时间的延长,光合羧化酶活性逐渐降低^[13],叶绿素含量下降,叶片早衰和脱落。土壤淹水不仅降低净光合速率,光合产物的运输也有所下降^[14]。而氮是植物合成蛋白质、核酸及各种生理活性物质的重要成分。施氮能增加叶片叶绿素含量、光合酶活性和抗氧化能力^[15]。本试验是研究滩地季节性淹水对枫香的淹水胁迫影响,在滩地淹水过程中必然带来大量的氮,使得滩地上的植物实际处于季节性的富氮淹水中。所以本试验在模拟枫香淹水胁迫的基础上,设计了高、中、低 3 个富氮水平和对照,结果显示,淹水 1~40 d,高、中富氮水平的净光合速率的降幅明显小于低富氮水平和对照。这说明富氮可能通过延缓枫香叶片羧化酶的降低来减缓其净光合速率的下降。

叶绿素荧光作为植物体内发出的天然探针,可用于评价光合机构的功能和环境胁迫对其的影响。在本试验中,枫香叶片的 F_v/F_m 在淹水胁迫下出现下降,这与卢雪琴等^[16]的研究结果基本相符。另外,本研究发现淹水处理枫香一段时间(13d)后,较高富氮水平(16 和 6 mg·kg⁻¹)枫香叶片 F_v/F_m 的下降幅度明显小于低富氮水平(0.5 mg·kg⁻¹)和对照(0 mg·kg⁻¹)(图 4);相同淹水深度下 q_p 随富氮水平的增加而升高,说明富氮处理能减缓淹水下 F_v/F_m 和 q_p 的下降趋势。这与王闯等^[17]的研究结果基本一致。而本研究关于 q_n 随富氮水平的变化趋势与王闯等^[17]的相反,可能是由于甜樱桃的光合生理特性与枫香的不同有关。笔者认为,较高富氮水平在淹水一段时间后可缓解 PS II 反应中心光能转化效率的下降,将更多的光能用于推动光合电子传递,从而提高光合电子传递能力,这在图 2 中 ETR 随富氮水平的增加而上升中得到印证;同时减少光能以热的形式耗散的部分。同时,张雷明等^[18]对水氮互

作下的荧光动力学进行了研究,结果表明水分胁迫下施用氮肥可较对照提高 F_v/F_m ,亦与本试验的研究结果基本一致。

叶绿素荧光也可反映许多植物发育和营养状况。张旺锋等^[19]研究发现,富氮对植物叶片叶绿素荧光具有明显的影响,适度增施氮肥可改善植物叶片叶绿素荧光参数中的 PSII 潜在活性 (F_v/F_o)、提高 PSII 光化学最大效率 (F_v/F_m) 和光化学猝灭系数 (q_p),降低非光化学猝灭系数 (q_n),使叶片所吸收的光能较充分地用于光合作用,增加 PS II 天线色素对光能的捕获量及捕获效率,积累更多的同化物,利于植株的生长发育,干物质积累并改善作物性状和提高产量。

本试验研究发现富氮水平与枫香叶片 PS II 的光合量子产额 (Φ_{PSII}) 和实际光化学效率 (F_v/F_m') 之间呈一定正相关关系,这在研究玉米^[5]、棉花^[19]中亦有类似发现,有可能也是这个原因。

因此,在生产实践中,深入研究氮素营养对枫香叶片叶绿素荧光参数的影响特征,探求叶绿素荧光参数变化作为检测枫香生育期间氮素营养丰缺状况的指标,为今后滩地枫香林的科学经营提供参考,将具有重要的理论指导意义。

同时,Huang 等^[4]研究发现水稻在缺氮情况下会对其叶片的叶绿素荧光特性造成影响,从而引起生物学产量的降低,通过及时补充氮素可减少损失。那么,如何利用氮素水平和荧光动力学变化的关系,逐将叶绿素荧光分析技术应用于枫香的氮素营养状况的诊断,有待进一步研究。最后,笔者认为科学经营滩地枫香林,需结合枫香林栽培区季节性淹水的一般规律,因地制宜地充分利用水淹带来的水、氮,以期最大化滩地的经济、生态价值。

参考文献:

- [1] 马经安,李红清. 浅谈国内外江河湖库水体富营养化状况[J]. 长江流域资源与环境, 2002, 11(6): 575-578.
- [2] 吴月燕,吴秋峰,曾华军. 富营养化水体中水生植物的生态和生理生化效应[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2009, 35(3): 337-344.
- [3] Fang Y Y, Babourina O, Rengel Z, et al. Ammonium and nitrate uptake by the floating plant *Landoltia punctate*[J]. *Annals of Botany*, 2007, 99: 365-370.
- [4] Huang Z A, Jiang D A, Yang Y. Effect of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll II fluorescence and antioxidant enzymes in leaves of rice plant[J]. *Photosynthetica*, 2004, 42(3): 357-364.
- [5] Lu C M, Zhang J H. Modification of photosystem II photochemistry in nitrogen deficient maize and wheat plants[J]. *Plant Physiol*, 2001, 158(11): 1423-1430.

- [6] Sepheri A, Sam M S. Water and nitrogen stress on maize photosynthesis[J]. *Journal of Biological Sciences*, 2003, 3(6): 578-584.
- [7] 郭卫东, 桑丹, 郑建树, 等. 缺氮对佛手气体交换、叶绿素荧光及叶绿体超微结构的影响[J]. *浙江大学学报*, 2009, 35(3): 307-314.
- [8] 徐凯. 草莓的光抑制特征及光质对其结果的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [9] 孙启祥. 竹子光抑制特征研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院博士后出站报告, 2004.
- [10] 方建民, 刘洪剑, 董广平. 枫香等 3 种植物水浸液灭螺效果的初步研究[J]. *湿地科学与管理*, 2010, 6(3): 8-11.
- [11] 曹福亮, 蔡金峰, 汪贵斌, 等. 淹水胁迫对乌桕生长及光合作用的影响[J]. *林业科学*, 2010, 46(10): 57-61.
- [12] Mckevlin M R, Hook D D, Rozelle A A. Adaption of plants to flooding and soil waterlogging[M]//Messina M G and Corner W H. *Southern forested wetlands: Ecology and Management*. Lewis publishers, Michigan, 1998: 173-204.
- [13] 魏凤珍, 李金才, 董琦. 孕穗期至抽穗期湿害对耐湿性不同品种冬小麦光合特性的影响[J]. *植物生理学通讯*, 2000, 36(2): 119-122.
- [14] 吕军. 渍水对冬小麦生长的危害及其生理效应[J]. *植物生理学通讯*, 1994, 20(3): 221-226.
- [15] 李合生. *植物生物化学实验理论与技术*[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 220-223.
- [16] 卢雪琴, 夏汉平, 彭长连. 淹水对 5 种禾本科植物光合特性的影响[J]. *福建林学院学报*, 2004(4): 367-368.
- [17] 王闯, 李中勇, 刘敏, 等. 不同浓度的硝酸盐对淹水条件下甜樱桃叶绿素荧光的影响[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(19): 142-146.
- [18] 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.
- [19] 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.