

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2023.000000

光照和氮磷供应比对 3 种典型乔木幼苗 光合生理特性的影响

向旺¹, 成向荣^{1*}, 徐海东¹, 刘江伟^{1,2}

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 西北农林科技大学林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: [目的] 研究不同生态型树种光合生理特征对光照和养分供应的响应规律, 为人工林高效培育提供科学依据。[方法] 以麻栎、闽楠及木荷幼苗为研究对象, 设置 2 种光环境 (自然全光照, 45% 全光照) 和 3 种施肥氮磷供应比 (N:P=5、N:P=15、N:P=45), 测定光合荧光参数以及苗高、地径的变化, 研究植物光合生理参数在异质环境中的变化特征, 分析林木生长与光合生理参数的关系。[结果] (1) 与全光照处理相比, 遮阴降低了麻栎的光饱和点 (LSP) 和最大净光合速率 (P_{nmax}), 增加了木荷的 P_{nmax} , 而闽楠 P_{nmax} 没有显著变化。两种光照处理下, 施肥均增加了闽楠和木荷 LSP 和光补偿点 (LCP), 但施肥对遮阴下麻栎 LSP 和 LCP 影响较小。(2) 遮阴显著降低了麻栎、闽楠和木荷调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$, 显著增加了电子传递速率 (ETR)。在全光照处理下, 施肥普遍增加了麻栎、闽楠和木荷 PS II 实际光合量子产量 $Y(II)$ 和 ETR, 降低了 $Y(NPQ)$; 在遮阴处理下, 施肥显著增加闽楠 $Y(II)$ 和 ETR, 而麻栎 $Y(II)$ 和 ETR 在氮磷供应比为 5 时显著增加, 木荷 $Y(II)$ 和 ETR 在氮磷供应比为 15 时显著增加。(3) 相对于全光照处理, 遮阴显著增加麻栎、闽楠和木荷叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a + b 及类胡萝卜素含量, 2 种光照处理下施肥显著增加麻栎、木荷和闽楠 (仅全光照处理) 的光合色素含量。(4) 无论在光照还是遮阴条件下, 施肥普遍增加了麻栎、闽楠和木荷苗高和地径相对增长率, 3 个树种生长与光合色素含量均正相关。[结论] 麻栎、闽楠和木荷叶片光合生理特征和生长受光照和施肥交互作用影响, 不同光照强度下氮磷施肥对林木促生效应大小受氮磷供应比和树种影响。

关键词: 光照; 氮磷供应比; 光合特性; 生长

中图分类号: S718.51

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2023)x-0001-12

光是植物进行光合作用和形态建成的直接影响因子, 也是影响森林群落演替的主要驱动力^[1]。林内光环境影响植物的生长、存活及分布, 且在时间和空间上均存在较高异质性^[2]。研究表明, 光照影响植物的光合荧光等生理过程, 进而影响植物生长发育^[3-4]。然而, 不同植物对光照需求存在差异, 随着光照条件变化, 不同耐阴性植物叶片光合特性对光环境的响应也不尽相同。在低光环境中, 喜阳植物光合速率降低, 而耐阴性植物仍能维持较高的

光合速率。因此, 明确不同植物在变化光环境下光合生理特征对植物高效培育具有重要意义。

氮和磷是植物生长所必需的大量元素, 在维持生态系统物质循环和人工林生产力方面具有重要作用。氮和磷在参与蛋白质合成、细胞分裂、新生组织发育和能量转化方面有特殊功能, 直接影响植物光合作用、生长发育和初级生产力的形成^[5-6]。因此, 植物体内氮、磷的含量及其相对比率会影响植物的光合速率和生长。研究表明, 植物氮、磷元素

收稿日期: 2022-04-28 修回日期: 2022-06-26

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2018ZB001-3)、浙江省基础公益研究计划 (LGN21C160010)。

作者简介: 向旺, 硕士在读。主要研究方向: 植物生理生态。电话: 18786942904 Email: 1797014880@qq.com

* 通讯作者: 成向荣, 博士, 副研究员。主要研究方向: 人工林生态系统结构与功能。电话: 0571-63310090 Email: chxr@caf.ac.cn

含量与土壤养分显著相关^[7],因此土壤养分有效性影响植物氮、磷含量,从而影响植物光合速率。此外,不同生态型植物光合生理特性对氮磷养分供应的响应也存在差异。因此,研究氮磷供应比对不同植物光合生理特性的影响具有重要意义。亚热带地区氮沉降加剧,且土壤普遍缺磷,导致氮磷比例失调加剧^[8],进而影响植物生长发育。适宜的氮磷供应比不仅可以改善植物的养分需求,也可节约资源成本。总之,光照和氮磷供应比显著影响植物的光合生理特性和生长发育,且不同生态型树种对光照和氮磷供应比的响应也不尽相同,但相关研究大多集中于单一因素对植物生长的影响,自然生态系统中植物生长受多种环境因素共同影响。因此,开展光照和氮磷供应比交互作用对植物光合生理特性影响的研究有助于深入认识不同植物的生态适应性。

麻栎 (*Quercus acutissima* Carruth.)、闽楠 [*Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang] 和木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.) 广泛分布于我国亚热带地区,具有较高的生态和经济价值^[9-11]。其中麻栎为典型的阳生落叶阔叶树种,而木荷和闽楠为偏阴生的常绿阔叶树种,这些树种需光性和需肥性存在一定差异;同时这3个树种也是亚热带地区营造针阔混交林的优良伴生树种。我国亚热带地区以松、杉等针叶人工林为主,现有的人工纯林普遍存在林分结构简单、生态效益不高问题。研究表明,选择合适的树种进行混交对提高人工林生产力尤其重要。鉴于此,明确不同生态型树种对光照和氮磷供应比的响应对改善林分结构树种选择和配置意义重大。因此,选择这3个典型树种开展不同光照和施肥处理下光合生理特性与生长关系的研究,以期亚热带地区人工混交林树种选择和配置提供理论参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与 设计

本试验在杭州亚热带林业研究所虎山试验基地 (30°05' N, 119°57' E) 实施。选择亚热带地区常见的麻栎、闽楠和木荷2年生实生苗为研究对象。2020年3月中旬在温室大棚内布设盆栽 (花盆 35 × 25 × 15 cm) 实验。盆栽基质为试验地周边灌木林地采集的红黄壤 (pH 4.87, 有机质 2.86 g·kg⁻¹, 全氮 0.24 g·kg⁻¹, 全磷 0.11 g·kg⁻¹), 同时添加

蛭石, 土壤:蛭石=4:1。施用的氮肥为硝酸铵分析纯 (NH₄NO₃), 磷肥为磷酸二氢钾分析纯 (KH₂PO₃, 其中 P₂O₅ 含量约为 51%)。基于现有的一些研究结果, 植物 N:P<10 时, 植物倾向于氮限制, 而 N:P>20 时, 倾向于磷限制, 二者之间不受氮磷限制^[12-14]; 为此本研究设置 5、15、和 45 这 3 个梯度来分别表征较低、中等和较高的氮磷比, 分析不同氮磷供应比对植物生长影响, 并将不施肥处理作为对照 (CK)。同时, 结合前期观测中等大小的林窗 (70~100 m²) 有利于林木生长, 因此本研究设置全光照和遮阴 (45% 全光照, 采用遮阴度为 50% 的黑色尼龙网遮盖) 来研究不同植物生理响应特征。试验采用双因素 (光照和施肥) 随机区组设计, 光照和施肥共 8 个处理 [LCK (全光照不施肥)、LNP5 (全光照氮磷施肥比为 5)、LNP15 (全光照氮磷施肥比为 15)、LNP45 (全光照氮磷施肥比为 45)、SCK (遮阴不施肥)、SNP5 (遮阴氮磷施肥比为 5)、SNP15 (遮阴氮磷施肥比为 15)、SNP45 (遮阴氮磷施肥比为 45)], 每个处理设置 6 次重复, 每个树种 48 盆苗木, 3 个树种共计 144 盆苗木。2020 年 4 月初进行不同氮磷供应比施肥试验, 根据土壤养分特征和 3 个树种苗木养分需求^[15-16], 每个处理速效态氮肥施加量为 3.5 g, 基本保证氮素供应处于相对丰富水平, 同时添加适量磷肥, 保证 3 个氮磷比处理水平: 5 (N:P=5)、15 (N:P=15) 和 45 (N:P=45)。试验期间对所有苗木进行统一管理。

1.2 光响应曲线测定

2020 年 8 月中旬, 选择晴朗无风的天气, 在上午 9:00~11:00 挑选冠层中上部健康成熟的新生叶, 采用 LI-6400 便携式光合仪 (LI-COR, 美国) 测定光响应曲线。选择红蓝光源 6 cm² 的标准叶室模式, 叶室温度控制在 25 °C, CO₂ 浓度控制 400 μmol·mol⁻¹。光照强度梯度设置为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、300、100、80、50、30、10、0 μmol·m⁻²·s⁻¹, 当光强梯度改变时, 设置最小等待时间为 120 s, 每株测定 1 片叶子, 每个处理随机挑选 3 株进行测定。

1.3 叶绿素荧光参数测定

在光合作用测定的同时, 使用 PAM-2 500 便携式脉冲调制荧光仪 (WALZ, 德国) 进行叶片叶绿素荧光特性的测定。挑选受光条件相似、长势趋

于一致且健康的相同叶位处的叶片, 测定前先利用暗适应叶夹对所测叶片进行 30 min 充分暗适应, 经照射检测光测得初始荧光 (F_0), 最大荧光 (F_m) 在强度为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲下测得, 脉冲时间为 0.8 s, 可根据公式计算 PSII 的最大光合量子产量 [$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$], 每个处理组随机选取 3 株植株进行检测, 每株测定 3 片叶子。其余参数: PS II 实际光合量子产量 $Y(II)$ 、调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 、非调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO)$ 、电子传递速率 (ETR) 和光化学猝灭系数 (qP) 均由仪器测定后得到。测定过程中活化光光强为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 共测定 180 s。 $ETR = Y(II) \times PAR \times 0.5 \times 0.84$, 其中 0.84 是植物的经验性吸光系数, 0.5 是假设吸收的光能被 PS I 和 PS II 平均分配^[17]。

1.4 光合色素含量测定-H

光合荧光参数测定完成后, 每个处理随机选择 3 株苗木, 选取受光一致, 生长健康的成熟叶用于光合色素含量测定, 采用乙醇丙酮提取法^[18]测定三种树种的光合色素含量, 包括叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 和类胡萝卜素 (Car)。

1.5 生长率计算

分别用卷尺和游标卡尺测定每株苗木苗高和地径。苗高 (RGR-H) 和地径 (RGR-B) 相对增长率计算公式分别为: $RGR-H = (\ln H_1 - \ln H_0) / (t_1 - t_0)$, $RGR-B = (\ln B_1 - \ln B_0) / (t_1 - t_0)$, 其中 H_0 和 B_0 分别是施肥前的苗高和地径, H_1 和 B_1 分别是施肥处理 7 个月后的苗高和地径, t_0 为 2020 年 4 月 1 日, t_1 为 2020 年 10 月 25 日, $t_1 - t_0$ 为施肥前后时间间隔。

1.6 数据分析

光照和氮磷供应比对不同树种的光合生理参数影响进行双因素方差分析 (Two-Way ANOVA), 同一光照和不同氮磷供应比下不同树种的光合生理性状的差异采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 和 LSD 多重比较方法分析。生长率与光合生理特性参数的相关性采用主成分分析 (PCA)。光响应曲线的拟合采用叶子飘的光合分析软件直角双曲线模型拟合^[19]。本研究的数据统计分析均在 SPSS22 中进行, 图表均由 Origin 绘制, 表中数据为平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD)。

2 结果与分析

2.1 光照和氮磷供应比对光合参数的影响

经双因素方差分析 (附表 1), 光照、施肥及其交互作用极显著影响麻栎光饱和点 (LSP) 和最大净光合速率 (P_{nmax}); 施肥显著或极显著影响闽楠 LSP、 P_{nmax} 、光补偿点 (LCP) 和暗呼吸速率 (R_d); 光照、施肥及其交互作用显著或极显著影响木荷 P_{nmax} 、LCP 及 R_d ; 其中遮阴显著降低了麻栎的 LSP 和 P_{nmax} , 增加了木荷的 P_{nmax} , 而对闽楠 P_{nmax} 没有显著影响, 这表明 3 个树种对光照和施肥处理的光合响应应具有较大差异。

由表 1 可知, 在 2 种光照处理下施肥对麻栎和闽楠表观量子效率 (AQY) 及 R_d 影响较小, 但施肥显著降低了木荷 AQY (LNP45 除外, $P < 0.05$), 而显著增加了 R_d (LNP5 除外, $P < 0.05$), 说明施肥显著降低了木荷的光量子效率, 增强了呼吸消耗。此外, 在 2 种光照条件下施肥均显著增加麻栎 P_{nmax} (SNP15 除外, $P < 0.05$), 但对木荷 P_{nmax} 影响较小 (P_{nmax} 仅在 SNP15 时显著高于 CK), 而闽楠则在全光照处理下 P_{nmax} 显著高于 CK ($P < 0.05$), 表明施肥对不同植物潜在光合能力的影响存在差异。在两种光照处理下, 施肥均增加了闽楠和木荷的 LSP 和 LCP, 说明施肥增强了闽楠和木荷对光的利用能力。在全光照处理下, 施肥显著降低了麻栎 LSP ($P < 0.05$), 增加了 LCP ($P < 0.05$), 说明施肥削弱了麻栎对强光的利用能力; 在遮阴处理下, 不同氮磷供应比施肥对麻栎 LSP 的影响不同, 而 LCP 均有不同程度的降低, 说明施肥提高了麻栎对弱光的利用能力。

2.2 光照和氮磷供应比对叶绿素荧光参数的影响

经双因素方差分析 (附表 1), 光照、施肥及其交互作用均极显著影响麻栎、闽楠和木荷 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 及 qP , 而 $Y(II)$ 和 ETR 受施肥显著影响; 其中遮阴显著降低了麻栎、闽楠及木荷 $Y(NPQ)$ 和 qP , 显著增加了 $Y(NO)$, 表明遮阴降低了植物用于光化学反应的能量和非光化学耗散的能量, 表现出植物对光合机构的自我保护机制。

由表 2 可知, 在全光照处理下, 与不施肥处理 CK 相比, 施肥显著增加了闽楠和木荷 $Y(II)$ 、 qP (闽楠 LNP45 除外) 及 ETR ($P < 0.05$), 而麻栎 $Y(II)$ 、 qP 及 ETR 随氮磷供应比增加呈

表 1 不同光照和施肥下 3 个树种的光合参数变化特征

Table 1 Changes of different light and fertilization in photosynthetic parameters of three tree species.

树种 Species	处理 treatments	表观量子效率 AQY/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	SCK	0.05±0.021 ab	835.60±110.61 c	3.71±0.86 d	12.46±5.94 ab	0.51±0.12 b
	SNP5	0.07±0.004 a	1 086.45±56.28 bc	8.58±0.71 b	8.56±2.28 b	0.54±0.14 b
	SNP15	0.04±0.007 b	637.30±62.05 d	5.24±0.34 cd	12.40±0.12 ab	0.45±0.08 b
	SNP45	0.06±0.004 ab	998.73±160.67 bc	6.36±1.41 c	8.49±4.81 b	0.46±0.28 b
	LCK	0.07±0.001 a	1 705.95±14.11 a	4.51±0.19 d	8.58±2.87 b	0.52±0.17 b
	LNP5	0.02±0.011 b	1 283.79±248.59 b	8.01±0.69 b	16.56±1.37 a	0.41±0.20 b
	LNP15	0.07±0.017 a	987.25±183.61 c	7.45±0.52 bc	14.43±1.47 a	0.88±0.22 a
	LNP45	0.06±0.007 a	1 060.61±143.55 bc	11.50±0.19 a	11.46±0.25 ab	0.65±0.08 ab
闽楠 <i>P. bournei</i>	SCK	0.06±0.008 b	722.67±142.06 b	4.45±0.63 bc	5.69±3.96 b	0.35±0.26 c
	SNP5	0.07±0.007 ab	973.74±56.86 b	5.78±0.56 ab	9.25±1.59 b	0.66±0.11 bc
	SNP15	0.06±0.013 b	826.74±254.65 b	3.58±0.22 c	7.61±1.99 b	0.46±0.20 c
	SNP45	0.07±0.001 b	899.31±177.79 b	5.13±0.81 b	5.87±1.78 b	0.40±0.11 c
	LCK	0.09±0.014 ab	666.40±165.22 c	3.47±0.86 c	7.52±0.99 b	0.56±0.11 c
	LNP5	0.07±0.005 ab	1 117.74±191.49 ab	5.29±1.24 b	12.22±0.61 ab	0.83±0.05 bc
	LNP15	0.09±0.006 a	1 336.65±178.85 a	7.08±0.36 a	14.78±3.83 a	1.15±0.19 a
	LNP45	0.07±0.009 ab	868.75±41.58 b	5.19±1.02 b	12.99±3.14 ab	0.84±0.17 b
木荷 <i>S. superba</i>	SCK	0.07±0.006 a	495.97±2.51 d	5.32±0.36 b	4.07±2.52 d	0.28±0.19 d
	SNP5	0.04±0.010 c	541.64±139.45 d	4.48±0.49 b	17.96±4.94 bc	0.65±0.01 c
	SNP15	0.06±0.004 b	1 663.25±161.59 b	7.48±0.31 a	10.97±3.16 c	0.60±0.12 c
	SNP45	0.05±0.000 b	1 415.29±1027.62 a	4.39±0.02 b	13.36±0.00 c	0.63±0.00 c
	LCK	0.08±0.005 a	593.42±123.60 d	4.47±0.48 b	12.89±1.84 c	0.84±0.07 c
	LNP5	0.06±0.005 b	621.44±119.77 d	4.64±0.42 b	15.43±6.47 bc	0.77±0.33 c
	LNP15	0.05±0.006 b	986.34±260.10 c	5.44±1.22 b	35.60±2.91 a	1.59±0.21 a
	LNP45	0.07±0.006 a	797.94±288.29 cd	4.71±0.45 b	20.59±6.55 b	1.23±0.23 b

注：不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。SCK, SNP5, SNP15 和 SNP45 分别表示遮阴下不施肥、氮磷比为 5, 15 和 45 的处理；LCK, LNP5, LNP15 和 LNP45 分别表示全光照下不施肥、氮磷比为 5, 15 和 45 的处理。下表同。

Notes: Different low letters indicate significant difference between different treatments ($P<0.05$). SCK, SNP5, SNP15 and SNP45 represent treatments with no fertilization under shading and N:P ratios of 5, 15 and 45; LCK, LNP5, LNP15 and LNP45 represent treatments without fertilization under full light and N:P ratios of 5, 15 and 45. The same as in the following table.

现出增—减—增的趋势。可见，总体上施肥均增加了植物用于光化学反应的能量和植物 PSII 反应中心的电子流动速率。此外，施肥显著降低了麻栎、闽楠及木荷 $Y(NPQ)$ ，显著增加了 $Y(NO)$ ($P<0.05$)，说明施肥降低了植物用于跨膜质子梯度相关的非辐射热耗散，增加了非调节性能量耗散的量子产量。

在遮阴处理下，与 CK 相比，施肥显著增加了闽楠 $Y(II)$ 、 qP 及 ETR ($P<0.05$)，麻栎 $Y(II)$ 、 qP 和 ETR 随氮磷供应比增大呈先增加后降低趋势（仅氮磷供应比为 5 时增加），而木荷则呈先降低

后增加的趋势（仅氮磷供应比为 5 时降低），表明氮磷供应比对不同植物的光能利用效率和电子传递活性的影响存在差异。此外，氮磷供应比为 15 显著增加了麻栎和闽楠 $Y(NPQ)$ ，但氮磷供应比为 15 对木荷 $Y(NPQ)$ 无显著差异。另外麻栎和闽楠 $Y(NO)$ 随氮磷供应比增加呈先降低后增加的趋势（仅氮磷供应比为 5 时降低），而木荷 $Y(NO)$ 随氮磷供应比增加呈先增加后降低的趋势（仅氮磷供应比为 5 时增加）。这说明不同植物对光能利用和光合机构保护调节机制存在差异。

表 2 不同光照和氮磷供应比对 3 种树种叶绿素荧光参数的影响
Table 2 Effect of different light and N:P supply ratio on chlorophyll fluorescence parameters of the three species

树种 Species	处理 treatment	PS II 的实际光合 量子产量 Y(II)	调节性能量耗散的 量子产量 Y(NPQ)	非调节性能量耗散的 量子产量 Y(NO)	光化学猝灭 系数 qP	电子传递速率 ETR	PS II 的最大光合 量子产量 F_v/F_m
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	SCK	0.26±0.024 b	0.32±0.017 e	0.42±0.059 b	0.43±0.061 b	107.10±17.46 b	0.70±0.038 b
	SNP5	0.30±0.012 a	0.30±0.012 f	0.39±0.010 bc	0.48±0.018 a	127.00±8.57 a	0.74±0.014 ab
	SNP15	0.13±0.004 e	0.38±0.004 c	0.48±0.004 a	0.21±0.010 d	55.44±2.62 e	0.72±0.020 b
	SNP45	0.22±0.003 c	0.33±0.000 e	0.45±0.004 ab	0.35±0.008 c	91.98±1.92 c	0.71±0.019 b
	LCK	0.21±0.003 cd	0.46±0.003 a	0.32±0.003 d	0.37±0.010 c	90.02±2.31 cd	0.75±0.009 ab
	LNP5	0.28±0.007 ab	0.38±0.007 c	0.33±0.005 c	0.47±0.020 ab	115.64±4.83 ab	0.76±0.011 a
	LNP15	0.19±0.003 d	0.40±0.002 b	0.41±0.003 b	0.33±0.009 c	77.84±1.89 d	0.74±0.022 ab
	LNP45	0.29±0.004 a	0.34±0.004 d	0.36±0.004 c	0.49±0.012 a	122.64±2.94 a	0.73±0.011 ab
闽楠 <i>P. bournei</i>	SCK	0.17±0.000 e	0.37±0.000 c	0.46±0.002 a	0.28±0.002 f	70.42±0.24 e	0.72±0.003 ab
	SNP5	0.28±0.017 b	0.33±0.010 d	0.39±0.010 d	0.47±0.019 b	117.60±6.94 b	0.74±0.011 a
	SNP15	0.18±0.006 d	0.40±0.003 b	0.42±0.008 b	0.31±0.012 e	77.28±2.62 a	0.73±0.012 a
	SNP45	0.25±0.012 c	0.32±0.006 e	0.42±0.006 b	0.41±0.020 c	106.82±5.05 c	0.71±0.020 ab
	LCK	0.14±0.005 f	0.56±0.002 a	0.30±0.003 g	0.34±0.013 d	59.64±2.10 f	0.69±0.009 b
	LNP5	0.25±0.006 c	0.39±0.003 b	0.35±0.003 e	0.48±0.011 b	106.68±2.34 c	0.70±0.019 b
	LNP15	0.32±0.010 a	0.37±0.007 c	0.32±0.003 f	0.56±0.016 a	133.00±3.99 a	0.73±0.013 a
	LNP45	0.20±0.008 d	0.40±0.003 b	0.40±0.005 c	0.35±0.014 d	83.02±3.15 d	0.73±0.010 a
木荷 <i>S. superba</i>	SCK	0.23±0.038 c	0.35±0.011 e	0.42±0.032 b	0.39±0.059 c	95.20±15.85 c	0.72±0.012 c
	SNP5	0.16±0.003 d	0.37±0.000 d	0.47±0.003 a	0.24±0.005 d	65.24±1.06 d	0.75±0.009 b
	SNP15	0.27±0.007 b	0.35±0.018 e	0.38±0.011 c	0.45±0.011 b	114.52±2.80 b	0.75±0.009 b
	SNP45	0.26±0.008 bc	0.37±0.004 d	0.37±0.004 cd	0.39±0.013 c	107.94±3.36 bc	0.74±0.014 b
	LCK	0.10±0.003 e	0.70±0.002 a	0.20±0.002 f	0.26±0.009 d	41.44±1.47 e	0.75±0.017 b
	LNP5	0.24±0.003 c	0.44±0.002 b	0.32±0.002 e	0.42±0.006 bc	99.54±1.26 c	0.75±0.004 ab
	LNP15	0.36±0.015 a	0.31±0.018 f	0.33±0.003 e	0.61±0.017 a	151.06±6.09 a	0.75±0.017 b
	LNP45	0.24±0.009 c	0.40±0.004 c	0.36±0.004 d	0.39±0.014 c	102.76±3.57 c	0.78±0.014 a

2.3 光照和氮磷供应比对光合色素的影响

经双因素方差分析(附表 1),光照、施肥及其交互作用均显著影响麻栎、闽楠和木荷 Chla、Chlb、Chla+b、Car;麻栎和闽楠 Chla/b 不受施肥显著影响,而木荷 Chla/b 受光照、施肥及其交互作用的极显著影响;其中遮阴显著增加了麻栎、闽楠和木荷 Chla、Chlb、Chla+b 及 Car ($P<0.05$),3 个树种的 Chla/b 值总体上均为遮阴处理小于全光照处理,表明遮阴提高了 3 个树种对光能的捕获能力。

由表 3 可知,在 2 种光照处理下,施肥显著增加了麻栎和木荷 Chla、Chlb、Chla+b 及 Car

($P<0.05$)。在全光照处理下,麻栎和木荷 Chla、Chlb、Chla+b 及 Car 在 N:P 为 45 时最高;在遮阴处理下麻栎 Chla、Chlb、Chla+b 及 Car 在 N:P 为 15 时最高,而木荷在 N:P 为 5 时最高。在全光照处理下,施肥显著增加了闽楠 Chla、Chlb、Chla+b 和 Car ($P<0.05$);但在遮阴处理下,在氮磷供应比为 45 时闽楠 Chla、Chlb 和 Chla+b 与对照没有显著差异 ($P>0.05$),而 N:P 为 5 和 15 时显著低于对照处理 ($P<0.05$)。由此可知,两种光照条件下施肥均有利于提高麻栎和木荷的光合色素含量,增加植物对光能的捕获能力;而闽楠仅全光照条件下施肥提高了光合色素含量。

表 3 光照和氮磷供应比对光合色素的影响

Table 3 Effects of light and N:P supply ratio on photosynthetic pigments

树种 Species	处理 treatments	叶绿素 a Chla/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b Chlb/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b Chla/b	叶绿素 a + b Chla + b/(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 Car/(mg·g ⁻¹)
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	SCK	3.188±0.002 f	1.10±0.045 f	2.90±0.120 b	4.29±0.043 f	0.60±0.016 f
	SNP5	7.944±0.414 b	2.89±0.270 b	2.76±0.115 b	10.83±0.684 b	1.35±0.048 b
	SNP15	9.371±0.250 a	3.37±0.004 a	2.78±0.078 b	12.74±0.246 a	1.63±0.052 a
	SNP45	6.720±0.031 c	2.31±0.033 c	2.91±0.055 b	9.03±0.002 c	1.16±0.021 c
	LCK	1.617±0.048 g	0.55±0.018 g	2.96±0.182 ab	2.16±0.030 g	0.33±0.018 g
	LNP5	4.705±0.114 e	1.53±0.040 e	3.07±0.006 ab	6.24±0.155 e	0.91±0.024 e
	LNP15	5.025±0.153 e	1.62±0.021 e	3.10±0.055 a	6.65±0.174 e	0.90±0.034 e
	LNP45	5.979±0.304 d	2.05±0.113 d	2.91±0.012 b	8.03±0.417 d	1.01±0.048 d
闽楠 <i>P. bournei</i>	SCK	5.97±0.206 a	2.08±0.034 a	2.87±0.053 b	8.06±0.240 a	1.08±0.076 b
	SNP5	4.85±0.144 c	1.67±0.051 c	2.91±0.004 ab	6.52±0.195 c	0.86±0.020 de
	SNP15	5.40±0.185 b	1.85±0.036 b	2.92±0.043 ab	7.25±0.221 b	1.02±0.053 c
	SNP45	6.12±0.075a	2.16±0.066 a	2.84±0.052 b	8.27±0.141 a	1.16±0.011 a
	LCK	1.22±0.081 e	0.40±0.063 e	3.06±0.284 a	1.62±0.145 e	0.28±0.002 f
	LNP5	3.84±0.024 d	1.29±0.030 d	2.98±0.049 ab	5.14±0.054 d	0.83±0.003 e
	LNP15	4.05±0.126 d	1.34±0.041 d	3.02±0.001 ab	5.39±0.168 d	0.89±0.030 d
	LNP45	3.88±0.058 d	1.28±0.056 d	3.03±0.086 ab	5.16±0.113 d	0.89±0.022 d
木荷 <i>S. superba</i>	SCK	3.69±0.102 ef	1.27±0.010 d	2.90±0.103 c	4.96±0.092 e	0.61±0.021 e
	SNP5	6.85±0.032 a	2.39±0.010 a	2.87±0.001 c	9.24±0.042 a	1.14±0.006 a
	SNP15	6.18±0.256 b	2.03±0.081 b	3.05±0.004 b	8.21±0.337 b	1.05±0.055 b
	SNP45	4.72±0.071 d	1.69±0.018 c	2.80±0.013 d	6.41±0.089 d	0.75±0.015 d
	LCK	1.50±0.033 g	0.38±0.007 e	3.94±0.060 a	1.88±0.040 f	0.17±0.009 f
	LNP5	3.85±0.088 e	1.28±0.055 d	3.00±0.061 bc	5.13±0.144 e	0.66±0.018 e
	LNP15	3.63±0.152 f	1.24±0.054 d	2.92±0.004 c	4.88±0.206 e	0.63±0.027 e
	LNP45	5.08±0.051 c	1.68±0.036 c	3.02±0.035 b	6.77±0.088 c	0.87±0.003 c

2.4 三种树种生长率特征

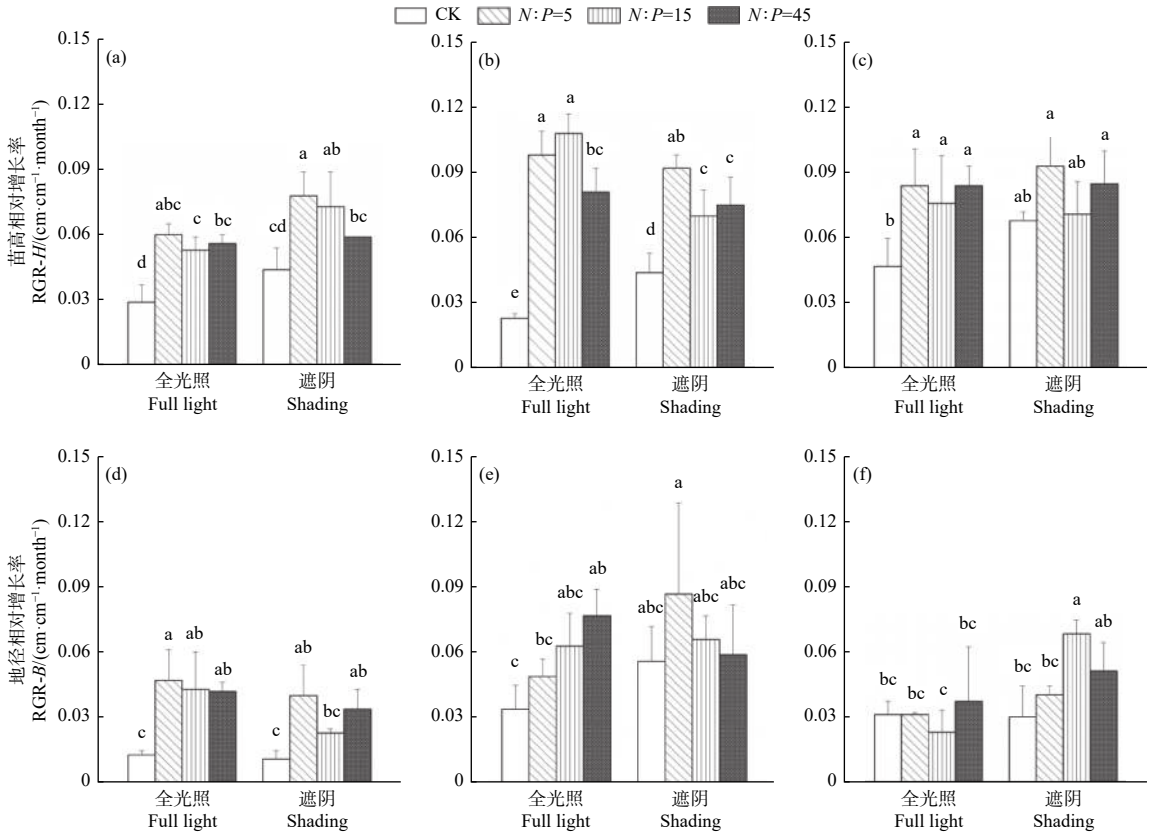
经双因素方差分析,施肥极显著影响麻栎、闽楠、木荷苗高相对增长率以及麻栎地径相对增长率,光照显著影响麻栎苗高相对增长率和木荷地径相对增长率(附表 1);其中遮阴显著增加了麻栎苗高相对增长率和木荷地径相对增长率,这可能是植物逃避低光环境的一种生态适应策略。

在全光照处理中,施肥显著增加了 3 个树种苗高相对增长率(图 1A-C, $P<0.05$)和麻栎地径相对增长率(图 1D, $P<0.05$),而对闽楠和木荷地径相对增长率影响较小(除闽楠氮磷供应比 45 外),说明施肥对麻栎的促生效应强于闽楠和木荷;在遮阴处理中,施肥显著增加闽楠苗高相对增长率(图 1B, $P<0.05$),但对闽楠地径、木荷苗高和木荷地径相对增长率无显著影响(除木荷氮磷供应

比 15 外),另外氮磷供应比为 5 和 15 显著增加麻栎苗高相对增长率(图 1A, $P<0.05$),氮磷供应比为 5 和 45 显著增加麻栎地径相对增长率(图 1D, $P<0.05$),表明施肥对木荷的促生效应相对较弱。

2.5 生长率与光合生理特性的关系

主成分分析前两轴分别解释了麻栎(图 2A)、闽楠(图 2B)和木荷(图 2C)光合生理特征变异的 74.58%、84.03% 和 83.51%。麻栎苗高相对增长率与 Chla、Car 相关性紧密,而地径相对增长率与 P_{nmax} 相关性更为紧密,说明光合色素含量可能是影响麻栎苗高生长的关键光合生理指标,而地径生长受潜在光合能力影响。闽楠苗高和地径相对增长率均与 $Y(II)$ 、ETR 和 P_{nmax} 相关性紧密,表明叶绿素荧光参数对闽楠生长的影响更加明显。木

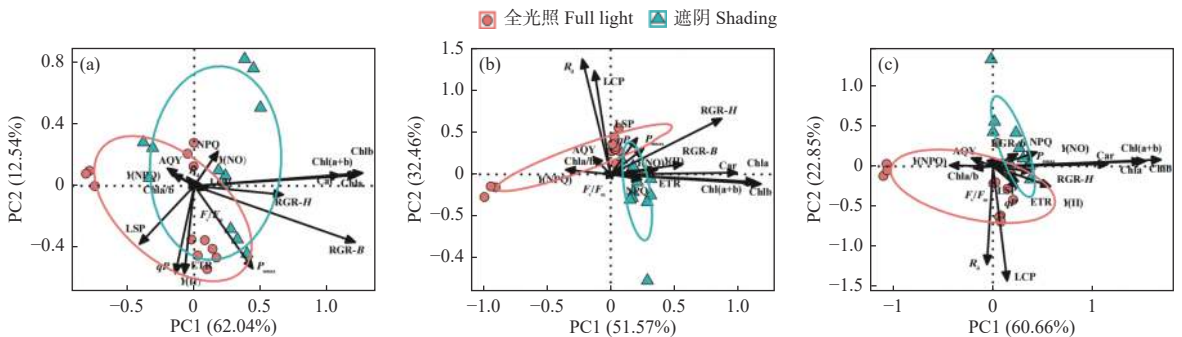


注: 图 A-C 分别为麻栎、闽楠、木荷苗高相对增长率, 图 D-F 分别为麻栎、闽楠、木荷地径相对增长率。不同小写字母表示不同处理间达到显著差异 ($P < 0.05$)。

Notes: In the figure, Figure A-C shows the relative growth rate of seedling height of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*. Figure D-F is the relative growth rate of ground diameter of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*. Different low letters indicate significant difference between different treatments ($P < 0.05$).

图 1 三个树种苗高和地径相对增长率

Fig. 1 Relative growth rate of seedling height and ground diameter of three tree species



注: 图 A-C 分别为麻栎、闽楠、木荷主成分分析。

Note: Figure A-C shows the principal component analysis of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*.

图 2 生长率和光合特性主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of growth rate and photosynthetic characteristics

荷苗高相对增长率与 Chla、Chlb 相关性紧密, 地径相对增长率与 P_{nmax} 和 LSP 相关性更为紧密, 且主要分布于遮阴处理, 说明光合色素含量及其光合光响应参数可能是影响木荷生长的重要指标。

3 讨论

本研究中, 麻栎、闽楠和木荷对不同光照的光合响应特征存在较大差异。遮阴降低了麻栎的

P_{nmax} , 增加了木荷的 P_{nmax} , 而闽楠 P_{nmax} 没有显著变化。麻栎是典型的喜阳树种, 光照强度显著降低是导致其光合能力下降的主要原因^[1]。而木荷偏阴生, 幼龄期耐阴性较强, 在中等光照条件下光合能力增加, 表现出极强的后期演替树种特点^[1]。闽楠光合能力较为稳定, 这可能主要与闽楠属中性植物具有较宽的光生态幅有关。整体而言, 施肥增加了三个树种的 P_{nmax} , 其中麻栎增幅最高、闽楠次之、木荷较低。因此, 贫瘠土壤增加氮磷养分供应, 可以促进植物光合代谢。但施肥对不同树种光合速率的影响存在差异, 这可能与植物的需肥性有关。麻栎为速生先锋树种, 需肥性较强, 对氮磷养分供应的敏感性较高; 而木荷属于后期演替树种, 前期对养分供应不敏感; 闽楠则处于中间类型。此外, 在全光照处理下, 施肥显著增加了麻栎和闽楠 P_{nmax} , 但对木荷 P_{nmax} 无显著影响, 其中麻栎 P_{nmax} 在氮磷供应比为 45 时最高, 闽楠 P_{nmax} 在氮磷供应比为 15 时最高。这说明光照充足环境下, 麻栎对氮肥需求远高于磷肥, 氮磷均衡施肥则促进了闽楠光合潜力的提升。然而, 木荷光合能力对氮磷施肥的响应不敏感, 可能受木荷自身的喜阴特性有关, 即施肥对木荷的影响依赖于特定的光照环境。本研究发现在遮阴处理下, 氮磷供应比为 15 显著增加了木荷 P_{nmax} , 而氮磷供应比为 5 显著增加了麻栎 P_{nmax} , 说明麻栎在弱光环境中需要更高比例的磷肥供应来维持较高的光合能力。与全光照下木荷 P_{nmax} 的变化趋势类似, 施肥对遮阴环境下闽楠 P_{nmax} 无显著影响。上述结果表明氮磷供应比对 3 个树种光合能力的提高均表现出一定的光依赖性, 但常绿阔叶树种 (木荷和闽楠) 对施肥的响应受光照条件的调控要弱于落叶阔叶树种麻栎。由此可知, 不同植物在不同光照条件下适宜的氮磷供应比对提高植物光合能力具有重要意义, 但相关机制还需要进一步研究。LSP 和 LCP 的高低直接反映植物叶片对强光和弱光的利用能力^[20]。本研究中遮阴显著降低了麻栎 LSP, 显著增加了闽楠 LSP, 但对木荷 LSP 影响较小。说明遮阴降低了麻栎对光的利用能力, 增加了闽楠对光的利用能力, 而对木荷利用光合能力影响较小。此外, 在两种光照处理下, 施肥均增加了闽楠和木荷 LSP 和 LCP, 尤其是 LSP 增幅较大, 表明施肥有助于提高闽楠和木荷光能利用率; 不同氮磷供应比施肥均

不同程度提高了麻栎 LCP, 说明施肥可能有利于增强麻栎对弱光的利用能力。

在全光照处理中, 施肥显著增加了闽楠和木荷的 $Y(II)$ 和 ETR, 表明施肥提高了闽楠和木荷的电子传递活性和光能转化效率, 从而促进了 PSII 的活性^[21]; 麻栎 $Y(II)$ 、 qP 和 ETR 在氮磷供应比为 45 时显著高于 CK, 说明高氮磷供应比施肥有利于提高麻栎的光合利用效率, 这可能主要与氮添加增加植物叶片氮含量, 植物叶片氮含量显著影响植物光合速率有关^[22]。同时, 植物光系统活性可能与氮磷供应比大小有关, 在一定阈值范围内, 氮磷供应比施肥有利于植物光系统活性的提高^[23]。在遮阴处理中, 麻栎和闽楠 $Y(II)$ 、 qP 与 ETR 均在氮磷供应比为 5 最高, 木荷 $Y(II)$ 、 qP 和 ETR 在氮磷供应比为 15 时最高, 说明麻栎和闽楠在较低土壤氮磷比时 PSII 的活性较强, 木荷在中等氮磷比时 PSII 的活性较强, 这可能是植物响应氮磷养分限制保护 PSII 免受伤害的一种保护机制^[24]。同时, 这些光合荧光参数对光照和施肥的响应特性进一步证实了上述 P_{nmax} 研究结果。 F_v/F_m 表示 PSII 反应中心光合原初反应能量转化效率, 植物在不受胁迫影响的情况下, F_v/F_m 一般介于 0.75~0.85^[25]。本试验中, 闽楠所有处理 F_v/F_m 均低于 0.75, 与施福军等^[26]的研究结论一致。这可能是由于植物幼苗的光合机构还处在发育过程中, 对环境因子变化的响应还不够稳定所致^[27]。也可能是植物发生的一种可逆减量调节, 即植物为了保护光合机构而产生的一种保护措施^[28]。

光合色素对植物的光合作用具有重要作用。本研究中, 与全光照处理相比, 遮阴显著增加了麻栎、闽楠和木荷 Chla、Chlb、Chla + b 及 Car, 但降低了 Chla/b。这可能是植物适应弱光环境的生存策略, 即在遮阴环境下植物会增加光合色素含量 (尤其 Chlb), 进而增强植物对光能的捕获效率^[29]。而光合色素含量的升高很可能与遮阴降低光氧化伤害, 叶绿体内基粒片层垛叠程度变高相关^[30]。研究表明, 氮磷养分影响植物的光合作用, 氮磷养分的缺乏均会降低植物的光合速率^[31]。在两种光照处理下, 氮磷供应比施肥均显著增加了麻栎、木荷和闽楠 (除遮阴处理外) 的 Chla、Chlb、Chla + b 及 Car, 说明氮磷养分对麻栎、木荷和闽楠光合作用的影响较为一致, 即通过增加光

合色素含量来增强植物叶片对光能捕获, 进而增强植物光合速率。但在遮阴处理中, 与不施肥处理相比, 闽楠的光合色素变化随氮磷供应比增加呈先降低后增加的趋势, 这与 P_{nmax} 变化趋势不一致, 可能与光合作用相关的酶及其辅酶有关^[32]。因此, 在未来的研究中需要进一步研究生理生化指标来揭示不同树种光合能力的差异。

遮阴显著增加了麻栎苗高相对增长率和木荷地径相对增长率, 而对闽楠生长影响较小。Poorter^[33]研究表明, 遮阴会增加植物高生长, 以使植物有利于获得更多的光能进行光合作用。此外, 杨莹^[34]研究表明, 喜阳树种具有更高的生长潜力, 而耐阴性较强树种拥有更高的低光碳同化率和碳捕获能力, 这也部分支持了本研究中麻栎(喜阳植物)和木荷(阴性植物)研究结果。遮阴提高了木荷生长, 可能与遮阴促进光合作用(平均 P_{nmax} 比全光照增加 12%), 降低光补偿点和增加叶绿素含量获得更多光能有关。薛黎^[35]研究也发现, 30% 和 50% 遮光率对闽楠株高和地径生长无显著影响。这可能主要归因于闽楠为中性树种, 对一定范围的光强具有相对稳定的适应性。综合来看, 在 2 种光照处理下氮磷供应有利于促进植物的生长。这种促进作用很可能主要归因于施肥增加植物氮、磷含量, 进而促进植物光合色素的合成^[23]。但施肥对林木促生效应的影响与光照环境和树种有关。在全光照处理中, 施肥对麻栎的促生效应最强; 在遮阴处理中, 施肥对木荷的促生效应最弱。这与上述施肥对 3 个树种 P_{nmax} 的影响类似。本研究中, 麻栎苗高相对增长率与 $Chla$ 、 Car 相关性紧密, 而地径相对增长率与 P_{nmax} 相关性更为紧密, 说明麻栎苗高生长主要与叶片对光能的捕获相关, 这可能是因为光合色素含量直接影响植物对光能的捕获, 从而促进了植物生长。而地径生长主要与潜在光合能力有关, 这很可能主要归因于光合电子传递耦联形成的跨膜质子梯度驱动叶绿体 ATP 合酶生成 ATP^[36]。闽楠苗高和地径相对增长率均与 $Y(II)$ 和 ETR 相关性紧密, 表明闽楠生长可能主要取决于 $PSII$ 的实际光合效率及电子传递速率^[21]。木荷苗高相对增长率与 $Chla$ 、 $Chlb$ 相关性紧密, 地径相对增长率与 P_{nmax} 和 LSP 相关性更为紧密, 且主要分布于遮阴处理, 说明木荷生长与光合利用效率和潜在光合能力相关。这可能是木

荷生长对光照的响应要比施肥更加敏感的原因。

4 结论

麻栎、闽楠和木荷光合特性及生长受光照和氮磷供应比协同影响。遮阴降低了麻栎 P_{nmax} , 增加了木荷 P_{nmax} , 但对闽楠 P_{nmax} 无显著影响; 同时氮磷供应比对 3 个树种光合能力的提高均表现出一定的“光”依赖性, 其中常绿阔叶树种(木荷和闽楠)对施肥的响应受光照条件的调控要弱于落叶阔叶树种麻栎。

参考文献:

- [1] 管 铭, 金则新, 王 强, 等. 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应[J]. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1615-1622.
- [2] 王振兴, 朱锦懋, 王 健, 等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3841-3848.
- [3] Cai Z Q. Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants[J]. Industrial Crops & Products, 2011, 34(1): 1235-1237.
- [4] Deng Y M, Li C C, Shao Q S, et al. Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading: I. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 55: 93-102.
- [5] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems[J]. New Phytologist, 2012, 193(3): 695-704.
- [6] Zavišić A, Yang N, Marhan S, et al. Forest soil phosphorus resources and fertilization affect ectomycorrhizal community composition, beech P uptake efficiency, and photosynthesis[J]. Frontiers in plant science, 2018, 9(5): 463.
- [7] Fan H B, Wu J P, Liu W F, et al. Linkages of plant and soil C: N: P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations[J]. Plant and Soil, 2015, 392(1/2): 127-138.
- [8] 陈 洁, 骆土寿, 周 璋, 等. 氮沉降对热带亚热带森林土壤氮循环微生物过程的影响研究进展[J]. 生态学报, 2020, 40(23): 8528-8538.
- [9] 苑海静, 成向荣, 虞木奎, 等. 不同种源麻栎生长性状的地理变异[J]. 应用生态学报, 2021, 32(8): 2791-2799.
- [10] 姚甲宝, 楚秀丽, 周志春, 等. 不同养分环境下木荷种源生长和根系发育对邻株竞争响应的差异[J]. 应用生态学报, 2017, 28(4): 1087-1093.
- [11] 唐星林, 姜 姜, 金洪平, 等. 遮阴对闽楠叶绿素含量和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 2941-2948.
- [12] Güsewell S, Bollens U. Composition of plant species mixtures

- grown at various N: P ratios and levels of nutrient supply[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2013, 4(5): 453-466.
- [13] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [14] 田大栓. 氮磷供应量及比例对灰绿藜种子性状的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(09): 963-970.
- [15] 袁义福. 不同氮磷比条件对外来种火炬树与本地种麻栎、荆条的种间关系的影响[D]. 济南: 山东大学, 2014.
- [16] 张蕊, 王艺, 金国庆, 等. 氮沉降模拟对不同种源木荷幼苗叶片生理及光合特性的影响[J]. *林业科学研究*, 2013, 26(2): 207-213.
- [17] 张亚黎, 冯国艺, 胡渊渊, 等. 棉花非叶绿色器官光合能力的差异及与物质生产的关系[J]. *作物学报*, 2010, 36(4): 701-708.
- [18] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000, 130-139.
- [19] 叶子飘. 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 727-740.
- [20] 蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 等. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 570-576.
- [21] 王好运, 吴峰, 朱小坤, 等. 叶型对马尾松幼苗生长及叶绿素荧光特征的影响[J]. *林业科学*, 2019, 55(3): 183-192.
- [22] Bracken M E S, Hillebrand H, Borer E T, *et al.* Signatures of nutrient limitation and co-limitation: responses of autotroph internal nutrient concentrations to nitrogen and phosphorus additions[J]. *Oikos*, 2015, 124(2): 113-121.
- [23] 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[J]. *生态学报*, 2016, 36(21): 6777-6785.
- [24] 李群, 赵成章, 赵连春, 等. 秦王川盐沼湿地芦苇叶片比叶面积与光合效率的关联分析[J]. *生态学报*, 2019, 39(19): 7124-7133.
- [25] Granda E, Scoffoni C, Rubio-Casal A E, *et al.* Leaf and stem physiological responses to summer and winter extremes of woody species across temperate ecosystems[J]. *Oikos*, 2014, 123: 1281-1290.
- [26] 施福军, 粟春青, 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.
- [27] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. *植物生理学报*, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [28] 王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 等. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(22): 8615-8629.
- [29] 唐星林, 刘光正, 姜姜, 等. 遮阴对闽楠一年生和三年生幼树叶叶绿素荧光特性及能量分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3247-3254.
- [30] Atanasova L, Stefanov D, Yordanov I, *et al.* Comparative characteristics of growth and photosynthesis of sun and shade leaves from normal and pendulum walnut(*Juglans regia* L.) trees[J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(2): 289-292.
- [31] Hossain M D, Musa M H, Talib J, *et al.* Effects of nitrogen, phosphorus and potassium levels on kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) growth and photosynthesis under nutrient solution[J]. *Journal of Agricultural Science*, 2010, 2(2): 49-57.
- [32] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和对植物影响的生理生态机制[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(4): 395-402.
- [33] Poorter L. Growth response of 15 rainforest tree species to alight gradient: The relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Functional Ecology*, 2000, 13(3): 396-410.
- [34] 杨莹. 低光对麻栎和化香幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [35] 薛黎. 遮阴对5种珍贵树种幼苗光合及叶片解剖特性的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2020.
- [36] 薛娴, 许会敏, 吴鸿洋, 等. 植物光合作用循环电子传递的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(2): 145-158.

Effects of light and N:P ratio on photosynthetic characteristics in seedlings of three typical tree species

XIANG Wang¹, CHENG Xiang-Rong¹, XU Hai-Dong¹, LIU Jiang-Wei^{1,2}

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: [Objective] To study the response of photosynthetic characteristics of different ecological tree species to light and nutrient supply for providing a scientific basis for plantation cultivation. [Method] The seedlings of *Quercus acutissima*, *Phoebe bournei*, and *Schima superba* were used. This study included two light intensities (natural full light and 45% full light) and three N:P ratios (N:P=5, N:P=15, N:P=45). We measured the changes of Photosynthetic fluorescence parameters, and seedlings' height, seedlings' ground diameter to study the changes of plant photosynthetic characteristics in different environments, and analyze the relationship between seedling growth and photosynthetic parameters. [Result] (1) Compared with the full light treatment, the shading treatment decreased the light saturation point (LSP) and the maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) of *Q. acutissima*, and increased the P_{nmax} of *S. superba*. but had no significant effect on P_{nmax} of *P. bournei*. Under the two light treatments, fertilization increased the LSP and light compensation point (LCP) of *P. bournei* and *S. superba*, but the effects of fertilization on the shading LSP and LCP of *Q. acutissima* were less. (2) Shading significantly reduced the quantum yield of regulated energy dissipation of PS II [Y(NPQ)] of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*, and significantly increased the photosynthetic electron transport rate (ETR). Under the full light treatments, fertilization generally increased the effective quantum yield of PS II [Y(II)] and ETR of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*, but decreased Y(NPQ). Under the shading treatments, fertilization significantly increased Y(II) and ETR of *P. bournei*, while Y(II) and ETR of *Q. acutissima* increased significantly when the N:P supply ratio was 5. Y(II) and ETR of *S. superba* increased significantly when the N:P supply ratio was 15. (3) Compared with the full light treatment, shading significantly increased the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a + b and carotenoid of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba*. Under the two light treatments, fertilization significantly increased the photosynthetic pigment content of *Q. acutissima*, *S. superba* and *P. bournei* (only full light treatment). (4) Regardless of light or shading, fertilization generally increased the relative growth rates of seedling's height and ground diameter of the three tree species, and there was a positive correlation between the growth and photosynthetic pigment. [Conclusion] Photosynthetic characteristics and growth of *Q. acutissima*, *P. bournei* and *S. superba* are affected by the interaction of light and fertilization. The effect of nitrogen and phosphorus fertilization on seedling growth under different light intensities depends on nitrogen and phosphorus supply ratio and tree species.

Keywords: light; N:P supply ratio; photosynthetic characteristics; growth

附表 1 光照和氮磷供应比对 3 个树种的光合生理参数影响 (F 值)

Attached list 1: Schedule 1 Effects of light and N:P supply ratio on photosynthetic parameters of three tree species (F)

树种 Species	因素 Factor	df	Chla	Chlb	Chla/b	Chla + b	Car	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	qP
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	光照 light	1	801.43**	504.28**	19.79**	753.11**	738.86**	4.09	395.89**	82.95**	20.54**
	施肥 Fertilization	3	604.60**	296.19**	0.18	530.90**	595.70**	60.38**	81.48**	19.31**	74.28**
	Light × Fertilization	3	86.22**	62.88**	4.45**	84.50**	73.85**	16.05**	86.85**	1.42**	24.21**
闽楠 <i>P. bournei</i>	光照 light	1	2 024.56**	1 872.50**	9.50**	2 140.89**	434.38**	2.69	1 176.90**	1 272.00**	108.80**
	施肥 Fertilization	3	137.61**	104.56**	0.15	138.15**	104.19**	25.20**	302.16**	230.45**	19.38**
	Light × Fertilization	3	265.88**	217.90**	0.50	272.24**	136.60**	286.11**	670.71**	81.58**	262.40**
木荷 <i>S. superba</i>	光照 light	1	1 758.04**	1 871.52**	252.79**	1 869.68**	1 148.82**	1.31	616.44**	460.04**	29.57**
	施肥 Fertilization	3	888.07**	858.84**	143.42**	920.57**	731.98**	54.97**	384.15**	54.61**	28.62**
	Light × Fertilization	3	275.53**	224.51**	158.86**	272.60**	252.05**	128.83**	483.14**	85.67**	132.52**

树种 Species	因素 Factor	df	ETR	F_v/F_m	AQY	LSP	P_{nmax}	LCP	R_d	RGR-H	RGR-B
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	光照 light	1	4.09	9.50**	0.05	40.69**	41.01**	3.30	2.96	11.56**	4.07
	施肥 Fertilization	3	60.38**	2.43	1.77	12.05**	54.04**	1.69	1.27	11.84**	9.16**
	Light × Fertilization	3	16.05**	0.58	11.21**	9.31**	17.13**	3.75*	2.92	0.92	0.75
闽楠 <i>P. bournei</i>	光照 light	1	2.69	5.42*	9.65**	4.43	2.67	21.31**	31.83**	3.70	4.22
	施肥 Fertilization	3	25.20**	2.66	0.33	6.91**	4.98*	4.00*	5.31**	57.28**	2.54
	Light × Fertilization	3	286.11**	6.74**	3.07	3.76*	10.19**	1.81	3.17	8.68**	2.97
木荷 <i>S. superba</i>	光照 light	1	1.31	8.42**	2.81	1.92	6.35*	32.83**	53.22**	1.30	12.85**
	施肥 Fertilization	3	54.97**	4.25*	14.70**	6.04**	15.53**	12.79**	10.49**	5.26**	2.14
	Light × Fertilization	3	128.83**	3.52*	2.05	1.41	5.69**	10.91**	5.69**	0.96	4.50*

注: *和**分别表示5%、1%水平显著差异

Notes: * and ** represent significant differences in levels of 5% and 1%

(责任编辑: 张 研)