

DOI: 10.5846/stxb201810102197

王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 赵广, 刘刚才. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应. 生态学报, 2019, 39(22): - .

Wang X M, Liu Q, Yan B G, Zhao G, Liu G C. Responses of photosynthetic characteristics of *Dodonaea viscosa* to nitrogen and phosphorus addition in a dry-hot valley. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): - .

## 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应

王雪梅<sup>1,2</sup>, 刘泉<sup>1</sup>, 闫帮国<sup>3</sup>, 赵广<sup>4</sup>, 刘刚才<sup>2,\*</sup>

1 绵阳师范学院资源环境工程学院, 绵阳 621000

2 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 中国科学院山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041

3 云南省农业科学院热区生态农业研究所, 元谋 651300

4 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

**摘要:** 氮磷养分是限制干热河谷植物生长的重要元素, 不同土壤上植物受到的养分限制类型不同。光合作用作为植物生长发育的基础, 不同土壤上氮磷养分添加对干热河谷植物光合生理特征的影响还没有报道。因此, 本文以干热河谷优势植物——车桑子为研究对象, 在元谋县不同海拔处采集土壤, 设置加氮(+N)、加磷(+P)、氮磷同时添加(+NP) 和不添加(CK) 四个处理, 研究车桑子光合响应曲线、叶绿素含量和叶绿素荧光特性对氮、磷添加的响应规律, 并探讨光合响应特征与车桑子生长的关系; 研究结果显示, 1) 不同海拔土壤上, 车桑子光合生理特性对氮磷添加具有不同的响应。在低海拔燥红土上, 氮添加处理(+N 和+NP) 提高了车桑子净光合速率、叶绿素含量和 PSII 活性; 中海拔紫色土上, +NP 促进了车桑子光合速率和叶绿素含量的提高; 高海拔黄棕壤上, +N 处理降低了车桑子净光合速率和 PSII 活性, 而磷添加处理(+P 和+NP) 提高了车桑子净光合速率。2) 车桑子光合特性对养分添加的响应取决于土壤的养分限制类型, 限制性养分添加可以提高车桑子的净光合速率。3) 燥红土上+P 以及黄棕壤上+N 对 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ ) 的降低更大程度上归于可变荧光  $F_v$  的减少而不是最小荧光  $F_0$  的增加, 可减少养分限制对光系统 II 造成的伤害。4) 三种土壤类型上车桑子的叶绿素含量和组成差异极显著, 相比于燥红土和紫色土, 黄棕壤上车桑子的叶绿素含量显著更高, 而叶绿素 a/b 显著更低。综上, 本研究结果表明, 车桑子光合能力受到氮和磷的共同调节, 不同土壤上光合生理特性的响应可增强植物对限制性养分的适应性, 影响植物生长发育。

**关键词:** 干热河谷; 车桑子; 氮磷; 光合作用; 叶绿素荧光

## Responses of photosynthetic characteristics of *Dodonaea viscosa* to nitrogen and phosphorus addition in a dry-hot valley

WANG Xuemei<sup>1,2</sup>, LIU Quan<sup>1</sup>, YAN Bangguo<sup>3</sup>, ZHAO Guang<sup>4</sup>, LIU Gangcai<sup>2,\*</sup>

1 School of Resource and Environmental Engineering, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

2 Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

3 Institute of Tropical Eco-Agricultural Sciences, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou 651300, China

4 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract:** Plant growth is limited by nitrogen and/or phosphorus in the dry-hot valley, and the nutrient limitations may differ across soil types. Photosynthesis is the basis of plant growth and development. However, the effects of nitrogen and phosphorus on plant photosynthetic characteristics in dry-hot valley have not been reported. In this study, we planted *Dodonaea viscosa*, the dominate species in the dry-hot valley in different soils with different elevations in Yuanmou county

**基金项目:** 四川省科技厅项目(2018JY0223); 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室开放基金项目(ESP1901); 绵阳师范学院科研启动项目(QD2019A04)

**收稿日期:** 2018-10-10; **网络出版日期:** 2019-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuge@imde.ac.cn

and fertilized them factorially with nitrogen and phosphorus. The effects of nitrogen and phosphorus addition on photosynthetic response curve, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence were studied, and the relationship between photosynthetic response and *D. viscosa* growth was discussed. The results showed that: 1) photosynthetic characteristics of *D. viscosa* in different soils responded to nitrogen and phosphorus addition differently. The net photosynthetic rate, chlorophyll content, and PSII activity of *D. viscosa* were increased by nitrogen addition (+N and +NP) in dry red soil. +NP promoted the photosynthetic rate and chlorophyll content of *D. viscosa* in purple soil. +N reduced photosynthetic rate and PSII activity of *D. viscosa* in yellow brown soil, where P addition treatment (+P and +NP) increased the photosynthetic rate. 2) The responses of photosynthetic characteristics of *D. viscosa* to nutrient addition were depended on the type of nutrient restriction in soil. The addition of the limited nutrient could improve the net photosynthetic rate of *D. viscosa*. 3) The reductions of  $F_v/F_m$  caused by +P in dry red soil and +N in yellow brown soil were attributed to the reduction of  $F_v$  rather than the increase of  $F_0$ , which could relieve the damage of PSII. 4) Chlorophyll content and chlorophyll composition of *D. viscosa* in the three soils were significantly different. Compared with dry red soil and purple soil, chlorophyll content in yellow brown soil was significantly higher, while chlorophyll a/b was significantly lower. To sum up, the results showed that the photosynthetic capacity of *D. viscosa* was co-regulated by nitrogen and phosphorus, and the responses of photosynthetic characteristics of *D. viscosa* in different soils could enhance their adaptability to restricted nutrients and affect their growth.

**Key Words:** dry hot valley; *Dodonaea viscosa*; nitrogen and phosphorus; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

光合作用是植物吸收光能、合成有机物的过程,是植物进行生长发育的基础,与植物生长和生物量积累密切相关<sup>[1]</sup>。通过光合作用光响应曲线获得的最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率( $R_d$ )等参数对了解光反应过程的效率非常重要,有助于理解光合产物积累与环境因子的关系<sup>[2]</sup>。叶绿素作为光合色素的主要成分,叶绿素 a 是光反应的中心色素分子,而叶绿素 b 是捕光色素分子,叶绿素含量的多少与组成都影响着植物的光合能力<sup>[3]</sup>。此外,叶绿素荧光与光合作用中各个反应过程紧密相关,叶绿素荧光的变化可以直接反映植物光合系统对光能的吸收和利用情况,常用于检测光合机构对环境变化的响应<sup>[4-6]</sup>。因此,光合作用结合叶绿素荧光特性可以更系统地反映出环境变化对植物叶片光合的影响机理<sup>[7]</sup>。研究植物光合生理特征是阐明不同环境下植物生长变化的重要途径。

光合作用受自身因素和外界环境因素的共同控制,其中,氮磷养分是影响植物光合作用的主要环境因素之一。叶片氮和叶片磷都是植物光合作用过程中必需的营养物质<sup>[8-9]</sup>。植物体的大部分氮直接作用于光合作用中的能量捕获,因此,叶片氮含量与其光合速率之间有很强的正相关性<sup>[10]</sup>。但叶片氮含量和光合速率之间的相关性有一定的阈值范围,超过阈值后,氮添加会抑制光合速率<sup>[11]</sup>。因此,植物净光合速率呈现出随氮处理水平增加而先增加后减小的特点<sup>[1,12-13]</sup>。磷是植物各种功能所必需的营养物质,是核酸、磷酸盐、ATP 和磷脂的主要成分,它们在光合作用中均起着重要作用<sup>[14]</sup>。因此,氮和磷的缺乏都会降低光合速率<sup>[15]</sup>。由于植物氮、磷养分特征与土壤养分具有很强的相关性,受土壤肥力的影响很大<sup>[16]</sup>,因此,不同土壤上氮、磷含量的不同必然影响植物氮磷养分,从而影响到植物的光合生理特征。研究同种植物在不同土壤上光合生理特征的差异可理解植物对不同土壤环境的适应性。

干热河谷属于西南干旱河谷的重要组成部分之一,具有干旱缺水、土壤贫瘠、植被覆盖低、水土流失严重等特点<sup>[17]</sup>,整个生态系统十分脆弱,历来被列为“长江中上游水土保持工程”、“长江中上游防护林体系建设工程”、“长江中上游生态恢复工程”、“天然林保护工程”、“退耕还林工程”等重点治理区。植被恢复是干热河谷区生态恢复的有效途径,但土壤水分与养分是限制该区植被恢复的两大重要因子。研究表明,土壤水分限制了干热河谷地区的林木生长,同时这类地区的土壤(燥红土)普遍存在缺氮少磷的特点<sup>[18]</sup>。近年来,针对干热河谷区植物的光合生理特性有较多报道,但主要都从干旱条件下研究植物光合生理的响应<sup>[19-21]</sup>,而关于氮磷养分对于干热河谷植物光合生理的影响还鲜有报道。有研究指出,在一定的氮、磷条件下,干旱地区的植物往往表现出更高的光合速率<sup>[9]</sup>。因此,研究干热河谷区植物光合生理特征对氮磷添加的响应将有助于理解植物对该区贫瘠环境的适应性,对植被恢复过程中养分管理与调控也具有重要意义。

车桑子(*Dodonaea viscosa*)是我国干热河谷区的优势物种<sup>[22]</sup>,具有耐干旱、耐贫瘠、适应性强等特性,是干热河谷地区植被恢复的主要土著植物之一,具有重要的环境价值。通过我们前期的实验分析已经得出:元谋干热河谷低海拔区燥红土上的车桑子主要受到氮限制,加氮促进了车桑子生长、生物量积累和叶片氮的吸收;高海拔区黄棕壤上的车桑子主要受到磷限制和氮饱和胁迫,加磷促进了车桑子生长、生物量积累和叶片磷的吸收,而加氮抑制了车桑子生长和生物量积累;中海拔紫色土上氮磷胁迫类型不明显,趋于氮磷的共同限制<sup>[23]</sup>。然而,关于氮磷添加对车桑子光合生理特征的影响还不清楚。光合生理对氮磷添加具有怎样的响应?光合生理的这种响应特征是否与车桑子生长特性响应相一致并不清楚。因此,本文通过分析不同土壤上氮磷添加对车桑子光合生理特性的影响,主要有两个研究目的:(1)分析不同土壤上氮磷添加对车桑子光合生理特征的影响;(2)探讨光合响应特征与生物量养分限制的关系。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验设计

由于干热河谷农业开发活动强烈,只有坡度较大的山坡尚未开发,在野外坡地上养分添加后会有大量流失,难以控制。其次,野外土壤养分空间异质性极大,会弱化养分添加效果;最后,本实验是对比不同海拔的土壤养分平衡,不同海拔气候差异极大,野外条件下,气候对植物生长、土壤酶活性等造成的影响可能会超过土壤因素,使得结果失去可比性。因此,本研究通过盆栽方式,在相同的气候条件下进行实验。

沿不同的海拔梯度从云南省元谋县采集当地典型土壤进行氮磷养分添加处理。从低海拔到高海拔的土壤类型分别为燥红土、紫色土和黄棕壤。低海拔区是典型的干热河谷生态脆弱带,该区气候具有干燥、炎热、少雨、光照充足、四季不分明而干湿季明显、全年基本无冬等特点。采样时,利用 GPS 记录采样点的地理位置和海拔,记录土壤类型、植被概况等信息(表 1)。值得说明的是,燥红土和紫色土区都有车桑子种群,而山顶黄棕壤区没有车桑子。但随着全球气候变暖,植物有往更高处迁移的趋势<sup>[24]</sup>。因此,研究黄棕壤上车桑子的光合生理特征可探讨气候变化条件下车桑子对潜在土壤环境的适应性。三个采样点的基本气候特征主要来源于元谋县志<sup>[25]</sup>,其气候呈垂直分异特点。土壤采样时在相应土壤类型的典型区域采集 0—10 cm 内的自然土壤,同时每种土壤类型采集 3 个土样(包括环刀土样),用于基本理化性质和土壤容重等的测定(表 2)。其中,有效氮采用碱解扩散法测定,有效磷采用碳酸氢钠提取—钼锑抗比色法(olsen 法)进行测定。

表 1 三种土壤采样地位置、气候特征及植被信息

Table 1 Geographical location, climate characteristics and the vegetation of the three soil sampling sites

土壤类型 Soil type	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation/m	年均温度 Temperature/°C	年均降雨量 Precipitation/mm	气候带 Climate zone	主要植被 Vegetation
燥红土 Dry red soil	101°52'50"E	25°41'27"N	1151	21.9	621	南亚热带气候	车桑子、扭黄茅灌草群落
紫色土 Purple soil	101°56'49"E	25°44'01"N	1924	14.6—15.9	829	北亚热带气候	栎树、车桑子、桉木、云南松、杜鹃花等乔灌木
黄棕壤 Yellow brown soil	101°58'46"E	25°44'25"N	2738	11.1—14.2	883	温暖-中温带气候	杜鹃、松树、栎树等乔木

表 2 三种土壤类型的基本理化性质

Table 2 Physical and chemical properties of the three kinds of soil

土壤类型 Soil type	pH 值 pH value	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	全钾 Total K/ (g/kg)	有效氮 Available N/ (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)	容重 Density/ (g/cm <sup>3</sup> )
燥红土 Dry red soil	6.50±0.04	8.95±0.43	0.13±0.051	0.35±0.027	35.19±0.36	74.37±4.60	6.44±0.32	169.79±1.59	1.51±0.03
紫色土 Purple soil	5.97±0.04	20.63±0.26	0.35±0.024	0.37±0.034	31.83±0.41	114.35±5.15	6.75±0.15	123.12±2.38	1.53±0.03
黄棕壤 Yellow brown soil	5.45±0.07	54.25±3.02	0.60±0.023	0.43±0.032	33.82±0.52	228.69±9.86	7.51±0.47	159.57±2.86	1.04±0.01

表中数值为平均值±标准误, n=3

不同的养分处理包括对照(CK)、加氮(+N)、加磷(+P)、加氮加磷(+NP)四种。为便于根系对营养的吸收,氮磷养分的处理以营养液的形式添加,参照霍格兰营养液<sup>[26]</sup>。加氮为添加  $\text{KNO}_3$  和  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ,加磷为添加  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  或  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ,所有处理添加等量的  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ,保证所有处理其他养分因子(K, Ca, Mg)相等并不受胁迫。具体配方如下表3。每次浇营养液时,取各盐类配制出相应的四种营养液,各营养液配制好后用  $\text{H}_2\text{SO}_4$  或  $\text{NaOH}$  调整 pH 为 6。整个实验包括 3 种土壤类型和 4 种氮磷处理,共 12 个处理,每个处理 6 个重复。

表 3 不同处理霍格兰营养液配方/(mL/L)

Table 3 Hoagland nutrient solution formula in different treatments

盐类 Salts	养分处理 Nutrient treatments			
	+NP	+P	+N	CK
1mol/L $\text{KNO}_3$	5	—	6	—
1mol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	5	—	4	—
1mol/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	2	2	2	2
1mol/L $\text{KH}_2\text{PO}_4$	1	—	—	—
0.5mol/L $\text{K}_2\text{SO}_4$	—	6	—	6
0.05mol/L $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	—	10	—	—
0.01mol/L $\text{CaSO}_4$	—	450	100	500

—表示未添加

试验于中国科学院成都山地灾害与环境研究所元谋野外观测站的温室大棚内进行。将采集的土壤运回实验大棚,风干、挑拣、碾碎、混匀、装盆,一次性浇透水后,在适宜时候播撒经过休眠破除的车桑子种子(98%硫酸, 10 min)<sup>[27-28]</sup>。播种后,根据情况实时浇水(每次浇水量使土壤含水量不超过田间持水量为止,每个盆钵浇水量一致),以保障正常出苗和生长。出苗后,定植植物株数(2株/钵)。待植物长势稳定后,开始进行营养液添加处理,期间定期浇水,保证植株不受干旱影响,并定期移动盆钵位置,避免光照等的差异。为了避免高浓度养分离子对幼苗生长的不良影响,营养液浓度随着植物生长逐渐增加,即 1/5 霍格兰营养液—1/2 霍格兰营养液—全量营养液逐级添加。营养液每周浇两次,傍晚时分浇,每次浇液量为 200 ml/盆。营养液添加共持续两个月,加氮处理的盆钵共添加 210 mg N/盆,加磷处理的盆钵共添加 31 mg P/盆。根据盆钵规格(上口径×下口径×高 26×16×24 cm),每盆加氮量大约为 5 g/m<sup>2</sup>,相当于 50 kg 氮素每公顷,为区域大气沉降背景值的 2.5 倍左右<sup>[29]</sup>。两个月后测定车桑子的光合特性和叶绿素荧光特性,并采集叶片测定其叶绿素含量。

## 1.2 指标测定与方法

(1) 光响应曲线测定:实验末期选择晴天于上午 9:00—11:00,使用 Li-6400xt 便携式光合测定仪(LI-COR 公司,美国)测定不同处理下车桑子光合作用的光响应过程。每个处理选取充分展开的 3 片成熟叶片,利用红蓝光源(LED)控制光合有效辐射强度(PAR,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),设置光照强度为 0, 10, 25, 50, 100, 250, 500, 1000, 1500, 1800, 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。测定前将叶片经过 10—15 min 光诱导,测定时仪器自动记录净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )等光合生理参数。

(2) 叶绿素荧光测定:使用德国产叶绿素荧光仪 Handy PEA 1024 测定车桑子的叶绿素荧光特征。测定前把植株叶片夹入暗适应夹中适应 30 min,测定的叶绿素荧光参数包括:最小荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、PS II 的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和 PS II 的潜在活性( $F_v/F_0$ )等。每个处理随机选择 3 株,测定枝条中部的成熟叶片。

(3) 叶绿素含量测定:每盆称取 0.1 g 叶片干样,加少量石英砂和碳酸钙粉及 95%乙醇研磨样品,静置 3—5 min,将提取液过滤至 25 ml 棕色容量瓶中。用少量乙醇冲洗研钵、研棒及残渣数次,最后用乙醇定容至 25 ml,摇匀。取叶绿体色素提取液在波长 665、649 nm 下测定吸光度,以 95%乙醇为空白对照。根据公式:



$C_a = 13.7 A_{665} - 5.76 A_{649}$ ,  $C_b = 25.8 A_{649} - 7.6 A_{665}$ ,  $C_{a+b} = 20.04 A_{649} + 6.10 A_{665}$  计算叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素的浓度 (mg/L), 最后再根据公式: 叶绿素的含量 = [叶绿素的浓度 × 提取液体积 × 稀释倍数] / 样品重量, 进一步求出植物组织中叶绿素的含量 (mg/g)。

### 1.3 数据分析

利用叶子飘的光合计算软件(4.1.1)<sup>[30]</sup>, 通过直角双曲线模型、非直角双曲线模型和双曲线修正模型对不同处理下的车桑子净光合速率进行模型拟合, 获得其最大净光合速率 ( $P_{max}$ )、初始量子效率 ( $\alpha$ )、光饱和点 ( $I_{sat}$ )、光补偿点 ( $I_c$ ) 和暗呼吸速率 ( $R_d$ ) 等光合参数。直角双曲线模型、非直角双曲线模型和双曲线修正模型的数学公式分别如下。

直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{nmax}}{\alpha I + P_{nmax}} - R_d \quad (1)$$

非直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha I + P_{nmax})^2 - 4\theta\alpha I P_{nmax}}}{2\theta} - R_d \quad (2)$$

双曲线修正模型:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d \quad (3)$$

其中,  $P_n$  为净光合速率,  $I$  为光强,  $\alpha$  为初始量子效率, 即植物光合作用对光响应曲线在  $I = 0$  时的斜率,  $P_{nmax}$  为最大净光合速率,  $R_d$  为暗呼吸速率,  $\theta$  为反映光响应曲线弯曲程度的曲角参数, 取值  $0 < \theta < 1$ ,  $\beta$  为光抑制项,  $\gamma$  为光饱和项。拟合后, 用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 分别对不同土壤类型上拟合出的各指标进行差异显著性检验, 并用最小显著差法 (LSD) 比较各养分处理的差异显著性。

此外, 将叶绿素含量和叶绿素荧光参数的数据进行对数转化处理, 用响应指数来指示各指标对氮磷添加的响应, 即:

$$\text{响应指数 (Response ratio)} = \ln [\text{FER}/\text{CK}],$$

其中, FER 为养分添加处理中 (+N, +P, +NP) 各指标的测量值, CK 为对照处理各指标的测量值。响应指数可消除不同土壤类型的影响。以响应指数为零为基准, 大于零的响应指数表示与对照相比, 施肥具有正效应, 响应指数小于零表明养分添加具有负效应<sup>[31-33]</sup>。用单因素方差分析法 (One-way ANOVA) 分别检验三种土壤类型上响应指数的差异显著性; 用 Student's T 检验各个处理的响应指数与 0 的差异显著性。所有数据处理在 SPSS 19.0 下进行。

## 2 研究结果

### 2.1 车桑子光响应曲线特征对氮磷添加的响应

#### 2.1.1 燥红土上车桑子光响应曲线特征对氮磷添加的响应

燥红土上, 随着光合强度的增加, 氮添加处理 (+N 和 +NP) 提高了车桑子的净光合速率, 而 +P 处理反而降低了车桑子净光合速率 (图 1a)。当 PAR 小于  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时, 各养分处理的净光合速率无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 而当 PAR 在 500—1500 强度时, 养分处理的光合速率达到边缘显著差异 ( $P < 0.10$ ), 当 PAR  $> 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时, +N 和 +NP 处理的净光合速率显著高于 +P 和 CK 处理 ( $P < 0.05$ )。同时, +N 处理增加了车桑子的气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度, 而 +P 处理降低了车桑子气孔导度 (图 1b-c); +NP 处理降低了车桑子的蒸腾速率 (图 1d)。

三种模型拟合均显示 +N 和 +NP 处理的最大净光合速率显著高于 +P 和 CK 处理 ( $P < 0.05$ ), 这与实测值是相一致的; +N 和 +NP 处理的最大净光合速率分别为 19.63 和 19.05, 显著高于 +P 和 CK 处理 ( $P < 0.05$ )。

但是,直角双曲线和非直角双曲线拟合的最大净光合速率都明显高于实测值,而饱和光强却明显低于实测值。从最大净光合速率和饱和光强来看,以直角双曲线修正模型的拟合值与实测值更为接近。虽然养分处理对初始量子效率、饱和光强、补偿光强和暗呼吸速率的影响没有达到显著性( $P > 0.05$ ),但各模型拟合和实测值均显示+N和+NP处理在一定程度上提高了车桑子的初始量子效率,养分添加尤其是+P处理提高了车桑子暗呼吸速率(表4)。

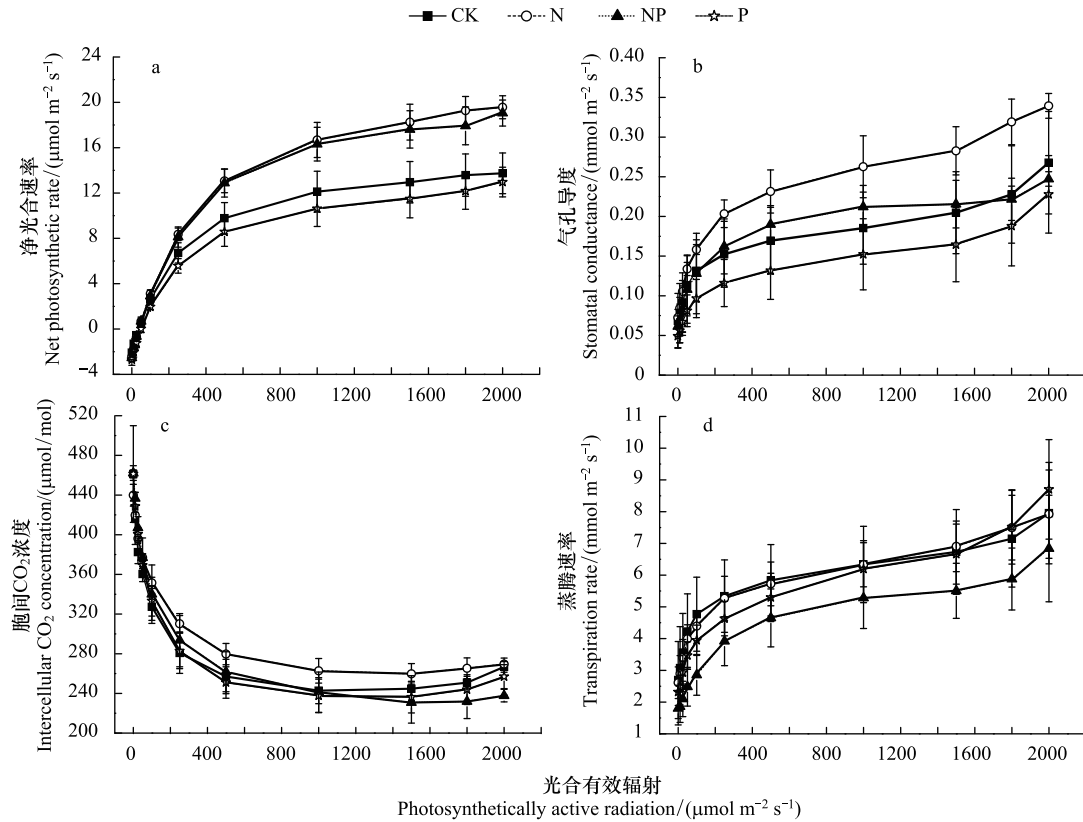


图1 燥红土上不同养分处理下车桑子光合生理指标的光响应曲线

Fig.1 Light responsive curve of *Dodonaea viscosa* in different nutrient treatments in dry red soil

数据为平均值±标准误,  $n=3$

表4 燥红土各养分处理下三种光响应曲线模型拟合值与实测值

Table 4 Simulations and observations for light response parameters in the nutrient treatments on dry red soil

模型 Model	处理 Treatment	初始量子效率 Initial quantum efficiency/ (mol/mol)	最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	饱和光强 Light saturation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	补偿光强 Light compensation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	暗呼吸速率 Dark respiration rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )
直角双曲线 Rectangular hyperbola	CK	0.068±0.006a	18.00±2.13b	438.93±29.03a	36.46±6.11a	2.12±0.21a
	N	0.075±0.004a	25.83±1.65a	512.51±24.44a	37.47±4.54a	2.53±0.24a
	NP	0.076±0.006a	24.73±1.46a	516.14±26.25a	38.20±5.91a	2.55±0.23a
	P	0.064±0.014a	17.42±2.44b	438.66±37.89a	50.09±7.00a	2.64±0.60a
非直角双曲线 Non-rectangular hyperbola	CK	0.057±0.001a	17.23±1.87b	419.85±26.62a	38.21±5.86a	1.97±0.22a
	N	0.066±0.003a	24.74±0.93a	490.24±12.58a	38.63±4.44a	2.37±0.30a
	NP	0.069±0.002a	24.00±0.73a	501.80±32.48a	38.73±5.42a	2.42±0.33a
	P	0.054±0.009a	16.84±2.29b	424.53±41.58a	52.55±6.70a	2.51±0.56a
修正模型 Rectangular hyperbola modified	CK	0.063±0.003a	14.26±1.62b	2438.54	37.26±6.02a	2.04±0.20a
	N	0.071±0.002a	21.04±0.27a	2159.50	37.85±4.34a	2.44±0.29a
	NP	0.070±0.004a	19.55±1.21a	2293.97	38.91±5.86a	2.43±0.29a

续表

模型 Model	处理 Treatment	初始量子效率 Initial quantum efficiency/ (mol/mol)	最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	饱和光强 Light saturation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	补偿光强 Light compensation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	暗呼吸速率 Dark respiration rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )
实测值 Measured value	P	0.061±0.012a	13.42±1.48b	2510.62	46.76±7.01a	2.59±0.58a
	CK	0.046±0.002a	13.76±1.79b	1933a	40.99±6.51a	2.08±0.24a
	N	0.055±0.001a	19.63±1.07a	1933a	40.16±5.83a	2.45±0.24a
	NP	0.053±0.004a	19.05±1.15a	2000a	42.38±6.52a	2.54±0.31a
	P	0.046±0.005a	12.97±1.31b	2000 a	53.56±5.91a	2.69±0.51a

表中数值为平均值±标准误,  $n=3$ ; 不同小写字母表示不同养分处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 2.1.2 紫色土上车桑子光响应曲线特征对氮磷添加的响应

紫色土上,随着光合强度的增加,各养分添加处理均提高了车桑子的净光合速率;在高光强下(1600—2000),+NP 处理的光合速率不但没有下降,反而呈较大幅度增加。在 PAR 为 2000 时,+NP 处理的净光合速率显著大于 CK 处理 ( $P < 0.05$ )。同样地,在高光强下,+NP 处理的气孔导度增加。同时,加氮处理(+N 和 +NP)提高了车桑子的蒸腾速率(图 2)。

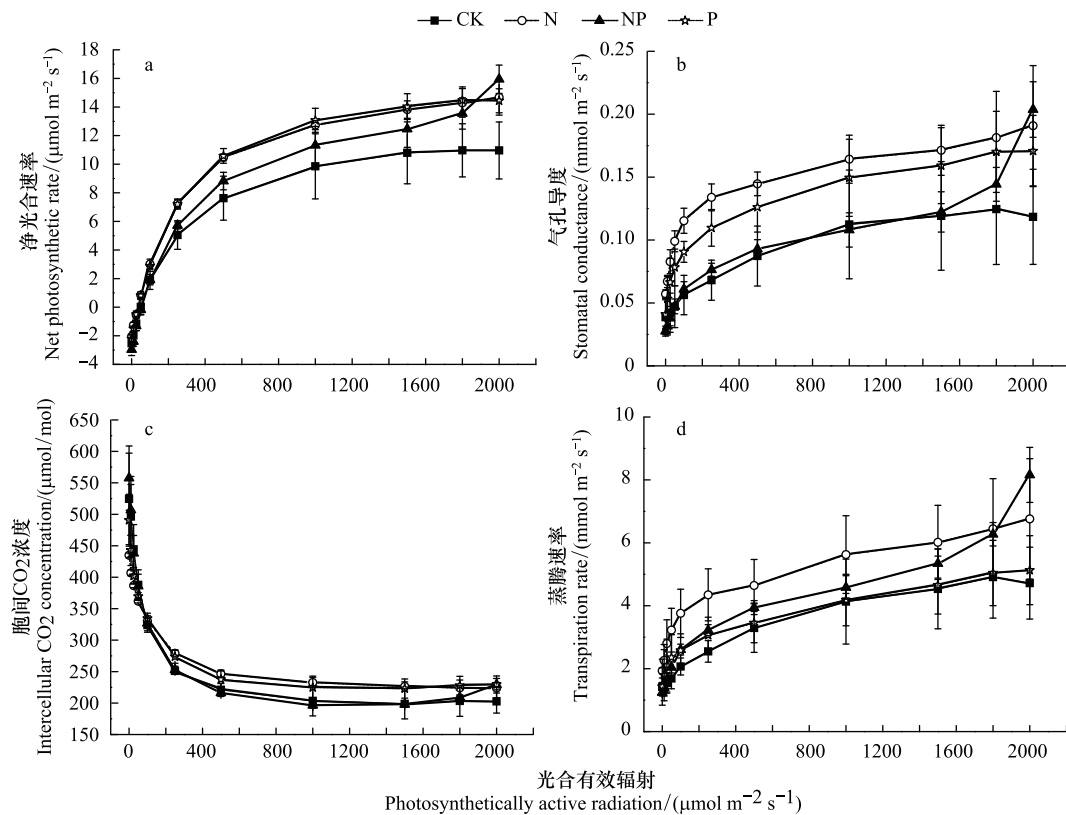


图 2 紫色土上不同养分处理下车桑子光合生理指标的光响应曲线

Fig.2 Light responsive curve of *Dodonaea viscosa* in different nutrient treatments in purple soil

虽然三种模型拟合均显示,各养分处理的最大净光合速率没有显著性差异,但养分添加尤其是+NP 处理的最大净光合速率高于 CK 处理,这与实测值是相一致的;+NP 处理的最大净光合速率为 15.94,比 CK 处理显著提高了 44.12% ( $P < 0.05$ )。并且,养分添加显著提高了车桑子的饱和光强 ( $P < 0.05$ )。同样地,从最大净光合速率和饱和光强来看,以直角双曲线修正模型的拟合值与实测值最为接近(表 5)。

### 2.1.3 黄棕壤上车桑子光响应曲线特征对氮磷添加的响应

黄棕壤上,随着光合强度的增加,加磷处理(+P 和 +NP)提高了车桑子的净光合速率,而+N 处理反而降

低了车桑子净光合速率。在 PAR 为 1500—2000 的区间段, +P 处理与+N 处理的净光合速率达到边缘显著性差异( $P < 0.10$ )。并且, +P 处理增加了叶片气孔导度和蒸腾速率, 而+N 处理下, 各个光照强度下, 其气孔导度和蒸腾速率始终维持较低水平(图 3)。

表 5 紫色土各养分处理下光响应曲线模型拟合值与实测值

Table 5 Simulations and observations for light response parameters in the nutrient treatments on purple soil

模型 Model	处理 Treatment	初始量子效率 Initial quantum efficiency/ (mol/mol)	最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	饱和光强 Light saturation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	补偿光强 Light compensation point / ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	暗呼吸速率 Dark respiration rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )
直角双曲线 Rectangular hyperbola	CK	0.064±0.005ab	15.53±2.67a	412.69±54.94a	53.04±15.89a	2.57±0.49a
	N	0.074±0.009ab	19.02±1.63a	428.70±50.30a	33.18±5.53a	2.10±0.08a
	NP	0.055±0.004b	20.04±1.82a	469.87±34.58a	56.47±7.50a	2.73±0.46a
	P	0.075±0.003a	19.07±1.33a	424.71±25.12a	34.05±2.32a	2.27±0.23a
非直角双曲线 Non-rectangular hyperbola	CK	0.051±0.005a	14.61±2.18a	387.86±43.82a	56.02±15.20a	2.39±0.57a
	N	0.062±0.003a	18.39±1.93a	413.35±57.96a	34.73±4.77a	1.95±0.15a
	NP	0.055±0.004a	20.04±1.82a	468.57±35.62a	55.59±8.30a	2.67±0.50a
	P	0.065±0.005a	18.38±1.18a	407.77±19.03a	35.65±2.46a	2.13±0.24a
修正模型 Rectangular hyperbola modified	CK	0.056±0.005a	11.30±1.72a	1687.36	55.02±15.62a	2.44±0.53a
	N	0.068±0.006a	15.67±2.15a	2083.72	33.84±5.20a	2.02±0.11a
	NP	0.055±0.004a	16.71±1.84a	—	55.29±8.65a	2.73±0.46a
	P	0.070±0.004a	14.71±0.76a	2071.05	34.82±2.46a	2.19±0.23a
实测值 Measured value	CK	0.044±0.001b	11.06±1.93b	1600b	54.21±13.34a	2.53±0.62a
	N	0.050±0.002a	14.71±1.22ab	2000a	37.30±4.99a	2.05±0.14a
	NP	0.048±0.001ab	15.94±0.99a	2000a	57.29±7.47a	2.96±0.42a
	P	0.050±0.002a	14.53±0.93ab	1933a	38.82±2.76a	2.21±0.26a

表 6 黄棕壤各养分处理下光响应曲线模型拟合值与实测值

Table 6 Simulations and observations for light response parameters in the nutrient treatments on yellow brown soil

模型 Model	处理 Treatment	初始量子效率 Initial quantum efficiency/ (mol/mol)	最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	饱和光强 Light saturation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	补偿光强 Light compensation point/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	暗呼吸速率 Dark respiration rate/ ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )
直角双曲线 Rectangular hyperbola	CK	0.069±0.013a	18.45±2.37ab	435.89±36.23ab	51.27±10.46a	2.76±0.03a
	N	0.088±0.008a	15.93±2.97b	374.40±36.66b	38.88±5.50a	2.71±0.40a
	NP	0.076±0.006a	20.55±1.21ab	464.23±28.02ab	39.58±5.68a	2.58±0.25a
	P	0.072±0.007a	23.14±1.71a	488.24±14.52a	46.42±5.77a	2.95±0.47a
非直角双曲线 Non-rectangular hyperbola	CK	0.057±0.003a	17.87±2.38ab	422.51±44.93ab	53.14±8.86a	2.60±0.18a
	N	0.073±0.008a	15.16±2.98b	353.13±39.12b	40.18±5.64a	2.44±0.29a
	NP	0.058±0.004a	19.33±1.45ab	434.51±36.49ab	43.09±6.00a	2.31±0.29a
	P	0.064±0.004a	22.42±1.45a	472.82±6.50a	48.63±6.94a	2.83±0.41a
修正模型 Rectangular hyperbola modified	CK	0.062±0.007a	14.34±1.80a	1439.21	52.21±9.64a	2.66±0.12a
	N	0.080±0.007a	11.91±2.79a	3179.55	38.94±5.16a	2.51±0.31a
	NP	0.065±0.002a	16.16±1.35a	1556.86	41.63±5.96a	2.40±0.26a
	P	0.068±0.006a	17.93±1.05a	2462.85	47.88±6.75a	2.86±0.43a
实测值 Measured value	CK	0.049±0.004a	13.80±2.10a	1833a	53.74±7.77a	2.80±0.26a
	N	0.049±0.003a	11.64±2.67a	2000a	45.29±6.88a	2.52±0.26a
	NP	0.050±0.001a	15.35±0.53a	1767a	44.90±5.76a	2.47±0.33a
	P	0.053±0.003a	17.06±1.16a	2000a	50.94±6.44a	3.03±0.40a



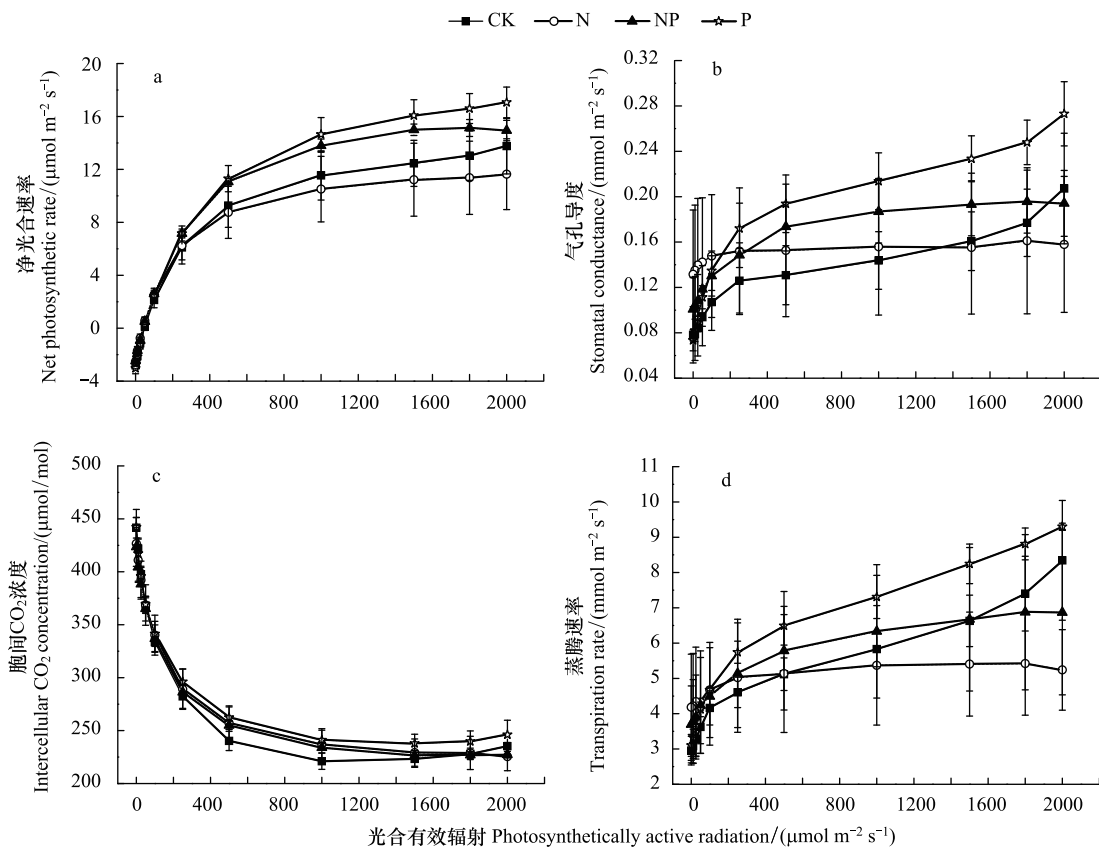


图3 黄棕壤上不同养分处理下车桑子光合生理指标的光响应曲线

Fig.3 Light responsive curve of *Dodonaea viscosa* in different nutrient treatments in yellow brown soil

直角双曲线和非直角双曲线拟合均显示+P处理的最大净光合速率显著高于+N处理,同时,+P处理的饱和光强显著提高( $P < 0.05$ )。双曲线修正模型和实测值中,+N处理的最大净光合速率与+P处理的最大净光合速率均达到边缘显著性差异水平( $P < 0.1$ );+P和+N处理的最大净光合速率分别为17.06和11.64,+P处理的最大净光合速率比+N处理提高了46.62%(表6)。

## 2.2 车桑子叶绿素含量对氮磷添加的响应

燥红土上,氮添加处理(+N和+NP)显著增加了叶绿素总含量,并显著降低了叶绿素a/b的值。同样地,紫色土上+NP显著提高了叶绿素含量,并降低了叶绿素a/b。但黄棕壤上氮磷养分添加对叶绿素含量无显著影响(图4)。

叶绿素总含量和叶片氮浓度的响应指数显著正相关( $r = 0.64$ ,  $P < 0.001$ )。当把三种土壤分开进行线性回归分析时,燥红土上的叶绿素含量和叶片氮浓度呈极显著正相关关系( $R^2 = 0.88$ ,  $P < 0.001$ ),紫色土上的叶绿素含量和叶片氮浓度也显著正相关( $R^2 = 0.60$ ,  $P < 0.001$ ),而黄棕壤上叶绿素含量与叶片氮浓度无显著相关性( $P > 0.05$ )(图5)。

## 2.3 车桑子叶绿素荧光特性对氮磷添加的响应

燥红土上,加氮处理(+N和+NP)显著降低了叶片 $F_0$ 值,但显著增加了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ ;同时,燥红土上+P显著降低了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ ( $P < 0.05$ ),其 $F_v/F_m$ 降低到 $0.79 \pm 0.007$ 。同时,燥红土上+P处理的 $F_0$ 比CK处理提高了5.76%,而 $F_v$ 比CK处理降低了8.16%。

紫色土上,氮磷养分添加处理对车桑子叶绿素荧光特性均未造成显著性影响( $P > 0.05$ )。黄棕壤上,加氮处理(+N和+NP)显著降低了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ ( $P < 0.05$ )(图6);+N和+NP处理的 $F_v/F_m$ 分别降低到 $0.78 \pm 0.009$ 和 $0.79 \pm 0.012$ 。+N和+NP处理的 $F_0$ 分别比CK处理提高了14.39%和7.09%,而 $F_v$ 分别比CK处理

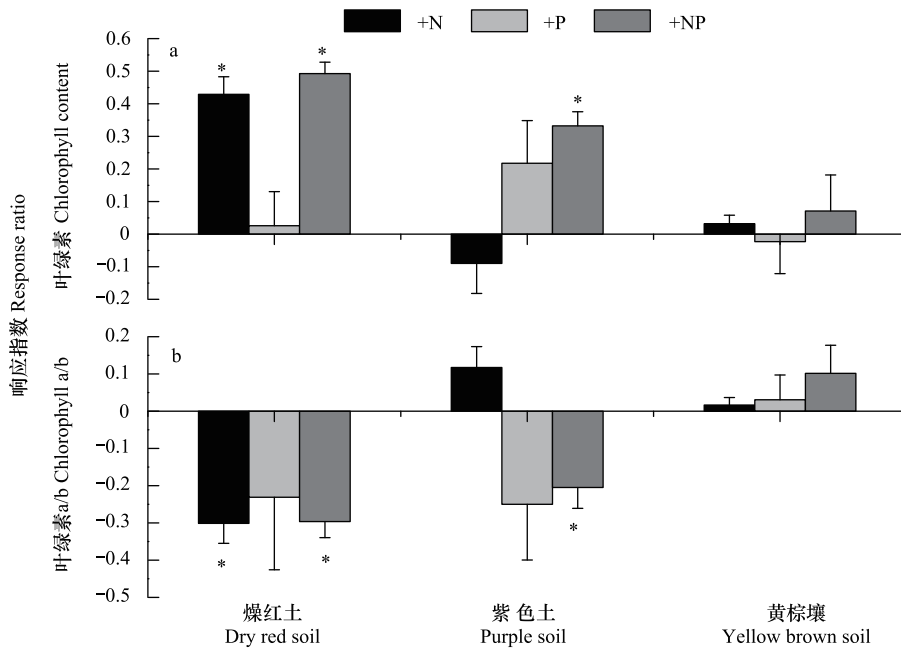


图4 氮磷添加对车桑子叶片叶绿素含量(a)和叶绿素 a/b (b)的影响

Fig.4 The N and P additions effect on chlorophyll content (a) and chlorophyll a/b (b) of *Dodonaea viscosa* is shown as the natural log of the ratio of nutrient addition; control under different treatments

图中数值为平均值±标准误, n=5。\*表示在  $P < 0.05$  水平上与 0 差异显著

降低了 18.81% 和 19.28%。

## 2.4 土壤类型对车桑子光合生理参数的影响

土壤类型对车桑子最大净光合速率以及各叶绿素荧光参数没有显著影响 ( $P > 0.05$ ), 但不同土壤类型上, 叶绿素总含量和叶绿素 a/b 的值差异极显著 ( $P < 0.001$ )。黄棕壤上的叶绿素含量极显著高于紫色土和燥红土, 但叶绿素 a/b 值却极显著低于燥红土和紫色土, 表现为: 燥红土 > 紫色土 > 黄棕壤 (表 7)。

## 3 讨论

### 3.1 氮磷添加对车桑子光合特性的影响

本研究结果表明, 燥红土上氮添加处理 (+N 和 +NP) 以及紫色土上 +NP 均显著提高了车桑子的光合速率。氮是植物生理生长所必需的营养元素, 也是旱地土壤最为缺乏的营养元素, 氮限制是干旱生态系统中普遍存在的现象<sup>[34]</sup>。燥红土主要分布于干热河谷坝区, 气候干旱炎热, 容易受到氮的限制。而氮添加会增加叶片氮含量<sup>[35]</sup>, 叶片氮含量又和光合速率具有显著正相关关系<sup>[10]</sup>。因此, 加氮会促进植物光合速率的提高。我们的研究结果中, 燥红土上氮添加处理 (+N 和 +NP) 以及紫色土上 +NP 确实显著提高了车桑子叶片氮浓度<sup>[23]</sup>, 因此, 叶片氮浓度的提高显著促进了光合速率。叶片氮提高光合速率的原因是多方面的, 包括由叶片氮含量增加引起的 Rubisco、叶绿素和参与光合作用的酶与辅酶等含氮组分的增加都可能有利于光合作用的增强<sup>[36]</sup>。其中, 氮添加促进植物光合色素的合成是提高植物光合能力的主要原因之一<sup>[37]</sup>。研究表明, 相比可溶性蛋白的变化程度, 供氮水平差异导致的叶绿素含量变化对落叶松幼苗光合速率的变化起着更主要的作用<sup>[38]</sup>。孙金伟等 (2016)<sup>[11]</sup> 也表明, 氮添加引起的叶绿素含量增加是导致光合速率增加的主要原因。本研究

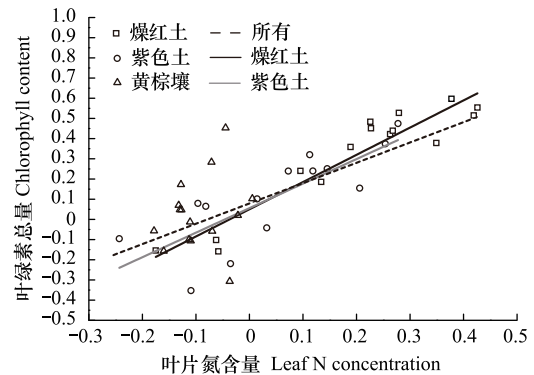


图5 叶绿素含量和叶片氮浓度响应指数间的相关性

Fig.5 Correlations between response ratios of chlorophyll content and leaf N concentration of *Dodonaea viscosa*

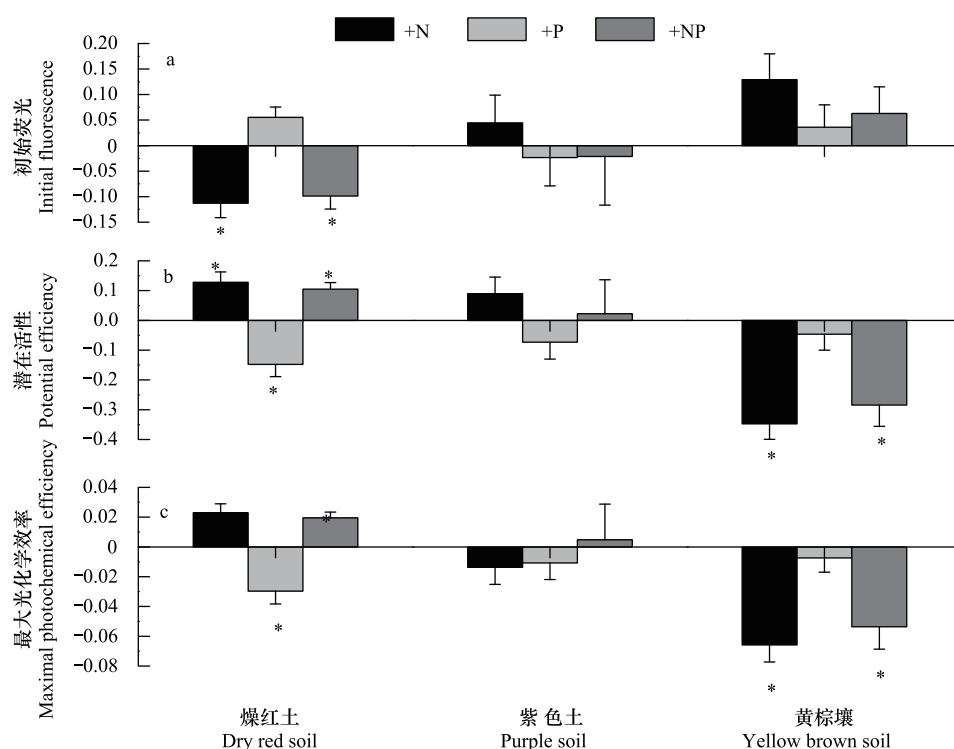


图 6 氮磷添加对车桑子叶绿素荧光参数的影响

Fig.6 The N and P additions effect on chlorophyll fluorescence parameter of *Dodonaea viscosa* is shown as the natural log of the ratio of nutrient addition; control under different treatments

中,燥红土和紫色土上车桑子叶片氮浓度的响应和叶绿素含量显著正相关,表明叶绿素含量的提高是促进光合速率的主要原因。

表 7 三种土壤类型上车桑子的光合生理特征值

Table 7 Photosynthetic values of *Dodonaea viscosa* under the three soils

指标 Value	燥红土 Dry red soil	紫色土 Purple soil	黄棕壤 Yellow brown soil
最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate	16.35±1.08a	14.06±0.79a	14.46±0.98a
初始荧光 Initial fluorescence	736.95±14.55a	758.85±28.17a	716.85±17.44a
PS II 最大光化学效率 Maximal photochemical efficiency	4.39±0.13a	4.19±0.15a	4.36±0.18a
PS II 潜在活性 PS II potential efficiency	0.81±0.005a	0.80±0.006a	0.81±0.007a
叶绿素含量 Chlorophyll content	1.66±0.10b	2.25±0.13a	2.49±0.10a
叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	3.08±0.17a	2.48±0.13b	2.07±0.06c

表中数值为平均值±标准误;不同小写字母表示不同土壤类型间差异显著( $P < 0.05$ )

然而,黄棕壤上+N 处理没有增加叶绿素含量,同时+N 处理显著降低了车桑子光合速率。随着氮沉降的持续,越来越多的研究表明,过量的氮可引起植物体内的营养失衡或植物的自我遮蔽<sup>[11,36]</sup>,从而对植物的光合速率有抑制作用<sup>[1,12-13]</sup>。一般来说,氮磷供给比为 15 时是相对平衡的,在此比值时植物的光合速率和生物量更高<sup>[39]</sup>。本实验所用的黄棕壤的土壤有效氮与有效磷比值为 30:1,从该比值来看,黄棕壤有效磷含量相对更少,可能出现氮饱和的状态。因此,氮添加反而会降低植物光合速率。相反,黄棕壤上加磷处理(+P 和 +NP)显著促进了光合速率的提高。虽然 P 对光合的作用似乎不如氮重要<sup>[38,40]</sup>,但磷供应通过影响 Rubisco 活性和 1,5-二磷酸核酮糖再生速率等也会影响植物的光合能力<sup>[41]</sup>;光合速率和叶片磷含量也存在显著正相关关系<sup>[10]</sup>。本研究中,黄棕壤上加磷显著增加了叶片磷浓度<sup>[23]</sup>,因此磷添加通过提高叶片磷浓度增加了车桑

子光合速率,这也说明黄棕壤上+N对光合速率产生抑制主要是由植物体内的氮磷营养失衡造成的。同理,+P降低燥红土上光合速率的原因也可能是由于燥红土上+P加剧了氮限制,因此降低了光合速率。

氮磷养分不仅影响植物光合速率,也会影响植物叶绿素荧光特性。研究表明,叶绿素荧光特性主要受到氮的影响,而受磷的影响相对较小;缺氮通常会增加 $F_0$ ,降低 $F_v/F_0$ 和 $F_v/F_m$ <sup>[38]</sup>。其中, $F_v/F_m$ 是植物发生光抑制的重要指标, $F_v/F_m$ 的下降表明植物受到光抑制从而使光合机构活性降低<sup>[7]</sup>。 $F_v/F_m$ 的减少可能是一种可逆的减量调节,是一种光保护措施;也可能是PSII中心的破坏或不可逆失活,这主要区别于 $F_0$ 的增加或 $F_v$ 的降低。 $F_v/F_m$ 降低的同时伴随着 $F_0$ 的增加表明PSII反应中心的破坏,而 $F_v$ 的降低暗示着非光化学淬灭的增加,因为 $F_v$ 的降低可免受过剩光能的破坏,因此被认为是一种光保护措施<sup>[6]</sup>。本研究中,燥红土上加氮处理(+N和+NP)显著降低了叶片 $F_0$ ,同时显著增加了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ ,这说明燥红土上加氮可以提高PSII反应中心的最大光能转换效率,这和前人的研究是相一致的<sup>[42-43]</sup>。此外,燥红土上+P显著降低了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ ,这可能是由于+P引起了氮的缺乏,从而使光合机构活性降低,这和前面光合速率表现是一致的。由于 $F_v/F_m$ 的降低更大程度上取决于 $F_v$ 的降低,而不是 $F_0$ 的升高,这说明光合机构活性的降低是一种保护措施,可减少缺氮对光系统II造成的破坏和损伤。然而,黄棕壤上加氮也降低了 $F_v/F_0$ 与 $F_v/F_m$ 。研究表明,当硝酸铵浓度为1—8mmol/l时,总体上 $F_v/F_m$ 随硝酸铵浓度增加而逐渐增加,而在16mmol/l时反而下降<sup>[40]</sup>。这说明氮过量也会降低光合机构活性,这和光合速率一致。同样的,黄棕壤上氮添加处理 $F_v/F_m$ 的降低主要归于 $F_v$ 的降低,以减少对光系统II的破坏和损伤。因此,该结果表明,车桑子叶绿素荧光特征的响应可以使叶片光合机构免受破坏和损伤,增加植物对氮磷养分限制的适应性。

我们的研究表明,氮和磷都是光合过程中必须的重要元素,只是在不同土壤上表现不同。在低海拔燥红土上,氮添加处理(+N和+NP)提高了车桑子光合速率;高海拔黄棕壤上磷添加处理(+P和+NP)提高了车桑子光合速率,而+N处理反而降低了车桑子光合速率;中海拔紫色土上+NP促进了车桑子光合速率的提高。通常情况下,光合速率和叶片氮正相关,但随着磷限制增强,这种相关性会减弱或消失。当叶片磷含量很低时,光合速率和叶片氮的相关性不显著<sup>[14]</sup>。这是符合李比希最小因子限制定律的<sup>[44]</sup>,正如在黄棕壤上加氮反而降低了光合速率。

### 3.2 光合特性的响应与生物量养分限制的关系

植物生物量是反映植物生长和生产力的一个重要内容,而光合作用是植物干物质积累和产量形成的基础。因此,植物光合特性的变化与植物生物量密切相关<sup>[1]</sup>。前期研究结果显示<sup>[23]</sup>,在高海拔黄棕壤上加磷促进了车桑子生长、生物量积累和叶片磷的吸收,同时,黄棕壤上加氮抑制了车桑子生长和生物量积累,因此,车桑子在黄棕壤上主要受到磷的限制和氮添加胁迫。同理,车桑子在低海拔燥红土上主要是氮限制,而在中海拔紫色土上受到的养分限制类型并不明显,可能趋于氮磷的共同限制。这和本文中光合特性的响应较为一致,这说明车桑子生长主要取决于光合作用的物质积累。根据养分限制的定义:当一种生命元素以生物有效形态添加时,如果造成了生化过程速率的增加,或者造成了生物量的增加,那么就存在着这种养分的限制<sup>[45]</sup>。目前多以生物量或生产力来判断养分的限制<sup>[31-32]</sup>。我们的研究表明,光合特性与生物量指示的养分限制趋于一致,其结果可作为分析植物生物量限制因素的重要依据。

此外,养分添加还改变了生物量在植物体内的分配。本实验中,燥红土上+P处理对根生物量有促进作用<sup>[23]</sup>。根系增加有利于植物养分的吸收,这是植物适应养分限制的主要机制之一<sup>[46]</sup>。这也进一步证实了我们前面的推测,即燥红土上+P加剧了氮的限制,因此,燥红土+P处理在一定程度上降低了净光合速率和光合机构活性。

同时,植物的生长变化与土壤养分的变化存在一定的相关性。燥红土和紫色土上,车桑子叶片氮浓度的响应和土壤有效氮的响应均显著正相关,而黄棕壤上的车桑子生长和土壤有效氮无显著相关性。并且,燥红土上,车桑子地上生物量的响应和土壤有效氮响应显著正相关,和土壤有效磷响应显著负相关<sup>[23]</sup>。这种相关性响应进一步说明燥红土和紫色土上的车桑子生长受到氮限制的影响。



### 3.3 土壤类型对车桑子生理生长的影响

黄棕壤上土壤氮磷含量都极显著高于燥红土和紫色土,但是,黄棕壤上的车桑子生长和生物量均较燥红土和紫色土差。通过不同土壤上车桑子光合特性的分析,我们认为黄棕壤上的氮饱和和通过影响车桑子光合生理特征是导致黄棕壤上车桑子生长差的一个原因。黄棕壤上的叶绿素含量极显著高于紫色土和燥红土,但叶绿素 a/b 值却极显著更低。叶绿素 a 主要是将汇聚的光能转变为化学能进行光化学反应,而叶绿素 b 则主要是收集光能;保持体内有相对较高的叶绿素 a 含量可以保证植物体对光能的充分利用,提高转化率<sup>[3]</sup>。同时,叶绿素 a/b 的值可以反映叶绿体中类囊体的垛叠程度,而光抑制程度与类囊体的垛叠程度呈反线性关系,即叶绿素 a/b 比值越高,类囊体的垛叠程度越高,叶片对光抑制抗性越强<sup>[47]</sup>。Kitajima 和 Hogan(2003)表明<sup>[48]</sup>,叶绿素 a/b 的调整是植物适应高光照条件和低氮条件的一个明显特征,氮限制会降低叶绿素总量,但增加叶绿素 a/b 值;相反,氮含量越高,叶绿素 a/b 值越小,尤其是在高光照条件下,这与我们的实验结果是相吻合的。黄棕壤上车桑子的叶绿素 a/b 值很小,表明叶片对光的利用很弱,对光抑制的抗性也很低,容易受到光抑制作用。黄棕壤上,加氮处理(+N 和+NP)确实显著降低了  $F_v/F_m$ ,表明受到了光抑制。因此,黄棕壤上较高的氮含量通过影响植物光合生理特征从而影响了车桑子的生物量积累,导致黄棕壤上车桑子生长更差。相反,燥红土上较高的叶绿素 a/b 值是车桑子对于干热河谷区低氮和高光强条件的一种适应。

## 4 结论

氮和磷都是调节车桑子光合作用的重要元素,其光合生理特性在不同海拔的土壤上对氮磷添加具有不同的响应。在低海拔燥红土上,氮添加处理(+N 和+NP)提高了车桑子净光合速率、叶绿素含量和 PSII 活性;高海拔黄棕壤上磷添加处理(+P 和+NP)提高了车桑子净光合速率,而+N 处理反而降低了车桑子光合速率和 PSII 活性;中海拔紫色土上+NP 促进了车桑子光合速率和叶绿素含量的提高。氮磷养分通过对车桑子光合生理的影响引起植物生长和生物量的变化,光合特性对养分添加的响应与生物量指示的养分限制类型有关,可作为分析植物生物量限制因素的重要依据。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 李明月, 王健, 王振兴, 吴晓燕, 黄儒珠, 朱锦懋. 模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性、生物量与 C、N、P 分配格局. 生态学报, 2013, 33(5): 1569-1577.
- [ 2 ] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [ 3 ] 衣艳君, 李芳柏, 刘家尧. 尖叶走灯藓 (*Plagiomnium cuspidatum*) 叶绿素荧光对复合重金属胁迫的响应. 生态学报, 2008, 28(11): 5437-5444.
- [ 4 ] Baker N R, Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies; an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(403): 1607-1621.
- [ 5 ] Sayed O H. Chlorophyll Fluorescence as a Tool in Cereal Crop Research. *Photosynthetica*, 2003, 41(3): 321-330.
- [ 6 ] Araus J L, Amaro T, Voltas J, Nakkoul H, Nachit M M. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 1998, 55(3): 209-223.
- [ 7 ] 李泽, 谭晓风, 卢锟, 张琳, 龙洪旭, 吕佳斌, 林青. 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. 生态学报, 2017, 37(5): 1515-1524.
- [ 8 ] Domingues T F, Ishida F Y, Feldpausch T R, Grace J, Meir P, Saiz G, Sene O, Schrodt F, Sonké B, Taedoung H, Veenendaal E M, Lewis S, Lloyd J. Biome-specific effects of nitrogen and phosphorus on the photosynthetic characteristics of trees at a forest-savanna boundary in Cameroon. *Oecologia*, 2015, 178(3): 659-672.
- [ 9 ] Domingues T F, Meir P, Feldpausch T R, Saiz G, Veenendaal EM, Schrodt F, Bird M, Djagbletey G, Hien F, Compaore H, Diallo A, Grace J, Lloyd J. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. *Plant, Cell and Environment*, 2010, 33(6): 959-980.
- [ 10 ] 刘福德, 王中生, 张明, 王文进, 安树青, 郑建伟, 杨文杰, 张世挺. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系. 生态学报, 2007, 27(11): 4651-4661.

- [11] 孙金伟, 吴家兵, 任亮, 张冠华, 任斐鹏, 姚付启. 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): 6777-6785.
- [12] 李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良. 模拟氮沉降对三种亚热带树苗生长和光合作用的影响. 生态学报, 2004, 24(5): 876-882.
- [13] 孙旭生, 林琪, 赵长星, 翟延举, 吴钢, Jaleel C A. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响. 生态学报, 2009, 29(3): 1428-1437.
- [14] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 2009, 160(2): 207-212.
- [15] Hossain M D, Musa M H, Talib J, Jol H. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium levels on kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) growth and photosynthesis under nutrient solution. *Journal of Agricultural Science*, 2010, 2(2): 49-57.
- [16] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. *Plant and Soil*, 2015, 392(1/2): 127-138.
- [17] 刘刚才, 邓伟, 王安邦, 沙毓沧, 纪中华, 熊东红, 方海东. 试论金沙江河谷建立沟蚀崩塌科学观测研究站的重要性及学科方向. 山地学报, 2010, 28(3): 333-340.
- [18] 张燕平, 赵粉侠, 刘秀贤, 郑益兴, 贺斌, 韦宇. 干热河谷印楝生长与立地条件关系. 林业科学研究, 2005, 18(1): 74-79.
- [19] 赵丽, 贺玉晓, 魏雅丽, 金杰, 刘刚才, 熊东红, 苏正安. 干热河谷区土壤水分胁迫下扭黄茅光合作用光响应过程及其模拟. 中国农学通报, 2016, 32(17): 115-121.
- [20] 贺玉晓, 赵丽, 魏雅丽, 彭辉, 史亮涛, 刘刚才, 熊东红. 水分胁迫下柱花草叶水势、光合及叶绿素荧光特性的变化特征. 农业环境科学学报, 2012, 31(10): 1897-1905.
- [21] 段爱国, 张建国, 何彩云, 曾艳飞. 干热河谷主要植被恢复树种干季光合光响应生理参数. 林业科学, 2010, 46(3): 68-73.
- [22] 杨振寅, 苏建荣, 罗栋, 李正红, 陈晓鸣. 干热河谷植被恢复研究进展与展望. 林业科学研究, 2007, 20(4): 563-568.
- [23] Wang X M, Yan B G, Zhao G, Zhao J X, Shi L T, Liu G C. Responses of *Dodonaea viscosa* growth and soil biological properties to nitrogen and phosphorus additions in Yuanmou dry-hot valley. *Journal of Mountain Science*, 2018, 15(6): 1283-1298.
- [24] Walther G R. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 6(3): 169-185.
- [25] 云南省元谋县志编纂委员会. 元谋县志. 昆明: 云南人民出版社, 1993: 37-46.
- [26] Hoagland D R, Arnon D I. The water-culture method for growing plants without soil. *Circular: California Agricultural Experiment Station*, 1950: 357-359.
- [27] Phartyal S S, Baskin J M, Baskin C C, Thapliyal RC. Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) from India. *Seed Science Research*, 2005, 15(1): 59-61.
- [28] Baskin J M, Davis B H, Baskin C C, Gleason S M. Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. *Seed Science Research*, 2004, 14(1): 81-90.
- [29] Jia Y L, Yu G R, He N P, Zhan X Y, Fang H J, Sheng W P, Zuo Y, Zhang D Y, Wang Q F. Spatial and decadal variations in inorganic nitrogen wet deposition in China induced by human activity. *Scientific Reports*, 2014, 4: 3763.
- [30] 胡楚琦, 刘金珂, 王天弘, 王文琳, 卢山, 周长芳. 三种盐胁迫对互花米草和芦苇光合作用的影响. 植物生态学报, 2015, 39(1): 92-103.
- [31] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [32] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, Seabloom E W, Borer E T, Bracken M E S, Elser J J, Gruner D S, Hillebrand H, Shurin J B, Smith J E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 852-862.
- [33] Yang K, Zhu J J. The effects of N and P additions on soil microbial properties in paired stands of temperate secondary forests and adjacent larch plantations in Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 80-86.
- [34] Yahdjian L, Gherardi L, Sala O E. Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: A meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(8): 675-680.
- [35] Bracken M E S, Hillebrand H, Borer E T, Seabloom E W, Cebrian J, Cleland E E, Elser J J, Gruner D S, Harpole W S, Ngai J T, Smith J E. Signatures of nutrient limitation and co-limitation: responses of autotroph internal nutrient concentrations to nitrogen and phosphorus additions. *Oikos*, 2015, 124(2): 113-121.
- [36] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和和对植物影响的生理生态机制. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(4): 395-402.
- [37] 蒋思思, 魏丽萍, 杨松, 肖迪, 王晓洁, 侯继华. 不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应. 生态学报, 2015, 35(21): 7061-7070.

- [38] 郭盛磊, 阎秀峰, 白冰, 于爽. 落叶松幼苗光合特性对氮和磷缺乏的响应. 应用生态学报, 2005, 16(4): 589-594.
- [39] Gusewell S. High nitrogen: phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 537-550.
- [40] 吴楚, 王政权, 孙海龙, 郭盛磊. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响. 林业科学, 2005, 41(4): 31-36.
- [41] Lewis J D, Griffin K L, Thomas R B, Strain B R. Phosphorus supply affects the photosynthetic capacity of loblolly pine grown in elevated carbon dioxide. *Tree Physiology*, 1994, 14(11): 1229-1244.
- [42] 马冬云, 郭天财, 宋晓, 王晨阳, 韩巧霞, 岳艳军, 查菲娜. 施氮对冬小麦旗叶 RuBP 羧化酶活性及叶绿素荧光参数的影响. 西北植物学报, 2010, 30(11): 2197-2202.
- [43] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4226-4236.
- [44] Liebig J. *Animal Chemistry or Organic Chemistry in its Application to Physiology and Pathology*. New York, USA: Johnson Reprint, 1842.
- [45] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [46] 魏红旭, 徐程扬, 马履一, 段劼, 江俐妮, 朱开元, 周江华. 氮磷供给比例对长白落叶松苗木磷素吸收和利用效率的影响. 生态学报, 2013, 33(2): 659-667.
- [47] 刘敏, 李荣贵, 范海, 杜桂彩. UV-B 辐射对烟草光合色素和几种酶的影响. 西北植物学报, 2007, 27(2): 291-296.
- [48] Kitajima K, Hogan K P. Increases of chlorophyll *a/b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(6): 857-865