



芨芨草叶片养分特征对氮磷不同添加水平的响应

李军军¹ 李萌茹¹ 齐兴娥¹ 王立龙² 徐世健^{1*}

¹兰州大学生命科学院, 兰州 730000; ²中国科学院西北生态环境资源研究院奈曼沙漠化研究站, 兰州 730000

摘要 植物叶片氮(N)、磷(P)养分特征受土壤可利用性N、P含量和N、P相对比例(N:P)的共同影响, 研究其作用机制有助于解释和评估土壤养分变化对植物养分利用策略的影响。该研究通过盆栽实验, 探讨芨芨草(*Achnatherum splendens*)养分化学计量学特征和叶片养分回收特征对不同剂量的养分添加(低、中、高3个N添加水平: 1.5、4.5、13.5 g·m⁻²·a⁻¹)及不同土壤N:P (5、15、25)的响应。结果表明: 养分添加水平的提高显著增加了成熟叶片P含量和衰老叶片N、P含量, 显著降低了叶片N、P养分回收效率(NRE, PRE)。土壤N:P的升高显著降低了衰老叶片P含量和叶片NRE, 但增加了成熟和衰老叶片N:P和叶片PRE。相同养分添加水平条件下, 土壤N:P与叶片PRE显著正相关, 但与叶片NRE无显著相关性; 相同N:P条件下, 养分添加水平与NRE负相关, 但与PRE无显著相关性。植物NRE:PRE可以有效地反映环境变化所导致的植物对N、P需求的改变。土壤养分添加水平和N:P共同影响着芨芨草的叶片养分生态化学计量学特征和养分回收。

关键词 养分回收; 养分生态化学计量特征; 芨芨草; 土壤养分; 氮添加

李军军, 李萌茹, 齐兴娥, 王立龙, 徐世健 (2020). 芨芨草叶片养分特征对氮磷不同添加水平的响应. 植物生态学报, 44, 1050–1058. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0127

Response of nutrient characteristics of *Achnatherum splendens* leaves to different levels of nitrogen and phosphorus addition

LI Jun-Jun¹, LI Meng-Ru¹, QI Xing-E¹, WANG Li-Long², and XU Shi-Jian^{1*}

¹School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; and ²Naiman Desertification Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims The nutrient characteristics of nitrogen (N) and phosphorus (P) in plant leaves are affected by soil available N, P contents and soil N:P. However, little is known about the effects of changes in soil N, P contents and N:P on N, P stoichiometry in leaves and nutrient resorption efficiency.

Methods In this study, pot experiments were conducted to explore the response of the stoichiometry and nutrient resorption characteristics of *Achnatherum splendens* leaves to three levels of nutrient addition (low, 1.5 g·m⁻²·a⁻¹; moderate, 4.5 g·m⁻²·a⁻¹; and high, 13.5 g·m⁻²·a⁻¹) and N:P (5, 15, 25).

Important findings The results showed that higher level of nutrient addition significantly increased the P contents in green leaves and N, P contents in senescent leaves, but significantly decreased the N resorption efficiency (NRE) and P resorption efficiency (PRE). The increases in soil N:P significantly decreased the P contents in senescent leaves and NRE, but increased N:P in green and senescent leaves and PRE. At the same nutrient addition level, soil N:P was significantly positively correlated with PRE, but showed no significant correlation with NRE. At the same level of N:P, the level of nutrition addition was negatively correlated with NRE, but exhibited no significant correlation with PRE. The changes in plant demand for N and P caused by changing environment can be indicated effectively by plant leaf NRE:PRE, and the characteristics of nutrient stoichiometry and resorption of *A. splendens* leaves are affected together by nutrient addition levels and soil N:P.

Key words nutrient resorption; nutrient stoichiometry; *Achnatherum splendens*; soil nutrients; nitrogen addition

Li JJ, Li MR, Qi XE, Wang LL, Xu SJ (2020). Response of nutrient characteristics of *Achnatherum splendens* leaves to different levels of nitrogen and phosphorus addition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1050–1058. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0127

收稿日期Received: 2020-05-01 接受日期Accepted: 2020-07-10

基金项目: 国家自然科学基金(31570393和31170371)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570393 and 31170371).

* 通信作者Corresponding author (xushijian@lzu.edu.cn)

养分回收是指植物在生长过程中, 为减少对当季自身养分的损失, 从衰老叶片中回收部分养分供下一生长季再利用的过程(Lü *et al.*, 2013)。通过养分回收, 植物可以减少因凋落导致的养分流失(Norris & Reich, 2009; Yuan & Chen, 2009; Lü & Han, 2010), 因此养分回收是植物适应养分贫瘠生境的一种策略(Aerts, 1996; Stackpoole *et al.*, 2008), 具有重要的生态学意义。由于氮(N)、磷(P)等营养元素在植物个体发育、群落组成和演替、植物生态系统功能中的重要性, 其回收研究受到广泛关注(Lavorel & Garnier, 2002; Li *et al.*, 2016)。

土壤养分可利用性直接影响植物的养分回收。一般认为, 贫瘠营养环境中的植物叶片N回收效率(NRE)均高于富营养环境中的相应植物(Yuan *et al.*, 2005; Drenovsky *et al.*, 2013), 因而植物能够通过较高的养分回收效率来应对土壤可利用性养分的不足(Wang *et al.*, 2015)。对全球范围内N、P回收效率分别与土壤养分可利用性关系的早期文献分析表明, 63%的研究认为NRE与土壤N可利用性无显著性关系, 而32%的文献认为NRE随土壤N可利用性增加而降低; 对P而言, 57%的文献表明二者无关联, 而35%的文献表明二者负相关(Aerts, 1996)。而基于meta分析的最新结果表明, 全球范围内木本植物的NRE与土壤全N含量呈负相关关系, 而P回收效率(PRE)与土壤全P含量之间没有相关性(Yan *et al.*, 2018)。产生这种多重结果的原因可能与土壤可利用养分的供给水平有关, 但对其机制目前并不十分了解。全球变化背景下不断增加的N沉降(Galloway *et al.*, 2008)及其产生的生态效应, 包括对陆生生态系统植物个体养分、群落物种组成和生态系统功能的改变(Güsewell, 2004), 进一步推动了对植物养分回收和土壤环境之间关系及其机制的研究。模拟实验表明, 土壤N添加量与植物叶片NRE之间的关系具有多样性特点, 表现为负相关(van Heerwaarden *et al.*, 2003; Mao *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2015; Yuan & Chen, 2015), 不相关(杨浩和罗亚晨, 2015)和正相关(Li *et al.*, 2016)。以上研究表明, 土壤营养水平变化对植物养分回收的影响并没有一致性结论, 即与植物的功能遗传特征有关, 也受土壤可利用N、P水平及其生态化学计量学特征的综合影响。

不同元素在生物地球化学循环中的化学计量存在耦合关系, 因而可以用植物生态化学计量学特征

来表征植物养分经济以及环境中的养分限制程度(Güsewell, 2004; 曾德慧和陈广生, 2005; 贺金生和韩兴国, 2010)。一般认为, 叶片N:P < 14时, 植物生长主要受到N限制; N:P > 16时, 植物生长主要受P限制; 当 $14 < \text{N:P} < 16$ 时, 植物生长受N和P共同限制(Aerts, 1996)。过低或过高的土壤N:P均显著降低植物生物量的积累(Menge & Field, 2007)。但也发现了一些能够适应较低N:P和较高N:P土壤生境的植物(Hejman *et al.*, 2007)。所以土壤N:P的变化直接影响植物养分化学计量特征, 并影响植物的生长及存活(Güsewell, 2004; Venterink & Güsewell, 2010)。但关于环境N、P养分供应水平及其化学计量特征的变化如何共同影响植物养分特征和回收特征, 仍然需要大量的研究。

干旱区荒漠生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 占全球陆地总面积的20%–30% (Amat, 2011), 以灌木、半灌木、小灌木等植被类型为主, 具有低降水量、低土壤含水量和群落组成简单等特点。受制于低降水量导致的土壤低营养水平(James *et al.*, 2005; Ladwig *et al.*, 2012), 该环境下的植物可能具有更高的养分回收效率, 但目前还缺乏足够的实验数据(Yuan *et al.*, 2005; Luo *et al.*, 2010; Yuan & Chen, 2015), 还无法确认这些长期少水、寡营养环境中的植物是否与其他环境中的植物有一致的养分回收特征。为探究荒漠植物养分含量及养分回收特征对变化的土壤养分添加水平及其养分化学计量(N:P)的响应, 本研究以盆栽芨芨草(*Achnatherum splendens*)为对象, 通过N、P添加处理, 旨在回答以下问题: (1) N、P养分添加水平变化如何影响芨芨草叶片N、P含量及养分回收特征; (2) 土壤N:P变化如何影响芨芨草叶片N、P含量及养分回收特征。

1 材料和方法

1.1 实验材料

芨芨草为禾本科芨芨草属(*Achnatherum*)植物, 其分布广, 耐寒性、耐旱性、耐盐碱性较强, 具有防风固沙等作用(韩玲等, 2016)。芨芨草种子于2016年秋季采集于安西极旱荒漠国家级自然保护区, 保护区位于甘肃省酒泉市瓜州县境内, 地理位置 96.20°E , 40.28°N , 海拔1 800 m, 是我国唯一为保护极旱荒漠生态环境而设置的自然保护区。

1.2 实验设计

实验于2018年4月1日至10月20日在兰州大学榆中校区农业生态园进行。供试土壤选择民勤的沙质荒漠土, 土壤pH为7.89, 电导率为 $8.29 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$, 土壤全氮(TN)和全磷(TP)含量分别为 0.65 和 $0.70 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。实验设低、中、高3个N添加水平, 分别为 1.50 、 4.50 、 $13.50 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; 本研究的土壤N:P设置为 5 、 15 、 25 (Braakhekke & Hoofman, 1999), 根据上述N添加量和土壤N:P确定P添加量(Güsewell & Bollens, 2003; Güsewell, 2005)(表1)。共设置9个处理组, 每组处理9盆重复, 计81盆。

于2018年4月2日, 将芨芨草种子播种在装有 7 kg 土壤的干净花盆(高 26.5 cm , 上直径 23 cm , 底面直径 16 cm)中, 种子数目保持在每盆 10 – 15 粒。待幼苗生长至 3 – 5 cm 时进行间苗, 保留生长良好且长势相对一致的幼苗每盆各 5 株, 以减小因个体差异和密度效应产生的实验误差。于6月中旬进行施肥处理, N肥用尿素($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$, 含N 46.7%), P肥用磷酸二氢钾(KH_2PO_4 , 含P 22.8%)。施肥时为避免过高的N、P肥毒害作用, 将两种肥料平均分3次溶于水中加入土壤, 每次间隔为7天。每次浇水时须贴花盆壁进行浇灌, 减小N、P肥溶液与植物叶片接触而产生实验误差。采用质量法将土壤含水量控制在最大持水量的 60% – 65% 之间, 避免水分过量流出花盆而产生实验误差。

1.3 样品采集与指标测定

在生长季旺期(7月中旬)和末期(10月中旬)采集芨芨草叶片, 将每组处理的9盆重复每3盆采集一份植物样品, 共3份样品。采集后带回实验室, 将叶片置于 60°C 烘箱中 24 h 烘干至恒质量(Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), 然后用球磨机(MM 200, Retsch, Haan, Germany)充分研磨并编号保存。芨芨草叶片TN和TP含量采用凯式法制备待测溶液

表1 N、P处理的实验设计

Table 1 Experimental design on N and P addition treatments

氮磷比 N:P	氮、磷供应量 N and P supply amount ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)		
	低养分添加水平 Low nutrient addition level	中养分添加水平 Moderate nutrient addition level	高养分添加水平 High nutrient addition level
5	1.50/0.30	4.50/0.90	13.50/2.70
15	1.50/0.10	4.50/0.30	13.50/0.90
25	1.50/0.06	4.50/0.18	13.50/0.54

“/”前后数字分别表示N和P添加水平。

The numbers before and after “/” represent the addition level of N and P respectively.

www.plant-ecology.com

(Bremner & Breitenbeck, 1983), 用流动注射分析仪(Flastar 5000, Foss, Danmark)测定并计算TN、TP含量。

养分回收特征应用养分回收效率($NuRE$)来衡量(Aerts, 1996; May & Killingbeck, 1996), 计算公式如下所示:

$$NuRE = \left(1 - \frac{Nu_{\text{senesced}}}{Nu_{\text{green}}} \times MLCF \right) \times 100\%$$

式中, Nu_{green} 代表单位质量成熟叶片中的养分含量, Nu_{senesced} 代表单位质量衰老叶片中的养分含量, $MLCF$ 代表质量校正系数, 其值等于同种植物衰老叶片和成熟叶片质量的比值。本文 $MLCF$ 引用Vergutz (2012)的研究结果(禾本类植物 $MLCF = 0.713$)。

1.4 数据处理及统计分析

采用Excel 2007和SPSS19.0 软件对实验数据进行统计分析。不同处理条件下植物叶片N、P含量、叶片N:P及 NRE 、 PRE 之间的差异采用单因素方差分析; 土壤养分添加水平和N:P的交互作用对芨芨草叶片N、P含量、叶片N:P、 NRE 及 PRE 的影响采用双因素方差分析; 土壤养分添加水平和N:P分别与植物叶片N、P含量, 叶片N:P及 NRE 、 PRE 之间的关系均采用Pearson相关分析, 显著性水平为 $p < 0.05$ 。用Origin 8.0作图。

2 结果

2.1 养分添加水平对芨芨草叶片养分含量及化学计量比的影响

总体而言, 成熟叶片N含量并不随养分添加水平的变化而变化(图1A), 但P含量及衰老叶片N、P含量均随土壤养分添加水平的升高而显著增加($p < 0.05$)(图1A、1B)。养分添加水平对成熟叶片N:P无显著影响, 而衰老叶片N:P则显著升高(图1C)。进一步分析表明, 植物叶片N、P养分含量对养分添加水平的响应与土壤N:P有关。当土壤N:P = 5 时, 成熟叶片N、P含量及衰老叶片N含量均随养分添加水平的升高而增加($p < 0.05$)(图2A、2B、2D), 但衰老叶片P含量并未发生变化(图2E), 且养分添加水平的升高显著提高了衰老叶片的N:P (图2F)($p < 0.05$); 当N:P = 15 时, 衰老叶片N含量及N:P随养分添加水平的升高而显著增加($p < 0.05$)(图2D、2F); 当N:P = 25 时, 养分添加水平的升高显著降低了成熟叶片N、P含量($p < 0.05$)(图2A、2B), 但提高了衰老叶片N含量

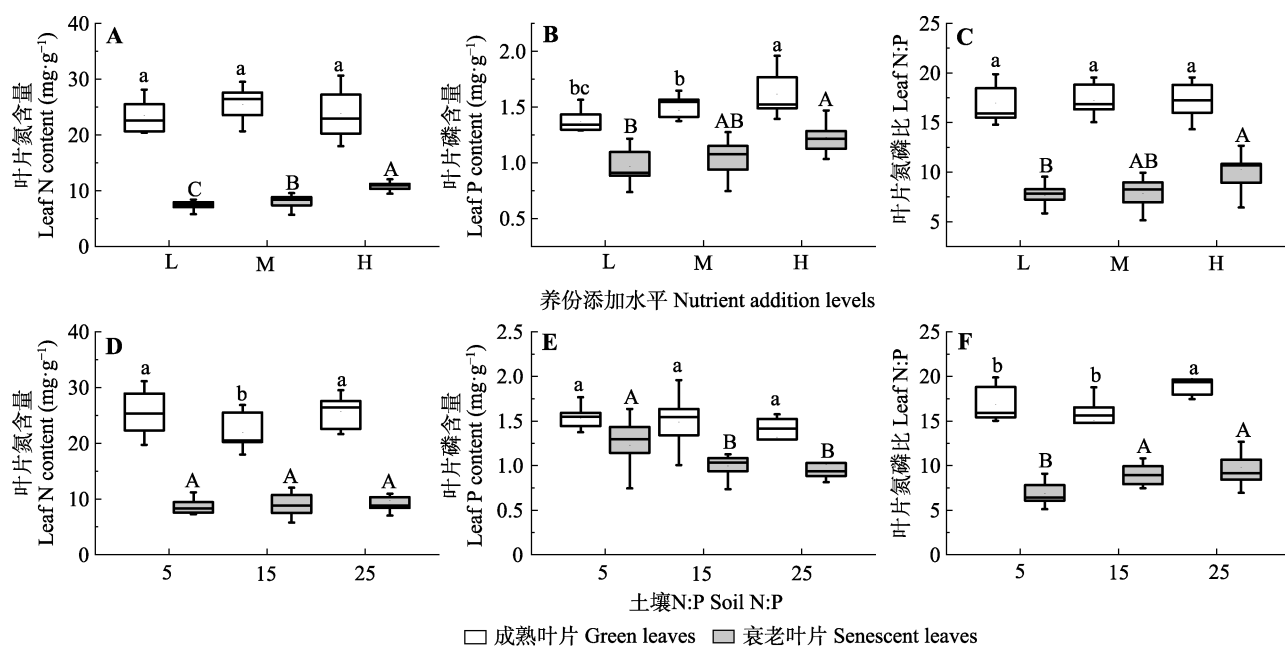


图1 土壤不同养分添加水平和不同N:P条件下, 芨芨草成熟和衰老叶片的N、P含量及N:P。L、M、H分别表示低、中、高养分添加水平。不同大写和小写字母分别表示衰老叶片和成熟叶片在不同处理之间具有显著性差异($p < 0.05$)。
Fig. 1 N, P addition levels and N:P in green and senescent leaves of *Achnatherum splendens* under different nutrient addition levels and N:P conditions. L, M and H represent low, moderate and high nutrient addition level, respectively. Different uppercase and lowercase letters indicate the significant difference among different treatments of senescent green leaves, respectively ($p < 0.05$).

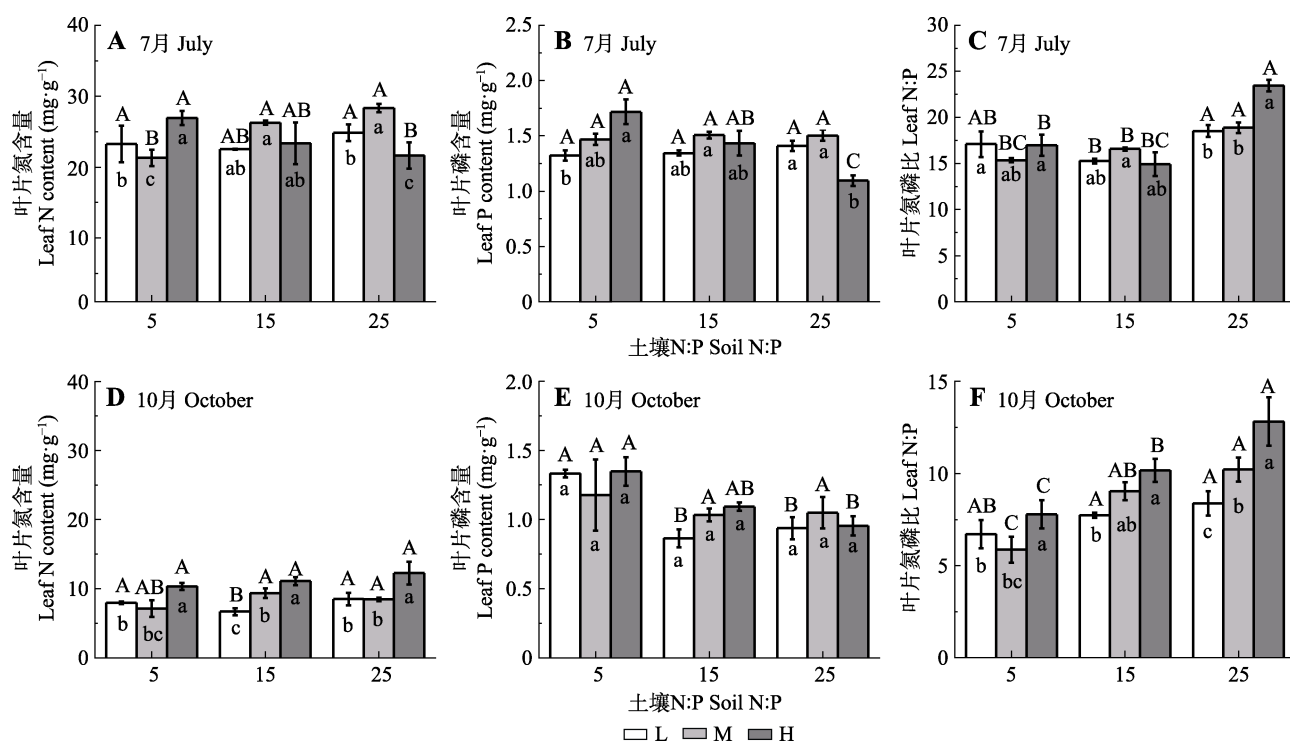


图2 不同养分处理条件下芨芨草成熟(A-C)和衰老叶片(D-F) N、P含量和N:P (平均值±标准偏差)。L、M、H分别表示低、中、高养分添加水平。不同大写和小写字母分别表示相同土壤养分添加水平和相同土壤N:P条件下不同处理之间具有显著性差异($p < 0.05$)。
Fig. 2 N, P contents and N:P in green (A-C) and senescent leaves (D-F) of *Achnatherum splendens* under different treatment conditions (mean ± SD). L, M and H represent low, moderate and high nutrient addition level, respectively. Different uppercase and lowercase letters indicate the significant difference among different treatments under the same soil nutrient addition level and the same soil N:P, respectively ($p < 0.05$).

以及成熟和衰老叶片的N:P ($p < 0.05$)(图2C、2D、2F), 对衰老叶片P含量无显著影响(图2E)。对养分添加水平与叶片养分化学计量特征的Pearson相关分析(表2)表明, 相同土壤N:P条件下, 养分添加水平与衰老叶片N含量、成熟叶片P含量显著正相关($p < 0.05$); 在N:P = 25时, 土壤营养水平均与成熟和衰老叶片N:P显著正相关($p < 0.05$)。

2.2 N:P对茭草叶片养分含量及化学计量比的影响

茭草成熟叶片N含量随添加至土壤中N:P的升高呈现先降后增趋势($p < 0.05$)(图1D), P含量无显著变化趋势(图2E), 成熟叶片N:P随土壤N:P的升高而显著增加($p < 0.05$)(图1F); 衰老叶片N含量不随土壤N:P发生显著变化(图1D), 但P含量随土壤N:P的升高而显著降低($p < 0.05$)(图1E), 而衰老叶片N:P则显著升高($p < 0.05$)(图1F)。进一步分析表明, 植物叶片N、P含量对土壤N:P响应与养分添加水平有关。低养分添加水平时, 随土壤N:P的升高, 成熟叶片N:P显著升高($p < 0.05$)(图2C), 衰老叶片P含量显著降低($p < 0.05$)(图2E), 成熟叶片P含量与土壤N:P呈显著正相关关系($p < 0.05$)(表3); 中养分添加水平时, 成熟叶片N含量、成熟叶片及衰老叶片N:P

均随土壤N:P的升高而显著升高($p < 0.05$)(图2A、2C、2F), 土壤N:P与成熟叶片N含量显著正相关($p < 0.01$)(表3); 高养分添加水平时, 成熟叶片N、P含量及衰老叶片P含量随土壤N:P的升高而显著降低($p < 0.05$)(图2A、2B、2E), 但成熟叶片和衰老叶片N:P显著升高($p < 0.05$)(图2C、2F), 土壤N:P与衰老叶片P含量及衰老叶片N:P显著正相关($p < 0.01$)(表3)。

2.3 养分添加水平和N:P对茭草叶片养分回收效率的影响

相同养分添加水平下, 随土壤N:P的升高, NRE无显著变化(图3A), PRE显著增加($p < 0.05$)(图3B), NRE:PRE显著下降($p < 0.05$)(图3C); 相同N:P条件下, 随养分添加水平的升高, NRE和NRE:PRE逐渐降低(图3A、3C), 且N:P = 15和25时具有显著性差异($p < 0.05$), PRE仅在低养分添加水平时显著增加($p < 0.05$), 在中、高养分添加水平时无显著变化($p > 0.05$)(图3B)。

土壤养分添加水平和N:P分别与叶片养分化学计量特征进行Pearson相关分析表明, 相同N:P处理下, 养分添加水平分别与NRE和NRE:PRE值呈负相关关系, 且在N:P = 15和25时相关性显著($p < 0.05$), 但与PRE无显著相关关系(表2)。相同养分添加水平

表2 土壤不同N:P处理下养分添加水平与茭草叶片N、P含量及养分回收效率的Pearson相关分析

Table 2 Pearson correlation analysis between nutrient addition level and leaves N, P contents and nutrient resorption efficiency of *Achnatherum splendens* at different N:P addition levels

氮磷比 N:P	N (g)		N (s)		P (g)		P (s)		N:P (g)		N:P (s)		NRE		PRE		NRE:PRE	
	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>
5	0.200	0.470	0.020	0.740	0.030	0.730	0.140	0.540	0.950	0.020	0.690	0.160	0.410	-0.310	0.080	0.610	0.450	-0.290
15	0.230	-0.450	0.005	0.830	0.005	0.830	0.040	0.700	0.700	0.180	0.010	0.790	0.040	-0.630	0.890	-0.050	0.010	-0.790
25	0.330	-0.370	0.020	0.730	0.020	0.750	0.990	-0.010	0.020	0.740	0.030	0.720	0.000	-0.920	0.900	0.050	0.002	-0.880

N (g)、N (s)、P (g)和P (s)分别表示成熟和衰老叶片N、P含量; 加粗数据表示具有显著相关性($p < 0.05$)。NRE, N回收效率; PRE, P回收效率。

N (g), N (s), P (g) and P (s) mean the nitrogen and phosphorus contents in green and senescent leaves, respectively. Data in bold represent significant correlation ($p < 0.05$). NRE, N resorption efficiency; PRE, P resorption efficiency.

表3 土壤不同养分添加水平下土壤N:P与茭草叶片N、P含量及养分回收效率的Pearson相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis between N:P addition and leaf N, P contents and nutrient resorption efficiency of *Achnatherum splendens* at different nutrient addition level

养分添加水平 Nutritional addition level	N (g)		N (s)		P (g)		P (s)		N:P (g)		N:P (s)		NRE		PRE		NRE:PRE	
	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>
低 Low	0.660	-0.170	0.390	0.330	0.020	0.740	0.560	-0.230	0.410	0.320	0.060	0.290	0.260	-0.420	0.000	0.940	0.030	-0.720
中 Moderate	0.010	0.910	0.330	0.370	0.240	0.440	0.580	-0.220	0.060	0.650	0.045	0.740	0.490	0.270	0.010	0.740	0.400	-0.320
高 High	0.180	-0.490	0.200	0.470	0.070	-0.630	0.006	0.830	0.420	-0.310	0.005	0.840	0.070	-0.620	0.010	0.940	0.010	-0.790

N (g)、N (s)、P (g)和P (s)分别表示成熟和衰老叶片N、P含量。加粗数据表示具有显著相关关系($p < 0.05$)。NRE, N回收效率; PRE, P回收效率。

N (g), N (s), P (g) and P (s) mean the nitrogen and phosphorus contents in green and senescent leaves, respectively. Data in bold represent significant correlation ($p < 0.05$). NRE, N resorption efficiency; PRE, P resorption efficiency.

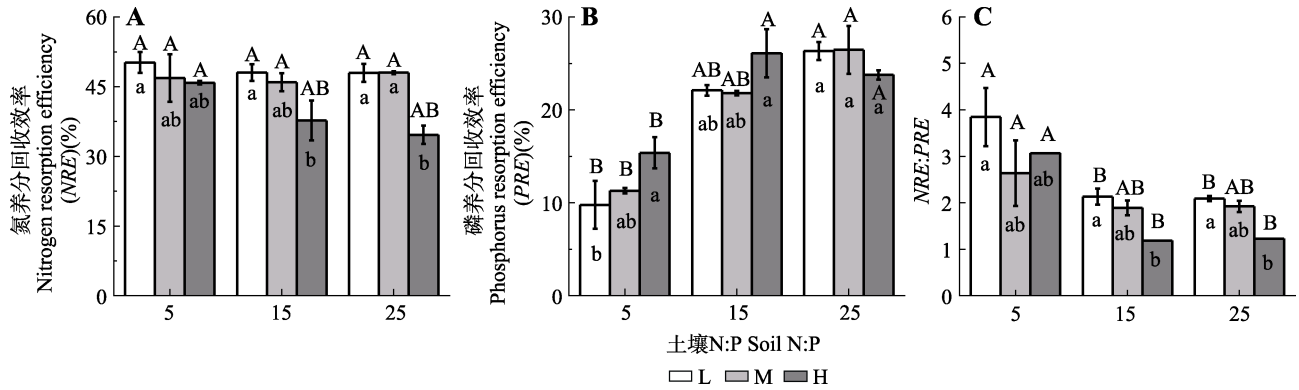


图3 不同养分处理条件下芨芨草叶片养分回收效率(平均值±标准偏差)。L、M、H分别表示低、中、高养分添加水平。不同大写和小写字母分别表示同一养分添加水平和N:P条件下各处理间具有显著性差异($p < 0.05$)。

Fig. 3 Nutrient resorption efficiency of *Achnatherum splendens* leaves under different treatments (mean \pm SD). L, M and H represent low, moderate and high nutrient addition level, respectively. Different uppercase and lowercase letters indicate the significant difference between the treatments under the condition of the same nutrient addition level and the N:P, respectively ($p < 0.05$).

表4 养分添加水平和土壤N:P对叶片N、P养分特征影响的双因素方差分析

Table 4 Results of two-way ANOVAs on the effects of nutrient addition, N:P, and their interactions on leaf N and P contents, N:P and N, P resorption efficiency

叶片性状 Leaf trait	叶片类型 Leaf type	养分添加水平 Nutrient addition level			氮磷比 N:P			交互作用 Interaction	
		F	p	Sig. (N)	F	p	Sig. (R)	F	p
氮含量 N content	成熟叶片 GL	1.260	0.310	a, a, a	7.940	0.003	b, a, b	10.220	0.000
	衰老叶片 SL	18.820	0.000	a, a, b	1.300	0.300	a, a, a	1.190	0.350
磷含量 P content	成熟叶片 GL	1.900	0.050	a, a, a	1.990	0.580	a, a, a	2.500	0.090
	衰老叶片 SL	0.530	0.050	a, a, ab	3.000	0.110	ab, a, a	0.530	0.005
氮磷比 N:P	成熟叶片 GL	0.090	0.620	ab, ab, a	9.000	0.002	b, a, b	1.630	0.050
	衰老叶片 SL	6.110	0.004	a, b, b	4.560	0.040	a, a, b	1.830	0.150
氮回收效率 N resorption efficiency (NRE)		33.880	0.000	b, b, a	5.670	0.012	a, ab, b	9.500	0.000
磷回收效率 P resorption efficiency (PRE)		0.630	0.540	a, a, a	6.440	0.008	a, b, b	0.660	0.630
NRE:PRE		3.630	0.050	b, ab, a	13.730	0.000	b, a, a	1.850	0.160

Sig. (N)和Sig. (R)中的不同小写字母表示养分不同添加水平和不同N:P条件下不同指标的差异($p < 0.05$)。

GL and SL indicate the green leaves and senescent leaves, respectively. Different lowercase letters in Sig. (N) and Sig. (R) indicate the differences among nutrient addition level and N:P ($p < 0.05$).

下, 土壤N:P与叶片PRE呈显著正相关关系, 与NRE:PRE呈显著负相关关系($p < 0.05$), 但与叶片NRE无显著相关关系(表3)。对土壤N:P与土壤养分添加水平进行双因素方差分析(表4)表明, 土壤N:P与土壤养分添加水平的交互作用对成熟叶片N含量和叶片NRE均具有极显著的影响($p < 0.001$), 但对PRE和NRE:PRE均无显著影响($p > 0.05$)。

3 讨论

3.1 芨芨草叶片养分特征对养分添加水平的响应

土壤可利用养分影响着植物养分含量和养分回收效率(Killingbeck, 1996; Lü *et al.*, 2013; Mao *et al.*, 2014), 但植物的养分特征如何响应变化的土壤可

利用养分含量, 特别是对土壤中不同N、P营养水平和不同N:P的变化的响应, 仍然缺乏系统、控制的量化研究结果。本研究增加的土壤N、P含量有助于植物从土壤中获取更多养分, 从而降低对养分回收的依赖, 最终导致养分回收效率显著降低, 印证了植物对养分的“奢侈摄取”策略(Tripler *et al.*, 2002): 即N、P添加显著降低了多数植物的NRE (Lü *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016), 并在沼泽(van Heerwaarden *et al.*, 2003), 苔原(Soudzilovskaia *et al.*, 2007), 稀树草原(Kozovits *et al.*, 2007)和森林(Li *et al.*, 2010)等不同环境的相关研究中得到了进一步验证。另一方面, 受植物内稳态平衡的影响, 土壤N添加可以促进多数植物初级生产力和对P需求的增加, 而土壤释放

可利用P的过程通常比较缓慢,所以在N缺乏环境中添加N导致植物中P的相对缺乏(Vitousek *et al.*, 2010),最终会导致PRE的增加。同样,P缺乏环境中的P添加在一定程度上也能促进植物生长,会造成植物对N的更大需求(Li *et al.*, 2016)。

养分添加水平对植物养分回收的影响与土壤N:P有关。同一N:P条件下,养分添加水平尽管对叶片PRE无显著影响,但使得叶片NRE和NRE:PRE均显著降低,这可以归因于衰老叶片较高N含量所致。另一方面,较高的N:P显然加剧了植物的P限制(Reed *et al.*, 2012),从而表现为不同养分供应水平下,土壤N:P与叶片PRE呈正相关关系,与NRE:PRE呈负相关关系(表3),即每一土壤营养水平条件下,添加N:P的升高使叶片NRE显著降低,这是衰老叶片中养分含量和土壤养分浓度增加的主要原因(Liu *et al.*, 2010)。

3.2 芨芨草叶片养分特征对N:P添加水平的响应

一般认为,土壤有效养分含量的变化是植物叶片N:P化学计量学特征变化的潜在驱动因素(Wang *et al.*, 2015)。本研究中,土壤N:P的改变对成熟叶片N、P含量无显著影响,显著增加了叶片PRE,但降低了衰老叶片的P含量、叶片NRE及NRE:PRE(图1,图3)。植物叶片NRE、PRE及NRE:PRE对升高的土壤N:P的不同响应反映了植物对N、P的需求差异,同时也说明基于高水平N供应的植物叶片N含量的增加可促进植物对P的摄取,并通过提高PRE来满足对P的需求,也反映了该环境中较低的P周转能力。这一结果也印证了从微观细胞水平到宏观生态系统水平N、P含量的高度耦合理论(Ågren *et al.*, 2012)及植物叶片N:P所反映的养分限制理论(Aerts, 1996),表明植物N、P养分化学计量特征不仅受土壤可利用N、P含量的直接影响,同时也与土壤N:P密切相关(Peñuelas *et al.*, 2012)。

相同养分添加水平下,养分化学计量特征的变化主要影响芨芨草的PRE和NRE:PRE,而对NRE无显著影响(表3;图3),表明土壤N:P影响植物养分含量及生长。高的N:P会引起N、P营养不均衡,导致植物受P限制,是植物生长受限的主要原因。不同N:P供应对植物N、P回收效率的影响说明芨芨草在土壤N:P逐渐升高的条件下逐渐缓解了N限制但加剧了P限制(Reed *et al.*, 2012)。这也与其他模拟大气N沉降增加使许多受N限制的陆地生态系统转变成

受P限制的结果(Elser *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2013)一致。

植物NRE:PRE可以有效反映在变化环境中植物NRE和PRE的变化情况。变化环境中稳定的NRE:PRE说明植物N、P含量是高度耦合的,植物N和P对变化环境的响应具有一致性;变化环境中升高的NRE:PRE说明随环境变化植物NRE高于PRE,反映出变化的环境导致植物对N的需求大于对P的需求;变化环境中降低的NRE:PRE说明随环境变化植物NRE的变化低于PRE,反映出变化环境导致植物对P的需求大于对N的需求。

4 结论

植物叶片养分含量和N、P回收效率受土壤中养分添加水平和N:P的共同影响。一方面,养分添加水平的升高有助于植物从土壤中获取更多养分,降低对自身养分回收的依赖,显著降低了叶片N、P回收效率;另一方面,土壤N:P升高虽然对成熟叶片N、P含量无显著影响,但在降低衰老叶片P含量和NRE的同时,显著提高了PRE,表明芨芨草的生长由N限制转向P限制。植物NRE:PRE可以有效地反映变化环境所导致的植物对N、P需求的改变。

参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Ågren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth—Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194, 953–960.
- Amat B (2011). The biology of deserts. by D. Ward. *Journal of Vegetation Science*, 22, 1149–1150.
- Braakhekke WG, Hooftman DAP (1999). The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *Journal of Vegetation Science*, 10, 187–200.
- Bremner JM, Breitenbeck G (1983). A simple method for determination of ammonium in semimicro-Kjeldahl analysis of soils and plant materials using a block digester. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 14, 905–913.
- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH (2013). Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia*, 171, 39–50.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider

- LW (2008). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S (2005). Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation. *Functional Ecology*, 19, 344–354.
- Güsewell S, Bollens U (2003). Composition of plant species mixtures grown at various N:P ratios and levels of nutrient supply. *Basic Applied Ecology*, 4, 453–466.
- Han L, Zhao CZ, Xu T, Feng W, Duan BB, Zheng HL (2016). Trade-off between leaf size and vein density of *Achnatherum splendens* in Zhangye wetland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 788–797. [韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲 (2016). 张掖湿地芨芨草叶大小和叶脉密度的权衡关系. *植物生态学报*, 40, 788–797.]
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 34, 2–6.]
- Hejman M, Klaudivova M, Schellberg J, Honsova D (2007). The Rengen grassland experiment: plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122, 259–266.
- James JJ, Tiller RL, Richards JH (2005). Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology*, 93, 113–126.
- Killingbeck KT (1996). Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77, 1716–1727.
- Kozovits AR, Bustamante MMC, Garofalo CR, Bucci S, Franco AC, Goldstein G, Meinzer FC (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21, 1034–1043.
- Ladwig LM, Collins SL, Swann AL, Xia Y, Allen MF, Allen EB (2012). Above- and belowground responses to nitrogen addition in a Chihuahuan Desert grassland. *Oecologia*, 169, 177–185.
- Lavorel S, Garnier E (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Li XF, Zheng XB, Han SJ, Zheng JQ, Li TH (2010). Effects of nitrogen additions on nitrogen resorption and use efficiencies and foliar litter fall of six tree species in a mixed birch and poplar forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 2256–2261.
- Li Y, Niu SL, Yu GR (2016). Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 22, 934–943.
- Liu P, Huang JH, Sun OJ, Han XG (2010). Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 162, 771–780.
- Liu QY, Jiang M, Wang GD, Lu XG, Wang M, Lou YJ, Yuan YX (2013). Effect of exogenous phosphorus inputs on seed germination of soil seed bank in marshes in Xingkai Lake. *Wetland Science*, 11, 41–47.
- Lü XT, Han XG (2010). Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 327, 481–491.
- Lü XT, Reed S, Yu Q, He NP, Wang ZW, Han XG (2013). Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 19, 2775–2784.
- Luo Y, Zhao X, Zuo X, Zhang J, Liu R, Wang S (2010). Leaf nitrogen resorption pattern along habitats of semi-arid sandy land with different nitrogen status. *Polish Journal of Ecology*, 58, 707–716.
- Mao R, Zhang XH, Song CC (2014). Effects of nitrogen addition on plant functional traits in freshwater wetland of Sanjiang Plain, Northeast China. *Chinese Geographical Science*, 24, 674–681.
- May JD, Killingbeck KT (1992). Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 73, 1868–1878.
- Menge DNL, Field CB (2007). Simulated global changes alter phosphorus demand in annual grassland. *Global Change Biology*, 13, 2582–2591.
- Norris MD, Reich PB (2009). Modest enhancement of nitrogen conservation via retranslocation in response to gradients in N supply and leaf N status. *Plant and Soil*, 316, 193–204.
- Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, Janssens IA (2012). The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 18, 3–6.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguierry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurrich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Reed SC, Townsend AR, Davidson EA, Cleveland CC (2012). Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist*, 196, 173–180.
- Soudzilovskaia NA, Onipchenko VG, Cornelissen JHC, Aerts

- R (2007). Effects of fertilisation and irrigation on “foliar afterlife” in alpine tundra. *Journal of Vegetation Science*, 18, 755–766.
- Stackpole SM, Workmaster BAA, Jackson RD, Kosola KR (2008). Nitrogen conservation strategies of cranberry plants and ericoid mycorrhizal fungi in an agroecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2736–2742.
- Tripler C, Canham C, Inouye R, Schurr J (2002). Soil nitrogen availability, plant luxury consumption, and herbivory by white-tailed deer. *Oecologia*, 133, 517–524.
- van Heerwaarden LM, Toet S, Aerts R (2003). Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Journal of Ecology*, 91, 1060–1070.
- Venterink HO, Güsewell S (2010). Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. *Functional Ecology*, 24, 877–886.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82, 205–220.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wang LL, Zhao GX, Li M, Zhang MT, Zhang LF, Zhang XF, An LZ, Xu SJ (2015). C:N:P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, northwest China. *PLOS ONE*, 10, e0119935. DOI: 10.1371/journal.pone.0119935.
- Yan T, Zhu JJ, Yang K (2018). Leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species in response to climatic conditions and soil nutrients: a meta-analysis. *Journal of Forestry Research*, 29, 905–913.
- Yan ZB, Kim N, Han WX, Guo YL, Han TS, Du EZ, Fang JY (2015). Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*, 388, 147–155.
- Yang H, Luo YC (2015). Responses of the functional traits in *Cleistogenes squarrosa* to nitrogen addition and drought. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 32–42. [杨浩, 罗亚晨 (2015). 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应. 植物生态学报, 39, 32–42.]
- Yuan ZY, Chen HYH (2009). Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 11–18.
- Yuan ZY, Chen HYH (2015). Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption. *Ecology*, 96, 373–380.
- Yuan ZY, Li LH, Han XG, Huang JH, Wan SQ (2005). Foliar nitrogen dynamics and nitrogen resorption of a sandy shrub *Salix gordejewii* in Northern China. *Plant and Soil*, 278, 183–193.
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 1007–1019. [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29, 1007–1019.]

特邀编委: 白文明 责任编辑: 李 敏