

氮沉降和生物质炭对毛竹叶片光合特性的影响

刘 宁¹, 彭春菊¹, 雷赵枫¹, 张君波¹, 李 全¹, 宋新章^{1,2}

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江天目山森林生态系统定位观测研究站, 浙江 杭州 311311)

摘要: 为了解氮沉降和生物质炭对毛竹 *Phyllostachys edulis* 叶片光合特性的影响, 研究了4种氮沉降(0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₀; 30 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₃₀; 60 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₆₀; 90 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₉₀)下施加3种不同强度(0 t·hm⁻², BC₀; 20 t·hm⁻², BC₂₀; 40 t·hm⁻², BC₄₀)生物质炭处理后2龄毛竹新老叶片光合及叶绿素荧光特性的变化。结果表明: 氮沉降和生物质炭均促进了毛竹新老叶的最大净光合速率(P_{max}), 气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r), 生物质炭同时提高了老叶实际量子产量 $[Y(II)]$ 和PS II潜在活性(F_v/F_0)。与不施加生物质炭相比(BC₀), N₃₀下施加20 t·hm⁻²生物质炭的老叶及N₆₀下施加20 t·hm⁻²生物质炭(BC₂₀)的新老叶叶色值显著降低; N₆₀处理下施加生物质炭, 毛竹新老叶的最大光化学效率(F_v/F_m), F_v/F_0 和 $Y(II)$ 均提高, 而N₉₀处理下施加生物质炭, 毛竹新老叶的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 均降低。由此认为: 氮沉降条件下施加生物质炭有利于毛竹新老叶片的光合固碳能力; 大气氮沉降背景下, 施加生物质炭有利于提高毛竹生产力。图4表1参29

关键词: 植物学; 氮沉降; 生物质炭; 毛竹林; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2019)04-0704-09

Photosynthesis with simulated nitrogen deposition and biochar amendments on new and old leaves of Moso bamboo

LIU Ning¹, PENG Chunju¹, LEI Zhaofeng¹, ZHANG Junbo¹, LI Quan¹, SONG Xinzhang^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China;

2. Tianmu Mountain Forest Ecosystem Research Station, Hangzhou 311311, Zhejiang, China)

Abstract: To understand the effects of nitrogen (N) deposition and biochar amendments on photosynthesis of new and old leaves of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*), effects of four N additions (N₀: 0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₃₀: 30 kg·hm⁻²·a⁻¹, N₆₀: 60 kg·hm⁻²·a⁻¹, and N₉₀: 90 kg·hm⁻²·a⁻¹) and three biochar amendments (BC₀: 0 t·hm⁻², BC₂₀: 20 t·hm⁻², and BC₄₀: 40 t·hm⁻²) on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of new and old leaves in two-year-old Moso bamboo were determined using LI-6400 portable photosynthesis system, PAM-2500 chlorophyll fluorescence spectrometer and SPAD-502 chlorophyll meter in Moso bamboo plantations (20 m×20 m). Results showed that N deposition and biochar amendment significantly increased ($P<0.05$) the maximum net photosynthetic rate (P_{max}), stomatal conductance (G_s), and transpiration rate (T_r) of new and old leaves. Biochar amendments significantly increased ($P<0.001$) effective quantum yield of Photosystem II (PS-II) [$Y(II)$] and potential activities of PS-II (F_v/F_0) of old leaves. In combination with both N depositions (N₃₀ and N₆₀), BC₂₀ significantly decreased ($P<0.001$) the relative chlorophyll content (SPAD) of old leaves compared with the N depositions alone. The SPAD of new leaves for N₆₀-BC₂₀ was significantly lower ($P<0.001$) than N₆₀-BC₀. Also, both biochar amendments in combination with N₆₀ significantly increased ($P<$

收稿日期: 2018-08-14; 修回日期: 2018-11-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31470529, 31270517)

作者简介: 刘宁, 从事林木逆境生理与生态响应研究。E-mail: 1091348927@qq.com。通信作者: 宋新章, 教授, 博士生导师, 从事全球变化与区域响应、碳氮生物地球化学循环、土壤生态学研究。E-mail: xzsong@126.com

0.001) maximal potential quantum yield of PS-II (F_v/F_m), F_v/F_o , and $Y(II)$ of new and old leaves compared to N depositions alone. However, biochar amendments in combination with N_{90} significantly decreased ($P < 0.001$) both F_v/F_m and F_v/F_o of new and old leaves compared to N depositions alone. In conclusion, this study demonstrated that biochar amendments promoted photosynthesis of leaves and thus increased productivity of a Moso bamboo forest with the background of globally increasing N deposition. [Ch, 4 fig. 1 tab. 29 ref.]

Key words: botany; nitrogen deposition; biochar; Moso bamboo; chlorophyll fluorescence

大气氮沉降一定范围内可促进植物生长, 过量则削弱植物的抗逆性, 抑制植物正常生长, 甚至造成生态系统的退化^[1]。李德军等^[2]发现: 100 kg·hm⁻²·a⁻¹ 氮强度下木荷 *Schima superba* 和黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna* 的净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)达到最大, 超过该强度则表现为抑制。ZHANG等^[3]发现: 氮沉降抑制了毛竹 *Phyllostachys edulis* 的最大光化学效率(F_v/F_m)和实际量子产量[$Y(II)$], 促进了非光化学猝灭系数(q_N)。当氮沉降持续增加时, 毛竹的叶绿素含量、气孔导度和胞间二氧化碳浓度也受到抑制^[4]。有研究发现: 600 kg·hm⁻² 的生物质炭可改善植物光合性能^[5]。由此推测施加生物质炭能缓解氮沉降对毛竹光合特性的消极影响。生物质炭(biochar)是由有机物原料在彻底或部分缺氧的环境下经过热解炭化生成的一种具有高度芳香化结构的固态物质, 理化性质独特, 被普遍地用作改良剂来提高作物产量和品质^[6]; 但自身营养价值不高, 其增产效应还受到作物类型、土壤种类及施用量的影响^[7]。研制生物质炭与肥料复合成的新型生物质炭肥已成为近年来的研究热点, 这种新型生物质炭肥具有肥料缓释功效, 在调节地温, 改善土壤结构, 保水保肥上具有显著促进效果^[7-8]。当前关于生物质炭肥环境功能与理化特性及其对农作物产量影响等方面的报道较多^[9], 有关生物质炭在林业经营管理中的应用研究较少^[10], 生物质炭添加对毛竹光合生理的影响还未见报道。毛竹是亚热带广泛分布的主要竹种, 经济价值高, 种植面积连年扩大^[11]。中国现有毛竹林面积 4.43 Mhm², 占全球毛竹林分布面积的 84.02%^[12-13]; 毛竹生长快, 再生能力强, 在固碳和缓解气候变化上潜力巨大^[12,14]。在中国, 毛竹林分布区也是氮沉降最严重的地区^[11]。金晓春等^[15]发现: 换叶期间施肥对毛竹光合影响具有显著促进作用; 但是在氮沉降条件下, 施加生物质炭是否影响毛竹新老叶片的光合及叶绿素荧光特性还未见报道。本研究以 2 龄(2016 年出笋)毛竹为试验对象, 采取人工喷氮的方法模拟大气氮沉降, 随后施加生物质炭, 分析毛竹新老叶的光合和叶绿素荧光参数的变化规律, 旨在研究施加生物质炭肥的毛竹对氮沉降的响应, 为气候变化背景下提高毛竹林的生产力提供科技支撑。

1 试验地区与方法

1.1 试验区概况

本试验在浙江省杭州市临安区青山镇毛竹林试验基地(30°14' N, 119°42' E)进行。该区为亚热带季风气候, 四季分明, 年平均气温为 15.6 °C, 年平均降水量为 1 420.0 mm, 夏季多高温降雨天气, 土壤类型为酸性黄壤。试验区内的毛竹林有约 14 a 的集约经营历史, 为笋材两用林, 经营措施主要为去除毛竹林下的杂草和灌木。每年 9 月施用 450 kg·hm⁻² 复合肥(氮 67.5 kg·hm⁻²·a⁻¹, 磷 11.8 kg·hm⁻²·a⁻¹, 钾 74.7 kg·hm⁻²·a⁻¹)^[15]。毛竹林样地初始立竹密度为(3 362±309)株·hm⁻², 立竹胸径为(10.16±0.13) cm, 初始土壤容重为(0.97±0.07) g·cm⁻³, 土壤有机质为(23.73±0.24) mg·g⁻¹, 土壤全氮为(1.11±0.04) mg·g⁻¹, 土壤全磷为(0.52±0.01) mg·g⁻¹, 土壤 pH 值为 4.46±0.01。

1.2 试验设计

在研究区内建立 12 个林分条件和环境状况相似的代表性样方(20 m × 20 m), 样方之间设置 20 m 以上的缓冲间隔以免相互干扰。以当前中国亚热带地区实际大气氮沉降量和未来增长趋势为依据^[16], 以当地氮沉降率^[17]为基础(30.5 kg·hm⁻²·a⁻¹)设置氮沉降水平, 即低氮(30.0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N_{30}), 中氮(60.0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N_{60})和高氮(90.0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N_{90})。自 2013 年 1 月至 2017 年 3 月, 每月月初配置氮沉降强度所需的硝酸铵(NH₄NO₃)溶液, 对样地进行模拟喷氮; 同时对对照组(0 kg·hm⁻²·a⁻¹, N_0)喷洒等量自来水^[18], 各组重复 3 次。氮沉降 21 个月(2014 年 9 月)后, 在各氮沉降样地内建立 3 个大小为 10 m × 10 m 的生物质炭处理次样地, 一次性分别施用 0(BC₀), 20(BC₂₀)和 40 t·hm⁻²(BC₄₀)生物质炭^[19]; 均匀撒在地表

后,翻耕 30 cm 与土壤混合均匀。

1.3 数据采集

每个样地中心搭建高约 10 m 的观测架,用于竹叶光合作用的原位观测。2017 年 3 月 26–28 日 9:00–11:00 在各样地中选取 1 株生长良好、大小(胸径 10~11 cm,株高约 13 m)相近的 2 龄毛竹,选取树体中部冠层第 12~14 轮枝上,向南伸展的枝条上部、发育良好的成熟新叶老叶各 3 片。采用 LI-6400 便携式光合测定仪测定各株新叶与同株原生老叶的气体交换参数,仪器参数为 $0.5 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$ 空气流速, $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 环境温度, 70% 相对湿度, $380 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 二氧化碳摩尔分数和 $1\ 200 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光合有效辐射 (P_{AR}); 测量最大净光合参数 (P_{max}), 气孔导度 (G_s), 胞间二氧化碳浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 等参数。采用 SPAD-502 叶绿素含量测定仪测定叶色值 (SPAD), 重复 5 次取平均值。用 PAM-2500 便携式叶绿素荧光分析仪测定叶绿素荧光参数, 每次测定前, 用仪器配备的叶夹使叶片暗适应 20 min, 然后照射饱和脉冲光, 测量最大荧光 (F_m), 初始荧光 (F_o), 光能潜在活性 (F_i/F_o), 最大光化学效率 (F_v/F_m), 实际量子产量 [$Y(\text{II})$] 和非光化学猝灭系数 (q_N) 等参数。

1.4 数据处理与分析

利用 SPSS 17.0 软件进行统计分析; 利用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差法 (LSD) 检验各处理下参数的差异显著性; 根据方差齐性检验要求, 对氮沉降和生物炭的影响进行可重复双因素方差分析。图均由 SigmaPlot 12.5 软件制作。

2 结果与分析

2.1 氮沉降和生物炭对光合气体交换参数的影响

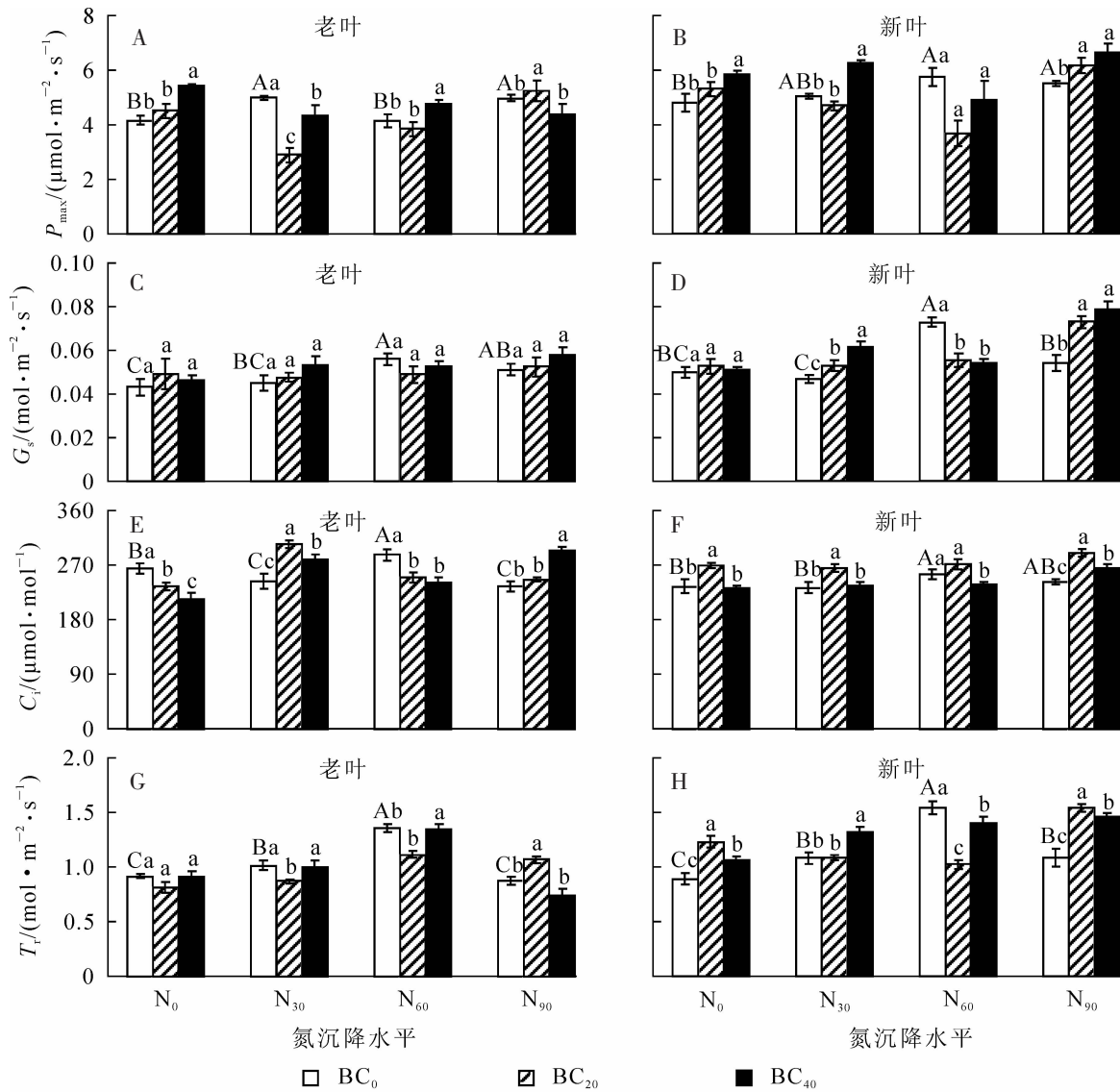
相比对照组, 氮沉降处理对毛竹老叶和新叶的 P_{max} (图 1A, 图 1B), G_s (图 1C, 图 1D) 和 T_r (图 1G, 图 1H) 均具有显著的促进作用 ($P < 0.05$)。除 N_{60} 处理外, 氮沉降对老叶 C_i (图 1E) 均有显著抑制作用 ($P < 0.05$)。对照组施用生物炭后, 新叶、老叶的 P_{max} 和新叶的 T_r 均显著增加; 老叶 C_i 显著降低, 新叶 C_i 呈现先升高后下降趋势 ($P < 0.001$)。与不施生物炭 (BC_0) 相比, N_{30} 处理下施加生物炭, 老叶 C_i 和新叶 P_{max} , G_s , C_i , T_r 均显著增加, 但老叶 P_{max} , T_r 显著降低 ($P < 0.05$)。 N_{60} 下施加生物炭, 毛竹新老叶的 C_i , T_r 和新叶的 G_s 显著降低, 老叶 P_{max} 显著增加 ($P < 0.05$), 新叶 P_{max} 则无显著差异 ($P > 0.05$)。 N_{90} 下施加生物炭, 毛竹新老叶 P_{max} , C_i , T_r 和新叶的 G_s 显著增加 ($P < 0.01$); 且新叶的 P_{max} 的促进效果要高于老叶。

2.2 不同处理组毛竹的叶绿素荧光特性差异

2.2.1 氮沉降和生物炭对毛竹新老叶叶色值 (SPAD) 的影响 相比对照组, 老叶和新叶的 SPAD 值随氮沉降强度的增加而上升, 但无显著差异 (图 2A, 图 2B) ($P > 0.05$); 对照组施用生物炭, 毛竹新叶和老叶 SPAD 均无显著性差异 ($P > 0.05$)。与不施生物炭 (BC_0) 相比, N_{30} 和 N_{60} 下施加生物炭的老叶和 N_{60} 下施加生物炭的新叶 SPAD 差异极显著 ($P < 0.001$), 随生物炭施加量的增加新老叶 SPAD 值均呈现出先降低后上升趋势, 且对新叶 SPAD 值的促进效果要高于老叶。

2.2.2 氮沉降和生物炭对毛竹新老叶 F_m , F_o , F_i/F_o 和 F_v/F_m 的影响 相比对照组, 氮沉降处理对毛竹老叶的 F_m (图 3A), F_o (图 3C) 及新叶的 F_v/F_m (图 3F), F_i/F_o (图 3H) 具有显著的抑制作用 ($P < 0.05$)。除 N_{60} 处理外, 氮沉降处理对老叶的 F_v/F_m (图 3E), F_i/F_o (图 3G) 和新叶 F_o (图 3D) 具有显著的促进作用 ($P < 0.05$)。对照组施用生物炭, 老叶的 F_m 和 F_o 均显著降低, 新叶的 F_m (图 3B) 和 F_o 显著增加, 老叶 F_i/F_o 和 F_v/F_m 显著增加 ($P < 0.05$)。与不施生物炭 (BC_0) 相比, N_{30} 下施加生物炭, 老叶 F_o 和新叶 F_v/F_m , F_i/F_o 显著增加, 新叶 F_o 和老叶 F_v/F_m , F_i/F_o 显著降低, 新叶 F_m 随着生物炭施加量的增加呈先下降后上升趋势 ($P < 0.05$)。 N_{60} 下施加生物炭, 老叶 F_m , F_o , F_v/F_m , F_i/F_o 及新叶 F_v/F_m , F_i/F_o 显著增加, 而新叶 F_o 显著降低, 新叶的 F_m 随着生物炭施加量的增加呈先下降后上升趋势 ($P < 0.05$)。 N_{90} 下施加生物炭, 老叶 F_m , F_v/F_m , F_i/F_o 及新叶 F_v/F_m 和 F_i/F_o 显著降低, 而新叶 F_m 和 F_o 显著增加, 同时老叶 F_o 随着生物炭施加量的增加呈先上升后下降趋势 ($P < 0.05$)。

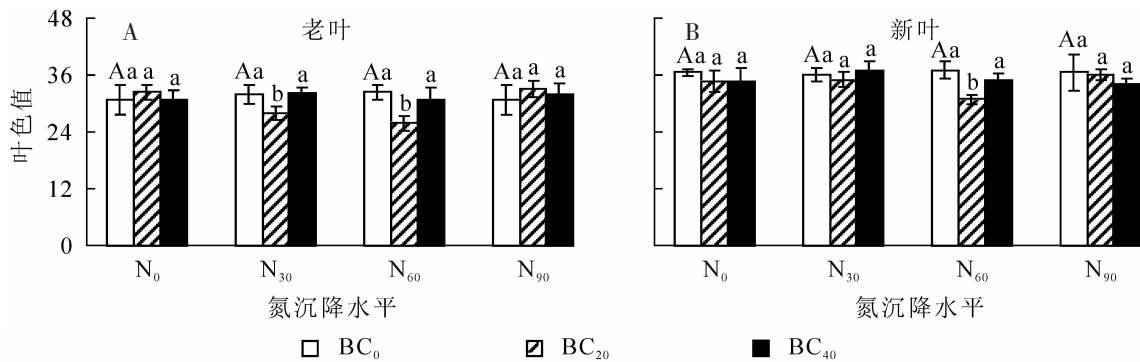
2.2.3 氮沉降和生物炭对毛竹新老叶 q_N 和 $Y(\text{II})$ 的影响 除 N_{60} 处理外, 氮沉降对毛竹新老叶 q_N (图 4A, 图 4B) 及老叶的 $Y(\text{II})$ (图 4C) 具有显著促进作用 ($P < 0.05$)。相比对照组, 氮沉降对新叶 $Y(\text{II})$ (图



不同大写字母表示相同生物质炭处理下，不同氮沉降水平对各参数影响差异显著 ($P < 0.05$)；
不同小写字母表示相同氮沉降水平下，不同生物质炭处理对各参数影响差异显著 ($P < 0.05$)

图 1 氮沉降和生物质炭对毛竹叶片气体交换参数的影响

Figure 1 Effects of nitrogen deposition and biochar amendment on the gas exchange parameters of the new and old leaves of bamboo

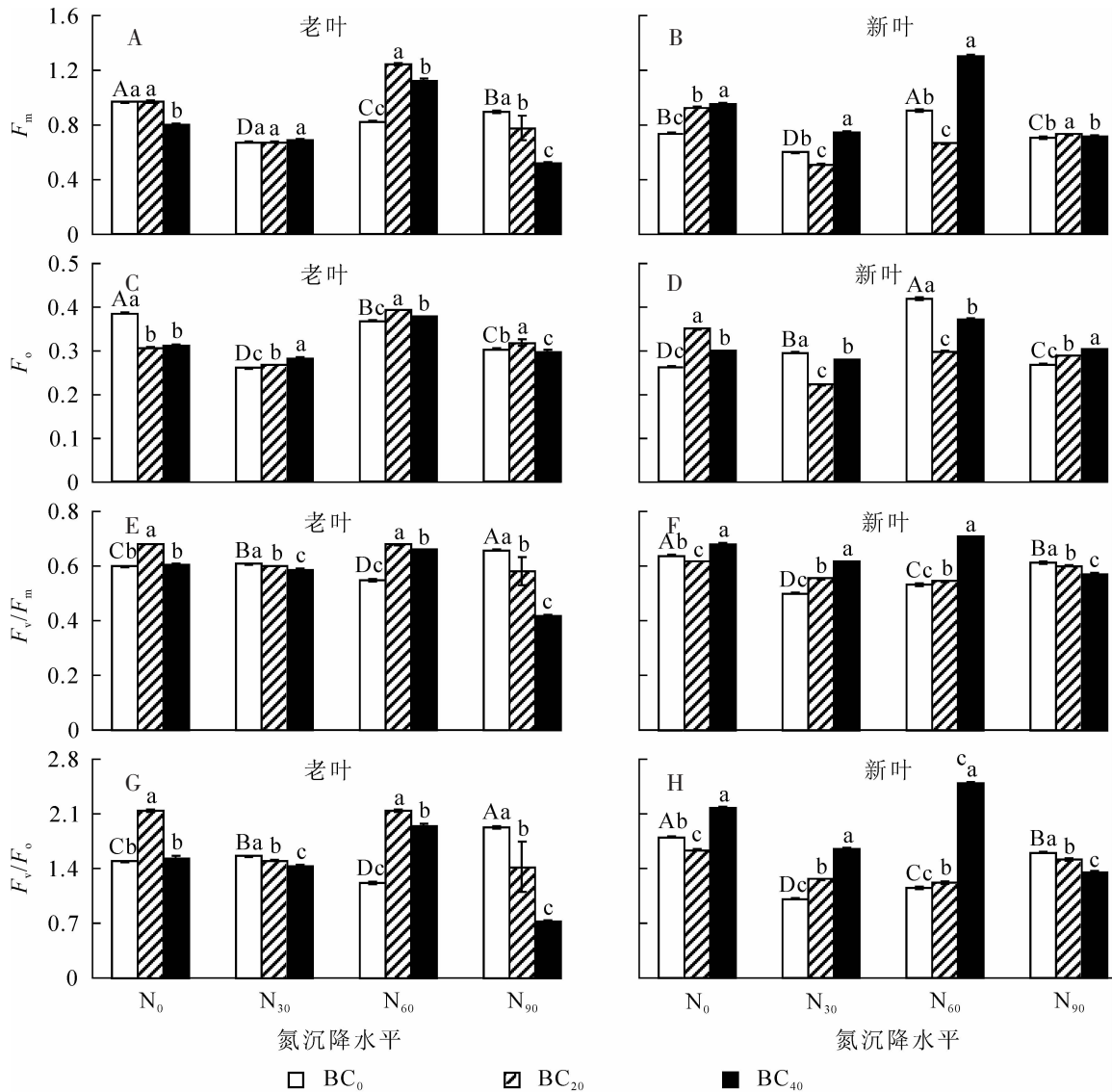


不同大写字母表示相同生物质炭处理下，不同氮沉降水平对各参数影响差异显著 ($P < 0.05$)；
不同小写字母表示相同氮沉降水平下，不同生物质炭处理对各参数影响差异显著 ($P < 0.05$)

图 2 氮沉降和生物质炭对毛竹叶片叶色值的影响

Figure 2 Effects of nitrogen deposition and biochar amendment on the SPAD of the new and old leaves of bamboo

4D)具有显著抑制作用 ($P < 0.05$)。对照组施用生物质炭，老叶的 $Y(II)$ 显著增加而新叶的 $Y(II)$ 显著降低，老叶 q_N 随着生物炭施加量的增加呈先上升后下降趋势，而新叶 q_N 呈相反趋势 ($P < 0.05$)。与不施生



不同大写字母表示相同生物质炭处理下, 不同氮沉降水平对各参数影响差异显著($P < 0.05$); 不同小写字母表示相同氮沉降水平下, 不同生物质炭处理对各参数影响差异显著($P < 0.05$)

图3 氮沉降和生物质炭对毛竹叶片 F_m , F_o , F_v/F_o 和 F_v/F_m 的影响

Figure 3 Effects of Nitrogen deposition and biochar amendment on F_m , F_o , F_v/F_o and F_v/F_m of new and old leaves of bamboo

物质炭(BC_0)相比, N_{30} 下施加生物质炭, 新叶和老叶的 q_N 显著降低, 老叶的 $Y(II)$ 显著增加, 新叶的 $Y(II)$ 随着生物炭施加量的增加呈先上升后下降趋势($P < 0.05$)。 N_{60} 下施加生物质炭, 老叶的 $Y(II)$, 新叶的 $Y(II)$ 和 q_N 均显著增加, 老叶的 q_N 显著降低($P < 0.05$); N_{90} 下施加生物质炭, 老叶的 $Y(II)$ 显著增加, 老叶 q_N 和新叶的 $Y(II)$, q_N 则显著降低($P < 0.05$)。

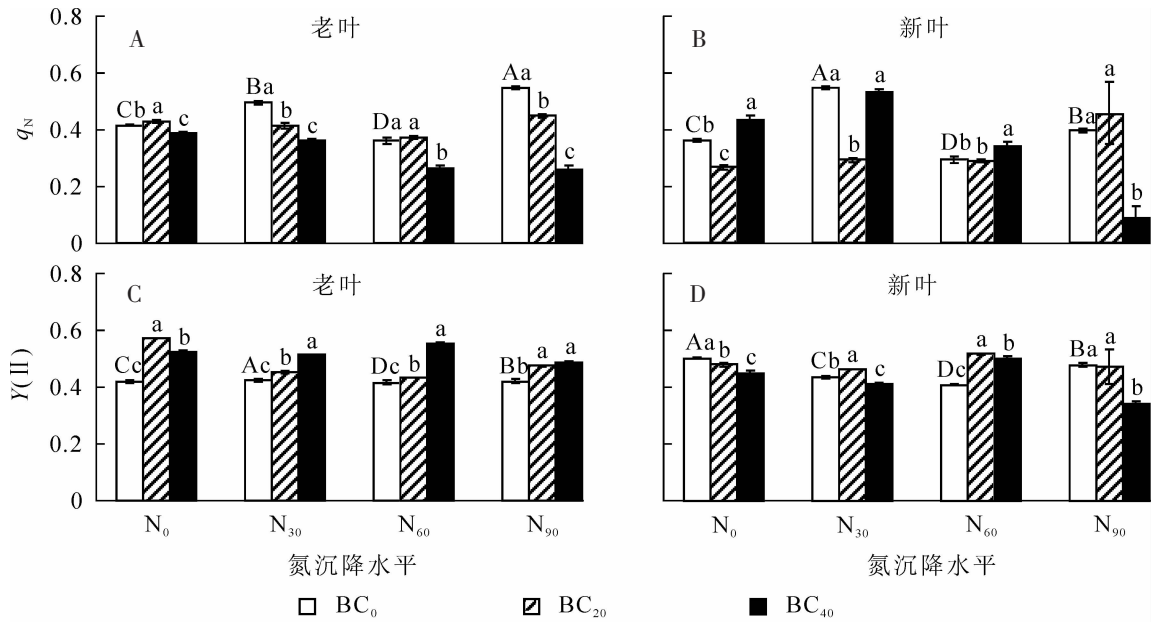
2.3 氮沉降和生物质炭的交互作用对毛竹光合与叶绿素荧光参数的影响

双因素方差分析(表1)表明: 除新叶 T_r 和叶色值外, 氮沉降显著影响了毛竹新老叶的光合和叶绿素荧光参数($P < 0.001$); 除老叶 G_s 和新老叶 T_r 外, 生物质炭显著影响了毛竹新老叶的光合和叶绿素荧光参数($P < 0.01$); 除老叶 G_s 外, 氮沉降和生物质炭的交互作用对毛竹新老叶的光合和叶绿素荧光参数影响显著($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 氮沉降对毛竹新老叶叶片光合作用的影响

植物有机物质合成、能量储存与转化以光合作用为基础, 以 P_n 对光合生产力的影响最为重要^[20-21]。本次研究于春季进行, 结果发现: 氮沉降处理后2龄毛竹换叶期叶片的 P_{max} , G_s 和 T_r 均升高, 说明氮沉



不同大写字母表示相同生物质炭处理下，不同氮沉降水平对各参数影响差异显著($P < 0.05$)；不同小写字母表示相同氮沉降水平下，不同生物质炭处理对各参数影响差异显著($P < 0.05$)

图 4 氮沉降和生物质炭对毛竹叶片 q_N 和 $Y(II)$ 的影响

Figure 4 Effects of nitrogen deposition and biochar amendment on q_N and $Y(II)$ of new and old leaves of bamboo

表 1 氮沉降和生物质炭对毛竹新老叶光合和叶绿素荧光影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA analysis of N deposition and biochar amendment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of bamboo leaves

差异源	叶龄	氮沉降		生物质炭		交互	
		F	P	F	P	F	P
最大净光合速率(P_{max})	老叶	6.182	***	5.901	**	8.150	***
	新叶	8.787	***	8.857	***	4.596	***
气孔导度(G_s)	老叶	8.872	***	2.210	0.113	1.856	0.091
	新叶	15.569	***	3.983	**	10.708	***
胞间二氧化碳浓度(C_i)	老叶	13.651	***	4.106	**	17.510	***
	新叶	8.291	***	10.376	***	3.162	**
蒸腾速率(T)	老叶	18.114	***	2.959	0.055	3.129	**
	新叶	2.601	0.054	1.308	0.273	10.030	***
叶色值(SPAD)	老叶	7.691	***	9.055	***	5.456	***
	新叶	1.985	0.126	7.487	***	3.292	**
最大荧光(F_m)	老叶	4 674.660	***	3 965.420	***	1 644.273	***
	新叶	378.992	***	71.460	***	102.018	***
初始荧光(F_o)	老叶	436.019	***	72.843	***	197.174	***
	新叶	3 601.767	***	79.188	***	396.305	***
最大光化学效率(F_v/F_m)	老叶	2 737.899	***	4 618.213	***	1 896.683	***
	新叶	50.106	***	59.594	***	75.543	***
PS II 潜在活性(F_v/F_o)	老叶	3 001.495	***	6 337.901	***	2 436.052	***
	新叶	37.190	***	52.256	***	64.359	***
非光化学淬灭系数(q_N)	老叶	255.861	***	1 009.686	***	181.946	***
	新叶	38.997	***	15.537	***	57.401	***
实际量子产量[$Y(II)$]	老叶	199.855	***	1 808.386	***	311.431	***
	新叶	16.009	***	29.128	***	21.589	***

说明：** 表示 $P < 0.01$ ，*** 表示 $P < 0.001$

降增强了毛竹叶片的光合作用，原因可能是氮沉降促进了叶片氮含量的增加，导致叶片中的光合色素增加，从而提高了光合能力^[12]。与前期在夏季进行的研究^[3]结果一致，说明不同季节、不同叶片发育阶段

毛竹的气体交换能力对氮沉降的响应无差异。新叶 P_{\max} 高于老叶, 可能原因是 P_{\max} 随着叶片的逐渐衰老而降低^[22]。叶片光合作用受气孔和非气孔因素影响, P_n 下降, C_i 上升, 气孔限制值(L_s)减小, 由此认为叶肉细胞的光合活性减小是光合速率降低的决定因素^[23]; N_{60} 处理毛竹老叶片 P_{\max} 降低, C_i 升高, F_v/F_m , F_v/F_o 和 $Y(II)$ 也相应降低, 很有可能是叶片细胞的光合活性降低造成的。除 N_{60} 外, 氮沉降提高了老叶的 F_v/F_m , F_v/F_o 和 $Y(II)$, 说明氮沉降提高了毛竹老叶的光强适应性和光能利用率, 这与曲道春等^[24]发现氮沉降提高樟树 *Cinnamomum camphora* 叶片 $Y(II)$ 的结果类似。有研究表明^[25]: 由于气温较低, 快速生长前期(3月底)1龄和2龄毛竹叶片易受到环境胁迫, F_v/F_m 均低于0.8; 快速生长中期(4月)2, 4和6龄毛竹叶片 F_v/F_m 均低于0.8, 且上层叶片(8.5 m)低于中层(7.1 m)和下层(5.6 m)^[26]。本研究同样发现叶片 F_v/F_m 低于0.8, 可能是2017年3月研究区持续阴雨低温天气使得叶片受到光胁迫所致。叶绿素含量与 SPAD 值存在显著正相关^[24], 本试验发现不同氮沉降处理下2龄竹新老叶 SPAD 值均有上升, 但差异不显著。

3.2 生物质炭对毛竹新老叶光合作用的影响

与不施生物质炭相比, 施加生物质炭后毛竹新老叶的 P_{\max} 和新叶的 T_r 均有提高, 而 C_i 都降低, 说明生物质炭一定程度上促进了毛竹的光能利用率。有研究发现: 适量的生物质炭肥提高了黄连木 *Pistacia chinensis* 的净光合速率、气孔导度及蒸腾速率, 抑制了胞间二氧化碳浓度^[27]; 但是生物质炭并未显著影响毛竹新老叶叶绿素的合成^[7]。本试验也观测到生物质炭提高了毛竹老叶的 F_v/F_m , F_v/F_o , $Y(II)$ 和新叶 F_m , 推测原因为适量的生物质炭改善了土壤结构和微生物环境^[6], 增加了毛竹新叶 PS II 反应中心潜在活性, 提高了老叶 PS II 的电子传递活性和实际光能转化效率。

3.3 氮沉降背景下施加生物质炭对毛竹新老叶光合作用的影响

研究发现: 不同氮强度下施加生物质炭, 毛竹新老叶的 P_{\max} , C_i 和 G_s 均不同程度地增加, 老叶 T_r 总体下降, 而新叶总体上升, 说明毛竹叶片光合能力被提高, 与李艳梅等^[28]发现生物质炭与氮肥配施提高了番茄 *Lycopersicon esculentum* 净光合速率和蒸腾速率。刘领等^[29]发现生物质炭与氮肥配施提高了烤烟 *Nicotiana tabacum* 的光能利用率的结果一致。 N_{30} 处理下施加生物质炭后老叶 P_{\max} , N_{60} 处理下施加生物质炭后新叶 P_{\max} 呈现出先降低后增加的趋势, 且新叶 P_{\max} 高于老叶, 与相对应处理的老新叶 SPAD 值变化趋势一致; 说明氮沉降和生物质炭的复合作用下, 新老叶片内氮、磷、钾等元素含量发生变化, 造成 SPAD 值波动, 进而影响毛竹叶片的净光合速率。

N_{30} 处理下施加生物质炭提高了毛竹新叶的 F_v/F_m , F_v/F_o 和老叶 $Y(II)$, 降低了新老叶的 q_N ; N_{60} 处理下施加生物质炭提高了毛竹老叶 F_v/F_m , F_v/F_o 和 $Y(II)$, 毛竹新叶的 F_v/F_m 和 $Y(II)$, 降低了老叶的 q_N , 原因可能是生物质炭改良了酸性土壤^[8], 促进了土壤微生物的生长; 作为营养元素的缓释载体, 生物质炭增加了土壤肥力, 促进植物吸收营养元素(氮、磷、钾等), 从而增强了毛竹光合荧光特性^[6,27]。说明氮沉降下适量施加生物质炭有利于增加毛竹 PS II 反应中心潜在活性, 提高最大光化学效率和实际光能转化效率, 降低毛竹新老叶的光能热耗散率, 使叶片所捕获的光能充分地用于光合作用^[27,29]。 N_{90} 强度下施加生物质炭, 毛竹老叶的 F_v/F_m , F_v/F_o 及毛竹新叶的 F_v/F_m , F_v/F_o 和 $Y(II)$ 均降低, 则说明过量的氮沉降抑制了毛竹新老叶的光合性能^[4,25], 降低了新老叶 PS II 反应中心内禀光能转化效率, 不利于毛竹叶片有机物的积累。总体来说, 氮沉降持续增加的趋势下施加生物质炭有利于提高毛竹新老叶光合荧光特性。

4 结论

一定程度的氮沉降提高了毛竹的荧光动力学参数, 提升了毛竹 PS II 反应中心开放程度, 增强了毛竹最大光化学效率, 有利于光合速率的提高, 但对叶片叶色值影响不显著。生物质炭促进了毛竹的光合作用, 提高了新老叶的荧光动力学参数, 但并未显著影响叶绿素的合成; 相比老叶, 新叶反应更加敏感。不同氮沉降强度下施加生物质炭一定程度上促进了毛竹新老叶片的气体交换参数及荧光参数, 氮沉降和生物质炭的交互作用对毛竹新老叶的光合和叶绿素荧光特性具有极显著的影响, 表明在氮沉降日益增强背景下毛竹林里施加适量生物质炭有利于毛竹的生长。

5 参考文献

- [1] NEFF J C, TOWNSEND A R, GLEIXNER G, *et al.* Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon [J]. *Nature*, 2002, **419**(6910): 915 – 917.
- [2] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对南亚热带两种乔木幼苗生物量及其分配的影响[J]. 植物生态学报, 2005, **29**(4): 543 – 549.
LI Dejun, MO Jiangming, FANG Yunting, *et al.* Effects of simulated nitrogen deposition on biomass production and allocation in *Schima superba* and seedlings in subtropical China [J]. *J Plant Ecol*, 2005, **29**(4): 543 – 549.
- [3] ZHANG Rui, WU Jiasheng, LI Quan, *et al.* Nitrogen deposition enhances photosynthesis in Moso bamboo but increases susceptibility to other stress factors [J]. *Front Plant Sci*, 2017. doi: 10.3389/fpls.2017.01975.
- [4] 高培军, 邱永华, 周紫球, 等. 氮素施肥对毛竹生产力与光合能力的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2014, **31**(5): 697 – 703.
GAO Peijun, QIU Yonghua, ZHOU Ziqiu, *et al.* Productivity and photosynthetic ability of *Phyllostachys edulis* with nitrogen fertilization [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2014, **31**(5): 697 – 703.
- [5] 宋久洋, 刘领, 陈明灿, 等. 生物质炭施用对烤烟生长及光合特性的影响[J]. 河南科技大学学报(自然科学版), 2014, **35**(4): 68 – 72.
SONG Jiuyang, LIU Ling, CHEN Mingcan, *et al.* Effects of biochar addition on growth and photosynthetic characteristics of flue-cured tobacco [J]. *J Henan Univ Sci Technol Nat Sci*, 2014, **35**(4): 68 – 72.
- [6] 陈红霞, 杜章留, 郭伟, 等. 施用生物炭对华北平原农田土壤容重、阳离子交换量和颗粒有机质含量的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(11): 2930 – 2934.
CHEN Hongxia, DU Zhangliu, GUO Wei, *et al.* Effects of biochar amendment on cropland soil bulk density, cation exchange capacity, and particulate organic matter content in the North China Plain [J]. *J Appl Ecol*, 2011, **22**(11): 2930 – 2934.
- [7] 吕一甲. 生物炭肥对土壤性质、玉米生长及水肥利用效率影响试验研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.
LÜ Yijia. *The Experimental Study of Influence of Biochar Fertilizer on Soil Properties, Maize Growth and Water and Fertilizer Use Efficiency* [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014.
- [8] SOLAIMAN Z M, MURPHY D V, ABBOTT L K. Biochar influence seed germination and early growth of seedlings [J]. *Plant Soil*, 2012, **353**(1/2): 273 – 287.
- [9] 刘玉学, 王耀锋, 吕豪豪, 等. 生物质炭化还田对稻田温室气体排放及土壤理化性质的影响[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(8): 2166 – 2172.
LIU Yuxue, WANG Yaofeng, LÜ Haohao, *et al.* Effects of biochar application on greenhouse gas emission from paddy soil and its physical and chemical properties [J]. *J Appl Ecol*, 2013, **24**(8): 2166 – 2172.
- [10] 钟哲科, 李伟成, 刘玉学, 等. 竹炭的土壤环境修复功能[J]. 竹子研究汇刊, 2009, **28**(3): 9 – 13.
ZHONG Zheke, LI Weicheng, LIU Yuxue, *et al.* Soil environmental remediation functions of bamboo charcoal [J]. *J Bamboo Res*, 2009, **28**(3): 9 – 13.
- [11] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, *et al.* Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions [J]. *Science*, 2008, **320**(5878): 889 – 892.
- [12] SONG Xinzhang, ZHOU Guomo, JIANG Hong, *et al.* Carbon sequestration by Chinese bamboo forests and their ecological benefits: assessment of potential, problems, and future challenges [J]. *Environ Rev*, 2011, **19**: 418 – 428.
- [13] 国家林业局. 中国森林资源报告(2009–2013)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2014.
- [14] SONG Xinzhang, GU Honghao, WANG Meng, *et al.* Management practices regulate the response of Moso bamboo foliar stoichiometry to nitrogen deposition [J]. *Sci Rep*, 2016, **6**: 24107. doi: 10.10138/serp24107.
- [15] 金晓春, 金爱武, 宋艳冬, 等. 施肥对毛竹林换叶期冠层形成及光合能力的影响[J]. 浙江林学院学报, 2010, **27**(1): 57 – 62.
JIN Xiaochun, JIN Aiwu, SONG Yandong, *et al.* Canopy development and photosynthesis with fertilization during leaf-expansion period of *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2010, **27**(1): 57 – 62.
- [16] REAY D S, DENTENER F, SMITH P, *et al.* Global nitrogen deposition and carbon sinks [J]. *Nat Geosci*, 2008, **1**

- (7): 430 – 437.
- [17] SONG Xinzhang, LI Quan, GU Honghao. Effects of nitrogen deposition and management practices on fine root decomposition in Moso bamboo plantations [J]. *Plant Soil*, 2017, **410**(1/2): 207 – 215.
- [18] SONG Xinzhang, ZHOU Guomo, GU Honghao, *et al.* Management practices amplify the effects of N deposition on leaf litter decomposition of Moso bamboo forest [J]. *Plant Soil*, 2015, **395**(1/2): 391 – 400.
- [19] ZHANG Rui, ZHAO Yuxin, LIN Jianhong, *et al.* Biochar application alleviates unbalanced nutrient uptake caused by N deposition in *Torreya grandis* trees and seedlings [J]. *For Ecol Manage*, 2019, **432**: 319 – 326.
- [20] 吴志庄, 杜旭华, 熊德礼, 等. 不同类型竹种光合特性的比较研究[J]. 生态环境学报, 2013, **22**(9): 1523 – 1527.
- WU Zhizhuang, DU Xuhua, XIONG Deli, *et al.* A comparative study on photosynthetic characteristics of different types of bamboos [J]. *Ecol Environ Sci*, 2013, **22**(9): 1523 – 1527.
- [21] 张毅龙, 张卫强, 甘先华. 低温胁迫对6种珍贵树种苗木光合荧光特性的影响[J]. 生态环境学报, 2014, **23**(5): 777 – 784.
- ZHANG Yilong, ZHANG Weiqiang, GAN Xianhua. Influence of low temperature stress on the photosynthetic fluorescence characteristics of 6 kinds of precious hardwoods seedling in winter [J]. *Ecol Environ Sci*, 2014, **23**(5): 777 – 784.
- [22] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀, 等. 毛竹光合作用对环境因子的季节响应[J]. 广西植物, 2007, **27**(6): 923 – 928.
- SHI Jianmin, GUO Qirong, YANG Guangyao, *et al.* Seasonal photosynthetic responses of *Phyllostachys edulis* to environmental factors [J]. *Guihaia*, 2007, **27**(6): 923 – 928.
- [23] 许大全, 李德耀, 邱国雄, 等. 毛竹(*Phyllostachys pubescens*)叶光合作用的气孔限制研究[J]. 植物生理学报, 1987, **13**(2): 44 – 50.
- XU Daquan, LI Deyao, QIU Guoxiong, *et al.* Studies on stomatal limitation of photosynthesis in the bamboo (*Phyllostachys pubescens*) leaves [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1987, **13**(2): 44 – 50.
- [24] 曲道春, 江洪, 由美娜. 氮沉降对香樟叶片光合及叶绿素荧光特性的影响研究[J]. 环境污染与防治, 2011, **33**(11): 15 – 19.
- QU Daochun, JIANG Hong, YOU Meina. Effects of nitrogen deposition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Cinnamomum camphora* [J]. *Environ Pollut Control*, 2011, **33**(11): 15 – 19.
- [25] 周哲宇, 徐超, 胡策, 等. 毛竹快速生长期的叶绿素荧光参数特征[J]. 浙江农林大学学报, 2018, **35**(1): 75 – 80.
- ZHOU Zheyu, XU Chao, HU Ce, *et al.* Chlorophyll fluorescence characteristics of *Phyllostachys edulis* during its fast growth period [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(1): 75 – 80.
- [26] 陈嘉琦, 温国胜, 王艳红, 等. 春季毛竹光化学效率空间异质性比较[J]. 福建林学院学报, 2014, **34**(1): 52 – 56.
- CHEN Jiaqi, WEN Guosheng, WANG Yanhong, *et al.* Comparison of spatial heterogeneity in photochemical efficiency of *Phyllostachys pubescens* in spring [J]. *J Fujian Coll For*, 2014, **34**(1): 52 – 56.
- [27] 吴志庄, 王道金, 厉月桥, 等. 施用生物炭肥对黄连木生长及光合特性的影响[J]. 生态环境学报, 2015, **24**(6): 992 – 997.
- WU Zhizhuang, WANG Daojin, LI Yueqiao, *et al.* Effects of biochar fertilizer application on growth properties and photosynthetic and physiological characteristics of *Pistacia chinensis* Bunge [J]. *Ecol Environ Sci*, 2015, **24**(6): 992 – 997.
- [28] 李艳梅, 杨俊刚, 孙焱鑫, 等. 炭基氮肥与灌水对温室番茄产量、品质及土壤硝态氮残留的影响[J]. 农业环境科学学报, 2015, **34**(10): 1965 – 1972.
- LI Yanmei, YANG Jungang, SUN Yanxin, *et al.* Coupling effects of biochar-based urea and irrigation on tomato yield and fruit quality and soil nitrate content in greenhouse facility [J]. *J Agro-Environ Sci*, 2015, **34**(10): 1965 – 1972.
- [29] 刘领, 王艳芳, 宋久洋, 等. 生物炭与氮肥减量配施对烤烟生长及土壤酶活性的影响[J]. 河南农业科学, 2016, **45**(2): 62 – 66.
- LIU Ling, WANG Yanfang, SONG Jiuyang, *et al.* Effects of biochar addition combined with reducing nitrogen application rate on growth of flue-cured tobacco and soil enzyme activities [J]. *J Henan Agric Sci*, 2016, **45**(2): 62 – 66.