

DOI: 10.5846/stxb202006301702

赖帅彬, 徐升, 简春霞, 陈志飞, 周俊杰, 杨全, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区退耕草地群落优势种叶片光合生理对氮磷添加的响应. 生态学报, 2021, 41(13): 5454-5464.

Lai S B, Xu S, Jian C X, Chen Z F, Zhou J J, Yang Q, Wang Z, Xu B C. Leaf photosynthetic responses to nitrogen and phosphorus additions of dominant species in farm-withdrawn grassland in the loess hilly-gully region. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5454-5464.

黄土丘陵区退耕草地群落优势种叶片光合生理对氮磷添加的响应

赖帅彬¹, 徐升², 简春霞¹, 陈志飞¹, 周俊杰¹, 杨全³, 王智^{1,3}, 徐炳成^{1,3,*}

1 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

2 吉林农业科技学院, 吉林 132101

3 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要:以黄土丘陵区退耕草地群落典型优势种白羊草、长芒草和达乌里胡枝子为研究对象,测定不同氮磷(主区 N:0, 50, 100 kg N hm⁻² a⁻¹;副区 P:0, 40, 80 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹)添加处理下叶片光合气体交换参数、叶绿素荧光参数、叶片氮磷含量、光合氮利用效率(PNUE)和光合磷利用效率(PPUE),探究不同优势种光合生理特征对外源氮磷添加的响应特征与物种差异。结果表明:单独氮添加下,3个优势种的净光合速率(P_n)、蒸腾速率、水分利用效率(WUE_i)、气孔限制值(Ls)和光系统II(PSII)活性高于或显著高于未施肥处理,白羊草和达乌里胡枝子的PNUE和PPUE以及长芒草的PPUE显著增加。单独磷添加下,仅达乌里胡枝子的 P_n 、WUE_i、Ls和PNUE相比未施肥处理显著增加。氮磷共同添加下,50 kg N hm⁻² a⁻¹处理下,施磷后达乌里胡枝子的 P_n 以及三个优势种的PNUE显著增加,白羊草的PPUE显著降低;100 kg N hm⁻² a⁻¹处理下,施磷后达乌里胡枝子的 P_n 和PNUE均显著增加,白羊草PPUE和长芒草的PNUE的仅在40 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹处理下显著增加。3个优势种的 P_n 均与PSII最大光化学效率和叶片氮含量呈显著正相关关系,长芒草和达乌里胡枝子的 P_n 与PSII潜在活性和叶片磷含量呈显著正相关关系。总体表明,氮磷对黄土丘陵区退耕草地优势种光合生理具有一定的交互作用,物种属性和施肥水平影响其光合生理特征响应程度。

关键词:退耕草地;优势种;光合作用;叶绿素荧光;光合养分利用效率

Leaf photosynthetic responses to nitrogen and phosphorus additions of dominant species in farm-withdrawn grassland in the loess hilly-gully region

LAI Shuaibin¹, XU Sheng², JIAN Chunxia¹, CHEN Zhifei¹, ZHOU Junjie¹, YANG Quan³, WANG Zhi^{1,3}, XU Bingcheng^{1,3,*}

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Jilin Agricultural Science and Technology College, Jilin 132101, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: In order to clarify the photosynthetic characteristics and difference in response to nitrogen and phosphorus additions, three dominant species (*Bothriochloa ischaemum*, *Stipa bungeana* and *Lespedeza davurica*) of farm-withdrawn grassland communities in the loess hilly-gully region were selected. A split-plot experiment including three N (0, 50, and 100 kg N hm⁻² a⁻¹) and three P (0, 40, and 80 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹) treatments was conducted to investigate the effect of N and P addition on net photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency, stomatal limitation, initial fluorescence,

基金项目:国家自然科学基金(41771553);国家“十三五”重点研发计划项目(2016YFC0501703)

收稿日期:2020-06-30; **网络出版日期:**2021-04-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

photosystem II maximal efficiency, photosystem II potential activity, leaf N content, leaf P content, photosynthetic nitrogen use efficiency and photosynthetic phosphorus use efficiency of the three dominant species. Results showed that net photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency, stomatal limitation, photosystem II maximal efficiency and photosystem II potential activity under 50 and 100 kg N $\text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatments were significantly higher than those under no N addition treatment of three dominant species. Nitrogen addition significantly increased photosynthetic nitrogen use efficiency and photosynthetic phosphorus use efficiency of *B. ischaemum* and *L. davurica*. The photosynthetic phosphorus use efficiency of *S. bungeana*, net photosynthetic rate, water use efficiency, stomatal limitation and photosynthetic phosphorus use efficiency under 40 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ and 80 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatments were significantly higher than those of *L. davurica* under no P addition treatment. Under 50 kg N $\text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatment, compared with no P application, net photosynthetic rate of *L. davurica* and photosynthetic nitrogen use efficiency of the three dominant species increased significantly, and photosynthetic phosphorus use efficiency of *B. ischaemum* decreased significantly at 40 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ and 80 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatments; while under 100 kg N $\text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatment, compared with no P application, net photosynthetic rate and photosynthetic nitrogen use efficiency of *L. davurica* increased significantly, photosynthetic phosphorus use efficiency of *B. ischaemum* and photosynthetic nitrogen use efficiency of *S. bungeana* only increased significantly at 40 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ treatments. There were positive relationships between net photosynthetic rate with photosystem II maximal photochemical efficiency and leaf N contents of the three dominant species, and positive relationships between net photosynthetic rate with photosystem II potential activity and leaf P contents of *S. bungeana* and *L. davurica* were also found. In summary, N and P exhibited interaction effects on the photosynthetic of dominant species of farm-withdrawn grasslands in the loess hilly-gully region. The species traits and fertilization levels greatly affected plant photosynthetic characteristics response extent. Such interspecific variations of nutrient use in response to N and/or P addition are favorable for maintaining the diversity and the stability of the grassland community.

Key Words: farm-withdrawn grassland; dominant species; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; photosynthetic nutrient use efficiency

近年来,大量矿物燃料燃烧以及农业中氮肥施用等致使大气氮沉降递增^[1]。长期氮沉降在消除或缓解氮限制的同时,会造成陆地生态系统转为磷限制或氮磷共同限制^[1-3]。氮素是蛋白质、核酸、酶和叶绿素等重要组分,是限制植物光合作用的关键因子^[4]。磷是光合过程中核酸、ATP 和磷脂等化学物质的主要成分,也是土壤中最易被固定和转化的元素,但即使向土壤中施加磷肥绝大部分会被有机物或金属离子固定,转化成缓效态和难效态,能为植物利用的有效磷非常少^[5]。研究表明,氮限制下适宜添加氮能提高植物光能利用效率,促进植物生长和增加地上生物量^[6],但当氮素超过某一阈值后,氮添加会转变为抑制植物生长^[6-7]。磷素能提高扁豆根瘤固氮菌活性,从而增加叶片氮磷含量和提高光合速率^[8]。因此土壤氮磷供应状况会对植物光合生理过程产生影响^[9-10]。

不同植物由于其光合途径、养分敏感性和分配策略差异等导致其对氮磷添加响应存在差异^[11-13]。光合氮利用效率(PNUE)和光合磷利用效率(PPUE)是表征植物叶片养分利用及光合生理特征的重要参数^[14]。一般来说, C_4 植物的PNUE和PPUE高于 C_3 植物,主要是 C_4 植物的 CO_2 浓缩机制使得1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)周围 CO_2 达到饱和,使其在有效氮磷条件下拥有较高的净光合速率^[11];另一方面,PNUE和PPUE的差异受叶片氮和磷分配影响^[11]。氮素充足时,相比 C_3 植物, C_4 植物分配少量N到光合酶中即可获得最大光合速率,将其余氮素分配到根茎部以获得较高生长速率^[12]。相比禾本科植物,豆科植物将更多叶氮分配于光合系统,但禾本科植物在光合系统内部的氮分配机制更为有效^[15]。由此可见,环境变化过程中,物种属性在决定其光合氮、磷分配及利用效率上发挥着重要作用。

退耕草地在保持水土、涵养水源、调节气候及防风固沙等方面具有重要生态保护作用^[16]。对土壤养分贫瘠的退耕草地而言,合理均衡的氮磷添加可提升土壤养分含量,改变植株叶片氮磷含量,提高叶片光合能力,促进植被生长,加快草地恢复进程^[7,9]。研究表明,内蒙古温带草原在适宜氮添加后羊草(*Leymus chinensis*)光合能力显著增强,地上生物量显著增加^[7];适宜氮添加后,青海高寒草甸区禾本科植物净光合速率显著提升,生长促进明显^[9],而随施氮量增加豆科植物叶片氮含量未发生变化但生物量逐渐下降^[10]。因此,氮磷添加会对植物群落组成及各植物光合生理过程产生影响。

优势种在群落中占据着重要生态位,对群落结构和功能植被生态系统稳定起着至关重要的作用,旱区植被对环境条件变化的响应,主要取决于其优势种的响应和适应能力^[17-18]。因此,明确主要优势种对氮磷添加的生理生态响应与变化特征,对揭示氮磷添加对退耕草地植被生产力和物种多样性的影响具有一定意义^[18]。近年来,关于氮磷添加对退耕草地的效应研究主要集中在植物生长方面,而关于优势种在氮磷添加下光合生理生态研究较少^[13,19]。白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为陕北黄土丘陵区草地群落中常见种,三者在该区退耕草地群落中均具有较广的分布幅度和占比^[20],其中白羊草和长芒草分别为禾本科多年生 C₄ 和 C₃ 植物,达乌里胡枝子为豆科多年生 C₃ 半灌木。因此,本研究以这 3 种常见优势种为对象,通过测定分析 3 个优势种在不同配比氮磷添加下的光合生理参数、叶绿素荧光参数以及叶片氮磷含量等,探讨不同优势种光合生理对氮磷添加的响应特征与差异,以期为黄土丘陵区退耕草地恢复过程中的施肥管理与调控提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于陕西省延安市安塞区纸坊沟小流域,地处黄土丘陵沟壑区腹地,属暖温带半干旱大陆性季风气候。地理位置为东经 109°13'46"—109°16'03",北纬 36°42'42"—36°46'28",海拔为 1041.5—1425.7 m。年均降雨量为 507.2 mm(1951—2018),且季节分配不均,从全年降水量来看,4—10 月占 85%—95%,7—9 月占 60%—80%。年均气温 8.8°C,辐射总量为 493 kJ/cm²。土壤类型主要为黄绵土,植被区划上属暖温带半干旱森林草原区,处于落叶阔叶林区和草原区的过渡带。天然植被中以旱生草本植物群落为主,包括白羊草、长芒草、达乌里胡枝子、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)等;有少量天然乔、灌木群落分布,主要由辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)等组成。

1.2 试验设计

在纸坊沟流域,选择以白羊草、长芒草和达乌里胡枝子为优势种的退耕草地群落为试验样地,坡度为 7°,坡向为东偏西 46°。采用裂区试验设计,分别设置 3 个 4 m×4 m 主区,区间由 1 m 宽未施肥缓冲区隔开,每个主区再分为 4 个 2 m×2 m 的副区。主区为施氮处理,副区为施磷处理。根据黄土丘陵区年均氮沉降量(21.76 kg N hm⁻² a⁻¹)^[2],设置 2 倍和 4 倍的年均模拟氮沉降水平;参照刘海威等^[21]的施磷标准(32.55 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹),设置 1 倍和 2 倍的年施磷量,3 个 N 添加处理分别为 N0(0 kg N hm⁻² a⁻¹)、N50(50 kg N hm⁻² a⁻¹)和 N100(100 kg N hm⁻² a⁻¹),3 个 P 添加处理分别为 P0(0 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹)、P40(40 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹)和 P80(80 kg P₂O₅ hm⁻² a⁻¹)。氮肥为硝酸铵钙[5Ca(NO₃)₂·NH₄NO₃·10H₂O],磷肥为重过磷酸钙[Ca(H₂PO₄)₂·H₂O]。于 2019 年 2 月将上年地表所有枯枝落叶移除,在雨季来临前的 6 月 6 日,将提前称好的颗粒状氮肥和磷肥均匀撒入对应小区。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合生理特征

采用 CIRAS-2 光合仪(美国 PP System 公司),在无风晴朗天气里连续 3 天依次测定白羊草(抽穗期)、长芒草(开花期)和达乌里胡枝子(开花前期)的光合生理特征(每天完成一个优势种的光合生理指标测定)。本次测定于 2019 年 7 月 19—21 日 09:00—11:30 进行。每种植物测定时选取生长状况一致的植株,相同叶

位且完全展开的成熟叶片,3 个生物学重复。测定项目包括:净光合速率(P_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol/m}$)等。测定时使用自带红蓝光源(光强设置为 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),叶温设为 25°C ,相对湿度为 60%,大气 CO_2 浓度为 $380 \mu\text{mol/mol}$ 。3 种植物单叶面积均小于光合仪叶室面积,因此在测定时,使用佳能 D7500 相机对叶室内测定叶片拍照,后期在室内用 Adobe Photoshop 将图片处理后,再用 Image-J 计算出实际光合叶面积,将求得叶面积值输入光合软件(CIRAS-2 remote control software)进行换算。叶片瞬时水分利用效率(WUE_i , $\mu\text{mol}/\text{mmol}$)= P_n/T_r ^[22];气孔限制值(L_s)= $1-C_i/C_a$ ^[23]。

1.3.2 叶绿素荧光参数

采用连续激发式植物效率分析仪 Handy PEA(英国 Hansatech 公司),在测定光合气体交换参数后,选择同一植株测定叶绿素荧光参数。测定前用暗适应夹夹住叶片暗适应 30min(夹叶片时避开叶脉,当叶片太小时,将两叶片并排以填满暗适应夹圆形孔隙)。测定指标包括叶绿素初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和 PS II 潜在活性(F_v/F_0)^[24],每处理 3 次重复。

1.3.3 叶片氮、磷含量

在叶片光合和荧光参数测定结束后,迅速采集同一株植物相同叶位 5—6 枚叶片装于自封袋中,带回实验室后将叶片平铺于 A4 纸上,用佳能 750D 相机垂直拍照并用 Image-J 计算叶片面积后,将叶片置于 105°C 烘箱杀青 15min, 75°C 烘至恒重(0.0001g)。叶片采用 MM400 高通量组织研磨仪(Retsch, 德国)研磨,经 H_2SO_4 - HClO_4 消煮后使用全自动凯氏定氮仪(FOSS-8400, 丹麦)测定叶片氮含量(N_{mass})。采用钼蓝比色法(UV-2600 紫外可见分光光度计, 日本)测定叶片磷含量(P_{mass})。叶片单位面积氮含量[N_{area} , $\text{g(N)} \text{m}^{-2}$]和单位面积磷含量[P_{area} , $\text{g(P)} \text{m}^{-2}$]分别为单位质量叶片氮含量(N_{mass} , g/kg)和叶片磷含量(P_{mass} , g/kg)与比叶面积(SLA)的比值,其中 SLA 为叶面积与叶片干重之比。光合氮利用效率[PNUE, $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{g(N)}^{-1} \text{s}^{-1}$]和光合磷利用效率[PPUE, $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{g(P)}^{-1} \text{s}^{-1}$]分别为净光合速率(P_n)与 N_{area} 和 P_{area} 的比值^[11]。计算公式分别为:

$$N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA} \quad (1)$$

$$P_{\text{area}} = P_{\text{mass}} / \text{SLA} \quad (2)$$

$$\text{PNUE} = P_n / N_{\text{area}} \quad (3)$$

$$\text{PPUE} = P_n / P_{\text{area}} \quad (4)$$

1.4 数据分析

利用单因素方差分析(One-way ANOVA)分别检验各指标(光合气体交换参数、荧光参数、光合氮和磷利用效率)在不同氮磷添加处理下的差异显著性($P=0.05$)。利用双因素方差分析(Two-way ANOVA)分别检验氮磷添加的交互作用对各优势种指标影响的差异显著性。采用线性模型拟合净光合速率与 PS II 最大光化学效率和 PS II 潜在活性以及净光合速率与叶片氮含量和叶片磷含量间的关系。采用 SPSS 20.0 处理数据, OriginPro 2016 绘图。

2 结果与分析

2.1 光合生理特征

由图 1 可知,单独氮添加下,白羊草和达乌里胡枝子的 P_n 相比未施肥显著升高($P<0.05$)。白羊草的 P_n 在 N50 和 N100 处理间差异不显著,达乌里胡枝子的 P_n 在 N100 下显著高于 N50 处理($P<0.05$),长芒草的 P_n 仅在 N100 下显著高于未施肥处理。单独磷添加下,仅达乌里胡枝子的 P_n 较未施肥显著增加,且 P40 和 P80 处理间差异显著。在 N50 和 N100 处理下,磷添加对白羊草和长芒草的 P_n 无显著影响。施磷显著提高了达乌里胡枝子的 P_n , N50 处理下 P40 和 P80 处理间差异显著,而 N100 下 P40 和 P80 处理间差异不显著。氮磷添加对白羊草的 P_n 交互作用显著,而对长芒草和达乌里胡枝子无显著影响。

单独氮添加下,达乌里胡枝子的 T_r 相比于未施肥显著增加,且 N100 显著高于 N50 处理($P<0.05$);白羊草

和长芒草的 T_r 仅在 N100 下显著高于未施肥处理 ($P < 0.05$), 分别为后者的 2.13 和 1.54 倍。单独磷添加下, 白羊草的 T_r 无显著变化, 长芒草和达乌里胡枝子的 T_r 在 P80 和 P40 处理下均显著降低 ($P < 0.05$)。N50 下, 白羊草、长芒草和达乌里胡枝子的 T_r 均随施磷量增加显著增加, 其中白羊草和长芒草的 T_r 在 P40 和 P80 处理间差异不显著, 而达乌里胡枝子的 T_r 在各处理间差异显著 ($P < 0.05$); N100 下, 仅达乌里胡枝子的 T_r 施磷后显著增加, 且 P40 和 P80 处理间差异显著 ($P < 0.05$)。氮磷添加对 3 个优势种的 T_r 交互作用均显著 ($P < 0.05$) (图 1)。

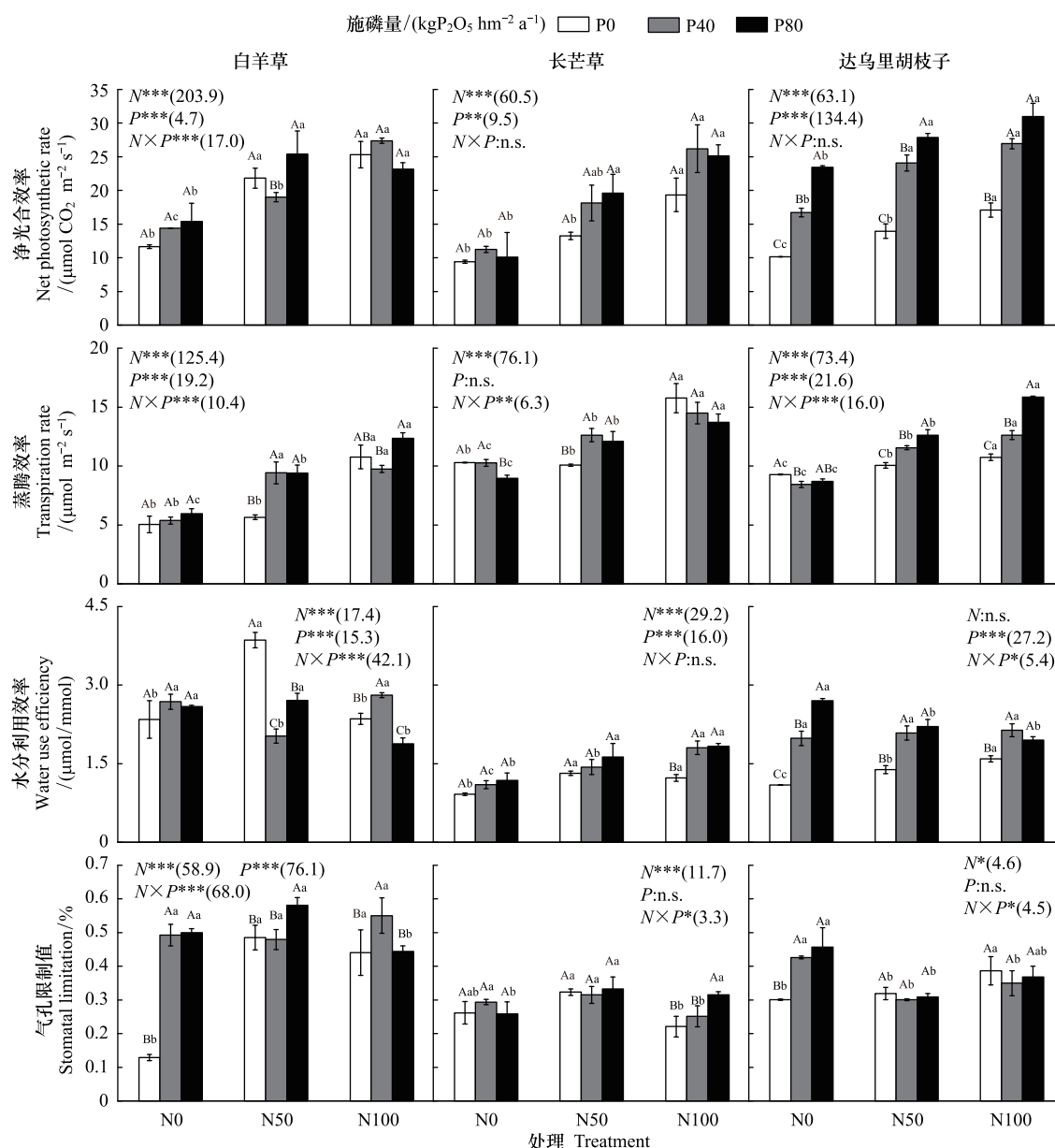


图 1 不同氮磷添加处理下三种优势植物叶片净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率和气孔限制值

Fig.1 Leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE) and stomatal limiting value (L_s) of the three dominant species under different N and P addition treatments

N0 表示 $0 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; N50 表示 $50 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; N100 表示 $100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; 柱上不同大写字母表示同一施氮处理下施磷处理间差异显著, 不同小写字母表示同一施磷处理下施氮处理间差异显著 ($P < 0.05$); 括弧内数字为不同氮磷处理下的 F 值; *, ** 和 *** 分别表示 $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ 和 $P \leq 0.001$

单独氮添加下, 三个优势种的 WUE_i 相比未施肥处理显著升高 ($P < 0.05$)。白羊草和长芒草的 WUE_i 在

N50 和 N100 处理间差异不显著,达乌里胡枝子的 WUE_i 在 N100 处理下显著高于 N50 处理 ($P < 0.05$)。单独磷添加下,仅达乌里胡枝子的 WUE_i 较未施肥处理显著提升,且 P80 和 P40 处理间差异显著 ($P < 0.05$)。N50 处理下,磷添加对长芒草的 WUE_i 无显著影响,显著降低了白羊草的 WUE_i ,显著提升了达乌里胡枝子 WUE_i 。N100 处理下,磷添加显著提升了长芒草和达乌里胡枝子的 WUE_i ,但 P40 和 P80 处理间差异不显著;白羊草的 WUE_i 在 P40 处理下显著提升,但 P80 处理下显著降低。氮磷添加对白羊草和达乌里胡枝子的 WUE_i 交互作用显著,对长芒草的 WUE_i 无显著影响(图 1)。

单独氮添加下,白羊草的 L_s 相比未施肥处理显著增加 ($P < 0.05$)。白羊草的 L_s 在 N50 和 N100 处理间差异不显著,长芒草的 L_s 在 N50 处理下显著高于 N100 处理 ($P < 0.05$),达乌里胡枝子的 L_s 仅在 N100 处理下显著增加。单独磷添加下,仅白羊草的达乌里胡枝子的 L_s 相比未施肥显著增加 ($P < 0.05$),且均在 N50 和 N100 处理间差异不显著。N50 处理下,磷添加对长芒草和达乌里胡枝子的 L_s 无显著影响,白羊草的 L_s 仅在 P80 处理下显著增加;N100 处理下,磷添加对达乌里胡枝子的 L_s 无显著影响,白羊草的 L_s 仅在 P40 处理下显著增加,长芒草的 L_s 仅在 P80 处理下显著增加 ($P < 0.05$)。氮磷添加对三个优势种的 L_s 交互作用显著(图 1)。三个优势种的 P_n 与 N_{mass} 均呈显著正相关关系,仅长芒草和达乌里胡枝子的 P_n 与 P_{mass} 呈显著正相关关系(图 2)。

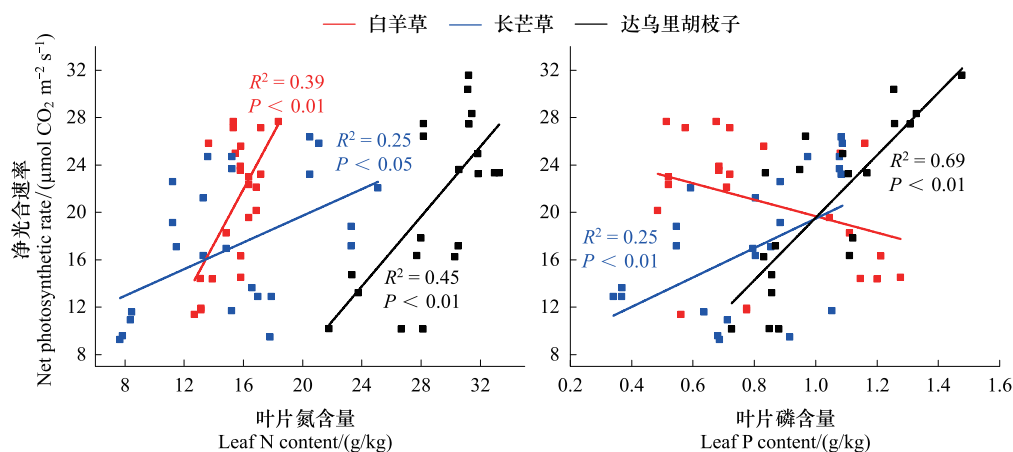


图 2 不同氮磷添加处理下三种植物叶片净光合速率与叶片氮磷含量关系

Fig.2 Relationships between net photosynthetic rate with Leaf N and P contents of the three dominant species

2.2 叶绿素荧光特征

单独氮添加下,白羊草和达乌里胡枝子的 F_o 相比未施肥处理显著降低 ($P < 0.05$),长芒草的 F_o 相比未施肥处理显著增加 ($P < 0.05$);白羊草的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 仅 N100 下显著高于未施肥处理 ($P < 0.05$),而长芒草和达乌里胡枝子的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 在各处理间差异不显著。单独磷添加下,白羊草和达乌里胡枝子的 F_o 相比未施肥处理显著降低 ($P < 0.05$),其中白羊草的 F_o 在 P80 处理下显著低于 P40 处理,达乌里胡枝子的 F_o 在 P40 和 P80 处理间差异不显著 ($P < 0.05$);白羊草的 F_v/F_o 相比未施肥处理显著增加,且 P40 和 P80 处理间差异不显著,而 F_v/F_m 仅在 P40 处理下显著高于未施肥处理(图 3)。

N50 下,磷添加显著降低了白羊草的 F_o ,显著增加了达乌里胡枝子的 F_v/F_o ;白羊草的 F_o 在 P40 和 P80 处理间差异显著,长芒草和达乌里胡枝子的 F_o 仅在 P80 处理下显著降低;白羊草的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 仅在 P40 处理下显著增加,长芒草的 F_v/F_m 仅在 P80 处理下显著增加,达乌里胡枝子的 F_v/F_o 在 P40 和 P80 处理间差异不显著 ($P < 0.05$)。N100 下,磷添加显著降低了白羊草和达乌里胡枝子的 F_o ,显著增加了长芒草和达乌里胡枝子的 F_v/F_m 和 F_v/F_o ;白羊草和达乌里胡枝子的 F_o 在 P40 和 P80 处理间差异不显著,长芒草的 F_o 仅在 P80 处理下显著增加;在 P40 和 P80 处理间,长芒草和白羊草的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 和达乌里胡枝子的 $F_v/$

F_m 差异不显著,达乌里胡枝子的 F_v/F_o 差异显著。氮磷添加仅对三个优势种的 F_o 和白羊草的 F_v/F_m 、达乌里胡枝子的 F_v/F_o 交互作用显著(图 3)。

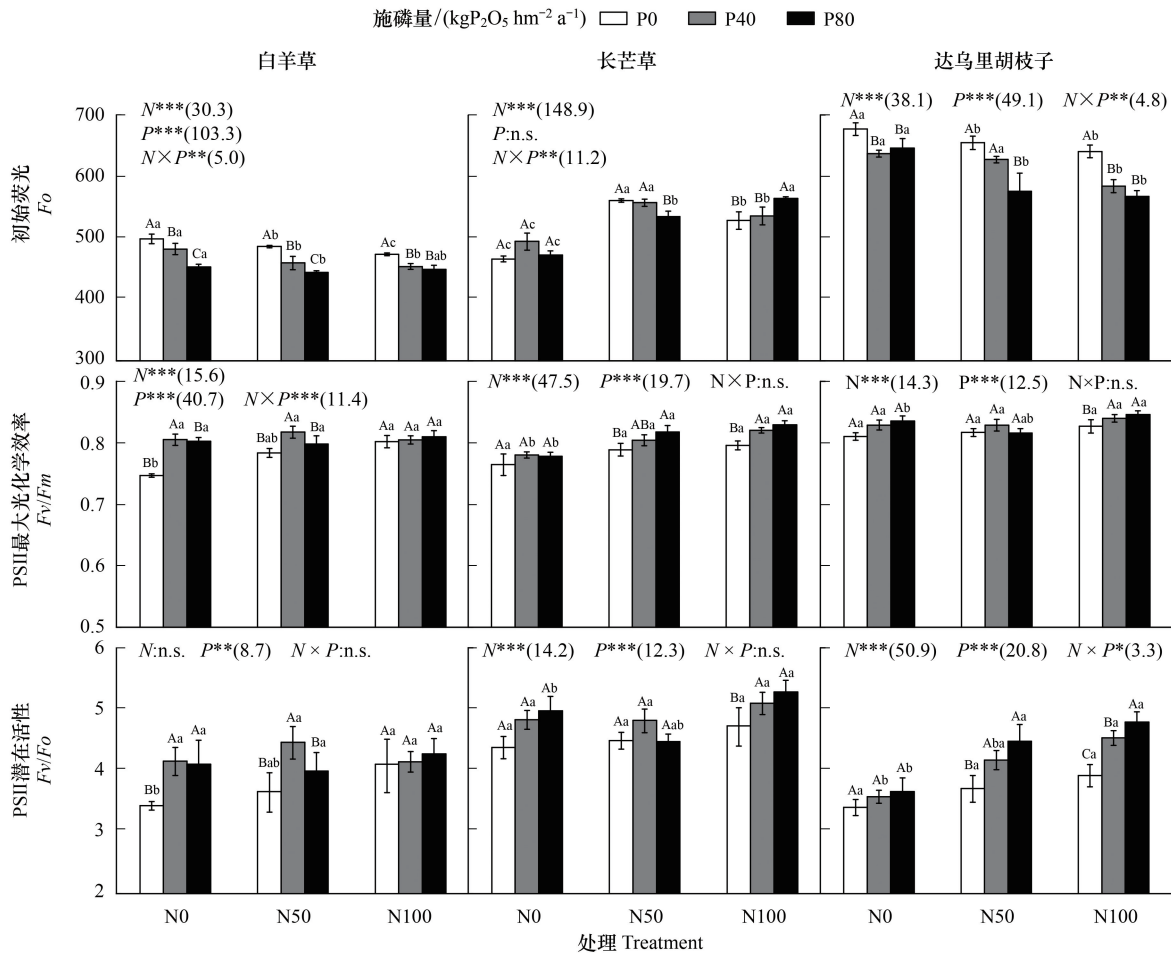


图3 不同氮磷添加处理下三种优势植物初始荧光、PS II 最大光化学效率和 PS II 潜在活性

Fig.3 Initial fluorescence, PS II maximum photochemical efficiency and PS II potential activity of the three dominant species under different N and P addition treatments

相关性分析表明,三个优势种的 P_n 与 F_v/F_m 呈显著正相关(白羊草: $R^2=0.31$, $P<0.01$;长芒草: $R^2=0.35$, $P<0.01$;达乌里胡枝子: $R^2=0.63$, $P<0.01$),其中长芒草和达乌里胡枝子的 P_n — F_v/F_m 斜率明显高于白羊草。三个优势种仅长芒草和达乌里胡枝子的 P_n 与 F_v/F_o 呈显著正相关(长芒草: $R^2=0.33$, $P<0.01$;达乌里胡枝子: $R^2=0.70$, $P<0.01$),其中达乌里胡枝子的 P_n — F_v/F_o 斜率高于长芒草(图 4)。

2.3 PNUE 和 PPUE

单独氮添加下,白羊草和达乌里胡枝子的 PNUE、白羊草和长芒草的 PPUE 相比未施肥处理显著提升,长芒草的 PNUE 相比未施肥处理显著降低($P<0.05$)。白羊草在 N100 下的 PNUE 显著高于 N50 ($P<0.05$),长芒草和达乌里胡枝子的 PNUE 在 N50 和 N100 间无差异;白羊草和长芒草的 PPUE 在 N50 和 N100 间差异显著,达乌里胡枝子的 PPUE 仅在 N50 下显著增加。单独磷添加下,长芒草的 PNUE 和白羊草的 PPUE 相比未施肥处理显著降低($P<0.05$)。长芒草的 PNUE 仅在 P80 处理下显著降低,而达乌里胡枝子的 PNUE 仅在 P80 处理显著增加;白羊草的 PPUE 在 P40 和 P80 间无差异,长芒草的 PPUE 在 P40 下显著增加而在 P80 下显著降低,达乌里胡枝子的 PPUE 仅在 P80 处理显著增加(图 5)。

N50 下,磷添加后长芒草的 PNUE 显著增加,而白羊草的 PPUE 显著降低。长芒草的 PNUE 在 P40 和

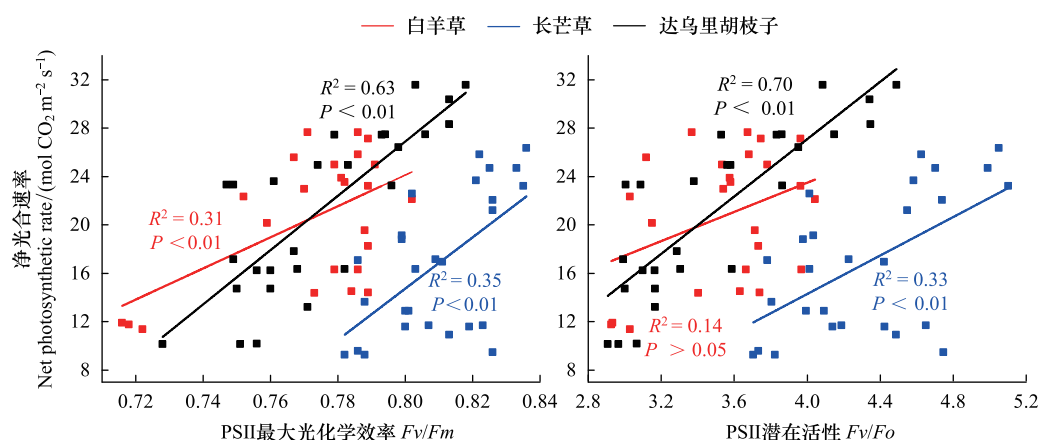


图4 不同氮磷添加处理下三种植物叶片净光合速率与PS II最大光化学效率和PS II潜在活性关系

Fig.4 Relationships between maximum net photosynthetic rate with PS II maximum photochemical efficiency and PS II potential activity of the three dominant species

F_v/F_m : 光系统 II 最大光化学效率 PS II maximum photochemical efficiency; F_v/F_o : 光系统 II 潜在光化学活性 PS II potential activity

P80 间无差异, 白羊草和达乌里胡枝子的 PNUE 仅在 P80 下显著增加; 白羊草的 PPUE 在 P40 和 P80 间无差异, 达乌里胡枝子的 PPUE 仅在 P40 下显著增加。N100 下, 磷添加后仅达乌里胡枝子的 PNUE 显著增加。达乌里胡枝子的 PNUE 在 P80 下显著高于 P40, 长芒草的 PNUE 仅在 P40 处理下显著增加; 白羊草的 PPUE 仅在 P40 下显著增加, 长芒草的 PPUE 仅在 P80 下显著降低。氮磷添加对三优势种的 PNUE 和白羊草的 PPUE 交互作用显著, 对长芒草和达乌里胡枝子的 PPUE 无影响(图 5)。

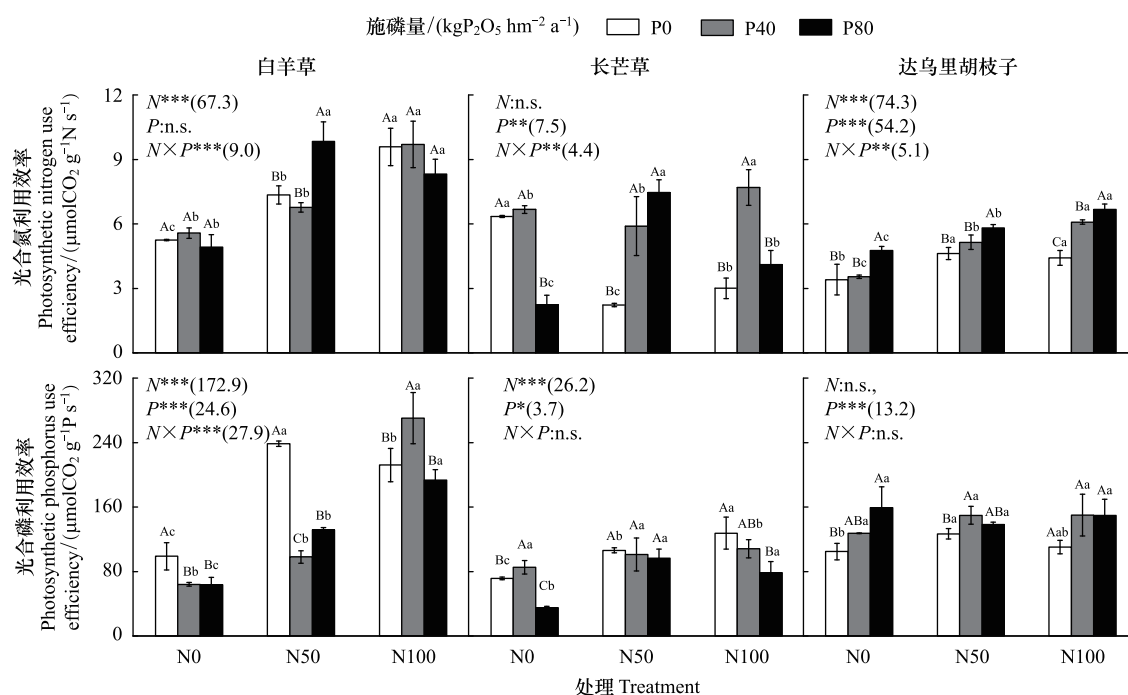


图5 不同氮磷添加处理下三个优势植物叶片光合氮和光合磷利用效率

Fig.5 Leaf photosynthetic N and P utilization efficiency of the three dominant species under different N and P addition treatments

3 讨论

气体交换参数反映植物光合速率变化的内在特征^[6],其中 P_n 是表征植物光合作用大小的直接指标,是植物形成生物量的关键。植物种生理属性影响 P_n 对氮磷添加的响应^[6,25-26]。本研究中,单独的氮添加下,白羊草和达乌里胡枝子在 N50 和 N100 处理下的 P_n 均显著高于未施肥对照,且白羊草的 P_n 在两个氮添加处理间差异不显著,而长芒草的 P_n 仅在 N100 处理下显著高于未施肥对照,表明禾本科 C_4 植物白羊草在较低氮添加下即可达到较高的 P_n ,这可能是白羊草的 CO_2 富集机制使其具有较高的 Rubisco 活性所致^[12]。N50 和 N100 处理下,达乌里胡枝子的 P_n 显著增加且各处理间差异显著,这可能是氮添加后改变了其光合氮与非光合氮分配比例^[25](图 5)。单独磷添加下,仅达乌里胡枝子的 P_n 显著增加,说明具有固氮能力的达乌里胡枝子对磷素添加更为敏感^[10]。氮添加提高了禾本科和豆科植物的 P_n ,磷添加仅显著提升了豆科植物的 P_n ,这与两种功能型物种对土壤氮磷有效性变化的敏感度有关^[7,10]。不同物种的 P_n 与叶片氮磷含量之间的相关性存在差异^[27-28]。本研究结果表明,白羊草的 P_n 与 N_{mass} 呈正相关关系但与 P_{mass} 不相关,达乌里胡枝子和长芒草 P_n 与 N_{mass} 和 P_{mass} 均呈显著正相关关系(图 2),说明单独的氮或磷添加,通过提高优势种叶片氮或叶片磷含量增加了 P_n ^[6-7]。白羊草的 P_n 与 P_{mass} 无相关性,这可能是由于作为 C_4 植物白羊草具有更高的 Rubisco 酶效率因而拥有较高的 PPUE,分配较少的磷于光合组分中即可拥有较大的 P_n ^[11,29]。相比于长芒草,达乌里胡枝子的 P_n 与 P_{mass} 的相关性更强,这可能是由于磷素能够促进达乌里胡枝子结瘤和提高其根瘤固氮酶活性,增加了叶片氮和光合能力^[8]。

合理的氮磷添加能调节植物光合和蒸腾速率,进而影响植物 WUE_i ^[6,25]。本研究中,单独氮添加下长芒草和达乌里胡枝子的 T_r 相比于 P_n 增幅较小,引起 WUE_i 显著提升;白羊草 WUE_i 仅在 N50 处理下显著提升, N100 处理下白羊草 WUE_i 降低源于蒸腾速率增幅较大。氮添加下,白羊草较高的 WUE_i 是由于其相对较高的 P_n 与相对较低的 T_r 所致,其较低 T_r 与 C_4 植物较高的叶肉阻力和气孔阻力有关^[30]。单独磷添加下达乌里胡枝子 WUE_i 的显著提升归因于 P_n 的增幅较高(图 1)。氮添加下,三个优势种的 L_s 增加;磷添加下仅白羊草和达乌里胡枝子 L_s 显著增加;氮磷添加下三个优势种 P_n 和 T_r 无统一变化规律,表明氮磷添加通过影响蒸腾速率和气孔限制因素改变植物光合能力^[31-32]。

氮磷添加在影响植物光合作用的同时,对植物荧光特征产生影响^[6]。研究表明,适宜氮磷添加常伴随 PS II 反应中心光化学效率和潜在活性的提高,即 F_o 降低和 F_v/F_m 与 F_v/F_o 的增加^[6]。本研究中,单独氮或磷添加下,仅白羊草的 F_o 显著降低而 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值均显著增加,长芒草和达乌里胡枝子的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 虽增加但均不显著。说明 C_4 植物白羊草的 PS II 反应中心对氮磷添加的敏感性高于 C_3 植物长芒草和达乌里胡枝子,这可能是由于 C_3 和 C_4 植物类囊体膜的光化学和非光化学过程存在差异^[33-34]。白羊草在 P40 处理下的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 与 P0 的差异显著,但与 P80 差异不显著,说明施磷过高可能对白羊草光能转化和传递能力产生抑制作用^[27]。 P_n 与 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的拟合结果表明(图 3),适宜氮或磷添加增强了各优势种 PS II 反应中心光化学效率和潜在活性,提高了光合能力^[6]。本研究中,氮磷共同添加下三个优势种 P_n 、PS II 活性及长芒草的 WUE_i 高于单独氮或磷添加,双因素分析也显示氮磷共同添加对光合生理特征参数有交互作用(图 1),说明氮磷共同添加在提高三种植物光合生理特征参数方面优于单独氮或磷添加^[35-37]。

PNUE 和 PPUE 是表征植物叶片生理特征和氮磷利用及分配的重要参数^[14-15]。合理氮磷添加可优化氮磷分配能力,从而提高植物对环境的适应性^[6,25]。本研究中, N50 和 N100 处理下白羊草和达乌里胡枝子的 PNUE 和 PPUE 增加,且白羊草的 PNUE 和 PPUE 在两个氮添加处理下分别为达乌里胡枝子的 1.58、2.17 和 1.88、1.92 倍,说明适当氮添加提高了两个优势种光合氮利用效率^[38],相比达乌里胡枝子,白羊草具有更高效的氮磷分配机制^[15]。N50 和 N100 处理下长芒草的 PNUE 显著降低,是由于其 P_n 相比于 N_{area} 增幅较小,说明禾本科 C_3 和 C_4 植物对氮磷分配策略存在差异,即白羊草分配更多氮于植物光合系统中,而长芒草则将更多的

氮分配于光合系统以外部分(如细胞壁)^[9,15]。磷添加下仅达乌里胡枝子的 PNUE 和 PPUE 在 P80 处理下相比于未施肥处理显著增加,这归因于磷添加后达乌里胡枝子的 P_n 显著增加^[15]。氮或磷添加下各优势种 PNUE 和 PPUE 差异表明,白羊草和达乌里胡枝子将更多氮素分配到光合系统内部,而长芒草将更多氮素分配于光合系统以外部分,这与物种对资源利用策略有关^[15,32]。

氮磷配施下,N50 处理下,随着施磷量增加三个优势种 PNUE 逐渐增加,且两个禾本科植物增加幅度大于豆科植物达乌里胡枝子,其中白羊草和长芒草的 PNUE 在 N50P80 处理下已达最大值;N100 处理下,三个物种的光合能力相比于 N50 处理下未显著增加,且白羊草和长芒草的 PNUE 在 P80 处理下出现下降(图 5)。从光合能力和养分利用效率来看,N50P80 是提高优势种光合能力和养分利用效率的最佳组合。氮磷施肥后植物光合氮分配策略的改变与三个优势种对氮磷敏感性差异有关^[15],这种差异对增强草地群落适应外部环境条件变化的稳定性具有重要作用。从群落多样性和稳定性方面考虑,氮磷共同添加更有利于退耕草地植被恢复。

4 结论

氮或磷添加下,3 个优势种通过增加叶片氮或磷含量,活化了气孔调节能力和 PS II 活性,提高了光合能力,其中白羊草的光合气体交换参数和叶绿素荧光参数对氮添加的敏感程度高于长芒草和达乌里胡枝子,达乌里胡枝子光合气体交换参数对磷添加的敏感程度高于其余两个优势种。叶片氮含量增加是白羊草净光合速率上升的主要原因,而长芒草和达乌里胡枝子的净光合速率的提升则由叶片氮和磷含量增加所致。适当氮添加显著提高了白羊草和达乌里胡枝子的光合氮利用效率以及三个优势种的光合磷利用效率,三种植物光合生理特征对氮磷添加的响应与物种属性和施肥水平有关。N50P80 是提高优势种光合能力和养分利用效率的最佳组合。上述结果表明,适当氮磷添加有利于提高半干旱区草地群落优势种的光合能力,这是施肥提高草地生物量的生理基础;草地群落优势种光合生理特征对氮磷添加响应差异是其对环境变化不同步性的生理表现,不同优势种在光合生理和养分利用方面的差异性表现对退耕草地恢复过程中维持群落多样性和稳定性具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] Zhang L Y, Tian M, Peng C, Fu C, Li T Z, Chen Y, Qiu Y, Huang Y M, Wang H B, Li Z, Yang F M. Nitrogen wet deposition in the Three Gorges Reservoir area: Characteristics, fluxes, and contributions to the aquatic environment. *Science of the Total Environment*, 2020, 738: 140309.
- [2] Liang T, Tong Y A, Xu W, Wei Y, Lin W, Pang Y, Liu F, Liu X J. Atmospheric nitrogen deposition in the Loess area of China. *Atmospheric Pollution Research*, 2016, 7(3): 447-453.
- [3] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 934-943.
- [4] 许振柱,周广胜. 植物氮代谢及其环境调节研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 511-516.
- [5] Holford I C R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research*, 1997, 35(2): 227-240.
- [6] 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): 8615-8629.
- [7] 翟占伟,龚吉蕊,罗亲普,潘琰,宝音陶格涛,徐沙,刘敏,杨丽丽. 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 196-208.
- [8] Naeem M, Khan M M A, Moinuddin, Idrees M, Aftab T. Phosphorus ameliorates crop productivity, photosynthetic efficiency, nitrogen-fixation, activities of the enzymes and content of nutraceuticals of *Lablab purpureus* L. *Scientia Horticulturae*, 2010, 126(2): 205-214.
- [9] 沈豪,董世魁,李帅,许驭丹,韩雨晖,张静. 氮添加对高寒草甸植物功能群数量特征和光合作用的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(5): 1276-1284.
- [10] 陈凌云,赵君,张仁懿,王绍美,王刚. 氮磷复合肥添加对高寒草甸金露梅灌丛中豆科植物的影响. *生态科学*, 2010, 29(6): 512-517.
- [11] Ghannoum O, Evans J R, Chow W S, Andrews T J, Conroy J P, von Caemmerer S. Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme relative to NAD-malic enzyme C_4 grasses. *Plant Physiology*, 2005, 137(2): 638-650.

- [12] Schmitt M R, Edwards G E. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat, and rice: a comparison between C_3 and C_4 photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32(3): 459-446.
- [13] 杨全, 陈志飞, 周俊杰, 赖帅彬, 简春霞, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区草地植被群落优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3697-3706.
- [14] Hidaka A, Kitayama K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 984-991.
- [15] 朱军涛, 李向义, 张希明, 林丽莎, 杨尚功. 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配. *植物生态学报*, 2010, 34(9): 1025-1032.
- [16] Zheng F L. Effect of vegetation changes on soil erosion on the Loess Plateau. *Pedosphere*, 2006, 16(4): 420-427.
- [17] Sasaki T, Lauenroth W K. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 2011, 166(3): 761-768.
- [18] Xu B C, Xu W Z, Wang Z, Chen Z F, Palta J A, Chen Y L. Accumulation of N and P in the legume *Lespedeza davurica* in controlled mixtures with the grass *Bothriochloa ischaemum* under varying water and fertilization conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 165.
- [19] Chen Z F, Xiong P F, Zhou J J, Yang Q, Wang Z, Xu B C. Grassland productivity and diversity changes in responses to N and P addition depend primarily on tall clonal and annual species in semiarid Loess Plateau. *Ecological Engineering*, 2020, 145: 105727.
- [20] 焦菊英, 张振国, 贾燕锋, 王宁, 白文娟. 陕北丘陵沟壑区撂荒地自然恢复植被的组成结构与数量分类. *生态学报*, 2008, 28(7): 2981-2997.
- [21] 刘海威, 张少康, 焦峰. 氮磷添加对不同退耕年限草本植被群落及土壤化学计量特征的影响. *水土保持学报*, 2017, 31(2): 333-338.
- [22] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展. *水科学进展*, 2000, 11(1): 99-104.
- [23] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293-297.
- [24] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [25] 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.
- [26] 卢闯, 逢焕成, 赵长海, 王婧, 常晓莲, 李玉义. 水分胁迫下施磷对潮土玉米苗期叶片光合速率、保护酶及植株养分含量的影响. *中国生态农业学报*, 2017, 25(2): 239-246.
- [27] 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.
- [28] 王春雪, 何光熊, 宋子波, 樊博, 张梦寅, 方海东, 王艳丹, 史亮涛. 元江元谋干热河谷土壤氮磷水平对酸角叶片氮磷含量及光合的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(3): 710-718.
- [29] Hidaka A, Kitayama K. Relationship between photosynthetic phosphorus-use efficiency and foliar phosphorus fractions in tropical tree species. *Ecology and evolution*, 2013, 3(15): 4872-4880.
- [30] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 苏娜, 冯静. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展. *中国沙漠*, 2009, 29(4): 648-655.
- [31] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [32] 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.
- [33] Shanguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156(1): 46-51.
- [34] Guidi L, Lo Piccolo E, Landi M. Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C_3 or C_4 species?. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 174.
- [35] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 696-704.
- [36] Fujita Y, Robroek B J M, de Ruiter P C, Heil G W, Wassen M J. Increased N affects P uptake of eight grassland species: the role of root surface phosphatase activity. *Oikos*, 2010, 119(10): 1665-1673.
- [37] 王巧, 张君波, 雷赵枫, 刘宁, 李全, 黄华宏, 宋新章. 模拟氮沉降和磷添加对杉木生态化学计量学特征的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(2): 368-375.
- [38] 朱启林, 向蕊, 汤利, 龙光强. 间作对氮调控玉米光合速率和光合氮利用效率的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(6): 672-680.