

王宣璎, 张翼, 何怀江, 范秀华. 吉林舒兰地区蒙古栎幼苗光合荧光特征对模拟氮沉降的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (5): 1077-1083
Wang XY, Zhang Y, He HJ, Fan XH. Response of photosynthetic and fluorescence characteristics of *Quercus mongolica* seedlings to simulated nitrogen deposition in Shulan, Jilin, China [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (5): 1077-1083

吉林舒兰地区蒙古栎幼苗光合荧光特征对模拟氮沉降的响应

王宣璎¹ 张翼¹ 何怀江² 范秀华¹✉

¹北京林业大学理学院 北京 100083

²吉林省林业科学研究院 长春 130022

摘要 蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 是我国东北地区重要的生态树种, 为揭示氮沉降加剧背景下东北地区蒙古栎幼苗对氮添加的响应机制, 以吉林省舒兰市地区人工造林的蒙古栎幼苗为研究对象, 设置空白对照 (CK: 0 kg hm⁻² a⁻¹), 低氮 (LN: 50 kg hm⁻² a⁻¹) 和高氮 (HN: 100 kg hm⁻² a⁻¹) 3种氮梯度, 从光合荧光性状入手揭示蒙古栎幼苗光合生理生态特征随氮添加的变化。结果表明: (1) 与对照相比, 低氮组蒙古栎幼苗苗高增加了8.68%, 地径增加了23.34%。(2) 幼苗叶片叶绿素归一化指数和修正红边单比指数均为低氮最高, 对照样地最低, 且3种处理相互间差异均显著。结构不敏感植被光谱指数施氮下显著高于对照, 且低氮与高氮间差异不显著。(3) 光合参数中幼苗的最大净光合速率与对照组的12.59 μmol m⁻² s⁻¹相比, 低氮组增长为14.47 μmol m⁻² s⁻¹, 高氮组下降至11.67 μmol m⁻² s⁻¹, 气孔导度与最大净光合速率呈正相关。(4) 叶片磷含量施氮处理较对照显著降低, 对照样地氮磷比小于14, 低氮和高氮处理大于14, 不同氮处理下植株叶片碳、氮、钙含量无显著差异。(5) 高氮下实际光化学效率、PSII的非循环光合电子传递速率、光化学淬灭系数与PSII反应中心受体侧质体醌库的大小显著降低, 非光化学淬灭系数值提高。本研究表明, 蒙古栎幼苗在低氮浓度下叶绿素含量显著上升使得植株光合速率加快, 促进植株的生长; 高氮环境下受气孔限制、电子传递能力的减弱以及捕获的光能以荧光及热形式耗散增加, 使得植株光合及生长受到明显的抑制。本研究揭示了蒙古栎幼苗对不同氮浓度的响应机制, 可为我国东北地区人工造林时蒙古栎树种的应用提供参考。(图3 表5参38)

关键词 氮添加; 蒙古栎; 光响应曲线; 叶片元素; 荧光

Response of photosynthetic and fluorescence characteristics of *Quercus mongolica* seedlings to simulated nitrogen deposition in Shulan, Jilin, China

WANG Xuanying¹, ZHANG Yi¹, HE Huaijiang² & FAN Xiuhua¹✉

¹College of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

²Jilin Provincial Academy of Forestry sciences, Changchun 130022, China

Abstract *Quercus mongolica* is an ecologically important tree species found in Northeast China. This study aimed to reveal the response of *Quercus mongolica* seedlings to intensified nitrogen (N) deposition, which may provide a reference for forest plantations in Northeast China. Using the planted *Quercus mongolica* seedlings in Shulan City, Jilin Province, this study investigated the responses of *Quercus mongolica* seedlings across an N addition gradient, with a focus on the spectral index, photosynthetic characteristics, leaf element contents, and fluorescence characteristics. The N addition gradient included three levels: a blank control (CK; 0 kg hm⁻² a⁻¹), low N addition (LN; 50 kg hm⁻² a⁻¹), and high N addition (HN; 100 kg hm⁻² a⁻¹). This results showed that (1) LN increased seedling height by 8.68% and stem diameter at ground height by 23.34% compared with the control treatment. (2) Among the N addition treatments, LN had the highest chlorophyll normalized index and modified red edge single-ratio index, whereas the lowest values were observed in CK. The structure-insensitive pigment index did not change significantly between LN and HN but was significantly higher than that of CK. (3) The maximum net photosynthesis of seedlings in CK, LN, and HN were 12.59, 14.47, and 11.67 μmol m⁻² s⁻¹ respectively. Stomatal conductance was positively correlated with maximum net photosynthesis. (4) Leaf phosphorus contents in the N addition treatments were considerably lower than that in CK. N/P was less than 14 in CK but higher than 14 in LN and HN. Varying N addition did not alter leaf carbon, N, or Ca contents. (5) High N addition decreased the actual photochemical efficiency, acyclic photosynthetic electron transfer rate,

收稿日期 Received: 2022-06-22 接受日期 Accepted: 2023-01-09

国家重点研发计划重点专项项目 (2022YFD2201003) 和吉林省科技发展规划项目 (20220202097NC) 资助 Supported by the Key Special Project of National Key Research and Development Program of China (2022YFD2201003) and Jilin Provincial Science and Technology Development Plan Project (20220202097NC)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: bxfanxh@sina.com)

photochemical quenching coefficient, and size of the acceptor-side plastoquinone pool in the PSII reaction center, but increased the non-photochemical quenching coefficient. Collectively, the results indicated that the CK treatment was limited by N, and the LN and HN treatments were limited by N and P. Low N addition increased the chlorophyll content of *Quercus mongolica*, which further promoted the photosynthetic rate and seedling growth. Owing to the limitations of stomatal conductance, weak electron transfer efficiency, and increased fluorescence and heat dissipation, high N addition significantly decreased photosynthesis and growth.

Keywords nitrogen addition; *Quercus mongolica*; light response curve; leaf element content; fluorescence

氮沉降是生态系统氮循环中的重要环节,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光合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,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^[3],大量氮添加研究均表明适量的氮素供应会对植株叶片的叶绿素含量、气孔导度、光合氮利用效率、比叶面积等产生影响,进而提高幼苗叶片的光合速率,促进植物营养生长^[4-5];而当土壤中氮超出一定范围后会造成硝酸根离子淋溶、盐基离子流失、土壤酸化、土层中微生物减少等多种问题^[6],从而导致植物氮素、磷素吸收不平衡,引起植物体内营养元素比例失衡,使植株光合速率受到抑制^[7]。另一方面过多的氮也有可能在植物体内形成大量的游离氨基酸,进而干扰植物正常的生理过程,对植物产生毒害作用^[8],最终导致植物光合速率下降,生长发育受到抑制。通过对植物的光合荧光等参数进行测量,可以更好地了解植物对氮的响应机制。

蒙古栎(*Quercus mongolica*)是温带针阔混交林区域的重要树种之一^[3],蒙古栎林往往形成于原有森林植被屡遭破坏后,被认为是最后一道生态防线因此具有特殊重要的生态意义^[9]。目前有关蒙古栎幼苗氮添加下光合及荧光性状研究多见于严格控制试验条件下的低浓度容器苗培育试验^[10-14]。相比控制变量试验,野外环境中还混杂水分、土壤和种间竞争等非生物和生物因子^[15],使得野外条件下植物在生长中对不同氮浓度的响应出现不同。从已有研究来看,蒙古栎对环境变化响应明显^[16-18],且对氮环境的敏感度会随着自身年龄阶段不同而产生差异^[19],这说明了响应过程的复杂性,因此针对研究区域内蒙古栎幼苗对氮添加的响应情况有必要开展野外试验。本研究以吉林舒兰地区野外人工种植的蒙古栎幼苗为研究对象,分析蒙古栎对氮添加的响应探究其光合荧光对氮添加的响应机制,为东北地区蒙古栎造林应用提供一定参考。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究区位于吉林省舒兰市东部的开原林场(44°23'40"N, 127°12'30"E),海拔为170 m-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,年有霜期225 d。冬季降雪显著,年平均积雪厚度为20 cm-60 cm,土壤冻层厚度为1.5 m-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 cm-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(*Quercus mongolica*)、红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和春榆(*Ulmus davidiana*)等。

1.2 试验设计

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。每个氮添加处理下涉及多种树种丰富度,其中种植单一树种的样方在每种氮处理下设置3个重复,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。本研究的选取不同氮处理下单一种植蒙古栎的样方进行研究。参考在东北地区开展的同类氮添加研究^[20],使用尿素(CH₄N₂O)作为氮源,用喷雾器于5-8月生长季间分4次进行叶面喷施,折合施氮量50 kg hm⁻² a⁻¹(LN)和100 kg hm⁻² a⁻¹(HN),对照组喷施等量的水。于8月第4次施氮后开始测量工作。

1.3 测量指标与方法

1.3.1 生长参数 为避免误差,苗木栽植时使用红色马克笔在地径处做出标记,8月施氮后使用钢卷尺和游标卡尺对不同处理所有存活的蒙古栎幼苗的苗高和地径进行测量,共测量对照70株,低氮73株,高氮69株。

1.3.2 光谱指数 用英国PPSYSTEM公司的Unispec_SC光谱分析仪(PPSYSTEM, UK)进行测量。波长范围为310-1130 nm,卤光灯光强设为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,每个点重复扫描3次。利用Multispec5.1软件对光谱仪测得的数据进行处理,取3次重复的平均值,根据相应的计算公式得到不同光环境下每棵目标树叶片的修正红边单比指数(red edge ratio vegetation index, mSR705)、叶绿素归一化指数(chlorophyll normalized index, Chl NDI)、结构不敏感植被光谱指数(structure-insensitive pigment index, SIPI)和叶片含水量指数(water index, WI)。其中mSR705和Chl NDI与叶绿素的含量有很好的正相关关系^[21],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^[22]

$$\text{mSR705} = \frac{(R_{750} - R_{445})}{(R_{705} - R_{445})}$$

$$\text{Chl NDI} = \frac{(R_{750} - R_{705})}{(R_{750} + R_{705})}$$

$$\text{SIPI} = \frac{(R_{800} - R_{445})}{(R_{805} - R_{680})}$$

$$\text{WI} = \frac{R_{900}}{R_{970}}$$

式中： R 值代表叶片对不同波长的光的反射率，数字代表波长。
1.3.3 光响应曲线 使用美国LI-COR公司生产的LI-6400便携式光合作用测定系统（LI-COR, Lincoln, NE, USA）于天气晴朗的上午6: 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，测量室温度控制为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CO₂浓度为400 μmol mol⁻¹，气体流速为500 μmol s⁻¹。设定光响应曲线测定的光强梯度为2 000、1 500、1 000、700、500、250、150、100、75、50、25、10、5、0 μmol m⁻² s⁻¹。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。

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

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。应用此模型拟合光响应曲线，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）和瞬时代价效率（transient carboxylation rate, CUE）等重要光合参数。

1.3.4 叶片元素测量 每个样方选取3株生长状态良好的苗木进行采样，每株苗木上收集5片健康成熟且外形较完整的叶片。放入恒温70℃的烘箱中烘干48 h后研磨压片，用美国Applied Spectra Inc公司生产的J200 LIBS激光光谱元素分析系统进行元素含量的测定。采用5×5隔点法对数据进行累加，设置延迟时间为0.1 s，单点激光打击10次，激光能量输出强度100%。使用标准样品制作标准曲线后测量试验样品，最终得到不同处理蒙古栎幼苗叶片的单位质量的C、N、P、Ca、Mg元素含量（μg/g）。

1.3.5 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，测量时待 dF/dt 稳定在±10之间时使用光强8 000 μmol m⁻² s⁻¹的矩形闪光测量叶片的最大光化学效率（actual photochemical efficiency, F_v/F_m ）。之后打开活化光等待植株完全光适应后测定稳态荧光（ F_s ）和光下最大荧光（ F_m' ）。利用暗适应及光适应下数值求得光化学猝灭系数（ q_p ）、非光化学猝灭系数（NPQ）。同时对暗适应后的植株叶片测定叶片OJIP曲线。OJIP曲线由1 500 μmol m⁻² s⁻¹红光诱导，测定时间为1 s。JIP-test参数的计算方法参见李鹏民等文献[23]。

表2 不同氮处理蒙古栎幼苗光谱参数
Table 2 Spectral reflectance index of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments

处理 Treatment	mSR705	Chl NDI	SIPI	WI
CK	2.469 ± 0.077c	0.339 ± 0.010c	0.777 ± 0.002b	1.012 ± 0.0004a
LN	3.252 ± 0.090a	0.434 ± 0.009a	0.814 ± 0.003a	1.011 ± 0.0003a
HN	2.762 ± 0.068b	0.389 ± 0.008b	0.814 ± 0.001a	1.011 ± 0.0004a

CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮。不同小写字母表示处理间差异显著（ $P < 0.05$ ）。
CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Different lowercase letters indicate significant difference（ $P < 0.05$ ）。

1.3.6 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、元素含量、荧光参数进行方差分析（ANOVA）及多重比较（LSD test），利用Origin作图。

2 结果与分析

2.1 蒙古栎幼苗光谱指数

不同氮处理下光谱反射参数结果表明，除叶片含水量指数（WI）以外，其他光谱参数均在不同处理间有显著差异（表2， $P < 0.05$ ）。叶绿素修正红边单比指数（mSR705）和叶绿素归一化指数（Chl NDI）与叶绿素的含量均有很好的正相关关系，蒙古栎幼苗的mSR705和Chl NDI两个参数均氮浓度上升呈现先增加后减小的趋势，数值上低氮处理>高氮处理>对照，不同处理间差异显著。结构不敏感植被光谱指数（SIPI）与类胡萝卜素与叶绿素的比值呈正相关，施氮下蒙古栎幼苗的SIPI较对照有显著增加，低氮与高氮间无显著差异。

2.1.1 蒙古栎幼苗苗高地径生长 由表1可以看出不同氮处理下蒙古栎幼苗的苗高和地径均随氮浓度的上升呈现先增加后减小的趋势，低氮处理下苗高地径显著高于对照与高氮处理（ $P < 0.05$ ）。与对照相比，低氮组幼苗苗高增加了8.68%，地径增加了23.34%。高氮处理与对照处理之间无显著差异。

表1 不同氮处理蒙古栎幼苗生长参数
Table 1 Growth index of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments

处理 Treatment	苗高 Seedling height (h/cm)	地径 Ground diameter (d/cm)
CK	52.689 ± 1.437b	6.379 ± 0.201b
LN	57.262 ± 1.385a	7.868 ± 0.242a
HN	53.473 ± 1.043b	6.651 ± 0.208b

CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮。不同小写字母表示处理间差异显著（ $P < 0.05$ ）。
CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Different lowercase letters indicate significant difference（ $P < 0.05$ ）。

2.2 蒙古栎幼苗光合参数

对在饱和光强（2 000 μmol m⁻² s⁻¹）下测量得到的光合参数进行分析，结果发现，不同氮处理下蒙古栎光合参数除气孔导度（ G_s ）外均无显著差异（ $P > 0.05$ ）。不同氮处理下蒙古栎幼苗 G_s 随氮浓度上升呈现出先上升后下降的趋势（图1A），低氮0.201 ± 0.025a>对照0.183 ± 0.024ab>高氮0.126 ± 0.014b，与对照相比低氮组幼苗气孔导度增加了9.84%，高氮组幼苗气孔导度减少了31.15%，低氮与高氮间差异显著（ $P < 0.05$ ）。胞间CO₂浓度（ C_i ）和蒸腾速率（ T_r ）（图1B、C）随氮浓度变化趋势与 G_s 相同，水分利用效率（WUE）（图1D）则随氮浓度增加而升高。

通过光响应曲线模型可计算得出相应的最大净光合速率（ P_{nmax} ）、光饱和点（LSP）、光补偿点（LCP）、表观量子效率（AQY）、暗呼吸速率（ R_d ）等数据，通过方差分析结果发现不同氮处理间蒙古栎光响应曲线计算参数除最大净光合速率

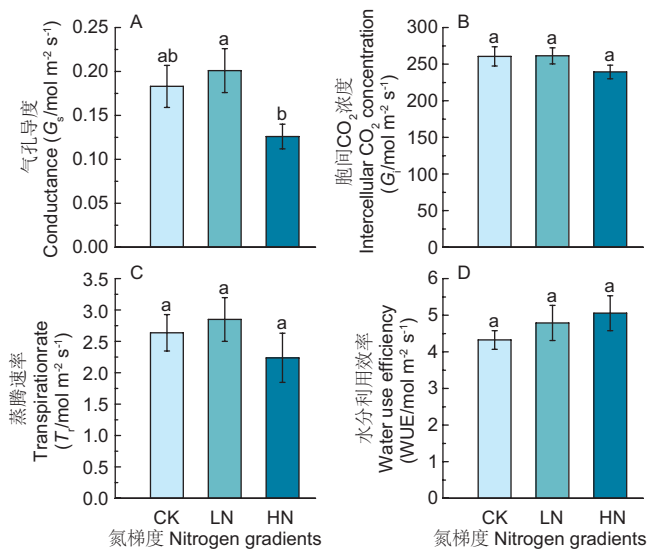


图1 不同氮处理蒙古栎幼苗光合参数. CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$).

Fig. 1 Photosynthetic parameters of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments. CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

外均无显著差异 ($P > 0.05$).

蒙古栎幼苗的 P_{max} 随施氮浓度的增加呈现先增加后下降的趋势(图2A),与对照组的 $12.59 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 相比,低氮组的 P_{max} 提高至 $14.47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,高氮组的 P_{max} 下降为 $11.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,低氮与高氮间差异显著 ($P < 0.05$). 与对照相比,低氮下幼苗的LSP和LCP均有所提高,而在高氮下LSP下降LCP上升(图2B、C). 蒙古栎幼苗的AQY、 R_d 、CE均随氮浓度上升呈现先上升后下降趋势.

2.3 蒙古栎幼苗叶片元素含量

蒙古栎幼苗元素含量的多重比较结果(表3)显示,不同氮处理下植株叶片碳、氮、钙含量无显著差异 ($P > 0.05$),与对照相比,低氮的叶片磷含量减少了4.30%,高氮的减少4.48%,对照与施氮处理间差异显著. 叶片中镁元素同样在施氮后较对照显著降低. 同时蒙古栎幼苗叶片的氮磷比在对照样地小于14,而在低氮和高氮样地大于14,对照与施氮差异显著 ($P < 0.05$).

2.4 蒙古栎幼苗荧光参数

不同处理间的荧光参数除可变荧光(F_v)与固定荧光(F_0)外,其他参数均有显著差异 ($P < 0.05$). 实际光化学效率(Φ_{PSII})反应叶片用于光合电子传递的能量占所有吸收光能的比例,从表4可以看出高氮组的 Φ_{PSII} 值最低,与对照组和低氮组差异显著 ($P < 0.05$),说明高氮处理的光合激发能转化效率更低. F_v/F_m 反映了PSII反应中心内原初光能转换效率,能代表PSII反应中心内原初光能转化效率、开放比例、光合作用的原初光能转换效率和电子传输活性,施氮降低了蒙古栎幼

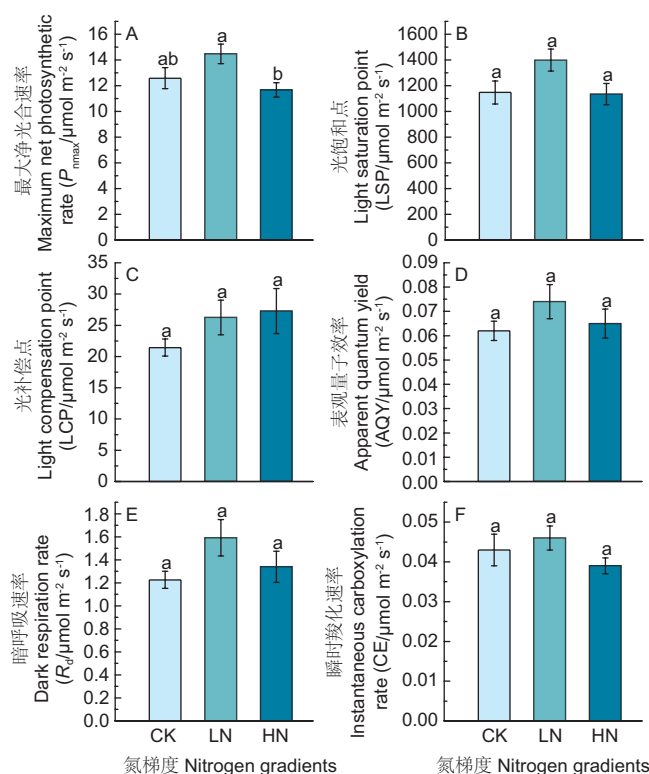


图2 不同氮处理蒙古栎幼苗光响应曲线计算参数. CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$).

Fig. 2 Photosynthetic parameters of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments. CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

苗的 F_v/F_m , 对照组与低氮组差异显著 ($P < 0.05$), 说明施氮降低了PSII原初光能转化效率. q_p 表示光化学淬灭系数, 其意义与 Φ_{PSII} 相似, 指PSII反应中心所捕获的能量转化为化学能的过程, 反映了PSII反应中心的开放程度, 其数值大小关系与显著性与 Φ_{PSII} 相同. PSII的非循环光合电子传递速率(ETR)是反映实际光强条件下的表现电子传递效率, 高氮组的ETR值最低, 与对照组和低氮组差异显著 ($P < 0.05$). 非光化学淬灭系数(NPQ)代表天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热量的形式耗散掉的部分, 高氮处理NPQ值显著高于对照组与低氮组 ($P < 0.05$), 说明高氮处理蒙古栎幼苗叶片热耗散更多.

图3A为标准化后的荧光信号(V_t)绘制成OJIP标准曲线, 由图3A可以看出不同氮处理下蒙古栎幼苗的叶绿素快相荧光动力学曲线均具有O、J、I、P四相点. 将氮处理蒙古栎幼苗的荧光信号与对照做差之后作图(图3B), 结果表明不同处理间的荧光差异主要集中在K相和J相附近, 在O相到I相的过程中高氮处理的蒙古栎幼苗荧光信号最强, I相到P相过程中低氮处理的荧光信号最强, 到达P相之后经过氮处理的蒙古栎幼苗荧光信号较对照处理出现了较明显的下降.

表3 不同氮处理蒙古栎幼苗叶片元素含量

Table 3 Leaf element contents of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments

处理 Treatment	叶片全碳 Leaf total C (w/mg g ⁻¹)	叶片全氮 Leaf total N (w/mg g ⁻¹)	叶片全磷 Leaf total P (w/mg g ⁻¹)	叶片全钙 Leaf total Ca (w/mg g ⁻¹)	叶片全镁 Leaf total Mg (w/mg g ⁻¹)
CK	44.440 ± 0.287a	2.495 ± 0.008a	0.183 ± 0.001a	2.717 ± 0.029a	0.192 ± 0.009a
LN	45.387 ± 0.082a	2.516 ± 0.005a	0.178 ± 0.001b	2.711 ± 0.037a	0.164 ± 0.004b
HN	45.074 ± 0.294a	2.499 ± 0.008a	0.177 ± 0.001b	2.651 ± 0.018a	0.170 ± 0.009ab

CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$).

CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

表4 不同处理间蒙古栎幼苗荧光参数
Tab. 4 Fluorescence parameters of *Quercus mongolica* seedlings among different nitrogen treatments

处理 Treatment	Φ_{PSII}	F_v/F_m	ETR	q_p	NPQ
CK	0.077 ± 0.006a	0.795 ± 0.003a	48.764 ± 3.908a	0.263 ± 0.013a	3.690 ± 0.102b
LN	0.080 ± 0.005a	0.766 ± 0.007b	50.598 ± 3.270a	0.307 ± 0.012a	3.315 ± 0.087b
HN	0.056 ± 0.004b	0.779 ± 0.007ab	35.575 ± 2.798b	0.120 ± 0.025b	4.410 ± 0.261a

CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮。 Φ_{PSII} : 实际光化学效率; F_v/F_m : 最大光量子产率; ETR: 电子传递效率; q_p : 光化学淬灭系数; NPQ: 非光化学淬灭系数。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. Φ_{PSII} : Actual photochemical efficiency; F_v/F_m : The maximum quantum yield; ETR: Relative electron transfer; q_p : Photochemical quenching of fluorescence; NPQ: Non-photochemical quenching of fluorescence. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

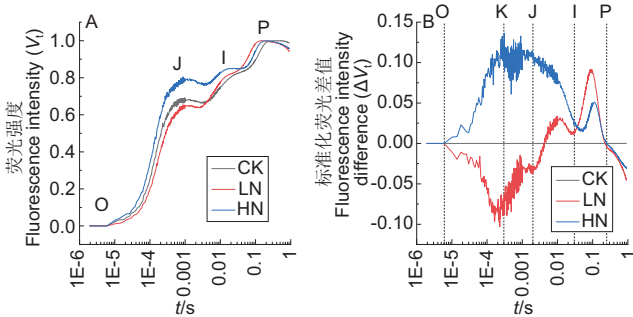


图3 不同氮处理蒙古栎幼苗叶绿素荧光动力学曲线。CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮。O、K、J、I、P分别为初始荧光、0.000 3 s处荧光、0.002 s处荧光、0.03 s处荧光以及最大荧光处。

Fig. 3 Chlorophyll fluorescence kinetic curves of *Quercus mongolica* seedlings under different nitrogen treatments. CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. O, K, J, I, P are initial fluorescence, 0.000 3 s fluorescence, 0.002 s fluorescence, 0.03 s fluorescence, and maximum fluorescence.

从叶绿素快相荧光动力学曲线中可以得到多个荧光参数(表5),不同处理暗适应后最小荧光强度(F_0)、最大荧光强度(F_m),及到达最大荧光所需的时间 $t(F_m)$,对照的荧光强度均高于氮处理,其中 F_0 和 F_m 不同处理间差异较小,低氮处理时 $t(F_m)$ 值最低,且经过氮处理的蒙古栎幼苗 $t(F_m)$ 显著低于对照。高氮处理在100 μ s和300 μ s时光反应中心关闭净速率(V_j)最大,低氮处理的则最小。对于初级醌受体(Q_A)的还原情况高氮处理的被还原最大速率(M_0)最大,同时 Q_A 被还原的次数(N)小,低氮处理则 M_0 和 N 都最小,高氮PSII反应中心受体侧质体醌库(PQ)的大小(S_m)最小。

3 讨论

3.1 蒙古栎幼苗光合生长对氮沉降的响应

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^[24]。在本研究中,

与叶绿素相对含量呈正相关的mSR705及Chl NDI均在低氮处理下较对照显著提升,而高氮处理下随氮浓度的上升叶绿素相对含量反而出现下降,推测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叶绿素合成受到抑制^[25]。

本研究中随着氮浓度的增加蒙古栎幼苗的光合速率先升高后下降,低氮下蒙古栎幼苗 P_n 、 G_s 出现上升但 C_i 无明显变化,说明对照 P_n 较低的主要限制是非气孔限制因素^[26]。非气孔限制主要是因为叶肉细胞光合活性的下降,比如叶绿体活性和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性降低等^[27],在本研究中体现为对照下叶绿素含量较低。高氮下净光合速率下降的同时气孔导度和胞间二氧化碳浓度也随之下降,说明蒙古栎幼苗在高氮下受到了气孔限制。气孔限制主要是因为气孔部分关闭影响外界CO₂的进入,抑制了CO₂光合同化能力^[28],而CO₂光合同化能力与净光合速率呈正相关^[29]。

3.2 蒙古栎幼苗叶片元素含量对氮沉降的响应

有研究表明N的添加可以通过降低土壤pH值来减少碱性阳离子的含量(例如, K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺)^[19], Lanning Matthew等认为氮沉降等酸沉降会对土壤阳离子的析出造成影响,而钙离子会进入保卫细胞对植物的气孔的开合造成影响^[30],镁离子作为合成叶绿素的重要元素缺镁会导致叶绿素含量降低。本研究中,叶片钙离子的浓度随施氮量的上升变化差异不显著,因此本试验中气孔导度的变化并非受钙离子浓度变化的主导,而镁离子含量在低氮时显著低于对照,这与叶绿素含量变化趋势不符,说明在舒兰地区土壤中不存在碱性阳离子缺乏的限制,施氮对蒙古栎幼苗的气孔导度及叶绿素含量的主要影响并非源于元素含量的变化。

大量研究表明对一个生态系统人为施加氮肥时,由于土壤条件变化、植物磷需求改变、植株对氮元素重吸收降低等,与氮元素紧密联系的磷元素变化变得复杂^[31]。Marklein等人通过对多个陆地生态系统进行了荟萃分析发现,施氮肥能够活化微生物或磷酸酶等的活性,从而使土壤中的速效磷含量增

表5 不同氮处理蒙古栎幼苗JIP-text参数
Table 5 JIP-text parameters of *Quercus mongolica* seedlings under different nitrogen treatments

处理 Treatment	$t(F_m)$	V_j	M_0	S_m	N
CK	421.198 ± 65.975a	0.684 ± 0.013b	2.358 ± 0.063b	11.047 ± 0.155a	38.081 ± 0.940a
LN	142.563 ± 6.624b	0.657 ± 0.013b	2.081 ± 0.073c	10.057 ± 0.047ab	31.698 ± 0.516b
HN	218.786 ± 73.538b	0.794 ± 0.023a	2.745 ± 0.090a	9.539 ± 0.654b	33.067 ± 2.371b

CK: 对照; LN: 低氮; HN: 高氮。 $t(F_m)$: 达到最大荧光强度 F_m 的时间; V_j : 在J点的相对可变荧光强度; M_0 : O-J-I-P荧光诱导曲线的初始斜率; S_m : 标准化后的O-J-I-P荧光诱导曲线荧光强度 $F = F_m$ 及y轴之间的面积; N : 从开始照光到到达 F_m 的时间段内 Q_A 被还原的次数。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
CK: Blank control; LN: Low nitrogen addition; HN: High nitrogen addition. $t(F_m)$: Time to reach maximal fluorescence intensity F_m ; V_j : Relative variable fluorescence intensity at the J-step; M_0 : Approximated initial slope of the fluorescence transient; S_m : Normalised total complementary area above the O-J-I-P transie (reflecting single-turnover Q_A reduction events); N : Number of times Q_A is restored during $t(F_m)$. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

加,进一步可以增加植物叶片中的磷含量^[32]。而在本研究中,随着氮含量的上升蒙古栎幼苗叶片中磷含量并未随之增加,而是呈下降趋势。张晶然等对受氮限制的样地进行氮添加试验时也发现了施氮后生物量显著增加的植株叶片磷含量降低的现象,这与本试验中蒙古栎幼苗的生长和叶片元素含量变化情况相同。其推测该现象可能是由于受氮限制的苗木施加氮肥之后为最大化积累氮元素而对磷元素的积累减弱,抑或是由于生长稀释作用导致优势种成熟叶片磷含量下降,进而转变为受氮和磷共同的限制^[31]。研究表明当植物叶片的氮磷比小于14时,植物生长是受氮元素的限制;当植物叶片氮磷比介于14和16之间时,植物生长受氮和磷共同限制;大于16时,受磷限制^[33]。本研究结果表明对照处理下叶片氮磷比小于14,施氮处理氮磷比介于14和16之间,说明未施氮的对照样地受氮限制,施氮后样地为氮和磷共同限制。

3.3 蒙古栎幼苗荧光特性对氮沉降的响应

施氮处理下植株叶片 q_p 均出现下降, q_p 有助于反应中心电荷的分离,从而有利于电子传递及使得量子产额增加^[34]。本研究中较低的 q_p 值代表电子传递能力较弱,对捕获的光能更多以热能形式耗散,使得植株光合减弱,这与高氮样地的NPQ结果相符。增强叶片对光能的捕获能力降低非辐射能量的热耗散,有利于植株把所捕获的光能更有效地用于光合作用,促进PSII量子效率和光合速率的提高,因此在高供氮条件下若能与其他荧光参数一样协同提高 q_p 值则可有效改善 Φ_{PSII} 参数,进一步提高植株光合速率^[35]。从热耗散结果来看低氮下蒙古栎幼苗光能主要分配至光合而非以热能形式耗散,有助于将更多的光能用于光合作用,而高氮处理由于光饱和点较低光能容易过量,此时较高的非光化学猝灭用来耗散多余的光能,保护光合系统免受强光破坏。因此一定量的氮添加可以促进蒙古

栎幼苗电子传递效率和实际量子效率的增强,增加其量子传递的效率从而增强其光合速率,但过量的氮元素则会导致电子传递效率和实际量子效率都显著下降,阻碍其电子传递。

本研究高氮OJIP曲线J相的明显升高也表示在高氮处理下植株PSII反应中心被激发后产生的电子向下的传递受阻。而在本试验中3种处理均的曲线均未出现K点,说明光合系统并未被试验的氮浓度损坏^[36]。同时 F_v/F_m 参数在胁迫条件下明显下降,在非胁迫条件下接近0.8且不受物种及生长条件的影响^[37],在本研究中该参数始终接近0.8,这被认为是健康叶的表现,也能说明高氮并未对蒙古栎幼苗光合器官造成破坏。

同时从OJIP曲线关系来看高氮的荧光发射最强,并且高氮添加下 Q_A 所得到的电子用于自身还原的较多并且向下传递电子的能力最小^[38],PSII反应中心受体侧质体醌库大小收到的抑制最强,受体库的容量、质体醌库的还原速率、 Q_A 被还原次数减小,导致电子传递受到阻碍,降低了其羧化速率及电子传递速率,因此导致高氮添加的情况下光合速率反而出现下降。

4 结论

蒙古栎幼苗光合速率、光谱指数、荧光参数测量研究证明 $50\text{ kg hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 的氮浓度会提升蒙古栎幼苗叶片中叶绿素含量进而促进光合;高氮下蒙古栎幼苗受气孔限制且电子传递受阻因此光合生长减弱。同时本研究还在前人的基础上进一步发现东北地区野外环境下蒙古栎幼苗在 $100\text{ kg hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 的氮浓度下光合生长就已经受到抑制,并对造成光合生长下降的原因进行了初步分析,结果可为东北地区蒙古栎的造林应用提供参考。由于试验条件限制,植株内部化学物质如氨基酸含量、酶活性等和整体植株测量以及长期施氮下蒙古栎幼苗的响应情况有待后续研究。

参考文献 [References]

- Liu XJ, Duan L, Mo JM, Du EZ, Shen JL, Lu XK, Zhang Y, Zhou XB, He C, Zhang F. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview [J]. *Environ Pollut*, 2011, **159** (10): 2251-2264
- 毛晋花, 邢亚娟, 马宏宇, 王庆贵. 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 JH, Xing YJ, Ma HY, Wang QG. Research progress of nitrogen deposition effect on plant growth [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2017, **33** (29): 42-48]
- 吴茜, 丁佳, 闫慧, 张守仁, 方腾, 马克平. 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, Zhang SR, Fang T, Ma KP. Effects of simulated precipitation and nitrogen addition on seedling growth and biomass in five tree species in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35** (3): 256-267]
- 万一, 雷蕾, 徐瑾, 刘娅惠, 曾立雄, 肖文发. 不同磷环境下马尾松光合特性对氮添加的响应[J]. 森林与环境学报, 2022, **42** (4): 346-353 [Wan Y, Lei L, Xu J, Liu YH, Zeng LX, Xiao WF. Photosynthetic characters in response to addition of nitrogen in the presence of different phosphorous conditions in *Pinus massoniana* [J]. *J For Environ*. 2022, **42** (4): 346-353]
- 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[J]. 生态学报, 2016, **36** (21): 6777-6785 [Sun JW, Wu JB, Ren L, Zhang GH, Ren FP, Yao FQ. 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 Ecol Sin*, 2016, **36** (21): 6777-6785]
- Matson PA, McDowell WH, Townsend AR, Vitousek PM. The Globalization of N Deposition: Ecosystem Consequences in Tropical Environments [M]. *New Perspectives on Nitrogen Cycling in the Temperate and Tropical Americas*, 1999
- Whytemare AB, Edmonds RL, Aber JD, Lajtha K. Influence of excess nitrogen deposition on a white spruce (*Picea glauca*) stand in southern Alaska [J]. *Biogeochemistry*, 1997, **38** (2): 173-187
- Van der Eerden LJM. Toxicity of ammonia to plants [J]. *Agric Environ*, 1982, **7** (3-4): 223-235
- 陈大珂, 周晓峰, 祝宁. 天然次生林——结构、功能、动态与经营[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994 [Chen DK, Zhou XF, Zhu N. Natural Secondary Forest-structure, Function, Dynamics and Management [M]. Harbin: Northeast Forestry University Press. 1994]
- 李海霞, 李正华, 邢亚娟, 白卉. 不同供氮水平对蒙古栎幼苗生物量与光合特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2020, **35** (6): 116-120 [Li HX, Li ZH, Xing YJ, Bai H. Effects of different levels of nitrogen supply on biomass and photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* Seedlings [J]. *J NW For Univ*, 2020, **35** (6): 116-120]
- 李海霞, 邢亚娟, 李正华, 白卉. 不同氮素形态对蒙古栎幼苗生长及生理特性的影响[J]. 森林工程. 2021, **37** (2): 35-40 [Li HX, Xing YJ, Li ZH, Bai H. Effects of different nitrate form on the growth and physiological characteristics for *Quercus mongolica* Seedlings [J].

- For Engin. 2021, **37** (2): 35-40]
- 12 赵蕊, 王秀伟, 毛子军. 不同氮素浓度下CO₂浓度、温度对蒙古栎(*Quercus mongolica*)幼苗叶绿素含量的影响[J]. 植物研究, 2006, **26** (3): 337-341 [Zhao M, Wang XW, Mao ZJ. The effect of CO₂ concentration and temperature on chlorophyll content of *Quercus mongolica* Fisch. under different nitrogen levels [J]. *Bull Bot Res*, 2006, **26** (3): 337-341]
- 13 张杰, 邹学忠, 杨传平, 敖红. 不同蒙古栎种源的叶绿素荧光特性[J]. 东北林业大学学报, 2005, **33** (3): 20-21 [Zhang J, Zou XZ, Yang CP, Ao H. The chlorophyll fluorescence characteristic of *Quercus mongolica* from different provenances [J]. *J NE For Univ*, 2005, **33** (3): 20-21]
- 14 杨佳璇. 氮、磷添加对蒙古栎苗木生长的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020 [Yang JX. Effects of nitrogen and phosphorus addition on the growth of *Quercus mongolica* seedlings [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020]
- 15 王敏, 郭晋平, 刘宁, 张芸香. 森林光环境对4种天然灌木的光合作用和形态的影响[J]. 林业科学, 2011, **47** (6): 56-63 [Wang T, Guo JP, Liu N, Zhang YX. Photosynthetic and morphological responses and plasticity of four naturally-regenerated shrubs under forest light environments [J]. *Sci Silv Sin*, 2011, **47** (6): 56-63]
- 16 李东胜, 白庆红, 李永杰, 许中旗, 于海涛. 光照条件对蒙古栎幼苗生长特性和光合特征的影响[J]. 生态学杂志, 2017, **36** (10): 2744-2750 [Li DS, Bai QH, Li YJ, Xu ZQ, Yu HT. Effects of light conditions on the growth characteristics and photosynthetic traits of *Quercus mongolica* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (10): 2744-2750]
- 17 张健. 不同遮荫条件对蒙古栎幼苗生长及光合特性的影响[J]. 河北林业科技, 2019, **4** (1): 17-21 [Zhang J. Effects of different shading conditions on growth and photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* fisch seedlings [J]. *Hebei For Sci Technol*, 2019, **4** (1): 17-21]
- 18 程徐冰, 吴军, 韩士杰, 周玉梅, 王秀秀, 王存国, 隋心, 闫彩凤. 减少降水对长白山蒙古栎叶片生理生态特性的影响[J]. 生态学杂志, 2011, **30** (9): 1908-1914 [Cheng XB, Wu J, Han SJ, Zhou YM, Wang XX, Wang CG, Sui X, Yan CF. Effects of decreased rainfall on *Quercus mongolica* leaf eco-physiological characteristics [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30** (9): 1908-1914]
- 19 Sun J, Yao F, Wu J, Zhang P, Xu W. Effect of nitrogen levels on photosynthetic parameters, morphological and chemical characters of saplings and trees in a temperate forest [J]. *J For Res*, 2017, **29** (6): 1481-1488
- 20 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 LF, Wang QC, Liu TY. Short-term responses of soil respiration, temperature and humidity sensitivity to nitrogen addition in four forests of Northeast China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (2): 560-567]
- 21 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 Sens Environ*, 2002, **81** (2-3): 337-354
- 22 Merzlyak MN, Gitelson AA, Chivkunova OB, Rakitin VYU. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening [J]. *Physiol Plant*, 1999, **12** (2): 145-159
- 23 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 PM, Gao HY, Strasser R. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *J Plant Physiol Molec Biol*, 2005, **31** (6): 559-566]
- 24 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. Physiological and ecological response of *Larix gmelinii* seedlings under soil drought stress and different nitrogen levels [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014]
- 25 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 YF. Ecophysiological responses of *Schima superba* to nitrogen and water deposition [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2017]
- 26 Farquhar GDSTD. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, **12** (6): 247-256
- 27 Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees [J]. *Plant Cell Environ*. 2005, **28** (7): 834-849
- 28 张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 苏丹, 贾淑友, 董智. 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 XX, Yin XL, Li HL, Su D, Jia SY, Dong Z. Effect of salt stress on the biomass and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. strains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (21): 7258-7265]
- 29 热比古丽·亚森, 王世伟, 马彬, 李振瑜, 林静芸, 阿不都萨拉木·阿力木. 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 SW, Ma B, Li ZY, Lin JY, ALiM A. Effects of different nitrogen supply levels on photosynthetic characteristics of walnut seedling leaves [J]. *N Hortic*, 2021, **21** (16): 56-61]
- 30 Lanning M, Wang L, Scanlon TM, Vadeboncoeur MA, Adams MB, Epstein HE, Druckenbrod D. Intensified vegetation water use under acid deposition [J]. *Sci Adv*, 2019, **5** (7): v5168
- 31 张晶然. 施肥对青藏高原高寒草甸植物叶片氮磷重吸收的影响[D]. 甘肃: 兰州大学, 2016 [Zhang JR. Effects of fertilization on leaf N and P resorption in an alpine meadow of the Tibetan Plateau [D]. Gansu: Lanzhou University, 2016]
- 32 Marklein AR, Houlton BZ. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems [J]. *New Phytol*, 2012, **193** (3): 696-704
- 33 Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, **33** (6): 1441-1450
- 34 Dai Y, Shen Z, Liu Y. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, **65** (2-3): 177-182
- 35 郭天财, 冯伟, 赵会杰, 薛国典. 王化岑, 王永华, 姚战军. 两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应[J]. 作物学报, 2004, **30** (2): 115-121 [Guo TC, Feng W, Zhao SJJ, Xue GD, Wang HC, Wang YH, Yao ZJ. Photosynthetic characteristics of flag leaves and nitrogen effects in two winter wheat cultivars with different spike type [J]. *Acta Agron Sin*, 2004, **30** (2): 115-121]
- 36 Strasser RJ, Govindjee. The Fo and the O-J-I-P fluorescence rise in higher plants and algae [J]. *Springer US*, 1992, **226** (1): 423-426
- 37 宋航, 闫庆伟, 巴雅尔图, 陈雅君, 张璐, 刘威, 陈旭, 谢福春, 秦立刚. 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 QW, Ba YET, Chen YJ, Zhang L, Liu W, Chen X, Xie FC, Qin LG. Effects of water and nitrogen interaction on chlorophyll fluorescence parameters and rubisco activity in kentucky bluegrass [J]. *Chin J Grassland*, 2017, **39** (5): 31-38]
- 38 武悦萱, 张辉, 王苗苗, 景琦, 校思泽, 张蓓蓓. 氮磷施肥对小麦生长、叶片叶绿素含量及叶绿素荧光特性的影响[J]. 江西农业学报, 2020, **32** (2): 9-15 [Wu YX, Zhang H, Wang MM, Jing Q, Xiao SZ, Zhang BB. Effects of nitrogen and phosphorus application on leaf growth, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence in wheat [J]. *Acta Agric Jiangxi*. 2020, **32** (2): 9-15]