

肖胜生,董云社,齐玉春,等. 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[J]. 环境科学学报, 30(12): 2535 - 2543

Xiao S S, Dong Y S, Qi Y C, et al. 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 [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 30(12): 2535 - 2543

# 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

肖胜生<sup>1,2</sup>, 董云社<sup>1,\*</sup>, 齐玉春<sup>1</sup>, 彭琴<sup>1,2</sup>, 何亚婷<sup>1,2</sup>, 刘欣超<sup>1,2</sup>

1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049

收稿日期: 2010-03-02

修回日期: 2010-06-06

录用日期: 2010-07-05

**摘要:** 以内蒙古锡林河流域羊草草原典型植被羊草 (*Leymus chinensis*) 为研究对象, 探讨了 4 个不同氮素输入水平 (0.5、10 和 20  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) 下羊草叶片功能特性与光合特征的响应, 并分析了外源氮输入背景下草地生态系统固碳潜力的变化. 结果表明: 中等水平施氮 (10  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) 显著增加了羊草叶面积、叶绿素相对含量、叶氮浓度与净光合速率, 但与中氮相比, 高氮 (20  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) 输入下却有所下降; 施氮不仅对叶片净光合速率有一定程度的促进作用, 而且延长了光合作用高峰期的持续时间; 随着氮素添加梯度的增加, 羊草叶片蒸腾速率降低, 瞬时水分利用效率增高, 气孔导度增大, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度逐渐减小. 从光合固碳的角度来看, 适量的外源氮素输入有利于草地生态系统固定更多的  $\text{CO}_2$ .

**关键词:** 羊草; 氮输入; 叶片功能特性; 净光合速率; 固碳

文章编号: 0253-2468(2010)12-2535-09

中图分类号: X171.1

文献标识码: A

## Effects of mineral fertilizer addition on leaf functional traits and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* from a temperate grassland in Inner Mongolia in China

XIAO Shengsheng<sup>1,2</sup>, DONG Yunshe<sup>1,\*</sup>, QI Yuchun<sup>1</sup>, PENG Qin<sup>1,2</sup>, HE Yating<sup>1,2</sup>, LIU Xinchao<sup>1,2</sup>

1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Received 2 March 2010;

received in revised form 6 June 2010;

accepted 5 July 2010

**Abstract:** This study explored the responses of leaf functional traits and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* to different nitrogen (N) addition rates (0.5, 10 and 20  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) in the Xilin River Basin in Inner Mongolia. In addition, the potential carbon sequestration of grassland plants exposed to increased N supply was estimated. The results showed that N addition (N=10 treatments) significantly increased the leaf area, relative chlorophyll content, leaf N concentration and net photosynthetic rates of *L. chinensis*. The N addition also extended the peak period of photosynthesis. With the increase of N addition rates, the transpiration rate, internal  $\text{CO}_2$  concentration gradually decreased, but instantaneous water-use efficiency and stomatal conductance increased gradually. The results indicated moderate N input would enhance  $\text{CO}_2$  sequestration through photosynthesis in semiarid temperate grassland.

**Keywords:** *Leymus chinensis*; N input; leaf functional traits; net photosynthetic rate; carbon sequestration

### 1 引言 (Introduction)

气候变化(水热格局改变)、 $\text{CO}_2$  浓度升高、土地利用变化与生态恢复以及外源氮素输入是影响陆

地生态系统未来碳汇变化的 4 种主要机制 (Melillo et al., 1993; Amthor, 1995; Schindler and Bayley, 1993; Xia et al., 2009). 相比于其它 3 种影响因素, 营养元素尤其是氮元素对碳循环过程及碳源汇

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (No. 40730105); 国家自然科学基金面上基金 (No. 40973057); 国家科技攻关计划 (No. 2007BAC03A11-02)

Supported by the State Key Program of National Natural Science Foundation of China (No. 40730105), the National Natural Science Foundation of China (No. 40973057) and the Key Technologies R&D Program (No. 2007BAC03A11-02)

作者简介: 肖胜生 (1981—) 男, 博士研究生, E-mail: xss19811213@163.com; \* 通讯作者 (责任作者), E-mail: dongys@igsrr.ac.cn

Biography: XIAO Shengsheng (1981—), male, Ph.D. candidate, E-mail: xss19811213@163.com; \* Corresponding author, E-mail: dongys@igsrr.ac.cn

变化的影响效应在以往的研究中涉及较少,自然氮沉降以及人为施氮的影响是目前四大碳汇机制中研究相对薄弱,同时也是不确定性最大的环节之一(Magnani *et al.*, 2007; Bonan, 2008)。

作为世界上分布最为广泛的植被类型,草地生态系统具有相当大的碳蓄积能力,这些潜在的碳汇将在全球碳循环中起着非常重要的作用(Bronson *et al.*, 2004),但同时由于其脆弱的生态环境,其碳汇潜力对环境因子变化的响应相对于其它生态系统更为敏感(Nouvellon, 2000)。越来越多的证据表明,大气氮沉降及人为施氮等外源氮素的输入将可能在很大程度上改变草地生态系统可利用氮素的状况,从而进一步影响其碳循环过程以及碳源汇功能(Bauer *et al.*, 2004)。相比于森林生态系统(Högberg *et al.*, 2006; De Vries W *et al.*, 2007; Magnani *et al.*, 2007),草地生态系统碳源汇功能将如何对可能的的外源氮输入变化做出响应,我们的认识依然十分有限。

光合作用是生态系统固碳的关键环节。迄今为止,关于植物叶片光合特性或其它生理特征对氮素输入的响应已有大量的研究报道,如光合作用与叶氮浓度之间存在着显著的正相关关系(Field and Mooney, 1986; Sugiharto *et al.*, 1990; Shangguan *et al.*, 2000),氮沉降/施氮可以通过增加叶面积指数、羧化能力、叶片或植株的光截获能力以及光能利用效率来促进植物的光合能力等(Vose and Allen, 1988; Weerakoon *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2005; Maier *et al.*, 2008)。但是已有研究多是基于生理生态学的角度来探讨营养状况发生改变后,植物物种的响应与适应性(Chen *et al.*, 2005),基于碳循环过程或减源增汇目的的相关研究很少,不利于评估氮素输入对固碳潜力的影响。同时,已有的研究很少有对整个生长季或连续几个生长季的持续观测,较低的观测频率同样不利于准确评价氮素对光合作用的影响效应,如施氮后具体什么时候氮素对光合特性的促进作用开始体现以及这种促进效应的持续时间等问题还不是很清楚。

内蒙古锡林河流域温带草原不仅在中国温带草原地区具有较强的典型性,而且在整个欧亚大陆温带草原区也具有广泛的代表性(Bai *et al.*, 2004),是开展温带草地生态系统对全球变化响应研究的理想试验平台(He *et al.*, 2008; Niu *et al.*, 2009; Xia *et al.*, 2009)。羊草(*Leymus chinensis*)作

为该区域典型草原——羊草草原的建群种,在锡林河流域分布最为广泛。因此,本文以羊草为主要研究对象,探讨和分析了羊草叶片功能特性(叶面积(LA)、叶绿素相对含量(SPAD)、叶氮浓度(LN))和光合特征(净光合速率(A)、蒸腾速率(E)、瞬时水分利用效率( $WUE_i$ )、气孔导度( $g_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ ))对不同水平氮素添加的响应,以期对定量评价氮素输入对羊草叶片功能特性和光合特征以及由此所带来的对草地生态系统固碳潜力的影响提供科学依据。

## 2 材料与方法(Materials and methods)

### 2.1 研究区概况

实验地设置在内蒙古锡林河流域中游典型羊草草原内(43°33'3"N, 116°40'31"E, 海拔 1260 m),距中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(IMGERS)约 20 km。根据内蒙古草原生态系统定位研究站连续多年的气象资料,实验地所在地区属温带半干旱大陆性草原气候,年平均气温 -0.4℃,最低气温(-21.41℃)出现在 1 月,最高气温(18.53℃)出现在 7 月。年平均降水量 346 mm,降水主要集中于 7~8 月,占全年降水量的 60% 以上。土壤为暗栗钙土,土层深度为 100~150 cm,土壤有机层厚达 20~30 cm,表层土壤(0~20 cm)有机碳和全氮含量分别为 1.6% 和 0.2%。该样地于 2007 年围封,围封之前一直作为打草场,除自然大气氮沉降之外,在本实验实施之前没有受到任何人为施氮影响。

### 2.2 实验设计

羊草施氮控制小区中心区域面积为 35 m × 27 m。试验前把中心区域划分为 12 个小区,两两小区之间设有宽 1 m 的隔离缓冲带,每个小区面积均为 11 m × 6 m。12 个小区按照完全随机区组设计设置 4 个施肥水平,每个水平 3 个重复。参考国际上同类研究以及国内温带草地已有的施肥试验,在本试验中施氮水平分别为:对照(0 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)、低氮(5 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)、中氮(10 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)和高氮(20 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)并分别记为 N-0、N-5、N-10、N-20。选择的氮肥类型为硝酸铵钙,氮肥施用,首先将硝酸铵钙充分溶解在水中,配置成相应的浓度后利用喷壶在草地人工来回喷洒。对照小区不施肥,但喷施等量的水,以减少外加水分对草地植物生长的影响。2008 年 7 月 2 日与 8 月 1 日进行施肥处理,每次施肥量为全年的 1/2,于 2008 年生长季开始观测

羊草叶片功能特性与光合特征等参数。具体观测频率为: 施氮前 1 天观测 1 次, 7 月 2 日施氮, 施氮后间隔 1 天观测 1 次, 连续两次, 接下来每 5d 左右观测 1 次。8 月 1 日第二次施氮后观测频率与 7 月初第一次施氮后的观测频率一致, 至 9 月中旬生长季末期观测结束。

### 2.3 叶片功能特性与光合特征的观测

选择天气晴朗的观测日, 在各氮处理小区与对照小区, 随机选取羊草各 5~6 株(保证每种氮处理水平下有 15~18 株羊草样本), 分别对每株羊草最上端新成熟的充分展开叶(第二或第三片叶)进行观测, 每个叶片 3 次重复。其中, 利用 CIRAS-2 便携式光合测定系统(美国 PP SYSTEMS 公司)测定羊草叶片的净光合速率, 并同步测定蒸腾速率、气孔导度及胞间  $\text{CO}_2$  浓度等参数, 瞬时水分利用效率利用净光合速率与同时期的蒸腾速率的比值计算得到。为了保证羊草叶片光合作用的诱导期结束、光合作用达到稳态, 同时避开“光合午休”现象, 所有测定尽量在上午 9:00~12:00 间完成。测定时以周围大气  $\text{CO}_2$  浓度为参考值, 饱和光强通过仪器内置二极管白光光源设置为  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。同时, 由于本实验属对比测定, 测定时 4 种氮素处理水平之间尽量相互交替进行, 以缩小测定期间环境条件变化的影响。

叶片气体交换特征观测结束后, 将叶片剪下, 利用 SHY-150 型扫描式活体面积测量仪(哈尔滨光学仪器厂)进行其叶面积的测定, 每片叶测 5 次, 取平均值。叶面积测定后, 用 SPAD-502 便携式叶绿素仪(日本柯尼卡美能达公司)测定叶片的相对叶绿素含量。之后, 将这些样本叶片首先在  $105^\circ\text{C}$  下杀青 20 min, 接着在  $80^\circ\text{C}$  下烘干至恒重, 经粉碎、过筛后(80 目)制成粉样, 相同水平氮素处理小区的叶片样品等量混合, 利用半微量凯氏定氮法测定样品的全氮含量。

### 2.4 统计分析

在 Microsoft Excel 中进行数据处理和作图, 利用 SPSS13.0 统计包中的 One-way ANOVA 模块分析不同氮素处理对羊草叶片功能特性和光合特征的影响。在进行二元相关分析之前, 经检验两个随机变量(净光合速率与叶绿素相对含量、净光合速率与叶氮浓度、净光合速率与气孔导度)均服从二元正态分布, 因此选择 Pearson 相关分析来分析它们之间的相关性。

## 3 结果(Results)

### 3.1 施氮对羊草叶片功能特性的影响

3.1.1 叶面积 从生长季开始观测至 7 月底, 不同处理下羊草叶面积均逐渐增加。7 月 25 日之后, 叶面积变化不大, 直至生长季末, 对照、低氮、中氮与高氮下叶面积分别稳定在  $8.14 \text{ cm}^2$ 、 $11.19 \text{ cm}^2$ 、 $14.40 \text{ cm}^2$  和  $11.54 \text{ cm}^2$ (图 1)。从 7 月初至 7 月 20 日, 各处理之间羊草叶面积没有显著性差异。7 月 20 日后, 不同施氮处理下羊草叶面积发生明显分离, 中氮处理下叶面积维持在较高水平上。7 月 25 日之后, 直至生长季观测结束, 中氮处理下叶面积均显著高于其它几种处理下的水平, 而对照小区羊草叶面积显著低于其它 3 种处理( $p < 0.05$ )。

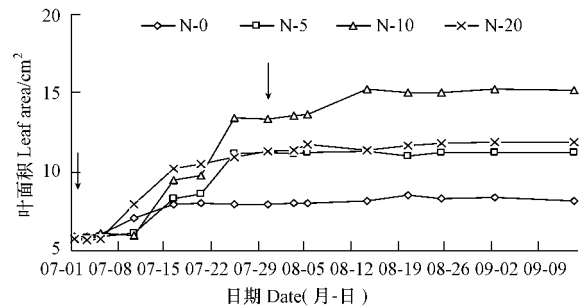


图 1 不同施氮水平下羊草叶面积季节动态(箭头表示施氮,下同)  
Fig. 1 Seasonal dynamics of leaf area of *L. chinensis* under different N addition rates in the 2008 growing season (Arrow indicates the nitrogen application)

从整个观测期的平均值来看, 不同处理下羊草叶面积大小顺序为(平均值  $\pm$  标准误,  $n = 15 \text{ cm}^2$ ):

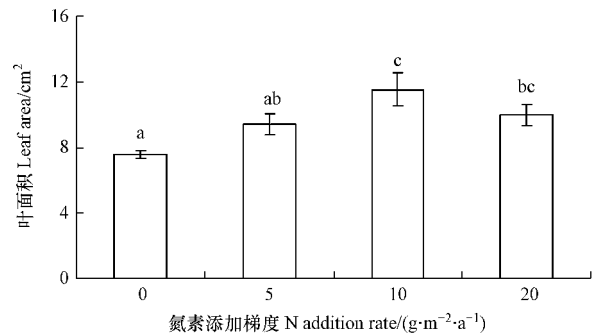


图 2 羊草叶面积对氮素添加的响应(注: 数值为平均值  $\pm$  标准误, 误差线上不同字母表示不同氮素处理间有显著差异( $p < 0.05$ ),下同)

Fig. 2 Responses of leaf area of *L. chinensis* to different N addition rates (Note: Vertical bars indicate standard errors of the mean ( $n = 15$ ). Different letters represent significant differences in leaf area of *L. chinensis* between different N addition rates ( $p < 0.05$ ))

中氮(11.51 ± 1.00) > 高氮(9.97 ± 0.63) > 低氮(9.41 ± 0.62) > 对照(7.59 ± 0.25), 说明施氮在一定程度上可以促进羊草叶面积增大, 但叶面积的增加效应并不是与施氮水平的升高呈现完全的一致性, 中等水平施氮对叶面积的促进作用最为明显, 统计分析表明中氮与对照、中氮与低氮、高氮与对照之间存在显著差异( $p < 0.05$ , 图2)。

3.1.2 叶绿素相对含量 2008 年生长季, 在 8 月第 2 次施氮之前, 不同施氮处理下叶绿素相对含量缓慢增加, 但 4 种处理之间没有明显差异。8 月初第 2 次施氮后, 氮素对叶绿素的促进作用才开始显现, 直至生长季观测结束, 3 种施氮处理下叶绿素含量明显高于对照(图3)。

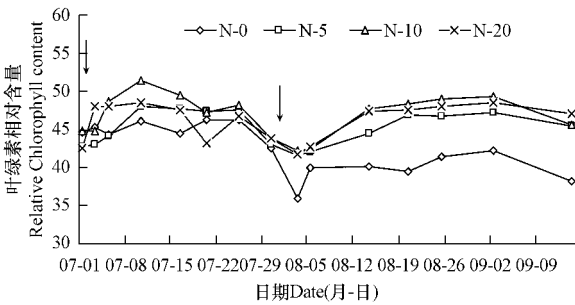


图3 不同施氮水平下羊草叶绿素相对含量的季节动态

Fig. 3 Season dynamics of relative Chlorophyll content of *L. chinensis* under different N addition rates

从整个观测期来看, 施氮对叶绿素相对含量(平均值 ± 标准误,  $n = 15$ , SPAD) 有一定程度的促进作用, 低氮(45.25 ± 0.60)、中氮(46.90 ± 0.71)、高氮(46.15 ± 0.65) 分别比对照(42.53 ± 0.83) 增

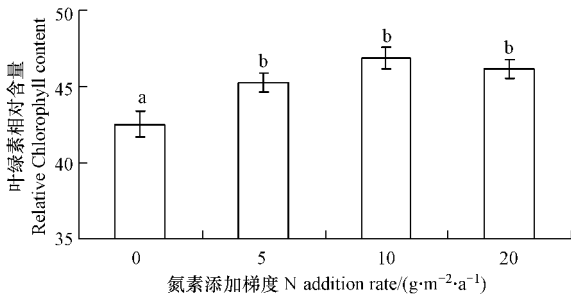


图4 羊草叶绿素相对含量对氮素添加的响应(注: 数值为平均值 ± 标准误, 误差线上不同字母表示不同氮素处理间有显著差异( $p < 0.05$ ))

Fig. 4 Responses of relative chlorophyll content of *L. chinensis* to different N addition rates (Note: Vertical bars indicate standard errors of the mean ( $n = 15$ ). Different letters represent significant differences in relative chlorophyll content of *L. chinensis* between different N addition rates ( $p < 0.05$ ))

加了 6.39%、10.27% 和 8.51%, 中等水平施氮对叶绿素相对含量的促进作用最强。方差分析也表明施氮显著增加了叶绿素含量( $p < 0.05$ ), 但是 3 种施氮处理之间的差异都没有达到 0.05 的显著性水平(图4)。

3.1.3 叶氮浓度 7 月初第 1 次施氮后, 与对照小区相比, 施氮小区叶氮浓度迅速增加, 在 7 月中旬达到第 1 个峰值, 之后随着氮素的影响效应逐渐减弱, 叶氮浓度有所降低, 但在第 2 次施氮后又逐渐增加, 并在 8 月中下旬达到第 2 个峰值, 同时, 这两次峰值的大小接近。在生长季末端, 叶氮浓度又逐渐降低(图5)。

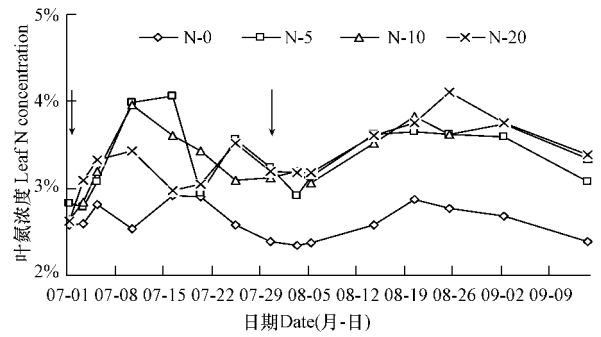


图5 不同施氮水平下羊草叶氮浓度的季节动态

Fig. 5 Seasonal dynamics of leaf N concentration of *L. chinensis* under different N addition rates

从整个观测期来看, 各氮素处理下叶氮浓度大小顺序表现为(平均值 ± 标准误,  $n = 15$ ): 中氮(3.342% ± 0.10%) > 高氮(3.340% ± 0.09%) > 低氮(3.335% ± 0.11%) > 对照(2.616% ± 0.05%), 低氮、中氮与高氮下叶氮浓度分别比对照

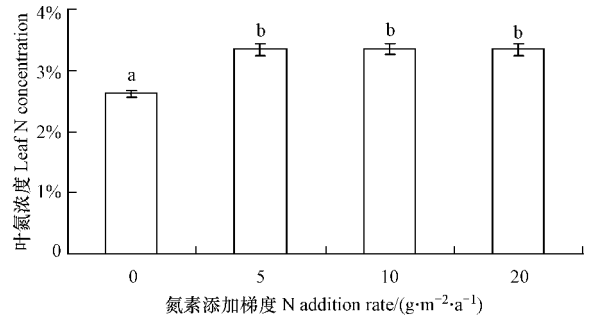


图6 羊草叶氮浓度对氮素添加的响应(注: 数值为平均值 ± 标准误, 误差线上不同字母表示不同氮素处理间有显著差异( $p < 0.05$ ))

Fig. 6 Responses of leaf N concentration of *L. chinensis* to different N addition rates (Note: Vertical bars indicate standard errors of the mean ( $n = 15$ ). Different letters represent significant differences in leaf N concentration of *L. chinensis* between different N addition rates ( $p < 0.05$ ))

增加了 27.50%、27.76% 和 27.67%。Pearson 相关分析表明,随着施氮水平的增加,叶氮浓度有所增加,但二者相关性并不显著( $r=0.47$ ,  $p=0.314$ ,  $n=4$ )。方差分析结果也表明施氮显著增加了羊草叶片含氮量( $p<0.05$ ),但 3 种施氮水平之间不存在显著性差异(图 6)。

### 3.2 施氮对羊草叶片光合特征的影响

#### 3.2.1 净光合速率

2008 年生长季,羊草叶片净光合速率表现出双峰曲线的季节变化模式,7 月初第 1 次施氮后,净光合速率缓慢上升,于 7 月中旬达到 1 个峰值,在 7 月后期净光合速率有所下降,8 月初第 2 次施氮后,净光合速率又开始缓慢上升,并于 8 月中旬达到最大值(图 7)。

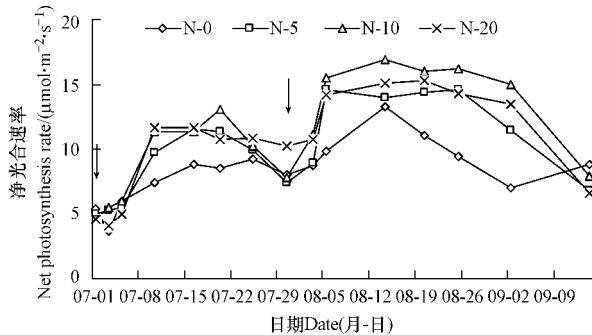


图 7 不同施氮水平下羊草叶片净光合速率的季节动态

Fig. 7 Seasonal dynamics of net photosynthesis rate of *L. chinensis* under different N addition rates

从 2008 年生长季 15 次观测的平均值来看,低氮、中氮和高氮处理下羊草叶片净光合速率分别达到  $9.98 \pm 0.89$ 、 $11.21 \pm 1.08$ 、 $10.53 \pm 0.99$  (平均值  $\pm$  标准误,  $n=15$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 比对照 ( $8.32 \pm 0.60$ ) 分别高出 19.97%、34.75% 和 26.51%。但方差分析表明,只是中等水平施氮显著提高了羊草叶片净光合速率( $p<0.05$ ),而其它两两之间叶片净光合速率均没有显著差异(图 8)。

随着施氮的进程,4 种施氮水平之间羊草叶片净光合速率的差异在各个观测日有所差别。在施肥之前,不同处理之间净光合速率没有显著性差异。第 1 次施氮后,短期内(施氮后一至两天)不同施氮水平之间的光合速率也不存在显著性差异。从 7 月 5 日开始(施氮 3d 后),高氮与对照之间开始出现显著性差异。之后,与对照相比,施氮(尤其是中氮和高氮处理)显著提高了羊草叶片净光合速率,同时这种促进作用可以持续一周左右的时间。从 7 月 20 日开始直至 8 月份第二次施氮前,不同处理之间的差异又没有达到显著性水平。8 月 1 日第二次施氮

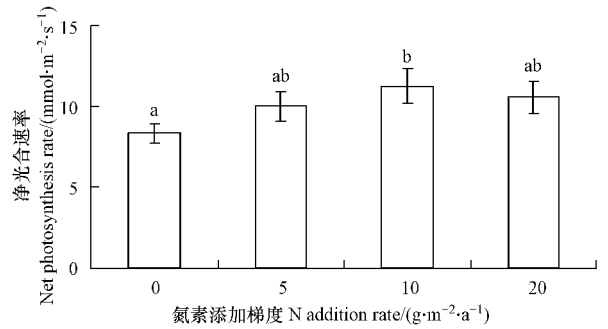


图 8 羊草净光合速率对氮素添加的响应(注:数值为平均值  $\pm$  标准误,误差线上不同字母表示不同氮素处理间有显著差异( $p<0.05$ ))

Fig. 8 Responses of net photosynthesis rate of *L. chinensis* to different N addition rates (Note: Vertical bars indicate standard errors of the mean ( $n=15$ ). Different letters represent significant differences in net photosynthesis rate of *L. chinensis* between different N addition rates ( $p<0.05$ ))

2d 后,施氮对净光合速率的促进作用又开始达到显著性水平,并且这种显著性促进作用可以持续到 9 月初。到了羊草生长季末,不同施氮处理之间光合速率的差异性又不显著。同时,与第一次施氮相比,8 月份第二次施氮对光合作用的促进作用更明显。另外,相对于对照,施氮处理下羊草叶片净光合速率不仅可以提前来到高峰期,而且在高峰处停留时间较长(在 8 月第二次施氮表现更为明显),即施氮可以更好地促进光合生产与碳固定。

#### 3.2.2 蒸腾速率、瞬时水分利用效率、气孔导度与胞间 $\text{CO}_2$ 浓度

2008 年生长季,随着氮素添加梯度的增加,羊草叶片蒸腾速率(图 9a)和胞间  $\text{CO}_2$  浓度(图 9d)逐渐降低,而瞬时水分利用效率(图 9b)和气孔导度(图 9c)逐渐增加。方差分析表明,不同氮素处理下蒸腾速率和气孔导度的差异均未达到显著性水平,而高氮与对照、高氮与低氮之间瞬时水分利用效率和胞间  $\text{CO}_2$  浓度的差异均达到显著性水平( $p<0.05$ )。

#### 3.2.3 羊草叶片净光合速率与叶绿素相对含量、叶氮浓度、气孔导度之间的关系

为了探讨叶片功能特性及气体交换特征对叶片净光合速率的定量影响,本文分析了羊草叶片净光合速率与叶绿素相对含量、叶氮浓度以及气孔导度之间的相关性。结果表明,净光合速率与叶绿素相对含量(图 10a)、叶氮浓度(图 10b)以及与气孔导度(图 10c)之间均存在显著正相关关系。

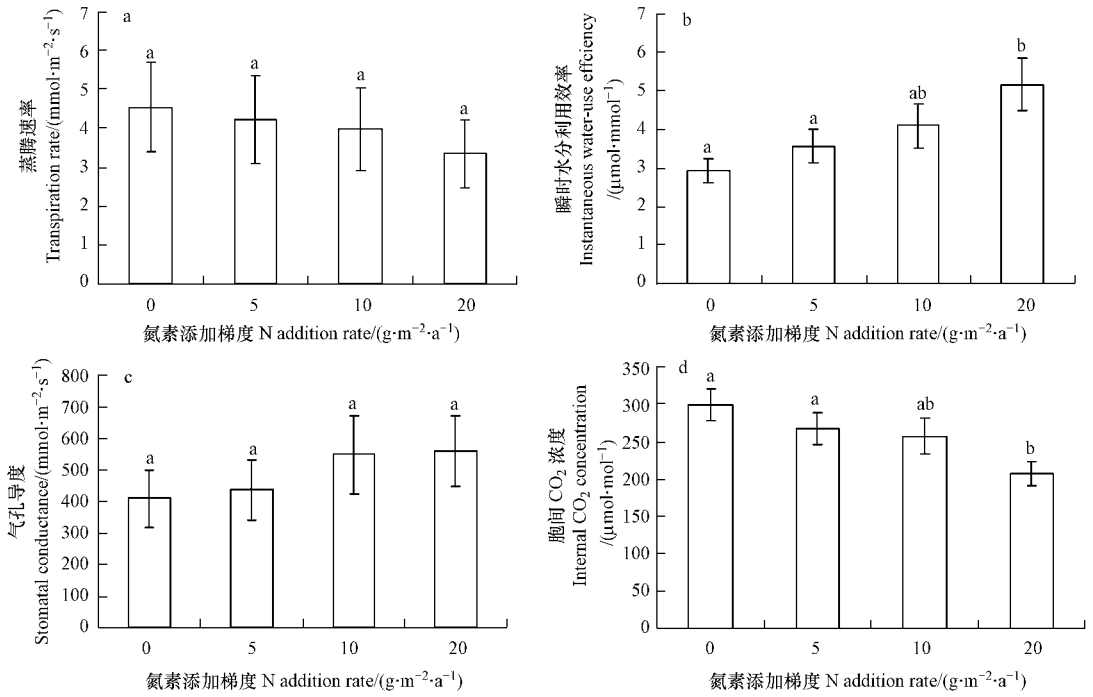


图9 羊草叶片蒸腾速率 (a)、瞬时水分利用效率 (b)、气孔导度 (c) 以及胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (d) 对氮素添加的响应 (注: 数值为平均值 ± 标准误, 误差线上不同字母表示不同氮素处理间有显著差异 (p < 0.05))

Fig. 9 Responses of transpiration rate (a), instantaneous water-use efficiency (b), stomatal conductance (c), internal CO<sub>2</sub> concentration (d) of *L. chinensis* to different N addition rates (Note: Vertical bars indicate standard errors of the mean (n = 15). Different letters represent significant differences between different N addition rates (p < 0.05))

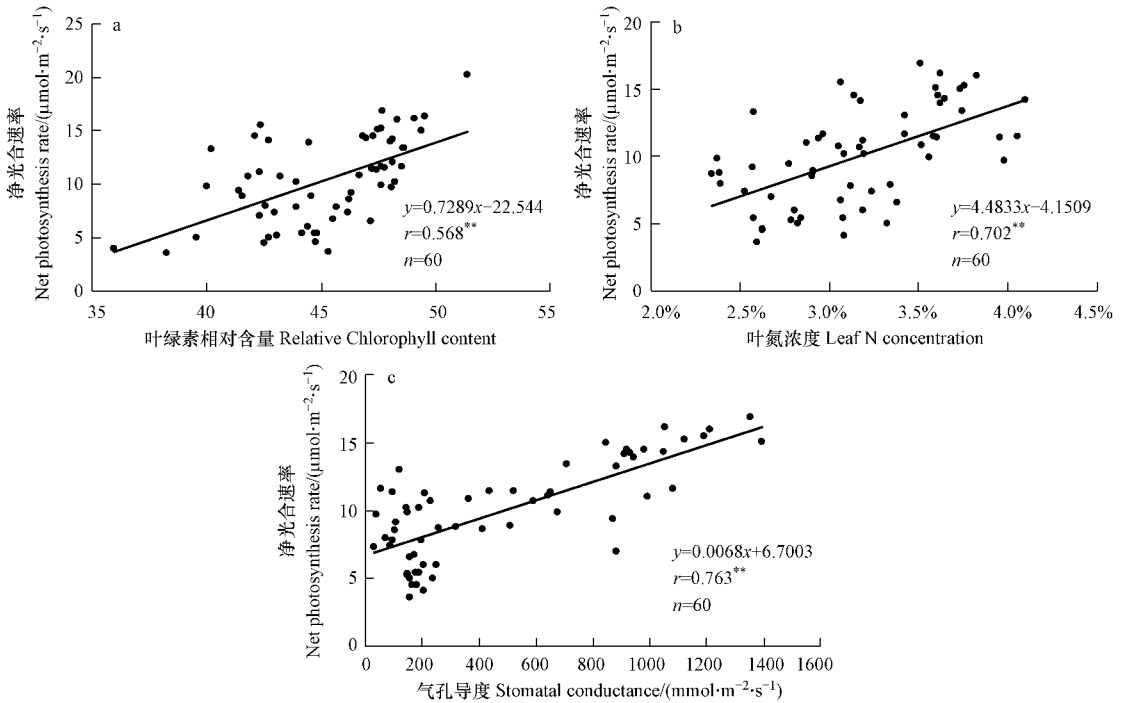


图10 羊草叶片净光合速率与叶绿素相对含量 (a)、叶氮浓度 (b) 以及与气孔导度 (c) 之间的关系 (注: r 为相关系数, \*\* 表示在 0.01 水平上显著相关.)

Fig. 10 Relationships between net photosynthesis rate and relative chlorophyll content (a), leaf N concentration (b) and stomatal conductance (c) of *L. chinensis* (Note: r indicates the correlation coefficient. \*\* represent significant correlation at 0.01 level.)

## 4 讨论 (Discussion)

### 4.1 施氮对羊草叶片功能特性的影响

通过植物功能特性来研究物种、群落和生态系统功能对人类活动干扰和全球变化的响应与适应机制,是当前生态学研究的热点之一 (Cingolani *et al.*, 2005). 当植物可获取的营养状况改变后,植物可以通过改变叶片结构、叶绿素含量和叶氮浓度获取充足的光资源 (Boardman, 1977),从而有利于光合固碳. 研究表明,施氮对羊草叶面积、叶绿素相对含量和叶氮浓度都有一定程度的促进作用,但随着氮素梯度的增加,叶面积、叶氮浓度以及叶绿素相对含量并不呈线性增加,而是中等水平施氮对三者的促进作用最为明显,相关结论与万宏伟等 (2008) 对草地植物大针茅 (*Stipa grandis*) 和冰草 (*Agropyron cristatum*)、刘德燕等 (2007, 2008) 对湿地植物小叶章 (*Calamagrostis angustifolia*) 得到的研究结果基本一致. 分析原因,认为高浓度氮素处理下叶绿素含量和叶氮浓度有所降低是由于叶片营养元素平衡被打破所致 (刘德燕等, 2007).

### 4.2 施氮对羊草光合能力的影响

加强氮素输入对植物叶片光合特征影响的研究可以深入了解氮素与光合生产、光合利用效率以及水分利用效率等之间的关系,为叶片层次上的碳、氮、水耦合研究提供基础数据. 在本研究中,氮素添加对羊草叶片净光合速率有一定程度的促进作用,中等水平施氮下光合能力有显著增加,而高氮下羊草光合能力却有所下降,该结果与国内外众多研究结果一致. 如国内任书杰等 (2003) 在小麦、李德军等 (2004) 在荷木 (*Schima superba*)、锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 和黄果厚壳桂 (*Cryp tocaria concinna*)、鲁显楷等 (2007) 在光叶山黄皮和厚壳桂以及马博英等 (2007) 在香根草 (*Vetiveria zizantoides*) 上得到基本类似的结论; 国外 Evans 等 (1983) 在小麦、Brown 等 (1996) 在西加云杉 (*Picea sitchensis*)、北美乔柏 (*Thuja plicata*) 和异叶铁杉 (*Tsuga heterophylla*)、Nakaji 等 (2001) 在日本柳杉 (*Cryptomeria japonica*) 和日本赤松 (*Pinus densiflora*) 上的研究也表明,植物叶片光合能力与可利用氮素浓度并不是呈线性增加关系,而是适量的氮素添加在一定时间内有利于光合同化和植物生长,但是在过量或高浓度氮素处理下,由于植物的自遮蔽效应 (self-shading) (Brown *et al.*, 1996)、植物体内 N/P

和 Mn/Mg 营养失衡 (Nakaji *et al.*, 2001) 等原因造成植物光合能力有所降低和抑制.

本研究表明,羊草叶氮浓度与相对叶绿素含量对氮素添加的响应与净光合速率基本一致,都是在中等施氮条件下表现为最大,这也可以部分解释羊草光合能力对施氮的响应,同时相关分析也表明羊草叶片净光合速率与叶绿素相对含量 (图 10a) 和叶氮浓度之间均存在显著线性关系 (图 10b). 同时,本研究得到,随着氮素添加梯度的增加,羊草叶片气孔导度逐渐增大,胞间 CO<sub>2</sub> 浓度逐渐减小,净光合速率逐渐增大. 光合速率反映的是 CO<sub>2</sub> 向叶肉细胞 Rubisco (核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶) 扩散的速度、Rubisco 的活性与再生率 (Farquhar *et al.*, 1980). 随着可利用氮素的增多,气孔增大增加了 CO<sub>2</sub> 向叶肉细胞的扩散和供应,这在一定程度上可以解释羊草光合速率的增加,相关分析也表明羊草叶片净光合速率与气孔导度之间存在显著正相关关系 (图 10c).

因此,本文认为,叶氮浓度、叶绿素含量的改变以及进一步引起的 CO<sub>2</sub> 和光截获能力 (Boardman, 1977) 和 Rubisco 浓度与活性的变化 (Nakaji *et al.*, 2001) 很有可能是羊草叶片光合能力对氮素添加响应的原因.

### 4.3 外源氮输入对草地植物固碳潜力的影响

当外源氮输入水平较低时,大部分实验都表明植物的净初级生产力 (NPP) 得到提高,但随着氮输入的增多,有的生态系统已经呈现出“氮饱和”状态 (Rocheffort *et al.*, 1990; 刘德燕等, 2008). 通常情况下,外源氮素进入土壤后其中大部分便被快速固定,如果剩余的可利用氮素仍能促进植物 NPP,碳“汇”可能提高 (Eriksson *et al.*, 1993); 如果超过了植物 NPP 的吸收能力,那么由于“氮饱和”导致的营养元素的不平衡等因素可能使碳“汇”降低 (Hall and Matson, 1999; Magill *et al.*, 2000). 因此,通过试验寻找生态系统的氮饱和点、摸索有利于碳减排增汇的施氮水平,才能有效促进碳的同化积累. 同时,短期研究有很大程度的局限性,应该加强连续几个生长季的长期观测研究.

由于植物的生长季节大致与其光合期重叠,所以,生长季节的长度在一定程度上决定着植被固定 CO<sub>2</sub> 的能力和初级生产力 (Keeling *et al.*, 1996). 因此,尽可能地促进植物光合能力以及延长光合作用的高峰期来获得更多的碳同化量是我们的目标之

一. 本研究认为,施氮对羊草光合作用的季节变化有一定影响. 施氮不仅可以促进羊草光合能力的提高,而且还使得净光合速率提前来到高峰期,并延迟高峰期结束时间,即施氮延长了羊草光合作用高峰期,从而可以更好地促进光合生产.

本文只是从微观尺度探讨了不同施氮水平对温带草地生态系统碳同化固定过程的影响,从光合固定  $\text{CO}_2$  与植物干物质积累的角度出发,适量的氮素输入可能会促进草地植物对  $\text{CO}_2$  的吸收,增加光合固碳量,就会相应增加地上凋落物以及根系残体对土壤的碳归还量,进而增加土壤有机碳库储量;但是氮素添加同时也会增强植物的呼吸作用,如 Lai 等 (2002) 认为,氮输入对植物呼吸作用的促进在一定程度上会抵消光合作用增加带来的碳固定,从而会削弱氮输入对生态系统净碳交换 (NEE) 的促进作用. 本实验证明了外源氮输入对草地植物光合的促进作用,有关施氮对净初级生产力、土壤呼吸和有机质分解方面的影响将是我们下一步研究的重点. 只有将光合作用、净初级生产力、土壤呼吸以及土壤有机碳库等几个方面结合起来,才能准确评价氮素输入对草地生态系统碳收支的影响.

## 5 结论 (Conclusions)

1) 施氮对羊草叶面积、叶绿素相对含量和叶氮浓度均存在一定程度的促进作用,中等施氮水平对三者的促进作用最大.

2) 氮素输入在一定程度上可以促进羊草叶片的净光合速率,中等水平施氮下羊草光合能力有显著增加,而高氮下羊草光合能力却有所下降. 施氮使得羊草净光合速率提前来到高峰期并且高峰期持续时间较长,从而增加了植物的光合固碳量.

3) 随着氮素添加梯度的增加,羊草叶片蒸腾速率降低,瞬时水分利用效率增大,气孔导度增大,胞间  $\text{CO}_2$  浓度逐渐减小.

责任作者简介:董云社 (1961—),男,研究员,博士生导师,主要从事全球变化与环境生物地球化学循环研究,E-mail: dongys@ igsnr. ac. cn 电话:010-64856500.

## 参考文献 (References):

Allen C B, Will R E, Jacobson M A. 2005. Production efficiency and radiation use efficiency of four tree species receiving irrigation and fertilization [J]. *Forest Science*, 51(6): 556—569  
Amthor J S. 1995. Terrestrial higher plant response to increasing

atmospheric  $\text{CO}_2$  in relation to the global carbon cycle [J]. *Global Change Biology*, 1(4): 243—274  
Bai Y F, Han X G, Wu J G, et al. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland [J]. *Nature*, 431(7005): 181—184  
Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, et al. 2004. 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*, 196(1): 173—186  
Boardman N K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 28: 355—377  
Bonan G B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests [J]. *Science*, 320(5882): 1444—1449  
Bronson K F, Zobeck T M, Chua T T, et al. 2004. Carbon and nitrogen pools of southern high plains cropland and grassland soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 68(5): 1695—1704  
Chen S P, Bai Y F, Zhang L X, et al. 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 53: 65—75  
Cingolani A M, Posse G, Collantes M B. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands [J]. *Journal of Applied Ecology*, 42(1): 50—59  
De Vries W, Salm C, Reinds G J, et al. 2007. Element fluxes through European forest ecosystems and their relationships with stand and site characteristics [J]. *Environmental Pollution*, 148(2): 501—513  
Eriksson H, Johansson U. 1993. Yields of Norway spruce (*Picea attica* (L.) Karst) in 2 consecutive rotations in southwestern Sweden [J]. *Plant and Soil*, 154(2): 239—247  
Evans R J. 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Physiology*, 72(2): 297—302  
Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. 1980. A biochemical model of photosynthetic ( $\text{CO}_2$ ) assimilation in leaves of C3 species [J]. *Planta*, 149: 78—90  
Field C, Mooney H A. 1980. The photosynthesis-nitrogen relation in wild plants // Givnish T J. *On the economy of plant form and function* [M]. Cambridge: Cambridge University Press. 2—55  
Hall S J, Matson P A. 1999. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests [J]. *Nature*, 400: 152—155  
He N P, Yu Q, Wu L, et al. 2008. Carbon and nitrogen store and storage potential as affected by land-use in a *Leymus chinensis* grassland of northern China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(12): 2952—2959  
Högberg P, Fan H, Quist M, et al. 2006. Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest [J]. *Global Change Biology*, 12: 489—499  
Houghton R A. 1996. Terrestrial sources and sinks of carbon inferred from terrestrial data [J]. *Tellus B*, 48: 420—432  
Keeling C D, Chin J F S, Whorf T P. 1996. Increased activity of

- northern vegetation inferred from atmospheric CO<sub>2</sub> measurements [J]. *Nature*, 382: 146—149
- Lai C T, Katul G, Butnor J, *et al.* 2002. Modelling the limits on the response of net carbon exchange to fertilization in a south-eastern pine forest [J]. *Plant, Cell and Environment*, 25(9): 1095—1119
- 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 2004. 模拟氮沉降对三种亚热带树苗生长和光合作用的影响[J]. *生态学报*, 24(5): 876—882
- Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al.* 2004. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schima superba*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 24(5): 876—882 (in Chinese)
- 李世清, 田霄鸿, 李生秀. 2000. 养分对旱地小麦水分胁迫的生理补偿效应[J]. *西北植物学报*, 20(1): 22—28
- Li S Q, Tian X H, Li S X. 2000. Physiological compensation effects of nutrient on winter wheat in dryland [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 20(1): 22—28 (in Chinese)
- 刘德燕, 宋长春, 黄靖宇. 2008. 沼泽湿地植物光合特性及固“碳”潜力对外源氮输入响应[J]. *环境科学学报*, 28(2): 305—312
- Liu D Y, Song C C, Huang J Y. 2008. Effects of exogenous nitrogen supply on photosynthetic characteristics and carbon sequestration potential of *Calamagrostis angustifolia* in freshwater marshes [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 28(2): 305—312 (in Chinese)
- 刘德燕, 宋长春, 孙丽. 2007. 外源氮输入对湿地植物生长及光合特征的影响[J]. *中国环境科学*, 27(4): 513—517
- Liu D Y, Song C C, Sun L. 2007. Influence of exogenous N import on grow and photosynthesis character of wetland plants [J]. *China Environmental Science*, 27(4): 513—517 (in Chinese)
- 鲁显楷, 莫江明, 李德军, 等. 2007. 鼎湖山主要林下层植物光合生理特性对模拟氮沉降的响应[J]. *北京林业大学学报*, 29(6): 1—9
- Lu X K, Mo J M, Li D J, *et al.* 2007. Effects of simulated N deposition on the photosynthetic and physiologic characteristics of dominant understorey plants in Dinghushan Mountain of subtropical China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 29(6): 1—9 (in Chinese)
- 马博英, 徐礼根. 2007. 供氮水平对香根草光合特性和抗氧化酶活性的影响[J]. *园艺学报*, 34(2): 469—472
- Ma B Y, Xu L G. 2007. Effects of different nitrogen supply on photosynthesis, antioxidant enzymes in *Vetiver* leaves [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 34(2): 469—472
- Magill A H, Aber J D, Bernston G M. 2000. Long-term nitrogen addition and nitrogen saturation in two temperate forests [J]. *Ecosystems*, 3: 238—253 (in Chinese)
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, *et al.* 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests [J]. *Nature*, 447(7146): 848—850
- Maier C A, Palmroth S, Ward E. 2008. Short-term effects of fertilization on photosynthesis and leaf morphology of field-grown loblolly pine following long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Tree Physiology*, 28: 597—606
- Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al.* 1993. Global climate change and terrestrial net primary production [J]. *Nature*, 363: 234—240
- Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, *et al.* 2001. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings [J]. *Trees-Structure and Function*, 15(8): 453—461
- Niu S L, Yang H J, Zhang Z, *et al.* 2009. Non-Additive effects of water and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a temperate steppe [J]. *Ecosystems*, 12(6): 915—926
- Nouvellon Y, Rambal S, Lo Seen D, *et al.* 2000. Modeling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100: 137—153
- 任书杰, 张雷明, 张岁岐, 等. 2003. 氮素营养对小麦根冠协调生长的调控[J]. *西北植物学报*, 23(3): 395—400
- Ren S J, Zhang L M, Zhang S Q, *et al.* 2003. The effect of nitrogen nutrition on coordinate growth of root and shoot of winter wheat [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 23(3): 395—400 (in Chinese)
- Schindler D W, Bayley S E. 1993. The biosphere as an increasing sink for atmospheric carbon: Estimates from increased nitrogen deposition [J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 7: 717—733
- Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. 2000. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat [J]. *Environmental and Experiment Botany*, 44: 141—149
- Sugiharto B, Miyata K, Nakamoto H, *et al.* 1990. Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf [J]. *Plant Physiology*, 92: 963—969
- Vose J M, Allen H L. 1988. Leaf-area, stem wood growth, and nutrition relationships in loblolly-pine [J]. *Forest Science*, 34(3): 547—563
- 万宏伟, 杨阳, 白世勤, 等. 2008. 羊草草原群落6种植物叶片功能特性对氮素添加的响应[J]. *植物生态学报*, 32(3): 611—621
- Wan H W, Yang Y, Bai S Q, *et al.* 2008. Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia [J]. *Journal of Plant Ecology*, 32(3): 611—621 (in Chinese)
- 王会肖, 刘昌明. 2000. 作物水分利用效率内涵及研究进展[J]. *水科学进展*, 11(1): 99—104
- Wang H X, Liu C M. 2000. Advances in crop water use efficiency research [J]. *Advances in Water Science*, 11(1): 99—104 (in Chinese)
- Weerakoon W M W, Ingram K T, Moss D. 2000. Atmospheric carbon dioxide and fertilizer nitrogen effects on radiation interception by rice [J]. *Plant and Soil*, 220: 99—106
- Xia J Y, Niu S L, Wan S Q, *et al.* 2009. Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe [J]. *Global Change Biology*, 15(6): 1544—1556