

喀斯特山区无籽刺梨叶片N、P化学计量学特征研究

陈波¹, 吕文强^{1,2*}, 王羽¹, 殷梦贵¹, 申咏¹

¹贵州师范学院地理与资源学院, 贵州 贵阳

²贵州省流域地理国情监测重点实验室, 贵州 贵阳

收稿日期: 2021年12月6日; 录用日期: 2022年1月10日; 发布日期: 2022年1月17日

摘要

分析贵州喀斯特山区无籽刺梨叶片全氮、全磷及其化学计量学特征随林龄(2、5、8年生)的变化, 为研究无籽刺梨可持续发展提供理论基础。运用空间代时间的研究方法, 选取立地条件相近的3个林龄的林分, 研究无籽刺梨不同林龄叶片和土壤氮、磷生态化学计量学特征。研究表明: 不同林龄无籽刺梨叶片氮、磷含量分别为24.27~28.47和1.87~3.17 g/kg; 土壤氮、磷含量分别为1.62~2.99和0.25~1.38 g/kg。不同林龄无籽刺梨叶片和土壤氮、磷含量差异显著($P < 0.05$), 且随林龄的增加氮磷含量呈下降趋势。三个不同林龄无籽刺梨叶片氮磷比分别为8.99、12.33和12.98, 均小于14, 表明研究区无籽刺梨生长主要受氮限制。研究结果可为贵州石漠化地区的生态功能恢复与植被重建提供科学依据。

关键词

喀斯特山区, 无籽刺梨, 叶片N、P

Study on the Stoichiometric Characteristics of N and P in the Leaves of *Rosa kweichonensis* var. *Sterilis* in Karst Mountains

Bo Chen¹, Wenqiang Lyu^{1,2*}, Yu Wang¹, Menggui Yin¹, Yong Shen¹

¹School of Geography and Resources, Guizhou Education University, Guiyang Guizhou

²Guizhou Provincial Key Laboratory of Geographic State Monitoring of Watershed, Guiyang Guizhou

Received: Dec. 6th, 2021; accepted: Jan. 10th, 2022; published: Jan. 17th, 2022

*通讯作者。

文章引用: 陈波, 吕文强, 王羽, 殷梦贵, 申咏. 喀斯特山区无籽刺梨叶片 N、P 化学计量学特征研究[J]. 土壤科学, 2022, 10(1): 24-30. DOI: 10.12677/hjss.2022.101004

Abstract

The analysis of the changes of total nitrogen, total phosphorus and stoichiometric characteristics of the leaves of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis* in Guizhou karst mountainous area with forest age (2, 5, and 8 years old) provides a theoretical basis for the study of the sustainable development of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis*. Using the research method of space and time, three stands of similar site conditions were selected to study the ecological stoichiometry of leaf and soil nitrogen and phosphorus of seedless prickly pear at different ages. The results of the study showed that the leaf nitrogen and phosphorus contents of seedless prickly pears of different forest ages were 24.27~28.47 and 1.87~3.17 g/kg; the soil nitrogen and phosphorus contents were 1.62~2.99 and 0.25~1.38 g/kg, respectively. The content of nitrogen and phosphorus in the leaves and soil of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis* of different forest ages was significantly different ($P < 0.05$), and the nitrogen and phosphorus content showed a downward trend with the increase of forest age. The leaf nitrogen and phosphorus ratios of three different ages of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis* were 8.99, 12.33 and 12.98, respectively, which were all lower than 14, indicating that the growth of seedless prickly pears in the study area was mainly limited by nitrogen. The research results can provide a scientific basis for the restoration of ecological functions and vegetation reconstruction in the rocky desertification areas of Guizhou.

Keywords

Karst Mountain Area, *Rosa kweichonensis* var. *Sterilis*, Leaf N, P

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

土壤养分供应量及植物养分利用量的差异,使植物和土壤中的养分含量具有明显的时空变异[1],因此,氮(N)、磷(P)生态化学计量特征在生物系统物质循环和元素平衡中发挥着重要的指示作用(胡培雷等,2017) [2]。在发生石漠化的地区,土壤水土流失严重,其生境条件进一步恶化,土壤养分含量进一步变低,在立地条件较差的瘠薄土地上,形成了土壤 N、P 极度缺乏的养分条件[3]。氮(N)和磷(P)作为植物生长发育过程中的关键元素,在蛋白质、核酸的合成以及能量传递等代谢过程中起着至关重要的作用,对植物的生长和发育有决定性影响[4]。采用无籽刺梨治理石漠化的过程中,伴随着无籽刺梨的生长,土壤中本来就比较缺乏的 N 和 P 矿物养分被无籽刺梨不断增加的生物量所固持,土壤中的 N 和 P 矿物养分则进一步降低,极有可能成为限制无籽生长的最主要矿质元素。根据李比希最小因子限制定律,植物生长受到相对量最小的那种元素限制,究竟是 N、P 何种营养元素限制着无籽刺梨的生长,目前尚不清楚。通过对其生长过程中限制性养分研究,采取合理的施肥措施,则有可能对无籽刺梨的可持续发展具有重要的意义。

目前,对无籽刺梨的研究主要有分类学研究、培育与繁殖研究、香气成分研究以及抗白粉病研究以及药用价值研究和应用研究等方面[5]。刺梨是贵州明确发展的 12 个重点特色农业产业之一[6],其品质的优劣是产业成败的关键因素。无籽刺梨作为刺梨品种之一,其品质和生产潜力与土壤肥力显著相关[4],

近年来也得了学者的广泛关注[4] [7] [8]。但用生态化学计量学的原理和方法研究无籽刺梨的养分限制状况则尚未见报道。

生态化学计量学是近年来新兴的、研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学，也是研究元素平衡对生态交互作用影响的一种理论[9] [10] [11] [12]，得到了广泛应用[13]。基于生态化学计量学的基本理论，N:P 可以反映 N 和 P 对植物生长的限制及土壤对植物生长的养分供应状况[14]。不同生长阶段的植物对 N、P 等营养元素的吸收和利用不尽相同[15]。叶片是植物对环境变化反应最敏感的器官，植物叶片 N:P 比值可以作为判断环境对植物生长养分供应状况的指标[16]。通过对土壤-植物 N、P 含量测定，分析土壤-植物 N、P 生态化学计量特征，揭示喀斯特生境土壤氮磷极度缺乏，N、P 是各类生态系统中限制植物生长的关键元素。本研究选取贵州省安顺市西秀区鸡场乡种植年限分别为 2、5 和 8 年的健康无籽刺梨林，采用野外调查和室内分析相结合的方法，开展不同种植年限下的土壤和无籽刺梨树的生态化学计量特征及土壤-植物系统 N、P 元素化学计量特征的内在关联性研究，揭示 N、P 等养分在土壤-植物系统内的循环规律及元素限制状况，以期在无籽刺梨高产优质的合理栽培、抚育管理及可持续开发利用提供科学依据。

2. 材料与方法

2.1. 研究区概况

研究区设在贵州省安顺市西秀区鸡场乡无籽刺梨种植基地(北纬 25°5'~26°8'和东经 105°50'~106°22'之间)，位于贵州省安顺市西秀区南部，地处长江水系和珠江水系分水岭上。黔中高原山区，地貌形态以山地坝子、丘陵居多。该区域属亚热带季风湿润气候，海拔在 1300 米以下，常年气候温和，年平均气温在 14℃左右，年降雨量 1200 mm~1300 mm，水源条件好。年平均无霜期 270 d，年平均日照时数 968.6~1309.6 h，年平均降水量 1300 mm。

2.2. 样地设置及样品的采集

以贵州省安顺市西秀区鸡场乡的无籽刺梨为研究对象，在前期野外调查的基础上，选取 2、5 和 8 年 3 个种植年限的刺梨林，在每个种植年限分布区域设 3 个典型样地作为试验小区，每个样地面积为 50 m²，样地与样地之间直线距离 > 10 m，共 9 个样地样地的成土母质相同，地理位置相对集中，刺梨树的株行距约为 2 m × 3 m。样地基本情况见表 1。

Table 1. General status of study sites

表 1. 研究地点概况

林龄	样地所在地 Longitude	海拔(m)	坡度(°)	株高(m)
2	鸡场乡	1261.6	0	0.8~1.2 m
5	鸡场乡	1276.4	0	1.8~2.4 m
8	鸡场乡	1295.8	≤25	2.2~3.0 m

于 2021 年 6 月进行土壤、叶片样品采集：每个试验小区内，按照 S 形布点法设置 5 个采样点，用直径 5 cm 土钻于刺梨树根际范围内取 0~20 cm 层土壤，去除植物根系及凋落物，将不同采样点的样品混合后带回实验室自然风干，磨碎过 0.25 mm 目筛用塑料袋保存备用。同时每个试验小区内，选取 3~5 株健

康且生长旺盛的无籽刺梨树挂牌标记,对挂牌的刺梨树健康成熟叶片取样 100 g 左右,用塑料袋装好带回实验室,经蒸馏水洗净后,在 105℃烘箱中杀青 30 min,然后在 75~85℃下烘干至恒重,研磨后过 0.25 mm 筛,保存备用。

2.3. 测试指标与方法

测试指标包括土壤和无籽刺梨叶片全氮及全磷测定。全 N 含量采用凯氏消煮——半微量法(GB 7173-87)测定;全 P 含量采用钼锑抗比色法(GB 9837-88)测定。

凯氏消煮——半微量法测氮原理:样品在加速剂的参与下,用浓硫酸消煮时,各种含氮有机化合物,经过复杂的高温分解反应,转为铵态氮。碱化后蒸馏出来的氨用硼酸吸收,以酸标准溶液滴定。

计算公式:样品全氮(%) = $(V - V_0) \times C_H \times 0.014 \times 100/m$

式中:V——滴定试液时所用酸标准溶液的体积, ml;

V_0 ——滴定试液时所用酸标准溶液的体积, ml;

C_H ——酸标准溶液的浓度, mol/L;

0.014——氮原子的毫摩质量;

m——烘干样质量, g。

钼锑抗比色法测磷原理:样品经硫酸和过氧化氢消煮,有机物被氧化分解,使样品中有机磷转化成无机磷酸盐。在一定酸度下,消解液在三价锑离子存在下,其中的正磷酸与钼酸铵生成三元杂多酸,被抗坏血酸还原为磷钼蓝,用比色法测定磷含量,即钼锑抗吸光光度法。

计算公式:样品全磷(%) = $C \times V \times V_2 \times 10^{-4}/(m \times V_1)$

式中:C——待测液中磷质量浓度, ml;

V——待测液定容体积, ml;

V_1 ——吸收待测液体积, ml;

V_2 ——显色溶液定容体积, ml;

m——试样质量, g。

影响测定结果的关键因素:凯氏消煮——半微量法测氮,应准确掌握滴定终点的变化,同时普通实验室中的空气中常含有少量的氨,会影响结果,所以操作应在单独洁净的房间中进行,并尽可能快地对硼酸吸收液进行滴定;钼锑抗比色法测磷,正磷酸与钼酸铵生成三元杂多酸,被抗坏血酸还原为磷钼蓝,应尽快测定。

2.4. 数据处理

所有数据均以“平均值 ± 标准偏差”的形式表示,并分别以林分年龄及土壤作为因子,进行单因素方差分析,同时分析了无籽刺梨叶片、土壤养分含量及不同元素比例的相关性,所有数据分析均采用 SPSS 19.0 软件进行, LSD 法进行显著性检验,显著水平为 $P < 0.05$ 。

3. 结果与分析

3.1. 无籽刺梨不同种植年限土壤 N、P 含量及化学计量特征

如表 2 所示,土壤 N、P 含量分别在 1.62~2.99 和 0.25~1.38 g/kg 之间,随着种植年限的增加,土壤 N 含量呈逐渐降低的趋势,3 个种年限间差异显著($P < 0.05$),土壤 N、P 含量的变化与种植年限呈负相关,也就是随着种植年限的增加,土壤 N、P 含量都在不同程度的减小,且 N、P 含量的降低也有显著的相关

关系。土壤的 N:P 分别在 1.91~6.57 之间。随着种植年限的增加, 土壤 N:P 先降低后升高, 不同种植年限之间 N:P 差异显著($P < 0.5$)。

Table 2. Soil N and P contents and ratios of their stoichiometry in different planting years of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis*
表 2. 不同种植年限无籽刺梨种植基地土壤 N、P 含量及化学计量比

种植年限	N (g/kg)	P (g/kg)	N/P (g/kg)
2	2.99 ± 0.22a	1.38 ± 0.04a	2.17 ± 0.18a
5	2.04 ± 0.15b	1.07 ± 0.05b	1.91 ± 0.08b
8	1.62 ± 0.21c	0.25 ± 0.03c	6.57 ± 0.59b

3.2. 无籽刺梨不同种植年限叶片 N、P 含量及化学计量特征

如表 3 所示, 无籽刺梨叶片的 N、P 含量分别在 24.27~28.47 和 1.87~3.17 g/kg 之间。随着种植年限的增加, 无籽刺梨叶片 N 含量逐渐降低, 在 8 年时最低, 相比于种植年限为 2 年的无籽刺梨叶片, 分别低 10.66%、14.76%, 3 个种植年限间差异显著($P < 0.05$); P 含量也逐渐下降, 较种植年限为 2 年的叶片 P 含量, 分别低 31.83%、41.07%, 3 个种植年限间 P 含量差异显著($P < 0.05$)。叶片 N:P 分别在 8.99~12.98 之间。随着种植年限的增加, 叶片 N:P 逐渐升高。

Table 3. Leaf N and P contents and ratios of their stoichiometry in different planting years of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis*
表 3. 不同种植年限无籽刺梨叶片 N、P 含量及化学计量比

种植年限	N (g/kg)	P (g/kg)	N/P (g/kg)
2	28.47 ± 2.46a	3.17 ± 0.10a	8.99 ± 1.07a
5	25.43 ± 1.07ab	2.06 ± 0.04b	12.33 ± 0.72a
8	24.27 ± 1.46b	1.87 ± 0.05c	12.98 ± 0.82b

3.3. 土壤与无籽刺梨树生态化学计量特征之间的关系

Pearson 相关分析表明(表 4), 无籽刺梨叶片的 N、P 含量和林龄具有显著的负相关关系($P < 0.01$), 和土壤 N、P 含量呈显著的正相关关系($P < 0.01$), 和土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$)。叶片 N:P 和林龄具有显著的正相关关系($P < 0.01$), 和叶片 P 含量、土壤 N、P 含量呈显著的负相关关系($P < 0.01$), 和叶片 N 含量、土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$)。

Table 4. Pearson correlation of N and P contents and ratios of their stoichiometry between leaf and soil of *Rosa kweichonensis* var. *sterilis*

表 4. 无籽刺梨叶片与土壤 N、P 含量及其比值的 Pearson 相关分析

	林龄	土壤 N	土壤 P	叶片 N	叶片 P	土壤 N:P	叶片 N:P
林龄	1						
土壤 N	-0.941**	1					
土壤 P	-0.965**	0.864**	1				
叶片 N	-0.752*	0.879*	0.692*	1			
叶片 P	-0.922**	0.929**	0.794*	0.719*	1		
土壤 N:P	0.832**	-0.656	-0.940**	-0.514	-0.573	1	
叶片 N:P	0.861**	-0.801**	-0.736*	-0.48	-0.950**	0.54	1

注: ** $P < 0.01$ (2-tailed); * $P < 0.05$ (2-tailed)。

4. 讨论

土壤是植物生存的必要立地条件, 土壤中 N、P 含量直接影响土壤肥力和植物生长。随着种植年限的增加, 土壤的微生物数量、酶活性、团聚体结构与组成、有机质含量等均会发生变化, 其 N、P、K 等养分的有效性及 SOC、N 的分布也会随之发生改变[17]。本研究中土壤 N、P 含量分别在 1.62~2.99 和 0.25~1.38 g/kg 之间, 随着种植年限的增加, 土壤 N 含量呈逐渐降低的趋势, 3 个种年限间差异显著($P < 0.05$), 与樊后保等在闽南山区研究的连续年龄序列桉树林下土壤氮磷含量变化趋势相似[18], 说明处于旺盛生长期的中幼龄林无籽刺梨对氮、磷元素养分含量需求较高, 导致随林龄变化土壤氮磷含量呈下降趋势。土壤 N:P 可反映土壤对植物各器官的养分供应能力[19], 本研究中, 不同林龄表层土壤 N:P 均值为(1.91~6.57 g/kg), 低于全国陆地表层土壤平均 N:P (9.3 g/kg) [20], 表明区域内氮含量匮乏。

氮(N)和磷(P)作为植物生长发育过程中的关键元素, 在蛋白质、核酸的合成以及能量传递等代谢过程起着至关重要的作用, 对植物的生长和发育有决定性影响。本研究中, 随着种植年限的增加, 无籽刺梨叶片 N、P 含量呈下降趋势, 表明林龄对无籽刺梨叶片 N、P 含量影响显著。尽管本研究区土壤氮、磷含量较低, 但其叶片氮、磷含量水平均高于我国植物叶片平均氮含量(18.6 g/kg)和磷含量(1.21 g/kg) [21], 可能的原因是无籽刺梨具有较高的养分利用效率, 也是其能够在贫瘠的石漠化地区能够正常生存的原因所在。有研究表明, 植物叶片 N:P < 14 时, 植物生长受氮限制; N:P > 16 时, 植物生长受磷限制; N:P 在 14~16 之间时, 受 N、P 共同限制[22]。本研究中无籽刺梨叶片 N:P 比值均小于 14, 表明 3 个不同林龄段的刺梨均受 N 限制。

相关分析显示, 无籽刺梨叶片的 N、P 含量和林龄具有显著的负相关关系($P < 0.01$), 和土壤 N、P 含量呈显著的正相关关系($P < 0.01$)。叶片 N:P 和林龄具有显著的正相关关系($P < 0.01$), 和叶片 P 含量、土壤 N、P 含量呈显著的负相关关系($P < 0.01$)。这是因为植物的营养主要来源于土壤, 与土壤中对应的元素密切相关。无籽刺梨叶片的 N、P 含量和土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$); 叶片 N:P 和叶片 N 含量、土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$)。一个原因在于本研究中无籽刺梨生长受到氮限制, 另外一个可能的原因在于, 随着种植年限的增加, 土壤养分含量降低, 但植物具有自我调节功能, 具有维持其自身 N:P 相对稳定的能力。

5. 结论

1) 不同林龄无籽刺梨叶片氮、磷含量分别为 24.27~28.47 和 1.87~3.17 g/kg; 土壤氮、磷含量分别为 1.62~2.99 和 0.25~1.38 g/kg。不同林龄无籽刺梨叶片和土壤氮、磷含量差异显著($P < 0.05$), 且随林龄的增加氮磷含量呈下降趋势。

2) 三个不同林龄无籽刺梨叶片氮磷比, 均低于 14, 表明研究区无籽刺梨生长主要受氮限制。

3) 无籽刺梨叶片的 N、P 含量和林龄具有显著的负相关关系($P < 0.01$), 和土壤 N、P 含量呈显著的正相关关系($P < 0.01$), 和土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$)。叶片 N:P 和林龄具有显著的正相关关系($P < 0.01$), 和叶片 P 含量、土壤 N、P 含量呈显著的负相关关系($P < 0.01$), 和叶片 N 含量、土壤 N:P 相关关系不显著($P > 0.05$)。

基金项目

贵州师范学院大学生自主研究科研项目(喀斯特山区无籽刺梨叶片 N、P 化学计量学特征研究)、校级大学生创新训练项目(202114223145)、国家级大学生创新训练项目(202114223004)。

参考文献

- [1] 严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(6): 551-557.
- [2] 胡培雷, 王克林, 曾昭霞, 等. 喀斯特石漠化地区不同退耕年限下桂牧 1 号杂交象草植物 - 土壤 - 微生物生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2017, 37(3): 896-905.
- [3] 杨皓, 胡继伟, 黄先飞, 等. 喀斯特山区金刺梨种植基地土壤有效养分含量状况研究[J]. 河南农业科学, 2015, 44(7): 53-56, 72.
- [4] 杨皓, 胡继伟, 黄先飞, 等. 喀斯特地区金刺梨种植基地土壤肥力研究[J]. 水土保持研究, 2015, 22(3): 50-55.
- [5] 查钦, 张翔宇, 阮陪均, 等. 贵州省刺梨产业现状梳理及思考[J]. 中国现代中药, 2020, 22(1): 128-133.
- [6] 王舒颖, 吴佳海, 巩华静, 等. 贵州省 12 个重点特色农业产业的专利创造现状分析[J]. 贵州农业科学, 2020, 48(5): 142-147.
- [7] 张珍明, 张家春, 贺红早, 等. 喀斯特地区无籽刺梨产地土壤与植株的碳、氮和磷分布特征[J]. 西南农业学报, 2016, 29(3): 618-22.
- [8] 杨皓, 范明毅, 李婕羚, 等. 喀斯特山区无籽刺梨种植基地土壤酶活性与肥力因子的关系[J]. 山地学报, 2016, 34(1): 28-37.
- [9] Sterner, R.W. and Elser, J.J. (2002) Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton University Press, Princeton. <https://doi.org/10.1515/9781400885695>
- [10] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [11] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 38(8): 3937-3947.
- [12] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [13] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [14] Güsewell, S. (2004) N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *New Phytologist*, **164**, 243-266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
- [15] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林不同林层非结构性碳水化合物特征[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 775-782.
- [16] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 等. 桂西北喀斯特森林植物 - 凋落物 - 土壤生态化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [17] Zhang, B.H., Zhang, J.P., Liu, Z.T., et al. (2008) Soil Organic Carbon Density and Storage Estimate of Shandong Province. *Chinese Journal of Soil Science*, **39**, 1030-1033.
- [18] 樊后保, 袁颖红, 廖迎春, 等. 闽南山区连续年龄序列桉树人工林土壤养分动态[J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 756-760.
- [19] 刘娜, 喻理飞, 赵庆, 等. 喀斯特高原石漠化区次生林叶片 - 枯落物 - 土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 681-688.
- [20] Tian, H.Q., Chen, G.S., Zhang, C., et al. (2010) Pattern and Variation of C:N:P Ratios in China's Soils: A Synthesis of Observational Data. *Biogeochemistry*, **98**, 139-151. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9382-0>
- [21] Han, W.X., Fang, J.Y., Guo, D.L., et al. (2005) Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across 753 Terrestrial Plant Species in China. *New Phytologist*, **168**, 377-385. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x>
- [22] Koerselman, W. and Meuleman, A.F.M. (1996) The Vegetation N:P Ratio: A New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1441-1450. <https://doi.org/10.2307/2404783>