

# 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

阎恩荣<sup>1,2\*</sup> 王希华<sup>1,2</sup> 郭明<sup>1,2</sup> 仲强<sup>1,2</sup> 周武<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>华东师范大学环境科学系, 上海 200062; <sup>2</sup>浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114

**摘要** 以浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林为对象, 通过对叶片和凋落物C:N:P比率与N、P重吸收的研究, 揭示3种植被类型N、P养分限制和N、P重吸收的内在联系。结果显示: 1) 叶片C:N:P在常绿阔叶林为758:18:1, 在常绿针叶林为678:14:1, 在落叶阔叶林为338:11:1; 凋落物C:N:P在常绿阔叶林为777:13:1, 常绿针叶林为691:14:1, 落叶阔叶林为567:14:1; 2) 常绿阔叶林和常绿针叶林叶片与凋落物C:N均显著高于落叶阔叶林; 叶片C:P在常绿阔叶林最高, 常绿针叶林中等, 落叶阔叶林最低, 常绿阔叶林和常绿针叶林凋落物C:P显著高于落叶阔叶林; 叶片N:P比也是常绿阔叶林最高、常绿针叶林次之, 落叶阔叶林最低, 但常绿阔叶林凋落物N:P最低; 3) 植被叶片N、P含量间(N为x, P为y)的II类线性回归斜率显著大于1 ( $p < 0.05$ ), 表明叶片P含量的增加可显著提高叶片N含量; 凋落物N、P含量的回归斜率约等于1, 反映了凋落物中单位P含量与单位N含量间的等速损耗关系; 4) 常绿阔叶林N重吸收率显著高于常绿针叶林与落叶阔叶林, 落叶阔叶林P重吸收率显著高于常绿阔叶林和常绿针叶林。虽然植被的N:P指示常绿阔叶林受P限制, 落叶阔叶林受N限制, 常绿针叶林受N、P的共同限制, 但是N、P重吸收研究结果表明: 受N素限制的常绿阔叶林具有高的N重吸收率, 受P限制的落叶阔叶林并不具有高的P重吸收率。可见, 较高的N、P养分转移率可能不是植物对N、P养分胁迫的一种重要适应机制, 是物种固有的特征。

**关键词** C:N:P比率, II类线性回归, 养分限制, 养分重吸收, 化学计量学

## 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

YAN En-Rong<sup>1,2\*</sup>, WANG Xi-Hua<sup>1,2</sup>, GUO Ming<sup>1,2</sup>, ZHONG Qiang<sup>1,2</sup>, and ZHOU Wu<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; and <sup>2</sup>Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China

### Abstract

**Aims** Little is known about constrained ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus (C:N:P) in terrestrial ecosystems. Our objective was to examine the C:N:P stoichiometry and its relationship with N and P resorption in evergreen broad-leaved forests (EBLF), evergreen coniferous forests (CF) and deciduous broad-leaved forests (DF) at the regional scale.

**Methods** The study was conducted in Tiantong National Forest Park (29°52' N, 121°39' E), Zhejiang Province, eastern China. To estimate foliar and litter C:N:P ratios and N and P resorption efficiencies, we quantified the C, N and P concentrations in leaf and litterfall in EBLF, CF and DF. We used type II regression slopes (reduced major axis, RMA) to determine whether C:N:P stoichiometry varied across gradients of forest production and nutrients.

**Important findings** The C:N:P ratios in EBLF, CF and DF were 758:18:1, 678:14:1 and 338:11:1 in fresh leaves and 777:13:1, 691:14:1 and 567:14:1 in litterfall, respectively. The foliar C:N ratio was highest in CF, intermediate in EBLF and lowest in DF, while the foliar C:P and N:P ratios were highest in EBLF, intermediate in CF and lowest in DF. In contrast, the litterfall C:N and C:P ratios were higher in EBLF than in CF and DF, and there were no significant differences of N:P ratio among forests. The type II regression slope for N vs. P in leaves of overall plants was statistically  $>1$ , suggesting an increasing investment of N with increasing of P in fresh leaves. In contrast, the slope for N vs. P in litterfall approximated 1. N resorption in EBLF was significantly higher than in CF and in DF, but the highest P resorption was observed in DF. Although foliar N:P ratios indicated that EBLF was P limited, DF was N limited and CF was both N and P limited, the nutrient resorption efficiency did not respond with relatively high N resorption in EBLF and high P resorption in DF. We concluded that the relative higher resorption of N and

P before leaf abscission could be an inherent property of plants, but was not a mechanism thought to have evolved to conserve nutrients in environments with limited N or P supply.

**Key words** C:N:P ratio, model Type II regression, nutrient limitation, nutrient resorption, stoichiometry

叶片N、P含量在一定程度上可表征所在环境的N、P养分条件(Aerts & Chapin, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008)。在植物群落中,非生物环境的C、N和P化学计量比值一旦不相匹配,就会导致C、N和P循环途径的不同(Hessen *et al.*, 2004; McGroddy *et al.*, 2004; 曾德慧和陈广生, 2005),任一元素的稀缺或过量必将导致其余两元素的积累或消耗。其中,C储存在一定程度上是由关键养分N、P的可获得量所控制的,N、P稀缺意味着C的相对过量(C:N和C:P上升),反之,N、P充裕意味着C的相对不足(C:N和C:P下降)(Verhoeven *et al.*, 1996; Güsewell *et al.*, 2003; Tessier & Raynal, 2003; Güsewell, 2004)。因此,植物体的C、N、P化学计量比值一定程度上可指示所在生态系统的C积累动态和N、P养分限制格局(Koerselman & Meuleman, 1996; Zhang *et al.*, 2003; Wardle *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006, 2008)。

植被N:P的指示意义在于明确植物群落生产力受到哪种元素的限制作用,即:在P素相对稀缺、N素相对丰富的生境中,植物体的N:P相对较高;相反,在N素稀缺、P素丰富的生境中,植物体的P含量会显著升高,从而降低了植被的N:P(Aerts & Chapin, 2000; Güsewell, 2004)。研究表明,温带和北方森林生产力受N限制,而热带雨林和亚热带常绿林生产力普遍受到P的限制(Reich & Oleksyn, 2004; Wardle *et al.*, 2004),但是,以上结论是针对全球尺度而言,显然,在同一区域的不同地点,由于生境差异,植被生活型不同,演替阶段的差别,以及人类干扰强度的不同,N、P养分的限制格局也可能不同(Elser *et al.*, 2000; Güsewell *et al.*, 2003; Wardle *et al.*, 2004; Davidson *et al.*, 2007),相应地,不同功能类型的植物也会采取不同的适应策略(Aerts & Chapin, 2000)。

不同生活型植物叶片的C和N、P含量存在明显差异,研究表明:落叶树种的叶片N、P含量高于常绿树种,C含量低于常绿树种;阔叶树的N、P含量又要高于针叶树种,C含量低于针叶树种(Aerts & Chapin, 2000; Liu *et al.*, 2006),其主要原因在于生

境和叶寿命的差异,较高叶寿命能提高常绿树种的养分利用效率(孙书存和陈灵芝, 2001)。从植物生理特征方面对此现象最普遍的解释为:不同生活型植物的N、P养分重吸收机制的差异,即:与落叶植物相比,常绿植物在叶片凋落前转移了更多的养分(Boerner, 1984; Aerts & Chapin, 2000)。Chapin和Kedrowski(1983)认为:成熟叶片N含量越高,其衰老过程中的N转移率就越高,而P不存在这种关系。Aerts(1996)后来的研究也证实了这个观点,即:全球常绿植物的N重吸收率(47%)显著低于落叶植物(54%),而P重吸收率与落叶植物无显著差异(分别为51%和50%)。但是,Killingbeck(1996)的研究认为:常绿植物通过转移机制可以使叶片凋落前的P含量下降到远低于落叶树种所能达到的水平,因此,常绿树种更能适应低P条件。可见,不同生活型植物N、P养分重吸收的差异不仅是植物适应所在环境N、P养分限制性的重要机制,也是影响植物叶片N、P含量与N:P化学计量特征的主要因素。但是,前期的大量研究基本关注于大尺度上植被的C、N、P化学计量特征或养分重吸收特征(McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008),而对具体地点不同植被类型的N、P化学计量和养分重吸收特征的研究比较欠缺,尤其非常缺乏C:N:P化学计量特征与养分重吸收特征相互关系的研究。

基于此,本研究选择浙江天童国家森林公园内分布的常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林3种植被类型,通过对叶片和凋落物的C:N:P化学计量特征与N、P养分重吸收特征的研究,揭示3种不同植被类型N、P养分限制格局,探索不同生活型植被C:N:P化学计量特征与N、P养分重吸收特征的可能联系。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况和样地描述

研究地位于浙江省宁波天童国家森林公园,其自然条件多有报道(黄建军和王希华, 2003)。由于干扰强度的差异、受保护年限的不同和小地形的影响,

在公园中心玲珑岩一带发育着分别以栲树(*Castanopsis fargesii*)和木荷(*Schima superba*)为优势种的典型常绿阔叶林; 在公园边缘区域分布有以马尾松(*Pinus massoniana*)为优势种的典型常绿针叶林或针阔混交林; 在公园内侧的酸枣沟, 发育有由南酸枣(*Choerospondias axillaries*)和披针叶茴香(*Illicium lanceolatum*)等组成的落叶阔叶混交林; 在叶家山一带, 由于人类干扰, 发育着以枫香(*Liquidambar formosana*)、化香(*Platycarya strobilacea*)等落叶树种为优势种的落叶阔叶林。在以上植被类型中, 分别选取栲树群落和木荷群落代表常绿阔叶林, 马尾松群落和马尾松-木荷群落代表常绿针叶林, 南酸枣群落和枫香群落代表落叶阔叶林。

## 1.2 试验设计和样本采集

在以上3种植被类型的各群落设置3个重复样地。试验主要由两部分组成: 首先, 在植物生长旺季(7月), 利用高枝剪和爬树等方法, 采集各群落乔木和灌木优势种及伴生种叶片(每种至少3株, 每株在树冠不同部位选取5个枝条, 详见阎恩荣等, 2008b); 其次, 在各样地设置凋落物收集器(阎恩荣等, 2008a), 收集以上种类的新鲜凋落物(凋落高峰每星期收集一次)。

在选择植物种类时, 以优势种和伴生种在群落中的重要值为依据, 栲树群落乔木层优势种为栲树, 灌木优势种为: 黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)、狗骨柴(*Tricalysia dubia*)、笔罗子(*Meliosma regida*)、连蕊茶(*Camellia fraterna*)和交让木(*Daphniphyllum macropodum*)。木荷群落乔木优势种为木荷, 伴生种为栲树、马尾松和石栎(*Lithocarpus glaber*); 灌木层种类为连蕊茶、山矾(*Symplocos sumuntia*)和柃木属(*Eurya*)植物。马尾松-木荷群落乔木层优势种为马尾松, 伴生种类为木荷、赤皮青冈(*Cyclobalanopsis gilva*)和苦槠(*C. sclerophylla*); 灌木层种类有: 连蕊茶、山矾和柃木(*Eurya japonica*)。马尾松群落乔木层优势种为马尾松, 伴生种类有木荷、苦槠和石栎; 灌木层种类为山矾和欏木(*Loropetalum chinense*)。南酸枣群落乔木层优势种为南酸枣, 伴生种类有长叶石栎(*Lithocarpus harlandii*)、披针叶茴香和华东楠(*Machilus leptophylla*); 灌木层种类为紫楠(*Phoebe shearereri*)、黄丹木姜子、连蕊茶和赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*); 枫香群落乔木层为枫香和化香; 灌木层

种类为白栎(*Quercus fabri*)、青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*)、天仙果(*Ficus erecta* var. *beecheiana*)和箬竹(*Indocalamus tessellates*)等。

## 1.3 室内测定

植物叶片和凋落物带回实验室后, 在80 °C (48 h)恒温下烘干至恒重, 然后粉碎。样品硝解后, 采用Skalar Santt流动注射分析仪(Skalar, 荷兰)进行N、P测定, 利用外加热法测定有机C。

## 1.4 数据处理

叶片和凋落物的C:N:P化学计量比采用质量比表示。群落水平的C、N、P含量和C:N:P是根据各物种在群落中的重要值, 利用加权平均计算, 各植被类型叶片和凋落物的C、N、P含量及C:N:P为该类型下两群落的均值, 群落水平含量为3个重复样地的均值。植被N、P养分重吸收率的计算方法如下:

$$N(P)\text{重吸收率}(\%) = (\text{植物生长旺季叶片的}N(P)\text{含量} - \text{凋落物中的}N(P)\text{含量}) \times 100 / \text{植物生长旺季叶片的}N(P)\text{含量}$$

采用成对比较 $t$ 检验判断同植被类型下两群落间, 以及同群落内乔灌木间C、N、P含量与C:N:P化学计量比的差异。利用单因素方差分析法分别判断不同植被类型对叶片和凋落物C、N、P含量, C:N:P化学计量比, 以及N、P养分重吸收的影响。方差分析结束后, 采用Tukey检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中, 将植被类型作为自变量, 叶片和凋落物的C、N、P含量与C:N:P化学计量比, 以及养分重吸收率作为因变量。

最后, 采用II类线性回归(标准化主轴估计, standardised major axis, SMA)研究植物冠层叶片和凋落物中C、N、P的化学计量关系(McGroddy *et al.*, 2004), 即: 分析植物叶片和凋落物中单位N、P含量的投入与C产量的关系, 以及单位P含量的投入与N投入的关系。在运算中, N、P含量与C含量间的关系, 以及N、P含量间的关系用线性回归方程 $\log y = a + b(\log x)$ 来描述, 其中, 在分析前者关系时,  $x$ 表示C含量,  $y$ 表示N和P含量, 在分析后者关系时,  $x$ 表示N含量,  $y$ 表示P含量。在计算参数间关系时, 所用样本数量是采样个体的数量。在该方程中,  $a$ 表示截距,  $b$ 表示斜率, 当 $b = 1$ 时, 表示两者存在等速比例关系; 当 $b > 1$ 时, 表示 $y$ 的增加依赖于 $x$ 的增加; 当 $b < 1$ 时, 表示 $y$ 的增加不依赖于 $x$ 的增加而增加。以上分析通过SMATR 2.0软件完成(Falster *et al.*, 2006), 该软件

根据II类线性回归的要求, 集成了标准化主轴回归的整个过程, 在过去的研究中被证明可成功地计算回归方程的截距和斜率, 及其置信区间和显著度等(Sun *et al.*, 2006)。本研究回归方程的斜率 $b$ 和置信区间由该软件经过运算后直接得到, 由于N、P含量与C含量间的线性关系不显著, 因此在研究结果中没有给出。

## 2 结果

### 2.1 叶片和凋落物的C、N和P含量

由表1可见, 3种植被类型植物叶片的C含量变化幅度为32.0%–51.6%, 最高为马尾松(木荷群落和马尾松群落)和石栎(马尾松群落), 最低为山矾(木荷群落和马尾松群落); 叶片N和P含量在不同物种间的变化幅度非常大(N为5.8–23.5 g·kg<sup>-1</sup>, P为0.4–2.1 g·kg<sup>-1</sup>)。凋落物C含量变化幅度为31.7%–50.4%。凋落物N含量变化幅度为4.3–15.4 g·kg<sup>-1</sup>, P含量变化幅度为0.4–1.2 g·kg<sup>-1</sup>, 变化范围显著缩小, 绝大多数物种凋落物N和P含量与新鲜叶片相比发生了显著下降(表1)。

### 2.2 叶片和凋落物的C:N:P化学计量比

常绿阔叶林叶片的C:N:P比(758:18:1)显著高于常绿针叶林(678:14:1), 常绿针叶林显著高于落叶阔叶林(338:11:1); 凋落物的C:N:P比也是常绿阔叶林最高(777:13:1), 常绿针叶林次之(691:14:1), 落叶阔叶林最低(567:14:1); 落叶阔叶林凋落物的C:N:P显著高于叶片(表2)。

叶片C:N在常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林间差异显著, 且在同一植被类型的两群落间差异显著; 在同一群落的乔灌木间, 只有马尾松群落存在显著差异, 其余群落内无显著差异。叶片C:P在植被类型间, 以及同一类型的两群落间均差异显著。叶片N:P也是常绿阔叶林最高(17.8)、常绿针叶林次之(14.2), 落叶阔叶林最低(11.1), 除栲树和木荷群落间有显著差异外, 其余植被不同群落间无显著差异; 乔灌木间N:P差异仅在南酸枣群落内显著(表2)。

常绿阔叶林凋落物C:N和C:P显著高于落叶阔叶林, 常绿针叶林和落叶阔叶林间无显著差异, 除常绿针叶林两群落间无显著差异外, 其余植被的两群落间有显著差异。凋落物N:P在各植被类型间无显著差异(表2)。

### 2.3 叶片C、N和P的化学计量关系

在对叶片和凋落物N、P含量分别与C含量进行

II类线性回归分析后发现, N、P含量均与C含量间不存在显著线性关系( $p > 0.05$ ), 未反映出单位N、P含量的投入与C投入间的等速比例(数据未给出)。在对叶片和凋落物P与N含量进行II类线性回归分析后发现, 二者间存在显著线性关系(表3)。就植被总体而言, 无论乔木、灌木, 还是整体, 叶片N、P含量间的II类线性回归斜率均显著大于1 ( $p < 0.05$ ), 表明叶片建成过程中对N、P元素按比例投入的依赖; 凋落物中N、P含量的回归斜率约等于1, 反映了凋落物中单位P与N含量间的等速再吸收和凋落关系(表3)。

在常绿阔叶林中, 乔木、灌木和植被整体的叶片N、P含量间为等比例投入关系(斜率约等于1); 而在凋落物中, 乔木N、P含量间无显著线性关系(数据未给出), 灌木和植被整体N、P含量II类线性回归斜率显著小于1 ( $p < 0.05$ ), 表明此类凋落物形成过程中, 不存在N、P的按比例损耗关系(表3)。常绿针叶林乔木和植被整体叶片N、P含量的斜率约等于1, 而灌木叶片N、P含量间斜率显著小于1; 乔木、灌木和植被整体凋落物的N、P含量的回归斜率均显著小于1, 表明常绿针叶林凋落物也与常绿阔叶林灌木类似, 不存在N、P的按比例损耗关系(表3)。在落叶阔叶林中, 叶片N、P含量间的回归斜率在不同组分约等于1, 反映该类植被叶片N、P投入的等比例关系; 在凋落物中, 乔木N、P含量间的斜率显著大于1, 而灌木和植被整体N、P含量间的斜率约等于1(表3)。

### 2.4 植被的N、P养分重吸收特征

在3种植被类型中, 常绿阔叶林的N重吸收率显著高于常绿针叶林, 但与落叶阔叶林间无显著差异(图1C), 同时, 常绿针叶林与落叶阔叶林间也无显著差异。乔木树种的N重吸收率在3种植被类型间无显著差异(图1A), 但常绿阔叶林灌木的N重吸收率显著高于落叶阔叶林和常绿针叶林(图1B)。与之相比, 落叶阔叶林的P重吸收率在植被整体和乔木水平均显著高于常绿阔叶林和常绿针叶林(图1D、1F), 在灌木水平, 虽然也是落叶阔叶林最高, 但与常绿阔叶林无显著差异, 常绿针叶林最低(图1E)。

## 3 讨论

### 3.1 常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林的C:N:P化学计量特征

在本研究中, 常绿阔叶林和常绿针叶林叶片的C、N和P的重量比率分别为758:18:1和678:14:1(折合

表1 浙江天童地区常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林叶片和凋落物的C、N和P含量  
 Table 1 Foliar and litter carbon and nutrients contents (N and P) among evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province

植被类型和群落类型 Vegetation and community types	冠层 Foliage			凋落物 Senesced litter		
	碳 C (%)	氮 N (g·kg <sup>-1</sup> )	磷 P (g·kg <sup>-1</sup> )	碳 C (%)	氮 N (g·kg <sup>-1</sup> )	磷 P (g·kg <sup>-1</sup> )
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forests						
栲树群 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	43.8 (1.6)	13.9 (1.5)	0.7 (0.1)	46.2 (1.4)	9.0 (1.6)	0.6 (0.1)
落# 狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	44.2 (2.2)	17.6 (2.1)	0.9 (0.1)	39.7 (1.7)	4.9 (1.4)	0.4 (0.1)
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	48.6 (2.5)	11.5 (1.7)	0.7 (0.1)	46.4 (1.9)	4.3 (0.6)	0.5 (0.1)
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	41.9 (2.6)	10.4 (2.3)	0.5 (0.1)	42.4 (3.9)	4.9 (1.0)	0.4 (0.1)
天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>	49.1 (1.4)	12.1 (1.7)	0.7 (0.1)	47.2 (1.8)	5.0 (0.9)	0.5 (0.1)
交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	41.8 (2.2)	12.6 (1.6)	0.6 (0.1)	39.2 (2.1)	6.2 (1.1)	0.4 (0.1)
笔罗子 <i>Meliosma regida</i>	43.2 (1.9)	9.4 (0.7)	0.7 (0.1)	39.7 (1.7)	4.9 (1.4)	0.5 (0.1)
木荷群 木荷 <i>Schima superba</i>	49.7 (3.1)	9.7 (1.4)	0.6 (0.1)	44.9 (0.8)	7.7 (0.9)	0.5 (0.1)
落* 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	46.2 (4.2)	13.6 (1.2)	0.6 (0.1)	42.1 (1.9)	11.2 (1.8)	0.7 (0.1)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	51.4 (1.2)	11.8 (1.5)	0.5 (0.1)	47.9 (0.4)	8.8 (0.1)	0.8 (0.1)
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	47.9 (1.2)	9.7 (1.3)	0.7 (0.1)	46.9 (5.2)	8.8 (1.1)	0.6 (0.1)
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	43.5 (1.1)	10.7 (1.9)	0.7 (0.1)	40.4 (1.7)	7.4 (1.2)	0.7 (0.1)
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	32.0 (1.6)	9.3 (0.9)	0.5 (0.1)	33.5 (1.6)	6.0 (0.6)	0.5 (0.1)
柃木属植物 <i>Eurya</i> spp.	40.5 (1.6)	8.9 (1.8)	0.4 (0.1)	37.5 (2.8)	6.6 (0.3)	0.7 (0.2)
常绿针叶林 Evergreen coniferous forests						
马尾松 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	42.4 (5.7)	11.3 (0.6)	1.1 (0.1)	50.4 (1.7)	5.4 (0.4)	0.6 (0.1)
木荷群 木荷 <i>Schima superba</i>	33.6 (5.9)	9.1 (0.7)	0.5 (0.1)	47.7 (1.8)	6.4 (0.8)	0.5 (0.1)
落※ 苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	42.0 (5.0)	10.4 (1.2)	0.9 (0.1)	46.9 (1.3)	10.1 (0.7)	0.7 (0.1)
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	39.3 (1.0)	12.5 (1.2)	0.8 (0.2)	45.7 (1.2)	8.7 (1.2)	0.7 (0.1)
赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	35.5 (5.1)	14.6 (1.1)	0.9 (0.1)	46.6 (1.5)	10.4 (2.3)	0.7 (0.1)
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	37.7 (5.9)	7.9 (1.7)	0.6 (0.1)	39.1 (1.7)	9.4 (0.5)	0.7 (0.1)
披针叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	39.1 (5.6)	11.9 (1.3)	0.6 (0.1)	35.3 (1.6)	10.5 (1.5)	0.6 (0.1)
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	38.6 (3.7)	10.5 (1.9)	0.6 (0.1)	39.8 (3.6)	11.2 (0.9)	0.7 (0.1)
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i>	36.0 (1.2)	11.0 (1.1)	0.7 (0.1)	42.3 (3.1)	7.2 (1.1)	0.5 (0.1)
马尾松 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	51.4 (1.6)	9.8 (1.0)	0.5 (0.1)	48.7 (1.7)	5.4 (0.6)	0.5 (0.1)
群落§ 木荷 <i>Schima superba</i>	45.9 (1.2)	9.1 (1.3)	0.6 (0.1)	46.6 (1.3)	6.6 (0.6)	0.5 (0.1)
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	46.1 (1.7)	8.5 (1.1)	0.5 (0.1)	45.5 (1.7)	9.3 (0.8)	0.7 (0.1)
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	51.6 (2.6)	8.1 (1.5)	0.6 (0.1)	43.0 (2.1)	10.9 (1.2)	0.6 (0.1)
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	47.4 (1.9)	8.3 (1.1)	0.6 (0.1)	43.2 (1.7)	10.4 (0.8)	0.8 (0.1)
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	32.9 (1.9)	9.5 (2.0)	0.6 (0.1)	31.7 (1.5)	10.3 (1.2)	0.7 (0.1)
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	44.2 (1.6)	11.6 (1.5)	0.8 (0.1)	40.2 (4.3)	8.5 (2.3)	0.7 (0.1)
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forests						
枫香群 枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	43.4 (1.8)	18.5 (2.0)	1.4 (0.1)	37.9 (1.3)	13.3 (1.1)	1.0 (0.1)
落 <sup>Δ</sup> 化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	43.6 (1.2)	16.7 (2.5)	1.8 (0.2)	35.5 (3.4)	15.4 (1.1)	1.2 (0.2)
白栎 <i>Quercus fabri</i>	43.9 (1.4)	17.3 (1.5)	1.7 (0.1)	39.6 (2.0)	12.5 (1.7)	1.0 (0.2)
青灰叶下珠 <i>Phyllanthus glaucus</i>	39.5 (1.3)	23.5 (3.5)	2.1 (0.5)	40.1 (3.6)	14.1 (1.7)	0.9 (0.2)
天仙果 <i>Ficus erecta</i> var. <i>beecheyana</i>	36.6 (1.2)	18.3 (1.7)	1.3 (0.1)	39.2 (2.7)	13.8 (1.6)	0.9 (0.1)
箬竹 <i>Indocalamus tessellates</i>	41.4 (1.1)	15.6 (1.2)	1.8 (0.2)	33.3 (3.5)	13.2 (1.9)	0.9 (0.1)
南酸枣 南酸枣 <i>Choerospondias axillaries</i>	36.3 (1.2)	14.4 (2.3)	1.8 (0.3)	44.0 (1.5)	7.9 (0.4)	0.5 (0.1)
群落☆ 长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	40.0 (1.1)	11.5 (0.9)	1.4 (0.3)	46.9 (3.4)	8.4 (1.6)	0.5 (0.1)
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	41.5 (2.6)	12.5 (1.3)	1.1 (0.2)	42.1 (2.7)	11.6 (1.2)	0.8 (0.1)
披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	38.5 (2.1)	8.3 (0.7)	0.9 (0.1)	45.6 (1.9)	7.6 (0.9)	0.5 (0.1)
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	39.7 (2.2)	14.3 (1.8)	1.0 (0.2)	38.7 (2.3)	8.8 (1.5)	0.6 (0.2)
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	37.6 (1.5)	11.6 (1.6)	0.8 (0.1)	45.9 (3.6)	6.6 (0.1)	0.6 (0.1)
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	40.1 (1.3)	7.9 (0.5)	0.7 (0.1)	35.7 (4.5)	10.6 (0.6)	0.9 (0.1)
赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	41.6 (1.4)	16.3 (1.6)	0.9 (0.1)	42.1 (4.4)	10.9 (1.1)	1.1 (0.1)

数据为平均值(标准偏差)。

Data are mean (SD); #, *Castanopsis fargesii* community; \*, *Schima superba* community; ※, *Pinus massoniana* and *Schima superba* mixed community; §, *Pinus massoniana* community; Δ, *Liquidambar formosana* community; ☆, *Choerospondias axillaries* community.

**表2** 浙江天童地区常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林叶片和凋落物的C:N:P化学计量特征  
**Table 2** Foliar and litter C:N:P stoichiometry among evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province

冠层 Foliage	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forests			常绿针叶林 Evergreen coniferous forests			落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forests		
	栲树群落 #	木荷群落 *	平均值 Average	马尾松木荷群落 ※	马尾松群落 §	平均值 Average	枫香群落 △	南酸枣群落 ☆	平均值 Average
C: N	乔木 Tree	45.6 (3.9) <sup>b</sup>	39.2 (3.4) <sup>A</sup>	34.6 (2.6) <sup>a</sup>	68.3 (7.4) <sup>**</sup>	51.5 (1.8) <sup>B</sup>	25.8 (2.9) <sup>a</sup>	32.7 (2.6) <sup>b</sup>	29.3 (2.1) <sup>A</sup>
	灌木 Shrub	42.6 (6.2) <sup>a</sup>	41.0 (3.8) <sup>A</sup>	40.1 (10.1) <sup>a</sup>	45.7 (3.7) <sup>a</sup>	42.9 (2.5) <sup>A</sup>	27.1 (2.1) <sup>a</sup>	38.9 (3.9) <sup>b</sup>	33.0 (3.7) <sup>B</sup>
	平均 Average	44.4 (2.4) <sup>b</sup>	39.9 (1.3) <sup>A</sup>	36.8 (3.1) <sup>a</sup>	59.3 (5.4) <sup>b</sup>	48.1 (0.7) <sup>B</sup>	26.3 (1.9) <sup>a</sup>	35.2 (1.2) <sup>b</sup>	30.8 (1.7) <sup>C</sup>
C: P	乔木 Tree	645.2 (83.2) <sup>a</sup>	891.4 (121.1) <sup>b</sup>	768.3 (9.2) <sup>A</sup>	919.9 (81.1) <sup>b*</sup>	702.4 (60.3) <sup>A</sup>	280.2 (20.1) <sup>a</sup>	309.0 (39.2) <sup>a*</sup>	294.6 (23.1) <sup>B*</sup>
	灌木 Shrub	672.9 (82.1) <sup>a</sup>	812.1 (75.6) <sup>b</sup>	742.5 (68.5) <sup>A</sup>	666.3 (43.7) <sup>a</sup>	641.1 (55.61) <sup>A</sup>	315.8 (8.1) <sup>a</sup>	490.0 (37.8) <sup>b</sup>	402.9 (35.4) <sup>B</sup>
	平均 Average	656.3 (24.5) <sup>a</sup>	859.7 (94.0) <sup>b</sup>	758.0 (26.2) <sup>A</sup>	818.5 (32.3) <sup>b</sup>	677.9 (27.4) <sup>B</sup>	294.4 (23.9) <sup>a</sup>	381.4 (35.5) <sup>b</sup>	337.9 (6.7) <sup>C</sup>
N: P	乔木 Tree	20.1 (2.9) <sup>a</sup>	16.1 (1.5) <sup>b</sup>	18.1 (1.3) <sup>A</sup>	14.2 (0.7) <sup>a</sup>	13.9 (0.6) <sup>B</sup>	11.5 (1.1) <sup>a</sup>	9.1 (1.0) <sup>a*</sup>	10.3 (0.7) <sup>C*</sup>
	灌木 Shrub	17.6 (1.2) <sup>a</sup>	16.9 (2.0) <sup>a</sup>	17.3 (1.3) <sup>A</sup>	13.2 (1.6) <sup>b</sup>	14.5 (1.3) <sup>B</sup>	11.0 (0.5) <sup>a</sup>	13.6 (0.6) <sup>b</sup>	12.3 (0.5) <sup>B</sup>
	平均 Average	19.2 (1.7) <sup>a</sup>	16.5 (1.4) <sup>b</sup>	17.8 (0.9) <sup>A</sup>	13.8 (0.6) <sup>a</sup>	14.2 (0.8) <sup>B</sup>	11.4 (0.9) <sup>a</sup>	10.9 (0.9) <sup>a</sup>	11.1 (0.9) <sup>C</sup>
凋落物 Senesced litter									
C: N	乔木 Tree	54.8 (9.9) <sup>a*</sup>	49.9 (2.9) <sup>a</sup>	52.4 (5.6) <sup>**</sup>	58.3 (3.9) <sup>a*</sup>	57.2 (2.3) <sup>**</sup>	26.1 (2.6) <sup>a</sup>	51.0 (4.2) <sup>b</sup>	38.6 (2.5) <sup>B</sup>
	灌木 Shrub	119.9 (15.9) <sup>a</sup>	56.1 (4.7) <sup>b</sup>	88.0 (7.4) <sup>A</sup>	40.9 (2.5) <sup>a</sup>	39.7 (4.9) <sup>a</sup>	40.3 (2.1) <sup>B</sup>	33.7 (8.6) <sup>a</sup>	46.0 (4.3) <sup>B</sup>
	平均 Average	80.8 (12.6) <sup>a</sup>	52.4 (5.0) <sup>b</sup>	66.7 (6.1) <sup>A</sup>	51.3 (2.7) <sup>a</sup>	50.8 (1.1) <sup>AB</sup>	50.8 (1.1) <sup>AB</sup>	29.2 (2.3) <sup>a</sup>	53.9 (4.8) <sup>b</sup>
C: P	乔木 Tree	778.6 (120.1) <sup>a*</sup>	711.1 (31.9) <sup>a</sup>	749.8 (56.8) <sup>A</sup>	729.4 (31.2) <sup>a*</sup>	763.4 (16.1) <sup>**</sup>	334.7 (18.5) <sup>a*</sup>	844.5 (82.2) <sup>b</sup>	589.6 (37.5) <sup>B</sup>
	灌木 Shrub	911.0 (55.9) <sup>a</sup>	723.6 (76.9) <sup>b</sup>	817.3 (64.8) <sup>A</sup>	615.0 (23.2) <sup>a</sup>	547.8 (32.5) <sup>b</sup>	469.5 (65.2) <sup>a</sup>	732.0 (39.7) <sup>b</sup>	532.3 (46.5) <sup>B</sup>
	平均 Average	837.6 (69.3) <sup>a</sup>	716.1 (62.5) <sup>b</sup>	776.9 (66.2) <sup>A</sup>	683.6 (20.8) <sup>a</sup>	690.6 (9.4) <sup>AB</sup>	690.6 (9.4) <sup>AB</sup>	388.7 (32.5) <sup>a</sup>	744.7 (35.8) <sup>b</sup>
N: P	乔木 Tree	14.6 (0.6) <sup>a*</sup>	14.3 (0.7) <sup>a</sup>	14.4 (0.6) <sup>**</sup>	12.5 (0.5) <sup>**</sup>	14.0 (0.8) <sup>b</sup>	12.8 (0.7) <sup>**</sup>	15.6 (1.0) <sup>**</sup>	14.2 (0.6) <sup>A</sup>
	灌木 Shrub	9.2 (1.8) <sup>a</sup>	12.9 (1.2) <sup>b</sup>	11.0 (1.1) <sup>A</sup>	15.1 (0.6) <sup>a</sup>	13.9 (1.5) <sup>a</sup>	14.0 (0.3) <sup>a</sup>	12.0 (0.4) <sup>b</sup>	12.8 (0.7) <sup>B</sup>
	平均 Average	12.4 (0.7) <sup>a</sup>	13.7 (0.4) <sup>b</sup>	13.1 (0.5) <sup>A</sup>	13.5 (0.4) <sup>a</sup>	13.9 (0.5) <sup>a</sup>	13.7 (0.4) <sup>A</sup>	13.9 (0.9) <sup>a</sup>	13.6 (0.4) <sup>A</sup>

数据为平均值(标准偏差); 大写字母表示3种植被类型间的差异; 小写字母表示同一植被类型内两群落间的差异; \*, \*表示同一群落内乔灌木间的差异; #, \*, ※, §, △, ☆, 同表1。  
 Data are mean (SD); Uppercase letters indicated differences between vegetation types, and were tested using a one-way ANOVA with a Tukey's post hoc test of significance; Lowercase letters indicated differences between communities within a vegetation type, and were tested using *t*-test; \* Indicating differences between tree and shrubs within a community, and tested using *t*-tests; #, \*, ※, §, △, ☆, see Table 1.

表3 常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林植物叶片与凋落物N与P含量的II类线性回归分析结果

Table 3 Summary of regressions of foliar and litter nitrogen and phosphorus content for three vegetation types (evergreen broad-leaved forest, evergreen coniferous forests, and deciduous broad-leaved forest)

层次 Layer	总体 Overall		常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forests		常绿针叶林 Evergreen coniferous forests		落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forests	
	<i>b</i> (conf. inter.)	<i>R</i> <sup>2</sup> ( <i>n</i> )	<i>b</i> (conf. inter.)	<i>R</i> <sup>2</sup> ( <i>n</i> )	<i>b</i> (conf. inter.)	<i>R</i> <sup>2</sup> ( <i>n</i> )	<i>b</i> (conf. inter.)	<i>R</i> <sup>2</sup> ( <i>n</i> )
冠层 Foliage								
乔木 Tree	<b>1.39</b> (1.15-1.69)	0.47 (58)	1.03* (0.65-1.64)	0.31 (16)	1.04 (0.8-1.35)	0.58 (27)	<b>1.03**</b> (0.66-1.59)	0.44 (15)
灌木 Shrub	<b>1.21</b> (1.05-1.39)	0.62 (78)	1.0 (0.77-1.31)	0.57 (27)	<b>0.67</b> (0.5-0.9)	0.6 (21)	1.08 (0.88-1.32)	0.72 (30)
整体 Total	<b>1.29</b> (1.15-1.45)	0.54 (136)	1.01 (0.81-1.27)	0.47 (43)	0.92 (0.76-1.13)	0.54 (48)	1.12 (0.93-1.35)	0.63 (45)
凋落物 Senesced litter								
乔木 Tree	0.92 (0.76-1.1)	0.53 (58)			<b>0.73</b> (0.53-0.99)	0.41 (27)	<b>1.44</b> (1.29-1.6)	0.97 (15)
灌木 Shrub	0.89 (0.77-1.04)	0.53 (78)	<b>0.75**</b> (0.54-1.04)	0.34 (27)	<b>0.7</b> (0.51-0.95)	0.57 (21)	0.99 (0.8-1.24)	0.68 (30)
整体 Total	0.9 (0.8-1.01)	0.53 (136)	<b>0.76</b> (0.58-0.98)	0.31 (43)	<b>0.69</b> (0.56-0.86)	0.49 (48)	1.09 (0.92-1.28)	0.72 (45)

*b*表示II类线性回归的斜率, *R*<sup>2</sup>表示决定系数, conf. inter.表示95%置信区间, *n*表示样本数(取样个体数); 对于所有斜率来说, 未用星号标记者全为*p*<0.001, \*表示*p*<0.05, \*\*表示*p*<0.01; 另外, 斜率*b*用黑体标记是指显著大于1或小于1(*p*<0.05); 在II类线性回归中, *y*表示P含量, *x*表示N含量, 在运算中, 所有N和P含量均进行了log转化。

*b* represented the slopes, *r*<sup>2</sup> was the determined coefficient, and conf. inter. is the abbreviation of confidence intervals in Type II regression, respectively; *n* represented the number of samplings (individuals). For all slopes, *p*<0.001 unless otherwise indicated. Slopes statistically greater or smaller than 1 (*p*<0.05) are indicated by boldface font. \* *p*<0.05, \*\* *p*<0.01; In the Model II (reduced major axis, RMA) regression analysis, P content represented by *y* and N content represented by *x*; All data were log transformed.

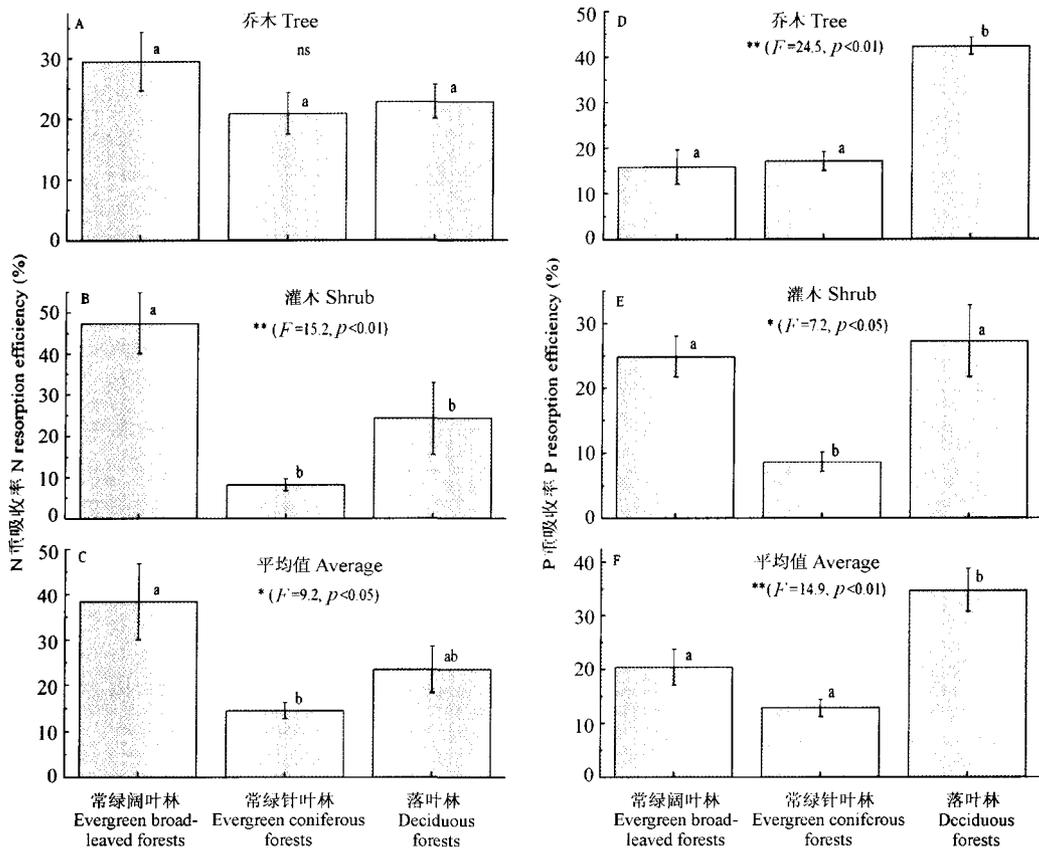


图1 浙江天童地区3种植被类型的N、P养分重吸收特征。a, b, c, 不同字母在不同柱上表示显著差异(*p*<0.05); ns, 不显著。  
Fig. 1 N and P resorption among evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province. a, b, c, Different letters in each bar indicate significant differences (*p*<0.05); ns, no significance.

成原子比分别为1 959:40:1和1 752:31:1), 显著高于全球森林叶片的C:N:P原子比率(1 212:28:1; McGroddy *et al.*, 2004)。落叶阔叶林叶片C:N:P为338:11:1(原子比为873:24:1), 显著低于全球水平。常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林凋落物的C:N:P分别为777:13:1、691:14:1和567:14:1(折合成原子比分别为2 008:29:1、1 886:31:1和1 465:31:1), 均显著低于全球森林凋落物的C:N:P比率(3 007:45:1; McGroddy *et al.*, 2004)。

与我国大尺度草原区的研究结果相比(He *et al.*, 2006, 2008), 本研究中常绿阔叶林(39.9)、常绿针叶林(48.1)和落叶阔叶林(30.8)叶片的C:N均显著高于草原区叶片的C:N平均水平(17.9); 草原区叶片N:P的平均值(15.3)稍大于本研究3类植被的平均值(14.4), 也大于常绿针叶林(14.2)和落叶阔叶林(11.1), 但远小于常绿阔叶林(17.8)。与更大尺度的研究结果相比(Han *et al.*, 2005), 中国不同温度带753种陆生植物叶片N:P的几何平均值为14.4, 非常巧合的是, 其与本研究3类植被的平均值完全相同(14.4), 基本接近常绿针叶林的水平(14.2), 但显著小于常绿阔叶林(17.8), 显著大于落叶阔叶林(11.1)。与全球植被叶片的平均N:P比较(Reich & Oleksyn, 2004), 本研究中3类植被N:P的平均值(14.4)、常绿阔叶林(17.8)和常绿针叶林(14.2)叶片的N:P均大于全球平均值13.8, 只有落叶阔叶林叶片N:P小于全球平均值。可见, 叶片C:N:P在区域尺度上, 以及在较小地点的不同生境均具有比较大的分异特征, 这主要与不同地点的温度和水分供应有关(McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005)。

在本研究中, 虽然常绿阔叶林和常绿针叶林的叶片平均C:N和N:P高于全球水平, 但C:N和N:P在各植被类型的表现格局基本与全球的研究结果一致, 即: 在热带常绿林到温带落叶林, 直至寒带针叶林的地带性梯度上, 叶片C:N、C:P和N:P逐次降低(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006)。从本研究也可以看出, 在亚热带东部地区, 即使在较小尺度上, 分布在同一地区不同生境的植被, 由于其生活型的差异, 常绿阔叶林叶片C:N、C:P和N:P高于落叶阔叶林和常绿针叶林。

常绿阔叶林和常绿针叶林叶片的C:N显著高于落叶阔叶林, 常绿阔叶林叶片C:P最高, 常绿针叶林

中等, 落叶阔叶林最低, 此现象既反映了常绿阔叶林植物叶片较高的C含量, 也表明在单位N、P养分条件下, 常绿阔叶林和常绿针叶林植物的叶片建成效率显著高于落叶植物(McGroddy *et al.*, 2004; 张林和罗天祥, 2004; Niklas, 2006)。叶片和凋落物N、P含量的II类线性回归分析表明: 就区域植被总体而言, 叶片N、P含量间的回归斜率均显著大于1 ( $p < 0.05$ ), 表明叶片建成过程中对N、P元素按比例投入的依赖。就不同植被类型来说, 叶片N、P含量间均具有等速投入关系, 但凋落物N、P含量间的消耗格局不同。常绿阔叶林、常绿针叶林和落叶阔叶林叶片N、P含量间为等比例投入关系(斜率约等于1), 而常绿阔叶林和常绿针叶林凋落物N、P含量间的回归斜率显著小于1 ( $p < 0.05$ ), 表明此类凋落物形成过程中, 不存在N、P的按比例损耗关系, 与之相比, 落叶阔叶林凋落物N、P含量间的回归斜率约等于1, 基本为等速再吸收和消耗关系(McGroddy *et al.*, 2004; Niklas, 2006)。

### 3.2 植物群落的N、P养分适应特征

与落叶树种相比, 常绿树种较低的N、P含量通常被认为是寡养生境的一种适应, 这是因为与落叶树种相比, 常绿树能够通过较长的叶寿命减少养分损失, 这使得它们在养分成为限制因子的环境中具有更大的竞争力。以往的研究表明, 不同生活型植物叶片养分含量存在明显差异(Aerts, 1996; Aerts & Chapin, 2000; 孙书存和陈灵芝, 2001; Liu *et al.*, 2006), 如落叶树叶片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。黄建军和王希华(2003)对本地区42种植物叶片N、P含量特征研究后认为, 针叶植物的叶片N、P含量显著低于常绿阔叶植物, 常绿阔叶植物叶片明显低于落叶植物。另外, 施家月等(2006)对本地区常见树种幼苗器官N、P养分的研究结果显示: 常绿树种幼苗叶片N、P含量明显低于落叶树种幼苗叶片。本研究从植被类型角度进一步证实了此现象, 即: 落叶阔叶林植物叶片N、P含量显著高于常绿阔叶林和常绿针叶林。本研究中常绿阔叶林和常绿针叶林植物叶片的P含量显著低于落叶阔叶林(达54%,  $p < 0.001$ ), 意味着常绿树种较低的P吸收效率, 即: 与落叶植物相比, 其吸收同等单位P可生产更多的叶生物量(Aerts, 1996; 孙书存和陈灵芝, 2001)。

研究表明, 相对落叶植物而言, 常绿植物往往

占据较瘠薄的生境,被认为具有更高的养分重吸收效率(Chapin & Kedrowski, 1983; Boerner, 1984; Chapin & Moilanen, 1991; Aerts & Chapin, 2000)。但是,本研究的N、P养分重吸收结果不支持上述结论,即:虽然落叶阔叶林和常绿针叶林主要受N的限制作用,然而,常绿阔叶林的N重吸收率显著高于常绿针叶林,但与落叶阔叶林间无显著差异(图1C);虽然常绿阔叶林主要受P的限制,但是常绿阔叶林的P重吸收率显著低于落叶阔叶林(图1D、1F)。此现象表明:受N素限制的植被不一定具有高的N重吸收率,受P限制的植被也不一定具有高的P重吸收率,因此,不能简单地认为叶片某种养分含量低则意味着生境中的相关养分供应不足,以及植被具有更高的养分重吸收效率。由此可见,植被的较高N、P养分转移率可能并不是植物对N、P养分胁迫的一种重要适应机制。Killingbeck (1996)对此现象的解释是:在系统进化上较亲近的植物具有相似的养分转移率,因而养分转移可能受到系统发育(phylogeny)地位的影响,因而高的养分转移可能只是物种固有的特征,影响叶片衰老前后养分转移的第一个因素可能是植物的遗传学差异。

总之,由于植物N、P养分转移的年际变化较大(Chapin & Kedrowski, 1983; 孙书存和陈灵芝, 2001),同时,土壤养分限制与植物特性差异的相互作用难以区分,因此,有待于加强植被N:P化学计量特征,土壤N、P养分限制和植被养分适应特征相互关系的研究。

**致谢** 国家自然科学基金(30770365)和教育部博士点基金新教师项目(20070269011)资助。感谢李光耀、赵亮、夏伟和王瑞同学在室内分析工作中给予的帮助。

## 参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Aerts R, Chapin FS III (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Boerner REJ (1984). Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 21, 1029–1040.
- Chapin FS III, Kedrowski RA (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga tree. *Ecology*, 64, 376–391.
- Chapin FS III, Moilanen L (1991). Nutrient controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72, 709–715.
- Davidson EA, de Carvalho CJR, Figueira AM, Ishida FY, Ometto JPHB, Nardoto GB, Sabá RT, Hayashi SN, Leal EC, Viciera ICG, Martinelli LA (2007). Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*, 447, 995–999.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2006). *User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines*, Version 2.0, Copyright 2006. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR20>.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2003). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 13, 372–384.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn DFB, Gerg Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang X, Ma W, Fang J (2008). Leaf nitrogen : phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC (2004). Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Huang JJ (黄建军), Wang XH (王希华) (2003). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species. *Journal of East China Normal University (Natural Science Edition)* (华东师范大学学报(自然科学版)), (1), 92–97. (in Chinese with English abstract)
- Killingbeck KT (1996). Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77, 1716–1727.
- 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.
- Liu C, Berg B, Kutsch W, Westman CJ, Ilvesniemi H, Shen X, Shen G, Chen X (2006). Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 438–444.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of

- C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Niklas KJ (2006). Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 97, 155–163.
- 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.
- Shi JY (施家月), Wang XH (王希华), Yan ER (阎恩荣), Cheng MH (程铭华) (2006). Saplings nutrient characteristics of common plants in Tiantong National Forest Park. *Journal of East China Normal University (Natural Science Edition)* (华东师范大学学报(自然科学版)), 2, 121–129. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 76–82. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC, Jin DM, Shi PL (2006). The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 97, 97–107.
- 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.
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 494–497.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305, 509–513.
- Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华), Zhou W (周武) (2008a). Characteristics of litterfall in relation to soil nutrients in mature and degraded evergreen broad-leaved forests of Tiantong, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1–12. (in Chinese with English abstract)
- Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华), Zhou W (周武) (2008b). N:P stoichiometry in secondary succession within evergreen broad-leaved forest Tiantong, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), 32, 13–22. (in Chinese with English abstract)
- Zeng DH (曾德慧), Chen GS (陈广生) (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009–1018.
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 844–852. (in Chinese with English abstract)

责任编委: 贺金生 责任编辑: 李敏