

开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻体内不同形态 N 素含量的影响

庞 静^{1,2}, 朱建国¹, 刘 刚¹

(1.中国科学院南京土壤研究所土壤与可持续发展农业国家重点实验室, 江苏 南京 210008; 2.湖北大学资环学院, 湖北 武汉 430062)

摘 要:利用 FACE(Free Air Carbon-dioxide Enrichment)平台技术, 研究了低氮(LN 150 kg·hm⁻²)和常氮(NN 250 kg·hm⁻²)水平下, 大气 CO₂ 浓度升高对水稻(*Oryza sativa* L.)体内不同形态 N 素含量的影响。结果表明, CO₂ 浓度升高促进了水稻茎、穗和根的生长而使水稻的总生物量显著增加; 同时显著降低分蘖期根、茎、叶, 抽穗期茎和成熟期叶、根中的 N 含量, 而其降低量的 50%~181.8% 归因于蛋白态 N 含量的降低, 因此蛋白态 N 含量的降低是 N 含量下降的直接原因。此外, CO₂ 浓度升高使整个生育期内水稻不同部位氨基酸态 N 含量普遍降低, 而无机态 N 含量随生育期和植株部位不同的表现为降低或者升高, 这可能是根系的 N 同化能力改变的结果。还讨论了高浓度 CO₂ 条件下水稻组织中蛋白态 N 含量降低的原因。

关键词:CO₂ 浓度升高; 水稻; N 含量; 蛋白态 N; 氨基酸态 N; 无机态 N

中图分类号:S131 **文献标识码:**A **文章编号:**1672-2043(2005)05-0833-05

Effects of Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) on Concentrations of Various N Forms in Rice Tissues

PANG Jing^{1,2}, ZHU Jian-guo¹, LIU Gang¹

(1.State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2.Faculty of Resource and Environment, Hubei University, Wuhan 430062, China).

Abstract: Effects of Free-air CO₂ enrichment (FACE) on concentrations of various N forms in rice tissues at low N (LN 150 kgN·hm⁻²) and normal N (NN 250 kgN·hm⁻²), respectively, were studied under ambient air and elevated atmospheric pCO₂ (Ambient+200 μmol·mol⁻¹) by the China FACE (Free-Air CO₂ Enrichment). At both N levels, elevated pCO₂ led to significant decreases in N concentrations expressed on a dry mass basis in roots, stems, leaves at tillering stage; in stems at heading stage and in leaves, roots at ripening stage, respectively, and 50 %~181.8 % of which was attributed to decreases in protein-N concentrations in these tissues as compared with ambient CO₂. Thus, N concentration decreases in rice tissues could be partly accounted for by reductions in protein-N concentration. Accumulation of biomass could also lead to a ‘dilution’ of N and resulted in lower N concentrations in plant tissues as plants had higher dry matter production of stems, ears and roots under elevated pCO₂. Furthermore, free amino acid-N concentrations in most tissues declined during the whole growing season due to elevated pCO₂, while inorganic N concentrations showed variable responses to elevated pCO₂ through time. The decreases in free amino acid-N concentration in plant parts may be caused by the altered capability of synthesizing amino acids in rice roots due to CO₂ enrichment and could have negative effect on protein synthesis. More experiments will be necessary to study the relationship between amino acid synthesis in rice roots and protein-N concentration in plant tissues under elevated pCO₂.

Keywords: elevated pCO₂; rice; N concentration; protein-N; free amino acid-N; inorganic N

收稿日期: 2004-11-23

基金项目: 国家自然科学基金项目 (NSFC-40271061); 国家自然科学基金重大国际合作研究资助项目 (NSFC-40120140814); 中国科学院重要知识创新重要方向项目 (kzcx2-408); 973 项目 (CCDMCTE-2002CB412502); 973 项目 (2002CB14003)

作者简介: 庞 静(1973—), 女, 山东茌平人, 助理研究员, 在读博士研究生, 主要研究方向为土壤环境生物化学。

E-mail: jpang@issas.ac.cn

据估计,到本世纪中期大气 CO₂ 浓度将达到 450~550 mmol·mol⁻¹ [1],不但会对全球气候和人类生存环境产生重大影响,而且会影响到植物生长发育的生理过程。C₃ 植物对 CO₂ 浓度升高的一个普遍反应即为生长量增加,伴随着组织中营养元素尤其是 N 质量分数的下降 [2],下降幅度可达 10 % 左右 [3-5]。N 素在植物体内以蛋白态 N 和非蛋白态 N 存在,非蛋白态 N 又分为氨基态 N 和无机 N 等形态,是蛋白质合成的原料或分解产物,在植物 N 代谢中起着代谢库的作用 [6],弄清 CO₂ 浓度升高条件下植物体内各形态 N 含量的变化对了解其 N 代谢的动向意义重大。

本文利用 FACE (Free air carbon dioxide enrichment) 平台技术,研究空气 CO₂ 浓度增高条件下水稻体内总 N 以及蛋白态 N、氨基酸态 N 和无机态 N 含量的变化,目的在于分析水稻体内 N 含量下降的原因。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况和试验设计

稻麦轮作 FACE 系统平台位于江苏省无锡安镇年余农场(31°37'N,120°28'E)。年降雨量 1 100~1 200 mm,年平均温度约 16 °C,水稻生长季日平均温度为 29 °C,无霜天数大于 230 d,年辐射为 4 500 MJ·m⁻²。土壤类型为黄泥土,其基本理化性状为:砂粒(1~0.05 mm)9.2%,粉砂粒(0.05~0.001 mm)65.7%,粘粒(<0.001 mm)25.1%,容重 1.2 g·cm⁻³,有机 C 1.5%,全 N 0.159%,全 P 0.123%,速效 P 10.4 mg·kg⁻¹,pH 6.8。平台共有 3 个 FACE 圈和 5 个对照圈。FACE 圈与 FACE 圈以及 FACE 圈与对照圈之间的间隔大于 90 m,以减少 CO₂ 释放对其他圈的影响,FACE 圈设计为由 8 根释放 CO₂ 气体的管带组成的正八角形,直径为 12.5 m,通过管道上锯齿状分布的小孔(0.5~0.9 mm)向圈中心喷射纯 CO₂ 气体,管带高度保持在作物冠层上方 50~60 cm,以风速为参数用电脑程序控制 FACE 圈内 CO₂ 浓度,使其全生育期 FACE 圈内的平均 CO₂ 浓度保持在比正常大气 CO₂ 浓度高 200 μmol·mol⁻¹,控制误差为 10%。对照田没有安装 FACE 管道,其环境条件与自然状态完全一致 [7]。

供试水稻品种为高产粳稻新品系 99-15。试验采用裂区设计,CO₂ 浓度为主处理,N 处理为副处理。设 2 个 CO₂ 水平,分别为 FACE (Ambient+200 μmol·mol⁻¹) 和 Ambient(对照圈)。在每个圈内设 LN(低 N)和 NN(常 N)2 个 N 水平,低 N 施肥 150 kg·hm⁻²,常 N

施肥 250 kg·hm⁻²。水稻栽种密度为 24 穴·m⁻²,每穴栽秧苗 3 株。在分蘖始期对 2 m² 范围内稻株的主茎进行标记。

1.2 样品收集和测定

水稻植株样品分别于分蘖期、抽穗期和穗后 35 d 采集。选取长势均匀一致的稻株 2 穴,于 2 行和 2 株中间用平口铲挖至 15 cm,连根带土一起取出,在田间粗洗,洗下的泥土还回原处。水稻采集后,从试验保护区取植株补种在采样植株位置,并做好标记,以后不再采集。水稻植株样品带回实验室后,尽快取最后一叶完全展开叶,主茎穗下 2 节茎(分蘖期选取主茎的茎)、主茎穗和主茎根,其余稻株也尽快分取穗、叶、茎、根,洗净,105 °C 杀青 30 min,75 °C 烘干至恒重,称重,将最后一叶完全展开叶、主茎穗、穗下 2 节茎、根的生物量分别归入叶、穗、茎和根,得水稻各部位生物量。最后一叶完全展开叶和主茎穗、茎、根样品磨碎,用于测定项目分析。样品中 C、N 用元素分析仪测定(PERKIN ELMER 2400, Series II, CHNS/O analyzer);蛋白态 N 和游离氨基酸态 N 的测定依照《植物生理学实验指导》的方法进行 [8];无机态 N 的提取按 Cossey [8] 的方法进行,采用流动分析仪(SKALAR, San Plus System, Netherlands)测定提取液中测定 NH₄⁺ 和 NO₃⁻,其总和为无机-N。

1.3 统计分析方法

试验方差分析采用 SPSS10.0 程序中通用线性模型多因素变量(General Linear Model-Multivariate-full factorial)进行分析,方差分析包括 CO₂ 浓度和 N 处理间的主效应和交互作用。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高对水稻生物量累积的影响

在整个生育期内,CO₂ 浓度升高显著或极显著促进了 2 个 N 水平水稻的茎、穗和根生物量的累积,见图 1。CO₂ 浓度升高对水稻叶干重的作用主要表现于生育前期:FACE 处理水稻叶干重在分蘖期显著高于对照($P=0.03$),但后来差异逐渐缩小,到抽穗和成熟期无明显差异。但总的来看,在 CO₂ 浓度升高条件下水稻总生物量表现为显著增加:在分蘖期增幅达 51.8%(LN)和 17.1 %(NN)($P<0.001$);在抽穗期增幅为 28.0 %(LN)和 23.8 %(NN)($P<0.001$);在成熟期增幅为 28.4 %(LN)和 35.6 %(NN)($P<0.001$)。

提高施 N 水平显著增加抽穗($P=0.002$)、成熟期($P=0.01$)叶干重和成熟期茎干重($P=0.02$)。CO₂ 和 N

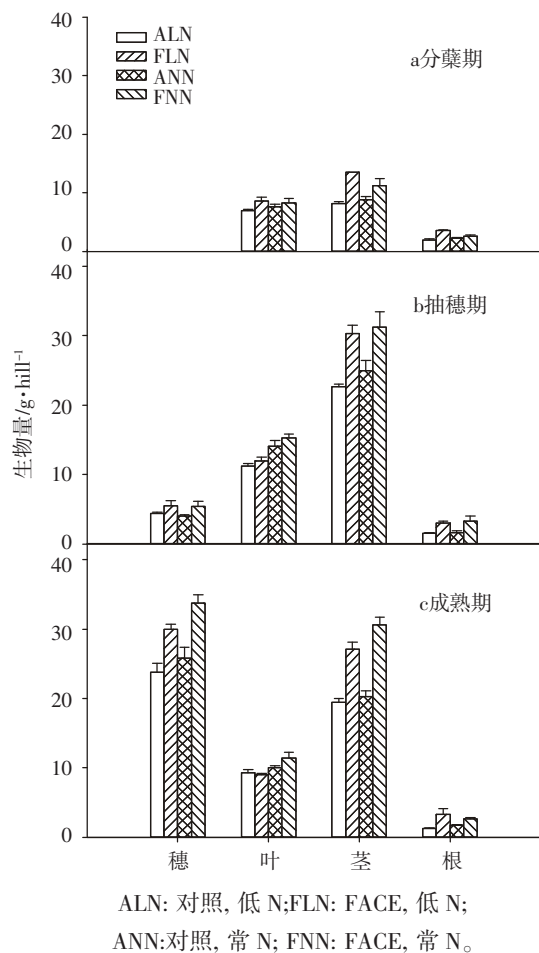


图1 CO₂ 浓度升高对水稻生物量累积的影响

注:图中数值为平均值($n_A=5$, $n_r=3$), se 用竖棒表示。

Figure 1 Effect of elevated p CO₂ on rice biomass at tillering, heading and ripening stages

对分蘖期茎干重($P=0.03$)和根干重($P=0.001$)表现出了显著的交互作用。

2.2 CO₂ 浓度升高对水稻体内 N 含量的影响

表1结果表明,在分蘖期,CO₂ 浓度升高条件下水稻茎、叶和根的 N 含量都显著降低, LN 处理水稻茎、叶、根 N 含量分别降低 28.1 %、12.3 %、5.1 %, NN 处理水稻茎、叶、根 N 含量分别降低 8.0 %、12.6 %、7.1 %;在抽穗期,水稻茎 N 含量降低达 15.2 % (LN) 和 8.9 % (NN);在成熟期,水稻叶 N 含量下降 13.5 % (LN) 和 2.1 % (NN), 根 N 含量下降 11.2 % (LN) 和 9.8 % (NN)。提高 N 水平可显著提高除分蘖期叶、抽穗期穗和成熟期根以外植株各部位 N 含量。CO₂ 和 N 对水稻体内 N 含量未表现出显著的交互作用。

2.3 CO₂ 浓度升高对水稻体内不同形态 N 含量的影响

高 CO₂ 浓度显著降低了分蘖、抽穗期水稻茎、叶

和成熟期根中蛋白态 N 含量;LN 处理水稻茎、叶中蛋白态 N 含量在分蘖期分别降低 24.3 %、14.0 %;NN 处理植株分别降低 10.8 %、17.6 %;在抽穗期, LN 处理植株茎、叶中蛋白态 N 含量分别降低 10.7 %、7.1 %;NN 处理植株分别降低 17.9 %、4.7 %;在成熟期, 根中蛋白态 N 含量显著降低 15.1 % (LN) 和 9.3 % (NN)。提高 N 水平可显著增加分蘖期茎、抽穗期茎、叶和成熟期穗、茎、叶中蛋白态 N 含量。CO₂ 和 N 对抽穗期穗中蛋白态 N 含量表现出显著的交互作用。

高 CO₂ 处理使整个生育期内水稻各部位氨基酸态 N 含量呈降低趋势,并在分蘖期茎、抽穗期穗、茎、根和成熟期叶中达统计显著水平。提高 N 施用可显著提高抽穗期叶和成熟期茎、叶中氨基酸态 N 的含量。在整个生育期内,CO₂ 和 N 对水稻体内蛋白态 N 含量都未表现出显著的交互作用。

CO₂ 浓度升高对水稻体内无机态 N 含量的影响随生育期和部位不同而不同,在分蘖期叶、抽穗期根和成熟期穗中表现为显著增加,在抽穗期穗和茎中则为显著降低。施 N 水平提高可显著增加分蘖期茎、成熟期穗和根中无机态 N 含量,却显著降低分蘖期根和抽穗期叶中无机态 N 含量。对抽穗期叶中无机态 N 含量有显著的 CO₂ × N 交互作用。见表 2、表 3、表 4。

3 讨论

本研究表明,在整个生育期内,CO₂ 浓度升高主要通过促进水稻茎、穗和根的生长而使水稻的总生物量显著增加,对叶生物量的影响主要表现在分蘖期;水稻各部位 N 含量普遍降低,在分蘖期表现尤为明显,这与谢祖彬等的结果相似^[9]。如果植物快速生长的同时没有同样比例增加吸 N 量,则组织 N 含量会表现为降低——这就是目前解释 CO₂ 浓度升高条件下植物组织 N 含量降低的生物量的稀释效应^[10]。从本研究的结果看,生物量对植物组织 N 含量的稀释效应应该是存在的。

蛋白态 N 是水稻体内最主要的 N 存在形态,在本研究中蛋白态 N 占水稻体内总 N 含量的 80 % 以上,因此高 CO₂ 浓度对蛋白态 N 含量的影响必然导致对总 N 含量的影响。由表 1~表 4 结果可知,在整个生育期内,水稻各部位蛋白态 N 含量的降低可达总 N 含量降低的 50.0 %~181.8 %。由此可见,蛋白态 N 的减少是 CO₂ 浓度升高条件下水稻组织中 N 含量下降的直接原因。叶、茎中蛋白态 N 含量的降低可能和 Rubisco 或者其他酶含量的降低有关。有研究证明高

表 1 FACE 对分蘖、抽穗和成熟期水稻不同部位 N 含量的影响(%)

Table 1 Effect of FACE on N concentration(%)at tillering,heading and ripening stage

		穗			茎			叶			根		
		T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R
LN	A	—	1.02	1.25	1.28	1.05	0.61	3.34	3.23	2.23	0.98	1.06	1.17
		—	(0.04)	(0.02)	(0.09)	(0.03)	(0.04)	(0.18)	(0.05)	(0.06)	(0.02)	(0.05)	(0.02)
	F	—	1.10	1.23	0.92	0.89	0.48	2.93	3.15	1.93	0.93	0.91	1.03
NN	A	—	(0.04)	(0.03)	(0.05)	(0.02)	(0.04)	(0.09)	(0.07)	(0.08)	(0.03)	(0.09)	(0.06)
		—	1.10	1.34	1.38	1.24	0.72	3.50	3.55	2.42	1.13	1.09	1.23
	F	—	(0.05)	(0.04)	(0.03)	(0.04)	(0.08)	(0.06)	(0.06)	(0.05)	(0.02)	(0.02)	(0.03)
	P _N	—	1.21	1.44	1.27	1.13	0.71	3.06	3.35	2.37	1.05	1.13	1.11
		—	(0.01)	(0.07)	(0.07)	(0.05)	(0.08)	(0.19)	(0.09)	(0.07)	(0.03)	(0.03)	(0.07)
	P _{CO₂}	—	0.063	0.004	0.008	0.000	0.026	0.343	0.003	0.000	0.000	0.024	0.130
	P _{N×CO₂}	—	0.065	0.357	0.005	0.003	0.355	0.014	0.064	0.019	0.025	0.312	0.006
		—	0.830	0.231	0.086	0.531	0.412	0.940	0.402	0.076	0.568	0.092	0.853

注:T 为分蘖期,E 为抽穗期,R 为成熟期;LN 为低氮,NN 为常氮;A 为对照,F 为 CO₂ 浓度升高;P 为 N(P_N),pCO₂(P_{CO₂})的主效应和 N×pCO₂(P_{N×CO₂}) 交互作用的统计显著性;概率表中所列数值为平均值(n=3),括号中为标准误差。下同。

表 2 FACE 对分蘖期水稻不同部位蛋白态 N,游离氨基酸态 N 和无机态 N 含量的影响

Table 2 Effect of FACE on concentrations of protein-N, free amino acid-N and inorganic N in rice tissues at tillering stage

		ALN	ELN	ANN	ENN	P _N		
茎	蛋白态 N/%	1.03(0.06)	0.78(0.01)	1.11(0.01)	0.99(0.01)	<0.01	<0.01	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	591.5(15.7)	489.9(17.6)	604.2(30.9)	540.9(38.4)	ns	<0.05	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	158.5(27.4)	122.2(8.3)	223.4(30.4)	403.8(145.5)	<0.05	ns	ns
叶	蛋白态 N /%	2.79(0.16)	2.40(0.11)	3.01(0.01)	2.48(0.06)	ns	<0.01	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	512.9(25.6)	504.1(37.2)	516.5(27.1)	541.5(40.0)	ns	ns	ns
	无机态 N /mg N ·kg ⁻¹	66.1(6.9)	74.8(8.0)	63.7(4.6)	89.7(10.9)	ns	<0.05	ns
根	蛋白态 N /%	1.04(0.03)	0.96(0.03)	1.06(0.01)	1.02(0.05)	ns	ns	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	377.2(37.6)	300.7(26.4)	337.6(15.8)	309.7(7.7)	ns	ns	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	483.5(49.5)	510.1(16.9)	356.4(36.4)	318.6(35.9)	<0.01	ns	ns

表 3 FACE 对抽穗期水稻不同部位蛋白态 N,游离氨基酸态 N 和无机态 N 含量的影响

Table 3 Effect of FACE on concentrations of protein-N, free amino acid-N and inorganic N in rice tissues at heading stage

		ALN	ELN	ANN	ENN	P _N		
穗	蛋白态 N /%	0.94(0.02)	1.02(0.03)	0.99(0.02)	0.98(0.01)	ns	ns	<0.05
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	431.7(57.8)	369.6(10.6)	558.1(46.3)	412.2(33.4)	ns	<0.05	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	245.4(44.2)	115.9(5.6)	242.6(102.9)	108.9(13.8)	ns	<0.05	ns
茎	蛋白态 N /%	0.84(0.02)	0.75(0.02)	1.12(0.16)	0.92(0.03)	<0.001	<0.01	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	553.5(82.5)	489.3(118.8)	701.9(32.1)	400.2(82.4)	ns	<0.05	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	191.3(21.6)	143.6(11.2)	165.2(12.6)	116.1(5.80)	ns	<0.05	ns
叶	蛋白态 N /%	2.96(0.04)	2.75(0.06)	3.18(0.05)	3.03(0.04)	<0.01	<0.01	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	483.6(49.4)	483.9(53.3)	701.0(31.4)	526.6(12.2)	<0.05	ns	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	78.3(6.9)	130.9(14.7)	84.0(12.0)	49.4(7.9)	<0.01	ns	<0.01
根	蛋白态 N /%	1.02(0.04)	0.87(0.05)	1.04(0.07)	1.18(0.17)	ns	ns	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	474.5(33.4)	348.5(18.5)	396.3(31.1)	351.4(9.4)	ns	<0.05	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	217.4(16.1)	280.3(3.9)	241.7(15.2)	319.9(53.8)	ns	<0.05	ns

CO₂ 浓度条件下植物 N 利用效率提高或者植物体内 C 同化产物的对 Rubisco 等光合作用有关的酶合成的反馈抑制^[1],使绿色组织特别是叶中 Rubisco 含量^[10,12]或者其他酶含量^[13]下降;但也有试验证明 CO₂ 浓度升高对稗草叶片中 Rubisco 含量无显著影响^[14],而且在

CO₂ 浓度升高条件下对植物根中酶类含量的研究鲜见报道。因此水稻体内蛋白态 N 含量降低和 Rubisco 等酶类含量的关系仍需进一步研究证实。

本研究还发现水稻体内氨基酸态 N 含量在 CO₂ 浓度升高条件下普遍降低,而无机态 N 含量则随生

表 4 FACE 对成熟期水稻不同部位蛋白态 N,游离氨基酸态 N 和无机态 N 含量的影响

Table 4 Effect of FACE on concentrations of protein-N, free amino acid-N and inorganic N in rice tissues at ripening stage

		ALN	ELN	ANN	ENN	P _N		
穗	蛋白态 N /%	1.22(0.02)	1.16(0.05)	1.27(0.04)	1.31(0.04)	<0.05	ns	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	113.9(2.6)	159.0(40.7)	156.7(10.6)	158.0(43.0)	ns	ns	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	189.4(7.0)	275.1(44.7)	257.0(8.2)	396.1(60.6)	<0.01	<0.01	ns
茎	蛋白态 N /%	0.64(0.01)	0.56(0.03)	0.71(0.03)	0.68(0.05)	<0.05	ns	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	73.9(15.3)	38.6(11.1)	221.1(48.4)	168.9(10.5)	<0.001	ns	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	249.8(20.3)	236.7(47.2)	266.3(21.7)	250.1(15.2)	ns	ns	ns
叶	蛋白态 N /%	1.95(0.08)	1.67(0.07)	2.06(0.05)	2.02(0.06)	<0.05	ns	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	211.5(41.1)	71.1(135)	280.6(20.4)	161.2(7.5)	<0.05	0.001	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	163.3(18.0)	184.8(54.5)	155.9(18.3)	233.2(57.8)	ns	ns	ns
根	蛋白态 N /%	1.06(0.01)	0.90(0.04)	1.07(0.03)	0.97(0.04)	ns	<0.01	ns
	游离氨基酸 N /mg N · kg ⁻¹	268.0(42.1)	239.4(69.0)	350.1(17.5)	255.5(4.4)	ns	ns	ns
	无机态 N /mg N · kg ⁻¹	306.4(16.1)	338.9(3.9)	396.6(15.2)	383.1(53.8)	<0.05	ns	ns

育期和植株部位不同而表现为降低或者增加,这可能和根系的 N 吸收和同化能力的变化有关,因为根系是植物吸收无机 N 并合成氨基酸态 N 的主要场所^[15]。在另一个试验中,作者也发现 FACE 条件下水稻的根系活力(伤流强度)呈降低趋势,水稻根系的氨基酸合成总量无显著变化(分蘖和抽穗期)或者显著降低(成熟期)(尚未发表)。由此认为,在生物量显著增加的情况下,植株体内氨基酸态 N 含量必然表现为降低,意味着用以合成蛋白态 N 原料含量的降低,这对蛋白态 N 的合成显然是不利的。但究竟是氨基酸态 N 的不足还是 C 同化产物的反馈抑制导致了蛋白态 N 含量降低,这 2 个现象之间又存在怎样的关系,仍需进一步研究。

参考文献:

[1] Watson R T, Rodhe H & Oescheger H.Greenhouse gases and aerosols [A].In: Houghton, J T, Jenkins GJ & Ephranums J J eds.Climate: the IPCC scientific assessment[C].Cambridge: Cambridge University Press, 1990.1-40.

[2] Bassirirad H, Reynolds J F, Virginia r A, et al.Growth and root NH₄⁺ and NO₃⁻ uptake capacity of three desert species in response to atmospheric CO₂ enrichment [J].*Aust J Plant Physiol*, 1997, 24: 353-358.

[3] Cotrufo F M, Ineson P, Scott A.Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues [J].*Global Change Biol*, 1998, 4: 43-54.

[4] Mcguire D A, Melillo J M, Joyce L A.The role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide [J].*Ann Rev Ecol Syst*, 1995, 26: 473-503.

[5] Kimball B A, 朱建国, 程 磊, 等.开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应[J].*应用生态学报*, 2002, 13(10): 1240-1244.

[6] 赵世杰, 刘华山, 董新纯. 植物生理学实验指导[M].北京: 中国农业科技出版社, 1998.

[7] 刘 刚, 韩 勇, 朱建国, 等.稻麦轮作 FACE 系统平台 I 系统结构与控制[J].*应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253-1258.

[8] Cossey D A, Thomason W E, Mullen R W, et al.Relationship between ammonium and nitrate in wheat plant tissue and estimated nitrogen loss [J].*Plant Nutr*, 2002, 25 (7): 1429-1442.

[9] 谢祖彬, 朱建国, 张雅丽, 等.水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式空气 CO₂ 浓度增高和 N、P 施肥的响应[J].*应用生态学报*, 2002, 13 (10): 1223-1230.

[10] Gifford R M, Barrett D J, Lutze J L.The effects of elevated [CO₂] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues [J]. *Plant Soil*, 2000, 224: 1-14.

[11] Webber A N, Nie G Y, Long S P.Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂ [J].*Photosyn Res*, 1994, 39: 413-425.

[12] Rogers A, Fischer B U, Bryant J, et al.Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ under low-nitrongen nutrition is affected by the capacity for assimilate utilization. Perennial Ryegrass under Free-Air CO₂ Enrichment [J].*Plant Physiol*, 1998, 118: 683-689.

[13] Woodrow I E.Optimal acclimation of the C₃ photosynthetic system under enhanced CO₂ [J].*Photosyn Res*, 1994, 39: 401-412.

[14] 陈根云, 廖 轶, 蔡时青, 等.水稻田稗草叶片光合作用对开放式空气 CO₂ 浓度增高 (FACE) 的适应 [J].*应用生态学报*, 2002, 13(10): 1201-1204.

[15] 马斯纳·H 著.高等植物的矿质营养[M].曹一平, 陆景陵等译, 北京: 北京农业大学出版社, 1991.124.