

不同铵硝配比对芝麻苗期光合荧光特性的影响

徐子先,李银水,韩配配,廖祥生,胡小加,谢立华,余常兵,张秀荣,廖星,秦璐^{*}
(中国农业科学院油料作物研究所/农业部油料作物生物学与遗传育种重点开放实验室,湖北武汉 430062)

摘要:为了明确不同氮素形态(铵硝配比)对芝麻苗期光合荧光特性的影响,探究适合芝麻生长的铵硝配比,采用营养液栽培方法研究了不同铵硝配比(10:0、9:1、3:1、1:1、1:3、1:9、0:10)对芝麻品种中芝13(ZZ13)和漯12(L12)苗期光合特性、光合色素、叶绿素荧光参数的影响。结果表明,铵态氮比例过高显著抑制芝麻生长,铵硝配比为10:0和9:1时植株死亡,高比例铵态氮(铵硝配比3:1)处理的芝麻幼苗地上部干质量显著低于其他处理;随着铵态氮比例降低,抑制作用减弱,并且适当配施硝态氮(铵硝配比1:9)时2个芝麻品种地上部干质量达最大值,ZZ13和L12的叶绿素a、b含量及叶绿素总量分别在铵硝配比1:9和0:10时达到最高,而铵硝配比3:1时上述光合色素含量大幅降低。铵硝配比1:9时,ZZ13和L12的净光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr)均最大,而高比例铵态氮处理时Pn和Tr均显著降低,两者对铵态氮的响应较为明显。此外,与纯硝态氮处理相比,铵硝配比1:9显著提高了ZZ13的光系统活性,表现为光系统II最大量子效率(Fv/Fm)和实际光化学效率($\Phi_{PS\ II}$)显著增加,非光化学猝灭系数(qN)显著降低,但对L12光系统II活性的提高不明显;而铵硝配比3:1显著抑制了ZZ13和L12的光系统II活性,表现为Fv/Fm、 $\Phi_{PS\ II}$ 和qP(光化学猝灭系数)值显著降低,Fo(基础荧光)和qN值显著增加。可见,铵硝配比1:9最适合芝麻生长,尤其是对于ZZ13,其促进光合作用的主导因素是显著提高了光系统II活性,而对芝麻叶片光合色素含量及组成比例的影响不显著;高比例铵态氮对芝麻叶片光合色素含量及组成比例、光系统II活性、Pn和Tr都产生了不良影响,进而严重抑制芝麻的光合作用和生长。

关键词:芝麻;铵硝配比;光合特性;光合色素;叶绿素荧光

中图分类号:S565.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-3268(2017)09-0037-08

Effect of Different NH_4^+ -N/ NO_3^- -N Ratios on the Photosynthetic and Fluorescence Characteristics of Sesame Seedlings

XU Zixian, LI Yinshui, HAN Peipei, LIAO Xiangsheng, HU Xiaojia, XIE Lihua,
YU Changbing, ZHANG Xiurong, LIAO Xing, QIN Lu^{*}

(Oil Crops Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetics Improvement of Oil Crops of the Ministry of Agriculture, Wuhan 430062, China)

Abstract: In order to explore the effect of different NH_4^+ -N/ NO_3^- -N ratios on the photosynthetic characteristics of sesame seedlings and the suitable ratio for the growth of sesame, hydroponic experiments were performed to study the different NH_4^+ -N/ NO_3^- -N ratios(10:0, 9:1, 3:1, 1:1, 1:3, 1:9, 0:10) on the photosynthetic characteristics, pigments and chlorophyll fluorescence of sesame cultivars ZZ13 and L12. Results showed that high NH_4^+ -N/ NO_3^- -N ratio significantly inhibited the growth of sesame, resulting in the death(10:0 and 9:1) and the reduced dry weight(3:1) of sesame seedlings. With the decrease of NH_4^+ -N, the inhibition were alleviated, moreover, the shoot dry weight of ZZ13 and L12 reached maximum under

收稿日期:2017-02-07

基金项目:中国农业科学院创新工程项目(CAAS-ASTIP-2013-OCRI);杰出青年英才计划项目(1610172015004)

作者简介:徐子先(1991-),男,湖北黄冈人,在读硕士研究生,研究方向:植物营养生理。E-mail:xzxian2013@163.com

*通讯作者:秦璐(1985-),女,贵州凯里人,副研究员,博士,主要从事植物营养与施肥研究。

E-mail:qinlu-123@126.com

$\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 1:9. While the the content of Chl a, Chl b, Chl (a + b) achieved the highest values under $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 1:9 and 0:10, respectively. However, these parameters greatly decreased when applied the $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 3:1. The photosynthetic rate (Pn) and respiratory rates (Tr) of two cultivars were also greatest under $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 1:9, reversely, the Pn and Tr of two cultivars were both greatly reduced when applied more $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ (3:1 and 1:1), these two parameters were sensitive to addition of $\text{NH}_4^+ - \text{N}$. Furthermore, compared to the total $\text{NO}_3^- - \text{N}$ treatment, appropriately applied with $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 1:9 significantly improved the PS II activity of ZZ13, as indicated by the significant increase of Fv/Fm, $\Phi_{\text{PS II}}$ and decrease of qN. However, the $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 3:1 both suppressed the PS II activity of two cultivars, these parameters exhibited reversed tendency as compared with ratio at 1:9. These results indicated that the $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio at 1:9 was more suitable for the growth of sesame seedlings in the present study, especially for ZZ13, the improvement of the PS II activity might promote the photosynthesis of sesame. While the higher proportion of $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ had an undesirable influence on the photosynthetic pigment content and its composition, PS II activity, Pn and Tr, then finally seriously inhibited the photosynthesis and growth of sesame seedlings.

Key words: 芝麻; $\text{NH}_4^+ - \text{N}/\text{NO}_3^- - \text{N}$ ratio; photosynthetic characteristics; photosynthetic pigments; chlorophyll fluorescence

芝麻(*Sesamum indicum* L.)属胡麻科1年生草本植物,因其含油量高、营养价值高被誉为油料作物“皇后”^[1]。大量元素中氮对芝麻的经济性状有着最为显著的影响,氮素缺乏往往造成芝麻生长弱小,蒴小籽少,严重减产^[2-3]。氮素形态对植物的氮素吸收利用效率和生长代谢都有着重大影响^[4-5]。不同植物在长期进化过程中形成了各自不同的铵硝喜好,这种铵硝喜好大多表现为一定铵硝配比的混合态氮源较单一形态氮源供应往往更有利于植物的生长发育^[6-7],如铵硝配比为25:75时最有利于油菜^[8]和大豆^[9]生长,15:85时能减轻小白菜的弱光胁迫^[10],25:75时能增加半夏主要生理活性成分生物碱的含量^[11]。大多数植物在单一铵态氮($\text{NH}_4^+ - \text{N}$)供应时会产生铵毒害现象,表现为叶片枯焦、根系瘦弱、植株矮小甚至死亡^[12];单一硝态氮($\text{NO}_3^- - \text{N}$)供应虽不会对植物产生明显的抑制作用,但不利于植物对 Cl^- 、 SO_4^{2-} 等阴离子的吸收,且同化 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 比同化 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 需消耗更多的还原力和能量^[7,13]。芝麻是我国重要的夏季作物,喜温、喜光,在3~4个月内即可完成整个生育期,因此,光合作用对芝麻生长发育有着至关重要的影响,任何影响光合作用的因素必定对芝麻生长发育产生重大影响。植物氮素代谢与光合作用密切相关,铵硝配比对植物光合作用有着重要影响^[14-15]。前人关于芝麻不同氮素形态的研究相对较少,更未将其与光合作用相结合。鉴于此,采用水培的方式,研究不同铵硝配比对芝麻光合荧光特性的影响,从光合作用的角度探讨最适合芝麻生长的铵硝配比,以期为合理施肥,提高芝麻光合效率及产量提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于2015年7—8月在中国农业科学院油料作物研究所盆栽试验场进行,采用自然光照,以营养液水培的方式进行芝麻植株的培养。试验以改良的1/2Hoagland营养液为基础,根据 $\text{NH}_4^+ - \text{N}: \text{NO}_3^- - \text{N}$ 不同设置7个处理,分别为10:0、9:1、3:1、1:1、1:3、1:9、0:10,保持总氮浓度(8 mmol/L)不变。其他元素为:K 3 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、P 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Ca 2 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Mg 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Fe 50 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、B 12.5 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Zn 1 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Cu 0.25 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Mn 1 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 、Mo 0.25 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 。同时加入总氮量7%的硝化抑制剂二氯二胺(DCD)^[16],以消除微生物活动造成的 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 硝化对试验的影响,营养液pH值调至5.85,每隔7 d 更换一次营养液。

供试芝麻品种为中芝13(ZZ13)和漯12(L12),由中国农业科学院油料作物研究所芝麻种质资源课题组提供。选取饱满一致的芝麻种子,经5% (V/V)次氯酸钠溶液消毒30 min后用纯水反复洗净,播种于用1/2Hoagland营养液润湿的纱布上遮光催芽,发芽后揭开遮光板,继续培养至2片子叶完全展开后,挑选长势一致的幼苗移至装有不同铵硝配比处理营养液的不透光蓝色周转箱(32 cm × 24 cm × 12 cm)中进行培养。试验设3次重复,每个重复种植12株芝麻于一个周转箱,处理2周后间苗一次,2个品种每箱中各留6株,且均匀分布。于处理后第28天,测定叶片的光合和叶绿素荧光特性,并取样测定叶片光合色素含量。

1.2 测定项目及方法

地上部干质量:处理后第 28 天收获植株地上部,于 105 ℃下杀青 30 min,75 ℃烘干后称质量。

光合色素含量:取植株顺数第 2 片完全展开功能叶,用分光光度计法^[17]测定叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和类胡萝卜素(Car)的含量。

净光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr):于 9:00—11:30 用便携式光合测定仪(型号:LI-6400XT)对不同处理芝麻植株第 3 片功能叶进行活体光合特性测定,设置光合有效辐射(PAR)为 1 500 μmol/(m²·s),每个植株测定 3 次。

叶绿素荧光动力学参数:用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪(型号:Imaging-PAM, Walz, 德国)参照 Ralph 等^[18]的方法测定不同处理芝麻植株叶片叶绿素荧光参数,具体如下:测定前选取芝麻植株上部健康叶片遮光,暗适应 30 min。荧光测量由电脑控制,打开测量光并打开光化光,适应 20 s 后打开饱和脉冲,升高光化光强度,适应 20 s 后再打开饱和脉冲,如此重复 15 次,PAR 强度保持 134 μmol/(m²·s)。由仪器获得光系统 II(PS II)最大光化学量子效率(Fv/Fm)、实际光化学效率(ΦPS II)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)、初始荧光(Fo)等参数。

1.3 数据处理和统计分析

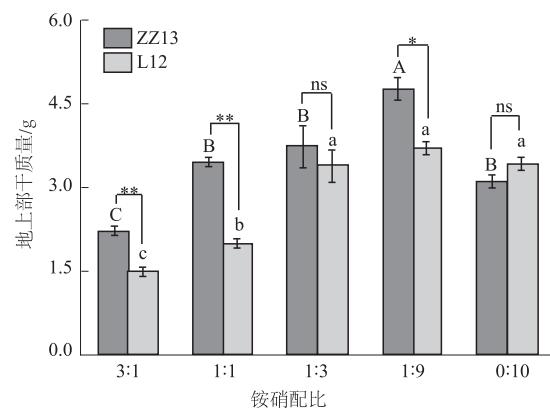
采用 Excel 2013 和 SPSS 20.0 软件进行数据统计与分析,采用 LSD 法检验差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同铵硝配比对芝麻地上部干质量的影响

本试验观察发现,芝麻植株在 NH₄⁺-N 比例较高时(铵硝配比 10:0 和 9:1 处理)表现出严重的铵毒害,分别在处理后第 1 周和第 4 周陆续死亡,因此,仅对剩下的 5 个处理进行后续分析。由图 1 可知,不同铵硝配比对芝麻地上部生长的影响较为明显,铵硝配比 3:1 时 ZZ13 和 L12 的地上部干质量最小,随着 NO₃⁻-N 比例升高,地上部干质量增加,且均在铵硝配比为 1:9 时达最大值,分别较铵硝配比 3:1 时增加了 114% 和 147%;但 NO₃⁻-N 含量最高时(铵硝配比 0:10),二者地上部干质量较铵硝配比 1:9 处理有所下降,其中 ZZ13 下降幅度达 35%,而 L12 下降幅度较小,无显著差异(图 1)。此外,2 个品种地上部干质量对不同铵硝配比处理的反应有所差异,铵硝配比为 3:1、1:1、1:3、1:9 时,ZZ13 地上部干质量均大于 L12,而在纯 NO₃⁻-N 供应时 L12 的地上部干质量反而略高于 ZZ13。上述结果表明,

高比例 NH₄⁺-N 显著抑制芝麻生长;与纯 NO₃⁻-N 供给相比,适当配施 NH₄⁺-N(铵硝配比 1:9)对芝麻生长有一定的促进作用,并且这种促进作用大小存在品种间差异。



不同大、小写字母分别表示 ZZ13、L12 不同
处理间差异达 5% 显著水平,图 2 同;柱间连线
表示芝麻 2 个品种之间的差异分析,* 和 ** 分别
表示差异在 5% 和 1% 水平显著,ns 表示差异不显著

图 1 不同铵硝配比对芝麻苗期地上部干质量的影响

2.2 不同铵硝配比对芝麻叶片光合色素含量的影响

从表 1 可知,不同铵硝配比对芝麻叶片叶绿素含量产生显著影响。ZZ13 的 Chl a、Chl b 含量及叶绿素总量随着 NO₃⁻-N 比例增加呈现出先增大后降低的趋势,在铵硝配比 1:9 时达到最大,且与铵硝配比 1:3、0:10 处理无显著差异;而 L12 上述 3 个指标均呈现出随着 NO₃⁻-N 比例增加而增大的趋势,在纯 NO₃⁻-N 供应时最大,且显著高于铵硝配比 1:1、3:1 处理,但是与铵硝配比 1:9 处理无显著差异。此外,ZZ13 和 L12 均在铵硝配比 1:3 时 Chl a/Chl b 最大,且与铵硝配比 1:1、1:9、0:10 处理差异不显著;在铵硝配比 3:1 时 Chl a/Chl b 最小。ZZ13 和 L12 的叶片 Car 含量分别在铵硝配比 1:9 和 1:3 时最高,但均在 3:1 时最低。

2.3 不同铵硝配比对芝麻叶片 Pn 和 Tr 的影响

从图 2 可知,高比例 NH₄⁺-N 处理显著抑制了芝麻 Pn,与铵硝配比 1:9 处理相比,ZZ13 在铵硝配比 3:1 和 1:1 处理下 Pn 分别下降了 46.19% 和 45.86%,而 L12 则分别下降了 48.98% 和 42.56%;适当配施 NH₄⁺-N(铵硝配比 1:9)提高了芝麻叶片的 Pn,尤其是 ZZ13,与纯 NO₃⁻-N 处理相比,Pn 显著提高了 25.92%,但是与铵硝配比 1:3 处理无显著差异。同样,从图 2 可以看出,2 个芝麻品种在铵硝配比 1:9 时 Tr 最大,而铵硝配比 3:1、1:1、1:3 处理均抑制了 2 个芝麻品种的 Tr,与铵硝配比 1:9 处理

相比,ZZ13 在 3:1、1:1、1:3 处理时 Tr 分别显著下降 28.26%、39.09%、25.95%; L12 也表现出相似的

下降趋势。

表 1 不同铵硝配比对芝麻叶片光合色素含量的影响

| 品种 | 铵硝配比 | Chl a 含量/(mg/g) | Chl b 含量/(mg/g) | 叶绿素总量/(mg/g) | Chl a/Chl b | Car 含量/(mg/g) |
|------|------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|
| ZZ13 | 3:1 | 0.896 ± 0.021C | 0.310 ± 0.020B | 1.206 ± 0.031B | 2.91 ± 0.18B | 0.143 ± 0.022B |
| | 1:1 | 1.176 ± 0.015B | 0.367 ± 0.015B | 1.542 ± 0.002B | 3.22 ± 0.18AB | 0.203 ± 0.004A |
| | 1:3 | 1.485 ± 0.109A | 0.407 ± 0.013AB | 1.891 ± 0.104A | 3.66 ± 0.35A | 0.235 ± 0.009A |
| | 1:9 | 1.516 ± 0.129A | 0.462 ± 0.033A | 1.979 ± 0.158A | 3.28 ± 0.16AB | 0.248 ± 0.029A |
| | 0:10 | 1.329 ± 0.093AB | 0.429 ± 0.047A | 1.758 ± 0.138AB | 3.13 ± 0.18AB | 0.196 ± 0.014AB |
| L12 | 3:1 | 1.061 ± 0.007b | 0.376 ± 0.015b | 1.437 ± 0.008b | 2.84 ± 0.13b | 0.159 ± 0.007c |
| | 1:1 | 1.186 ± 0.048b | 0.354 ± 0.019bc | 1.540 ± 0.064b | 3.36 ± 0.10ab | 0.214 ± 0.013b |
| | 1:3 | 1.363 ± 0.108ab | 0.380 ± 0.018b | 1.743 ± 0.121ab | 3.59 ± 0.22a | 0.272 ± 0.025a |
| | 1:9 | 1.382 ± 0.070a | 0.409 ± 0.025ab | 1.792 ± 0.047a | 3.42 ± 0.39ab | 0.224 ± 0.011b |
| | 0:10 | 1.443 ± 0.004a | 0.456 ± 0.002a | 1.900 ± 0.002a | 3.16 ± 0.02ab | 0.221 ± 0.001b |

注:同列不同大、小写字母分别表示 ZZ13、L12 在不同处理间差异达 5% 显著水平,下同。

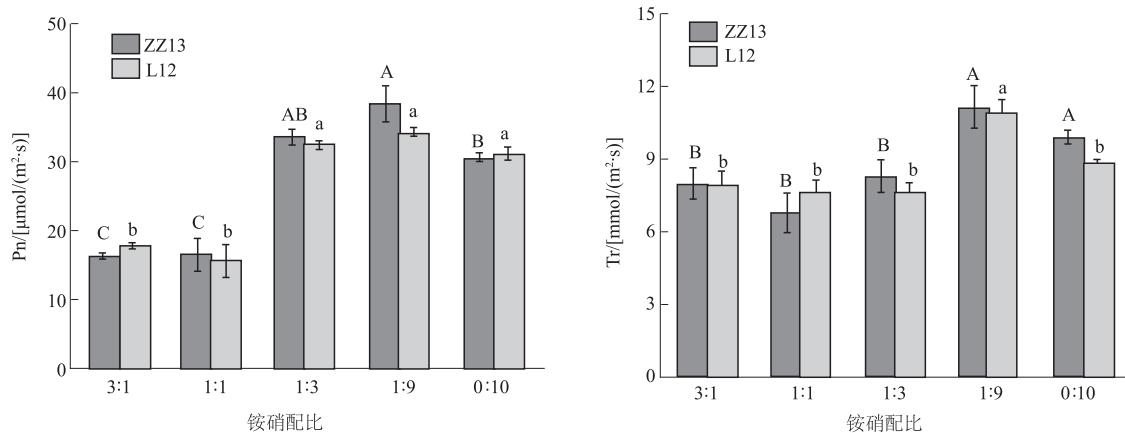


图 2 不同铵硝配比对芝麻叶片 Pn 和 Tr 的影响

2.4 不同铵硝配比对芝麻叶片叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光常用于评价植物叶片光合机构的功能以及环境胁迫对其的影响。其中, Fv/Fm 反映 PS II 利用光能的潜在能力, 非胁迫条件下一般恒定在 0.80 ~ 0.85, 胁迫条件下该参数明显下降^[19-20]; $\Phi_{PS II}$ 反映在光照条件下 PS II 反应中心部分关闭的情况下 PS II 实际电子传递的量子效率^[20]; qP 反映 PS II 反应中心开放程度以及原初电子受体 Q_A 的氧化还原状态^[21]。从表 2 可以看出, ZZ13 的 Fv/Fm 在铵硝配比为 1:9 时显著高于其他处理; 与铵硝配比 1:9 处理相比, 铵硝配比为 3:1 时 ZZ13 和 L12 的 Fv/Fm 值均显著降低。ZZ13 的 $\Phi_{PS II}$ 在铵硝配比为 1:9 时最高, 在 $NH_4^+ - N$ 比例较高时(铵硝配比为 3:1、1:1)显著下降; 而 L12 的 $\Phi_{PS II}$ 值变化趋势与 Fv/Fm 一致, 铵硝配比为 3:1 时最小, 其他处理间没有显著差异。不同铵硝配比处理下, ZZ13 和 L12 的 qP 的变化趋势一致, 高比例 $NH_4^+ - N$ 处理时(铵硝配比 3:1) qP 显著低于其他处理, 而其他几个

处理间没有显著差异。上述结果说明, 在 $NH_4^+ - N$ 比例较高的情况下, 芝麻叶片受到逆境胁迫, PS II 最大光化学量子效率降低, PS II 反应中心开放程度降低, 电子传递效率降低; 2 个品种比较, 铵硝配比 1:9 处理比纯 $NO_3^- - N$ 处理更能增强 ZZ13 利用光能的能力。

Fo 代表不参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分, 是 PS II 反应中心处于完全开放时的荧光产量, 与叶绿素含量和光合机构损伤有关^[21]; qN 反映 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热能形式耗散掉的光能部分^[20]。由表 2 可见, 不同铵硝配比也显著影响了 Fo , 与上述 3 个指标相反的是, Fo 在铵硝配比 3:1 处理时最高, 在高比例 $NO_3^- - N$ 处理时降低。与铵硝配比 1:9 处理相比, $NH_4^+ - N$ 比例较高(铵硝配比为 3:1、1:1)时 ZZ13 的 qN 分别增加了 25.95%、34.49%, L12 的 qN 则分别增加了 25.19%、42.33%, 纯 $NO_3^- - N$ 处理时 2 个品种的 qN 均较铵硝配比 1:9 时显著增加。上述结果表明, 高 $NH_4^+ - N$ 处理时芝麻叶片光合机构受到损伤, 基

础荧光值 F_0 增加,光能用于光化学反应的份额减少而以热的形式耗散的比例增加;此外,适当的铵硝配

比能够降低 qN ,减少热耗散损失,提高芝麻的光能利用效率。

表2 不同铵硝配比对芝麻叶片叶绿素荧光参数的影响

| 品种 | 铵硝配比 | F_0 | F_v/F_m | $\Phi_{PS\text{ II}}$ | qP | qN |
|------|------|---------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|--------------------|
| ZZ13 | 3:1 | 0.083 3 ± 0.003 6A | 0.544 0 ± 0.029 5C | 0.278 1 ± 0.006 9D | 0.602 6 ± 0.012 9B | 0.473 7 ± 0.015 1A |
| | 1:1 | 0.053 4 ± 0.000 3B | 0.729 7 ± 0.007 3B | 0.505 9 ± 0.011 7C | 0.812 7 ± 0.009 1A | 0.505 8 ± 0.014 1A |
| | 1:3 | 0.056 7 ± 0.002 5B | 0.729 8 ± 0.006 7B | 0.545 2 ± 0.010 3B | 0.847 4 ± 0.004 0A | 0.438 8 ± 0.008 5B |
| | 1:9 | 0.039 5 ± 0.000 9C | 0.808 3 ± 0.004 3A | 0.628 1 ± 0.012 0A | 0.845 8 ± 0.024 8A | 0.376 1 ± 0.039 5B |
| | 0:10 | 0.045 7 ± 0.001 2C | 0.751 5 ± 0.003 1B | 0.538 4 ± 0.009 2B | 0.838 2 ± 0.007 2A | 0.516 3 ± 0.010 6A |
| L12 | 3:1 | 0.066 4 ± 0.003 5a | 0.565 4 ± 0.056 3b | 0.312 6 ± 0.042 8b | 0.650 4 ± 0.042 7b | 0.466 1 ± 0.052 9a |
| | 1:1 | 0.052 3 ± 0.001 0b | 0.760 2 ± 0.006 8a | 0.553 7 ± 0.010 5a | 0.855 9 ± 0.005 0a | 0.529 9 ± 0.004 2a |
| | 1:3 | 0.046 3 ± 0.000 3c | 0.794 9 ± 0.002 7a | 0.564 4 ± 0.002 0a | 0.804 4 ± 0.006 2a | 0.479 3 ± 0.016 0a |
| | 1:9 | 0.046 5 ± 0.002 0bc | 0.807 8 ± 0.002 0a | 0.593 9 ± 0.014 3a | 0.798 5 ± 0.020 2a | 0.372 3 ± 0.023 0b |
| | 0:10 | 0.043 4 ± 0.000 4c | 0.814 9 ± 0.001 2a | 0.594 6 ± 0.006 9a | 0.814 9 ± 0.001 2a | 0.426 1 ± 0.010 5a |

2.5 不同铵硝配比处理芝麻叶片光合荧光特性参数的相关性分析

进一步对上述光合指标进行相关性分析,由表3可知,地上部生物量、叶片 P_n 、叶绿素荧光参数以及光合色素含量间存在较强的相关性。地上部生物量与 P_n 、Chl a 含量、叶绿素总量之间存在极显著正相关,与 F_0 、 F_v/F_m 、 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、Chl b 含量、Car 含量的相关性达到显著水平; P_n 与 qP 、Chl a/Chl b 无显著

相关性,但与 F_0 、 F_v/F_m 、 $\Phi_{PS\text{ II}}$ 、 qN 、Chl a 含量、Chl b 含量、叶绿素总量、Car 含量、地上部生物量间存在显著或极显著相关性;叶绿素荧光参数 F_0 与 qN 呈正相关($P > 0.05$),但二者与其他指标之间均呈负相关。与 Chl b 含量、Car 含量、Chl a/Chl b 相比,Chl a 含量、叶绿素总量与其他指标有更好的相关性。

表3 不同铵硝配比处理芝麻叶片光合荧光特性参数的相关性分析

| 指标 | P_n | F_0 | F_v/F_m | $\Phi_{PS\text{ II}}$ | qP | qN | Chl a 含量 | Chl b 含量 | Car 含量 | Chl a/ Chl b | 叶绿素 总量 | 地上部 生物量 |
|-----------------------|---------|---------|-----------|-----------------------|---------|---------|----------|----------|---------|-----------------|-----------|------------|
| P_n | 1.00 ** | | | | | | | | | | | |
| F_0 | -0.68 | 1.00 ** | | | | | | | | | | |
| F_v/F_m | 0.68 * | -0.94 | 1.00 ** | | | | | | | | | |
| $\Phi_{PS\text{ II}}$ | 0.71 * | -0.94 | 0.99 ** | 1.00 ** | | | | | | | | |
| qP | 0.52 | -0.85 | 0.88 ** | 0.92 ** | 1.00 ** | | | | | | | |
| qN | -0.69 | 0.30 | -0.32 | -0.34 | -0.04 | 1.00 ** | | | | | | |
| Chl a 含量 | 0.89 ** | -0.86 | 0.86 ** | 0.90 ** | 0.80 ** | -0.53 | 1.00 ** | | | | | |
| Chl b 含量 | 0.81 ** | -0.81 | 0.70 * | 0.72 * | 0.59 | -0.57 | 0.87 ** | 1.00 ** | | | | |
| Car 含量 | 0.72 * | -0.80 | 0.87 ** | 0.87 ** | 0.78 ** | -0.32 | 0.85 ** | 0.55 | 1.00 ** | | | |
| Chl a/Chl b | 0.56 | -0.53 | 0.69 * | 0.72 * | 0.73 * | -0.18 | 0.69 * | 0.25 | 0.86 ** | 1.00 ** | | |
| 叶绿素 总量 | 0.90 ** | -0.87 | 0.84 ** | 0.88 ** | 0.77 ** | -0.55 | 1.00 ** | 0.91 ** | 0.80 ** | 0.62 | 1.00 ** | |
| 地上部 生物量 | 0.82 ** | -0.68 | 0.73 * | 0.76 * | 0.62 | -0.62 | 0.82 ** | 0.69 * | 0.72 * | 0.57 | 0.81 ** | 1.00 ** |

注: * 和 ** 分别表示相关性达 5% 和 1% 显著水平。

3 结论与讨论

不同铵硝配比对 ZZ13 和 L12 苗期地上部干质量的影响表明,高比例 $NH_4^+ - N$ 处理严重抑制了芝麻的生长,随着 $NH_4^+ - N$ 比例降低,这种抑制作用逐渐减轻;相对于纯 $NO_3^- - N$ 供应,铵硝配比 1:9 显著促进 ZZ13 的生长,而对 L12 的生长促进作用不明显。这种同一作物不同基因型或者品种对不同铵硝配比表现出来的差异前人在拟南芥^[22]、水

稻^[23]和玉米^[24]上都有发现。

叶绿素是植物吸收、传递、转换光能的主要色素,其含量可作为反映植物光合作用能力的一个重要指标^[25-26],叶绿素含量还可作为植物叶片衰老和逆境响应的重要指标^[27]。在小麦^[28]和葡萄^[29]上的研究表明,铵硝混合营养较纯 $NH_4^+ - N$ 营养更有利光合色素的积累。本试验也得到了相似的结果,相对于高比例 $NH_4^+ - N$ 营养,铵硝配比 1:9 显著促进芝麻叶片叶绿素积累,但是叶绿素含量在铵

硝配比 1:9 时与纯 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 处理差异并不显著,且 2 个品种间存在差异,进一步的相关性分析也表明,叶片 Pn 与 Chl a 含量、叶绿素总量之间均存在极显著正相关。Chl a/Chl b 能反映植物利用强光的能力,一般来说,阳生植物大于阴生植物,弱光胁迫往往能引起 Chl a/Chl b 降低^[30-31],此外 Chl a 较 Chl b 更容易受到活性氧破坏^[32]。本试验中也发现,Chl a 含量受到不同铵硝配比处理的影响更大,ZZ13 和 L12 叶片 Chl a 含量在不同铵硝配比处理间的变异系数分别为 19.8% 和 12.3%,而 Chl b 含量的变异系数则分别为 14.9% 和 10.0% (文中未列出)。Chl a/Chl b 在铵硝配比 3:1 时最低,其他几个处理间虽然有所差异,但不显著,说明铵硝配比 3:1 严重影响了叶绿素组成比例,进而影响了芝麻对强光的利用,而铵硝配比为 1:9 时能够维持较高的 Chl a/Chl b,有利于芝麻对强光的利用。Car 是叶绿体光合作用的辅助色素,行使光能捕获和光破坏防御两大功能^[30]。与纯硝态氮处理相比,铵硝配比 3:1 时 Car 含量显著降低,适当的铵硝配比可以显著提高 Car 含量,这与 Barickman 等^[33]在甜菜上的研究一致。另外,本试验中叶片 Car 含量与 Chl a 含量、叶绿素总量、Chl a/Chl b 均呈现极显著相关性,但 Chl a/Chl b 与其他参数之间的相关系数并不高,这可能是铵硝配比 3:1 时叶片 Chl a 含量和 Chl a/Chl b 显著降低的原因,与 Car 作为光合辅助色素的功能有关(铵硝配比 3:1 时 Car 含量降低导致叶绿体在强光下更容易产生并积累活性氧,而 Chl a 较 Chl b 更容易受活性氧破坏,导致 Chl a 含量和 Chl a/Chl b 显著降低)。综上所述,与纯 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 供应相比,铵硝配比 1:9 并没有显著影响芝麻叶片光合色素的含量和组成比例,但高比例 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 显著降低了叶片光合色素含量和 Chl a/Chl b,导致叶片光合机构易受到光破坏,利用强光的能力减弱。

光合作用是绿色植物生物量形成的基础,在所有的矿质元素营养中,氮素营养对光合作用的影响最为显著。目前,更多的研究结果表明,硝铵混合营养更有利于提高 Pn,促进植物生长^[7,15,34],但也有研究结果表明,只有在强光条件下,不同铵硝营养才能对植物光合作用产生显著影响^[35]。以 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 为唯一氮源时,烟草叶片气孔开度减小,同时叶片 Tr 降低^[36]。本研究同样也发现,高比例 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 显著降低了芝麻叶片 Pn 和 Tr,本试验开展时正值夏季,光强较强,因此,本试验的光照条件可视为强光照射。铵硝配比 1:9 时 ZZ13 和 L12 的 Pn 和 Tr 最高,与之相比,铵硝配比 1:3 时芝麻叶片 Pn 没有显著变

化,而 Tr 则显著下降,这可能是因为铵硝配比为 1:3 时芝麻气孔导度减小,而一定程度的气孔导度减小对 CO_2 扩散阻力的影响比对 H_2O 扩散阻力的影响小得多,而二者分别是光合作用和蒸腾作用的重要限制因子,故该处理下芝麻 Tr 表现出明显降低,而 Pn 却没有受到太大的影响。

叶绿素荧光常常用于评价光合机构的功能以及环境胁迫对其的影响,具有快速、无损、灵敏的特点。乔建磊等^[37]在马铃薯上的研究发现,铵硝配比 50%:50%、25%:75% 处理有利于提高马铃薯叶片 PS II 的 Fv/Fm。本研究发现,高比例 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 比例过高能显著增加 Fo 和 qN,降低 PS II 的 Fv/Fm、ΦPS II 和 qP,说明高比例 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 使得芝麻叶片光合机构受到损伤,增加了基础荧光,同时降低了光系统 I (PS I) 和 PS II 之间的电子传递效率,从而使得天线色素捕获的光能更多地以热的形式散失,最终表现为光能利用率降低。与纯 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 供应相比,适当增加 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ (铵硝配比 1:9) 明显增强 ZZ13 的 PS II 活性,提高光能利用率,表现为在该处理下 ZZ13 有较高的 PS II Fv/Fm、ΦPS II 和 qP,而 Fo 和 qN 较低;但相比于纯 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 供应,铵硝配比为 1:9 时对 L12 PS II 活性的影响不显著,这与二者的 Pn 表现一致。但在水稻上的研究表明,这 2 种氮素形态对其 PS II 活性没有影响^[38],这可能与植物本身及其铵硝喜好特性相关。

Pn 与 Chl b 含量、Chl a 含量、叶绿素总量存在极显著相关性,且与后两者的相关系数明显大于与 Chl b 的相关系数,说明 Chl a 较 Chl b 更能影响 Pn,Chl a 和叶绿素总量更能表征 Pn 大小;另一方面,Chl a 含量、叶绿素总量和 Chl a/Chl b 都与 Car 含量极显著相关,这更加验证了 Car 作为光合辅助色素具有保护光合色素的功能。与地上部生物量相似,Pn 与多数叶绿素荧光参数间的相关系数只达到了显著水平,小于其与光合色素含量的相关系数,这可能是因为相对于快速变化的叶绿素荧光参数,叶绿素含量及比例是一个较稳定的指标,能够反映光合作用的基本情况,叶绿素荧光参数能灵敏地反映光合作用的瞬时变化,因而具有一定的波动性,一个时间点的测量值难以反映光合作用的整体情况。

综上所述,不同铵硝配比显著影响芝麻光合特性,高比例铵态氮显著抑制芝麻的光合作用;与纯硝态氮供应相比,适当配施铵态氮(铵硝配比 1:9)能显著促进 ZZ13 的光合作用,但对 L12 光合作用的促进效果不显著。因此,在芝麻氮素施肥中,建议以硝态氮肥为主的同时配以适量的铵态氮肥。高比例

铵态氮和最适铵硝配比对芝麻光合特性产生影响的主导因素有所差异:与纯硝态氮供应处理相比,最适铵硝配比对光合色素含量及组成比例没有显著影响,而对部分叶绿素荧光参数的影响显著,尤其是L12,说明其促进芝麻光合作用的主导因素可能来自于提高了叶绿体PSⅡ活性;而高比例铵态氮处理除了显著影响叶绿素荧光参数,对叶片光合色素含量及组成比例也有明显影响,且显著降低Tr,说明高比例铵态氮对芝麻光合作用产生了更加严重的影响,抑制了芝麻的光合作用。从ZZ13和L12的地上部干质量、叶绿素含量、Pn以及叶绿素荧光参数来看,它们在不同处理下的表现具有较好的相关性。植物铵硝营养与光合电子传递、光合碳代谢密切相关,本研究中仅从芝麻叶片光合色素和光系统Ⅱ活性2个方面来探究不同铵硝配比对芝麻光合特性的影响,具有一定的局限性。为了更加深入地探明铵硝营养对芝麻生理特性的影响,今后应进一步从光合电子流分配、光合碳氮代谢关键生理生化过程以及相关基因表达等方面进行研究。

参考文献:

- [1] 黄凤洪.花生芝麻加工技术[M].北京:金盾出版社,1995.
- [2] 王宜伦,任丽,张许,等.芝麻的营养与施肥研究现状与展望[J].江苏农业科学,2010,38(5):126-128.
- [3] 卫双玲,李春明,高桐梅,等.芝麻氮、磷、钾肥的效应研究[J].植物营养与肥料报,2013,19(3):644-649.
- [4] 张超一,樊小林.铵态氮及硝态氮配比对香蕉幼苗氮素吸收动力学特征的影响[J].中国农业科学,2015,48(14):2777-2784.
- [5] 陈斌,郭爱珍,韩鹏远.不同土壤水分条件下不同形态氮素配比对苘蒿生长发育的影响[J].山西农业科学,2014,42(12):1289-1293.
- [6] 曹翠玲,李生秀.氮素形态对作物生理特性及生长的影响[J].华中农业大学学报,2004,23(5):581-586.
- [7] 邢瑶,马兴华.氮素形态对植物生长影响的研究进展[J].中国农业科技导报,2015,17(2):109-117.
- [8] 张树杰,张春雷,李玲,等.氮素形态对冬油菜幼苗生长的影响[J].中国油料作物学报,2011,33(6):567-573.
- [9] 李凯,郭宇琦,刘楚楠,等.铵硝配比对大豆生长及结瘤固氮的影响[J].中国油料作物学报,2014,36(3):349-356.
- [10] Hu L L,Yu J H,Liao W B,et al. Moderate ammonium: Nitrate alleviates low light intensity stress in mini Chinese cabbage seedling by regulating root architecture and photosynthesis [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 186: 143-153.
- [11] 李灿雯,王康才,吴健,等.氮素形态对半夏生长及生物碱和总有机酸累积的影响[J].植物营养与肥料学报,2012,18(1):256-260.
- [12] Britto D T,Kronzucker H J. NH₄⁺ toxicity in higher plants:A critical review[J]. Journal of Plant Physiology, 2002,159(6):567-584.
- [13] Guo H X,Liu W Q,Shi Y C. Effects of different nitrogen forms on photosynthetic rate and the chlorophyll fluorescence induction kinetics of flue-cured tobacco[J]. Photosynthetica,2006,44(1):140-142.
- [14] Guo S,Zhou Y,Shen Q,et al. Effect of ammonium and nitrate nutrition on some physiological processes in higher plants—Growth, photosynthesis, photorespiration, and water relations[J]. Plant Biology,2007,9(1):21-29.
- [15] Zhu Z, Gerendás J,Bendixen R,et al. Different tolerance to light stress in NO₃⁻ - and NH₄⁺ -grown *Phaseolus vulgaris* L. [J]. Plant Biology,2000,2(5):558-570.
- [16] 黄东风,李卫华,邱孝煊,等.硝化抑制剂对小白菜内源硝酸盐代谢的影响[J].中国生态农业学报,2012,20(1):28-33.
- [17] 王学奎,黄见良.植物生理生化实验原理与技术[M].3版.北京:高等教育出版社,2014.
- [18] Ralph P J, Macinnis-Ng C M O, Frankart C. Fluorescence imaging application:Effect of leaf age on seagrass photokinetics[J]. Aquatic Botany,2005,81(1):69-84.
- [19] 袁蕊,李萍,胡晓雪,等.干旱胁迫对小麦生理特性及产量的影响[J].山西农业科学,2016,44(10):1446-1449.
- [20] 李晓,冯伟,曾晓春.叶绿素荧光分析技术及应用进展[J].西北植物学报,2006,26(10):2186-2196.
- [21] 陈建明,俞晓平,程家安.叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J].浙江农业学报,2006,18(1):51-55.
- [22] 李保海,施卫明.拟南芥幼苗对高NH₄⁺响应的特征及不同生态型间的差异[J].土壤学报,2007,44(3):508-515.
- [23] 段英华,张亚丽,王松伟,等.铵硝比(NH₄⁺/NO₃⁻)对不同氮素利用效率水稻的生理效应[J].南京农业大学学报,2007,30(3):73-77.
- [24] Schortemeyer M, Stamp P, Feil B. Ammonium tolerance and carbohydrate status in maize cultivars[J]. Annals of Botany, 1997,79(1):25-30.
- [25] 潘瑞炽,董愚得.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,1995.
- [26] 崔淑芬,张中鹤.遮光处理对辣椒产量及叶绿素含量的影响[J].天津农业科学,2003,9(2):28-30.
- [27] 沈成国.植物衰老生理与分子生物学[M].北京:中国农业出版社,2001.

- [28] 肖凯,张树华,邹定辉,等.不同形态氮素营养对小麦光合特性的影响[J].作物学报,2000,26(1):53-58.
- [29] 王添民,惠竹梅.不同形态氮素配比对“赤霞珠”幼苗叶片光合色素与碳水化合物含量的影响[J].北方园艺,2014,38(22):18-23.
- [30] 孙小玲,许岳飞,马鲁沂,等.植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J].植物生态学报,2010,34(8):989-999.
- [31] 胡琳莉.铵硝营养缓解小型大白菜幼苗弱光胁迫的生理和分子机制[D].兰州:甘肃农业大学,2016.
- [32] 伍泽堂.超氧自由基与叶片衰老时叶绿素破坏的关系(简报)[J].植物生理学通讯,1991,27(4):277-279.
- [33] Barickman T C, Kopsell D A. Nitrogen form and ratio impact Swiss chard (*Beta vulgaris* subsp *cicla*) shoot tissue carotenoid and chlorophyll concentrations [J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 204:99-105.
- [34] 许楠,张会慧,朱文旭,等.氮素形态对饲料桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].草业科学,2012,29(10):1574-1580.
- [35] 刘永华,朱祝军,魏国强.不同光强下氮素形态对番茄谷氨酰胺合成酶和光呼吸的影响[J].植物生理学通讯,2004,40(6):680-682.
- [36] Lu Y X, Li C J, Zhang F S. Transpiration, potassium uptake and flow in tobacco as affected by nitrogen forms and nutrient levels [J]. *Annals of Botany*, 2005, 95(6): 991-998.
- [37] 乔建磊,于海业,宋述尧,等.氮素形态对马铃薯叶片光合色素及其荧光特性的影响[J].中国农业大学学报,2013,18(3):39-44.
- [38] Zhou Y H, Zhang Y L, Wang X M, et al. Effects of nitrogen form on growth, CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and photosynthetic electron allocation in cucumber and rice plants [J]. *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B*, 2011, 12(2):126-134.

(上接第 36 页)

- [20] Flowers T J. Improving crop salt tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55:307-319.
- [21] 许桂芳.PEG 胁迫对 2 种过路黄抗性生理生化指标的影响[J].草业学报,2008,17(1):66-70.
- [22] 麻冬梅.高羊茅耐盐多基因遗传转化及其生物学整合效应分析[D].银川:宁夏大学,2014.
- [23] 商学芳.不同基因型玉米对盐胁迫的敏感性及耐盐机理研究[D].泰安:山东农业大学,2007.
- [24] 胡兴旺,金杭霞,朱丹华.植物抗旱耐盐机理的研究进展[J].中国农学通报,2015,31(24):137-142.
- [25] 毛培春.18 种多年生禾草种子萌发期和幼苗期的耐盐性比较研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2004.
- [26] 马纯艳,李玥莹.不同玉米品种的抗盐性及分子标记的比较研究[J].吉林农业大学学报,2006,28(2):123-126,132.
- [27] 付艳,高树仁,杨克军,等.盐胁迫对玉米耐盐系与盐敏感系苗期几个生理生化指标的影响[J].植物学报,2011,47(5):459-462.
- [28] Huang Z R, Long X H, Wang L, et al. Growth, photosynthesis and H⁺-ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress [J]. *Process Biochemistry*, 2012, 47(4):591-596.
- [29] Storey R, Walker R R. Citrus and salinity [J]. *Scientia Horticulturae*, 1998, 78(1):39-81.
- [30] 孙小芳,刘友良,陈沁.棉花耐盐性研究进展[J].棉花学报,1998,10(3):118-124.
- [31] 郑世英,商学芳,王丽燕,等.盐胁迫对不同基因型玉米生理特性和产量的影响[J].干旱地区农业研究,2010,28(2):109-112.
- [32] 杨万勤,王开运,宋光煜,等.水分胁迫对燥红土和变性土生长的玉米叶片[J].应用与环境生物学报,2003,9(6):588-593.
- [33] 张海艳,赵海军.不同品种玉米萌发期和苗期耐盐性综合评价[J].玉米科学,2016,24(5):61-67.
- [34] 罗敏,张荣,吴翠萍,等.玉米幼苗期耐盐性评价适宜盐浓度的研究[J].天津农学院学报,2015,22(1):6-9.
- [35] 邱念伟,刘倩,王凤德,等.大白菜不同发育阶段耐盐性的长期观察[J].植物生理学报,2015,51(10):1597-1603.
- [36] 龚明,刘友良,丁念诚,等.大麦不同生育期的耐盐性差异[J].西北植物学报,1994(1):1-7.
- [37] 王士强,胡银岗,余奎军,等.小麦抗旱相关农艺性状和生理生化性状的灰色关联度分析[J].中国农业科学,2007,40(11):2452-2459.