

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230364

亚热带不同地区苦竹叶片养分化学计量 变异特征及其环境的驱动作用

张景润^{1,2}, 左珂怡¹, 郭子武¹, 凡莉莉¹, 林 华³, 胡瑞财⁴, 陈双林^{1*}

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037; 3. 福建省沙县区林业局, 福建 三明 365500; 4. 浙江省龙游县林业技术推广站, 浙江 衢州 324400)

摘要: [目的] 生态化学计量学不仅能揭示植物的养分限制状况, 还能研判其生长策略, 为探究地理分异对苦竹叶片养分化学计量特征的影响及其主要环境驱动因子。[方法] 采用 Pearson 相关分析、LSD 差异分析和结构方程建模的方法, 分析了不同地区(安徽省潜山县、浙江省龙游县、福建省沙县区) 1~3 a 苦竹叶片 C、N、P 含量和化学计量比及其与环境因子的相互关系。[结果] 结果表明: 随着纬度的升高, 苦竹 1~3 a 立竹叶片 C、N、P 含量均呈下降的趋势, 而 C:N、C:P、N:P 总体呈上升的趋势。潜山县立竹叶片 C、N、P 含量显著低于龙游县和沙县区, 而 C:N、C:P、N:P 龙游县和沙县区明显小于潜山县; 随着立竹年龄的增大, 立竹叶片 C、N、P 含量均呈下降的趋势, C:N、C:P 呈上升趋势, 而 N:P 不同年龄立竹间无显著变化; Pearson 相关分析发现, 年平均温度和土壤化学性质(土壤全氮、全磷、全钾、水解性氮、有效磷、速效钾、有机质等)对立竹叶片养分化学计量特征具有重要影响, 而年平均降水量等气候因子和土壤物理性质影响不大。结构方程模型结果显示, 气候因子、土壤因子与叶片养分化学计量特征均呈显著正相关, 并且其总影响效应水平接近。[结论] 地理分异导致的苦竹叶片养分化学计量特征变异是气候和土壤因子共同作用的结果。其中, 年平均温度和土壤水解性氮、全磷、速效钾含量是影响苦竹叶片养分化学计量变异的主要驱动因子。

关键词: 生态化学计量; 地理分异; 土壤因子; 气候因子; 苦竹

中图分类号: 文献标识码: A 文章编号: 1001-1498(2024)x-0001-10

生态化学计量学可以揭示植物的养分限制和分配情况, 对于预测和评估生态系统对环境变化的响应具有重要意义^[1]。碳是植物体的结构性物质, 同时也是能量的基础, 其主要来源于光合作用的碳固定。氮、磷是蛋白质和遗传物质的重要组成元素, 一般通过土壤养分供给获得, 氮和磷的可获得性往往是限制植物生长和生产力发挥的重要因素^[2]。植物叶片中的碳、氮、磷含量可以看作是长期适应气候或环境变化的结果, 反映了植物的生长状况和生存策略^[3-4]。而地理分异会引起气候因子、环境条件和土壤质地等发生明显变化, 进而影响植物的功

能性状、养分吸收与利用, 致使植物主要养分元素化学计量特征产生明显的适应性调节^[5]。Salehi 等^[6]对欧洲水青冈 (*Fagus sylvatica* L.) 叶片养分浓度的研究表明, 随着年平均降水量和实际蒸散量的增加, 叶片氮含量升高。而一项涵盖全球 452 个样本点 1280 种植物的荟萃分析显示, 随着纬度的增大和温度的降低, 叶片氮和磷含量增加, 而氮磷比降低^[7]。Gong 等^[8]对中国东北地区沿纬度分布的叶片特征分析发现, 叶片氮、磷含量空间分化的纬度解释高于其他功能性状, 随着年平均气温和年平均降水量的增加, 叶片氮和磷含量具有显

收稿日期: 2023-09-12 修回日期:

基金项目: “十四五”国家重点研发计划重点专项课题(2021YFD2200501)

* 通讯作者: 陈双林, 博士, 研究员, 主要从事竹林生态与培育研究。E-mail: cslbamboo@126.com

著的非线性变化。环境变量已被发现是植物产生种内变异的主要驱动因素^[9],植物可以通过叶片生理塑性对环境变化做出反应,Zhang 等^[10]发现油松(*Pinus tabulaeformis* Carriere)的叶片性状在区域尺度上存在明显差异。大地理尺度上的生境异质性会极大地影响植物的叶片性状,更好地了解种内叶片性状变异将有助于解释物种对环境变化的适应策略。因此,研究不同地区植物碳、氮、磷化学计量变异特征及其环境影响因子,对阐明区域尺度上植物养分吸收、利用特性与循环特征等均具有重要科学意义。

苦竹(*Pleioblastus amarus* (keng) keng f.)隶属于禾本科竹亚科苦竹属,是优良的笋材兼用竹种,广泛分布于浙江、福建、安徽、江西等地,竹秆通直,竹节长、质轻,可制作工艺品和乐器;竹笋味苦,具清热解毒、清肝明目、降压降脂等功效,受到越来越多的消费者青睐,苦竹笋已成为苦竹重点分布区的主要培育目标。苦竹作为典型的克隆植物,具备独特的生态适应策略,其强大的克隆整合功能可以更加高效地从环境中获取所需的养分和能量,从而增强对环境变化的适应能力^[11]。而立竹生理可塑性是竹子适应异质生境并实现资源最优化配置的重要特征,这意味立竹可以根据环境的变化,调整克隆整合功能使其最大程度地适应并利用可获得的资源,对提高竹子在生境中的竞争力

和适合度有重要作用^[12-13]。目前,苦竹林有关养分元素的研究主要集中于林分尺度下养分元素的丰缺以及养分分布和循环特征等方面^[14-16],对区域或国家尺度上苦竹林碳、氮、磷化学计量特征的研究比较薄弱。鉴于此,本研究在我国苦竹主要分布区的 3 个省份,选取无人工经营干扰的野生苦竹林,比较不同地区不同龄级间苦竹叶片化学计量特征的差异,分析气候和土壤因子对苦竹叶片化学计量特征的影响,拟探讨:地理分异对苦竹叶片化学计量特征是否存在明显的影响,若存在明显的影响,其主要环境驱动因子是什么?为苦竹资源的开发利用及苦竹林科学经营提供理论参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

在我国苦竹主要分布区(26°27'17"N~30°45'44"N, 116°28'34"E~119°13'23"E)选择 3 个试验点,即安徽县潜山县、浙江省龙游县、福建省沙县区(图 1)。研究区域属于亚热带季风性湿润气候,土壤类型主要为红壤、黄壤和黄棕壤,海拔 180~480 m,年平均降水量 1600~1820 mm,年平均温度 17.1~20.6℃,年平均日照时数 1650~1740 h,年平均湿度 75~80%。研究点气象数据来自于中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>)(2012-2021 年)(表 1)。

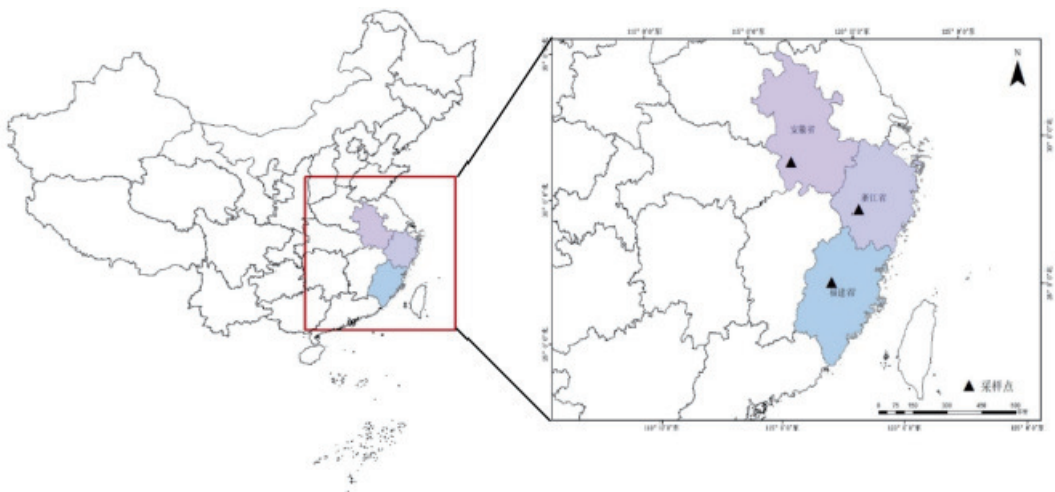


图 1 研究区位置图

Fig. 1 Location of study area

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查 2022 年 8 月,以无人经营干扰的苦竹纯林为研究对象,在上述 3 县

(区)各选取立地条件相似且具有代表性的 3 块野生分布的苦竹林样地,同一地区任意 2 块样地之间距离 2 km 以上,在每个样地内各设置 3 个 5 m ×

表 1 试验地主要气象因子

Table 1 The main meteorological factors of the study site

采样点 Sample site	年均湿度 MAH/%	年均温度 MAT/°C	年均日照时数 MAS/h	年均降水量 MAP/mm	年均最高温度 MAHT/°C	年均最低温度 MALT/°C
安徽潜山 (QS)	74.91	17.13	1740.23	1596.12	37.45	-5.78
浙江龙游 (LY)	77.62	18.28	1719.32	1823.83	39.05	-4.92
福建沙县 (SX)	79.74	20.59	1652.45	1778.65	39.19	-2.01

注: MAH: 年平均湿度; MAT: 年平均温度; MAS: 年均日照时数; MAP: 年均降水量; MAHT: 年均最高温度; MALT: 年均最低温度。
Notes: MAH: Mean annual humidity; MAT: Mean annual temperature; MAS: Mean annual sunshine hours; MAP: Mean annual precipitation; MAHT: Mean annual extreme high temperature; MALT: Mean annual extreme low temperature.

5 m 样方, 于样方内开展立地因子调查并进行每竹胸径、高度、林分密度等, 样地信息见表 2。检尺, 记录样地经纬度、海拔、坡度、坡向, 立竹

表 2 样地基本概况

Table 2 Basic information of sampled sites

采样点 Sample site	样地号 Sample plot	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude/ m	坡度 Slope/ (°)	坡向 Slope orientation	平均胸径 Mean DBH/ cm	平均株高 Mean height/ m	林分密度 Stand density/ (trees·hm ⁻²)
安徽潜山(QS)	1	116°28'34"	30°45'44"	198	22	W	2.39 ± 0.32	6.70 ± 1.34	37248
	2	116°33'09"	30°43'19"	481	31	N	1.98 ± 0.58	6.27 ± 1.13	35675
	3	116°34'45"	30°48'36"	290	24	E	2.16 ± 0.35	6.48 ± 1.22	34029
浙江龙游(LY)	4	119°22'29"	28°51'16"	235	35	NE	3.29 ± 1.12	9.42 ± 1.47	29125
	5	119°17'39"	28°46'26"	194	28	N	3.11 ± 0.98	9.27 ± 1.79	29376
	6	119°18'24"	28°44'51"	209	23	SW	3.76 ± 1.31	9.18 ± 1.95	32034
福建沙县(SX)	7	117°44'24"	26°45'16"	198	18	NW	4.25 ± 1.11	8.83 ± 1.28	25666
	8	117°42'29"	26°49'17"	184	21	SE	4.83 ± 0.75	8.57 ± 1.56	23478
	9	117°37'18"	26°52'21"	193	23	W	3.68 ± 0.87	9.26 ± 1.83	25985

1.2.2 植物和土壤的采样与处理 2022 年 9 月采集苦竹叶片和土壤样品, 在每个样地内分别选取 1~3 a 标准竹各 5 株, 取竹冠上、中、下部位健康成熟叶片各约 200 g, 均匀混合后取样 200 g 左右。将叶片带回实验室, 放置在烘箱中 105°C 杀青 30 min, 再 85°C 烘至恒重, 研磨成粉末后过 40 目筛用于叶片养分含量的测定。叶片碳、氮和磷含量分别采用重铬酸钾容量法、凯氏定氮法和钼锑抗比色法测定^[17]。

在每个样地内按“S”型均匀布设 5 个土壤采样点, 除去表层凋落物后, 于各土壤采样点挖取深度为 0-20 cm 的土壤样品, 充分混匀后储存在自封袋中, 带回实验室进行处理, 去除土壤样品中的大块砾石、枯枝落叶等杂质, 过 2 mm 筛子, 在室内通风处风干后, 研磨并过 1 mm 与 0.15 mm 筛子用于测定土壤化学性质。用体积为 100 cm³ 的环

刀采集土壤, 用于测定土壤物理性质。土壤密度 (SBD) 采用环刀法测定, 土壤含水率 (SWC) 采用干燥法测定, 将土壤样品浸泡 8 小时后, 测量土壤样品的质量并计算最大持水量 (WHC_{max}), 静置 2 小时后, 测量土壤样品的质量并计算毛管持水量 (CWC), 静置 24 小时后, 测量土壤样品的质量并计算最小持水量 (WHC_{min})。土壤 pH 采用电位法进行测定, 有机质含量 (SOM) 采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定, 全氮含量 (TN) 采用凯氏定氮法测定, 水解性氮 (SHN) 含量采用碱解扩散法测定, 土壤总磷 (TP) 和有效磷 (SAP) 含量采用钼锑比色法测定, 土壤全钾 (TK) 和速效钾 (SAK) 含量采用乙酸铵溶液浸提法测定^[17]。

1.2.3 数据处理与分析 试验数据在 Microsoft Excel 2010 中进行整理和表格制作, 采用 Origin 2018 绘图。采用 SPSS 23.0 软件对叶片化学计量

特征和土壤理化性质进行单因素方差分析和 LSD 法进行多重比较, 显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。

利用 Pearson 相关系数检验土壤因子和气候因子与叶片化学计量特征各指标的相关关系, 筛选出影响各年龄立竹叶片养分含量较为显著的因子进行后续处理 ($P<0.05$)。使用结构方程模型 (SEM) 进一步探讨气候因子、土壤因子与叶片化学计量特征之间的因果关系, 并估计因变量的通径系数和变异。使用 Smartpls4.0 建立结构方程模型, 用拟合优度指数 (comparative fitness index, CFI) 和标准化残差均方根 (standardized root mean square residual, SRMR) 检验模型的适配度, 当 CFI 大于 0.9 时表示适配度良好, CFI 越接近 1 表示模型的适配度越好, SRMR 小于 0.08 代

表模型可接受^[18-20]。

2 结果与分析

2.1 不同地区苦竹林土壤理化性状

由表 3 和表 4 可知, 不同地区苦竹林土壤理化性质存在规律性变化。土壤化学性质整体呈现出随纬度升高而降低的趋势, 物理性质整体呈现出随纬度升高而增大的趋势。土壤全氮、全磷、全钾、水解性氮、有机质含量和密度潜山低于龙游和沙县, 并达到显著水平 ($P<0.05$); 而土壤有效磷含量、pH、最大持水量、毛管持水量、田间持水量潜山显著高于龙游和沙县 ($P<0.05$); 土壤含水率、速效钾含量在各地区间差异不显著。

表 3 试验苦竹林土壤物理性质

Table 3 Physical properties of the soil of the experimental *Pleioblastus amarus* forest

采样点 Sample site	密度SBD (g·cm ³)	含水率SWC (%)	最大持水量 WHC _{max} (g·kg ⁻¹)	毛管持水量 CWC (g·kg ⁻¹)	田间持水量 WHC _{min} (g·kg ⁻¹)
安徽潜山(QS)	1.75 ± 0.04 b	17.39 ± 1.69 a	421.50 ± 58.29 a	374.93 ± 47.52 a	271.76 ± 41.54 a
浙江龙游(LY)	1.84 ± 0.10 a	16.32 ± 2.06 a	323.84 ± 42.72 b	253.95 ± 33.92 b	128.35 ± 25.25 c
福建沙县(SX)	1.78 ± 0.07 ab	17.74 ± 4.76 a	339.96 ± 50.27 b	262.23 ± 43.45 b	173.29 ± 39.81 b

注: 表中同列不同小写字母表示不同地区间差异显著($P<0.05$); SBD: 土壤密度; SWC: 土壤含水率; WHC_{max}: 土壤最大持水量; CWC: 土壤毛管持水量; WHC_{min}: 土壤田间持水量。

Notes: Different lowercase letters in the same column in the table indicate significant differences between different regions ($P<0.05$); SBD: Soil bulk density; SWC: Soil water capacity; WHC_{max}: Soil maximum water holding capacity; CWC: capillary water holding capacity; WHC_{min}: Soil minimum water holding capacity.

表 4 试验苦竹林土壤化学性质

Table 4 Chemical properties of the soil of the experimental *Pleioblastus amarus* forest

采样点 Sample site	全氮TN (g·kg ⁻¹)	全磷TP (g·kg ⁻¹)	全钾TK (g·kg ⁻¹)	水解性氮 SHN(mg·kg ⁻¹)	有效磷 SAP(mg·kg ⁻¹)	速效钾 SAK(mg·kg ⁻¹)	有机质 SOM(g·kg ⁻¹)	酸碱度 pH
安徽潜山(QS)	0.97 ± 0.20 b	0.27 ± 0.02 b	9.13 ± 0.88 b	100.39 ± 24.55 b	6.79 ± 0.61 a	118.07 ± 14.43 a	16.77 ± 5.02 b	5.29 ± 0.32 a
浙江龙游(LY)	1.21 ± 0.24 ab	0.37 ± 0.04 a	12.78 ± 2.19 a	119.83 ± 29.55 b	2.14 ± 0.63 b	118.04 ± 16.92 a	23.23 ± 4.55 ab	4.97 ± 0.20 b
福建沙县(SX)	1.37 ± 0.20 a	0.37 ± 0.07 a	11.21 ± 2.08 a	162.53 ± 29.99 a	1.99 ± 0.56 b	117.30 ± 16.05 a	25.20 ± 5.93 a	4.92 ± 0.23 b

注: 表中同列不同小写字母表示不同地区间差异显著($P<0.05$); TN: 土壤全氮含量; TP: 土壤全磷含量; TK: 土壤全钾含量; SHN: 土壤水解性氮含量; SAP: 土壤有效磷含量; SAK: 土壤速效钾含量; SOM: 土壤有机质含量; pH: 土壤酸碱度。

Notes: Different lowercase letters in the same column in the table indicate significant differences between different regions ($P<0.05$); TN: Total soil nitrogen content; TP: Total soil phosphorus content; TK: Total soil potassium content; SHN: Soil available nitrogen content; SAP: Soil available phosphorus content; SAK: soil available potassium content; SOM: Soil organic matter content; pH: soil acidity and alkalinity.

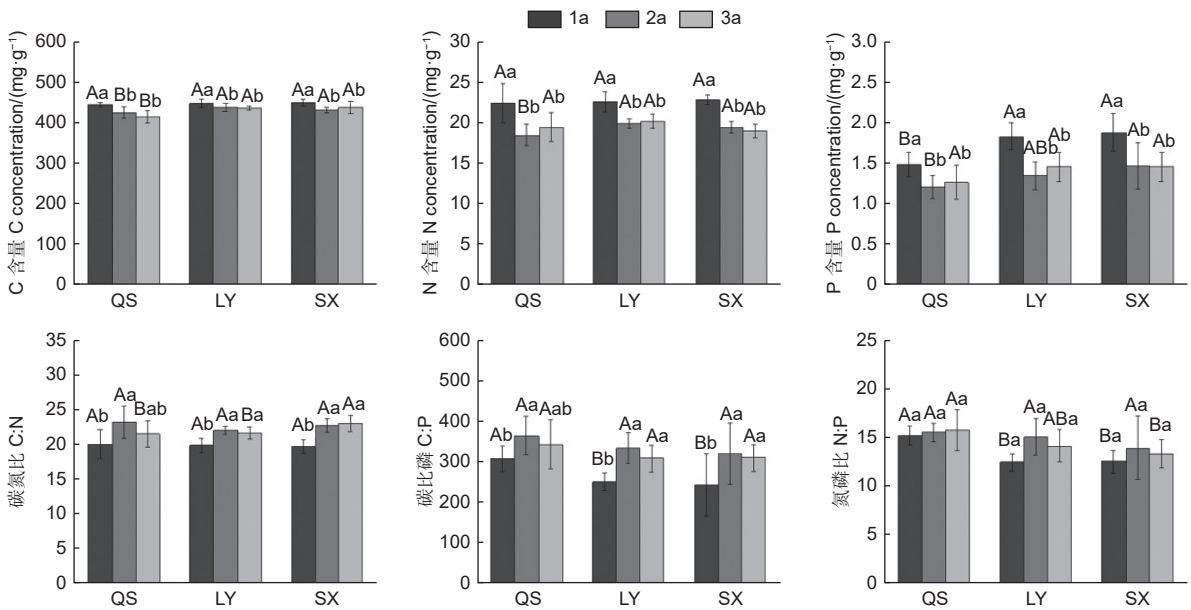
2.2 不同地区苦竹叶片养分化学计量特征

由图 2 可知, 苦竹叶片 C、N、P 含量在不同地区间发生了规律性变化, 呈现出随纬度增高而逐渐降低的变化趋势, 2 a、3 a 立竹叶片 C 含量和 2 a 立竹叶片 N 含量和 1 a、2 a 立竹叶片 P 含量均在潜山水平最低, 并显著低于龙游和沙县 ($P<0.05$), 其他年龄立竹在不同地区间差异均

未达到显著水平 ($P>0.05$)。苦竹叶片 C : N、C : P、N : P 不同地区间变化趋势与 C、N、P 含量相反, 呈现出随纬度增高而逐渐升高的趋势, 1 a 立竹叶片 C : P 和 3 a 立竹叶片 C : N 和 1 a、3 a 立竹叶片 N : P 在不同地区间差异显著, 潜山均显著高于龙游和沙县 ($P<0.05$), 而其他年龄立竹在不同地区间差异不显著 ($P>0.05$)。且不同年龄

立竹叶片养分含量各指标均有明显差异, 1 a 立竹叶片 C、N、P 含量均显著高于 2 a、3 a 立竹叶

片; 而 1 a 立竹叶片 C:N、C:P、N:P 均显著低于 2 a、3 a 立竹叶片。



注: 不同小写字母表示同一地区不同年龄立竹间差异显著 ($P<0.05$); 不同大写字母表示不同地区同一年龄立竹间差异显著 ($P<0.05$)。

Notes: Different lowercase letters indicate significant differences between standing bamboos of different ages in the same region ($P<0.05$); different capital letters indicate significant differences between standing bamboos of the same age in different regions ($P<0.05$).

图 2 试验苦竹林叶片养分化学计量

Fig. 2 Leaf nutrient stoichiometry in experimental *Pleioblastus amarus* forests

2.3 不同地区苦竹叶片养分化学计量与气候和土壤因子的相关关系

对不同地区苦竹叶片养分化学计量与气候因子间进行相关性分析, 结果表明 (表 5), 年平均温度对苦竹叶片养分含量的影响强于其他气候因子。年平均温度与 1 a 立竹叶片 C:N、C:P 和 2 a、3 a 立竹叶片 C、P 含量均呈显著正相关, 而与 1 a 立竹叶片 N 含量和 3 a 立竹叶片 N:P 呈显著负相关; 年平均降水量与苦竹叶片养分化学计量各指标相关性均不显著; 极端高温仅与立竹叶片 C 含量呈显著正相关; 极端低温仅与立竹叶片 C:N 呈显著正相关; 年平均日照时数与立竹叶片 N 含量呈显著正相关, 与立竹叶片 C:N 呈显著负相关; 年平均湿度仅与立竹叶片 P 含量呈显著正相关。

对不同地区苦竹叶片养分化学计量与土壤因子间进行相关性分析, 结果显示 (表 6), 相比于土壤物理性质, 土壤化学性质对苦竹叶片养分化学计量特征的影响作用更强烈, 其中, 2 a、3 a 立竹比 1 a 立竹对土壤变量更敏感。土壤全氮、全磷、全钾、水解性氮、有机质含量均与 2 a 立竹叶片

N 含量和 3 a 立竹叶片 P 含量呈显著正相关, 而与 2 a 立竹叶片 C:N 和 3 a 立竹叶片 C:P、N:P 均呈显著负相关; 土壤有效磷仅与立竹叶片 P 含量呈显著负相关; 而土壤速效钾与立竹叶片 C:N 呈显著负相关; 土壤 pH 与立竹叶片 C 含量和 C:N 均呈显著负相关; 土壤含水率、最大持水量、毛管持水量、田间持水量均与立竹叶片 C 含量呈显著负相关, 而土壤容重与苦竹叶片养分化学计量各指标相关性不大。

因此, 选择年平均温度、年平均日照时数、土壤全氮、全磷、全钾、水解性氮、有效磷、速效钾、有机质等因子作为结构方程模型的观测变量。

2.4 不同地区苦竹叶片养分化学计量与其影响因素的结构方程模型

由最优结构方程模型 (CFI=0.923; SRMR=0.077) (图 2) 和影响因子标准化影响效应 (表 7) 可知, 气候因子、土壤因子和地理位置共同解释了叶片养分化学计量特征 43.2% 的变异。土壤因子和气候因子对苦竹叶片养分化学计量影响均呈显著正相关 ($P<0.001$), 其标准化影响

表 5 试验苦竹林叶片养分化学计量与气候因子的相关性分析

Table 5 Correlation analysis between leaf nutrient stoichiometry and climatic factors in experimental *Pleioblastus amarus* forest

指标 Index	年龄 Age	MAP	MAT	MAHT	MALT	MAS	MAH
C	1a	-0.05	-0.28	0.06	-0.03	-0.10	-0.22
	2a	0.08	P<0.05(+)	P<0.01(+)	0.32	-0.12	0.13
	3a	0.14	P<0.05(+)	P<0.01(+)	0.33	-0.27	0.34
N	1a	-0.18	P<0.01(-)	-0.29	P<0.01(-)	P<0.05(+)	-0.28
	2a	-0.02	0.35	0.27	0.08	P<0.05(+)	0.20
	3a	-0.13	-0.08	0.24	-0.31	0.26	0.17
P	1a	-0.11	-0.37	0.02	-0.21	0.23	-0.24
	2a	0.19	P<0.05(+)	0.25	0.24	0.06	P<0.05(+)
	3a	0.18	P<0.05(+)	0.24	0.12	-0.04	P<0.05(+)
C:N	1a	0.16	P<0.01(+)	0.30	P<0.01(+)	P<0.05(-)	0.28
	2a	0.07	-0.17	0.05	0.04	P<0.05(-)	-0.12
	3a	0.18	0.32	0.05	P<0.01(+)	P<0.05(-)	0.00
C:P	1a	0.18	P<0.05(+)	0.06	0.21	-0.28	0.25
	2a	-0.15	-0.31	-0.12	-0.12	-0.14	-0.33
	3a	-0.11	-0.34	-0.15	-0.05	-0.03	P<0.05(-)
N:P	1a	0.09	-0.05	-0.19	-0.20	-0.03	0.12
	2a	-0.21	-0.27	-0.14	-0.15	0.04	-0.31
	3a	-0.20	P<0.01(-)	-0.16	-0.29	0.16	P<0.05(-)

注: $P<0.05$ 表示显著关系, $P<0.01$ 表示极显著关系, 相关性的方向在括号中表示。下表同

Notes: $P<0.05$ indicates a significant relationship, $P<0.01$ indicates a highly significant relationship, and the direction of the correlation is indicated in parentheses. The same as in the following table

表 6 试验苦竹林叶片养分化学计量与土壤理化性质的相关性分析

Table 6 Correlation analysis between leaf nutrient stoichiometry and soil physicochemical properties in experimental *Pleioblastus amarus* forest

指标 Index	年龄 Age	TN	TP	TK	SHN	SAP	SAK	SOM	pH	SWC	SBD	WHC _{max}	CWC	WHC _{min}
C	1a	-0.34	-0.28	-0.30	P<0.05(-)	-0.19	-0.31	-0.37	-0.37	P<0.01(-)	-0.24	-0.29	-0.26	-0.30
	2a	-0.08	0.02	-0.02	-0.01	-0.29	P<0.01(-)	-0.08	P<0.01(-)	P<0.05(-)	-0.13	P<0.01(-)	P<0.01(-)	P<0.01(-)
	3a	0.22	0.27	0.20	0.20	P<0.05(-)	-0.15	0.19	P<0.01(-)	-0.18	0.14	P<0.01(-)	P<0.01(-)	P<0.01(-)
N	1a	-0.23	-0.10	-0.13	P<0.05(-)	0.01	0.18	-0.17	P<0.05(+)	-0.10	0.04	0.31	0.37	0.20
	2a	P<0.05(+)	P<0.01(+)	P<0.05(+)	P<0.05(+)	P<0.01(-)	0.21	P<0.05(+)	-0.05	0.22	0.31	-0.25	-0.35	P<0.05(-)
	3a	0.26	0.27	0.21	0.18	-0.17	0.38	0.23	0.35	0.26	0.33	0.19	0.12	0.00
P	1a	-0.06	0.17	0.23	-0.11	-0.11	0.20	0.04	0.11	0.04	0.36	-0.06	-0.09	-0.28
	2a	0.32	0.12	0.09	0.27	P<0.05(-)	-0.16	0.19	-0.23	0.06	0.14	-0.27	-0.37	-0.35
	3a	P<0.01(+)	P<0.01(+)	P<0.05(+)	P<0.05(+)	P<0.05(-)	0.24	P<0.05(+)	0.01	0.09	P<0.05(+)	-0.06	-0.23	-0.27
C:N	1a	0.23	0.07	0.08	0.35	-0.09	-0.22	0.14	P<0.01(-)	0.02	-0.11	-0.35	P<0.05(-)	-0.24
	2a	P<0.05(-)	P<0.05(-)	P<0.05(-)	-0.37	P<0.05(+)	P<0.05(-)	P<0.05(-)	-0.25	-0.37	-0.35	-0.08	0.03	0.11
	3a	-0.17	-0.15	-0.12	-0.09	-0.05	P<0.05(-)	-0.15	P<0.01(-)	-0.38	-0.27	P<0.05(-)	P<0.05(-)	-0.33
C:P	1a	0.10	-0.11	-0.19	0.09	-0.02	-0.21	-0.01	-0.22	-0.16	-0.36	-0.06	-0.04	0.14
	2a	-0.32	-0.13	-0.12	-0.27	P<0.05(+)	0.03	-0.19	0.05	-0.17	-0.21	0.12	0.21	0.23
	3a	P<0.01(-)	P<0.01(-)	P<0.05(-)	P<0.05(-)	0.36	-0.35	P<0.01(-)	-0.19	-0.17	P<0.05(-)	-0.10	0.10	0.14
N:P	1a	-0.05	-0.23	-0.33	-0.15	0.08	-0.10	-0.14	0.14	-0.18	P<0.05(-)	0.25	0.32	P<0.05(+)
	2a	-0.16	0.06	0.03	-0.14	0.22	0.20	-0.01	0.15	-0.04	-0.08	0.16	0.21	0.19
	3a	P<0.01(-)	P<0.05(-)	-0.38	P<0.05(-)	0.37	-0.14	P<0.05(-)	0.10	0.00	-0.37	0.12	0.31	0.30

总效应分别为 0.585 和 0.524, 地理位置对苦竹叶片养分化学计量影响并不显著。在气候因子中年平均温度对叶片养分化学计量特征影响最大, 并达到显著水平 ($P<0.001$); 在土壤因子中水解性氮、

全磷、速效钾含量对叶片养分化学计量特征影响最大, 且都达到显著水平 ($P<0.001$)。综上, 年平均温度、土壤水解性氮、土壤全磷、土壤速效钾是影响叶片养分化学计量变异的主要驱动因子。

表 7 影响因子对苦竹叶片养分化学计量特征的标准化影响效应

Table 7 Standardized effects of influencing factors on nutrient stoichiometric characteristics of *Pleioblastus amarus* leaves

影响因子 Influencing factors	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect
气候因子 Climatic factors	0.775	-0.252	0.524
土壤因子 Soil factors	0.585	—	0.585
地理位置 Geographical location	—	0.335	0.335

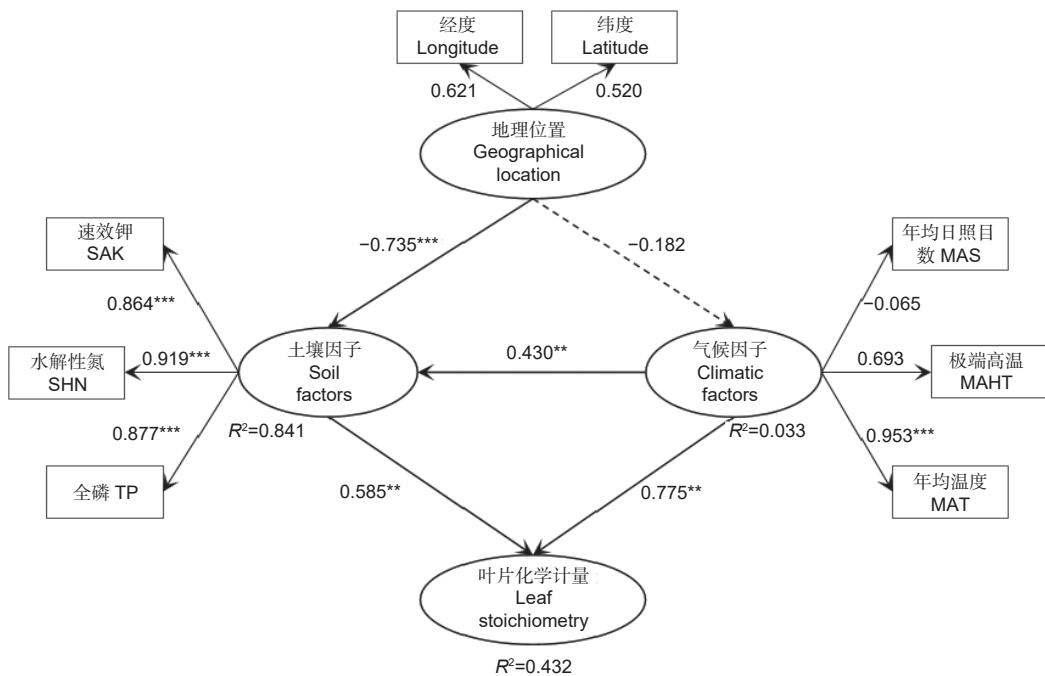


图 3 试验苦竹林叶片养分化学计量与其影响因素的最优结构方程模型

Fig. 3 Optimal structural equation modeling of leaf nutrient stoichiometry and its influencing factors in experimental *Pleiblastus amarus* forests

3 讨论

3.1 不同地区苦竹叶片养分化学计量变异特征

本研究结果表明, 苦竹叶片 C、N、P 含量变化范围分别为 413.46~448.09 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、18.36~22.71 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 1.19~1.87 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 均值分别为 430.74、20.56、1.53 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 均低于全国毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carriere) J. Houzeau) 林叶片 C (478.30 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、N (22.20 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)、P (1.90 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 含量的平均水平^[21], 这可能与苦竹相对较低的生物量积累及良好生长较少的养分需

求有关。随着纬度的升高, 苦竹叶片 C、N、P 含量总体上均呈降低的变化趋势, 沙县和龙游立竹叶片养分含量均显著高于潜山, 而前两者间无显著差异。土壤养分是影响植物叶片性状的主要因素之一^[22], 不同的物种有不同的生存策略^[23], 一般来说, 生长在营养丰富土壤中的植物产生的叶片也具有更高的养分含量。这一结论与试验地土壤性状的方差分析一致, 即土壤化学性质整体呈现出随纬度升高而降低的趋势, 就土壤养分含量而言, 沙县土壤质量最好。本研究发现, 随着立竹年龄的增加,

苦竹叶片的 C、N、P 含量总体上呈降低的趋势。其中, 1 a 立竹的 C、N、P 含量明显高于 2 a、3 a 立竹, 这种差异可能是由于 1 a 立竹处于快速生长和发育的阶段, 需要大量的碳源来支持生长和形态建成, 从而动员更多的碳同化物通过竹鞭由母竹向立竹传输^[24], 导致 C 含量显著高于 2 a、3 a 立竹。而立竹叶片中 N、P 含量水平较高, 则是叶片光合能力和呼吸消耗强的信号, 这将有利于新竹快速生长所需的物质积累^[7]。

在本研究中, 随着纬度的升高, 试验苦竹叶片的 C:N、C:P、N:P 总体呈上升趋势, 表明苦竹在高纬度地区提高了对 N、P 元素的利用效率。潜山和龙游试验苦竹林 2 a、3 a 立竹叶片 N:P 在 14~16 之间, 受 N、P 共同限制, 沙县和龙游试验苦竹林 1 a 立竹叶片 N:P<14, 主要受 N 限制^[25]。随立竹年龄的增大, 苦竹叶片 C:N、C:P、N:P 含量总体上均呈升高的变化趋势, 且 2 a、3 a 立竹叶片 C:N、C:P、N:P 均显著高于 1 a 立竹, 这可能是由不同发育阶段的不同营养需求所导致的, 1 a 立竹需要更多富含 P 的核糖体 RNA, 以支持更快的生长速度和高生物量的生产^[26-28], 这导致了较高 P 浓度而产生的较低 N:P。在长期林分发育过程中, 成熟或较老的树木可能具有减少 P 获取和防止渐进性 P 限制的内在能力^[29], 因此, 拥有较低生长速率的 2 a、3 a 立竹具有更保守的营养需求。这说明地理分异不但对苦竹叶片 C、N、P 含量产生了重要影响, 而且改变了其化学计量特征, 导致养分限制格局发生明显改变, 苦竹可能通过改变叶片 C、N、P 含量, 调节其化学计量特征来适应地理分异引起的生态因子、养分有效性和环境胁迫的变化。因此, 在苦竹丰产林经营中, 潜山、龙游苦竹林不仅要补充 N、P 元素, 还需考虑 N、P 养分元素的平衡施用, 而沙县苦竹林则宜增施氮肥。

3.2 不同地区苦竹叶片养分化学计量特征与环境因子的关系

本研究结果表明, 气候因素显著影响了苦竹叶片营养性状, 其中, 年平均温度是立竹叶片营养性状发生变化的主要驱动因子, 而年平均降水与叶片营养性状相关性较低。这与 Li 等^[30]的结果一致, 他们发现年平均温度是驱动暖温带栎属树种叶片养分等大部分功能性状产生变异的主导因子, 而降水

仅影响部分叶片形态特征。Guo 等^[31]研究证明, 年平均降水是毛竹叶片形态性状变化的主要驱动因素, 而不是温度, 这可能是由于研究地点之间的温差较小, 而降水决定了毛竹林的分布、抽枝展叶和生长速率等有关。本研究中, 土壤条件对立竹叶片营养性状变异的总影响效应与气候条件相近, 说明气候和土壤条件对立竹叶片营养性状变异的总解释力相近。其中, 土壤化学性质占据主导作用, 水解性氮、土壤全磷、土壤速效钾是立竹叶片营养性状发生变化的主要驱动因子。先前研究表明, 叶片营养性状与土壤养分状况显著相关, 土壤可利用营养元素的多寡直接影响着叶片化学计量特征, 但并非所有土壤因素都能很好地预测叶片性状变异^[32-33]。本研究中, 2 a、3 a 立竹比 1 a 立竹对土壤变量更为敏感, 这可能是 1 a 立竹抽枝展叶尚不完全, 其生长主要依靠母竹资源以及鞭根对土壤养分的吸收, 在养分供给限制情况下, 竹林优先保障新竹生长与形态建成, 进而造成母竹自身养分匮乏, 这也与随着立竹年龄增大, 苦竹叶片养分含量降低的研究结果一致。这种变化意味着不同龄级立竹对环境因素的反映不同, 最终导致他们的生存策略存在差异。

4 结论

地理分异对苦竹叶片 C、N、P 化学计量特征产生影响, 这是气候和土壤等环境因素共同作用的结果, 其中, 年平均温度、土壤全磷、水解性氮、速效钾是苦竹叶片养分化学计量变异的主要驱动因子。

参考文献:

- [1] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [2] ELSER J J, BRACKEN M E, CLELAND E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems[J]. *Eco-logy letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [3] LI X, SUN K, LI F Y. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in the nitrogen-fixing Chinese sea-buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) across northern China[J]. *Ecological research*, 2014, 29(11): 723-731.
- [4] LUO Y, PENG Q, LI K, et al. Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang,

- China[J]. *Catena*, 2021, 199 (25): 105-115.
- [5] MOLES A T, PERKINS S E, LAFFAN S W, *et al.* Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation?[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25 (5): 1167-1180.
- [6] SALEHI M, WALTHERT L, ZIMMERMANN S, *et al.* Leaf morphological traits and leaf nutrient concentrations of European beech across a water availability gradient in Switzerland[J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2020, 3 (12): 19-30.
- [7] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428 (6985): 821-827.
- [8] GONG H, CUI Q, GAO J. Latitudinal, soil and climate effects on key leaf traits in northeastern China[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22 (12): 892-904.
- [9] FUNK J L, LARSON J E, VOSE G. Leaf traits and performance vary with plant age and water availability in *Artemisia californica*[J]. *Annals of Botany*, 2021, 127 (4): 495-503.
- [10] ZHANG K, HOU J H, HE N P. Leaf functional trait distribution and controlling factors of *Pinus tabuliformis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37 (3): 736-749.
- [11] 汤俊兵, 肖 燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展 [J]. *生态学报*, 2010, 30 (11): 3028-3036.
- [12] 陶建平, 宋利霞. 亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆可塑性 [J]. *生态学报*, 2006, 23 (12): 4019-4026.
- [13] 陶建平, 钟章成. 匍匐茎草本活血丹 (*Glechomalongituba*) 在不同养分条件下的克隆形态 [J]. *生态学报*, 2000, 27 (2): 207-211.
- [14] 蓝春宝, 徐 森, 程建新, 等. 苦竹-杉木混交林界面区克隆分株秆形和地上生物量分配的适应策略 [J]. *广西植物*, 2023, 43 (5): 858-868.
- [15] 林 华, 谢燕燕, 杨丽婷, 等. 苦竹叶片碳氮磷化学计量特征的海拔梯度效应 [J]. *广西植物*, 2021, 41 (9): 1443-1449.
- [16] 应益山, 杨丽婷, 程建新, 等. 不同生境对苦竹鞭根形态结构及其异速生长的影响 [J]. *西北植物学报*, 2022, 42 (9): 1583-1590.
- [17] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局 [J]. *自然科学进展*, 2006, 23 (8): 965-973.
- [18] 庞荣荣, 彭潔莹, 闫 琰. 太白山次生锐齿栎林地上生物量影响因素 [J]. *林业科学*, 2021, 57 (10): 157-165.
- [19] 石亚飞, 石善恒, 黄晓敏. 基于 R 的结构方程模型在生态学中的应用 [J]. *生态学杂志*, 2022, 41 (5): 1015-1023.
- [20] 王酉石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35 (3): 337-344.
- [21] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 等. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2016, 40 (8): 760-774.
- [22] ZHANG X, HE X, GAO J, *et al.* Latitudinal and climate effects on key plant traits in Chinese forest ecosystems[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 17 (6): 516-527.
- [23] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. *New phytologist*, 2005, 166 (2): 485-496.
- [24] 郭子武, 章 超, 杨丽婷等. 提前钩梢对雷竹地上构件生物量分配及其异速生长的影响 [J]. *生态学报*, 2020, 40 (2): 711-718.
- [25] GUSEWELL S, KOERSELMAN W, VERHOEVEN J T A. Biomass N: P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. *Ecological Applications*, 2003, 13 (2): 372-384.
- [26] ELSER J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, *et al.* Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. *New phytologist*, 2010, 186 (3): 593-608.
- [27] AGREN G I, WETTERSTEDT J A M, BILLBERGER M F K, *et al.* Nutrient limitation on terrestrial plant growth-Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus[J]. *New phytologist*, 2012, 194 (4): 953-960.
- [28] LI H L, JAMES M, CRABBE C, *et al.* Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C: N: P stoichiometry in the leaves of differently aged *Larix principis-ruprechtii* Mayr[J]. *Forests*, 2017, 8 (10): 373-380.
- [29] ZHANG H, GUO W H, YU M K, *et al.* Latitudinal patterns of leaf N, P stoichiometry and nutrient resorption of *Metasequoia glyptostroboides* along the eastern coastline of China[J]. *Science of the total environment*, 2018, 618 (12): 1-6.
- [30] LI D S, SHI Z M, FENG Q H, *et al.* Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37 (9): 793-799.
- [31] GUO W, CHERUBINI P, ZHANG J, *et al.* Soil physicochemical properties determine leaf traits but not size traits of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*)[J]. *Environmental Research Letters*, 2022, 17 (11): 114-119.
- [32] ORDONEZ J C, VAN BODEGOM P M, WITTE J P M, *et al.* A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18 (2): 137-149.
- [33] LIU Z, HIKOSAKA K, LI F, *et al.* Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: Tree size dominates over environment factors[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34 (2): 458-467.

Characterization of Nutrient Stoichiometry Variability in *Pleioblastus amarus* Leaves from Different Subtropical Regions and its Environmental Drivers

ZHANG Jing-run^{1,2}, ZUO Ke-yi¹, GUO Zi-wu¹, FAN Li-li¹, LIN Hua³, HU Rui-ca⁴, CHEN Shuang-lin¹

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Forestry Bureau of Shaxian District, Sanming 365500, Fujian, China; 4. Longyou County Forestry Extension Station, Quzhou 324400, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] The study aimed to explore the impact of geographical differentiation on the stoichiometric characteristics of *Pleioblastus amarus* leaves and identify their primary environmental drivers. [Method] The C, N, P content, and stoichiometric ratio of *P. amarus* leaves from three different regions: Qianshan County, Anhui Province; Longyou County, Zhejiang Province; and Shaxian District, Fujian Province were explored. Pearson correlation analysis, LSD difference analysis, and structural equation modeling were employed to investigate the correlation between these characteristics and environmental factors. [Result] The results indicated that the contents of C, N, and P in *P. amarus* leaves decreased with increasing latitude, while the ratios of C : N, C : P, and N : P showed an overall upward trend. Notably, *P. amarus* leaves from Qianshan County exhibited significantly lower concentrations of C, N, and P than those from Longyou County and Shaxian District. Moreover, the ratios of C : N, C : P, and N : P were significantly smaller in Qianshan County than those in the other two regions. Additionally, the study found that as the age of the culms increased, the concentrations of C, N, and P decreased, while the ratios of C : N and C : P increased. There was no significant change observed in the N to P ratio with different ages. Pearson correlation analysis revealed that the annual mean temperature and soil chemical properties (such as total nitrogen, total phosphorus, total potassium, hydrolyzed nitrogen, available phosphorus, available potassium, organic matter, etc.) significantly influenced the stoichiometric characteristics of *P. amarus* leaves. On the other hand, mean annual precipitation and soil physical properties had little effect on the stoichiometric characteristics of *P. amarus* leaves. The results of the structural equation model indicated a significant positive correlation between climatic factors, soil factors, and leaf stoichiometry characteristics, with similar effects. [Conclusion] This suggests that the variation in leaf stoichiometry due to geographical differentiation may be attributed to the combined effect of climate and soil factors. Among these factors, the annual average temperature, soil hydrolyzable nitrogen, soil total phosphorus, and soil available potassium are the main indicators affecting the stoichiometric variation of leaves.

Keywords: ecostochiometry; geographical differentiation; soil factors; climatic factors; *Pleioblastus amarus*

(责任编辑: 崔 贝)