浙 江 农 林 大 学 学 报，2019，**36**(6)：1199-1207
Journal of Zhejiang A&F University
doi:10.11833/j.issn.2095-0756.2019.06.018

光强和氮素对芒萁光响应及叶绿素荧光参数的影响

王佳佳[1]，张明如[1]，许　焱[2]，何云核[1]

（1. 浙江农林大学 风景园林与建筑学院，浙江 杭州 311300；2. 浙江农林大学 林业与生物技术学院，浙江 杭州 311300）

摘要：以亚热带森林退化植被“标志种”之一的芒萁 *Dicranopteris dichotoma* 为研究材料，采取盆栽控制实验，设置不同光强[透光率 35.96%(L_1)、13.00%(L_2)和 4.75%(L_3)]和氮素水平[施氮(N_1)和不施氮(N_0)]，探究盆栽芒萁对光强和氮素的光响应，分析叶绿素荧光参数变化。结果表明：光强对光响应特征参数有显著影响($P<0.05$)。未施氮组，L_2 处理下盆栽芒萁最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(P_{LS})最大，光补偿点(P_{LC})、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(A_{QY})最小；施氮提高了 3 种光强下盆栽芒萁的 P_{nmax}，但差异不显著($P>0.05$)。未施氮组，净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)大小变化顺序为 $L_2>L_1>$对照$>L_3$，气孔导度(G_S)为 $L_1>$对照$>L_3>L_2$，施氮组均为 $L_1>L_2>L_3$；2 种氮素水平下，胞间二氧化碳浓度(C_i)大小顺序均为对照$>L_1>L_2>L_3$。未施氮组，叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素及类胡萝卜素随光强减弱而增加，叶绿素 a/b 随光强减弱而降低，且差异显著($P<0.05$)。L_1 光强下光合色素质量分数施氮组显著高于未施氮组($P<0.05$)，其他光强下施氮组均降低。未施氮组盆栽芒萁叶绿素荧光参数随光强增加而下降；施氮组盆栽芒萁的初始荧光(F_0)显著低于同等光强未施氮组，最大荧光(F_m)L_1 和 L_3 光强低于未施氮组，L_2 则高于未施氮组；PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_0)和以吸收光能为基础的性能指数(P_{iabs})L_1 和 L_2 光强高于未施氮组，但差异不显著。由此认为：施氮一定程度上提高各光强盆栽芒萁的净光合速率，有利于缓解强光光抑制作用，但不利于 L_2 和 L_3 光强下光合色素的提高。图 2 表 3 参 33

关键词：植物生理学；光强；氮素施加；光合色素；叶绿素荧光；芒萁
中图分类号：S685　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：2095-0756(2019)06-1199-09

Light response and chlorophyll fluorescence parameters in *Dicranopteris dichotoma* with light intensity and nitrogen treatments

WANG Jiajia[1], ZHANG Mingru[1], XU Yan[2], HE Yunhe[1]

(1. School of Landscape and Architecture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: This study was conducted to determine the photo-response and chlorophyll fluorescence parameters of potted *Dicranopteris dichotoma* for different light intensities and nitrogen application. Using one of the “marker species” of degraded vegetation in subtropical forests as the research material. Pot experiment were conducted to design with six treatments of different light intensities, including transmittance 35.96% (L_1), 13.00% (L_2) and 4.75% (L_3), and nitrogen level, including nitrogen (N_1) and without nitrogen (N_0). All-light was used as control. The photosynthetic-light curve, photosynthetic characteristic parameters, gas-exchange, chlorophyll a fluorescence parameters and photosynthetic pigments were measured three times for each treatment. Results showed that: (1) Without nitrogen application, for L_2, P_{nmax} and P_{LS} were highest; P_{LC}, R_d, and A_{QY} were least. (2) For N_0 application, the order of P_n and A_{QY} was $L_2>L_1>$ck$>L_3$, G_s was $L_1>$ck$>L_3>L_2$; for N_1 application the order of P_n, A_{QY} and G_s was $L_1>L_2>L_3$. For N_1 and N_0, the order of C_i was ck$>L_1>L_2>L_3$.

收稿日期：2018-11-30；修回日期：2019-05-05
基金项目：国家自然科学基金资助项目(31570611)；浙江省自然科学基金资助项目(LY13C160012)
作者简介：王佳佳，从事园林植物与观赏园艺研究。E-mail: 1239513631@qq.com。通信作者：何云核，教授，从事野生植物资源研究。E-mail: yunhhe@163.com

(3) For N_0, under L_2 and L_3 light intensity, chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll content and carotenoids were significantly higher than those under L_1 and ck ($P<0.05$), and the overall performance increased with the decrease of light intensity. Chlorophyll a/b significantly decreased with a decrease in light intensity ($P<0.05$). For the same light intensity, the content of photosynthetic pigments in the N application group was significantly higher than that in the non-N application group under L_1 light intensity ($P<0.05$), and significantly higher than that in other treatments ($P<0.05$). (4) Except for L_1 in N_0 group , F_o and F_m under other light intensities were significantly different and increased with the decrease of light intensity ($P<0.05$), the F_v/F_m of ck was significantly lower than that of other light intensities ($P<0.05$). Compared with the N_0 group, F_o decreased significantly, F_m of L_3 decreased significantly, F_v/F_o and Piabs of L_2 increased significantly ($P<0.05$). In a word, under full light, the photos-inhibition of potted *D. dichotoma* is the most serious. N can improved the net photosynthetic rate of potted *D. dichotoma* to a certain extent, increased heat dissipation and alleviated the photo-inhibition, but it is not conducive to the improvement of photosynthetic pigments of L_2 and L_3. [Ch, 2 fig. 3 tab. 33 ref.]

Key words: plant physiology; light intensity; nitrogen addition; photosynthetic pigment; chlorophyll fluorescence; *Dicranopteris dichotoma*

在亚热带低山丘陵森林植被退化地区，芒萁 *Dicranopteris dichotoma* 和五节芒 *Miscanthus floridulus* 等[1-2]以极强的扩散定居能力率先成为草本层的绝对优势种，形成单优草本层片[3]。芒萁是里白科 Gleicheniaceae 芒萁属 *Dicranopteris* 多年生常绿蕨类植物。野外调查发现，芒萁自然生长于杉木 *Cunninghamia lanceolata*，马尾松 *Pinus massoniana* 和毛竹 *Phyllostachys edulis* 单优群落下层、杨梅 *Myrica rubra*，茶园和林缘的土壤深厚肥沃立地上，也可生长于土层瘠薄全光地段和水土流失严重的红壤侵蚀区[4]，适应于从暖性针叶群落下层遮光到全光、从植被退化后土壤资源剩余到资源流失等多种生境[5]，被认为是亚热带森林退化植被的“标志种”[6]。光强和氮素是影响植物光合生理过程的重要生态因子，植物通过形态结构可塑和生理可塑响应光强和氮素的变化[7]。蔡建国等[8]发现：为适应全光照条件，绣球 *Hydrangea macrophylla* var. *macrophylla* 可通过提高叶片吸收光能向热耗散等 PSⅡ 调节性能量耗散途径的分配，削弱反应中心过量激发能的积累。万宏伟等[9]在羊草 *Leymus chinensis* 等的栽培土壤中添加氮素，发现植物叶绿素相对含量增加，光合作用能力提高。活地被物层优势种过度发育繁茂，会形成“生态筛(ecological filter)”[10-11]效应，即对林下植物多样性产生“过滤”，造成活地被物的植物物种多样性下降[12]，并阻碍乔木树种种子更新[13-14]，导致森林植被进展演替受阻。在此背景下，芒萁单优层片形成的原因成为有趣的生态问题。芒萁为强耐荫且具有一定喜光特性的多年生草本植物[5,15]，本项研究以盆栽芒萁为材料，从光强变化和氮素添加角度出发，模拟暖性针叶单优群落下层遮荫与土壤较为肥沃、灌草丛全光与土壤贫瘠等不同生境斑块下芒萁光合生理可塑性变化的规律，揭示芒萁对光强和氮素添加的光合生理响应特征，为亚热带低山丘陵区芒萁单优草本层片的调控、促进森林植被的进展演替提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料与试验方案

选取长势基本一致的 1 年生芒萁克隆分株苗，各株保留长 10 cm 左右的根状茎，采用盆栽法，于 2017 年 3 月栽植于规格为 40 cm × 21 cm × 17 cm 的花盆内，1 株·盆$^{-1}$；盆栽土壤为当地红黄壤，于双层遮光棚内缓苗 2 月。于 2017 年 5 月选取长势基本一致的盆栽芒萁分株，随机分成 6 组，10 盆·组$^{-1}$，分别置于 3 个遮光棚内，2 组·棚$^{-1}$，分别对 2 组进行施氮(N_1)和不施氮(N_0)处理。

遮光棚分别覆盖 1，2，3 层黑色尼龙遮阳网，设置不同光强处理：透光率(35.96±0.04)%(L_1)，(13.00±0.01)%(L_2)和(4.75±0.01)%(L_3)，以无遮光处理(透光率为 100%)为对照(ck)。施氮量根据前人对草本植物氮沉降的研究设定[16-17]，称取 3 g 硫酸铵[$(NH_4)_2SO_4$]分析纯溶解于 200 mL 纯水中，均匀喷入盆内；不施氮处理组喷入等量的水。处理时间为芒萁快速生长期(5-7 月)，高温期间适当浇水以保证试验材料免受干旱影响。

1.2　研究测定方法

1.2.1　*气体交换特征和光合作用-光响应曲线的测定*　利用便携式光合测定系统 Li-6800(Li-COR，美国)测定光响应曲线。于 2017 年 9 月晴天 8:00–11:00，选取长势一致的功能叶片，3 盆·组$^{-1}$，重复 3 次取平均值；设定光合有效辐射梯度为 2 000，1 500，1 200，1 000，800，500，300，100，50，30，10 和 0 μmol·m^{-2}·s^{-1}。测定净光合速率 P_n(μmol·m^{-2}·s^{-1})、气孔导度 G_s(mmol·m^{-2}·s^{-1})、胞间二氧化碳摩尔分数 C_i(mmol·mol^{-1})和蒸腾速率 T_r(mmol·m^{-2}·s^{-1})。利用测定光响应曲线时获得的数据进行气体交换特征的比较，用直角双曲线修正模型对光响应进行拟合[18]，根据模型计算最大净光合速率 P_{nmax}(μmol·m^{-2}·s^{-1})、光饱和点 P_{LS}(μmol·m^{-2}·s^{-1})、光补偿点 P_{LC}(μmol·m^{-2}·s^{-1})、表观量子效率 A_{QY}(mmol·mol^{-1})和暗呼吸速率 R_d(μmol·m^{-2}·s^{-1})。

1.2.2　*叶绿素荧光参数的测定*　选择测定光响应曲线的叶片，先进行 40 min 的暗适应处理；利用 YZQ-500 动态荧光仪(翼鬃麒科技公司)测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O–J–I–P 曲线)，得到初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)。并根据 SRIVASTAVA 等[19]方法计算得到可变荧光(F_v)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)、PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)以及以吸收光能为基础的性能指数(P_{iabs})。

1.2.3　*叶绿素质量分数的测定*　将测定叶绿素荧光的叶片摘下，丙酮浸提得到芒萁提取液，利用分光光度计测定浸提液在波长 470，663 和 645 nm 下光密度值，按照 LICHTENTHALERD[20]的方法计算得到叶绿素 a(mg·g^{-1})、叶绿素 b(mg·g^{-1})和类胡萝卜素(mg·g^{-1})质量分数，总叶绿素(mg·g^{-1})以叶绿素 a 与叶绿素 b 的总和表示。

1.3　数据分析

所有数据均利用 Excel，SPSS 进行处理，利用 Origin Pro 8.0 制图。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差法(LSD)比较不同数据组间的差异性。利用双因素方差分析(two-way AVOVA)检验光强、氮素及其交互作用对光合特征参数、各色素质量分数及荧光参数的影响。试验所有数据用平均值±标准误表示。

2　结果分析

2.1　光强和氮素对盆栽芒萁光合-光响应特征参数的影响

不同光强和氮素处理，盆栽芒萁最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(P_{LS})、光补偿点(P_{LC})、暗呼吸速率(R_d)及表观量子效率(A_{QY})变化规律表现不一(表 1)。未施氮组中，盆栽芒萁 P_{nmax} 和 P_{LS} 随光强增加先升后降，且均在 L_2 光强下出现最大值；P_{LC} 和 R_d 随光强增加呈“N”字形变化；P_{LC}，R_d 和 A_{QY} 在 L_2 光强时出现最小值。施氮和未施氮，L_1 和 L_2 光强下 P_{nmax} 均显著高于 L_3($P<0.05$)，但 L_3 和对照差异不显著($P>0.05$)。施氮组与未施氮组相比，所有光强下盆栽芒萁的 P_{nmax} 均有所提高，且 L_1 和 L_2 下盆栽芒萁 P_{LS} 上升，L_3 下降，但差异不显著($P>0.05$)；L_1 下盆栽芒萁的 P_{LC}，R_d 及 A_{QY} 均降低，L_2 下均上升，L_3 下无统一变化规律。

双因素方差分析表明(表 1)：氮素对盆栽芒萁光合特征参数均影响不显著($P>0.05$)，光强对芒萁光合特征参数均影响显著($P<0.05$)，光强和氮素对盆栽芒萁光补偿点和暗呼吸速率具有显著性交互影响($P<0.05$)，对其他光合特征参数交互作用不显著。

2.2　光强和氮素对盆栽芒萁光合气体交换参数的影响

随着光合有效辐射的增加，盆栽芒萁 P_n 总体呈增加趋势。L_1 和 L_2 光强下，施氮组盆栽芒萁 P_n 在光合有效辐射为 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时，未施氮组在 1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时达到最大，随后下降(图 1A)，L_3 下则未出现下降趋势。未施氮组盆栽芒萁 P_n 变化顺序为 $L_2>L_1>$对照$>L_3$，施氮组为 $L_1>L_2>L_3$。随光合有效辐射增加，芒萁 T_r 总体呈上升趋势；与未施氮相比，施氮组 L_2 和 L_3 光强下盆栽芒萁 T_r 降低。未施氮组盆栽芒萁 T_r 大小顺序为 $L_2>L_1>$对照$>L_3$，施氮组为 $L_1>L_2>L_3$ (图 1B)。随光合有效辐射增加，盆栽芒萁 C_i 总体呈降低趋势，与未施氮相比，施氮组 L_1 和 L_2 光强下盆栽芒萁 C_i 升高。未施氮组盆栽芒萁 C_i 大小变化顺序为对照$>L_1>L_2>L_3$，施氮组为 $L_1>L_2>L_3$(图 1C)。盆栽芒萁 G_s 随光合有效辐射的增加变化较为复杂(图 1D)，L_3 光强下，盆栽芒萁 G_s 在光合有效辐射为 1 000 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时达到最大，随后下降；未施氮组 G_s 大小变化为 $L_1>$对照$>L_3>L_2$；施氮组为 $L_1>L_2>L_3$。3 种光强下，未施氮组盆

表 1 不同光强与施氮处理盆栽芒萁光合特征参数的变化

Table 1 Changes in photosynthetic characteristics of potted *D. dichotoma* under different light intensityies and nitrogen applications

处理		P_{nmax}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	P_{LS}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	P_{LC}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	R_d/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	A_{QY}/(mmol·mol^{-1})
N_0	L_1	10.24 ± 0.32 a	1 158.06 ± 0.72 a	19.14 ± 0.78 a	1.21 ± 0.04 a	0.068 ± 0.00 a
	L_2	10.52 ± 0.24 a	1 233.66 ± 20.01 a	5.39 ± 0.30 d	0.30 ± 0.00 c	0.057 ± 0.00 a
	L_3	6.27 ± 0.41 b	1 174.26 ± 9.29 a	8.25 ± 0.77 cd	0.42 ± 0.08 c	0.058 ± 0.00 a
	ck	7.47 ± 0.23 b	1 008.87 ± 40.05 b	16.87 ± 0.96 ab	1.06 ± 0.04 a	0.069 ± 0.00 a
N_1	L_1	12.03 ± 0.54 a	1 172.00 ± 14.65 a	13.29 ± 0.66 abc	0.84 ± 0.05 ab	0.067 ± 0.00 a
	L_2	11.23 ± 0.25 a	1 255.00 ± 9.77 a	11.24 ± 1.18 bcd	0.62 ± 0.07 bc	0.058 ± 0.00 a
	L_3	6.43 ± 0.29 b	1 158.22 ± 15.96 a	11.68 ± 1.27 bcd	0.45 ± 0.04 bc	0.038 ± 0.00 b
ANOVA	L	***	**	**	***	*
	N	ns	ns	ns	ns	ns
	L×N	ns	ns	*	*	ns

说明：*、** 和 *** 分别表示 $P<0.05$，$P<0.01$ 和 $P<0.001$，ns 表示不显著。同列不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

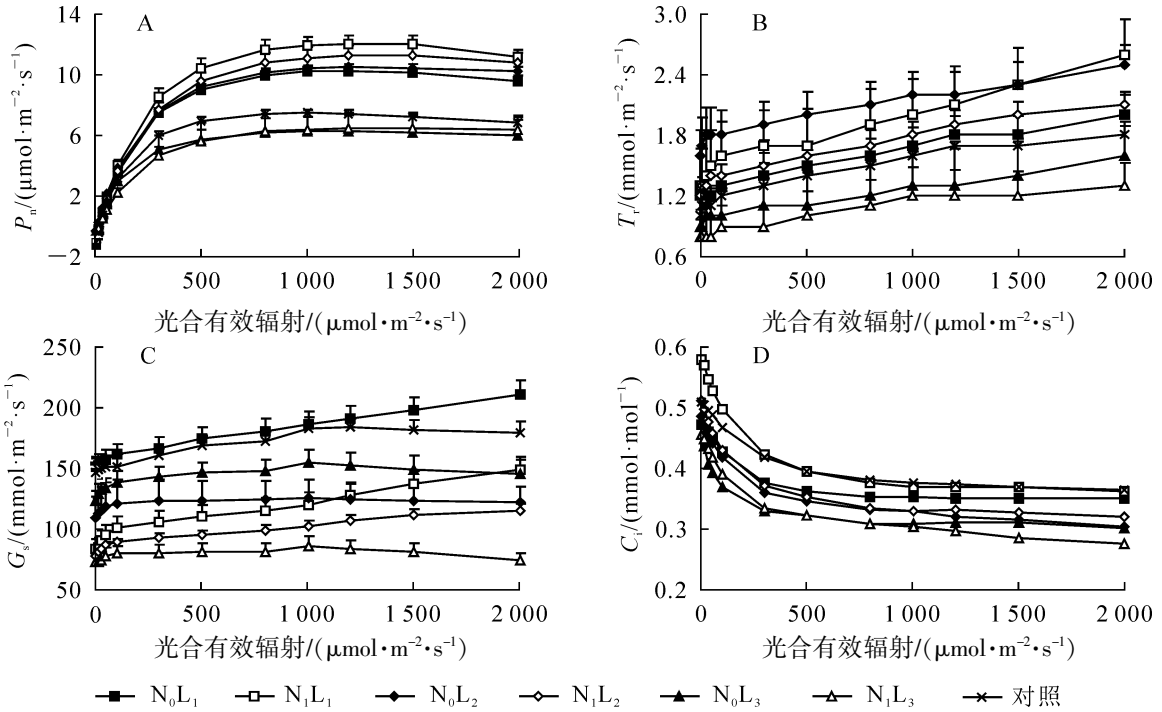


图 1 不同光强和氮素处理后盆栽芒萁气体交换参数的变化

Figure 1 Changes of gas exchange parameters of potted *D. dichotoma* in different light intensits and nitrogen treatments

栽芒萁 G_s 均高于施氮组。

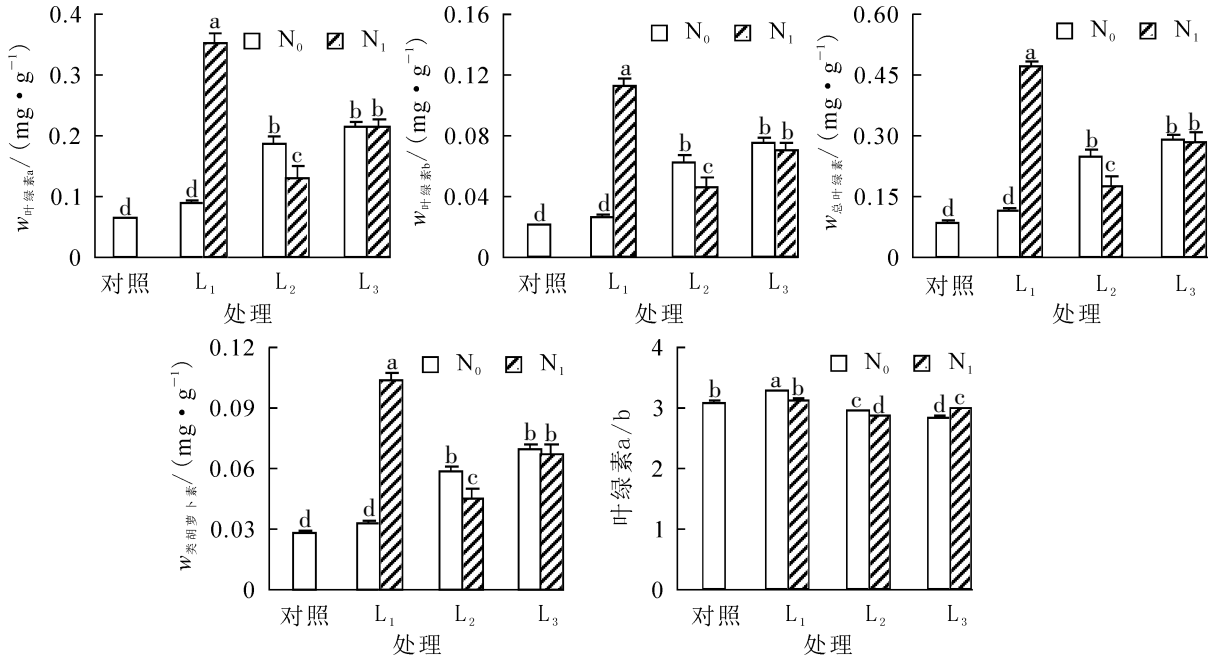
2.3 光强和氮素对盆栽芒萁叶绿素及类胡萝卜素质量分数的影响

随光强降低，未施氮组盆栽芒萁叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素质量分数均增加(图 2)，L_2 和 L_3 光强下叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素质量分数均显著高于 L_1 和对照($P<0.05$)。叶绿素 a/b 随光强降低先升后降，且差异显著($P<0.05$)。L_1 光强下，施氮组盆栽芒萁叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素质量分数均显著高于未施氮组($P<0.05$)，但 L_2 和 L_3 条件下，施氮组低于未施氮组。施氮组盆栽芒萁叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素质量分数及叶绿素 a/b 大小顺序均为 $L_1>L_3>L_2$，且差异达显著水平($P<0.05$)。

双因素方差分析结果表明(表 2)：光强、氮素及光强×氮素处理对芒萁叶绿素 a，叶绿素 b，总叶绿素及类胡萝卜素质量分数的影响均达显著水平($P<0.05$)。

2.4 光强和氮素对盆栽芒萁叶片叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可知：与未施氮组相比，施氮组 3 种光强下盆栽芒萁 F_o 均显著降低($P<0.05$)；L_1 和 L_3 的



不同字母表示同一水平不同处理间差异显著($P<0.05$)

图 2　不同透光率和氮素处理后盆栽芒萁叶片色素质量分数变化

Figure 2　Pigment content of potted *D. dichotoma* under different light intensities and nitrogen treatments

表 2　透光率和氮素对盆栽芒萁叶片色素相对含量的效应分析

Table 2　Effect of different light intensity (L), nitrogen (N) and light × nitrogen (L × N) on the pigment content of potted *D. dichotoma*

处理	叶绿素 a	叶绿素 b	总叶绿素	类胡萝卜素
光强	25.7***	24.2***	25.3***	24.0***
氮素	46.5***	38.6***	44.6***	42.2***
光强×氮素	94.0***	90.2***	93.3***	89.5***

说明：*、** 和 *** 分别表示 $P<0.05$，$P<0.01$ 和 $P<0.001$

F_m，L_3 的 F_v/F_m，F_v/F_o 及 P_{iabs} 降低；L_2 的 F_m，L_1 和 L_2 的 F_v/F_m，F_v/F_o 和 P_{iabs} 升高。未施氮组盆栽芒萁 F_o，F_m，F_v/F_m 及 F_v/F_o 的大小顺序表现均为对照<L_1<L_2<L_3，P_{iabs} 表现为对照>L_3>L_2>L_1；施氮组盆栽芒萁 F_o 和 F_m 表现为 L_2>L_3>L_1；F_v/F_m，F_v/F_o 和 P_{iabs} 表现为 L_2>L_1>L_3。

双因素方差分析结果表明(表 3)：光强、氮素及光强×氮素均显著影响了盆栽芒萁的初始荧光和最大荧光($P<0.05$)，但对 PSⅡ最大光化学效率影响未达到显著水平($P>0.05$)，光强对吸收光能的性能指数无显著影响($P>0.05$)，氮素及光强×氮素则对其影响显著($P<0.05$)。

表 3　不同透光率与施氮处理后盆栽芒萁叶片叶绿素荧光参数的变化

Table 3　Changes of chlorophyll fluorescence parameters of potted *D. dichotoma* with different light intensity and nitrogen application

处理		F_o	F_m	F_v/F_m	F_v/F_o	P_{iabs}
N_0	L_1	4 041.3 ± 50.2 bc	12 865.7 ± 105.9 bc	0.69 ± 0.00 ab	2.18 ± 0.06 bc	0.90 ± 0.03 c
	L_2	4 244.3 ± 53.4 b	13 575.3 ± 389.2 b	0.69 ± 0.01 ab	2.20 ± 0.10 bc	0.93 ± 0.07 bc
	L_3	4 845.3 ± 202.1 a	16 377.7 ± 340.1 a	0.70 ± 0.00 ab	2.37 ± 0.09 abc	1.00 ± 0.08 bc
	ck	2 059.7 ± 136.9 e	6 233.7 ± 554.3 d	0.67 ± 0.00 b	2.02 ± 0.08 c	1.22 ± 0.06 ab
N_1	L_1	3 087.3 ± 77.5 d	11 056.3 ± 401.8 c	0.72 ± 0.00 a	2.58 ± 0.08 ab	1.22 ± 0.05 ab
	L_2	3 795.0 ± 36.8 c	14 253.7 ± 340.2 b	0.73 ± 0.00 a	2.76 ± 0.11 a	1.31 ± 0.08 a
	L_3	3 709.0 ± 75.4 c	11 423.0 ± 1071.4 c	0.67 ± 0.04 b	2.09 ± 033 bc	0.88 ± 0.19 c
ANOVA	L	***	***	ns	ns	ns
	N	***	**	ns	ns	*
	L×N	*	**	*	*	*

说明：*、** 和 *** 分别表示 $P<0.05$，$P<0.01$ 和 $P<0.001$，ns 表示不显著。同列不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

3 讨论与结论

光照和氮素是植物生长发育的重要影响因子[21]。植物对光强改变最直接的生理响应就是光合作用能力的改变[22]。氮素影响植物的叶绿素质量分数，间接影响植物光合作用[23]。光合特征参数可反映植物光合作用和光能利用能力。本研究发现：光强对芒萁光合特征参数影响显著，但氮素对光合特征参数均影响不显著，而光强和氮素的交互作用对各色素质量分数影响极显著。无论施氮与否，L_2 下芒萁光饱和点(P_{LS})出现最大值，光补偿点(P_{LC})出现最小值，表明芒萁在此光强下具有较宽的光生态幅。研究可知，L_3 下芒萁 P_{nmax} 小于对照，显著小于 L_1，R_d 值显著小于对照和 L_1，认为芒萁通过降低呼吸消耗积累有机物质，体现了芒萁对弱光环境的适应。表观量子效率(A_{QY})反映了植物对弱光的利用能力。自然条件下长势良好的植物 A_{QY} 为 0.04~0.07[27]。本研究中，施氮组 L_3 处理下芒萁 A_{QY} 低于正常值，说明此处理下芒萁受到一定的胁迫。

施氮提高了各光强下芒萁的 P_{nmax}，说明施氮一定程度上提高了芒萁的光合作用能力。施氮组中 L_1 芒萁的 P_{nmax}，叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数均显著高于 L_2 和 L_3，说明施氮提高了植株对光照的捕获能力和利用能力[24]；L_1 较高的类胡萝卜素可吸收过多的光能，保护芒萁的光合器官免受伤害。叶绿素 a/b 提示了植物弱光条件下的捕光效率[26]。本研究发现：随光强降低，芒萁叶绿素 a/b 呈降低趋势，但施氮组 L_3 的叶绿素 a/b 有所上升，说明芒萁能够通过改变叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数来适应弱光环境。早先研究认为施氮有利于增加植物叶片的叶绿素含量[23,25]。本研究发现：相比于未施氮组，施氮组在 L_2 和 L_3 光强下，芒萁叶片叶绿素质量分数降低，可能是此光强不利于芒萁对氮素的吸收利用，出于对弱光的生理适应，芒萁需通过提高其他生理功能以提高对光能的吸收、传递和转换。

植物光合速率的提高得益于气孔导度 G_s 和蒸腾速率 T_r 的提高[29]，而植物光合速率的降低有气孔限制和非气孔限制两方面的因素，若 P_n 下降且 G_s 和 C_i 同时下降，则为气孔限制，而非气孔限制因素主要是叶肉细胞羧化能力的降低造成[28]。本研究中施氮组芒萁 P_n 均为气孔限制，而未施氮组 2 种因素均存在。

与“表观性”的气体交换指标相比，荧光测量参数具有反映“内在性”的特点，是无损研究光合作用的重要手段[30]，同时能够反映植物对生长环境的适应和耐受能力[31]。F_o 为叶片暗适应后再完全开放、未发生光化学反应状态下的参数，F_o 降低，植物热耗散增加；F_m 为 PSⅡ光体系完全关闭下的荧光产量，F_v/F_o 表示捕获光能和热耗散能量的比例。本研究中 F_o，F_m 和 F_v/F_o 随光强的增加而降低，表明芒萁增加了热耗散启动光保护机制，同时降低了 PSⅡ电子传递能力。F_v/F_m 和 P_{iabs} 均能反映 PSⅡ的功能[32]，但 P_{iabs} 主要反映植株的整体功能，F_v/F_m 下降则植物受到光抑制。本研究中 F_v/F_m 随光强的增加而降低，P_{iabs} 在全光时出现最大值，说明光强增加使芒萁受到了光抑制作用；全光下植株启动体内其他防御系统从而保证植株的整体功能。李伟成等[33]研究发现：施氮能降低植物发生光抑制的可能；本研究发现：施氮使得 L_1 和 L_2 光强下芒萁的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均增加，表明盆栽芒萁捕获光能增加的同时热耗散也增加，光抑制减弱。但是 L_3 光强下施氮组各荧光参数均降低，可能是芒萁为偏阳性植物，虽然有一定的耐荫性，但极度弱光条件下施氮不能补偿光照的不足，反而降低了光合氮利用率，造成光合色素含量降低，从而降低了荧光辐射的可能。

综上所述，光强对盆栽芒萁光合作用有显著影响，氮素主要影响光合色素质量分数。L_2 光强(透光率为 13.00%)时盆栽芒萁光生态幅较宽；强光(L_1)及较强光(L_2)下盆栽芒萁出现光抑制，施氮能调整光能分配，增加热耗散减轻光抑制伤害；L_3 光强(透光率为 4.75%)时，盆栽芒萁通过调整各光合色素质量分数来提高对弱光的吸收、传递和转换，较低的暗呼吸速率有利于积累光合有机物质；相比于未施氮组，施氮出现负补偿现象。未施氮盆栽芒萁净光合速率降低的原因有气孔限制和非气孔限制，而施氮盆栽芒萁净光合速率降低的原因均为气孔限制。

4 参考文献

[1] 樊艳荣，陈双林，杨清平，等. 毛竹材用林林下植被群落结构对多花黄精生长的影响[J]. 生态学报，2014，**34**(6)：1471 – 1480.

FAN Yanrong, CHEN Shuanglin, YANG Qingping, *et al.* The impact of understory vegetation structure on growth of

Polygonatum cyrtonema in extensively managed *Phyllostachys edulis* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(6): 1471 – 1480.

[2] 潘萍，赵芳，欧阳勋志，等. 马尾松林 2 种林下植被土壤碳氮特征及其与凋落物质量的关系[J]. 生态学报，2018，**38**(11)：3988 – 3997.

PAN Ping, ZHAO Fang, OUYANG Xunzhi, *et al.* Characteristics of soil carbon and nitrogen and relationship with litter quality under different understory vegetation in *Pinus massoniana* plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(11): 3988 – 3997.

[3] 张明如，何明，温国胜，等. 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述[J]. 内蒙古农业大学学报，2010，**31**(4)：303 – 308.

ZHANG Mingru, HE Ming, WEN Guosheng, *et al.* The characteristics of *Dicranopteris dichotoma* population and its effects on the forest regeneration [J]. *J Inner Mongolia Agric Univ*, 2010, **31**(4): 303 – 308.

[4] 任寅榜，吕茂奎，江军，等. 侵蚀退化地植被恢复过程中芒萁对土壤可溶性有机碳的影响[J]. 生态学报，2018，**38**(7)：2288 – 2298.

REN Yinbang, LÜ Maokui, JIANG Jun, *et al.* Effects of *Dicranopteris dichotoma* on soil dissolved organic carbon in severely eroded red soil [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(7): 2288 – 2298.

[5] 张明如，翟明普，王学勇. 太行山低山丘陵区植被恢复构建的生态对策和途径[J]. 中国水土保持科学，2006，**4**(2)：75 – 81.

ZHANG Mingru, ZHAI Mingpu, WANG Xueyong. Ecological strategies and approaches of vegetation restoration in the hilly area of Taihang Mountain [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2006, **4**(2): 75 – 81.

[6] 叶居新，洪瑞川，聂义如，等. 芒萁植株浸出液对几种植物生长的影响[J]. 植物生态学与地植物学学报，1987，**11**(3)：203 – 211.

YE Juxin, HONG Ruichuan, NIE Yiru, *et al.* The effect of maceration extract of *Dicranopteris dichotoma* on the growth of several plant species [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin*, 1987, **11**(3): 203 – 211.

[7] PORTSMUTH A, NIINEMETS Ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Func Ecol*, 2007, **21**(1): 61 – 77.

[8] 蔡建国，韦孟琪，章毅，等. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报，2017，**41**(5)：570 – 576.

CAI Jianguo, WEI Mengqi, ZHANG Yi, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, **41**(5): 570 – 576.

[9] 万宏伟，杨阳，白世勤，等. 羊草草原群落 6 种植物叶片功能特性对氮素添加的响应[J]. 植物生态学报，2008，**32**(3)：611 – 621.

WAN Hongwei, YANG Yang, BAI Shiqin, *et al.* Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2008, **32**(3): 611 – 621.

[10] GEORGE L O, BAZZAZ F A. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings [J]. *Ecology*, 1999, **80**(3): 846 – 856.

[11] GEORGE L O, BAZZAZ F A. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings [J]. *Ecology*, 1999, **80**(3): 833 – 845.

[12] 赵芳，欧阳勋志. 飞播马尾松林林下植被盖度与环境因子的关系[J]. 应用生态学报，2015，**26**(4)：1071 – 1076.

ZHAO Fang, OUYANG Xunzhi. Relationships between understory vegetation coverage and environmental factors in *Pinus massoniana* plantations from aerial seeding [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26**(4): 1071 – 1076.

[13] 任海，王俊. 试论人工林下乡土树种定居限制问题[J]. 应用生态学报，2007，**18**(8)：1855 – 1860.

REN Hai, WANG Jun. Recruitment limitations of native tree species under plantations: a preliminary review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18**(8): 1855– 1860.

[14] 李媛良，汪思龙，宿秀江，等. 天然林重建过程中单优箬叶竹灌丛对树木更新的影响[J]. 生态学报，2009，**29**(12)：6615 – 6621.

LI Yuanliang, WANG Silong, SU Xiujiang, *et al.* Effect of monodominant longauricled in docalamus (*Indocalamus longiauritus*) thickets on tree regeneration during reestablishment of natural forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(12):

6615 – 6621.

[15] 金桂宏，张明如，王立竹，等. 光强对盆栽芒其光响应过程与抗氧化酶系统的影响[J]. 浙江农林大学学报，2018，**35**(5)：836 – 844.

JIN Guihong, ZHANG Mingru, WANG Lizhu, *et al*. Photosynthetic characteristics and enzymatic antioxidant system of *Dicranopteris dichotoma* with differing light intensity [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(5): 836 – 844.

[16] 彭扬，彭培好，李景吉. 模拟氮沉降对矢车菊属植物 *Centaurea stoebe* 种群生长和竞争能力的影响[J]. 植物生态学报，2016，**40**(7)：679 – 685.

PENG Yang, PENG Peihao, LI Jingji. Simulated nitrogen deposition influences the growth and competitive ability of *Centaurea stoebe* populations [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2016, **40**(7): 679 – 685.

[17] 张馨月, 王寅, 陈健, 等. 水分和氮素对玉米苗期生长、根系形态分布的影响[J]. 中国农业科学, 2019, **52**(1): 34 – 44.

ZHANG Xinyue, WANG Yin, CHEN Jian, *et al*. Effects of soil water and nitrogen on plant growth, root morphology and spatial distribution of maize at the seeding stage [J]. *Sci Agric Sin*, 2019, **52**(1): 34 – 44.

[18] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报，2010，**34**(6)：727 – 740.

YE Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO_2 [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(6): 727 – 740.

[19] SRIVASTAVA A, GUISSÉ B, GREPPIN H, *et al*. Regulation of antenna structure and electron transport in PhotosystemⅡ of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1997, **1320**(1): 95 – 106.

[20] LICHTENTHALER H K. ChlorophyⅡ and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Method Enzymol*, 1987, **148**: 350 – 382.

[21] 安慧，上官周平. 光照强度和氮水平对白三叶幼苗生长与光合生理特性的影响[J]. 生态学报，2009，**29**(11)：6017 – 6024.

AN Hui, SHANGGUAN Zhouping. Effects of light intensity and nitrogen application on growth and photosynthetic characteristics of *Trifolium repens* L. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(11): 6017 – 6024.

[22] 韩玙，刘石山，梁艳丽，等. 不同光照强度下花魔芋(*Amorphophallus konjac*)与谢君魔芋(*Amorphophallus xiei*)光合特性及光保护机制研究[J]. 植物研究，2013，**33**(6)：676 – 683.

HAN Yu, LIU Shishan, LIANG Yanli, *et al*. Photosynthesis and photorotection in *Amorphophallus konjac* and *Amorphophallus xiei* grown at a light gradient [J]. *Bull Bot Res*, 2013, **33**(6): 676 – 683.

[23] 向芬，李维，刘红艳，等. 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报，2018，**38**(6)：1138 – 1145.

XIANG Fen, LI Wei, LIU Hongyan, *et al*. Characteristics of photosynthetic and chlorophyll fluorescence of tea varieties under different nitrogen application leves [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2018, **38**(6): 1138 – 1145.

[24] 毛立彦，慕小倩，董改改，等. 光照强度对曼陀罗和紫花曼陀罗生长发育的影响[J]. 植物生态学报，2012，**36**(3)：243 – 252.

MAO Liyan, MU Xiaoqian, DONG Gaigai, *et al*. Influence of light intensity on growth of *Datura stramonium* and *D. stramonium* var. *tatual* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, **36**(3): 243 – 252.

[25] 张云海，何念鹏，张光明，等. 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响[J]. 生态学报，2013，**33**(21)：6786 – 6794.

ZHANG Yunhai, HE Nianpeng, ZHANG Guangming, *et al*. Nitrogen deposition and *Leymus chinensis* leaf chlorophyll content in Inner Mongolian grassland [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33**(21): 6786 – 6794.

[26] BAIG M J, ANAND A, MANDAL P K, *et al*. Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and proteins in tropical grasses and legumes [J]. *Photosynthetica*, 2005, **43**(1): 47 – 53.

[27] LONG S P, HUMPHRIES S, FALKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, **45**: 633 – 662.

[28] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, **33**(1): 317 – 345.

[29] 汪赛，伊力塔，余树全，等. 模拟酸雨对青冈光合及叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报，2014，**25**

(8)：2183 – 2192.

WANG Sai, YI Lita, YU Shuquan, *et al.* Effects of simulating acid rain on photosynthesis and chlorophy Ⅱ fluorescence parameters of *Quercus glauca* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25**(8): 2183 – 2192.

[30] 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 – 448.

ZHANG Shouren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chin Bull Bot*, 1999, **16**(4): 444 – 448.

[31] 刘青青，马祥庆，黄智军，等. 不同光质对木荷、杉木幼苗叶片叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学杂志，2018，**37**(3)：869 – 876.

LIU Qingqing, MA Xiangqing, HUANG Zhijun, *et al.* Effects of light quality on leaf chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities of *Schima superba* and *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2018, **37**(3): 869 – 876.

[32] 杨宋琪，韩梓霞，赖金霞，等. 5-氨基乙酰丙酸对不同温度下斜生栅藻叶绿素荧光诱导动力学的影响[J]. 西北植物学报，2018，**38**(5)：932 – 938.

YANG Songqi, HAN Zixia, LAI Jinxia, *et al.* Effect of 5-Aminolevulinic acid on fast chlorophyll fluorescence induction kinetics of *Scenedesmus obliquus* under different temperature conditions [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2018, **38**(5): 932 – 938.

[33] 李伟成，王曙光，吴志庄，等. 2 种大型丛生竹对氮输入的可塑性响应[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，2012，**38**(5)：608 – 613.

LI Weicheng, WANG Shuguang, WU Zhizhuang, *et al.* Plasticity response of two sympodial bamboo species to nitrogen levels [J]. *J Zhejiang Univ Agric Life Sci*, 2012, **38**(5): 608 – 613.