

CO₂浓度升高与氮沉降对南亚热带森林生态系统植物生物量积累及分配格局的影响

段洪浪^{1,2} 刘菊秀¹ 邓琦^{1,2} 陈小梅^{1,2} 张德强^{1*}

(中国科学院华南植物园,广州 510650) (中国科学院研究生院,北京 100049)

摘要 CO₂浓度升高与氮沉降增加对陆地生态系统的耦合作用已成为全球变化的研究热点。应用大型开顶箱(OTC)人工控制手段研究了人工生态系统在1)高CO₂(700±20 μmol·mol⁻¹)+高氮沉降(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)(CN); 2)高CO₂(700±20 μmol·mol⁻¹)+背景氮沉降(C+); 3)高氮沉降(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)+背景CO₂(N+); 4)背景CO₂+背景氮沉降处理(CK) 4种处理条件下荷木 (*Schima superba*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)、红鳞蒲桃(*Syzygium hancei*)等主要南亚热带森林植物的生物量积累模式及其分配格局。连续近3年的实验结果表明: 不同处理条件下, 各参试植物生物量积累具有不同的响应特征, N+处理显著促进荷木、肖蒲桃及红鳞蒲桃生物量的积累; C+处理显著促进肖蒲桃、海南红豆生物量的积累; CN处理显著促进除红锥外其他物种生物量的积累, 并且具有两者单独处理的叠加效应。不同处理改变物种生物量的分配模式, N+处理降低植物的根冠比, 促进地上部分生物量的积累; C+处理增加红锥和红鳞蒲桃地下部分生物量的分配, 却促进荷木和海南红豆地上部分的积累; CN处理仅促进红鳞蒲桃地下部分的积累。群落生物量的积累与分配格局取决于优势物种的生物量及其分配格局在群落中所占的权重。

关键词 C-N交互 CO₂浓度升高 氮沉降增加 植物生物量 分配格局

EFFECTS OF ELEVATED CO₂ AND N DEPOSITION ON PLANT BIOMASS ACCUMULATION AND ALLOCATION IN SUBTROPICAL FOREST ECOSYSTEMS: A MESOCOSM STUDY

DUAN Hong-Lang^{1,2}, LIU Ju-Xiu¹, DENG Qi^{1,2}, CHEN Xiao-Mei^{1,2}, and ZHANG De-Qiang^{1*}

¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China, and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Aims Interactive effects of elevated atmospheric CO₂ concentration [CO₂] and nitrogen (N) deposition on terrestrial ecosystems play an important role in global carbon cycling. Ecosystems in subtropical and tropical areas occupy a large percent of the global biomass, but few studies have been done in these areas. Therefore, our objective was to conduct an experiment to improve our understanding of atmospheric [CO₂] enrichment and N deposition effects on biomass accumulation and allocation in subtropical and tropical forests.

Methods A model forest ecosystem was constructed of five tree species native to South China: *Schima superba*, *Castanopsis hystrix*, *Ormosia pinnata*, *Acmena acuminatissima* and *Syzygium hancei*. The species were exposed to a factorial combination of elevated CO₂ and high N deposition in open-top chambers beginning March 2005. There are four experimental treatments, including CN (elevated [CO₂] of (700±20) μmol·mol⁻¹ and high N of 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹), C+ (elevated [CO₂] of (700±20) μmol·mol⁻¹ and ambient N), N+ (ambient [CO₂] and high N of 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) and CK (ambient [CO₂] and ambient N). Each treatment was replicated two to three times.

Important findings The first 3 years of study indicated that responses of biomass accumulation to different treatments varied among species. Total biomass of *S. superba*, *A. acuminatissima* and *S. hancei*

收稿日期: 2008-08-06 接受日期: 2009-02-09

基金项目: 国家杰出青年基金(30725006)和国家自然科学基金(30570350、40730102和30700112)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zhangdeq@scib.ac.cn
E-mail of first author: hlduan@scbg.ac.cn

exhibited significant positive responses to N⁺ treatment, while biomass of *A. acuminatissima* and *O. pinnata* were significantly enhanced under C⁺ treatment. Biomass accumulation of all species except *C. hystrix* differed significantly between CN and CK treatments. Furthermore, responses of biomass allocation to treatments differed among species. N⁺ treatment stimulated aboveground biomass accumulation, with decreasing root:shoot ratio. C⁺ treatment significantly increased biomass allocation to belowground biomass in *C. hystrix* and *S. hancei*, but enhanced biomass allocation to aboveground biomass in *S. superba* and *O. pinnata*. However, CN treatment only resulted in significant belowground biomass accumulation in *S. hancei*. Responses of the whole community to treatments depended on changes of biomass accumulation and allocation among dominant species and how they performed in the community.

Key words C-N interaction, elevated CO₂, N deposition, plant biomass, biomass allocation

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.03.016

自1860年工业革命以来,由于化石燃料燃烧和土地利用的变化,大气CO₂浓度由280 μmol·mol⁻¹上升到目前的370 μmol·mol⁻¹,到本世纪末预计将超过700 μmol·mol⁻¹ (Beedlow & Tingey, 2004; Hyvonen *et al.*, 2007),在全球范围的氮沉降也由1 Tg N·a⁻¹增加到2000年的25 Tg N·a⁻¹ (Sefcik *et al.*, 2007)。在全球变化背景下,CO₂浓度升高与氮沉降增加对陆地生态系统的耦合作用已成为全球变化又一新的研究热点。

森林生态系统作为陆地最主要的碳库(Luo *et al.*, 2006b),包含了全球近85%的植物碳和35%的土壤碳(Gielen & Ceulemans, 2001),对全球碳循环具有重要意义。热带森林拥有全球大约40%生物量,由于森林大量被砍伐,退化速度加剧,导致热带地区每年有高达(1.6±0.4) Pg C的排放,成为全球大气CO₂浓度上升的主要来源之一(Körner & Arnone, 1992; Dixon *et al.*, 1994)。大气CO₂浓度升高能促进植物生长,不论是短时间尺度幼苗实验,还是长时间尺度完全生命周期实验,这已被许多研究所证实(Norby *et al.*, 1999; Beedlow & Tingey, 2004; Hyvonen *et al.*, 2007)。然而,由于植物种属(Ceulemans & Mousseau, 1994)、生长条件(Saxe *et al.*, 1998)和实验设施(de Graaff *et al.*, 2006)等诸多与实验有关的因素的差异,植物生长对CO₂浓度升高的响应程度具有很大变异性(Norby *et al.*, 1999)。Oberbauer等(1985)对两种盆栽植物研究表明,植物在高浓度CO₂下生长更快,而Körner和Arnone(1992)的多物种模拟生态系统实验却表明,植物生物量变化不明显。当物种处于群落或生态系统尺度时,植物生长响应呈现出更大变异性(Ackerly & Bazzaz, 1995),甚至与在

单物种条件下相矛盾(Jongen & Jones, 1998)。因此,群落中的植物由于种间竞争的存在对CO₂浓度升高的响应往往更难预测(Morgan *et al.*, 2004)。

氮沉降持续增加已成为全球性的环境问题,其对陆地生态系统的影响也引起科学家的广泛关注(Hall & Matson, 2003; Gundersen *et al.*, 2006),预计在未来25 a内全球氮沉降会加倍(Neff *et al.*, 2002)。实际上,人类对全球氮循环的干扰已经远远超过对地球上其他主要生物地球化学循环的影响(Galloway *et al.*, 1994)。在氮缺乏的生态系统中,氮输入的增加能刺激植物生长,提高生产力(Neff *et al.*, 2002),但长期输入氮素却使植物生长量减小(Magill *et al.*, 2000);在氮饱和的生态系统,氮的输入还会抑制植物的生长,甚至导致生态系统衰退(Nordin *et al.*, 2005)。李德军等(2005)的模拟实验研究表明,中低氮处理提高幼苗光合速率,促进生物量积累,而高氮处理幼苗光合速率先增加后受抑制。显然,氮沉降增加对生态系统的影响取决于系统氮的供应状况。

大气CO₂浓度上升及氮沉降增加对生态系统的影响并不是孤立的,两者是否产生协同效应与生态系统的类型、结构、物种组成及养分状况等诸多因素密切相关。Reich等(2006)总结全球有限的C-N耦合研究案例结果表明,CO₂浓度上升在高氮处理的条件下比在低氮处理显著促进生物量积累的结果具有普遍意义。然而,大部分有关C-N交互作用对生态系统影响的研究仍然基于单独CO₂浓度上升或氮沉降增加的实验数据的理论推导(Hungate *et al.*, 2003; Luo *et al.*, 2004, 2006a),生态系统的C-N交互作用实验数据的缺乏,使得

全球碳、氮循环的模型预测存在很大的不确定性。

本研究通过开顶箱(Open-top chamber)模拟实验,探讨南亚热带森林生态系统不同种类植物在CO₂浓度升高、氮沉降加剧及两者交互条件下的生物量积累及其分布格局,试图揭示森林植物对全球变化的响应规律,为科学评价森林生态系统对缓解全球变化的作用与贡献提供数据支持,为森林生态系统结构优化及“碳汇林”的营造提供理论依据。

1 试验地概况

实验地位于广州市近郊的中国科学院华南植物园科研办公区(23°10'46.4" N, 113°21'9.1" E)。该地区受季风气候影响,全年平均可见光辐射总量约为23.1 MJ·m⁻²,年均气温约21.5 °C,年均降雨量约1 700 mm,其中4~9月的降雨量约占全年的80%,平均相对湿度77%。由于工农业的发展,本地区大气污染相当严重,是我国的高氮沉降地区。广州市1988年的降水氮沉降量为46 kg N·hm⁻²·a⁻¹,1990年上升到73 kg N·hm⁻²·a⁻¹(任仁等,2000)。

2 材料与方 法

2.1 开顶箱概况

该实验在10个开顶箱系统进行。开顶箱系统为圆柱形结构,每套开顶箱系统由底座、箱体及充气系统组成。底座为下沉式圆筒,圆周为砖墙结构,直径为300 cm,高70 cm,砖墙表面及圆筒体底部贴上瓷片,以隔离与周围土壤的水分传输,底座砖墙高出地面10 cm,底座基部四周设4个直径为3 cm的出水孔并通过PVC导管收集土壤水,形成一个封闭的系统;底座上部四周设4个直径为3 cm的出水口,用于导出地表径流,避免地面积水。箱体连接底座,直径300 cm,高300 cm,由7根角钢支撑,然后围上铁丝网,最后再围上塑料薄膜。充气系统包括气瓶、流量计、鼓风机、PVC管。PVC管(内径为7.5 cm)围绕箱体一周,高度随植物生长可进行调整,PVC管朝箱体中央一侧每隔1 cm开0.1 cm小孔。气瓶排出的CO₂在鼓风机作用下通过聚乙烯管上的小孔均匀分布在开顶箱内,通过流量计调节流量使箱体内形成相对均一的CO₂浓度。

开顶箱内土壤是从野外自然林运来的赤红

壤,分3个层次埋,从上往下分别为:0~20、20~40及40~60 cm土壤层,各层土壤来自附近自然林中对应的土壤层。2005年3月,从苗圃地选择株高与基径大小及生长状况基本一致的荷木(*Schima superba*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)和红鳞蒲桃(*Syzygium hancei*)等苗木移栽到开顶箱,5种植物苗木各8株,随机排列于开顶箱内,形成小型森林生态系统。所有苗木均为营养袋实心苗,苗龄除红鳞蒲桃为2年外,其余为1年。

2.2 实验处理

2005年5月开始对开顶箱实施不同处理:

1)高CO₂(700±20 μmol·mol⁻¹)+高氮沉降(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)(CN); 2)高CO₂(700±20 μmol·mol⁻¹)+背景氮沉降(C+); 3)高氮沉降(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)+背景CO₂(N+); 4)背景CO₂+背景氮沉降(CK)。

1)和2)处理重复3次;3)和4)处理重复2次。

实施办法:CO₂气体充气时间为8:00~18:00,雨天停止充气。每周对开顶箱施NH₄NO₃ 1次,将1.35 g NH₄NO₃溶于100 L水中配成溶液,用花洒均匀喷施。高氮沉降的开顶箱仅施氮肥,其他开顶箱不施肥料,只喷施相同量的水。高氮沉降氮量不包括大气氮沉降的氮量。这些施氮量是基于本地区的氮沉降量与国际上同类研究的情况而确定(Bowden *et al.*, 2004)。

2.3 基径(D)与株高(H)测量

2006年1月、2008年1月分别对开顶箱各植物测量基径与株高。基径用电子游标卡尺测量,株高用标尺测量。

2.4 植物生物量测定及计算

2006年1月、2008年1月在开顶箱对每个物种选取标准木各1株,应用全收割法收割,将根系的泥土洗净后,按照根、茎枝、叶进行鲜重称量。称量完后将样品分别放到60 °C烘箱中烘干至恒重,分别称其干重,通过干重/湿重比例计算根、茎枝、叶干重。根据对基径和树高的测定,利用(D²H)求得各物种相对生长量,再利用植物各部分生物量求得相对生长量和各部分生物量的拟合关系,进而估算得到不同物种的生物量。群落生物量即开顶箱内所有植物的生物量总和。地上与地下部分生物量之比即开顶箱内所有植物地上与

地下部分生物量总和之比。

2.5 统计方法

运用SPSS11.5统计软件进行ANOVA分析。植物生物量、群落生物量、根冠比、地上与地下部分生物量之比均通过Univariate进行C与N Two-Way双因素方差分析。CN、C+、N+及CK 4种处理间差异显著性用One-Way单因素方差分析以及新复极差检验(Duncan检验)。所有结果

$p < 0.05$ 即显著。

3 结果与分析

3.1 个体生物量积累及其分配格局

3.1.1 个体生物量积累

研究结果表明,在不同处理条件下,各参试植物生物量积累具有不同的响应特征(图1,表1)。

1)N促进模式 (CN=N+>C+=CK): N+处理

表1 ANOVA双因素方差分析结果
Table 1 ANOVA Two-Way analysis results

	处理 Treatments	A	B	C	D	E
生物量 Total biomass	CO ₂	0.157	0.001	<0.001	0.685	0.081
	N	<0.001	0.002	0.052	0.005	0.195
	CO ₂ ×N	0.899	0.796	0.022	0.206	0.527
根冠比 Root : Shoot ratio	CO ₂	0.563	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	N	0.021	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	CO ₂ ×N	<0.001	0.015	<0.001	<0.001	<0.001
群落生物量 Community total biomass	CO ₂			0.004		
	N			0.002		
	CO ₂ ×N			0.325		
群落地下地上生物量比 Community belowground : aboveground ratio	CO ₂			0.031		
	N			0.001		
	CO ₂ ×N			0.504		

表中用加粗字体的 p 值均为显著 Overstriking letters indicate significant difference ($p < 0.05$) Species、CO₂×species、N×species 均显著 Species、CO₂×species、N×species are all significant at 5% level A: 荷木 *Schima superba* B: 肖蒲桃 *Acmena acuminatissima* C: 海南红豆 *Ormosia pinnata* D: 红锥 *Castanopsis hystrix* E: 红鳞蒲桃 *Syzygium hancei*

显著提高荷木(+102%, $p < 0.01$)和红鳞蒲桃(+59%, $p < 0.05$)两者生物量的积累,而C+处理并不能显著促进这两种植物的生长($p > 0.05$)。然而,在氮沉降增加条件下,CO₂浓度上升可以加速荷木生物量的积累(+124%),却在一定程度上抑制了红鳞蒲桃生物量的积累(+47%) (图1A、1E),但CN处理与单独N+处理两者并没有统计学上的差异($p > 0.05$),表明这两种植物对氮沉降增加相对较敏感。

2)CO₂促进模式 (CN>C+>N+=CK): C+处理显著提高海南红豆生物量的积累(+35%, $p < 0.05$),而且在CN处理条件下,这种积累还进一步增强(+95%, $p < 0.05$),表明海南红豆对CO₂升高响应敏感。但N+处理,即仅仅施氮对海南红豆生物量积累没有影响($p > 0.05$),显然与该物种具有根瘤固氮作用的特性密切相关 (图1C)。

3) C-N促进模式 (CN>N+=C+>CK): 无论

是N+还是C+处理均能显著提高肖蒲桃生物量的积累(+57%, $p < 0.05$ 和+61%, $p < 0.05$),因此,在CN处理下,其生物量积累具有明显的叠加效应(+128%, $p < 0.05$) (图1B),表明该物种对CO₂浓度升高和氮沉降增加均具有敏感响应特征。

4) 无显著响应模式 (CN=C+=N+=CK): 在所有参试植物中,红锥最为特殊,尽管所有的处理均能促进其生物量的积累,却都没有统计学上的差异($p > 0.05$) (图1D),但其平均生长速率与生物量积累在相同处理的所有物种中均是最快的,这与红锥作为该地区典型乡土树种具有较强的适应能力有关。

3.1.2 植物生物量分配格局

在不同处理条件下各参试植物地上地下部分生物量也具有不同的分配格局(图2,表1):

1) CO₂浓度升高(C+处理)能显著促进红锥和红鳞蒲桃两种植物地下部分生物量的积累(根冠

比分别变化+11%, $p<0.05$ 和+38%, $p<0.001$; 图2D、2E), 显著增加荷木、海南红豆地上部分生物量(根冠比分别变化-14%, $p<0.01$ 和-13%, $p<0.001$; 图2A、2C)。

2) 氮沉降增加(N+处理)显著减少荷木、肖

蒲桃、红鳞蒲桃的根冠比(-18%, $p<0.001$; -25%, $p<0.001$; -13%, $p<0.001$) (图2A、2B、2E), 促进地上部分生物量的积累; 增加红锥根冠比值($p<0.05$), 促进地下部分生物量的积累, 而对海南红豆的根冠比值却没有显著影响($p>0.05$) (图2C、2D)。

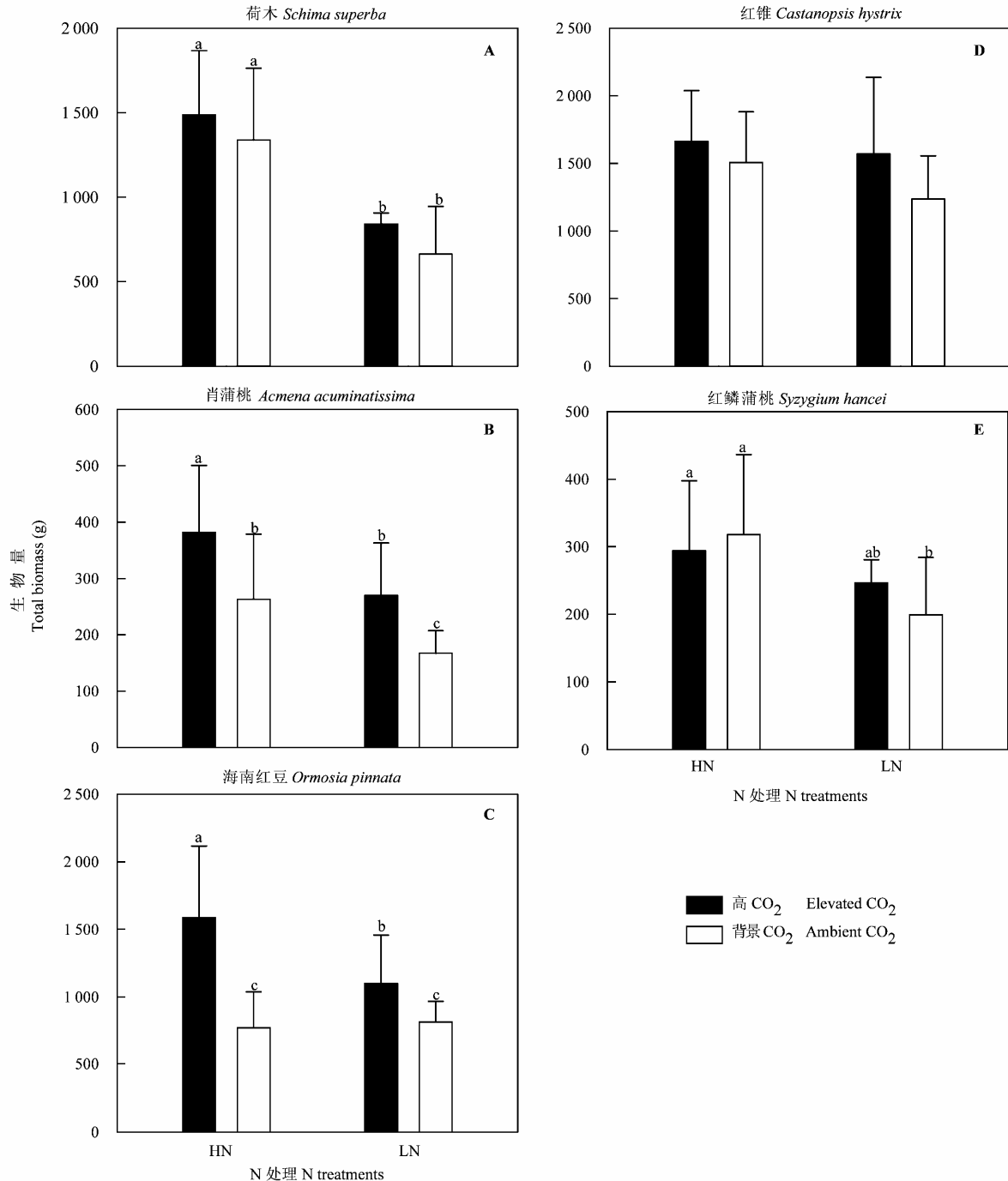


图1 各物种不同实验处理条件下平均生物量变化

Fig. 1 Biomass accumulation under different treatments

图示生物量均为平均值, 误差线表示标准差(SD)。Bars represent average biomass and standard deviation HN: 高氮沉降High N deposition ($100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) LN: 背景氮沉降Ambient N deposition 相同字母表示在0.05水平下差异不显著 Same letters indicate no significant differences at 5% level among treatments

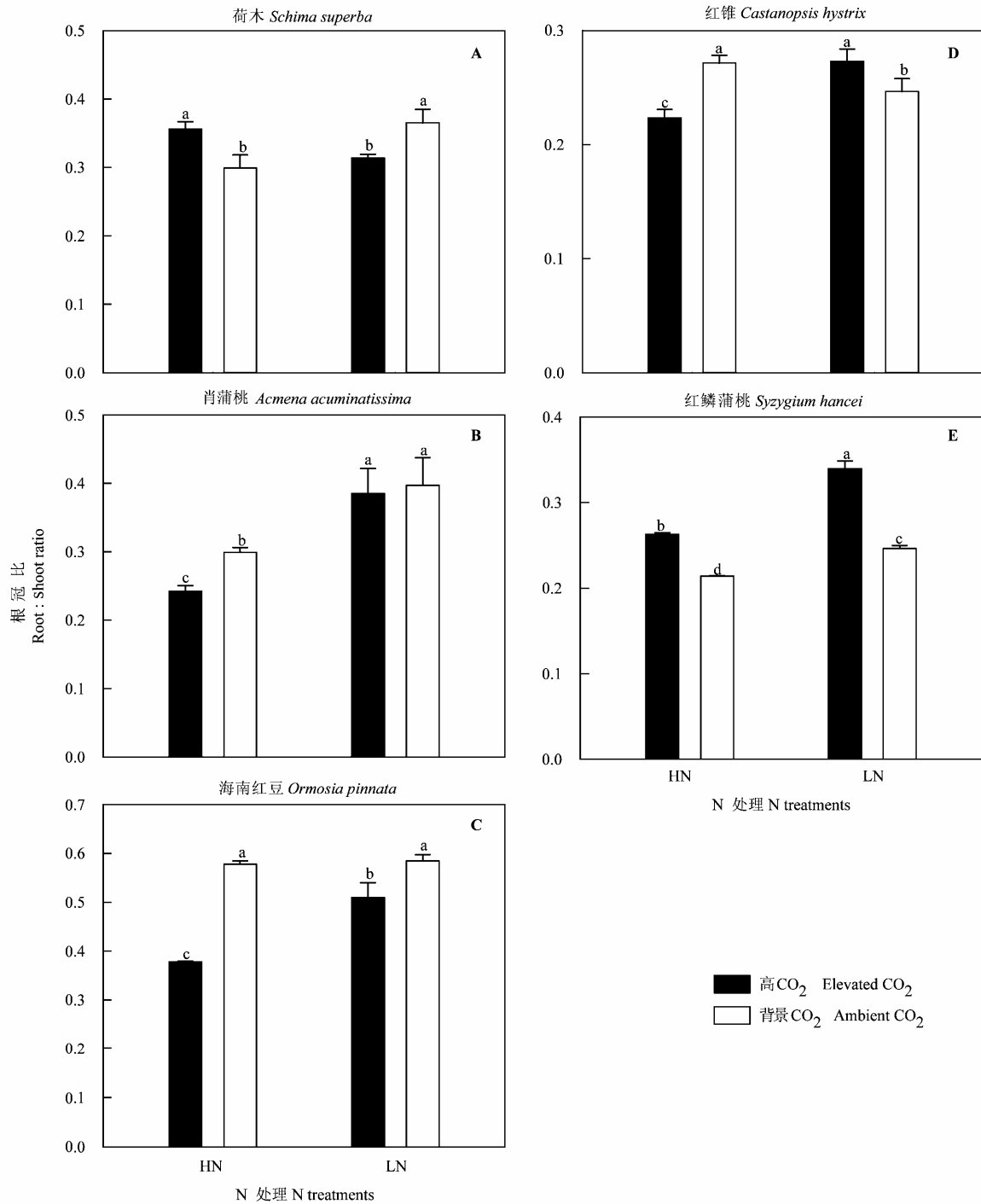


图2 各物种不同实验处理条件下根冠比变化
Fig. 2 Root: shoot ratio under different treatments
图注同图1 Note see Fig. 1

3) CN处理显著增加红鳞蒲桃根冠比值(+7%, $p < 0.001$) (图2E), 促进地下部分生物量的积累, 但却显著减小肖蒲桃、海南红豆和红锥根冠比值(-39%, $p < 0.001$; -35%, $p < 0.001$ 和-9%, $p < 0.01$), 促进地上部分生物量的积累(图2B、2C、2D)。CN

处理对荷木根冠比没有显著影响($p > 0.05$)。

显然, 陆地生态系统植物对CO₂浓度升高及氮沉降增加等环境条件变化的响应格局是不一致的, 但共同的是, CO₂浓度上升、氮沉降增加以及两者交互均能促进植物生物量的积累。而物种生

物量的分配格局则取决于物种在生态系统中的生态位、光合速率等生物学与生理生态学特性,但更多的是增加地上部分的积累。

3.2 群落生物量积累及其分配格局

图3及表1结果表明, C+处理和N+处理均能显著促进群落生物量的积累(+23%, $p<0.05$ 和+28%, $p<0.05$), 而在CN处理(C-N交互)的条件下群落生物量积累更为显著(+66%, $p<0.05$)。这表明, 在CO₂浓度升高及氮沉降增加条件下, 森林群落生物量变化会产生正面响应, 这与Reich等(2006)的结论是一致的。

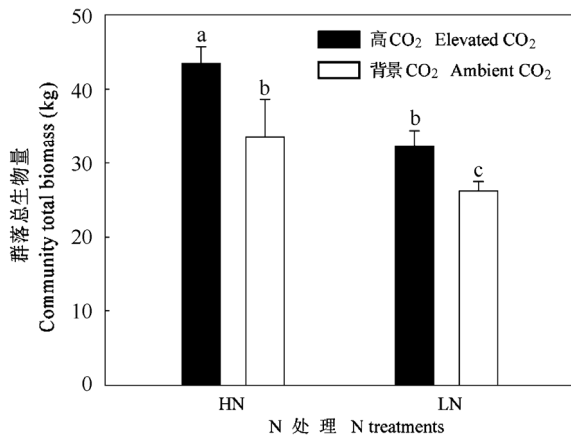


图3 群落总生物量在不同实验处理条件下的变化
Fig. 3 Community total biomass accumulation under different treatments

图注同图1 Note see Fig. 1

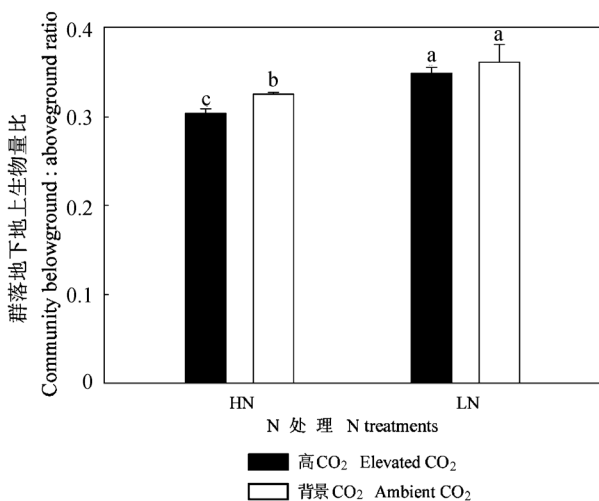


图4 群落地下部分与地上部分生物量之比在不同实验处理条件下的变化

Fig. 4 Community belowground : aboveground ratio under different treatments

图注同图1 Note see Fig. 1

图4显示了在不同处理条件下, 群落地上部分与地下部分生物量的分配格局。C+处理、N+处理、CN处理均降低地下部分与地上部分生物量之比(-4%, $p>0.05$; -10%, $p<0.05$; -16% $p<0.05$), 这是群落中不同植物个体地下部分与地上部分生物量分配格局综合的结果, 这一结果与植物个体生物量及其分配格局在群落中的权重密切相关。在本研究的模拟森林生态系统中, 海南红豆、荷木及红锥3种植物生物量占群落生物量的绝大部分, 他们的生物量分配格局对群落生物量分配格局起主导作用。

4 讨论

4.1 生物量积累对不同处理响应的差异

近3年的实验结果表明, OTC模拟森林生态系统不同物种生物量积累在长期CO₂浓度升高以及氮沉降增加的环境下具有不同的响应特征。前人研究表明, 在短时间高浓度CO₂刺激下, 植物(主要为C₃植物) Rubisco(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)的羧化速率得到提高, 从而提高净光合速率, 促进生物量的积累(林伟宏, 1998; Larios *et al.*, 2001)。然而, 在长期高浓度CO₂环境下生长的植物会呈现较大的变异, 有的植物光合速率增强会逐渐减弱甚至消失, 乃至出现光合速率受抑制的现象(廖轶等, 2003; Ainsworth *et al.*, 2003), 即所谓的“光合适应”(Photosynthesis acclimation)(Gunderson & Wullschlegel, 1994; 许大全, 1994), 但光合速率仍然比正常大气CO₂浓度条件下的高(许大全, 1994; 蒋高明等, 1997; Rogers *et al.*, 2004)。本实验的所有参试物种长期在CO₂浓度升高的环境下生长, 其生物量积累均有不同程度的增加, 有些物种增加显著, 如肖蒲桃、海南红豆; 有些物种尽管有增加的趋势, 但没达到显著性差异, 如荷木、红锥及红鳞蒲桃。究其原因, 可能是后者在处理早期(第1年)就出现了光合适应现象, 光合适应现象出现越早, 后期生物量积累的差异就越不明显。Joel等(2001)从资源竞争的角度也证实: 尽管大多数单物种实验表明植物个体能够正面响应CO₂浓度的升高, 但是多物种共存的群落却明显改变了植物的响应规律。

氮输入的增加会刺激植物生长, 提高生产力, 增加生态系统碳蓄积量, 这在氮素缺乏的生态系统中具有普遍意义(Neff *et al.*, 2002)。从本实验的

结果也说明,即使在氮素相对丰富的热带亚热带地区,只要系统氮素供应状况还没达到饱和,则氮沉降的增加同样促进植物生物量的积累。因为氮沉降增加,促进叶片蛋白质的合成,增加叶片 Rubisco 的含量,提高净光合速率。但如果植物具有根瘤固氮作用,则氮素的增加并不能显著促进植物的生长,如本实验的海南红豆。

C-N 耦合作用可能会影响 CO₂ 浓度升高对于整个生态系统的“施肥效应”(Luo *et al.*, 2004; Hungate *et al.*, 2003)。然而,现在没有足够的数据表明 CO₂ 浓度的升高对植物-土壤系统碳与氮循环的影响(Zak *et al.*, 2000)。在以往的研究中,CO₂ 浓度升高对植物生物量积累的正面效应在高氮处理进一步增加的结果屡见报道。美国对杨树 (*Populus tremuloides*) 幼苗的开顶箱 C-N 交互实验中发现,两年后高氮处理的地上部分生长量比低氮处理的要高 (Zak *et al.*, 2000)。同样的结果在 de Graaff 等(2006)对多个实验研究综述中得到体现。因此,只有持续氮输入做保证,植物才会高浓度 CO₂ 下一直保持较高的生长 (Finzi *et al.*, 2002)。本实验结果表明, C-N 交互处理对植物生物量积累的影响与 CO₂ 浓度升高和氮沉降增加的单独处理相比似乎具有可叠加性,对群落总体而言更是如此,这与许多研究结果是吻合的。然而, Spinnler 等在瑞士云杉 (*Picea abies*) 一山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 幼树的模拟生态系统 4 年研究中发现植物地上部分的响应在高氮和低氮处理下并没有显著性差异,这或许是由于高氮处理下植物快速生长而形成郁闭的群落结构,产生负反馈限制植物生长 (Spinnler *et al.*, 2002)。Haile-Mariam 对西部黄松 (*Pinus ponderosa*) 的研究也支持这个结论 (Haile-Mariam *et al.*, 2000)。由此可见, C-N 耦合对植物生长的作用具有很大的不确定性,与研究对象、研究时间尺度以及实验设施等实验因素有关,需要长期研究积累充分的数据作为支撑。

4.2 生物量分配格局

Luo 等(2006a)对大量 CO₂ 倍增实验结果的 meta 分析结果表明,在 Face (Free-air CO₂ enrichment) 和温室 (Green house) 的条件下显著增加植物地上和地下生物量的积累,而 OTC 倍增实验却只显著增加地上部分的积累,对地下部分生物量积累的增加作用不明显。显然,由于 OTC 空间

的局限性,植物为了争取更多的光资源,促进地上部分的生长。这也说明实验装置对实验结果的影响。在本实验中,CO₂ 浓度升高、氮沉降增加及 CN 交互处理,促进大部分植物地上部分生物量的积累,最终促进群落地上部分总体生物量的增加。

5 结 论

1) 在模拟森林生态系统中, CO₂ 浓度升高、氮沉降增加及 C-N 交互处理能促进植物生物量的积累,但个体间的响应是不一致的。

2) C-N 交互处理对植物生物量积累的影响与两者单独作用相比具有叠加性,对群落总生物量的积累亦是如此。

3) CO₂ 浓度升高、氮沉降增加及 C-N 交互处理改变植物生物量的分配格局,促进大部分植物地上部分生物量的积累。

4) 群落总生物量的分配格局取决于优势物种的生物量及其分配格局在群落中所占的权重。

参 考 文 献

- Ackerly DD, Bazzaz FA (1995). Plant growth and reproduction along CO₂ gradients: non-linear responses and implications for community change. *Global Change Biology*, 1, 199-207.
- Ainsworth EA, Davey PA, Hymus GJ, Osborne CP, Rogers A, Blum H, Nosberger J, Long SP (2003). Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Loium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO₂ Enrichment (FACE). *Plant, Cell and Environment*, 26, 705-714.
- Beedlow PA, Tingey DT (2004). Rising atmospheric CO₂ and carbon sequestration in forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 315-322.
- Bowden RD, Davidson E, Savage K, Arabia C, Steudler P (2004). Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 43-56.
- Ceulemans R, Mousseau M (1994). Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist*, 127, 425-446.
- de Graaff MA, van Groenigen KJ, Six J, Hungate B, van Kessel C (2006). Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO₂: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 12, 2077-2091.
- Dixon RK, Solomon AM, Brown S, Houghton RA, Trexler

- MC, Wisniewski J (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185–190.
- Finzi AC, DeLucia EH, Hamilton JG, Richter DD, Schlesinger WH (2002). The nitrogen budget of a pine forest under Free Air CO₂ Enrichment. *Oecologia*, 132, 567–578.
- Galloway JN, Levy H II, Kasibhatla PS (1994). Year 2020: consequences of population growth and development on deposition of oxidized nitrogen. *Ambio*, 23, 120–123.
- Gielen B, Ceulemans R (2001). The likely impact of rising atmospheric CO₂ on natural and managed populus: a literature review. *Environmental Pollution*, 115, 335–358.
- Gundersen P, Schmidt IK, Raulund-Rasmussen K (2006). Leaching of nitrate from temperate forests effects of air pollution and forest management. *Environmental Reviews*, 14, 1–57.
- Gunderson CA, Wullschlegel CA (1994). Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂. *Photosynthesis Research*, 39, 369–388.
- Haile-Mariam S, Cheng SW, Johnson DW, Ball JT, Paul EA (2000). Use of carbon-13 and carbon-14 to measure the effects of carbon dioxide and nitrogen fertilization on carbon dynamics in ponderosa pine. *Soil Science Society of America Journal*, 64, 1984–1993.
- Hall SJ, Matson PA (2003). Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions. *Ecological Monographs*, 73, 107–129.
- Hungate BA, Dukes JS, Shaw MR, Luo YQ, Field CB (2003). Nitrogen and climate change. *Science*, 302, 1512–1513.
- Hyvonen R, Agren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomaki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Stromgren M, van Oijen M, Wallin G (2007). The likely impact of elevated CO₂, nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, 173, 463–480.
- Jiang GM (蒋高明), Han XG (韩兴国), Lin GH (林光辉) (1997). Response of plant growth to elevated[CO₂]: a review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), 21, 489–502. (in Chinese with English abstract)
- Joel G, Chapin FS, Chiariello NR, Thayer SS, Field CB (2001). Species-specific responses of plant communities to altered carbon and nutrient availability. *Global Change Biology*, 7, 435–450.
- Jongen M, Jones MB (1998). Effects of elevated carbon dioxide on plant biomass production and competition in a simulated neutral grassland community. *Annals of Botany*, 82, 111–123.
- Körner C, Arnone JA III (1992). Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. *Science*, 257, 1672–1675.
- Larios B, Aguera E, de la Haba P, Perez-Vicente R, Maldonado JM (2001). A short-term exposure of cucumber plants to rising atmospheric CO₂ increases leaf carbohydrate content and enhances nitrate reductase expression and activity. *Planta*, 212, 305–312.
- Li DJ (李德军), Mo JM (莫江明), Fang YT (方云霆), Li ZA (李志安) (2005). Effects of simulated nitrogen deposition on biomass production and allocation in *Schima superba* and *Cryptocarya concinna* seedlings in subtropical china. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), 29, 543–549. (in Chinese with English abstract)
- Liao Y (廖轶), Chen GY (陈根云), Zhang DY (张道允), Xiao YZ (肖元珍), Zhu JG (朱建国), Xu DQ (许大全) (2003). Non-stomatal acclimation of leaf photosynthesis to Free-Air CO₂ Enrichment(FACE) in winter wheat. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*(植物生理与分子生物学学报), 29, 494–500. (in Chinese with English abstract)
- Lin WH (林伟宏) (1998). Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 18, 529–538. (in Chinese with English abstract)
- Luo YQ, Hui DF, Zhang DQ (2006a). Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: a meta-analysis. *Ecology*, 87, 53–63.
- Luo YQ, Su BO, Currie WS, Dukes JS, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, McMurtrie RE, Oren RAM, Parton WJ (2004). Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience*, 54, 731–739.
- Luo ZB, Calfapietra C, Liberloo M, Scarascia-Mugnozza G, Polle A (2006b). Carbon partitioning to mobile and structural fractions in poplar wood under elevated CO₂ (EUROFACE) and N fertilization. *Global Change Biology*, 12, 272–283.
- Magill AH, Aber JD, Berntson GM, McDowell WH, Nadelhoffer KJ, Melillo JM, Steudler PA (2000). Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, 3, 238–253.
- Morgan JA, Pataki DE, Körner C, Clark H, Grosso SJ, Grünzweig JM, Knapp AK, Mosier AR, Newton PCD, Niklaus PA, Nippert JB, Nowak RS, Parton WJ, Polley HW, Shaw MR (2004). Water relations in grassland

- and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 140, 11–25.
- Neff JC, Townsend AR, Gleixner G, Lehman SJ, Turnbull J, Bowman WD (2002). Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of organic carbon. *Nature*, 419, 915–917.
- Norby RJ, Wullschlegel SD, Gunderson CA, Johnson DW, Ceulemans R (1999). Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment*, 22, 683–714.
- Nordin A, Strengbom J, Witzell J, Näsholm T, Ericson L (2005). Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: implications for the nitrogen critical load. *Ambio*, 34, 20–24.
- Oberbauer SF, Strain BR, Fetcher N (1985). Effect of CO₂-enrichment on seedling physiology and growth of two tropical tree species. *Physiologia Plantarum*, 65, 352–356.
- Reich PB, Hungate BA, Luo YQ (2006). Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 611–636.
- Ren R (任仁), Mi FJ (米丰杰), Bai NB (白乃彬) (2000). A chemometrics analysis on the data of precipitation chemistry of China. *Journal of Beijing Polytechnic University* (北京工业大学学报), 26, 90–95.
- Rogers A, Allen DJ, Davey PA, Morgan PB, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Comic G, Dermody O, Dohleman FG, Heaton EA, Mahoney J, Zhu XG, Delucia EH, Ort DR, Long SP (2004). Leaf photosynthesis and carbohydrate dynamics of soybeans grown throughout their lifecycle under Free-Air Carbon Dioxide Enrichment. *Plant, Cell and Environment*, 27, 449–458.
- Saxe H, Ellsworth DS, Heath J (1998). Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist*, 139, 395–436.
- Sefcik LT, Zak DR, Ellsworth DS (2007). Seedling survival in a northern temperate forest understory is increased by elevated atmospheric carbon dioxide and atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology*, 13, 132–146.
- Spinnler D, Egli P, Körner C (2002). Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees*, 16, 423–436.
- Xu DQ (许大全) (1994). Responses of photosynthesis and related processes to long-term high CO₂ concentration. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 30(2), 81–87. (in Chinese)
- Zak DR, Pregitzer KS, King JS, Holmes WE (2000). Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist*, 147, 201–222.