

光照强度变化对5种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响

顾洪涛 虞木奎 成向荣*

华东沿海防护林生态系统国家定位观测研究站, 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400

摘要 增强对耐阴植物在不同光环境下氮磷生理响应的理解可以为改善人工林林分结构和提高生态系统功能提供借鉴。该文选取5种亚热带地区具有较高生态和经济价值的耐阴植物幼苗为研究对象, 通过控制实验模拟不同光环境, 设置5个梯度探究光照强度变化对耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响。结果显示: 随着光强减弱, 5种耐阴植物的总生物量和总氮磷积累均呈降低趋势, 但各器官氮磷含量有增加趋势。其中, 栀子(*Gardenia jasminoides*)氮含量最高, 红茴香(*Illicium henryi*)氮含量最低; 乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)和栀子的磷含量明显高于山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、朱砂根(*Ardisia crenata*)和红茴香。栀子和乌冈栎在极低光强(6%自然光强)下氮和磷含量均为最高, 朱砂根和红茴香则分别在低光强(15%自然光强)和中等光强(33%自然光强和52%自然光强)时氮磷含量最高; 而杜英氮磷含量最高时对应的光照强度不同, 分别为52%自然光强和6%自然光强。杜英、朱砂根和红茴香各器官的氮磷含量均为叶片>根系>枝干, 栀子和乌冈栎为根系>叶片>枝干。随光强减弱, 氮磷利用格局发生变化。在较高光强(100%自然光强)下, 5种植物各器官氮含量变化表现出良好的一致性, 但在较低光强(15%自然光强和6%自然光强)下表现出明显的分异; 光强减弱时, 植物各器官磷含量变化在红茴香、栀子和乌冈栎上表现出一致性, 但在杜英和朱砂根上表现为分异性。光强减弱显著影响耐阴植物器官氮磷比, 但未根本改变植物生长的元素受限状况。光强变化和树种差异均对耐阴植物在异质性光环境中的氮磷利用和分配产生调节, 进而影响总生物量和总氮磷积累, 这源于植物氮磷利用策略的改变。因此, 在构建复层异龄林时应考虑耐阴植物氮磷养分平衡对光强的偏好。

关键词 光强; 耐阴植物; 氮含量; 磷含量; 分配; 适应策略

引用格式: 顾洪涛, 虞木奎, 成向荣 (2017). 光照强度变化对5种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响. 植物生态学报, 41, 559–569. doi: 10.17521/cjpe.2016.0248

Effects of light intensity variation on nitrogen and phosphorus contents, allocation and limitation in five shade-enduring plants

XIE Hong-Tao, YU Mu-Kui, and CHENG Xiang-Rong*

National Field Research Station of Eastern China Coastal Forest Ecosystem, Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China

Abstract

Aims To enhance the understanding on nitrogen (N) and phosphorus (P) physiological responses to different light environments in shade-enduring plants and provide references to improve the stand structure and ecosystem functions of plantation forests.

Methods We selected seedlings of five shade-enduring species with high ecological and economic value in subtropical area of China to study the effects of light intensity on leaf N and P contents, allocation and nutrient limitation in shade-enduring plants. A light intensity gradient of five different levels was set to simulate the varying understory light environment.

Important findings With decreasing light intensity, the total biomass and total N and P accumulation of five shade-enduring plants all showed a decreasing trend, but N, P contents in different organs increased. Among them, *Gardenia jasminoides* (GJ) had the highest while *Illicium henryi* (IH) had the lowest N content; The P contents of *Quercus phillyraeoides* (QP) and GJ were significantly higher than *Elaeocarpus sylvestris* (ES), *Ardisia crenata* (AC) and IH. QP and GJ had the highest N, P contents under extremely low light intensity (6% natural light intensity) condition (LIC), while AC and IH had the highest N and P contents in low (15% natural light intensity)

收稿日期Received: 2016-07-27 接受日期Accepted: 2017-04-05

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: chxr@caf.ac.cn)

and moderate (33% and 52% natural light intensity) LIC. ES demanded differently for LIC on N and P, which were 52% and 6% natural light intensity, respectively. N and P allocation of ES, AC and IH followed leaf > root > stem, but for QP and GJ were root > leaf > stem. Decreasing LIC significantly affected N and P allocation. N content variations shown good consistency among different organs under higher LIC (100% natural light intensity) while distinct variability under lower LIC (15% and 6% natural light intensity) in all five species. Phosphorus contents exhibited good consistency in IH, QP and GJ but varied in ES and AC. Decreasing LIC significantly affected organ N/P ratios of shade-enduring plants, but the fundamental growth restriction patterns remained. Light intensity variation and tree species co-regulated N, P utilization and allocation in shade-enduring plants, and then affected the total biomass and total N, P accumulation, which might result from the change of N and P utilization strategy. Therefore, light intensity preference and N, P nutrient balances in shade-enduring plants should be taken into account when constructing multiple layer and uneven-aged forests.

Key words light intensity; shade-enduring plant; N content; P content; allocation; adaptation strategy

Citation: Xie HT, Yu MK, Cheng XR (2017). Effects of light intensity variation on nitrogen and phosphorus contents, allocation and limitation in five shade-enduring plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 559–569. doi: 10.17521/cjpe.2016.0248

植物对养分的吸收、分配和利用是植物对不同环境适应策略的体现(Ingstad & Ågren, 1988; Suriyagoda *et al.*, 2012)。氮(N)和磷(P)作为植物生长发育过程中的关键元素,在蛋白质、核酸的合成以及能量传递等代谢过程起着至关重要的作用,对植物的生长和发育有决定性影响(Vitousek *et al.*, 2010)。在林下遮阴环境中,植物对养分的吸收、分配和利用与林内小气候下的环境、土壤等多种因素有关(燕亚飞等, 2014)。作为最重要的一个影响因素,林内光照可利用性与耐阴植物种类数量变化以及生长分布密切相关(尹华军等, 2008)。不同的光照条件(如光照强度、光质、光照时间等)不仅会影响植物光合能力和固碳相关酶的活性,还会影响固氮相关酶(如硝酸还原酶)的活性,进而影响植物N、P含量(王振南和杨惠敏, 2013)。在一定的光照强度范围内,随着光照强度的增加,植物的光合速率增加(关义新等, 2000),而硝酸还原酶活性降低(刘国顺等, 2010),这必然影响到依赖光合作用功能的N、P代谢过程。已有研究表明光照对耐阴植物的形态和结构特征有重要影响(管铭等, 2014),那么光照可利用性的变化对林下耐阴植物的生理生化特征,尤其是N、P养分在植物体各器官之间的吸收利用和分配格局会产生什么影响,以及植物营养器官的化学计量会呈现怎样的环境分异规律和限制转变,目前鲜有研究。此外,就植物生态化学计量学来说,已有大量有关非生物因素对植物N、P化学计量影响的研究(刘超等, 2012),但对不同光环境下植物N、P生态化学计量变化特征的研究仍较少。

人工林是亚热带森林生态系统的重要组成部分

分,具有多种生态和经济效益。但人工林普遍存在林分结构相对简单,功能相对单一,生态系统稳定性不强等突出问题。而构建完整的人工林空间结构体系有助于充分利用空间资源,提升林分质量,发挥更好的综合效益。构建人工林复层结构需要筛选对于特定光照环境生长和适应性良好的林下耐阴植物(许秀玉等, 2015),而加强对耐阴植物生长和生活策略的研究有助于解决这一问题。目前我国亚热带人工林林下配置的具有较高经济价值的植物种有醉含笑(*Michelia macclurei*)、木荷(*Schima superba*)和山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)等。本研究在对我国亚热带地区林下植被分布进行调查后,筛选出5种分布比较广泛,且具有较高综合价值的林下耐阴植物进行种苗培育,然后进行光照处理实验,以研究处于生长初期的5种耐阴植物在N、P调节和利用方面对光照强度变化的响应,着重探讨以下3个问题: 1)不同植物N、P利用策略对光照强度变化的响应差异; 2)同种植物在不同光照强度下的N、P利用差异; 3)前二者的差异能否反映植物N、P限制格局的转变以及生物量积累的变化?

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于浙江省杭州市富阳区中国林业科学研究院亚热带林业研究所千家村试验基地,该基地位于中亚热带北缘。试验区年平均气温16.4 °C,最高气温为38.1 °C (7月),最低气温为-6.8 °C (1月),生长期总积温为5 221.5 °C,昼夜温差平均为10.5 °C,年降水量1 814 mm,无霜期252天,年日照总时数

1 334.1 h, 属亚热带季风气候。试验地地势平坦, 土壤为红黄壤, pH值为6.5 (成向荣等, 2016)。2002年前为农田, 后改为试验用地。

1.2 试验材料

本研究选择适宜亚热带生态公益林和山地用材林林下生长, 且具有较高生态效益和经济价值的5种植物山杜英、朱砂根(*Ardisia crenata*)、红茴香(*Illicium henryi*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)和乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)为研究对象, 它们的树种属性和价值信息如表1所示。试验所用的种苗由千家村试验基地培育并提供。

1.3 试验设计

试验在千家村空旷田地模拟遮阴环境进行, 于2010年3月中旬选取5种植物二年生健壮幼苗各150株, 将每种植物生长良好、大小一致的150株幼苗, 随机分成5组, 分别植入5个处理区内。各苗木之间保持50 cm的株行距, 确保彼此之间不互相遮阴。在5个处理中, 4个处理区设在由高2.6 m的铁架搭成的遮阴网内, 通过黑色遮阴尼龙网设置不同的光照梯度, 使得遮阴棚内的相对光强分别为自然光照处理的52% (52R)、33% (33R)、15% (15R)和6% (6R), 遮阳网离地面20 cm以保证通风, 另设自然光照处理

(100R, 不遮阴)(图1)。光照强度采用TES-1335光照计(泰仕电子工业股份有限公司, 台北)在4月和5月中旬分别测定3天, 每次测定时间均为晴天中午, 重复5次取平均值作为计算结果(成向荣等, 2016)。在试验过程中定期对样地进行除草抚育, 不浇水, 以保证植物幼苗良好的生长条件。

1.4 取样和测定方法

光照处理试验持续210天, 在处理过程中对植物的各项生长指标定期进行测定, 于2010年10月中旬对植物进行采样分析。在各处理中对每种植物随机取样10株以完成生理生化指标的测定。对选取的植物样进行精细的器官分离, 小心清除掉样品表面的土壤和杂质, 取样过程中尽量保证植物样构型的完整性。将每株植物的各部分样品放入自封袋内贴签, 放入装有冰块的冷贮藏箱内(<5 ℃)临时保存。带回实验室后, 将植物样品冲洗干净, 待晾干后将叶片、枝干和根分别装入信封袋中封口。放入烘箱中60 ℃连续烘干72 h至恒质量, 测量生物量。然后植物样品粉碎过2 mm筛留存, 进行养分含量测定。植物叶片、枝干和根系全N含量用浓硫酸-过氧化氢消煮-半微量凯氏定氮法测定, 全P含量用浓硫酸-过氧化氢消煮-钼锑抗比色法测定(鲍士旦, 2000)。

表1 5种耐阴植物的树种属性和用途
 Table 1 Species attributes and applications of five shade-enduring plants

物种 Species	缩写 Abbreviation	科属 Family and genera	生活型 Life form	主要用途 Main applications
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	ES	杜英科杜英属 <i>Elaeocarpaceae Elaeocarpus</i>	乔木 Tree	园林、木材、防护、药用等 Garden, timber, protection, medicine, etc.
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	AC	紫金牛科紫金牛属 <i>Myrsinaceae Ardisia</i>	灌木 Shrub	观赏、固土、药用等 Ornamental, soil fixing, medicine, etc.
红茴香 <i>Illicium henryi</i>	IH	八角科八角属 <i>Illiciaceae Illicium</i>	乔木 Tree	观赏、药用等 Ornamental, medicine, etc.
梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	GJ	茜草科梔子属 <i>Rubiaceae Gardenia</i>	灌木 Shrub	园林、食用、药用等 Garden, edible, medicine, etc.
乌冈栎 <i>Quercus phillyraeoides</i>	QP	壳斗科栎属 <i>Fagaceae Quercus</i>	乔木 Tree	木材、酿酒、饲料等 Timber, wine, feed, etc.

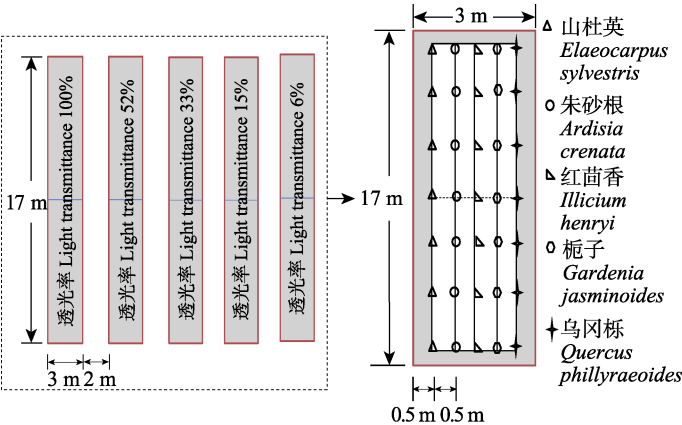


图1 试验设计。
 Fig. 1 Experimental design.



1.5 数据处理

植物总N和总P含量为叶片、枝干和根系N和P含量各自的加权平均值,以各部分的生物量为加权因子。植物总生物量为叶片、枝干和根系生物量之和,植物总N、P积累分别为各器官N、P含量与对应生物量乘积之和。不同光照强度下植物各器官N、P含量的变异系数分别为其标准偏差与平均数之比。在Microsoft Excel 2010中进行数据整理和做图,在数据统计软件SPSS 20.0 (IBM, USA)中进行统计分析,同一物种不同光照处理间以及不同物种在同一光照条件下的N、P含量分别用单因素方差分析进行差异显著性检验。首先对数据进行方差齐性检验,方差齐性时,用Duncan进行组间差异显著性检验分

析;当方差非齐性时,用Tamhane进行组间差异显著性检验分析。显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 不同光强下植物总生物量和N、P积累

光强变化显著影响植物总生物量,且种间差异明显。随着光强减弱,山杜英和朱砂根的总生物量均先增加后减少,而栀子和乌冈栎则持续减少,红茴香总生物量先增加后减少,但在极低光强(6R)下也表现出增加的趋势(图2)。朱砂根的生物量明显低于其他4种植物。山杜英总生物量随光照减弱骤降,而红茴香总生物量变化幅度相对较小,表明植物对光强变化响应的种间差异非常明显。

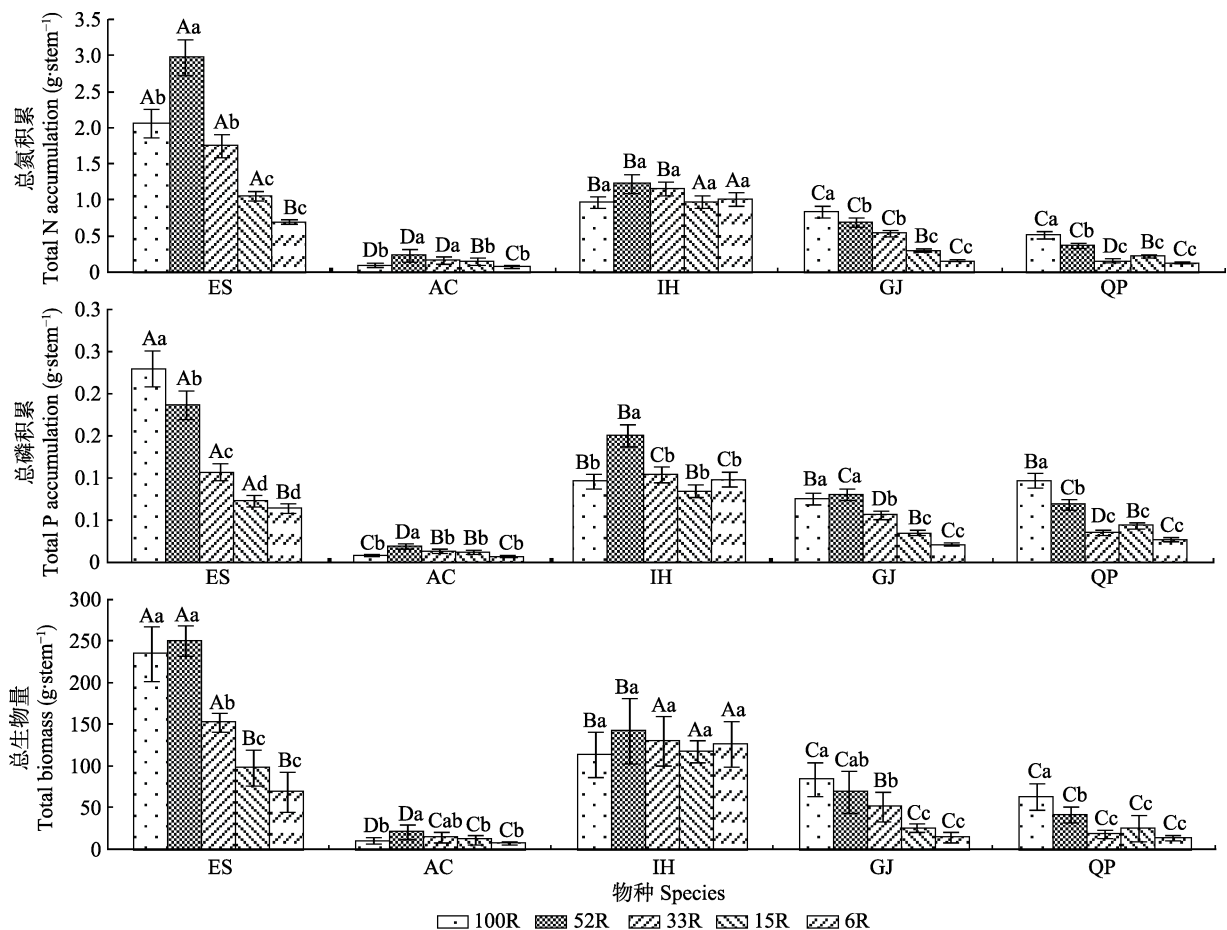


图2 不同光强下5种耐阴植物的总N、P积累和总生物量(平均值±标准偏差)。AC, 朱砂根; ES, 山杜英; GJ, 栀子; IH, 红茴香; QP, 乌冈栎。100R、52R、33R、15R和6R分别表示自然光强的100%、52%、33%、15%和6%。不同小写字母表示同一物种不同光强下总N、P积累和总生物量差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示同一光强下不同物种间总N、P积累和总生物量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Total N, P accumulations and biomass of five shade-enduring plants under varying light intensity condition (mean \pm SD). AC, *Ardisia crenata*; ES, *Elaeocarpus sylvestris*; GJ, *Gardenia jasminoides*; IH, *Illicium henryi*; QP, *Quercus phillyraeoides*. 100R, 52R, 33R, 15R and 6R represent 100%, 52%, 33%, 15% and 6% of the natural light intensity, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between light intensity conditions of the same species at $p < 0.05$ levels. Different capital letters indicate significant differences between species of the same light intensity condition at $p < 0.05$ levels.

光强变化也显著影响植物总N和总P积累,且种间差异明显。随着光强减弱,总N积累和总P积累的变化趋势与总生物量的变化趋势极其相似(图2)。但山杜英总P积累随着光强减弱持续减少,这与总N积累以及总生物量的峰值出现在中等光强(52R)下有所不同。红茴香的总磷积累在光强为52R时明显高于其他光强,这有别于其总N积累的变异特征。

2.2 不同光强下植物总N和各器官N含量

光照强度变化对植物总N和各器官N含量产生显著影响。在所有光照强度下,栀子的总N含量均高于其他4种植物(图3);而红茴香的总N含量最低且稳定性高,随光照变化不明显,说明它具有较强的N内稳性(图4)。随着光强的减弱,山杜英、红茴香总N含量均表现为先增加,后减少($p < 0.05$),且均

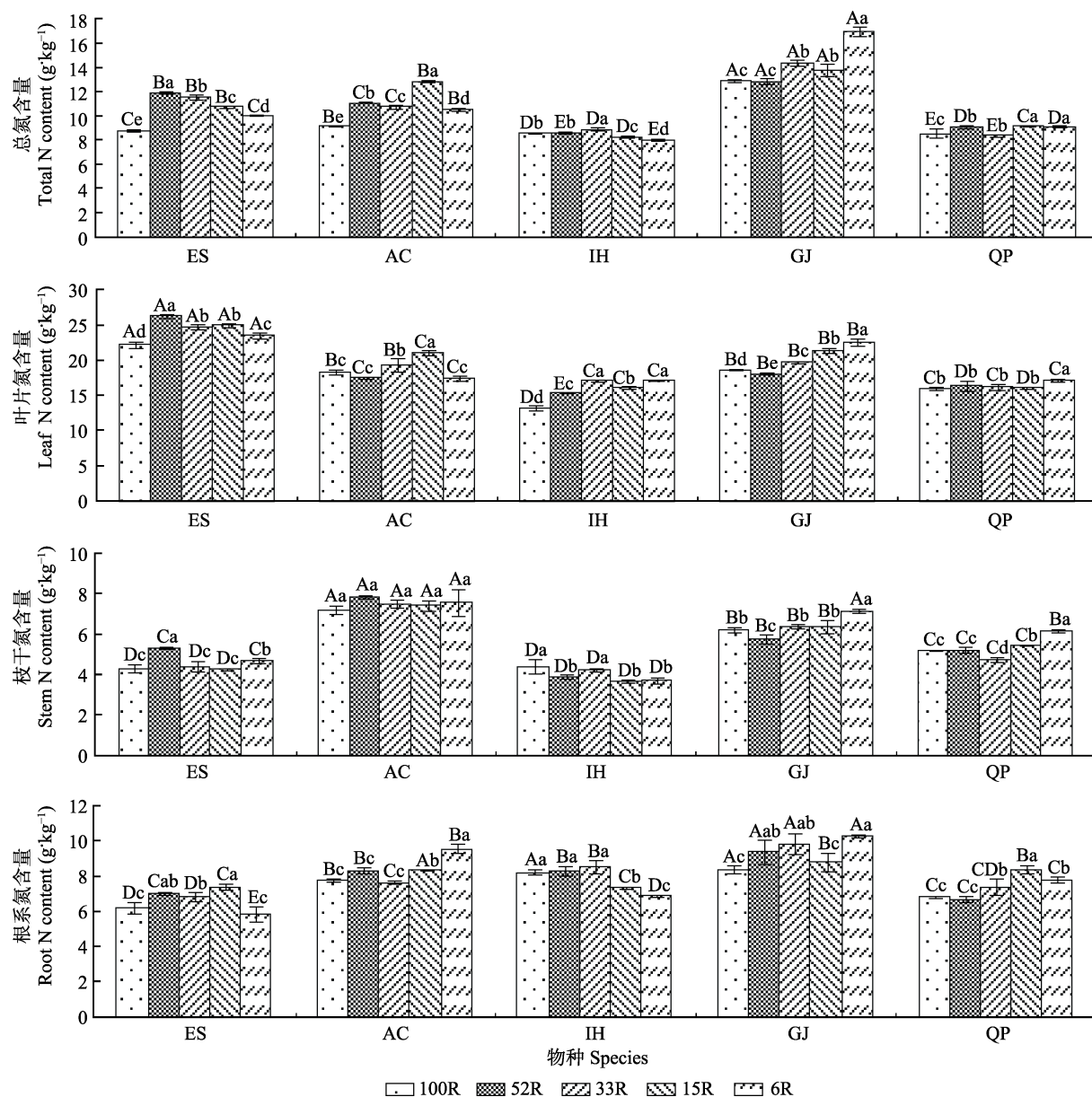


图3 不同光强下5种耐阴植物总N和各器官N含量(平均值±标准偏差)。AC, 朱砂根; ES, 山杜英; GJ, 栀子; IH, 红茴香; QP, 乌冈栎。100R、52R、33R、15R和6R分别表示自然光强的100%、52%、33%、15%和6%。不同小写字母表示同一物种不同光强下N含量差异显著($p < 0.05$);不同大写字母表示同一光强下不同物种间N含量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Total N content and organ N contents of five shade-enduring plants under varying light intensity condition (mean \pm SD). AC, *Ardisia crenata*; ES, *Elaeocarpus sylvestris*; GJ, *Gardenia jasminoides*; IH, *Illicium henryi*; QP, *Quercus phillyraeoides*. 100R, 52R, 33R, 15R and 6R represent 100%, 52%, 33%, 15% and 6% of the natural light intensity, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between light intensity conditions of the same species at $p < 0.05$ levels. Different capital letters indicate significant differences between species of the same light intensity condition at $p < 0.05$ levels.

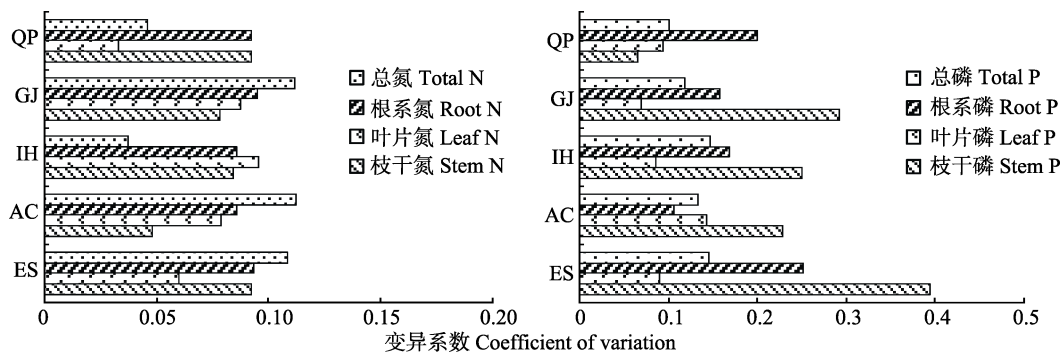


图4 不同光照强度下植物各器官N、P含量的变异系数。AC, 朱砂根; ES, 山杜英; GJ, 栀子; IH, 红茴香; QP, 乌冈栎。

Fig. 4 Coefficients of variation of N and P contents in plant organs under varying light intensity condition. AC, *Ardisia crenata*; ES, *Elaeocarpus sylvestris*; GJ, *Gardenia jasminoides*; IH, *Illicium henryi*; QP, *Quercus phillyraeoides*.

在光强为33R时总N含量最高(图3)。而朱砂根、乌冈栎和栀子总N含量随光强减弱波动变化, N含量最高时对应的光强分别为15R、15R和6R, 这表明5种植物在低光强环境中均有更好的N吸收能力。

在不同光照强度下, 植物叶片、枝干和根系N含量有显著差异($p < 0.05$)。各器官之间的N含量关系基本遵循: 叶片>根系>枝干。随着光强减弱, 各器官的N含量发生变化。在较高光强下(100R和52R), 植物叶片、枝干和根系N含量的变化表现出良好的一致性, 即基本同步增加或减少; 但在较低光强(33R, 15R和6R)下, 表现出显著的分异性, 尤其是枝干和根系二者的N含量, 此消彼长, 各器官同步变化趋势减弱(图3)。这表明耐阴植物在不同的光环境中N利用策略不同, 在资源丰富或条件良好时, 植物体趋向于将更多的N分配到叶片中, 对于向根系和枝干的N分配会产生相应的内部协调。

2.3 不同光强下植物总P和各器官P含量

光强变化显著影响植物总P和各器官P含量($p < 0.05$), 且物种差异明显。在所有光照强度下, 乌冈栎和栀子的总P含量均明显高于山杜英、朱砂根和红茴香(图5)。随着光强减弱, 朱砂根、栀子和乌冈栎的总P含量均显著增加, 山杜英先减少后增加, 呈现“U”形曲线, 红茴香则先增加后减少($p < 0.05$), 表现出趋势各异的P吸收特征。山杜英、朱砂根、栀子和乌冈栎均在较低光强时有最高的P含量(15R和6R), 而红茴香则在中等光强(52R)时有最高的P含量, 这表明5种植物在低光强环境中同样具备良好的P吸收能力。

在不同光强下, 植物叶片、枝干和根系P含量有显著差异($p < 0.05$)。各器官P含量随物种差异而不同, 山杜英、朱砂根和红茴香的P含量关系为: 叶片>

根系>枝干; 栀子明显表现为: 根系>叶片>枝干; 乌冈栎则是根系>叶片~枝干。随着光强减弱, 红茴香、栀子和乌冈栎P含量在器官之间的变化表现出一致性, 但山杜英和朱砂根有一定的分异性(图5)。这与N利用格局随光强的变化趋势不同, 并未明显体现光照对于器官间P含量变化的主导作用, 表明植物体内的P在器官间的分配利用可能更多地受到内部机制的调节。

2.4 不同光强下植物各器官的N:P及限制状况

在不同光强下, 山杜英、朱砂根、红茴香、栀子和乌冈栎总N:P变化范围分别为9.01–16.48、11.57–13.57、8.16–11.51、9.86–12.47和4.39–5.41, 变异系数分别为23.08%、5.94%、12.04%、9.72%和9.25%, 表明光强变化强烈影响山杜英的总N:P, 而对朱砂根的影响最弱。总N:P存在器官间的差异, 山杜英、栀子和乌冈栎表现为叶片>枝干>根系, 而朱砂根为叶片>根系>枝干, 红茴香则是根系>叶片>枝干(表2)。

光强变化显著影响植物器官N:P ($p < 0.05$)。叶片N:P变化幅度相对较小, 而枝干和根系的N:P变化幅度较大。随着光强减弱, 山杜英各器官N:P先增加后减小, 呈现倒“U”形变化; 朱砂根枝干N:P一直减小, 根系N:P先减小后增大; 红茴香、栀子和乌冈栎各器官N:P变化趋势相似, 均为先减小后增加。各物种在器官水平上的N:P变化反映了它们在不同光环境下的生理生化自我调节, 体现了耐阴植物良好的N、P养分调节能力。

随着光强减弱, 植物叶片N:P出现波动, 但几乎未改变植物的生长受限情况(表2)。山杜英和朱砂根一直受P限制, 红茴香和乌冈栎一直受N限制, 而栀子则几乎一直受N、P共同限制。

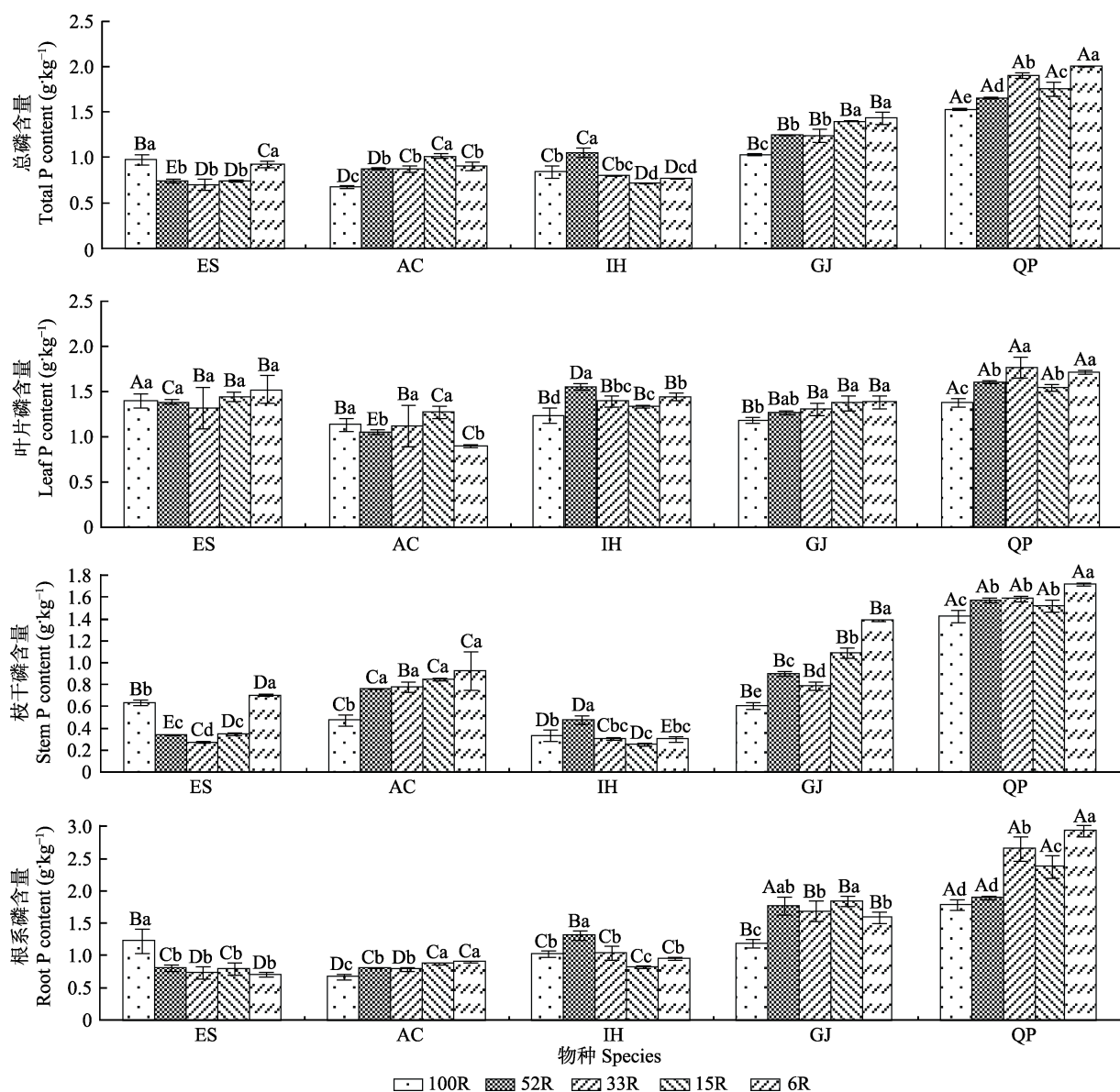


图5 不同光强下五种耐阴植物总P和各器官P含量(平均值±标准偏差)。AC, 朱砂根; ES, 山杜英; GJ, 栀子; IH, 红茴香; QP, 乌冈栎。100R、52R、33R、15R和6R分别表示自然光强的100%、52%、33%、15%和6%。不同小写字母表示同一物种不同光强下P含量差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示同一光强下不同物种间P含量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Total P content and organ P contents of five shade-enduring plants under varying LIC (mean \pm SD). AC, *Ardisia crenata*; ES, *Elaeocarpus sylvestris*; GJ, *Gardenia jasminoides*; IH, *Illicium henryi*; QP, *Quercus phillyraeoides*. 100R, 52R, 33R, 15R and 6R represent 100%, 52%, 33%, 15% and 6% of the natural light intensity, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between light intensity conditions of the same species at $p < 0.05$ levels. Different capital letters indicate significant differences between species of the same light intensity condition at $p < 0.05$ levels.

3 讨论

3.1 不同光强下植物总N、P和器官N、P含量

植物器官N、P含量是植物长期适应养分条件的结果(Thompson *et al.*, 1997)。在不同的环境条件下, 植物体为了满足生长发育和繁殖等生理需求会适当调节器官内的功能物质(李玉霖等, 2010)。本研究中, 光强变化显著影响植物器官的N、P吸收和利用格

局。栀子和乌冈栎在极低光强(6R)时N、P含量均为最高, 朱砂根在低光强(15R)时N、P含量均为最高, 表明随着光强的减弱, 这三种植物对N、P的吸收增加。红茴香在中等光强(33R和52R)下有最高的N、P含量, 而山杜英N、P含量最高时对光照的需求不同, 分别为52R和6R, 说明山杜英在光强变化环境中对N、P的吸收和利用策略有别于其他四种植物。

植物的光合作用与器官中的N、P含量密切相关

表2 不同光强下5种耐阴植物氮磷比(N:P) (平均值±标准偏差)

Table 2 Nitrogen/phosphorus ratio (N:P) of five shade-enduring plant species under varying light intensity condition (mean ± SD)

物种 Species		相对光强 Relative light intensity				
		100R	52R	33R	15R	6R
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	总N:P Total N:P	9.01 ± 0.59 ^{Cd}	15.95 ± 0.53 ^{Aa}	16.48 ± 1.19 ^{Aa}	14.50 ± 0.29 ^{Ab}	10.87 ± 0.38 ^{ABc}
	叶片N:P Leaf N:P	15.90 ± 1.19 ^{Ab}	18.96 ± 0.59 ^{Aab}	19.11 ± 3.11 ^{Aa}	17.31 ± 0.45 ^{Aab}	15.67 ± 1.79 ^{Bb}
	枝干N:P Stem N:P	6.79 ± 0.60 ^{Dc}	15.70 ± 0.02 ^{Aa}	16.14 ± 0.40 ^{Aa}	12.23 ± 0.37 ^{Bb}	6.66 ± 0.10 ^{Cc}
	根系N:P Root N:P	5.17 ± 1.08 ^{Db}	8.72 ± 0.59 ^{Ba}	9.31 ± 0.83 ^{Aa}	9.39 ± 1.34 ^{Aa}	8.28 ± 1.06 ^{Ba}
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	总N:P Total N:P	13.57 ± 0.45 ^{Aa}	12.62 ± 0.11 ^{Bb}	12.26 ± 0.34 ^{Bbc}	12.67 ± 0.41 ^{Bb}	11.57 ± 0.47 ^{Ac}
	叶片N:P 磷 Leaf N:P	16.15 ± 0.71 ^{Ab}	16.59 ± 0.48 ^{Bb}	17.63 ± 2.80 ^{Bab}	16.61 ± 1.17 ^{Ab}	19.41 ± 0.11 ^{Aa}
	枝干N:P Stem N:P	15.28 ± 1.18 ^{Aa}	10.27 ± 0.01 ^{Bb}	9.63 ± 0.25 ^{Cbc}	8.75 ± 0.44 ^{Ccd}	8.28 ± 0.85 ^{Bd}
	根系N:P Root N:P	11.61 ± 0.92 ^{Aa}	10.26 ± 0.09 ^{Abc}	9.64 ± 0.23 ^{Ac}	9.58 ± 0.08 ^{Ac}	10.58 ± 0.17 ^{Ab}
红茴香 <i>Illicium henryi</i>	总N:P Total N:P	10.14 ± 0.73 ^{Ca}	8.16 ± 0.28 ^{Da}	11.11 ± 0.04 ^{Ca}	11.51 ± 0.07 ^{BCa}	10.37 ± 0.02 ^{Ba}
	叶片N:P Leaf N:P	10.73 ± 1.06 ^{Cb}	9.91 ± 0.28 ^{Db}	12.24 ± 0.68 ^{Da}	12.09 ± 0.05 ^{Ca}	11.87 ± 0.40 ^{Ca}
	枝干N:P Stem N:P	13.22 ± 1.00 ^{Bab}	8.16 ± 0.44 ^{Cc}	14.05 ± 0.34 ^{Bab}	14.53 ± 1.07 ^{Aa}	12.37 ± 1.39 ^{Ab}
	根系N:P Root N:P	7.97 ± 0.28 ^{Bb}	6.33 ± 0.15 ^{Cd}	8.24 ± 0.51 ^{Bb}	8.92 ± 0.27 ^{Aa}	7.19 ± 0.13 ^{Bc}
栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	总N:P Total N:P	12.47 ± 0.24 ^{Ba}	10.30 ± 0.15 ^{Cb}	11.59 ± 0.91 ^{Ca}	9.86 ± 0.42 ^{Cb}	11.83 ± 0.29 ^{Aa}
	叶片N:P Leaf N:P	15.75 ± 0.51 ^{Aa}	14.22 ± 0.34 ^{Cb}	15.12 ± 0.91 ^{Cab}	15.62 ± 1.26 ^{Bab}	16.30 ± 0.48 ^{Ba}
	枝干N:P Stem N:P	10.24 ± 0.72 ^{Ca}	6.41 ± 0.39 ^{Dc}	8.15 ± 0.55 ^{Cb}	5.84 ± 0.06 ^{Dcd}	5.14 ± 0.09 ^{Dd}
	根系N:P Root N:P	7.05 ± 0.15 ^{Ca}	5.29 ± 0.01 ^{Ccd}	5.88 ± 0.89 ^{Cbc}	4.75 ± 0.36 ^{Bd}	6.48 ± 0.31 ^{Cab}
乌冈栎 <i>Quercus phillyraeoides</i>	总N:P Total N:P	5.38 ± 0.01 ^{Da}	5.41 ± 0.04 ^{Ea}	4.39 ± 0.04 ^{Db}	5.23 ± 0.25 ^{Da}	4.54 ± 0.05 ^{Cb}
	叶片N:P Leaf N:P	11.64 ± 0.23 ^{Ba}	9.84 ± 0.15 ^{Dbe}	9.24 ± 0.85 ^{Ec}	10.39 ± 0.13 ^{Db}	9.92 ± 0.16 ^{Dbe}
	枝干N:P Stem N:P	3.65 ± 0.12 ^{Ea}	3.32 ± 0.05 ^{Eb}	2.98 ± 0.03 ^{Dc}	3.57 ± 0.14 ^{Ea}	3.59 ± 0.02 ^{Ea}
	根系N:P Root N:P	3.82 ± 0.12 ^{Ea}	3.52 ± 0.02 ^{Da}	2.79 ± 0.37 ^{Db}	3.54 ± 0.35 ^{Ca}	2.65 ± 0.02 ^{Db}

同行不同小写字母表示同一植物各器官在不同光照水平下N:P差异显著($p < 0.05$); 同列同项不同大写字母表示不同植物同一器官在相同光照条件下N:P差异显著($p < 0.05$)。100R、52R、33R、15R和6R分别表示自然光强的100%、52%、33%、15%和6%。
Different lowercase letters indicate significant differences between light intensity conditions of the same species at $p < 0.05$ levels. Different capital letters indicate significant differences between species of the same light intensity condition at $p < 0.05$ levels. 100R, 52R, 33R, 15R and 6R represent 100%, 52%, 33%, 15% and 6% of the natural light intensity, respectively.

(Groot *et al.*, 2003), 因为N、P吸收和运输所需的能量最终靠光合作用提供, 而且植物光合作用的发生需要依赖于N、P合成蛋白质(酶)。刘贤赵和康绍忠(2002)研究证明中度遮阴使番茄(*Lycopersicon esculentum*) N、P、K营养积累增加, 避免辐射过强、气温过高对番茄的不良影响。对欧洲3种常见落叶乔木幼苗(赵平等, 1999)以及热带两种先锋种(王辉等, 2008)在不同光照条件下叶片N、P含量的研究同样发现, 低光照环境下植物叶片养分含量高于高光照环境。本研究的结果与他们的结论有相似之处, 表明一些植物在N、P吸收和利用方面偏好较低光照强度。但也有研究得出不同结论, 如乔新荣(2007)通过控制实验发现光照强度影响烤烟(*Nicotiana tabacum*)营养元素积累及含量, 随着光强降低, N、P吸收量呈下降趋势, 对玉米(*Zea mays*)的研究也得出了类似结果(史建国等, 2015), 但它们均属于喜阳作物。本研究侧重于对林下耐阴植物的研究, 因此是对不同类型植物在光强变化环境中N、P适应性响应研究的补充。

光强变化对植物营养器官之间的N、P利用格局有显著影响。5种耐阴植物各器官之间的N、P含量关系基本遵循: 叶片>根系>枝干, 这与已有的研究结果吻合(李志安等, 1999; 刘文飞和樊后保, 2008; 徐庆祥, 2013)。光强变化对N、P分配的影响可分为两种情况: 在较高光强条件下, 各器官间表现出良好的协同性; 但在较低光强条件下, 虽然叶片的N、P含量近似稳定增长, 但枝干和根系之间的N、P含量产生明显的权衡, 此消彼长。这可能是因为强光条件对于耐阴植物并非最适生长条件, 植物侧重于避免恶劣环境条件伤害而最大程度地提升自身器官和组织强度, 因此对叶干根的营养分配较均匀; 而弱光环境符合耐阴植物光照需求, 因此开始侧重于生长, 将更多的养分和能量分配到地上部分以加强光合作用, 这可能是不同光强下耐阴植物的适应策略。这种N、P在根、枝干与叶片间的异速积累分配与Yang等(2014)的研究结果一致。施建忠和王天铎(1994)将营养生长期的植株分为叶、茎、根三部分, 在同化物供应条件下, 以各器官之间的功能平衡为

约束条件得出了同化产物在各器官中的分配模型, 该模型能够解释环境因子对同化物分配的影响。通过应用上述模型发现: 低光强时, 同化产物有利于向地上部分分配, 这在本研究中得到部分验证。这种分配或许是由于N元素是酶等蛋白质的重要组成成分, 而P元素是ATP、rRNA等物质的重要组成成分(李单凤等, 2015), 在理想光强条件下, 植物体为满足自身对营养元素的需求和光合作用而维持根吸收、运输营养元素的能力, 进而增加向地上部的N、P分配的结果。目前对于光强变化条件下植物营养器官之间的N、P吸收和分配的研究还较少, 因此, 本文的结果有一定的理论和实践价值。

3.2 不同光强下植物器官的N:P及生物量积累

光强变化显著影响耐阴植物各器官的N:P, 其中对山杜英器官N:P影响最大, 对朱砂根器官N:P影响最小。在器官水平上, 叶片N:P变化幅度相对较小, 而枝干和根系的N:P变化幅度较大, 辅证了用植物叶片N:P来判断植物生长受限状况(Güsewell, 2004)的合理性。随着光强减弱, 各物种叶片、枝干和根系N:P的变化各异。山杜英各器官N:P先增加后减小, 呈现倒“U”形变化; 红茴香、栀子和乌冈栎各器官N:P先减小后增大。植物叶片N:P可用来判断植物生长受限状况, 根据Koerselman和Meuleman (1996)的经典施肥实验: 当 $N:P < 14$ 时, 植物受N限制; 当 $N:P > 16$ 时, 植物受P限制; 当 $14 < N:P < 16$ 时, 植物受N、P共同限制。本研究中N:P虽然随着光强减弱波动, 但几乎未改变植物的生长受限情况, 山杜英和朱砂根仍然受P限制, 红茴香和乌冈栎仍然受N限制, 而栀子除了在极低光强下受P限制外, 其他光强下仍然受N、P共同限制。研究表明, 在养分充足时, 改善光照条件使植物光合作用增强而造成地上部分的生长速度减慢, 导致植物N:P增加(Valladares *et al.*, 2000; Zheng & Shangguan, 2007; Donovan *et al.*, 2011)。在本研究中, 山杜英、朱砂根、红茴香和栀子的叶片以及山杜英、红茴香和乌冈栎的枝干N:P都随着光强减弱而有明显的增大趋势, 这与之前的研究结果一致。此外还有研究发现减弱光照增加了N对*Zizania palustris*的生长限制(Sims *et al.*, 2012), 这也得到了一定程度的验证。在本研究中, 山杜英、朱砂根、红茴香均在光强较强时有最大的总生物量和总N、P积累, 当光照持续降低时, 生物量和N、P积累也开始减少。这与N、P含量的

变化趋势是相对应的, 因为低光强下耐阴植物N、P含量的增加意味着N、P消耗的减少, 因此在一定程度上削弱了植物的光合作用, 这不利于生物量的积累。因此, N、P含量的变化可能并不是养分稀释效应造成的, 而是植物N、P利用策略的内部调节。此外, 本研究中, 随着光强减弱, 耐阴植物的N:P呈现出较明显的增大趋势, 按照生长速率假说(Matzek & Vitousek, 2009), 植物的生长率会降低, 进而影响总生物量和N、P积累。植物生长受限状况受遗传因素与环境因素的双重影响(王绍强和于贵瑞, 2008), 叶片N:P的差异是由物种与群落内部环境异质性共同造成的(康蒙等, 2013)。在本文中, 物种差异属于遗传因素, 而研究结果证明物种差异起决定性作用; 光强变化属于异质性环境, 光强变化引起耐阴植物器官水平上N:P的波动, 但并未改变植物生长受限状况, 这说明光强变化的作用并未超过遗传因素, 光照变化和物种差异共同影响耐阴植物的营养格局和生物量变化。此外, 未来应加强对特定植物种或植物种类受遗传和环境因素影响差异的研究, 进一步解释植物在异质性光环境下的适应策略。

4 结论和展望

光强变化对耐阴植物N、P养分含量、利用格局以及限制状况均有显著影响, 且种间差异明显。总体上, 光强的减弱降低了植物总生物量和总N、P积累, 但植物器官水平上的N、P含量均有所增加。光强变化会影响植物受限状况, 但基本未改变其受限状态。在异质性光强中的N、P养分吸收和分配特征反映了耐阴植物在不良光环境中的适应性策略和在理想光环境中的生长性策略。植物N含量变化受光强影响程度大于P, P可能更多地受到内部调节。综合来看, 可优先考虑将山杜英和红茴香作为亚热带地区人工林林下植被恢复的先锋乔灌木种。本研究的局限性在于缺少野外实验验证, 未来还需要在多尺度上研究光强对于耐阴植物氮、磷养分积累、营养器官含量以及限制状况的影响。

基金项目 浙江省与中国林业科学研究院省院合作林业科技项目(14204005和16204002)、国家自然科学基金(31300519)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RISF6930)。

致谢 感谢千家村试验基地工作人员在样品采集、

分析工作中给予的帮助。

参考文献

- Bao SD (2000). *Soil Agro-chemical Analysis*. 3rd edn. Agricultural Press of China, Beijing. 42. (in Chinese) [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 第三版. 中国农业出版社, 北京. 42.]
- Cheng XR, Zhou JH, Chen YH, Wu KZ, Yu MK (2016). Effects of light intensity on phenotypic plasticity of *Gardenia jasminoides* seedlings. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 38, 180–186. (in Chinese with English abstract) [成向荣, 周俊宏, 陈永辉, 武克壮, 虞木奎 (2016). 山栀子幼苗表型可塑性对不同光环境的响应. 江西农业大学学报, 38, 180–186.]
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Huber H, Kroon HD (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 88–95.
- Groot DC, Boogaard R, Marcelis LM, Harbinson J, Lambers H (2003). Contrasting effects of N and P deprivation on the regulation of photosynthesis in tomato plants in relation to feedback limitation. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1957–1967.
- Guan M, Jin ZX, Wang Q, Li YL, Zuo W (2012). Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qian-dao Lake, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1615–1622. (in Chinese with English abstract) [管铭, 金则新, 王强, 李月灵, 左威 (2012). 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应. 应用生态学报, 25, 1615–1622.]
- Guan YX, Lin B, Ling BY (2000). Interaction effects of light density and nitrogen on maize leaf pigments, chlorophyll fluorescence and energy transition. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 6, 152–158. (in Chinese with English abstract) [关义新, 林葆, 凌碧莹 (2000). 光氮互作对玉米叶片光合色素及其荧光特性与能量转换的影响. 植物营养与肥料学报, 6, 152–158.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Ingestad T, Ågren GI (1988). Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiologia Plantarum*, 72, 450–459.
- Kang M, Xie YM, Xu Y, Xu YL, Yan ER (2013). Within-community variability of plant leaf N and P contents in Tiantong, Zhejiang Province. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (2), 20–29. (in Chinese with English abstract) [康蒙, 谢一鸣, 许月, 徐艺露, 阎恩荣 (2013). 浙江天童植物叶片氮磷含量的群落内变异. 华东师范大学学报(自然科学版), (2), 20–29.]
- 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.
- Li DF, Yu SL, Wang GX, Fang WW (2015). Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 453–465. (in Chinese with English abstract) [李单凤, 于顺利, 王国勋, 方伟伟 (2015). 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制. 植物生态学报, 39, 453–465.]
- Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 31, 1716–1725. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 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. 环境科学, 31, 1716–1725.]
- Li ZA, Wang BS, Kong GH, Zhang ZP, Weng H (1999). The element content of plant in *Cryptocarya concinna* community in Dinghushan evergreen monsoon broad-leaf forest. *Acta Phytocologica Sinica*, 23, 411–417. (in Chinese with English abstract) [李志安, 王伯荪, 孔国辉, 张祝平, 翁轰 (1999). 鼎湖山季风常绿阔叶林黄果厚壳桂群落植物元素含量特征. 植物生态学报, 23, 411–417.]
- Liu C, Wang Y, Wang N, Wang GX (2012). Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: A review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1205–1216. (in Chinese with English abstract) [刘超, 王洋, 王楠, 王根轩 (2012). 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. 植物生态学报, 36, 1205–1216.]
- Liu GS, Yun F, Shi HZ, Wang K, Zhang CH, Song J (2010). Effects of cooperation of light and nitrogen on the content of nitric compound, antioxidant system and quality of flue-cured tobacco. *Scientia Agricultura Sinica*, 43, 3732–3741. (in Chinese with English abstract) [刘国顺, 云菲, 史宏志, 王可, 张春华, 宋晶 (2010). 光、氮及其互作对烤烟含氮化合物含量、抗氧化系统及品质的影响. 中国农业科学, 43, 3732–3741.]
- Liu WF, Fan HB (2008). Characteristics of nitrogen cycles in the ecosystem of mixed stands of Masson pine and broadleaved forests. *Journal of Beijing Forestry University*, 30(6), 52–58. (in Chinese with English abstract) [刘文飞, 樊后保 (2008). 马尾松阔叶树混交林生态系统的氮素循环特征. 北京林业大学学报, 30(6), 52–58.]
- Liu XZ, Kang SZ (2002). Effects of shading on photosynthesis, dry matter partitioning and N, P, K concentrations in leaves of tomato plants at different growth stages. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 2264–2271. (in Chinese with English abstract) [刘贤赵, 康绍忠 (2002). 不同生长阶段遮荫对番茄光合作用、干物质分配与叶N、P、K的影响. 生态学报, 22, 2264–2271.]
- Matzek V, Vitousek PM (2009). N:P stoichiometry and protein:RNA ratios in vascular plants: An evaluation of the

- growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 12, 765–771.
- Qiao XR (2007). *Effects of Light Intensity on Growth Photosynthetic Characteristics and Quality of Flue-cured Tobacco*. Master degree dissertation, Henan Agricultural University, Zhengzhou. (in Chinese with English abstract) [乔新荣 (2007). 光照强度对烤烟生长发育、光合特性及品质的影响. 硕士学位论文, 河南农业大学, 郑州.]
- Shi JG, Zhu KL, Cao HY, Dong ST, Liu P, Zhao B, Zhang JW (2015). Effect of light from flowering to maturity stage on dry matter accumulation and nutrient absorption of summer maize. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 46–52. (in Chinese with English abstract). [史建国, 朱昆仑, 曹慧英, 董树亭, 刘鹏, 赵斌, 张吉旺 (2015). 花粒期光照对夏玉米干物质积累和养分吸收的影响. 应用生态学报, 26, 46–52.]
- Shi JZ, Wang TD (1994). A mechanistic model describing the photosynthate partitioning during vegetative phase. *Acta Botanica Sinica*, 36, 181–189. (in Chinese with English abstract) [施建忠, 王天铎 (1994). 植物营养生长期同化物分配的机理模型. 植物学报, 36, 181–189.]
- Sims L, Pastor J, Lee T, Dewey B (2012). Nitrogen, phosphorus and light effects on growth and allocation of biomass and nutrients in wild rice. *Oecologia*, 170, 65–76.
- Suriyagoda LB, Lambers H, Renton M, Renton M, Ryan MH (2012). Growth, carboxylate exudates and nutrient dynamics in three herbaceous perennial plant species under low, moderate and high phosphorus supply. *Plant and Soil*, 358, 105–117.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.
- Valladares F, Martinez FE, Balaguer L, Corona EP, Manrique E (2000). Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: A conservative resource-use strategy? *New Phytologist*, 148, 79–91.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wang H, Cai ZQ, Cai CT, Zhang SX (2008). A comparative study of two tropical pioneer species with different life span under different light and nutrient conditions. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 26, 134–141. (in Chinese with English abstract) [王辉, 蔡志全, 蔡传涛, 张硕新 (2008). 不同光照和营养条件下两种不同寿命热带先锋种的对比研究. 武汉植物学研究, 26, 134–141.]
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus element. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. (in Chinese with English abstract) [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 28, 3937–3947.]
- Wang ZN, Yang HM (2013). Response of ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in plants to abiotic environmental factors. *Pratacultural Science*, 30, 927–934. (in Chinese with English abstract) [王振南, 杨惠敏 (2013). 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应. 草业科学, 30, 927–934.]
- Xu QX (2013). *Effect of Thinning on Soil Physicochemical Property and Parbon Ptorage of the Patural Larix gmelinii Forest in Great Xing'an Mountains*. Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [徐庆祥 (2013). 抚育间伐对大兴安岭兴安落叶松天然林碳储量的影响. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Xu XY, Xiao L, Wang MH, Zhang HX (2015). A comprehensive evaluation system for anti-typhoon performance of trees in coastal areas. *Journal of Zhejiang A & F University*, 32, 516–522. (in Chinese with English abstract) [许秀玉, 肖莉, 王明怀, 张华新 (2015). 沿海抗台风树种评价体系构建与选择. 浙江农林大学学报, 32, 516–522.]
- Yan YF, Fang SZ, Tian Y, Song H, Tun XJ (2014). The response of understory plant diversity and nutrient accumulation to stand structure of poplar plantation. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1170–1177. (in Chinese with English abstract) [燕亚飞, 方升佐, 田野, 宋浩, 囤兴建 (2014). 林下植物多样性及养分积累量对杨树林分结构的响应. 生态学杂志, 33, 1170–1177.]
- Yang X, Tang ZY, Ji C, Liu HY, Ma WH, Mohhamot A, Shi ZY, Sun W, Wang T, Wang XP, Wu X, Yu SL, Yue M, Zheng CY (2014). Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrub land biomes across Northern China. *Scientific Reports*, 4, 5448. doi: 10.1038/srep05448.
- Yin HJ, Lai T, Cheng XY, Jiang XM, Liu Q (2008). Warming effects on growth and physiology of seedlings of *Betula albo-sinensis* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions in subalpine coniferous forest of western Sichuan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1072–1083. (in Chinese with English abstract) [尹华军, 赖挺, 程新颖, 蒋先敏, 刘庆 (2008). 增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响. 植物生态学报, 32, 1072–1083.]
- Zhao P, Kriebitzseh W, Zhang ZQ (1999). Gas exchange, chlorophyll and nitrogen contents in leaves of three common trees in middle Europe under two contrasting light regime. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 7, 133–139. (in Chinese with English abstract) [赵平, Kriebitzseh W, 张志权 (1999). 欧洲3种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量. 热带亚热带植物学报, 7, 133–139.]
- Zheng SX, Shangguan ZP (2007). Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 21, 357–370.

责任编辑: 陈世苹 责任编辑: 李 敏

doi: 10.17521/cjpe.2016.0248



扫码向作者提问