

中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征

王晶苑^{1*} 王绍强¹ 李纫兰² 闫俊华³ 沙丽清⁴ 韩士杰⁵

¹中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室千烟洲红壤丘陵综合开发试验站, 北京 100101; ²南京信息工程大学大气科学学院, 南京 210044; ³中国科学院华南植物园, 广州 510650; ⁴中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ⁵中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

摘要 为了评价不同森林类型的生态化学计量特征的差异, 以吉林长白山温带针阔混交林、广东鼎湖山亚热带常绿阔叶林、云南西双版纳热带季雨林和江西千烟洲亚热带人工针叶林为研究对象, 通过对2007年4月–2008年5月4种典型区域森林植物叶片和凋落物的碳(C)氮(N)磷(P)元素质量比与N、P再吸收率的分析, 探讨了4种森林类型N、P养分限制和N、P养分再吸收的内在联系。结果表明: 1)从森林类型上看, 温带针阔混交林叶片的C:N:P为321:13:1, 亚热带常绿阔叶林叶片的C:N:P为561:22:1, 热带季雨林叶片的C:N:P为442:19:1, 亚热带人工针叶林叶片的C:N:P为728:18:1; 凋落物的C:N:P也是亚热带人工林最高, 达1950:27:1, 温带针阔混交林的最低, 为552:14:1, 热带季雨林的为723:24:1, 亚热带常绿阔叶林的为1305:35:1, 不同森林类型凋落物的C:N:P的计量大小关系与叶片的结果一致; 2)从植物生活型上看, 常绿针叶林叶片的C:N均显著高于常绿阔叶林及落叶阔叶林; 叶片C:P与森林类型的关系并不十分密切; 常绿阔叶林叶片的N:P最高, 常绿针叶林次之, 落叶阔叶林最低; 3)植物叶片的N:P与月平均气温有显著的负相关关系, 但叶片的C:P基本不受月平均气温影响, 叶片的C、N、P计量比与降水的线性关系不显著; 4)高纬度地区的植物更易受N元素限制, 而低纬度地区植物更易受P元素的限制; 但受N或P限制的植物并不一定具有高的N或P再吸收率。研究结果表明, 不同类型森林的叶片与凋落物的化学计量特征具有一致性, 但是环境因子对不同类型植物化学计量比的影响并不相同。

关键词 C:N:P, 生态计量化学, 森林类型, 营养限制, 养分再吸收率

C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China

WANG Jing-Yuan¹, WANG Shao-Qiang¹, LI Ren-Lan², YAN Jun-Hua³, SHA Li-Qing⁴, and HAN Shi-Jie⁵

¹Qianyanzhou Integrated Ecological Station of Red Soil Hilly Land, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Chinese Academy of Sciences, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²College of Atmospheric Science, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China; ³South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; ⁴Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; and ⁵Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Abstract

Aims The nitrogen and phosphorus characteristics of plants represent plant features and responses to environmental factors. Our objectives are to distinguish leaf and litter C:N:P stoichiometric characteristics, nitrogen and phosphorus resorption of trees, and the relationship between stoichiometric ratio and temperature and precipitation for four typical regions in China.

Methods We studied temperate coniferous, subtropical evergreen broad-leaved, tropical monsoon and tropical plantation forest in the Changbaishan, Dinghushan, Xishuangbanna and Qianyanzhou Ecological Stations, respectively. We analyzed leaf and litter C:N:P, N, P and the relation of N, P nutrition limitation at each station.

Important findings Leaf C:N:P in temperate needle and broad-leaved mixed, subtropical evergreen broad-leaved, tropical rain and subtropical plantation forests were 321:13:1, 561:22:1, 442:19:1 and 728:18:1, respectively. Litter C:N:P of the four forest types were 552:14:1, 1305:35:1, 723:24:1, 1950:27:1, respectively. The C:N of evergreen coniferous forest is higher than in evergreen broad-leaved and deciduous broad-leaved forests, but C:P has no relationship with forest type. Leaf N:P was highest in evergreen broad-leaved forest and lowest in deciduous broad-leaved forest. Plant N:P has a linear relation with latitude and mean monthly temperature, but neither N or P concentration has such a relationship. Plant at high latitude are

easily limited by N, those in low latitude are easily limited by P, but results show that plants limited by N or P don't have higher N or P resorption. Stoichiometric ratios of leaf and litter are consistent, but environmental factors have different effects on different kinds of plant.

Key words C : N : P, ecological stoichiometry, forest type, nutrition limitation, nutrition resorption

区域尺度上植物的氮(N)和磷(P)特征能反映植物特性及其对环境条件的长期响应与适应(侯学煜, 1982)。大多数陆地生态系统的生产力经常受N、P或二者的共同限制。叶片作为植物的主要光合器官, 其N : P的大小经常被用来表明生态系统生产力受到哪种元素的限制作用, 但是这种限制关系会随着外界环境的改变而变化(Koerselman & Meuleman, 1996; Aerts & Chapin, 2000; Güsewell, 2004; He *et al.*, 2008; von Oheimb *et al.*, 2010)。例如, 从全球格局来看, 高纬度地区的温带森林更易受N的限制, 而低纬度地区的热带与亚热带森林更易受P的限制(Reich & Oleksyn, 2004; Wardle *et al.*, 2004; 阎恩荣等, 2008)。相同区域的植物也可能因为外界环境与内在属性的区别, 其受限制的营养元素也不同(Aerts & Chapin, 2000; Wardle *et al.*, 2004; Davidson *et al.*, 2007)。植被生产力受所处环境条件中关键养分如N、P的可利用量控制, 土壤N和P含量的大小在一定程度上调节着植物C : N和C : P的大小(Tessier & Raynal, 2003; Güsewell, 2004; Hogan *et al.*, 2010)。因此, 植物体的C : N和C : P在一定程度上可反映单位养分供应量所能达到的生产力, N : P用来表征植物受N、P养分的限制格局(Wardle *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006, 2008)。

由于不同生活型树种生境的差异及常绿树种较高的叶龄, 常绿树种与落叶树种、针叶树种与阔叶树种的叶片的C、N、P含量存在明显差异(Aerts & Chapin, 2000; 孙书存和陈灵芝, 2001; Liu *et al.*, 2006)。研究表明, 成熟叶片的N含量与其衰老过程中的N转移率呈明显正相关关系, 而P转移量的大小与其初始含量值并不相关(Chapin & Kedrowski, 1983; Niklas, 2006)。Aerts (1996)的研究显示, 全球常绿植物的N再吸收率显著低于落叶植物, 而常绿与落叶植物间P的再吸收率无明显差异。相关研究针对全球不同区域的树种进行了多种综合分析(Niva *et al.*, 2003; Ågren, 2008), 结果表明, 不同植物中N浓度的增加均慢于P浓度的增加, 部分植物的养分再吸收并不受当地环境条件控制。植物的N、

P养分再吸收效率不仅影响植物从所在环境获得的N、P量, 而且可能影响植物生长的受限因子(Elser *et al.*, 1996; Townsend *et al.*, 2007; Mulder & Elser, 2009)。目前全球或区域大尺度上的植被C、N、P化学计量特征或养分再吸收特征已有较多研究(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008; Richardson *et al.*, 2008), 但是较少将养分再吸收效率与生态系统的化学计量学结合起来, 而比较不同区域植物的生态化学计量学特征与养分再吸收的研究更少(任书杰等, 2007; 阎恩荣等, 2010)。

本研究选择中国典型区域的温带针阔混交林、亚热带常绿阔叶林、热带季雨林和亚热带人工针叶林, 通过对不同类型的天然成熟林与人工近熟林叶片和凋落物的C : N : P化学计量特征与N、P养分再吸收特征的研究, 试图回答以下问题: 1)不同森林类型叶片与凋落物的生态化学计量特征的差异及叶片与凋落物化学计量比的关系; 2)不同生活型植物的C : N : P化学计量特征及差异; 3)叶片C : N : P与温度和降水的关系; 4)森林类型与N、P养分再吸收特征的关系。

1 材料和方法

1.1 样地概况

试验材料来源于中国生态系统研究网络4个生态站点的典型森林类型: 长白山试验站的温带针阔混交林、鼎湖山试验站的亚热带常绿阔叶林、西双版纳试验站的热带季雨林及千烟洲试验站的亚热带人工林。长白山站位于吉林省安图县二道白河镇境内, 土壤为山地暗棕色森林土, 年平均气温3.6 °C, 年平均降水量713 mm, 无霜期109–141天。鼎湖山站位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区, 年平均气温20.9 °C, 年平均降水量1 564 mm, 土壤为赤红壤。西双版纳试验站位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇境内, 植被类型为热带季节雨林、季雨林, 地带性土壤为砖红壤和赤红壤; 年平均气温21.5 °C, 年平均降水量1 557 mm, 终年无霜。千烟洲生态试验站位于江西省泰和县境内,

试验区年平均气温17.8℃, 年平均降水量1360 mm; 无霜期290天, 主要的土壤类型是红壤。研究选择的代表树木类型见表1。4个森林类型的土壤元素含量特征见表2。

1.2 取样方法

由于4个站点的森林均为近熟林或成熟林, 森林的叶片与凋落物的元素含量较稳定, 通过一年的采样即可反映叶片与凋落物的基本状态。因此取样日期从2007年3月开始, 到2008年5月结束, 在以上4种森林类型的各个群落分别设置3个重复进行取样。取样内容包括: 研究期间每两个月进行一次植被冠层叶片采样; 在样地内设置凋落物收集器(1 m × 1 m), 收集不同树种的凋落物。选择的植物种类均为样地的代表性树种。研究期间共收集到4个站点的植物叶片样品126份, 凋落物样品80份。

1.3 样品室内测定、处理和化学分析方法

分析项目为植物叶片与凋落物的全碳、全氮、

全磷含量。采集的植物叶片样品分树种进行测定, 凋落物是取与新鲜叶相同比例的混合样进行分析。使用样品粉碎机磨成0.15 mm的粉末后测定。植物叶片的C含量用重铬酸钾外加热法测定, 植物全N用凯氏定氮法测定, 植物全P用硝酸-高氯酸消煮-钼锑抗分光光度法测定(鲁如坤, 2000)。植物样品分析: 同一物种之间的样品算出算术平均数, 不同林型的N、P含量根据物种在所调查样方内的比例进行平均来表示, 得出不同森林类型的N和P的含量。

1.4 数据分析

叶片和凋落物的C:N:P采用质量比表示。森林类型的C、N、P含量和C:N:P是根据各树种在群落中的比例, 利用加权平均计算的, 各森林类型叶片和凋落物的C、N、P含量及C:N:P为该类型下群落的平均值, 区域水平的含量为3个重复样方的平均值。

表1 主要树种及其生活型

Table 1 Main species of trees and their life forms

站名 Station name	地理位置 Geographic location	海拔 Elevation (m)	森林类型 Forest type	代表树种 Representative tree species	生活型 Life form
长白山站 Changbaishan Station	41°41' N, 127°42' E	736	温带针阔混交林 Temperate needle broad-leaved mixed forest	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	DB
				红松 <i>Pinus koraiensis</i>	EN
				紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	DB
				锥栗 <i>Castanea henryi</i>	DB
鼎湖山站 Dinghushan Station	23°09' N, 112°30' E	300	亚热带常绿阔叶林 Subtropical evergreen broad-leaved forest	锥栗 <i>Castanea henryi</i>	DB
				黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	EB
				云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	EB
西双版纳站 Xishuangbanna Station	21°41' N, 101°25' E	570	热带季雨林 Tropical monsoon forest	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	EB
				梭果玉蕊 <i>Barringtonia fusicarpa</i>	EB
				云树 <i>Garcinia cowa</i>	EB
千烟洲站 Qianyanzhou Station	26°44' N, 115°03' E	100	亚热带人工林 Subtropical plantation forest	湿地松 <i>Pinus elliotii</i>	EN
				马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	EN
				杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	EN
				木荷 <i>Schima superba</i>	EB

DB, 落叶阔叶树; EB, 常绿阔叶树; EN, 常绿针叶树。

DB, deciduous broad-leaved tree; EB, evergreen broad-leaved tree; EN, evergreen needle tree.

表2 4种森林类型的土壤特征(0–10 cm) (平均值±标准偏差)

Table 2 Soil characteristics of four forest types (0–10 cm) (mean ± SD)

森林类型 Forest type	pH	有机碳 Organic carbon (mg·g ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (mg·g ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (mg·g ⁻¹)
温带针阔混交林 Temperate needle broad-leaved mixed forest	5.48 ± 0.14	164.32 ± 8.48	13.04 ± 0.84	1.56 ± 0.25
热带季雨林 Tropical monsoon forest	4.66 ± 0.14	10.60 ± 1.68	1.13 ± 0.13	0.20 ± 0.04
亚热带常绿阔叶林 Subtropical evergreen broad-leaved forest	4.08 ± 0.07	32.80 ± 3.67	2.50 ± 0.26	0.29 ± 0.02
亚热带人工林 Subtropical plantation forest	4.54 ± 0.21	11.83 ± 3.55	0.86 ± 0.2	0.11 ± 0.01

$$N_{\text{resorption}}(\%) = \frac{(N_{\text{leaf}} - N_{\text{litter}})}{N_{\text{leafmax}}} \times 100 \quad (1)$$

$N_{\text{resorption}}$ 为养分再吸收率, N_{leaf} 为叶片的养分含量, N_{litter} 为凋落物的养分含量, N_{leafmax} 为植物生长最旺盛时叶片的养分含量(Milla *et al.*, 2005)。

采用成对比较*t*检验判断同森林类型下两群落间及同群落内乔木间C、N、P含量与C : N : P的差异。利用单因素方差分析法分别判断不同森林类型对叶片和凋落物C、N、P含量、C : N : P及N、P养分再吸收的差别。采用Tukey检验进行各水平间平均值的配对比较。

2 结果

2.1 不同区域森林的叶片与凋落物的C、N、P元素含量

4种森林类型中植物叶片的C含量变化幅度较大(370.10–568.00 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 鼎湖山站的黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)叶片C含量最高, 云南银柴(*Aporusa yunnanensis*)叶片C含量最低; 叶片N和P

含量在不同物种间的变化幅度非常大(N为7.75–36.30 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, P为0.45–2.72 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 西双版纳站的白颜树(*Gironniera subaequalis*)叶片N含量最高, 千烟洲站的湿地松(*Pinus elliottii*)叶片N含量最低; 长白山站的紫椴(*Tilia anurensis*)叶片P含量最高, 千烟洲站的湿地松叶片P含量最低。凋落物C含量的变化幅度为441.70–545.90 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 西双版纳常绿季雨林的凋落物C含量最高, 长白山站凋落物的C含量最低。凋落物的N含量变化幅度为8.60–18.80 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 千烟洲站的湿地松凋落物N含量最低。凋落物的P含量变化幅度为0.23–1.19 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 长白山站凋落物的P含量最高, 千烟洲站湿地松凋落物的P含量最低, 凋落物的N和P含量与新鲜叶片相比有显著下降(表3)。

2.2 不同区域森林的生态化学计量学特征

不同区域森林类型的植被的生态化学计量学主要特征见表4。温带针叶林叶片的C : N : P (321 : 13 : 1)显著低于亚热带的人工常绿针叶林(728 : 18 : 1), 亚热带常绿阔叶林叶片(561 : 22 : 1)明显高于热

表3 4种森林类型叶片和凋落物的C、N和P含量(平均值±标准偏差)
Table 3 Leaf and litter carbon, nitrogen and phosphorus content in four forest types (mean ± SD)

		树种 Tree species	<i>n</i>	碳含量 Carbon content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	氮含量 Nitrogen content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	磷含量 Phosphorus content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)
叶 Leaf	温带针阔混交林 Temperate needle broad-leaved mixed forest	红松 <i>Pinus koraiensis</i>	14	522.90 ± 21.00	15.20 ± 1.60	1.30 ± 0.30
		水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	4	455.52 ± 12.40	20.20 ± 2.60	1.36 ± 0.25
		紫椴 <i>Tilia anurensis</i>	3	484.90 ± 14.00	25.60 ± 3.30	2.33 ± 0.40
	热带季雨林 Tropical monsoon forest	云树 <i>Garcinia cowa</i>	12	445.97 ± 12.99	13.50 ± 1.30	0.81 ± 0.04
		梭果玉蕊 <i>Barringtonia fusicarpa</i>	12	490.35 ± 20.75	19.98 ± 2.04	1.30 ± 0.12
		白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	12	446.73 ± 19.80	31.00 ± 1.80	1.03 ± 0.10
	亚热带常绿阔叶林 Subtropical evergreen broad-leaved forest	锥栗 <i>Castanea henryi</i>	7	494.80 ± 27.48	19.00 ± 2.08	1.03 ± 0.23
		黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	7	548.60 ± 18.84	20.20 ± 1.36	1.15 ± 0.09
		云南银柴 <i>Aporusa yunnanensis</i>	7	374.87 ± 27.41	20.27 ± 1.05	0.90 ± 0.12
	亚热带人工林 Subtropical plantation forest	湿地松 <i>Pinus elliottii</i>	12	522.70 ± 19.62	10.02 ± 1.38	0.62 ± 0.13
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolat</i>	12	510.65 ± 15.06	10.88 ± 1.13	0.75 ± 0.11
		马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	12	522.59 ± 15.97	14.77 ± 1.68	1.02 ± 0.19
		木荷 <i>Superba schima</i>	12	490.85 ± 21.55	16.42 ± 2.34	0.63 ± 0.15
凋落物 Litter	温带针阔混交林	Temperate needle broad-leaved mixed forest	14	485.47 ± 28.17	12.94 ± 1.98	0.93 ± 0.21
	热带季雨林	Tropical monsoon forest	12	504.57 ± 21.96	17.05 ± 1.25	0.70 ± 0.08
	亚热带常绿阔叶林	Subtropical evergreen broad-leaved forest	6	514.12 ± 19.28	14.22 ± 2.21	0.43 ± 0.12
	亚热带湿地松人工林	Subtropical <i>Pinus elliottii</i> plantation	12	526.36 ± 17.97	5.63 ± 1.36	0.24 ± 0.09
	亚热带杉木人工林	Subtropical <i>Cunninghamia lanceolat</i> plantation	12	518.81 ± 16.41	7.47 ± 1.36	0.29 ± 0.06
	亚热带木荷人工林	Subtropical <i>Schima superba</i> plantation	12	486.28 ± 14.82	10.89 ± 1.01	0.30 ± 0.02
	亚热带马尾松人工林	Subtropical <i>Pinus massoniana</i> plantation	12	521.51 ± 16.40	7.72 ± 2.10	0.36 ± 0.15

带季雨林(442 : 19 : 1); 凋落物的C : N : P是温带针叶林最低(552 : 14 : 1), 亚热带人工常绿针叶林最高(1 950 : 27 : 1), 亚热带常绿阔叶林凋落物的C : N : P为1 305 : 35 : 1; 热带季雨林凋落物的C : N : P为723 : 24 : 1。

叶片的C : N在常绿阔叶林和常绿针叶林间差异极显著($p < 0.001$, $n = 36$), 且同一森林类型的针叶林群落间差异显著; 在同一森林群落内, 不同物种之间也有显著差异($p < 0.05$, $n = 12$), 如温带针阔混交林的红松(*Pinus koraiensis*)与水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)、亚热带常绿阔叶林的云南银柴与其他两树种之间均有显著差异($p < 0.05$, $n = 12$), 热带季雨林的白颜树与云树(*Garcinia cowa*)之间也存在显著差异($p < 0.05$, $n = 12$)。叶片的C : P在不同森林类型间及同一类型的两个群落间均差异极显著($p < 0.01$, $n = 12$), 其差异性与C : N类似。叶片的N : P也是常绿阔叶树种的白颜树最高(30.10), 亚热带人工林、热带季雨林与亚热带常绿阔叶林的其他植物居中, 温带针阔混交林的紫椴最低(10.99), 除了在亚热带人工林与热带季雨林的针叶与阔叶树种之间有显著差异外, 其余不同地域内的不同群落间无显著差异。亚热带人工林的凋落物的C : N和C : P显著高于其他三地的凋落物, 而不存在显著的林型差异。凋落物的N : P在各森林类型间无显著差异。

综合分析发现, 天然成熟林的C : N和C : P明显低于人工林的对应比值, 本研究中3个区域成熟林的C : N和C : P分别为25–26和321–561, 亚热带人工林的C : N和C : P分别为42和728, 显示不同区域的成熟林的C : N和C : P具有明显的一致性特征(表4)。

2.3 叶片的C、N、P含量及其计量比与气温和降水的关系

在4种森林类型的元素含量与化学计量比中, 植物叶片的C、P含量随着月平均气温的升高而增加, 但只有叶片的C含量与月平均气温的相关关系显著($p < 0.05$, $n = 126$), 叶片的N含量随着月平均气温的升高而降低(图1), 但其相关关系不显著($p > 0.05$, $n = 126$); 植物叶片的C、N、P化学计量与气温的关系是: 叶片的C : N和C : P与月平均气温是负相关关系, 但均不显著($p > 0.05$, $n = 126$), 植物叶片的N : P与月平均气温呈极显著负相关关系($p < 0.01$, $n = 126$)。

4个区域植物叶片的C含量与月降水量呈负相关关系, N和P含量与月降水量呈正相关关系, 但这3种相关性均不显著($p > 0.05$, $n = 126$); 植物叶片的C、N、P化学计量比与降水量的关系是: 叶片的C : N、C : P和N : P与月降水量均呈负相关关系, 但相关性不显著($p > 0.05$, $n = 126$)。

2.4 植被N、P养分的再吸收特征

在4个区域的森林类型中, 热带季雨林的N再吸收率特征与亚热带常绿阔叶林类似, 亚热带人工林与温带针阔混交林具有类似的N再吸收特征。亚热带人工常绿针叶林的N再吸收率与落叶阔叶林无显著差异, 温带针阔混交林的常绿针叶树与亚热带常绿阔叶林中的落叶阔叶树间无显著差异($p > 0.05$)。但比较而言, 人工成熟林比天然成熟林具有更高的N再吸收率。与之相比, 温带针阔混交林与热带季雨林的P再吸收率整体上低于亚热带人工林与亚热带常绿阔叶林, 但所有森林均保有较高的

表4 不同森林类型的生态化学计量特征

Table 4 Ecological stoichiometric characteristics of different forest types

森林类型 Forest type	C : N : P
温带针阔混交林 Temperate needle broad-leaved mixed forest	321 : 13 : 1
热带季雨林 Tropical monsoon forest	442 : 19 : 1
亚热带常绿阔叶林 Subtropical evergreen broad-leaved forest	561 : 22 : 1
亚热带人工林 Subtropical plantation forest	728 : 18 : 1
温带针阔混交林凋落物 Litter of temperate needle broad-leaved mixed forest	552 : 14 : 1
热带季雨林凋落物 Litter of tropical monsoon forest	723 : 24 : 1
亚热带常绿阔叶林凋落物 Litter of subtropical evergreen broad-leaved forest	1 305 : 35 : 1
亚热带人工林凋落物 Litter of subtropical plantation forest	1 950 : 27 : 1

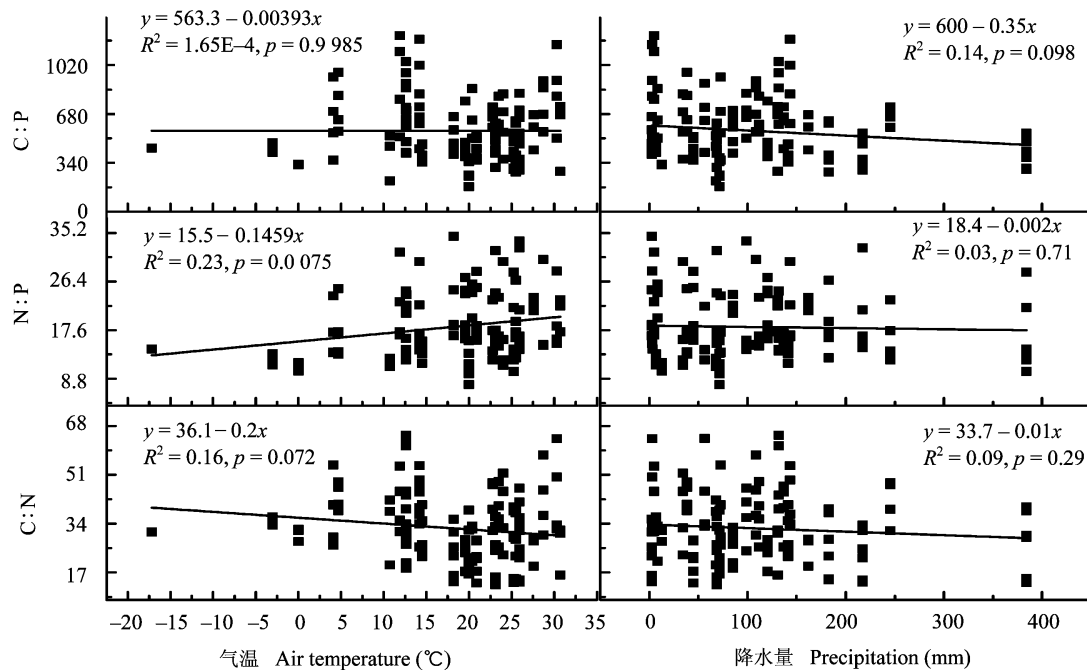


图1 不同区域叶片的碳氮磷计量比与月平均气温与降水量的关系。

Fig. 1 Relationships of C, N, P ratios of leaf in different regions with monthly average air temperature and precipitation.

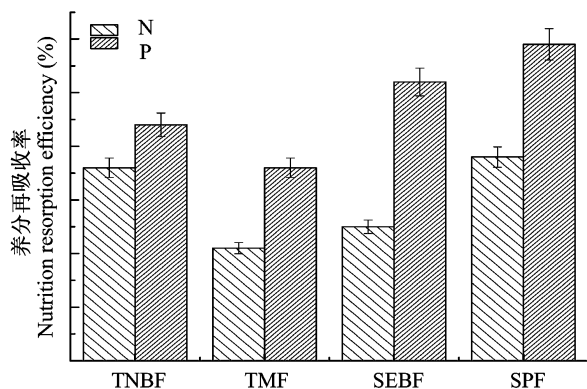


图2 不同区域森林的养分再吸收率(平均值±标准误差, $n = 3$)。SEBF, 亚热带常绿阔叶林; SPF, 亚热带人工林; TMF, 热带季雨林; TNBF, 温带针阔混交林。

Fig. 2 Nutrition resorption efficiency of forest in different regions (mean \pm SE, $n = 3$). SEBF, subtropical evergreen broad-leaved forest; SPF, subtropical plantation forest; TMF, tropical monsoon forest; TNBF, temperate needle broad-leaved mixed forest.

P再吸收率(图2)。

3 讨论

3.1 化学计量学特征的比较

在本研究中, 温带针阔混交林叶片的C:N:P

质量比为321:13:1 (折合成原子比分别为829:29:1), 显著低于全球森林叶片的C:N:P原子比1212:28:1 (McGroddy *et al.*, 2004)。亚热带人工林的C:N:P质量比为728:18:1 (原子比为1881:40:1), 亚热带常绿阔叶林的C:N:P质量比为561:22:1 (原子比为1449:49:1), 均显著高于全球水平, 热带季雨林的C:N:P质量比为442:19:1 (原子比为1142:42:1), 与全球水平较一致。温带针阔混交林与热带季雨林凋落物的C:N:P的原子比分别为1426:31:1和1868:53:1, 显著低于全球森林凋落物的C:N:P原子比(3007:45:1; McGroddy *et al.*, 2004), 亚热带人工林和亚热带常绿阔叶林凋落物的C:N:P原子比分别为5038:60:1和3371:78:1, 均高于全球森林凋落物的C:N:P原子比。与我国大尺度草原区的研究结果(He *et al.*, 2006, 2008)相比, 本研究中除了热带季雨林的白颜树的C:N(14.41)低于草原区叶片的C:N平均值(17.9), 其他所有树种的C:N均明显高于草原叶片的C:N平均值; 草原区叶片N:P的平均值(15.30)稍高于本研究中温带针阔混交林所有树木的N:P(11.05–14.94), 也高于亚热带人工林的马尾松(*Pinus massoniana*) (14.71)与杉木(*Cunninghamia*

lanceolata) (14.70), 与热带季雨林的梭果玉蕊 (*Barringtonia fuscicarpa*) (15.22)接近, 但是比本研究中亚热带常绿阔叶林的树种都小, 也小于亚热带人工林与热带季雨林的其它树种。

通过对比亚热带人工林与亚热带常绿阔叶林(刘兴诏等, 2010)的马尾松与木荷(*Schima superba*)发现, 亚热带人工林的马尾松与亚热带常绿阔叶林的马尾松叶片的全P含量相近, 但是其N含量只相当于鼎湖山马尾松叶片N含量的2/3, 从而使得亚热带人工林马尾松叶的N:P为14.48, 而亚热带常绿阔叶林的同类比值为22.70。亚热带人工林的木荷与亚热带常绿阔叶林的针阔混交林比较发现, 亚热带人工林中木荷的N、P含量均比亚热带常绿阔叶林中同类植物的含量低, 但由于P含量相对更低, 因此亚热带人工林的N:P反而比亚热带常绿阔叶林的高。

Han等(2005)的研究结果表明, 中国不同温度带的753种陆生植物叶片的N:P的几何平均值为14.4, 大于温带针阔混交林的N:P (12.51), 但小于其他3个区域森林类型的N:P (平均值为19.19)。与全球植被叶片的平均N:P (Reich & Oleksyn, 2004)相比, 同样只有温带针阔混交林的N:P平均值小于全球平均值13.8, 其他3个区域的树木平均值则远高于全球平均值。具体到树种, 只有温带针阔混交林的红松与紫椴的N:P (11.79和11.05)低于全球平均值, 其他所有树种的N:P均高于全球平均值。在区域尺度上, 叶片的C:N:P在区域内的不同生境、不同树种之间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)。

从全球的研究结果来看: 从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, 叶片的C:N、C:P和N:P逐次降低(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006)。本研究中也基本存在这种趋势, 但由于树种选择的差别, 热带季雨林与亚热带常绿阔叶林的变化与全球的结果并不完全相同(McGroddy *et al.*, 2004; 张林和罗天祥, 2004; Niklas, 2006), 且本研究中亚热带人工林的化学计量比基本高于同纬度区域的天然林。从本研究也可以看出, 在较小尺度上, 分布在同一地区的不同植被, 由于生活型的差异, 如温带针阔混交林中常绿针叶林的叶片的C:N、C:P高于落叶阔叶林;

亚热带人工林叶片的C:N显著高于亚热带常绿阔叶林与热带季雨林, 亚热带湿地松人工林的C:N与C:P最高, 此现象既反映了人工林植物叶片具有较高的C含量, 也表明在单位N、P养分条件下, 人工林植物的叶片建成效率显著高于天然成熟林植物, 当然这可能与亚热带人工林的林龄比天然成熟林低有关。

3.2 不同生活型森林植物的N、P养分适应特征

研究表明, 不同生活型植物叶片的养分含量存在明显差异(Aerts, 1996; Aerts & Chapin, 2000; Liu *et al.*, 2006), 通常落叶树叶片的养分含量高于常绿树, 阔叶树的养分含量高于针叶树。但本研究也发现有例外情况, 如亚热带常绿阔叶林的锥栗(*Castanea henryi*)的N含量小于本区域内的其他2个树种。本研究中低纬度地区植物的P含量显著低于高纬度地区的植物, 意味着低纬度地区树种较低的P吸收效率, 即: 与高纬度植物相比, 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, 相对而言, 低纬度地区的植物更易受P的限制, 高纬度地区的植物更易受N的限制, 被认为应具有更高的P或N再吸收效率(Chapin & Moilanen, 1991; Aerts & Chapin, 2000)。但是, 本研究的N、P养分再吸收结果并不完全支持上述结论, 即: 虽然亚热带人工林与亚热带常绿阔叶林比温带针阔混交林有更高的P再吸收效率, 但热带季雨林的P再吸收率低于温带针阔混交林; 而且温带针阔混交林的N再吸收效率虽高于亚热带常绿阔叶林与热带季雨林, 但低于处于低纬度的亚热带人工林。与阎恩荣等(2010)的研究结果相比, 本研究中的常绿阔叶林N的养分再吸收率略低, 而P的养分再吸收率明显较高; 本研究中常绿针叶林的N、P养分再吸收率均较高, 这可能与两地的树种组成差异相关。因此, 受N或P限制的植被并不一定具有高的N或P再吸收率, 不能简单地由植物叶片的某种养分含量低推导出生境中的相关养分供应不足, 或植被具有更高的养分再吸收效率。由此可见, 植被较高的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(阎恩荣等, 2010)。Killingbeck (1996)认为: 在系统进化上较近的植物具有相似的养分转移率, 养分转移可能只是物种固有的特征, 植物的遗传差异可能是影响叶片衰老前

后养分转移的主要因素(Oleksyn *et al.*, 2003; Luysaert *et al.*, 2005)。

3.3 叶片N和P的计量关系与月平均气温和降水量的关系

虽然叶片的N、P含量和C : N : P反映了植物对当地营养条件的适应, 但研究表明, 叶片的N、P含量和C : N : P仍然存在大尺度尤其是全球尺度的变化规律。Reich和Oleksyn (2004)对全球452个样点的研究发现, 随着年平均气温的升高, 叶片的N和P含量降低, 而N : P升高; 从热带到寒冷干旱的中纬度地区, N和P的含量升高, 这主要是由与温度有关的植物生理计量学和土壤年龄的生物地理梯度引起的; 越靠近赤道区域, 随着年平均气温的升高, N : P升高, 这是由于P是古老的热带土壤的主要限制因素, 而N是年轻的温带土壤和高纬度土壤的主要限制因素(Reich & Oleksyn, 2004; Lambers *et al.*, 2008)。本研究中N和P的含量并不随温度的升高而降低, 而是N : P与温度的关系显著, 这与Reich和Oleksyn (2004)在全球尺度的研究结果基本一致; 但是与任书杰等(2007)与Han等(2005)在中国尺度的研究结果并不一致, 可能与区域较小、代表性树种数量有限有关系。在热带地区, 年降水量在1 500–5 000 mm之间变化, 叶片的N : P与降水量也没有相关性(Townsend *et al.*, 2007), 这与本研究结果较一致。

4 结论

1) 亚热带人工林与其他区域的天然成熟林相比具有更高的C : N与C : P, 说明在相同的N、P养分条件下, 人工林植物叶片的碳固定效率要高于天然林, 这可能与人工林林龄较小有关; 同时, 即使3个站点在空间区域上差异较大, 但3个区域天然成熟林植物叶片的C : N与C : P较为相近, 反映了成熟林碳氮磷化学计量比趋同的特征;

2) 月平均温度与4个典型森林类型叶片的N : P具有较好的线性相关关系, 但与森林叶片的C : N和C : P并没有显著的线性相关关系;

3) 4种典型森林类型的N和P养分再吸收效率与当地土壤的养分状况并不完全一致, 土壤的N、P含量低并不一定导致当地植物的N、P再吸收效率高, 养分再吸收效率可能与物种的遗传属性更加相关;

4) 依靠树木的生活型(常绿阔叶、常绿针叶、落

叶阔叶和落叶针叶等森林类型)并不能直接判断某一树种的化学计量比, 因为植物的化学计量比不完全依赖于其生活型。

致谢 国家自然科学基金(30670312)、国家科技部“973”计划(2010CB833503)和中国科学院创新方向项目(KZCX2-YW-QN301)资助。

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 (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39, 153–170.
- Chapin FS III, Kedrowski RA (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga trees. *Ecology*, 64, 376–391.
- Chapin FS III, Moilanen L (1991). Nutritional 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, Vieira ICG, Martinelli LA (2007). Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*, 447, 995–998.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N : P stoichiometry. *BioScience*, 46, 674–684.
- 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 JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Gengrg 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 XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hogan EJ, Minnullina G, Smith RI, Crittenden PD (2010). Effects of nitrogen enrichment on phosphatase activity and nitrogen: phosphorus relationships in *Cladonia portentosa*. *New Phytologist*, 186, 911–925.
- Hou XY (侯学煜) (1982). *Chinese Vegetation Geology and Chemical Content of Dominant Plants* (中国植被地理及

- 优势植物化学成分). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Killingbeck KT (1996). Nutrients 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.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 95–103.
- Liu CJ, Berg B, Kutsch W, Westman CJ, Ilvesniemi H, Shen XH, Shen GR, Chen XB (2006). Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 438–444.
- Liu XZ (刘兴诏), Zhou GY (周国逸), Zhang DQ (张德强), Liu SZ (刘世忠), Chu GW (褚国伟), Yan JH (闫俊华) (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 64–71. (in Chinese with English abstract)
- Lu RK (鲁如坤) (2000). *Soil Agricultural Chemistry Analysis Methods* (土壤农业化学分析方法). Chinese Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese)
- Luyssaert S, Staelens J, de Schrijver A (2005). Does the commonly used estimator of nutrient resorption in tree foliage actually measure what it claims to? *Oecologia*, 144, 177–186.
- 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.
- Milla R, Castro-Diez P, Maestro-Martinez M, Montserrat-Marti G (2005). Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? *Plant and Soil*, 278, 303–313.
- Mulder C, Elser JJ (2009). Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology*, 15, 2730–2738.
- Niklas KJ (2006). Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 97, 155–163.
- Niva M, Svensson BM, Karlsson PS (2003). Nutrient resorption from senescing leaves of the clonal plant *Linnaea borealis* in relation to reproductive state and resource availability. *Functional Ecology*, 17, 438–444.
- Oleksyn J, Reich PB, Zytewski R, Karolewski P, Tjoelker MG (2003). Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia*, 136, 220–235.
- 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.
- Ren SJ (任书杰), Yu GR (于贵瑞), Tao B (陶波), Wang SQ (王绍强) (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEM. *Environmental Science* (环境科学), 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract)
- Richardson SJ, Allen RB, Doherty JE (2008). Shifts in leaf N : P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest. *Functional Ecology*, 22, 738–745.
- 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)
- 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.
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP, Bustamante MMC (2007). Controls over foliar N : P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88, 107–118.
- von Oheimb G, Power SA, Falk K, Friedrich U, Mohamed A, Krug A, Boschatzke N, Härdtle W (2010). N : P ratio and the nature of nutrient limitation in *Calluna*-Dominated Heathlands. *Ecosystems*, 13, 317–327.
- 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) (2008). N : P stoichiometry in secondary succession in 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)
- Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华), Guo M (郭明), Zhong Q (仲强), Zhou W (周武) (2010). C : N : P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 48–57. (in Chinese with English abstract)
- 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)

责任编辑: 黄建辉 实习编辑: 黄祥忠