

# 长白山苔原典型植物的 N、P 含量对短期氮输入的可塑性响应

袁泉<sup>1,2</sup> 张月<sup>1,2</sup> 陈红<sup>1</sup> 周莉<sup>1</sup> 于大炮<sup>1</sup> 王庆伟<sup>1</sup> 周旺明<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要** 氮素是苔原生态系统植物生长和净初级生产力的主要限制元素, 但外源氮输入对长白山苔原生态系统养分影响的相关研究还较少。本研究以长白山苔原带优势物种笃斯越桔 (*Vaccinium uliginosum*) 和牛皮杜鹃 (*Rhododendron chrysanthum*) 为对象, 通过野外原位实验, 以  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  作为外源氮, 设置 4 个施氮水平: 对照处理 (N0,  $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )、低氮处理 (N1,  $25 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )、中氮处理 (N2,  $50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ) 和高氮处理 (N3,  $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )。研究短期氮输入对笃斯越桔和牛皮杜鹃叶片 N、P 含量影响。结果表明: 低氮输入提高了牛皮杜鹃叶片 N 含量, 对笃斯越桔叶片 N、P 含量无显著影响, 而较高水平氮输入会促进笃斯越桔的生长, 增加其获取 N、P 的能力; 随着氮输入量的增大, 落叶灌木笃斯越桔的 N、P 含量可塑性指数 (PI) 呈现先减小后增大的趋势, 而常绿灌木牛皮杜鹃的 PI 整体呈减小的趋势, 但具有更高的抗逆性。未来氮沉降增加的背景下, 笃斯越桔在长白山高山苔原更具有生长优势。

**关键词** 氮沉降; 生态化学计量; 氮磷可塑性; 高山苔原生态系统; 长白山

**Plastic responses of N and P concentrations in typical plant species to short-term nitrogen input in tundra zone of the Changbai Mountain, China.** YUAN Quan<sup>1,2</sup>, ZHANG Yue<sup>1,2</sup>, CHEN Hong<sup>1</sup>, ZHOU Li<sup>1</sup>, YU Da-pao<sup>1</sup>, WANG Qing-wei<sup>1</sup>, ZHOU Wang-ming<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** Nitrogen (N) is a major limiting element for plant growth and net primary productivity in tundra. However, the effects of exogenous N input on plant nutrient concentrations of tundra in Changbai Mountain remain unclear. In this study, we examined the effects of short-term N (as  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) input on foliar N and P concentrations of *Vaccinium uliginosum* and *Rhododendron chrysanthum*, two dominant species of tundra in Changbai Mountain, under four treatments [control (N0,  $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ), low N (N1,  $25 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ), medium N (N2,  $50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ), and high N (N3,  $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )]. Low N input increased foliar N concentration of *R. chrysanthum*, but did not affect N and P concentrations in *V. uliginosum*. However, a higher N input promoted the growth of *V. uliginosum* and increased its ability to acquire N and P. With increased nitrogen input, the plasticity index (PI) of N and P concentrations in *V. uliginosum* (deciduous shrub) decreased first and then increased, while that of *R. chrysanthum* (evergreen shrub) always decreased. The stress resistance of *R. chrysanthum* was higher than that of *V. uliginosum*. Under the scenario of increasing N deposition, *V. uliginosum* will have more growth advantages in the tundra zone of Changbai Mountain.

**Key words:** nitrogen deposition; ecological stoichiometry; plasticity of N and P content; alpine tundra ecosystem; Changbai Mountain.

国家自然科学基金项目 (41977423, 41877549) 资助。

收稿日期: 2021-02-14 接受日期: 2021-08-08

\* 通讯作者 E-mail: zhouwangming@126.com

工业革命以来,全球范围内大气氮沉降显著增加(Peñuelas *et al.*, 2013; Ackerman *et al.*, 2019),每年约有165~259 Tg 人为氮源输入生物圈,该数量相当于生物圈在自然过程中固定的氮总量,预计2050年全球年氮沉降总量将达到目前水平的2倍左右(Peñuelas *et al.*, 2012)。改革开放后,随着中国工业的快速发展,其大气氮沉降量也持续增加。如2010年全国平均的氮沉降通量达到了 $7.9 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,而东北地区氮沉降通量高达 $15 \sim 30 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (郑丹楠等, 2014)。因此,有关氮沉降对东北地区生态系统的影响成为当前研究热点(马鹏宇等, 2019)。

氮沉降影响了生态系统的生物多样性、生产力、土壤理化性质及养分循环等生态功能及过程(Tian *et al.*, 2018; 沈豪等, 2019; 李瑞瑞等, 2019; 王清奎等, 2020)。氮沉降的增加会影响生态系统中N和P的输入,进而改变植物的N:P(Peñuelas *et al.*, 2013)。在受氮素限制地区,氮沉降普遍地增加了植物的N含量,从而增大了N:P(Yuan *et al.*, 2015),但也有研究显示氮沉降对植物N:P无显著影响(赵琼等, 2010)。这主要是由于植物本身具有化学计量内稳性,即植物可以通过自身调节保持内部的N:P不随外部环境的变化而发生剧烈变化。不同生长型的植物对养分的获取、利用等过程存在差异,因而具有不同的化学计量内稳性特征(张婷婷等, 2019)。植物利用和获取资源的能力与生理可塑性密切相关(Wang *et al.*, 2019),因此常用植物的N、P含量可塑性来表征植物利用和吸收环境中养分的能力。在养分限制的苔原带,虽然植物通常具有较强的化学计量内稳性(Gu *et al.*, 2017),从而应对变化频繁的恶劣环境。但也有研究结果表明,苔原植物的养分含量受环境变化的影响,如:在西伯利亚苔原带养分添加显著增加了叶片N、P含量(Iturrate-Garcia *et al.*, 2020),增温影响了苔原植物的P含量(江肖洁等, 2014),气候变暖和积雪深度增加对苔原植物的叶片N含量影响显著(Welker *et al.*, 2005)。因此,亟需开展具有化学计量内稳性的苔原植物其获取养分能力对环境变化的适应性研究。

长白山苔原是东北地区典型的山地苔原,笃斯越桔和牛皮杜鹃是苔原带上最常见的优势种(陈红等, 2019)。由于高山苔原生态系统初级生产力低且微生物活性较弱的特点(Johnson *et al.*, 2011),该

地区对氮沉降的响应敏感。研究表明,长白山苔原的氮沉降量达到 $23.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (胡艳玲等, 2009),超过了我国平均氮沉降通量 $21.1 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Jia *et al.*, 2014)。目前有关氮沉降对长白山苔原带影响的研究主要集中在群落变化、植物入侵及土壤性质变化等方面(靳英华等, 2014; 陈红等, 2019),而苔原植物的养分含量对氮沉降的响应尚未见报道。本研究以长白山苔原带的两种优势物种——笃斯越桔和牛皮杜鹃为研究对象,以 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 作为外源氮,通过野外原位实验,研究长白山苔原带典型植物N、P含量对不同水平的短期氮输入的可塑性响应,从而深入理解全球氮沉降增加背景下,高山苔原生态系统中植物应对环境变化的策略。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区为长白山北坡高山苔原带( $41^\circ 41' 49'' \text{N}$ — $42^\circ 25' 18'' \text{N}$ ,  $126^\circ 55' \text{E}$ — $129^\circ \text{E}$ )。海拔在2000~2400 m,属于温带大陆季风型高山气候,冬季寒冷干燥,夏季凉爽潮湿。常年气温较低,年平均气温为 $-7.3 \text{ }^\circ\text{C}$ ,生长季(6—9月)日平均气温为 $6.87 \text{ }^\circ\text{C}$ ;降水充沛,年降水量为1400~1800 mm,主要集中在6—9月份,约占全年的80%。土壤类型为苔原土,土层较薄,土壤贫瘠,土壤剖面发育层次不明显且具有明显的粗骨性特点。长白山高山苔原群落以小灌木为主,常见的建群种有笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、牛皮杜鹃(*Rhododendron chrysanthum*)、高山红景天(*Rhodiola cretinii* subsp. *sinoalpina* (Frod.) H. Ohba)、高岭风毛菊(*Saussurea tomentosa* Kom.)、仙女木(*Dryas octopetala* Linn.)、地榆(*Sanguisorba officinalis* L.)等。其中落叶灌木笃斯越桔和常绿灌木牛皮杜鹃为优势物种,高度分别为10~15和10~50 cm,平均覆盖度分别为29%和7%(江肖洁等, 2014)。

### 1.2 样品的采集及处理

2017年9月,在长白山北坡海拔2100 m的高山苔原带上选择笃斯越桔群丛和牛皮杜鹃群丛,分别设置3块 $6 \text{ m} \times 6 \text{ m}$ 样地。设置4个氮水平,分别为对照处理( $\text{N}_0$ ,  $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )、低氮处理( $\text{N}_1$ ,  $25 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )、中氮处理( $\text{N}_2$ ,  $50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )和高氮处理( $\text{N}_3$ ,  $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ),每个氮水平设置3个重复,样方大小为 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 。于2018年6月初,将 $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 溶于水,均匀喷洒于各处理样地。

表 1 不同施氮水平下土壤无机氮含量

Table 1 Soil inorganic nitrogen content under different nitrogen input levels

| 样地<br>Plot | N0  |   | N1  |   | N2  |   | N3  |   |
|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
|            | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N<br>(mg·kg <sup>-1</sup> ) |
| 笃斯越桔       | 47.21±7.88  | 12.33±4.06  | 60.58±8.71  | 13.33±0.76  | 91.67±37.30   | 11.25±3.93  | 110.88±56.16  | 15.75±10.61   |
| 牛皮杜鹃       | 60.21±18.64   | 10.33±3.39 b  | 64.38±24.31   | 17.75±3.50 ab   | 112.46±22.92  | 37.38±23.51 a   | 100.92±46.23  | 13.42±9.36 b  |

注: 小写字母表示 LSD 比较结果, 字母不同表示差异显著 (P<0.05)。下同。

Note: The lowercase letters indicate the LSD results, with the different letters indicate significant differences (P<0.05). The same below.

2018 年 8 月, 在每块样地内选取 10 株高度和生长基本一致的植株, 采集笃斯越桔和牛皮杜鹃植物的叶片及枝条, 带回实验室, 105 °C 杀青 30 min, 65 °C 烘干至恒重, 粉碎后测定其 N、P 含量。同时, 测量样地植物基径、叶面积及叶片厚度。于 2018 年 9 月在每块重复样地内随机选取 3 个采样点, 采集 0~10 cm 的土壤样品, 用于测定土壤无机氮 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N) 含量(表 1)。

1.3 测量指标与方法

植物全氮、全磷含量: 将样品烘干、磨碎后, 用硫酸-过氧化氢消煮, 取待测液, 用流动分析仪测定。

土壤无机氮 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N) 含量: 使用 KCl 溶液提取后, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 含量采用靛酚蓝比色法, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 含量采用双波长比色法测定。

叶片厚度、基径使用游标卡尺测定; 叶面积采用相机和 Photoshop 相结合的方法计算(肖强等, 2005); 枝条生长速度: 测量笃斯越桔、牛皮杜鹃当年生枝条长度即为该年枝条的生长量, 用来表征其生长速度。

可塑性指数 (PI): 不同处理下某一变量的最大值减去其最小值, 再除以其最大值 (Valladares *et al.* 2000); PI 的取值为 0 到 1, 取值越大表示可塑性越大。

1.4 数据处理

用 Excel 2016 将数据进行初步整理后, 利用

SPSS 19.0 统计软件进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), LSD 法进行多重比较, 作图采用 Origin 2018 软件。

2 结果与分析

2.1 植物生长对短期氮输入的响应

笃斯越桔的叶面积和叶片厚度对氮输入无显著响应 (P>0.05), 但基径和枝条生长速度在 N3 处理下最大, 显著高于对照(表 2)。牛皮杜鹃的叶面积、叶片厚度、基径和枝条生长速度对氮输入均无显著响应 (P>0.05)。

2.2 N、P 含量对短期氮输入的响应

笃斯越桔叶片 N、P 含量对氮输入无显著响应 (P>0.05)。中、高氮处理下, 笃斯越桔的叶片 P 含量分别增加了 33.8% 和 36.2%, 高于对照和低氮处理(图 1b)。氮输入有提高牛皮杜鹃叶片 N 含量的趋势, 但对叶片 P 含量的影响不明显 (P>0.05)。施氮处理下, 牛皮杜鹃叶片 N 含量均高于对照, 且在低氮处理下, 叶片 N 含量显著增加(图 1c)。

笃斯越桔枝条的 N 含量和 P 含量对氮输入的响应均不显著 (P>0.05), 但表现出较一致的趋势, 在低氮处理下最低, 中氮处理下最高。牛皮杜鹃的枝条 N、P 含量对氮输入均无显著响应 (P>0.05), 但随着氮输入水平的增加, 牛皮杜鹃枝条 N 含量表现出呈梯度下降的趋势, 在低氮、中氮、高氮处理下, 牛

表 2 植物地上形态对氮输入的响应

Table 2 Response of aboveground morphological indexes to nitrogen input

| 样地<br>Plot | 处理水平<br>N fertilization<br>treatments | 叶面积<br>Leaf area<br>(cm <sup>2</sup> ) | 叶片厚度<br>Blade thickness<br>(mm) | 基径<br>Base diameter<br>(mm) | 枝条生长速度<br>Branch growth<br>rate(cm) |
|------------|---------------------------------------|--|---------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|
| 笃斯越桔       | N0                                    | 1.36±0.33                              | 0.20±0.01                       | 1.47±0.01 a                 | 4.70±0.69 a                         |
|            | N1                                    | 1.12±0.22                              | 0.18±0.01                       | 1.53±0.04 ab                | 4.67±0.58 a                         |
|            | N2                                    | 1.12±0.27                              | 0.18±0.01                       | 1.46±0.09 a                 | 4.81±0.85 a                         |
|            | N3                                    | 1.03±0.13                              | 0.19±0.02                       | 1.65±0.14 b                 | 6.53±1.09 b                         |
| 牛皮杜鹃       | N0                                    | 16.86±3.53                             | 0.43±0.001                      | 4.60±0.39                   | 5.21±0.07                           |
|            | N1                                    | 14.92±7.04                             | 0.44±0.04                       | 4.67±0.11                   | 3.39±0.90                           |
|            | N2                                    | 13.82±7.66                             | 0.40±0.01                       | 4.30±0.60                   | 3.90±1.16                           |
|            | N3                                    | 14.66±7.58                             | 0.39±0.04                       | 4.38±0.22                   | 4.25±1.04                           |

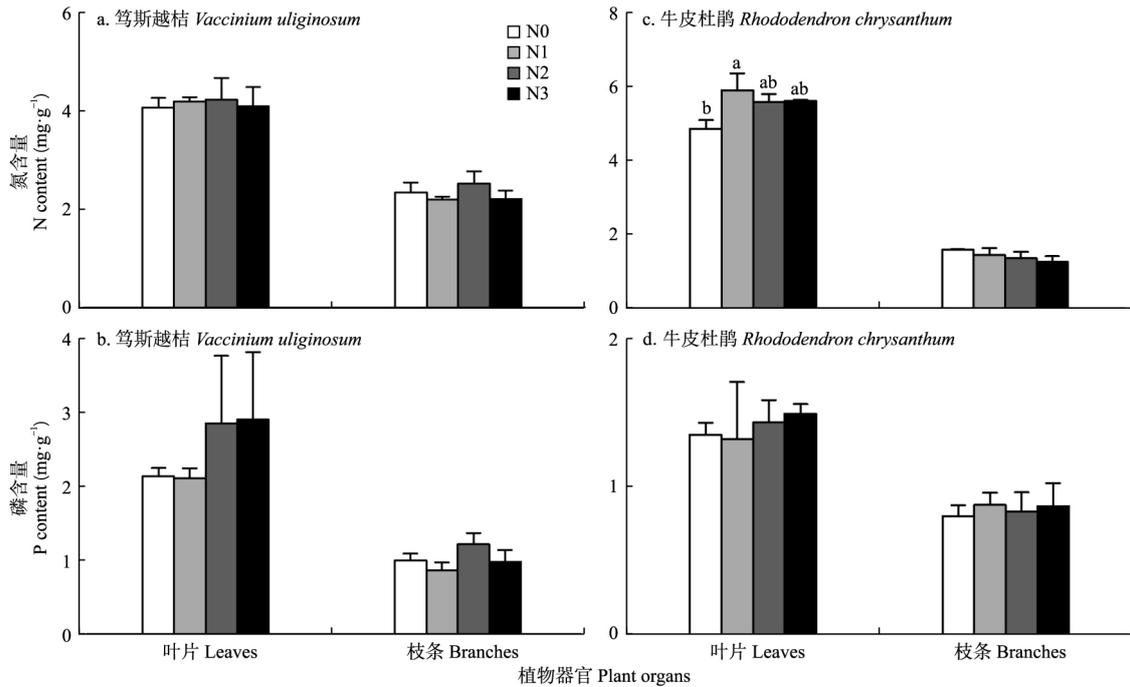


图1 氮、磷含量对氮输入响应

Fig.1 Response of N and P contents to nitrogen input

皮杜鹃枝条 N 含量分别下降了 9.0%、15.0%、21.0% (图 1c)。

### 2.3 植物的化学计量比对短期氮输入的响应

笃斯越桔的 N:P 在 1.5~3 范围,牛皮杜鹃的 N:P 在 1.5~5.5 范围,N:P 均低于 10,两种植物的生长主要受 N 限制。笃斯越桔叶片和枝条的 N:P 对氮输入无显著响应( $P>0.05$ ),在低氮处理下,笃斯越桔的叶片和枝条 N:P 最高;中氮、高氮处理下,笃斯越桔的叶片、枝条 N:P 均低于对照(图 2a)。牛皮杜鹃叶片和枝条的 N:P 对氮输入无显著响应( $P>0.05$ ),叶片 N:P 在中氮处理下最高。

### 2.4 植物 N、P 含量及化学计量可塑性对短期氮输入的响应

笃斯越桔叶片和枝条 N、P 含量及 N:P 的可塑性指数(PI)在 N01 梯度下较低,在 N12 梯度下最高,其中枝条 P 在 N12 梯度下的 PI 显著高于在 N01 梯度(图 3b)。笃斯越桔的 N、P 和 N:P 的可塑性指数(PI)对短期低氮输入的响应较弱,但随着氮输入水平的增加 PI 增大;牛皮杜鹃叶片和枝条 N、P 和 N:P 的可塑性指数(PI)在 N01 梯度下较高,随氮水平的增大 PI 均呈降低的趋势。其中,叶片和枝条 N 的 PI 在 N23 梯度下最低,显著低于 N01 梯度

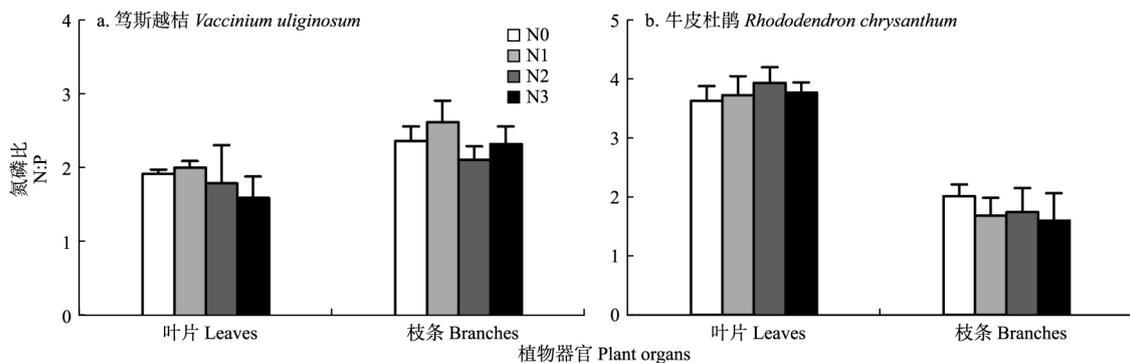


图2 叶片和枝条的氮磷比对氮输入的响应

Fig.2 Response of N:P ratio in leaves and branches to nitrogen input

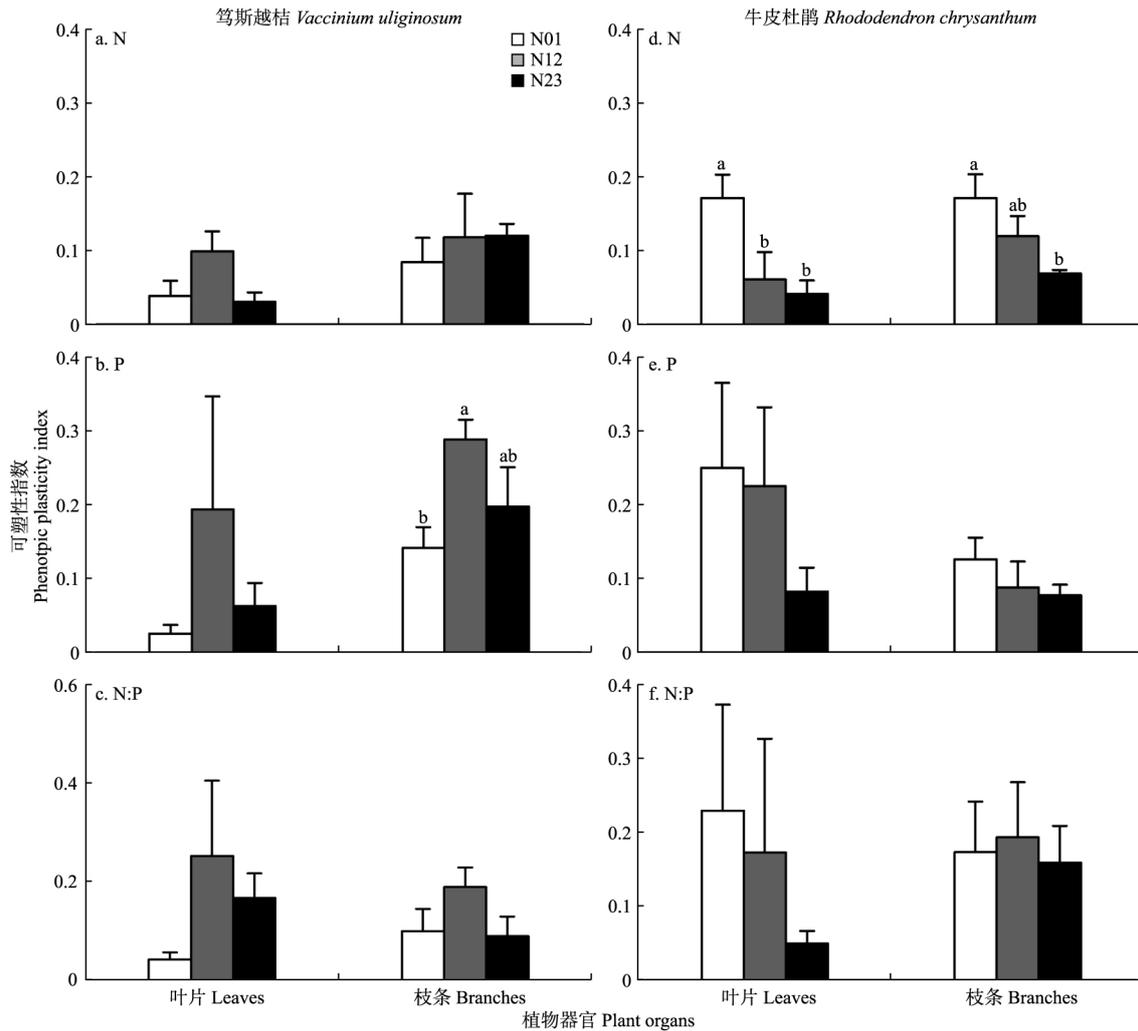


图 3 笃斯越桔和牛皮杜鹃的氮、磷含量及氮磷比对氮输入的可塑性响应

Fig.3 Plasticity of N, P contents and N : P ratio of *Vaccinium uliginosum* and *Rhododendron chrysanthum* to nitrogen input

注: N01: 从对照 (N0) 到低氮 (N1) 的氮水平梯度; N12: 从低氮 (N1) 到中氮 (N2) 的氮水平梯度; N23: 从中氮 (N2) 到高氮 (N3) 的氮水平梯度。  
Note: N01: nitrogen gradient from control (N0) to low N (N1); N12: nitrogen gradient from low N (N1) to medium N (N2); N23: nitrogen gradient from medium N (N2) to high N (N3).

(图 3d)。随着氮输入水平的增加,牛皮杜鹃 N、P 和 N : P 的 PI 的响应呈减弱的趋势。

### 3 讨论

#### 3.1 苔原植物 N、P 含量对氮输入的响应

植物常采取不同生长策略,如营养分配,来适应不断变化的生物和非生物环境(邢伟等,2015),不同生活型的植物对外界环境的响应也不同(Iturrate-Garcia et al., 2020)。长白山苔原属于高山苔原生态系統,初级生产力低且微生物活性弱,受养分限制的程度高,对外源氮输入的响应敏感(Johnson et al., 2011),一定程度的氮输入增加了土壤中有效氮的含量(表 1),使土壤受氮元素的抑制得到缓解,提高

了土壤中植物可吸收的氮含量(DeMarco et al., 2014; 王巧等,2019),而植物氮磷之间的相互作用也会导致植物磷含量发生变化(常云妮等,2013)。本研究中,氮输入对笃斯越桔的叶片 N 含量没有显著影响,但 N2、N3 处理对笃斯越桔的叶片 P 含量有一定的促进作用。这是由于氮输入会提高植物对磷的吸收(常云妮等,2013),导致了笃斯越桔叶片 P 含量的增加。在受氮素限制的地区,氮沉降普遍增加了植物的 N 含量(Yuan et al., 2015)。然而,本研究中 N3 处理下笃斯越桔的枝条 N、P 含量有下降的趋势(图 1a, b),这是由于施氮处理的笃斯越桔基径和枝条的生长速度显著高于对照处理(表 2),枝条的生长稀释效应抵消了外源氮输入的施肥效应,导致

枝条 N、P 含量无显著变化甚至有下降的趋势 (Zhang *et al.* 2017)。总的来说,氮输入对笃斯越桔的 N、P 含量无显著影响,但是较高水平的氮输入促进了笃斯越桔枝条和基径的生长,增加了其获取 N、P 的能力。与笃斯越桔不同,氮输入对牛皮杜鹃的生长无显著影响(表 2),N1 处理显著增加了牛皮杜鹃的叶片 N 含量,这与许多研究一致(Kou *et al.*, 2015; 苏原等, 2018)。表明,不同生活型植物在同一生态环境的适应能力不同,对 N 的吸收不同。牛皮杜鹃枝条的氮磷含量对氮输入的响应弱于叶片,可能是由于实验时间相对较短,牛皮杜鹃的枝条也比较长,枝条组织的周转比叶片组织慢(Negrón-Juárez *et al.* 2015)。

### 3.2 苔原植物的 N:P 对氮输入的响应

N:P 不仅是决定群落结构和功能的关键性指标,也可以作为植物生长和发育起限制性作用的营养元素指示剂。N:P 值越大意味着 N 充裕而 P 相对不足,比值越小意味着 P 充裕而 N 相对不足(Koerselman *et al.* 1996)。在陆地生态系统中,当 N:P < 10 时,植被的生长主要受到 N 的限制作用(Güsewell 2004)。对照和施氮的笃斯越桔和牛皮杜鹃 N:P 均低于 10(图 2),说明长白山苔原带植物的生长受到 N 的限制。大多研究表明,氮输入会导致植物体内 N:P 的升高(Peñuelas *et al.* 2012; Yuan *et al.* 2015)。但是,本研究中,氮输入对两种植物的 N:P 均无显著影响。一方面由于植物自身的化学计量内稳性,即植物在外界环境发生变化时会通过自身调节保持体内 N:P 的相对稳定(张婷婷等, 2019),另一方面由于苔原生态系统的土壤养分含量较低,施氮虽然一定程度上增加了土壤 N 含量,但由于土壤 P 含量仍处于较低水平,植物对 N 沉降的响应并不敏感(潘春霞等, 2020),该现象也符合营养元素的最小限制假说(Ågren *et al.* 2012),同时也表明判断植物是否受 N、P 限制的 N:P 的临界值由于研究区域的不同存在很大差异。

### 3.3 苔原植物的 N、P 对短期氮输入的可塑性响应

在养分限制的苔原带,灌木物种通常具有较强的化学计量内稳性,从而在变化频繁的恶劣环境中提高自身的存活率(Chapin *et al.* 1993)。但不同生长型植物的化学计量内稳性特征可能不同。Gu 等(2017)在加拿大苔原生态系统的研究发现,落叶灌木的内稳性普遍弱于常绿灌木。本研究中,落叶灌木笃斯越桔叶片和枝条的 N、P 含量及 N:P 在较低

施氮水平下可塑性指数(PI)较低(图 3a, b, c),说明其对短期低氮输入的响应较弱,但在中等施氮水平下,叶片和枝条 N、P 和 N:P 的 PI 增大,说明短期较高水平的氮输入会导致笃斯越桔的 N、P 可塑性增大,植物获取 N、P 的能力增大,促进枝条和基径生长(表 2)。常绿灌木牛皮杜鹃叶片和枝条的 N、P 含量及 N:P 在较低施氮水平下可塑性指数较高(图 3d, e, f),说明其对短期低氮输入的响应较强,但随着氮输入水平的提高,叶片和枝条 N、P 和 N:P 的 PI 下降,且叶片和枝条的生长对氮输入的响应不显著(表 2),说明当氮输入量增大时,牛皮杜鹃叶片和枝条 N、P 含量的响应减弱,更倾向于保持较低的可塑性即稳定的 N:P,在环境变化频繁的苔原带,牛皮杜鹃具有更高的抗逆性(Wang *et al.*, 2019)。

本研究表明,笃斯越桔的 N、P 含量对短期的低氮输入无明显响应,较高水平的氮输入会促进笃斯越桔的生长,增加其获取 N、P 的能力;氮输入增加了牛皮杜鹃的叶片氮含量,一定程度上缓解了高山苔原带上的养分限制。但由于条件限制,本研究的研究周期较短,两种植物的 N、P 含量对氮沉降的响应结果仍存在不确定性,长白山苔原植物对氮沉降的响应以及响应机理仍需要长期的监测和研究。

## 4 结论

短期低氮输入提高了牛皮杜鹃叶片 N 含量,对笃斯越桔的 N、P 含量无显著影响,而较高水平的氮输入会促进笃斯越桔的生长,增加其获取 N、P 的能力。两种生长型的植物对氮输入的可塑性响应不同,落叶灌木笃斯越桔的氮磷含量可塑性指数(PI)呈现先减小后增大的趋势,较高水平的氮输入下笃斯越桔的适应性更强;而常绿灌木牛皮杜鹃的 PI 整体呈减小的趋势,倾向于保持稳定的 N:P,具有更高的抗逆性。未来氮沉降增加的背景下,笃斯越桔在长白山高山苔原更具有生长优势。

### 参考文献

- 常云妮,钟全林,程栋梁,等. 2013. 氮添加对华润楠苗木碳氮磷化学计量特征的影响. 甘肃农业大学学报, 48(5): 94-99. [Chang YN, Zhong QL, Cheng DL, *et al.* 2013. Effects of nitrogen addition on ecological stoichiometry characteristics of *Machilus chinensis*. *Journal of Gansu Agricultural University*, 48(5): 94-99.]
- 陈红,唐杨,童跃伟,等. 2019. 长白山苔原带土壤碳、

- 氮矿化对氮沉降的响应. 应用生态学报, **30**(5): 1536–1542. [Chen H, Tang Y, Tong YW, et al. 2019. Responses of soil carbon and nitrogen mineralization to nitrogen deposition in tundra zone of the Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **30**(5): 1536–1542.]
- 胡艳玲, 韩士杰, 李雪峰, 等. 2009. 长白山原始林和次生林土壤有效氮含量对模拟氮沉降的响应. 东北林业大学学报, **37**(5): 36–38+42. [Hu YL, Han SJ, Li XF, et al. 2009. Responses of soil available nitrogen of natural forest and secondary forest to simulated N deposition in Changbai Mountain. *Journal of Northeast Forestry University*, **37**(5): 36–38+42.]
- 江肖洁, 胡艳玲, 韩建秋, 等. 2014. 增温对苔原土壤和典型植物叶片碳、氮、磷化学计量学特征的影响. 植物生态学报, **38**(9): 941–948. [Jiang XJ, Hu YL, Han JQ, et al. 2014. Effects of warming on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in tundra soil and leaves of typical plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **38**(9): 941–948.]
- 靳英华, 许嘉巍, 宗盛伟, 等. 2014. 氮沉降对长白山苔原植被影响的试验研究. 地理科学, **34**(12): 1526–1532. [Jin YH, Xu JW, Zong SW, et al. 2014. Experimental study on the effects of nitrogen deposition on the tundra vegetation of the Changbai Mountains. *Scientia Geographica Sinica*, **34**(12): 1526–1532.]
- 李瑞瑞, 卢 艺, 王益明, 等. 2019. 氮添加对墨西哥柏人工林土壤碳氮磷化学计量特征及酶活性的影响. 生态学杂志, **38**(2): 384–393. [Li RR, Lu Y, Wang YM, et al. 2019. Effects of N addition on C, N and P stoichiometry and soil enzyme activities in *Cupressus lusitanica* Mill. plantation. *Chinese Journal of Ecology*, **38**(2): 384–393.]
- 马鹏宇, 张红光, 咎 鹏, 等. 2019. 长期氮添加对东北地区兴安落叶松人工林土壤酶的影响. 植物研究, **39**(4): 598–603. [Ma PY, Zhang HG, Zan P, et al. 2019. Effects of long-term nitrogen addition on soil enzymes in *Larix gmelinii* plantation in northeast China. *Bulletin of Botanical Research*, **39**(4): 598–603.]
- 潘春霞, 汤祎磊, 陶晨悦, 等. 2020. 模拟氮沉降对不同土壤磷环境下毛竹生长与氮、磷含量的影响. 西部林业科学, **49**(4): 74–82. [Pan CX, Tang YL, Tao CY, et al. 2020. Effects of simulated nitrogen deposition on growth, nitrogen and phosphorus content of *Phyllostachys pubescens* under different soil phosphorus environment. *Journal of West China Forestry Science*, **49**(4): 74–82.]
- 沈 豪, 董世魁, 李 帅, 等. 2019. 氮添加对高寒草甸植物功能群数量特征和光合作用的影响. 生态学杂志, **38**(5): 1276–1284. [Shen H, Dong SK, Li S, et al. 2019. Effects of nitrogen addition on the quantitative characteristics and photosynthesis of different plant functional groups in an alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, **38**(5): 1276–1284.]
- 苏 原, 罗 艳, 耿凤展, 等. 2019. 天山高寒草原植物叶片氮磷化学计量特征对氮沉降的响应. 干旱区研究, **36**(2): 165–171. [Su Y, Luo Y, Geng FZ, et al. 2019. Response of stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in plant leaves in an alpine grasslands to nitrogen deposition in the Tianshan Mountains. *Arid Zone Research*, **36**(2): 165–171.]
- 王 巧, 张君波, 雷赵枫, 等. 2019. 模拟氮沉降和磷添加对杉木生态化学计量学特征的影响. 生态学杂志, **38**(2): 368–375. [Wang Q, Zhang JB, Lei ZF, et al. 2019. Effects of simulated nitrogen deposition and phosphorus addition on foliar ecological stoichiometry of Chinese fir. *Chinese Journal of Ecology*, **38**(2): 368–375.]
- 王清奎, 田 鹏, 孙兆林, 等. 2020. 森林土壤有机质研究的现状与挑战. 生态学杂志, **39**(11): 3829–3843. [Wang QK, Tian P, Sun ZL, et al. 2020. Research on soil organic matter in forest ecosystems: Status and challenge. *Chinese Journal of Ecology*, **39**(11): 3829–3843.]
- 邢 伟, 刘 寒, 刘贵华, 等. 2015. 生态化学计量学在水生态系统中的应用. 植物科学学报, **33**(5): 608–619. [Xing W, Liu H, Liu GH, et al. 2015. Ecological stoichiometry in aquatic ecosystems studies and applications. *Plant Science Journal*, **33**(5): 608–619.]
- 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 等. 2019. 植物生态化学计量内稳性特征. 广西植物, **39**(5): 701–712. [Zhang TT, Liu WY, Huang JB, et al. 2019. Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis. *Guihaia*, **39**(5): 701–712.]
- 赵 琼, 刘兴宇, 胡亚林, 等. 2010. 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响. 林业科学, **46**(5): 14–19. [Zhao Q, Liu XY, Hu YL, et al. 2010. Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae*, **46**(5): 14–19.]
- 郑丹楠, 王雪松, 谢绍东, 等. 2014. 2010 年中国大气氮沉降特征分析. 中国环境科学, **34**(5): 1089–1097. [Zheng DN, Wang XS, Xie SD, et al. 2014. Simulation of atmospheric nitrogen deposition in China in 2010. *China Environmental Science*, **34**(5): 1089–1097.]
- Ackerman D, Milet DB, Chen X. 2019. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades. *Global Biogeochemical Cycles*, **33**: 100–107.
- Ågren GI, Wetterstedt JM, Billberger MFK. 2012. Nutrient limitation on terrestrial plant growth—modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, **194**: 953–960.
- Chapin FS, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, **142**: S78–S92.
- DeMarco J, Mack MC, Bret-Harte MS, et al. 2014. Long-term experimental warming and nutrient additions increase productivity in tall deciduous shrub tundra. *Ecosphere*, **5**: 72.
- Gu Q, Zamin TJ, Grogan P. 2017. Stoichiometric homeostasis: A test to predict tundra vascular plant species and community-level responses to climate change. *Arctic Science*, **3**: 320–333.
- Güsewell S. 2004. N : P ratios in terrestrial plants: Variation

- and functional significance. *New Phytologist*, **164**: 243–266.
- Iturrate-García M, Heijmans MPD, Cornelissen JHC, et al. 2020. Plant trait response of tundra shrubs to permafrost thaw and nutrient addition. *Biogeosciences*, **17**: 4981–4998.
- Jia YL, Yu GR, He NP, et al. 2014. Spatial and decadal variations in inorganic nitrogen wet deposition in China induced by human activity. *Scientific Reports*, **4**: 3763.
- Johnson DR, Ebert-May D, Webber PJ, et al. 2011. Forecasting alpine vegetation change using repeat sampling and a novel modeling approach. *Ambio*, **40**: 693–704.
- Koerselman W, Meuleman AFM. 1996. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **133**: 1441–1450.
- Kou L, Guo D, Yang H, et al. 2015. Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, **391**: 207–218.
- Negrón-Juárez RI, Koven CD, Riley WJ, et al. 2015. Observed allocations of productivity and biomass, and turnover times in tropical forests are not accurately represented in CMIP5 Earth system models. *Environmental Research Letters*, **10**: 064017.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, et al. 2013. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, **4**: 2934.
- Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, et al. 2012. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, **18**: 3–6.
- Tian D, Du E, Jiang L, et al. 2018. Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: A critical review. *Environmental Pollution*, **243**: 75–86.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, et al. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, **81**: 1925–1936.
- Wang QW, Daumal M, Nagano S, et al. 2019. Plasticity of functional traits and optimality of biomass allocation in elevational ecotypes of *Arabidopsis halleri* grown at different soil nutrient availabilities. *Journal of Plant Research*, **132**: 237–249.
- Welker JM, Fahnestock JT, Sullivan PF, et al. 2005. Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *Oikos*, **109**: 167–177.
- Yuan Z, Chen H. 2015. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes. *Nature Climate Change*, **5**: 465–469.
- Zhang Q, Xie J, Lyu M, et al. 2017. Short-term effects of soil warming and nitrogen addition on the N : P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata*, in subtropical regions. *Plant and Soil*, **411**: 395–407.

---

作者简介 袁泉,女,1996年生,硕士研究生,主要从事森林生态学研究。E-mail: Quan\_y1@126.com  
责任编辑 张敏

---

袁泉,张月,陈红,周莉,于大炮,王庆伟,周旺明. 2021. 长白山苔原典型植物的 N、P 含量对短期氮输入的可塑性响应. *生态学杂志*, **40**(11): 3493–3500.

Yuan Q, Zhang Y, Chen H, Zhou L, Yu DP, Wang QW, Zhou WM. 2021. Plastic responses of N and P concentrations in typical plant species to short-term nitrogen input in tundra zone of the Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Ecology*, **40**(11): 3493–3500.