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

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

黎鹏宇 李佳璞 何奕成 田大栓 纪宝明

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

Li Pengyu, Li Jiapu, He Yicheng, Tian Dashuan, Ji Baoming

引用本文:
黎鹏宇, 李佳璞, 何奕成, 田大栓, 纪宝明. 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[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):93–103. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230091
Li Pengyu, Li Jiapu, He Yicheng, Tian Dashuan, Ji Baoming. Response and mechanism of plant leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiency to nutrient addition in an alpine meadow[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):93–103. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230091

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230091

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

氮磷添加和干旱对高寒草甸优势植物叶片化学计量的影响

Effects of nitrogen, phosphorus addition and drought on leaf stoichiometry in dominant species of alpine meadow

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 115–123. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190469

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

氮添加及接种处理对1年生樟子松苗木根系形态及养分含量的影响

Responses of root morphology and nutrient content of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to nitrogen addition and inoculation treatments

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 1–7. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200071

黄栌叶片光合特性对氮磷钾配施的响应

Response of leaf photosynthetic characteristics of *Cotinus coggygria* to combined application of mineral nitrogen, phosphorus and potassium

北京林业大学学报, 2021, 43(2): 63–71. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200199

黄土高原高寒区不同人工林土壤养分及生态化学计量特征

Soil nutrients and ecostoichiometric characteristics of different plantations in the alpine region of the Loess Plateau

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 88–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200149

磷肥施用方式对蓝莓苗木生长及养分吸收的影响

Effects of P fertilization methods on growth and nutrient uptake of *Vaccinium* spp. seedlings

北京林业大学学报, 2020, 42(2): 114–123. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190235

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230091

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

黎鹏宇[1,2]　李佳璞[3]　何奕成[2,4]　田大栓[2]　纪宝明[1]

（1. 北京林业大学草业与草原学院，北京 100083；2. 中国科学院地理科学与资源研究所，北京 100101；3. 南京农业大学资源与环境科学学院，江苏 南京 210095；4. 中国农业大学草业科学与技术学院，北京 100193）

摘要:【目的】本研究旨在揭示植物叶片氮和磷重吸收率对氮磷添加及交互作用的响应和机理，明确高寒草甸植物养分利用策略多样性。**【方法】**以高寒草甸优势植物（垂穗披碱草、发草、灰苞蒿和鹅绒委陵菜）为研究对象，基于氮和磷添加两因子交互试验，研究高寒植物叶片养分重吸收率对养分添加的响应。**【结果】**（1）禾本科叶片氮重吸收率随氮添加而增加，但杂类草叶片不受影响；此外，4 种植物叶片磷重吸收率均不受氮添加的影响。（2）磷添加对所有植物叶片氮重吸收率和两种杂类草叶片磷重吸收率没有显著影响，但提高了禾本科叶片的磷重吸收率。（3）氮和磷共同添加降低了垂穗披碱草、灰苞蒿和鹅绒委陵菜叶片氮重吸收率，但提高了发草叶片的氮重吸收率。此外，氮和磷同时添加对 4 种植物叶片磷重吸收效率没有显著影响。**【结论】**综上所述，本研究揭示了养分富集下高寒植物 3 种不同的养分重吸收策略，即对外源获取的养分全部重吸收（绿叶养分增加但凋落叶不增加）、部分重吸收（绿叶和凋落叶同时增加，但凋落叶增加较慢）和不进行重吸收（绿叶和凋落叶均增加，但凋落叶的幅度大于或等于绿叶；或绿叶和凋落叶不响应）。这些研究结果为理解高寒植物养分内循环策略的多样性和互补性提供了一定的启示。

关键词：高寒草甸；养分添加；氮重吸收率；磷重吸收率

中图分类号：Q945.79　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)01−0093−11

引文格式：黎鹏宇，李佳璞，何奕成，等. 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［J］. 北京林业大学学报，2024，46(1)：93−103. Li Pengyu, Li Jiapu, He Yicheng, et al. Response and mechanism of plant leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiency to nutrient addition in an alpine meadow［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 93−103.

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

Li Pengyu[1,2]　Li Jiapu[3]　He Yicheng[2,4]　Tian Dashuan[2]　Ji Baoming[1]

(1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
3. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China;
4. College of Grassland Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract:［**Objective**］The purpose of our study was to reveal the response and mechanism of plant leaf nutrient resorption efficiency to nitrogen and phosphorus addition and their interaction, and to clarify the diversity of plant nutrient use strategies in alpine meadows.［**Method**］To answer this question, we performed an experiment of N and P addition in an alpine meadow, measured leaf nutrient resorption efficiency in four dominant species (*Elymus nutans*, *Deschampsia cespitosa*, *Artemisia roxburghiana*, *Potentilla anserina*).［**Result**］(1) N addition had positive effects on leaf N resorption efficiency (NRE) in

收稿日期: 2023−04−25　**修回日期:** 2023−08−01

基金项目: 国家重点研发计划（2017YFA0604802、2017YFA0604801）。

第一作者: 黎鹏宇。主要研究方向：草地生态学。Email: lpy126bk@126.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号。

责任作者: 纪宝明，教授，博士生导师。主要研究方向：土壤微生物生态学。Email: baomingji@bjfu.edu.cn　地址：同上。

本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

graminoids, but the leaf NRE of forbs was not affected by N addition, while it did not affect P resorption efficiency (PRE) among four plant species. (2) P addition had no significant effect on the leaf NRE of all plants and the leaf PRE of two forbs, but increased the leaf PRE of graminoids. (3) N and P addition together reduced leaf NRE in *E. nutans*, *A. roxburghiana* and *P. anserina*, but increased NRE in *D. cespitosa*. Moreover, the combination of N and P addition had not significant effect on leaf PRE of four plants. [**Conclusion**] Overall, our study indicates that alpine plants adopt three nutrient resorption strategies for more nutrient supply: full resorption (increase green leaf nutrient but no change in senescent leaf), partial resorption (more increase in green leaf nutrient than senescent leaf) and no resorption (similar increase in green and senescent leaf nutrient). These findings provide implications for understanding the diversity and complementarity of nutrient internal circulation strategies in alpine plants.

Key words: alpine meadow; nutrient addition; nitrogen resorption efficiency; phosphorus resorption efficiency

植物叶片养分重吸收是指植物从衰老器官中回收养分并转运到发育组织中的过程，能够减少植物对外部养分的依赖[1−2]，对植物生长、凋落物分解和养分循环有着重要意义[3−5]。前人研究发现氮添加对叶片氮重吸收率的影响包括没有影响[6−10]和负效应两种结果[11−12]。而氮添加对叶片磷重吸收率的研究结果则不同，表现为促进[7,13]、或者不影响[4−6,8−11]。同时，前人发现磷添加对叶片磷重吸收率有明显抑制作用[14−15]，或者不影响磷重吸收率[4,8]。而氮重吸收率对磷添加的响应表现为增加[9]或不响应[8,15]。此外，氮磷共同添加对养分重吸收率的影响主要表现为不影响[14,16−17]或抑制作用[17]。基于前人研究，导致这些结果变异可能与气候差异，本地土壤养分和植物功能群有关[18−22]。总体上来说，目前不同研究结果之间还缺乏统一的概念解释框架，以便梳理不同响应结果背后对应的机理和植物养分策略。

大部分前人研究显示，养分添加会降低叶片养分重吸收率[11−12,14−15]（图 1a）。一般来说，氮添加通过提升土壤有效氮从而缓解氮限制，导致植物更容易从土壤中获取氮。同时，相关研究表明植物从土壤中获取氮的成本更低[23−25]，因而植物可能会倾向于优先获取土壤氮资源，最终间接地抑制了植物氮重吸收率。磷重吸收效率受到抑制的原因可能是因为养分添加提升了土壤磷的可用性[26]，并增强了土壤磷的转化[27]，使植物更易从土壤中获取磷，从而降低植物叶片磷重吸收效率。相较于单独添加氮或磷的研究，氮磷共同添加对叶片氮重吸收率的研究较少，有项研究结果显示氮磷共同添加降低了植物叶片氮重吸收率[17]，这可能是因为植物受到氮磷共同限制。由于养分重吸收由绿叶和凋落叶养分的响应共同决定，因此养分重吸收效率的负响应指示出在养分添加条件下凋落叶养分含量的增幅大于绿叶，即植物对绿叶的养分增量不进行重吸收（图 1b），这可能反映出当植物不受到土壤养分限制时，即使绿叶增加了养分浓度，植物也不会对多吸收的养分进行重吸收。

部分研究发现养分添加对植物叶片养分重吸收率没有影响[1,4−11,15]（图 1c）。例如，有的研究发现氮重吸收率不受氮添加的影响。一般而言，相比于其他生态系统，氮限制地区具有更强的氮重吸收率，氮重吸收率不受氮添加影响的原因可能是研究地区不受氮限制影响，这也解释了植物叶片磷重吸收率不受磷添加影响的原因，即研究地区处于富含磷生境中。另有一些研究结果显示氮磷共同添加不影响叶片养分重吸收率[14,16−17]，原因可能是植物养分内循环不受氮磷共同限制影响。这种养分重吸收率对养分添加没有响应对应绿叶养分和凋落叶养分的增幅一致或均无响应两种可能性，即对从外源获取的养分不进行重吸收（图 1d、e）。养分重吸收率作为植物对土壤养分有效性长期适应的结果[28]，植物对外源输入多余的养分采取无养分重吸收策略可能更大程度上受到养分重吸收成本的影响[29]，尤其是养分竞争能力弱的植物，根系获取养分效率也较低，因此依赖于从凋落叶中获取养分。然而，养分竞争能力较强的植物从土壤中获取养分所耗能量更少，因此也更具有竞争优势。植物采取无养分重吸收策略反映了植物保守的养分利用策略。

在养分严重限制地区，养分添加可能会增加叶片养分重吸收率，但是很少有研究发现这种响应[30−31]（图 1f）。养分重吸收率提高的原因可能是该地区的植物通过提高养分内部循环能力来适应这种生境，即增强了对凋落叶养分的重吸收能力[31−32]。这种养分重吸收率的正响应对应养分添加增加了绿叶养分含量，而凋落叶养分含量无变化或增幅小于绿叶两种情况，即植物对外源供应吸收的养分采取全部重吸收（图 1g）和部分重吸收（图 1h）两种策略。当植物

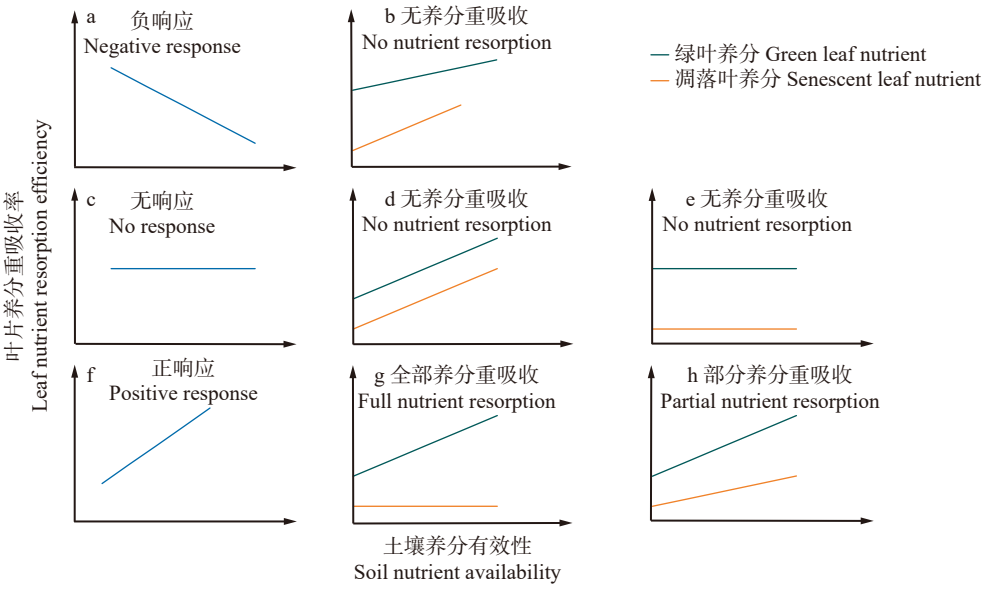


图 1　沿土壤养分梯度植物养分重吸收率以及对应的绿叶和凋落叶养分的不同响应概念图

Fig. 1　Conceptual diagram of nutrient reabsorption efficiency of plants along soil nutrient gradients and corresponding different responses of nutrients in green and fallen leaves

从土壤中获取的养分严重不足以保证养分需求，植物可能倾向于加强内部养分循环，从而产生了对外源供应获取的养分采取全部重吸收的策略，因此植物具有很强养分内循环能力。而采取养分部分重吸收策略的植物可能对养分需求较小，或者更易从土壤中获取养分[33]。植物采取的养分重吸收策略反映了植物养分内循环能力相对较弱。

综上所述，土壤养分限制状况是影响植物叶片养分重吸收率的主要机理，但是目前在养分严重限制地区的研究还比较缺乏[23,30,34–36]。因此，我们选择青藏高原高寒草甸植物为研究对象[37]，主要考虑青藏高原属于高海拔地区，常年低温限制了生态系统的养分循环，从而加剧了植物的养分限制，导致其对养分输入比较敏感[38–41]。并且，我们的试验区域年降雨量比较高，增强了土壤养分淋溶作用，会进一步加剧土壤养分的限制程度。基于此，本研究以高寒草甸优势植物为研究对象，开展氮、磷添加及其交互控制试验，旨在揭示植物养分重吸收率对养分添加的响应和机理，拟解决的科学问题如下：(1)高寒草甸优势植物叶片养分重吸收率如何响应氮添加、磷添加及其交互作用?(2)驱动高寒植物养分重吸收率不同响应背后的机理是什么?

1　研究区概况和研究方法

1.1　研究区概况

研究样地处于西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站(32°49′59″N，102°34′53″E，海拔 3 490 m)。样地温差较大，年平均气温为 1.4 ℃。1961—2013 年期间平均降水量为 747 mm，5—9 月降水量占全年总降水量 80%。植被类型属高寒草甸类，优势种包括禾本科的垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和发草(*Deschampsia cespitosa*)，菊科的灰苞蒿(*Artemisia roxburghiana*)以及蔷薇科的鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等。0 ~ 10 cm 土壤有效氮含量为 15.168 mg/kg，有效磷含量为 5.963 mg/kg，pH 值为 5.96。

1.2　研究方法

1.2.1　试验设计

实验平台于 2018 年加入全球大型标准化联网实验(nutrient network)[42]，本试验采用随机区组设计，处理设置对照(CK)、氮添加(N)、磷添加(P)，氮和磷共同添加(N + P)，每个处理各 4 个重复，共 16 个小区。小区面积为 4 m × 4 m，相互间隔 2 m。氮肥采用纯 N 量为 46.6 % 的树脂包膜尿素，磷肥采用含 P_2O_5 量 12.0% 的重过磷酸钙，本研究采用统一的养分添加标准，氮和磷添加量均为 10 g/(m^2·a)，该养分添加标准与全球 nutrient network 设计相一致[43–44]，并于每年 5 月初的连续阴雨天进行施肥，将氮肥、磷肥均匀撒在相应试验小区内。

1.2.2　样品采集与室内分析

本试验选取了该样地中 4 种优势植物，分别是垂穗披碱草、发草、灰苞蒿、鹅绒委陵菜，生长周期为 5—10 月，2020 年 4 种优势植物生物量分别为 238.87、248.52、56.74、49.36 g/m^2，共占总生物量的 63.98%。植物绿叶采样时间为 2020 年 8 月 4—10 日，凋落叶采样时间为 2020 年 10 月 4—10 日，

在远离小区边缘位置随机选取两个位置后用两个 0.1 m × 1.0 m 样方框，剪取所有植物的地上生物量，随后进行室内分种，按物种分类后选取完好健康的绿叶并分装入标记好的信封袋。于 10 月 4—10 日随机选取土壤表层中 4 种植物整片完好的凋落叶，并按照物种分类后分装入标记好的信封袋中。绿叶和凋落叶放入 65 ℃ 烘箱烘至恒质量后称质量。植物叶片烘干样品采用球磨仪（NM200，Retsch，Haan，Germany）粉碎后，使用连续流动分析仪（SAN Plus，Skalar，Netherlands）测定植物叶片氮元素含量，同时使用 ICP-MS 测定叶片磷元素含量。

每个小区内随机选取 5 个位置，取样 0 ~ 10 cm 土壤，随后混匀过 2 mm 孔筛。将土样分成 2 份，一份新鲜土样置于冰箱冷冻保存，使用连续流动分析仪（SAN Plus，Skalar，Netherlands）测定土壤可利用氮（AN），另一份土样风干后使用球磨仪粉碎，并使用 $NaHCO_3$ 浸提—钼锑抗比色法测定土壤速效磷（AP）。

1.2.3 数据分析

养分重吸收率的计算采用 Boerner[45]提出的计算方式，$R_N = ((N_g - N_s)/N_g) \times 100\%$；$R_P = ((P_g - P_s)/P_g) \times 100\%$；式中 R_N、R_P 分别为植物氮、磷重吸收率，N_g、P_g 为绿叶中氮、磷含量，N_s、P_s 为凋落叶中氮、磷含量。

利用两因素方差分析氮和磷添加及交互作用对植物叶片养分含量和植物叶片养分重吸收效率的影响。利用独立样本 T 检验分别比较 N、P 添加或（N + P）同时添加与对照之间的植物叶片养分重吸收效率或植物叶片养分含量的差异。利用线性回归分析土壤有效氮、有效磷与植物叶片氮和磷含量之间的定量关系。上述统计分析使用 SPSS 软件（SPSS 26 for mac，SPSS Inc. Chicago，IL，USA）和 R 4.1 完成，制图使用 OriginPro 2021 和 ggplot 2 程序包。

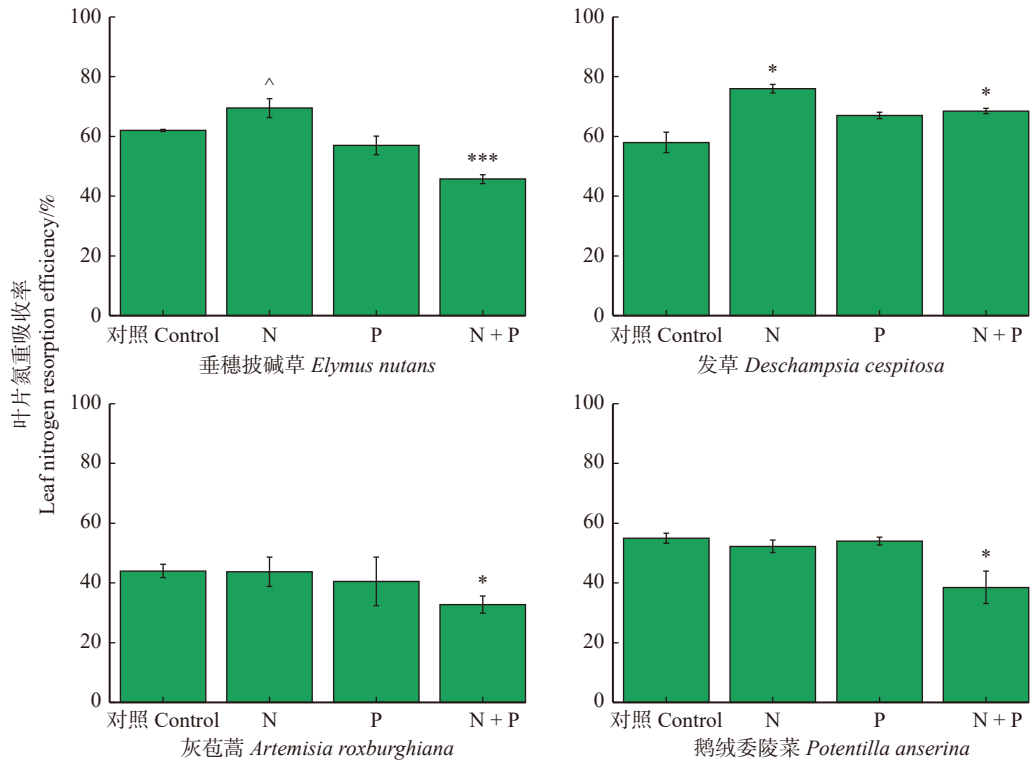
2 结果与分析

2.1 植物叶片养分重吸收率对氮添加的响应

研究结果显示，氮添加对垂穗披碱草和发草的叶片氮重吸收率分别提升了 7.5% 和 18.0%，但是对杂类草（灰苞蒿和鹅绒委陵菜）没有影响（图 2）。相应地，两种禾本科植物绿叶氮含量随氮添加的增幅为 31.8% 和 44.30%，但对其凋落叶的氮含量没有显著影响（图 3）。不同的是，两种杂类草的绿叶和凋落叶氮含量均不受氮添加影响。对于叶片磷重吸收率，氮添加均不影响 4 种植物，同时也不影响它们的绿叶和凋落叶的磷含量（图 4、5）。

2.2 植物叶片养分重吸收率对磷添加的响应

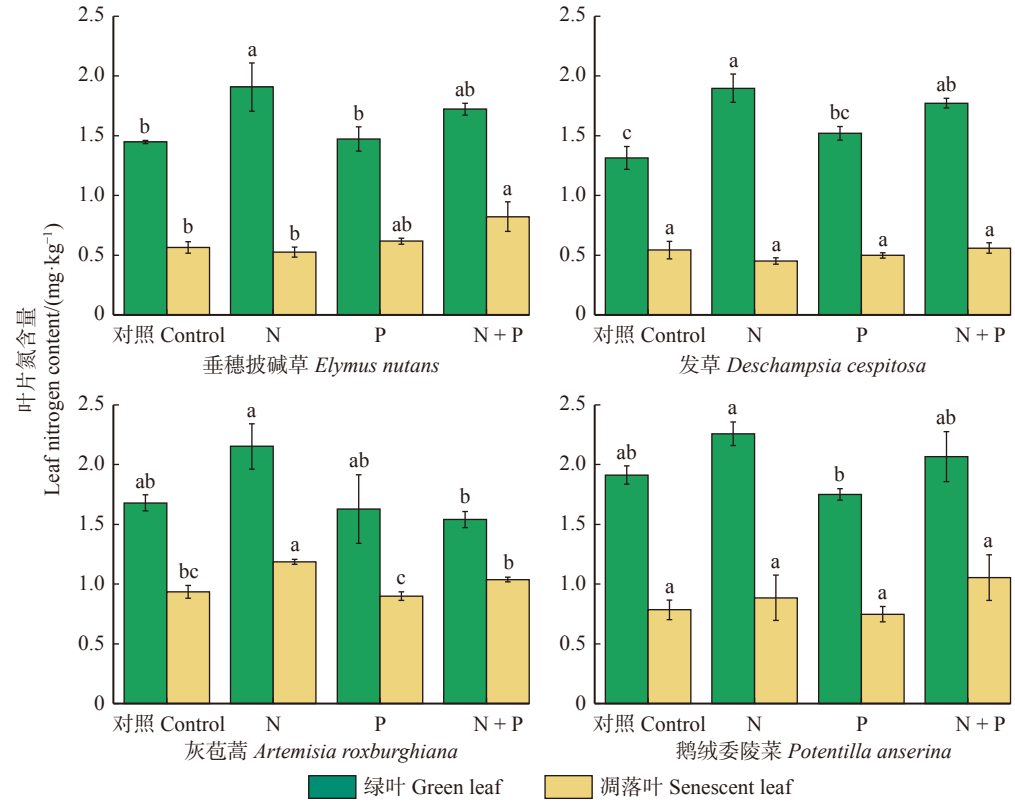
我们发现磷添加不影响 4 种植物叶片氮的重吸



^、*分别表示在 $P < 0.1$、0.05 水平上处理与对照差异显著。下同。^, * indicate a significant treatment effect compared with control treatment at $P < 0.1$, 0.05 level, respectively. The same below.

图 2 4 种植物叶片氮重吸收效率对氮添加（N）、磷添加（P）和氮磷同时添加（N + P）的响应

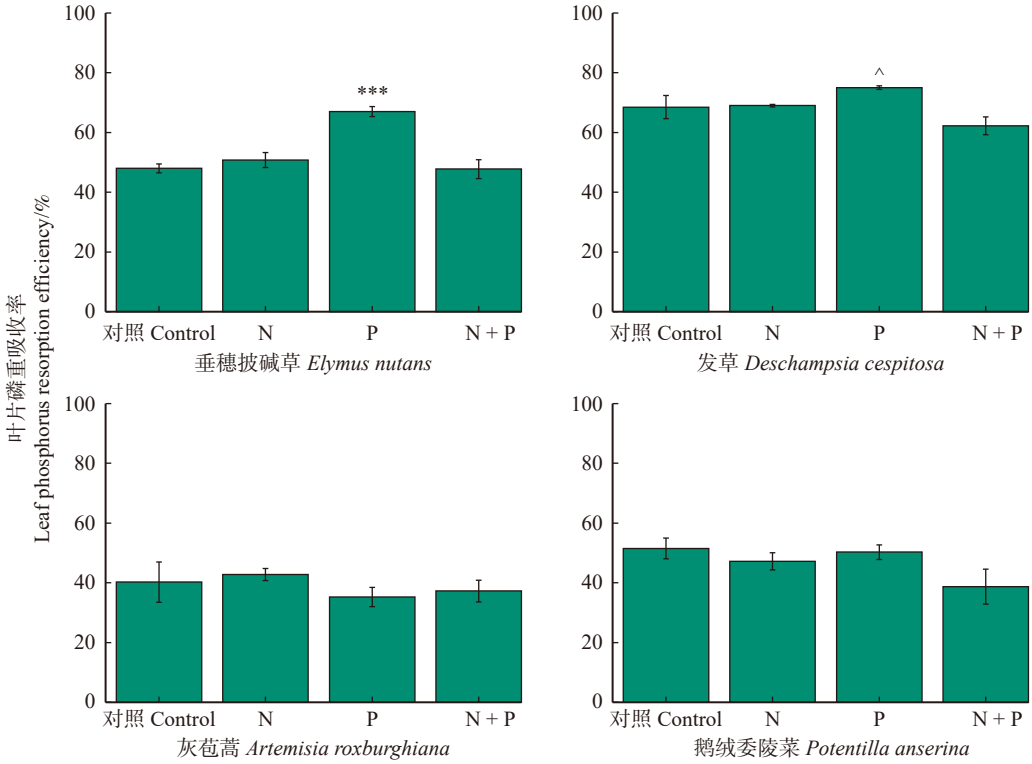
Fig. 2 Responses of nitrogen resorption efficiency in four plant species leaves to nitrogen (N), phosphorus (P) addition and their combined treatments (N + P)



不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。Different lowercase letters indicate a significant difference between control and treatment ($P < 0.05$). The same below.

图 3　氮添加(N)、磷添加(P)和氮磷同时添加(N + P)对 4 种植物绿叶和凋落叶氮含量的影响

Fig. 3　Effects of nitrogen addition (N), phosphorus addition (P) and their combined treatments (N + P) on nitrogen concentration in green and senescent leaves of four plant species



表示在 $P < 0.001$ 水平上处理与对照差异显著。 indicates a significant difference between treatment and control at $P < 0.001$ level.

图 4　4 种植物叶片磷重吸收率对氮添加(N)、磷添加(P)和氮磷同时添加(N + P)的响应

Fig. 4　Responses of phosphorus resorption efficiency in four plant species to nitrogen addition (N), phosphorus addition (P) and their combined treatments (N + P)

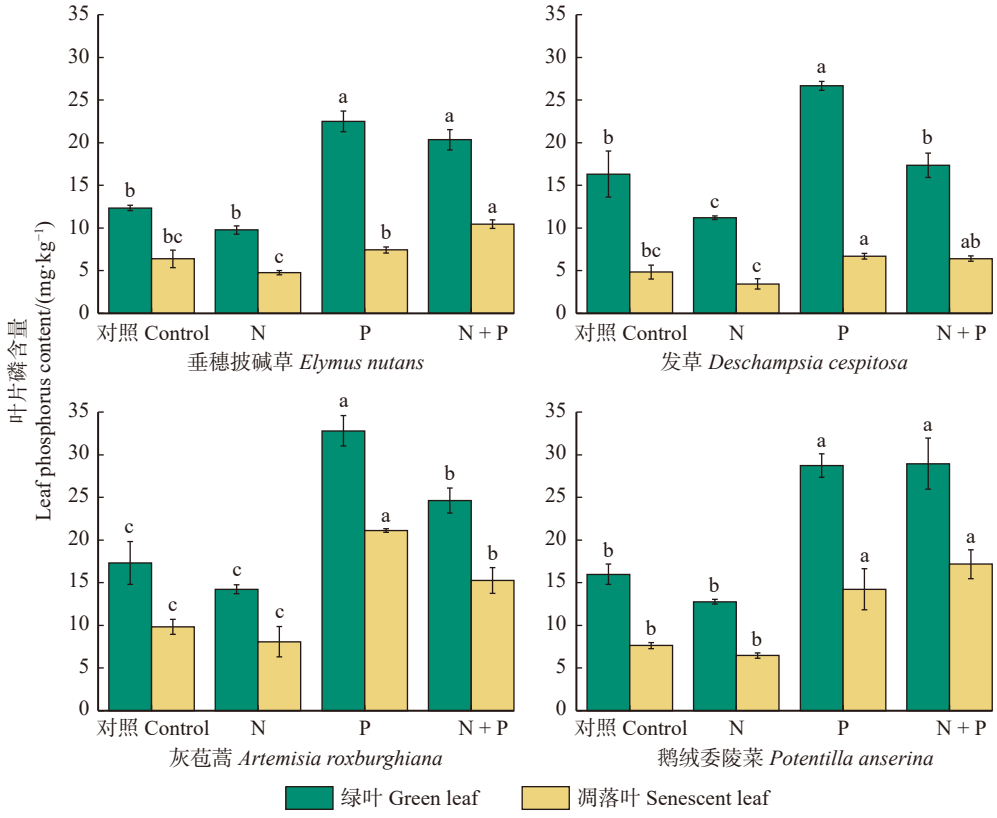


图 5 氮添加(N)、磷添加(P)和氮磷同时添加(N + P)对 4 种植物绿叶和凋落叶磷含量的影响

Fig. 5 Effects of nitrogen addition (N), phosphorus addition (P) and their combined treatments (N + P) on phosphorus concentration in green and senescent leaves of four plant species

收率(图 2),同时对所有植物绿叶和凋落叶的氮含量也没有显著影响(图 3)。但是,两种禾本科植物的叶片磷重吸收率对磷添加表现为正响应,分别提高了 19.0% 和 6.5%(图 4)。相应地,这两种植物绿叶磷含量增幅分别为 82.3% 和 63.4%,显著大于其凋落叶磷含量的增幅(16.2% 和 38.4%)(图 5)。此外,磷添加不影响两种杂类草植物的磷重吸收率(图 4),同时这两种植物绿叶和凋落叶的磷含量随磷添加而增加,并且绿叶和落叶磷含量的增幅类似。

2.3 植物叶片养分重吸收率对氮磷同时添加的响应

氮磷共同添加导致垂穗披碱草、灰苞蒿和鹅绒委陵菜的氮重吸收率分别降低了 16.2%、11.2% 和 16.5%(图 2)。并且,我们发现氮磷共同添加均增加了 3 种植物绿叶和凋落叶的氮含量,但凋落叶氮含量的增幅更大(凋落叶的增幅为 11.0% ~ 45.6%,绿叶的增幅为−8.3% ~ 19.0%)(图 3)。相反,氮磷同时添加提升发草叶片氮重吸收率的幅度为 10.5%(图 2)。同时,结果显示该处理增加发草绿叶氮含量的幅度为 34.8%,但对其凋落叶的氮含量无影响(图 3)。此外,氮磷同时添加不影响所有植物的磷重吸收率(图 4)。并且,垂穗披碱草、发草和鹅绒委陵菜绿叶和凋落叶的磷含量均随养分添加而增加,但对发草绿叶和凋落叶的磷含量没有显著影响(图 5)。

2.4 植物绿叶和凋落叶养分与土壤氮和磷可利用性的关系

基于进一步分析植物叶片养分含量与土壤养分可利用性的关系,结果显示发草和鹅绒委陵菜的绿叶氮含量与土壤有效氮线性正相关(图 6)。并且,我们发现垂穗披碱草、灰苞蒿和鹅绒委陵菜的绿叶磷含量与土壤有效磷显著正相关。对于凋落叶养分,灰苞蒿和鹅绒委陵菜的氮含量与土壤有效氮存在正相关关系,同时两种杂类草的凋落叶磷含量也与土壤有效磷显著相关。此外,氮磷同时添加对垂穗披碱草和发草的叶片氮和磷重吸收率存在显著交互作用,但对灰苞蒿和鹅绒委陵菜的养分重吸收率无显著交互作用(表 1)。

3 讨 论

本研究揭示高寒草甸禾本科植物的叶片养分重吸收率对养分添加表现为正响应,这与前人研究的主要发现是相反的[11−12,14−15]。而驱动这一响应的主要原因可能是本试验区域长期受到低温限制和高降雨的淋溶作用,使植物受到养分限制的程度比较强。为了适应严重的养分限制,植物倾向于增强其体内的养分循环,最终提升了叶片养分重吸收率。

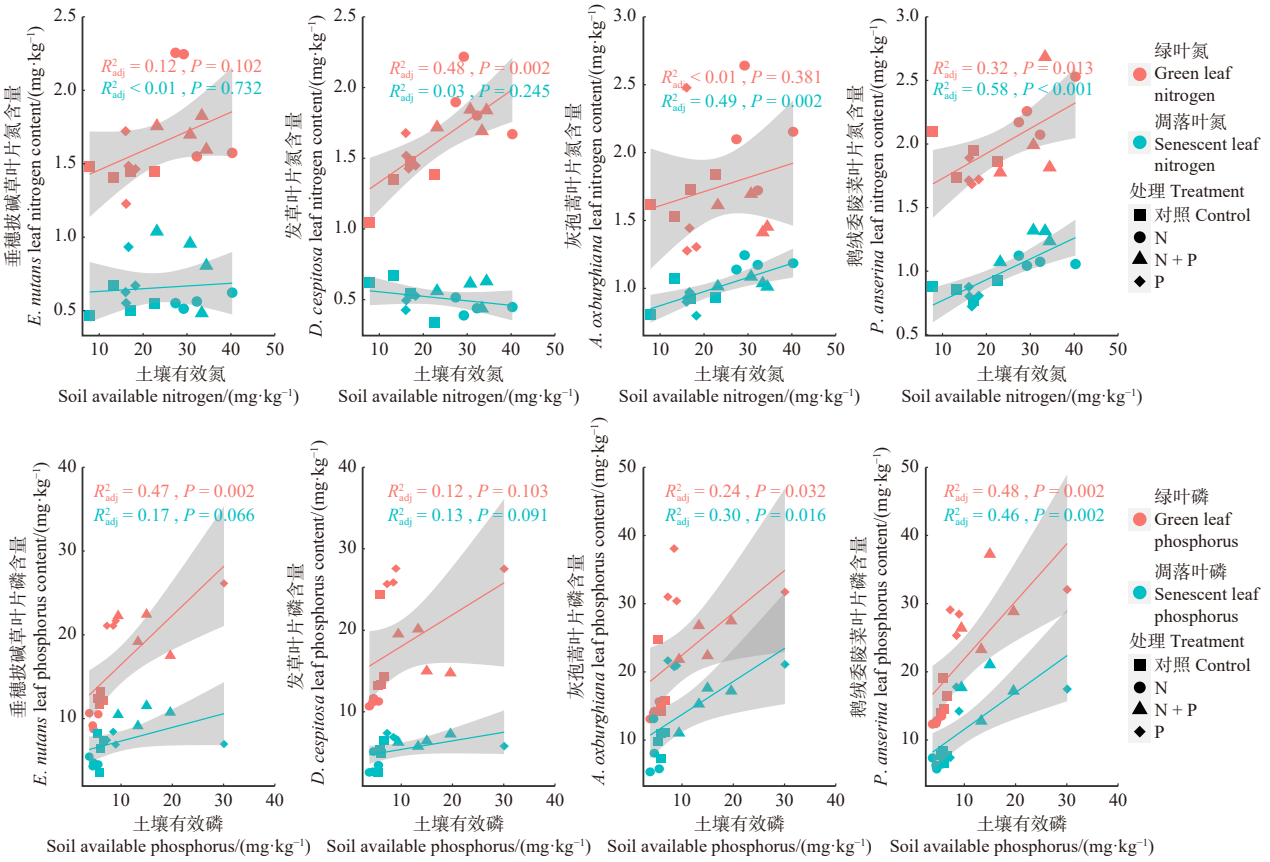


图 6　土壤有效氮或有效磷与 4 种植物绿叶和凋落叶的养分含量之间的关系

Fig. 6　Relationship between soil available nitrogen or phosphorus and green or senescent leaf nutrient contents in four plant species

表 1　氮、磷添加及其交互作用对 4 种植物绿叶和凋落叶的养分含量以及氮和磷重吸收率影响的两因素方差分析

Tab. 1　Two-way ANOVA on the effects of nitrogen and phosphorous addition on green and senescent leaf nutrient concentration and nutrient resorption efficiency

物种 Species	指标 Index	氮添加 N addition	磷添加 P addition	氮磷交互作用 N × P interaction
垂穗披碱草 *Elymus nutans*	绿叶氮含量 Green leaf nitrogen content	**9.503****	0.481	0.886
	凋落叶氮含量 Senescent leaf nitrogen content	0.823	**6.819***	0.488
	氮重吸收率 Nitrogen resorption efficiency	0.766	**39.198*****	**15.953****
	绿叶磷含量 Green leaf phosphorus content	**6.794***	**131.218*****	0.053
	凋落叶磷含量 Senescent leaf phosphorus content	1.327	**30.389*****	**14.597****
	磷重吸收率 Phosphorus resorption efficiency	**12.460****	**12.290****	**22.770*****
发草 *Deschampsia cespitosa*	绿叶氮含量 Green leaf nitrogen content	**25.652*****	0.227	3.900
	凋落叶氮含量 Senescent leaf nitrogen content	0.117	0.472	3.071
	氮重吸收率 Nitrogen resorption efficiency	**24.287*****	0.161	**19.047*****
	绿叶磷含量 Green leaf phosphorus content	**21.625*****	**28.256*****	1.834
	凋落叶磷含量 Senescent leaf phosphorus content	2.227	**18.638****	0.988
	磷重吸收率 Phosphorus resorption efficiency	**5.350***	0.009	**6.918***
灰苞蒿 *Artemisia roxburghiana*	绿叶氮含量 Green leaf nitrogen content	1.217	3.466	2.466
	凋落叶氮含量 Senescent leaf nitrogen content	**29.555*****	**6.503***	2.600
	氮重吸收率 Nitrogen resorption efficiency	0.701	2.203	0.580
	绿叶磷含量 Green leaf phosphorus content	**10.669****	**56.367*****	2.207
	凋落叶磷含量 Senescent leaf phosphorus content	**9.194***	**54.704*****	2.674
	磷重吸收率 Phosphorus resorption efficiency	0.313	1.532	0.005
鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*	绿叶氮含量 Green leaf nitrogen content	**7.005***	1.971	0.017
	凋落叶氮含量 Senescent leaf nitrogen content	**72.432*****	1.885	**8.259***
	氮重吸收率 Nitrogen resorption efficiency	**8.840***	**5.448***	4.439
	绿叶磷含量 Green leaf phosphorus content	0.734	**67.760*****	0.950
	凋落叶磷含量 Senescent leaf phosphorus content	0.353	**33.474*****	1.900
	磷重吸收率 Phosphorus resorption efficiency	4.163	1.476	0.762

因此，冷湿环境可能导致植物的养分重吸收率比较高并对养分添加产生正响应。但是，我们也发现叶片养分重吸收率会随不同植物功能群或不同养分重吸收表现出不同的响应。如氮磷同时添加降低了大部分植物的氮重吸收率，表明植物氮重吸收相关的生理活动可能受到土壤氮磷养分的共同限制。而杂类草的叶片养分重吸收率对氮或磷添加均无响应，反映杂类草倾向于以获取土壤养分为主。因此，导致这些不同响应结果可能主要受到了本研究区域的土壤养分限制状况、植物的化学计量比例及其根系性状等。

首先，我们发现部分高寒植物叶片养分重吸收效率对养分添加表现为正响应，这与前人主要发现相反[11−12,14−15]。例如，垂穗披碱草和发草的氮重吸收效率随氮添加而增加，相应地我们发现绿叶氮含量对氮添加表现为正响应，而凋落叶没有响应，因此，垂穗披碱草和发草对外源获取多余的氮采取了养分全部重吸收策略。这可能是因为研究区域常年受到低温胁迫从而限制了氮循环，加之研究地点的降雨量比较高，增加了土壤氮淋溶，进而加剧了禾本科植物的氮限制程度。并且我们的研究发现禾本科植物的 N∶P 比（9.02）小于杂类草，但是 C∶N 比（30.43）大于杂类草，进一步印证了以上解释。因此，冷湿环境可能导致部分高寒植物的氮限制程度较高。面临严重的氮限制，高寒草甸植物为满足对氮的需求倾向于增强植物体内部的氮循环，从而提升了叶片氮重吸收效率，缓解氮限制影响[46]。与前人研究发现类似的是，禾本科植物的氮重吸收效率普遍高于其他科植物，这也进一步说明了高寒草甸禾本科植物采取了程度较高的养分内循环策略[47]。同时，我们发现垂穗披碱草和发草的磷重吸收率也随着养分磷添加而提升，这也与前人研究结果不一致[4,8,14−15]，主要由于绿叶磷含量的增幅大于凋落叶，进而导致两种植物对外源供应获取多余的磷采取部分重吸收策略，这说明高寒草甸植物受到磷限制程度比较高，从而增强了植物体的磷内循环能力[48]。但是，高寒草甸植物对磷的需求可能比氮要低，因而植物对外源供应的绿叶磷获取采取了部分重吸收策略，而对氮采取了全部重吸收策略。两种禾本科植物的全部和部分重吸收策略，可能因为禾本科植物对养分需求量较高，而禾本科植物发达根系也需要更多养分支撑，因此两种禾本科植物提高对从外源获取养分的重吸收，进而增加了禾本科植物地上生物量，从而禾本科植物获取更多的光资源，并抑制杂类草生长。此外，与杂类草相比，禾本科植物绿叶和凋落叶养分含量与土壤养分有效性关系不显著，这表明禾本科植物养分获取以养分重吸收为主，而非直接从土壤中获取养分为主。总之，我们的结果表明了禾本科植物养分内循环程度较高，养分利用方式以养分重吸收为主，因此在养分限制程度较高的高寒草甸生态系统中，禾本科植物具有更强的养分竞争优势，并能占据更高的生态位。

其次，我们发现灰苞蒿和鹅绒委陵菜叶片的氮和磷重吸收效率对氮和磷添加均无响应，主要由于两种植物绿叶和凋落叶的氮含量不受氮添加影响，并且绿叶和凋落叶磷含量随磷添加而增加的幅度类似，因此两种植物对从外源获取的氮和磷不再进行重吸收，这可能是因为杂类草 C∶N 和 C∶P 比较低且其根系储存养分的能力较低，植物采取相对保守的养分利用方式，即以从土壤中获取养分为主，而非养分重吸收策略。并且，结果揭示的叶片养分含量与土壤养分有效性存在显著关系也证实了这一解释。杂类草对从外源获取的养分不进行重吸收表明其体内养分循环较低，这与禾本科植物的养分重吸收策略有较大的差异[28]。在养分竞争激烈的前提下，这两种杂类草更倾向于从土壤获取养分，并通过提高根系吸收养分的强度以保证在养分竞争中获取更多资源。此外，两种杂类草地上生物量均低于禾本科植物，这表明两种杂类草可能受到光限制影响，从而间接抑制植物体内养分内循环。另外，我们还发现氮磷共同添加不影响 4 种植物叶片磷重吸收率，主要因为植物绿叶和凋落叶磷含量的增加幅度一致，这可能说明高寒植物磷重吸收相关的生理活动不受氮磷共同限制。但是，相较于单独添加磷，氮磷共同添加增加了两种禾本科植物凋落叶磷含量，可能因为氮添加加剧了磷限制对禾本科植物磷重吸收的影响。上述结果反映了两种杂类草对土壤养分的高效利用，从而有利于植物生长发育并维持生态系统物种多样性。

最后，我们发现氮磷共同添加降低了叶片养分重吸收效率，这与大部分前人研究结果一致[14,16−17]。具体来说，氮磷同时添加降低了垂穗披碱草、灰苞蒿和鹅绒委陵菜的叶片氮重吸收率。这些结果表明高寒植物氮重吸收相关的生理活动可能受到氮磷共同限制，植物消耗氮以获取生长所需的磷，氮磷共同添加增加了土壤磷的可用性[49]，从而降低对氮素的消耗，进而增加植物叶片氮含量，并降低叶片氮重吸收率。我们进一步发现，养分重吸收率的负响应是由于植物凋落叶养分含量的增加幅度大于绿叶，指示出植物对外源多余输入的养分采取无养分重吸收策略。这一结果表明植物养分内循环程度较低，面对多余的土壤养分供应，叶片不会再增加养分的重吸

收。总之，研究结果反映了部分高寒植物的养分内循环程度较低，可能受氮和磷共同限制，这一发现拓展了养分富集背景下高寒植物养分重吸收策略的认识。

综上所述，与前人结果不同的是，我们发现氮和磷添加促进了高寒草甸禾本科植物叶片氮和磷的重吸收率，并对养分添加条件下绿叶养分的增加部分采取了全部重吸收和部分重吸收两种策略。同时，本研究发现高寒草甸杂类草叶片氮和磷重吸收效率对养分添加不敏感。而不同高寒植物功能群叶片养分重吸收策略的差异也反映出植物养分内循环的程度和能力存在明显差异，指示出高寒植物养分利用的生态位差异以及养分利用策略的多样性[50]。同时，结果指示出高寒植物氮重吸收相关的生理活动受到氮磷共同限制，但植物磷重吸收相关的生理过程不受共同限制。总之，本研究揭示的植物叶片养分重吸收率的响应同时受到生境的养分限制状况和植物化学计量比等性状的共同影响。而我们基于冷湿环境揭示响应规律对于其他区域的研究也具有借鉴意义。如干旱区生态系统由于水分限制抑制了土壤有效氮但会增加土壤有效磷[51]，从而决定了叶片养分重吸收率的响应模式。并且，最新研究首次量化并绘制了全球生态系统氮和磷限制格局的地图[52]，对未来植物叶片养分重吸收率的研究具有重要的参考价值。

4　结　　论

本研究发现高寒禾本科植物叶片氮和磷重吸收率对养分添加表现出正响应，而禾本科植物对养分富集情况下绿叶养分的增加部分采取了全部重吸收和部分重吸收两种策略。但是，我们发现杂类草的重吸收率以及绿叶和凋落叶养分含量对养分添加均不敏感，这些结果反映出高寒植物养分内循环程度和能力均存在明显的差异。禾本科植物倾向于增强植物体内养分内循环，而杂类草倾向于增强对土壤养分供应的竞争，从而导致不同功能群之间的养分策略形成了互补优势。我们还发现高寒植物叶片氮重吸收率受到氮磷共同限制，而磷重吸收率并没有受到两种养分的共同限制。并且，我们结合前人研究和本研究结果，系统梳理了不同养分重吸收率响应背后的可能机理和植物策略，提出了整体概念解释框架，即植物对外源输入养分分别采取对绿叶养分增量全部重吸收、部分重吸收和无重吸收 3 种策略，且本概念框架较好地解释了不同的养分重吸收率的响应结果。最后，本研究暗示出未来全球变化可能会通过改变禾本科与杂类草功能群的组成，进而改变高寒植物群落的养分内循环，最终会作用于生态系统功能。

参　考　文　献

[1] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[M]//Fitter A H, Raffaelli D G. Advances in ecological research. New York: Academic Press, 1999.

[2] Jackson R B, Schenk H J, Jobbágy E G, et al. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models[J]. Ecological Applications, 2000, 10(2): 470−483.

[3] Zhao Q, Guo J, Shu M, et al. Impacts of drought and nitrogen enrichment on leaf nutrient resorption and root nutrient allocation in four Tibetan plant species[J]. Science of the Total Environment, 2020, 723: 138106.

[4] Wang F, Fang X, 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.

[5] Kou L, Wang H, Gao W, et al. Nitrogen addition regulates tradeoff between root capture and foliar resorption of nitrogen and phosphorus in a subtropical pine plantation[J]. Trees, 2017, 31: 77−91.

[6] Li X, Liu J, Fan J, et al. Combined effects of nitrogen addition and litter manipulation on nutrient resorption of *Leymus chinensis* in a semi-arid grassland of northern China[J]. Plant Biology (Stuttgart, Germany), 2014, 17(1): 9−15.

[7] Wang M, Murphy M T, Moore T R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog[J]. Oecologia, 2014, 174(2): 365−377.

[8] Zhang Y, Yang G, Shi F, 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.

[9] Lu J, Yang M, Liu M, et al. Nitrogen and phosphorus fertilizations alter nitrogen, phosphorus and potassium resorption of alfalfa in the Loess Plateau of China[J]. Journal of Plant Nutrition, 2019, 42: 1−13.

[10] van Heerwaarden L M, Toet S, Aerts R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(6): 1060−1070.

[11] Su Y, Ma X, Gong Y, et al. Responses and drivers of leaf nutrients and resorption to nitrogen enrichment across northern China's grasslands: a meta-analysis[J/OL]. Catena, 2021, 199(1): 105110[2022−10−09]. https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105110.

[12] You C, Wu F, Yang W, et al. Does foliar nutrient resorption regulate the coupled relationship between nitrogen and phosphorus in plant leaves in response to nitrogen deposition?[J]. Science of the Total Environment, 2018, 645: 733−742.

[13] 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.

[14] Liu Y, Li L, Li X, et al. Effect of nitrogen and phosphorus addition on leaf nutrient concentrations and nutrient resorption efficiency of two dominant alpine grass species[J]. Journal of Arid Land, 2021, 13(10): 1041−1053.

[15] Mao R, Zeng D H, Zhang X H, et al. Responses of plant nutrient resorption to phosphorus addition in freshwater marsh of Northeast China[J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 8097 [2022−10−07]. https://www.nature.com/articles/srep08097.

[16] Li L J, Zeng D H, Mao R, et al. Nitrogen and phosphorus resorption of *Artemisia scoparia*, *Chenopodium acuminatum*, *Cannabis sativa*, and *Phragmites communis* under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China[J]. Plant, Soil and Environment, 2012, 58(10): 446−451.

[17] Lü X T, Reed S C, Yu Q, et al. Nutrient resorption helps drive intra-specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient-enriched conditions[J]. Plant and Soil, 2016, 398(1): 111−120.

[18] Yuan Z Y, Chen H Y H. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation[J]. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(1): 11−18.

[19] Zhang J, Li H, Shen H, et al. Effects of nitrogen addition on nitrogen resorption in temperate shrublands in northern China[J/OL]. PLoS One, 2015, 10(6): e0130434 [2022−12−13]. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0130434.

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

[21] Tateno R, Takeda H. Nitrogen resorption efficiency of 13 tree species of a cool temperate deciduous forest in Central Japan[J]. Journal of Forest Research, 2018, 23(2): 91−97.

[22] Chen H, Xu B, Wei S, et al. Nutrient resorption and phenolics concentration associated with leaf senescence of the subtropical mangrove aegiceras corniculatum: implications for nutrient conservation[J]. Forests, 2016, 7(11): 290.

[23] Urbina I, Grau O, Sardans J, et al. High foliar K and P resorption efficiencies in old-growth tropical forests growing on nutrient-poor soils[J]. Ecology and Evolution, 2021, 11(13): 8969−8982.

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

[25] Franklin O, Ågren G I. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at N limitation[J]. Functional Ecology, 2002, 16(6): 727−733.

[26] Chen J, Groenigen K J V, Hungate B A, et al. Long-term nitrogen loading alleviates phosphorus limitation in terrestrial ecosystems[J]. Global Change Biology, 2020, 26(9): 5077−5086.

[27] Lü X, Reed S, Yu Q, et al. Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland[J]. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2775−2784.

[28] Yuan Z Y, Chen H Y H. Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption[J]. Ecology, 2015, 96(2): 373−380.

[29] Gerdol R, Iacumin P, Brancaleoni L. Differential effects of soil chemistry on the foliar resorption of nitrogen and phosphorus across altitudinal gradients[J]. Functional Ecology, 2019, 33(7): 1351−1361.

[30] Vourlitis G L, Lobo F D A, Lawrence S, et al. Nutrient resorption in tropical savanna forests and woodlands of central Brazil[J]. Plant Ecology, 2014, 215(9): 963−975.

[31] Yan Z B, Kim N, Han X W, et al. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant and Soil, 2014, 388: 147−155.

[32] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, et al. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age[J]. Tree Physiology, 2015, 35(10): 1106−1117.

[33] 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.

[34] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. American Naturalist, 1982, 119(4): 553−572.

[35] Zhang M, Zhang L, Yao X, et al. Co-evaluation of plant leaf nutrient concentrations and resorption in response to fertilization under different nutrient-limited conditions[J]. Diversity-Basel, 2022, 14(5): 385.

[36] Drenovsky R, Richards J. Low leaf N and P resorption contributes to nutrient limitation in two desert shrubs[J]. Plant Ecology, 2006, 183: 305−314.

[37] 符义稳, 田大栓, 牛书丽, 等. 氮磷添加和干旱对高寒草甸优势植物叶片化学计量的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 115−123.
Fu Y W, Tian D S, Niu S L, et al. Effects of nitrogen, phosphorus addition and drought on leaf stoichiometry in dominant species of alpine meadow[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 115−123.

[38] Li N, Wang G, Yang Y, et al. Plant production, and carbon and nitrogen source pools, are strongly intensified by experimental warming in alpine ecosystems in the Qinghai-Tibet Platea[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43(5): 942−953.

[39] Yang Z, Gao J, Zhao L, et al. Linking thaw depth with soil moisture and plant community composition: effects of permafrost degradation on alpine ecosystems on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Plant and Soil, 2013, 367(1−2): 687−700.

[40] Zhao X, Zhou X. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei alpine meadow ecosystem research station[J]. Ambio, 1999, 28: 642−647.

[41] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(2): 159−166.

Yang X X, Ren F, Zhou H K, et al. Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(2): 159−166.

[42] Butler O M, Elser J J, Lewis T, et al. The phosphorus-rich signature of fire in the soil-plant system: a global meta-analysis[J]. Ecology Letters, 2018, 21(3): 335−344.

[43] Borer E T, Seabloom E W, Gruner D S, et al. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation[J]. Nature, 2014, 508(517): 520.

[44] Borer E T, Harpole W S, Adler P B, et al. Finding generality in ecology: a model for globally distributed experiments[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2014, 5(1): 65−73.

[45] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility[J]. Journal of Applied Ecology, 1984, 21(3): 1029−1040.

[46] Zong N, Song M, Zhao G, et al. Nitrogen economy of alpine plants on the north Tibetan Plateau: nitrogen conservation by resorption rather than open sources through biological symbiotic fixation[J]. Ecology and Evolution, 2020, 10(4): 2051−2061.

[47] Liang D, Zhang J, Zhang S. Patterns of nitrogen resorption in functional groups in a Tibetan alpine meadow[J]. Folia Geobotanica, 2015, 50(3): 267−274.

[48] 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 N 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.

[49] Dong W Y, Zhang X Y, Liu X Y, et al. Responses of soil microbial communities and enzyme activities to nitrogen and phosphorus additions in Chinese fir plantations of subtropical China[J]. Biogeosciences, 2015, 12(18): 5537−5546.

[50] Zemunik G, Turner B L, Lambers H, et al. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development[J/OL]. Nature Plants, 2015, 1(5): 15050 [2022−10−15]. https://www.nature.com/articles/nplants201550.

[51] Delgado B M, Maestre F T, Gallardo A, et al. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands[J]. Nature, 2013, 502: 672−676.

[52] Du E, Terrer C, Pellegrini A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation[J]. Nature Geoscience, 2020, 13(3): 221−226.

（责任编辑　范　娟
责任编委　赵秀海）