

DOI: 10.20103/j.stxb.202208222404

陆啸飞, 郭洁芸, 王斌, 乐旭. 氮添加对中国陆地植被地上-地下生物量分配的影响. 生态学报, 2024, 44(4): 1313-1323.

Lu X F, Guo J Y, Wang B, Yue X. Effects of nitrogen addition on plant above- and below-ground biomass allocation in terrestrial ecosystems in China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1313-1323.

## 氮添加对中国陆地植被地上-地下生物量分配的影响

陆啸飞<sup>1,3</sup>, 郭洁芸<sup>2</sup>, 王斌<sup>1</sup>, 乐旭<sup>1,\*</sup>

1 南京信息工程大学环境科学与工程学院, 江苏省大气环境监测与污染控制高新技术研究重点实验室, 大气环境与装备技术协同创新中心, 南京 210044

2 南京大学生命科学学院生态学系, 南京 210023

3 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理院重点实验室, 广州 510650

**摘要:** 大气氮沉降水平持续升高导致的外源氮输入增加, 强烈影响了陆地生态系统的碳循环。目前, 已有大量报道证实了氮沉降升高对全球陆地植被固碳的积极影响。虽然之前大部分研究将这一结果归因于光合作用增强导致的地上生物量增加, 但最近的研究发现长期氮添加对植物地下根系的影响也同样重要。归纳整理了 181 篇公开发表的我国野外模拟氮沉降试验结果, 采用整合分析 (Meta-analysis) 方法, 定量评估了氮添加对我国陆地植被地上-地下生物量分配的影响特征和不同生态系统类型及施氮方式之间的影响差异。通过分析地上-地下生物量分配对氮添加的响应差异来探究植被碳增益对长期大气氮沉降增加的潜在响应机制。结果表明, 氮添加显著增强了我国陆地植被的光合作用及碳固存, 且植物碳增益在不同生态系统类型及施氮制度间有所差异。植物叶片的氮含量显著增加, 使得叶片碳氮比及凋落物碳氮比显著降低, 但并未显著影响细根的碳氮比。氮添加总体上显著提高了植物的净光合速率, 但降低了光合利用效率。地上生物量, 凋落物产量和根生物量平均分别显著增加了 38%, 17% 和 18%, 总体上植物地上部分对氮添加的响应程度比地下部分更高。然而, 不同生态系统类型的地上-地下生物量分配对氮添加的响应并不一致。在受氮限制的温带森林及草地生态系统, 地上生物量显著增加而根生物量的变化并不显著, 但是在富氮的亚热带森林则相反, 氮添加显著增加了根生物量而地上生物量增长不显著。回归分析表明, 地上生物量并不随着根生物量的增加而线性增加, 反而呈现先增加后降低的趋势。此外, 植物的净光合速率和光合氮利用效率随着叶片氮含量的增加, 也呈现先增加后降低的趋势。这暗示着大气氮沉降增加下的植物的碳分配策略是变化的, 随着外源氮添加的持续输入, 植物会由优先向地上部分分配更多的碳来促进地上生物量的增加, 转向向根系投入更多的碳来促进根系生长来获取其他资源。总之, 本研究认为植物地上和地下生物量增长之间的非线性关系可能会影响对陆地生态系统碳增益的预测, 未来的研究应该充分考虑长期大气氮沉降下植物生物量分配策略的变化。

**关键词:** 生物量; 整合分析; 大气氮沉降; 陆地生态系统; 碳分配策略

## Effects of nitrogen addition on plant above- and below-ground biomass allocation in terrestrial ecosystems in China

LU Xiaofei<sup>1,3</sup>, GUO Jieyun<sup>2</sup>, WANG Bin<sup>1</sup>, YUE Xu<sup>1,\*</sup>

1 Jiangsu Key Laboratory of Atmospheric Environment Monitoring and Pollution Control, Collaborative Innovation Center of Atmospheric Environment and Equipment Technology, School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

2 Department of Ecology, School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

3 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

**Abstract:** Increasing exogenous nitrogen (N) input due to the elevated atmospheric N deposition strongly affects the carbon

**基金项目:** 国家自然科学基金 (42275128); 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理院重点实验室开放基金 (VRMDE2203)

**收稿日期:** 2022-08-22; **采用日期:** 2022-11-03

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuexu@nuist.edu.cn

(C) cycle of terrestrial ecosystems. Nowadays, a large number of studies have demonstrated the positive effects of increasing N deposition on globally terrestrial vegetation C storage. While most of previous studies attributed it to the increased plant above-ground biomass due to the enhanced photosynthesis, recent studies have found that the effects of long-term N addition on below-ground biomass were also important for terrestrial C sinks. This study synthesized data from 181 available published papers across the Chinese major terrestrial ecosystems, and performed a meta-analysis to quantitatively evaluate the impact of the elevated N inputs on the biomass allocation of above- and below-ground in the Chinese terrestrial vegetation, as well as the differences between ecosystem types and fertilization regimes. We analyzed the different responses of plant biomass allocation to N enrichment to investigate the potential mechanisms of vegetation C gain response to chronically elevated atmospheric N deposition. Our results showed that N addition significantly enhanced the net photosynthetic rate and C storage in the Chinese terrestrial vegetation, and the responses of plant biomass allocation to N addition differed considerably between the different ecosystem types or fertilization regimes. The N concentration in the leaves of terrestrial plants significantly increased, and hence significantly reduced the C/N ratios in the leaves and litter, but did not significantly affect the C/N ratio in fine roots. N addition significantly increased plant net photosynthetic rate, but decreased photosynthetic nitrogen-use efficiency. On average, the above-ground biomass, litter mass, as well as root biomass increased significantly by 38%, 17%, and 18%, respectively. The magnitude of response of shoot to N addition was higher than that of the root in general. However, the responses of above- and below-ground biomass allocation to N addition were inconsistent in different ecosystem types. We found that the N addition significantly increased above-ground biomass but non-significantly increased root biomass in N-limited temperate forests and grasslands. Alternatively, N addition significantly increased root biomass rather than above-ground biomass in N-rich subtropical forests in China. The results of regression analysis showed that above-ground biomass did not increase linearly with the increase of root biomass, the response ratio of above-ground biomass firstly rising and then falling with the response ratio of root biomass. In addition, the net photosynthetic rate and photosynthetic nitrogen-use efficiency of plants also firstly increased and then decreased with the increase of leaf N concentration. It implies that the plant C partitioning strategies under the increased atmospheric N deposition are evolutionary development. With the continuous exogenous N inputs, plants would invest more C to promote root growth to acquire other resources, instead of preferentially investing more C to shoot to promote the increase of above-ground biomass. In summary, the nonlinear relationship between plant above- and below-ground biomass may affect predictions of C gain in terrestrial ecosystems, and future studies should focus on the changes in plant C partitioning strategy under long-term elevated atmospheric N deposition.

**Key Words:** biomass; meta-analysis; nitrogen deposition; terrestrial ecosystem; carbon partitioning strategy

农业活动和化石燃料燃烧产生的活性氮排放增加,导致大气氮沉降迅速升高<sup>[1-3]</sup>,全球大气氮沉降速率在过去几十年增加了3到5倍,且预计到21世纪末将继续增加2.5倍。尽管环境立法在全球取得了成功,许多地区向大气排放的氮氧化物不再增加<sup>[4-5]</sup>,中国的整体大气氮沉降速率已经趋于稳定甚至降低,但年均氮排放量由于多年来扩大工业、农业和畜牧业的生产而居高不下。就中国而言,自20世纪90年代以来,我国的年均大气氮沉降速率增加了约5倍<sup>[6]</sup>。大气氮沉降增加引起的氮富集导致土壤酸化、养分失衡、生物多样性丧失等多种生态问题<sup>[3]</sup>,这严重影响了全球陆地生态系统的植被生长<sup>[7-8]</sup>。考虑到碳氮循环之间的紧密耦合,陆地碳循环及其相关过程受到了不断增加的氮负荷的影响<sup>[9-10]</sup>。有研究认为,升高的大气氮沉降可以通过增加陆地生态系统植被的有机碳固存来减轻大气二氧化碳排放的负面影响<sup>[11-12]</sup>。迄今为止,已经有大量研究评估并报道了氮富集对全球和区域尺度下的陆地植被碳动态影响特征。

大气氮沉降增加对植物的显著影响之一是提供植物更多的可利用性氮,改善养分供给,进而促进植被生长。多项综合性研究通过汇编全球陆地生态系统植被的叶面氮含量数据集,证实了氮添加处理下的乔木和林

下植物物种的叶片氮含量显著增加<sup>[13-14]</sup>,并把这一现象主要归因于氮富集的累积效应。增加叶片氮含量通常会刺激植物的光合能力,从而增强植物的固碳<sup>[15-17]</sup>。先前一项研究通过对数百个野外实验结果的整合分析发现,在整个陆地生态系统中,氮添加分别显著增加了35%的地上生物量和23%的地下生物量<sup>[18]</sup>。而在森林生态系统中,Schulte-Uebbing 和 de Vries 等<sup>[8]</sup>的研究表明,受氮添加调控的全球地上和地下植被生长增加了约 177 Tg C/a 的碳封存,约占森林总生物量碳汇的 12%。中国的大多数氮添加实验也报告了对植物生长的积极影响。例如,潘庆民等<sup>[19]</sup>在内蒙古草原的研究发现,氮添加显著提高了羊草的地上、地下以及总生物量。值得注意的是,大部分的研究发现地上生物量对氮添加的响应往往要强于地下生物量的响应,更多的碳被分配到地上组织而不是地下组织,从而降低了植株根冠比<sup>[20-21]</sup>。最优分配理论认为,这是由于更多的外源可利用性氮输入,植物对地下部分(即根系)的营养投入变少,更多的碳被用于满足地上部分的生长来获取更多的光合利用资源<sup>[22-23]</sup>。

大气氮沉降增加通过影响根的形态(例如,根长和直径)、根生物量和与碳循环相关的功能(例如,根呼吸和细根分解)对植物根系生长产生了重要影响<sup>[24]</sup>。植物根系也是植物碳固存的重要组成部分,植物可以通过根呼吸和根际沉积的方式参与陆地碳周转。一些研究发现,细根产量占陆地年均净初级生产力的 20% 以上,与植物地上部分带来的碳输入相比,细根生物量可能是土壤有机碳积累的更主要来源<sup>[25]</sup>。有研究发现氮添加显著增加了兰州半干旱草地生态系统的总根生物量<sup>[26]</sup>,然而,也有研究结果报道了氮添加处理下,内蒙半干旱区羊草草原的根系生物量显著降低<sup>[27]</sup>。关于细根生物量对氮添加的响应也是充满争议。部分研究表明细根生物量会随着氮诱导下的植物生长而显著增加<sup>[28-29]</sup>。而更多的研究则支持氮添加会显著降低细根生物量<sup>[20,30]</sup>。一项全球性研究发现,氮添加显著增加了粗根(约 57%)和总根的生物量(约 20%),但显著降低了细根生物量(约 13%)<sup>[31]</sup>。这一结果表明,尽管不如地上生物量增加的那么显著,氮添加总体上也会促进根系生长,来增加植物碳固存。这些结果丰富了对氮富集下植物根系对大气氮沉降响应的综合理解。

植物生长及其碳分配对氮添加的响应由许多因素共同决定,例如地理变异、环境氮沉降速率、氮的形态或实验持续时间等<sup>[31-32]</sup>。在不同的生态系统类型中,氮富集对植被的影响可能存在不一致甚至相反的趋势。一般来说,在受氮限制的陆地生态系统,氮有效性的提高会促进植物碳的同化。相反,在富氮的生态系统中,高氮沉降可能会限制植物的生长。据报道,北方和温带森林中的地上植物生物量对氮添加响应较为显著,平均每千克氮能固定大约 14 kg 碳,然而在热带森林中植被对氮添加的响应则要小的多<sup>[33-34]</sup>。氮输入量增加导致的营养失衡可能是影响植物生长的重要因素<sup>[35]</sup>。这种现象在幼树中尤为明显,因为它们投入了更多的碳来增加木质部的生物量,以便随着氮可用性的增加而提高对光获取的竞争<sup>[36]</sup>。然而,韩等<sup>[37]</sup>对黄土高原长芒草的研究表明,随着氮添加速率的不断上升,原先提高的光合速率转而开始下降,李等<sup>[38]</sup>对三种乔木的实验也得到了类似的结论。这意味着氮添加对植物光合作用的影响可能存在一定阈值,一旦氮输入量超出范围,植物的养分平衡发生改变,光合作用将可能受到抑制。此外,一项超过 10 年的氮添加试验发现,在长期高氮沉降环境下,植物能通过改变水分利用策略来维持叶片养分供应<sup>[39]</sup>。通常来说,较高的叶片氮含量往往伴随着较高的水分利用效率,植物对氮添加的适应性响应,可能会影响植物地上碳增益对长期氮沉降的响应程度。

最近的一些野外实验研究已经关注到氮添加对植物光合作用的负面影响<sup>[15,40]</sup>。基于之前的研究结果,本研究推测长期的高氮沉降,并不总是能通过促进植物的光合作用来提高地上生物量的生长,并因此影响植物的碳分配策略。虽然已经有诸多的研究报道了植被的生物量分配对模拟氮沉降增加的响应,但不同研究之间由于施氮方案及生态系统类型等的差异,各研究得出的结论不尽相同。考虑到植物碳固存对陆地生态系统碳汇的重要作用,进一步探究大气氮沉降增加对植物地上-地下生物量碳分配策略影响的一般规律显得尤其必要。为此,本研究采用整合分析的方法,综合单个野外实验的结果,从整体上评估中国陆地生态系统植被地上地下碳动态对氮添加的响应。本文尝试解释以下两个科学问题:(1)大气氮沉降增加对中国陆地植被地上地下碳固存的影响特征,(2)及其对植物碳分配策略的潜在影响机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 变量筛选与数据收集

基于本研究内容,选取了外源氮输入影响下的植物地上和地下碳固存相关变量,来量化评估植被地上和地下碳分配对氮添加的响应机制。首先,利用 Web of Science 数据库 (<http://apps.webofknowledge.com>) 和中国期刊全文数据库 (CNKI, <http://www.cnki.net>) 进行文献检索,检索时间范围涵盖了 2000 年 1 月至 2021 年 12 月公开发表的中国陆地生态系统野外氮添加研究论文。检索词的选择参考了之前相似的整合分析<sup>[15,20]</sup>,用于在线检索的关键词组合包括“(nitrogen deposition OR nitrogen addition OR nitrogen enrichment OR nitrogen application OR nitrogen fertilization) and (above-ground biomass OR below-ground biomass OR photosynthesis OR water use efficiency OR leaf biomass OR root biomass OR litterfall)”。

为了保证实验数据的质量,本研究采用以下数据收集标准,只有符合标准的研究结果才会纳入此数据集:(1)本研究只纳入了野外氮添加实验的研究结果,而排除了开顶箱实验、实验室内培养及模型模拟等的研究数据。(2)氮添加实验中必须同时包含对照组和处理组,且各处理设置在完全相同的地理条件下,每组至少有三个重复。(3)相关结果参数的平均值和样本量可从文本中直接收集到,或可通过 Engauge Digitizer 软件进行提取。(4)在同一项研究中,不同的施氮速率或者植物物种作为独立的实验观测值纳入数据集。但是,如果同一项研究中包含不同采样时间的多次重复测量结果,则只纳入最新时间的测量值,以满足组内独立性要求。

本研究建立的数据集共有 13 个数值型变量,可分为 3 类:(1)植物生理相关变量:净光合速率、光合氮利用效率、长期水分利用效率;(2)植物地上碳相关变量:地上生物量、叶片生物量、凋落物产量、叶片氮含量、叶片碳氮比、凋落物碳氮比;(3)植物地下碳相关变量:总的根生物量(下文统称根生物量)、细根生物量、细根碳氮比、自养呼吸(即根呼吸)。本研究通过分析植物地上地下碳相关变量的响应,评估氮添加对我国陆地植被碳增益一般影响特征。此外,筛选出了同时报道地上地下碳固存,或者同时报道植物生理特征与碳固存的研究,以评估氮添加调控的植物碳分配策略的多种潜在机制。本数据集还详细记录了各研究的生态系统类型,氮添加速率,施氮持续时间,氮肥类型以及实验样地的经纬度坐标、年均气温和年均降水量等信息。最终,在 181 份经同行评审的出版物中,共收集到了包含中国主要陆地生态系统的 1319 对观测数据(图 1,详细信息可从补充数据集获取)。使用 Figshare 公共数据库上传了此数据集。

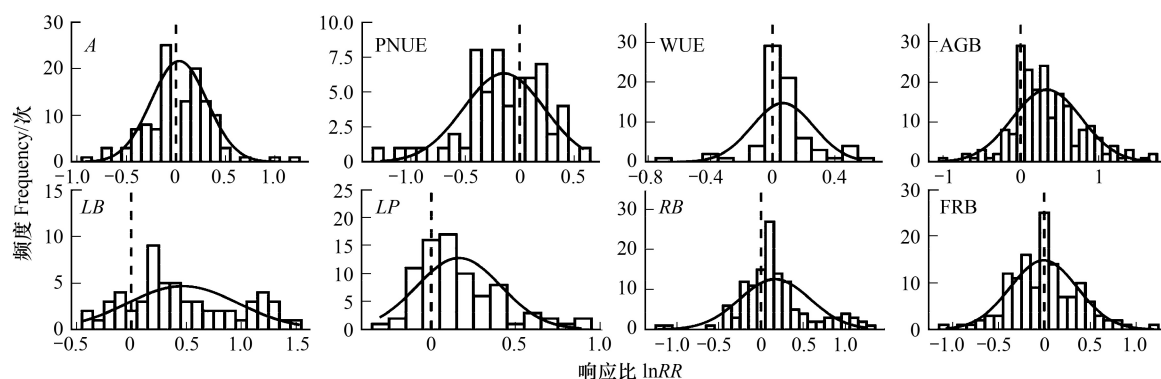


图 1 植物碳相关变量频度分布直方图

Fig.1 Frequency distribution histogram of the selected plant C-related variables

A: 净光合速率 net photosynthetic rate; PNUE: 光合氮利用效率 photosynthetic nitrogen-use efficiency; WUE: 长期水分利用效率 long-term water-use efficiency; AGB: 地上生物量 aboveground biomass; LB: 叶片生物量 leaf biomass; LP: 凋落物产量 litter production; RB: 根生物量 root biomass; FRB: 细根生物量 fine root biomass; Ra: 自养呼吸 autotrophic respiration

## 1.2 数据统计与分析

根据 Hedges 等<sup>[40]</sup>的整合分析方法计算各变量响应比大小(response ratio,  $RR$ )。通过响应比的自然对数转化形式( $\ln RR$ )来评估各变量对氮添加的效应值,公式为:

$$\ln(RR) = \ln(\bar{X}_t / \bar{X}_c) = \ln(\bar{X}_t) - \ln(\bar{X}_c) \quad (1)$$

式中,  $\bar{X}_t$  和  $\bar{X}_c$  分别代表施氮处理组和对照组的均值。若  $\ln RR > 0$ , 则表示该变量对氮添加响应为正。  $\ln RR < 0$ , 则表示该变量对氮添加响应为负。  $\ln RR = 0$ , 表示该变量在对照组与处理组之间没有变化。

之前的整合分析大多通过对个体观测值的加权去进行总体效应值的评估及结果推断。然而, 考虑到部分实验研究结果没有统计方差, 且基于方差倒数加权的方法可能会由于存在极端值而赋予少量的单个研究极大的重要性, 严重影响总体响应结果。因此, 参考最近的类似研究, 本研究最终采用各个研究的样本量来计算权重。公式为:

$$W_r = (N_t \times N_c) / (N_t + N_c) \quad (2)$$

式中,  $W_r$  代表各观测值的权重,  $N_t$  和  $N_c$  分别代表实验组和对照组的样本量。此外, 在计算总体效应值时, 如果同一研究纳入的观测值数量多于 1, 则需要考虑数据间的非独立性。为此, 采用“shifting the unit of analysis”方法<sup>[41]</sup>, 进一步调整单个研究中多个观测数据的权重, 公式为:

$$W'_r = W_r / n \quad (3)$$

式中:  $W'_r$  为该研究中纳入多个观测值调整后的权重,  $n$  为同一研究中纳入总体效应值分析中的观测值个数。

参考之前相似的整合分析<sup>[15, 22]</sup>, 本研究建立以下线性混合效应模型用于检验各变量的效应值是否与 0 相交, 以及效应值是否受到施氮速率( $N$ )和施氮时间( $D$ )的影响。式(4)中的模型是在比较了 4 个备选模型后( $N$  和  $D$  的线性/对数形式), 采用了拥有相似或最小模型判断准则值(AIC)的模型方程(表 1)。公式为:

$$\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times \ln(N) + \beta_2 \times D + \pi_{study} + \varepsilon \quad (4)$$

式中,  $N$  和  $D$  代表施氮速率和施氮时间。 $\beta_i$  是固定系数。 $\pi_{study}$  代表各“研究”的随机效应。 $\varepsilon$  为抽样误差。当  $\ln(N)$  和  $D$  被标准化时(减去均值并除以一倍标准差),  $\beta_0$  代表施氮速率和施氮时间的总体平均效应值。使用 R 软件(版本 4.5.0)的“lme4”包(版本 1.1-2.0)运行此整合分析, 采用极大似然估计法, 以  $W'_r$  作为权重。最后, 将  $\ln(RR)$  转化为百分比形式, 以更好地解释氮添加对所选变量的影响大小:

表 1 四种备选混合效应模型的赤池信息量准则值

Table 1 The values of the Akaike information criterion for four alternative models

变量 Variable	模型 1 Model1	模型 2 Model2	模型 3 Model3	模型 4 Model4
净光合速率 $A$	63.73	63.42	64.47	63.86
光合氮利用效率 PNUE	59.67	61.42	59.54	61.20
水分利用效率 WUE	8.68	5.35	9.19	5.90
地上生物量 AGB	184.66	183.35	186.25	185.03
叶片生物量 $LB$	59.90	59.07	59.09	59.18
叶片氮含量 Leaf N	-47.92	-67.51	-47.73	-67.48
叶片碳氮比 Leaf CN	4.33	-15.84	6.27	-13.28
凋落物产量 $LP$	2.94	-1.98	2.82	-2.03
凋落物碳氮比 Litter CN	13.44	11.69	13.28	11.79
根生物量 $RB$	139.72	142.77	140.49	143.56
细根生物量 FRB	99.24	96.98	100.03	97.69
细根碳氮比 FR CN	10.84	11.08	7.82	8.05
自养呼吸 $Ra$	56.06	56.17	55.67	55.78

模型 1:  $\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times N + \beta_2 \times D + \pi_{study} + \varepsilon$ ; 模型 2:  $\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times \ln(N) + \beta_2 \times D + \pi_{study} + \varepsilon$ ; 模型 3:  $\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times N + \beta_2 \times \ln(D) + \pi_{study} + \varepsilon$ ; 模型 4:  $\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times \ln(N) + \beta_2 \times \ln(D) + \pi_{study} + \varepsilon$ ;  $A$ : 净光合速率 net photosynthetic rate; PNUE: 光合氮利用效率 photosynthetic nitrogen-use efficiency; WUE: 长期水分利用效率 long-term water-use efficiency; AGB: 地上生物量 aboveground biomass;  $LB$ : 叶片生物量 leaf biomass;  $LP$ : 凋落物产量 litter production;  $RB$ : 根生物量 root biomass; FRB: 细根生物量 fine root biomass; FR CN: 细根碳氮比 fine root carbon/nitrogen ratio;  $Ra$ : 自养呼吸 autotrophic respiration

$$\text{Effectsize}(\%) = (e^{\ln RR} - 1) \times 100\% \quad (5)$$

若平均效应值的 95% 置信区间不包含 0, 则代表该变量对氮添加响应显著。

为了更好地解释不同施氮措施或生态系统类型对植物碳增益的影响, 参考之前类似整合分析研究<sup>[18, 20]</sup>中常用的阈值划分, 将施氮速率分为低 ( $\leq 50 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )、中 ( $51\text{—}100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 和高 ( $> 100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 三个氮添加水平; 将施氮时间划分为短期 ( $\leq 5$  年)、中期 (6—10 年) 和长期 ( $> 10$  年) 三个不同实验持续时间。根据不同气候带, 将纳入的研究样地细分为亚热带森林、温带森林、草地和农田四种不同陆地生态系统类型。随后, 分别计算了各亚分组的平均效应值, 并采用卡方检验来评估各亚分组之间的总体效应值是否有显著差异。本研究采用加权的广义线性回归模型 (根据 AIC 值选定最合适的模型拟合), 来分析植物地上和地下各变量之间的相关关系。本研究中所有统计分析的显著性水平设置为  $P < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 氮添加对植物生物量的总体影响

氮添加总体上显著促进了植物的净光合速率, 降低了光合氮利用效率, 而对长期水分利用效率的影响不显著。地上生物量, 根生物量, 叶片生物量和凋落物产量分别平均增加了 38%, 18%, 64% 和 17%, 细根生物量和根呼吸无显著变化 (图 2)。此外, 氮添加显著提高了叶片的氮含量, 使得叶片碳氮比及凋落物碳氮比显著降低, 但并未显著影响细根的碳氮比。

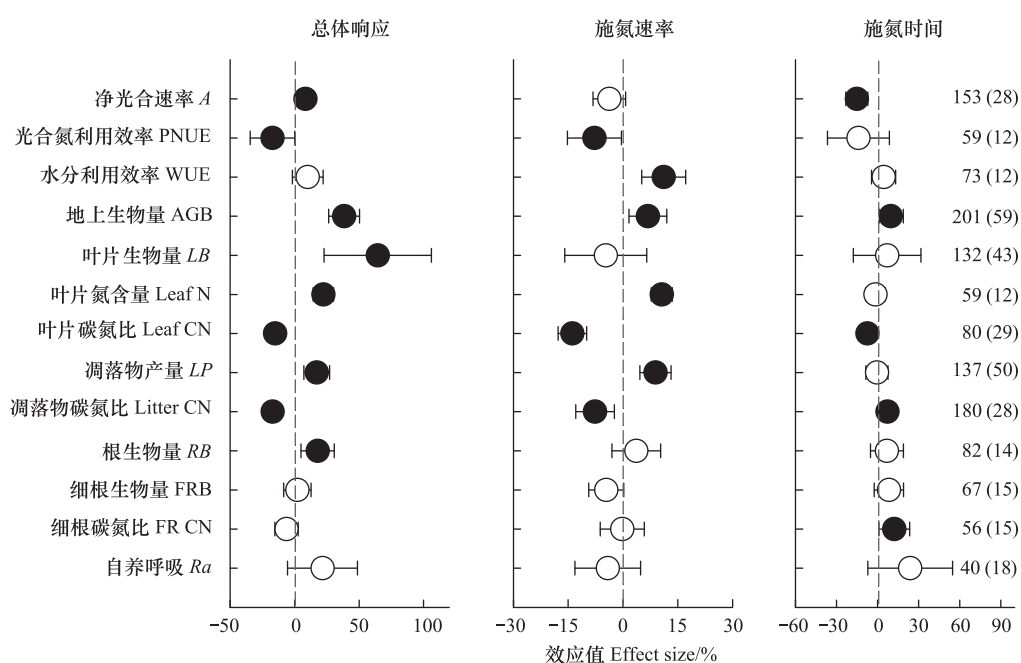


图 2 植物碳增益对氮添加的总体响应

Fig.2 Responses of plant carbon gain to nitrogen addition

图中, 点和线代表效应值大小及其 95% 置信区间 (CIs); 括号外和括号内的数值分别表示观测值的数量和所纳入研究的数量; 实心圆和空心圆分别代表响应显著和不显著; A: 净光合速率 net photosynthetic rate; PNUE: 光合氮利用效率 photosynthetic nitrogen-use efficiency; WUE: 长期水分利用效率 long-term water-use efficiency; AGB: 地上生物量 aboveground biomass; LB: 叶片生物量 leaf biomass; LP: 凋落物产量 litter production; RB: 根生物量 root biomass; FRB: 细根生物量 fine root biomass; Ra: 自养呼吸 autotrophic respiration

施氮制度显著影响了各变量对氮添加的响应。氮添加速率对植物地上部分的效应值影响较为明显, 而对地下部分的效应值影响则皆不显著。施氮速率对植物的水分利用效率、地上生物量、凋落物产量及叶片氮含量的效应值有显著的正向影响, 而对光合氮利用效率、叶片碳氮比和凋落物碳氮比的效应值有显著的负向影

响。氮添加时间同样影响了植物的碳固存,施氮时间对植物光合速率和叶片碳氮比的效应值有显著的负向影响,对地上生物量、凋落物碳氮比、和细根碳氮比的效应值有显著的正向影响。

### 2.2 生态系统类型及施氮制度对植物生物量的影响

不同的生态系统类型植被碳动态对氮添加的响应并不一致(图3)。在温带森林、草地、和农田中,施氮处理使地上生物量显著增加,但亚热带森林显著不影响。此外,凋落物质量对氮添加的响应在各生态系统间也存在显著差异,草地凋落物质量显著增加,森林生态系统的凋落物质量却未发生显著改变。氮添加显著增加了亚热带森林生态系统的根生物量,而对其他生态系统影响不显著。

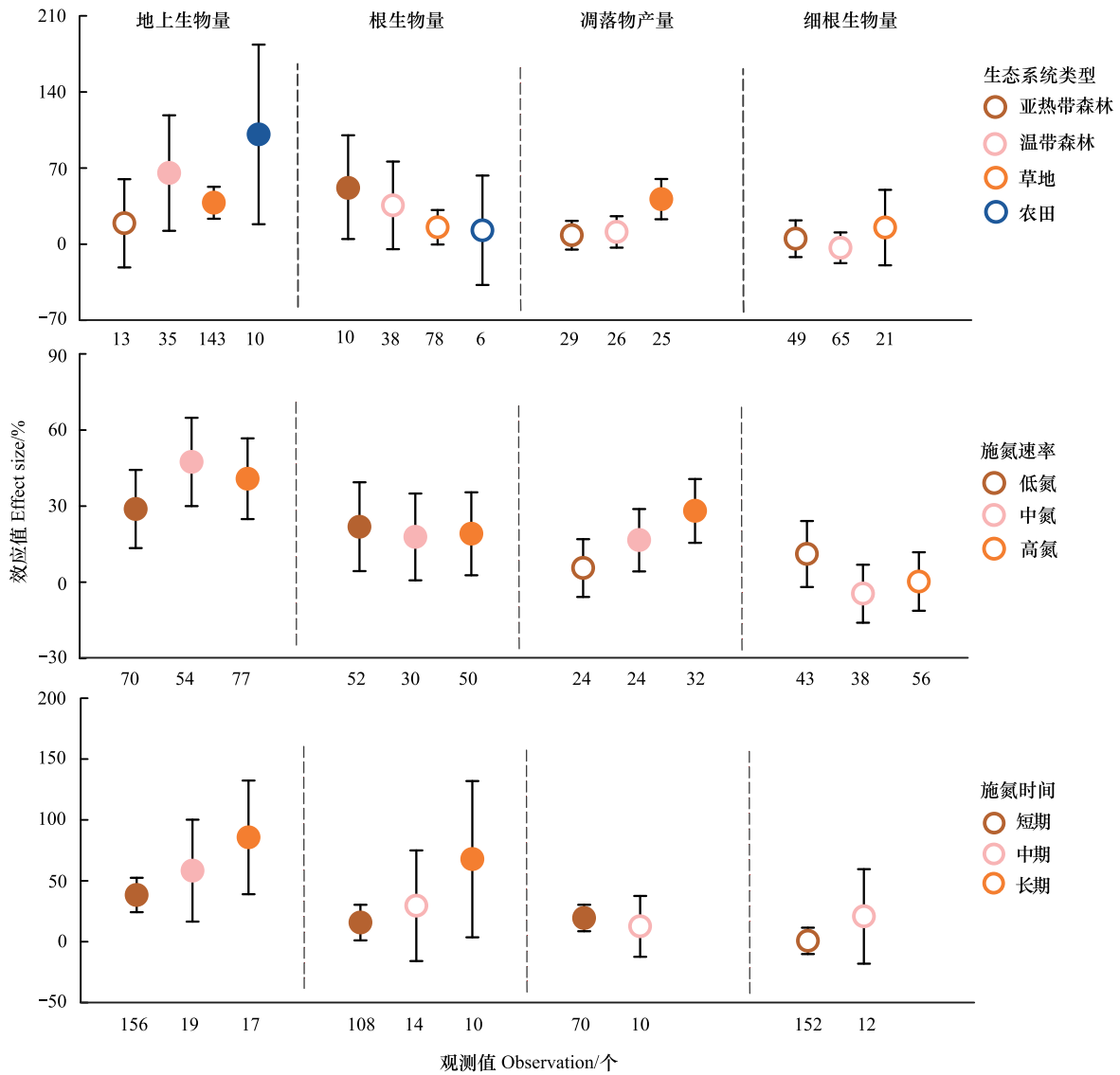


图3 植物地上地下碳增益在不同生态系统类型及施肥制度下的差异

Fig.3 Responses of above- and below-ground carbon gains to different ecosystem types and fertilization regimes

图中,点和线代表效应值大小及其95%置信区间(CIs);实心圆和空心圆分别代表响应显著和不显著;图像上方的数字表示该变量的观测值个数;AGB:地上生物量 aboveground biomass; LP:凋落物产量 litter production; RB:根生物量 root biomass; FRB:细根生物量 fine root biomass

不同施氮速率及施氮时间下,植物地上生物量均显著增多,但中施氮速率的效应值要大于高施氮速率。随着施氮速率的提高,凋落物产量的效应值逐渐增大,但随着施氮时间的增加而减少。尽管不同的施氮速率

均促进根生物量的增加,但中期施氮下的根生物量增加不显著。细根生物量在所有施氮水平及施氮时间亚组间均无显著响应。

### 2.3 氮添加对植物地上-地下碳增益的影响

回归分析的结果表明,随着植物叶片氮含量响应比的逐渐增大,净光合速率的响应比呈现出先缓慢上升后明显下降的趋势(图4)。同样,光合氮利用效率的响应随着叶片氮含量的升高也先上升后下降。植物的净光合速率与光合氮利用效率的响应比之间则呈显著的正相关关系。此外,地上和根生物量之间也呈非线性相关关系,随着地下生物量响应比的逐渐增加,地上生物量的响应比呈现先上升后下降的趋势。

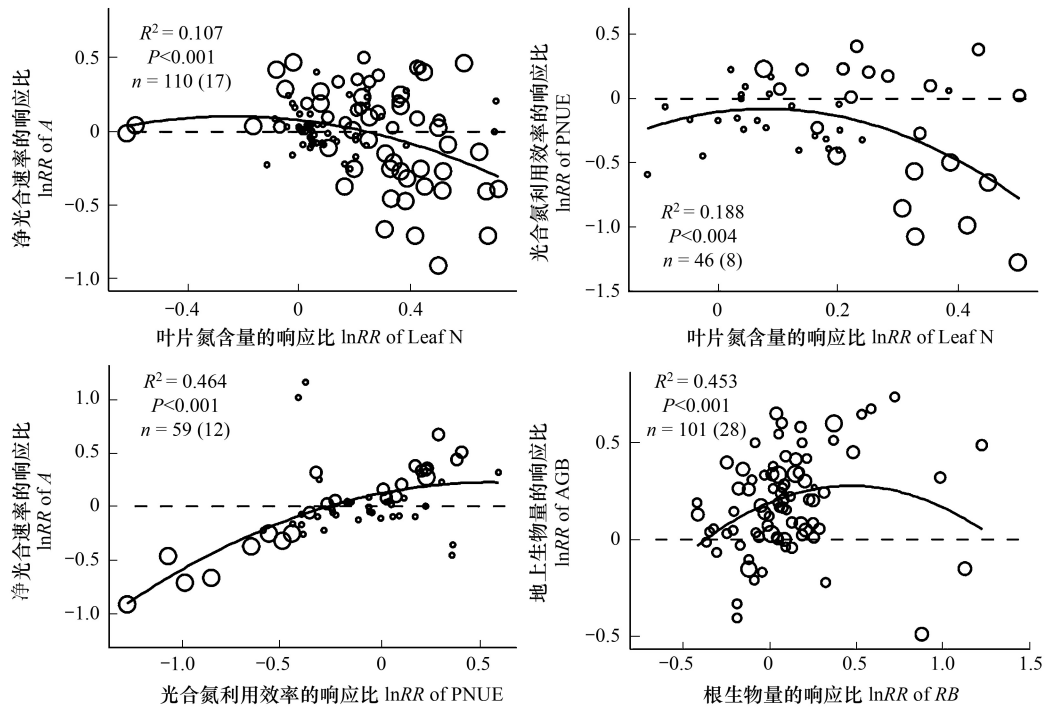


图4 植物地上和地下各碳变量响应比之间的相关关系

Fig.4 Correlations between the response ratios of above- and below-ground carbon variables

回归拟合用黑色实线表示;n后面的数字表示观测值的数量,括号内的数字表示纳入的研究数量;蓝色圆点表示单个研究的效应值大小,圆的大小表示该效应值的权重;A:净光合速率 net photosynthetic rate; PNUE:光合氮利用效率 photosynthetic nitrogen-use efficiency; AGB:地上生物量 aboveground biomass; RB:根生物量 root biomass

### 3 讨论

叶片氮含量作为影响植物光合作用最主要的因素之一,与光合速率关系密切<sup>[42]</sup>。本研究的整合分析结果表明,总体上氮添加使中国陆地植被叶片的氮含量显著提高(图2),且对植物净光合速率有显著刺激作用。与之前大多数的研究结果一致,本研究发现氮添加下的地上生物量的增长要高于地下根系生物量的增长,这符合最优分配理论的预期结果<sup>[23]</sup>。即植物倾向于投入更多的碳给限制其生长的器官,即当环境养分比较贫乏时,植物会为根部生长分配更多的营养供给,而当有更多营养(氮元素)可利用时,植物在构建养分获取结构(根系)时投入的碳就会减少,转而优先提高地上生物量。整合分析结果表明,地上生物量的效应值远大于根生物量,这会使得植物的根冠比值下降<sup>[20]</sup>,更多的碳被用于植物地上部分的生长。此外,本研究发现氮添加对细根生物量无明显影响,这意味着植物地上部生长对氮添加的响应比根生长更加敏感,植物更多的将碳分配给了地上部分。Li等<sup>[22]</sup>的研究也证明了,氮添加显著增强了植物的光合固碳,并显著增加了用于植物叶片和地上部分生长的生物量分配,但对根系生长影响不显著。



然而,本研究还发现,植物净光合速率随着叶氮含量的增加呈现先增加后降低的趋势(图4),并不是线性增加。叶片氮含量过高可能对植物的光合作用有消极的影响,此前的一些研究报道了过量的氮输入会抑制光合能力的现象,这与过高的叶片氮含量导致的营养失衡和生长紊乱有关<sup>[43-44]</sup>。随着施氮速率及施氮时间的增加,外源氮输入对地上生物量增长的影响可能受到限制<sup>[20]</sup>。因此,本文推测在长期大气氮沉降下,植物的碳投资策略可能并不总是会优先提高地上生物量的碳分配。之前的研究已经证实,外源氮输入超出了生态系统的承受阈值,其对光合速率的影响并不总是积极的。在中国南方鼎湖山亚热带森林进行的氮添加研究发现<sup>[44]</sup>,高浓度的施氮降低了植物的光合氮利用效率,并在长期尺度下减弱了植物的光合固碳。回归分析也证实,光合固氮效率与净光合速率之间有显著的正相关关系(图4)。Liang等<sup>[15]</sup>发现,氮添加显著降低了植物的光合氮利用效率,这与本文的研究结果一致,且光合氮利用效率随着叶片氮含量的增加呈显著下降的趋势。施氮处理下,植物的水分利用效率总体上没有显著变化,这表明氮添加对植物碳水关系的影响可能较小。理论上,氮诱导的土壤酸化导致了土壤碱基阳离子( $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{K}^{+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ )的淋失<sup>[45]</sup>,土壤中 $\text{Ca}^{2+}$ 降低会间接影响植物气孔的调节过程,阻止气孔闭合,维持蒸腾作用,从而使植物提高了自身的水分利用效率来适应高氮环境<sup>[46]</sup>。遗憾的是,本研究的结果没有发现氮添加对中国陆地植被的水分利用效率的显著性影响,未来可能需要纳入更多的实验数据进一步探究。

不同生态系统类型的植物生物量分配对氮添加的响应有明显的差异。本研究的结果显示,氮添加显著增加了温带森林和草地的地上生物量,但对亚热带森林的地上生物量没有显著影响(图3),这与以往研究得出的结果一致<sup>[8,20]</sup>。此外,草地的凋落物产量对氮添加的响应要比森林生态系统更显著。Xia等<sup>[16]</sup>的研究也证实了,氮添加刺激草本生物量增加的正效应大于木本。之前的研究大多用氮饱和假说来解释这一结果,我国的草地和温带森林生态系统一般受氮限制,而亚热带森林则普遍趋于氮饱和。因此当外源氮输入增加时,草地和温带森林对氮添加的响应会比亚热带森林更为强烈<sup>[13]</sup>。这可能与氮富集下光合作用的响应有关,亚热带森林植被的光合作用并不会因为氮添加而显著增加,甚至会受到抑制,因此没有显著增加地上生物量。这与氮饱和假说的预期结果一致,即一旦陆地生态系统达到氮饱和,持续的外源氮输入将不再显著促进植物的生长。但整合结果发现,亚热带的根生物量在氮添加下显著增加,这暗示着亚热带森林与温带森林及草地生态系统碳分配策略是不一致的。本研究推测,对于不受氮限制的亚热带生态系统而言,植物不再优先将碳分配给地上部分进行光合生长,而是将更多的碳分配给地下根系,用于根系的呼吸和营养储存。值得注意的是,虽然总的根生物量增加显著,但大多研究发现,氮富集导致的土壤酸化会使得亚热带森林的细根生物量在氮添加下普遍减少<sup>[32,47]</sup>。总之,由于环境条件,施氮措施和植物获取资源方式的差异,植物对长期外源氮输入的响应具有不确定性,从而影响自身碳分配策略。

长期氮沉降增加下的植物生物量分配策略改变,也导致了植物地上地下碳增益之间的权衡。回归结果表明,随着地下根生物量的增加,地上生物量先增加后减少(图4)。这种不耦合的地上和地下碳投资,对仅基于传统的最优分配理论来预测氮添加对植物碳增益的结果提出了挑战。推测有多个原因可以共同解释在长期氮沉降下植物碳分配响应的不耦合。首先,正如前文所述,氮添加对植物光合作用和呼吸作用的影响是动态发展的。一般而言,植物碳投资对维持呼吸的优先级高于冠层生长,其次是根系生长,最后是贮藏<sup>[48]</sup>。在氮添加的初级阶段,增强的光合能力刺激冠层生长,而增强的自养呼吸(主要是根呼吸)可以减少根质量的积累<sup>[22]</sup>。然而,植物的光合作用能力会随着施氮水平和实验时间的延长而下降,这是因为当达到氮饱和阈值时,施氮对植物生长的“施肥效应”会随着持续施氮而降低<sup>[49]</sup>。同样,本文的结果表明,光合氮利用效率对氮添加的总体响应显著下降(图2),长期氮富集下光合氮利用效率降低导致的光合作用抑制可能是植物碳投资策略转变的重要原因,从而导致后期地上生物量减少。其次,氮添加增加了凋落物产量和对土壤的有机质输入,这可以促进土壤微生物活动来增强微生物的氮矿化,提供更多可利用性氮来满足植物的氮需求<sup>[50]</sup>。这可能会降低植物对根系氮吸收的依赖性,从而减少植物对根系生长的碳投资。但在后期,随着氮诱导的土壤酸化等影响,氮添加对土壤微生物的影响由正转负,植物为了满足自身的养分需求,将会增加对根系的碳投资来

获取其他资源。

#### 4 结论

氮添加对植物地上-地下生物量分配的影响,随着生态系统类型及施氮制度的变化而变化。总体上来看,氮添加对中国陆地植被地上生物量增长的影响要高于根生物量,植物倾向于投资更多的碳满足地上部分的光合固碳。但是长期的高氮输入会对植物光合作用的促进作用逐渐减小,甚至产生抑制,植物会改变原本的生物量分配策略,转为提高地下根系的生长。然而,目前的大部分陆地生态系统模型,并没有充分考虑到植物地上和地下生物量增长之间的差异性。植物地上和地下生物量分配的非线性关系,将会影响到对大气氮沉降背景下陆地植物碳增益的预测,并可能进一步影响陆地植物与土壤的碳氮耦合机制。在更长期的大气氮沉降下,植物根系可能会取代植物地上部分,成为增加陆地植被碳固存的主要贡献者。未来的模型及野外实验研究需要更多关注植物地下根系碳动态对氮沉降的响应。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, Boyer E W, Howarth R W, Seitzinger S P, Asner G P, Cleveland C C, Green P A, Holland E A, Karl D M, Michaels A F, Porter J H, Townsend A R, Vöösmary C J. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [ 2 ] IPCC. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [ 3 ] 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 I A. Human-induced nitrogen - phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 2013, 4(1): 2934.
- [ 4 ] Gilliam F S, Burns D A, Driscoll C T, Frey S D, Lovett G M, Watmough S A. Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: predicted responses of forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 2019, 244: 560-574.
- [ 5 ] Yu G R, Jia Y L, He N P, Zhu J X, Chen Z, Wang Q F, Piao S L, Liu X J, He H L, Guo X B, Wen Z, Li P, Ding G A, Goulding K. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 2019, 12(6): 424-429.
- [ 6 ] Lu C Q, Tian H Q, Liu M L, Ren W, Xu X F, Chen G S, Zhang C. Effect of nitrogen deposition on China's terrestrial carbon uptake in the context of multifactor environmental changes. *Ecological Application*, 2012, 22(1): 53-75.
- [ 7 ] 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. 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*, 2019, 27(5): 500-522.
- [ 8 ] Schulte-Uebbing L, De Vries W. Global-scale impacts of nitrogen deposition on tree carbon sequestration in tropical, temperate, and boreal forests: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2018, 24(2): E416-E431.
- [ 9 ] Greaver T L, Clark C M, Compton J E, Vallano D, Talhelm A F, Weaver C P, Band L E, Baron J S, Davidson E A, Tague C L, Felker-Quinn E, Lynch J A, Herrick J D, Liu L, Goodale C L, Novak K J, Haeuber R A. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nature Climate Change*, 2016, 6(9): 836-843.
- [ 10 ] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [ 11 ] Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis P G, Kolari P, Kowalski A S, Lankreijer H, Law B E, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff J B, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 2007, 447(7146): 849-851.
- [ 12 ] Bala G, Devaraju N, Chaturvedi R K, Caldeira K, Nemani R. Nitrogen deposition: how important is it for global terrestrial carbon uptake?. *Biogeosciences*, 2013, 10(11): 7147-7160.
- [ 13 ] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [ 14 ] Sun Y, Wang C T, Chen H Y H, Ruan H H. Responses of C: N stoichiometry in plants, soil, and microorganisms to nitrogen addition. *Plant and Soil*, 2020, 456(1/2): 277-287.
- [ 15 ] Liang X Y, Zhang T, Lu X K, Ellsworth D S, BassiriRad H, You C M, Wang D, He P C, Deng Q, Liu H, Mo J M, Ye Q. Global response patterns of plant photosynthesis to nitrogen addition: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3585-3600.
- [ 16 ] Xia J Y, Wan S Q. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 2008, 179(2): 428-439.
- [ 17 ] Zhang H X, Li W B, Adams H D, Wang A Z, Wu J B, Jin C J, Guan D X, Yuan F H. Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 683.
- [ 18 ] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, Yang Y H, Fang C M, Chen J K, Li B. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 140(1/2): 234-244.
- [ 19 ] 潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成. 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 311-317.
- [ 20 ] Song J, Wan S Q, Piao S L, Knapp A K, Classen A T, Vicca S, Ciais P, Hovenden M J, Leuzinger S, Beier C, Kardol P, Xia J Y, Liu Q, Ru J Y, Zhou Z X, Luo Y Q, Guo D L, Langley J A, Zscheischler J, Dukes J S, Tang J W, Chen J Q, Hofmockel K S, Kueppers L M, Rustad L, Liu L L, Smith M D, Templer P H, Thomas R Q, Norby R J, Phillips R P, Niu S L, Fatichi S, Wang Y P, Shao P S, Han H Y, Wang D D, Lei

- L J, Wang J L, Li X N, Zhang Q, Li X M, Su F L, Liu B, Yang F, Ma G G, Li G Y, Liu Y C, Liu Y Z, Yang Z L, Zhang K S, Miao Y, Hu M J, Yan C, Zhang A, Zhong M X, Hui Y, Li Y, Zheng M M. A meta-analysis of 1, 119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(9): 1309-1320.
- [21] 景明慧, 贾晓彤, 张运龙, 曹娟, 周伟, 王杰, 庾强. 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. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3185-3193.
- [22] Li W B, Zhang H X, Huang G Z, Liu R X, Wu H J, Zhao C Y, McDowell N G. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: a global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(3): 573-589.
- [23] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [24] Rasse D P. Nitrogen deposition and atmospheric CO<sub>2</sub> interactions on fine root dynamics in temperate forests: a theoretical model analysis. *Global Change Biology*, 2002, 8(5): 486-503.
- [25] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay R D, Wardle D A, Lindahl B D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 2013, 339(6127): 1615-1618.
- [26] Zhang C P, Niu D C, Hall S J, Wen H Y, Li X D, Fu H, Wan C G, Elser J J. Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration components and their temperature sensitivities in a semiarid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 113-123.
- [27] Zhang L, Yang Y X, Zhan X Y, Zhang C J, Zhou S X, Wu D X. Responses of a dominant temperate grassland plant (*Leymus chinensis*) to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in China. *Journal of Environmental Quality*, 2010, 39(1): 251-259.
- [28] Helmisaari H S, Saarsalmi A, Kukkola M. 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*, 2009, 314(1): 121-132.
- [29] 王政权, 张彦东, 王庆成. 水曲柳幼苗根系对土壤养分和水分空间异质性的反应. *植物研究*, 1999, 19(3): 329-334.
- [30] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [31] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.
- [32] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 史建伟, 于水强, 王政权. 施肥对日本落叶松人工林细根生物量的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(4): 713-720.
- [33] Xu C H, Xu X, Ju C H, Chen H Y H, Wilsey B J, Luo Y Q, Fan W. Long-term, amplified responses of soil organic carbon to nitrogen addition worldwide. *Global Change Biology*, 2021, 27(6): 1170-1180.
- [34] Yan L M, Xu X N, Xia J Y. Different impacts of external ammonium and nitrate addition on plant growth in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2019, 686: 1010-1018.
- [35] 刘校铭, 杨晓芳, 王璇, 张守仁. 暖温带落叶阔叶林辽东栎和五角枫生长和光合生理生态特征对模拟氮沉降的响应. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 197-207.
- [36] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees*, 2001, 15(8): 453-461.
- [37] 韩炳宏, 尚振艳, 袁晓波, 安卓, 文海燕, 李金博, 傅华, 牛得草. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草光合特性的影响. *草业科学*, 2016, 33(6): 1070-1076.
- [38] 李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. *生态学报*, 2004, 24(5): 876-882.
- [39] Lu X K, Vitousek P M, Mao Q G, Gilliam F S, Luo Y Q, Zhou G Y, Zou X M, Bai E, Scanlon T M, Hou E Q, Mo J M. 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*, 2018, 115(20): 5187-5192.
- [40] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80(4): 1150-1156.
- [41] Cheung M W L. A guide to conducting a meta-analysis with non-independent effect sizes. *Neuropsychology Review*, 2019, 29(4): 387-396.
- [42] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [43] Elvir J A, Wiersma G B, Day M E, Greenwood M, Fernandez I J. Effects of enhanced nitrogen deposition on foliar chemistry and physiological processes of forest trees at the Bear Brook Watershed in Maine. *Forest Ecology And Management*, 2006, 221(1/3): 207-214.
- [44] Mao Q G, Lu X K, Mo H, Gundersen P, Mo J M. Effects of simulated N deposition on foliar nutrient status, N metabolism and photosynthetic capacity of three dominant understory plant species in a mature tropical forest. *Science of the Total Environment*, 2018, 610-611: 555-562.
- [45] Lucas R W, Klaminder J, Futter M N, Bishop K H, Egnell G, Laudon H, Högberg P. A meta-analysis of the effects of nitrogen additions on base cations: implications for plants, soils, and streams. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(2): 95-104.
- [46] Lanning M, Wang L X, Scanlon T M, Vadeboncoeur M A, Adams M B, Epstein H E, Druckenbrod D. Intensified vegetation water use under acid deposition. *Science Advances*, 2019, 5(7): eaav5168.
- [47] Zhu F F, Gilliam F S, Mulder J, Yoh M, Mo J M, Lu X K. Effects of excess nitrogen (N) on fine root growth in tropical forests of contrasting N status. *Forests*, 2022, 13(8): 1328.
- [48] Hartmann H, Adams H D, Hammond W M, Hoch G, Landhäusser S M, Wiley E, Zaehle S. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 152: 7-18.
- [49] Tian D S, Wang H, Sun J, Niu S L. Global evidence on nitrogen saturation of terrestrial ecosystem net primary productivity. *Environmental Research Letters*, 2016, 11(2): 024012.
- [50] Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1485-1498.