

不同氮源下生长的柚树叶片光合参数对高浓度 CO₂ 驯化作用的比较

孙谷畴, 曾小平*, 赵 平, 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要:比较研究了在不同形式氮源下生长柚树叶片光合对高浓度 CO₂ 驯化过程中有关参数变化。植株生长在人工混成土壤中, 分别浇灌含有 2 mmol L⁻¹ N 的 NO₃⁻-N、NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 溶液。空气 CO₂ 增高处理时向生长植株的开顶透明罩中通入 74.4 Pa CO₂, 以空气 CO₂ 生长的植株为对照。利用 CI-301 (CID, Inc) CO₂ 气体交换系统测定叶片光合速率和通过光合作用相关响应曲线计算光合参数。结果表明, 在 CO₂ 分压倍增下, NO₃⁻-N 生长植株光饱和和光合速率较大气 CO₂ 分压下的高。而生长在 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 的植株光合速率与大气 CO₂ 分压下的相近, 表现对高 CO₂ 的驯化。

在空气 CO₂ 倍增下无论供给何种形式氮源并不影响 F^* , 但可增高 R_d ($P < 0.05$)。CO₂ 分压倍增下供给 NO₃⁻-N 植株的 $V_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 较大气分压相应的植株高, 而 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 植株则与大气 CO₂ 分压的相应植株相似 ($P > 0.05$)。无论供给何种形式氮源, 生长在空气 CO₂ 分压倍增下不改变叶片单位面积干重, 叶绿素含量和叶片中氮在 Rubisco、生物能学组分和捕光色素复合体组分的分配系数; 但能改变叶片中氮含量。植物对高 CO₂ 的驯化可能受到不同形式氮利用性的影响, 在对高 CO₂ 驯化过程亦反映叶片中氮在不同光合功能组分上的分配。

关键词:倍增 CO₂ 分压; 不同形式氮源; 柚树; 光合参数

Comparison of photosynthetic parameters in leaves of *Citrus grandis* grown under different forms of nitrogen source during photosynthetic acclimation to elevated CO₂

SUN Gu-Chou, ZENG Xiao-Ping, ZHAO Ping, PENG Shao-Lin (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 14~21.

Abstract: Photosynthetic parameters were investigated in plants of *Citrus grandis* (L.) Osbeck grown under different forms of nitrogen source during photosynthetic acclimation to elevated CO₂. The experimental plants were grown in artificial soils and watered with solutions containing 2 mmol L⁻¹ N of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270239); 广东省自然科学基金团队资助项目(003031); 中国科学院知识创新工程领域前沿资助项目; 中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目

收稿日期:2001-07-30; **修订日期:**2001-10-23

作者简介:孙谷畴(1940~), 男, 广东中山人, 硕士, 研究员。主要从事植物光合与环境生理研究。heshanstation@scib.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30270239), the Provincial Natural Science Foundation of Guangdong, China (No. 003031), Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS, and Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program

Received date: 2001-07-30; **Accepted date:** 2001-10-23

Biography: SUN Gu-Chou, Master, Professor. Research field: plant photosynthesis and physiology of plants in various environment. E-mail: heshanstation@scib.ac.cn

NO₃⁻-N, NH₄⁺-N and NH₄NO₃-N respectively. Plants treated with elevated CO₂ were grown in a transparent open-top chamber with 74.4 Pa CO₂, while the controls were grown under ambient CO₂ conditions. Photosynthetic rates in leaves were measured with CI-301 (CID, Inc) portable CO₂ exchange system. The results showed that higher light-saturated photosynthetic rate (P_n) was found in the NO₃⁻-N-plants exposed to doubled CO₂ partial pressure, compared with those under the ambient condition, indicating that P_n in the NO₃⁻-N-plants was promoted by elevated CO₂. However, similar P_n was found in the NH₄⁺-N-plants and NH₄NO₃-N-plants under both elevated CO₂ and ambient CO₂ conditions, showing a photosynthetic acclimation to doubled CO₂ partial pressure.

Doubled CO₂ partial pressure did not cause any significant change in F_v , but slightly increased R_d ($P < 0.05$). Higher V_{cmax} and J_{max} were also observed in the NO₃⁻-N-plants exposed to doubled CO₂ partial pressure, but not in the NH₄⁺-N- and the NH₄NO₃-N-plants under same conditions.

Regardless of the form of nitrogen supply, elevated CO₂ did not cause any changes in leaf dry mass per area and leaf chlorophyll content, except the content of leaf nitrogen. The partitioning coefficients of leaf nitrogen in Rubisco (P_R) and in Bioenergetics (P_B), or the fraction of leaf nitrogen in thylakoid light-harvesting components (P_L) were not altered by different forms of nitrogen sources. It is suggested that photosynthetic acclimation to elevated CO₂ would be affected by the use of different nitrogen sources and may relate to leaf nitrogen allocation among the functional components of photosynthesis.

Key words: double CO₂ partial pressure; different type of nitrogen; *Citrus grandis*; photosynthetic parameter

文章编号:1000-0933(2003)01-0014-08 中图分类号:Q945.11, Q948.1 文献标识码:A

过去 150a, 大气 CO₂ 分压较工业革命前增高大于 30%, 预计至 2050 年大气 CO₂ 分压接近 55.8 Pa, 至 21 世纪末大气 CO₂ 分压较目前增高约 1 倍^[1], 大气 CO₂ 分压增高使大多数 C₃ 植物叶片光合速率、植株生长和产量增高^[2,3]。当氮供给不足时, 大气 CO₂ 分压的增高对植物干物质产量影响甚小。高氮供给条件下植物的产量明显增高^[4]。Daep 等认为氮的利用性是植物对大气 CO₂ 分压增高响应的驱动力, 而 Lee 等^[5]的实验证明草本植物如多年生裸麦草 (*Lolium perenne*) 叶片气体交换对大气 CO₂ 分压增高的响应并不依赖于土壤氮的供给。通常植物长期暴露在高 CO₂ 分压下, 由于植物光合作用对高 CO₂ 分压的驯化, 叶片光合速率与正常空气 CO₂ 分压下的并无统计上的差别, 植物光合作用对高 CO₂ 分压的驯化是否受到氮供给的调节, 这一问题仍不清楚, 尤其是木本植物。目前大气 CO₂ 分压的变化对生态系统造成深远的影响^[6], 由于人们继续频繁地使用化学肥料和大量利用矿质燃料, 不断向全球生态系统输入氮, 引起全球氮循环的变化^[6], 大气 CO₂ 分压和氮供给在全球范围的增高, 其对植物光合作用影响如何; 植物光合作用对高 CO₂ 分压的驯化是否受到氮的调节, 这都成为人们关注的问题。研究这一问题有助于阐明全球大气 CO₂ 分压和氮供给增高的趋势下植物光合驯化与氮供给的关系。

柚是华南主要果品之一, 是广东省绿色食品生产的主要果品, 近年来种植面积不断扩大。但在一些产区由于种植管理粗放, 偏施氮肥, 使结果树的果实品质较过去低劣, 出现退化树现象^[7]。大气 CO₂ 分压增高和供给不同形式的氮源是否能缓解这一现象出现, 柚树光合作用对高 CO₂ 分压的响应与氮有何关系, 阐明这些问题可为柚树今后的种植提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 材料处理

柚 (*Citrus grandis*) 幼树生长在盛有砾石和砂的人工混成土壤的盆中, 每盆 1 株, 植株约 30cm, 分成两组。分别移入开顶孔的透明塑料罩中。每天 8:00~17:00 连续向处理植株的罩中通入 74.4 Pa CO₂ (佛山分析仪器厂), 罩内装有小风扇, 通过风扇搅动使罩内 CO₂ 均匀。另一组对照植株生长在大气 CO₂ 分压 (35.1 Pa)。每周浇灌不同氮源的营养液 1~2 次。不同氮源的营养液分别含有 2 mmol L⁻¹ N 的 KNO₃,

(NH₄)₂SO₄ 或 NH₄NO₃。溶液尚含有 0.1 mmol L⁻¹ KH₂PO₄、1 mmol L⁻¹ CaCl₂、1 mmol L⁻¹ K₂SO₄、0.5 mmol L⁻¹ MgSO₄、50 mmol L⁻¹ KCl 和微量元素。溶液 pH 值为 5.5。植株生长 45d。

1.2 叶片光合速率测定

利用 CI-301 (CID, Inc) CO₂ 气体交换分析仪测定植株冠层上部最近成熟的 3~4 片叶片 (根 Larsen 和 Isebrands^[8] 的叶片间隔期指数相当于 IP 9~10) 的光合速率 (P_n , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$), 利用 CI-301 LA 调节光强, 以 CI-203 叶面积仪测定叶面积。利用在仪器气路上装有的钠石灰 CO₂ 吸收管调节进入叶室的气流调节 CO₂ 分压, 在较高光强 ($P_{AR} = 800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$) 和较低光强 ($P_{AR} = 150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$) 下测定不同 CO₂ 分压下的 P_n , 得出较低细胞间 CO₂ 分压 ($P_i < 19.8 \text{ Pa}$) 的两组 P_n - P_i 关系曲线的直线部分, 两组直线交点所在纵和横坐标的数值, 即分别为光下线粒体呼吸速率 (R_d , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$) 和不包括光下呼吸的 CO₂ 补偿点 (Γ^* , Pa)^[9]。同时测定较高光强 ($P_{AR} = 1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$) 下的 P_n - P_i 关系曲线和较高 CO₂ 分压, ($P_{CO_2} = 60 \text{ Pa}$) 下的 P_n - P_{AR} 关系曲线。

1.3 其它测定

测定光合速率后, 叶片经 70℃ 烘 2~3h 后继续增高温度烘干至恒重, 得单位叶面积干重 (M_A , g m^{-2})。取叶片小圆片, 经石英砂研磨和 80% 丙酮提取, 利用 Beckman Du-7 紫外/可见分光光度计测定叶绿素含量 (C_c , mmol chl g^{-1})。烘干的叶片, 经剪碎后充分混合研磨和过筛, 并利用凯氏定氮仪-1030 (瑞典) 测定叶片中氮含量 (g g^{-1}), 每次测定 3 次重复, 取其平均值 $\pm SD$ 表示。

1.4 计算

在较高光强下叶片的羧化作用受到 Rubisco 活性, 羧化部位的 CO₂ 和 O₂ 分压所限制, 在 Rubisco 限制下叶片所达到最大光合速率 (P_{nc} , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$)^[10], 则:

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

式中, $V_{c\max}$ 是 RuBP 饱和的最大化速率, P_i 为细胞间 CO₂ 分压, P_o 为羧化部位的 O₂ 分压 ($20.5 \times 10^3 \text{ Pa}$), K_c 和 K_o 分别为羧化反应与氧化反应的米氏常数 (25℃ 时, 分别为 40.4 Pa 和 $24.8 \times 10^3 \text{ Pa}$), 温度变化时加以校正^[11]。

在较高 CO₂ 分压和较低光强 (P_{AR} , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$) 下, RuBP 再生受到光合电子传递速率的限制。当光强增高, 光合速率增高。在光合速率达到 RuBP 再生限制下的最大速率 (P_{nj} , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$):

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

式中, J 为测定光强下的光合电子传递速率, J 依赖于光强 (P_{AR}), 则最大光合电子传递速率 ($J_{\max}$, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$):

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

$$P_{AR} = P_{AR} (1 - f)/2 \quad (4)$$

式中, θ 为 J 对光强响应曲线的曲率, 其值为 0.7^[10], P_{AR} 为光系统 II 的有效光吸收, f 为光谱校正因子, 其值为 0.15^[9]。

叶片中氮在 Rubisco 的分配系数 (P_R)^[12]:

$$P_R = V_{c\max} / (6.25 \cdot V_{cr} \cdot M_A \cdot N_m) \quad (5)$$

式中, 6.25 为氮转换成蛋白的系数, V_{cr} 为 Rubisco 比活, 即单位 Rubisco 酶蛋白的羧化速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ Rubisco S}^{-1}$, 其值为 20.08 (25℃)。温度变化时加以校正。 N_m 为叶片中氮含量 (g g^{-1}), M_A 为单位叶面积干重 (g m^{-2})。

叶片中氮在叶绿体捕光叶绿素蛋白复合体的分配系数 (P_L)^[13]:

$$P_L = C_c / (N_m \cdot C_B) \quad (6)$$

式中, C_c 为叶绿素含量 (mmol chl g^{-1}), C_B 为结合在类囊体膜蛋白的叶绿素, 其值为 5.79 mmol chl g⁻¹ N^[12]。Evans 和 Seemann^[14] 认为叶片中氮分配至光合电子传递链和光合磷酸化的组分, 主要包括细胞

色素 f(cytf), 铁氧还蛋白的 NAPP 还原酶(FNR)和偶联因子(CF), 假定 cytf : FNR : CF 的分子比率 1 : 1 : 1.2, 则氮投资在生物能学组分至少为 $0.124\text{gN}(\mu\text{mol cytf})^{-1}$ 或相当于每克 N 的生物能学组分有 $8.06\mu\text{mol cytf}$ 。叶片中氮在生物力能学组分的分配系数^[15]:

$$P_B = \frac{J_{\max}}{8.06J_m \cdot M_A \cdot N_m} \quad (7)$$

式中, J_m 为单位细胞色素 f 的光合电子传递能力, 其值为 $155[\mu\text{mol e}^-(\mu\text{mol cytf})^{-1}]$, 每次测定 3 次重复, 取平均值 $\pm$ SD。

2 结果和分析

2.1 大气 CO₂ 分压增高对不同氮源生长柚树光合速率的影响

从图 1 可见, 在大气 CO₂ 分压下生长在 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 的柚树树冠叶片的光饱和和光合速率分别达到 3.02 ± 1.2 和 $3.05 \pm 0.95\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$, 而生长在 NH₄NO₃-N 的植株则较前两者高 ($P < 0.05$), 表明柚树利用 NH₄NO₃-N 有利于增高叶片光合速率。在 CO₂ 分压增高下, NO₃⁻-N 和 NH₄NO₃-N 生长的植株有相近的光饱和和光合速率 ($P > 0.05$), 而生长在 NH₄⁺-N 植株则明显较前两者低 ($P < 0.05$)。在高 CO₂ 分压下 NO₃⁻-N 植株的光合速率较大气 CO₂ 分压下的高, 而生长在 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 的植株, 其 P_n 与正大气 CO₂ 分压下的并无统计上差别 ($P > 0.05$)。结果表明, 生长在不同氮源的植株叶片光合作用对大气 CO₂ 分压增高有不同的响应。在高 CO₂ 分压 45d, 生长在 NO₃⁻-N 植株的表现对叶片光合速率的增高效应, 而生长在 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 的植株, 叶片则表现明显的光合驯化现象。

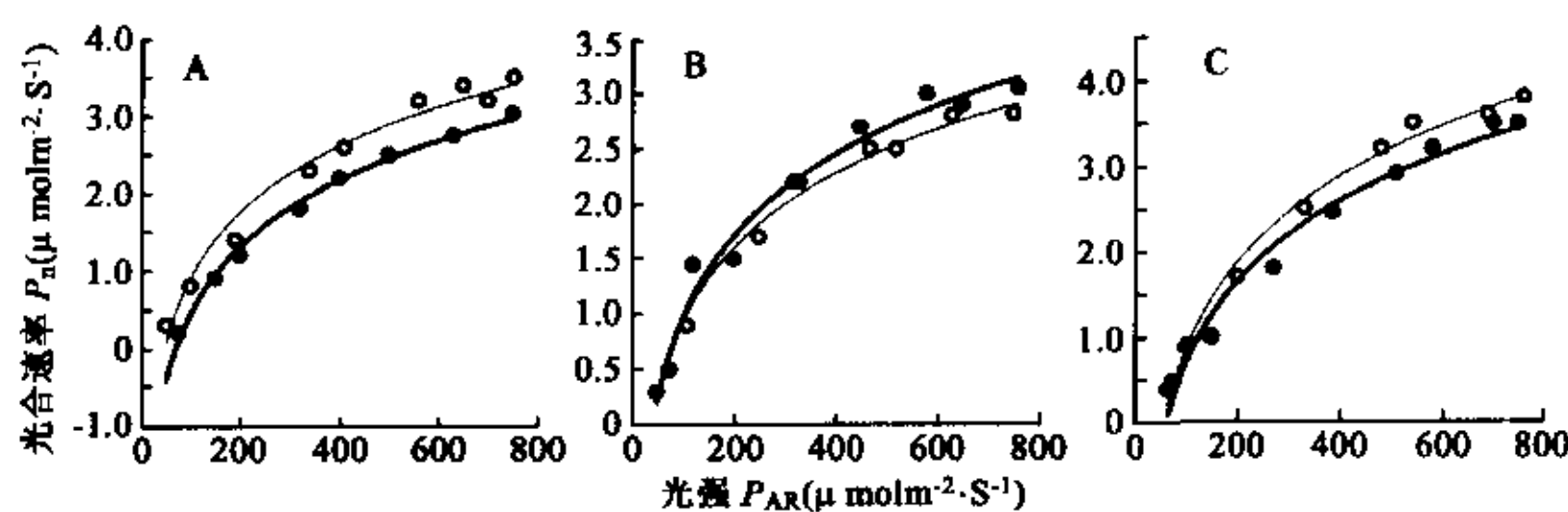


图 1 大气和倍增 CO₂ 分压不同氮源生长柚树叶片光合速率与光强关系曲线

Fig. 1 P_n/P_{AR} curves in leaves of saplings of *Citrus grandis* grown under various forms of nitrogen sources exposed to ambient and double CO₂ partial pressure

—•— 大气 CO₂ 分压 Ambient [CO₂], - - - 倍增 CO₂ 分压 Double [CO₂]; A NO₃⁻-N; B NH₄⁺-N; C NH₄NO₃-N

2.2 大气 CO₂ 分压增高对不同氮源生长柚树叶片光合参数的影响

从表 1 可见, 在大气 CO₂ 分压下生长在 NO₃⁻-N 和 NH₄NO₃-N 的植株有不同的 F_v ($P < 0.05$)。生长在 NO₃⁻-N 的植株, 其 F_v 较 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 的高。在倍增 CO₂ 分压下, 无论生长在何种氮源下的叶片, 其 F_v 与大气的 CO₂ 分压下的没有统计上差别 ($P > 0.05$), 表明大气 CO₂ 分压增高并不改变叶片 F_v 。生长在不同氮源的植株有不同的 R_d ($P < 0.05$), 大气 CO₂ 分压增高引起叶片 R_d 变化 ($P < 0.05$)。结果表明, 大气 CO₂ 分压增高能改变叶片 R_d , 但并不明显引起 F_v 的变化。

在大气 CO₂ 分压下 NH₄NO₃-N 生长的植株, 其叶片的 RuBP 饱和和最大羧化速率 ($V_{\max}$) 较 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 的高 ($P < 0.05$)。在倍增 CO₂ 分压, NO₃⁻-N 植株的 $V_{\max}$ 较大气 CO₂ 分压下的增高 ($P < 0.05$), 但在高 CO₂ 分压 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 植株的 $V_{\max}$ 并无明显变化 ($P > 0.05$), 结果表明, 供给 NO₃⁻-N 使植株在倍增 CO₂ 分压保持较大气 CO₂ 分压高的 $V_{\max}$; 而供给 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 的植株, 在倍增 CO₂ 分压其 $V_{\max}$ 与大气 CO₂ 分压下并无差别, 叶片对高 CO₂ 分压的驯化也伴随着 Rubisco 的驯化。

从表 1 亦可见, 在大气 CO₂ 分压 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 的植株有相近的最大电子传递速率 ($J_{\max}$, $P >$

0.05), 而 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 植株的 $J_{\max}$ 较 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4\text{-N}$ 的高 ($P < 0.05$), 在高 CO_2 分压下, 不同氮供给的植株有不同的 $J_{\max}$ ($P < 0.05$), $\text{NO}_3\text{-N}$ 植株的 $J_{\max}$ 较 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 高, 大气 CO_2 分压增高引起 $\text{NO}_3\text{-N}$ 植株 $J_{\max}$ 增高 ($P < 0.05$), 但并不明显改变 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 的 $J_{\max}$ ($P > 0.05$)。

表 1 大气和增高 CO_2 分压下不同氮源生长柚树叶片光合参数的变化

Table 1 Changes of photosynthetic parameters in leaves of *Citrus grandis* grown under various forms of nitrogen sources exposed to ambient and elevated CO_2

处理		P_n	P^*	R_d	$V_{\max}$	$J_{\max}$
Treatment		($\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$)	(Pa)	($\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2}\text{S}^{-1}$)
大气 [CO_2]	$\text{NO}_3\text{-N}$	3.02 ± 0.21	5.13 ± 0.12	0.210 ± 0.011	15.02 ± 0.13	23.81 ± 1.35
Ambient	$\text{NH}_4\text{-N}$	3.05 ± 0.95	4.49 ± 0.23	0.201 ± 0.029	14.36 ± 0.12	24.05 ± 0.92
[CO_2]	$\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$	3.50 ± 0.25	3.88 ± 0.05	0.365 ± 0.018	18.47 ± 0.31	25.57 ± 1.22
增高 [CO_2]	$\text{NO}_3\text{-N}$	3.45 ± 0.68^b	5.14 ± 0.07^a	0.251 ± 0.042^b	18.86 ± 0.07^b	27.26 ± 1.51^b
Elevated	$\text{NH}_4\text{-N}$	2.80 ± 0.20^a	4.21 ± 0.11^a	0.33 ± 0.032^b	13.79 ± 0.36^a	23.56 ± 0.78^a
[CO_2]	$\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$	3.81 ± 0.46^a	3.87 ± 0.18^a	0.305 ± 0.015^b	19.91 ± 0.42^a	26.29 ± 0.63^a

P^* 不包括光下呼吸的 CO_2 补偿点 Compensation point in the absence of R_d , R_d 光下呼吸速率 Rtspiration rate in light, $V_{\max}$ RuBP 饱和的最大羧化速率 RuBP-saturated maximum rate of carboxylation, $J_{\max}$ 最大电子传递速率 Maximum rate of electron transport, a 显著性水准为 5% 时无差别 ($P > 0.05$) Not statistically different values at 5% ($P > 0.05$), b 显著性水准达到 5% ($P < 0.05$) Statistically different values at 5% ($P < 0.05$)

2.3 大气 CO_2 分压增高条件下, 不同氮源生长柚树叶特性及叶片中氮分配的影响

从表 2 可见, 在大气 CO_2 分压下生长在 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4\text{-N}$ 的植株叶片单位叶面积干重 (M_A) 较 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 的高 ($P < 0.05$), 即前两者的叶片较厚。在高 CO_2 分压下, $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4\text{-N}$ 的植株叶片的单位叶面积干重降低 ($P < 0.05$), 叶片变薄, 而 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 植株的 M_A 增高 ($P < 0.01$)。生长在不同形式氮下的植株叶片单位叶面积干重对高 CO_2 分压响应不同 ($P < 0.05$)。在大气 CO_2 分压下 $\text{NH}_4\text{-N}$ 植株叶片中氮含量 (N_m) 与 $\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$ 的并无显著区别 ($P > 0.05$), 但较 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的高 ($P < 0.05$); 在高 CO_2 分压下叶片中氮含量与大气 CO_2 分压下的并无统计上差异, 即倍增 CO_2 分压并不影响叶片中氮含量, 但却明显改变单位干重叶绿素含量 (C_c), 结果表明, 虽然植株生长在不同形式氮源下有不同 M_A , N_m 和 C_c , 高 CO_2 分压较明显地影响 M_A 和 C_c , 其显著性水准达到 5%。大气和 CO_2 分压增高条件下, 无论供给何种形式氮, 其叶片中氮含量都没有统计上的差别。

表 2 大气和增高 CO_2 分压下不同氮源生长柚树的特性

Table 2 Leaf characteristics in leaves of *Citrus grandis* grown under various forms of nitrogen sources exposed to ambient and elevated CO_2

处理		M_A	N_m	C_c
Treatment		(g m^{-2})	(g g^{-1})	($10^{-3} \text{ mmol chl g}^{-1}$)
空气 [CO_2]	$\text{NO}_3\text{-N}$	63.69 ± 2.31	0.0284 ± 0.0016	4.25 ± 0.21
Ambient	$\text{NH}_4\text{-N}$	67.90 ± 1.98	0.0370 ± 0.0013	4.75 ± 0.56
[CO_2]	$\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$	59.88 ± 3.24	0.0323 ± 0.0021	5.05 ± 0.71
增高 [CO_2]	$\text{NO}_3\text{-N}$	53.49 ± 2.13^b	0.0317 ± 0.0009^a	5.09 ± 0.18^b
Elevated	$\text{NH}_4\text{-N}$	46.37 ± 2.08^b	0.0320 ± 0.0015^a	4.71 ± 0.31^b
[CO_2]	$\text{NH}_4\text{NO}_3\text{-N}$	64.44 ± 1.95^b	0.0282 ± 0.0032^a	3.87 ± 0.22^b

M_A 每平米叶干重 Leaf dry mass per area; N_m 每克干叶片中氮含量 Leaf nitrogen content per leaf dry mass; C_c 叶绿素含量 Chlorophyll content; a 显著性水准为 5% 时无差别 ($P > 0.05$) Not statistically different values at 5% ($P > 0.05$); b 显著性水准达到 5% ($P < 0.05$) Statistically different values at 5% ($P < 0.05$)

在大气 CO_2 分压下, 无论供给何种形式氮, 其叶片中氮在 Rubisco 的分配系数没有显著不同 ($P > 0.05$), 即供给不同氮并不改变叶片中氮在 Rubisco 的分配份额。植株在高 CO_2 分压下 45d 与正常大气 CO_2 分压下没有明显变化 ($P > 0.05$), 同样, 无论何种氮供给, 在倍增 CO_2 分压下生长的植株, 其叶片中氮在能

学组分和叶绿体类囊体膜捕光色素蛋白组分的分配亦与大气 CO₂ 分压下的相近似 ($P > 0.05$) (表 3)。结果表明,柚树在倍增 CO₂ 分压下的光合驯化过程中,叶片中氮在光合碳循环的组分的分配亦与正常大气 CO₂ 分压下相近。表明叶片对高 CO₂ 的驯化亦反映在包括 Rubisco、光合电子传递链和捕光色素复合体组分中叶片氮的分配,不同的氮源可能调节光合 CO₂ 驯化的能力。

表 3 大气和增高 CO₂ 分压下不同氮源生长柚树叶片中氮在光合碳循环组分的平均系数

Table 3 Partitioning coefficients of leaf nitrogen in components of photosynthetic carbon cycle in leaves of *Citrus grandis* grown under various forms of nitrogen sources exposed to ambient and elevated CO₂

系数 Coefficient	NO ₃ ⁻ -N		NH ₄ ⁺ -N		NH ₄ NO ₃ -N	
	空气[CO ₂]	增高[CO ₂]	空气[CO ₂]	增高[CO ₂]	空气[CO ₂]	增高[CO ₂]
	Ambient [CO ₂]	Elevated [CO ₂]	Ambient [CO ₂]	Elevated [CO ₂]	Ambient [CO ₂]	Elevated [CO ₂]
P_R	0.0675 ± 0.015	0.0633 ± 0.012 ^a	0.0741 ± 0.010	0.0709 ± 0.031 ^a	0.0772 ± 0.025	0.0664 ± 0.022 ^a
P_B	0.0078 ± 0.001	0.0089 ± 0.002 ^a	0.0051 ± 0.001	0.0083 ± 0.001 ^a	0.0069 ± 0.002	0.0089 ± 0.003 ^a
P_L	0.025 ± 0.007	0.028 ± 0.005 ^a	0.022 ± 0.015	0.025 ± 0.004 ^a	0.027 ± 0.005	0.024 ± 0.013 ^a

P_R 叶片中氮在 Rubisco 分配系数 Partitioning coefficient for leaf N in Rubisco; P_B 叶片中氮在生物能学组分上分配系数 Partititing coefficient for leaf N in bioenergetics; P_L 叶片中氮在类囊体膜组分的分配 The fraction of leaf N in thylakoid light-harvesting components; a 显著性水准为 5% 时无差别 ($P > 0.05$) Not statistically different values at 5% ($P > 0.05$)

3 讨论

植物短期暴露在高 CO₂ 分压下叶片光合速率增高^[16],但不同植物对大气 CO₂ 分压增高的响应不同,从中性、负向响应到大多数 C₃ 作物增高生物产量 20%~40%^[17],通常作物在较高 CO₂ 分压下其生物量的增高较野生植物种类明显^[18],本文的实验结果亦证明生长在高 CO₂ 分压下的浅根植物香蕉,短期内(1 周)光合速率增高,当在高 CO₂ 分压下的时间延至 40d,叶片光合速率回落,甚至较大气 CO₂ 分压下的要低^[19],可能由于光合产物汇的限制,形成对光合的反馈调节。研究结果证明,暴露在高 CO₂ 分压下生长在中等氮水平的 NH₄⁺-N 和 NH₄NO₃-N 柚树植株,其叶片光合速率与大气 CO₂ 分压下无明显差别 ($P > 0.05$)。在较长期高 CO₂ 分压下柚树叶片表现对高 CO₂ 的驯化,而生长在 NO₃⁻-N 的植株,叶片光合速率较大气 CO₂ 分压的高 ($P < 0.05$)。可能植物吸收和利用 NO₃⁻-N 有利于植株根的快速生长和出现对光合产物的大量需要,使叶片在高 CO₂ 分压下仍保持较高光合速率。结果可能表明,木本植物对高 CO₂ 分压的驯化受到不同形式氮利用性的影响。

通常叶片单位叶面积光合速率与叶片中氮投资到各种光合功能组分的量密切相关^[11],除在高 CO₂ 分压下生长在 NO₃⁻-N 植株的光合速率较大气 CO₂ 分压下的高外,无论供给 NH₄⁺-N 或 NH₄NO₃-N 氮源,柚树叶片在增高大气 CO₂ 分压下,其叶片中氮含量和在光合机制的不同库之间叶片中氮的分配如 P_R 、 P_B 和 P_L 并无统计上差别,即柚树叶片对高 CO₂ 分压的驯化也反映叶片中氮含量和叶片中氮在不同光合功能组分分配的调节。Frak 等^[20]指出,成熟叶片对光驯化也反映在单位叶面积氮含量和叶片中氮在不同光合功能组分的分配的调节上,研究结果表明,叶片对 CO₂ 驯化可能出现对叶片中氮含量与叶片中氮在光合功能组分的分配的调节,但仍有待进一步研究和证实。

在目前大气 O₂ 浓度和相对稳定温度下,CO₂ 补偿点 (Γ^*) 是 Rubisco CO₂/O₂ 参数 ($K_s V_c/K_o V_o$) 的函数^[9,21]。因此 Γ^* 是羧化和氧化作用的比率,它反映了 Rubisco 激活特性。在高 CO₂ 分压下植株叶片 Γ^* 与大气 CO₂ 分压下的相近似,表明 CO₂ 驯化的叶片与正常叶片有相近的 Rubisco 激活特性。Long 和 Drake^[22]以及 Kellomaki 和 Wang^[23]亦发现在高 CO₂ 分压下叶片的 Γ^* 与大气 CO₂ 分压下的相一致。同样在高 CO₂ 分压下叶片出现 R_d 变化。不同的研究结果表明不同植物的 R_d 对高 CO₂ 分压的响应并不相同^[24],在增高 CO₂ 分压下挪威云杉 1 年生枝条的 R_d 亦见增高^[25],柚树幼树叶片在高 CO₂ 分压下 R_d 较大气分压的高 ($P < 0.05$),其生理意义尚不清楚。

V_{cmax} 表示 BuBP 饱和的最大羧化速率,它与叶片 Rubisco 数量和活性成正比^[26],Rubisco 对长期 CO₂

分压增高的驯化仍不清楚^[27]。结果表明,除 NO_3^- -N 植株外,在倍增 CO_2 分压下 NH_4^+ -N 和 NH_4NO_3 -N 植株的 V_{cmax} 与大气 CO_2 分压下并无明显差别,柚树叶片对高 CO_2 分压的驯化表现 V_{cmax} 的驯化,通常 Rubisco 活性与 J_{max} 存在相互平衡和协调^[28],同样在高 CO_2 分压下 NH_4^+ -N 和 NH_4NO_3 -N 植株亦有与大气 CO_2 分压相近的 J_{max} ($P>0.05$)。在 NO_3^- -N 的植株,其茎和根的快速生长和对光合羧化产物的需求量大,较高的 V_{cmax} 或 J_{max} 对维持内在羧化能力是十分必要的,1 年生的白杨树在高 CO_2 下叶片亦可使光化学(光化学效率增高)和生化(Rubisco 活性增高)能力增高,从而使得叶片有较高的净光速率和生物产量^[29]。在高 CO_2 分压下田间生长的其它树木亦有较高的 V_{cmax} ^[30],本文从气体交换数据所估算的 J_{max} 是能反映 RuBP 再生的能力的,但 J_{max} 依赖于复杂的 BuBP 再生系统,包括光捕复合体,叶绿体膜,除 Rubisco 外的光合碳酸循环,其它酶的活性和整个电子传递,这是较复杂过程,其机制还不完全清楚。在柚幼树叶片的 CO_2 驯化中,各光合参数受到供给氮的形式所调节。其它植物种类是否如此仍有待进一步研究。

References

- [1] Keeling C D, Bacastow R B, Bainbrige A E, *et al.* Atmospheric carbon dioxide variation at Hauna Loa Observatory, Hawaii. *Tellus*, 1976, **28**:538~551.
- [2] Kimball B A. Ecology of crops in changing CO_2 concentration. *J. Agri. Meteorology*, 1983, **48**:559~566.
- [3] Cure J D, Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling; a litouture survey. *Agri. & Forest Meteorology*, 1969, **28**:127~145.
- [4] Daepf M, Suter D, Almeida J P F, *et al.* Yield response of lohum perenne swards to free air CO_2 enrichment increased over six years in high N input system on fertile soil. *Global change biology*, 2000, **6**:805~816.
- [5] Lee T D, Tjoelker M G, Ellsworth D S, *et al.* Leaf gas exchange responses of 13 prairie grassland species to elevated CO_2 and increased nitrogen supply. *New Phytologist*, 2001, **150**:405~418.
- [6] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Application*, 1997, **7**:737~750.
- [7] Li S Y, Liao X R, Liao G R, *et al.* Nutrition characteristics in leaves of fruit-bearing tree of *Citrus grandis* in Meichou. *J. Tropical & Subtropical Botany*, 2000, **8**:113~117.
- [8] Larson P R, Isebrands J G. The plastochron index as applied to developmental studies of cottonwood. *Canadian J. Forest Research*, 1971, **1**:1~11.
- [9] Brooks S A, Farquhar G D. Effect of temperature on CO_2/O_2 specificity of Ribulose-1, 5 bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light. Estimates form Gas Exchange Measurement on Spinach. *Planta*, 1985, **165**:377~406.
- [10] de pury D G G, Farquhar C D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**:537~557.
- [11] Friend A D. PGEN: An integrated model of leaf photosynthesis, transpiration and conductance. *Ecological Modelling*, 1955, **77**:233~255.
- [12] Hikosaka K, Terashima I. A model of the acclimation of photosynthesis in leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**:605~618.
- [13] Darke G G, Conzalez-Meler, Long S T. More efficient plant; a consequence of rising atmospheric CO_2 . *An. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular*, 1997, **48**:609~639.
- [14] Evans J R, Seemann J R. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus; costs, consequences, and control. In: Briggs WR ed. *Photosynthesis*. New York: Liss A. R. Inc, 1989. 283~305.
- [15] Nolan WG, Smillic RM. Multi-temperature effects on Hill reaction activity of barley chloroplasts. *Biochemica et Biophysica Acta*, 1976, **440**:461~475.
- [16] Bowes G. Facing the inevitable; Plants and increasing atmospheric CO_2 . *Ann. Rev. Plant Physiol & Plant Mol. Biology*, 1993, **44**:309~332.
- [17] Schimmed D S. Terrestrial ecosystem and carbon cycle. *Global Changing Biology*, 1995, **1**:7~91.

- [18] Hunt W, Hand D W, Hannah M A, *et al.* Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species. *Functional Ecology*, 1993, **5**: 410~420.
- [19] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, *et al.* Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration on photosynthesis and leaf nitrogen in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisica*. *Chinese J. Applied Ecology*, 2001, **12**: 429~434.
- [20] Frak E, Le Roux X, Millaral P, *et al.* Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant Cell & Environment*, 2001, **24**: 1279~1288.
- [21] Von caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, **153**: 376~387.
- [22] Long S P, Drake B G. Effects of the long-term elevation of CO₂ concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis of the C₃ sedge, *Scirpus olneyi*. *Plant Physiol.*, 1991, **96**: 221~226.
- [23] Kellomaki S, Wang K Y. Responses of photosynthesis in Scots pine to elevated CO₂ and nitrogen supply: result of a branch-in-bag experiment. *Tree Physiol.*, 1997, **17**: 231~240.
- [24] Thomas R B, Reid C D, Ybema R, *et al.* Growth and maintenance component of leaf respiration of cotton grown in elevated carbon dioxide partial pressure. *Plant Cell and Environment*, 1993, **16**: 539~546.
- [25] Wallin G, Skaerby L, Sellden G. Long term exposure of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst to ozone in open top chambers. I. Effects on the capacity of net photosynthesis, dark respiration and leaf conductance of shoots of different ages. *New Phytologist*, 1990, **115**: 335~344.
- [26] Farquhar C D, voncaemmeres S. Modelling of photosynthetic response to environmental condition. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B *et al.* eds. *Encyclopedia of Plant Physiology*. Heidelberg: Springer-verlag, 1982. **12B**: 549~587.
- [27] Ceulemans R A, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytology*, 1994, **127**: 425~446.
- [28] Gunderson C A, Norby R J, Wullschlegel S D. Foliar gas exchange response of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: no less of photosynthetic enhancement. *Plant Cell and Environment*, 1993, **16**: 797~807.
- [29] Von Caemmerer S, Farquhar G D. Effects of partial defoliation changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced P (CO₂) on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta*, 1984, **160**: 320~329.
- [30] Ceulemans R, Jiang X N, Shao B Y. Growth and physiology of one-year old Poplar (*populus*) under elevated atmospheric CO₂ level. *Annal of Botany*, 1995 **75**: 609~617.

参考文献

- [7] 李淑仪, 廖新平, 廖观荣, 等. 梅洲沙田柚结果树的叶片营养特点研究. *热带亚热带植物学报*, 2000, **8**: 113~117.
- [19] 孙谷畴, 赵平, 曹小平, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对香蕉光合作用及光合碳循环过程中叶氮分配的影响. *应用生态学报*, 2001, **12**: 429~434.