

氮添加对森林生态系统植物 - 土壤 - 微生物化学计量比影响的研究进展

刘 扬^{1*}, 王庆贵², 闫国永², 邢亚娟^{1,2#}

¹黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

²曲阜师范大学生命科学学院, 山东 曲阜

收稿日期: 2023年9月9日; 录用日期: 2023年10月10日; 发布日期: 2023年10月18日

摘 要

人类活动引起大气氮沉降速率增加的问题虽有所改善, 但仍影响着森林生态系统的物质循环。模拟施氮对中国森林生态系统化学计量比的影响多集中于植物、土壤和微生物的单一分析, 对植物 - 土壤 - 微生物碳(C)、氮(N)和磷(P)化学计量特征及其耦合关系的研究较少。本文通过整合先前的研究结果, 总结了外源氮输入后植物 - 土壤 - 微生物C、N和P化学计量特征的响应, 结果发现, 低浓度施氮有利于土壤主要养分和微生物量的积累, 促进植物和微生物养分的吸收利用, 高浓度施氮则相反。但对于C和P元素, 则表现出不同的结果, C元素随着外源氮的输入而增加或不发生变化, 而P元素则充满不确定性, 表现为增加、不变或减少等3种结果, 这主要是由于养分元素的限制和环境因素的变化所致。通过本文系统的整合, 补充了森林生态系统中植物 - 土壤 - 微生物C、N、P化学计量特征耦合领域的知识缺失, 可为深入认识和理解未来氮沉降对生态系统生物地球化学循环的影响提供理论依据。

关键词

氮沉降, 植物 - 土壤 - 微生物, 化学计量比, 森林生态系统

Effects of Nitrogen Addition on Plant-Soil-Microorganism Stoichiometry Ratio of Forest Ecosystem: A Review

Yang Liu^{1*}, Qinggui Wang², Guoyong Yan², Yajuan Xing^{1,2#}

¹College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

²School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu Shandong

Received: Sep. 9th, 2023; accepted: Oct. 10th, 2023; published: Oct. 18th, 2023

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 刘扬, 王庆贵, 闫国永, 邢亚娟. 氮添加对森林生态系统植物-土壤-微生物化学计量比影响的研究进展[J]. 环境保护前沿, 2023, 13(5): 1157-1164. DOI: 10.12677/aep.2023.135138

Abstract

Although the problem of increasing atmospheric nitrogen deposition rate caused by human activities has been improved, it still affects the material cycle of forest ecosystems. The effects of simulated nitrogen application on the stoichiometric ratio of forest ecosystems in China are mostly focused on the single analysis of plants, soil and microorganisms, and there are few studies on the stoichiometric characteristics and coupling relationship of plant-soil-microbial carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P). In this paper, we summarized the response of plant-soil-microorganism C, N and P stoichiometry characteristics after exogenous nitrogen input by integrating previous research results. The results showed that low concentration of nitrogen application was beneficial to the accumulation of soil main nutrients and microbial biomass, and promoted the absorption and utilization of plant and microbial nutrients, while high concentration of nitrogen application was the opposite. However, for C and P elements, different results are shown. C element increases or does not change with the input of exogenous nitrogen, while P element is full of uncertainty, showing three results of increase, constant or decrease, which is mainly due to the limitation of nutrient elements and the change of environmental factors. Through the systematic integration of this paper, the lack of knowledge in the field of plant-soil-microbial C, N and P stoichiometric characteristics coupling in forest ecosystems is supplemented, which can provide a theoretical basis for further understanding and understanding the impact of nitrogen deposition on ecosystem biogeochemical cycles in the future.

Keywords

Nitrogen Deposition, Plant-Soil-Microorganism, Stoichiometric Ratio, Forest Ecosystem

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

生态化学计量学是综合生物学、化学和物理学的基本原理, 研究生态过程中多种化学元素耦合关系的一种方式, 是国内外学术界较为活跃的研究领域。主要研究多种化学元素在生态相互作用中的动态平衡[1], 尤其是作为地球上所有生命化学组成基础的重要生命元素 C、N、P 的计量关系。了解其变化特征, 能更好的理解生态系统中养分循环、能量流动以及生物的作用[2]。最早应用的是“红场比值”, Redfield [3]于 1958 年通过对不同海洋深度水样的测定和进一步研究, 首次提出了主要元素 C/N/P 的原子比为 106/16/1, 与浮游生物的 C/N/P 均值相似, 表明海洋生态循环过程具有调控作用。Hillebrand [4]等也提到浮游生物生长速率与化学计量比的关系与环境因素密切相关。Small [5]等认为需要更多的证据来填补环境与其他水生生物类群之间的化学计量关系。Trautwein [6]等人在 21 世纪早期, 对异养浮游细菌在 N 和 P 多浓度的研究中得出 207 种不同的 N/P, 明显高于 Redfield 所得到的 N/P 的值。但是, Erga [7]等研究了 2009~2012 年挪威近岸海域的季节循环特征, 发现沉积物颗粒中大量元素相对含量由于受到 2009~2010 年冬季振荡指数(NAO)的影响, 导致得到的 C/N、C/P 和 N/P 普遍低于 C/N/P 的值 106/16/1, 且 C/N 接近 (6.6), 以上实例证明 C/N/P 受物种本身和环境因素的影响。“红场比值”的发现推动了生态化学计量学全球化的发展进程, 使得更多的目光聚焦于陆地生态系统化学计量学, 中国科学家于 2005 年系统概述了生态化学计量学的来源和组成, 重点阐述了生态化学计量学理论在“消费者”驱动的营养循环、限制性

养分元素判别和全球 C、N、P 循环中的应用进展[8]。在此基础上,从土壤 C/N/P 化学计量比的分布特征,指示作用,以及人类活动对 C/N/P 比的影响等方面做出了系统化描述[9]。这为后续研究生态系统中植物与土壤、土壤与微生物等主要元素从个体水平到整体的变化,以及它们之间的耦合关系提供了新的思路。

大气氮沉降作为一种自然现象,自地球诞生以来就一直存在,是氮素进入生物圈的重要途径,即沉降方式可分为干沉降,湿沉降和混合沉降 3 种,干沉降指通过降尘的方式,主要是 NO、N₂O、NH₃ 和 HNO₃ 等气态 N 化合物和(NH₄)₂SO₄ 与 NH₄NO₃ 等颗粒,以及附着在其他粒子上的 N;湿沉降通过降水的方式使氮返回陆地和水体,主要由 NH₄⁺ 和 NO₃⁻ 以及少量可溶性有机氮组成。而混合沉降则是指两者的混合物。自 19 世纪后期以来,由于大量含氮化肥的使用和化石燃料的燃烧,人类向大气中排放的含氮气体激增,这些气体通过沉降再次回到陆地和水体生态系统[10],深刻影响着陆地和水生生态系统的物质循环和能量流动。段娜[11]等研究表明,2019 年全球氮沉降通量已达到 103 TgYr⁻¹,预计 2050 年将达到 195 TgYr⁻¹,超过全球氮素临界负荷。尽管中国已成为仅次于欧美的氮沉降区域之一,但局部地区沉降现象日益严重。Zhu [12]等人基于大气化学传输模型 GEOS-Chem,计算了我国大气活性氮干湿沉降在 2005~2015 年间的年际变化,评估表明,还原氮沉降在 2007~2015 年间干沉降显著增加,但近年来无显著变化,而氧化氮干湿沉降在 2012 年前后达到高峰,随着减排等政策的实施,到 2030 年我国陆地区域氧化氮沉降会降低 49%~73%,而还原氮沉降将降低 9%~14%。尽管如此,氮沉降仍然是影响局部地区生态系统结构和功能的重要环境因子。

森林是陆地生态系统最重要的组成部分,是大面积氮沉降的直接承受者。氮沉降对森林生态系统中的植被、土壤和微生物具有显著影响[13]。土壤是植物和微生物生长的基本环境和营养来源,为了应对土壤养分限制等外界条件变化对自身生长的影响,植物、微生物等生物体会调节体内化学元素的浓度和不同化学元素之间的计量比,以维持内部化学成分的相对稳定[9],这种植物或微生物响应外界资源组成和生存环境的变化,能够维持相对稳定的化学成分(即营养比率)进行化学计量内稳态调节[14]。也会存在非稳态调控,例如,外源氮的输入虽然在一定程度上改变了区域内的氮限制,但可能加剧 C、P 限制,导致部分植物或微生物表现出较强的资源依赖性。然而,长期的氮输入也会改变生境条件。如土壤酸化,土壤微生物的群落结构和多样性发生改变,大量研究报道了负面影响,导致植物组成和多样性降低。氮富集现象的出现,加剧了土壤中其它营养元素和盐基离子的流失、有机质淋溶的增加、生物多样性的损失等,导致生态系统养分失衡,进而破坏生态平衡。引发温室气体浓度升高,森林生态系统结构和功能的稳定性减弱,异常演替出现,甚至衰退等一系列生态环境问题。同时,还需要考虑研究地区的气候因素、环境因素、以及人为因素的影响。未来氮沉降对森林生态系统整体的影响需要大量的实验来探究森林生态系统对外源氮输入的复杂响应。

综上所述,本文将围绕氮沉降这一全球生态环境热点问题展开,以植物、土壤、土壤微生物养分和土壤理化性质变化为切入点,阐述氮沉降背景下,植物、土壤和土壤微生物生态化学计量学特征对森林生态系统养分循环和能量流动的影响及机制,以期深入理解未来氮沉降增加对生态系统生物地球化学循环的影响。

2. 氮沉降对植物 C、N、P 化学计量特征的影响

植物 C、N、P 含量反映了植物利用 C、N、P 的能力,作为植物的基本营养元素,在植物生长和各种生理调节功能中起着重要作用,且彼此关系密切。C 是构成植物体内干物质的最重要元素,而 N 和 P 分别与植物的光合作用和细胞生长分裂等重要生理活动有关,其比例被认为是植物应对环境营养状况变化的有效指标[13]。

叶片是绿色植物光合和呼吸作用的主要器官,在构成植物体的主要元素中,C 是组成植物体的结构

性物质, N、P 为功能性物质, 一般环境变化对功能性物质含量影响较大, 而结构性物质受环境影响较小, 且含量相对较稳定, 范慧珠等人对红松人工林草本层植物的研究表明, N 添加整体上增加了植物叶片 N、P 的含量[15], 蒙古冰草[16]与来自温带和亚热带地区的 15 种木本植物[17]也表现出相似结果, 证实了外源氮输入会改变植物对营养元素的吸收情况, 结合下文中的养分限制, 能更好的佐证氮沉降对植物的生长起到正效应还是负效应。但在其他类似研究毛竹[18]中, N 添加降低了叶片 P 含量。这可能是由于增施氮肥后生物量增加导致的 P “稀释效应” [17]。不稳定 P 元素的变化与环境因素密切相关, 周围环境的变化影响土壤对外源氮的吸收, 进而影响植物根系对土壤中养分的吸收利用效率, 加之该地区的养分限制情况, 导致 P 元素结果复杂多变。上述研究表明, 需要进行大量的控制试验来排除环境因素的干扰, 以获得更加准确和具有普适性的结果。

N 添加会引起植物的养分失衡, 显著提高植物叶片 N/P, 当 N/P 大于 16, 表示植物生长受 P 的限制, 小于 14 时, 表示植物生长受 N 的限制, 介于 14 和 16 之间时, 植物生长受 N 和 P 共同限制[19]。一般而言, 森林在演替的早期通常受到 N 的限制, 在后期将会受到 N 和 P 的限制, 或仅受 P 的限制。此外, C/N 和 C/P 通常反映 N 和 P 的吸收利用效率[8]。通常认为, 较高的 C/N, C/P 就具有较高的 N、P 利用效率, 这也反映了植物为适应土壤中 N、P 的供应而对外界和自身变化采取的养分吸收策略, 植物叶片 N 比 P 表现出更高的稳定性。叶片化学计量特征可直观显示植物因外界环境变化而产生的养分利用效率。

3. 氮沉降对土壤 C、N、P 化学计量特征的影响

营养元素的流动性和在生物地球化学循环中的耦合作用使生命过程中营养元素的比值具有定量关系。在森林生态系统中, 土壤是 C、N、P 等主要营养元素的蓄集库之一, 在维持土壤养分稳定的同时, 具有满足植物生长季生长所必需的养分, 而土壤 C/N/P 化学计量比是研究土壤生产力元素平衡和生物系统能量平衡过程的重要指标[10], 有助于理解生态过程对全球变化的响应。

植物从土壤中吸收的营养元素对于氮的输入更为敏感, 国内外氮添加的形式多样(尿素、 NH_4NO_3 , NH_4^+ 态肥、 NO_3^- 态肥), 以应对不同的人工模拟试验要求。大量研究证明, 外源氮输入增加了土壤 N 的有效性, 促进了土壤元素矿化, 使植物将更多的氮素分配到叶片进行酶的合成, 运输蛋白质和氨基酸参与光合作用和呼吸等代谢活动[20]。王晓光[21]等研究发现, 土壤 C/N 是反映土壤 N 素矿化和有机质累积的标志, 当 C/N 大于 25 时, 土壤有机碳含量相对较高, 有机质处于积累过程中。与此不同的是, C/N 在 12~16 时, 意味着部分有机碳被土壤微生物分解, 矿化过程已经发生。而土壤 P 元素矿化是由土壤 C/P 表征的, 当 C/P 较低时, 有利于微生物进一步分解有机质释放养分, 促进土壤 P 素的有效性。当 C/P 较高时, 土壤 P 元素相对较少, 在不同程度上制约了微生物对土壤有机质的分解[8]。土壤化学计量特征不仅可以表征土壤肥力, 还可以为植物养分元素限制的判定做出贡献, 间接表明了土壤对植物生长发育具有显著影响。

持续增加的 N 供应虽然缓解了植物的 N 限制, 但加剧了土壤中的元素比例失衡[9], 使土壤 C、N、P 含量之间的失衡关系在许多研究中被发现, 如土壤 C/N 在氮添加后被广泛报道降低, 何相玉[22]等在类似研究中也得到了相似的结果。土壤 C/N 和 C/P 常用来评价土壤 N、P 有效性, 通常 C/N、C/P 越低, 土壤有效 N、P 含量就越高, 而土壤氮储量的增加是由土壤 C/N 比的降低引起的[21]。Holzmann [23]等研究发现, 在广阔的陆地生态系统中, 氮添加会导致土壤 P 含量增加, 恰当的解释为根系吸收更多的 N 元素, 增加了 P 向各器官的分配。N 添加激发土壤磷酸酶活性, 催化有机 P 矿化, 促进有效 P 的供应[24]。但也有研究表明, 氮添加能显著提高土壤中有效氮的含量并具有累积效应, 使有效无机和有机 P 含量降低, 迫使植物体内的营养元素化学计量受到影响[25], 加剧森林生态系统的 P 限制, 从而抑制土壤中硝化和反硝化作用, 导致土壤氮循环潜力下降。

综上所述, 土壤与植物之间存在相互依存的关系, 在研究氮沉降对森林生态系统的影响时, 还需关注土壤元素的响应, 考虑其它因素的干扰, 明确植物对土壤养分的吸收情况, 以了解它们之间相互作用对生态系统过程和功能的影响。

4. 氮沉降对土壤微生物量 C、N、P 化学计量特征的影响

在森林生态系统中, 土壤微生物在土壤养分循环中起着重要的介导作用, 与土壤质量的相对稳定性相比, 土壤微生物可以更加敏感地表达土壤内外环境的变化[26], 其周转过程影响植物-土壤系统 C、N、P 的循环, 具有土壤养分“源”与“库”的调控功能。此外, 其 C/N/P 也存在“红场比值”的现象。国外学者 Cleveland 和 Liptzin [27]通过整合全球数据时率先发现, 虽然土壤 MBC/N/P 化学计量比具有与海洋浮游植物相似的比值, 即土壤 MBC/N/P 具有内稳性, 但在森林和草地生态系统中存在显著差异。Xu [28]等进一步整合分析表明, 在全球尺度(从沙漠的 31/4/1 到天然湿地的 131/14/1), 土壤 MBC/N/P 随生物区系改变有较大的变异性。Heuck [29]等研究发现, 元素添加导致 P 素贫瘠的土壤中, 微生物群落结构发生剧烈变化, 矿化出更多的有机 P, 即当微生物受到 P 限制时, 施肥会增强对土壤有机质的分解来获取 C 素和 P 素。国内对土壤 MBC、N、P 的研究起步较晚, 早期的研究主要集中在农业措施和环境因子对其含量的影响; 在微生物 C/N/P 计量比研究中, 较多关注的是 MBC/N 比值, 土壤 MBC/N 是判定微生物群落结构变化的重要指标[30]。前人研究发现 MBC/N 为 3~6 时, 土壤细菌占优势, 反之真菌为主导。土壤 C/N 的元素变化主要受 MBC/N 的影响[31], 证明了土壤微生物在养分循环中的敏感性和介导作用。

大量研究发现, 适量浓度的氮添加能够提高土壤氮素有效性, 增加土壤微生物生物量, 促进土壤微生物生物量 C、N 的增加; 与之相反, 当土壤中的氮含量处于饱和状态或氮添加浓度超过一定范围, 氮添加则会抑制微生物的生长, 从而导致微生物生物量的下降[32]。Zhang [33]等人的研究表明, 低量的外源氮输入可以促进土壤 MBC 和 MBN 的增加, 而高氮浓度则会对土壤 MBC 和 MBN 产生抑制作用。赵子文[34]等人发现类似结果, 并通过相关性分析表明, 土壤微生物化学计量与土壤养分化学计量存在显著的正相关关系。此外, 氮添加后, 各物种的根际土壤 MBP 呈现出不变或不同程度的降低, 这可能是由于土壤中 P 元素的匮乏而引起的。P 素含量的变化不仅受到养分元素的限制, 还与环境因子有关, 因此, 需要更多的原位试验, 才能得到更加普适性的结果。

5. 氮沉降对植物-土壤-微生物耦合关系的影响

近年来, 大气氮沉降通量虽有所改善, 但仍是影响生态系统结构和功能的重要环境因子。森林生态系统是氮沉降的重要载体[13], 土壤是地球生物化学进程的重要介质, 是植物和微生物生长繁殖的场所。植物和土壤通过高度互联的介质相互作用, 与复杂的营养级相联系, 而微生物的周转过程恰恰是植物-土壤高度互联的枢纽。所以, 将其中的耦合关系的响应情况进行剖析是有必要的。

土壤养分有效性可以影响植物养分吸收和转运的动力学和生理生态过程。微生物作为土壤系统中负责养分循环及周转的纽带, 土壤微生物活性的激发可以将森林土壤中大部分以有机态储存的 N 转化为易于利用的无机态[35]。当土壤养分供应受限时, 植物通过增强根系的运输能力和增加生物量来弥补养分不足[36]。当外源氮的输入改变养分状态时, 会显著提高土壤中 N 的有效性, 缓解地下资源的限制, 刺激植物对养分的吸收和同化[24]。然而持续的氮输入会导致植物 N 利用效率减弱, 使微生物数量增加。但菌类的比例不变或趋于耐酸菌的改变, 这主要由于外界 pH 的变化。Xu [37]等通过大量数据分析得出, 氮添加引起的植物 C-N-P 化学计量比变化受 pH 影响显著, 其影响方式是通过改变微生物活性或元素的形态来影响土壤养分动态, 使植物的养分吸收利用受到限制。元素的变化是由于外源氮的输入, 增加了土壤速效氮, 直接促进了植物根系结构对氮素的吸收, 减少了植物与微生物对养分的竞争, 影响了土壤

微生物中主要元素的比例, 可以与其它因素联系起来作为判断优势菌类的的数据支撑。土壤氮素淋溶降低了土壤 pH, 导致微生物的变化, 致使菌类群落选择了耐酸性更强的特定功能群。例如, 土壤酸化会抑制真菌与蚯蚓群落的发育, 但有利于细菌生长并影响与植物复杂的营养联系, 佐证了土壤微生物也具有类似的“下行控制”机制[36]。

总之, 外源氮的输入会导致土壤微生物率先做出响应, 对土壤内外环境的变化更加敏感[35], 同时提高 N 素的积累, 改变微生物的代谢活性, 导致微生物功能发生变化。转化过程影响着土壤元素的矿化和土壤 C/N/P 化学计量比, 其比值关系可以进一步表征土壤肥力, 上文中的 Heuck [29], Zhang [33], Xu [37] 等的相关研究也证实了这一点, 但缺少了将植物有机联合为一体进行综合性分析, 植物不仅通过改变自身养分吸收策略来适应土壤中各种元素的供应, 还通过叶片化学计量比表征生态系统的养分限制和养分利用效率。

6. 总结

本文以养分变化、化学计量特征变化、养分限制指示作用为切入点, 综述了氮沉降对植物-土壤-微生物化学计量比的影响, 阐述了外源氮输入后植物-土壤-微生物的响应情况。可以得出下述结论:

氮添加增加了土壤中的氮素(主要是硝态氮和铵态氮), 使植物-土壤-微生物养分循环和能量流动关系发生改变, 进而影响森林生态系统的结构和功能。氮添加会显著增加循环系统中的 N 元素, 对于 C 和 P 却出现了不同的表象, C 元素随外源氮输入表现为增加或不变, 而 P 元素是最有争议的存在, 这可能是由植物本身和外界环境共同决定的, 因此需要加强对环境因素的控制和植物类群的比较研究。

7. 研究展望

国内外学者关于氮沉降对森林生态系统的影响的研究, 多集中于植物生长, 植被化学元素与多样性变化、土壤养分情况、土壤微生物的组成和多样性的研究中, 或集中在植物-土壤、土壤-微生物、植物-土壤-凋落物等化学计量特征的响应。当前对于植物-土壤-微生物 C、N、P 化学计量特征及其耦合关系的研究较少。类似的研究也多集中在短期氮添加对植物幼苗或其他生态系统, 如草地、农田等生态系统中, 而在森林中的生态平衡关系和化学计量相关研究较少。

这些相关的研究也说明了氮沉降对植物-土壤-微生物化学计量的影响在森林生态系统中的复杂及多变性, 可能表现在植物本身的潜在特性, 研究区域的气候类型、周遭环境的地形地貌、氮沉降水平和人为干扰程度等方面。因此, 有必要在全国范围内的典型森林生态系统中增加更多的氮沉降相关的人工控制试验, 将相关的实验平台有序的联合起来, 并联网形成一个综合的长期监测网络, 甚至在未来可以开展广泛的国际交流与合作。在以后的研究中, 还可以加强环境因素(水分, 日照, 干旱等)与氮沉降交互作用对森林生态系统影响的相关研究。这不仅可以通过整合分析获得更具普适性的结论, 还有助于深入理解未来氮沉降增加对生态系统生物地球化学循环的影响及其机制。

基金项目

国家自然科学基金(42230703)。

参考文献

- [1] Elser, J.J., Sterner, R.W., Gorokhova, E., *et al.* (2000) Biological Stoichiometry from Genes to Ecosystems. *Ecology Letters*, **3**, 540-550. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00185.x>
- [2] Bernot, R.J. and Poulin, R. (2018) Ecological Stoichiometry for Parasitologists. *Trends in Parasitology*, **34**, 928-933. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.07.008>
- [3] Redfield, A.C., Ketchum, B.H. and Richards, F.A. (1963) The Influence of Organisms on the Composition of the Sea

- Water. In: Hill, M.N., Ed., *The Sea*, Vol. 2, Interscience Publishers, New York, 26-77.
- [4] Hillebrand, H., Steinert, G., Boersma, M., *et al.* (2013) Goldman Revisited: Faster-Growing Phytoplankton Has Lower N:P and Lower Stoichiometric Flexibility. *Limnology and Oceanography*, **58**, 2076-2088. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.6.2076>
- [5] Small, G.E. and Pringle, C.M. (2010) Deviation from Strict Homeostasis Across Multiple Trophic Levels in an Invertebrate Consumer Assemblage Exposed to High Chronic Phosphorus Enrichment in a Neotropical Stream. *Oecologia*, **162**, 581-590. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1489-4>
- [6] Trautwein, K., Feenders, C., Hulsch, R., *et al.* (2017) Non-Redfield, Nutrient Synergy and Flexible Internal Elemental Stoichiometry in a Marine Bacterium. *FEMS Microbiology Ecology*, **93**, Article No. fix059. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix059>
- [7] Erga, S.R., Haugen, S.B., Bratbak, G., *et al.* (2017) Seasonal Variations in C:N:Si:Ca:P:Mg:S:K:Fe Relationships of Seston from Norwegian Coastal Water: Impact of Extreme Offshore Forcing during Winter-Spring 2010. *Marine Chemistry*, **196**, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2017.07.001>
- [8] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005(6): 141-153.
- [9] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [10] 常运华, 刘学军, 李凯辉, 等. 大气氮沉降研究进展[J]. 干旱区研究, 2012, 29(6): 972-979.
- [11] 段娜, 李清河, 多普增, 汪季. 植物响应大气氮沉降研究进展[J]. 世界林业研究, 2019, 32(4): 6-11.
- [12] Zhu, H., Chen, Y., Zhao, Y., *et al.* (2022) The Response of Nitrogen Deposition in China to Recent and Future Changes in Anthropogenic Emissions. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **127**, e2022JD037437. <https://doi.org/10.1029/2022JD037437>
- [13] Güsewell, S. (2004) N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *New Phytologist*, **164**, 243-266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
- [14] Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Machado, J.-L. and Oleksyn, J. (2006) Universal Scaling of Respiratory Metabolism, Size and Nitrogen in Plants. *Nature*, **439**, 457-461. <https://doi.org/10.1038/nature04282>
- [15] 范慧珠. 氮添加对红松人工林草本层植物多样性的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022. <https://doi.org/10.27009/d.cnki.gdblu.2022.000508>
- [16] 许爱云, 张丽华, 王晓佳, 等. 蒙古冰草非结构性碳水化合物及碳氮磷化学计量特征对氮添加的响应[J]. 草业学报, 2023, 32(2): 35-43.
- [17] Zhang, H., Li, W., Adams, H.D., *et al.* (2018) Responses of Woody Plant Functional Traits to Nitrogen Addition: A Meta-Analysis of Leaf Economics, Gas Exchange, and Hydraulic Traits. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 683. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00683>
- [18] 高小敏, 刘世荣, 王一, 等. 穿透雨减少和氮添加对毛竹叶片和细根化学计量学的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(4): 1440-1450.
- [19] Koerselman, W. and Meuleman, A.F.M. (1996) The Vegetation N:P Ratio: A New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1441-1450. <https://doi.org/10.2307/2404783>
- [20] 杨霞, 陈丽华, 郑学良. 不同林龄油松人工林土壤碳、氮和磷生态化学计量特征[J]. 中国水土保持科学, 2021, 19(2): 108-116.
- [21] 王晓光, 乌云娜, 宋彦涛, 等. 土壤与植物生态化学计量学研究进展[J]. 大连民族大学学报, 2016, 18(5): 437-442+449.
- [22] 何相玉, 周冠军, 张新洁, 等. 氮磷添加对水曲柳人工林叶片、细根和土壤生态化学计量特征的影响[J]. 森林工程, 2023, 39(1): 73-81.
- [23] Holzmann, S., Missong, A., Puhmann, H., *et al.* (2016) Impact of Anthropogenic Induced Nitrogen Input and Liming on Phosphorus Leaching in Forest Soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **179**, 443-453. <https://doi.org/10.1002/jpln.201500552>
- [24] 于江珊, 宋绍鹏, 侯继华. 氮添加对天然油松林油松不同器官 N-P 分配策略的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(2): 732-741.
- [25] 刘西军, 蔡天培, 杜杰, 等. 氮添加和采脂对湿地松林土壤酶活性及酶化学计量比的影响[J]. 生态学杂志, 2022, 41(2): 227-235.
- [26] Francioli, D., Schulz, E., Buscot, F. and Reitz, T. (2018) Dynamics of Soil Bacterial Communities Over a Vegetation Season Relate to Both Soil Nutrient Status and Plant Growth Phenology. *Microbial Ecology*, **75**, 216-227. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1012-0>

- [27] Cleveland, C.C. and Liptzin, D. (2007) C:N:P Stoichiometry in Soil: Is There a “Redfield Ratio” for the Microbial Biomass? *Biogeochemistry*, **85**, 235-252. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0>
- [28] Xu, X., Thornton, P.E. and Post, W.M. (2013) A Global Analysis of Soil Microbial Biomass Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Terrestrial Ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 737-749. <https://doi.org/10.1111/geb.12029>
- [29] Heuck, C., Weig, A.R. and Spohn, M. (2015) Soil Microbial Biomass C:N:P Stoichiometry and Microbial Use of Organic Phosphorus. *Soil Biology & Biochemistry*, **85**, 119-129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.029>
- [30] Li, J., Liu, Y., Hai, X., *et al.* (2019) Dynamics of Soil Microbial C:N:P Stoichiometry and Its Driving Mechanisms Following Natural Vegetation Restoration after Farmland Abandonment. *Science of the Total Environment*, **693**, Article ID: 133613. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133613>
- [31] Zhang, J., *et al.* (2019) How Microbes Cope with Short-Term N Addition in a *Pinus tabulaeformis* Forest-Ecological Stoichiometry. *Geoderma: An International Journal of Soil Science*, **337**, 630-640. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.10.017>
- [32] Wei, C., Yu, Q., Bai, E., *et al.* (2013) Nitrogen Deposition Weakens Plant-Microbe Interactions in Grassland Ecosystems. *Global Change Biology*, **19**, 3688-3697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12348>
- [33] Zhang, J., Ai, Z., Liang, C., Wang, G. and Xue, S. (2017) Response of Soil Microbial Communities and Nitrogen Thresholds of *Bothriochloa ischaemum* to Short-Term Nitrogen Addition on the Loess Plateau. *Geoderma*, **308**, 112-119. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.034>
- [34] 赵子文. 氮添加对白羊草群落不同物种植物-土壤-微生物计量学特征的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2021. <https://doi.org/10.27558/d.cnki.gsthc.2021.000021>
- [35] Wang, Q., Ma, M., Jiang, X., *et al.* (2019) Impact of 36 Years of Nitrogen Fertilization on Microbial Community Composition and Soil Carbon Cycling-Related Enzyme Activities in Rhizospheres and Bulk Soils in Northeast China. *Applied Soil Ecology*, **136**, 148-157. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.019>
- [36] 王邵军. “植物-土壤”相互反馈的关键生态学问题: 格局、过程与机制[J]. 南京林业大学学报, 2020, 44(2): 1-9.
- [37] Xu, H., *et al.* (2022) Impact of Nitrogen Addition on Plant-Soil-Enzyme C-N-P Stoichiometry and Microbial Nutrient Limitation. *Soil Biology and Biochemistry*, **170**, Article ID: 108714. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108714>