

赵改丽, 范国强, 杨 倩. 金叶女贞对氮素供应的生理响应与系统调控[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(7): 1471-1481.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2026.07.018

金叶女贞对氮素供应的生理响应与系统调控

赵改丽¹, 范国强², 杨 倩¹

(1. 河南农业职业学院园林工程学院, 河南 郑州 451450; 2. 河南农业大学林学院, 河南 郑州 450000)

摘要: 为探究氮素对金叶女贞(*Ligustrum×vicaryi*)生长的调控作用,本研究通过盆栽试验设置5个氮水平(0 kg/hm²、50 kg/hm²、100 kg/hm²、150 kg/hm²、200 kg/hm²),系统测定并分析了植株生长发育、光合生理、养分平衡、渗透调节物质、氧化胁迫水平及抗氧化系统等关键指标。结果表明,金叶女贞对氮素呈显著的剂量依赖性响应,150 kg/hm²为该树种的适宜施氮量。冗余分析(RDA)与偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM)揭示了氮素对金叶女贞生长的双重调控作用:在适宜施用量范围内,氮素以提升光合性能为核心路径促进植株生长;氮素过量则通过直接损害光合性能、诱发强烈氧化应激、破坏养分平衡三条负向路径的协同作用抑制生长。本研究结果为金叶女贞的精准施肥与养分管理提供了科学依据。

关键词: 金叶女贞; 氮; 生长参数; 光合作用; 生理生化; 抗氧化酶能力

中图分类号: S687 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)07-1471-11

Physiological responses and systemic regulation of *Ligustrum×vicaryi* to nitrogen supply

ZHAO Gaili¹, FAN Guoqiang², YANG Qian¹

(1. College of Landscape Engineering, Henan Vocational College of Agriculture, Zhengzhou 451450, China; 2. College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450000, China)

Abstract: To investigate the regulatory effects of nitrogen (N) on the growth of *Ligustrum×vicaryi*, a pot experiment was conducted with five nitrogen levels (0 kg/hm², 50 kg/hm², 100 kg/hm², 150 kg/hm², 200 kg/hm²), and indicators of plant growth, photosynthetic physiology, nutrient balance, osmoregulatory substances, oxidative stress levels, and antioxidant systems were systematically measured. The results showed that *L.×vicaryi* exhibited a significant dose-dependent response to nitrogen, and 150 kg/hm² was the optimal nitrogen application rate. Redundancy analysis (RDA) and partial least squares structural equation modeling (PLS-SEM) revealed the dual regulatory effects of nitrogen on the growth of *Ligustrum×vicaryi*: within the appropriate application range, nitrogen promoted plant growth through the core pathway of enhancing photosynthetic performance. In contrast, excess nitrogen suppressed growth through the synergistic action of three negative pathways: direct damage to the photosynthetic performance, induction of severe oxidative stress, and disruption of nutrient balance. The results of this study provide a scientific basis for precise fertilization and nutrient management of *L.×vicaryi*.

收稿日期: 2025-07-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171746); 河南农业职业学院花卉生产与应用科研创新团队项目(HNACKT-2023-03); 河南省高等教育教学改革研究与实践项目(2021SJGLX700); 河南省职业教育教学改革研究与实践项目[豫教(2024)05819]

作者简介: 赵改丽(1986-), 女, 河南禹州人, 硕士, 讲师, 研究方向为林学。(E-mail) gailizhao1986@hotmail.com

Key words: *Ligustrum×vicaryi*; nitrogen; growth parameters; photosynthesis; physiology and biochemistry; antioxidant capacity

金叶女贞(*Ligustrum×vicaryi*)因其独特的金黄色叶片和良好的环境适应性,在世界园林绿化中被广泛应用,常作为绿篱、色块植物^[1]。为充分发

挥其观赏价值并保障植株健康,深入理解其对氮(N)的响应机制至关重要。氮元素作为植物生长必需的大量营养元素,是叶绿素、蛋白质和核酸等生命大分子的核心组分,直接决定植物的光合能力、代谢活性及生长发育^[2]。植物主要通过根系吸收无机氮(NO_3^- 和 NH_4^+),此过程受多重因素调控^[3]。适量施氮能显著促进植物营养生长和光合效率^[4],并影响其抗氧化防御及养分平衡^[5]。然而,现有研究结果虽初步揭示了施氮量对金叶女贞生长的影响,但对其内在生理响应机制,特别是氮素过量胁迫所引发的具体生理毒性(如氧化损伤、光合机构的直接损害)以及在不同氮素供应条件下光合作用效率的深层限制因素,目前的研究不够深入。明确这些机制对于指导金叶女贞的科学施肥,避免因施肥不当导致的生长受到抑制、观赏价值下降乃至环境问题具有重要意义。

基于此,结合植物营养与胁迫生理学领域的现有研究进展,本研究提出以下核心假说:金叶女贞的生长与生理功能对氮素供应呈现显著的非线性响应特征——在适宜氮素供应范围内,氮素输入量的增加可促进植株生长并优化其生理功能;当氮素供应量超过临界阈值后,过量氮素会对植株产生胁迫效应,抑制生长与生理功能的正常发挥。已有研究结果证实,适量氮素是保障植物生长及光合性能优化的重要基础^[4],氮素缺乏会通过限制光合色素合成、降低酶活性等途径显著抑制植物生长发育^[5]。然而,氮素过量对植物的影响更为复杂——过量氮素供应会引发植物生理毒性,但其具体作用机制在金叶女贞中的研究尚属空白。基于此,本研究进一步提出:氮素过量对金叶女贞的生长抑制效应主要通过以下 3 条可验证的途径协同介导,一是直接损害光合机构的生化功能,表现为最大羧化速率($V_{c_{\max}}$)和最大电子传递速率($J_{\max}$)显著降低^[6];二是诱导强烈的氧化胁迫,特征为活性氧(ROS)过量积累及抗氧化系统失衡^[7];干扰关键营养元素平衡,尤其抑制磷(P)、钾(K)的吸收与积累,进而加剧整体胁迫效应^[8]。本研究拟通过盆栽控制试验,系统评价不同施氮量(0 kg/hm²、50 kg/hm²、100 kg/hm²、150 kg/hm²、200 kg/hm²)对金叶女贞的生长参数、叶绿素含量、气体交换特性、叶绿素荧光参数、净光合速率-胞间 CO₂ 浓度响应(A/C_i)曲线衍生的光合生理参

数($V_{c_{\max}}$ 和 $J_{\max}$)、关键生理生化指标(可溶性蛋白含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量)、活性氧(H_2O_2 和 O_2^-)水平、细胞膜损伤指标[丙二醛(MDA)含量、相对电导率]、抗氧化酶[超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)]活性以及叶片主要养分(N、P、K)含量的影响,确定其适宜施氮范围。揭示并量化氮缺乏与氮过量胁迫下,光合作用、氧化应激和养分平衡对金叶女贞生长的限制机制。

1 材料与方法

1.1 试验地概况及试验设计

试验于 2024 年 4–9 月在河南农业大学扶沟蔬菜研究院(36°1'N, 114°56'E)进行。供试植物为生长健壮的当年生金叶女贞扦插苗。盆栽基质为当地次生黄土,其基础理化性质为:pH 7.1,有机质含量 19.20 g/kg,全氮含量 0.85 g/kg,碱解氮含量 65.0 mg/kg,有效磷含量 14.8 mg/kg,速效钾含量 125.0 mg/kg。试验设置 5 个氮水平:0 kg/hm²(N0)、50 kg/hm²(N50)、100 kg/hm²(N100)、150 kg/hm²(N150)、200 kg/hm²(N200),氮源为尿素。各处理的尿素于移栽前 7 d 溶于水后与盆土混匀。试验采用完全随机区组设计,每个处理设置 8 个生物学重复。盆栽期间通过称重法维持土壤含水量为田间最大持水量的 70%~80%。为避免其他养分限制,所有处理在基质准备阶段统一施入过磷酸钙(1 盆 5 g)和硫酸钾(1 盆 2 g)作为底肥,并在生长期统一补充不含氮的 1/2 Hoagland 营养液。

1.2 指标测定

1.2.1 植株生长指标与地上部生物量的测定 试验结束时分别用卷尺和围尺测量株高和地径。收获地上部分,采用 LI-3100C 型叶面积仪(美国 Li-Cor Biosciences 公司产品)测定总叶面积,随后在 65 °C 条件下烘干至恒质量,称量地上部生物量^[9]。

1.2.2 光合相关指标及 A/C_i 曲线的测定 叶绿素含量采用 80% 丙酮提取法测定^[10]。气体交换参数包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)使用 LI-6800 型便携式光合测定系统(美国 Li-Cor Biosciences 公司产品)在光合有效辐射 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、CO₂ 浓度 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 条件下测定。叶绿素荧光参数包括最大光化学量子效率(F_v/F_m)、实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学

淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (NPQ) 使用 MINI-PAM-II 型调制叶绿素荧光仪 (德国 Heinz Walz GmbH 公司产品) 测定 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 qP 、 NPQ ^[11]。净光合速率-胞间 CO_2 浓度响应 (A/C_i) 曲线采用上述 LI-6800 系统测定, 利用 Farquhar 模型拟合, 估算最大羧化速率 ($V_{c_{max}}$) 和最大电子传递速率 (J_{max})^[12]。

1.2.3 胁迫响应相关生理生化指标的测定 可溶性蛋白含量、游离脯氨酸含量和可溶性糖含量分别采用 Bradford 法^[13]、酸性茚三酮比色法^[14]和蒽酮比色法^[15]测定。过氧化氢 (H_2O_2) 含量和超氧阴离子自由基 ($O_2^{\cdot-}$) 产生速率分别采用钛盐比色法^[16]和羟胺氧化法^[17]测定。丙二醛 (MDA) 含量和相对电导率分别采用硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法^[18]和电导仪法^[19]测定。超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 活性分别采用氮蓝四唑 (NBT) 光化学还原法^[20]、愈创木酚法^[21]和紫外吸收法^[22]测定。

1.2.4 叶片养分含量的测定 取烘干粉碎后的叶片样品, 采用 H_2SO_4 - H_2O_2 消解, 样品全氮 (N) 含量、全磷 (P) 含量、全钾 (K) 含量分别采用凯氏定氮法^[23]、钒钼黄比色法^[24]、火焰光度法^[25]测定。

1.3 数据整理和分析

所有测定数据均进行 8 次独立的生物学重复, 试验结果以平均值 $\pm$ 标准差表示。使用 Excel 2019 进行数据整理。随后, 采用 SPSS 26.0 对不同施氮水平处理下的各项生理生化指标进行统计分析。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 评估各指标在不同处理间的差异显著性。当方差分析结果显示差异显著 ($P < 0.05$) 时, 采用 Tukey's HSD 检验进行多重比较。采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析 (RDA)。在 RDA 分析前, 对响应变量数据进行中心化和标准化处理。通过蒙特卡洛置换检验 (999 次) 评估环境变量 (施氮量) 对响应变量总体变异解释的显著性。采用 SmartPLS 4.0 软件构建两个阶段性的偏最小二乘结构方程模型 (PLS-SEM): 缺氮缓解模型和过量胁迫模型。模型的信度和效度通过组合信度 (CR) > 0.7 、平均方差提取量 (AVE) > 0.5 以及 Fornell-Larcker 准则进行检验。通过 Bootstrapping 程序 (5 000 次重复抽样) 检验各路径系数的显著性。模型的整体质量通过决定系数 (R^2) 和预测相关性 (Q^2) 进行评估。所有图表均使用 OriginPro

2021 和 SmartPLS 4.0 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 氮素供应水平对金叶女贞生长指标的影响

如图 1 所示, 与对照 (N0) 相比, N50、N100、N150、N200 4 个施氮量处理对金叶女贞株高、地径、单株总叶面积及地上部生物量 (干质量) 均产生了显著影响 ($P < 0.05$), 且随着施氮量增加各指标均呈先上升后下降趋势, 在 N150 处理时达到峰值。N150 处理平均株高、地径、单株总叶面积、地上部生物量分别比 N0 提高 110.3%、88.4%、130.4%、161.4%。当施氮量进一步增加至 200 kg/hm^2 时 (N200 处理), 上述所有生长指标均显著低于 N150 处理 ($P < 0.05$), 且 N200 处理各指标值与 N100 处理无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 氮素供应水平对金叶女贞光合特性的影响

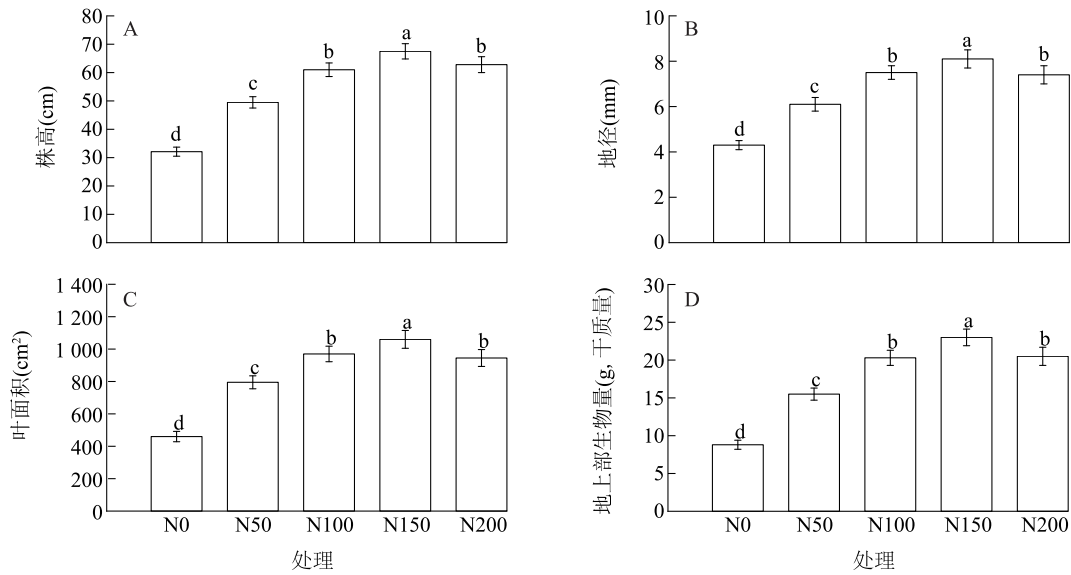
从图 2 可知, 与 N0 相比, 各施氮处理 (N50、N100、N150、N200) 对金叶女贞叶片的光合生理特性具有显著调控作用 ($P < 0.05$), 并且随着施氮量的增加各指标均呈先上升后下降趋势, 并在 N150 处理时达到峰值, N200 处理的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速度均显著低于 N150 处理 ($P < 0.05$)。

2.3 氮素供应水平对金叶女贞叶绿素荧光特性的影响

从图 3 可知, 不同施氮水平对金叶女贞叶绿素荧光参数有不同程度影响。与 N0 相比, N50 处理、N100 处理、N150 处理叶片最大光化学效率显著升高 ($P < 0.05$), N200 处理显著降低 ($P < 0.05$); N50 处理、N100 处理、N150 处理实际光化学效率显著升高 ($P < 0.05$), N200 处理无显著变化 ($P > 0.05$); N50 处理、N100 处理、N150 处理光化学淬灭系数显著升高 ($P < 0.05$), N200 处理无显著变化 ($P > 0.05$); N50 处理、N100 处理、N150 处理非光化学淬灭系数显著降低 ($P < 0.05$), N200 处理显著升高 ($P < 0.05$)。

2.4 氮素供应水平对金叶女贞 A/C_i 曲线特征参数的影响

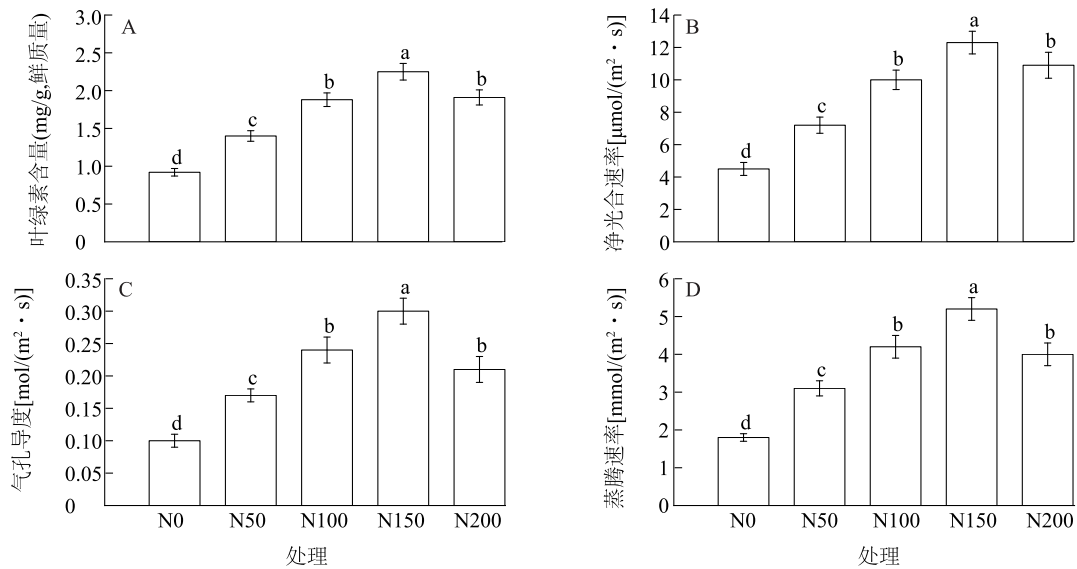
为进一步探究氮素供应对金叶女贞光合作用生化过程的影响, 本研究测定了 A/C_i 曲线并拟合了关键特征参数。结果 (图 4) 显示, 最大羧化速率和最大电子传递速率均随施氮量的增加呈现先升高后降低的趋势, 并在 N150 处理时达到峰值。与 N0 处理相比, 各施氮处理均显著升高 ($P < 0.05$)。



A:不同施氮量处理金叶女贞的平均株高;B:不同施氮量处理金叶女贞的平均地径;C:不同施氮量处理金叶女贞单株总叶面积;D:不同施氮量处理金叶女贞的地上部生物量。N0:施氮量为 0 kg/hm²;N50:施氮量为 50 kg/hm²;N100:施氮量为 100 kg/hm²;N150:施氮量为 150 kg/hm²;N200:施氮量为 200 kg/hm²。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

图 1 氮素供应水平对金叶女贞生长指标的影响

Fig.1 Effects of nitrogen supply levels on growth parameters of *Ligustrum×vicaryi*



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片叶绿素含量;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片净光合速率;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片气孔导度;D:不同施氮量处理金叶女贞叶片蒸腾速率。N0、N50、N100、N150、N200 见图 1 注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

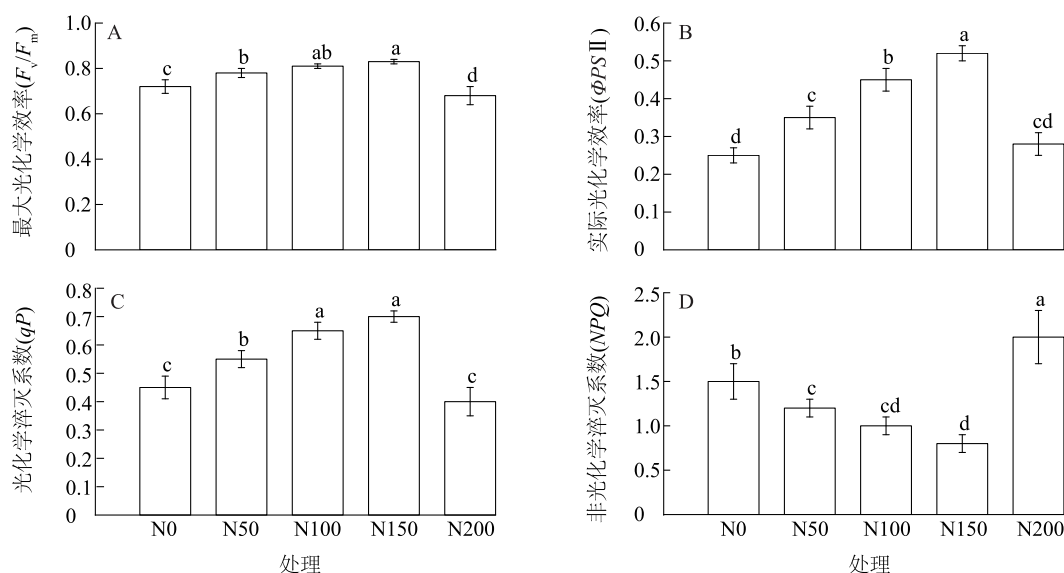
图 2 氮素供应水平对金叶女贞光合特性的影响

Fig.2 Effects of nitrogen supply levels on photosynthetic characteristics of *Ligustrum×vicaryi*

2.5 氮素供应水平对金叶女贞生理生化指标的影响

从图 5 可知,与 N0 相比,N50、N100、N150、N200 4 个氮素供应水平均显著影响了金叶女贞叶片内可溶性蛋白含量、可溶性糖含量和脯氨酸含量 ($P<0.05$)。随施氮量的增加叶

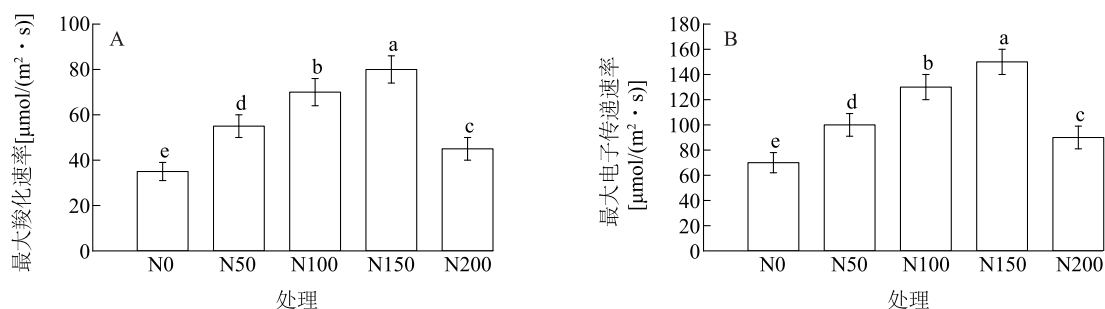
片可溶性蛋白含量、可溶性糖含量呈先上升后下降的趋势,并在 N150 处理时达到峰值;脯氨酸含量随施氮量的增加呈先持续下降后上升的趋势,与 N0 相比,各处理脯氨酸含量均显著降低 ($P<0.05$)。



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片最大光化学效率;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片实际光化学效率;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片光化学淬灭系数;D:不同施氮量处理金叶女贞叶片非光化学淬灭系数。N0、N50、N100、N150、N200 见图1注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

图3 氮素供应水平对金叶女贞叶绿素荧光特性的影响

Fig.3 Effects of nitrogen supply levels on chlorophyll fluorescence characteristics of *Ligustrum vicaryi*



A:不同施氮量处理金叶女贞最大羧化速率;B:不同施氮量金叶女贞最大电子传递速率。N0、N50、N100、N150、N200 见图1注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

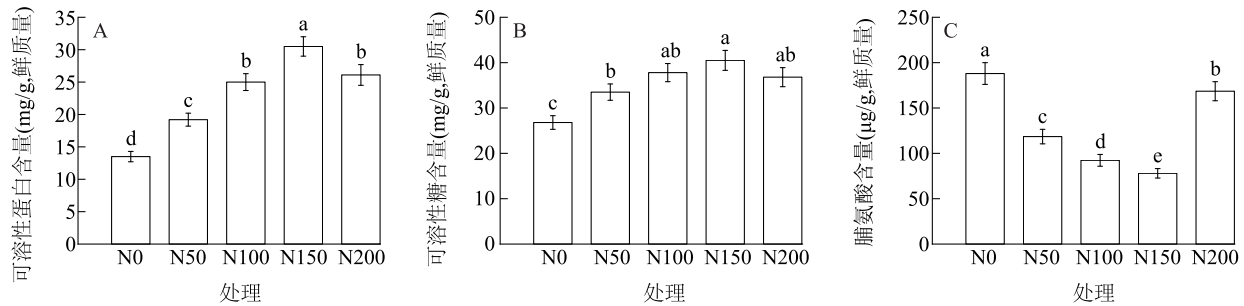
图4 氮素供应水平对金叶女贞叶 A/C_i 曲线特征参数的影响

Fig.4 Effects of nitrogen supply levels on the characteristic parameters of the photosynthetic rate-intercellular CO_2 concentration response curve (A/C_i) in *Ligustrum vicaryi*

2.6 氮素供应水平对金叶女贞叶片活性氧水平及细胞膜损伤的影响

为了评估不同氮素供应下金叶女贞叶片的氧化胁迫程度,本试验测定了活性氧(ROS)水平和细胞膜损伤相关指标。结果(图6)显示,与N0相比,N50处理、N100处理、N150处理、N200处理均显著影响了叶片过氧化氢(H_2O_2)含量、超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)产生速率、丙二醛(MDA)含量以及相对电导率($P<0.05$),所有测定的氧化胁迫指标均在N150处理达到最低值,表明此时植株的氧化胁迫程度最低。N150处理下金叶女贞叶片 H_2O_2 含量为 $6.5\pm0.6 \mu\text{mol}/\text{g}$ (鲜质量),

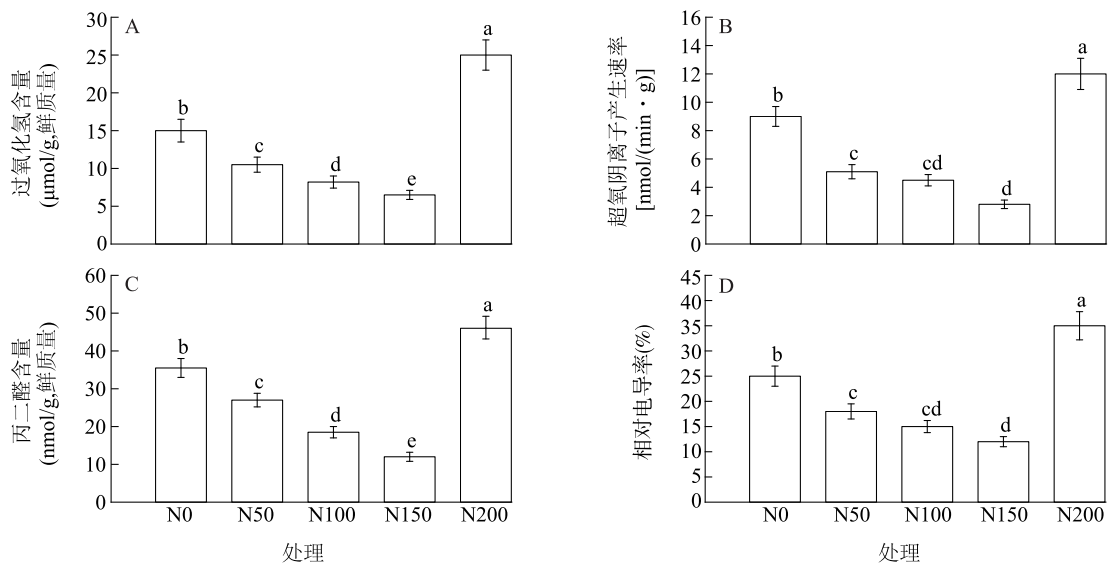
$\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率为 $(3.2\pm0.3) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$ (鲜质量),MDA含量为 $(15.0\pm1.2) \text{ nmol}/\text{g}$ (鲜质量),相对电导率为 $12.0\%\pm1.0\%$ 。以上研究结果表明,与N150处理相比,N0和N200处理金叶女贞叶片的ROS水平和细胞膜损伤程度较高,N200处理下相关指标急剧上升, H_2O_2 含量达到 $(25.0\pm2.0) \mu\text{mol}/\text{g}$ (鲜质量), $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率达到 $(12.0\pm1.1) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$ (鲜质量),MDA含量达到 $(45.0\pm3.0) \text{ nmol}/\text{g}$ (鲜质量),相对电导率达到 $35.0\%\pm2.8\%$,均显著高于所有其他处理($P<0.05$),表明在过量氮条件下植株遭受了严重的氧化胁迫和细胞膜损伤。



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片可溶性蛋白含量;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片可溶性糖含量;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片脯氨酸含量。N0、N50、N100、N150、N200 见图 1 注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 5 氮素供应水平对金叶女贞生理生化指标的影响

Fig.5 Effects of nitrogen supply levels on physiological and biochemical indices in leaves of *Ligustrum vicaryi*



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片过氧化氢含量;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片超氧阴离子产生速率;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片丙二醛含量;D:不同施氮量处理金叶女贞叶片相对电导率。N0、N50、N100、N150、N200 见图 1 注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 6 氮素供应水平对金叶女贞叶片活性氧水平及细胞膜损伤的影响

Fig.6 Effects of nitrogen supply levels on reactive oxygen species levels and cell membrane damage in leaves of *Ligustrum vicaryi*

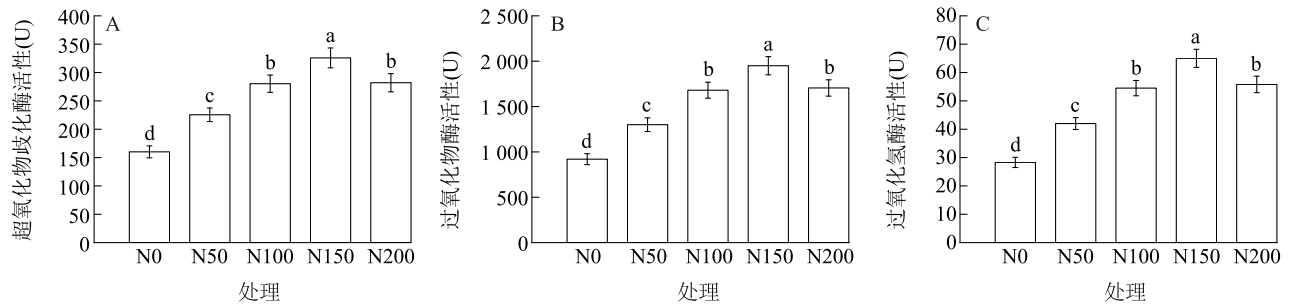
2.7 氮素供应水平对金叶女贞抗氧化酶活性的影响

施氮水平对金叶女贞抗氧化酶活性的影响如图 7 所示,与 N0 相比,随着施氮量增加超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性呈先上升后下降趋势,均在 N150 处理达到峰值。与 N0 相比,不同施氮水平 SOD 活性、POD 活性、CAT 活性均显著上升 ($P < 0.05$)。以上研究结果表明,N150 处理对金叶女贞抗氧化酶活性促进效果最佳。

2.8 氮素供应水平对金叶女贞叶片养分含量的影响

不同施氮水平对金叶女贞叶片中主要营养

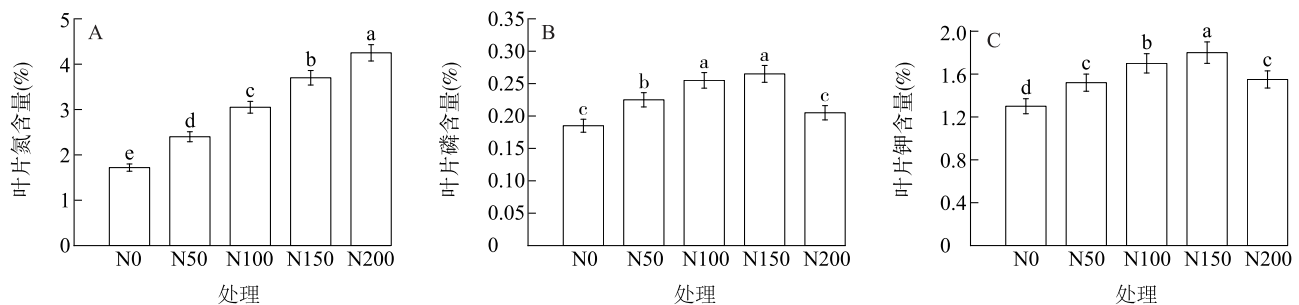
元素氮、磷、钾的含量产生不同程度影响(图 8)。由图 8 可知,随着施氮量的增加,叶片中氮含量持续显著上升 ($P < 0.05$),并在 N200 处理达到最高值;叶片中磷含量、钾含量呈现先升高后下降趋势,N100 处理和 N150 处理叶片中磷含量显著高于其他处理 ($P < 0.05$),但 N100 处理和 N150 处理间磷含量无显著差异 ($P > 0.05$);叶片中钾含量在 N150 处理时达到最高值,且显著高于其他各处理 ($P < 0.05$);N200 处理叶片磷含量和钾含量均显著低于 N150 处理 ($P < 0.05$),N200 处理叶片磷含量与 N0 处理相比无显著差异 ($P > 0.05$)。



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片超氧化物歧化酶活性;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片过氧化物酶活性;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片过氧化氢酶活性。N0、N50、N100、N150、N200 见图1注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

图7 氮素供应水平对金叶女贞抗氧化酶活性的影响

Fig.7 Effects of nitrogen supply levels on antioxidant enzyme activities in leaves of *Ligustrum×vicaryi*



A:不同施氮量处理金叶女贞叶片氮含量;B:不同施氮量处理金叶女贞叶片磷含量;C:不同施氮量处理金叶女贞叶片钾含量。N0、N50、N100、N150、N200 见图1注。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

图8 氮素供应水平对金叶女贞叶片养分含量的影响

Fig.8 Effects of nitrogen supply levels on nutrient contents in leaves of *Ligustrum×vicaryi*

2.9 氮素对金叶女贞生长及生理响应的调控

为系统评估施氮量对金叶女贞整体生理状态的影响,本研究首先进行了冗余分析(RDA),结果(图9)显示,施氮量是影响所有生理指标变异的极显著驱动因子($F=6.42$, $P=0.002$)。轴1解释了总变异的63.51%,生长、光合作用及抗氧化等正面指标的箭头与施氮量箭头呈显著正相关,而ROS、膜损伤等负面指标的箭头则与施氮量箭头呈显著负相关。

为进一步量化各生理模块间的相互关系,本研究构建了2个阶段性的偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM)。模型整体质量评估结果(图10)显示,2个模型均具有良好的解释力(生长指标 R^2 分别为0.939和0.640)和预测稳健性(Q^2 均大于0)。在缺氮缓解模型(N0~N150)中(图10A),施氮量对养分平衡($\beta=0.760$)、生理代谢状态($\beta=0.960$)、光合性能($\beta=0.961$)、抗氧化能力($\beta=$

0.964)均具有显著正向效应($P<0.001$),对氧化胁迫与损伤($\beta=-0.220$)具有显著的负向效应($P<0.001$)。模型显示,光合性能($\beta=0.522$)和生理代谢状态($\beta=0.074$)对生长指标有显著的正向效应($P<0.05$),而氧化胁迫与损伤($\beta=-0.373$)对生长指标有显著的负向效应($P<0.001$)。在过量胁迫模型(N150~N200)中(图10B),施氮量对光合性能($\beta=-0.951$)、抗氧化能力($\beta=-0.879$)、养分平衡($\beta=-0.743$)和生理代谢状态($\beta=-0.306$)均具有显著的负向效应($P<0.001$),对氧化胁迫与损伤($\beta=0.991$)具有显著的正向效应($P<0.001$)。模型显示,光合性能($\beta=0.748$)对生长指标有显著的正向效应($P<0.001$),而生理代谢状态($\beta=-0.521$)、养分平衡($\beta=-0.465$)和氧化胁迫与损伤($\beta=-0.416$)对生长指标均有显著的负向效应($P<0.001$)。抗氧化能力对生长指标的直接效应不显著($P>0.05$)。

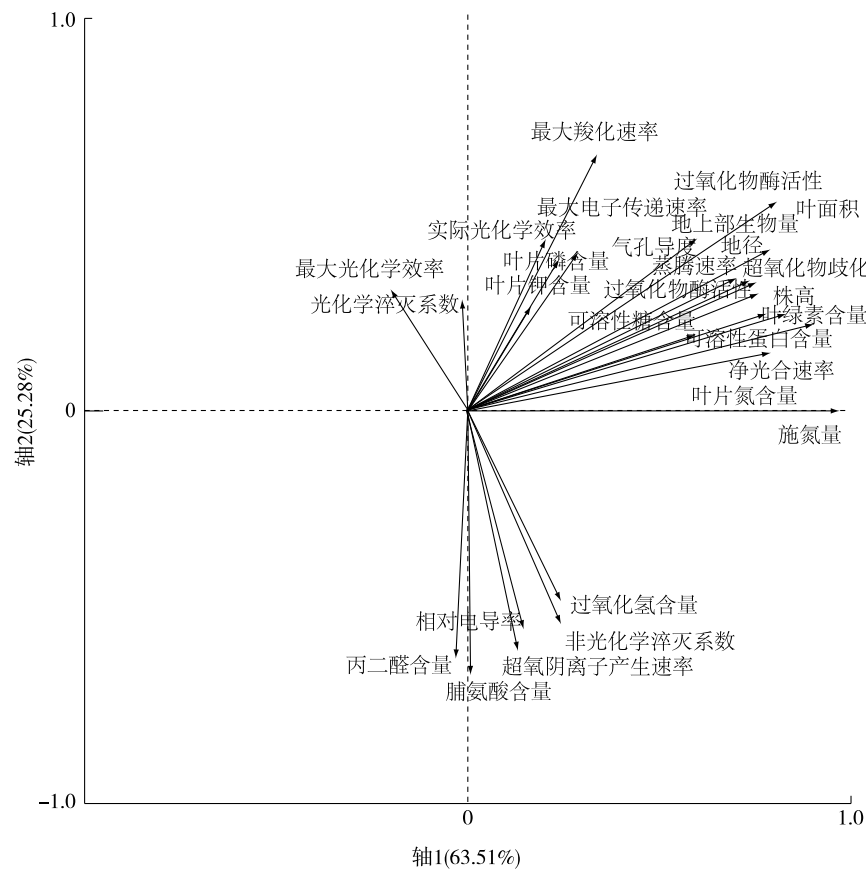
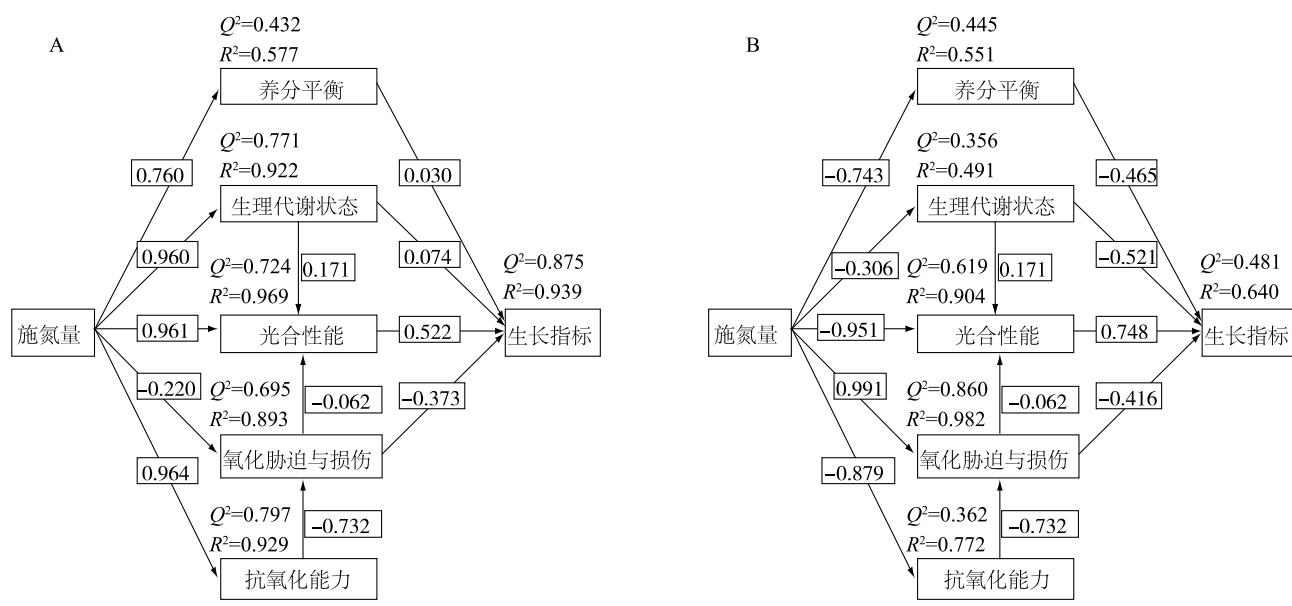


图 9 氮素供应水平与金叶女贞叶片多指标的冗余分析 (RDA)
Fig.9 Redundancy analysis (RDA) of nitrogen supply levels and multiple indices in *Ligustrum×vicaryi* leaves



A: 缺氮缓解 PLS-SEM 模型; B: 过量氮胁迫 PLS-SEM 模型。R²: 决定系数; Q²: 预测相关性。
图 10 氮素供应水平对金叶女贞多指标的偏最小二乘结构方程模型 (PLS-SEM)
Fig.10 Partial least squares structural equation modeling (PLS-SEM) of nitrogen supply levels on multiple indices of *Ligustrum×vicaryi*

3 讨论

3.1 不同施氮量对金叶女贞生长与光合功能的影响

氮素作为光合系统的核心组分,其有效性是决定植物碳同化能力的关键限制因子^[2]。本研究结果表明,金叶女贞的光合性能对氮素供应呈现典型的最适曲线响应,在 150 kg/hm² 时达到最大值。PLS-SEM 模型为这一非线性响应提供了内在机制的定量解释。

在缺氮缓解 PLS-SEM 模型中,光合性能是驱动生长指标提升的最主要正向路径($\beta = 0.522$ 、 $P < 0.001$)。该结果符合植物资源分配理论,即在资源限制解除的过程中,植物倾向于将获取的氮素优先分配至光合系统,以最大化碳获取效率,从而支持生物量的快速积累^[26]。模型显示,此过程部分由生理代谢状态的改善所介导($\beta = 0.171$ 、 $P < 0.001$),表明碳水化合物和蛋白质的积累为光合机构的高效运转提供了必要的能量和物质基础^[27]。然而,当氮素供应超过植物的生理阈值时,其功能由营养元素转变为胁迫因子^[28],过量胁迫模型显示,光合性能是导致生长受抑的核心事件之一($\beta = -0.951$)。试验数据表明,这种抑制主要源于非气孔限制,证据在于最大羧化速率和最大电子传递速率的大幅下降,表明损伤发生在光合作用的生化过程层面。其潜在机制包括:高浓度 NH_4^+ 的细胞毒性可能通过解偶联类囊体膜的质子梯度而抑制腺苷三磷酸(ATP)合成^[29];过度的氮同化过程与光合碳循环竞争 ATP 和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH),导致碳固定效率下降^[30];失控的氧化应激对 PS II 反应中心(尤其是 D1 蛋白)和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶活性位点造成氧化损伤^[31]。因此,氮过量对光合的抑制是一个涉及能量代谢、酶促反应及结构完整性的多层次、系统性过程。

本研究结果中存在一个值得关注的现象:N200 处理的金叶女贞生长指标显著高于 N0 处理,但其氧化胁迫水平同样显著高于 N0 处理,这一现象需进行深入阐释。实际上,这并非数据矛盾,而是清晰反映了必需元素氮从极端缺乏到过量的连续效应。N0 处理代表严重的氮缺乏胁迫,此时氮素是限制植物生长的绝对主导因子,直接导致植株生物量积累停滞。而 N200 处理则代表氮过量胁迫,尽管高浓度氮素会诱发强烈的生理毒性,但其提供的氮源仍

能支撑植株维持一定程度的生长,因此该处理的生物量显著高于完全缺氮的 N0 处理。需要明确的是,评估氮过量的毒性效应,正确的参照系应为氮素最适供应水平(N150),而非氮缺乏水平(N0)。本研究中,N200 处理的各项生长指标相较于 N150 处理显著下降,这正是由氮过量引发的光合作用抑制、氧化损伤及养分失衡等负向生理过程协同作用的结果。

3.2 不同施氮量对金叶女贞氧化应激级联反应与细胞损伤的影响

植物在应对环境胁迫时,氧化还原稳态的维持至关重要^[32-34]。本研究结果显示,氮缺乏和氮过量均可导致该稳态的失衡,但其内在的调控逻辑存在显著差异。在缺氮缓解 PLS-SEM 模型中,植物展现了有效的协同防御机制。施氮量的增加,在直接减轻因缺氮引发的氧化胁迫的同时,也显著上调了抗氧化能力($\beta = 0.964$ 、 $P < 0.001$)。该模型证实,增强的抗氧化能力是抑制氧化胁迫与损伤的关键负向路径($\beta = -0.732$ 、 $P < 0.001$),从而保障了植物在快速生长期的生理稳定。相比之下,过量氮胁迫模型揭示了一个自我放大的损伤循环。过量施氮是 ROS 的直接诱因($\beta = 0.991$ 、 $P < 0.001$),原因在于光合电子传递链的过度还原和质膜 NADPH 氧化酶的激活^[35],同时过量施氮还可导致抗氧化能力的显著下降($\beta = -0.879$ 、 $P < 0.001$)。抗氧化系统的功能受损,使得 ROS 的清除速率远低于其产生速率,进而导致氧化损伤加剧^[36]。抗氧化酶活性的下降,可能源于高浓度 ROS 对酶蛋白的氧化修饰、翻译后修饰失调,或氮胁迫信号通路对相关基因转录的抑制^[37]。最终,氧化胁迫与损伤的加剧成为抑制生长的关键负向路径($\beta = -0.416$ 、 $P < 0.001$)。冗余分析排序图中生产与防御、胁迫与损伤两大指标集群的明确分离,也从整体上印证了这两大生理模块在氮过量胁迫下的对立关系^[38]。

3.3 不同施氮量对金叶女贞养分吸收平衡的影响

植物的矿质营养是一个相互关联的复杂网络^[8]。本研究发现,过量施氮(N200)在导致叶片氮含量升高的同时,显著抑制了磷和钾的积累,造成了养分失衡。PLS-SEM 模型从系统层面量化了这种养分失衡对植物生长的直接影响。在缺氮缓解 PLS-SEM 模型中,施氮量对养分平衡具有强烈的正向促进作用($\beta = 0.760$ 、 $P < 0.001$),体现了植物在资

源受限解除后,对多种必需元素的协同吸收策略^[39]。然而,在过量氮胁迫模型中,元素间的关系从协同转变为拮抗。施氮量对养分平衡的效应逆转为强烈的负向抑制($\beta = -0.743$ 、 $P < 0.001$)。更重要的是,养分平衡的破坏,即 N 含量/P 含量、N 含量/K 含量比例失调,对生长指标也构成了一个独立的、显著的负向抑制路径($\beta = -0.465$ 、 $P < 0.001$)。该研究表明,氮过量胁迫下,磷、钾缺乏所引发的次生营养胁迫是与光合抑制、氧化损伤并列的直接限制植物生长的重要因素之一,其因素可能涉及根-土界面的离子竞争(特别是 NH_4^+ 对 K^+ 的竞争性抑制)^[40],以及更深层次的系统性调控。植物体内存在复杂的养分信号网络,过高的氮素水平可能通过激素或肽类信号系统性下调根系对磷和钾的吸收转运基因(如 *PHT* 和 *HAK/KUP/KT* 家族基因)的表达^[41]。此外,高氮胁迫导致光合产物向根系的运输减少,能量供应不足,也会削弱根系主动吸收磷、钾的能力^[40]。因此,氮过量通过多重机制打破了植物的化学计量稳态,引发的次生营养胁迫与光合抑制、氧化损伤共同构成了抑制生长的主要因素。

4 结 论

本研究系统阐明了金叶女贞对氮素供应剂量的依赖性响应。在本试验条件下,150 kg/hm²是金叶女贞实现最佳生长、维持较高光合效率和生理稳态的适宜施氮量。氮缺乏(0 kg/hm²)和氮过量(200 kg/hm²)均显著抑制其生长。氮素对金叶女贞的调控具有双重作用:在适宜范围内氮素主要通过提升光合性能来驱动生长;氮素过量对生长的抑制是一个多路径协同的系统性过程,PLS-SEM 模型揭示了 3 条关键负向调控路径:一是直接损害光合机构生化效率;二是诱导剧烈的氧化应激与细胞损伤;三是破坏养分平衡,特别是抑制磷和钾的吸收。上述 3 条路径的协同作用最终导致植株生长受阻。本研究结果明确并量化了氮素对金叶女贞生长的双重调控作用,为该树种的精准施肥与养分管理提供了科学依据。

参考文献:

[1] 李娟霞,田 青. 兰州市 6 种园林植物叶片形态和光合生理特征[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,50(1): 72-80.

[2] 孙 维,普晓妍,胡小文,等. 云南亚热带森林固氮地衣与共存附生植物间的氮转移[J]. 广西植物,2025,45(8):1371-1379.

[3] 余 悦,冉贵平,皮利民. 植物氮信号感知与根系发育[J]. 植物科学学报,2024,42(6):825-832.

[4] 寇玉晨,谢一宁,袁艳辉,等. 植物硝酸盐转运蛋白家族 NPF 及其蛋白修饰调控机制研究进展[J]. 遗传,2025,47(10):1118-1131.

[5] 任毛飞,毛桂玲,刘善振,等. 光质对植物生长发育、光合作用和碳氮代谢的影响研究进展[J]. 植物生理学报,2023,59(7):1211-1228.

[6] 武姣娜,魏晓东,李 霞,等. 植物氮素利用效率的研究进展[J]. 植物生理学报,2018,54(9):1401-1408.

[7] 武泽婷,李小英,杨 奔,等. 炭基有机肥配施氮肥对土壤团聚体结构及紫甘蓝产量品质的影响[J]. 干旱地区农业研究,2025,43(3):139-148.

[8] 韦 静,郭勤卫,张 婷,等. 不同施氮水平对白辣椒生长、产量和品质的影响[J]. 热带作物学报,2025,46(4):948-957.

[9] 罗雪梅,陈明媛,王宁宁,等. 减氮及有机替代对新疆棉田土壤氮素有效性和利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2024,30(2):289-306.

[10] Chazaux M, Schiphorst C, Lazzari G, et al. Precise estimation of chlorophyll a, b and carotenoid contents in plant extracts: an almost error-proof method[J]. The Plant Journal, 2022, 109(6):1630-1648.

[11] Huang M Y, Wong S L, Weng J H. Rapid light-response curve of chlorophyll fluorescence in terrestrial plants: relationship to CO₂ exchange among five woody and four fern species adapted to different light and water regimes[J]. Plants, 2021, 10(3):445.

[12] Moualeu-Ngangue D P, Chen T W, Stutzel H. A new method to estimate photosynthetic parameters through net assimilation rate-intercellular space CO₂ concentration (A-Ci) curve and chlorophyll fluorescence measurements[J]. New Phytologist, 2017, 213(3):1543-1554.

[13] Kielkopf C L, Bauer W, Urbatsch I L. Bradford assay for determining protein concentration[J]. Cold Spring Harbor Protocols, 2020,2020(4):102269.

[14] Sena F, Monza J, Signorelli S. Determination of free proline in plants[J]. Methods in Molecular Biology, 2024, 2798:183-194.

[15] Mou Z J, Zhu X F, Zhu M Q, et al. Benchmarking GC and HPLC for amino sugar analyses across soils: a comprehensive evaluation[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2026, 214:110066.

[16] Rahman M, Asaeda T, Fukahori K, et al. Hydrogen peroxide measurement can be used to monitor plant oxidative stress rapidly using modified ferrous oxidation xylenol orange and titanium sulfate assay correlation[J]. International Journal of Plant Biology, 2023, 14(3):546-557.

[17] Elstner E F, Heupel A. Inhibition of nitrite formation from hydroxylammonium chloride: a simple assay for superoxide dismutase[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 70(2):616-620.

[18] Hodges D M, Delong J M, Forney C F, et al. Improving the thio-

- barbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J]. *Planta*, 1999, 207: 604-611.
- [19] Dionisio-Sese M L, Tobita S. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress[J]. *Plant Science*, 1998, 135(1): 1-9.
- [20] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(2): 309-314.
- [21] Chance B, Maehly A C. Assay of catalases and peroxidases[J]. *Methods in Enzymology*, 1955, 2: 764-775.
- [22] Aebi H. Catalase *in vitro*[J]. *Methods in Enzymology*, 1984, 105: 121-126.
- [23] Somarathna M, Chen C, Liu M, et al. High resolution measurement of soil organic carbon and total nitrogen with laboratory imaging spectroscopy across the Chinese Loess Plateau[J]. *Geoderma*, 2018, 315: 1-10.
- [24] Steinfurth K, Hirte J, Morel C, et al. Conversion equations between Olsen-P and other methods used to assess plant available soil phosphorus in Europe—a review [J]. *Geoderma*, 2021, 401: 115339.
- [25] Kabala C, Jedrzejewski S. Comparison of cation exchange capacity extraction methods for soil data harmonization and soil classification in Central and East Europe[J]. *Geoderma*, 2024, 450: 117044.
- [26] 巩金壮, 张世杰, 王艺蓉, 等. 氮素形态对人参生理特性的影响[J]. *北方园艺*, 2024(16): 96-101.
- [27] 苗锦山, 刘杰, 李云玲, 等. 不同浓度光合菌对早春茬西瓜幼苗光合功能和抗氧化系统的影响[J]. *北方园艺*, 2014(21): 42-44.
- [28] 齐振宇, 王婷, 桑康琪, 等. 设施番茄不同叶位补光对植株形态、光合及激素合成的影响[J]. *园艺学报*, 2021, 48(8): 1504-1516.
- [29] 马寅正, 乔云发, 唐煜杰, 等. 减氮对冬小麦光合过程、抗氧化酶活性及产量的影响[J]. *生态与农村环境学报*, 2025, 41(4): 525-531.
- [30] 马冲, 陆晖, 李运毛, 等. 模拟大气 CO₂ 浓度升高与氮添加对宁夏枸杞生长及光合特性的影响[J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2024, 48(4): 209-218.
- [31] 庄飞, 范阳阳, 魏瑞峰, 等. 土壤水分和氮素有效性对刺槐幼苗叶片活性氧产生和清除的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(6): 1190-1196.
- [32] 田青兰, 吴艳艳, 王举兵, 等. 不同西番莲品种(系)的高温响应及耐热性评价[J]. *南方农业学报*, 2026, 57(1): 232-241.
- [33] 宋旭超, 夏梓铭, 李敏, 等. 基于质量源于设计理念优化葡萄籽低聚原花青素制备工艺及体外抗氧化活性分析[J]. *南方农业学报*, 2025, 56(8): 2439-2456.
- [34] 李亚波, 张文健, 何丽萍, 等. 不同生物引发条件对番茄肋胁迫下种子活力和幼苗生理特性的影响[J]. *南方农业学报*, 2024, 55(2): 531-539.
- [35] 苏明, 李翻过, 洪自强, 等. 施氮缓解旱地马铃薯花后高温早衰的抗氧化特性研究[J]. *中国农业科学*, 2025, 58(4): 660-675.
- [36] Cerda A, Alvarez J M. Insights into molecular links and transcription networks integrating drought stress and nitrogen signaling[J]. *New Phytologist*, 2023, 241(2): 560-566.
- [37] 李硕, 李培英, 李雯, 等. 干旱胁迫下不同抗性狗牙根脯氨酸和甜菜碱代谢变化[J]. *中国草地学报*, 2024, 46(8): 45-52.
- [38] 蔡妙莹, 张非凡, 李雪琴, 等. 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系[J]. *生态学报*, 2025, 45(9): 4380-4390.
- [39] Chen H, Zhang Q, Cai H, et al. H₂O₂ mediates nitrate-induced iron chlorosis by regulating iron homeostasis in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(4): 767-781.
- [40] Meier M, Liu Y, Lay-Pruitt K S, et al. Auxin-mediated root branching is determined by the form of available nitrogen[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(9): 1136-1145.
- [41] Feng H, Fan X, Miller A J, et al. Plant nitrogen uptake and assimilation: regulation of cellular pH homeostasis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(15): 4380-4392.

(责任编辑:黄克玲)