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

东北阔叶红松林4种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应

王宣璎 张翼 范秀华

Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved-Korean pine forest

Wang Xuanying, Zhang Yi, Fan Xiuhua

引用本文:
王宣璎, 张翼, 范秀华. 东北阔叶红松林4种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(3):69–79. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220488
Wang Xuanying, Zhang Yi, Fan Xiuhua. Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved–Korean pine forest[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(3):69–79. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220488

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220488

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

原始云冷杉、红松林树木生长对氮沉降的响应
Response of tree growth to nitrogen deposition in spruce–fir–Korean pine virgin forest in Lesser Khingan Mountains in northeastern China
北京林业大学学报, 2017, 39(4): 21–28. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160106

氮添加对典型阔叶红松林净初级生产力的影响
Impacts of nitrogen addition on net primary productivity in the typical mixed broadleaved–Korean pine forest
北京林业大学学报, 2017, 39(8): 42–49. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160193

长期施氮和降水减少对长白山阔叶红松林凋落物量的影响
Effects of long–term nitrogen addition and precipitation decreasing on the litterfall production of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountains of northeastern China.
北京林业大学学报, 2017, 39(4): 29–37. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160171

氮添加及接种处理对1年生樟子松苗木根系形态及养分含量的影响
Responses of root morphology and nutrient content of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to nitrogen addition and inoculation treatments
北京林业大学学报, 2021, 43(4): 1–7. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200071

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

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220488

东北阔叶红松林 4 种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应

王宣璎　张　翼　范秀华
（北京林业大学理学院，北京 100083）

摘要:【目的】从光合荧光角度探究阔叶红松林不同演替阶段的 4 个主要树种幼苗对氮添加的响应差异，为氮沉降加剧背景下东北地区人工造林树种应用提供一定参考，并对未来氮沉降浓度增加情况下森林演替做出推测。**【方法】**选取阔叶红松林 4 个演替阶段的代表树种白桦、蒙古栎、紫椴、红松为研究对象，在吉林省舒兰市地区人工造林，设置空白对照（0 kg/(hm^2·a)），低氮（50 kg/(hm^2·a)）和高氮（100 kg/(hm^2·a)）3 种氮梯度模拟自然氮沉降，测定不同氮处理下植株光合参数、光谱反射参数、荧光参数等指标，进行方差分析与均值多重比较。**【结果】**白桦的净光合速率在不同氮条件下均保持最高，且各项数值受氮影响较小；蒙古栎的净光合速率在低氮下由于叶绿素含量上升而显著提高，在高氮下受气孔、电子传递能力减弱等限制显著下降；紫椴最大光化学效率 F_v/F_m 较低，电子传递受阻，受到光抑制较强，净光合速率在不同氮条件下均最低，且不同氮处理下无显著差异；红松的净光合速率在施氮条件下由于电子传递速率减弱而下降。**【结论】**因此推测在低氮浓度下蒙古栎的生长会占据很大优势；氮浓度过高时阔叶红松林前期仍以白桦为主，而中期蒙古栎会受到抑制，紫椴占据优势，后期红松的生长会受到高氮抑制。

关键词：氮添加；光响应曲线；荧光；白桦；蒙古栎；紫椴；红松
中图分类号：S718.43　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2024)03−0069−11
引文格式：王宣璎，张翼，范秀华. 东北阔叶红松林 4 种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应 [J]. 北京林业大学学报，2024，46(3)：69−79. Wang Xuanying, Zhang Yi, Fan Xiuhua. Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved-Korean pine forest[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(3): 69−79.

Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved-Korean pine forest

Wang Xuanying　Zhang Yi　Fan Xiuhua
(School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [**Objective**] This paper aims to explore the effects of various nitrogen (N) addition levels on photosynthetic and fluorescence characteristics of the seedlings of four main tree species at different succession stages of broadleaved-Korean pine forest. To reveal the response mechanisms of different tree species seedlings to N addition, this paper provides some reference for the application of artificial afforestation tree species, and to make predictions on the forest succession situation in Northeast China against the background of increased N deposition. [**Method**] *Betula platyphylla*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis* and *Pinus koraiensis* were selected as the research objects in Shulan City of Jilin Province of northeastern China. The levels of N addition were 0, 50, 100 kg/(year·ha), respectively. The plant photosynthetic parameters, spectral reflectance parameters, fluorescence parameters and other indicators under different N treatments were measured, and variance analysis and mean multiple comparison were

收稿日期: 2022−12−01　**修回日期:** 2023−04−04
基金项目: 国家重点研发计划重点专项（2022YFD2201003）。
第一作者: 王宣璎。主要研究方向：光与植物生理生态。Email：852067030@qq.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号。
责任作者: 范秀华，教授。主要研究方向：光与植物生理生态。Email：bjfanxh@sina.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

performed. [**Result**] The net photosynthetic rate of *B. platyphylla* remained the highest under different N conditions, and was less affected by N. The net photosynthetic rate of *Q. mongolica* increased significantly under LN due to the increase of chlorophyll content, and decreased significantly under HN due to the restriction of stomata and electron transport ability. *T. amurensis* had low maximum quantum yield (F_v/F_m), poor electron transport activity, and it was strongly inhibited by light, the net photosynthetic rate was the lowest under different N conditions, and there was no significant difference under different N treatments. The net photosynthetic rate of *P. koraiensis* decreased under N application due to the reduced electron transport rate. [**Conclusion**] It is speculated that the growth of *Q. mongolica* will occupy a great advantage under LN concentration, while the broadleaved-Korean pine forest will still be dominated by *B. platyphylla* in the early stage under high N concentration, while *Q. mongolica* will be suppressed in the middle stage, *T. amurensis* will occupy the advantage, and the growth of *P. koraiensis* will also be inhibited by high N in the later stage.

Key words: nitrogen addition; light response curve; fluorescence; *Betula platyphylla*; *Quercus mongolica*; *Tilia amurensis*; *Pinus koraiensis*

氮沉降一直以来作为生态系统氮循环中的重要环节而受到关注，随着人类活动产生的活性氮含量不断增加，向陆地生态系统和水生生态系统沉降的氮大幅度提升[1]。大量的氮会影响全球碳循环和植物的多样性，进而对生态系统产生重大的影响。森林作为陆地生态系统的主体，在减缓全球变化过程中发挥着重要作用，因此在氮沉降增强的背景下探讨森林植物生长对氮沉降的响应尤为重要[2]。

氮作为植物生长所必需的一种元素直接影响植物体内叶绿素含量、可溶性蛋白水平、光合酶类的合成与活性[3]，进而影响到植物的光合作用及形态建成、生长发育和生产力。大量研究表明氮素是温带森林生态系统初级生产力和植被生长的主要限制因素[4]，通过对植物的光合速率和叶绿素荧光参数等进行测量，可以更好地了解植物对氮的响应机制。

阔叶红松（*Pinus koraiensis*）林是中国东北地带性典型的森林植被群落，是温带针阔混交林的典型代表。阔叶红松林群落分为 4 个演替阶段：前期主要为白桦等先锋树种和以这些树种为主的混交林；中前期为蒙古栎林及以蒙古栎为主的混交林；中后期是以紫椴等过渡树种为主的混交林；后期为以红松等为优势种的针阔混交林或纯林[5]。目前国内关于氮沉降对森林生态系统的影响研究中对阔叶树种研究较少，树种选择仍较为局限，已有的研究由于其研究地区、时间、方法和植物种类的不同，研究结果也存在一定差异，因此无法得出氮沉降对森林影响的普适性结论[6]。因此本研究以阔叶红松林 4 个演替阶段的代表树种白桦（*Betula platyphylla*）、蒙古栎（*Quercus mongolica*）、紫椴（*Tilia amurensis*）、红松为研究对象开展野外试验，分析不同树种在不同氮浓度下的光合荧光响应情况，为氮沉降加剧背景下东北地区人工造林树种应用提供参考，并推测未来氮沉降浓度增加对森林演替的影响。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省舒兰市东部的开原林场（127°12′30″E，44°23′40″N），海拔为 170 ~ 220 m。该地区属于温带大陆性气候；其特点是四季分明，春季短暂多风，夏季炎热多雨，冬季漫长寒冷。年均气温 4.3 ℃，年均降雨 683 mm，相对湿度为 69%，年无霜期 140 d。冬季降雪显著，年平均积雪厚度为 20 ~ 60 cm，土壤冻层厚度为 1.5 ~ 2.0 m，整体表现为无霜期短，冰冻期长。该地区土壤母质主要是花岗岩，土壤属山地暗棕色森林土，平均土层厚度为 30 ~ 50 cm，局部地带可达到 100 cm 以上。天然植被为东北温带针阔混交林，主要的优势树种包括：蒙古栎、红松、紫椴和春榆（*Ulmus davidiana*）等。

1.2 试验设计

本氮添加试验样地于 2021 年 5 月建立，为退耕还林地，去除样地的杂草后共设置样方 486 个，根据样地设计共设置空白对照（CK，163 个），低氮（LN，159 个）和高氮（HN，164 个）3 个氮添加处理水平，各处理区间相互无影响，每个样方的大小均为 5 m × 5 m，样方间间距为 1 m，样方内均匀种植 81 株苗木，确保植株彼此相互不遮荫，根部不缠绕。每个氮添加处理下涉及多种树种丰富度，本研究选取不同氮处理下单一种的白桦、蒙古栎、紫椴、红松样方进行研究。3 种氮处理为空白对照（CK，0 kg/(hm^2·a)）、低氮（LN，50 kg/(hm^2·a)）和高氮（HN，100 kg/(hm^2·a)）。参考在东北地区开展的同类氮添加研究[7]，使用尿素（CH_4N_2O）作为氮源，用喷雾器于每年生长季间分

4 次进行叶面喷施，每次分别将 680 g（LN）和 1 360 g（HN）尿素溶于 20 L 水中，用喷雾器进行叶面喷施，每个样方每次均匀喷施 35 s（共计出水 1 L），喷施两遍，即每个样方喷施溶液 2 L，折合施氮 31.25 g（LN）和 62.50 g（HN），对照组喷施等量的水。苗木第 1 年施氮后（8 月）记录所有苗木的地径苗高等基础数据，第 2 年于施氮后（8 月）开始测量。

1.3　测量指标与方法

1.3.1　生长参数

苗木栽植时使用红色马克笔在地径处做出标记，第 2 年施氮后使用游标卡尺和钢卷尺对不同处理区内所有存活植株的苗高和地径进行测量记录，共测量第 2 年存活的白桦对照 52 株，低氮 31 株，高氮 32 株；蒙古栎对照 56 株，低氮 60 株，高氮 58 株；紫椴对照 26 株，低氮 29 株，高氮 30 株；红松对照 68 株，低氮 52 株，高氮 64 株。

1.3.2　光谱指数

用 Unispec_SC 光谱分析仪（PPSYSTEM，UK）测量光谱指数。波长范围为 310 ~ 1 130 nm，卤素灯光强设为 100%，扫描波长间隔为 3.3 nm，设置整合时间 4 ms，每片叶选取 3 个点进行重复测量。利用 Multispec5.1 软件对光谱仪测得的数据进行处理，取 3 次测量的平均值，根据相应的计算公式得到不同光环境下目标幼苗叶片的修正红边单比指数（red edge ratio vegetation index，mSR705）、结构不敏感植被光谱指数（structure-insensitive pigment index，SIPI）和光化学反射指数（photochemical reflectance index，PRI）。其中 mSR705 与叶绿素的含量有很好的正相关关系[8]，SIPI 是与类胡萝卜素的含量高度相关且与叶片结构无关的指数，反映出类胡萝卜素与叶绿素含量的比值以及树种受到胁迫的状况[9]。PRI 是与植物叶片光合能力密切相关的参数，对环境条件的变化非常敏感，与叶片光合速率呈正相关关系，与类胡萝卜素含量呈负相关关系。

$$\mathrm{mSR705}=\frac{R_{750}-R_{445}}{R_{705}-R_{445}}$$

$$\mathrm{SIPI}=\frac{R_{800}-R_{445}}{R_{800}-R_{680}}$$

$$\mathrm{PRI}=\frac{R_{531}-R_{570}}{R_{531}+R_{570}}$$

式中：R_L 值代表叶片对波长 L（750、445、705、800、680、531、570 nm）的光的反射率。

1.3.3　光响应曲线

使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统（LI-COR，Lincoln，USA）于天气晴朗的上午 06: 00—10: 00 对植株的光合参数进行测量，采用 Li-6400-02B 红蓝光源提供的标准光强，叶室温度控制为 25 ℃，若环境温度过高则控制叶室温度为环境温度 ± 4 ℃ 范围内，使用外接二氧化碳小钢瓶控制 CO_2 浓度为 400 μmol/mol，气体流速为 500 μmol/s。设定光响应曲线的光强梯度为 2 000、1 500、1 000、700、500、250、150、100、75、50、25、10、5、0 μmol/(m^2·s)。最大等待时间设置为 200 s，最小等待时间设为 120 s。

数据导出后使用 Photosynthesis 软件进行光响应曲线的拟合，该软件使用 Thornley 在 1976 年提出的非直角双曲线模型，模型形式如下。

$$P_{\mathrm{n}}=\frac{\alpha I+P_{\mathrm{nmax}}-\sqrt{(\alpha I+P_{\mathrm{nmax}})^2-4\theta\alpha I P_{\mathrm{nmax}}}}{2\theta}-R_{\mathrm{d}}$$

式中：α 是光响应曲线的初始斜率；θ 为曲线的曲率；P_{n} 为净光合速率；I 为入射光强。应用软件对光响应曲线进行拟合并分析，得出表观量子率（apparent quantum yield，AQY）、光饱和点（light saturation point，LSP）、光补偿点（light compensation point，LCP）、最大净光合速率（maximum net photosynthetic rate，P_{nmax}）、暗呼吸速率（dark respiration rate，R_{d}）、水分利用效率（water use efficiency，WUE）和瞬时羧化效率（transient carboxylation rate，CE）等重要光合参数。

1.3.4　叶绿素荧光参数

使用 Li-6800 便携式光合作用测定系统（LI-COR，Lincoln，USA）对植株叶绿素荧光参数进行测量，在测量的前一天将待测量的叶片用锡纸完全包裹进行遮光处理，测量植株在充分暗适应下以及充分经受光照后光环境下的数据，待仪器稳定时测量叶片的最大光化学效率（maximum quantum yield，$F_{\mathrm{v}}/F_{\mathrm{m}}$）。之后打开活化光等待植株完全光适应后测定记录实际光化学效率（actual photochemical efficiency，$\Phi_{\mathrm{PS\,II}}$）、PSⅡ的非循环光合电子传递速率（acyclic electron transfer rate，ETR）、光化学猝灭系数（photochemical quenching of fluorescence，qP）、非光化学猝灭系数（non-photochemical quenching of fluorescence，NPQ）。同时对暗适应后的植株叶片测定 OJIP 曲线。OJIP 曲线由 1 500 μmol/(m^2·s)红光诱导，测定时间为 1 s。JIP-test 参数的计算方法参见文献 [10]。

1.3.5　数据处理方法

使用 SPSS 对所有植株的生长参数、光谱参数、光合参数、荧光参数进行方差分析及多重比较，利用 Origin 作图。

2 结果与分析

2.1 不同树种幼苗苗高地径生长

结果表明不同树种及不同氮处理间地径与苗高差异显著($P_{树种} < 0.001$，$P_{处理} < 0.001$，表 1)。在对照条件下不同树种间地径大小为白桦 > 紫椴 > 红松 > 蒙古栎，随氮浓度的上升蒙古栎地径为先上升后下降，其他树种的地径随氮浓度上升而下降，其中白桦的地径在高氮处理下显著降低，紫椴地径不同处理间差异不显著，红松地径不同处理间差异显著(表 2)。

幼苗苗高在不同处理下均为白桦 > 紫椴 > 蒙古栎 > 红松，其中白桦的苗高随氮浓度上升而下降，施氮组显著低于对照，其他树种苗高随氮浓度上升先增加后下降，其中蒙古栎和红松在高氮下显著低于对照和低氮，紫椴则是不同氮处理间无显著差异。

不同处理下叶片比叶面积均是紫椴 > 白桦 > 蒙古栎 > 红松。其中施氮导致蒙古栎和白桦的比叶面积呈下降趋势($P < 0.05$)，红松和紫椴的比叶面积则在不同氮处理下无显著差异。

2.2 不同树种幼苗光谱指数

因受仪器限制，未对针叶树种红松进行测量，因此光谱部分只针对阔叶树种进行讨论(表 3)。叶绿素修正红边单比指数(mSR705)与叶绿素的含量有很好的正相关关系，mSR705 值越高表示叶绿素相对含量越高。对照条件下 mSR705 值白桦 > 蒙古栎 > 紫椴，随着氮浓度上升白桦和紫椴的 mSR705 值略有上涨但无显著差异，蒙古栎 mSR705 值随施氮浓度上升而呈现先升高后下降的趋势，低氮与对照和高氮间差异显著。光化学反射指数(PRI)与叶黄素

表 1 氮添加对不同树种幼苗叶属性以及光合作用影响的双因素方差分析

Tab. 1 Two-way ANOVA of nitrogen addition on leaf attributes and photosynthesis of different tree species

变异来源 Source of variation	树种 Tree species		处理 Treatment	
	F	*P*	*F*	*P*
地径 Ground diameter	119.580	< 0.001	18.875	< 0.001
苗高 Seedling height	559.824	< 0.001	25.286	< 0.001
P_n	28.296	< 0.001	9.482	< 0.001
C_i	0.544	0.653	1.958	0.145
G_s	6.583	< 0.001	8.002	< 0.01
T_r	3.528	< 0.05	3.151	< 0.05
WUE	2.221	0.089	1.579	0.210
CE	21.662	< 0.001	3.326	< 0.05
P_{nmax}	17.019	< 0.001	8.873	< 0.001
LSP	14.468	< 0.001	7.199	< 0.01
LCP	1.534	0.209	1.840	0.163
R_d	1.496	0.219	0.514	0.599
AQY	9.303	< 0.001	7.076	< 0.01

注：P_n. 净光合速率；C_i. 胞间二氧化碳浓度；G_s. 气孔导度；T_r. 蒸腾速率；WUE. 水分利用效率；CE. 瞬时羧化速率；P_{nmax}. 最大净光合速率；LSP. 光饱和点；LCP. 光补偿点；R_d. 暗呼吸速率；AQY. 表观量子率。下同。Notes: P_n, net photosynthetic rate; C_i, intercellular carbon dioxide concentration; G_s, stomatal conductance; T_r, transpiration rate; WUE, water use efficiency; CE, carboxylation rate; P_{nmax}, maximum net photosynthetic rate; LSP, light saturation point; LCP, light compensation point; R_d, dark respiration rate; AQY, apparent quantum yield. Same as below.

表 2 氮添加下不同树种幼苗苗高、地径及比叶面积

Tab. 2 Seedling height, ground diameter and specific leaf area of different tree species seedlings under varied nitrogen treatments

树种 Tree spicies	处理 Treatment	地径 Ground diameter/mm	苗高 Seedling height/cm	比叶面积 Specific leaf area/($cm^2 \cdot g^{-1}$)
白桦 *B. platyphylla*	CK	18.717 ± 0.817a	180.471 ± 7.396a	154.976 ± 3.485a
	LN	17.091 ± 0.495a	157.097 ± 5.382b	142.579 ± 3.645b
	HN	12.749 ± 0.559b	138.731 ± 5.777b	135.251 ± 6.017b
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	8.968 ± 0.459ab	60.696 ± 4.634a	118.746 ± 4.776a
	LN	10.010 ± 0.377a	64.572 ± 2.617a	98.740 ± 3.254b
	HN	8.556 ± 0.310b	40.164 ± 2.968b	106.868 ± 3.153b
紫椴 *T. amurensis*	CK	17.318 ± 1.370a	77.417 ± 5.621a	195.123 ± 17.556a
	LN	16.722 ± 0.650a	86.720 ± 14.376a	173.571 ± 12.842a
	HN	15.183 ± 1.798a	73.675 ± 6.964a	208.895 ± 46.998a
红松 *P. koraiensis*	CK	11.500 ± 0.381a	35.331 ± 1.422a	51.035 ± 1.572a
	LN	9.870 ± 0.355b	36.012 ± 1.641a	50.068 ± 1.080a
	HN	8.266 ± 0.256c	24.314 ± 1.061b	51.721 ± 1.552a

注：CK、LN和HN的氮添加分别为0、50和100 kg/($hm^2 \cdot a$)。不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。Notes: nitrogen additions in treatment CK, LN and HN are 0, 50 and 100 kg/(ha·year), respectively. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). The same below.

表 3　氮添加下不同树种幼苗光谱指数

Tab. 3　Spectral reflectance index of different tree species seedlings under varied nitrogen treatments

树种 Tree spicies	处理 Treatment	mSR705	PRI	SIPI
白桦 *B. platyphylla*	CK	3.890 ± 0.137a	0.067 ± 0.003a	0.600 ± 0.020b
	LN	3.903 ± 0.148a	0.061 ± 0.005a	0.639 ± 0.024b
	HN	4.304 ± 0.174a	0.073 ± 0.006a	0.754 ± 0.027a
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	3.243 ± 0.099b	0.080 ± 0.003a	0.580 ± 0.025c
	LN	3.956 ± 0.128a	0.074 ± 0.002a	0.657 ± 0.020b
	HN	3.503 ± 0.099b	0.052 ± 0.004b	0.734 ± 0.022a
紫椴 *T. amurensis*	CK	3.055 ± 0.075a	0.079 ± 0.004a	0.668 ± 0.018a
	LN	3.043 ± 0.099a	0.067 ± 0.004a	0.649 ± 0.022a
	HN	3.302 ± 0.106a	0.073 ± 0.004a	0.696 ± 0.016a

注：mSR705. 修正红边单比指数；PRI. 光化学反射指数；SIPI. 结构不敏感植被光谱指数。Notes: mSR705, red edge ratio vegetation index; PRI, photochemical reflectance index; SIPI, structure-insensitive pigment index.

循环色素含量及光合辐射利用效率有关，对照及低氮下 PRI 均为蒙古栎 > 紫椴 > 白桦，高氮下蒙古栎 PRI 出现了显著下降，而白桦与紫椴的 PRI 不同氮处理下无显著差异。结构不敏感植被光谱指数（SIPI）反映类胡萝卜素与叶绿素的比值，随氮浓度的上升蒙古栎及白桦的 SIPI 出现显著上升，其中蒙古栎 SIPI 值不同处理间差异显著，白桦在高氮下差异显著，紫椴不同处理间 SIPI 值无显著差异。

2.3　不同树种幼苗光合参数

对在饱和光强下直接测量得到的光合参数进行方差分析（表 4），不同氮处理下除水分利用效率（WUE）及胞间 CO_2 浓度（C_i）外其他参数均在不同树种与不同处理下有显著差异（$P_{树种} < 0.05$，$P_{处理} < 0.05$）。对照下净光合速率（P_n）白桦 > 红松 > 蒙古栎 > 紫椴。施氮下白桦及紫椴 P_n 与对照无显著差异，红松 P_n 随氮浓度增加而下降，蒙古栎 P_n 则在低氮下上升，低氮时 P_n 白桦 > 蒙古栎 > 红松 > 紫椴，而在高氮时蒙古栎 P_n 下降为 4 个树种间最低。各树种气孔导度（G_s）随氮浓度的变化趋势和 P_n 大致相同，白桦 G_s 在高氮时显著低于对照和低氮；蒙古栎的 G_s 随氮浓度上升先上升后下降；紫椴的 G_s 不同氮处理间无显著差异；红松的 G_s 随氮浓度上升而下降，施氮下显著低于对照。

蒙古栎和紫椴不同氮浓度下 C_i 无显著差异；白桦高氮下 C_i 出现显著下降；红松施氮后 C_i 显著低于对照。白桦与紫椴不同氮浓度下叶片蒸腾速率（T_r）差异不显著；蒙古栎 T_r 整体较高，在高氮下较低氮与对照出现了显著下降；红松 T_r 施氮后显著低于对照。不同氮处理下瞬时羧化速率（CE）均为白桦最高，紫椴最低，对照和高氮下红松 CE 高于蒙古栎，

表 4　氮添加下不同树种幼苗叶片光合参数

Tab. 4　Photosynthetic parameters of different tree species seedlings under varied nitrogen treatments

树种 Tree spicies	处理 Treatment	P_n/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	G_s/(mol·m^{-2}·s^{-1})	C_i/(μmol·mol^{-1})	T_r/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	WUE/(μmol·mmol^{-1})	CE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
白桦 *B. platyphylla*	CK	24.688 ± 1.015a	0.414 ± 0.027a	287.615 ± 4.933a	4.760 ± 0.316a	5.418 ± 0.283a	0.086 ± 0.004a
	LN	24.232 ± 0.988a	0.439 ± 0.025a	295.575 ± 3.284a	5.603 ± 0.759a	5.107 ± 0.443a	0.082 ± 0.003a
	HN	22.648 ± 1.582a	0.330 ± 0.035b	266.055 ± 7.688b	4.616 ± 0.450a	5.202 ± 0.267a	0.085 ± 0.005a
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	16.527 ± 0.955b	0.302 ± 0.030ab	273.466 ± 6.237a	6.974 ± 0.693a	3.183 ± 0.448a	0.061 ± 0.004b
	LN	19.415 ± 0.657a	0.338 ± 0.021a	278.529 ± 4.162a	7.110 ± 0.395a	2.985 ± 0.167a	0.070 ± 0.002a
	HN	13.186 ± 1.145c	0.226 ± 0.031b	269.915 ± 6.703a	4.735 ± 0.725b	3.666 ± 0.492a	0.049 ± 0.001c
紫椴 *T. amurensis*	CK	13.779 ± 0.794a	0.235 ± 0.024a	280.194 ± 9.689a	3.932 ± 0.401a	3.996 ± 0.449a	0.049 ± 0.003a
	LN	13.809 ± 0.844a	0.257 ± 0.028a	284.835 ± 7.458a	3.694 ± 0.404a	4.162 ± 0.325a	0.049 ± 0.003a
	HN	13.439 ± 0.924a	0.229 ± 0.017a	291.706 ± 4.395a	3.296 ± 0.170a	4.132 ± 0.250a	0.046 ± 0.003a
红松 *P. koraiensis*	CK	18.641 ± 0.718a	0.341 ± 0.023a	292.822 ± 5.132a	5.848 ± 0.932a	4.515 ± 0.657a	0.064 ± 0.003a
	LN	15.676 ± 0.614b	0.214 ± 0.012b	260.151 ± 4.519b	3.167 ± 0.276b	5.390 ± 0.354a	0.060 ± 0.002a
	HN	14.877 ± 0.565b	0.212 ± 0.015b	260.486 ± 11.289b	3.688 ± 0.312b	3.955 ± 0.373a	0.061 ± 0.004a

低氮下蒙古栎 CE 显著增加，高于红松。

通过方差分析的结果可以得到除光补偿点(LCP)和暗呼吸(R_d)外其他参数不同树种及不同处理下均有显著差异($P_{树种} < 0.01$，$P_{处理} < 0.01$，表 1)。

在对照情况下最大净光合速率(P_{nmax})白桦 > 红松 > 蒙古栎 > 紫椴(表 5)。白桦、蒙古栎和红松的 P_{nmax} 均随氮浓度的增加呈现先上升后下降的趋势，紫椴的 P_{nmax} 则是随氮浓度增加而下降，4 个树种在高氮下 P_{nmax} 均低于对照。其中白桦和紫椴不同氮浓度下 P_{nmax} 差异不显著，蒙古栎和红松高氮下 P_{nmax} 均显著低于低氮。

在对照条件下，光饱和点(LSP)红松 > 白桦 > 蒙古栎 > 紫椴，而低氮下蒙古栎的 LSP 升高，呈现红松 > 蒙古栎 > 白桦 > 紫椴的趋势，其中白桦与紫椴的 LSP 不同氮添加下差异不显著；蒙古栎的 LSP 随着氮浓度的增加呈现先上升后下降的趋势，低氮与高氮间差异显著；红松的 LSP 在高氮下显著下降。

白桦、蒙古栎、红松 3 个树种不同氮处理下 LCP 无显著差异，紫椴低氮下的 LCP 显著低于对照，且在不同氮处理下紫椴的 LCP 均低于其他树种。表观量子效率(AQY)代表植物利用弱光能力的强弱，不同氮处理下均为紫椴的 AQY 最低。

2.4 不同树种幼苗叶片荧光参数

实际光化学效率($\Phi_{PS\,II}$)反映叶片用于光合电子传递的能量占所有吸收光能的比例。白桦与紫椴 $\Phi_{PS\,II}$ 较高且不同氮处理间无显著差异；蒙古栎和红松 $\Phi_{PS\,II}$ 较低，均随氮浓度增加呈现先下降后上升的趋势，其中蒙古栎低氮下 $\Phi_{PS\,II}$ 最低，与对照及高氮间差异显著，红松对照下 $\Phi_{PS\,II}$ 最高且不同氮处理间差异显著(表 6)。

最大光化学效率(F_v/F_m)反映了 PS II 反应中心光能转换效率，代表 PS II 反应中心原初光能转化效率、开放比例、光合作用的原初光能转换效率和电子传输活性。白桦和红松不同氮处理间 F_v/F_m 差异不显著，且数值都在 0.8 左右；蒙古栎 F_v/F_m 从对照组的(0.795 ± 0.004)，下降至低氮的(0.778 ± 0.006)与高氮的(0.764 ± 0.005)，施氮与对照差异显著。紫椴的 F_v/F_m 随氮浓度上升呈现先增加后减小的趋势，低氮下紫椴的 F_v/F_m 为(0.797 ± 0.004)，显著高于对照及高氮。

PS II 的非循环光合电子传递速率(ETR)反映实际光强条件下的表观电子传递效率，白桦和紫椴 ETR 较高且不同氮处理间无显著差异。蒙古栎和红松 ETR 较低，蒙古栎 ETR 在低氮下显著低于对照及高氮，红松 ETR 最低且施氮组显著低于对照。

光化学猝灭系数(qP)指 PS II 反应中心所捕获的能量转化为化学能的过程，反映了 PS II 反应中心的开放程度，不同树种 qP 随氮浓度增加的变化趋势与 ETR 相似。非光化学猝灭系数(NPQ)代表天线色素吸收的光能直接以热量的形式耗散而不能用于光合电子传递，红松和蒙古栎的 NPQ 较高，且均随氮浓度增加呈先上升后下降趋势，低氮与高氮间差异显著；白桦和紫椴 NPQ 较低，不同氮处理间无显著差异。

从叶片 OJIP 曲线中可以得到多个荧光参数(表 7)，在 j 点 4 个树种在不同氮处理下相对可变荧光强度(V_j)均无明显差异。OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率(initial slope of OJIP fluorescence induction curve,

表 5 氮添加下不同树种幼苗光响应曲线计算参数

Tab. 5 Photosynthetic parameters of different tree species seedlings among varied nitrogen treatments

树种 Tree spicies	处理 Treatment	P_{nmax}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	LSP/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	LCP/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	R_d/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	AQY/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
白桦 *B. platyphylla*	CK	26.820 ± 1.771a	1 844.400 ± 191.153a	30.800 ± 6.227a	−1.823 ± 0.357a	0.054 ± 0.001a
	LN	27.342 ± 2.096a	1 779.556 ± 170.444a	32.889 ± 4.889a	−2.060 ± 0.286a	0.057 ± 0.001a
	HN	25.049 ± 2.555a	1 592.444 ± 178.614a	32.889 ± 2.731a	−2.011 ± 0.141a	0.056 ± 0.002a
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	23.291 ± 2.306ab	1 746.677 ± 344.128ab	29.455 ± 3.669a	−1.940 ± 0.293a	0.049 ± 0.002a
	LN	26.166 ± 2.499a	2 618.077 ± 395.527a	36.385 ± 5.874a	−1.786 ± 0.385a	0.048 ± 0.003a
	HN	17.025 ± 1.644b	1 351.333 ± 202.047b	40.182 ± 6.081a	−2.383 ± 0.366a	0.043 ± 0.003a
紫椴 *T. amurensis*	CK	15.465 ± 1.330a	1 153.000 ± 112.531a	27.500 ± 4.436a	−1.415 ± 0.202a	0.044 ± 0.001a
	LN	15.392 ± 1.031a	1 230.000 ± 154.639a	16.400 ± 2.696b	−0.891 ± 0.152a	0.045 ± 0.001a
	HN	14.585 ± 1.126a	1 228.444 ± 106.957a	25.333 ± 2.582ab	−1.320 ± 0.124a	0.039 ± 0.003a
红松 *P. koraiensis*	CK	23.701 ± 1.508a	2 529.615 ± 140.831a	31.401 ± 13.818a	−2.358 ± 1.176a	0.057 ± 0.004a
	LN	24.825 ± 1.845a	2 673.976 ± 212.282a	21.494 ± 3.344a	−1.683 ± 0.160a	0.048 ± 0.002ab
	HN	18.671 ± 0.730b	1 996.765 ± 109.824b	42.529 ± 5.177a	−2.099 ± 0.225a	0.042 ± 0.002b

表 6　氮添加下不同树种幼苗叶片荧光参数

Tab. 6　Fluorescence parameters of different tree species seedlings under nitrogen addition

树种 Tree species	处理 Treatment	$\Phi_{PS\,II}$	F_v/F_m	ETR	qP	NPQ
白桦 *B. platyphylla*	CK	0.178 ± 0.014a	0.816 ± 0.003a	150.015 ± 11.709a	0.402 ± 0.027a	0.847 ± 0.014a
	LN	0.134 ± 0.008a	0.798 ± 0.010a	112.559 ± 6.705a	0.335 ± 0.014a	0.874 ± 0.008a
	HN	0.121 ± 0.025a	0.816 ± 0.007a	102.286 ± 20.938a	0.287 ± 0.052a	0.868 ± 0.010a
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	0.089 ± 0.007a	0.795 ± 0.004a	75.235 ± 5.956a	0.301 ± 0.013a	0.924 ± 0.005b
	LN	0.049 ± 0.003b	0.778 ± 0.006b	41.028 ± 2.140b	0.220 ± 0.010b	0.943 ± 0.003a
	HN	0.079 ± 0.005a	0.764 ± 0.005b	66.046 ± 3.940a	0.267 ± 0.013a	0.910 ± 0.002c
紫椴 *T. amurensis*	CK	0.093 ± 0.013a	0.743 ± 0.013b	78.644 ± 11.182a	0.294 ± 0.022a	0.902 ± 0.011a
	LN	0.136 ± 0.018a	0.797 ± 0.004a	114.820 ± 15.824a	0.361 ± 0.048a	0.890 ± 0.009a
	HN	0.111 ± 0.014a	0.756 ± 0.008b	93.217 ± 12.042a	0.303 ± 0.033a	0.870 ± 0.008a
红松 *P. koraiensis*	CK	0.088 ± 0.007a	0.810 ± 0.006a	74.404 ± 6.137a	0.254 ± 0.015a	0.919 ± 0.009ab
	LN	0.047 ± 0.001c	0.776 ± 0.008a	49.473 ± 1.570b	0.169 ± 0.007b	0.931 ± 0.002a
	HN	0.068 ± 0.009b	0.795 ± 0.008a	57.344 ± 7.563b	0.185 ± 0.029b	0.904 ± 0.007b

注: $\Phi_{PS\,II}$.实际光化学效率; F_v/F_m. 最大光化学效率; ETR. 非循环光合电子传递速率; qP. 光化学猝灭系数; NPQ. 非光化学猝灭系数。Notes: $\Phi_{PS\,II}$, actual photochemical efficiency; F_v/F_m, actual photochemical efficiency; ETR, acyclic electron transfer rate; qP, photochemical quenching of fluorescence; NPQ, non-photochemical quenching of fluorescence.

表 7　氮添加下不同树种幼苗叶片 JIP-text 参数

Tab. 7　JIP-text parameters of different tree species seedlings under varied nitrogen treatments

树种 Tree species	处理 Treatment	V_j	M_o	N	S_m
白桦 *B. platyphylla*	CK	0.631 ± 0.017a	2 804.972 ± 294.348a	15 558.615 ± 603.892a	3.658 ± 0.218a
	LN	0.652 ± 0.022a	2 825.56 ± 209.106a	15 147.807 ± 722.596a	3.554 ± 0.254a
	HN	0.664 ± 0.014a	2 990.975 ± 372.545a	14 951.089 ± 708.137a	3.477 ± 0.290a
蒙古栎 *Q. mongolica*	CK	0.677 ± 0.023a	3 259.756 ± 247.916a	15 536.697 ± 296.142a	3.266 ± 0.127a
	LN	0.692 ± 0.016a	2 952.933 ± 279.987a	12 420.176 ± 337.534b	3.083 ± 0.280a
	HN	0.706 ± 0.01a	3 591.108 ± 181.269a	11 837.86 ± 678.543b	2.414 ± 0.181b
紫椴 *T. amurensis*	CK	0.691 ± 0.026a	4 449.982 ± 565.824a	9 513.395 ± 3 090.225b	1.683 ± 0.591b
	LN	0.624 ± 0.015a	3 221.316 ± 197.039b	16 451.272 ± 1 048.703a	3.188 ± 0.118a
	HN	0.651 ± 0.016a	3 074.266 ± 172.648b	10 702.066 ± 1 145.714b	2.275 ± 0.235ab
红松 *P. koraiensis*	CK	0.661 ± 0.019a	759.363 ± 81.003a	3 587.198 ± 305.565a	3.206 ± 0.268a
	LN	0.639 ± 0.016a	784.871 ± 31.833a	3 569.633 ± 461.696a	2.896 ± 0.342a
	HN	0.675 ± 0.031a	799.513 ± 91.798a	3 529.33 ± 426.204a	3.063 ± 0.360a

注: V_j. 在j点的相对可变荧光强度; M_o. OJIP荧光诱导曲线的初始斜率; N. 从0到F_m时间内Q_A被氧化还原的次数; S_m. 标准化后的J-P相和F_m之间的面积。Notes: V_j, relative variable fluorescence at the j-step; M_o, initial slope of OJIP fluorescence induction curve; N, number of Q_A reduction events between time 0 to F_m; S_m, normalized total complementary area above the OJIP transient.

M_o)代表对于初级醌受体(Q_A)的最大还原速率，白桦、蒙古栎、红松 M_o 随氮浓度增加无显著差异，紫椴施氮组的 M_o 显著低于对照，在对照和低氮条件下 M_o 均为紫椴 > 蒙古栎 > 白桦 > 红松，在高氮下为蒙古栎 > 紫椴 > 白桦 > 红松。从 0 到 F_m 时间内 Q_A 被氧化还原的次数(N)不同氮处理下均为白桦最高，红松最低，且白桦和红松的 N 在不同氮处理间无显著差异，蒙古栎的 N 施氮后显著低于对照，紫椴则是低氮下 N 显著高于对照和高氮。标准化后的 J-P 相和 F_m 之间的面积(S_m)可反应 PSⅡ反应中心受体侧质体醌 PQ 库的大小，白桦和红松的 S_m 随氮浓度增加无显著差异，蒙古栎的 S_m 在高氮处理时出

现显著下降，紫椴的 S_m 则是在施氮后较对照出现显著提升。

3 讨 论

氮元素是植物生长所必需的营养元素，对植物的生长发育过程起着重要作用，现有研究中通常使用植物的地径和苗高变化来直观地表示植物的生长状况。在本研究中，蒙古栎幼苗的地径、苗高随氮浓度增加呈现先增加后减小的趋势，白桦和红松地径苗高随氮浓度上升而下降，紫椴地径苗高对氮浓度变化较不敏感。过高的氮浓度可能导致土壤酸化使得土壤 pH 降低[11]并降低植物对土壤氮素的吸收和利用，导致养分失衡[12]，使幼苗干物质合成减弱，进而抑制了幼苗地径苗高的生长。

光合作用是植物产生和积累有机物的重要生理过程，在本研究中，不添加外源氮的情况下白桦的光合能力最强，紫椴的光合能力最弱。白桦与红松在施氮处理下净光合速率、气孔导度与胞间二氧化碳浓度同步出现了下降，这说明氮处理下白桦与红松净光合速率下降可能是受气孔限制。气孔部分关闭限制外界 CO_2 的进入，对 CO_2 光合同化能力产生抑制[13]，而 CO_2 光合同化能力与净光合速率呈正相关[14]。因此在高氮添加下白桦与红松叶片气孔的开放程度受到了抑制，进而影响了光合速率。有研究表明，随着氮添加植物叶片中的氮水平升高，针叶树会将多余的氮以腐胺等形式积累在体内，而非用来合成更多的 Rubisco 酶以提高光合能力[15]，由此也导致高氮下红松的光合速率出现明显下降。而蒙古栎气胞间二氧化碳浓度并未产生明显变化，这表明蒙古栎的净光合速率在不同氮浓度下变化的原因同时来自于气孔导度与羧化能力变化两方面。同时，蒙古栎和红松的蒸腾速率在氮添加下明显减小，使得植物无法得到充足的光合底物—水，不利于光合积累物的运输，进而使得净光合速率下降[16]。

植物光合速率与叶片叶绿素含量直接相关，通常情况下叶绿素含量会随着氮沉降速率的增加而增加[17]。植物叶片的反射光谱指数与光合色素含量存在密切关系，mSR705 与叶绿素相对含量呈正相关，白桦具有相对较高的叶绿素相对含量，紫椴叶绿素相对含量相对较低，二者的叶绿素含量对氮素响应均不敏感。而蒙古栎的叶绿素相对含量在低氮下出现了明显上升但在高氮下有所下降，这与通常状况不一致，推测这种情况可能是由于过量的氮元素被氨基酸及胺类吸收而非转移到叶绿素中所导致的[18]。

植物对光的适应范围是其对环境适应能力的重要表现。植物叶片 PRI 指数可作为评估植物叶片光合能力的有效指标，SIPI 反映了叶片类胡萝卜素与叶绿素的比值，且两者呈正相关[19]。类胡萝卜素是植物在应激时首先受到刺激的一种刺激信号分子，能辅助光合作用，对预测植被的健康、营养和生长具有重要意义[20]，当植物光合结构所接收的光能超过其所能利用的能量产生光抑制时，植物就会发挥叶黄素循环的热耗散功能来维持叶绿素平衡和维持正常光合作用进而对植物加以保护[21]。同时光补偿点可以反映植物对弱光环境的耐受能力，光补偿点低、光饱和点高的植物对光环境的适应性强。

本研究中白桦和蒙古栎在高氮下类胡萝卜素比例都显著升高，同时光饱和点在高氮时降低，说明高氮处理降低了植物对强光的利用能力，使得植物接受的光强超过了其可利用的范围，进而触发了强光下植物的光保护机制，使得植物叶片利用叶黄素循环耗散掉多余光能，将吸收的光更多地转化为热能散失。紫椴的类胡萝卜素含量较高，光饱和点和光补偿点在不同氮浓度下均较低，最大净光合速率不随氮浓度增加而产生显著差异，且比叶面积较大，符合耐阴树种的特征。同时光补偿点可以反映植物对弱光环境的耐受能力，光补偿点低、光饱和点高的植物对光环境的适应性强。在不同氮处理下均为红松的光适应范围最宽，紫椴的光适应范围最窄。有研究表明阔叶树种紫椴光合参数对氮添加的敏感程度要高于针叶树种红松[4]，但在本研究中紫椴的光合参数随氮浓度变化差异不显著，可能是由于前人研究为盆栽苗试验，而本研究在野外条件下环境更为复杂，有研究表明长期暴露于全光环境中的紫椴幼苗叶片的光合作用在强光作用下受到限制[22]，因此推测在研究地自然光强较高的环境下，紫椴受到的光抑制较强，从而导致紫椴对氮浓度敏感度下降，氮浓度不再是限制紫椴光合变化的因素。

植物的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 能反映植物对光能的利用效率，可作为植物是否遭受胁迫的参考依据，健康叶的 F_v/F_m 接近 0.8[23]，该参数在胁迫条件下明显下降，在非胁迫条件下变化极小且不受物种及生长条件的影响[24]。在本研究中，白桦的 F_v/F_m 未受氮浓度变化的影响始终接近 0.8；蒙古栎和红松的 F_v/F_m 在低氮下出现下降；紫椴的 F_v/F_m 在低氮下接近 0.8，而在对照和高氮下都出现了下降。因此可以发现在高氮下除白桦外其余树种的 PSⅡ反应中心均会受到抑制，其中以紫椴受到的抑制最严重。

qP 表示 PSⅡ的电子传递活性，qP 增加有助于反应中心电荷分离，从而有利于电子传递及量子产额增加[25]，qP 下降反映了光化学能量转换的能力变

弱。在不同氮浓度下白桦和紫椴均保持较高的电子传递能力，蒙古栎和红松受氮的影响电子传递能力下降。研究表明当 F_v/F_m 和 qP 出现下降说明光合机构的光抑制程度严重，而 NPQ 的上升则表明植物以热的形式耗散了过剩的激发能，阻止了由于激发能积累引起的 PS Ⅱ损伤[26−27]。因此推测在本研究中蒙古栎与红松在 F_v/F_m 和 qP 较低的情况下仍能保持较高的光合速率是由于热耗散起到的保护机制。

V_j、M_o 和 S_m 是分析 PS Ⅱ受体侧 Q_A 到 Q_B 电子传递速率和 PS Ⅱ反应中心受体侧 PQ 库大小的重要指标[10]。当 V_j 和 M_o 增加，S_m 下降，2 ms 时有活性的反应中心开放程度降低，表明 SPII 受体侧电子从 Q_A 到 Q_B 的传递受到了抑制。本研究中 4 个树种的 V_j 差别较小，蒙古栎与紫椴 M_o 相对较高，且对照下紫椴 M_o 显著高于施氮组。S_m 则是高氮下的蒙古栎及对照下的紫椴显著低于同树种的其他处理，并且与其他树种相比紫椴整体 S_m 较低。说明紫椴及高氮下的蒙古栎质体醌库小，电子传递受到抑制，因此导致光合速率出现下降，光合生长较弱。在相同光照条件下，如果质体醌库较小，其 Q_A 被还原次数应该较大，但紫椴不仅质体醌库较小，Q_A 被还原次数也较小，这与邱念伟等[28]研究结果类似，说明紫椴质体醌受到抑制，导致电子传递受阻。这可能是由于捕光色素的降解或天线色素分子结构的变化，或植物在受到光胁迫时 D1 蛋白的降解使光合电子传递链上的 Q_B 从蛋白复合体上脱落，导致电子传递链的电子受体库降低所造成的[29−30]。

4　结　　论

白桦的各项参数随氮浓度的上升而下降，但整体来说对氮浓度变化较不敏感，且白桦作为演替初期的先锋树种，在不同氮环境下均保持较高的光合生长速率；蒙古栎对氮浓度变化较敏感，低氮可以促进蒙古栎幼苗的光合生长，而在高氮下则受到抑制；紫椴的光合随氮浓度上升有先上升后下降的趋势，整体受光抑制较严重，不同氮处理间差异不显著，但由于紫椴比叶面积较大，能适应光强较低的环境，且在高氮下光合速率未产生明显下降，因此在高氮的林下环境下光合生长要优于蒙古栎；红松的各项参数则随氮浓度上升而下降，高氮下受氮抑制较严重，电子传递速率下降，光合速率减弱。因此推测在较低氮浓度下蒙古栎林的生长会占据很大优势，而氮浓度过高时阔叶红松林演替前期以白桦为主，而中期蒙古栎受到抑制，紫椴占据优势，后期红松的生长也受到高氮抑制。由于本试验为裸地人工苗种植，而在天然林中会有水分、土壤和种间竞争等非生物和生物因子，使得植物生长对不同氮浓度的响应更为复杂，因此氮沉降对阔叶红松林演替的影响有待进一步在天然林中进行验证。

参　考　文　献

[1] Liu X, Duan L, Mo J, et al. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview[J]. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2251−2264.

[2] 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.

[3] 吴茜, 丁佳, 闫慧, 等. 模拟降水变化和土壤施氮对浙江古田山 5 个树种幼苗生长和生物量的影响 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(3): 256−267.
Wu Q, Ding J, Yan H, et al. Effects of simulated precipitation and nitrogen addition on seedling growth and biomass in five tree species in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(3): 256−267.

[4] 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.

[5] 王玲. 长白山阔叶红松林群落树种关联及演替特征的研究 [D]. 吉林: 北华大学, 2017.
Wang L. Study on correlation and succession characteristics of tree species in broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain[D]. Jilin: Beihua University, 2017.

[6] 于美佳, 叶彦辉, 韩艳英, 等. 氮沉降对森林生态系统影响的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2021, 49(3): 19−24, 27.
Yu M J, Ye Y H, Han Y Y, et al. Research progress on the effects of nitrogen deposition on forest ecosystem[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2021, 49(3): 19−24, 27.

[7] 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 respiration, temperature and humidity sensitivity to nitrogen addition in four forests of Northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(2): 560−567.

[8] Sims D A, Gamon J A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages[J]. Remote Sensing of Environment, 2002, 81(2-3): 337−354.

[9] Merzlyak M N, Gitelson A A, Chivkunova O B, et al. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening[J]. Physiologia Plantarum, 1999, 106: 135-141.

[10] 李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559−566.
Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the fast hlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2005, 31(6): 559−566.

[11] 鲁显楷，莫江明，张炜，等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500−522.
Lu X K, Mo J M, Zhang W, et al. Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: an overview[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2019, 27(5): 500−522.

[12] Andrews M, Raven J, Lea P J. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants[J]. Annals of Applied Biology, 2013, 163(2): 174−199.

[13] 张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 等. NaCl 胁迫对不同白榆品系生物量及光合作用的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37(21): 7258−7265.
Zhang X X, Yin X L, Li H L, et al. Effect of salt stress on the biomass and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. strains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(21): 7258−7265.

[14] 热比古丽·亚森, 王世伟, 马彬, 等. 供氮水平对核桃幼苗叶片光合特性的影响 [J]. 北方园艺, 2021(16): 56−61.
Yasen R, Wang S W, Ma B, et al. Effects of different nitrogen supply levels on photosynthetic characteristics of walnut seedling leaves[J]. Northern Horticulture, 2021(16): 56−61.

[15] 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.

[16] 田博宇, 牟长城, 李佳欣, 等. 小兴安岭白桦次生林内红松光合对林隙大小与林隙内位置的适应性研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(9): 159−170.
Tian B Y, Mu C C, Li J X, et al. Study on the photosynthetic adaptability of *Pinus koraiensis* to the forest gaps in different sizes and at various positions of the *Betula platyphylla* secondary forest in the Xiaoxing'an Mountains[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2022, 42(9): 159−170.

[17] 李娜. 落叶松幼苗对干旱胁迫及氮添加的生理生态响应 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
Li N. Physiologicaland ecological response of *Larix gmelinii* seedlings under soil drought stress and different ntrogen levels[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014.

[18] 张云飞. 木荷对氮水交互作用的生理生态响应 [D]. 福州: 福建师范大学, 2017.
Zhang Y F. Ecophysiological responses of *Schima superba* to nitrogen and water deposition[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2017.

[19] 胡乘风. 阔叶红松林冠层树种光合特性及光合生产潜力研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
Hu C F. Study on photosynthetic characteristics and potential productivity of canopy tree species in broad-leaved Korean pine forest[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.

[20] 温云梦, 张冬冬, 王家强. 干旱胁迫对胡杨叶片色素及光谱特征影响的研究进展 [J]. 绿色科技, 2022, 24(1): 6−10.
Wen Y M, Zhang D D, Wang J Q. Research progress on effects of drought stress on pigment and spectral characteristics of *Populus euphratica* leaves[J]. Journal of Green Science and Technology, 2022, 24(1): 6−10.

[21] 李瑾瑾, 张强, 方炎明. 植物叶黄素循环及其光保护作用的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2016, 44(5): 1−3.
Li J J, Zhang Q, Fang Y M. Research progress of xanthophyll cycle and its function in light protection[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2016, 44(5): 1−3.

[22] 张放, 胡万良, 孔祥文. 辽东天然次生林中五种阔叶树生理特征比较研究 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(5): 106−110.
Zhang F, Hu W L, Kong X W. Comparison of five broad-leaved seedlings'physiological characteristics in natural secondary forest of eastern Liaoning[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(5): 106−110.

[23] 宋航, 闫庆伟, 巴雅尔图, 等. 水氮交互对草地早熟禾叶绿素荧光和 RuBisCO 酶活力的影响 [J]. 中国草地学报, 2017, 39(5): 31−38.
Song H, Yan Q W, Bayet, et al. Effects of water and nitrogen interaction on chlorophyll fluorescence parameters and RuBisCO activity in kentucky bluegrass[J]. Chinese Journal of Grassland, 2017, 39(5): 31−38.

[24] 田明爽, 宋美珍, 范术丽, 等. 棉花早熟芽黄突变体叶绿素荧光动力学特性研究 [J]. 棉花学报, 2011, 23(5): 414−421.
Tian M S, Song M Z, Fan S L, et al. Research of chlorophyll fluorescence dynamic characteristic in a cotton virescent mutant[J]. Cotton Science, 2011, 23(5): 414−421.

[25] Dai Y, Shen Z, Liu Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(2−3): 177−182.

[26] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444.
Zhang S R. A discussion on chlorophyll flourescence kinetics

parameters and their significance[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(4): 444.

[27] 师生波, 尚艳霞, 师瑞, 等. 高山植物美丽风毛菊 PSⅡ光化学效率和光合色素对短期增补 UV-B 辐射的响应 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(5): 420−430.
Shi S B, Shang Y X, Shi R, et al. Responses of PSⅡ photochemistry efficiency and photosynthetic pigments of *Saussurea superba* to short-term UV-B-supplementation[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(5): 420−430.

[28] 邱念伟, 周峰, 顾祝军, 等. 5 种松属树种光合功能及叶绿素快相荧光动力学特征比较 [J]. 应用生态学报, 2012, 23(5): 1181−1187.
Qiu N W, Zhou F, Gu Z J, et al. Photosynthetic functions and chlorophyll fast fluorescence characteristics of five *Pinus* species[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(5): 1181−1187.

[29] 张会慧, 张秀丽, 许楠, 等. 外源钙对干旱胁迫下烤烟幼苗光系统Ⅱ功能的影响 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1195−1200.
Zhang H H, Zhang X L, Xu N, et al. Effects of exogenous $CaCl_2$ on the functions of flue-cured tobacco seedlings leaf photosystem Ⅱ under drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(5): 1195−1200.

[30] 贾浩, 郝建博, 曹洪波, 等. 遮荫对‘保佳红’桃树叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响 [J]. 西北植物学报, 2015, 35(9): 1861−1867.
Jia H, Hao J B, Cao H B, et al. Effects of shading on fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of ‘Baojiahong’ peach leaves[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(9): 1861−1867.

（责任编辑　范　娟　孟　瑶
责任编委　孟　平）