

鼎湖山季风常绿阔叶林林下层 3 种优势树种 游离氨基酸和蛋白质对模拟氮沉降的响应

鲁显楷^{1,3}, 莫江明^{1*}, 彭少麟², 方运霆¹, 李德军¹, 林琼芳⁴

(1. 中国科学院华南植物园鼎湖山森林生态系统定位研究站, 肇庆 526070; 2. 中山大学生命科学学院, 广州 510275;

3. 中国科学院研究生院, 北京 10039; 4. 广东省昆虫研究所, 广州 510260)

摘要:报道了林下层 3 种优势树种光叶山黄皮 (*Randia canthioides*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 和厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 叶片游离氨基酸和蛋白质对模拟氮沉降的响应, 并探讨这 3 种植物中重要氨基酸对氮沉降的指示作用, 以及 γ -氨基丁酸含量的变化对植食性动物的可能影响, 为揭示氮沉降对森林植物生理生态影响及其机理, 以及监测氮沉降对植被的影响等一系列问题提供初步的理论基础。结果表明, 试验 21 个月后, 3 个树种叶片游离氨基酸和蛋白质的含量均发生了明显的变化。对总的游离氨基酸含量而言, 光叶山黄皮和厚壳桂对氮处理的响应相似, 氮处理样地的含量均高于对照, 并且中氮处理显著高于对照 ($p < 0.05$), 但两者在高氮处理下均出现了下降的趋势; 黄果厚壳桂随着氮处理强度的增加, 游离氨基酸总量呈现下降趋势。对于可溶性蛋白质含量来说, 光叶山黄皮、黄果厚壳桂和厚壳桂在氮处理下都出现了增加的趋势, 黄果厚壳桂和厚壳桂增加尤为明显。找出了对氮沉降响应敏感的指示剂。游离氨基酸丝氨酸、精氨酸和 γ -氨基丁酸, 特别是精氨酸, 可以用来作为光叶山黄皮对氮沉降响应的指示剂; γ -氨基丁酸可以作为黄果厚壳桂对氮沉降响应的指示剂; 丝氨酸和 γ -氨基丁酸可以作为厚壳桂对氮沉降响应的指示剂。个别游离氨基酸的积累情况可被用来监测氮沉降对植被的影响。

关键词:氮沉降; 游离氨基酸; 蛋白质; γ -氨基丁酸; 季风常绿阔叶林; 指示剂; 南亚热带

文章编号: 1000-0933(2006)03-0743-11 中图分类号: Q945, Q946 文献标识码: A

Effects of simulated N deposition on free amino acids and soluble protein of three dominant understory species in a monsoon evergreen broad-leaved forest of subtropical China

LU Xian-Kai^{1,3}, MO Jiang-Ming^{1*}, PENG Shao-Lin², FANG Yun-Ting², LI De-Jun¹, LIN Qiong-Fang⁴ (1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing, Guangdong, 526070, China; 2. School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; 3. The Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 10039, China; 4. Guangdong entomological institute, Guangzhou 510275, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 743 ~ 753.

Abstract: Elevated nitrogen (N) deposition has been show to have a variety of effects on to forest ecosystems, including nutrient imbalance, growth disturbance, and foliar accumulation of free amino acids in individual plants. The purpose of this study is to determine the effects of simulated N deposition on free amino acids and soluble protein of three dominant understory plants (*Randia canthioides*, *Cryptocarya concinna*, and *Cryptocarya chinensis*) in a monsoon evergreen broad-leaved forest of subtropical China. The experimental design was a randomized complete block with three replications (sets of plots) and four N treatments.

基金项目:中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX2-SW-133); 国家自然科学基金资助项目(30270283); 中国科学院知识创新领域前沿资助项目; 中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目

收稿日期: 2005-08-10; 修订日期: 2006-01-20

作者简介: 鲁显楷(1981-), 男, 山东曹县人, 博士生, 主要从事环境生态学和生态系统生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: mojm@scib.ac.cn

Foundation item: This project was supported by Key Project of CAS Knowledge Innovation Program (No. KSCX2-SW-133); National Natural Science Foundation of China (No. 30270283); Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program and Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS

Received date: 2005-08-10; Accepted date: 2006-01-20

Biography: LU Xian-Kai, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecosystem and environmental ecology.

The treatments consisted of Control ($0 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$), Low N ($50 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$), Medium N ($100 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) and High N ($150 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$). Each plot covered an area of $10 \times 20 \text{ m}^2$ surrounded by a 10-m-wide buffer zone. From July 2003, NH_4NO_3 solution, with concentrations of about 0, 0.3, 0.6 and $0.9 \text{ mol N} \cdot \text{L}^{-1}$ respectively for Control, Low N, Medium N and High N treatments, was sprayed onto the forest floor of these plots once every month. Here, we reported the results after 21 months of treatment.

Results indicated that nitrogen addition at all levels affected the free amino acid concentrations and soluble protein concentrations of the three tree species. The composition of the free amino acid pool and the dominant amino acids varied with species. The dominant amino acids by species were: aspartic acid, serine, glutamic acid, arginine and γ -aminobutyric acid (γ -GABA) for *Randia canthioides*; aspartic acid, serine and γ -aminobutyric acid for *Cryptocarya concinna*; and aspartic acid, serine, glutamic acid and γ -aminobutyric acid for *Cryptocarya chinensis*. For *Randia canthioides* and *Cryptocarya chinensis*, the responses of the total free amino acid concentrations to simulated N deposition were similar, with the concentrations in trees of N-treated plots higher than those of the Control. For *Cryptocarya concinna*, the total free amino acid concentrations showed a decreasing trend with increasing N additions, but the differences between treatments were not significant. The soluble protein contents of the three trees increased by N treatments, and the soluble protein contents were significantly higher in high and medium N treatments than in control plots for *Cryptocarya concinna* and *Cryptocarya chinensis* ($p < 0.05$). The study also revealed some indicators for detecting the (impacts) of N deposition on forest trees. Good indications of enhanced N deposition were concentrations of: serine, γ -aminobutyric acid, and especially arginine for *Randia canthioides*; γ -aminobutyric acid for *Cryptocarya concinna*; and serine and γ -aminobutyric acid for *Cryptocarya chinensis*. In addition, the possible effects of the γ -aminobutyric acid contents on insect herbivores are discussed.

Key words: N deposition; free amino acid; soluble protein; γ -aminobutyric acid; monsoon evergreen broadleaf forest; bioindicator; subtropics

氮是植物生长必需的大量元素,也是陆地植物生长主要的限制性营养元素,通过大气氮沉降或人为施氮而引起的可利用性氮的增加,必然会引起植物对氮的吸收增加进而在体内积累,这一点在许多学者的研究中都得到了证实^[1]。但当氮过量积累时会引起叶片中氮分配格局的改变,如引起总蛋白、可溶性蛋白和聚光复合体的增加^[2,3],而以游离氨基酸的形式积累似乎是一种更有效的贮存多余氮的途径。就细胞水平而言, NH_4^+ 如果没有用来参加蛋白质的合成,将被吸收转化为特殊的氮代谢物,其中游离氨基酸是非常重要的组成部分。因此,氨基酸的积累情况可被用作监测氮对植被影响的重要指标^[4]。如, Van Dijk 和 Roelofs^[5]研究表明,精氨酸可以被认为是针叶林中氮存在状态的指示剂。因为精氨酸是主要的过量氮积累的产物,而且与其它的氨基酸相比含量较高,而且它也是唯一含有 4 个氮原子的氨基酸^[6]。McLaughlin 等^[7]研究也发现,植物中某些氨基酸(如精氨酸、谷氨酰胺、脯氨酸)的积累可以作为大气氮污染的指示剂。此外,大多数草食动物和微生物的生长和繁殖受到氮化合物含量的限制,如氨基酸^[8]和酚类^[9]等,进而影响到他们的取食性。 γ -氨基丁酸是许多高等植物组织中含量较高的游离氨基酸,它是一种非蛋白质氨基酸,在脊椎动物中枢神经系统中作为抑制性神经递质起作用,它的积累会影响到昆虫的摄食习性。因此氮沉降条件下植物叶片中 γ -氨基丁酸含量的变化,极有可能影响到植食性动物与植物群落之间关系的变化。可见,研究植物氮代谢对氮沉降增加的响应不仅有利于了解氮沉降对植物生理生态的影响,而且对于了解氮沉降如何影响森林生态系统方面也具有重要的意义。

但是,目前有关氮沉降对森林植物氮代谢影响的研究绝大部分集中在温带的针叶植物^[10,5,11-13],有关氮代谢在阔叶林中的植物尤其是在热带亚热带阔叶林中的植物报道却极少见。而在国内,相关的研究则仅见于

李德军等^①进行的苗圃实验,关于森林植物氮代谢对氮沉降增加的响应方面的研究还未见报道。在森林里模拟氮沉降增加试验,不论是在理论上,还是在实践管理上,都具有不可取代的地位,而且更能说明当今大气氮沉降增加对森林生态系统带来的一系列后果。随着氮沉降的全球化,陆地生态系统氮超负荷的问题已引起科学家和公众的广泛关注,一些生态学家认为氮沉降是森林衰退的主要原因^[14]。我国目前已成为世界上仅次于欧洲和美国的第三大氮沉降集中区^[15-17]。况且,随着我国社会经济、工农业的进一步发展,氮沉降量可能还会继续升高^[18]。本研究正是在氮沉降这一全球变化的背景下,研究模拟氮沉降增加对亚热带代表性森林类型——季风常绿阔叶林3种林下层优势植物游离氨基酸和蛋白质的影响,并探讨这3种植物中重要氨基酸对氮沉降的指示作用,以及 γ -氨基丁酸含量的变化对植食性动物的可能影响,为揭示氮沉降对森林植物生理生态影响及其机理,以及如何面对和评估氮沉降增加带来的一系列问题提供理论基础。

2 材料与方法

2.1 样地概况

本研究在鼎湖山自然保护区进行。鼎湖山自然保护区位于广东省中部,东经112°33',北纬23°10',属亚热带季风性气候。年平均降雨量为1927mm,其中75%集中在3月到8月,而12月到次年2月仅占6%。年平均相对湿度为80%。年平均温度为21.4℃,最冷月(1月)和最热月(7月)的平均温度分别为12.6℃和28.0℃^[19]。土壤由泥盆纪厚层变质砂岩、砂页岩发育形成,主要土壤类型有赤红壤、红壤等^[20,21]。1989~1990年度和1998~1999年度的降水氮沉降分别为35.57和38.4 kg·hm⁻²·a⁻¹^[22,23]。

季风常绿阔叶林为本地典型的地带性植被,位于海拔300~360m处,有400多年的历史,土壤为砂页岩发育的赤红壤,pH 3.76~3.81,土层厚30~90cm^[24]。植物种类丰富,成层现象明显,郁蔽度95%~99%,群落垂直结构可分为乔木层(乔木层又可分为3~4层)^[25],林下灌木层和草本层。此外,还有层间植物,主要为木质藤本植物和少量的附生植物。乔木层主要有锥栗(*Castanopsis chinensis*)、荷木(*Schima superba*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、华润楠(*Machilus chinensis*)和云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)等。灌木层主要有柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、九节(*Psychotria rubra*)、光叶山黄皮(*Randia canthioides*)等耐阴种类居多。草本层植物较少,主要是一些幼苗。林下层植物主要是胸径(DBH)<2.5cm的木本植物^[26]。它们以黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、光叶山黄皮(*Randia canthioides*)、柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)等居多。

2.2 样地设计和处理

参照欧洲NITREX项目^[27,28]和北美Harvard Forest^[29,30]等类似研究的设计,并结合本地氮沉降情况,于2002年10月在季风常绿阔叶林按照完全随机区组设计原则建立12个样方(10m×20m),样方之间留有10m左右的缓冲区,以防止相互干扰。12个样方分属4个处理组,分别为对照(Control:0kg·hm⁻²·a⁻¹)、低氮(Low N:50 kg·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(Mediate N:100 kg·hm⁻²·a⁻¹)、高氮(High N:150 kg·hm⁻²·a⁻¹)(不包括大气氮沉降量)。每个处理组分成3个重复(在同一林分内同一处理随机选择3个样方),把低氮、中氮和高氮处理样方统称为外加氮处理样方。自2003年7月开始,每月月初对样地开始进行喷施氮(NH₄NO₃),全年平均喷施。方法是根据氮处理水平,将每个样方每次所需要喷施的NH₄NO₃溶解在20L水中(全年所增加的水量相当于新增降水1.2mm)后,以背式喷雾器在林地人工来回均匀喷洒,喷洒高度1.5m左右。对照样方则喷洒同样量的水。除施氮处理外,各样地的其他处理均保持一致。

2.3 样品的采集、处理与测定

本研究以季风常绿阔叶林林下层优势植物为研究对象。2005年4月下旬,在阔叶林样地内选择3种长势均匀的木本植物光叶山黄皮(*Randia canthioides*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、厚壳桂(*Cryptocarya*

① Li D J. Responses of three dominant tree seedlings in low subtropical forest to simulated nitrogen deposition. A thesis submitted for the Degree of Master at the Graduate School of Chinese Academy of Sciences. 2004, 61-70

chinensis), 结构参数见表 1。取样时同种植物每个样方选择 3~6 棵, 分别取 1 年生成熟叶片进行混合。叶片在冰冻条件被送回实验室马上进行处理和分析。

游离氨基酸含量测定参照 Barnett^[31] 和孙国荣等^[32] 的方法, 准确称取磨粉后样品 1g, 加入 5% 水杨酸浸提, 15000r/min 冷冻离心 30min, 收集上清液。重复以上步骤两次, 合并上清液, 待上机分析。游离氨基酸的分析是使用日立 835-50 型氨基酸自动分析仪进行。分析时的测试条件是: 离子交换柱规格 2.6mm × 150mm; 交换树脂型号 No.2619(52051); 柱温 53℃; 泵流速 0.225ml/min; 泵压力 90kg/cm²; 洗脱液 IPH-1, 2, 3, 4; 分析时间 72min; 进样体积 50 × 10⁻³ ml。

蛋白质含量的测定: 参照 Lanyne^[33] 和张志良^[34] 的方法。

2.4 统计分析

采用统计软件 SPSS for windows 12.0 中单因素方差分析 (One way ANOVA) 和 Duncan 多重比较 (Duncan's multiple range test) 检验不同处理间的差异, 绘图制作工具 Microsoft Excel。

3 结果与分析

3.1 游离氨基酸

叶片中游离氨基酸含量对模拟氮沉降的响应随树种和氨基酸不同而异 (表 2, 表 3 和表 4)。对总的游离氨基酸含量而言, 光叶山黄皮和厚壳桂对氮处理的响应相似, 氮处理样方的含量平均值均高于对照, 而且中氮处理还显著高于对照 ($p < 0.05$)。对光叶山黄皮而言, 低氮、中氮和高氮处理分别比对照增加了 2.97%、40.87% 和 3.83%, 厚壳桂分别增加了 29.27%、96.49%、2.81%。但两者在高氮处理下均出现了下降的趋势, 厚

表 1 季风常绿阔叶林下层 3 种优势树种的一些结构参数

Table 1 Indices of the tree structure of three dominant understory species in the monsoon evergreen broad-leaved forest

树种 Species	平均数高 Mean height (m)	平均基径 Mean SBD (cm)	树木密度 Tree density (tree/hm ²)	平均树龄 Mean age (a)
光叶山黄皮 <i>Randia canthioides</i>	1.32	1.05	2761	8
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	1.08	1.07	3422	7
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	1.36	1.43	893	8

* 调查面积为 2400m² Survey areas were 2400 m² for the broad-leaved stand

表 2 光叶山黄皮中游离氨基酸含量对模拟氮沉降的响应 ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)

Table 2 The effect of simulated N deposition on the concentration of free amino acids of *Randia canthioides*

游离氨基酸 FAA	处理 Treatment			
	对照 Control	低氮 Low N	中氮 Middle N	高氮 High N
门冬氨酸 Asp	60.82(7.61)a	65.16(6.64)a	69.42(8.81)a	63.59(4.32)a
苏氨酸 Thr	22.29(0.84)ab	20.23(1.02)ab	32.45(7.56)a	16.81(3.08)b
丝氨酸 Ser	45.11(9.95)a	44.02(8.59)a	109.91(43.36)a	49.17(11.55)a
谷氨酸 Glu	71.51(9.93)a	68.38(4.83)a	71.47(11.53)a	70.00(2.89)a
脯氨酸 Pro	45.69(7.85)a	40.13(0.42)a	45.86(0.01)a	36.22(1.33)a
甘氨酸 Gly	6.03(0.78)a	5.59(0.32)a	7.08(0.15)a	6.72(0.43)a
丙氨酸 Ala	58.92(5.37)a	63.49(11.29)a	70.29(7.67)a	57.08(5.21)a
胱氨酸 Cys	14.27(3.16)a	10.96(0.59)a	5.02(0.02)b	2.06(0.03)b
缬氨酸 Val	16.01(1.53)c	16.20(1.69)c	31.79(0.37)a	25.95(0.57)b
甲硫氨酸 Met	9.06(1.28)a	3.81(3.81)a	13.11(6.84)a	11.63(1.67)a
异亮氨酸 Ile	7.55(0.58)b	9.63(1.40)b	16.32(0.84)a	14.74(1.47)a
亮氨酸 Leu	13.35(0.61)d	17.93(0.67)c	29.43(1.52)a	21.98(1.03)b
酪氨酸 Tyr	BD	BD	BD	BD
苯丙氨酸 Phe	27.18(3.28)b	30.52(2.01)b	37.27(1.30)a	28.05(0.76)b
赖氨酸 Lys	6.76(1.73)b	7.91(1.04)ab	14.00(3.19)a	7.03(1.67)b
组氨酸 His	BD	BD	BD	BD
精氨酸 Arg	2.52(0.47)b	4.32(2.16)b	75.82(36.09)a	23.04(18.35)ab
γ -氨基丁酸 γ -GABA	91.54(2.82)b	103.63(3.71)a	63.46(8.68)c	73.41(5.74)bc
鸟氨酸 Orn	4.72(0.75)a	6.37(2.25)a	16.34(6.20)a	15.08(5.92)a
氨基酸总量 Total amino	503.31(46.82)b	518.28(31.09)b	709.03(84.63)a	522.58(55.13)ab

* 所给数值为平均值, 括号内为标准误, 后附不同字母表示处理间在 $p < 0.05$ 水平上差异显著 Mean values are given, and S. E. in the parenthesis; Means followed by different letters in the same row are significantly different ($p < 0.05$), $n = 3$; BD means below detectable; The same below

表3 黄果厚壳桂中游离氨基酸的含量对模拟氮沉降的响应($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)Table 3 The effect of simulated N deposition on the concentration of free amino acids of *Cryptocarya concinna*

游离氨基酸 FAA	处理 Treatment			
	对照 Control	低氮 Low N	中氮 Middle N	高氮 High N
门冬氨酸 Asp	297.65(8.56)a	270.68(11.17)a	276.72(15.54)a	297.30(36.27)a
苏氨酸 Thr	BD	BD	BD	BD
丝氨酸 Ser	348.98(9.29)a	409.05(18.30)a	452.51(55.21)a	425.49(86.41)a
谷氨酸 Glu	51.20(1.86)a	39.21(10.46)a	48.63(12.16)a	47.06(10.04)a
脯氨酸 Pro	73.91(2.99)a	78.43(4.42)a	32.64(6.95)b	47.15(5.85)b
甘氨酸 Gly	10.79(0.84)a	11.81(0.99)a	9.60(1.23)a	9.86(1.30)a
丙氨酸 Ala	81.79(3.48)a	73.41(2.99)ab	73.91(2.89)ab	66.04(3.31)b
胱氨酸 Cys	21.22(0.30)a	10.75(0.09)c	5.12(0.22)d	14.10(1.80)b
缬氨酸 Val	67.06(7.78)ab	77.93(6.94)a	54.39(3.55)ab	52.26(9.88)b
甲硫氨酸 Met	14.94(2.10)a	3.67(3.67)a	9.06(4.65)a	6.54(3.28)a
异亮氨酸 Ile	11.76(0.58)a	13.61(0.65)a	14.88(4.21)a	14.69(1.62)a
亮氨酸 Leu	25.65(0.73)a	27.44(1.89)a	25.17(1.01)a	24.43(2.76)a
酪氨酸 Tyr	15.55(0.79)a	5.41(1.27)b	2.77(0.27)b	3.93(1.98)b
苯丙氨酸 Phe	56.70(1.41)a	58.30(1.01)a	39.39(2.22)b	43.68(1.56)b
赖氨酸 Lys	27.80(1.40)a	25.62(3.81)a	24.94(2.20)a	23.72(2.89)a
组氨酸 His	23.45(1.39)a	13.10(1.44)a	22.03(4.34)a	24.24(5.64)a
精氨酸 Arg	16.94(0.71)a	15.10(1.56)a	14.68(4.20)a	17.18(5.76)a
γ -氨基丁酸 γ -GABA	305.92(17.24)a	274.82(4.83)a	158.63(16.34)b	183.82(23.01)b
鸟氨酸 Orn	4.06(0.12)a	5.56(0.80)a	2.87(0.26)b	3.26(0.61)b
氨基酸总量 Total amino	1455.38(39.88)a	1413.90(25.79)a	1267.96(78.47)a	1304.75(167.82)a

表4 厚壳桂中游离氨基酸的含量对模拟氮沉降的响应($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)Table 4 The effect of simulated N deposition on the concentration of free amino acids of *Cryptocarya chinensis*

游离氨基酸 FAA	处理 Treatment			
	对照 Control	低氮 Low N	中氮 Middle N	高氮 High N
门冬氨酸 Asp	169.29(12.72)a	174.28(12.44)a	233.87(46.71)a	151.13(9.97)a
苏氨酸 Thr	BD	BD	BD	BD
丝氨酸 Ser	91.93(9.64)b	222.69(31.38)b	520.03(165.98)a	101.65(16.34)b
谷氨酸 Glu	114.11(4.87)a	124.65(4.83)a	132.73(9.52)a	103.11(13.99)a
脯氨酸 Pro	38.72(1.62)a	29.29(0.50)b	42.30(3.80)a	32.89(0.67)b
甘氨酸 Gly	3.47(0.09)bc	4.27(0.36)b	6.62(0.37)a	2.62(0.08)c
丙氨酸 Ala	49.12(9.15)a	43.42(1.99)a	52.41(3.84)a	50.24(2.82)a
胱氨酸 Cys	11.56(0.68)b	10.16(0.16)c	5.06(0.12)d	14.81(0.06)a
缬氨酸 Val	11.11(0.70)c	20.62(0.37)b	27.87(1.60)a	18.07(1.76)b
甲硫氨酸 Met	6.41(0.66)a	5.48(2.98)a	3.70(3.70)a	5.54(2.85)a
异亮氨酸 Ile	3.96(0.55)c	7.52(0.41)b	14.57(0.77)a	7.59(1.35)b
亮氨酸 Leu	3.52(0.16)b	4.93(0.41)b	9.79(1.93)a	5.28(0.17)b
酪氨酸 Tyr	12.70(6.80)a	17.86(4.20)a	12.68(3.64)a	8.32(2.42)a
苯丙氨酸 Phe	13.02(1.04)b	17.51(0.23)a	20.06(1.05)a	18.98(0.78)a
赖氨酸 Lys	8.98(1.54)a	10.36(0.86)a	12.29(3.22)a	7.73(0.47)a
组氨酸 His	3.53(2.12)ab	3.55(0.57)ab	9.28(2.95)a	0.98(0.98)b
精氨酸 Arg	2.65(0.05)b	4.20(0.30)b	7.19(1.80)a	1.90(0.07)b
γ -氨基丁酸 γ -GABA	56.74(8.39)a	75.56(8.65)a	70.86(7.22)a	86.60(16.51)a
鸟氨酸 Orn	1.58(0.17)b	2.39(0.06)a	2.32(0.28)a	1.87(0.23)ab
氨基酸总量 Total amino	602.40(25.51)b	778.73(44.62)ab	1183.63(242.90)a	619.31(5.45)b

壳桂的高氮处理与中氮处理间差异显著($p < 0.05$)。黄果厚壳桂对氮处理的响应则与叶山黄皮和厚壳桂的相反,即随着氮处理水平的增加,游离氨基酸总量呈现下降趋势,但处理间差异不明显。可见,在低氮、中氮处理下厚壳桂叶片中积累的氮以游离氨基酸形式贮存的比例较光叶山黄皮的大,而黄果厚壳桂则表现出一定的下降趋势。

从表2可以看出,光叶山黄皮叶片中含量丰富的游离氨基酸主要是天门冬氨酸、丝氨酸、谷氨酸、脯氨酸、

丙氨酸、精氨酸,以及 γ -氨基丁酸,这 7 种氨基酸占据了绝大部分氨基酸库。其中天门冬氨酸、丝氨酸、丙氨酸、精氨酸含量随着氮处理强度的增加普遍出现了上升的趋势。精氨酸的变化尤为显著,低氮、中氮和高氮处理分别比对照增加了 71.30%、2908.73%、814.29%,中氮和高氮处理效果显著 ($p < 0.05$)。精氨酸在对照条件下仅占总库的 0.5%,施氮处理使其含量迅速上升而成为一个主要的氨基酸,在中氮时高达 10.69%。这说明,精氨酸可以作为植物对氮沉降敏感性响应的一个指标。对于非蛋白氨基酸 γ -氨基丁酸,低氮处理比对照显著增加了 13.20% ($p < 0.05$),然而中氮和高氮分别降低了 30.68% 和 19.80%,且中氮与对照差异显著 ($p < 0.05$)。

黄果厚壳桂的游离氨基酸库主要是天门冬氨酸、丝氨酸、以及 γ -氨基丁酸,这 3 种氨基酸占据了绝大部分氨基酸库(见表 3)。天门冬氨酸低氮、中氮和高氮处理分别比对照降低了 9.06%、7.03%、0.12%,但差异不显著。丝氨酸在氮处理下虽然比对照有所增加,差异亦不显著。 γ -氨基丁酸在低氮处理下含量比对照降了 10.17%,而中氮和高氮分别降低了 48.15% 和 39.91%,且差异显著 ($p < 0.05$)。

厚壳桂的游离氨基酸库主要由天门冬氨酸、丝氨酸、谷氨酸,以及 γ -氨基丁酸组成(见表 4)。与对照相比,天门冬氨酸和谷氨酸在低氮和中氮处理下氨基酸含量都呈现了增加的趋势,高氮处理使其含量降低,但差异不显著。丝氨酸和 γ -氨基丁酸外加氮处理均比对照有所增加。丝氨酸低氮、中氮和高氮处理分别比对照增加了 142.24%、465.68%、10.57%,中氮处理与其余 3 组差异显著 ($p < 0.05$); γ -氨基丁酸分别增加了 33.17%、24.88%、52.63%,呈现出持续增加的趋势。

3.2 游离铵

从图 1 中还可以看出,3 种植物游离铵的含量均随氮处理水平的增加而下降。与对照相比,其中光叶山黄皮和黄果厚壳桂在中氮和高氮处理下的下降还达显著水平 ($p < 0.05$)。

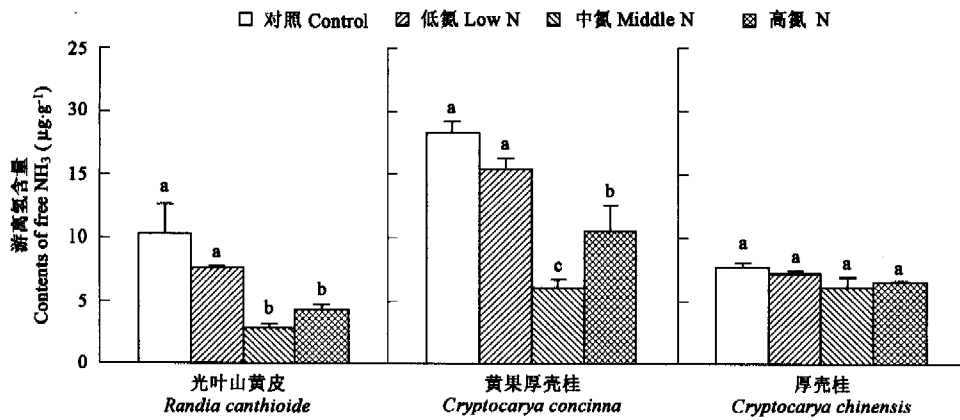


图 1 林下层 3 种优势植物光叶山黄皮、黄果厚壳桂和厚壳桂叶片中游离氨的含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ FW)

Fig. 1 Contents of free NH₃ in leaves of *Randia canthioides*, *Cryptocarya concinna* and *Cryptocarya chinensis* in the understory

Different letters above the columns indicate significant differences among different plots (Duncan's multiple range test; $p < 0.05$), the same below

3.3 可溶性蛋白质

由图 2 可知,氮处理对光叶山黄皮叶片中可溶性蛋白质含量的影响不显著,尽管与对照相比处理组的蛋白质含量略有增加。但氮处理显著地提高了黄果厚壳桂和厚壳桂叶片中蛋白质的含量。黄果厚壳桂叶中可溶性蛋白质含量随着氮处理水平的增加而增加,低氮、中氮和高氮处理分别比对照增加了 84.60%、98.04%、157.78%,且高氮处理与对照差异显著 ($p < 0.05$);厚壳桂叶中可溶性蛋白质含量随氮处理水平呈现出先增加后下降的趋势,低氮、中氮和高氮处理分别比对照增加了 16.86%、36.85%、8.29%,中氮处理与对照差异显著 ($p < 0.05$)。可见,氮处理下黄果厚壳桂叶片中积累的氮以可溶性蛋白质积累的比例较厚壳桂和光叶山黄皮的大。

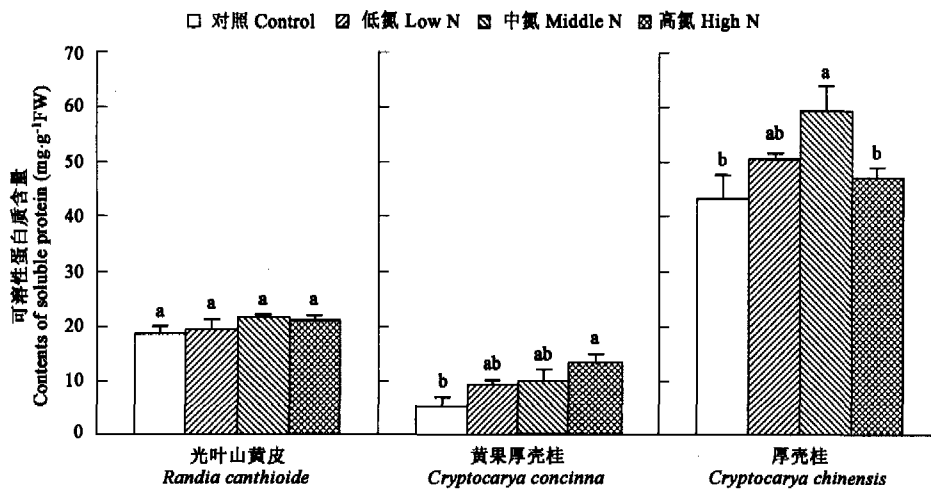


图2 林下层3种优势植物光叶山黄皮、黄果厚壳桂和厚壳桂叶片中可溶性蛋白质的含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)

Fig.2 Contents of soluble protein in leaves of *Randia canthioides*, *Cryptocarya concinna* and *Cryptocarya chinensis* in the understory

4 讨论

4.1 游离氨基酸、可溶性蛋白质和游离铵的变化

以往研究表明,当氮供过于求时,植物往往在体内积累多余的氮以供日后生长需要^[35]。植物具有多种贮存氮的形式,在叶片中通常以蛋白质、游离氨基酸和无机氮(铵态氮和硝态氮)等形式贮存^[36]。许多学者的研究,也支持了无机氮高度的可利用性可导致许多植物不同的组织中游离氨基酸积累的观点^[37-41]。Throop和Lerdau^[42]对大量的施氮试验研究表明,氮沉降能引起叶片中不同游离氨基酸分配格局的巨大变化,如高氮沉降引起精氨酸、谷氨酸等游离氨基酸的明显增加。而且,氮的增加也可能引起叶中总蛋白质的增加,并改变叶片组织中蛋白质的分配格局^[43,11]。李德军^①在模拟氮沉降对苗圃常绿阔叶植物氮代谢的影响的研究中也发现,高氮沉降促进了幼苗叶片中游离氨基酸、可溶性蛋白的增加。

氮处理可引起植物叶片中可溶性蛋白的增加在本研究中得到了进一步的证实。光叶山黄皮、黄果厚壳桂和厚壳桂叶片可溶性蛋白含量在氮处理下都出现了增加的趋势,黄果厚壳桂叶片中积累的氮以可溶性蛋白质积累的比例较厚壳桂和光叶山黄皮的大,但黄果厚壳桂和厚壳桂增加尤为显著,如黄果厚壳桂可溶性蛋白质浓度上升了84.60%~157.78%,厚壳桂上升了8.29%~36.85%。其中黄果厚壳桂可溶性蛋白质浓度变化与李德军^①在苗圃里的研究一致。

然而,本研究的3种植物叶片中游离氨基酸含量对氮处理的响应情况与以往的研究结论有所不同。光叶山黄皮和厚壳桂叶片游离氨基酸含量随氮处理增加呈现增加趋势,而黄果厚壳桂则相反,但是差异均不显著($p < 0.05$)。这与李德军^①由苗圃实验得到的结论不一致。在他的研究中,氮处理显著增加了荷木和黄果厚壳桂幼苗叶片总游离氨基酸含量($p < 0.05$)。由苗圃研究得到的结论与自然林的存在差异可能与这两类生态系统的性质有关,如自然林的高度复杂性等。

3种植物总游离氨基酸含量的变化对氮沉降的响应不尽相同,游离氨基酸库的组成随物种的不同而异(表2、表3和表4)。在所检测到的氨基酸中,黄果厚壳桂和厚壳桂都不含苏氨酸。虽然游离氨基酸库的主要组成随物种的不同而不同,但有趣的是,他们都拥有相同的几个主要氨基酸,即天冬氨酸、丝氨酸和 γ -氨基丁酸。在低氮、中氮处理下厚壳桂叶片中积累的氮以游离氨基酸形式贮存的比例较光叶山黄皮的大,而黄果厚壳桂则表现出一定的下降趋势。

① Li D J. Responses of three dominant tree seedlings in low subtropical forest to simulated nitrogen deposition. A thesis submitted for the Degree of Master at the Graduate School of the Chinese Academy of Sciences. 2004, 61 ~ 70

本研究中,游离铵的含量随氮处理水平的增加而下降,这与以往的研究一致^[44]。这可能是因为氮处理条件下,植物将吸收的游离铵转化为氨基酸而贮存起来,但这种转化速度超过了植物对铵的吸收速度^[44]。当然,实际情况如何,还需要更深入的研究。

4.2 氮沉降响应的指示剂

对针叶树种的研究发现,植物体内的氮含量和某些氨基酸(尤其是精氨酸)含量可以很好的指示氮沉降变化^[4]。本研究中,氮处理下(特别是中氮处理),丝氨酸在光叶山黄皮和厚壳桂中变化显著,在高氮下其游离氨基酸含量降低;中高氮处理下, γ -氨基丁酸含量在黄果厚壳桂和光叶山黄皮中的变化显著。因此,这些游离氨基酸含量的变化可以作为监测氮沉降变化的指示剂。

在氮处理下光叶山黄皮中的精氨酸由非主要氨基酸一跃成为主要氨基酸,其中,中氮处理比对照高达 30 倍。这说明常绿阔叶林里的光叶山黄皮精氨酸含量的变化可以更好地揭示出大气氮沉降量的大小。国外的多项研究也说明了这一点。如, Nordin 等^[45]的研究表明,特定物种氨基酸库的变化预示着对氮的增加产生了反映。Calanni 等^[6]对英国冷杉(*Picea engelmannii*)的研究也表明,在成年树中精氨酸和谷氨酸可以作为大气氮沉降的指示剂。Bauer 等^[46]研究发现,高氮处理下($150 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),红松(*Pinus resinosa* Ait.) 针叶中高蛋白质浓度上升了 65% ~ 80%,分配到游离氨基酸中的氮上升了几个数量级。在对照样地中,游离氨基酸库的组成几乎都是以谷氨酸、 γ -氨基丁酸和亮氨酸为主。然而,在高氮处理的针叶中,几乎所有的氨基酸都有所增加,但增加的大部分氨基酸都是精氨酸。Durzan 和 Steward^[47]研究表明,游离氨基酸特别是精氨酸的积累,在过量氮沉降期间可以形成氮贮存库,为未来生长和蛋白质合成作准备;此外,还可以作为去除植物体内过量铵^[48]和解除氮的毒害^[49]的一个重要途径。除了精氨酸外,还发现其他的氨基酸如脯氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、谷氨酰胺等也会对过量的氮沉降做出响应^[10,50]。由于精氨酸含量较高,而且是主要的过量氮积累的底物,而且它也是唯一一个含有 4 个氮原子的氨基酸。这样一来,精氨酸可以被认为是针叶林中氮存在状态的指示剂^[5]。至于本研究中的黄果厚壳桂和厚壳桂,叶片精氨酸含量极低,分别占总库的 1.07% ~ 1.32%、0.44% ~ 0.61%,是否适合作为氮存在状态的指示剂仍需进一步的研究。

4.3 氮沉降对森林植物生长的可能影响

以往对温带针叶植物的研究表明,氮沉降在初始阶段会引起森林植物蛋白质,特别是可溶性蛋白质的增加^[40,46],而蛋白质的增加通常有利于树木的生长^[51,52]。但是当氮沉降过量后,植物会以游离氨基酸的形式,特别是精氨酸,积累多余的氮^[40,11,12,53]。然而,游离氨基酸,特别是精氨酸的大量积累,常常会给植物的生长带来负面效应^[51]。在本研究中,氮沉降不同程度的促进了 3 种植物叶片中游离氨基酸和(或)可溶性蛋白含量的增加,这些变化对植物的生长带来什么样的影响,是不是与温带针叶林植物产生相同的反应,将是今后研究继续关注的重点。

此外,氮沉降导致植物的氮代谢,特别是氨基酸和蛋白质代谢明显的变化,也会影响到植物的抗虫害能力。叶氮浓度的增加会降低植物对次生代谢防卫物质的分配^[54],这样一来会提高植物的可口性和食草动物取食的比率。植物组织质量的变化,也许会影响到昆虫爆发的频率和严重度,植物得到反馈,并影响到植物群落的组成^[55]。在本研究中, γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)在 3 种植物中都作为一个主要的游离氨基酸而存在,在植物的氮代谢中占有重要的地位。由于 γ -氨基丁酸对一些昆虫具有灭杀作用,对动物也有一定的毒性^[56],所以 γ -氨基丁酸含量的变化会影响到植食性昆虫的摄食习性^[57]。本研究中,黄果厚壳桂叶片,随着里氮处理水平的增加, γ -氨基丁酸含量呈现下降的趋势,这也许会增加植食性动物的取食率。相反,厚壳桂叶中 γ -氨基丁酸含量呈现出了持续增加的趋势,也许会越来越不利于植食性动物的取食。光叶山黄皮随氮处理强度的继续增加也许会出现与黄果厚壳桂类似的趋势。

南亚热带 3 种林下层优势植物的游离氨基酸和可溶性蛋白质含量的变化,如何影响植物的生长趋势、植物与植食性动物间的相互关系仍需进一步的研究。

5 结论

由以上分析可知,氮沉降改变了叶片中氮的分配格局,促进了叶片中游离氨基酸和/或可溶性蛋白含量的增加,进一步论证了以往的结论。本研究也初步找出了不同植物中对氮沉降响应敏感的指示剂。对于光叶山黄皮而言,丝氨酸、精氨酸和 γ -氨基丁酸,特别是精氨酸,可以用来做为对氮沉降响应的指示剂; γ -氨基丁酸可以作为黄果厚壳桂对氮沉降响应的指示剂;丝氨酸和 γ -氨基丁酸可以作为厚壳桂对氮沉降响应的指示剂。 γ -氨基丁酸含量的变化也许会影响到植食性动物的取食趋势。今后将继续关注植物蛋白质、游离氨基酸含量的动态变化,并结合植物受害症状、生物量等方面,以评估氮沉降对森林生产力的影响,为生态系统的管理与健康发展提供必要的理论基础。

References:

- [1] Perez-Solba M, Stulen I, Van der Eerden L J M. Effects of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiol Plant*, 1994, 90: 629 ~ 636.
- [2] Brown K R, Thompson W A, Camm E L, *et al.* Effects of N addition rates on the productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, and *Tsuga heterophylla* seedlings. II. Photosynthesis, ^{13}C discrimination and N partitioning in foliage. *Trees*, 1996, 10: 198 ~ 205.
- [3] Warren C R, Dreyer E, Adams M A. 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*, 2003, 17: 359 ~ 366.
- [4] Pitcairn C E, Fowler D, Leith I D, *et al.* Bioindicators of enhanced nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 2003, 126: 353 ~ 361.
- [5] Van Dijk H F G, Roelofs J G M. Effects of excessive ammonium deposition on the nutritional status and condition of pine needles. *Physiologia Plantarum*, 1988, 73: 494 ~ 501.
- [6] Calanni J, Berg E, Wood M, *et al.* Atmospheric nitrogen deposition at a conifer forest: response of free amino acids in Engelmann spruce needles. *Environmental Pollution*, 1999, 105: 79 ~ 89.
- [7] McLaughlin J W, Reed D D, Bagley S T, *et al.* Foliar amino acid accumulation as an indicator of ecosystem stress for first-year sugar maple seedlings. *Journal of Environmental Quality*, 1994, 23: 154 ~ 161.
- [8] Hatcher P E. Three-way interactions between plant pathogenic fungi, herbivorous insects and their host plants. *Biological Reviews*, 1995, 12: 639 ~ 694.
- [9] Balsberg P A M. Influence of nitrogen fertilization on minerals, carbohydrates, amino acids and phenolic compounds in beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves. *Tree Physiology*, 1990, 10: 93 ~ 100.
- [10] Kim Y T, Glerum C, Stoddart J, *et al.* Effects of fertilization on free amino acid concentrations in black spruce and jack pine containerized seedlings. *Canadian Journal of Forestry Research*, 1987, 17: 27 ~ 31.
- [11] Pietila M, Lahdesmaki P, Pietilainen P, *et al.* High nitrogen deposition causes changes in amino acid concentration and protein spectra in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Environmental Pollution*, 1991, 72: 103 ~ 115.
- [12] Richter C M, Kranig S, Wild A. Contents of free amino acids in needles of Norway spruce trees in relation to novel forest decline. Studies on trees from a site in the northern Black Forest. *Environmental Pollution*, 1995, 87: 303 ~ 312.
- [13] Boxman A W, Van Dam D, Van Dijk H F G, *et al.* Ecosystem response to reduced nitrogen and sulfur inputs into two coniferous forest stands in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 1995, 71: 7 ~ 29.
- [14] Nihlgard B. The ammonium hypothesis-an additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio*, 1985, 14: 2 ~ 8.
- [15] David A, Wedin, David Tilman. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 274: 1720 ~ 1723.
- [16] Moffat A S. Global Nitrogen Overload Problem Grows Critical. *Science*, 1998, 279: 988 ~ 989.
- [17] Holland E A, Dentene F J R, Braswell B H, *et al.* Contemporary and Pre-Industrial Global Reactive Nitrogen Budgets. *Biogeochemistry*, 1999, 46: 7 ~ 43.
- [18] Galloway J N, Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, 2002, 31: 64 ~ 71.
- [19] Huang Z F, Fan Z G. The climate of Ding Hu Shan. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1982, 1: 11 ~ 23.
- [20] He J H, Chen Z Q, Liang Y E. Soils of Dinghushan biosphere reserve. *Tropical and subtropical forest ecosystem*, 1982, 1: 25 ~ 38.
- [21] Zhang B G, Zhuo M N. The Physical properties of soil under different forest types in Ding Hu Shan Biosphere Reserve. *Tropical and subtropical forest ecosystem*, 1985, 3: 1 ~ 10.
- [22] Huang Z L, Ding M M, Zhang Z P, *et al.* The hydrological processes and nitrogen dynamics in a monsoon evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18 (2): 194 ~ 199.
- [23] Zhou G Y and Yan J H. The influence of region atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of

- Dinghushan forest ecosystem s. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (12):2002 ~ 2012.
- [24] Mo J M, Brown S, Peng S L, *et al.* Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175:573 ~ 583.
- [25] Cao H L, Huang Z L, Zhang L Y, *et al.* Vegetation map of Dinghu Mountain Nature Reserve. *Tropical and subtropical forest ecosystem*, 2002, 9:1 ~ 9.
- [26] Huang Z L, Kong G H, Wei P. Plant species diversity dynamics in Dinghu Mountain forests. *Chinese Biodiversity*, 1998, 6 (2):116 ~ 121.
- [27] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101:1 ~ 7.
- [28] Gundersen P, Emmett B A, Kjonaas O J, *et al.* Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forest: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 37 ~ 55.
- [29] Aber J D, Magill A H, Boone R, *et al.* Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the Harvard forest, Massachusetts. *Ecological applications*, 1993, 3: 156 ~ 166.
- [30] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K J, *et al.* Nitrogen saturation in Northern forest ecosystems, hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, 48: 921 ~ 934.
- [31] Barnett N M. Amino acid and protein metabolism in bermuda grass during water stress. *Plant Physiology*, 1966, 41: 1222 ~ 1230.
- [32] Sun G R, Guan Y, Yan X F. Effect of sodium carbonate stress on amino acid contents of *Puccinellia tenuiflora* seedlings. *Bulletin of Botanical Research*, 2000, 20(1):69 ~ 72.
- [33] Lanyne E. *Methods in Enzymology*, 1957, 3: 447 ~ 454.
- [34] Zhang Z L. *Plant Physiology Experimental Guidance* (II). Beijing: Higher Education Press, 1990, 184 ~ 185.
- [35] Proe M F, Millard P. Relationship between nutrient supply, nitrogen partitioning and growth in young Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Caar.]. *Tree Physiol*, 1994, 14:75 ~ 88.
- [36] Millard P. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell Environ*, 1988, 11: 1 ~ 8.
- [37] Chapin F S III, Shaver G R, Kedrowski R A. Environmental controls over carbon, nitrogen and phosphorus fractions in *Eriophorum vaginatum* in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 1986, 12:167 ~ 195.
- [38] Lähdesmäki P, Pakonen T, Saari K, *et al.* Environmental factors affecting basic nitrogen metabolism and seasonal levels of various nitrogen fractions in tissues of bilberry, *Vaccinium myrtillus*. *Holarctic Ecology*, 1990, 12:19 ~ 30.
- [39] Baxter R, Emes M J, Lee J A. Effects of an experimentally applied increase in ammonium on growth and amino acid metabolism of *Sphagnum cuspidatum* Ehr. ex. Hoffm. from differently polluted areas. *New Phytologist*, 1992, 12: 265 ~ 274.
- [40] Näsholm T, Ericsson A. Seasonal changes in amino acids, protein and total nitrogen in needles of fertilised Scots pine trees. *Tree Physiology*, 1990, 12: 267 ~ 281.
- [41] Ohlson M, Nordin A, Näsholm T. Accumulation of amino acids in forest plants in relation to ecological amplitude and nitrogen supply. *Functional Ecology*, 1995, 12:596 ~ 605.
- [42] Throop H L, Lerdau M T. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for Community and Ecosystem Processes. *Ecosystems*, 2004, 7: 109 ~ 133.
- [43] Rao M V, Khujneri S, Dubey P S, *et al.* Response of eight tropical plants to enhanced ammonia deposition under field conditions prevalent with SO₂ and NH₃. *Water Air Soil Pollution*, 1993, 71:331 ~ 45.
- [44] Pérez-Soba M, Stulen I, Van der Eerden L J M. Effects of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiologia Plantarum*, 1994, 90: 629 ~ 636.
- [45] Nordin A, Näsholm T, Ericson L. Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of a boreal coniferous forest. *Functional Ecology*, 1998, 12: 691 ~ 699.
- [46] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, *et al.* Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196:173 ~ 186.
- [47] Durzan D, Steward F. Nitrogen metabolism. *Plant Physiology*, 1983, 8:55 ~ 265.
- [48] Rabe E, Lovatt C J. Increased arginine biosynthesis during P deficiency. *Plant Physiology*, 1986, 81:774 ~ 779.
- [49] Huhn G, Schulz H. Contents of free amino acids in scots pine needles from field sites with different levels of nitrogen deposition. *New Phytologist*, 1996, 134:95 ~ 101.
- [50] Schneider S, Gebler A, Weber P, *et al.* Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New Phytologist*, 1996, 134:103 ~ 114.
- [51] Näsholm T, Nohrstedt H O, Kären O, Kytö M & Björkman C. How are trees affected? In: Bertills, U. & Näsholm, T. eds. *Effects of nitrogen deposition on forest ecosystems*, Swedish Environmental Protection Agency Report, 2000, 5067: 53 ~ 75.
- [52] Nkaji T, Fukami M, Dokiya Y, *et al.* Effects of nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora*

seedings. *Trees*, 2001, 15: 453 ~ 461.

- [53] Pérez-Soba M, De Visser P H B. Nitrogen metabolism of Douglas fir and Scots pine as affected by optimal nutrition and water supply under conditions of relatively high atmospheric nitrogen deposition. *Trees*, 1994, 9: 19 ~ 25.
- [54] Coley P D, Bryant J P, Chapin F S. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 1985, 230: 895 ~ 899.
- [55] Bobbink R, Hornung M, Roelofs J G M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Ecology*, 1998, 86: 717 ~ 738.
- [56] Mu X M, Wu X R. Metabolism, enzymology and physiological roles of γ -aminobutyrate in higher plants. *Chemistry of Life*, 1995, 15(5): 21 ~ 24.
- [57] Ramputh A I, Bown A W. Rapid γ -aminobutyric acid synthesis and the inhibition of the growth and development of oblique-banded leaf-roller larvae. *Plant Physiol*, 1996, 3: 1349 ~ 1352.

参考文献:

- [19] 黄展帆, 范征广. 鼎湖山的气候. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1: 11 ~ 16.
- [20] 何金海, 陈兆其, 梁永炎. 鼎湖山自然保护区之土壤. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1: 25 ~ 38.
- [21] 张秉刚, 卓慕宁. 鼎湖山自然保护区不同林型下土壤的物理性质. 热带亚热带森林生态系统研究, 1985, 3: 1 ~ 10.
- [22] 黄忠良, 丁明懋, 张祝平, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林的水文学过程及其氮素动态. 植物生态学报, 1994, 18(2): 194 ~ 199.
- [23] 周国逸, 闫俊华. 鼎湖山区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响. 生态学报, 2001, 21(12): 2002 ~ 2012.
- [25] 曹洪麟, 黄忠良, 张林艳, 等. 鼎湖山自然保护区植被类型. 热带亚热带森林生态系统研究, 2002, 9: 1 ~ 9.
- [26] 黄忠良, 孔国辉, 魏平. 鼎湖山植物物种多样性动态. 生物多样性, 1998, 6(2): 116 ~ 121.
- [32] 孙国荣, 关旻, 阎秀峰. Na_2CO_3 胁迫对星星草幼苗游离氨基酸含量的影响. 木本植物研究, 2000, 20(1): 69 ~ 72.
- [34] 张志良. 植物生理实验指导(第二版). 北京: 高等教育出版社, 1990. 184 ~ 185.
- [56] 穆小民, 吴显荣. 高等植物的 γ -氨基丁酸及其代谢的酶学研究. 生命的化学, 1995, 15(5): 21 ~ 24.