

3 种菊科入侵植物不同生长时期的 土壤酶活性和养分变化

罗雪晶, 石 青, 贾月月, 张凤娟*
河北大学生命科学学院, 河北 保定 071002

摘要:【目的】黄顶菊、三叶鬼针草和豚草是我国危害较严重的 3 种菊科入侵植物。了解 3 种菊科植物生长过程中土壤养分和酶活性的变化, 可以为研究其入侵机制提供依据。【方法】在中国农业科学院植物保护研究所廊坊中试基地开展同质园实验, 比较分析了黄顶菊、三叶鬼针草和豚草 3 种菊科入侵植物在幼苗期、旺盛生长期和生殖生长期根际土壤养分和酶活性的变化。【结果】3 种外来菊科植物的生长时期对土壤养分和酶活性存在显著影响。3 种外来植物入侵域的土壤速效磷、硝态氮含量以及磷酸酶活性随生长时期变化都表现出先升高后降低的趋势, 均在旺盛生长期达到最大值。入侵域土壤速效磷和硝态氮含量的变化趋势与狗尾草明显不同。3 种外来植物入侵降低了土壤速效钾含量, 提高了土壤脲酶、磷酸酶活性。【结论】3 种外来菊科植物的入侵改变了土壤养分和酶活性, 创造出更有利于自身生长和繁殖的条件, 以利于其进一步扩张。
关键词: 黄顶菊; 三叶鬼针草; 豚草; 土壤酶活性; 土壤养分

Dynamics of soil enzyme activities and soil nutrients in the rhizosphere at different growth stages of three invasive plants

LUO Xuejing, SHI Qing, JIA Yueyue, ZHANG Fengjuan*
College of Life and Science, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China

Abstract:【Aim】*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze, *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Bidens pilosa* L., three species of exotic plants causing serious damage in China. Understanding the changes in soil nutrients and enzyme activity in the rhizosphere can provide a basis for the study of their invasion mechanism.【Method】We compared and analyzed the changes in soil nutrients and enzymatic activities in different growth stages (seedling, vigorous growth stage, reproductive stage) of *F. bidentis*, *A. artemisiifolia* and *B. pilosa* in Langfang Pilot Plant Base, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences.【Result】The growth stages of all three alien plants had significant effects on soil nutrient and soil enzyme activities. The content of available phosphorus and nitrate, and phosphatase activity in the rhizosphere soil of three invasive plants varied with growth stage (increased first and then decreased), they were maximum in vigorous growth stage. The contents of available phosphorus and nitrate in the invasion area were obviously different from that of the native area in different growth stages. The invasion of all three exotic plants reduced the available potassium content in the soil, and increased the activities of urease and phosphatase in the rhizosphere soil.【Conclusion】The registered changes in soil nutrients and enzymatic activity created more favorable conditions for the growth and reproduction of invasives, and facilitated further expansion.

Key words: *Flaveria bidentis*; *Bidens pilosa*; *Ambrosia artemisiifolia*; soil enzyme activity; soil nutrient

外来入侵植物不仅降低了物种多样性、破坏生态平衡、导致生态系统退化(万方浩等, 2005; Baskin, 1998; Vitousek *et al.*, 2010), 造成巨大经济损失, 还严重影响人类健康(Castello *et al.*, 1995; Rahel, 2000)。菊科植物在我国入侵植物中种数最

多, 我国已确定的 230 种入侵植物中有 59 种属于菊科植物。黄顶菊 *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze、三叶鬼针草 *Bidens pilosa* L. 和豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L. 3 种菊科入侵植物适应能力极强且种子量大, 入侵后能快速形成优势种, 并导致本地植物死

收稿日期(Received): 2017-06-24 接受日期(Accepted): 2017-09-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(31372000); 河北省自然科学基金项目(C2015201021、C2015201241); 教育厅自然科学基金项目(ZD2016039); 河北大学研究生创新项目(X201725)

作者简介: 罗雪晶, 女, 硕士研究生。研究方向: 入侵植物学。E-mail: 15284373509@163.com

* 通信作者(Author for correspondence), E-mail: fengjuanzhang@126.com

亡甚至灭绝(万方浩等,2005)。目前,3种植物都已被列入《中国外来入侵物种名单》。

土壤是生态系统的重要组成部分,大量研究表明,生态系统的结构和生物多样性与土壤无机氮、速效磷、速效钾等土壤养分密切相关(Elser *et al.*, 2007; Peñuelas *et al.*, 2013; Reich & Oleksyn, 2004; Sardans *et al.*, 2011, 2017; Vitousek *et al.*, 2010)。土壤养分是植物生存的基础,陆生植物对养分的吸收主要通过根系从土壤中获取。植物根系可以分泌有机酸、碳水化合物和氨基酸等,对土壤酶活性产生影响,对土壤环境影响极大。土壤酶催化土壤养分的变化,参与土壤中的物质循环和各种氧化还原反应,是联系植物和土壤有效养分的纽带。目前,有关入侵植物土壤生态系统的研究主要集中在不同生境下植物生长旺盛期的土壤养分和土壤酶活变化(邓丹丹等, 2015; 刘小文等, 2012; 肖博, 2014)。这些研究的样品主要采集于入侵地或来自盆栽实验。对入侵地的野外调查很难保证采集土样的初始状态,这是野外采集样品的主要缺陷(陆建忠等, 2005);而盆栽实验与自然环境相差很大,忽略了诸多自然因素。本研究采用同质园实验,不仅可以排除不同入侵地土壤特性的差异还可以避免盆栽实验的缺陷。以黄顶菊、三叶鬼针草、豚草 3 种危害严重的入侵植物为研究对象,以本地常见伴生种狗尾草 *Setaria viridis* (L.) Beauv. 为竞争植物,比较分析 3 种菊科植物不同生长期土壤养分和酶活性的差异,探究 3 种外来菊科植物对入侵域土壤微环境的影响,为进一步解释菊科植物的入侵机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地与样品采集

实验地位于中国农业科学院植物保护研究所廊坊中试基地,同质园小区自 2007 年开始人为种植黄顶菊、三叶鬼针草、豚草,包括 3 种菊科外来植物的单种小区、3 种菊科外来植物和本地植物(狗尾草)混种小区及本地植物单种小区。每个小区大小均为 2 m×3 m,其中,混种小区中入侵植物和本地植物的种植比例为 1:1,小区间距为 1 m。各样地随机分布,每个处理设 5 个重复,对照组小区为不生长任何植物的裸地。

分别于 2014 年 5 月(幼苗期)、8 月(旺盛生长期)、10 月(生殖生长期)采用对角线采样法采集土

样,以每块样地中生长状况良好的 5 株植物的根际土壤混合作为一个土样,将采集的土样过筛(2 mm)后装袋编号,存储于-20℃冰箱内,用于土壤养分和酶活性的测定。

1.2 方法

1.2.1 土壤养分的测定 有机质的含量采用重铬酸钾法测定,以每克土壤中有有机质的毫克数表示;土壤速效钾的含量利用 1 mol·L⁻¹ 中性醋酸铵浸提—原子分光光度法测定,以每克土样中速效钾的微克数表示;测定速效磷含量采用钼锑抗比色法,以每克土样中速效磷的微克数表示;硝态氮和铵态氮含量的测定采用 Smartchem 全自动间断化学分析仪,以每克土壤中氮的微克数表示(鲍士旦, 1981)。

1.2.2 土壤酶活性的测定 采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定土壤蔗糖酶的活性,以每小时每克土壤中生成葡萄糖的毫克数表示;采用苯酚钠—次氯酸钠比色法测定土壤脲酶的活性,以每小时每克土样中生成铵态氮的毫克数表示;采用磷酸苯二钠比色法测定土壤磷酸酶活性,以每克土壤每小时催化对硝基苯磷酸二钠分解生成对硝基苯酚的微克数表示(关松荫, 1986)。

1.3 数据处理

数据用 Microsoft Excel 2013 进行初步整理,数据分析采用 SPSS 20.0 (IBM)统计软件,对土壤养分和土壤酶活性进行单因素方差分析(One-way ANOVA),植物生长时期和植物种类对土壤养分和酶活性的影响采用双因素方差分析(Two-way variance analysis)。

2 结果与分析

2.1 黄顶菊不同生长时期的土壤养分和酶活性

同一生长时期,不同处理对土壤养分和酶活性的影响存在显著差异(图 1)。幼苗期,黄顶菊单种速效磷、速效钾含量,酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和脲酶活性都显著高于其他处理,混种处理的速效磷、速效钾以及碱性磷酸酶活性也显著高于本地草处理;旺盛生长期,黄顶菊单种的脲酶活性显著高于混种处理,硝态氮含量与混种处理差异不显著且显著高于本地草处理,混种处理的速效磷、有机碳含量以及碱性磷酸酶、蔗糖酶、脲酶活性均显著高于本地草处理;生殖生长期,黄顶菊单种处理速效磷和有机碳含量显著高于混种处理,酸性磷酸酶活性与混种处理差异不显著且显著高于本地草处理,混种处理硝态氮和铵态氮含量均高于本地草处理。

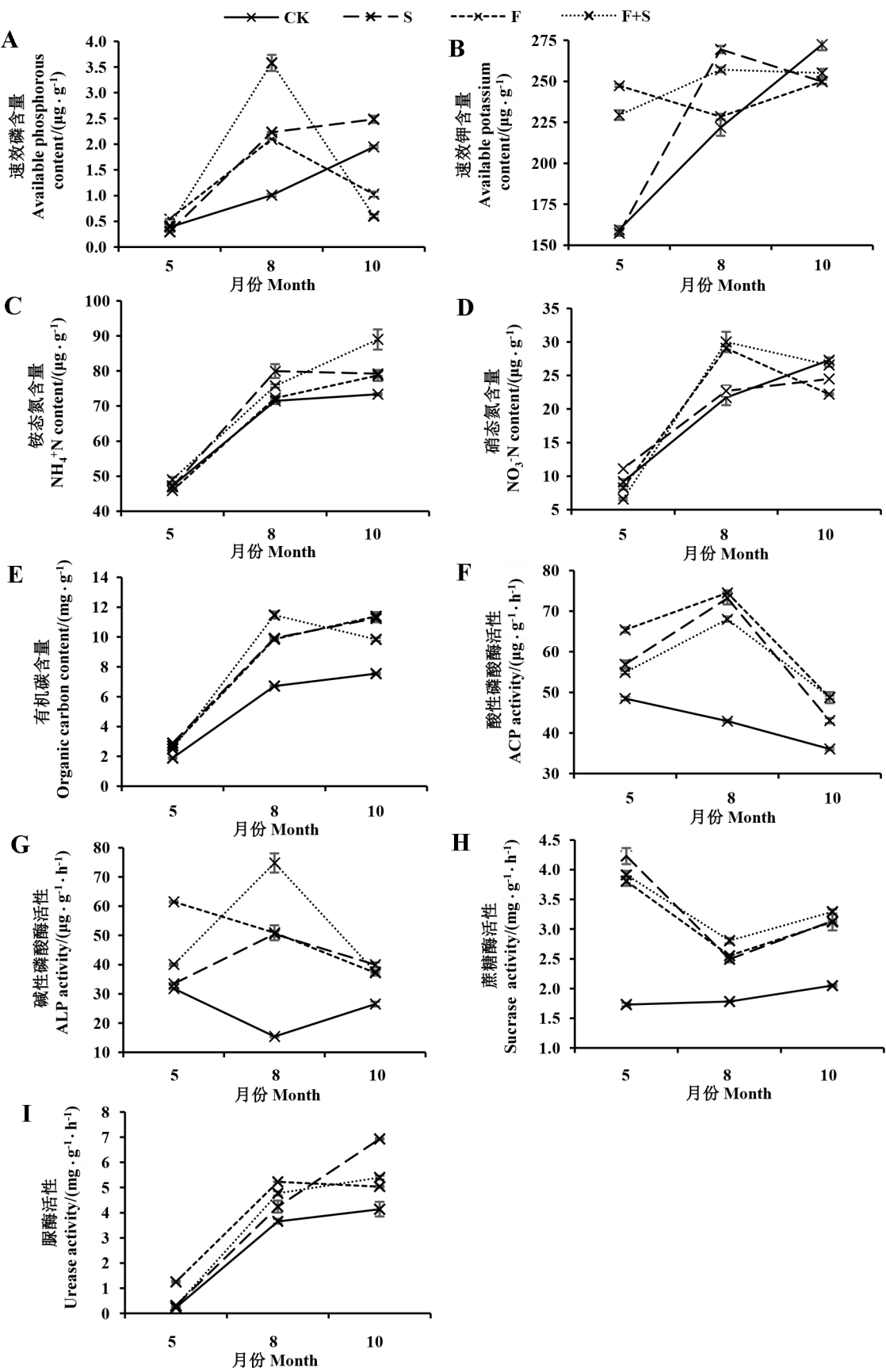


图 1 黄顶菊不同生长时期的土壤酶活性和养分含量
Fig.1 Soil enzyme activity and soil nutrient content at different stages of *F. bidensis*

同一处理,不同生长时期的土壤养分和酶活性也存在显著差异(图 1)。黄顶菊单种和混种处理的速效磷和硝态氮含量随生长时期变化呈明显的先升高后降低趋势:旺盛生长期>生殖生长期>幼苗期,本地草处理的速效磷和硝态氮含量随植株生长持续升高;不同处理的速效钾含量变化规律各不相同;黄顶菊单种和本地草处理有机碳含量随植株生长持续升高,混种处理有机碳含量先升高后降低;各处理的铵态氮含量随植株生长不断升高。各处理的土壤酸性磷酸酶活性均先升高后降低:旺盛生长期>幼苗期>生殖生长期;黄顶菊单种处理的碱性磷酸酶活性持续降低,混种与本地草处理随生长时期变化先升高后降低;各处理的蔗糖酶活性变化趋势一致,均表现为先降低后升高的趋势:幼苗期>生殖生长期>旺盛生长期;黄顶菊单种处理脲酶活性先升高后降低,混种和本地草处理脲酶活性持续升高。

2.2 三叶鬼针草不同生长时期的土壤养分和酶活性

同一生长时期,不同处理对土壤养分和酶活性的影响存在显著差异(图 2)。幼苗期,三叶鬼针草单种速效磷、铵态氮含量,酸性磷酸酶和脲酶活性都显著高于其他处理,混种处理的速效钾含量以及碱性磷酸酶活性显著高于本地草处理;旺盛生长期,三叶鬼针草单种的有机碳含量、蔗糖酶和脲酶活性显著高于混种处理,混种处理的速效磷含量显著高于本地草处理;生殖生长期,三叶鬼针草单种和混种处理的酸性磷酸酶活性显著高于本地草处理,其余养分含量和酶活性基本显著低于本地草处理。

同一处理,不同生长时期的土壤养分和酶活性也存在显著差异(图 2)。三叶鬼针草单种和混种速效磷、有机碳含量随生长时期变化呈明显的先升高后降低趋势:旺盛生长期>生殖生长期>幼苗期,本地草处理速效磷和有机碳含量随植株生长持续升高;三叶鬼针草单种和本地草处理速效钾含量先升高后降低,混种处理持续降低;3 个处理硝态氮、铵态氮含量随生长时期变化规律相近:生殖生长期>旺盛生长期>幼苗期。3 个处理土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性随植株生长变化一致,即先升高后降低;三叶鬼针草单种和混种处理蔗糖酶活性随植株生长持续降低;3 个处理的脲酶活性随植株生长均不断升高。

2.3 豚草不同生长时期的土壤养分和酶活性

同一生长时期,不同处理对土壤养分和酶活性的影响存在显著差异(图 3)。幼苗期,豚草单种处理速效磷含量及碱性磷酸酶和蔗糖酶活性都显著高于混种处理,混种处理的铵态氮含量显著高于本地草处理;旺盛生长期,豚草单种处理的脲酶活性显著高于其他处理,本地草处理的速效磷含量显著高于其他处理;生殖生长期,除混种处理酸性磷酸酶活性显著高于本地草处理外,豚草单种和混种处理的养分含量和其他酶活性均低于本地草处理。

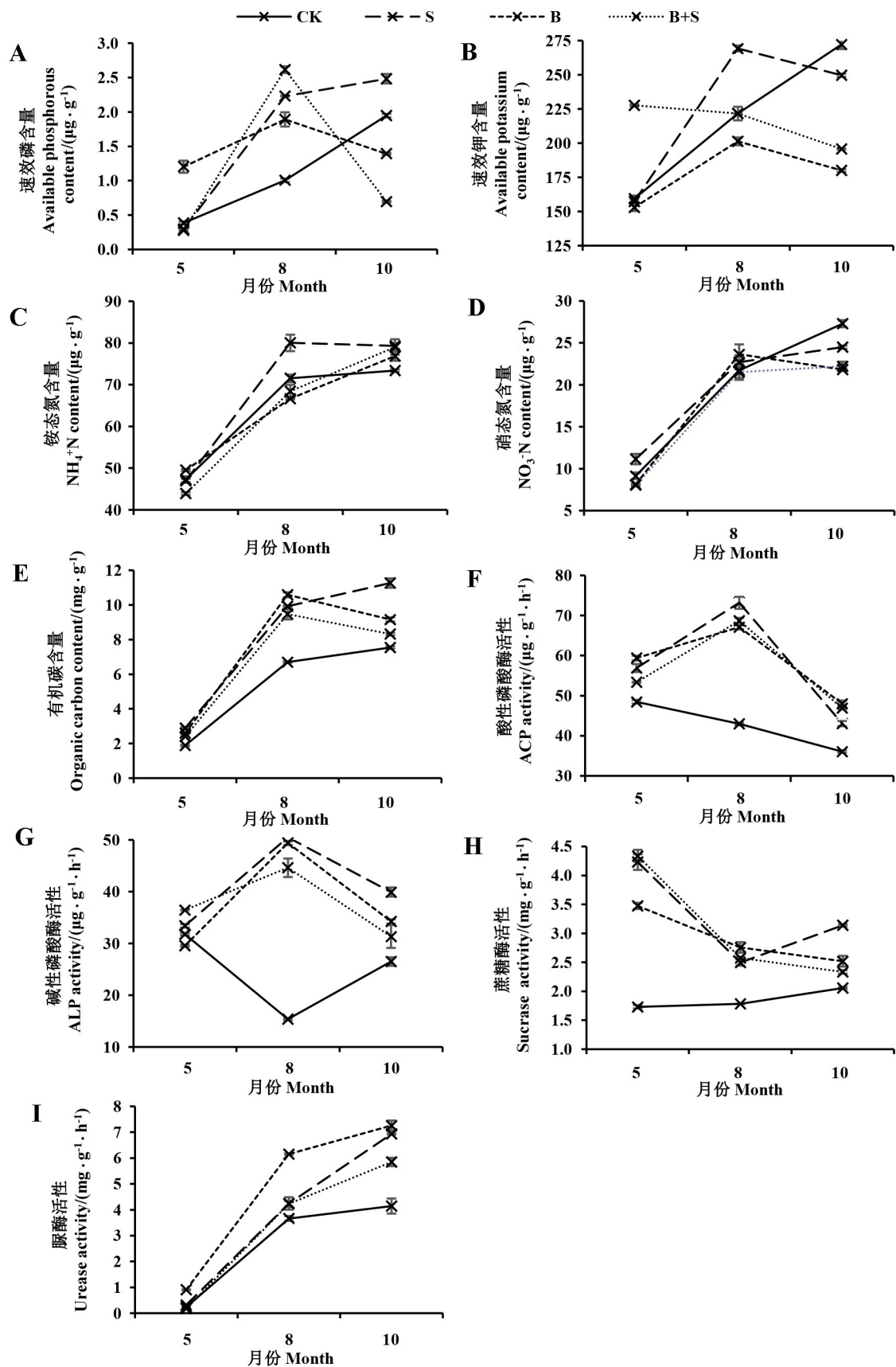
同一处理,不同生长时期的土壤养分和酶活性也存在显著差异(图 3)。豚草单种和混种处理速效磷含量随生长时期变化呈明显的先升高后降低趋势:旺盛生长期>生殖生长期>幼苗期,本地草处理速效磷含量随植株生长持续升高;各处理有机碳含量随植株生长不断升高;混种处理硝态氮含量随植株生长先升高后降低,铵态氮含量持续升高,豚草单种和本地草处理的硝态氮含量随植株生长持续升高,豚草单种处理的铵态氮含量随植株生长先降低后升高。3 个处理的土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性均表现为先升高后降低的趋势;豚草单种和混种处理的蔗糖酶活性随植株生长持续降低,本地草处理的蔗糖酶活性随植株生长先降低后升高;3 个处理的脲酶活性都随植株生长不断升高。

2.4 生长时期和植物种类对 3 种入侵植物根际土壤养分和酶活性的影响

植物的生长时期、植物种类和生长时期与植物种类的互作都对黄顶菊、三叶鬼针草、豚草的根际土壤养分和酶活性存在显著影响(表 1)。

3 讨论

3 种外来菊科植物对土壤养分和酶活性的影响在不同生长时期存在显著差异。幼苗期,黄顶菊和三叶鬼针草较豚草对于土壤养分和酶活性的影响更大;旺盛生长期和生殖生长期 3 种外来菊科植物对土壤养分和酶活性的影响程度相近。3 种外来植物入侵域的土壤速效磷、硝态氮含量以及磷酸酶活性随生长时期变化都表现出先升高后降低的趋势,在旺盛生长期达到最大值,可能是由于植物在旺盛生长期对养分的需求量最大。



CK: 裸土; S: 狗尾草; B: 三叶鬼针草; B+S: 三叶鬼针草+狗尾草。
CK: Bare soil; S: *S. viridis*; B: *B. pilosa*; B+S: *B. pilosa* and *S. viridis*.
图 2 三叶鬼针草不同生长时期的土壤酶活性和养分含量
Fig.2 Soil enzyme activity and soil nutrient content at different stages of *B. pilosa*

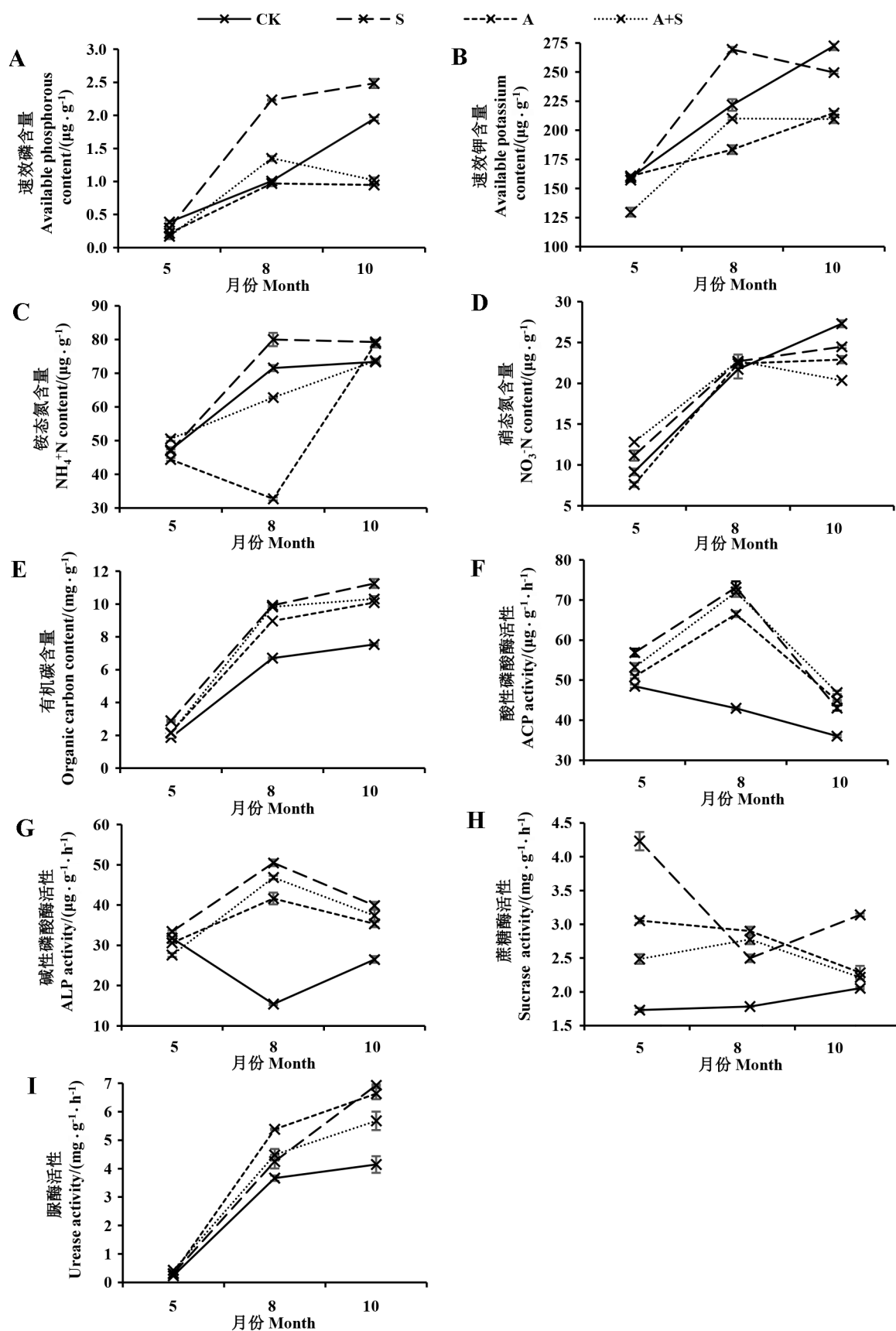


图 3 豚草不同生长时期的土壤活性和养分含量
 Fig.3 Soil enzyme activity and soil nutrient content at different stages of *A. artemisiifolia*

表 1 3 种入侵植物处理下的双因素方差分析结果
Table 1 Results of two-way variance analysis in the treatments of 3 invasive plants

指标 Index	黄顶菊处理 <i>F. bidentis</i> treatment					
	生长时期 Growth stage		植物种类 Plant species		生长时期×植物种类 Growth stage×plant species	
	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value
速效磷含量 Available phosphorous content	1157.883	<0.001	69.792	<0.001	284.369	<0.001
速效钾含量 Available potassium content	607.613	<0.001	91.070	<0.001	181.888	<0.001
有机碳含量 Organic carbon content	3304.818	<0.001	238.521	<0.001	53.824	<0.001
硝态氮含量 NO ₃ ⁻ N content	840.742	<0.001	4.123	<0.001	28.426	<0.001
铵态氮含量 NH ₄ ⁺ N content	840.779	<0.001	21.162	<0.001	9.461	<0.001
酸性磷酸酶活性 ACP activity	685.670	<0.001	370.701	<0.001	57.803	<0.001
碱性磷酸酶活性 ALP activity	91.776	<0.001	255.903	<0.001	109.309	<0.001
蔗糖酶活性 Sucrase activity	211.683	<0.001	310.741	<0.001	32.962	<0.001
脲酶活性 Urease activity	1889.602	<0.001	63.205	<0.001	40.960	<0.001

指标 Index	三叶鬼针草处理 <i>B. pilosa</i> treatment					
	生长时期 Growth stage		植物种类 Plant species		生长时期×植物种类 Growth stage×plant species	
	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value
速效磷含量 Available phosphorous content	924.299	<0.001	86.847	<0.001	225.990	<0.001
速效钾含量 Available potassium content	641.192	<0.001	235.656	<0.001	235.868	<0.001
有机碳含量 Organic carbon content	3178.102	<0.001	208.295	<0.001	46.752	<0.001
硝态氮含量 NO ₃ ⁻ N content	656.885	<0.001	8.949	<0.001	7.125	<0.001
铵态氮含量 NH ₄ ⁺ N content	937.040	<0.001	15.086	<0.001	14.071	<0.001
酸性磷酸酶活性 ACP activity	773.187	<0.001	341.660	<0.001	69.188	<0.001
碱性磷酸酶活性 ALP activity	74.433	<0.001	180.969	<0.001	85.705	<0.001
蔗糖酶活性 Sucrase activity	288.559	<0.001	269.762	<0.001	68.608	<0.001
脲酶活性 Urease activity	1842.715	<0.001	122.825	<0.001	26.605	<0.001

指标 Index	豚草处理 <i>A. artemisiifolia</i> treatment					
	生长时期 Growth stage		植物种类 Plant species		生长时期×植物种类 Growth stage×plant species	
	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value
速效磷含量 Available phosphorous content	2135.032	<0.001	560.048	<0.001	191.038	<0.001
速效钾含量 Available potassium content	1017.024	<0.001	173.618	<0.001	61.914	<0.001
有机碳含量 Organic carbon content	5122.856	<0.001	294.614	<0.001	41.128	<0.001
硝态氮含量 NO ₃ ⁻ N content	714.691	<0.001	6.870	<0.001	18.807	<0.001
铵态氮含量 NH ₄ ⁺ N content	1182.324	<0.001	211.641	<0.001	204.554	<0.001
酸性磷酸酶活性 ACP activity	712.185	<0.001	248.256	<0.001	65.953	<0.001
碱性磷酸酶活性 ALP activity	92.587	<0.001	238.363	<0.001	107.062	<0.001
蔗糖酶活性 Sucrase activity	59.093	<0.001	262.618	<0.001	66.376	<0.001
脲酶活性 Urease activity	1167.422	<0.001	40.622	<0.001	16.737	<0.001

P-value<0.05 表示在 5% 水平上差异显著。
P-value<0.05 means significant difference at 5% level.

3 种入侵植物旺盛生长期和生殖生长期土壤速效钾含量显著低于本地草处理,与紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* Spreng.、空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. 入侵使速效钾含量降低的结果(蒋智林等,2008;王志勇,2010)一致。土壤中速效钾养分源于大气中矿质的沉降和腐殖质的分解,除去随淋洗而流失的部分,另一部分则被生物吸收,所以入侵域速效钾含量降低可能是由于入侵植物对于速效钾的吸收能力强于本地植物,造成本地植物对土壤钾的吸收利用率降低,这可能是外来植物成功入侵的策略之一。3 种菊科植物幼苗期和旺盛生长期土壤脲酶活性显著提高,

这可能是由于 3 种植物对土壤中无机氮的吸收利用能力较强。3 种外来植物生殖生长期的土壤酸性磷酸酶活性显著高于本地草处理,速效磷含量显著低于本地草处理,说明在生殖生长期入侵植物对于磷的吸收较多,磷酸酶活性的显著升高可能由土壤速效磷养分的缺乏所引起。土壤无机氮和速效磷是限制植物生长的 2 种养分,土壤中这 2 种养分主要随腐殖质的分解而释放。3 种入侵植物入侵后显著提高了植物旺盛生长期土壤脲酶和生殖生长期土壤磷酸酶的活性,提高了植物可吸收的氮磷含量,形成更有利的生存条件,以便于自身迅速的生长。何冰等(2013)对三叶鬼针草的研究也发现,在

其生殖生长期土壤磷含量下降。磷元素在种子中含量较高,3 种菊科植物的种子量大,生殖生长期对于磷的吸收有利于种子的形成,以便于自身的繁殖。3 种入侵植物对酶活性的影响与李会娜等(2009)对入侵菊科植物紫茎泽兰的研究结果一致,即提高了土壤的磷酸酶和脲酶活性。

土壤养分和酶活性在不同生长时期存在显著差异,可能是由于植物不同生长时期对土壤养分的需求发生变化,其根系分泌物以及凋落物也发生变化;同时,植物对土壤微生物群落结构和功能产生的影响也会影响土壤的养分和酶活性。总之,入侵植物会通过影响土壤养分和酶活性来提高自身的竞争能力,以进一步加速自身的入侵(Grubb, 1994; Huenneke *et al.*, 1990)。

参考文献

- 鲍士旦, 1981. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社.
- 邓丹丹, 刘棋, 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 李正跃, 2015. 紫茎泽兰与不同植物群落土壤养分及酶活性差异. *生态环境学报*, 24(9): 1466–1471.
- 关松荫, 1986. 土壤酶及其研究法. 北京: 北京农业出版社.
- 何兵, 李睿玉, 罗曼元, 魏豪梅, 张红, 马丹炜, 2013. 入侵植物三叶鬼针草不同发育期对土壤生态系统的影响. *西南农业学报*, 26(5): 1953–1956.
- 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 李正跃, 2008. 紫茎泽兰与非洲狗尾草单、混种群落土壤酶活性和土壤养分的比较. *植物生态学报*, 32(4): 900–907.
- 李会娜, 刘万学, 戴莲, 万方浩, 曹远银, 2009. 紫茎泽兰入侵对土壤微生物、酶活性及肥力的影响. *中国农业科学*, 42(11): 3964–3971.
- 刘小文, 周益林, 齐成媚, 李园, 王秋霞, 郭美霞, 颜冬冬, 曹勘程, 2012. 入侵植物薇甘菊对土壤养分和酶活性的影响. *生态环境学报*, 21(12): 1960–1965.
- 陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 李博, 2005. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响. *生物多样性*, 13(4): 347–356.
- 万方浩, 郑小波, 郭建英, 2005. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社.
- 王志勇, 2010. 空心莲子草入侵对土壤微生物群落结构和土壤酶活的影响. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.
- 肖博, 2014. 外来入侵植物紫茎泽兰与土壤微生物的互作. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- BASKIN Y, 1998. Winners and losers in a changing world: global changes may promote invasions and alter the fate of invasive species. *Bioscience*, 48(10): 788–792.
- CASTELLO J D, LEOPOLD D J, SMALLIDGE P J, 1995. Pathogens, patterns and processes in forest ecosystems. *Bioscience*, 45(1): 16–24.
- ELSER J J, BRACKEN M E, CLELAND E E, GRUNER D S, HARPOLE W S, HILLEBRAND H, NGAJ T, SEABLOOM E W, SHURIN J B, SMITH J E, 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10(12): 1135–1142.
- GRUBB P J, 1994. Root competition in soil of different fertility: a paradox resolved? *Phytocoenologia*, 24(2): 495–505.
- HUENNEKE L F, HAMBURG S P, KOIDE R, MOONEY H A, VITOUSEK P M, 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, 71(2): 478–491.
- PEÑUELAS J, POULTER B, SARDANS J, CIAIS P, VANDER VELDE M, BOPP L, BOUCHER O, GODDERIS Y, HINSINGER P, LLUSIA J, NARDIN E, VICCA S, OBERSTEINER M, NARDIN E, 2013. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 4: 2934.
- RAHEL F J, 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288: 854–856.
- REICH P B, OLEKSYN J, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy Sciences*, 101(30): 11001–11006.
- SARDANS J, BARTRONS M, MARGALEF O, GARGALLO-GARRIGA A, JANSSENS I A, CIAIS P, OBERSTEINER M, SINGURDSSON B D, CHEN H Y H, PENUELAS J, 2017. Plant invasion is associated with higher plant-soil nutrient concentrations in nutrient-poor environments. *Global Change Biology*, 23(3): 1282–1291.
- SARDANS J, RIVAS-UBACH A, PENUELAS J, 2011. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives. *Biogeochemistry*, 111: 1–39.
- VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z, CHADWICK O A, 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20(1): 5–15.

(责任编辑: 杨郁霞)