DOI: 10.5846/stxb202007301990
熊静,虞木奎,成向荣,汪成,邹汉鲁.光照和氮磷供应比对木荷生长及化学计量特征的影响.生态学报,2021,41(6):2140-2150.
Xiong J, Yu M K, Cheng X R, Wang C, Zou H L.Effects of light and N-P supply ratios on growth and stoichiometric of *Schima superba*.Acta Ecologica Sinica,2021,41(6):2140-2150.

光照和氮磷供应比对木荷生长及化学计量特征的影响

熊 静[1,2],虞木奎[1],成向荣[1,*],汪 成[3],邹汉鲁[3]

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

2 南京林业大学, 南京 210037

3 江西省永丰县官山林场, 吉安 331500

摘要:光照和养分限制是影响林下植物生长和更新的关键影响因素,以亚热带主要常绿树种木荷(*Schima superba*)实生幼苗为试验对象,研究了不同光照(全光照、遮阴即45%全光照)和N、P供应比例(5,15,45)对幼苗生长和化学计量特征的影响。结果表明:(1)遮阴不仅严重抑制了木荷各器官和单株生物量积累,更加剧了P限制。尽管N、P添加对木荷生长没有显著促进作用,但N、P供应比例为5时的性状组合更有利于木荷后期生长,但高N、P供应比例可能导致P限制。(2)遮阴下叶N、P含量显著增加,但叶C/N和C/P比显著降低;不同光照处理组中各器官及总N含量均随N、P供应比例增大而显著增加,而C/N比逐渐降低;P的分配格局发生改变,全光照组各器官P含量为茎>叶>根,遮阴组各器官P含量为根>茎>叶。(3)随N、P供应比例增加或光照强度降低,木荷均趋向降低根冠比和根质比、增加叶质比或茎质比。(4)木荷生物量与各器官N、P含量、叶质比呈极显著负相关,而与C/N和C/P比及根冠比、茎质比、根质比呈极显著正相关。光强和N、P比例变化均显著影响了木荷幼苗的养分利用特征,因而木荷作为伴生树种优化林分环境对其早期生长具有重要意义。

关键词:光照;氮磷供应比例;化学计量;生长性状;生态适应

Effects of light and N-P supply ratios on growth and stoichiometric of *Schima superba*

XIONG Jing[1,2], YU Mukui[1], CHENG Xiangrong[1,*], WANG Cheng[3], ZOU Hanlu[3]

1 *East China Coastal Forest Ecosystem Long-term Research Station, Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou* 311400, *China*

2 *Nanjing Forestry University, Nanjing* 210037, *China*

3 *Guanshan Forest Farm of Yongfeng County of Jiangxi Province, Ji'an* 331500, *China*

Abstract: Light and nutrient limitation are two key factors affecting the growth and regeneration of understory plants. In this study, the growth and stoichiometric traits of *Schima superba*' seedlings, a dominant evergreen tree species in the subtropical area, were studied under different light conditions (full light, shading of 45% full light) and N-P supply ratio (5, 15, 45). The results showed that: (1) shading not only significantly inhibited the biomass accumulation of different organs and individual plants of *S. superba*, but also increased P limitation. Although N and P additions did not notably promote the growth of *S. superba*, the growth performance was more beneficial to the later growth when the N-P supply ratio was 5, but high N-P supply ratio might lead to P limitation. (2) Shading significantly increased the content of leaf N and P, but markedly decreased the leaf C/N and C/P ratio. The content of N in each organ or whole plants increased notably with the increase of N-P supply ratio in different light treatments, while the C/N ratio gradually reduced. The distribution patterns of P element changed, and the order of the P content in full light group followed by stem > leaf > root, and that in

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFC0505502,2017YFC0505506)

收稿日期:2020-07-30; **修订日期**:2021-02-04

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: chxr@caf.ac.cn

shading group was root > stem > leaf. (3) With the increase of N-P supply ratio or the decrease of light intensity, *S.superba* tended to decrease the root-shoot ratio and root biomass ratio, and increase the leaf biomass ratio and stem biomass ratio. (4) The biomass of *S.superba* was markedly and negatively correlated with N and P content of each organ and leaf biomass ratio, while it was notably positively correlated with C/N and C/P ratio, root-root ratio, stem biomass ratio and root biomass ratio. Overall, both the change of light intensity and N-P supply ratio significantly affected the nutrient utilization characteristics of *S.superba* seedlings. Our results indicate that it is critically important to adjust the stand environment for the early growth of *S.superba* as a nurse tree species.

Key Words: light; nitrogen-phosphorus supply ratio; stoichiometry; growth traits; ecological adaptation

亚热带低山丘陵区是我国生态安全战略格局“长江经济带建设”和“两屏三带”的重要组成部分,是中国木材战略储备林和经济林产品的重要基地[1]。该区域人工林以纯林为主,普遍存在林分结构单一、生产效益低、林分生态功能和系统稳定性较差等问题[2]。研究表明,构建异龄复层林是改善人工纯林林分结构,提高林分综合效益的有效措施[3-4]。然而,现存人工林内,由于林内光照条件不足、土壤质地酸化和养分失衡等因素严重影响了林下阔叶树种的天然更新和生长发育[5]。首先,光照异质是制约植物生长和分布的首要因子,在林缘、林窗和林下光照强度具有显著差异[6],植物对异质光生境的适应是物种定植、生长的基础,良好的适应能力对森林物种的竞争力非常重要[7]。其次,南方典型红壤丘陵区土壤普遍缺 N 少 P[8]。在全球 N、P 沉降和农林施肥大背景下,外源 N、P 输入带来的元素比例失衡对生态系统的影响越来越大。N、P 元素作为关键限制元素,其供应量或供应比例的改变都会严重影响植物的生长发育[9]。

生态化学计量学是研究生态系统中多重化学元素(主要是 C、N、P 等)平衡的科学[10],也是研究生态系统植物营养元素分配情况、利用效率和限制性元素判断的一种方法[11],能够反映植物器官不同元素的内稳性及相互关系[12],有助于解决植物和生态系统养分供应与需求平衡等方面的问题[13]。此外,植物较强的 C、N、P 元素可塑性对环境变化的响应可直接影响植物的生长和适应能力[14],与植物生长和功能发挥等紧密相关[15]。研究表明光照变化和树种差异均对耐荫植物在异质光环境中的 N、P 利用策略和分配格局产生调节,进而影响总生物量和养分积累[16-17]。此外,养分添加可直接影响植物对养分的吸收和利用,改变植物化学计量甚至植物整体生物量分配和生态策略[18-19]。然而,目前研究多集中光照或养分添加的研究,光照和养分互作对林木化学计量及生长的影响认识较为有限。因此,针对南方典型红壤丘陵区异龄复层林的发展存在的典型光照和养分失衡问题,探究伴生树种在不同光照和养分等因素调控下的化学计量和生长性状变化及适应特征,对促进异龄复层林高效培育具有重要意义。

木荷(*Schima superba*)属山茶科木荷属常绿大乔木,是我国重要的珍贵阔叶用材、生物防火和生态防护树种,常见于华南及东南沿海各省区域,是亚热带常绿林阔叶的建群种,具有速生、丰产、材质优良和适应性强等特点[20],并被广泛用于营造混交林且效益良好[21-22]。因此,探讨木荷在变化光生境和异质养分环境中的化学计量特征和生长性状的响应规律和适应性,这不仅有助于揭示变化环境中木荷生存策略,也有利于木荷幼苗更新及混交林的科学经营管理,为亚热带低山丘陵区人工纯林树种结构优化与调控提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　试验地概况

试验在浙江省杭州市中国林业科学研究院亚热带林业研究所虎山试验基地(119°57′E,30°05′N)进行。该地区所处海拔高度为 30.5 m,属亚热带季风气候,温暖湿润,光照充足,年平均气温 16.4℃,年日照时数 1816 h。

1.2　试验材料

2019 年 2 月中旬,于富阳周边灌丛地挖取试验所需生黄土,土壤在大棚内摊开经自然风干一个月后过

筛,筛子孔径为 1 cm × 1 cm。栽培基质中加入适量蛭石(直径 3—6 mm),主要配比为生黄土:蛭石=4:1,栽培基质中全 N、P 含量为 0.24 g/kg,0.11 g/kg,有效 N、P、K 和有机质含量分别为 20.53 mg/kg,0.51 mg/kg,53.60 mg/kg,2.86 g/kg,土壤 pH 为 4.87。栽培花盆规格为高 35 cm,上直径 25 cm,下直径 15 cm。试验苗木为浙江省开化县林场提供的木荷一年生实生容器苗。

1.3 试验设计

本试验包括 2 种光照和 4 种施肥处理,共 8 个处理水平,每个处理 12 次重复。于 2019 年 3 月 17 日进行苗木栽植,栽植时仔细清洗容器苗的栽培基质后移栽至花盆中(栽培基质总重 3.5 kg)。于 4 月中旬进行光照处理,分别设置全光照和遮阴处理(约 45%全光照)。采用遮阴度为 50%的黑色遮阴尼龙网遮盖,遮阴网顶部离地面高度约 3 m,四周距地面约 30 cm,用以通风。光照处理后,在晴朗天时随机选取 3 d,采用 TES-1335 光照计(泰仕电子工业股份有限公司,台北)对大棚内光照组合遮阴组的光照强度进行测定,每次测定时间均为晴天中午,每次测定时重复 5 次,最后取平均值作为测定结果[23]。

于 5 月初对苗木进行施肥处理,在全光照、遮阴处理下均设置 4 个施肥处理:不施肥(CK),低 N、P 供应比例(N∶P=5),中 N、P 供应比例(N∶P=15),高 N、P 供应比例(N∶P=45)[9,17]。除不施肥处理外,其余每个处理 N 施入量均为 100 mg/kg,通过改变 P 肥施用量(40 、13.4、4.5 mg/kg),从而形成 4 个施肥水平(NPCK、NP5、NP15、NP45)。试验氮肥为硝酸铵(NH_4NO_3),磷肥为磷酸二氢钾(K_2HPO_4,其中 P_2O_5含量约为 50%)。施肥处理时,将两种肥料混合成水溶液,共分 5 次施肥,20 mL/次,于一个月内施完成施肥试验,肥料水溶液现配现用,对照组施等量清水。除此之外,试验期间不定期挪动位置,防止边缘效应,所有苗木采用统一无差别管理。

1.4 样品采集和测定

2019 年 4 月中旬,对缓苗后的木荷分别随机选取 10 样株,测定初始生长性状,苗木初始株高和地径分别为 12.67 cm、0.14 mm,初始根、茎、叶和单株生物量分别为 0.56 g、0.53 g、0.66 g、1.90 g。于当年 10 月中旬,每个处理随机选取 6 株苗木,对选定的苗木进行整株收获。将每个处理收获的样株分根系、枝干和叶片三部分,采集的样品编号后及时放入装有冰袋的保温箱内带回实验室。

将样品置于 65℃烘干至恒重后称量根系、枝干和叶片的生物量。单株生物量=根干重+ 枝干重+叶干重;光合器官生物量=叶干重;地上生物量=叶干重+枝干重;非光合器官生物量=枝干重+根干重;地下生物量/地上生物量(根冠比)=根干重/(枝干重+叶干重);叶质比=叶干重/单株生物量;茎质比=枝干重/单株生物量;根质比=根干重/单株生物量。将烘干的根系、枝干、叶片经研磨后过 0.1 mm 筛,用于化学计量等相关指标的测定。C 和 N 含量利用元素分析仪测定;P 含量采用 $HClO_4$-H_2SO_4消煮—钼锑抗比色法测定;植物总 C、总 N 和总 P 含量为叶片、枝干和根系 C、N 和 P 含量各自的加权平均值,以各部分生物量为加权系数。

1.5 数据分析

采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)检验光照和养分处理及其交互作用对生长性状的影响。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 Duncan 多重比较方法分析化学计量和生长性状在不同光照和养分处理下的差异。对不满足正态分布的指标在进行双因素或单因素方差分析前采用 log 对数转换,数据统计分析均在 SPSS 22 中进行,图表均在 Excel 2007 中绘制。

2 结果与分析

2.1 不同光照和 N、P 供应比例下木荷化学计量特征

由表 1 可知,绝大多数性状受光照、养分及其交互作用的显著影响($P<0.05$)。除生物量分配外,其余性状受光照的影响大于养分及养分与光照间的交互作用。

据表 2,NPCK 组中,遮阴显著增加了根、茎和植物总 N、P 含量,但显著降低了根、茎和植物总 C/N 和 C/P 比($P<0.05$)。遮阴显著增加了叶 C、N、P 含量,显著降低了叶 C/N 和 C/P 比,显著增加了叶 N/P 比。遮阴仅

显著降低了根 C 含量($P<0.05$),但对根 N/P 比、茎 C 含量、茎 N/P 比、植物总 C 含量和植物总 N/P 比无显著影响($P>0.05$)。

表 1　木荷化学计量和生长性状的双因素方差分析(F 值)

Table 1　Results of two-factor ANOVA for the growth traits and stoichiometry of *S. superba* (F)

因素 Factor	*df*	性状 Trait											
		RC	RN	RP	SC	SN	SP	LC	LN	LP	TC	TN	TP
光照 Light	1	158.01**	3521.37**	138.31**	21.74**	1189.05**	41.78**	3.14	347.01**	25.38**	38.64**	1246.83**	259.56**
养分 Nutrient	3	15.31**	58.71**	0.73	1.11	8.62**	11.80**	2.39	25.10**	5.29*	3.40	43.66**	7.96**
Light x Nutrient	3	1.99	73.28**	0.72	5.73*	19.33**	6.86**	7.41**	5.23*	0.45	8.69**	20.91**	5.44*
		RC/N	RC/P	RN/P	SC/N	SC/P	SN/P	LC/N	LC/P	LN/P	TC/N	TC/P	TN/P
光照 Light	1	9434.47**	104.65**	8.52*	1980.47**	37.19**	9.34*	214.70**	26.72**	21.04**	828.95**	408.72**	8.87*
养分 Nutrient	3	354.92**	1.63	0.95	35.72**	7.89**	7.14**	24.75**	5.55*	9.38**	50.99**	10.24**	15.60**
Light x Nutrient	3	380.28**	1.70	0.29	40.51**	1.20	1.27	13.75**	1.51	3.02	35.84**	4.17*	2.34
		RSR	LBR	SBR	RBR	LW	SW	AGB	RW	BPP			
光照 Light	1	14.55**	46.22**	42.83**	13.08**	206.53**	288.15**	272.24**	255.05**	396.19**			
养分 Nutrient	3	13.14**	3.08*	9.69**	11.65**	7.39**	3.66	6.40*	11.52**	5.55*			
Light x Nutrient	3	4.15*	6.51**	10,69**	3.49*	3.52	3.78*	3.34	10.63**	3.10			

RC:根 C Root C;RN:根 N Root N;RP:根 P Root P;SC:茎 C Stem C;SN:茎 N Stem N;SP:茎 P Stem P;LC:叶 C Leaf C;LN:叶 N Leaf N;LP:叶 P Leaf P;TC:总 C Total C;TN:总 N Total N;TP:总 P Total P;RC/N:根 C/N Root C/N;RC/P:根 C/P Root C/P;RN/P:根 N/P Root N/P;SC/N:茎 C/N Stem C/N;SC/P:茎 C/P Stem C/P;SP:茎 N/P Stem N/P;LC/N:叶 C/N Leaf C/N;LC/P:叶 C/P Leaf C/P;LN/P:叶 N/P Leaf N/P;TC/N:总 C/N Total C/N;TC/P:总 C/P Total C/P;TN/P:总 N/P Total N/P;LW:叶干重 Leaf weight;SW:茎干重 Stem weigjt;AGB:地上生物量 Above ground biomass;RW:根干重 Root weight;FRW:BPP:单株生物量 Biomass per plant; RSR:根冠比 Root-shoot ratio;LBR:叶质比 Leaf biomass ratio;SBR:茎质比 Stem biomass ratio;RBR:根质比 Root biomass ratio; * 和 * * 分别表示 5%、1%水平显著差异

在全光照组中,与 NPCK 相比,施肥显著增加了根 C、N 含量,显著降低了根 C/N 比,且随养分供应比例的变化而显著变化($P<0.05$);NP45 时显著降低了根 C/P 比。施肥显著增加了茎 N 含量,显著降低了茎 C/N 比,且随养分供应比例的变化而显著变化($P<0.05$);NP5 时显著增加了茎 C 含量($P<0.05$);NP45 时显著增加了茎 P 含量,但显著降低了茎 C/P 比($P<0.05$)。施肥显著增加了叶 N 含量,显著降低了叶 C/N 比,且随养分供应比例的变化而显著变化($P<0.05$);叶 N/P 随养分供应比例的增加呈上升趋势。施肥显著增加了植物总 C 含量($P<0.05$);施肥显著增加了植物总 N 含量,显著降低了植物总 C/N 比,且随养分供应比例的变化而显著变化($P<0.05$);NP45 时显著增加了植物总 P 含量,但显著降低了植物总 C/P 比;在 NP15 和 45 时植物总 N/P 比显著增加($P<0.05$)。

在遮阴组中,与 NPCK 相比,NP5 时显著降低了根 C 含量、C/N 比,显著增加了根 N 含量,NP45 时显著降低了根 C 含量($P<0.05$)。施肥显著降低了茎 P 含量,NP5 和 15 时显著促进了茎 C/P 和 N/P 比,NP15 和 45 时显著降低了茎 C 含量($P<0.05$)。施肥显著增加了叶 N 含量($P<0.05$);NP5 时显著促进了植物总 N 含量($P<0.05$);NP15 时显著降低了植物总 C、P 含量,显著增加了植物总 N/P 比($P<0.05$);NP45 时显著降低了植物总 C、P 含量,显著增加了植物总 N 含量($P<0.05$)。

2.2　不同光照和 N、P 供应比例下木荷各器官化学计量分配特征

据图 1,当全光照转为遮阴时仅显著降低了根和茎 C 含量、叶 P 含量、根 C/P 比的分配。全光照处理中,N、P 添加显著降低了根 C 含量($P<0.05$),中低 N、P 供应比例时根系中 P 含量显著增加($P<0.05$);而遮阴处理中,仅在高 N、P 供应比例为 45 时根 C 含量显著增加($P<0.05$),N、P 添加显著提高了叶片和根系中 P 含量($P<0.05$)。无论是全光照和遮阴处理中,N、P 添加一定程度上增加了茎 C/P 比,而 N 含量和 C/N、N/P 比在不同器官中变化趋势一致,N 含量和 N/P 比为叶>根>茎,C/N 比为根>茎>叶。

表 2 不同光照和施肥下各器官化学计量性状的影响

Table 2 Effects of different light and fertilization on stoichiometric traits of organs of *S. superba*

器官 Organs	光照 Light	养分 Nutrient	C/(g/kg)	N/(g/kg)	P/(g/kg)	C/N	C/P	N/P
根 Root	全光照	NPCK	468.02±1.17c	6.39±0.06f	0.44±0.08b	73.21±0.55a	1093.59±179.32a	14.94±2.47abc
		NP5	475.72±0.13a	7.34±0.04e	0.49±0.06b	64.77±0.40b	982.59±134.50ab	15.17±2.03abc
		NP15	471.61±0.73b	8.27±0.10d	0.51±0.02b	57.01±0.74c	931.40±35.88ab	16.34±0.61ab
		NP45	473.07±2.08ab	9.32±0.02c	0.56±0.04b	50.75±0.22d	846.60±62.56b	16.68±1.27a
	遮阴	NPCK	460.71±1.29e	12.73±0.19b	1.03±0.11a	36.21±0.62e	452.93±52.29c	12.50±1.26c
		NP5	465.26±2.45d	14.10±0.18a	1.13±0.31a	32.99±0.59f	430.09±101.41c	13.02±2.99abc
		NP15	460.05±1.47e	12.98±0.42b	1.00±0.09a	35.46±1.20e	461.86±42.06c	13.03±1.25abc
		NP45	464.33±1.66d	12.75±0.27b	1.00±0.10a	36.64±0.85e	470.35±68.75c	12.86±2.17bc
茎 Stem	全光照	NPCK	476.00±15.36b	3.90±0.19e	0.65±0.07c	122.28±3.81a	743.39±95.45ab	6.07±0.65cd
		NP5	488.07±0.50a	4.29±0.01d	0.64±0.03c	113.86±0.27b	767.14±29.54ab	6.74±0.27cd
		NP15	484.77±1.75ab	4.42±0.16d	0.61±0.09c	109.69±4.11b	811.96±133.14a	7.40±1.21cd
		NP45	485.86±1.88ab	5.38±0.20c	0.82±0.13b	90.34±3.52c	606.44±96.69bc	6.70±0.95cd
	遮阴	NPCK	476.69±1.31ab	7.55±0.12ab	1.28±0.08a	63.11±0.82d	374.30±23.89d	5.93±0.33d
		NP5	474.80±7.22b	7.72±0.33a	0.85±0.16b	61.59±2.03d	576.39±124.85c	9.35±1.90ab
		NP15	461.74±1.08c	7.19±0.30b	0.73±0.02bc	64.27±2.81d	635.07±13.49bc	9.90±0.62a
		NP45	463.58±0.37c	7.25±0.06b	0.89±0.04b	63.78±0.67d	507.82±9.77cd	7.96±0.24bc
叶 Leaf	全光照	NPCK	483.00±1.31c	8.57±0.57e	0.52±0.10b	56.54±3.60a	956.34±203.76a	17.08±4.65c
		NP5	486.80±3.66abc	11.25±0.23d	0.60±0.14ab	43.29±0.57b	846.75±217.15ab	19.60±5.23bc
		NP15	487.80±4.85abc	11.84±1.62d	0.53±0.09b	41.80±6.47bc	943.25±159.81a	22.59±2.40abc
		NP45	488.10±1.83abc	14.84±1.53c	0.62±0.16Aab	33.11±3.15c	815.24±195.34ab	25.14±8.40abc
	遮阴	NPCK	489.43±0.32ab	17.78±0.63b	0.68±0.07a	27.55±1.00d	725.05±71.82ab	26.33±2.73ab
		NP5	489.87±2.54a	19.59±0.80a	0.77±0.03a	25.03±1.18d	637.14±31.90b	25.45±0.21abc
		NP15	484.43±0.25bc	19.40±0.82a	0.69±0.07ab	25.00±1.02d	703.82±76.74ab	28.11±2.16ab
		NP45	491.07±3.80a	20.67±0.18a	0.70±0.04ab	23.74±0.01d	686.38±29.16ab	28.92±1.22a
总含量 Total	全光照	NPCK	476.75±4.42b	6.70±0.25g	0.53±0.07d	71.25±2.35a	913.22±128.62a	12.86±2.23c
		NP5	485.09±1.71a	8.19±0.11f	0.59±0.05cd	59.23±0.61b	825.74±73.90ab	13.95±1.36bc
		NP15	484.12±2.69a	9.10±0.90e	0.55±0.06d	53.61±5.85c	893.47±101.39a	16.72±1.83ab
		NP45	484.68±1.26a	10.47±0.71d	0.68±0.11c	46.43±2.93d	723.95±117.67b	15.73±3.47ab
	遮阴	NPCK	480.66±0.14b	14.36±0.37c	0.89±0.02a	33.48±0.87e	540.53±10.49c	16.16±0.73bc
		NP5	483.44±2.97b	16.59±0.46a	0.84±0.04ab	29.16±0.98e	578.07±27.85c	19.85±1.39ab
		NP15	474.29±0.43c	14.99±0.36bc	0.75±0.04b	31.65±0.73e	632.63±34.54c	19.98±0.73a
		NP45	479.15±2.24bc	15.65±0.11ab	0.80±0.04b	30.61±0.06e	600.37±27.55c	19.61±0.89ab

不同小写字母表示同一器官不同处理间差异显著($P<0.05$);NPCK:不施肥对照,Unfertilized control;NP5:氮磷供应比例为 5 N-P supply ratio was 5;NP15:氮磷供应比例为 15 N-P supply ratio was 15;NP45:氮磷供应比例为 45 N-P supply ratio was 45

2.3 不同光照和氮磷供应比例下木荷生长及生物量分配特征

在 NPCK 组中,遮阴显著降低了木荷的单株生物量、叶干重、枝干重、地上生物量、根干重、根冠比和根质比(图 2)($P<0.05$),但显著增加了叶质比(图 2)($P<0.05$),对茎质比无显著影响(图 2)。

在全光照组中,与 NPCK 相比,不同养分供应比例增加了单株生物量(图 2)($P>0.05$),但均显著降低了根干重、根冠比和根质比(图 2)($P<0.05$)。NP5 时枝干重显著增加(图 2)($P<0.05$),NP15 和 NP45 时茎质比显著增加(图 2)($P<0.05$)。NP5 和 NP15 时叶干重和地上生物量显著增加(图 2)($P<0.05$),叶质比仅在 NP15 时显著增加(图 2)($P<0.05$)。

在遮阴组中,与 NPCK 相比,不同养分供应比例增加了单株生物量、叶干重、枝干重、地上生物量、根干重(图 2)($P<0.05$)。NP5 时叶干重和叶质比在显著增加(图 2)($P<0.05$),茎质比显著降低(图 2)($P<0.05$)。

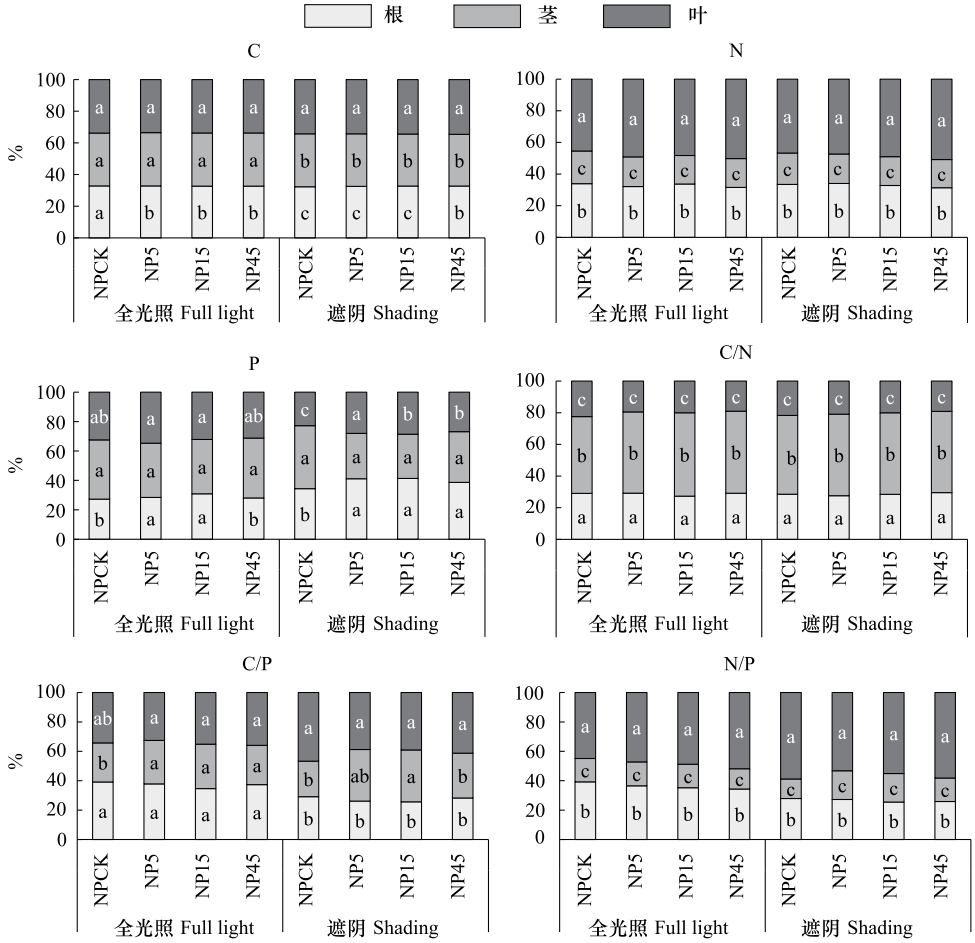

图 1　不同光照和施肥下各器官的化学计量分配特征

Fig.1　Effects of different light and fertilization on stoichiometric allocation of each organs

不同小写字母表示同一处理不同器官间差异显著($P < 0.05$);NPCK:不施肥对照,Unfertilized control;NP5:氮磷供应比例为 5 N-P supply ratio was 5;NP15:氮磷供应比例为 15 N-P supply ratio was 15;NP45:氮磷供应比例为 45 N-P supply ratio was 45

NP45 时茎质比显著增加(图 2)($P<0.05$)。

2.4　不同性状间的相关关系

据表 3,各生长性状与各器官和总 C 含量、C/N 及 C/P 比呈极显著的正相关关系($P<0.01$),而与各器官和总 N、P 含量呈极显著的负相关关系($P<0.01$)。根 N/P 比与各生长性状呈极显著正相关关系($P<0.01$),而叶 N/P 比与各生长性状呈极显著负相关关系($P<0.05$),茎 N/P 比与根干重、单株生物量呈负相关关系($P<0.05$),总 N/P 比仅与根干重呈显著负相关($P<0.05$)。茎质比、根冠比和根质比与单株生物量呈显著正相关关系($P<0.05$)。叶质比与各生长性状呈极显著负相关关系($P<0.01$)。

3　讨论

3.1　光照和 N、P 供应对木荷化学计量特征的影响

N、P 是植物体内必需的大量元素,其含量和比例反映了植物的养分吸收、利用和分配等适应策略[24],作为功能性物质,N、P 元素受环境影响较大,光照改变和养分添加均会对木本植物 N、P 分配格局产生影响[25],且在植物器官间分布根据器官结构功能的不同往往存在较大差异[26]。本研究中随光照降低,尽管木荷各器官和总 N、P 含量显著增加,但 C/N、C/P 比显著降低,这表明低光下木荷加强了养分吸收,但养分利用效率也随之降低。这是因为大多数植物在低光强下都倾向于加强 N、P 养分吸收,这有利于植物提高光合和资源竞

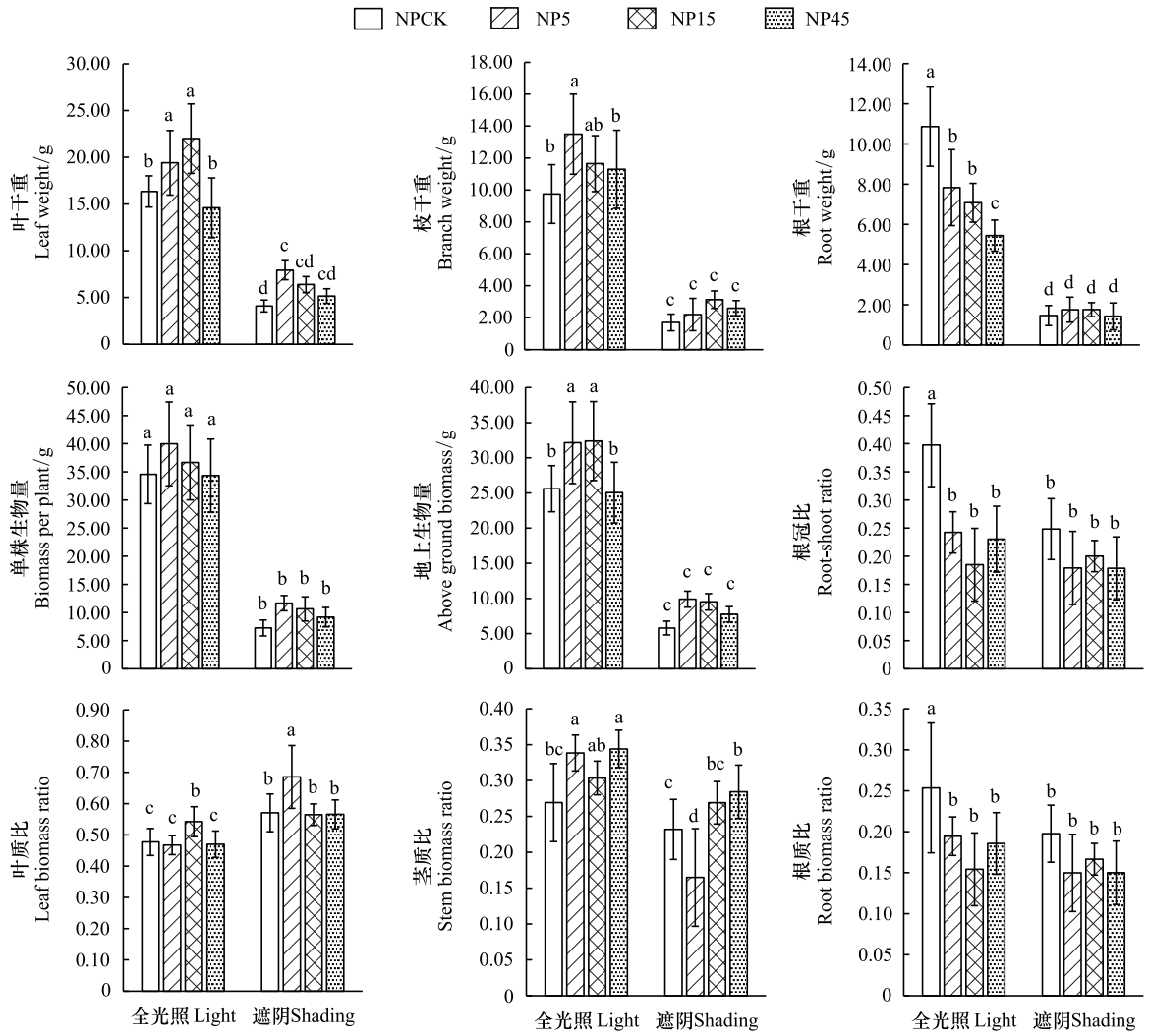

图 2 不同光照和施肥对木荷生物量积累及其分配的影响

Fig.2 Effects of different light and fertilization on biomass accumulation and allocation of *S. superba*

不同小写字母表示同一器官不同处理间差异显著(P<0.05)

争能力[27]。其次,遮阴下植物光合速率降低、生长减慢则导致 N、P 养分利用效率也随之下降,进而促使 N、P 在植物体内富集[17]。此外,植物根、茎、叶中的养分含量还取决于土壤养分供应和植被养分需求间的动态平衡[28],同一植物不同器官之间的 C、N、P 及其比值不仅受植物的基本生理过程需求的影响,还受相应器官组织结构和功能分化的影响[29]。无论全光照或遮阴处理下,木荷各器官和总 N 含量均随 N、P 供应比例的增加而显著增加,这是因为随着 N、P 供应比例增加,土壤中 N 素的相对有效可利用性增加,木本植物加速 N 获取促进蛋白质等有机物合成[30]。然而,相对 C、N 元素,木荷叶和根 P 含量对养分添加的响应较迟钝,在不同 N、P 供应比例间无显著差异,这可能主要与植物生活型及自身特性相关。研究表明草本植物根和叶 P 含量随 N、P 养分供应比例增加而显著降低,但根和叶 N 含量仅在低供应比例时变化显著[31],而木本植物幼苗 N、P 含量不仅受养分含量的影响,更与树种自身特性相关,不同树种的 N、P 响应规律甚至相反[32]。其次,还可能与植物限制元素相关,Han 等[33]研究认为元素含量的变异范围还与该元素的限制情况有关,越是限制性元素,其含量变化越小,而本研究中木荷普遍受 P 限制,其较强的 P 素稳定性也提高了自身对低 P 环境的适应性。不同光照处理下木荷根和叶 P 含量无显著变化,仅低光照下不同 N、P 供应比例显著降低了茎 P 和总 P 含量增加,这是因为对木本植物而言,叶片和根作为植物生理代谢活跃的场所,在养分添加下需最大限度的维

持 P 稳定性[34]。而植物茎主要起支撑和运输作用,作为木本植物重要的 P 养分库,在土壤有效 P 充足时“奢侈吸收”并储存 P 养分,而在土壤有效 P 不足时则向叶、根等其它器官输送 P 养分[34]。尽管木荷 N 含量对 N、P 供应比例的响应大于 P 含量,但其 P 分配格局的响应大于 N 分配格局。本研究中各器官间 C、N 含量基本遵循叶大于根或茎,这与其它木本植物 C、N 分配较为一致[35],保证叶 C、N 含量的分配有利于有机物的合成从而促进植物生长或防御机制生成[36]。然而,木荷各器官 P 元素的分配比例发生显著改变。首先,遮阴显著降低了叶 P 和根 C/P 比的分配,这与弱光下植物加大地上部分投入不同[37],木荷主要通过高 P 利用效率来慢速地上部分的生长发育,将更多的营养物质累积到根部,以促进根部发育,进而促进根系吸收能力[17]。全光照且 N、P 添加后,木荷根 P 分配显著增加,而遮阴且 N、P 添加后,木荷叶和根 P 含量的分配又显著增加,这主要与叶片和根系作为生长和养分吸收器官在养分增加下的代谢活跃相关[32]。

表 3　化学计量与生长性状间的相关性

Table 3　Correlation coefficients between stoichiometry and growth traits

化学计量和生物量分配 Stoichiometry Stoichiometry and biomass allocation	生长性状 Growth traits				
	LW	SW	AGB	RW	BPP
RC	0.822**	0.850**	0.843**	0.662**	0.829**
RN	−0.846**	−0.879**	−0.889**	−0.935**	−0.896**
RP	−0.791**	−0.910**	−0.849**	−0.861**	−0.873**
SC	0.653**	0.690**	0.665**	0.403	0.645**
SN	−0.890**	−0.892**	−0.925**	−0.924**	−0.913**
SP	−0.705**	−0.598**	−0.716**	−0.574**	0−.592**
LC	−0.348	−0.252	−0.342	−0.481*	−0.298
LN	−0.852**	−0.820**	−0.867**	−0.915**	−0.880**
LP	−0.566**	−0.472*	−0.618**	−0.520*	−0.478*
TC	0.675**	0.725**	0.684**	0.401	0.666**
TN	−0.870**	−0.863**	−0.897**	−.0938**	−0.904**
TP	−0.836**	−0.828**	−0.879**	−0.824**	−0.832**
RC/N	0.817**	0.818**	0.853**	0.959**	0.860**
RC/P	0.841**	0.880**	0.882**	0.946**	0.906**
RN/P	0.623**	0.683**	0.644**	0.578**	0.693**
SC/N	0.892**	0.860**	0.919**	0.934**	0.896**
SC/P	0.804**	0.676**	0.818**	0.644**	0.681**
SN/P	−0.288	−0.391	−0.339	−0.471*	−0.450*
LC/N	0.775**	0.707**	0.784**	0.916**	0.802**
LC/P	0.551**	0.483*	0.597**	0.473*	0.472*
LN/P	−.653**	−.592**	−0.614**	−0.757**	−0.697**
TC/N	0.823**	0.786**	0.846**	0.948**	0.852**
TC/P	0.863**	0.824**	0.899**	0.840**	0.832**
TN/P	−0.267	−0.308	−0.25	−0.483*	−0.371
RSR	0.218	0.247	0.246	0.683**	0.354*
LBR	−0.416**	−0.682**	−0.538**	−0.680**	−0.604**
SBR	0.390**	0.685**	0.525**	0.389**	0.522**
RBR	0.184	0.212	0.212	0.673**	0.325*

* 和 * * 分别表示 5%、1%水平显著差异

植物 N/P 比变化表征了植物维持体内化学计量内稳性的能力,通常被用来判断植物的 N、P 受限状况[38],反映了植物对环境变化的适应性。本研究中不同处理中各器官 N/P 表现均为叶>根>茎,相对根和茎而言,不同处理下叶 N/P 比相对稳定,这辅证了木荷幼苗叶 N/P 比来判断植物生长受限的合理性[16]。本研

究中叶 N/P 随养分供应比例增加[9],仅全光照下不施肥和低供应比例时,木荷叶 N/P 小于 20,其它处理的叶 N/P 均大于 22,说明当前试验条件下木荷幼苗 P 限制随养分供应比例的增加而加剧,但这可能是过量的 N 吸收造成了植物体内 N、P 失衡及生长 P 受限性增强[39]。从 N、P 利用效率角度,植物在营养元素缺乏的情况下往往具有较高的养分利用效率,而在营养元素供应充足时,元素利用效率较低,这是植物对土壤养分状态的一种适应策略[31,40]。N、P 添加后木荷各器官和总 C/N、C/P 基本与 N、P 响应规律相反,表明由 N、P 供应比例造成的 N 素可利用性增加反而降低了木荷的 N 利用效率[41]。与木荷 N 含量、C/N 比不同,尽管高养分供应比例时木荷可能受 P 限制,木荷 P 含量与 C/P 比均无显著变化,表明木荷具有较高的 P 素稳定性且不受 N、P 供应比例的影响。

3.2 光照和 N、P 供应对木荷生长的影响

化学计量和生物量分配特征能直接或间接影响植物生长及其对异质环境的适应性及适应策略[42],在不同环境条件(光照和养分)下植物有不同的生长特性和物质分配规律[43]。多数研究认为光照是制约植物生长的首要因子,是植物进行光合作用所必需的资源,而对耐荫植物而言,适度遮荫有利于植物幼苗生长[44]。本研究中遮阴显著降低了木荷的株高、地径、各器官和单株生物量,说明 45%全光照严重限制了木荷幼苗生长,尽管木荷具有一定耐荫性,其幼苗仍对光照有较高需求。低光强下,木荷的叶质比、茎质比、叶 N 和 P 含量显著增加,根冠比和根质比显著降低,这与其它木本植物对光照的响应类似,当光照不足时,植物往往分配更多资源到地上部分以捕获光资源,从而提高植物的光竞争能力和生存适合度[23,27]。

N、P 作为植物生长必需大量元素,在个体发育和碳同化过程中具有重要作用,大多数研究认为 N、P 添加有利于促进植物生长[40,45]。本研究中木荷生长性状与各器官 N、P 基本呈极显著负相关,而与各器官 C/N 和 C/P 比呈极显著正相关,表明木荷生长主要与 N、P 利用效率相关。研究表明施 N 显著促进地上生物量积累、显著降低地下生物量,而施 P 显著促进根系分配,但对茎叶分配无显著影响[40]。类似地,本研究中木荷地上生物量、叶质比或茎质比在 N、P 添加处理中显著增加,根干重和根质比降低,表明木荷生长对添加的 P 含量不敏感,但对 N 的可利用性较为敏感。也有研究表明较低或较高的 N、P 供应比例往往造成营养元素之间相对关系的失衡,进而引发元素限制,将对植物的生长发育产生负面效应[27,46]。随 N、P 供应比例的增加,N 素有效可利用性增加,但木荷单株生物量却与各器官 N 含量、叶质比呈极显著负相关关系,这表明过量 N 吸收导致了木荷叶生长过快从而导致自遮阴,影响了植物生长[46]。当遮阴和 N、P 添加共同作用时,木荷生物量及其分配的影响不显著,这是因为相对养分而言,光照是制约木荷幼苗生长的首要因子,生物量分配的无显著变化符合“李比希最小因子定律”。

本研究中木荷 N/P 比与生长性状基本呈极显著负相关,并暗示了木荷 P 限制随养分供应比例增加而增加,但单株生物量在各 N、P 供应比例间无显著变化,这表明木荷在不同 N、P 供应比例下的生长策略较为保守,这主要与木本植物自身的生长策略导致对环境中的养分供应比例的敏感性较弱有关[47]。相对全光照处理,遮阴处理下 N、P 添加对木荷生长的促进作用更为有限,说明低光照可能也部分掩盖了养分对木荷生长的全部效益[48]。尽管如此,与木荷生物量仅在高 N 高 P 或低 N 低 P 配施时显著增加存在相似之处[49],本研究中木荷幼苗生长亦偏好 N、P 供应量较高的生境。在 N、P 供应比例为 5 时,全光照处理下木荷地上生物量和叶 C/N 比显著高于其它处理,遮阴处理下叶干重、叶质比显著大于其它处理,这均有利于木荷的后期生长[50],表明木荷幼苗生长偏好较低的土壤 N、P 供应比例,且适量施肥在一定程度上有利于缓解低光胁迫。

4 结论

光照和 N、P 养分都是影响木荷生长发育的重要环境因子,其交互作用对木荷幼苗的影响也极为复杂,对木荷幼苗生长和化学计量特征产生显著影响。首先,光照不足导致木荷幼苗生长受到严重制约,木荷的生长策略较为保守,高 N、P 供应比例和遮阴环境均可能导致或加剧 P 限制。其次,尽管木荷化学计量和生长特征对 N、P 供应比例的响应较弱,但不同光照处理下,木荷幼苗生长均偏好低 N、P 供应比例,后续应加强更低 N、

P 供应比例的研究。综上,木荷幼苗生长需要较高的光照和较低的土壤 N/P 条件,提高光照强度、合理调控土壤 N、P 供应比例将有利于木荷幼龄林生长,这对木荷幼林更新和人工林结构优化调控具有重要意义。

参考文献(References):

[1] 孔令桥, 张路, 郑华, 徐卫华, 肖燚, 欧阳志云. 长江流域生态系统格局演变及驱动力. 生态学报, 2018, 38(3): 741-749.

[2] 刘世荣, 杨予静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. 生态学报, 2018, 38(1): 1-10.

[3] 徐海东, 苑海静, 熊静, 虞木奎, 成向荣. 杉阔异龄复层林对土壤团聚体稳定性和有机碳及养分储量的影响. 林业科学研究, 2020, 33(3): 107-115.

[4] 熊静, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣. 杉木人工林下原生与引入树种叶性状变异特征. 生态学报, 2019, 39(6): 1897-1907.

[5] 朱教君, 刘足根, 王贺新. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析. 应用生态学报, 2008, 19(4): 695-703.

[6] Li Z R, Zhang S B, Hu H, Li D Z. Photosynthetic performance along a light gradient as related to leaf characteristics of a naturally occurring *Cypripedium flavum*. Journal of Plant Research, 2008, 121(6): 559.

[7] Grassi G, Bagnaresi U. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. Tree Physiology, 2001, 21(12/13): 959-967.

[8] Xu H D, Yuan H J, Yu M K, Cheng X R. Large macroaggregate properties are sensitive to the conversion of pure plantation to uneven-aged mixed plantations. Catena, 2020, 194: 104724.

[9] 刘晓玲. 氮磷供应条件对滨海湿地植物群落结构和生态化学计量特征的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018: 84-84.

[10] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.

[11] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. 植物生态学报, 2010, 34(1): 7-16.

[12] Song Z L, Liu H Y, Zhao F J, Xu C Y. Ecological stoichiometry of N∶P∶Si in China′s grasslands. Plant and Soil, 2014, 380(1): 165-179.

[13] 李从娟, 雷加强, 徐新文, 唐清亮, 高培, 王永东. 塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤 C N P 的化学计量特征. 生态学报, 2013, 33(18): 5760-5767.

[14] Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. New Phytologist, 2012, 196(1): 68-78.

[15] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰, 曹德昊. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸 6 个群落优势种生态化学计量学特征的影响. 植物生态学报, 2014, 38(3): 231-237.

[16] 颉洪涛, 虞木奎, 成向荣. 光照强度变化对 5 种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响. 植物生态学报, 2017, 41(5): 559-569.

[17] 马志良, 杨万勤, 吴福忠, 高顺. 遮荫对紫花苜蓿地上生物量和化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3139-3144.

[18] 王巧, 张君波, 雷赵枫, 刘宁, 李全, 黄华宏, 宋新章. 模拟氮沉降和磷添加对杉木生态化学计量学特征的影响. 生态学杂志, 2019, 38(2): 368-375.

[19] 闫帮国, 刘刚才, 樊博, 何光熊, 史亮涛, 李纪潮, 纪中华. 干热河谷植物化学计量特征与生物量之间的关系. 植物生态学报, 2015, 39(8): 807-815.

[20] 姚甲宝, 楚秀丽, 周志春, 童建设, 王晖, 余家中. 不同养分环境下木荷种源生长和根系发育对邻株竞争响应的差异. 应用生态学报, 2017, 28(4): 1087-1093.

[21] 姚甲宝, 楚秀丽, 周志春, 童建设, 王晖, 余家中. 不同养分环境下邻株竞争对木荷和杉木生长、细根形态及分布的影响. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1441-1447.

[22] 黎芳, 潘萍, 宁金魁, 郭孝玉, 吴自荣, 欧阳勋志, 褚欣. 马尾松—木荷不同比例混交林林下植被物种组成及其多样性分析. 西北林学院学报, 2016, 31(6): 34-40.

[23] 成向荣, 周俊宏, 陈永辉, 武克壮, 虞木奎. 山栀子幼苗表型可塑性对不同光环境的响应. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 180-186.

[24] 胥超, 林开淼, 刘小飞, 熊德成, 陈仕东, 林伟盛, 林成芳. 不同林龄米槠更新林叶和枝碳氮磷含量及其化学计量特征. 亚热带资源与环境学报, 2016, 11(2): 32-38.

[25] Poorter H, Niinemets U, Ntagkas N, Siebenkas A, Mäenpää M, Matsubara S, Pons T. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. New Phytologist, 2019, 223(3): 1073-1105.

[26] 张雨鉴, 宋娅丽, 王克勤. 滇中亚高山森林乔木层各器官生态化学计量特征. 生态学杂志, 2019, 38(6): 1669-1678.

[27] 王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 赵广, 刘刚才. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应. 生态学报, 2019, 39(22): 8615-8629.

[28] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
[29] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. Plant Biology, 2014, 16(5): 897-907.
[30] 冯婵莹, 郑成洋, 田地. 氮添加对森林植物磷含量的影响及其机制. 植物生态学报, 2019, 43(3): 185-196.
[31] 黄菊莹, 余海龙, 王丽丽, 马凯博, 康扬眉, 杜雅仙. 不同氮磷比处理对甘草生长与生态化学计量特征的影响. 植物生态学报, 2017, 41(3): 325-336.
[32] 石贤萌, 杞金华, 宋亮, 刘文耀, 黄俊彪, 李苏, 卢华正, 陈曦. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗 C、N、P 化学计量特征及其对 N 沉降增加的响应. 植物生态学报, 2015, 39(10): 962-970.
[33] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.
[34] Yan Z B, Guan H Y, Han W X, Han T S, Guo Y L, Fang J Y. Reproductive organ and young tissues show constrained elemental composition in *Arabidopsis thaliana*. Annals of Botany, 2016, 117(3): 431-439.
[35] 原雅楠, 李正才, 王斌, 张雨洁, 黄盛怡. 榧树种内 C、N、P 生态化学计量特征研究. 林业科学研究, 2019, 32(6): 73-79.
[36] 张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 苏孟白, 李晓龙, 李学峰. 滇中亚高山森林植物叶-凋落叶-土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(21): 7648-7658.
[37] Grechi I, Vivin P, Hilbert G, Milin S, Robert T, Gaudillère J P. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 139-149.
[38] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
[39] Yang H. Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf nutrient characteristics in a subtropical forest. Trees, 2018, 32(2): 383-391.
[40] 刘洋, 张健, 陈亚梅, 陈磊, 刘强. 氮磷添加对巨桉幼苗生物量分配和 C:N:P 化学计量特征的影响. 植物生态学报, 2013, 37(10): 933-941.
[41] 史军辉, 刘茂秀, 王新英, 马学喜. 塔里木河胡杨林生长过程土壤层碳氮磷化学计量变化特征及与其叶含量的相关性. 新疆农业科学, 2019, 56(10): 1879-1887.
[42] 史顺增, 熊德成, 冯建新, 许辰森, 钟波元, 邓飞, 陈云玉, 陈光水, 杨玉盛. 模拟氮沉降对杉木幼苗细根的生理生态影响. 生态学报, 2017, 37(1): 74-83.
[43] 熊静, 王臣, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣, 张翠. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应. 植物科学学报, 2018, 36(5): 736-744.
[44] 罗玉洁. 光照和氮沉降对外来植物刺槐、火炬树及三种本地植物的生长和种间关系的影响[D]. 济南: 山东大学, 2015.
[45] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
[46] 孙金伟, 吴家兵, 任亮, 张冠华, 任斐鹏, 姚付启. 氮添加对长白山阔叶红松林 2 种树木幼苗光合生理生态特征的影响. 生态学报, 2016, 36(21): 6777-6785.
[47] 袁义福. 不同氮磷比条件对外来种火炬树与本地种麻栎、荆条的种间关系的影响[D]. 济南: 山东大学, 2014.
[48] Meekins J F, McCarthy B C. Effect of population density on the demography of an Invasive Plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) Population in a Southeastern Ohio Forest. American Midland Naturalist, 2002, 147(2): 256-278.
[49] 张蕊, 王艺, 金国庆, 周志春. 模拟氮沉降对低磷胁迫下 3 个种源木荷幼苗生长及叶片氮磷含量的影响. 林业科学, 2015, 51(4): 36-43.
[50] Walter C A, Raiff D T, Burnham M B, Gilliam F S, Adams M B, Peterjohn W T. Nitrogen fertilization interacts with light to increase *Rubus* spp. cover in a temperate forest. Plant Ecology, 2016, 217(4): 421-430.