植物生态学报 2024, **48** (6): 690-700 DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382
Chinese Journal of Plant Ecology http://www.plant-ecology.com

10年氮磷添加对海南尖峰岭热带雨林优势植物叶片非结构性碳水化合物的影响

俞庆水 倪晓凤 吉成均 朱江玲 唐志尧 方精云*

北京大学城市与环境学院, 生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘 要 非结构性碳水化合物(NSCs)包括淀粉和可溶性糖, 两者之间的相互转化可以增强植物对环境胁迫的抵抗力。热带雨林在陆地生态系统碳库和缓解气候变化中占有重要地位, 同时也是大气氮磷沉降的热点区域。目前, 热带雨林原始林和次生林优势植物叶片NSCs对长期氮磷输入的响应尚不清楚。该研究基于海南尖峰岭原始林和次生林10年的氮磷添加实验, 探究长期氮磷输入对两种森林各8个物种叶片NSCs的影响, 并分析叶片性状、光合作用参数和土壤养分含量与NSCs的关系。研究结果表明, 次生林优势植物叶片相对于原始林优势植物叶片有更高的可溶性糖和NSCs含量。低氮添加显著降低了原始林优势植物叶片淀粉的含量, 磷添加显著增加了原始林优势植物叶片可溶性糖的含量, 氮磷同时添加提高了原始林优势植物可溶性糖与淀粉的比值, 而氮磷添加对次生林优势植物叶片NSCs含量均无显著影响。两种森林8个物种的叶片NSCs含量均与叶片pH和比叶面积负相关, 而与叶片碳含量、光合速率和光合氮利用效率正相关。次生林土壤有效氮含量、总磷含量与叶片NSCs含量显著正相关。上述结果表明热带雨林优势植物叶片NSCs受到叶片性状和土壤养分的综合影响。该研究从叶片碳经济角度揭示了原始林优势植物相对于次生林优势植物对大气氮磷沉降的响应更敏感, 并呼吁加强对热带原始雨林的保护。

关键词 热带雨林; 次生林; 氮沉降; 磷沉降; 非结构性碳水化合物

俞庆水, 倪晓凤, 吉成均, 朱江玲, 唐志尧, 方精云 (2024). 10年氮磷添加对海南尖峰岭热带雨林优势植物叶片非结构性碳水化合物的影响. 植物生态学报, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

Effects of 10-year nitrogen and phosphorus additions on leaf non-structural carbohydrates of dominant plants in tropical rainforests in Jianfengling, Hainan

YU Qing-Shui, NI Xiao-Feng, JI Cheng-Jun, ZHU Jiang-Ling, TANG Zhi-Yao, and FANG Jing-Yun*

Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Non-structural carbohydrates (NSCs) include starch and soluble sugars, the transformation of which enhances plant resistance to environmental stresses. Tropical rainforests play an important role in the carbon (C) pool of terrestrial ecosystems and in mitigating climate change, and they are also hotspots for atmospheric nitrogen (N) and phosphorus (P) deposition. To date, the response of leaf NSCs of dominant plants in primary and secondary forests to long-term N and P inputs is unclear.

Methods We investigated the effects of long-term N and P inputs on leaf NSCs of eight species from each of the primary and secondary forests based on a 10-year N and P addition experiment in Jianfengling, Hainan, and analyzed the relationships of NSCs with each of the leaf traits, photosynthesis parameters, and soil nutrients.

Important findings Dominant plant leaves in the secondary forest had higher soluble sugar and NSCs contents than that in the primary forest. Low N addition significantly reduced the content of starch, P addition significantly increased the content of soluble sugar, and combined N and P additions enhanced the ratio of soluble sugar and starch in dominant plant leaves of primary forest; whereas N and P additions did not impact the NSCs content of dominant plant leaves of secondary forest. In the two forests, leaf NSCs content of eight species were negatively correlated with leaf pH and specific leaf area, while positively correlated with leaf C content, photosynthesis rate, and photosynthetic N use efficiency. There was significant positive relationship between leaf NSCs and each of

收稿日期Received: 2023-12-18 接受日期Accepted: 2024-02-26
基金项目: 国家自然科学基金(31988102)和中国博士后科学基金(2023M740040)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31988102) and the China Postdoctoral Science Foundation (2023M740040).
* 通信作者Corresponding author (jyfang@urban.pku.edu.cn)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

soil available N, total P contents in secondary forest. These results suggest that leaf NSCs of dominant plants is jointly impacted by leaf traits and soil nutrients in tropical rainforests. From the perspective of the leaf C economy, our study demonstrates that dominant plants are more sensitive to atmospheric N and P deposition in primary than in secondary forests, thereby highlighting the importance of protecting tropical primary rainforests.

Key words tropical rainforest; secondary forest; nitrogen deposition; phosphorus deposition; non-structural carbohydrates

Yu QS, Ni XF, Ji CJ, Zhu JL, Tang ZY, Fang JY (2024). Effects of 10-year nitrogen and phosphorus additions on leaf non-structural carbohydrates of dominant plants in tropical rainforests in Jianfengling, Hainan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

自工业革命以来, 人类活动的加剧导致大气氮沉降日益增加(Gu et al., 2013), 中国2011–2015年间平均大气氮沉降速率为20 kg·hm^{-2}·a^{-1} (Yu et al., 2019)。持续增加的大气氮沉降已经让我国15%的陆地超过富营养化临界值(Zhao et al., 2017)。与此同时, 在中国的南亚热带和热带地区, 大气氮沉降的同时伴随着磷沉降(Wang et al., 2015)。氮磷同时输入会增加土壤中氮磷养分的可利用性, 进而影响土壤养分循环, 改变生态系统的结构和功能(Vitousek et al., 1997, 2010; Yu et al., 2023)。

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSCs), 主要是指糖和淀粉, 两者在植物的生长和发育过程中起到至关重要的作用, 包括养分运输、能量代谢和渗透调节等(Hartmann & Trumbore, 2016)。当碳同化超过维持植物生长的碳需求时, 可溶性糖会转化为淀粉(Chapin III et al., 1990)。当碳同化不足以支持代谢活动时, 可以降解淀粉产生能量(Sulpice et al., 2014; Thalmann & Santelia, 2017)。He等(2020)收集了来自47个树种的52项实验研究的数据, 并进行了meta分析, 以评估不同树种器官(叶、茎和根)中可溶性糖、淀粉和总NSCs含量对干旱强度和持续时间的响应。结果表明, 随着实验时间的延长, 各器官淀粉含量减少, 叶片可溶性糖含量增加, 严重干旱下各器官可溶性糖的变化幅度均大于轻中度干旱。总的来说, 淀粉与可溶性糖之间的相互转化能够调节营养物质的积累和分配, 从而提高植物对环境胁迫的抵抗力(Dietze et al., 2014)。全球尺度meta分析结果也表明氮添加提高了叶片可溶性糖含量, 降低了叶片淀粉含量, 而对茎的淀粉和可溶性糖含量没有显著影响(Du et al., 2020)。陈轶群等(2022)发现植物叶片NSCs含量存在显著的种间差异, 磷添加显著影响了叶片淀粉和NSCs含量, 其中黑嘴蒲桃(*Syzygium bullockii*)和紫玉盘(*Uvaria microcarpa*)叶片NSCs含量对氮添加的响应较为敏感, 而山蒲桃(*S. levinei*)和竹节(*Carallia brachiata*)叶片NSCs含量对磷添加的响应较为敏感。

热带森林占地球陆地总初级生产力约1/3, 占地球陆地植被碳储量的一半(Lewis et al., 2015)。原始林遭到破坏后自然发育而形成的次生林占热带雨林的1/3 (王洪峰, 2008), 在缓解全球气候变化中具有重要地位(Pan et al., 2011)。前人研究表明原始林和次生林在大气氮磷沉降下, 土壤养分循环具有明显差异(Yu et al., 2023), 然而这两种不同类型的森林优势植物叶片NSCs对氮磷添加的响应仍不清楚。本研究基于海南尖峰岭10年(2010年10月至2020年9月)养分添加实验, 分析长期氮磷添加下原始林和次生林8种优势植物叶片NSCs的响应, 旨在从植物生理角度为探讨热带雨林植物对大气氮磷沉降的适应机制提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于海南岛尖峰岭国家级自然保护区。该保护区内的热带雨林是中国面积最大、保存最完整的原始热带雨林之一, 其中热带山地雨林(海拔650–1 200 m)面积达163 km^2。本研究在原始热带山地林(108.89° E, 18.74° N)和次生热带山地林(108.86° E, 18.74° N)分别进行了氮磷养分添加实验。原始林是未受人类活动干扰的成熟森林, 次生林是20世纪60–70年代被砍伐的原始森林经过自然恢复而形成的次生森林(Xu et al., 2015)。尖峰岭山地雨林垂直结构复杂, 乔木、灌木和草本层结构明显, 具有较高的植物多样性。原始林乔木(胸径(DBH) > 5 cm) 290种, 隶属于52科93属, 壳斗科和樟科为优势科。原始林内主要优势物种分别为: 红毛丹(*Nephelium lappaceum*)、白颜树(*Ginonniera subaequalis*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)和九节

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

(*Psychotria asiatica*)。次生林乔木199种, 隶属于50科97属, 壳斗科和茜草科为优势科, 受人类活动干扰的次生林内除了与原始林有相同的常见种外, 还包含了一些更新物种如黧蒴锥(*Castanopsis fissa*)、山乌桕(*Triadica cochinchinensis*)、方枝蒲桃(*Syzygium tephrodes*)和鹅掌柴(*Schefflera octophylla*)等。这两种森林类型的气候条件相似, 但在土壤养分和树种组成方面存在很大差异(Yu et al., 2023) (表1)。两个地点的年平均气温分别为19.7 ℃和20.0 ℃, 年降水量均为2 198 mm (Zhou et al., 2013), 土壤主要是红黄壤。尖峰岭的大气氮和磷沉降量分别约为9 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$和1 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$ (Du et al., 2016)。

1.2 实验设计

尖峰岭原始林和次生林养分添加实验始于2010年9月, 是中国东部森林养分添加平台(NCCEF)研究站点之一(Du et al., 2013)。实验采用完全随机区组设计: 原始林和次生林各有3个区组, 每个区组包括6个处理, 每个处理重复3次, 共36个20 m × 20 m的样方。这些处理包括对照(CK), 3个水平的氮添加: N25 (25 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)、N50 (50 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)、N100 (100 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$), 磷添加: P50 (50 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$), 和氮磷添加: N50P50 (氮磷各50 $kg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)。氮和磷分别以溶于30 L水中的$NH_4NO_3$和$Ca(H_2PO_4)_2$的形式添加。养分添加的样方喷洒30 L氮肥或磷肥溶液, 或同时喷洒两种肥料, 而对照处理则喷洒等量的水, 不施任何肥料, 全年每月进行一次施肥处理。

1.3 叶片样品采集

本研究于2020年10月采集了叶片样本, 在原始林和次生林中分别采集了自乔木层至草本层的8个优势物种。两种森林中共有的7种植物分别是: 红毛丹、白颜树、九节、厚壳桂、多刺鸡藤(*Calamus tetradactyloides*)、棕竹(*Rhapis excelsa*)和射毛悬竹(*Ampelocalamus actinotrichus*)。此外, 还从原始林和次生林中分别选取了粗毛野桐(*Hancea hookeriana*)和柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)。其中红毛丹、粗毛野桐、白颜树、厚壳桂均为常绿乔木, 九节、柏拉木、棕竹均为灌木, 多刺鸡藤和射毛悬竹分别是藤本和草本。根据该研究地点之前的研究(马素辉, 2020), 8个物种中的红毛丹、白颜树、厚壳桂、粗毛野桐、九节均是处理样方中的优势种。在每个样方中, 每个物种选取3株个体, 每株个体采集若干片树冠中上部阳面的健康成熟叶片。采样后, 立即将叶片样品保存在冰盒中, 然后转移到实验室, 并立即保存在–20 ℃冰箱中。

1.4 叶片NSCs含量和叶片性状

本研究采用标准蒽酮比色法测量叶片NSCs含量(DuBois et al., 1956)。具体实验步骤如下: (1)在20 mL试管中加入0.2 g鲜叶并与蒸馏水混合, 然后将样品消化两次, 每次30 min; (2)过滤后的样品用蒸馏水进一步稀释, 以提取可溶性糖; (3)将滤液中的固体残留物移至50 mL烧瓶中, 用15 mL蒸馏水消化15 min; (4)冷却至室温后, 加入2 ml 9.2 $mol \cdot L^{-1}$ $HClO_4$来水解残渣中的淀粉; (5) 15 min后, 用蒸馏水过滤溶液, 以提取淀粉。用紫外可见分光光度计(UV2900, 恒平公司, 上海)在630 nm波长处测定吸光度, 以确定溶液中可溶性糖和淀粉含量。在250

表1 海南尖峰岭原始林和次生林样地基本信息(平均值±标准差)
Table 1 Stand characteristics of primary and secondary forests in Jianfengling, Hainan (mean ± *SD*)

因子 Factor	原始林 Primary forest	次生林 Secondary forest
年平均气温 Mean annual air temperature (℃)	19.7 ± 0.9	20.0 ± 0.7
年降水量 Mean annual precipitation (mm)	2 198	2 198
年平均相对湿度 Mean annual relative humidity (%)	89.4 ± 0.8	95.0 ± 0.7
平均胸径 Mean diameter at breast height (cm)	22.43	10.18
平均树高 Mean tree height (m)	18.19	9.31
物种丰富度 Species richness	290	199
生物量 Biomass ($t \cdot hm^{-2}$)	476.2 ± 59.3	505.5 ± 55.2
密度(株·hm^{-2}) Stand density ($ind \cdot hm^{-2}$)	4 092	7 717
基面积 Basal area ($m^2 \cdot hm^{-2}$)	52.3	45.3
凋落物产量 Litterfall production ($Mg \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)	8.2 ± 0.4	8.0 ± 0.9
土壤pH Soil pH	4.5 ± 0.2	4.4 ± 0.1
土壤有机碳含量 Soil organic carbon content ($mg \cdot g^{-1}$)	21.5 ± 0.2	25.9 ± 1.5
土壤总氮含量 Soil total nitrogen content ($mg \cdot g^{-1}$)	1.7 ± 0.2	2.1 ± 0.1
土壤总磷含量 Soil total phosphorus content ($mg \cdot g^{-1}$)	0.13 ± 0.03	0.16 ± 0.03

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

mL锥形瓶中准确称取1 g碎树叶, 然后加入10 mL去离子水(即质量比为1:10)。混合物以250 r·min^{-1}的速度振荡并离心5 min。最后, 用pH计测量上清液的pH。在之前的研究(Yu et al., 2022b)中, 我们测量了多个植物叶片性状, 包括叶片碳、氮和磷含量、比叶面积(SLA)以及最大光合速率(*A*)、光合氮利用效率(PNUE)等光合参数。

1.5 土壤理化性质

该研究地点之前已有研究测定并分析了土壤理化性质, 包括土壤总碳、氮、磷以及有效氮和有效磷含量(Yu et al., 2022a)。

1.6 统计分析

本研究采用混合线性模型研究植物物种、森林类型、氮和磷添加以及它们之间的相互作用对叶片NSCs的总体影响, 并将区组作为随机因子。为满足正态性假设, 必要时对数据进行对数转换, 并使用Shapiro-Wilk正态性检验评估数据的正态性。采用方差分析和多重比较来分析两种森林类型和氮磷处理之间叶片NSCs的差异。此外, 还研究了原始林和次生林每个植物物种对养分添加的响应。最后, 采用一般线性模型来探讨叶片pH、叶片碳含量、比叶面积、光合参数与叶片NSCs之间的关系, 以及土壤养分与叶片NSCs之间的关系。所有统计分析均基于R 4.0.5软件进行。

2 结果

2.1 不同森林类型和养分添加下优势物种叶片的NSCs

总体而言, 混合线性模型的结果(表2)表明, 8种植物的叶片NSCs、可溶性糖和淀粉含量均存在显著差异。受森林类型的显著影响, 次生林优势物种的叶片NSCs和可溶性糖含量均高于原始林(表2; 图1)。

在原始林中, 低氮添加显著降低了叶片淀粉含量(图2A), 磷添加则显著提高了可溶性糖含量(图2B), 氮磷添加显著提高了可溶性糖与淀粉含量之比(图2D)。然而, 所有养分处理对次生林的叶片NSCs含量都没有影响(图2E–2D)。从原始林中各个植物物种的响应来看, 高氮添加只显著提高了棕竹的叶片可溶性糖含量(附录I), 且高氮添加和氮磷添加下可溶性糖与淀粉含量之比也显著提高。但在次生林中, 所有植物物种都没有明显的响应(附录II)。

2.2 叶片NSCs与叶片性状的关系

在原始林中, 叶片淀粉含量与叶片性状无显著相关关系(图3)。然而, 在次生林中叶片淀粉含量与叶片pH和碳含量呈负相关关系, 与比叶面积、光合速率和光合氮利用效率呈正相关关系(图4)。在两种森林中均发现, 叶片可溶性糖含量与叶片pH和比叶面积呈负相关关系, 与叶片碳含量、光合速率和光合氮利用效率呈正相关关系; 叶片可溶性糖与淀粉含量之比与叶片碳含量呈正相关关系, 而与比叶面积呈负相关关系; 叶片总NSCs含量与叶片pH和比叶面积呈负相关关系, 而与叶片碳含量、光合速率和光合氮利用效率呈正相关关系(图3, 图4)。

2.3 叶片NSC与土壤理化性质的关系

在原始林中, 仅发现可溶性糖含量与土壤总碳含量呈显著负相关关系(图5)。而在次生林中(图6), 土壤总磷含量与淀粉含量和NSCs含量呈显著正相关关系, 而与可溶性糖与淀粉含量比值负相关; 土壤有效氮含量与可溶性糖含量和NSCs含量呈正相关关系。

表2 海南尖峰岭植物物种、森林类型、养分添加及其相互作用对叶片非结构性碳水化合物的影响
Table 2 Effects of plant species, forest types, nutrient additions and their interactions on leaf non-structural carbohydrates (NSCs) in Jianfengling, Hainan

固定效应 Fixed effect	淀粉含量 Starch content	可溶性糖含量 Soluble sugar content	可溶性糖/淀粉 Soluble sugar/starch	非结构性碳水化合物含量 NSCs content
物种 Species	***	***	***	***
森林类型 Forest type	ns	*	ns	**
氮添加 Nitrogen (N) addition	ns	ns	*	*
磷添加 Phosphorus (P) addition	ns	ns	ns	ns
氮添加×磷添加 N addition × P addition	ns	ns	ns	ns
物种×森林类型 Species × forest type	ns	**	ns	ns
森林类型×氮添加 Forest type × N addition	ns	ns	***	ns
森林类型×磷添加 Forest type × P addition	ns	**	ns	ns

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; ns, $p > 0.05$.

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

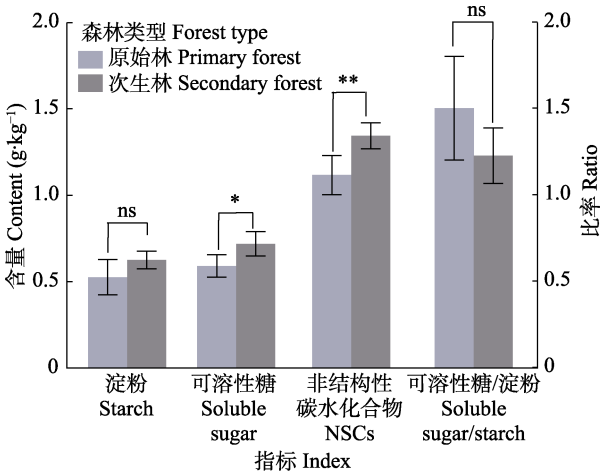


图1 海南尖峰岭原始林和次生林优势植物叶片淀粉、可溶性糖和总非结构性碳水化合物含量以及可溶性糖与淀粉含量之比(平均值±标准差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$。

Fig. 1 Contents of leaf starch, soluble sugar and non-structural carbohydrates (NSCs), and ratio of soluble sugar content to starch content of dominant plants in primary and secondary forests in Jianfengling, Hainan (mean ± *SD*). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ns, $p > 0.05$.

3 讨论

叶片NSCs是植物体内重要的碳库，在植物新陈代谢过程中发挥着重要作用，因此NSCs的变化是植物应对环境胁迫的重要策略(Adams et al., 2013)。本研究基于海南尖峰岭10年的养分添加实验，分析了长期氮磷添加对原始林和次生林优势植物叶片NSCs的影响。就森林类型而言，次生林优势植物叶片相对于原始林优势植物叶片有更高的可溶性糖和NSCs含量，这可能是因为相同物种在演替早期比后期有更高的生长速率，因而更快的光合固碳过程提高了可溶性糖和NSCs含量(Hartmann & Trumbore 2016)。前人研究表明物种特性是决定NSCs含量变化的主要因素(刘万德等, 2017)，本研究结果也表明植物叶片NSCs含量确实存在显著的种间差异。

就样方水平而言，低氮添加显著降低了原始林优势植物叶片淀粉的含量，磷添加显著增加了原始

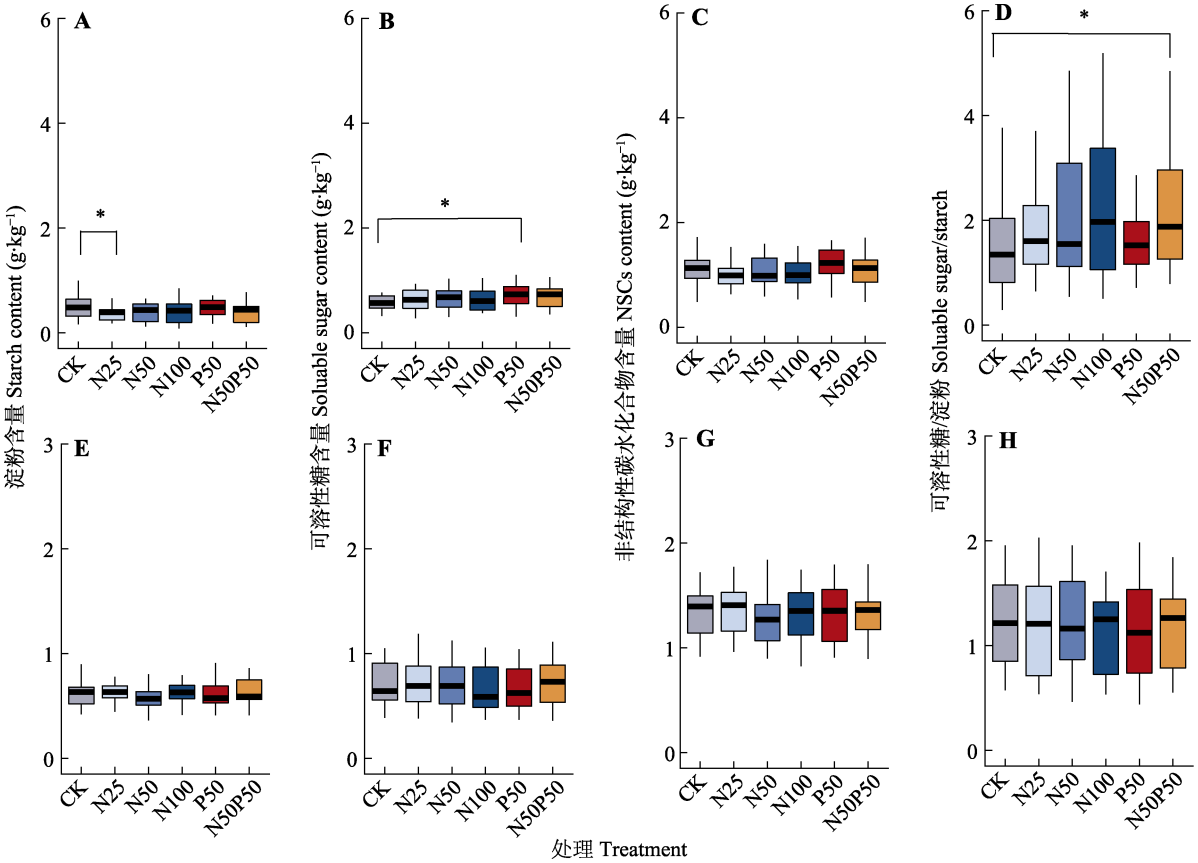


图2 海南尖峰岭原始林(**A–D**)和次生林(**E–H**)各处理优势植物叶片可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物含量以及可溶性糖与淀粉含量之比。*, $p < 0.05$。CK, 对照; N25, 氮添加(25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50, 氮添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100, 氮添加(100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50, 氮(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})、磷(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})同时添加; P50, 磷添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。

Fig. 2 Contents of leaf soluble sugar, starch and total non-structural carbohydrates (NSCs), and ratio of soluble sugar content to starch content of dominant plants across fertilization treatments in primary (**A–D**) and secondary (**E–H**) forests in Jianfengling, Hainan. *, $p < 0.05$. CK, control; N25, nitrogen addition (25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50, nitrogen addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100, nitrogen addition (100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50, nitrogen (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) and phosphorus (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) addition; P50, phosphorus addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

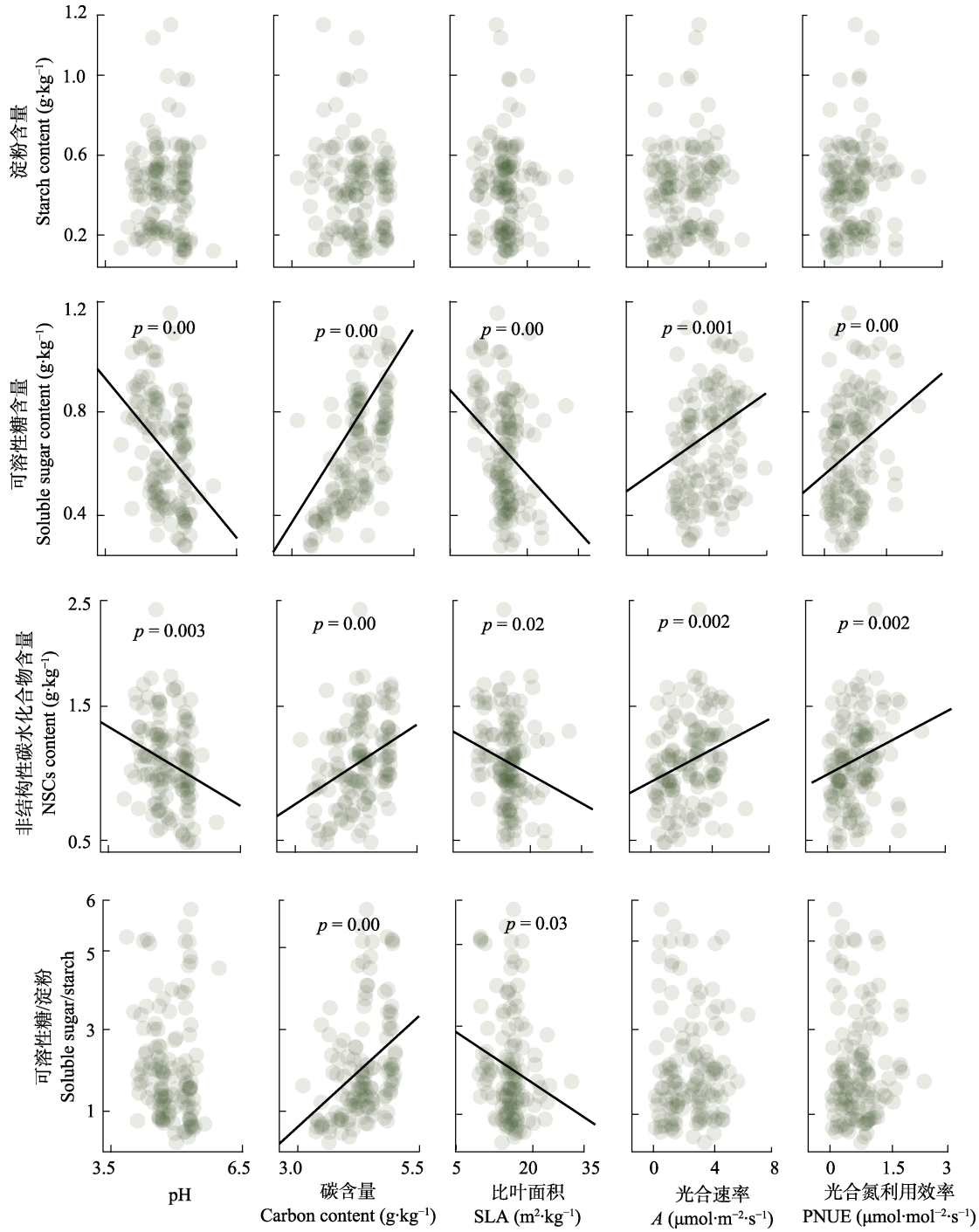


图3 海南尖峰岭原始林植物叶片非结构性碳水化合物含量与叶片pH、碳含量、比叶面积、光合速率以及光合氮利用效率间的线性关系。

Fig. 3 Linear relationships between leaf non-structural carbohydrates contents (NSCs) and the leaf pH, carbon content, specific leaf area (SLA), photosynthetic rates (*A*) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) across plant species of primary forest in Jianfengling, Hainan.

林优势植物叶片可溶性糖的含量, 而对次生林优势植物叶片NSCs含量无显著影响, 这说明不同演替阶段的森林优势植物叶片NSCs含量对氮磷添加的响应不同。物种或者生活型之间的响应差异可能是导致次生林样方水平上叶片NSCs含量对养分添加无显著响应的一个重要原因(Würth et al., 2005)。全球范围的meta分析也表明氮添加会降低叶片淀粉含量(Du et al., 2020), 本研究的结果与之一致, 可能的原因是氮输入会提高植物的代谢活动, 如呼吸作用, 促进对叶片NSCs, 尤其是淀粉的消耗, 从而满

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

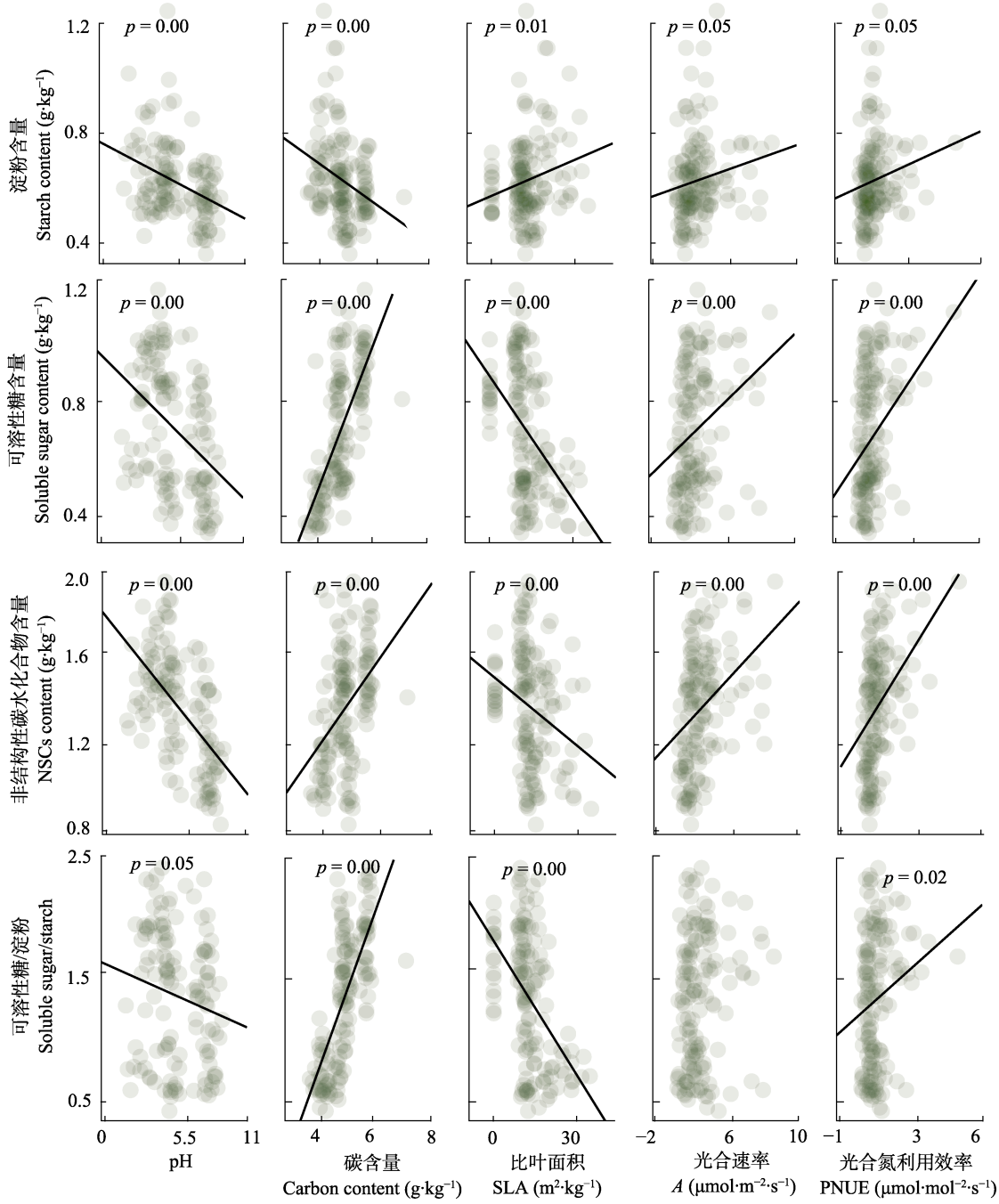


图4 海南尖峰岭次生林植物叶片非结构性碳水化合物含量与叶片pH、碳含量、比叶面积、光合速率以及光合氮利用效率间的线性关系。

Fig. 4 Linear relationships between leaf non-structural carbohydrates contents (NSCs) and the leaf pH, carbon content, specific leaf area (SLA), photosynthetic rates (*A*) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) for all species of secondary forest in Jianfengling, Hainan.

足维持呼吸活动所需的高碳水化合物需求。此外, 磷添加显著提高了原始林优势植物叶片的可溶性糖含量和可溶性糖与淀粉含量之比, 可能的原因是热带雨林长期受到磷限制(Cunha et al., 2022), 外源磷输入缓解了植物磷限制, 提高了光合速率从而有利于叶片可溶性糖的积累。而磷添加并未提高淀粉和总的NSCs含量, 这可能是因为研究所在的热带雨林地区温度高, 代谢快, 多数植物并不需要储存淀粉而是直接转化成了可溶性糖。

分析两种森林优势植物叶片NSCs与叶片性状

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

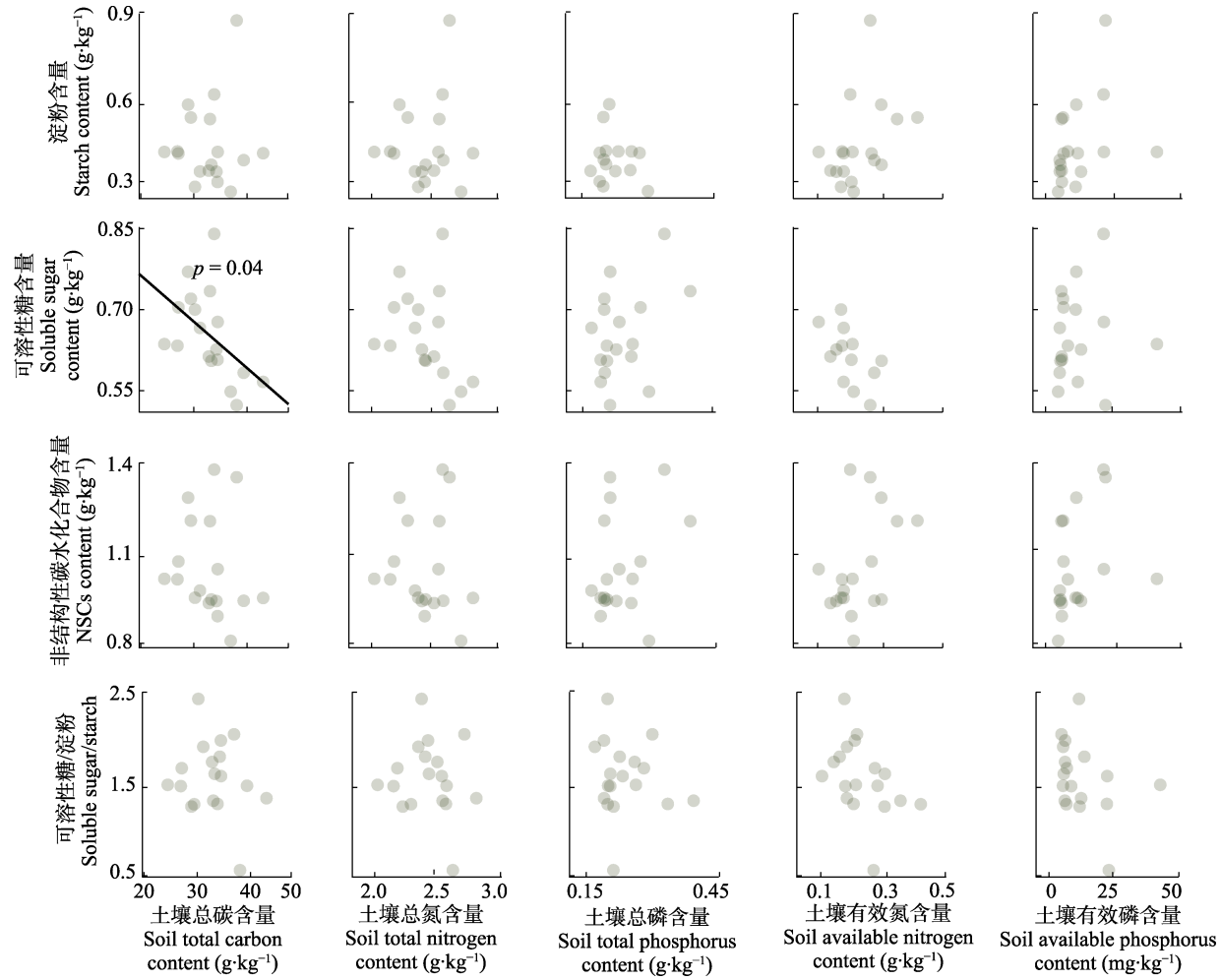


图5 海南尖峰岭原始林优势植物叶片非结构性碳水化合物含量与土壤化学性质间的关系。

Fig. 5 Relationship between leaf non-structural carbohydrates contents (NSCs) of dominant plants and soil chemical properties in primary forest in Jianfengling, Hainan.

和光合作用参数之间的关系, 本研究发现原始林和次生林优势植物叶片NSCs均与叶片pH和比叶面积呈显著负相关关系, 而与叶片碳含量、光合速率和光合氮利用效率呈显著正相关关系。这表明叶片NSCs含量变化受到植物叶片性状和光合作用过程的综合影响(Zhang et al., 2022)。具体来说, 叶片pH与可溶性糖以及总的NSCs含量显著负相关, 说明叶片pH低的物种叶片NSCs含量较高。叶片pH是植物功能性状中的一个重要指标(Cornelissen et al., 2011), 是叶片能量运转、新陈代谢、养分平衡等生理活动的重要调节因素。当pH较低时, 叶片可能会通过提高NSCs含量来应对环境胁迫。另外, 光合作用参数与NSCs含量存在显著的正相关关系, 表明提高光合速率尤其是提高叶片的光合氮利用效率, 有利于叶片NSCs的积累。进一步分析土壤理化性质与NSCs的关系, 发现次生林NSCs含量与土壤总磷、土壤有效氮含量均正相关, 这表明土壤氮、磷养分含量可以调控叶片NSCs的变化。

4 结论

本研究通过热带雨林10年的氮磷添加实验, 分析了长期氮磷添加对原始林和次生林各8种植物叶片NSCs的影响。研究结果表明原始林和次生林优势植物叶片NSCs含量有显著差异, 并且两种森林优势植物叶片NSCs对氮磷添加的响应不同。低氮添加会显著降低原始林优势植物叶片淀粉含量, 而磷添加会显著提高优势植物叶片可溶性糖含量, 氮磷添加对次生林优势植物叶片NSCs含量无显著影响。两种森林优势植物NSCs含量变化受到叶片性状和土壤养分含量的综合调控。

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

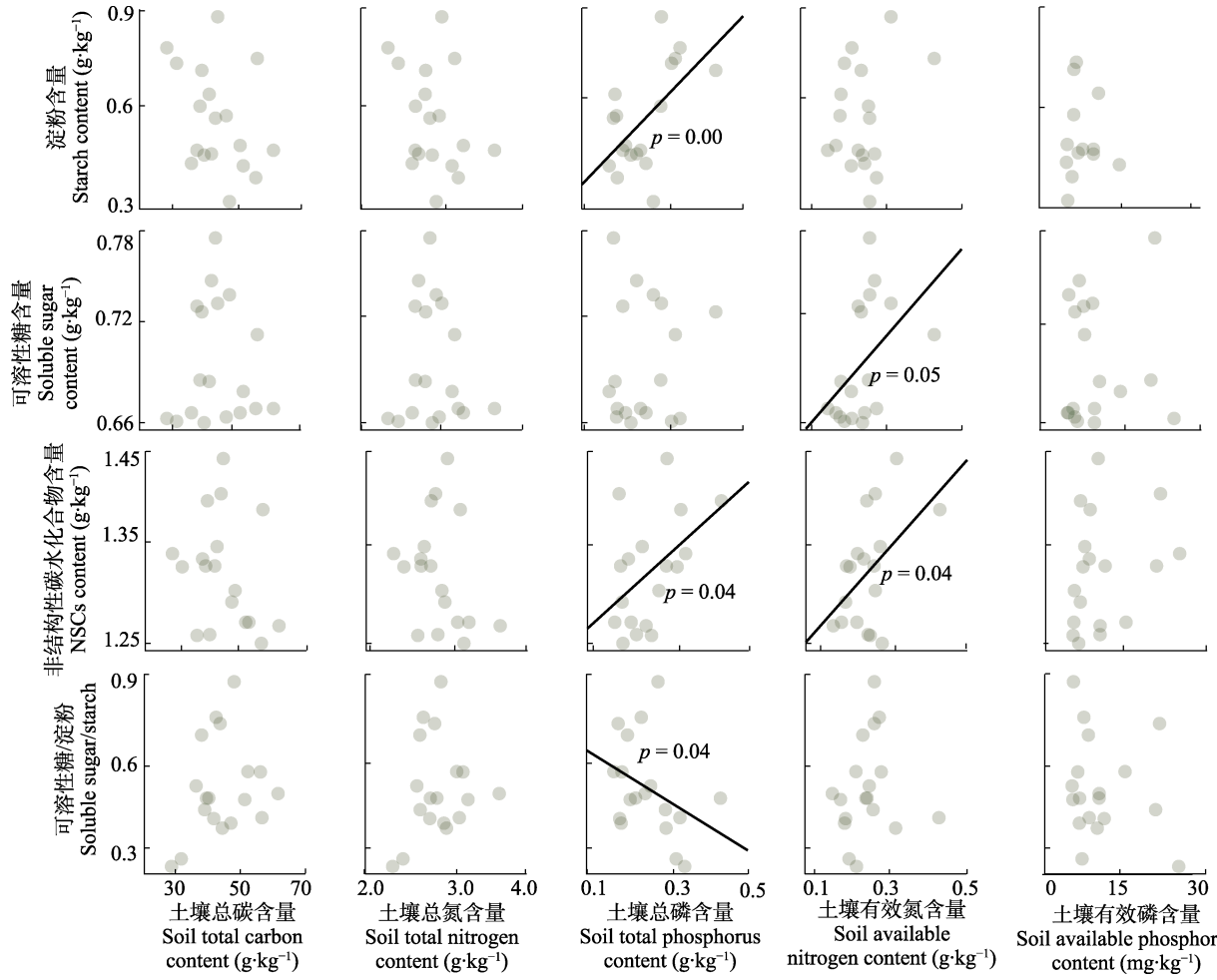


图6 海南尖峰岭次生林优势植物叶片非结构性碳水化合物含量与土壤化学性质之间的关系。

Fig. 6 Linear relationships between leaf non-structural carbohydrates contents (NSCs) of dominant plants and soil chemical properties in secondary forest in Jianfengling, Hainan

参考文献

Adams HD, Germino MJ, Breshears DD, Barron-Gafford GA, Guardiola-Claramonte M, Zou CB, Huxman TE (2013). Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytologist*, 197, 1142-1151.

Chapin III FS, Schulze E, Mooney HA (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423-447.

Chen YQ, Wang YY, Yu YH, Wen ZJ, Peng ZT, Zhou Q, Mo QF (2022). Seasonal changes of leaf non-structural carbohydrate of plants in different layers and its responses to nitrogen and phosphorus additions in a secondary tropical forest. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 255-265. [陈轶群, 王艺颖, 于耀泓, 温珍杰, 彭钟通, 周庆, 莫其锋 (2022). 热带次生林不同林层植物叶片非结构性碳水化合物的季节变化及其对氮磷添加的响应. 生态学报, 42, 255-265.]

Cornelissen JHC, Sibma F, van Logtestijn RSP, Broekman RA, Thompson K (2011). Leaf pH as a plant trait: species-driven rather than soil-driven variation. *Functional Ecology*, 25, 449-455.

Cunha HFV, Andersen KM, Lugli LF, Santana FD, Aleixo IF, Moraes AM, Garcia S, Di Ponzio R, Mendoza EO, Brum B, Rosa JS, Cordeiro AL, Portela BTT, Ribeiro G, Coelho SD, et al. (2022). Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity. *Nature*, 608, 558-562.

Dietze MC, Sala AN, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA, Richardson AD, Vargas R (2014). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-687.

Du E, de Vries W, Han W, Liu X, Yan Z, Jiang Y (2016). Imbalanced phosphorus and nitrogen deposition in China's forests. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 16, 8571-8579.

Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013). NEECF: a project of

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428-435.

Du Y, Lu RL, Xia JY (2020). Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. *Functional Ecology*, 34, 1525-1536.

DuBois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350-356.

Gu B, Chang J, Min Y, Ge Y, Zhu Q, Galloway JN, Peng C (2013). The role of industrial nitrogen in the global nitrogen biogeochemical cycle. *Scientific Reports*, 3, 2579. DOI: 10.1038/srep02579.

Hartmann H, Trumbore S (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—From what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211, 386-403.

He WQ, Liu HY, Qi Y, Liu F, Zhu XR (2020). Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Global Change Biology*, 26, 3627-3638.

Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D (2015). Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, 349, 827-832.

Liu WD, Su JR, Li SF, Lang XD, Huang XB, Zhang ZJ (2017). Variation of non-structural carbohydrates for the dominant species in a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(6), 1-9. [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 张志钧 (2017). 云南普洱季风常绿阔叶林主要树种非结构性碳水化合物变异分析. 林业科学, 53(6), 1-9.]

Ma SH (2020). *Effects of Nitrogen and Phosphorus Addition on Main Processes of Carbon Cycle in Tropical Montane Rainforests in Jianfengling, Hainan Island, China*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. [马素辉 (2020). 氮和磷添加对海南尖峰岭热带山地雨林碳循环主要过程的影响. 博士学位论文, 北京大学, 北京].

Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, et al. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988-993.

Sulpice R, Flis A, Ivakov AA, Apelt F, Krohn N, Encke B, Abel C, Feil R, Lunn JE, Stitt M (2014). *Arabidopsis* coordinates the diurnal regulation of carbon allocation and growth across a wide range of photoperiods. *Molecular Plant*, 7, 137-155.

Thalmann M, Santelia D (2017). Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*, 214, 943-951.

Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737-750.

Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5-15.

Wang HF, He BX, Zeng LH, Zhou Q, Zhong WH (2008). Studies on the distribution, types and area of the tropical secondary forests in China. *Forestry Science and Technology of Guangdong Province*, 24(2), 65-73. [王洪峰, 何波祥, 曾令海, 周庆, 钟伟华 (2008). 中国热带次生林分布、类型与面积研究. 广东林业科技, 24(2), 65-73.]

Wang R, Balkanski Y, Boucher O, Ciais P, Peñuelas J, Tao S (2015). Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nature Geoscience*, 8, 48-54.

Würth MKR, Peláez-Riedl S, Wright SJ, Körner C (2005). Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 143, 11-24.

Xu H, Li YD, Liu S, Zang R, He F, Spence JR (2015). Partial recovery of a tropical rain forest a half-century after clear-cut and selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1044-1052.

Yu G, Jia Y, He N, Zhu J, Chen Z, Wang Q, Piao S, Liu X, He H, Guo X, Wen Z, Li P, Ding G, Goulding K (2019). Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 12, 424-429.

Yu QS, Ma SH, Ni XF, Jiang L, Zhou Z, Zhu JL, Ji CJ, Tang ZY, Cheng XL, Fang JY (2023). A test of the mycorrhizal-associated nutrient economy framework in two types of tropical rainforests under nutrient enrichments. *Forest Ecosystems*, 10, 100083. DOI: 10.1016/j.fecs.2022.100083.

Yu Q, Ma S, Ni X, Ni X, Guo Z, Tan X, Zhong M, Abu Hanif M, Zhu J, Ji C, Zhu B, Fang J (2022a). Long-term phosphorus addition inhibits phosphorus transformations involved in soil arbuscular mycorrhizal fungi and acid phosphatase in two tropical rainforests. *Geoderma*, 425, 116076. DOI: 10.1016/j.geoderma.2022.116076.

Yu QS, Ni XF, Cheng XL, Ma SH, Tian D, Zhu B, Zhu JL, Ji CJ, Tang ZY, Fang JY (2022b). Foliar phosphorus allocation and photosynthesis reveal plants' adaptative strategies to phosphorus limitation in tropical forests at different successional stages. *Science of the Total Environment*, 846, 157456. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.157456.

Zhang G, Maillard P, Mao Z, Brancheriau L, Engel J, Gérard B, Fortunel C, Maeght JL, Martínez-Vilalta J, Ramel M, Nourissier-Mountou S, Fourtier S, Stokes A (2022). Non-structural carbohydrates and morphological traits of leaves, stems and roots from tree species in different climates. *BMC Research Notes*, 15, 251. DOI: 10.1186/s13104-022-06136-7.

Zhao YH, Zhang L, Chen YF, Liu XJ, Xu W, Pan YP, Duan L (2017). Atmospheric nitrogen deposition to China: a model analysis on nitrogen budget and critical load

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

exceedance. *Atmospheric Environment*, 153, 32-40.

Zhou Z, Jiang L, Du EZ, Hu HF, Li YD, Chen DX, Fang JY (2013). Temperature and substrate availability regulate soil respiration in the tropical mountain rainforests, Hainan Island, China. *Journal of Plant Ecology*, 6, 325-334.

责任编委: 阎恩荣　责任编辑: 乔鲜果

附录I　海南尖峰岭原始林8个植物物种叶片的非结构性碳水化合物含量

Supplement I　Leaf non-structural carbohydrates contents of eight plant species in primary forest in Jianfengling, Hainan
https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2023.0382-S1.pdf

附录II　海南尖峰岭次生林8个植物物种叶片的非结构性碳水化合物含量

Supplement II　Leaf non-structural carbohydrates contents of eight plant species in secondary forest in Jianfengling, Hainan
https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2023.0382-S2.pdf

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

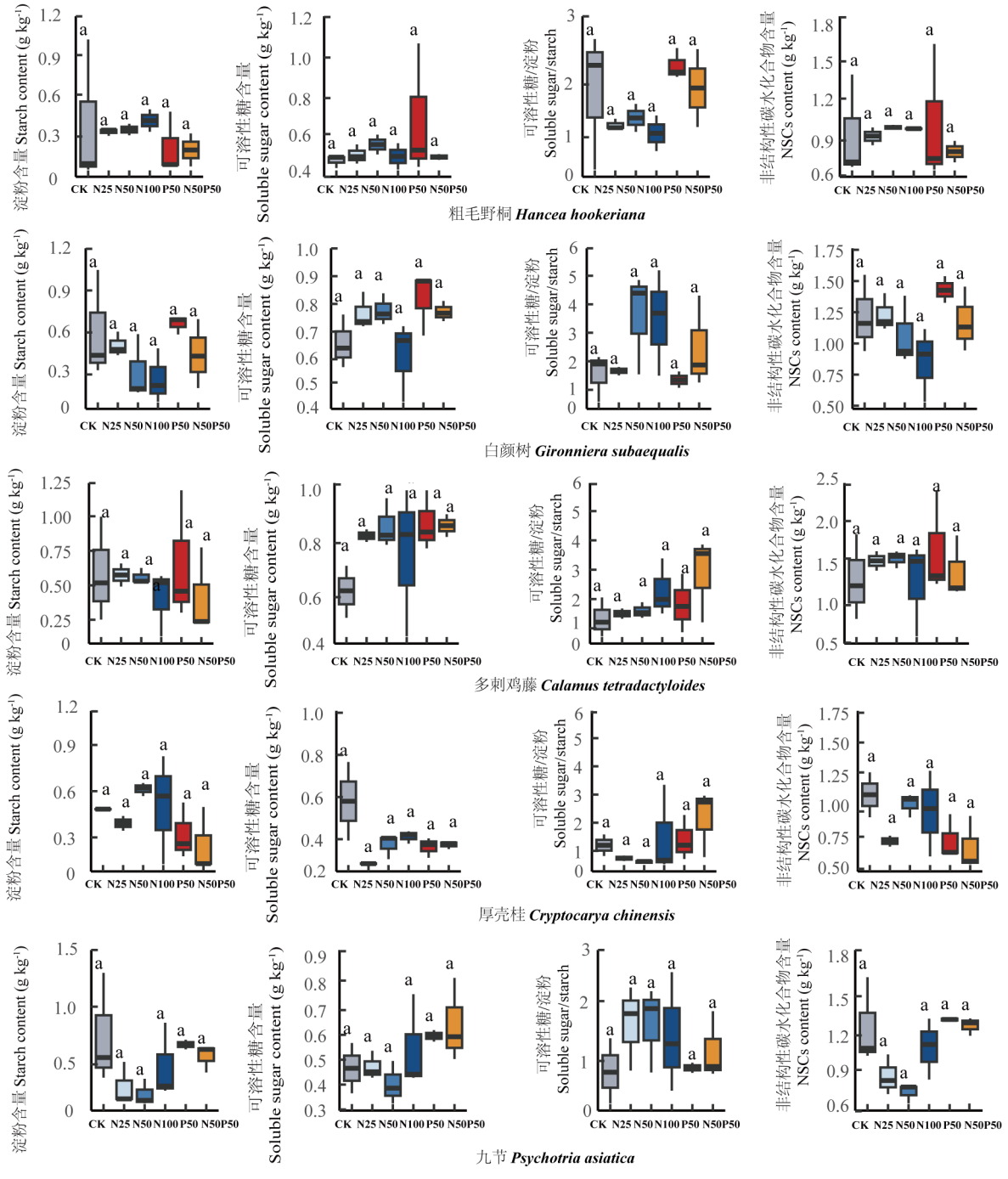
俞庆水，倪晓凤，吉成均，朱江玲，唐志尧，方精云 (2024). 10年氮磷添加对海南尖峰岭热带雨林优势植物叶片非结构性碳水化合物的影响. 植物生态学报, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

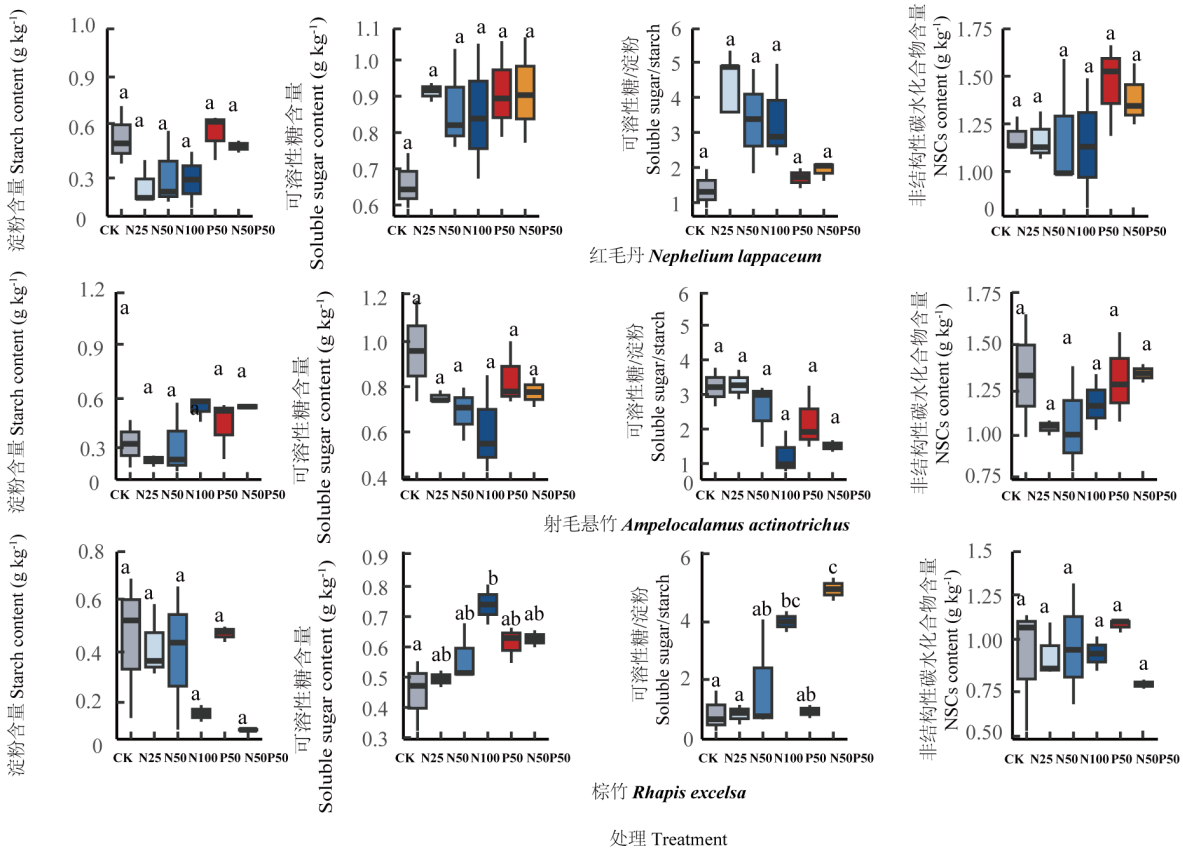
Yu QS, Ni XiaoF, Ji CJ, Zhu JL, Tang ZY, and Fang JY (2024). Effects of 10-year nitrogen and phosphorus additions on leaf non-structural carbohydrates of dominant plants in tropical rainforests in the Jianfengling, Hainan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2023.0382

附录I 海南尖峰岭原始林8个植物物种叶片的非结构性碳水化合物含量

Supplement I Leaf non-structural carbohydrates contents of eight plant species in primary forest in Jianfengling, Hainan





不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CK，对照; N25，氮添加(25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50，氮添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100，氮添加(100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50，氮(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})、磷(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})同时添加; P50，磷添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。

Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$). CK, control; N25, nitrogen addition (25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50, nitrogen addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100, N addition (100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50, nitrogen (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) and phosphorus (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) addition; P50, phosphorus addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。

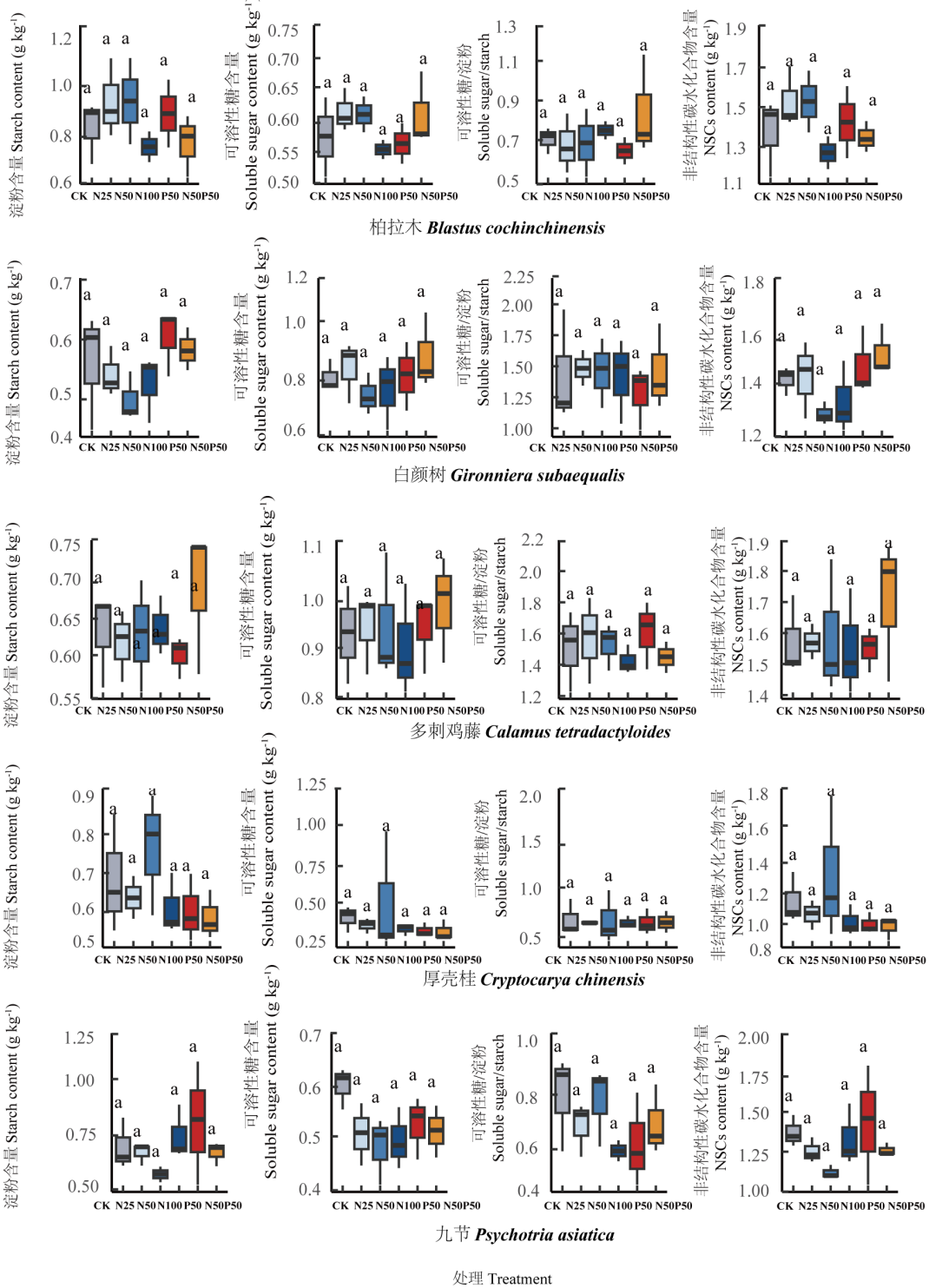
俞庆水, 倪晓凤, 吉成均, 朱江玲, 唐志尧, 方精云 (2024). 10年氮磷添加对海南尖峰岭热带雨林优势植物叶片非结构性碳水化合物的影响. 植物生态学报, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

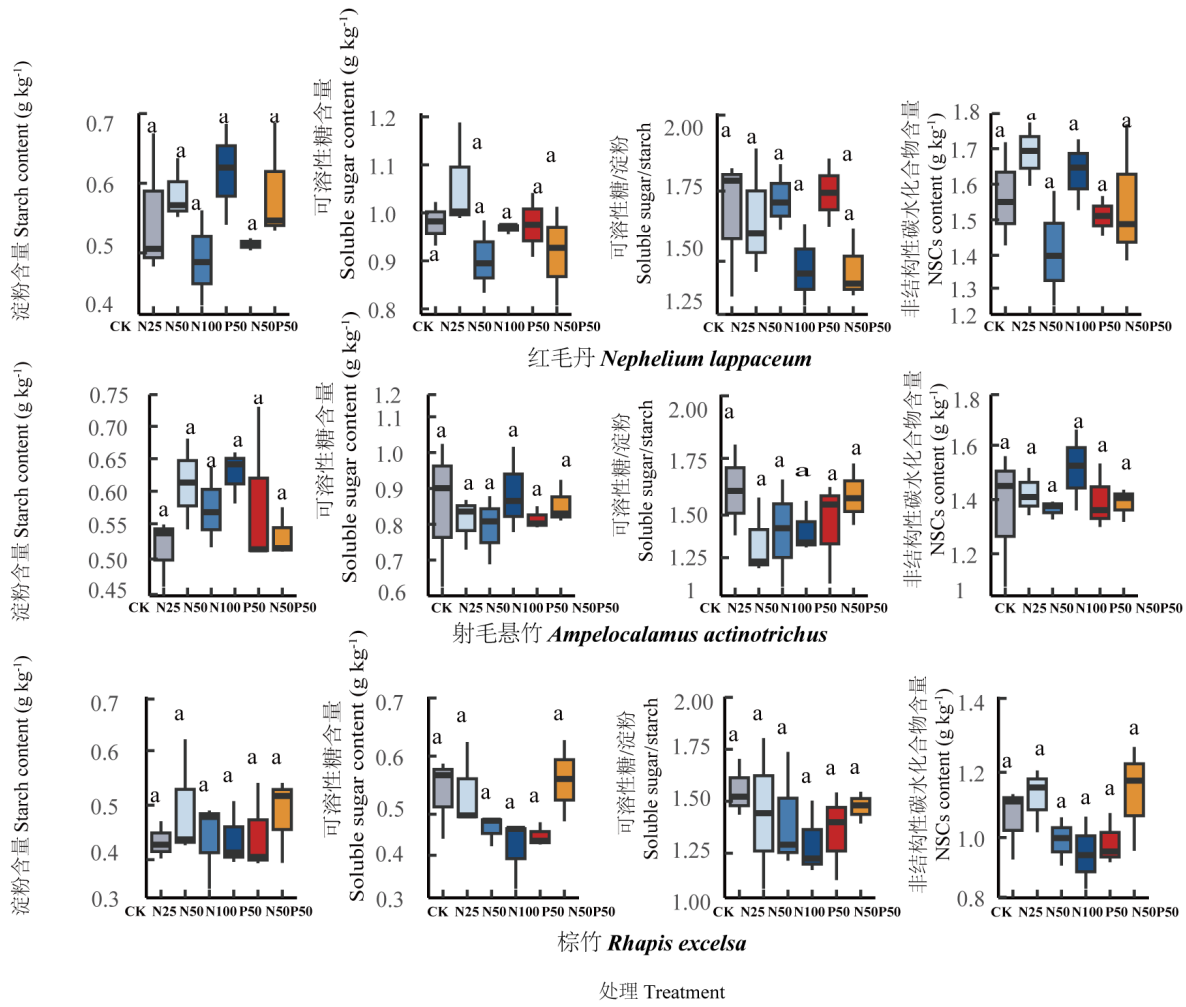
Yu QS, Ni XiaoF, Ji CJ, Zhu JL, Tang ZY, and Fang JY (2024). Effects of 10-year nitrogen and phosphorus additions on leaf non-structural carbohydrates of dominant plants in tropical rainforests in the Jianfengling, Hainan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 690-700. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0382

http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2023.0382

附录II 海南尖峰岭次生林8个植物物种叶片的非结构性碳水化合物含量

Supplement II Leaf non-structural carbohydrates contents of eight plant species in secondary forest in Jianfengling, Hainan





不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CK，对照; N25，氮添加(25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50，氮添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100，氮添加(100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50，氮(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})、磷(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})同时添加; P50，磷添加(50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。

Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$). CK, control; N25, nitrogen addition (25 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N50, nitrogen addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}); N100, N addition (100 kg·hm^{-2}·a^{-1}) ; N50P50, nitrogen (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) and phosphorus (50 kg·hm^{-2}·a^{-1}) addition; P50, phosphorus addition (50 kg·hm^{-2}·a^{-1})。