植物营养与肥料学报 2013,19(1):239-245
Plant Nutrition and Fertilizer Science doi: 10.11674/zwyf.2013.0129

CO_2 浓度升高对毛竹和四季竹叶片主要养分化学计量特征的影响

庄明浩,李迎春,郭子武,杨清平,陈双林*
(中国林业科学研究院亚热带林业研究所,浙江富阳 311400)

摘要: 运用开顶式气室(OTCs)模拟大气 CO_2 浓度升高(500、700 μmol/mol),以目前环境背景大气为对照,研究 CO_2 浓度升高对毛竹和四季竹叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)和钾(K)化学计量特征的影响。结果表明,毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量在不同的 CO_2 浓度(对照、500、700 μmol/mol)条件下,变化范围分别为 512.13～543.30、19.23～22.97、1.26～0.96 和 8.40～5.88 mg/g,492.13～498.02、17.97～15.37、1.05～0.81 和 4.25～5.62 mg/g。相同的 CO_2 浓度条件下,毛竹叶片 C、N、P 和 K 含量均高于四季竹,且受 CO_2 浓度升高的影响较四季竹强烈。毛竹和四季竹叶片 C/N、C/P、C/K、N/P、N/K 和 K/P 变化范围分别依次为 26.64～23.65、406.58～565.93、60.98～92.40、15.26～23.93、2.29～3.91 和 7.00～6.22, 27.39～32.40、468.70～614.84、115.80～88.61、17.07～18.98、4.24～2.73 和 4.04～6.94。与环境背景大气比较,CO_2 浓度升高到 500 μmol/mol,对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量及其化学计量比并不会产生明显影响,这反映了毛竹和四季竹对高 CO_2 浓度环境均表现出较强的适应能力。但 CO_2 浓度升高到 700 μmol/mol,除四季竹叶片 C 含量无明显变化外,毛竹和四季竹叶片主要养分元素含量及其化学计量比会发生明显的适应性变化,且毛竹较四季竹变化剧烈。综上,CO_2 浓度升高改变了毛竹和四季竹叶片 C、N、P、K 含量及其化学计量比格局,尤其是 CO_2 浓度升高到 700 μmol/mol 时极为明显;在养分供应上,对四季竹生长的 N、P、K 限制性作用和毛竹生长的 N、K 限制性作用没有明显影响,但明显增强了毛竹生长的 P 素限制性作用。

关键词: 毛竹;四季竹;CO_2 浓度;养分元素;生态化学计量
中图分类号: S795.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2013)01-0239-07

Effects of elevated CO_2 on the leaf nutrient stoichiometrical characteristics in *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum*

ZHUANG Ming-hao, LI Ying-chun, GUO Zi-wu, YANG Qing-ping, CHEN Shuang-lin*
(*Research institute of Subtropical Forestry, Chinese Forestry Academy, Fuyang, Zhejiang 311400, China*)

Abstract: Troposphere concentrations of CO_2 have been increasing rapidly as a result of human activities since pre-industrial time and it's predicted to continue rising in the future. CO_2 as substance of photosynthesis, and its enrichment has affected nutrient absorption. In this study, open-top chambers (OTCs) were employed to determine the effects of elevated CO_2 on the leaf C, N, P, K stoichiometric characteristics in *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum*, using a split-plot design with three concentration levels of (define 350 μmol/mol) (CK), (define 500 μmol/mol) (T1) and (define 700 μmol/mol) (T2). The result shows that the increase of the CO_2 concentration changed the content of leaf C, N, P, K and stoichiometric characteristics in *P. edulis* and *O. lubricum*. Under the different of CO_2 concentration, the content of leaf C, N, P, K ranged in 512.13-543.30, 19.23-22.97, 1.26-0.96, 8.40-5.88 mg/g in *P. edulis* and 492.13-498.02, 17.97-15.37, 1.05-0.81,

收稿日期: 2012-04-05 **接受日期:** 2012-09-24
基金项目: 国家公益性行业(林业)科研专项(201004008);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RISF6915);浙江省省院合作项目(2010SY01);浙江省农业科技成果转化项目(2012T201-01,2012T201-02)资助。
作者简介: 庄明浩(1985—),男,山东潍坊人,硕士研究生,主要从事竹林生理生态研究。E-mail: zhuangminghao3@163.com
*通信作者 E-mail: cslbamboo@126.com

4.25-5.62 mg/g in *O. lubricum*. So we can conclude that the contents of leaf C, N, P, and K in *P. edulis* are higher than in *O. lubricum* and the effects of elevated CO_2 concentrations in *P. edulis* are stronger than in *O. lubricum*. The leaf C/N、C/P、C/K、N/P、N/K、K/P in *P. edulis* ranged from 26.64 to 23.65, 406.58 to 565.93, 60.98 to 92.40, 15.26 to 23.93, 2.29 to 3.91, 7.00 to 6.22 and 27.39 to 32.40, 468.70 to 614.84, 115.80 to 88.61, 17.07 to 18.98, 4.24 to 2.73, 4.04 to 6.94 in *O. lubricum*. Compared with the background of environmental atmospheric, the content of leaf C, N, P, K and stoichiometric characteristics make no difference in *P. edulis* and *O. lubricum* when CO_2 concentration increase to 500 μmol/mol. But when CO_2 concentration elevated to 700 μmol/mol, the main nutrient elements and other stoichiometric characteristics of *P. edulis* and *O. lubricum* have adaptive changes and *P. edulis* is more strongly than *O. lubricum*. However the C content of *O. lubricum* has no significant difference. The results shows that the elevated CO_2 concentration changed the content of leaf C, N, P, K and stoichiometric characteristics of *P. edulis* and *O. lubricum*, especially when CO_2 concentration increased to 700 μmol/mol, Meanwhile, CO_2 concentration have no significant effect on the N, P, K conent of *O. lubricum* and N, K content on *P. edulis*. However, CO_2 concentration significantly enhanced the restrictive effect of P concentration to *P. edulis* growth.

Key words: *Phyllostachys edulis*; *Oligostachyum lubricum*; CO_2concentration; nutrient elements; ecological stoichiometry

CO_2 作为最主要的温室气体,由于人类化石燃料的燃烧、森林砍伐及农业活动等的影响,大气 CO_2 浓度急剧升高,其浓度已经从工业革命前的 270 μmol/mol 左右增至目前的 360 μmol/mol,而且目前仍以每年 1 ~ 1.5 μmol/mol 的速度增加[1-3]。CO_2 也是植物光合作用的底物,其浓度升高势必会影响到植物的生理反应。近年来的一些相关研究表明,CO_2 浓度升高会使植物的生物量增加,对植物生长有促进作用[4-6]。而植物生物量的提高必然需要增加对养分的需求,这不但会影响植物器官的养分含量,而且可能会改变养分元素之间的协作或竞争平衡[7],也即可能会影响到植物养分的生态化学计量特征。生态化学计量学是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学,是分析多种化学元素的质量平衡对生态交互作用影响的一种理论,目前主要强调活的有机体的主要元素间关系,特别是碳(C)、氮(N)和磷(P)等重要生命元素间的计量关系,其基础是动态平衡理论,认为有机体能够控制自身的许多特性,包括营养平衡,使得内部环境不随外部环境的波动而发生剧烈变化,生物个体元素组成维持在一个狭窄的范围内[8-9]。C、N、P 和 K 作为植物生长所必需的主要养分元素,虽然其含量在植物的特定生长阶段具有变异性,但之间的化学计量比却是相对稳定的,植物 C、N、P 和 K 含量及其较为稳定的化学计量比是植物维持其生长和生理过程井然有序的基本前提,但这种相对稳定状态也易受到气候变化的强烈作用而被破坏,从而改变植物的 C 积累动态和 N、P、K 养分限制格局,并将成为植物生长受阻、生理生化过程发生问题的内在驱动因素之一,这一系列变化与影响在气候变化剧烈的地区体现的尤为明显[10-11]。

竹子是集经济、生态和社会效益于一体的优良林种,具有种类多、分布广、利用价值高、繁殖容易、成林快和可持续经营等特点,是中国森林资源的重要组成部分,也是区域经济社会发展的重要资源和生态环境保护的重要屏障[12]。在全球气候变化的大背景下,为维护竹林的多功能效益发挥和竹产业的可持续发展,必须了解气候变化对竹子生长发育和分布等的影响,及竹子对气候变化的生态自适应性。因此,本文以中国最为重要的经济竹种毛竹(*Phyllostachys edulis*)和夏秋季笋用竹四季竹(*Oligostachyum lubricum*)为试材,模拟大气 CO_2 浓度升高情景,分析 C、N、P 和 K 化学计量特征的变化规律,试图揭示 CO_2 浓度升高是否会引起毛竹和四季竹叶片主要养分元素化学计量特征的明显变化及种间的差异性,是否会产生主要养分元素的营养限制,旨在为大气 CO_2 浓度日渐升高背景下的商品竹林适应性管理提供理论依据,也可丰富植物生态化学计量学研究内容。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在浙江省临安市(29°56′~ 30°23′N,118°51′~ 119°72′E)太湖源镇太湖源观赏竹种园中进

行。毛竹(*Phyllostachys edulis*)于2009年11月在浙江省安吉竹博园的毛竹林中选取地径(18.15 ± 1.75) mm，全高(2.75 ±0.25) m，生长健壮的1年生立竹。四季竹(*Oligostachyum lubricum*)于2010年11月在太湖源观赏竹种园四季竹林中，选取地径(12.15 ±1.25) mm，全高(2.70 ±0. 30) m，生长健壮的2年生立竹。进行不带宿土的全梢竹盆栽，栽植盆上端直径38 cm，下端直径32 cm，高35 cm，每盆栽植1株。盆栽基质为红壤与细沙体积比3∶1混合而成，pH 值 5.8，水解氮 198.47 mg/kg，速效磷 67.25 mg/kg，速效钾 74.16 mg/kg。盆栽试验竹苗经定期人工水分补充，及时去除笋芽和杂草等管护，至2011年7月开始进行大气 CO_2 浓度处理试验。

1.2　试验设计

开顶式气室(OTCs)由不锈钢管和无色透明玻璃构建，主要包括过滤系统、通风及布气系统和框架等，气室边长1.5 m，高4.0 m，室壁上部向内部倾斜45°成斜面，玻璃室壁为正八边形，CO_2 为钢瓶装纯 CO_2。环境大气经活性炭过滤后，再添加钢瓶中通过减压阀释放的 CO_2 气体，CO_2 添加量先经气室体积和轴流风机流速计算后，通过流量计来调节，用功率为750 W 的轴流风机通入 OTCs 内。气室顶部装有自动喷灌系统，对试验竹苗进行水分定期供应。

试验最高 CO_2 浓度处理按目前环境背景大气 CO_2 平均浓度的倍增设计，并设置环境背景大气 CO_2 浓度与倍增浓度的平均值 CO_2 浓度处理，设计3个 CO_2 浓度处理，分别为环境背景大气(CK，360 ～380 μmol/mol)、500 μmol/mol (T1，475 ～ 530 μmol/mol)、700 μmol/mol (T2，685 ～ 730 μmol/mol)。每个处理重复3次。每处理气室内分别均匀地放置5～6盆生长状况基本一致的毛竹、四季竹试验盆栽苗，竹冠不重叠。毛竹、四季竹试验盆栽竹苗各50盆。OTCs 内 CO_2 浓度用上海兴卓环保仪器有限公司生产的 CO_2 红外传感器进行监测，每隔3 d 在气室的上部、中部、下部各测定一次，气室内各部的 CO_2 浓度基本一致(控制误差在允许的范围内)。

1.3　样品采集与指标测定

2011年7月10号开始熏气，每天熏气24 h，于2011年10月10号停止熏气。熏气结束时，即在每个气室内的每个竹种每株立竹竹冠的上、中、下部，分别取每个处理的每个竹种竹叶混合样品10 g 左右，用粉碎机粉碎，过2 mm 筛，备用。

碳采用 $K_2Cr_2O_7$—H_2SO_4 浓硫酸消煮法消解，氮、磷和钾采用 H_2SO_4-$HClO_4$ 消煮法消解。样品消煮后测定叶片中的全碳、全氮、全磷和全钾含量。其中，碳含量采用重铬酸钾容量法测定，氮含量采用凯氏法测定，磷含量采用钼锑抗比色法测定，钾含量采用原子吸收分光光度法测定[13]。

1.4　数据处理与分析

用 Excel 2003 统计软件进行试验数据的整理与图表制作，DPS 统计软件进行单因素方差分析，LSD 多重比较，显著性水平 $P<0.05$，试验数据均为平均值 ± 标准差。

2　结果与分析

2.1　CO_2 浓度升高对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量的影响

大气 CO_2 浓度升高对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量均有不同程度的影响(表1)。随着 CO_2 浓度的升高，毛竹叶片 C 和 N 含量呈现出升高的趋势，叶片 P 和 K 含量则呈现出相反的变化趋势。较 CK 处理，毛竹叶片 C 和 N 在 T1 处理时均略有升高，升幅分别为4.43%和11.96%，而在 T2 处理时均显著升高，升幅分别为6.06%和19.45%；毛竹叶片 P 和 K 在 T1 处理时均略有降低，降幅分别为15.08%和10.48%，在 T2 处理时均显著降低，降幅分别为23.81%和30.00%。随着 CO_2 浓度的升高，四季竹叶片 C 和 K 含量呈现出升高的趋势，叶片 P 和 N 含量则呈现出相反的变化趋势。T1、T2 处理的四季竹叶片 C 含量较 CK 均有小幅度升高且处理间均无显著差异，而 K 含量仅在 T2 处理时显著升高，升幅为32.24%，且 T1 处理与 CK 无显著差异，与 T2 处理则有显著差异；较 CK 处理，四季竹叶片 P 和 N 含量在 T1 处理时均略有降低，降幅分别为4.67%和3.81%，在 T2 处理时均显著降低，降幅分别为14.47%和22.86%，且 T1、T2 处理间均差异显著。可见，大气 CO_2 浓度升高到500 μmol/mol，对毛竹和四季竹叶片的 C、N、P 和 K 含量均不会产生明显影响，但升高到700 μmol/mol，则对毛竹、四季竹叶片的 N、P 和 K 含量会产生明显影响，并且毛竹、四季竹在叶片 N、K 含量的变化规律上存在着种间差异。

表1 不同 CO_2 浓度条件下毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量

Table 1 The contents of C, N, P and K in leaves of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum* treated with different CO_2 concentrations

竹种 Bamboo species	处理 Treat.	C (mg/g)	N (mg/g)	P (mg/g)	K (mg/g)
毛竹 *Phyllostachys edulis*	CK	512.13 ±11.13 b	19.23 ±0.42 b	1.26 ±0.04 a	8.40 ±0.90 a
	T1	534.72 ±10.23 ab	21.53 ±0.73 ab	1.07 ±0.05 ab	7.52 ±0.53 a
	T2	543.30 ±10.72 a	22.97 ±0.46 a	0.96 ±0.02 b	5.88 ±0.82 b
四季竹 *Oligostachyum lubricum*	CK	492.13 ±9.61 a	17.97 ±0.69 a	1.05 ±0.08 a	4.25 ±0.45 b
	T1	497.70 ±9.32 a	17.13 ±0.49 a	1.01 ±0.03 a	4.64 ±0.38 b
	T2	498.02 ±7.44 a	15.37 ±0.62 b	0.81 ±0.05 b	5.62 ±0.48 a

注(Note)：同列数据后不同字母表示相同竹种不同处理间差异显著($P<0.05$) Values followed by different small letters in a column are significantly different among different treatments at $P<0.05$ level, for the same bamboo species.

2.2 CO_2 浓度升高对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 化学计量比的影响

大气 CO_2 浓度升高对毛竹叶片 C、N、P 和 K 化学计量比也会产生一定的影响(表2)。随着 CO_2 浓度的升高，毛竹叶片 C/N 和 K/P 呈现降低的趋势，而 C/P、C/K、N/P 和 N/K 表现出相反的变化趋势。与 CK 处理比较，T1 处理的毛竹叶片 C/N 和 K/P 均略有降低，降幅分别为 6.76% 和 1.00%，而 T2 处理均显著降低，降幅分别为 11.22% 和 11.14%；除 T1 处理的 N/P 显著降低外，C/P、C/K 和 N/K 均略有降低，无显著差异，而 T2 处理的毛竹叶片 C/P、C/K、N/P 和 N/K 均显著降低，降幅分别为 39.15%、51.53%、56.82% 和 70.74%。四季竹叶片 C/N、C/P、N/P 和 K/P 随着 CO_2 浓度的升高而升高，而 C/K 和 N/K 变化趋势则相反。较 CK 处理，T1 处理的四季竹叶片 C/N、C/P、C/K、N/P、N/K 和 K/P 均有小幅度变化，均无显著差异，而 T2 处理的四季竹叶片则均有显著差异，其中 C/N、C/P、N/P 和 K/P 显著升高，升幅分别为 18.29%、31.18%、11.19% 和 71.78%，而 C/K 和 N/K 均显著降低，降幅分别为 30.39% 和 35.61%。上述变化可以分析得出，CO_2 浓度升高到 500 μmol/mol 对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 的化学计量比均不会产生明显的影响，而升高到 700 μmol/mol，则会对毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 的化学计量比产生显著影响，并且毛竹、四季竹在叶片 C/N、C/K、N/K 和 K/P 之间的化学计量比变化规律上存在着种间差异。

表2 不同 CO_2 浓度条件下毛竹叶片 C、N、P、K 的化学计量比

Table 2 The C, N, P and K stoichiometry in leaves of *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum* treated with different CO_2 concentrations

竹种 Bamboo species	处理 Treat.	C/N	C/P	C/K	N/P	N/K	K/P
毛竹 *Phyllostachys edulis*	CK	26.64 ±1.62 a	406.58 ±3.27 b	60.98 ±1.21 b	15.26 ±0.76 b	2.29 ±0.45 b	7.00 ±0.49 a
	T1	24.84 ±1.10 ab	499.74 ±4.25 ab	71.10 ±1.53 b	20.06 ±0.94 a	2.88 ±0.34 b	6.93 ±0.64 a
	T2	23.65 ±1.12 b	565.93 ±4.37 a	92.40 ±2.54 a	23.93 ±0.55 a	3.91 ±0.69 a	6.22 ±0.38 b
四季竹 *Oligostachyum lubricum*	CK	27.39 ±0.13 b	468.70 ±1.19 b	115.80 ±13.84 a	17.07 ±0.25 b	4.24 ±0.35 a	4.04 ±0.50 b
	T1	29.05 ±0.98 ab	492.77 ±1.11 b	107.26 ±9.89 ab	17.15 ±0.56 ab	3.71 ±0.43 a	4.64 ±0.52 b
	T2	32.40 ±1.25 a	614.84 ±5.29 a	88.61 ±10.90 b	18.98 ±0.92 a	2.73 ±0.51 b	6.94 ±0.42 a

注(Note)：同列数据后不同字母表示相同竹种不同处理间差异显著($P<0.05$) Values followed by different small letters in a column are significantly different among different treatments at $P<0.05$ level, for the same bamboo species.

3 讨论

不同植物类群的器官具有不同的碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)含量及化学计量比，且物种间差异较大，即使是同种物种由于环境的改变也会影响器官的养分含量及其化学计量比[14]。本研究发现，毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量也存在种间差异，不同 CO_2 浓度条件下均是毛竹高于四季竹，且随着 CO_2 浓度的升高，毛竹叶片主要养分含量的变化幅度也均大于四季竹。不同 CO_2 浓度条件下毛竹和四季竹叶片 C 含量均高于世界上 492 种陆生植物叶片 C 含量的平均水平(464.32 ± 32.1 mg/g)[15]，叶片 N、P 含量也均在中国东部南北样带植物叶片 N、P 含量的范围内(分别为 2.17 ～ 52.61 mg/g 和 0.10 ～ 10.27 mg/g)[16]，叶片 C/N、C/P 均高于全球植物种 C/N、C/P 的平均水平(分别为 22.5、232)[17]，说明毛竹和四季竹同化单位质量的 C 所需吸收的 N、P 的量较少。毛竹和四季竹叶片 N/P 明显高于中国 753 个植物种的 N/P 平均值[18]。由于 K 在土壤中容易流失，也容易在植物体内快速转移，因此对植物叶片 K 含量及化学计量比的研究尚少见报道。本研究发现不同 CO_2 浓度条件下毛竹和四季竹叶片 K 含量和C/K分别低于、高于滇池 75 种植物叶片平均 K 含量和 C/K(13.57 ± 5.74 mg/g、39.58 ±20.37)[19]，说明毛竹和四季竹同化单位质量 C 所需吸收 K 的量也较少。

环境的改变对植物叶片营养元素的组成及含量也会产生直接的影响[20-21]。本研究中，随着 CO_2 浓度的升高，毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 含量均有不同程度的变化。但 CO_2 浓度升高至 500 μmol/mol，对毛竹和四季竹叶片主要养分元素含量影响较小，体现了毛竹和四季竹对高 CO_2 浓度环境具有较强的适应能力。CO_2 浓度升高到 700 μmol/mol，除四季竹叶片 C 含量变化不明显外，毛竹和四季竹叶片其余养分元素含量均有显著变化。有研究表明 CO_2 浓度升高会促进植物固定和转化更多的 C，叶片积累更多的 C[22]，这一点在毛竹中也得以体现，而四季竹在 CO_2 浓度升高条件下的叶片 C 含量变化并不明显，这可能与四季竹叶片 C 能快速转移至其它器官有关。许多研究表明 CO_2 浓度升高，会引起植物蒸腾速率下降，造成单位干物质养分输送的下降(蒸腾效应)，及植物的快速生长导致 N、P、K 的不平衡吸收和利用效率提高(稀释效应)，使植物叶片 N、P 和 K 含量降低[7,23]，而 CO_2 浓度升高条件下的毛竹叶片 N 含量和四季竹叶片 K 含量提高，分析原因一方面可能是由于毛竹和四季竹单株盆栽立竹，在立竹体积生长停止条件下，增加的光合同化产物用于“自我消耗”，主要去向是地下鞭系和叶器官，而对于叶片生物量的增加幅度小于毛竹叶片 N 含量和四季竹叶片 K 含量吸收增加的幅度(生物量的稀释效应)，导致毛竹叶片 N 含量和四季竹叶片 K 含量提高；另一方面可能是为适应高浓度 CO_2 环境，植物本身对养分元素进行选择性吸收、物质转化、分配和转移来增加毛竹叶片对 N 和四季竹叶片 K 的吸收和储存，用于适应 CO_2 浓度升高条件下的毛竹和四季竹养分环境，其中的具体机理还有待进一步研究。

植物叶片 C/N、C/P 和 C/K 预示着植物吸收营养所同化 C 的能力，在一定程度上反映了植物的养分利用效率，因而具有重要的生态学意义[24]。CO_2 浓度升高会使植物叶片 C/N、C/P 增大[7]。而 CO_2 浓度升高至 500 μmol/mol，除毛竹叶片 N/P 外，毛竹和四季竹叶片 C、N、P 和 K 化学计量比均无显著变化，说明在 500 μmol/mol 的高 CO_2 浓度条件下，毛竹和四季竹仍然能够保持养分化学计量特征的稳定以保障正常的生长发育和生理代谢。但 CO_2 浓度升高至 700 μmol/mol，则会产生明显的影响，毛竹叶片 C/N 显著降低，而四季竹呈相反的变化规律，叶片 C/N 显著提高，N 素利用效率提高。毛竹和四季竹叶片 C/P 显著升高，P 素利用效率提高，体现了植物在养分亏缺情况下往往具有较高的养分利用效率现象[25-26]。毛竹叶片 C/K 显著提高，K 素利用率提高，而四季竹叶片 C/K 显著降低，K 素利用率降低，这可能与 K 素在植物体内能快速转移的性质和竹子种间差异有关。

植物叶片主要养分含量在一定程度上表征了特定环境的养分条件[27-28]。在自然陆地生态系统中，N 和 P 也是限制植物生长和发育的主要营养元素，N/P 不仅是决定群落结构和功能的关键性指标，也可以作为对生产力起限制性作用的营养元素指示剂[29]。当植被叶片 N/P <10 时，植被生长主要受 N 素限制作用，N/P >20 时，则反映植被生长受 P 素限制作用更为强烈，介于两者之间表明受到 N、P 的共同限制作用[30]。高浓度 CO_2 条件下，毛竹叶片 N/P 超过 20，且随 CO_2 浓度的升高明显增大，说明此时的毛竹生长受 P 素限制，而且限制作用随 CO_2 浓度的升高而增强。中国毛竹主要分布区的土壤有效态 P 多为亏缺状态，在 CO_2 浓度日渐升高的背景下，

P素的亏缺将更为严重,因此毛竹林土壤P素的人工有效补充应引起人们的重视。不同的CO_2浓度条件下,四季竹叶片N/P均介于10～20,并未产生明显的N、P限制性作用。参考Venterink等[31]提出的N/K、K/P阀值划分标准(N/K>2.1,K/P<3.4,植物生长受K素限制),从高浓度CO_2条件下的毛竹和四季竹叶片N/K、K/P综合分析,大气CO_2浓度升高条件下毛竹和四季竹生长均不会受K素限制。

4 结论

CO_2浓度升高改变了毛竹和四季竹叶片C、N、P和K含量及其化学计量比格局,尤其是CO_2浓度升高到700 μmol/mol时变化极为明显;在养分供应上,对四季竹生长的N、P、K限制性作用和毛竹生长的N、K限制性作用没有明显影响,但明显增强了毛竹生长的P素限制性作用,因此在CO_2浓度日渐升高的背景下,毛竹林土壤P素的人工有效补充应得到重视。

参考文献:

[1] Camol M, Hogenboom L, Jach M E *et al*. Elevated atmospheric CO_2 in open top chambers increases net nitrification and potential denitrification[J]. Global Change Biol., 2002, 8: 590-598.

[2] 阮亚男, 何兴元, 陈玮, 等. CO_2浓度倍增对城市银杏叶片膜脂过氧化与抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 1106-1112.
Ruan Y N, He X Y, Chen W *et al*. Effects of elevated CO_2 on lipid peroxidation and activities of antioxidant enzymes in *Ginkgo biloba*[J]. Acta Ecol. Sin., 2007, 27(3): 1106-1112.

[3] 赵光影, 刘景双, 窦晶鑫, 等. CO_2浓度倍增对湿地小叶章生理特性的影响[J]. 环境科学研究, 2008, 21(5): 134-138.
Zhao G Y, Liu J S, Dou J X *et al*. Effects of CO_2 concentration doubling on physiological characteristics of calamagrostis angustifolia in freshwater marsh[J]. Res. Environ. Sci., 21(5): 134-138.

[4] Kimball B A. Influence of elevated CO_2 on crop yield[A]. Enoch HZ, Kimball BA. Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops [M]. Boca Raton: CRC PRESS Inc, 1986. 105-115.

[5] Ainsworth E A, Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (face)? A meta-analytic review of responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2[J]. New Phytol., 2005, 165(2): 351-372.

[6] 郝兴宇, 李萍, 杨宏斌, 等. 大气CO_2浓度升高对绿豆生长及C、N吸收的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(4): 794-798.
Hao X Y, Li P, Yang H B *et al*. Effects of enriched atmospheric CO_2 on the growth and uptake of N and C in mung bean[J]. Chin. J. Eco-Agric., 2011, 19(4): 794-798.

[7] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 等. 开放式空气CO_2浓度升高对冬小麦P、K吸收和C:N、C:P的影响[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(6): 1192-1198.
Ma H L, Zhu J G, Xie Z B *et al*. Effects of free air carbon dioxide enrichment on uptake of P, K and mass ratios of C:N, C:P in winter wheat[J]. J. Agro-Environ. Sci., 2005, 24(6): 1192-1198.

[8] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies[J]. Acta Bot. Sin., 2003, 45(9): 1009-1018.

[9] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量学的季节变化[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23-28.
Wu T G, Wu M, Liu L, Xiao J H. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in hangzhou Bay coastal wetlands, China[J]. Chin. J. Plant Ecol., 2010, 34(1): 23-28.

[10] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲3种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58-63.
Wu T G, Chen B F, Xiao Y H *et al*. Leaf stoichimetry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China[J]. Chin. J. Plant Ecol., 2010, 34(1): 58-63.

[11] 顾大形, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1219-1225.
Gu D X, Chen S L, Huang Y Q. Effects of soil N, P on leaf N and P stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyumlubricum*[J]. Chin. J. Plant Ecol., 2011, 35(12): 1219-1225.

[12] 萧江华. 中国竹林经营学[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
Xiao J H. Bamboo forest management of China[M]. Beijing: Science Press, 2010.

[13] 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, 16(8): 965-973.
Zhen S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in Loess Plateau of China[J]. Progr. Nat. Sci., 2006, 16(8): 965-973.

[14] McGroddy, Daufresne T, Hedin L O *et al*. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. Ecol., 2004, 85: 2390-2401.

[15] Elser J J, Stemer R W, Gorokhova E *et al*. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2003, 3: 540-550.

[16] 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特征研究[J]. 环境科学, 2007, 28(12): 1-9.
Ren S J, Yu G R, Tao B *et al*. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environ. Sci., 2007, 28(12): 2665-2673.

[17] Elser J J, Dobberfuhl D, Mackay N A *et al*. Organism size, life history, and N∶P stoichiometry towards a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. Biol. Sci., 1996, 46: 674-684.

[18] Han W X, Fang J Y, Guo D L *et al*. Leaf nitrogen and phosphorus stoichimetry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytol., 2005, 168(2): 377-385.

[19] 阎凯，付登高，何峰，等. 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征[J]. 植物生态学报，2011，35(4)：353-361.
Yan K, Fu D G, He F *et al*. Leaf nutrient stoichiometry of plant in the phospohrus-enriched soils of the lake dianchi watershed, southwestern china[J]. Chin. J. Plant Ecol., 2011, 35(4): 353-361.

[20] 李娟，周建民，段增强，等. CO_2 与养分交互作用对番茄幼苗叶片碳、氮积累及碳、氮比动态的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2006，12(3)：374-381.
Li J, Zhou J M, Duan Z Q *et al*. The interactive effects of carbon dioxide enrichment and fertilizers on the dynamic changes of growth and C and N accumulation and C/N ratio in tomato seedling leaves[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2006, 12(3): 374-381.

[21] 李伏生，康绍忠. CO_2 浓度升高、氮和水分对春小麦养分吸收和土壤养分的效应[J]. 植物营养与肥料学报，2002，8(3)：303-309.
Li F S, Kang S Z. Effects of CO_2 concentration enrichment, nitrogen and water on soil nutrient content and nutrient uptake of spring wheat[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2002, 8(3): 303-309.

[22] 马红亮，朱建国，谢祖斌. 植物地上部分对大气 CO_2 浓度升高的响应[J]. 生态环境，2004，13(3)：390-393.
Ma H L, Zhu J G, Xie Z B. Study on response of vegetable aboveground to the elevated atmospherich CO_2 [J]. Ecol. Environ., 2004, 13(3): 390-393.

[23] 谢祖斌，朱建国，张雅丽，等. 水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式 CO_2 浓度增加和 N、P 施肥的响应[J]. 应用生态学报，2002，13(10)：1223-1230.
Xie Z B, Zhu J G, Zhang Y L *et al*. Responses of rice growth and its C, N and P composition to FACE(free-air carbon dioxide enrichment) and N, P fertilization[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2002, 13(10): 1223-1230.

[24] 黄建军，王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征[J]. 华东师范大学学报(自然科学版)，2003，(1)：92-97.
Huang J J, Wang X H. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergren broad-leaved species[J]. J. East China Norm. Univ. (Nat. Sci.), 2003, (1): 92-97.

[25] 邢雪荣，韩兴国，陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述[J]. 应用生态学报，2000，11(5)：785-790.
Xing X R, Han X G, Chen L Z. A review on research of plant nutrient use efficiency[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2000, 11(5): 785-790.

[26] 安卓，牛得草，文海燕，等. 氮素添加对黄土高原典型草原芒草氮磷重吸收率及 C∶N∶P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报，2011，35(8)：801-807.
An Z, Niu D C, Wen H Y *et al*. Effects of N addition on nutrient resorption effeciency and C∶N∶P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loss Plateau, China [J]. Chin. J. Plant Ecol., 2011, 35(8): 801-807.

[27] 阎恩荣，王希华，郭明，等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C∶N∶P 化学计量特征[J]. 植物生态学报，2010，34(1)：48-57.
Yan E R, Wang X H, Guo M *et al*. C∶N∶P stoichimetry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China[J]. Chin. J. Plant Ecol., 2010, 34(1): 48-57.

[28] 羊留冬，杨燕，王根绪，等. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量特征的影响[J]. 生态学报，2011，31(13)：3668-3676.
Yang L D, Yang Y, Wang G X *et al*. Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of *Abies fabiri*(Mast) Craib seedling in Gongga mountain[J]. Acta Ecol. Sin., 2011, 31(13): 3668-3676.

[29] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N∶P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. J. Appl. Ecol., 1996, 33(6): 1441-1450.

[30] Güsewell S, Koersleman W, Verhoevon J T A. Biomass N∶P ratios as indicators of nutrient limitation for plant popolations in wetlands[J]. Ecol. Monographs, 2003, 13(2): 372-384.

[31] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M *et al*. Species richness-productivity patterns differ between N-, P- and K-limited wetlands[J]. Ecology, 2003, 84: 2191-2199.