

遮阴和施氮对黄檗幼苗叶片光合特性和碳氮计量特征的影响

孙悦燕^{1,2}, 郭跃东^{1,2*}

(1 山西农业大学 林学院, 山西太谷 030801; 2 山西省重点实验室北方功能油料树种培育与研发, 山西太谷 030801)

摘要: 选取大田环境下 3 年生黄檗幼苗, 采用人工控制双因素随机区组试验, 在不同光照[全光照(S_0)、轻度遮光 21.4%(S_1)和重度遮光 8.7%(S_2)]和不同氮添加[无添加对照(F_0)、轻度添加(F_1)和重度添加(F_2)]条件下, 测定黄檗幼苗叶片的相对叶绿素含量(SPAD 值)、气体交换参数及碳氮化学计量特征, 探讨黄檗幼苗对遮阴和施氮的响应机制。结果表明: (1) 随着遮光程度增强, 黄檗幼苗叶片的 SPAD 值、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、碳氮比($C:N$)和瞬时光合氮利用率(PNUE)均呈现先增后降的趋势, 两种遮光条件下 SPAD 均显著高于全光照环境; 黄檗幼苗叶片的净光合速率(P_n)、水分利用率(WUE)和气孔限制值(L_s)逐渐降低; 而叶片氮(N)和碳(C)含量均呈先降后升的趋势。(2) 随氮添加量增加, 黄檗幼苗叶片的 P_n 、WUE、 L_s 、N 和 C 含量均呈先增后降趋势, T_r 、 G_s 和 PNUE 则逐渐下降, 而 $C:N$ 逐渐增加。(3) 黄檗幼苗叶片的 P_n 在各光氮组合处理间均无显著差异; SPAD 含量以 S_1F_0 、 S_2F_0 和 S_1F_2 处理组合显著较高, 而以全光照(S_0)处理组合显著最低; T_r 和 G_s 以轻度遮光(S_1)处理组合明显较高, 而以 S_2F_1 、 S_0F_2 、 S_2F_2 明显较低; WUE 和 L_s 均以 S_0F_2 显著最高, S_2F_2 处理组合显著最低。黄檗幼苗叶片 N 和 C 含量在重度遮光/轻度氮添加(S_2F_1)时具有较大值, 而其 $C:N$ 和 PNUE 在轻度遮光/无氮添加(S_1F_0)时具有较大值。(4) 隶属函数综合评价认为, 黄檗幼苗对光氮复合作用总体属中等耐受型, 轻度遮光时不添加氮肥(S_1F_0)和轻度氮添加(S_1F_1)及全光照时轻度氮添加(S_0F_1)为适于幼苗生长的光氮组合。研究发现, 光环境是影响黄檗幼苗光合作用和更新的主导因子, 但黄檗苗期能耐受一定的遮阴胁迫; 光照不受限制时, 适当增加氮肥有利于黄檗幼苗生长; 光照受限(重度遮光)时, 施氮则抑制叶片叶绿素合成, 降低了幼苗光能利用率, 不利于其生长。

关键词: 黄檗; 幼苗; 遮阴; 氮添加; 光合特性; 化学计量特征

中图分类号: Q945.79; S718.43

文献标志码: A

Photosynthetic Characteristics and C and N Stoichiometry of *Phellodendron amurense* Seedlings under Shading and Nitrogen Application

SUN Yueyan^{1,2}, GUO Yuedong^{1,2*}

(1 College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China; 2 Shanxi Key Laboratory of Functional Oil Tree Cultivation and Research, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: Selecting Three-year-old *Phellodendron amurense* seedlings in field, we conducted the artificially controlled two-factor randomized block experiment. We analyzed the relative chlorophyll content, gas exchange parameters and carbon and nitrogen stoichiometric characteristics under different light [full light (S_0), 21.4% light shading (S_1) and 8.7% severe shading (S_2)] and nitrogen [no addition control (F_0),

收稿日期: 2022-04-26; 修改稿收到日期: 2022-08-15

基金项目: 山西农业大学科技创新基金(2009018, 201219)

作者简介: 孙悦燕(1983—), 女, 硕士, 讲师, 主要从事森林生态学及林木生理生态学方面的研究。E-mail: sunyueyan_20081108@163.com

* 通信作者: 郭跃东, 讲师, 主要从事森林经理学、森林生态学等方面的研究。E-mail: guoyuedong_2003@163.com

light nitrogen addition (F_1) and severe nitrogen addition(F_2)] stresses, to explore the response mechanism of *P. amurense* seedlings to shading and nitrogen addition. The results showed that: (1) with the increase of shading, the SPAD value, T_r , G_s , C : N and PNUE of seedling leaves increased at first and then decreased, and the SPAD value under the two shading conditions were significantly higher than that in full light. P_n , WUE and L_s decreased gradually, while the N and C contents decreased at first and then increased; (2) With the increase of nitrogen addition, P_n , WUE, L_s , N and C contents increased at first and then decreased, while T_r , G_s and PNUE decreased and C : N increased gradually; (3) There was no significant difference in P_n among different light and nitrogen treatments; SPAD value in the combination of S_1F_0 , S_2F_0 and S_1F_2 was significantly higher, while that of full light (S_0) was the lowest. T_r , G_s of light shading (S_1) were significantly higher, while those of S_2F_1 , S_0F_2 and S_2F_2 were significantly lower. WUE and L_s were significantly the highest in S_0F_2 and the lowest in S_2F_2 treatment. The N and C contents were higher under heavy shading/light nitrogen addition (S_2F_1), while C : N and PNUE were higher under light shading/nitrogen zero addition (S_1F_0). (4) According to the comprehensive evaluation of membership function method, *P. amurense* seedlings belonged to moderately resistant type to the light and nitrogen interaction effect. The combination of light and nitrogen suitable for seedling growth was no nitrogen in light shading(S_1F_0), light nitrogen addition in light shading(S_1F_1) and light nitrogen addition in full light(S_0F_1). The research founded that the light factor is the dominant factor affecting the photosynthesis and regeneration of *P. amurense* seedlings, but *P. amurense* could tolerate certain shade stress at the seedling stage. When the light is not limited, the moderate nitrogen addition is beneficial to the growth of *P. amurense* seedlings; when the light intensity is heavily limited, nitrogen addition inhibits the synthesis of chlorophyll and reduces the light energy utilization efficiency in seedlings, which is not conducive to seedling growth.

Key words: *Phellodendron amurense*; seedling; light stress; nitrogen stress; photosynthetic characteristics; stoichiometric characteristics

全球气候变化趋势下,植物光合固碳影响着全球生态系统碳循环,是评价碳循环的重要方法。森林生态系统对气候变化的物种响应特征在当今生理生态学上倍受关注,尤其是光因子和土壤氮(N)含量对植物生长发育和森林动态演替起主要作用,日益成为研究热点。天然林地光照资源和土壤氮素空间分布的异质性,客观上影响着林下幼苗光合能力,对其生长和林分动态产生重要影响,进而限制了植物对光、氮的利用效率,对植物碳代谢起着重要的调节作用。2000~2010年间,大气中氮化物含量日益增加,中国北部年氮总沉积速率达 22.6 kg/hm²^[1], 2011 年山西北部年氮沉降总量达到 47.86 kg/hm²^[2]。氮沉降加剧了土壤和叶片中氮含量的增加,对森林更新、土壤动物、微生物、生物多样性等产生了一定影响^[3-5]。森林光照异质性对种子萌发、物种更新及生长^[6]影响显著。有关光氮交互作用对喜光植物生长发育影响的研究表明,在强光条件下,植株光合及呼吸速率、光合潜力达到最大,而光强增加也致使植物光合对氮的需求量呈现增加趋势^[7-9];遮阴(弱光)能有效降低植物的光合速率^[10],叶片氮素增加也能显著提高其光合有效速率^[7]。同时,植物

能通过调节生物量分配,提高单株地上部分的生物量,增加叶片比叶面积和含氮量,有效提高自身光能利用率^[11-12],虽然苗木生长对低氮具有一定的适应性,但持续氮素缺乏也会严重抑制苗木生长和存活^[13]。森林树种只有在光强和氮素水平达到一定强度时,才能有效完成其更新过程。森林树种生态化学计量特征可反映林木体内养分吸收利用状况。外源氮输入直接影响植物养分元素 C、N 含量及 C/N^[14],增强林木光合能力,提高净光合速率及氮素光合利用率^[15-16]。

黄檗(*Phellodendron amurense*)属于芸香科(Rutaceae)黄檗属(*Phellodendron*),国家二级保护植物^[17],为中国东北阔叶红松林顶极植被的“三大硬阔”树种之一,主要分布在东北地区小兴安岭和长白山林区(海拔 300~1 200 m),在华北燕山山脉、北京、内蒙古、山西有少量分布^[18-19]。黄檗喜光肥^[20],林下不能正常生长^[21]。在群落演替过程中,若无林隙或人工干预,黄檗幼苗由于林下光照不足,难以正常生长^[17,20,22-23]。但也有研究发现黄檗具有一定的耐阴性,在全光照和郁闭度较高的林下也能完成有效更新^[24-26]。可见,有关黄檗的耐阴性存在

争议,关于光氮交互作用对林木光合、形态及生态化学计量元素影响鲜有报道。为深入了解黄檗的生态习性,尤其是其幼苗的耐阴性,本研究以黄檗3年生幼苗为对象,分析光氮复合作用对其光合特性和叶片形态的影响,旨在揭示黄檗幼苗对光照异质性和氮素的需求及其光合生理和生态化学计量特征对光氮复合作用的响应,以期为今后黄檗引种栽培及针阔混交林建设提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试2年生黄檗幼苗由山西省襄汾县国营苗木有限公司(35°38' N, 116°02' E)引栽于山西农业大学林业站(37°25' N、112°34' E),经一年缓苗,长势良好。种植地为壤土,其表层土壤全氮含量为2.48 mg·g⁻¹,有机质含量为1.86 mg·g⁻¹,田间持水量为27.64%。2018年3月进行3年生黄檗幼苗田间移栽,株行距2.5 m×3.0 m,确保彼此互不影响,供足水分,及时除草,挑选均匀一致(苗高、地径及顶芽)的苗木,于5月下旬进行遮光和氮添加处理。

1.2 试验设计

采用光氮双因素随机区组设计,分别设置3个光照水平和3个氮添加水平,共组成9个处理组合,每个处理组合设4个区组(重复),每重复1株,共选取36株幼苗。整个试验期间保证苗木水肥充足,无杂草生长,8月底对试验处理材料进行气体交换参数和相对叶绿素含量的测定。

其中,3个光照水平分别为:(1)对照(S₀),全光照100%,光照度为1 854.2 μmol·m⁻²·s⁻¹;(2)轻度遮光(S₁)^[27],设置1层遮阳网透光率为对照(S₀)的21.4%,光照度为396.8 μmol·m⁻²·s⁻¹;(3)重度遮光(S₂),设置2层遮阳网透光率为对照(S₀)的8.7%,光照度为162.2 μmol·m⁻²·s⁻¹。S₂光强水平参考林隙自然环境下的光环境(9%~5%)设置^[28-29]。

氮肥采用含氮质量分数为46%的尿素,距离植株0.15~0.3 m直径范围内,环状施肥,均匀撒开,覆盖1层1~2 cm厚土壤后用喷壶均匀喷洒3 000 mL自来水,使氮肥融化渗入土壤。3种施氮水平分别为:1)对照(F₀),不施氮肥;2)轻度氮添加(F₁),添加尿素总量13 g(28.21 g·m⁻²);2)重度氮添加(F₂),添加尿素总量26 g(纯氮56.42 g·m⁻²)^[16]。氮肥于6月和7月上旬分2次施加,第一次施撒尿素分别为5 g(F₁,纯氮10.85 g·m⁻²)和10 g(F₂,

纯氮21.70 g·m⁻²),第二次分别为8 g(F₁,纯氮17.36 g·m⁻²)和16 g(F₂,纯氮34.72 g·m⁻²),分别占各施氮水平总量的38.46%、61.54%。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 相对叶绿素含量 用便携式叶绿素含量测定仪(SPAD-502, Japan)测定黄檗幼苗叶片相对叶绿素含量(SPAD值),选择试验处理幼苗第3侧枝上的第3~4对,当年生、健康无病虫害叶片,每片叶子按主脉分左、右和叶尖测量3次,取平均值作为该叶片相对叶绿素含量值。

1.3.2 气体交换参数 叶片选取方法同1.3.1,于9:00—14:00之间,使用Li-6400光合仪(Li-COR Inc., Nebraska, U. S. A)配备的标准叶室与Li-6400-02B红蓝光源,在光合有效辐射为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,叶温30℃,相对湿度60%时进行净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、大气二氧化碳浓度(C_a)等气体交换参数的测定,然后按照公式计算气孔限制值(L_s)和瞬时水分利用效率(WUE)。

$$L_s = 1 - C_i / C_a$$

$$WUE = P_n / T_r$$

1.3.3 化学计量元素C、N含量 选取叶片方法同1.3.1,105℃杀青120 min,65℃烘干48 h至恒重,研钵手工研磨,去除主次叶脉后过筛(200目),用百万分之一天平称取样品2~3 mg,放入锡舟,并用镊子将锡舟包好,清除锡舟外样品,保证样品质量。采用色谱技术(PE2400 Series II CHNS/O元素分析仪),CHN模式测定叶片全碳和全氮元素含量,并计算C:N及瞬时光合氮利用效率(PNUE),PNUE=P_n/N。

1.4 光氮互作处理综合效应评价

采用模糊数学中的隶属函数(Membership)法^[7],对采集的黄檗幼苗生理及化学计量元素指标进行光氮处理效应综合评价:

$$U_i = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

如果为负相关,则用反隶属函数进行转换,计算公式为:

$$U_i = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

上述公式中,U_i是第i个指标的隶属函数值;X_i是指第i个测定指标;X_{max}指该指标的最大值;X_{min}指该指标的最小值。U_i值介于0~1之间,越大表明幼苗对遮光适应力及其对氮添加的耐性越强。按照隶属函数均值大小划分各处理黄檗幼苗抗逆性,1≥U_i>0.6为高效型,0.6≥U_i>0.5为中效

型, $U_i \leq 0.5$ 为低效型^[7]。

1.5 数据处理

采用 R 语言(R x64 3.5.1)软件(Robert Gentleman and Ross Ihaka, the Statistics Department of the University, Auckland),以 ps. aov 包进行双因素方差分析,并利用 agricolae 包 LSD 法进行多重比较($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 遮光和氮添加对黄檗幼苗叶片气体交换参数和叶绿素含量的影响

表 1 显示,黄檗幼苗叶片的气体交换参数净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用率(WUE)、水分限制值(L_s)、气孔导度(G_s)以及相对叶绿素含量(SPAD 值)均受到遮光、氮添加显著影响($P < 0.05$),除 P_n 外还受到光氮交互作用的极显著影响($P < 0.01$);同时,各指标光、氮单因素方差分析的 F 值表现为光照因素大于氮添加因素,说明光照是影响黄檗幼苗相对叶绿素含量和气体交换参数的主要因素。

2.1.1 遮光效应 表 2 显示,与全光环境 S_0 相比,轻度遮光(S_1)处理黄檗幼苗叶片的 SPAD 值、 T_r 和 G_s 均显著增加($P < 0.05$),分别达到 S_0 的 1.20、1.20 和 1.32 倍,而其 P_n 则稍有降低,其 WUE 和 L_s 则均显著降低;重度遮光(S_2)处理的 SPAD 值仍显著高于 S_0 ,却较 S_1 显著降低,其 G_s 与 S_0 无显著差异,而其 P_n 、 T_r 、 WUE 和 L_s 则均比 S_0 显著降低;尤

其是 S_2 处理的 P_n 仅为 S_0 的 63.05%,也比 S_1 处理显著降低 33.22%($P < 0.05$)。遮阴能诱导黄檗幼苗通过增加叶绿素合成来适应弱光环境,但却明显抑制了叶片的净光合速率和水分利用效率。

2.1.2 氮添加效应 表 2 同时显示,与不施肥对照 F_0 相比,轻度氮添加(F_1)黄檗幼苗叶片的 SPAD 值和 T_r 分别显著降低 10.50%和 15.06%,而其余指标则均无显著变化;重度氮添加(F_2)黄檗幼苗的 SPAD 值、 P_n 、 WUE 、 T_r 和 G_s 分别比 F_0 显著降低 6.02%、12.76%、8.97%、13.67%和 17.20%,仅其

表 1 光氮交互下黄檗幼苗叶片光合气体交换参数和化学计量特征的方差分析(F 值)

Table 1 Analysis of variance for the gas exchange parameters and stoichiometric characteristics of *P. amurense* seedlings under light and nitrogen interaction (F value)

指标 Index	氮肥 Nitrogen	光照 Light	光照×氮肥 Light×Nitrogen
SPAD	14.361 **	46.087 **	4.207 **
净光合速率 P_n	16.082 **	52.086 **	0.623
蒸腾速率 T_r	5.591 **	16.511 **	3.645 **
气孔导度 G_s	3.489 *	16.708 **	4.092 **
水分利用效率 WUE	9.069 **	45.690 **	6.638 **
气孔限制值 L_s	5.122 **	33.442 **	9.760 **
全氮含量 N	20.530 ***	286.540 ***	9.800 **
全碳含量 C	57.256 ***	30.928 ***	5.842 *
碳:氮 C:N	6.671 *	211.782 ***	10.957 **
瞬时氮素利用效率 $PNUE$	12.271 **	32.143 ***	4.342 *

Note: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

表 2 遮光和氮添加下黄檗幼苗相对叶绿素含量和气体交换参数的变化

Table 2 SPAD and gas exchange parameters of *P. amurense* seedlings under different shading and nitrogen addition combinations

指标 Index	光照水平 Light level			氮添加水平 Nitrogen addition level		
	S_0	S_1	S_2	F_0	F_1	F_2
SPAD	34.86±3.91c	41.91±8.22a	40.24±7.35b	41.33±7.11a	36.99±7.60c	38.84±6.81b
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	11.55±2.20a	10.91±1.65a	7.28±1.78b	10.13±2.40a	11.09±2.23a	8.83±2.83b
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	4.10±0.98b	4.91±1.11a	3.60±1.18c	4.62±1.13a	4.02±1.29b	3.99±1.13b
气孔导度 $G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.20±0.067b	0.27±0.09a	0.18±0.07b	0.24±0.09a	0.22±0.09ab	0.20±0.07b
水分利用效率 $WUE/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$	2.99±0.53a	2.20±0.43b	2.10±0.56b	2.45±0.63a	2.57±0.50a	2.23±0.75b
气孔限制值 L_s	0.28±0.04a	0.22±0.04b	0.21±0.05b	0.23±0.05ab	0.25±0.04a	0.23±0.06b

注: S_0 、 S_1 和 S_2 分别表示 100%光照、21.4%光照和 8.7%光照, F_0 、 F_1 和 F_2 分别表示不施氮肥、施 $28.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 纯氮和施 $56.42 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 纯氮;同行不同字母表示各因素内处理间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$);下同

Note: S_0 、 S_1 and S_2 represent 100% full light, 21.4% shading light and 8.7% shading light, respectively, F_0 、 F_1 and F_2 represent no nitrogen, $28.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ pure nitrogen and $56.42 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ pure nitrogen, respectively; The different normal letters within same factor indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$); The same as below

L_s 与 F_0 无显著差异;与 F_1 处理相比, F_2 处理黄檗幼苗的 SPAD 值显著增加,而其 P_n 、 WUE 和 L_s 则分别显著降低 20.38%、13.39%和 8.35%,其余指标无显著变化。黄檗幼苗叶片光合气体交换参数和叶绿素含量随着氮添加水平增加而下降,且重度氮添加的抑制效应大多达到显著水平。

2.1.3 光氮交互效应 由表 3 可知,黄檗幼苗叶片的 P_n 在各光氮组合处理间均无显著差异。黄檗幼苗叶片的其他参数在各光氮组合处理间均存在显著性差异。其中,SPAD 值与其他气体交换参数表现不同,以 S_1F_0 、 S_2F_0 和 S_1F_2 处理组合显著较高,而以全光照(S_0)处理组合显著最低。气体交换参数 T_r 和 G_s 以光照 S_1 处理组合明显较高,而以 S_2F_1 、 S_0F_2 、 S_2F_2 明显较低; WUE 和 L_s 均以 S_0F_2 显著最高,以 S_0F_0 、 S_0F_1 次之,而以 S_2F_2 和 S_2F_0 处理组合显著最低。

2.2 光氮交互对黄檗幼苗叶片化学计量特征的影响

黄檗幼苗叶片 N 含量、C 含量、C : N 及瞬时光合氮利用效率(PNUE)的方差分析结果(表 1)显示,遮光、氮添加及其交互作用均对黄檗幼苗叶片的全 N 含量、全 C 含量、C : N 及 PNUE 产生了显著

($P<0.05$)影响,且单因素对黄檗幼苗碳氮化学计量特征的遮光 F 值($F_{光}$)远大于氮添加 F 值($F_{氮}$),说明光照是影响黄檗幼苗叶片化学计量特征的主要因素。

2.2.1 遮光效应 由表 4 可知,随遮光水平增加,黄檗幼苗叶片的 N 和 C 含量均呈现出先降低后升高的趋势,而其 C : N 和 PNUE 则呈现先增加后陡降的趋势,且它们在光照处理间均存在显著差异。其中, S_1 处理叶片 N 和 C 含量分别比 S_0 显著降低 18.32%和 4.41%,同时也分别比相应的 S_2 处理显著降低 25.28%和 3.03%; S_2 处理叶片的 N 含量比 S_0 显著升高 9.32%,其 C 含量则比 S_0 显著降低 1.41%;黄檗 S_1 处理幼苗叶片的 C : N 和 PNUE 分别比 S_0 对照显著升高 16.50%和 16.54%,而 S_2 处理的 C : N 和 PNUE 分别比 S_0 显著降低 10.27%和 27.65%,也分别比 S_1 处理显著降低 22.98%和 37.92%。可见,随遮光程度从轻到重,光资源受到限制,黄檗幼苗通过调节体内养分利用率来应对不利光环境。

2.2.2 氮添加效应 随着氮添加水平的增大,黄檗幼苗叶片的 N 和 C 含量均先增加后降低,C : N 逐渐

表 3 光氮交互下黄檗幼苗相对叶绿素含量和气体交换参数的变化

Table 3 SPAD and gas exchange parameters of <i>P. amurense</i> seedlings under light and nitrogen interaction						
光氮交互处理 Light and nitrogen interaction	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	SPAD	蒸腾速率 T_r /($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s /($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE	气孔限制值 L_s
S_0F_0	11.28±2.10a	35.03±2.60e	4.50±0.69ab	0.21±0.06cde	2.95±0.56ab	0.28±0.03b
S_0F_1	12.03±2.52a	35.08±4.76e	4.11±1.00bc	0.23±0.07bcd	2.85±0.54bc	0.27±0.05b
S_0F_2	11.31±1.95a	34.51±4.34e	3.61±1.07cd	0.16±0.05ef	3.30±0.33a	0.31±0.03a
S_1F_0	10.89±1.40a	44.85±4.51a	4.88±1.34a	0.27±0.06ab	2.25±0.48e	0.23±0.05c
S_1F_1	11.15±1.60a	38.92±10.18cd	5.04±0.96a	0.28±0.07a	2.26±0.37de	0.22±0.03c
S_1F_2	10.56±2.05a	42.34±7.65ab	4.79±1.06ab	0.26±0.06abc	2.08±0.44e	0.22±0.04c
S_2F_0	7.85±2.04a	44.59±7.71a	4.42±1.24abc	0.23±0.08abcd	2.14±0.55e	0.20±0.03cd
S_2F_1	8.59±0.83a	36.66±6.23de	2.89±0.95d	0.14±0.05f	2.60±0.36cd	0.26±0.04b
S_2F_2	6.53±1.47a	39.73±5.87bc	3.70±1.00c	0.18±0.06def	1.74±0.41f	0.19±0.04d

表 4 遮光和氮添加下黄檗幼苗叶片化学计量特征的变化

Table 4 The stoichiometric characteristics of <i>P. amurense</i> seedlings under different shading and nitrogen additions						
指标 Index	光照水平 Light level			氮添加水平 Nitrogen level		
	S_0	S_1	S_2	F_0	F_1	F_2
N	3.22±0.16b	2.63±0.16c	3.52±0.16a	3.12±0.38b	3.25±0.40a	3.01±0.48c
C	42.23±1.59a	40.27±0.98c	41.53±1.47b	40.67±0.18b	42.91±1.30a	40.66±1.38b
C : N	13.15±0.85b	15.32±0.59a	11.80±0.35c	13.16±1.71b	13.34±1.36b	13.77±1.94a
PNUE	3.87±0.31b	4.51±0.61a	2.80±0.98c	4.21±0.56a	3.81±1.03a	3.15±1.08b

增加,PNUE 逐渐降低(表 4)。其中,F₁ 处理黄檗幼苗叶片 N 和 C 含量分别比 F₀ 对照显著提高 4.17%和 5.51%,同时也显著高于相应的 F₂ 处理,而 F₂ 处理的 N 含量比 F₀ 显著降低 3.53%,其 C 含量与 F₀ 相近;F₂ 处理黄檗幼苗叶片的 C : N 分别是 F₁ 处理和 F₀ 对照的 1.06 和 1.03 倍,其叶片的 PNUE 则分别是 F₁ 处理和 F₀ 对照的 74.82%和 82.68%。可见,轻度氮添加使黄檗幼苗叶片的 N 和 C 含量显著增加,重度氮添加使黄檗幼苗叶片的 C : N 显著增加,PNUE 显著降低。

2.2.3 光氮交互效应 表 5 显示,黄檗幼苗叶片 N 含量在光氮组合处理 S₂F₁、S₂F₂ 显著较高,而在组合处理 S₁F₀、S₁F₁、S₁F₂ 显著较低,最高的 S₂F₁、S₂F₂ 处理分别比最低的 S₁F₂ 处理显著提高了 49.29%和 43.41%;黄檗幼苗叶片 C 含量在光氮组合处理 S₀F₁、S₂F₁ 显著较高,而在 S₁F₂ 处理最低并与其余组合处理差异显著,S₀F₁、S₂F₁ 处理分别比

S₁F₂ 处理显著增加 12.46%、10.79%;黄檗幼苗叶片 C : N 以光氮组合处理 S₁F₂、S₁F₀、S₁F₁ 显著较高,而以组合处理 S₂F₀、S₂F₁、S₂F₂ 显著降低,最高的 S₁F₂ 处理比最低的 S₂F₂ 处理显著提高了 37.51%;黄檗幼苗叶片 PNUE 在光氮组合处理 S₁F₁、S₁F₀ 显著较高,而以组合处理 S₂F₁、S₂F₂ 显著较低,并与其余处理差异显著,最高的 S₁F₁、S₁F₀ 处理分别是最低 S₂F₂ 处理的 2.75 和 2.68 倍。可见,黄檗幼苗叶片 N 和 C 含量在重度遮光/轻度氮添加时(S₂F₁)具有较大值,而其叶片 C : N 和片 PNUE 在轻度遮光/无氮添加(S₁F₀)时具有较大值。

2.3 光氮交互对黄檗幼苗生理及化学计量特征影响效应的综合评价

采用隶属函数法综合评价各光氮复合作用对黄檗幼苗叶片生理特性及化学计量特征影响。由表 6 可知,光氮处理组合 S₁F₀、S₀F₁ 和 S₁F₁ 隶属函数平均值较高,介于 0.631~0.652 之间,为高效型;光氮

表 5 光氮交互下黄檗幼苗叶片化学计量特征的变化
Table 5 The stoichiometric characteristics of *P. amurense* seedlings under light and nitrogen interaction

光氮交互处理 Light and nitrogen interaction	N	C	C : N	PNUE
S ₀ F ₀	3.365±0.021b	40.670±0.156c	12.086±0.030d	3.990±0.057bc
S ₀ F ₁	3.265±0.035b	44.030±0.127a	13.486±0.107c	3.725±0.403c
S ₀ F ₂	3.025±0.063c	42.000±1.089b	13.884±0.068c	3.885±0.488c
S ₁ F ₀	2.630±0.028e	40.345±0.049c	15.341±0.146ab	4.815±0.177ab
S ₁ F ₁	2.805±0.106d	41.310±0.198bc	14.739±0.628b	4.945±0.332a
S ₁ F ₂	2.465±0.007f	39.150±0.212d	15.882±0.040a	3.775±0.247c
S ₂ F ₀	3.355±0.120b	40.390±0.127c	12.047±0.470d	3.835±0.629c
S ₂ F ₁	3.680±0.071a	43.375±0.587a	11.790±0.386d	2.755±0.502d
S ₂ F ₂	3.535±0.035a	40.830±0.240c	11.550±0.047d	1.795±0.092e

表 6 光氮交互对黄檗幼苗生理及化学计量特征的综合效应评价
Table 6 Evaluation of comprehensive effects of light and nitrogen interaction on the physiological and stoichiometric characteristics of *P. amurense* seedlings

光氮互作处理 Light and nitrogen interaction	SPAD	P _n	T _r	G _s	WUE	L _s	C	N	C : N	PNUE	隶属函数 平均值 Membership mean	排名 Order
S ₀ F ₀	0.05	0.86	0.75	0.50	0.78	0.75	0.31	0.74	0.12	0.70	0.556	5
S ₀ F ₁	0.06	1.00	0.57	0.64	0.71	0.67	1.00	0.66	0.45	0.61	0.636	2
S ₀ F ₂	0.00	0.87	0.33	0.14	1.00	1.00	0.58	0.46	0.54	0.66	0.559	4
S ₁ F ₀	1.00	0.79	0.93	0.93	0.33	0.33	0.24	0.14	0.88	0.96	0.652	1
S ₁ F ₁	0.43	0.84	1.00	1.00	0.33	0.25	0.44	0.28	0.74	1.00	0.631	3
S ₁ F ₂	0.76	0.73	0.88	0.86	0.22	0.25	0.00	0.00	1.00	0.63	0.533	6
S ₂ F ₀	0.97	0.24	0.71	0.64	0.26	0.08	0.25	0.73	0.11	0.65	0.466	7
S ₂ F ₁	0.21	0.37	0.00	0.00	0.55	0.58	0.87	1.00	0.06	0.30	0.394	8
S ₂ F ₂	0.50	0.00	0.38	0.29	0.00	0.00	0.34	0.88	0.00	0.00	0.239	9

处理组合 S_0F_2 、 S_0F_0 和 S_1F_2 隶属函数平均值次之,介于 0.533~0.559 之间,属于中效型;而光氮处理组合 S_2F_0 、 S_2F_1 和 S_2F_2 ,隶属函数平均值介于 0.239~0.466 之间,属于低效型。黄檗幼苗叶片生理特性及化学计量元素对光氮复合处理的隶属函数综合评价总均值为 0.518,属于中效型。综上,全光照(S_0)和轻度遮光(S_1)条件下 3 种氮素水平均较适宜黄檗幼苗生理生长,其中以轻度遮光时 S_1F_0 和 S_1F_1 及全光照时 S_0F_1 为最佳组合。重度遮光条件下 3 种氮素水平处理黄檗幼苗叶片生理特性及化学计量特征表现均最差,不适宜黄檗幼苗生长。

3 讨 论

3.1 黄檗幼苗光照需求及其可塑性

光照强弱是影响植物生理特性的主导因素,在森林更新过程中光照强度对林木幼苗的生长发育乃至成活影响更甚。本研究表明黄檗幼苗受到轻度遮光(透光率为 21.4%)时能够通过提高叶片叶绿素相对含量(SPAD),降低水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s),增强幼苗光合能力来适应弱光环境,表明 3 年生黄檗幼苗对遮光有一定的调节能力。另有研究发现林下黄檗幼苗能忍耐一定程度的遮阴,且能完成正常更新^[24-26],可见适度遮阴能有效改善植物体光合特性^[7]。有关研究表明遮阴显著降低黄檗叶片的光合速率^[21];弱光下黄檗幼苗通过增加叶片叶绿素含量,能有效利用弱光,积累有机物质,且其光能利用率高于全光环境^[27,30-31],能适应更宽的光强范围^[32],提高在多变光环境条件下的适应性。本研究结果与前人相关报道一致。

3.2 氮添加对黄檗幼苗生理特性的影响

植物体氮含量是影响植物生长的重要因子之一。本研究发现在适度施氮水平下,黄檗幼苗通过调节气孔导度和蒸腾速率,增加水分利用率及气孔限制值,以适应氮添加,提高净光合速率。但过量施氮则抑制黄檗幼苗叶片气孔的开张,降低气孔导度、蒸腾速率和水分输送效率,抑制其光合作用,导致净光合速率下降,光合能力降低,影响其正常生长。相关研究表明氮添加整体上可促进植物的光合作用,且随施氮水平增加,植物光合速率先增加后降低,即随施氮量增加,叶片氮含量增加,净光合速率显著增加,当氮添加程度超过一定阈值,植物体水分被用于调节水分利用率,抑制氮代谢水平,光合效率受到限制,这是其适应氮添加的生态策略^[33-35]。关于黄檗、长白落叶松(*Larix olgensis*)、考来木(*Correa*

carmen)及羊草(*Leymus chinensis*)的相关研究也得出相似结论^[35-37]。

3.3 光氮互作条件下黄檗幼苗的生理生态适应机制

光照条件和氮肥对植物的生长至关重要,其中任一因素的变化都可直接影响叶片养分特征。轻度遮光时黄檗幼苗通过提高氮养分利用效率,降低叶片氮含量,使 PNUE 和 C:N 显著升高。同时在光资源轻度受限时也可通过提高氮吸收利用效率有效补偿碳损失,致使光合作用较全光照下略有降低,但二者并无显著差异。因此遮阴条件下适量氮供应最有利于其生理生长^[25]。本研究中重度遮光时,黄檗幼苗叶片 C、N 含量同时增加,但其 PNUE 和 C:N 显著降低,表明光资源严重不足时,幼苗的养分利用补偿机制受损,使得净光合速率显著降低。有关木荷(*Schima superba*)、玉米(*Zea mays*)、烤烟和高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)相关研究也得出类似的结论^[38-40]。

本研究中,光、氮单因素对黄檗幼苗生理及碳氮化学计量特征的分析显示,光照是比氮素更重要的影响黄檗幼苗生理特性的因素。隶属函数综合评价表明,轻度遮光、无氮添加(S_1F_0)和轻度氮添加(S_1F_1)及全光照、轻度氮添加(S_0F_1)为适宜黄檗幼苗生长的最佳光氮组合,且 S_0F_1 处理的黄檗幼苗叶片 C 含量和净光合速率均最大。光氮互作对闽楠(*Phoebe bournei*)幼苗光合生理特性的影响研究得到类似结论^[7]。在全光照条件下,黄檗幼苗碳代谢及光合速率较快,受轻度氮添加时叶片气孔打开,降低蒸腾速率,保证胞间 CO_2 浓度,降低水分利用速率,导致叶片 N 含量降低,光合速率增加,利于碳累积;轻度氮添加下随着氮添加水平提高,幼苗气孔导度开始降低,蒸腾速率继续下降,水分利用效率和气孔限制值增加,叶片 N、C 含量降低,叶片氮除主要用于自身氮代谢功能消耗外^[25],分配给光合作用的氮较少,导致 PNUE 和 C:N 增加,光合速率降低。光照充足时,黄檗幼苗光合生理作用旺盛,在适量氮添加时有利于体内养分累积及光能利用,但当氮过量时(重度氮添加)反而不利于其幼苗的碳积累^[41]。

黄檗幼苗叶片 SPAD 值轻度遮光下升高,在同时受到轻度氮添加时较对照(F_0)降低,但在同时受到重度氮添加下反而高于对照,这与 SPAD 值与叶片氮含量之间的正相关结果^[42]不一致。国外对 3 种观赏木本植物的研究表明,荚蒾属(*Viburnum*)树种在 SPAD 值与叶片氮含量相关性上区别于其他树种,可能是单位面积干叶重(LMA)变异较大,叶

片单位重量氮含量、单位面积氮含量与 SPAD 之间相关性受 LMA 转换因子影响导致相关性有别于其他物种^[43]。LMA 功能性状指标的变异在杨树叶片发育表型可塑性中扮演重要作用^[44-45]。未来将通过对 LMA、比叶面积等相关光合生理指标进行进一步研究,揭示黄檗幼苗叶片表型可塑性与光氮互作的机理。

综上所述,黄檗幼苗叶片生理特性及化学计量特征对光氮交互处理响应,经隶属函数综合评价属于中效型,轻度遮光时无氮添加(S_0F_0)和轻度氮添加(S_1F_1)及全光照时轻度氮添加(S_0F_1)为适于幼苗

生长的最佳光氮组合,且 S_0F_1 处理黄檗幼苗叶片的 C 含量及净光合速率均最大,光环境是影响黄檗幼苗光合作用的主导因子。黄檗属于喜光树种^[46],在不受光照限制的情况下,增施适量氮肥在一定程度上可以增加叶片相对叶绿素含量,利于生长;但光资源受限和过量增施氮肥却抑制叶绿素的合成及氮素的输送,光合作用效率降低,不利于黄檗幼苗对水分及养分资源的利用,影响其地上部分的正常生长,总体长势较弱。因此,当光照不足时,应该增施适量氮肥使植物体在保证生理代谢能力不变的前提下,减小蒸腾失水,保证水分吸收,以提高光合速率。

参考文献:

[1] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, **494**(7 438): 459-462.

[2] 刘平,刘学军,骆晓声,等. 山西北部农村区域大气活性氮沉降特征[J]. *生态学报*, 2016, **36**(17): 5 353-5 359.

LIU P, LIU X J, Luo X S, *et al.* The atmospheric deposition characteristics of reactive nitrogen (Nr) species in Shuozhou area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(17): 5 353-5 359.

[3] 郭伟,耿珍珍,陈朝,等. 模拟氮沉降增加对长白山红松和水曲柳菌根真菌群落结构及多样性的影响[J]. *生态环境学报*, 2018, **27**(1): 10-17.

GUO W, GENG Z Z, CHEN Z, *et al.* Effects of nitrogen addition on mycorrhizal fungi community structure and diversity of *Pinus koraiensis* and *Fraxinus mandshurica* in Changbai Mountain[J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2018, **27**(1): 10-17.

[4] 郝亚群,谢麟,陈岳民,等. 中亚热带地区氮沉降对杉木幼林土壤细菌群落多样性及组成的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(1): 53-58.

HAO Y Q, XIE L, CHEN Y M, *et al.* Effects of nitrogen deposition on diversity and composition of soil bacterial community in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(1): 53-58.

[5] 陈薇薇,寇亮,蒋蕾,等. 亚热带湿地松叶片多元素化学计量与养分回收对氮添加的短期响应[J]. *应用生态学报*, 2017,**28**(4): 1 094-1 102.

CHEN W W, KOU L, JIANG L, *et al.* Short-term responses of foliar multielement stoichiometry and nutrient resorption of slash pine to N addition in subtropical China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(4): 1 094-1 102.

[6] 吕程瑜,刘艳红. 不同遮荫条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(7): 2 307-2 314.

LÜ C Y, LIU Y H. Provenance difference in growth traits and photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium* seedlings under different shading conditions [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2 307-2 314.

[7] 施福军,栗春青,韦艺,等. 光氮互作对闽楠幼苗叶片光合生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2020, **40**(4): 667-675.

SHI F J, LI C Q, WEI Y, *et al.* Effect of light and nitrogen interaction on photosynthetic physiological characteristics in leaves of *Phoebe bournei* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(4): 667-675.

[8] 关义新,林葆,凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. *作物学报*, 2000, **26**(6): 806-812.

GUAN Y X, LIN B, LING B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, **26**(6): 806-812.

[9] 曾希柏,青长乐,谢德体,等. 作物生长中光照和氮肥施用量的相互关系研究[J]. *土壤学报*, 2000, **37**(3): 380-387.

ZENG X B, QING C L, XIE D T, *et al.* Interrelationship of light and nitrogen fertilizer application in crop growth[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2000, **37**(3): 380-387.

[10] 云菲,刘国顺,史宏志. 光氮互作对烟草气体交换和部分碳氮代谢酶活性及品质的影响[J]. *作物学报*, 2010, **36**(3): 508-516.

YUN F, LIU G S, SHI H Z. Interaction effects of light intensity and nitrogen supply on gas exchange, some enzyme activities in Carbon-Nitrogen metabolism and quality in Flue-Cured tobacco[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, **36**(3): 508-516.

[11] FOWNES J H, HARRINGTON R A. Seedling response to gaps: Separating effects of light and nitrogen [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, **203**(1/3): 297-310.

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

[13] 霍常富,孙海龙,王政权,等. 光照和氮营养对水曲柳苗木生长及碳-氮代谢的影响[J]. *林业科学*, 2009, **45**(7): 38-44.

HUO C F, SUN H L, WANG Z Q, *et al.* Effects of light

- and nitrogen on growth, carbon and nitrogen metabolism of *Fraxinus mandshurica* seedlings[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, **45**(7): 38-44.
- [14] 阎恩荣,王希华,郭明,等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(1): 48-57.
- YAN E R, WANG X H, GUO M, *et al.* C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, Eastern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(1): 48-57.
- [15] 万雪冰,王庆贵,闫国永,等. 天然次生林植物叶片生态化学计量特征及光合特性对长期 N 沉降的响应[J]. 植物研究, 2019, **39**(3): 407-420.
- WAN X B, WANG Q G, YANG G Y, *et al.* Response of ecological stoichiometric characteristics and photosynthetic characteristics of plant leaves to long-term N deposition in natural secondary forest[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, **39**(3): 407-420.
- [16] 孙金伟 吴家兵,任亮,等. 氮添加对长白山阔叶红松林 2 种树木幼苗光合生理生态特征的影响. 生态学报, 2016, **36**(21): 6 777-6 785.
- SUN J W, WU J B, REN L, *et al.* Response of photosynthetic physiological characteristics to nitrogen addition by seedlings of two dominant tree species in a broadleaved-Korean pine mixed forest on Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(21): 6 777-6 785.
- [17] 张志鹏,张阳,张昭,等. 我国黄檗野生种群生存现状及化学表征研究[J]. 植物科学学报, 2016, **34**(3): 381-390.
- ZHANG Z P, ZHANG Y, ZHANG Z, *et al.* Population survival status and chemical characterization of wild *Phellodendron amurense* Rupr. in China[J]. *Plant Science Journal*, 2016, **34**(3): 381-390.
- [18] 刘彤,夏春梅,胡燕妮,等. 天然黄檗不同季节主要生物碱含量差异的研究[J]. 北京林业大学学报, 2013, **35**(4): 27-33.
- LIU T, XIA C M, HU Y N, *et al.* Content variance of main alkaloids in natural *Phellodendron amurense* among different seasons[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2013, **35**(4): 27-33.
- [19] 吴应建,廉凯敏,张金朝,等. 中条山天然黄波罗群落调查[J]. 山西林业科技, 2017, **46**(1): 3-5.
- WU Y J, LIAN K M, ZHANG J C, *et al.* Community investigation on natural *Phellodendron amurense* of Zhongtiao Mountain[J]. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 2017, **46**(1): 3-5.
- [20] 周晓峰,李俊清. 次生黄波罗林的研究[J]. 东北林业大学学报, 1991, **19**(S1): 140-146.
- ZHOU X F, LI J Q. A study on the secondary Amur cork-tree forest[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1991, **19**(S1): 140-146.
- [21] YOSHIDA T, KAMITANI T. Growth of a shade-intolerant tree species, *Phellodendron amurense*, as a component of a mixed-species coppice forest of central Japan[J]. *Forest Ecology and Management*, 1999, **113**(1): 57-65.
- [22] TAKESHI S, HIROSHI T, MITSUE S *et al.* Riparian disturbance and community structure of a *Quercus-Ulmus* forest in central Japan[J]. *Plant Ecology*, 1999, **140**(1): 99-109.
- [23] 赵惠勋,柴一新,张东力. 几个树种的光合作用测定及经营建议[J]. 东北林业大学学报, 1991, **19**(S1): 284-289.
- ZHAO H X, CHAI Y X, ZHANG D L. Photosynthesis determination on some tree species and the forest management suggestions[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1991, **19**(S1): 284-289.
- [24] GLAESER C, W, KINCAID D. The non-native invasive *Phellodendron amurense* Rupr. in a New York City woodland [J]. *Arboricultural Journal*, 2005, **28**(3): 151-164.
- [25] 霍常富,孙海龙,王政权,等. 光照和氮营养对水曲柳苗木光合特性的影响[J]. 生态学杂志, 2008, **27**(8): 1 255-1 261.
- HUO C F, SUN H L, WANG Z Q, *et al.* Effects of light intensity and nitrogen supply on photosynthetic characters of *Fraxinus mandshurica* seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, **27**(8): 1 255-1 261.
- [26] 王凯,朱教君,于立忠,等. 遮阴对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2009, **33**(5): 1 003-1 012.
- WANG K, ZHU J J, YU L Z, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics and light use efficiency of *Phellodendron amurense* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, **33**(5): 1 003-1 012.
- [27] 张玲,张东来. 遮荫条件下黄檗生长和生理响应的性别差异研究[J]. 植物研究, 2020, **40**(5): 735-742.
- ZHANG L, ZHANG D L. Gender differences in growth and physiological respond of *Phellodendron amurense* Rupr. in condition of overshadow[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2020, **40**(5): 735-742.
- [28] 刘文杰,李庆军,张光明,等. 西双版纳望天树林林窗小气候特征研究[J]. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 356-361.
- LIU W J, LI Q J, ZHANG G M, *et al.* Microclimatic characteristics of canopy gaps in *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, **24**(3): 356-361.
- [29] 吴泽民,黄成林,韦朝领. 黄山松群落林隙光能效应与黄山松的更新[J]. 应用生态学报, 2000, **11**(1): 13-18.
- WU Z M, HUANG C L, WEI C L. Light effect of gaps in Huangshan pine community and regeneration of Huangshan pine[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(1): 13-18.
- [30] 胡劭鸿,吕寻,裴会明,等. 小陇山林区引种黄檗人工林种群结构特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, **37**(6): 75-82.
- HU M H, LÜ X, PEI H M, *et al.* The characteristics of population structure for *Phellodendron amurense* plantation introduced into Xiaolong mountain forest region[J]. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*,

2017, **37**(6): 75-82.

[31] 薛伟, 李向义, 朱军涛, 等. 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(1): 82-90.
XUE W, LI X Y, ZHU J T, *et al.* Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(1): 82-90.

[32] 孙一荣, 朱教君, 于立忠, 等. 不同光强下核桃楸、水曲柳和黄菠萝的光合生理特征[J]. 林业科学, 2009, **45**(9): 29-35.
SUN Y R, ZHU J J, YU L Z, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Juglans mandshurica*, *Fraxinus mandshurica* and *Phellodendron amurense* under different light regimes[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, **45**(9): 29-35.

[33] 王芳, 张军辉, 谷越, 等. 氮添加对树木光合速率影响的 meta 分析[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(6): 1 539-1 547.
WANG F, ZHANG J H, GU Y, *et al.* Meta-analysis of the effects of nitrogen addition on photosynthesis of forests[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(6): 1 539-1 547.

[34] GUO X, WANG R Q, CHANG R Y, *et al.* Effects of nitrogen addition on growth and photosynthetic characteristics of *Acer truncatum* seedlings[J]. *Dendrobiology*, 2014, **72**: 151-161.

[35] 翟占伟, 龚吉蕊, 罗亲普, 等. 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(2): 196-208.
ZHAI Z W, GONG J R, LUO Q P, *et al.* Effects of nitrogen addition on photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* in the temperate grassland of Nei Mongol, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(2): 196-208.

[36] 周志强, 彭英丽, 孙铭隆, 等. 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, 2015, **37**(12): 17-23.
ZHOU Z Q, PENG Y L, SUN M L, *et al.* Effects of nitrogen levels on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of endangered plant *Phellodendron amurense*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(12): 17-23.

[37] 张志录, 刘中华, 彭舜磊, 等. 氮磷添加对考来木光合特性和叶绿素荧光的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2019, **36**(3): 459-467.
ZHANG Z L, LIU Z H, PENG S L, *et al.* Photosynthetic traits and chlorophyll fluorescence of *Correa carmen* leaves with N and P additions[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2019, **36**(3): 459-467.

[38] 王振南, 杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应[J]. 草业科学, 2013, **30**(6): 927-934.
WANG Z N, YANG H M. Response of ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in plants to abiotic environmental factors[J]. *Pratacultural Science*, 2013, **30**(6): 927-934.

[39] 熊静, 虞木奎, 成向荣, 等. 光照和氮磷供应比对本荷生长及化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2021, **41**(6): 2 140-2 150.
XIONG J, YU M K, CHENG X R, *et al.* Effects of light and N-P supply ratios on growth and stoichiometric of *Schima superba*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(6): 2 140-2 150.

[40] 王松, 蔡艳飞, 李枝林, 等. 光照条件对高山杜鹃光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(10): 2 095-2 101.
WANG S, CAI Y F, LI Z L, *et al.* Effect of different light intensities on photosynthetic characteristics of *Rhododendron ‘furnivall’s daughter’*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(10): 2 095-2 101.

[41] 尹子旭, 卢玉生, 张美曼, 等. 光、氮及其互作对设施绿竹叶片碳氮代谢的影响[J]. 生态学杂志, 2020, **39**(12): 3 979-3 988.
YIN Z X, LU Y S, ZHANG M M, *et al.* Interactive effects of light intensity and nitrogen supply on leaf carbon and nitrogen metabolism of *Dendrocalamopsis oldhami*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(12): 3 979-3 988.

[42] 马瑞萍, 韦泽秀, 卓玛, 等. 氮磷配施对青稞生长发育及产量的影响[J]. 西南农业学报, 2015, **28**(6): 2 577-2 585.
MA R P, WEI Z X, ZHUO M, *et al.* Effect of mixed application of N and P on growth and yield of highland barley[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, **28**(6): 2 577-2 585.

[43] DEMOTES-MAINARD S, BOUMAZA R, MEYER S, *et al.* Indicators of nitrogen status for ornamental woody plants based on optical measurements of leaf epidermal polyphenol and chlorophyll contents[J]. *Scientia Horticulturae*, 2008, **115**(4): 377-385.

[44] BAIRD A S, ANDEREGG L D L, LACEY M E, *et al.* Comparative leaf growth strategies in response to low-water and low-light availability: Variation in leaf physiology underlies variation in leaf mass per area in *Populus tremuloides*[J]. *Tree Physiology*, 2017, **37**(9): 1 140-1 150.

[45] WRIGHT S J, KITAJIMA K, KRAFT N J B, *et al.* Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees[J]. *Ecology*, 2010, **91**(12): 3 664-3 674.

[46] 李霞, 于涛, 阎秀峰. 强光对黄檗幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2007, **35**(1): 25-27.
LI X, YU T, YAN X F. Effects of light intensity on growth and antioxidant enzyme activities of amur corktree seedlings[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, **35**(1): 25-27.

(编辑: 裴阿卫)