

## 氮、水处理对刨花楠一年生扦插苗光合特性和生物量分配的影响

吴永宏<sup>1</sup>, 王玲红<sup>2</sup>, 程栋梁<sup>1,3,4</sup>, 徐朝斌<sup>1</sup>, 张中瑞<sup>1</sup>, 李静<sup>1</sup>, 钟全林<sup>1,3,4\*</sup>

(1. 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; 2. 江西省吉安林业局, 吉安 343100;

3. 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007; 4. 福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007)

**摘要:** 采用棚内盆栽控水与添氮方法, 以 1a 生刨花楠扦插苗为研究对象, 通过设置不同的氮、水复合处理试验, 研究氮、水对刨花楠幼苗光合特性和生物量分配的影响。结果表明: (1) 干旱胁迫会显著降低幼苗的净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 和蒸腾速率 ( $E$ )、总生物量和叶重比, 增加茎重比, 但对胞间  $CO_2$  浓度、根重比和根冠比影响不显著; (2) 低氮添加后幼苗的净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 和蒸腾速率 ( $E$ ) 均大于对照, 而高氮添加反而会抑制幼苗的光合作用; 氮添加 (低氮和高氮) 后幼苗的总生物量均大于对照, 但氮添加后对幼苗生物量在不同器官间的分配趋势影响不明显; (3) 水分与施氮交互作用对幼苗光合特性和生物量分配均无显著影响。因此, 在幼苗生长过程中一定要保证其充足的供水。

**关键词:** 干旱胁迫; 氮添加; 光合特性; 生物量分配; 刨花楠幼苗

中图分类号: S718.5; S792.24

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2016)02-0202-07

### Effect of water and nitrogen treatment on photosynthetic characteristics and the biomass allocation of annual cutting seedling of *Machilus pauhoi*

WU Yonghong<sup>1</sup>, WANG Linghong<sup>2</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,3,4</sup>, XU Chaobin<sup>1</sup>,  
ZHANG Zhongrui<sup>1</sup>, LI Jing<sup>1</sup>, ZHONG Quanlin<sup>1,3,4</sup>

(1. College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007; 2. Forestry Bureau of Ji'an County, Ji'an 343100;

3. State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007;

4. Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007)

**Abstract:** To investigate the effects of water and nitrogen on photosynthetic characteristics and biomass allocation of *Machilus pauhoi*, one-year old cutting propagated *Machilus pauhoi* plants potted in greenhouse were treated with different gradients of water and nitrogen. The results showed that: (1) Drought stress significantly reduced the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $E$ ), total biomass and leaf weight ratio, while the stem weight ratio increased; however, the influences on intercellular  $CO_2$  concentration, root weight ratio and root shoot ratio were not significant. (2)  $P_n$ ,  $G_s$  and  $E$  in the low-nitrogen addition group were higher than CK, but addition of high-nitrogen inhibited the photosynthesis. The total biomass in the nitrogen addition groups (LN and HN) was higher than in CK. The effect of nitrogen addition on the biomass allocation trend in different organs was not obvious. (3) The interaction between water and nitrogen addition had no significant influence on the photosynthetic characteristics and biomass allocation of the plant. Therefore, we must provide sufficient water during the process of plant growth.

**Key words:** drought stress; nitrogen addition; photosynthetic characteristics; biomass allocation; *Machilus pauhoi* seedlings

收稿日期: 2015-10-13

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31170596, 31170374, 31370589), 福建省科技厅重大项目 (2014N5008) 和福建省种业创新项目 (2014S1477-4) 共同资助。

作者简介: 吴永宏, 硕士研究生。E-mail: WYH1046563983@163.com

\* 通信作者: 钟全林, 教授, 博士生导师。E-mail: qlzhong@126.com

近年来,氮沉降吸引了全球的重视,因为其对幼苗的存活、物种密度和生态系统的生物多样性有相当大的影响<sup>[1]</sup>。随着经济的高速发展,中国平均大气氮沉降已达到  $12.9 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ , 并已成为欧洲、北美之后世界三大高氮沉降区之一<sup>[2-4]</sup>, 其中东南区域的氮沉降水平最高, 高达  $35.6 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ , 约每年增加  $0.34 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ , 由东南向西北呈递减趋势, 全国形成东南、四川盆地、长江中下游平原等高氮沉降中心<sup>[5]</sup>。这些地区氮沉降均高于或远远高于森林在生长季节对氮的需求量(约  $5\sim 8 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )<sup>[6]</sup>。与 2000 年相比, 预计未来到 2030 年人为氮沉降将增加  $50\%\sim 100\%$ <sup>[7]</sup>。氮素是许多陆地生态系统中植物生长的主要限制因子之一, 直接影响植物的生长发育, 并最终影响植物生产力<sup>[8]</sup>。在提高氮素供应水平的环境下, 一般认为会促进植物的生长和生物量的积累, 生物量分配方面会促进地上部分生物量的增加, 但对根系的生长不利, 导致根冠比降低<sup>[9-10]</sup>。但是, 过量和长期的氮输入反而会产生负面效应, 降低植物的初级生产力<sup>[11]</sup>。不过, 也有人认为, 氮沉降不会促进植物生长<sup>[12-16]</sup>。

受全球变化的影响, 全球降水格局也在发生着变化<sup>[17]</sup>, 例如中高纬度地区陆地表面降水增加, 热带、亚热带地区陆地表面降水减少等<sup>[18]</sup>。由于气候变化未来干旱期将变得更加频繁<sup>[19]</sup>, 而干旱是最频繁和严重的限制植物生长的非生物胁迫因素。即使在非干旱地区季节性干旱也频繁发生<sup>[20-21]</sup>。据预测, 区域气候在未来的几十年里季节降水分布和夏季降水量将减少  $10\%\sim 30\%$ <sup>[22-23]</sup>。干旱胁迫通常会导致植物的光合和生长等受到抑制, 生物量的分配以及相对生长速率等发生变化<sup>[24]</sup>, 植物为了应对干旱会分配更多的生物量到根部, 这有利于植物吸收更多的水分以维持其生存<sup>[25]</sup>。干旱也可能会导致植物光合系统的损伤, 从而抑制光合作用过程<sup>[26]</sup>。更重要的是, 水分不仅直接影响植物生长和生存, 而且在水分胁迫下间接影响植物对氮的响应<sup>[27]</sup>。通常认为施氮可以增强植物抗旱的能力, 减轻干旱对植物生长和光合特性的抑制作用<sup>[28]</sup>, 但这种改善作用可能会因为物种差异或干旱程度而发生改变<sup>[29-30]</sup>。也有研究表明, 施肥效应取决于水分有效性, 在干旱发生时施肥对植物生产力不会产生影响<sup>[31]</sup>。这说明降水变化和大气氮沉降对植物生长的影响可能存在交互作用, 水分和氮素交互作用对植物光合特性和生物量分配影响显著<sup>[32-34]</sup>。还有研究表明, 水分和氮素交互作用对植物光合特性和生物量分配影响不显著<sup>[35]</sup>, 产生这一相反结论说明植物光合特性和生物

量分配可能还受物种及其生长发育阶段(年龄)等因素影响。

刨花楠 (*Machilus pauhoi*) 属樟科润楠属, 是我国亚热带地区优良速生的珍稀常绿阔叶树种, 生长快, 外形美观, 既可作为用材树种, 又可用于庭院、城市绿化。目前国内对刨花楠的研究主要集中在生长特性<sup>[36-39]</sup>、生理特性<sup>[40]</sup>、人工栽培繁殖与培育技术<sup>[41-42]</sup>等方面, 缺乏氮、水处理对其光合特性和生物量方面的研究成果。因此, 本研究以江西遂川为种源地的 1 年生刨花楠幼苗为实验材料, 通过研究不同氮、水处理试验, 开展其对刨花楠幼苗光合特性和生物量分配的影响, 研究结果可为气候变化(如氮沉降与季节性干旱等)背景下开展刨花楠人工幼林经营技术, 选择其合适的造林地环境等提供理论指导, 并可为生物学特性相似的亚热带其他常绿阔叶树种的造林地环境选择及人工幼林的养分管理技术等提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2014 年 8—11 月在福建省南平市顺昌县林技中心大棚内, 本地区属中亚热带海洋性季风气候, 气候温暖, 雨量充沛, 阳光充足, 四季分明。年平均气温为  $18.9^\circ\text{C}$ , 最冷月 1 月份平均气温  $7.9^\circ\text{C}$ , 最热月 7 月份平均气温  $28.1^\circ\text{C}$ 。年平均降水量一般在  $1600\sim 1900 \text{ mm}$  之间, 降水多集中在 2-9 月, 约占全年降水量的  $86.6\%$ 。全年平均无霜期为 305 d, 年平均日照时数约 1740.7 h。

### 1.2 实验设计

为了避免实生苗种质资源差异影响, 本文试验是以利用江西省遂川县同一刨花楠母树上枝条进行扦插后的 1a 生扦插苗为对象进行分析。扦插苗由福建省南平市顺昌县林技中心提供, 其个体大小接近, 实验苗平均地径 ( $3.12\pm 0.75$ ) mm, 平均苗高 ( $17.95\pm 0.72$ ) cm。于 2014 年 7 月 1 日将幼苗移植于苗圃中规格为内径 30 cm, 高 30 cm 的装满来源于顺昌县同一山地表土的花盆内(供试土壤数据见表 1), 待苗木移植并生长 1 个月后, 测量其初始株高处理组差异不显著。于 2014 年 8 月 1 日—2014 年 11 月 10 日开展氮、水添加实验, 其中水添加设置 2 水平, 即包括正常供水 W1(田间持水量的 80%, 即为对照)和干旱胁迫 W2(田间持水量的 40%); 氮添加以福建省的氮沉降量 ( $50 \text{ kg}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) 为依据, 设置 3 水平, 即 N1(不施氮, 即为对照)、低氮 N2 ( $50 \text{ kg}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )、高氮 N3 ( $100 \text{ kg}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ), 共计

6个处理(含对照),即W1N1(即为对照,用CK表示),W1N2(即为单施低氮),W1N3(即为单施高氮),W2N1(即为干旱胁迫),W2N2(即为干旱胁迫与低氮复合处理),W2N3(即为干旱胁迫与高氮复合处理)。每个处理设置3个重复,每个重复设置10盆苗木,每盆移植1株1a生刨花楠扦插苗。氮添加采用 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 添加,按照不同处理所需氮量

将其换算成 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 量,并均分成6等份,要求每隔2周添加1次,分6次添加。每次添加将6.9956g $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 溶于900mL蒸馏水中,利用移液枪将其均匀地注入盆壁四周的土壤内。水分控制采用整盆称重法,每2d称重1次并补充水分,使各处理土壤含水量稳定在设计范围内。

表1 实验供试土壤底本数据  
Table 1 Basic data of the tested soil

处理 Treatment	全碳/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ Total carbon	全氮/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ Total nitrogen	全磷/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ Total phosphorus	pH
土壤 Soil	4.35	1.24	0.14	4.67

### 1.3 测定方法

**1.3.1 叶片光合参数的测定** 于2014年10月30号9:00—11:30,采用美国的CIRAS-3光合仪测定,测定时选用每个处理样株幼苗上部和下部各一片充分展开的健康叶片,测定指标包括净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $E$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ ),每个处理选3株样木(即3重复)进行测定。

**1.3.2 生物量的测定** 于2014年11月11日实验结束后,将幼苗整株挖出清洗干净,分为根、茎和叶3个部分,放于70℃烘箱中烘干至恒重后,将根、茎、叶干重分别称重,并计算参数:根重比=根干重/全株干重,叶重比=叶干重/全株干重,茎重比=茎干重/全株干重,根冠比为根干重与地上部分干重之比。

### 1.4 数据分析

用SPSS 19.0统计分析软件中的带交互作用的双因素方差分析法分析氮、水及其交互作用对刨花楠幼苗光合特性和生物量分配的影响,并用LSD法进行处理组间差异显著性多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮、水处理对刨花楠幼苗光合特性的影响

**2.1.1 氮、水处理对刨花楠幼苗净光合速率( $P_n$ )的影响** 干旱胁迫对刨花楠幼苗 $P_n$ 有显著影响( $P<0.05$ ),但施氮等级对 $P_n$ 的影响不显著( $P>0.05$ ),水分与氮添加的交互作用对 $P_n$ 的影响也不显著( $P>0.05$ )。干旱胁迫使幼苗的 $P_n$ 明显降低,比正常供水下降了80.82%( $P<0.01$ ) (表2)。尽管施氮等级对 $P_n$ 的影响不显著,但施氮(低氮和高氮)后幼苗的 $P_n$ 均大于对照(表3),说明氮添加可以提高幼苗的 $P_n$ 。另从低氮和高氮添加后幼苗的 $P_n$ 可看出,高氮添加后幼苗的 $P_n$ 小于低氮添加后的幼苗。说明适度添加氮更有利于幼苗生长,尤其在干旱胁迫时,低氮添加可以提高幼苗的 $P_n$ ,缓解干旱胁迫对光合

作用的影响(表4)。6种处理中以W1N2处理(即正常供水时添加低氮)后幼苗的 $P_n$ 为最大。

**2.1.2 氮、水处理对刨花楠幼苗气孔导度( $G_s$ )的影响** 干旱胁迫对刨花楠幼苗 $G_s$ 影响也显著( $P<0.05$ ),但是不同施氮等级对 $G_s$ 的影响也不显著( $P>0.05$ ),水分与氮添加的交互作用对 $G_s$ 的影响也不显著( $P>0.05$ )。干旱胁迫极显著地降低了幼苗的 $G_s$ ,比正常供水下降了84.48%( $P<0.01$ ) (表2)。尽管施氮等级对幼苗的 $G_s$ 影响不显著(表3),但不论有无水分胁迫,低氮添加后的 $G_s$ 均大于对照,而高氮添加后的 $G_s$ 均小于对照(表4)。说明适度添加氮更有利于幼苗生长,尤其在干旱胁迫时,低氮添加可以提高幼苗的 $G_s$ ,而高氮添加反而会抑制幼苗的 $G_s$ ,使其水分状况更加恶化,导致更多的气孔关闭。6种处理中以W1N2处理(即正常供水时添加低氮)后幼苗的 $G_s$ 为最大。

**2.1.3 氮、水处理对刨花楠幼苗蒸腾速率( $E$ )的影响** 干旱胁迫对刨花楠幼苗 $E$ 影响显著( $P<0.05$ ),但是施氮等级对 $E$ 的影响不显著( $P>0.05$ ),水分与氮添加的交互作用对 $E$ 的影响也不显著( $P>0.05$ )。干旱胁迫极显著地降低了刨花楠幼苗的 $E$ ,比正常供水下降了72.13%( $P<0.01$ ) (表2)。尽管施氮等级对幼苗的 $E$ 影响不显著(表3),但不论有无水分胁迫,低氮添加后的 $E$ 均大于对照,而高氮添加后的 $E$ 因水分条件而异,正常供水时 $E$ 大于对照;干旱胁迫时 $E$ 小于对照(表4)。说明适度添加氮可以提高刨花楠幼苗的 $E$ 促进其生长,尤其在干旱胁迫时,可以缓解干旱对幼苗造成的不利影响,实现以肥调水促进刨花楠幼苗生长,而高氮添加会加剧干旱对幼苗 $E$ 的抑制作用。6种处理中以W1N2处理(即正常供水时添加低氮)后幼苗的 $E$ 为最大。

**2.1.4 氮、水处理对刨花楠幼苗胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )的影响** 干旱胁迫和施氮等级对刨花楠幼苗 $C_i$ 影

响不显著( $P>0.05$ ), 水分与氮添加的交互作用对  $C_i$  的影响也不显著( $P>0.05$ )。干旱胁迫下刨花楠幼苗的  $C_i$ , 比正常供水增加了 3.11% ( $P>0.05$ ) (表 2)。这是由于细胞间  $CO_2$  浓度的大小取决于空气中的  $CO_2$  的浓度和叶片的光合效率。在正常供水时, 刨花楠幼苗的光合作用较强, 不断地消耗细胞间隙的  $CO_2$ , 从而会造成细胞间隙的  $CO_2$  的浓度下降。而在干旱胁迫时, 刨花楠幼苗的光合速率下降消耗

的细胞间隙的  $CO_2$  较少。此消彼长可能导致二者差异不显著。当然也可能是在干旱胁迫下其气孔的开闭受到了制约, 或是叶片的光合系统受到了一定的破坏造成的。尽管施氮等级对幼苗的  $C_i$  影响不显著 (表 3), 但不论有无水分胁迫, 施氮 (低氮和高氮) 后幼苗的  $C_i$  均小于对照 (表 4)。说明氮添加提高了刨花楠幼苗的光合效率, 可以缓解干旱对幼苗光合系统的抑制。

表 2 干旱胁迫对刨花楠幼苗光合特性的影响

Table 2 Effect of drought stress on photosynthetic characteristics of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=9$ )

处理 Treatment	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $P_n$	气孔导度/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $G_s$	蒸腾速率/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $E$	胞间 $CO_2$ 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $C_i$
正常供水	12.46±4.01 <sup>a</sup>	304.00±55.7 <sup>a</sup>	3.48±0.78 <sup>a</sup>	348.00±20.23 <sup>a</sup>
干旱胁迫	2.39±2.27 <sup>b</sup>	47.17±22.5 <sup>b</sup>	0.97±0.36 <sup>b</sup>	359.17±46.35 <sup>a</sup>

注: 表内数据为平均值 ± 标准差, 同列数字后不同小写字母表示在 0.05 水平有显著差异。下同。

Note: Mean±SE is given in the parenthesis, and different small letters followed by the data in the same column indicate significant difference at the 0.05 level. The same below.

表 3 施氮等级对刨花楠幼苗光合特性的影响

Table 3 Effect of nitrogen level on photosynthetic characteristics of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=6$ )

处理 Treatment	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $P_n$	气孔导度/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $G_s$	蒸腾速率/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $E$	胞间 $CO_2$ 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $C_i$
CK	7.70±7.16 <sup>a</sup>	166.42±135.92 <sup>a</sup>	1.96±1.35 <sup>a</sup>	373.00±34.09 <sup>a</sup>
LN	9.34±6.72 <sup>a</sup>	199.25±163.71 <sup>a</sup>	2.53±1.57 <sup>a</sup>	339.83±29.76 <sup>a</sup>
HN	8.42±5.08 <sup>a</sup>	161.08±137.27 <sup>a</sup>	1.93±1.53 <sup>a</sup>	347.92±37.93 <sup>a</sup>

表 4 氮、水交互对刨花楠幼苗光合特性的影响

Table 4 Effects of nitrogen and water complex on photosynthetic characteristics of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=3$ )

处理 Treatment	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $P_n$	气孔导度/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $G_s$	蒸腾速率/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ $E$	胞间 $CO_2$ 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $C_i$
W1N1	10.42±6.15 <sup>a</sup>	290.00±9.99 <sup>a</sup>	3.00±1.09 <sup>a</sup>	351.83±29.53 <sup>a</sup>
W1N2	14.85±3.24 <sup>a</sup>	363.83±45.32 <sup>a</sup>	3.90±0.48 <sup>a</sup>	343.33±15.18 <sup>a</sup>
W1N3	12.1±0.88 <sup>a</sup>	282.5±49.01 <sup>a</sup>	3.50±0.30 <sup>a</sup>	348.83±21.89 <sup>a</sup>
W2N1	1.38±1.28 <sup>b</sup>	42.83±16.26 <sup>b</sup>	0.92±0.28 <sup>b</sup>	394.17±26.26 <sup>a</sup>
W2N2	3.83±3.39 <sup>b</sup>	48.00±13.61 <sup>b</sup>	1.15±0.48 <sup>b</sup>	336.33±44.12 <sup>a</sup>
W2N3	1.97±1.63 <sup>b</sup>	39.67±21.83 <sup>b</sup>	0.83±0.35 <sup>b</sup>	347.00±55.81 <sup>a</sup>

表 5 干旱胁迫对刨花楠幼苗生物量分配的影响

Table 5 Effect of drought stress on biomass allocation of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=9$ )

处理 Treatment	根重比 Root weight ratio	茎重比 Stem weight ratio	叶重比 Leaf weight ratio	根冠比 Root shoot ratio	总生物量/g Total biomass
正常供水	0.44±0.04 <sup>a</sup>	0.25±0.02 <sup>b</sup>	0.31±0.04 <sup>a</sup>	0.7911±0.12 <sup>a</sup>	12.84±3.47 <sup>a</sup>
干旱胁迫	0.44±0.04 <sup>a</sup>	0.34±0.04 <sup>a</sup>	0.22±0.04 <sup>b</sup>	0.7938±0.12 <sup>a</sup>	5.41±1.50 <sup>b</sup>

## 2.2 氮、水处理对刨花楠幼苗生物量分配的影响

干旱胁迫对刨花楠幼苗总生物量影响也显著 ( $P<0.05$ ), 但是施氮等级对总生物量的影响不显著 ( $P>0.05$ ), 水分与氮添加的交互作用对总生物量的影响也不显著 ( $P>0.05$ )。干旱胁迫显著地降低了刨花楠幼苗的总生物量, 比正常供水下降了 57.87% ( $P<0.01$ ) (表 5)。尽管施氮等级对幼苗的总生物量影响不显著 (表 6), 但不论有无水分胁迫, 低氮添加

后的总生物量均大于对照, 而高氮添加后的总生物量因水分条件而异。正常供水时, 总生物量大于对照; 干旱胁迫时, 总生物量小于对照 (表 7)。说明低氮添加可以促进刨花楠幼苗总生物量的增加, 尤其在干旱胁迫时, 可以缓解干旱对幼苗生长造成的不利影响, 而高氮添加反而会加剧干旱对幼苗总生物量的抑制作用。

叶重比、茎重比和根重比反映了生物量在根、

茎和叶3种器官之间分配的比例。干旱胁迫对刨花楠幼苗叶重比、茎重比影响有显著影响( $P < 0.05$ ),而对根重比影响不显著( $P > 0.05$ ),但是施氮等级对叶重比、茎重比和根重比的影响均不显著( $P > 0.05$ ),水分与氮添加的交互作用对叶重比、茎重比和根重比的影响也不显著( $P > 0.05$ )。干旱胁迫下显著地降低了刨花楠幼苗的叶重比,比正常供水下降了29.03%( $P < 0.05$ ),却增加了茎重比,比正常供水增加了26.47%( $P < 0.05$ ) (表5)。这可能是幼苗以落叶的方式减少体内水分的损失来应对干旱胁迫维持

其生存的策略。尽管施氮等级叶重比、茎重比和根重比的影响不显著(表6),但施氮(低氮和高氮)后的叶重比和根重比因水分条件而异,正常供水时,施氮(低氮和高氮)后的叶重比均大于对照,而根重比却均小于对照(表7),说明正常供水时添加氮可以促进幼苗地上生物量的增加;然而,在干旱胁迫下,施氮(低氮和高氮)后的叶重比均小于对照,根重比却均大于对照。说明干旱胁迫时添加氮可以促进幼苗地下生物量的积累。总而言之,总体趋势与正常供水相反。

表6 施氮等级对刨花楠幼苗生物量分配的影响

Table 6 Effect of Nitrogen Level on biomass allocation of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=6$ )

处理 Treatments	根重比 Root weight ratio	茎重比 Stem weight ratio	叶重比 Leaf weight ratio	根冠比 Root shoot ratio	总生物量/g Total biomass
CK	0.44±0.04 <sup>a</sup>	0.30±0.07 <sup>a</sup>	0.26±0.06 <sup>a</sup>	0.78±0.12 <sup>a</sup>	7.43±2.76 <sup>a</sup>
LN	0.45±0.04 <sup>a</sup>	0.29±0.05 <sup>a</sup>	0.26±0.08 <sup>a</sup>	0.82±0.13 <sup>a</sup>	10.36±4.51 <sup>a</sup>
HN	0.44±0.04 <sup>a</sup>	0.29±0.07 <sup>a</sup>	0.27±0.07 <sup>a</sup>	0.78±0.12 <sup>a</sup>	10.41±6.56 <sup>a</sup>

表7 氮、水交互对刨花楠幼苗生物量分配的影响

Table 7 Effects of nitrogen and water complex on biomass allocation of *Machilus pauhoi* seedlings ( $n=3$ )

处理 Treatments	根重比 Root weight ratio	茎重比 Stem weight ratio	叶重比 Leaf weight ratio	根冠比 Root shoot ratio	总生物量/g Total biomass
W1N1	0.45±0.05 <sup>a</sup>	0.25±0.03 <sup>b</sup>	0.30±0.06 <sup>a</sup>	0.82±0.15 <sup>a</sup>	9.76±0.14 <sup>ab</sup>
W1N2	0.43±0.04 <sup>a</sup>	0.25±0.01 <sup>b</sup>	0.32±0.04 <sup>a</sup>	0.76±0.11 <sup>a</sup>	14.18±2.51 <sup>a</sup>
W1N3	0.44±0.04 <sup>a</sup>	0.24±0.00 <sup>b</sup>	0.32±0.04 <sup>a</sup>	0.79±0.14 <sup>a</sup>	14.57±4.51 <sup>a</sup>
W2N1	0.42±0.03 <sup>a</sup>	0.36±0.03 <sup>a</sup>	0.22±0.03 <sup>b</sup>	0.73±0.09 <sup>a</sup>	5.11±1.67 <sup>b</sup>
W2N2	0.46±0.04 <sup>a</sup>	0.32±0.04 <sup>a</sup>	0.21±0.07 <sup>b</sup>	0.88±0.14 <sup>a</sup>	6.55±0.92 <sup>b</sup>
W2N3	0.43±0.04 <sup>a</sup>	0.36±0.03 <sup>a</sup>	0.21±0.02 <sup>b</sup>	0.77±0.13 <sup>a</sup>	4.16±1.12 <sup>b</sup>

根冠比反映了生物量在地上和地下部分之间分配的情况。干旱胁迫和施氮等级对刨花楠幼苗根冠比影响不显著( $P > 0.05$ ),水分与氮添加的交互作用对根冠比的影响也不显著( $P > 0.05$ )。干旱胁迫下刨花楠幼苗的根冠比并没有增大( $P > 0.05$ ) (表5),这一结果与大多数相关研究结果不一致<sup>[25,43-44]</sup>。但该现象却与干旱胁迫对植物根系生长限制的表现相一致。尽管施氮等级对根冠比的影响不显著(表6),但施氮(低氮和高氮)后的根冠比因水分条件而异。正常供水时,施氮(低氮和高氮)后的根冠比均小于对照;而干旱胁迫时,施氮(低氮和高氮)后的根冠比均大于对照,并在低氮添加后根冠比达到最大值(表7)。说明干旱胁迫下添加氮有利于促进幼苗根系的生长。

### 3 讨论

干旱胁迫对植物的影响可以通过测量叶片气体交换了解,尤其是净光合作用,气孔导度和蒸腾速率<sup>[45]</sup>。光合作用对叶片水分亏缺十分敏感,在轻度干

旱胁迫时,光合速率的下降幅度较小,但随干旱胁迫加剧,光合速率开始大幅度下降<sup>[25]</sup>。本文研究结果也有类似发现,干旱胁迫显著降低了刨花楠幼苗的光合气体交换参数净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $E$ ),而胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )却增加了。许大全<sup>[46]</sup>认为,导致植物光合能力下降的因素主要有气孔限制和非气孔限制,判断干旱引起光合效率下降是气孔限制还是非气孔限制,是在 $G_s$ 下降时,看 $C_i$ 的变化方向,只有当 $G_s$ 下降时, $C_i$ 含量降低才是气孔限制,否则为非气孔限制。从实验结果来看,净光合速率伴随着气孔导度下降而细胞间隙 $CO_2$ 浓度却在升高。那么,此时光合速率的下降原因主要为非气孔限制。但干旱胁迫下刨花楠幼苗净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )降低的趋势有所不同,干旱胁迫时高氮添加后的 $P_n$ 较对照升高而 $G_s$ 却仍降低。再结合胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )的变化来看,干旱胁迫时高氮添加的 $C_i$ 小于对照,这说明干旱胁迫时高氮添加后 $P_n$ 的升高可能是由于叶肉光合活性升高远大于气孔导度的降低而造成的

[32]。干旱胁迫下,各施氮水平下幼苗的蒸腾速率( $E$ )均低于正常供水,这可能是由于幼苗为了维持自身生理生化运转,通过降低蒸腾速率,减少植物体内水分的损失来应对胁迫环境,从而使幼苗生长受到严重抑制。这也可以从生物量的变化中看出。

水分在幼苗生长过程中具有很重要的作用,是限制植物生长的关键因素。本文研究发现也证实了这一点,干旱胁迫显著降低了幼苗的总生物量,比正常供水下降了 57.87% ( $P < 0.05$ )。另外,植物对栖息地环境特征在形态方面的适应可能是一个主要机制,生物量分配是植物响应环境变化一个关键敏感的指标[47]。从生物量分配来看,干旱胁迫下,植物会通过调整资源在不同器官间的分配以增大根冠比,从而提高了植物吸收水分的能力,在干旱胁迫下得以生存[25,44-45]。本研究结果显示,干旱胁迫显著降低了幼苗叶重比,却增加了茎重比,而根冠比并没有增加。这可能是由于干旱胁迫下幼苗根系对水分吸收能力显著下降,被迫以落叶方式减小叶片水分蒸腾,将更多水分存储在茎部来保障其存活,这是阔叶树种应对干旱胁迫的一个重要机制[48]。而持续的干旱胁迫会使植物根系停止生长进而导致其地下生物量显著降低,这也与干旱胁迫对植物根系生长限制表现相一致[49]。干旱胁迫下,施氮使幼苗调整其资源在不同器官间的分配更为合理。干旱胁迫下,氮添加(低氮和高氮)后幼苗的根冠比均大于对照(与正常供水时相反),说明干旱胁迫下施氮促进了幼苗地下部分生长(与正常供水时相反),而抑制了地上部分生长,这与大多数研究结果相似[50-51]。

综上所述,通过研究不同氮、水处理组发现,W1N2 为最佳处理组,W2N3 为最差处理组。说明开展刨花楠扦插苗人工林经营活动时,在保证其充足供水的前提下,再配以低氮添加的管理模式最佳。如果发生干旱事件,低氮添加可以增强苗木抗旱性,而高氮添加反而会加重苗木对干旱的敏感性,使其生长受到抑制。本研究可为开展刨花楠人工幼林经营技术研究提供理论指导。

最后,本试验氮、水处理研究中干旱胁迫对幼苗光合特性和生物量分配影响显著,而氮添加对其影响没有达到显著水平,原因可能有以下几点:(1)可能是土壤中的氮含量能够满足其生长需求;(2)刨花楠幼苗对外源施氮可能不敏感;(3)可能是 8 月和 9 月气温较高,水分蒸发量大导致氮挥发增加,从而降低了氮添加效应;(4)可能也与研究区域条件、施氮水平以及实验时间尺度等相关,有待于以后进一步的深入研究。

## 参考文献:

- [1] FIELD C D, DISE N B, PAYNE R J, et al. The role of nitrogen deposition in widespread plant community change across semi-natural habitats[J]. *Ecosystems*, 2014, 17(5): 864-877.
- [2] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [3] 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.
- [4] LU C, TIAN H, LIU M, ET al. Effect of nitrogen deposition on China's terrestrial carbon uptake in the context of multifactor environmental changes[J]. *Ecological Applications*, 2012, 22(1): 53-75.
- [5] LÜ C, TIAN H. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: synthesis of observational data[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2007, 112(D22).
- [6] 郝吉明, 谢绍东, 段雷, 等. 酸沉降临界负荷及其应用[M]. 北京: 清华大学出版社, 2001.
- [7] REAY D S, DENTENER F, SMITH P, et al. Global nitrogen deposition and carbon sinks[J]. *Nature Geoscience*, 2008, 1(7): 430-437.
- [8] Elberse I A M, Van Damme J M M, Van Tienderen P H. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation[J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(3): 371-382.
- [9] VILLAR-SALVADOR P, PEÑUELAS J L, NICOLÁS-PERAGÓN J L, et al. Is nitrogen fertilization in the nursery a suitable tool for enhancing the performance of Mediterranean oak plantations? [J]. *New Forests*, 2013, 44(5): 733-751.
- [10] FANG Y, GUNDERSEN P, MO J, et al. Nitrogen leaching in response to increased nitrogen inputs in subtropical monsoon forests in southern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(1): 332-342.
- [11] BAUER G A, BAZZAZ F A, MINOCHA R, et al. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 173-186.
- [12] ELSER J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [13] SUN F, KUANG Y, WEN D, et al. Long-term tree growth rate, water use efficiency, and tree ring nitrogen isotope composition of *Pinus massoniana* L. in response to global climate change and local nitrogen deposition in Southern China[J]. *Soils Sediments*, 2010, 10: 1453-1465.
- [14] HUANG W J, ZHOU G Y, LIU J X. Nitrogen and phosphorus status and their influence on aboveground production under increasing nitrogen deposition in three successional forests[J]. *Acta Oecol*, 2012, 44: 20-27.
- [15] XU Y, XU ZH, CAI Z, et al. Review of denitrification in tropical and subtropical soils of terrestrial ecosystems[J]. *Soils Sediments*, 2013, 13: 699-710.
- [16] WANG Y, XU Z, ZHENG J, et al.  $\delta^{15}\text{N}$  of soil nitrogen pools and their dynamics under decomposing leaf litters in a suburban native forest subject to repeated prescribed

- burning in southeast Queensland, Australia[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, 15(5): 1063-1074.
- [17] SOLOMON S, QIN D, MANNING M, et al. IPCC, Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. London: Cambridge University Press, 2007.
- [18] EASTERLING D R, MEEHL G A, PARMESAN C, et al. Climate extremes: observations, modeling, and impacts[J]. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [19] SOLOMON S, QIN D, MANNING M, et al. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge, United Kingdom/New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007: 996.
- [20] QIAO G, WEN X, YU L, et al. Identification of differentially expressed genes preferably related to drought response in pigeon pea (*Cajanus cajan*) inoculated by arbuscular mycorrhizae fungi (AMF)[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(5): 1711-1721.
- [21] ZHU X C, SONG F B, LIU S Q, et al. Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress [J]. *Plant Soil Environ*, 2012, 58: 186-191.
- [22] CUBASCH U, KADOW C. Global climate change and aspects of regional climate change in the Berlin- Brandenburg region[J]. *Erde*, 2011, 142(1/2): 3-20.
- [23] SCHALLER E. Globaler Wandel und regionale Entwicklung: Anpassungsstrategien in der Region Berlin- Brandenburg[M]. Springer-Verlag, 2011: 37-42.
- [24] CHAPIN III F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. *Bioscience*, 1987, 37(1): 49-57.
- [25] XU N, GUO W, LIU J, et al. Increased nitrogen deposition alleviated the adverse effects of drought stress on *Quercus variabilis* and *Quercus mongolica* seedlings[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(6): 1-11.
- [26] QUERO J L, VILLAR R, MARAÑÓN T, et al. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 819-834.
- [27] OTSUS M, ZOBEL M. Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland[J]. *Oecologia*, 2004, 138(2): 293-299.
- [28] SONG C J, MA K M, QU L Y, et al. Interactive effects of water, nitrogen and phosphorus on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Bauhinia fabri* seedlings[J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(9): 1003-1012.
- [29] WU F Z, BAO W K, ZHOU Z Q, et al. Carbon accumulation, nitrogen and phosphorus use efficiency of *Sophora davidii* seedlings in response to nitrogen supply and water stress[J]. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(12): 1067-1073.
- [30] FREDEEN A L, GAMON J A, FIELD C B. Responses of photosynthesis and carbohydrate - partitioning to limitations in nitrogen and water availability in field-grown sunflower[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1991, 14(9): 963-970.
- [31] LIM H, OREN R, PALMROTH S, et al. Inter-annual variability of precipitation constrains the production response of boreal *Pinus sylvestris* to nitrogen fertilization[J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 348: 31-45.
- [32] 贺正山, 蔡志全, 蔡传涛. 不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(4): 758-764.
- [33] 李文娇, 刘红梅, 赵建宁, 等. 氮素和水分添加对贝加尔针茅草原植物多样性及生物量的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(19): 6460-6469.
- [34] MEYER-GRÜNEFELDT M, CALVO L, MARCOS E, et al. Impacts of drought and nitrogen addition on *Calluna* heathlands differ with plant life - history stage[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1141-1152.
- [35] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 等. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4226-4236.
- [36] 钟全林, 胡松竹, 黄志强, 等. 刨花楠生长特性及其生态因子影响分析[J]. *林业科学*, 2002, 38(2): 165-168.
- [37] 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 等. 基于 C2H 和 D2H 的刨花楠幼苗生物量回归模型比较[J]. *华南农业大学学报*, 2013, 34 (4): 543-547.
- [38] 鲁美娟, 江洪, 李巍, 等. 模拟酸雨对刨花楠幼苗生长和光合生理的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29 (11): 5986-5994.
- [39] 程栋梁, 靳冰洁, 徐朝斌, 等. 年龄对刨花楠胸径生长速率的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2013, 40(1): 28-31.
- [40] 钟全林, 程栋梁, 胡松竹, 等. 刨花楠和华东润楠叶绿素含量分特征及与净光合速率的关系[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(4): 271-276.
- [41] 陈国彪. 刨花楠的利用与培育技术[J]. *广西林业科学*, 2004, 33(4): 212-213.
- [42] 潘汉奇. 刨花楠扦插育苗技术[J]. *吉林农业*, 2013(6): 196-197.
- [43] 刘慧佳. 水分胁迫下白榆幼苗的生理形态反应[D]. 长春: 东北师范大学, 2006.
- [44] 肖冬梅, 王淼, 姬兰柱. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2004, 23(5): 93-97.
- [45] NICHOLS S N, HOFMANN R W, WILLIAMS W M. Physiological drought resistance and accumulation of leaf phenolics in white clover interspecific hybrids[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 119: 40-47.
- [46] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 163-170.
- [47] JAMES J J, TILLER R L, RICHARDS J H. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community[J]. *Ecol*, 2005, 93: 113-126.
- [48] SONGSRI P, JOGLOY S, HOLBROOK C C, et al. Association of root, specific leaf area and SPAD chlorophyll meter reading to water use efficiency of peanut under different available soil water[J]. *Agricultural Water Management*, 2009, 96(5): 790-798.
- [49] SIEMENS D H, DUVALL-JISHA J, JACOBS J, et al. Water deficiency induces evolutionary tradeoff between stress tolerance and chemical defense allocation that may help explain range limits in plants[J]. *Oikos*, 2012, 121(5): 790-800.
- [50] 李英, 陈培元, 陈建军. 水分胁迫下不同抗旱类型品种对氮素营养反应的比较研究[J]. *西北植物学报*, 1991, 11(4): 309-315.
- [51] BRAHIM L, PROE M, CAMERON A. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(9): 1413-1419.