

中国东黄海海岛5种常见草本的 碳氮磷化学计量特征

郭超¹ 妥彬¹ 苏田¹ 郑丽婷¹ 刘翔宇¹ 尹芳¹ 何东¹ 阎恩荣^{1,2*}

(¹华东师范大学生态与环境科学学院浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站/浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站,上海 200241; ²华东师范大学生态与环境科学学院上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室,上海 200241)

摘要 研究不同纬度海岛共有植物种的碳(C)氮(N)磷(P)化学计量变异特征,有助于剔除植物谱系的影响,揭示植物对海岛环境条件变化的适应策略。本研究以中国东部9个典型海岛的5种常见共有草本植物艾草、狗尾草、菵草、麦冬、酢浆草为研究对象,测定和分析了其地上部分和根系的C、N、P化学计量比,及其与土壤C、N、P含量、温度和降水的关系。结果表明:9个海岛5种草本地地上部分C、N、P含量分别为352.16~518.16、10.81~34.43、0.58~2.38 mg·g⁻¹,C:N、N:P、C:P分别为11.98~38.99、4.67~27.47、133.39~748.54;根系C、N、P含量分别为312.28~493.34、9.26~23.27、0.40~2.10 mg·g⁻¹,C:N、N:P、C:P分别为18.18~46.79、8.53~37.38、174.45~1120.40。海岛常见草本的地上部分N、P含量均随着纬度的升高而增高,而N:P随着纬度的升高而减小;P含量较N含量具有更高的变异性,气候因子可以解释草本地地上部分N、P、N:P变异的60%;但草本的根系N、P及N:P不依赖纬度变化而变化,气候因子只解释了根系中的N、P变异的6%~10%。气候因子和土壤养分对植物地上部分及根系的变异贡献率不同,土壤N与P含量对草本植物根系的P含量有显著影响,植物地上部分P含量与土壤P含量呈显著正相关,土壤特性解释了根系N、P变异的37%。研究表明,在剔除植物谱系的影响后,纬度差异导致的环境变化是5种海岛常见草本地地上部分的N、P及N:P变异的主要原因,土壤养分是根系P变异的主要原因。

关键词 纬度梯度; 常见草本; 生态化学计量; 降雨; 土壤

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five common herbaceous species across islands in the Yellow Sea and the East China Sea. GUO Chao¹, TUO Bin¹, SU Tian¹, ZHENG Li-ting¹, LIU Xiang-yu¹, YIN Fang¹, HE Dong¹, YAN En-rong^{1,2*} (¹Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station/Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Shanghai Key Laboratory for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China).

Abstract: Understanding variation of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in common plant species across islands along a latitude gradient is insightful to reveal the adaptation strategies of plant species to environmental changes. Five common herbaceous species including *Artemisia argyi*, *Setaria viridis*, *Humulus japonicus*, *Ophiopogon japonicus*, and *Oxalis corniculata* were sampled in 125 plots across nine islands in Eastern China. C, N and P contents in leaves, stems, and roots of five plant species were measured, and their relationships with soil C, N and P contents as well as mean annual air temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP) were investigated. The results showed that the range of C, N and P contents in aboveground parts of five species across nine islands was 352.16–518.16, 10.81–34.43, 0.58–2.38 mg·g⁻¹, while the

本文由海洋公益性行业科研专项(201505009)和国家自然科学基金项目(31670438)资助 This work was supported by the Special Research Project of Marine Public Welfare Industry (201505009) and the National Natural Science Foundation of China (31670438).

2017-08-29 Received, 2017-12-03 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

range of C: N, N: P and C: P was 11.98–38.99, 4.67–27.47, 133.39–748.54, respectively. In terms of roots, the range of C, N and P contents of five species was 312.28–493.34, 9.26–23.27, 0.40–2.10 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, while the range of C: N, N: P and C: P was 18.18–46.79, 8.53–37.38, 174.45–1120.40, respectively. With the increases of latitude, contents of N and P in aboveground parts increased, but N: P decreased. Relative to N content, P content showed higher variation and was largely dependent on environment. Climate factors explained 60% of the variation of N and P contents and N: P across nine islands. In contrast, N and P contents and N: P of roots were independent of latitude, with climatic factors only explained 6%–10% of their variations. The contribution of climatic factors and soil nutrients contributed to the variations of N and P contents differed between above ground parts and roots of five species. Soil N and P had significant effects on P content in roots. Soil P content was positively correlated to aboveground P content. Soil properties explained 37% of the variation in N and P contents of plant roots. Our results suggested that latitude-associated environment shifts were the main drivers of variation in N and P contents and N: P in aboveground parts, and soil nutrients especially affected variation in P in roots of five common plant species, when the effects of plant phylogeny was controlled.

Key words: latitude gradient; common herbaceous plant; ecological stoichiometry; precipitation; soil.

碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征反映了植物自身特性以及其对生长环境的长期适应^[1]. C、N、P之间的平衡对植物生长至关重要^[2], N、P的可利用性限制着C的存储, N、P稀缺表明C相对过量;相反, N、P富裕表明C相对缺乏^[3–6]. 在陆地生态系统中, 植物的养分含量及其化学计量比存在较大变异^[7], 其影响因素是多方面的, 除受自身遗传特性影响外, 还受到植物的不同器官、不同生长期, 以及土壤养分、气候因子、海拔等环境因素的影响^[8]. 研究表明, 当气候、土壤养分发生变化时, 植物自身通过权衡资源分配策略, 平衡限制性资源, 以此来满足自身的生长^[9]. 全球尺度的试验结果显示, 寒冷区域的植物叶片N、P含量高于温暖区域, 而N:P则在寒冷区域低于温暖区域, 表明N、P与纬度存在显著的正相关关系, N:P与纬度存在负相关关系^[10]; 中国学者先后在不同的区域尺度上, 验证了中国植物叶片C、N、P化学计量的地理变异机制, 研究表明, 随着年平均气温的升高, 植物叶片C、N、P含量因研究区域限制性因子的差异而呈现不同趋势^[11–16]. 另外, 系统进化上具有亲缘关系的植物具有相似的养分策略, 因而植物的养分含量及其化学计量比可能受到系统发育的影响. 基于此, 探索相同物种随纬度变化的C、N、P化学计量格局及其变异特征有助于减小植物自身遗传特性、植物谱系等影响, 更好地揭示植物对环境变化的适应策略. 同时, 将植物地上部分与根系分别探讨, 可以进一步探索植物不同器官在纬度梯度上的生长和资源的分配策略的变异特征.

海岛环境一般较严酷, 同时也与大陆隔离. 在过去的研究中, 有关海岛植物C、N、P化学计量特征分布格局的研究比较稀缺. 海岛生境孤立且较单一, 尤其是地形及微气候变异相对于大陆较小, 因此探究不同海岛植物的C、N、P化学计量特征, 可以剔除海拔等地形引起的水分及温度等微气候因素的干扰, 直接反映大尺度上水热格局的变化对植物C、N、P及其化学计量的影响.

本研究在我国东部黄海和东海南北方向上选取9个海岛, 以5个共有草本植物物种为研究对象, 通过对其C、N、P含量及其化学计量特征分析, 旨在揭示5种常见草本植物C、N、P化学计量差异的主要决定因子. 拟回答的科学问题有: 1) 5个常见草本植物的地上部分和根系的C、N、P含量及化学计量在纬度梯度上的变异特征是什么? 2) 影响5个常见草本的C、N、P含量及其化学计量变异的主要因子是什么?

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于我国大陆东部黄海和东海海岛, 依据纬度, 从北到南, 依次选择山东省的北长山岛、南长山岛和庙岛, 江苏省的秦山岛, 上海市的大金山岛, 浙江省的外马廊岛、普陀山岛, 福建省的大屿岛和烽火岛, 共计9个典型海岛. 9个海岛包含了暖温带、北亚热带、中亚热带和南亚热带4种气候类型. 地理范围 25.45° – 37.94° N, 119.29° – 122.35° E. 年平均降雨量从北到南依次递增, 山东省岛屿的年降

表 1 中国东黄海 9 个海岛的环境状况

Table 1 Environmental conditions across 9 islands in the Yellow Sea and East Sea of China

省/市 Province/ City	温度带 Tem-zone	海岛 Island	纬度 Latitude	经度 Longitude	年均温 MAT ($^{\circ}\text{C}$)	年降水 MAP (mm)
山东 Shandong	暖温带 Warm temperate area	北长山岛 Beichangshan Island	37.59	120.42	12.0	544.6
山东 Shandong	暖温带 Warm temperate area	南长山岛 Nanchangshan Island	37.55	120.44	12.0	544.6
山东 Shandong	暖温带 Warm temperate area	庙岛 Miao Island	37.56	120.40	12.0	544.6
江苏 Jiangsu	北亚热带 North subtropical area	秦山岛 Qinshan Island	34.52	119.16	14.5	883.8
浙江 Zhejiang	中亚热带 Mid-subtropical area	外马廊岛 Waimalang Island	30.40	122.28	16.4	1106.0
上海 Shanghai	中亚热带 Mid-subtropical areas	大金山岛 Dajinshan Island	30.41	121.25	16.6	1181.9
浙江 Zhejiang	中亚热带 Mid-subtropical area	普陀山岛 Putuo Island	30.00	122.23	16.6	1290.0
福建 Fujian	南亚热带 South subtropical area	烽火岛 Fenghuo Island	26.55	120.15	19.8	1367.7
福建 Fujian	南亚热带 South subtropical area	大屿岛 Dayu Island	25.45	119.67	20.7	1299.8

MAT: Mean annual air temperature; MAP: Mean annual precipitation.

水量 (MAT) 最低, 为 544.6 mm, 福建省岛屿的年降水量 (MAP) 最高, 为 1367.68 mm. 年平均气温从山东海岛到福建海岛依次增大, 从 12°C 增加到 20.7°C (表 1). 本研究选取了 9 个岛屿共有的 5 个多年生草本植物物种, 包括艾草 (*Artemisia argyi*)、狗尾草 (*Setaria viridis*)、苻草 (*Humulus japonicus*)、麦冬 (*Ophiopogon japonicus*) 和酢浆草 (*Oxalis corniculata*).

1.2 野外样品采集和室内分析

2016 年 8 月在对每个海岛植被进行调查后, 选取以上 5 种常见草本生长旺盛的地段 5 个, 为减小地形、微地形的影响, 在各采样点每个物种采集 5 株样本作为重复, 共 125 (5 个物种 \times 5 个采样点 \times 5 个重复) 植物样本. 同时, 在每个采样点用环刀采集 0~10 cm 土壤样品 5 个.

所有植物、土壤样品带回实验室处理. 植物样品先用蒸馏水清洗干净后, 将根系与地上部分分割下来, 处理好的地上及根系样品分别放进信封中, 然后放进烘箱 75°C 烘 48 h. 烘好的样品经过粉碎机磨碎, 过 60 目筛待测. 土壤样品放在实验室阴干, 除根、研磨, 并过 100 目筛待测. 植物和土壤的总碳使用德国 Elementar 总有机碳分析仪测定; 全氮 (TN)、全磷 (TP) 测定采用 Smartchem 200 全自动化学分析仪测定.

1.3 数据处理

按种统计植物 C、N、P 含量并进行正态性检验. 采用双因素方差分析法 (two-way ANOVA) 比较了不同海岛、不同物种的地上部分与根系 C、N、P 的差异

($\alpha=0.05$). 为了解各海岛植物的 C、N、P 含量及其化学计量比的变异程度, 本文采用变异系数来计算, 计算方法为: 各海岛植物的 C、N、P 含量及其化学计量比的均值与标准差的百分比. 各岛草本植物 C、N、P 含量及其化学计量比, 用该岛上所有样品的 C、N、P 含量及其化学计量比的算数平均值表示.

为了探究植物的 C、N、P 含量与气候和土壤养分之间的关系, 将每个岛的 5 个常见草本分别与年均温 (MAT)、土壤 C、N、P 含量、土壤含水率进行线性回归与非线性回归, 筛选出最优回归关系. 同时, 为拆分各个环境因子对 C、N、P 及其化学计量比的解释度, 采用方差分解计算 MAT、土壤 C、N、P 含量对植物地上及根系 C、N、P 含量变异的解释度^[17]. 统计分析在 R3.4.0 中完成, 绘图采用 Origin 8.1.

2 结果与分析

2.1 海岛常见草本的 C、N、P 含量及化学计量特征

从表 2 可以看出, 5 种常见草本地上部分 C 含量最高的为酢浆草, 最低的为苻草; N 含量最高的为狗尾草, 最低的为酢浆草; P 含量苻草最高, 麦冬最低. 不同物种间地上部分的 C 差异性不显著, N、P 均存在显著性差异. 根系 C 含量狗尾草最高, 麦冬最低. N 含量艾草最高, 酢浆草最低; P 含量艾草最高, 麦冬最低. 不同物种间根系的 C、N、P 均存在显著性差异. 地上部分中酢浆草的 C : N、艾草的 N : P、麦冬的 C : P 值最大; 在根系中酢浆草的 C : N、麦冬的 N : P、苻草的 C : P 值最大. 整体上看, 9 个海

岛 5 种常见草本的 C、N、P 含量及化学计量的变异大小为: $C < N < P$, $C : N < N : P < C : P$; 地上部分的变异系数显著高于根系(表 3)。

从物种水平上看, C 的变异大小为: 狗尾草 > 艾

草 > 葎草 > 麦冬 > 酢酱草; N 的变异大小为: 葎草 > 狗尾草 > 艾草 > 酢酱草 > 麦冬; P 的变异大小为: 狗尾草 > 酢酱草 > 艾草 > 葎草 > 麦冬. 整体上看, 其变异系数的大小为: 狗尾草 > 葎草 > 艾草 > 酢浆草 > 麦冬, 其中

表 2 9 个海岛 5 种常见草本的 C、N、P 含量

Table 2 C, N and P contents of five common herbaceous species across nine islands

项目 Item	物种 Species	碳含量 C content			氮含量 N content			磷含量 P content			
		均值 Mean ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	范围 Range ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	变异系数 CV (%)	均值 Mean ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	范围 Range ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	变异系数 CV (%)	均值 Mean ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	范围 Range ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	变异系数 CV (%)	
地上部分 Aboveground part	艾草 <i>Artemisia argyi</i>	432.76	405.82~ 454.43	3.6	19.44	14.03~ 26.89	21.8	1.27	0.78~ 2.09	39.3	
	葎草 <i>Humulus japonicus</i>	410.68	364.47~ 472.68	9.4	20.13	10.81~ 34.43	38.3	1.73	0.61~ 2.73	37.5	
	酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	444.11	392.11~ 518.16	8.3	16.62	11.66~ 22.83	17.6	1.66	0.90~ 2.83	42.1	
	麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	424.79	363.07~ 462.62	7.5	16.71	12.55~ 21.21	14.1	1.23	0.59~ 2.29	45.5	
	狗尾草 <i>Setaira viridis</i>	424.00	352.16~ 484.01	10.7	20.37	13.06~ 29.39	32.4	1.49	0.58~ 2.47	55.0	
	均值 Mean	527.27	352.16~ 518.16	8.3	18.68	10.81~ 34.43	28.0	1.48	0.58~ 2.83	44.5	
	根系 Root	艾草 <i>Artemisia argyi</i>	402.67	312.28~ 462.23	13.3	15.76	10.67~ 23.27	24.8	1.02	0.41~ 1.65	31.3
		葎草 <i>Humulus japonicus</i>	412.97	328.27~ 458.65	10.2	14.91	12.51~ 19.25	16.0	1.00	0.40~ 1.63	46.0
		酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	427.23	375.97~ 475.43	7.2	12.94	9.26~ 14.76	13.6	0.90	0.54~ 1.48	30.0
		麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	397.26	333.07~ 450.66	8.2	14.20	10.48~ 18.22	17.0	0.84	0.52~ 1.51	33.3
狗尾草 <i>Setaira viridis</i>		431.18	319.16~ 493.34	13.5	15.41	12.18~ 20.16	19.9	1.04	0.48~ 2.10	51.9	
均值 Mean		414.26	312.28~ 493.34	10.8	14.65	9.26~ 23.27	19.5	0.96	0.40~ 2.10	39.5	

表 3 9 个海岛 5 种常见草本的 C、N、P 化学计量比

Table 3 C, N and P stoichiometry of five common herbaceous species across nine islands

项目 Item	物种 Species	碳氮比 C: N			氮磷比 N: P			碳磷比 C: P			
		均值 Mean	范围 Range	变异系数 CV (%)	均值 Mean	范围 Range	变异系数 CV (%)	均值 Mean	范围 Range	变异系数 CV (%)	
地上部分 Aboveground part	艾草 <i>Artemisia argyi</i>	23.15	16.13~ 28.92	20.6	16.90	9.30~ 27.47	33.7	389.00	205.28~ 579.51	36.6	
	葎草 <i>Humulus japonicus</i>	23.23	12.90~ 38.99	39.3	12.31	7.41~ 18.20	39.3	279.84	133.39~ 629.93	51.4	
	酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	27.50	20.75~ 36.90	20.2	11.46	4.67~ 16.16	36.7	313.13	163.98~ 573.56	43.9	
	麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	25.80	19.38~ 32.72	13.7	15.63	9.25~ 24.22	34.5	412.10	179.33~ 696.75	43.1	
	狗尾草 <i>Setaira viridis</i>	23.39	11.98~ 36.85	39.9	16.10	10.79~ 25.34	36.0	406.61	143.84~ 748.54	63.6	
	均值 Mean	24.61	11.98~ 38.99	27.6	14.48	4.67~ 27.47	36.6	360.14	133.39~ 748.54	49.4	
	根系 Root	艾草 <i>Artemisia argyi</i>	26.99	18.71~ 43.34	30.1	16.46	9.03~ 25.85	31.1	454.98	198.98~ 1120.40	57.5
		葎草 <i>Humulus japonicus</i>	28.33	21.07~ 35.16	18.7	18.60	8.56~ 37.38	53.2	524.49	258.51~ 1083.19	56.6
		酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	33.63	28.53~ 46.79	17.2	15.54	8.53~ 25.71	32.3	512.68	254.61~ 740.39	26.9
		麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	28.67	21.48~ 36.55	18.3	17.93	10.57~ 24.54	26.4	504.57	266.28~ 657.49	24.2
狗尾草 <i>Setaira viridis</i>		28.75	18.18~ 36.66	19.4	17.78	9.28~ 34.23	43.9	519.55	174.45~ 986.49	49.1	
均值 Mean		29.28	18.18~ 46.79	21.4	17.26	8.53~ 37.38	38.2	503.25	173.45~ 1120.40	43.1	

狗尾草地上部分及根系的 C、N、P 养分含量及其化学计量比的变异系数最高,为 36%,麦冬的地上及根系的整体变异系数较小,为 23%。

2.2 海岛常见草本地地上部分与根系 C、N、P 含量及其化学计量比的纬度变化特征

5 种常见草本地地上部分及根系的 C、N、P 养分含量在不同的海岛上呈现不同的变化特征且地上部分与根系之间差异显著。在暖温带地区(北长山岛、南长山岛、秦山岛) 5 种常见草本的地上部分的 N、P 含量显著高于根系,亚热带地区 N、P 含量呈不规则变化; 5 种常见草本的 C 含量在在地上与根系之间的差异较小,不同海岛变化规律不一;其中,酢浆草的地上部分 N、P 含量均高于根系,且从暖温带到亚热带地区出现衰减,同时,其地上部分的 N:P 显著小于根系,从整体上看其 C:P 及 C:N 根系显著高于地上部分。5 种常见草本的 N、P 含量及其 N:P 从暖温带(北长山岛、南长山岛、庙岛)到亚热带(秦山岛、大金山岛、普陀山岛、外马廊岛、大屿岛、烽火

岛)之间存在明显的过渡带,即在暖温带地区 N、P 含量显著高于亚热带, N:P 在暖温带地区显著低于亚热带地区,并且植物地上与根系的 N、P 含量及 N:P 均表现出了暖温带地区与亚热带地区的差异,在暖温带地区植物地上部分显著高于根系,在亚热带地区植物地上部分与根系之间的关系则呈不规则变化。

2.3 海岛 5 个常见草本的 C、N、P 含量和化学计量特征与环境因子关系

从图 1 可以看出,中国东部典型海岛的 5 个常见草本植物地上部分的 N、P 含量与纬度、年均温之间存在显著负相关关系,并随着随纬度的降低和年均温的升高而呈现下降趋势。而植物地上部分的 C 含量与年均温之间不存在相关性。C:N、N:P、C:P 与纬度和温度之间均表现出显著的正相关关系,即随着纬度降低和年均温的升高,植物地上部分的化学计量比呈现出递增趋势。与之相反的是,5 个常见草本根系的 C、N、P 含量及其化学计量比与纬

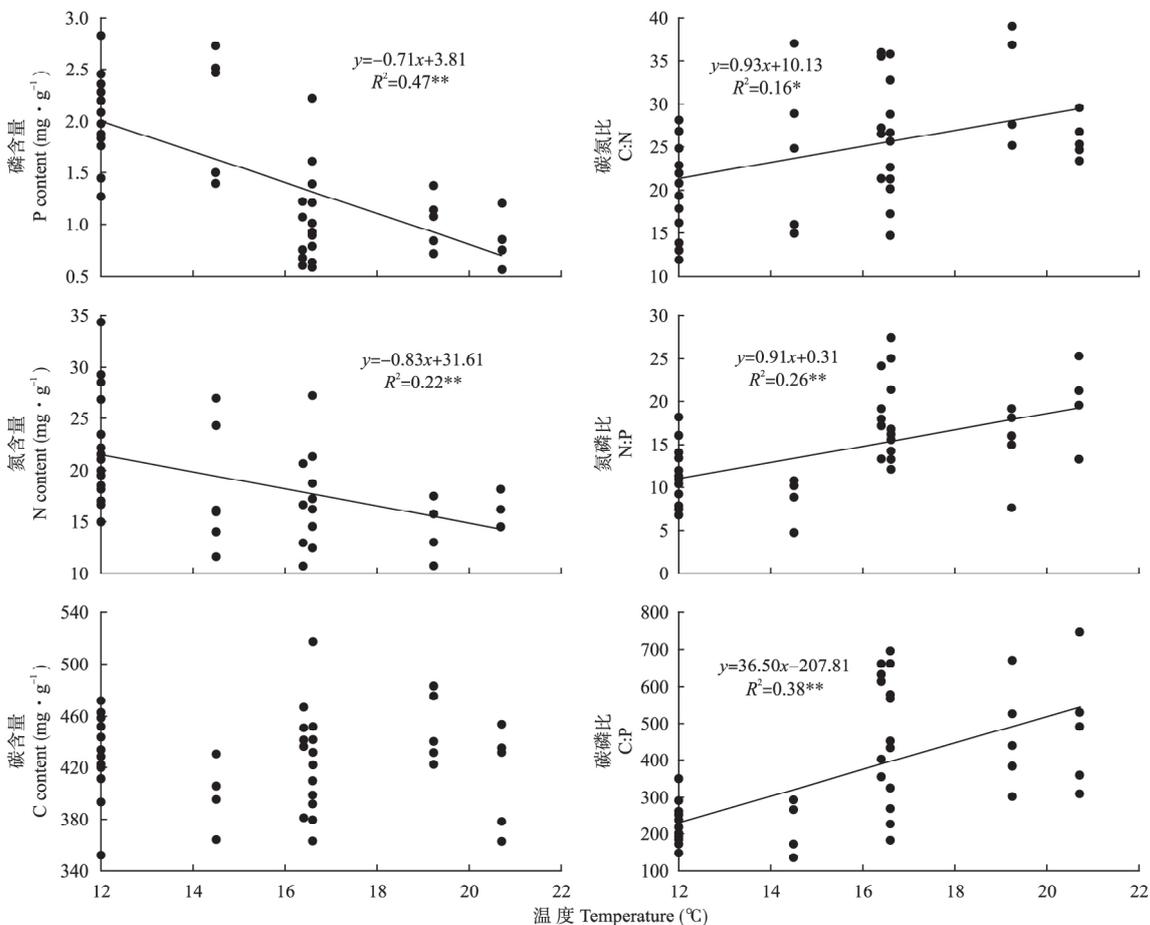


图 1 年均温与 5 个常见草本地地上部分 C、N 和 P 含量及其化学计量比的回归关系

Fig.1 Regression relationship between mean annual temperature (MAT) and each of C, N and P contents, and C:N:P stoichiometry in aboveground part of five herbaceous species.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below.

表 4 9 个海岛 5 种常见草本 C、N 和 P 含量及化学计量比的影响因子方差分解

Table 4 Variance decomposition for the factors influencing C, N and P contents and their stoichiometry of five common herbaceous species across 9 islands (%)

植物 Plant		土壤磷 Soil P	土壤氮 Soil N	土壤碳 Soil C	年均温 MAT	年降水 MAP	残差 Residual
地上部分 Aboveground part	磷 P	0.1	0.1		29.5	29.5	40.8
	氮 N	0.2	0.7	0.7	18.2	18.2	61.9
	碳 C	0.7	0.7	3.3			95.2
	碳氮比 C: N	0.2	0.4				99.4
	氮磷比 N: P	0.9	8.9		39.2	39.2	11.8
根系 Root	碳磷比 C: P	3.4	3.4	3.4			89.7
	磷 P	15.7	17.7	5.7	5.7	5.7	49.4
	氮 N	3.8	3.8	3.8	3.8	3.8	81.0
	碳 C			0.5			99.5
	碳氮比 C: N		0.5	0.5			98.9
	氮磷比 N: P	14.0	16.0	1.0	1.0	66.9	
	碳磷比 C: P	0.7		0.7		98.7	

度和温度之间不存在相关性。

从图 2 可以看出, 5 种植物根系的 P 含量与土壤 P 表现出显著的正相关关系, 与土壤 N 表现出显著的负相关关系。

回归分析及方差分解分析均显示(表 4), 气温和降水等与温度有关的气候因子对草本植物地上部分的 C、N、P 及其化学计量比的变异贡献显著高于土壤养分; 与之相反, 土壤 N、P 含量对草本植物根系的 C、N、P 及其化学计量比的变异贡献显著高于气候因子。

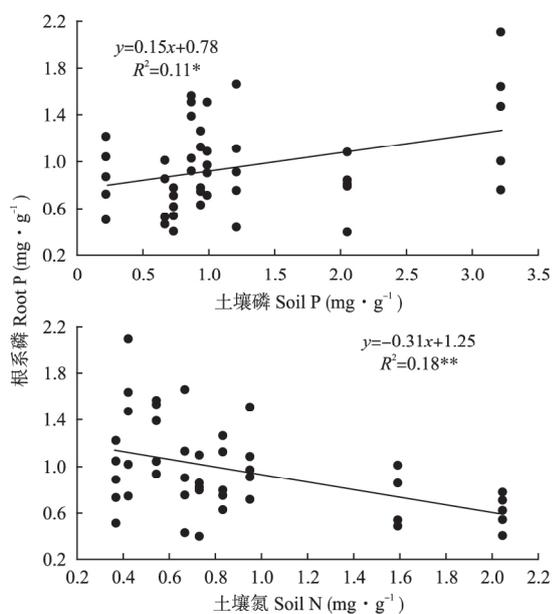


图 2 土壤 P 和 N 含量与 5 个常见草本根系 P 含量的回归关系

Fig.2 Regression relationship of soil P and N contents with P content in roots of five herbaceous species.

3 讨 论

3.1 海岛草本植物 C、N、P 化学计量特征的变化格局

中国东部 9 个典型海岛的 5 种常见草本植物的 C、N、P 含量低于全球水平^[10,18], 在区域尺度上, 显著低于我国 753 种陆生植物及东部南北样带的草本的 N、P 含量^[11,19]. 本研究结果相比于前人的研究, C、N、P 含量明显偏低, 这可以归结于海岛的生境特殊性. 海岛受大陆性气候与海洋性气候的交替影响, 岛屿气候相比于同纬度内陆气候差异较大, 降雨量少且蒸发量大, 植物面临干旱胁迫, 尤其是面积小的岛屿这一现象更为严重, 9 个海岛的成土作用与内陆存在差异, 土层发育不完全, 较内陆地区土层较薄, 加之海岛受海洋环境影响深刻, 受海风影响, 土壤盐度高, 土壤物质迁移受限, 因而限制了植物 N、P 养分的获取. 此外, 研究结果相比于干旱的阿拉善^[20] 多年生常见草本 C(411.78 mg·g⁻¹)、N(11.55 mg·g⁻¹)、P(1.47 mg·g⁻¹) 来说, C、N 略低于荒漠地区, P 略高于荒漠地区. 其原因是, 海岛受海洋气候及大陆性气候的交互影响, 干旱程度显著弱于荒漠地区, P 的淋溶作用相比于长期干旱缺雨荒漠地区相对更强. 同时, 本研究 N、P 相比于对杭州湾^[21] 3 种草本 N(11.14 mg·g⁻¹)、P(0.82 mg·g⁻¹) 的研究结果略高, 表明植物会因生境的养分富集程度来权衡资源的获取与分配策略, 相对于湿地植物, 海岛植物生活在养分贫瘠的生境中因而会将养分储存.

植物叶片的 C:N、C:P 代表着植物同化 C 的能力, N、P 稀缺则表明 C 相对过量, 即 C:N、C:P

上升.相反,如果 $C:N$ 、 $C:P$ 下降,则意味着 C 相对不足^[22].5 种常见草本的 $C:N$ 、 $N:P$ 、 $C:P$ 均略高于全球水平.究其原因是海岛植物相对于全球水平处于 C 过剩.植物的 $N:P$ 是判断环境中植物所需养分供应状况的一个重要指标,它可以明确植物生产力受到哪种元素的限制, N 相对稀缺, P 相对富集,表明植物生长主要受到 N 限制($N:P < 14$). P 相对稀缺, N 相对富集,表明植物生长主要受到 P 限制($N:P > 16$)^[23-24].本研究中,南长山岛、北长山岛、庙岛、秦山岛的 $N:P$ 低于全球尺度的 $N:P$ (13.8),大金山岛、嵛泗岛、普陀山岛、大屿岛、烽火岛 $N:P$ 值高于全球尺度的 $N:P$,表明中国东部 9 个典型海岛的 5 种常见草本植物,从北到南依次表现为从 N 限制到 P 限制,各个海岛的植物生长限制因素因环境不同而改变.表明生境条件及植物种类均会影响 $N:P$.

3.2 环境因素对海岛常见草本 C 、 N 、 P 含量及其化学计量特征的影响

植物的 C 、 N 、 P 及其化学计量特征反映了植物与环境之间的相互作用.有研究表明,在全球尺度上或较大的地域空间范围内, N 、 P 及 $N:P$ 随着纬度梯度的变化而出现一定的响应规律:叶片 N 、 P 含量随着纬度的降低和年均温的增加而降低; $N:P$ 随着纬度的降低呈现增加的趋势^[10,17,25-26].本研究区域跨越了暖温带、北亚热带、中亚热带、南亚热带,从南亚热带到暖温带,5 种常见草本的地上部分(叶和茎) N 、 P 含量整体上呈现递增趋势,原因可能是温度梯度变化引起了植物生理方面的改变,低温会减慢植物生理过程,植物地上部分酶活动减弱,代谢速率下降,植物生长速率下降, C 、 N 、 P 产生积累,致使地上部分 $N:P$ 从暖温带到亚热带逐渐增大.

本研究中,植物的根系 C 、 N 、 P 与纬度和温度的变化之间并没有显著的相关性,其原因可能是各海岛土壤 C 、 N 、 P 均与纬度和温度没有相关性;但植物的根系 P 含量与土壤 P 含量表现出显著的正相关关系,与土壤 N 表现出显著的负相关关系,表明海岛常见草本的根系 P 含量随着土壤 P 含量的增加而增加,随着土壤 N 的增加而递减,这与 N 、 P 的来源有关,植物体的绝大部分 P 通过根系从土壤中吸收而来,土壤 P 主要来源于岩石的风化,而 N 则由大气及土壤中的有机质补充^[27-29],因此新土壤中 N 含量少,而老土壤中,随着有机质的积累,土壤 N 含量增加, P 的相对含量减少.各岛土壤 $N:P < 14$,表明土壤 N 成为主要的限制性因素,土壤年龄较新且

有机物质积累较少、土壤层较薄.

回归分析及方差分解分析均显示,气温、降水等气候因子对草本植物地上部分的 C 、 N 、 P 及其化学计量比的变异贡献显著高于土壤养分;与之相反的是,土壤 N 、 P 含量对草本植物根系的 C 、 N 、 P 及其化学计量比变异的贡献率显著高于气候因子.这主要与海岛的特殊环境有关,以往的研究均表明,中国南方土壤富铝化作用强烈,淋溶作用强,土壤 P 含量在全国范围内处于低水平^[30],但本研究结果却与之相反,这是因为海岛土壤主要由基岩风化形成,其土层薄、风化不完全,土层内含有大量未完全分解的碎石,因此土壤中有大量的 P 补充进来;由于 N 主要源于有机物及大气供给,海岛上植被相对稀疏,土壤的保水能力差,养分容易在周转过程中流失.

4 结 论

本研究对中国东部 9 个典型海岛,暖温带到南亚热带范围内 5 种常见草本植物的 C 、 N 、 P 含量及其化学特征进行了系统研究,研究发现:1) 草本地地上部分及根系的 N 、 P 含量及 $N:P$ 对气候(温度)的响应方式不同,其地上部分 N 、 P 均随着纬度升高而增高,而 $N:P$ 随着纬度升高而减小,且 P 较 N 具有更高的变异性和环境依赖性;但草本的根系 N 、 P 及 $N:P$ 不依赖纬度变化而变化.2) 气候、土壤因子对植物地上部分及根系的变异的贡献率不同,土壤 N 含量及土壤 P 含量对草本植物根系的 P 含量有积极影响.然而,中国东部 9 个典型海岛的常见草本根系的 N 的 80% 变异不能用气候因子和土壤特性解释,可能是根系 N 含量的影响因子是复杂的, N 是微生物酶活动的重要物质,海岛土层薄,土壤保持养分的能力差,加上海洋性气候带来的干旱和极端天气的影响,微生物活动受到频繁而强烈的干扰,从而影响了 N 固定,造成了根系 N 与气候和土壤之间不稳定关系.在特殊生境下,植物会调整自身的养分获取策略以满足自身的生长需求,植物的地上部分与根系具有不同的功能,因而采取不同的环境适应策略,这也是造成根系 N 、 P 在纬度梯度上变异无法解释的原因之一.

参考文献

- [1] Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation $N:P$ ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**: 1441-1450
- [2] Zeng D-H (曾德慧), Chen G-S (陈广生). *Ecological*

- stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2005, **29**(6): 1007–1019 (in Chinese)
- [3] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, **164**: 243–266
- [4] Tessier JT, Raynal DJ. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, **40**: 523–534
- [5] Yan E-R (阎恩荣), Wang X-H (王希华), Guo M (郭 明), *et al.* C: N: P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(1): 48–57 (in Chinese)
- [6] Nottingham AT, Turner BL, Stott AW, *et al.* Nitrogen and phosphorus constrain labile and stable carbon turnover in lowland tropical forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, **80**: 26–33
- [7] Reich PB. Global biogeography of plant chemistry: Filling in the blanks. *New Phytologist*, 2005, **168**: 263–266
- [8] Liu C (刘 超), Wang Y (王 洋), Wang N (王楠), *et al.* Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: A review. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(11): 1205–1216 (in Chinese)
- [9] Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, **166**: 485–496
- [10] Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**: 11001–11006
- [11] Han W, Fang J, Guo D, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, **168**: 377–385
- [12] Ren S-J (任书杰), Yu G-R (于贵瑞), Tao B (陶波), *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science* (环境科学), 2007, **28**(12): 2665–2673 (in Chinese)
- [13] Wang J-Y (王晶苑), Wang S-Q (王绍强), Li R-L (李纫兰), *et al.* C: N: P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(6): 587–595 (in Chinese)
- [14] Ren S-J (任书杰), Yu G-R (于贵瑞), Jiang C-M (姜春明), *et al.* Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 581–586 (in Chinese)
- [15] Hong J, Wang X, Wu J. Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the northern Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2014, **9**(10): e109052, doi: 10.1371/journal.pone.0109052
- [16] Li J-X (李家湘), Xu W-T (徐文婷), Xiong G-M (熊高明), *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrublands across southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2017, **41**(1): 31–42 (in Chinese)
- [17] Chen Y, Han W, Tang L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, **36**: 178–184
- [18] Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, **408**: 578–580
- [19] Han W-X (韩文轩), Wu Y (吴 漪), Tang L-Y (汤璐瑛), *et al.* Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报: 自然科学版), 2009, **45**(5): 855–860 (in Chinese)
- [20] Zhang H (张 珂), He M-Z (何明珠), Li X-R (李新荣), *et al.* Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(22): 6538–6547 (in Chinese)
- [21] Wu T-G (吴统贵), Wu M (吴 明), Li L (刘丽), *et al.* Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(1): 23–28 (in Chinese)
- [22] McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, **85**: 2390–2401
- [23] Tessier JT, Raynal DJ. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, **40**: 523–534
- [24] Ågren GI. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics*, 2004, **35**: 493–520

- tion, and Systematics, 2008, **39**: 153–170
- [25] Ågren GI, Weih M. Plant stoichiometry at different scales: Element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 2012, **194**: 944–952
- [26] He JS, Fang J, Wang Z, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 2006, **149**: 115–122
- [27] Aerts R, Chapin FS III. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, **30**: 1–67
- [28] Li D-F (李单凤), Yu S-L (于顺利), Wang G-X (王国勋), et al. Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, 2015, **39**(5): 453–465 (in Chinese)
- [29] Foulds W. Nutrient concentrations of foliage and soil in southwestern Australia. *New Phytologist*, 1993, **125**: 529–546
- [30] Lin Z-B (林志斌), Yan P-Y (严丰勇), Yang Z-J (杨智杰), et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 101 woody species in Wanmulin, Fujian Province. *Journal of Subtropical Resources & Environment (亚热带资源与环境学报)*, 2011, **6**: 32–38 (in Chinese)
-
- 作者简介 郭超,女,1991年生,博士研究生.主要从事生态化学计量学和生态系统功能生态学研究. E-mail: chengdegc@163.com
- 责任编辑 肖红
-

郭超,妥彬,苏田,等. 中国东黄海海岛5种常见草本的碳氮磷化学计量特征. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 380–388
 Guo C, Tuo B, Su T, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five common herbaceous species across islands in the Yellow Sea and the East China Sea. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 380–388 (in Chinese)