

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202004049

张卫强, 黄芳芳, 甘先华, 等. 施肥对银叶树幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 广西植物, 2021, 41(6): 862–871.

ZHANG WQ, HUANG FF, GAN XH, et al. Effects of fertilization on the growth and photosynthetic characteristics of *Heritiera littoralis* seedlings [J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 862–871.

施肥对银叶树幼苗生长及光合特性的影响

张卫强, 黄芳芳*, 甘先华, 李一凡, 唐成波, 丘鹏基

(广东省森林培育与保护利用重点实验室/广东省林业科学研究院, 广州 510520)

摘要: 为探讨不同施肥水平对银叶树幼苗生长和光合作用的影响, 该文以 2 年生实生幼苗为试验材料, 设置对照 CK (0 g · 株⁻¹)、N1 (10 g · 株⁻¹)、N2 (15 g · 株⁻¹)、N3 (20 g · 株⁻¹)、N4 (25 g · 株⁻¹) 及 N5 (30 g · 株⁻¹) 6 个施肥水平的盆栽实验, 经 140 d 施肥试验, 研究了不同施肥水平下银叶树幼苗的生长量、生物量、叶片叶绿素含量、光合参数及叶绿素荧光参数的变化规律。结果表明: (1) 银叶树幼苗生长指标 (株高与地径)、生物量 (叶、茎和根生物量)、叶片叶绿素含量 [Chl a、Chl b、Chl (a+b)]、叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、水分利用效率 (WUE)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光合效率 ($\Phi PS II$)、表观光合量子传递效率 (ETR) 及光化学猝灭系数 (q_p) 随施肥量的增加呈先升后降的变化趋势, 而胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和非光化学猝灭参数 (NPQ) 则呈下降趋势。 (2) 幼苗叶绿素含量、根生物量及总生物量达到最大值的适宜施肥量为 10 g · 株⁻¹, 幼苗生长指标 (株高与地径)、叶生物量及茎生物量达到最大值的适宜施肥量为 20 g · 株⁻¹, 而幼苗气体交换参数 (P_n 、 T_r 及 G_s)、叶绿素荧光参数 (F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 ETR 及 q_p) 达到最大值的适宜施肥量为 30 g · 株⁻¹, 银叶树幼苗生长指标、生物量、气体交换参数及叶绿素荧光参数对不同施肥水平的响应不一致。综上所述, 适量施肥能够显著增加银叶树幼苗叶片叶绿素含量、气孔导度、光化学效率及电子传递速率, 降低光能的热耗散, 提高银叶树幼苗的光合能力, 而过量施肥导致银叶树幼苗产生光抑制, 光化学效率下降, 不利于银叶树幼苗正常生长。

关键词: 银叶树幼苗, 施肥, 生长, 叶绿素, 光合特性, 叶绿素荧光

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2021)06-0862-10

Effects of fertilization on the growth and photosynthetic characteristics of *Heritiera littoralis* seedlings

ZHANG Weiqiang, HUANG Fangfang*, GAN Xianhua, LI Yifan, TANG Chengbo, QIU Pengji

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China)

Abstract: In order to explore the effects of fertilization on the growth and photosynthesis in *Heritiera littoralis* seedlings, we used 2-year-old *H. littoralis* seedlings as plant material, and a pot experiment was set up with fertilization treatment of 6 levels, i.e., CK (0 g per plant), N1 (10 g per plant), N2 (15 g per plant), N3 (20 g per plant), N4 (25 g per plant) and N5 (30 g per plant). This experiment lasted for 140 d, and the differences in growth, biomass, leaf chlorophyll content, photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence parameters were compared across different

收稿日期: 2020-10-05

基金项目: 国家自然科学基金(31600330); 林业科技创新平台运行补助项目(2020132051) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31600330); Forestry Science and Technology Innovation Platform Operation Subsidy Program(2020132051)].

作者简介: 张卫强(1976-), 博士, 研究员, 主要研究方向为生态修复与森林水文, (E-mail) 584675651@qq.com。

* 通信作者: 黄芳芳, 博士, 副研究员, 研究方向为森林生态学、生物多样性保护, (E-mail) huangff@sinogaf.cn。

fertilization levels. The results were as follows: (1) The growth (seedling height and ground diameter), biomass (leaf, stem and root), leaf chlorophyll content [Chl a, Chl b and Chl(a+b)], leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), water use efficiency (WUE), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photosynthetic efficiency ($\Phi PS II$), apparent photosynthetic quantum transfer efficiency (ETR) and photochemical quenching coefficient (q_p) all displayed a hump-shaped trend with increasing fertilization, while intercellular CO_2 concentration (C_i) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) displayed a decreasing trend. (2) The growth, biomass, gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters of *H. littoralis* seedlings had different responses to fertilization. Specifically, seedling chlorophyll content, root mass and total biomass maximized at the fertilization level of 10 g per plant, seedling growth (height and ground diameter), leaf and stem mass maximized at 20 g per plant, and gas exchange parameters (P_n , T_r and G_s), chlorophyll fluorescence parameters (F_v/F_m , $\Phi PS II$, ETR and q_p) maximized at 30 g per plant. In conclusion, our results suggested that an appropriate amount of fertilization can significantly enhance the leaf chlorophyll content, stomatal conductance, photochemical efficiency and electron transfer rate in *H. littoralis* seedlings, resulting in lower heat dissipation and thus higher photosynthetic capacity, while over-fertilization can induce photoinhibition in *H. littoralis* seedlings, which decreases photochemical efficiency and suppresses seedling growth.

Key words: *Heritiera littoralis* seedling, fertilization, growth, chlorophyll, photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence

适量施肥是改善苗木质量、提高造林苗木成活率和竞争力的有效途径。复合肥所含氮、磷、钾是植物生长所必需的矿质元素, 适量施肥可以促进植物的生长, 而过量施用则会造成面源污染(刘欢等, 2016)。光合作用是作物生长发育和产量形成的生理基础。氮素和磷素是植物生长发育所必需的大量元素, 参与植株体内蛋白质、核酸、碳水化合物以及能量代谢等过程(谢瑞等, 2017), 对植物光合生理和叶绿素荧光特性产生直接或间接的影响。近年来, 施肥对植物生长、生物量、光合生理及叶绿素荧光研究不断增加, 有学者采用指数施肥法, 研究了不同指数施肥下杉木(*Cunninghamia lanceolata*)(刘欢等, 2016)、马来沉香(*Aquilaria malaccensis*)和土沉香(*A. sinensis*)(王冉等, 2011)、美丽异木棉(*Chorisia speciosa*)(丁晓纲等, 2013)、白桦(*Betula platyphylla*)(郝龙飞等, 2014)等幼苗生长、叶片气体交换参数、叶绿素荧光参数的变化规律; 也有些学者基于植物生长周期, 采用不同的养分配比、施肥量及施肥方式, 开展了核桃(*Juglans regia*)(孔芬等, 2016)、风箱果(*Physocarpus amurensis*)幼苗(殷东生和魏晓慧, 2018)、黄槿(*Phellodendron amurense*)幼苗(周志强等, 2015)及甘薯(*Dioscorea esculenta*)(杜祥备等, 2019)生长、光合光响应参数及叶绿素荧光参数等方面的研究。以上研究表明, 适当增加供氮水平可以显著提高幼苗的光合能力和生物量, 但

过高的氮素供给反而不利于幼苗生长。然而苗木的光合表现与生长表现之间随着施肥量的增加是否存在一致性的变化规律, 目前还有待探讨。

银叶树(*Heritiera littoralis*)隶属于梧桐科(*Sterculiaceae*)银叶树属(*Heritiera*), 生长于潮间带与陆地, 不具有胎萌、气生根及耐高渗透压等典型红树植物特征(王伯荪等, 2002; 曾聪和范航清, 2006), 将其归为半红树植物(王伯荪等, 2002)。目前, 有关银叶树的研究主要集中在生物学特性(简曙光等, 2005)、群落分布(简曙光等, 2004)、群落结构与多样性(陈晓霞等, 2015)、遗传多样性(Jian et al., 2002)及银叶树群落优势树种分布与土壤环境、群落竞争关系(郭乐东等, 2019)等方面。而不同施肥水平下银叶树幼苗光合特性及叶绿素荧光研究鲜有报道。植物对土壤肥力的适应能力是田间土壤养分管理的重要生态因素, 也是植物对土壤肥力的特殊要求。本文以银叶树实生幼苗为研究对象, 采用盆栽试验, 研究了不同施肥水平对银叶树幼苗生长、光合特性、叶绿素荧光动力学参数影响, 明确促进银叶树幼苗生长、光合作用等适宜的施肥量, 为银叶树幼苗高效栽培提供依据和支撑。

1 材料与方 法

1.1 材料及研究区概况

2019年4月中旬, 选取96株长势良好且生长

一致的2年生实生苗,移栽于上口径20 cm、下口径16 cm、高20 cm的容器(容器下部有排水通气孔)内,单株定植,栽培基质一致。实生苗平均株高64.1 cm,平均地径0.88 cm,容器苗置于大棚(大棚四周留通风口,通风口宽度为1.0 m)内,进行常规栽培管理,肥水管理一致。栽培基质(黄心土与泥炭土,体积比为5:1)一致,基质土壤pH值为6.1,全氮、全磷及全钾含量分别为0.79、0.48及5.90 mg·g⁻¹。

试验地设在广东省林业科学研究院(广州)苗圃内,海拔25 m,属南亚热带季风气候,年平均温度23℃,最低月平均气温13.3℃(1月),最高月平均气温38.1℃(8月),年降水量1638 mm,4—9月的降水量占全年的80%,年平均湿度79%。

1.2 试验设计

试验植株正常管理1个月后,于2019年5月20日开始施肥,设置1个对照与5个施肥处理(N1、N2、N3、N4、N5),每个处理16株,施肥周期为20周,每周施肥1次,每个施肥处理下每周施肥量均为8 g(N1)、12 g(N2)、16 g(N3)、20 g(N4)及24 g(N5)。将水溶性肥料溶于3.2 L水中,溶解均匀后,使用量筒将200 mL肥料水溶液浇灌每个植株,施肥结束后,单株施肥总量分别为10 g(N1)、15 g(N2)、20 g(N3)、25 g(N4)及30 g(N5)。施肥采用以色列化工集团的“优乐卉”水溶性肥料,其中,总氮含量为20%,五氧化二磷的含量为20%,氧化钾的含量为20%。

1.3 方法

1.3.1 苗木生长量与生物量 苗木地径采用游标卡尺进行测定,株高采用直尺进行测定。于2019年5月20日开始测定,每15天测定1次,直至施肥结束,每个处理测定16株。生物量测定于2019年12月中旬进行,按照叶、茎和根进行分别取样,于105℃杀青15 min,65℃烘干至恒重后测定生物量,每个施肥处理测定16株。

1.3.2 叶片叶绿素含量 叶绿素含量测定于2019年12月进行。每个处理随机选取银叶树幼苗6株,摘取新鲜叶片,擦拭干净,去主脉,剪碎混匀。称取0.2 g,每处理3次重复,以95%丙酮研磨,提取,过滤,定容至25 mL,采用分光光度计测定提取液的吸收光谱,然后读出各提取液分别在664、647、466 nm处的吸光度。计算每克叶片的叶绿素a含量(Chl a)、叶绿素b含量(Chl b)、叶绿素总量[Chl(a+b)](Pires et al., 2011)。

1.3.3 光合参数测定 测定时间为2019年8月20日至9月8日和2019年11月21日至12月8日。每个处理随机选取4盆长势一致的植株,每株选取2片健康叶片。采用LI-COR公司生产的LI-6800型便携式光合测定仪进行银叶树幼苗光合参数测定。使用开放气路,空气流速为0.5 L·min⁻¹。叶室内的光照强度分别设置600、800、1000、1200、1500、1800 μmol·m⁻²·s⁻¹,采用CO₂注入系统控制叶室CO₂浓度,维持在400 μmol·mol⁻¹左右。将叶片夹入叶室后,待数据稳定时记录不同光照强度下银叶树幼苗净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i),并计算瞬时水分利用率(WUE)。观测时间均为8:30—11:00,每叶片测定3次,连续观测3 d并取平均值。

1.3.4 叶绿素荧光参数测定 叶绿素荧光参数测定与光合参数测定日期保持一致。每个处理随机选取4盆长势一致的植株,每株选取2片健康叶片。同样采用LI-6800型便携式光合测定仪对叶片荧光动力学参数进行测定。(1)测定前采用铝箔纸包裹叶片暗适应,测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、最大PS II的光能转换效率(F_v/F_m);(2)打开活化光(1800 μmol·m⁻²·s⁻¹),测定光适应下初始荧光(F_o')、光适应下最大荧光(F_m')、光适应下稳态荧光(F_s)、光适应下最大可变荧光(F_v');(3)计算光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(NPQ)、表观量子传递速率(ETR)及实际光化学效率($\Phi_{PS II}$)等参数。测定时间为9:00—11:00和14:00—16:00,每叶片重复3次,连续测定3 d。

1.4 数据分析与统计方法

利用Microsoft Excel 2016整理原始数据,采用SPSS 16.0统计软件进行方差分析,Duncan法对各参数进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同施肥处理对银叶树幼苗生长的影响

施肥20周后,株高生长量、地径生长量及生物量(叶、茎、根及总生物量)随着施肥量的增加呈先升高后降低的变化趋势,而根冠比呈下降趋势(表1)。株高与地径的生长量在N3处理时达到最大值,与CK相比,增幅分别为26.91%和6.93%,施肥量继续增加时,苗木地径生长受到严重抑制,

显著低于 CK 的地径生长。叶生物量和茎生物量在 N3 施肥处理下达到最大值, 而根生物量与总生物量在 N1 施肥处理下达到最大值。N1 至 N5 处理下叶生物量或茎生物量显著高于 CK 处理 ($P < 0.05$), 而根生物量在 CK、N1、N2 及 N3 处理下差异不显著 ($P > 0.05$), 却显著高于 N4 及 N5 处理 ($P < 0.05$), 这主要是由于养分供给不足, 导致较多的生物量向根系分配, 促进根系的生长, 提高根系吸收养分的能力, 当养分供给过量 (N4 和 N5 处

理) 时, 根系生长因养分胁迫而降低。N1、N2 及 N3 处理间总生物量差异不显著 ($P > 0.05$), 却显著高于 CK、N4 及 N5 处理 ($P < 0.05$)。N1、N2 及 N3 施肥处理总生物量与 CK 相比, 增幅介于 44.64% ~ 57.75% 之间; 随着施肥量的增加 (N4 和 N5 处理), 增幅介于 15.33% ~ 16.69% 之间。结果表明, 适量的施肥有助于提升银叶树株高生长量和生物量, 而过量施肥则对苗木地径生长量和根生长量增加产生明显抑制作用。

表 1 不同施肥处理对银叶树幼苗生长的影响

Table 1 Effects of different fertilization treatments on the growth and biomass of *Heritiera littoralis* seedlings

施肥处理 Fertilization treatment	株高生长量 Seedling growth (cm)	地径生长量 Ground diameter growth (mm)	叶片生物量 Leaf biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	根生物量 Root biomass (g)	总生物量 Total biomass (g)	根冠比 Root-shoot ratio
CK	37.9±3.3a	10.1±0.4ab	23.61±1.37a	26.78±2.21a	27.26±1.49b	77.65±4.38a	0.56±0.03c
N1	44.3±3.5a	10.3±0.4ab	43.41±2.63c	48.15±2.14d	30.93±1.38b	122.49±4.72b	0.35±0.03b
N2	47.0±3.0a	10.5±0.4ab	42.16±2.25c	42.43±2.81c	27.71±2.11b	112.31±5.84b	0.33±0.02ab
N3	48.1±2.2a	10.8±0.5b	44.12±2.83c	42.90±2.67c	27.02±1.98b	114.04±6.42b	0.32±0.02ab
N4	48.0±3.3a	8.9±0.5a	37.61±2.62bc	32.90±1.24b	19.04±0.97a	89.55±4.11a	0.27±0.01a
N5	47.7±3.4a	8.6±0.8a	32.52±3.00b	37.65±3.06b	20.43±1.89a	90.61±7.15a	0.29±0.02ab

注: 不同小写字母表示不同处理间差异达 0.05 显著水平。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same below.

2.2 不同施肥处理对银叶树幼苗叶片叶绿素含量的影响

施肥 20 周后, 随着施肥量的增加, 银叶树幼苗叶片叶绿素含量 [Chl a、Chl b、Chl (a+b)] 呈先升高后降低的趋势 (表 2), 均在 N1 处理下达到最大值, 与 CK 相比, 增幅分别为 231.43% (Chl a)、225.0% (Chl b) 及 229.79% [Chl (a+b)], N1 至 N5 处理下叶片叶绿素含量显著高于 CK ($P < 0.05$); 不同施肥处理间 Chl a/Chl b 比值差异不显著 ($P > 0.05$), 施肥降低了 Chl a/Chl b 的比值。

2.3 不同施肥处理对银叶树幼苗光合参数的影响

由表 3 可知, 净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、水分利用效率 (WUE) 及气孔导度 (G_s) 随着施肥量的增加基本呈先升高后降低的变化趋势。 P_n 、 WUE 及 G_s 均在 N3 处理时达到峰值, N3 处理下 P_n 分别较 CK 显著增加, 增幅分别为 70.75% 和 64.06%, WUE 增幅分别为 30.24% 和 37.79%, G_s 增幅分别为 61.19% 和 24.14%。施肥 10 周后, N4 和 N5 处理下 P_n 、 T_r 及 G_s 与 CK 相比均有不同程度的

降低, 下降幅度分别为 7.22% 与 20.67%、27.02% 与 31.93%、26.87% 与 35.82%; 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 随着施肥量的增加基本上呈下降趋势, 且在 N4 处理时达到最低值, 与 CK 相比, 降幅达 18.23%。施肥 20 周后, N5 处理下 P_n 、 T_r 及 G_s 与 CK 相比均有不同程度的降低, 降幅分别为 21.08%、37.62% 及 44.83%。结果表明, 适量施肥可提高银叶树幼苗 P_n 、 T_r 、 WUE 及 G_s , 降低 C_i , 在 N3 处理下效果最好。

2.4 不同施肥处理对银叶树幼苗叶绿素荧光参数的影响

从图 1:A 可以看出, 施肥 10 周后, 银叶树幼苗 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 随着施肥量的增加呈先升高后降低的变化趋势, 在 N3 处理下达到最大值, 与 CK 相比, N3 处理增幅为 3.83%, N1 至 N5 处理 F_v/F_m 显著高于 CK 处理 ($P < 0.05$)。从图 1:B 可以看出, 施肥 20 周后, N1 至 N4 处理间银叶树幼苗 F_v/F_m 差异不显著 ($P > 0.05$), 却显著高于 CK 和 N5 处理 ($P < 0.05$), 同样银叶树幼苗 F_v/F_m

表 2 不同施肥处理对银叶树幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of different fertilization treatments on the leaf chlorophyll contents of *Heritiera littoralis* seedlings

施肥处理 Fertilization treatment	叶绿素 a Chl a ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 b Chl b ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 (a+b) Chl (a+b) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 a/叶绿素 b Chl a/Chl b
CK	0.35±0.03a	0.12±0.02a	0.47±0.04a	3.33±0.37a
N1	1.16±0.08b	0.39±0.03b	1.55±0.11b	2.99±0.06a
N2	1.14±0.04b	0.38±0.01b	1.52±0.04b	3.00±0.17a
N3	1.14±0.06b	0.37±0.03b	1.51±0.09b	3.13±0.08a
N4	0.99±0.05b	0.33±0.02b	1.32±0.07b	3.02±0.08a
N5	1.01±0.12b	0.34±0.04b	1.35±0.16b	3.10±0.12a

表 3 不同施肥处理对银叶树幼苗光合参数的影响

Table 3 Effects of different fertilization treatments on photosynthetic parameters of *Heritiera littoralis* seedlings

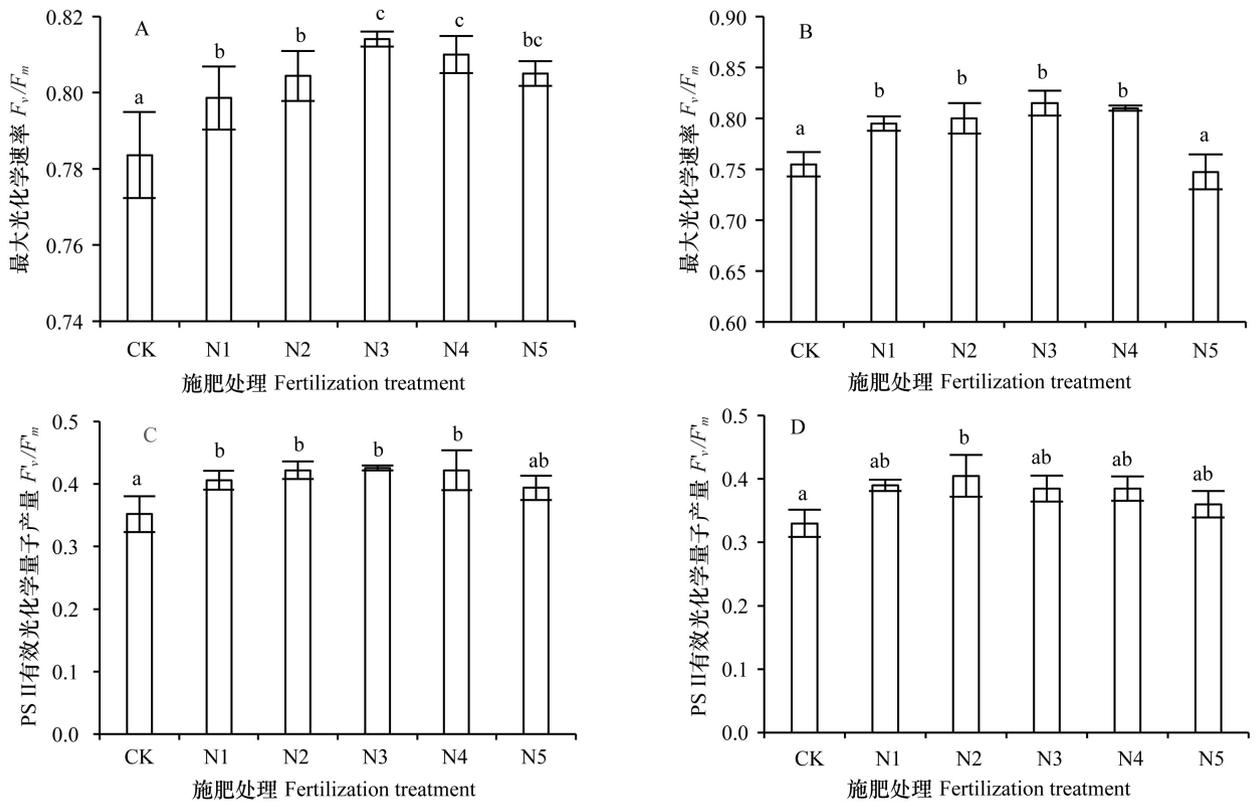
时间 Time	处理 Treatment	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	饱间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
施肥 10 周 Fertilization treatments for 10 weeks	CK	5.95±1.32a	2.85±0.52ab	2.05±0.19a	0.067±0.014abc	246.16±23.37bc
	N1	7.70±1.46ab	3.34±0.65b	2.31±0.14b	0.102±0.018c	242.68±10.40bc
	N2	7.88±0.49ab	3.61±0.15b	2.18±0.09ab	0.085±0.004bc	220.48±3.84abc
	N3	10.16±1.23b	3.92±0.64b	2.67±0.14c	0.108±0.019c	207.29±7.98abc
	N4	5.52±1.27a	2.08±0.39a	2.56±0.16c	0.049±0.010ab	201.29±8.77a
施肥 20 周 Fertilization treatments for 20 weeks	CK	4.98±0.59a	2.02±0.29ab	2.62±0.40a	0.058±0.006ab	242.48±12.24b
	N1	6.97±0.91ab	2.22±0.39ab	3.28±0.25a	0.058±0.0098ab	227.83±8.16b
	N2	7.47±0.60b	2.75±0.18b	2.69±0.12a	0.072±0.006b	215.09±6.35ab
	N3	8.17±1.32b	2.34±0.54ab	3.61±0.37a	0.072±0.013b	203.05±13.52ab
	N4	5.29±1.61ab	1.36±0.36a	3.56±0.59a	0.043±0.012ab	203.19±18.47ab
N5	3.93±0.67a	1.26±0.18a	3.07±0.32a	0.032±0.005a	188.00±16.99a	

随着施肥量的增加呈先升后降的趋势,且在 N5 处理下达到最低值。结果表明,适宜的施肥量提高了银叶树幼苗最大光化学量子效率,过量施肥加速了光抑制发生。由图 1:C 可知,施肥 10 周后,银叶树幼苗 PS II 有效光化学量子产量 (F_v'/F_m') 随施肥量的增加呈先升后降的趋势,在 N3 处理下达到最大值,N1、N2、N3 及 N4 处理下的 F_v'/F_m' 显著高于对照 ($P < 0.05$)。由图 1:D 可知,在施肥 20 周后,银叶树幼苗 F_v'/F_m' 随施肥量的增加呈先升后降的趋势,在 N2 处理下 F_v'/F_m' 达到峰值,且显著高于对照 ($P < 0.05$)。结果表明,适量施肥可提升有效光化学量子产量,提高原始光能捕获转化效率。

银叶树幼苗叶片 PS II 实际光合效率 (ΦPS

II) 和表观光合量子传递效率 (ETR) 随施肥量的增加呈先升后降的变化趋势,均在 N3 处理时达到最大值,与气体交换参数 (P_n 、 T_r 、 G_s) 表现一致。由图 2:A、C 可知,施肥 10 周后, $\Phi\text{PS II}$ 或 ETR 在不同施肥处理间差异不显著 ($P > 0.05$); 由图 2:B、D 可知,施肥 20 周后, N1 至 N5 处理下 $\Phi\text{PS II}$ 或 ETR 与 CK 相比均有显著增加,增幅介于 42.08% ~ 93.33% 和 47.61% ~ 101.09% 之间。结果表明,适量施肥显著增加了电子传递活性与传递速率。

由图 3:A、C 可知,施肥 10 周后,银叶树幼苗光化学猝灭系数 (q_p) 在不同施肥处理间差异不显著 ($P > 0.05$), q_p 随着施肥量的增加呈先升后降的变化趋势,在 N5 时达到最低值; N1 至 N5 处理间非光化学猝灭系数 (NPQ) 差异不显著 ($P > 0.05$),



不同小写字母表示不同处理间差异达 0.05 显著水平。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same below.

图 1 不同施肥处理对银叶树幼苗 F_v/F_m 与 F_v'/F_m' 的影响

Fig. 1 Effects of different fertilization treatments on F_v/F_m and F_v'/F_m' of *Heritiera littoralis* seedlings

且显著低于 CK ($P < 0.05$), 表明施肥后银叶树的热耗散降低, 光能利用率增加。由图 3:B, D 可知, 施肥 20 周后, N1 至 N5 处理下 q_p 显著高于 CK ($P < 0.05$), 表明施肥增加了 PS II 的电子传递活性; 不同施肥处理间 NPQ 差异不显著 ($P > 0.05$), 随施肥量的增加基本呈下降趋势。

3 讨论与结论

3.1 施肥对银叶树幼苗生长的影响

叶、茎及根生物量分配格局及其变化是植物形态变化对养分适应的重要表征 (Swift et al., 2008)。生物量 (叶、茎、根及总生物量) 随着施肥量的增加呈先升后降的变化趋势, 这与何茜等 (2012) 研究结果一致。CK 处理下根生物量 > 茎生物量 > 叶生物量, 表明养分供给不足时, 较多的生物量向根系分配, 促进根系的生长, 提高根系吸收

养分的能力, 导致根生物量和根冠比较大 (吴楚等, 2004)。N1 处理下根系更容易获得土壤中的养分, 降低了根生物量分配, 将更多的生物量分配给地上部分, 导致叶生物量和茎生物量迅速升高 (Coomes & Grubb, 1998; Grechi et al., 2007; Nishimura et al., 2010), 此时, 总生物量达到最大值。随着施肥量的增加, 叶、茎及根生物量呈下降趋势, 当施肥量高于植物养分吸收临界点时, 高浓度的养分对植物根系产生毒害作用, 抑制根系对养分和水分的吸收, 从而对植物的生长产生抑制作用 (郑槐明和贾慧君, 1999; Salifu & Timmer., 2003)。

3.2 施肥对银叶树幼苗叶绿素含量的影响

叶绿素是叶片光合作用的物质基础, 其含量和比例是反映植物生长状况和光合能力的重要指标 (许大全等, 1992; 王建华等, 2011; 铁得祥等, 2020)。叶绿素 a 和叶绿素 b 分别表征叶片光能

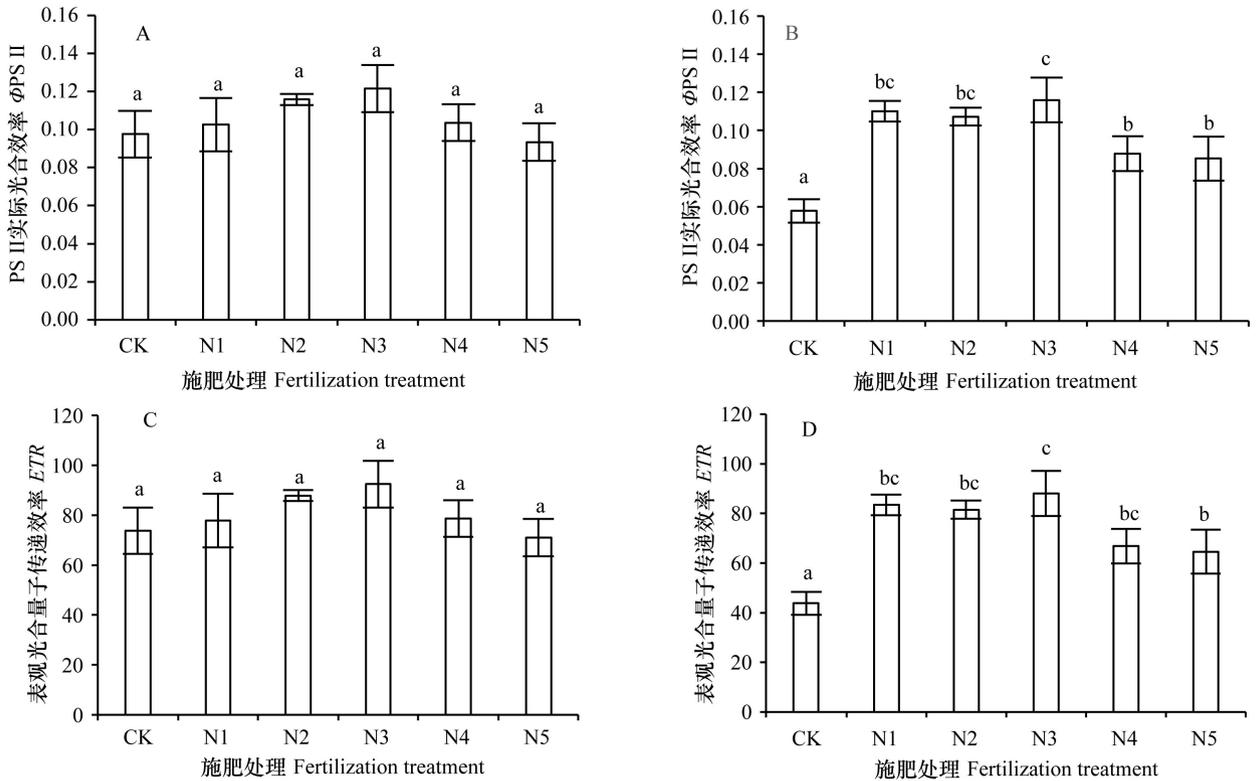


图 2 不同施肥处理对银叶树 $\Phi_{PS II}$ 与 E_{TR} 参数的影响

Fig. 2 Effects of different fertilization treatments on $\Phi_{PS II}$ and E_{TR} of *Heritiera littoralis* seedlings

利用和捕获能力的指标(白宇清等,2017)。N1至N5处理下Chl a、Chl b、Chl (a+b)均显著高于CK处理的相应值,施肥显著提升了叶绿素a和叶绿素b含量,提高了叶绿体弱光捕获能力和光电转化效率,进而使光合速率明显升高;随着施肥量的增加,叶绿素含量呈下降的趋势,这与周志强等(2015)研究结果一致。

3.3 施肥对银叶树幼苗光合参数的影响

银叶树幼苗 P_n 和 G_s 随着施肥量的增加基本呈先升后降的变化趋势,而 C_i 总体上呈下降的趋势。这可能是由于适量施肥提升了叶绿素含量、叶肉细胞光合活性及气孔开放度,促进了银叶树幼苗叶片 P_n 的升高,而在 CO_2 保持稳定的情况下,导致了 C_i 的下降(陈根云等,2010);随着施肥量的持续增加, P_n 反而下降,这可能是由于叶肉光合活性减弱, G_s 下降及叶肉细胞的羧化能力变化共同作用的结果(向芬等,2018)。本文与孔芬等(2016)的研究结果一致。过量肥料供给导致银叶树幼苗发生光抑制,导致PS II的电子传递速降低,也与本

文在PS II方面的研究结论相符。与CK相比,N4和N5处理下 WUE 均有不同程度的提升,这主要是由于银叶树幼苗通过降低叶片 T_s ,从而使 WUE 提高,这也是植物在逆境环境下长期进化的一种自我保护机制(李泽等,2017)。

3.4 施肥对叶绿素荧光参数的影响

F_v/F_m 代表了PS II的最大光化学效率,为开放的PS II反应中心的能量捕获效率。正常情况下,植物叶片PS II最大的光化学量子效率在0.80~0.85之间(许大全,2013;张忠学等,2017),而在胁迫条件下会明显下降(张守仁,1999)。施肥10周后,未施肥处理的银叶树幼苗 F_v/F_m 低于0.80,这主要是由于养分供给不足,产生养分缺乏,导致植株发生光抑制现象,降低了PS II反应中心的能量捕捉效率。施肥20周后,CK处理或N5处理下的 F_v/F_m 显著低于N1至N4处理,这可能是由于未施肥和过量施肥引起PS II的潜在活性中心受损,PS II主动通过降低电子传递和减小光化学效率来响应 CO_2 同化能力的降低,植物主要通

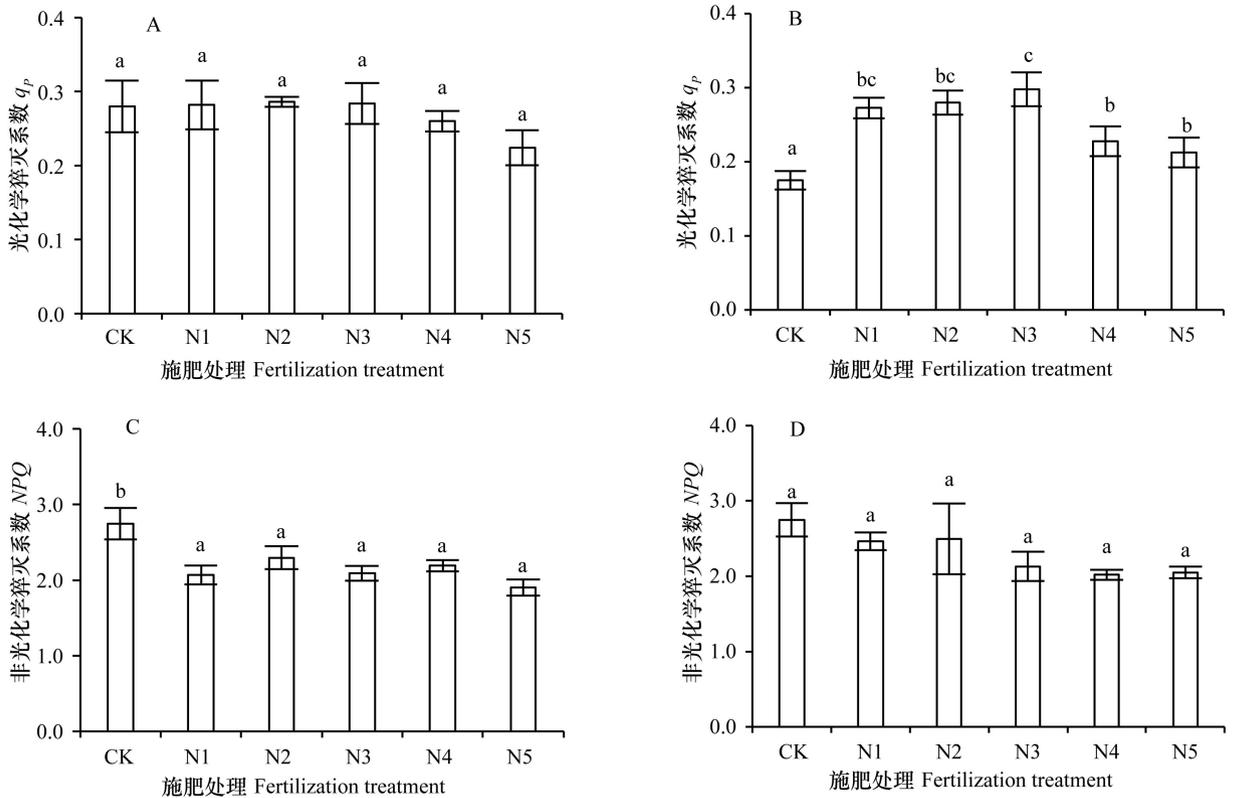


图3 不同施肥处理对银叶树 q_p 与 NPQ 参数的影响

Fig. 3 Effects of different fertilization Treatments on q_p and NPQ of *Heritiera littoralis* seedlings

过热耗散的形式把过剩的光能释放以避免强光对光系统的破坏和损伤(卜令铎等,2010)。PS II 实际光合效率($\Phi_{PS II}$)反映电子传递活性与传递速率。表观光合量子传递效率(ETR)反映实际光强条件下的表观电子传递效率(史彦江等,2012)。 $\Phi_{PS II}$ 或 ETR 随施肥量的增加均表现出先升后降的变化趋势,均在 N3 处理时达到最大值,这说明适量施肥显著增加了电子传递活性与传递速率。 q_p 反映 PS II 反应中心的开放程度, q_p 越大,表明 PS II 的电子传递活性越大(Van Kooten & Snel, 1990)。施肥 10 周后,不同施肥处理对银叶树幼苗 PS II 电子传递活性影响不大;施肥 20 周后,N1 至 N5 处理下 PS II 的电子传递活性显著高于 CK。非光化学猝灭系数(NPQ)是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分,反映了光系统对过剩光能的耗散能力(张守仁,1999;闫芳等,2016)。施肥 10 周后,施肥显著降低了银叶树幼苗的热耗散,提高了银叶树幼苗的光能利用效率;施肥 20 周后,银叶

树幼苗热耗散能力随施肥量的增加基本呈下降趋势。这表明适量施肥促进 PS II 反应中心的开放程度与活性显著增强,PS II 光合电子传递能力和最大光能转换效率提高,光合色素能有效地把光能转化为化学能,热耗散掉的光能较少,从而保障光合作用能高效进行(孔芬等,2016;姚春娟等,2017);而过量肥料供给反而使光化学效率下降,产生光抑制,对银叶树幼苗生长不利(周志强等,2015)。

综上所述,施肥显著影响银叶树幼苗生物量、叶绿素含量、光合性能及叶绿素荧光特性。银叶树幼苗株高和地径生长量、生物量(叶、茎、根)、气体交换参数(P_n 、 T_r 、 WUE 及 G_s)、叶绿素荧光参数(F_v/F_m 、 $\Phi_{PS II}$ 、 ETR 及 q_p)及叶绿素含量随着施肥量的增加呈先升高后降低的变化趋势。适量施肥能够显著增加银叶树幼苗叶片叶绿素含量、气孔导度、光化学效率和电子传递速率,降低光能的热耗散,提高银叶树幼苗的光合能力。因此,为维持银叶树幼苗人工栽培前期较高的生物量,应保持施肥量为 $10 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$,避免过低或过高的施肥引

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:

BAI YQ, XIE LJ, WANG DY, 2017. Influences of different shading and soil water drainage on growth and photosynthetic characteristics of *Rhododendron moulinianense* [J]. *Sci Silv Sin*, 53(2): 44-53. [白宇清, 谢利娟, 王定跃, 2017. 不同遮荫、土壤排水处理对毛栎杜鹃幼苗生长及光合特性的影响 [J]. *林业科学*, 53(2): 44-53.]

BU LD, ZHANG RH, CHANG Y, et al., 2010. Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seeding [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(5): 1184-1191. [卜令铎, 张仁和, 常宇, 等, 2010. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应 [J]. *生态学报*, 30(5): 1184-1191.]

CHEN XX, LI Y, RU ZZ, et al., 2015. Community structure and diversity of *Heritiera littoralis* in Baguang of Shenzhen [J]. *Chin J Ecol*, 34(6): 1487-1498. [陈晓霞, 李瑜, 茹正忠, 等, 2015. 深圳坝光银叶树群落结构与多样性 [J]. *生态学杂志*, 34(6): 1487-1498.]

CHEN GY, CHEN J, XU DQ, 2010. Thinking about the relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO₂ concentration [J]. *Plant Physiol J*, 46(1): 64-66. [陈根云, 陈娟, 许大全, 2010. 关于净光合速率和胞间 CO₂ 浓度关系的思考 [J]. *植物生理学通讯*, 46(1): 64-66.]

COOMES DA, GRUBB PJ, 1998. Responses of juvenile trees to above and below ground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest [J]. *Ecology*, 79(3): 768-782.

DING XG, LIU YJ, ZHANG XS, et al., 2013. Effects of different concentrations of exponential fertilization on the growth of *Chorisia speciosa* and other two tree species seedlings [J]. *Ecol Environ Sci*, 22(4): 619-624. [丁晓纲, 刘喻娟, 张晓珊, 等, 2013. 不同浓度指数施肥对美丽异木棉等 3 个树种幼苗生长的影响 [J]. *生态环境学报*, 22(4): 619-624.]

DU XB, WANG JB, LIU XP, et al., 2019. Effects of nitrogen fertilizer reduction management on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of sweet potato [J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(4): 1253-1260. [杜祥备, 王家宝, 刘小平, 等, 2019. 减氮运筹对甘薯光合作用和叶绿素荧光特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 30(4): 1253-1260.]

GRECHI I, VIVIN P, HILBERT G, et al., 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C : N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine [J]. *Environ Exp Bot*, 59(2): 139-149.

GUO YD, HUANG FF, ZHANG WQ, et al., 2019. The relationship between dominant species distribution and soil condition and competition in a *Heritiera littoralis* community [J]. *Ecol Environ Sci*, 28(10): 1951-1960. [郭乐东, 黄芳芳, 张卫强, 等, 2019. 银叶树群落优势树种分布与土壤环境、群落竞争的关系研究 [J]. *生态环境学报*, 28(10): 1951-1960.]

HAO LF, LIU TY, ZHANG LF, et al., 2014. Effects of N exponential fertilization on nutrient loading and

photosynthesis of *Betula platyphylla* seedlings [J]. *J Beijing For Univ*, 36(6): 17-23. [郝龙飞, 刘婷岩, 张连飞, 等, 2014. 氮素指数施肥对白桦播种苗养分承载和光合作用的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 36(6): 17-23.]

HAO XY, HAN X, LI P, et al., 2011. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on mung bean leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters [J]. *Chin J Appl Ecol*, 22(10): 2776-2780. [郝兴宇, 韩雪, 李萍, 等, 2011. 大气 CO₂ 浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响 [J]. *应用生态学报*, 22(10): 2776-2780.]

HE Q, WANG R, LI JY, et al., 2012. Nutrient uptake of *Aquilaria malaccensis* and *Aquilaria sinensis* seedlings in response to different exponential regimes [J]. *Plant Nutr Fert Sci*, 18(5): 1193-1203. [何茜, 王冉, 李吉跃, 等, 2012. 不同浓度指数施肥方法下马来沉香与土沉香苗期需肥规律 [J]. *植物营养与肥料学报*, 18(5): 1193-1203.]

JIAN SG, TANG T, ZHANG ZH, et al., 2004. The population characteristics and endangered causes of *Heritiera littoralis* Dryand in China [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 43 (Suppl.): 91-96. [简曙光, 唐恬, 张志红, 等, 2004. 中国银叶树种群及其受威胁原因 [J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 43(Suppl.): 91-96.]

JIAN SG, TANG T, ZHONG Y, et al., 2002. Genetic diversity among south China and *Heritiera littoralis* detected by inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis [J]. *J Genet Mol Biol*, 13(4): 272-276.

JIAN SG, WEI Q, TANG T, et al., 2005. Biological characteristics of *Heritiera littoralis* population in Yancao, Shenzhen [J]. *J S Chin Agric Univ*, 26(4): 84-87. [简曙光, 韦强, 唐恬, 等, 2005. 深圳盐灶银叶树种群的生物学特性研究 [J]. *华南农业大学学报*, 26(4): 84-87.]

KONG F, LIU XY, WANG GZ, et al., 2016. Effects of fertilizer dosage on photosynthesis and fast chlorophyll fluorescence characteristics of *Juglans regia* in mountainous region [J]. *For Res*, 29(5): 764-769. [孔芬, 刘小勇, 王港振, 等, 2016. 施肥量对山地核桃光合与快速叶绿素荧光特性的影响 [J]. *林业科学研究*, 29(5): 764-769.]

LI Z, TAN XF, LU K, et al., 2017. Influence of drought stress on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence in two varieties of tung tree seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 37(5): 1515-1524. [李泽, 谭晓风, 卢锟, 等, 2017. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态学报*, 37(5): 1515-1524.]

LIU H, WANG CQ, WU JS, 2016. Effects of exponential N fertilization on the growth and nutrient content in clonal *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 27(10): 3123-3128. [刘欢, 王超琦, 吴家森, 2016. 氮素指数施肥对杉木无性系苗生长及养分含量的影响 [J]. *应用生态学报*, 27(10): 3123-3128.]

NISHIMURA E, SUZAKI E, IRIE M, et al., 2010. Architecture and growth of an annual plant *Chenopodium album* in different light climates [J]. *Ecol Res*, 25(2): 383-393.

PIRES MV, ALMEIDA AF, FIGUEIREDO AL, et al., 2011. Photosynthetic characteristics of ornamental passion flowers grown under different light intensities [J]. *Photosynthetica*, 49:593-602.

- SALIFU K, TIMMER V, 2003. Nitrogen retranslocation response of young *Picea mariana* to nitrogen-15 supply [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 67 (1): 309-317.
- SHI YJ, LUO QH, SONG FH, et al., 2012. Effects of high temperature stress on photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of Xinjiang hybrid hazels [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(9): 2477-2482. [史彦江, 罗青红, 宋锋惠, 等, 2012. 高温胁迫对新疆榛光合参数和叶绿素荧光特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 23(9): 2477-2482.]
- SWIFT CC, JACOBS SM, ESLER KJ, 2008. Drought induced xylem embolism in four riparian trees from the Western Cape Province: Insights and implications for planning and evaluation of restoration [J]. *S Afr J Bot*, 74(3): 508-516.
- TIE DX, HU HL, YU XY, et al., 2020. Responses of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Phoebe zhennan* saplings to cadmium stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(11): 3738-3746. [铁得祥, 胡红玲, 喻秀艳, 等, 2020. 桢楠幼树光合特性对镉胁迫的响应 [J]. *生态学报*, 40(11): 3738-3746.]
- VAN KOOTENO, SNEL JFH, 1990. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosynth Res*, 25: 147-150.
- WANG BS, LIAO BW, WANG YJ, et al., 2002. Mangrove forest ecosystem and its sustainable development in Shenzhen Bay [M]. Beijing: Science Press: 253-297. [王伯荪, 廖宝文, 王勇军, 等, 2002. 深圳湾红树林生态系统及其持续发展 [M]. 北京: 科学出版社: 253-297.]
- WANG JH, REN SF, SHI BS, et al., 2011. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa* [J]. *Acta Ecol Sin*, 31(7): 1811-1817. [王建华, 任士福, 史宝胜, 等, 2011. 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*, 31(7): 1811-1817.]
- WANG R, HE Q, DING XG, et al., 2011. Effects of exponential fertilization on seedling growth and photosynthesis of *Aquilarias* spp [J]. *J Beijing For Univ*, 33(6): 58-64. [王冉, 何茜, 丁晓纲, 等, 2011. N素指数施肥对沉香苗期光合生理特性的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 33(6): 58-64.]
- WU C, WANG ZQ, FAN ZQ, et al., 2004. Effects of nitrogen stress on nutrient uptake by *Fraxinus mandshurica* seedlings and their biomass distribution [J]. *Chin J Appl Ecol*, 15 (11): 2034-2038. [吴楚, 王政权, 范志强, 等, 2004. 氮胁迫对水曲柳幼苗养分吸收、利用和生物量分配的影响 [J]. *应用生态学报*, 15(11): 2034-2038.]
- XIANG F, LI W, LIU HY, et al., 2018. Characteristics of photosynthetic and chlorophyll fluorescence of tea varieties under different nitrogen application levels [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 38(6): 1138-1145. [向芬, 李维, 刘红艳, 等, 2018. 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 38(6): 1138-1145.]
- XIE R, YI ZJ, SHEN XX, et al., 2017. Effects of phosphate difference on soil phosphorous availability and tobacco yield and quality [J]. *J Mount Agric Biol*, 36(6): 38-43. [谢瑞, 易忠经, 申修贤, 等, 2017. 不同磷肥施用量对植烟土壤磷有效性及烟叶产量和品质的影响 [J]. *山地农业生物学报*, 36(6): 38-43.]
- XU DQ, 2013. The science of photosynthesis [M]. Beijing: Science Press: 94-95. [许大全, 2013. 光合作用学 [M]. 北京: 科学出版社: 94-95.]
- XU DQ, ZHANG YZ, ZHANG RX, et al., 1992. Photoinhibition of photosynthesis in plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 28(4): 237-243. [许大全, 张玉忠, 张荣铤, 等, 1992. 植物光合作用的光抑制 [J]. *植物生理学通讯*, 28(4): 237-243.]
- YAN F, WANG QL, GUO YY, et al., 2016. Effect of NaCl stress on the leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Daphne giraldii* Nitsche [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 36(6): 1182-1189. [闫芳, 王勤礼, 郭有燕, 等, 2016. NaCl胁迫对祁连山野生黄瑞香叶片光合叶绿素荧光特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 36(6): 1182-1189.]
- YAO CJ, XIONG GK, YANG XH, et al., 2017. Effects of fertilization on chlorophyll fluorescence parameters and physiological characteristics of *Rubus chingii* [J]. *J S Chin Agric Univ*, 38(6): 51-57. [姚春娟, 熊光康, 杨肖华, 等, 2017. 施肥对掌叶覆盆子叶绿素荧光参数和生理特性的影响 [J]. *华南农业大学学报*, 38(6): 51-57.]
- YIN DS, WEI XH, 2018. Effect of nitrogen fertilization on morphological and physiological characteristics of *Physocarpus amurensis* seedlings [J]. *Bull Bot Res*, 38(6): 828-833. [殷东生, 魏晓慧, 2018. 氮肥对风箱果幼苗形态和生理特性的影响 [J]. *植物研究*, 38(6): 828-833.]
- ZENG C, FAN HQ, 2006. Studies on shape and structure of mangrove *Heritiera littoralis* fruits and seeds [J]. *Guangxi Sci*, 13(2): 147-150. [曾聪, 范航清, 2006. 红树植物银叶树果实和种子的形态结构研究 [J]. *广西科学*, 13(2): 147-150.]
- ZHANG SR, 1999. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chin Bull Bot*, 16(4): 444-448. [张守仁, 1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. *植物学通报*, 16(4): 444-448.]
- ZHANG ZX, ZHENG EN, WANG CM, et al., 2017. Effect of different water and nitrogen levels on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of rice [J]. *Trans Chin Soc Agric Mach*, 48 (6): 176-183. [张忠学, 郑恩楠, 王长明, 等, 2017. 不同水氮处理对水稻荧光参数和光合特性的影响 [J]. *农业机械学报*, 48(6): 176-183.]
- ZHENG HM, JIA HJ, 1999. Study and prospects of theory and techniques for steady-state mineral nutrition of plants [J]. *Sci Silv Sin*, 35 (1): 95-103. [郑槐明, 贾慧君, 1999. 植物稳态矿质营养理论与技术研究及展望 [J]. *林业科学*, 35 (1): 95-103.]
- ZHOU ZQ, PENG YL, SUN ML, et al., 2015. Effects of nitrogen levels on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of endangered plant *Phellodendron amurense* [J]. *J Beijing For Univ*, 37(12): 17-23. [周志强, 彭英丽, 孙铭隆, 等, 2015. 不同氮素水平对濒危植物黄檗幼苗光合荧光特性的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 37(12): 17-23.]