

木本植物对高氮沉降的生理生态响应

李德军^{1,2}, 莫江明^{1*}, 方运霆¹, 江远清¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 从 4 个方面综述了木本植物对氮沉降增加的生理生态响应研究进展。(1)氮沉降增加引起木本植物组织氮浓度增加, 从而改变其体内的氮代谢; (2)氮沉降影响植物的光合作用速率及与光合作用相关的含氮组分, 一定范围内氮沉降会增加光合速率、光合色素和 Rubisco 含量; (3)氮沉降增加将导致植物的呼吸作用增强; (4)氮沉降增加不利于植物的抗逆性, 导致植物的抗寒力和抗病虫害的能力下降。

关键词: 氮沉降; 木本植物; 氮代谢; 光合作用; 呼吸作用; 抗逆性; 综述

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2004)05-0482-07

Ecophysiological Responses of Woody Plants to Elevated Nitrogen Deposition

LI De-jun^{1,2}, MO Jiang-ming^{1*}, FANG Yun-ting¹, JIANG Yuan-qing¹

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. The Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: During the past several decades, nitrogen deposition has brought a series of environmental and ecological problems. The subjects included in this literature review are: (1) elevated nitrogen deposition changes nitrogen metabolism in plants due to the increasing nitrogen concentration in plant tissues; (2) it influences photosynthesis including photosynthetic rate, photosynthetic pigments and Rubisco concentrations; (3) elevated nitrogen deposition increases plant respiration; and (4) increases the susceptibility of plant resistance to coldness, pests and diseases.

Key words: Nitrogen deposition; Woody plants; Nitrogen metabolism; Photosynthesis; Respiration; Plant resistance; Review

在过去几十年中, 化石燃料燃烧、化肥生产和使用及畜牧业集约化经营等人类活动向大气排放了大量的氮化物, 导致氮化物在大气中累积并向陆地和水域生态系统沉降^[1]。如在欧洲畜牧业和工业发达的地区氮沉降超过 25 kg N hm⁻²a⁻¹^[2]; 在严重污染的地区如荷兰, 森林穿透雨中的氮普遍超过 50 kg N hm⁻²a⁻¹, 有些地区甚至超过 100 kg N hm⁻²a⁻¹^[3]; 在美国东北部, 当前氮沉降率比本底水平增加了 10-20 倍^[4]。随着经济发展的全球化, 氮沉降的增加也呈现出全球化趋势^[5]。在欧美的一些地区, 氮沉降

已造成许多陆地和水域生态系统氮饱和, 给生态环境带来了严重的冲击^[1]。比如, 影响森林植物生长, 严重者导致森林衰退; 影响森林植物组成和多样性; 影响森林碳吸收及引起森林生态系统向大气排放的 N₂O 增加, 从而加剧温室效应^[6,7]。欧美等国的生态学者近 20 年来就氮沉降对各类生态系统和植物的影响进行了广泛而深入的研究。

事实上, 我国已成为世界三大高氮沉降区之一^[6], 许多地区存在高氮沉降现象, 如地处经济发达的珠江三角洲北缘的鼎湖山自然保护区, 1989-

收稿日期: 2003-08-01 接受日期: 2003-11-03

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30270283); 广东省自然科学基金项目 (021524); 中国科学院知识创新工程领域前沿项目和中国科学院华南植物研究所所长基金项目资助。

* 通讯作者 Corresponding author

1990年度和 1998–1999 年度的降水氮沉降分别为 35.57 和 38.4 kg N hm⁻² a⁻¹^[8, 9], 黑龙江帽儿山森林定位站降水氮沉降为 12.9 kg hm⁻² a⁻¹^[10]。这些数字均高于或远远高于森林对氮的需求量(约 5–8 kg N hm⁻²a⁻¹)^[11]。国内在这方面的研究还很缺乏。作为氮沉降对植物的影响研究的一部分, 本文就木本植物对氮沉降增加的生理生态响应的研究现状作一综述, 为我国开展相关的研究和进行森林资源保护和环境管理提供参考。

1 氮代谢

生长在高氮沉降或人为施氮条件下的植物对有效氮进行大量吸收, 引起氮在植物体内累积^[6], 必然导致氮代谢发生变化。一般而言, 高氮输入会引起总蛋白、可溶性蛋白(尤其是 Rubisco, 即核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶)和集光复合体(light-harvesting complex, LHC)增加^[12, 13], 但以游离氨基酸形式累积似乎是一种更有效的贮存多余氮的途径。许多模拟氮沉降的实验证明植物体内氨基酸浓度, 尤其是精氨酸浓度显著升高。如当黑云杉(*Picea mariana*)叶片氮浓度从 10 mg g⁻¹ 增加到 30 mg g⁻¹ 时, 叶片氨基酸浓度从 3% 增加到 12%^[14], 当欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)叶片氮浓度从 10 mg g⁻¹ 增加到 20 mg g⁻¹ 时, 叶片精氨酸浓度从小于 0.5% 增加到 15%^[15]。又如 Pérez-Solba 等^[16]对欧洲赤松幼树的熏氮气实验(模拟氮的干沉降)表明, 针叶中游离氨基酸浓度比对照高出 300%, 主要是精氨酸、谷氨酰胺、天冬酰胺和谷氨酸盐的增加。Pérez-Solba 和 De Visser^[17]对生长在野外高氮沉降(主要是氨/铵沉降)下的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和欧洲赤松进行了研究(对照组), 同时, 他们设计了一个灌溉-施肥处理组, 并且保证处理组植物生长的营养平衡, 结果表明, 处理组叶片中氨基酸浓度远低于对照组, 主要是由于处理组的精氨酸平均比对照组低 60%。对照组叶片中氨基酸种类主要为精氨酸, 而处理组则主要为谷氨酸。富氮环境下, 叶片氨基酸库中精氨酸占优势可能是由于它比其他任何氨基酸都能更有效地贮存多余的氮, 因为精氨酸的 N/C 最高, 达 4/6, 而谷氨酸只有 1/5。

实际上, 叶片中精氨酸浓度增加, 常与植物营养失衡(nutrient imbalance)^[6]相关, 而谷氨酸浓度增加则表示植物的营养状况改善, 并且, 游离氨基酸在植物体内累积会干扰细胞内的许多生化过程^[18], 从

而对植物产生毒害作用。如有研究表明, 当针叶中精氨酸含量达到总氮量的 30% 左右时, 林木生长明显下降, 而当氮输入减少后, 针叶中的精氨酸含量明显下降, 同时林木生长明显提高^[19]。因此, Kim 等^[14]建议用某些氨基酸, 如精氨酸来作为植物氮状况的一个指标。有些学者甚至认为针叶中精氨酸的浓度在一定程度上可用作评判氮沉降是否达毒害水平的一个很好的指示剂^[20]。

在高氮沉降的地区, 植物除了通过根系大量吸收氮外, 也通过林冠层(主要是通过叶片的气孔)吸收很大一部分氮。一般而言, 根系主要吸收 NO₃⁻ 和 NH₄⁺, 而叶片主要吸收 NH₃ 和 NO₂, 此外也吸收一部分 NO₃⁻ 和 NH₄⁺。进入叶片中的 NH₃ 与细胞液作用形成 NH₄⁺, NH₄⁺ 对植物具有毒害作用, 可能是因为 NH₄⁺ 会使光合作用解偶联(decoupling)^[21]或者改变细胞内环境的酸碱平衡^[22]。长期生长在高氮/铵沉降地区的植物似乎会产生对这种逆境的生理驯化, 表现为植物体内某些与 NH₄⁺ 代谢有关的酶, 如催化 NH₄⁺ 合成谷氨酰胺的谷氨酰胺合成酶(GS)和催化 α-酮戊二酸胺化/去胺化作用生成谷氨酸的谷氨酸脱氢酶(GDH)的活性可能增加, 从而在一定程度上缓解氨毒。Pérez-Solba 等^[16]的实验表明, 氨处理导致针叶中 GS 活性显著增加。此外, 不同物种体内与 NH₄⁺ 代谢有关的酶的活性本身存在差异, 也会造成它们缓解氨毒的能力不同, 如 Pérez-Solba 和 De Visser^[17]报道生长在高氮/铵沉降下的欧洲赤松体内的 GS 和 GDH 活性分别比花旗松的高 44% 和 25%。有趣的是, 生长在高氮/铵沉降下的欧洲赤松的活力也比花旗松的高^[23]。

此外, 一些施氮实验表明, 大量的氮输入引起叶片中多胺(腐胺、亚精胺和精胺)浓度增加。如在哈佛森林用氮处理导致多脂松(*Pinus resinosa*)针叶中多胺浓度显著增加, 高氮处理的北美红栎(*Quercus rubra*)和黑栎(*Quercus vetulina*)叶片中腐胺含量是对照的 3–4 倍^[24]。细胞内的多胺带有净正电荷^[25], 与植物的胁迫响应密切相关, 因此对所有生物的生长和发育都具有重要的意义。大量氮沉降引起叶片中多胺增加, 对植物是利是弊, 还有待进一步研究。

2 光合作用

2.1 光合速率

在一定范围内, 植物的光合速率随叶片氮含量

增加而增加,但当叶片氮含量超过一定限度时,光合速率反而下降。Brown 等^[12]对 3 种常绿松树,即西加云杉 (*Picea sitchensis*)、北美乔柏 (*Thuja plicata*) 和异叶铁杉 (*Tsuga heterophylla*) 的幼苗进行 3 个月的氮处理(分为 0.09、0.07、0.05、0.025 g N d⁻¹ 4 个水平),发现叶片氮含量在 21mg g⁻¹ 以下时,所有树种的光合速率均随叶片氮含量线性增加,但当叶片氮含量超过 21 mg g⁻¹ 时,光合速率反而下降。他们认为光合速率下降是由于高氮处理引起植物自遮蔽(self-shading)所致。Nakaji 等^[25,26]将日本柳杉 (*Cryptomeria japonica*) 和赤松 (*Pinus densiflora*) 的一年生幼苗置于氮处理水平分别相当于 0、28.57、113 和 340 kg N hm⁻²a⁻¹ 的土壤中进行 2 个生长季节的试验,结果表明在最高氮水平下生长的日本赤松的净光合速率在第一个生长季的中期即开始下降,而在较低水平下净光合速率随氮输入量的增加而增加。但也有些研究结果呈现氮处理没有引起光合速率变化^[27],研究者认为这是由于氮处理导致植物营养失衡或自我荫蔽产生的负效应抵消了氮含量增加的效应所致。

2.2 光合色素

高等植物的光合色素包括叶绿素和类胡萝卜素,叶绿素是构成集光复合体和光合单位的主要成分,叶绿素 a 和 b 是天线系统中承担光能吸收和传递的主要色素分子,类胡萝卜素除了有吸收光能的作用外,还能防御光照对叶绿素的伤害。氮沉降或者人为施氮会显著改变叶绿素含量。如 Warren 等^[13]的研究表明,氮处理导致单位面积叶绿素 a+b 的含量增加了 4 倍,并且叶绿素含量与单位面积氮含量呈正相关。Pérez-Solba 等^[16]对欧洲赤松幼树进行为期 14 周的熏氨气实验,结果表明针叶中叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别比对照高 29%、38% 和 11%。但有些研究却得到了不同的结果,如 Schaberg 等^[27]报道施氮没有引起各个不同氮处理间叶绿素浓度的明显变化,但对照样方叶片每单位氮素的平均光合速率比氮处理样方的高。Clement^[28]对欧洲赤松同样进行熏氨气处理,结果针叶中叶绿素 a 的含量增加,而叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量却没发生变化。

过量的氮沉降反而会使叶绿素含量下降,可能是由于过量的氮沉降通常会间接引起叶片营养失衡所致,因为矿质元素对叶绿素形成有很大的影响,在氮素充足的条件下,如果植物缺乏镁、铁、锰、

铜或锌等元素时,不能形成叶绿素。Nakaji 等^[25,26]认为,生长在高氮水平下的日本红松幼苗针叶中叶绿素含量降低与针叶中营养失衡有关。

2.3 Rubisco

Rubisco 既是决定 C₃ 植物光合碳代谢方向和效率的关键酶,又是叶片中主要的蛋白质,其含量占叶片总可溶性蛋白质含量的 50% 左右^[29]。Rubisco 含量、总活性和初始活性与光合速率呈正相关^[30]。

许多研究表明,Rubisco 的含量和总活性随叶片氮浓度的增加而呈线性增加^[13]。Warren 等^[13]对欧洲赤松幼苗进行三年施氮处理,低氮处理(接受 39 g N)和高氮处理(分别 169 和 224 g N)的幼苗单位叶面积 Rubisco 含量和以 Rubisco 形式存在的氮占总氮的比率分别为 8–9 g Rubisco m⁻², 26%–27% 和 12–16 g Rubisco m⁻², 26%–38%。Brown 等^[12]报道氮处理导致西加云杉幼苗叶片 Rubisco 的含量从 13 mg g⁻¹ 增加到 22 mg g⁻¹,相应地,占总蛋白的比例从 18% 增加到 25%。但有些研究发现叶片 Rubisco 的含量随着氮供应和叶片氮浓度增加反而下降^[25,26,31],这可能是由于营养失衡引起的。

尽管随着叶片氮含量的增加,Rubisco 的含量相应增加,但越来越多的研究表明,植物并不将这一部分多余的 Rubisco 用来参与光合作用,而是作为叶片氮的贮存形式。Stitt 和 Schulze^[32]早就报道 Rubisco 很容易在活化态和非活化态之间转换,以非活化态存在时可能消耗的能量较低。如 Warren 等^[13]发现氮处理的欧洲赤松幼苗当年生针叶中的 Rubisco 含量普遍高于一年生针叶,他们认为当年生针叶中贮存的 Rubisco 可以在下一年被利用。有研究者认为,可获得性氮越丰富,以 Rubisco 形式贮存的氮将越多^[33]。

也有研究结果表明,尽管 Rubisco 总活性随叶片氮含量增加而线性增加,但其初始活性对叶片氮含量的响应为非线性的,并且活性 Rubisco 占的比例随叶片氮含量的增加而线性下降^[33]。而对生长在富氮环境中的菠菜的研究没有发现 Rubisco 有明显的钝化现象^[34]。Warren 等^[13]也观察到 Rubisco 的比活性 (Rubisco 最大羧化率 (V_{cmax})/单位叶面积 Rubisco 含量)与叶片单位面积氮含量呈显著负相关。

但有些研究得到了不一致的结果,如 Laitinen 等^[35]报道,用氮处理树龄 25–30 a 的欧洲赤松,叶片 Rubisco 浓度、Rubisco 活性和光合作用没有发生变化,这可能与树种、树龄、氮处理时间和强度、土壤

性质有关。

植物的光合能力主要是受 CO_2 固定这一环节所限制^[36], 因此由叶片氮含量增加引起的 Rubisco、叶绿素和与光合作用相关的含氮组分的增加可能有利于光合能力增强。但过量氮沉降通常伴随着植物营养失衡, 这对与光合作用相关的过程及组分合成是不利的, 从而对光合作用产生负面影响, 并且氮营养的增强常伴随着植物的自我荫蔽。这些因素可能是导致野外条件下氮沉降对光合速率的影响不明显的原因。

3 呼吸作用

呼吸作用与植物组织的氮含量呈线性相关^[37]。氮沉降或施氮引起植物组织氮含量明显增加, 无疑会影响植物呼吸作用。在 Mount Ascutney 进行的施氮实验中, 氮处理引起叶片呼吸作用增强, 且与氮处理水平呈正相关^[27]。另一个施氮实验也表明组织氮含量与放射松(*Pinus radiata*)叶片、细根、木材组织和林分的呼吸作用间存在很强的线性关系^[38]。氮处理导致呼吸作用增强可能是由于组织中蛋白质含量增加^[39], 因为细胞中蛋白质的修复和更新所需的能量约占维持性呼吸 (maintenance respiration, Rm) 的 20%^[40], 甚至 60%^[41]。但在有些研究中, 氮处理并没有引起呼吸作用的明显变化, 可能是在这些实验中, 进入植物体的氮很大一部分是以游离氨基酸的形态贮存的, 即最终转化为蛋白质形态的氮不多^[20]。

此外, 叶片中 Ca 和 Mg 的含量及 Ca/N 和 Mg/N 与呼吸作用呈显著负相关。因此, 由氮处理引起呼吸作用增强的原因可能是由氮处理导致叶片盐基离子含量下降所致^[30]。例如, 细胞中钙离子亏缺会破坏膜结构的完整性, 从而引起呼吸速率增强^[42]。

强呼吸作用会通过一系列机制促进植物衰退^[43]。强呼吸速率可能耗尽碳库并减少用来维持根生长和营养吸收的碳水化合物的供应。碳库减少也可能降低细胞防御和修复机制所需的糖类的供应, 从而表现出整体抗逆性的降低。由氮处理引起的呼吸作用增强或许可以部分解释高氮输入导致树木生长下降和死亡率增加^[27,44]。

4 抗逆性

叶片中氮浓度存在临界值, 超过该值, 树木对环境胁迫的敏感性增加, 不同树种的临界值可能不同。对大多数针叶树种而言, 针叶中 N 浓度在 16–

20 g kg^{-1} 时被认为最适合生长。然而, 在这个范围内树木对寒害和病害的敏感性也会随氮浓度的增加而增加。有研究报道当针叶中的 N 浓度超过 18 g kg^{-1} 时, 欧洲赤松的冻害损伤率显著增加, 并且, 感染病害 (如 *Sphaeropsis sapinea* 和 *Brunchorstia pinea*) 的机率也增加了。因此, 有研究者将针叶中氮浓度 18 g kg^{-1} 用来作为针叶树种受氮输入负面影响的临界值, 超过该值, 针叶树种受寒害和病害损害的机率增加^[45]。

4.1 抗寒性

普遍的观点认为过量的氮会损害植物的抗冻力^[45-47], 因为氮沉降或者施氮会引起植物 Ca、K 营养失衡而扰乱体内代谢过程, 并最终降低抗冻力, 或者通过改变植物的生物物候学特性, 即发芽期提早或生长期延长, 从而使植物遭受冷、冻害损伤的机率增加^[48,49]。但也有不同的观点^[50,51], 有报道认为氮输入增强了某些植物的抗冻力, 尤其是杜鹃科植物如彩萼石楠 (*Calluna vulgaris*)、黑果越桔 (*Vaccinium myrtillus*)、越桔 (*Vaccinium vitis-idaea*) 等^[52-54]; 增强了某些针叶树种如红果云杉 (*Picea rubens*)^[50] 和欧洲赤松^[28] 抗冻力。也有报道认为, 氮处理对植物抗冻力没有影响^[55]。这可能与氮源形态 (硝态氮或氨态氮)、氮处理持续时间及植物种类有关。

氮沉降引起细胞内钙, 尤其是膜结合的 Ca (membrane-associated Ca, mCa) 含量的减少会导致植物不能顺利完成抗寒锻炼。这是因为 mCa 含量的减少必然引起细胞中信使 Ca 含量减少, 而信使 Ca 是细胞中一种重要的感知和传导环境胁迫信号物质, 如低温信号的次级信使^[56]。信使 Ca 不足导致细胞感知和传导低温信号的能力减弱, 植物体不能顺利完成抗寒锻炼, 从而受寒害损伤的机率增加。

近来的研究表明细胞膜体系的稳定性与植物的抗寒性成正相关, 低温对细胞膜体系的损伤是造成植物寒害的根本机制^[57]。mCa 与细胞膜的稳定性密切相关, 因为质膜上的磷脂和蛋白质上的磷酸根和羧基之间必须借助 Ca 桥联接, 以维持膜体系的稳定和控制电解质渗漏, 当 mCa 含量不足时, 则膜稳定性遭破坏, 细胞发生电解质渗漏^[58]。可见, mCa 缺乏将通过改变膜结构和降低膜稳定性, 降低细胞对溶液和离子跨膜运输 (即主动运输) 的生理控制能力, 而细胞抵抗冻害胁迫正是通过这一过程完成的^[27]。Schaberg 等^[27] 对氮处理样方内的树木之间的比较研究表明, mCa 含量与细胞膜体系的稳定性和电解质

渗漏率存在极显著的负相关,氮处理导致红果云杉膜稳定性降低,树木受寒害损伤机率增加。

4.2 抗病虫害的能力

越来越多的研究表明,随着氮沉降的增加,植物遭受真菌病原体侵染的机率增加。Schoeneweiss^[59]早就提出施肥或者氮沉降增加导致的植物体内氮浓度增加,极可能使植物更易遭受病原体侵染。进一步的研究表明,产生这种现象是由于富氮条件下叶片中氨基酸浓度增加,对病原体微生物来讲,氨基酸是一种易消化的氮源,从而可能引起病原体繁殖加速或引来更多种类的病原体侵染。在 Strengbom 等^[60]的研究中,氮处理三年使病原体感染率增加了一倍,且高氮处理 ($50 \text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$) 导致叶片中谷氨酸浓度增加了 8 倍,两者显著相关。同时进行的对叶片喷施谷氨酸的研究也得到类似的结果。1982–1985 年在 *Sphaeropsis sapinea* 流行期间,东南部氮沉降特别高的地区荷兰针叶林受损最严重^[61]。Dijk 等^[62]报道受病原菌侵染严重的森林叶片中的氮含量很高,并且大多数氮在叶片中是以氨基酸,尤其是精氨酸的形态存在。

由氮沉降引起的植物营养失衡也可能引起植物对病害抵抗力下降。瑞士西北部的山毛榉林叶片中 N/K 比值与由真菌 (*Nectria ditissima*) 侵染引起的坏死斑之间呈显著的正相关^[63]。欧洲赤松感染水青冈蚜虫 (*Phyllaphis fagi*) 的机率受可利用氮的影响,叶片中 N/P 的比值越大,受蚜虫感染的强度越大^[64]。

植物组织氮含量的增加也会引起食植动物的取食强度增加,这是因为食植动物如昆虫对叶片或者芽的取食强度与这些组织的适口性呈正相关,而氮是植物组织适口性的主要决定因素。随着氮浓度增加,植物组织中一些对抵抗昆虫取食具有重要作用的次生代谢物质如酚类 (phenolics) 浓度下降。如对林龄 120 a 的欧洲水青冈 (*Fagus sylvatica*) 森林施氮后 ($45 \text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$),叶片中酚类浓度下降了 30% 以上^[65]。

长期以来有关森林昆虫取食模式存在二种假说,一为温度假说,认为山地较低的温度如果只是抑制树木生长而不是抑制光合作用的话,则树木会产生更多的次生代谢物质,使得它们能更好的抵抗昆虫取食;二为大气沉降假说,认为海拔较高的山地会接受更多的大气沉降氮,对树木起到一种施肥作用,对昆虫而言,树木组织的适口性增加,于是昆虫取食强度相应增加^[66]。这二种观点一直存在争论。

Erelli 等^[66]对二种假说进行了检验,认为大气沉降假说更有说服力。他们发现随着海拔升高,大气氮沉降增加,树木叶片中氮含量增加,丹宁含量减少,昆虫取食强度增加,并且它们之间存在显著的相关性。

5 结语

木本植物对高氮沉降的生理生态响应是多方面的,涉及代谢生理、光合作用、呼吸作用和抗逆性。尽管氮沉降的增加会在一定程度上对植物有益,如在一定范围内促进光合作用,但这种作用非常有限,它将被同时发生的植物营养失衡和自我荫蔽等产生的负效应所抵消。氮沉降的增加导致呼吸作用增强和抗逆性的下降等都会对植物的活力造成负面影响,严重者甚至导致植物死亡。基于此,当前欧美有学者将一些地区的森林衰退归因于高氮沉降。这种观点尽管值得商榷(因为氮沉降与其他污染因子的综合作用似乎更有说服力),但高氮沉降对植物具有负面影响却是显然的。

从已有的研究来看,这方面的研究还存在以下一些不足:(1) 大多数的研究集中在对针叶树种和针叶林的研究,对阔叶树种和阔叶林的研究不多;(2) 绝大多数研究集中在欧美一些中高纬度地区,而在热带和亚热带的研究开展得很少;(3) 绝大多数模拟研究是将氮直接输入土壤,而不经地上部分,但事实上,沉降的氮首先是直接与植株的地上部分作用;(4) 大多数模拟实验的氮处理是高剂量、一次性的或者定期多次的,而事实上,氮沉降对植物的作用是缓慢而持续性的;(5) 大多数模拟实验只考虑氮一个单一因子对植物的影响,而对于各种形态的有效氮与其他多种环境变化因子的综合作用的研究很少。

参考文献

- [1] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences [J]. *Ecol Appl*, 1997, 7 (3):737–750.
- [2] Binkley D, Son Y, Valentine D W. Do forest receive occult inputs of nitrogen? [J] *Ecosystems*, 2000, 3:321–331.
- [3] Van Breemen N, Van Dijk H F G. Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands [J]. *Envir Pollut*, 1988, 54: 249–274.
- [4] Magill A H, Aber J D, Hendricks J J, et al. Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition [J]. *Ecol Appl*, 1997, 7:402–415.
- [5] Matson P A, Lohse K A, Hall S J. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems [J]. *Ambio*,

- 2002, 31:113–119.
- [6] Li D J (李德军), Mo J M (莫江明), Fang Y T (方运霆), et al. Impact of nitrogen deposition on forest plants [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2003, 23 (9):1891–1900. (in Chinese)
- [7] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, et al. Nitrogen excess in north American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies [J]. *Ecol Appl*, 1998, 8:706–733.
- [8] Huang Z L (黄忠良), Ding M M (丁明懋), Zhang Z P (张祝平), et al. The hydrological processes and nitrogen dynamics in a monsoon evergreen broad-leaved forest of Dinghushan [J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 1994, 18 (2):194–199. (in Chinese)
- [9] Zhou G Y (周国逸), Yan J H (闫俊华). The influence of regional atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2001, 21 (12):2002–2012. (in Chinese)
- [10] Liu S Y (刘世荣). Biogeochemical cycling characteristics of Dahurian Larch plantation ecosystem [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 1992, 11 (5):1–6. (in Chinese)
- [11] Hao J M (郝吉明), Xie S D (谢绍东), Duan L (段雷), et al. Critical Load of Acid Deposition and Applications [M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2001. 6. (in Chinese)
- [12] Brown K R, Thompson W A, Camm E L. 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 [J]. *Trees*, 1996, 10:198–205.
- [13] 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 [J]. *Trees*, 2003, 17:359–366.
- [14] Kim Y T, Glerum C, Stoddart J, et al. Effect of fertilization on free amino acid concentrations in black spruce and jack pine containerized seedlings [J]. *Can J For Res*, 1987, 17:27–30.
- [15] Nasholm T, Ericsson A. Seasonal changes in amino acids, protein and total nitrogen in needles of fertilized Scots pine trees [J]. *Tree Physiol*, 1990, 6:267–281.
- [16] Pérez-Solba M, Stulen I, Van der Eerden L J M. Effects of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles [J]. *Physiol Plant*, 1994, 90:629–636.
- [17] Pérez-Solba 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 [J]. *Trees*, 1994, 9:19–25.
- [18] Van der Eerden L J M. Toxicity of ammonia to plants [J]. *Agri Envir*, 1982, 7:223–235.
- [19] Boxman A W, Blanck K, Brandrud T E, et al. Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project [J]. *For Ecol Manage*, 1998, 101:65–79.
- [20] Van Dijk H F G, Roelofs J G M. Effects of excessive ammonium deposition on the nutritional status and condition of pine needles [J]. *Physiol Plant*, 1988, 73:494–501.
- [21] Losada M, Arnon D J. Selective inhibitors [A]. In: Hochster R M, Quastel J H. *Metabolic Inhibitors V II* [M]. New York: Academic Press, 1963. 503–611.
- [22] Raven J A. Acquisition of nitrogen by the shoots of land plants: its occurrence and implications for acid–base regulation [J]. *New Phytol*, 1988, 109:1–20.
- [23] Duyzer J H, Verhagen H L M, Weststrate J H, et al. Measurement of the dry deposition flux of NH_3 onto coniferous forest [J]. *Envir Pollut*, 1992, 75:3–13.
- [24] Minocha R, Long S, Magill A H, et al. Foliar free polyamine and inorganic ion content in relation to soil and soil solution chemistry in two fertilized forest stands at the Harvard Forest, Massachusetts [J]. *Plant Soil*, 2000, 222:119–137.
- [25] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, et al. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings [J]. *Trees*, 2001, 15:453–461.
- [26] Nakaji T, Takenaga S, Kuroha M, et al. Photosynthetic response of *Pinus densiflora* seedlings to high nitrogen load [J]. *Envir Sci*, 2002, 9(4):269–282.
- [27] Schaberg P G, Perkins T D, McNulty S G. Effects of chronic low-level N additions on foliar elemental concentrations, morphology, and gas exchange of mature montane red spruce [J]. *Can J Res*, 1997, 27: 1622–1629.
- [28] Clement J M A M, de Boer M, Venema J H, et al. There is no direct relationship between N–status and frost hardiness in needles of NH_3 –exposed Scots pine seedlings [J]. *Phyton Horn*, 2000, 40:21–33.
- [29] Dalling M J, Nettleton A M. Chloroplast senescence and proteolytic enzymes [A]. In: *Plant Proteolytic Enzymes Vol. II* [M]. New York: CRC Press, 1986. 125–153.
- [30] Suzuki S, Mekamoto H, Maurica S B K. Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity and metabolite levels in wheat [J]. *Plant physiol*, 1987, 84:1244–1248.
- [31] Gezelius K. Ribulose biphosphate carboxylase, protein and N in Scots pine seedlings cultivated at different nutrient levels [J]. *Physiol Plant*, 1986, 68:245–251.
- [32] Stitt M, Schulze D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology [J]. *Plant Cell Envir*, 1994, 17:465–487.
- [33] Cheng L, Fuchigami L H. Rubisco activation state decrease with increasing nitrogen content in apple leaves [J]. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1687–1694.
- [34] Evans J R, Terashima I. Photosynthetic characteristics of spinach leaves grown with different nitrogen treatments [J]. *Plant Cell Physiol*, 1988, 29:157–165.
- [35] Laitinen K, Luomala E–M, Kellomäki S, et al. Carbon assimilation and nitrogen in needles of fertilized and unfertilized field-grown Scots pine at natural and elevated concentrations of CO_2 [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20:881–892.
- [36] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C_3 plants: physics, physiology and limitations [J]. *Bot Rev*, 1985, 51:53–105.

- [37] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content [J]. *Plant Cell Envir*, 1995, 18:765–772.
- [38] Maier C A, Zarnoch S J, Dougherty P M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation [J]. *Tree Physiol*, 1998, 18:11–20.
- [39] Kawahara T, Hatiya K, Takeuti I, et al. Relationship between respiration rate and nitrogen concentration of trees [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 1976, 26:165–170.
- [40] Bouma T J, Janssen H J A, de Kock M J, et al. Respiratory energy requirements and rate of protein turnover in vivo determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and a probe to assess its effect [J]. *Physiol Plant*, 1994, 92:585–594.
- [41] Penning de Vries F W T. The cost of maintenance processes in plant cells [J]. *Ann Bot*, 1975, 39:77–92.
- [42] Bangerth F. Calcium-related physiological disorders of plants [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1979, 17:97–122.
- [43] McLaughlin S B, Kohut R J. The effects of atmospheric deposition and ozone on carbon allocation and associated physiological processes in red spruce. In *Ecology and decline of red spruce in the eastern United States* [A]. Eagar C, Adams M B. *Ecological Study* [M]. New York: Springer-Verlag, 1992. 338–382.
- [44] McNulty S G, Aber J D, Newman S D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce–fir stand [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 84:109–121.
- [45] Aronsson A. Frost hardiness in Scots pine. II. Hardiness during winter and spring in young trees of different mineral status [J]. *Studia For Suecica*, 1980, 155:1–27.
- [46] Dueck T A, Doré F G, Ter Horst T R, et al. Effects of ammonia, ammonium sulphate, and sulphur dioxide on the frost sensitivity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) [J]. *Water Air Soil Pollut*, 1990, 54:35–49.
- [47] Pietilä M, Lähdesmäki P, Pakonen T, et al. Effects of nitrogenous air pollutants on changes in protein spectra with the onset of winter in the leaves and shoots of the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) [J]. *Envir Pollut*, 1990, 66:103–116.
- [48] Margolis H A, Waring R H. Carbon and nitrogen allocation patterns of Douglas–fir seedlings fertilized with nitrogen in autumn. II. Field performance [J]. *Can J For Res*, 1986, 16:903–909.
- [49] Schoettle A W. Effects of two years of nitrogen deposition on shoot growth and phenology of Engelmann Spruce seedlings [J]. *J Sustain For*, 2000, 10:181–189.
- [50] DeHayes D H, Ingle M A, Waite C E. Nitrogen fertilization enhances cold tolerance of red spruce seedlings [J]. *Can J For Res*, 1989, 19: 1037–1043.
- [51] Sandli N, Svenning M M, Røsnes K, et al. Effect of nitrogen supply on frost resistance, nitrogen metabolism and carbohydrate content in white clover (*Trifolium repens*) [J]. *Physiol Plant*, 1993, 88:661–667.
- [52] Taulavuori E, Taulavuori K, Laine K, et al. Winter hardening and glutathione status in the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in response to trace gases (CO₂, O₃) and nitrogen fertilization [J]. *Physiol Plant*, 1997, 101:192–198.
- [53] Caporn S J M, Risager M, Lee J A. Effects of nitrogen supply on frost hardiness in *Calluna vulgaris* Hull [J]. *New Phytol*, 1994, 128: 461–468.
- [54] Taulavuori K, Taulavuori E, Niinimaa A. Acceleration of frost hardening in *Vaccinium vitis-idaea* by nitrogen fertilization [J]. *Oecologia*, 2001, 127:321–323.
- [55] Clement J M A M, Venema J H, van Hasselt P R. Short-term exposure to atmospheric ammonia does not affect low-temperature hardening of winter wheat [J]. *New Phytol*, 1995, 131: 345–351.
- [56] Roos W. Ion mapping in plant cells—methods and applications in signal transduction research [J]. *Planta*, 2000, 210:347–370.
- [57] Pan J (潘杰), Jian L C (简令成). Advances in study on membrane and protein of plant cold hardiness [J]. *Chin Bull Bot (植物学通报)*, 1990, 7:1–7. (in Chinese)
- [58] Davies H W, Mon-Talbot L S. Permeability characteristics and membrane lipid composition of potato tuber cultivars in relation to Ca²⁺ deficiency [J]. *Phytochemistry*, 1990, 29:2833–2835.
- [59] Schoeneweiss D F. Predisposition, stress, and plant disease [J]. *Ann Rev Phytopathol*, 1975, 13:193–211.
- [60] Strengbom J, Nordin A, Näsholm T, Ericson L. Parasitic fungus mediates change in nitrogen-exposed boreal forest vegetation [J]. *J Ecol*, 2002, 90:61–67.
- [61] Roelofs J G M, Kempers A J, Houdijk A L F M, et al. The effect of air-borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in The Netherlands [J]. *Plant Soil*, 1985, 84:45–56.
- [62] Van Dijk H F G, Van Der Gaag M, Perik P J M, et al. Nutrient availability in Corsican pine stands in the Netherlands and the occurrence of *Sphaeropsis sapinea* (Fr) Dyko and Sutton; a field study [J]. *Can J Bot*, 1992, 70:870–875.
- [63] WHO. Effects of airborne nitrogen pollutants on vegetation: critical loads [A]. In: *Air quality guidelines for Europe* [M] 2 ed. Copenhagen: WHO Regional Office for Europe. 2000. 21. (<http://www.who.dk/document/aic/14nitrogenload.pdf>)
- [64] Ericsson A, Nordén L G, Näsholm T, et al. Mineral nutrient imbalances and arginine concentrations in needles of *Picea abies* (L.) Karst. from two areas with different levels of airborne deposition [J]. *Trees*, 1993, 8:67–74.
- [65] Balsberg P A M. Influence of nitrogen fertilization on minerals, carbohydrates, aminoacids and phenolic compounds in beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves [J]. *Tree Physiol*, 1990, 10: 93–100.
- [66] Erelli M C, Ayres M P, Eaton G K. Altitudinal patterns in host suitability for forest insects [J]. *Oecologia*, 1998, 117:133–142.