

低磷胁迫对不同根型苜蓿光合及 叶绿素荧光特性的影响

夏静,南丽丽,陈洁,马彪,姚宇恒,何海鹏,张泽龙

(甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室,甘肃兰州730070)

摘要:为探究不同根型苜蓿播种当年及生长第二年叶片光合及荧光特性对低磷胁迫的响应和适应能力,以根茎型、直根型、根茎型苜蓿为研究对象,采用盆栽试验研究低磷胁迫对各根型苜蓿光合作用参数、类胡萝卜素含量、叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响。结果表明:低磷胁迫下,不同根型苜蓿的叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和叶绿体色素含量、光合、荧光参数均降低,与常磷相比以上各参数降幅分别为2.9%~47.9%、2.1%~47.8%、8.1%~57.8%、2.6%~7.8%、0.5%~60.2%、1.1%~52.0%,表明非气孔因素限制磷胁迫下苜蓿的光合作用,且低磷胁迫下苜蓿植株光反应中心遭到破坏,光合性能减弱。各根型苜蓿的胞间CO₂浓度、水分利用效率及非光化学淬灭系数均增加,增幅分别为2.9%~12.2%、10.0%~96.5%和5.7%~27.4%;播种当年及生长第二年根茎型清水紫花苜蓿的叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、叶绿体色素含量及净光合速率、气孔导度、气孔限制值受低磷胁迫影响最大,较常磷处理分别下降47.9%、47.8%、57.8%、47.8%、37.5%、22.1%、19.8%和16.6%、24.5%、16.6%、19.0%、35.4%、54.2%、24.2%,直根型和根茎型苜蓿较根茎型苜蓿表现出更强的耐低磷胁迫能力。相关性分析表明,低磷胁迫下供试苜蓿叶片PSII系统结构及其生理状态受到损伤,且叶绿素大量分解,抑制光合电子传递,使光合作用受阻。

关键词:低磷胁迫;苜蓿;根型;光合作用;叶绿素荧光

中图分类号:S551⁺.7;Q945.78 **文献标志码:**A

Effects of low phosphorus stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of alfalfa with different root types

XIA Jing, NAN Lili, CHEN Jie, MA Biao, YAO Yuheng, HE Haipeng, ZHANG Zelong

(College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: To explore the responses and adaptability of leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence of different root-type alfalfas under low phosphorus stress in the first year and the following year, a pot experiment using three root types of alfalfa of creeping rooted *Medicago varia* Martin 'Gongnong No.4', tap rooted *M. sativa* 'Longdong', and rhizomatous rooted *M. sativa* 'Qingshui' as the experimental materials was conducted. The effects of low phosphorus stress on photosynthesis parameters, carotenoid content, chlorophyll content, and chlorophyll fluorescence parameters were studied. The results showed that the chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids and chloroplast pigment content, photosynthetic and fluorescence parameters of alfalfa of different root types were reduced under low phosphorus stress, compared with the normal the decrease rate was between 2.9%~47.9%, 2.1%~47.8%, 8.1%~57.8%, 2.6%~7.8%, 0.5%~60.2%, and 1.1%~52.0%, respectively, indicating that non-stomatal factors limited the photosynthesis of alfalfa under phosphorus stress. The photosynthetic performance of alfalfa plants was weakened by the destruction of the photoreaction center of alfalfa plants under low phosphorus stress. The intercellular CO₂ concentration, water use efficiency and non-photochemical quenching coefficient of alfalfa increased by 2.9%~12.2%, 10.0%~96.5% and 5.7%~27.4%, respectively. The chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, chloroplast pigment contents, net photosynthetic rate, stomatal conductance, and stomatal limitation value of rhizo-

收稿日期:2022-12-13

修回日期:2023-02-13

基金项目:国家自然科学基金(32160327);甘肃省科技计划项目(22YF7NA112);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-34)

作者简介:夏静(1998-),女,甘肃天水人,硕士研究生,研究方向为牧草栽培与育种。E-mail: 2728376660@qq.com

通信作者:南丽丽(1979-),女,甘肃天水人,教授,博士,主要从事牧草栽培与育种研究。E-mail: nanll@gsau.edu.cn

me alfalfa were most affected in the first year and the following year, which decreased by 47.9%, 47.8%, 57.8%, 47.8%, 37.5%, 22.1%, 19.8%, and 16.6%, 24.5%, 16.6%, 19.0%, 35.4%, 54.2%, 24.2%, respectively. From the point of view, tap rooted and creeping rooted alfalfa showed greater resistance to low phosphorus stress than rhizomatous rooted alfalfa. The correlation analysis further showed that the structure and physiological state of PSII system in alfalfa leaves under low phosphorus stress were damaged, and chlorophyll was decomposed in large quantities, which inhibited photosynthetic electron transport and hindered photosynthesis.

Keywords: low phosphorus stress; alfalfa; root type; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

磷是植物生长发育必需的营养元素之一,并以多种形式参与植物体内各类生物化学反应^[1]。苜蓿(*Medicago sativa*)是世界上栽培面积最大的牧草,亦是畜牧业生产中不可或缺的植物蛋白资源,其每 kg 鲜重产量所需有效磷通常为 10~15 mg,而土壤中有有效磷含量约为 2.4 mg·kg⁻¹^[2],远不能满足苜蓿正常生长所需。据统计,我国 1.07×10⁸ hm² 农田中约有 50% 的耕地土壤速效磷含量低于 5 mg·kg⁻¹^[3],农业生产中依靠施用磷肥来补充土壤有效磷,但磷肥为不可再生资源,在未来 50~200 年将面临枯竭^[4],且土壤中仅有不到 25% 的磷素能被作物吸收利用^[5],大量的磷素与某些金属离子(如 Al、Ca、Fe 等)及土壤黏粒形成难溶性盐,使土壤成为无效的“天然磷库”。在降水和灌溉作用下,一部分可溶性磷淋失会进入水体引发水体富营养化、藻类大量滋生等环境问题^[6]。这种“高投入、低产出”的途径不仅引起磷资源枯竭、生产成本增加,还会导致环境磷污染加重。

叶片是光合作用的主要器官,亦是植株内部互相连接及植株与环境进行物质交换和能量传递的纽带^[7]。叶绿素荧光参数是描述植物在非生物胁迫下光合生理及其作用机制的内在指标^[8]。研究表明,低磷胁迫显著抑制植物的光合作用,使其叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量及最大荧光、可变荧光、最大光化学量子效率和实际光化学效率下降^[9-10]。苜蓿根系类型可划分为根茎型(Rhizomatous rooted)、根蘖型(Creeping rooted)、直根型(Tap rooted)、侧根型(Branch rooted)4 类^[11]。对不同根型苜蓿的研究多围绕刈割强度下营养器官化学计量特征^[12]、根颈特征^[13]、根系发育能力^[11]、干旱胁迫下内源激素含量^[14]、根系构型^[15]等方面展开,有关低磷胁迫对不同根型苜蓿叶片光合及叶绿素荧光特性的研究鲜见报道。因此,本研究以不同根型苜蓿为材料,测定低磷胁迫后播种当年及生长第二年各根型苜蓿叶片光合及叶绿素荧光参数等指标,为不同根型苜蓿抗低磷机制研究及推广种植提供参考,为苜蓿抗逆和营养高效育种提供新思路。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试苜蓿为根茎型‘清水’紫花苜蓿(Rhizomatous rooted *M. sativa* ‘Qingshui’, QS)、直根型‘陇东’紫花苜蓿(Tap rooted *M. sativa* ‘Longdong’, LD)和根蘖型‘公农 4 号’杂花苜蓿(Creeping rooted *M. varia* Martin ‘Gongnong No.4’, GN),其种子均由甘肃农业大学草业学院提供。

1.2 试验设计

采用沙培盆栽试验,每盆装经去离子水洗净的河沙 15 kg(盆高 40 cm,底径 20 cm),将 HgCl₂ 溶液消毒后的苜蓿种子均匀撒播于花盆中并覆沙 1.5 cm,每隔 2 d 每盆浇灌 500 mL Hoagland 营养液,待出苗后间苗,每盆留苗 20 株,共计 36 盆。播种当年(2021 年)、生长第二年(2022 年)待各根型苜蓿生长至分枝期(株高约 35 cm)时进行常磷(1×10⁻³ mol·L⁻¹ KH₂PO₄, NP)和低磷胁迫处理(1×10⁻⁵ mol·L⁻¹ KH₂PO₄, LP)^[6],每个处理重复 3 次,用 KCl 平衡调整 K⁺,连续胁迫处理 34 d 后测定各处理叶片光合、叶绿素荧光等指标,每项指标重复 3 次。

1.3 测定指标及方法

采用乙醇提取法^[16]测定叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、类胡萝卜素(Car)以及叶绿体色素(Chl)含量。

采用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR, USA)测定光合参数,仪器为开放式气路,空气 CO₂ 浓度为 400 μmol·mol⁻¹,设定光合有效辐射强度为 1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹。各处理选取从顶端数第 3 片复叶的中间小叶,测量叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)等光合气体交换参数,水分利用效率(WUE)=P_n/T_r,气孔限制值(L_s)=1-C_i/C_a,其中 C_a 为空气 CO₂ 浓度。

采用便携式叶绿素荧光仪 PAM-2100 对测定光合指标的叶片进行荧光参数测定,经 20 min 黑暗处理,饱和脉冲为 8 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,记录初始

荧光(F_o)、最大暗适应态荧光产量(F_m)、可变荧光(F_v)、最大光适应态荧光产量(F'_m)和稳态荧光产量(F_s)等参数。采用 Sun 等^[17]方法计算 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在光化学效率(F_v/F_o)、表观电子传递效率 ETR 、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(qN)、PS II 光化学量子产量(Φ_{psII})。

1.4 数据统计分析

用 Excel 2019 处理数据和制图,用 SPSS 26.0 软件进行相关分析和方差分析,采用 LSD 法进行多重比较($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 低磷胁迫对不同根型苜蓿叶绿素含量的影响

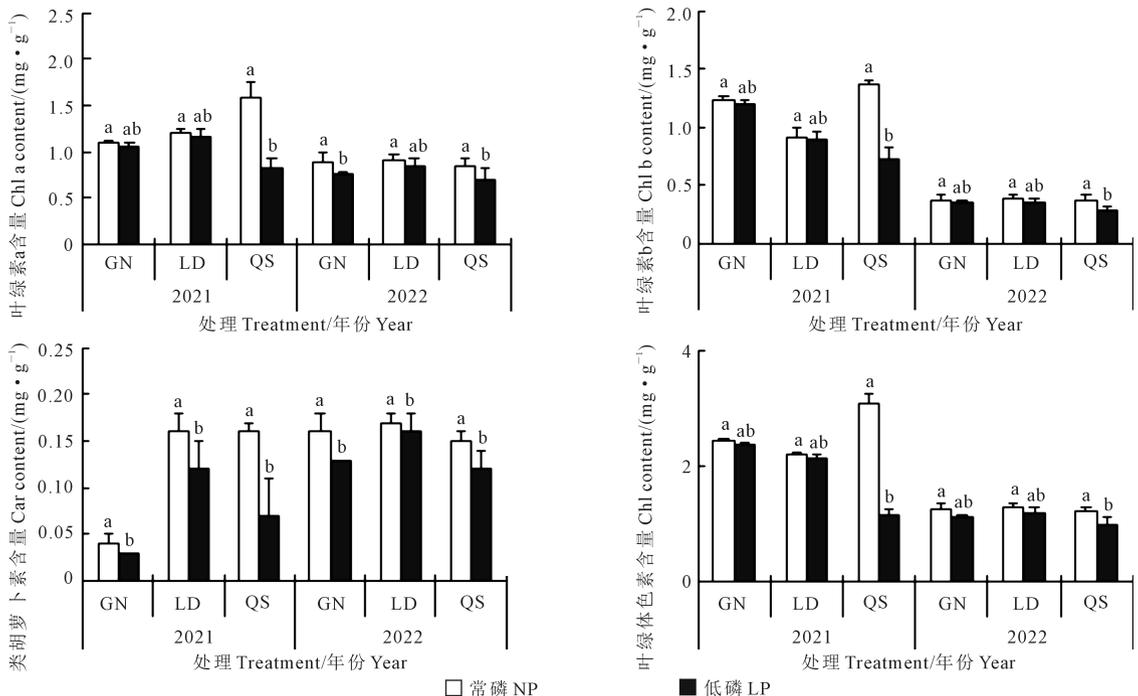
由图 1 可知,低磷胁迫下,与 NP 相比,2021 年和 2022 年不同根型苜蓿(QS、GN 和 LD)的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl 含量均呈下降趋势,播种当年和生长第二年 QS 的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl 含量降幅最大,分别降低 47.9%、47.8%、57.8%、47.8%、16.6%、24.5%、16.6%、19.0%,各指标在苜蓿生长第二年的降低幅度均小于播种当年;胁迫期间,除播种当年的 Car 含量以外,其余阶段 QS 的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl 含量均低于 GN、LD。

2.2 低磷胁迫对不同根型苜蓿光合作用的影响

由图 2 可知,低磷胁迫下,各年份 QS、GN 和 LD 的 P_n 、 T_r 、 G_s 、 L_s (除 GN 播种当年)均显著下降($P<0.05$),播种当年及生长第二年 QS 的 P_n 、 G_s 和 L_s 较 NP 降幅最大,分别降低 37.5%、22.1%、19.8%、35.4%、54.2%、24.2%;GN 的 P_n 降幅最小,两年分别降低 25.3% 和 21.5%;生长第二年 LD 的 T_r 、 G_s 和 L_s 降幅最小,分别降低 43.7%、43.0% 和 13.8%。供试苜蓿 C_i 、 WUE 均呈增加趋势,与 NP 相比,播种当年 LD 的 WUE 增幅最大(64.0%),而生长第二年 GN 的增幅最大(66.4%)。

2.3 低磷胁迫对不同根型苜蓿叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可知,低磷胁迫下,播种当年和生长第二年供试苜蓿的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 qP 、 ETR 、 Φ_{psII} 均呈下降趋势。与 NP 相比,播种当年 QS 的 F_v/F_o 、 qP 、 ETR 降幅最小,分别下降 3.6%、23.0%、1.9%;GN 的 ETR 降幅最大,为 52.0%;LD 的 F_v/F_o 、 qP 降幅最大,分别为 34.0% 和 33.0%;播种当年供试苜蓿 F_v/F_m 和 Φ_{psII} 降幅均表现为 QS>LD>GN。与 NP 相比,生长第二年 LD 的 F_v/F_m 、 Φ_{psII} 降幅最大,分别下降 14.9% 和 28.2%;生长第二年供试苜蓿的 F_v/F_o 和 ETR 降幅均表现为 GN>QS>LD。低磷处理下,两个年份供试苜蓿的 qN 均呈增加趋势,与 NP 相比,播种当年及生长第二年 GN 的 qN 增幅最小,分别增加 16.2% 和 5.7%,且 GN 的 qN 均小于 LD、QS。



注:数据为平均值±标准差($n=3$)。同一品种下不同小写字母表示磷胁迫处理间在 $P<0.05$ 水平上差异显著。下同。

Note: Values are means ± standard deviation ($n=3$). Different lowercase letters in the same variety are significantly different at the $P<0.05$ probability level. The same below.

图 1 低磷胁迫下不同根型苜蓿叶绿素含量变化

Fig.1 Changes of chlorophyll contents of different root-type alfalfas under low-P stress

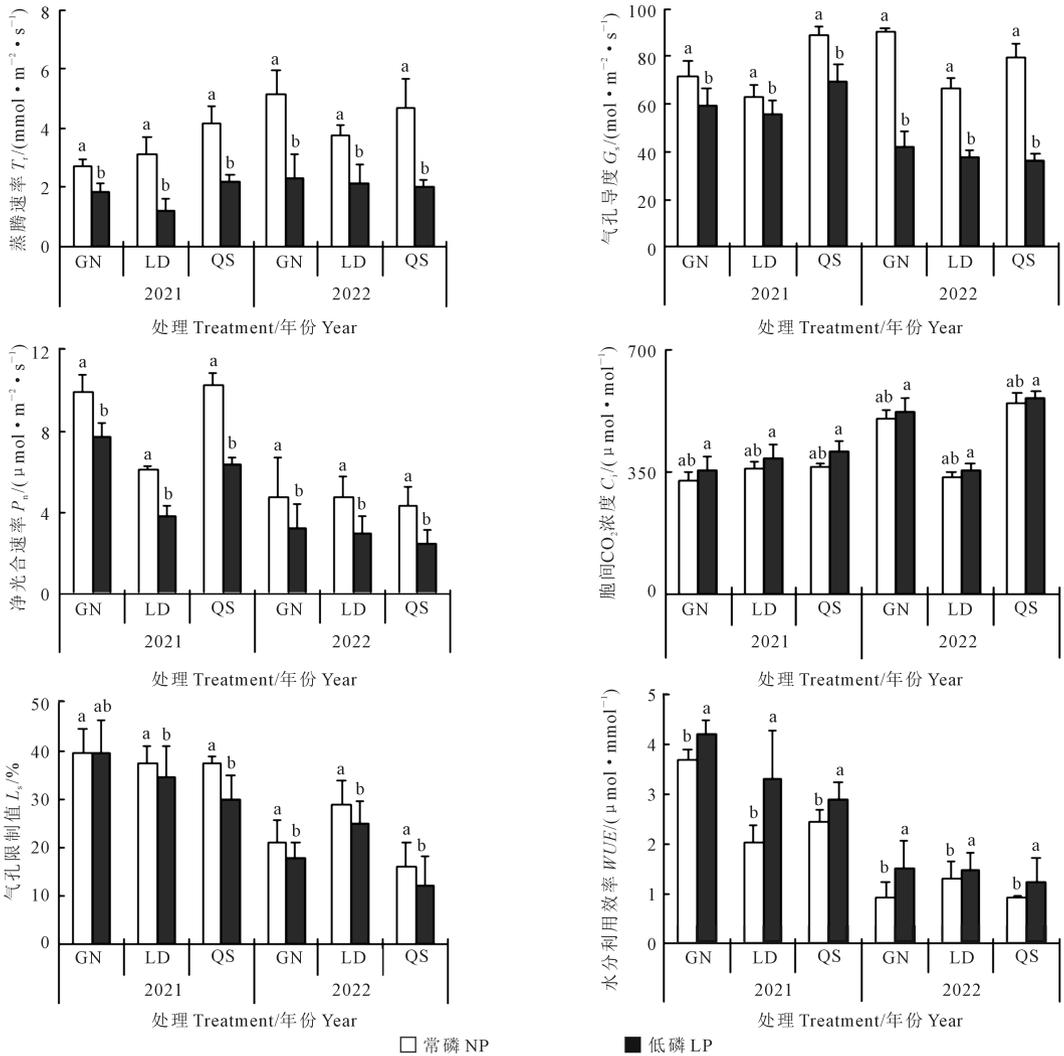


图 2 低磷胁迫下不同根型苜蓿光合参数变化

Fig.2 Changes of photosynthetic parameters of different root-type alfalfas under low-P stress

2.4 品种、磷胁迫处理和年际互作分析

由表 1 可知,磷胁迫处理下,除 Car 、 L_s 和 Φ_{PSII} 差异显著外,其余各指标均差异极显著;品种与磷胁迫处理互作,除 $Chl\ a$ 、 $Chl\ b$ 、 Chl 、 G_s 和 ETR 差异显著外,其余各指标均差异不显著;品种与年际互作,除 $Chl\ a$ 差异不显著外,各指标间差异均显著或极显著;磷胁迫处理与年际互作,除 Car 、 P_n 、 L_s 、 WUE 、 F_v/F_o 和 Φ_{PSII} 表现为差异不显著外,其余指标均表现为差异显著或极显著;品种、磷胁迫与年际互作,除 $Chl\ a$ 、 $Chl\ b$ 、 Chl 、 qP 和 ETR 呈极显著差异外,其余指标均差异不显著。

2.5 相关性分析

由表 2 可知,各供试苜蓿 $Chl\ a$ 含量与 $Chl\ b$ 含量、 Chl 含量、 P_n 、 L_s 间均呈极显著正相关关系; Car 含量与 WUE 呈极显著负相关关系; G_s 与 T_r 、 P_n 分别呈极显著、显著正相关关系; C_i 与 $Chl\ b$ 含量、 Chl 含量、 P_n 、 L_s 、 WUE 呈显著或极显著负相关关系; F_v/F_o

与 $Chl\ b$ 含量、 Chl 含量、 P_n 、 L_s 、 ETR 、 F_v/F_m 呈显著或极显著正相关关系; F_v/F_m 与 Chl 含量、 F_v/F_o 、 ETR 呈显著或极显著正相关关系,与 qN 极显著负相关; Φ_{PSII} 与 $Chl\ a$ 含量、 qP 分别呈显著、极显著正相关关系,与 qN 显著负相关; P_n 与 WUE 、 L_s 呈显著或极显著正相关关系; ETR 与 qP 呈显著正相关关系,与 qN 呈显著负相关关系。

3 讨论

3.1 低磷胁迫对各根型苜蓿叶绿素含量的影响

叶绿素是植物光合作用的主要色素,其含量在一定程度上可反映植物抗逆性强弱^[18]。类胡萝卜素为天然水溶性自由基清除剂,在植物吸收光能、保护叶绿素、猝灭活性氧方面具有重要作用^[19]。本研究中,低磷胁迫下供试苜蓿叶片 $Chl\ a$ 、 $Chl\ b$ 、 Car 和 Chl 含量均降低,说明低磷胁迫抑制了供试苜蓿叶片叶绿素合成,并使其分解速率增加,导致叶绿素

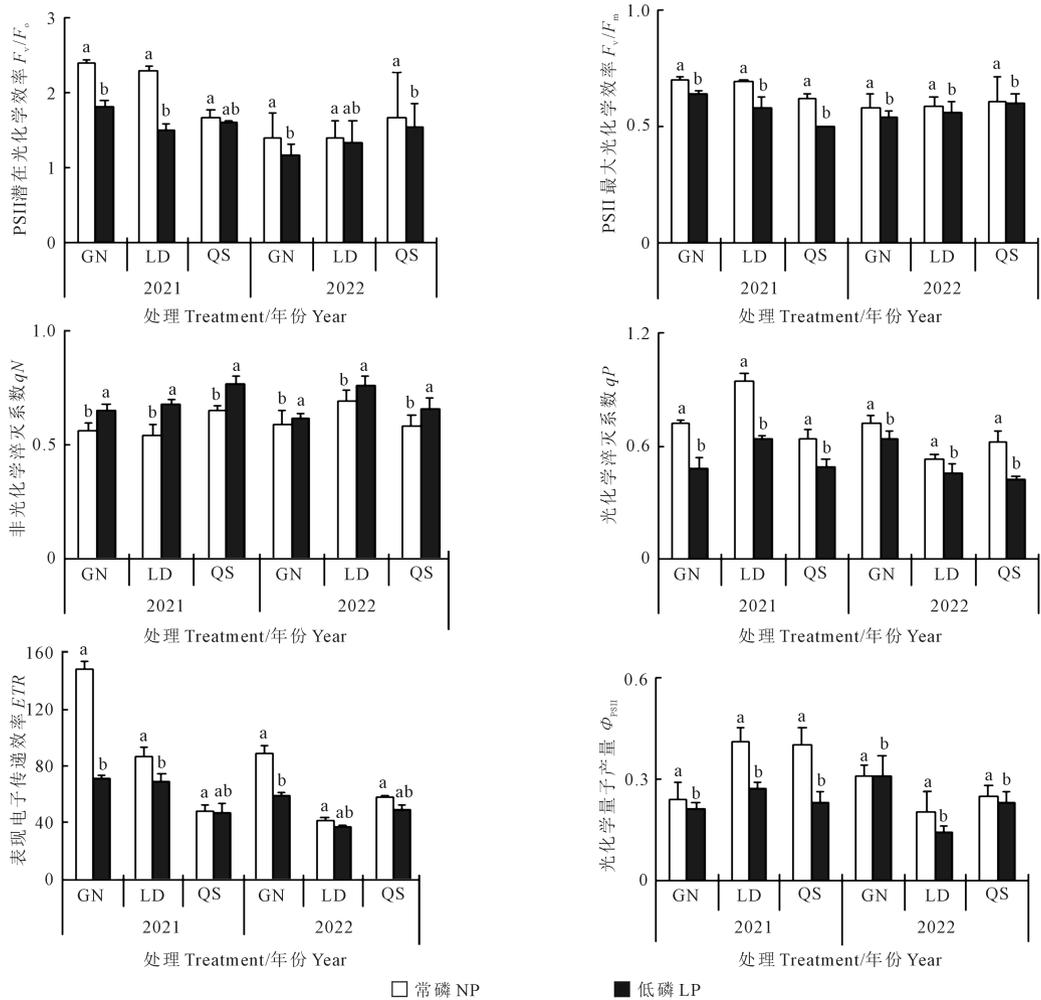


图 3 低磷胁迫下不同根型苜蓿叶绿素荧光参数变化

Fig.3 Changes of on chlorophyll fluorescence parameters of different root-type alfalfas under low-P stress

表 1 品种、磷胁迫及年际间各指标的 F 值

Table 1 F values of variety, phosphorus stress and interannual of various indicators

指标 Index	品种 Variety	磷胁迫 Low-P stress	年际 Interannual	品种×磷胁迫 Variety× Low-P stress	品种×年际 Variety× Interannual	磷胁迫×年际 Low-P stress× Interannual	品种×磷胁迫 ×年际 Variety×Low-P stress×Interannual
叶绿素 a 含量 Chl a content	1.731NS	29.885 **	93.084 **	13.863 **	2.247NS	6.366 *	10.186 **
叶绿素 b 含量 Chl b content	25.375 **	62.693 **	1478.716 **	40.279 **	26.413 **	27.870 **	26.395 **
类胡萝卜素含量 Car content	5.478 *	5.044 *	11.628 **	0.774NS	3.815 *	0.837NS	0.611NS
叶绿体色素含量 Chl content	1.402NS	57.113 **	606.817 **	30.994 **	4.980 *	18.096 **	21.832 **
蒸腾速率 T_r	5.288 *	113.167 **	18.728 **	0.889NS	4.037 *	5.018 *	3.041NS
气孔导度 G_s	19.921 **	231.395 **	26.623 **	6.439 **	13.147 **	60.891 **	1.591 ^{NS}
净光合速率 P_n	47.644 **	8.602 **	118.384 **	0.021NS	49.992 **	0.562NS	0.155NS
胞间 CO_2 浓度 C_i	17.598 **	59.385 **	150.279 **	1.183NS	19.934 **	7.877 *	0.620 ^{NS}
气孔限制值 L_s	8.205 **	5.355 *	110.706 **	0.548NS	5.339 *	0.003NS	0.382NS
水分利用效率 WUE	7.235 **	16.842 **	125.018 **	0.470NS	6.334 **	0.163NS	1.893NS
PS II 潜在光化学效率 F_v/F_o	0.254NS	14.057 **	29.779 **	1.791NS	7.517 **	3.533NS	1.579NS
PS II 最大光化学效率 F_v/F_m	1.617NS	17.679 **	8.816 **	0.101NS	10.749 **	6.659 *	0.817NS
非光化学淬灭系数 q_N	8.805 **	43.863 **	0.643NS	1.163NS	17.980 **	4.721 *	0.082NS
光化学淬灭系数 q_P	22.836 **	158.249 **	41.427 **	0.499NS	66.292 **	17.876 **	10.447 **
表观电子传递效率 ETR	262.126 **	223.749 **	215.033 **	97.352 **	87.525 **	32.341 **	26.379 **
光化学量子产量 Φ_{PSII}	0.238NS	6.159 *	3.195NS	0.820NS	6.684 **	2.724NS	0.458NS

注: ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$), * 表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同。NS 表示无显著差异。

Note: ** indicates that the difference is extremely significant ($P < 0.01$), * indicates significant differences ($P < 0.05$), the same below. NS indicates no significant differences.

表 2 低磷胁迫下不同根型苜蓿光合和荧光参数相关性分析

Table 2 Correlation analysis of photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of different root-type alfalfas under low-P stress

指标 Index	x_1	x_2	x_3	x_4	x_5	x_6	x_7	x_8	x_9	x_{10}	x_{11}	x_{12}	x_{13}	x_{14}	x_{15}	x_{16}
x_1	1.000															
x_2	0.846**	1.000														
x_3	0.030	-0.501	1.000													
x_4	0.945**	0.950**	-0.254	1.000												
x_5	0.126	-0.149	0.524	-0.025	1.000											
x_6	0.480	0.373	0.092	0.390	0.777**	1.000										
x_7	0.743**	0.893**	-0.431	0.823**	0.188	0.611*	1.000									
x_8	-0.573	-0.639*	0.220	-0.614*	0.222	-0.116	-0.583*	1.000								
x_9	0.767**	0.894**	-0.405	0.844**	-0.206	0.299	0.779**	-0.883**	1.000							
x_{10}	0.471	0.830**	-0.816**	0.671*	-0.561	0.028	0.629*	-0.601*	0.805**	1.000						
x_{11}	0.455	0.660*	-0.428	0.597*	-0.010	0.268	0.656*	-0.444	0.627*	0.507	1.000					
x_{12}	0.501	0.554	-0.174	0.638*	0.146	0.222	0.533	-0.364	0.499	0.302	0.842**	1.000				
x_{13}	-0.236	-0.204	-0.037	-0.310	-0.443	-0.361	-0.261	-0.181	-0.069	0.071	-0.553	-0.737**	1.000			
x_{14}	0.459	0.300	0.234	0.403	0.357	0.413	0.296	-0.145	0.344	-0.008	0.542	0.551	-0.767**	1.000		
x_{15}	0.220	0.454	-0.470	0.408	0.062	0.297	0.493	-0.220	0.413	0.417	0.728**	0.677*	-0.686*	0.585*	1.000	
x_{16}	0.620*	0.378	0.310	0.493	0.370	0.440	0.354	0.072	0.232	-0.043	0.290	0.325	-0.586*	0.767**	0.209	1.000

注: x_1 : 叶绿素 a; x_2 : 叶绿素 b; x_3 : 类胡萝卜素; x_4 : 叶绿体色素; x_5 : 蒸腾速率; x_6 : 气孔导度; x_7 : 净光合速率; x_8 : 胞间 CO_2 浓度; x_9 : 气孔限制值; x_{10} : 水分利用效率; x_{11} : PS II 潜在光化学效率; x_{12} : PS II 最大光化学效率; x_{13} : 非光化学淬灭系数; x_{14} : 光化学淬灭系数; x_{15} : 表观电子传递效率; x_{16} : 光化学量子产量。

Note: x_1 : Chl a; x_2 : Chl b; x_3 : Car; x_4 : Chl; x_5 : T_r ; x_6 : C_i ; x_7 : P_n ; x_8 : C_i ; x_9 : L_s ; x_{10} : WUE ; x_{11} : F_v/F_m ; x_{12} : F_v/F_m ; x_{13} : qN ; x_{14} : qP ; x_{15} : ETR ; x_{16} : Φ_{PSII} .

含量减少^[20],而 Car 含量下降未能缓解氧化损伤。在整个胁迫期间,播种当年及生长第二年 GN 和 LD 的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl 含量降幅均小于 QS,说明供试根蘖型苜蓿、直根型苜蓿耐低磷能力较根茎型苜蓿强。

3.2 低磷胁迫对各根型苜蓿光合作用的影响

研究表明,气孔限制和非气孔限制是植物叶片光合速率降低的主要原因。当 P_n 、 G_s 下降, C_i 降低及 L_s 升高,此时限制光合作用的是气孔因素;反之,当 P_n 、 G_s 下降,而 C_i 升高、 L_s 降低时,限制光合作用的为非气孔因素。气孔与非气孔因素对光合作用的限制,还与胁迫程度、植物的发育阶段和敏感程度有关^[21-22]。本研究中,低磷胁迫下播种当年及生长第二年供试苜蓿叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 、 L_s 均降低, C_i 升高,表明各根型苜蓿光合作用降低主要是受非气孔限制因素影响。植物遭受低磷胁迫时,保持较高的 P_n 对维持自身生长发育具有重要意义。本研究发现,低磷胁迫下 GN 的 P_n 降幅比 QS 和 LD 小,表明根蘖型苜蓿的耐低磷能力高于根茎型苜蓿和直根型苜蓿;低磷胁迫下,供试苜蓿叶片 G_s 和 T_r 均降低,说明植株通过降低气孔导度及减少水分蒸发来适应低磷环境^[21]。在逆境下植物叶片会优化水分利用效率,其通过降低叶片 T_r 以适应胁迫^[23]。本研究中,低磷胁迫下供试苜蓿的蒸腾速率下降幅度大于净光合速率,使 WUE 呈增加趋势,且播种当年及生长第二年 GN 的 WUE 显著大于 LD、QS,说明供试根蘖型苜蓿有较强的适应能力。

3.3 低磷胁迫对各根型苜蓿叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光具有快速、灵敏和无损伤研究绿色植物光合生理的优势,被广泛用于探究非生物胁迫对植物光合生理特性的影响,荧光参数是植物光合作用对非生物胁迫响应的内在探针^[24-25]。 F_v/F_o 表示植物叶片的潜在活性, F_v/F_m 表示植物原初光化学效率, ETR 反映实际光照下光合电子传递速率, qP 表征 PSII 反应中心的开放程度,其值越大表示吸收的光能用于光合电子传递比例越大, Φ_{PSII} 表示叶片将光能转化为化学能的能力^[26]。 qN 是植物处于逆境胁迫时为防止光合机构受到损伤而形成的自我保护机制,当植物面临严重胁迫时 qN 会明显上升^[27]。本研究中,低磷胁迫下,播种当年和生长第二年供试苜蓿的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 qP 、 ETR 和 Φ_{PSII} 均呈下降趋势,而 qN 呈上升趋势。 F_v/F_o 和 F_v/F_m 下降,说明低磷胁迫下 PS II 反应中心捕获激发能的能力降低,导致光能利用效率下降^[28]; qP 、 ETR 和 Φ_{PSII} 降低,表明 PS II 天线色素吸收光能的能力减弱,植株可利用的光能减少,但由于植物体内电子信号的传导受阻,光合电子传递能力减弱,从而形

成过剩光能,产生光抑制,导致叶片 P_n 降低^[29-30]; qN 增加,说明不能用于传递的过度光能以热量形式消散,以保护苜蓿免受低磷引起的损害。

此外,本研究中, F_v/F_o 与 F_v/F_m 、Chl b 含量、Chl 含量、 P_n 、 L_s 、 ETR 呈显著或极显著正相关关系, F_v/F_m 与 Chl 含量、 ETR 呈显著或极显著正相关关系, Φ_{PSII} 与 Chl a 含量、 qP 分别呈显著、极显著正相关关系,进一步表明低磷胁迫下供试苜蓿叶片 PSII 系统结构及其生理状态受到损伤,且叶绿素大量分解,阻碍了光能的吸收与转化,抑制了光合电子传递,使光合作用受阻,这与前人研究结果一致^[31]。

4 结 论

低磷胁迫下,播种当年及生长第二年,除根茎型、直根型、根蘖型苜蓿的胞间 CO_2 浓度、水分利用效率及非光化学淬灭系数均增加外,叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和叶绿体色素含量、光合及荧光参数均不同程度降低,且各根型苜蓿叶片光合速率降低主要受非气孔限制因素影响。播种当年及生长第二年,根茎型‘清水’紫花苜蓿的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、叶绿体色素含量及净光合速率、气孔导度、气孔限制值降幅均最大,表明根茎型苜蓿较直根型和根蘖型苜蓿耐低磷胁迫能力弱。方差分析结果表明,各根型苜蓿叶绿素含量、光合及叶绿素荧光参数主要受磷胁迫处理影响。

参 考 文 献:

- [1] MPANGA I K, LUDEWIG U, DAPAAH H K, et al. Acquisition of rock phosphate by combined application of ammonium fertilizers and *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 in maize as affected by soil pH[J]. Journal of Applied Microbiology, 2020, 129(4): 947-957.
- [2] WANG B, XUE S, LIU G B, et al. Changes in soil nutrient and enzyme activities under different vegetations in the Loess Plateau area, Northwest China[J]. Catena, 2012, 92: 186-195.
- [3] 张福锁, 崔振岭, 王激清, 等. 中国土壤和植物养分管理现状与改进策略[J]. 植物学通报, 2007, 24(6): 687-694.
- [4] ZHANG F S, CUI Z L, WANG J Q, et al. Current status of soil and plant nutrient management in China and improvement strategies[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2007, 24(6): 687-694.
- [5] BAKER A, CEASAR S A, PALMER A J, et al. Replace, reuse, recycle: improving the sustainable use of phosphorus by plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(12): 3523-3540.
- [6] HE Q J, WANG F, WANG Y, et al. Molecular control and genetic improvement of phosphorus use efficiency in rice[J]. Molecular Breeding, 2019, 39(12): 162.
- [7] 陈洁, 魏少萍, 梁鹏飞, 等. 不同红豆草材料耐低磷性评价及种质筛选[J]. 中国草地学报, 2022, 44(3): 72-80.
- [8] CHEN J, WEI S P, LIANG P F, et al. Evaluation and screening of sainfoin germplasm with low phosphorus tolerance[J]. Chinese Journal of Grassland, 2022, 44(3): 72-80.
- [9] ZHANG L T, XIN Z Y, YU X, et al. Osmotic stress induced cell death in wheat is alleviated by tauroursodeoxycholic acid and involves endoplasmic

- mic reticulum stress-related gene expression[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 667.
- [8] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [9] 袁继存, 赵德英, 徐锴, 等. 不同磷水平对“锦丰”梨光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *北方园艺*, 2019, (6): 65-68.
- YUAN J C, ZHAO D Y, XU K, et al. Effects of different phosphorus (p) levels on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of ‘Jinfeng’ pear[J]. *Northern Horticulture*, 2019, (6): 65-68.
- [10] 何榜眼, 刘世男, 杨梅, 等. 低磷胁迫对大花序桉幼苗叶片生理指标的影响[J]. *西南农业学报*, 2022, 35(2): 418-424.
- HE B Y, LIU S N, YANG M, et al. Effects of low phosphorus stress on physiological characteristics of *Eucalyptus coleziana* seedling leaves [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 35(2): 418-424.
- [11] 南丽丽, 师尚礼, 张建华. 不同根型苜蓿根系发育能力研究[J]. *草业学报*, 2014, 23(2): 117-124.
- NAN L L, SHI S L, ZHANG J H. Study on root system development ability of different root-type alfalfa [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(2): 117-124.
- [12] 李冰月, 南丽丽, 温素军, 等. 刈割强度对不同根型苜蓿营养器官化学计量特征的影响[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(1): 114-120.
- LI B Y, NAN L L, WEN S J, et al. Effects of mowing frequency on stoichiometric characteristics of vegetative organs of alfalfa with different root types [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(1): 114-120.
- [13] 南丽丽, 师尚礼, 郭全恩, 等. 不同根型苜蓿根颈变化特征分析[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(7): 914-920.
- NAN L L, SHI S L, GUO Q E, et al. Analysis of dynamic variations in crown characteristics of different root-type alfalfa plants [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(7): 914-920.
- [14] 汪莹, 南丽丽, 李景峰, 等. 干旱胁迫对不同根型苜蓿内源激素含量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2022, 40(3): 30-36.
- WANG K, NAN L L, LI J F, et al. Effects of drought stress on endogenous hormone contents of different root-type alfalfa [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2022, 40(3): 30-36.
- [15] 汪莹, 南丽丽, 郭全恩, 等. 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响[J]. *生态学报*, 2022, 42(20): 8365-8373.
- WANG K, NAN L L, GUO Q E, et al. Effects of drought stress on root architecture of different root-type alfalfa [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(20): 8365-8373.
- [16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 110-174.
- ZOU Q. *Plant physiology experiment guidance* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 110-174.
- [17] SUN Z R, ZHU N N, CHENG L L, et al. Comparison of photosynthesis and fluorescent parameters between *Dendrobium officinale* and *Dendrobium loddigesii* [J]. *International Journal of Clinical and Experimental Medicine*, 2015, 8(8): 13163-13170.
- [18] 南思睿, 罗永忠, 于思敏, 等. 干旱胁迫后复水对新疆大叶苜蓿幼苗光合和叶绿素荧光的影响[J]. *草地学报*, 2022, 30(5): 1141-1149.
- NAN S R, LUO Y Z, YU S M, et al. Effects of rewatering after drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Medicago sativa* cv. Xingjiangdaye seedlings [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(5): 1141-1149.
- [19] 吴雨涵, 刘文辉, 刘凯强, 等. 干旱胁迫对燕麦幼苗叶片光合特性及活性氧清除系统的影响[J]. *草业学报*, 2022, 31(10): 75-86.
- WU Y H, LIU W H, LIU K Q, et al. Effects of drought stress on leaf senescence and the active oxygen scavenging system of oat seedlings [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(10): 75-86.
- [20] ZHANG F J, ZHANG K K, DU C Z, et al. Effect of drought stress on anatomical structure and chloroplast ultrastructure in leaves of sugarcane [J]. *Sugar Tech*, 2015, 17(1): 41-48.
- [21] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [22] TODOROVA D, ALEKSANDROV V, ANEV S, et al. Photosynthesis alterations in wheat plants induced by herbicide, soil drought or flooding [J]. *Agronomy*, 2022, 12(2): 390.
- [23] 李泽, 谭晓风, 卢锴, 等. 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*, 2017, 37(5): 1515-1524.
- LI Z, TAN X F, LU K, et al. Influence of drought stress on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence in two varieties of tung tree seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(5): 1515-1524.
- [24] 师生波, 刘克彪, 张莹花, 等. 民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应[J]. *生态学报*, 2017, 37(15): 5039-5048.
- SHI S B, LIU K B, ZHANG Y H, et al. Convergent adaptation of PS II photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(15): 5039-5048.
- [25] 孙娅楠, 赵杨, 赵渊祥, 等. 棕榈幼苗光合和叶绿素荧光对干旱胁迫及复水的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(9): 45-52.
- SUN Y N, ZHAO Y. Effects of drought and rewatering on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Trachycarpus fortunei* seedlings [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2021, 41(9): 45-52.
- [26] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo* [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113.
- [27] PLOSCHEK E L, BADO L A, SALINAS M, et al. Photosynthesis and fluorescence responses of *Jatropha curcas* to chilling and freezing stress during early vegetative stages [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 102: 18-26.
- [28] SHARKEY T D, SEEMANN J R, BERRY J A. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to changing partial pressure of O₂ and light in *Phaseolus vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1986, 81(3): 788-791.
- [29] LIU S J, SUN B X, CAO B L, et al. Effects of soil waterlogging and high-temperature stress on photosynthesis and photosystem II of ginger (*Zingiber officinale*) [J]. *Protoplasma*, 2023, 260(2): 405-418.
- [30] 陈世茹, 于林清, 易津, 等. 低温胁迫对紫花苜蓿叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. *草地学报*, 2011, 19(4): 596-600.
- CHEN S R, YU L Q, YI J, et al. Influence of chlorophyll fluorescence characteristics on alfalfa seedlings under cryogenic stress [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(4): 596-600.
- [31] 刘群, 陈振, 张巨松, 等. 高温胁迫对海岛棉光合生理及棉铃发育的影响[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(9): 1574-1581.
- LIU Q, CHEN Z, ZHANG J S, et al. Effect of high temperature stress on photosynthetic physiology and boll development of island cotton [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(9): 1574-1581.