

文章编号:1000-5641(2013)02-0020-10

浙江天童植物叶片氮磷含量的群落内变异

康蒙¹, 谢一鸣¹, 许月¹, 徐艺露¹, 阎恩荣^{1,2}

(1. 华东师范大学 环境科学系, 上海 200062;

2. 华东师范大学 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200062)

摘要: 探索植物叶片氮(N)、磷(P)的种间、种内变异及其群落学特征, 对于揭示群落构建机制具有重要意义. 本研究在浙江天童地区常绿阔叶林内, 选择一个 40 m×40 m 的样地, 逐一测定了 46 种植物共 554 株个体叶片的 N 和 P 含量, 从群落物种组成与内部环境特征方面分析了植物叶片的 N 和 P 化学计量关系. 结果表明: ①植物叶片 N 含量的平均值为 $(16.7 \pm 5.11) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, P 含量的平均值为 $(0.44 \pm 0.25) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, N/P 平均值为 44.99 ± 23.53 ; ②利用个体多度较高物种的加权平均值可以较好地反映群落水平叶片的 N 和 P 化学计量特征; ③叶片 N 含量的变异主要发生在物种之间, 而叶片 P 含量的变异主要发生在种内; ④群落内叶片 N、P 含量随光照程度增强而上升. 可以认为: 叶片 N、P 含量变异都受到遗传与环境因素的双重影响, 在 P 限制条件下, 叶片 P 含量变异受到环境因素影响更为强烈.

关键词: 叶片氮磷; 种间种内变异; 群落结构; 常绿阔叶林; 化学计量特征

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **DOI:**10.3969/j.issn.1000-5641.2013.02.003

Within-community variability of plant leaf N and P contents in Tiantong, Zhejiang Province

KANG Meng¹, XIE Yi-ming¹, XU Yue¹, XU Yi-lu¹, YAN En-rong^{1,2}

(1. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

2. Tiantong National Station of Forest Ecosystem, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: Exploring inter- and intra-specific variations in leaf N and P contents and their relationship with other community properties is important for revealing community assembly. In this study a plot with size of 40 m×40 m, containing 46 species and 554 individuals, was selected in an evergreen broad-leaved forest (EBLF) in Tiantong region, Zhejiang Province. The N and P contents in foliage of each individual were quantified. The inter- and intra-specific variations in leaf N and P stoichiometry and their relationship with each of community height, individual size and micro-environmental conditions were analyzed. It was found that ① the mean of N and P contents and N/P was $(16.7 \pm 5.11) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $(0.44 \pm 0.25) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, and (44.99 ± 23.53)

收稿日期:2012-04

基金项目:国家自然科学基金(31070383)

第一作者:康蒙,男,硕士研究生,主要从事植被生态学方面的研究. E-mail:tmdekang@163.com.

通信作者:阎恩荣,男,副教授,主要从事群落代谢生态学、森林土壤碳氮循环和全球变化生态学的研究与教学工作. E-mail:eryan@des.ecnu.edu.cn.

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively; ② leaf N and P stoichiometry at community level can be accurately estimated by the weighted mean value resulting from the most abundant species; ③ inter-species scale was responsible for the relatively large variance of leaf N contents, while intra-species scale was accounted for the relatively large variation in P content; and ④ leaf N and P increased with increasing plant light exposure. It was concluded that variation in N and P contents is determined by both inter- and intra species differences, but P content is mainly controlled by community environment under P limited conditions.

Key words: leaf N and P contents; inter- and intra-species variations; community structure; EBLF; chemical stoichiometry

0 引言

氮(N)和磷(P)是限制植物生长的重要养分元素,两者在生理、生态方面具有关联性^[1,2],且对植物生长发育、群落构建和生态系统维持具有重要作用.在自然条件下,植物叶片的N、P含量在一定程度上可表征其所在环境的N、P养分条件^[3].生活在同一群落的植物,由于内在属性与微环境的区别,物种之间与种内个体间在N、P化学计量特征方面都存在差异^[3-5].

国内外学者很早就开始关注植物氮磷化学计量特征与环境之间的共变关系,并且在不同尺度上揭示了植物叶片N、P含量在不同物种、生活型、功能群及生态系统类型之间的趋同与分异^[6-10].Reich与Elser曾对全球尺度下植物叶片的氮磷分布格局及其与环境因素的关系进行了分析,结果表明:植物生长的限制性因子随纬度的升高由P逐渐过渡为N^[8,11].中国幅员辽阔,植被类型差别很大.Han通过对中国大陆的753种陆生植物叶片N和P化学计量特征的研究发现:叶片P含量相对较低,导致其N/P高于全球平均水平,并指出这是由于中国土壤P含量较低引起的^[9].He也发现,中国草地植物的P含量相对较低,而N/P高于其他地区的草地生态系统^[10].在亚热带地区,阎恩荣等对常绿阔叶林不同演替阶段常见植物叶片的N、P化学计量学特征研究发现,热带与亚热带森林更易受P的限制^[12,13].

总体来看,这些研究更多着眼于较大尺度,或植被带水平的植物叶片N、P化学计量特征变化,对群落内部物种间和种内个体间叶片N、P氮磷化学计量特征的变化重视不足,很少强调小尺度上生境异质性带来的影响^[14].另外,群落内部植物个体间叶片N、P含量的差异主要是由哪些因素引起的,即:是遗传上的差异,还是群落内环境的异质性造成的?其作用大小尚不明确.

基于此,本文在浙江天童常绿阔叶林内选择40 m×40 m的研究样地,对群落内所有胸径(DBH)≥1 cm的木本植物进行叶片采集,并进行N、P化学计量特征研究,旨在从群落物种组成和环境特征等方面解析植物叶片N、P化学计量关系.

1 材料和方法

1.1 研究地点和样地概况

研究地点位于浙江宁波天童国家森林公园(29°48'N,121°47'E),地处北纬29°48',东经121°47',属亚热带季风气候区,年平均温度16.2℃.全年无霜期237.8 d,≥10℃的活动积温5 166.2℃.年平均降雨1 374.7 mm,主要土壤为山地黄红壤.研究区域的地带性植被为

常绿阔叶林,在公园内部主要以木荷+栲树群丛(*Schimeto-Castanopsietum fargesii* Association)占优势^[15],外围发育着处于不同演替阶段的灌草丛、次生灌丛和马尾松(*Pinus massoniana*)林等类型^[16].

2010 年 7~10 月间,在已建成的 20 hm² 大型群落动态样地中,选择其中地势平缓、生境均一,面积为 40 m×40 m 的正方形区域作为研究样地,按大样地标准分为 4 个 20 m×20 m 的样方,编号分别为 1503、1504、1603 和 1604,详情见文献^[17]. 样地内乔木层主要以华东楠(*Machilus leptophylla*)和长叶石栎(*Lithocarpus harlandii*)等组成,共计 554 株植物个体,分属于 46 个物种,高度为 10~18 m;灌木层以黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、披针叶茴香(*Illicium lanceolatum*)与细枝桉(*Eurya loquaiana*)占优势,高度为 1.5~6 m;草本层稀疏,地表枯枝落叶较厚.

1.2 样品采集

对样地内胸径大于等于 1 cm 的所有木本植物个体进行样本采集. 采集时,使用高枝剪从每个个体树冠的不同方向上采集 3 个生长良好的枝条,小灌木采集 1 个枝条(防止过度破坏),现场采摘 20 片成熟且健康完好的叶片,并放入保鲜袋内带回实验室做进一步处理. 同时,为获取群落内光资源的异质性,记录植株的曝光度等级(I 完全不能受到直射;II 仅受光斑与散射光照射;III 树冠受到林隙光照;IV 部分树冠受到阳光直射;V 树冠全部受到阳光直射);为获取群落内植株生长的发育程度,记录个体的枝条层级数目,即个体从主干分枝到末端枝条的分枝次数(一般情况下,发育越成熟的个体具有越多的枝条层级数目). 采用环刀法采集土壤样品,每块样地选择间隔的 5 个取样点,在每点周围 50 cm 范围内钻取 3 个土样,以 3 个土样的混合作为该采样点的样本.

1.3 样品氮磷测定

叶片带回实验室后,立即测量叶面积和叶片湿重,然后放入烘箱,在 65 °C 条件下烘干至恒重,称量干重. 最后使用中药粉碎机对叶片进行粉碎处理,至叶片成粉末状. 测定氮磷化学计量学含量时,采用标准凯氏法,即:称取 0.05 g(土壤风干称取 0.1 g)样品粉末(精确至 0.000 1 g)放入硝解试管中,每管中各加入 5 mL 浓硫酸,然后称取 2.5 g 硫酸钠/硫酸铜(按质量比 10:1 混合)加入管中,摇匀后将试管放入温控硝解炉,在 375 °C 下硝解 3 h,冷却后,将混合液转移至比色管中,并用蒸馏水反复冲洗硝解试管,随后进行定容操作,最后用 Skalar 流动注射分析仪测定样品 N、P 含量.

1.4 数据分析

物种水平的叶片 N、P 含量采用其所有个体的平均值表示. 为区分植物叶片 N、P 含量的变异性在物种之间与物种内部的分配比率,将物种与个体作为自变量,将个体叶片 N、P 含量与 N/P 分别作为因变量,通过运行 R 软件的“ape”与“nlme”软件包进行嵌套式方差分析(Nested-ANOVA)^[18]. 分析时,原始数据经对数变换以符合标准化正态分布.

其次,为探索群落水平叶片 N、P 计量特征的准确计算方法,分别采用以下几种常用处理方式,以检验不同估算方法之间的差异:①群落内所有物种所有个体叶片 N、P 计量特征的算术平均值;②群落内所有物种叶片 N、P 计量特征的加权平均值;③剔除个体数少于 3 的物种后的算术平均值;④剔除个体数少于 3 的物种后的加权平均值;⑤对多度较高(个体数大于 5)的物种,任选 3 个样本分别进行算术平均和⑥加权平均后的估算值.

为研究群落结构对植物叶片 N、P 计量特征的影响,以曝光度与枝条层级数($\leq 2, 3, 4, 5$

和 ≥ 6)将样地内植物划分,然后分别将曝光度等级和枝条层级数作为自变量,对应的叶片 N、P 含量作为因变量,利用多重比较 LSD 检验分析不同植株曝光度等级和枝条层级下植物叶片 N、P 化学计量特征的变化规律. 为了进一步区分群落环境因子与物种组成对植物叶片 N、P 化学计量特征的不同影响,再使用多元方差分析(MANOVA)方法,将物种组成、植株曝光度等级、枝条层级组合作为自变量因子,对应的叶片 N、P 含量作为因变量,探究造成群落内植物叶片 N、P 化学计量特征变化的主要原因是遗传因素(物种间)还是群落环境等其他因素(光照、土壤和个体生长阶段). 最后,采用 Pearson 相关分析检验各样地土壤与叶片 N、P 含量的关联性. 上述分析均通过 R 软件(R Development Core Team 2010)完成.

2 结 果

2.1 不同物种叶片的 N、P 化学计量特征

样地内个体数不少于 3 的物种共有 25 个(见表 1),叶片 N 含量最小为木荷(*Schima superba*)(0.76 ± 2.06) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,最大为白背叶(*Mallotus apeltus*)(27.52 ± 5.72) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,所有物种平均为(16.7 ± 5.11) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,最大值和最小值相差 3 倍. 叶片 P 含量的变异程度则较大,最小的是杨桐(*Cleyera japonica*)(0.28 ± 0.17) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,最大仍为白背叶(0.96 ± 0.34) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,平均值为(0.44 ± 0.25) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. 叶片 N/P 的分布区间为 $27.61 \pm 13.13 \sim 51.68 \pm 18.24$,平均值为 43.25 ± 21.13 .

表 1 物种水平的叶片 N、P 含量及 N/P(平均值 $\pm$ 标准偏差)

Tab. 1 Leaf N & P contents and N/P at the species level (means $\pm$ SD)

物种	科	个体数	重要值/%	N 含量/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	P 含量/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	N/P
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	Anacardiaceae	4	0.59	19.41 ± 3.92	0.91 ± 0.60	28.7 ± 15.42
短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	Aquifoliaceae	7	0.70	14.83 ± 2.38	0.32 ± 0.13	51.68 ± 18.24
鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	Betulaceae	4	0.90	18.67 ± 2.62	0.67 ± 0.47	35.23 ± 14.14
白背叶 <i>Mallotus apeltus</i>	Euphorbiaceae	3	0.39	27.52 ± 5.72	0.96 ± 0.34	31.23 ± 13.06
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	Fagaceae	7	2.94	15.23 ± 3.71	0.38 ± 0.14	45.83 ± 22.11
云山栎 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	Fagaceae	8	2.41	18.08 ± 5.35	0.56 ± 0.39	39.44 ± 14.09
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	Fagaceae	8	2.66	14.86 ± 2.02	0.35 ± 0.09	45.36 ± 13.11
披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	Illicaceae	18	3.24	14.67 ± 2.61	0.4 ± 0.13	40.95 ± 18.65
细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	Lauraceae	6	0.70	13.22 ± 4.15	0.37 ± 0.31	47.9 ± 25.92
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	Lauraceae	243	39.17	17.41 ± 4.70	0.45 ± 0.23	47.11 ± 28.52
豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	Lauraceae	4	0.89	17.35 ± 2.09	0.51 ± 0.08	34.45 ± 5.27
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	Lauraceae	7	2.35	12.94 ± 1.81	0.36 ± 0.13	41.99 ± 23.15
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	Lauraceae	10	8.10	19.39 ± 4.08	0.55 ± 0.22	40.09 ± 15.82
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	Lauraceae	9	1.24	14.85 ± 2.00	0.40 ± 0.19	43.42 ± 17.07
苦枥木 <i>Fraxinus insularis</i>	Oleaceae	3	0.53	19.82 ± 4.27	0.66 ± 0.17	32.43 ± 14.16
腺叶桂樱 <i>Prunus phaeosticta</i>	Rosaceae	23	2.82	22.71 ± 7.99	0.67 ± 0.28	39.08 ± 19.21
光叶山矾 <i>Symplocos lanci folia</i>	Symplocaceae	3	0.34	15.43 ± 1.44	0.38 ± 0.04	41.43 ± 7.82
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	Symplocaceae	8	1.40	13.75 ± 2.87	0.4 ± 0.22	43.62 ± 21.7
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	Theaceae	44	4.51	14.29 ± 3.79	0.39 ± 0.14	39.91 ± 14.83
杨桐 <i>Cleyera japonica</i>	Theaceae	14	1.44	10.72 ± 4.79	0.28 ± 0.17	41.89 ± 12.74
隔药柃 <i>Eurya muricata</i>	Theaceae	9	1.19	12.52 ± 2.26	0.28 ± 0.05	45.63 ± 9.91
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	Theaceae	79	9.18	15.3 ± 2.82	0.35 ± 0.15	50.56 ± 21.34
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	Theaceae	3	0.30	12.71 ± 1.33	0.38 ± 0.08	34.22 ± 6.18
木荷 <i>Schima superba</i>	Theaceae	3	1.24	9.76 ± 2.06	0.39 ± 0.16	27.61 ± 13.13

续表

物种	科	个体数	重要 值/%	N 含量/ (mg · g ⁻¹)	P 含量/ (mg · g ⁻¹)	N/P
厚叶冬青 <i>Ilex elmerrilliana</i>	Aquifoliaceae	1	0.15	14.31	0.17	86.38
光枝刺缘冬青 <i>Ilex hylonoma</i> var. <i>glabra</i>	Aquifoliaceae	1	1.30	25.29	0.31	81.58
灯台树 <i>Cornus cortroversa</i>	Cornaceae	1	0.17	23.67	1.09	21.78
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	Ericaceae	2	0.32	12.21	0.54	29.33
米饭花 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	Ericaceae	1	0.13	14.66	0.42	34.55
油桐 <i>Vernicia fordii</i>	Euphorbiaceae	1	0.12	25.27	0.7	35.98
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	Fagaceae	1	0.82	18.16	0.75	24.12
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	Fagaceae	2	0.73	17.98	0.68	30.38
赤皮桐 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	Fagaceae	1	0.62	33.63	0.58	58.29
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	Hamamelidaceae	1	3.14	14.09	0.56	24.94
红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>	Lauraceae	2	0.89	26.74	1.43	21.2
华东木樨 <i>Osmanthus cooperi</i>	Oleaceae	1	0.09	17.68	0.34	51.52
大叶白纸扇 <i>Mussaenda esquirolii</i>	Rubiaceae	1	0.10	31.7	0.73	43.25
无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	Sapindaceae	1	0.75	33.06	0.89	37.03
拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	Styracaceae	2	0.56	23.55	0.42	58.27
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	Symplocaceae	2	0.19	16.45	0.44	38.61
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	Symplocaceae	1	0.10	8.91	0.27	32.47
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	Symplocaceae	1	0.10	18.72	0.2	92.78
茶 <i>Camellia sinensis</i>	Theaceae	1	0.09	23.93	0.69	34.74
西川朴 <i>Celtis vandervoetiana</i>	Ulmaceae	1	0.10	30.32	1.64	18.51
山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>	Ulmaceae	1	0.19	33.1	0.82	40.49
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	Verbenaceae	1	0.10	12.64	0.28	45.14
全部		554	100	16.70±5.11	0.44±0.25	44.99±23.53

2.2 群落水平叶片的 N、P 计量特征

通过对群落水平上叶片 N、P 计量特征的 6 种计算结果进行比较(见表 2),发现对于叶片 N、P 含量而言,所有物种的算术平均值(方法 1)明显大于其他 5 种方法的计算值,而选用丰富度较高物种的计算值偏小(方法 3、4、5 和 6),且所得数值大小相近;利用所有物种的重要值进行加权平均后的计算值介于中等(方法 2)。对于 N/P 来说,采用从丰富度较高物种中任选 3 个体计算其算术平均值的方法所得结果明显偏大,且变异性较大(方法 5),利用所有物种估算的算术平均值(方法 1)虽然接近于其他 4 种算法(40.20~43.24),但变异程度相当高。

表 2 不同计算方法所得群落水平叶片 N、P 计量特征的估算值

Tab. 2 Estimated values of leaf N and P stoichiometry at the community level calculated by different methods

方法	N 含量/(mg · g ⁻¹)	P 含量/(mg · g ⁻¹)	N/P
1	18.72±6.54	0.55±0.30	41.55±15.17
2	17.09	0.47	43.24
3	16.06±3.92	0.47±0.18	40.41±6.56
4	15.48	0.45	40.2
5	15.14±3.72	0.37±0.11	47.11±17.62
6	15.46	0.42	42.24

注:①所有物种的算术平均值;②所有物种的加权平均值;③个体数大于等于 3 的物种的算术平均值;④个体数大于等于 3 的物种的加权平均值;⑤个体数大于 5 的物种,任选 3 个样本的算术平均值;⑥个体数大于 5 的物种,任选 3 个样本的加权平均后的估算值

2.3 叶片 N、P 含量的种间与种内变异

叶片 N 含量在物种内与物种间的变异分别为 43% 与 57% (见图 1), 变异主要存在于物种之间. 叶片 P 含量则不同, 物种内与物种间的变异分别占到总体变异程度的 65% 与 35%. 在 N/P 方面, 种内变异则占 97%, 种间变异几乎可以忽略.

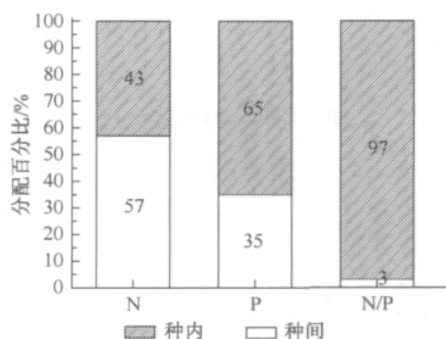


图1 植物叶片 N、P 含量变异在种间与种内的分配

Fig. 1 Inter- and intra-specific variance partitioning of leaf N & P contents and N/P ratio in woody plants

2.4 群落环境与植物叶片 N、P 计量特征的关系

2.4.1 光照与植物叶片 N、P 计量特征的关系

叶片 N 和 P 含量随植物曝光程度增加总体呈上升趋势 (见图 2a), 组间出现显著差异 (N: $df=4$, $F=2.057$, $P<0.05$; P: $df=4$, $F=2.898$, $p<0.05$). 叶片 N/P 与植株高度的共变趋势不明显, 较低等级的叶片 N/P 略大. 这表明: 虽然叶片 N、P 含量都随植株高度升高而增加, 但 P 含量的相对上升速度大于叶片 N 含量.

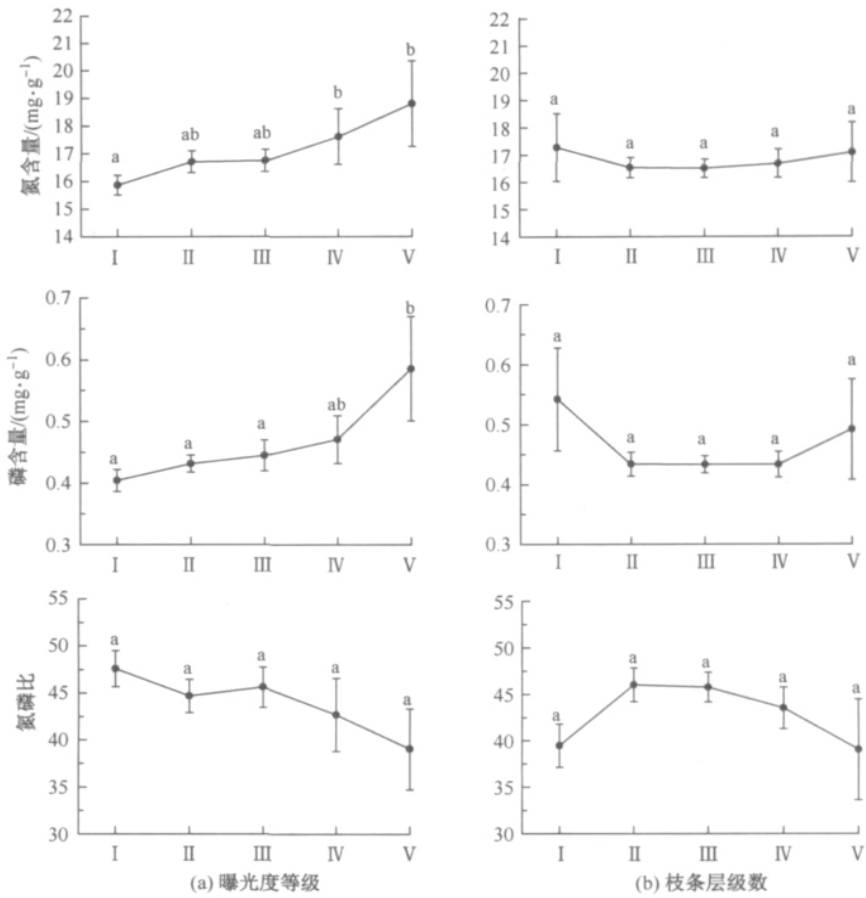
为进一步分析物种遗传因素和光照因素的共同影响, 从多元方差分析结果可以看出 (见表 3): 物种因素对叶片 N 含量的影响显著 ($df=1$, $F=4.08$, $p<0.05$), 同时曝光度对叶片 N 含量的影响亦显著 ($df=1$, $F=5.65$, $p<0.05$). 同样地, 叶片 P 含量不但受到遗传因素的显著影响 ($df=1$, $F=11.13$, $p<0.001$), 曝光度对其影响也达到极显著 ($df=1$, $F=11.01$, $p<0.001$). 物种与光曝光度对叶片 N/P 影响均不显著 ($df=1$, $F=1.68$, $p>0.05$; $df=1$, $F=1.33$, $p>0.05$).

2.4.2 植株枝条层级与叶片 N、P 计量特征的关系

叶片 N、P 计量特征随着枝条层级数量的增加未表现出明显变化趋势 (见图 2b). 差异性分析显示, 叶片 N、P 含量在各不同枝条层级之间亦未出现显著性差异 (N: $df=4$, $F=0.81$, $p>0.05$; P: $df=4$, $F=1.06$, $p>0.05$). 多元方差分析显示, 枝条层级数目没有显著影响叶片 N、P 含量 ($df=1$, $F=0.84$, $p>0.05$; $df=1$, $F=1.05$, $p>0.05$). 这表明叶片 N、P 计量特征未受到个体生长发育阶段的影响.

2.4.3 土壤养分含量与叶片 N、P 计量特征的关系

分析显示 (见表 3), 土壤 N 含量对叶片 N 含量具有显著影响 ($df=1$, $F=12.90$, $p<0.01$), 而土壤 P 含量对叶片 P 含量的影响却不显著 ($df=1$, $F=0.03$, $p>0.05$). 可见土壤 N/P 对叶片 N/P 的影响主要是由土壤 N 的异质性引起的. 通过对各样地内土壤与植物叶片 N、P 含量进行 Pearson 相关分析发现土壤与叶片 N 含量显著相关 ($r=0.179$, $p<0.01$), 土壤与叶片的 P 含量之间关联则不明显 ($r=-0.004$, $p>0.05$).



注:(a) I 不能受到直射, II 仅受光斑与散射光照射, III 树冠受到林隙光照, IV 部分树冠受到阳光直射, V 树冠全部受阳光直射; (b) I ≤ 2 , II 3, III 4, IV 5, V ≥ 6

图 2 不同曝光度等级和枝条层级下植物叶片 N、P 化学计量特征的变化趋势
(平均值 $\pm$ 标准误差,字母显示差异性)

Fig. 2 Variation in leaf N and P stoichiometry with the changes in each of plant exposure levels and twig scale numbers (Means $\pm$ SE), letters indicates differences

表 3 物种与群落结构对植物叶片 N、P 计量特征影响的多元方差分析
Tab. 3 Results of MANOVA of species and environmental factors

	物种	曝光度	枝条层数	土壤
N 含量	物种	*		
	曝光度	ns	*	
	枝条层数	ns	ns	ns
	土壤	ns	ns	ns
P 含量	物种	**	ns	
	曝光度	ns	**	
	枝条层数	ns	ns	ns
	土壤	ns	ns	ns

续表

	物种	曝光度	枝条层数	土壤
N/P	物种	ns	ns	
	曝光度	ns	ns	
	枝条层数	ns	ns	ns
	土壤	ns	ns	ns

注: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns 不显著

3 讨 论

3.1 常绿阔叶林植物叶片的 N、P 计量特征

研究认为,植被 N/P 小于 14 时,则植物生长更大程度受到氮素的限制,而大于 16 时,则反映植被生产力受磷素的限制更为强烈^[1]. 本研究中物种 N/P 均远大于 16,说明该地区植被的物质生产主要受磷素限制.

将本研究中的 46 种植物叶片的氮磷含量与其他研究区的植物叶片氮磷含量进行了比较(见表 4). 结果显示,本研究样地中 46 种植物叶片的 N 含量与 Reich 等基于全球^[8]和 Han 等基于中国不同温度带^[9]的研究测定结果接近,但明显小于李玉霖等和 He 等分别基于中国北方荒漠与草原生态系统的研究结果^[10,22,23]. 同时,本研究中的叶片 P 含量显著低于其他研究,导致了本研究样地叶片 N/P 远高于其他研究区. Reich 与 Han 的研究表明:随平均温度升高,叶片 N、P 含量显著减小. 本研究位于亚热带,纬度低于 He 等^[10]与李玉霖等^[22]研究的草原和荒漠生态系统,全年积温较高,因此植物叶片 N、P 含量较低. 再次,由于中国土壤磷含量低于全球平均水平^[9,24],加之中国土壤磷含量变异幅度较大,从干旱半干旱区向湿润区呈减少趋势^[25],造成了研究区域内植物叶片 P 含量相对于内陆地区明显较低.

表 4 不同研究区植物叶片氮磷化学计量特征的比较

Tab. 4 Comparison of leaf N and P stoichiometry among studies

植被类型或研究区	物种数	N 含量/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	P 含量/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	N/P	数据来源
常绿阔叶林	46	16.7 ± 5.11	0.44 ± 0.25	44.99 ± 23.53	本研究
常绿阔叶林 ^a	7	10.53 ± 1.66	0.57 ± 0.11	18.92 ± 3.95	阎恩荣等 ^[13]
常绿阔叶林 ^b	7	12.5 ± 2.68	0.69 ± 0.12	18.34 ± 2.76	
落叶阔叶林 ^c	7	14.40 ± 2.60	1.1 ± 0.38	10.98 ± 2.69	
常绿针叶林 ^d	7	8.7 ± 1.74	0.6 ± 0.1	14.49 ± 1.75	
荒漠	214	24.45 ± 8.1	1.74 ± 0.88	15.8 ± 7.5	李玉霖等 ^[22]
草原	213	27.6 ± 8.6	1.9 ± 1.84	15.3 ± 5.2	He 等 ^[10,23]
全国	753	18.6 ± 8.41	1.21 ± 0.99	14.4 ± 9.32	Han 等 ^[9]
全球	1251	17.7 ± 12.23	1.58 ± 1.49	11.00 ± 1.82	Reich 等 ^[8]

注: a 木荷群落 *Schima superba* community; b 栲树群落 *Castanopsis fargesii* community; c 南酸枣群落 *Choerospondias axillaries* community; d 马尾松群落 *Pinus massoniana* community; 为统一标准,表中所列出数值均为算数平均值

与本地区对其他常绿阔叶林、针叶林和落叶阔叶林的研究结果^[12,13]相比,本研究的植物叶片 N 含量较高,P 含量较低,从而造成叶片 N/P 显著增大. 这可能基于三方面的原因. 首先,本研究样地植被发育成熟^[17],地表裸露岩石较少,覆盖有较厚凋落物,N 素周转率较高,植物 N 素吸收也较高. 同时,由于该地处于沟谷边缘,水流淋洗使得土壤中的 P 素流失较多,因而植物吸收的 P 素也较少. 从土壤养分来看,研究区域的土壤 N 含量平均为

(4.03 ± 0.57) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, P 含量平均为(0.34 ± 0.05) $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 与上述研究相比同样为 N 含量较高, P 含量较低. 再次, 从物种组成上看, 重要值较高的物种, 如黄丹木姜子、华东楠和细枝桉等, 大部分为樟科, 其叶片一般呈厚革质或蜡质层较厚, 这些均是能够很好地适应磷素限制作用的物种^[12]. 另外, 不同生活型植物叶片 N、P 含量存在明显差异^[3, 26, 27], 即落叶树叶片 N、P 养分含量高于常绿树种, 阔叶树的养分含量又要高于针叶树种^[3, 28, 29]. 因此, 即使在同一地区, 由于群落内物种生活型的差异, 其群落水平的叶片 N、P 特征也不同.

3.2 群落水平叶片 N、P 计量特征的估算方法

通过比较发现, 对于叶片 N、P 含量来说, 以下 3 种算法可以较准确地反映群落水平的 N、P 含量: ①所有物种叶片 N、P 含量的加权平均值; ②个体数不少于 3 的物种的算术或加权平均值; ③多度较高的物种的加权平均值.

总体上, 含样本数越多的算法所得结果越接近所有物种所有个体 N、P 含量的加权平均值. 其中, 个体数不少于 3 的物种的加权平均值与群落内所有物种叶片 N、P 计量特征的加权平均值最为接近. 综合考虑, 在不能够对样地内每个个体进行样本采集的情况下, 选取个体不少于 3 的物种, 并计算其叶片 N、P 含量的加权平均值最能反映群落水平的叶片 N、P 计量特征. 若仅采集个体多度较高的物种进行研究, 则应使用物种加权平均值来代表群落水平的叶片 N、P 计量特征.

3.3 群落环境对植物叶片 N、P 计量特征的影响

植物叶片 N、P 含量均受到遗传因素与环境因素的双重影响(见表 3), 但对于叶片 N、P 含量变异的主要来源则有所不同(见图 1). 叶片 N 含量在物种之间变异较大, 这说明在研究区域内土壤 N 供应充分的条件下, 不同物种对 N 的需求基本都能够得到满足, 物种之间在遗传上的差异性得到了很好的体现. 而对于 P 来说, 叶片 P 含量 65% 的变异发生在种内的个体之间(见图 1), 远大于种间的变异程度. 这说明, 在 P 缺乏的条件下物种都很难获得足够的 P 资源, 这时环境异质性带来的资源竞争能力更能左右叶片 P 含量的多少(见表 3). 同时, 较大的种内变异也可能意味着, 在 P 限制条件下, 植物会通过更高的种内可塑性以适应有限的 P 供给条件.

从群落环境上看, 叶片 N、P 含量随植株曝光程度的升高而上升(见图 2). 一般而言, 在结构完整的群落中, 曝光程度高的个体往往占据群落上层且更为高大, 其生产力也较高. 在群落垂直结构上, 光照是限制植物光合作用的主要因子, N、P 作为光合作用的重要参与元素能够直观地反映光合作用的强度. 群落上层光照充足, 代谢旺盛因此无论作为中间产物还是物质合成原料的 N、P 元素含量较高. 而林下低光照条件下, 随 N 含量上升, 光合的增加有限^[30], 较低 N 叶片需要消耗更多 C 用于维持暗呼吸, 因此暗环境下叶片 N 含量增加时光合的收益微弱^[30], 这就造成了林下叶片较群落上层叶片 N 含量低. 其次, 研究发现用于获取 N 的根生长约占植物生产力的 10%^[31], 更高大的个体拥有对应发达程度的根系来吸收更深层土壤中的养分, 也就使得曝光度高的植物其叶片 N、P 含量较高.

土壤向植物提供可利用性 N、P 资源, 因此对叶片 N、P 含量的影响更为直接. 但研究中土壤 P 含量对植物叶片 P 含量没有表现出足够的影响(见表 3). 这可能是因为研究区域内土壤 P 含量普遍较低, 在 P 限制条件下, 土壤 P 供给性与植物 P 吸收间的耦合作用不明显导致的结果. 对处于不同发育阶段的植物而言, 植株对 P 的需求均处于“饥饿”状态, 因此叶片 P 含量也未出现差异.

基于以上,本文认为,叶片 N、P 化学计量特征的差异是由物种与群落内部环境异质性共同造成的,环境因素对研究区域内植被对 N、P 元素的含量影响程度不同.对于供应充分的元素(N),其叶片含量差异主要发生在物种之间;对于受限制的元素(P),叶片含量的差异则是由主要存在于物种内部,更多受到环境因素的制约.

[参 考 文 献]

- [1] NIKLAS J K. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [2] 王绍强,于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [3] AERTS R, CHAPIN S F. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [4] WARDLE D, WALKER R L, BARDGETT D R. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. *Science*, 2004, 305: 509-513.
- [5] DAVIDSON A E, DE C C, FIGUEIRA M A, et al. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment[J]. *Nature*, 2007, 447: 995-998.
- [6] THOMPSON K, PARKINSON A J, BAND R S, et al. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional for baceous flora[J]. *New Phytologist*, 1997, 136: 679-689.
- [7] MCGRODDY M, DAUFRESNE T, HEDIN O L. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios[J]. *Ecology*, 2004, 85: 2390-2401.
- [8] REICH B P, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 11001-11100.
- [9] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [10] HE J S, WANG L, FLYNN D B, et al. Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J]. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.
- [11] ELSER J J, FAGAN F W, DENNO F R, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [12] 阎恩荣,王希华,周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 13-22.
- [13] 阎恩荣,王希华,郭明,等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 48-57.
- [14] 耿燕,吴漪,贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 1-8.
- [15] 宋永昌,王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系[M]. 上海:上海科学技术文献出版社,1995.
- [16] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列比较生态学[M]. 河南开封:河南大学出版社,1999.
- [17] 杨庆松,马遵平,谢玉彬,等. 浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征[J]. *生物多样性*, 2011, 19(2): 215-223.
- [18] MESSIER J, MCGILL J B, LECHOWICZ J M. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 838-848.
- [19] KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM. The vegetation N: P ration: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33: 1441-1450.
- [20] GUSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [21] DRENOVSKY R, RICHARDS H J. Critical N: P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands [J]. *Plant and Soil*, 2004, 259: 540-550.

(下转第 49 页)

- area [J]. IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters, 2008, 5(4): 725-729.
- [15] LAI K, FOX D. Object recognition in 3D point clouds using web data and domain adaptation[J]. The International Journal of Robotics Research, 2010, 29(8): 1019-1037.
- [16] RUSU R B, COUSINS S. 3D is here: Point Cloud Library(PCL)[C]//International Conference on Robotics and Automation (ICRA), 2011: 1-4.
- [17] DOUILLARD B, UNDERWOOD J, KUNTZ N, et al. On the Segmentation of 3D LIDAR Point Clouds[C]//International Conference on Robotics and Automation (ICRA), 2011: 2798-2805.
- [18] 史文中, 李必军, 李清泉. 基于投影点密度的车载激光扫描距离图像分割方法[J]. 测绘学报, 2005, 34(2): 95-100.
- [19] 杨必胜, 魏征, 李清泉, 等. 面向车载激光扫描点云快速分类的点云特征图像生成方法[J]. 测绘学报, 2010(5): 540-545.
- [20] LEHTOMÄKI M, JAAKKOLA A, HYYPPÄ J, et al. Detection of vertical pole-like objects in a road environment using vehicle-based laser scanning data[J]. Remote Sensing, 2010(2): 641-664.
- [21] LIN Y, JAAKKOLA A, HYYPPÄ J, et al. From TLS to VLS: Biomass estimation at individual tree level[J]. Remote Sensing, 2010(2): 1864-1879.
- [22] TEAGUE M R. Image-analysis via the general theory of moments[J]. Journal of the Optical Society of America, 1980, 70(8): 920-930.
- [23] MULCHRONE K F, CHOUDHURY K R. Fitting an ellipse to an arbitrary shape: implications for strain analysis [J]. Journal of Structural Geology, 2004, 26(1): 143-153.

(上接第29页)

- [22] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究[J]. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [23] HE J S, FANG J Y, WANG Z H, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. Oecologia, 2006, 149(1): 115-122.
- [24] 全国土壤普查办公室. 中国土壤[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [25] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素[J]. 北京大学学报: 自然科学版, 2008, 230(6): 945-952.
- [26] AERTS R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J]. Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597-608.
- [27] LIU C, BERG B, KUTSCH W, et al. Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian forests[J]. Global Ecology and Biogeography, 2006, 15: 438-444.
- [28] BOERNER R. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility[J]. Advances in Ecological Research, 1984, 30: 1-67.
- [29] CHAPIN S F, MOILANEN L. Nutrient controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves[J]. Ecology, 1991, 72: 709-715.
- [30] GULMON L S, CHU C C. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus*[J]. Oecologia, 1981, 49: 207-212.
- [31] 赵平, 孙谷畴, 彭少麟. 植物氮素营养的生理生态学研究[J]. 生态科学, 1998(2): 39-44.