

DOI: 10.5846/stxb201608181695

张林海, 曾从盛, 胡伟芳. 氮输入对植物光合固碳的影响研究进展. 生态学报, 2017, 37(1): - .

Zhang L H, Zeng C S, Hu W F. Reviews on effects of nitrogen addition on plant photosynthetic carbon fixation. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(1): - .

氮输入对植物光合固碳的影响研究进展

张林海^{1,2,3,*}, 曾从盛^{1,2,3,4}, 胡伟芳^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 福建师范大学亚热带湿地研究中心, 福州 350007

3 湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

4 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要: 植物光合固碳(C)是生物固 C 的重要途径和生态系统 C 循环中的重要环节。在全球环境变化背景下, 研究氮(N)输入对植物光合固 C 的影响, 对于更好的认识 C、N 循环过程及生态系统对全球变化的响应过程等具有重要意义。N 输入是否能够增加植物固 C 取决于生态系统类型以及生态系统的 N 饱和度; 草原和湿地生态系统 N 输入的临界负荷值较高, 干旱、半干旱荒漠地区较低; N 输入可能改变植物光合固 C 在各器官的分配, 主要由植物生理、自身生长节律和环境养分等决定。由于物种和生态系统类型的差异, N 输入对植物固 C 的影响仍具有很大的不确定性, 目前缺乏准确、定量表达 N 输入对生态系统光合和 C 同化物分配影响的数学表达方法和过程算法。未来应着重加强 N 输入下 C 同化物分配的生物地球化学模型和 N、P 富集下植物光合固 C 耦合模型研究, 并应用同位素标记和分子生物学技术, 从生态系统角度综合探讨 N 输入下植物光合固 C 的分配和转化特征。

关键词: 氮输入; 全球变化; 光合及固碳

Reviews on effects of nitrogen addition on plant photosynthetic carbon fixation

ZHANG Linhai^{1,2,3} ZENG Congsheng^{1,2,3,4} HU Weifang¹

1 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Research Centre of Wetlands in Subtropical Region, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Key Laboratory of Humid Subtropical Eco-geographical Process, Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

4 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Plant photosynthetic carbon fixation is the important pathway in biological CO₂ fixation, and plays an important role in the process of ecosystems carbon cycle. It is quite meaningful to understand the effect of nitrogen enrichment on the plants photosynthetic carbon fixation. The response of carbon sequestration capacity to nitrogen addition depends on the type and nitrogen saturation of the ecosystems. The nitrogen critical load is higher in grassland and wetland ecosystems, and lower in arid and semi-arid desert ecosystem. The distribution of carbon assimilates in plant organs possibly are altered by the nitrogen addition, which depends mainly on plant physiology, growth rhythm and environmental nutrients condition. Because of the diversity of plant species and ecosystems, the effects of nitrogen enrichment on plant photosynthetic carbon fixation are uncertain. The process models for accurately and quantitatively expressing the effects of nitrogen enrichment on fixation and distribution of photosynthetic carbon in plants are still very limited. We suggest to focus on the biogeochemical models of the effects of nitrogen enrichment on distribution of carbon assimilation, and the coupled model of carbon fixation in plants under both nitrogen and phosphorus enhancement. Further more, by using isotope labeling and molecular biology

基金项目: 福建省自然科学基金项目 (2015J01161); 福建省基本科研专项重点项目 (2014R1034-1); 福建师范大学校级创新团队项目 (IRTL1205)

收稿日期: 2016-08-18; **修订日期:** 2016-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mary12maryzhang@126.com

techniques, we need to determine the effects of nitrogen enrichment on fixation and distribution of photosynthetic carbon from ecosystem viewpoint.

Key Words: nitrogen input; global change; photosynthetic carbon fixation

生态系统氮(N)输入包括大气干、湿 N 沉降、陆源 N 输入以及海陆沉积物-水界面交换等主要途径^[1]。上世纪以来,由于人类活动导致生态系统的 N 负荷增加,N 输入的持续增强已成为全球性的环境问题,其发展趋势异常严峻^[2,3],成为全球变化的重要驱动力因素之一^[4]。植物光合固碳(C)作为生物固 C 的重要方式,影响着生态系统 C 库的循环和周转,是评估全球变化背景下 C 循环的重要环节^[5]。N 是植物体内氨基酸和蛋白质的重要构成成分,同时也是植物生长和光合过程的重要营养因子^[6],特别是可利用 N,在植物的生长中起关键性作用,尤其是在很多温带森林和湿地生态系统植物光合生长中起重要的限制作用^[7],因而 N 素对于植物 C 代谢过程的调节作用具有重要的意义。

持续的 N 输入必然显著改变生态系统的 C、N 循环过程和收支平衡^[8,9]。如研究表明,近百年来随着 N 输入增加,对 N 敏感的树种约增加了 10 倍^[10,11];N 沉降可以改变植物叶片的 N 含量^[12]和单位叶片的 C 获得能力^[13],进而影响植物净初级生产力及固 C 能力。因此,N 输入对于生态系统固 C 的影响也是当前全球变化研究的热点问题^[14,15]。在全球变化背景下,如何理解 N 增强对植物光合固 C 和 C 循环的影响是目前面临的重大科学挑战^[16]。

1 N 输入对植物光合固 C 的影响

1.1 N 输入是否增加植物固 C

目前,N 输入是否增加植物固 C 有着较大的争论。研究普遍认为在 N 限制的生态系统中,N 输入的增加可以刺激植物生长和生物量的积累^[17],提高植物净初级生产力^[18],进而提高生态系统的固 C 量,即“N 促 C 汇”,大部分森林生态系统就是这种类型^[19]。欧洲和美国的森林模拟实验都表明 N 沉降对植被固 C 的重要性^[14,20]。草地、高寒草甸生态系统中,N 输入可以提高微生物 N 含量和土壤微生物代谢活性,促使草地获得 C 增汇效应,而且以 N 初始水平低的群落增汇效应更大^[21,22]。如通过研究不同 N 输入水平对温带典型草原地上生产力的影响,发现 N 素添加导致未受干扰草地的地上生物量提高了 98%—271%^[23]。在湿地生态系统也类似的研究结论,三江平原沼泽湿地的实验表明 N 输入可以提高小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)的生物量^[24]。这是由于 N 输入改变了沼泽、泥炭等湿地的 N 贫乏状况,对植被生产力的影响也主要以促进为主^[25]。然而,如果生态系统处于 N 饱和环境,N 输入反而会导致 N 的淋失,植物对 N 的吸收减少^[26],养分固定能力下降,进而影响生态系统的养分状况,抑制植物生长^[27]。如对脂松(*Pinus resinosa*)的研究表明,在高 N 处理($15 \text{ g N m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)条件下,脂松死亡率高达 57%^[28]。另外,植物固 C 对 N 输入增加的响应可能是非线性的,一些模型的预测表明,持续的 N 输入会造成生态系统的“N 饱和”^[29],可能导致土壤酸化和森林衰退^[30],生态系统固 C 能力下降。尽管存在诸多争论,但是目前大多数学者较为认同的观点是,N 输入是否能够增加植物固 C 量,取决于生态系统类型^[31]以及 N 饱和度^[32]。

1.2 N 输入的临界负荷值及指示方法

针对于不同生态系统对 N 输入后植物固 C 的不同响应,有学者提出了临界 N 容量或 N 的临界负荷(Nitrogen critical load)的概念,即生态系统超过该阈值表现出显著的有害效应^[33]。从表 1 可以看出,草原和湿地生态系统 N 输入的临界负荷值高于森林生态系统,这可能是草原和沼泽湿地生态系统,藓类或浅根微管束植物对 N 素有明显的截留效应^[34],导致生态系统中优势种对 N 素的吸收下降,因而表现出较高的 N 临界负荷值。对于干旱、半干旱荒漠地区,N 输入的阈值更低,这可能和干旱、半干旱区的水分匮乏有关^[35]。

也有学者从植物 C、N 含量来指示 N 输入阈值,其中植物叶面 C、N 含量和 C/N 比是最常用的观测指标。

Pitcairn 等^[45]选取欧洲灌木帚石楠(*Calluna vulgaris*)的叶面 N 含量对 N 输入进行指示,确定在叶面 N 含量高于 15 mg/g 时生态系统达到 N 饱和;Brown 等^[46]则认为森林叶片 N 含量在 21 mg/g 以下时,植物的光合速率随着 N 含量上升呈线性增加。泥炭藓头状枝 N 含量超过 15 mg/g,将不利于植物的光合作用,可指示大气存在高 N 沉降通量和 N 污染^[47]。叶片 NO_3^- -N 含量是较为特殊的指标,因为只有植物在 N 匮乏满足后才会会在体内储存 NO_3^- -N,因此 N 输入后如果植物叶片出现 NO_3^- -N,就表明了植物的 N 饱和^[48];植物 N/P 也可以指示生态系统的 N 饱和^[49]。综上,N 输入水平是影响植物生长和固 C 的重要因素,但是不同生态系统 N 输入的临界负荷值和指示方法存在差异。

表 1 不同生态系统 N 输入的临界负荷值

Table 1 Critical load of nitrogen input in different ecosystems

生态系统类型 Ecosystem types	N 输入的临界负荷值 Critical load of nitrogen input/(g N m ⁻² a ⁻¹)	参考文献 References
森林	2—3	[36]
森林	2	[2]
南亚热带森林	3.6—3.8	[37]
南亚热带森林	10	[38]
温带典型草原	>10, <20	[39]
温带典型草原	>10, <40	[40]
温带沼泽湿地	10—20	[41]
温带沼泽湿地	5	[42]
泥炭湿地	10	[43]
泥炭湿地	0.5—4	[44]
干旱、半干旱荒漠	0.2	[35]

1.3 不同植被、不同器官光合固 C 对 N 输入的响应

植物固 C 对 N 输入还有更复杂的响应,如植物不同器官对 N 的需求的不一致导致其对 N 输入的响应存在差异。通过 meta 分析方法研究 N 沉降对陆地生态系统 C 库的影响,结果表明 N 输入增加了植物地上 C 库,但是植物地下 C 库大幅降低^[32]。湖泊湿地的研究认为,N 沉降会导致茭草(*Zizania caduciflora*)地上生物量增加,少量的 N 则抑制茭草地下部分的生长,而大量的 N 又会促进茭草地下部分的生长;水葱(*Scirpus validus*)则有不同反应,适量的 N 使地上生物量增大,过量的 N 使地上生物量减小^[50]。不同植物种类对 N 输入的响应差异也较大,北美湿地的研究表明, NO_3^- -N 的添加有利于直叶金发藓(*Polytrichum strictum*)富集,其密度和盖度增加了 83%和 46%,但是 NO_3^- -N 添加后的喙叶泥炭藓(*Sphagnum fallax*)群落反而密度和盖度下降了 25%和 24%^[51]。在欧洲 N 输入实验表明,N 添加后帚石楠的固 C 能力影响不大;白毛羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)则在 N 输入后 $\delta^{13}\text{C}$ 值上升,其 $\delta^{13}\text{C}$ 的固持能力增加了 2 倍^[34]。不同植被和不同植物器官的固 C 对 N 输入的响应存在差异,其原因可能和 N 的 2 种蛋白在植物体内的分配格局不同有关^[52]。

采用天然丰度或示踪 C 同位素技术可以很好的指示植物固 C 能力的变化。天然丰度 C 同位素研究表明,N 输入使 C 同位素偏负,其主要机制在于 N 素供给在植物光合作用过程中对同化作用的影响明显,较高的 N 输入促进植物的光合作用和固 C 能力,增加了植物对大气 $\delta^{12}\text{C}$ 的吸收,从而导致光合产物和植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低^[53]。如贵阳和贡嘎山的大气 N 沉降实验表明:细叶小羽藓(*Haplocladium microphyllum*)的固 C 能力与大气 N 沉降水平正相关,贵阳(N 沉降为 3.02 g N m⁻² · a⁻¹)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-30.2‰,贡嘎山(N 沉降为 0.85 g N m⁻² · a⁻¹)为-26.5‰^[54],高 N 沉降导致低 $\delta^{13}\text{C}$ 天然丰度值。C 同位素示踪实验表明则可以直接、快速了解 N 输入后植物光合生理指标的变化和植物光合固 C 变化^[55]。研究表明,尿素添加 2 d 后,多年生草本植物黑麦草(*Lolium perenne*)和白三叶草(*Trifolium repens*)地上叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值迅速升高,表明植物光合作用增强;而 12 d 后, $\delta^{13}\text{C}$ 值下降,表明植物光合作用降低^[56]。对中国江苏盐城自然保护区盐沼湿地植物芦苇(*Phragmites*

communis) 和互花米草 (*Spartina alterniflora*) 培养和 ^{15}N 标记实验表明, N 输入后显著增加了 2 种植物生物量、总 ^{15}N 的吸收和总 ^{15}N 的吸收效率, 但是导致根冠比下降, N 利用效率也下降, 而且互花米草具有显著更高的生物量和根冠比^[57]。总之, 不同生态系统植物、植物不同器官的光合固 C 能力对 N 输入有不同的响应方式, 其 C、N 含量和光合固 C 能力会产生相应变化。

2 N 输入下植物光合固 C 的分配和转移效应

植物光合固 C 分配、转移是生态系统 C 循环的重要过程, 主要由植物生理、遗传特性和自身生长节律决定^[58], 并受植物生长的自然环境(如光、温、水、养分等)的制约^[59]。植物光合固 C 的分配转移模式是植物种群提高竞争能力、克服环境逆境的重要途径^[60]。C 稳定同位素示踪技术是研究植物光合固 C、分配及转化与环境变化关系的重要研究方法和手段^[61]。采用 ^{13}C 脉冲标记方法的研究表明, 短时间内(1 d) N 肥输入后玉米光合固定 $\delta^{13}\text{C}$ 的总量增加, 但是比对照 $\delta^{13}\text{C}$ 值下降, 因为 N 素添加后, 植物生物量增加, 对 $\delta^{13}\text{C}$ 值起稀释作用^[62]。随着标记时间增加(15 d 后), 植物光合固定 $\delta^{13}\text{C}$ 总量逐渐减少, 这主要是由茎叶和根际呼吸损失而引起^[63]。通常情况下, 植物光合固定的 $\delta^{13}\text{C}$ 即时分配大小为茎叶>根>土壤, 大部分固定的 C 留在地上部分^[64], 但是分配比例因植物物种而异: 杨世超等^[65]应用同位素标记实验表明, 在标记期的苜蓿(*medicago sativa*) 光合固定的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分配情况为: 茎(18–27%)>叶(4–8%)>根(1–2%); 而玉米(*Zea mays*) 在整个生育期内分配到地上部、根部、根际呼吸和土壤有机碳中的光合 C 量, 分别占净吸收 C 量的 62.39%、17.88%、17.07% 和 2.67%^[66]。N 输入后光合固 C 在植物各器官分配可能会发生变化。一些研究认为, 施 N 增加了同化 C 分配到茎和地上部分的比例, 分配到根和地下部分的比例下降^[67–69]。但是当 N 素等肥力供应不足时, 分配至根系的 C 占净光合固 C 的比例升高, 光合固 C 向根系分配转移, 可能是植物对养分胁迫的一种适应^[70,71]。植物在不同的生长期, 光合固 C 的分配也存在差异。研究认为在生长前期光合固 C 偏向于向地下根系的输送, 生育后期偏向于地上以利于果实等的累积^[72]。但是 N 输入后光合 C 的分配可能会产生改变, 如研究表明, 施 N 处理后冬小麦在生长前期(苗期和拔节期), 净光合固定的 $\delta^{13}\text{C}$ 分配到地上部分的比例高于不施 N 处理, 而在生育时期结束后, 施 N 处理光合固定的 $\delta^{13}\text{C}$ 在地上部分的分配显著降低^[70]。因此, N 输入后植物 C 库将发生转移, 因而有必要进一步了解植物光合固 C 在不同器官、以及植物–土壤系统中的固定、分配及转移的过程。不过目前大多数利用脉冲标记进行光合固 C 研究是基于标记当天吸收的 $\delta^{13}\text{C}$ 值得出的结论, 提供的是即时和近期光合固 C 的分配和转移规律, 但是即使在同一生育期内, 光合固 C 的分配也可能出现变化, 光合固 C 分配还存在季节动态变化, 因此利用 ^{13}C 脉冲标记方法研究植物光合固 C 分配(特别是分配到地下部分)只能说是一个估算, 但是这种估算对于研究整个生态系统尺度的 C 平衡仍具有重要意义^[73]。

3 N 输入影响植物光合固 C 的机理

3.1 N 输入提高植物光合固 C 能力的机理

N 素是植物叶绿素、蛋白质、氨基酸和光合酶等的重要组成部分, 参与光合产物的合成, 可以通过影响植物的光合作用改变植物固 C 能力。研究表明, N 输入提高了植物叶片 N 含量和叶绿素含量^[74,75], 促进植物光合色素的合成^[52], 增加植物叶面积^[76], 引起核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco 酶)的浓度和活性及蛋白质总量升高, 从而提高植物的光合速率^[55]。如对 Harvard 赤松(*Pinus resinosa*) 进行高 N 处理的样地中, 发现赤松叶片氨基酸和叶绿素明显积累, 其原因是叶片 N 含量与光合作用存在解耦关系, 植物将叶片中增加的 N 作为可溶性蛋白质, 提高了光合作用^[8]。在南亚热带地区的试验中, N 沉降增加了外来植物薇甘菊(*Mikania micrantha*) 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的日均值, 一定程度提高了植物的光合作用和加速了生物的入侵^[77]。温带草原生态系统的研究认为, 施 N 不仅对叶片 P_n 有促进作用, 而且延长了光合高峰期的持续时间。N 输入导致叶片 T_r 降低, 瞬时 WUE 值增高, G_s 增大, 胞间 CO_2 浓度(C_i)逐渐减小, 固 C 能力增强^[39]。滨海盐沼的研究也表明, 施加 N 素促进了互花米草叶片的生长,

叶面积、叶数、叶长和叶宽均显著增加,外源 N 输入促进了互花米草叶绿素含量的增加^[78]。三江平原小叶章湿地 N 输入模拟实验同样表明,小叶章叶绿素、叶片可溶性蛋白和游离氨基酸含量分别增加 20.37%、10.52% 和 19.18%,而可溶性糖含量则下降了 14.69%,不同水平 N 输入处理的净同化率分别为对照的 1.10–3.81 倍^[79]。

光合生理指标和叶绿素荧光参数是研究植物光合生理生态的重要参数,指示植物的光合固 C 能力大小。研究表明,随着施 N 水平的增加,小叶章的全 N 含量、光合色素含量、光合参数如表观量子产量(AQE)和潜在光合能力(A_{max})均增加,表明利用弱光的能力增强,有利于植物在低温环境维持较高的光合能力^[80]。另外,植物还可以通过 N 输入,降低光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d),促进各器官 N 含量,增加叶重比,提高生物量和固 C 量^[81]。N 输入增强后植物 PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 实际光化学量子产量(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_P)也逐渐升高,非光化学淬灭(NPQ)逐渐下降,植物光能转换效率提高,PS II 反应中心的开放度更高,利于光合产物提高^[82]。亚热带地区 NH_4NO_3 添加实验表明,植物 P_n 、 T_r ,植物光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学性能指数(PI_{ABS})和生物量在 N 添加后显著提高^[83]。这些研究表明,N 输入可以促进叶片光系统 II 光化学效率的提高,提高植物的光合速率及固 C 能力。

3.2 N 输入降低植物光合固 C 能力的机理

在 N 富集或 N 饱和的生态系统中,N 输入反而对植物生长不利。首先,过量的 N 并未被植物吸收,多数通过淋溶损失被土壤固持。Schleppi 等^[84]在瑞士中部的 N 输入标记实验表明,仅有 12% 的 N 进入地上植被,其余绝大部分进入土壤;长期 N 肥实验也表明,沉降的 N 大部分集中在土壤表层,约 70% 的 N 储存于低 C/N (10–30) 的土壤中,因而 N 沉降不会对植物 C 吸收产生影响^[85]。其次,N 输入会引起植物光合和呼吸性能变化。如过高 N 输入使植物最大净光合速率(P_{nmax})和光饱和点(LSP)下降,对光环境的适应性下降,暗呼吸速率(R_d)却升高,因此生物量和固 C 积累反而少^[81]。高 N 处理还显著降低了植物叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o ,导致 PS II 原初光能转化效率和 PS II 的潜在活性下降,最大荧光、可变荧光、光化学淬灭系数降低,影响了植物的光合固 C 作用^[6,86]。

Brown 等^[46]则认为 N 输入虽然促进了植物生长,但是叶面积增加反过来影响自身光合作用,形成自遮蔽(Self-shading)作用。植物的呼吸作用是造成植物固 C 损失的重要途径。N 输入后,植物叶片蛋白质含量升高,导致呼吸作用上升^[87],而且植物体内 N 含量与呼吸作用也普遍存在正相关关系^[88]。N 输入与土壤呼吸的这种正向关系主要是因为高 N 输入有利于改善枯落物质量(如 C/N 降低),使 C、N 矿质化速率升高。在瑞典南部实验也发现在高 N 输入条件下,呼吸速率偏高,呼吸作用的增强可能导致植物固 C 量的下降^[89]。

目前 N 输入的大多数实验是在其它养分充足的情况下进行的^[90],但是当 N 输入超过生态系统对 N 的需求量时,往往会引起植物养分失衡,叶片叶绿素含量降低,导致生长受限。如发育在强风化土壤上的热带森林和热带稀树草原,由于经常处于 N 饱和状态,植物生理生态过程常受 P、Ca 等营养元素的限制^[91];也有学者观测到高 N 输入可能会导致温带常绿乔木叶片中的 N/P 和 Mn/Mg 等比例过高,营养失衡^[92];特别是由于 NH_4^+ 取代 Mg、Cu、Zn 等微量元素,或 NH_4^+ 与植物其它阳离子置换,并通过拮抗作用抑制了对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 等离子的吸收,从而造成体内养分不平衡,阻碍了叶绿素的形成;或者植物对 N 进行大量的吸收后对其它养分起了“稀释效应”,造成养分的失调^[93]。

植物体内的高 N 水平降低植物的抗逆性和抗虫害能力,从而严重阻碍植物的生长和生理活动。研究表明,在富 N 或 N 饱和系统中,植物为了抵抗 N 输入增加的不利环境,会分配更多的光合同化产物来形成防御物质,导致生产力和固 C 量降低^[94]。N 输入后植物生长虽然加快,但是昆虫种群数量也在增长,植食作用的加强会降低植物的生产力^[95],另外,N 输入后叶片中氨基酸浓度增加,而氨基酸是一种病原微生物易吸收的 N 源,从而可能引起病原体繁殖加速或引起其它更多种的病原体侵染^[96],这些都会直接或间接地对植物光合生长产生有害影响。

4 研究展望

植物光合固 C 作为生态系统 C 循环过程的一个重要环节,无疑对全球生态系统的 C 源/汇功能有重要影响。目前 N 输入增强等全球变化过程对植物光合固 C 影响的机制和过程有很多尚不明确的地方,如在细胞和分子水平上微生物对植物光合固 C 的探讨较少,对 C、N 耦合深刻认识的生物地球化学模型较为缺乏,同其他生源要素如 S、P 等的耦合研究不足等。鉴于以上认识,以下几个方面应给予高度的重视:

(1) 由于物种、生态系统类型差异,当前 N 输入对植物固 C 的影响仍具有很大的不确定性,并且随着 N 输入的增加,可能导致生态系统 N 饱和,而 P 则成为一些生态系统的限制因子^[97]。应进一步深入探讨 P 输入特别是 N、P 交互作用对植物光合固 C 的影响机制,并加强 C、N、P 耦合的固 C 模型研究。

(2) 准确、定量表达 N 素对生态系统光合作用、同化物分配过程的影响是预测未来全球 C 循环变化的关键环节。需在加强实测和机理研究的基础上,发展能反映 N 饱和现象、能显式表达 N 素与光合作用关系的过程算法,以及表达 N 素对同化物分配过程影响的分配方案^[98],以准确预测 N 输入增加对生态系统光合固 C 及 C 循环的影响。

(3) 应从植被、根系、土壤和枯落物分解等角度进行综合探讨,把植被、根系、土壤和枯落物分解作为一个整体,应用同位素标记和分子生物学技术,结合生态学研究手段,合理运用 Meta 分析,准确地定量表达 N 素对生态系统光合作用、同化物分配过程的影响,并从多尺度、多因子综合分析 N 输入影响下植物光合固 C 在生态系统各个 C 库之间的流动、分配、转化特征,深入理解全球变化背景下的 C 循环规律。

参考文献 (References):

- [1] Wade A J, Neal C, Whitehead P G, Flynn N J. Modelling nitrogen fluxes from the land to the coastal zone in European systems: a perspective from the INCA project. *Journal of Hydrology*, 2005, 304(1/4): 413-429.
- [2] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erismann J W, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, De Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 30-59.
- [3] Zhang L, Jacob D J, Knipping E M, Kumar N, Munger J W, Carouge C C, van Donkelaar A, Wang Y X, Chen D. Nitrogen deposition to the United States: distribution, sources, and processes. *Atmospheric Chemistry & Physics Discussions*, 2012, 12(1): 241-282.
- [4] Morillas L, Durán J, Rodríguez A, Roales J, Gallardo A, Lovett G M, Groffman P M. Nitrogen supply modulates the effect of changes in drying-rewetting frequency on soil C and N cycling and greenhouse gas exchange. *Global Change Biology*, 2015, 21(10): 3854-3863.
- [5] 孙金伟, 吴家兵, 任亮, 张冠华, 任斐鹏, 姚付启. 氮添加对长白山阔叶红松林 2 种树木幼苗光合生理生态特征的影响. *生态学报*, 2016, 36(21), doi: 10.5846/stxb201412082428.
- [6] 周志强, 彭英丽, 孙铭隆, 张玉红, 刘彤. 不同氮素水平对濒危植物黄檗幼苗光合荧光特性的影响. *北京林业大学学报*, 2015, 37(12): 17-23.
- [7] 胡伟芳, 章文龙, 张林海, 陈晓艳, 林伟, 曾从盛, 全川. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1041-1052.
- [8] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, Long S, Magill A, Aber J, Berntson 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.
- [9] Bukaveckas P A, Isenberg W N. Loading, transformation, and retention of nitrogen and phosphorus in the tidal freshwater James River (Virginia). *Estuaries and Coasts*, 2013, 36(6): 1219-1236.
- [10] Galloway J N. The global nitrogen cycle: changes and consequences. *Environmental Pollution*, 1998, 102(S1): 15-24.
- [11] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, Boyer E W, Howarth R W, Seitzinger S P, Asner G P, Cleveland C C, Green P A, Holland E A, Karl D M, Michaels A F, Porter J H, Townsend A R, Vöösmary C J. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [12] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erismann J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [13] 彭礼琼, 金则新, 王强. 模拟氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(4): 989-995.
- [14] 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.

- [15] Gundale M J, From F, Bach L H, Nordin A. Anthropogenic nitrogen deposition in boreal forests has a minor impact on the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 2014, 20(1): 276-286.
- [16] Tu L H, Hu T X, Zhang J, Li X W, Hu H L, Liu L, Xiao Y L. Nitrogen addition stimulates different components of soil respiration in a subtropical bamboo ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58:255-264.
- [17] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Fang H, Zhu F F, Fang Y T, Zhang W, Huang J. Nitrogen addition shapes soil phosphorus availability in two reforested tropical forests in southern China. *Biotropica*, 2012, 44(3): 302-311.
- [18] Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, Lehman S J, Turnbull J, Bowman W D. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature*, 2002, 419(6910): 915-917.
- [19] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [20] Solberg S, Dobbertin M, Reinds G J, Lange H, Andreassen K, Fernandez P G, Hildingsson A, de Vries W. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1735-1750.
- [21] 齐玉春, 彭琴, 董云社, 肖胜生, 贾军强, 郭树芳, 贺云龙, 闫钟清, 王丽芹. 不同退化程度羊草草原碳收支对模拟氮沉降变化的响应. *环境科学*, 2015, 36(2): 625-635.
- [22] 宗宁, 石培礼, 蒋婧, 熊定鹏, 孟丰收, 宋明华, 张宪洲, 沈振西. 短期氮素添加和模拟放牧对青藏高原高寒草甸生态系统呼吸的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6191-6201.
- [23] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han X G. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372.
- [24] 刘德燕, 宋长春, 孙丽. 外源氮输入对湿地植物生长及光合特征的影响. *中国环境科学*, 2007, 27(4): 513-517.
- [25] 曾竞, 卜兆君, 王猛, 马进泽, 赵红艳, 李鸿凯, 王升忠. 氮沉降对泥炭地影响的研究进展. *生态学杂志*, 2013, 32(2): 473-481.
- [26] Matson P A, McDowell W H, Townsend A R, Vitousek P M. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1-3): 67-83.
- [27] Holland E A, Dentener F J, Braswell B H, Sulzman J M. Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1): 7-43.
- [28] 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.
- [29] Lovett G M, Goodale C L. A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest. *Ecosystems*, 2011, 14(4): 615-631.
- [30] Sparrius L B, Sevink J, Kooijman A M. Effects of nitrogen deposition on soil and vegetation in primary succession stages in inland drift sands. *Plant and Soil*, 2012, 353 (1-2): 261-272.
- [31] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [32] Chen H, Li D J, Gurmessa G A, Yu G R, Li L H, Zhang W, Fang H J, Mo J M. Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis. *Environmental Pollution*, 2015, 206: 352-360.
- [33] Nordin A, Strengbom J, Witzell J, Näsholm T, Ericson L. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: implications for the nitrogen critical load. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2005, 34(1): 20-24.
- [34] Currey P M, Johnson D, Dawson L A, van der Wal R, Thornton B, Sheppard L J, Leith I D, Artz R R E. Five years of simulated atmospheric nitrogen deposition have only subtle effects on the fate of newly synthesized carbon in *Calluna vulgaris* and *Eriophorum vaginatum*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 495-502.
- [35] 闫佳毅, 张宇清, 秦树高, 吴斌, 冯薇, 邵晨曦, 法科学. 不同水分条件下苔藓结皮光合能力对氮素添加量的响应. *水土保持通报*, 2015, 35(6): 75-80.
- [36] Wallenda T, Kottke I. Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 1998, 139(1): 169-187.
- [37] Mo J M, Brown S, Xue J H, Fang Y T, Li Z A. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China. *Plant and soil*, 2006, 282(1-2): 135-151.
- [38] 李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良. 模拟氮沉降对三种亚热带树苗生长和光合作用的影响. *生态学报*, 2004, 24(5): 876-882.
- [39] 肖胜生, 董云社, 齐玉春, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超. 内蒙古温带草原羊草叶片功能特性与光合特征对外源氮输入的响应. *环境科学学报*, 2010, 30(12): 2535-2543.
- [40] 游成铭, 胡中民, 郭群, 干友民, 李凌浩, 白文明, 李胜功. 氮添加对内蒙古温带典型草原生态系统碳交换的影响. *生态学报*, 2016, 36(8): 2142-2150.
- [41] 宋长春, 张金波, 张丽华. 氮素输入影响下淡水湿地碳过程变化. *地球科学进展*, 2005, 20(11): 1249-1255.
- [42] 赵光影, 窦晶鑫, 郝冬梅. 模拟氮沉降对三江平原湿地小叶章生物量及分配的影响. *地理与地理信息科学*, 2012, 28(4): 103-106.
- [43] Vitt D H, Wieder K, Halsey L A, Turetsky M. Response of *Sphagnum fuscum* to nitrogen deposition: a case study of ombrogenous peatlands in Alberta, Canada. *The Bryologist*, 2003, 106(2): 235-245.

- [44] Nordbakken J F, Ohlson M, Höglberg P. Boreal bog plants: nitrogen sources and uptake of recently deposited nitrogen. *Environmental Pollution*, 2003, 126(2): 191-200.
- [45] Pitcairn C E R, Leith I D, Fowler D, Hargreaves K J, Moghaddam M, Kennedy V H, Granat L. Foliar nitrogen as an indicator of nitrogen deposition and critical loads exceedance on a European scale. *Water, Air, and Soil Pollution*, 2001, 130(1-4): 1037-1042.
- [46] Brown K R, Thompson W A, Weetman G F. Effects of N addition rates on the productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, and *Tsuga heterophylla* seedlings. *Trees*, 1996, 10(3): 189-197.
- [47] Van Der Heijden E, Verbeek S K, Kuiper P J C. Elevated atmospheric CO₂ and increased nitrogen deposition: effects on C and N metabolism and growth of the peat moss *Sphagnum recurvum* P. Beauv. var. *mucronatum* (Russ.) Warnst. *Global Change Biology*, 2000, 6(2): 201-212.
- [48] Fenn M E, Poth M A. Indicators of nitrogen status in California forests // Bytnerowicz A, Arbaugh M J, Schilling, S L eds. *Proceedings of the International Symposium on Air Pollution and Climate Change Effects on Forest Ecosystems*. Riverside, CA, 1996: 123-130.
- [49] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, Baron J S, Bormann B T, Johnson D W, Lemly A D, McNulty S G, Ryan D F, Stottlemeyer R. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 706-733.
- [50] 孙大成, 郭雪莲, 解成杰, 余磊朝, 许静. 氮输入对沼泽湿地植物生长和氮吸收的影响. *生态环境学报*, 2013, 22(8): 1317-1321.
- [51] Green E K, Galatowitsch S M. Effects of *Phalaris arundinacea* and nitrate-N addition on the establishment of wetland plant communities. *Journal of Applied Ecology*, 2002, 39(1): 134-144.
- [52] 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): 7061-7070.
- [53] Israeli Y, Schwartz A, Plaut Z, Yakir D. Effects of light regime on $\delta^{13}\text{C}$, photosynthesis and yield of field-grown banana (*Musa* sp., Musaceae). *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(2): 225-230.
- [54] Liu X Y, Xiao H Y, Liu C Q, Li Y Y, Xiao H W. Stable carbon and nitrogen isotopes of the moss *Haplocladium microphyllum* in an urban and a background area (SW China): The role of environmental conditions and atmospheric nitrogen deposition. *Atmospheric Environment*, 2008, 42(21): 5413-5423.
- [55] 吴家兵, 井艳丽, 关德新, 杨宏, 袁凤辉, 孙金伟. 氮沉降对森林碳汇功能影响的研究进展. *世界林业研究*, 2012, 25(2): 12-16.
- [56] Ambus P, Petersen S O, Soussana J F. Short-term carbon and nitrogen cycling in urine patches assessed by combined carbon-13 and nitrogen-15 labelling. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2007, 121(1-2): 84-92.
- [57] Qing H, Cai Y, Xiao Y, Yao Y H, An S Q. Nitrogen uptake and use efficiency of invasive *Spartina alterniflora* and native *Phragmites australis*: Effect of nitrogen supply. *Clean-Soil, Air, Water*, 2015, 43(2): 305-311.
- [58] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(12): 596-607.
- [59] 马晔, 刘锦春. $\delta^{13}\text{C}$ 在植物生态学研究中的应用. *西北植物学报*, 2013, 33(7): 1492-1500.
- [60] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207-215.
- [61] Wingate L, Ogee J, Burrett R, Bosc A, Devaux M, Grace J, Loustau D, Gessler A. Photosynthetic carbon isotope discrimination and its relationship to the carbon isotope signals of stem, soil and ecosystem respiration. *New Phytologist*, 2010, 188(2): 576-589.
- [62] 安婷婷, 汪景宽, 李双昇, 付时丰, 裴久渤, 李慧. 用 ^{13}C 脉冲标记方法研究施肥与地膜覆盖对玉米光合碳分配的影响. *土壤学报*, 2013, 50(5): 948-955.
- [63] Chaudhary D R, Saxena J, Lorenz N, Dick R P. Distribution of recently fixed photosynthate in a switchgrass plant-soil system. *Plant, Soil and Environment*, 2012, 58(6): 249-255.
- [64] Bromand S, Whalen J K, Janzen H H, Schjoerring J K, Ellert B H. A pulse-labelling method to generate ^{13}C -enriched plant materials. *Plant and Soil*, 2001, 235(2): 253-257.
- [65] 杨世超, 邓波, 张蕴薇, 杨富裕. 中苜一号紫花苜蓿碳同化分配与转移速率的研究. *草地学报*, 2012, 20(4): 679-685.
- [66] 何敏毅, 孟凡乔, 史雅娟, 吴文良. 用 ^{13}C 脉冲标记法研究玉米光合碳分配及其向地下的输入. *环境科学*, 2008, 29(2): 446-453.
- [67] Kuzyakov Y, Domanski G. Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2000, 163(4): 421-431.
- [68] Wang Z P, Li L H, Han X G, Li Z Q, Chen Q S. Dynamics and allocation of recently photo-assimilated carbon in an Inner Mongolia temperate steppe. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(1): 1-10.
- [69] Bazot S, Ulf L, Blum H, Nguyen C, Robin C. Effects of elevated CO₂ concentration on rhizodeposition from *Lolium perenne* grown on soil exposed to 9 years of CO₂ enrichment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(4): 729-736.
- [70] 齐鑫, 王敬国. 应用 ^{13}C 脉冲标记方法研究不同施氮量对冬小麦净光合碳分配及其向地下输入的影响. *农业环境科学学报*, 2008, 27(6): 2524-2530.
- [71] Werth M, Kuzyakov Y. Assimilate partitioning affects ^{13}C fractionation of recently assimilated carbon in maize. *Plant and Soil*, 2006, 284(1-2): 319-333.
- [72] Lu Y H, Watanabe A, Kimura M. Input and distribution of photosynthesized carbon in a flooded rice soil. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16(4): 321-328.
- [73] Kuzyakov Y, Schneckenberger K. Review of estimation of plant rhizodeposition and their contribution to soil organic matter formation. *Archives of*

- Agronomy and Soil Science, 2004, 50(1): 115-132.
- [74] 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. *Trees*, 2003, 17(4): 359-366.
- [75] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, Talhelm A F. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern temperate forests. *Global Change Biology*, 2008, 14(1): 142-153.
- [76] Knops J M H, Reinhart K. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *The American Midland Naturalist*, 2000, 144(2): 265-272.
- [77] 张卫强, 肖辉林, 殷祚云, 曾晓舵, 黄美艳, 冯乙晴, 张毅龙. 模拟氮沉降对入侵植物薇甘菊光合特性的影响. *生态环境学报*, 2013, 22(12): 1859-1866.
- [78] 张耀鸿, 张富存, 李映雪, 谢晓金, 周晓冬, 李强, 雷俊. 外源氮输入对互花米草生长及叶特征的影响. *生态环境学报*, 2010, 19(10): 2297-2301.
- [79] 窦晶鑫, 刘景双, 王洋, 赵光影. 小叶章对氮沉降的生理生态响应. *湿地科学*, 2009, 7(1): 40-46.
- [80] 王建波, 钟海秀, 付小玲, 王继丰, 倪红伟. 氮沉降对小叶章光合生理特性的影响. *中国农学通报*, 2013, 29(7): 45-49.
- [81] 李明月, 王健, 王振兴, 吴晓燕, 黄儒珠, 朱锦懋. 模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性、生物量与 C、N、P 分配格局. *生态学报*, 2013, 33(5): 1569-1577.
- [82] 孙年喜, 宗学风, 王三根. 不同供氮水平对玉米光合特性的影响. *西南农业大学学报: 自然科学版*, 2005, 27(3): 389-392.
- [83] 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.
- [84] Schleppi P, Bucher-Wallin L, Siegwolf R, Saurer M, Muller N, Bucher J B. Simulation of increased nitrogen deposition to a montane forest ecosystem: partitioning of the added ^{15}N . *Water, Air, and Soil Pollution*, 1999, 116(1-2): 129-134.
- [85] Currie W S, Nadelhoffer K J. Original articles: dynamic redistribution of isotopically labeled cohorts of nitrogen inputs in two temperate forests. *Ecosystems*, 1999, 2(1): 4-18.
- [86] 王强, 金则新, 彭礼琼. 氮沉降对乌药幼苗生理生态特性的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2766-2772.
- [87] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [88] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793-801.
- [89] Månsson K F, Falkengren-Grerup U. The effect of nitrogen deposition on nitrification, carbon and nitrogen mineralisation and litter C:N ratios in oak (*Quercus robur* L.) forests. *Forest Ecology and Management*, 2003, 179(1-3): 455-467.
- [90] Warren C R, Livingston N J, Turpin D H. Photosynthetic responses and N allocation in Douglas-fir needles following a brief pulse of nutrients. *Tree Physiology*, 2004, 24(6): 601-608.
- [91] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [92] 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.
- [93] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和对植物影响的生理生态机制. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(4): 395-402.
- [94] 黄娟, 莫江明, 孔国辉, 鲁显楷, 张炜. 植物源挥发性有机物对氮沉降响应研究展望. *生态学报*, 2011, 31(21): 6616-6623.
- [95] Tikkanen O P, Roininen H. Spatial pattern of outbreaks of *Operophtera brumata* in eastern Fennoscandia and their effects on radial growth of trees. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146(1-3): 45-54.
- [96] Strengbom J, Nordin A, Näsholm T, Ericson L. Parasitic fungus mediates change in nitrogen-exposed boreal forest vegetation. *Journal of Ecology*, 2002, 90(1): 61-67.
- [97] Gress S E, Nichols T D, Northercraft C C, Peterjohn W T. Nutrient limitation in soils exhibiting differing nitrogen availabilities: what lies beyond nitrogen saturation?. *Ecology*, 2007, 88(1): 119-130.
- [98] 李雷, 黄玫, 顾峰雪, 张黎. 氮素影响陆地生态系统碳循环过程的模型表达方法. *自然资源学报*, 2013, 28(11): 2012-2022.