

CO₂ 浓度升高对三江平原湿地小叶章碳氮含量的影响

赵光影^{1,2}, 刘景双¹, 张雪萍², 王洋¹

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所 湿地生态与环境重点实验室, 吉林 长春 130012;

2. 黑龙江省普通高等学校地理资源与环境遥感重点实验室 哈尔滨师范大学, 黑龙江 哈尔滨 150025)

摘要: 利用开顶箱气室(open-top chamber), 设置正常大气 CO₂ 浓度和高 CO₂ 浓度(700 μmol/mol) 2 个水平和不施氮(NN, 0 g/m²)、常氮(MN, 5 g/m²)和高氮(HN, 15 g/m²) 3 个氮素水平, 研究 CO₂ 浓度升高对三江平原草甸小叶章碳氮积累的影响。结果表明, CO₂ 浓度升高条件下小叶章植株总固碳量增加, 不同氮水平下小叶章总固碳量分别增加 19.3%(NN), 24.4%(MN)和 24.6%(HN), 且根固定碳量占植株总体碳库比例均有不同程度的提高。CO₂ 浓度升高降低了小叶章各器官氮含量, 其中叶、茎氮含量以抽穗期降幅最大(14.4%和 19.5%), 根氮含量以腊熟期降幅最大(17.4%)。小叶章各器官 N 含量的降低是由于 CO₂ 浓度升高条件下植株生长加快引起的稀释效应所致。

关键词: CO₂ 浓度; 湿地; 小叶章; 碳氮积累

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2013)01-0087-05

中图分类号: X144

Effects of Elevated CO₂ on Carbon and Nitrogen Contents of *Calamagrostis Angustifolia* in Wetland of Sanjiang Plain

ZHAO Guang-ying^{1,2}, LIU Jing-shuang¹, ZHANG Xue-ping², WANG Yang¹

(1. Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agro-ecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun, Jilin 130012, China; 2. Key Laboratory of Geographic Resources and

Environmental Remote Sensing of Heilongjiang Province, Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang 150025, China)

Abstract: An experiment with treatments differing in nitrogen supply(0, 5 and 15 g/m²) and CO₂ level(360 and 700 μmol/mol) with OTC(open top chamber) equipment was carried out to investigate the effects of elevated CO₂ concentration on the carbon and nitrogen accumulation of *Calamagrostis angustifolia* in freshwater marsh of the Sanjiang Plain. Results showed that elevated CO₂ concentration increased carbon fixation of plant by 19.3%, 24.4% and 24.6% under the NN, MN and HN treatments, respectively. Elevated CO₂ concentration also had a great impact on the carbon allocation in different parts of *Calamagrostis angustifolia*, as the carbon distribution in root increased to different degrees under all the nitrogen treatments. Elevated CO₂ concentration reduced the nitrogen content of *Calamagrostis angustifolia* apparatus. The largest decrease in leaf and stem both appeared in heading period(14.4% and 19.5%), while the decrease in root appeared in dough period (17.4%). The decrease of nitrogen content in apparatus was due to diluting effect by plant speeding growth under elevated CO₂ concentration.

Keywords: elevated CO₂; wetland; *Calamagrostis angustifolia*; carbon and nitrogen accumulation

全球范围内大气 CO₂ 浓度升高已引起人们的广泛关注。IPCC 预测在未来 30~50 a 内, 全球大气 CO₂ 浓度将达到 700 μmol/mol^[1]。CO₂ 是光合作用的底物, 其浓度升高能增进光合过程中 CO₂ 的固定、

运转以及碳水化合物的合成^[2]。CO₂ 浓度升高可提高植物的光合速率, 促进了植物生物量的累积^[3-4], 对植物的物质生产与营养元素含量产生明显的影响, 通常会引起植物体 C、N 含量的变化^[5]。Ferrario 等^[6]

收稿日期: 2011-12-25

修回日期: 2012-03-22

资助项目: 中国科学院湿地生态与环境重点实验室开放基金“三江平原湿地枯落物混合分解特征研究”(WELF-2009-B-002); 黑龙江省教育厅科学技术研究项目“CO₂ 浓度升高对三江平原湿地典型植物的影响研究”(12511165); 中国科学院知识创新工程重要方向项目“典型湿地物质循环过程及其环境效应研究”(KZCX2-YW-309); 黑龙江省自然科学基金资助项目“集成空间数据挖掘技术的点轴开发空间结构与生态环境演变关系研究(C201022)”; 哈尔滨师范大学科技发展国家预研项目“寒区森林沼泽湿地 DOC 动态研究”(12XQG-02)

作者简介: 赵光影(1981—), 女(汉族), 黑龙江省大庆市人, 博士研究生, 主要从事湿地生态与生物地球化学研究。E-mail: dlzgy2009@126.com。

研究表明 CO_2 浓度升高会引起植物体内蔗糖的大量增加,而淀粉含量却没有明显增加。植物体 C 含量变化的同时, N 含量也会发生变化。 CO_2 浓度升高加强了碳代谢而相对地降低了氮代谢,增加了碳水化合物含量而降低了氮素的含量^[7]。氮素对植物生长起到了重要的作用,直接参与植物体内的各项生理活动。

随着全球变化导致的 CO_2 浓度的升高,氮素可能会成为植物生长的一个限制性因素。植物生长对 CO_2 浓度升高的响应会因氮素不足而受到限制。三江平原湿地是中国面积最大的淡水沼泽湿地,其在维持区域生态平衡、稳定区域气候变化中发挥着重要的作用。选取三江平原典型植物小叶章为对象,研究 CO_2 浓度升高对小叶章各器官碳氮积累的影响,为评估未来环境变化条件下湿地生态系统碳氮通量提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 供试材料

在中国科学院三江平原沼泽湿地生态试验站($47^{\circ}35'N, 133^{\circ}31'E$)进行 CO_2 浓度升高模拟试验。大气 CO_2 浓度采用开顶箱 OTC(open-top-chamber)控制。开顶箱框架高 1.8 m,顶部 45 倾角,顶边长 0.5 m,底部半径 1.5 m。气室框架为八边形空腹铝合金结构。控制室内 CO_2 钢瓶与开顶箱地面中心气管连接,呈辐射状向四周通气。试验期间用红外 CO_2 分析仪(GXH-3010F)测定开顶箱内 CO_2 浓度,通过调节 CO_2 钢瓶出气口的流量,使开顶箱内保持 CO_2 浓度升高环境。每天 6:00—18:00 向箱内通 CO_2 ,箱内 CO_2 浓度每 4 h 监测,适时调节箱内 CO_2 浓度。对照开顶箱中不通 CO_2 ,只维持大气 CO_2 浓度,环境条件和自然状态一致。根据试验期间不同的 CO_2 浓度开顶箱内温湿度数据统计, CO_2 浓度升高开顶箱温度较正常 CO_2 浓度开顶箱平均温度高 0.28°C ($p > 0.05$),平均湿度高 1.68% ($p > 0.05$)。2 个不同 CO_2 浓度开顶箱内的其他环境条件和管理条件基本一致。因此,试验期间小叶章生长的变化主要是由于大气 CO_2 浓度不同而引起的。

在野外试验场采集草甸土(主要生长植被为草甸化小叶章)置于阴凉处自然风干,剔除草根、石块等杂物,充分混匀后称取 10 kg 土壤放入培养桶中($\Phi 30\text{ cm} \times 35\text{ cm}$)。待试验场内小叶章植株萌发且高度在 10 cm 左右时,选取群落组成、结构、密度相对一致的小叶章群落,在尽量不破坏植物根系的情况下

挖取幼苗,均匀地植入培养桶中,每个培养桶植入 21 棵(按照野外实际生长的小叶章的密度植入株数)。使小叶章在正常大气环境中适应 20 d 左右时间,然后将培养桶放入开顶箱中。开顶箱内培养桶呈同心圆状随机排列,不同圈层培养桶每周更换 1 次位置。最外圈培养桶距离开顶箱内边距 10 cm 左右,以减少开顶箱边缘效应对植物生长的影响。

本试验 CO_2 浓度为主处理因子,设置 2 个 CO_2 浓度水平,升高浓度 $700\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ (EC)和正常大气浓度 $360\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ (AC);施 N 量为副处理因子,分别为不施氮(NN, $0\ \text{g}/\text{m}^2$)、常氮(MN, $5\ \text{g}/\text{m}^2$)和高氮(HN, $15\ \text{g}/\text{m}^2$),共 6 个处理组合。其中 $5\ \text{N g}/\text{m}^2$ 是参照当地农田的施肥水平, $15\ \text{N g}/\text{m}^2$ 是模拟将来在氮不断增加的情况下该地区施用 N 的可能水平。每个处理重复 3 次,每个开顶箱内放置 36 桶盆栽,分别于小叶章拔节期、抽穗期、腊熟期和成熟期采样。于 6—9 月每月中旬进行施 N 处理,以 NH_4NO_3 (纯度 99.5%)水溶液的形式均匀施入,NN, MN 和 HN 累积输入量分别为 0, 5 和 $15\ \text{g}/\text{m}^2$ 。试验期间定期浇水,保持培养桶内相同水位。

1.2 测试方法

地表生物量以桶为单位用剪刀沿土壤表面剪下植物的地上部分;地下生物量采用挖掘法,每个处理 3 次重复,取出后用水将根冲洗干净。植物样品 TC 的测定采用 $\text{K}_2\text{CrO}_7\text{—H}_2\text{SO}_4$ 氧化法,植物样品 TN 的测定采用半微量凯氏法。

1.3 数据处理

应用 SPSS 1.5 和 Microsoft Excel 软件对试验数据进行处理,处理间差异用 LSD 检验,作图使用 Origin 7.5 软件。

2 结果与分析

2.1 CO_2 浓度升高对小叶章固碳量和碳分配比例的影响

CO_2 浓度升高使不同氮处理小叶章总固碳量增加(图 1)。NN 条件下,小叶章总固碳量比对照浓度增加 19.3% ($p < 0.05$),而 MN 和 HN 条件下, CO_2 浓度升高使固碳总量比对照浓度分别增加 24.4% 和 24.6% ($p < 0.05$)。不同 CO_2 浓度条件下,施 N 对小叶章固碳量均产生明显影响。正常 CO_2 浓度下, MN 和 HN 处理分别比 NN 处理增加 37.2% 和 83.2% ($p < 0.05$),而 CO_2 浓度升高条件下, MN 和 HN 处理分别比 NN 处理增加 43.0% 和 91.7% ,差异均达到显著水平 ($p < 0.05$)。

CO₂ 浓度升高对小叶章不同部位碳分配产生影响(图 2),根固定碳量占植株总体碳库比例均有不同程度的增加。N 素不足(NN 和 MN)条件下,CO₂ 浓度升高使根固碳量分别增加 2.8%和 3.0%,N 素充足(HN)时使根固碳量增加 4.9%。CO₂ 浓度升高使茎、叶碳占总碳量比例降低。茎碳比例随着施 N 量增加其降低幅度减小,不同 N 处理平均降低 7.1%,5.3%和 5.1%;叶碳比例随施 N 量增加其降低幅度增大,不同 N 处理平均降低 1.0%,5.1%和 10.7%。

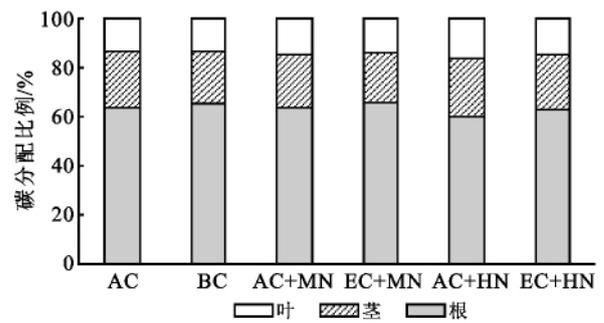


图 2 CO₂ 浓度升高对小叶章碳分配比例的影响

各生长期 CO₂ 浓度升高对小叶章茎、叶、根碳含量的影响如表 1 所示。小叶章生长各个时期,CO₂ 浓度增加,地上部分茎 C 含量趋于降低。施 N(5,15 g/m²)处理的含碳量平均降低 1.7%和 1.0%,NN 处理降低 1.4%。CO₂ 浓度增加对叶碳含量的影响因氮素水平而异。NN 处理叶碳含量降低,平均降低 3.3%;MN 和 HN 条件下,CO₂ 浓度升高使叶碳含量升高,分别增加 1.5%和 0.3%。CO₂ 浓度升高,总体上根碳含量趋于升高,不同氮素水平下根碳含量分别增加 2.8%,1.5%和 1.2%。

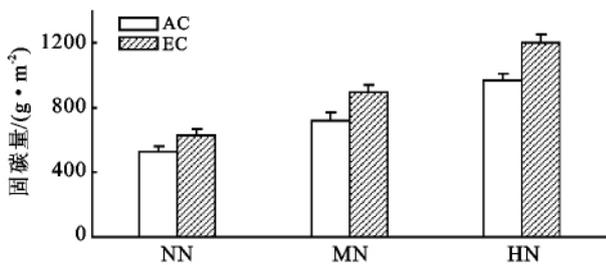


图 1 CO₂ 浓度升高对小叶章固碳量的影响

注:AC 为正常大气 CO₂ 浓度;EC 为升高 CO₂ 浓度;NN 为不施氮处理;MN 为施常氮处理;HN 为施高氮处理。下同。

表 1 不同氮素水平下 CO₂ 浓度升高对小叶章茎、叶、根碳含量的影响

%

氮素水平	拔节期		抽穗期		腊熟期		成熟期		
	AC	EC	AC	EC	AC	EC	AC	EC	
茎	NN	44.88±1.60	43.97±1.54	46.59±1.62	45.91±5.21	50.20±0.86	49.92±2.58	46.75±1.17	46.09±3.58
	MN	42.81±1.48	41.72±1.90	45.68±1.77	45.67±2.79	49.25±1.36	47.67±1.22	47.09±2.72	46.69±2.35
	HN	42.95±2.36	42.73±0.15	46.98±4.27	46.73±0.49	48.74±2.30	48.47±1.12	44.9±0.89	43.88±0.54
叶	NN	49.37±1.25	47.284±1.03	47.74±1.12	46.18±3.30	46.28±5.29	45.38±0.84	47.94±2.86	46.24±2.67
	MN	48.60±5.20	48.60±1.56	45.65±1.75	46.81±2.32	45.60±4.32	46.29±4.37	46.68±4.36	47.64±0.85
	HN	44.87±0.50	45.38±2.04	42.71±2.38	43.09±2.17	44.74±2.38	44.96±2.46	44.38±3.86	43.85±1.78
根	NN	43.99±2.38	43.63±3.25	42.23±1.84	43.85±2.27	46.56±1.73	47.88±2.99	44.16±1.60	46.45±2.15
	MN	45.21±1.85	45.30±3.25	41.99±2.69	43.57±1.96	46.32±4.91	46.75±2.41	44.58±0.52	45.02±1.43
	HN	45.46±3.30	45.16±1.33	42.04±3.80	42.89±2.03	44.06±2.38	46.01±2.04	45.17±2.44	44.87±1.30

2.2 CO₂ 浓度升高对小叶章固氮量和氮分配比例的影响

CO₂ 浓度升高条件下小叶章固 N 量增加(图 3)。NN 条件下,小叶章固氮量比对照浓度增加 4.2% ($p>0.05$),而 MN 和 HN 条件下,CO₂ 浓度升高使固氮量比对照浓度分别增加 16.0%和 14.7% ($p<0.05$)。CO₂ 浓度升高对小叶章各器官固氮量分配比例的影响不明显(图 4)。氮素不足(NN 和 MN)条件下,根中氮总量略微升高,而茎中固氮量所占比例下降,而氮素充足(HN)条件下,CO₂ 浓度升高使叶中氮分配比例降低,根固氮量的分配比例显著提高。

2 个 CO₂ 浓度水平下茎和叶 N 含量变化具有较强的一致性,均呈下降的趋势(图 5)。拔节期小叶章

茎、叶中的 TN 含量最高,之后随时间的推移,地上各器官渐趋衰老而引起 N 含量逐渐下降并于成熟期达到最低值。整个生长期,CO₂ 浓度升高使小叶章叶片 N 含量降低,而且在生长初期降低较为明显。拔节期,小叶章接受高浓度 CO₂ 熏蒸初期,CO₂ 浓度升高使叶片氮含量降低 12.6% ($p<0.05$)。抽穗期,CO₂ 浓度升高使叶片 N 含量继续降低,比对照降低 14.4% ($p<0.05$)。进入腊熟期后,CO₂ 浓度升高对小叶章生长的促进作用减弱,生物量增加减缓,CO₂ 浓度升高使叶片 N 含量减少 9.4% ($p<0.05$)。至成熟期,降低幅度为 5.2% ($p>0.05$)。从以上分析可以看出,CO₂ 浓度升高对叶片 N 含量的影响主要体现

在处理初期,即拔节期和抽穗期小叶章叶片 N 含量对 CO₂ 浓度升高的响应较强烈,而在生长后期则相对减弱。小叶章茎 N 含量季节变化与叶 N 含量变化大致相同。整个生长期也都表现为 CO₂ 浓度升高处理低于正常大气 CO₂ 处理。

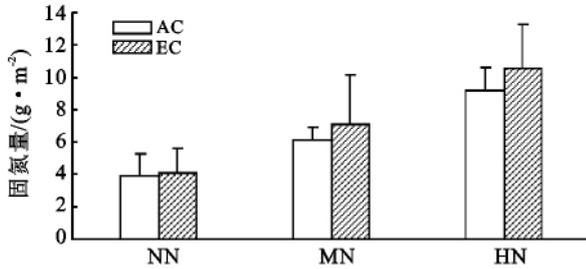


图 3 CO₂ 浓度升高对小叶章固氮量的影响

同样,在生长初期 CO₂ 浓度升高使茎部 N 含量降低较为明显,分别为 13.9%和 19.5% ($p < 0.05$),而在腊熟期降低 6.2% ($p > 0.05$)。植物可利用氮水

平也影响着植物对 CO₂ 浓度升高的响应。植物可利用氮素充足时,CO₂ 浓度升高虽然降低了植物叶和茎的 N 含量,但是降低幅度小于供氮不足时对 CO₂ 浓度升高的响应。如在 HN 条件下,拔节期 CO₂ 浓度升高使叶片 N 含量降低 8.9%,茎 N 含量降低 3.9%,低于 NN 条件下叶片 N 含量的降低幅度(12.6%和 13.9%)。

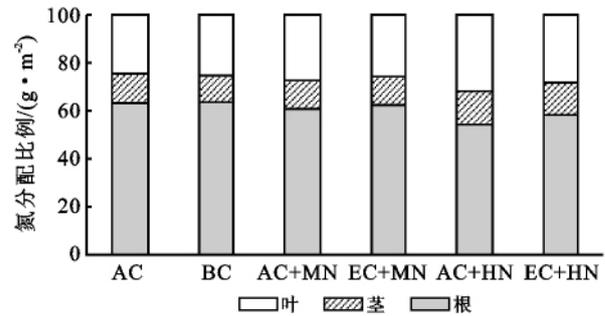


图 4 CO₂ 浓度升高对小叶章氮分配比例的影响

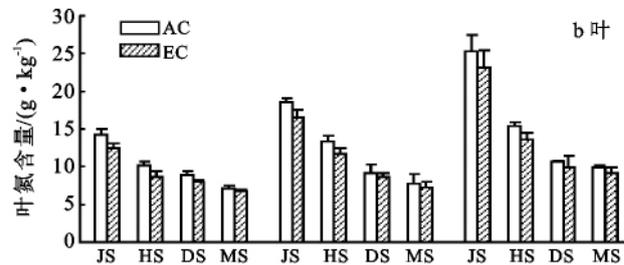
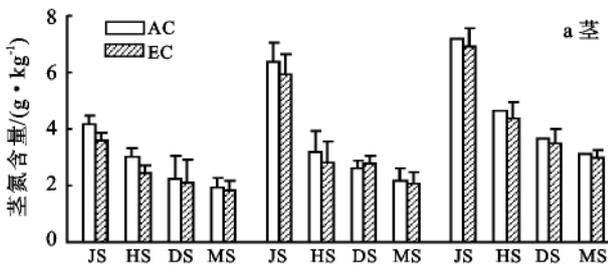


图 5 CO₂ 浓度升高条件下小叶章茎和叶 N 含量季节变化

注:JS 为拔节期;HS 为抽穗期;DS 为腊熟期;MS 为成熟期。

3 讨论

从物质生产角度看,占植物体干重的 90% 以上的产物是通过光合作用碳同化形成的。植物生物量的变化可反映有机碳的变化趋势,生物量分配也决定了植物体内有机碳的分配状况。大气 CO₂ 浓度的升高能增进光合过程中 CO₂ 的固定、运转以及碳水化合物的合成^[2]。前期研究结果表明,CO₂ 浓度升高改变了小叶章生物量的分配方式,更多的光合产物分配到地下,小叶章的根冠比增加^[8]。对小叶章各器官的碳含量和固碳量的研究结果表明,CO₂ 浓度升高条件下,小叶章各器官的碳含量虽然没有发生明显的变化,但固碳总量增加,说明 CO₂ 浓度升高条件下生物量的显著增加引起了固碳总量的增加。郭建平^[9]对贝加尔针茅 C、N 积累的研究也表明,植物中养分的积累不仅取决于相对含量的多少,更取决于生物量的变化,因为生物量对环境条件的变化更加敏感。CO₂ 浓度升高条件下小叶章根部碳分配比例提高。根生物

量和分泌物的增加能引起土壤中活性有机碳的变化,土壤活性有机碳包括众多游离度较高的有机质,如植物残茬、根类物质、真菌菌丝、微生物量及其渗出物如多糖等,这些物质易被微生物分解利用,将有利于有机碳向地下的输入,且随着根系残体数量增加,会促进土壤中的碳积累。Pendall 等^[10]研究表明,CO₂ 浓度升高使草地生态系统 C₃、C₄ 植物的根际沉积物增加了 1 倍。CO₂ 浓度升高通过增加干物质和根部碳分配比例进而向土壤中增加有机碳输入^[11]。

CO₂ 浓度升高降低植物组织的 N 含量,而含 N 量的降低不利于植物的光合作用和水分利用^[10],这也是植物产生“光和下调”的原因之一^[12]。CO₂ 浓度升高条件下植物组织 N 浓度降低的机理目前并没有一致的结论,有的研究认为这是稀释效应所致^[13],即 CO₂ 浓度升高加快植株生长速度,植株体内淀粉大量积累,而养分含量降低。还有的研究认为 CO₂ 浓度升高导致植物养分利用效率提高,C₃ 植物碳固定效率提高,因此少量二磷酸核酮糖羧化酶和叶片蛋白质氮

用来生产更多的干物质,其结果是 CO₂ 浓度升高,植物 N 利用效率提高^[14]。本文研究结果显示,CO₂ 浓度升高条件下,小叶章茎和叶器官的氮含量均下降,植株总体固氮量增加,最大降低幅度出现的时期与地上生物量、地下生物量的快速增长相对应,即植物快速生长的同时没有同比例的增加 N 的吸收量,因而各器官 N 含量表现为降低。小叶章各器官 N 含量的降低是 CO₂ 浓度升高、植株生长加快、植株增大及体内淀粉积累、稀释效应引起养分浓度降低所致。此外,研究过程中还发现 CO₂ 浓度升高对小叶章茎、叶 N 含量的影响在氮素不足条件下更为显著,而当氮源充足的时候对其影响减小,这也从另一方面反映出氮素可以缓解植物对高 CO₂ 浓度产生的适应现象。

[参 考 文 献]

- [1] IPCC Climate Change 2001: The scientific basis [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 225-237.
- [2] Larios B, Aguera E, de la Haba P, et al. A short-term exposure of cucumber plants to rising atmospheric CO₂ increased leaf carbohydrate content and enhances nitrate reductase expression and activity[J]. *Planta*, 2001, 212(2): 305-312.
- [3] Cao B, Dang Q L, Yu X G, et al. Effects of [CO₂] and nitrogen on morphological and biomass traits white birch (*Betula pautrufera*) seedlings[J]. *Forest Ecology Management*, 2008, 254(3): 217-224.
- [4] Ma Hongliang, Zhu Jianguo, Xie Zubin, et al. Responses of rices and winter wheat to free-air CO₂ enrichment (China FACE) at rice/wheat rotation system[J]. *Plant and Soil*, 2007, 294(1): 137-146.
- [5] 黄建晔,董桂春,杨洪建,等. 开放式空气 CO₂ 增高对水稻物质生产与分配的影响[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(2): 253-257.
- [6] Ferrano M S, Thibaud M C, Betsche T, et al. Modulation of carbon and nitrogen metabolism, and of nitrate reductase, in untransformed *Nicotiana plumbagunifolia* during CO₂ enrichment of plants grown in pots and hydroponic culture [J]. *Planta*, 1997(4), 202:510-521.
- [7] Zerihun A, Bassiriad H. Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO₂: Potential causes and consequences [J]. *Global Change Biology*, 2001, 7(2): 211-222.
- [8] 赵光影,刘景双,王洋,等. 大气 CO₂ 浓度增加和氮肥施用对三江平原典型湿地植物生物量及根冠比的影响[J]. *生态与农村环境学报*, 2009, 25(1): 38-41.
- [9] 郭建平,高素华. 高 CO₂ 浓度和土壤干旱对贝加尔针茅 C、N 积累和分配的影响[J]. *水土保持学报*, 2005, 19(2): 118-121.
- [10] Pendall E, Mosier A R, Morgan J A. Rhizodeposition stimulated by elevated CO₂ in semiarid grassland [J]. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 447-458.
- [11] Zak D R, Pregitzer K S, King J S, et al. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: A review and hypothesis[J]. *New Phytology*, 2000, 147(1): 201-222.
- [12] Gebauer R L E, Ehleringer J R. Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in cold desert community [J]. *Ecology*, 2000, 81(5): 1415-1424.
- [13] Brooker F L. Influence of carbon dioxide enrichment, zone and nitrogen fertilization on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf and composition[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(3): 573-583.
- [14] Gifford R G, Barrett D L, Lutze J L. The effects of elevated CO₂ on the C : N and C : P mass ratios of plant tissues [J]. *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 1-4.
- [14] 杨弘,李忠,裴铁璠,等. 长白山北坡阔叶红松林和暗针叶林的土壤水分物理性质[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 267-271.
- [15] 薛立,梁丽丽,任向荣,等. 华南典型人工林的土壤物理性质及其水源涵养功能[J]. *土壤通报*, 2008, 39(5): 986-989.
- [16] 周本智,张守攻,傅懋毅. 植物根系研究新技术 Minirhizotron 的起源、发展和应用[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(2): 253-260.
- [17] 杨吉华,张永涛,李红云,等. 不同林分枯落物的持水性能及对表层土壤理化性状的影响[J]. *水土保持学报*, 2003, 17(2): 141-144.
- [18] Hu Xiao-tang, Chen Hu, Wang Jing, et al. Effects of soil water content on cotton root growth and distribution under mulched drip irrigation [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2009, 8(6): 709-716.

(上接第 86 页)