

光照处理下氮素对笋期麻竹笋芽萌发的调控

柳佳莹¹⁺, 凡莉莉^{1,2+}, 吴文秀¹, 雷衡¹, 王家卫¹, 郭秋兰¹, 荣俊冬¹, 何天友², 陈礼光¹, 郑郁善^{1*}

(1. 福建农林大学林学院, 福建 福州 350002; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 3. 福建农林大学风景园林与艺术学院, 福建 福州 350002)

+ 共同第一作者

* 通讯作者

摘要: 【目的】光照强度和氮肥浓度是影响笋芽萌发和麻竹生长发育速率的关键因素。在麻竹生长过程中, 只有保持光、氮平衡并协调供给, 才能对麻竹生长发挥最佳的交互作用。由于光照、氮素对不同植物侧芽发育影响的研究较少, 因此, 开展这项研究对于指导大田生产中合理施肥和提高肥料的利用效率, 以及通过氮肥施用来缓解弱光胁迫对侧芽发育的影响具有重要意义。本研究通过分析遮阴环境中麻竹对氮素的吸收利用情况, 探究光照和氮素耦合对麻竹笋期笋芽萌发的影响, 可进一步为关于光照强度和氮素耦合调节麻竹笋芽萌发提供理论基础, 也为实际麻竹笋培育过程中林分密度的调整和养分的高效管理提供科学依据。【方法】通过设置低、中、高三种氮素供应(1.5、4.5 和 7.5 g·丛⁻¹)条件, 研究不同梯度光照(10%、40%和 100%光照强度)中麻竹笋芽萌发状况及生理生化特征。利用双因素方差分析等方法, 分析遮阴环境下麻竹对氮素的吸收利用情况, 探究不同光照强度下氮肥水平对麻竹笋萌发能力的影响程度。【结果】结果表明: 在出笋初期, 低氮(1.5 g·丛⁻¹)和中氮(4.5 g·丛⁻¹)添加对各光照强度下笋芽萌发数影响不显著, 但在 40%光照强度呈最高值; 高氮(7.5 g·丛⁻¹)添加下笋芽萌发数在 10%光照强度高于 100%光照强度, 但显著低于 40%光照强度($P<0.05$)。出笋中期, 光氮处理对笋芽萌发影响显著($P<0.05$); 低氮添加下笋芽萌发数经 10%光照强度后高于 100%光照强度; 在高氮添加下, 40%光照强度下笋芽萌发能力最强, 叶片 C、N 和淀粉含量与笋芽萌发数呈强正相关。出笋末期, 笋芽萌发数随光照强度降低显著减少($P<0.05$); 低、中氮添加, 经 10%光照强度后, 停止出笋; 在低、中和高氮添加, 40%和 100%光照强度下笋芽萌发数均与 P_n 、气孔导度(g_s)、蒸腾速率(T_r)、蔗糖、可溶性糖、淀粉、叶片铵态氮和硝态氮呈较强正相关性。【结论】氮素添加对笋期笋芽萌发受不同光照强度调控的影响机理不同。光照强度与麻竹叶片、土壤碳氮和氮肥浓度之间存在明显的交互作用。在出笋初期和出笋中期氮素对弱光抑制笋芽萌发具有补偿作用; 在出笋末期, 氮素无法弥补弱光对笋芽萌发的抑制作用。

关键词: 麻竹; 笋芽萌发; 光照强度; 耦合作用; 笋期调控

Regulation of nitrogen on shoot germination of *Dendrocalamus latiflorus* under light treatment

Jiaying Liu¹⁺, Lili Fan^{1,2+}, Wenxiu Wu¹, Heng Lei¹, Jiawei Wang¹, Qiulan Guo¹, Jundong Rong¹, Tianyou He³, Liguang Chen¹ and Yushan Zheng^{1,*}

1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

2. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China;

3. College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University.

+ Indicates co-first author

* Correspondence

Abstract: 【Objective】Light intensity and nitrogen concentration were the key factors affecting the germination of shoot buds and the growth and development rate of *Dendrocalamus latiflorus*. In the growth process of *Dendrocalamus latiflorus*, only by maintaining the balance of light and nitrogen and coordinating the supply, can the best interaction be exerted on the growth of *Dendrocalamus latiflorus*. Because there are few studies on the

effects of light and nitrogen on the development of lateral buds of different plants, it is of great significance to carry out this study to guide rational fertilization and improve fertilizer use efficiency in field production, and to alleviate the effects of low light stress on lateral bud development through nitrogen fertilizer application. In this study, by analyzing the absorption and utilization of nitrogen by *Dendrocalamus latiflorus* in shade environment, the effects of light and nitrogen coupling on the germination of shoot buds of *Dendrocalamus latiflorus* at shoot stage were explored. It can further provide a theoretical basis for the coupling of light intensity and nitrogen to regulate the germination of shoot buds of *Dendrocalamus latiflorus*, and also provide a scientific basis for the adjustment of stand density and efficient management of nutrients during the cultivation of *Dendrocalamus latiflorus* shoots.

【Method】By setting low, medium and high nitrogen supply ($1.5, 4.5$ and $7.5 \text{ g} \cdot \text{cluster}^{-1}$) conditions, the germination status and physiological and biochemical characteristics of *Dendrocalamus latiflorus* shoots under different gradients of light (10%, 40% and 100% light intensity) were studied. Two-way analysis of variance was used to analyze the absorption and utilization of nitrogen in *Dendrocalamus latiflorus* under shading environment, and to explore the effect of nitrogen fertilizer level on the germination ability of *Dendrocalamus latiflorus* under different light intensities. 【Result】The results showed that low nitrogen ($1.5 \text{ g} \cdot \text{clump}^{-1}$) and medium nitrogen ($4.5 \text{ g} \cdot \text{clump}^{-1}$) addition had no significant effect on the germination number of shoots at the early stage of shooting, but the highest value was at 40% light intensity. The number of shoots germinated under high nitrogen ($7.5 \text{ g} \cdot \text{clump}^{-1}$) was higher under 10% light intensity than that under 100% light intensity, but significantly lower than that under 40% light intensity ($P < 0.05$). In the middle stage of shoot emergence, light nitrogen treatment had a significant effect on shoot germination ($P < 0.05$). The germination number of shoot buds under low nitrogen addition was higher than that under 100% light intensity after 10% light intensity. Under high nitrogen addition, the germination ability of shoot buds was the strongest under 40% light intensity, and the content of C, N and starch in leaves was positively correlated with the germination number of shoot buds. At the end of shooting, the number of bud germination decreased significantly with the decrease of light intensity ($P < 0.05$). Low and medium nitrogen addition, after 10% light intensity, stop shooting; under low, medium and high nitrogen addition, the number of shoot bud germination under 40% and 100% light intensity was positively correlated with P_n , stomatal conductance (g_s), transpiration rate (T_r), sucrose, soluble sugar, starch, leaf ammonium nitrogen and nitrate nitrogen.

【Conclusion】The effect mechanism of nitrogen addition on the germination of bamboo shoots was different under different light intensity. There was a significant interaction between light intensity and leaf, soil carbon and nitrogen and nitrogen concentration. Nitrogen had a compensatory effect on the inhibition of shoot germination by low light at the early and middle stages of shoot emergence. At the end of shoot emergence, nitrogen could not compensate for the inhibitory effect of weak light on shoot germination..

Key word: *Dendrocalamus latiflorus* Munro; optical light gradient; bamboo shoot germination; coupling effects; shooting stage regulation

施肥是影响侧芽发育关键因子之一，氮素在促进植物侧压萌发过程中扮演重要作用（Sakakibara et al., 2006）。有研究提出不同氮素浓度会影响腋芽的生长，从而影响植物分蘖或分枝发育（Kun et al., 2020; 金正勋等, 2017）。光照对植物侧芽萌发也具有重要影响（Weissing, 1994）。有研究表明，光照强度会影响植物的光合作用，改变光合产物积累和分布，最终影响植物分蘖和产量提高（李汶珊等, 2018; 丘立杭等, 2017; 王成孜等, 2019）。光强和氮素作为影响植物生长的两大关键因素，二者关系密切，研究表明，在一定光照强度下，植物光合速率随光照强度的提高而增加，对氮的需求量也在增加，但有限的土壤氮含量迫使植物需要调整自身平衡以适应光和氮（Cisse et al., 2020）。例如，对紫椴（*Tilia amurensis*）、桢楠（*Phoebe zhennan*）适当增加氮素供应可以提高植物在低光照条件下的光合效率，但过量则抑制光合作用（王宣璎等, 2024; 邓波等, 2020）。在遮光环境下施肥可以提高八角（*Illicium verum*）、金丝李（*Garcinia*

paucinervis) 幼苗叶绿素含量, 但对深山含笑 (*Michelia maudiae*)、秋枫 (*Bischofia javanica*)、美丽异木棉 (*Ceiba speciosa*)、紫薇 (*Lagerstroemia indica*) 施肥过量也会抑制叶绿素的合成 (陆华业等, 2024; 张俊杰等, 2022; 蒲璇等, 2023)。可见, 在植物生长过程中, 只有保持光、氮平衡并协调供给, 才能对植物生长发挥最佳的交互作用。由于光照、氮素对不同植物侧芽发育影响的研究较少, 因此, 开展这项研究对于指导大田生产中合理施肥和提高肥料的利用效率, 以及通过氮肥施用来缓解弱光胁迫对侧芽发育的影响具有重要意义。

麻竹 (*Dendrocalamus latiflorus*) 作为禾本科大型丛生竹, 是我国南方重要的竹种资源和主要栽培竹种之一, 具有极高的经济、生态和社会价值。然而, 在实际生产中麻竹林存在经营方式粗放、林分生产力较低等问题, 严重影响麻竹笋芽萌发, 制约笋高效生产, 因此如何实现麻竹笋芽的优质高效培育已成为当前麻竹笋芽繁育中亟待解决的重要问题。前人研究表明, 一定程度的遮荫更有利于麻竹笋芽萌发, 其植株苗在 20% 和 30% 光照处理下表现出较高的光照利用能力, 有利于提高叶片的光合作用效率 (凡莉莉等, 2021)。林美霞等 (凡 2024) 发现适度施加氮肥有利于麻竹苗的生长, 施氮量为 $22.5 \text{ g} \cdot \text{丛}^{-1}$ 时能够更好地协调碳氮代谢水平, 增强麻竹光合特性。但在当前研究中对麻竹笋芽萌发的研究多集中于单一因素的调控机制, 关于利用光氮互作调控麻竹笋芽萌发及其适应特征的作用机理缺乏系统研究。

鉴于此, 通过设置低、中、高三种氮素供应 (1.5 、 4.5 和 $7.5 \text{ g} \cdot \text{丛}^{-1}$) 条件, 研究不同梯度光照 (10%、40% 和 100% 光照强度) 中麻竹笋芽萌发状况及生理生化特征, 分析遮阴环境中麻竹对氮素的吸收利用情况, 探究光照和氮素耦合对麻竹笋期笋芽萌发的影响, 进一步为关于光照强度和氮素耦合调节麻竹笋芽萌发提供理论基础, 也为实际麻竹笋培育过程中林分密度的调整和养分的高效管理提供科学依据。

1 研究区概况

试验地设在福建农林大学林学院温室大棚 ($119^{\circ}13'51.18''\text{E}$, $26^{\circ}05'4.35''\text{N}$), 该温室大棚属于试验 (教育) 性温室, 具有良好的通风、喷雾降温设备并且配有遮阳网等, 试验期间大棚气温在 $14\text{--}30^{\circ}\text{C}$ 之间, 平均温度达 25°C , 相对湿度 $>78\%$, 每日日照时间大约在 $6:00\text{--}18:00$ 之间, 平均光照时长为 12 h 左右。

2 研究方法

2.1 样地设置

选择在福建农林大学林学院温室大棚培养的 3 年生麻竹盆栽苗为试验材料, 与梯度光照试验中盆栽苗均购买于云南珍竹农业科技有限公司。盆栽试验采用完全随机化试验设计。光照强度设置 3 个水平, 分别为 100%、40% 和 10% 光照强度, 其中 40% 和 10% 光照强度分别为林下最大和最低光照强度, 以 100% 光照强度 (不遮阴) 为对照; 氮素处理设置 3 个水平, 分别为 1.5 、 4.5 、 $7.5 \text{ g} \cdot \text{丛}^{-1}$, 记为低氮、中氮和高氮。与光照试验处理时间相同, 分别在 100%、40% 和 10% 三个遮阴室进行氮素试验, 共计 9 个处理, 氮素分三次施入, 施入比例为 30% (I)、40% (II) 和 30% (III) (表 1), 每个处理设置 8 个盆, 每盆种植 1 丛麻竹。氮素水平设置根据不同常见经营类型中麻竹林氮素施用量范围。

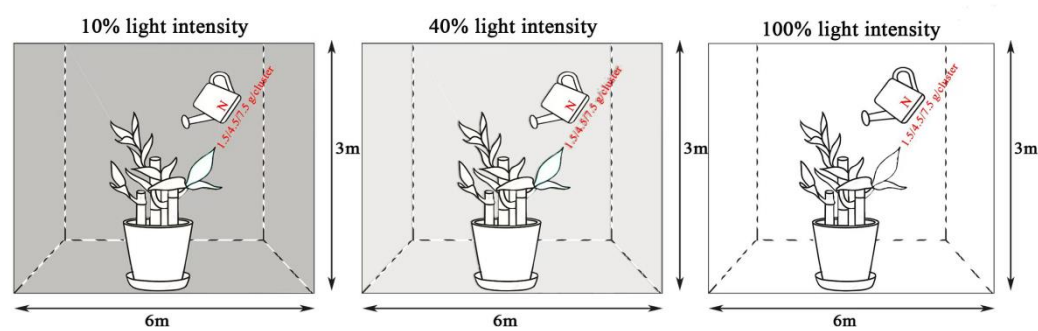


图 1 不同处理盆栽示意图

Fig. 1 Pot schematic diagram of different treatments

表 1 氮素具体施入量方案 (g·丛⁻¹)

Table 1 The amount of nitrogen application per time

施肥次数	氮素水平		
Fertilization times	Nitrogen treatments (g·丛 ⁻¹)		
I	0.45	1.35	2.25
II	0.60	1.80	3.00
III	0.45	1.35	2.25
总计 Total amount	1.50	4.50	7.50

氮肥采用尿素（质量分数为 46%），磷肥采用过磷酸钙（P₂O₅，质量分数为 12%），用量为 6 g·丛⁻¹；钾肥采用氯化钾（KCl，质量分数为 60%），用量为 1.5 g·丛⁻¹，均作底肥第一次施入，施入方法：尿素按照不同处理溶于水中，然后对同一处理的苗木进行等量浇灌；磷肥和钾肥用小铲在距离竹箨 10 cm 处挖取深度为 10 cm 的环沟施入。

于 4 月 10 日进行遮阴试验，待遮阴 1 个月后进行施肥，于 2019 年 5 月 10、7 月 10 日和 8 月 31 日进行三次施肥。福建省麻竹 6 月初开始发笋，即为出笋初期；7 月底至 8 月中旬大量发笋，即为出笋盛期；9 月上旬开始留竹，并且出笋量较少，即为出笋后期。以此为依据，统计出笋初期（5 月~6 月中旬）、出笋中期（6 月中旬~8 月中旬）和出笋末期（8 月中旬~10 月初）笋芽萌发数，并在 6 月中旬、8 月中旬和 10 月初三个时间点测定叶片光合色素、气体交换参数、叶绿素荧光特性、叶片碳水化合物以及叶片和土壤碳氮含量，并分别记录各时期笋芽萌发数。

2.2 麻竹笋芽萌发数调查

从氮处理实施开始对笋芽萌发（笋尖长度<5 cm）情况进行调查，分别统计不同出笋时期麻竹笋芽萌发数量。每一时期调查后，将萌发的新笋从基部割掉，不保留新竹，在出笋末期时保留萌发新笋成竹。试验期间每个处理调查 8 盆。

2.3 叶片光合特性测定

- （1）光合色素：每丛从不同立竹中选择上部、中部和下部成熟叶作混合样品，用清水洗净、擦干，去中脉后剪碎混合称取 0.20 g，采用直接浸提法（高俊凤等，2006）提取叶绿素，并根据 Lichtenthal (1987) 公式计算 Chl a、Chl b、Chls 和 Cars，并计算 Chl a/b 和 Car/Chls，每个处理测定 4 盆。
- （2）气体交换参数：每丛选择长势良好的立竹，从中上部成熟功能叶片进行测定，选择红蓝光源标准叶室（2×3 cm），在光饱和光照强度 1600 μmol·m⁻²·s⁻¹ 下测定光合特性，测定时间为 120~180 s。测定前，

将待测叶片在 $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照强度下诱导 20~30 min。每个处理测定 4 盆。测定指标包括有 P_n 、 C_i 、 T_r 和 g_s ，其中 $WUE=P_n / T_r$ 并计算 WUE。

(3) 叶绿素荧光特性：选择测定气体交换参数的叶片，使用便携式叶绿素荧光仪在自然光照条件下测定 Φ_{PSII} 、ETR、qP 和 NPQ。将麻竹叶片进行 30 min 以上的暗适应后，在自然光下诱导 5~7 min 后，测定 F_v/F_m 。每个处理测定 4 盆。

2.4 叶片蔗糖和 NSCs 测定

每丛从不同立竹中选择上部、中部和下部成熟叶作混合样品，用超纯水冲洗干净后，剪碎混合称量 0.10 g，用于测定蔗糖，淀粉和可溶性糖，并计算 NSCs 和 SS/ST，所有指标均使用生理生化试剂盒（苏州科铭生物技术有限公司生产）进行测定。每个处理测定 4 盆。

2.5 叶片和土壤碳氮特性测定

叶片：每丛从不同立竹中选择上部、中部和下部成熟叶作混合样品，用超纯水冲洗干净后，剪碎混合，将新鲜样品分成 2 部分进行测定：(1) 鲜样称取 0.10 g，用于叶片硝态氮 ($\text{LNO}_3^- \text{-N}$) 和铵态氮 ($\text{LNH}_4^+ \text{-N}$) 测定，测定使用苏州科铭生物技术有限公司生产试剂盒。(2) 剩余混合样品，置于烘箱中 105°C 杀青 15 min 后，在 85°C 下烘干至恒重。用粉碎机研磨后过 0.15 mm 筛子，称取 0.25 g 干样，使用碳氮元素分析仪测定叶片全氮 (LN)、全碳 (LC) 含量测定，并计算碳氮比 (LC/LN)。每个处理测定 4 盆。

土壤：每丛从距离竹筴 10 cm，深度为 10 cm 处，取新鲜土壤样品，去除石子和根系后，将新鲜土样分成 2 部分进行测定：(1) 鲜土样称取 0.1 g，用于土壤硝态氮 ($\text{SNO}_3^- \text{-N}$) 和铵态氮 ($\text{SNH}_4^+ \text{-N}$) 测定，测定使用苏州科铭生物技术有限公司生产试剂盒。(2) 剩余土样，自然风干后，研钵研磨过 0.15 mm 筛后，称取 0.75 g 干样，使用碳氮元素分析仪测定叶片全氮 (SN)、全碳 (SC) 含量测定，并计算碳氮比 (SC/SN)。每个处理测定 4 盆。

2.6 数据处理与分析

数据使用 Excel 2016 和 SPSS 22.0 软件进行数据统计分析。采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 检验光照强度 (三水平) 和氮素处理 (三水平) 下每一出笋时期所有指标的主效应和交互效应。P 值 (p-value) 表示光照强度和氮素处理的主效应和交互效应。同时，对不同光氮处理下每一出笋时期各指标进行单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行显著性检验 ($\alpha=0.05$)。采用 PCA 分析不同光氮处理下笋芽萌发数与叶片生理生化、土壤指标之间的相关性，并采用三个时期各指标均值对不同光氮处理进行综合评价。Excel 2016, Prism v. 8.0.1 (GraphPad, San Diego, CA, USA) 和 Origin 9.5 (OriginLab OriginPro 2019) 进行制表制图。

3 结果与分析

3.1 光氮处理对笋期麻竹笋芽萌发数的影响

双因素方差分析表明在出笋初期，氮素处理对笋芽萌发数具有显著主效应。在高氮处理，40%光照强度下笋芽萌发数显著高于 10%和 100%光照强度 ($P<0.05$) (图 2-A)。在出笋中期，光氮处理对笋芽萌发数具有显著主效应和交互效应。在 40%光照强度，低氮和高氮处理下笋芽萌发数高于 10%和 100%光照强度；在低氮和中氮处理，10%光照强度下笋芽萌发数高于 100%光照强度，但随氮素水平提高，10%光照强度下笋芽萌发数减少 (图 2-B)。在出笋末期，光照强度对笋芽萌发数具有显著主效应 ($P<0.05$)。100%光照强度下笋芽萌发数高于 10%和 40%光照强度，其中高氮处理对笋芽萌发数具有积极调控作用，低氮和中

氮处理对遮阴处理下笋芽萌发无显著促进作用（图 2-C）。

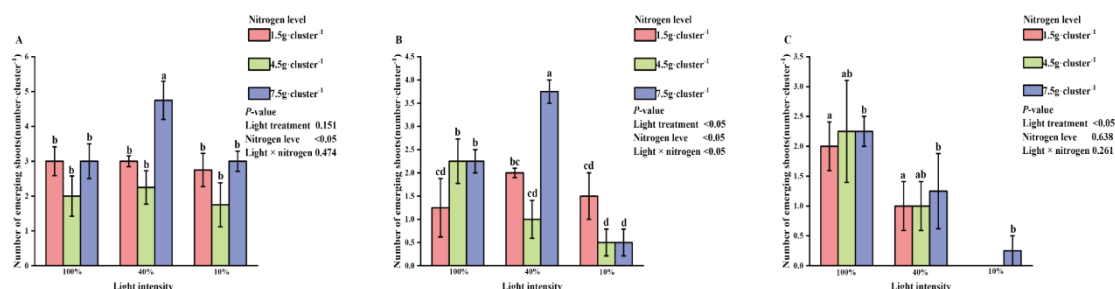


图 2 光氮互作对麻竹笋芽萌发数的影响

Fig. 2 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on the number of germinated shoots of *D. latiflorus* seedlings

注：不同字母表示不同光氮处理之间差异显著 ($P < 0.05$)；下同。A-出笋初期； B-出笋中期； C-出笋末期。

Note: Different letters indicate significant differences between different light and nitrogen treatments ($P < 0.05$); the same below. A - shooting in initial-phase; B - shooting metaphase; C - shooting anaphase.

3.2 光氮处理对笋期麻竹叶片光合作用的影响

3.2.1 光氮处理对笋期麻竹叶片光合色素的影响

在出笋初期，双因素方差分析表明不同光照强度对麻竹 Chls、Car、Chl a/b 和 Car/Chls 均具有显著主效应 ($P < 0.05$)。在高氮处理，Chls 和 Car 含量在 40%光照强度表现最高，其次为 10%光照强度（图 3-A）。在出笋中期，Chls 和 Car 含量变化与出笋初期一致。氮素处理对 Chl a/b 具有显著主效应；与出笋初期不同，10%和 40%光照强度下 Chl a/b 均在中氮处理表现最低，但 Chl a/b 在 100%光照强度下随氮素水平提高而增大（图 3-B）。在出笋末期，在低氮和中氮处理，Chl a/b 在 40%光照强度表现最高，其中在低氮处理，Chl a/b 在 100%光照强度显著低于 10%和 40%光照强度 ($P < 0.05$)；在高氮处理，Chl a/b 随光照强度降低而增大。结果表明在出笋初期和中期，光合色素受光照强度和氮素影响均较大（图 3-C）。

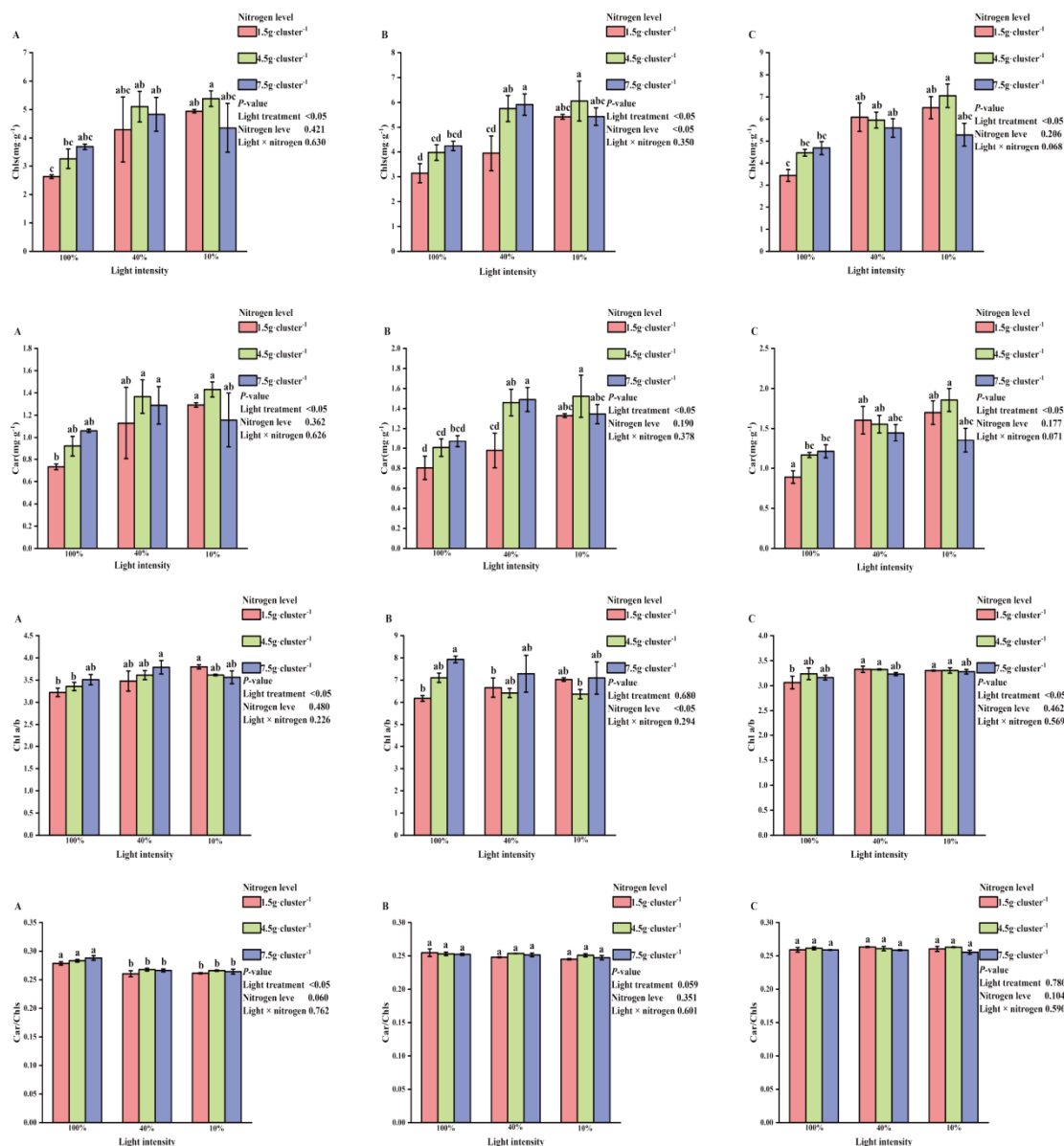


图3 光氮互作对麻竹叶片光合色素的影响

Fig. 3 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on photosynthetic pigment in leaves of *D. latiflorus* seedlings

注: Car: 类胡萝卜素; Chls: 总叶绿素; Chl a/b: 叶绿素 a/叶绿素 b; Car/Chls: 类胡萝卜素/总叶绿素。

Note: Car, carotenoids; Chls, total chlorophylls; Chl a/b, chlorophyll a/b; Car/Chls, carotenoids to total chlorophylls.

3.2.2 光氮处理对笋期麻竹叶片气体交换参数的影响

在出笋初期, 双因素方差分析表明不同光照强度对麻竹 P_n 和 g_s 具有显著主效应 ($P < 0.05$)。在中氮处理, P_n 和 g_s 在 10% 和 100% 光照强度均高于 40% 光照强度; 在高氮处理, P_n 和 g_s 均在 40% 光照强度表现最高 (图 4-A)。在出笋中期, 光氮处理对麻竹出笋中期 C_i 和 T_r 主效应和交互效应均不显著。经同一氮素处理, P_n 和 g_s 在 100% 光照强度显著高于 10% 和 40% 光照强度 ($P < 0.05$) (图 4-B)。在出笋末期, 光氮处理对麻竹出笋中期 C_i 和 WUE 无显著主效应和交互作用。在同一氮素处理, P_n 、 g_s 和 T_r 均在 100% 光照强度表现最高, 40% 光照强度表现最低。在低氮处理, P_n 、 g_s 和 T_r 在 100% 光照强度与 10% 和 40% 光照强度呈显著差异 ($P < 0.05$)。结果表明, 在 40% 光照强度下, 高氮添加能够显著提高出笋初期的叶片气体交换参数 (图 4-C)。

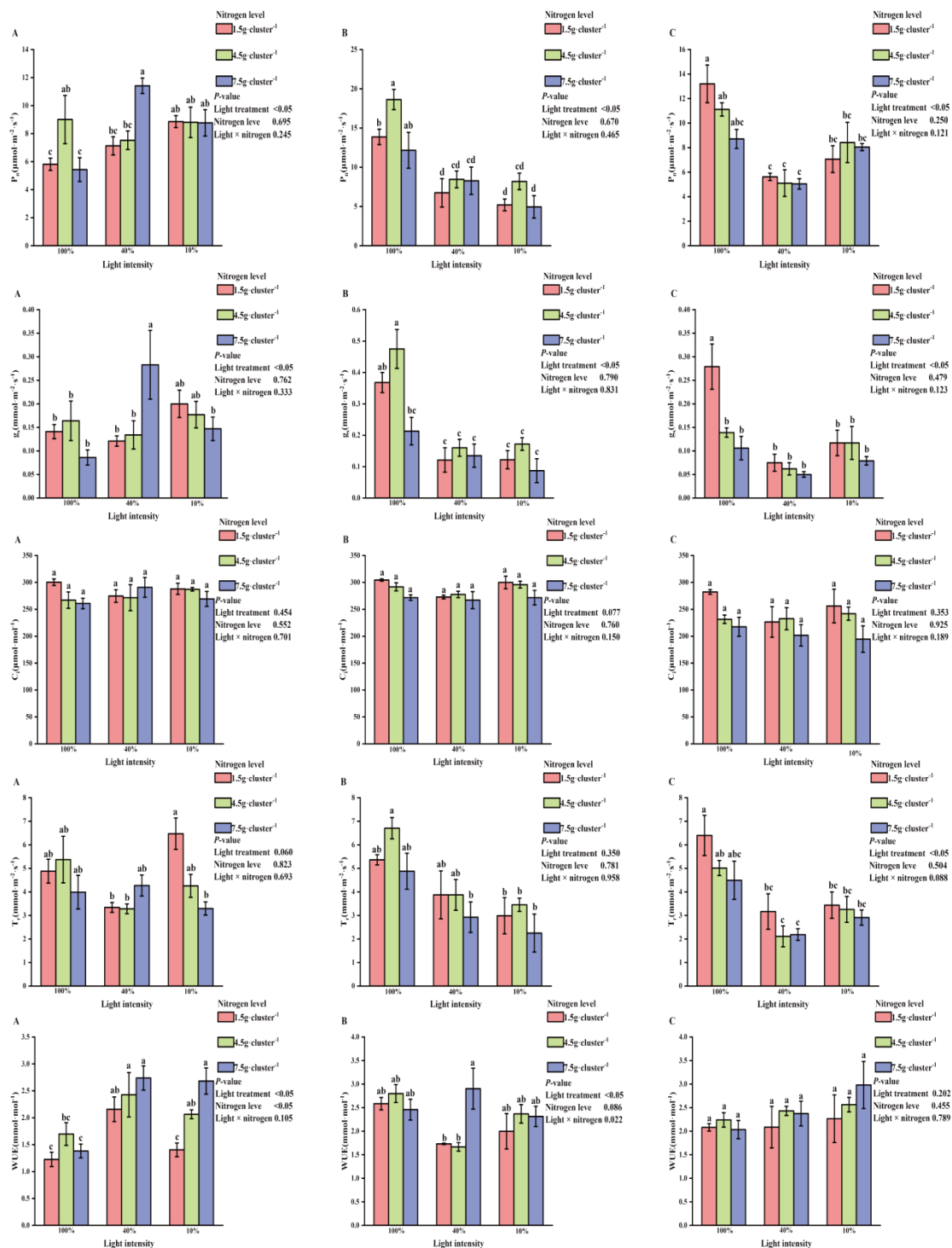


图4 光氮交互对麻竹叶片气体交换参数的影响

Fig. 4 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on gas exchange parameters in leaves of *D. latiflorus* seedlings

注: P_n : 净光合速率; g_s : 气孔导度; C_i : 胞间 CO₂ 浓度; T_r : 蒸腾速率; WUE: 水分利用率。

Note: P_n , net photosynthetic rate; g_s , stomatal conductance; C_i , intercellular CO₂ concentration; T_r , transpiration rate; WUE, water use efficiency.

3.2.3 光氮处理对笋期麻竹叶片叶绿素荧光参数的影响

在出笋初期, 双因素方差分析表明 Φ_{PSII} 、ETR 和 qP 受光照强度显著调控 ($P < 0.05$), 同时光氮处理对 Φ_{PSII} 和 ETR 具有显著交互作用 ($P < 0.05$)。在同一氮素处理, Φ_{PSII} 和 ETR 在 100%光照强度显著低于 10%和 40%光照强度 ($P < 0.05$) (图 5-A)。在出笋中期, 经低氮处理, F_v/F_m 在 100%光照强度显著低于 10%和 40%光照强度 ($P < 0.05$)。双因素方差分析表明不同氮素处理对 qP 具有显著主效应, 光氮处理对 NPQ

具有显著主效应和交互作用 ($P < 0.05$)。经 10% 和 100% 光照强度, qP 在高氮处理表现最高, 而在 40% 光照强度, qP 随氮素水平提高而增大 (图 5-B)。在出笋末期, 经 100% 光照强度, Φ_{PSII} 和 ETR 在中氮处理显著低于低氮和高氮处理 ($P < 0.05$)。与出笋初期和中期变化相反, 在出笋末期 NPQ 经光氮处理后增大, qP 减小。结果表明在出笋中期, 氮肥的添加可以增强对弱光的适应, 提高叶片叶绿素荧光参数 (图 5-C)。

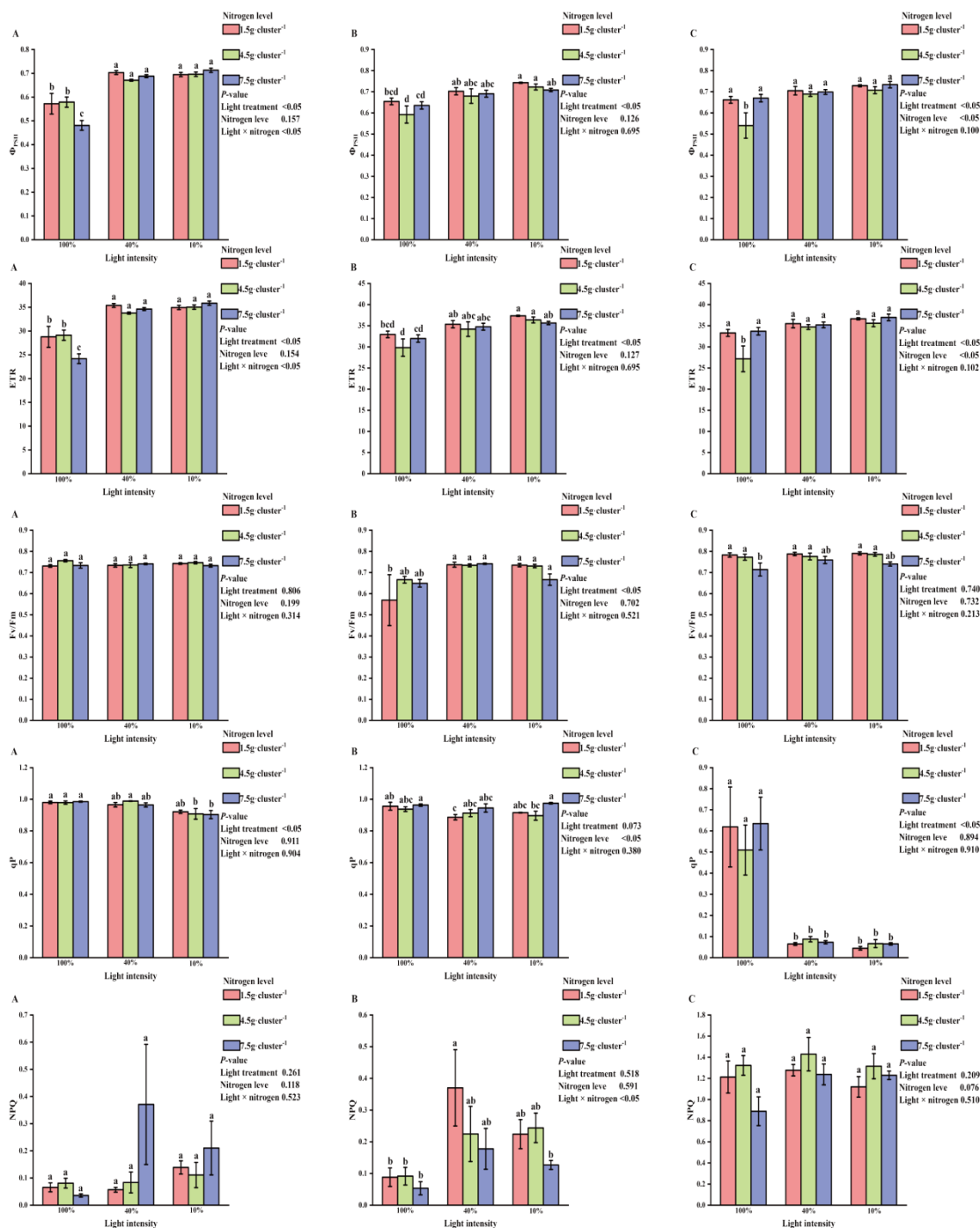


图 5 光氮互作对麻竹叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 5 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *D. latiflorus* seedlings

注: Φ_{PSII} : PSII 实际光化学效率; ETR: 光合电子传递速率; Fv/Fm: PSII 最大光化学量子产量; qP: 光化学猝灭; NPQ: 非光化学猝灭。

Note: Φ_{PSII} , PSII actual photochemical efficiency; ETR, apparent photosynthetic electron transport rate; Fv/Fm, PSII photochemistry; qP, photolchemical quenching coefficient; NPQ, non-photochemical quenching coefficient.

3.2.4 光氮处理对笋期麻竹叶片光合产物的影响

在出笋初期，双因素方差分析表明不同光照强度和氮素处理对叶片蔗糖含量具有显著主效应和交互作用 ($P < 0.05$)。经中氮和高氮处理，蔗糖含量在100%光照强度显著高于10%和40%光照强度 ($P < 0.05$)。在低氮和中氮处理，40%光照强度下淀粉和NSCs含量均低于10%和100%光照强度，但在高氮处理，随光照强度降低，淀粉和NSCs含量减少(图6-A)。在出笋中期，光照强度显著调控可溶性糖和NSCs含量 ($P < 0.05$)，且光照强度对NSCs含量具有显著交互作用 ($P < 0.05$)，但光照强度和氮素处理对淀粉含量影响不显著(图6-B)。在出笋末期，双因素方差分析表明不同光照强度对叶片蔗糖、淀粉、可溶性糖、NSCs含量和SS/ST具有显著调控作用 ($P < 0.05$)；除淀粉，光氮处理对其它指标均具有显著交互效应 ($P < 0.05$) (图6-C)。

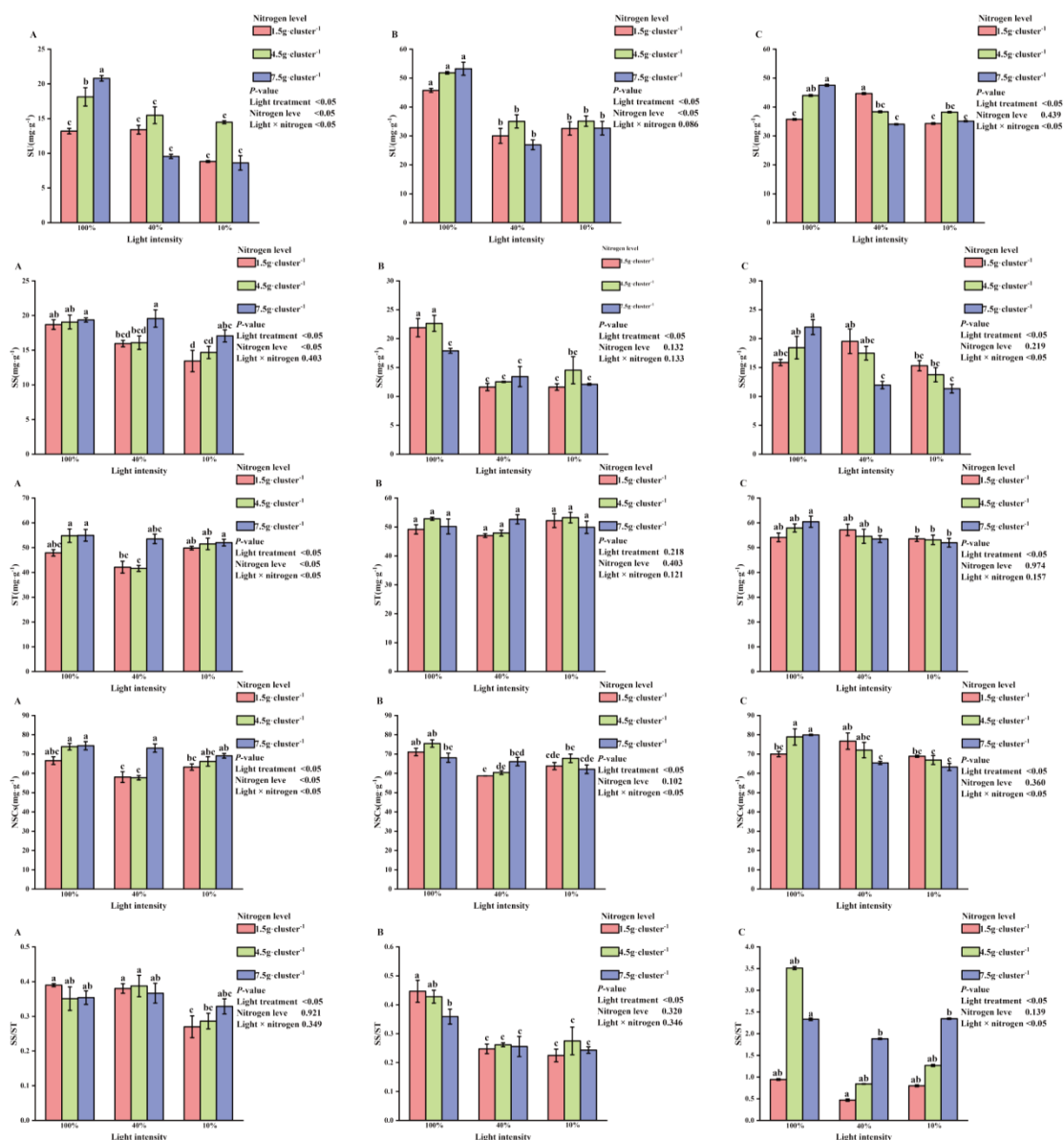


图6 光氮互作对麻竹叶片光合产物的影响

Fig. 6 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on the contents of leaf photosynthate of *D. latifolius* seedlings

注: SU: 蔗糖; SS: 可溶性糖; ST: 淀粉; NSCs: 非结构性碳水化合物; SS/ST: 可溶性糖。

Note: SU, sucrose; SS, soluble sugar; ST, starch; NSCs, nonstructural carbohydrates; SS/ST, soluble sugar /starch.

3.3 光氮处理对笋期麻竹叶片和土壤碳氮特性的影响

3.3.1 光氮处理对笋期麻竹叶片碳氮特性的影响

在出笋初期, 双因素方差分析表明不同光照强度和氮素处理对叶片 LN、LC 含量和 LC/LN 具有显著调控作用 ($P < 0.05$), 其中光氮处理对 LC 和 LC/LN 具有显著交互作用 ($P < 0.05$)。经 10% 和 100% 光照强度, LN 和 LC 含量随氮素水平提高而增加, 但 40% 光照强度下 LN 和 LC 含量均在中氮处理表现最高值 (26.62 和 405.91 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$) (图 7-A)。在出笋中期, 同一氮素处理下叶片 $\text{LNO}_3\text{-N}$ 含量在 40% 光照强度表现最低。经低氮处理, $\text{LNH}_4\text{-N}$ 含量在 40% 光照强度显著高于 10% 和 100% 光照强度 ($P < 0.05$), 但中高氮处理下 $\text{LNH}_4\text{-N}$ 含量在 100% 光照强度显著高于 10% 和 40% 光照强度 ($P < 0.05$) (图 7-B)。出笋末期与出笋中期一致, LC/LN 在各光照强度下随氮素水平提高而减小。光照强度对叶片 $\text{LNO}_3\text{-N}$ 含量具有显著主效应 ($P < 0.05$), 但光氮处理对 $\text{LNH}_4\text{-N}$ 含量无显著调控作用 (图 7-C)。

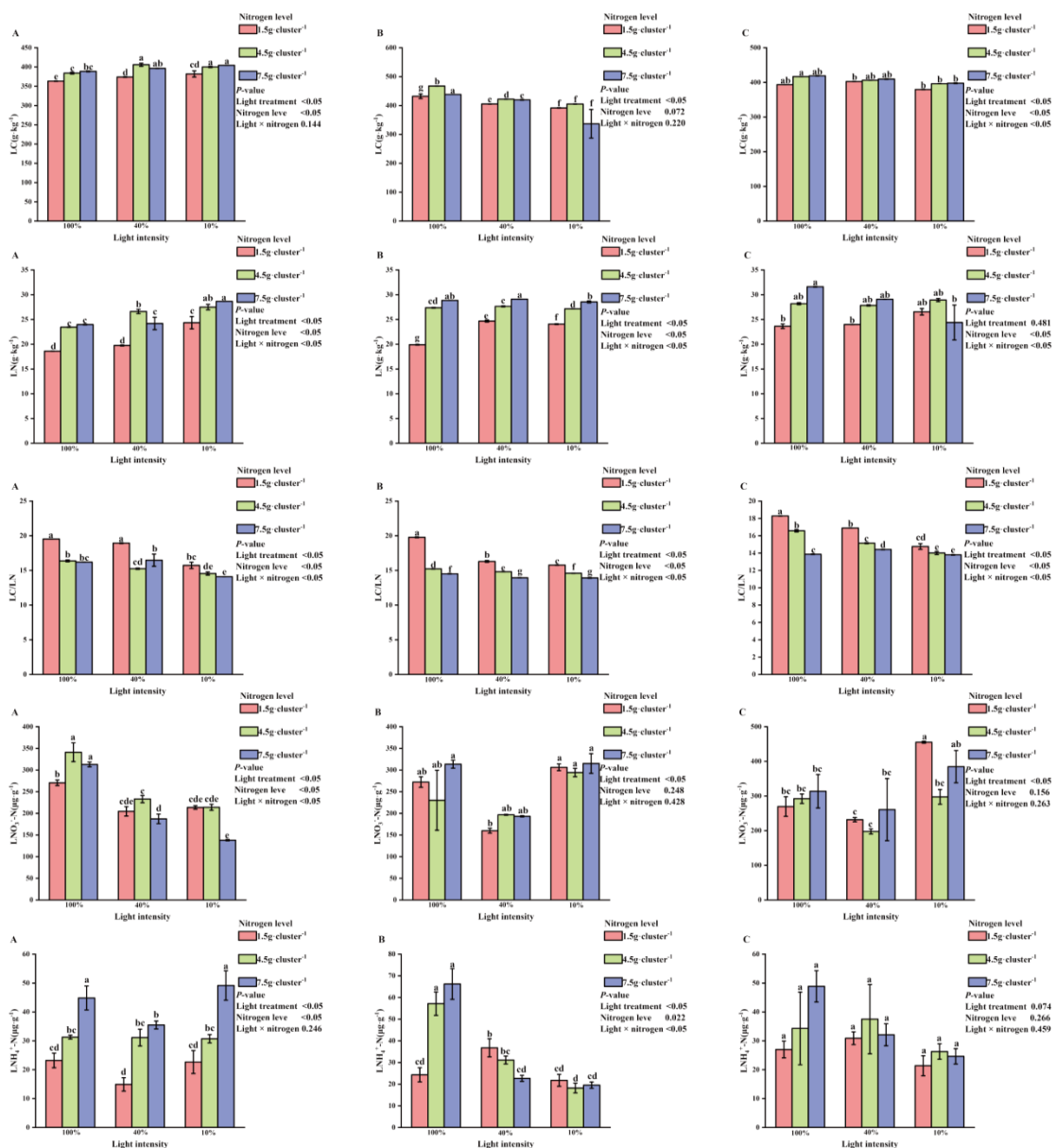


图 7 光氮交互对麻竹叶片碳氮特性的影响

Fig. 7 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on leaf carbon and nitrogen characteristics of *D. latiflorus* seedlings

注: LN: 叶片氮含量; LC: 叶片碳含量; LC/LN: 叶片碳氮比; $\text{LNO}_3\text{-N}$: 叶片硝态氮; $\text{LNH}_4\text{-N}$: 叶片铵态氮。

Note: LN, leaf total nitrogen; LC, leaf total carbon; LC/LN, leaf total carbon / total nitrogen; $\text{LNO}_3\text{-N}$, leaf nitrate; $\text{LNH}_4\text{-N}$, leaf ammonium nitrogen.

3.3.2 光氮处理对笋期麻竹土壤碳氮特性的影响

在出笋初期, 双因素方差分析表明不同氮素处理对土壤 SC/SN 具有显著调控作用 ($P < 0.05$), 其中光氮处理对 SC/SN 具有显著交互效应 ($P < 0.05$), 但光氮处理对土壤 SN 和 SC 含量不具有显著主效应和交互作用。40%光照强度, SC/SN 在高氮处理显著低于低氮和中氮处理 ($P < 0.05$) (图 8-A)。在出笋中期, 光照强度和氮素处理对土壤 SC/SN 具有显著调控作用 ($P < 0.05$)。与叶片 LC/LN 变化趋势一致, 各光照强度下土壤 SC/SN 随氮素水平提高呈显著降低趋势; 10%光照强度下 SC/SN 显著低于 40%和 100%光照强度 ($P < 0.05$)。光照强度和氮素处理对土壤 $\text{SNH}_4^+\text{-N}$ 含量均具有显著的主效应和交互效应 ($P < 0.05$), 但对 $\text{SNO}_3^-\text{-N}$ 不具有显著调控作用 (图 8-B)。在出笋末期, 光照强度和氮素处理对土壤 $\text{SNH}_4^+\text{-N}$ 含量具有显著主效应和交互作用 ($P < 0.05$), 但对土壤 $\text{SNO}_3^-\text{-N}$ 含量不具有显著调控作用。出笋末期土壤 $\text{SNH}_4^+\text{-N}$ 含量与出笋初期和中期变化一致 (图 8-C)。

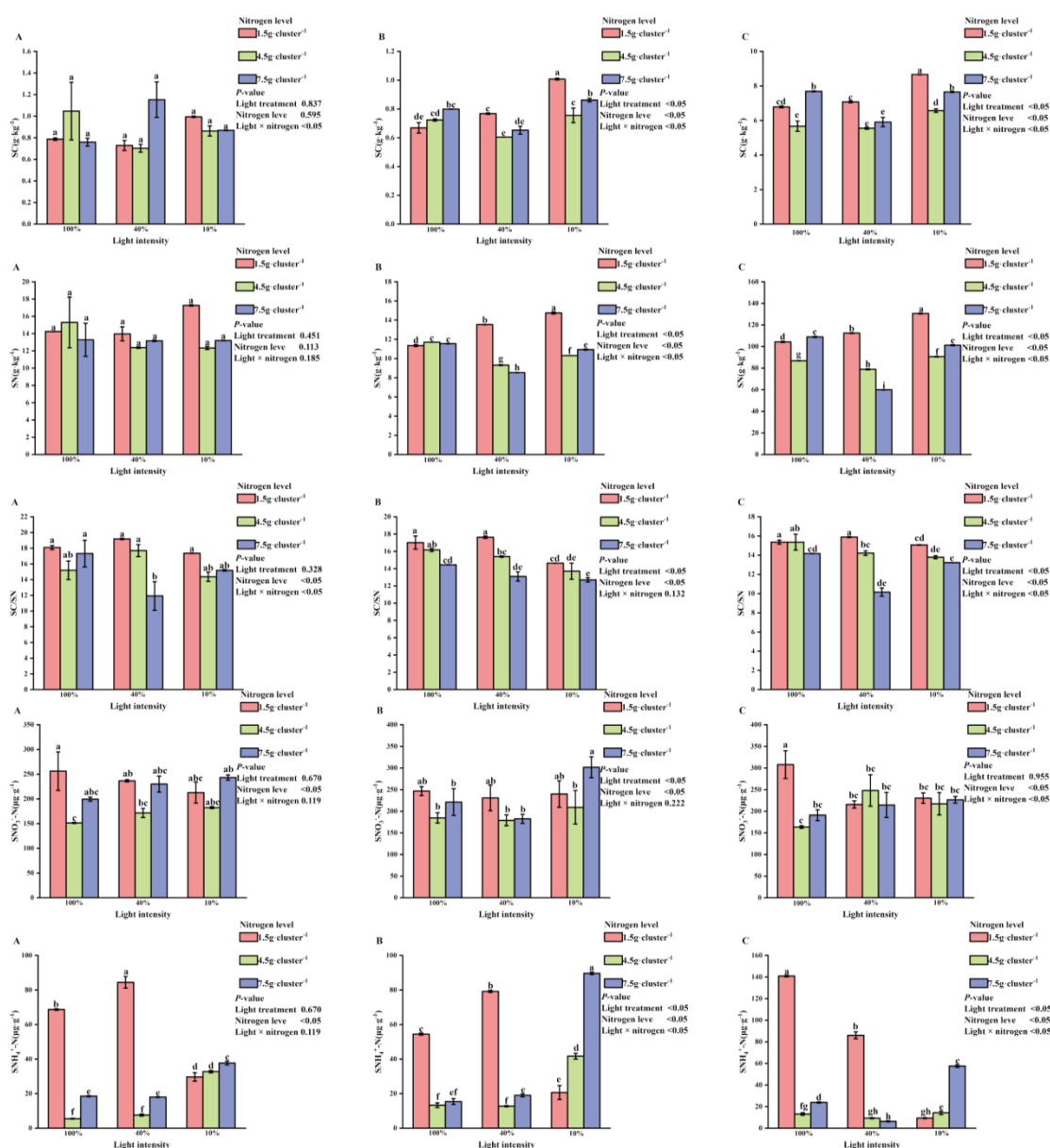


图 8 光氮互作对麻竹土壤碳氮特性的影响

Fig. 8 Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on soil carbon and nitrogen characteristics of *D. latiflorus* seedlings

注: SN: 土壤 N 含量; SC: 土壤 C 含量; SC/SN: 土壤碳氮比; SNO_3^- -N: 土壤硝态氮; SNH_4^+ -N: 土壤铵态氮。

Note: SN, soil total nitrogen; SC, soil total carbon; SC/SN, soil total carbon/total nitrogen; SNO_3^- -N, soil nitrate; SNH_4^+ -N, soil ammonium nitrogen.

3.4 光氮处理对麻竹笋芽萌发数、叶片及土壤生理生化参数的影响

为进一步研究光氮处理对麻竹笋芽萌发数、叶片及土壤生理生化参数的影响,构建了 PLS-SEM(图 9)。其中光合作用因子(即 Car、Chls、ERT、 P_n 和 Φ_{PSII})分别较高且极显著,光合产物因子(即 NSCs、SS 和 ST)分别较高且极显著,叶片碳氮因子(即 LC、LC/LN、LN、 LNH_4^+ -N 和 LNO_3^- -N)分别较高且极显著(图 9-A)。光合产物因子、笋芽萌发数因子和叶片碳氮因子分别对光照强度和氮素处理有直接的负向和正向影响,光合作用因子对光照强度有直接的显著正向影响($P < 0.05$),土壤碳氮因子对氮素处理有直接的显著负向影响($P < 0.05$)。光合作用因子、光合产物因子、笋芽萌发数因子、叶片碳氮因子和土壤碳氮因子对光照强度和氮素处理有直接影响(图 9-B)。光合作用因子的总效应大于光合产物因子。在光合作用因子中,Car 和 Chls 最高且最显著($P < 0.01$),它们主要通过光合作用因子直接影响光照强度和氮素处理。

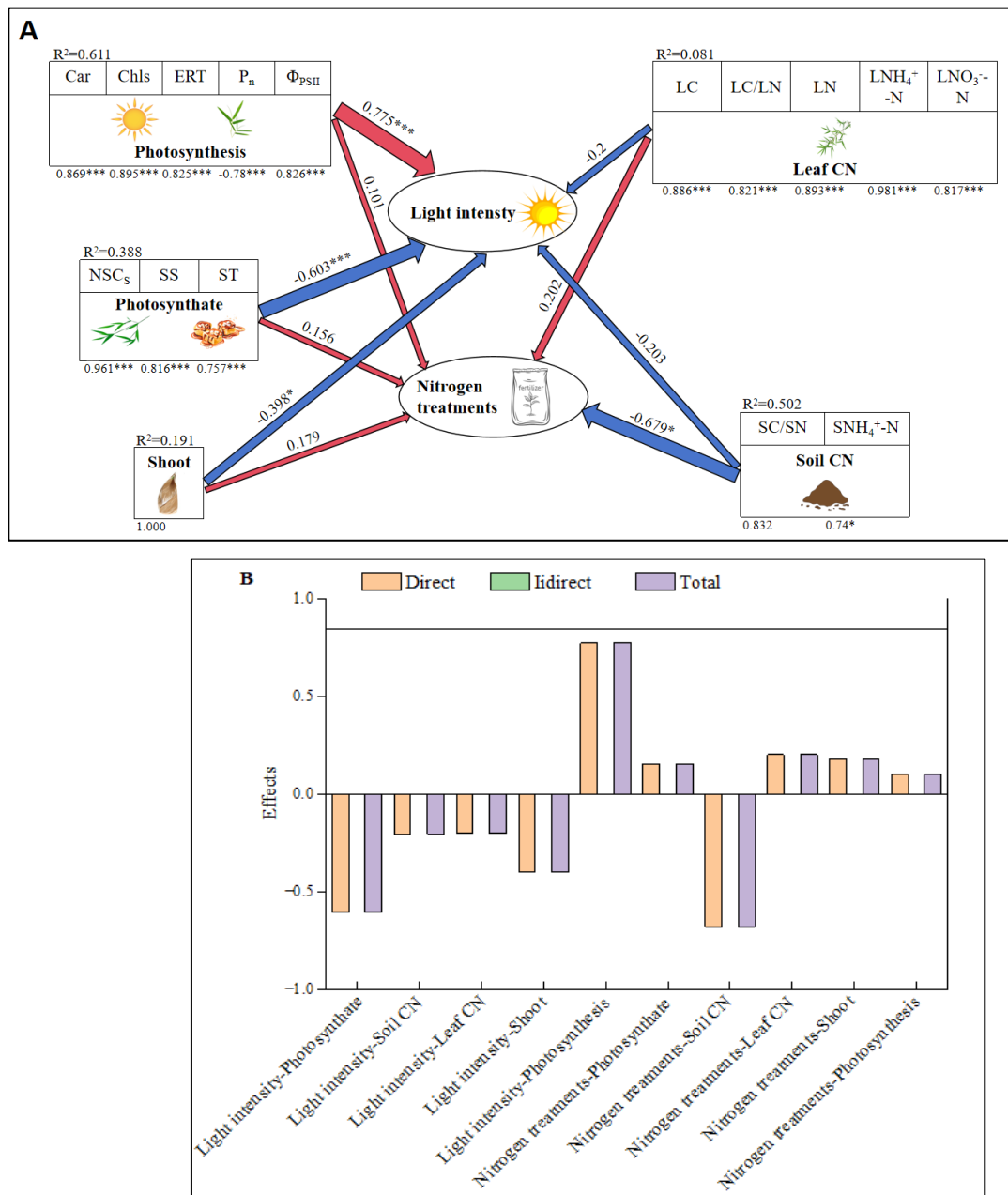


图 9 偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM)描述了笋芽萌发数、叶片及土壤生理生化参数和光照强度与氮素之间的关

系。麻竹光氮耦合影响如(A)所示。箭头(也就是说,从圆形到长方形以及接近环境因素的)以上的数值表示载荷。红色和蓝色的实心箭头分别代表正相关和负相关的关系。箭头的宽度与其显著性水平成正比。箭头附近的数字代表标准化路径系数,而 R^2 代表每个变量解释的方差比例。

Fig. 9 Partial least square structural equation modeling (PLS-SEM) describes the relationships between shoot emergence, leaf and soil physiological and biochemical parameters and light intensity and nitrogen. *D. latiflorus* light and nitrogen effect are shown in (A). Values above arrows (i.e., from circles to rectangles and those close to environmental factors) indicate loadings. Solid red- and blue-colored arrows represent positive and negative relationships, respectively. The width of the arrow is proportional to its significance level. Numbers near arrows represent the standardized path coefficient, while R^2 represents the proportion of variance explained for each variable.

注: 显著性代码: ***表示 p 值在 0 ~ 0.001 之间; **表示 p 值在 0.001 ~ 0.01 之间; *表示 p 值在 0.01 ~ 0.05 之间。光氮处理对麻竹笋芽萌发数、叶片及土壤生理生化参数影响的直接和总效应如(B)所示。Car: 类胡萝卜素; Chls: 总叶绿素; ETR: 光合电子传递速率; P_n : 净光合速率; Φ_{PSII} : PSII 实际光化学速率; NSCs: 非结构性碳水化合物; ST: 淀粉; shoot: 出笋数量; LC: 叶片碳含量; LC/LN: 叶片碳氮比; LN: 叶片氮含量; LNH_4^+-N : 叶片铵态氮; $LNO_3^- -N$: 叶片硝态氮; SC/SN: 土壤碳氮比; SNH_4^+-N : 土壤铵态氮。

Note: significant codes: *** means the p -value is between 0 and 0.001; ** means the p -value is between 0.001 and 0.01; * means the p -value is between 0.01 and 0.05. Direct and total effects of light and nitrogen treatments on shoot germination number, leaf and soil physiological and biochemical parameters of *D. latiflorus* are shown in (B). Car, carotenoids; Chls, total chlorophylls; ETR, apparent photosynthetic electron transport rate; P_n , net photosynthetic rate; Φ_{PSII} , PSII actual photochemical efficiency; NSCs, nonstructural carbohydrates; SS, soluble sugar; ST, starch; shoot: number of emerging shoots; LC, leaf total carbon; LC/LN, leaf total carbon / total nitrogen; LN, leaf total nitrogen; LNH_4^+-N , leaf ammonium nitrogen; $LNO_3^- -N$, leaf nitrate; SC/SN, soil total carbon/total nitrogen; SNH_4^+-N , soil ammonium nitrogen.

4 讨论

4.1 光氮处理下麻竹笋期光合作用机理

光和氮是影响植物生长发育和演化的最重要环境因子(霍常富等, 2024)。在一定程度上增加氮肥施用量,可以促进叶绿素合成,延长叶片功能期,提高光合效率和植物生产能力(Fu et al., 2020; Liu et al., 2019)。在氮素添加下,笋期麻竹叶片中叶绿素积累对低光照强度环境具有一定适应性, Chls 和 Car 含量随光照强度降低而增加,叶片需要合成更多的叶绿素来提高光合效率(Yorio et al., 2001),但在高氮处理, 10%光照强度下 Chls 和 Car 含量减少,表明 10%弱光高氮供应达到笋期麻竹吸收阈值。

弱光胁迫会导致叶片 Chl a 和 Chl b 升高, Chl a/b 降低,可以使植物捕获较多的短光波,促进光合作用,这是植物适应弱光胁迫的自我调节方式之一(李冬梅等, 2013)。笋期麻竹在单一光照强度调控下 Chl a/b 随光照强度降低而减小,且在 10%光照强度表现最低,但低氮和中氮添加,促使 Chl a/b 随光照强度降低而升高,表明增施适度的氮肥有利于增加光合过程中一些功能蛋白和催化酶类的含量(Rui et al., 2009; Rambo et al., 2010),缓解由于光照不足导致的光合色素降低,提高麻竹的弱光适应性。同一氮素处理下,出笋初期麻竹在 10%和 40%光照强度具有较高 Car 含量和较低 Car/Chls,表现出遮阴处理后笋期麻竹叶片光捕获能力增强提高了叶片光吸收能力,增强了弱光下 Car 对 Chls 的保护作用(Wittmann et al., 2001)。

光照强度和氮素供应水平会对植物光合器官造成影响(关义新等, 2000)。光合器官可以通过荧光发射或热能消散多余的激发能量,以保护光合器官免受损害(Campos et al., 2014)。在同一氮素处理,笋期 Φ_{PSII} 和 ETR 均随光照强度降低而升高,实际光化学效率与光合电子传递速率联系密切,表明弱光可以增加麻竹叶片对光能的捕获能力并加快电子传输效率,使其能够在弱光环境下保持充足的光能进行光合作用。在出笋中期,光照强度对 F_v/F_m 具有显著主效应($P < 0.05$),但光氮处理下 F_v/F_m 均低于正常范围(0.75~0.85)(Rascher et al., 2010),可能与出笋中期高温环境抑制麻竹生长或者与叶片光诱导时间的不确定性有关,导致出现光抑制现象(李志真等, 2014)。但在同一氮素处理, 10%和 40%光照强度能够提高出笋中期麻竹叶片的 F_v/F_m , PSII最大光化学量子产量在弱光下越大,表明麻竹对弱光环境适应性强,这与绣球(*H*

ydrangea macrophylla) (蔡建国等, 2017)、崖柏 (*Thuja sutchuenensis*) (刘建锋等, 2011) 等研究结果一致。

4.2 光氮处理对笋期麻竹光合产物的调控机理

光照强度和氮素对植物光合作用具有显著影响, 植物氮素营养状况的好坏直接影响植株的光合速率、生长发育和碳氮代谢, 通过光合作用产生的碳水化合物是植物产量形成的主要物质基础 (Urban et al., 2021)。在出笋初期, 100%光照强度、高氮处理有利于促进可溶性糖、蔗糖、淀粉和 NSCs 含量的积累。研究表明植物叶片碳水化合物的积累对叶片光合速率起负调控作用 (Kasai et al., 2008), 高氮和高光照强度下碳水化合物的积累导致了出笋初期麻竹叶片 P_n 和 g_s 的降低, 减弱了叶片热耗散能力, 表明高氮或高光照强度对出笋初期麻竹光合作用存在一定抑制。在同一氮素处理, SS/ST 在 40%光照强度表现较高, 尤其经中高氮处理, 淀粉在 40%光照强度下降低程度高于可溶性糖, 有利于促进淀粉活化并用于维持呼吸或转化为渗透活性化合物 (即葡萄糖) 或作为蔗糖输出到其他组织/器官 (闫丽飞等, 2020), 但在出笋初期碳水化合物与笋芽萌发数无相关性。

在出笋中期, 光照强度显著调控蔗糖、可溶性糖、NSCs 和 SS/ST 含量 ($P<0.05$)。在同一氮素处理, 蔗糖、可溶性糖、NSCs 和 SS/ST 均在 10%和 40%光照强度低于 100%光照强度, 表明遮阴处理降低了叶片中光合产物的合成能力, 减弱了麻竹叶片碳代谢能力 (何欣等, 2009), 这与番茄 (Mu et al., 2021)、白皮松 (*Pinus bungeana*) (冯博, 2014) 等研究结果一致。100%光照强度下麻竹光合作用旺盛, 对养分需求高, 其中氮素处理对蔗糖具有显著调控作用 ($P<0.05$), 在高氮处理下充足的氮源促进了麻竹叶片蔗糖的合成, 为竹筴笋芽萌发提供了营养供给, 这与氮素对‘紫鹃’茶树 (‘zijuan’ tea) (刘健伟, 2016) 腋芽萌发影响研究一致。在出笋中期, 淀粉与笋芽萌发数具有较强相关性, 可能由于淀粉与 Chls、Car 和 Chl a/b 呈正相关性, 其中 Chl a 比例的增大, 有利于淀粉的积累 (佟璐等, 2011), 同时在出笋中期光合色素和淀粉对高氮、10%和 40%光照强度具有积极响应, 表现出较强的碳同化潜力 (缴丽莉等, 2007)。在同一氮素处理, SS/ST 在 100%光照强度显著高于其它光照强度, 表明强光下麻竹保持高光合能力, 代谢速度加快, 加速了淀粉转化为可溶性糖, 来满足发笋生长所需的代谢活动, 为更多笋芽萌发提供了充足的养分储备。

与出笋中期一致, 出笋末期碳水化合物含量和 SS/ST 受光照强度显著调控 ($P<0.05$)。低氮处理下 40%光照强度显著调控叶片碳水化合物含量 ($P<0.05$), 表现出在 40%光照强度下麻竹具有较高的物质生产能力和碳同化能力。但在中高氮处理, 各参数与出笋中期变化一致, 均在 100%光照强度下表现最高, 表明当光照充足时, 麻竹对氮素的需求量提高, 同时 P_n 和 g_s 较高, 光合作用强, 光合产物积累增多, 能够为后期发笋提供较多干物质, 在 100%光照强度下氮素供应与笋芽萌发数密切相关。

4.3 光氮处理对笋期麻竹叶片和土壤碳氮的调控机理

植物叶片的碳氮含量是由叶片光合作用的生理过程和养分运输过程共同决定的。光环境变化或氮素添加可能显著影响叶片碳氮含量 (Chen et al., 2017)。光氮处理对出笋初期麻竹 LC、LN 具有显著主效应 ($P<0.05$), 其中 LC、LN 含量在 10%光照强度、高氮处理表现最高, 表明高氮供应弥补了弱光下麻竹叶片光合作用低无法固定较多 C 的不足, 提高了弱光下叶片中氮素分配, 促进叶片光合最大化 (Peltoniemi et al., 2012)。植物叶片 C/N 可以反映植物从吸收的养分中同化 C 的能力, 同时 C/N 负调控植物的生长速率 (Chen et al., 2017)。在 10%和 40%光照强度, 高氮水平下 LC、LN 含量较低, 表明高氮处理能够加快遮阴处理下叶片的生长速率, 提高同化 C 能力。

光氮处理显著调控出笋中期 LN 含量, 且与笋芽萌发数具有较强正相关性, 表明高氮处理直接影响 L

N 积累 (Landi et al., 2020; Harmens et al., 2017), 满足了出笋中期笋芽大量萌发的物质需求。在同一氮素处理, LC 含量在 10%光照强度积累最少, 而在强光下光合固 C 能力提高, 尤其是在中氮和高氮供应, 10%光照强度下笋芽萌发数低于 40%和 100%光照强度, 这可能由于出笋中期太阳辐射强, 在低光照下 $1.5 \sim 7.5 \text{ g} \cdot \text{丛}^{-1}$ 氮素浓度无法满足叶片固 C 的需要, 也可能为满足麻竹竹箨发笋需要, 在弱光下地下部分碳分配的比例提高 (Hermans et al., 2006)。

研究表明氮素的同化与光合碳代谢密切相关 (Wang et al., 2015)。在出笋初期, LNO_3^- -N 和 LNH_4^+ -N 与碳水化合物参数存在较强相关性, 在强光、中高氮水平下麻竹叶片中蔗糖和淀粉等糖类化合物增多, 为 LNO_3^- -N 和 LNH_4^+ -N 转化提供了物质基础, 但两者与笋芽萌发数无相关性。 LNO_3^- -N 和 LNH_4^+ -N 与气体交换参数和碳水化合物参数具有较强相关性, 尤其是 LNH_4^+ -N 含量与出笋末期碳水化合物随光氮变化趋势一致, 表现为 40%光照强度、低氮处理或者 100%光照强度、中高氮处理下麻竹光合碳代谢能力的提高, 有效促进了叶片无机氮积累, 最终促进笋芽萌发数的升高, 但光氮处理对出笋末期 LNH_4^+ -N 含量不具有显著调控作用。

施氮能有效提高土壤有机碳和全氮的储量, 土壤中碳氮比可以反映土壤的利用效率 (Huang et al., 2015)。在出笋初期, 光氮处理对 SN 和 SC 不具有显著调控作用和交互作用, 但 C_i 和 T_r 与 SN、SC 具有较强正相关性, 其中 T_r 与 SN、SC 随光氮变化趋势一致, 表明土壤中 C 和 N 储量影响叶片的蒸腾速率, 不同光氮处理对提高叶片水分运输能力的影响不同。40%光照强度下麻竹笋芽萌发数受 T_r 、SN 和 SC 密切影响。SC/SN、 SNO_3^- -N 和 SNH_4^+ -N 与其它参数均不具有显著相关。整个笋期, 在 40%和 100%光照强度, SC/SN、 SNO_3^- -N 和 SNH_4^+ -N 均在 $1.5 \text{ g} \cdot \text{丛}^{-1}$ 氮水平表现较高, 表明在低氮处理下, 光照强度的提高有利提高土壤中无机氮素储量, 促进土壤中有机 C 的转化, 提高 SC 含量, 提升土壤的利用效率, 最终促进麻竹的生长 (储成等, 2020)。在出笋中期和末期, 土壤碳氮特性与笋芽萌发数和其它参数均不具有较强相关性。

5 结论

综上所述, 在光照-氮肥耦合机制下发现, 出笋初期, 氮肥调控对笋芽萌发起主要作用; 中期, 光氮处理同时调控笋芽萌发; 末期, 光照强度对笋芽萌发调控作用更强。因此, 在经营过程中对笋期合理调控林下光照和氮肥供给, 能够显著促进笋芽萌发并促进麻竹生长发育, 可以在出笋初期利用氮肥对笋芽萌发进行调控, 在出笋中期利用光氮互作调控, 在出笋末期利用光照强度进行调控。但笋芽发育也受温度和水分的影响, 植物氮素调节因温度较低、水分亏缺等影响麻竹笋芽发育的机制未知。因此, 可以结合转录组学和蛋白质组学, 对影响笋芽发育的环境因子进行系统全面研究。

参考文献

- 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(05): 570-576.
- (Cai, J. G., Wei, M. Q., Zhang, Y., et al. 2017. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla*-a. Chinese Journal of Plant Ecology. 41(05): 570-576.)
- Campos, H., Trejo, C., Peña-Valdivia, C. B., et al. 2014. Photosynthetic acclimation to drought stress in *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck seedlings is largely dependent on thermal dissipation and enhanced electron flux to photosystem I.[J]. Photosynthesis Research, 122(01): 23-39.
- Chen, J., Shen, Z. J., Lu, W. Z., et al. 2017. Leaf miner-induced morphological, physiological and molecular changes in mangrove plant *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Tree Physiology. 37(01): 82-97.
- 储成, 吴越越, 黄欠如, 等. 有机质提升对酸性红壤氮循环功能基因及功能微生物的影响[J]. 环境科学, 2020, 41(05): 2468-

2475.

(Chu, C., Wu, Z. Y., Huang, Q. R., et al. 2020. Effect of organic matter promotion on nitrogen-cycling genes and functional microorganisms in acidic red soils. *Environmental Science*. 41(05): 2468-2475.)

Cisse, A., Zhao, X., Fu, W., et al. 2020. Non-photochemical quenching involved in the regulation of photosynthesis of rice leaves under high nitrogen conditions. *International Journal of Molecular Science*. 21(06): 2115.

邓波, 燕李鹏, 刘桂华, 等. 遮光和施肥对桢楠苗期生长和氮素积累的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(03): 489-495.

(Deng, B., Yan, L. P., Liu, G. H., et al. 2020. Effects of shading and fertilization on growth and nitrogen accumulation of *Phoebe zhenan* seedlings. *Journal of Zhejiang A&F University*. 37(03): 489-495.)

凡莉莉, 张洋洋, 林宇枫, 等. 遮阴处理下麻竹苗期光响应特性及最适模型比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2021, 50(03): 364-371.

(Fan, L. L., zhang, Y. Y., Lin, Y. F., et al. 2021. Comparison of light response characteristics and optimal models of *Dendrocalamus latiflorus* seedlings under shading conditions. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*. 50(03):364-371.)

冯博. 光照对三北方针叶树种幼苗碳氮分配的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.

(Feng, B. 2014. Effects of light on carbon and nitrogen distribution in seedlings of three northern conifer species. [D] Beijing: Beijing Forestry University)

Fu, W., Wang, Y., Ye, Y., et al. 2020. Grain yields and nitrogen use efficiencies in different types of stay-green maize in response to nitrogen fertilizer. *Plants*. 9(04): 474.

高俊凤. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

(Gao, J. F. 2006. *Plant physiology*. Beijing: higher education press.)

关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. 作物学报, 2000, (06): 806-812.

(Guan, Y. X., Lin, B., Ling, B. Y. 2000. Effects of light-nitrogen interaction on photosynthetic pigments, fluorescence characteristics and energy conversion in *Zea mays* leaves. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*. (02): 152-158.)

Harmens, H., Hayes, F., Sharps, K., et al. 2017. Leaf traits and photosynthetic responses of *Betula pendula* saplings to a range of ground-level ozone concentrations at a range of nitrogen loads. *Journal of Plant Physiology*. 211: 42-52.

何欣, 张攀伟, 丁传雨, 等. 弱光下硝铵比对小白菜氮吸收和碳氮分配的影响[J]. 土壤学报, 2009, 46(03): 452-458.

(He, X., Zhang, P. W., Ding, C. Y., et al. 2009. Effects of nitroammonium ratio on nitrogen absorption and carbon and nitrogen allocation of Chinese cabbage under low light. *ACTA PEDOLOGICA SINICA*. 46(03): 452-458.)

Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J., et al. (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. *Trends in Plant Science*. 11(12): 610-617.

Huang, L. P. 2018. Study on the effects of light-nitrogen interaction on the growth and physiological characteristics of *Erythrophleum fordii* seedlings. *Guangxi university*.

缴丽莉, 路丙社, 周如久, 等. 遮光对青榨槭光合速率及叶绿素荧光参数的影响[J]. 园艺学报, 2007, (01): 173-178.

(Jiao, L. L., Lu, B. S., Zhou, R. J., et al. 2007. Effects of shading on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of leaf in *Acer davidii* Franch. *Acta Horticulturae Sinica*. 34(01):173-178.)

金正勋, 张玉磊, 潘冬, 等. 水稻分蘖与植株碳氮化合物含量和分蘖相关基因表达量关系分析[J]. 东北林业大学学报, 2017, 48(07): 10-18.

(Jin, Z. X., Zhang, Y. L., Pan, D., et al. 2017. Correlation analysis of plant carbon-nitrogen content and tiller-related gene expression with rice tiller formation. *Journal of Northeast Agricultural University*. 48(07): 10-18.)

Kasai, M. 2008. Regulation of leaf photosynthetic rate correlating with leaf carbohydrate status and activation state of Rubisco under a variety of photosynthetic source/sink balances. *Physiologia Plantarum*. 134(01): 216-226.

Kun, K., Wang, S. S., Song, W. Z., et al. 2020. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice. *Science*. 367(6478): eaa2046.

Landi, M., Zivcak, M., Sytar, O., et al. 2020. Plasticity of photosynthetic processes and the accumulation of secondary metabolites in plants in response to monochromatic light environments: A review[J]. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA) - Bioenergetics*.

李冬梅, 赵奎华, 王延波, 等. 不同耐密性玉米品种光合特性对弱光响应的差异[J]. 玉米科学, 2013, 21(05): 52-56.

- (Li, D. M., Zhao, K. H., Wang, Y. B., et al. 2013. Responses of photosynthesis characters to low-light stress for maize hybrids with different density tolerances. *Journal of Maize Sciences*. 21(05): 52-56.)
- 李志真, 刘东焕, 赵世伟, 等. 环境强光诱导玉簪叶片光抑制的机制[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(07): 720-728.
- (Li, Z. Z., Liu, D. H., Zhao, S. W., et al. 2014. Mechanisms of photo inhibition induced by high light in *Hosta* grown outdoors. *Chinese Journal of Plant Ecology*. 38(07): 720-728.)
- 李汶珊, 曾发梁, 王雪莹, 等. 分蘖期遮光对水稻气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J]. *西南农业学报*, 2018, 31(02): 289-295.
- (Li, W. S., Zeng, F. L., Wang, X. Y., et al. 2018. Effect of shading on gas exchange and chlorophyll fluorescence of rice leaves in tillering stage. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*. 31(02): 289-295.)
- Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic bi-omembranes. *Methods in Enzymology*. 148: 350-382.
- 林美霞, 苏建霖, 朱芃铠, 等. 不同施氮量对麻竹光合特性和氮代谢关键酶活性的影响[J]. *山东农业科学*, 2024, 56(04): 87-91.
- (Lin, M. X., Su, J. L., Zhu, P. K., et al. 2024. Effects of different nitrogen application levels on photosynthetic characteristics and key enzymes activities in nitrogen metabolism of *Dendrocalamus latiflorus*. *Shandong Agricultural Sciences*. 56(04):87-91.)
- (Liu, J. F., Yang, W. J., Jiang, Z. P., et al. 2011. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*. *ACTA ECOLOGICA SINICA*. 31(20): 5999-6004.)
- 刘健伟. 基于组学技术研究氮素对于茶树碳氮代谢及主要品质成分生物合成的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
- (Liu, J. W. 2016. Omics-based study on the metabolism of C/N and Biosynthesis of main quality related components in tea plants affected by nitrogen. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences.)
- 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 等. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(20): 5999-6004.
- Liu, Z. X., Gao, F., Yang, J. Q., et al. (2019). Photosynthetic characteristics and uptake and translocation of nitrogen in peanut in a wheat-peanut rotation system under different fertilizer management regimes. *Frontiers in plant science*. 10: 86.
- 陆华业, 莫艺莲, 郑绍鑫, 等. 光氮互作对八角幼苗生长和生理特性的影响[J]. *广西林业科学*, 2024, 53(02): 152-159.
- (Lu, H. Y., Mo, Y. T., Zheng, S. X., et al. 2024. Effects of light and nitrogen interactions on growths and physiological characteristics of *Illicium verum* seedlings. *Guangxi Forestry Science*. 53(02): 152-159.)
- Mu, X. H., Chen, Y. L. 2021. The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry*. 158: 76-82.
- Peltoniemi, M. S., Duursma, R. A., Medlyn, B. E. 2012. Co-optimal distribution of leaf nitrogen and hydraulic conductance in plant canopies. *Tree Physiology*. 32(05): 510-519.
- 蒲璇, 王凌晖. 施氮水平对4个景观树种光合特性及抗旱性影响[J]. *西部林业科学*, 2023, 52(05): 146-154.
- (Pu, X., Wang, L. H. 2023. Effects of nitrogen application levels on photosynthetic characteristics and drought resistance of four landscape tree species. 52(05): 146-154.)
- 丘立杭, 李强, 黄杏, 等. 弱光胁迫影响甘蔗叶片内源激素的平衡和分蘖过程[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(02): 280-290.
- (Qiu, L. H., Li, Q., Huang, X., et al. 2017. Low light stress affected the balance of endogenous hormones in sugarcane leaves and tillering process. *Plant Physiology Journal Plant Physiology Journal*. 53(02): 280-290.)
- Rambo, L., Ma, B., Xiong, Y., et al. 2010. Leaf and canopy optical characteristics as crop-N-status indicators for field nitrogen management in corn[J]. *Journal of Plant Nutrition & Soil Science*, 173(03): 434-443.
- Rascher, U., Liebig, M., Lüttge, U. 2010. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field[J]. *Plant Cell & Environment*, 23(12): 1397-1405.
- Rui, Y. K., Peng, Y. F., Wang, Z. R., et al. (2009). Stem perimeter, height and biomass of maize (*Zea mays* L.) grown under different N fertilization regimes in Beijing, China. *International Journal of Plant Production*. 3(02): 85-90.
- Sakakibara, H., Takei, K., Hirose, N. 2006. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends in Plant Science*. 11(09): 440-448.
- 佟璐, 张宝友, 唐中华, 等. 弱光胁迫对大田长春花生物量分配及次生代谢的影响[J]. *植物研究*, 2011, 31(02): 227-230,240.
- (Tong, L., Zhang, B. Y., Tang, Z. H., et al. 2011. Effects of low light stress on the biomass distribution and secondary metabolism

of *Catharanthus roseus*. *Bulletin of Botanical Research*. 31(02): 227-230,240.)

Urban, A., Rogowski, P., Wasilewska-Debowska, W., *et al.* 2021. Understanding maize response to nitrogen limitation in different light conditions for the improvement of photosynthesis[J]. *Plants*, 10(09): 1932.

Wang, B. S., Ma, M. Y., Lu, H. G., *et al.* 2015. Photosynthesis, sucrose metabolism, and starch accumulation in two NILs of winter wheat. *Photosynthesis Research*. 126(02-03): 363-373

王成孜, 高丽敏, 孙玉明, 等. 弱光胁迫对分蘖期超级稻与常规稻叶片光合特性的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2019, 42(01):111-117.

(Wang, C. Z., Gao, L. M., Sun, Y. M., *et al.* 2019. The effect of weak light stress on leaf photosynthetic characteristics in super hybrid rice and conventional rice at tillering stage. *Journal of Nanjing Agricultural University*. 42(01):111-117.)

王宣璿, 张翼, 范秀华. 东北阔叶红松林4种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2024, 46(03): 69-79.

(Wang, X. Y., Zhang, Y., Fan, X. H. 2024. Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved-Korean pine forest. *JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY*. 46(03): 69-79.)

Weissing, F. J., Huisman, J. 1994. Growth and competition in a light gradient. *Journal of Theoretical Biology*. 168(03): 323-336.

Wittmann, C., Aschan, G., Fanz, H. P. (2001). Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime. *Basic and Applied Ecology*. 2(02): 145-154. doi:10.1078/1439-1791-00047

闫丽飞, 杨庆朋, 郑文辉, 等. 杉木幼苗非结构性碳水化合物对遮阴及恢复光照的响应[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(02): 311-318.

(Yan, L. F., Yang, Q. P., Zheng, W. H., *et al.* 2020. Responses of non-structural carbohydrates in above-ground tissues/organs and root to shading and light restoration in *Cunninghamia lanceolata* saplings. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*. 40(02): 311-318.)

Yorio, N. C., Goins, G. D., Kagie, H. R., *et al.* 2001. Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. *HortScience*. 36(02): 380-383.

张俊杰, 刘青, 韦霄, 等. 光强对金丝李幼苗生长及光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2022, 58(05): 53-64.

(Zhang, J. J., Liu, Q., Wei, X., *et al.* 2022. Influence of light intensity on growth and photosynthetic characteristics of *Garcinia paucinervis* seedlings. *SCIENTIA SILVAE SINICAE*. 58(05): 53-64.)