



氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的研究进展

冯继广 朱彪*

北京大学生态研究中心, 北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 人为活动所导致的氮、磷输入和大气氮、磷沉降使生态系统中的氮、磷可利用性大幅提高, 对陆地生态系统的碳循环过程产生了显著影响。树木生长和森林生产力在全球碳循环中发挥着重要作用, 它决定着陆地碳固存的大小和方向。目前, 在全球范围内开展了很多氮、磷添加调控树木生长和森林生产力的野外控制实验, 但是研究结果并不一致, 受到多种生物、环境和实验处理条件等因素的影响。该文从野外氮添加和磷添加实验的文献数量、实验数量及其全球空间分布三个方面概述了氮、磷添加对树木生长和森林生产力影响的研究现状, 并总结了氮、磷添加实验中树木生长和森林生产力的评估方法, 包括相对生长速率和绝对增长量。基于相关的研究结果, 阐述了氮、磷添加影响树木生长和森林生产力的调控因素及其潜在影响机制, 包括气候、树木径级与林龄、植物功能性状(共生菌根类型、树木固氮属性和保守性与获得性性状)、植物和微生物相互作用关系、区域养分沉降速率和实验处理条件等。最后, 基于当前的研究进行了系统总结, 并指出今后需要加强的几个方面的研究, 以期后续研究提供参考: 树木生长响应氮、磷添加的生理机制, 树木各部分生长对氮、磷添加响应的权衡与分配, 植物功能性状在调节与预测树木生长响应氮、磷添加中的作用, 树木之间的竞争关系如何调控氮、磷添加对树木生长的影响, 以及开展长期的和联网的氮、磷添加对树木生长和森林生产力影响的野外控制实验。

关键词 养分限制; 树木生长; 生态系统生产力; 植物功能性状; 植物与微生物相互作用; 氮沉降; 磷沉降

冯继广, 朱彪 (2020). 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的研究进展. 植物生态学报, 44, 583–597. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0176

A review on the effects of nitrogen and phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems

FENG Ji-Guang and ZHU Biao*

Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Nitrogen (N) and phosphorus (P) inputs induced by anthropogenic activities and atmospheric N and P deposition have largely increased the availability of soil N and P in terrestrial ecosystems, which have considerably affected terrestrial carbon cycling processes. Tree growth and productivity in forest ecosystems play an important role in global carbon cycling, and determine the magnitude and direction of terrestrial carbon sequestration. Currently, a large number of field manipulation experiments have been conducted to investigate the effects of N and/or P addition on tree growth and forest productivity, but the results from these studies were inconsistent. Such inconsistent results might be affected by multiple factors, including biological, environmental and experimental variables. Here, we reviewed the present research status of the effects of N and P addition on tree growth and forest productivity in forest ecosystems based on three aspects, including the number of publications and experiments with field N and P addition, and the global distributions of these experiments. Then, we summarized the methods for assessing tree growth and forest productivity at ecosystem level in forest ecosystems, including relative growth rate and absolute increment. According to the related results, we reviewed the regulating factors that affect tree growth and productivity, and the potential mechanisms for such factors, including climate, tree size and stand age, plant functional traits (including type of tree-associated mycorrhizal fungi, N-fixation property of trees, and conservative and acquisitive functional traits), plant-microbe interaction, ambient nutrient (i.e., N and P) deposition rate, and experimental variables. Finally, we summarized the current studies, and pointed out five aspects that are urgently needed to provide further insights in future studies, including the physiological

收稿日期Received: 2019-07-08 接受日期Accepted: 2020-04-01

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0503903)和国家自然科学基金(31988102)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0503903), and the National Natural Science Foundation of China (31988102).

* 通信作者Corresponding author (biaozhu@pku.edu.cn)

mechanism of how tree growth responds to N and P addition, the tradeoff and allocation among growth of various parts of tree under N and P addition, the role of plant functional traits in regulating and predicting the responses of tree growth to N and P addition, how the competition among trees regulates the responses of tree growth to N and P addition, and conducting long-term and coordinated distributed field experiments investigating the effects of N and P addition on tree growth and forest productivity at the global scale.

Key words nutrient limitation; tree growth; ecosystem productivity; plant functional traits; plant-microbe interaction; nitrogen deposition; phosphorus deposition

Feng JG, Zhu B (2020). A review on the effects of nitrogen and phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 583–597. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0176

养分限制模式对于生态系统生产力及其对全球变化的响应至关重要(Reich *et al.*, 2006; Crowley *et al.*, 2012)。在全球尺度上, 氮(N)和磷(P)对植物生产力的限制被认为普遍存在于陆地、淡水和海洋生态系统中(Elser *et al.*, 2007)。在大气CO₂浓度持续上升背景下, 植物生长受到促进, 从而会从土壤中摄取更多的养分, 进而导致其生长逐渐受到养分可利用性的限制(Luo *et al.*, 2004)。模型预测结果表明, 在考虑N、P可利用性限制的情况下, 净初级生产力的增加将低于N和P不受限制状态下的增加量, 而陆地生态系统也将由碳吸收转变为碳排放(Wieder *et al.*, 2015)。由此可见, 养分可利用性在调节陆地净初级生产力和陆地碳库中发挥着至关重要的作用。

在各种类型的生态系统中, 森林占到全球陆地面积的30%, 其每年的碳吸收量占到全球陆地碳汇总量的82%, 在全球碳循环中占据着重要地位(Pan *et al.*, 2011)。自工业革命以来, 由于人为活动, 如施用矿质肥料、生物质燃烧等, 使得输入到生物圈的N和P呈现快速上升的趋势。N和P的沉降量在2000年的时候分别达到220和12 Tg·a⁻¹ (Peñuelas *et al.*, 2013), 预计在未来将呈持续上升的趋势。N和P的持续输入会使得生态系统中的N、P可利用性提高(Lu *et al.*, 2011a; Feng & Zhu, 2019), 并对生态系统碳循环过程产生显著影响, 如树木生长、生产力及土壤碳库(Lu *et al.*, 2011b; Yue *et al.*, 2017)。森林树木生长及其生产力的变化对于预测全球变化背景下的碳循环过程和陆地碳汇潜力至关重要。目前, N、P沉降如何影响树木生长和森林生产力成为全球变化领域的研究热点(Elser *et al.*, 2007; Camarero & Carrer, 2017; DeForest & Snell, 2020)。

目前, 在全球范围内已经开展了很多关于N、P添加影响树木生长和森林生产力的野外控制实验, 但是所得的结果并不一致。N、P添加对树木生长的影响不尽相同, 受到气候、森林类型、树种、林龄、

树木径级大小、养分添加水平、菌根类型、树木生产力大小, 以及土壤微生物与树木相互作用关系等因素的影响。虽然相关的案例研究已经开展, 但国内外还缺乏较为系统的归纳和总结。本文系统综述了国内外有关N和P添加影响树木生长和森林生产力的研究现状、衡量方法、调控因素及其潜在机制, 并指出了当前研究可能存在的问题和未来的研究重点, 这将有利于理解未来N、P沉降背景下的树木生长及生产力的响应模式。

1 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的实验分布

在过去的几十年内, 国内外学者关于N、P添加对树木生长和森林生产力的影响进行了大量研究。选择当前常用的学术期刊数据库(包括Web of Science、Scopus和中国知网), 中文以与“氮添加”、“磷添加”、“树木生长”、“森林生产力”相关的词语为主题词, 英文以与“nitrogen addition”、“phosphorus addition”、“tree growth”、“forest productivity”相关的词语为主题词对分布于全球的野外控制实验研究进行检索与筛选。截至2019年12月31日共搜集得到130篇文献, 累积文献数量呈现逐年增加的趋势, 但年文献数量存在较大的年际波动, 并在近5年以平均每年9篇的数量增加(图1A)。在养分添加处理和区域分布方面, 全球分布的N、P添加实验主要以N添加为主(图1B), 研究地点主要分布在中国、北美和欧洲(图2)。与N添加相比, 单独的P添加实验数量较少, 仅在全球个别区域零星分布。N和P添加双因子交互实验总体也很少, 主要分布在巴拿马和南美洲。

根据以往大尺度上的研究, 按照纬度范围将全球森林划分为热带森林、温带森林和北方森林(LeBauer & Treseder, 2008; Yuan & Chen, 2012; Feng

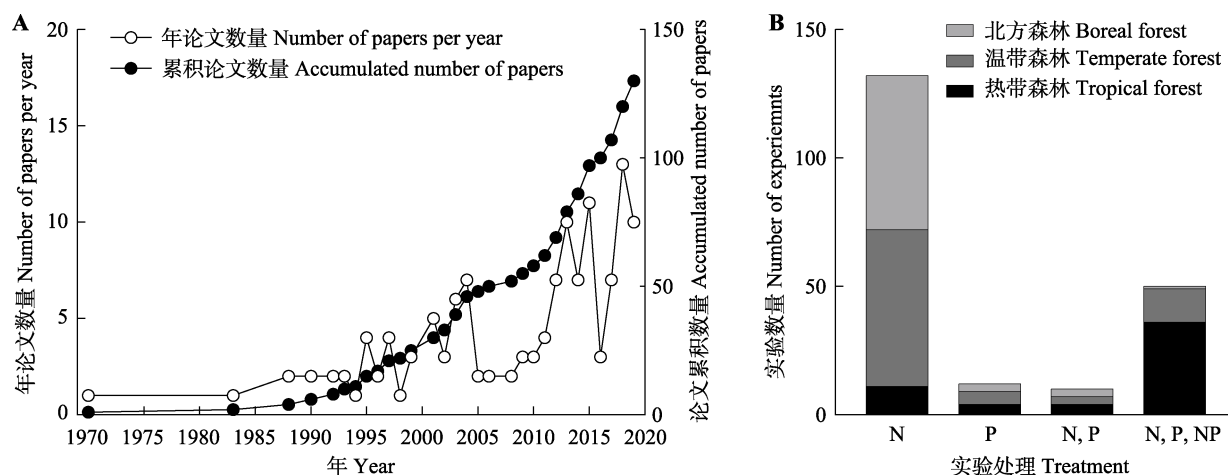


图1 氮(N)和磷(P)添加对树木生长和森林生产力影响的论文数量和实验数量。**A**, 1970–2019年每年的论文数量及累积论文数量。**B**, 不同N、P添加处理在不同气候区森林的实验数量。N表示该研究中只有N添加; P表示该研究中只有P添加; N, P表示该研究中有单独的N和单独的P添加; N, P, NP表明该研究中包含单独的N、单独的P和N、P共同添加。

Fig. 1 Number of papers and experiments investigating the effects of nitrogen (N) and/or phosphorus (P) addition on tree growth and productivity in forest ecosystems. **A**, The number of papers in each year and the accumulated number of papers between the year 1970 and 2019. **B**, The number of experiments with different treatment of nitrogen and phosphorus addition. N represents only N addition in the case study; P represents only P addition in the case study; N, P represent only N and only P addition in the case study; N, P, NP represents only N, only P and N plus P addition in the case study.

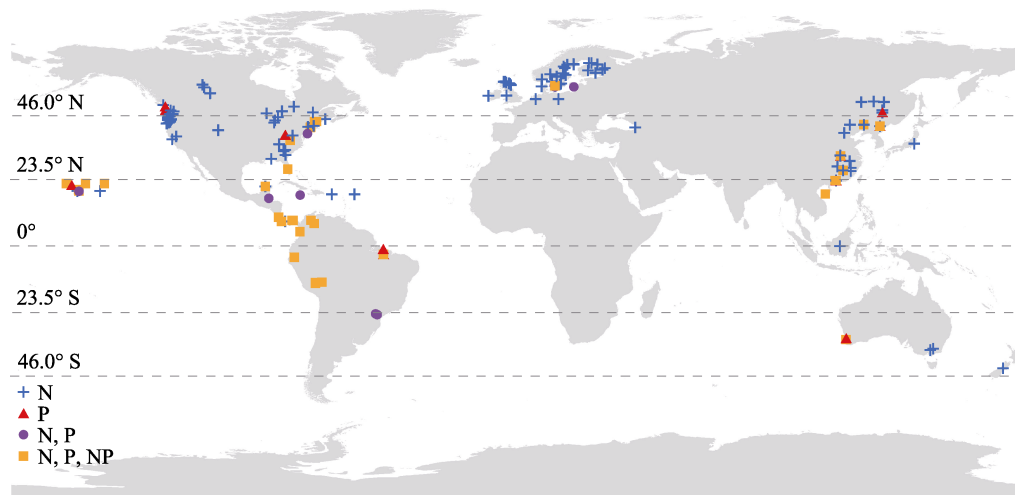


图2 氮(N)和磷(P)添加对森林树木生长及生产力影响的案例研究全球分布图。图中的横线表示基于纬度划分的不同气候区的森林分布界限, 包括热带森林(23.5° S–23.5° N)、北方森林(46°–66° N)和温带森林(介于热带和北方森林的纬度之间)。N表示该研究中只有N添加; P表示该研究中只有P添加; N, P表示该研究中有单独的N和单独的P添加; N, P, NP表明该研究中包含单独的N、单独的P和N、P共同添加。该图使用ArcGIS 10.2.2绘制。

Fig. 2 Global distribution of case studies investigating the effects of nitrogen (N) and/or phosphorus (P) addition on tree growth and productivity in forest ecosystems. The horizontal lines in the figure indicate the distribution boundaries of forests in different climatic regions based on latitude, including tropical forest (23.5° S–23.5° N), boreal forest (46°–66° N), and temperate forest (between the tropical and boreal latitudes). N represents only N addition in the case study; P represents only P addition in the case study; N, P represent only N and only P addition in the case study; N, P, NP represents only N, only P and N plus P addition in the case study. This map was drawn using the software ArcGIS 10.2.2.

& Zhu, 2019); 鉴于纬度与气候和森林分布区之间的密切关系, 这一分类也可以认为是依据气候或森林分布区而划分的。目前, N添加(包含N × P双因子实验和单因子无N、P交互实验中的N添加)实验在热带森林、温带森林和北方森林中均有分布, 相对比

较均匀, 占比分别为27%、40%和33% (图1, 图2)。与此相反, P添加(包含N × P双因子实验和单因子无N、P交互实验中的P添加)实验呈现出集中分布的趋势, 主要分布在新热带植物区(Neotropics)的热带森林中(占66%), 温带森林中次之(占29%), 北方森林

中极少(图1B)。P添加的这种分布趋势可能与热带森林生产力主要受到P限制的观点有关。与P添加实验类似, N、P添加双因子交互实验也主要分布在热带森林区域(占72%), 温带森林次之(占26%)。

2 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的评估方法

目前, 在N、P添加实验中, 树木生长和森林生产力的常用评估方法主要有两种: 一是相对生长速率, 二是绝对增长量。相对生长速率(表1)一般是用一段时间N、P添加处理之后树木胸径(DBH)、胸高断面积或生物量与处理之前的差值除以所对应的时间(Markewitz *et al.*, 2012; Tian *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018)。此外, 也有研究使用一段时间N、P添加处理之后DBH或胸高断面积与处理之前的差值除以处理之前的DBH或胸高断面积来表示树木的相对生长(Jiang *et al.*, 2018)。绝对增长量(表1)一般是用N、P添加处理一段时间内的DBH、胸高断面积、生物量(或生产力, 以碳储量计算)的绝对变化量来表示。生物量的变化是基于胸径-树高曲线、树木其他器官生物量与DBH和树高之间混合回归模型、异速生长方程等计算林分尺度总生物量的变化(Herbert & Fownes, 1995; Markewitz *et al.*, 2012; Du & Fang, 2014; 周序力等, 2018)。在森林根系生产力的估测中, 也有很多研究利用内生长环法(ingrowth core method)进行实测(Waring *et al.*, 2019)。尽管相对生长速率和绝对增长量这两种方法都可以用来评估树木生长和森林生产力的变化, 但是二者之间的结果会存在差异(Jiang *et al.*, 2018; Waring *et al.*, 2019)。

评估单株或某一类树木(如大径级树木)生长对N、P添加的响应一般可以基于DBH和胸高段面积等进行。由于该方法不需要计算生物量的变化, 因此在实际操作中非常容易实现。评估生态系统水平生产力对N、P添加的响应通常需要将观测得到的样地内的树木DBH的变化转换成生物量或碳储量的变化。由于生产力的评估需要在林分尺度上进行, 因此在操作中较为复杂。

3 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的调控因素与机制

国内外学者关于N、P添加对树木生长和森林生产力的影响进行了大量的研究, 但是不同研究得到的结果存在较大的差异, 存在3种影响: 促进作用(Vitousek *et al.*, 1993; Rappe-George *et al.*, 2013; Goswami *et al.*, 2018; Jiang *et al.*, 2018)、抑制作用(Alvarez-Clare *et al.*, 2013; Nasto *et al.*, 2019; DeForest & Snell, 2020)或没有显著影响(Tian *et al.*, 2017; Lu *et al.*, 2018; 邹安龙等, 2019)。根据以往的研究, 这种不一致的结果可能受到多种因素的调控与影响, 包括气候因素、树种特性或植物功能属性(固氮特性、共生菌根)、树木大小、林龄、光资源水平、植物和微生物之间的关系、土壤属性, 以及实验处理条件(养分添加量、养分种类、实验处理时间等)。

目前, 大部分的研究集中在单独的N添加和单独的P添加对树木生长和森林生产力的影响, 仅少数研究探讨了二者交互作用的影响(图1B)。在N × P交互作用的影响方面, 部分研究发现, N和P添加之

表1 氮和磷添加对树木生长和生产力影响的评估方法

Table 1 Methods for assessing the effects of nitrogen and/or phosphorus addition on plant growth and productivity

衡量方法 Method	计算公式 Calculation equation	单位 Unit	参考文献 Reference
相对生长速率 Relative growth rate (RGR)	$RGR = \frac{\ln DBH_{t_2} - \ln DBH_{t_1}}{t_2 - t_1}$	mm · mm ⁻¹ · a ⁻¹	Carlson <i>et al.</i> , 2008; Alvarez-Clare <i>et al.</i> , 2013; Li <i>et al.</i> , 2018
	$RGR = \frac{\ln BA_{t_2} - \ln BA_{t_1}}{t_2 - t_1}$	mm ² · mm ⁻² · a ⁻¹	Tian <i>et al.</i> , 2017
	$RGR = \frac{\ln BP_{t_2} - \ln BP_{t_1}}{t_2 - t_1}$	kg · kg ⁻¹ · a ⁻¹	Markewitz <i>et al.</i> , 2012
	$RGR = \frac{BA_{t_2} - BA_{t_1}}{BA_{t_1}}$	%	Jiang <i>et al.</i> , 2018
绝对增长量 Absolute increment (Δ)	$\Delta = DBH_{t_2} - DBH_{t_1}$	mm · a ⁻¹	Noguchi <i>et al.</i> , 2013
	$\Delta = BA_{t_2} - BA_{t_1}$	m ² · a ⁻¹	Saarsalmi <i>et al.</i> , 2012; Tian <i>et al.</i> , 2017
	$\Delta = BP_{t_2} - BP_{t_1}$	kg · hm ⁻² · a ⁻¹	Markewitz <i>et al.</i> , 2012; Du & Fang, 2014

BA, 胸高断面积; BP, 生物量生产; DBH, 胸径; t_1 和 t_2 分别代表起始和最后的测量时间。

BA, basal area; BP, biomass production; DBH, diameter at breast height; t_1 and t_2 represent the starting and last measurement time, respectively.

间不存在交互作用(Fisher *et al.*, 2013; Goswami *et al.*, 2018; Wright, 2019; Zhao & Zeng, 2019), 即 $N \times P$ 交互作用对树木生长和森林生产力不产生显著影响。也有研究表明, N和P添加之间存在交互作用, 这种交互作用在热带森林中表现为协同作用(Jiang *et al.*, 2018, 2019; Li *et al.*, 2018), 即 $N \times P$ 交互作用对树木生长和森林生产力表现为促进作用。N和P协同作用的产生机制可能与单一的N或P添加会加剧另一元素的限制有关(Elser *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2019)。目前, $N \times P$ 交互作用对树木生长和森林生产力影响的研究主要分布在热带森林中, 在温带森林和北方森林中的研究还十分有限(图1B), 相关机制需要进一步探讨。

基于目前单独的N添加和P添加效应、 $N \times P$ 交互作用以及各调控因素研究的深度与广度, 我们主要从气候、林龄、树木径级、植物功能属性(共生菌根类型、树木固氮属性和保守性与获得性性状)、植物和微生物之间的相互作用关系等5个因素, 重点阐述单独的N、P添加对树木生长和森林生产力的影响与潜在调控机制。

3.1 气候

气候(温度和降水)是影响森林类型和分布的主要因素, 随着温度和降水的变化, 森林植被类型也发生变化, 并在纬度梯度上呈现一定的分布规律。此外, 森林类型也会对土壤理化属性产生一定的影响, 如土壤碳氮比。为了实际研究的方便, 大尺度研究通常按照纬度范围将森林分为热带、温带和北方森林(LeBauer & Treseder, 2008; Yuan & Chen, 2012; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018; Feng & Zhu, 2019)。研究发现, 气候对森林地上部分生产力对N添加的响应具有重要调节作用, 表现为生产力对N添加的响应随着年平均气温和年降水量的增加而增加(LeBauer & Treseder, 2008)。

全球整合分析结果表明, 单独的N和P添加整体上提高了森林地上部分的生物量和生产力, 以及地上地下的总生物量和生产力(Janssens *et al.*, 2010; Yuan & Chen, 2012; Li *et al.*, 2016; Čapek *et al.*, 2018; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018; Hou *et al.*, 2020)。虽然, N和P的作用整体上以促进为主, 但这种N、P的促进作用在不同气候区的森林中存在差异。N的促进作用在北方森林和温带森林中最为明显, 但是在热带森林中较弱或不明显(Yuan & Chen, 2012;

Tian *et al.*, 2017; Lu *et al.*, 2018; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018); 而P的促进作用在热带森林中稍强于温带森林, 这些相异性的结果可能与N、P养分限制的纬度格局有关(Vitousek, 1984; Vitousek *et al.*, 2010; Norby *et al.*, 2016; Du *et al.*, 2020)。生态系统的N输入主要来源于生物固氮, 而P输入主要来源于岩石风化(Vitousek *et al.*, 2010; Peñuelas *et al.*, 2013)。由于温度和降水量较高, 土壤发育时间较长, 生物固氮作用强且积累时间较长, 土壤碳氮比较小, N矿化速率以及N循环速率较高(Cleveland *et al.*, 1999; Xu *et al.*, 2013; Deng *et al.*, 2018; Dynarski & Houlton, 2018), 热带森林被认为是N充足的生态系统类型(Vitousek & Farrington, 1997; Vitousek *et al.*, 2010); 但是, 由于土壤发育时间较长, 风化程度较高, 土壤P淋溶流失严重, 热带森林的P较为缺乏而表现为植物生长受到P的限制(Vitousek, 1984; Elser *et al.*, 2007; Vitousek *et al.*, 2010)。与之相反, 在北方森林中, 由于温度较低, 土壤发育时间较短, 土壤碳氮比较大, 生物固氮作用以及N矿化作用较弱(Xu *et al.*, 2013; Deng *et al.*, 2018; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018), 北方森林生态系统生产力更多地受到N的限制(Magnani *et al.*, 2007; LeBauer & Treseder, 2008; Vitousek *et al.*, 2010)。在温带森林或中纬度区域, 生态系统生产力应该受到N和P的共同限制(Hedin, 2004)。因此, 在北半球纬度梯度上, 从南到北P的限制程度逐渐减弱, 而N的限制程度逐渐增强。与此类似, 在热带森林地区, 沿海拔梯度也存在与纬度梯度相似的N和P养分限制的格局, 这种格局的产生可能主要和海拔梯度上气候和土壤条件的异同有关系; 一般表现为低海拔的热带低地雨林主要受P的限制, 而高海拔的热带山地森林主要受N的限制(Walker & Syers, 1976; Vitousek, 1984; Vitousek & Farrington, 1997; Aragão *et al.*, 2009)。然而, 最新的一项整合研究发现, 在热带森林中并不存在海拔梯度上的N、P限制格局(Wright, 2019)。因此, 在热带森林区域, 海拔梯度上的养分限制格局是否存在以及能否用这种格局解释热带低地雨林和山地雨林树木生长和生产力响应N、P添加的差异仍存在争议, 还需要进一步的研究。

3.2 树木径级与林龄

不同案例点的研究大都发现树木径级和林龄对树木生长和森林生产力具有调控作用。就径级而言,

其划分起止范围并无统一标准,不同的研究之间存在很大的差异(表2)。在实际操作中,一般是根据样地内树木胸径的频率分布情况将树木分为大、中、小3种径级。树木的径级通常与林龄(树龄)存在很好的相关关系,在实际研究中二者可以互为参考。

在生态系统内的某类植物个体或群体水平上(如小树与大树),N、P添加对树木生长的影响因树木径级的不同而存在差异。海南热带山地森林的一项为期5年的研究发现,P添加对小树($DBH \leq 10\text{ cm}$)和中树($10\text{ cm} < DBH \leq 20\text{ cm}$)的生长表现为显著的促进作用;但对大树($DBH > 20\text{ cm}$)的生长没有显著影响(Jiang *et al.*, 2018)。其他一些在热带森林中开展的实验也表明,N、P添加对树木生长的影响也因树木径级的不同而存在明显的差异(Alvarez-Clare *et al.*, 2013; Fisher *et al.*, 2013)。在鸡公山温带森林的研究表明,N添加对小树和大树生长都没有显著的影响,而P添加在小树中表现为显著的促进作用(Li *et al.*, 2018)。也有研究发现,N、P添加对树木生长的促进作用与树木的初始大小具有密切的正相关关系,即在N、P添加下大树的生长要快于小树(Báez & Homeier, 2018)。总体而言,在同一林分中,小树(幼树)对N、P添加的响应具有一定的不确定性。N、P添加对小树生长的影响可表现为促进作用(Alvarez-Clare *et al.*, 2013; 刘修元等, 2015; Li *et al.*, 2018),也可能产生抑制作用(Tian *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018; 邹安龙等, 2019),这种迥异的结果可能取决于小树与大树之间的资源竞争关系。小树生长的负响应可能主要与植物生态生理过程的光可利用性有关系。小树通常为林下植物或被压木,在对光的竞争中处于劣势地位(刘修元等, 2015; Tian *et al.*, 2017);由于光可利用性的限制,林下植物不能吸收所添加的养分来提升自身的光合速率(Alvarez-Clare *et al.*, 2013)。

在生态系统尺度上,N、P添加对树木生长和森林生产力的影响在不同的林龄中也不尽相同,受到

林龄的调控。Goswami等(2018)在温带森林的研究发现,N添加对幼龄林生长的促进作用强于中龄林和成熟林;P添加在中龄林中的促进作用最为明显,而在幼龄林和成熟林中均没有明显的作用。然而,也有研究发现,N、P添加对次生林(林龄较小)的生长表现为促进,而对成熟林没有显著影响,即次生林的生长响应明显高于成熟林(Wright *et al.*, 2018; Wright, 2019)。也有定量研究发现,N添加对树木生长的影响随着年龄的增大而显著降低(Vadeboncoeur, 2010),表明幼龄林对N添加的响应更为强烈。总体而言,目前的研究结果表明,N添加对幼龄林的促进作用一般高于中龄林和老龄林(Vadeboncoeur, 2010; Rappe-George *et al.*, 2013; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018),因为幼龄林树木在吸收添加的养分之后,能够快速地进行光合作用,合成自身新陈代谢所需要的有机物,生长相对较快。Wright等(2018)认为老龄林生长对N、P添加响应较弱的原因可能存在于两个方面:一方面,生活在养分可利用性较低环境中的物种已经适应了这种养分缺乏的条件,在面对较好的养分条件时其增加生长的潜力有限(Coley *et al.*, 1985),群落生长的响应可能需要等到物种组成发生变化以适应较高养分可用性时才能体现出来(Chapin III *et al.*, 1986);另一方面,植物在施肥条件下其组织中的N含量升高,会增加其受到天敌(食草动物和其他害虫)危害的风险并消耗其初级生产力,从而对树木生长的响应产生不利影响(Andersen *et al.*, 2010)。

3.3 植物功能性状

多数研究发现,不同物种树木的生长对N、P添加的响应不尽相同(Báez & Homeier, 2018; Goswami *et al.*, 2018; DeForest & Snell, 2020),这种差异在很大程度上可能取决于植物功能性状的异同。植物功能性状是植物对外界环境长期响应与适应后所呈现出来的可量度的特征(Violle *et al.*, 2007),如叶片特征(大小、厚度、韧性、比叶面积和元素含量等),

表2 基于胸径的树木等级划分

Table 2 Methods for assessing the effects of nitrogen and/or phosphorus addition on plant growth and productivity

胸径等级 Classes for diameter at breast height (cm)			参考文献 Reference
小树 Small tree	中树 Medium tree	大树 Large tree	
3–10	10–20	>20	Fisher <i>et al.</i> , 2013; Jiang <i>et al.</i> , 2018; Zou <i>et al.</i> , 2019
5–10	10–30	>30	Alvarez-Clare <i>et al.</i> , 2013; Tian <i>et al.</i> , 2017
5–15		>15	Li <i>et al.</i> , 2018
10–25		>25	Wright <i>et al.</i> , 2018

根系特征(根系构型、根系呼吸、根系分泌物、直径、长度和元素含量等)以及生物性状(植物共生菌根、固氮等)等(Cornelissen *et al.*, 2003; Bardgett *et al.*, 2014; 何念鹏等, 2018)。目前, 植物功能性状调控树木生长响应N、P添加方面的研究主要集中在共生菌根类型和树木固氮特性两个方面。

3.3.1 共生菌根类型

在菌根类型上, 不同研究发现, 与丛枝菌根(AM)真菌共生的树种(AM树种)和与外生菌根(ECM)真菌共生的树种(ECM树种)在N、P沉降下的响应存在差异, 表明菌根类型会调控N、P添加对树木生长和森林生产力的影响(Thomas *et al.*, 2010; Averill *et al.*, 2018; DeForest & Snell, 2020)。在N添加研究方面, 基于美国森林资源清查数据的研究表明, N沉降促进了11个物种的生长, 抑制了3个物种的生长, 而且AM树种全部表现为促进作用(Thomas *et al.*, 2010)。最新的一项研究表明, 在N水平低的时候, ECM树种的生长对N的响应要高于AM树种, 而在N水平高的时候, AM树种的生长要高于ECM树种(Averill *et al.*, 2018)。AM树种和ECM树种对N可利用性增加的差异性响应, 可能与它们对N的获取与利用策略有关系。与ECM真菌相比, AM真菌缺少分解土壤有机质的酶, 主要获取土壤中的无机N来满足新陈代谢的需要和向植物输送养分(Chalot & Brun, 1998; Talbot *et al.*, 2008)。因此, 当活性N沉降导致土壤N的可利用性提高时, AM树种能够比ECM树种获得更多的益处使生长加快。

在P添加研究方面, 一项最新的研究发现, P添加促进了AM树种的生长, 但是对ECM树种的生长表现为抑制(DeForest & Snell, 2020)。与N获取策略类似, ECM树种占优势的森林中有机P循环主导P的可利用性, 而在AM树种占优势的森林中, 无机P是最常见的可利用性P来源(Rosling *et al.*, 2016)。P添加对AM树种生长的促进作用可能与AM真菌能够帮助植物更加有效地获取P或者P添加下N的可利用性提高有关(Nasto *et al.*, 2014; DeForest & Snell, 2020), P添加对ECM树种的抑制作用可能与AM树种和ECM树种之间的地下营养资源的竞争或P添加下的N过量所造成的负效应有关(DeForest & Snell, 2020)。需要注意的是, P添加对AM和ECM树种的这种不同影响是基于3个受到P限制的温带森林的实验结果得到的(DeForest & Snell, 2020), 这一结果可

能具有局限性。因此, P添加对AM和ECM树种生长产生不同影响的潜在机制目前还不十分清楚, 需要广泛的研究。

3.3.2 树木固氮属性

植物的固氮属性会调控N、P添加对树木生长的影响, 原因可能是固氮植物与非固氮植物具有不同的养分获取策略。Nasto等(2019)研究发现, 在土壤养分可利用性较低的热带森林土壤中, N和P共同添加(该研究中土壤P含量较低, 可能P添加起主要作用)促进了非固氮植物的生长; 但对固氮植物的生长影响不大。固氮植物在养分有限的情况下, 可以通过固氮作用满足自身对N的需求, 同时通过固氮还可以促进根系磷酸酶的产生, 增强植物对P的获取能力(Houlton *et al.*, 2008; Marklein & Houlton, 2012; Nasto *et al.*, 2014)。在这种情况下, 与非固氮植物相比, N和P共同添加对固氮植物的生长并不表现出明显的促进作用(Nasto *et al.*, 2019)。此外, 有研究发现, 在光资源受限的时候, N添加对树木的共生固氮作用及其生长均没有显著影响; 而在光资源充足的时候, N添加抑制了树木共生固氮, 促进了其生长; 该研究结果揭示了N添加对固氮树木生长的影响也会受到光资源的调控(Taylor & Menge, 2018)。与固氮植物相比, 在N和P添加下, 非固氮植物的养分限制得到缓解, 表现为N和P添加促进其生长。此外, 也有研究表明, P添加可以通过促进固氮植物的结瘤和共生固氮作用来促进植物的生长(Waring *et al.*, 2019; Zheng *et al.*, 2019)。然而, 对于非固氮植物, P添加对其生长的影响可能比较复杂, 这是因为P添加虽然可以提高P的可利用性, 但会降低游离固氮作用(Zheng *et al.*, 2019)。因此, P添加对非固氮植物生长的影响可能取决于N的可利用性状态。总体而言, 在P可利用性较低时, 单独的P添加对固氮树木(或固氮树木占优势的森林)生长的促进作用较非固氮树木(或非固氮树木占优势的森林)大, 而单独的N添加对固氮与非固氮植物(或固氮与非固氮植物分别占优势的森林)生长的促进作用与单独的P添加相反。

3.3.3 保守性与获得性性状

尽管基于菌根类型和固氮属性分类的研究能够为我们提供树木生长响应N、P添加的认识, 但是依旧缺乏机理上的深度解释, 即为什么不同种类的树种对N、P添加具有不同的响应, 哪些因素决定了这

种响应的差异性。近期, Baez和Homeier (2018)提出了一个基于植物功能性状的定量研究思路, 该研究采用主成分分析对所测定的多个性状进行了降维处理, 并建立树木生长响应与主成分得分之间的关系。该研究指出, N、P添加对树木生长的影响与植物的养分获取策略密切相关, 具有获得性功能性状(高叶片N和P含量、高比叶面积)的树木在N添加下的生长速率高于具有保守性功能性状(高树干密度、高叶片坚硬度)的树木, 而在P添加下相反, 树木生长的这种响应可能与树木对长期缺P环境的适应有关(Baez & Homeier, 2018; Wright *et al.*, 2018)。此外, 有研究指出植物的系统发育关系对于预测树木响应N、P添加具有重要作用(Wooliver *et al.*, 2017), 这可能与亲缘关系较近的树种具有相似的功能性状有关。

3.4 植物和微生物相互作用关系

尽管有很多研究发现, N、P添加能够促进生态系统尺度上的树木生长和森林生产力, 但是N、P添加对它们的抑制作用在实验中也经常被观测到(Harpole *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2018; Nasto *et al.*, 2019)。因此, 这对根据N、P添加是否促进生长从而判断生态系统或树木N、P的限制提出了挑战。以往的研究表明, 长期的N、P添加能够导致土壤pH值下降, 使得土壤酸化(Tian & Niu, 2015; Dai *et al.*, 2018)。尽管N、P添加所产生的负效应能够从过量的养分添加所产生的土壤酸化等毒害作用进行解释, 但是当没有毒害作用发生时, N、P添加依旧对树木生长产生负效应(Čapek *et al.*, 2018)。针对这种情况, Čapek等(2018)提出了一个基于植物和微生物相互作用(plant-microbe interaction)的新的概念框架模型来解释并预测在生态系统尺度上N、P添加对初级生产力的影响。在该化学计量框架模型中, 植物与微生物之间的相互作用包括两种情况: 一是竞争关系; 二是协作关系, 如植物通过根系向土壤中分泌活性有机碳, 促进微生物的生长, 而微生物矿化有机质为植物提供N或P。该概念框架模型认为, 在一个生态系统中存在3种N、P的限制模式, 一是对于植物和土壤微生物都是N限制; 二是对于植物为N限制, 但是对于土壤微生物是P限制; 三是对于植物和土壤微生物都是P限制。简单来说, 如果一个系统中, 植物和微生物之间是协作关系占主导, 添加对植物生长非限制性的养分可以通过促进受该养分限制的

微生物生长而间接提高植物的营养和生长; 相反, 在植物和微生物间是竞争作用占主导的系统内, 植物会受到多种养分的共同限制(Čapek *et al.*, 2018)。该概念框架模型能够很好地解释生态系统生产力对N、P添加的响应, 并对以往研究中难以解释的响应提供了解决思路。

3.5 区域养分沉降速率

研究表明, 区域环境中的N沉降速率对N添加对树木生长的效应具有调控作用(Vadeboncoeur, 2010; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018)。Schulte-Uebbing和de Vries (2018)发现, N添加对森林生长的效应在环境N沉降速率较低时表现为显著促进, 而在环境N沉降速率较高时不产生明显影响。Vadeboncoeur (2010)发现, N添加对森林生长的影响随环境N沉降速率的增加而显著降低。环境N沉降速率调节树木生长响应N添加的原因可能在于, 不同N沉降速率下N添加对树木生长的相对影响和生态系统的N饱和程度不同。N沉降速率越高, 生态系统越接近N饱和, 额外的N添加所引起的相对效应较小; 而N沉降速率越低, 生态系统越远离N饱和, 额外的N添加所引起的相对效应较大。区域本底N或P沉降速率是否会对P添加的效应产生影响还缺乏相关研究, 其关系尚不清楚。

3.6 实验处理条件

除环境与生物因素外, 树木生长及生产力对养分添加的响应程度也会受到实验处理条件的影响, 如养分添加量、实验持续时间、养分种类等。在养分添加量方面, 不同的研究结果并不统一。一些研究发现, 树木生长及生产力对养分添加的响应随添加量的升高而增大(Magnani *et al.*, 2007; Du & Fang, 2014; 刘修元等, 2015)。然而, 也有研究表明单位N、P添加量所导致的地上生产力增加量随养分添加量的增加而降低(Högberg *et al.*, 2006; Tian *et al.*, 2016; Schulte-Uebbing & de Vries, 2018)。目前, 多数研究结果显示树木生长速率与N添加量之间是非线性关系(一般为凸形抛物线), 表现为中水平N添加的促进作用强于低水平N和高水平N添加(Braun *et al.*, 2017; Averill *et al.*, 2018), 这可能是因为N添加量过高时会暂时超过微生物对N的需求, 从而导致硝化作用增强和土壤酸化(Högberg *et al.*, 2006; Tian & Niu, 2015; Chen *et al.*, 2016), 对植物根系产生毒害作用以及降低植物的光合作用能力。研究发现,

常绿针叶林的光合作用能力与N添加量存在凸形抛物线关系(Fleischer *et al.*, 2013)。对于P添加而言, 当前的研究结果发现, 植物地上和地下的生物量和生产力的响应基本都随着P添加量的增加而增强(Li *et al.*, 2016), 或者达到一定添加量时树木生长不再变化(McGrath *et al.*, 2003)。此外, 养分添加对树木生长和生产力的影响会随实验处理时间而发生变化。有研究发现, N添加对森林生产力的促进作用随时间的持续而逐渐减弱(Rappe-George *et al.*, 2013), 但也有研究表明随着施肥时间的持续树木生长对N添加的响应逐渐增强(刘修元等, 2015); 这种差异可能和森林所处的林龄阶段、树种以及施肥的时间跨度有关。养分种类也会影响森林生产力对N、P添加的响应, 研究发现, 过磷酸钙(或重过磷酸钙)对森林生产力的促进作用强于磷酸二氢钠等P肥(Li *et al.*, 2016; Hou *et al.*, 2020), 这可能与过磷酸钙中含有的额外的钙和硫元素对植物生长的促进作用和对土壤环境的调节作用有关(Vadeboncoeur, 2010; Hopmans & Elms, 2013; Mainwaring *et al.*, 2014)。

4 总结与展望

目前, 关于N、P添加对树木生长和森林生产力的影响已经有很多相关研究, 一些新出现的机制或新发现, 拓展了我们对N、P沉降背景下森林生态系统生产力变化的认识。以前的观点认为, 在纬度梯度上热带森林生产力主要受P限制, 北方森林和温带森林生产力主要受N限制(Vitousek, 1984; Vitousek *et al.*, 2010)。然而, 也有研究指出在亚热带和温带的一些区域, 主要是小树而不是大树受到P的限制(Jiang *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2018); 启示我们当评价森林生产力养分限制的时候需要考虑树木大小依赖的养分限制。从基于单一的树木径级和树木的某一生物性状(如固氮属性、共生菌根), 到基于定量的植物功能性状、植物和微生物之间的相互作用关系, 我们对树木生长响应N、P添加的理解逐渐深入。基于此, 我们对N、P添加对树木生长和森林生产力影响的研究进行了总结与归纳(图3), 该图涵盖了树木生长和森林生产力的评估方法、植物功能性状以及植物和微生物之间的关系, 为理解N、P添加影响树木生长提供了研究思路。尽管如此, 目前关于树木生长和生产力如何响应N、P添加仍然存在很多不清楚的方面, 限制了我们的深层认识, 未来需要在以

下几个方面加强研究。

(1)加强树木生长响应N、P添加的生理学机制研究。一项在N富集的热带森林中的N添加实验表明, 10年左右的N添加使土壤发生了酸化, 降低了土壤中的盐基离子(钙和镁)的可利用性, 但是树木能够通过增强叶片蒸腾作用提高对盐基离子的吸收来维持自身的养分平衡(Lu *et al.*, 2018)。N和P的可利用性提高后, 植物的生理活动会发生相应的响应, 这些响应可能会对树木的生长产生影响, 并最终反应到DBH和生物量变化上。目前, 仅有少数研究(Zhu *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2018; Lu *et al.*, 2018)对N、P添加后的树木生理水平上的响应(光合作用、蒸腾作用、叶片养分重吸收效率等)进行了测定。因此, 后续研究可以从植物的生理角度开展, 如光合作用、水分传输、根系寿命等, 以期能够提供深入的机理解释。

(2)研究树木各部分生长对N、P添加之后的分配与权衡。N、P添加常常会改变树木各部分(如凋落物、叶片、粗根、细根、枝干)的生产力比例(Du & Fang, 2014; BassiriRad *et al.*, 2015; 毛宏蕊和金光泽, 2017), 即N、P添加影响树木生产力向各部分的分配策略。整合分析研究表明, N、P添加倾向于降低植物的地下生产力(Janssens *et al.*, 2010; Peng *et al.*, 2017)和地下部分与地上部分生物量之比(Lu *et al.*, 2011b; Li *et al.*, 2016; Peng & Yang, 2016)。这种变化可能与植物在面对N、P可利用性提高时, 不需要将更多的光合作用产物分配到地下来获取养分, 而是产生更多的地上生物量有关。在这种情况下, 以胸径的变化衡量树木生长对养分添加的响应会存在一定的偏颇。然而, 即使是基于生产力的测定研究树木生长的响应, 绝大多数研究还是用一个不变的相对生长方程估测对照和施肥处理组的生产力变化, 同样也会使得结果与真实情况存在差异(Ibáñez *et al.*, 2016)。因此, 后续的研究需要重视养分添加之后树木各部分生长之间的权衡与分配策略, 以提高对树木生长和森林生产力估测的精度。

(3)深度研究植物功能性状在调节与预测树木生长对N、P添加响应中的作用。尽管已有相关研究从植物功能性状的角度研究了N、P添加如何影响树木生长, 但这些研究还依旧十分匮乏, 而且现有的研究也仅仅考虑了单一的植物功能性状(Thomas *et al.*, 2010; Averill *et al.*, 2018; Nasto *et al.*, 2019)。植

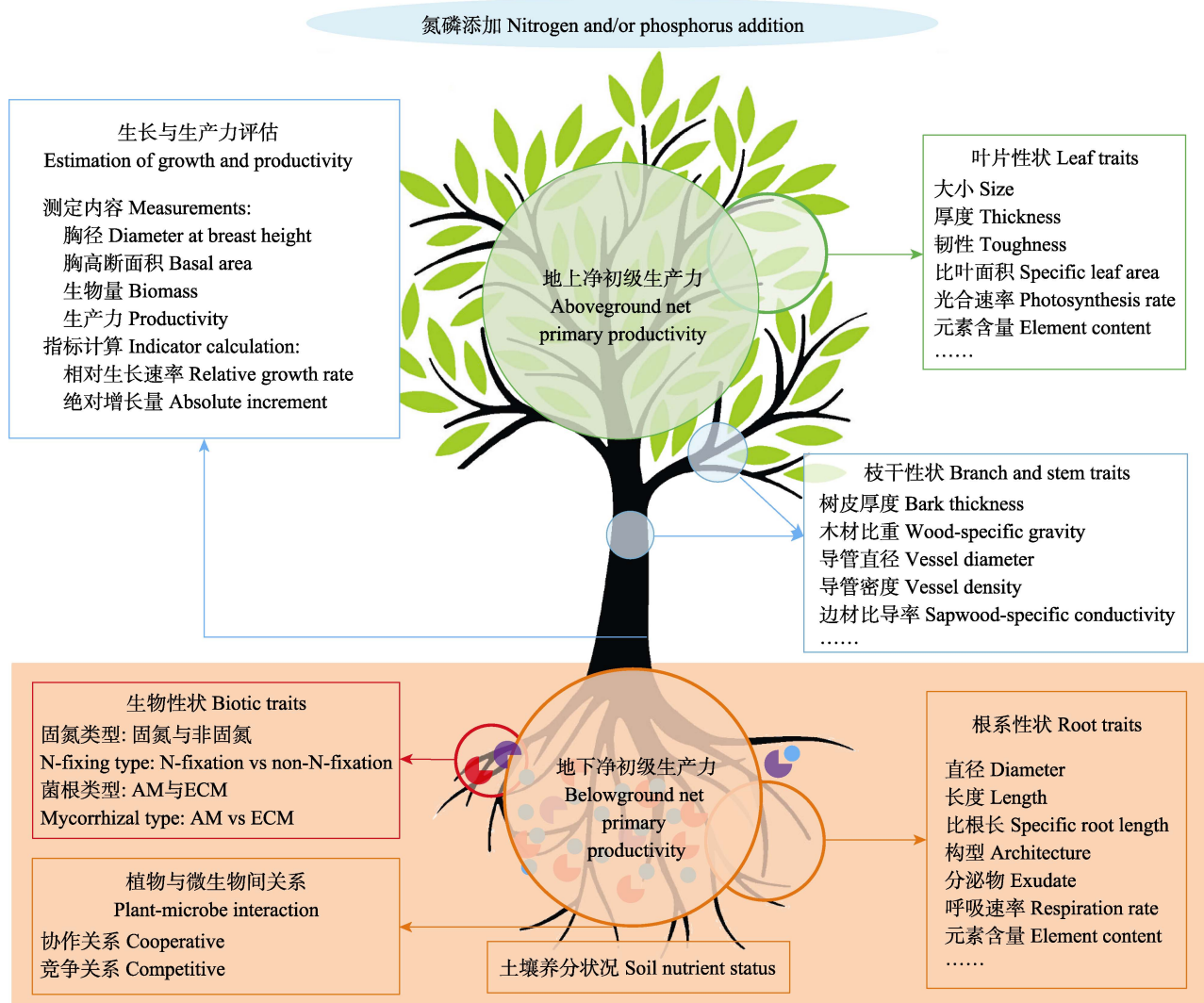


图3 氮和磷添加对树木生长及森林生产力影响研究的总结图。AM, 丛枝菌根; ECM, 外生菌根。

Fig. 3 Summary diagram for studying the effects of nitrogen and/or phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems. AM, arbuscular mycorrhizal; ECM, ectomycorrhizal.

物的功能性状具有多个维度, 而且这些性状常常是交织在一起, 比如植物可以同时具备固氮和共生菌根的特性, 固氮植物具有较高的AM菌根侵染率等 (Nasto *et al.*, 2014)。在这种情况下, 考虑单一的功能性状可能会使研究结果受到其他因素的干扰。因此, 在未来研究中需要综合考虑植物各个部分的性状, 并采用较为复杂全面的统计方法定量分析植物功能性状在调控树木生长响应N、P添加中的作用。

(4)加强树木之间的竞争关系调控N、P添加影响树木生长的研究。目前, 大部分的研究还是以林分尺度的整体生物量变化来检验N、P添加对树木生长的影响(Harpole *et al.*, 2011), 忽视了不同物种、不同个体之间的资源竞争作用。在某一林分中, 大树的生长在N、P添加下生长加快, 而小树却生长缓慢,

这不利于森林的更新, N、P添加最终可能会对长期的森林生长产生抑制作用。在长期尺度上, N、P沉降可能会改变森林群落的径级分布, 进而会影响森林物种组成和生产力的改变(鲁显楷等, 2019)。因此, 未来的研究需要关注单株树木在生态系统中的空间位置分布以及与其他树木的竞争关系, 并将这种关系融入到模型中以提高长期预测的精度。

(5)加强开展长期的和联网的N、P添加对树木生长影响的研究。一项长达30年的N添加研究表明, N添加对树木生长的影响随时间波动, 在前10年里, N添加显著促进了树木生长, 而随后的20年里N添加抑制了树木生长(Saarsalmi *et al.*, 2012); 这种变化可能与植物对土壤N的周期性响应有关系。树木的生长周期较长, 短时间内小树对N、P添加的响应可

能较为迅速, 而较长时期内才能观测到大树的响应; 因此, 需要长时间的观测才能得到更加精确的结果。然而, 当前大部分的养分添加实验持续时间都较短, 仅有个别长期实验(Högberg *et al.*, 2006; Saarsalmi *et al.*, 2012; Rappe-George *et al.*, 2013), 这限制了我们对自然长期N、P沉降背景下树木生长响应的认识。后续研究需要在全球范围内尤其是北方森林和热带森林不同类型森林中开展长期的N、P添加实验, 以提高我们对不同演替阶段森林的树木生长响应N、P沉降的认识。此外, 虽然当前在全球森林中已有一定数量的N、P添加实验, 但是这些实验的处理条件存在很大差异, 如养分添加量、养分种类、养分添加方式(溶液或者固体)。这些不一致的实验处理条件会对实验结果产生一些影响(Schulte-Uebbing & de Vries, 2018), 限制了我们在N、P添加对不同森林间树木生长及生产力影响的机制比较。目前, 草地中分布式协作性的实验(coordinated distributed experiment)养分添加网络(Nutrient Network, NutNet)已经开展(Borer *et al.*, 2014), 它采用基本相同的实验设计、观测与采样手段, 已经取得了良好的成效, 这为森林等其他生态系统联网实验的开展提供了良好的借鉴。因此, 森林中的养分添加实验网络也亟待开展, 这将有助于我们加深对养分富集调控树木生长机制的认识与理解。

参考文献

- Alvarez-Clare S, Mack MC, Brooks M (2013). A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology*, 94, 1540–1551.
- Andersen KM, Corre MD, Turner BL, Dalling JW (2010). Plant-soil associations in a lower montane tropical forest: physiological acclimation and herbivore-mediated responses to nitrogen addition. *Functional Ecology*, 24, 1171–1180.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Metcalfe DB, Silva-Espejo JE, Jiménez E, Navarrete D, Almeida S, Costa ACL, Salinas N, Phillips OL, Anderson LO, Alvarez E, Baker TR, Goncalvez PH, Huamán-Ovalle J, Mamani-Solórzano M, Meir P, Monteagudo A, Patiño S, Peñuela MC, Prieto A, Quesada CA, Rozas-Dávila A, Rudas A, Silva Jr JA, Vásquez R (2009). Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6, 2759–2778.
- Averill C, Dietze MC, Bhatnagar JM (2018). Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks. *Global Change Biology*, 24, 4544–4553.
- Báez S, Homeier J (2018). Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: insights from a long-term nutrient manipulation experiment. *Global Change Biology*, 24, 399–409.
- Bardgett RD, Mommer L, de Vries FT (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692–699.
- BassiriRad H, Lussenhop JF, Sehtiya HL, Borden KK (2015). Nitrogen deposition potentially contributes to oak regeneration failure in the Midwestern temperate forests of the USA. *Oecologia*, 177, 53–63.
- Borer ET, Harpole WS, Adler PB, Lind EM, Orrock JL, Seabloom EW, Smith MD (2014). Finding generality in ecology: a model for globally distributed experiments. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 65–73.
- Braun S, Schindler C, Rihm B (2017). Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: the role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate. *Science of the Total Environment*, 599–600, 637–646.
- Camarero JJ, Carrer M (2017). Bridging long-term wood functioning and nitrogen deposition to better understand changes in tree growth and forest productivity. *Tree Physiology*, 37, 1–3.
- Čapek P, Manzoni S, Kaštovská E, Wild B, Diáková K, Bárta J, Schneckner J, Biasi C, Martikainen PJ, Alves RJE, Guggenberger G, Gentsch N, Hugelius G, Palmtag J, Mikutta R, Shibistova O, Urich T, Schleper C, Richter A, Šantrůčková H (2018). A plant-microbe interaction framework explaining nutrient effects on primary production. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1588–1596.
- Carlson CA, Burkhart HE, Lee Allen H, Fox TR (2008). Absolute and relative changes in tree growth rates and changes to the stand diameter distribution of *Pinus taeda* as a result of midrotation fertilizer applications. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 2063–2071.
- Chalot M, Brun A (1998). Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. *FEMS Microbiology Reviews*, 22, 21–44.
- Chapin III FS, Vitousek PM, van Cleve K (1986). The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127, 48–58.
- Chen D, Li J, Lan Z, Hu S, Bai Y (2016). Soil acidification exerts a greater control on soil respiration than soil nitrogen availability in grasslands subjected to long-term nitrogen enrichment. *Functional Ecology*, 30, 658–669.
- Cleveland CC, Townsend AR, Schimel DS, Fisher H, Howarth RW, Hedin LO, Perakis SS, Latty EF, von Fischer JC, Elseroad A, Wasson MF (1999). Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N_2) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 13, 623–645.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin III FS (1985). Resource

- availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Crowley KF, McNeil BE, Lovett GM, Canham CD, Driscoll CT, Rustad LE, Denny E, Hallett RA, Arthur MA, Boggs JL, Goodale CL, Kahl JS, McNulty SG, Ollinger SV, Pardo LH, Schaberg PG, Stoddard JL, Weand MP, Weathers KC (2012). Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the northeastern United States? *Ecosystems*, 15, 940–957.
- Dai Z, Su W, Chen H, Barberán A, Zhao H, Yu M, Yu L, Brookes PC, Schadt CW, Chang SX, Xu J (2018). Long-term nitrogen fertilization decreases bacterial diversity and favors the growth of Actinobacteria and Proteobacteria in agro-ecosystems across the globe. *Global Change Biology*, 24, 3452–3461.
- DeForest JL, Snell RS (2020). Tree growth response to shifting soil nutrient economy depends on mycorrhizal associations. *New Phytologist*, 225, 2557–2566.
- Deng M, Liu L, Jiang L, Liu W, Wang X, Li S, Yang S, Wang B (2018). Ecosystem scale trade-off in nitrogen acquisition pathways. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1724–1734.
- Du E, Fang J (2014). Weak growth response to nitrogen deposition in an old-growth boreal forest. *Ecosphere*, 5, 109. DOI: 10.1890/es14-00109.1.
- Du EZ, Terrer C, Pellegrini AFA, Ahlström A, van Lissa CJ, Zhao X, Xia N, Wu XH, Jackson RB (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13, 221–226.
- Dynarski KA, Houlton BZ (2018). Nutrient limitation of terrestrial free-living nitrogen fixation. *New Phytologist*, 217, 1050–1061.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Feng JG, Zhu B (2019). A global meta-analysis of soil respiration and its components in response to phosphorus addition. *Soil Biology & Biochemistry*, 135, 38–47.
- Fisher JB, Malhi Y, Torres IC, Metcalfe DB, van de Weg MJ, Meir P, Silva-Espejo JE, Huasco WH (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 172, 889–902.
- Fleischer K, Rebel KT, van der Molen MK, Erisman JW, Wassen MJ, van Loon EE, Montagnani L, Gough CM, Herbst M, Janssens IA, Gianelle D, Dolman AJ (2013). The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 27, 187–199.
- Goswami S, Fisk MC, Vadeboncoeur MA, Garrison-Johnston M, Yanai RD, Fahey TJ (2018). Phosphorus limitation of aboveground production in northern hardwood forests. *Ecology*, 99, 438–449.
- Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, Elser JJ, Gruner DS, Hillebrand H, Shurin JB, Smith JE (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862.
- He NP, Zhang JH, Liu CC, Xu L, Chen Z, Liu Y, Wang RL, Zhao N, Xu ZW, Tian J, Wang Q, Zhu JX, Li Y, Hou JH, Yu GR (2018). Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north–east transect of eastern China (NETEC). *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6359–6382. [何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 徐丽, 陈智, 刘远, 王瑞丽, 赵宁, 徐志伟, 田静, 王情, 朱剑兴, 李颖, 侯继华, 于贵瑞 (2018). 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析. 生态学报, 38, 6359–6382.]
- Hedin LO (2004). Global organization of terrestrial plant–nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10849–10850.
- Herbert DA, Fownes JH (1995). Phosphorus limitation of forest leaf-area and net primary production on a highly weathered soil. *Biogeochemistry*, 29, 223–235.
- Högberg P, Fan H, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489–499.
- Hopmans P, Elms SR (2013). Impact of defoliation by *Essigella californica* on the growth of mature *Pinus radiata* and response to N, P and S fertilizer. *Forest Ecology and Management*, 289, 190–200.
- Hou EQ, Luo YQ, Kuang YW, Chen CR, Lu XK, Jiang LF, Luo XZ, Wen DZ (2020). Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 11, 637. DOI: 10.1038/s41467-020-14492-w.
- Houlton BZ, Wang YP, Vitousek PM, Field CB (2008). A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 454, 327–334.
- Ibáñez I, Zak DR, Burton AJ, Pregitzer KS (2016). Chronic nitrogen deposition alters tree allometric relationships: implications for biomass production and carbon storage. *Ecological Applications*, 26, 913–925.
- Janssens IA, Dieleman W, Luysaert S, Subke JA, Reichstein
- www.plant-ecology.com

- M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman AJ, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao SL, Schulze ED, Tang J, Law BE (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, 315–322.
- Jiang J, Wang Y, Yang Y, Yu M, Wang C, Yan J (2019). Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type. *Plant and Soil*, 440, 523–537.
- Jiang L, Tian D, Ma S, Zhou X, Xu L, Zhu J, Jing X, Zheng C, Shen H, Zhou Z, Li Y, Zhu B, Fang J (2018). The response of tree growth to nitrogen and phosphorus additions in a tropical montane rainforest. *Science of the Total Environment*, 618, 1064–1070.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li Y, Niu S, Yu G (2016). Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 22, 934–943.
- Li Y, Tian D, Yang H, Niu S (2018). Size-dependent nutrient limitation of tree growth from subtropical to cold temperate forests. *Functional Ecology*, 32, 95–105.
- Liu XY, Du EZ, Xu LC, Shen HH, Fang JY, Hu HF (2015). Response of tree growth to nitrogen addition in a *Larix gmelinii* primitive forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 433–441. [刘修元, 杜恩在, 徐龙超, 沈海花, 方精云, 胡会峰 (2015). 落叶松原始林树木生长对氮添加的响应. 植物生态学报, 39, 433–441.]
- Lu M, Yang Y, Luo Y, Fang C, Zhou X, Chen J, Yang X, Li B (2011a). Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis. *New Phytologist*, 189, 1040–1050.
- Lu M, Zhou X, Luo Y, Yang Y, Fang C, Chen J, Li B (2011b). Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140, 234–244.
- Lu X, Vitousek PM, Mao Q, Gilliam FS, Luo Y, Zhou G, Zou X, Bai E, Scanlon TM, Hou E, Mo J (2018). Plant acclimation to long-term high nitrogen deposition in an N-rich tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 5187–5192.
- Lu XK, Mo JM, Zhang W, Mao QG, Liu RZ, Wang C, Wang SH, Zheng MH, Mori T, Mao JH, Zhang YQ, Wang YF, Huang J (2019). Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: an overview. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 500–522. [鲁显楷, 莫江明, 张炜, 毛庆功, 刘荣臻, 王聪, 王森浩, 郑棉海, Mori T, 毛晋花, 张勇群, 王玉芳, 黄娟 (2019). 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展. 热带亚热带植物学报, 27, 500–522.]
- Luo Y, Su B, Currie WS, Dukes JS, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, McMurtrie RE, Oren R, Parton WJ, Pataki DE, Shaw MR, Zak DR, Field CB (2004). Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience*, 54, 731–739.
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis PG, Kolari P, Kowalski AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007). The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447, 848–850.
- Mainwaring DB, Maguire DA, Perakis SS (2014). Three-year growth response of young Douglas-fir to nitrogen, calcium, phosphorus, and blended fertilizers in Oregon and Washington. *Forest Ecology and Management*, 327, 178–188.
- Mao HR, Jin GZ (2017). Impacts of nitrogen addition on net primary productivity in the typical mixed broadleaved-Korean pine forest. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(8), 42–49. [毛宏蕊, 金光泽 (2017). 氮添加对典型阔叶红松林净初级生产力的影响. 北京林业大学学报, 39(8), 42–49.]
- Markewitz D, Figueiredo RdO, de Carvalho CJR, Davidson EA (2012). Soil and tree response to P fertilization in a secondary tropical forest supported by an Oxisol. *Biology and Fertility of Soils*, 48, 665–678.
- Marklein AR, Houlton BZ (2012). Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 193, 696–704.
- McGrath JF, Copeland B, Dumbrell IC (2003). Magnitude and duration of growth and wood quality responses to phosphorus and nitrogen in thinned *Pinus radiata* in southern Western Australia. *Australian Forestry*, 66, 223–230.
- Nasto MK, Alvarez-Clare S, Lekberg Y, Sullivan BW, Townsend AR, Cleveland CC (2014). Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in low-land tropical rain forests. *Ecology Letters*, 17, 1282–1289.
- Nasto MK, Winter K, Turner BL, Cleveland CC (2019). Nutrient acquisition strategies augment growth in tropical N₂-fixing trees in nutrient-poor soil and under elevated CO₂. *Ecology*, 100, e02646. DOI: 10.1002/ecy.2646.
- Noguchi K, Nagakura J, Konôpka B, Sakata T, Kaneko S, Takahashi M (2013). Fine-root dynamics in sugi (*Cryptomeria japonica*) under manipulated soil nitrogen conditions. *Plant and Soil*, 364, 159–169.
- Norby RJ, de Kauwe MG, Domingues TF, Duursma RA, Ellsworth DS, Goll DS, Lapola DM, Luus KA, MacKenzie AR, Medlyn BE, Pavlick R, Rammig A, Smith B, Thomas R, Thonicke K, Walker AP, Yang X, Zaehle S (2016). Model-data synthesis for the next generation of forest free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. *New Phytologist*, 209, 17–28.

- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Peng YF, Guo DL, Yang YH (2017). Global patterns of root dynamics under nitrogen enrichment. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 102–114.
- Peng YF, Yang YH (2016). Allometric biomass partitioning under nitrogen enrichment: evidence from manipulative experiments around the world. *Scientific Reports*, 6, 28918. DOI: 10.1038/srep28918.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA (2013). Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 4, 2934. DOI: 10.1038/ncomms3934.
- Rappe-George MO, Gärdenäs AI, Kleja DB (2013). The impact of four decades of annual nitrogen addition on dissolved organic matter in a boreal forest soil. *Biogeosciences*, 10, 1365–1377.
- Reich PB, Hungate BA, Luo Y (2006). Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 611–636.
- Rosling A, Midgley MG, Cheeke T, Urbina H, Fransson P, Phillips RP (2016). Phosphorus cycling in deciduous forest soil differs between stands dominated by ecto- and arbuscular mycorrhizal trees. *New Phytologist*, 209, 1184–1195.
- Saarsalmi A, Smolander A, Kukkola M, Moilanen M, Saramäki J (2012). 30-year effects of wood ash and nitrogen fertilization on soil chemical properties, soil microbial processes and stand growth in a Scots pine stand. *Forest Ecology and Management*, 278, 63–70.
- Schulte-Uebbing L, de Vries W (2018). Global-scale impacts of nitrogen deposition on tree carbon sequestration in tropical, temperate, and boreal forests: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 24, 416–431.
- Talbot JM, Allison SD, Treseder KK (2008). Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology*, 22, 955–963.
- Taylor BN, Menge DNL (2018). Light regulates tropical symbiotic nitrogen fixation more strongly than soil nitrogen. *Nature Plants*, 4, 655–661.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC, Goodale CL (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3, 13–17.
- Tian D, Li P, Fang W, Xu J, Luo Y, Yan Z, Zhu B, Wang J, Xu X, Fang J (2017). Growth responses of trees and under-story plants to nitrogen fertilization in a subtropical forest in China. *Biogeosciences*, 14, 3461–3469.
- Tian D, Niu S (2015). A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 10, 024019. DOI: 10.1088/1748-9326/10/2/024019.
- Tian D, Wang H, Sun J, Niu S (2016). Global evidence on nitrogen saturation of terrestrial ecosystem net primary productivity. *Environmental Research Letters*, 11, 024012. DOI: 10.1088/1748-9326/11/2/024012.
- Vadeboncoeur MA (2010). Meta-analysis of fertilization experiments indicates multiple limiting nutrients in north-eastern deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1766–1780.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Vitousek PM (1984). Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65, 285–298.
- Vitousek PM, Farrington H (1997). Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 37, 63–75.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD, Matson PA (1993). Nutrient limitations to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park. *Biogeochemistry*, 23, 197–215.
- Walker TW, Syers JK (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15, 1–19.
- Waring BG, Pérez-Aviles D, Murray JG, Powers JS (2019). Plant community responses to stand-level nutrient fertilization in a secondary tropical dry forest. *Ecology*, 100, e02691. DOI: 10.1002/ecy.2691.
- Wieder WR, Cleveland CC, Kolby Smith W, Todd-Brown K (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. *Nature Geoscience*, 8, 441–444.
- Wooliver RC, Marion ZH, Peterson CR, Potts BM, Senior JK, Bailey JK, Schweitzer JA (2017). Phylogeny is a powerful tool for predicting plant biomass responses to nitrogen enrichment. *Ecology*, 98, 2120–2132.
- Wright SJ (2019). Plant responses to nutrient addition experiments conducted in tropical forests. *Ecological Monographs*, 89, e01382. DOI: 10.1002/ecm.1382.
- Wright SJ, Turner BL, Yavitt JB, Harms KE, Kaspari M, Tanner EVJ, Bujan J, Griffin EA, Mayor JR, Pasquini SC, Sheldrake M, Garcia MN (2018). Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests. *Ecology*, 99, 1129–1138.

- Xu XF, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 737–749.
- Yuan ZY, Chen HYH (2012). A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 3796–3802.
- Yue K, Fornara DA, Yang W, Peng Y, Peng C, Liu Z, Wu F (2017). Influence of multiple global change drivers on terrestrial carbon storage: additive effects are common. *Ecology Letters*, 20, 663–672.
- Zhao Q, Zeng DH (2019). Nitrogen addition effects on tree growth and soil properties mediated by soil phosphorus availability and tree species identity. *Forest Ecology and Management*, 449, 117478. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117478.
- Zheng M, Zhou Z, Luo Y, Zhao P, Mo J (2019). Global pattern and controls of biological nitrogen fixation under nutrient enrichment: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 25, 3018–3030.
- Zhou XL, Cai Q, Xiong XY, Fang WJ, Zhu JX, Zhu JL, Fang JY, Ji CJ (2018). Ecosystem carbon stock and within-system distribution in successional *Fagus lucida* forests in Mt. Yueliang, Guizhou, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 703–712. [周序力, 蔡琼, 熊心雨, 方文静, 朱剑霄, 朱江玲, 方精云, 吉成均 (2018). 贵州月亮山不同演替阶段亮叶水青冈林碳储量及其分配格局. 植物生态学报, 42, 703–712.]
- Zhu F, Lu X, Mo J (2014). Phosphorus limitation on photosynthesis of two dominant understory species in a lowland tropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 7, 526–534.
- Zou AL, Li XP, Ni XF, Ji CJ (2019). Responses of tree growth to nitrogen addition in *Quercus wutaishanica* forests in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 783–792. [邹安龙, 李修平, 倪晓凤, 吉成均 (2019). 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎林树木生长的影响. 植物生态学报, 43, 783–792.]

责任编辑: 陈世苹 编辑: 赵 航