北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

珍贵阔叶树种胡桃楸幼苗光合生理特性对模拟氮沉降的响应

张翼 叶尔江·拜克吐尔汉 王宣璎 张新娜 程艳霞

Response of photosynthetic physiological characteristics of rare broadleaved tree species *Juglans mandshurica* seedlings to simulated nitrogen deposition

Zhang Yi, Baiketuerhan Yeerjiang, Wang Xuanying, Zhang Xinna, Cheng Yanxia

引用本文:
张翼, 叶尔江·拜克吐尔汉, 王宣璎, 张新娜, 程艳霞. 珍贵阔叶树种胡桃楸幼苗光合生理特性对模拟氮沉降的响应[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):10–18. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220225
Zhang Yi, Baiketuerhan Yeerjiang, Wang Xuanying, Zhang Xinna, Cheng Yanxia. Response of photosynthetic physiological characteristics of rare broadleaved tree species *Juglans mandshurica* seedlings to simulated nitrogen deposition[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):10–18. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220225

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220225

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

阔叶红松林主要树种光合与光谱反射特性及初级生产力研究

Photosynthetic, spectral reflectance characteristics and primary productivity of main tree species in broadleaved Korean pine forest

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 12–24. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190364

典型阔叶红松林叶面积指数的空间异质性

Spatial heterogeneity of leaf area index in a typical mixed broadleaved–Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2018, 40(11): 1–11. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170468

气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响

Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai Mountain of northeastern China

北京林业大学学报, 2020, 42(2): 19–30. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190320

毛乌素沙地油蒿群落叶面积指数动态及模拟

Dynamics and simulation of leaf area index for *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert of northwestern China

北京林业大学学报, 2018, 40(3): 75–83. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170298

不同滤波算法对反演叶面积指数的影响

Effects of different filter algorithms on deriving leaf area index (LAI)

北京林业大学学报, 2020, 42(1): 54–64. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20180268

阔叶树对红皮云杉人工林土壤营养状况的改善作用

Improvement of broadleaved tree species to soil nutrient conditions of *Picea koraiensis* plantations

北京林业大学学报, 2020, 42(3): 46–53. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190113

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220225

珍贵阔叶树种胡桃楸幼苗光合生理特性对模拟氮沉降的响应

张　翼[1]　叶尔江·拜克吐尔汉[2]　王宣璎[1]　张新娜[1]　程艳霞[1]
（1. 北京林业大学理学院，北京 100083；2. 新疆农业大学林学与风景园林学院，
新疆干旱区林业生态与产业技术重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830052）

摘要:【目的】研究模拟氮沉降对采伐迹地上生长季胡桃楸幼苗光合参数与叶性状的影响。**【方法】**在吉林省舒兰市开原林场以人工更新胡桃楸幼苗为试验材料，以尿素溶液为氮源供体进行叶面喷施，设置对照（CK，0 kg/(a·hm^2)）、低氮（LN，50 kg/(a·hm^2)）和高氮（HN，100 kg/(a·hm^2)）3 种氮处理水平，测定胡桃楸幼苗的光合、荧光及叶性状参数，并分析各光合参数之间的相关性。**【结果】**(1)氮添加处理有效增强了胡桃楸幼苗的光合能力，低氮和高氮水平下幼苗的叶绿素含量、最大羧化速率、瞬时羧化速率、最大电子传递速率都显著增大，高氮水平下幼苗的最大净光合速率、净光合速率、单株光合碳同化、光补偿点以及光饱和点也同时增大；(2)氮添加改变了胡桃楸叶片的气孔行为，低氮水平下叶片的气孔导度、蒸腾速率显著降低，水分利用效率显著增加；(3)氮添加改变了胡桃楸的叶面积，高氮水平下小叶数量、小叶面积和单株叶面积都表现出正向响应；(4)叶片的荧光参数随氮添加水平的上升呈先升高后降低的趋势；(5)单株光合碳同化与单株叶面积之间的相关系数大于其与单位面积上的净光合速率的相关系数。**【结论】**氮添加对胡桃楸幼苗的光合作用具有积极的正向作用，但不同的光合过程对不同氮添加水平的响应存在差异。相较于单位面积上净光合速率的增加，氮刺激下单株尺度上光合碳同化的增长可能与氮刺激下叶面积的扩展存在更紧密的关系。

关键词：氮添加；胡桃楸；光合性状；叶面积；人工更新
中图分类号：S718.43　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)01−0010−09
引文格式：张翼，叶尔江·拜克吐尔汉，王宣璎，等. 珍贵阔叶树种胡桃楸幼苗光合生理特性对模拟氮沉降的响应［J］. 北京林业大学学报，2024，46(1)：10−18. Zhang Yi, Baiketuerhan Yeerjiang, Wang Xuanying, et al. Response of photosynthetic physiological characteristics of rare broadleaved tree species *Juglans mandshurica* seedlings to simulated nitrogen deposition［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 10−18.

Response of photosynthetic physiological characteristics of rare broadleaved tree species *Juglans mandshurica* seedlings to simulated nitrogen deposition

Zhang Yi[1]　Baiketuerhan Yeerjiang[2]　Wang Xuanying[1]　Zhang Xinna[1]　Cheng Yanxia[1]
(1. School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. College of Forestry and Landscape Architecture, Key Laboratory at Universities of Education Department of Xinjiang Uygur Autonomous Region, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, Xinjiang, China)

Abstract:［**Objective**］This paper aims to investigate the effects of simulated nitrogen deposition on the photosynthesis parameters and leaf traits of *Juglans mandshurica* on stub land in the growing season.［**Method**］A nitrogen addition test was performed in Kaiyuan Tree Farm in Shulan City, Jilin Province of northeastern China. Saplings of *Juglans mandshurica* were taken artificially as experimental materials and urea solution was used as the nitrogen source and sprayed on canopy, with three levels of nitrogen solution

收稿日期: 2022−06−09　**修回日期:** 2022−12−17
基金项目: 国家重点研发计划重点专项（2023YFF1304004-06）。
第一作者: 张翼。主要研究方向：光与植物生理生态。Email：zhangyi13616078956@163.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学理学院。
责任作者: 程艳霞，教授。主要研究方向：光与植物生理生态。Email：qcsj6463@163.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

as CK (0 kg/(year·ha)), LN (50 kg/(year·ha)), HN (100 kg/(year·ha)). The parameters of photosynthesis, fluorescence, leaf traits were determined, and the relevance among different photosynthetic parameters was analyzed. [**Result**] (1) The photosynthetic capacity of *Juglans mandshurica* was enhanced by nitrogen treatment. The chlorophyll content, maximum carboxylation rate, instantaneous carboxylation rate and maximum electron transport rate of *Juglans mandshurica* increased significantly under both levels of nitrogen treatment. Meanwhile, the maximum net photosynthetic rate, net photosynthetic rate, total photosynthetic carbon assimilation per plant, light compensation point and light saturation point increased significantly under HN treatment. (2) Nitrogen treatment changed the stomal behavior of *Juglans mandshurica.* Under LN treatment, the stomatal conductance and transpiration rate decreased. Meanwhile, water use efficiency increased. (3) Nitrogen treatment expanded the leaf area of *Juglans mandshurica*. The leaflet area, total number of leaflets and total leaf area of *Juglans mandshurica* made positive response to HN treatment. (4) The fluorescence parameters increased at first and then decreased with increasing levels of nitrogen addition treatment. (5) The coefficient of correlation between total photosynthetic carbon assimilation per plant, and total leaf area was higher than that between total photosynthetic carbon assimilation per plant, and net photosynthetic rate per area. [**Conclusion**] In general, the nitrogen addition treatment has a positive effect on the photosynthesis of *Juglans mandshurica.* However, the response of different photosynthetic physiological process varies through different levels of simulated nitrogen addition treatments. Furthermore, stimulated by nitrogen addition, increasing growth of total photosynthetic carbon assimilation per plant, was related more closely to expansion of total leaf area than augmentation of net photosynthetic rate per area.

Key words: nitrogen treatment; *Juglans mandshurica*; photosynthetic characteristics; leaf area; artificial regeneration

氮素是植物生长发育的重要限制性营养元素，植物体内的氨基酸、蛋白质、叶绿素、核酸和脂质等的合成都需要氮的参与[1]。温带森林中树木生长主要受氮影响，氮素的缺乏降低了森林的碳固存潜力[2−3]。适当的氮刺激能够在一定程度上缓解植物生长所受的氮限制，对植物生长起到促进作用[4]。通过人为提供氮源以研究植物对氮素刺激响应的试验称为模拟氮沉降。以往研究显示：氮添加可以提高土壤中氮的利用率，满足植物对氮的养分需求，刺激或促进植物光合能力的提升[5]；而在氮饱和状态下，过量的氮素输入可能对植物的光合能力造成负面影响[6−7]。植物的光合能力受多种因素的共同制约，比如气孔行为和光合机构的含量与活性等[8]，需要开展更全面的研究以理解这些性状对氮添加的响应，并进一步明确不同的光合过程对植物光合能力的影响。

氮素添加不仅影响植物在单位叶面积水平上的光合能力，同时也影响植物的叶形态（比叶面积）以及单株尺度上的叶面积。叶片是植物进行光合作用的重要器官，比叶面积的大小与植物的光合能力密切相关，单株叶面积影响单株尺度上植物的总光合强度，其本身也是反映植物冠层结构与生长发育情况的重要参数。事实上，单株叶面积与叶形态的响应在很大程度上是未知的[9]。受限于研究材料的规格，在以大树为研究对象的试验中，单株叶面积的测定十分困难。一般认为，氮添加可能导致比叶面积的增大。然而也有研究显示：比叶面积对氮素添加的响应表现出强烈的空间异质性和物种特异性，即便是同一区域的相同物种，其比叶面积的响应也可能由于环境因素的微小差别而呈现完全相反的趋势[10−11]，这充分证明了响应过程的复杂性以及开展地域性研究的必要性。此外，地表施氮对植物的影响忽略了冠层氮吸收过程，无法全面估计氮添加对植物的影响[12]，冠层施氮对植物光合的影响有待进一步探讨[13]。

胡桃楸（*Juglans mandshurica*）是我国东北地区的珍贵阔叶树种，兼具生态价值和经济效益。胡桃楸与水曲柳（*Fraxinus mandshurica*）、黄檗（*Phellodendron amurense*）并称东北“三大硬阔”，既是传统的用材树种，也极具药用潜力。国内相关的研究涵盖了胡桃楸对不同光环境的响应[14]，胡桃楸叶片对养分的再吸收[15]以及火干扰对胡桃楸人工林土壤养分的影响[16]等，国外学者探讨了同属植物黑胡桃（*Juglans nigra*）对氮添加的响应[17]。研究叶片光合生理特性对模拟氮沉降的响应，有助于探究胡桃楸对氮环境的响应和适应机理。本研究以采伐迹地上人工更新的胡桃楸幼苗为试验材料，进行 3 种不同水平的冠层施氮处理，并测量了不同氮添加水平下的叶片光合参数、荧光参数以及叶形态参数。

本文旨在阐明模拟氮沉降对胡桃楸光合过程的综合影响，以及植物的叶性状与光合能力之间的关系，研究结果可为胡桃楸人工林管理提供科学依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究地概况

研究区开原林场（44°23′40″N，127°12′30″E）位于吉林省舒兰市东部，属长白山余脉向松辽平原的过渡地带。海拔高度 170～220 m，地势为西高东低，地貌以平原为主，伴有山地、丘陵。该地区属温带大陆性气候，夏季暑热多雨，冬季寒冷漫长。年平均气温 4.3 ℃，年有霜期 225 d，年无霜期 140 d，年均降雨量为 683 mm，相对湿度为 69%，冬季有显著降雪，整体表现为无霜期短暂，霜冻期漫长。土壤主要为山地暗棕色森林土，土层厚度通常在 30～50 cm，局部可达 100 cm 以上。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计

试验材料为 3 年生Ⅰ、Ⅱ级胡桃楸幼苗，移栽前为实生苗，来源于吉林省蛟河林业试验区管理局苗圃。在采伐迹地上均匀地栽植幼苗，相邻幼苗保持 0.5 m 距离。在试验地内设置 3 个不同处理区，分别是对照处理（CK，0 kg/(a·hm^2)）、低氮处理（LN，50 kg/(a·hm^2)）、高氮处理（HN，100 kg/(a·hm^2)），每个处理区栽植 81 株幼苗。氮处理水平的设置参考了相关的氮添加试验[18]以及其他同类研究[19]。在 2021 年的生长季，以尿素为氮源，将年施用量分 4 次喷施，2 次喷施间隔时间 1 个月。低氮区施用的尿素溶液浓度为 0.566 mol/L，高氮区施用的的尿素溶液浓度为 1.132 mol/L，将尿素溶液均匀喷洒、缓慢喷洒直至把既定的量喷完，利于苗木叶部和土壤相对均一地接收处理；在对照处理区喷施对应量的水。喷施完成后通过目视观察确认溶液未从叶面滴落，保证叶片良好吸收。在每个处理区选取 9～12 株缓苗期后健康成活、发育完全且叶片受光良好的幼苗作为测定对象。

1.2.2 光合参数的测定

2021 年 8 月中旬—9 月中旬，选择晴朗天气的上午 06:30—10:30，每株幼苗选取发育完全且受光良好的叶片，使用配备 LED 光源的 LI-6400XT 便携式光合参数测定系统（LI-COR，Lincoln, Nebraska，USA）进行光响应曲线测定。依次设置光强梯度为 2 500、2 000、1 500、1 000、500、250、150、100、75、50、25、10、5、0 μmol/(s·m^2)，叶室内的 CO_2 浓度设置为 400 μmol/mol。测定胞间 CO_2 浓度响应曲线，CO_2 浓度梯度依次设置为 400、300、200、100、50、400、600、800、1 200、1 500、2 000 μmol/mol，光强设置为 2 000 μmol/(s·m^2)。拟合和分析光响应曲线得到最大净光合速率、光饱和点、光补偿点等重要参数，拟合和分析 CO_2 响应曲线得到最大羧化速率和最大电子传递速率。2 种曲线的拟合通过 Photosynthesis Work Bench 程序实现。抽取光响应曲线和 CO_2 响应曲线中光强为 2 000 μmol/(s·m^2)、CO_2 浓度为 400 μmol/mol 的数据合并为一个数据集，用于计算光合速率、羧化速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度、蒸腾速率。瞬时光合水分利用效率为光合速率和蒸腾速率的比值。

2021 年 9 月 1 日，在每个处理区内随机抽取 50～70 株幼苗，使用叶绿素含量测定仪（SPAD-502 Plus，Konica Minolta，Tokyo，Japan）开展叶绿素含量测定。

1.2.3 荧光参数的测定

晴天天气的 15:00—17:30，在每个处理区内选取发育完全且受光良好的幼苗叶片，使用配备荧光叶室的便携式光合参数测定系统（LI-COR，Lincoln，Nebraska，USA）进行测定。用锡纸包裹全叶暗适应 20 min 以上，然后解开锡纸合上叶室，待荧光信号在显示屏上的图像稳定后，按 log 键记录光反应中心 PSⅡ的最大光能转换效率。接着打开活化光 Acnitic，活化光强度设置为 1 800 μmol/(s·m^2)。等待荧光信号在显示屏上的图像稳定后，按 log 键记录有效光合量子产率、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数等。最终可得到最大荧光产率、初始荧光产率、可变荧光产率、最大光量子产率、光反应中心 PSⅡ的潜在活性、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数、有效光合量子产率等一系列荧光参数。

1.2.4 叶性状的测定与单株光合碳同化的计算

2021 年 9 月 2 日，在每个处理区内随机选取 30 株幼苗开展测定。记录每株幼苗的复叶数和每片复叶上着生的小叶数，每片复叶上选取 1 片能代表平均水平的小叶，用刻度尺测量其长、宽（精确到 0.1 cm），则可以获得单株的叶长宽积数据。每个处理区内随机选取 3 株植株，在每个植株收获 2 片复叶，摘取着生的小叶用于比叶面积、小叶面积的测定。用 PhotoshopCS5 软件测量样叶的叶长、叶宽和小叶面积，用 Excel 软件拟合回归模型，将之前用刻度尺测得的所有的单株叶长宽积数据转化为单株叶面积。单株光合碳同化为单株叶面积与光合速率的乘积除以 1 000 的值。

采用 SPSS 软件对不同氮处理下的功能性状参数进行 ANOVA 分析和 LSD 多重比较，对各项光合参数进行 Pearson 相关性分析，图片采用 Origin2019b

绘制。

2　结果与分析

2.1　光合参数对氮添加的响应

单因素方差分析(表 1)表明，幼苗叶片的 13 项光合参数均在不同处理间出现过显著差异($P < 0.05$)。低氮处理下最大净光合速率、净光合速率、单株光合碳同化、光补偿点、光饱和点与对照处理未表现出显著差异；叶绿素含量、最大羧化速率、羧化速率、最大电子传递速率和水分利用效率表现为显著增加，较对照处理分别增长了 42.3%、63.0%、32.3%、93.6%、81.0%；气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率表现为显著减小，较对照处理分别降低了 60.9%、25.5%、48.6%。高氮处理下最大净光合速率、净光合速率、单株光合碳同化、光补偿点、光饱和点、叶绿素含量、最大羧化速率、瞬时羧化速率、最大电子传递速率相比对照处理显著增加，较对照处理分别增长 40.6%、13.1%、272.3%、26.1%、42.3%、32.3%、55.9%、37.0%、91.5%；气孔导度、胞间 CO_2 浓度显著减小，较对照处理分别减小 58.6%、17.2%；而蒸腾速率和水分利用效率相比对照处理未表现出显著差异(表 1)。

2.2　荧光参数对氮添加的响应

单因素方差分析(表 2)表明，幼苗叶片可变荧光产率、最大荧光产率、最大光量子产率在不同的氮处理间存在显著差异($P < 0.05$)。多重比较的结果表明：低氮处理下初始荧光产率、有效光合量子产率、相对电子传递速率、光化学猝灭系数、非光化学猝灭

表 1　光合参数对不同氮处理的响应

Tab. 1　Responses of photosynthetic parameters to different nitrogen treatments

光合参数 Photosynthetic parameter	CK	LN	HN	*F*	*P*
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	15.63 ± 0.06 b	16.87 ± 0.08 b	21.97 ± 1.09 a	14.435	< 0.001***
净光合速率 Net photosynthetic rate/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	13.89 ± 0.45 b	12.97 ± 0.65 b	15.71 ± 0.96 a	3.761	< 0.05*
单株光合碳同化 Total photosynthetic carbon assimilation per plant/(μmol·s^{-1})	0.65 ± 0.10 b	0.77 ± 0.08 b	2.42 ± 0.30 a	27.511	< 0.001***
光补偿点 Light compensation point/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	21.42 ± 2.10 b	17.78 ± 1.88 b	27.00 ± 1.16 a	8.154	< 0.01**
光饱和点 Light saturation point/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	1 385.42 ± 109.70 b	1 547.78 ± 120.90 b	1 970.89 ± 150.81 a	5.349	< 0.05*
叶绿素含量 Chlorophyll content	25.00 ± 0.44 b	35.58 ± 0.53 a	36.92 ± 0.57 a	148.819	< 0.001***
最大羧化速率 Maximum carboxylation rate/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	44.28 ± 4.08 b	72.18 ± 5.02 a	69.02 ± 11.83 a	5.664	< 0.05*
瞬时羧化速率 Carboxylation rate/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	43.59 ± 1.29 b	57.65 ± 5.88 a	59.70 ± 3.63 a	4.409	< 0.05*
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	36.08 ± 3.53 b	69.84 ± 5.66 a	69.30 ± 14.38 a	6.820	< 0.01**
气孔导度 Stomatal conductance/(mol·m^{-2}·s^{-1})	0.46 ± 0.06 a	0.18 ± 0.02 b	0.29 ± 0.03 b	11.427	< 0.001***
胞间CO_2浓度 Intercellular carbon dioxide concentration/(mol·mol^{-1})	319.42 ± 6.64 a	238.00 ± 10.78 c	264.61 ± 6.05 b	25.460	< 0.001***
蒸腾速率 Transpiration rate/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	5.84 ± 0.42 a	3.00 ± 0.26 b	5.46 ± 0.62 a	11.235	< 0.001***
水分利用效率 Water use efficiency/(μmol·mmol^{-1})	2.58 ± 0.22 b	4.67 ± 0.31 a	3.27 ± 0.30 b	13.990	< 0.001***

注：CK. 对照处理；LN. 低氮处理；HN. 高氮处理。不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。*表征在$P < 0.05$水平上呈显著相关性；**表征在$P < 0.01$水平上呈显著相关性；***表征在$P < 0.001$水平上呈显著相关性。下同。Notes: CK, blank control; LN, low nitrogen treatment; HN, high nitrogen treatment. Significant differences are indicated by different lowercase letters ($P < 0.05$). * indicates correlation at the $P < 0.05$ level, ** indicates correlation at the $P < 0.01$ level, *** indicates correlation at the $P < 0.001$ level. The same below.

表 2　荧光参数对不同氮处理的响应

Tab. 2　Responses of fluorescence parameters to different nitrogen treatments

荧光参数 Fluorescence parameter	CK	LN	HN	*F*	*P*
初始荧光产率 Initial fluorescence yield	719.70 ± 7.44 a	710.10 ± 7.27 a	731.10 ± 10.07 a	1.444	0.242
可变荧光产率 Variable fluorescence yield	2 823.00 ± 42.89 b	3 065.40 ± 35.50 a	2 612.00 ± 36.67 c	16.897	< 0.001***
最大荧光产率 Maximum fluorescence yield	3 542.70 ± 42.03 b	3 775.60 ± 35.25 a	3 343.10 ± 71.30 c	14.797	< 0.001***
最大光量子产率 Maximum quantum yield	0.796 0 ± 0.003 0 b	0.811 6 ± 0.002 0 a	0.778 4 ± 0.005 0 c	16.680	< 0.001***
有效光量子产率 Effective quantum yield	0.086 1 ± 0.004 0 ab	0.092 1 ± 0.005 0 a	0.077 4 ± 0.003 0 b	3.021	0.054
相对电子传递速率 Relative electron transfer efficiency	65.11 ± 3.21 ab	69.65 ± 3.99 a	58.57 ± 2.55 b	3.021	0.054
光化学猝灭系数 Photochemical quenching of fluorescence	0.325 9 ± 0.010 0 a	0.336 1 ± 0.010 0 a	0.355 5 ± 0.030 0 a	0.512	0.601
非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching of fluorescence	0.932 2 ± 0.003 0 a	0.932 8 ± 0.003 0 a	0.932 8 ± 0.004 0 a	0.008	0.992

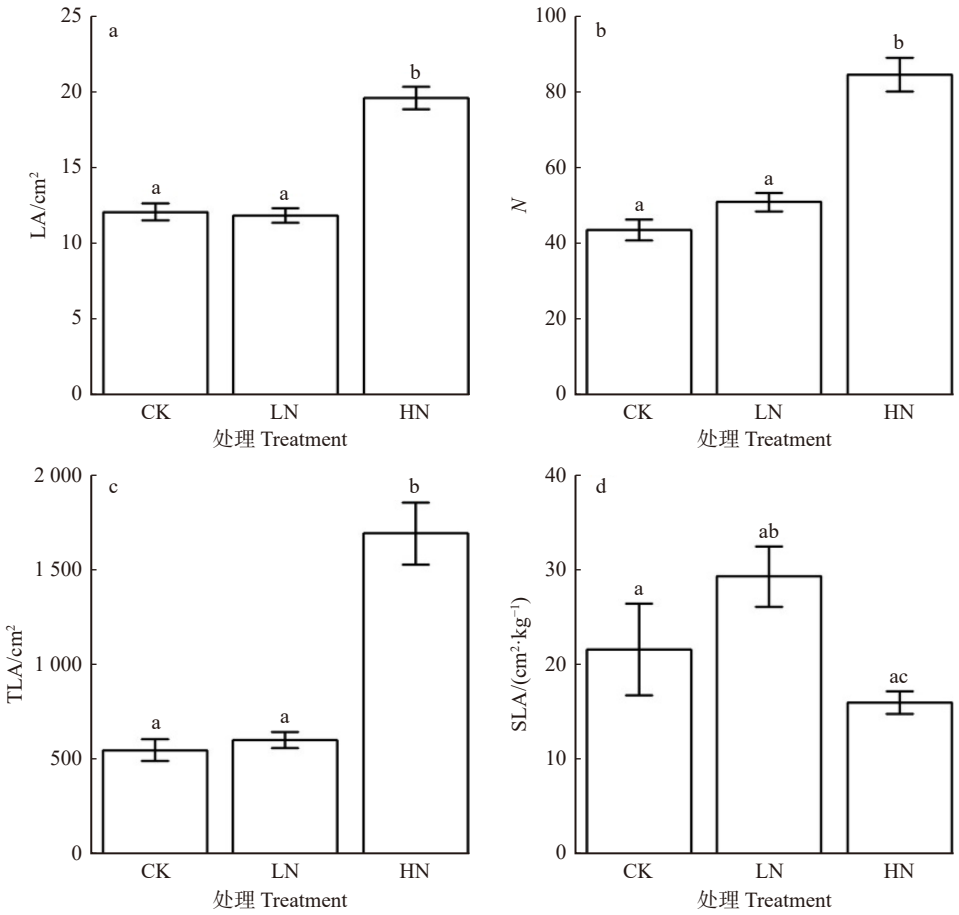
系数相比对照处理未表现出显著差异，可变荧光产率、最大荧光产率、最大光量子产率显著增加，较对照处理分别增长了 8.6%、6.6%、2.0%；高氮处理下初始荧光产率、有效光合量子产率、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数相比对照处理未表现出显著差异，可变荧光产率、最大荧光产率、最大光量子产率、相对电子传递速率显著减小，同时高氮处理下有效光合量子产率相比低氮处理显著减小(表 2)。

2.3 叶性状对氮添加的响应

低氮处理下幼苗单片小叶面积、单株小叶数量、单株叶面积和比叶面积相比对照处理未表现出显著差异。高氮处理下单片小叶面积、单株小叶数量和单株叶面积相比对照处理显著增大，比叶面积相比对照处理未表现出显著差异，相比低氮处理显著减小(图 1)。

2.4 不同光合参数间的相关性分析

对光强为 2 000 μmol/(s·m^2)、CO_2 浓度为 400 μmol/mol 的环境下测得的各项光合参数进行 Pearson 相关性分析。结果(表 3)显示：净光合速率与气孔导度、蒸腾速率、瞬时羧化速率以及叶绿素含量均呈极



LA. 小叶面积；*N*. 小叶数量；TLA. 单株叶面积；SLA. 比叶面积。LA, leaflet area; *N*, leaflet amount; TLA, total leaf area; SLA, specific leaf area.

图 1 叶性状对不同氮处理的响应

Fig. 1 Responses of leaf traits to different nitrogen treatments

表 3 光合参数间的 Pearson 相关系数

Tab. 3 Pearson correlation coefficients among photosynthetic parameters

项目 Item	净光合速率 Net photosynthetic rate	胞间CO_2浓度 Intercellular carbon dioxide concentration	气孔导度 Stomatal conductance	蒸腾速率 Transpiration rate	瞬时羧化速率 Carboxylation rate	叶绿素含量 Chlorophyll content
净光合速率 Net photosynthetic rate	1.000					
胞间CO_2浓度 Intercellular carbon dioxide concentration	0.184	1.000				
气孔导度 Stomatal conductance	0.433**	0.714**	1.000			
蒸腾速率 Transpiration rate	0.542**	0.462**	0.620**	1.000		
瞬时羧化速率 Carboxylation rate	0.545**	−0.613**	−0.121	0.060	1.000	
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.635**	−0.277	0.004	0.079	0.530**	1.000

显著正相关；气孔导度与胞间 CO_2 浓度以及蒸腾速率呈极显著正相关；羧化速率与胞间 CO_2 浓度呈极显著负相关，与叶绿素含量呈极显著负相关。单株光合碳同化与单位面积上的净光合速率、单株叶面积呈极显著正相关，单株光合碳同化与单株叶面积的相关系数大于其与单位面积上的净光合速率的相关系数（表 4）。

表 4　单株光合碳同化与净光合速率、单株叶面积间的 Pearson 相关系数

Tab. 4　Pearson correlation coefficients among total photosynthetic carbon assimilation per plant, maximum net photosynthetic rate and total leaf area

项目 Item	单株光合碳同化 Total photosynthetic carbon assimilation per plant	净光合速率 Net photosynthetic rate	单株叶面积 Total leaf area
单株光合碳同化 Total photosynthetic carbon assimilation per plant	1.000		
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.463**	1.000	
单株叶面积 Total leaf area	0.937**	0.170	1.000

3　结论与讨论

以往研究表明，一定程度的氮添加可能会促进植物光合能力的提升[20−21]，但超过一定阈值后光合能力回落[22]，甚至产生负向响应。净光合速率是表征植物光合能力的重要参数。本研究中净光合速率的响应结果表明：高氮处理显著增强了幼苗的光合能力，这可能是由于胡桃楸具有相对较高的氮阈值，也可能是由于氮处理对光合生理的抑制作用滞后于光合能力对氮处理的积极响应。在一定耐受范围内，植物对不断增加的氮素输入具有一定的自我调节能力。但长期加剧的氮沉降对光合过程的持续性干扰可能会破坏这种适应机制。

植物的气孔行为对养分供应等外部环境的变化具有敏感性，氮素营养的变化可能通过影响钾营养作用而间接地导致气孔行为的变化[23]。本研究中，低氮处理下气孔导度的降低表明了氮处理对植物光合生理的消极影响。植物的气孔导度表征植物气孔的开放程度，气孔的开放使大气中的 CO_2 进入植物体，为羧化反应供应原料。保守的气孔行为一方面会削弱 CO_2 的供应，对光合碳同化产生不利影响。另一方面，保守的气孔行为造成了蒸腾速率的下降，提高了植物的水分利用效率，反映了植物在低氮处理下采取的节水策略。气孔最优调节理论认为，在有限供水量下，植物通过调节气孔导度，在不牺牲光合作用的前提下降低蒸腾速率[23]，这一现象也出现在类似研究之中[24]。在东北地区的水曲柳、黄檗、胡桃楸“三大硬阔”中，水分条件对胡桃楸的限制是最强的[25]，节水策略可能帮助胡桃楸在竞争中取得更有利的地位。本研究中低氮处理下蒸腾速率的下降表明：一定程度的氮添加处理，可能会部分缓解水分亏缺对胡桃楸的不利影响。先前亦有研究认为，施氮可以增强植物的抗旱能力[26]。

相关性分析显示：气孔限制不是影响植物光合能力的唯一因素，羧化能力和叶绿素含量对光合的影响同样不可忽视，这与前人的研究结果是一致的[27−28]。Rubisco 酶是光合作用的关键酶和限制因子，植物的羧化能力主要取决于 Rubisco 羧化酶的数量和活性[14]。两种氮处理水平下胡桃楸的羧化能力都得到显著提升，表明氮素输入刺激了光合机构的合成，叶绿素含量的显著增加也佐证了这一观点。叶绿素是植物最重要的光合色素之一，其含量是反映植物的光合能力、营养状况和生长状况的重要指标，先前亦有研究显示，氮添加显著提高了树木的叶绿素含量[29−30]。由于叶绿素含量的升高与光合酶活性的增强，低氮处理下的胡桃楸在采取保守的气孔行为的同时维持了正常的光合强度，高氮处理下光合能力显著增强。

叶绿素荧光参数反映了光合机构光反应中心 II 的活性。有观点认为：氮源的输入可以促进植物合成抗胁迫物质，增强光反应中心 II 的活性[31]。在本研究中，该反应中心的潜在活性随氮处理水平的升高呈先升高后降低的趋势，高氮处理下有效光合量子产率和相对电子传递速率均显著降低。这一结果表明，低氮组植物叶片吸收的光能被更有效地利用于光合作用。荧光参数的响应方向与水分条件关系密切，低氮下植物保守的节水策略有利于荧光参数对氮添加的正向响应[32]。也有部分研究显示，过量的氮输入可抑制光反应中心 II 的活性[33−36]，这与本研究中高氮处理下荧光参数的降低现象是一致的。在本研究中，高氮处理下净光合速率的升高与荧光参数的下降同时发生，表明潜在的光合能力受损，这也印证了荧光参数对氮添加的敏感性理论[37]，其中有效光合量子产率和相对电子传递速率这 2 项参数最为敏感。

比叶面积是叶的单面面积与其干质量之比，是决定叶片厚度的因素之一。根据叶经济谱理论，物种内部存在随外部环境变化的叶经济谱，植物叶片

在氮处理下更趋向于“快速投资—收益”型策略，即更大的叶面积和比叶面积以及更强的光合能力[38−39]。但也有研究显示，充足的养分供应导致叶片的加厚和比叶面积的减小[40]。高氮处理下叶片表现出较大的叶面积和较强的光合速率，而表现出较小的比叶面积。这种扩展叶面积和减小比叶面积同时发生的现象也出现在以夏蜡梅（*Calycanthus chinensis*）为试验材料的研究中[41]，可能是由于氮素刺激了植物对叶片的生物量的投资，导致叶片整体尺寸的增大。但也有研究显示，华北落叶松（*Larix gmelinii*）在减小比叶面积的同时减小单叶面积，可能反映了植物应对环境变化采取保守的策略，通过减小叶面积来换取单位面积上生物量的增加。而其他研究显示，峨眉冷杉（*Abies fabiri*）和栓皮栎（*Quercus variabilis*）等栎属植物的比叶面积对氮处理没有显著响应[42−43]。不同植物的应对策略的分化可能导致了从全球尺度上看植物的比叶面积对长期氮沉降并无显著的响应[9,44]。由于养分供应可影响植物分配给叶片的生物量，因而孤立地讨论比叶面积的变化不足以严谨地表征植物的资源利用策略的变化。

比叶面积与单位面积上的光合能力之间的关系尚无定论，有研究显示，植物的净光合速率与比叶面积呈很弱的负相关性[45]。一种观点认为：比叶面积增大导致植物地上部分对光能的竞争加剧，促进了光合能力的提升[10]。另有观点认为：比叶面积增大导致植物组织和细胞与 CO_2 的接触面积减小，对植物光合起抑制作用[11]。在本研究中，高氮处理下的叶片同时表现出较小的比叶面积和较大的净光合速率，与后者的理论更为契合。在叶片尺度上，较大的叶面积和较厚的叶厚度可以容纳更多的气孔、叶绿素、糖分等内含物，可增强植物的光合能力[46]。

适当地增加氮素输入可以通过刺激单株叶面积的扩展和光合能力的提升来增加植物对碳的同化。高氮处理下，这二者都呈现为显著增大。相关性分析的结果显示：单株叶面积与单株尺度上的光合碳同化水平呈现显著的正相关关系，且相比单位叶面积上的净光合速率，单株叶面积的扩大对光合碳同化水平的增加具有更强的影响。单株叶面积主要由叶数量和叶面积共同决定，有研究显示，氮处理扩大了植物的叶面积[47−48]。高氮处理下，胡桃楸通过同时扩展叶面积和增加叶数量从而扩大单株叶面积。有研究[9]显示：从全球尺度上看，长期的慢性氮沉降使单株叶面积增长了 29.7%，单位面积上的净光合速率仅增长了 12.6%。上述结论表明，单株叶面积对氮处理的响应更为敏感，这可能是导致植物固碳能力加强的最主要原因。

参 考 文 献

[1] 毛晋花, 邢亚娟, 马宏宇, 等. 氮沉降对植物生长的影响研究进展 [J]. 中国农学通报, 2017, 33(29): 42−48.
Mao J H, Xing Y J, Ma H Y, et al. Research progress of nitrogen deposition effect on plant growth[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(29): 42−48.

[2] 李琛琛, 刘宁, 郭晋平, 等. 氮沉降对华北落叶松叶特性和林下土壤特性的短期影响 [J]. 生态环境学报, 2014, 23(12): 1924−1932.
Li C C, Liu N, Guo J P, et al. Short term effect of nitrogen deposition on needle of *Larix* and forest soil[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2014, 23(12): 1924−1932.

[3] 邹安龙, 李修平, 倪晓凤, 等. 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎林树木生长的影响 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(9): 783−792.
Zou A L, Li X P, Ni X F, et al. Responses of tree growth to nitrogen addition in *Quercus wutaishanica* forests in Mount Dongling, Beijing, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(9): 783−792.

[4] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. Ecology, 2008, 89: 371−379.

[5] Yan G Y, Xing Y J, Wang J Y, et al. Sequestration of atmospheric CO_2 in boreal forest carbon pools in northeastern China: effects of nitrogen deposition[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 248: 70−81.

[6] Mao Q G, Lu X K, Mo H, et al. Effects of simulated N deposition on foliar nutrient status, N metabolism and photosynthetic capacity of three dominant understory plant species in a mature tropical forest[J]. Science of the Total Environment, 2018, 610−611: 555−562.

[7] Liu M H, Wang Y X, Li Q, et al. Photosynthesis, ecological stoichiometry, and non-structural carbohydrate response to simulated nitrogen deposition and phosphorus addition in Chinese fir forests[J]. Forests, 2019, 10(12): 1068−1084.

[8] Li R R, Lu Y, Wan F X, et al. Impacts of a high nitrogen load on foliar nutrient status, N metabolism, and photosynthetic capacity in a *Cupressus lusitanica* Mill. plantation[J]. Forests, 2018, 9(8): 483−494.

[9] Liang X Y, Zhang T, Lu X K, et al. Global response patterns of plant photosynthesis to nitrogen addition: a meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3585−3600.

[10] Sun J W, Yao F Q, Wu J B, et al. Effect of nitrogen levels on photosynthetic parameters, morphological and chemical characters of saplings and trees in a temperate forest[J]. Journal of Forestry Research, 2018, 29(6): 1481−1488.

[11] Wang M, Zhang W W, Li N, et al. Photosynthesis and growth responses of *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings to a gradient of simulated nitrogen deposition[J]. Annals of Forest Science, 2018, 1: 75−86.

[12] Wang X, Wang B, Wang C Z, et al. Canopy processing of N deposition increases short-term leaf N uptake and photosynthesis, but not long-term N retention for aspen seedlings[J]. New Phytologist, 2021, 229(5): 2601−2610.

[13] Liu N, Wu S H, Guo Q F, et al. Leaf nitrogen assimilation and partitioning differ among subtropical forest plants in response to canopy addition of nitrogen treatments[J]. Science of the Total Environment, 2018, 637−638: 1026−1034.

[14] 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 光环境对胡桃楸幼苗生长与光合作用的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(4): 821−826.
Wang K, Zhu J J, Yu L Z, et al. Effects of light environment on *Juglans mandshurica* seedlings growth and photosynthesis[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(4): 821−826.

[15] 闫涛, 杨凯, 朱教君. 辽东山区主要树种叶片氮、磷、钾再吸收 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(8): 2005−2011.
Yan T, Yang K, Zhu J J. Leaf N, P and K resorption of major tree species in a montane region of eastern Liaoning Province, China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(8): 2005−2011.

[16] 姚余君, 刘菲, 胡海清, 等. 火烧对胡桃楸人工林土壤化学性质的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(7): 34−36.
Yao Y J, Liu F, Hu H Q, et al. Effect of fire on soil chemical properties of manchurican walnut plantation[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2008, 36(7): 34−36.

[17] Rosa C, Goodman J A, Oliet J L, et al. Nitrogen fertilization of black walnut (*Juglans nigra* L.) during plantation establishment. Physiology of production[J]. European Journal of Forest Research, 2014, 133: 153−164.

[18] 郝龙飞, 王庆成, 刘婷岩. 东北地区 4 种林分土壤呼吸及温、湿度敏感性对氮添加的短期响应 [J]. 生态学报, 2020, 40(2): 560−567.
Hao L F, Wang Q C, Liu T Y. Short-term responses of soil reapiration, temperature and humidity sensitivity to nitrogen addition in four forests of Northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(2): 560−567.

[19] Lore T, Sara V, Leandro V L, et al. Vertical profiles of leaf photosynthesis and leaf traits, and soil nutrients in two tropical rainforests in French Guiana before and after a three-year nitrogen and phosphorus addition experiment[J]. Earth System Science Data, 2021, 142(10): 5194−5206.

[20] 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, Yan 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.

[21] 张羽, 孙浩钊, 刘燕飞, 等. 氮添加和干旱对亚热带两个树种生长、光合及挥发性有机碳释放的影响 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2021, 50(4): 524−532.
Zhang Y, Sun H Z, Sun Y F, et al. Effects of nitrogen addition and drought on seedling growth, photosynthesis and volatile organic compounds-carbon emission of two subtropical tree seedlings[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2021, 50(4): 524−532.

[22] 裴昊斐, 高卫东, 方娇阳, 等. 模拟氮沉降对一年生香椿幼苗生长和光合特性的影响 [J]. 中国生态农业学报 (中英文), 2019, 27(10): 1546−1552.
Pei H F, Gao W D, Fang J Y, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthetic characteristics of one-year-old *Toona sinensis* seedlings[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(10): 1546−1552.

[23] 孙旭生, 林琪, 姜雯, 等. 施氮量对开花期超高产小麦旗叶 CO_2 响应曲线的影响 [J]. 麦类作物学报, 2009, 29(2): 303−307.
Sun X S, Lin Q, Jiang W, et al. Effects of different amount of nitrogen supply on the CO_2-response curve in flag leaves of superhigh-yield winter wheat at flowering stage[J]. Journal of Triticeae Crops, 2009, 29(2): 303−307.

[24] 任宇航, 胥晓, 刘沁松, 等. 模拟氮沉降和铅胁迫对珙桐幼苗生长的影响 [J]. 西华师范大学学报 (自然科学版), 2019, 40(2): 112−118.
Ren Y H, Xu X, Liu Q S, et al. Effects of simulated nitrogen deposition and lead stress on the growth of *Davidia involucrate* seedlings[J]. Journal of China West Normal University (Natural Sciences), 2019, 40(2): 112−118.

[25] 苏金娟, 王晓春. 张广才岭北部三大硬阔树木生长−气候关系的时空变异 [J]. 生态学报, 2017, 37(5): 1484−1495.
Su J J, Wang X C. Spatio-temporal variations in climate-growth relationships of three hardwood tree species across the north Zhangguangcai Mountains, northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(5): 1484−1495.

[26] 常宏, 杨洪国, 赵广东, 等. 施氮和减水对中亚热带壳斗科三种幼树生物量及其分配的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(18): 6753−6761.
Chang H, Yang H G, Zhao G D, et al. Effects of nitrogen application and rainfall exclusion on biomass and biomass allocation in saplings from three species of the Fagaceae family in the mid-subtropical region of China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): 6753−6761.

[27] 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.
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): 6777−6785.

[28] 刘壮壮, 骆敏, 彭方仁, 等. 不同品种薄壳山核桃光合及快速叶绿素荧光诱导动力学特性 [J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(4): 36−42.
Liu Z Z, Luo M, Peng F R, et al. Characteristics of photosynthesis and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics in different pecan cultivars[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2017, 45(4): 36−42.

[29] 蒋思思, 魏丽萍, 杨松, 等. 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 [J]. 生态学报, 2015, 35(21): 7061−7070.
Jiang S S, Wei L P, Yang S, et al. Short term responses of photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates to simulated nitrogen deposition in three provenances of *Pinus tabulaeformis* Carr. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): 7061−7070.

[30] 刘校铭, 杨晓芳, 王璇, 等. 暖温带落叶阔叶林辽东栎和五角枫生长和光合生理生态特征对模拟氮沉降的响应 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(3): 197−207.

Liu J M, Yang X F, Wang X, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthetic characteristics of *Quercus wutaishanica* and *Acer pictum* subsp. *mono* in a warm-temperate deciduous broadleaved forest[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(3): 197−207.

[31] 方海富, 冯为迅, 罗来聪, 等. 氮沉降背景下土壤微生物对入侵植物乌桕叶绿素荧光特征的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41(23): 9377−9387.
Fang H F, Feng W X, Luo L C, et al. Effects of soil microorganisms on chlorophyll fluorescence characteristics of invasive *Triadica sebifera* with nitrogen deposition[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9377−9387.

[32] Guo W X, Zhao Z J, Zheng J, et al. Interaction of soil water and nitrogen on the photosynthesis and growth in *Pinus tabulaeformis* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(4): 37−48.

[33] 曲道春, 江洪, 由美娜. 氮沉降对香樟叶片光合及叶绿素荧光特性的影响研究 [J]. 环境污染与防治, 2011, 33(11): 15−19.
Qu D C, Jiang H, You M N. Effects of nitrogen deposition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Cinnamomum camphora*[J]. Environmental Pollution & Control, 2011, 33(11): 15−19.

[34] 钱树玥, 王巧, 刘宁, 等. 氮沉降和磷添加对杉木光合及叶绿素荧光特征的影响 [J]. 生态科学, 2018, 37(5): 113−121.
Qian S Y, Wang Q, Liu N, et al. Effects of nitrogen deposition and phosphorus addition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of Chinese fir[J]. Ecological Science, 2018, 37(5): 113−121.

[35] 郑翔, 江亮波, 邓邦良, 等. UV-B 辐射增强和氮沉降对不同种源地乌桕叶绿素荧光参数的影响 [J]. 浙江农业学报, 2018, 30(2): 248−254.
Zheng X, Jiang L B, Deng B L, et al. Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen deposition on chlorophyll fluorescence parameters of invasive plant *Triadica sebifera*[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2018, 30(2): 248−254.

[36] 龚薇, 严贤春, 胥晓, 等. 氮沉降对雌雄青杨生长、光合特性及叶寿命的影响差异 [J]. 西华师范大学学报 (自然科学版), 2021, 42(1): 14−22.
Gong W, Yan X C, Xu X, et al. Sexual differences in growth, photosynthesis and leaf lifespan of *Populus cathayana* to nitrogen deposition[J]. Journal of China West Normal University (Natural Sciences), 2021, 42(1): 14−22.

[37] Zhang R, Wu J S, Li Q, et al. Nitrogen deposition enhances photosynthesis in moso bamboo but increases susceptibility to other stress factors[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1975−1985.

[38] Ian J W, Peter B R, Mark W, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428: 821−827.

[39] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 等. 氮添加对山西太岳山天然油松林主要植物叶片性状的影响 [J]. 植物生态学报, 2019, 40(7): 686−701.
Xiao D, Wang X J, Zhang K, et al. Effects of nitrogen addition on leaf traits of common species in natural *Pinus tabuliformis* forests in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 40(7): 686−701.

[40] 张书娜, 王庆成, 郝龙飞, 等. 光照和施肥对白桦林冠下水曲柳、胡桃楸苗木生长的影响 [J]. 森林工程, 2015, 31(2): 51−56.
Zhang S N, Wang Q C, Hao L F, et al. Effects of light and fertilization on the growth of *Fraxinus mandshurica* and *Juglans mandshurica* seedlings under the canopy of *Betula platyphylla* secondary forest[J]. Forest Engineering, 2015, 31(2): 51−56.

[41] 赵喆, 金则新. 模拟氮沉降对夏蜡梅幼苗生长及非结构性碳水化合物的影响 [J]. 植物研究, 2020, 40(1): 41−49.
Zhao Z, Jin Z X. Effects of simulated nitrogen deposition on the growth and the content of non-structure carbohydrate of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings[J]. Bulletin of Botanical, 2020, 40(1): 41−49.

[42] 羊留冬, 王根绪, 杨阳, 等. 峨眉冷杉幼苗叶片功能特征及其 N、P 化学计量比对模拟大气氮沉降的响应 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(1): 44−50.
Yang L D, Wang G X, Yang Y, et al. Responses of leaf functional traits and nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Abies fabiri* seedlings in Gongga Mountain to simulated nitrogen deposition[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(1): 44−50.

[43] 王晓荣, 潘磊, 庞宏东, 等. 模拟氮沉降对亚热带栎属树种幼苗生长、生物量累积及光合特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(1): 78−85.
Wang X R, Pan L, Pang H D, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on growth, biomass accumulation and photosynthetic characteristics responses of *Quercus* seedlings in mid-subtropics of China[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2016, 36(1): 78−85.

[44] 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): 1539−1547.
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): 1539−1547.

[45] Amit K, Parmanand K, Hukum S, et al. Modulation of plant functional traits under essential plant nutrients during seasonal regime in natural forests of Garhwal Himalayas[J]. Plant Soil, 2021, 465: 197−212.

[46] 张彦敏, 周广胜. 植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展 [J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5907−5917.
Zhang Y M, Zhou G S. Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5907−5917.

[47] Xu N N, Guo W H, Liu J, et al. Increased nitrogen deposition alleviated the adverse effects of drought stress on *Quercus variabilis* and *Quercus mongolica* seedlings[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(6): 107−117.

[48] 韦献东, 施福军, 梁小春, 等. 模拟氮沉降对楨楠幼苗生长的影响 [J]. 北方园艺, 2020(8): 74−79.
Wei X D, Shi F J, Liang X C, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on the growth of *Phoebe zhennan* seedlings[J]. Nothern Horticulture, 2020(8): 74−79.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 马履一）