

# 空气 NH<sub>3</sub> 增高情况下不同形式氮源对 荫香光合作用和氮利用的影响

孙谷畴 赵平\* 蔡锡安 曾小平 饶兴权

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

**摘要** 生长在供给 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 氮源下的荫香(*Cinnamomum burmanni*)幼树暴露在增高空气 NH<sub>3</sub> 浓度下 30 d。利用气体交换测定和氮分析研究了植株的光合作用、氮利用和氮在光合过程一些组分中的分配。根据 Farquhar-von Caemmerer 模式得出相关光合参数。结果表明在增高空气 NH<sub>3</sub> 下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株 Rubisco 最大羧化速率( $V_{cmax}$ )和最大光合电子传递速率( $J_{max}$ )较正常空气下的高,但生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株则较正常空气下的低。无论生长于何种形式氮下的植株,在空气 NH<sub>3</sub> 增高下以单位叶面积为基准的叶氮含量( $N_a$ )显著增高( $p < 0.05$ )。在增高空气 NH<sub>3</sub> 下,生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 下的植株,其类囊体氮量( $N_T$ )、Rubisco 氮( $N_R$ )和结合于光合电子传递链的氮( $N_E$ )的含量较正常空气下的增高( $p < 0.05$ ),而生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下的植株则较正常空气下的低。表明在空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株能有效地利用氮合成光合过程必要的组份,而生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株氮在  $N_T$ 、 $N_R$  和  $N_E$  的分配受到部分限制。在空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株,其以单位干重为基准的有机氮量较正常空气下的高,但生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的植株则较正常空气下的低,此外在空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株的可溶性蛋白氮较正常空气下增高,而生长在 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的植株亦见降低。结果表明空气 NH<sub>3</sub> 增高可能有利于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 下生长的荫香植株利用空气中的氮,促进叶片光合速率提高,而空气 NH<sub>3</sub> 增高能抑制 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长的荫香植株光合作用和氮的利用和再分配。

**关键词** 荫香 光合作用 氮分配 空气 NH<sub>3</sub> 增高

## PHOTOSYNTHESIS AND NITROGEN UTILIZATION IN LEAVES OF *CINNAMOMUM BURMANNI* GROWN UNDER ELEVATED ATMOSPHERIC NH<sub>3</sub> CONCENTRATIONS AND SUPPLIED WITH DIFFERENT FORMS OF SOIL N

SUN Gu-Chou ZHAO Ping\* CAI Xi-An ZENG Xiao-Ping and RAO Xing-Quan

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract** We investigated the effects of different forms of soil nitrogen additions (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N) and exposure to elevated atmospheric NH<sub>3</sub> concentrations on photosynthesis, nitrogen utilization and nitrogen allocation in photosynthetic components in leaves of *Cinnamomum burmanni*. The results showed that maximum rates of carboxylation ( $V_{cmax}$ ) and maximum rates of potential electron transport ( $J_{max}$ ) were achieved in plants grown with additions of NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N and under elevated atmospheric NH<sub>3</sub> concentrations compared to plants growing under ambient conditions. Both  $J_{max}$  and  $V_{cmax}$  declined in plants supplied with NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N and grown under elevated atmospheric NH<sub>3</sub>. Regardless of the different forms of nitrogen supply, leaf nitrogen content on an area basis ( $N_a$ ) significantly increased under elevated atmospheric NH<sub>3</sub> concentrations ( $p < 0.05$ ). Thylakoid nitrogen ( $N_T$ ), Rubisco nitrogen ( $N_R$ ) and nitrogen associated with electron transport ( $N_E$ ) increased significantly in plants supplied with NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N and exposed to the elevated atmospheric NH<sub>3</sub> when compared to plants grown under ambient condition ( $p < 0.05$ ); however,  $N_a$ ,  $N_T$ ,  $N_R$  and  $N_E$  all decreased in plants supplied with NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N. These results suggest that increased atmospheric NH<sub>3</sub> promotes the utilization of nitrogen for the synthesis of photosynthetic components, but inhibits the partitioning of nitrogen to  $N_T$ ,  $N_R$ , and  $N_E$  in plants supplied with NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N. The organic nitrogen content per unit dry mass increased in plants that were supplied with NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N (but not NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N) when exposed to increased atmospheric concentrations of NH<sub>3</sub>. The soluble protein nitrogen content

also increased in plants grown with  $\text{NO}_3^-$ -N additions but not in plants grown with additions of  $\text{NH}_4^+$ -N. The results suggest that increased atmospheric  $\text{NH}_3$  concentration enhances nitrogen absorption and utilization and promotes photosynthesis in plants supplied with  $\text{NO}_3^-$ -N additions but inhibits photosynthesis and nitrogen in plants supplied with  $\text{NH}_4^+$ -N or  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N.

**Key words** *Cinnamomum burmanni*, Photosynthesis, Nitrogen additions, Nitrogen allocation, Elevated atmospheric  $\text{NH}_3$

土壤中氮以矿质态氮如  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  或有机态氮如氨基酸存在。据报道,  $\text{NH}_4^+$  曾经是欧洲中部针叶林生态系统中的主要矿质氮源, 但近年来的研究表明, 尽管土壤中的  $\text{NO}_3^-$  比较快地被土壤微生物固定和利用, 森林土壤强烈的硝化作用产生和积累了大量的  $\text{NO}_3^-$  (Stark & Hart, 1997),  $\text{NO}_3^-$  已成为森林植物的主要氮源。同时, 由于农业的发展, 空气还原态氮  $\text{NH}_3$  增高, 使输入到森林生态系统的氮大量增加。有学者曾经证明林内的  $\text{NH}_3$  浓度较林外地面高 10 ~ 20 倍 (Heij & Schneider, 1991)。大量  $\text{NH}_3$  的输入引起森林植物氮营养的不平衡, 正常氮代谢受干扰, 包括花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 欧洲黑松 (*Pinus nigra*) 和欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 特别是幼龄针叶受影响最大, 受  $\text{NH}_3$  影响的针叶的继后生长受到不同程度的影响 (van Dijk & Roelofs, 1988)。Heij 和 Schneider (1991) 曾指出 1983 ~ 1991 年间荷兰 20% 森林受损 (包括 50% 受损的针叶林) 是由过量氮输入引起的。森林的健康已成为森林生态系统保护的重要课题, 广为人们所关注。但不同研究者得出不同的研究结果, 这可能与植物种类和植物所处的环境条件不同有关。如 van der Eerden 和 Pérez-Soba (1992) 曾报道过, 气体  $\text{NH}_3$  促进针叶净同化速率上升和生物量的增加。植物对空气  $\text{NH}_3$  增高是正或负响应仍有待进一步研究。随着社会生产力发展, 农业区、森林和工业区相互间毗邻所形成的斑块景观, 使得空气氮的沉降持续增高 (Fowler *et al.*, 1989)。研究空气额外  $\text{NH}_3$  增高对森林植物光合作用和氮代谢的影响, 将有助于进一步阐明大气环境变化对植物的影响。

长久以来人们认为氮的利用是限制植物生长的因素, 植物光合作用与叶氮有着密切关系 (Field & Mooney, 1986; Evans, 1996)。叶氮的 75% 投资到叶绿体 (Evans, 1989) 其中 30% ~ 50% 投资到 Rubisco, 除 Rubisco 外, 与捕光和光合电子传递有关的其它光合酶, 甚至一些无光合功能的酶都需要氮 (Evans, 1996), 植物除从根吸收利用  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 以外, 是否能吸收空气中的氨态氮, 并利

用于植物的氮代谢过程? 植物利用空气额外的氨态氮与根吸收其它形式的氮有何关系? 是否植物吸收利用空气中额外的氮依赖于植物根的营养状况? 这是本研究将要探讨的至今仍然不太清楚的问题。研究这些关系和过程有助于阐明空气  $\text{NH}_3$  增高和不同氮形式供给下植物的氮利用, 以及氮在植物光合循环有关组分中的分配, 有助于进一步阐明由于气候变化、人们生产活动和日常生活引起的空气  $\text{NH}_3$  增高对植物光合作用和氮利用的影响, 为维护森林的健康和森林保护提供重要的实验依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料

荫香 (*Cinnamomum burmanni*) 幼株, 高 20 ~ 25 cm, 植株生长在盛有砂和蛭石的直径为 20 cm 的塑料盆中, 每盆 1 株, 每周浇水 1 次至田间持水量, 每周浇灌营养液 1 次, 每次 400 ml。营养液分别含 2 mmol·L<sup>-1</sup>N 的  $\text{KNO}_3$ 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , 溶液还含有 0.1 mmol·L<sup>-1</sup>  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 1 mmol·L<sup>-1</sup>  $\text{CaCl}_2$ , 1 mmol·L<sup>-1</sup>  $\text{K}_2\text{SO}_4$ , 0.5 mmol·L<sup>-1</sup>  $\text{MgSO}_4$ , 50 mmol·L<sup>-1</sup>  $\text{KCl}$  和微量元素, pH 5.5。植株分为两组, 每组 10 株。一组植株移入塑罩, 罩内置一蒸发皿, 每天上午 8:00 加入氨水 (分析纯)。通过罩内小风扇搅动, 使蒸散的  $\text{NH}_3$  迅速与空气混合。根据 Wollenweber 和 Raver (1993) 的实验方法, 罩内空气  $\text{NH}_3$  浓度为  $(0.3 \pm 0.1) \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , 以生长在正常空气的塑罩的一组植株为对照, 处理及对照植株在自然光下生长 30 d。

### 1.2 叶片净光合速率测定

根据 Larson 和 Isebrands (1971) 两位学者提出的叶片间隔指数 (IPI) 选择最近成熟的叶片 (IPI 为 10 ~ 12)。利用 LI-6200 便携式光合测定系统测定叶片光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 每次测定 3 ~ 4 片叶片。分别在光强 (PPFD) 为 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和 150  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和空气  $\text{CO}_2$  浓度为 39.1 Pa 下测定叶片光合速率, 分别得出在较低细胞间  $\text{CO}_2$  分压 ( $P_i < 19.8 \text{ Pa}$ ) 范围的  $P_n$ - $P_i$  关系曲线的最初直线部分, 两

组直线的交汇点在纵和横坐标的相应数值分别为光下呼吸速率 ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 和不包括光下呼吸的 CO<sub>2</sub> 补偿点 ( $\Gamma^*$ , Pa) (Brooks & Farquhar, 1985)。同时测定在高光强  $1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  下的  $P_n$ - $P_i$  关系曲线和较高 CO<sub>2</sub> 分压 ( $P_i$ , 60 Pa) 下的  $P_n$ -PPFD 关系曲线。

### 1.3 其它测定

测定光合速率后的叶片,在测定叶面积后烘干至恒重,得出单位叶面积干重 ( $M_a$ ,  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 或比叶面积 ( $SLA$ ,  $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ )。小圆叶片经少许石英砂研磨和 80% 丙酮提取后,经过  $5\ 000\times g$  离心 5 min,提取液利用 Cambds 25 紫外/可见分光光度计 (Perkin Elmer) 测定叶绿素含量 ( $x$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ )。利用 Perkin Elmer 2400 HNS/O 分析仪测定叶片碳、氢和氮。每次重复 3 次测定,取其平均值  $\pm$  SD 表示。

### 1.4 计算

在较高光强下叶片的 CO<sub>2</sub> 羧化速率受到 Rubisco 活性、羧化部位的 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 分压所限制。在 Rubisco 限制下叶片所达到的最大光合速率 ( $P_{nc}$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (de Pury & Farquhar, 1997) 为:

$$P_{nc} = V_{c\max} \frac{P_i - \Gamma^*}{P_i + K_c(1 + P_o/K_o)} - R_d \quad (1)$$

式中  $V_{c\max}$  为 Rubisco 饱和的最大羧化速率 ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),  $P_i$  为细胞间 CO<sub>2</sub> 分压 (Pa),  $P_o$  为羧化部位的 O<sub>2</sub> 分压 ( $20.5\times 10^3$  Pa, 25 °C),  $K_c$  和  $K_o$  分别为羧化和氧化反应的米氏常数 (分别为 40.0 Pa 和  $24.8\times 10^3$  Pa, 25 °C)。温度变化时根据 Friend 研究得出的关系式预校正 (Friend, 1995)。

在较高 CO<sub>2</sub> 分压和较低 PPFD 的范围, RuBP 再生受到光合电子传递速率所限制。当 PPFD 增高,光合速率增高。当光合速率达到 RuBP 再生限制时的最大光合速率 ( $P_{nj}$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 为

$$P_{nj} = J \frac{P_i - \Gamma^*}{4(P_i + 2\Gamma^*)} - R_d \quad (2)$$

式中  $J$  为测定 PPFD 下光合电子传递速率 ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),  $J$  依赖于 PPFD, 则最大光合电子传递速率 ( $J_{\max}$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 为

$$\theta J^2 - (PPFDa + J_{\max})J + PPFDa \cdot J_{\max} = 0 \quad (3)$$

$$PPFDa = PPFD(1-f)/2 \quad (4)$$

式中  $\theta$  为  $J$  对 PPFD 响应曲线的曲率。根据 de Pury 和 Farquhar 已有的研究结果 (de Pury & Farquhar, 1997), 其值为 0.7, PPFDa 为光系统 II 的有效光吸收,  $f$  为光谱校正因子, 其值为 0.15 (Brooks & Farquhar, 1985)。

由于光合电子传递能力与单位叶绿素的类囊体氮成直线关系 (Evans, 1989), 类囊体氮  $N_T$  ( $\text{mol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 可以从  $J_{\max}$  和叶绿素含量  $x$  ( $\mu\text{mol Chl}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 得出:

$$N_T = aJ_{\max} + bx \quad (5)$$

式中  $a$  和  $b$  的近似值分别为 0.079 和 0.033 (Evans, 1989)。类囊体的氮包括两部分, 即色素蛋白氮 ( $N_P$ ,  $\text{mmol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 和结合于电子传递链和光合磷酸化组分的氮 ( $N_E$ ,  $\text{mmol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 则

$$N_P = \frac{xy}{10^3} \quad (6)$$

式中  $y$  为单位叶绿素蛋白复合体氮量 ( $\text{mol N}\cdot\text{mol}^{-1}$  chl) 则

$$N_E = N_T - N_P \quad (7)$$

Rubisco 含量与电子传递能力密切相关。Rubisco 与电子传递能力之比值为 0.011 (Evans & Poorter, 2001) 则 Rubisco 的氮含量 ( $\text{mmol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 为:

$$N_R = 0.011 J_{\max} \quad (8)$$

单位叶面积有机氮 ( $N_{\text{org}}$ ,  $\text{mmol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 为

$$N_{\text{org}} = \frac{10^3 N_{\text{org}}^*}{SLA} \quad (9)$$

$N_{\text{org}}^*$  为单位叶干重叶氮含量 ( $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$ ),  $SLA$  为单位干重叶面积 ( $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ ), 叶片总可溶性氮 ( $N_s$ ,  $\text{mmol N}\cdot\text{m}^{-2}$ ) 随  $J_{\max}$  而变化 (Evans, 1996)

$$N_s = vJ_{\max} \quad (10)$$

式中  $v$  为单位电子传递能力的可溶性蛋白氮 ( $\text{mmol N}_s\cdot\text{mmol}^{-1} e^-$ ), 其平均值为 0.425 (Evans, 1996)。

根据  $P_n$ -PPFD 关系曲线的最初直线部分斜率得出表观量子产率 ( $\phi_{\text{app}}$ ,  $\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$  photon), 并通过  $\phi_{\text{app}}$  得出光能转换效率 ( $\delta$ ,  $\text{mol electron}\cdot\text{mol}^{-1}$  photon) (Kellomaki & Wang, 1997)

$$\phi_{\text{app}} = \frac{\delta(1 - \Gamma^*/P_i)}{4(1 + 2\Gamma^*/P_i)} \quad (11)$$

## 2 结果和分析

### 2.1 空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于不同氮源的荫香叶片光合速率的光响应

在正常空气下供给 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株叶片光饱和光合速率 ( $P_n$ ) 为  $(6.1 \pm 0.6)\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 表观量子产率为  $(0.0178 \pm 0.0027)\ \text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$  photon; 而在空气 NH<sub>3</sub> 增高下叶片光饱和光合速率较正常空气下的增高 23.1%, 表观量子产率和光能转换效率亦分别较正常空气下增高 25.8% 和 30.1% (图 1,

表 1) 显示空气  $\text{NH}_3$  增高明显提高  $\text{NO}_3^-$ -N 下生长植株的叶片光合速率和光能利用效率。在空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 中的植株在较低光强 ( $< 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下光合速率较正常空气下的略高 ( $p > 0.05$ ), 但在较高光强 ( $> 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下植株叶片的光合速率与正常空气下的相近。生长在  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 的植株, 在空气  $\text{NH}_3$  增高下叶片的光合速率则较正常空气下的低, 结果显示生长在不同形式的氮源下, 荫香植株光合速率对空气  $\text{NH}_3$  增高有不同的响应。

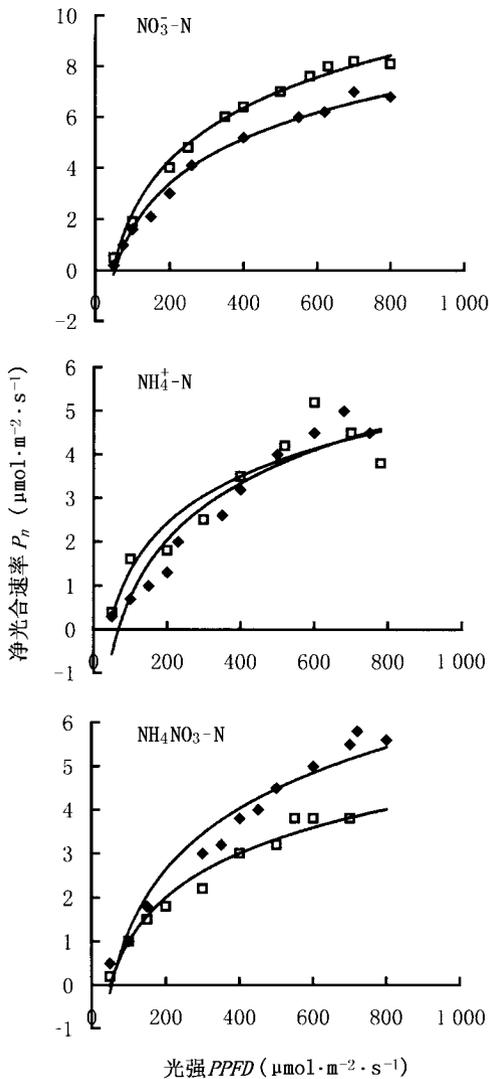


图 1 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源的荫香叶片光合速率与光强的关系(测定时  $P_{\text{CO}_2} = 50 \text{ Pa}$ )

Fig. 1 Relationship between photosynthetic rate ( $P_n$ ) and light intensity in leaves of *Cinnamomum burmanni* grown in different sources and exposed to elevated atmospheric  $\text{NH}_3$

◆正常空气 Ambient air condition □空气  $\text{NH}_3$  增高 Elevated atmospheric  $\text{NH}_3$

## 2.2 空气 $\text{NH}_3$ 增高下生长于不同氮源的荫香叶片最大羧化速率和最大光合电子传递速率

从表 2 可见, 在正常空气下生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 中植株的不包括光下呼吸的  $\text{CO}_2$  补偿点 ( $\Gamma^*$ , Pa) 较  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株高 ( $p < 0.05$ )。当空气  $\text{NH}_3$  增高, 除生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 的植株  $\Gamma^*$  略见降低 ( $p > 0.05$ ) 外, 生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 的植株  $\Gamma^*$  较正常空气下的高, 显示空气  $\text{NH}_3$  增高引起生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 中植株  $\Gamma^*$  的增高, 同时表明在不同氮源下生长的植株, 其  $\Gamma^*$  对空气  $\text{NH}_3$  增高有不同的响应。在正常空气条件下, 除  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下生长的植株比其它植株有较高  $R_d$  外, 生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 下的植株的  $R_d$  相近 ( $p > 0.05$ )。

在正常空气下, 生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 的植株有近似的最大羧化速率 ( $V_{\text{cmax}}$ ) ( $p > 0.05$ ) 且均较生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 植株高 ( $p < 0.05$ )。在空气  $\text{NH}_3$  增高下除  $\text{NO}_3^-$ -N 下生长植株的  $V_{\text{cmax}}$  较正常空气下生长的植株高外, 生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的  $V_{\text{cmax}}$  较空气下的低。结果显示, 空气  $\text{NH}_3$  增高使  $\text{NO}_3^-$ -N 下生长植株  $V_{\text{cmax}}$  增高, 而较明显抑制  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下生长植株的  $V_{\text{cmax}}$ 。同样, 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 植株的最大光合电子传递速率 ( $J_{\text{max}}$ ) 较正常空气下的要高, 增幅达到 22.2%, 而在空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的  $J_{\text{max}}$  则分别较正常空气下降低 8.6% 和 13.1%, 不同氮源下生长的植株的  $V_{\text{cmax}}$  和  $J_{\text{max}}$  对空气  $\text{NH}_3$  增高表现出不同的响应。

## 2.3 空气 $\text{NH}_3$ 增高下生长于不同氮源的荫香叶特性

从表 3 可见, 在正常空气下生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 下的植株有相近的单位叶面积干重 ( $M_a$ ) 和比叶面积 ( $SLA$ ), 而生长于  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的  $M_a$  则较  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株高 ( $p < 0.05$ ), 但生长于  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的  $SLA$  较  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株分别低 10.2% 和 8.9%, 显示正常空气下生长于  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的叶片较生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 植株叶片厚。无论生长在何种氮源下, 空气  $\text{NH}_3$  增高下叶片  $M_a$  增高, 而  $SLA$  明显降低, 表明叶片生长在空气  $\text{NH}_3$  增高下叶片增厚。在正常空气下生长于  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下的植株单位干重叶片含氮量 ( $N_m$ ) 较  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株略高。

表 1 空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于不同氮源的荫香叶片的表现量子产率和光能转换效率  
Table 1 Apparent quantum yield ( $\phi_{app}$ ) and efficiency of light energy conversion ( $\delta$ ) in leaves of *Cinnamomum burmanni* grown under elevated atmospheric NH<sub>3</sub>

处理 Treatment	氮源 N sources	表现量子产率 ( $\phi_{app}$ , mol CO <sub>2</sub> · mol <sup>-1</sup> photon)	光能转换效率 ( $\delta$ , mol e <sup>-</sup> · mol <sup>-1</sup> photon)
正常空气 Ambient	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	0.017 8 ± 0.002 7 <sup>a</sup>	0.100 8 ± 0.001 4 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	0.006 6 ± 0.001 2 <sup>b</sup>	0.036 3 ± 0.000 9 <sup>b</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	0.011 2 ± 0.001 1 <sup>c</sup>	0.062 4 ± 0.001 6 <sup>c</sup>
空气增高 NH <sub>3</sub> Elevated NH <sub>3</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	0.022 4 ± 0.003 6 <sup>a</sup>	0.131 3 ± 0.001 2 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	0.009 4 ± 0.002 5 <sup>b</sup>	0.051 1 ± 0.002 2 <sup>b</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	0.008 6 ± 0.001 3 <sup>c</sup>	0.041 8 ± 0.001 7 <sup>c</sup>

a, b, c: 纵列中相同字母显著性差异达 5% Same letters in columns indicate significant difference at 5%

表 2 空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于不同氮源的荫香植株的 Rubisco 最大羧化速率和最大电子传递速率  
Table 2 Maximum carboxylation rate of Rubisco and maximum rate of photosynthetic electron transport in leaves of *Cinnamomum burmanni* under elevated atmospheric NH<sub>3</sub>

处理 Treatment	氮源 N sources	$\Gamma^*$ (Pa)	$R_d$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$V_{cmax}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$J_{max}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
正常空气 Ambient	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	3.56 ± 0.34 <sup>a</sup>	2.34 ± 0.50 <sup>a</sup>	31.39 ± 2.13 <sup>a</sup>	33.97 ± 1.11 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	3.22 ± 0.52 <sup>b</sup>	2.40 ± 0.53 <sup>b</sup>	25.06 ± 1.72 <sup>bd</sup>	25.90 ± 0.08 <sup>bd</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	3.36 ± 0.45 <sup>c</sup>	2.53 ± 0.62 <sup>c</sup>	29.47 ± 0.89 <sup>cd</sup>	30.62 ± 1.42 <sup>cd</sup>
空气增高 NH <sub>3</sub> Elevated NH <sub>3</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	3.48 ± 0.51 <sup>a</sup>	2.15 ± 0.18 <sup>a</sup>	39.28 ± 1.53 <sup>a</sup>	41.52 ± 0.82 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	3.52 ± 0.22 <sup>b</sup>	2.36 ± 0.53 <sup>b</sup>	22.78 ± 0.85 <sup>be</sup>	23.68 ± 0.72 <sup>be</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	3.51 ± 0.35 <sup>c</sup>	2.61 ± 0.13 <sup>c</sup>	25.60 ± 2.36 <sup>ce</sup>	26.60 ± 1.25 <sup>ce</sup>

$\Gamma^*$ : 不包括光下呼吸的 CO<sub>2</sub> 补偿点 CO<sub>2</sub> compensation point in the absence of  $R_d$   $R_d$ : 光下呼吸速率 Respiration rate in light  $V_{cmax}$ : 最大羧化速率 Maximum rate of carboxylation  $J_{max}$ : 最大光合电子传递速率 Maximum rate of photosynthetic electron a, b, c, d, e 纵列中相同字母显著性差异达 5% Same letters in columns indicate significant difference at 5%

表 3 空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于不同氮源的荫香植株叶片特性  
Table 3 The characteristics of leaf of *Cinnamomum burmanni* under elevated atmospheric NH<sub>3</sub>

处理 Treatment	氮源 N sources	$M_a$ (g · m <sup>-2</sup> )	SLA (m <sup>2</sup> · kg <sup>-1</sup> )	$N_m$ (g · g <sup>-1</sup> )	$N_a$ (g · m <sup>-2</sup> )	$x$ ( $\mu\text{mol}$ Chl · m <sup>-2</sup> )	$y$ (mol N · mol <sup>-1</sup> Chl)
正常空气 Ambient	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	21.1 ± 1.5	47.39 ± 1.45 <sup>a</sup>	0.019 ± 0.006	0.401 ± 0.012 <sup>a</sup>	2.72 ± 0.23	47.36 ± 2.21 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	21.4 ± 0.8	46.73 ± 1.62 <sup>b</sup>	0.018 ± 0.013	0.385 ± 0.008 <sup>b</sup>	2.17 ± 0.18	55.29 ± 1.95 <sup>b</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	23.5 ± 1.2	42.55 ± 0.78 <sup>c</sup>	0.022 ± 0.015	0.517 ± 0.017 <sup>c</sup>	2.28 ± 0.97	55.52 ± 1.05 <sup>c</sup>
空气增高 NH <sub>3</sub> Elevated NH <sub>3</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	35.5 ± 0.86	28.17 ± 2.19 <sup>a</sup>	0.022 ± 0.009	0.780 ± 0.022 <sup>a</sup>	2.17 ± 0.13	40.71 ± 0.92 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	32.2 ± 1.6	31.06 ± 2.01 <sup>b</sup>	0.019 ± 0.015	0.611 ± 0.031 <sup>b</sup>	2.45 ± 0.07	34.35 ± 1.24 <sup>b</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	34.7 ± 2.2	28.82 ± 1.76 <sup>c</sup>	0.023 ± 0.011	0.798 ± 0.002 <sup>c</sup>	2.06 ± 0.21	46.05 ± 1.89 <sup>c</sup>

$M_a$ : 单位叶面积干重 Dry weight per unit leaf area SLA: 比叶面积 Specific leaf area  $N_m$ : 单位叶干重叶氮含量 Nitrogen content per unit leaf dry weight  $N_a$ : 单位叶面积叶氮含量 Nitrogen content per unit leaf area  $x$ : 单位叶面积叶绿素含量 Chlorophyll content per unit leaf area  $y$ : 单位色素蛋白质复合体叶绿素的氮含量 Nitrogen to chlorophyll of pigment-protein complexes a, b, c 同表 1 See Table 1

当空气 NH<sub>3</sub> 增高 3 种形式氮源下生长的植株的  $N_m$  均见增高, 但均没有达到统计上的明显差异 ( $p > 0.05$ )。在空气 NH<sub>3</sub> 增高下 3 种氮源下生长的植株单位叶面积氮量 ( $N_a$ ) 则较正常空气下的高 ( $p < 0.05$ )。生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 植株的  $N_m$  和  $N_a$  较生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下的植株低, 无论在空气和空气 NH<sub>3</sub> 增高情况下, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 植株均有较低的叶氮含量。

从表 4 可见, 在正常空气下, 无论生长在何种氮源下的植株, 其叶片有相近的碳含量 (%)。而在空气 NH<sub>3</sub> 增高下, 生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 下的植株叶片的碳含量较 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长的植株低 2% ~ 6%。

在正常空气下, 生长在 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 植株叶片的碳氢比 (C:H) 较生长在 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下的植株低。空气 NH<sub>3</sub> 增高下, 生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 植株叶片的碳氢比增高, 而 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长的植株的碳氢比较正常空气的低。由于糖和有机酸的碳氢比不同, 碳氢比降低反映糖积累较有机酸高。在正常空气和空气 NH<sub>3</sub> 增高下, 生长在不同氮源的植株有不同的碳氮比率。在正常空气下, 生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的植株的碳氮比 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长的植株高 ( $p < 0.05$ )。在空气 NH<sub>3</sub> 增高下, 除生长于 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株碳氮比和空气下的相近外, 生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 植株的碳氮比降低, 反映在空气 NH<sub>3</sub> 增高

下 植株氮的积累增加。

以单位叶面积为基准,正常空气下生长于不同氮源的植株有不同的叶绿素含量,生长在  $\text{NO}_3^-$ -N 植株的叶绿素含量较  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下生长的植株高(表 3)。在空气  $\text{NH}_3$  增高下,除生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 植株的叶绿素含量增高外,空气  $\text{NH}_3$  增高引起  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下生长的植株的叶绿素含量降低,结果表明空气  $\text{NH}_3$  增高改变叶特性和组分,这一变化因植物生长在不同氮源下而异。

2.4 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源的荫香叶片叶绿体蛋白氮含量变化

从表 5 可见,在正常空气下,生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的类囊体蛋白氮( $N_T$ )较生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 下的植株高( $p < 0.05$ ),结果表明,在正常空气下生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 或  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株,其氮用于类囊体蛋白合成较  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株多。在空

气  $\text{NH}_3$  增高下,生长在  $\text{NO}_3^-$ -N 植株的  $N_T$  增高,而生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株则见降低,显示在空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株的类囊体蛋白氮积累减少。同样在正常空气下  $\text{NO}_3^-$ -N 或  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株均有较  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株有高的 Rubisco 氮含量( $N_R$ ),空气  $\text{NH}_3$  增高使生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 下的植株  $N_R$  增高( $p < 0.05$ ),而供给  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 的植株  $N_R$  见降低。无论在正常空气或空气  $\text{NH}_3$  增高情况下, $\text{NO}_3^-$ -N 下生长的植株亦有较高的结合于电子传递链的氮( $N_E$ )。结果显示空气  $\text{NH}_3$  增高有利于生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 下植株叶片氮用于光合电子传递链蛋白合成,而  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下生长的植株的氮利用则见减少。在正常空气下,不同氮源生长的植株有相近似的色素蛋白氮( $N_P$ ),空气  $\text{NH}_3$  增高,生长于 3 种氮源下植株的氮在色素蛋白的分配均见减少。

表 4 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源的荫香叶片碳氢比和碳氮比

Table 4 Carbon-hydrogen and carbon-nitrogen ratio in leaves of *Cinnamomum burmanni* grown under elevated atmospheric  $\text{NH}_3$

处理 Treatment	氮源 N sources	碳 Carbon( % )	氢 Hydrogen( % )	碳氢比 C:H	碳氮比 C:N
正常空气 Ambient	$\text{NO}_3^-$ -N	45.52	2.77	16.43 <sup>a</sup>	23.34 <sup>a</sup>
	$\text{NH}_4^+$ -N	44.98	3.30	13.63 <sup>b</sup>	24.85 <sup>b</sup>
	$\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N	45.56	2.72	16.75 <sup>c</sup>	20.99
空气增高 $\text{NH}_3$ Elevated $\text{NH}_3$	$\text{NO}_3^-$ -N	44.80	3.26	13.74 <sup>a</sup>	19.73 <sup>a</sup>
	$\text{NH}_4^+$ -N	45.80	3.16	14.45 <sup>b</sup>	23.73 <sup>b</sup>
	$\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N	47.08	3.21	14.86 <sup>c</sup>	21.11

a, b, c :同表 1 See Table 1

表 5 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源的荫香植株叶绿体蛋白氮含量变化

Table 5 Changes in thylakoid nitrogen content in *Cinnamomum burmanni* grown in different nitrogen sources and exposed to elevated atmospheric  $\text{NH}_3$

处理 Treatment	氮源 N sources	$N_T$ ( mmol N·m <sup>-2</sup> )	$N_R$ ( mmol N·m <sup>-2</sup> )	$N_E$ ( mmol N·m <sup>-2</sup> )	$N_P$ ( mmol N·m <sup>-2</sup> )
正常空气 Ambient	$\text{NO}_3^-$ -N	2.773 ± 0.078 <sup>a</sup>	0.373 ± 0.021 <sup>a</sup>	2.640 ± 0.012 <sup>a</sup>	0.129 ± 0.015 <sup>a</sup>
	$\text{NH}_4^+$ -N	2.117 ± 0.052 <sup>ac</sup>	0.285 ± 0.052 <sup>ab</sup>	1.977 ± 0.028 <sup>abc</sup>	0.120 ± 0.007 <sup>b</sup>
	$\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N	2.494 ± 0.013 <sup>ac</sup>	0.336 ± 0.007 <sup>ab</sup>	2.368 ± 0.054 <sup>ab</sup>	0.126 ± 0.020 <sup>c</sup>
空气增高 $\text{NH}_3$ Elevated $\text{NH}_3$	$\text{NO}_3^-$ -N	3.353 ± 0.045 <sup>ab</sup>	0.456 ± 0.028 <sup>a</sup>	3.263 ± 0.018 <sup>a</sup>	0.088 ± 0.022 <sup>a</sup>
	$\text{NH}_4^+$ -N	1.951 ± 0.032 <sup>b</sup>	0.261 ± 0.035 <sup>c</sup>	1.873 ± 0.005 <sup>c</sup>	0.084 ± 0.019 <sup>bd</sup>
	$\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N	2.172 ± 0.019 <sup>b</sup>	0.293 ± 0.026 <sup>c</sup>	2.078 ± 0.026	0.094 ± 0.013 <sup>cd</sup>

$N_T$ : 类囊体氮量 Thylakoid nitrogen content  $N_R$ : Rubisco 氮量 Rubisco nitrogen content  $N_E$ : 电子传递链组分的氮量 Nitrogen content that is associated with the electron transport chain  $N_P$ : 色素蛋白氮量 Pigment-protein nitrogen content a, b, c, d: 纵行中相同字母表示显著性差异达 5% Same letters in columns indicate significant difference at 5%

2.5 空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源荫香叶片的有机氮和可溶性氮量变化

表 6 显示的是空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于不同氮源下的荫香叶片的有机氮和可溶性氮量变化情况,在正常空气下无论以单位干重或以单位叶面积来计算, $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 下植株的叶氮含量( $N_{org}^*$ )均较

$\text{NO}_3^-$ -N 或  $\text{NH}_4^+$ -N 下生长的植株高,但在空气  $\text{NH}_3$  增高下生长于  $\text{NO}_3^-$ -N 的植株,其  $N_{org}^*$  较在正常空气下生长的植株增高 15.8%,生长于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -N 植株则分别增加 5.6% 和 4.5%,表明空气  $\text{NH}_3$  增高能增高 3 种氮源下生长植株以单位叶干重计算的有机质氮量,其中尤以  $\text{NO}_3^-$ -N 下生长的植

株为显著。同样空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 下生长植株的单位叶面积有机氮量增幅亦较 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长植株高 ( $p < 0.05$ ) ,结果显示在空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 下的植株氮利用较生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下的植株更有效。在正常空气下生长的植株,供给 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 较供给 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 有更高可溶性蛋白氮量。空气 NH<sub>3</sub>

增高,生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 植株的可溶性蛋白氮量增高,而 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 下生长的植株则降低,表明在空气 NH<sub>3</sub> 增高下,NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 植株可溶性氮积累,而供给 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 植株叶片总可溶性蛋白氮降低,这与供给 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 植株 Rubisco 氮量减少也是一致的。

表 6 空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于不同氮源的荫香植株叶片有机氮和可溶性蛋白氮含量变化  
Table 6 Changes of organic nitrogen content and total soluble protein in leaves of *Cinnamomum burmanni* grown in different nitrogen sources and exposed to elevated atmospheric NH<sub>3</sub>

处理 Treatment	氮源 N sources	$N_{org}^*$ (mmol N·g <sup>-1</sup> )	$N_{org}$ (mmol N·m <sup>-2</sup> )	$N_s$ (mmol N·m <sup>-2</sup> )
正常空气 Ambient	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	2.714 ± 0.042 <sup>a</sup>	57.27 ± 1.12 <sup>a</sup>	14.43 ± 1.05 <sup>a</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	2.571 ± 0.042	55.02 ± 1.03 <sup>b</sup>	11.01 ± 0.97 <sup>abd</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	3.142 ± 0.046 <sup>b</sup>	73.83 ± 0.98 <sup>c</sup>	13.02 ± 0.06 <sup>abc</sup>
空气增高 NH <sub>3</sub> Elevated NH <sub>3</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	3.142 ± 0.022 <sup>a</sup>	111.54 ± 0.56 <sup>a</sup>	17.65 ± 0.85 <sup>ac</sup>
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	2.714 ± 0.013	87.40 ± 0.58 <sup>b</sup>	10.45 ± 0.94 <sup>cd</sup>
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> -N	3.286 ± 0.054 <sup>b</sup>	114.01 ± 0.76 <sup>c</sup>	11.31 ± 1.28 <sup>ce</sup>

$N_{org}^*$ : 单位叶干重有机氮含量 Nitrogen content per unit leaf dry mass  $N_{org}$ : 单位叶面积有机氮含量 Organic nitrogen content per unit leaf area  
 $N_s$ : 总可溶性蛋白 Total content of soluble protein nitrogen a, b, c 同表 1 See Table 1

### 3 讨论

van der Eerden 和 Pérez-Soba(1992)曾证明空气中 NH<sub>3</sub> 增高能增高针叶净光合速率和生物量,同时明显地促进氮代谢,增高谷氨酰胺合成酶活性,使得叶片可溶性蛋白和自由氨基酸含量增高。从本文结果亦可见,荫香幼树在含有 0.3 g·m<sup>-3</sup> NH<sub>3</sub> 的空气下,生长在 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株光合速率较正常空气下的高 ( $p < 0.05$ ) ,同时亦有较高的表观量子产率和光能转换效率。这种对光合作用的正效应显然是植物从空气 NH<sub>3</sub> 中获得额外的氮,因为光合能力与单位叶面积氮量成直线关系(Anten *et al.*, 1995),但这种效应并不反映在生长于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株,植物利用空气 NH<sub>3</sub> 的氮可能依赖于供给根的氮的形式。生长在 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株有较高利用空气 NH<sub>3</sub> 氮的能力。生长在 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 下的植株可能由于吸收的 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 和 NH<sub>3</sub> 后产生过量 H<sup>+</sup>,影响植物组织 pH 调节。生长于 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 植株利用空气 NH<sub>3</sub> 亦可能出现酸碱调节的不平衡。细胞内 pH 的变化改变细胞内环境,正常光合作用过程需要相对稳定的 pH 和稳定的向羧化部位的 CO<sub>2</sub> 扩散。细胞基质 pH 变化也可能影响了碳酸酐酶催化的反应和限制了 CO<sub>2</sub> 通过叶绿体封套膜的扩散(Moorey *et al.*, 2001)。Raven 等(1992)曾观察到在空气 NH<sub>3</sub> 增高下供给

NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的植株生长速率较正常空气下的高,而供给 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 的植株生长则与正常空气下没有显著变化。热带亚热带季风常绿阔叶林树种荫香利用空气 NH<sub>3</sub> 的氮的效率亦依赖于根部供给氮的形式。

在空气 NH<sub>3</sub> 增高下生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 植株有较正常空气下生长的植株高的  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$ 。植物吸收利用空气 NH<sub>3</sub> 的氮使叶片氮含量增高,较高的氮含量则促进 Rubisco 的表达(Geiger *et al.*, 1999)。通常 Rubisco 羧化速率与 Rubisco 含量成正比(Farquhar & von Caemmerer, 1982)。一般来说,  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$  增高对于维持较高单位叶面积光合能力是必要的。在正常光照条件下, Rubisco 活性和光合电子传递链活性存在平衡和协调关系(Ogren, 1993)。从本文结果亦可见,生长在空气 NH<sub>3</sub> 增高下的植株叶片,结合于光合电子传递链组分的氮亦有较明显的增高。同时可能在 CO<sub>2</sub> 羧化酶和电子传递链成分的合成上有相同的分配。结果在空气 NH<sub>3</sub> 增高下,  $J_{max}$  和  $V_{cmax}$  比率没有明显变化。在空气 NH<sub>3</sub> 增高下供给植株 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 叶片的  $J_{max}$  和  $V_{cmax}$  较正常空气下的低 ( $p < 0.05$ ) ,碳氮比较生长于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 植株的叶片高,  $N_T$  和  $N_R$  较空气下的低。虽然对不同氮形式下生长的植株的非结构性碳水化合物没有进行过测定,从 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 植株有较高碳氮比来看,在空气 NH<sub>3</sub> 增高下 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-N 植株碳

积累增加,可能碳水化合物在叶内积累导致 Rubisco 产生降低 (Cheng *et al.*, 1998)

在空气  $\text{NH}_3$  增高下,荫香植株的单位叶干重或单位叶面积氮量 ( $N_m$  和  $N_a$ ) 较正常空气下的高,除  $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$  下生长植株碳氮比变化不大外,生长于  $\text{NO}_3^- \text{-N}$  和  $\text{NH}_4^+ \text{-N}$  下的植株碳氮比降低。表明植物能从空气  $\text{NH}_3$  中吸收利用氮,早期 Whitehead 和 Lockyer (1987) 就曾指出意大利裸麦草 (*Lolium multiflorum*) 吸收和利用空气  $\text{NH}_3$  的氮构成植株总氮很大的份额。空气  $\text{NH}_3$  增高下和土壤中又存在适当的  $\text{NO}_3^- \text{-N}$ , 这将有利于改善植株氮的利用,提高植株的叶片光合速率,促进植物的生长。空气  $\text{NH}_3$  增高对于有较强硝化作用的土壤尤为有利,反之,在土壤大量积累  $\text{NH}_4^+$  或  $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$  情况下,空气  $\text{NH}_3$  增高则可能引起植物光合作用受控和氮代谢的干扰使森林受损。不同植物种类对空气  $\text{NH}_3$  增高可能有不同的反应,空气  $\text{NH}_3$  增高时,对于热带亚热带季风常绿阔叶林其它树种的影响如何,仍有待进一步研究。

### 参 考 文 献

- Anten, H. P. R., F. Schieving & M. J. A. Werger. 1995. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in  $C_3$  and  $C_4$  mono- and dicotyledonous species. *Oecologia*, **101**: 504 ~ 513.
- Brooks, A. & C. D. Farquhar. 1985. Effects of temperature on the  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light. Estimate from gas exchange measurement on spinach. *Planta*, **165**: 397 ~ 406.
- Cheng, S. N., B. D. Moore & J. B. Seeman. 1998. Effects of short- and long-term elevated  $\text{CO}_2$  on the expression of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes and carbohydrate accumulation leaves on *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyn. *Plant Physiology*, **116**: 715 ~ 723.
- de Pury, D. G. G. & C. D. Farquhar. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the error of bit-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 537 ~ 557.
- Evans, J. R. & H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 755 ~ 769.
- Evans, J. R. 1996. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. In: Baker, N. R. ed. *Photosynthesis and the environments*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer. 281 ~ 304.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants. *Oecologia*, **78**: 9 ~ 19.
- Farquhar, G. D. & S. von Caemmerer. 1982. Modeling of photosynthetic response to environmental condition. In: Lange, O. L., R. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler eds. *Encyclopedia of plant physiology*. Vol. 12B. Berlin: Springer-Verlag. 549 ~ 588.
- Field, C. B. & H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish, J. T. ed. *On the economy of form and function*. Cambridge: Cambridge University Press. 25 ~ 55.
- Fowler, D., J. N. Cape & M. H. Unsworth. 1989. Deposition of atmospheric pollutants on forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 324 ~ 365.
- Friend, A. D. 1995. PGEN: a model of the acclimation of photosynthesis, transpiration and conductance. *Ecological Modelling*, **77**: 233 ~ 255.
- Geiger, M., V. Hoake, F. Ludewig, U. Sonnewald & M. Sititt. 1999. The nitrate and ammonium nitrate supply have a major influence on the response of photosynthesis, carbon metabolism, nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 1177 ~ 1199.
- Heij, G. J. & T. Schneider. 1991. Acidification research in the Netherlands. Amsterdam: Elsevier. 51 ~ 137.
- Kellomaki, S. & K. Y. Wang. 1997. Effects of elevated  $\text{O}_3$  and  $\text{CO}_2$  concentration on photosynthesis and stomatal conductance in Scots pine. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 995 ~ 1008.
- Larson, P. R. & J. G. Isebrands. 1971. The plastochron index as applied to developmental studies of cotton wood. *Canadian Journal of Forest Research*, **1**: 1 ~ 11.
- Moorney, J. V., S. G. Bartlett & G. Samuelsson. 2001. Carbonic anhydrases in plants and algae. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 141 ~ 153.
- Ogren, E. 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curves in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology*, **101**: 1013 ~ 1019.
- Raven, J. A., B. Wallenweber & L. Handley. 1992. Ammonia and ammonium fluxes between photolithotrophs and the environment in relation to the global nitrogen cycle. *New Phytologist*, **121**: 5 ~ 18.
- Stark, J. M. & S. C. Hart. 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forest. *Nature*, **385**: 61 ~ 68.
- van der Eerden, L. J. M. & M. Pérez-Soba. 1992. Physiological response of *Pinus sylvestris* to atmospheric ammonia. *Trees*, **6**: 48 ~ 53.
- van Dijk, H. F. G. & J. G. M. Roelofs. 1988. Effects of excessive ammonium deposition on the nutritional status and condition of pine needles. *Physiologia Plantarum*, **73**: 494 ~ 501.
- Whitehead, D. C. & D. C. Lockyer. 1987. The influence of concentration of gaseous ammonia on its uptake by the leaves of Italian ryegrass, with and without an adequate supply of nitrogen to the root. *Journal of Experimental Botany*, **38**: 818 ~ 827.
- Wallenweber, B. & J. A. Raven. 1993. Implication of N acquisition from atmosphere  $\text{NH}_3$  for acid-base and cation-anion balance of *Lolium perenne*. *Physiologia Plantarum*, **89**: 519 ~ 523.