

## 植物冠层氮素淋失研究进展

李世清<sup>1</sup>, 吉春容<sup>1,2</sup>, 范亚宁<sup>1,2</sup>, 陈小莉<sup>1</sup>, 李生秀<sup>2</sup>

<sup>1</sup>西北农林科技大学/中国科学院水利部水土保持研究所/黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100;

<sup>2</sup>西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100)

**摘要:** 植物冠层在养分循环及改变养分流量方面的作用, 是当前国内、外研究的重点和热点课题。本文在综合评述前人研究的基础上, 对植物冠层氮素淋失及其影响因素进行了分析, 指出现有研究中存在的不足, 提出了下一步应重点研究的问题: (1) 进一步完善测定方法, 开展对农田植物冠层氮素淋失的研究; (2) 如果确定农田植物存在冠层氮素淋洗, 需明确冠层氮素淋洗形态, 并与不同氮效率基因型联系起来进行研究; (3) 开展揭示植物冠层氮素淋失途径与过程的机理研究, 特别是应该将不同生育期叶面积、气孔密度、气孔导度、叶片自由空间和自由空间中可溶性氮素等可能影响冠层氮素淋洗的指标与冠层氮素淋洗相联系进行研究, 有利于揭示冠层氮素淋失机理, 对冠层氮素淋失赋予理论支持。

**关键词:** 植物冠层; 氮素淋洗损失; 研究进展

## Advances in Nitrogen Loss Leached by Precipitation from Plant Canopy

LI Shi-qing<sup>1</sup>, JI Chun-rong<sup>1,2</sup>, FAN Ya-ning<sup>1,2</sup>, CHEN Xiao-li<sup>1</sup>, LI Sheng-xiu<sup>2</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry / Ministry of Water Resources, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100; <sup>2</sup>College of Resources and Environmental Sciences, Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100)

**Abstract:** The function of canopy in change of nutrient cycle and flux is one of the research focuses in recent years. On a basis of comprehensive appraisal of published researches, the nitrogen loss leaching from plant canopy and several factors which affected it were studied. The inadequacy of published researches and the key problems that ought to be solved were put forward: (1) The measurement need to be improved, and should carry out researches on nitrogen loss leaching from canopy of field plant; (2) Carry out researches on the type of nitrogen loss if the nitrogen is leached from plant canopy, and the nitrogen use efficiency of different varieties should be combined with nitrogen leaching researches; (3) Carry out the mechanism research on pathway and progress of nitrogen leaching, and the factors affecting nitrogen leaching should be included in the research, such as the leaf area of different growth stages, stomata density, stomata conductance and apparent free space, which are beneficial to explain the mechanism of nitrogen leaching from plant canopy, should be correlated with the research.

**Key words:** Plant canopy; Nitrogen leaching loss; Research advances

### 0 引言

植物冠层在养分循环及改变养分循环流量方面的重要作用, 是植物营养学和生态学研究共同关注的科学问题<sup>[1]</sup>。植物冠层氮素损失与植物对氮素的吸收在决定氮素利用和生态系统氮素平衡方面同等重要,

是土壤-植物系统氮素循环的重要组成部分。已有研究表明<sup>[2]</sup>, 作物生长中后期冠层损失氮素大约占冠层最大氮素累积量的 20%~30%, 平均为 25%左右, 其中有 5%左右以气态形式 (主要是 NH<sub>3</sub>) 挥发损失, 其余 20%左右仍然不知去向。因此, 探明冠层氮素损失的可靠去向和流量, 对深入理解植物氮素营养机理及

收稿日期: 2007-03-28; 接受日期: 2007-06-01

基金项目: 国家自然科学基金 (30670326, 30571116) 和中国科学院西部之光联合学者资助项目 (2006LH01)

作者简介: 李世清 (1963-), 男, 甘肃秦安人, 教授, 博士, 研究方向为土壤-植物氮素营养。Tel: 029-87016171; E-mail: sqli@ms.iswc.ac.cn

氮素营养平衡, 提高氮素利用效率, 具有一定科学价值。以往对植物冠层氮素损失方面的研究不及在植物对氮素吸收利用方面的研究系统和深入<sup>[3]</sup>。本文在着重评述近年来植物冠层氮素淋失及其影响因素研究进展的基础上, 提出下一步应重点研究的问题, 以期为全面系统研究农田生态系统氮素平衡提供一定思路。

## 1 植物冠层的氮素损失

已有研究发现<sup>[2]</sup>, 植物地上部分氮素累积量在生长旺盛期达到高峰, 此后明显下降。在小麦上的研究表明<sup>[2]</sup>, 冠层氮素累积量在生长中后期显著下降, 减少量约等于含氮量最高时期的 1/3~1/5, 但减少的氮素未在根系中找到去向。Mattson 研究表明<sup>[5]</sup>, 一些植物在 10 周内挥发的  $\text{NH}_3$  可达  $75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 冬小麦挥发损失的  $\text{NH}_3$  在开花前为  $8.1 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 开花后为  $7.4 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ <sup>[6]</sup>; Shjoerring 和 Mattsson 用油菜、小麦、大麦和豌豆进行的试验表明<sup>[7]</sup>, 植物冠层挥发释放的  $\text{NH}_3$  变化范围为  $1\sim 5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 占施氮量的 1%~4%。

植物冠层养分淋失是当前国内外研究的热点问题之一<sup>[1]</sup>, 也是当前和将来植物生态学、植物生理学和植物营养学等学科的研究前沿和交叉领域。该研究在国外开展较早, 国内在近年研究资料相对增多。国内, 研究对象主要是森林冠层盐基离子, 如  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$  等的淋失。通过  $^{15}\text{N}$  示踪试验证明<sup>[4]</sup>, 对大量施用氮肥的半湿润小麦-玉米轮作体系, 化肥氮的植物叠加吸收利用率为 60%, 淋失 8%, 挥发损失 15%, 转化为土壤有机氮的占 7%, 经植物冠层挥发损失 3% 左右, 仍有 7% 左右的肥料氮去向不明。根据国内外有关森林冠层养分淋失的研究, 笔者推测, 这一部分氮素很可能通过作物冠层淋洗损失。过去农田养分淋失研究主要集中在降雨对土壤养分淋洗及发生淋洗后对作物生长的影响, 特别是土壤  $\text{NO}_3^-$ -N 的淋失, 而对作物冠层养分淋失研究很少。

## 2 植物冠层氮素损失的途径

越来越多的研究发现<sup>[8,9]</sup>, 植物冠层养分损失的主要途径可能有两条, 一是衰老过程中养分的气态损失, 一是养分的淋洗损失。目前对氮素气态损失的机理、条件及其影响因子的研究比较系统深入<sup>[10]</sup>, 而对植物冠层养分淋失的研究相对较少。冠层养分淋洗是指借助于水溶液(如雨水、灌溉水、露水和雾)的作用去除植物地上部中的物质, 主要包括植物主动分泌到外表的物质(如盐腺)、吐水作用分泌物、叶面损伤丢

失物和从完整叶片质外体中的淋洗物<sup>[11]</sup>。植物体内许多种物质均可被水从植物地上部分淋洗出来, 包括无机营养和有机营养。无机营养包括植物体必需元素和在植物中发现的其它元素(大量元素和微量元素), 有研究发现<sup>[12]</sup>, 淋洗量最大的元素是 K、Ca、Mg 和 Mn。Grattan 报道<sup>[13]</sup>, 分别种植在大田和温室中的植物, 其叶片 K、Ca、Mg、Na 含量差异很大, 但 Zn 和 P 的含量无明显差异, 原因是前几种元素在大田条件下被雨水淋洗。但把植物种在室外, 同时进行遮雨, 则与温室植物的元素含量差别不大。

植物质外体是由细胞壁的纤维和微晶体空间以及细胞间隙组成。淋洗可从完整叶片的质外体中带走无机和有机物质, 因而具有重要的生态作用, 并受到人们的重视。不同叶片质外体中的离子浓度差异很大, 如  $\text{K}^+$  可达  $50 \mu\text{mol}$  至  $100 \text{ mmol}$ 。除叶片自身所贮存的营养元素外, 叶片组织也将一些有害元素或根系过量吸收的元素分泌到叶片质外体中。叶片质外体的贮存能力有限, 因而这些离子有 5 种可能去向: 通过结晶作用析出; 经吐水过程排出; 淋洗; 贮存在表皮或经落叶离开植物体<sup>[14]</sup>。由于叶片质外体的体积很小, 所以很少量的离子就会使渗透势明显增加。植物细胞作为一个渗透系统, 其代谢界面就是细胞质膜, 环境中的物质进入细胞时, 首先必须通过并作用于质膜, 而质膜一旦受到影响, 其透性就会增大, 从而电解质外渗, 养分流失。

## 3 植物冠层养分淋失的作用机理

### 3.1 目前的研究方法

目前对植物冠层养分淋失的研究大部分局限于森林冠层, 测定方法一般用简单的差减法<sup>[15,16]</sup>: 通过测定经过冠层到达地表雨(throughfall, TF)及沿茎秆雨流(stemflow, SF)与冠层顶部(或者相邻空矿地带)降雨(bulk precipitation, BP)中养分含量的差值确定, 即“Miniumbrella Method(小伞法)”(图 1, 图 2); 除小伞法外, 有少数研究者采用离子交换树脂法进行测定<sup>[17]</sup>。无论是小伞法, 还是离子交换树脂法, 均无法区分降雨通过冠层淋失的养分是来源于植物体, 还是来自于干湿沉降, 特别是叶片表面的土尘等。研究几乎未涉及发生淋失的机理, 对其淋失难以从理论上予以解释和支持。

### 3.2 植物冠层养分淋失的作用机理

近年来, 对植物水分关系的探讨已成为植物生理生态学研究领域的重要课题之一<sup>[18]</sup>。研究表明<sup>[19]</sup>, 降



图 1 “小伞法”收集 SF 和 BP 的装置

Fig. 1 Instrument of collecting SF and BP with Miniumbrella Method

雨淋洗对植物生长的影响在于淋洗可能在一定条件下会造成植物营养流失，直接影响植物生理代谢过程。

淋洗可从完整叶片的质外体中带走无机和有机物质，因而具有重要的生态作用并受到人们的重视。降雨淋洗后植物体中矿质元素的含量由两方面决定<sup>[20]</sup>，一是淋洗的损失量，二是根系吸收、通过木质部的补充量；淋洗量的大小是由质外体中可淋洗离子的含量及叶片保护组织的特性所决定；同时由于基因型的差异，即各品种在抗盐机理（盐胁迫改变植物体内原有离子平衡状态）、矿质元素吸收和运输、叶片抗淋洗



图 2 “小伞法”野外收集 TF 的装置

Fig. 2 Instrument of collecting TF with Miniumbrella Method

程度之间存在差异，从而导致淋洗结果可完全不同。包括细胞间隙在内占生物体 5%~20%的质外体（即表现自由空间）中存在大量矿质态氮和小分子有机氮<sup>[21]</sup>，被认为是淋洗养分的主要来源，特别是细胞间隙中的可溶性养分。Grogan 研究发现<sup>[22]</sup>，对长绿林和落叶林，从冠层淋洗的氮、磷、钾分别占冠层养分总量的 14%~15%、15%和 48%~59%。一般情况下淋洗的养分主要来自于叶片，从叶片淋洗的比例高达 55%以上，淋洗主要发生在细胞间隙养分浓度和溶解性较高的生长期，特别是叶片快速生长期和衰老期。

试验还表明<sup>[23]</sup>，淋洗主要影响质外体中的离子平衡，且一价的  $K^+$ 、 $Na^+$  离子比二价的  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  离子容易被淋洗，原因在于一价离子容易透过角质层，且在角质层和细胞壁的阳离子交换场所中所受到的束缚力较小。从总体上看，植物体内，特别是根系矿质营养含量，淋洗与未淋洗之间多数不存在显著差异，这

是因为在正常养分供应状态下，地上部淋洗损失可以通过根系的加快吸收来补偿，但在养分缺乏条件下，则可观察到淋洗后植株体内养分含量明显降低<sup>[24]</sup>。目前，国内外植物冠层养分淋洗的研究对象主要是森林冠层盐基离子，如  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Na^+$  等的淋洗。田大伦<sup>[25]</sup>研究表明，杉木林内雨水中 P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Mn、Zn、Si 元素含量均比降雨高；从杉林冠层淋洗的养分量为  $79.475 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ ，从林内雨直接进入林地土壤的养分总量为  $161.957 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 。在广坪杉木林区，降雨中无机态氮含量为  $0.453 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，而穿透水和树干茎流水中无机态氮的含量分别是降雨中的 3 倍和 5 倍。有机态氮含量变化不甚明显，P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Mn、Zn、Si 等元素的含量均有不同程度的增加，尤以 Mg、Mn 元素增加最为明显。这些被淋洗或淋溶出来的元素，对林地土壤养分的补给起到了积极作用。

## 4 植物冠层养分淋失的影响因素

降雨对冠层养分淋失的影响程度因雨水成分、环境条件和植物抗淋洗特性(叶表保护组织)及植物逆境适应机理等不同而异<sup>[26]</sup>。降雨对各种类型森林冠层养分淋失的影响与作用机理研究表明,林内降水化学物质组成,树冠养分离子的淋溶与吸收<sup>[27]</sup>,树冠盐基离子滤出量等不仅受当地气候、地理条件以及森林生态系统状况的影响,而且还取决于森林冠层结构和生理状况<sup>[28]</sup>。如果冠层上部接受的降雨量较大,但雨水与树叶接触时间较短时,雨水主要冲洗冠层树叶表面沉积物<sup>[29]</sup>;随着降雨与叶面接触时间延长,雨水在冠层的渗透作用不断加强,在这种情况下,雨水中的  $H^+$  会与叶组织内的盐基离子发生置换。在降水刚开始时,雨水主要将停留在叶表的干沉降物质冲洗下来,树木冠层对降水酸度的缓冲作用存在滞后过程,因为盐基离子的交换反应需要在叶表面完全湿润条件下进行,交换过程的发生受雨量和降水酸度的影响<sup>[30]</sup>,但当降雨同时存在  $H^+$  和  $NH_4^+$  时,  $NH_4^+$  对  $H^+$  的交换过程具有一定竞争性,  $NH_4^+$  的这种竞争性可通过测定经过植物冠层淋溶液中的盐基离子数量得到证明。

养分类型、养分浓度(特别是细胞间隙中可溶性养分浓度)、降雨接触时间、植物类型、雨水酸度等均影响冠层养分淋洗速率和数量<sup>[26]</sup>。一般认为,在降雨开始瞬间,叶片养分淋洗速率最高,之后呈指数下降趋势<sup>[11]</sup>,因此降雨频率对冠层养分淋洗量的影响比降雨强度更加重要,但降雨初期叶片上较多的尘土是否会导致养分淋洗测定结果偏大,缺乏一定的证据。养分类型不同淋洗量也不同,一般认为,氮和磷的淋洗量基本相同。Xu 等<sup>[31]</sup>在年均降雨量 3 325 mm 条件下,用“小伞法”对日本 Okinawa Island 的亚热带绿宽叶林冠层进行的养分淋洗研究发现,年均通过冠层输入每公顷土壤 43 kg 氮和 2.6 kg 磷。Staelens 等<sup>[16]</sup>发现,通过两种落叶林山毛榉林冠层到达的地表雨(TF)和沿茎秆流(SF)中的盐基离子,特别是  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  的淋洗量与观测地点有关,  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  在 Chile 的淋洗量分别是 22.5 和 12.2  $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ ,在 Flanders 的淋洗量分别为 12.9 和 3.7  $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ ,导致两地淋洗量产生差异的根本原因在于两地的土壤和植物叶片盐基离子含量不同:Chile 观测点土壤和叶片中盐基离子含量显著高于 Flanders。

Duchesne 等<sup>[32]</sup>研究发现,在土壤贫氮和降雨中氮素含量丰富的加拿大北部,森林冠层会发生盐基离子

$Ca^{2+}$ 、 $K^+$ 、 $Mg^{2+}$  和 P 的淋洗,而冠层对雨水中的氮素表现为净吸收,吸收量占叶片最大氮库的 65%,认为这是冠层氮素过于贫乏产生的必然结果。但更多的研究结果与此相反,Galloway 和 Nadkarni<sup>[33]</sup>用“小伞法”研究发现,与空旷地降雨(BP)相比,通过冠层到达的地表雨(TF)中的氮增加 45%~60%,同时发现氮素淋洗强度具有明显的季节性变化。Swank 和 Reynolds<sup>[34]</sup>研究发现,与 BP 相比,TF 中的  $NO_3^-$ -N 含量显著增加,从叶片淋洗的  $NO_3^-$ -N 占冠层淋洗总量的 82.8%,说明  $NO_3^-$ -N 是冠层淋洗的主要无机氮形态。

冠层养分淋洗量的大小除与植物本身状况(如植株生育期、营养状况、叶片保护组织)和环境条件(如温度、光照)有关外<sup>[11,12]</sup>,主要还与淋洗液 pH 值有关,由于叶片质外体参与细胞 pH 值调节,而且在不同酸碱度下离子可移动性差别很大,故淋洗液 pH 值会对淋洗效果产生明显影响。夏阳等<sup>[35]</sup>在研究不同 pH 值淋洗液和 NaCl 胁迫对水培条件下玉米冠层淋洗物中氮组分的影响时发现,冠层淋洗物中硝态氮( $NO_3^-$ -N)、铵态氮( $NH_4^+$ -N)、有机态氮(Org-N)和全氮(Tot-N)含量随植物生长量增加而提高;pH 3.5 的淋洗液淋洗出的  $NH_4^+$ -N、 $NO_3^-$ -N 和 Tot-N 含量高于 pH 7.0 时的处理,而 Org-N 含量较低;用 pH 7.0 淋洗液淋洗时,淋洗液中的氮组分以 Org-N 为主(占 51.6%~57.8%);pH 3.5 淋洗液进行淋洗时,以  $NO_3^-$ -N 为主(占 48.3%~50.5%)。氮是植物体内的重要矿质元素,冠层淋洗物中的各组分氮含量随植物生长量增加而提高,其原因主要是随植物生长量增加,植株叶片数量增多、冠层增大、可淋洗面积增加所致以及随植物生长、营养物质积累增加、细胞膜透性增大而导致质外体离子浓度提高;田间条件下由于风等造成的叶片机械损伤,也会使淋洗物中离子浓度大幅度增加。

## 5 问题与展望

近年来,国内外对植物冠层养分淋失的研究取得了一定进展,如基本明确了降雨会导致森林冠层发生养分淋失,  $NO_3^-$ -N 是冠层淋洗的重要无机氮形态等,但仍有较多问题有待于进一步解决。

(1) 测定方法需要进一步完善。用“小伞法”和“离子交换树脂法”,无法准确区分冠层淋失养分是来源于植物体,还是来源于冠层表面尘土等,因此,急需发展更加准确和可靠的测定方法。

(2) 过去对冠层养分淋失的主要研究对象是森林,而对农田植物冠层养分淋失研究较少。由于施肥

等原因, 农田植物冠层氮素, 特别是冠层自由空间中的矿质态氮和小分子有机氮比森林冠层更加丰富, 即被降雨淋洗的“氮源”更大, 但是否会发生冠层氮素淋失却缺乏研究, 如果存在冠层氮素淋洗, 在研究农田生态系统氮素流量和冠层氮素损失时, 应当予以考虑, 而目前在农田生态系统氮素流量和冠层氮素损失评价中几乎均未包括这一部分。

(3) 如果确定农田植物存在冠层氮素淋洗, 应进一步开展对冠层氮素淋洗影响因子的研究, 如土壤供氮、降雨时段、降雨强度等是否影响农田植物冠层氮素淋失。

(4) 对冠层氮素淋洗形态的研究, 需进一步深入。过去对氮素淋洗形态的研究, 主要集中在  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N, 特别发现  $\text{NO}_3^-$ -N 是冠层淋洗的重要无机氮形态, 但有无有机氮, 特别是小分子溶解态的有机氮, 文献报道较少。

(5) 缺乏将植物冠层氮素淋洗与不同氮效率基因型联系起来的研究工作。如不同氮效率基因型植物冠层氮素淋洗是否不同, 冠层氮素淋洗是否为导致植物氮效率下降的原因之一, 缺乏一定的试验资料。

(6) 缺乏从机理上揭示植物冠层氮素淋失途径与过程的研究, 因而对植物冠层氮素淋失研究结果的解释缺乏理论支持。从目前森林冠层养分淋洗研究文献看, 自由空间和气孔可能是养分淋洗的主要通道, 并随生育期而变化, 因此将不同生育期叶面积、气孔密度、气孔导度、叶片自由空间和自由空间中可溶性氮素等有可能影响冠层氮素淋洗的指标与冠层氮素淋洗联系起来研究, 有利于初步揭示冠层氮素淋失机理, 对冠层氮素淋失赋予理论支持。目前这方面的研究报道较少。

总之, 急需开展农田植物冠层氮素淋洗的相关研究工作, 探明农田植物冠层氮素除气态挥发损失以外的其它可能损失途径, 为深入理解植物冠层氮素损失提供一定科学依据。

## References

- [1] Prescott C E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 2002, 22: 1193-1200.
- [2] 李生秀, 李宗让, 田霄鸿, 王朝辉. 植物地上部分氮素的挥发损失. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(2): 18-25.  
Li S X, Li Z R, Tian X H, Wang Z H. Nitrogen loss from above-ground plants by volatilization. *Plant Nutrition and Fertilizer Sciences*, 1995, 1(2): 18-25. (in Chinese)
- [3] Schjoerring J K, Husted S, Mäck G, Nielsen K H, Finnemann J, Mattsson M. Physiological regulation of plant-atmosphere ammonia exchange. *Plant and Soil*, 2000, 221: 95-102.
- [4] 李世清, 李生秀. 旱地农田生态系统氮肥利用效率的评价. 中国农业科学, 2001, 33(1): 76-81.  
Li S Q, Li S X. Estimation of nitrogen fertilizer use efficiency in dryland agro-ecosystem. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 33(1): 76-81. (in Chinese)
- [5] Mattsson M, Husted S, Schjoerring J K. Influence of nitrogen and metabolism on ammonia volatilization in plants. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 1998, 51: 35-40.
- [6] Markewitz D, Davidson E, Moutinho P, Nepstad D. Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecological Applications*, 2004, 14(4): S177-S199.
- [7] Schjoerring J K, Mattsson M. Quantification of ammonia exchange between agricultural crop land and the atmosphere: Measurements over two complete growth cycles of oilseed rape, wheat, barley and pea. *Plant and Soil*, 2001, 228: 105-115.
- [8] 李世清, 赵琳, 邵明安. 植物冠层与大气氨交换研究进展. 西北植物学报, 2004, 24(11): 2154-2162.  
Li S Q, Zhao L, Shao M A. Ammonia exchanges between plant canopy and the atmosphere- a review. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(11): 2154-2162. (in Chinese)
- [9] Hill P W, Raven J A, Loubet B, Fowler D, Sutton M A. Comparison of gas exchange and bioassay determinations of the ammonia compensation point in *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud. *Plant Physiology*, 2001, 125: 476-487.
- [10] Schjoerring J K, Husted S, Mäck G, Mattsson M. The regulation of ammonium translocation in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 883-890.
- [11] McCammon R G. Leaching and decomposition of mountain Beech litter (*Nothofagus solandri*: fagaceae) in a mountain stream. *New Zealand Journal of Ecology*, 1980, 3: 37-43.
- [12] Sayer R G, Fahey T J. Effects of rainfall acidity and ozone on foliar leaching in red spruce (*Picea rubens*). *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29: 487-496.
- [13] Grattan S R, Maas E V. Effect of salinity on phosphate accumulation and injury in soybean. *Plant and Soil*, 1988, 109: 65-71.
- [14] 李春俭, 张福锁. 高等植物质外体的作用. 世界农业, 1997, (7): 35-36.  
Li C J, Zhang F S. The function of apoplast for plant. *World Agriculture*, 1997, (7): 35-36. (in Chinese)
- [15] Lin T C, Hamburg S P, Hsia Y J, King H B, Wang L J, Lin K C. Base

- cation leaching from the canopy of a subtropical rainforest in northeastern Taiwan. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31: 1156-1163.
- [16] Staelens J, Schrijver A D, Oyarzún C, Lust N. Comparison of dry deposition and canopy exchange of base cations in temperate hardwood forests in Flanders and Chile. *Gayana Botany*, 2003, 60(1): 9-16.
- [17] Fenn M E, Poth M A. Monitoring nitrogen deposition in throughfall using ion exchange resin columns: A field test in the San Bernardino Mountains. *Plant Physiology*, 1996, 112: 67-74.
- [18] 李洪建, 柴宝峰, 王孟本. 北京杨水生理生态特性研究. *生态学报*, 2000, 20(3): 417-422.
- Li H J, Chai B F, Wang M B. Study on the water physio-ecological characteristics of *Populus beijingensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 417-422. (in Chinese)
- [19] Tang Z M, Sayer M A S, Chambers J L, Barnett J P. Interactive effects of fertilization and throughfall exclusion on the physiological responses and whole-tree carbon uptake of mature loblolly pine. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82: 850-861.
- [20] Herrmann M, Pust J, Pott R. Leaching of nitrate and ammonium in healthland and forest ecosystems in Northwest Germany under the influence of enhanced nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 2005, 273: 129-137.
- [21] Malembic-Maher S, Le Gall F, Daner J L, de Borne F D, Bové J M, Garnier-Semancik M. Transformation of tobacco plants for single-chain antibody expression via apoplastic and symplasmic routes, and analysis of their susceptibility to stolbur phytoplasma infection. *Plant Science*, 2005, 168: 349-359.
- [22] Grogan P, Chapin III F S. Nitrogen limitation of production in California annual grassland: The contribution of arbuscular mycorrhizae. *Biogeochemistry*, 2000, 49: 37-51.
- [23] 夏 阳, 胡恒觉, 林 杉, 张福锁, 陶洪斌. 叶片淋洗对 NaCl 胁迫下玉米生长和矿质营养的影响. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 731-734.
- Xia Y, Hu H J, Lin S, Zhang F S, Tao H B. Effect of foliar leaching on growth and mineral nutrition of maize under NaCl stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(5): 731-734. (in Chinese)
- [24] Fitzmorris K B, Lima I M, Marshall W E, Reimers R S. Anion and cation leaching or adsorptions from activated carbons from municipal sludge and poultry manure as affected by pH. *Water Environment Research*, 2006, 78: 2324-2329.
- [25] 田大伦. 会同广坪林区降雨和杉木林内雨的养分含量. *中南林业学院学报*, 2002, 22(3): 9-13.
- Tian D L. Nutrient content in the rainfall inside and outside the stands of Guangpin forest zone, Huitong. *Journal of Central South Forestry University*, 2002, 22(3): 9-13. (in Chinese)
- [26] Currie W S, Aber J D, Driscoll C T. Leaching of nutrient cations from the forest floor: effects of nitrogen saturation in two long-term manipulations. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29: 609-620.
- [27] Berger T W, Glatzel G. Canopy leaching, dry deposition, and cycling of calcium in Austrian oak stands as a function of calcium availability and distance from a lime quarry. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28: 1388-1397.
- [28] Draaijers G P J, Erisman J W. A canopy budget model to assess atmospheric deposition from throughfall measurement. *Water, Air and Soil Pollution*, 1995, 85: 2253-2258.
- [29] Draaijers G P J, Ivens W P M F, Bleuten W. Atmospheric deposition in forest edges measured by monitoring canopy throughfall. *Water, Air and Soil Pollution*, 1988, 42: 129-136.
- [30] Vanek R, Draaijers G P J. Estimates of atmospheric deposition and canopy exchange for three common tree species in the Netherlands. *Water, Air and Soil Pollution*, 1994, 73: 61-82.
- [31] Xu X N, Hirata E. Decomposition patterns of leaf litter of seven common canopy species in a subtropical forest: N and P dynamics. *Plant and Soil*, 2005, 273: 279-289.
- [32] Duchesne L, Ouimet R, Camiré C, Houle D. Seasonal nutrient transfers by foliar resorption, leaching, and litter fall in northern hardwood forest at Lake Clair Watershed, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31: 333-334.
- [33] Callaway R M, Nadkarni N M. Seasonal patterns of nutrient deposition in *Quercus douglasii* woodland in central California. *Plant and Soil*, 1991, 137: 209-222.
- [34] Swank W T, Reynolds L J. Analysis of dry and wet deposition, throughfall, and stemflow event chemistry in a *Pinus strobus* L. plantation. *Proceedings, International Symposium on Acidification and Water Pathways*, 1987, (2): 127-136.
- [35] 夏 阳, 林 杉, 张福锁, 胡恒觉, 李 杰, 梁慧敏. 盐胁迫对玉米冠层淋洗物中氮组分的影响. *作物学报*, 2002, 28(2): 278-281.
- Xia Y, Lin S, Zhang F S, Hu H J, Li J, Liang H M. Effect of NaCl on N-components in leachates from maize canopy. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(2): 278-281. (in Chinese)

(责任编辑 李云霞)