

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第10期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.10.013

论文标题： 红锥人工林养分重吸收和化学计量对氮添加的短期响应

作　　者： 舒韦维，杨 坤，马俊旭，等

收稿日期： 2025-09-27

引文格式： 舒韦维,杨坤,马俊旭,等.红锥人工林养分重吸收和化学计量对氮添加的短期响应[J].中南林业科技大学学报,2026,46(10):146-155,199.

Shu W W, Yang K, Ma J X, et al. Short-term responses of nutrient resorption and stoichiometry to nitrogen addition in *Castanopsis hystrix* plantation[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):146-155,199.

相关论文推荐

Recommended articles

红锥树干径向水分亏缺对饱和水汽压差的时滞响应

Time lag of stem water deficit in response to vapor pressure deficit of *Castanopsis hystrix*

混交比例对西南桦和红锥早期生长与竞争的影响

Effects of mixing ratio on early growth and competition of *Betula alnoides* and *Castanopsis hystrix*

红锥优树无性系群体表型变异研究及综合选择

Phenotypic variation study and comprehensive selection of elite clonal populations of *Castanopsis hystrix*

不同混交比例马尾松和红锥人工混交林水土流失特征和土壤理化性质

Quality evaluation of mixed plantations of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* based on the soil erosion characteristics and soil physical and chemical properties

南亚热带栲树与红锥的生长规律及主要材性的比较

Comparative analysis on the growth law and main wood properties of *Castanopsis fargesii* and *Castanopsis hystrix* in the southern subtropical region of China

广西红锥成熟林土壤的理化特征

Soil physical and chemical characteristics of *Castanopsis hystrix* mature forests in Guangxi

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.10.013 http: //qks.csuft.edu.cn

红锥人工林养分重吸收和化学计量对氮添加的短期响应

舒韦维[1, 2]，杨　坤[1]，马俊旭[1]，闵惠琳[1]，李武志[1]，许基煌[1]

（1. 中国林业科学研究院热带林业实验中心，广西 凭祥 532600；2. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站 / 崇左凭祥友谊关森林生态系统广西野外科学观测研究站，广西 凭祥 532600）

摘　要：【目的】植物从衰老组织中重新吸收养分被认为是其适应养分缺乏的一种策略。然而，养分重吸收如何调节植物体内养分元素的平衡仍不清楚，特别是在土壤氮有效性增加的情况下。【方法】研究不同氮添加条件下（对照 CK, 0 kg·hm^{-2}·a^{-1}、低氮 LN，50 kg·hm^{-2}·a^{-1}、中氮 MN，100 kg·hm^{-2}·a^{-1}、高氮 HN，150 kg·hm^{-2}·a^{-1}），南亚热带红锥 *Castanopsis hystrix* 人工林绿叶和衰老叶中 N、P、K、Ca、Mg 含量和土壤养分含量的变化，以及养分重吸收效率及其化学计量比的总体规律和主要驱动因素。【结果】HN 处理显著提高了土壤可溶性无机氮（DIN）含量，导致土壤 DOC∶DIN 显著降低，DIN∶AP 显著升高（$P < 0.05$），说明长期高氮输入会加剧土壤磷限制。氮添加条件下绿叶和衰老叶的 N、P、Ca、Mg 浓度均呈上升趋势。MN、HN 显著提高了绿叶 TN 含量，MN 显著提高 TP 含量，LN、HN 显著增加 Ca 含量；LN、MN、HN 显著提高了衰老叶 TN 含量，HN 显著提高 Ca 含量。LN、MN、HN 显著降低了氮重吸收效率（NRE）；磷重吸收效率（PRE）仅在 LN 处理下显著降低，氮添加对 K、Ca、Mg 重吸收效率（KRE、CaRE、MgRE）均无显著影响。此外，衰老叶养分含量与重吸收效率呈显著负相关，表明红锥养分重吸收效率主要受衰老叶养分的调控。【结论】研究结果可为南亚热带红锥人工林养分管理及氮沉降背景下的生态适应性策略提供理论依据。

关键词：养分重吸收效率；氮添加；化学计量；红锥人工林；绿叶养分

中图分类号：S718.55　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)10-0146-10

Short-term responses of nutrient resorption and stoichiometry to nitrogen addition in *Castanopsis hystrix* plantation

Shu Weiwei[1,2], Yang Kun[1], Ma Junxu[1], Min Huilin[1], Li Wuzhi[1], Xu Jihuang[1]

(1. Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, Guangxi, China;
2. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Observation and Research Station/Youyiguan Forest Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract:【Objective】Nutrient resorption from senescing tissues is recognized as a strategy for plants to adapt to nutrient deficiency. However, how nutrient resorption regulates the balance of nutrient elements within plants remains unclear, particularly under conditions of increased soil nitrogen availability.【Method】This study investigated the changes in nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), and magnesium (Mg) content in green and senescent leaves, as well as soil nutrient contents, in a subtropical *Castanopsis hystrix* plantation under different N addition treatments (Control, CK: 0 kg·hm^{-2}·a^{-1}; Low N, LN: 50 kg·hm^{-2}·a^{-1}; Medium N, MN: 100 kg·hm^{-2}·a^{-1}; High N, HN: 150 kg·hm^{-2}·a^{-1}). The overall patterns and main drivers of nutrient resorption efficiency and its stoichiometric ratios were also examined.【Result】The results showed that the HN treatment significantly increased soil dissolved inorganic N (DIN) content, leading to a significant decrease in soil DOC∶DIN and a significant increase in soil DIN∶AP ($P < 0.05$), indicating that long-term high N input exacerbates soil P limitation. Under N addition, the concentrations of N, P, Ca, and Mg in both green and senescent leaves showed an increasing trend. MN and HN significantly increased green leaf total N (TN) content; MN

收稿日期（Received）：2025-09-27　　**修订日期**（Revised）：2025-11-30

基金项目：国家重点研发计划项目（2023YFE0105100-1）；广西壮族自治区自然科学基金项目（2023GXNSFBA026143）。

第一作者：舒韦维（shuweiwei_@outlook.com），工程师。　　**通信作者：**许基煌（xjhsoso@163.com），高级工程师。

引文格式：舒韦维 , 杨坤 , 马俊旭 , 等 . 红锥人工林养分重吸收和化学计量对氮添加的短期响应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026, 46(10):146-155,199.

Shu W W, Yang K, Ma J X, et al. Short-term responses of nutrient resorption and stoichiometry to nitrogen addition in *Castanopsis hystrix* plantation[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):146-155,199.

significantly increased green leaf total P (TP) content; LN and HN significantly increased green leaf Ca content. LN, MN, and HN significantly increased senescent leaf TN content; HN significantly increased senescent leaf Ca content. LN, MN, and HN significantly decreased nitrogen resorption efficiency (NRE); phosphorus resorption efficiency (PRE) was significantly reduced only under the LN treatment. N addition had no significant effect on potassium, calcium, or magnesium resorption efficiency (KRE, CaRE, MgRE). Furthermore, senescent leaf nutrient content was significantly negatively correlated with resorption efficiency, indicating that nutrient resorption in *C. hystrix* is primarily regulated by senescent leaf nutrient status.【Conclusion】Our findings provide a theoretical basis for nutrient management in subtropical *C. hystrix* plantations and for understanding ecological adaptation strategies under nitrogen deposition.

Keywords: nutrient resorption efficiency; N addition; stoichiometry; *Castanopsis hystrix* plantation; green leaf nutrients

随着农业集约化快速推进，工业和城市的发展以及交通运输和能源生产中燃料使用量的增加，近几十年来人为氮排放量的急剧增加[1-2]。氮沉降的增加缓解了部分受限陆地生态系统的氮限制，促进碳吸收和生产力的提升，从而影响全球气候变化[3]。然而，对于非氮限制的生态系统，持续的氮沉降可能会导致生态系统氮饱和，加剧土壤酸化，改变生物地球化学循环、生态系统的结构和功能[4]。中国是世界上氮沉降量最高的三个地区之一[5]，在过去的 30 年里，中国的氮沉降量增加了约 60%[6]。预计中国的人为氮排放量将会继续增加[7]。

养分重吸收（Nutrient resorption，NuR）是植物从衰老器官中回收养分以供再利用的关键机制，其效率（NuRE）和化学计量特征可反映植物对养分限制的适应策略[8]。氮沉降作为全球变化的重要驱动因素，通过改变土壤氮素有效性、理化性质及微生物活动，深刻影响植物的养分吸收、利用及重吸收策略[9]。然而，关于氮沉降对植物养分利用的影响仍存在较大争议。研究表明，氮添加通常提高植物叶片 N 浓度，但降低 N 重吸收效率（NRE），尤其在 N 限制生态系统中效应更强[10]。相比之下，P 的重吸收响应更为复杂：在 N 限制条件下，氮添加会降低叶片 P 浓度而提高 P 重吸收效率（PRE）；在 P 限制或 N、P 共同限制条件下，氮添加可能增加叶片 P 浓度但不改变 PRE[9]。这种差异可能与氮添加对土壤 P 有效性的双重影响有关：长期氮添加使得土壤酸化而降低土壤 P 有效性[11]，但在碱性土壤中氮添加则可能促进 P 的释放[12-13]。

相较于叶片 N、P 含量及重吸收效率，氮添加对钾（K）、钙（Ca）、镁（Mg）等元素影响的相关研究较少，且结论不一。Meta 分析表明，氮添加可能降低植物叶片 K、Ca、Mg 的含量[14]，也有研究发现氮添加提高 K、Mg 含量但不影响 Ca 含量[15]；此外，一些研究则显示氮添加降低 K、Ca、Mg 的重吸收效率（KRE、CaRE、MgRE）[16]；也有研究报道氮添加可能提高 KRE 或 CaRE，而对 MgRE 无显著影响[17-18]。这些差异可能源于植物功能类型、土壤养分水平与环境因子之间的交互效应。

养分重吸收效率（NuRE）受土壤养分有效性、植物自身特性及全球变化的共同调控[19-20]。尽管 N、P 的重吸收研究较为深入，但 K、Ca、Mg 等元素的重吸收模式仍不明确。现有证据表明，K 的重吸收效率较高（约 70.1%），而 Ca（约 10.9%）和 Mg（约 28.6%）的重吸收效率较低，且 Ca 作为结构性元素常在衰老叶片中积累[21]。因此，氮添加对植物养分利用的影响具有高度情境依赖性，需进一步整合多元素重吸收模式，以更全面地揭示植物对全球变化的适应策略。

红锥 *Castanopsis hystrix* 作为南亚热带重要的造林树种，因其生长快速和较高的经济价值而被广泛种植。本研究以红锥人工林为对象，通过野外控制试验，探讨氮添加对红锥叶片养分重吸收效率、化学计量特征的影响及其与土壤养分动态的关系，以期为南亚热带人工林养分管理及氮沉降背景下的生态适应性策略提供理论依据。

1　研究区域概况

研究区位于中国林业科学研究院热带林业实验中心的广西友谊关森林生态系统定位观测研究站（22°10′12″ N，106°49′48″ E），该地区属于南亚热带季风气候区，属湿润半湿润气候。区域内光照充足，降水充沛，主要发生在 4—9 月，年降水量 1 200 ～ 1 500 mm，年蒸发量 1 200 ～ 1 400 mm，相对湿度 80% ～ 84%，年平均气温 21 ℃。地貌类型以低山丘陵为主，土壤为砖红壤和红壤，土层厚度在 80 cm 以上。

2　材料和方法

2.1　试验设计

野外氮添加试验于 2020 年 3 月进行，选择

10 年生红锥人工林作为长期氮添加试验样地，样地条件相似。根据 2009—2010 年的观测结果，研究区全年湿沉降量和干沉降量分别为 34.4、14.2 $kg·hm^{-2}·a^{-1}$，参考同地区相关研究 [22] 的氮添加强度，设置 4 个氮添加水平：对照（CK，0 $kg·hm^{-2}·a^{-1}$）、低氮（LN，50 $kg·hm^{-2}·a^{-1}$）、中氮（MN，100 $kg·hm^{-2}·a^{-1}$）、高氮（HN，150 $kg·hm^{-2}·a^{-1}$），每个处理 3 个重复，共设 12 个 10 m×10 m 的样方。各样方之间设置 10 m 以上的缓冲区。以 NH_4NO_3 为 N 源，每年 3—10 月的月初进行林下氮添加，全年分次喷施。根据氮添加水平要求，将每个样地每次需要添加的 NH_4NO_3 充分溶解于 10 L 水中，使用背负式喷雾器均匀喷洒在冠层下以模拟氮沉降，对照样地喷施等量的水。

2.2 叶片和土壤采集

2023 年 8 月上旬，在生长季结束前但尚未进入衰老期时，从每个样地内随机选择 3 株具有相似高度和胸径的红锥作为目标树，采集其成熟绿叶和衰老叶。考虑到养分含量的变化和移动 [23]，尽可能在树冠的阳面、阴面和中间各挑选 5 片完全展开且没有病虫害的深绿色叶子作为成熟绿叶。将 3 株目标树采集的绿叶混合，共 45 片成熟叶，称鲜质量后放入湿润的自封袋中；使用凋落物收集器（共 3 个，1 m×1 m，距地面 1.2 m 高）收集目标树新鲜凋落叶作为衰老叶样品，在每个凋落物收集器中选择 15 片发育完全无病虫害的落叶并混合后称鲜质量，带回实验室待测。与此同时，在 3 株目标树下用土钻（内径 5 cm）钻取 0 ～ 10 cm 深度土芯，充分混合，挑出土样中的碎石、杂质和细根，过 2 mm 孔径筛，一部分风干后用于测定土壤化学性质，另一部分实验室 4 ℃保存，用于 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 等养分含量测定。

2.3 化学分析

叶片样品用塑料袋低温保存并立即送回实验室，用去离子水冲洗去除灰尘。叶片样品在 105 ℃下烘 30 min，然后在 65 ℃下烘干 48 h 至恒质量，称取烘干后的成熟叶与衰老叶干质量，之后研磨过 0.45 mm 孔径筛，用于测定 C、N、P、K、Ca 和 Mg 含量。

采用元素分析仪（Vario EL III；Elementar Analysensysteme GmbH，德国）测定土壤和叶片的全碳（TC）和全氮（TN）[24]。叶片磷（TP）经 H_2SO_4-$HClO_4$ 消解后，用钼锑抗比色法测定。叶片用硝酸 - 高氯酸混合液消解，然后用电感耦合等离子体发射光谱仪（ICP-OES Optima 8000；PerkinElmer，美国）测定 K、Ca 和 Mg 含量 [25]。土壤可溶性有机碳（DOC）以 0.5 M K_2SO_4 浸提，并通过总有机碳分析仪（Vario TOC cube, Elementar，德国）定量。土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 用 2 M KCl（土液比 1∶5）提取，经连续流动注射分析仪（SEAL Analytical，德国）测定，二者之和为溶解性无机氮（DIN）。土壤有效磷（AP）采用 Bray-I 浸提液（0.03 mol NH_4F - 0.025 mol HCl）提取，钼锑抗比色法测定。

2.4 定义和计算

养分重吸收效率（NuRE）是植物应对养分限制和提高养分利用效率而采取的一种养分利用策略，即营养物质从衰老的叶片中转移到其他植物组织的过程。计算公式如下 [19]：

质量损失修正因子（Mass loss correction factor，MLCF）= 衰老叶干质量 / 绿叶干质量 （1）

重吸收效率 NuRE=（1− 衰老叶元素含量 / 成熟叶片元素含量 ×MLCF）×100% （2）

2.5 数据处理

首先使用单因素方差分析（ANOVA）检验氮添加对土壤和叶片养分状态及其比例，养分重吸收效率及其比值的影响。若差异显著，使用 Duncan 检验（P=0.05）进行多重比较。使用 R 软件中的“Corrplot”包进行 Pearson 相关性分析的计算并绘制红锥叶片养分重吸收效率与绿叶、衰老叶、土壤养分含量及化学计量比的相关性热图，从而进一步探讨养分重吸收效率与各具体指标之间的相关性。利用线性回归分析养分重吸收效率及其化学计量比与对应叶片养分及化学计量比之间的定量关系。上述统计分析及绘图均使用 R 4.5.0 软件完成。

3 结果与分析

3.1 土壤有效养分及化学计量比

由表 1 可以看出，与对照处理（24.34±1.38 mg/kg）相比，高氮处理下土壤 DIN 显著提高了 71.4%（P ＜ 0.05），低氮和中氮处理的 DIN 浓度分别增加了 50.0%、54.6%，但差异不显著。由于高氮处理下显著增加的 DIN，导致土壤 DOC∶DIN 与对照相比显著降低 55.0%（P ＜ 0.05）。高氮处理的 DIN∶AP 显著高于对照处理（表 1）。

表 1　氮添加对红锥人工林土壤化学性质的影响 †

Table 1　Effects of N addition on soil physicochemical properties in *Castanopsis hystrix* plantation

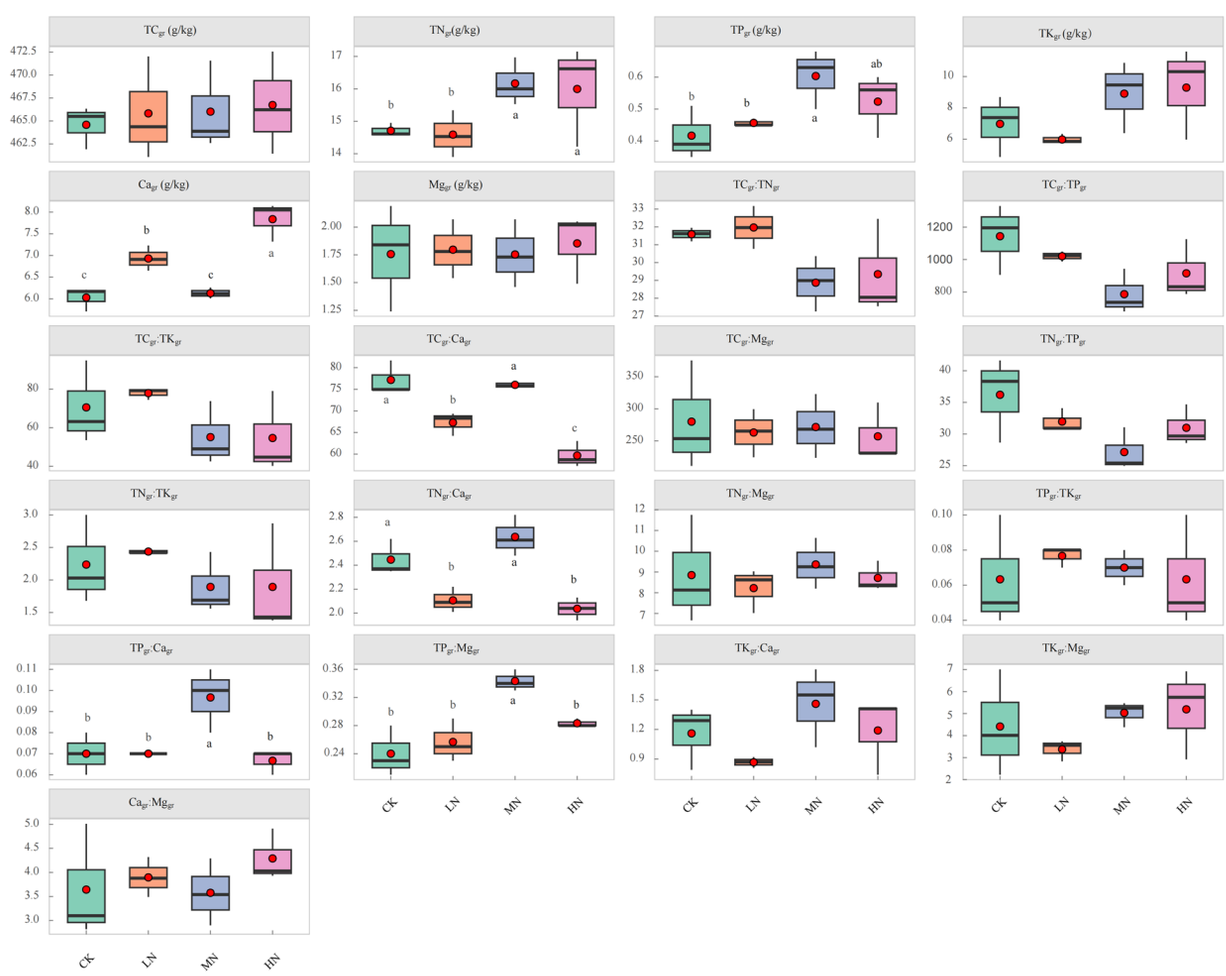
处理 Treatment	pH 值 pH value	可溶性有机碳 DOC /(g·kg^{-1})	溶解性无机氮 DIN /(mg·kg^{-1})	有效磷 AP /(mg·kg^{-1})	可溶性有机碳：溶解性无机氮 DOC：DIN	可溶性有机碳：有效磷 DOC：AP	溶解性无机氮：有效磷 DIN：AP
对照 Control	4.84±0.05 a	0.15±0.02 a	24.34±1.38 b	3.73±0.58 a	6.36±1.02 a	41.73±4.12 a	6.90±1.25 b
低氮 Low-N	4.68±0.04 ab	0.15±0.02 a	36.50±2.74 ab	3.49±0.25 a	4.05±0.58 ab	43.14±7.83 a	10.60±1.26 ab
中氮 Middle-N	4.55±0.05 b	0.13±0.01 a	37.63±4.72 ab	3.24±0.38 a	3.61±0.63 ab	40.52±2.12 a	12.36±3.23 ab
高氮 High-N	4.40±0.03 bc	0.11±0.01 a	41.71±5.08 a	2.66±0.78 a	2.86±0.49 b	51.52±15.15 a	21.04±9.19 a

† 同一列中不同小写字母表示不同处理间差异有统计学意义（$P < 0.05$）。
Different lowercase letters in the same column indicate statistically significant differences between treatments ($P < 0.05$).

3.2　叶片养分含量及化学计量比

由图 1 可以看出，与对照相比，MN、HN 显著提高了红锥绿叶氮含量（TN_{gr}）（$P < 0.05$）；MN 处理显著提高绿叶磷含量（TP_{gr}），而 LN、HN 处理差异不显著（$P > 0.05$），使得 MN 处理下绿叶 TP∶Ca（TP_{gr}∶Ca_{gr}）显著增加（$P < 0.05$）；LN、HN 处理显著增加绿叶 Ca 含量（Ca_{gr}），同时导致相同处理下绿叶 TC∶Ca（TC_{gr}∶Ca_{gr}）、绿叶 TN∶Ca（TN_{gr}∶Ca_{gr}）显著降低（$P < 0.05$）。此外，MN 处理显著增加绿叶 TP∶Mg（TP_{gr}∶Mg_{gr}）（$P < 0.05$），其他绿叶养分含量及比值在不同氮处理下无显著差异（$P > 0.05$）。

由图 2 可以看出，衰老叶的养分含量及比值同样受氮添加的显著影响，其中氮添加显著提高了红锥衰老叶氮含量（TN_{se}），导致氮添加后衰老叶 TC∶TN（TC_{se}∶TN_{se}）、衰老叶 TC∶TP（TC_{se}∶TP_{se}）比值显著降低（$P < 0.05$）。此外，HN 处理显著提高衰老叶钙（Ca_{se}）含量，可能与衰老过程



不同小写字母表示不同处理之间差异显著（$P < 0.05$），下同。
Different lowercase letters indicate significant differences among different N treatments ($P < 0.05$), the same below.

图 1　氮添加对红锥林绿叶养分浓度及化学计量特征的影响

Fig. 1　N addition effects on green leaf nutrient concentration and stoichiometry in *Castanopsis hystrix* plantation

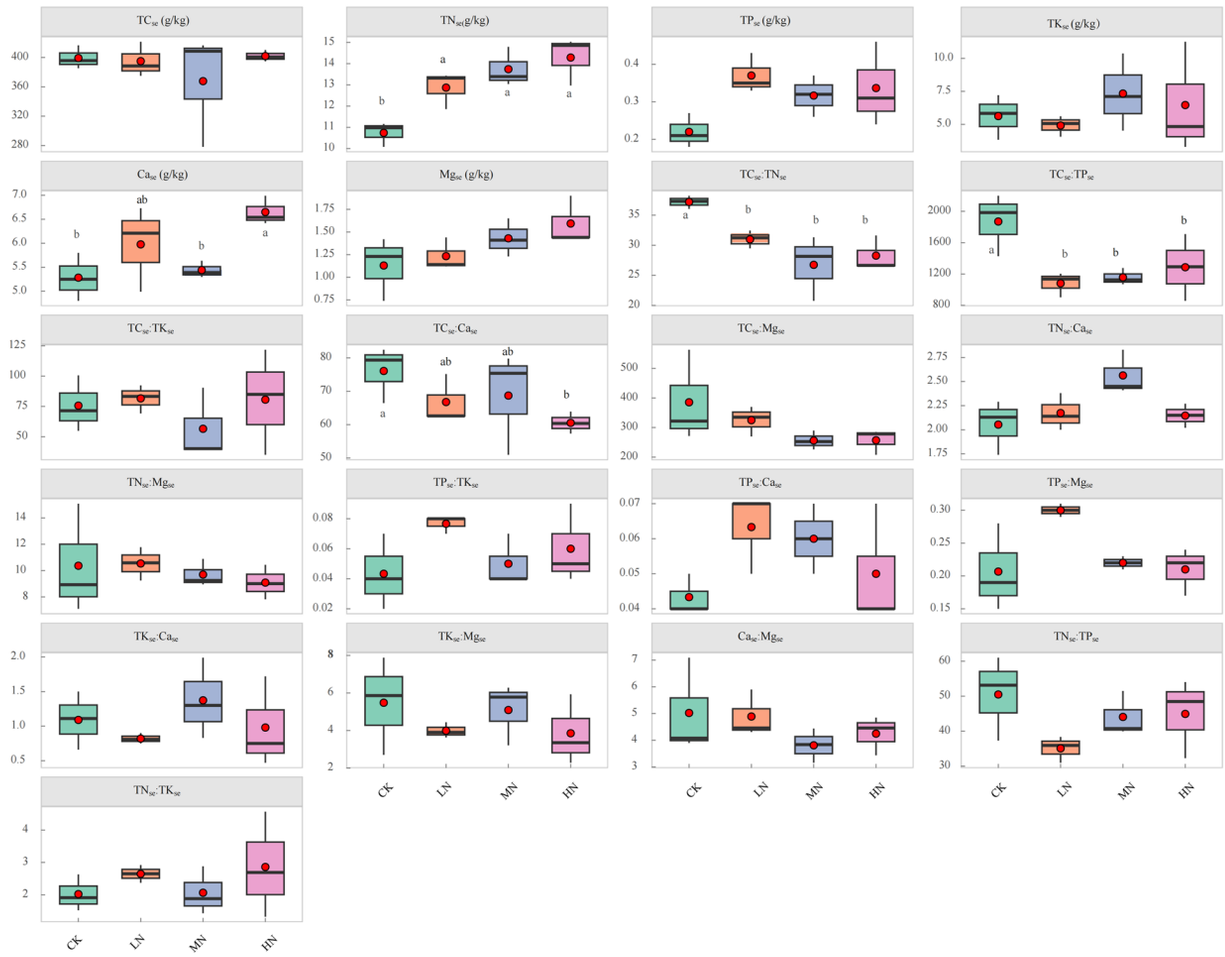


图 2 氮添加对红锥林衰老叶养分浓度及化学计量特征的影响

Fig. 2 N addition effects on senesced leaf nutrient concentration and stoichiometry in *Castanopsis hystrix* plantation

中钙的积累有关，使得 HN 处理下衰老叶 TC∶Ca（TC_{se}∶Ca_{se}）比值显著降低，与钙的显著积累一致（$P < 0.05$）；其他衰老叶养分含量及比值在不同氮处理下无显著差异（$P > 0.05$）。

3.3 养分重吸收效率及其比值

由图 3 可以看出，氮添加显著降低了红锥叶片氮重吸收效率（NRE）（$P < 0.05$）；磷重吸收效率（PRE）表现为随氮添加梯度先降低后增加再降低，总体呈现降低的趋势，仅有 LN 处理显著降低了 PRE（$P < 0.05$），使得 MN 处理下 NRE∶PRE 较 LN 处理显著降低，表明氮添加在一定程度上抑制了氮、磷的再吸收（$P < 0.05$）。氮添加对红锥叶片其他养分重吸收效率及化学计量比的变化均无显著影响（$P > 0.05$）。

3.4 NuRE 及其比值的关键预测因子

Pearson 相关性分析表明叶片 NRE 与 NRE∶CaRE、DOC∶DIN 呈显著正相关关系，与 DIN、Ca_{gr}、TN_{se}、TP_{se} 呈显著负相关；PRE 与 PRE∶CaRE、N_{gr}∶Ca_{gr}、TN_{se}∶TP_{se} 呈显著正相关，与 NRE∶PRE、TP_{se}、TP_{se}∶Ca_{se}、TP_{se}∶Mg_{se} 呈显著负相关；KRE 与 KRE∶CaRE、KRE∶MgRE、Ca_{gr}∶Mg_{gr}、TNse∶Kse 呈显著正相关，与 NRE∶KRE、PRE∶KRE、TK_{se}、TK_{se}∶Ca_{se} 呈显著负相关；CaRE 仅与 NRE∶CaRE、PRE∶CaRE 呈显著负相关；MgRE 与 CaRE∶MgRE、KRE∶MgRE、NRE∶MgRE、PRE∶MgRE、Mg_{se} 呈显著负相关关系，仅与 NO_3^--N 呈显著正相关关系（图 4）。

此外，回归分析也发现，氮、磷、钾、钙、镁的重吸收效率及其比值分别与衰老叶中对应养分含量及比值呈负相关，而成熟绿叶的相关性均不显著（图 5 和图 6）。

4 讨 论

本研究中，MN、HN 处理显著增加了绿叶 TN 含量，这是由于外源氮添加提高了土壤中 DIN 含量（表 1），植物生长可利用的 N 增多，因此绿叶中的 TN 浓度会随之升高。本研究发现，氮添加显著降低了红锥叶片 NRE，这与以往的研究结果

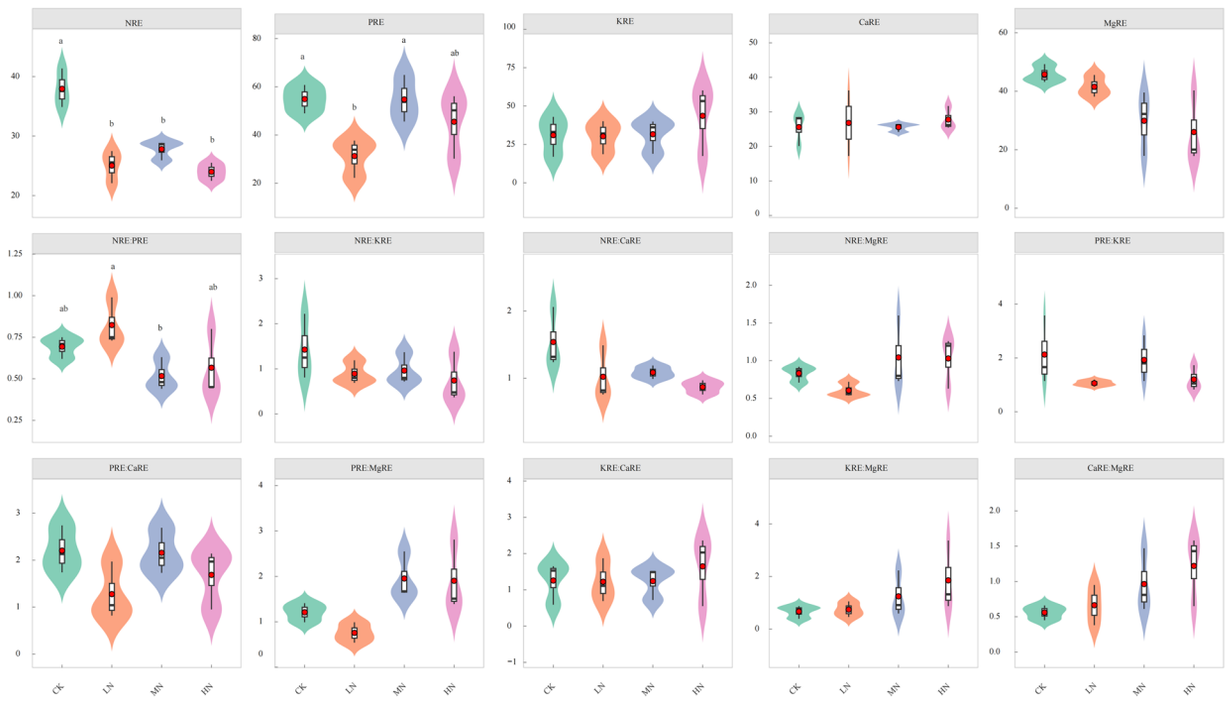
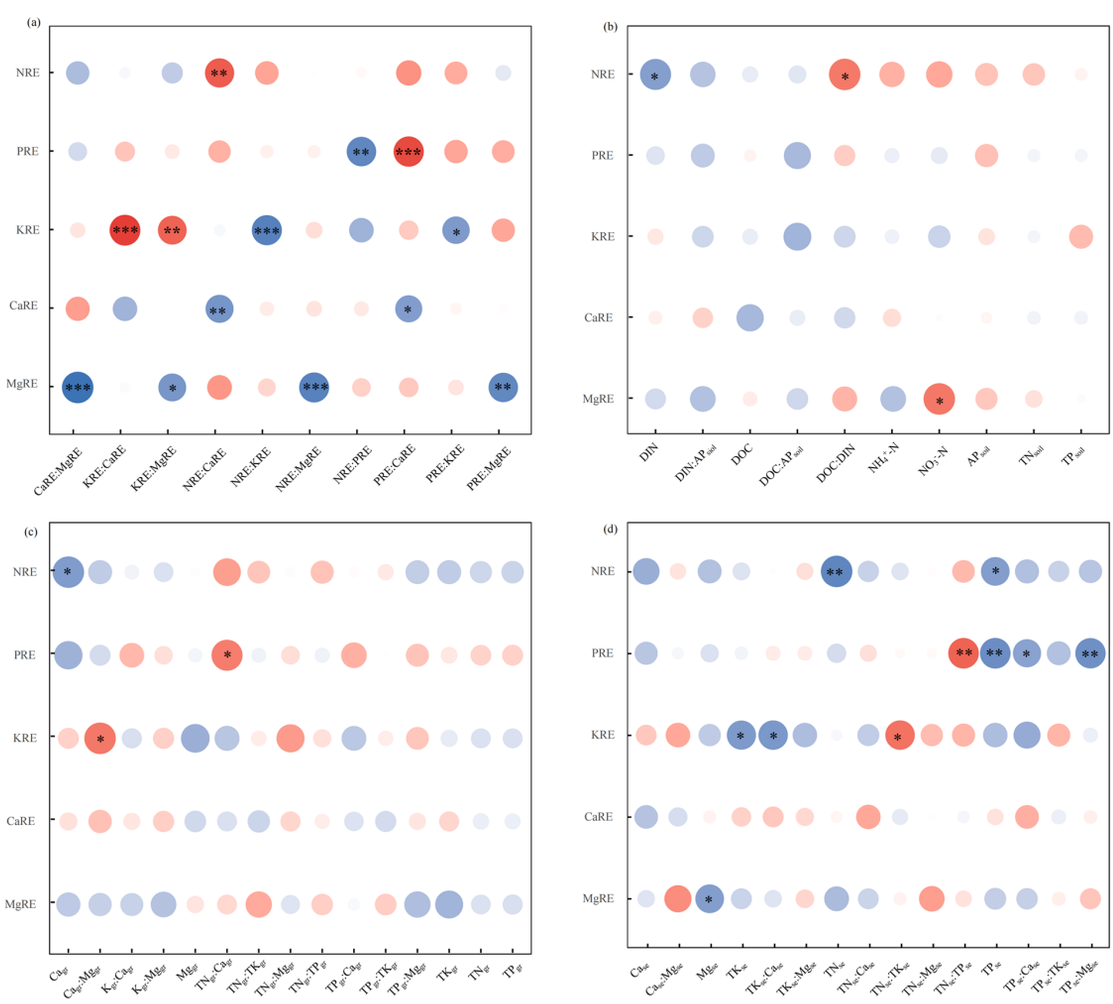


图 3　氮添加对养分重吸收效率及化学计量特征的影响

Fig. 3　Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and stoichiometry in *Castanopsis hystrix* plantation



红色圆圈表示正相关，蓝色圆圈表示负相关 * $P < 0.05$；** $P < 0.01$；*** $P < 0.001$。

Red circles indicate a positive correlation, and blue circles indicate a negative correlation. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

图 4　养分重吸收效率与叶片和土壤养分及化学计量比的 Pearson 相关性

Fig. 4　Pearson correlation relationship between nutrient resorption efficiency and leaf and soil nutrients and stoichiometric ratios

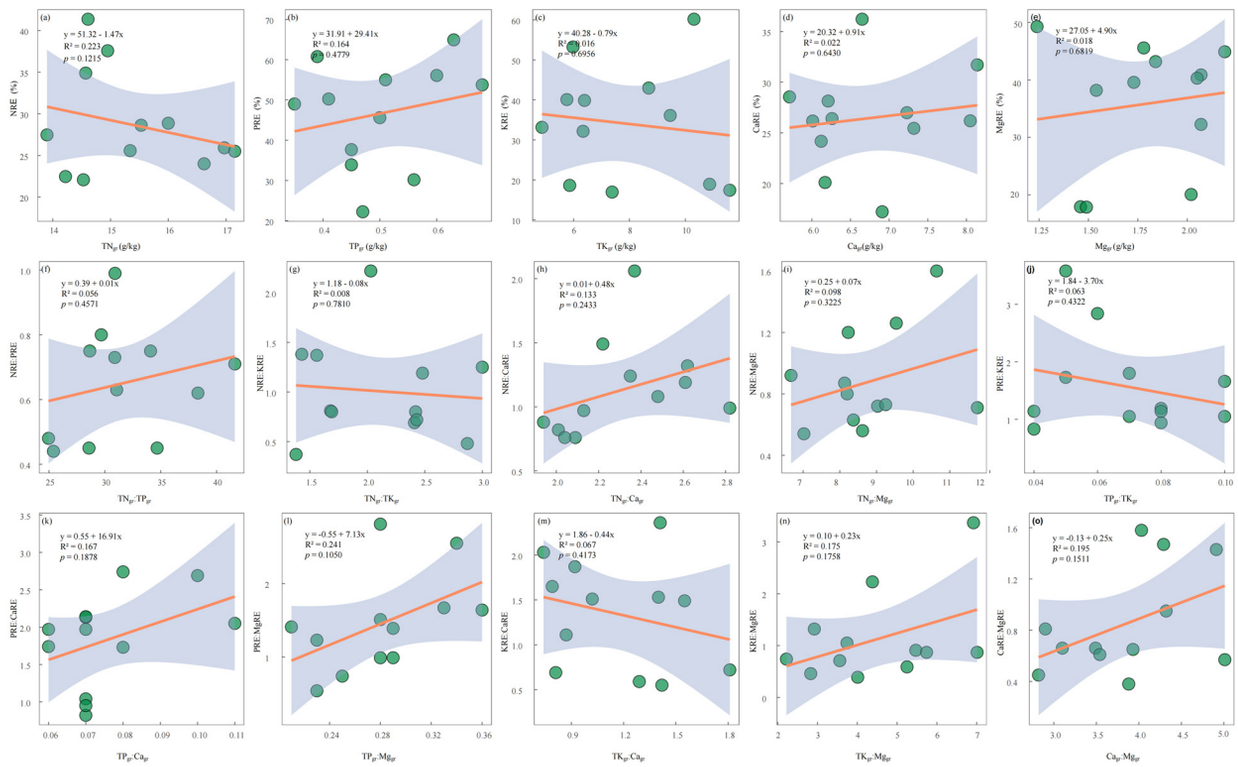


图 5 氮添加下叶片养分重吸收效率与绿叶养分浓度之间的关系

Fig. 5 Relationship between leaf nutrient resorption efficiency and green leaf nutrient concentration under nitrogen addition

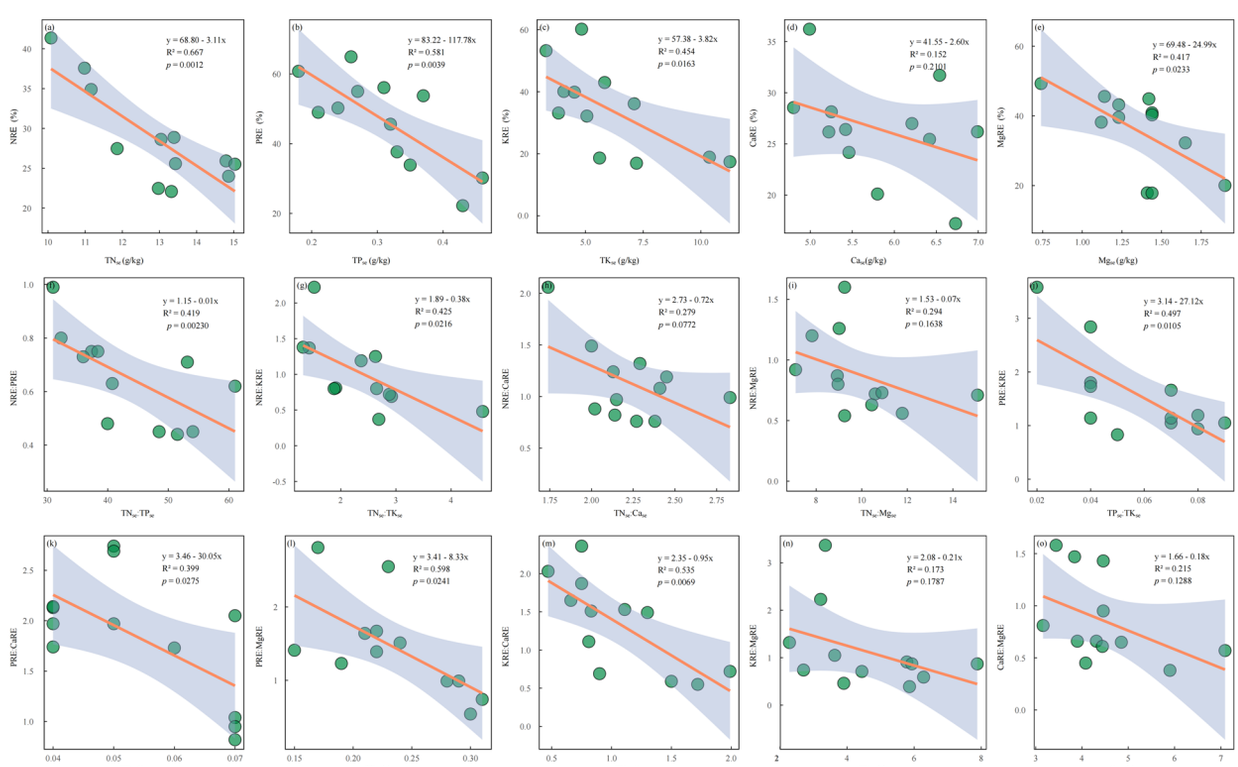


图 6 氮添加下养分重吸收效率与衰老叶养分浓度之间的关系

Fig. 6 Relationship between nutrient resorption efficiency (NRE) and senesced leaf nutrient concentration under nitrogen addition

一致 [26]。具体而言，随着外源氮的富集，植物从土壤中获取 N 的成本降低 [27]，因此植物可能会倾向于优先获取土壤 N 资源而非叶片重吸收获取养分 [26]，最终抑制了植物 NRE。相关分析发现，红锥叶片 NRE 与土壤 DOC∶DIN 呈显著正相关，与 DIN 呈显著负相关，这也表明随着土壤速效养分

的增加，红锥会降低养分重吸收效率以增加对土壤有效养分的依赖。此外，各养分元素重吸收效率与土壤养分的相关性较低（图4b），这也说明土壤养分对植物养分重吸收效率的影响较为复杂，其值高低可能与植物自身特性具有一定的关系。植物会根据长期生活的环境逐步进化形成特定的养分利用策略[28]，改变土壤养分状况，可能并不会引起植物部分养分重吸收效率的改变。

在亚热带地区，氮添加会加剧森林土壤酸化，增加土壤中阳离子（铁、铝等离子）的流动性，促进阳离子与有效磷的络合作用，降低土壤P的有效性[29]。本研究对土壤性质及化学计量特征的分析表明，氮添加使土壤中DIN含量显著上升，而AP含量相对减少（表1）。具体表现为：LN处理提高了土壤DIN含量及DIN∶AP，DIN∶AP（10.60）＜14表明植物生长主要受N限制；MN处理进一步提高了土壤DIN含量，DIN∶AP（12.36）处于9～15区间，表明植物生长可能受N限制或N、P共同限制，反映了土壤环境正由N限制向P限制过渡；而在HN处理下，DIN∶AP升高至21.04，从＜14转变为＞21，说明植物生长已从“N限制”状态明显转向“P限制”状态，土壤有效养分限制状态随氮添加梯度发生逐步转变，HN处理显著加剧了P对植物生长的限制作用。

通常情况下，植物通过提高对衰老器官中P的重吸收，最大限度地缓解植物生长过程中的P限制[30]。然而，N有效性的增加，不仅显著降低了红锥人工林NRE，同时LN处理下PRE也显著降低。这可能是由于植物为维持体内元素稳态特性[31]，PRE也会相应降低以维持与NRE的平衡[32]。一方面，当土壤有效N水平升高时（表1），植物根系通过主动运输大量吸收氮素并转运到叶片中，促进光合作用和碳水化合物的积累[33]。另一方面，为维持有机体内N、P平衡，植物会投资大量的N以促进土壤中磷酸酶的活性，促进对P的吸收，进而提高植物叶片的TP含量（图2）。然而，尽管氮添加（MN处理）显著改变了红锥绿叶TP含量，但衰老叶中TP含量和土壤中AP含量仍处于相对稳定的状态，说明氮添加后红锥人工林对绿叶TP的增量不进行重吸收。此外，有研究者对全球尺度人工林N、P重吸收效率进行研究，表明全球平均NRE和PRE为58.98%和60.21%[34]。本研究中，红锥的NRE 和PRE分别为24.00%～37.94%和31.29%～54.92%，均低于全球平均N、P重吸收效率，说明氮添加下处于生长阶段的红锥人工林以根系对土壤养分的吸收为主，而对养分重吸收策略表现较为保守。以往的研究也发现，个体较大的植物（如生物量、高度和茎粗较大）具有更大的养分库，倾向于从衰老叶片中重吸收更多养分[35]，因此植物对养分重吸收策略会随着植物生长阶段的改变而变化。

氮添加对K、Ca、Mg元素含量的影响不同，LN、HN显著提高了红锥绿叶的Ca含量（图1），HN处理显著提高了衰老叶中的Ca含量（图2），对绿叶和衰老叶中K、Mg含量影响均不显著。首先，氮添加导致土壤酸化加剧[36]，促进含Ca矿物（如硅酸盐）的风化，释放出更多可交换性Ca^{2+}[37]，提高了Ca的有效性，植物根系对Ca的吸收随之增强，导致叶片中Ca含量升高。其次，外源N的供应促进植物生长，增加对Ca的需求（如细胞壁合成、酶活性调控等），导致植物主动吸收更多Ca[38]，因此氮添加后叶片中的Ca含量增加。另外，高pH对土壤中的K^+和Mg^{2+}具有缓冲作用，使得植物绿叶和衰老叶片中的K和Mg对氮添加无响应[18]。本研究中，氮添加虽然增加了绿叶与衰老叶中Ca含量，但对CaRE的影响却不显著。这可能是由于植物体内的Ca主要以果胶酸盐形式固定在细胞壁或液泡中，是植物不易移动的结构性元素，衰老时难以主动转运，导致重吸收效率普遍较低[39]或不发生养分重吸收现象[21]。

叶片养分含量是反映植物自身养分限制情况及叶片养分重吸收的重要指标[40]，对植物养分重吸收具有重要影响。前人的研究发现，NuRE及其比值主要受绿叶中养分及其比值的调控，二者之间表现为正相关[18]、负相关[19]或无显著相关关系[41]。本研究中，养分重吸收效率及比值与对应绿叶养分含量及其比值无显著相关性（图5），而与衰老叶中的养分含量及其比值均呈负相关，多数为显著负相关（除CaRE与Ca，NRE∶MgRE与TN∶Mg，KRE∶MgRE与TK∶Mg，CaRE∶MgRE与Ca∶Mg），表明衰老叶养分含量可能是预测红锥人工林叶片NuRE的良好指标。研究证明，衰老叶中的养分含量可直接指示植物养分重吸收的程度，其值的高低更能客观地反映环境选择压力与植物养分保存机制之间的关系[42]。

植物N、P重吸收效率的比值可用于判断养分限制状态[43]，当NRE∶PRE＞1时，表示植物更受N的限制，而当NRE∶PRE＜1时，则更受P限制。此外，植物组织中N∶P＜14表示植物生长主要受N限制，N∶P＞16表示植物生长主要受P限制[44]。本研究中，NRE∶PRE＜1，且绿叶和衰老叶中N∶P＞16，表明研究区域植物生长

长期受 P 的限制严重，并且氮添加后会加重 P 限制。然而，植物的氮磷限制的响应表现与土壤有效养分限制之间存在不一致性，这主要源于二者指标的本质差异：土壤指标（如 DIN∶AP）反映的是有效养分的供应平衡，是植物根系直接面临的即时环境；而植物组织指标（如全量 N∶P）则是植物在适应与生理调控下对土壤养分进行吸收、转运、分配和循环后的内在平衡结果，是植物整体营养状况的综合体现。另外，植物 C∶N 和 C∶P 可以反映植物对 N 和 P 的利用效率，即相对元素在植物体内的生产力 [45]。氮添加显著提高了红锥衰老叶的 TN 含量，导致氮处理后 TC_{se}∶TN_{se}、TC_{se}∶TP_{se} 比值显著降低，说明氮添加后红锥 N 利用效率较低，更倾向于将 N 分配给高代谢活性组织（如光合酶、叶绿体），支持快速生长。同时，衰老叶 TC_{se}∶TN_{se}、TC_{se}∶TP_{se} 降低意味着凋落物更易分解（低 C∶N 凋落物富含氮，刺激微生物活动）[46]，可能加速生态系统养分循环。

5 结 论

氮添加提高了土壤中 DIN 含量，降低了 AP 含量，导致土壤 DIN∶AP 比值随氮添加梯度上升；土壤有效养分限制状态从低氮处理的“N 限制”经中氮处理的“N、P 共同限制”过渡，在高氮处理下转变为明确的“P 限制”。氮添加通过提高叶片 TN 含量显著降低 NRE，表明植物对外源氮的依赖性增强。PRE 受 N-P 平衡调控呈先降后升的趋势，在低氮条件下显著降低，而在中、高氮条件下植物为应对日益加剧的磷限制，表现出提高磷回收利用的趋势。氮添加显著提高了叶片中 Ca 含量，但并未显著影响 CaRE，反映出 Ca 作为结构性元素在植物体内移动性差、难以被重吸收的生理特性。植物组织的 NRE∶PRE ＜ 1 以及绿叶与衰老叶的 N∶P ＞ 16，共同证实了红锥生长受到严重的 P 限制，且氮添加会加剧此限制。氮添加降低了衰老叶的 TC_{se}∶TN_{se} 和 TC_{se}∶TP_{se}，预示着凋落物质量改善和分解加速可能进一步影响生态系统的养分循环速率。此外，衰老叶养分状态对养分重吸收过程具有调控作用，表现为 NuRE 与衰老叶养分含量之间的负相关关系。本研究从土壤化学计量、叶片养分回收效率及化学计量多个层面，阐明了氮沉降背景下红锥人工林的适应机制与潜在调控因子，可为预测南亚热带森林对全球变化的响应及制定科学的人工林养分管理策略提供理论依据。

参考文献：

[1] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future[J]. Biogeochemistry,2004,70:153-226.

[2] Liu X J, Duan L, Mo J M, et al. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview[J]. Environmental Pollution,2011,159:2251-2264.

[3] Wang R, Goll D, Balkanski Y, et al. Global forest carbon uptake due to nitrogen and phosphorus deposition from 1850 to 2100[J]. Global Change Biology,2017,23:4854-4872.

[4] Templer P H, Pinder R W, Goodale C L. Effects of nitrogen deposition on greenhouse-gas fluxes for forests and grasslands of North America[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2012,10:547-553.

[5] Dentener F, Drevet J, Lamarque J F, et al. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation[J]. Global Biogeochemical Cycles,2006,20:GB4003.

[6] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature,2013,494:459-462.

[7] Yu G R, Jia Y L, He N P, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. Nature Geoscience,2019,12:424-429.

[8] Su Y, 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,2021,199:105110.

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

[10] Lyu 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 Soil,2016,398:111-120.

[11] Yan Z B, Kim N, Han W X, et al. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant and Soil,2015,388:147-155.

[12] 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:e3616.

[13] Wang R Z, Liu H Y, Sardans J, et al. Interacting effects of urea and water addition on soil mineral-bound phosphorus dynamics in semi-arid grasslands with different land-use history[J]. European Journal of Soil Science,2021,72:946-962.

[14] Mao J H, Mao Q G, Zheng M H, et al. Responses of foliar nutrient status and stoichiometry to nitrogen addition in different ecosystems: a meta-analysis[J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences,2020,125:e2019JG005347.

[15] Yan Z B, Hou X H, Han W X, et al. Effects of nitrogen and phosphorus supply on stoichiometry of six elements in leaves of *Arabidopsis thaliana*[J]. Annals of Botany,2019,123:441-450.

[16] Son Y. Effects of nitrogen fertilization on foliar nutrient dynamics in ginkgo seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition, 2002,25(1):93-102.

[17] 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.
Chen W W, Kou L, Jiang L, et al. Short-term responses of foliar multi-element stoichiometry and nutrient resorption of slash pine to N addition in subtropical China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2017,28(4):1094-1102.

[18] Jiang D L, Li Q, Geng Q H, et al. Nutrient resorption and stoichiometric responses of poplar (*Populus deltoides*) plantations to N addition in a coastal region of eastern China[J]. Journal of Plant Ecology,2021,14:591-604.

[19] 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.

[20] Yuan Z Y, Shi X R, Jiao F, et al. N and P resorption as functions of the needle age class in two conifer trees[J]. Journal of Plant Ecology,2018,11(5):780-788.

[21] Du B M, Ji H W, Peng C, et al. Altitudinal patterns of leaf stoichiometry and nutrient resorption in *Quercus variabilis* in the Baotianman mountains, China[J]. Plant and Soil,2017,413:193-202.

[22] 洪丕征 , 刘世荣 , 于浩龙 , 等 . 模拟氮沉降对红锥人工幼龄林土壤微生物生物量和微生物群落结构的影响 [J]. 山东大学学报 (理学版),2016,51(5):18-28.
Hong P Z, Liu S R, Yu H L, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on soil microbial biomass and community structure in a young plantation of *Castanopsis hystrix*[J]. Journal of Shandong University (Natural Science),2016,51(5):18-28.

[23] 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, 2015,35:1106-1117.

[24] 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,2017,26:713-728.

[25] Kou L, Wang H M, Gao W L, 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.

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

[27] Peng H Y, Chen Y H, Yan Z B, et al. Stage-dependent stoichiometric homeostasis and responses of nutrient resorption in *Amaranthus mangostanus* to nitrogen and phosphorus addition[J]. Scientific Reports,2016,6:37219.

[28] 郭文 . 中亚热带主要造林树种不同生长阶段叶片养分重吸收特征 [D]. 福州 : 福建农林大学 ,2022:33-37.
Guo W. Leaf nutrient resorption in main afforestation tree species with different stand age in mid-subtropical China[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University,2022:33-37.

[29] 陈美领 , 陈浩 , 毛庆功 , 等 . 氮沉降对森林土壤磷循环的影响 [J]. 生态学报 ,2016,36(16):4965-4976.
Chen M L, Chen H, Mao Q G, et al. Effect of nitrogen deposition on the soil phosphorus cycle in forest ecosystems: a review[J]. Acta Ecologica Sinica,2016,36(16):4965-4976.

[30] 冯婵莹 , 郑成洋 , 田地 , 等 . 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, et al. 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.

[31] Deng M F, Liu L L, Sun Z Z, et al. Increased phosphate uptake but not resorption alleviates phosphorus deficiency induced by nitrogen deposition in temperate *Larix principis-rupprechtii* plantations[J]. New Phytologist,2016,212:1019-1029.

[32] 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.

[33] Marklein A R, Houlton B. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems[J]. New Phytologist,2012,193:696-704.

[34] Jiang D L, Geng Q H, Li Q, et al. Nitrogen and phosphorus resorption in planted forests worldwide[J]. Forests,2019,10:201.

[35] Wu H L, Xiang W H, Ouyang S, et al. Tree growth rate and soil nutrient status determine the shift in nutrient-use strategy of Chinese fir plantations along a chronosequence[J]. Forest Ecology and Management,2020,460:117896.

[36] 舒韦维 , 杨坤 , 马俊旭 , 等 . 氮添加对红锥不同序级细根形态和化学性状的影响 [J]. 植物生态学报 ,2024,48(1):103-112.
Shu W W, Yang K, Ma J X, et al. Effects of nitrogen addition on the morphological and chemical traits of fine roots with different orders of *Castanopsis hystrix*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2024,48(1):103-112.

[37] Lu X K, Mao Q G, Gilliam F S, et al. Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems[J]. Global Change Biology,2014,20:3790-3801.

（下转第 199 页）

characteristics and its influencing factors at different elevations on the eastern slope of Helan mountain, northwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2023,34(7):1957-1967.

[27] 罗正明 , 刘晋仙 , 暴家兵 , 等 . 五台山亚高山土壤真菌海拔分布格局与构建机制 [J]. 生态学报 ,2020,40(19):7009-7017.
Luo Z M, Liu J X, Bao J B, et al. Elevational distribution patterns and assembly mechanisms of soil fungal community in mount Wutai, Shanxi, China[J]. Acta Ecologica Sinica,2020,40(19):7009-7017.

[28] 唐宏亮 , 郭秋换 , 张春潮 , 等 . 磷供应对玉米根际微生物碳源利用和功能多样性的影响 [J]. 中国生态农业学报 ,2015,23(10):1312-1319.
Tang H L, Guo Q H, Zhang C C, et al. Effects of phosphorus supply on microbial carbon source utilization and functional diversity of maize rhizosphere[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015,23(10):1312-1319.

[29] 张树萌 , 黄懿梅 , 倪银霞 , 等 . 宁南山区人工林草对土壤真菌群落的影响 [J]. 中国环境科学 ,2018,38(4):1449-1458.
Zhang S M, Huang Y M, Ni Y X, et al. Effects of artificial forest and grass on soil fungal community at southern Ningxia mountain[J]. China Environmental Science,2018,38(4):1449-1458.

[30] 张胜男 , 闫德仁 , 黄海广 , 等 . 不同林龄沙地樟子松人工林土壤微生物群落结构 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(1):123-131,143.
Zhang S N, Yan D R, Huang H G, et al. The soil microbial community structure in the *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(1):123-131,143.

[31] Lauber C L, Hamady M, Knight R, et al. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale[J]. Applied and Environmental Microbiology,2009,75(15):5111-5120.

[32] Mao Q G, Lu X K, Zhou K J, et al. Effects of long-term nitrogen and phosphorus additions on soil acidification in an N-rich tropical forest[J]. Geoderma,2017,285:57-63.

[33] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies[J]. Ecology Letters,2008,11(10):1111-1120.

[本文编校：吴　彬]

（上接第 155 页）

[38] Vitousek P M, Naylor R, Crews T, et al. Nutrient imbalances in agricultural development[J]. Science,2009,324:1519-1520.

[39] Hocking B, Tyerman S D, Burton R A, et al. Fruit calcium: transport and physiology[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:569.

[40] 宋梅玲 , 王玉岑 , 鲍根生 , 等 . 狼毒防除对高寒草地群落植物养分重吸收的影响 [J]. 草业学报 ,2020,29(10):47-57.
Song M L, Wang Y Q, Bao G S, et al. Effect of *Stellera chamaejasme* removal on the nutrient resorption of plants in an alpine grassland community[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020,29(10):47-57.

[41] Cai Z Q, Bongers F. Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China[J]. Journal of Tropical Ecology,2007,23:115-118.

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

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

[44] Koerselman W, Meuleman A. The vegetation N∶P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology,1996, 33:1441-1450.

[45] 曾昭霞 , 王克林 , 刘孝利 , 等 . 桂西北喀斯特森林植物 - 凋落物 - 土壤生态化学计量特征 [J]. 植物生态学报 ,2015,39(7):682-693.
Zeng Z X, Wang K L, Liu X L, et al. Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of northwest Guangxi[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2015,39(7):682-693.

[46] Li Q, Zhang M H, Geng Q H, et al. The roles of initial litter traits in regulating litter decomposition: a “common plot” experiment in a subtropical evergreen broadleaf forest[J]. Plant and Soil,2020,452:207-216.

[本文编校：吴　彬]