

## 植物对土壤氮吸收的多维度策略及其生态意义

高雷<sup>1</sup> 杨瑞彤<sup>1</sup> 刘宝东<sup>1</sup> 贾淑霞<sup>1\*</sup> 郭亚芬<sup>2</sup> 崔晓阳<sup>2</sup>

(1. 北华大学林学院, 吉林 132013; 2. 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

**摘要** 植物吸收土壤氮的过程及其多维度策略对生态系统生物多样性和碳汇功能具有重要影响。该文系统回顾了植物氮营养理论发展历程, 介绍了矿质营养理论和矿质-有机营养理论, 重点阐述了植物对土壤氮吸收的多维度策略, 主要涉及4个方面: (1) 多形态氮吸收, 这既包括铵态氮和硝态氮, 也包括一系列低相对分子质量有机氮, 如氨基酸、氨基糖和寡肽等; (2) 季节性吸收, 植物对土壤多形态氮吸收数量和模式具有显著的季节性变异, 不同植物的吸收规律可能存在差异; (3) 土层分化吸收, 根系构型及土壤有效氮在土壤垂直层次的变异影响植物对土壤不同层次氮量及氮形态的吸收; (4) 共生方式分化吸收, 固氮细菌、菌根真菌及深色有隔内生真菌等促进植物氮吸收, 并在一定程度上影响植物对不同形态氮的获取。综上, 植物氮吸收的多维度策略是生态系统植物共存和生态位分化的基础, 在缓解植物种间竞争、减少氮损失及提高生态系统氮利用效率等方面发挥重要作用。目前, 对植物氮吸收策略的研究尚有不足, 与之相关的一些关键科学问题亟待解决, 如原位土壤有效氮的含量与动态, 不同土壤有效氮的周转差异, 植物氮吸收策略的分子生物学机制, 以及不同有效氮对植物氮营养的贡献等。

**关键词** 土壤氮; 低相对分子质量有机氮; 氮吸收策略; 生态系统; 生态位分化

中图分类号: S714.7 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.002

## Diversification of Plant Soil Nitrogen Uptake Strategies and Its Ecological Implications

GAO Lei<sup>1</sup> YANG Ruitong<sup>1</sup> LIU Baodong<sup>1</sup> JIA Shuxia<sup>1\*</sup> GUO Yafen<sup>2</sup> CUI Xiaoyang<sup>2</sup>

(1. School of Forestry, Beihua University, Jilin 132013; 2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

**Abstract** The process of plant nitrogen (N) uptake from soil and its multidimensional strategies significantly influence the biodiversity and carbon sequestration functions of ecosystems. This paper systematically reviewed the development of N nutrition theories in plants, introducing mineral nutrition theory and mineral-organic nutrition theory. It focused on the multidimensional strategies that plants use to absorb soil N, covering four main aspects: (1) multiform N absorption, which includes both inorganic N (e.g. ammonium and nitrate) and a range of low molecular weight organic N forms such as amino acids, amino sugars, and oligopeptides; (2) seasonal variation in N absorption, in which plants exhibit significant seasonal variations in both the magnitude and patterns of uptake of various forms of soil N, and different species may display distinct differences in uptake patterns; (3) stratified soil layer absorption, in which the root system configuration and the variation of available soil N across soil vertical profiles influence plant absorption of N amounts and N forms at different soil depths; (4) symbiotic absorption differentiation, in which nitrogen-fixing bacteria, mycorrhizal fungi, and dark-septate endophytic fungi promote N uptake by plants and, to some extent, affect the plant's acquisition of different N forms. It was concluded that the multidimensional strategies of plant N uptake provide a basis for plant coexistence and niche differentiation in ecosystems, playing a key role in mitigating inter-plant competition, reducing N loss, and improving N use efficiency in ecosystems. However, research on plant N uptake strategies

基金项目: 吉林省教育厅科学技术研究项目(JJKH20240091KJ); 吉林省青年科技人才托举工程项目(QT202324); 国家自然科学基金项目(32401555; 42071064); 吉林省杰出青年科技人才项目(20240602010RC)。

第一作者简介: 高雷(1991—), 男, 博士, 副教授, 主要从事植物-土壤-微生物氮循环研究。

\* 通信作者: E-mail: jsxlp@hotmail.com。

收稿日期: 2025年2月24日。

remains insufficient, with several key scientific issues yet to be resolved, such as the in-situ availability and dynamics of soil N, the turnover differences of various available N forms in soil, the molecular biological mechanisms of plant N uptake strategies, and the contributions of different available N forms to plant N nutrition.

**Key words** soil nitrogen; low molecular weight organic nitrogen; uptake strategies of nitrogen; ecosystem; niche differentiation

氮是植物生长发育所需的营养元素,是脱氧核糖核酸、蛋白质和叶绿素等的重要组分。在自然生态系统中,土壤有效氮含量往往不足以满足植物生长的需求,限制了许多陆地生态系统的生产力。因此,深入研究植物对土壤氮吸收及其营养策略具有重要的理论和实际意义<sup>[1]</sup>。20世纪90年代以前,植物矿质营养理论占据主流,认为铵态氮和硝态氮是植物生长发育过程中主要的有效氮。后续研究逐渐揭示,植物不仅能够吸收无机氮,还能有效利用低相对分子质量有机氮,如氨基酸<sup>[2-4]</sup>、寡肽<sup>[5]</sup>和氨基糖<sup>[6]</sup>等,这一发现强调了土壤有机氮在植物氮营养中的潜在重要性<sup>[7]</sup>,增强了关于植物根系对土壤氮吸收策略的深入了解。

植物根系对土壤有效氮吸收的多维度策略涉及氮形态<sup>[8-9]</sup>、季节<sup>[10-11]</sup>、土层<sup>[12]</sup>及菌-根共生方式<sup>[13-14]</sup>等。这些吸收策略的差异直接影响植物对土壤氮利用效率,塑造了物种在植物群落中不同的生态位<sup>[3,15]</sup>。根据竞争性排斥原理,在资源有限的环境中生态位高度重叠的物种难以长期共存。然而,自然界,尤其是在氮受限制的生态系统中物种共存现象普遍存在。例如,在极地苔原生态系统中,土壤有效氮供应极为有限,但存在丰富的植物种类,它们在不足0.1 m<sup>2</sup>的空间内展现出复杂的共存格局<sup>[15]</sup>。Mckane等<sup>[15]</sup>研究表明,这种共存现象可能得益于植物吸收土壤氮的生态位分化,即不同种类植物通过在氮的形态、吸收时间和空间上的差异来减少竞争。这种生态位分化机制在缓解植物种间竞争、维护生物多样性和促进生态系统功能方面发挥重要作用<sup>[16]</sup>。尽管在草原、热带森林、温带和寒温带森林<sup>[3,17]</sup>等生态系统中均存在这种生态位分化现象,但其普遍性和具体机制仍有待进一步研究。也有研究<sup>[18]</sup>发现,共存植物间在氮吸收上可能并不存在明显分化。因此,深入研究植物氮吸收的多维度策略及其对生态位分化的影响具有重要意义。基于此,本文从植物氮营养理论出发,系统探讨植物根系对土壤氮吸收的多维度策略,重点阐述这些策略如何塑造植物生态位,进而影响生态系统结构和功能。

## 1 植物氮营养理论发展历程

### 1.1 矿质营养理论

1840年,德国化学家Liebig提出了植物矿质营养理论<sup>[19]</sup>,认为土壤中无机氮是植物生长发育所需的主要有效氮,有机氮则不被视为有效的营养来源。基于这一理论,1905年,德国化学家Haber利用高温、高压和催化剂将氮气和氢气合成氨,成功制造氮肥,并于1918年获得诺贝尔化学奖。无机氮肥的施用显著提高了粮食产量。在随后几十年,传统的植物-土壤氮循环体系建立在2个核心假设<sup>[20]</sup>之上:(1)植物仅吸收土壤无机氮(铵态氮和硝态氮);(2)植物氮吸收能力弱于微生物。土壤有机氮的矿化作用被视为有效氮供应的瓶颈,限制了土壤氮循环。因此,净氮矿化作用被广泛用于指示土壤氮有效性<sup>[20]</sup>。然而,也有研究<sup>[21]</sup>发现,在植物生长季节中,土壤可能并不存在显著的净氮矿化作用,或者净氮矿化产生的氮量甚至低于植物体内氮吸收积累量,这一现象与传统的矿质营养理论相矛盾,促使研究者重新审视土壤氮的有效性及其对植物生长的影响。

### 1.2 矿质-有机营养理论

1908年,Lutz首次开展了植物对氨基酸吸收的无菌试验,被认为是对植物有机氮营养的最早研究<sup>[22]</sup>。随着同位素示踪技术的发展,后续研究<sup>[23]</sup>通过单标记同位素示踪技术(如<sup>14</sup>C、<sup>13</sup>C和<sup>15</sup>N)研究了植物对氨基酸的吸收,然而,这种方法无法排除植物吸收的是氨基酸矿化后产生氮的可能性<sup>[7]</sup>。1998年,Näsholm等<sup>[2]</sup>利用稳定性同位素双标记示踪技术(<sup>13</sup>C-<sup>15</sup>N),首次在原位条件下提供了直接证据,证明北方森林植物能够吸收土壤氨基酸。此后,越来越多的研究证实,植物根系能够直接吸收土壤中的低相对分子质量有机氮<sup>[8]</sup>,这种现象在自然界中普遍存在,其中,氨基酸的吸收受到广泛关注(图1)。

在自然生态系统中,蛋白质是土壤输入的主要有机氮形式<sup>[5]</sup>,其组成单位包括20种氨基酸(图2)。氨基酸相对分子质量为75~204,含碳量为32.0%~65.5%,含氮量为7.7%~32.2%,在生态系统的碳和

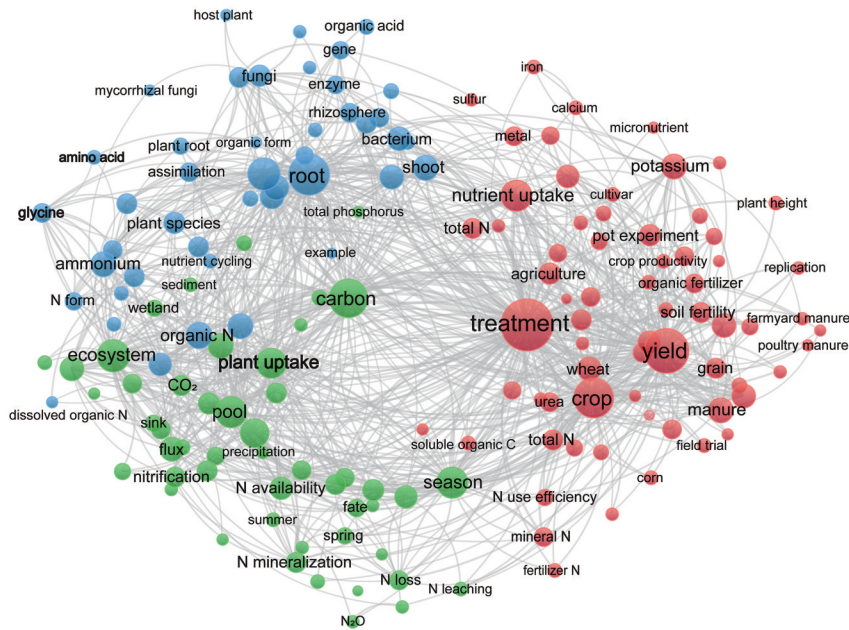


图 1 植物吸收有机氮研究领域热点图

Fig.1 Hotspot diagram in the research field of plant uptake of organic nitrogen

(数据来源 Web of Science, 2000—2024 年。Data were sourced from Web of Science from 2000 to 2024.)

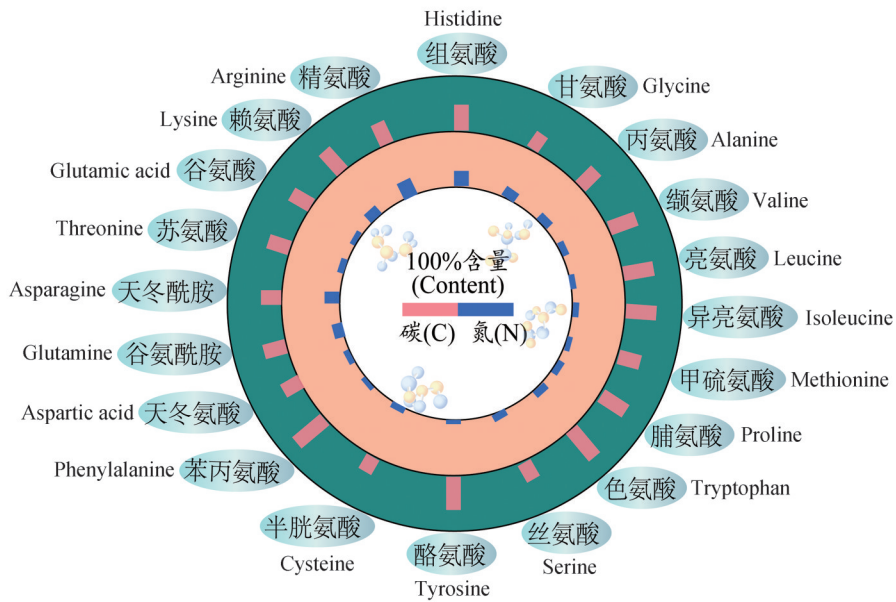


图 2 20 种氨基酸碳和氮元素含量

Fig.2 Carbon and nitrogen content of 20 amino acids

氮耦合循环中起着重要作用。甘氨酸相对分子质量较小(75), 是许多生态系统的土壤优势氨基酸, 常被用于植物对有机氮吸收的研究<sup>[24-25]</sup>(图 1)。作为植物潜在的重要有效氮, 氨基酸应满足如下条件<sup>[26]</sup>: (1) 土壤氨基酸库或通量足够大。土壤氨

基酸含量受植被类型和季节等因素影响, 通常为 0.04~24.00  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , 在某些情况下, 土壤氨基酸含量甚至高于无机氮<sup>[25]</sup>。氨基酸在土壤周转快, 生物半衰期可短至 2 min, 通常在 24 h 内<sup>[27]</sup>, 因而通量较高。(2) 植物根系具有与土壤微生物竞争氨基

酸的能力。植物与非共生微生物之间对土壤氮的竞争激烈。尽管植物根系能够吸收氨基酸,但由于微生物具有更大比表面积、更广分布和更强物质亲和性,在氨基酸的短期竞争中占据优势<sup>[28]</sup>。但在长期演化中,约86%的植物物种通过根系与土壤真菌形成菌根,显著增加了根系表面积,可以贡献高达80%的植物氮营养供给<sup>[29-30]</sup>。此外,一些非菌根真菌,如某些子囊菌(Ascomycota)也可以与植物建立共生关系,促进氮吸收<sup>[13,31]</sup>。土壤氮也表现出空间异质性,在微域尺度上,一些区域释放有效氮,而另一些区域则固定有效氮。当有效氮在这些微环境中扩散时,首先遇到有效氮的根系可能会吸收它,这体现了吸收的随机性<sup>[20]</sup>。最后,土壤微生物的周转时间通常远低于植物根系。虽然微生物在短期内可能表现出竞争优势,但微生物死亡和分解后,根系最终可以获取微生物释放的有效氮。因此,从长时间尺度来看,植物可能会获取更大比例的土壤氮<sup>[28]</sup>。(3)氨基酸对植物氮营养具有重要贡献。目前,植物吸收土壤氨基酸的研究仍处于早期阶段,氨基酸对植物氮营养的贡献仍然有待研究<sup>[7,32]</sup>。尽管在同时供应无机氮和氨基酸的情况下,一些植物更倾向于吸收氨基酸<sup>[3]</sup>,但在土壤氮有效性受限制的生态系统中,共存植物对无机氮和氨基酸的吸收表现出不同偏好,这有助于降低种间竞争,维护生物多样性和生态系统功能<sup>[16,33]</sup>。

在全球变化背景下,氨基酸作为植物有效氮的重要性日益受到关注。然而,量化土壤氨基酸对自然生态系统中植物氮营养的贡献仍然具有挑战性<sup>[7,9,34]</sup>。首先,除了组成蛋白质的20种基本氨基酸外,土壤有效氮还包括铵态氮、硝态氮、氨基糖、寡肽等分子<sup>[26,35]</sup>,这些有效氮的组成、含量和周转在不同生态系统中具有显著差异<sup>[20]</sup>,并且在特定生态系统内表现出明显的季节性变化<sup>[36-37]</sup>,这种复杂性导致难以准确评估植物对氨基酸的吸收。其次,植物根系的氮获取策略是动态的,受植物代谢、光照和种间竞争等因素影响。例如, Ma等<sup>[38]</sup>发现二氧化碳浓度升高促进青菜(*Brassica chinensis*)对甘氨酸的吸收,降低对无机氮吸收; Xu等<sup>[39]</sup>在高山草甸中发现,高的根系密度有助于植物同土壤微生物竞争有效氮。虽然同位素双标记(<sup>13</sup>C-<sup>15</sup>N)示踪技术可以验证植物根系吸收完整的氨基酸,但植物、微生物的代谢过程使长期示踪

杂化。标记氨基酸溶液注入土壤后,一部分氨基酸分子会被微生物吸收和矿化,产生无机氮<sup>[27,40]</sup>。植物根系既吸收标记的氨基酸,也吸收新产生的标记无机氮。此外,根系从氨基酸中吸收的部分<sup>13</sup>C可以通过呼吸作用以<sup>13</sup>CO<sub>2</sub>的形式损失掉,并且这种损失的程度随着示踪时间延长而增加<sup>[7]</sup>。因此,尽管现有研究表明氨基酸是植物潜在的重要有效氮,但氨基酸对植物氮营养的相对贡献仍然不明确。目前的多数研究都集中在短期试验,缺乏在自然生态系统中的长期监测。

## 2 植物对土壤氮的吸收策略

基于矿质氮营养理论的植物-土壤氮循环体系面临诸多挑战。2004年, Schimel和Bennett<sup>[20]</sup>提出新的氮循环体系,认为高相对分子质量有机氮向低相对分子质量有机氮的解聚作用是土壤有效氮供应的瓶颈,限制土壤氮循环的周转速率<sup>[20]</sup>。目前,这个新的氮循环体系形成不足30 a,仍有很多理论知识亟待完善,尤其是在植物对土壤有效氮的吸收策略方面。

### 2.1 多形态氮吸收

偏好性是指在多种有效氮同时存在的情况下,植物对某种有效氮的吸收比例更高,这种现象反映了植物根系在有效氮选择上的吸收策略<sup>[41-42]</sup>。大量研究表明,植物对不同形态氮的吸收存在偏好性<sup>[23,43]</sup>,且这种偏好性存在物种差异,甚至在同一物种内也会因环境条件不同而存在差异<sup>[44]</sup>。在传统的植物氮营养研究中,矿质营养理论占主导地位,偏好性研究主要集中在无机氮,即铵态氮和硝态氮。有研究<sup>[45]</sup>发现,植物偏好吸收铵态氮;但也有研究<sup>[46]</sup>发现,某些植物偏好吸收硝态氮。随着矿质-有机氮营养理论的发展,对偏好性的研究拓展到铵态氮、硝态氮和氨基酸。一些研究<sup>[3,15]</sup>发现,群落中共存植物对这几种氮的偏好吸收表现出差异性。然而,土壤中低相对分子质量有机氮种类繁多,元素组成和结构各异,使得植物对不同有效氮的偏好吸收变得极其复杂。例如,一些研究<sup>[47]</sup>表明,相比于结构复杂的氨基酸,植物可能倾向于吸收结构简单的氨基酸。这种差异化的吸收反映出植物对土壤氮的选择性响应及植物适应不同环境条件的生理机制。不同形态氮被吸收后在植物体内的代谢途径可能存在差异,从而影响植物氮营养效应<sup>[48]</sup>。另一方面,一些研究<sup>[10]</sup>发现,植

物对土壤不同形态氮的偏好吸收具有可塑性,随着周围竞争植物、季节及土壤环境的变异,植物会调整偏好吸收策略。这种可塑性可能有助于植物在多变的环境中不断优化氮的吸收策略,缓解种间竞争<sup>[15]</sup>。质流和扩散是土壤溶液中有效氮运输至植物根系表面的2种主要途径,质流主要由植物的蒸腾作用驱动,扩散主要由有效氮的浓度梯度驱动<sup>[49]</sup>。土壤溶液中有效氮浓度和组成呈现季节性波动,并且在微域尺度上存在明显的空间异质性。此外,不同形态氮在土壤溶液中的扩散速率受自身性质、土壤质地、含水量和温度等因素影响<sup>[50-51]</sup>。因此,植物根系对土壤氮偏好吸收的可塑性,可能是对多形态氮有效性时空变异的一种机会性响应。

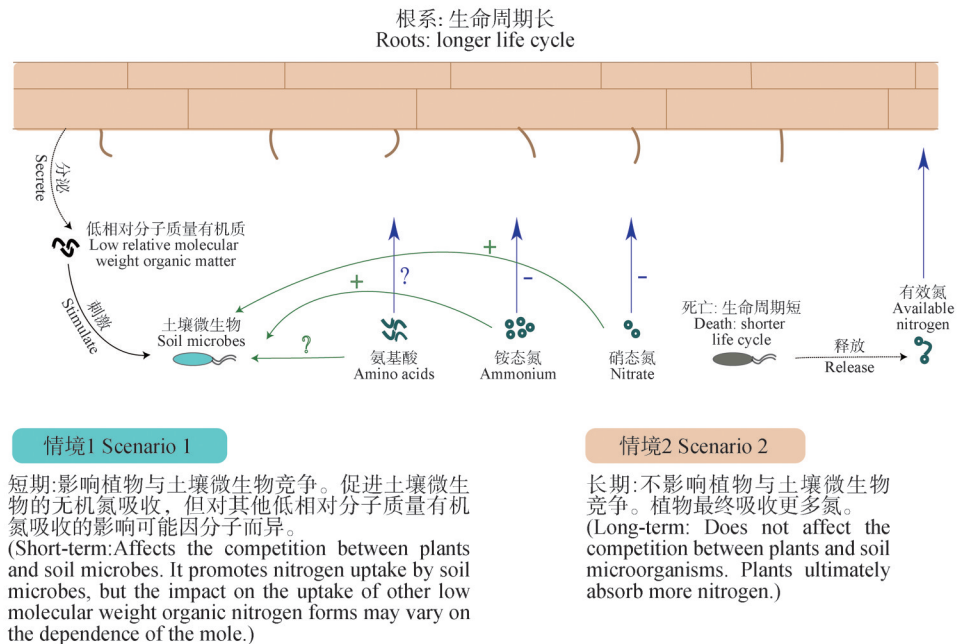
目前,关于植物根系对土壤多形态氮吸收的研究主要集中在无机氮和少数氨基酸<sup>[7]</sup>。相比之下,对其他氨基酸、氨基糖等低相对分子质量有机氮的关注较少,而低相对分子质量有机氮的结构和相对分子质量差异可能显著影响其在植物根系中的吸收效率和代谢路径<sup>[52]</sup>。此外,对于植物根系偏好吸收策略的研究基于对吸收速率相对大小的评估<sup>[7]</sup>,未来应加强对这种吸收策略背后分子和生理机制研究,以更好地揭示土壤多形态氮对不同植物、不同生态系统氮营养的重要性。

## 2.2 季节性吸收

植物根系对土壤氮的吸收呈现出显著的季节性变异<sup>[10,15]</sup>,受植物物候、土壤微生物及胞外酶活性等多因素影响。植物物候决定了植株对氮产生需求的时间,土壤微生物调控氮的矿化及吸收速率,胞外酶则调控有机氮的分解速率<sup>[52]</sup>。不同种类植物的物候期可能存在差异,直接影响植物对土壤氮的吸收时间及形态<sup>[53]</sup>。例如,极地苔原生态系统中不同植物的氮吸收高峰各异,某些苔草类植物吸氮量在6月最高,而灌木,如矮桦树(*Betula nana*)吸氮量在8月较高<sup>[15]</sup>。与阔叶树不同,针叶树往往在冬季仍能吸收土壤氮,表现出较长的氮吸收周期,这被认为是其在养分匮乏环境中的适应策略<sup>[11]</sup>。同时,不同植物对铵态氮、硝态氮和氨基酸等有效氮的吸收模式也可能发生季节性调整。Gao等<sup>[35]</sup>对东北森林生态系统调查发现,季节显著影响植物对铵态氮、硝态氮及甘氨酸的吸收模式。然而,Li等<sup>[10]</sup>发现,在欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)为优势种的林分中,欧洲水青冈、欧亚槭

(*Acer pseudoplatanus*)及挪威槭(*Acer platanoides*)在整个生长季都表现出对谷氨酰胺和精氨酸的偏好吸收,且这种偏好高于对铵态氮和硝态氮的吸收。因此,植物对不同形态氮的季节性吸收模式可能因生态系统而异。在自然生态系统中,蛋白质通过解聚作用转化为一系列低相对分子质量有机氮(如寡肽和氨基酸),这些低相对分子质量有机氮随后经过矿化作用释放出无机氮(铵态氮和硝态氮)<sup>[27,54]</sup>,土壤微生物和胞外酶在其中发挥重要作用,而二者活性呈现出显著的季节性波动<sup>[39]</sup>。此外,土壤理化性质的季节性变异(如温度、水分)通过影响氮转化过程进一步调控植物可利用氮的形态和比例。例如,早春季节的冻融交替过程导致土壤团聚体破坏、细胞裂解(包括微生物和细根),释放出大量可溶性氮<sup>[55]</sup>,这为早春植物(如短期生长的草本植物)提供了重要的有效氮。Gao等<sup>[37]</sup>研究发现,季节对土壤无机氮和氨基酸含量影响显著,比植物群落本身的影响更大。植物对土壤氮的季节性吸收反映了对环境变化的适应策略,使其能够在土壤氮资源有限的条件下优化获取。

植物根系吸收的有效氮主要来源于根际土壤,准确预测植物在不同季节获取不同形态氮的情况,需要深入理解根系分泌物对植物、土壤微生物氮竞争的影响。植物根系可将一部分光合作用固定的碳以有机物形式分泌到根际土壤<sup>[56]</sup>。这些分泌物主要包括简单的有机分子、次生代谢产物及复杂的聚合分子,其中,低相对分子质量的化合物(如糖类、氨基酸及草酸等)可被微生物直接吸收利用,进而刺激微生物活性<sup>[56]</sup>。因此,根系分泌物组分和数量的季节性波动<sup>[57]</sup>可能显著影响植物与土壤微生物对土壤不同形态氮的竞争。在短时间尺度内,根系分泌的大量碳源会迅速激发根际微生物活性,增强微生物对土壤铵态氮和硝态氮的吸收,可能因此削弱植物对无机氮的获取;而对于土壤氨基酸这类有机氮(同时含有碳和氮元素),微生物竞争效应如何变化尚有待研究,可能取决于氨基酸种类和微生物群落组成<sup>[47]</sup>。在长时间尺度内,经过快速增长后大量微生物进入衰亡分解阶段,死亡释放出先前固存的氮,植物因而能够在后期吸收更多氮,不再受根系分泌物增加的抑制(图3),这也符合植物与微生物对土壤氮吸收的长时间尺度竞争关系<sup>[28]</sup>。



加号(+)、减号(-)和问号(?)分别代表吸收量的增加、减少以及不确定;竞争模型参考文献[28]。

The plus sign(+), minus sign(-), and question mark(?) represented an increase, decrease, and uncertainty in uptake, respectively; the competition model referred to the reference [28].

图3 根系分泌物影响植物与土壤微生物对有效氮竞争的概念图

Fig.3 Conceptual diagram of root exudate effects on plant-microbe competition for available soil nitrogen

### 2.3 土层分化吸收

植物根系构型在种间存在显著差异,既受植物自身遗传控制,也受伴生植物、土壤养分及气候条件等外部环境因素的影响<sup>[58]</sup>。根系的垂直分布影响植物对土壤氮的获取及其在群落中的生态位。快速生长的植物,根系通常集中分布在土壤表层以最大化获取资源。例如,Herben等<sup>[59]</sup>发现,在高山草原生态系统中,不同植物的根系垂直分布存在显著差异,快速生长的物种根系主要分布在土壤表层0~12 cm,慢速生长的物种则具有更深的根系,获取较深土层的水分和养分。在土壤砂粒含量较高的地区,植物根系倾向于分布在更深的土层。Zhou等<sup>[60]</sup>发现,南非稀树草原树木根系的垂直分布与土壤砂粒含量密切相关,在土壤砂粒含量较高的区域根系分布更深,可能是植物为适应土壤水分和较少的表层养分而采取的策略。然而,根系的垂直分布也受土壤类型、气候条件及植物种类等影响。Luo等<sup>[61]</sup>在对一些亚热带森林生态系统的研究发现,树木细根在土壤剖面并没有明显差异,可能是由于土壤水养状况在垂直层次分布均匀。因此,不同的生态系统中根系的垂直分布模式和氮吸收策略可能随环境条件而

变化。

铵态氮、硝态氮和低相对分子质量有机氮在土壤剖面呈现显著的分异特征<sup>[62]</sup>。例如,温带森林生态系统中土壤表层由于有机质分解和矿化作用强,积累了丰富的有效氮,铵态氮和可溶性有机氮含量较高,深层土壤有机质和总氮含量较低<sup>[63]</sup>。不同形态氮在土层中的相对有效性也存在差异,铵态氮因带正电荷易被土壤胶体吸附,低相对分子质量有机氮则主要以氨基酸等形式存在于凋落物丰富的土壤表层;相比之下,硝态氮因易于淋溶而向下迁移,在土壤深层所占比例提高<sup>[26]</sup>。有效氮在土壤剖面的分布格局影响植物对不同土层氮的吸收策略。在草原和森林等生态系统中,共存植物对土壤有效氮的吸收在不同土层之间存在显著差异。一些植物(如草本)根系主要分布在土壤表层,优先吸收土壤表层有效氮;另一些乔木则通过深根系统获取土壤深层有效氮。这种差异可能与植物对土壤氮的需求及其根系对环境的适应性有关<sup>[64-65]</sup>。在北方森林,Houle等<sup>[64]</sup>发现黑云杉(*Picea mariana*)主要利用有机质丰富的土壤表层氮,北美短叶松(*Pinus banksiana*)则主要利用土壤深层氮。在一些土层较薄的生态系统,如我国寒

温带北部的大兴安岭森林,由于土壤氮资源相对贫乏,植物需要尽可能在有限的土层吸收氮,这种情况下植物根系可能更多获取土壤表层氮,不同植物间较少出现土层分化吸收现象。此外,浅根系和深根系植物对不同土层优势氮的获取也可能存在差异。深根系植物能够获取土壤深层氮。在许多生态系统深层土壤硝态氮含量较高,因此,深根系植物可能更多吸收硝态氮。例如,Gherardi等<sup>[66]</sup>发现,深根系的灌木对硝态氮的吸收能力强于铵态氮,浅根系的草本对铵态氮的吸收能力则强于硝态氮。土壤氨基酸的来源与土壤表层生物活动密切相关<sup>[7]</sup>,对浅根系植物氮营养的贡献可能较高。

当前,多数研究关注土壤表层,对土壤深层氮的有效性及其植物获取能力了解有限,缺乏对根系和微生物活动沿土壤剖面变异的耦合研究,例如,植物与微生物对不同形态氮竞争强度随着土壤剖面的变异。未来的研究可结合氮同位素(<sup>15</sup>N)示踪技术、分子生物学和生态模型等手段,揭示植物与微生物利用土壤垂直层次多形态氮的耦合关系。同时,应关注全球变化可能对土壤氮垂直分布及植物氮吸收产生的影响,评估植物氮吸收策略的可塑性和适应潜力。对这些问题的探究将有助于完善氮循环理论,并为提高生态系统氮利用效率提供一定支撑。例如,通过配置深根与浅根植物优化土壤剖面氮获取,减少氮损失,提升生态系统的生产力并增强稳定性。

#### 2.4 共生方式分化吸收

共生固氮为陆地生态系统提供了重要的氮素来源。共生固氮菌,主要包括根瘤菌(如 *Rhizobium* spp.)、放线菌(Actinobacteria)及蓝细菌(Cyanobacteria)等,能够与豆科(Fabaceae)、桦木科(Betulaceae)等植物形成共生关系<sup>[67]</sup>。在这种共生关系中,微生物通过识别宿主根系分泌的化学信号(如类黄酮)并产生结瘤因子被植物细胞膜受体识别,进而诱导根瘤形成。固氮酶将大气氮气还原为铵态氮,并通过转运蛋白将铵态氮转运至植物细胞。与此同时,宿主植物向共生固氮菌提供碳水化合物,并通过合成血红蛋白调节根瘤内部的氧浓度,从而维持高效的固氮作用<sup>[67]</sup>。借助这种营养交换机制,固氮共生体系在贫氮环境为植物提供可持续有效氮,显著改善宿主植物氮营养状况。此外,固氮植物凋落物分解能够提高邻近非固氮植物的土壤氮供给,在群落尺度上提升土壤氮有效性。

建立共生固氮关系可赋予宿主植物竞争优势,尤其在养分贫瘠生态系统,有助于促进植物生长和维持群落稳定<sup>[68]</sup>。

菌根真菌促进植物根系利用土壤有效氮。在陆地生态系统中,约86%的植物与真菌形成菌根,包括丛枝菌根(约占74%)、兰科菌根(9%)、外生菌根(2%)及似欧石楠菌根(1%)等类型<sup>[29]</sup>。菌根共生体通过多重机制增强植物对土壤氮的吸收:一方面,菌根真菌菌丝网络扩展了根系对土壤资源的吸收面积,使植物能够利用更大土体的有效氮<sup>[30]</sup>;另一方面,菌根真菌具备分解土壤有机质以获取氮的能力<sup>[69]</sup>。外生菌根和似欧石楠菌根真菌能够分泌多种胞外酶(如蛋白酶),直接分解土壤有机氮,再经由真菌菌丝转运至宿主植物。丛枝菌根真菌虽不具备木质素分解酶系统,但菌丝表面可携带分解有机质的细菌,间接促进有机氮的释放<sup>[69]</sup>。在上述过程中,植物根系借助与真菌菌丝界面处的转运蛋白,吸收由菌丝提供的有效氮,宿主植物则向菌根真菌提供光合产物——脂肪酸<sup>[70]</sup>。不同类型的菌根影响植物氮形态吸收偏好,例如,相比于丛枝菌根,外生菌根和兰科菌根等通常对有机氮吸收更具优势<sup>[30]</sup>。然而,菌根影响植物吸收无机氮和有机氮具有生境依赖性,还受土壤氮供应水平等环境因子的共同影响和调控<sup>[3]</sup>。在某些生态系统中,即便植物根系形成不同类型菌根,对铵态氮、硝态氮及氨基酸的吸收偏好也未表现出显著差异<sup>[43]</sup>。尽管如此,菌根真菌自身同样需要氮营养,因此,可能与宿主植物存在氮共享和竞争并存的关系。当土壤极度缺氮时,真菌可能优先保留部分氮以满足自身需求,从而在短期内降低向宿主的供氮量;相反,在相对富氮环境下,菌根真菌向宿主提供氮的边际效益下降,宿主或减少对真菌的碳投入。这种动态权衡进一步增加了菌根共生调节植物氮吸收的复杂性<sup>[71]</sup>。

深色有隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)对某些植物氮吸收起重要作用。DSE是一类广泛存在于陆地生态系统的根际真菌,尤其在高寒、高纬度等严酷生境,其菌丝呈深色并具有分隔结构,可在植物根皮层中定殖,但通常不形成典型的菌根结构<sup>[72]</sup>。DSE与宿主植物互作关系不固定,会因环境和宿主状况表现为从寄生到互利共生的连续体。在养分匮乏条件下,DSE往往通过互利共生帮助植物获取有机氮,分泌蛋白酶、核酸

酶等胞外酶分解土壤有机质,将复杂大分子氮转化为可吸收的小分子氮,并转运一部分氮供宿主植物吸收利用<sup>[72]</sup>。Hill 等<sup>[5,13]</sup>在南极苔原发现,具备 DSE 的南极发草(*Deschampsia antarctica*)对氨基酸和寡肽等低相对分子质量有机氮的吸收能力较强,因而在全球变暖背景下生长迅速,以致可能取代原有优势植被——苔藓。Newsham<sup>[31]</sup>的全球尺度 Meta 分析进一步表明,在以有机氮为主要有效氮的环境中,DSE 能够显著提升宿主植物氮含量和生物量。在菌根系统功能受限的生态系统中,DSE 提供了一条获取有机氮的途径,对植物适应严苛环境具有重要意义。

多样化的共生方式对植物氮生态位分化起重要作用。不同植物借助各自的共生体系获取不同形态、时空分布的氮,缓解种间竞争,促进群落资源分配,有利于物种共存和生态系统稳定。关于不同类型菌根与植物氮形态偏好之间的关系具有明显的生境依赖性,目前缺乏跨生态系统的一致结论,需要在更多环境梯度上进行对比研究,以阐

明环境因子调控菌根介导的氮吸收模式。其次,宿主植物养分状态与共生效益之间的反馈机制尚不清晰。例如,当植物氮充足时是否会下调共生体的氮转移或减少对共生体的碳投入,反之,在缺氮时如何增强与共生体的互作强度,这种动态调节机制需要通过同位素示踪和分子生物学手段深入解析。最后,在全球变化背景下,共生体系对植物氮生态位的调控能力未知,例如,升高的二氧化碳浓度是否会强化植物对共生体碳供给,进而改变共生体氮交换;氮沉降是否会削弱固氮共生、菌根共生及 DSE 共生体系。

### 3 植物多维度氮吸收策略的生态意义

在长期进化过程中,植物展现出多维度氮吸收策略,包括不同形态氮、时间、空间及共生方式等(图 4),关乎单株植物生长发育,影响生态系统植物氮生态位、资源竞争、氮利用效率和生物多样性。理解这些吸收策略的生态意义,对于揭示植物群落构建机制、预测生态系统氮循环动态及其对全球变化的响应至关重要。

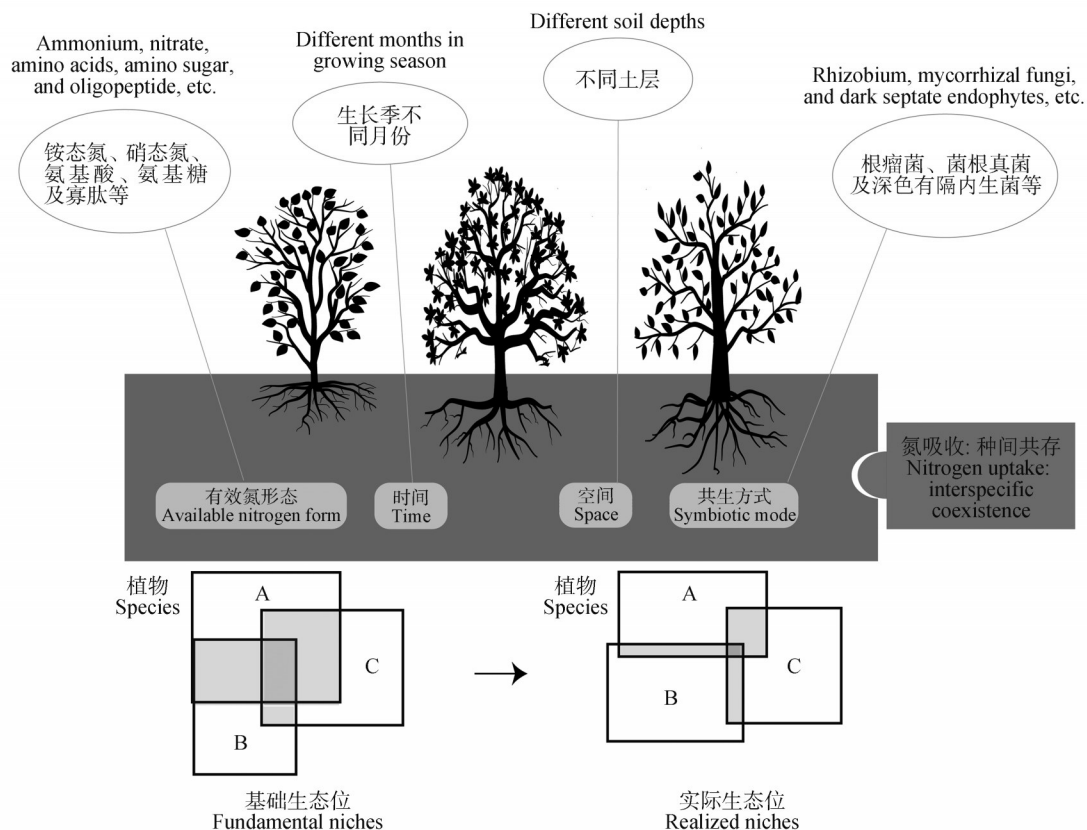


图 4 共存植物吸收土壤氮生态位分化模型

Fig. 4 Model diagram of niche differentiation in soil nitrogen uptake by co-existing plant species (生态位分化模型参考文献[65]。The niche differentiation model referred to the reference [65].)

土壤有效氮是限制植物生长发育的关键资源之一,同一生境下多种植物对氮资源的竞争不可避免<sup>[5]</sup>。植物展现出多维度氮吸收策略,是实现生态位分化、缓解种间竞争的重要基础(图4)。这种氮生态位分化促进资源分配和物种共存,最终有助于维护生物多样性<sup>[16,33]</sup>。此外,多维度氮吸收策略还有助于在生态系统尺度上提升氮利用效率,减少氮损失。具备多维度氮吸收策略的植物群落,能够更全面、更有效地利用土壤中时空异质性极强的氮资源<sup>[26,52]</sup>。群落中不同物种偏好不同形态氮,意味着无论是铵态氮、硝态氮及低相对分子质量有机氮等都可能被群落中植物高效吸收利用。在生长季节的不同时间,不同物种对土壤氮的时间性响应差异保证了总有植物处于活跃吸收状态,降低土壤氮流失风险。从富含有机质的表层到可能积累淋溶氮的深层,植物根系对土壤剖面不同层次氮的获取,使得更多空间尺度的土壤有效氮能被植物群落所利用。同微生物共生则极大扩展了植物氮的吸收范围和效率,特别是对于移动性差或以有机形态存在的氮。具备多维度氮吸收策略的植物群落,能够更有效地利用进入生态系统的氮,减少氮通过淋溶、径流和反硝化等途径的损失<sup>[73]</sup>。这种多维度、互补性的资源利用方式,使得植物群落能够更广泛获取氮,有助于提高生态系统尺度上的氮利用效率。相比之下,物种组成单一或氮吸收策略趋同的群落,对氮资源的利用可能存在局限,导致土壤中某些形态或时空变异的氮资源无法被有效利用而损失。

#### 4 展望

全球变化,如二氧化碳浓度上升、温度升高及氮沉降等,深刻影响生态系统氮循环<sup>[74]</sup>。以氮沉降为例,人类活动的干扰导致氮循环规模在过去一个世纪增加了一倍<sup>[75]</sup>。土壤氮有效性的变化直接影响生态系统的生产力、植物群落组成和生物多样性<sup>[5]</sup>。深刻认识和评估植物对土壤氮吸收策略的重要性和生态意义,需要解决一些关键的科学问题。

(1)原位土壤有效氮含量和动态。土壤无机氮和低相对分子质量有机氮含量受多种因子的交互影响,表现出极大的时空变异性<sup>[7,26]</sup>。传统的破坏性土壤取样方法会破坏根系和菌丝细胞,导致细胞液外流,而细胞液有效氮含量与土壤有很大

差异。植物根系吸收的有效氮来源于根际土壤,破坏性土壤取样难以准确反映植物根际有效氮状况。微量渗析等技术能够在一定程度上避免这些问题<sup>[76]</sup>。例如,Inselsbacher和Näsholm<sup>[49]</sup>通过微量渗析技术在北方森林生态系统发现,氨基酸占土壤有效氮供应的80%,而无机氮仅占20%;破坏性土壤取样方法则发现铵态氮占79%,氨基酸和硝态氮分别占10%。尽管微量渗析法在原位、实时及动态监测土壤有效氮方面具有独特优势,但也存在技术要求高、成本高及易受干扰等局限性。未来研究应侧重开发新的非破坏性方法测量原位土壤氮有效性,加深对土壤扰动影响氮测量的认识。

(2)不同土壤有效氮的周转差异。有效氮分子进入土壤溶液后主要存在4条周转途径:被根系(菌丝)吸收、被微生物吸收、被土壤非生物固相固定及被雨水淋溶损失。不同形态氮的分子结构、电荷、溶解度和扩散系数等差异影响其在这些途径中的分配,影响其在土壤的周转过程和生态系统功能,亟待量化不同形态氮在这些途径中的分配比例。关于植物与土壤微生物之间对有效氮的竞争已经有了很好的研究基础,在短期内土壤微生物占优势,但在更长的时间尺度上植物具有更强的竞争优势<sup>[52]</sup>。为了更好地评估不同形态有效氮对植物氮营养的贡献及其在不同生态系统之间的差异,未来研究应量化这些氮通量,并探究土壤类型、气候和植物群落组成等对氮分配的影响。

(3)植物氮吸收策略的分子生物学机制。植物对土壤有效氮多维度吸收策略是其适应复杂环境及在群落中共存的关键基础<sup>[8,13]</sup>,然而,驱动这些吸收策略的分子生物学机制仍有待深入探究<sup>[7]</sup>。例如,植物对不同形态氮(铵态氮、硝态氮和低相对分子质量有机氮)表现出的吸收偏好及其随环境条件变化的适应性调整<sup>[23,26]</sup>,其分子调控基础尚未完全解析。未来研究可着重于系统解析植物根系感知和响应不同形态氮信号的分子通路,特别是关键氮转运蛋白家族(如铵态氮转运蛋白、硝态氮转运蛋白和氨基酸转运蛋白等)在介导植物对这些不同形态氮偏好吸收中的特异性功能和调控机制。同时,深入剖析这些根系转运蛋白的表达模式对土壤有效氮时空异质性的响应,以及植物自身生理状态(如蒸腾作用、根系分泌等)和外部环境(如温度、降雨等)协同整合并调控这些响应

过程,将有助于揭示植物氮偏好吸收可塑性的分子基础。

(4)不同有效氮对植物氮营养的贡献。尽管植物可直接吸收土壤低相对分子质量有机氮,然而,量化无机氮和有机氮对植物氮营养的贡献仍然面临挑战<sup>[7]</sup>。虽然自然生态系统中植物对土壤低相对分子质量有机氮的吸收非常普遍,但除一些热带森林外,大多数陆地生态系统的生产力仍然受土壤氮有效性的限制<sup>[1]</sup>。Schimel 和 Bennett<sup>[20]</sup>提出,从极地苔原到热带森林生态系统,随着土壤主要有效氮组分的改变,植物吸收的土壤主要氮形态从有机氮转变为铵态氮,最终转变为硝态氮。Hu 等<sup>[77]</sup>通过对全球尺度的植物和土壤氮(<sup>15</sup>N)自然丰度分析发现,植物对土壤不同形态氮的吸收主要受温度控制。随着温度升高,植物对硝态氮的吸收逐渐增加,对有机氮的吸收逐渐下降,而对铵态氮的吸收则呈现先上升后下降的趋势。尽管如此,鉴于植物根系对土壤有效氮吸收过程及其影响因子的复杂性,需要在区域空间尺度或不同生态系统进行更多的验证和研究<sup>[78-79]</sup>。

### 参 考 文 献

- [1] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [2] NÄSHOLM T, EKBLAD A, NORDIN A, *et al.* Boreal forest plants take up organic nitrogen[J]. *Nature*, 1998, 392(6679): 914-916.
- [3] GAO L, CUI X Y, HILL P W, *et al.* Uptake of various nitrogen forms by co-existing plant species in temperate and cold-temperate forests in northeast China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 147: 103398.
- [4] REN H, GAO G Q, MA Y Y, *et al.* Shift of root nitrogen-acquisition strategy with tree age is mediated by root functional traits along the collaboration gradient of the root economics space[J]. *Tree Physiology*, 2023, 8(43): 1341-1353.
- [5] HILL P W, FARRAR J, ROBERTS P, *et al.* Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition [J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1(1): 50-53.
- [6] WARREN C R. Quaternary ammonium compounds can be abundant in some soils and are taken up as intact molecules by plants [J]. *New Phytologist*, 2013, 198 (2): 476-485.
- [7] NÄSHOLM T, KIELLAND K, GANETEG U. Uptake of organic nitrogen by plants[J]. *New Phytologist*, 2009, 182(1): 31-48.
- [8] 崔晓阳. 植物对有机氮源的利用及其在自然生态系统中的意义[J]. *生态学报*, 2007, 27(8): 3500-3512.
- CUI X Y. Organic nitrogen use by plants and its significance in some natural ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3500-3512.
- [9] 曹小闯, 吴良欢, 马庆旭, 等. 高等植物对氨基酸态氮的吸收与利用研究进展[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 919-929.
- CAO X C, WU L H, MA Q X, *et al.* Advances in studies of absorption and utilization of amino acids by plants: a review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26 (3): 919-929.
- [10] LI X Y, RENNENBERG H, SIMON J. Seasonal variation in N uptake strategies in the understorey of a beech-dominated N-limited forest ecosystem depends on N source and species[J]. *Tree Physiology*, 2016, 36(5): 589-600.
- [11] KOYAMA L A, KIELLAND K. Black spruce assimilates nitrate in boreal winter[J]. *Tree Physiology*, 2019, 39(4): 536-543.
- [12] BRINKMANN N, EUGSTER W, BUCHMANN N, *et al.* Species-specific differences in water uptake depth of mature temperate trees vary with water availability in the soil[J]. *Plant Biology*, 2019, 21(1): 71-81.
- [13] HILL P W, BROUGHTON R, BOUGOURE J, *et al.* Angiosperm symbioses with non-mycorrhizal fungal partners enhance N acquisition from ancient organic matter in a warming maritime Antarctic [J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(12): 2111-2119.
- [14] SHI J C, WANG X L, WANG E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2023, 74(1): 569-607.
- [15] MCKANE R B, JOHNSON L C, SHAVER G R, *et al.* Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra[J]. *Nature*, 2002, 415(6867): 68-71.
- [16] ASHTON I W, MILLER A E, BOWMAN W D, *et al.* Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms [J]. *Ecology*, 2010, 91(11): 3252-3260.
- [17] XI N X, ZHU B R, ZHANG D Y. Contrasting grass nitrogen strategies reflect interspecific trade-offs between nitrogen acquisition and use in a semi-arid temperate grassland[J]. *Plant and Soil*, 2017, 418: 267-276.
- [18] USCOLA M, VILLAR-SALVADOR P, OLIET J, *et al.* Root uptake of inorganic and organic N chemical forms

- in two coexisting Mediterranean forest trees [J]. *Plant and Soil*, 2017, 415: 387-392.
- [19] HÖGBERG P, NÄSHOLM T, FRANKLIN O, *et al.* Tamm review: on the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 403: 161-185.
- [20] SCHIMMEL J P, BENNETT J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm [J]. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [21] CHAPIN III F S, FETCHER N, KEILLAND K, *et al.* Productivity and nutrient cycling of Alaskan tundra: enhancement by flowing water [J]. *Ecology*, 1988, 69(5): 1638.
- [22] 王文颖, 刘俊英. 植物吸收利用有机氮营养研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(5): 1223-1228.  
WANG W Y, LIU J Y. Research advances in organic nitrogen acquisition by plants [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(5): 1223-1228.
- [23] CHAPIN III F S, MOILANEN L, KIELLAND K. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge [J]. *Nature*, 1993, 361 (6408) : 150-153.
- [24] YU C L, LIU M, SONG M H, *et al.* Nitrogen enrichment enhances the competition for nitrogen uptake between *Stipa purpurea* and microorganisms in a Tibetan alpine steppe [J]. *Plant and Soil*, 2023, 488: 503-516.
- [25] 高雷. 东北八种森林类型土壤有效氮、动态及植物吸收特征 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.  
GAO L. Pool size and dynamics of soil available nitrogen and plant uptake characteristics in eight forest types in northeast China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.
- [26] JONES D L, HEALEY J R, WILLET V B, *et al.* Dissolved organic nitrogen uptake by plants: an important N uptake pathway? [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(3): 413-423.
- [27] GAO L, SMITH A R, JONES D L, *et al.* How do tree species with different successional stages affect soil organic nitrogen transformations? [J]. *Geoderma*, 2023, 430: 116319.
- [28] KUZYAKOV Y, XU X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance [J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 656-669.
- [29] VAN DER HEIJDEN M G A, MARTIN F M, SELOSSE M A, *et al.* Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future [J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [30] READ D J, PEREZ-MORENO J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? [J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 475-492.
- [31] NEWSHAM K K. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes [J]. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 783-793.
- [32] SCHMIDT S, NÄSHOLM T, RENTSCH D. Organic nitrogen [J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 29-31.
- [33] KAHMEN A, RENKER C, UNSICKER S B, *et al.* Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? [J]. *Ecology*, 2006, 87(5): 1244-1255.
- [34] 徐兴良, 白洁冰, 欧阳华. 植物吸收土壤有机氮的研究进展 [J]. *自然资源学报*, 2011, 26(4): 715-724.  
XU X L, BAI J B, OUYANG H. Advances in studies on organic nitrogen uptake by terrestrial plants [J]. *Journal of Natural Resources*, 2011, 26(4): 715-724.
- [35] GAO L, SMITH A R, GENG B L, *et al.* Nitrogen uptake strategies of coexisting plant species in forest ecosystems of northeast China: implications for afforestation [J]. *Forest Ecology and Management*, 2025, 578: 122481.
- [36] FENG Y L, WANG J, YUAN K, *et al.* Vegetation affects pool size and composition of amino acids in Tibetan alpine meadow soils [J]. *Geoderma*, 2018, 310: 44-52.
- [37] GAO L, HILL P W, JONES D L, *et al.* Seasonality is more important than forest type in regulating the pool size and composition of soil soluble N in temperate forests [J]. *Biogeochemistry*, 2020, 150: 279-295.
- [38] MA Q X, WANG J, SUN Y, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> levels enhance the uptake and metabolism of organic nitrogen [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 162(4): 467-478.
- [39] XU X L, OUYANG H, RICHTER A, *et al.* Spatio-temporal variations determine plant-microbe competition for inorganic nitrogen in an alpine meadow [J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(2): 563-571.
- [40] GAO L, SMITH A R, JONES D L, *et al.* Respiration and carbon use efficiency characteristics of soluble protein-derived carbon by soil microorganisms: a case study at afforested sites [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 188: 109255.
- [41] 闫小莉, 林智熠, 胡文佳, 等. 林木氮素吸收偏好性及其形成机制研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2020, 33(5): 25-30.  
YAN X L, LIN Z Y, HU W J, *et al.* A review of nitrogen uptake preference of trees and its formation mechanism [J]. *World Forestry Research*, 2020, 33(5): 25-30.
- [42] 任海燕, 田磊, 朱毅, 等. 氮水添加改变内蒙古典型草原两种优势植物的氮吸收偏好 [J]. *科学通报*, 2022, 67(13): 1459-1468.

- REN H Y, TIAN L, ZHU Y, *et al.* Nitrogen and water addition alter nitrogen uptake preferences of two dominant plant species in a typical Inner Mongolian steppe [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2022, 67(13): 1459-1468.
- [43] LIU M, LI C C, XU X L, *et al.* Organic and inorganic nitrogen uptake by 21 dominant tree species in temperate and tropical forests [J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(11): 1515-1526.
- [44] ZHU F F, DAI L M, HOBBI E A, *et al.* Uptake patterns of glycine, ammonium, and nitrate differ among four common tree species of northeast China [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 799.
- [45] BOUDSOCQ S, NIBOYET A, LATA J C, *et al.* Plant preference for ammonium versus nitrate: a neglected determinant of ecosystem functioning? [J]. *The American Naturalist*, 2012, 180(1): 60-69.
- [46] HE X X, CHI Q D, MENG L, *et al.* Plants with nitrate preference can regulate nitrification to meet their nitrate demand [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108516.
- [47] HARRISON K A, BOL R, BARDGETT R D. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes [J]. *Ecology*, 2007, 88(4): 989-999.
- [48] ROTHSTEIN D E. In-situ root uptake and soil transformations of glycine, glutamine and ammonium in two temperate deciduous forests of contrasting N availability [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 233-236.
- [49] INSELSBACHER E, NÄSHOLM T. The below-ground perspective of forest plants: soil provides mainly organic nitrogen for plants and mycorrhizal fungi [J]. *New Phytologist*, 2012, 195(2): 329-334.
- [50] VIEUBLÉ GONOD L, JONES D L, CHENU C. Sorption regulates the fate of the amino acids lysine and leucine in soil aggregates [J]. *European Journal of Soil Science*, 2006, 57(3): 320-329.
- [51] ROTHSTEIN D E. Effects of amino-acid chemistry and soil properties on the behavior of free amino acids in acidic forest soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1743-1750.
- [52] WARREN C R. Organic N molecules in the soil solution: what is known, what is unknown and the path forwards [J]. *Plant and Soil*, 2014, 375: 1-19.
- [53] WANG C, LI J, LIU Q H, *et al.* Analysis of differences in phenology extracted from the enhanced vegetation index and the leaf area index [J]. *Sensors*, 2017, 17(9): 1982.
- [54] MA Q X, KUZYAKOV Y, PAN W K, *et al.* Substrate control of sulphur utilisation and microbial stoichiometry in soil: results of  $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{14}\text{C}$ , and  $^{35}\text{S}$  quad labelling [J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(11): 3148-3158.
- [55] SCHIMMEL J P, CLEIN J S. Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(8): 1061-1066.
- [56] SASSE J, MARTINOIA E, NORTHEN T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 25-41.
- [57] ZHALNINA K, LOUIE K B, HAO Z, *et al.* Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly [J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470-480.
- [58] 谷加存, 王亚楠, 肖立娟, 等. 落叶松凋落物层和土壤层 1~5 级细根形态和结构特征 [J]. *东北林业大学学报*, 2019, 47(4): 33-37.
- GU J C, WANG Y N, XIAO L J, *et al.* Morphological and structural characteristics of 1-5 order roots in litter and soil horizons of *Larix gmelinii* Rupr. plantation [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2019, 47(4): 33-37.
- [59] HERBEN T, VOZÁBOVÁ T, HADINCOVÁ V, *et al.* Vertical root distribution of individual species in a mountain grassland community: does it respond to neighbours? [J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(3): 1083-1095.
- [60] ZHOU Y, WIGLEY B J, CASE M F, *et al.* Rooting depth as a key woody functional trait in savannas [J]. *New Phytologist*, 2020, 227(5): 1350-1361.
- [61] LUO W Q, NI M, WANG Y S, *et al.* Limited evidence of vertical fine-root segregation in a subtropical forest [J]. *New Phytologist*, 2021, 231(6): 2308-2318.
- [62] 高雷, 崔晓阳, 郭亚芬, 等. 小兴安岭地区典型红松林下不同形态土壤氮的动态变化 [J]. *北京林业大学学报*, 2017, 39(12): 52-60.
- GAO L, CUI X Y, GUO Y F, *et al.* Dynamic changes of multi-form nitrogen in typical *Pinus koraiensis* forest of Xiaoxing'an Mountains of northeastern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(12): 52-60.
- [63] WILD B, SCHNECKER J, KNOLTSCH A, *et al.* Microbial nitrogen dynamics in organic and mineral soil horizons along a latitudinal transect in western Siberia [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2015, 29(5): 567-582.
- [64] HOULE D, MOORE J D, OUMET R, *et al.* Tree species partition N uptake by soil depth in boreal forests [J]. *Ecology*, 2014, 95(5): 1127-1133.
- [65] VON FELTEN S, HECTOR A, BUCHMANN N, *et al.* Belowground nitrogen partitioning in experimental grassland plant communities of varying species richness [J]. *Ecology*, 2009, 90(5): 1389-1399.
- [66] GHERARDI L A, SALA O E, YAHDJIAN L. Preference

- for different inorganic nitrogen forms among plant functional types and species of the Patagonian steppe [J]. *Oecologia*, 2013, 173: 1075-1081.
- [67] XU P, WANG E T. Diversity and regulation of symbiotic nitrogen fixation in plants [J]. *Current Biology*, 2023, 33(11): R543-R559.
- [68] WU Z F, CHEN H Y, PAN Y, *et al.* Genome of *Hippophae rhamnoides* provides insights into a conserved molecular mechanism in actinorhizal and rhizobial symbioses [J]. *New Phytologist*, 2022, 235(1): 276-291.
- [69] LINDAHL B D, TUNLID A. Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs [J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1443-1447.
- [70] JIANG Y N, WANG W X, XIE Q J, *et al.* Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi [J]. *Science*, 2017, 356(6343): 1172-1175.
- [71] FRANKLIN O, NÄSHOLM T, HÖGBERG P, *et al.* Forests trapped in nitrogen limitation-an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis [J]. *New Phytologist*, 2014, 203(2): 657-666.
- [72] RUOTSALAINEN A L, KAUPPINEN M, WÄLI P R, *et al.* Dark septate endophytes: mutualism from by-products? [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(3): 247-254.
- [73] WRIGHT C L, LEHTOVIRTA-MORLEY L E. Nitrification and beyond: metabolic versatility of ammonia oxidising archaea [J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(9): 1358-1368.
- [74] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China [J]. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [75] FOWLER D, COYLE M, SKIBA U, *et al.* The global nitrogen cycle in the twenty-first century [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2013, 368(1621): 20130164.
- [76] BUCKLEY S, JÄMTGÅRD S. Field-based soil extractions capture more amino acids that are lost during short-term storage [J]. *Geoderma*, 2025, 454: 117163.
- [77] HU C C, LIU X Y, DRISCOLL A W, *et al.* Global distribution and drivers of relative contributions among soil nitrogen sources to terrestrial plants [J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 6407.
- [78] WANG L X. Global plant nitrogen use is controlled by temperature [J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 7651.
- [79] QUAN Z, ZHANG X, FANG Y T, *et al.* Different quantification approaches for nitrogen use efficiency lead to divergent estimates with varying advantages [J]. *Nature Food*, 2021, 2(4): 241-245.