

峨眉冷杉幼苗叶片功能特征及其 N、P 化学计量比对模拟大气氮沉降的响应*

羊留冬^{1,2} 王根绪¹ 杨 阳^{1,2} 杨 燕^{1**}

(¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所山地环境演变与调控重点实验室, 成都 610041; ²中国科学院北京研究生院, 北京 100049)

摘 要 通过人工施氮模拟大气氮沉降,研究了施氮对峨眉冷杉(*Abies fabiri*)幼苗叶片功能特征、氮和磷含量及其化学计量比的影响,以及幼苗对氮素的积累效应。结果表明:经过2个生长季节的施氮处理(2009年和2010年,N2)幼苗的总生物量、叶干重、叶重比、叶片氮和磷含量及其N:P分别高于对照处理11.29%、46.70%、41.40%、37.30%、22.33%和6.43%,而比叶面积则降低了6.61%,其中叶干重、叶重比和叶片氮含量与对照处理差异显著($P<0.05$),N:P差异极显著($P<0.01$),并且叶干重与叶片氮含量具有较强的线性相关;与经1个生长季节施氮处理(2009年,N1)的幼苗总生物量、叶干重、叶重比、比叶面积、叶片氮和磷含量及其N:P的比较分析表明,除叶重比和比叶面积外,其他指标N2均高于N1;人工施氮显著促进了幼苗叶片的生长,提高了叶片氮、磷含量及其N:P,但也反映幼苗生长仍受氮素限制,同时,峨眉冷杉幼苗具有氮素积累效应。

关键词 氮沉降; N、P化学计量学; 峨眉冷杉; 幼苗生长; 贡嘎山

中图分类号 Q948 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)1-0044-07

Responses of leaf functional traits and nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Abies fabiri* seedlings in Gongga Mountain to simulated nitrogen deposition. YANG Liu-dong^{1,2}, WANG Gen-xu¹, YANG Yang^{1,2}, YANG Yan^{1**} (¹The Key Laboratory of Mountain Environment Evolution and Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610014, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(1): 44–50.

Abstract: *Abies fabiri* is one of the dominant conifers in the subalpine area of western Sichuan Province, Southwest China. Taking *A. fabiri* seedlings as test materials, this paper studied their leaf functional traits and N and P stoichiometry under effects of simulated nitrogen deposition. To simulate nitrogen deposition, ammonium nitrate solution ($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) was weekly sprayed over the growth season (from May to October) of 2009 and 2010. After the two growth seasons, the total biomass, leaf dry weigh, leaf mass ratio, leaf N and P concentrations, and leaf N:P ratio of the seedlings under ammonium nitrate spraying increased by 11.29%, 46.70%, 41.40%, 37.30%, 22.33% and 6.43%, respectively, while specific leaf area (SLA) decreased by 6.61%, as compared with the control. There existed significant differences in the leaf dry weigh, leaf mass ratio, leaf N concentration, and leaf N:P ratio between ammonium nitrate spraying and the control, and the leaf dry weight had a strong linear correlation with leaf N concentration. The total biomass, leaf dry weight, leaf N and P concentrations, and leaf N:P ratio of seedlings under ammonium nitrate spraying were higher in the second growth season than in the first growth season. This study demonstrated that nitrogen deposition promoted the leaf growth of *A. fabiri* seedlings significantly, and increased the leaf N and P concentrations and leaf N:P ratio. However, the variation of leaf N:P ratio under nitrogen supply suggested that the seedling

* 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-331-2、KZCX2-EW-309-2)和中国科学院“西部之光”人才培养计划(YOR2100100)资助。

** 通讯作者 E-mail: yyang@imde.ac.cn

收稿日期: 2011-07-06 接受日期: 2011-08-26

growth was still limited by the shortage of N supply. It was suggested that *A. fabiri* seedlings had cumulative effect for N.

Key words: nitrogen deposition; N and P stoichiometry; *Abies fabiri*; seedling growth; Gongga Mountain.

大气氮沉降增加作为全球变化的重要体现,由于持续的氮增长和快速的氮循环给陆地和海洋生态系统带来的巨大影响而备受关注。研究显示,1990 年全球氮沉降量达 $103 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$,是 1860 年 $31.6 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ 的 3.26 倍,预计到 2050 年这一数值将达到 $195 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ (Galloway *et al.*, 2003),将对全球带来复杂而深远的影响。其中氮沉降对植物生长的影响取决于植物所处生态系统的氮饱和程度:在“氮限制”生态系统中,适当的大气氮沉降可以促进植物生长;而在“富氮”生态系统中,氮沉降增加将对植物生长产生严重的负面效应 (Aber *et al.*, 1998)。自 20 世纪 70 年代开始,欧美一些国家就相继开展了氮沉降对温带森林生态系统的影响研究 (Tamm, 1991; Magill *et al.*, 2000)。根据已有的研究结果,氮沉降可以改变生态系统的结构与功能、物种间竞争动态 (Thimonier *et al.*, 1994; Fenn *et al.*, 1998)、物种多样性、植物的生理生态过程和形态结构 (Schaberg *et al.*, 1997; Devries, 2002)、氮素的生物地球化学循环和生态学过程以及在各库中的分配格局,导致土壤酸化 (Bergkvist & Folkesson, 2002),增强土壤氮的矿化作用 (Gundersen, 1995),增加流域氮素输出量 (Tietema *et al.*, 1998),削弱生态系统自身调节能力和对环境胁迫的抵抗力 (Aronsson, 1980; Clemen, 1996),改变凋落物分解动态和植物养分状况 (Whytemare *et al.*, 1997; Hobbie & Gough, 2004) 等。其中,其对植物叶片的生长和生理机能产生的重要影响包括促进/抑制叶片生长、改变叶绿素含量进而加快/阻缓光合作用速率 (Warren *et al.*, 2003) 以及改变叶片形态结构和营养状况等 (deVries *et al.*, 2002)。叶片作为植物进行光合作用的组织器官之一,其健康与否直接关系到提供给生态系统正常运转所需的物质与能量。而中国作为全球三大氮沉降集中区 (美国、欧洲和中国) 之一,氮沉降量从 $20 \sim 82.8 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (樊建凌等, 2007),相当于欧洲与北美国家氮沉降水平甚至更高,中国的生态系统安全面临严峻挑战。另一方面,生态化学计量学认为,相比于养分元素含量,植物体内养分元素之间的比例 (元素化学计量比),具有较

小的波动性和较高的稳定性,能更加真实地揭示植物生理生态变化的内在机制 (Sturner & Elser, 2002),但极易受到当前大气氮沉降增加的破坏,这种破坏在未来势必将持续或恶化。相对与欧美国家而言,我国在植物对大气氮沉降响应方面的研究工作开展得较晚,但在森林和草地对大气氮沉降的响应研究方面成果显著 (范志强等, 2004; 潘庆民等, 2005; Yuan *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2010),同时在植物化学计量学领域也开展了许多研究 (He *et al.*, 2006; He *et al.*, 2008; 吴统贵等, 2010),然而对植物叶片养分元素特别是 N 和 P 的化学计量比对氮沉降的响应重视凸显不足,特别是对分布于高寒地区的针叶树种关注较少且鲜有报道。

峨眉冷杉 (*Abies fabiri*) 是贡嘎山地区暗针叶林植物群落的建群种之一,在贡嘎山东坡分布于海拔 2800 ~ 3600 m,作为当地重要的水源林,具有调节气候、保持水土等维护当地生态稳定的功能,其幼苗健康生长关系到该地区暗针叶林的更新、物种组成和群落演替 (羊留冬等, 2010),并且幼苗的叶片对氮沉降响应往往较其他器官更为敏感 (蒋高明等, 2007)。本文通过人工模拟大气氮沉降增加对贡嘎山峨眉冷杉幼苗叶片生长和氮、磷含量及其化学计量比的影响研究,揭示大气氮沉降增加在当前与未来对亚高山针叶树种叶片生长以及亚高山森林生态系统营养元素的生物地球化学循环的影响机理,并为我国生态化学计量学的区域性研究与生物地球化学循环的模型整合提供基础数据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

实验于贡嘎山东坡海螺沟中国科学院贡嘎山高山森林生态系统观测站 (简称贡嘎山站) 附近 ($29^{\circ}20'N-30^{\circ}20'N$, $101^{\circ}30'E-102^{\circ}15'E$) 的实验大棚内进行,海拔 3000 m。该区域地处中国东部亚热带湿润季风区与青藏高原寒冷气候的过渡带,据贡嘎山站多年气象观测数据显示,多年平均气温 3.8°C ,最冷月 (1 月) 和最热月 (7 月) 的平均温度分别为 -4.3°C 和 11.9°C ;年平均降水量 1940 mm,

年际变化不显著,但季节分布集中且不均匀,60.6%集中在6—12月;年平均蒸发量1578.6 mm,年平均空气相对湿度90.2%。气候和植被呈寒温带特征;土壤层较厚,主要是含沙量高、渗透性强的山地暗棕壤;植被类型以峨眉冷杉、麦吊杉(*Picea brachytyla*)、川西云杉(*Picea balfouriana*)为主,混生冬瓜杨(*Populus purdomii*)、刚毛杜鹃(*Rhododendron radendum*)和糙皮桦(*Betula utilis*)等阔叶树种,以及鹿蹄草(*Pyrola rotundifolia* ssp.)、猪殃殃(*Galium acutum*)和东方草莓(*Fragaria orientalis*)等草本植物(Zhong *et al.*, 1999; 羊留冬等, 2011)。

1.2 供试材料

实验材料为采自峨眉山苗圃(29°36' N, 103°29' E, 海拔3099 m) 3年生、生长状况良好且长势均匀的峨眉冷杉幼苗,测定株高、茎径和根长后,于2008年11月以10株·m⁻²的密度移植实验样地。

本实验设置对照(CK)和施氮(N) 2个处理,每个处理各设置3个重复,全部共6个样方,规格为2 m × 2 m,为避免样方之间产生直接或间接影响,样方之间间隔2 m。施氮处理时间为2009—2010年的2个生长季节(5—10月),期间连续每周定期、定量对幼苗施加当量为50 kg N · hm⁻² · a⁻¹浓度为13.7 mol · L⁻¹的NH₄NO₃溶液350 ml。于此同时,对对照样地施加350 ml的纯净水。本实验样地位于贡嘎山站附近,该样地的日常维护和管理由站上专人负责,实行常规管理。在连续2个生长季节的实验处理中,除人工定期、定量施氮外,对照和施氮样地的其他环境因子如光照、水分、土壤养分等均为自然状态。

1.3 分析方法

经过施氮处理后,分别于2009年和2010年10月底在对照和施氮处理样地中随机选取15株长势良好的幼苗,全株收获并进行生长参数和养分状况的测定。测定的指标参数包括:幼苗总生物量、叶干重和叶片面积,以及叶的全氮(N)和全磷(P)含量。

具体测定方法:在实验样地中,将采集到的全部健康幼苗用清水洗净,将全部幼苗的根、茎剪成1.5 cm左右的小段与叶片分别装入牛皮信封袋内,在65℃烘箱中烘干至恒重后称得干重,据此计算出植株总生物量、叶干重和叶重比(叶片重量占植株总生物量的比例)。另外,在样地中各选取3株健康幼苗,利用ImageTool画图软件计算叶片面积,最后

将叶片置于65℃烘箱中烘干至恒重并称得干重,计算幼苗比叶面积(叶片面积/叶片干重)。

幼苗叶片样品经烘干、粉碎,测定其氮、磷含量。氮含量和磷含量分别采用凯式定氮法和钼锑抗比色法,测定结果均用单位质量的养分含量表示(吴统贵等, 2010),并以此计算幼苗叶片的N:P。

1.4 数据处理

采用SPSS Statistics 16.0统计软件分别对经1个生长季节(2009年, N1)和2个生长季节施氮处理(2009年和2010年, N2)幼苗的总生物量、叶干重、叶重比和比叶面积,以及幼苗叶片的氮、磷含量及其化学计量比等数据进行单因素分析(one-way ANOVA),并利用LSD-*t*检验法检验数据之间的显著性,并用字母法标记,显著水平为 $P < 0.05$;幼苗叶干重与叶片氮含量之间的线性回归方程的建立通过SPSS Statistics 16.0中regression-linear分析完成。

2 结果与分析

2.1 施氮处理对峨眉冷杉幼苗总生物量、叶干重、叶重比和比叶面积的影响

N2幼苗的总生物量、叶干重和叶重比分别高于对照处理11.29%、46.70%和41.40%,而比叶面积则降低了6.61%,其中叶干重和叶重比差异显著($P < 0.05$)(图1)。

2.2 施氮处理对幼苗叶片氮、磷含量及其N:P的影响

由图2可知,与对照相比, N2的幼苗叶片的氮含量、磷含量和N:P分别提高了37.30%、22.33%和6.43%,其中氮含量与对照处理差异极显著($P < 0.01$)。

2.3 施氮处理下幼苗叶片氮含量与叶干重之间的关系

由图3可知, N2的幼苗叶干重与叶片N含量的相关关系为正相关,叶干重随着叶片氮含量上升而缓慢增加,并且对照(图3A)与施氮处理(图3B)均达到显著相关水平,呈线性关系,相关系数 R^2 分别为0.840和0.756。但施氮处理后幼苗叶干重与叶片N含量之间的正相关性有所降低。

2.4 不同时间的施氮处理对幼苗叶片生长的影响

为证实峨眉冷杉幼苗叶片是否具有氮积累效应,比较分析了N1和N2的幼苗的总生物量、叶干重、叶重比和比叶面积,以及叶片氮、磷含量及其化学计量比等数据。N2的幼苗的总生物量和叶干重

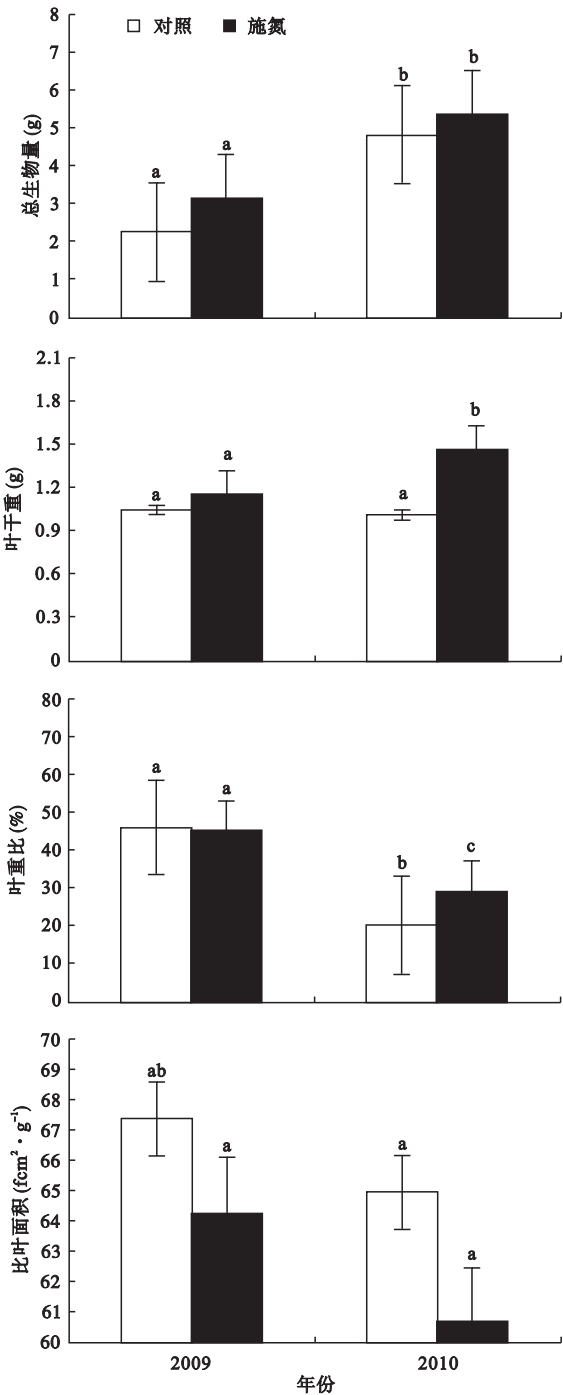


图 1 不同时间施氮处理下峨眉冷杉幼苗的总生物量、叶干重、叶重比和比叶面积

Fig. 1 Effect of different time treatments on total biomass, needle dry weight, ratio of total biomass needle mass to and specific leaf area of *Abies fabri* seedlings

与 N1 的幼苗相比分别增加了 116.4% 和 27.97%，而叶重比和比叶面积则分别降低了 67.17% 和 5.59%，并且总生物量之间差异显著 ($P < 0.05$)，叶重比之间差异极显著 ($P < 0.01$)；叶片养分状况上，N2 的幼苗氮、磷含量及其 N : P 分别提高了

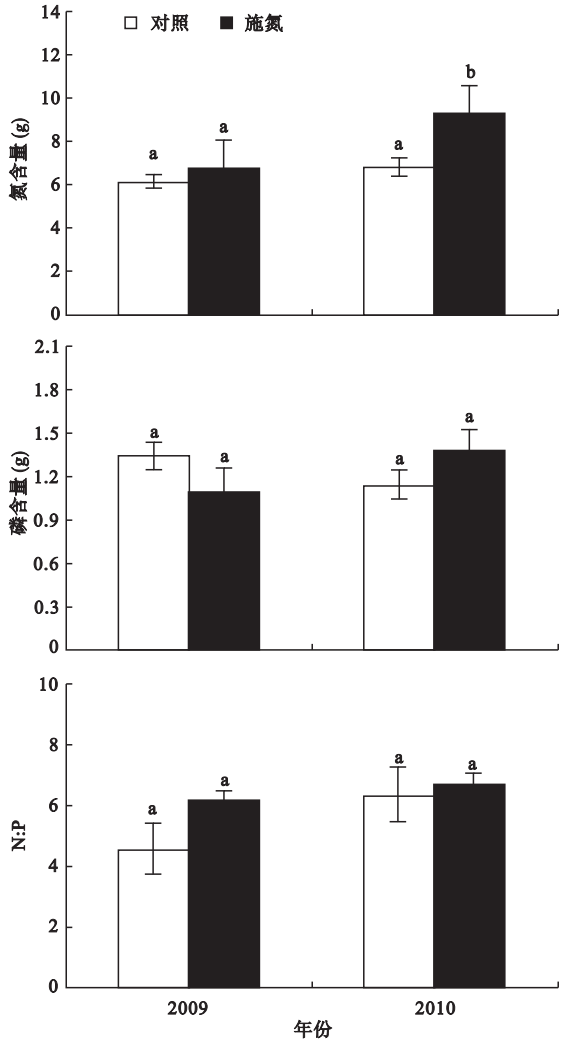


图 2 不同时间施氮处理下峨眉冷杉幼苗叶片的氮、磷含量及其 N : P

Fig. 2 Effect of different time treatments on contents of N and P and N : P in needles of *Abies fabri* seedlings

37.66%、27.90% 和 8.84%，其中叶片氮含量之间具有显著性差异 ($P < 0.05$) (图 1, 图 2)。

3 讨论

近 40 年来,国际上开展了大量关于模拟大气氮沉降增加对植物叶片生长的影响的研究 (Kreutzer *et al.*, 1998; Emmett, 1999; Fownes & Harrington, 2004; Zhao & Liu, 2009), 但并未得到一致性的结论, 究其原因, 多是由所研究的地域、物种以及采用的实验处理方法的差异所致。在本实验中, 2 个生长季节施氮处理后, 峨眉冷杉幼苗的总生物量、叶干重和叶重比均明显高于对照处理, 表明施氮处理后生物量向叶片的分配比例有所增加, 一定程度上意味着叶片生长受到较明显的促进作用。比叶面积是指单位干

重的鲜叶表面积,其数值大小直接受叶片厚度、性状和重量等的影响,一定程度上反映了叶片截获光的能力和在强光下的自我保护能力(李轩然等,2007)。本实验中,施氮处理后叶片比叶面积低于对照处理;同时,叶片氮含量在施氮处理后有所升高,表明比叶面积与叶片氮含量呈负相关关系。另一方面,据图 3 所显示,施氮处理后幼苗叶干重与叶片氮含量的线性关系要弱于对照处理,但相关系数 R^2 仍 >0.8 ,意味施氮处理下的幼苗叶干重与叶片仍具有较强的线性相关性;并且对 N1 与 N2 的叶片 N:P 的比较分析发现(图 2),N2 的叶片 N:P 高出 N1 8.84%,叶片氮含量也显著 ($P<0.05$) 高于 N1,这说明经过 2 个生长季节的施氮处理,峨眉冷杉幼苗对氮素具有积累效应。

施氮处理带来的正面效应同样表现在叶片的氮、磷含量,植物叶片的氮、磷含量表征了特定环境氮、磷养分条件。在本实验中,施氮处理后幼苗叶片的氮 $[(9.34 \pm 0.72) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}]$ 、磷含量 $[(1.40 \pm 0.19) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}]$ 显著高于对照处理[分别为 $(6.81 \pm 0.54) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $(1.14 \pm 0.29) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$],说明本实验中的施氮处理,促进了叶片对氮素的吸收和储存,

叶片氮、磷含量增加也意味着氮素增加改善了环境的养分条件。但与任书杰等(2007)对中国东部南北样带针叶林叶片的氮 $(12.72 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1})$ 、磷含量 $(1.12 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1})$ 研究相比,磷含量大致相近而氮素偏低。推测这种差异除了研究对象不同之外(本研究中的研究对象为针叶树种的幼苗,而后的研究对象为成株),还极有可能是由研究区域之间的气候(贡嘎山位于中国东部湿润季风区与青藏高原寒冷气候的过渡带,属寒温带气候;中国东部地区分属于热带季风气候、亚热带季风气候以及温带季风气候)和水分条件(贡嘎山地区的相对空气湿度和降水量均要高于中国东部的平均水平)、海拔高度(本研究地海拔 3000 m,而中国东部的大部分地区的海拔高度在 1000 m 以内)、光照强度以及土壤营养状况等差异所导致。

但是,幼苗叶片氮、磷含量均有不同程度增加,到底哪种元素起主要限制作用? 为此,利用生态化学计量学原理可以做出较合理的解释。生态化学计量学认为植物叶片的 N:P 能真实反映植物生长受氮、磷含量限制的具体情况,N:P 不仅是决定群落结构和功能的关键性指标,也可以作为植物生长和发育起限制性作用的营养元素的指示剂,N:P 比值越大意味着 N 充裕而 P 相对不足,比值越小意味着 P 充裕而 N 相对不足(Koerselman & Meuleman, 1996)。目前国际上存在 2 种不同观点,一种观点认为当植物叶片的 $N:P<14$ 时,植被的生长主要受到氮素的限制,而 $N:P>16$ 时,则反映植被生长受 P 的限制更为强烈,而介于二者之间表明受到 N 和 P 的共同限制(Gorokhova & Kyle, 2002),但这一判别阈值起源于水生生态系统和湿地生态系统的研究,应用在陆地生态系统则有待进一步研究和探讨。为此,针对前一种判别阈值的局限性,Güsewell(2004)提出另外一种更加真实反映陆地植被生长对养分响应的判别阈值,即:当 $N:P<10$ 时,植被的生长主要受到氮素的限制作用,而 $N:P>20$ 时,反映植被生长受 P 的限制,而介于 10 与 20 之间表明受到 N 和 P 的共同限制。考虑到本实验的研究地点(属于亚高山地区)和研究对象(峨眉冷杉幼苗),本文采取后一种观点。在本实验中,施氮处理后的幼苗叶片 N:P 平均值为 (6.76 ± 0.64) 略高于对照处理的 (6.15 ± 1.70) ,这说明施氮处理增加了叶片对 N 素的吸收,但仍未达到幼苗生长的理想氮素水平,其生长依然受氮素限制。

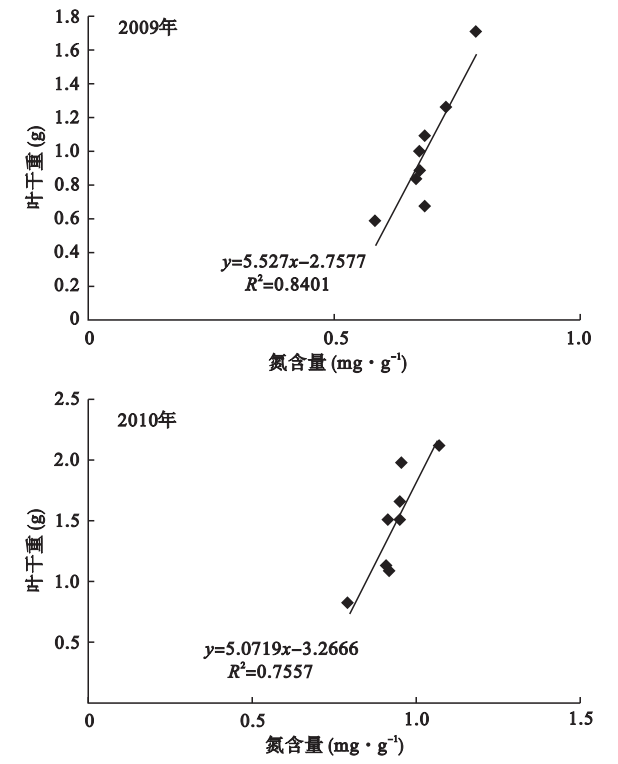


图 3 2 个生长季节实验处理后幼苗叶片叶干重与叶片 N 含量之间的线性关系

Fig.3 Correlation between needle weight and content of N in needles of *Abies fabri* seedlings with different treatments

Nordin 等(2005)针对不同生态系统对氮输入增加的不同反应,提出了临界氮容量(nitrogen critical load)的概念,即生态系统可以承受低于该阈值的氮输入,而不表现出显著的有害效应。有研究表明,低于临界氮容量的氮沉降能有效促进植物叶片的生长及其养分吸收和利用,因为陆地大多数植物(大部分热带植物除外)生长均受氮素制约;而氮沉降超过生态系统的氮饱和则对植物叶片产生负面作用,可以认为是氮素超标破坏了叶片中养分比例以及由此引发的一系列不良生理生态反应,而中等程度的氮沉降(具体量因地域不同而有差异)对植物叶片最为有利。本研究表明,幼苗叶片的 N:P 有较大的提升空间,提高 N:P 不应该降低磷含量,而是增加氮含量,因为在幼苗植物生活史中最重要的阶段之一,叶片必须要有足够的氮含量参与体内如光合作用等其他生理过程,而不是控制磷含量而盲目施加氮肥。因此,我们认为,目前所施加的氮浓度和累计 N 施加量并未达到贡嘎山暗针叶林生态系统的临界氮容量,本研究表明,50 kg N · hm⁻² · a⁻¹ 的氮沉降量仍未对峨眉冷杉幼苗和叶片生长产生抑制作用,该地区未来的森林系统管理需密切关注该区氮沉降量,以获取大气氮沉降对该地区森林生态系统造成负面影响的临界值。

峨眉冷杉幼苗叶片对大气氮沉降产生积极响应,显著提高生物量,那么根与茎对大气氮沉降增加的响应机制又如何?大气氮沉降与其他主要全球变化因子如增温、CO₂ 浓度升高和 O₃ 浓度变化协同对植物幼苗叶片生长和养分含量及其比例产生何种影响?这种影响所产生的效应是长期的还是短期的?这些都是在未来的研究和实验当中亟待解决的重要科学问题。因此,进一步进行野外实验尤其是结合全球变化多因子共同作用的研究是非常必要的。

致谢 本文的完成得到中国科学院贡嘎山高山森林生态系统观测站各位老师和站上日常管理人员的大力支持,在此致以衷心感谢!

参考文献

- 樊建凌,胡正义,庄舜尧,等. 2007. 林地大气氮沉降的观测研究. 中国环境科学, **27**(1): 7-9.
- 范志强,王政权,吴楚,等. 2004. 不同供氮水平对水曲柳苗木生物量、氮分配及其季节变化的影响. 应用生态学报, **15**(9): 1497-1501.
- 蒋高明. 2007. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 李轩然,刘琪璟,蔡哲,等. 2007. 千烟洲针叶林的比叶

- 面积及叶面积指数. 植物生态学报, **31**(1): 93-101.
- 潘庆民,白永飞,韩兴国,等. 2005. 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. 植物生态学报, **29**(2): 311-317.
- 任书杰,于贵瑞,陶波,等. 2007. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, **28**(12): 2665-2673.
- 吴统贵,吴明,刘丽,等. 2010. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化. 植物生态学报, **34**(1): 23-28.
- 羊留冬,杨燕,王根绪,等. 2010. 森林凋落物对种子萌发与幼苗生长的影响. 生态学杂志, **29**(9): 1820-1826.
- 羊留冬,杨燕,王根绪,等. 2011. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响. 生态学报, **31**(13): 3668-3676.
- Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, et al. 1998. Nitrogen saturation in Northern forest ecosystems, hypotheses revisited. *BioScience*, **48**: 921-934.
- Aronsson A. 1980. Frost hardiness in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): Hardiness during winter and spring in young trees of different mineral status. *Studia Forestalia Suecica*, **155**: 1-27.
- Bergkvist B, Folkesson L. 2002. Soil acidification and element fluxes of a *Fagus sylvatica* forest as influenced by simulated nitrogen deposition. *Water, Air, and Soil Pollution*, **65**: 111-133.
- Emmett BA. 1999. The impact of nitrogen on forest soils and feedbacks on tree growth. *Water, Air, and Soil Pollution*, **116**: 65-74.
- Fenn ME, Poth MA, Aber JD, et al. 1998. Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, **8**: 706-733.
- Fownes JH, Harrington RA. 2004. Seedling response to gaps: Separating effects of light and nitrogen. *Forest Ecology and Management*, **203**: 297-310.
- Galloway JN, Aber JD, Erisman JW, et al. 2003. The nitrogen cascade. *BioScience*, **53**: 341-356.
- Gorokhova E, Kyle M. 2002. Analysis of nucleic acids in *Daphnia*: Development of methods and ontogenetic variations in RNA-DNA content. *Journal of Plankton Research*, **24**: 511-522.
- Gundersen P. 1995. Nitrogen deposition and leaching in European forests: Preliminary results from a data compilation. *Water, Air, and Soil Pollution*, **85**: 1179-1184.
- Güsewell S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, **164**: 1469-8137.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, et al. 2006. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, **149**: 115-122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, et al. 2008. Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, **155**: 301-310.

- Hobbie SE, Gough L. 2004. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories. *Oecologia*, **140**: 113–124.
- Koerselman W, Meuleman AFM. 1996. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**: 1441–1450.
- Kreutzer K, Beier C, Bredemeier M, *et al.* 1998. Atmospheric deposition and soil acidification in five coniferous forest ecosystems: A comparison of the control plots of the EX-MAN sites. *Forest Ecology and Management*, **101**: 125–142.
- Lu XK, Mo JM, Zhou GY, *et al.* 2010. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology*, **16**: 2688–2700.
- Magill AH, Aber JD, Berntson GM, *et al.* 2000. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, **3**: 238–253.
- Nordin A, Strengbom J, Witzell J, *et al.* 2005. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: Implications for the nitrogen critical load. *Ambio*, **34**: 20–24.
- 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.
- Sterner RW, Elser JJ. 2002. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton; Princeton University Press.
- Tamm CO. 1991. Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Changes, and Ecosystem Stability. Berlin; Springer-Verlag, 50–97.
- Thimonier A, Dupouey JL, Bost F, *et al.* 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, **126**: 533–539.
- Tietema A, Emmett BA, Gundersen P, *et al.* 1998. The fate of ¹⁵N-labelled nitrogen deposition in coniferous forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **101**: 19–27.
- Warren CR, Dreyer E, Adams MA. 2003. Photosynthesis Rubisco relationship 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.
- Whytemare AB, Edmonds RL, Aber JD, *et al.* 1997. Influence of excess nitrogen deposition on a white spruce (*Picea glauca*) stand in southern Alaska. *Biogeochemistry*, **38**: 173–187.
- Yuan ZY, Chen HYH, Li LH. 2008. Nitrogen use efficiency: Does a trade-off exist between the N productivity and the mean residence time within species? *Australian Journal of Botany*, **56**: 272–277.
- Zhao CZ, Liu Q. 2009. Growth and physiological responses of *Picea asperata* seedlings to elevated temperature and to nitrogen fertilization. *Acta Physiologiae Plantarum*, **31**: 163–173.
- Zhong XH, Zhang WJ, Luo J. 1999. The characteristics of the mountain ecosystem and environment in the Gongga mountain region. *Ambio*, **28**: 648–654.
-
- 作者简介** 羊留冬,男,1987年10月生,硕士研究生,主要从事森林生态学、植物生理生态学和全球生态学研究。E-mail: yld42@126.com
- 责任编辑** 王 伟
-