

中国南方 5 个地区木本植物根及叶片 N、P 生态化学计量学特征

卢宏典^{1,2}, 靳冰洁^{1,2}, 钟全林^{1,2,3}, 马玉珠^{1,2}, 郭炳桥^{1,2}, 郑媛^{1,2}, 李曼^{1,2}, 程栋梁^{1,2,3*}

(1. 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; 2. 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007;
3. 福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007)

摘要: 氮(N)、磷(P)是维系植物生长发育的两种重要的基础营养元素。区域尺度范围的 N、P 元素化学计量研究可以更好地认识陆地生态系统的空间尺度格局变化。同时, 与植物体内各个器官之间(如根叶之间)的 N、P 含量密切相关, 使其能够快速应对外部环境变化, 调节生长速率, 使生物体达到最适生长。选取西双版纳、贡嘎山、鼎湖山、武夷山和尤溪 5 个中国南方地区的木本植物(以乔木为主)为研究对象, 分析了植物根、叶器官内部以及器官之间的 N、P 化学计量学特征。结果表明, 上述 5 个地区相同器官的 N、P 含量变幅较大, 造成地区间养分含量的差异可能是由于土壤养分、温度和降水。同一地区植物不同器官的 N、P 含量都是叶大于根。根或叶内部的 N-P、N-N:P 以及 P-N:P 基本呈现等速比例关系, 表明在各器官内部 N、P 含量相互促进的作用明显。根、叶之间的 N 含量、P 含量以及 N:P 则呈现异速比例关系。说明不同器官之间对某种养分的分配彼此相互影响、相互协调。

关键词: N 含量; P 含量; 氮磷比; 生态化学计量学; 木本植物; 器官

中图分类号: X171

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2016)03-0481-08

Stoichiometric characteristics of N and P in woody plant roots and leaves in five districts of Southern China

LU Hongdian^{1,2}, JIN Bingjie^{1,2}, ZHONG Quanlin^{1,2,3}, MA Yuzhu^{1,2},
GUO Bingqiao^{1,2}, ZHENG Yuan^{1,2}, LI Man^{1,2}, CHENG Dongliang^{1,2,3}

(1. College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007;

2. State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007;

3. Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Physiology and Ecology, Fuzhou 350007)

Abstract: Nitrogen (N) and phosphorus (P) are two important foundational nutrition elements for plant growth and development. Stoichiometric characteristics of N and P at a regional scale can help us better understand spatial pattern variations of the terrestrial ecosystem. Meanwhile, the concentrations of N and P in different plant organs are closely related and they can quickly respond to the changes of the external environment and regulate the growth rate of plants, allowing plants reach the optimum growth status. This paper analyzed the stoichiometric characteristics of N and P in roots and leaves of plants in Xishuangbanna, Gonggashan, Dinghushan, Wuyishan and Youxi in South China. At Xishuangbanna, Gonggashan or Dinghushan, we used data of N and P content in roots or leaves from a data set and the other data were derived from the field experimental analysis in Wuyishan and Youxi region. Allometric scaling relations of N, P and N: P in roots and leaves were analyzed using standardized major axis estimation (SMA). The results showed that big changes in N and P contents existed between roots and leaves from the above 5 regions; N and P contents in the leaves were higher than those in the roots. The difference in nutrient content of inter-regional plants may be resulted from the soil nutrients, temperature and precipitation. Allometric scaling

收稿日期: 2016-01-06

基金项目: 国家自然科学基金(31170374, 31370589, 31170596), 福建省杰出青年基金(2013J06009), 福建省教育厅新世纪人才支持计划(JA12055), 福建省种业创新项目(2014S1477-4)和福建省产学研重大项目(2014N5008)共同资助。

作者简介: 卢宏典, 硕士研究生。E-mail: skyrim_1116@126.com

* 通信作者: 程栋梁, 教授, 博士生导师。E-mail: chengdl02@aliyun.com

relation of N vs. P, N vs. N: P and P vs. N: P in roots or leaves was not related significantly. It is suggested that the function which N, P promoted mutually in organs was obviously. Through the regression analysis of 5 organs, the N, P contents among different organs were also highly correlated, which demonstrates that nutrient allocation between different organs interacts with each other and coordinate mutually.

Key words: N content; P content; N: P ratio; stoichiometry; woody plants; organs

生态化学计量学(ecological stoichiometry)的主要研究方向是生物系统能量平衡和多种化学元素(主要是C、N、P)之间的平衡协调,以及这种平衡与生态系统之间的相互作用。该研究领域将分子、细胞、有机体、种群、生态系统和全球尺度等生物学科的不同层次有机地统一起来^[1-4]。生态化学计量学作为一门新兴学科,其发展迅速,已经派生了两个重要的具体理论,即动态平衡理论和生长速率理论^[4]。生长速率理论(growth rate hypothesis, GRH)主要研究生物体的C:N:P化学计量比、RNA分配和与有机体生活史相关的机制^[2,5]。生长速率理论(GRH)早期的主要研究对象是异养生物,如浮游动物和地上昆虫等^[6],而后才对植物等自养生物的适用性加以研究。该理论认为生物体应该改变它们体内的C:N:P比来适应不同养分环境下生长速率的改变,生长速率高的生物体其应该具有较低的N:P比值^[6-7]。因此,这一理论对于有机体,尤其是植物等光合自养生物如何维持体内养分平衡以及改变N:P比值,达到最优状态以应对环境的变化选择具有重要的指导意义。

植物的生长需要各种不同的营养元素。研究表明自然界所有不同种类的植物大约需要30种元素用以维持其生长发育,部分营养元素需求较大(C、N、P、K等),而其余元素相对需求量很小(Mn、Zn、Fe等)^[8-9]。植物如何吸收利用养分对于其制定适应环境的生长策略、生物量分配、植物特性形成等方面都具有重要的作用。植物的养分分配主要表现在某一器官内部的不同养分含量以及某一种元素在植物整体不同器官间的含量差异。氮(N)、磷(P)通常被认为是限制陆生植物生长的两种主要限制性元素^[7,10]。而氮磷比(N:P)则被看作是对植物生长起到限制性作用的营养元素的指示剂,其在决定群落结构和功能方面是一个不可忽视的衡量标准^[11-13]。植物的各个器官彼此协调影响,共同维系有机体的生长发育。一个器官的养分含量可能在很大程度上受到进化史或者是与之共存的其他器官生理上的相互影响^[14]。目前,关于植物叶片的氮、磷含量和化学计量学特征的研究开展得较多,且研究对象多涉及世界以及全国范围^[15-16],而针对我国南、北方中观地域研究范围的整株植物各个器官内部以及相互

之间营养元素动态变化及化学计量特征的研究还有待展开。

基于此,本试验选择中国南方5个典型热带亚热带(西双版纳、贡嘎山、鼎湖山、武夷山和尤溪)地区的木本植物为主要研究对象,探讨不同地区植物根与叶间的N、P含量及N:P值,同时研究根、叶内部N、P及N:P的异速比例关系以及不同器官之间的养分含量,这将为研究我国南方木本植物器官间的化学计量特征提供参考,同时也为提高森林养分利用及生产力给予借鉴。

1 材料与方法

1.1 数据来源与实验地概况

研究所采用的数据来自于3个观测站及两个实验样地,分别为西双版纳、贡嘎山、鼎湖山、武夷山和尤溪。其中前3个地区的实验数据收集自《中国生态系统定位观测与研究数据集》中的“各层优势植物和凋落物的矿质元素含量与能值”一节,用于比较分析。西双版纳的数据来自于《森林生态系统卷(云南西双版纳站1998—2006)》;鼎湖山的数据来自于《森林生态系统卷(广东鼎湖山站1998—2008)》;贡嘎山的数据来自于《森林生态系统卷(四川贡嘎山站1995—2006)》。本文中的实验区分别位于福建省三明市尤溪县以及福建省南平市武夷山市境内的乔木天然群落内,分别测量选取该地区30种具有代表性的木本植物,实验数据由野外采集测量获得。通过查阅及实验分析共计收集了128条数据,将数据标准化后剔除两个标准差之外的异常数据,共计获得114条数据进行分析,分析时将数据集观测站内不同观测林场的数据进行综合整体处理作为整体,不加以区分。

西双版纳的数据来自云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测站,位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇的葫芦岛,地理位置为101°16'E~21°55'N,海拔570 m。属于北热带季风气候区,年平均气温21.5℃,终年无霜,年均降雨量1557 mm。该地植被类型为热带雨林与季雨林,主要包括:云树(*Garcinia cowa*)、油茶(*Camellia oleifera*)、南方紫金牛(*Ardisianeriifolia*)、木奶果(*Baccaurearamiflora*)等。贡嘎山的数据来自于

贡嘎山观测站内的峨眉冷杉成熟林观景台综合观测场, 地理坐标为 $101^{\circ}59'19''\text{E}\sim 29^{\circ}34'23''\text{N}$, 面积 $145.7\text{万}\text{m}^2$ 。样地年均温 4.2°C , 年降水 $1757.8\sim 2175.4\text{mm}$, 植被类型为常绿针叶林, 采集的数据主要包括: 峨眉冷杉 (*Abies fabri*)、针刺悬钩子 (*Rubus pungens*)、冬瓜杨 (*Populus purdomii*) 等。鼎湖山森林生态系统定位研究站位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区, 地处南亚热带北缘, 居 $23^{\circ}09'21''\sim 23^{\circ}11'30''\text{N}$, $112^{\circ}30'39''\sim 112^{\circ}33'41''\text{E}$, 年平均温度 20.9°C , 年降雨 1564mm , 植被类型为亚热带常绿阔叶林, 此处主要采集的乔木为: 马尾松 (*Pinus massoniana*)、木荷 (*Schima superba*)、锥 (*Castanopsis chinensis*)、桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) 等。

野外样品采集实验区其中一处位于福建省三明市尤溪县, 地理位置为 $26^{\circ}06'17''\sim 26^{\circ}06'20''\text{N}$, $118^{\circ}04'17''\sim 118^{\circ}04'48''\text{E}$, 平均海拔 $400\sim 650\text{m}$, 地处中亚热带, 属于季风湿润性气候, 年平均气温约 19.2°C , 年降水量在 $1400\sim 1800\text{mm}$ 左右, 实验区乔木层优势种主要有米楮 (*Castanopsis carlesii*)、山杜英 (*Elaeocarpus sylvestris*)、木荷 (*Schima superba*) 等。所收集的数据来源以乔木为主, 灌木为辅。另一处野外实验区位于福建省武夷山市, 地理位置 $27^{\circ}27'31''\sim 28^{\circ}04'49''\text{N}$, $117^{\circ}37'22''\sim 118^{\circ}19'44''\text{E}$, 地处中亚热带, 武夷山四季气温较均匀、温和湿润, 年平均气温约 $12\sim 13^{\circ}\text{C}$, 1 月均温 3°C 左右, 极端最低气温可达 -15°C , 7 月均温 $23\sim 24^{\circ}\text{C}$; 年降水量在 2000mm 以上, 是福建省降水量最多地区。年相对湿度高达 85% , 雾日在 100 天以上。实验区乔木层包括杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauc*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、拟赤杨 (*Alniphyllum fortunei*) 等。

1.2 样品采集与研究方法

对于自行采样测量数据的实验部分, 于生长季 (2013 年 9 月) 对优势种进行样品采集。采用典型样地法设置 3 个面积 $20\text{m}\times 50\text{m}$ 的调查样地, 样地间距大于等于 100m , 每个样地设置 10 个 $10\text{m}\times 10\text{m}$ 的样方, 对样方内的每个树种选取长势近似的 4~5 株对其叶片和根进行采样, 其中叶片在每棵样株的东、南、西、北 4 个方向上分上、中、下 3 个部位分别取等量叶片, 混合后作为待测样品; 选取每棵样株上直径 $2\sim 5\text{cm}$ 的根系作为待测样品。将采集的植株各器官归类装入信封带回, 以恒温在 75°C 下烘干至恒重后称量其干重, 之后磨碎, 过 1mm 筛, 装入袋中归类备用。所有样品的根、叶、均采

用 CHNOS 元素分析仪 (Elemental Analyzer Vario EL III, Germany) 和连续流动分析仪 (荷兰 SKALAR) 测量样品的全 N, 全 P 含量。每个样品设 3 个重复。

1.3 数据分析

在分析植物器官内部 N、P 以及 N:P 比例关系时, 采用异速比例模型: $Y=\beta X^{\alpha}$, 将两边取对数转化为:

$$\log Y = \alpha \log X + \log \beta$$

式中, α 代表斜率 (异速指数), β 代表截距 (异速常数)。X, Y 分别代表所分析的植物某种特性, 此处即为各器官内部的 N、P 及 N:P (两两分析时)。当 $\alpha=1$ 时, 表明两者具有等速比例关系, 当 $\alpha>1$ 或者 $\alpha<1$ 时, 表明二者具有异速比例关系。分析时将所有数据转化为 10 为底的对数形式, 使用标准化主轴回归分析方法 (SMA) 对方程的参数进行估计, 采用软件 Standardized major axis tests and routines (SMATR)^[17]。

在分析不同器官间的养分含量关系时, 采用单因素方差分析 (Duncan 法) 分析各地区木本植物 N、P 及 N:P 在不同器官间的差异性, 两组间的相关性则采用 Person 相关分析法进行比较。所有统计分析均使用 SPSS17.0 进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同地区木本植物各器官 N、P 含量及 N:P

在 5 个地区的 114 条数据中, 根的整体 N 含量为 $(6.41\pm 0.33)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, P 含量为 $(0.42\pm 0.03)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 而 N:P 为 20.11 ± 1.38 。对于叶片的元素含量而言, N 含量为 $(19.95\pm 0.70)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, P 含量为 $(1.11\pm 0.06)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N:P 为 21.41 ± 1.16 。总体来看, 叶片的 N 含量、P 含量均显著高于根部 ($P<0.05$), 而 N:P 二者差异不显著 (表 1)。

不同地区根的元素含量比较显示, 对于 N 含量, 鼎湖山植物根部的氮含量最高 ($8.09\pm 0.84)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 武夷山 ($4.43\pm 0.75)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 为最低地区。P 含量则以贡嘎山的 ($0.61\pm 0.07)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 为最高。N:P 最高的是尤溪 ($39.98\pm 5.92)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 最低的是贡嘎山 ($9.83\pm 1.44)\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 各地区间的差异性见表 1。

根的 N 含量随纬度的变化不明显。P 含量则是先降低后增高, 而 N:P 的变化则是先增高后降低。从这 5 个地区来看, 由于根的 N 含量差异不明显, 因此 N:P 随着 P 含量的降低而升高 (图 1)。

叶片的 N 含量, 西双版纳、贡嘎山、鼎湖山和尤溪的数据没有显著性差异, 都显著高于武夷山 (P

<0.05)。P 含量则是西双版纳和贡嘎山地区显著高于其余地区 ($P<0.05$)。N:P 的情况则是尤溪最高 37.15 ± 6.10 , 最低的是贡嘎山 14.98 ± 1.01 。各组差异见表 1。

由图 2 可以看出, 除贡嘎山外, 其余 4 地的叶片 N 含量随纬度增加而递减。P 含量则是先降低后增高。而 N:P 则是先升高后降低, 变化规律与 P 含量恰好相反。

表 1 不同地区植物根、叶的 N 含量、P 含量及 N:P

Table 1 The N and P contents and N:P ratio in the root and leaf from different sites

地区 Region	n	器官 Organ	N/mg·g ⁻¹	P/mg·g ⁻¹	N:P
西双版纳 Xishuangbanna	60	根 Root	6.90±0.50 ^{ab}	0.56±0.04 ^a	13.56±0.78 ^{bc}
鼎湖山 Dinghu mountain	18	叶 Leaf	23.13±0.93 ^A	1.44±0.10 ^A	17.36±0.59 ^{BC}
尤溪 Youxi	9	根 Root	8.09±0.84 ^a	0.37±0.02 ^b	22.96±2.30 ^b
武夷山 Wuyi mountain	21	叶 Leaf	20.42±1.59 ^A	0.81±0.06 ^B	25.54±1.22 ^B
贡嘎山 Gongga mountain	6	根 Root	5.71±0.57 ^{ab}	0.18±0.03 ^b	39.98±5.92 ^a
总体 Total	114	叶 Leaf	18.07±2.16 ^A	0.57±0.04 ^B	37.15±6.10 ^A
		根 Root	4.43±0.75 ^b	0.23±0.03 ^b	22.93±3.21 ^b
		叶 Leaf	12.38±0.67 ^B	0.81±0.09 ^B	18.83±2.33 ^{BC}
		根 Root	6.09±1.30 ^{ab}	0.61±0.07 ^a	9.83±1.44 ^c
		叶 Leaf	21.09±2.86 ^A	1.40±0.16 ^A	14.98±1.01 ^C
		根 Root	6.41±0.33	0.42±0.03	20.11±1.38
		叶 Leaf	19.95±0.70	1.11±0.06	21.41±1.16

注: 小写字母表示根的显著性差异 ($P<0.05$), 大写字母表示叶的显著性差异 ($P<0.05$)。

Note: Small letter means $P<0.05$ of root. Capital letter means $P<0.05$ of leaf.

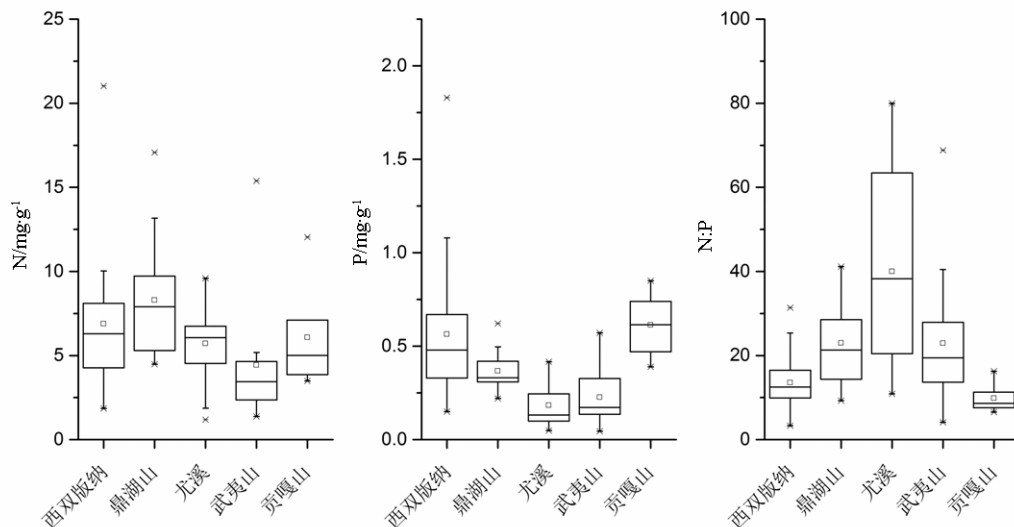


图 1 5 地区根 N、P、N:P 含量 (地区纬度随 x 轴递增)

Figure 1 N, P, N:P in the plant roots from 5 districts (Latitude increases with x axis)

2.2 根或叶元素含量的异速比例关系

将所有地区木本植物根、叶的 N:P、N:N:P 以及 P:N:P 之间的异速比例关系进行分析, 对于所有样本, 根或者叶的 N:P、N:N:P、P:N:P 均呈现显著相关 ($P<0.01$), 结果见表 2。

对于根来说, N:P 的异速关系斜率的 95% 置信区间在 0.90~1.20 间, N:N:P 的异速关系斜率的 95% 置信区间为 0.73~1.03 间。将 N:P 和 N:N:P 的斜率与等速斜率 (Slope=1) 进行比较, 他们与等速斜率

间无显著差异, 表明这两组关系呈现等速比例关系。P:N:P 的异速关系斜率的 95% 置信区间为 -0.98~-0.71, 呈现负的异速比例关系, 但 R^2 较小 (0.22), 关系不明显。在叶内部, N:P 之间的异速关系斜率略大于 1 (95% CI: 1.03~1.36); N:N:P 间为等速关系 (斜率 95% CI: 0.75~1.08); P:N:P 呈现负的异速比例关系, 斜率为 -0.76。在 N:N:P 的关系上, 根和叶的异速比例关系不明显 R^2 均小于 0.2。而 N:P 的异速比例关系较明显 R^2 大于 0.4。

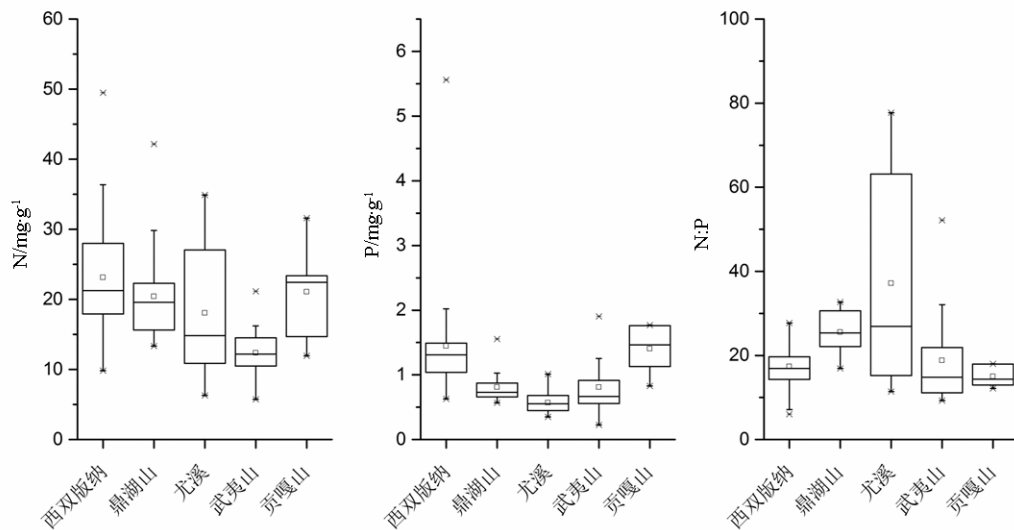


图 2 地区叶片 N、P、N:P 含量 (地区纬度随 x 轴递增)

Figure 2 N, P, N:P in plant leaves from 5 districts (Latitude increases with x axis)

表 2 植物叶、根的 N、P 及 N:P 含量 SMA 分析相关性结果

Table 2 SMA analysis of N and P contents and N:P ratio in the root or leaf

X vs Y	器官 Organ	斜率 α (95%置信区间) Slope (95%CI)	截距 $\log \beta$ (95%置信区间) Intercept (95% CI)	R^2
N-P	根 Root	1.04 (0.90, 1.20)	-1.19 (-1.31, -1.07)	0.41
	叶 Leaf	1.18 (1.03, 1.36)	-1.48 (-1.69, -1.27)	0.45
N-N:P	根 Root	0.87 (0.73, 1.03)	0.52 (0.40, 0.64)	0.15
	叶 Leaf	0.90 (0.75, 1.08)	0.11 (-0.10, 0.32)	0.05
P-N:P	根 Root	-0.84 (-0.98, -0.71)	0.81 (0.73, 0.88)	0.22
	叶 Leaf	-0.76 (-0.87, -0.65)	1.26 (1.24, 1.29)	0.32

表 3 根与叶 N、P 含量的 Pearson 相关性

Table 3 Pearson correlation of N and P contents between root and leaf

	<i>n</i>	根 N Root N	根 P Root P	叶 N Leaf N	叶 P Leaf P	根 N:P Root N:P	叶 N:P Leaf N:P
根 N Root N	114	1					
根 P Root P	114	0.45**	1				
叶 N Leaf N	114	0.61**	0.52**	1			
叶 P Leaf P	114	0.15	0.56**	0.59**	1		
根 N:P Root N:P	114	0.47**	-0.41**	0.02	-0.31**	1	
叶 N:P Leaf N:P	114	0.3**	-0.21*	0.20*	-0.46**	0.48**	1

*, Significant correlation at the 0.05 level; **, Significant correlation at the 0.01 level;

表 4 植物根与叶间的 N、P 及 N:P 含量 SMA 分析相关性结果

Table 4 The SMA analysis result of N and P contents and N:P ratio between root and leaf

X vs Y	斜率 α (95%置信区间) Slope (95%CI)	截距 $\log \beta$ (95%置信区间) Intercept (95% CI)	相关系数 R^2
根 N-叶 N Root N-Leaf N	0.66 (0.57,0.77)	0.78 (0.70,0.86)	0.33
根 P-叶 P Root P-Leaf P	0.75 (0.65,0.87)	0.34 (0.28,0.39)	0.36
根 N:P-叶 N:PN:P in root-N:P in leaf	0.68 (0.58,0.80)	0.46 (0.33,0.58)	0.28

2.3 根与叶之间元素含量的异速比例相关性分析

将数据按元素含量分组, 比较根与叶的 N、P、N:P 间异速比例关系。通过 Pearson 相关分析得出, 对于根 N 与叶 N、根 P 与叶 P 以及根 N:P 与叶 N:P

3 组均为极显著相关($P < 0.01$), 具体相关性见表 3。

三组间的异速比例系数见表 4。从表 4 中的斜率可以看出, 根与叶间的 N、P、N:P 均呈现异速比例关系。其中, 根 P 与叶 P 间的回归拟合度最好,

R^2 为 0.36; N:P 的拟合度最差, R^2 为 0.28。所有斜率均在 2/3 左右。该结果表明, 虽然植物叶片的 N、P 含量均显著高于根部, 但在 N、P 含量以及 N:P 的增长速度上根部要略高于叶片, 二者间的异速比例关系大约为 2/3, 这可能与根部作为植物的主要养分吸收器官有关。

3 讨论

3.1 中国南方地区木本植物根及叶片 N、P 含量及 N:P 比

植物生物量中的 N、P 含量或者 N:P 比值均能作为判定植物营养元素限制的指标, 其与植物的生长速率^[18-21], 群落组成密切相关^[22-23]。本文研究的 5 个地区, 西双版纳、贡嘎山、鼎湖山、武夷山及尤溪的叶片 N 含量分别为 23.13、21.09、20.42、12.38 和 18.07 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。鼎湖山与贡嘎山两地的叶片 N 含量与 Han 等基于我国 753 个物种所测量的结果接近^[16], 此外也与全球水平的 20.1 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 以及 Elser 等的结果 (20.6 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 类似^[5]。这 5 个地区的叶 N 平均含量为 19.95 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 略高于中国东部南北样带森林生态系统优势种的叶片 N 含量 18.3 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[24]。武夷山地区的叶片 N 含量低于中国整体水平 20.2 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和全球水平 20.1 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 也低于福建建瓯万木林所测得的 17.55 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[25], 说明叶片 N 含量在局部地区的较小尺度上与全国或全球平均水平存在一定差异。

而叶片 P 含量的总体均值为 1.11 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 低于全国和全球尺度。西双版纳和贡嘎山地区叶片 P 含量分别为 1.44 和 1.40 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 与 Han 等的结果 1.46 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 相接近^[16], 但鼎湖山、武夷山和尤溪三地的 P 含量则明显低于我国平均水平^[16]和全球水平^[15]。

西双版纳、贡嘎山和武夷山的叶片 N:P 平均值分别为 17.36、14.98 和 18.83, 也与全国平均值 16.3 差距较小, 然而另外两地区 N:P 的平均值分别为 25.54 和 37.15, 则明显高于全国 (16.3) 和全球水平 (11.8)^[15-16], 尤其是尤溪地区, 由于叶片 P 含量较低, 导致叶片的 N:P 明显高于其他地区。但整体看来, 都远高于 Wu 等基于中国东南地区 42 种木本植物的叶片 N:P 比研究结果^[26]。所选择的 5 个地区其 N:P 比值均大于 14, 表明研究对象的生长没有受到 N 限制的潜在危险, 而除了贡嘎山外, 其余四地的叶片 N:P 大于 16, 表明可能受到 P 的限制^[11,24,27]。而造成 N:P 偏高的主要原因是 P 含量过低, 这可能与中国 (亚) 热带土壤中 P 含量偏低有关。就全球范围而言, Reich & Oleksyn^[15]以及 Wardle^[27]等研究表

明, 北方和温带的森林生产量普遍受到 N 限制, 而亚热带常绿林和热带雨林则主要受到 P 限制。

在根的含量上, 马玉珠等对于中国植物根部的研究表明, N、P、N:P 分别为 5.9、0.6 和 11.67 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[28]。而本文中的结果中, 根的 N 含量的差异不明显, P 含量显著要低于 0.6 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N:P 则明显为高。表明相对于全国尺度而言, 分布于南方地区的这 5 个地点植物的根的生长主要也是受到 P 的限制。

无论是叶片或是根的 N:P 均随纬度呈现先升高后降低的趋势, 且主要随 P 元素的变化而变化, 与之前关于中国南方植物生长受到 P 元素限制的结论一致^[29]。N:P 变化上与之前 N:P 比随纬度升高而降低得结论不同^[15-16], 说明 N:P 在小范围内变异较大。

本文所选择的 5 个地区均属于我国南方亚热带地区, 然而在小尺度范围内, N、P 含量的较大差异可能是由于受到植物生活型, 以及海拔梯度, 降水等原因的影响。

3.2 中国南方地区木本植物根、叶器官 N、P 及 N:P 异速关系模型

植物中的 N、P 养分分配策略遵循基本的生态化学计量关系, 对于 N、P 比例关系的研究显示木本植物和草本植物的 N、P 比例关系斜率表现不一致^[14], Reich 等^[30]基于 9356 个样本的 N、P 比例关系进行分析发现, 总体上植物叶片中的 N-P 关系斜率为 2/3, 而本文的叶片 N、P 则呈现斜率大于 1 的异速关系。这可能是由于世界大尺度范围和中国局部地区小尺度范围差异所导致的。且其研究数据中包括不同生物群落和生活型的植物, 而本文则主要以木本植物为主。

针对木本植物根、叶的 N、P 和 N:P 的 SMA 异速比例关系分析发现: 根内部的 N、P 含量间的回归斜率均接近于 1.0, 说明根内部的 N、P 含量具有等速比例关系; 而在叶片内部 N、P 含量的分配上表现出轻微的异速分配规律, 叶片更倾向于向叶片分配更多的 N。对于各器官 N 和 N:P 的异速关系进行分析, 发现植物根、叶内部的 N 与 N:P 基本也为等速比例的关系。此外在 N-P 和 N-N:P 异速比例关系中, 斜率均为正值, 表明 N、P 彼此相互影响, 一种元素的增加会导致另一种吸收增加, 同时 N 的增加会导致 N:P 比值增加。然而 P-N:P 的斜率为负值, 说明 P 与 N:P 呈负相关关系, P 元素的吸收会导致 N:P 的降低。

3.3 中国南方地区木本植物根与叶间的 N、P 含量及 N:P 相关性

研究所选 5 个地区木本植物根、叶间的 N、P

含量及 N:P 均呈现极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 根、叶之间的 N、P 浓度关系密切。说明植物体在响应外部环境对植株整体的影响时, 各器官间的 N、P 元素共同调控, 形式一定的比例关系。这也符合生态化学计量学的基本理论。植物叶片是进行光合作用的场所, 是影响植物生产力状况最为重要的器官, 叶片的养分状况通常被用来作为诊断植物养分吸收利用和判别生长环境优劣的重要指标^[31-32]。N、P 养分的吸收又与根系从土壤中的养分获取直接相关, 因此叶、根之间的 N:P 比例关系密切。

周鹏等研究发现, 草本植物中, 植物根的 N、P 含量要低于叶片, 然而其 N:P 与叶片无差异^[33]。Yuan 等也发现陆地植物根的 N:P 与叶片基本相似, 但 N、P 浓度较低^[34]。本文研究发现 5 个地区植物根的 N、P 含量均小于叶片, 且根叶间的 N 含量相较于 P 含量来说, 差距更为明显。生境中土壤的肥力状况也会极大地影响植物体内的养分分布状况^[35-36]。叶片能够直接地反应土壤中的养分状况, 当土壤中 N 供给减少, 叶片 N 含量不再增加, 而根系则继续生长吸收养分, N 吸收继续, 但速率有所降低, 这可能是导致根叶间 N 含量差异大的原因^[37]。本文的研究结果与之基本一致, 但是在根叶 N:P 关系上, 不同地区则表现出具有一定的不一致性。西双版纳和贡嘎山地区叶片 N:P 与根 N:P 之间的差距比另外两地区明显, 这可能与东、西部的降水量有关。东部地区降水量充沛, 土壤中 P 的损耗较小, 因而 N:P 较大。根与叶之间的 N:P 差异较小, 这与草本植物的情况较为类似。叶片主要进行光合和呼吸作用, 根系则主要吸收养分、水分供植物各部件利用, 根与叶片的 N、P 以及 N:P 都具有极显著关系, 表明植物的 N、P 养分吸收与根部紧密相关, 且根与叶对于养分的利用处于一个动态平衡状态, 以便更好的适应外部环境, 选择合适的生长策略。

总之, 本文研究比较了 5 个亚热带地区木本植物根和叶 N、P 含量的差异、全部地区根或叶内部 N、P 元素的分配情况以及根与叶之间的 N、P 以及 N:P 关系。结果表明, 叶片的 N、P 含量均要显著高于根部, 而 N:P 叶片和根部差别不大; 随着纬度的升高, 各地区叶或者根的 N 含量变化不明显, P 含量先降低后升高, 从而导致 N:P 先升高后降低的变化规律; 根或者叶内部的 N 含量、P 含量以及 N:P 相互之间基本呈现等速关系, 表明其在叶或者根内同等重要; 而 N、P 或 N:P 在根和叶之间表现出异速关系, 根部的元素含量增长要大于叶片。根与叶内部养分含量密切相关, 其间的养分分配、贮存

达到了动态平衡, 协同共变效果明显。本研究有助于更好地了解植物适应外部环境的机制, 从而为辅助制定合理的生长策略提供更好的依据。

参考文献:

- [1] ZHANG L X, BAI Y F, HAN X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [2] ELSER J J, DOBBERFUHL D R, MACKAY N A, et al. Organism size, life history, and N:P stoichiometry toward a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. *Bioscience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [3] HESSEN D O. Stoichiometry in food webs-Lotka revisited[J]. *Oikos*, 1997, 79(1): 195-200.
- [4] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. *植物生态学报*, 2005(6): 141-153.
- [5] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [6] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.
- [7] MAKINO W, COTNER J B, STERNER R W, et al. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C: N: P stoichiometry[J]. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 121-130.
- [8] MENGEL K, KOSEGARTEN H, KIRKBY E A, et al. *Principles of plant nutrition*[M]. Springer Science & Business Media, 2001.
- [9] ÅGREN G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008: 153-170.
- [10] STERNER R W, ELSER J J. *Ecological stoichiometry: biology of elements from molecules to the biosphere*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [11] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996: 1441-1450.
- [12] TESSIER J T, RAYNAL D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [13] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 等. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2007(3): 947-952.
- [14] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [15] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [16] HAN W, FANG J, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [17] FALSTER D S, WARTON D I, WRIGHT I J. SMATR:

- standardised major axis tests and routines[R/OL]. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>, 2003.
- [18] INGESTAD T. Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings[J]. *Physiologia Plantarum*, 1979, 45(4): 373-380.
- [19] NIKLAS K J, COBB E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth[J]. *American Journal of Botany*, 2005, 92(8): 1256-1263.
- [20] NIKLAS K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [21] NIELSEN S L, ENRIQUEZ S, DUARTE C M, et al. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms[J]. *Functional Ecology*, 1996, 10(2): 167-175.
- [22] THEODOSE T A, BOWMAN W D. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities[J]. *Ecology*, 1997, 78(6): 1861-1872.
- [23] BOBBINK R, HORNUNG M, ROELOFS J G. The effects of air - borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation[J]. *Journal of Ecology*, 1998, 86(5): 717-738.
- [24] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. *环境科学*, 2008, 28(12): 2665-2673.
- [25] 林志斌, 严平勇, 杨智杰, 等. 福建万木林 101 种常见木本植物叶片 N、P 化学计量学特征[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2011, 6(1): 32-38.
- [26] WU T, YU M, WANG G G, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across forty-two woody species in Southeast China[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, 44: 255-263.
- [27] WARDLE D A, WALKER L R, BARDGETT R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. *Science*, 2004, 305(5683): 509-513.
- [28] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2).
- [29] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 等. 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[J]. *植物生态学报*, 2011, 6(6): 587-595.
- [30] REICH P B, OLEKSYN J, WRIGHT I J, et al. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes[J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2009:b20091818.
- [31] AERTS R, CHAPIN III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited[J]. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 1-67.
- [32] 施家月, 王希华, 闫恩荣, 等. 浙江天童常见植物幼树器官的氮磷养分特征[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2006(2): 121-129.
- [33] 周鹏, 耿燕, 马文红, 等. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [34] YUAN Z Y, CHEN H Y, REICH P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus[J]. *Nature Communications*, 2011(2): 2555-2559.
- [35] GUANGQUAN L, SHIDONG Z, XIAONING T. Distributional characteristics on biomass and nutrient elements of pine-oak forest belt in Mt. Qianling[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(1): 28-36.
- [36] WANG G H. Plant Traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the loess plateau[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44: 990-998.
- [37] JONES H E, QUARMBY C, HARRISON A F. A root bioassay test for nitrogen deficiency in forest trees[J]. *Forest Ecology and Management*, 1991, 42(3): 267-282.