

氮过量吸收对地肤暗呼吸速率及相对生长速率的影响*

曹 勋^{1,2} 郑新军^{1**} 李 彦¹ 唐立松¹

(¹中国科学院新疆生态与地理研究所, 阜康荒漠生态系统国家野外观测研究站, 乌鲁木齐 830011; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 为研究 N 过量吸收对植物生长的作用, 以耐盐植物地肤 (*Kochia scoparia*) 作为研究对象, 设置 3 个不同的施 N 处理, 测量了不同生长时期的 N 含量、暗呼吸速率、生物量和相对生长速率 (RGR)。结果表明: 在 N 过量吸收的情况下, 多余的 N 对暗呼吸速率并没有显著的影响, 导致了暗呼吸中 N 的利用效率变低; 单位质量暗呼吸速率与相对生长速率 (RGR) 有很好的线性相关, 并且直线的斜率和截距并不受氮素过量吸收的影响, 表明单位质量暗呼吸速率与 RGR 的关系不受施氮水平的影响; 暗呼吸速率与总 N 的异速关系中, 幂指数的大小与施 N 量相关, 施 N 量越大对应的幂指数越小。

关键词 相对生长速率; 暗呼吸速率; 氮含量

中图分类号 Q149 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)8-2002-06

Effects of excessive nitrogen absorption on the dark respiration rate and relative growth rate of *Kochia scoparia*. CAO Xun^{1,2}, ZHENG Xin-jun^{1**}, LI Yan¹, TANG Li-song¹ (¹Fukang Desert Ecosystem Observation and Experiment Station of Chinese Academy of Sciences, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(8): 2002–2007.

Abstract: To better understand the effects of excessive nitrogen (N) absorption on plant growth, three N fertilization treatments were installed to measure the plant N content, dark respiration rate, biomass, and relative growth rate (RGR) of halophyte (*Kochia scoparia*) during its growth period. Under the conditions of excessive N absorption, the excessive N had minor effects on the dark respiration rate, resulting in the low N use efficiency during dark respiration. There was a highly linear correlation between mass-based dark respiration rate and RGR, and this correlation was consistent across different N treatments. An allometric relationship was observed between dark respiration rate and plant N content, and the relationship was correlated with N application rate, *i. e.*, the higher the N application rate, the smaller the scaling exponent.

Key words: relative growth rate; dark respiration rate; nitrogen concentration.

生长速率假说 (growth rate hypothesis) 认为, 生物体相对生长速率 (RGR) 的变化是由体内不同元素组成改变而引起的。研究表明, RGR 与 N、磷 (P) 及 P : N 呈正相关关系 (Elser *et al.*, 1996; Vrede *et al.*, 2004), 特别是 N 与 RGR 的正相关关系是十分

普遍的现象 (Elser *et al.*, 2003; Agren, 2004; Niklas *et al.*, 2005; Peng *et al.*, 2011)。Agren (2004) 经过推导证明, 在 N 和 P 分别为限制性元素时, 植物的 RGR 与 N : C 呈线性正相关, 而与 P : C 的二次方呈正相关关系, 而当 N 或 P 某一种元素不再是限制性元素时, 植物会过量吸收这种元素贮存在体内, 造成这该元素的利用效率变低。N 的过量吸收被认为是植物对外界环境的一种适应, 当环境中 N 丰富时植物会过量吸收一部分 N 贮存在体内, 以备在 N 匮

* 国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB825102)、国家自然科学基金项目 (41171049) 和国家国际科技合作计划项目 (2010DFA92720) 资助。

** 通讯作者 E-mail: zhengxj@ms.xjb.ac.cn

收稿日期: 2013-02-05 接受日期: 2013-04-03

乏的时候利用(Chapin 1980; Proe & Millard, 1994)。N 含量增加并没有显著增加呼吸速率,这可能是由于 N 以游离氨基酸的形式贮存在液泡中,对代谢并没有发挥作用(Zedler *et al.*, 1986; Van Dijk & Roelofs, 1988)。

关于新陈代谢与生长的关系,最近在机理研究方面有很大的突破(West *et al.*, 2001)。个体生长主要以细胞分裂的形式实现,并且这个过程需要能量,一部分用于产生新的组织,另一部分用于现存组织的维持消耗。West 等(2001)结合新陈代谢与个体生物量的 3/4 的幂指数导数关系和新陈代谢能量分配方程,推导出一个描述生物体生长发育模型,大量的实验数据验证了这个模型的普适性(West *et al.*, 2001; Gillooly *et al.*, 2002; Hou *et al.*, 2011)。植物的新陈代谢速率常用暗呼吸速率来表示(Gillooly *et al.*, 2001; Reich *et al.*, 2006, 2008; Mori *et al.*, 2010; Peng *et al.*, 2010)。然而,小个体植物新陈代谢与个体生物量的关系并不是 3/4 的幂指数关系,而是一个幂指数约为 1 的等速关系(Reich *et al.*, 2006; Enquist *et al.*, 2007; Mori *et al.*, 2010; Peng *et al.*, 2010),并且新陈代谢速率还受到 N 含量的影响(Reich *et al.*, 2006, 2008),使得 West 等(2001)的机理模型不能描述小个体植物的生长过程。

因此,在借用相似的模型描述小个体植物的生长时,要考虑到两个方面:首先新陈代谢与个体生物量的 3/4 幂指数关系需要改成幂指数为 1 的等速关系;其次,要把 N 对新陈代谢的作用考虑进来。本研究以地肤(*Kochia scoparia*)作为实验对象,通过设置不同的施氮水平,测量不同生长时期的地上部分暗呼吸速率、生物量、RGR 以及氮含量,尝试研究了 N 素过量吸收对地肤暗呼吸速率及相对生长速率的影响。

1 材料与方 法

1.1 实验设计

实验在阜康荒漠生态系统实验站进行(44.7°N, 87.56°E, 海拔 475 m),土壤采用阜康荒漠生态系统研究站附近的原生荒漠表土(0~30 cm),其土壤中黏粒、粉粒和沙粒各占 6.8%、67.6% 和 25.6%,盐碱含量较高,1:5 的土壤水溶液中,电导度为 4 dS·m⁻¹,pH>8.2。其有机质和总氮含量分别为 10.64 和 0.68 mg·g⁻¹。将土壤压碎混匀后,

每盆装土 3 kg(盆高 19 cm,上口径 16 cm),然后将塑料盆中的土壤用水浇透,实验物种选用耐盐植物地肤,将种子直播在土壤中,然后盖一层蛭石保水。栽培在温室进行,白天温度在 25~35 °C,夜间温度在 18~25 °C。在发芽第 15 天后,第一次取地上部分进行生物量及暗呼吸速率的测定。之后将所有地肤随机分成 3 个处理,每个处理浇灌不同的氮溶液,保证植物处于不缺水的状态。氮浓度根据阜康地区多年降水平均 140 mm(气象站数据)与氮沉降量 0.8 g·mg⁻²·a⁻¹(Zhang *et al.*, 2008)确定。将硝酸铵溶于蒸馏水配成 3 个不同的氮浓度,其分别相当于雨水含 N 量(5.714 mg·kg⁻¹)的 1 倍(1N),4 倍(4N),16 倍(16N)。之后每隔 7 d 或 14 d 对地上部分进行收获,测量生物量和暗呼吸速率,每个处理测定 6 个重复,实验一直持续到植物开花结果。期间一共进行了 15 次测定,从植物出苗到最后一次测定共持续了 147 d。

1.2 测定指标

在准备测量植株地上部分暗呼吸之前,先将植株搬到温度恒定的实验室,罩上暗箱进行至少 30 min 的暗适应。在测定时将植物地上部分剪下放进用黑布罩住的同化箱内,采用美国 LI-COR 公司的 LI-840 碳通量测定系统,自动记录 CO₂ 通量的变化,每 10 s 记录一个数值,每个测定共记录 18 个数值,并用线性回归拟合,获得 CO₂ 浓度变化率,利用如下公式计算暗呼吸速率:

$$B = \frac{V \times P \times (1 - w/1000) \times K}{R \times (T + 273.15)}$$

式中, B 为暗呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$); V 为箱体体积(dm^3); P 为取样时大气压值(kPa); w 为初始水蒸气的摩尔分数($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$); K 为获得 CO₂ 浓度变化率($10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{s}^{-1}$); R 为气体常数,一般取 8.314 ($\text{Pa m}^3 \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$); T 为测量时大气温度(K)。

整个测定过程中暗呼吸测定温度在 27 °C 左右,并且最后将所有暗呼吸速率用温度校正公式校正为 27 °C 的暗呼吸速率。温度校正采用传统 Q_{10} 的方法,每个暗呼吸速率乘以 $Q_{10}^{(27-T)/10}$ 将所用暗呼吸速率都校正为 27 °C 时的暗呼吸速率, Q_{10} 采用文献中(Atkin & Tjoelker, 2003) 27 °C 时所对应的值 1.929。

所有植物在测完呼吸和鲜重后,放入 105 °C 烘箱 72 h,然后测干重。在测定完所有个体的生物量之后,将植物地上部分生物量烘干磨碎。植物全氮

测定,采用半微量凯氏法测定。

1.3 单位质量的暗呼吸速率与 RGR 关系的公式推导

像在动物生长模型中那样 (West *et al.*, 2001), 将新陈代谢能量分为两部分一部分用于生长,另一部分用于现存生物量的维持消耗,可用下列公式表示:

$$\frac{dM}{dT} = aB(T) - bM(T) \quad (1)$$

式(1)中, M 为个体生物量, T 为时间, B 为暗呼吸速率, a , b 为常数项。将式(1)两边同时除以 M 得到公式(2)

$$\frac{1}{M(T)} \frac{dM}{dT} = a \frac{B(T)}{M(T)} - b \quad (2)$$

小个体植物新陈代谢与个体生物量呈幂指数为 1 的等速关系,并且受氮含量的影响 (Reich *et al.*, 2006), 因此新陈代谢可以表示为:

$$B(T) = B_0 C_n M(T) \quad (3)$$

式中, B_0 为常数项, C_n 为氮元素的效应系数。

假设在 2 次测量期间,植物体内 N 含量不变。

那么根据式(3)可知,在这段时间内 $\frac{B(T)}{M(T)}$ 是一个

固定值,将公式 2 积分可得

$$\frac{\log(M(T_2)/M(T_1))}{T_2 - T_1} = a \frac{B_n}{M_n} - b \quad (4)$$

用 T_1 到 T_2 时段内的均值表示即

$$B_n/M_n = (B(T_1)/M(T_1) + B(T_2)/M(T_2))/2 \quad (5)$$

式中, B_1 , B_2 , M_1 , M_2 分别为 T_1 时刻和 T_2 时刻的暗呼吸和生物量值。将式(4)左边部分即相对生长速率用 u 表示则

$$u = a \frac{B_n}{M_n} - b \quad (6)$$

利用式(6)可以分析相对生长速率与单位质量呼吸的关系。

1.4 数据分析

在做暗呼吸速率和总 N 的异速生长关系中,数据用以 10 为底的对数转换,用 R2.15 做 SMA 回归分析及差异性检验 (Warton *et al.*, 2006), 其他数据用 SPSS 13.0 做方差分析,用协方差的方法检验直线斜率及截距的差异性。

2 结果与分析

2.1 单位质量的暗呼吸速率及 N 含量随时间变化关系

各个 N 处理的地肤, N 含量随时间不断减小

(图 1), 不同处理间 N 含量的差异随时间不断变大。前期(0~62 d)不同处理间 N 含量没有显著差异 ($F = 1.338$, $P = 0.267$), 后期(69~132 d) N 含量的差异开始显现出来 ($F = 61.497$, $P < 0.001$)。两两比较结果显示, 16N 具有最高的 N 含量, 4N 其次, 1N 最小, 并且任意两个处理间差异都达到显著水平 ($P < 0.05$)。3 个处理间单位质量的暗呼吸速率随时间变化也呈减小的趋势, 但差异性分析显示, 生长前期(0~62 d)以及生长后期(69~132 d)不同处理间的差异都不显著 ($F = 0.652$, $P = 0.523$; $F = 1.161$, $P = 0.317$)。这表明实验处理后期, 虽然 16N 和 4N 处理 N 含量高于 1N 处理, 但是这部分高出的 N 含量并未对单位质量的暗呼吸速率产生显著影响 (图 2)。

2.2 单位质量 N 的暗呼吸速率随时间变化

不同 N 处理的地肤, 单位质量 N 的暗呼吸速率

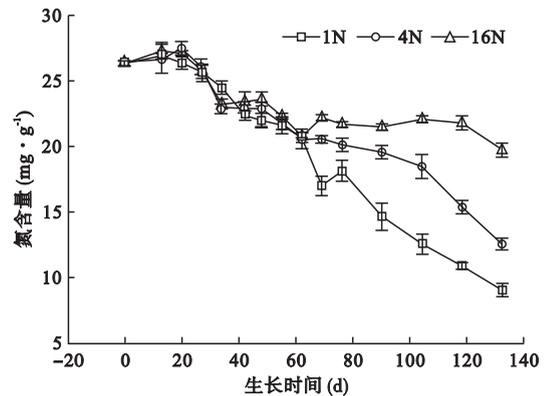


图 1 不同 N 处理条件下地肤 (*Kochia scoparia*) 生长过程中 N 含量随时间的变化

Fig. 1 Variation in N concentration of *Kochia scoparia* grown under different N treatments

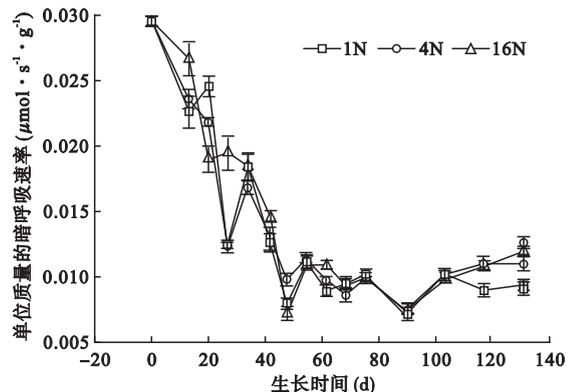


图 2 不同 N 处理条件下地肤生长过程中单位质量的暗呼吸速率的变化

Fig. 2 Variation in dark respiration rate per unit biomass of *Kochia scoparia* grown under different N treatments

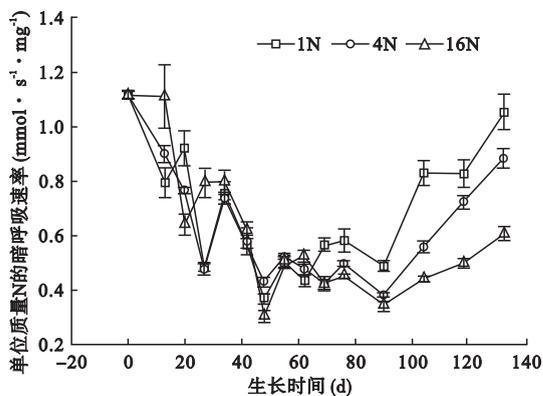


图3 不同N处理条件下地肤生长过程中单位质量N的暗呼吸速率随时间变化

Fig.3 Variation in dark respiration rate per unit N of *Kochia scoparia* grown under different N treatments

表现为先下降然后上升的趋势,并且不同处理间的差异随着时间增加而变大(图3)。前期(0~62 d)不同处理间单位质量N的暗呼吸速率差异不显著($F=0.913, P=0.404$),但后期(69~132 d),不同处理间差异达到显著水平($F=19.02, P<0.001$)。也印证了上面的结论,即过量的N吸收并不影响暗呼吸速率,因此造成过量吸收的N越多,单位质量N的暗呼吸值越低。

2.3 RGR 随时间的变化

不同处理的地肤,RGR 都具有很大的变化范围,植物在生长期并不是一直保持不变的RGR,而是随着时间而不断降低($P<0.001$),并且各个处理间的RGR 差异性不显著($F=0.012, P=0.988$)(图4)。

2.4 RGR 与单位质量的暗呼吸速率关系

对RGR与单位质量的暗呼吸速率做线性回归,结果显示不同N处理的地肤,RGR与单位质量的暗

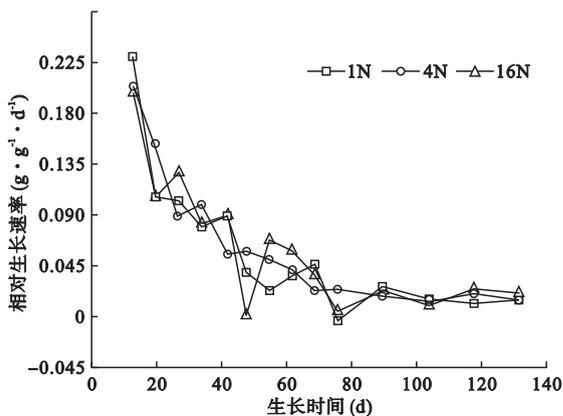


图4 不同N处理条件下地肤生长过程中RGR随时间变化
Fig.4 Variation in RGR of *Kochia scoparia* grown under different N treatments

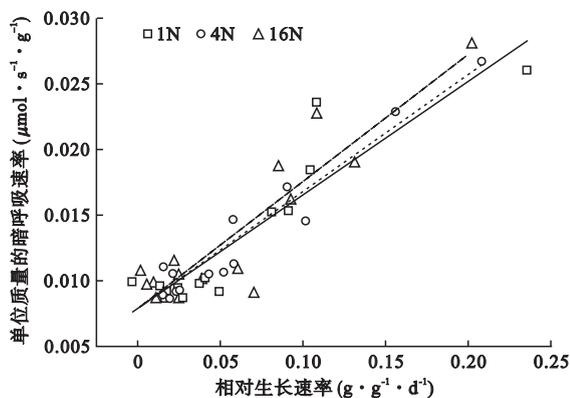


图5 不同N处理条件下地肤RGR与单位质量暗呼吸速率的关系

Fig.5 Mass-based dark respiration in relation to RGR of *Kochia scoparia* grown under different N treatments

呼吸都有很好的线性关系(1N: $y = 0.00791 + 0.08743x, r^2 = 0.83$; 4N: $y = 0.00746 + 0.09284x, r^2 = 0.93$; 16N: $y = 0.00774 + 0.09814x, r^2 = 0.81$; 总体: $y = 0.00772 + 0.09251x, r^2 = 0.86$)。采用协方差分析检验了3条直线斜率和截距的差异,结果显示:3条直线的斜率和截距的差异均不显著($F=0.261, P=0.772, F=0.258, P=0.774$)。这表明,RGR与单位质量的暗呼吸速率之间的线性关系不受施N水平的影响(图5)。

2.5 不同N处理的地肤总N与暗呼吸速率的异速生长关系

不同处理间总N与暗呼吸速率的幂指数表现出差异性(图6),1N、4N、16N三个不同处理及3个处理放在一起的数据总N与暗呼吸速率的幂指数和95%区间分别为1.043(0.966, 1.126)、0.989

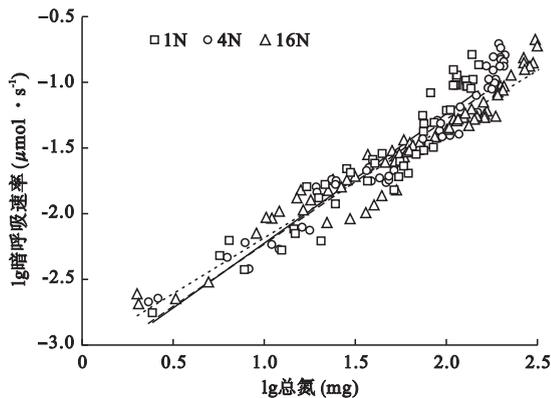


图6 不同N处理条件下地肤总N与暗呼吸速率的异速生长关系

Fig.6 Dark respiration in relation to total N of *Kochia scoparia* grown under different N treatments
总氮和呼吸速率的值都经过10为底的对数转换,采用SMA回归。

(0.931, 1.050)、0.878 (0.829, 0.930)、0.955 (0.918, 0.994)。1N 和 4N 处理幂指数 95% 的置信区间包含 1, 16N 处理和 3 个处理放在一起的数据幂指数 95% 置信区间不包含 1。幂指数随施 N 量增加呈减小趋势, 不同处理间斜率差异性检验显示 1N 与 4N 差异不显著 ($P=0.279$), 但 1N 与 16N 以及 4N 与 16N 幂指数差异显著 ($P<0.003, P=0.005$)。

3 讨论

在实验处理中, 16N、4N 处理 N 施用过量, 植物体内 N 含量超过了进行暗呼吸所需的量, 然而单位质量的暗呼吸速率差异并不显著 (图 2)。这表明, 随植物体内 N 含量的增加, 暗呼吸代谢中 N 的利用效率降低了。从不同处理单位质量 N 的暗呼吸速率随时间变化的数据 (图 3) 可以更加直观的看到, 单位质量 N 的暗呼吸速率随着施 N 量的增加而降低, 施用 N 量越多植物过量吸收的 N 就越多, N 的利用效率越低。有研究表明, 高 N 输入会引起 N 在植物体内累积, 能够以硝酸盐、铵盐、自由氨基酸或蛋白质的形式贮存, 这些以各种形式贮存的 N, 都会造成 N 利用效率的降低 (Gebauer *et al.*, 1984; Millard, 1988; Warren & Adams, 2002; Warren *et al.*, 2003)。3 个处理间单位质量的暗呼吸速率与 N 含量都有极显著的正相关关系 ($P<0.001$, 结果没有列出), N 对暗呼吸有显著的促进作用。需要强调的是, 过量吸收的 N 对暗呼吸速率没有显著的促进作用, 并不是说 N 含量对单位质量的暗呼吸没有相关关系。

总 N 与暗呼吸速率的异速关系是一个研究较多的内容 (Reich *et al.*, 2006, 2008; Peng *et al.*, 2010)。本研究中, 1N 和 4N 处理暗呼吸速率与总 N 的幂指数与 1 没有显著差异, 不过 16N 处理和 3 个处理放在一起的数据幂指数都略 < 1。1N 和 4N 组幂指数为 1 的结论和 Reich 等 (2006) 的结论相同。Peng 等 (2010) 对 7 种木本植物幼苗的暗呼吸速率和总 N 异速关系的研究结果显示, 幂指数略 > 1, 他们将这种结果归因于植物在高 N 环境下生长, 幼苗积累了更多的 N, 造成 N 的利用效率变低。在我们的实验中, 实验后期高 N 组过量吸收更多的 N, 有更低的 N 利用效率 (图 3), 是造成幂指数随施 N 增加而降低的原因。本研究的 16N 处理, 由于在实验后期植物有更多的 N 过量吸收, 因此造成幂指数 < 1。这类类似于 Peng 等解释他们的实验结果, 默认了在不

存在 N 过量吸收的情况下暗呼吸速率与总 N 异速关系中幂指数为 1, Peng 等的研究结果和本研究的不同在于一个是实验前期幼苗有更多的 N 过量吸收, 另一个是在实验后期 16N 处理有更多的 N 过量吸收。

在动物生长模型中, 根据新陈代谢与个体生物量及温度的关系, 结合代谢能量的分配, 能很好地解释动物的生长现象 (West *et al.*, 2001)。然而, 直接应用这样的方法, 不能解释小个体植物的生长。在不考虑 N 对暗呼吸影响的情况下, 由公式 2 可知, 植物单位质量的暗呼吸速率在整个生长期都是一个定值, 那么植物的 RGR 也是一个恒定值, 即植物将一直保持指数增长的形式。这不仅和我们的结果不符 (图 4), 也和很多的研究结果不符 (Agren, 2004; Hautier *et al.*, 2010; Peng *et al.*, 2010)。在考虑 N 对暗呼吸速率的作用后, 推导出了 RGR 与单位质量的暗呼吸速率的线性相关关系 (公式 6)。实验结果验证了这个关系的适用性 (图 5), 用单位质量的暗呼吸速率可以解释 > 86% 的 RGR 变异。不同的施 N 处理造成不同程度 N 的过量吸收, 由于不同处理间拟合的直线斜率和截距都没有显著性差异, 因此, 认为 N 的过量吸收对单位质量的暗呼吸速率与 RGR 的关系没有显著影响。

4 结论

综上所述, 在高的施 N 情况下会造成 N 过量吸收的现象, 而 N 过量吸收会造成利用效率变低的现象, 主要有以下几个方面:

- (1) 在 N 过量吸收的情况下, 多余的 N 对暗呼吸速率并没有显著的影响, 这造成了暗呼吸中 N 的利用效率变低;
- (2) 单位质量暗呼吸速率与相对生长速率 (RGR) 有很好的线性相关, 并且直线的斜率和截距并不受氮素过量吸收的影响, 这表明单位质量暗呼吸速率与 RGR 的关系不受施氮水平的影响;
- (3) 暗呼吸速率与总 N 的异速关系中, 幂指数的大小与施 N 量相关, 施 N 量越大对应的幂指数越小。

N 过量吸收会造成 N 的利用效率下降, 对单位质量的暗呼吸速率没有显著的促进作用, 并且不同程度的 N 过量吸收对单位质量的暗呼吸速率与 RGR 的关系没有影响, 因此 N 的过量吸收对 RGR 也没有影响。

参考文献

- Agren GI. 2004. The C:N:P stoichiometry of autotrophs: Theory and observations. *Ecology Letters*, **7**: 185–191.
- Atkin OK, Tjoelker MG. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, **8**: 343–351.
- Chapin FS. 1980. The mineral-nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 233–260.
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, et al. 2003. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, **6**: 936–943.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, et al. 1996. Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *Bioscience*, **46**: 674–684.
- Enquist BJ, Allen AP, Brown JH, et al. 2007. Does the exception prove the rule? *Nature*, **445**: E9–E10.
- Gebauer G, Melzer A, Rehder H. 1984. Nitrate content and nitrate reductase activity in *Rumex obtusifolius* L. 1. Differences in organs and diurnal changes. *Oecologia*, **63**: 136–142.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, et al. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**: 2248–2251.
- Gillooly JF, Charnov EL, West GB, et al. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, **417**: 70–73.
- Hautier Y, Hector A, Vojtech E, et al. 2010. Modelling the growth of parasitic plants. *Journal of Ecology*, **98**: 857–866.
- Hou C, Bolt KM, Bergman A. 2011. A general model for ontogenetic growth under food restriction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**: 2881–2890.
- Millard P. 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, **11**: 1–8.
- Mori S, Yamaji K, Ishida A, et al. 2010. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**: 1447–1451.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, et al. 2005. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, **8**: 636–642.
- Peng Y, Niklas KJ, Reich PB, et al. 2010. Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. *Functional Ecology*, **24**: 502–512.
- Peng Y, Niklas KJ, Sun S. 2011. The relationship between relative growth rate and whole-plant C:N:P stoichiometry in plant seedlings grown under nutrient-enriched conditions. *Journal of Plant Ecology*, **4**: 147–156.
- Proe MF, Millard P. 1994. Relationships between nutrient supply, nitrogen partitioning and growth in young Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, **14**: 75–88.
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, et al. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, **439**: 457–461.
- Reich PB, Tjoelker MG, Pregitzer KS, et al. 2008. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, **11**: 793–801.
- van Dijk HFG, Roelofs JGM. 1988. Effects of excessive ammonium deposition on the nutritional status and condition of pine needles. *Physiologia Plantarum*, **73**: 494–501.
- Vrede T, Dobberfuhl DR, Kooijman S, et al. 2004. Fundamental connections among organism C:N:P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, **85**: 1217–1229.
- Warren CR, Adams MA. 2002. Phosphorus affects growth and partitioning of nitrogen to Rubisco in *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, **22**: 11–19.
- 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: Structure and Function*, **17**: 359–366.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, et al. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, **81**: 259–291.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, **413**: 628–631.
- Zedler B, Plarre R, Rothe GM. 1986. Impact of atmospheric pollution on the protein and amino acid metabolism of spruce *Picea abies* trees. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*, **40**: 193–212.
- Zhang Y, Zheng L, Liu X, et al. 2008. Evidence for organic N deposition and its anthropogenic sources in China. *Atmospheric Environment*, **42**: 1035–1041.

作者简介 曹 勋,男,1988年生,硕士研究生,主要从事植物异速生长及化学计量学研究。E-mail: 962010zx@163.com

责任编辑 王 伟
