

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2016.01.010

# CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草光响应曲线的影响

肖 列<sup>1,4</sup>, 刘国彬<sup>1,2</sup>, 张娇阳<sup>3</sup>, 杨 婷<sup>3</sup>, 薛 麓<sup>1,2\*</sup>

- (1. 西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;  
2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100;  
4. 西安理工大学西北旱区生态水利工程国家重点实验室培育基地, 陕西 西安 710048)

**摘要:**为揭示白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.)对全球气候变化的光合生理特征响应规律,采用盆栽控制试验,研究了白羊草在不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分条件和施氮水平下叶片的叶绿素含量和光响应曲线特征。结果表明:随 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮量增加,白羊草叶片 SPAD 值,最大净光合速率( $P_{max}$ ),表观量子效率(AQE)和光饱和点(LSP)均呈增加趋势;干旱胁迫降低了 SPAD 值, $P_{max}$ 和 LSP。多因素方差分析表明,CO<sub>2</sub> 浓度,水分处理和施氮水平对 SPAD 值, $P_{max}$ 和 LSP 有极显著影响,施氮水平对 AQE 有极显著影响。CO<sub>2</sub> 浓度和水分处理对  $P_{max}$ , AQE 和 LSP 有显著的交互作用;CO<sub>2</sub> 浓度和施氮水平对  $P_{max}$ , AQE 和光补偿点(LCP)有极显著的交互作用;水分处理和施氮水平对  $P_{max}$ , AQE 和 LSP 有极显著的交互作用。RDA 分析表明氮素是影响白羊草光合特征的最重要因素。全球 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮沉降增加对于干旱胁迫引起的白羊草光合速率下降有显著的缓解作用。

**关键词:**白羊草; CO<sub>2</sub> 浓度升高; 干旱胁迫; 氮沉降; 光响应曲线

**中图分类号:** Q945.11; S543.9

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1007-0435(2016)01-0069-07

## Effects of Elevated CO<sub>2</sub>, Drought Stress and Nitrogen Deposition on Photosynthesis Light Response Curves of *Bothriochloa ischaemum*

XIAO Lie<sup>1,4</sup>, LIU Guo-bin<sup>1,2</sup>, ZHANG Jiao-yang<sup>3</sup>, YANG Ting<sup>3</sup>, XUE Sha<sup>1,2\*</sup>

- (1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 3. College of Resource and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province, 712100, China; 4. State Key Laboratory Base of Eco-hydraulic Engineering in Arid Area, Xian University of Technology, Xi'an, Shaanxi Province 710048, China)

**Abstract:** In order to study the photo-physiological characteristics of old world bluestem (*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.) from loess hilly-gully region under the background of global climate change, the chlorophyll content (SPAD) and photosynthesis light response curves were determined under potted conditions with different atmospheric CO<sub>2</sub> conditions, soil moisture conditions and nitrogen deposition treatments. The results showed that elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition increased the SPAD value, maximum photosynthetic rate ( $P_{max}$ ), apparent quantum efficiency (AQE), light saturation point (LSP); drought stress decreased the SPAD value,  $P_{max}$  and LSP. Multi-factor analysis of variance indicated that CO<sub>2</sub> concentration, soil water conditions and nitrogen deposition level all had highly significant influence on SPAD value,  $P_{max}$  and LSP; and nitrogen deposition level had significant influence on AQE. CO<sub>2</sub> concentration and soil water conditions had significant interaction effects on  $P_{max}$ , AQE and LSP; CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen deposition level had significant interaction effects on  $P_{max}$ , AQE and light compensation point (LCP); soil water conditions and nitrogen deposition levels had significant interaction effects on  $P_{max}$ , AQE and LSP. RDA analysis indicated that nitrogen was the most important factor that affected the

收稿日期: 2014-11-13; 修回日期: 2015-03-31

基金项目: 中科院西部青年学者项目(XAB2015A05); 国家自然科学基金(41371510, 41371508, 41471438); 西北农林科技大学重大项目培育专项(ZD2013021)资助

作者简介: 肖列(1987-), 男, 河北保定人, 博士, 讲师, 主要从事土壤微生物方面研究, E-mail: xiaosha525@163.com; \* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: xuesha100@163.com

photosynthesis characteristics of *B. ischaemum*. Elevated CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen deposition had compensation effect on the photosynthetic reduction of *B. ischaemum* induced by drought stress under the background of global climate change.

**Key words:** *Bothriochloa ischaemum*; Elevated CO<sub>2</sub> concentration; Drought stress; Nitrogen deposition; Photosynthetic response curves

随着全世界人口的持续增长和经济的快速发展,大量消耗化石燃料排放 CO<sub>2</sub>,大气 CO<sub>2</sub> 浓度以前所未有的速度增加<sup>[1]</sup>,到 2014 年全球大气 CO<sub>2</sub> 浓度已经增加至 395.95 μmol · mol<sup>-1</sup><sup>[2]</sup>。据 IPCC 预测,到 21 世纪末全球大气 CO<sub>2</sub> 浓度将达到 700 μmol · mol<sup>-1</sup><sup>[3]</sup>。此外,由于 CO<sub>2</sub> 浓度增加所产生的温室效应导致全球变暖,对全球的生态环境和气候变化产生了深远影响<sup>[4]</sup>。温度的升高和降雨类型的改变,导致干旱成为世界范围内普遍存在的问题<sup>[2]</sup>。于此同时,化肥使用的大量增加造成氮沉降量的迅速增加,目前,中国已经成为继欧洲、美国之后世界第三大氮沉降集中区<sup>[5-6]</sup>。在全球气候变化的背景下,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降增加相互伴生、相互耦合,共同对陆地生态环境产生显著影响<sup>[7]</sup>。

光合作用是植物生长发育的生理基础,在全球碳循环中扮演重要角色<sup>[8]</sup>。植物光合作用的光响应曲线描述的是光量子通量密度和植物净光合速率之间的关系。通过光响应曲线我们可以获得植物的最大净光合速率、表观量子效率、暗呼吸速率、光饱和点和光补偿点等生理参数,这些参数是研究植物光合作用等生理生态过程对全球气候变化响应的依据<sup>[9-12]</sup>。植物的光合作用不仅受自身遗传特性的影响,外界环境因素也是影响植物光合生理特征的重要方面。CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的原料,高浓度的 CO<sub>2</sub> 会促进植物的光合速率,但也有研究表明长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下会使植物光合能力下降,出现光合适应现象<sup>[13-14]</sup>。水是植物进行光合作用的原料,水分胁迫将导致植物光合速率、气孔导度和蒸腾速率等气体交换值减小,并且导致植物的最大净光合速率和表观量子效率等光响应曲线特征参数降低<sup>[15-17]</sup>。氮素是植物体叶绿素的组成成分,也是 Rubisco 等光合酶以及构成同化力的 ATP 等物质的组成成分,氮沉降的增加将促进植物叶片叶绿素的合成,提高叶片的光合能力<sup>[18-19]</sup>。目前对于全球气候变化下单因素,以及双因素交互作用下植物的光合特征做了大量的研究<sup>[20-21]</sup>,但是,对 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降三个因素交互作用下植物的光合生理特征研究还鲜见报道,特别是黄土高原

这种特殊地理环境下的乡土草种白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.),针对其对三种因素综合作用下的生理响应还未见报道。本文以黄土高原典型草本植物白羊草为研究对象,采用室内盆栽控制模拟试验来研究 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对其叶绿素含量和光响应曲线的影响,旨在为研究未来全球气候变化背景下植物光合生理生化特征的响应提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

本研究采用盆栽控制试验,于 2014 年 6 月进行。以黄土高原典型草本植物白羊草为试验材料,盆栽器皿为自制的 PVC 圆筒(15 cm×20 cm,内径×长),圆筒中央放置 500 目的尼龙网袋作为根际袋(9 cm×18 cm,直径×长),盆栽土壤为陕北安塞县的黄绵土。首先在根际袋内装入风干的黄绵土,然后在根袋外围圆筒底部铺碎石,在碎石上放置一根高出桶面 2 cm,内径为 2 cm 的 PVC 管作为灌水通道,之后在根袋四周加入黄绵土。充分供水使盆中的土壤完全湿润,2014 年 6 月 9 日在根际袋内采用穴播的方法播种白羊草种子。每盆点取 3 个穴,每穴播 3 粒种子,充分供水。

2014 年 8 月 1 日,每盆每穴保留 1 株长势相近的幼苗(每盆保留 3 株幼苗),然后将盆栽移入人工气候室(AGC-D003N 逆境型,浙江求是人工环境有限公司)中进行 CO<sub>2</sub> 浓度倍增,不同施氮水平和干旱胁迫处理。试验设 2 个 CO<sub>2</sub> 水平,即正常 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol · mol<sup>-1</sup>)和倍增 CO<sub>2</sub> 浓度(800 μmol · mol<sup>-1</sup>),用钢瓶装 CO<sub>2</sub> 作为外部 CO<sub>2</sub> 供应源,每天 24 h 不间断供应;3 个 N 素水平,即 0 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>, 2.5 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup> 和 5.0 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>;3 个水分梯度处理,即重度干旱胁迫(35%~40%的田间持水量),轻度干旱胁迫(55%~60%的田间持水量)和水分充足(75%~80%的田间持水量)。共计 18 个处理(表 1)。试验采用全因子设计,每种处理 5 个重复。CO<sub>2</sub> 浓度由 2 个人工气候室控制,分别设定为 400 和 800

$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,其他条件相同(湿度:55%;光照  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;温度:28/22℃(昼/夜))。氮素水平由外源添加硝酸铵控制(表 2),全部氮素分 6 次分别于 8 月 18 日,9 月 2 日,9 月 17 日,10 月 2 日,10 月 17 日和 11 月 1 日施加于盆栽中。每次施氮时配制  $0.004205 \text{ g} \cdot \text{mL}^{-1}$  的硝酸铵溶液,用移液枪分别将 0,5,10 mL 的硝酸铵溶液均匀的喷

洒在 N1,N2 和 N3 处理的盆栽中,然后用喷壶在盆栽表面喷水,确保硝酸铵溶液渗入到盆栽土壤中。为防止早期土壤缺水对白羊草生长的限制,于 2014 年 9 月 17 日开始进行盆栽控水处理。盆栽土壤含水量采用称重法进行测定与控制,即每天下午进行称重,补充消耗的水分,使其维持在一定水平。

表 1 盆栽处理表  
Table 1 Pot treatment

| 施氮量<br>Nitrogen application<br>rate/ $\text{g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ | CO <sub>2</sub> 浓度 CO <sub>2</sub> concentration/ $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ |           |           |                    |           |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-----------|-----------|--------------------|-----------|-----------|
|                                                                                           | 400                                                                                     |           |           | 800                |           |           |
|                                                                                           | 水分含量 Water content                                                                      |           |           | 水分含量 Water content |           |           |
|                                                                                           | 35%—40%FC                                                                               | 55%—60%FC | 75%—80%FC | 35%—40%FC          | 55%—60%FC | 75%—80%FC |
| 0                                                                                         | C1W1N1                                                                                  | C1W2N1    | C1W3N1    | C2W1N1             | C2W2N1    | C2W3N1    |
| 2.5                                                                                       | C1W1N2                                                                                  | C1W2N2    | C1W3N2    | C2W1N2             | C2W2N2    | C2W3N2    |
| 5.0                                                                                       | C1W1N3                                                                                  | C1W2N3    | C1W3N3    | C2W1N3             | C2W2N3    | C2W3N3    |

表 2 盆栽施氮量表  
Table 2 Nitrogen application rate

| 施 N 处理 Nitrogen application treatment                                                            | N1 | N2    | N3    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|----|-------|-------|
| 施 N(纯量)Nitrogen application rate / $\text{g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$          | 0  | 2.5   | 5.0   |
| 每盆施 N 量 Nitrogen application rate for each pot /g                                                | 0  | 0.044 | 0.088 |
| 施 NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> 量(硝酸铵中纯 N 含量(35%))Amount of NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> /g | 0  | 0.126 | 0.252 |
| 每次施 NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> 量 Amount of NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> for each time/g  | 0  | 0.021 | 0.042 |

1.2 测定项目与方法

1.2.1 SPAD 值测定 2014 年 10 月 10 日(干旱胁迫处理 23 d 后,白羊草开花前期)随机选取每个处理中的 3 盆用日本产 SPAD—502 叶绿素仪测定叶片 SPAD 值,测定时选择最近完全展开的新叶,每盆重复测定 3 次。

1.2.2 光响应曲线测定及模型选择 在测定不同处理白羊草叶片 SPAD 值的同时测定其光响应曲线。

分别于 2014 年 10 月 11 日和 10 月 12 日对两个人工气候室中的白羊草叶片光响应曲线进行测定。用 Li—6400 自带红蓝光源(Li-6400-02B-LED)模拟光强梯度 2000,1600,1200,1000,800,600,400,300,200,160,120,80,40 和  $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  共 14 个,设定改变光照强度后,最小稳定时间 60 s,重复 3 次。

研究表明白羊草光响应曲线的最佳模型为非直角双曲线模型<sup>[20]</sup>,其表达式为

$$P_n = \frac{aPAR + P_{\max} - \sqrt{(aPAR + P_{\max})^2 - 4\theta aPARP_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中: $P_n$  为净光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\theta$  为光合曲线弯曲程度的凸度; $a$  (AQE) 为表观量子效率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $P_{\max}$  为最大光合速率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $PAR$  为光合有效辐射( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $R_d$  为暗呼吸速率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

1.3 数据处理

采用 Photosynthesis Work Bench 软件对光响应曲线的参数进行计算。采用 SPSS 16.0 单因素方差分析(ANOVA)对不同处理间 SPAD 值和光响应曲线参数进行差异显著性水平的检验( $P=0.05$ ),多因素方差分析用于比较 CO<sub>2</sub> 浓度、水分条件和施

氮水平以及他们之间可能存在的交互作用。采用 SigmaPlot 12.5 作图。采用 Canoco 软件进行 CO<sub>2</sub> 浓度、水分条件与施氮水平和白羊草光响应曲线参数的冗余分析(RDA)。

2 结果与分析

2.1 模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草叶片 SPAD 值的影响

白羊草叶片 SPAD 值的测定结果(图 1)表明,CO<sub>2</sub> 浓度倍增提高了叶片的 SPAD 值,且在干旱胁迫或不施氮条件下(W1N1,W1N2 和 W3N1)达到显著水平( $P<0.05$ )。同时,随着施氮量的增加,白

羊草叶片 SPAD 值均呈增加趋势。而随着土壤干旱胁迫的加剧,白羊草叶片 SPAD 值逐渐减小。多因素方差分析结果表明不同 CO<sub>2</sub> 浓度,水分条件和氮处理对 SPAD 值的影响差异均达到极显著水平,但 CO<sub>2</sub> 浓度,水分条件和氮处理对 SPAD 值无显著的交互作用(表 3)。

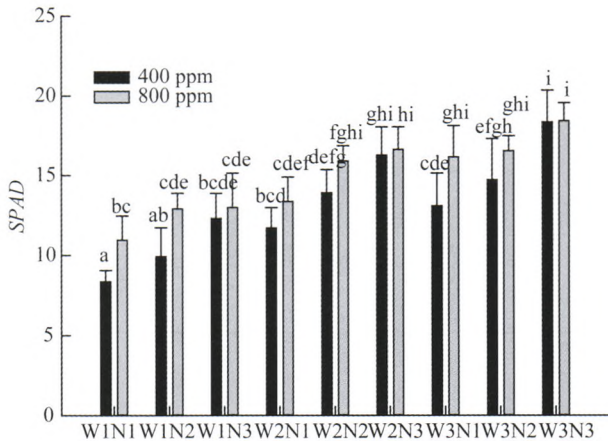


图 1 不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分和氮处理对白羊草叶片 SPAD 值的影响

Fig. 1 Effects of CO<sub>2</sub> concentration, water conditions and nitrogen treatment on SPAD value

注:不同字母表示差异显著(P<0.05)

Note: Different letters indicate significant difference at the 0.05 level

2.2 模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草光响应曲线的影响

不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分条件和施氮量条件下白羊草叶片光响应曲线如图 2 所示。由图可知,在光照强度为 0~400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时,叶片的净光合速率迅速上升,当光强达到 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 后,净光合速率上升幅度减弱,之后逐渐稳定。CO<sub>2</sub> 浓度升高提高了白羊草的最大净光合速率( $P_{max}$ ),表观量子效率(AQE),暗呼吸速率( $R_d$ ),光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)(表 4)。在相同 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤含水量条件下,随施氮量的增加白羊草的  $P_{max}$ ,AQE,  $R_d$  和 LSP 呈增加趋势。在同等 CO<sub>2</sub> 浓度和施氮水平下,随干旱胁迫的加剧白羊草的  $P_{max}$  和 LSP 呈减小的趋势。

多因素方差分析结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度对  $P_{max}$ ,  $R_d$ , LSP 和 LCP 的影响均达到极显著水平(P<

0.01),对 AQE 无明显影响;干旱胁迫对  $P_{max}$ , LSP 和 LCP 有极显著影响,对  $R_d$  有显著影响,但对 AQE 无显著影响;施氮量对  $P_{max}$ , AQE,  $R_d$ , LSP 和 LCP 均有极显著影响。CO<sub>2</sub> 浓度,土壤含水量和施氮水平对光响应曲线参数的协同关系表现为:CO<sub>2</sub> 浓度和土壤含水量对  $P_{max}$ , AQE, LSP 和 LCP 有显著的交互作用;CO<sub>2</sub> 浓度和施氮水平对  $P_{max}$ , AQE 和 LCP 有极显著的交互作用;土壤含水量和施氮水平对  $P_{max}$ , AQE, LSP 有极显著的交互作用,对 LCP 有显著的交互作用;CO<sub>2</sub> 浓度,土壤含水量和施氮水平对  $R_d$  和 LSP 有极显著的交互作用,对  $P_{max}$  和 AQE 无显著交互作用。RDA 分析结果表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高和施氮量增大会提高白羊草叶片的 SPAD 值,  $P_{max}$  和 LSP, 而干旱胁迫会降低白羊草叶片的 SPAD 值,  $P_{max}$  和 LSP, 其中施氮水平是影响白羊草光合特征的最重要的因素(图 3)。

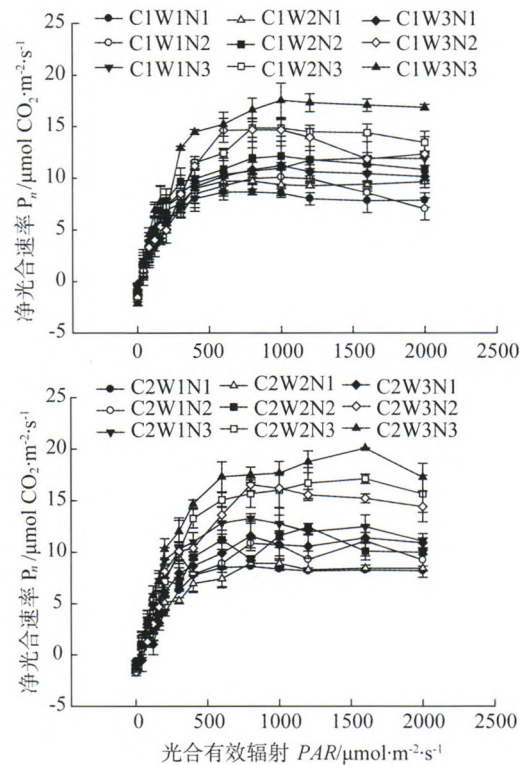


图 2 不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分和氮处理下白羊草叶片光响应曲线

Fig. 2 Photosynthetic response curves of *Bothriochloa ischaemum* under different CO<sub>2</sub> concentration, water conditions and nitrogen deposition treatment

表 3 不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分和氮处理对白羊草 SPAD 值和光响应参数的多因素方差分析

Table 3 Results of multi-factor variance analysis of SPAD value and light response curve of photosynthesis parameters of *Bothriochloa ischaemum* under different CO<sub>2</sub> concentration, water conditions and nitrogen deposition treatments

| 处理<br>Treatment      | SPAD<br>value |       | 最大净光合速率<br>$P_{max}/\mu\text{mol}$<br>$\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |       | 表观量子效率<br>$AQE/\mu\text{mol}$<br>$\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |       | 暗呼吸速率<br>$R_d/\mu\text{mol}$<br>$\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |       | 光饱和点<br>$LSP/$<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |       | 光补偿点<br>$LCP/$<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |       |
|----------------------|---------------|-------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-------|----------------------------------------------------------------------------------------|-------|---------------------------------------------------------------------------------------|-------|---------------------------------------------------------------------------|-------|---------------------------------------------------------------------------|-------|
|                      | F             | P     | F                                                                                           | P     | F                                                                                      | P     | F                                                                                     | P     | F                                                                         | P     | F                                                                         | P     |
|                      |               |       |                                                                                             |       |                                                                                        |       |                                                                                       |       |                                                                           |       |                                                                           |       |
| CO <sub>2</sub>      | 18.567        | 0.000 | 32.900                                                                                      | 0.000 | 1.299                                                                                  | 0.262 | 17.921                                                                                | 0.000 | 95.551                                                                    | 0.000 | 20.512                                                                    | 0.000 |
| W                    | 58.875        | 0.000 | 181.529                                                                                     | 0.000 | 0.563                                                                                  | 0.574 | 4.035                                                                                 | 0.026 | 95.843                                                                    | 0.000 | 7.895                                                                     | 0.001 |
| N                    | 26.850        | 0.000 | 302.990                                                                                     | 0.000 | 54.291                                                                                 | 0.000 | 23.958                                                                                | 0.000 | 86.614                                                                    | 0.000 | 7.826                                                                     | 0.002 |
| CO <sub>2</sub> ×W   | 0.303         | 0.740 | 4.938                                                                                       | 0.013 | 4.257                                                                                  | 0.022 | 3.736                                                                                 | 0.034 | 4.271                                                                     | 0.022 | 7.570                                                                     | 0.002 |
| CO <sub>2</sub> ×N   | 2.982         | 0.059 | 6.750                                                                                       | 0.003 | 7.064                                                                                  | 0.003 | 0.377                                                                                 | 0.689 | 0.590                                                                     | 0.560 | 13.012                                                                    | 0.000 |
| W×N                  | 0.718         | 0.583 | 7.627                                                                                       | 0.000 | 5.411                                                                                  | 0.002 | 2.043                                                                                 | 0.109 | 7.527                                                                     | 0.000 | 3.151                                                                     | 0.026 |
| CO <sub>2</sub> ×W×N | 0.208         | 0.933 | 2.555                                                                                       | 0.055 | 2.056                                                                                  | 0.107 | 4.663                                                                                 | 0.004 | 2.142                                                                     | 0.096 | 6.140                                                                     | 0.001 |

注:CO<sub>2</sub>:CO<sub>2</sub> 浓度;W:水分;N:施氮量

Note: CO<sub>2</sub>: CO<sub>2</sub> concentration; W: Water conditions; N: Nitrogen deposition treatment

表 4 不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分和氮处理下白羊草光响应曲线参数

Table 4 Light response curve of photosynthesis parameters of *Bothriochloa ischaemum* under different CO<sub>2</sub> concentration, water conditions and nitrogen deposition treatment

| 处理<br>Treatment | 最大净光合速率 $P_{max}$                                            |                           | 表观量子效率 $AQE$                                                 |                            | 暗呼吸速率 $R_d$                                                  |                          | 光饱和点 $LSP$                                              |                        | 光补偿点 $LCP$                                              |                     |
|-----------------|--------------------------------------------------------------|---------------------------|--------------------------------------------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------------------|------------------------|---------------------------------------------------------|---------------------|
|                 | $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |                           | $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |                            | $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |                          | $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |                        | $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |                     |
|                 | C1                                                           | C2                        | C1                                                           | C2                         | C1                                                           | C2                       | C1                                                      | C2                     | C1                                                      | C2                  |
| W1N1            | 9.10±0.18 <sup>aA</sup>                                      | 9.13±0.36 <sup>aA</sup>   | 0.030±0.001 <sup>aA</sup>                                    | 0.040±0.003 <sup>aB</sup>  | 0.60±0.15 <sup>aA</sup>                                      | 0.62±0.37 <sup>aA</sup>  | 547±44 <sup>aA</sup>                                    | 621±15 <sup>aB</sup>   | 16±4 <sup>aA</sup>                                      | 20±12 <sup>aA</sup> |
| W1N2            | 10.27±0.68 <sup>abA</sup>                                    | 12.28±0.71 <sup>abB</sup> | 0.050±0.005 <sup>cdA</sup>                                   | 0.063±0.007 <sup>cdA</sup> | 1.12±0.23 <sup>cdA</sup>                                     | 1.57±0.35 <sup>baA</sup> | 565±23 <sup>aA</sup>                                    | 669±79 <sup>abA</sup>  | 23±6 <sup>bcA</sup>                                     | 24±4 <sup>abA</sup> |
| W1N3            | 12.72±2.00 <sup>aA</sup>                                     | 14.54±0.44 <sup>aA</sup>  | 0.062±0.013 <sup>deA</sup>                                   | 0.070±0.008 <sup>deA</sup> | 1.15±0.42 <sup>cdA</sup>                                     | 1.70±0.27 <sup>baA</sup> | 667±44 <sup>baA</sup>                                   | 705±27 <sup>abA</sup>  | 19±6 <sup>abcA</sup>                                    | 20±0 <sup>aA</sup>  |
| W2N1            | 10.55±0.26 <sup>abB</sup>                                    | 9.53±0.24 <sup>aA</sup>   | 0.037±0.003 <sup>abA</sup>                                   | 0.053±0.005 <sup>bcB</sup> | 0.97±0.22 <sup>bcA</sup>                                     | 0.86±0.26 <sup>aA</sup>  | 547±58 <sup>aA</sup>                                    | 711±27 <sup>abB</sup>  | 19±2 <sup>abcA</sup>                                    | 23±6 <sup>abA</sup> |
| W2N2            | 12.91±1.08 <sup>aA</sup>                                     | 12.74±0.35 <sup>baA</sup> | 0.052±0.002 <sup>cdA</sup>                                   | 0.061±0.003 <sup>cdB</sup> | 1.23±0.11 <sup>cdA</sup>                                     | 1.52±0.12 <sup>baB</sup> | 652±45 <sup>baA</sup>                                   | 753±12 <sup>bbB</sup>  | 20±4 <sup>abcA</sup>                                    | 31±2 <sup>cbB</sup> |
| W2N3            | 15.89±0.70 <sup>dA</sup>                                     | 18.16±0.31 <sup>dA</sup>  | 0.058±0.014 <sup>deA</sup>                                   | 0.058±0.007 <sup>bcA</sup> | 1.54±0.19 <sup>deA</sup>                                     | 1.54±0.45 <sup>baA</sup> | 800±54 <sup>caA</sup>                                   | 975±83 <sup>cbB</sup>  | 27±6 <sup>caA</sup>                                     | 20±7 <sup>aA</sup>  |
| W3N1            | 11.60±0.47 <sup>bcA</sup>                                    | 12.98±0.89 <sup>baA</sup> | 0.042±0.001 <sup>abcA</sup>                                  | 0.049±0.010 <sup>abA</sup> | 0.56±0.14 <sup>aA</sup>                                      | 1.85±0.11 <sup>bbB</sup> | 660±35 <sup>baA</sup>                                   | 749±51 <sup>baA</sup>  | 12±0 <sup>aA</sup>                                      | 45±2 <sup>dB</sup>  |
| W3N2            | 15.14±1.12 <sup>dA</sup>                                     | 17.98±0.40 <sup>dB</sup>  | 0.044±0.001 <sup>bcA</sup>                                   | 0.056±0.003 <sup>cbB</sup> | 1.15±0.27 <sup>cdA</sup>                                     | 1.42±0.43 <sup>baA</sup> | 760±45 <sup>caA</sup>                                   | 984±7 <sup>cbB</sup>   | 27±6 <sup>caA</sup>                                     | 39±2 <sup>cdB</sup> |
| W3N3            | 18.92±0.96 <sup>eA</sup>                                     | 20.58±0.22 <sup>dB</sup>  | 0.065±0.005 <sup>eA</sup>                                    | 0.072±0.002 <sup>eA</sup>  | 1.60±0.18 <sup>eA</sup>                                      | 1.76±0.37 <sup>baA</sup> | 884±52 <sup>daA</sup>                                   | 1039±59 <sup>cbB</sup> | 21±2 <sup>bcA</sup>                                     | 17±2 <sup>aA</sup>  |

注:同列不同小写字母表示不同处理之间差异显著( $P<0.05$ ),同行不同大写字母表示不同 CO<sub>2</sub> 浓度之间差异显著( $P<0.05$ )

Note: Different lowercases in the same column indicate significant difference between different treatments at the 0.05 level; Different capital letter in the same row indicate significant difference between different CO<sub>2</sub> concentration at the 0.05 level

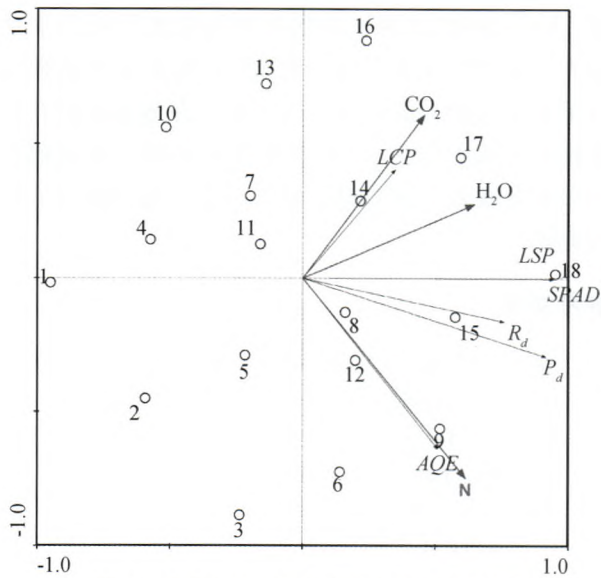


图 3 不同 CO<sub>2</sub> 浓度、水分和施氮水平与光响应曲线参数的 RDA 分析

Fig. 3 RDA analysis of CO<sub>2</sub> concentration, water conditions, nitrogen treatment with the light response curve of photosynthesis parameters

3 讨论

3.1 模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草叶片 SPAD 值的影响

SPAD 值是植物叶片的相对叶绿素含量读数,其值的大小与叶片的叶绿素含量呈正相关,可以用来反映植物叶片叶绿素含量<sup>[22-23]</sup>。Bloom 等<sup>[24]</sup>研究显示长期高浓度 CO<sub>2</sub> 处理会影响植物叶片叶绿素含量。刘瑜等<sup>[25]</sup>发现大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高可以提高棉花叶片叶绿素含量。在本研究中,CO<sub>2</sub> 浓度升高提高了白羊草叶片的叶绿素含量。氮是植物生长过程中最重要的养分限制因子,直接影响植物体内叶绿素的合成。本研究表明随着氮输入量的增加,白羊草叶片叶绿素含量呈增加趋势。对湿地植物小叶章和亚热带树木幼苗的研究也发现随着氮输入的增加,植物叶片叶绿素含量显著增加<sup>[26-27]</sup>。水分是影响植物生长的重要的非生物因素,严重的水分胁迫使叶绿体的片层结构受损,叶绿素含量下降。本

研究中,随着干旱胁迫的加剧,白羊草叶片叶绿素含量呈下降趋势。叶绿素含量与植物的光合能力显著相关,研究显示植物叶片的 SPAD 值与  $P_n$  和 AQE 呈显著的线性相关关系<sup>[11]</sup>。在本研究中,RDA 分析显示白羊草叶片 SPAD 值与  $P_n$  和 AQE 呈显著的正相关关系。因此,SPAD 值是反映植物叶片光合能力的重要指标。

### 3.2 模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草光响应曲线的影响

光响应曲线反映的是植物光合速率随光照强度的变化特性,是判断植物光合能力的重要指标。通过选用一定的模型对植物的光响应曲线进行拟合,可以计算出植物的最大光合速率,表观量子效率,暗呼吸速率,光饱和点和光补偿点等光响应曲线参数,从而对植物的光合生理生态特性进行评价。CO<sub>2</sub> 是植物进行光合作用的底物,CO<sub>2</sub> 浓度的升高能显著促进植物生长,提高植物的光合速率。本研究中,CO<sub>2</sub> 浓度升高提高了植物的最大净光合速率和光饱和点。这与施建敏等<sup>[28]</sup>对 CO<sub>2</sub> 浓度倍增下毛竹和孟凡超等<sup>[29]</sup>对玉米光响应曲线的研究结果一致。氮素的添加能促进植物叶绿素的合成,从而提高植物的光合速率。随施氮量的增加白羊草的最大净光合速率,表观量子效率,暗呼吸速率和光饱和点呈增加趋势。杨自立等<sup>[30]</sup>发现适量供氮能促进速生期栓皮栎播种苗光饱和点,最大净光合速率和表观量子效率的提高。水分是植物光合作用的底物之一,干旱胁迫会导致植物光合速率显著降低。本研究中,随着干旱胁迫的加剧,白羊草叶片的最大净光合速率和光饱和点呈逐渐下降的趋势。这与徐俊增等<sup>[31]</sup>对水稻光合作用光响应特征的研究和孟凡超等<sup>[29]</sup>对玉米光合特征的研究结果相同。

在自然生态系统中,CO<sub>2</sub> 和水是植物进行光合作用的底物,CO<sub>2</sub> 浓度的升高和土壤水分状况的改善会提高植物的光合作用。而随着植物的快速增长,氮素营养成为系统生产力的重要限制因素。CO<sub>2</sub> 浓度、土壤水分含量和 N 素供应水平对光合作用的交互作用研究受到广泛的关注。干旱胁迫导致植物气孔导度减小,从而使胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低,但 CO<sub>2</sub> 倍增使作物胞间 CO<sub>2</sub> 浓度维持在一定的水平,提高植物水分利用效率,减轻干旱胁迫对植被光合作用的不利影响<sup>[32-33]</sup>。张昌胜等<sup>[21]</sup>研究也发现干旱胁迫下 CO<sub>2</sub> 浓度升高显著提高了白羊草的最大净光合速率和表观量子效率。CO<sub>2</sub> 浓度升高会显

著提高植物的光饱和点、光补偿点、表观量子效率和最大净光合速率,但在土壤氮素限制条件下,CO<sub>2</sub> 浓度升高反而会降低植物的最大净光合速率,出现光合下调现象。而随着氮沉降的增大,植物的光饱和点和羧化效率会显著提高,从而减轻植物的光合下调作用<sup>[34]</sup>。于佳等<sup>[35]</sup>和许育彬等<sup>[36]</sup>发现高浓度 CO<sub>2</sub> 和施氮量可协同提高春小麦的光合能力,促进地上部干物质和氮素的累积,提高作物产量。徐俊增等<sup>[31]</sup>研究也表明水稻功能叶片最大净光合速率和光饱和点随土壤水分降低而下降,其中低氮处理下降幅度更大。干旱会降低植物的最大净光合速率,叶绿素和可溶性蛋白含量,氮素的增加能在一定程度上降低干旱对植物的这种负效应,说明氮沉降的增加对干旱具有一定的生态补偿作用<sup>[37]</sup>。本研究中,CO<sub>2</sub> 浓度,土壤含水量和施氮水平两两之间均对白羊草的净光合速率有显著的交互作用。说明在未来全球气候变化条件下,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮沉降的增加可以显著提高干旱胁迫下白羊草光合能力。

## 4 结论

在全球气候变化的背景下,CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮沉降的增加会显著提高白羊草叶片的 SPAD 值,最大净光合速率和光饱和点;而干旱胁迫会导致白羊草叶片 SPAD 值,最大净光合速率和光饱和点的降低。CO<sub>2</sub> 浓度,土壤水分状况和施氮水平对白羊草的光合能力有显著的交互作用,而氮素水平是影响白羊草光合能力的最重要的因素。在未来全球气候变化的背景下,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮沉降的增大可以显著减轻干旱胁迫造成的白羊草光合能力下降的影响。

## 参考文献

- [1] Smith T M, Karl T R, Reynolds R W. How accurate are climate simulations[J]. Science, 2002, 296(5567): 483-484
- [2] CO<sub>2</sub> now. Earth's CO<sub>2</sub> home page[EB/OL]. <http://www.co2.earth/monthly-co2,2014-11-05/2014-11-8>
- [3] IPCC, 2007. Summary for policymakers. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Avery K B, Tignor M, Miller H L. (Eds.), Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom/New York, NY, USA: 216-220

- [4] Genthon Q, Barnola J M, Raynaud D, *et al.* Vostok ice core: climate response to CO<sub>2</sub> and orbit forcing changes over the last climatic cycle[J]. *Nature*, 1987, 329: 414-418
- [5] Galloway J N, Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change[J]. *A Journal of the Human Environment*, 2002, 31(2): 64-71
- [6] Liu X J, Zhang Y, Han W X, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462
- [7] 孙良杰, 齐玉春, 董云社, 等. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展[J]. *地理科学进展*, 2012, 31(12): 1715-1723
- [8] Tuittila E, Vasander H, Laine J. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland[J]. *Restoration Ecology*, 2004, 12(4): 483-493
- [9] 樊良新, 刘国彬, 薛莲, 等. CO<sub>2</sub>浓度倍增及干旱胁迫对紫花苜蓿光合生理特性的协同影响[J]. *草地学报*, 2014, 22(1): 85-93
- [10] 张弥, 吴家兵, 关德新, 等. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(9): 1575-1578
- [11] Xu J Z, Yu Y M, Peng S Z, *et al.* A modified nonrectangular hyperbola equation for photosynthetic light-response curves of leaves with different nitrogen status[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(1): 117-123
- [12] Xu W Z, Deng X P, Xu B C. Effects of water stress and fertilization on leaf gas exchange and photosynthetic light-response curves of *Bothriochloa ischaemum* L. [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(4): 603-612
- [13] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应[J]. *生态学报*, 1998, 18(5): 529-538
- [14] 郝兴宇, 韩雪, 李萍, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(10): 2776-2780
- [15] 张香凝, 孙向阳, 王保平, 等. 土壤含水量对 *Larrea tridentate* 苗木光合生理特性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2008, 30(2): 95-101
- [16] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性[J]. *生态学报*, 2010, 30(15): 4019-4026
- [17] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 等. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线响应的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(7): 2155-2160
- [18] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2004, 24(5): 876-882
- [19] 张云海, 何念鹏, 张光明, 等. 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6786-6794
- [20] 徐伟洲, 徐炳成, 段东平, 等. 不同水肥条件下白羊草光合生理生态特性研究 II. 光响应曲线[J]. *草地学报*, 2010, 18(6): 773-779
- [21] 张昌胜, 刘国彬, 薛莲, 等. 干旱胁迫和 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下白羊草的光合特征[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 3009-3015
- [22] León A P, Viña S Z, Frezza D, *et al.* Estimation of chlorophyll contents by correlations between SPAD-502 meter and chroma meter in butterhead lettuce[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2007, 38(19-20): 2877-2885
- [23] Ruiz-Espinoza F H, Murillo-Amador B, Garcia-Hernández J L, *et al.* Field evaluation of the relationship between chlorophyll content in basil leaves and a portable chlorophyll meter (SPAD-502)[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2010, 33(3): 423-438
- [24] Bloom A J, Smart D R, Nguyen D T, *et al.* Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(3): 1730-1735
- [25] 刘瑜, 尹飞虎, 曾胜和, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对棉花叶绿素和光合指标的影响[J]. *新疆农业科学*, 2013, 50(11): 1991-1999
- [26] 寒晶鑫, 刘景双, 王洋, 等. 小叶章对氮沉降的生理生态响应[J]. *湿地科学*, 2009, 7(1): 40-46
- [27] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 等. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4226-4236
- [28] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀. CO<sub>2</sub> 浓度倍增下毛竹光合作用对光照强度的季节响应[J]. *江西农业大学学报*, 2007, 29(2): 215-219
- [29] 孟凡超, 张佳华, 郝翠, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高和不同灌溉量对东北玉米光合特性和产量的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(7): 2126-2135
- [30] 杨自立, 马履一, 贾忠奎, 等. 不同供氮水平对栓皮栎播种苗光响应曲线的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 56-60
- [31] 徐俊增, 彭世彰, 魏征, 等. 不同供氮水平及水分调控条件下水稻光合作用光响应特征[J]. *农业工程学报*, 2012, 28(2): 72-76
- [32] Allen Jr. L H, Kakani V G, Vu J C V, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> increases water use efficiency by sustaining photosynthesis of water-limited maize and sorghum[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(16): 1909-1918
- [33] Vu J C V, Allen Jr. L H. Growth at elevated CO<sub>2</sub> delays the adverse effects of drought stress on leaf photosynthesis of the C<sub>4</sub> sugarcane[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(2): 107-116
- [34] Sefcik L T, Zak D R, Ellsworth D S. Seedling survival in a northern temperate forest understory is increased by elevated atmospheric carbon dioxide and atmospheric nitrogen deposition[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 132-146
- [35] 于佳, 于显枫, 郭天文, 等. 施氮和大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对春小麦拔节期光合作用的影响[J]. *麦类作物学报*, 2010, 30(4): 651-655
- [36] 许育彬, 沈玉芳, 李世清. 分期施氮与 CO<sub>2</sub> 浓度升高对小麦光合及其物质积累和产量的互作效应[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(5): 1007-1012
- [37] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 等. 模拟氮沉降和干旱对准噶尔盆地两种一年生荒漠植物生长和光合生理的影响[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(12): 1394-1403

(责任编辑 位晓婷)