

氮添加对华北落叶松叶片化学计量与养分重吸收效率的影响

李素新^{1,2}, 张芸香^{1,2}, 郭晋平^{1,2}

(1.山西农业大学林学院,山西 太谷 030801;2.功能油料树种培育与利用山西省重点实验室,山西 太谷 030801)

摘要: 为了解华北落叶松叶片化学计量特征和养分重吸收效率与 N 素供应的关系,以 24 年生华北落叶松人工林为研究对象,设置 3 个水平(0, 8, 15 g/(m² · a))连续 6 年的野外氮添加控制试验,测定氮添加后华北落叶松成熟叶片、凋落叶片和林分土壤养分含量的变化。结果表明:成熟叶片 C 含量在年际间差异显著($P < 0.05$),氮添加显著增加成熟叶 2016—2018 年的 C、N 含量,降低 2018 年的 P 含量,导致 2018 年 N/P 在轻度氮添加下比对照增加 20.20%,重度氮添加下增加 34.43%,2018 年 N/P 在重度氮添加下出现峰值 20.50,表明氮添加在一定程度上驱动该林分生长的 P 养分限制;凋落叶中的 C、N、P 含量及化学计量在年际间和氮添加处理下均呈显著差异($P < 0.05$),氮添加显著增加凋落叶 2016—2018 年的 C 含量、C/P 和 N/P,显著降低 2016—2018 年的 P 含量;2016—2018 年,轻度氮添加下 NRE(氮重吸收效率)和 NRE/PRE(氮重吸收效率/磷重吸收效率)显著降低,氮添加下 PRE(磷重吸收效率)显著增加;相关分析表明,NRE 与凋落叶 N 含量,PRE 与凋落叶 P 含量呈显著负相关,相关系数分别为 -0.860 和 -0.772;氮添加显著增加土壤有效氮的含量,降低土壤 pH(除 2016 年)和速效磷含量。氮添加导致华北山地针叶林树木生长受不同程度的 P 养分限制,推测氮添加驱动的林分受 P 限制可能与该区土壤养分初始状况有关,为全球气候变化下森林的养分管理提供参考依据。

关键词: 氮添加; 华北落叶松林; 生态化学计量; 重吸收效率

中图分类号: S714 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2021)05-0249-06

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2021.05.034

Effects of Nitrogen Addition on Leaf Stoichiometry and Nutrients Reabsorption Efficiency of *Larix principis-rupprechtii*

LI Suxin^{1,2}, ZHANG Yunxiang^{1,2}, GUO Jinping^{1,2}

(1. College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801;

2. Shanxi Key Laboratory of Functional Oil Trees Cultivation and Utilization, Taigu, Shanxi 030801)

Abstract: Our objective was to understand the relationship between leaf stoichiometric characteristics, nutrients reabsorption efficiency and nitrogen (N) supply of *Larix principis-rupprechtii*. We selected 24-year-old *Larix principis-rupprechtii* plantation as study object, and set up a 3-level (0, 8 and 15 g/(m² · a)) field experiment of N addition for 6 years to explore the change of mature leaves, leaves litter and soil nutrients contents. The results showed that the content of C in mature leaves was significantly different among years. The N addition significantly increased the C and N contents of mature leaves in 2016—2018, and decreased the P content in 2018, resulting in an increase of 20.20% in N/P ratio under light nitrogen addition and 34.43% under heavy nitrogen addition in 2018, and a peak of 20.50 in N/P ratio under heavy N addition in 2018, which indicated that N addition could drive the P nutrient limitation of the stand growth to a certain extent. The contents and stoichiometry of C, N and P in leaves litter were significantly different between years and different N addition. The N addition significantly increased the C content, C/P and N/P of leaves litter in 2016—2018, and significantly decreased the P content in 2016—2018. NRE and NRE/PRE decreased significantly under light N addition, while PRE increased significantly under N addition in 2016—2018. Correlation analysis showed that there were significant negative correlations between NRE and leaf N contents, and between PRE and leaf P contents, with the correlation coefficients of -0.860 and -0.772 respectively. The N

收稿日期: 2021-04-07

资助项目: 山西省面上青年基金项目(201901D211358); 山西省研究生教育创新项目(2018BY064)

第一作者: 李素新(1981—), 女, 在读博士研究生, 主要从事森林生态土壤研究。E-mail: SXL362@163.com

通信作者: 郭晋平(1963—), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事森林景观生态、森林资源培育与经营管理研究。E-mail: jinpguo@126.com

addition significantly increased the content of soil available N, decreased soil pH (except 2016) and available P content. The results indicated that the growth of coniferous forests in North China was limited by P in different degrees due to N addition. It was speculated that the P nutrient limitation of the forests driven by N addition might be related to the initial soil nutrient status in this region, which provided reference for forest nutrient management under global climate change.

Keywords: nitrogen addition; *Larix principis-rupprechtii*; ecological stoichiometry; nutrient reabsorption efficiency

自工业革命以来,由于人类活动(施用矿质肥料、生物质燃烧等)的影响,大气氮沉降急剧增加^[1]。1980—2010年,我国大气氮(N)沉降量出现了前所未有的增加,预计到2050年将翻一番^[2]。氮沉降引起生态系统可利用氮素增加,还可能加剧土壤酸化,导致生态系统限制性养分元素的转变,进而影响植物—土壤间的互馈关系及生态系统的生物地球化学循环^[3]。

生态化学计量学是研究生态过程中碳、氮、磷等元素间平衡的一门科学^[4]。叶片化学计量可表征植物养分经济及环境变化下生态系统养分限制的转变^[5]。已有研究^[6-7]表明,氮添加导致植物叶片氮含量增加,而对叶片磷含量的影响^[8]存在不确定性。养分再吸收是植物将衰老叶片中的养分再分配到其他活性组织中^[9],它在维持植物化学计量平衡中起着至关重要的作用。养分再吸收效率反映单个植物如何通过凋落物提供养分循环应对养分限制^[10]。植物在应对环境干扰的反应中常呈现出不同的化学计量特征和养分再吸收效率^[11]。目前学者们从不同尺度研究草原植物叶片^[12-13]和土壤^[14]化学计量特征的较多,这些研究针对某一时期内生态化学计量特征进行分析。随着植被生长阶段的不同,氮添加的持续会对土壤环境产生影响,植物叶片的C、N、P生态化学计量也存在明显的动态变化。迄今,基于时间尺度探讨山地寒温性针叶林植物叶片C、N、P生态化学计量的研究较少。

华北落叶松为松科松属植物,是华北山地针叶林的

主要建群树种^[15],在山西关帝山自然保护区分布范围最广,面积最大,在水源涵养和水土保持方面有重要作用。本研究以华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)人工林为研究对象,分析连续6年氮添加对其成熟叶片和凋落叶片化学计量特征及养分重吸收效率的影响,探讨施氮在时间尺度上对华北落叶松林叶片养分循环过程的影响,为我国北方落叶松人工林植被生长的限制性养分元素判定和养分管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于山西省吕梁山脉中段关帝山林区,地理位置 37°22′—37°29′N, 111°26′—111°35′E,海拔 1 710~1 740 m,该区域属于暖温带大陆性山地气候,年均气温 8.85 °C,年均降水量 550 mm,降雨集中在 7—9 月,无霜期 110~140 天,生长季为 4—10 月,森林土壤类型以山地棕色森林土和山地淋溶褐土为主,自然植被丰富,森林覆盖率 85%,主要树种有华北落叶松、云杉、油松等。其中,灌木主要有土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、金花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、美蔷薇(*Rosa bella*)、灰栒子(*Cotoneaster acutifolius*)等,草本植物有小红菊(*Dendranthema chanelii*)、唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*)、香薷(*Elsholtzia ciliate*)、鼠掌老鹳草(*Geranium sibiricum*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、四叶葎(*Galium bungei*)、羊红膻(*Pimpinella thellungiana*)等。样地的林分和土壤特征见表 1。

表 1 华北落叶松林样地初始林分特征和土壤理化性质

样地	海拔/m	树种组成	林龄/a	平均树高/m	林分密度/(株·hm ⁻²)	郁闭度	pH	有机质/(g·kg ⁻¹)	全氮/(g·kg ⁻¹)	速效磷/(mg·kg ⁻¹)
1	1710	10 华北落叶松+白桦	24	15.3	1252	0.81	7.21±0.03	9.16±0.10	0.83±0.07	12.68±0.14
2	1730	10 华北落叶松+辽东栎	24	15.5	1071	0.78	7.03±0.02	8.59±0.11	0.91±0.05	10.56±0.08
3	1740	10 华北落叶松+白桦	24	16.0	1127	0.79	6.98±0.05	10.23±0.07	0.81±0.04	9.83±0.06

注:表中数据为平均值±标准差。下同。

1.2 试验设计

采用完全随机区组设计,在山西关帝林局龙兴林场五叶沟分别选定 3 个华北落叶松人工林坡面,在每个坡面设置 3 块固定标准地,共 9 块。标准地初设于 2013 年 4 月中旬,面积 20 m×30 m,外围缓冲带≥10 m,埋设中心桩、角桩和界桩,样地设置好后立即调查立地条

件和测定林分因子。试验设计 3 个施氮处理分别为:对照 CK(0)、轻度施氮 LN(8 g/(m²·a))和重度施氮 HN(15 g/(m²·a))。外源施氮处理采用化学纯(≥98.5%)NH₄NO₃晶体水溶液,按设计施氮量计算用量。在 2013—2018 年,每年 4—10 月,每月月初按设计施氮量将 NH₄NO₃晶体水溶液溶解于 20 L 水

中,用背负式喷雾器均匀喷洒在标准地内,对对照地喷洒等量清水。

1.3 样品采集

成熟叶片收集:利用高枝剪和爬树等方法,于2016年、2017年和2018年生长季高峰期(7月底)采集叶片,根据2016年每木检尺的结果,计算各样地活立木的平均胸径和树高,采用平均标准木法,在每个样地选择3株标准木,每年都在选定的标准木上剪取东、西、南、北4个方向的若干枝条,从枝条上摘取当年生、成熟健康的叶片,将其充分混合后作为1个样品,装袋标记后低温保存尽快带回实验室。

凋落叶收集:在每个样地设置5个凋落物收集筐,于2016年、2017年和2018年生长季末期(10月底)收集当年新鲜凋落叶,收集筐是大小为1 m×1 m,孔径1 mm的尼龙网。收集筐底部直接放在地面离开土壤取样的地方,四周用木桩支撑固定,每次把5个收集筐内收集到的凋落物按样地混合作为1个样品,装袋标签后尽快带回实验室分拣出新鲜凋落叶。

土壤样品采集:于2016年、2017年和2018年的7月底,采用梅花点采样法采集表层(0—10 cm)土壤样品,将石砾和动植物残体拣出,自然风干、研磨,过100目筛,用于元素含量的测定。

1.4 样品测定

成熟叶和凋落叶样品于烘箱烘干至恒重(65℃, 72 h),烘干后用球磨仪研磨。植物和土壤样品全碳含量采用 multi N/C 2100 分析仪和 HT1300 Solids Module (Analytik Jena AG, Germany)测定;植物和土壤样品分别用 H₂SO₄—H₂O₂ 和浓硫酸消煮后,采用半微量凯氏定氮法测定全氮含量,采用钼锑抗比色法测定全磷含量,具体方法参照文献[16]。

1.5 叶片养分重吸收效率计算

叶片 N、P 养分重吸收效率以成熟叶片和凋落叶

片养分减少的百分比来计算,公式为:

$$NRE = \frac{(N_m - N_s)}{N_m} \times 100\%$$

$$PRE = \frac{(P_m - P_s)}{P_m} \times 100\%$$

式中:NRE为叶片N的重吸收效率(%); N_m 为成熟叶片N的含量(g/kg); N_s 为凋落叶片N的含量(g/kg);PRE为叶片P的重吸收效率(%); P_m 为成熟叶片P的含量(g/kg); P_s 为凋落叶片P的含量(g/kg)。

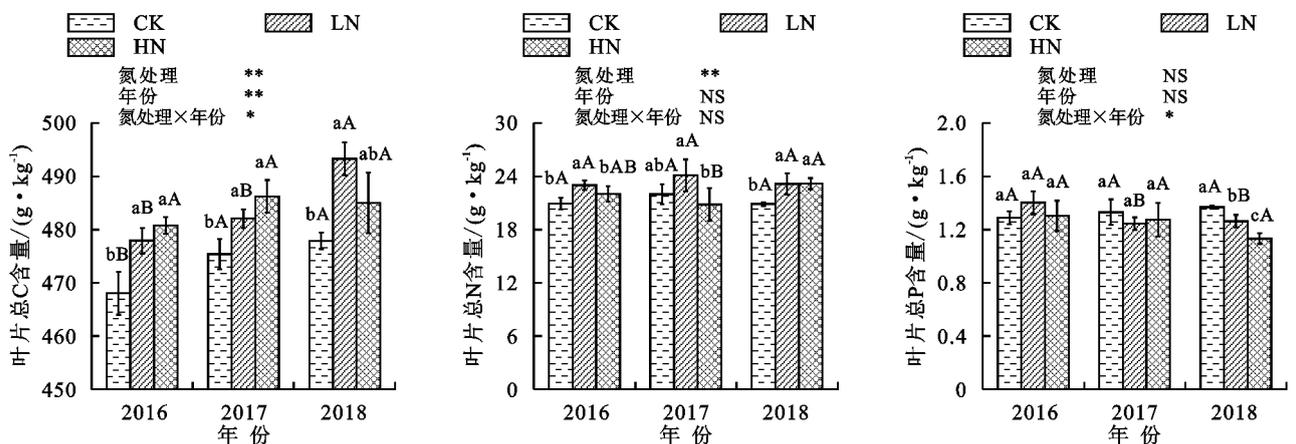
1.6 数据分析

采用 Microsoft Excel 2013 软件对原始数据进行初步整理,SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别比较氮添加和年份对成熟叶和凋落叶 C、N、P 含量及化学计量、叶片 N、P 重吸收效率的差异显著性($P=0.05$)。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验氮添加、年份以及二者交互效应对成熟叶和凋落叶 C、N、P 含量及化学计量的影响,多重比较采用 Tukey 检验($\alpha=0.05$)。N、P 重吸收效率与成熟叶和凋落叶养分含量间的相关性关系采用 Pearson 相关分析。使用 Origin 9.0 软件绘图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 氮添加对华北落叶松叶片 C、N、P 含量的影响

由图1可知,成熟叶中的C含量在年际之间具有显著差异,C、N含量在氮添加处理下具有显著差异。氮添加显著增加了成熟叶中2016—2018年的C含量和N含量,降低了2018年的P含量,对2016年和2017年P含量无影响。其中,成熟叶中2016年和2017年的N含量在轻度氮添加下的响应强于重度氮添加,2018年N含量在轻度和重度氮添加下差异不显著,C含量在不同施氮剂量添加下差异均不显著。



注:CK为对照0;LN为轻度施氮8 g/(m²·a);HN为重度施氮15 g/(m²·a);图柱上方不同大写字母表示年际间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示不同施氮处理间差异显著($P<0.05$);**表示 $P<0.01$;*表示 $P<0.05$;NS表示差异不显著。下同。

图1 氮添加对成熟叶C、N、P含量的影响

凋落叶中的 C、N、P 含量在年际之间和氮添加处理下均呈现显著差异(图 2)。氮添加显著增加了凋落叶中 2016—2018 年的 C 含量和 2018 年的 N 含

量,降低了 2016—2018 年的 P 含量。与对照组相比,凋落叶中 2016 年和 2017 年的 N 含量在轻度氮添加下显著增加,重度氮添加下差异不显著(图 2)。

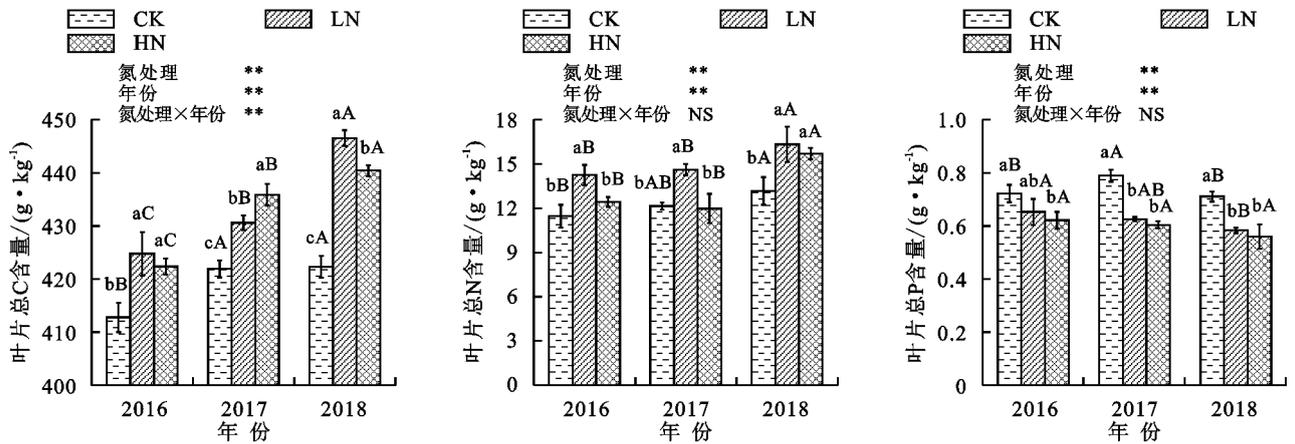


图 2 氮添加对凋落叶 C、N、P 含量的影响

2.2 氮添加对华北落叶松叶片 C/N、C/P 和 N/P 的影响

由表 2 可知,成熟叶中的 C/P 和 N/P 在年际之间具有显著差异,C/N、C/P 和 N/P 在氮添加处理下具有显著差异。氮添加显著降低 2016 年和 2018 年华北落叶松成熟叶的 C/N,显著提高 2018 年 N/P,对 2016 年和 2017 年的 C/P 无显著影响。与对照相

比,2017 年和 2018 年 N/P 在轻度氮添加下显著增加,2018 年 N/P 在重度氮添加下出现峰值 20.50。凋落叶中的 C/N、C/P 和 N/P 在年际之间和氮添加处理下均呈现显著差异。氮添加显著提高华北落叶松凋落叶 2016—2018 年的 C/P 和 N/P。与对照相比,2016—2018 年 C/N 在轻度氮添加下显著降低,在重度氮添加下差异不显著。

表 2 氮添加对成熟叶和凋落叶 C/N、C/P、N/P 的影响

年份	氮处理	成熟叶			凋落叶		
		C/N	C/P	N/P	C/N	C/P	N/P
2016	CK	22.36±0.55aA	363.04±16.45aA	16.24±0.94aAB	36.14±2.63aA	572.69±24.03bA	15.91±1.56bB
	LN	20.78±0.43bA	341.50±21.40aB	16.43±0.93aB	29.84±1.15bA	653.61±56.43abB	21.97±2.73aB
	HN	21.84±0.96abA	370.44±29.77aB	17.02±2.07aB	33.99±0.97abA	680.47±32.31aB	20.05±1.45abB
2017	CK	21.65±0.99abA	358.33±24.32aA	16.54±0.43bA	34.76±0.60aA	534.77±14.92cB	15.38±0.22cB
	LN	20.06±1.46bA	387.92±15.50aA	19.43±1.90aA	29.46±0.74bA	688.27±6.63bB	23.37±0.46aB
	HN	23.47±2.14aA	383.78±39.62aAB	16.34±0.28bB	36.55±2.91aA	722.23±13.18aAB	19.84±1.53bB
2018	CK	22.88±0.27aA	349.03±3.60cA	15.25±0.05cB	32.16±2.17aA	594.4±13.22bA	18.52±0.85bA
	LN	21.33±1.09abA	390.77±15.72bA	18.33±0.47bAB	27.45±2.04bA	765.26±15.00aA	27.95±1.55aA
	HN	20.94±0.65bA	428.58±10.92aA	20.50±1.14aA	28.06±0.66abB	790.30±60.83aA	28.16±1.90aA
氮处理		5.49*	6.50*	9.46**	22.96**	66.25**	63.93**
年份		0.01	4.51*	3.85*	17.43**	16.45**	37.66**
氮处理*年份		3.06*	3.10*	7.24**	3.26*	2.25	3.35*

注:表中同列不同大写字母表示不同年际间差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示不同施氮处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

2.3 氮添加对华北落叶松叶片养分重吸收效率的影响

由表 3 可知,华北落叶松叶片养分重吸收效率 NRE 和 NRE/PRE 在年际之间呈现显著差异,NRE、PRE 和 NRE/PRE 在氮添加处理下均呈现显著差异。氮添加显著提高了 2016—2018 年的 PRE,降低了 2016—2018 年的 NRE 和 NRE/PRE。其中,PRE 的变幅为 40.40%~53.77%,NRE 的变幅为 29.27%~45.27%,PRE 整体上高于 NRE。与对照相比,轻度氮添加处理下 2016—2018 年华北落叶松叶片 NRE 显著降低,重度氮添加下差异不显著。NRE/PRE 在轻度氮添加处理下显

著降低,重度氮添加与轻度氮添加差异不显著。

2.4 叶片 N、P 重吸收效率与 C、N、P 含量及化学计量特征的相关性分析

相关性分析结果(表 4)表明,华北落叶松叶片 N 的养分重吸收效率 NRE 与成熟叶片 C、凋落叶 C、N 含量呈极显著负相关关系,与凋落叶 P 呈显著正相关。PRE 与成熟叶和凋落叶 C 呈显著正相关,与凋落叶 P 呈极显著负相关关系。NRE/PRE 与成熟叶 C、凋落叶 C、N 呈极显著负相关关系,与凋落叶 P 极显著正相关。

表 3 氮添加对成熟叶养分重吸收效率的影响

年份	氮处理	NRE	PRE	NRE/PRE
2016	CK	45.27±0.03aA	44.03±0.03bA	1.03±0.13aA
	LN	38.03±0.02bA	53.47±0.02aA	0.71±0.07bAB
	HN	43.50±0.02abA	52.20±0.02aA	0.84±0.08bA
2017	CK	44.67±0.04aAB	40.40±0.06bA	1.11±0.08aA
	LN	39.27±0.03bA	49.63±0.03abA	0.79±0.09bA
	HN	42.10±0.08abAB	52.33±0.06aA	0.80±0.10bAB
2018	CK	36.90±0.05aB	48.10±0.02bA	0.77±0.08aB
	LN	29.27±0.08bA	53.77±0.03aA	0.54±0.13bB
	HN	32.23±0.02abB	50.50±0.05aA	0.64±0.09bB
	氮处理	4.37 *	13.12 * *	21.96 * *
	年份	11.09 * *	1.92	18.13 * *
	氮处理 * 年份	0.12	1.31	0.88

2.5 氮添加对土壤养分的影响

氮添加显著增加了土壤中的 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 含量,降低了土壤 pH(除 2016 年)和速效磷的含量(表 5)。其中,轻度氮添加和重度氮添加下土壤 pH 分别下降 2.5% 和 3.9%,土壤速效磷分别下降 6.4% 和 15.8%, $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 含量分别提高 13.4% 和 27.3%, $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 含量分别提高 33.6% 和 59.0%。

3 讨论

3.1 成熟叶养分含量对氮添加的响应

碳、氮、磷作为植物有机体组织的重要构成元素,其含量直接决定生态系统的初级生产力水平^[17]。外源氮添加会改变土壤环境,进而影响植物的 C、N、P

含量。本研究中,氮添加显著增加成熟叶和凋落叶片的 C 含量,成熟叶增幅为 1.41%~3.22%,凋落叶增幅为 2.06%~5.75%,这可能由于外源氮添加显著提高了土壤中 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的含量(表 5),氮可利用状况得到改善,根据最佳碳分配理论^[18],当植物生长环境氮过剩时,植物会通过减少根的生长和释放活性物质来降低自身地下资源的配置,而投资更多的碳供地上部分生长引起的。氮添加显著增加成熟叶和凋落叶中的 N 含量,成熟叶增幅为 5.26%~10.97%,凋落叶增幅为 8.50%~24.39%,均低于全球水平 27%^[17]。外源氮添加使得土壤中供植物生长所需的可利用有效氮增加,成熟叶中的 N 含量也随之升高,这与之前的研究^[19] 结果一致。陆生植物从土壤中获取大部分营养矿物质,土壤中的化学物质对植物生长至关重要,同时也影响植物叶片的营养元素分布。凋落叶中氮含量的增幅高于成熟叶,可能是该研究区随着氮的持续添加,N 素不再是该区的限制养分元素,植物叶片无需将衰老叶片中的 N 素再回收到成熟叶中所致。氮添加显著降低 2016—2018 年凋落叶和 2018 年成熟叶的 P 含量,这可能与施氮时间有关,随着氮添加的持续,土壤可利用 N 含量增加,土壤酸化较为明显(表 5),根据养分失衡假说^[20],持续的 N 添加使得植物通过自身调节所诱导的 P 有效性不能满足其对 P 养分需求的增大,植物需要消耗更多的 P 以弥补对 N 元素的吸收,导致成熟叶片 P 含量降低。

表 4 叶片 N、P 重吸收效率与生态化学计量特征相关性分析

项目	成熟叶			凋落叶		
	C	N	P	C	N	P
NRE	-0.588 * *	-0.058	0.378	-0.646 * *	-0.860 * *	0.440 *
PRE	0.549 * *	0.363	0.215	0.457 *	0.366	-0.772 * *
NRE/PRE	-0.719 * *	-0.233	0.161	-0.698 * *	-0.812 * *	0.742 * *

表 5 氮添加对 0—10 cm 土层土壤化学性质的影响

年份	氮处理	pH	$\text{NH}_4^+ - \text{N}/$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	$\text{NO}_3^- - \text{N}/$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	速效磷/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
2016	CK	7.31±0.09a	2.12±0.06c	5.05±1.88b	18.36±0.62a
	LN	7.23±0.09a	2.66±0.10b	6.98±0.37ab	17.77±0.45a
	HN	7.16±0.04a	3.16±0.13a	8.33±0.51a	15.91±0.38b
2017	CK	7.69±0.02a	2.83±0.09b	5.17±0.04c	17.96±0.22a
	LN	7.39±0.20b	3.04±0.08b	6.66±0.46b	17.10±0.77ab
	HN	7.32±0.04b	3.40±0.09a	7.69±0.07a	15.96±0.66b
2018	CK	7.55±0.02a	2.96±0.06c	5.49±0.12c	16.35±0.92a
	LN	7.46±0.03b	3.18±0.03b	7.34±0.12b	14.53±0.62ab
	HN	7.32±0.03c	3.34±0.08a	8.97±0.36a	12.60±0.84b

注:表中同列不同小写字母表示不同施氮处理间差异显著($P < 0.05$)。

3.2 叶片化学计量特征对氮添的响应

植物叶片 C、N、P 化学计量比一定程度上可指示所在生态系统的 C 积累动态和 N、P 养分限制格局。

本研究中,氮添加显著提高 2018 年凋落叶片 N 含量,降低其 C/N,这与赵琼等^[21] 的研究结果一致。Koerselman 等^[22] 通过植物施肥试验发现,当植物叶

片 $N/P < 14$ 时受 N 限制, $N/P > 16$ 受 P 限制, $14 < N/P < 16$ 受 N、P 共同限制。华北落叶松成熟叶片和凋落叶 $N/P > 16$, 表明该研究区华北落叶松林叶片受 P 限制, 试验测得成熟叶 P 含量在 1.13~1.40 g/kg, 凋落叶 P 含量在 0.56~0.79 g/kg, 均低于全球陆地植物(P 平均含量 1.80 g/kg) 和中国陆地植物^[23] (P 平均含量 1.46 g/kg), 也表明该研究区域土壤 P 元素较贫乏。本研究中, 成熟叶和凋落叶 C/N、C/P 和 N/P 在不同浓度氮添加下有显著差异, 凋落叶 C/N、C/P 和 N/P 在年际间呈现显著差异。

3.3 养分重吸收效率对氮添加的响应

本研究中, 外源氮添加显著影响了华北落叶松 NRE 和 PRE。2016—2018 年, 与对照相比, NRE 在轻度氮添加处理下显著降低, 降幅为 12.09%~20.69%, 重度氮添加下差异不显著, PRE 在氮添加处理下显著增加。NRE/PRE 是反映植物生长受 N、P 养分限制程度的重要指标, 已有研究^[24] 发现, NRE/PRE 比值越小, 表明植物受 P 限制程度越强。本研究中, NRE/PRE 在轻度氮添加下均显著降低, 2016 年从对照的 1.03 下降到 0.71, 2017 年从 1.11 下降到 0.79, 2018 年从 0.77 下降到 0.54, 降幅分别为 31.07%, 28.83% 和 29.87%, 表明该研究区植物生长受 P 限制。Du 等^[24] 通过对全球 171 个样地上优势种植物叶片氮、磷重吸收效率的养分限制特征研究发现, 当植物生长处于 N(P) 限制时, 其 N(P) 回收效率会更高。本研究中 PRE 均高于 NRE, 也表明植物生长受 P 限制。植物对养分的吸收会影响植物体内养分的有效性和循环过程, 而养分的回收能力依赖于成熟叶片的营养状况。有研究^[25] 表明, N、P 的重吸收效率与凋落叶中的 N、P 含量呈显著负相关, 本研究结果也表明, 氮添加显著增加华北落叶松凋落叶 N 含量, NRE 显著降低, 而凋落叶 P 含量在氮添加处理下显著降低, PRE 显著增加。

4 结论

本文探究了植物叶片 C、N、P 元素化学计量及养分重吸收效率对氮添加的年际响应。尽管养分含量随氮添加时间的变化呈现出一定的波动性, 但氮添加对叶片化学计量的影响因元素而异, 成熟叶 C 含量在年际间差异显著, N、P 含量在年际间差异不显著, 凋落叶 C、N、P 元素含量及化学计量比在年际间差异显著。氮添加处理下, 成熟叶片 C、N 含量增加, P 含量降低, 使得 N/P、C/P 增加, C/N 降低, 影响了植物叶片的养分平衡。氮添加显著提高 2016—2018 年 P 的重吸收效率 PRE, 显著降低 NRE 和 NRE/PRE, 表明该研究区植物生长受 P 限制。

参考文献:

- [1] 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500-522.
- [2] Gu B J, Ju X T, Chang J, et al. Integrated reactive nitrogen budgets and future trends in China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(28): 8792-8797.
- [3] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C : N : P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(1): 33-47.
- [4] Elser J. Biological stoichiometry: A chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology[J]. American Naturalist, 2006, 168(S6): 25-35.
- [5] Güsewell S. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2010, 164(2): 243-266.
- [6] 陈微微, 寇亮, 蒋蕾, 等. 亚热带湿地松叶片多元素化学计量与养分回收对氮添加的短期响应[J]. 应用生态学报, 2017, 28(4): 1094-1102.
- [7] Huang J, Liu J X, Zhang W, et al. Effects of urbanization on plant phosphorus availability in broadleaf and needleleaf subtropical forests[J]. The Science of the Total Environment, 2019, 684(18): 50-57.
- [8] Li L, Gao X P, Li X Y, et al. Nitrogen (N) and phosphorus (P) resorption of two dominant alpine perennial grass species in response to contrasting N and P availability [J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 127(2): 37-44.
- [9] Brant A N, Chen H Y. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(5): 471-486.
- [10] Hayes P, Turner B L, Lambers H, et al. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient - acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 396-410.
- [11] Sistla S A, Appling A P, Lewandowska A M, et al. Stoichiometric flexibility in response to fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness[J]. Oikos, 2015, 124(7): 949-959.
- [12] 黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 等. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 C : N : P 生态化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志, 2013, 32(11): 2850-2856.
- [13] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 等. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态[J]. 植物生态学报, 2020, 44(11): 1138-1153.

- [12] Ebrahimian H, Liaghat A, Parsinejad M, et al. Optimum design of alternate and conventional furrow fertigation to minimize nitrate loss[J]. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 2013, 139(11):911-921.
- [13] Rochette P, Angers D A, Chantigny M H, et al. Ammonia volatilization and nitrogen retention: How deep to incorporate urea? [J]. *Journal of Environmental Quality*, 2013, 42(6):1635-42.
- [14] 冯晓波, 马娟娟, 孙西欢, 等. 地面灌溉条件下土壤水氮运移规律研究[J]. *节水灌溉*, 2014(9):13-17.
- [15] 陈琳, 费良军, 刘利华, 等. 土壤初始含水率对浑水膜孔灌肥液自由入渗水氮运移特性影响[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(2):58-66.
- [16] 钟韵, 费良军, 刘乐, 等. 膜孔灌溉下土壤入渗特征的多因素分析[J]. *水科学进展*, 2018, 29(4):505-513.
- [17] 聂坤堃, 聂卫波, 白清俊. 沟灌肥液入渗硝态氮运移特性数值模拟及影响因素分析[J]. *农业工程学报*, 2019, 35(17):128-139.
- [18] 介飞龙, 费良军, 钟韵, 等. 土壤初始含水率对膜孔灌湿润体特征的影响[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(14):174-181.
- [19] 李京玲, 陈攀, 孙西欢, 等. 蓄水坑灌肥液入渗下土壤水氮运移特性试验研究[J]. *灌溉排水学报*, 2017, 36(10):56-61.
- [20] 刘利华, 费良军, 陈琳, 等. 膜孔直径对浑水膜孔灌土壤水氮运移特性的影响[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(3):126-131.
- [21] 冀雅珍, 武海霞. 膜下滴灌条件下 KNO₃ 肥液浓度对土壤水盐运移的影响[J]. *水利水电快报*, 2017, 38(4):26-29.
- [22] 程东娟, 赵新宇, 费良军. 膜孔灌施尿素条件下氮素转化和分布室内模拟试验[J]. *农业工程学报*, 2009, 25(12):58-62.
- [23] 康守旋, 费良军, 姜瑞瑞, 等. 肥液浓度对浑水膜孔灌多点源入渗水氮运移的影响[J]. *水土保持学报*, 2019, 33(6):156-161.
- [24] 董玉云, 费良军, 穆红文. 肥液浓度对单膜孔入渗 NO₃⁻-N 运移特性影响的室内试验研究[J]. *农业工程学报*, 2006, 22(5):204-206.
- [25] 郭大应, 谢成春, 熊清瑞, 等. 喷灌条件下土壤中的氮素分布研究[J]. *灌溉排水*, 2010, 19(2):76-77.
- [26] 刘显, 费良军, 刘扬, 等. 肥液浓度对涌泉根灌土壤水氮运移特性的影响[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(5):166-170, 176.
- [27] 费良军, 刘显, 王佳, 等. 土壤容重对涌泉根灌土壤水氮运移特性的影响[J]. *农业机械学报*, 2017, 48(8):219-228.
- [28] 侯红雨. 温室滴灌条件下氮素转化运移规律研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2002.

(上接第 254 页)

- [14] 魏亚娟, 党晓宏, 汪季, 等. 不同演化阶段白刺灌丛沙堆土壤生态化学计量特征[J]. *水土保持学报*, 2021, 35(2):377-384.
- [15] 杨秀云, 韩有志, 武小钢. 华北落叶松林细根生物量对土壤水分、氮营养空间异质性改变的响应[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(9):965-972.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] Yuan Z Y, Chen Y H. Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption[J]. *Ecology*, 2015, 96(2):373-380.
- [18] Chapin F S, Bloom A J, Field C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. *Bioscience*, 1987, 37(1):49-57.
- [19] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, et al. Stem, root, and older leaf N : P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage [J]. *Ecology*, 2014, 95(8):2062-2068.
- [20] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(2):934-943.
- [21] 赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 等. 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响[J]. *林业科学*, 2010, 46(5):14-19.
- [22] Koerselman W, Meuleman A F. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6):1441-1450.
- [23] 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.
- [24] Du E, Terrer C, Adam F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation[J]. *Nature Geoscience*, 2020, 13(3):221-226.
- [25] 刘宏伟. 2 种不同生态系统中植物叶片功能性状及养分再吸收比较研究[D]. 重庆: 西南大学, 2014.