DOI: 10.5846/stxb201910172178

刘燕飞,张羽,赖金美,林威,黄幸然,方熊,易志刚.土壤氮水交互对马尾松和杉木 COS 和 CO₂通量的影响.生态学报,2020,40(16):5729-5738. Liu Y F, Zhang Y, Lai J M, Lin W, Huang X R, Fang X, Yi Z G. Effects of soil nitrogen and water interaction on COS and CO₂ fluxes of *Pinus massoniana* and *Cunninghamia lanceolata*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16):5729-5738.

土壤氮水交互对马尾松和杉木 COS 和 CO₂ 通量的 影响

刘燕飞,张 羽,赖金美,林 威,黄幸然,方 熊,易志刚*

福建农林大学资源与环境学院/土壤环境健康与调控福建省重点实验室,福州 350002

摘要:羰基硫(COS)和 CO₂化学结构相似,且植物对 COS 和 CO₂具有共吸收特性,因此可利用 COS 作为示踪物来估算生态系统 总初级生产力,而不同植物吸收 COS 和 CO₂对环境因子变化的响应差异较大。以南亚热带典型树种马尾松(*Pinus massoniana*) 和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为研究对象,设置 2 个氮水平及 3 个土壤水分梯度处理。采取顶空套袋法采集气体样品,用预 浓缩—气质联用仪分析样品 COS 浓度,同时测量植物光合参数。结果表明:马尾松和杉木吸收 COS,吸收速率均值分别为 39.58—127.27 pmol m⁻² s⁻¹和 0.81—66.92 pmol m⁻² s⁻¹。整体而言,施氮可促进植物吸收 COS,但除施氮对马尾松 COS 通量有显 著影响外(P<0.05),施氮、土壤水分和两者交互作用对马尾松和杉木的 COS 和 CO₂通量及其比值均无显著性影响。施氮情况 下,高土壤水分处理促进马尾松 COS 吸收而低土壤水分处理促进杉木 COS 吸收。中等土壤水分和高土壤水分条件下马尾松和 杉木 COS 通量与气孔导度呈正相关关系。线性拟合结果表明,植物 COS 通量(F_{cos})与 CO₂通量(F_{co2})呈极显著正相关(P< 0.01),马尾松和杉木 F_{cos}/F_{co2} 值分别为 1.48×10⁻⁶和 1.01×10⁻⁶。中等土壤水分条件均可提高马尾松 F_{cos}/F_{co2} 比值,而低土壤 水分条件下施氮增加杉木 F_{cos}/F_{co2} 比值,高土壤水分条件下施氮降低杉木 F_{cos}/F_{co2} 的影响有重要意义,而且可为模型估 算总初级生产力提供区域性数据支持。

关键词:氮沉降;土壤水分;羰基硫;光合作用;总初级生产力

Effects of soil nitrogen and water interaction on COS and CO₂ fluxes of *Pinus* massoniana and *Cunninghamia lanceolata*

LIU Yanfei, ZHANG Yu, LAI Jinmei, LIN Wei, HUANG Xingran, FANG Xiong, YI Zhigang*

Fujian Provincial Key Laboratory of Soil Environmental Health and Regulation, College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forest University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Due to the similar chemical structure of carbonyl sulfide (COS) and carbon dioxide (CO₂) as well as the coabsorption of COS and CO₂ by plants, it is possible to employ COS as a proxy for estimating the gross primary productivity (GPP). However, the response of COS and CO₂ fluxes to environmental factors varies between different plants. Two typical subtropical tree species, namely *Pinus massoniana* and *Cunninghamia lanceolata* were selected, two nitrogen levels, and three soil water gradients were set in this study. Gas samples were collected in sample bags with dynamic headspace cuvettes methods, and the COS concentration inside was determined by preconcentrator—GC—MS. The photosynthetic parameters of plants was measured simultaneously. The results showed that *P. massoniana* and *C. lanceolata* could assimilate COS, with

基金项目:国家自然科学基金项目(41877326,41473083)

收稿日期:2019-10-17; 网络出版日期:2020-06-08

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zgyi@ fafu.edu.cn

the rates of 39.58-127.27 pmol m⁻² s⁻¹ and 0.81-66.92 pmol m⁻² s⁻¹, respectively. Generally, COS absorption by plants could be promoted by nitrogen application. Except for the significant effect of nitrogen application on the COS flux of P. massoniana (P<0.05), soil moisture, nitrogen application and their interactions had no significant effect on COS and CO2 fluxes (Fcos and Fco,) and their ratios of Fcos and Fco, for P. massoniana and C. lanceolata. With nitrogen application, the COS absorption by P. massoniana could be promoted at high soil moisture, while at low soil moisture for C. lanceolata. Under moderate soil water and high soil water conditions, the COS fluxes of P. massoniana and C. lanceolata were positively correlated with stomatal conductance. The linear fitting results showed that the COS fluxes of plants were extremely significantly positively correlated with the CO₂ fluxes (P < 0.01), with the F_{CO_2}/F_{CO_2} value of 1.48×10^{-6} and 1.01×10^{-6} for P. massoniana and C. lanceolata, respectively. Moderate soil moisture could increase F_{cos}/F_{co}, value for P. massoniana, while nitrogen application increased F_{cos}/F_{co} value under low soil water conditions, and the value decreased under high soil water conditions for C. lanceolata. Low and high soil moisture increased the vapor pressure deficit of P. massoniana, which promoted the reduction of stomatal conductance and reduced the net photosynthetic rate. Nitrogen application increased the stomatal conductance of C. lanceolata under low and high soil moisture conditions and thus enhanced net photosynthetic rate. The results not only have important implications for further understanding of the effects of regional nitrogen deposition and precipitation on tree COS flux and F_{COS}/F_{CO} , but also provide regional data for modelling and estimating gross primary productivity.

Key Words: nitrogen deposition; soil water; carbonyl sulfide (COS); photosynthetic rate; gross primary productivity (GPP)

羰基硫(carbonyl sulfide, COS)是对流层中含量最高的含硫气体^[1],COS 的光解作用和氧化作用会促进 平流层硫酸盐气溶胶层的形成,从而影响大气环境。植物吸收是 COS 最重要的汇,是全球 COS 循环不可或缺 的一环。COS 与 CO₂化学结构式类似,研究表明植物在光合作用期间,叶片中的 CO₂和 COS 遵循的路径一 致^[2],并受到相同的物理扩散影响;同时植物光合作用过程中参与 CO₂同化过程的酶也会消耗 COS,在酶的作 用下 COS 与 H₂O 反应生成 CO₂和 H₂S,此过程为不可逆反应^[3]。由于植物能同时吸收 COS 和 CO₂,且 COS 和 CO₂之间存在强相关性,COS 成为极具潜力的 CO₂示踪物质,可用于估算生态系统总初级生产力(GPP)^[4-5]。 因此,COS 在生态系统碳循环中同样扮演重要的角色。若想估算 GPP,植物对 COS 和 CO₂吸收通量的比值, 即 F_{cos}/F_{co2}至关重要^[4],由于该参数受植物种类和环境因子影响^[6],使得估算 GPP 难度加大。不同树种间由 于其对氮水环境的适应性、敏感程度与其本身生理指标的差异性,包括酶种类^[7]、酶活性和气孔导度^[8]等,导 致植物气体交换能力存在差异^[9],从而使得不同氮水条件下植物对 CO₂的吸收能力不同,由于植物 COS 与 CO₂存在共吸收关系,植物对 COS 的吸收能力同样有可能改变。有研究表明不同生态系统和不同植物的 COS 和 CO₂沉积速率比也有所不同,热带季节性森林、温带落叶林和温带常绿林的分别为 1.7—3.6、1.5—2.9 和 1.7—3.0^[10]。因此研究不同植物在不同环境因子下的 F_{cos}/F_{co}有重要意义。

影响植物与大气 COS 交换的环境因素较多,主要包括大气 CO₂浓度、温度、水分和土壤养分等。由于全 球降水格局的改变和氮沉降量的时空分布不均,导致土壤水分和氮素成为影响植物生长发育与植物和大气间 COS 交换的重要因素。土壤水分的改变会影响植物蒸腾作用(Transpiration, *Tr*)和蒸汽压亏缺(Vapor pressure deficit, VPD),从而导致气孔形态和气孔导度(Stomatal conductance, *Gs*)变化^[11],进而影响光合作用 和 CO₂的扩散。Cano 等^[8]研究发现随着干旱程度的增加,低浓度的叶绿体 CO₂会导致代谢发生变化从而进一 步损害光合作用。Osakabe 等^[12]研究发现气孔活动受环境胁迫的影响,从而影响 CO₂吸收,进而影响光合作 用和植物生长。与 CO₂类似,植物 COS 通量也与气孔紧密相关,Seibt 等^[2]对叶片吸收 COS 进行动力学分析 发现植物吸收 COS 与气孔导度直接相关;Sun 等^[13]研究淡水沼泽香蒲(*Typha*)气孔对 COS 和 CO₂通量的控制 发现香蒲气孔导度的变化会影响香蒲的 COS 通量。土壤氮素的增加,可能导致植物氮吸收量增加,从而影响 植物生理生化活动,而目前大气氮沉降增加是影响土壤氮含量的一个重要因素。Jing 等^[14]研究新疆干旱地 区棉花田发现施氮能促进棉花 COS 交换,另有研究表明氮沉降会影响植物的生物量产量和光合速率 (Photosynthetic rate, *Pn*)^[15],氮沉降的增加影响植物气孔导度和蒸腾速率^[16],而无论是光合速率还是气孔导 度都是影响植物 CO₂和 COS 通量的重要因素^[17]。

虽然现阶段关于植物 COS 通量的研究较多,但大多集中在大尺度或区域性生态系统尺度上,而关于植物 COS 通量对水分胁迫和氮添加的响应的研究较缺乏。因此植物 COS 通量对水分胁迫和氮添加的响应如何, 氮水条件变化情况下植物 COS 通量与 CO₂通量的比值(F_{cos}/F_{co2})如何变化,变化又是如何产生尚不清楚,这些不确定性可能使得估算区域乃至全球总初级生产力时出现不小的偏差。故本研究以南亚热带先锋树种马 尾松(*Pinus massoniana*)和南亚热带人工林种植面积最大的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为研究对象,研 究不同水分和是否施氮情况下两种树种的生理指标和 COS 以及 CO₂通量的变化情况,分析马尾松和杉木 F_{cos}/F_{co2}对环境因子变化的响应情况。结果可为南亚热带地区植物 COS 通量提供数据参考,并可为 GPP 模型估算的精确化提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 实验材料和设计

于 2017 年 10 月在温室建设 18 个长宽高为 1 m×1 m×0.6 m 的水泥坑, 方形坑四周和基座为砖混结构并 贴瓷片。基座底部设置 1 个直径 2 cm 的出水孔并通过 PVC 导管收集土壤淋滤水。2017 年 11 月将从野外自 然林运来的红壤捡出粗根和石块后混匀并填入方形坑,填土深度为 0.5 m 并静置稳定 1 个月, 于 2017 年 12 月 将马尾松和杉木 1 年生幼苗移入方形坑土柱中。缓苗 4 个月后, 于 2018 年 4 月进行氮水交互处理, 其中氮处 理分施氮(AN,80 kg N hm⁻² a⁻¹)和未施氮(CK,0 kg N hm⁻² a⁻¹);每个氮处理又设置 3 个土壤水分梯度处理, 分别为低水分(LW,40%最大持水量, Maximum water holding capacity, MWHC)、中等水分(MW,60% MWHC) 和高水分(HW,80% MWHC), 一共 6 个处理。各处理设置 3 个重复并随机分布。氮添加以硝酸铵为氮源, 每 月定期将 1.905 g 硝酸铵溶于 5 L 水中施于施氮处理土柱中, 未施氮组则利用自动喷水装置喷水 5 L。每周定 期测定土壤体积含水量, 并根据土壤容重和方形坑体积估算水分损失, 然后通过流量控制器调节补充水分损 失, 使土壤水分含量达到要求。

1.2 样品采集与分析

于 2018 年 11 月 30 日—12 月 1 日进行样品采集。

气体采集:在晴朗的天气下(9:00—16:00),选择相同处理的2年生无附属物且长势相近的枝条,用 Teflon 袋将其套住,使用活体植物动态顶空套袋法进行采样(图1)。具体如下:首先,将采样装置平放于待测 植株附近并保证管路连接无误,采样开始时打开气泵,使气泵(10L—D,大连德霖气体包装有限公司)将干洁

的零空气(依次经过硅胶、碘化钾和活性炭)通入套住 枝条的 Teflon 袋(透光率在 95%以上)中,等袋中植物 与气体稳定后(30 min),在出气端采集 1000 mL 气体至 Tedlar 袋中,并及时上机检测 Tedlar 袋中的 COS 和 CO₂ 气体浓度。采样前,在距土柱不远处设置一个未放置植 物的空袋子,其余采样条件与有植物情况保持一致,以 此作为大气空白。采样装置共4套,采样为多人同时采 样,通过计时器统一采样时间。采样期间通过悬挂于待 测枝条上的温湿度计(RC—4HC,中国精创 Elitech)实 时记录采样袋内的温湿度情况,采样结束后将数据导出





并取植物稳定期间温湿度的平均值,用于计算气体通量。采样期间使用光合有效辐射仪(Model MQ-500, Apogee instruments, The USA)测量 Teflon 袋四周光照强度。气体采集结束后, 使用便携式光合作用测量系统 (LiCor—6400,LI—COR Biosciences, The USA)测量马尾松和杉木光合参数,由于马尾松枝干较粗且松针较 长,因此采用阔叶叶室测量马尾松光合参数:先将马尾松枝条上的松针梳理好,然后将大约 20 根长短大小相 近的马尾松松针并排平铺于阔叶叶室上,使叶室测量面保持铺满状态,再按下叶室把手将松针夹紧并开始测 量;杉木光合参数采用簇状叶室测量;选取杉木枝条主干处叶片长势均匀的部分,保持杉木叶片基本铺满叶室 测量面,再关紧叶室开始测量。每株植物均选取 3—5 处进行光合参数测量。详细操作步骤:将光强设置为 1000 μmol m⁻² s⁻¹, 流速设置为 500 μmol/s。等待仪器达到稳定状态: 光强、流速、样品室和参比室的二氧化碳 浓度等参数稳定;单位时间里 CO,值波动小于 0.2 μmol/mol;光合速率参数稳定在小数点之后一位;气孔导 度、胞间二氧化碳浓度(Intercellular carbon dioxide concentration, Ci)和蒸腾速率参数均大于0。然后记录稳定 状态下的植物叶片光合参数(包括净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳、蒸腾速率和蒸汽压亏缺)。马尾松 叶面积测量方法:按顺序将松针梳理好,选取 20 根以上松针排列整齐(不摘下松针),用手持式叶面积仪(CI-203, CID Bio-Science, The USA) 夹住排列好的松针, 从松针末端开始向松针顶端移动直至仪器扫描完成, 重复 3次,以此方法依次测量枝条剩余松针面积,导出数据并计算目标枝条总叶面积;杉木叶面积测量方法;由于 杉木枝条叶片排列整齐且质地较硬,可直接用叶面积仪从枝干尾端向前端移动,直接测量整个枝条叶面积,每 个枝条测量重复3次,减少操作带来的误差。

样品分析:本研究采用预浓缩-气质联用法(Entech 7200-7890B-5977A)分析 COS 样品, CO₂样品采用 CA-6气体样品进样仪(Agilent 7890B)分析,具体方法及参数设置参照林威等^[18]。

1.3 数据分析及处理

通量计算:

$$F = \frac{(C_1 - C_0) \times f \times 273.15}{A \times V_m \times (273.15 + T)}$$

式中,*F*为植物 COS 或 CO₂通量,单位分别为 pmol m⁻² s⁻¹和 μ mol m⁻² s⁻¹;*C*₀和 *C*₁分别为空白袋和样品袋中 COS 体积分数(10⁻¹²)或 CO₂体积分数(10⁻⁶);*f* 为进气流量,单位为 L/s;*A* 为植物叶面积,单位为 m²;*V*_m为标 准状况下的气体摩尔体积,为 22.4 L/mol;*T* 为大气温度,单位为 C。

数据处理:采用 SPSS 19 单因素方差分析对光合参数和 COS 通量差异进行显著性分析(Duncan 法),土壤 施氮和土壤水分及其交互作用对马尾松和杉木的气体通量和光合参数的影响则采用双因素方差分析。采用 双变量相关性分析对 COS 与 CO₂通量相关性进行显著性分析。使用 Sigmaplot 12.5 作图。

2 结果

2.1 植物光合速率及相关参数

由表1知,马尾松未施氦组与施氦组不同土壤水分处理下的光合速率均表现为:中等水分处理>高水分 处理>低水分处理。杉木在未施氦组中等水分处理的光合速率高于低水分和高水分处理,而施氦组中等水分 处理光合速率则小于低水分和高水分处理,但均无显著性差异。对于不同处理下的气孔导度,杉木和马尾松 在未施氦组和施氦组的气孔导度均表现为中等水分处理>高水分处理>低水分处理,且马尾松未施氦组和施 氦组低水分处理气孔导度显著低于中等水分和高水分处理气孔导度(P<0.05)。此外,杉木和马尾松在相同 水分处理下的气孔导度均表现为施氦组高于未施氦组。

通过表2可以看出,土壤氮水平对马尾松COS通量和杉木蒸腾速率有显著性影响(P<0.05),土壤水分对 马尾松气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率和杉木胞间二氧化碳浓度有显著性影响(P<0.05),但土壤氮 水交互作用对马尾松和杉木各参数无显著性影响。

表1 土壤氮处理和水分梯度对马尾松和杉木光合参数的影响(平均值±标准偏差,n=3)

Table 1 Effects of soil nitrogen treatment and water gradient on photosynthetic parameters of *P. massoniana* and *C. lanceolata* (mean \pm SD, n=3)

树种 Species	处理 Treatment	净光合速率 Pn Photosynthetic rate / (µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	气孔导度 Gs Conductance / (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 Ci Intercellular CO ₂ concentration / (µmol CO ₂ mol)	蒸腾速率 Tr Transpiration rate ∕ (mmol H₂O m ⁻² s ⁻¹)	蒸汽压亏缺 VPD Vapor pressure deficit/kPa
马尾松	CK-LW	6.705±1.131a	$0.056{\pm}0.011{\rm b}$	208.121±6.214a	$0.990 \pm 0.356 \mathrm{b}$	1.786±0.298a
P. massoniana	CK-MW	8.202±3.902a	0.147±0.065a	305.492±25.082a	2.229±1.100a	1.587±0.130a
	CK-HW	8.124±2.617a	0.125±0.015a	353.771±142.036a	1.877±0.342ab	1.637±0.251a
	AN-LW	6.136±0.658a	$0.059{\pm}0.010{\rm b}$	234.650±10.217a	$0.926{\pm}0.139\mathrm{b}$	1.621±0.120a
	AN-MW	7.938±1.147a	0.158±0.048a	310.848±17.661a	2.256±0.729a	1.525±0.052a
	AN-HW	7.134±2.219a	0.126±0.028a	383.073±137.713a	1.955±0.638ab	1.645±0.247a
杉木	CK-LW	24.600±1.598a	0.205±0.046a	$172.430 \pm 24.680 \mathrm{b}$	$2.611 \pm 0.647 \mathrm{b}$	1.296±0.044a
C. lanceolata	CK-MW	25.266±3.221a	0.311±0.057a	$226.420 \pm 7.474 \mathrm{ab}$	3.877±1.011a	1.299±0.298a
	CK-HW	22.254±7.379a	0.263±0.075a	247.776±11.485a	$2.664{\pm}0.070\mathrm{b}$	1.095±0.251a
	AN-LW	27.228±2.601a	0.310±0.087a	210.703±34.748ab	3.939±0.410a	1.374±0.338a
	AN-MW	22.822±0.177a	0.435±0.245a	266.957±53.185a	3.609±0.618ab	1.063±0.595a
	AN-HW	28.298±1.691a	0.319±0.040a	212.572±26.936ab	3.947±0.678a	1.309±0.365a

CK-LW:未施氮-低土壤水分,No nitrogen application-Low soil moisture;CK-MW:未施氮-中等土壤水分,No nitrogen application-Moderate soil moisture;CK-HW:未施 氮-高土壤水分,No nitrogen application-High soil moisture;AN-LW:施氮-低土壤水分,Nitrogen application-Low soil moisture;AN-MW:施氮-中等土壤水分,Nitrogen application-Moderate soil moisture;AN-HW:施氮-高土壤水分,Nitrogen application-High soil moisture;表中同列不同小写字母表示不同处理间显著性差异(P<0.05)

Table 2 Results of	two-way ANOVA	on gas fluxes and p	ohotosynthetic para	ameters of P. mass	oniana and C. lanced	olata $(n=3)$	
会粉	——————————————————————————————————————						
Parameters	氮水平 N Nitrogen	土壤水分 W Water	交互作用 N×W	氮水平 N Nitrogen	土壤水分 W Water	交互作用 N×W	
羰基硫通量 Carbonyl sulfide flux	6.30 *	0.95	0.73	3.33	2.70	0.22	
二氧化碳通量 Carbon dioxide flux	3.11	1.89	0.20	4.62	1.29	0.66	
F_{COS}/F_{CO_2}	0.02	0.49	0.52	1.02	1.05	0.64	
Pn	0.33	0.88	0.04	1.51	0.42	2.13	
Gs	0.09	11.14 **	0.03	3.01	1.59	0.14	
Ci	0.28	4.89 *	0.04	1.03	5.18 *	3.01	
Tr	0.01	6.64 *	0.02	6.74 *	0.99	3.03	
VPD	0.59	0.80	0.28	0.01	0.33	0.64	

表 2	马尾松和杉木气体通量以及光合参数的双因素方差分析结果(n=3)
	NOVA on and fluxes and photosymthetic personators of D massaulana

 F_{COS}/F_{CO_2} :羰基硫通量与二氧化碳通量比值 The ratio of carbonyl sulfide flux and carbon dioxide flux;表格中的数值为 F 值,各效应的显著影响用星号表示:**表示 P<0.01,*表示 P<0.05

2.2 马尾松和杉木 COS 通量

马尾松施氮组高水分处理 COS 通量((-127.27±6.85) pmol m⁻² s⁻¹)和未施氮组高水分处理 COS 通量 ((-95.41±25.38) pmol m⁻² s⁻¹)均高于其余水分处理。杉木未施氮组中等水分处理下 COS 通量低于高水分 和低水分处理,施氮组同样有此规律(图 2)。马尾松和杉木施氮组不同土壤水分处理 COS 通量均高于未施 氮组相应土壤水分处理。

马尾松施氮组中等水分和高水分处理的 COS 通量显著高于未施氮组中等水分处理(P<0.05)。而杉木施 氮组低土壤水分处理 COS 通量((-66.92±19.81) pmol m⁻² s⁻¹)和高水分处理 COS 通量((-59.41±39.48) pmol m⁻² s⁻¹)均显著高于未施氮组中等水分处理(P<0.05),说明土壤氮水交互作用下杉木 COS 通量增加。



图 2 不同氮水处理下马尾松和杉木 COS 通量

Fig.2 Flux of carbonyl sulfide in *P. massoniana* and *C. lanceolata* in different nitrogen treatments COS:羰基硫, Carbonyl sulfide;不同大写字母表示不同处理间显著性差异(P<0.05)

2.3 植物 COS 与 CO₂通量及其与植物光合参数相关关系

马尾松施氮组与未施氮组中等水分处理 $F_{cos}/F_{co_2}(分别为 3.42 \times 10^{-6} 和 5.87 \times 10^{-6})$ 比其余水分处理高。 杉木未施氮组低水分处理的 F_{cos}/F_{co_2} 均值(6.15×10⁻⁶)比其余水分处理高,施氮组则表现为高水分处理 F_{cos}/F_{co_2} 均值(2.36×10⁻⁶)较高。此外,马尾松施氮组中等土壤水分处理 F_{cos}/F_{co_2} 均值低于未施氮组,而杉木施氮 组中等土壤水分处理下杉木 F_{cos}/F_{co_2} 均值高于未施氮组(图 3)。

由图 3 知,马尾松和杉木 COS 通量与 CO₂通量呈极显著正相关(*P*<0.01)。线性拟合结果表明,马尾松 F_{cos}/F_{cos}值汇聚于 1.48×10⁻⁶,而杉木 F_{cos}/F_{cos}值则汇聚于 1.01×10⁻⁶。

通过表 3 可以看出,除低土壤水分条件下马尾松 CO₂通量和杉木 COS 通量与气孔导度呈负相关外,马尾 松和杉木的 CO₂通量和 COS 通量均与气孔导度呈正相关关系。但总体上马尾松和杉木 COS 通量和 CO₂通量 及其比值与植物净光合速率和气孔导度间均无显著相关性。





Fig.3 The ratios and correlation between COS and CO2 flux in P. massoniana and C. lanceolata

3 讨论

3.1 氮水耦合对马尾松和杉木光合的影响

土壤水分是影响植物生理生态的重要环境因子,而植物的气孔调节功能是植物适应土壤水分环境变化的

重要手段,通过控制和优化植物叶片与大气之间的 CO2、水汽等气体交换来调节植物体内的碳水平衡。而植 物气孔导度与 VPD 存在紧密联系,通常气孔导度随着 VPD 的增大而降低,反之升高^[19]。本研究结果显示相 对于中等土壤水分处理,在未施氮条件下低土壤水分和高土壤水分将导致马尾松与杉木光合速率降低;在施 氮条件下低土壤水分和高土壤水分依然抑制马尾松光合速率:但不同处理下马尾松和杉木净光合速率无显著 性差异(表1)。王海珍等^[20]研究灰胡杨(Populus pruinosa Schrenk)幼苗对土壤水分梯度的响应结果表明干旱 抑制光合速率,而邓秀秀等[21]研究也发现干旱抑制马尾松净光合速率,这与本研究中马尾松的光合响应一 致,这可能是由于马尾松在低土壤水分条件下的高 VPD 使气孔导度降低导致(表1)。有研究表明植物在涝 渍情况下的生理变化与植物通气组织和可溶性糖的形成有关^[22],Addingtong等^[23]研究发现相较于在干旱环 境下生长的长叶松(Pinus palustris Mill.),湿润环境下生长的长叶松气孔关闭对水汽压亏缺增加的反应更敏 感。而表2效应分析结果表明土壤水分对马尾松气孔导度有极显著影响(P<0.01),因此高水分处理下马尾 松气孔导度均低于中等水分处理,且光合速率与气孔导度响应趋势一致,可能是由于高土壤水分下马尾松叶 片 VPD 增大导致气孔导度降低(表1)。Mo 等^[15]研究中国南方的两种热带树种木荷(Schima superba)与黄果 厚壳桂(Cryptocarya concinna)对模拟氮沉降的响应的结果表明施氮促进植物光合速率,这与本研究结果中低 土壤水分和高土壤水分处理下的杉木光合速率结果一致,可能是由于施氮补充杉木体内氮营养元素,导致杉 木气孔导度增大从而促进光合速率。相较于未施氮情况,在施氮情况下的杉木气孔导度与 VPD 的规律更明 显,这可能是施氮促进杉木气孔导度对 VPD 的敏感性,马尾松则相反。有研究表明氮添加将降低植物的氮再 吸收效率[24],并影响光合速率,尤其是在高氮条件下[25]。而在本研究中,相对于未施氮中等土壤水分条件, 低土壤水分和高土壤水分与氮的互作对马尾松光合速率具有不利影响,这可能是马尾松在氮水互作条件下的 氮再吸收效率存在差异,进而导致气孔导度降低,但总体上土壤氮水交互作用对马尾松和杉木光合参数无显 著性影响(表2)。

 Table 3 Correlation of COS and CO2 flux and their ratios of P. massoniana and C. lanceolata with photosynthetic parameters under different soil moisture conditions (n=6)

 树种
 土壤水分
 参数
 CO2通量
 COS 通量
 Foce/Face

表3 不同土壤水分条件下马尾松和杉木 COS 通量和 CO,通量及其比值与光合参数相关性(n=6)

树种 Species	土壤水分 Water	参数 Parameters	CO ₂ 通量 Carbon dioxide flux	COS 通量 Carbonyl sulfide flux	F_{COS}/F_{CO_2}
马尾松	LW	Pn	-0.247	0.033	-0.850 *
P. massoniana		Gs	-0.137	0.075	-0.618
	MW	Pn	0.062	-0.064	0.285
		Gs	0.584	0.331	0.674
	HW	Pn	-0.427	-0.176	0.414
		Gs	0.387	0.328	-0.101
杉木	LW	Pn	-0.057	0.009	0.078
C. lanceolata		Gs	0.039	-0.070	0.218
	MW	Pn	-0.031	-0.204	-0.222
		Gs	0.303	0.163	-0.113
	HW	Pn	0.299	0.159	-0.606
		Gs	0.694	0.551	-0.772

CK:未施氮, No nitrogen application; AN:施氮, Nitrogen application; LW:低土壤水分, Low soil moisture; MW:中等土壤水分, Moderate soil moisture; HW:高土壤水分, High soil moisture; *表示相关性显著(P<0.05)

3.2 氮水耦合对马尾松和杉木 COS 通量的影响

植物 COS 通量的影响因素较多,其中植物自身因素影响最甚,其中植物内部阻力(气孔导度、叶肉导度等)对植物 COS 通量起重要作用。本实验中,未施氮组的中等水分处理马尾松光合速率和气孔导度均大于低水分处理,但其 COS 通量却低于低水分处理,此外杉木在施氮和未施氮条件下的中等水分处理气孔导度均较

高,但其 COS 通量同样小于低水分处理,且马尾松 CO₂通量和杉木 COS 通量均在低土壤水分条件下与气孔导 度呈负相关(表 3),因此可能还存在其他影响低土壤水分条件下杉木和马尾松 COS 通量的因素。施氮组与 未施氮组高水分处理下的马尾松 COS 通量均高于低水分处理,说明高水分环境相比于低水分环境更有利于 马尾松吸收 COS。有研究表明干旱将降低植物光合作用和气孔导度^[26],结合表 1 可知,高水分处理下马尾松 气孔导度显著高于低水分处理(P<0.05),导致高水分处理下的马尾松吸收 COS 能力增强。此外,施氮处理不 同土壤水分条件的马尾松与杉木 COS 通量均大于未施氮处理相应土壤水分条件下的 COS 通量(图 2),这可 能是因为施氮使得马尾松和杉木气孔导度增强,进而导致植物 COS 通量增加。有研究表明植物 COS 通量与 植物气孔导度密切相关^[10],Kooijmans 等^[27]研究光和湿度对欧洲赤松树枝 COS 通量影响时发现,欧洲赤松的 COS 通量随植物气孔导度的增加而增加,这与本研究中等土壤水分和高土壤水分条件下的植物 COS 通量和 气孔导度相关关系类似。与气孔导度不同的是,马尾松和杉木光合速率与不同土壤水分条件下的 CO₂和 COS 通量无明显相关规律,这可能是施氮处理对杉木和马尾松光合速率的影响有差异(表 1)。而在低水分和高水 分与施氮互作下的杉木 COS 通量显著高于未施氮条件中等水分处理(P<0.05),说明氮水互作促进杉木 COS 通量。这可能是由于氮水互作增加杉木气孔导度或光合速率(表 1),使得杉木吸收 COS 能力增强,但是氮水 互作对植物 COS 通量的影响不显著(表 2)。

3.3 马尾松和杉木 COS 和 CO2共吸收及其对氮水变化的响应

不同植物在不同环境下的 F_{cos}/F_{co_2} 比值是不确定的^[10]。COS 通量和 CO₂通量比值可以用气孔导度及其 对 COS 和 CO₂的影响来解释,有研究认为气孔导度对植物吸收 COS 的影响大于 CO₂,由于植物吸收 COS 是非 光依赖过程,因此植物 CO₂通量额外受光照影响^[13]。本研究结果中,中等土壤水分提高马尾松 F_{cos}/F_{co_2} 。中 等土壤水分条件下施氮导致马尾松 F_{cos}/F_{co_2} 降低,而施氮同样会降低杉木在低土壤水分条件下的 F_{cos}/F_{co_2} 。 结合图 3 可知马尾松和杉木的 CO₂通量与光合速率和气孔导度变化不完全一致。因此除光合速率和气孔导 度外可能有其他影响马尾松和杉木 CO₂通量的因素存在,具体影响因素有待进一步探究。研究结果表明马尾 松和杉木 COS 和 CO₂通量相关性显著 (P<0.05),说明杉木和马尾松在吸收 CO₂的同时也吸收 COS,且随着 CO₂吸收量的增加,COS 吸收量也呈比例增加。这进一步验证了植物 CO₂和 COS 通量间的关系密切。Asaf 等^[4]研究以色列三种针叶林 COS 通量时也发现大气中 COS 浓度的变化与区域、地区和叶尺度上的 CO₂密切 相关。效应分析表明施氮和土壤水分及其交互作用对马尾松和杉木 F_{cos}/F_{co_2} 均无显著性影响(表 2),这可能 是由于植物 COS 与 CO₂通量存在正相关关系,使得植物 CO₂吸收通量增强的情况下 COS 通量也增加,导致植 物 F_{cos}/F_{co_2} 整体趋于稳定。由于 COS 与 CO₂之间具有较强的相关性,通过 COS 可以估算全球总初级生产力。 不少研究提出叶相对吸收(LRU)的概念,即通过大气 COS 和 CO₂的混合比及植物 COS 和 CO₂通量计算而来。 有研究表明自天综合的叶相对吸收范围在 1.0—1.5^[9],类似的,本实验的杉木 F_{cos}/F_{co_2} 介于此范围。而马尾 松 F_{cos}/F_{co_2} 则与早期研究报告和使用的值 1.68 相接近^[4, 28]。Stimler 等^[29]研究鼠尾草(*Salvia longispicata*

Martius Galeotti×Salvia farinacea Benth)、和朱槿(Rosa sinensis Linn)等植物 COS 和 CO₂关系的结果表明叶 相对吸收介于 1.6—1.7,与马尾松接近但区别于杉木,这可能是由于树种间差异造成。

4 结论

(1)氮水交互改变马尾松和杉木光合速率:氮增加抑制马尾松光合速率,中等土壤水分促进马尾松光合速率;氮水交互促进杉木光合速率,而土壤水分和施氮及两者交互作用对杉木气孔导度均无显著性影响。

(2)氮水交互作用对植物 COS 和 CO₂通量影响不完全一致:施氮能促进植物 COS 的吸收。高土壤水分与低土壤水分分别有利于马尾松和杉木吸收 COS,这与水分对植物 CO₂吸收的影响不一致,说明植物吸收 COS 受到除气孔外的因素影响。

(3)氮水交互作用对不同植物 F_{cos}/F_{co2}影响不一致:马尾松和杉木 COS 通量与 CO2通量成正比,马尾松 F_{cos}/F_{co2}比值高于杉木。马尾松和杉木 F_{cos}/F_{co},比值分别在未施氮中等土壤水分和未施氮低土壤水分条件

下达到最大。低土壤水分条件下,施氮抑制杉木 F_{cos}/F_{co2}比值,主要是由于施氮促进杉木净光合速率和气孔 导度进而促进植物吸收 CO₂。

(4) 马尾松和杉木能共吸收 COS 与 CO₂,但两者共吸收对施氮和土壤水分等环境条件改变的响应不一致,因此可用 F_{cos}/F_{co2}比值估算 GPP,但在以全球变化为研究条件时将 COS 作为指示物估算 GPP 需要谨慎 对待。

参考文献(References):

- [1] Notholt J, Kuang Z, Rinsland C P, Toon G C, Rex M, Jones N, Albrecht T, Deckelmann H, Krieg J, Weinzierl C, Bingemer H, Weller R, Schrems O. Enhanced upper tropical tropospheric COS: impact on the stratospheric aerosol layer. Science, 2003, 300(5617): 307-310.
- [2] Seibt U, Kesselmeier J, Sandoval-Soto L, Kuhn U, Berry J A. A kinetic analysis of leaf uptake of COS and its relation to transpiration, photosynthesis and carbon isotope fractionation. Biogeosciences, 2010, 7(1): 333-341.
- [3] Protoschill-Krebs G, Kesselmeier J. Enzymatic pathways for the consumption of Carbonyl Sulphide (COS) by higher plants. Botanica Acta, 1992, 105(3): 206-212.
- [4] Asaf D, Rotenberg E, Tatarinov F, Dicken U, Montzka S A, Yakir D. Ecosystem photosynthesis inferred from measurements of carbonyl sulphide flux. Nature Geoscience, 2013, 6(3): 186-190.
- [5] Montzka S A, Calvert P, Hall B D, Elkins J W, Conway T J, Tans P P, Sweeney C. On the global distribution, seasonality, and budget of atmospheric Carbonyl Sulfide (COS) and some similarities to CO₂. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2007, 112(D9): D09302.
- [6] Whelan M E, Lennartz S T, Gimeno T E, Wehr R, Wohlfahrt G, Wang Y, Kooijmans L M J, Hilton T W, Belviso S, Peylin P, Commane R, Sun W, Chen H, Kuai L, Mammarella I, Maseyk K, Berkelhammer M, Li K F, Yakir D, Zumkehr A, Katayama Y, Ogée J, Spielmann F M, Kitz F, Rastogi B, Kesselmeier J, Marshall J, Erkkilä K M, Wingate L, Meredith L K, He W, Bunk R, Launois T, Vesala T, Schmidt J A, Fichot C G, Seibt U, Saleska S, Saltzman E S, Montzka S A, Berry J A, Campbell J E. Reviews and syntheses: carbonyl sulfide as a multi-scale tracer for carbon and water cycles. Biogeosciences, 2018, 15(12): 3625-3657.
- [7] Hatch M D, Burnell J N. Carbonic anhydrase activity in leaves and its role in the first step of C₄ photosynthesis. Plant Physiology, 1990, 93(2):
 825-828.
- [8] Cano F J, Sánchez-Gómez D, Rodríguez-Calcerrada J, Warren C R, Gil L, Aranda I. Effects of drought on mesophyll conductance and photosynthetic limitations at different tree canopy layers. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(11): 1961-1980.
- [9] Guo X, Wang R Q, Chang R Y, Liang X Q, Wang C D, Luo Y J, Yuan Y F, Guo W H. Effects of nitrogen addition on growth and photosynthetic characteristics of Acer truncatum seedlings. Dendrobiology, 2014, 72: 151-161.
- [10] Sandoval-Soto L, Stanimirov M, von Hobe M, Schmitt V, Valdes J, Wild A, Kesselmeier J. Global uptake of Carbonyl Sulfide (COS) by terrestrial vegetation: estimates corrected by deposition velocities normalized to the uptake of carbon dioxide (CO₂). Biogeosciences, 2005, 2(2): 125-132.
- [11] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yepez E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [12] Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran L S P. Response of plants to water stress. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 86.
- [13] Sun W, Maseyk K, Lett C, Seibt U. Stomatal control of leaf fluxes of carbonyl sulfide and CO₂ in a *Typha* freshwater marsh. Biogeosciences, 2018, 15(11): 3277-3291.
- [14] Jing W W, Wang L L, Li D Q, Bao X W, Shi Y S. Carbonyl Sulfide (COS) and carbon disulfide (CS₂) exchange fluxes between cotton fields and the atmosphere in the arid area in Xinjiang, China. Environmental Geochemistry and Health, 2019, 41(5): 2195-2207.
- [15] Mo J M, Li D J, Gundersen P. Seedling growth response of two tropical tree species to nitrogen deposition in southern China. European Journal of Forest Research, 2008, 127(4): 275-283.
- [16] Wu F Z, Bao W K, Li F L, Wu N. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of Sophora davidii seedlings. Photosynthetica, 2008, 46(1): 40-48.
- [17] Campbell J E, Carmichael G R, Chai T, Mena-Carrasco M, Tang Y, Blake D R, Blake N J, Vay S A, Collatz G J, Baker I, Berry J A, Montzka S A, Sweeney C, Schnoor J L, Stanier C O. Photosynthetic control of atmospheric carbonyl sulfide during the growing season. Science, 2008, 322 (5904): 1085-1088.
- [18] 林威,赵振,赖金美,刘燕飞,黄幸然,易志刚.温度和光照对红花檵木和南天竹异戊二烯和单萜烯释放的影响.环境科学学报,2019,

39(9): 3126-3133.

- [19] Mcadam S A M, Brodribb T J. The evolution of mechanisms driving the Stomatal response to vapor pressure deficit. Plant Physiology, 2015, 167 (3): 833-843.
- [20] 王海珍,韩路,徐雅丽,牛建龙,于军.土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响.生态学报, 2017, 37(2): 432-442.
- [21] 邓秀秀, 施征, 肖文发, 曾立雄, 雷蕾. 干旱和遮荫对马尾松幼苗生长和光合特性的影响. 生态学报, 2020, 40(8): 2735-2742.
- [22] Sairam R K, Kumutha D, Ezhilmathi K, Deshmukh P S, Srivastava G C. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. Biologia Plantarum, 2008, 52(3): 401-412.
- [23] Addington R N, Donovan L A, Mitchell R J, Vose J M, Pecot S D, Jack S B, Hacke U G, Sperry J S, Oren R. Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(4): 535-545.
- [24] You C M, Wu F Z, Yang W Q, Xu Z F, Tan B, Zhang L, Yue K, Ni X Y, Li H, Chang C H, Fu C K. Does foliar nutrient resorption regulate the coupled relationship between nitrogen and phosphorus in plant leaves in response to nitrogen deposition? Science of the Total Environment, 2018, 645: 733-742.
- [25] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of Cryptomeria japonica and Pinus densiflora seedlings. Trees, 2001, 15(8): 453-461.
- [26] Ryan M G. Tree responses to drought. Tree Physiology, 2011, 31(3): 237-239.
- [27] Kooijmans L M J, Sun W, Aalto J, Erkkila K M, Maseyk K, Seibt U, Vesala T, Mammarella I, Chen H L. Influences of light and humidity on carbonyl sulfide-based estimates of photosynthesis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America of the United States of America, 2019, 116(7): 2470-2475.
- [28] Berkelhammer M, Asaf D, Still C, Montzka S, Noone D, Gupta M, Provencal R, Chen H, Yakir D. Constraining surface carbon fluxes using in situ measurements of carbonyl sulfide and carbon dioxide. Global Biogeochemical Cycles, 2014, 28(2): 161-179.
- [29] Stimler K, Montzka S A, Berry J A, Rudich Y, Yakir D. Relationships between Carbonyl Sulfide (COS) and CO₂ during leaf gas exchange. New Phytologist, 2010, 186(4): 869-878.