

天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N P 化学计量特征

阎恩荣 王希华 周 武

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘 要 土壤氮磷养分对植物生长的限制性可通过植被的 N P 化学计量特征来反映。该研究以常绿阔叶林演替系列为对象, 将 N P 作为诊断指标, 揭示常绿阔叶林次生演替过程中植物群落的 N P 化学计量特征和养分限制作用。结果显示: 1) 物种水平的 N P 大小不一, 但演替系列总体的变化特征表现出了较高的一致性。2) 在群落水平上, 次生演替初期的灌草丛 N P 极小(7.38), 远远低于 14, 当演替进入灌丛阶段, N P 显著增高到 19.96, 在进入演替中期的针叶林(14.29)和针阔混交林(14.21)时, N P 显著下降到 14~16 之间, 演替中后期的木荷(*Schima superba*)群落(18.77)和栲树(*Castanopsis fargesii*)群落(20.13)的 N P 发生了显著的升高过程。根据以往对 N P 临界值的确定, 可以认为, 常绿阔叶林次生演替初期的植物群落生产力主要受到氮素的限制作用; 演替中期的针叶林和针阔混交林主要受氮磷的共同限制, 但以氮素的限制作用更为强烈; 演替中后期植物群落主要受到土壤磷素的限制作用。

关键词 氮磷比 养分限制 常绿阔叶林 次生演替 天童

N P STOICHIOMETRY IN SECONDARY SUCCESSION IN EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST, Tiantong, East China

YAN En-Rong, WANG Xi-Hua, and ZHOU Wu

Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract Aims It is well documented that nitrogen (N) and phosphorus (P) are the two main growth-limiting nutrients for plants in many natural environments. Plant N P ratio has proved useful as an indicator of shifts from N (P) to P (N) limitation because it is easily determined and compared. However, little is known about the plant N P ratio in evergreen broad-leaved forests (EBLF), particularly the pattern along secondary succession. Therefore, our goal was to examine the relationship between the form of nutrient limitation and secondary successional stage by using the N P ratio of plant leaves (ratio of N to P concentration) as an indicator.

Methods The research was completed in Tiantong National Forest Park (29°52'N, 121°39'E, 200 m elevation), Zhejiang Province, East China. Leaf N and P concentrations of dominant tree species along a secondary succession gradient of EBLF were quantified to provide canopy N P ratios for different communities. Leaf N and P concentrations of common plant species in a given community were then determined to emphasize the relationships between differences in the N P ratios among species at each successional stage.

Important findings Shifts in the N P ratios of species were consistent along the successional series, although the N P ratios of different species in a given community varied considerably. At the community level, the lowest N P ratio (7.38) was found in grassland, which was usually considered a primary stage of EBLF succession. Thereafter, the N P ratio increased to 19.96 in the shrub stage, declined to an average of 14-16 in the mid-stages of succession, including coniferous forest and coniferous-broadleaved mixed forest, and increased at the end stages of succession (e.g. 18.77 in the *Schima superba* community and 20.13 in the *Castanopsis fargesii* community). These results suggest that the productivity of vegetation in the Tiantong region is N-limited in the primary stages of succession, N- and P-limited in the mid-succession stages and probably P-limited in the shrub and mature EBLF stages.

Key words N P ratio, nutrient limitation, evergreen broad-leaved forest, secondary succession, Tiantong

收稿日期: 2006-05-10 接受日期: 2006-06-22

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30130060)

感谢李光耀、戴慧、夏伟和王瑞同学在室内分析工作中给予的极大帮助

E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

在多数生态系统中,可利用性氮和磷是限制植物生长的重要养分因子(Aerts & Chapin, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Vitousek, 1982),土壤氮磷对植物生长的限制性大小,可通过植被的 N P 大小来反映(Güewell, 2004; Güewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003; Verhoeven *et al.*, 1996)。研究显示,当植被的 N P 含量小于 14 时,则表明植物生长更大程度受到氮素的限制作用,而大于 16 时,则反映植被生产力受磷素的限制更为强烈,介于两者中间表明受到氮磷元素的共同限制作用(Drenovsky & Richards, 2004; Güewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Verhoeven *et al.*, 1996)。植被 N P 指标的理论基础来源于德国农业化学家利比希的最小限制因子定律,由于在自然陆生生态系统中,氮和磷是限制植物生长的主要养分元素,因此,有关氮磷合适比例,以及对植物生长限制作用的研究得到了重视和推广,N P 被广泛用来诊断植物个体、群落和生态系统的氮磷养分限制格局(Koerselman & Meuleman, 1996; Güewell *et al.*, 2003, 2005; Güewell, 2004, 2005; Tessier & Raynal, 2003; Verhoeven *et al.*, 1996; Zhang *et al.*, 2003, 2004)。

通过植被 N P 反映植物群落受氮磷元素限制的格局是基于这样的推理,即植物体内的 N P 是对植物生长环境土壤氮磷养分可供性的一种相对指示,也能够表征植物对氮磷养分的吸收状况,当两者都能够得到满足时,按照生理需要和物质合成需要大小,植物对氮素和磷素的吸收则按一定比例进行,而当某种元素处于稀缺状态,另一种元素相对丰富时,植物体内的 N P 比例就会发生变化,按照最小限制因子定律,该元素就成为了限制植物生长的主要限制因素(Güewell, 2004, 2005; Verhoeven *et al.*, 1996)。

土壤养分限制和物种组成更替的关系非常密切,在养分梯度上任何一点的养分限制大小,不仅依赖于物种的生物学特征,还依赖于为满足植物最大的潜在生长率所需要养分的丰富程度(Daufresne & Hedin, 2005; Grime, 1977; Miller *et al.*, 2005; Tanner *et al.*, 1998; Tilman, 1985; Vitousek, 1999)。因此,具体地点不同养分元素的限制作用,不但对该立地上植物种类的生态特征具有重要影响,也对植物群落的种类组成特征具有极强的选择作用(Andersen *et al.*, 2004; Elser *et al.*, 2000; Güewell *et al.*, 2005),另外,它还是影响植被动态以及生态系统生

产力等功能特征的主要因素之一(Andersen *et al.*, 2004; Venterink *et al.*, 2003)。

研究表明,可利用氮和磷通常是限制植物生长的重要决定性因子(Niklas *et al.*, 2005; Reich & Oleksyn, 2004; Tanner *et al.*, 1998; Vitousek, 1999),一般认为,温带森林和北方森林的生产力受到氮素的限制,而热带雨林和亚热带常绿林的生产力普遍受到磷的限制作用(Aerts & Chapin, 2000; Aerts *et al.*, 2003),即热带亚热带雨量充沛,因此地表冲刷强烈,从而导致磷素流失和缺乏;而高纬度地区降雨量少,磷素流失少。但是,以上结论是针对全球尺度而言,比如热带雨林或温带落叶林。显然,在植被的不同分布区域或不同地点,由于生境要素的差异,演替阶段的差别,以及人类干扰强度的不同,植被特征受氮素、磷素或其它元素的限制作用应当不具有均一性,即不同地点植物群落的生产力可能受不同养分元素的限制作用,这种限制作用会对植物种类的特征、植物群落的结构组成和植被动态等具有选择压力。

对常绿阔叶林而言,在不同人类干扰方式和干扰强度的影响下,植物群落大多处于不同演替阶段(宋永昌和王祥荣,1995),植物种类组成(丁圣彦,1999)和土壤养分含量(张庆费等,1999)也发生了相应的变化。在这一系列变化过程中,土壤氮磷养分对植物群落的限制格局如何,植物群落的 N P 化学计量特征能否反映土壤氮磷养分限制的分布格局,长期以来对此类问题未进行过详细的探索和研究。基于此,本研究在以往其它研究的基础上,以典型常绿阔叶林及其处于不同次生演替阶段的植物群落为对象,将 N P 化学计量特征作为诊断指标,揭示常绿阔叶林次生演替过程中植物群落的 N P 化学计量特征和氮磷养分限制作用的相互转化趋势,旨在为保护和恢复常绿阔叶林的理论与实践提供参考。

1 材料和方法

1.1 样地选择

研究地位于浙江省宁波市天童国家森林公园,其自然条件参见文献(宋永昌和王祥荣,1995)。由于不同历史阶段干扰强度的差异和受保护年限的不同,因而,自公园外围至玲珑岩一带发育着处于不同演替阶段的次生常绿阔叶林,形成了以铁芒萁(*Dicranopteris pedata*)-五节芒(*Miscanthus floridulus*)灌草丛为初始阶段的次生演替系列,其它主要阶段包括:演替前期的 榿木(*Loropetalum chinense*)-石栎

(*Lithocarpus glaber*) 灌丛, 演替中期的针叶林马尾松 (*Pinus massoniana*) 群落和针阔混交林木荷 (*Schima superba*)-马尾松群落, 演替中后期的木荷群落和栲树 (*Castanopsis fargesii*) 群落, 各群落特征参见文献 (丁圣彦, 1999)。本研究利用空间代替时间法, 所选的 6 个群落类型来源于以上次生演替系列。

1.2 植物群落 N P 测定样本的确定

相对施肥模拟试验, 通过测定植被 N P 来反映植被生产的养分限制状况, 是省时省力的简便方法 (Güsewell, 2005)。对于森林来说, 鉴于群落的复杂性以及生长旺季的植被冠层最能代表群落的物质合成能力等特征, 因此, 在以往的研究中, 通常采用测定群落冠层在生长旺季的光合作用、叶面积指数和养分含量等特征, 来间接或直接反映植物群落甚至植被的生产力状况和养分利用状况 (Aerts & Chapin, 2000; Chapin *et al.*, 2002; Koerselman & Meuleman, 1996; Cornelissen *et al.*, 2003; Westoby *et al.*, 2000, 2002)。本研究中植物群落的 N P 借用群落内优势种类的 N P 特征来表示, 优势种类的确定以群落内物种的优势度为依据, 优势种类的 N P 主要依据群落内高大乔木冠层在生长旺季的叶片 N P 特征。根据这个原则, 栲树群落选择的优势种类为栲树; 木荷群落为木荷、栲树、马尾松、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 和石栎; 木荷-马尾松群落为马尾松、木荷和苦槠; 马尾松群落为马尾松、木荷、苦槠和石栎; 灌丛为马尾松、木荷、苦槠、石栎和白栎 (*Quercus fabri*); 铁芒萁-五节芒灌丛为铁芒萁和五节芒。

1.3 次生演替阶段常见植物 N P 测定样本的确定

为更好的描述常绿阔叶林次生演替过程中植物群落 N P 在物种水平的体现特征, 本研究也选择了次生演替各阶段均有分布的部分植物, 对其 N P 特征进行了测量。这些种类一般为各演替阶段的优势种或伴生种, 乔木树种分别是栲树、木荷、马尾松、苦槠和石栎, 灌木种类为莲蕊茶 (*Camellia fraterna*)、山矾 (*Symplocos sumuntia*) 和柃木属 (*Eurya spp.*) 的植物。另外, 为了确定各植物群落内不同功能型植物 N P 特征的差异, 还选择了各退化阶段特有的一些植物种类, 也对其 N P 特征进行了测量, 它们分别为: 栲树群落的灌木种类黄丹木姜子 (*Litsea elongata*)、天竺桂 (*Cinnamomum japonicum*)、狗骨柴 (*Tricalysia dubia*)、笔罗子 (*Meliosma rigida*) 和交让木 (*Daphniphyllum macropodum*); 木荷群落的灌木种类马银花 (*Rhododendron ovatum*); 木荷-马尾松群落的乔木种类赤皮青冈 (*Cyclobalanopsis gilva*), 灌木种类

披针叶山矾 (*Symplocos lancifolia*) 和窄基红褐柃 (*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*); 马尾松群落的灌木种类柃木; 灌丛类型中的白栎和柃木。

1.4 样本采集

对于高大乔木, 于 2004 年 7~8 月植物生长旺季, 在各典型群落随机选择生长良好的备选高大乔木 5 株, 利用攀登方法在树冠东、西、南、北、中 5 个部位采集叶片生长旺盛的典型枝条, 连同叶片一起带回地面, 为了减小工作量, 在现场将每一种类同一个体 5 个枝条上所收集的新鲜叶片放在随身携带的托盘中进行合并, 待混匀后, 利用四分法选取一定数量的叶片, 装入纸袋, 并带回实验室备用, 各群落内每种类获得 5 个样本。灌木叶片的采集在地面借助高枝剪完成, 叶片收集和处理方法同上。

1.5 室内处理和分析

以上样品带回实验室后, 立刻放入烘箱进行杀青处理, 完毕后在 80 (48 h) 恒温下烘干至恒重, 然后粉碎, 装瓶待分析。养分测定时, 硝解采用温控硝解炉进行, 方法采用标准凯氏法, 即: 称取 0.2 g 待分析样品 (精确到 0.000 1 g) 放入硝解管, 每管加入 5 ml 浓硫酸, 称取 2.5 g 硫酸钠/硫酸铜 (按 10:1 混合) 加入管中, 摇匀, 在 375 下硝解 3 h, 冷却后转移到容量瓶中 (反复冲洗硝解管) 定容, 然后采用 Skalar 流动注射分析仪进行氮磷测定。

1.6 数据处理

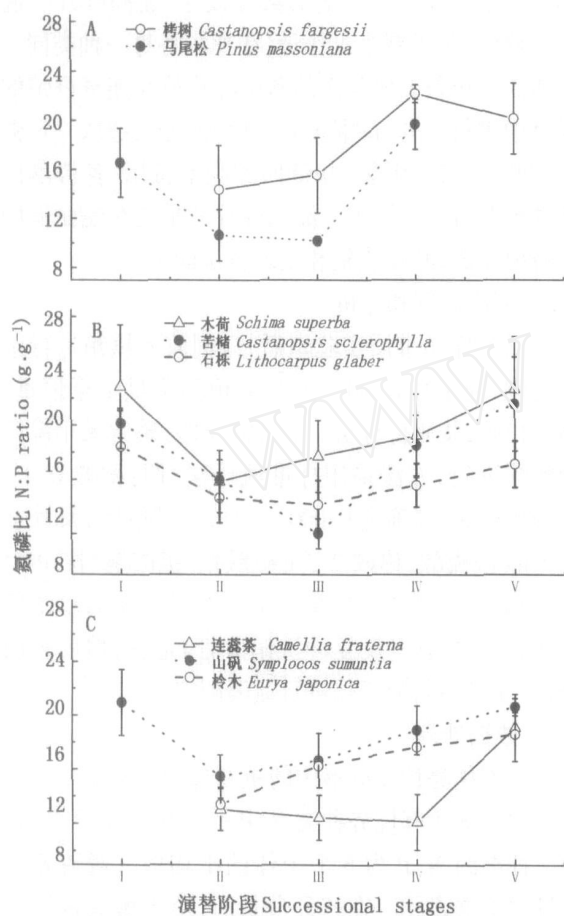
根据优势种在群落中的重要值, 群落的 N P 用群落内所选所有优势种类 N P 的加权平均值表示, 同一种类的 N P 为 5 个个体的平均值。氮磷养分含量用干重表示。在统计分析时, 对土壤氮含量与凋落物氮含量、氮归还量、细根生物量和植被 N P 间的线性关系进行了 Pearson 线性相关分析, 在各数据不能满足正态分布的情况下, 进行了必要的对数转换以满足 Pearson 线性相关分析的假定条件。上述分析通过 SPSS11.5 完成。

2 实验结果

2.1 常见种类的 N P 化学计量特征

由图 1 可见, 虽然各植物种类在同一演替阶段 (同一群落内) 的 N P 大小不一, 但从其在演替系列总体的变化特征看, 表现出了较高的一致性, 即灌丛一般大于 16, 演替中期的针叶林在 14~16 之间, 成熟常绿阔叶林中, 绝大多数种类的 N P 大于 16。对 5 种乔木来说, 无论各阶段的主要优势种, 如栲树、木荷与马尾松, 还是各阶段均有分布的主要伴生种,

如苦槠和石栎,其在各阶段的 N:P 分布特征表现出了一致的变化趋势(图 1A,B)。而对生活型完全不同的 3 种灌木来说,其 N:P 分布特征也与高大乔木一样,表现出显著的一致性(图 1C)。由此可见,本研究中所涉及的优势乔木、伴生乔木和灌木种类,均能较好地反映常绿阔叶林次生演替过程中,植物群落 N:P 的变化趋势。



I: 柃木-石栎群落 *Loropetalum chinense*-*Lithocarpus glaber* comm.
II: 马尾松群落 *Pinus massoniana* comm.
III: 木荷-马尾松群落 *Schima superba*-*Pinus massoniana* comm.
IV: 木荷群落 *Schima superba* comm.
V: 栲树群落 *Castanopsis fargesii* comm.

图1 天童常绿阔叶林次生演替过程中常见植物的 N:P 化学计量特征(平均值 $\pm$ 标准偏差)

Fig. 1 N:P stoichiometry of common plants in a successional chronosequences of evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China (means $\pm$ SD)

通过进一步对各群落内不同物种的 N:P 分析发现(表 1),在同一群落内,不同物种间的 N:P 差异较大,这意味着,群落内不同物种受到不同养分元素的限制作用。在栲树群落,各种类的 N:P 变化幅度在 12.8(笔罗子)和 22.67(木荷)之间,小于 14 的只有笔罗子一种,其它种类的 N:P 均大于 16,表明该群落绝大多数植物的生长受磷素限制,而只有个别

种类,如笔罗子受到氮素的限制作用。在木荷群落中,只有连蕊茶的 N:P 小于 14,其它种类均在 16 以上,表现出了与栲树群落同样的特征。在针叶林的马尾松群落和针阔混交林的木荷-马尾松群落中,大多数种类的 N:P 介于 14~16 之间,或小于 14,表现出了典型的受氮磷共同限制的特征,而只有少数种类,如披针叶山矾和窄基红褐桧的 N:P 大于 16,这些种类一般在次生演替的中期才会出现,并最终成为典型常绿阔叶林的常见灌木种类。在灌丛类型中,所有种类的 N:P 都大于 16,说明氮素是限制该类植被生产力的主要因素。由此可见,不同的群落内,在群落总体受氮(或磷)限制的情况下,也会出现一些受磷(氮)限制的种类。

另外,从表 1 可以发现,凡是受磷素限制的植物群落,例如栲树、木荷和灌丛,其乔木种类的 N:P 均值都大于灌木种类,而在受氮素或两种元素共同限制的针阔混交林和针叶林,其乔木种类的 N:P 均值小于灌木种类,而这些种类一般都是演替中后期典型常绿阔叶林林下的主要组成灌木,对于这种现象将在后面进行讨论。

2.2 次生演替过程中植物群落的 N:P 化学计量特征

从图 2 可以看出,在常绿阔叶林次生演替的初期,灌草丛的 N:P 极小(7.38),远远低于 14,证明此阶段植物生长受到氮素的极大限制作用,当演替进入灌丛阶段, N:P 显著增高到 19.96,在进入演替中期的针叶林(14.29)和针阔混交林(14.21)时,发生了显著的下降过程, N:P 下降到 14~16 之间,此后,在进入演替中后期的木荷群落(18.77)和栲树群落(20.13)时,再次发生了显著的升高过程。

从次生演替阶段上植物群落的 N:P 分布特征可以看出,在常绿阔叶林次生演替初期,植物群落生产力主要受到氮素的限制作用,演替中期的针叶林和针阔混交林主要受氮磷的共同限制,但以氮素的限制作用更为强烈,而在演替中后期,当氮素发生饱和后,植物群落可能主要受到土壤磷素的限制作用。对灌丛类型发生的这种急变情况,将在后面进行讨论。

3 讨论

3.1 常绿阔叶林次生演替过程中植物群落的氮磷养分限制特征

本研究显示,当干扰停止后,随着常绿阔叶林次生演替进行中植物种类组成的极大改变,植物群落

表 1 常绿阔叶林不同演替阶段常见种类的 N P 化学计量特征(平均值 ±标准偏差)

Table 1 N P stoichiometry of common plants in a successional chronosequences of evergreen broad-leaved forest , Tiantong , East China (Means ±SD)

种类 Species					
乔木 Tree					
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	20.13(2.88)	22.18(0.73)	15.54(3.08)	14.36(3.63)	-
木荷 <i>Schima superba</i>	22.67(3.86)	19.24(6.06)	17.71(2.66)	15.86(2.29)	22.84(4.56)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	-	19.69(2.05)	10.18(0.36)	10.66(2.09)	16.56(2.82)
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	17.14(1.73)	15.58(1.61)	14.15(1.77)	14.65(1.84)	18.44(3.68)
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	21.57(3.46)	18.52(6.25)	12.02(1.99)	15.99 (1.48)	20.16(1.11)
赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	-	-	15.58(1.61)	-	-
白栎 <i>Quercus fabri</i>	-	-	-	-	21.81(1.17)
灌木 Shrub					
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	19.09(2.49)	12.12(4.04)	12.45(1.65)	13.05(1.54)	-
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	20.64(0.65)	18.92(1.81)	16.67(3.02)	15.48(1.61)	20.96(2.45)
柃木属 <i>Eurya</i> spp.	18.61(1.63)	17.66(0.34)	16.25(0.51)	13.44(1.22)	
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	16.12(1.28)	-	-	-	-
天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>	17.08(1.49)	-	-	-	-
狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	19.72(2.36)	-	-	-	-
笔罗子 <i>Meliosma regida</i>	12.8(1.08)	-	-	-	-
交让木 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	20.64(0.65)	-	-	-	-
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	-	17.9(2.78)	-	-	-
披针叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	-	-	19.25(1.61)	-	-
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i>	-	-	16.25(1.21)	-	-
柃木 <i>Loropetalum chinense</i>	-	-	-	15.42(1.82)	16.15(0.65)
：栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> comm. ：木荷群落 <i>Schima superba</i> comm. ：木荷-马尾松群落 <i>Schima superba</i> <i>Pinus massoniana</i> comm. ：马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> comm. ：柃木-石栎群落 <i>Loropetalum chinense</i> - <i>Lithocarpus glaber</i> comm. - :无数据 No data					

的 N P 特征也发生了显著的变化。图 3 反映了常绿阔叶林次生演替不同阶段土壤氮磷元素对植物群落养分限制的转换状况,在灌草丛阶段,植物群落生产力主要受到氮素的限制作用。在灌丛阶段,植物群落的 N P 显著高于 16,表明受到磷素的主要限制。当演替进入中期的针叶林和针阔混交林,N P 反而下降到 14 ~ 16 之间,表明此类植被的生产力受到氮磷的共同限制,但以氮素的限制更为强烈。在演替中后期,当氮素发生饱和后,植物群落主要受到土壤磷素的限制作用。

对于灌丛的这种异常表现,一是由于该类植被生产力较高,植物生长旺盛,对养分的需求高,加之磷素周转慢,与氮素相比不易获得,可供植物吸收的有效磷不足,因而造成了植被 N P 的升高。其次,在灌丛阶段,随着地表植物盖度的增大和群落垂直结构层次的形成,地表径流显著下降,氮素损失的风险显著降低,因此,有利于土壤氮素量的增高,但不利于土壤母质中磷素的释放,从而造成土壤氮磷比率的增大,使得磷素限制植物生长的作用超过了氮

素。另外,在灌丛的物种组成中,豆科植物显著增多,如黄檀 (*Dalbergia hupeana*)、香港黄檀 (*D. millettii*)、藤黄檀 (*D. hancei*) 和山合欢 (*Albizia kalkora*) 等,这些种类具有固氮能力,无疑可以补充土壤氮库含量,从而使得该类植被的土壤氮获得性显著增强,使得磷素成为主要限制性养分。

对于常绿阔叶林次生演替过程中不同植物群落受氮磷养分的不同限制作用,主要可以归结为以下几个方面的原因。

第一,不同的干扰强度和不同的群落种类组成间接对土壤氮磷养分库产生调节作用。一方面,演替初期的植物群落一般距离干扰事件的影响时间较近,土壤氮磷养分库损耗大,且在地上植被遭受砍伐后,土壤养分库的输入来源减少;相反,在次生演替的中后期阶段,干扰事件的停止大大降低了土壤养分库损失的外力作用,使得处于不同演替阶段的植物群落具有不同的土壤养分含量。另一方面,随着次生演替过程中植物物种组成的极大改变,不同特性的植物群落返还土壤的凋落物数量(张庆费,

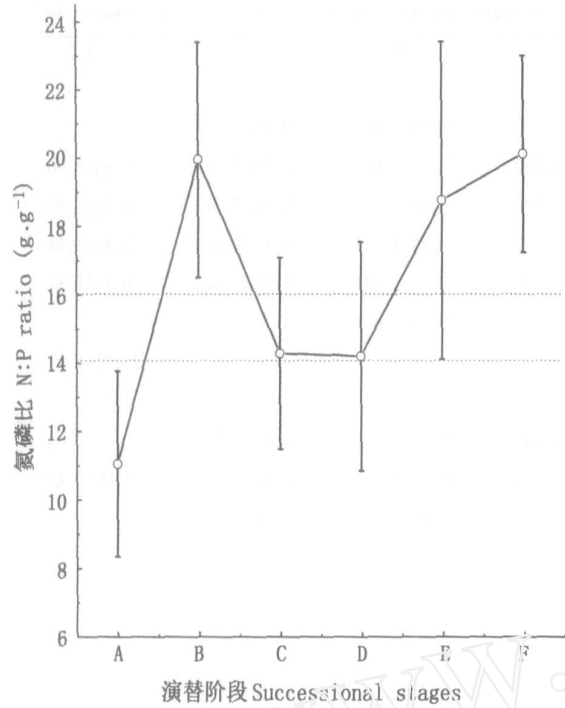


图2 常绿阔叶林次生演替过程中植物群落的 N P 化学计量特征(平均值 ±标准偏差)

Fig.2 N P stoichiometry of community in a successional chronosequences of evergreen broad-leaved forest , Tiantong , East China (Means ±SD)

A: 铁芒萁-五节芒群落 *Dicranopteris pedata*-*Miscanthus floridulus* community B: 榿木-石栎群落 *Loropetalum chinense*-*Lithocarpus glaber* community C: 马尾松群落 *Pinus massoniana* community D: 木荷-马尾松群落 *Schima superba*-*Pinus massoniana* community E: 木荷群落 *Schima superba* community F: 栲树群落 *Castanopsis fargesii* community

1999)、质量(闫恩荣,2006)和细根归还量不同¹⁾,从而使得土壤氮磷含量逐渐发生变化。例如:演替前期的灌丛中豆科植物的增多使得该群落中的土壤氮库含量增加,从而使得土壤中的氮获得性显著强于磷素;演替中期的针叶林阶段和针阔混交林阶段(马尾松群落与木荷-马尾松群落),马尾松成为了该类群落的主要优势种,该种类通常采取保守的养分利用策略,不但养分转移率高,返还土壤的氮素少(王希华,2004b,2004c),且凋落物难以分解,养分释放缓慢(王希华,2004a),这种特性不利于土壤养分库的增加;而演替中后期的主要优势种类栲树的养分利用特征则与马尾松相反,有利于增加土壤养分库含量。由此可见,由于不同演替阶段具有不同的植物种类组成,不同特性的植物养分利用策略也不

同,因而导致了返还土壤的养分数量和质量的不同,并最终导致了土壤氮磷养分的比例失衡(Andersen *et al.* , 2004; Elser *et al.* , 2000; Forrester *et al.* , 2006; Güewell *et al.* , 2003)。对该演替系列土壤养分的测定结果表明:随着次生演替进行,土壤总氮(阎恩荣,2006;丁圣彦,1999)含量在灌丛阶段增加,在演替中期的针叶林和针阔混交林阶段下降,当演替进入中后期的木荷群落与栲树群落,土壤总氮和矿化氮含量再一次发生了显著的升高,这种变化趋势不但与群落细根生物量($r = 0.515, p < 0.05$)¹⁾,凋落物的凋落量($r = 0.734, p < 0.001$)和氮归还量($r = 0.715, p < 0.0001$) (阎恩荣,2006;张庆费,1999)显著线性正相关,也与本研究中群落冠层的 N P 变化趋势显著线性正相关($r = 0.633, p < 0.01$),即演替前期和后期的氮含量高于演替中期。土壤总磷的测定结果显示:虽然其随次生演替一直呈增加趋势(阎恩荣,2006;丁圣彦,1999;张庆费等,1999),但可供植物直接吸收利用的有效磷含量却呈显著的下降趋势,从马尾松群落的 $34.29 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 下降到栲树群落的 $18.79 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (丁圣彦,1999),这种变化趋势与本研究中群落冠层 N P 的指示效果完全一致,总体来说,磷素对植物生长的限制是随演替阶段逐步递增的,至于在灌丛阶段的异常表现,前面已有论述。

第二,不同群落氮磷元素的获得与损失途径不同。总体而言,土壤磷素的获得途径单一,并且缓慢,即:土壤磷素的获得主要来源于岩石的风化和淋洗,是一个缓慢的生物地球化学循环过程;而土壤氮素的获得途径多样(Aerts & Chapin, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Vitousek, 1982),且植物凋落物中的氮素比磷素容易矿化和释放(Chapin *et al.* , 2002; Güewell, 2004),可见,两者在获得途径和获得效率上差异巨大。在常绿阔叶林不同演替阶段,随着环境因素和群落结构的改变,其对土壤氮磷元素的获得途径也产生了重要影响,从而导致了土壤氮磷养分比例的失衡。在演替前期,由于地表裸露面积较大,地表径流强烈,因此易导致土壤母质中磷素的释放,而随演替过程中地表径流的减弱,使得磷素的获得性大大下降。另外,在演替中后期,植物返还土壤的养分主要依靠凋落物途径来完成,如前所述,由于

1) Shi J Y (施家月) (2005). *Fine Root Turnover and Nutrient Dynamics in the Secondary Succession of Evergreen Broad-Leaved Forest in Tiantong* (天童常绿阔叶林次生演替过程中细根的周转和养分动态). Master dissertation, East China Normal University, Shanghai, 21 - 34. (in Chinese with English abstract)

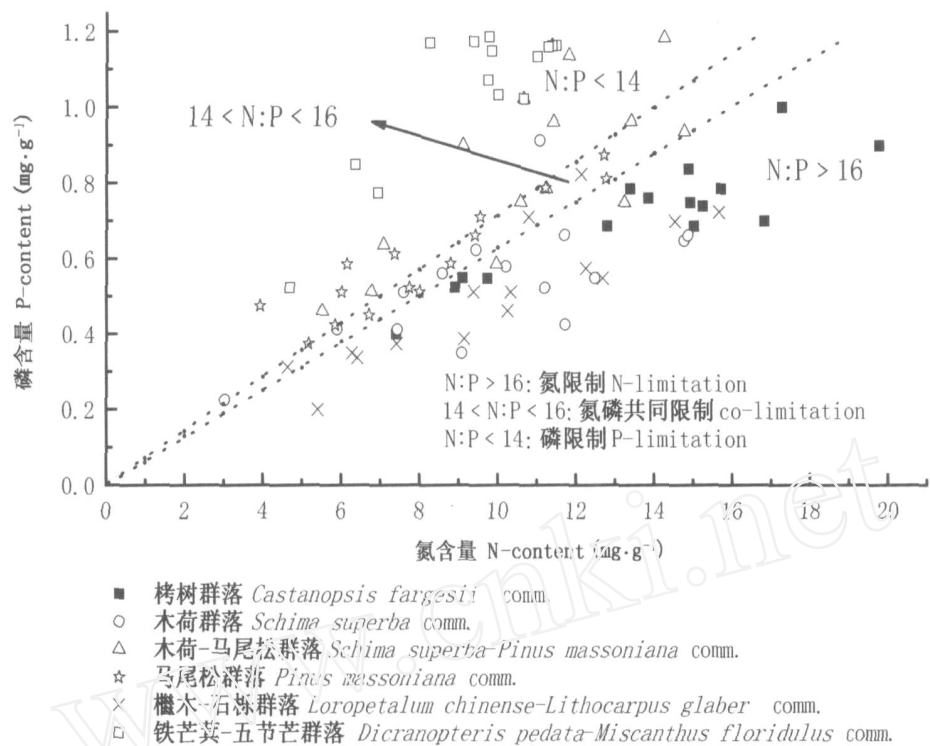


图3 常绿阔叶林次生演替各阶段群落冠层氮含量与磷含量的关系、植物群落的 N P 比及其养分限制特征
Fig.3 Relationship between N content and P content in different community canopies, and the nature of nutrient limitation in a successional chronosequences of evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China
破折线对应 N P 等于 14 和 16 Dashed lines depict N P ratio of 14 and 16, by mass

磷素矿化相对氮素缓慢,在这种此消彼长的影响下,一定程度上使得供给土壤的有效磷含量小于氮素,从而在植被的 N P 方面得到体现,如演替中后期的木荷群落和栲树群落,其植被 N P 已远远大于 16,也表明了土壤氮素的积累速率远远高于磷素。

第三,对于演替中期的针叶林和针阔混交林而言,除前述的物种功能特征影响外,也与演替进入该阶段后,植物群落结构趋于复杂,种间竞争剧烈,对土壤养分的消耗强烈有关(丁圣彦,1999),从而造成了土壤养分含量的下降,尤以氮素最为显著,并最终导致了土壤氮磷共同成为限制植物生长的主要养分元素。在此之后,当演替进入中后期时,常绿阔叶林中栲树和木荷成为优势种类,该类植物具有较高的凋落物氮含量(黄建军和王希华,2003)、凋落物凋落量(张庆费等,1999)、养分归还量以及细根养分归还量(闫恩荣,2006),因此,返还土壤的养分数量显著增加,最终提高了土壤的养分库含量,并在植被的 N P 化学计量特征方面得到了体现。

3.2 植物 N P 与群落结构特征的关系

从常绿阔叶林次生演替各阶段均有分布的一些植物种类的 N P 的变化特征可以看出(图 1),所有

植物均呈现两头高,中间低的格局,即在灌丛阶段各植物的 N P 均较高,随着演替进行,在马尾松针叶林和木荷-马尾松针阔混交林阶段逐步降低,而在木荷群落和栲树群落阶段又开始上升,这种分布格局与植物群落总体的 N P 分布特征基本一致,也就是说,无论是群落总体,还是群落内的主要优势乔木,以及常见灌木,其 N P 分布特征在各演替阶段的表现具有一致性,也在一定程度上表明群落内大部分植物的 N P 特征能够反映土壤氮磷的有效供给性。

虽然各种植物的 N P 在演替过程中的总体变化特征表现出了较高的一致性,但表 1 表明,在同一演替阶段(同一群落内),不同物种之间的 N P 差异较大,这意味着,群落内不同物种之间受到不同的养分限制作用,就是说在群落总体受氮(或磷)限制的情况下,也会出现受磷(氮)限制的种类,这是植物群落物种共存的一种维持机制,即:生态位的分化(Drenovsky & Richards, 2004; Güsewell, 2004; Güsewell et al., 2005)。也就是说,在群落内部,潜在的包含着一些与群落优势种类具有不同养分利用和消费策略的物种,这些种类能够填补优势种无法占据的生态位(Güsewell, 2004)。例如,演替后期栲

树群落中的笔罗子和黄丹木姜子等,从比较低的 N P 可以看出,在磷素成为主要限制因子后,它们却能够很好地适应磷素的限制作用。仔细分析这些种类的特性可以发现,其叶片一般都是厚革质,蜡质层较厚,表现出了与常绿阔叶林顶极种类完全不同的特性,因此,可以预见,这些不同功能型植物占据的生态位与常绿阔叶林典型乔木种类完全不同。

类似现象在其它群落中也存在,本研究中的木荷群落,绝大多数种类 N P 都在 16 以上,也就是说受到了磷素的限制,但连蕊茶的 N P 却显著低于 14,证明该种类在木荷群落中主要是受氮素的限制。通过进一步对该种类在其它群落的 N P 比较可以看出,其在栲树群落中具有高的 N P (19.09),而在马尾松群落 (13.05) 和木荷-马尾松等针叶林群落 (12.45) 中具有低的 N P。一定程度上表明,连蕊茶对氮和磷的限制作用具有较宽的适应幅度,对氮磷养分资源的适应表现出较大的可塑性,因此,能够保证其在多种类型的群落中求得生存地位,这也可从其在各演替阶段均有分布得到验证,类似特征的还有木荷、石栎和苦槠等乔木种类,以及山矾、柃木属等灌木。

另外一个特殊现象是受磷限制的植物群落,乔木种类的 N P 值均大于灌木种类,而受氮素或两种元素共同限制的针阔混交林和针叶林,乔木种类的 N P 值均小于灌木种类,这些灌木种类一般都是演替中后期典型常绿阔叶林林下灌木的主要组成种。这种现象在一定程度支持上述关于生态位分化的假设 (Güewell, 2004),也说明,在次生演替的中期阶段,即针阔混交林阶段,林下灌木的 N P 已经表现出了典型常绿阔叶林的 N P 特征,这种植物体中的 N P 化学计量信号也预示着针阔混交林必然被常绿阔叶林所代替,即:在磷素成为主要限制因素后,常绿阔叶林特有种具有更好的适应性,而针叶类植物等演替前期则无法适应缺磷的环境。因此,可以推测,正是常绿阔叶林次生演替过程中,由于氮素和磷素限制作用的相互转化,从而使得那些对氮素(或磷素)胁迫具有不同适应优势的种类竞争成功,并最终导致次生演替过程中,物种更替现象的发生。

3.3 利用植物 N P 诊断养分限制的局限性

从以上对常绿阔叶林不同演替阶段植物群落和植物种类的 N P 化学计量特征,以及氮磷养分的不同限制作用的分析可以看出,植物群落的 N P 特征可以作为衡量群落氮磷养分限制的一个指标。但是,必须认识到,影响植物群落 N P 化学计量特征

的因素是复杂和综合的,不同群落的养分限制性大小受众多因素所控制。在自然界中,氮磷元素限制作用转化的临界值 (Critical value) 通常难以界定,没有泾渭分明的界限,植被的 N P 化学计量特征虽能较好地反映氮磷养分的限制作用,但其作为一个数字变量,只反映了氮磷元素限制作用的相对大小以及相互转化趋势,其价值主要在于指示作用 (Güewell, 2004),因此,对 N P 的诊断意义应客观对待。

从现有对 N P 的认知水平来看,较低的 N P 指示植物生长主要受氮素限制已基本得到了普遍认可,而对于较高和中等水平的 N P 究竟能否反映植被生产力受到磷素的限制,目前还没有一致性的结论,有些研究认为高的 N P 意味着植被生产力主要受磷素限制 (Wardle *et al.*, 2004),而有些研究认为受到磷和氮的共同限制 (Güewell, 2004)。由此可见,植被的 N P 不能作为唯一指标来评价植物生产受到具体哪种养分的限制作用,因为,控制植被生产力的限制因素众多,如光照、水分以及其它养分元素等。因此,在诊断植被生产力和养分限制关系时,除利用 N P 指标外,仍需要以其它手段来辅助,如施肥试验等。另外,对于本研究演替后期栲树群落 N P 特征与养分限制的关系虽与其它演替系列的研究结果一致 (Wardle *et al.*, 2004),但仍将需要利用其它手段来验证。

参 考 文 献

- Aerts R, Chapin FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.
- Aerts R, de Caluwe H, Beltman B (2003). Is the relation between nutrient supply and biodiversity co-limited by the type of nutrient limitation? *Oikos*, 101, 489-498.
- Andersen T, Elser JJ, Hessen DO (2004). Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, 7, 884-900.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, 298.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Daufresne T, Hedin LO (2005). Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles: extension of the resource ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

- States of America*, 102, 9212 - 9217.
- Ding SY (丁圣彦) (1999). *Comparative Ecology of Successive Seral of Evergreen Broad-Leaved Forest* (常绿阔叶林演替系列比较生态学). Henan University Press, Kaifeng. (in Chinese)
- Drenovsky RE, Richards JH (2004). Critical N P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 259, 59 - 69.
- Elser JJ, Serner RW, Gorkhova E, Fagan WF, Markow TA, Corner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540 - 550.
- Forrester DI, Cowie AL, Bauhus J, Wood J, Forrester RI (2006). Effects of changing the supply of nitrogen and phosphorus on growth and interactions between *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* in a pot trial. *Plant and Soil*, 280, 267 - 277.
- Gime JP (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169 - 1194.
- Güewell S (2004). N P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243 - 266.
- Güewell S (2005). High nitrogen:phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist*, 166, 537 - 550.
- Güewell S, Bailey KM, Roem WJ, Bedford BL (2005). Nutrient limitation and botanical diversity in wetlands: can fertilisation raise species richness? *Oikos*, 109, 71 - 80.
- Güewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2003). Biomass N P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Monographs*, 13, 372 - 384.
- Huang JJ (黄建军), Wang XH (王希华) (2003). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broadleaved species. *Journal of East China Normal University* (Natural Science Edition) (华东师范大学学报(自然科学版)), 1, 76 - 79. (in Chinese with English abstract)
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441 - 1450.
- Miller TE, Burns JH, Munguia P, Walters EL, Kneitel JM, Richards PM, Mouquet N, Buckley H (2005). A critical review of twenty years: use of the resource-ratio theory. *The American Naturalist*, 165, 439 - 448.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636 - 642.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). 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*, 101, 11001 - 11006.
- Song YC (宋永昌), Wang XR (王祥荣) (1995). *Vegetation and flora of tiantong national forest park zhejiang province* (浙江天童国家森林公园的植被和区系). Shanghai Scientific and Technical Document Publishing House, Shanghai. (in Chinese)
- Tanner EVJ, Vitousek PM, Cuevas E (1998). Experimental investigation on nutrient limitation on forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79, 10 - 22.
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523 - 534.
- Tilman D (1985). The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125, 827 - 852.
- Venterink HO, Wassen MJ, Verkrout AWM, de Ruiter PC (2003). Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 84, 2191 - 2199.
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trees*, 11, 494 - 497.
- Vitousek PM (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 552 - 572.
- Vitousek PM (1999). Nutrient limitation to nitrogen fixation in young volcanic sites. *Ecosystems*, 2, 505 - 510.
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004a). Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 457 - 467. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004b). Study on leaf nutrient use efficiency of some trees in Tiantong National Forest Park. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23(4), 13 - 16. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004c). A study on leaf nutrient resorption of some trees in Tiantong National Forest Park. *Guihaia* (广西植物), 24, 81 - 85. (in Chinese with English abstract)
- Wardle DA, Walker LR, Bardett RD (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305, 509 - 513.
- Westoby M, Warton D, Reich PB (2000). The time value of leaf area. *The American Naturalist*, 155, 649 - 656.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125 - 159.

- Yan ER (阎恩荣) (2006). *Dynamics of Soil Nutrient Pools, Nutrient Use Strategies of Dominant Trees in the Typical and Degraded Evergreen Broad-Leaved Forests* (常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略). PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai, 29 - 54. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 45, 1009 - 1018.
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 46, 259 - 270.
- Zhang QF (张庆费), Song YC (宋永昌), You WH (由文辉) (1999). Relationship between plant community and secondary succession and soil fertility in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 174 - 178. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 彭少麟 责任编辑: 张丽赫

www.cnki.net