DOI: 10.5846/stxb201312122936
蒋思思,魏丽萍,杨松,肖迪,王晓洁,侯继华.不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应.生态学报,2015,35(21): - .
Jiang S S, Wei L P, Yang S, Xiao D, Wang X J, Hou J H.Short term responses of photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates to simulated nitrogen deposition in three provenances of *Pinus tabulaeformis* Carr. seedlings.Acta Ecologica Sinica,2015,35(21): - .

不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应

蒋思思,魏丽萍,杨 松,肖 迪,王晓洁,侯继华*
北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室,北京 100083

摘要:本文以不同种源(内蒙 NM、北京 BJ 和山西 SX)的 3 年生油松幼苗为研究对象,研究不同种源油松幼苗的光合色素以及非结构性碳水化物(NSC)对氮沉降增加的短期响应。实验中设置 5 个氮处理:CK(0 kg hm^{-2} a^{-1})、N_1(15 kg hm^{-2} a^{-1})、N_2(25 kg hm^{-2} a^{-1})、N_3(50 kg hm^{-2} a^{-1})、N_4(150 kg hm^{-2} a^{-1})。研究结果表明:(1)不同生长季,3 个种源油松幼苗的光合色素对氮沉降增加的响应存在差异,但是只有 BJ 种源油松幼苗的叶绿素含量在生长季中期受到了氮沉降增加的显著促进作用,并在 N_4水平下达到最大值。(2)氮沉降的增加促进了 3 个种源油松幼苗 NSC 的转移和消耗,在生长季初期和中期,随着氮沉降水平的升高,3 个种源油松幼苗的可溶性糖(SS)含量、淀粉(ST)含量以及总非结构性碳水化物(TNC)含量呈不同程度的降低。生长季末期,3 个种源油松幼苗的 SS 和 TNC 明显积累。N_4水平抑制了 NM 种源油松幼苗 SS 和 BJ 种源油松幼苗 ST 的累积,促进了 NM 种源油松幼苗 ST 含量和 BJ 种源油松幼苗 SS 含量的提高。氮沉降的增加显著抑制了 SX 种源油松幼苗 NSC 的积累,延长了幼苗的生长期,推迟了幼苗进入休眠的时间。

关键词:氮沉降;种源;油松;叶绿素;可溶性糖;淀粉

Short term responses of photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates to simulated nitrogen deposition in three provenances of *Pinus tabulaeformis* Carr. seedlings

JANG Sisi, WEI Liping, YANG Song, XIAO Di, WANG Xiaojie, HOU Jihua*
The Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, *China*

Abstract: Nitrogen (N) deposition has noticeably increased in China in recent years, which is expected to have influenced the physiological characteristics of *Pinus tabulaeformis* Carr. To improve our understanding about the effects of elevating N deposition on *P. tabulaeformis*, the short-term responses of the photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates (NSC) in seedlings with three provenances were studied. We set up a simulated N experiment with three provenances of 3-year-old *P. tabulaeformis* seedlings on Lingkong Mountain in *Shanxi Province*. The three provenances were Neimeng (NM), Beijing (BJ), and Shanxi (SX). Five N treatments with three replications were designed, including CK (0 kg hm^{-2} a^{-1}), N_1(15 kg hm^{-2} a^{-1}), N_2(25 kg hm^{-2} a^{-1}), N_3(50 kg hm^{-2} a^{-1}) and N_4(150 kg hm^{-2} a^{-1}). The source of N was NH_4NO_3 and fertilization was carried out five times in 2012. The contents of the photosynthetic pigment and nonstructural carbohydrate in the seedlings with three provenances were measured under different N treatments in June, August, and October, 2012. The results showed that: in different growing seasons, photosynthetic pigments exhibited various responses to elevated N deposition in *P. tabulaeformis* seedlings, regardless of provenance. In the early growing season, the

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金资助(TD2011-07);国家自然科学基金青年基金(31000263)
收稿日期:2013-12-12; **网络出版日期**:2015-04-14
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: houjihua@bjfu.edu.cn

photosynthetic pigment contents showed no significant response to the addition of N in any of the seedlings. In the intermediate growing season, the chlorophyll content of BJ provenance seedlings increased significantly under elevated N deposition treatments, reaching a maximum under the N_4 treatment. There was no significant increase in the chlorophyll content of provenances NM and BJ increased after adding N. In the late growing season, the photosynthetic pigment content of provenance SX was lowest under the N_1 treatment and increased under the N_2, N_3, and N_4 treatments, with no significant differences to CK. The photosynthetic pigment contents of NM and BJ provenances seedlings were not affected by N deposition. Elevated N deposition promoted the transfer and consumption of nonstructural carbohydrate (NSC) in all three seedlings. In the early growing season, N addition significantly reduced soluble sugar (SS) and total nonstructural carbohydrate (TNC) content in the NM provenance seedlings, the TNC content in BJ provenance seedlings, and the SS content in SX provenance seedlings. In the intermediate growing season, the SS, starch (ST), and TNC contents in NM provenance seedlings were lowest under the N_4 treatment. In contrast, in SX provenance seedlings, these three indexes reached minimum values under the N_3, N_1, and N_2 treatments, respectively. The SS, ST, and TNC in BJ provenance seedlings showed no significant responses to N deposition. In the late growing season, SS and TNC content noticeably increased in the seedling needles of all three provenances; however, they exhibited various responses to different N deposition levels. The TNC contents in the seedlings of NM and BJ provenances were not significantly influenced by elevated N deposition. High N deposition (N_4 treatment) inhibited SS accumulation in NM provenance seedlings, but increased SS content in BJ provenance seedlings. In addition, high N deposition clearly inhibited ST in BJ provenance seedlings, but increased ST content in NM provenance seedlings. Elevated N deposition significantly inhibited NSC accumulation in SX provenance seedlings, which delayed seedling dormancy and extended the growing period of seedlings.

Key Words: Nitrogen deposition; Provenances; *Pinus tabulaeformis*; Chlorophyll; Soluble sugar; Starch

20 世纪以来,由于工业的发展以及频繁的人类活动,大气中的含氮物质急剧增加[1]。大气氮沉降在一定范围内的增加会促进植物的生长[2-3],但是如果持续增加则会产生一系列的负面影响,如森林生态系统的营养失调[4-5]、生产力的下降[6-7]以及生物多样性的减少[8-10],严重的还会导致森林退化[11]。模拟大气氮沉降对森林生态系统影响的研究国外早有报道[12-13],而我国对于这方面的研究起步较晚,并且多集中于亚热带地区[14-15]。然而我国拥有多种森林生态系统,全面的系统性研究仍然欠缺。因此,为了能够全面地评价氮沉降增加对我国森林生态系统的影响,继续扩充这方面的研究是有必要的。

油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)是我国特有的乡土树种[16],也是北方重要的造林树种,具有适应性强,分布范围广的特点。在长期的适应过程中,油松在形态、生理、物候、抗性以及生长上产生了明显的地理变异[17]。关于不同种源油松的研究主要集中在种源间抗寒性[18]和抗旱性[19-20]的比较,氮沉降对不同种源油松的影响鲜见报道,尤其是在光合色素和非结构性碳水化物方面。光合色素是植物进行光合作用的重要物质,其中叶绿素含量的多少能够影响植物的光合能力[21]。碳水化合物作为植物光合作用的主要产物,它在植物体内的储存对于植物的代谢、生长、防御、抗寒性的形成以及推迟或防止植物死亡有很重要的作用[22]。

目前,我国许多森林生态系统已经具有很高的氮沉降水平[23],而油松作为特有树种势必会受到影响。为了更好地认识油松对我国氮沉降增加的响应,本文以三个不同种源油松幼苗为研究对象,通过氮沉降模拟实验,从光合色素和非结构性碳水化合物含量的变化来探讨不同种源的油松幼苗对氮沉降增加的适应性,从而为未来造林选种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

本实验是在国家林业局太岳山森林生态系统定位站进行的,该站位于山西省沁源县境内的灵空山林场。

林场所属的灵空山自然保护区地处北纬 36°18′—37°05′,东经 111°45′—112°33′,森林类型主要以暖温带落叶阔叶林为主,属于温带半干旱大陆性季风气候,四季分明,昼夜温差大,年平均气温为 8.6 ℃,年降雨量 600 mm,降雨主要集中于夏季,约占全年降雨量的 60%,无霜期 179 d 左右。地势西高东低,平均海拔 1500 m,地带性土壤为黑炉土,山地森林多为山地褐土和棕壤土[24-25]。

1.2　实验材料和实验方法

1.2.1　实验材料

本文以 3 年生油松幼苗为研究对象,3 个种源地分别为内蒙古(NM)赤峰、北京(BJ)延庆和山西(SX)灵空山林场。油松幼苗分别由内蒙古赤峰市松山区安林苗圃、北京风沙源育苗中心和山西省太岳山灵空山林场提供,幼苗均是由苗圃从当地天然油松林林区收集种子后进行人工培育而成。3 个种源地概况见表 1,施氮前油松幼苗的平均苗高(cm)与平均基径(mm)见表 2。

表 1　油松幼苗 3 个种源地的地理、气候概况

Table 1　Geographical and climatic conditions in three provenances of *P. tabulaeformis* seedlings

种源 Provenance	地点 Site		
	内蒙赤峰(NM)	北京延庆(BJ)	山西灵空山(SX)
经度 Longitude	118°93′	115°97′	112°12′
纬度 Latitude	42°29′	40°46′	36°65′
年平均温度 Annual mean temperature/℃	6.9	8	6.2
年平均降水量 Annual precipitation/mm	350	493	662

表 2　施氮前 3 个油松种源幼苗的苗高(cm)与基径(mm)(平均值±标准误差)

Table 2　Seedling height (cm) and stem base diameter (mm) in three provenances of *P. tabulaeformis* seedlings before nitrogen addition

处理 Treatment	内蒙(NM)种源 Neimeng (NM) provenance		北京(BJ)种源 Beijing (BJ) provenance		山西(SX)种源 Shanxi (SX) provenance	
	苗高(cm) Height (cm)	基径(mm) Diameter (mm)	苗高(cm) Height (cm)	基径(mm) Diameter (mm)	苗高(cm) Height (cm)	基径(mm) Diameter (mm)
CK	44.34±4.81[a]	7.75±0.56[a]	52.33±1.12[a]	11.40±0.13[a]	37.75±1.09[a]	6.82±0.41[a]
N_1	46.17±3.20[a]	8.26±0.20[a]	58.29±1.66[a]	13.57±0.94[a]	33.90±1.53[a]	7.24±0.31[a]
N_2	45.55±4.41[a]	7.42±0.10[a]	57.47±1.32[a]	13.11±0.63[a]	40.66±1.77[a]	7.91±0.29[a]
N_3	41.11±7.48[a]	7.13±1.00[a]	55.56±1.33[a]	12.63±0.61[a]	34.57±2.38[a]	7.84±0.40[a]
N_4	49.63±1.57[a]	8.85±0.47[a]	55.04±2.63[a]	11.93±0.92[a]	35.06±1.82[a]	7.63±0.20[a]

不同字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$);5 个处理:CK,0 kg hm^{-2} a^{-1};N_1,15 kg hm^{-2} a^{-1};N_2,25 kg hm^{-2} a^{-1};N_3,50 kg hm^{-2} a^{-1} 和 N_4,150 kg hm^{-2} a^{-1}

1.2.2　实验设计

2011 年 10 月,在定位站附近选定一块空地,空地四周地势平坦并且无大树遮荫。将空地内 0—50 cm 的土壤移除,然后将油松林下的土壤过筛,充分混匀后回填。所用土壤的有机质含量为(20.91 ± 2.30)g / kg,全氮含量为(1.15 ± 0.03)g / kg,全磷含量为(0.61 ± 0.02) g / kg。样地大小为 10 m×20 m, 周围设置 1.5 m 高的栅栏。将整个样地分为 5 个施氮区域,每个区域间用石棉瓦隔开以避免每个氮水平相互影响。每一个区域内设置 3 个 3 m×3 m 的小样方,小样方间隔为 1 m(如图 1)。

实验样方中除了油松幼苗外,还种植了五角枫(*Acer mono*)幼苗和蒙古栎(*Quercus mongolica*)幼苗,其中五角枫幼苗的种源地与油松幼苗一样,分别为 NM、BJ 和 SX,而蒙古栎幼苗的种源地为 BJ。每个小方内 BJ 种源的油松幼苗和五角枫幼苗 5 株,NM 种源和 SX 种源的油松幼苗和五角枫幼苗均为 4 株,BJ 种源的蒙古栎幼苗为 12 株,随机种植,株间距为 40 cm,种植深度为 30 cm。幼苗的种植工作完成后,为了提高幼苗的成活率,浇一次封冻水,到来年开春浇一次解冻水,除了每次施氮外,其余水分来源均为自然降雨。在本文中作者主要

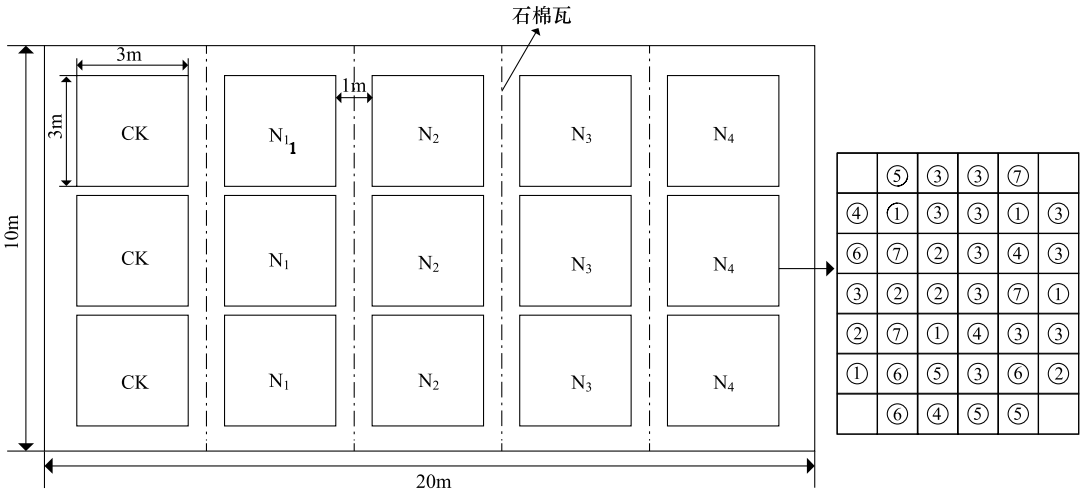


图 1 实验样地设计图

Fig.1 Diagram of the experimental plot design

①:北京油松,*P. tabulaeformis* of provenance BJ;②:北京五角枫,*A. mono* of provenance BJ;③:北京蒙古栎,*Q. mongolica* of provenance BJ;④:内蒙油松,*P. tabulaeformis* of provenance NM;⑤:内蒙五角枫,*A. mono* of provenance NM;⑥:山西油松,*P. tabulaeformis* of provenance SX;⑦:山西五角枫,*A. mono* of provenance SX

深入研究了氮沉降增加对三个种源油松幼苗生理生态的影响,而氮沉降对阔叶树种的影响以及针、阔叶树种对氮沉降的响应差异在今后将进行进一步研究。

本研究参照北美 Harvard Forest 的氮添加实验[13]设置了两个高浓度的氮处理,而 Bobbink 等[26]揭示了低浓度的氮沉降水平在氮沉降对陆地生态系统影响的研究中具有重要意义,所以本实验根据 McNulty[27]以及 Schaberg[28]等的长期低氮实验还设置了两个低浓度的氮处理。因此,本实验的 5 个处理分别为:CK(0 kg hm^{-2} a^{-1})、N_1(15 kg hm^{-2} a^{-1})、N_2(25 kg hm^{-2} a^{-1})、N_3(50 kg hm^{-2} a^{-1})、N_4(150 kg hm^{-2} a^{-1})(不包括大气氮沉降量)。在本实验中,一年分五次施氮,使用的氮素来源为 NH_4NO_3。每次施氮时,将称取完的 NH_4NO_3溶于 3 L 自来水中,充分摇匀后,用喷壶以降雨的形式均匀地来回喷洒于相应的小样方内。2012 年 6 月开始施氮,每月一次,到 10 月结束,一般在月初避开雨天进行。每次施氮前人工锄去样方内的杂草。

1.3 测定方法

样品的采集和测定时间为 6、8、10 月月底。每个小样方内每个种源随机选择 3 株幼苗,每株幼苗采集 20 束健康成熟的针叶。采集回来的叶片一部分用于光合色素含量以及非结构性碳水化合物(NSC, Nonstructural Carbohydrate)含量的测定,剩余部分用于其他生理指标的测量。本文中的光合色素使用 80%丙酮提取,具体操作参照王学奎等[29]。可溶性糖(SS,Soluble Sugar)含量和淀粉(ST, Starch)含量的测定采用蒽酮比色法,具体操作参照王晶英等[30]。在本次实验中将总非结构性碳水化合物(TNC, Total NSC)含量定义为可溶性糖(SS) 含量与淀粉(ST)含量之和。

1.4 数据处理与分析

本文中利用单因素方差分析比较每一种源油松幼苗的各生理指标对不同氮水平的响应以及月动态变化。数据的统计分析用 SPSS 18.0 完成,不同水平间的多重比较用 Duncan 法,并用 Sigma Plot 10.0 作图。在方差分析之前先检验数据的正态性以及方差齐性。

2 结果与分析

2.1 氮沉降对 3 个种源油松幼苗光合色素含量的影响

不同生长季,3 个种源油松幼苗的光合色素含量受到了氮沉降不同程度的影响 (图 2)。生长季初期(6

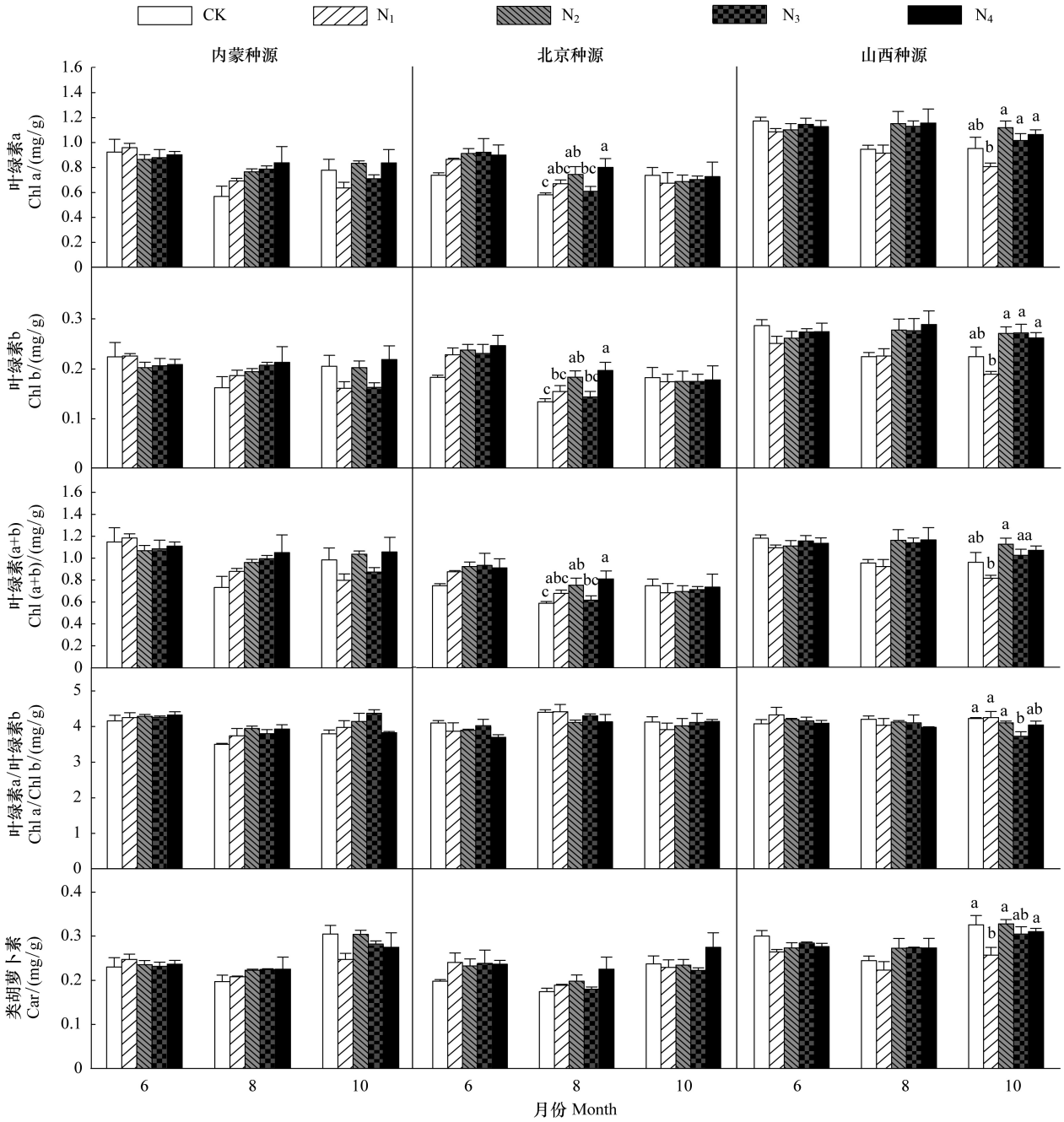


图 2　氮沉降对 3 个种源油松幼苗光合色素含量的影响(平均值±标准误差)

Fig.2　Effects of nitrogen deposition on photosynthetic pigment contents in three provenances of *P. tabulaeformis* seedlings

NM:内蒙种源;BJ:北京种源;SX:山西种源;不同的小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)

月),氮沉降对三个种源油松幼苗光合色素含量的影响不显著($P > 0.05$)。生长季中期(8 月),氮沉降显著促进了 BJ 种源油松幼苗叶绿素(Chl,Chlorophyll)含量的提高,Chl a、Chl b、Chl (a+b)均在 N_4水平下达到最大值,而其他两个种源油松幼苗的光合色素含量没有受到氮沉降的显著影响($P > 0.05$),但 NM 种源油松幼苗的光合色素含量随着氮沉降水平的提高存在增加的趋势,SX 种源油松幼苗的光合色素含量在 N_2、N_3以及 N_4水平下有所增加。生长季末期(10 月),SX 种源油松幼苗的 Chl a 和 Chl (a+b)的含量在各氮水平间的大小趋向于 $N_2 > N_4 > N_3 > CK > N_1$,而 Chl b 含量趋向于 $N_3 > N_2 > N_4 > CK > N_1$,并且 N_2、N_3、N_4显著高于 N_1($P < 0.05$),但是这 4 个氮沉降水平的 Chl 含量与 CK 差异不显著($P > 0.05$)。另外,该种源的 Chl a/b 在 N_3水平下较 CK 显著降低了 11.8%,类胡萝卜素(Car, Carotenoid)含量在 N_1水平下显著降低了 30.0%。这个时期,

NM 种源和 BJ 种源的光合色素含量没有受到氮沉降增加的显著影响($P > 0.05$)。

2.2 氮沉降对 **3** 个种源油松幼苗非结构性碳水化合物的影响

从图 3 可以看出,生长季初期,氮沉降的增加降低了 3 个种源油松幼苗的 NSC 含量,其中 NM 种源的 SS 含量和 TNC 含量、BJ 种源的 TNC 含量以及 SX 种源的 SS 含量受到了显著影响($P < 0.05$)。生长季中期,氮沉降对 NM 种源和 SX 种源的 NSC 含量产生显著影响。随着氮沉降水平的增加,NM 种源的 SS 含量和 TNC 含量逐渐降低,而 ST 含量呈先增后减的趋势,但都在 N_4水平下达到最小值。SX 种源的 NSC 含量随着氮沉降水平的增加呈先减后增的趋势,其中 SS 含量、ST 含量以及 TNC 含量分别在 N_3、N_1、N_2水平下达到最小值。这个生长期,模拟氮沉降没有对 BJ 种源的 NSC 含量产生显著影响($P > 0.05$)。

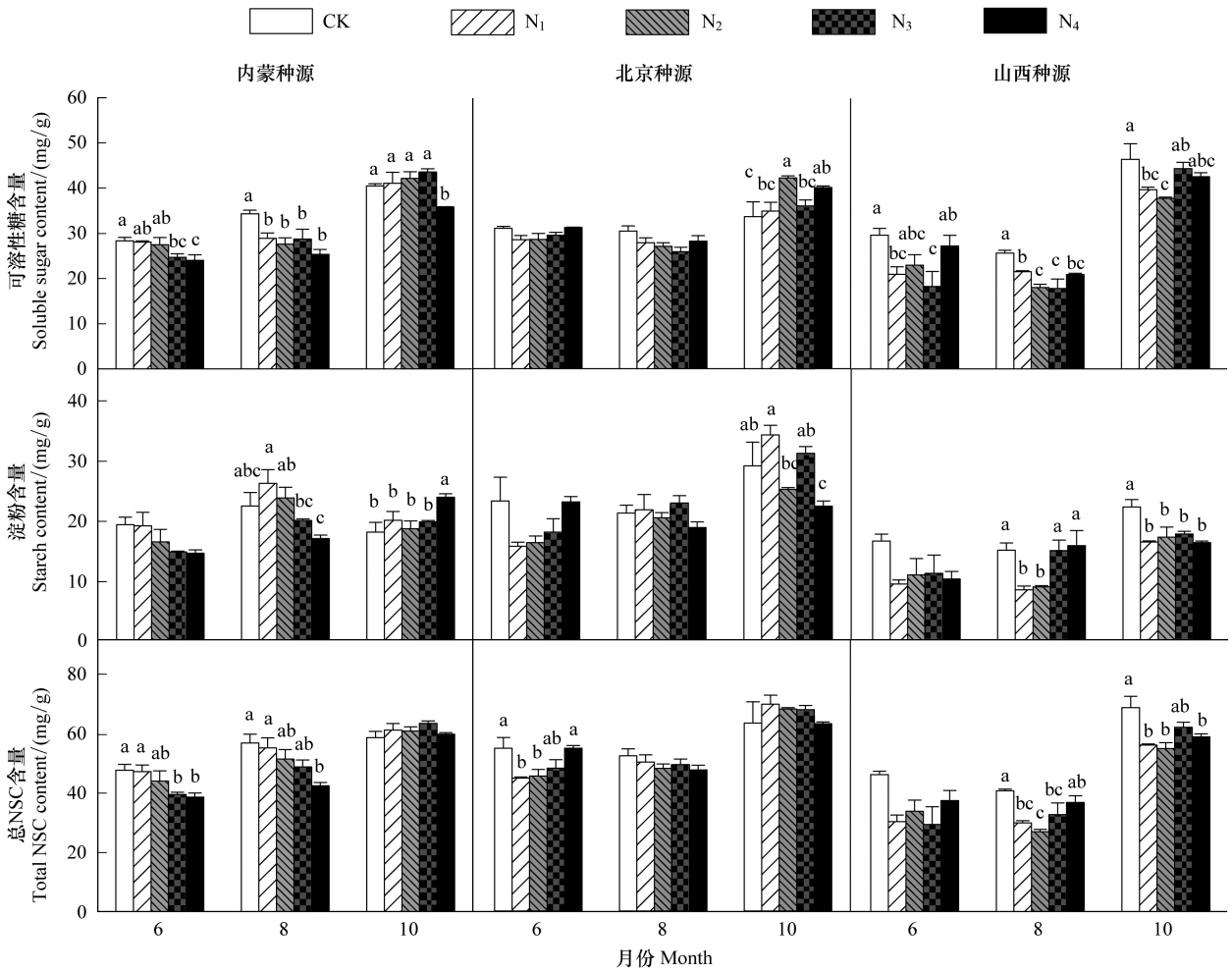


图 3 氮沉降对 3 个种源油松幼苗非结构性碳水化合物含量的影响(平均值±标准误差)

Fig.3 Effects of nitrogen deposition on nonstructural carbohydrate contents in three provenances of *P. tabulaeformis* seedlings

NSC: 非结构性碳水化合物,nonstructural carbohydrate;NM:内蒙种源;BJ:北京种源;SX:山西种源;不同的小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)

生长季末期,三个种源油松幼苗的 SS 和 TNC 明显积累($P < 0.001$)。NM 种源和 BJ 种源的 SS 含量和 ST 含量受到了氮沉降的显著影响($P < 0.05$),除了 BJ 种源的 TNC 含量在 N_4水平下略有降低外,其他氮沉降水平下两个种源的 TNC 含量均有上升的趋势,但不显著($P > 0.05$)。较低的氮沉降水平(N_1、N_2和 N_3)在一定程度上增加了 NM 种源的 SS 含量,但 N_4水平对其产生了显著的抑制作用($P < 0.05$),并且较 CK 降低了 11.5%;氮沉降的增加促进了 NM 种源叶片中 ST 的积累,并在 N_4水平下达到最大值,且较 CK 显著增加了 31.7%。BJ 种源的 SS 含量受到了氮沉降的促进作用,在 N_2和 N_4水平下分别显著增加了 25.3%、19.1%;ST 含

量随着氮沉降水平的升高呈波动式的变化,但在 N_4水平下较 CK 显著降低了 29.8%。与 NM、BJ 种源不同,氮沉降的增加抑制了 SX 种源油松幼苗的 NSC 的积累,并且随着氮沉降水平的增加,SS 含量、ST 含量以及 TNC 含量呈减-增-减的变化规律,即先在 N_1、N_2水平下显著降低,然后在 N_3水平下略有增加,最后在 N_4水平下降低。

2.3　油松幼苗各生理指标之间的相关性分析

相关性分析表明,Chl a、Chl b、Chl (a+b)与 NSC 各指标间均呈极度显著的负相关关系($P < 0.001$),而 Car 与可溶性糖呈极显著的正相关关系($P < 0.01$),与淀粉呈极度显著的负相关($P < 0.001$),与总 NSC 呈正相关关系,但是相关性不显著,并且相关系数很小(表 3)。Chl a/b 与 Chl b 呈显著的负相关关系($P < 0.05$),与 Chl a、Chl (a+b)、Car 呈正相关关系,而与 NSC 各指标呈负相关关系,但是相关性均不显著($P > 0.05$)。

表 3　油松幼苗光合色素与非结构性碳水化合物之间的相关分析

Table 3　Correlation analysis between photosynthetic pigment contents and NSC contents in *P. tabulaeformis* seedlings

指标 Index	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	叶绿素(a+b) Chl (a+b)	叶绿素 a/b Chl a/b	类胡萝卜素 Car	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch	总 NSC TNC
叶绿素 a Chl a	1							
叶绿素 b Chl b	0.956***	1						
叶绿素(a+b) Chl (a+b)	0.998***	0.971***	1					
叶绿素 a/b Chl a/b	0.106ns	−0.184*	0.048ns	1				
类胡萝卜素 Car	0.737***	0.710***	0.729***	0.027ns	1			
可溶性糖 Soluble sugar	−0.369***	−0.322***	−0.362***	−0.115ns	0.240**	1		
淀粉 Starch	−0.602***	−0.550***	−0.596***	−0,144ns	−0.302***	0.479***	1	
总 NSC TNC	−0.545***	−0.488***	−0.537***	−0.148ns	0.006ns	0.898***	0.817***	1

表中数值表示相关系数(R)。***,$P < 0.001$;**,$P < 0.01$;*,$P < 0.05$;ns,$P > 0.05$

3　讨论

3.1　不同种源油松幼苗的光合色素对模拟氮沉降的响应

本研究结果表明,不同生长季,3 个种源油松幼苗的光合色素对氮沉降的响应存在差异。生长季初期,氮沉降的增加没有对 3 个种源油松幼苗的光合色素含量产生显著影响,这可能与幼苗自身的营养条件有关,因为这个时期幼苗的地上部分生长还比较缓慢,对氮的需求量较少,而幼苗自身的氮储备还能够满足生长需要,因此,生长季初期,幼苗叶片对氮沉降增加的响应不会太强烈。

生长季中期,BJ 种源油松幼苗的叶绿素含量受到了氮沉降增加的促进作用,并在 N_4(150 kg hm^{-2} a^{-1})水平下达到最大值,这与李德军等[14]的研究结果类似,说明了氮沉降增加或者人为施氮能够促进植物光合色素的合成,提高植物的光合能力[31],从而促进生长[32-33],但更高强度的氮沉降可能会对植物光合色素的合成产生抑制,如张蕊等[34]发现氮沉降的浓度达到 200 kg hm^{-2} a^{-1}时植物的叶绿素含量受到的促进作用减小,Nakaji 等[32]的研究结果表明 340 kg hm^{-2} a^{-1}的氮沉降抑制光合色素的合成。因此,如果氮沉降持续升高,BJ 种源油松幼苗的光合色素合成可能会受到抑制。然而另外两个种源油松幼苗的叶绿素含量没有受到氮沉降的显著影响,在其他研究中也有类似的结果[28,35]。出现这种现象的原因可能有两种:一是三个种源油松幼苗体内的

氮分配格局对氮沉降的响应不同。因为氮的供给差异能够影响氮在植物体内的分配格局[36],而植物叶片中的氮主要由可溶性蛋白氮和类囊体蛋白氮构成,其中可溶性蛋白以核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)为主,类囊体蛋白则以叶绿素为主。研究表明,叶片总氮量向可溶性蛋白和类囊体蛋白的氮分配比例会随着单位叶面积氮含量的提高而有所变化[37]。因此,氮沉降可以影响植物叶片中的氮含量使氮在这两种蛋白的分配比例发生改变。在本研究中,氮沉降可能促进了 NM 种源和 SX 种源叶片氮含量的提高,从而使幼苗将相对较多的氮分配给了可溶性蛋白,而分配给类囊体蛋白的氮相对较少。所以,随着氮沉降水平的增加,这两个种源的叶绿素含量虽然有增加的趋势,但是没有受到显著影响。二是氮的这种不显著作用可能还与施氮时间有关。研究表明氮对植物生长的影响是一个积累过程,如 Magil[38]、吴茜[39]等发现在施氮初期氮的增加对植物的生长及生物量没有显著影响,但是随着施氮时间的加长,氮对这些指标产生了显著的促进作用,而氮沉降对植物光合色素的影响可能也存在着类似的累积过程,但是由于本实验的施氮时间只有一年,氮的这种促进作用还没有明显的表现出来。当然具体情况如何,还需要进一步的研究。

生长季末期,幼苗开始进入休眠,各项生命活动减慢,对养分的需求有所降低,因此,NM 种源和 BJ 种源的光合色素没有受到氮沉降增加的显著影响。另外,这个时期 SX 种源幼苗的 Chl a/b 在 N_3水平下显著降低,这可能是因为 Chl b 在该氮沉降水平下相对增多,而 Chl a/b 主要受 Chl b 的影响。Chl b 的增加会促进幼苗对漫射光和蓝紫光的吸收[40],从而增加幼苗的光合能力。

3.2 不同种源油松幼苗的非结构性碳水化物对模拟氮沉降的响应

非结构性碳水化合物(NSC)能够为植物的生长提供能量[41],它在植物库器官之间的流动反映了碳吸收(源)和碳消耗(汇)的平衡关系[42]。生长季初期和中期,随着氮沉降水平的升高,3 个种源油松幼苗的可溶性糖(SS)含量、淀粉(ST)含量以及总 NSC(TNC)含量呈不同程度的降低。这与其他研究结果类似[43-45],究其原因可能是因为氮素的供应状况能够影响油松幼苗库器官的生长。夏季,植物的快速生长会使土壤中的可利用有效氮降低[46],而外源施氮能够缓解这种缺氮现象。增加的氮被植物吸收利用后会增强自身的光合作用,进一步促进生长,同时库器官也增强,然而为了满足库器官生长的物质需求,植物会将叶片中的光合产物更多地流向库器官[43],因此,氮沉降的增加会促进叶片中碳水化合物的转移和消耗,促进植物非光合器官的生长以及生物量的累积。另外,油松的叶绿素含量与 NSC 各指标呈显著的负相关关系,这与 Ibrahim 等[47]的研究结果一致,说明了氮浓度的增加会使植物体内的氮代谢与碳代谢对碳骨架和能量产生竞争[48],而不同种源的 NSC 含量对氮沉降增加的响应差异可能与此有关。碳代谢和氮代谢作为植物的两大基本代谢过程能够影响植物体内碳水化物的含量[49],他们之间既相互竞争又相互联系,当外界环境条件发生变化时,植物为了维持最佳生长状态需要将体内的氮代谢和碳代谢协调统一[44]。因此,当氮沉降增加时,不同种源的幼苗为了维持体内的代谢平衡,可能形成了不同的内部调节机制,从而采取了不同的应答策略。

木本植物的碳水化合物具有很大的季节变化,并且因植物种类以及组织部位的不同而有所差异[50]。本研究结果表明,3 个种源油松幼苗叶片中的 SS 含量和 TNC 含量均在生长季末期显著增加,这一方面是由于生物量的累积[50],另一方面是因为生长季末期油松幼苗的生长接近停止,幼苗的库强减弱,非光合器官对光合产物的需求随之减少。在 N_4水平下,NM 种源油松幼苗的 SS 含量显著降低,这可能与该氮沉降水平下 ST 含量的显著增加有关,因为温度降低时,植物体内的淀粉会大量水解为可溶性糖,并在越冬植物体内积累[51],而氮沉降的增加可能影响了 NM 种源油松幼苗体内淀粉的水解机制,从而改变了叶片中可溶性糖的含量。可溶性糖可以调节植物体内的渗透压,它的积累可以增加细胞液浓度,降低冰点,有利于植物御冷防寒[52]。因而,150 kg hm^{-2} a^{-1}的氮沉降可能会使 NM 种源的叶片受到低温迫害,影响冬季光合作用的进行。但是对于 BJ 种源油松幼苗来说,150 kg hm^{-2} a^{-1}的氮沉降水平能够有效地促进 ST 水解,使叶片中 SS 含量增加,这说明了 BJ 种源油松幼苗为了保证正常生长,在高氮沉降水平下具有一定的自我调节机制。SX 种源油松幼苗的 SS、ST 和 TNC 的含量在 N_1、N_2水平下显著减小,究其原因可能是因为氮沉降的增加会延长植物在秋季的生长期[53],推迟植物进入休眠的时间。因此,在生长季末期 SX 种源油松幼苗的叶片与非光合器官之间仍然保持着比较

强的源库关系,从而使叶片中的碳水化合物不易积累,然而生长季末期可溶性糖等防御物质的减少可能会影响叶片对霜冻的敏感性。另外,生长季末期,SX 种源油松幼苗的光合色素含量在 N_1 水平下最小可能与 NSC 含量降低有关。

4　结论

本研究的结果和分析表明,150 kg hm^{-2} a^{-1} 的氮沉降还在 BJ 种源油松幼苗的耐受范围之内,在 150 kg hm^{-2} a^{-1} 的氮沉降水平下,幼苗具有一定的自我调节能力和适应性,但是如果氮沉降持续增加,幼苗可能会受到抑制。NM 种源能承受的最高氮沉降浓度可能在 50—150 kg hm^{-2} a^{-1} 之间,150 kg hm^{-2} a^{-1} 的氮沉降虽然在一定程度上对幼苗有促进作用,但是在生长季末期降低了叶片中的可溶性糖含量,这可能会使叶片受到低温胁迫。氮沉降的增加会延长 SX 种源油松幼苗的生长期,在生长季末期降低叶片中的 NSC 含量,这可能会影响叶片对霜冻的敏感性。由于氮沉降是一个长期的过程,植物对其的响应又较为复杂。因此,随着施氮时间的加长,氮沉降对油松的影响还需要进行长期的监测和观察。

致谢:感谢汪金松、金冠一、付雨龙、匡文浓、刘星、李化山、赵明在野外工作中给予的帮助。

参考文献(References):

[1] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, Likens G E, Matson P A, Schindler D W, Schlesinger W H, Tilman D G. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. Ecological Applications, 1997, 7(3): 737-750.

[2] Thomas R Q, Canham C D, Weathers K C, Goodale C L. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. Nature Geoscience, 2010, 3(1): 13-17.

[3] de Vriesa W, Solbergb S, Dobbertinc M, Sterbad H, Laubhannd D, van Oijene M, Evansf C, Gunderseng P, Krosa J, Wamelinka G W W, Reindsa G J, Suttone M A. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. Forest Ecology and Management, 2009, 258(8): 1814-1823.

[4] Pardo L H, Fenn M E, Goodale C L, Geiser L H, Driscoll C T, Allen E B, Baron J S, Bobbink R, Bowman W D, Clark C M, Emmett B, Gilliam F S, Greaver T L, Hall S J, Lilleskov E A, Liu L, Lynch J A, Nadelhoffer K J, Perakis S S, Robin-Abbott M J, Stoddard J L, Weathers K C, Dennis R L. Effects of nitrogen deposition and empirical nitrogen critical loads for ecoregions of the United States. Ecological Applications, 2011, 21(8): 3049-3082.

[5] 李德军, 莫江明, 彭少麟, 方运霆. 南亚热带森林两种优势树种幼苗的元素含量对模拟氮沉降增加的响应. 生态学报, 2005, 25(9): 2165-2172.

[6] 方运霆, 莫江明, 周国逸, 薛璟花. 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, 2005, 13(3): 198-204.

[7] Braun S, Thomas V F D, Quiring R, Flückiger W. Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. Environmental Pollution, 2010, 158(6): 2043-2052.

[8] Mackell L C, Smart S M, Bullock J M, Thompson K, Stevens C J. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. Global Change Biology, 2010, 16(2): 671-679.

[9] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Zhou G Y, Fang Y T. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. Global Change Biology, 2010, 16(10): 2688-2700.

[10] Southon G E, Field C, Caporn S, Britton A J, Power S A. Nitrogen deposition reduces plant diversity and alters ecosystem functioning: field-scale evidence from a nationwide survey of UK heathlands. PloS One, 2013, 8(4): e59031.

[11] Bauer G A, Bazzaza F A, Minochab R, Longb S, Magillc A, Aberc J, Berntsonc G M. 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(1): 173-186.

[12] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. Forest Ecology and Management, 1998, 101(1-3): 1-7.

[13] Magill A H, Aber J D, Currie W S, Nadelhoffer K J, Martin M E, McDowell W H, Melillo J M, Steudler P. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 7-28.

[14] 李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. 生态学报, 2004, 24(5):

876-882.
[15] 涂利华, 胡庭兴, 张健, 李仁洪, 戴洪忠, 雒守华. 模拟氮沉降对华西雨屏区苦竹林土壤有机碳和养分的影响. 植物生态学报, 2011, 35(2): 125-136.
[16] 张新波, 刘海荣, 毕理智, 张志民. 21 年生油松种源性状变异和选择的研究. 山西林业科技, 2013, 42(1): 20-23.
[17] 唐季林, 徐化成. 油松不同种源在北京地区水势和蒸腾速率的比较研究. 植物生态学报, 1992, 16(2): 97-107.
[18] 唐季林, 徐化成. 油松抗寒性与种源关系的研究. 北京林业大学学报, 1989, 11(1): 53-60.
[19] 王琰, 陈建文, 狄晓艳. 不同油松种源光合和荧光参数对水分胁迫的响应特征. 生态学报, 2011, 31(23): 7031-7038.
[20] 王琰, 狄晓艳, 马建平, 朱小琪, 陈建文, 王孟本. 8 个油松种源抗旱性的比较研究. 水土保持通报, 2009, 29(4): 46-50.
[21] 韦立秀, 王凌辉, 杨振德, 周传明, 覃进宁. 几种相思树种叶绿素含量的比较研究. 广西林业科学, 2002, 31(4): 206-207.
[22] Kozlowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. The Botanical Review, 1992, 58(2): 107-222.
[23] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2251-2264.
[24] 刘保新. 生长季山西太岳山油松人工林土壤呼吸速率研究. 北京: 北京林业大学, 2011: 18-19.
[25] 汪金松. 模拟氮沉降对暖温带油松林土壤碳循环过程的影响. 北京: 北京林业大学, 2013: 30-31.
[26] Bobbink R, Hicks K, Alloway J G, Pranger T S, Alkemade R, Achmore M, Busramante M, Inderby S C, Davidson E, Dentener F, Mmett B E, Erisman J W, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Ardo L P, De Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.
[27] McNulty S G, Aber J D, Newman S D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand. Forest Ecology And Management, 1996, 84(1-3): 109-121.
[28] 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. Canadian Journal of Forest Research, 1997, 27(10): 1622-1629.
[29] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2006: 134-136.
[30] 王晶英, 敖红, 张杰, 曲桂琴. 植物生理生化与原理实验技术. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2003: 11-14.
[31] 贾瑞丰, 尹光天, 杨锦昌, 李荣生, 邹文涛. 不同氮素水平对红厚壳幼苗生长及光合特性的影响. 林业科学研究, 2012, 25(1): 23-29.
[32] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. Trees, 2001, 15(8): 453-461.
[33] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4226-4236.
[34] 张蕊, 王艺, 金国庆, 周志春, 陈爱明, 储德裕. 氮沉降模拟对不同种源木荷幼苗叶片生理及光合特性的影响. 林业科学研究, 2013, 26(2): 207-213.
[35] 鲁显楷, 莫江明, 李德军, 张炜, 方运霆. 鼎湖山主要林下层植物光合生理特性对模拟氮沉降的响应. 北京林业大学学报, 2007, 29(6): 1-9.
[36] 王琪, 徐程扬. 氮磷对植物光合作用及碳分配的影响. 山东林业科技, 2005(5): 59-62.
[37] Evans J R. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiance. Australian Journal of Plant Physiology, 1989, 16(6): 533-548.
[38] Magill A H, Aber J D, Berntson G M, McDowell W H, Nadelhoffer K J, Melillo J M, Steudler P. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. Ecosystems, 2000, 3(3): 238-253.
[39] 吴茜, 丁佳, 闫慧, 张守仁, 方腾, 马克平. 模拟降水变化和土壤施氮对浙江古田山 5 个树种幼苗生长和生物量的影响. 植物生态学报, 2011, 35(3): 256-267.
[40] 赵营, 王秀伟, 毛子军. 不同氮素浓度下 CO_2浓度、温度对蒙古栎(*Quercus mongolica*)幼苗叶绿素含量的影响. 植物研究, 2006, 26(3): 337-341.
[41] Koch K E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47: 509-540.
[42] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest . Oecologia, 2005, 143(1): 11-24.
[43] 克热木·伊力, 新居直祐. 不同氮素施用量对葡萄叶、枝、根碳水化合物含量的影响. 新疆农业大学学报, 2001, 24(1): 64-68.
[44] 霍常富, 孙海龙, 王政权, 范志强, 赵晓敏. 光照和氮营养对水曲柳苗木生长及碳-氮代谢的影响. 林业科学, 2009, 45(7): 38-44.
[45] Zhou X B, Zhang Y M, Ji X H, Downing A, Serpe M. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. Environmental and Experimental Botany, 2011, 74(1): 1-8.
[46] 余明泉, 杜天真, 陈伏生, 胡小飞. 城乡梯度森林土壤有效氮季节动态. 江西农业大学学报, 2009, 31(1): 137-143.

[47] Ibrahim M H, Jaafar H, Rahmat A, Rahman Z A. The relationship between phenolics and flavonoids production with total non structural carbohydrate and Photosynthetic rate in *Labisia pumila* Benth. under high CO_2 and nitrogen fertilization. Molecules, 2011, 16(1): 162-174.

[48] 谭鹰, 舒婷, 赵艳君, 刘滨扬, 刘蔚秋. 大灰藓对硝态氮及混合态氮的生理响应. 生态学杂志, 2012, 31(11): 2823-2827.

[49] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响. 作物学报, 2000, 26(6): 806-812.

[50] 毛子军, 贾桂梅, 刘林馨, 赵薏. 温度增高、CO_2浓度升高、施氮对蒙古栎幼苗非结构碳水化合物积累及其分配的综合影响. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1174-1184.

[51] 潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉. 植物生理学(第五版). 北京: 高等教育出版社, 2004: 290-291.

[52] 刘彤, 祝佳媛, 李鹏, 崔海娇, 周志强. 秋冬季自然降温过程中东北红豆杉幼苗的生理生化特性. 北京林业大学学报, 2013, 35(2): 51-56.

[53] Friedland A J, Gregory R A, Karenlampi L, Johnson A H. Winter damage to foliage as a factor in red spruce decline. Canadian Journal of Forest Research, 1984, 14(6): 963-965.