

# 氮添加对早春植物生长的影响 研究进展

王 辉, 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7月18日; 录用日期: 2021年8月20日; 发布日期: 2021年8月27日

## 摘 要

早春植物作为陆地生态系统中一个特殊的生态层,能有效利用早春融化的雪水和少量雨水并迅速地完成生命活动周期,在陆地生态系统的物质循环、能量流动等方面发挥着重要的作用。随着全球氮沉降的加剧,含氮化合物的排放量随着人口增长和城市化水平的提高而不断增加,进而影响了早春植物的生长发育,但其固有的生长发育机制还不清楚。同时,又因早春植物所处特殊的生态位,营养循环的变化很可能对陆地生态系统的稳定与发展产生巨大的影响。为深入了解早春植物内在生长发育机制,本文综述了国内外有关早春植物不同生理指标对氮素添加影响的研究成果,详细分析了氮添加对早春植物的植物光合作用、地上/地下形态、地上/地下部生物量、地上/地下生态化学计量等指标的影响。在今后的研究中,要注重构建适应全球气候变化的标准框架体系,这对充分认识早春植物在全球环境变化中的功能性状反应与适应策略具有重要意义。

## 关键词

氮添加, 早春, 植物生长, 生物量, 生态化学计量

# Effect of Nitrogen Addition on Plant Growth in Early Spring: A Review

Hui Wang, Qinggui Wang\*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang  
Email: \*qgwang1970@163.com

Received: Jul. 18<sup>th</sup>, 2021; accepted: Aug. 20<sup>th</sup>, 2021; published: Aug. 27<sup>th</sup>, 2021

\*通讯作者。

## Abstract

As a special ecological layer in the terrestrial ecosystem, early spring plants can utilize the melting snow and a small amount of rain water in early spring effectively and complete the life cycle rapidly. It played an important role in the material cycle and energy flow of the terrestrial ecosystem. With the intensification of global nitrogen deposition, the emissions of nitrogenous compounds continued to increase with the growth of population and the improvement of the level of urbanization, which affected the growth and development of plants in early spring, but its inherent growth and development mechanism was not clear. At the same time, because of the special niche of plants in early spring, the change of nutrient cycle was likely to have a great impact on the stability and development of terrestrial ecosystem. In order to understand the internal growth and development mechanism of early spring plants deeply, the effects of different physiological indexes of early spring plants on nitrogen addition were reviewed in this paper. The effects of nitrogen addition on plant photosynthesis, aboveground/underground morphology, aboveground/underground biomass and aboveground/underground ecological stoichiometry of early spring plants were analyzed in detail. In the future research, we should pay attention to the construction of a standard framework for adapting to global climate change, which was of great significance for fully understanding the functional character responses and adaptation strategies of early spring plants in global environmental change.

## Keywords

Nitrogen Addition, Early Spring, Plant Growth, Biomass, Ecological Stoichiometry

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

随着世界经济全球化的快速发展随之而来带来一系列的生态环境问题尤为显著,自十八世纪工业革命以来,人类的大量活动,加速了氮素向生态系统的沉积[1][2]。在一篇关于环境模型的文献报告中指出,亚洲国家的氮化物和二氧化碳的排放量超越了欧美国家,分别为36%和29% [3]。2020年最新的一篇研究从2011~2018年进行数据监测,总氮和干氮沉积量分别为 $19.4 \pm 0.8$ 和 $20.6 \pm 0.4 \text{ kg} \cdot \text{N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$ ,氮素的沉积量虽然有所下降[4]。根据最新的IPCC AR6报告,当前气候预测年平均气温仍处于上升,极端天气频发[5]。并且,氮沉降引发严重的生态问题仍持续影响着生态系统碳氮循环。主要是因为土壤中氮聚集和有效氮的增加,人为的氮添加会影响全球碳循环并对生态系统具有长期的影响[6][7][8][9]。尤其对陆地生态系统造成严重的影响[10]。国内外相关研究表明,在早春植物所处的生态系统中,会受到外界环境因子的干扰如气候、水分、海拔、土壤养分、氮素沉积[11][12][13]。在受氮限制的生态系统中,少量或短期氮沉降增加对系统各组分具有明显的促进作用。例如,促进了早春植物氮摄取能力和光合作用,提高了植被生产力和碳储备[14],刺激了氮矿化和磷酸酶活性,因此提高了土壤氮和磷的有效性[15],促进了微生物-酶系统对土壤有机质、氮和磷的分解,加速了凋落物分解[16]。在以往的研究多以乔灌木为主,对早春草本植物研究还不够透彻,且未涉及其内部的变化机制和营养循环的变化。因此,对早春植物的氮沉降响应机制的研究具有一定的借鉴意义。

早春植物是一类生长在温带森林、高寒、荒漠地区的短命草本植物, 早春期间雪水融化时迅速获取水分和营养开始生长、展叶、开花、结果, 在 40~60 d 内完成生长, 在乔灌木郁闭前开始休眠, 休眠期长达 9 月以上[17][18]。早春短命植物在乔灌木休眠时充当养分的临时库, 然后在生长季后期乔灌木活跃时释放这些养分, 增强生态系统的稳定性[19]。早春期间的草本层弥补了资源可获得性和需求之间的时间差距, 在拦截养分、涵养水源、物质循环和能量流动方面发挥了积极作用[20]。因此, 早春植物的生长、凋落、分解和营养回流及其所处特殊生态位的环境, 对于应对全球气候变化具有非常重要的研究价值。

氮添加对早春植物的影响是综合性的, 氮素的输入会影响早春植株的各个生理指标, 使其生长策略和营养循环发生改变。虽然草本植物在森林生态系统中生物量占不到 1%, 但却能包含 90% 以上的植物物种, 并为森林地表贡献高达 20% 的养分[21]。草本层在高寒和荒漠生态系统贡献的养分则更高。所以当早春植物循环失衡时, 所处的生态系统就会出现营养物质缺乏和生态系统失调。早春植物在生长过程中受多种因子影响, 氮素作为早春植物生长发育中一种重要的限制因子, 氮素的增加或减少都会影响早春植物的生长发育。

近几年来, 温带陆地生态系统也进行了许多研究, 以模拟氮沉降对早春草本植物生长、生物量和群落结构的影响[22][23]。本文在系统的梳理国内外早春植物生长研究的基础上, 结合全球氮沉降的背景下, 分别从植物光合作用、地上/地下形态、地上/地下生物量、地上/地下生态化学计量的角度, 深入探讨了早春植物生长发育过程中对于氮添加响应的机制, 并对当前研究中可能存在的问题和今后研究的重点进行了分析讨论, 有利于理解氮沉降背景下早春植物的生长模式。

## 2. 氮添加对早春植物光合作用的影响

光合作用是植物生长发育过程中相当重要的基础代谢过程, 同样也是生物圈中物质循环和能量流动的基础。植株的光合作用是指植物利用光能, 通过叶绿素等光合色素, 将二氧化碳和水转化为植物生长需要的有机物质[24]。不同含量的氮素对早春植物体内叶绿素含量的生理过程有不同的影响, 光合效率的高低也同样影响着植物生长发育和生物量。

大量研究证明, 氮素的增加可以促进早春植物的光合作用[25]-[32]。叶内光合色素含量是植物光合能力的一个重要指标。植株的光合色素能够吸收、传递、转化光能, 是植物进行光合作用的物质基础。Maslova 等[26]研究发现早春短命植物中叶绿素和类胡萝卜素的含量比夏季开花植物高。较高的叶绿素含量弥补了低温条件下的光合作用, 从而保证了叶绿素在早春期积累足够的养分用于生长繁殖。Zhang 等[27]和韩炳宏等[28]研究结果都表明氮的加入可以显著提高光合色素的含量。还有学者指出充足的氮能促进植物的光合作用, 是因相应的可溶性糖含量随氮添加增加而明显增加。此外氮添加能显著提高叶片转化酶的活性, 加速与糖的代谢和运转, 从而促进植物生长[29]。周晓兵等[30]的研究发现, 早春短命植物中糖类物质含量会受高浓度氮的影响, 抑制糖分的积累从而影响植物细胞代谢。此外, 净光合速率也是植物进行光合作用的重要指标。赵静等[31]研究说明施氮可以显著提高小叶章的净光合速率, 主要是因为叶肉细胞光合活性增大(非气孔因素)的结果。还有研究认为增加有效氮的含量可以提高大部分氮肥限制区草本植物的净光合速率[32]。Warren 等[33]研究了光合作用能力与氮素、Rubisco 酶和氨基酸含量之间的关系, 发现氮添加过量会降低植物净光合速率。高氮能降低植物叶片中的钙和镉含量, 因此能抑制光合作用[34]。冯憬等[35]试验是在高寒条件下, 随气温整体升高和氮沉降的加剧, 高寒草甸中短命植物的净光合速率整体呈现增长趋势。而高寒草原中短命植物的净光合速率随氮添加既有增加也有减少的, 造成结果的差异可能是因为所处环境、物种差异、氮吸收率、酶类物质活性和微量元素不同导致的。

目前氮添加对早春植物的研究文献较为缺乏, 但在仅有的几篇研究中, 有学者认为氮添加对早春植物的光合作用是显著的, 但是因早春植物种类不同, 叶绿素含量、酶活性、微量元素有差异, 导致氮添

加促进效果不同。且当氮添加浓度过量时, 早春植物自身的光合受到抑制。所处临界值的氮素含量尚无定论, 为了得到可靠的结论, 还需要进行大量的试验。

### 3. 氮添加对早春植物形态特征的影响

#### 3.1. 氮添加对早春植物地上形态的影响

植物群落与环境交互作用的过程中, 逐渐形成了许多外在形式和内在生理方面的适应对策[36], 植物功能性状是指植物在个体水平上, 通过对其生长、繁殖和生存能力的影响, 从而间接地影响其形态、生理和生活史特征[37]。在现有国内外研究中, 氮沉降对早春植物地上形态指标的影响主要为株高和叶片两个方面。

早春植物的株高和叶片能够直观的表现出氮添加的响应。多项研究结果显示, 植株株高、叶片变化和植株的生长与氮添加有关, 且二者呈正相关[38]。沈豪等[39]发现不同功能群的草本植物在添加氮素后有明显的差异, 氮添加显著提高了莎草科的植株高度, 而其他科类并无显著变化, 可能是因各类草本植物自身生理特征及养分利用策略的差异。李雪芬[40]表明氮素添加能促进紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的生长发育, 增加叶片面积。因为氮添加处理下该植物对光照十分敏感, 进一步增大叶片面积来进行光合。还有一些研究表明氮输入能促进氮限制生态系统中植物生物量的积累[41][42]。李盼盼[43]研究发现氮素能明显提高白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)的株高, 采取三个不同水平施氮处理后白羊草生长的不同时期, 各株高均高于对照组。然而, 另有研究表明, 氮素摄入量过高对早春短命植物有一定负面影响。例如, 有证据表明氮添加对白羊草的株高有抑制作用, 可能是因为参与植物株高能量用于叶片生长和根系生长[44]。Di 等[45]发现林下树苗、幼苗、早春短命植物和地被蕨类植物的生长对施氮呈负反应。结果表明, 在这片亚热带森林中, 氮可能不是一种有限的养分, 但其他生态因子可能会限制不同生长模式下的早春植物生长。

现有研究表明, 氮素添加量对早春植株株高和叶片的影响呈拮抗、协同或无交互作用的特点, 其差异可能来自于早春植物种类、氮素浓度设定水平、试验地点及气候的不同。所以目前的研究还需要深入阐明氮素添加对早春植物地上形态影响的特点, 特别是加强对森林生态系统中早春植物的研究。

#### 3.2. 氮添加对早春植物地下形态的影响

根系是植物生长发育最主要的影响因子之一。任何植物都是靠根系生长, 其形态特征和在土壤中的空间分布是影响植物对水分和养分吸收利用的重要因素[46]。研究发现, 植物根系与氮素吸收营养有着紧密的关系[47]。在植物的生长发育期间, 当氮素供应不足时, 植物会将更多的能量分配到根系, 增加根的表面积以吸收更多的营养。当供氮充足时, 减少根长和根表面积以降低土壤中的氮素损失[48]。氮添加对早春植物地下根系形态研究中较重要的形态指标是细根根长和表面积。研究地下根系形态结构更有利于我们深入了解地下系统对于氮添加的响应机制及规律。

Ma 等[49]研究发现莎草科植物在施氮后覆盖率明显增加, 也许是因为莎草科植物为多年生短命草本植物, 根系比较发达, 氮化处理后土壤养分含量增加, 促进了植物的生长。同样 Chen 等[50]对毛穗早麦草(*Eremopyrum distans*)进行施氮处理, 试验结果发现氮添加促进了根长, 增大了与土壤接触的表面积, 从而促进早春植物的养分吸收。但也有研究表示出相反的结论, 根长随着氮素的不断增加反而抑制生长, 明显减少了根系长度。张岚等[51]发现, 当氮素添加量为  $3 \text{ g} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{a})^{-1}$  时, 早春植物小车前(*Plantago minuta*)和小花荆芥(*Nepeta micrantha*)的总根长、总表面积和根系总体积均高于对照, 但当施氮量增加时, 根系的形态特征明显小于对照组。这表明植物根系对氮素浓度的响应存在一定的耐性范围。而毛穗早麦草(*Eremopyrum distans*)在不同浓度下均显著增加, 这种差异可能与植物自身根系结构的差异有关。Wang



等[52]也发现, 在氮限制的森林生态系统中, 添加氮显著降低细根根长。出现矛盾的结论, 可能是由于地理差异、科属不同、根系结构不同、土壤微生物差异造成的。

总的来说, 为了更科学的了解氮添加带来的响应, 只能扩大研究领域、增加早春植物的种类、解剖研究根系结构的差异并多维度的思考。氮添加会对早春植物地下根系形态产生影响, 但具体影响机制还需要大量实验结果来验证。还需要各个学者的共同努力才能解决科学问题从而带动科学的进步。

## 4. 氮添加对早春植物生物量的影响

### 4.1. 氮添加对早春植物地上生物量的影响

生物量是早春植物基本的生物学特性和功能性状, 是早春植物在物质和能量方面积累的基本表现[53]。根据植株所处的环境条件, 早春植物对地上/地下生物量进行合理分配。个体间的竞争会影响植物群落的生长、形态和结构、生存和分布、变化和多样性[54]。氮含量的变化会影响早春植物的地上生物量。

很多研究表明, 早春草本植物生长期的生物量都与氮添加有关, 表现为正相关。氮素的增加对植物生长有一定影响[55]。景明慧等[56]通过持续 7 年的氮添加对草本植物的生物量分析, 结果表明, 氮添加能促进地上器官的生长, 地上部分生物量显著增加。造成增加的原因可能是促进地上部分光合产物的分配。毛晋花等[57]和 Li [58]等在研究中都认为, 氮添加在特定范围内明显增加地上部分生物量。祁瑜等[59]探讨了施氮对不同草本植物生物量及其分配的影响, 四种植物在施氮的条件下均表现出地上生物量积累增加, 叶器官和茎器官的生物量明显增加。Zhang 等[60]认为氮素添加虽然能促进地上和地下的生长, 但地上部分的生物量增长幅度大于地下。Zhou 等[23]在古尔班通古特荒漠长期的氮添加实验中发现, 当氮添加含量为 0.5, 1, 3, 6  $\text{g}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{a})^{-1}$  时均能显著提高早春短命植物茎叶的生物量, 而当氮含量为 24  $\text{g}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{a})^{-1}$  则起抑制作用, 实验也证明氮素添加过量对早春短命植物的生产力和丰富度也会产生影响。

施氮下土壤氮素含量丰富, 早春植物地上部分生物量增加。这种情况下, 地上部分生物量的增加, 可能会进一步促进早春植物的光合作用, 从而扩大大气层中碳的固定。但当氮素的加入浓度过量, 早春植物地上部生物量会受到抑制。但由于现阶段对早春植物生长的研究有限, 并且缺乏有说服力的证据, 尚待研究。

### 4.2. 氮添加对早春植物地下生物量的影响

早春植物地下生物量的分配调节是生长发育的重要过程, 在土壤养分缺乏的情况下, 早春植物向根系注入更多的碳元素, 从而促进生物量积累。反之养分充足时早春植物根系更容易获得其生长和发育所需的营养物质, 降低了地下生物量的分配。

多项研究发现, 增加氮含量可显著减少根系的生物量[61] [62], 还有一些研究表明, 增强养分特别是氮素, 可以促进贫瘠环境中细根生长和生物量积累, 提高养分和水分的吸收能力[63] [64]。氮添加对根系生物量的影响已有较多研究, 结论基本为减少, 增加或不增加。Chen 等[65]发现氮的增加改善了贫瘠的土壤, 并为植物发育提供了营养, 因此, 试验选取的植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)将更多的生物量分配给茎和叶, 以最大限度地获取光。相对根的生物量分配会减少。祁瑜等[59]在试验中得出相同的结果。曲鹏[20]通过对 11 种早春植物进行氮添加试验中表明, 多数的早春植物相比于对照组, 地下生物量会增加, 更加倾向于地下植物器官的发育。原因可能是因为氮素添加使土壤养分增加, 从而早春植物获取养分更多, 能够更好地进行吸收和贮存。Majdi 等[66]和郭旋等[67]都发现草本植物地下生物量有随着氮添加的增加而增加的趋势。高景等[68]在高寒环境下对早春植物进行试验, 并发现紫罗兰报春(*Primula purdomii*)地下生物量积累明显快于地上生物量积累, 更多的生物量分布到地下以形成根状茎和肉质根, 更好地完成生殖生长。还有一部分研究表明氮添加对早春植物影响不显著。景明慧等[56]的实验结果表明, 氮添加

能够促使早春短命植物地上部分的发育,对地下生物量的影响不显著,根冠比的数值明显降低。Hugh 等[69]研究表明,地下生物量对氮添加没有响应。由于环境因子、施氮量、土壤根系特性及根系在土壤中的分布均会影响土壤中的生物量,所以造成早春植物生物量对氮素的反应的复杂性。

综上所述,在土壤中缺乏营养元素时,根作为主要吸收器官,更多的生物量将被分配到根部,早春植物地上器官受到抑制。在土壤中养分充足的情况下,对早春植物进行额外的施肥,可以促进植物地上部分的生长,也就是说,更多的营养元素将进入茎叶。因此,施氮对根系生物量的影响与植物自身所需氮的性质及外部施氮的差异有关。深入研究不同早春植物体内生物量分布变化对添加氮素的反应机制,可以对细根结构进行解剖分析,进一步研究细根对氮添加的响应机制。

## 5. 氮添加对早春植物生态化学计量的影响

### 5.1. 氮添加对早春植物地上生态化学计量的影响

碳、氮、磷是生态系统中最重要基本化学元素,化学计量特征对重要生态过程有重要的作用,并对生态系统的结构和功能产生了重大影响[70]。氮沉降的加剧对早春植物化学计量特征造成的影响,对特殊生态位系统的结构、功能及化学循环的响应具有十分重要意义。

一般认为,当叶片氮磷比小于 14 时,植物生长主要受氮限制,氮磷比在 14~16 时,受氮和磷共同限制。氮磷比大于 16 时则主要受磷限制[71]。大量研究中,氮添加能显著提高短命植物叶片氮含量和氮磷比,降低了碳氮比,但氮添加对碳氮、磷含量和氮磷比无显著影响[72] [73]。Hugh 等[69]在加尼福利亚一年生草地上,氮添加对一年生植物氮磷比有明显的促进作用。造成这种原因可能是因为火灾清除了地上植被,光照致使温度升高,土壤水分含量降低。安卓等[74]在研究结果表明,氮添加能够显著增加长芒草(*Stipa bungeana*)的碳、氮含量,碳磷比和氮磷比,然而碳氮比随氮素添加量的增加而逐渐降低,叶片磷含量无显著影响。崔晓庆[75]在研究中表明,早春短命植物和一年生草本植物叶片氮磷比随氮添加的增加而增加,使该实验区域尤其是早春短命植物由原来的氮限制生长,逐渐转化为氮和磷的共同限制。同样 Li 等[76]和 Zhan 等[77]研究也认为碳氮比随着氮添加量的增加而降低,氮磷比和碳磷比随着氮添加量的增加而增加。然而,也有研究指出氮添加对植物氮磷比无显著影响[78]。还有岳泽伟等[79]进行氮添加的实验表明,黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)叶片氮、磷含量和碳氮比、氮磷比没有显著影响,可能是黄花棘豆可与固氮微生物共生进行固氮,能为自身提供生长所需的氮素,所以外界氮素添加对生长过程没有什么影响。

根据以上论述,我们可以得出以下推论:氮含量的增加会使地上部分茎叶的含氮量增加,从而使土壤中的磷含量保持不变,或使土壤中的磷缺乏状况恶化,从而导致植株营养元素的不平衡,可能会影响植株的生长。

### 5.2. 氮添加对早春植物地下生态化学计量的影响

目前,国内外研究学者大部分研究集中于氮添加对植物叶片和土壤碳氮磷生态化学计量特征的响应[77] [78] [79] [80]。为更好地了解氮添加对早春植物各组分碳氮磷的响应,还应加强对地下根系化学计量的研究。

高宗宝等[81]研究表明氮肥的加入明显提高了贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)根中磷的含量,但对其它 3 种植物的磷含量影响不大。在自然条件下,研究的 4 种植物氮磷比均值小于 14,说明该区域主要受氮限制。除豆科植物披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)外,其他 3 种植物在氮添加后根部的氮磷比显著提高。曲鹏[20]在试验结果表明氮添加后,侧金盏(*Adonis amurensis*)和鹿药(*Smilacina japonica*)地下根系的氮含量、碳氮比,侧金盏地下的氮磷比与对照组差异显著。但侧金盏和鹿药地下根系的碳、磷含量差异

不显著。是因为不同的早春植物物种适应环境变化的生存策略有所不同。Novotny 等[72]研究发现大气二氧化碳和氮沉降的变化可以直接影响碳氮磷的化学计量, 试验中的三种草本植物对碳氮比显著增加产生响应。还有杨振安[82]在高寒草甸对几种早春草本植物进行的试验, 研究发现土壤中磷含量随氮素的增加而持续增加, 碳磷比随氮素的增加而增长。

造成这些结果不一致的原因, 可能是不同物种对氮添加的响应模式不一致、氮添加含量不同、所处的环境不同、以及施氮时间长短的不同。还可能与磷的吸收率有关。

## 6. 总结

本文所探讨的早春植物在森林生态系统中占有独特的生态位, 能在冬、春两季间利用部分冬季融雪水分和雨水, 并接受太阳辐射生长储存以及碳水化合物等养分资源, 早春季节拟合资源可用性与需求之间存在的时间差距, 这对森林生态系统物质和能量流动起到积极作用, 因此, 在全球气候变化背景下, 研究氮添加对早春植物生长的影响, 对于恢复生态系统物质能量流动、探讨全球生态系统碳循环具有重要意义。目前, 国内外氮添加对早春植物生长的影响研究多集中于荒漠和草原生态系统, 针对森林生态系统的研究很少。总体上, 氮添加对早春植物的生长发育有显著的影响。早春植物的光合作用、生物量、形态、化学计量特征并非孤立存在的, 植物体是一个有机的整体, 不同的生理指标之间存在相互耦合的联系, 所以某一指标的变化必然会引起连锁反应。此外, 不同科属早春植物的生理结构上还存在一些差异, 对于这些差异所造成的影响还尚无定论。

## 7. 展望

国内外学者研究大多集中于乔灌木, 对早春植物的研究仍有局限, 因此还有很多有待完善之处。为更客观地评价氮添加对早春植株生长的影响, 需要加强以下工作: 1) 利用多种技术研究手段, 对早春植物的生长发育各参数进行整合分析, 探究氮添加对早春植物生长发育各因子的影响机制, 使研究更系统、更全面。2) 通过对早春草本植物根性状和茎叶性状及其相互关系的研究, 对早春草本植物生存策略的更综合认识。3) 增加早春植物的种类、扩大研究区域和延长施氮时间。很多试验都存在区域、物种、施氮时间的局限性, 改善此类问题, 提高试验精度, 更加深入的研究, 得出更加准确的研究结果。4) 综合考虑氮添加和其他环境因子。由于自然界中早春植物生长受到雪水、雨水、光照、土壤、病虫害等多种环境因子影响, 局限于研究氮添加对早春植物生长影响不够全面, 具有很大不确定性, 需要综合考虑多种环境因素。5) 应重点关注森林、高寒、荒漠生态系统中所处特殊生态位的早春植物, 以揭示大气氮沉降背景下全球碳氮循环的影响机制。

## 参考文献

- [1] Bai, Y.F., Wu, J.G., Christopher, M., *et al.* (2010) Tradeoffs and Thresholds in the Effects of Nitrogen Addition on Biodiversity and Ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, **16**, 889. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02142.x>
- [2] Zhu, J.X., Wang, Q.F., He, N.P., *et al.* (2016) Imbalanced Atmospheric Nitrogen and Phosphorus Depositions in China: Implications for Nutrient Limitation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **121**, 1605-1616. <https://doi.org/10.1002/2016JG003393>
- [3] Rao, S., Chirkov, V., Dentener, F., *et al.* (2012) Environmental Modeling and Methods for Estimation of the Global Health Impacts of Air Pollution. *Environmental Modeling & Assessment*, **17**, 613-622. <https://doi.org/10.1007/s10666-012-9317-3>
- [4] Zhang, W., Wen, X., Qi, L., *et al.* (2020) Changes of Nitrogen Deposition in China from 1980 to 2018. *Environment International*, **144**, Article ID: 106022. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.106022>
- [5] IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth As-

- essment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.
- [6] Carly, J.S., Nancy, B., *et al.* (2004) Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science*, **303**, 1876-1879. <https://doi.org/10.1126/science.1094678>
- [7] Bouwman A, F., Vuuren, D.P.V., Derwent, R.G., *et al.* (2002) A Global Analysis of Acidification and Eutrophication of Terrestrial Ecosystems. *Water Air & Soil Pollution*, **141**, 349-382. <https://doi.org/10.1023/A:1021398008726>
- [8] Zhou, Z.H., Wang, C.K. and Luo, Y.Q. (2020) Meta-Analysis of the Impacts of Global Change Factors on Soil Microbial Diversity and Functionality. *Nature Communications*, **11**, Article No. 3072. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16881-7>
- [9] De Schrijver, A., De Frenne, P., Ampoorter, E., *et al.* (2011) Cumulative Nitrogen Input Drives Species Loss in Terrestrial Ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 803-816. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00652.x>
- [10] Fang, Y., Yoh, M., Koba, K., *et al.* (2011) Nitrogen Deposition and Forest Nitrogen Cycling along an Urban-Rural Transect in Southern China. *Global Change Biology*, **17**, 872-885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02283.x>
- [11] Ceulemans, T., Stevens, C., Duchateau, L., *et al.* (2014) Soil Phosphorus Constrains Biodiversity across European Grasslands. *Global Change Biology*, **20**, 3814-3822. <https://doi.org/10.1111/gcb.12650>
- [12] Fraser, L., Pither, J., Jentsch, A., *et al.* (2016) Worldwide Evidence of a Unimodal Relationship between Productivity and Plant Species Richness. *Science*, **351**, 457.
- [13] 王爱霞, 马婧婧, 龚会蝶, 等. 北疆一年生早春短命植物物种丰富度分布格局及其影响因素[J]. 生物多样性, 2021, 29(6): 735-745.
- [14] 李林森, 程淑兰, 方华军, 等. 氮素富集对青藏高原高寒草甸土壤有机碳迁移和累积过程的影响[J]. 土壤学报, 2015, 52(1): 183-193.
- [15] Jones, A.G. and Power, S.A. (2012) Field-Scale Evaluation of Effects of Nitrogen Deposition on the Functioning of Heathland Ecosystems. *Journal of Ecology*, **100**, 331-342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01911.x>
- [16] Liu, P., Huang, J., Sun, O.J., *et al.* (2010) Litter Decomposition and Nutrient Release as Affected by Soil Nitrogen Availability and Litter Quality in a Semiarid Grassland Ecosystem. *Oecologia*, **162**, 771-780. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1506-7>
- [17] Yoko, N. and Gaku, K. (1995) Relationship between Flower Number and Reproductive Success of a Spring Ephemeral Herb, *Anemone flaccida* (Ranunculaceae). *Plant Species Biology*, **10**, 111-118. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.1995.tb00129.x>
- [18] Line, L. (2001) How Phenology Influences Physiology in Deciduous Forest Spring Ephemerals. *Physiologia Plantarum*, **113**, 151-157. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1130201.x>
- [19] Rothstein, D.E. (2000) Spring Ephemeral Herbs and Nitrogen Cycling in a Northern Hardwood Forest: An Experimental Test of the Vernal Dam Hypothesis. *Oecologia*, **124**, 446-453. <https://doi.org/10.1007/PL00008870>
- [20] 曲鹏. 增氮减水对早春草本植物碳、氮分配的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2018.
- [21] Gilliam, F.S. (2007) The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, **57**, 845-858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- [22] Fan, L.L., Li, Y., Tang, L.S., *et al.* (2013) Combined Effects of Snow Depth and Nitrogen Addition on Ephemeral Growth at the Southern Edge of the Gurbantungut Desert, China. *Journal of Arid Land*, **5**, 500-510. <https://doi.org/10.1007/s40333-013-0185-8>
- [23] Zhou, X.B., Bowker, M.A., *et al.* (2018) Chronic Nitrogen Addition Induces a Cascade of Plant Community Responses with Both Seasonal and Progressive Dynamics. *Science of the Total Environment*, **626**, 99-108. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.025>
- [24] Lin, J.X., Wang, Y.N., Sun, S.N., *et al.* (2017) Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on the Growth, Photosynthesis and Photosynthetic Pigments of *Leymus chinensis* Seedlings under Salt-Alkali Stress and Nitrogen Deposition. *Science of the Total Environment*, **576**, 234-241. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.091>
- [25] Harpole, W.S., Ngai, T., Cleland, E.E., *et al.* (2011) Nutrient Co-Limitation of Primary Producer Communities. *Ecology Letters*, **14**, 852-862. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x>
- [26] Maslova, T.G., Mamushina, N.S., Zubkova, E.K., *et al.* (2003) Specific Features of Plastid Pigment Apparatus and Photosynthesis in the Leaves of Ephemeroïd and Summer Plants as Related to Photoinhibition. *Russian Journal of Plant Physiology*, **50**, 52-56. <https://doi.org/10.1023/A:1021984301214>
- [27] Zhang, T., Yang, S.B., Guo, R., *et al.* (2016) Warming and Nitrogen Addition Alter Photosynthetic Pigments, Sugars and Nutrients in a Temperate Meadow Ecosystem. *PLoS ONE*, **11**, e0155375. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155375>
- [28] 韩炳宏, 尚振艳, 袁晓波, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草光合特性的影响[J]. 草业科学, 2016, 33(6):



- 1070-1076.
- [29] 张瑞朋, 傅连舜, 杨德忠, 等. 氮素对不同来源大豆品种碳代谢相关指标的影响[J]. 河南农业科学, 2010(2): 28-31.
- [30] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 等. 3 种荒漠植物幼苗生长和光合生理对氮增加的响应[J]. 中国沙漠, 2011, 31(1): 82-89.
- [31] 赵静, 刘羽霞, 许嘉巍, 等. 模拟氮沉降对长白山苔原灌草混合群落中植物光合特性的影响[J]. 植物科学学报, 2020, 38(5): 678-686.
- [32] Zhao, C. and Liu, Q. (2009) Growth and Photosynthetic Responses of Two Coniferous Species to Experimental Warming and Nitrogen Fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1-11. <https://doi.org/10.1139/X08-152>
- [33] Charles, R., Warren, E.D., et al. (2003) 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*, **17**, 359-366. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0246-2>
- [34] Huang, L., Lu, Y.Y., Gao, X., et al. (2013) Ammonium-Induced Oxidative Stress on Plant Growth and Antioxidative Response of Duckweed (*Lemna minor* L.). *Ecological Engineering*, **58**, 355-362. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.06.031>
- [35] 冯憬, 张相锋, 董世魁, 等. 增温与氮沉降对高寒植物净光合速率的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(4): 781-790.
- [36] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [37] Cyrille, V., Marie, L.N., Denis, V., et al. (2007) Let the Concept of Trait be Functional! *Oikos*, **116**, 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- [38] Bernd, W. (1992) Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Changes and Ecosystem Stability. *The Holocene*, **154**, 508. <https://doi.org/10.1097/00010694-199212000-00010>
- [39] 沈豪, 董世魁, 李帅, 等. 氮添加对高寒草甸植物功能群数量特征和光合作用的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(5): 1276-1284.
- [40] 李雪芬. 氮添加对紫花苜蓿生长特性及光合生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2015(2): 158-164.
- [41] Wang, H.Y., Wang, Z.W., Ding, R., et al. (2018) The Impacts of Nitrogen Deposition on Community N:P Stoichiometry Do Not Depend on Phosphorus Availability in a Temperate Meadow Steppe. *Environmental Pollution*, **242**, 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.06.088>
- [42] Wan, S.Q., Xia, J.Y., Liu, W.X., et al. (2009) Photosynthetic Overcompensation under Nocturnal Warming Enhances Grassland Carbon Sequestration. *Ecology*, **90**, 2700-2710. <https://doi.org/10.1890/08-2026.1>
- [43] 李盼盼. 施氮对白羊草群落特征及土壤侵蚀过程的影响[D]: [硕士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2017.
- [44] 曲秋玲. 施氮对白羊草地上和根系形态及生理特征的影响[D]: [硕士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2012.
- [45] Tian, D., Li, P., Fang, W.J., et al. (2017) Growth Responses of Trees and Understory Plants to Nitrogen Fertilization in a Subtropical Forest in China. *Biogeosciences*, **14**, 3461-3469. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3461-2017>
- [46] Garnett, T., Conn, V. and Kaiser, B.N. (2010) Root Based Approaches to Improving Nitrogen Use Efficiency in Plants. *Plant Cell & Environment*, **32**, 1272-1283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02011.x>
- [47] Mo, Q.F., Zou, B., Li, Y.W., et al. (2015) Response of Plant Nutrient Stoichiometry to Fertilization Varied with Plant Tissues in a Tropical Forest. *Scientific Reports*, **5**, Article ID: 14605. <https://doi.org/10.1038/srep14605>
- [48] Eghball, B. and Maranville, J.W. (1993) Root Development and Nitrogen Influx of Corn Genotypes Grown under Combined Drought and Nitrogen Stresses. *Agronomy Journal*, **85**, 147-152. <https://doi.org/10.2134/agronj1993.00021962008500010027x>
- [49] Ma, S.Y., Kris, V., Ruben, P., et al. (2018) Plant and Soil Microbe Responses to Light, Warming and Nitrogen Addition in a Temperate Forest. *Functional Ecology*, **32**, 1293-1303. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13061>
- [50] Chen, Y.F., Zhang, L.W., Shi, X., et al. (2019) Life History Responses of Spring and Autumn-Germinated Ephemeral Plants to Increased Nitrogen and Precipitation in the Gurbantunggut Desert. *The Science of the Total Environment*, **659**, 756-763. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.368>
- [51] 张岚, 张玲卫, 刘会良. 氮添加对荒漠草原一年生短命植物根系形态特征的影响及其生物量特征关系[J]. 草业科学, 2020, 37(10): 2003-2011.
- [52] Wang, G.L., Fahey, T.J., Xue, S., et al. (2013) Root Morphology and Architecture Respond to N Addition in *Pinus tabulaeformis*, West China. *Oecologia*, **171**, 583-590. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2441-6>
- [53] 闫建成, 梁存柱, 付晓玥, 等. 草原与荒漠一年生植物性状对降水变化的响应[J]. 草业学报, 2013, 22(1): 68-76.

- [54] Cao, Y., Wang, T., Xiao, Y., *et al.* (2014) The Interspecific Competition between *Humulus scandens* and *Alternanthera philoxeroides*. *Journal of Plant Interactions*, **9**, 194-199. <https://doi.org/10.1080/17429145.2013.808767>
- [55] Wang, A.Y., Wang, M., Yang, D., *et al.* (2016) Responses of Hydraulics at the Whole-Plant Level to Simulated Nitrogen Deposition of Different Levels in *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, **36**, 1045-1055. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw048>
- [56] 景明慧, 贾晓彤, 张运龙, 等. 长期氮添加对内蒙古典型草原植物地上、地下生物量及根冠比的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(10): 3185-3193.
- [57] 毛晋花, 邢亚娟, 闫国永, 等. 陆生植物生物量分配对模拟氮沉降响应的 Meta 分析[J]. 生态学报, 2018, 38(9): 3183-3194.
- [58] Li, F.R., Tom, L.D., *et al.* (2016) Responses of Tree and Insect Herbivores to Elevated Nitrogen Inputs: A Meta-Analysis. *Acta Oecologica*, **77**, 160-167. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.10.008>
- [59] 祁瑜, 黄永梅, 王艳, 等. 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(18): 5121-5129.
- [60] Zhang, L., Wu, D.X., Shi, H.Q., *et al.* (2018) Effects of Elevated CO<sub>2</sub> and N Addition on Growth and N<sub>2</sub> Fixation of a Legume Subshrub (*Caraganamicrophylla Lam.*) in Temperate Grassland in China. *PLoS ONE*, **6**, e26842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026842>
- [61] Helmisaari, H.S., Saarsalmi, A. and Kukkola, M. (2009) Effects of Wood Ash and Nitrogen Fertilization on Fine Root Biomass and Soil and Foliage Nutrients in a Norway spruce stand in Finland. *Plant and Soil*, **314**, 121-132. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9711-4>
- [62] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 等. 施肥对日本落叶松人工林细根生物量的影响[J]. 应用生态学报, 2007(4): 713-720.
- [63] Burton, A.J., Pregitzer, K.S. and Hendrick, R.L. (2000) Relationships between Fine Root Dynamics and Nitrogen Availability in Michigan Northern Hardwood Forests. *Oecologia*, **125**, 389-399. <https://doi.org/10.1007/s004420000455>
- [64] Steele, S.J., Gower, S.T., Vogel, J.G., *et al.* (1997) Root Mass, Net Primary Production and Turnover in Aspen, Jack Pine and Black Spruce Forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiology*, **8-9**, 577-587. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.8-9.577>
- [65] Chen, Y., Zhang, L., Xiang, S., *et al.* (2019) Life History Responses of Two Ephemeral Plant Species to Increased Precipitation and Nitrogen in the Gurbantunggut Desert. *PeerJ*, **7**, e6158. <https://doi.org/10.7717/peerj.6158>
- [66] Majdi, H. and Andersson, P. (2005) Fine Root Production and Turnover in a Norway Spruce Stand in Northern Sweden: Effects of Nitrogen and Water Manipulation. *Ecosystems*, **8**, 191-199. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0246-0>
- [67] 郭旋, 胡中民, 李胜功, 等. 氮磷添加对内蒙古温带典型草原地下生物量的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(4): 929-939.
- [68] 高景, 王金牛, 徐波, 等. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究[J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 775-787.
- [69] Hugh, A.L., Henry, N.R., *et al.* (2006) Interactive Effects of Fire, Elevated Carbon Dioxide, Nitrogen Deposition, and precipitation on a California Annual Grassland. *Ecosystems*, **9**, 1066-1075. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0077-7>
- [70] Zeng, D.H. and Chen, G.S. (2005) Ecological Stoichiometry: A Science to Explore the Complexity of Living Systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, **29**, 1007-1019. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2005.0120>
- [71] Niklas, K.J., Owens, T., Reich, P.B., *et al.* (2010) Nitrogen/Phosphorus Leaf Stoichiometry and the Scaling of Plant Growth. *Ecology Letters*, **8**, 636-642. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00759.x>
- [72] Novotny, A.M., Schade, J.D., Hobbie, S.E., *et al.* (2007) Stoichiometric Response of Nitrogen-Fixing and Non-Fixing Dicots to Manipulations of CO<sub>2</sub>, Nitrogen, and Diversity. *Oecologia*, **151**, 687-696. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0599-5>
- [73] 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片与土壤的化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2015, 26(3): 659-665.
- [74] 安卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801-807.
- [75] 崔晓庆. 降雨、温度和氮沉降增加对新疆温带荒漠生态系统氮素去向和植物化学计量特征的影响[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2018.
- [76] Li, L., Liu, B., Gao, X.P., *et al.* (2019) Nitrogen and Phosphorus Addition Differentially Affect Plant Ecological Stoichiometry in Desert Grassland. *Scientific Reports*, **9**, Article ID: 18673. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55275-8>
- [77] Zhan, S.X., Wang, Y., Zhu, Z.C., *et al.* (2017) Nitrogen Enrichment Alters Plant N: P Stoichiometry and Intensifies

- Phosphorus Limitation in a Steppe ecosystem. *Environmental and Experimental Botany*, **134**, 21-32. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.10.014>
- [78] Gareth, K., Phoenix, R.E., *et al.* (2004) Simulated Pollutant Nitrogen Deposition Increases P Demand and Enhances Root-Surface Phosphatase Activities of Three Plant Functional Types in a Calcareous Grassland. *New Phytologist*, **161**, 279-290. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00910.x>
- [79] 岳泽伟, 李向义, 李磊, 等. 氮添加对昆仑山高山草地土壤、微生物和植物生态化学计量特征的影响[J]. 生态科学, 2020, 39(3):1-8.
- [80] Mei, L.L., Yang, X., Cao, H.B., *et al.* (2019) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alter Plant and Soil C:N:P Stoichiometries under Warming and Nitrogen Input in a Semiarid Meadow of China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **16**, 397. <https://doi.org/10.3390/ijerph16030397>
- [81] 高宗宝, 王洪义, 吕晓涛, 等. 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(1): 82-90.
- [82] 杨振安. 青藏高原高寒草甸植被土壤系统对放牧和氮添加的响应研究[D]: [博士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2017.