

DOI: 10.5846/stxb201803220570

方璇, 王健, 王彬, 朱锦懋, 杨智杰, 熊德成, 杨玉盛, 陈光水, 陈龙龙, 林婉玉. 杉木 N、P 代谢对模拟土壤增温及隔离降雨的响应. 生态学报, 2019, 39(10): - .

Fang X, Wang J, Wang B, Zhu J M, Yang Z J, Xiong D C, Yang Y S, Chen G S, Chen L L, Lin W Y. Effects of simulated soil warming and precipitation exclusion on N and P metabolisms in *Cunninghamia lanceolata*. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): - .

杉木 N、P 代谢对模拟土壤增温及隔离降雨的响应

方 璇^{1,2}, 王 健^{2,3,*}, 王 彬^{1,2}, 朱锦懋^{1,2}, 杨智杰³, 熊德成³, 杨玉盛³, 陈光水³, 陈龙龙^{1,2}, 林婉玉^{1,2}

1 福建师范大学生命科学学院, 福州 350117

2 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

3 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

摘要: 全球气候变化改变了陆地生态系统植物的生理状态, 使植物氮(N)、磷(P)代谢发生了变化。为揭示全球气候变暖及干旱环境下植物 N、P 代谢特征的变化, 以典型的亚热带植物杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为研究对象, 按照两因素两水平试验设计设置对照、增温(+5℃)、隔离降雨(-50%)和增温×隔离降雨 4 个处理, 根据“主干法”确定针叶龄级, 采集一年生、二年生、三年生及四年生叶片, 同时收集每个处理的凋落叶, 分别测定鲜叶及凋落叶的生态化学计量学特征, 并计算其 N、P 吸收率。结果表明: (1) 增温及隔离降雨对凋落叶 N 浓度及 C/N 比值均无显著影响, 隔离降雨使凋落叶 P 浓度显著增加 23.32%, C/P 比值显著下降 18.57% ($P < 0.05$)。 (2) 增温、增温×隔离降雨处理使杉木二年生鲜叶 N 浓度较对照组均有显著差异 ($P < 0.05$), 三、四年生叶片 N 浓度在隔离降雨处理下分别极显著增加 18.15% 和 25.33% ($P < 0.01$), 增温及隔离降雨使 P 浓度均呈下降趋势但未造成显著差异。 (3) N 吸收率(NRE)在处理间及叶龄间均无显著差异; P 吸收率(PRE)随叶龄增加呈下降趋势, 其中仅隔离降雨处理下不同叶龄杉木叶 PRE 未有显著差异。 (4) 增温、隔离降雨及二者交互作用均增加鲜叶 N 浓度及 NRE 之间拟合关系, 其中增温及增温×隔离降雨拟合度呈显著相关 ($P < 0.05$), 而增温、隔离降雨及二者共同作用均显著降低鲜叶 P 浓度及 PRE 的拟合关系 ($P < 0.05$), 其中隔离降雨处理对其影响最大。在中亚热带地区, 杉木生长受 P 元素限制显著, 土壤温度和水分都是叶片 P 素变化的重要因素, 而杉木叶片 N 素对水分较为敏感, 适当的水分亏缺能使叶片的 N 浓度增加, 尤其对成熟叶片影响显著。

关键词: 土壤增温; 隔离降雨; 杉木; 生态化学计量学特征; 氮磷吸收率

Effects of simulated soil warming and precipitation exclusion on N and P metabolisms in *Cunninghamia lanceolata*

FANG Xuan^{1,2}, WANG Jian^{2,3,*}, WANG Bin^{1,2}, ZHU Jinmao^{1,2}, YANG Zhijie³, XIONG Decheng³, YANG Yusheng³, CHEN Guangshui³, CHEN Longlong^{1,2}, LIN Wanyu^{1,2}

1 College of Biological Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China

2 Fujian Provincial Key Laboratory for Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Global climate change has altered the physiological status of plants in terrestrial ecosystems, causing significant changes in nitrogen (N) and phosphorus (P) metabolisms in plants. The objective was to investigate the responses of N and P metabolisms in a typical subtropical tree, *Cunninghamia lanceolata*, to simulated warming and drought. The experiment

基金项目: “973”项目(2014CB954003); 国家自然科学基金资助项目(31200460, 31270659); 福建省自然科学基金资助项目(2016J01142)

收稿日期: 2018-03-22; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jwang@fjnu.edu.cn

was completely randomized and fully crossed factorial design with five replicates. The treatments were control (CK), soil warming ($+5^{\circ}\text{C}$, W), precipitation exclusion (-50% , Pe), and interactions of warming and precipitation exclusion (WP). Leaves at difference ages, including senesced-leaf, were collected to determine ecological stoichiometric characteristics and nutrients resorption efficiency. The W and Pe had no effects on N concentration and C/N ratio in the senesced-leaves. However, the Pe increased P concentration by 23.32% but reduced C/P ratio by 18.57% in the senesced-leaves ($P<0.05$). In the biennial leaves, N concentration in W and WP treatments were different ($P<0.05$) from the control. The N concentration in the three- and four-year-old leaves in the Pe treatment increased by 18.15 % and 25.33%, respectively ($P<0.01$) when compared to that of the control. No difference was found in N resorption efficiency (NRE) between the treatments and years. However, P resorption efficiency (PRE) decreased with increasing leaf age in all treatments, except for the Pe. The treatment of W, Pe, and WP improved the fitting relationship between N concentration and NRE, and it was significant in the W and WP treatments ($P<0.05$). However, the fitting relationship between P concentration and PRE was lower in the W, Pe, and WP treatments ($P<0.05$) than in the control with highest negative effect found in the Pe treatment. In subtropical regions, the growth of *C. lanceolata* is significantly limited by P. Soil temperature and water content are both important factors regulating P metabolism in leaves, while leaf N is more sensitive to changes in soil water and water deficits can increase its concentration, especially affecting mature leaves.

Key Words: soil warming; precipitation exclusion; *Cunninghamia lanceolata*; ecological stoichiometry; nitrogen and phosphorus resorption efficiency

最近 60 年气温上升的幅度尤为显著,平均每 10 年上升 0.23°C 。据统计,全球平均地表温度从 19 世纪末开始,在 1951—2012 年间上升了 0.89°C ^[1]。与此同时,在温度上升和人类行为的共同作用下,全球降水格局发生了一定的变化,具体表现为:高纬度地区降水增加,中低纬降水减少,且随着温度持续上升、降水格局变化,未来可能会引起一系列的资源、环境和生态效应改变^[2-4]。目前,有关植物控温、水分变化的研究多数集中于中高纬度地区^[5-6],而对于低纬度亚热带地区植物研究较少。

植物中的养分如何响应全球气候变化是全球变化生态学的一个重要科学问题。氮(N)、磷(P)是陆地生态系统中植物生长的主要限制性元素,同时也是评估植物营养状况的必要指标,其含量的高低影响植物的生长与群落动态^[7-10]。已知土壤增温和降雨变化都会对植物养分产生影响,由于研究区域、增温以及干旱处理的方式、实验材料的不同,目前已有对植物 C、N、P 浓度的影响并没有取得一致的结果,有升高^[11]、降低^[12-13]或无明显变化^[14]等。且在未来变暖环境下,温度偏差较小的亚热带树种可能比温带树种更容易受到气温变化的影响^[15]。因此,有必要对亚热带树种养分特征进行进一步的研究。同时,当前对于植物养分吸收率的研究已经受到广泛关注^[7],植物吸收 N 和 P 是植物保持 N 和 P 的重要内部策略,尤其是在全球环境变化导致养分利用率发生变化的情况下^[16]。Yuan 等^[17]认为随着年均温和年均降水量下降,N 吸收率增大,而 P 吸收率下降。然而,Vergutz 等^[18]则认为 N、P 元素的吸收率随着年均温和年均降水量的下降而增加。因此,N、P 吸收率在温度和降雨条件下的变化仍存在极大争议。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是中国亚热带地区重要的速生造林树种,在中国人工林生产中发挥着重要作用^[19-20],在中国亚热带森林生态系统中占有重要地位,占中国南方人工林面积的 60%—80%,占全国人工林面积的 26.6%^[21]。本实验以杉木为研究对象,设置对照(Control)、增温(Warming, $+5^{\circ}\text{C}$)、隔离降雨(Precipitation exclusion, -50%)和增温×隔离降雨(Warming and precipitation exclusion interaction)4 个处理,每个处理 5 个重复,共 20 组,后根据“主干法”确定针叶龄级,将样品分为为一年生、二年生、三年生、四年生,共 4 个年份的叶片。研究增温、隔离降雨对鲜叶、凋落叶 C、N、P 浓度的影响,N、P 吸收率的变化,以及叶片 N、P 浓度与其吸收率二者的关系。本研究旨在了解植物 C、N、P 化学计量特征和植物对 N、P 的吸收如何随着亚热带地区持续变暖和干旱而发生变化,结果有望为今后亚热带木本植物适应全球气候变暖的研究提供有价值

的参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

实验样地位于福建三明森林生态系统和全球变化研究站陈大观测点(26°19′ N,117°36′ E)。该地区属中亚热带季风气候,年平均温度为 19.1℃,年平均降雨量 1749 mm,降雨多集中在 3—8 月,年平均蒸发量 1585 mm,相对湿度 81%。土壤以花岗岩发育的红壤和黄壤为主。

1.2 试验设计

试验设置参照(冯建新等)^[22]。试验采用两因素两水平完全随机区组设计,设置增温及隔离降雨共 4 个处理,即①对照(CK):不增温,无隔离降雨;②增温(W):增温 5℃,无隔离降雨;③隔离降雨(Pe):不增温,隔离降雨 50%;④增温×隔离降雨(WP):增温 5℃,隔离降雨 50%,每个处理 5 个重复,试验小区面积 2 m×2 m。土壤增温设置:试验小区四周采用 4 块 PVC 板(200 cm×70 cm 深)焊接而成。于 2013 年 10 月安装加热电缆(所有小区都铺设相同电缆)。2013 年 11 月,每个 2 m×2 m 小区均匀种植 4 棵 1 年生 2 代半短侧枝杉木幼苗,杉木位置均处于两条电缆线之间。杉木种植 5 个月后,在样地小区高处每隔 0.05 m 安放 0.05 m×5 m 的透明 U 型管,以隔离 50%的降雨(试验期间总降水量为 1994.2 mm)。样地铺设完成后开始通电增温(2014 年 3 月)。土壤本底资料如表 1(引用自唐偲頔等,2017)^[23]。

表 1 不同处理的土壤理化性质
Table 1 Soil physical and chemical properties under different treatments(mean±SE, n=5)

处理 Treatment	含水率 Moisture content/%	pH 值 pH value	可溶性有机碳 Dissolved organic carbon/ (mg/kg)	可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen/ (mg/kg)	有效磷 Available phosphorous/ (mg/kg)	有机磷 Organic phosphorus/ (mg/kg)	铵态氮 Nitrate nitrogen/ (mg/kg)	硝态氮 Ammonium nitrogen/ (mg/kg)
CK	24±1.22a	4.31±0.15ab	12.54±2.41ab	0.97±0.11b	1.29±0.13c	105.50±6.16a	5.05±0.89a	1.52±0.17b
W	24±1.58a	4.27±0.09b	15.18±3.69a	2.22±0.50a	1.75±0.30a	95.50±6.82b	3.69±0.89b	1.13±0.30b
Pe	20±1.58b	4.41±0.07a	9.59±1.20c	0.86±0.17b	1.35±0.25bc	97.25±4.76b	1.20±0.14c	2.11±0.25a
WP	21±3.11b	4.40±0.05a	13.25±2.64ab	1.03±0.24b	1.69±0.32ab	86.90±5.27c	1.99±0.75c	2.04±0.75a

CK:对照 Control;W:增温 Warming;Pe:隔离降雨 Precipitation exclusion;WP:增温×隔离降雨 Warming and precipitation exclusion interaction,下同不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)

1.3 样品采集与处理

于 2017 年 8 月份采集植物样品,在试验小区中选取植物同一高度,朝南面带有完全展开叶片的树枝,根据“主干法”将采集的样品分为不同叶龄叶片,即为一年生、二年生、三年生、四年生叶片。此外,收集各试验小区的凋落叶,分别装入标记好的信封中,带回实验室。将鲜叶与凋落叶置于 60℃的烘箱中烘干至恒重,后粉碎并过 0.149 mm 的筛,用于测定 C、N、P 浓度。

叶片全磷采用硫酸-高氯酸消煮法提取,提取液用连续流动分析仪(Skalar San++,荷兰)测定;叶片碳、氮元素浓度采用碳氮元素分析仪(Elemental Analyzer Vario ELI-II,德国)测定。

1.4 数据分析与测定

N、P 吸收率的计算公式如下^[24-25]:

$$\text{NuRE} = \frac{\text{Nugreen} - \text{Nusenescd}}{\text{Nugreen}} \times 100\%$$

式中,NuRE 表示养分吸收率,Nu_{green}表示鲜叶养分浓度,Nu_{senescd}表示凋落叶养分浓度(NRE 表示 N 吸收率,PRE 表示 P 吸收率)。

绘图由 Origin 9.0 完成,采用 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析,采用考虑交互作用的双因素方差分析(two-way ANOVA)比较处理间差异。

2 结果与分析

2.1 增温及隔离降雨对杉木凋落叶 C、N、P 浓度及其化学计量比特征影响

如图 1 所示,增温、隔离降雨对凋落叶 N 浓度、C/N 比值、N/P 比值均无显著影响;但在隔离降雨处理凋落叶 N 浓度达到最高值 8.35 mg/g(图 1b); C/N 比值达到最小值(图 1d);在无隔离降雨的增温处理,凋落叶 C 浓度极显著降低($P<0.01$),比对照组下降 4.63%(图 1a);而无增温的隔离降雨使凋落叶 P 浓度显著增加 23.32%($P<0.05$,图 1c),使 C/P 比值显著下降 18.57%($P<0.05$,图 1e)。

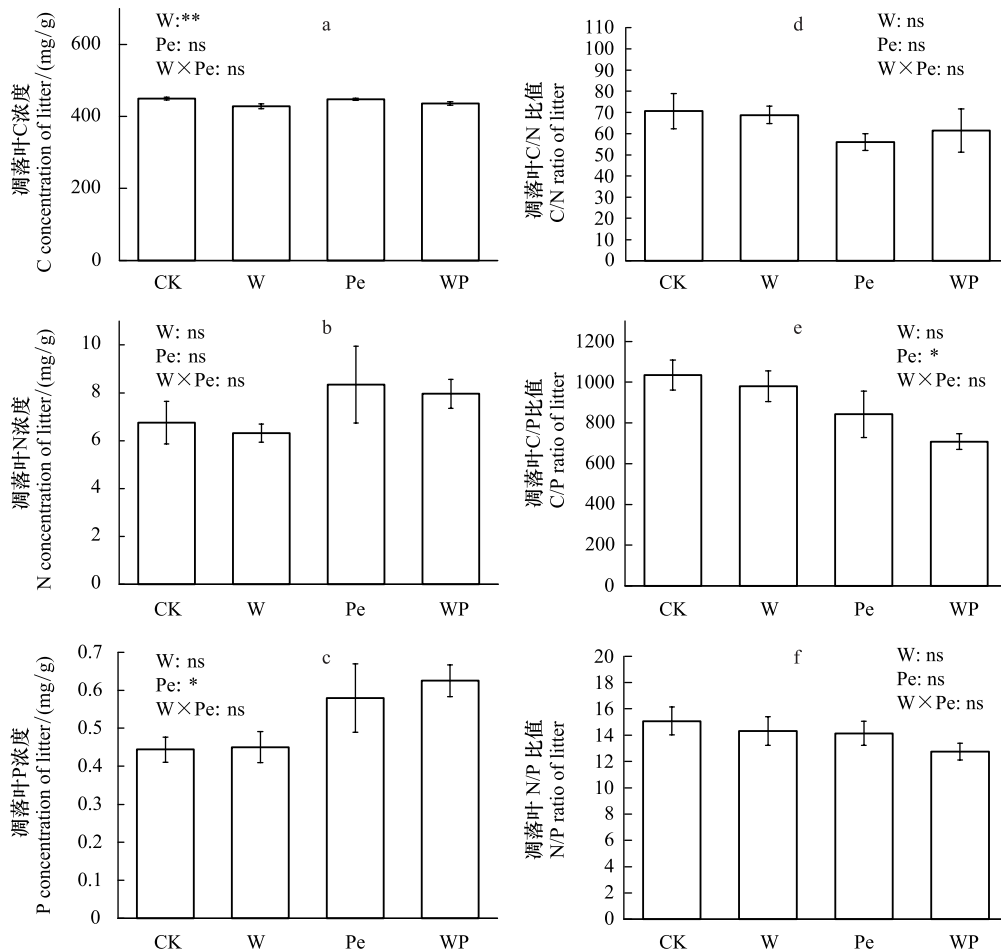


图 1 模拟增温及隔离降雨对凋落叶 C、N、P 化学计量特征的影响

Fig.1 Effects of simulated warming and precipitation exclusion on stoichiometric characteristics of litter C, N and P

星号表示显著性 (* $P<0.05$, ** $P<0.01$), ns 表示不显著,下同。(a) (b) (c)模拟增温及隔离降雨对凋落叶 C、N、P 浓度的影响; (d) (e) (f)模拟增温及隔离降雨对凋落叶 C、N、P 化学计量比的影响

2.2 增温及隔离降雨对杉木不同叶龄鲜叶 C、N、P 浓度及其化学计量特征影响

增温仅对杉木一年生叶片 N/P 比值及二年生叶片 N 浓度有显著影响(图 2e, 图 3c, $P<0.05$)。其中增温对一年生叶片 N/P 比值具有显著的促进作用($P<0.05$)。

隔离降雨对杉木三年生及四年生叶片 N 浓度有极显著的促进作用($P<0.01$),二者较对照组分别增加 18.15%和 25.33%(图 2h, 2k),同时极显著降低三年生及四年生叶片 C/N 比值,二者较对照组分别减少 17.36%和 24.39%(图 3g, 3i, $P<0.01$)。

增温×隔离降雨交互作用极显著降低一年生鲜叶 N/P 比值(图 3c, $P<0.01$)及二年生鲜叶 N 浓度(图 2e, $P<0.05$)。

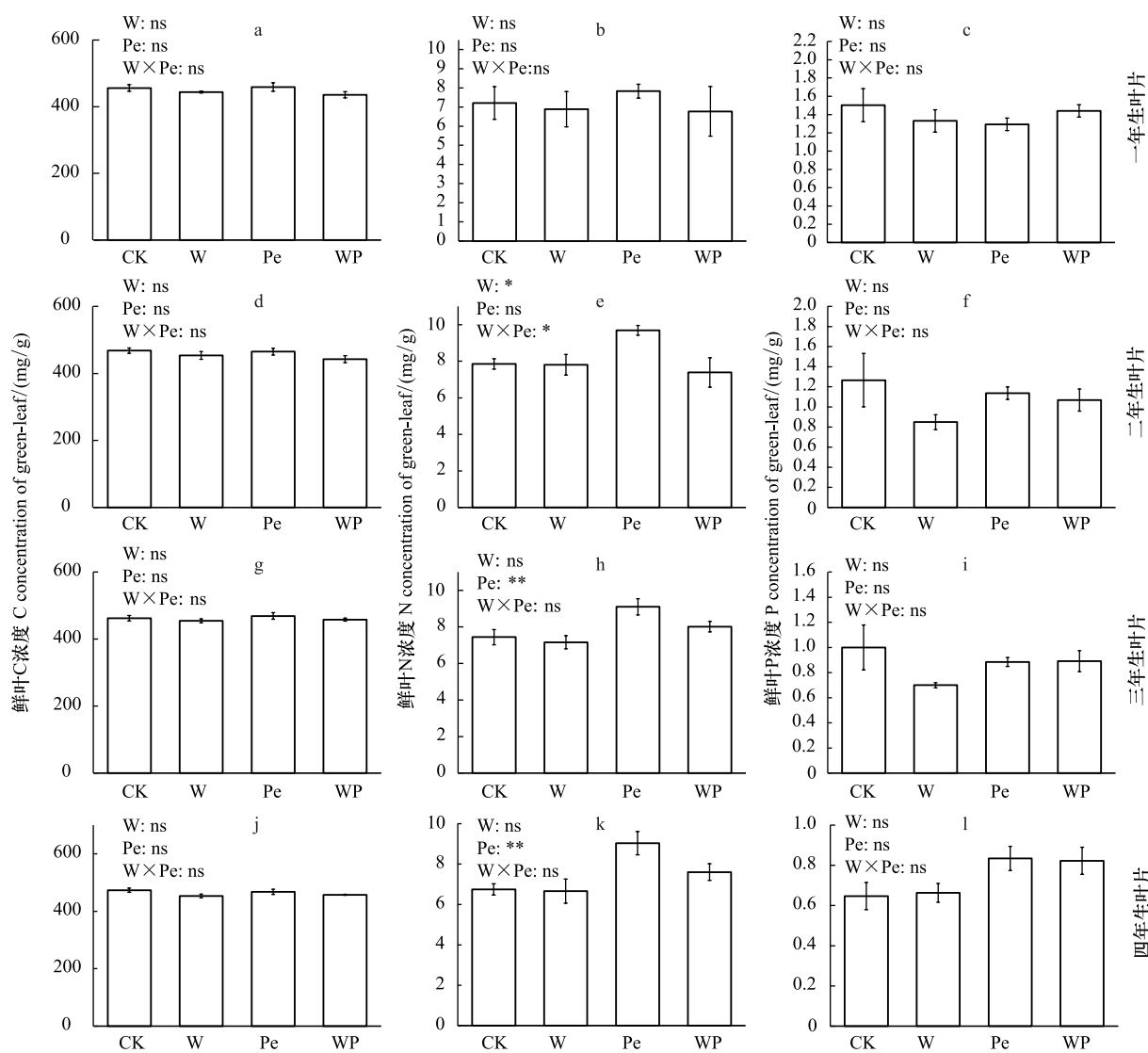


图2 模拟增温及隔离降雨对不同叶龄鲜叶 C、N、P 浓度的影响

Fig.2 Effects of simulated warming and precipitation exclusion on C, N and P concentrations in leaves of different ages

(a) (b) (c)一年生叶;(d) (e) (f)二年生叶;(g) (h) (i)三年生叶;(j) (k) (l)四年生叶

2.3 增温及隔离降雨对杉木不同叶龄鲜叶 N、P 吸收率影响

由于 NRE 波动剧烈,增温、隔离降雨、增温×隔离降雨处理杉木叶 NRE 与对照相比均无显著差异(图 4a)。其中无增温的隔离降雨使 NRE 呈上升趋势,而无隔离降雨的增温,增温×隔离降雨处理使 NRE 呈不同程度下降趋势,且同一处理不同年份的 NRE 差异不显著。

PRE 值远大于 NRE 值(图 4b)。除一年生叶片的 PRE 在增温处理出现显著差异($P<0.05$)外,增温、隔离降雨对其他 3 个年份叶片 PRE 均未造成显著差异。对同一处理不同年份叶 PRE 进行研究发现,PRE 随叶龄增加呈下降趋势,即:一年生>二年生>三年生>四年生,仅隔离降雨处理下不同年份杉木叶 PRE 未有显著差异,而增温及增温×隔离降雨处理均使 PRE 随叶龄显著下降($P<0.05$)。

2.4 增温及隔离降雨对杉木鲜叶 N、P 浓度与 N、P 吸收率拟合关系的影响

对鲜叶 N 浓度及 NRE 进行拟合关系分析(图 5)。对照组中鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合度为负值,二者拟合关系极低(图 5a)。而增温、隔离降雨及增温×隔离降雨处理均不同程度增加鲜叶 N 浓度及 NRE 的拟合关系。其中增温及增温×隔离降雨处理鲜叶 N 浓度对 NRE 的贡献率达到极显著水平($P<0.01$)(图 5b, 5d),而

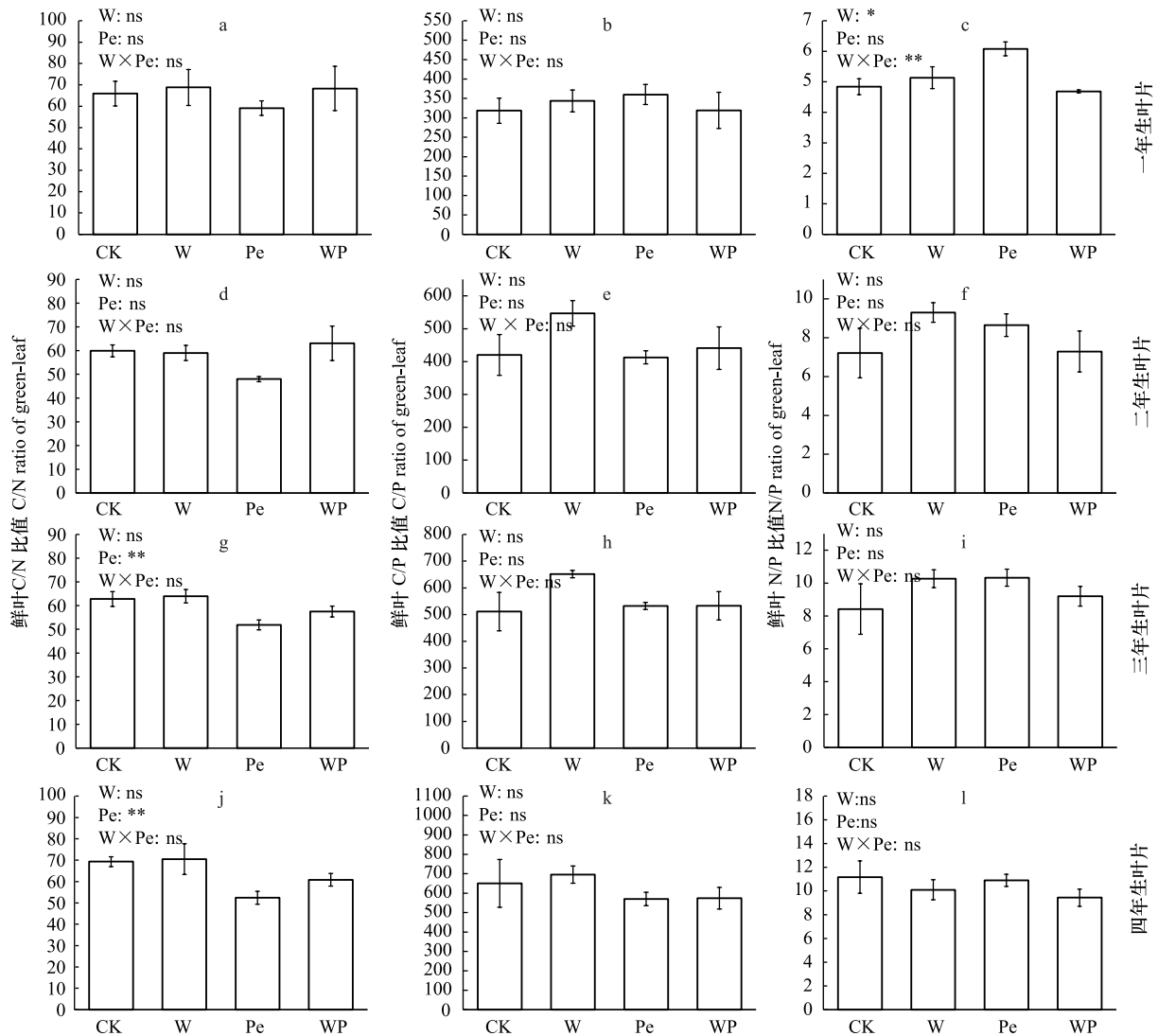


图3 模拟增温及隔离降雨对不同叶龄鲜叶 C、N、P 化学计量比的影响

Fig.3 Effects of simulated warming and precipitation exclusion on the ratios of C, N and P in leaves of different ages

(a) (b) (c) 一年生叶; (d) (e) (f) 二年生叶; (g) (h) (i) 三年生叶; (j) (k) (l) 四年生叶

隔离降雨无显著增加二者关系(图 5c)。经过拟合计算,在对照组鲜叶中 N 浓度大于 11.89 mg/g 时, NRE 为正值;在增温组鲜叶中 N 浓度大于 0.62 mg/g 时, NRE 为正值;在隔离降雨组鲜叶中 N 浓度大于 10.08 mg/g 时, NRE 为正值;在增温×隔离降雨组鲜叶中 N 浓度大于 8.02 mg/g 时, NRE 为正值。

对鲜叶 P 浓度及 PRE 进行拟合关系分析,如图 6 所示。鲜叶 P 浓度与 PRE 关系均呈线性关系,除隔离降雨处理 P 浓度与其 PRE 显著正相关外($P < 0.05$,图 6c),其他处理组下的 P 浓度与其 PRE 都呈现极显著的正相关($P < 0.01$,图 6a, 6b, 6d)。与 N 浓度及 NRE 拟合关系结果正好相反,不同处理均降低了鲜叶 P 浓度与 PRE 拟合关系。

3 讨论

3.1 增温及隔离降雨对凋落叶 C、N、P 化学计量特征的影响

凋落叶在陆地生态系统养分循环和土壤肥力的维持中起着重要作用,土壤温度和土壤水分含量可直接和间接地影响凋落叶分解过程,使保留在凋落叶中的养分浓度发生变化^[26-27]。本研究结果显示无隔离降雨的增温处理显著降低凋落叶 C 浓度,无增温的隔离降雨处理使凋落叶 P 浓度显著增加,C/P 比值显著下降。增

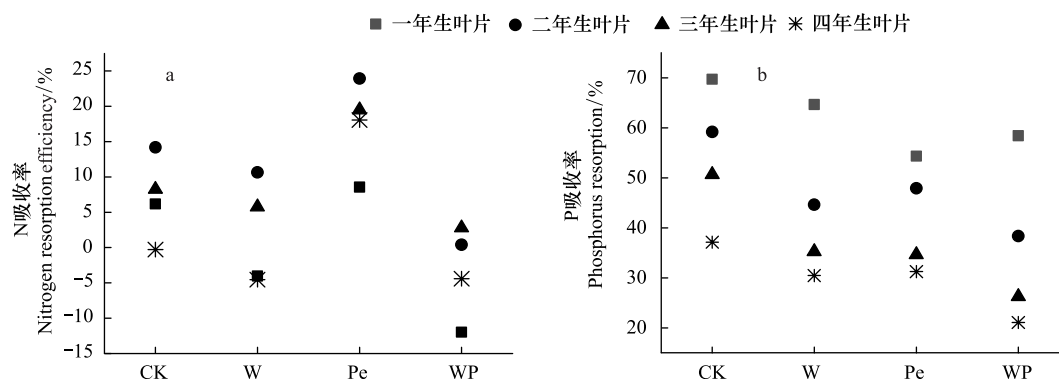


图4 模拟增温及隔离降雨对不同叶龄鲜叶 N、P 吸收率的影响

Fig.4 Effects of simulated warming and precipitation exclusion on N and P resorption efficiency of leaves in different ages

(a) 模拟增温及隔离降雨对不同叶龄鲜叶 N 吸收率影响; (b) 模拟增温及隔离降雨对不同叶龄鲜叶 P 吸收率影响

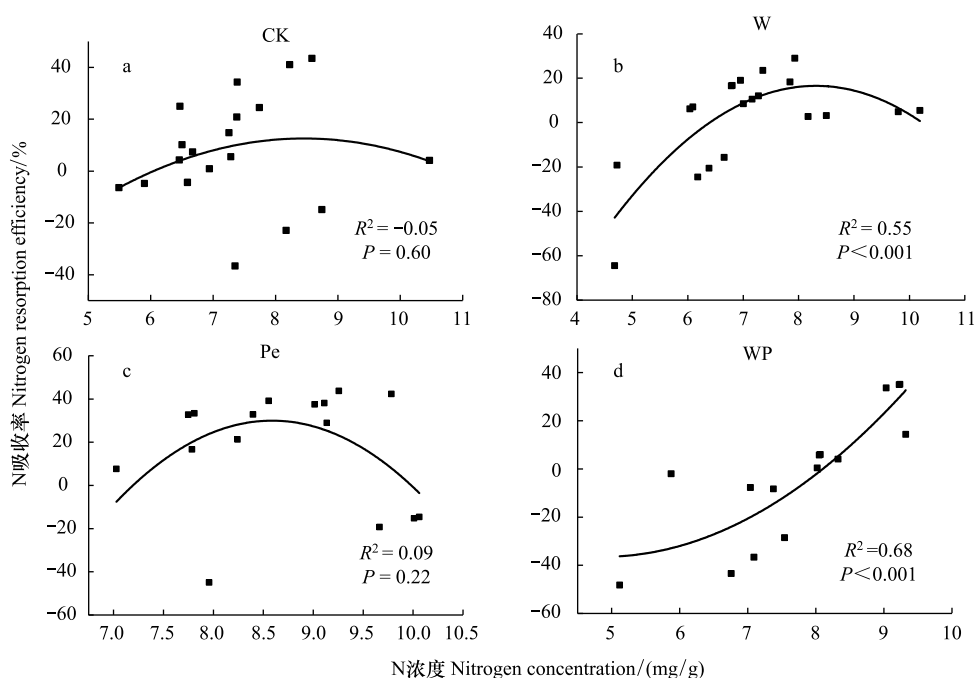


图5 四个处理组下鲜叶 N 浓度与 N 吸收率(NRE)的拟合关系

Fig.5 Fitting relationship between N concentrations and N resorption efficiency of leaves in four treatments

R^2 表示拟合度; (a) 对照鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合关系; (b) 增温组鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合关系; (c) 隔离降雨组鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合关系; (d) 增温×隔离降雨组鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合关系

温导致凋落叶 C 浓度显著降低的原因可能是土壤增温导致土壤 C 损失,同时刺激树木木质组织中 C 增加^[28],使凋落叶 C 分解速率加快,以补充土壤中损失的 C。同时,Cai 等^[29]认为凋落叶中较高的营养浓度会降低其吸收率,并据 Killingbeck^[30]表述,如果凋落叶中 P 浓度小于 0.05 mg/g,认为植物中具有较高的 P 吸收力。因此推测,无增温的隔离降雨可能使植物中 P 吸收率下降,导致更多 P 保留在凋落叶中,由于未造成 C 浓度显著差异,从而导致 C/P 比值下降。

3.2 增温及隔离降雨对鲜叶 C、N、P 浓度及生态化学计量特征的影响

在陆地生态系统中,植物体内的 N、P 含量及其化学计量比很容易受到温度等非生物因素的影响^[31]。Bai 等^[11]通过 meta 分析认为植物中鲜叶 N 浓度与温度呈正相关。但有相反研究表明随温度增加叶片 N、P 浓度呈下降趋势^[13, 32]。而彭阿辉等^[33]对青藏高原高寒草甸和高寒沼泽中两种优势物种模拟增温实验,发现

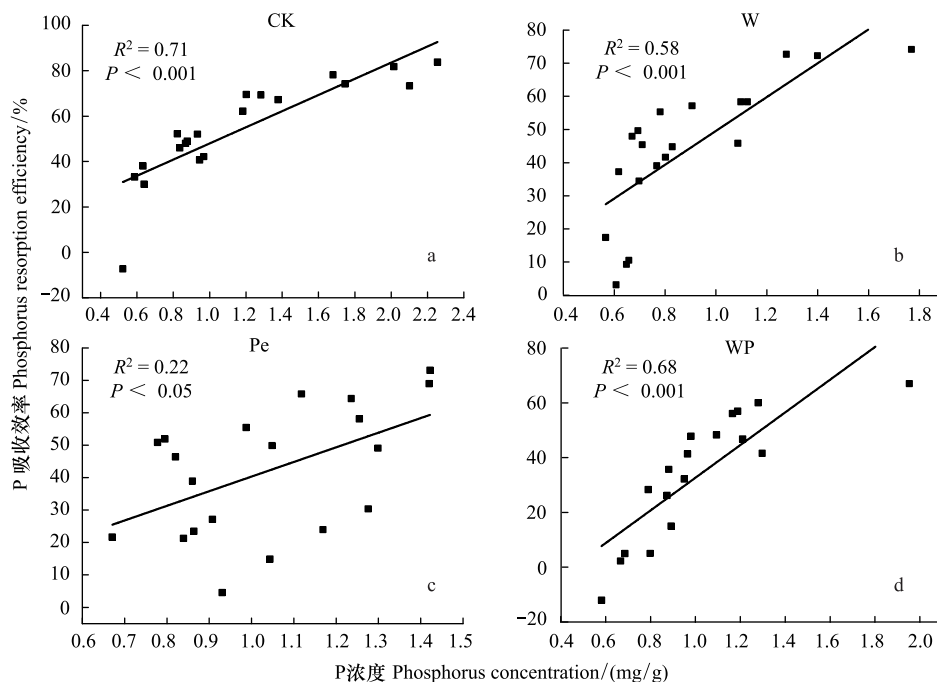


图6 四个处理组下鲜叶 P 浓度与 P 吸收率 (PRE) 的拟合关系

Fig.6 Fitting relationship between P concentrations and P resorption efficiency of leaves in four treatments

(a) 对照组鲜叶 P 浓度与 PRE 的拟合关系; (b) 增温组鲜叶 P 浓度与 PRE 的拟合关系; (c) 隔离降雨组鲜叶 P 浓度与 PRE 的拟合关系; (d) 增温×隔离降雨组鲜叶 P 浓度与 PRE 的拟合关系

增温仅降低两种草的 N 浓度,而对 P 浓度没有影响。本研究结果显示无隔离降雨的增温处理对 P 浓度无显著影响,但使其呈下降趋势,同时仅使二年生叶片 N 浓度显著下降,一年生叶片 N/P 比值显著上升。造成此现象的原因可能是一年生叶片是整个植物体生长最旺盛的部位之一,也是养分集中处,因此,外界对其养分影响较小;而三、四年生叶片为成熟叶,自身已有营养储藏则对外界环境变化响应较弱。而造成 P 浓度呈下降趋势,N 浓度显著下降的主要原因是:一方面增温诱导土壤 N 矿化和硝化速率的增加^[28],让更多养分固定在土壤中,使植物吸收的养分减少;另一方面增温还提高了植物的生物化学反应速率,使富含 N 的酶及富含 P 的 RNA 活性上升,导致植物体内 N、P 浓度下降来增加其在温度变化下的适应能力和新陈代谢水平^[34]。

干旱是不同植物器官和生态系统元素化学计量变化的潜在驱动因素^[35-36]。Chen 等^[19]研究发现干旱能够提高叶片 N 浓度,本研究也显示无增温的隔离降雨促进三四年生叶片中 N 浓度极显著上升,C/N 比值极显著下降。说明较高的叶片 N 浓度是植物适应干旱条件的反映^[37],叶片 N 浓度增加有助于植物在较小气孔导度下达到最大光合容积,提升了水分利用效率,降低光合作用的水分散失^[38]。植物 C/N、C/P 比值意味着植物吸收营养用以同化 C 的能力,在一定程度上反映了植物的养分利用效率^[39]。表明本地区杉木老叶在隔离降雨处理同化 C 的能力小于 N 的吸收能力,导致 C/N 比值下降。See 等^[40]及 Jie 等^[41]对苹果树 (*Malus domestica*) 进行干旱胁迫发现 P 浓度下降。而本研究中隔离降雨未造成鲜叶 P 浓度显著差异,造成不同结果的原因可能是研究物种不同以及不同环境下植物对养分吸收的选择性不同^[42]。本文结果说明本地区杉木鲜叶 N 浓度较 P 浓度对水分更为敏感,且适度干旱可以缓解 N 限制植物生长的情况。

在增温×隔离降雨处理下,新叶 N 浓度下降而老叶上升,P 浓度无显著变化。两种环境因子的结合可能通过增温导致植物内部水分供应的减少来增强隔离降雨的影响,且新叶较老叶对水分更加敏感,适度的水分亏缺会增加 N 浓度,过度的水分亏缺可能造成 N 浓度下降。增温及隔离降雨的交互作用还使一年生叶片 N/P 比值极显著下降。Dijkstra 等^[10]研究表明干旱胁迫使植物 N、P 浓度均下降。增温会加剧土壤的水分亏缺程度,本研究结果可能是增温×隔离降雨减少土壤水分导致微生物活动和氮矿化作用减弱,同时降低养分流

动率,引起植物养分的吸收减少和土壤中 N 或 P 有效性下降,且在增温和隔离降雨交互作用下导致严重水分亏缺条件下,P 较 N 更为敏感^[10]。

3.3 增温及隔离降雨对 N、P 吸收率的影响

植物的养分内吸收与植物从土壤中摄取养分几乎同样重要,这减少了对土壤可利用性养分和根部吸收养分的依赖^[43]。增温、增温×隔离降雨均使不同年份的杉木叶 NRE 呈下降趋势,而隔离降雨使 NRE 呈上升趋势。Yuan 等^[44]对北美草原的增温实验表明增温降低 5 种优势物种 NRE。而 Aerts 等^[45]对瑞士亚北极泥碳地的气候变化研究表明,增温对多年生物种的 NRE 基本无影响。这种不一致可能是由于增温处理时间、增温幅度、生态系统不同所导致的^[46]。已有研究中干旱对植物 NRE 影响也结果不一。Jordi 等^[47]对地中海森林植物隔离 30%的降雨,结果显示干旱处理降低杨梅(*Arbutus unedo*) 叶片 NRE,与本研究结果不同。造成此差异可能是由于干旱程度不同造成的水分亏缺程度不一致,导致不同的土壤淋溶作用程度不同,低估凋落物中至少 8%和 10%的氮、磷元素的浓度^[48],进而影响 NRE。而增温×隔离降雨使 NRE 下降可能是增温及隔离降雨均导致土壤的含水率下降^[11],有研究显示在干旱条件下,增温会增强植物的水分胁迫作用,降低植物对 N 的吸收能力^[49]。

PRE 是节约 P 元素和提高植物在恶劣环境中生存的关键过程,在本研究中增温、隔离降雨、增温×隔离降雨均使 PRE 下降,其中隔离降雨使一年生叶片的 PRE 显著下降。已有研究显示 PRE 对温度的响应与 NRE 相同,但并没有一个清晰的结论^[40, 50-51]。水分亏缺会造成 PRE 下降^[52],如:See 等^[40]对温室栽培的苹果树(*Malus domestica*)进行干旱胁迫处理,叶片 P 浓度低于对照组,表明干旱胁迫降低了叶片对 P 元素的吸收率^[41]。

本研究中 NRE 为-17%—17.1%,而 PRE 为 21%—69.7%,说明植物对自身养分的吸收率存在物种差异,其中 NRE 出现负值的原因可能是叶子在衰老期间富集 N 素导致^[25]。杉木叶 PRE 较 NRE 高得多,这是由于植物能够从土壤中吸收更多的 N,减少从衰老叶片中转移 N(如 Huang 等的研究结果^[53]),而 P 在土壤中的移动性比 N 小得多,且不能在生态系统边界上轻松移动^[54],因此较多的 P 留在土壤中被植物和土壤微生物所利用,同时微生物的竞争力大于植物^[55],导致植物需要从衰老叶片中获取更多的 P 来满足植物生长需要。Gallardo 等^[56]认为在 P 受限制的土壤中,有较高的 PRE,进一步说明本实验植物生长受 P 限制,而本地区土壤不存在缺 N 现象,或者杉木从土壤中获取 N 比获取 P 更为容易。

3.4 叶片 N、P 浓度与其吸收率的关系

在物种内以及在物种和环境变化之间,鲜叶中养分浓度是衰老叶片养分浓度的重要决定因素,因此认为养分吸收率受鲜叶营养物质浓度影响。以往大部分研究都是通过分析土壤 N、P 元素来讨论植物的养分吸收率及其机制^[57-58]。然而,尽管在不良环境中植物通常具有较低的叶片营养浓度,但养分可利用性与吸收率之间的负相关关系并未普遍存在,鲜少有研究考虑植物随着自身 N、P 浓度变化时,PRE、NRE 变化情况。我们的研究结果显示,在对照组中鲜叶 N 浓度与 NRE 的拟合度极低,而无论增温、隔离降雨或者二者交互作用下,NRE 与 N 浓度拟合度均极显著上升,猜想造成全球变化增强 N 浓度和 NRE 拟合度变化的原因可能是 N 元素在自然界中较活泼,受到全球变化影响后,对环境改变做出一定的适应性反应。在增温条件下,当鲜叶中的 N 浓度大于 0.62 mg/g 时,叶片具有吸收 N 效应,而在隔离降雨条件下,只有当 N 浓度达到 10.08 mg/g 时,植物叶片才能吸收植物内 N,进一步说明水分对植物 NRE 影响较大。在不同处理中鲜叶 P 浓度与 PRE 呈显著正相关,即 P 浓度高时鲜叶 PRE 高,且与对照相比其它处理拟合度更小,鲜叶的 P 浓度对叶片的 PRE 具有指示作用,同时温度、水分等外界因素削弱 PRE 和鲜叶 P 浓度拟合度,猜想造成此现象的原因是 P 元素不能在自然界中轻松移动,因此当外界环境改变时,P 的利用效率提高以适应恶劣环境的 P 需求故使其不随环境变化而改变。与 N 元素的情况相似,水分对 P 浓度及 PRE 拟合度的影响也较大。

参考文献 (References):

[1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental

- Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Dore M H I. Climate change and changes in global precipitation patterns: what do we know? *Environment International*, 2005, 31(8): 1167-1181.
- [3] Huang B B, Yan D H, Wang H, Cheng B F, Cui X H. Effects of water quality of the basin caused by nitrogen loss from soil in drought. *Natural Hazards*, 2015, 75(3): 2357-2368.
- [4] Zhang X B, Wan H, Zwiers F W, Hegerl G C, Min S K. Attributing intensification of precipitation extremes to human influence. *Geophysical Research Letters*, 2013, 40(19): 5252-5257.
- [5] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Jandl R. Carbon losses due to soil warming: do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally? *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 901-913.
- [6] Li P, Han W X, Zhang C, Tian D, Xu X N, Fang J Y. Nutrient resorption of *Castanopsis eyrei* varies at the defoliation peaks in spring and autumn in a subtropical forest, Anhui, China. *Ecological Research*, 2015, 30(1): 111-118.
- [7] Zeng Y L, Fang X, Xiang W H, Deng X W, Peng C H. Stoichiometric and nutrient resorption characteristics of dominant tree species in subtropical Chinese forests. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(24): 11033-11043.
- [8] Mo Q F, Zou B, Li Y W, Chen Y, Zhang W X, Mao R, Ding Y Z, Wang J, Lu X K, Li X B, Tang J W, Li Z A, Wang F M. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14605.
- [9] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [10] Dijkstra F A, Pendall E, Morgan J A, Blumenthal D M, Carrillo Y, LeCain D R, Follett R F, Williams D G. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 807-815.
- [11] Bai E, Li S L, Xu W H, Li W, Dai W W, Jiang P. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist*, 2013, 199(2): 441-451.
- [12] Eckstein R L, Karlsson P S, Weih M. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 177-189.
- [13] Reich P B, Oleksyn J. 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*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [14] 江肖洁, 胡艳玲, 韩建秋, 周玉梅. 增温对苔原土壤和典型植物叶片碳、氮、磷化学计量学特征的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 941-948.
- [15] Cunningham S, Read J. Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia*, 2002, 133(2): 112-119.
- [16] Xu S, Zhou G Y, Tang X L, Wang W T, Wang G X, Ma K P, Han S J, Du S, Li S G, Yan J H, Ma Y X. Different spatial patterns of nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in China's forests. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 10584.
- [17] Yuan Z Y, Chen H Y H. A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1743): 3796-3802.
- [18] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais R F, Jackson R B. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2): 205-220.
- [19] Chen G S, Yang Y S, Robinson D. Allocation of gross primary production in forest ecosystems: allometric constraints and environmental responses. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1176-1186.
- [20] 雷海迪, 尹云锋, 刘岩, 万晓华, 马红亮, 高人, 杨玉盛. 杉木凋落物及其生物炭对土壤微生物群落结构的影响. *土壤学报*, 2016, 53(3): 790-799.
- [21] 兰斯安, 杜虎, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 韩畅, 陈莉, 苏樑. 不同林龄杉木人工林碳储量及其分配格局. *应用生态学报*, 2016, 27(4): 1125-1134.
- [22] 冯建新, 熊德成, 史顺增, 许辰森, 钟波元, 邓飞, 陈云玉, 陈光水, 杨玉盛. 土壤增温对杉木幼苗细根生理生态性质的影响. *生态学报*, 2017, 37(1): 35-43.
- [23] 唐偲嶙, 郭剑芬, 张政, 蔡小真, 杨玉盛. 增温和隔离降雨对杉木幼林土壤养分和微生物生物量的影响. *亚热带资源与环境学报*, 2017, 12(1): 40-45.
- [24] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 2005, 86(10): 2780-2792.
- [25] Huang J J, Wang X H, Yan E R. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239(1/3): 150-158.
- [26] Paudel E, Dossa G G O, Xu J C, Harrison R D. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 2015, 353: 97-106.

- [27] 葛晓改, 曾立雄, 黄志霖, 肖文发, 谭本旺, 周本智. 土壤温度和水分含量对三峡库区马尾松林凋落物叶分解的影响. 林业科学, 2013, 49(9): 153-157.
- [28] Melillo J M, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R, Scott L, Vario C, Hill T, Burton A, Zhou Y M, Tang J. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(23): 9508-9512.
- [29] Cai Z Q, Bongers F. Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China. Journal of Tropical Ecology, 2007, 23(1): 115-118.
- [30] Killingbeck K T. Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. Ecology, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [31] 刘超, 王洋, 王楠, 王根轩. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. 植物生态学报, 2012, 36(11): 1205-1216.
- [32] Kaarlejärvi E, Baxter R, Hofgaard A, Hytteborn H, Khitun O, Molau U, Sjögersten S, Wookey P, Olofsson J. Effects of warming on shrub abundance and chemistry drive ecosystem-level changes in a forest-tundra ecotone. Ecosystems, 2012, 15(8): 1219-1233.
- [33] 彭阿辉, 王根绪, 杨阳, 肖瑶, 张莉, 杨燕. 青藏高原高寒草甸两种优势植物的生长及其 CNP 化学计量特征对模拟增温的响应. 生态学报, 2017, 37(12): 4118-4127.
- [34] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2658-2665.
- [35] Rivas-Ubach A, Sardans J, Pérez-Trujillo M, Estiarte M, Peñuelas J. Strong relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(11): 4181-4186.
- [36] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(1): 33-47.
- [37] Yang X, Tang Z Y, Ji C J, Liu H Y, Ma W H, Mohamot A, Shi Z Y, Sun W, Wang T, Wang X P, Wu X, Yu S L, Yue M, Zheng C Y. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across northern China. Scientific Reports, 2014, 4: 5448.
- [38] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.
- [39] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 李迎春. 密度对四季竹叶片 C、N、P 化学计量和养分重吸收特征的影响. 应用生态学报, 2013, 24(4): 893-899.
- [40] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [41] See C R, Yanai R D, Fisk M C, Vadeboncoeur M A, Quintero B A, Fahey T J. Soil nitrogen affects phosphorus recycling: foliar resorption and plant-soil feedbacks in a northern hardwood forest. Ecology, 2015, 96(9): 2488-2498.
- [42] Zhang J, Yao Y C, Streeter J G, Ferree D C. Influence of soil drought stress on photosynthesis, carbohydrates and the nitrogen and phosphorus absorb in different section of leaves and stem of Fuji/M.9EML, a young apple seedling. African Journal of Biotechnology, 2010, 9(33): 5320-5325.
- [43] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [44] An Y, Wan S Q, Zhou X H, Subedar A A, Wallace L L, Luo Y Q. Plant nitrogen concentration, use efficiency, and contents in a tallgrass prairie ecosystem under experimental warming. Global Change Biology, 2010, 11(10): 1733-1744.
- [45] Aerts R, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, Callaghan T V. Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland. Oecologia, 2007, 151(1): 132-139.
- [46] 李元恒, 韩国栋, 王珍, 王正文, 赵萌莉, 王萨仁娜. 增温和氮素添加降低荒漠草原多年生植物氮素回收效率. 生态学报, 2015, 35(18): 5948-5956.
- [47] Sardans J, Penuelas J, Ogaya R. Drought-induced changes in C and N stoichiometry in a *Quercus ilex* Mediterranean forest. Forest Science, 2008, 54(5): 513-522.
- [48] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. Journal of Applied Ecology, 1984, 21(3): 1029-1040.
- [49] Yan T, Zhu J J, Yang K. Leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species in response to climatic conditions and soil nutrients: a meta-analysis. Journal of Forestry Research, 2018, 29(4): 905-913.
- [50] Brant, Amber N, and H Y H Chen. "Interspecific responses in tree foliar nutrient resorption following fire and logging along a chronosequence in a central Canadian boreal forest." ESA Convention 2014.
- [51] Suseela V, Tharayil N, Xing B S, Dukes J S. Warming and drought differentially influence the production and resorption of elemental and metabolic nitrogen pools in *Quercus rubra*. Global Change Biology, 2015, 21(11): 4177-4195.

- [52] He H H, Bleby T M, Veneklaas E J, Lambers H. Dinitrogen-fixing *Acacia* species from phosphorus-impooverished soils resorb leaf phosphorus efficiently. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(12): 2060-2070.
- [53] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1134-1142.
- [54] Huang J Y, Yu H L, Wang B, Li L H, Xiao G J, Yuan Z Y. Nutrient resorption based on different estimations of five perennial herbaceous species from the grassland in inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2012, 76: 1-8.
- [55] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 656-669.
- [56] Gallardo A, Covelo F. Spatial pattern and scale of leaf N and P concentration in a *Quercus robur* population. *Plant and Soil*, 2005, 273(1/2): 269-277.
- [57] Zong N, Shi P L, Chai X. Effects of warming and nitrogen addition on nutrient resorption efficiency in an alpine meadow on the northern Tibetan Plateau. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2018, 64(4): 482-490.
- [58] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, Fang X M, Wan S Z, Wang H M. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age. *Tree Physiology*, 2015, 35(10): 1106-1117.