

氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响

翟占伟¹ 龚吉蕊^{1*} 罗亲普¹ 潘 琰¹ 宝音陶格涛² 徐 沙¹ 刘 敏¹
杨丽丽¹

¹北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学地理科学学部资源学院, 北京 100875; ²内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021

摘 要 受人类活动和气候变化的影响, 大气氮(N)沉降日益加剧, 使得草地生态系统正从自然N限制转向富营养化甚至饱和, 进而影响了草地的生长。然而, 关于优势种植物在N添加下的光合生理潜在机制的研究仍然不足。该研究以内蒙古温带典型草原优势种植物为研究对象, 通过不同水平的N养分添加实验, 探讨优势种羊草(*Leymus chinensis*)对N添加的光合生理响应机制。结果表明: 地上生物量随着N添加先增加后降低, 以10 g N·m⁻²·a⁻¹处理增加最多。尽管25 g N·m⁻²·a⁻¹处理出现下降趋势, 但与对照相比仍然显著增加了地上生物量。低N时, 植物通过把较少的N分配给羧化系统, 并降低比叶质量(LMA)使叶片获得更多光能来适应低N生境。适量的N添加通过增加总叶绿素(Chl)的含量, 降低Chl a/b的比值来捕获更多光能; 同时增加LMA、羧化效率、最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max}), 并降低 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$, 把更多的N分配给羧化系统, 提高羧化能力; 通过增加实际光化学效率、电子传递效率和光化学猝灭系数, 提高了光系统II (PSII)的光化学活性。过量的N添加对羊草的生理指标有一定抑制作用, 羧化能力降低, 导致净光合速率有所降低, 在一定程度上抑制PSII的光化学活性, 而非光化学猝灭系数以及类胡萝卜素增加起到了耗散过剩激发能的作用。N添加对羊草光合特性的影响总体表现为“适量促进, 过量抑制”。该地区羊草最适的N添加范围是5–10 g N·m⁻²·a⁻¹。

关键词 氮添加; 温带草原; 羊草; 光合特性; 光合色素

引用格式: 翟占伟, 龚吉蕊, 罗亲普, 潘琰, 宝音陶格涛, 徐沙, 刘敏, 杨丽丽 (2017). 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响. 植物生态学报, 41, 196–208. doi: 10.17521/cjpe.2016.0128

Effects of nitrogen addition on photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* in the temperate grassland of Nei Mongol, China

ZHAI Zhan-Wei¹, GONG Ji-Rui^{1*}, LUO Qin-Pu¹, PAN Yan¹, BAOYIN Taogetao², XU Sha¹, LIU Min¹, and YANG Li-Li¹

¹Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, College of Resources Science & Technology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; and ²College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

Abstract

Aims The increased atmospheric nitrogen (N) deposition due to human activity and climate change greatly causes grassland ecosystems shifting from being naturally N-limited to N-eutrophic or N-saturated, and further affecting the growth of grass species. The aims of this study are: 1) to evaluate the effects of different N addition levels on morphology and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis*; 2) to determine the critical N level to facilitate *L. chinensis* growth.

Methods We conducted a different N addition levels experiment in dominant species in the temperate steppe of Nei Mongol. The aboveground biomass, morphological and leaf physiological traits, pigment contents, chlorophyll a fluorescence parameters and biochemical parameters of *L. chinensis* were investigated.

Important findings Our results showed that aboveground biomass first increased and then decreased with the increased N, having the highest values at the 10 g N·m⁻²·a⁻¹ treatment, but the 25 g N·m⁻²·a⁻¹ still significantly increased the aboveground biomass relative to 0 g N·m⁻²·a⁻¹. *Leymus chinensis* accommodate low N situation through allocating less N to carboxylation system and decreasing leaf mass per area (LMA) in order to get more light energy. Moderate N addition captured more light energy through increasing total chlorophyll (Chl) contents and decreasing the ratio of Chl a/b. Moderate N addition increased LMA, carboxylation efficiency, maximum car-

收稿日期Received: 2016-04-07 接受日期Accepted: 2016-12-25

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: jrgong@bnu.edu.cn)

boxylation rate (V_{cmax}), maximum electron transport rate (J_{max}) and decreased $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$, thus allocating more N to carboxylation system to enhance carboxylation capability. Moreover, the photochemical activity of PSII was increased through higher effective quantum yield of PSII photochemistry, electron transport rate and photochemical quenching coefficient. Excessive N addition had negative effects on physiological variables of *L. chinensis* due to lower carboxylation capability and photochemical activity of PSII, further leading to decreased net photosynthetic rate, whereas increased non-photochemical quenching coefficient and carotenoids played the role in the dissipation of excess excitation energy. Overall, moderate N addition facilitated the photosynthetic characteristics of dominant species, but excessive N addition inhibited photosynthetic characteristics. The most appropriate N addition for the growth of *L. chinensis* was $5\text{--}10\text{ g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ in the temperate steppe of Nei Mongol, China.

Key words nitrogen addition; temperate grassland; *Leymus chinensis*; photosynthetic characteristics; photosynthetic pigments

Citation: Zhai ZW, Gong JR, Luo QP, Pan Y, Baoyin T, Xu S, Liu M, Yang LL (2017). Effects of nitrogen addition on photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* in the temperate grassland of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 196–208. doi: 10.17521/cjpe.2016.0128

在陆地生态系统中, 氮(N)元素不仅是植物需求量最大的营养元素, 也是植物生长和光合作用的主要限制因子(Zhao & Liu, 2009; Krause *et al.*, 2012; Wang & Liu, 2014; Du *et al.*, 2016)。近年来, 受人类活动和气候变化的影响, 我国北方草地生态系统的结构和功能受到长期过度放牧的影响而严重退化, 并且表现为土壤中可利用性N严重不足, 其生态系统不同组织水平对于N输入的变化较其他生态系统更为敏感(王仁忠, 1997; 陈佐忠和汪诗平, 2000; 王玉辉等, 2002; Zhang & Han, 2008; Liu *et al.*, 2011; 白雪等, 2014; Chen *et al.*, 2015)。而大气N沉降日益加剧, 使得土壤中可利用性N显著增加(Clark & Tilman, 2008; Du *et al.*, 2014)。N沉降可以缓解生态系统的N限制, 促进植物光合作用, 提高植物的生产力和碳储存(Aber *et al.*, 2003; Bai *et al.*, 2009)。N添加是恢复退化草地生态系统的一种有效手段(詹书侠等, 2016)。因此, 研究草原植被对养分添加的响应和适应机制对草地生态系统的管理和恢复具有重要意义。

近年来我国草地陆续开展了较多N沉降生态环境效应的试验研究, 并取得了显著的研究成果, 但相关研究基本上还局限在植物生长、生物多样性、生态系统碳水交换、土壤呼吸、N素转化、凋落物分解以及土壤微生物及养分变化等方面(潘庆民等, 2005; Liu *et al.*, 2011; Peng *et al.*, 2014; Sun *et al.*, 2014), 针对N沉降对生态系统不同组织水平的影响开展的研究成果还少有报道, 例如主要优势种和建群种光合及生理生态特性对N沉降变化响应的试验

更为鲜见, 并且相关机制尚不清楚(白雪等, 2014)。优势种是草地生态群落的重要组成部分, 虽然物种数较少, 但在群落生物量上的分配比例较大, 在一定程度上决定了草地生态系统的属性(Mariotte *et al.*, 2012)。群落结构对环境做出的响应是优势种变化的集中体现, 而优势种的生理生态反应机制影响着群落结构和生态系统对环境变化的响应(Liu *et al.*, 2012; 张梓瑜等, 2013)。因此, 了解优势种对N添加的生理生态响应是理解草地生态群落和生态系统过程的关键, 能真实地反映不同N添加浓度下优势种对气候环境因子变化的响应(Anderson *et al.*, 2006; Makhnev & Makhneva, 2010)。羊草(*Leymus chinensis*)是我国温带草原生态系统的优势种, 为多年生根茎型的C₃植物, 具有适口性好、营养价值高的特点(Xu & Zhou, 2006)。目前, 关于N添加对羊草影响的研究主要集中在化学计量关系、N水利用效率权衡机制、地上地下生物量分配、微生物群落结构和功能、根系存活和寿命以及营养再吸收(Bai *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010; Xiao *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2014; Yao *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2016)。羊草对N添加的生理生态响应机制也因施肥剂量、实验地点以及时间长短而异(Chen *et al.*, 2005; 肖胜生等, 2010; 白雪等, 2014; 詹书侠等, 2016)。因此, 有必要进一步探讨羊草光合特性对N添加的响应机制。

叶绿素在绿色植物光合作用中发挥着重要作用, 实现光能到化学能的转化, 为碳同化积累同化力(张云海等, 2013)。叶绿素荧光对研究光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等具有独特的作用, 可

以反映植物光合作用与环境之间相互关系的内在特性(李晓等, 2006)。N元素是光合器官的组成成分, 叶片中有30%–40%的N参与到羧化反应中, 其中分配给羧化系统的N元素比例决定了最终的光合效率, 而叶片缺N将导致植物光合速率、光合量子效率和与碳代谢相关的酶类活性降低, 影响着植物叶片最大羧化速率(V_{cmax}) (Warren *et al.*, 2000; 郭二辉等, 2008; Nicodemus *et al.*, 2008; 朱军涛等, 2010)。然而, 关于解释N沉降影响植物生长的光合生理机制仍有争论。土壤N含量主要受N沉降的速率和持续时间的影响, 而一些地区正从自然状态下的N限制转向富营养化甚至饱和(Aber *et al.*, 2003; Krause *et al.*, 2012)。而N沉降对植物生长的促进和抑制作用均有报道, 可能主要依赖于N沉降是否引起了“N饱和”(Wallace *et al.*, 2007; Zhao & Liu, 2009; Thomas *et al.*, 2010)。因此, 有必要确定当地是否出现了“N饱和”以及羊草最适合的施N量。

鉴于此, 本文以不同水平N添加下内蒙古温带典型草原优势种羊草为研究对象, 通过测定羊草地上生物量、比叶质量、叶片N含量、水分利用效率、气体交换参数、叶绿素荧光参数和CO₂响应曲线等表观生理指标以及内禀生化指标—叶绿素含量, 从光合表观特性和光合内部机理两个方面系统地探讨N添加对优势种植物的影响以及优势种植物的响应机制。具体研究目标如下: 1) 探讨羊草对不同水平N添加的形态和光合生理响应机制; 2) 获得有利于羊草生产的N添加的临界水平的基本数据。以期为草地生态系统和草地畜牧业的可持续发展提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

实验在内蒙古锡林浩特内蒙古大学毛登牧场实验站(116.03°–116.50° E, 44.80°–44.82° N)进行。该地属于温带大陆性气候, 年平均气温0–1 °C, 年积温1 800 °C, 年降水量300–360 mm, 降水多集中在6–8月, 无霜期90–115天。土壤以栗钙土为主, 有少量褐色土, 栗钙土层15–80 cm, 土壤有机质含量为2%–3%, 土质比较肥沃。研究区域优势种为羊草和大针茅(*Stipa grandis*)。

1.2 实验设计

N添加试验设置6个水平, 分别为对照(CK)、N1 (0 g N·m⁻²·a⁻¹)、N2 (2 g N·m⁻²·a⁻¹)、N3 (5 g N·m⁻²·a⁻¹)、N4 (10 g N·m⁻²·a⁻¹)和N5 (25 g N·m⁻²·a⁻¹)。其设置依据文献Liu等(2013)。2010年我国北方草原生态系统的N沉降量为22.6 kg N·hm⁻²·a⁻¹, 平均每年的增加量为0.42 kg N·hm⁻² (Liu *et al.*, 2013)。N2基本上代表了2010年的N沉降量, 通过施加N肥来模拟未来几十年的N沉降。每个处理3组重复, 共计18个处理实验小区(面积为6 m × 6 m)。N肥为硝酸铵。为确保不受磷限制, 除了CK外, 各处理小区添加一定量的磷(1 g P₂O₅·m⁻²)。相邻小区之间设置1 m的缓冲带。从2014年开始, 每年6月一次性均匀喷洒。

1.3 生理生态的测量

1.3.1 气体交换参数

1.3.1 气体交换参数

2015年8月9–11日, 在无风晴天的9:00–11:00, 选择生长良好、完全展开的羊草叶片, 用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定气体交换参数。每个实验小区5个重复, 每个处理(3个小区)共15个重复。控制叶室内CO₂浓度为(380 ± 20) μmol·mol⁻¹、叶室温度为28–30 °C, 用红蓝光源提供的光合有效辐射(PAR)为1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹, 得到叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间CO₂浓度(C_i)等气体交换参数, 并计算水分利用效率(WUE): $WUE = P_n/T_r$ 。

1.3.2 叶绿素荧光参数

2015年8月9–11日, 在无风晴天的9:00–11:00, 选择生长良好、完全展开的羊草叶片, 用便携式LI-6400-40脉冲调制式荧光仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶绿素荧光参数。每个实验小区5个重复, 每个处理共15个重复。暗处理40 min后, 测量得到参数最小荧光(F_0)、最大荧光(F_m)。在光下光合作用稳定后测得光下稳定荧光(F_s)、最小荧光(F_0')、最大荧光(F_m')。PSII最大光化学量子产量: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 、PSII实际光化学量子产量: $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$, 电子传递速率: $ETR = PAR \times \Phi_{\text{PSII}} \times 0.85 \times 0.5$, 光化学淬灭系数: $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$, 非光化学淬灭系数: $NPQ = F_m/F_m' - 1$ (Schreiber *et al.*, 1995; Demmig-Adams & William, 1996)。

1.3.3 CO₂响应曲线的测定

2015年8月17–21日, 在无风晴天的9:00–11:00, 选择生长良好、完全展开的羊草叶片, 用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定CO₂响应曲线, 设定温度为25 °C, 用红蓝光源提供的PAR为1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度为2 000、1 600、

1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。每个实验小区测定一条曲线, 每个处理3个重复。 CO_2 浓度在200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 以下时, 用直角双曲线修正模型拟合所测得的 CO_2 响应曲线, 得到初始羧化效率(CE)(Ye *et al.*, 2012)。采用经典的Farquhar模型得到最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max}), 并计算 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ (Long & Bernacchi, 2003)。

1.3.4 生长指标

2015年8月9–11日, 在每个N元素添加处理下的样地中随机选择1 m × 1 m样方收取地上生物量, 每个处理5个重复。叶片含水量与光合参数测定同步进行, 选取长势良好的叶片, 在相同部位剪取一定量叶片, 称量鲜质量后于60 °C烘干至恒质量称量干质量, 采用LI-3000A叶面积仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶面积。计算叶片含水量以及比叶质量(LMA, 单位面积叶干质量)。叶片含水量 = (鲜质量–干质量)/鲜质量 × 100%。烘干后的叶片先粉碎研磨, 再通过40目网筛, 采用C/N元素分析仪(CHN-600, Leco, Saint Joseph, USA)进行全N含量的测定(丁小慧等, 2012)。

1.3.5 叶绿素含量

采集与植物光合测定同一部位的叶片, 迅速放于液氮中带回实验室用于叶绿素以及类胡萝卜素含量的测定, 每个处理5个重复。采用95%乙醇来提取叶绿素, 用756PC型紫外分光光度计(上海菁华科技仪器有限公司)测定(王学奎, 2006)叶绿素含量。

1.3.6 土壤状况

施肥前, 在试验地的表层土壤(0–30 cm)取土样, 装进塑封袋, 共6个重复, 带回实验室做全N和全C的测定(方法同叶片的元素测定), 采用连续流动分析仪(AutoAnalyzer III, Bran + Luebbe GmbH, Norderstedt, Germany)进行全P、全K和全S的测定(Li *et al.*, 2012)。施N后, 不同处理样地取0–30 cm土壤, 装塑封袋带回实验室。每个小区取两个重复, 每个

表1 样地的土壤特性(平均值±标准误差, $n = 6$)

Table 1 Soil properties of plots (mean ± SE, $n = 6$)

全氮 TN ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全磷 TP ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全碳 TC ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全钾 TK ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全硫 TS ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)
1.43 ± 0.03	0.36 ± 0.01	21.65 ± 0.53	22.71 ± 0.39	0.24 ± 0.01

TN, total nitrogen; TP, total phosphorus; TC, total carbon; TK, total kalium; TS, total sulfur.

处理共6个重复。土壤含水量的测定采取烘箱烘干的方法, 在65 °C烘至恒质量。土壤状况见表1, 不同处理土壤含水量见表2。

1.4 数据统计分析

运用SPSS 13.0软件对数据进行分析, 为了解不同N处理间是否存在显著性差异, 对各施N处理的地上生物量、LMA、叶片含水量、气体交换参数、色素含量、荧光参数和生化指标数据进行单因素方差分析, 采用最小显著差数法(LSD)进行多重比较。统计显著水平均为 $p = 0.05$ 。采用Origin 8.6和Microsoft Excel 2007软件绘制图表。

2 结果

2.1 生长参数及叶片N含量对N添加的响应

N添加对羊草地上生物量有显著影响(图1A; $p < 0.05$)。羊草地上生物量随着N添加量的增加而增加, 其中以N4处理促进作用最为明显, 极显著地促进了羊草地上生物量($p < 0.01$)。而N5处理时有降低趋势, 但与CK之间差异性显著($p < 0.05$); 与CK相比, N2、N3、N4和N5处理下羊草的地上生物量分别增加了23.38%、33.11%、45.96%和37.88%。

N添加对羊草的叶片N含量有显著影响(图1B; $p < 0.05$)。随着N添加, 叶片N含量也显著增加; 与CK相比, N2、N3、N4和N5处理下羊草的叶片N含量分别增加了21.08%、32.35%、82.84%和81.86%。

N添加对羊草LMA有显著影响(图1C; $p < 0.05$)。N2和N3处理显著促进了羊草的LMA ($p < 0.05$), 而N4和N5处理有下降趋势, 但与CK差异不显著($p > 0.05$)。N2、N3和N4处理分别比CK增加了32.48%、41.66%和12.21%, 而N1和N5处理分别比CK降低了

表2 不同施氮水平下样地的土壤含水量(W) (平均值±标准误差, $n = 6$)

Table 2 Soil water content (W) of plots under different nitrogen (N) addition levels (mean ± SE, $n = 6$)

氮处理 N treatment	CK	N1	N2	N3	N4	N5
W (%)	12.73 ± 0.41 ^a	12.83 ± 0.27 ^a	10.92 ± 1.67 ^{bc}	10.01 ± 0.53 ^b	9.61 ± 0.92 ^{bc}	9.11 ± 0.34 ^c

不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK, 不添加N和P。N1、N2、N3、N4、N5分别表示氮添加量为0、2、5、10、25 $\text{g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 磷添加量1 $\text{g P}_2\text{O}_5\cdot\text{m}^{-2}$ 。

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). CK, without added N and phosphorus (P). N1, N2, N3, N4, N5 indicate N addition rates as 0, 2, 5, 10, 25 $\text{g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, respectively. 1 $\text{g P}_2\text{O}_5\cdot\text{m}^{-2}$ was added to each treatment except CK.

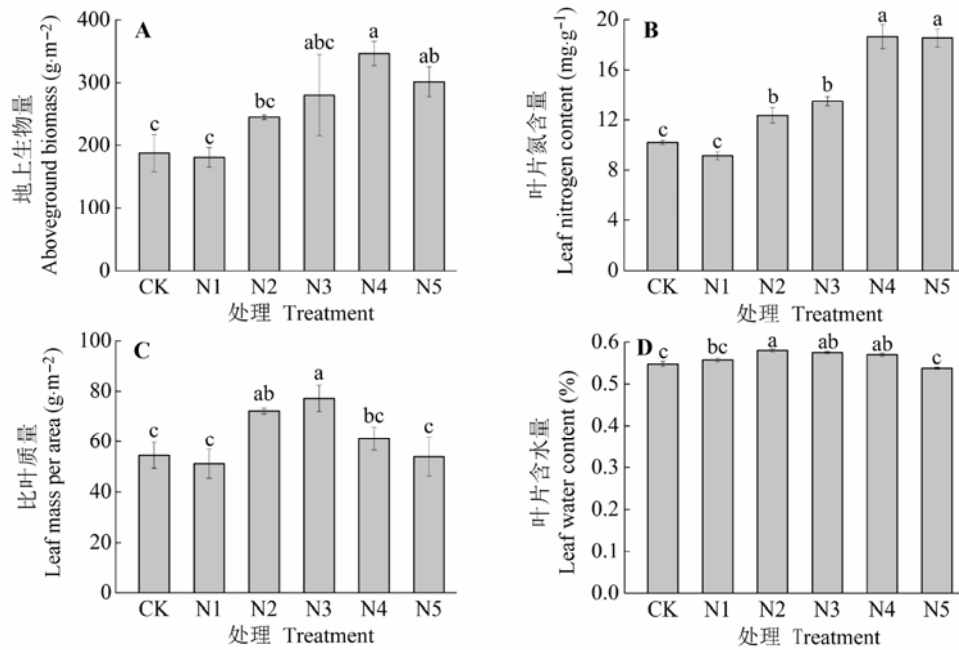


图1 不同施氮水平羊草的地上生物量、叶片氮含量和叶片形态特性(平均值±标准误差)。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。处理同表2。

Fig. 1 The aboveground biomass, leaf nitrogen content, and leaf morphological traits of *Leymus chinensis* under different nitrogen addition levels (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). Treatment see Table 2.

6.08%和0.98%。羊草叶片含水量和LMA变化趋势一致,各处理间差异显著(图1D; $p < 0.05$),只是变化程度比较平缓,说明N添加在一定程度上改变了叶片的水分机制。

2.2 叶片气体交换特征对N添加的响应

N添加对羊草 P_n 有极显著影响(图2A; $p < 0.01$)。在低N水平, P_n 随着N添加梯度而增加,但在高N水平下有降低的趋势。N3和N4处理极显著地增加了28.07%和19.19% ($p < 0.01$), N5处理降低了2.31%。 G_s 、 C_i 和 T_r 随着N添加量的增加变化趋势基本一致, N1处理轻微增加,而N2处理急剧增加,随后逐渐降低, N2处理增加幅度最大,并且都与CK的差异性达到了极显著水平($p < 0.01$),分别增加了216.8%、133.5%和137.5% (图2B–2D; $p < 0.01$)。WUE随着N添加先降低后升高,呈现出开口向上的“抛物线”形(图2E; $p < 0.01$)。与CK相比, N2、N3和N4分别降低了54.5%、39.8%和38.0%,差异性极显著($p < 0.01$),只有N5是增加了56.1%,差异性极显著($p < 0.01$)。不同的N添加水平下,羊草的 P_n 和叶片N含量的线性关系存在差异(图3)。所有处理下的 P_n 和叶片N含量的关系不显著(图3A; $R^2 = 0.10$, $p > 0.05$)。而除N5

外,其他处理下的 P_n 和叶片N含量显著的正相关(图3B; $R^2 = 0.43$, $p < 0.05$)。

2.3 叶片色素含量对N添加的响应

N添加对羊草叶绿素(Chl)有极显著影响(图4A; $p < 0.01$)。Chl随着施N量先增加后降低。CK、N1、N2差异不显著($p > 0.05$)。而N3、N4、N5比CK分别显著增加了28.2%、55.0%和46.2% ($p < 0.05$)。Chl a/b和类胡萝卜素(Car)二者都是随着N添加的增加出现了微弱的增加然后急剧下降(图4B, C; $p < 0.01$)。与CK相比, N2和N3使二者微弱地增加,但是差异性不显著($p > 0.05$);而N3、N4、N5使二者极显著下降($p < 0.01$),与CK相比, Chl a/b分别降低了26.4%、40.2%和36.4%, Car分别降低了35.0%、65.8%和52.9%。

2.4 叶绿素荧光对N添加的响应

N添加对叶绿素荧光参数有极显著影响(表3; $p < 0.01$)。 F_v/F_m 在0.80–0.82范围内极显著波动($p = 0.006$)。 Φ_{PSII} 、ETR和 q_P 都随着N添加量的增加而轻微地增加,然后急剧下降;而NPQ起初极显著增加,然后又极显著下降($p < 0.01$), N4和N5与N1和N2达到了极显著差异($p < 0.01$),表现为“大起大落”的态势。在N5和CK之间, Φ_{PSII} 、ETR和 q_P 呈现出极显著

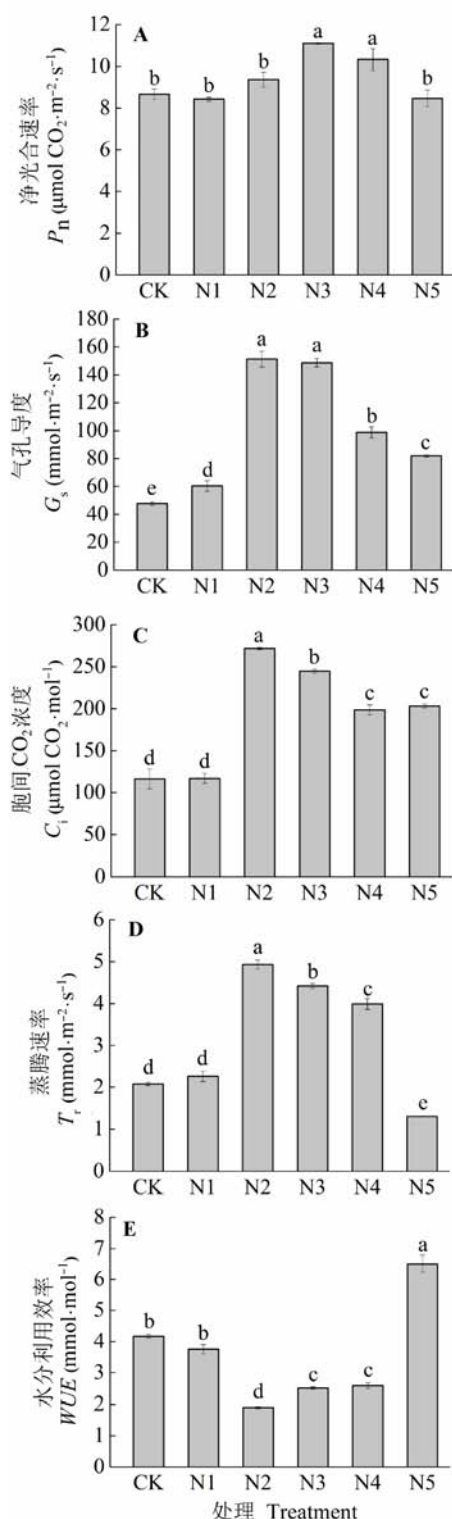


图2 不同施氮水平羊草主要叶片气体交换参数(平均值 \pm 标准误差)。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。处理同表2。

Fig. 2 The main leaf gas exchange parameters of *Leymus chinensis* under different nitrogen addition levels (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). P_n , net photosynthetic rate; G_s , stomatal conductance; C_i , intercellular CO_2 concentration; T_r , transpiration rate; WUE, water use efficiency. Treatment see Table 2.

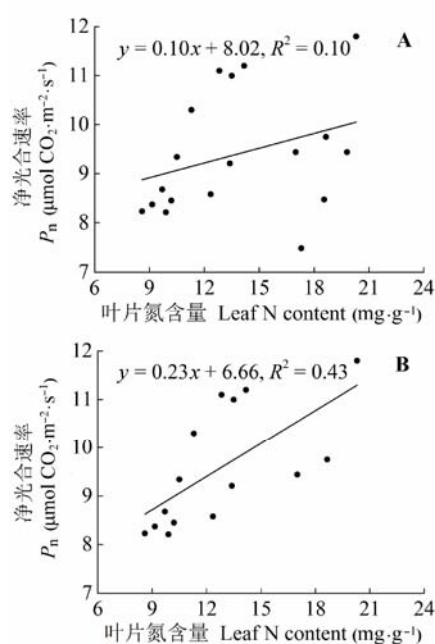


图3 不同施氮水平羊草的净光合速率(P_n)和叶片氮含量的关系。A, 净光合速率和叶片氮含量的关系。B, 净光合速率和叶片氮含量(N5处理除外)的关系。

Fig. 3 Relationships between net photosynthetic rate (P_n) and leaf nitrogen (N) content of *Leymus chinensis* across treatments (A) or across all nitrogen with an exception of the highest N addition (B).

差异($p < 0.01$), 而 F_v/F_m 和 NPQ 并没有呈现出显著差异($p > 0.05$)。

2.5 CO_2 响应曲线

N添加对所有 CO_2 响应参数有极显著的影响(表4; $p < 0.01$)。不同处理的 CE 之间差异显著($p < 0.05$), 并在N3处理出现了高峰; N1–N5处理的 V_{cmax} 比CK分别增加了55.3%、36.5%、225.5%、138.7%和183.6%, 差异显著($p < 0.05$), 也在N3处理达到了高峰; J_{max} 变化趋势和 V_{cmax} 大体相同, N1–N5处理的 V_{cmax} 比CK分别增加了62.6%、50.4%、190.0%、92.3%和123.3%; J_{max}/V_{cmax} 变化较为缓慢, N1、N2处理轻微增加, 而N3–N5处理逐渐降低, 并且比CK降低了10.9%、19.4%和21.2%。

3 讨论

叶片作为植物吸收光能的主要器官, 其光合能力的强弱直接影响着植物生物量的积累。N元素通常是植物生长和光合作用的主要限制因子(Wang & Liu, 2014)。本研究中, N添加能够在一定程度上增加羊草的地上生物量, 尤其是N4, 说明施N一定程度

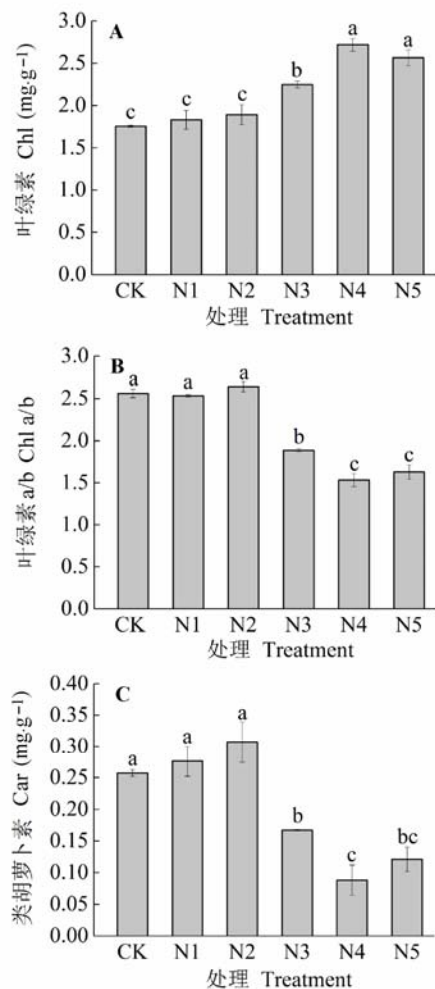


图4 不同施氮水平羊草叶片色素参数(平均值±标准误差)。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。处理同表2。

Fig. 4 The leaf pigment parameters of *Leymus chinensis* under different nitrogen addition levels (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). Chl, chlorophyll; Car, carotenoids. Treatment see Table 2.

上可以促进羊草对N元素的吸收而提高光合作用,提高生物量的积累(Zhao & Liu, 2009)。然而,尽管N5处理显著提高了地上生物量,但和N4相比有降低趋势,可能是羊草过度吸收的N元素形成 NH_4^+ ,扰乱细胞内N、P代谢而使生物量降低(Du *et al.*, 2014)。说明适量的N添加促进植物生长,而当N的添加水平达到 $25 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时,对羊草的“助长效应”有所抑制。

*LMA*是一个衡量植物种相对生长速率的重要参数,代表叶片光合性能(Lambers & Poorter, 1992)。较薄的叶片只需要较少的光合组织就能增加光合能力,植物在养分缺乏的条件下可以通过*LMA*的降低

而实现快速生长(Guo *et al.*, 2014)。本研究中,CK和N1处理下的羊草基本处于N营养缺乏的状态,但其通过降低*LMA*来适应养分不足的外界环境。而随着N的添加*LMA*显著增加,*LMA*的增加有利于叶绿体更容易接触胞间 CO_2 ,有效地获得 CO_2 ,增加 P_n (Kitaoka *et al.*, 2009)。N添加下*LMA*的变化会因土壤状况和物种的不同而不同(Ülo & Kull, 2003)。

N添加能够影响植物光合作用的过程以及相关的气体交换参数(Grassi *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2005)。N元素是光合酶、可溶性蛋白质和光合色素的组成成分,施N能够增加叶片的 G_s ,促进 CO_2 向叶肉细胞的扩散和供应,从而增加植被的 P_n ,而N添加引起光合速率增加的原因有气孔因素和非气孔因素(Chen *et al.*, 2005; 肖胜生等, 2010)。本研究中,适量的N添加使 G_s 增加,而 C_i 和 CE 也相应增加,说明适量的N添加导致 P_n 的增加可能是因为 G_s 和羧化能力增加的共同作用。N5处理时, P_n 随着 G_s 的降低而降低,但是 C_i 并没有显著下降, CE 却显著降低,说明 P_n 的降低并不是 G_s 降低而产生的结果,应该是叶肉细胞羧化能力降低引起的结果。植物的光合能力和叶片N含量存在显著的正相关关系(Moon *et al.*, 2015)。本文中二者相关性随着施N水平的增加而变化,其中CK到N4处理下二者表现为显著的正相关关系($R^2 = 0.43$, $p < 0.05$),而CK到N5处理下二者的关系不显著($R^2 = 0.10$, $p > 0.05$)。这说明随着施N的增加(CK到N4),N较多地分配给光合器官,进而提高了光合能力,而大量施N(N5)后N可能更多地分配到细胞壁而非光合器官,从而降低了光合酶的活性,不利于光合能力的增加(Onoda *et al.*, 2004; Moon *et al.*, 2015)。同时,过量供N导致植株体内营养失衡,也会导致N代谢加强,与碳同化竞争光合作用中光反应产生的同化力(ATP和NADPH),这会导致光合碳同化速率降低,进而引起地上生物量的减少(曹翠玲等, 1999; 李德军等, 2004)。高N时(N5), G_s 、 T_r 和叶片含水量显著降低,而*WUE*显著增加,说明羊草的叶片在大量施N后可以优先提高*WUE*而不是把有限的水分用于碳固定,这可能是羊草在适应高N施肥下的一种权衡机制(Guo *et al.*, 2014)。另外,土壤含水量在高N时有下降的趋势,这可能是因为施N后地上生物量显著增加,叶片生物量也随之增加,植物需要更多的水分来满足其生长的需要,降低了土壤含水量,从而表现出叶片含水量的降低。

表3 不同施氮水平下羊草叶绿素荧光特性(平均值±标准误差)

Table 3 Chlorophyll a fluorescence characteristics of *Leymus chinensis* under different nitrogen addition levels (mean ± SE)

氮处理 N treatment	最大光化学量子产量 F_v/F_m	实际光化学量子产量 Φ_{PSII}	电子传递速率 $ETR (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光化学淬灭系数 q_P	非光化学淬灭系数 NPQ
CK	0.81 ± 0.002^c	0.23 ± 0.001^a	153.0 ± 0.82^a	0.54 ± 0.002^b	2.63 ± 0.05^c
N1	0.80 ± 0.001^c	0.23 ± 0.003^a	156.9 ± 2.02^a	0.55 ± 0.003^{ab}	3.08 ± 0.05^a
N2	0.82 ± 0.002^a	0.23 ± 0.004^a	157.0 ± 2.80^a	0.59 ± 0.010^a	3.11 ± 0.05^a
N3	0.82 ± 0.002^{ab}	0.24 ± 0.009^a	161.9 ± 6.18^a	0.54 ± 0.008^b	2.82 ± 0.05^b
N4	0.81 ± 0.004^c	0.19 ± 0.010^b	127.3 ± 6.77^b	0.46 ± 0.016^c	2.74 ± 0.09^{bc}
N5	0.81 ± 0.003^{abc}	0.17 ± 0.003^b	117.0 ± 1.62^b	0.44 ± 0.004^c	2.79 ± 0.05^{bc}

不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。处理同表2。

ETR , electron transport rate; F_v/F_m , maximum photochemical efficiency; Φ_{PSII} , actual quantum yield; NPQ , non-photochemical quenching coefficient; q_P , photochemical quenching coefficient. Different lower case letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). Treatment see Table 2.

表4 不同施氮水平下羊草叶片光合能力特性(平均值±标准误差)

Table 4 Photosynthetic capacity characteristics of *Leymus chinensis* under different nitrogen addition levels (mean ± SE)

氮处理 N treatment	初始羧化效率 $CE (\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	最大羧化速率 $V_{\text{cmax}} (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	最大电子传递速率 $J_{\text{max}} (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$
CK	$0.005 \pm 0.000 2^f$	16.83 ± 0.49^e	16.48 ± 0.48^e	0.98 ± 0.03^b
N1	$0.015 \pm 0.000 4^d$	26.14 ± 0.75^d	26.79 ± 0.77^d	1.02 ± 0.03^{ab}
N2	$0.018 \pm 0.000 5^c$	22.98 ± 0.66^d	24.79 ± 0.72^d	1.08 ± 0.03^a
N3	$0.045 \pm 0.001 3^a$	54.79 ± 1.58^a	47.80 ± 1.38^a	0.87 ± 0.03^c
N4	$0.030 \pm 0.000 9^b$	40.18 ± 1.16^c	31.69 ± 0.91^c	0.79 ± 0.02^d
N5	$0.010 \pm 0.000 3^e$	47.73 ± 1.38^b	36.80 ± 1.06^b	0.77 ± 0.02^d

不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。处理同表2。

CE , carboxylation efficiency; J_{max} , maximum electron transport rate; V_{cmax} , maximum carboxylation rate. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). Treatment see Table 2.

叶绿体为光合作用的物质合成提供了场所,而Chl含量直接影响着光合强度(袁颖红等, 2009)。本研究中, Chl的含量随着N添加先逐渐增加然后降低(N5), 这和 P_n 的变化趋势基本一致。说明Chl的增加可以增加 P_n , 而N5处理时Chl降低可能是高浓度N素处理下由于叶片营养元素平衡被打破导致叶绿素含量有所降低或是过多的N元素被同化成氨基酸或者多胺, 而不是分配给Chl (肖胜生等, 2010; Bubier *et al.*, 2011)。Chl b是捕光色素复合体II (LHCII)的重要组成部分, 起到了维持LHCII稳定性的作用, 而Chl a/b代表了LHCII所占叶绿素总量中的比重, N添加超过N2处理时, Chl a/b急剧下降, 说明N添加使LHCII含量增加, 可以把捕获的能量迅速传至反应中心, 保障碳固定所需的能量(ATP和NADPH)(郭春爱等, 2006; 李磊等, 2011)。而低N处理(CK到N2)比高N处理叶绿素含量降低, Chl a/b升高, 降低了对光能的捕获, 同时Car含量增加, 起到一定耗散过剩光能的作用, 避免光合机构遭受破坏, 这可能是羊草适应低N生境的一种自我调节机制(González *et al.*, 2007)。

叶绿素荧光提供了光合器官功能和光合作用强度的信息(Zhao & Liu, 2009)。本研究中, F_v/F_m 在0.80–0.82范围波动, 介于0.80–0.85之间, 表明羊草的叶片都是处于健康状态, N添加并没有对光合器官造成伤害(李晓等, 2006)。低N处理时, NPQ 随着施N量增加显著增加时, Φ_{PSII} 出现了轻微的增加, 这可能是由于施N导致Chl a/b轻微增加, Chl a直接被光能激发的分子较多, 引起 q_P 的增加, 激发了更多反应中心的电荷分离, 而PSII原初电子受体(Q_A)有限, 势必会出现过剩的激发能, 这就需要 NPQ 增加来释放过多的激发能来保护光合机构, 而较高的 ETR 也可证明这一点(Boussadia *et al.*, 2008)。而适量的N添加, 可以增强叶片对光能的捕获能力, 提高PSII活性以及光化学效率, 有利于植株把所捕获的光能更有效地用于光合作用, 从而促进PSII量子效率和光合速率的提高(郭天财等, 2004)。高N处理(N5)时, Φ_{PSII} 和 q_P 急剧下降, 而 NPQ 有上升的趋势。为了维持光合内部电子传递与Rubisco对还原力需求之间的平衡, Φ_{PSII} 下降以达到PSII的功能下调的目的(王海珍等, 2014)。说明N5处理使羊草叶片用于电子传

递的能量占PSII所吸收光能的比例降低,导致天线色素光能转换效率和PSII反应中心开放程度降低,PSII反应中心积累过剩的激发能,从而降低ETR,导致ATP和NADHP的合成受阻,限制羧化效率和RuBP的再生,降低光合能力,而为了使PSII不受伤害,通过增加Car和NPQ来耗散多余的激发能(González *et al.*, 2007; Boussadia *et al.*, 2008; 王海珍等, 2014)。

CE反映了Rubisco的活性大小及含量多少。 V_{cmax} 是表征植物光合能力的重要参数,对光合速率起着决定作用。 J_{max} 是最大电子传递速率,代表着RuBP的再生速率(Warren *et al.*, 2003; 张彦敏和周广胜, 2012)。由于植物碳同化受到Rubisco活性、RuBP的再生以及光合电子传递和磷酸化的活性等多方面的影响,可以用CE、 V_{cmax} 和 J_{max} 来代表碳同化程度。本研究中,CE和 V_{cmax} 随着施N量增加先增加后降低,并在N3处理出现了最大值,说明适量N添加提高Rubisco的活性和含量,促进光合作用光反应阶段产生的激发能更多地向光反应方向分配,这就为碳同化提供了基础物质(ATP和NADPH),使羧化速率增加,进而增加了光合能力,并促进光合产物的积累(张绪成等, 2010)。RuBP再生需要还原力(ATP和NADPH)的积累,并且反映了光合电子传递和光合磷酸化活性的大小,N素添加使羧化速率增加的同时,也使RuBP的再生速率提高(王海珍等, 2014)。高N(N5)处理时,CE显著降低,进一步说明引起 P_n 降低的原因是叶肉细胞羧化能力的降低而不是由于 G_s 降低。植物为了保证N在酶系统(Rubisco)和光捕获能力(Chl)之间的平衡,可以实现N的最优分配,而叶N在Rubisco和Chl之间的分配比例是羧化速率和RuBP再生限制同化速率的重要决定因素,可用 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 代表内部Rubisco活性和电子传递的平衡(Wullschlegel *et al.*, 1993; Grassi *et al.*, 2002)。 $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 与LMA变化趋势相同,在低N处理时,随着N添加, $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 逐渐增大,LMA较大,说明叶片较厚,此时植物会把更多的N分配到非光合组织(如细胞壁),而导致较少的N分配给光合组织,这表明分配给羧化系统的N较少,最终导致 P_n 差异不显著(CK、N1、N2)(Wullschlegel *et al.*, 1993)。超过N2之后, $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ 开始逐渐降低,使更多的N分配给羧化系统,增加羧化效率,利于 P_n 的增加。N5处理时,超过植物正常需求的N分配给Rubisco以蛋白质的形

式储存起来,并不表现出强烈的羧化能力,最终使 P_n 显著降低(Grassi *et al.*, 2002)。

4 结论

内蒙古温带草原优势种羊草的生长受到N元素的限制,并且尚未达到“N饱和”。适量的N添加可以显著提高羊草的光合能力,但并不是随着N添加的增加而一直增加,而是表现为“适量促进,过量抑制”。影响植物的光合作用有多种因素,而N添加通过影响光合作用的各个环节来影响羊草的生长。低N处理(CK和N1)时,羊草通过降低LMA来获得一定的光能,为了防止光合机构受伤害,增加Car和NPQ耗散过剩激发能,来适应低N生境;适量的N添加使 G_s 和羧化能力共同作用而显著增加 P_n ,进而提高生物量的积累;过量的N添加(N5和N4相比)引起 P_n 降低的主要原因是羧化能力的降低,说明过量的N添加对羊草的光合能力有一定的抑制作用。尽管N5和N4处理的地上生物量差异不显著,但N5处理的地上生物量有所降低,而从生理指标上看,这种降低趋势更明显,可能是施N年限较短(为期两年)对地上生物量的抑制作用并没有完全显现出来,因此,需要进一步探讨长期施N对羊草光合特性的影响。在内蒙古温带草原,羊草的最适施N量是5–10 g N·m⁻²·a⁻¹。由于每年N沉降平均增加量为0.41 kg N·hm⁻²,我们可以预测在未来的几十年内大气N沉降对羊草地上生物量能够起到一定程度的促进作用。

基金项目 国家自然科学基金(41571048)、国家重点基础研究发展计划(973计划)(2014CB138803)和国家重点研发计划(2016YFC0500502)。

参考文献

- Aber JD, Goodale CL, Ollinger SV, Smith ML, Magill AH, Martin ME (2003). Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northern forests? *Revista Médica De Chile*, 53, 158–167.
- Anderson TM, Dong Y, Mcnaughton SJ (2006). Nutrient acquisition and physiological responses of dominant Serengeti grasses to variation in soil texture and grazing. *Journal of Ecology*, 94, 1164–1175.
- Bai WM, Wang ZW, Chen QS, Zhang WH, Li LH (2008). Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root life span of *Leymus chinensis* in a typical steppe of Inner Mongolia. *Functional Ecology*, 22, 583–591.
- Bai X, Cheng JH, Zheng SX, Zhan SX, Bai YF (2014). Ecophysiological responses of *Leymus chinensis* to nitrogen

- and phosphorus additions in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 103–115. (in Chinese with English abstract) [白雪, 程军回, 郑淑霞, 詹书侠, 白永飞 (2014). 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应. *植物生态学报*, 38, 103–115.]
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Naeem S, Pan QM, Huang JH, Zhang LX, Han XG (2009). Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia grasslands. *Global Change Biology*, 16, 358–372.
- Boussadia O, Mariem FB, Mechri B, Braham W, Braham M, Hadj SBE (2008). Response to drought of two olive tree cultivars (cv Koroneki and Meski). *Scientia Horticulturae*, 116, 388–393.
- Bubier JL, Smith R, Juutinen S, Moore TR, Minocha R, Long S, Minocha S (2011). Effects of nutrient addition on leaf chemistry, morphology, and photosynthetic capacity of three bog shrubs. *Oecologia*, 167, 355–368.
- Cao CL, Li SX, Miao F (1999). The Research situation about effects of nitrogen on certain physiological and biochemical process in plants. *The Journal of Northwestern Agricultural University*, 20(4), 99–104. (in Chinese with English abstract) [曹翠玲, 李生秀, 苗芳 (1999). 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展. *西北农业大学学报*, 20(4), 99–104.]
- Chen H, Li DJ, Gurmessa GA, Yu GR, Li LH, Zhang W, Fang HJ, Mo JM (2015). Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis. *Environmental Pollution*, 206, 352–360.
- Chen SP, Bai YF, Zhang L, Han X (2005). Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental & Experimental Botany*, 53, 65–75.
- Chen ZZ, Wang SP (2000). *The Typical Grassland Ecosystem in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈佐忠, 汪诗平 (2000). 中国典型草原生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Demmig-Adams B, William W (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1, 21–26.
- Ding XH, Luo SZ, Liu JW, Li K, Liu GH (2012). Longitude gradient changes on plant community and soil stoichiometry characteristics of grassland in Hulunbeir. *Acta Ecologica Sinica*, 11, 3467–3476. (in Chinese with English abstract) [丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 李魁, 刘国华 (2012). 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化. *生态学报*, 11, 3467–3476.]
- Du E, Liu X, Fang J (2014). Effects of nitrogen additions on biomass, stoichiometry and nutrient pools of moss *Rhytidium rugosum* in a boreal forest in Northeast China. *Environmental Pollution*, 188, 166–171.
- Du J, Shu S, Shao Q, An Y, Zhou H, Guo S, Sun J (2016). Mitigative effects of spermidine on photosynthesis and carbon-nitrogen balance of *Cucumber* seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress. *Journal of Plant Research*, 129, 1–13.
- González JA, Gallardo MG, Boero C, Cruz ML, Prado FE (2007). Altitudinal and seasonal variation of protective and photosynthetic pigments in leaves of the world's highest elevation trees *Polylepis tarapacana* (Rosaceae). *Acta Oecologica*, 32, 36–41.
- Grassi G, Meir P, Cromer R, Tompkins D, Jarvis PG (2002). Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1677–1688.
- Guo CA, Liu F, Xu XM (2006). Chlorophyll-b deficient and photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 42, 967–973. (in Chinese with English abstract) [郭春爱, 刘芳, 许晓明 (2006). 叶绿素b缺失与植物的光合作用. *植物生理学通讯*, 42, 967–973.]
- Guo EH, Hu D, Tian CY, Hu Y, Wang CY, Yu YY (2008). Study on the effects of soil nitrogen and moisture on plant photosynthetic physiological ecology. *Journal of Anhui Agriculture Sciences*, 26, 11211–11213. (in Chinese with English abstract) [郭二辉, 胡聃, 田朝阳, 胡颖, 王从彦, 于盈盈 (2008). 土壤氮素与水分对植物光合生理生态的影响研究. *安徽农业科学*, 26, 11211–11213.]
- Guo TC, Feng W, Zhao HJ, Xue GD, Wang HC, Wang YH, Yao ZJ (2004). Photosynthetic characteristics of flag leaves and nitrogen effects in two winter wheat cultivars with different spike type. *Acta Agronomica Sinica*, 30(2), 115–121. (in Chinese with English abstract) [郭天财, 冯伟, 赵会杰, 薛国典, 王化岑, 王永华, 姚战军 (2004). 两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应. *作物学报*, 30(2), 115–121.]
- Guo X, Wang RQ, Chang RY, Liang XQ, Wang CD, Luo Y, Guo W (2014). Effects of nitrogen addition on growth and photosynthetic characteristics of *Acer truncatum* seedlings. *Dendrobiology*, 72, 151–161.
- Kitaoka S, Watanabe Y, Koike T (2009). The effects of cleared larch canopy and nitrogen supply on gas exchange and leaf traits in deciduous broad-leaved tree seedlings. *Tree Physiology*, 29, 1503–1511.
- Krause K, Cherubini P, Bugmann H, Schleppi P (2012). Growth enhancement of *Picea abies* trees under long-term, low-dose N addition is due to morphological more than to physiological changes. *Tree Physiology*, 32, 1471–1481.
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological*

- Research*, 23, 187–261.
- Li DJ, Mo JM, Fang YT, Cai XA, Xue JH, Xu GL (2004). Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schima superba*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 876–882. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良 (2004). 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. *生态学报*, 24, 876–882.]
- Li L, Li XY, Lin LS, Wang YJ, Xue W (2011). Comparison of chlorophyll content and fluorescence parameters of six pasture species in two habitats in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 672–680. (in Chinese with English abstract) [李磊, 李向义, 林丽莎, 王迎菊, 薛伟 (2011). 两种生境条件下6种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较. *植物生态学报*, 35, 672–680.]
- Li LJ, Zeng DH, Mao R, Yu ZY (2012). Nitrogen and phosphorus resorption of *Artemisia scoparia*, *Chenopodium acuminatum*, *Cannabis sativa*, and *Phragmites communis* under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China. *Plant, Soil & Environment*, 58, 446–451.
- Li X, Feng W, Zeng XC (2006). Advances in chlorophyll fluorescence analysis and its uses. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 10, 2186–2196. (in Chinese with English abstract) [李晓, 冯伟, 曾晓春 (2006). 叶绿素荧光分析技术及应用进展. *西北植物学报*, 10, 2186–2196.]
- Li YY, Lü XT, Wang ZW, Zhou C, Han XG (2014). Linking relative growth rates to biomass allocation: The responses of the grass *Leymus chinensis* to nitrogen addition. *Phyton*, 83, 283–289.
- Liu X, Zhang Y, Han W, Tang A, Shen J, Cui Z, Vitousek P, Erismann J, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Liu XJ, Duan L, Mo JM, Du EZ, Shen JL, Lu XK, Zhang Y, Zhou XB, He CN, Zhang FS (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251–2264.
- Liu YS, Pan QM, Zheng SX, Bai YF, Han XG (2012). Intra-seasonal precipitation amount and pattern differentially affect primary production of two dominant species of Inner Mongolia grassland. *Acta Oecologica*, 44, 2–10.
- Long SP, Bernacchi CJ (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2393–2401.
- Makhnev AK, Makhneva NE (2010). Landscape-ecological and population aspects of the strategy of restoration of disturbed lands. *Contemporary Problems of Ecology*, 3, 318–322.
- Mariotte P, Buttler A, Johnson D, Thébaud A, Vandenberghe C (2012). Exclusion of root competition increases competitive abilities of subordinate plant species through root-shoot interactions. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1148–1158.
- Moon M, Kang KS, Park IK, Kim T, Kim HS (2015). Effects of leaf nitrogen allocation on the photosynthetic nitrogen-use efficiency of seedlings of three tropical species in Indonesia. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 58, 1–9.
- Nicodemus MA, Salifu FK, Jacobs DF (2008). Growth, nutrition, and photosynthetic response of black walnut to varying nitrogen sources and rates. *Journal of Plant Nutrition*, 31, 1917–1936.
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 18, 419–425.
- Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2005). Effects of nitrogen addition on a *Leymus chinensis* population in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 311–317. (in Chinese with English abstract) [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2005). 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. *植物生态学报*, 29, 311–317.]
- Peng Q, Qi YC, Dong YS, He YT, Xiao SS (2014). Litter decomposition and the C and N dynamics as affected by N additions in a semi-arid temperate steppe, Inner Mongolia of China. *Journal of Arid Land*, 6, 432–444.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1995). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. *Ecological Studies Analysis & Synthesis*, 100, 49–70.
- Sun L, Dong YS, Qi YC, He YT, Peng Q, Liu XC, Jia JQ, Guo SF, Cao CC (2014). Intra- and inter-annual variation of soil microbial and enzymatic response to water and nitrogen addition in a Chinese semi-arid steppe. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 8, 1339–1351.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC, Goodale CL (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3, 13–17.
- Ülo N, Kull K (2003). Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecologica*, 24, 209–219.
- Wallace ZP, Lovett GM, Hart JE, Machona B (2007). Effects of nitrogen saturation on tree growth and death in a mixed-oak forest. *Forest Ecology & Management*, 243, 210–218.
- Wang G, Liu F (2014). Carbon allocation of Chinese pine seedlings along a nitrogen addition gradient. *Forest Ecology & Management*, 334, 114–121.
- Wang HZ, Han L, Xu YL, Niu JL (2014). Photosynthetic responses of the heteromorphic leaves in *Populus euphratica*

- to light intensity and CO₂ concentration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1099–1109. (in Chinese with English abstract) [王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙 (2014). 胡杨异形叶光合作用对光强与CO₂浓度的响应. 植物生态学报, 38, 1099–1109.]
- Wang RZ (1997). The niche breadths and niche overlaps of main plant populations in *Leymus chinensis* grassland for grazing. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 9–16. (in Chinese with English abstract) [王仁忠 (1997). 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, 21, 9–16.]
- Wang XK (2006). *Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments*. Higher Education Press, Beijing. 134–136. (in Chinese) [王学奎 (2006). 植物生理生化实验原理和技术. 高等教育出版社, 北京. 134–136.]
- Wang YH, He XY, Zhou GS (2002). Study on the responses of *Leymus chinensis* steppe to grazing in Songnen Plain. *Acta Agrestia Sinica*, 10, 45–49. (in Chinese with English abstract) [王玉辉, 何兴元, 周广胜 (2002). 放牧强度对羊草草原的影响. 草地学报, 10, 45–49.]
- Warren CR, Adams MA, Chen ZL (2000). Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants? *Functional Plant Biology*, 27, 407–416.
- Warren CR, Dreyer E, Adams MA (2003). Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Tree*, 17, 359–366.
- Wullschlegel SD (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants—A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44, 907–920.
- Xiao SS, Dong YS, Qi YC, Peng Q, He YT, Liu XC (2010). Effects of mineral fertilizer addition on leaf functional traits and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* from a temperate grassland in Inner Mongolia in China. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 30, 2535–2543. (in Chinese with English abstract) [肖胜生, 董云社, 齐玉春, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超 (2010). 内蒙古温带草原羊草叶片功能特性与光合特征对外源氮输入的响应. 环境科学学报, 30, 2535–2543.]
- Xiao YG, Chen Q, Shan L, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H (2011). Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant & Soil*, 340, 227–238.
- Xu ZZ, Zhou GS (2006). Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism and lipid peroxidation of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Planta*, 224, 1080–1090.
- Yao M, Rui J, Li J, Dai Y, Bai Y, Heděnc P, Wang JM, Zhang SH, Pei KQ, Liu C, Wang YF, He ZL, Frouz J, Li XZ (2014). Rate-specific responses of prokaryotic diversity and structure to nitrogen deposition in the *Leymus chinensis* steppe. *Soil Biology & Biochemistry*, 79, 81–90.
- Ye ZP, Yu Q, Kang HJ (2012). Evaluation of photosynthetic electron flow using simultaneous measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence under photorespiratory conditions. *Photosynthetica*, 50, 472–476.
- Yuan YH, Fan HB, Huang QR, Liao YC, Huang RZ (2009). Effects of long-term fertilization on rice photosynthetic traits and water use efficiency. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 2239–2244. (in Chinese with English abstract) [袁颖红, 樊后保, 黄欠如, 廖迎春, 黄荣珍 (2009). 长期施肥对水稻光合特性及水分利用效率的影响. 生态学报, 28, 2239–2244.]
- Zhan SX, Zheng SX, Wang Y, Bai YF (2016). Response and correlation of above- and below-ground functional traits of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 36–47. (in Chinese with English abstract) [詹书侠, 郑淑霞, 王扬, 白永飞 (2016). 羊草的地上-地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. 植物生态学报, 40, 36–47.]
- Zhang J, Han X (2008). N₂O emission from the semi-arid ecosystem under mineral fertilizer (urea and superphosphate) and increased precipitation in northern China. *Atmospheric Environment*, 42, 291–302.
- Zhang L, Yang YX, Zhan XY, Zhang CJ, Zhou SX, Wu DX (2010). Responses of a dominant temperate grassland plant (*Leymus chinensis*) to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in China. *Journal of Environmental Quality*, 39, 251–259.
- Zhang T, Yang S, Guo R, Guo J (2016). Warming and nitrogen addition alter photosynthetic pigments, sugars and nutrients in a temperate meadow ecosystem. *PLOS ONE*, 11, e0155375. doi:10.1371/journal.pone.0155375.
- Zhang XC, Yu XF, Gao SM (2010). Effects of nitrogen application rates on photosynthetic energy utilization in wheat leaves under elevated atmospheric CO₂ concentration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1196–1203. (in Chinese with English abstract) [张绪成, 于显枫, 高世铭 (2010). 高大气CO₂浓度下氮素对小麦叶片光能利用的影响. 植物生态学报, 34, 1196–1203.]
- Zhang YH, He NP, Zhang GM, Huang JH, Han XG (2013). Nitrogen deposition and *Leymus chinensis* leaf chlorophyll content in Inner Mongolian grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6786–6794. (in Chinese with English abstract) [张云海, 何念鹏, 张光明, 黄建辉, 韩兴国 (2013). 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响. 生态学报, 33, 6786–6794.]

Zhang YM, Zhou GS (2012). Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5907–5917. (in Chinese with English abstract) [张彦敏, 周广胜 (2012). 植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展. 生态学报, 32, 5907–5917.]

Zhang ZY, Gong JR, Liu M, Huang YM, Yan X, Qi Y, Wang YH (2013). Dominant species and ecosystem gas exchange in temperate grassland under different land use patterns. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 718–727. (in Chinese with English abstract) [张梓瑜, 龚吉蕊, 刘敏, 黄永梅, 晏欣, 祁瑜, 王忆慧 (2013). 温带草原不同土地利用方式下优势种植物和生态系统的气体交换. 植物生态学报, 37, 718–727.]

Zhao C, Liu Q (2009). Growth and photosynthetic responses of two coniferous species to experimental warming and nitrogen fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1–11.

Zhu JT, Li XY, Zhang XM, Lin LS, Yang SG (2010). Nitrogen allocation and partitioning within a leguminous and two non-leguminous plant species growing at the southern fringe of China's Taklamakan Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1025–1032. (in Chinese with English abstract) [朱军涛, 李向义, 张希明, 林丽莎, 杨尚功 (2010). 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配. 植物生态学报, 34, 1025–1032.]

责任编辑: 张守仁 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览