北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳人工林叶片磷组分重吸收特征的影响

赵莹 刘志 王东男 任浩 谷加存

Effects of long-term nitrogen addition on resorption characteristics of leaf phosphorus fractions in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations

Zhao Ying, Liu Zhi, Wang Dongnan, Ren Hao, Gu Jiacun

引用本文:
赵莹, 刘志, 王东男, 任浩, 谷加存. 长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳人工林叶片磷组分重吸收特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(7):50–60. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250061
Zhao Ying, Liu Zhi, Wang Dongnan, Ren Hao, Gu Jiacun. Effects of long–term nitrogen addition on resorption characteristics of leaf phosphorus fractions in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(7):50–60. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250061

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250061

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

高寒草甸植物叶片氮和磷重吸收率对养分添加的响应及机理

Response and mechanism of plant leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiency to nutrient addition in an alpine meadow

北京林业大学学报, 2024, 46(1): 93–103. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230091

干热河谷优势灌木养分重吸收率及其C∶N∶P化学计量特征

Nutrient reabsorption efficiency of dominant shrubs in dry–hot valley and its C∶N∶P stoichiometry

北京林业大学学报, 2020, 42(1): 18–26. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190185

林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响

Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing

北京林业大学学报, 2024, 46(10): 33–41. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240011

北京平原地区主要造林树种叶片氮磷再吸收及生态化学计量特征

Leaf N and P resorption and stoichiometry characteristics of main tree species in the plain afforestation area of Beijing

北京林业大学学报, 2022, 44(7): 8–15. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210055

长期氮添加对阔叶红松林细根形态、解剖结构和化学组分的影响

Effects of long–term nitrogen addition on fine root morphological, anatomical structure and stoichiometry of broadleaved Korean pine forest

北京林业大学学报, 2022, 44(11): 31–40. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210212

穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制

Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition

北京林业大学学报, 2025, 47(5): 100–109. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240402

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250061

长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳人工林叶片磷组分重吸收特征的影响

赵 莹 刘 志 王东男 任 浩 谷加存
（东北林业大学林学院，森林生态系统可持续经营教育部重点实验室，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:【目的】探究长期氮(N)添加对植物叶片磷(P)组分重吸收的影响，以深入理解 N 沉降对树木生理及生态系统养分循环的作用机制。**【方法】**以我国东北地区主要造林树种兴安落叶松和水曲柳人工林为研究对象，基于连续 20 年 N 添加试验平台，对两树种叶片全 P 和 P 组分含量的变化开展研究，分析长期 N 添加对叶片全 P 和 P 组分重吸收特征的影响。**【结果】**(1)长期 N 添加使兴安落叶松叶片残余 P 含量显著降低 23.66%，水曲柳显著降低 24.47%($p < 0.05$)。N 添加处理下，兴安落叶松叶片残余 P 和无机 P 含量显著高于水曲柳($p < 0.05$)。(2)长期 N 添加显著影响了两树种的 P 重吸收特征。在全 P 水平上，兴安落叶松和水曲柳的重吸收率分别提高 18.08% 和 14.31%。在组分水平上，兴安落叶松表现出显著的重吸收率变化：叶脂质 P 重吸收率显著降低 27.62%，而代谢 P、核酸 P 和无机 P 重吸收率分别提高 6.82%-11.68%($p < 0.05$)；相比之下，水曲柳仅叶片代谢 P 重吸收率显著降低($p < 0.05$)。重吸收度比较发现，兴安落叶松衰老叶中叶脂质 P 重吸收度大幅下降 89.70%，而代谢 P 和无机 P 重吸收度分别提高 25.22% 和 28.89%($p < 0.05$)；水曲柳则仅无机 P 重吸收度显著提高 28.89%($p < 0.05$)。(3)两树种在 P 组分与重吸收特征的关联性上表现出差异：兴安落叶松主要体现为 P 组分含量与其重吸收率的相关性，而水曲柳则表现为 P 组分含量与重吸收度的相关性。长期 N 添加下，兴安落叶松的叶代谢 P、核酸 P 和无机 P 含量与重吸收率呈显著正相关，而水曲柳的叶片全 P、残余 P 和脂质 P 含量与重吸收度显著正相关，且长期 N 添加导致水曲柳叶片代谢 P、核酸 P 和无机 P 含量与其重吸收率之间呈现出显著的正相关关系($p < 0.05$)。**【结论】**长期 N 添加显著降低了两树种叶片残余 P 含量。兴安落叶松表现出叶脂质 P 的重吸收率和重吸收度显著降低，而代谢 P 等组分的重吸收率和重吸收度显著提高；水曲柳则表现为代谢 P 重吸收率降低和无机 P 重吸收度显著提高。这些差异反映了两树种对 N 添加的不同 P 利用策略。

关键词：长期氮添加；叶片磷组分；养分重吸收；磷重吸收率；磷重吸收度；兴安落叶松；水曲柳
中图分类号：S714.8 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)07−0050−11
引文格式：赵莹，刘志，王东男，等. 长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳人工林叶片磷组分重吸收特征的影响 [J]. 北京林业大学学报，2025，47(7)：50−60. Zhao Ying, Liu Zhi, Wang Dongnan, et al. Effects of long-term nitrogen addition on resorption characteristics of leaf phosphorus fractions in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(7): 50−60.

Effects of long-term nitrogen addition on resorption characteristics of leaf phosphorus fractions in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations

Zhao Ying Liu Zhi Wang Dongnan Ren Hao Gu Jiacun
(School of Forestry, Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [**Objective**] This paper investigates the effects of long-term nitrogen (N) addition on resorption of plant leaf phosphorus (P) fractions, aiming to deepen our understanding of how N deposition regulates

收稿日期: 2025−02−25 **修回日期:** 2025−07−05
基金项目: 国家“十四五”重点研发计划(2024YFD2200401)，国家自然科学基金项目(32071749)。
第一作者: 赵莹。主要研究方向：森林培育。Email: 17861505181@163.com 地址：150040 哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。
责任作者: 谷加存，教授，博士生导师。主要研究方向：森林培育与根系生理生态。Email: gjcnefu@163.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

tree physiology and ecosystem nutrient cycling. [**Method**] We conducted a 20-year continuous N addition experiment to simulate atmospheric N deposition, focusing on two key afforestation species of *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* in northeastern China. Changes in leaf total P and concentrations of P fractions were measured to assess the impacts of long-term N addition on resorption characteristics of leaf total P and P fractions. [**Result**] (1) Long-term N addition treatment significantly reduced the residual P concentration of *L. gmelinii* leaves by 23.66% and that of *F. mandshurica* by 24.47% ($p < 0.05$). The residual P and inorganic P concentrations of *L. gmelinii* were significantly higher than those of *F. mandshurica* under long-term N addition treatment ($p < 0.05$). (2) Long-term N addition significantly affected P resorption characteristics of the two tree species. At the total P level, the resorption efficiencies of *L. gmelinii* and *F. mandshurica* increased by 18.08% and 14.31%, respectively. At the fraction level, *L. gmelinii* showed significant resorption efficiency changes: lipid P resorption efficiency was significantly reduced by 27.62%, while metabolic P, nucleic acid P and inorganic P resorption efficiencies were increased by 6.82% to 11.68%, respectively ($p < 0.05$); in contrast, only metabolic P resorption efficiency of *F. mandshurica* was significantly reduced ($p < 0.05$). The comparison of P resorption proficiency showed that lipid P resorption in senescent leaves of *L. gmelinii* decreased significantly by 89.70%, while metabolic P and inorganic P resorption increased by 25.22% and 28.89%, respectively ($p < 0.05$); in contrast, in *F. mandshurica*, only the inorganic P resorption increased significantly by 28.89% ($p < 0.05$). (3) The two tree species exhibited distinct correlations between P fractions and resorption characteristics: *L. gmelinii* primarily demonstrated correlations between P fraction concentrations and resorption efficiency, whereas *F. mandshurica* showed correlations between P fraction concentrations and resorption proficiency. Under long-term N addition, leaf metabolic P, nucleic acid P, and inorganic P concentrations in *L. gmelinii* were significantly positively correlated with resorption efficiency ($p < 0.05$). In contrast, *F. mandshurica* maintained significant positive correlations between leaf total P, residual P, and lipid P concentrations with resorption proficiency. Additionally, long-term N addition resulted in significant positive correlations between leaf metabolic P, nucleic acid P and inorganic P concentrations of *F. mandshurica* and its resorption efficiency ($p < 0.05$). [**Conclusion**] Long-term N addition significantly reduces the residual P concentration in the leaves of the two tree species. *L. gmelinii* shows a significant decrease in lipid P resorption efficiency and resorption proficiency and a significant increase in resorption efficiency and resorption proficiency of metabolic P and other fractions, while *F. mandshurica* shows a decrease in metabolic P resorption efficiency and an increase in inorganic P resorption proficiency. These differences reveal different P utilization strategies of the two tree species to long-term N addition.

Key words: long-term nitrogen addition; leaf phosphorus fraction; nutrient resorption; phosphorus resorption efficiency; phosphorus resorption proficiency; *Larix gmelinii*; *Fraxinus mandshurica*

磷(phosphorus，P)作为森林生态系统中仅次于氮(nitrogen，N)的关键限制性营养元素[1]，对土壤肥力、森林生产力和碳循环等核心生态系统功能具有重要影响[2]。在叶片中，P 主要以有机 P 和无机 P 两种形式存在，其中有机 P 进一步细分为脂质 P、代谢 P、核酸 P 和残余 P。无机 P 因其易溶性而被广泛用于细胞代谢，多余部分则储存在液泡中。脂质 P 是构建细胞膜的重要成分，在 P 限制时被不含 P 的半乳糖脂和亚脂取代[3]；代谢 P 是卡尔文循环和糖酵解等代谢过程的中间体；核酸 P 是叶片中含量最多的有机 P 组分，参与遗传信息复制和蛋白质合成；而残余 P 是由不溶性 P 化合物构成，包含难以提取的 P 化蛋白和 P 脂[4]。不同 P 组分因结构和功能的差异而具有不同的生物有效性，并与植物生长、繁殖和抗逆性密切相关[5]。叶中 P 的分配模式变化是植物适应土壤低有效 P 环境的关键策略[6]。因此，深入探究不同植物中 P 组分的分配模式及其对环境变化的响应机制，可为森林生态系统养分管理、困难立地选择适宜的造林树种或品种提供参考依据。

大气 N 沉降增加作为全球环境变化的一个显著特征，对森林生态系统产生了深远影响。过量的 N 沉降导致生态系统长期处于高 N 负荷状态，诱发土壤酸化，进而影响植物对养分的吸收与分配，对森林生态系统的生产力、稳定性和服务功能构成潜在

威胁[7]。以往关于 N 添加对植物叶片全 P 含量的研究结果存在差异，有促进[8]、无显著影响[9]或抑制[10]等不同情况。Crowley 等[11]基于美国东北部森林与湖泊的数据指出，N 沉降增加导致 7 种落叶树种的叶片全 P 含量上升；Su 等[12]在中国西南亚高山森林中的研究发现，低 N 添加对川滇柳(*Salix rehderiana*)和峨眉冷杉(*Abies fabri*)两树种的叶片全 P 含量无显著影响，而高 N 添加显著降低了叶片全 P 含量。尽管目前关于 N 添加对植物叶片全 P 含量的研究较为丰富，但关于叶片 P 组分的研究仍相对匮乏，限制了我们对植物叶片内部 P 养分分配和转化机制的深入理解。

养分重吸收是植物将衰老组织中的养分重新分配到其生长活跃组织中的一种重要营养保存策略，通常用养分重吸收率和养分重吸收度两个指标来衡量[13]。前者反映植物在叶片衰老过程中养分的回收效率[14]，而后者表示植物衰老组织中的最低养分含量，衰老叶片中养分含量越低，其养分重吸收度越高[15]。N 沉降可能会改变植物的养分利用策略。研究表明，N 添加对叶片全 P 重吸收率的影响有不同结果，表现为促进[16]、降低[17]或无影响[18]。李素新等[19]通过对华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)6 年的野外 N 添加控制试验发现，轻度 N 添加下叶片全 P 重吸收率显著增加；安卓等[20]在黄土高原典型草原的研究中发现，N 添加降低了长芒草(*Stipa bungeana*)的叶片全 P 重吸收率；黎鹏宇等[21]的整合分析证实，N 添加对叶片全 P 重吸收率无显著影响。然而，关于植物叶片 P 组分重吸收特征对长期 N 添加的响应机制仍缺乏深入的研究。

针叶树兴安落叶松(*Larix gmelinii*)和阔叶树水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是我国东北温带地区的主要造林树种[22]。本研究基于连续 20 年 N 添加试验平台，旨在通过测定两树种叶片全 P 和 P 组分含量，分析长期 N 添加对两树种叶片全 P 和 P 组分重吸收特征的影响，并探讨叶片全 P、P 组分含量及其重吸收特征(养分重吸收率，养分重吸收度)之间的相关关系，以期为深入了解 N 沉降背景下温带森林养分利用和保存策略提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 试验地概况

研究区域位于东北林业大学帽儿山实验林场尖砬沟森林培育实验站(45°21′N ~ 45°24′N，127°30′E ~ 127°34′E)，平均海拔 300 m。该区域属温带大陆性季风气候，年平均气温为 2.8 ℃，≥ 10 ℃ 积温为 2 000 ~ 2 500 ℃·d，无霜期为 120 ~ 140 d。年平均降水量 723 mm，年均蒸发量为 1 093 mm。土壤为典型暗棕壤，土层厚度为 40 ~ 50 cm。研究林分土壤理化性质见表 1。

1.2 试验设计

本试验样地为温带人工林模拟长期 N 沉降的试验平台，研究林分为 37 年生(1986 年营造)的兴安落叶松和水曲柳的人工纯林，2002 年 5 月，两个树种均设置了 6 块 20 m × 30 m 的固定样地，其中 N 添加和对照样地各 3 块，每个样地周围设置≥ 10 m 宽的缓冲带。

2003 年开始，每年的 5—9 月进行 N 添加处理，N 添加方式为撒施，N 添加量根据区域 N 沉降背景值[23]和相关文献[24]设定为 100 kg/(hm^2·a)，各月根据 N 矿化季节动态分配比例，确定施 N 肥量[25]。其中，5 月和 9 月施用总量的 15.25%，6 月和 8 月施用量为总量的 21.00%，7 月施用量为总量的 27.50%。

表 1 兴安落叶松和水曲柳人工林林分特征和土壤理化性质

Tab. 1 Stand characteristics and soil physicochemical properties of *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations

指标	兴安落叶松 *Larix gmelinii*		水曲柳 *Fraxinus mandshurica*	
	对照	氮添加	对照	氮添加
DBH/cm	17.26 ± 0.54a	17.52 ± 0.23a	17.91 ± 0.49a	17.46 ± 0.40a
SD/(株·hm^{-2})	2 152 ± 159a	1 982 ± 143a	2 127 ± 302a	2 665 ± 158a
pH	5.39 ± 0.06a	4.98 ± 0.12b	5.72 ± 0.10a	5.05 ± 0.09b
TOC/(g·kg^{-1})	53.10 ± 3.57a	55.66 ± 5.19a	56.00 ± 5.37a	53.93 ± 4.50a
TN/(g·kg^{-1})	5.56 ± 0.33a	5.57 ± 0.46a	5.71 ± 0.48a	5.60 ± 0.38a
NH_4^+-N/(mg·kg^{-1})	10.46 ± 1.12a	9.58 ± 1.71a	11.37 ± 1.45a	10.79 ± 1.05a
NO_3^--N/(mg·kg^{-1})	9.54 ± 0.74b	46.30± 13.77a	22.06 ± 4.47a	28.29 ± 6.51a
TP/(g·kg^{-1})	0.97 ± 0.12a	0.88 ± 0.06a	1.01 ± 0.05a	0.98 ± 0.05a
AP/(mg·kg^{-1})	7.85 ± 0.64a	9.16 ± 1.08a	9.29 ± 1.28a	10.79 ± 1.29a

注：表中数据均为平均值 ± 标准误，不同小写字母表示处理间的差异显著($p < 0.05$)。DBH. 胸径；SD. 林分密度；TOC. 土壤总有机碳含量；TN. 土壤全氮含量；NH_4^+-N. 土壤铵态氮含量；NO_3^--N. 土壤硝态氮含量；TP. 土壤全磷含量；AP. 土壤有效磷含量。

由于受肥料购买政策限制，2003—2009 年肥料为硝酸铵，2010—2023 年肥料更换为尿素，施入的纯 N 量保持一致。

1.3　叶样品采集

根据每木检尺的结果，在各样地内选择 3 株长势良好的林木作为标准木，每树种共计 18 株样树。2023 年 7 月下旬，采用人工攀爬的方法采集树冠向阳面中上部长势良好的枝条。根据枝条上的节环，挑选兴安落叶松一年生的针叶[26]，水曲柳则挑选健康无病虫害的成熟叶。将新鲜成熟叶分为两份放入封口袋中并做好标记，一份用锡纸包裹液 N 冷冻保存带回实验室后冷冻干燥，用于测定叶片 P 组分；另一份放于保温箱中带回实验室，在 105 ℃ 条件下杀青 15 min 后，于 65 ℃ 下烘干 48 h 至质量恒定，后续用于叶养分含量的测定。在每株样树树冠下安置 3 个 1 m × 1 m 的凋落物网，于 2023 年 9 月中旬—10 月中旬，每隔 2 ~ 3 d 去收集网内新凋落的衰老叶，挑选叶结构完整的衰老叶分为两份带回实验室，用于衰老叶片养分和叶片 P 组分含量的测定。

1.4　叶全磷和磷组分含量的测定

叶样品烘干至质量恒定后，用研磨仪（Scientz-48L，China）粉碎后过 100 目筛。经 H_2SO_4-H_2O_2 消煮后，用全自动连续流动分析仪（Auto Analyzer 3, Germany）测定叶全 P 含量[27]。叶 P 组分的测定参照严理[28]的提取方法，共提取到 5 种 P 组分：脂质 P、核酸 P、代谢 P、残余 P 和无机 P。具体试验步骤如下。

将经过冷冻干燥的叶子研磨，称取 50 mg 放入离心管中，加入 CMF（氯仿∶甲醇∶甲酸 = 12∶16∶1，*v*/*v*/*v*）萃取 2 次，转移上清液。加入 CMW（氯仿∶甲醇∶水 = 1∶2∶0.8，*v*/*v*/*v*）萃取 2 次，转移上清液。加入 CWW（甲醇∶水 = 85∶15，*v*/*v*），所得底层有机物质为脂质 P。加入 85% 甲醇试剂，转移上清液。加入 5%TCA（三氯乙酸∶水 = 1∶20，*m*/*v*），置于 4℃ 冰箱中预冷 1 h，每 10 min 取出振荡混匀一次，所得提取液即为初级代谢 P。加入 2.5%TCA（三氯乙酸∶水 = 1∶40，*m*/*v*），95 ℃ 水浴加热，转移上清液，所得提取液为核酸 P，最后的残余物测定的 P 含量即为残余 P。另称取 50 mg 植物样品放入离心管中，加入 1% 乙酸（乙酸∶水 = 1∶100，*m*/*v*），放入密闭冰盒降温，重复振荡，共计 1 mL，所得提取液即为无机 P。用浓硝酸/高氯酸（3∶1，*v*/*v*）对管中提取物进行消解，将消煮液转移到容量瓶中定容，采用钼蓝显色法，用酶标仪（V5.4.1.1，SuPerMax-3100 型多功能酶标仪，上海）在 620 nm 波段下测定上述提取物的浓度。其中，代谢 P 由初级代谢 P 减去无机 P 计算得到。

1.5　数据处理与分析

养分重吸收一般用养分重吸收率和养分重吸收度表示，由于叶片衰老过程中会发生面积皱缩、质量损失等外部变化，因此引进质量损失校正系数（mass loss correction factor，MLCF）对叶片养分重吸收率进行校正[29]。本研究用全球落叶木本植物的平均值 0.784（阔叶树种）和 0.745（针叶树种）作为质量校正系数[30]，质量校正后的计算公式如下。

$$R_E = (1 - N_{sen}/N_{gr} \times M) \times 100\%$$

式中：R_E 为养分重吸收率，M 为质量校正系数，N_{gr} 为成熟叶片的养分含量，N_{sen} 为衰老叶片的养分含量，用来指示养分重吸收度。衰老叶片养分含量越高，其养分重吸收度越低，反之亦然。

本研究使用 Excel 2021（V.21.0, Microsoft, USA）对原始数据进行整理，计算其平均值和标准差。在统计分析之前，通过 Levene 检验对数据的正态性进行检验，并将所有非正态数据转换为遵循正态分布。使用独立样本 *t* 检验分析不同处理间叶片全 P、P 组分含量和重吸收特征的差异。采用 Spearman 相关分析检验叶片全 P 和 P 组分重吸收特征之间的相关关系。以上所有数据的统计分析均采用 SPSS（V.21.0 SPSS Inc.，Cary，NC，USA）软件执行，并用 Origin 2024（OriginLab Corporation，Northampton，MA，USA）软件进行图形绘制。

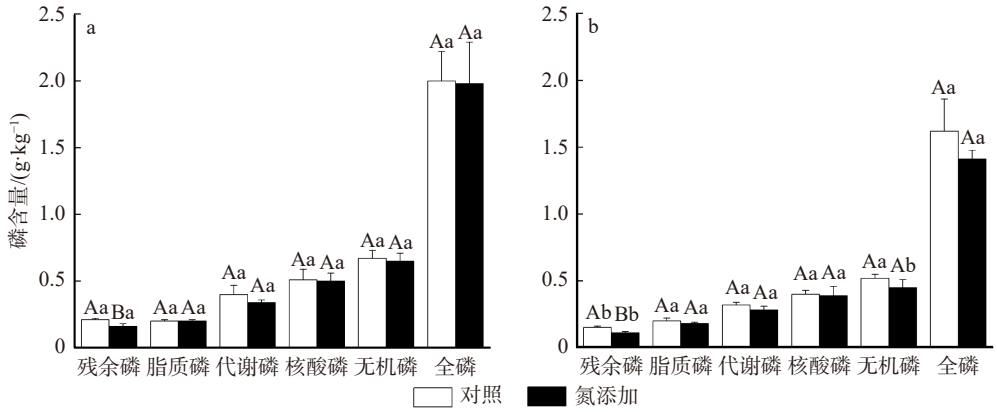
2　结果与分析

2.1　长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳叶片全磷及磷组分含量的影响

兴安落叶松和水曲柳叶片全 P 和 P 组分含量存在显著种间差异（图 1）。在对照条件下，兴安落叶松叶全 P 含量和 5 种 P 组分含量均高于水曲柳，其中叶残余 P 含量显著高于水曲柳（$p < 0.05$）。长期 N 添加下，兴安落叶松叶全 P 含量高于水曲柳，残余 P 和无机 P 含量均显著高于水曲柳（$p < 0.05$）。长期 N 添加显著降低了两树种的叶片残余 P 含量，降幅分别为 23.66% 和 24.47%（$p < 0.05$），但对其余 4 种 P 组分和叶全 P 含量无显著影响。

2.2　长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳叶片磷组分占全磷比例的影响

在对照和长期 N 添加下，两树种的叶片无机 P 在叶片全 P 含量中所占比例均为最高（图 2）。不同发育阶段叶片中各 P 组分占比存在差异：成熟叶中两树种的残余 P 占比最低（图 2a，c），而衰老叶中脂质 P 占比最低（图 2b，d）。长期 N 添加处理下，两种树种成熟叶和衰老叶中各磷组分的占比排序与对



不同大写字母表示相同树种不同处理间差异显著($p < 0.05$)，不同小写字母表示相同处理不同树种间差异显著($p < 0.05$)。下同。

图 1 兴安落叶松(a)和水曲柳(b)叶片磷组分和叶片全磷含量

Fig. 1 Leaf phosphorus fractions and total phosphorus concentration in *Larix gmelinii* (a) and *Fraxinus mandshurica* (b)

照条件下的排序保持一致。长期 N 添加显著改变了兴安落叶松衰老叶的 P 组分占比，使脂质 P 比例增加 89.70%，同时叶片无机 P 占比降低了 11.14%($p < 0.05$，图 2b)。相比之下，长期 N 添加对水曲柳叶片中各 P 组分的占比无显著影响(图 2c，d)。

2.3 长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳叶片全磷及磷组分重吸收率的影响

长期 N 添加下，兴安落叶松和水曲柳叶片全 P 重吸收率分别增加 18.08% 和 14.31%，但该变化未达显著水平(图 3a，b)。兴安落叶松叶脂质 P 重吸收率显著降低了 27.62%($p < 0.05$)，代谢 P、核酸 P 和无机 P 重吸收率分别升高了 6.82%、8.58% 和 11.68%，残余 P 重吸收率降低了 21.79%(图 3a)。水曲柳各 P 组分重吸收率中，仅叶片代谢 P 重吸收率降低，其余组分均呈现升高趋势(图 3b)。两树种均表现出叶片脂质 P 重吸收率最高、残余 P 重吸收率最低的特征，且长期 N 添加下水曲柳叶片脂质 P 重吸收率显著高于兴安落叶松($p < 0.05$, 图 3a，b)。

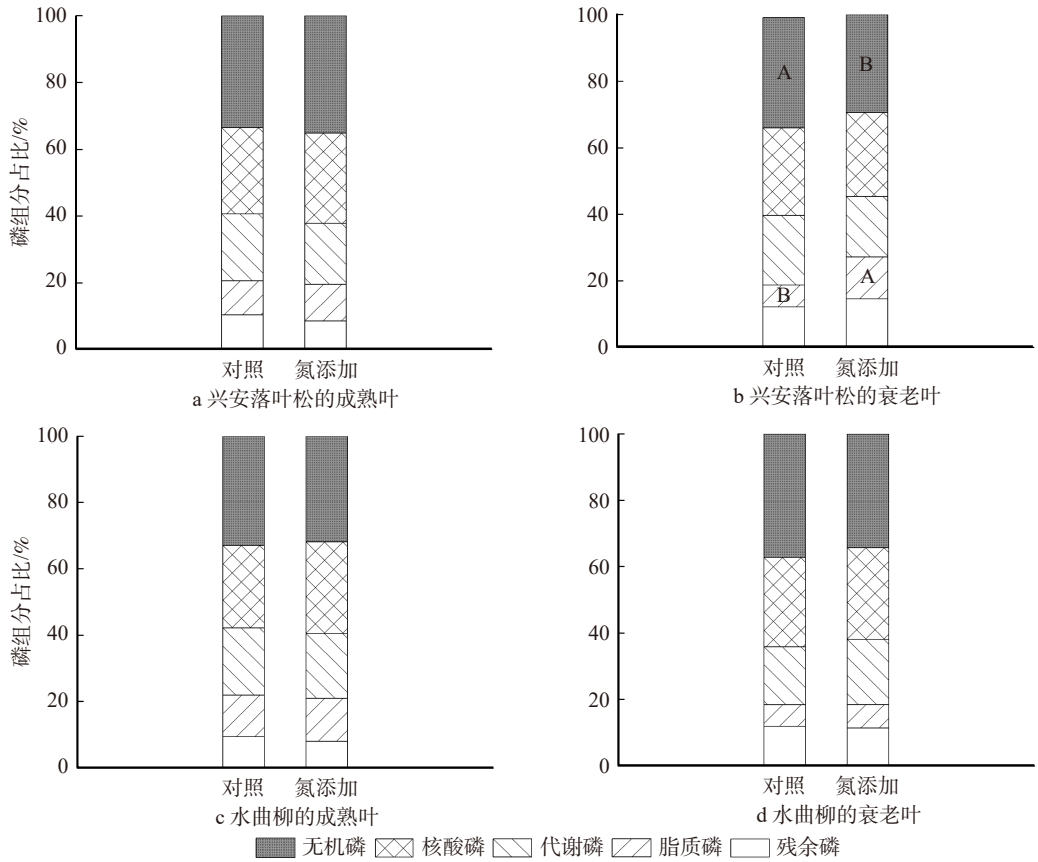


图 2 兴安落叶松和水曲柳叶片磷组分占比

Fig. 2 Proportions of phosphorus fraction in leaves of *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*

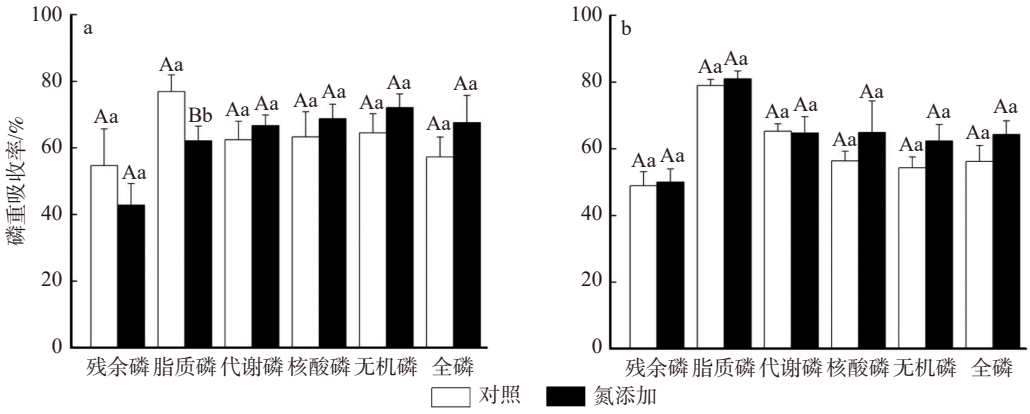


图 3　兴安落叶松(a)和水曲柳(b)叶片磷组分和全磷重吸收率

Fig. 3　Leaf phosphorus fractions and total phosphorus resorption efficiency in *Larix gmelinii* (a) and *Fraxinus mandshurica* (b)

2.4　长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳叶片全磷及磷组分重吸收度的影响

长期 N 添加改变了两树种衰老叶 P 含量(图 4)。兴安落叶松和水曲柳的衰老叶全 P 含量分别降低了 25.22% 和 28.89%，表明全 P 重吸收度提高。在 P 组分方面，兴安落叶松表现出脂质 P 含量显著上升，重吸收度显著下降，代谢 P 和无机 P 含量显著降低，重吸收度显著增加($p < 0.05$)；水曲柳则表现为无机 P 含量显著降低，重吸收度显著增加，其余 P 组分变化不显著。两树种均呈现一致的 P 组分分配模式：脂质 P 含量最低，重吸收度最高，无机 P 含量最高，重吸收度最低。对照条件下，兴安落叶松代谢 P 含量显著高于水曲柳，而其重吸收度显著低于水曲柳；长期 N 添加条件下，其残余 P 和脂质 P 含量显著高于水曲柳，且重吸收度显著低于水曲柳($p < 0.05$)。

2.5　长期氮添加对兴安落叶松和水曲柳叶片磷组分含量与其重吸收特征相关性的影响

兴安落叶松和水曲柳在叶片 P 组分含量与重吸收特征的相关性上存在差异(图 5、6)。兴安落叶松叶代谢 P、核酸 P 和无机 P 含量与对应重吸收率在对照和长期 N 添加条件下均保持显著正相关($p < 0.05$，图 5)。水曲柳叶片全 P、残余 P 和脂质 P 含量与对应重吸收度在对照和 N 添加处理下均呈显著正相关，并且长期 N 添加导致水曲柳叶片代谢 P、核酸 P 和无机 P 含量与其重吸收率也呈现显著正相关($p < 0.05$，图 6)。两树种叶片残余 P 含量与叶片全 P 重吸收率的相关关系对长期 N 添加表现出相反的响应趋势：兴安落叶松从对照的负相关转为长期 N 添加的正相关($p < 0.05$，图 5)，而水曲柳则从对照的正相关转为长期 N 添加的负相关($p < 0.05$，图 6)。

3　讨　　论

3.1　兴安落叶松和水曲柳叶片全磷和磷组分含量对长期氮添加的响应

不同植物在 P 利用策略和 P 组分分配模式上呈多样性，这种差异反映了植物对环境压力的适应机制[31]。传统观点认为，残余 P 因其化学性质稳定而难以被植物直接利用[4]，但本研究通过 20 年连续 N 添加试验发现，长期 N 添加处理使兴安落叶松和水

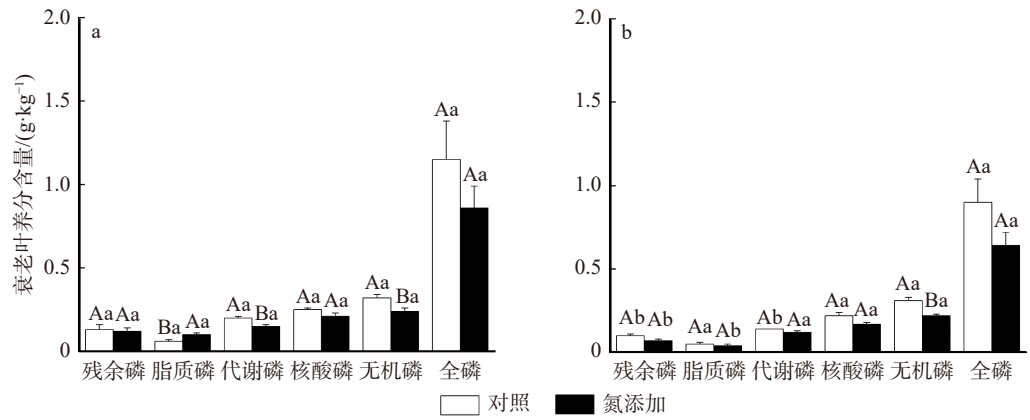
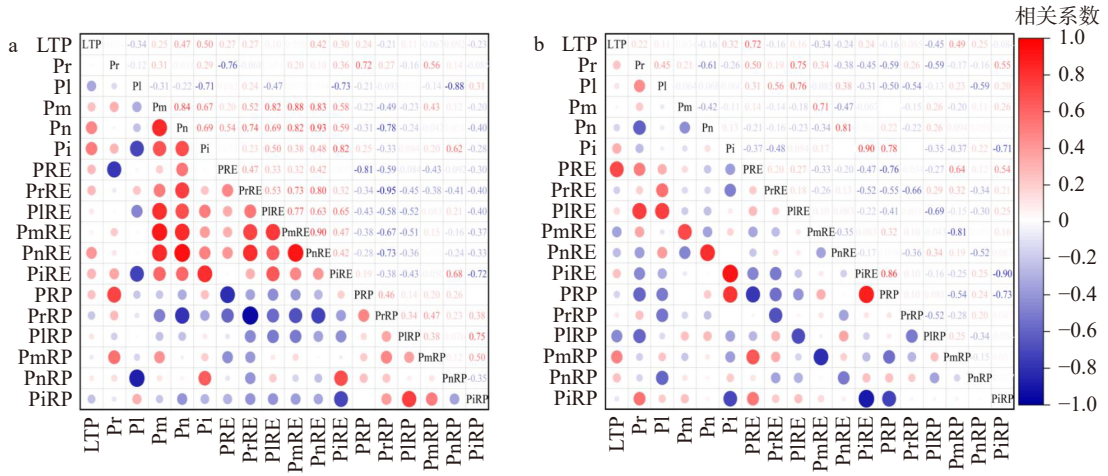


图 4　兴安落叶松(a)和水曲柳(b)叶片磷组分和全磷重吸收度(衰老叶养分含量)

Fig. 4　Leaf phosphorus fractions and total phosphorus resorption proficiency in *Larix gmelinii* (a) and *Fraxinus mandshurica* (b) (nutrient content of aging leaves)



LTP. 叶片全 P; Pr. 残余 P; Pl. 脂质 P; Pm. 代谢 P; Pn. 核酸 P; Pi. 无机 P; PRE. 全 P 重吸收率; PrRE. 残余 P 重吸收率; PlRE. 脂质 P 重吸收率; PmRE. 代谢 P 重吸收率; PnRE. 核酸 P 重吸收率; PiRE. 无机 P 重吸收率; PRP. 全 P 重吸收度; PrRP. 残余 P 重吸收度; PlRP. 脂质 P 重吸收度; PmRP. 代谢 P 重吸收度; PnRP. 核酸 P 重吸收度; PiRP. 无机 P 重吸收度。下同。

图 5 兴安落叶松对照(a)和氮添加(b)叶片全磷与其磷组分重吸收特征的相关系数

Fig. 5 Correlation coefficients between total leaf phosphorus and phosphorus fraction resorption traits in control (a) and nitrogen addition (b) treatments of *Larix gmelinii*

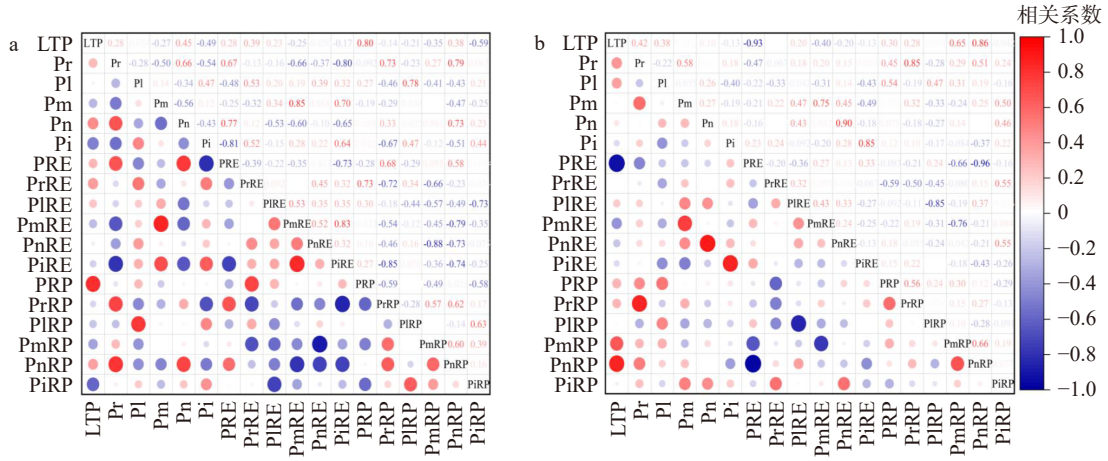


图 6 水曲柳对照(a)和氮添加(b)叶片全磷与其磷组分重吸收特征的相关系数

Fig. 6 Correlation coefficients between total leaf phosphorus and phosphorus fraction resorption traits in control (a) and nitrogen addition (b) treatments of *Fraxinus mandshurica*

曲柳叶片残余 P 含量显著降低(图 1)。这与 Yu 等[32]和 Meng 等[33]的研究结论一致，表明植物在 N 富集环境下可通过多机制协同作用，提升对残余 P 的动员能力。这种能力可能源于 N 信号对 NLP 转录因子的激活，进而触发 P 饥饿响应通路，上调 P 酸盐转运蛋白和酸性磷酸酶的表达，加速有机 P 的矿化过程[34]。此外，N 添加还可能通过重塑根际微生物群落结构，增加解 P 菌的丰度，间接提高土壤 P 的有效性[35]。同时，植物自身也可能通过强化衰老组织 P 回收效率来优化体内 P 分配[36]。在多年 N 添加处理的试验样地中，土壤中其他 P 组分的含量和形态已趋于稳定，此时植物可能优先动员“惰性”残余 P，从而导致其含量显著下降。类似的机制在 Camenzind 等[37]对热带高山森林丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi，AMF)的研究中得到了验证，进一步表明植物 P 利用策略具有显著的环境适应性。

本研究结果还揭示了兴安落叶松与水曲柳 P 利用策略的差异。对照和长期 N 添加处理下，兴安落叶松叶残余 P 含量显著高于水曲柳(图 1)。Aerts 等[38]的研究指出，针叶树种倾向于将更多 P 储存在非代谢形态，这与本研究的结果一致，表明兴安落叶松可能通过积累难溶性 P 构建稳定的 P 储存库。贾林巧等[39]的研究指出，阔叶树种在 N 富集环境下往往表现出更强的 P 获取与周转能力，这可以解释本研究中水曲柳在长期 N 添加后，其叶片无机 P 含量显著降低的现象。长期 N 添加后，水曲柳通过增加细根生物量和上调 P 转运蛋白基因表达提升 P 获取能力[40−41]，而兴安落叶松则借助外生菌根网络增强酸

性磷酸酶活性，维持 P 库稳定[42]。

3.2　兴安落叶松和水曲柳叶片全磷和磷组分重吸收特征对长期氮添加的响应

植物通过养分重吸收可更高效地利用体内资源，减少对外部养分供应的依赖[14]。长期 N 添加诱导的两树种叶片 P 重吸收特征变化呈现出显著的种间差异和组分特异性。与 Kobe 等[43]提出的全球尺度规律不同，本研究发现温带树种在 N 添加条件下叶片全 P 重吸收率反而提高(图 3、4)，这可能是因为两树种在长期 N 添加下形成了独特的适应策略。李素新等[19]对兴安落叶松的研究与本研究结果一致，表明长期 N 添加促进了两树种内部养分循环[21]。两树种可能更多地依赖于叶片全 P 重吸收来满足自身生长需求，进而提升叶片全 P 重吸收率。长期 N 添加导致兴安落叶松叶脂质 P 重吸收率显著降低，代谢 P、核酸 P 和无机 P 重吸收率增加(图 3)，这符合选择性重吸收假说的观点[44]，即植物会根据环境变化优先回收那些对生长和代谢更关键的养分。脂质 P 作为细胞膜主要成分，在长期 N 添加条件下被优先保留以维持膜结构完整性[45]，这也解释了其重吸收率降低的现象。叶代谢 P 和核酸 P 重吸收率的提高可能反映了植物对能量代谢和蛋白质合成的需求增加。本研究中兴安落叶片松和水曲柳叶片脂质 P 重吸收率均高于无机 P，且脂质含量在 5 种 P 组分中占比最高(图 3)。这与 Wang 等[46]的研究结论存在差异，反映了长期 N 添加下植物 P 利用策略的重要转变: 为满足快速生长需求，植物可能优先回收更具生物价值的膜结构组分(脂质 P)，而非传统认为易吸收的无机 P。水曲柳表现出更强的内稳态调节能力，仅叶片代谢 P 重吸收率显著降低(图 3)，这符合 Wright 等[47]提出的内稳态机制。

养分重吸收度用衰老叶片中养分含量表示，较高的养分重吸收度意味着衰老叶片中较低的养分含量[15]。基于衰老叶养分含量的变化可知(图 4)，长期 N 添加提高了两树种衰老叶片 P 重吸收度，其中叶片无机 P 的重吸收度显著提高，这与沈芳芳等[48]对杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林的研究结果一致，表明长期 N 添加改善了植物营养状况，提高了植物衰老叶片对 P 的重吸收能力。在 N 添加条件下，兴安落叶松衰老叶中残余 P 和脂质 P 含量显著高于水曲柳(图 4)，这反映出兴安落叶通过灵活调整各 P 组分回收比例适应环境变化的策略; 而水曲柳则通过维持稳定的重吸收模式表现出更强的环境缓冲能力。两树种在对照和长期 N 添加处理下均呈现一致的 P 组分层级关系，表现为衰老叶中脂质 P 含量最低，重吸收度最高，无机 P 含量最高，重吸收度最低(图 4)。两树种间的共性反映了 P 组分受本身的理化特性约束: 叶片脂质 P 作为细胞膜主要成分[45]，在衰老过程中被优先降解和重吸收; 而无机 P 作为终端代谢产物，容易在衰老叶片中积累。这种层级关系与全球植物养分重吸收规律一致[29]，表明尽管 N 添加可通过调节酸性磷酸酶活性等途径影响重吸收率[49]，但 P 组分的基本重吸收优先级仍由生物化学特性决定。

3.3　兴安落叶松和水曲柳叶片磷组分含量与其重吸收特征相关关系对长期氮添加的响应

兴安落叶松叶代谢 P、核酸 P 和无机 P 含量与对应重吸收率在对照和长期 N 添加条件下均保持显著正相关(图 5)，表明该树种主要依赖活性 P 组分维持 P 周转。这与 Ma 等[50]的研究结论一致，他们发现快速生长树种通常表现出较高的代谢 P 周转率，以支持其高生长需求。长期 N 添加导致兴安落叶松叶残余 P 与重吸收率的关系由负相关转为正相关，这一转变可能源于 N 富集诱导的酸性磷酸酶活性增强，从而促进残余 P 的矿化，使其转化为可被植物重新利用的无机 P。赵琼等[51]发现 N 添加可提高兴安落叶松细根的分解速率，加速 P 的释放，进一步验证了 N 富集对 P 周转的促进作用。兴安落叶松作为先锋树种，通过增强酶活性和 P 周转率适应 N 富集环境，符合其高生长速率的特性。

水曲柳 P 重吸收模式与兴安落叶松不同，其叶片全 P、残余 P 和脂质 P 含量与重吸收度的相关性强于与重吸收率的相关性(图 6)，表明水曲柳更倾向于通过结构性 P 的稳定回收来维持长期养分储存，而非快速代谢周转。Hidaka 等[52]的研究也指出，低 P 环境中植物会优先维持结构性 P 的储存以保障细胞膜稳定性。长期 N 添加后，水曲柳叶片代谢 P、核酸 P 和无机 P 与重吸收率呈正相关，但残余 P 与重吸收率的关系却由正相关转为负相关。这一现象可能源于 N 添加促使水曲柳将更多 P 分配到核酸合成等代谢过程，从而抑制了残余 P 的降解。孙艳等[53]的研究也指出，植物会通过调整内部 P 分配来适应养分环境变化，这与水曲柳的响应模式相符。水曲柳采取更保守的 P 分配策略，优先保障代谢活性组织的 P 需求，这可能与其在演替后期群落中的竞争策略有关。水曲柳的这种策略使其能够在养分有限的环境中保持稳定的生长和代谢。未来研究需要整合菌根共生和土壤 P 有效性等多维因子，以更全面地揭示不同树种 P 利用的调控机制。

4　结　　论

长期 N 添加下，两树种叶片全 P 含量无显著变

化，但残余 P 含量显著降低，且兴安落叶松的无机 P 含量显著高于水曲柳。在 P 回收策略方面，N 添加下兴安落叶松表现出快速周转模式，其叶片代谢 P、核酸 P 和无机 P 重吸收率提高；N 添加下水曲柳则呈现保守的养分利用模式，叶片代谢 P 重吸收率降低。同时，两树种全 P 重吸收度均提高。长期 N 添加导致两树种叶片残余 P 与叶片全 P 重吸收率的关系呈现相反的响应，兴安落叶松由负相关转为正相关，水曲柳则由正相关转为负相关，这反映了两者不同的 P 循环适应策略。这些发现不仅揭示了不同生活型树种 P 利用策略对 N 沉降的差异化响应，也为预测全球变化背景下森林生态系统 P 循环的变化提供了重要理论依据。

致谢 感谢东北林业大学王政权教授创建的长期氮添加试验平台。感谢西澳大学生物学院严理博士对植物叶片磷组分实验方法的指导。

参 考 文 献

[1] 梁燕, 刘家齐, 肖凡, 等. 氮沉降形态对西南岩溶区森林土壤有效磷来源的影响 [J]. 生态环境学报, 2024, 33(2): 192−201.
Liang Y, Liu J Q, Xiao F, et al. Effects of nitrogen deposition forms on the sources of available phosphorus in forest soils of karst areas in Southwest China[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2024, 33(2): 192−201.

[2] Wright S J. Nutrients limit carbon capture by tropical forests[J]. Nature, 2022, 608: 476−477.

[3] Tsujii Y, Atwell J B, Lambers H, et al. Leaf phosphorus fractions vary with leaf economic traits among 35 Australian woody species[J]. New Phytologist, 2024, 241(5): 1985−1997.

[4] Tsujii Y, Fan B, Atwell B J, et al. A survey of leaf phosphorus fractions and leaf economic traits among 12 co-occurring woody species on phosphorus-impoverished soils[J]. Plant and Soil, 2023, 489(1): 107−124.

[5] 何敏, 许秋月, 夏允, 等. 植物磷获取机制及其对全球变化的响应 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(3): 291−305.
He M, Xu Q Y, Xia Y, et al. Plant phosphorus acquisition mechanisms and their response to global climate changes[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(3): 291−305.

[6] Yan L, Zhang X Z, Han Z M, et al. Responses of foliar phosphorus fractions to soil age are diverse along a 2 Myr dune chronosequence[J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1621−1633.

[7] Wang J X, Qi Z M, Bennett E M. Managing mineral phosphorus application with soil residual phosphorus reuse in Canada[J]. Global Change Biology, 2024, 30(1): e17001.

[8] Mayor J R, Wright S J, Turner B L. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(1): 36−44.

[9] 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.

[10] Deng Q, Hui D F, Dennis S, et al. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis[J]. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(6): 713−728.

[11] Crowley K F, McNeil B E, Lovett G M, et al. Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the northeastern United States?[J]. Ecosystems, 2012, 15(6): 940−957.

[12] Su Y, Tang Y F, Hu Y, et al. Exploring plant adaptation strategies to phosphorus limitation induced by nitrogen addition: foliar phosphorus allocation and root functional traits analysis in two dominant subalpine tree species[J]. Journal of Plant Ecology, 2024, 17(4): rtae060.

[13] Lü X T, Freschet G T, Flynn D F B, et al. Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant–soil feedbacks and microscale heterogeneity in a semi-arid grassland[J]. Journal of Ecology, 2012, 100(1): 144−150.

[14] He M S, Yan Z B, Cui X Q, et al. Scaling the leaf nutrient resorption efficiency: nitrogen vs phosphorus in global plants[J]. Science of the Total Environment, 2020, 729: 138920.

[15] Sun X B, Li D J, Lü X T, et al. Widespread controls of leaf nutrient resorption by nutrient limitation and stoichiometry[J]. Functional Ecology, 2023, 37(6): 1653−1662.

[16] See C R, Yanai R D, Fisk M C, et al. Soil nitrogen affects phosphorus recycling: foliar resorption and plant-soil feedbacks in a northern hardwood forest[J]. Ecology, 2015, 96(9): 2488−2498.

[17] Su Y A, Ma X F, Gong Y M, et al. Responses and drivers of leaf nutrients and resorption to nitrogen enrichment across northern China’s grasslands: a meta-analysis[J]. Catena, 2021, 199(1): 105−110.

[18] Zhang Y, Yang G S, Shi F X, et al. Biomass allocation between leaf and stem regulates community-level plant nutrient resorption efficiency response to nitrogen and phosphorus additions in a temperate wetland of Northeast China[J]. Journal of Plant Ecology, 2021, 14(1): 58−66.

[19] 李素新, 张芸香, 郭晋平. 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 [J]. 水土保持学报, 2021, 35(5): 249−254, 263.
Li S X, Zhang Y X, Guo J P. Effects of nitrogen addition on leaf stoichiometry and nutrient resorption efficiency of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(5): 249−254, 263.

[20] 安卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801−807.
An Z, Niu D C, Wen H Y, et al. Effects of nitrogen addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(8): 801−807.

[21] 黎鹏宇, 何奕成, 纪宝明, 等. 养分添加对中国草地植物叶片养

分重吸收率的影响 [J]. 草地学报, 2024, 32(11): 3335−3343.
Li P Y, He Y C, Ji B M, et al. Effects of nutrient addition on leaf nutrient resorption efficiency in grassland species across China[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(11): 3335−3343.

[22] 贾淑霞, 赵妍丽, 孙玥, 等. 施肥对落叶叶片松和水曲柳人工林土壤微生物生物量碳和氮季节变化的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2063−2071.
Jia S X, Zhao Y L, Sun Y, et al. Effects of nitrogen fertilization on seasonal dynamics of soil microbial biomass carbon and nitrogen in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(9): 2063−2071.

[23] Huang S N, Wang F, Elliott E M, et al. Multiyear measurements on $\Delta^{17}O$ of stream nitrate indicate high nitrate production in a temperate forest[J]. Environmental Science & Technology, 2020, 54(7): 4231−4239.

[24] Burton A, Pregitzer K, Ruess R, et al. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes[J]. Oecologia, 2002, 131(4): 559−568.

[25] Jia S X, McLaughlin N B, Gu J C, et al. Relationships between root respiration rate and root morphology, chemistry and anatomy in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*[J]. Tree Physiology, 2013, 33(6): 579−589.

[26] 张自琰, 金光泽, 刘志理. 不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(3): 253−264.
Zhang Z Y, Jin G Z, Liu Z L. Effects of needle age on leaf traits and their correlations of *Pinus koraiensis* across different regions[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(3): 253−264.

[27] 闫媛媛, 郭琪, 管俊泽, 等. 红松和水曲柳叶生态化学计量及养分重吸收特征的地理变异 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(4): 977−984.
Yan Y Y, Guo Q, Guan J Z, et al. Geographical variation of ecological stoichiometry and nutrient resorption in leaves of *Pinus koraiensis* and *Fraxinus mandshurica*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(4): 977−984.

[28] 严理. 不同植物叶片磷组分特征及其与土壤养分的关系 [D]. 南宁: 广西大学, 2019.
Yan L. Characteristics of phosphorus fractions in plant leaves and their relationship with soil nutrients[D]. Nanning: Guangxi University, 2019.

[29] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants[J]. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205−220.

[30] Du B M, Ji H W, Liu S R, et al. Nutrient resorption strategies of three oak tree species in response to interannual climate variability[J]. Forest Ecosystems, 2021, 8: 1−11.

[31] Gao Y J, Zeng F J, Islam W Q, et al. Coexistence desert plants respond to soil phosphorus availability by altering the allocation patterns of foliar phosphorus fractions and acquiring different forms of soil phosphorus[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(6): 3770−3784.

[32] Yu Q S, Ni X F, Cheng X L, et al. Foliar phosphorus allocation and photosynthesis reveal plants' adaptative strategies to phosphorus limitation in tropical forests at different successional stages[J]. Science of The Total Environment, 2022, 846: 157456.

[33] Meng Q Q, Shi Z J, Yan Z B, et al. Independent and interactive effects of N and P additions on foliar P fractions in evergreen forests of southern China[J]. Forest Ecosystems, 2025, 12(30): 100265.

[34] Hu B, Chu C C. Nitrogen–phosphorus interplay: old story with molecular tale[J]. New Phytologist, 2020, 225(4): 1455−1460.

[35] Wang R Z, Yang J J, Liu H Y, et al. Nitrogen enrichment buffers phosphorus limitation by mobilizing mineral-bound soil phosphorus in grasslands[J]. Ecology, 2022, 103(3): e3616.

[36] 冯婵莹, 郑成洋, 田地. 氮添加对森林植物磷含量的影响及其机制 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(3): 185−196.
Feng C Y, Zheng C Y, Tian D. Impacts of nitrogen addition on plant phosphorus content in forest ecosystems and the underlying mechanisms[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(3): 185−196.

[37] Camenzind T, Hempel S, Homeier J, et al. Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest[J]. Global Change Biology, 2014, 20(12): 3646−3659.

[38] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. Academic Press, 1999, 30: 1−67.

[39] 贾林巧, 陈光水, 张礼宏, 等. 罗浮栲和米槠细根形态功能性状对短期氮添加的可塑性响应 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4003−4011.
Jia L Q, Chen G S, Zhang L H, et al. Plastic responses of fine root morphological traits of *Castanopsis fabri* and *Castanopsis carlesii* to short-term nitrogen addition[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12): 4003−4011.

[40] 尹天龙. 长期氮添加对落叶松和水曲柳人工林根系磷获取策略的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
Yin T L. Effects of long-term nitrogen addition on phosphorus acquisition strategies of *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.

[41] 丁一巍, 詹亚光, 张佳薇, 等. 水曲柳 2 个 PLT 转录因子基因的克隆及表达分析 [J]. 植物研究, 2019, 39(1): 139−147.
Ding Y W, Zhan Y G, Zhang J W, et al. Cloning and expression analysis of two PLT transcription factor genes in *Fraxinus mandshurica*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(1): 139−147.

[42] 赵凯歌, 周正虎, 金鹰, 等. 长期氮添加对落叶松和水曲柳人工林土壤碳、氮、磷含量和胞外酶活性的影响 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2022, 46(5): 177−184.
Zhao K G, Zhou Z H, Jin Y, et al. Effects of long-term nitrogen addition on soil carbon, nitrogen, phosphorus and extracellular enzyme activities in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(5): 177−184.

[43] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set[J]. Ecology, 2005, 86(10): 2780−2792.

[44] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency[J]. Ecology, 1996, 77(6): 1716−1727.

[45] Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, et al. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants[J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 306−320.

[46] Wang F C, Fang X M, Wang G G, et al. Effects of nutrient addition on foliar phosphorus fractions and their resorption in different-aged leaves of Chinese fir in subtropical China[J]. Plant and Soil, 2019, 443(1−2): 41−54.

[47] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species[J]. Functional Ecology, 2003, 17(1): 10−19.

[48] 沈芳芳, 李燕燕, 刘文飞, 等. 长期氮沉降对杉木人工林叶、枝氮磷养分再吸收的影响 [J]. 植物生态学报, 2018, 42(9): 926−937.
Shen F F, Li Y Y, Liu W F, et al. Effects of long-term nitrogen deposition on nitrogen and phosphorus resorption in leaves and branches of *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(9): 926−937.

[49] 岳可欣, 龚吉蕊, 于上媛. 氮添加下典型草原凋落物质量和土壤酶活性对凋落物分解速率的影响 [J]. 草业学报, 2020, 29(6): 71−82.
Yue K X, Gong J R, Yu S Y, et al. Effects of litter quality and soil enzyme activity on litter decomposition rate in typical grassland subject to nitrogen addition[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(6): 71−82.

[50] Ma B Y, Ge J L, Zhao C M, et al. Plant economics spectrum governs leaf nitrogen and phosphorus resorption in subtropical transitional forests[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 764.

[51] 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.
Zhao Q, Liu X Y, Hu Y L, et al. Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(5): 14−19.

[52] Hidaka A, Kitayama K. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(3): 849−857.

[53] 孙艳, 洪婉婷, 韩阳, 等. 植物内部磷循环利用提高磷效率的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(12): 2216−2228.
Sun Y, Hong W T, Han Y, et al. Research progress on improving phosphorus efficiency through internal phosphorus cycling in plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2021, 27(12): 2216−2228.

（责任编辑 孟 瑶
责任编委 孟 平）