

# 植物C、N、P化学计量对氮添加的响应

冶松, 王庆贵\*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

Email: \*qgwang1970@163.com

收稿日期: 2021年4月15日; 录用日期: 2021年5月18日; 发布日期: 2021年5月25日

## 摘要

植物的C、N、P生态化学计量能够反映植物与环境间的相互作用关系, 小到植物驱动土壤养分流动、辨别植物生长限制因子、大到森林演替与衰退和全球碳氮磷循环等, 是评估植物对环境变化响应的重要依据。近年来由于农业源与非农业源(工业、交通)含氮化合物排放逐年增加, 导致陆地生态系统的功能和结构发生改变。以氮沉降加重为主的气候生态问题逐渐凸显。本文主要以一二年生植物在增氮条件下的碳氮磷含量和碳氮磷化学计量比指标来论述氮沉降加重对绿色植物养分分配的影响及植物的应对策略, 以期为了解氮沉降下的陆地生态系统的生物地球化学循环问题提供参考。

## 关键词

氮沉降, 碳氮磷化学计量, 一二年生植物

# Response of Plant C, N and P Stoichiometry to Nitrogen Addition

Song Ye, Qinggui Wang\*

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

Email: \*qgwang1970@163.com

Received: Apr. 15<sup>th</sup>, 2021; accepted: May 18<sup>th</sup>, 2021; published: May 25<sup>th</sup>, 2021

## Abstract

The ecological stoichiometry of Plant C, N and P can reflect the interaction between plant and environment, ranging from plant driven soil nutrient flow, identification of plant growth limiting factors, to forest succession and decline and global C, N and P cycle, which is an important basis for

\*通讯作者。

**assessing plant response to environmental change. In recent years, N-containing compounds emissions from agricultural and non-agricultural sources (industry, transportation) have increased year by year, resulting in changes in the function and structure of terrestrial ecosystems. The climatic and ecological problems, which are mainly caused by the aggravation of nitrogen deposition, are becoming more and more prominent. In this paper, the effects of increased nitrogen deposition on nutrient allocation of green plants and the corresponding strategies of plants were discussed based on the contents of carbon, nitrogen and phosphorus and the stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus of the annual and biennial plants under the condition of increased N deposition, so as to provide reference for understanding the biogeochemical cycle of terrestrial ecosystem under nitrogen deposition.**

## **Keywords**

**Nitrogen Deposition, Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry, Annual and Biennial Plants**

Copyright © 2021 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**

C、N、P 是生物地球化学循环中的重要元素, 影响到植物、土壤和微生物的多种化学元素稳态和能量平衡, 是生物地球化学循环和生态系统功能的关键[1], 许多环境问题都与它们有关, 而近年来由于大量的人类活动干扰, 让三种元素的循环在流量和覆盖范围上显著加剧, 同时一系列生态问题也就此而来。因此 C、N、P 化学计量在陆地生态系统研究领域十分重要。将生态实体的各个层次在元素水平上有机的统一起来, 是近年来生态学领域中新的研究方向, 并受到科学界的广泛关注和运用。

自工业革命以来, 农业肥料的广泛使用和化石燃料燃烧的增加, 全球大气氮沉降量逐年累加[2]。人为排放大量活性氮到大气中, 对生态系统的氮素利用、正常运行都产生了极大的影响, LeBauer 和 Treseder 提出, 氮沉降的增加可能会通过增加生态系统中的碳储量来缓冲全球大气二氧化碳的积累, 虽然缓冲了全球变暖的趋势[3], 但极度干扰了正常的碳氮循环过程。碳、氮、磷元素是陆地生态系统生物地球化学循环的关键, 所以氮添加下的陆地系统碳氮磷化学计量特征也是预测氮沉降增加对陆地生态系统影响的关键。

此后, 大量学者开始通过氮添加实验来模拟逐年升高的氮输入对陆地生态系统造成的影响, 如: 氮添加改变氮素的可利用性、促使植物生长[3] [4]、降低陆地植物多样性[5]、影响植物的营养元素吸收利用, 对植物的性状、植物群落演替方向、土壤的氮限制程度等都有所改变。总之氮添加对陆地生态系统的结构和功能都产生了显著的改变[6]。绿色植物作为地球的生产者是生命存在的基石。植物的生态化学计量学不仅便于深入了解植物影响生境的驱动内因, 还可以为陆地生态系统失衡问题提供解决思路。而相较于结构复杂、生命周期长、稳定性强且难以监控的木本, 绿色植物中的一二年生植物则是科学而理想的研究对象。

本文以氮添加条件下的一二年生植物碳氮磷化学计量变化为研究对象, 探究氮添加对植物生物化学循环和生态过程的影响, 以期为研究氮沉降带来的陆地生态系统环境问题提供参考依据。

## **2. 研究背景和意义**

### **2.1. 大气氮沉降及氮沉降对陆地生态系统的影响**

工业化革命(1860 年)前, 活性氮主要来自雷电作用和生物固氮, 大气氮沉降量也非常的低, 陆地系

统氮沉降量普遍在  $0.5\sim 1\text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ , 不超过  $10\text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$  [7] [8]。随工业革命而来的化石燃料大量燃烧、氮肥肥料的使用以及养殖业污染等问题使得大气中活性氮化合物猛增, 大气氮沉降也呈现出年年上涨的趋势, 达到 1860 年以前的两倍以上, 氮污染扩散逐渐往全球化方向发展。当今全球氮沉降量最高的 3 大地区为欧洲、亚洲和美国。我国氮沉降量呈持续增长趋势, 或将发展为全球大气氮沉降最严重的国家。近四十年来, 通过对我国 30 个站点的观测, 虽然( $\text{NO}_y$ )及( $\text{NH}_x$ )干沉降还在持续增加, 但  $\text{NH}_x^+$ 湿沉降显著降低, 使全国氮沉降总量由快速增长转型为趋稳状态[9]。

地球每年的固氮量大约会上涨一倍, 地表径流和降水中的氮通量显著升高, 活跃 N 由于人类活动进入大气, 然后落在陆地生态系统中, 干扰自然循环的 N, 水生和陆地生态系统中的氮可用性也随之发生改变[10], 不仅广泛影响森林氮修复能力, 也加速了土壤氮淋失, 造成土壤氮利用效率的变化和土壤酸化。大量施肥试验表明, 在土壤氮元素饱和之前, 氮添加可以持续增长植物净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP) [11], 直至其他养分元素开始限制植物生长。而研究表明我国大部分土地存在氮限制问题, 北方和温带森林生态系统尤为严重。所以氮沉降对我国大部分土地或地区存在影响。

## 2.2. 植物对氮添加的响应

由乔、灌、草等植物组成的森林是陆地生态系统中覆盖面积最大、结构组成最复杂、物种最丰富的群落类型, 对涵养水土、抑制全球变暖、净化空气等起着不可或缺的作用。森林中乔木的一生需经历几个不同的生长阶段: 幼苗、幼树、成熟期、开花结果期和衰老期。每个阶段的特点是树冠形态和分配模式越来越复杂。树木的生命周期长, 是非常难的实验对象。相比而言, 一二年生植物如草本、灌木等, 生命短暂, 能够快速完成生命周期。这些植物生命形式相对简单, 更便于理解和探索它们的基本生物机制, 控制生长和繁殖量的分配。一二年生植物基本上有四个季节生长阶段——早期营养期、开花期、种子充实期和衰老期, 这是碳氮磷等化学元素分配研究的主题。

一二年生植物生长周期短, 生物量小, 且对氮添加非常敏感。氮沉降的增加使得生物多样性发生改变。Strengbom [12]等对北欧针叶林样地进行大面积调查后, 发现微弱的氮沉降速率可以干扰到草本层植物的群落结构; Stevens 等在英国进行的不同氮浓度处理的实验发现, 长期氮沉降能够显著降低草地植物群落的多样性[13]。在许多氮沉降区, 出现低生长量的植物(如矮灌木等)被生长快的草本代替。对苏格兰进行长期的模拟氮沉降研究发现, 林地地表变得更稀疏、养分更缺乏[14]。在北美阔叶林区进行 3 年氮处理之后, 一些草本植物的覆盖度显著降低[15]。Strengbom 等则发现氮沉降对林下草本植物的影响是具有长期效应的, 在停止氮处理 9 年后多样性仍在降低, 如杜鹃科植物在继续衰退[16]。You, Chengming 对氮磷限制条件下氮磷化学计量进行 meta 分析, 施氮对氮磷比和氮浓度的影响显著大于木本植物(除了在氮限制下的氮磷比) [17]。目前对森林的研究已经十分深入, 但是对草本层的研究相对较少。

综上所述, 草本植物、禾本植物等一二年生植物及植物幼苗具有生命周期短, 生长阶段易结合碳氮磷分配研究, 生长策略易剖析, 对氮添加实验反应敏感等研究优点。是我们探索陆地生态系统碳氮磷分配对氮沉降响应的优质研究对象。

## 2.3. C、N、P 元素及化学计量对植物的影响

C、N、P 的自然来源和对植物的功能影响诸多, 1) C 是生态系统大部分植物的生长及有机物积累过程中的重要组成元素, 是纤维素、木质素等植物结构物质的组成部分, 是植物光合作用合成有机物的重要元素。无论环境因素如何变化, 所有植物都依赖于平衡稳定的碳积累而生长。在生态系统中主要来源于生物呼吸和分解以及化石燃料燃烧和土地资源。2) N 是植物细胞的组成部分, 是蛋白质、维生素和核酸(DNA)的重要成分, 同时也是植物生长需求量较大的营养元素。氮素的匮乏与富裕将直接影响到植物

的生长发育和新陈代谢。氮的限制可能选择了更有效地利用氮的植物[18]。在生态系统中主要来源于生物固氮和农化燃烧及施肥。3) P 是细胞内遗传物质 RNA 和能量物质 ATP 的重要组成部分, 参与糖、脂代谢等重要过程, 对细胞的生长、分裂和整个生命体的生长速率起到重要作用[19], 在生态系统中主要来源于风化侵蚀和采矿等。

植物化学元素计量变化是驱动土壤乃至生态系统元素和能量循环的中心。近年来生态化学计量学主要以养分元素稳态和生态化学计量特征为研究焦点, 并集中在 C、N、P 元素上, C:N:P 化学计量学在水生生态系统中的研究较为深入, 目前已发展到染色体水平, 而在陆地生态系统中的研究相对匮乏[20]。C、N、P 作为植物生长、结构与功能中不可或缺的元素, 在植物性状发育和生理代谢中发挥着不可比拟的作用, 其生物地球化学循环过程会影响诸多生态学过程[21] [22]。

#### 2.4. C、N、P 生态化学计量比对植物的影响

碳氮磷生态化学计量比的变化在生态系统中代表了植物的养分利用与分配, 也说明了物种在生态系统中的生存策略。

植物化学计量具有许多指示作用。1) C:N、C:P 值可以反映植物的生长速率及对 N 和 P 的利用策略[23]。2) 植物 C:N 被用来估计长期 NUE [24]。NUE 比率表示单位氮固定的碳量, 是分配和利用氮获取碳的效率指数[25]。3) 植物 C:N 与植物的氮利用效率显著相关[26], 氮利用效率被定义为用于生长的氮量相对于消耗的氮量的比率[27]。4) 凋落物 C:N 可以作为凋落物分解速率和释放到土壤中的养分含量的指标[28]。5) 基于植物 C 的稳定性, 影响 C:N 和 C:P 的主要因素是 N 和 P 含量的变化[29]。6) 同时 Elser [30] 的实验中土壤 C:N 的响应主要是由植物组织 C:N 的相应响应驱动。植物通过各项生命活动与土壤进行生物化学元素交换和能量传递, 极大地影响着陆地生态系统的进程和结构。

植物叶片的 N:P 值可以说明养分限制状况[31]。李比希的最小因子定律认为只要 N、P 未达到最適水平, 就存在一个“临界氮磷比”。植物叶片 N:P 小于 14 表现为 N 限制, N:P 大于 16 表现为 P 限制, N:P 在 14 和 16 之间, 为 N、P 元素共同限制[31]。而实际上, 由于复杂的环境因子具有协同性, 纯粹的某一元素限制是不存在的, 氮和磷都可以刺激生长或其他过程, 而氮经常影响磷的获取和利用效率, 反过来也一样。我国的 N:P 平均水平为 16.3, 普遍表现为磷限制[32]。

### 3. 氮添加对植物 C、N、P 化学计量的研究

#### 3.1. 氮添加对植物 C 含量研究

目前各国学者已经进行了大量的氮添加实验来检验地上和地下系统的[C]和[N]对氮添加的反应。增氮通常会增加植物的生物量以及凋落物产量[3], 同时, 土壤中的凋落物投入增多可以增加土壤[C]和[N] [33], 促进土壤有机质的积累[34]。Chapin [35]的研究表明土壤 TC 总体上随施氮量的增加而增加, 可能是由于异养菌等微生物对有效氮的竞争远远大于植物, 导致土壤中氮的含量增加。

一般来说, 1) 施氮会导致植物叶片 C 含量的提高, 这是由于 N 在光合酶、其他蛋白质和色素中的重要作用, 叶肉的羧化能力也增加, 最终有利于植物光合同化率的提高, 并提高地上净初级生产力[36], 且植物叶片作为植物体内最活跃的结构元素含量变异值较高。但也有研究具有不同的结果, 2) Krause 的研究中氮添加对叶片 C 含量随着实验时间的延长而降低, 这可能是长期施氮后, 叶面积指数的增加导致了叶 C 含量的降低[37]。3) 而高宗宝的研究[38]中草原各类草本植物根系和叶片的 C 含量面对氮添加处理都保持不变, 且含量较 N、P 很高。这可能是由于 C 不是植物生长的限制元素, 且在植物体内多为木质素和纤维素等富含 C 元素的多糖物质, 属于结构性物质, 受环境影响远远小于 N、P 类功能性物质。4) 在氮限制条件下, 氮添加会显著降低植物根冠比, 使植物 C 库优先向植物叶片分配[39]。可能的原因



是植物氮限制得到缓解,不再需要发达的根吸收养分,而限制因素变为了光照资源,植物通过发育地上部分获取光资源来提高生长速率。植物对 C 的分配,都以最大限度地提高其各种植物群落的竞争力、繁殖和生长为目的。不同环境中的植物根据其生命形式有不同的分配“策略”。

### 3.2. 氮添加对植物 N 含量研究

氮素是影响植物生长最敏感的因素,氮在土壤中的有效性和对土壤氮胁迫状态的改变会直接影响植物体内各种营养元素含量以及植物地上地下生物量的变化,能够调节植物体的营养水平。

一般来说,施氮会使植物组织、凋落物 N 含量提高。随着氮添加时间增加,植物和微生物之间的竞争增多,微生物周转也加快,从而导致凋落物[N]而增加。Chen, Shiping 的研究中,氮添加可以提高羊草植物组织氮含量。可能的原因是施氮显著提高羊草的气孔导度,气孔反应增加了细胞间隙 CO<sub>2</sub> 的供应[40],促进了植物光合作用。气孔导度增加或羧化能力增加也都会导致氮的增加[41]。但也有研究有不同的结果,Shangguan 的研究表明,随着 N 的供应增加,植物氮含量没有显著变化。这也可能是由于随着氮添加速率的增加,羧化能力相对于电导的增加很小,并且仅在氮浓度较低时发生[42]。

综上,低于不再产生氮限制的氮浓度的氮沉降能有效促进植物生长和养分吸收,而超过生态系统临界氮容量的氮沉降会使土壤酸化板结,土壤硝态氮淋溶并产生铝毒等,破坏了植物体内的养分比例、对植物的正常生长产生负面效果。

### 3.3. 氮添加对植物 P 含量研究

rRNA 是植物体内的 P 库,P 含量越高则生长越迅速。植物体内 N、P 在吸收和利用上相互依赖[43]。全球植物叶片磷含量为 1.49 ± 0.99 g/kg [44],中国陆地植被叶平均磷含量较之国际偏低[45],可能存在磷限制。对比各地区与全国甚至全球范围内的植物叶片化学元素含量差异,可粗略估测植物的元素限制情况。

一般情况下,氮添加可促进植物对 P 的吸收[19],可能的原因是,植物体内氮素增加提高了磷素周转速率,同时土壤中氮有效性的提高使得微生物和土壤蛋白如酸性磷酸酶的活性增强,加速了对土壤中 P 的吸收转化。但高宗宝[38]的研究有着不同的结论,4 种草本的各器官的 P 含量对于 N 添加的响应模式各不相同,不同物种不同器官存在升高或无响应差异,可能的原因是不同物种具有不同的性状且对氮的最适浓度不同,不同的响应便于物种共存以及维持自身稳态。Chengming You [17]的研究表明,在氮限制情况下长期氮添加,会使植物的磷限制更加严重。可能的原因是当氮限制得到缓解,氮沉降增加促进植物体对氮素吸收的同时也引起了土壤酸化,造成了铝毒效应,从而不利于对磷元素的吸收,其次由于氮对植物生长存在刺激作用,植物体 P 含量由于生长稀释作用降低。

总之,氮沉积的增加可能加剧氮限制条件下的磷限制,但改善磷限制条件下的磷限制。

对氮添加的化学计量响应中影响因素不仅有营养元素限制还有物种特性生态位差异。

### 3.4. 氮添加对植物 C、N、P 化学计量比研究

一般来说,氮添加会降低植物的 C:N。Sun, Yuan [46]和 ED [47]的研究中施氮都降低了植物组织和土壤的 C:N。合理的解释是外部氮输入提高了土壤中氮的有效性,刺激了植物生长和 N 浓度上升[48],降低了植物的氮利用效率[49]。

关于氮添加对植被 N:P 的影响有不同观点:生长速率理论下,张璐璐[50]的研究中,氮添加增加了草甸群落叶层的氮磷含量,但降低了 N:P,可能的原因是植物相对生长速率较快时有较高的核糖体 RNA。这与拟南芥[51]相同。但是,在 Sardans [52]的研究中,氮添加会显著提高植物叶片的 N:P。氮添加显著

促进巨桉幼苗对氮的吸收, 抑制对 P 的吸收[53], 可能原因是土壤中有效磷含量较少, 且外源氮添加使土壤中有效 N 增多, 进而促进了植物 N 吸收。使得植物 N:P 增加。

#### 4. 研究展望

中国关于生态化学计量学起步较晚, 但发展迅速。在植物化学计量学特征对氮添加的响应中可能会出现多种甚至截然相反的结论。这些不同的研究结果一方面说明了植物化学计量对氮沉降响应的复杂性, 而这种复杂性可能与研究区域、物种生活型、氮沉降水平以及实验时间等有关联, 另一方面也充分说明继续开展深入而广泛研究的必要性。因此, 今后可在以下方向进一步加强研究:

1) 陆地生态系统的研究。由于土壤环境养分移动性差、大量含碳高分子化合物分解缓慢、协同影响 C:N:P 计量比值的环境因素众多, 研究较为困难。所以当前对于陆地生物及生态系统的研究进度给予更多关注。

2) 氮沉降除了缓解了氮胁迫, 可能加重了磷胁迫, 植物对于除 N 外, P 素胁迫也是植物常见的胁迫因子, 而当今多数实验为单一氮添加或单水平氮磷添加, 可以设置多水平氮磷添加实验, 以便准确分析氮磷交互作用对植物生长产生的影响。

3) 氮添加对植物化学计量的影响, 目前大部分研究多集中在植物叶片或木本幼苗、草本上, 因为它们具有更快的代谢速率。在未来的研究中, 也可以加强对各器官之间或植物-微生物-土壤之间的化学计量驱动研究。

4) 元素化学计量学可以通过分析不同结构层次相同生命物质的元素相对比值, 来研究各层结构及生态学之间元素的关系。所以植物化学计量变化不只是植物性状、植物碳氮分配的核心, 还可以探寻对其他生态实体(分子、细胞、器官、组织、种群、群落)的联系。

#### 参考文献

- [1] Gruber, N. and Galloway, J.N. (2008) An Earth-System Perspective of the Global Nitrogen Cycle. *Nature*, **451**, 293-296. <https://doi.org/10.1038/nature06592>
- [2] Galloway, J.N., et al. (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [3] Lebauer, D.S. and Treseder, K.K. (2008) Nitrogen Limitation of Net Primary Productivity in Terrestrial Ecosystems Is Globally Distributed. *Ecology*, **89**, 371-379. <https://doi.org/10.1890/06-2057.1>
- [4] Yuan, Z.Y. and Chen, H.Y.H. (2012) A Global Analysis of Fine Root Production as Affected by Soil Nitrogen and Phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 3796-3802. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0955>
- [5] Bobbink, R., et al. (2010) Global Assessment of Nitrogen Deposition Effects on Terrestrial Plant Diversity: A Synthesis. *Ecological Applications*, **20**, 30-59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- [6] Janssens, I.A., et al. (2010) Reduction of Forest Soil Respiration in Response to Nitrogen Deposition. *Nature Geoscience*, **3**, 315-322. <https://doi.org/10.1038/ngeo844>
- [7] Galloway, J.N., et al. (2005) The Global Nitrogen Cycle: Past, Present and Future. *Science in China Series C: Life Sciences*, **48**, 669-677.
- [8] Neff, J.C., Townsend, A.R., Gleixner, G., et al. (2002) Variable Effects of Nitrogen Additions on the Stability and Turnover of Soil Carbon. *Nature*, **419**, 915-917. <https://doi.org/10.1038/nature01136>
- [9] Yu, G.R., Jia, Y.L., He, N.P., Zhu, J.X., Chen, Z., Wang, Q.F., et al. (2019) Stabilization of Atmospheric Nitrogen Deposition in China over the Past Decade. *Nature Geoscience*, **12**, 424-429. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0352-4>
- [10] Craine, J.M. (2020) Looking Back in Time to Reconstruct Nitrogen Availability Trajectories. *Global Change Biology*, **26**, 5404-5413. <https://doi.org/10.1111/gcb.15222>
- [11] 李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Gundersen, P. 氮沉降对森林植物的影响[J]. *生态学报*, 2003, 23(9): 1891-1900.

- 
- [12] Strengbom, J., *et al.* (2003) Regional Differences in the Occurrence of Understorey Species Reflect Nitrogen Deposition in Swedish Forests. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **32**, 91-97. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.2.91>
- [13] Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O. and Gowing, D.J. (2004) Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science*, **303**, 1876-1879.
- [14] Tate, R.L. (1992) Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Changes, and Ecosystem Stability. Soil Science. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1097/00010694-199212000-00010>
- [15] Hurd, T.M., Brach, A.R. and Raynal, D.J. (1998) Response of Understorey Vegetation of Adirondack Forests to Nitrogen Additions. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 799-807. <https://doi.org/10.1139/x98-045>
- [16] Strengbom, J., Nordin, A., Näsholm, T. and Ericson, L. (2001) Slow Recovery of Boreal Forest Ecosystem Following Decreased Nitrogen Input. *Functional Ecology*, **15**, 451-457. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00538.x>
- [17] You, C., *et al.* (2018) Nutrient-Limited Conditions Determine the Responses of Foliar Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry to Nitrogen Addition: A Global Meta-Analysis. *Environmental Pollution*, **241**, 740-749. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.06.018>
- [18] Yasumura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K. and Hirose, T. (2002) Leaf-Level Nitrogen-Use Efficiency of Canopy and Understorey Species in a Beech Forest. *Functional Ecology*, **16**, 826-834. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00691.x>
- [19] Marschner, P. (2013) Mineral Nutrition of Higher Plants. Elsevier, New York.
- [20] 张丽霞. 植物 N:P 计量化学: 中国高等植物的分异规律与野外实验初步验证[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所), 2003.
- [21] McGroddy, M.E., Daufresne, T. and Hedin, L.O. (2004) Scaling of C:N:P Stoichiometry in Forests Worldwide: Implications of Terrestrial Redfield-Type Ratios. *Ecology*, **85**, 2390-2401. <https://doi.org/10.1890/03-0351>
- [22] Reich, P.B. and Oleksyn, J. (2004) Global Patterns of Plant Leaf N and P in Relation to Temperature and Latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 11001-11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
- [23] 张珂, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [24] Livingston, N.J., Guy, R.D., Sun, Z.J. and Ethier, G.J. (2010) The Effects of Nitrogen Stress on the Stable Carbon Isotope Composition, Productivity and Water Use Efficiency of White Spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) Seedlings. *Plant Cell and Environment*, **22**, 281-289. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00400.x>
- [25] Chapin, F.S. and Cleve, K.V. (2000) Approaches to Studying Nutrient Uptake, Use and Loss in Plants. Springer, Berlin. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-9013-1\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-010-9013-1_10)
- [26] Meng, W., *et al.* (2014) Nutrient Resorption of Two Evergreen Shrubs in Response to Long-Term Fertilization in a Bog. *Oecologia*, **174**, 365-377. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2784-7>
- [27] Iversen, C.M., Bridgman, S.D. and Kellogg, L.E. (2010) Scaling Plant Nitrogen Use and Uptake Efficiencies in Response to Nutrient Addition in Peatlands. *Ecology*, **91**, 693-707. <https://doi.org/10.1890/09-0064.1>
- [28] Yue, *et al.* (2019) Stoichiometric Characteristics of Nitrogen and Phosphorus in Leaf-Litter-Soil System of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Plantations. *The Journal of Applied Ecology*, **30**, 743-750.
- [29] 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, 29(6): 141-153.
- [30] Elser, J.J., Fagan, W.F., Kerkhoff, A.J. and Enquist, N.G.S.J. (2010) Biological Stoichiometry of Plant Production: Metabolism, Scaling and Ecological Response to Global Change. *New Phytologist*, **186**, 593-608. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x>
- [31] 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>
- [32] 黄郡, 苑泽宁. 土壤碳氮磷生态化学计量特征及影响因素概述[J]. 现代农业研究, 2020(1): 73-76.
- [33] Lange, M., *et al.* (2015) Plant Diversity Increases Soil Microbial Activity and Soil Carbon Storage. *Nature Communications*, **6**, 6707. <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>
- [34] Lavoie, M., Mack, M.C. and Schuur, E.A.G. (2011) Effects of Elevated Nitrogen and Temperature on Carbon and Nitrogen Dynamics in Alaskan Arctic and Boreal Soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* (2005-2012), **116**, 1-14. <https://doi.org/10.1029/2010JG001629>
- [35] Chapin, F.S., Matson, P.A. and Vitousek, P.M. (2012) Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- [36] Xia, J. and Wan, S. (2008) Global Response Patterns of Terrestrial Plant Species to Nitrogen Addition. *New Phytologist*, **179**, 428-439. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02488.x>

- [37] Krause, K., Cherubini, P., Bugmann, H. and Schlegli, P. (2012) Growth Enhancement of *Picea abies* Trees under Long-Term, Low-Dose N Addition Is Due to Morphological More than to Physiological Changes. *Tree Physiology*, **32**, 1471-1481. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps109>
- [38] 高宗宝, 王洪义, 吕晓涛, 王正文. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原 4 种优势植物根系和叶片 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(1): 80-88.
- [39] 李明月, 等. 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[J]. *生态学报*, 2013, 33(5): 1569-1577.
- [40] Chen, S., Bai, Y., Zhang, L. and Han, X. (2005) Comparing Physiological Responses of Two Dominant Grass Species to Nitrogen Addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, **53**, 65-75. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.03.002>
- [41] Brown, K.R., Thompson, W.A., Camm, E.L., Guy, R.D. and Hawkins, B.J. (1996) Effects of N Addition Rates on the Productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, and *Tsuga heterophylla* Seedlings. *Trees*, **10**, 198-205. <https://doi.org/10.1007/BF02340772>
- [42] Shangquan, Z.P., et al. (2000) Nitrogen Nutrition and Water Stress Effects on Leaf Photosynthetic Gas Exchange and Water Use Efficiency in Winter Wheat. *Environmental and Experimental Botany*, **44**, 141-149.
- [43] Gren, G.R.I., Wetterstedt, J.M. and Billberger, M.F.K. (2012) Nutrient Limitation on Terrestrial Plant Growth—Modeling the Interaction between Nitrogen and Phosphorus. *New Phytologist*, **194**, 953-960. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04116.x>
- [44] Elser, J.J.F., William, F. and Denno, R.F. (2000) Nutritional Constraints in Terrestrial and Freshwater Food Webs. *Nature*, **408**, 578-580. <https://doi.org/10.1038/35046058>
- [45] Han, W., Fang, J., Guo, D. and Zhang, Y. (2005) Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across 753 Terrestrial Plant Species in China. *New Phytologist*, **168**, 377-385. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x>
- [46] Sun, Y., Wang, C., Chen, H.Y.H. and Ruan, H. (2020) Responses of C:N Stoichiometry in Plants, Soil, and Microorganisms to Nitrogen Addition. *Plant and Soil*, **456**, 1-11. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04717-8>
- [47] Ed, S. (1987) Plant Life Forms and Their Carbon, Water and Nutrient Relations.
- [48] Lu, M., Yang, Y., Luo, Y., Fang, C. and Li, B. (2011) Responses of Ecosystem Nitrogen Cycle to Nitrogen Addition: A Meta-Analysis. *New Phytologist*, **189**, 1040-1050. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03563.x>
- [49] Yuan, Z.Y., et al. (2006) Nitrogen Response Efficiency Increased Monotonically with Decreasing Soil Resource Availability: A Case Study from a Semiarid Grassland in Northern China. *Oecologia*, **148**, 564-572. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0409-0>
- [50] 张璐璐, 李艳, 王孝安, 朱志红, 李英年. 刈割与施肥对高寒草甸土壤和植物 N、P 化学计量学特征的影响[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(11): 2256-2264.
- [51] 严正兵, 金南琰, 韩廷申, 方精云, 韩文轩. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 551-557.
- [52] Sardans, J., Rivas-Ubach, A. and PeUelas, J. (2012) The C:N:P Stoichiometry of Organisms and Ecosystems in a Changing World: A Review and Perspectives. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **14**, 33-47. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.002>
- [53] 刘洋, 张健, 陈亚梅, 陈磊, 刘强. 氮磷添加对巨桉幼苗生物量分配和 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(10): 933-941.