

暖温带落叶阔叶林辽东栎和五角枫生长和光合生理生态特征对模拟氮沉降的响应

刘校铭^{1,2} 杨晓芳^{1,2} 王璇^{1,2} 张守仁^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 暖温带落叶阔叶林在维护区域生态系统功能和平衡中起着重要的作用, 研究其在氮添加下的生长和生理生态响应, 有助于深入理解暖温带落叶阔叶林在全球氮沉降背景下的生长和变化规律。该研究通过在北京东灵山落叶阔叶林的模拟氮沉降控制实验, 以优势种辽东栎(*Quercus wutaishanica*)和伴生种五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)为研究对象, 设置对照和氮添加2种处理, 每种处理4个重复, 对照样地不做处理; 氮添加样地施加尿素(CO(NH₂)₂), 总的氮添加量为100 kg·hm⁻²·a⁻¹, 测定氮添加对其生长和光合生理生态特征的影响。结果显示: 氮添加显著提高了两个树种的净光合速率、蒸腾速率、叶绿素含量, 同时扩大了叶片光系统II反应中心电子传递体库, 增加了基于光合电子流驱动的初级受体醌(Q_A)被还原的周转次数。氮添加也增加了两个树种当年生枝条的长度和生物量, 同时在一定程度上提高了辽东栎种子的质量。辽东栎光合作用氮利用效率、枝条生物量对氮添加的响应程度明显超过五角枫。在未来氮沉降加剧的情景下, 东灵山暖温带落叶阔叶林优势种辽东栎的优势地位会进一步加强。

关键词 氮沉降; 暖温带落叶阔叶林; 光合作用; 叶绿素荧光; 生长

刘校铭, 杨晓芳, 王璇, 张守仁 (2019). 暖温带落叶阔叶林辽东栎和五角枫生长和光合生理生态特征对模拟氮沉降的响应. 植物生态学报, 43, 197–207. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0303

Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthetic characteristics of *Quercus wutaishanica* and *Acer pictum* subsp. *mono* in a warm-temperate deciduous broad-leaved forest

LIU Xiao-Ming^{1,2}, YANG Xiao-Fang^{1,2}, WANG Xuan^{1,2}, and ZHANG Shou-Ren^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Warm-temperate deciduous broad-leaved forest plays an important role in maintaining regional ecosystem function and balance. To explore the growth and eco-physiological response to nitrogen (N) addition will deepen our understanding of its dynamic development under the scenario of global N deposition.

Methods A simulated N deposition experiment was established with four N addition plots (100 kg·hm⁻²·a⁻¹) and four control plots in a deciduous broad-leaved forest in Dongling Mountain, Beijing. The responses of branch growth, photosynthesis, chlorophyll fluorescence and seed mass of dominant species *Quercus wutaishanica* and associate species *Acer pictum* subsp. *mono* to N addition were investigated.

Important findings Net photosynthetic rate, transpiration rate, and chlorophyll content were enhanced by the N addition. Furthermore, the N addition also enlarged the electron transport pool in photosystem II reaction center and increased the turnover number of the primary quinone acceptor (Q_A) reduction expressed by fast chlorophyll fluorescence method of JIP test in both species. The N addition also increased the length and biomass of the current year branches of the two tree species and improved the seed quality of *Q. wutaishanica* to a certain extent. In general, we observed more pronounced responses of photosynthetic nitrogen use efficiency, and branch biomass formation to N addition in *Q. wutaishanica* compared with *A. pictum* subsp. *mono*. Our results suggested that the dominant position of *Q. wutaishanica* should be further highlighted under increased N deposition scenario in the warm-temperate deciduous broad-leaved forest in Dongling Mountain.

收稿日期Received: 2018-11-30 接受日期Accepted: 2019-02-22

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFA0600802)和北京市科技计划(Z171100004417019)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFA0600802), and the Science and Technology Project of Beijing (Z171100004417019).

* 通信作者Corresponding author (zsr@ibcas.ac.cn)

Key words nitrogen deposition; warm-temperate deciduous broad-leaved forest; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; growth

Liu XM, Yang XF, Wang X, Zhang SR (2019). Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthetic characteristics of *Quercus wutaishanica* and *Acer pictum* subsp. *mono* in a warm-temperate deciduous broad-leaved forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 197–207. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0303

从工业革命爆发以来,化石燃料大量燃烧,土地利用发生大规模改变,农业、畜牧业快速发展。活跃的工农业生产活动使全球大气中的氮化物浓度不断增加(Vitousek *et al.*, 1997)。在全球范围内,由人类活动导致的氮沉降增加主要集中于北美、欧洲、东南亚三大地区(Galloway *et al.*, 2003),中国经济发达的东部地区处于全球三大高氮沉降区之一的东南亚地区。随着大规模的工业化生产和农业施肥活动,进入陆地生态系统的氮不断增加,经济发达的温带地区最为明显(莫江明等, 2006)。根据Galloway等(2002)的预测,未来数十年内,随着经济的进一步发展,这种状况会不断加剧。氮富集及氮驱动力的预测模型表明,到21世纪中叶,全球活性氮的排放速度将达到 $267 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$,亚洲地区由于人为活动产生的活性氮增长速度可能高达 $105.3 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ (Holland *et al.*, 1999; Zheng *et al.*, 2002; Galloway *et al.*, 2004, 2008)。近年来京津冀地区高浓度的氮氧化物和其他可溶性气溶胶形成的雾霾引起人们的广泛关注,该地区属全球典型的高氮沉降区(Zhang *et al.*, 2012)。其氮湿沉降速率平均值为 $38 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,无机氮沉降速率约为 $27 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,有机氮沉降速率约为 $7 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,氮的干沉降速率也高达 $50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。Shen等(2009)研究表明,未来北京地区总的大气氮沉降速率可超过 $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

森林生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,无论是在群落组成、更新演替还是生态环境保护、能源、经济方面都发挥着十分重要的作用。长时间持续的氮沉降会影响森林生态系统的功能(Güsewell, 2010; Liu *et al.*, 2013)。树木生长对氮沉降产生响应所导致的森林结构的改变,又反过来影响全球气候(Aber *et al.*, 1998; Höglberg *et al.*, 2010)。

温带北方森林常年受到氮限制,土壤氮增加会促进木本植物生长,增加森林的固碳潜力(Liu *et al.*, 2012)。氮是植物合成叶片光合作用羧化酶——核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)和光合作用重要色素叶绿素的重要组分,叶片氮含量的变化会直接引起光合作用酶含量和叶绿素含量的改变,所

以施氮会直接提高植物光合作用能力(Hikosaka & Shigeno, 2009; Palmroth *et al.*, 2014)。此外,有关氮沉降影响净初级生产力的经验模型也指出增加的大气氮沉降量会导致木本植物的碳固持增加,提高森林的初级生产力(Kurts *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2014)。

氮沉降对温带森林影响研究从20世纪中叶开始,已超过30年(Andersson *et al.*, 1980; Garcia *et al.*, 2008; Nave *et al.*, 2015; Ma *et al.*, 2018),已经取得了不少成果,但对于目前大气氮沉降如何长期影响树木生长和植被动态变化的认知程度依然十分有限(Bedison & Mcneil, 2009)。近20年来国内陆续开展了关于氮沉降量增加对森林生态系统影响的研究(Mo *et al.*, 2003; 方运霆等, 2004; 莫江明等, 2004; 方华和莫江明, 2006; Lu *et al.*, 2010; Lu *et al.*, 2011; Zhu *et al.*, 2013)。由于在野外自然条件下进行控制实验的复杂性和高难度,已有的氮沉降控制实验的研究对象大多以幼苗为主,以自然森林成年大树为实验对象的研究较少(方运霆等, 2005),基于幼苗或幼树对氮沉降的响应结果推测自然成熟森林的情况,其代表性存在很大局限性。

暖温带森林在生物多样性保护方面一直被列为主要的生态脆弱区,由于历史上人为地频繁开发,原始森林几乎消失殆尽。以辽东栎(*Quercus wutaishanica*)为主的落叶阔叶林是该地区宝贵的原始次生森林,在维护该地区的生态平衡方面起着无法替代的作用。北京地处京津冀地区的中心,其周边地区由于近20年来大力发展炼钢、水泥生产等高污染产业,使得该区域的空气质量严重下降,同时该地区也是中国大气活性氮排放最大的地区(Gu *et al.*, 2012; 尹兴等, 2017)。研究该地区原始次生森林主要树种在经受氮沉降处理后的响应变化,对阐明该地区森林在全球气候变化背景下的演变趋势具有重要意义。在北京东灵山选择暖温带落叶阔叶林建立模拟氮沉降实验样地,样地组成群落的两个乔木树种分别为优势种辽东栎和伴生种五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)。辽东栎在该地区的大部分生境均有分布,五角枫则主要分布在沟谷、半阴坡等相对湿润

的生境(陈大珂等, 1984; 陈灵芝, 1997), 在生境的适应性上前者要远高于后者。基于对东灵山落叶阔叶林优势种辽东栎和伴生种五角枫的生境适应性分析, 我们提出如下假设: 在氮沉降条件下, 优势种将比伴生种获取更多的土壤养分资源来满足其生长和生理代谢需要, 优势种辽东栎在光合生理、生长等性状对氮添加的响应程度将高于伴生种五角枫。在这种情景下, 东灵山落叶阔叶林的优势树种辽东栎在演替过程中的优势地位将进一步加强。通过原位控制实验对上述科学问题的探讨将有助于进一步认识全球气候变化背景下暖温带天然落叶阔叶林的响应变化规律, 同时也为未来制定应对全球气候变化的森林保护管理措施提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 研究地区

北京东灵山(39.92°–40.03° N, 115.48°–115.98° E)位于北京市西郊的门头沟区西部, 毗邻河北省, 距市区约115 km。东灵山位于小五台山东部余脉, 属太行山系。山峰海拔高度多高于1 000 m, 最高峰为2 303 m(冯云等, 2007)。该地区属于暖温带半湿润大陆性季风气候, 春季干旱, 夏季暖热多雨, 冬季寒冷干燥(全权等, 2015)。年平均气温5–10 °C, 无霜期约195天, 年降水量500–650 mm, 且多集中于夏季, 夏季降水约占全年降水量的75% (冯云等, 2007; 全权等, 2015)。该地处于华北地区中部, 地质构造上位于燕山沉降带西部, 地貌以山地侵蚀结构为主, 地势险峻, 谷深坡陡, 河流下切严重, 土壤主要为肥沃的褐色土和棕色的森林土(孙世洲, 1997)。植被类型较丰富, 以辽东栎为主要树种, 五角枫、白蜡树(*Fraxinus chinensis*)、黄荆(*Vitex negundo*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)为伴生树种构成典型的辽东栎林(刘贤赵等, 2009; 张建华等, 2017)。根据北京城区和河北多个观测点近10年的干湿氮沉降数据, 北京南部和东部大气氮沉降速率可以高达80 kg·hm⁻²·a⁻¹, 北京西部地区略低, 但高峰月份也可以达到50 kg·hm⁻²·a⁻¹ (王登芝等, 2006; 李金香和李峰, 2012; Pan *et al.*, 2012; Luo *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2015; 杨文琴等, 2016; 尹兴等, 2017)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选择

在中国科学院北京森林生态系统定位研究站选

择典型的暖温带落叶阔叶林建立模拟氮沉降控制实验样地(全权等, 2015), 该样地的地理坐标为39.95° N, 115.42° E, 海拔1 296 m, 坡向为东南坡, 坡度约为40°。样地主要由两个乔木树种组成: 优势种辽东栎和伴生种五角枫。设置8个15 m × 15 m的标准样地。设置对照和氮添加2种处理, 每种处理4个重复, 位置采用随机区组法, 上坡位2块, 中坡位4块, 下坡位2块。对照样地不做任何处理, 保持自然状态; 氮添加样地在生长季节(5–9月)分5次在样地内均匀施加尿素(CO(NH₂)₂), 将土与尿素充分混拌后撒施, 总N添加量为100 kg·hm⁻²·a⁻¹。对照样地的土壤pH值为6.64, 总碳含量和总氮含量分别为(24.18 ± 1.17) mg·g⁻¹和(2.16 ± 0.10) mg·g⁻¹, 氮添加样地的土壤pH值为6.33, 总碳含量和总氮含量分别为(24.65 ± 1.14) mg·g⁻¹和(2.18 ± 0.10) mg·g⁻¹。

1.2.2 测定方法

1.2.2.1 光合作用 光合气体交换测定采用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), 使用内置红蓝光源叶室, 测定光强设置为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹。参比叶室CO₂浓度采用高压CO₂小钢瓶设定为400 μmol·mol⁻¹, 测定温度在25 °C左右, 湿度在50%–70%。每个样地每个树种随机选3–5株树, 选取树木中下部向阳枝条顶部完全展开的叶片作为测定对象。在6–9月选择晴天于9:00–12:00进行测定, 获得净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(G_s , mol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)等参数值。瞬间光合水分利用效率(WUE , μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O)的计算公式为: $WUE = P_n/T_r$ 。

1.2.2.2 叶绿素荧光 叶绿素荧光参数测定采用便携式非调制荧光仪(Handy PEA, Hansatech, Norfolk, UK)。对上述测定光合作用的叶片使用叶夹暗适应处理约20 min测定, 应用JIP-test方法得到如下参数: 光系统II (PSII)最大光化学量子产率($PHI(P_o)$), PSII反应中心电子受体库大小(S_m)、初级醌受体(Q_A)被还原次数(N)等(Strasser *et al.*, 1995, 2004)。具体计算公式为: $PHI(P_o) = 1 - (F_o/F_M)$, F_o 是荧光诱导曲线O-J-I-P初始值, $F_o = F_{20\mu s}$, $F_{20\mu s}$ 是荧光诱导曲线O-J-I-P在20 μs时的值, F_M 是荧光诱导曲线O-J-I-P最大值, $F_M = F_P$, F_P 是荧光诱导曲线O-J-I-P在P点的值; $S_m = Area/(F_M - F_o)$, S_m 反映了使所有 Q_A 完全被还原(PSII反应中心关闭)所需要的激发能量, 即PSII反应中心光合电子传递链所有电子受体库的大小, 其中

*Area*是指快速叶绿素荧光诱导曲线任意点(F)到最高点(F_M)之间经过标准化的面积; $N = S_m/S_S$, 指PSII反应中心激发电子传递给初级醌受体(Q_A)被还原次数(快速叶绿素荧光诱导曲线从初始点(F_0)到最高点(F_M)的过程), 其中 $S_S = V_J/M_0$, 是快速叶绿素荧光诱导曲线初始点(O)到 J (曲线2 ms处)之间标准化的面积(反映单次 Q_A 被电子还原事件), M_0 为叶绿素荧光诱导曲线初始部分的斜率, $M_0 = 4 \times (F_{300\mu s} - F_0)/(F_M - F_0)$, $V_J = (F_J - F_0)/(F_M - F_0)$, V_J 为在 J 点处的相对可变荧光值, $F_{300\mu s}$ 是荧光诱导曲线 O - J - I - P 在300 μs 的值, F_J 是荧光诱导曲线 O - J - I - P 在 J 点的值。JIP-test的详细原理和测定方法参考Strasser等(1995, 2004)和李鹏民等(2005)。

1.2.2.3 叶绿素含量 叶绿素含量的测定使用叶绿素含量测定仪(SPAD-502, Konica Minolta, Tokyo, Japan), 选择上述测定光合作用和叶绿素荧光的枝条上的叶片进行测定。

1.2.2.4 当年生枝条生长和生物量 于2017年9月底树木基本停止生长后进行取样测定。在每个样地对每个树种随机选择5株, 利用7 m长高枝剪在每株上随机获取5个枝条, 用钢卷尺测量当年生枝条的长度(枝条上当年生生长的开始部位和长度可以根据芽痕和颜色确定), 精确到0.10 cm。然后将当年生枝条在70 °C下烘干48 h至恒质量, 用电子天平分别称量, 精确到0.01 g得到生物量。

1.2.2.5 比叶面积 采用随机抽样法对每个样地、每个树种选取叶片30枚用作比叶面积的测定。用CanoScan 9000F扫描仪(佳能, 福建)扫描叶片生成图像, 再用Photoshop CS5软件进行分析, 测定叶面积。然后把所测量叶片置入烘箱, 在70 °C下烘干48 h, 然后测定其干质量。以每个树种的叶面积除以对应叶片干质量得到该种的比叶面积(SLA), $SLA = \text{叶面积}/\text{叶干质量}$ 。

1.2.2.6 辽东栎种子质量测定 在每个样地的东西南北及中间设置5个1 m \times 1 m的凋落物框收集辽东栎的种子。从各个样地种子中取出200粒, 用电子天平称量, 精确至0.01 g, 再将这些种子在70 °C下烘干至恒质量用电子天平称量干质量, 精确至0.01 g。

1.2.2.7 叶片养分测定 2017年6–9月采集健康成熟的叶片, 洗净置于烘箱在70 °C条件下烘干至恒质量, 利用元素分析仪(Elementar Vario ELIII, Ele-

mentar, Langensfeld, Germany)测定全碳、全氮含量, 叶片单位面积全氮含量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)可以通过比叶面积转换公式得到: 单位面积叶氮含量(N_{area}) = 单位质量叶氮含量(N_{mass})/ SLA 。

光合作用氮利用效率($PNUE$) = P_n/N_{area} 。

1.2.3 数据处理

数据统计分析采用Data Desk软件。生长季节(6–9月)的氮处理和树种对植株生理和生长性状的效应分析应用两因素方差分析方法, 采用最小显著差数(LSD)法进行多重比较; 对每个树种在每个月份的氮处理效应分析应用单因素方差分析方法。图表制作在SigmaPlot 12.5中完成。

2 结果和分析

2.1 光合气体交换特征

整个生长季(6–9月)的测定结果显示, 氮处理和树种对树木的净光合速率存在显著的交互作用($p < 0.001$; 表1), 氮添加对辽东栎净光合速率的促进作用在生长中后期(8–9月)显著高于五角枫($p < 0.05$; 图1A、1E)。生长季初期到后期辽东栎净光合速率先升高后降低, 而五角枫呈现先降低后升高趋势(图1A、1E)。

整个生长季氮处理、树种对叶片气孔导度存在显著交互作用($p < 0.001$; 表1)。氮添加对辽东栎气孔导度的促进作用显著高于五角枫($p < 0.01$; 图1B、1F), 特别是生长中后期(7–9月)表现明显。

氮处理和树种对蒸腾速率存在显著交互作用($p < 0.001$; 表1), 6、8和9月份氮添加对辽东栎蒸腾速率的提高幅度显著高于五角枫($p < 0.01$)。氮添加对蒸腾速率的作用随季节(月份)而变化, 辽东栎的蒸腾速率在生长季节中后期表现出更明显的促进作用($p < 0.05$; 图1C、1G)。

氮处理对两树种的水分利用效率作用不显著($p > 0.05$; 表1)。辽东栎整个生长季的水分利用效率呈现明显的下降趋势(图1D、1H), 五角枫的水分利用效率在生长季中后期也有同样的趋势。

2.2 叶绿素含量

整个生长季, 氮处理对两树种叶片叶绿素含量有显著促进作用($p < 0.001$; 表1), 氮添加对辽东栎和五角枫的叶绿素含量在不同月份存在显著差异($p < 0.05$; 图2A、2B)。6和8月氮添加明显提高了辽

表1 氮处理、树种及交互作用对东灵山辽东栎和五角枫植株生理、生长性状的影响

Table 1 Effects of nitrogen (N) treatment, tree species and their interaction on some eco-physiological and growth traits of *Quercus wutaishanica* and *Acer pictum* subsp. *Mono* in Dongling Mountain

性状 Trait	氮 N	树种 Species	氮 × 树种 N × Species
净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)	***	***	***
气孔导度 Stomatal conductance (G_s)	***	***	***
蒸腾速率 Transpiration rate (T_r)	***	***	***
水分利用效率 Water use Efficiency (WUE)	ns	ns	ns
叶绿素含量 Chlorophyll contents (Chl)	***	***	ns
光系统II最大光化学效率 Maximal PSII efficiency ($PHI(P_o)$)	ns	ns	ns
光系统II电子传递链电子受体库大小 PSII size of Q_A pool (S_m)	***	ns	ns
初级醌受体被还原周转次数 PSII Q_A reduced turn over number (N)	***	**	ns
光合氮利用效率 Photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$)	ns	ns	**
当年生枝长度 Length of current year branch	***	*	ns
当年生枝生物量 Biomass of current year branch	*	***	ns
辽东栎种子质量 <i>Quercus wutaishanica</i> seed mass	ns	—	—

—, 不存在。

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$. —, not applicable.

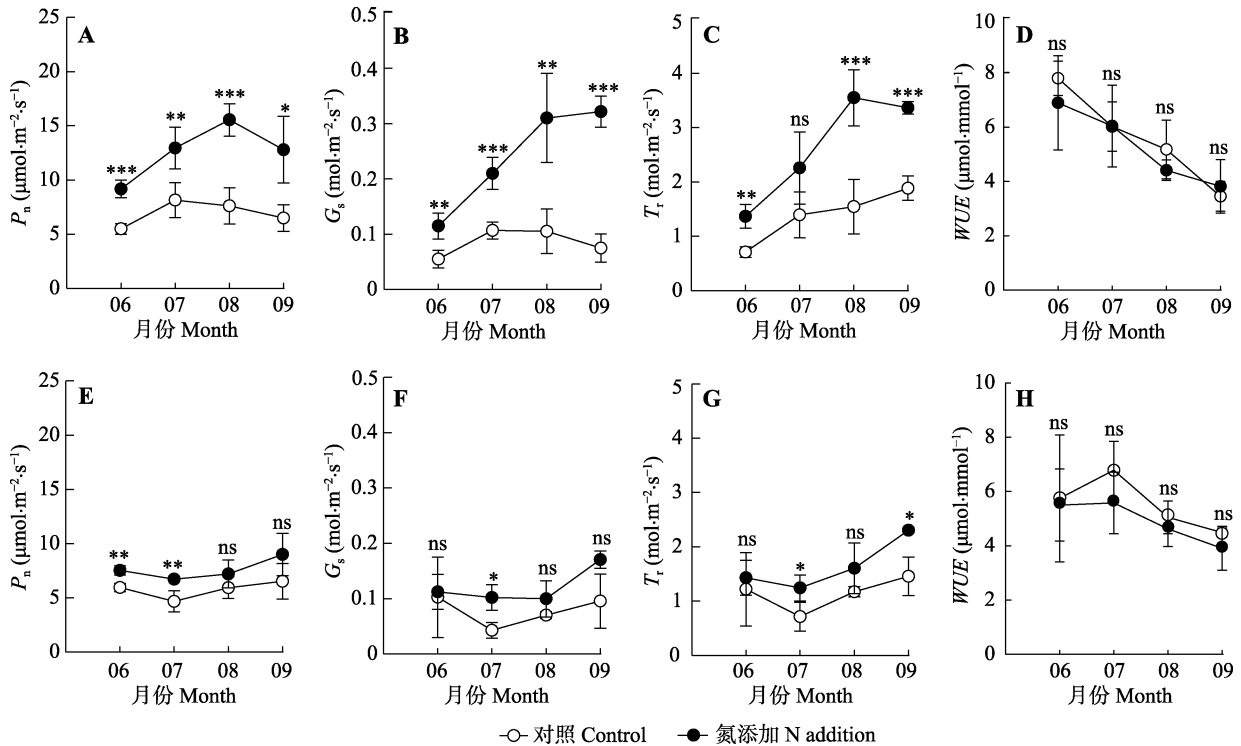


图1 氮处理随季节变化对东灵山辽东栎(A-D)和五角枫(E-H)光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的影响(平均值 \pm 标准偏差)。***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。

Fig. 1 Seasonal changes of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and water use efficiency (WUE) of *Quercus wutaishanica* (A-D) and *Acer pictum* subsp. *mono* (E-H) in Dongling Mountain in response to nitrogen treatment (mean \pm SD). ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$.

东栎的叶绿素含量($p < 0.05$), 氮添加对五角枫的叶绿素含量在后期(9月份)表现出显著的促进作用($p < 0.01$)。两树种间的叶绿素含量存在显著差异($p < 0.001$), 五角枫叶绿素含量高于辽东栎, 6-8月两树种叶片叶绿素的含量呈现逐渐升高趋势。

2.3 叶绿素荧光特征

生长季(6、8、9月份)氮添加对两个树种的光系统II最大光化学效率($PHI(P_o)$)的作用不显著($p > 0.05$; 表1), 但8月份氮添加下五角枫的 $PHI(P_o)$ 高于对照(图3D), 且两树种的 $PHI(P_o)$ 在8月份明显低于

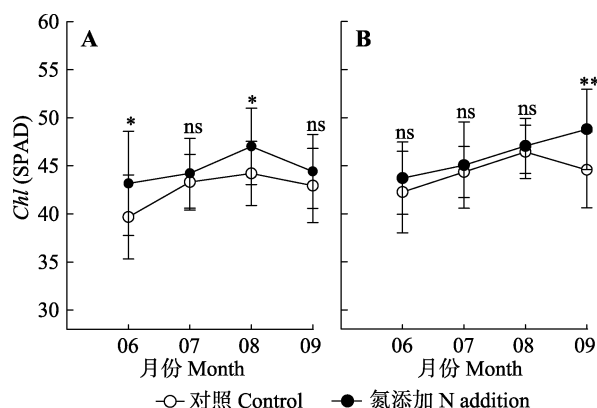


图2 氮处理对辽东栎(A)和五角枫(B)叶绿素含量(Chl)的季节性影响(平均值±标准偏差)。**, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。

Fig. 2 Seasonal changes of chlorophyll content (Chl) of *Quercus wutaishanica* (A) and *Acer pictum* subsp. *mono* (B) in response to nitrogen treatment (mean \pm SD). **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$.

6和9月份($p < 0.05$)。

氮处理对两树种的光系统II反应中心电子传递链电子受体库大小(S_m)存在显著影响($p < 0.001$; 表1)。氮添加对辽东栎 S_m 作用不显著($p > 0.05$), 在9月份对五角枫的 S_m 的影响达到显著水平($p < 0.01$; 图3B、3E)。

氮添加显著提高了两树种的初级醌受体(Q_A)被还原周转次数(N)($p < 0.001$; 表1), 但两树种在不同月份的响应程度不同(图3C、3F)。氮添加在9月份对辽东栎和6、9月份对五角枫的初级醌受体被还原周转次数有显著的促进作用。两树种的 N 随着季节(月份)有增加趋势。

2.4 光合氮利用效率

氮添加处理和树种的交互作用对光合氮利用效率(PNUE)有显著影响($p < 0.01$; 表1), 氮添加提高了辽东栎的光合氮利用效率, 而降低了五角枫的光合氮利用效率(图4A)。

2.5 当年生枝条生长和生物量

氮添加对两树种当年生枝条的长度和生物量有显著影响($p < 0.05$; 表1; 图4B、4C), 氮添加对两树种当年生枝条平均长度和生物量的促进程度分别达到23.98%和89.13%。氮添加对辽东栎新生枝条长度和生物量的促进作用显著高于五角枫($p < 0.05$)。此外, 当年生枝条的长度和生物量也显著存在树种差异, 辽东栎在这两个指标上均明显高于五角枫($p < 0.05$)。

2.6 种子质量

氮添加具有提高辽东栎单粒种子质量的趋势,

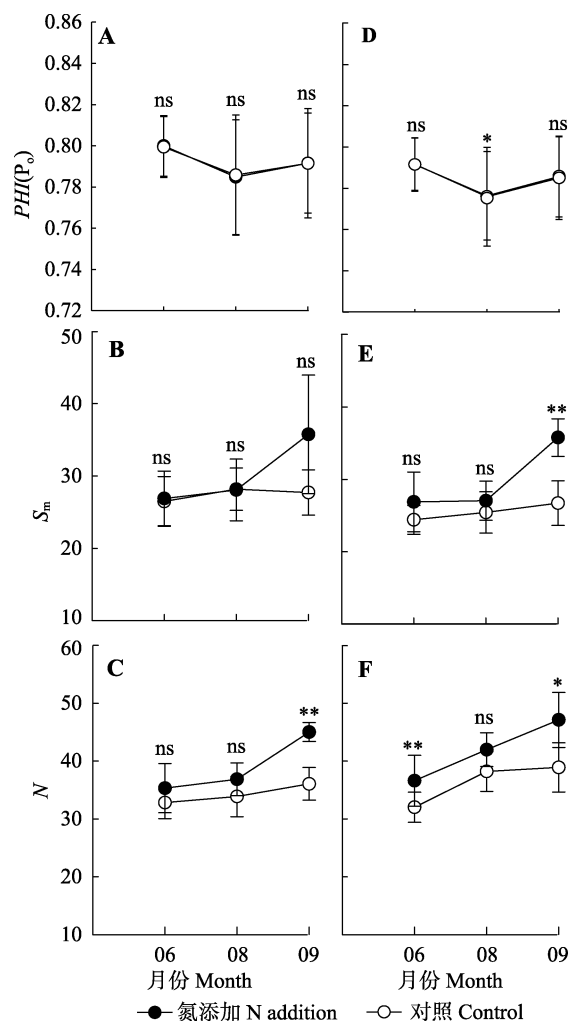


图3 氮处理对辽东栎(A–C)和五角枫(D–F)叶绿素荧光性状光系统II最大光化学效率($\Phi(P_o)$)、电子受体库大小(S_m)和初级醌受体被还原周转次数(N)的季节性影响(平均值±标准偏差)。**, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。由于仪器出现故障7月份数据缺失。

Fig. 3 Seasonal changes of maximal PSII efficiency ($\Phi(P_o)$), size of Q_A pool (S_m) and the Q_A reduced turnover number (N) of *Quercus wutaishanica* (A–C) and *Acer pictum* subsp. *mono* (D–F) in response to nitrogen treatment (mean \pm SD). **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$. Data measured in July were missed due to instrument disorder.

虽然在统计水平上没有达到显著水平($p > 0.05$)(表1; 图4D)。

3 讨论

光合作用是绿色植物转化太阳能, 合成同化物质的重要生理过程, 是植物维持生长发育的基础。氮添加的浓度和时间会对植物的叶绿素合成产生不同的影响。本研究中氮添加处理提高了辽东栎和五角枫植物的叶片氮含量, 促进了叶片的叶绿素生成, 与前人研究结果(Bauer *et al.*, 2010; Pérez-Soba *et al.*,

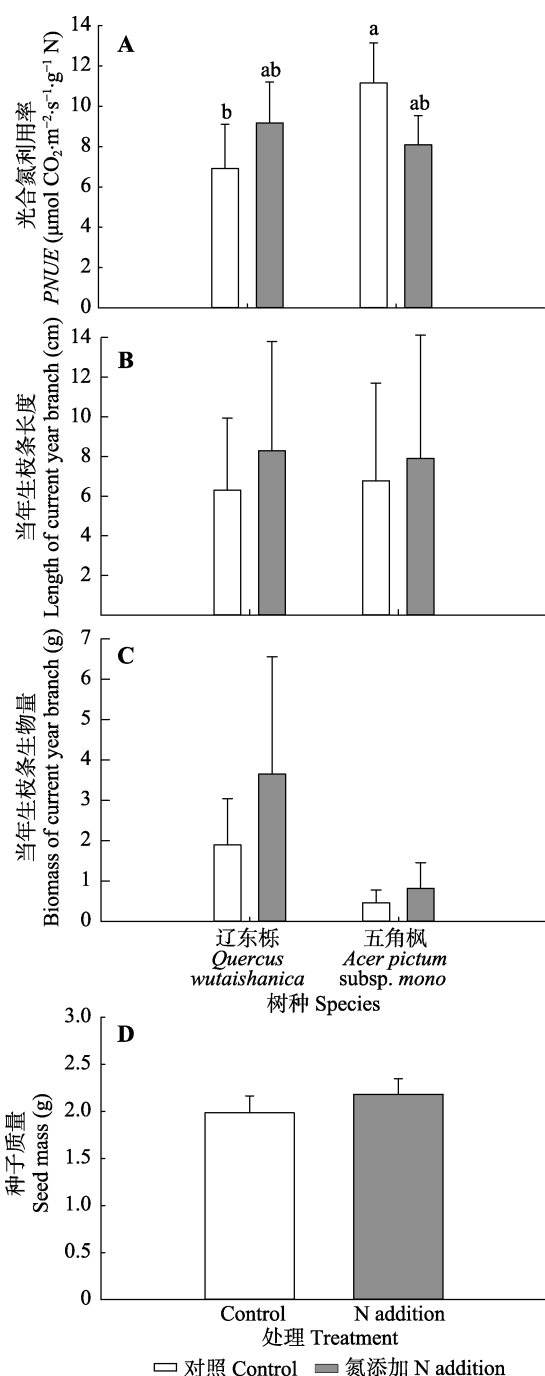


图4 氮处理、树种及其交互作用对两个树种光合氮利用效率(PNUE)(A), 当年生枝条长度(B), 枝条生物量(C)的影响及氮处理对辽东栎种子单粒质量(D)的影响(平均值 \pm 标准偏差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Effects of nitrogen addition, tree species and their interaction on photosynthetic nitrogen efficiency (PNUE)(A), length (B) and biomass (C) of the current-year branch of the two tree species, and effect of nitrogen addition on single seed mass (D) of *Quercus wutaishanica* (mean \pm SD). Different lowercase letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

2010; Jia *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012; 郑翔等, 2018)一致。需要说明的是, 两树种间的净光合速率和叶绿素含量均存在显著差异, 辽东栎的光合速率

显著高于五角枫, 而五角枫的叶绿素含量显著高于辽东栎。此外, 氮添加对叶片叶绿素含量的促进作用随着处理时间延长表现出明显的累积效应, 五角枫比辽东栎更为明显。氮添加对光合速率、气孔导度和蒸腾速率的促进作用也随着处理时间延长表现出明显的累积效应, 辽东栎比五角枫更明显。在本研究的实验样地中, 辽东栎树体高大, 占据上层空间, 树冠上中层可以接收到充足的太阳辐射, 是群落的建群种和优势种; 而样地内的五角枫树体矮小, 处于被遮阴的下层, 可接受光照少。不同的光照环境会导致树木同化组织在结构和功能方面的极大差异, 一般阳生植物比阴生植物具有更高的羧化酶活性, 而阴生植物为了尽可能地获得林下的散射光, 会提高叶绿素含量, 形成发达的捕获色素系统, 以截获更多的光能(Shen & Ye, 1991; Johnson *et al.*, 1993; 张守仁等, 2004; Matsubara *et al.*, 2009; 孙小玲等, 2010; 向芬等, 2018)。叶片光合作用气体交换过程主要受气孔因素和非气孔因素(主要是Rubisco羧化酶活性)影响, 在饱和光下辽东栎的羧化速率(V_{cmax})和气孔导度远高于五角枫(未发表数据), 这也解释了在饱和光下辽东栎光合速率高于五角枫, 而五角枫叶叶绿素含量高于辽东栎的原因。

氮添加处理促进叶片叶绿素合成, 而叶绿素是光合机构PSII反应中心复合物的重要组分, 所以氮添加处理在一定程度上会提高叶片光系统II反应中心复合物浓度。在本实验氮处理条件下, 施氮后基于叶绿素荧光参数表示的PSII反应中心的总电子传递受体库容量扩大, 同时初级醌受体被还原周转次数增加, 周转速率提高, 进而提高了PSII光化学转化效率。彭礼琼等(2014)也发现模拟氮沉降显著提高了夏蜡梅(*Calycanthus chinensis*)叶片PSII光能转化效率和潜在活性。

一般在温带森林生态系统中, 氮增多能够促进植物的生长(Lebauer & Treseder, 2008), 特别是植物株高、枝长和叶量等形态特征对氮变化较为敏感, 并且响应程度会随森林类型、植物组成、氮沉降持续时间、氮沉降积累量等的不同产生较大差异(Mariana *et al.*, 2013)。本实验的两个树种在光合碳同化方面对氮添加处理均表现出随时间变化的累积效应, 辽东栎尤为明显。暖温带落叶阔叶林优势种辽东栎属于偏阳性树种, 较耐瘠薄土壤, 可以适应华北石质山地较差的立地条件(陈大珂等, 1984); 而

伴生种五角枫比较偏爱沟谷、阴坡等中生偏湿的生境(陈灵芝, 1997), 因此辽东栎比五角枫具有更强的适应干旱、瘠薄生境的能力。本实验的光合生理数据说明了这一点: 辽东栎的光合作用氮利用效率显著高于五角枫意味着氮沉降对辽东栎的生长促进作用将会远超过五角枫。此外在当年生枝条生长和生物量积累方面, 两个树种对氮添加响应的敏感差异也支持上面的结论(氮添加对辽东栎和五角枫当年生枝条生物量促进作用分别为92%和76%)。因此, 这些生理和生长的数据也均支持我们提出的假说: 在未来氮沉降加剧的情景下暖温带落叶阔叶林辽东栎的优势种地位会进一步加强。

氮对植物开花结实也具有极其重要的影响, 是构成种子中蛋白质的主要成分, 对果实的发育至关重要。有研究指出, 植株果实的质量与数量和生境之间有显著相关性(王孝安等, 2004)。氮沉降增加可能影响树体输送给单个果实的养分比例以及种子的产量(李庆军等, 2010)。对本实验的数据进行分析后发现, 氮添加可以在一定程度上提高辽东栎单粒种子的平均质量, 而健康饱满的种子可以确保繁殖时所需的充足营养, 这有利于辽东栎维持世代交替和在群落中的优势地位。

4 结论

通过建立模拟氮沉降控制实验研究暖温带落叶阔叶林优势种辽东栎和五角枫生长和生理生态特征对模拟氮沉降的响应, 可以得出以下结论:

(1)氮添加显著提高了2种树木的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率, 两树种对氮添加的响应存在较大差异。

(2)氮添加显著提高了2种树木的叶绿素含量, 同时增加了叶片光系统II反应中心电子传递体库的大小和基于光合电子流驱动的初级受体醌(Q_A)被还原的周转次数。

(3)氮添加显著增加了两个树种当年生枝条的生物量, 同时在一定程度上提高了辽东栎种子的质量。辽东栎的枝条生物量对氮添加的响应程度明显超过五角枫。

(4)在未来氮沉降加剧情景下东灵山暖温带落叶阔叶林优势种辽东栎生长更具优势。

致谢 氮沉降样地平台恢复和维护得到中国科学院

北京森林生态系统定位研究站苏宏新、周庆华、王金增帮助; 叶绿素荧光数据分析得到中国科学院植物研究所姜闯道、乔美玉帮助; 天津大学刘学炎、宋韦提供了京津冀氮沉降的最新数据和资料。

参考文献

- Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems hypotheses revisited. *Bioscience*, 48, 921–934.
- Andersson F, Fagerström T, Nilsson SI (1980). Forest ecosystem responses to acid deposition hydrogen ion budget and nitrogen/tree growth model approaches. In: Hutchinson TC, Havas M eds. *Effects of Acid Precipitation on Terrestrial Ecosystems*. Springer, Boston. 319–334.
- Bauer GA, Berntson GM, Bazzaz FA (2010). Regenerating temperate forests under elevated CO₂ and nitrogen deposition: Comparing biochemical and stomatal limitation of photosynthesis. *New Phytologist*, 152, 249–266.
- Bedison JE, Mcneil BE (2009). Is the growth of temperate forest trees enhanced along an ambient nitrogen deposition gradient? *Ecology*, 90, 1736–1742.
- Chen DK, Shi JC, Wang YH, Chen XQ (1984). Forest site classification and forest productivity classification and evaluation of secondary forest in Maoer Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, 12(1), 1–18. [陈大珂, 石家琛, 王义弘, 陈喜全 (1984). 森林立地分类与森林生产力——帽儿山次生林立地分类和评价. 东北林业大学学报, 12(1), 1–18.]
- Chen LZ (1997). The importance of Donglin Mountain region of warm temperate deciduous broad-leaved forest. In: Chen LZ ed. *The Study on Structure and Function of Forest in Warm Temperate Zone*. Science Press, Beijing. 1–9. [陈灵芝 (1997). 东灵山地区在暖温带落叶阔叶林区域的地位. 见: 陈灵芝编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 科学出版社, 北京. 1–9.]
- Fang H, Mo JM (2006). Effects of nitrogen deposition on forest litter decomposition. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3127–3136. [方华, 莫江明 (2006). 氮沉降对森林凋落物分解的影响. 生态学报, 26, 3127–3136.]
- Fang YT, Mo JM, Gundersen P, Zhou GY, Li DJ (2004). Nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1523–1531. [方运霆, 莫江明, Per Gundersen, 周国逸, 李德军 (2004). 森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应. 生态学报, 24, 1523–1531.]
- Fang YT, Mo JM, Zhou GY, Xue JH (2005). Responses of diameter at breast height increment to N addition in forests of Dinghushan Biosphere Reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 13, 198–204. [方运霆, 莫江明, 周国逸, 薛璟花 (2005). 鼎湖山主要森林类型植物胸径

- 生长对氮沉降增加的初期响应. 热带亚热带植物学报, 13, 198–204.]
- Feng Y, Ma KM, Zhang YX, Qi J, Zhang JY (2007). Species abundance distribution of *Quercus liaotungensis* forest along altitudinal gradient in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4743–4750. [冯云, 马克明, 张育新, 祁建, 张洁瑜 (2007). 北京东灵山辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林沿海拔梯度的物种多度分布. 生态学报, 27, 4743–4750.]
- Galloway JN, Aber JD, Erisman JW, Seitzinger SP, Howarth RW, Cowling EB, Cosby BJ (2003). The nitrogen cascade. *Bioscience*, 53, 341–356.
- Galloway JN, Cowling EB, Seitzinger SP, Socolow RH (2002). Reactive nitrogen: Too much of a good thing? *Ambio*, 31, 60–63.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226.
- Galloway JN, Townsend AR, Jan Willem E, Mateete B, Zuccon C, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Garcia MO, Ovasapyan T, Greas M, Treseder KK (2008). Mycorrhizal dynamics under elevated CO₂ and nitrogen fertilization in a warm temperate forest. *Plant and Soil*, 303, 301–310.
- Gu BJ, Ge Y, Ren Y, Xu B, Chong F, Luo WD, Jiang H, Gu BH, Chang J (2012). Atmospheric reactive nitrogen in China: Sources, recent trends, and damage costs. *Environmental Science & Technology*, 46, 9420–9427.
- Güsewell S (2010). High nitrogen: Phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist*, 166, 537–550.
- Hikosaka K, Shigeno A (2009). The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 160, 443–451.
- Högberg P, Fan H, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2010). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489–499.
- Holland EA, Dentener FJ, Braswell BH, Sulzman JM (1999). Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry*, 46, 7–43.
- Jia S, Wang Z, Li X, Zhang X, McLaughlin NB (2011). Effect of nitrogen fertilizer, root branch order and temperature on respiration and tissue N concentration of fine roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, 31, 718–726.
- Johnson GN, Scholes JD, Horton P, Young AJ (1993). Relationships between carotenoid composition and growth habit in British plant species. *Plant, Cell & Environment*, 16, 681–686.
- Kurts P, Andrewj B, Donaldr Z, Alanf T (2008). Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 14, 142–153.
- Lebauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li JX, Li F (2012). Characterization of chemical compounds of rainfall samples collected in a sand-storm process in Beijing. *China Environmental Science*, 32, 2149–2154. [李金香, 李峰 (2012). 北京市一次沙尘过程中降水化学成分的分析. 中国环境科学, 32, 2149–2154.]
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31, 559–566. [李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学报, 31, 559–566.]
- Li QJ, Yin LM, Wang LH, Liu Y (2010). Effects of simulated nitrogen deposition under different soil moistures on fruiting of *Xanthoceras sorbifolia*. *Liaoning Forestry Science and Technology*, (3), 1–3. [李庆军, 阴黎明, 王力华, 刘阳 (2010). 不同土壤水分条件下模拟氮沉降对文冠果结实的影响. 辽宁林业科技, (3), 1–3.]
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Liu XZ, Wang GA, Li JZ, Wang Q (2009). Nitrogen isotope composition of modern plants in Dongling Mountain area of Beijing and its response to altitude gradient. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 10, 1347–1359. [刘贤赵, 王国安, 李嘉竹, 王庆 (2009). 北京东灵山地区现代植物氮同位素组成及其对海拔梯度的响应. 中国科学D辑:地球科学, 10, 1347–1359.]
- Liu YC, Yu GR, Wang QF, Zhang YJ (2012). Huge carbon sequestration potential in global forests. *Journal of Resources and Ecology*, 3(3), 193–201.
- Lu XK, Mao QG, Gilliam FS, Luo Y, Mo JM (2014). Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems. *Global Change Biology*, 20, 3790–3801.
- Lu XK, Mo JM, Gilliam FS, Yu G, Wei Z, Fang YT, Huang J (2011). Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in tropical forests of contrasting disturbance regimes in southern China. *Environmental Pollution*, 159, 2228–2235.
- Lu XK, Mo JM, Gilliam FS, Zhou GY, Fang YT (2010). Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology*,

- 16, 2688–2700.
- Luo XS, Liu P, Tang AH, Liu JY, Zong XY, Zhang Q, Kou CL, Zhang LJ, Fowler D, Fangmeier A, Christie P, Zhang FS, Liu XJ (2013). An evaluation of atmospheric N_r pollution and deposition in North China after the Beijing Olympics. *Atmospheric Environment*, 74, 209–216.
- Ma SY, Verheyen K, Props R, Wasof S, Vanhellemont M, Boeckx P, Boon N, de Frennel P (2018). Plant and soil microbe responses to light, warming and nitrogen addition in a temperate forest. *Functional Ecology*, 32, 1293–1303.
- Mariana V, Campanello PI, Bucci SJ, Guillermo G (2013). Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree physiology*, 33, 1308–1318.
- Matsubara S, Krause GH, Aranda J, Virgo A, Beisel KG, Jahns P, Winter K (2009). Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants. *Functional Plant Biology*, 36, 20–36.
- Mo JM, Brown S, Peng S, Kong G (2003). Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 175, 573–583.
- Mo JM, Fang YT, Lin ED, Li YE (2006). Soil N₂O emission and its response to simulated N deposition in the main forests of Dinghushan in subtropical China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)*, 30, 901–910. [莫江明, 方运霆, 林而达, 李玉娥 (2006). 鼎湖山主要森林土壤 N₂O 排放及其对模拟 N 沉降的响应. 植物生态学报, 30, 901–910.]
- Mo JM, Xue JH, Fang YT (2004). Litter decomposition and its responses to simulated N deposition for the major plants of Dinghushan forests in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1413–1420. [莫江明, 薛璟花, 方运霆 (2004). 鼎湖山主要森林植物凋落物分解及其对 N 沉降的响应. 生态学报, 24, 1413–1420.]
- Nave LE, Gough CM, Maurer KD, Bohrer G, Hardiman BS, Moine L (2015). Disturbance and the resilience of coupled carbon and nitrogen cycling in a north temperate forest. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 116, 332–335.
- Palmroth S, Bach LH, Nordin A, Palmqvist K (2014). Nitrogen-addition effects on leaf traits and photosynthetic carbon gain of boreal forest understory shrubs. *Oecologia*, 175, 457–470.
- Pan YP, Wang YS, Tan GQ, Wu D (2012). Spatial distribution and seasonal variations of atmospheric sulfur deposition over northern China. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 12, 23645–23677.
- Peng LQ, Jing ZX, Wang Q (2014). Effects of simulated nitrogen deposition on the eco-physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 989–995. [彭礼琼, 金则新, 王强 (2014). 模拟氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响. 生态学报, 33, 989–995.]
- Pérez-Soba M, Stulen I, Eerden LJMVD (2010). Effect of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiologia Plantarum*, 90, 629–636.
- Quan Q, Zhang Z, He NP, Su HX, Wen XF, Sun XM (2015). Short-term effect of nitrogen addition on soil respiration of three temperate forests in Dongling Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 797–804. [全权, 张震, 何念鹏, 苏宏新, 温学发, 孙晓敏 (2015). 短期氮添加对东灵山三种森林土壤呼吸的影响. 生态学报, 34, 797–804.]
- Shen JL, Tang AH, Liu XJ, Fangmeier A, Goulding KTW, Zhang FS (2009). High concentrations and dry deposition of reactive nitrogen species at two sites in the North China Plain. *Environmental Pollution*, 157, 3106–3113.
- Shen YG, Ye JY (1991). Relationship between dynamics of Thylakoid Membrane and energy transduction. *Plant Physiology Journal*, 17, 109–112.
- Strasser RJ, Srivastava A, Govindjee (1995). Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria photochem photobiol. *Photochemistry and Photobiology*, 61, 32–42.
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou GC, Govindjee eds. *Chlorophyll a Fluorescence Advances in Photosynthesis and Respiration*. Springer, Dordrecht. 321–326.
- Sun SZ (1997). The characteristics of the geology, geomorphology, and soils in Dongling Mountain region. In: Chen LZ ed. *The Study on Structure and Function of Forest in Warm Temperate Zone*. Science Press, Beijing. 10–27. [孙世洲 (1997). 东灵山地区的地质、地貌和土壤. 见: 陈灵芝编. 温带森林生态系统结构与功能的研究. 科学出版社, 北京. 10–27.]
- Sun XL, Xu YF, Ma LY, Zhou H (2010). A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 989–999. [孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 周禾 (2010). 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应. 植物生态学报, 34, 989–999.]
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman D (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Wang DZ, Nie LS, Li JY (2006). Transfer characteristics of nutrient elements through hydrological process of *Pinus tabulaeformis* stand in Beijing Xishan area. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 2101–2107. [王登芝, 聂立水, 李吉跃 (2006). 北京西山地区油松林水文过程中营养元素迁移特征. 生态学报, 26, 2101–2107.]
- Wang M, Shi S, Lin F, Hao ZQ, Jiang P, Dai GH (2012). Effects of soil water and nitrogen on growth and photosynthetic

- response of Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings in northeastern China. *PLOS ONE*, 7, e30754. DOI: 10.1371/journal.pone.0030754.
- Wang XA, Wang ZG, Xiao YP (2004). Studies on the reproductive strategy of *Larix chinensis* I fecundity and seed weight. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 40, 72–75. [王孝安, 王志高, 肖娅萍 (2004). 太白红杉种群生殖对策研究I生育力和种子重量. 兰州大学学报 (自然科学版), 40, 72–75.]
- Xiang F, Li W, Liu HY, Zhou LY, Jiang CJ (2018). Characteristics of photosynthetic and chlorophyll fluorescence of tea varieties under different nitrogen application levels. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36, 1138–1145. [向芬, 李维, 刘红艳, 周凌云, 江昌俊 (2018). 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响. 西北植物学报, 36, 1138–1145.]
- Xu W, Luo XS, Pan YP, Zhang L, Tang AH, Shen JL, Zhang Y, Li KH, Wu QH, Yang DW, Zhang YY, Xue J, Li WQ, Li QQ, Tang L, Lu SH, Liang T, Tong YA, Liu P, Zhang Q, Xiong ZQ, Shi XJ, Wu LH, Shi WQ, Tian K, Zhong XH, Shi K, Tang QY, Zhang LJ, Huang JL, He CE, Kuang FH, Zhu B, Liu H, Jin X, Xin YJ, Shi XK, Du EZ, Dore AJ, Tang S, Collett JL, Goulding K, Sun YX, Ren J, Zhang FS, Liu XJ (2015). Quantifying atmospheric nitrogen deposition through a nationwide monitoring network across China. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15, 12345–12360.
- Yang WQ, Liu SH, Miao M, Gao XD, Chen XY (2016). Spatial and temporal variation of dissolved inorganic nitrogen deposition along an urban to rural transect in Beijing. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 36, 1530–1538. [杨文琴, 刘思慧, 苗淼, 高晓栋, 陈锡云 (2016). 北京市内到郊区氮沉降时空变化特征. 环境科学学报, 36, 1530–1538.]
- Yin X, Zhang LJ, Liu XJ, Xu W, Ni YX, Liu XY (2017). Nitrogen deposition in suburban croplands of Hebei Plain. *Scientia Agricultura Sinica*, 50, 698–710. [尹兴, 张丽娟, 刘学军, 许稳, 倪玉雪, 刘新宇 (2017). 河北平原城市近郊农田大气氮沉降特征. 中国农业科学, 50, 698–710.]
- Zhang JH, Tang ZY, Shen HH, Fang JY (2017). Responses of growth and litterfall production to nitrogen addition treatments from common shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 71–80. [张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云 (2017). 北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应. 植物生态学报, 41, 71–80.]
- Zhang SR, Gao RF, Wang LJ (2004). Response of oxygen evolution activity of photosystem II, photosynthetic pigments and chloroplast ultrastructure of hybrid poplar clones to light stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 143–149. [张守仁, 高荣孚, 王连军 (2004). 杂种杨无性系的光系统II放氧活性、光合色素及叶绿体超微结构对光胁迫的响应. 植物生态学报, 28, 143–149.]
- Zhang Y, Song L, Liu XJ, Li WQ, Lü SH, Zheng LX, Bai ZC, Cai GY, Zhang FS (2012). Atmospheric organic nitrogen deposition in China. *Atmospheric Environment*, 46, 195–204.
- Zheng X, Jiang LB, Deng BL, Liu Q, Liu XS, Zheng LY, Guo XM, Liu YQ, Zhang L (2018). Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen deposition on chlorophyll fluorescence parameters of invasive plant *Triadica sebifera*. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 30, 248–254. [郑翔, 江亮波, 邓邦良, 刘倩, 刘喜帅, 郑利亚, 郭晓敏, 刘苑秋, 张令 (2018). UV-B辐射增强和氮沉降对不同种源地乌桕叶绿素荧光参数的影响. 浙江农业学报, 30, 248–254.]
- Zheng XH, Fu CB, Xu XK, Yan XD, Huang Y, Han SH, Hu F, Chen GX (2002). The Asian nitrogen cycle case study. *Ambio*, 31, 79–87.
- Zhu FF, Yoh M, Gilliam FS, Lu XK, Mo JM (2013). Nutrient limitation in three lowland tropical forests in southern China receiving high nitrogen deposition: Insights from fine root responses to nutrient additions. *PLOS ONE*, 8, e82661. DOI: 10.1371/journal.pone.0082661.

责任编辑: 冯兆忠 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈
听语音, 看问答