

树木氮素“吸收—生长—繁殖—防御”的概念 框架及健康调控启示

刘敏^{1,2} 徐兴良^{1,2*}

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院大学, 北京 101408)

摘要: 氮素是制约森林初级生产力与树木生长的关键营养元素之一, 树木对氮素的获取能力直接决定其在资源竞争、抗逆生存中的表现, 及其在维系森林生态系统稳定性中的地位。近年来, 树木氮吸收相关研究已从单一的根系吸收功能研究, 转向根际—微生物协同作用及地下营养网络的综合视角。本文综述了树木获取无机氮与有机氮的主要途径, 评估了根系功能性状(细根形态、比根长、根寿命)、菌根共生、根系分泌物调控在树木氮获取过程中的作用, 解析了氮吸收与碳同化、生长及防御之间的耦合与权衡关系。基于现有研究证据, 本文提出“氮吸收—生长—繁殖—防御”整合概念模型, 据此划分4类典型策略型树种(高氮吸收—快速生长型、中等氮吸收—平衡型、低氮吸收—高防御型、微生物依赖—协同型), 并探讨了基于合理氮营养调控与微生物工程的树木健康管理技术路径。最后, 提出该领域的关键知识缺口与未来研究方向, 包括跨尺度基因—代谢—生态耦合分析、动态同位素示踪以及多胁迫条件下的模型化预测等, 旨在为深入理解氮驱动的树木生态适应策略和优化森林健康管理策略提供理论参考。

关键词: 氮吸收; 根际互作; 根系功能性状; 微生物协同; 生长—防御权衡; 森林健康

中图分类号: S718.43; Q945.12

文献标识码: A

文章编号: 2097-5279(2026)02-0001-14

DOI: 10.27035/j.cnki.issn2097-5279.20260201

Conceptual framework of tree nitrogen uptake–growth–reproduction–defense and its implications in forest health regulation

Liu Min^{1,2} Xu Xingliang^{1,2*}

(1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China)

Abstract: Nitrogen (N) is a key limiting nutrient for forest primary productivity and tree growth. Trees' N acquisition capacity largely determines resources competition and stress resilience, as well as their role in maintaining the stability of forest ecosystem. Recent research has shifted from focusing solely on root uptake to an integrative view that recognizes rhizosphere–microbial cooperation and subterranean nutrient networks. This review synthesizes pathways for inorganic and organic N uptake, elucidates the roles of root functional traits (e.g., fine-root morphology, specific root length, and lifespan), mycorrhizal symbiosis, and root exudate regulation in N uptake, and examines the coupling between N uptake, carbon assimilation, growth and defense. Based on current evidence, we propose an integrated conceptual framework (N uptake–growth–reproduction–defense) and classify four representative strategy types of trees (high N uptake–fast growth, moderate N uptake–balanced strategy, low N uptake–high defense, microbial dependent N uptake–synergistic and mutualistic). We further discuss implications for adaptive forest management via optimized N supply and microbial manipulation. Finally, we identify the key knowledge gaps in this field and outline future research directions, including cross-scale gene–metabolism–ecology coupling analyses, dynamic isotope tracing, and model-based predictions under multiple stress conditions. This review aims to provide theoretical references for understanding N-driven tree adaptive strategies and for forest health management.

收稿日期: 2025-11-24; 修回日期: 2026-01-05。

基金项目: 国家自然科学基金项目(42401069)。

* 通信作者: 徐兴良(E-mail: xuxl@igsrr.ac.cn), 研究员。

引文格式: 刘敏, 徐兴良. 2026. 树木氮素“吸收—生长—繁殖—防御”的概念框架及健康调控启示[J]. 树木医学, 3(2): 1–14.

Liu M, Xu X L. 2026. Conceptual framework of tree nitrogen uptake–growth–reproduction–defense and its implications in forest health regulation[J]. Tree Health, 3(2): 1–14.

Keywords: nitrogen uptake; rhizosphere interaction; root functional trait; microbial cooperation; growth-defense trade-off; forest health

氮素是限制森林生产力及树木生长的关键营养元素,其可利用水平和吸收效率直接决定森林生态系统碳汇潜力和气候调节功能(Vitousek et al., 1997; LeBauer and Treseder, 2008)。全球森林是陆地生态系统中极其重要的碳库,储存了绝大部分的地上生物量碳与大量土壤有机碳(Dixon et al., 1994; Pan et al., 2011; Wei et al., 2014),其固碳能力在很大程度上受氮素供应与利用效率的制约。除热带、亚热带森林外,其他地区森林生态系统中的氮素往往处于限制状态,在凋落物分解缓慢、土壤温度较低或土壤酸性较强的条件下,可利用的无机氮(铵态氮和硝态氮)含量通常偏低(Averill and Waring, 2018; Zhang et al., 2021)。因此,树木如何从低氮环境中高效获取氮素,成为阐释森林生产力维持机制、树木健康诊断与预测未来碳循环动态的核心问题(田呈明和张星耀, 2024)。

20 世纪 90 年代前,在李比希(Liebig)最小因子学说影响下,植物氮营养研究主要聚焦于无机氮(Nadelhoffer et al., 1985; Schimel and Bennett, 2004)。过去 30 余年的研究显示,植物能够直接吸收利用多种形式的有机氮(如氨基酸、寡肽等),现代氮循环研究因此向“无机氮与有机氮并重”的范式转变(Chapin et al., 1993; 徐兴良等, 2011; Liu et al., 2017, 2026)。此外,树木与根际微生物复杂的相互作用深刻影响了氮的有效性和树木对氮的吸收(Fierer, 2017; 张威等, 2023; Cao et al., 2024)。在以多年生木本植物为主体的森林生态系统中,由菌根共生体系形成的地下营养网络在维持氮循环和调控氮吸收方面发挥着核心作用(Philippot et al., 2013),这使得“根际调控”成为解析树木氮素营养机制的关键视角。

根际作为根系与土壤生物、化学环境交互界面,尽管其空间范围有限,但表现出高度异质性与生物地球化学活性(Kuzyakov and Xu, 2013)。树木通过分配光合产物(如低分子有机酸、糖类、氨基酸和酚类化合物)刺激根际微生物活性,从而加速土壤有机质分解与氮矿化进程,提高氮素供应水平(Dijkstra et al., 2021; Liu et al., 2021; 蔡银美等, 2021)。外生菌丝可扩展树木的有效氮吸收空间,使其能够利用根系获取难以直接捕获的氮源。同时,外生菌丝与固氮、分解微生物协同作用,提高了有机氮的转化效率(Read and Perez-Moreno, 2003)。近年来研究表明,在自然森林生态系统中,经菌根网络介导的有机氮通路在总

体氮输入与树木供给中占有重要份额,而非仅靠无机离子吸收(Liu et al., 2017; Pena and Tibbett, 2024)。

近年来,植物氮素获取的相关研究激增,但仍存在若干未被系统阐释和解决的关键科学问题:1)不同氮源对树木总体供给的相对贡献缺乏可靠的定量比较,不同树种与森林类型下这些贡献的空间一时间变异尚不明确;2)根际调控氮素获取的具体机理仍需深入阐明,特别是根际激发效应、胞外酶促分解与微生物氮矿化竞争等过程的耦合与反馈机制,仍缺乏统一的理论框架;3)在氮沉降、干旱、增温和 CO₂ 浓度升高等全球气候变化叠加背景下,根际过程如何响应与重构,树木能否通过调整碳分配与根系—微生物互作维持氮素供应并支撑碳汇功能。这些问题的整合性认识仍然不足,限制了森林碳氮耦合模型的准确性与预测能力。基于此,从根际调控视角系统解析树木氮素营养机制,不仅具有重要的理论价值,也对提升林业养分管理、改进生态恢复策略与增强碳汇功能具有重要现实意义。

1 根系与微生物协同构建树木氮吸收机制

1.1 氮形态与吸收途径

在森林生态系统中,氮以多种化学形态存在,包括无机氮(铵态氮 NH₄⁺和硝态氮 NO₃⁻)和有机氮(氨基酸、小肽、溶解性有机氮等)两大类(Schimel and Bennett, 2004; Näsholm et al., 2009),不同形态氮素在可利用性、迁移能力与吸收策略方面存在显著差异。传统观点认为,树木主要通过根系吸收无机氮来维系生长;但近年来研究表明,树木的氮吸收远比传统模式更为复杂,其可利用氮源既包括无机氮,也包括一定比例的低分子量有机氮(徐兴良等, 2011; 崔莹光等, 2018; Liu et al., 2017),且依赖根际微生物驱动有机质分解与矿化过程(Chapin et al., 1993; Schimel and Bennett, 2004; Liu et al., 2026)。尽管如此,无机氮仍是多数森林植物氮素吸收的主要来源(Liu et al., 2026),但铵态氮和硝态氮在吸收和生理代谢上具有不同特点。铵态氮可直接参与氨同化,能量消耗较低,因此在酸性森林土壤中常处于优势地位(Marschner, 2011);相比之下,硝态氮需要吸收后再被还原为铵态氮才能进入代谢途径,能量成本更高,但在土壤环境中具有更强迁移能力,在水分异质性或竞争激烈的环境中更具优势(Kronzucker et al., 1997)。以往研

究多基于生境差异预测不同森林类型的氮偏好模式;但最新研究表明,温带、亚热带和热带树种在氮素吸收偏好上呈现出跨生境的一致性特征,表明树木氮素获取策略可能受更复杂的内在机制驱动,不能再简单地利用生境差异进行全球尺度的精准预测(Liu et al., 2026)。

目前,诸多研究显示,树木不仅能够直接吸收无机氮,还可直接吸收氨基酸甚至低聚肽。外生菌根(Ectomycorrhiza, ECM)真菌拥有丰富的胞外酶体系(蛋白酶和木聚糖酶等),可将蛋白质和大型有机氮分子降解为可吸收的小分子氮源(Hobbie and Högborg, 2012; Averill et al., 2014; 班明江等, 2024),这在无机氮含量极低的针叶林中尤为重要;丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)则更多促进无机氮与小分子有机氮的吸收(Hodge et al., 2001; Govindarajulu et al., 2005)。在寒温带针叶林生态系统中,低温严重限制土壤微生物的矿化速率,无机氮供应匮乏。此时,基于菌根介导的有机氮吸收不再是补充途径,而是维持树木生长与生态系统巨大碳储存能力的关键机制(Näsholm et al., 1998, 2009; Franklin et al., 2014)。因此,有机氮吸收在许多寒温带针叶林中是维持树木生长和碳储存能力的重要机制之一。

1.2 根系性状与氮吸收能力

细根(直径 ≤ 2 mm)是树木吸收养分的主要器官,其形态与生理功能性状直接影响氮吸收效率(McCormack et al., 2015)。比根长(specific root length, SRL)和比根面积(specific root area, SRA)表征单位生物量根系的吸收界面,具有高SRL、较小细根直径以及较低组织密度(root tissue density, RTD)的根系,通常具有更高的吸收速率和更强的空间觅氮能力(Reich, 2014; Weemstra et al., 2016; Freschet et al., 2021; Zhao et al., 2024)。这些性状与植物“快速资源获取策略”相关,是根经济谱理论的重要组成部分。然而,这一策略的有效性受到土壤水分条件的严格制约。氮素在土壤中的移动高度依赖水分介导的质流与扩散过程。在水分充足条件下,高SRL根系能最大化氮获取效率;但在干旱缺水环境中,此类根系面临极高的水力失效与干枯风险,导致氮吸收受阻(Chen et al., 2017; Bergmann et al., 2020)。相比之下,低SRL、大直径、高RTD的根系代表了一种“保守策略”,其较厚的皮层与栓质化结构使根系的保水能力与抗旱性更强。这种根系瞬时吸收速率较低,但可在干旱贫瘠环境中通过维持根际微环境稳定,实现长期的氮素获取,多见于长期适应贫瘠环境的

慢生长型树种。

根系生理性状在氮吸收中同样发挥关键作用。根呼吸速率决定氮同化与能量供应能力,氮转运蛋白的表达则决定了不同形态氮素的吸收速率。在氮限制情况下,树木往往通过提高AMT、NRT、AAP等基因的表达来增强氮吸收能力(Glass et al., 2002; Näsholm et al., 2009);但在氮富集条件中,这些基因受反馈抑制,树木氮吸收速率降低以实现资源的优化分配(Miller and Cramer, 2005; 张靖童等, 2024)。

根寿命和周转速率也是决定树木氮策略的重要生态性状(Gill and Jackson, 2000)。短寿命根系周转快、吸收效率高,适用于氮脉冲与空间异质性较高的环境(McCormack and Guo, 2014);长寿命根系则投资更高,吸收速率较低,更适合养分贫瘠等胁迫环境(Brunner et al., 2013)。根系周转还与氮回流紧密耦合,即短寿命根系凋亡可促进氮再循环,并通过增加底物输入,加速根际微生物的氮矿化过程(Clemmensen et al., 2013)。因此,根系生命周期策略不仅决定氮吸收能力,也调控氮循环速度与碳氮耦合过程。

1.3 微生物在氮吸收中的作用

多数树木根系并非独立吸收氮素,而是依赖于与根际微生物共同构建的协同获取网络(van der Heijden et al., 2008; Bardgett and van Der Putten, 2014)。土壤中绝大多数氮素以蛋白质、多肽、氨基酸与微生物残体等有机形态存在,而可直接被植物吸收的无机氮在多数森林土壤中仅占总氮库的一小部分(Schimel and Bennett, 2004; Näsholm et al., 2009; 徐兴良等, 2011; Kuzyakov and Xu, 2013)。因此,微生物驱动的有机氮分解、矿化、固持与再矿化等过程,是调控氮可利用性与氮向树木转移的关键来源(Schimel and Weintraub, 2003; 张威等, 2023; Basiru and Hijri, 2024)。

菌根真菌是最重要的功能类群之一,90%以上的陆地植物与菌根真菌共生。在寒温带针叶林中,ECM菌根真菌发达的外生菌丝、丰富的酶促能力和较强的有机氮获取能力(Hobbie and Högborg, 2012; Averill et al., 2014),促进了树木对大分子有机氮的利用;而AM真菌更偏向扩大吸收界面面积、提高运输效率,更依赖无机氮或小分子有机氮,在温带—亚热带森林中更具优势。尽管这种差异具有显著的生态趋势,但不同森林类型和物种组合中的ECM与AM功能存在一定重叠(Phillips et al., 2013)。

根际微生物既可能在短时间与树木竞争氮素,也能在较长时间通过协同作用促进氮素回流(Hodge et al., 2000; Liu et al., 2021)。在氮素限制情况下,微

生物因具有较高的碳氮比而优先固持氮素,从而在短期内抑制植物对氮素的吸收,被称为“微生物优先假说”(Kuzyakov and Xu, 2013)。然而,随着根系供碳刺激和微生物活动,微生物释放胞外酶,并加速自身周转促进氮矿化,这一过程被称作“根际激发效应”路径(Kuzyakov, 2010; Dijkstra et al., 2013; 孙悦等, 2014)。这种微生物驱动的氮素供应机制,本质上是一种时空延迟的氮素回流系统,对多年生木本植物尤为重要。此外,自由固氮与共生固氮为森林提供了额外的氮素输入,尤其在热带森林与豆科植物系统中发挥关键作用(Cleveland et al., 1999; Batterman et al., 2013; Epihov et al., 2021)。这些固氮途径弥补了无机氮供应不足所带来的生态限制,维持了森林氮收支的稳定性。

2 氮促进树木生长的生理机制

2.1 氮在树木生长中的核心生理功能

氮在调控树木的光合能力、组织建成与代谢维持等方面发挥核心作用(Vitousek and Howarth, 1991; Lebauer and Treseder, 2008; 冯继广和朱彪, 2020)。首先,氮是叶绿体中关键光合蛋白的主要组成元素,约50%~80%的叶绿体蛋白由Rubisco(Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶)及相关的酶组成,其含量与活性高度依赖氮供给(Evans, 1989; Makino, 2011)。充足的氮素能够提升Rubisco活性、增强光合电子传递与最大光合速率($A_{\max}$)并提高光能利用效率(light use efficiency, LUE),从而促进光合碳摄取和生长(Hikosaka, 2004)。相反,氮限制会引起叶片厚度和叶绿素含量下降、光合蛋白合成不足,从结构与功能两方面抑制碳获取(Poorter et al., 2009)。其次,氮还是细胞增殖与结构生长的基础。氮供应增强分生组织活性并加速结构性碳水化合物合成,用于形成木质部、韧皮部及次生壁,提高树干直径增长与结构生物量积累(Landi and Esposito, 2017)。氮素的吸收与还原过程可增强硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶的活性,加速氮同化与蛋白合成,使氮在结构生长与代谢调控之间形成关键纽带。

此外,氮不仅是营养元素,也是调控碳源与碳汇关系的重要信号因子(Coruzzi and Bush, 2001; Nunes-Nesi et al., 2016)。适度氮输入增强了地上部分的碳汇强度,使更多碳分配至叶片扩展和茎秆生长,提高光捕获能力和竞争优势;而在氮限制环境下,树木倾向于加强地下碳分配以提高根系微生物活性。同

时,氮通过调控细胞分裂素(cytokinin, CK)、生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、乙烯(Ethylene, ET)等激素合成,影响根冠比、叶片衰老、氮运输蛋白表达以及对干旱和温度胁迫的耐受能力等,是树木应对环境波动的重要调节枢纽(Kiba et al., 2011; Ruffel et al., 2011)。

2.2 氮吸收与碳同化的耦合关系

氮吸收与碳同化之间存在紧密的双向代谢耦合关系,是调控树木生产力、碳氮平衡及森林碳汇形成的核心生理机制。根系吸收无机或有机氮需要大量能量与碳骨架支持,包括主动运输过程中的ATP消耗和氮同化反应所需的 α -酮戊二酸等碳基底(Nunes-Nesi et al., 2010; Xu et al., 2012; Bloom et al., 2014)。因此,光合产物不仅驱动根系生长和代谢,也为氮同化与运输提供必需的能量。

在氮限制条件下,树木通常通过调控碳分配促进根系生长与根际活动,例如增加可溶性糖、有机酸等根系分泌物的释放(Williams and de Vries, 2020),促进微生物矿化作用与氮可利用性并形成正向反馈(Kuzyakov and Xu, 2013; Chai and Schachtman, 2022)。当地上光合受限(如遮阴或干旱导致气孔关闭)时,树体碳供给减少,氮吸收与同化能力也同步受到抑制,体现了氮对碳的依赖性(Gessler et al., 2017)。氮素对碳固定也存在直接的促进作用,适度的氮输入可增强叶片生长、维持光合作用效率,使地上部成为更强的碳汇,进而整体提升树体光合固碳能力。反之,在氮限制条件下,树体不得不将更多碳分配至根系以增强氮挖掘能力,包括提升根毛密度、调节氮转运蛋白表达和增强根际激发效应等。这种通过碳投入以换取氮获取能力提升的策略,被认为是植物在氮限制环境下维持生长稳态的重要权衡机制(Drake et al., 2013; Kuzyakov and Xu, 2013; Franklin et al., 2014)。

在生态系统尺度上,碳—氮耦合关系决定森林净初级生产力(net primary productivity, NPP)和碳库承载容量。高氮输入往往提升生物量累积与碳汇功能,而长期氮限制会降低生产力并削弱森林固碳能力(LeBauer and Treseder, 2008; Thomas et al., 2010)。因此,碳同化与氮吸收之间的紧密协同耦合,是维系森林生态系统结构稳定和功能稳态的重要生物地球化学过程。

2.3 氮吸收水平对不同树种生长策略的影响

不同树种在氮吸收能力及其与生长策略的耦合方式上存在显著差异,这种差异主要源于树种在功能性状、资源获取与利用权衡,以及生态位适应策略上的分化(Reich, 2014)。氮素供应水平是区分快生

长型与慢生长型树种的重要指标。快生长型树种具有较高的单位根长氮吸收速率、较大的叶片氮含量和较强的光合能力。在高氮环境中,它们能快速积累生物量并占据竞争优势。这类树种通常具有较高比叶面积(specific leaf area, SLA)、薄叶片、高组织氮含量及短寿命组织等特征,使其在富营养环境中表现出高生产效率(Reich et al., 1997; Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009)。相反,慢生长型树种则适应贫瘠环境,其组织结构更坚固、代谢速度较慢、含氮量较低、资源利用效率更高,在贫瘠且长期稳定环境中具备更强的生存能力。这类树种通常具有较高的氮利用效率和强逆境耐受性,在干旱、增温或养分波动环境中维持稳定生长(Chapin, 1980; Reich, 2014)。

总体而言,快生长树种在资源丰富的环境下优势明显,但对胁迫更敏感;慢生长树种则在逆境条件中更具稳定性,体现了资源获取策略与环境适应能力之间的经典生态平衡。不同生长策略的树种在氮形态偏好(如铵态氮、硝态氮和有机氮等)及其对碳投入的响应上也可能存在系统性差异(McKane et al., 2002; Moreau et al., 2019),这为理解树种氮获取策略的多样性提供了新视角。

3 氮吸收与树木的防御机制

氮不仅是促进树木生长的关键营养元素,也会通过复杂的信号网络动态地影响树木在生长与防御之间的资源分配,从而影响树木的防御策略和抗逆能力。不同的氮供应水平和氮形态会显著影响树木的化学防御、结构防御和诱导免疫系统,从而改变树木对病虫害和非环境胁迫的敏感性(Bryant et al., 1983; Herms and Mattson, 1992; 梁军等, 2003; 张靖童等, 2024)。

3.1 氮供应水平对树木防御体系的影响

在低氮环境下,树木生长虽受限制,但其体内碳—氮比升高,使更多碳资源可用于合成酚类、单宁、木质素等碳基防御物质,从而形成更强的抗虫抗病能力。低氮水平常激活苯丙烷等次生代谢途径,促进细胞壁加固、抗菌活性和抗氧化能力提升,因此低氮条件往往伴随着更高的防御投入,进而增强抗逆性(Chapin et al., 1990; Stamp, 2003; Vogt, 2010)。相反,高氮供应通常促进快速生长,但防御能力趋于下降。高氮状态下,更多资源被用于组织与结构合成,而非防御代谢,导致叶片组织碳—氮比降低、更柔软且营养价值提高,更易受病原菌侵染和食草昆虫取食。大量林业实践表明,高氮输入往往导致树木对真菌

病害(如疫霉病)和害虫(如蚜虫 *Aphidoidea* spp.、天牛 *Cerambycidae* spp.等更为敏感,严重时甚至导致枯梢病,是许多人工林和城市森林衰退的重要诱因(Daufresne and Loreau, 2001; Throop and Lerdau, 2004; Han et al., 2020)。

氮素还通过调控植物诱导型免疫系统影响防御能力。氮素供应改变了茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)和乙烯等关键信号通路的活性。在典型模式植物中,低氮更倾向于增强JA途径,有助于抵御食草昆虫和死体营养型病原菌;高氮则可能抑制JA途径但增强SA反应,使防御策略偏向于应对活体营养型病原菌(Xu et al., 2012; Mur et al., 2017)。此外,高氮常伴随叶内氨基酸含量上升,叶片的营养价值提高,进一步促进害虫取食和繁殖。然而,值得注意的是,上述激素拮抗模式主要是基于草本植物的研究。与草本植物相比,木本植物拥有巨大的氮储存池(如茎干与根系),对氮素波动的响应具有显著的缓冲效应,且其防御体系高度依赖碳基次生代谢物(如单宁、木质素)。因此,在树木中,氮素对防御信号的调控可能呈现出更为复杂的物种特异性与时空异质性。此类生理与信号调控共同决定了氮状态对树木防御体系的影响。

3.2 氮形态对树木防御的作用差异

不同氮形态(铵态氮、硝态氮以及低分子量有机氮)因其吸收方式、能量消耗和代谢路径不同,对树木生长和防御的平衡产生的影响也不同(张迪迪等, 2024)。在多数氮限制或中低养分森林系统中,硝态氮供应往往促进快速生长和结构扩展,但同时可能减少树体的防御投入。硝态氮吸收与还原需要消耗大量能量,导致光合产物更多用于硝酸还原与生长相关代谢,而非防御性次生代谢物的合成(Throop and Lerdau, 2004; Bloom et al., 2010; Andrews et al., 2013)。有研究表明,硝态氮供应显著降低叶片酚类、单宁、木质素含量,削弱碳基防御能力(Walker et al., 2022),从而增加树木被病害侵染和食草昆虫取食的风险。多项人工林施肥实验和林业实践表明,以硝态氮为主的高氮输入往往伴随病虫害发生频率和强度的增加(Kytö et al., 1996; Herms, 2002; Dordas, 2008)。

铵态氮则更具防御促进效应(Mur et al., 2017),可直接进入氨基酸合成途径,使谷氨酰胺与谷氨酸等代谢产物作为信号分子激活JA和SA通路,从而增强抗虫和抗病的诱导型防御反应。另外,铵态氮供应可促进细胞壁加固、抗菌物质积累和防御酶(如过氧化物酶、苯丙氨酸解氨酶)活性相关的基因表达

(Chapin et al., 1990; Stamp, 2003; Vogt, 2010)。此外, 铵态氮还能引导树木将更多碳分配至地下部, 增强根际微生物活性、完善根际防御屏障, 有助于提升抵御土传病害能力 (Britto and Kronzucker, 2013; Jamil et al., 2022)。

综上, 硝态氮偏向“促进生长—削弱防御”, 而铵态氮则更倾向“提升防御—增强抗逆能力”, 二者的差异对森林管理具有重要意义。

3.3 树木生长和防御的资源分配权衡

树木生长与防御权衡体现了植物在有限资源条件下对生存与竞争的优化策略, 对应“碳—营养平衡假说” (Bryant et al., 1983)。该假说认为在氮限制条件下, 植物体内相对过剩的碳更可能被分配至碳基防御物质的合成, 而在养分充足条件下则优先投入生长 (Herms and Mattson, 1992)。碳、氮等资源在树木结构构建与防御系统之间如何分配, 决定了其生态适应策略与环境耐受能力。在氮素供应充足环境中, 植物优先将资源投入快速生长过程, 如叶面积扩展、木质部形成和根系吸收能量提升, 以提高资源获取效率和生态位竞争能力; 而在氮限制或胁迫条件下, 树木通常将更多资源分配至防御系统, 包括次生代谢产物的合成、细胞壁木质化、抗氧化体系强化及防御基因上调等 (Stamp, 2003; Walker et al., 2022)。这种生长—防御权衡是植物在资源稀缺与环境胁迫下维持生存的重要策略 (图 1)。

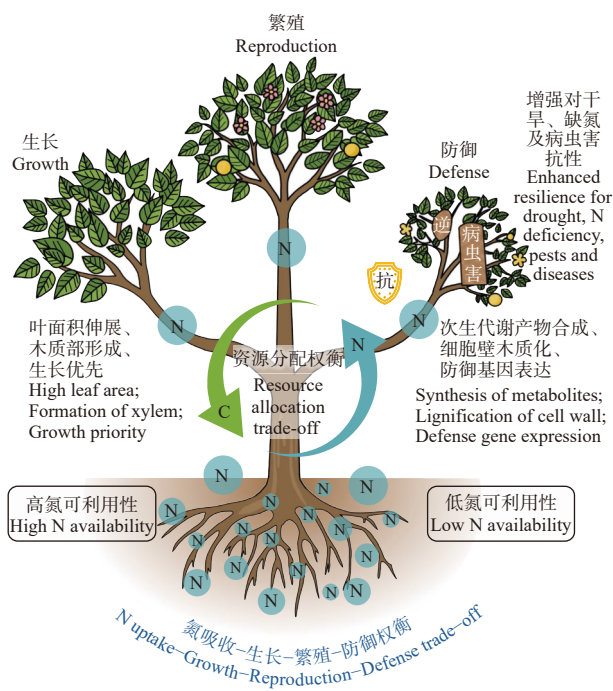


图 1 树木氮吸收与生长、繁殖和防御的资源分配权衡

Fig. 1 Balancing tree nitrogen uptake with resource allocation for growth, reproduction and defense

4 树木氮吸收—生长—繁殖—防御的综合概念框架

4.1 氮吸收驱动树木生长、繁殖与防御

树木通过根系吸收无机氮 (NH_4^+ 、 NO_3^-) 和有机氮 (如氨基酸、小分子肽), 为蛋白质、核酸、叶绿素及关键代谢酶的合成提供基础原料, 直接支撑光合作用、细胞分裂和结构组织构建。因此, 氮素的可利用性与树木的吸收能力是调节森林生长速率、生产力格局和群落结构的关键 (LeBauer and Treseder, 2008; Vitousek et al., 2010)。然而, 树木的演化目标并非单纯追求生长最大化, 当面临病原生物、食草动物或环境胁迫时, 树木必须在生长、繁殖和防御之间合理分配有限的氮素资源, 从而形成复杂的资源权衡格局 (Herms and Mattson, 1992; Farhan et al., 2024)。防御体系的建立与维持本身具有显著的资源成本, 需要投入大量碳和氮以合成结构性防御物质、化学防御物质 (如酚类、单宁、萜类次生代谢产物等) 及诱导性抗性蛋白 [如 pathogenesis-related proteins (PR 蛋白)、抗氧化酶等]。这些防御物质的合成与生长、繁殖所需的结构碳和蛋白质合成存在直接资源竞争关系 (Coley et al., 1985; Koricheva, 2002; Walker et al., 2022)。因此, 在高氮环境下, 树木往往更倾向于将资源优先分配于生长与繁殖, 以提高光合效率和竞争力, 从而导致防御投入相对下降; 反之, 在养分受限或胁迫压力增加时, 资源向防御端倾斜, 虽有助于提升生存概率但通常伴随生长缓慢。繁殖作为另一关键功能, 同样会参与这一资源博弈, 从而使氮吸收—生长—繁殖—防御之间形成一个动态、精细调控的生态资源分配系统。

4.2 氮通过影响碳分配综合调控资源利用

树木对氮的吸收不仅决定其营养状态和潜在生长速率, 也深刻影响光合作用固定的碳在不同生理过程中的分配 (Liu et al., 2021)。碳氮耦合调控是构成树木资源利用策略的核心, 其通过影响光合产物流向生长、繁殖或防御, 形成具有情境依赖性的动态平衡机制 (图 1)。当氮素充足时, 更多碳会分配至与生长直接相关的器官和生理过程, 包括枝干扩展、叶面积增加和代谢增强, 进而促进生物量积累和资源获取能力 (de Vries et al., 2016; Ueda et al., 2017; 姚程程等, 2018)。与此同时, 高氮供应能激活硝态氮和有机氮的吸收与转运, 通过促进转运蛋白表达、氨酰化反应与同化酶活性, 提高氮利用效率并强化碳氮正向耦合效应, 使资源优先流向加速生长的方向。

然而,当氮供应不足或干旱、低温、病原攻击等环境压力增强时,树木会启动另一套资源分配模式,将更多碳投入根系生长以扩大氮的获取范围,同时增加对分泌物与微生物互作体系的碳投入,以促进有机氮矿化与氮可利用性(Kuzyakov, 2010; Moreau et al., 2019)。此外,光合产物也更多被分配至酚类、单宁、萜类等次生代谢途径,以强化生理与结构防御,从而牺牲部分生长换取生存优势。总体而言,树木的碳

氮分配模式可概括为一种“需求驱动—反馈调节—优先权分配”的响应系统。

4.3 氮吸收驱动下的4类典型资源分配策略

基于氮吸收效率、碳氮资源分配模式及生长与防御的权衡机制,树木在长期演化过程中呈现出一系列相对稳定的功能策略梯度,而非单一的最优策略(Reich, 2014)。综合现有研究,可将其归纳为4类典型策略(图2):

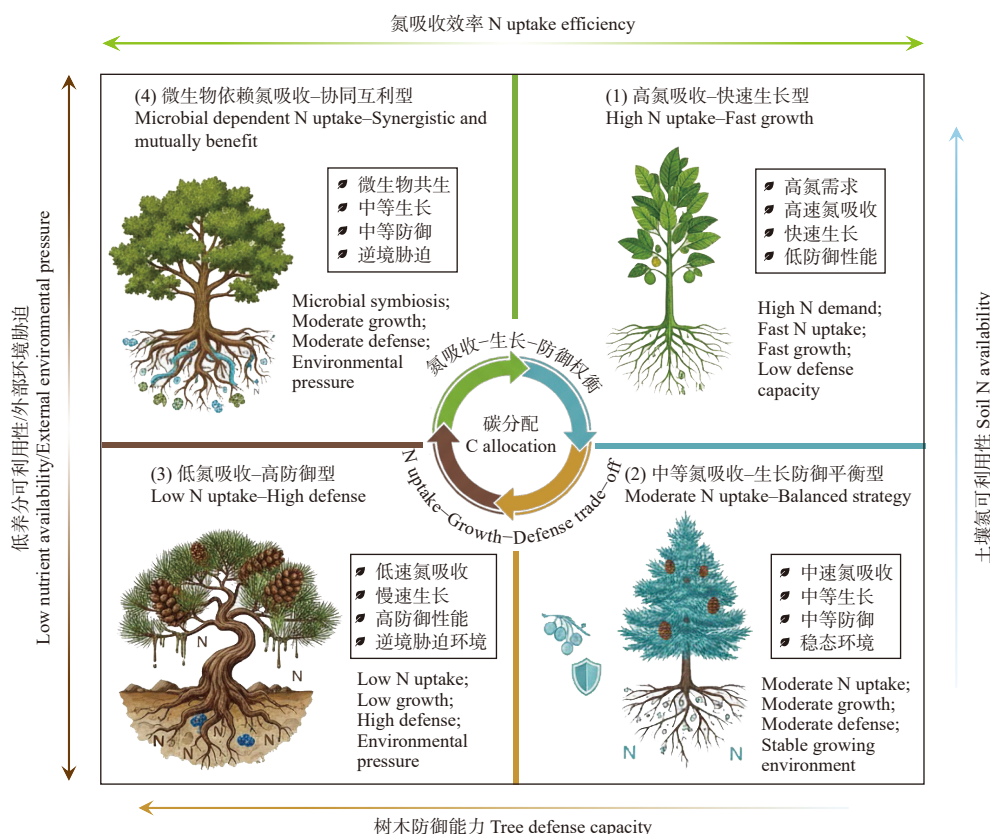


图2 氮吸收—生长—防御的4类策略型树种概念图

Fig. 2 Conceptual figure of the four types of trees under the strategies of nitrogen uptake-growth-defense

1) 高氮吸收—快速生长型。此类树种具有高效的氮吸收与同化能力,通常具有较大的细根比表面积、活跃的氮转运蛋白表达,以及强烈的生长驱动型碳分配模式。以杨树 *Populus* spp. 为例,研究证实其根系高表达硝酸盐转运蛋白基因(如 *NRT2.1*)可以维持极高的氮摄取速率,并将绝大多数碳资源投入地上部茎干伸长中,导致体内的酚苷等碳基防御化合物含量通常较低,在食叶害虫暴发时易受侵害(Donaldson et al., 2006; Couturier et al., 2007; Willmann et al., 2014)。此类策略以快速资源占据为核心,常见于演替早期或高养分投入的人工林生态系统中(Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009)。

2) 中等氮吸收—生长防御平衡型。此类树种在

生长与防御之间保持相对均衡,氮吸收效率和生长速度适中,同时能维持一定水平的化学和结构防御。例如,云杉 *Picea* spp. 表现出灵活的资源分配策略,其针叶中常维持较高浓度的组成型防御物质(如单宁),但在氮供应增加时,能迅速上调光合相关蛋白合成以促进生长,使其能够适应环境波动(Kozovits et al., 2005)。它们多分布于环境相对稳定、干扰频率较低的森林生态系统中,在长期尺度上通过维持适中的生长速率和防御投入,进而实现个体与群落稳定。

3) 低氮吸收—高防御型。此类树种多生于贫瘠或胁迫强烈的环境,如寒温带针叶林区或干旱山区。由于其氮获取策略偏向保守型而非高通量吸收,它们往往需要将更多资源投入到结构性和化学性防御

中。典型的代表,如松树 *Pinus* spp.在贫瘠土壤中,其针叶碳氮比较高,并构建发达的树脂道防御系统(Endara and Coley, 2011)。有研究发现,即使在添加氮肥的条件下,欧洲赤松 *Pinus sylvestris* L.仍优先将碳分配给次生代谢产物而非快速生长,这种保守策略确保了其在低端环境下的高存活率(Sampedro et al., 2011)。它们生长速度缓慢,但耐久性强、存活概率高,是群落演替后期的维持者。

4)微生物依赖氮获取—协同互利型。这类树种通过与菌根真菌或固氮微生物共生,提高有机氮矿化、溶解与吸收效率,构建高效的“根—菌—土”协同系统。以栎属 *Quercus* spp.为例,作为典型的ECM树种,其依靠共生真菌分泌的氧化酶分解土壤有机质,从而通过激发效应获取被封锁的有机氮源。这种策略使树木能够在氮矿化受限的土壤中建立竞争优势,并在根系碳分泌与氮获取之间达到平衡(Phillips et al., 2013; Sulman et al., 2017)。

4.4 氮吸收对繁殖投入的调控机制及其在生长—防御权衡中的位置

繁殖作为维持种群更新与长期适应度的核心过程,其资源需求同样与氮吸收密切相关(Obeso, 2002)。花、果、种子等的形成既需要大量碳用于构建果皮、种皮、胚乳等结构组织,也需要氮用于蛋白质、核酸及关键酶类的合成,尤其在种子灌浆与成熟阶段对氮的需求尤为强烈(Vaughton and Ramsey, 2012)。因此,氮素可利用性不仅影响树木是否开花结实,而且直接决定单果大小、种子数量与化学组成等核心繁殖特征。

在高氮供应条件下,植物体内碳氮比例显著下降,氮充盈往往优先刺激营养器官的快速形成。对于多数木本植物,尤其是采取资源获取型功能策略的物种,这种营养生长优势会改变营养生长与繁殖生长之间的资源权衡,从而抑制或延迟繁殖结构的形成,同时也显著降低防御投入(Obeso, 2002; Pearse et al., 2016)。该效应源于植物内在的资源分配调控机制,即当氮素供应充足时,植物倾向于优化光合器官的构建以最大化资源捕获效率,而繁殖结构因其在短期内不能直接提高资源获取而被置于资源分配的次级位置。因此,高氮条件下的“生长优势”反而可能降低繁殖投入,甚至出现“营养生长—繁殖生长再分配失衡”,表现为繁殖延迟、花果比下降或种子质量降低(Vaughton and Ramsey, 2012)。

在低氮或胁迫条件下,树木通常降低繁殖投入,将有限资源优先用于根系扩展、维持代谢稳态和强化

防御体系,从而导致开花与结实量减少、果实与种子质量下降(Sadras, 2007)。部分贫瘠环境适应树种(如针叶树)采取“多年积累—间歇繁殖”策略,即经过多年碳氮储备累积后才进行高强度繁殖,以避免生殖投入占日常生存所需资源(Pearse et al., 2016)。此外,菌根共生树种在低氮环境中能通过提升有机氮获取效率维持相对稳定的繁殖能力,其“根—菌—土”协同机制在一定程度上缓解了繁殖、生长与防御之间的资源冲突(Phillips et al., 2013)。繁殖与生长、防御共同构成树木基于氮吸收的“三元资源权衡系统”(图1)。其中,繁殖通常是最敏感、最容易被压缩的功能端,在资源不足或风险升高时迅速减少,而在资源充裕且环境风险较低的年份迅速增加,从而形成对环境波动的灵活适应策略。

5 树木健康与氮素吸收

5.1 合理氮营养是防控树木衰弱的关键

树木衰弱是森林生态系统和城市绿化管理中的核心问题,其形成通常由营养失衡、病虫害侵袭、环境胁迫与人为干扰等多种因素共同驱动。适量氮供应是维持树木正常生理代谢的必要条件,当土壤氮素充足且供应稳定时,可促进净光合速率提高、叶片更新加快及根系生长增强,从而提升树木对干旱、盐胁迫的抵抗能力,以及对机械损伤的恢复能力(Hyvönen et al., 2008; LeBauer and Treseder, 2008; 冯继广和朱彪, 2020; 蔡紫玲和张羽玲, 2025)。然而,在多数森林和城市绿化系统中,长期或过量的氮输入往往会削弱树木健康,成为诱发衰弱甚至死亡的重要风险因子。高氮供应不仅促进快速生长和生物量积累,也改变营养生长与繁殖生长之间的资源权衡。在氮素充盈条件下,树木优先将资源投入叶片生长与枝条延伸等营养器官,以最大化资源捕获能力,但这种营养生长的强竞争效应会压缩繁殖结构的资源分配,导致花芽分化推迟、开花量减少或果实质量下降,从而削弱种群自然更新潜力(Vaughton and Ramsey, 2012)。这类“高氮促进营养生长、抑制繁殖”的再分配效应在速生树种中表现尤为突出。此外,高氮施用使组织结构疏松、木质化程度降低(增加细胞间隙、降低纤维素含量),从而使树体更容易遭受风折、冻害或虫害侵袭(Daufresne and Loreau, 2001; Throop and Lerday, 2004; Sadras, 2007)。氮过剩还会破坏碳氮平衡,导致单宁、酚类化合物等次生防御物质含量下降,造成诱导免疫反应受抑制,显著增加真菌病害的侵染率(Vogt, 2010; Walker et al., 2022)。城市绿化

和速生人工林施氮过量现象广泛存在,通常表现为“高生长—低抗性”的衰弱路径。

氮营养问题常与其他环境因子共同加剧树木衰弱,近年来氮沉降与地表O₃污染的复合胁迫备受关注。高浓度O₃通过氧化损伤,限制叶片光合碳固定,而高氮输入刺激生长增加了对碳骨架的需求,这种供需矛盾加剧了树木体内的碳氮失衡与代谢紊乱(Marzuoli et al., 2018; Xie et al., 2025)。同时,酸沉降与氮沉降会降低土壤阳离子交换能力,使钙(Ca)、镁(Mg)等基础阳离子流失,引发营养不平衡。高氮不仅会促进病原微生物增殖并改变根际菌群结构,削弱有益微生物对病害的抑制作用(段旺军等, 2011);还会诱导树木快速生长,在干旱胁迫时期显著放大其水分需求,最终导致水分亏缺性衰弱现象的出现。由此可见,氮过剩并非提升树木健康的因素,而是衰弱发生的“隐性驱动力”(Binkley and Fisher, 2019; Tian et al., 2020)。树木健康管理的关键在于实现氮营养的适宜供应,而非最大化供应。具体措施包括:依据不同树种氮需求差异开展定量化施肥管理,优先提供缓释氮,使吸收节律与生长阶段相匹配,避免在高温、干旱等逆境期间施氮;加强叶片氮含量、碳氮比等生理健康指标的监测。只有在保证氮素供应与树木碳氮需求动态匹配的前提下,树木才能兼顾生长与防御,实现长期健康与稳定。

5.2 利用微生物增强树木氮吸收与防御能力

菌根共生是提升树木氮吸收能力的重要途径。AM真菌往往通过扩大吸收面积提高无机氮吸收效率,而ECM真菌主要通过分泌胞外酶促进有机氮矿化,使树木在贫瘠土壤中也能维持较高的氮吸收能力(Phillips et al., 2013; Pena and Tibbett, 2024; 班明江等, 2024)。此外,菌根共生还能调节树体碳氮分配,使更多碳输入根系和防御系统,因此在贫瘠或胁迫环境中具有不可替代的健康维持功能(Bennett and Bever, 2007; Johnson et al., 2015)。

根际细菌对树木氮吸收与生长、繁殖和防御的平衡具有重要影响,促生菌(如固氮菌、硝化和反硝化调节微生物、支解酶分泌菌等)可通过氮矿化、固氮及促进离子转运等途径,提高氮在土壤—树木系统中的流动性和可利用性(Berendsen et al., 2012)。同时,高功能性的根际细菌可诱导系统性抗性,上调JA和ET信号通路,以增强树木对真菌病害或食草昆虫的防卫反应,实现生长与防御协同提升(Pieterse et al., 2014)。健康的根际生态系统通常表现为高多样性和互补功能的微生物网络,通过竞争、拮抗与代谢

互补抑制病原菌定殖,维持营养循环稳定(Van Der Heijden et al., 2008; Zhou et al., 2010);而施氮过量或土壤酸化常导致微生物网络简化,削弱根际微生物群落对病原菌的天然抑制能力,导致以镰刀菌(*Fusarium* spp.)为代表的土传病害发生率增加,进而加速树木衰弱(Zhang et al., 2022)。从管理应用角度,可以进行以下微生物调控措施:精准添加菌根接种剂和根际益生菌剂,这一方法尤其适用于速生树种与城市树木;增加有机氮源与含碳底物(如生物炭、腐殖质等)的输入,以促进微生物活性;构建“树木—菌根—细菌”多层共生体系,提高贫瘠土壤林分的长期稳定性;监测并调控根际微生物网络结构,以实现病害预警与树木健康管理。

5.3 基于氮信号的树木健康诊断

树木健康管理的关键在于及时识别衰弱风险并进行早期干预,而氮素作为调控树木生长、繁殖和防御的核心营养元素,其在树体内的含量、分布格局、代谢形态及信号传导等变化,可以反映树体生理状态和健康水平。叶片氮含量及其分布格局是评估树木营养状态的直接指标。除了常规的总氮含量,叶片化学计量特征(如碳氮比、氮磷比等)及光合氮利用效率(photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE)对于判断树木的健康状况至关重要。正常的化学计量比反映了碳氮磷的协同平衡,而氮磷比例失衡或PNUE下降往往预示着营养限制或生理效率的降低(Daufresne and Loreau, 2001; Throop and Lerdau, 2004; Wright et al., 2004; Sadras, 2007)。氨基酸谱和氮代谢产物是更为敏感的早期生理信号,例如谷氨酰胺、天冬氨酸、脯氨酸等氨基酸作为氮代谢关键节点,在氮饱和、干旱或病害条件下变化显著,可用于区分营养压力与胁迫信号(Foyer et al., 2003; Hildebrandt et al., 2015)。含氮防御化合物(如生物碱、氰苷等)的浓度异常升高是树木通过重新分配氮素资源以启动化学防御、牺牲生长的明确信号。深入解析氮信号与植物激素的互作机制也是树木健康诊断的核心。氮素供应状况直接影响IAA、CK与防御激素(SA、JA)之间的平衡。充足的氮通常协同IAA和CK促进快速增长,却可能通过拮抗作用抑制JA和SA介导的诱导型免疫反应,降低防御能力(Mur et al., 2017)。因此,监测氮素供应与防御信号之间的耦合状态,有助于预测病虫害暴发风险,实现树木健康管理从“损害后处理”向“生理预警干预”的转变。

如今,基于稳定性同位素技术(如¹⁵N示踪)的氮流动解析方法,为诊断树木氮吸收来源、根际微生物

参与程度以及营养利用效率提供了强有力的工具。高分辨率同位素示踪可以揭示不同氮形态的吸收贡献、氮在各器官之间的分配路径以及氮利用效率随环境变化的动态响应(Högborg et al., 2017; Liu et al., 2026)。这种整合化学计量、代谢产物、激素互作及同位素示踪的多维信号综合诊断体系,尤其适用于评估城市树木受氮沉降影响的健康风险、优化人工林施肥管理,以及开展珍稀古树衰弱的早期生理预警,为制定精准营养管理和树木健康调控策略提供科学依据。

6 结论与展望

本研究系统阐述了氮素在树木生理代谢、结构构建与免疫防御中的多维调控作用。主要研究结论如下:1)树木氮吸收并非孤立的根际过程,而是高度依赖根际微生物协同的生态交互。这种“根系—微生物”互作模式决定了氮素的可利用性及形态。2)氮素供应水平驱动了树木“生长—繁殖—防御”的资源权衡。本文提出的4类树种策略模型表明,高氮环境虽能诱导树木快速生长,但往往以牺牲化学防御物质积累和繁殖投入为代价,导致树木在面对病虫害与逆境时出现隐性脆弱化。3)树木健康管理范式需进行根本性转变。应从传统的依赖化肥以追求最大生物量,转向基于微生物驱动的生态营养管理。通过优化根际菌群、调控氮形态匹配及监测叶片碳氮比、防御激素等生理信号,实现对树木健康状态的精准预警与调控。

展望未来,“氮吸收—生长—繁殖—防御”研究仍面临若干关键科学问题,亟须引入前沿技术手段予以突破。首先,氮形态特异性对树木免疫调控的分子机制仍不清晰,需从单纯的组学分析转向多组学关联—功能验证,结合单细胞测序与基因编辑技术,精确解析关键基因在特定细胞类型的表达与功能。其次,菌根—细菌—宿主三方互作中,碳—氮交换网络仍缺乏定量解析,亟待引入纳米二次离子质谱(Nanoscale secondary ion mass spectrometry, NanoSIMS)与稳定同位素核酸探针(stable isotope probing, SIP)技术,实现根际微区养分流动的可视化与细胞级定量。另外,碳—氮资源分配模型亟须升级,应引入机器学习算法与数据同化方法,将季节性过程、树龄变化与逆境背景深度耦合,构建具有高预测力的机理模型;树木在气候变化背景下的响应机制尚不明朗,需依托开放式空气CO₂浓度增高Free-air CO₂ enrichment (FACE)系统等多因子协同控制实验平台,探究氮沉

降增加、干旱频发与热胁迫如何重塑树木氮利用策略。针对人工林与城市生态系统的衰弱问题,应建立基于无人机高光谱遥感与物联网传感器的立体监测网络,实现跨尺度的精准诊断。综上所述,未来研究应加强跨尺度耦合(基因—个体—林分—生态系统)、跨要素整合(氮—碳—水—微生物—繁殖)和跨场景应用(森林经营、城市绿化、病害防控),最终实现对树木营养健康的实时监测、精准预测与智能调控,为应对森林衰退、城市树木死亡与生态系统功能失衡提供坚实的理论与技术基础。

参 考 文 献

- 班明江, 赵诺, 彭思利, 等. 2024. 丛枝和外生菌根森林土壤微生物残体碳对有机碳贡献的整合分析[J]. *生态学报*, 44(24): 11254–11264.
- Ban M J, Zhao N, Peng S L, et al. 2024. Meta-analysis of the contributions of microbial necromass carbon on soil organic carbon in arbuscular mycorrhizae-dominated and ectomycorrhizae-dominated forests[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 44(24): 11254–11264. (in Chinese)
- 蔡银美, 张成富, 赵庆霞, 等. 2021. 模拟根系分泌物输入对森林土壤氮转化的影响研究综述[J]. *浙江农林大学学报*, 38(5): 916–925.
- Cai Y M, Zhang C F, Zhao Q X, et al. 2021. Effect of simulated root exudates input on soil nitrogen transforation; a review[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 38(5): 916–925. (in Chinese)
- 蔡紫玲, 张羽玲. 2025. 氮素形态对广藿香幼苗耐盐抗旱性的影响[J]. *陕西林业科技*, 53(6): 45–62.
- Cai Z L, Zhang Y L. 2025. Effects of nitrogen forms on salt tolerance and drought resistance of *Pogostemon cablin* seedlings[J]. *Shanxi Forest Science and Technology*, 53(6): 45–62. (in Chinese)
- 崔莹光, 徐凡珍, 刘敏, 等. 2018. 生物炭添加对幼龄橡胶树氮素获取速率的影响[J]. *东北林业大学学报*, 46(11): 41–44, 50.
- Cui Y G, Xu F Z, Liu M, et al. 2018. Biochar addition alters nitrogen uptake by young *Hevea brasiliensis*[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 46(11): 41–44, 50. (in Chinese)
- 段旺军, 杨铁钊, 戴亚, 等. 2011. 植物氮素营养与病害发生关系研究进展[J]. *西北植物学报*, 31(10): 2139–2146.
- Duan W J, Yang T Z, Dai Y, et al. 2011. Advances in the relationships between nitrogen nutrition and disease development in plant science[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31(10): 2139–2146. (in Chinese)
- 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[J]. *植物生态学报*, 44(6): 583–597.
- Feng J G, Zhu B. 2020. A review on the effects of nitrogen and phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44(6): 583–597. (in Chinese)
- 梁军, 张颖, 贾秀贞, 等. 2003. 外生菌根菌对杨树生长及抗逆性指标的效应[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*: 27(4): 39–43.
- Liang J, Zhang Y, Jia X Z, et al. 2003. Effects of ectomycorrhizae on growth and resistance of poplar[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*: 27(4): 39–43. (in Chinese)
- 孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Y. 2014. 根际激发效应的发生机制及其生态重

- 要性[J]. 植物生态学报, 38(1): 62–75.
- Sun Y, Xu X L, Kuzyakov Y. 2014. Mechanisms of rhizosphere priming effects and their ecological significance[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 38(1): 62–75. (in Chinese)
- 田呈明, 张星耀. 2024. 树木医学的机遇与挑战[J]. 树木医学, 1(1): 1–8.
- Tian C M, Zhang X Y. 2024. Opportunities and challenges in tree medicine[J]. Tree Health, 1(1): 1–8. (in Chinese)
- 徐兴良, 白洁冰, 欧阳华. 2011. 植物吸收土壤有机氮的研究进展[J]. 自然资源学报, 26(4): 715–724.
- Xu X L, Bai J B, Ouyang H. 2011. Advances in studies on organic nitrogen uptake by terrestrial plants[J]. Journal of Natural Resources, 26(4): 715–724. (in Chinese)
- 姚程程, 萨木哈尔·乎瓦提别克, 王娜, 等. 2018. 根际土壤氮素含量对杨树根系生长的影响[J]. 贵州农业科学, 46(3): 25–28.
- Yao C C, Samhar H, Wang N, *et al.* 2018. Influence of nitrogen content in rhizosphere soil on poplar root growth[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 46(3): 25–28. (in Chinese)
- 张迪迪, 陈哲, 刘金华, 等. 2024. 玉米对氮素形态的反应及机制研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 30(5): 1020–1031.
- Zhang D D, Chen Z, Liu J H, *et al.* 2024. Research progress on the response and mechanism of maize (*Zea mays* L.) to nitrogen forms[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 30(5): 1020–1031. (in Chinese)
- 张靖童, 张申申, 郑丽文, 等. 2024. 氮素调控植物病害发生机制的研究进展[J]. 植物科学学报, 42(3): 404–414.
- Zhang J T, Zhang S S, Zheng L W, *et al.* 2024. Nitrogen modulates plant diseases: recent progress[J]. Plant Science Journal, 42(3): 404–414. (in Chinese)
- 张威, 王婉琦, 董姝含, 等. 2023. 外源氮素和凋落物添加对温带森林土壤氨基糖转化特征的影响[J]. 土壤通报, 54(1): 100–106.
- Zhang W, Wang W Q, Dong S H, *et al.* 2023. Effects of exogenous nitrogen and litter on the transformation of amino sugars in temperate forest soil[J]. Chinese Journal of Soil Science, 54(1): 100–106. (in Chinese)
- Andrews M, Raven J, Lea P. 2013. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants[J]. Annals of Applied Biology, 163(2): 174–199.
- Averill C, Turner B L, Finzi A C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. Nature, 505(7484): 543–545.
- Averill C, Waring B. 2018. Nitrogen limitation of decomposition and decay: how can it occur[J]. Global Change Biology, 24(4): 1417–1427.
- Bardgett R D, Van der Putten W H. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature, 515: 505–511.
- Basiru S, Hijri M. 2024. Trade-off between soil organic carbon sequestration and plant nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Fungal Biology Reviews, 49: 100381.
- Batterman S A, Hedin L O, Van Breugel M, *et al.* 2013. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession[J]. Nature, 502(7470): 224–227.
- Bennett A E, Bever J D. 2007. Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory[J]. Ecology, 88(1): 210–218.
- Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. Trends in Plant Science, 17(8): 478–486.
- Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, *et al.* 2020. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants[J]. Science Advances, 6(27): eaba3756.
- Binkley D, Fisher R F. 2019. Ecology and Management of Forest Soils[M]. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Bloom A J, Burger M, Asensio J S R, *et al.* 2010. Carbon dioxide enrichment inhibits nitrate assimilation in wheat and Arabidopsis[J]. Science, 328(5980): 899–903.
- Bloom A J, Burger M, Kimball B A, *et al.* 2014. Nitrate assimilation is inhibited by elevated CO₂ in field-grown wheat[J]. Nature Climate Change, 4(6): 477–480.
- Britto D T, Kronzucker H J. 2013. Ecological significance and complexity of N-source preference in plants[J]. Annals of Botany, 112(6): 957–963.
- Brunner I, Bakker M R, Björk R G, *et al.* 2013. Fine-root turnover rates of European forests revisited: an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores[J]. Plant and Soil, 362(1/2): 357–372.
- Bryant J P, Chapin III F S, Klein D R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory[J]. Oikos, 40(3): 357–368.
- Cao Q B, Zhou Y C, Bai Y X, *et al.* 2024. Available nitrogen and enzyme activity in rhizosphere soil dominate the changes in fine-root nutrient foraging strategies during plantation development[J]. Geoderma, 446: 116901.
- Chai Y N, Schachtman D P. 2022. Root exudates impact plant performance under abiotic stress[J]. Trends in Plant Science, 27(1): 80–91.
- Chapin F S III. 1980. The mineral nutrition of wild plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 233–260.
- Chapin F S III, Moilanen L, Kielland K. 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge[J]. Nature, 361: 150–153.
- Chapin F S III, Schulze E, Mooney H A. 1990. The ecology and economics of storage in plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 21: 423–447.
- Chen W L, Koide R T, Eissenstat D M. 2017. Root morphology and mycorrhizal type strongly influence root production in nutrient hot spots of mixed forests[J]. Journal of Ecology, 106(1): 148–156.
- Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, *et al.* 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest[J]. Science, 339(6127): 1615–1618.
- Cleveland C C, Townsend A R, Schimel D S, *et al.* 1999. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems[J]. Global Biogeochemical Cycles, 13(2): 623–645.
- Coley P D, Bryant J P, Chapin F S III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense[J]. Science, 230(4728): 895–899.
- Coruzzi G, Bush D R. 2001. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signaling in plants[J]. Plant Physiology, 125(1): 61–64.
- Couturier J, Montanini B, Martin F, *et al.* 2007. The expanded family of ammonium transporters in the perennial poplar plant[J]. New Phytologist, 174(1): 137–150.
- Daufresne T, Loreau M. 2001. Plant-herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation[J]. Ecology Letters, 4(3): 196–206.
- de Vries F T, Brown C, Stevens C J. 2016. Grassland species root response to

- drought; consequences for soil carbon and nitrogen availability[J]. *Plant and Soil*, 409(1/2): 297–312.
- Dijkstra F A, Carrillo Y, Pendall E, *et al.* 2013. Rhizosphere priming: a nutrient perspective[J]. *Frontiers in Microbiology*, 4: 216.
- Dijkstra F A, Zhu B, Cheng W X. 2021. Root effects on soil organic carbon: a double-edged sword[J]. *New Phytologist*, 230(1): 60–65.
- Dixon R K, Solomon A, Brown S, *et al.* 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems[J]. *Science*, 263(5144): 185–190.
- Donaldson J R, Stevens M T, Barnhill H R, *et al.* 2006. Age-related shifts in leaf chemistry of clonal aspen (*Populus tremuloides*)[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 32(7): 1415–1429.
- Dordas C. 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(1): 33–46.
- Drake J E, Darby B A, Giasson M A, *et al.* 2013. Stoichiometry constrains microbial response to root exudation—insights from a model and a field experiment in a temperate forest[J]. *Biogeosciences*, 10(2): 821–838.
- Endara M J, Coley P D. 2011. The resource availability hypothesis revisited: A meta - analysis[J]. *Functional Ecology*, 25(2): 389–398.
- Epihov D Z, Saltonstall K, Batterman S A, *et al.* 2021. Legume–microbiome interactions unlock mineral nutrients in regrowing tropical forests[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(11): e2022241118.
- Evans J R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants[J]. *Oecologia*, 78(1): 9–19.
- Farhan M, Sathish M, Kiran R, *et al.* 2024. Plant nitrogen metabolism: Balancing resilience to nutritional stress and abiotic challenges[J]. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 93(3): 581–609.
- Fierer N. 2017. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 15(10): 579–590.
- Foyer C H, Parry M, Noctor G. 2003. Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 54(382): 585–593.
- Franklin O, Näsholm T, Högborg P, *et al.* 2014. Forests trapped in nitrogen limitation—an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 203(2): 657–666.
- Freschet G T, Roumet C, Comas L H, *et al.* 2021. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: Current understanding, pitfalls and future research needs[J]. *New Phytologist*, 232(3): 1123–1158.
- Gessler A, Schaub M, McDowell N G, *et al.* 2017. The role of nutrients in drought - induced tree mortality and recovery[J]. *New Phytologist*, 214(2): 513–520.
- Gill R A, Jackson R B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems[J]. *New Phytologist*, 147(1): 13–31.
- Glass A D M, Britto D T, Kaiser B N, *et al.* 2002. The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 53(370): 855–864.
- Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R, *et al.* 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Nature*, 435(7043): 819–823.
- Han P, Becker C, Le Bot J, *et al.* 2020. Plant nutrient supply alters the magnitude of indirect interactions between insect herbivores: From foliar chemistry to community dynamics[J]. *Journal of Ecology*, 108(4): 1497–1510.
- Hermes D A. 2002. Effects of fertilization on insect resistance of woody ornamental plants: Reassessing an entrenched paradigm[J]. *Environmental Entomology*, 31(6): 923–933.
- Hermes D A, Mattson W J. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3): 283–335.
- Hikosaka K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance[J]. *Journal of Plant Research*, 117(6): 481–494.
- Hildebrandt T M, Nunes Nesi A, Araújo W L, *et al.* 2015. Amino acid catabolism in plants[J]. *Molecular Plant*, 8(11): 1563–1579.
- Hobbie E A, Högborg P. 2012. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics[J]. *New Phytologist*, 196(2): 367–382.
- Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material[J]. *Nature*, 413(6853): 297–299.
- Hodge A, Robinson D, Fitter A. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen[J]. *Trends in Plant Science*, 5(7): 304–308.
- Högborg P, Näsholm T, Franklin O, *et al.* 2017. Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 403: 161–185.
- Hyvönen R, Persson T, Andersson S, *et al.* 2008. Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe[J]. *Biogeochemistry*, 89: 121–137.
- Jamil F, Mukhtar H, Fouillaud M, *et al.* 2022. Rhizosphere signaling: Insights into plant–rhizomicrobiome interactions for sustainable agronomy[J]. *Microorganisms*, 10(5): 899.
- Johnson N C, Wilson G W T, Wilson J A, *et al.* 2015. Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum[J]. *New Phytologist*, 205(4): 1473–1484.
- Kiba T, Kudo T, Kojima M, *et al.* 2011. Hormonal control of nitrogen acquisition: Roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin[J]. *Journal of Experimental Botany*, 62(4): 1399–1409.
- Koricheva J. 2002. Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses[J]. *Ecology*, 83(1): 176–190.
- Kozovits A R, Matyssek R, Winkler J B, *et al.* 2005. Above - ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees[J]. *New Phytologist*, 167(1): 181–196.
- Kronzucker H J, Siddiqi M Y, Glass A D M. 1997. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession[J]. *Nature*, 385(6611): 59–61.
- Kuzyakov Y. 2010. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9): 1363–1371.
- Kuzyakov Y, Xu X L. 2013. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance[J]. *New Phytologist*, 198(3): 656–669.
- Kytö M, Niemelä P, Larsson S. 1996. Insects on trees: Population and individual response to fertilization[J]. *Oikos*, 75(2): 148–159.
- Landi S, Esposito S. 2017. Nitrate uptake affects cell wall synthesis and modeling[J]. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1376.
- LeBauer D S, Treseder K K. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*,

- 89(2): 371–379.
- Liu M, Li C C, Xu X L, *et al.* 2017. Organic and inorganic nitrogen uptake by 21 dominant tree species in temperate and tropical forests[J]. *Tree Physiology*, 37(11): 1515–1526.
- Liu M, Xu X L, Jin P, *et al.* 2026. Advancing predictive understanding of tree organic and inorganic nitrogen uptake across forest biomes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 213: 110027.
- Liu M, Xu X L, Nannipieri P, *et al.* 2021. Diurnal dynamics can modify plant–microbial competition for N uptake via C allocation[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 57(7): 949–958.
- Makino A. 2011. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat[J]. *Plant Physiology*, 155(1): 125–129.
- Marschner H. 2011. Marschner's mineral nutrition of higher plants[M]. London: Academic Press.
- Marzuoli R, Monga R, Finco A, *et al.* 2018. Increased nitrogen wet deposition triggers negative effects of ozone on the biomass production of *Carpinus betulus* L. young trees[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 152: 128–136.
- McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, *et al.* 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes[J]. *New Phytologist*, 207(3): 505–518.
- McCormack M L, Guo D L. 2014. Impacts of environmental factors on fine root lifespan[J]. *Frontiers in Plant Science*, 5: 205.
- McKane R B, Johnson L C, Shaver G R, *et al.* 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in Arctic tundra[J]. *Nature*, 415(6867): 68–71.
- Miller A J, Cramer M D. 2005. Root nitrogen acquisition and assimilation[J]. *Plant and Soil*, 274(1/2): 965.
- Moreau D, Bardgett R D, Finlay R D, *et al.* 2019. A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere[J]. *Functional Ecology*, 33(4): 540–552.
- Mur L A J, Simpson C, Kumari A, *et al.* 2017. Moving nitrogen to the centre of plant defence against pathogens[J]. *Annals of Botany*, 119(5): 703–709.
- Nadelhoffer K J, Aber J D, Melillo J M. 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: A new hypothesis[J]. *Ecology*, 66(4): 1377–1390.
- Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, *et al.* 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen[J]. *Nature*, 392(6679): 914–916.
- Näsholm T, Kielland K, Ganeteg U. 2009. Uptake of organic nitrogen by plants[J]. *New Phytologist*, 182(1): 31–48.
- Nunes-Nesi A, Fernie A R, Stitt M. 2010. Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions[J]. *Molecular Plant*, 3(6): 973–996.
- Nunes-Nesi A, de Laia Nascimento V, de Oliveira Silva F M, *et al.* 2016. Natural genetic variation for morphological and molecular determinants of plant growth and yield[J]. *Journal of Experimental Botany*, 67(10): 2989–3001.
- Obeso J R. 2002. The costs of reproduction in plants[J]. *New Phytologist*, 155(3): 321–348.
- Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, *et al.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests[J]. *Science*, 333(6045): 988–993.
- Pearse I S, Koenig W D, Kelly D. 2016. Mechanisms of mast seeding: Resources, weather, cues, and selection[J]. *New Phytologist*, 212(3): 546–562.
- Pena R, Tibbett M. 2024. Mycorrhizal symbiosis and the nitrogen nutrition of forest trees[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 108: 461–474.
- Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, *et al.* 2013. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 11(11): 789–799.
- Phillips R P, Brzostek E, Midgley M G. 2013. The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests[J]. *New Phytologist*, 199(1): 41–51.
- Pieterse C M J, Zamioudis C, Berendsen R L, *et al.* 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 52: 347–375.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, *et al.* 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis[J]. *New Phytologist*, 182(3): 565–588.
- Read D J, Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance[J]. *New Phytologist*, 157(3): 475–492.
- Reich P B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 102(2): 275–301.
- Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(25): 13730–13734.
- Ruffel S, Krouk G, Ristova D, *et al.* 2011. Nitrogen economics of root foraging: Transitive closure of the nitrate–cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(45): 18524–18529.
- Sadras V O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops[J]. *Field Crops Research*, 100(2/3): 125–138.
- Sampedro L, Moreira X, Zas R. 2011. Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability[J]. *Journal of Ecology*, 99: 818–827.
- Schimel J P, Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm[J]. *Ecology*, 85(3): 591–602.
- Schimel J P, Weintraub M N. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(4): 549–563.
- Stamp N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 78(1): 23–55.
- Sulman B N, Brzostek E R, Medici C, *et al.* 2017. Feedbacks between plant N demand and rhizosphere priming depend on type of mycorrhizal association[J]. *Ecology Letters*, 20(8): 1043–1053.
- Thomas R Q, Canham C D, Weathers K C, *et al.* 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US[J]. *Nature Geoscience*, 3(1): 13–17.
- Throop H L, Lerdau M T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for community and ecosystem processes[J]. *Ecosystems*, 7(2): 109–133.

- Tian H Q, Xu R T, Canadell J G, *et al.* 2020. A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks[J]. *Nature*, 586(7828): 248–256.
- Ueda Y, Konishi M, Yanagisawa S. 2017. Molecular basis of the nitrogen response in plants[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 63(4): 329–341.
- Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. 2008. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 11(3): 296–310.
- Vaughton G, Ramsey M. 2012. Gender plasticity and sexual system stability in *Wurmbea*[J]. *Annals of Botany*, 109(3): 521–530.
- Vitousek P M, Howarth R W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur[J]. *Biogeochemistry*, 13(2): 87–115.
- Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, *et al.* 1997. Human domination of Earth's ecosystems[J]. *Science*, 277(5325): 494–499.
- Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, *et al.* 2010. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 20(1): 5–15.
- Vogt T. 2010. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. *Molecular Plant*, 3(1): 2–20.
- Walker T W, Alexander J M, Allard P M, *et al.* 2022. Functional Traits 2.0: The power of the metabolome for ecology[J]. *Journal of Ecology*, 110(1): 4–20.
- Weemstra M, Mommer L, Visser E J, *et al.* 2016. Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review[J]. *New Phytologist*, 211(4): 1159–1169.
- Wei X R, Shao M G, Gale W, *et al.* 2014. Global pattern of soil carbon losses due to the conversion of forests to agricultural land[J]. *Scientific Reports*, 4: 4062.
- Williams A, de Vries F T. 2020. Plant root exudation under drought: Implications for ecosystem functioning[J]. *New Phytologist*, 225(5): 1899–1905.
- Willmann A, Thomföhrde S, Haensch R, *et al.* 2014. The poplar NRT2 gene family of high affinity nitrate importers: Impact of nitrogen nutrition and ectomycorrhiza formation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 108: 79–88.
- Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- Xie B, Zhao Z P, Xu L, *et al.* 2025. Nitrogen deposition mitigates ozone-induced stress in *Quercus aliena*: Transcriptomic and metabolomic perspectives[J]. *Environmental Pollution*, 373: 126158.
- Xu G H, Fan X R, Miller A J. 2012. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 63: 153–182.
- Zhang J H, Li H, Zhang H F, *et al.* 2021. Responses of litter decomposition and nutrient dynamics to nitrogen addition in temperate shrublands of North China[J]. *Frontiers in Plant Science*, 11: 618675.
- Zhang Y, Ye C, Su Y, *et al.* 2022. Soil Acidification caused by excessive application of nitrogen fertilizer aggravates soil-borne diseases: Evidence from literature review and field trials[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 340: 108176.
- Zhao J B, Guo B L, Hou Y S, *et al.* 2024. Multi-dimensionality in plant root traits: Progress and challenges[J]. *Journal of Plant Ecology*, 17(4): rtae043.
- Zhou J Z, Deng Y, Luo F, *et al.* 2010. Functional molecular ecological networks[J]. *mBio*, 1(4): e00169–10.