

模拟氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响*

彭礼琼^{1,2,3} 金则新^{2,3,**} 王强^{2,4}

(¹北京林业大学自然保护区学院,北京 100083; ²台州学院生态研究所,浙江台州 318000; ³浙江省植物进化生态学与保护重点实验室,浙江台州 318000; ⁴上海师范大学生命与环境科学学院,上海 200030)

摘要 用氮浓度分别为2(低氮)、8(中氮)、32 g N·m⁻²·a⁻¹(高氮)的NH₄NO₃溶液,喷淋盆栽夏蜡梅幼苗,以0 g N·m⁻²·a⁻¹为对照(CK),1年后,比较其光合作用、相对叶绿素含量、叶绿素荧光参数、抗氧化酶活性及膜脂过氧化物的差异,探讨氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响。结果表明:3种氮处理下,夏蜡梅幼苗叶片的日均净光合速率(P_n)和最大净光合速率(P_{nmax})比对照分别增加了14.7%、54.5%、26.4%和8.3%、66.1%、30.9%,中氮处理下的日均 P_n 、 P_{nmax} 值最高。不同氮浓度处理后夏蜡梅幼苗叶片的日均气孔导度均高于CK,以中氮处理最高;而日均胞间CO₂浓度均低于CK,以中氮处理最低。光补偿点、暗呼吸速率均为中氮>高氮>低氮>CK,差异极显著;而光饱和点为中氮>低氮>CK>高氮,差异极显著;表观量子效率为中氮>低氮>CK,差异极显著,高氮与CK差异不显著。不同氮浓度处理的相对叶绿素含量均明显高于CK,以中氮处理最高。PS II原初光能转化效率(F_v/F_m)、PS II潜在活性(F_v/F_0)均为中氮>低氮>CK>高氮,差异极显著。不同氮处理的夏蜡梅幼苗叶片超氧化物歧化酶活性均高于CK,差异极显著,3种氮处理之间以高氮处理最高;过氧化物酶活性、丙二醛含量也以高氮处理最高,中氮次之,高氮、中氮处理与CK差异极显著,低氮处理与对照差异显著。不同氮处理的质膜离子渗漏为高氮>中氮>低氮>CK,差异极显著。本研究表明,不同浓度氮处理提高了夏蜡梅幼苗的光合作用能力,其中以中氮处理的效果最为明显,对其他生理指标也产生了一定的影响。

关键词 夏蜡梅; 光合生理; 叶绿素荧光参数; 膜脂过氧化; 抗氧化酶活性

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2014)4-0989-07

Effects of simulated nitrogen deposition on the eco-physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings. PENG Li-qiong^{1,2,3}, JIN Ze-xin^{2,3,**}, WANG Qiang^{2,4} (¹School of Nature Reserve, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, Zhejiang, China; ³Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou 318000, Zhejiang, China; ⁴Provincial School of Life and Environmental Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200030, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(4): 989–995.

Abstract: We investigated the effects of simulated nitrogen deposition on the physiological and ecological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings by adding various amounts of NH₄NO₃ in a pot experiment. Three levels of NH₄NO₃ included: low-N (2 g N m⁻²·a⁻¹), medium-N (8 g N m⁻²·a⁻¹), and high-N (32 g N m⁻²·a⁻¹), with 0 g N m⁻²·a⁻¹ as the control. After one year, we measured the photosynthetic characteristics, relative chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, membrane lipid peroxidation, and antioxidant enzyme activities in leaves of *S. chinensis* seedlings among the different treatments. The diurnal mean values of net photosynthetic rate at the low, medium, and high levels of N addition were 14.7%, 54.5%, and 26.4% higher than that of the control, respectively; the maximum net photosynthetic rates were 8.3%, 66.1%, and 30.9% higher than that of the control, respectively. The highest values for net photosynthetic rate and maximum net photosynthetic rate were recorded for

* 国家自然科学基金项目(30870392)和浙江省自然科学基金项目(Y3080460)资助。

** 通讯作者 E-mail: jzx@tzc.edu.cn

收稿日期: 2013-07-20 接受日期: 2013-12-01

the medium-N level. The daily mean stomatal conductance was higher in all N treatments than in the control, and the highest value was recorded for the medium-N level. However, the intercellular CO_2 concentrations were lower in all N treatments than in the control; the lowest value was recorded in the medium-N treatment. The light compensation point and dark respiration rate among the four treatments were in the order of medium-N > high-N > low-N > control, with highly significant differences among the treatments. In terms of the light saturation point, the treatments were ranked as follows: medium-N > low-N > control > high-N, with highly significant differences among the treatments. The apparent quantum yield values were ranked as follows: medium-N > low-N > control; however, there was no significant difference between the high-N treatment and the control in the apparent quantum yield value. The relative chlorophyll contents in seedlings in the three N treatments were significantly higher than that in the control, with the highest values recorded in the medium-N treatment. The primary chemical efficiency and potential activity of photosystem II in *S. chinensis* seedlings were ranked as follows: medium-N > low-N > control > high-N, with highly significant differences among the treatments. The superoxide dismutase activity, peroxidase activity, and malondialdehyde contents in *S. chinensis* seedlings in the medium- and high-N treatments were significantly higher than those in the control, but there was no significant difference in these parameters between the low-N treatment and the control. The membrane permeability of *S. chinensis* seedlings was ranked from most permeable to least permeable as follows: high-N > medium-N > low-N > control, with highly significant differences among the treatments. These results suggested that appropriate nitrogen levels, especially the medium-N level, can enhance the photosynthetic ability of *S. chinensis* seedlings, and also affect other physiological indexes to some extent.

Key words: *Sinocalycanthus chinensis*; photosynthetic physiology; chlorophyll fluorescence parameters; membrane lipid peroxidation; antioxidant enzyme activity.

大气氮沉降借助其对植物生长、碳固定及光合产物分配的直接或间接作用,极大地干预了生态系统碳循环和碳蓄积过程(Vitousek *et al.*, 1997)。近几十年来,石化燃料燃烧、化肥使用及畜牧业发展等向大气中排放的含氮化合物激增并引起大气氮沉降成比例增加(Aber *et al.*, 1998; Svein *et al.*, 2004)。氮沉降增加已造成了一些江湖和海口等水域富营养化和陆地生态系统氮超负荷,进而引起了科学家和公众的广泛关注(Henrik *et al.*, 2003)。国内外学者已经开展了一些关于氮沉降对陆地生态系统影响的研究,发现不同氮沉降量的森林中,氮沉降对森林土壤的主要温室气体 CO_2 、 CH_4 和 N_2O 的净通量产生的影响不同(De Vries *et al.*, 2008),氮沉降改变了森林生态系统的物种组成,过量氮沉降降低了生物多样性(鲁显楷等, 2008);富氮营养显著影响植物光合作用对光强的响应(王传华等, 2011);高氮处理抑制南亚热带优势树种荷木(*Schima superba*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)的幼苗生长,显著降低了其光合作用能力(李德军等, 2004)。

夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)属蜡梅科(Calycanthaceae)夏蜡梅属的落叶灌木,是我国特有

的第三纪孑遗物种,属国家二级重点保护濒危物种(金则新等, 2010)。夏蜡梅喜凉爽湿润的气候,在常绿阔叶林下或沟谷地段等阴湿环境中生长旺盛(徐耀良等, 1997)。由于历史时期的气候变迁、自然生境的人为破坏以及对种子大量采集导致夏蜡梅现存资源极少。夏蜡梅作为典型的阴生植物,具有较低的光饱和点和补偿点,净光合速率和水分利用效率低,净光合效率/呼吸速率较小,不利于植株生长和生物量的积累,在群落竞争中处于劣势地位(金则新等, 2010)。对夏蜡梅逆境响应的相关研究发现,重度干旱会导致夏蜡梅叶片膜脂严重过氧化,影响其正常生长(柯世省和金则新, 2007);重度水分胁迫及高温显著降低了夏蜡梅的光合作用能力(柯世省和金则新, 2008);高浓度的外源铜使夏蜡梅种子萌发受阻,根伸长抑制率与铜浓度呈显著正相关(刘文莉等, 2008)。而有关氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态的影响研究尚未见报道。本研究以夏蜡梅为材料,将光合作用、叶绿素荧光、保护酶(SOD、POD)活性以及膜脂过氧化等指标相结合,探讨不同浓度的氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响,以揭示夏蜡梅幼苗对氮沉降的响应机制,为濒危物种夏蜡梅的繁衍和复壮提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

2010年6月上旬在台州学院智能玻璃温室内对夏蜡梅幼苗进行氮沉降试验。将夏蜡梅幼苗移入上口径21.18 cm,下口径14.3 cm,高16.8 cm的花盆内,每盆移栽1株。每盆干土重3.3 kg,土壤含水量为41.3%。移植后充足浇水,待其成活后分成4组,每组15株,于2010年6月15日选取生长一致的盆栽幼苗喷淋 NH_4NO_3 溶液。鉴于我国的氮沉降水平在 $1.0 \sim 74.3 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,东南区域氮沉降水平达 $35.6 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (王晶苑等,2013),参考国内外同类研究的设计方案,确定本研究的施氮量,折成氮沉降量相当于2、8、32 $\text{g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (王强等,2012),分别用低氮(N1)、中氮(N2)和高氮(N3)表示,以喷洒等量的自来水为对照(CK)。每个处理,每月喷洒2次,月中和月底各一次,经过12个月的施氮处理,期间适当补水。到2011年7月上旬测定实验结果。

1.2 测定方法

1.2.1 光合参数测定 用便携式红外气体分析仪Li-6400(LI-COR,美国)测定夏蜡梅叶片光合参数。为确保测量值的合理性,测定前对光合仪进行系统校正。从每个梯度中随机选取3株植物,于晴朗的天气6:00—18:00,每2 h测定一次,测定时保持叶片自然着生角度和方向不变,并且每个时间点都保证测定相同的叶片。测定参数包括:净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等。

1.2.2 夏蜡梅幼苗光响应测定 用便携式红外气体分析仪Li-6400 9:00—11:00设置不同的光强梯度2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20和0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。测定前用2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强对所测叶片进行20 min诱导,再按照光强梯度由高到低测定夏蜡梅幼苗光合速率,测定时采用仪器自带的红蓝光源,每个处理重复3次。

1.2.3 叶绿素含量的测定 用便携式叶绿素仪(OPTI-SCIENCES,美国)测定夏蜡梅叶片相对叶绿素含量。随机选取3盆植株,每个植株上选取3片叶子进行测定。

1.2.4 荧光参数的测定 在测定光合日进程的同一天10:00测定叶绿素荧光基本参数:初始荧光

F_0 、最大荧光 F_m 、和光系统II最大荧光量子产量 F_v/F_m 。测定前对幼苗进行30 min的暗适应,采用OS30P便携式叶绿素荧光测定仪(OPTI-SCIENCES,美国)测定上述各叶片的叶绿素荧光参数。

1.2.5 生理指标的测定 过氧化物酶(POD)活性按愈创木酚比色法进行测定(张志良,1990),以每分钟 A_{470} 变化值表示酶活性的大小单位为 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$;超氧化物歧化酶(SOD)活性用氯化硝基四氮唑蓝(NBT)法进行测定(Cho & Park,2000),以抑制NBT光化还原50%的酶量为1个酶活性单位。丙二醛(MDA)含量按林植芳(1984)等的方法进行测定,质膜离子渗透的测定按照王正秋等(2002)的方法进行测定。

1.3 数据统计

采用Excel和Origin 7.5数据处理软件对所测数据进行整理分析和绘图,用光合小助手软件Photosyn Assistant 1.1.2得到如下参数:最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(φ)和暗呼吸速率(R_d)。此软件中计算采用的曲线拟合方程为:

$$P_n = [\varphi PAR + P_{n\text{max}} - \sqrt{(\varphi PAR + P_{n\text{max}})^2 - 4\varphi PAR P_{n\text{max}}}] / 2K - R_d$$

式中: P_n 为净光合速率; $P_{n\text{max}}$ 为最大净光合速率; PAR 为光合有效辐射; φ 为表观量子效率; R_d 为暗呼吸速率; K 为光合曲线的曲率,大小介于(0,1)之间。采用one-way ANOVA(SPSS 13.0 Inc.,Chicago)分析氮沉降胁迫对夏蜡梅光合生理参数的影响。如果差异显著,则对该指标的均值进行LSD多重比较。在数据分析前,对所有数据进行正态性与齐性检验。

2 结果与分析

2.1 不同氮沉降处理对夏蜡梅幼苗光合日进程的影响

氮沉降对夏蜡梅幼苗的净光合速率(P_n)日进程产生了显著影响。从图1a可以看出,不同强度氮沉降处理的夏蜡梅幼苗在上午随着光合有效辐射(PAR)的增大, P_n 不断增大,到10:00出现第1个峰值,随着中午PAR不断增大, P_n 逐渐下降,到中午12:00降至较低值,后 P_n 逐渐上升,到14:00左右出现第2个峰值。 P_n 日进程呈“双峰”曲线,出现明显的光合“午休”现象。N1、N2、N3处理日均 P_n 比CK分别升高了14.7%、54.5%和26.4%,它们与对照间

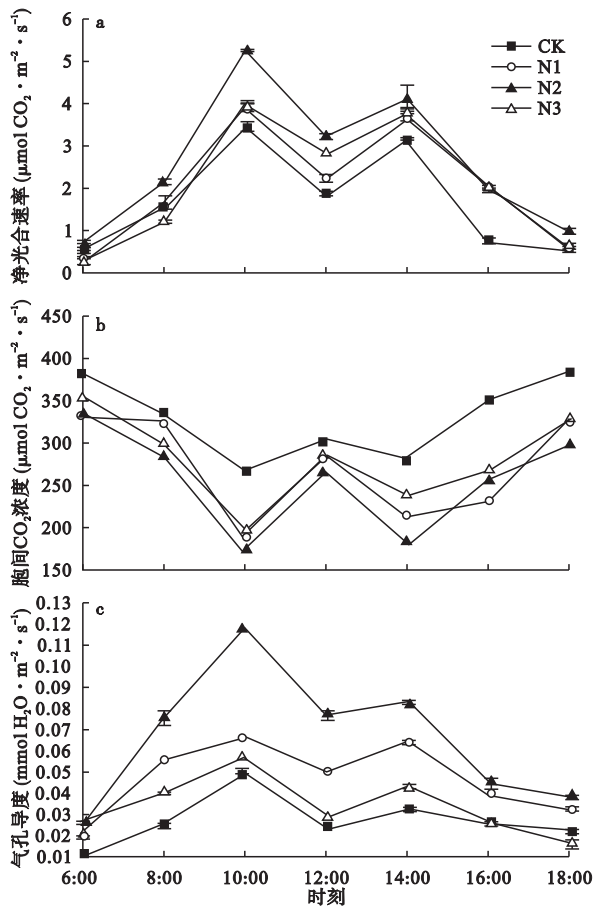


图1 不同强度氮沉降对夏蜡梅气体交换参数日进程的影响

Fig.1 Effect of simulated nitrogen deposition on the photosynthetic diurnal process of *Sinocalycanthus chinensis*

均差异极显著 ($P < 0.01$), 各处理组之间的差异也极显著 ($P < 0.01$), 表明不同程度的氮沉降处理下夏蜡梅幼苗的光合作用能力有不同程度的提高。图1b中, 不同强度氮处理的夏蜡梅胞间 CO_2 浓度 (C_i) 日变化在 10:00 和 14:00 出现最低值, 在 12:00 有所上升, 呈“W”型曲线, 各处理间均差异极显著 ($P < 0.01$)。N1、N2、N3 处理的日均 C_i 分别比 CK 降低了 17.8%、21.6% 和 14.6%, 差异均极显著 ($P < 0.01$)。图1c中, 气孔导度 (G_s) 日变化与 P_n 日变化趋势基本一致, 呈双峰型曲线, 峰值出现在 10:00 和 14:00。N1、N2、N3 处理的日平均 G_s 分别比 CK 增加了 81.1%、159.2% 和 31.3%, 各处理间差异极显著 ($P < 0.01$)。

2.2 不同氮沉降处理对夏蜡梅幼苗光响应的影响

不同氮处理夏蜡梅幼苗的 P_n 随着光合有效辐射 (PAR) 的增加而升高, 当 PAR 达到一定程度后, P_n 保持相对稳定 (图2)。表1可见, 随着氮沉降程

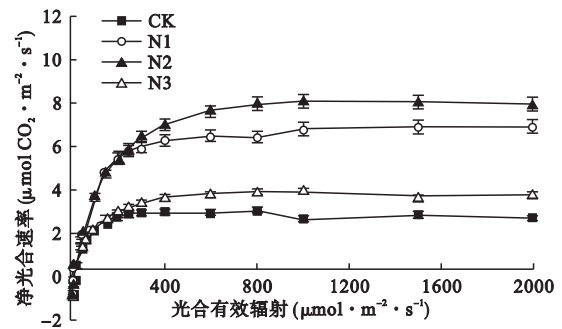


图2 夏蜡梅在不同氮沉降处理下的光响应曲线

Fig.2 Effect of simulated nitrogen deposition on the light response curve of *Sinocalycanthus chinensis*

度的增大, 夏蜡梅幼苗最大净光合速率 (P_{nmax}) 相比于对照有不同程度的增加, N1、N2、N3 处理分别比对照升高了 8.3%、66.1% 和 30.9%, 各个处理组与对照之间均差异极显著 ($P < 0.01$); N1、N2、N3 处理间差异极显著 ($P < 0.01$)。随着氮沉降程度的增大, 夏蜡梅幼苗的光补偿点 (LCP) N1、N2、N3 处理分别比对照增加了 141.8%、273.0% 和 248.9%, 各处理间差异极显著 ($P < 0.01$)。夏蜡梅幼苗光饱和点 (LSP) 与对照相比, N1、N2 处理分别升高了 10.7% 和 37.6%, N3 和对照相比降低了 11.7%, 各处理间均差异极显著 ($P < 0.01$)。暗呼吸速率 (R_d) 随着氮沉降程度的增大呈现先上升后降低的趋势, N1、N2、N3 处理分别比对照增加了 214.3%、646.6% 和 542.9%, 各个处理组与对照之间均差异极显著 ($P < 0.01$); N1、N2、N3 处理间差异也极显著 ($P < 0.01$)。表观量子效率 (AQE) N1、N2 比对照分别增加了 89.9% 和 126.6%, 差异极显著, 而 N3 与对照差异不显著 (表1)。

2.3 不同氮沉降处理对夏蜡梅相对叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

随着氮沉降程度的增大, 夏蜡梅的相对叶绿素含量呈先上升后下降的趋势, 与对照相比, N1、N2、N3 处理的相对叶绿素含量分别升高了 28.1%、86.1% 和 23.8% (表2); 3 个处理组与对照之间均具有极显著性差异 ($P < 0.01$); N1 与 N2 之间差异极显著 ($P < 0.01$); N2 与 N3 处理间差异极显著 ($P < 0.01$)。

叶绿素荧光是光合作用的探针, 通过对荧光参数的分析可以了解光合机构内部一系列重要的调节过程 (罗青红等, 2006), 可以得到有关光能利用途径和植物生理变化的信息。PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m) 随着氮沉降程度的增大而呈现先增加后降低的趋势 (表2), N1、N2 相比于对照分别增加了

表 1 氮沉降对夏蜡梅光合指标的影响

Table 1 Effect of simulated nitrogen deposition on the photosynthetic indices of *Sinocalycanthus chinensis*

处理	最大净光合速率 ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 ($\text{CO}_2 \cdot \text{photon}^{-1}$)
CK	5.76 ± 0.13 D	3.27 ± 0.01 D	536.0 ± 16.0 C	0.112 ± 0.006 D	0.076 ± 0.003 Cc
N1	6.24 ± 0.07 C	7.91 ± 0.01 C	593.3 ± 6.1 B	0.352 ± 0.018 C	0.145 ± 0.048 Bb
N2	9.57 ± 0.24 A	12.20 ± 0.01 A	737.3 ± 12.9 A	0.834 ± 0.042 A	0.173 ± 0.202 Aa
N3	7.54 ± 0.04 B	11.41 ± 0.01 B	473.3 ± 22.0 D	0.720 ± 0.036 B	0.074 ± 0.011 Cc

不同小写字母和大写字母分别表示差异显著 ($P < 0.05$) 和差异极显著 ($P < 0.01$)。

表 2 不同强度氮处理对夏蜡梅相对叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effect of simulated nitrogen deposition on the chlorophyll fluorescence and relative chlorophyll content of *Sinocalycanthus chinensis*

处理	相对叶绿素含量	PS II 最大光化学效率	PS II 潜在活性
CK	13.43 ± 0.15 Cc	0.735 ± 0.008 C	2.787 ± 0.11 C
N1	17.20 ± 0.30 Bb	0.771 ± 0.006 B	3.371 ± 0.12 B
N2	25.00 ± 0.69 Aa	0.794 ± 0.001 A	3.858 ± 0.04 A
N3	16.63 ± 0.21 Bb	0.701 ± 0.005 D	2.317 ± 0.01 D

不同小写字母和大写字母分别表示差异显著 ($P < 0.05$) 和差异极显著 ($P < 0.01$)。

4.9% 和 8.0% ,N3 比对照降低了 4.6% ,各处理组与对照相比具有极显著差异 ($P < 0.01$) ,各处理组之间也具有极显著差异 ($P < 0.01$) 。PS II 潜在活性 (F_v/F_o) 也随着氮沉降程度的增大而出现先增大后减少的趋势 ,相比于对照 ,N1、N2 分别升高了 20.9% 和 38.4% ,N3 降低了 16.9% ,各个处理与对照差异极显著 ($P < 0.01$) ,各处理组之间也差异极显著 ($P < 0.01$) 。

2.4 不同强度氮处理对夏蜡梅叶片保护酶活性的影响

植物可以通过提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶的活性来提高对活性氧的清除能力,缓解体内的氧化胁迫。由图3可以看出,随氮处理浓度的升高夏蜡梅叶片中SOD的活性升高,与对照相比具有极显著差异 ($P < 0.01$) ;N3 处理显著高于 N2、N1 处理 ($P < 0.05$) 。POD 活性随氮处理浓度增加呈现上升趋势(图3),N3 处理 POD 活性最高,与 N1、N2 及对照均差异极显著 ($P < 0.01$) ,N2 与 N1、对照也差异极显著 ($P < 0.01$) 。

2.5 不同强度氮处理对夏蜡梅叶片丙二醛(MDA)含量和质膜离子渗透的影响

MDA 是细胞膜系统与自由基反应生成的过氧化产物,随氮处理强度增加 MDA 含量呈上升趋势,不同氮处理 MDA 含量均比对照高,其中,N2、N3 与对照差异极显著 ($P < 0.01$) ;N3 处理的 MDA 含量高于 N1、N2 处理,差异极显著 ($P < 0.01$) ;氮沉降对夏

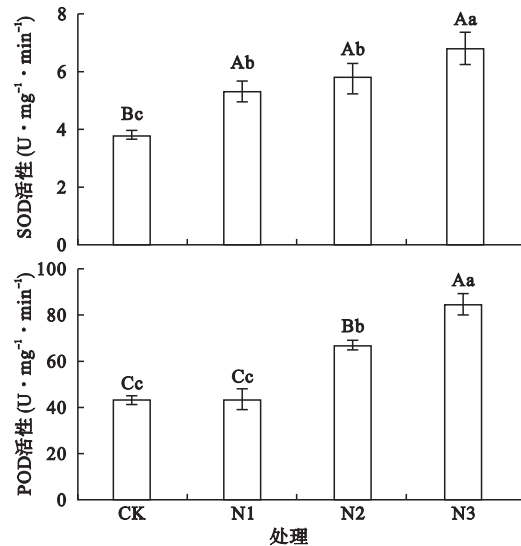


图 3 不同强度氮处理对夏蜡梅叶片 SOD 和 POD 活性的影响

Fig. 3 Effect of simulated nitrogen deposition on the activities of SOD and POD of *Sinocalycanthus chinensis*

不同小写字母和大写字母分别表示差异显著 ($P < 0.05$) 和差异极显著 ($P < 0.01$) 。

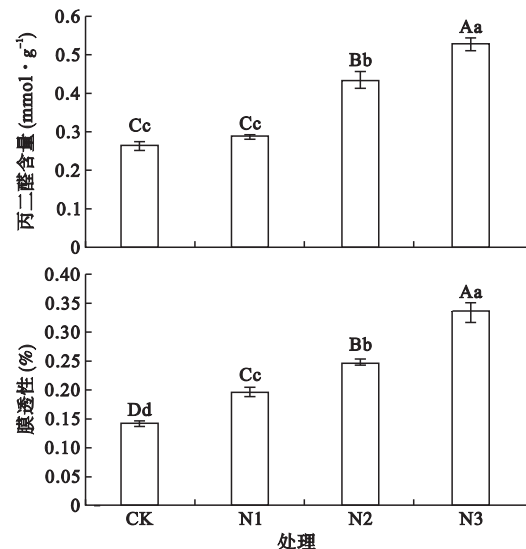


图 4 不同强度氮处理对夏蜡梅叶片丙二醛(MDA)含量和质膜离子渗透的影响

Fig. 4 Effect of simulated nitrogen deposition on MDA content and membrane permeability of *Sinocalycanthus chinensis*

不同小写字母和大写字母分别表示差异显著 ($P < 0.05$) 和差异极显著 ($P < 0.01$) 。

蜡梅叶片的质膜离子渗透也产生了一定的影响(图4)。随着氮浓度的增加,质膜离子渗透逐渐增大,表现 $N_3 > N_2 > N_1 > CK$,各处理间均差异极显著($P < 0.01$)。反映出夏蜡梅细胞膜系统在氮沉降条件下发生过氧化反应,导致叶片累积的MDA增加,从而对生物膜和细胞造成一定损伤。

3 讨论

氮与植物光合作用有着密切联系,叶片氮含量影响着叶绿素含量及其光学吸收特性(Baltzer & Thomas 2005),光合关键酶核酮糖1,5-二磷酸羧化酶的含量及其总活性(Warren *et al.* 2003),因此,对夏蜡梅幼苗进行氮沉降处理会影响其光合作用以及相关的气体交换过程。通过对夏蜡梅幼苗进行1年多时间的3种氮浓度处理,夏蜡梅幼苗叶片日均 P_n 、 P_{nmax} 均高于对照,氮处理增强了夏蜡梅叶片的光合作用能力。日均 C_i 都显著低于对照,而日均 G_s 都显著高于对照,氮沉降使夏蜡梅叶片含氮量增加,引起核酮糖1,5-二磷酸羧化酶与光合作用相关的氮组分增加,提高了叶肉细胞的光合活性以及叶肉细胞 CO_2 的固定能力,为光合作用提供更多的原料,导致夏蜡梅幼苗叶片的光合速率加快。在一定范围内,植物的光合速率随叶片的含氮量增加而增加,但是,当含氮量超过一定限度时,光合速率增幅出现下降趋势。这可能是过量的氮引起了夏蜡梅营养失衡,或者是自我隐蔽产生的负效应抵消了氮含量增加的效应(李德军等 2005; Hermans *et al.* 2006)。这与富氮营养下枫香(*Liquidambar formosana*) (王传华等 2011) 的研究结果一致。

3种氮处理夏蜡梅LCP均比对照显著升高,说明氮沉降降低了夏蜡梅幼苗叶片对弱光的利用率,其中中氮处理的LCP增加最明显。这可能是由于氮处理下,弱光和富氮的耦合作用改变了夏蜡梅器官水平的气体交换,使其暗呼吸速率显著高于对照,从而升高了LCP。Baltzer和Thomas(2007)认为,暗呼吸速率是幼苗光补偿点的决定因子。低氮、中氮处理LSP高于对照,高氮处理LSP低于对照,可以看出,在一定氮浓度处理下,夏蜡梅叶片对强光的利用能力有所提高,但氮浓度过高时对强光的利用能力反而下降。低氮、中氮AQE高于对照,高氮的AQE与对照差异不显著,表明适度的氮浓度处理能增强夏蜡梅叶片捕获光子用于光合作用的能力,高氮处理对其光合过程的某些环节产生一定的负面

影响。

叶绿素是绿色植物光合作用的基础物质。叶绿素的多少及消长规律是反映叶片生理活性变化的重要指标(黄瑞冬等 2005)。3种氮处理后,夏蜡梅幼苗叶片中的叶绿素含量显著高于对照。叶绿素含量增加增强了叶片对光能的吸收、传递和转化效率,从而进一步提高了夏蜡梅幼苗的光合能力。其中,中氮处理下叶绿素含量最高,高氮处理的叶绿素含量显著低于中氮处理,这可能是因为过量的氮导致植物营养失衡,使得与叶绿素合成有关的矿质元素如镁、铁、锰、铜或锌等缺乏,引起光合色素含量降低(李德军等 2005)。对乌药(*Lindera aggregate*) (王强等 2012) 的研究也发现这样的规律,但是,不同植物对氮沉降的响应不同。Schaberg等(1997)发现,施氮没有引起不同氮处理间叶绿素含量的明显变化。

叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 F_v/F_o 是研究植物光合生理状态的重要参数(刘悦欣等 2007),能进一步解释植物的光合变化。 F_v/F_m 反映了PS II原初光能转化效率, F_v/F_o 代表PS II的潜在活性。本研究表明,低氮、中氮处理的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 显著高于对照,其中以中氮处理最大。表明在一定浓度范围内,随着氮浓度的增加,对夏蜡梅叶片叶绿素的PS II原初光能转化效率和PS II潜在活性的提高也更明显。而高氮处理降低了 F_v/F_m 和 F_v/F_o ,与对照差异显著,说明高氮处理夏蜡梅幼苗叶片对光能的转化效率下降,PS II活性受到抑制,导致叶片光合作用能力的减弱。这也可能是高氮处理下夏蜡梅叶片光合作用能力低于中氮处理的原因之一。

植物细胞氧化还原系统能维持生理条件下细胞的氧化还原平衡,抗氧化酶POD、SOD的活性是直接影响植物清除细胞内活性氧的植物应对逆境做出反应的又一重要指标。在植物细胞的氧化还原系统中,抗氧化酶POD、SOD活性的高低与植物抗氧化能力成正相关(Poleskaya *et al.* 2004)。随着氮处理浓度的增大,夏蜡梅叶片的POD、SOD的活性显著高于对照($P < 0.01$),另外,其MDA含量和质膜离子渗透也都显著上升。这可能是氮沉降引起夏蜡梅营养失衡而扰乱体内代谢过程,导致叶片细胞膜稳定性遭到破坏,细胞发生电解质渗漏,产生了大量的MDA。夏蜡梅增大了POD、SOD合成,应对氮沉降对细胞带来的影响。

综上所述,不同氮浓度处理对夏蜡梅幼苗叶片

的影响不同。中氮处理下叶片的日均净光合速率, 最大净光合速率最高, 表明中氮处理显著提高了夏蜡梅幼苗的光合作用能力, 这与其相对叶绿素含量增加, 对强光的利用能力增大有关; 高氮处理的夏蜡梅叶片光合速率增幅下降, 加剧了其膜脂过氧化, 丙二醛含量增加, 说明氮沉降对夏蜡梅幼苗的响应存在着一定的阈值效应, 过量的氮沉降对夏蜡梅幼苗光合过程的某些环节产生一定的负面影响。

参考文献

- 黄瑞冬, 王进军, 许文娟. 2005. 玉米和高粱叶片叶绿素含量及动态的比较. 杂粮作物, **25**(1): 30-31.
- 金则新, 李均敏, 柯世省, 等. 2010. 夏蜡梅保护生物学. 北京: 科学出版社.
- 柯世省, 金则新. 2007. 干旱胁迫对夏蜡梅叶片脂质过氧化及抗氧化系统的影响. 林业科学, **43**(10): 28-33.
- 柯世省, 金则新. 2008. 水分胁迫和温度对夏蜡梅叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响. 应用生态学报, **19**(1): 43-49.
- 鲁显楷, 莫江明, 董少峰. 2008. 氮沉降对森林生物多样性的影响. 生态学报, **28**(11): 5532-5548.
- 刘文莉, 柯世省, 金则新. 2008. 铜对夏蜡梅种子萌发及抗氧化酶活性的影响. 环境化学, **27**(1): 44-48.
- 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 2007. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. 生态学报, **27**(8): 3457-3464.
- 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 2004. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. 生态学报, **24**(5): 876-882.
- 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 2005. 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. 植物生态学报, **29**(4): 543-549.
- 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 1984. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系. 植物学报, **26**(6): 605-615.
- 罗青红, 李志军, 伍维模, 等. 2006. 胡杨、灰叶胡杨光合及叶绿素荧光特性的比较研究. 西北植物学报, **26**(5): 983-988.
- 王晶苑, 张心昱, 温学发, 等. 2013. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. 生态学报, **33**(5): 1337-1346.
- 王传华, 李俊清, 杨莹. 2011. 富氮营养对枫香幼苗弱光碳平衡能力的影响. 应用生态学报, **22**(12): 3117-3122.
- 王正秋, 江行玉, 王长海. 2002. 铅、镉和锌污染对芦苇幼苗氧化胁迫和抗氧化能力的影响. 过程工程学报, **2**(6): 558-563.
- 王强, 金则新, 彭礼琼. 2012. 氮沉降对乌药幼苗生理生

- 态特性的影响. 应用生态学报, **23**(10): 2766-2772.
- 徐耀良, 张若蕙, 周聘. 1997. 夏蜡梅的群落学研究. 浙江林学院学报, **14**(4): 355-362.
- 张志良. 1990. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社.
- Aber JD, McDowell W, Nadelhoffer K, et al. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited. *BioScience*, **48**: 921-934.
- Baltzer JL, Thomas SC. 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany*, **92**: 214-223.
- Baltzer JL, Thomas SC. 2007. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology*, **95**: 1208-1221.
- Cho UH, Park JO. 2000. Mercury-induced oxidative stress in tomato seedlings. *Plant Science*, **156**: 1-9.
- De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, et al. 2008. Ecologically implausible carbon response? *Nature*, **451**: E1-E3.
- Henrik V, Ingeborg C, Lars V, et al. 2003. Carbon and nitrogen in Danish forest soils: Contents and distribution determined by soil order. *Soil Science Society of America Journal*, **67**: 335-343.
- Hermans C, Hammond JP, White PJ. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, **11**: 610-617.
- Poleskaya OG, Kashirina EI, Alekhina ND. 2004. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply. *Russian Journal of Plant Physiology*, **51**: 615-620.
- Schaberg PG, Perkins TD, McNulty SG. 1997. Effects of chronic low-level N additions on foliar elemental concentrations, morphology, and gas exchange of mature montane red spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**: 1622-1629.
- Svein S, Kjell A, Nicholas C, et al. 2004. The possible influence of nitrogen and acid deposition on forest growth in Norway. *Forest Ecology and Management*, **192**: 241-249.
- Vitousek PM, Aber J, Howarth RW, et al. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, **7**: 737-750.
- Warren CR, Dreyer E, Adams MA. 2003. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees*, **17**: 359-366.

作者简介 彭礼琼,女,1987年生,硕士研究生,主要从事濒危物种保护生物学研究,发表论文8篇。E-mail: pengliqiong1987@163.com
责任编辑 魏中青