

DOI: 10.5846/stxb202001160138

崔培鑫, 申智骅, 付培立, 白坤栋, 姜艳娟, 曹坤芳. 中国南方生长于不同基质的天然林植物叶片元素含量特征比较. 生态学报, 2020, 40(24): 9148-9163.

Cui P X, Shen Z H, Fu P L, Bai K D, Jiang Y J, Cao K F. Comparison of foliar element contents of plants from natural forests with different substrates in southern China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(24): 9148-9163.

中国南方生长于不同基质的天然林植物叶片元素含量特征比较

崔培鑫^{1,2}, 申智骅^{1,2}, 付培立³, 白坤栋⁴, 姜艳娟³, 曹坤芳^{1,2,*}

1 广西大学, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004

2 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004

3 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态重点实验室, 勐腊 666303

4 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 桂林 541006

摘要:对比中国南方两个热带喀斯特森林、一个热带红树林和来自文献的一个亚热带常绿阔叶林植物叶片元素含量和计量特点。结果表明,受碳酸盐岩的影响,西双版纳和弄岗喀斯特森林植物叶片普遍富含 Ca、Mg 元素,因岩性差异,含有一定白云岩的弄岗地区的植物富集更多的 Mg。西双版纳喀斯特森林存在 K、Fe、Na、Zn 元素的缺乏状况;由于白云岩矿物成分的特殊性和缓慢的风化速度,弄岗喀斯特植物有更高的叶片 K、Zn、S 含量。红树林植物富集 P、Ca、Mg、Na、S 元素,海水环境中大量的离子进入土壤被植物吸收利用,提高了红树的养分含量,并且在高盐环境下 Na 在叶片中大量富集。但是,红树植物表现缺乏 Fe、Si、Zn。亚热带常绿阔叶林植物受酸性土影响大,Mn 元素大量富集,P 与 Na 的含量缺乏,并且相比其他生境,常绿阔叶林的 N、P、Ca、Mg 含量较低。西双版纳和弄岗的喀斯特森林植物叶片 N/P 比分别为 14.27 和 18.26,说明前者受到 N、P 的共同限制,后者主要为 P 限制;红树植物 N/P 比为 13.12,受 N 限制;常绿阔叶林植物本身严重缺 P,N/P 比为 26.27,表现出明显的 P 限制。所研究的不同基质上的植物,叶片 N 与 P 元素之间均呈显著正相关,这种稳定的协同关系是植物适应环境的普遍规律。Ca 与 Mg 两个二价阳离子元素在喀斯特森林和常绿阔叶林中为协同关系,而在红树林中则不存在相关性,分析表明 Na 盐胁迫下增加了 Mg 的吸收,改变了 Ca、Mg 的平衡关系。N 与 K 元素在红树林和常绿阔叶林中为协同关系,而由于喀斯特环境中 Ca、Mg 协同影响了 K 的吸收,改变了 N、K 的协同关系。P 与 Zn 在喀斯特森林和红树林中都表现出协同关系,这与两种元素在植物代谢过程中都参与了酶的合成有关。红树植物表现 K 和 Mn 的拮抗关系,而在喀斯特森林和常绿阔叶林中均未有相关性。S 与 P 元素在弄岗喀斯特森林中表现出正相关,这种协同性可以帮助喀斯特植物缓解缺 P 的症状,而在高 P 的红树植物中没有相关性。研究结果对于森林生态系统的生物地球化学循环模拟和生态系统管理有重要参考意义。

关键词:热带喀斯特森林; 红树林; 亚热带常绿阔叶林; 叶片元素含量

Comparison of foliar element contents of plants from natural forests with different substrates in southern China

CUI Peixin^{1,2}, SHEN Zhihua^{1,2}, FU Peili³, BAI Kundong⁴, JIANG Yanjuan³, CAO Kunfang^{1,2,*}

1 State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China

2 Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

3 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

4 Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China

基金项目:国家自然科学基金项目(31670406); 广西重点研发计划项目(桂科 AB16380254); 广西八桂学者人才项目(C33600992001)

收稿日期:2020-01-16; **网络出版日期:**2020-11-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 20130002@gxu.edu.cn

Abstract: In this study, the element contents and chemometric characteristics of the leaves of two tropical karst forests, a tropical mangrove forest, and a subtropical evergreen broad-leaved forest (SEBF) from the literature were compared. The results showed that the plant leaves from karst forests in Xishuangbanna and Nonggang were generally rich in Ca and Mg due to the influence of carbonate rocks. The rocks of Nonggang area are composed of a certain amount of dolomite, which makes plants contained much higher Mg. The karst forest in Xishuangbanna was lack of K, Fe, Na and Zn. Due to the composition of certain percentage of deciduous trees in Xishuangbanna karst forest, the mean foliar content was relatively lower. However, the plants in Nonggang karst forest had a higher content of K, Zn and S. Mangrove plants were rich in P, Ca, Mg, Na and S. This is likely because of the relatively rich mineral elements in the seawater that entered the soil and were absorbed and by the mangrove plants. However, the mangrove plants were deficit of Fe, Si and Zn. Plants in subtropical evergreen broad-leaf forest were rich of Mn but deficit of P and Na. Compared with other two types of forests, the evergreen broad-leaf forest had a lower content of N, P, Ca and Mg. The foliar N/P ratios of the plants in karst forest of Xishuangbanna and Nonggang were 14.27 and 18.26, respectively, indicating the nutrient limitation of both N and P in the former or P in the latter. The N/P ratio of mangrove plants was 13.12, indicating the limitation of N. The evergreen broad-leaf forest plants were seriously deficient of P as indicated by their mean N/P ratio of 26.27. There was a significantly positive correlation between N and P elements in the plant leaves from all four forests, revealing a general rule of plant adaptation to the environment. Two divalent cations, Ca^{++} and Mg^{++} had synergic relationship in the karst forests and evergreen broad-leaf forest, but there was no correlation between them in the mangrove forest. The analysis showed that the absorption of Mg of the mangrove plants was increased due to the stress of sodium salt, which changed the balance of Ca and Mg. N and K showed a synergic relationship in mangrove forest and evergreen broad-leaf forest, but the synergy of Ca and Mg in karst environment affected the absorption of K, which changed the synergic relationship between N and K. P and Zn showed a synergic relationship in the karst forests and mangrove forest because these two elements were involved in the enzyme synthesis in plant metabolism. The antagonistic relationship between K and Mn in mangrove plants may be helpful for mangrove plants to avoid excessive absorption of Mn, but there was no correlation between these two elements in karst forest and evergreen broad-leaf forest. S and P showed positive correlation in Nonggang karst forest, which could help the karst plants to alleviate P deficiency symptoms, but there was no correlation in mangrove plants with abundant P. The present results have important implications for the modelling of biogeochemical cycle and management of forest ecosystems.

Key Words: tropical karst forest; mangroves; subtropical evergreen-broadleaved forest; leaf element content

自然界中的植物有机体都是由多种元素按照一定比例构成,养分元素的含量状况在植物生长和发育过程中有着重要的作用,而植物体的元素成分可以反映其在某种土壤环境下对元素的吸收或积累^[1-4]。因成土母质和风化环境等差异,不同生境的土壤发育和养分状况有明显差异,改变了植物对矿质元素的吸收和利用。基于特定生境基质上生长的森林生态系统,生态学家对植物养分吸收和利用的特征、机理进行了大量探索。

喀斯特森林是生长在可溶性碳酸盐岩(石灰岩、白云岩)上的生态系统,由于母岩母质中富含 Ca、Mg,土壤呈碱性,pH 值高,且土层浅薄不连续,持水能力差,养分贫瘠,生境十分脆弱^[5]。周运超^[6]对贵州喀斯特植物的研究中,得出喀斯特植物的 Ca、Mg 含量要明显高于酸性土壤植物,并且根据 Ca+Mg 量化归类,定义了不同钙生特性植物的吸收范围。罗绪强等^[7]研究发现,喀斯特钙生植物主要受 P 的制约,具有低 P、K 和高 Ca、Mg 的特点,主要受到特殊土壤地质背景和环境因素的影响。杨成等^[8]对喀斯特山区植物研究表明,不同生境下植物的养分含量存在差异,石灰土上植物的 N、P、K、Ca、Mg、Al、Cu、Mo 元素高于酸性黄壤上的植物,S、Fe 和 Mn 反之。

我国南方地区降雨量大温度高,土壤淋溶作用强烈,非喀斯特地区分布大量的酸性土壤(pH 值低),由于土壤中铁铝氧化物的吸附作用降低了养分的有效性,加之土壤本身养分缺乏、离子不平衡,严重影响植物的生长。Vitousek^[9]对各气候带植物养分利用效率的分析认为 P 是限制热带植物生长的关键营养元素;Güsewell^[3]也认为植物的生长多数会受 P 元素的限制,主要因为相对 N,环境为植物提供的可直接被吸收利用的 P 较

少。前人对酸性土植物的研究也显示植物主要受到 P 素的限制,莫江明等^[10]对鼎湖山植物的研究提出,P 和 Mg 对南亚热带常绿阔叶林植物的生产力有限制作用。阎恩荣等^[11]和黄小波等^[12]分别对浙江天童常绿阔叶林和云南季风常绿阔叶林的研究表示其受到 P 的限制。而吴统贵等^[13]对珠三角典型森林乔木叶片的分析发现,常绿阔叶林和部分阔叶树种生产力受到 N 的限制。

红树林是生长在滨海湿地的典型森林系统,土壤为高度盐渍化的砂质土,含有呈还原态的酸性硫酸盐^[14]。王文卿和林鹏^[15]研究认为,秋茄和红海榄叶片高 Ca 和高 Na、Cl 含量的特点是它们应对盐胁迫的策略,可以减轻盐分对植物的伤害。刘滨尔等^[16]对秋茄幼苗的盐分梯度研究发现,随着盐度增高幼苗对 Na 和 Cl 的选择性吸收增强,同时制约 K、Ca、Mg 的吸收。而邹晓君等^[17]对 3 种华南园林植物的研究也得出,在盐胁迫下植物会增强对 Na 和 Cl 的吸收。可以看出红树林土壤基质中高盐的特点是影响植物体养分吸收的重要因素。

植物有机体在环境养分的平衡供给和体内代谢的内稳态中得以生长和发育,其元素含量都是按照一定比例存在的,某种元素的变化一般会对其它元素产生协同影响,在生态化学计量学中通常会以有机体的元素比值来表示元素间的相互作用^[18]。植物体内的 N/P 比值可以作为植物生长的 N、P 营养限制指标^[11,19],当 N/P < 14 时,暗示植物生长受 N 限制,当 N/P > 16 时,植物生长受 P 限制,当 N/P 比值介于 14—16 时,表明植物生长受 N 与 P 共同限制^[20]。Du 等^[21]通过对中国西南喀斯特地区植物叶片 N/P 比值的研究,认为喀斯特地区植物一般受到 P 限制或 N 和 P 的共同限制。樊月等^[22]对漳江口红树植物和黎洁^[23]对广西北仑河口红树植物的研究均表明红树受到 N 限制。而在酸性土壤低 pH 的环境中易降低 P 的可溶态,减少植物对 P 的吸收,使植物的 N/P 比多大于 16,表现为 P 限制。

植物营养元素在植物生长过程中相互作用,主要表现为拮抗作用和协同作用^[24]。有研究认为,K⁺与 Ca²⁺两个阳离子具有拮抗关系,在低钾时会有利于钙的吸收,高钾时 K⁺大量进入细胞,会阻碍了 Ca²⁺的吸收^[25],而当土壤 Ca 含量丰富时,植物吸收大量的 Ca²⁺会对 K⁺产生拮抗作用^[26]。酸性土植物 Mn 毒问题严重,在低 pH 环境下,吸收 P 元素能显著减轻 Mn 对植物的毒害^[27],增加 Ca 和 Fe 的吸收也能有效拮抗 Mn 过量积累^[28-29]。盐生环境下,K 会对 Na 的吸收产生拮抗,使植物保持较高的 K/Na 比^[30],避免盐胁迫伤害。总体上看,我国对于植物叶片养分含量特征的研究主要基于某一特定类型的生境,而对多种基质上的森林系统的比较研究还鲜有报道,对不同森林植物叶片养分含量的丰度和元素计量关系的研究,可以从元素计量学角度揭示植物对特殊环境的适应特点。本研究对基质条件迥异的 3 种生境,热带喀斯特森林、红树林和亚热带常绿阔叶林的植物叶片养分含量进行比较分析,试图回答以下问题:(1)各生境植物对哪些营养元素存在富集或缺乏状况?(2)不同生境植物叶片养分计量关系具有什么样的差异?

1 研究方法

1.1 研究区概况

(1)中国科学院西双版纳热带植物园(101°25'E,21°41'N)绿石林森林公园位于云南省西双版纳勐仑镇(图1),属热带季风气候,年平均气温 21.4℃,最热月均温 25.3℃,最冷月均温 15.6℃,年降雨量在 1556.8 mm。该地区为典型热带喀斯特地貌,多峰丛、沟谷,土壤为石灰岩基质上发育淋溶腐殖质碳酸盐土,呈碱性(pH 在 7.29 左右),在岩石露头地段,地面土壤复盖物少,土层薄,有机质层薄。受断块差异抬升及河流强烈下切的影响,这些石灰岩山地形成一种顶部保存有峰丛,边缘坡度较陡的中山和低山地貌,河谷多为深而陡的峡谷或嶂谷^[31]。森林属典型的石灰岩山森林植被,生长有石灰山特征种如:榆科的油朴(*Celtis philippensis* Blanco)、漆树科的清香木(*Pistacia weinmanniifolia* J. Poiss. ex Franch.)、百合科的开口箭(*Campylandra chinensis* Bak.)、翅子藤科的扁蒴藤(*Pristimera indica* (Willd.) A. C. Smith)、龙舌兰科的龙血树(*Dracaena draco* (L.) L.)等。

(2)选取纬度相近的热带喀斯特森林对比分析,该对照点为广西弄岗国家级自然保护区(106°42'28"—107°04'54"E,22°13'56"—22°39'09"N),位于崇左市龙州县和宁明县境内(图1),属北热带季风气候区,年平均

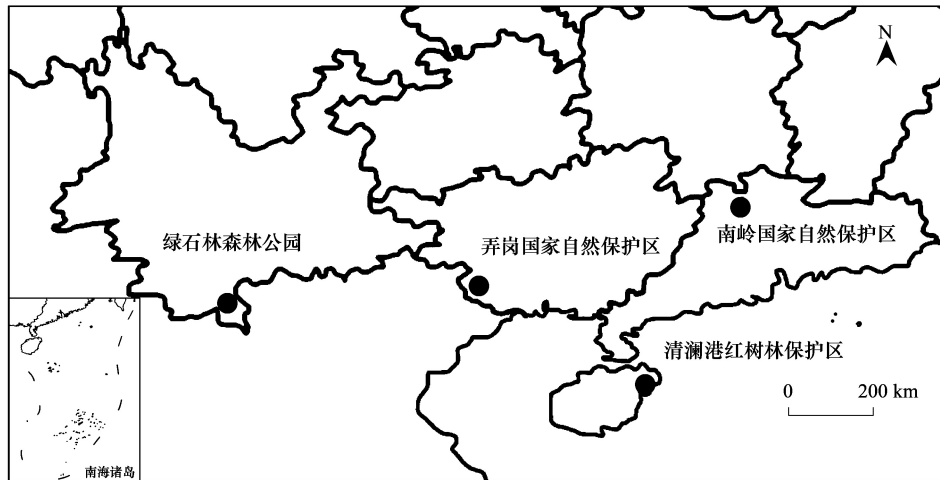


图1 研究地点区位图

Fig.1 The location map of study sites

气温 22℃, 年平均降雨量 1150—1550 mm。保护区为北热带裸露型喀斯特区域, 岩性为灰岩、白云质灰岩、白云岩等, 地貌以峰丛深切圆洼地为主, 由多个石山山峰和镶嵌其中的洼地(谷地)组成。土壤呈碱性, pH 值在 7.87 左右, 在山谷中, 土壤类型为水化棕色石灰土为主, 在山坡上, 土壤类型是棕色石灰土, 山峰以黑色石灰土为主^[32]。植被为热带喀斯特季节性雨林, 在山谷和洼地中, 分布着一些喜湿耐阴物种, 如唇形科的垂茉莉 (*Clerodendrum_wallichii* Merr.)、桑科的对叶榕 (*Ficus hispida* L. f.)、叶下珠科的日本五月茶 (*Antidesma japonicum* Sieb. et Zucc.) 等; 坡地阳光充足, 但保水性差, 分布有大戟科的肥牛树 (*Cephalomappa_sinensis* (Chun et How) Kosterm.)、楝科的割舌树 (*Walsura_robusta* Roxb. Hort.)、桑科的米扬噎 (*Streblus_tonkinensis* (Dub. et Eberh.) Corner)、锦葵科的苹婆 (*Sterculia_monosperma* Ventenat) 和蚬木 (*Excentrodendron_hsienmu* (Chun et How) H. T. Chang et R. H. Miao) 等; 山顶部高温干旱, 生境较为恶劣, 有漆树科的清香木 (*Pistacia weinmanniifolia* J. Poiss. ex Franch.) 等耐旱植物。

3) 海南清澜港红树林自然保护区 (110°30'—110°02'E, 19°15'—20°09'N) 位于海南省文昌市内 (图 1), 是我国红树林种类最多、面积最大、生长较茂盛的地区, 红树林面积 8.35 km²^[33]。该区属于热带季风气候类型, 年均气温在 24℃, 年平均降水量 1623.5 mm。土壤成土母质主要为沙土, 发育成细粉砂软泥和含淤泥的粗粉砂及细砂土^[34], pH 值在 7.89 左右, 偏碱性。该红树植物群落主要以海桑 (*Sonneratia caseolaris* (L.) Engl.) 和海莲 (*Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir.) 占优势, 主要有以下群系: 海桑群系、杯萼海桑 (*Sonneratia alba* Sm.) 群系、黄槿 (*Hibiscus tiliaceus* Linn.) + 海桑群系、榄李 (*Lumnitzera racemose* Willd.) 群系, 海莲 + 木果楝 (*Xylocarpus granatum* Koenig) 群系等^[35]。

4) 广东南岭国家级自然保护区 (112°30'—113°04'E, 24°37'—24°57'N) 位于广东省北部 (见图 1), 属亚热带季风气候和山地气候, 年均温 17.7℃, 年均降水量 1705 mm。受强烈造山运动的影响, 保护区内以皱褶构造发育的中山地貌为主, 基岩主要为砂岩、页岩、花岗岩等, 土壤为红壤和黄壤, 呈强酸性 (pH 在 4.89 左右)。植被由常绿阔叶树与一定数量针叶树混交的中山亚热带常绿阔叶林为主, 它们当中的壳斗科的丝栗栲 (*Castanopsis fargesii* Franch.)、甜锥 (*Castanopsis eyrei* (Champ.) Tutch.)、水青冈 (*Fagus longipetiolata* Seem.)、樟科的竹叶木姜子 (*Litsea pseudoelongata* Lion)、黄樟 (*Cinnamomum parthenoxylon* (Roxb.) Kosterm.)、凤凰润楠 (*Machilus phoenicis* Dunn)、金缕梅科的马蹄荷 (*Exbucklandia populnea* (R.Br.) R. W. Brown)、阿丁枫 (*Altingia chinensis* (Champ. ex Benth.) Oliv. ex Hance)、枫香 (*Liquidambar formosana* Hance) 等是南岭保护区植被的表征类群^[36]。

1.2 采集与测定

本研究选取生境内的优势物种和频繁出现的常见树种进行研究,2006年8至9月,在西双版纳绿石林森林公园采集了23个物种(每种选取3—5株成年植株),2013年7月,在弄岗热带喀斯特森林采集40个物种(每种选取3—10株成年植株),2015年8至9月,于海南清澜港红树林采集植物12种,(每种选取3株成年植株)。在雨季采集植物中上层新鲜成熟叶片,将同种植物叶片混合后装入干净自封袋,带回实验室。叶片洗净、晾干,100℃杀青后,烘干至恒重,用自动球磨仪研磨粉碎过60目筛保存备用。植物叶片化学元素含量分析依据来自《森林植物与森林枯枝落叶层全硅、铁、铝、钙、镁、钾、钠、磷、硫、锰、铜、锌的测定》(LY/T 1270—1999)。植物叶片C、N含量采用Vario MAX CN分析仪(Elementar Analysensysteme, Hanau, Germany)测定,样品粉末通过 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 消煮,盐酸酸解,过滤,然后滤液用感应耦合等离子发射光谱仪(ICP AES-iCAP6300, Thermo Fisher Scientific, MA, USA)测定P、K、Ca、Mg、S、Fe、Mn、B、Zn和Na元素含量。而Si的测定采用质量法,酸解过滤后,滤纸连同残渣一起放入坩埚中105℃烘干,然后移入高温炉中800℃灼烧,冷却称重。广东南岭国家自然保护区植物元素含量数据来自许伊敏、旷远文等的研究^[37],该研究对象为16个物种的成熟叶,每个种采集3—5个个体。

1.3 数据处理

使用Excel 2016对数据进行初步整理,应用SPSS 20软件对实验数据进行处理和统计分析。采用One-Sample T Test来分析植物各元素与N的比值和全国水平^[38]之间有无显著性差异,因文献^[38]中缺少C、Zn、B元素与N的计量比数据,本文使用陆生高等植物需求浓度中C、Zn、B和N的数据^[39],并计算其计量比作为补充对照。认为显著性水平为 $P<0.05$ 时才具有显著差异, $P<0.01$ 时为极显著差异。在对叶片元素之间进行线性相关性分析时进行了以10为底的对数转换,以改善数据的正态性。图形制作使用SigmaPlot 12软件。

2 结果与分析

2.1 各生境植物叶片元素的富集与缺乏

2.1.1 喀斯特森林植物叶片元素丰缺状况

由表1看出,西双版纳喀斯特森林23种植物叶片中Ca与N的计量比值显著高于全国水平($P<0.001$),具有Ca富集特征,研究的物种中,油朴、南酸枣、鸡骨香、槟榔青、豆果榕、大果山香圆、石筋草的Ca含量较为丰富,均高于30 g/kg(表2)。C、K、Na、Zn元素与N的计量比值显著低于对应的全国和陆生高等植物的计量水平(C、K、Na($P<0.001$),Zn($P<0.05$)),存在缺乏的状况。像油朴、石筋草的C含量均不超过400 g/kg;大苞藤黄、闭花木、南亚岩豆树、团花树、番龙眼、浆果楝、清香木的K含量较低,均少于5 g/kg;油朴、团花树、藤春、鸡骨香、浆果楝、榕树Na的含量均低于0.03 g/kg;毛紫薇、油朴、闭花木、团花树、藤春、槟榔青、坡垒、榕树、清香木、大果山香圆、披针叶楠、石筋草、蛛毛苣苔的Zn含量低,均少于0.02 g/kg(表2)。西双版纳喀斯特森林植物N/P均值为14.27,介于14至16之间,说明存在着N与P的共同限制。

由表1,弄岗喀斯特森林40种植物叶片K、Ca、Mg、S、Zn与N的计量比值有显著高于对应的全国和陆生高等植物的计量水平(K、Ca、Mg、S($P<0.001$),Zn($P<0.05$)),含量丰富。其中,白饭树、清香木、红背山麻、米扬噎4种植物含有丰富的K,均高于20 g/kg;白饭树、黄梨木、清香木、野漆、红背山麻、米扬噎、南酸枣的Ca含量高,均高于30 g/kg;白饭树、清香木、红背山麻、闭花木、南酸枣富Mg,含量均高于10 g/kg;火果、斜叶榕、构树、木蝴蝶、灰毛浆果、南酸枣的Zn皆高于0.15 g/kg;S含量高的植物有火果、构树、灰毛浆果、南酸枣,均大于4 g/kg(表3)。弄岗植物P、Fe与N的计量比值显著低于全国水平($P<0.001$),表明含量缺乏。如鲫鱼胆、米仔兰、桑枝米碎、山榄叶柿、铁榄、鱼骨木、云南倒吊笔、清香木、紫弹树、闭花木、秋枫、蚬木几种植物的P含量较低,均小于1 g/kg;细子龙、铁榄、鱼骨木、黄梨木、割舌树的Fe含量较低,均小于0.10 g/kg(表3)。弄岗喀斯特森林植物N/P均值是18.26,受到P的限制。

表 1 不同生境植物叶片元素含量及与 N 比值的百分比的平均值/(g/kg)
Table 1 The mean leaf mineral element contents and mean percentage of each element to N in different habitats and stoichiometric ratio

生境 Habitats	统计项 Statistics	C	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Na	Zn	S	Si	Al	B
西双版纳喀斯特	均值	479.6	23.77	1.71	7.24	27.74	2.87	0.25	0.11	0.041	0.024	—	—	—	0.037
Xishuangbanna karst	元素与 N 比值/%	2149.1**	100	7.33	31.86**	124.65**	12.84	1.11	0.51	0.190*	0.10*	—	—	—	0.16
弄岗喀斯特	均值	—	20.87	1.22	12.21	23.51	6.71	0.18	—	—	0.08	2.53	—	—	—
Nonggang karst	元素与 N 比值/%	—	100	5.81**	62.22*	120.41**	35.18**	0.88**	—	—	0.39**	12.21**	—	—	—
红树林	均值	459.1	19.54	1.54	12.92	12.81	4.81	0.15	0.10	15.326	0.019	3.48	1.25	—	—
Mangrove	元素与 N 比值/%	2565.0	100	7.97*	67.20	69.50*	27.53**	0.79**	0.54	93.74**	0.10**	18.96**	6.83**	—	—
亚热带常绿阔叶林	均值	—	15.62	0.63	9.18	8.16	1.54	—	0.74	0.102	—	—	—	1.02	—
SEBF	元素与 N 比值/%	—	100	3.97**	58.57	51.40	10.03	—	4.85**	0.68**	—	—	—	7.81	—
比较值 Comparison values		3000 ^[2]	100 ^[1]	6.80 ^[1]	50.00 ^[1]	43.00 ^[1]	11.00 ^[1]	1.40 ^[1]	0.54 ^[1]	7.00 ^[1]	0.13 ^[2]	7.70 ^[1]	19.00 ^[1]	2.20 ^[1]	0.13 ^[2]

比较值数据^[1]来自全国 1900 种植物^[38],^[2]来自陆生高等植物元素需求浓度^[39]; * 表示元素与 N 的计量比值和该元素比较值之间差异显著, ** 表示差异极显著; SEBF: 亚热带常绿阔叶林
Subtropical evergreen broad-leaved forest

表 2 西双版纳喀斯特森林植物叶片元素含量(3—5 个个体的平均值)和 N/P 比值/(g/kg)

Table 2 Xishuangbanna karst forests species information

物种 Species	C	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Na	Zn	B	N/P
牛肋巴 <i>Dalbergia obtusifolia</i> (Baker) Prain	473.67	21.20	1.90	6.32	16.37	2.57	0.892	0.118	0.044	0.027	0.039	11.18
毛紫薇 <i>Lagerstroemia villosa</i> Wallich ex Kurz	499.33	26.17	2.34	8.97	13.43	2.12	0.244	0.048	0.034	0.018	0.034	11.18
油朴 <i>Celtis philippensis</i> Blanco	393.00	22.17	1.15	6.18	74.73	3.01	0.233	0.035	0.022	0.011	0.038	19.33
白花羊蹄甲 <i>Bauhinia acuminata</i> L.	512.67	36.59	2.45	8.53	17.01	2.20	0.224	0.077	0.056	0.031	0.028	14.93
大苞藤黄 <i>Garcinia bracteata</i> C. Y. Wu ex Y. H. Li	525.67	14.45	0.97	3.91	11.49	1.99	0.206	0.032	0.032	0.037	0.021	14.95
团花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i> (Miq.) Muell. Arg.	482.67	21.08	1.58	5.21	10.00	1.82	0.218	0.410	0.038	0.019	0.023	13.37
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i> (Roxb.) Burtt et Hill.	500.67	38.63	2.91	11.51	30.23	2.71	0.273	0.046	0.043	0.037	0.023	13.29
南亚岩豆树 <i>Millettia pulchra</i> Kurz	498.00	34.63	1.95	3.85	24.44	2.48	0.232	0.075	0.039	0.021	0.020	17.73
火烧花 <i>Mayodendron igneum</i> (Kurz) Kurz	494.67	26.59	1.50	7.03	22.35	3.88	0.218	0.156	0.033	0.063	0.053	17.72
团花树 <i>Neolamarchia cadamba</i> (Roxb.) Bosser	528.67	23.50	1.95	4.48	22.74	2.34	0.242	0.401	0.018	0.019	0.035	12.07
藤春 <i>Alphonsea monogyna</i> Merr. & Chun	487.00	29.50	1.30	8.65	29.61	3.30	0.225	0.042	0.020	0.019	0.114	22.64
鸡骨香 <i>Croton crassifolius</i> Geiseler.	419.33	19.91	1.79	7.59	38.22	3.64	0.315	0.053	0.027	0.041	0.054	11.10
槟榔青 <i>Spondias pinnata</i> (L. f.) Kurz	453.00	18.76	1.74	6.86	56.22	2.51	0.200	0.092	0.031	0.017	0.065	10.78
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i> J. R. et G. Forst.	525.33	23.17	1.74	4.22	16.61	2.11	0.238	0.047	0.030	0.033	0.026	13.29
浆果棘 <i>Cipadessa baccifera</i> (Roth.) Miq.	546.00	27.95	2.01	4.52	18.57	3.96	0.217	0.036	0.029	0.034	0.037	13.91
多毛坡垒 <i>Hopea mollissima</i> C. Y. Wu	470.00	29.40	1.61	10.05	28.07	2.15	0.233	0.084	0.040	0.019	0.084	18.30
榕树 <i>Ficus microcarpa</i> L. f.	494.33	18.83	1.45	12.64	25.13	2.45	0.183	0.018	0.022	0.014	0.033	13.01
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i> J. Poiss. ex Franch.	507.40	17.51	1.12	4.51	16.67	2.07	0.140	0.030	0.066	0.012	0.014	15.66
豆果榕 <i>Ficus pisocarpa</i> Bl.	465.00	19.11	1.54	9.81	31.58	4.28	0.179	0.052	0.062	0.020	0.037	12.38
大果山香圆 <i>Turpinia pomifera</i> (Roxb.) DC.	425.60	16.56	1.05	5.57	32.72	3.79	0.234	0.018	0.067	0.010	0.020	15.77
披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i> (Nees) Nees	501.00	20.09	1.35	5.86	9.32	1.66	0.211	0.596	0.059	0.015	0.007	14.88
石筋草 <i>Pilea plataniiflora</i> C. H. Wright	382.67	23.36	1.99	11.32	75.36	7.17	0.160	0.124	0.065	0.019	0.016	11.72
蛛毛苣苔 <i>Paraboea sinensis</i> (Oliv.) Burtt	446.00	17.66	1.95	8.82	17.15	1.90	0.203	0.028	0.067	0.016	0.034	9.07
均值 Average	479.60	23.77	1.71	7.24	27.74	2.87	0.249	0.114	0.041	0.024	0.037	14.27

2.1.2 红树林叶片元素丰缺状况

由表 1 看出,红树林 12 种植物叶片 P、Ca、Mg、Na、S 与 N 的计量比值显著高于全国水平(Mg、Na、S($P < 0.01$), P、Ca($P < 0.05$)),存在富集特征。所研究物种中,海桑与海南海桑有较高的 P 含量,都大于 2 g/kg;木果楝、海漆、尖瓣海莲、榄李的 Ca 含量高,均大于 15 g/kg;Mg 含量较高的植物有瓶花木、榄李、黄槿,均高于 6 g/kg;除银叶树、黄槿两种半红树,其他红树植物普遍富集大量的 Na,均在 10.38—3.15 g/kg 范围内;海漆、尖瓣海莲、海莲的 S 含量较高,均大于 4 g/kg(表 4)。红树植物 Fe、Si、Zn 与 N 的计量比值显著低于全国和陆生高等植物的计量水平($P < 0.01$),说明其含量缺乏。如木果楝、瓶花木、银叶树、正红树、海莲、黄槿的 Fe 含量较低,均少于 0.10 g/kg;瓶花木、榄李、海莲、杯萼海桑的 Si 含量低,均少于 0.50 g/kg;Zn 的含量普遍较低,除瓶花木、海漆、海桑、海南海桑 4 种植物,其他物种的 Zn 含量都低于 0.02 g/kg(表 4)。测得的 12 种红树植物的 N/P 平均值为 13.12,小于 14,主要受 N 元素限制。

2.1.3 亚热带常绿阔叶林植物叶片元素丰缺状况

由表 1 得,亚热带常绿阔叶林 16 种植物叶片的 P、Na 与 N 的计量比值显著低于全国水平($P < 0.001$),说明其含量缺乏,如五列木、马蹄荷、阿丁枫、凤凰润楠 4 种植物,P 的含量均不超过 0.50 g/kg,甜锥、岭南槭、黄樟、青榨槭、凤凰润楠、岭南酸枣的 Na 含量较低,均不超过 0.10 g/kg^[37]。而 Mn 与 N 的计量比值显著高于全国水平($P < 0.001$),含量丰富,如岭南槭、拟赤杨、阿丁枫、枫香 4 个树种 Mn 的含量均大于 1.00 g/kg^[37]。Al 与 N 的平均计量比远高于全国水平,但分析结果表明并未有显著差异,这是由于五列木物种有极高的 Al 含量,说明酸性土上的植物存在 Al 的富集状况。16 种常绿阔叶林植物的 N/P 比值均大于 16,平均值为 26.27,其中五列木和水青冈分别高达 41.66 和 35.52,表明南岭亚热带常绿阔叶林植物存在明显的 P 限制。

2.2 不同生境植物叶片元素计量关系

从相关性散点图(图 2)可以看出,4 个研究地点的植物叶片 N 与 P 的含量均表现出显著的正相关,作为两种重要的代谢元素,N、P 在植物营养吸收方面表现出稳定的协同性;从点的分布看,常绿阔叶林的 N 与 P 含量总体低于其他生境。在 Ca 和 Mg 的关系上,喀斯特和亚热带常绿阔叶林植物均表现出显著的正相关,而红树林植物未表现出相关关系;数据双对数转化后的 Ca 和 Mg 线性回归线斜率弄岗的明显高于西双版纳的,并且弄岗的 Mg 含量处于高值区间。常绿阔叶林植物叶 Mg 含量的分布在低值范围。N 与 K 在红树林和常绿阔叶林植物中有显著的正相关,而在喀斯特生境中均无相关关系;西双版纳喀斯特植物叶片 K 含量的总体分布范围低于其他生境,呈现出低 K 的特点。由图 3 看出,P 与 Zn 在两种喀斯特森林和红树林植物中表现都表现出显著正相关关系,具有良好的协同性;从点的分布看出,弄岗喀斯特植物的 Zn 含量明显高于西双版纳和红树林植物。K 和 Mn 在红树林中呈现出负相关关系,而在喀斯特森林和常绿阔叶林中未出现相关关系;亚热带常绿阔叶林植物 Mn 元素的分布明显高于西双版纳和红树林植物,差异显著。P 与 S 在弄岗喀斯特森林中为正相关,而在红树林中没有相关关系。

3 讨论

3.1 不同生境植物叶片元素含量丰缺及特殊性

3.1.1 喀斯特森林叶片元素分析

本研究中,西双版纳和弄岗两个地点的喀斯特森林植物叶片含有丰富的 Ca、Mg 含量,特别是弄岗喀斯特植物的 Mg 高度富集。这是由于喀斯特生境中的基岩多为碳酸盐岩类,其主要化学成分为 CaCO_3 、 MgCO_3 等可溶性盐类,土壤中富含的大量 Ca、Mg 被植物体吸收,使其普遍具有高 Ca、Mg 的特性。弄岗喀斯特植物叶片的 Mg 含量显著高于西双版纳(Anova, $F = 26.75$, $P < 0.001$),这可能与生境内基岩分布有关,弄岗地区含有一定的白云岩、白云质灰岩,相比石灰岩,白云岩较高的 Mg 含量^[40]。Ca 是细胞壁中间层的组分^[41],在维持细胞膜的结构和功能,调节酶活性方面具有重要作用^[42],Mg 元素参与植物叶绿素的合成及一些与光合作用有关的酶的合成^[43]。虽然 Ca 和 Mg 是植物生长的重要营养元素,但过量会对植物产生毒害作用,特别是 Mg 元

表 3 弄岗喀斯特森林植物叶片元素含量(3—10 个个体的平均值)和 N/P 比值/(g/kg)

物种 Species	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Zn	S	N/P
垂茉莉 <i>Clerodendrum_vallichii</i> Merr.	18.13	1.03	3.35	13.01	1.27	0.160	0.085	1.86	17.55
对叶榕 <i>Ficus_hispida</i> L. f.	25.79	1.37	5.33	23.95	4.15	0.187	0.102	3.28	18.89
火果 <i>Baccaurea_ramiflora</i> Lour	24.38	1.89	11.31	23.51	5.49	0.259	0.172	4.09	12.89
鲫鱼胆 <i>Maesa_perlarius</i> (Lour.) Merr.	16.43	0.79	6.01	13.22	1.42	0.175	0.108	2.08	20.82
假玉桂 <i>Celtis_timorensis</i> Span.	18.59	1.10	12.81	16.44	4.09	0.219	0.062	2.29	16.88
日本五月茶 <i>Antidesma_japonicum</i> Sieb. et Zucc.	28.16	1.63	14.72	25.61	6.81	0.268	0.141	2.85	17.23
细子龙 <i>Amesiodendron_chinense</i> (Merr.) Hu	14.75	1.07	3.11	15.35	3.22	0.098	0.025	3.41	13.77
斜叶榕 <i>Ficus_inictoria</i> Forst. F. subsp. <i>gibbosa</i> (Bl.) Corner	23.69	1.45	9.46	23.22	5.51	0.133	0.151	2.87	16.34
白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa_longifolia</i> var. <i>floccosa</i>	27.46	1.59	8.61	17.52	3.87	0.301	0.056	3.56	17.24
构树 <i>Broussonetia_papyrifera</i> (Linn.) L'Hér. ex Vent.	33.56	2.12	15.75	26.58	9.26	0.268	0.196	5.08	15.85
黄葛树 <i>Ficus_virens</i> Alton	24.63	1.86	10.51	18.12	2.33	0.254	0.098	2.53	13.27
木蝴蝶 <i>Oroxylum_indicum</i> (Linn.) Kurz	26.22	1.79	9.09	20.11	5.16	0.286	0.153	2.89	14.63
羽叶楸 <i>Stereospermum_colais</i> DC.	31.25	1.44	12.72	23.09	4.04	0.295	0.036	3.02	21.75
白饭树 <i>Flueggea_virosa</i> (Roxb. ex Willd.) Baill.	13.69	1.14	20.39	35.28	10.65	0.195	0.113	2.71	12.00
米仔兰 <i>Aglala_odorata</i> Lour.	19.16	0.59	18.81	26.95	8.86	0.164	0.029	1.81	32.36
桑枝米碎 <i>Decaspermum_gracilentum</i> (Hance) Merr. et Perry	11.26	0.61	11.97	27.73	9.19	0.137	0.019	1.16	18.37
山榄叶柿 <i>Diospyros_sideroxylla</i> Li	15.94	0.75	9.03	18.31	5.24	0.121	0.067	1.33	21.34
铁榄 <i>Sinosideroxylon_pectunculatum</i> (Hemsl.) H. Chuang	8.51	0.31	13.79	16.53	7.65	0.031	0.032	1.01	27.10
鱼骨木 <i>Ganthium_dicoccum</i> (Gaertn.) Teyssmann & Binneclijk	15.58	0.58	4.11	20.58	1.96	0.059	0.046	1.43	27.00
云南倒吊笔 <i>Wrightia_coccinea</i> (Roxb.) Sims	17.26	0.95	14.68	25.24	7.28	0.208	0.035	1.24	18.23
黄梨木 <i>Sinoradlhofera_minor</i> (Hemsl.) T. Chen	24.47	1.15	15.13	33.64	3.82	0.076	0.068	2.4	21.30
清香木 <i>Pistacia_weinmannifolia</i> J. Poiss. ex Franch.	17.05	0.96	20.92	30.59	15.72	0.141	0.091	1.35	17.80
野漆 <i>Toxicodendron_succedaneum</i> (L.) O. Kuntze	19.04	1.14	17.75	31.83	9.35	0.108	0.081	1.9	16.78
紫弹树 <i>Celtis_biondii</i> Pamp.	16.71	0.54	14.32	21.34	7.82	0.126	0.027	1.78	30.77
红背山麻 <i>Alchornea_trevioides</i> (Benth.) Muell. Arg.	22.37	1.19	26.15	36.18	14.62	0.273	0.074	2.93	18.83
闭花木 <i>Gleistanthus_sumatranus</i> (Miq.) Muell. Arg.	16.31	0.88	13.37	26.42	10.02	0.212	0.087	1.7	18.51
粗糠柴 <i>Mallotus_philippensis</i> (Lam.) Muell. Arg.	20.63	1.42	7.85	18.75	8.69	0.178	0.076	3.01	14.58
肥牛树 <i>Cephalomappa_sinensis</i> (Chun et How) Kosterm.	17.56	1.34	9.05	26.43	6.67	0.143	0.051	2.28	13.11
割舌树 <i>Walsura_robusta</i> Roxb. Hort.	28.07	1.26	15.6	14.28	2.89	0.084	0.041	2.45	22.22
米扬畦 <i>Strobilus_tonkinensis</i> (Dub. et Eberh.) Corner	26.98	1.66	20.64	34.50	5.26	0.171	0.039	2.31	16.21
苹婆 <i>Sterculia_monosperma</i> Ventenat	23.49	1.54	10.93	27.27	5.53	0.149	0.049	2.25	15.29
秋枫 <i>Bischofia_javanica</i> Bl.	20.18	0.99	8.89	18.19	8.12	0.222	0.104	2.01	20.36
山地五月茶 <i>Antidesma_montanum</i> Bl.	18.94	1.77	10.24	21.42	7.23	0.292	0.128	3.37	10.68
蚬木 <i>Excentrodendron_hsinanmu</i> (Chun et How) H. T. Chang et R. H. Miao	11.61	0.74	4.56	15.43	1.68	0.117	0.021	1.29	15.77
枝花李榄 <i>Chionanthus_ramiflorus</i> Roxburgh	16.96	1.06	6.14	20.98	6.57	0.152	0.026	3.67	15.94
菜豆树 <i>Radermachera_sinica</i> (Hance) Hemsl.	24.11	1.11	13.92	28.74	9.87	0.227	0.107	2.52	21.82
海南椴 <i>Hainania_irtchosperma</i> Merr.	20.31	1.76	9.81	20.73	6.91	0.156	0.086	2.71	11.56
灰毛浆果 <i>Cipadessa_cinereasens</i> (Pellegr.) Hand.-Mazz.	30.66	1.65	13.62	23.85	8.44	0.245	0.168	4.29	18.55
南酸枣 <i>Choerospondias_axillaris</i> (Roxb.) Burtt et Hill.	23.35	1.30	19.42	34.91	12.89	0.254	0.152	4.23	18.00
山石榴 <i>Catunaregam_spinosa</i> (Thunb.) Tirveng.	21.64	1.14	14.51	24.71	8.95	0.168	0.054	2.21	18.92
均值 Average	20.87	1.22	12.21	23.51	6.71	0.183	0.081	2.53	18.26

表 4 海南红树林物种植物叶片元素含量(3 个个体的平均值, g/kg)和 N/P 比值

物种 Species	C	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Na	Zn	S	Si	N/P
木果楝 <i>Xylocarpus granatum</i> Koenig	442.23	24.57	1.31	24.67	24.79	2.96	0.074	0.010	11.873	0.019	3.863	2.503	18.81
瓶花木 <i>Scyphiphora hydrophyllacea</i> Gaertn.	462.40	14.42	0.96	23.07	2.92	6.52	0.046	0.020	21.707	0.023	2.660	0.413	14.97
银叶树 <i>Heritiera littoralis</i> Dryand.	498.33	21.21	1.74	12.02	7.68	1.87	0.094	0.044	0.470	0.019	1.973	2.350	12.21
海漆 <i>Excoecaria agallocha</i> Linn.	429.33	29.06	1.85	19.57	16.44	4.77	0.189	0.051	12.777	0.030	7.383	0.557	15.71
尖瓣海莲 <i>Bruguiera sexangula</i> var. <i>rhynechopetala</i> Ko	478.00	12.89	0.93	5.03	17.71	4.64	0.134	0.118	13.250	0.010	4.340	0.520	13.91
正红树 <i>Rhizophora apiculata</i> (Blume)	456.26	15.80	1.14	8.28	8.12	5.77	0.069	0.198	20.757	0.007	2.617	0.787	13.90
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i> (L.) Engl.	472.33	28.87	2.75	12.83	10.03	4.63	0.225	0.203	10.600	0.029	3.270	0.553	10.50
榄李 <i>Lumnitzera racemosa</i> Willd.	408.00	15.10	1.17	10.13	19.19	6.57	0.149	0.036	32.527	0.015	3.360	0.107	12.90
海莲 <i>Bruguiera sexangula</i> (Lour.) Poir.	484.67	14.94	1.10	4.87	14.36	5.53	0.055	0.227	10.377	0.011	4.067	0.337	13.63
黄槿 <i>Hibiscus tiliaceus</i> Linn.	456.33	25.11	1.94	14.25	13.79	6.15	0.081	0.050	2.680	0.017	2.593	6.623	12.94
杯萼海桑 <i>Sonneratia alba</i> Sm.	445.00	14.53	1.55	10.00	4.60	3.94	0.206	0.021	33.150	0.015	2.807	0.293	9.40
海南海桑 <i>Sonneratia × hainanensis</i> W.C. Ko, E.Y. Chen & W.Y. Chen	476.00	18.00	2.09	10.33	14.06	4.40	0.422	0.166	13.740	0.029	2.830	ND	8.61
均值 Average	459.10	19.54	1.54	12.92	12.81	4.81	0.145	0.095	15.326	0.019	3.480	1.254	13.12

ND 表示未检出数据

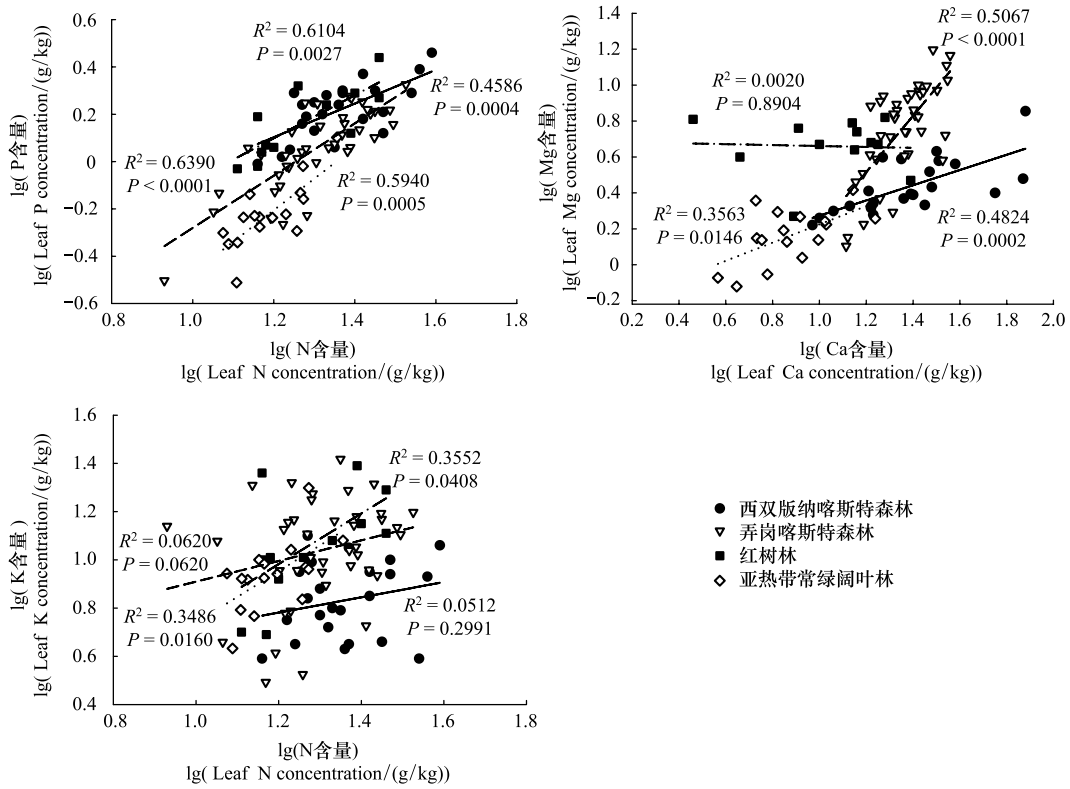


图 2 不同生境植物元素含量相关散点图

Fig.2 The correlation between elements in different habitats

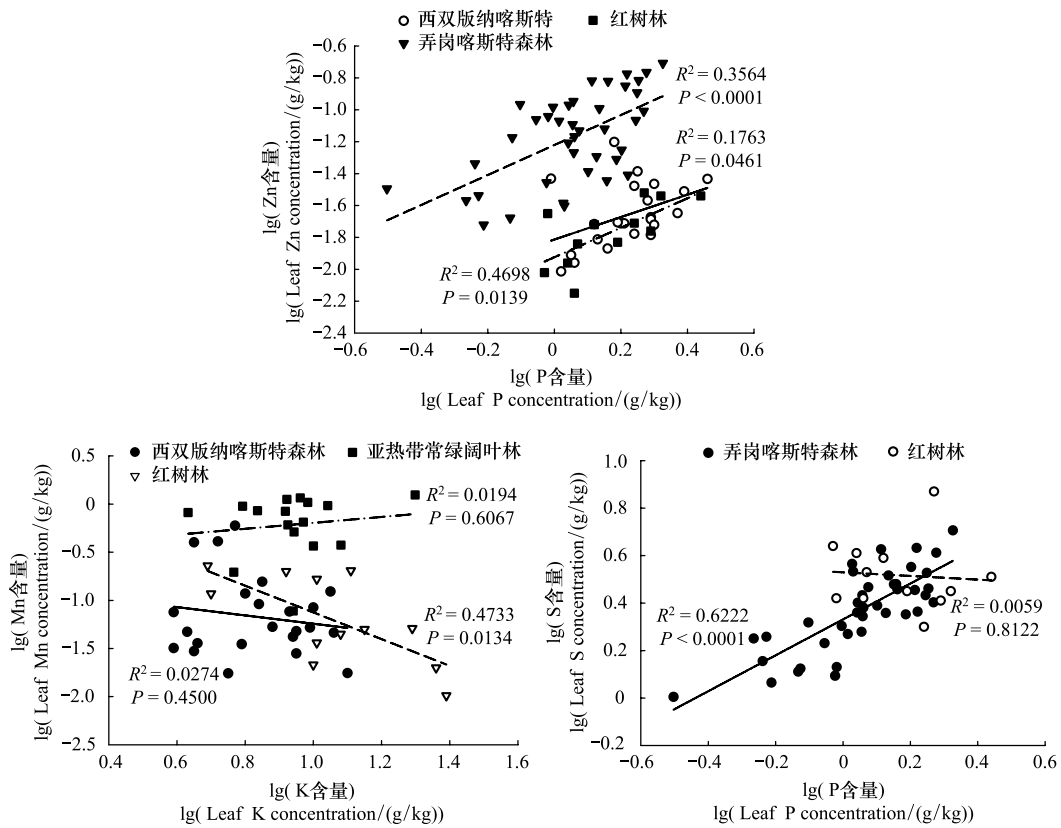


图 3 不同生境植物元素含量相关散点图

Fig.3 The correlation between elements in different habitats

素^[44]。曾有研究表明,土壤中 Ca/Mg 比例小于 1 时,会对一些非钙土植物产生毒害,比例越低,毒性越强^[45-46]。本研究中的西双版纳绿石林地区表层土的 Ca/Mg 比例为 3.5,5—50 cm 土壤的 Ca/Mg 比例为 1.6,弄岗喀斯特森林 0—10 cm 土壤的 Ca/Mg 比例为 2.72,两地植物应该都没有受到 Mg 的毒害。喜钙植物能通过细胞外形成草酸盐结晶,减少 Ca 在原生质中富积造成细胞伤害,嫌钙植物会因 Ca 过量造成毒害。运用周运超^[6]使用 Ca+Mg 对植物钙生特性进行分类的方法,发现西双版纳喀斯特植物中,油朴、鸡骨香、槟榔青、石筋草的 Ca+Mg 含量大于 40 g/kg,为嗜钙型植物,南酸枣、藤春、坡垒、豆果榕、大果山香圆的 Ca+Mg 在 30—40 g/kg 之间,为喜钙型植物。弄岗喀斯特植物中,白饭树、清香木、野漆、红背山麻、南酸枣为嗜钙型植物,日本五月茶、构树、米仔兰、桑枝米碎、云南倒吊笔、黄梨木、闭花木、肥牛树、米扬噎、莘婆、菜豆树、灰毛浆果、山石榴为喜钙型植物,这些都对喀斯特环境有良好的适应性。

研究结果显示,西双版纳喀斯特植物叶片的 C 含量表现出明显的低量特征,这可能是因为此地喀斯特植被拥有较多的落叶树种^[24]。西双版纳每年有半年的旱季,并且喀斯特土壤浅薄,持水能力差,落叶是对干旱的适应。常绿植物叶寿命长,需要投资更多碳骨架构建叶片,因而 C 含量比落叶树高。西双版纳植物的 K 和 Zn 含量相对缺乏,这是由于碳酸盐岩特别是石灰岩化学淋溶强烈,风化快,元素易流失,不容易留下较粗的矿物颗粒,成土速度缓慢,使得碳酸盐岩中处于痕量水平的 K^[47]不易通过土壤对植物进行充分的供给。同时, K⁺与 Ca²⁺两个阳离子可竞争质膜上的吸收部位,在植物吸收上表现为拮抗作用,当土壤中存在丰富的 Ca 时会对 K 的吸收产生拮抗^[48]。喀斯特石灰性土壤较高的 pH 是缺 Zn 的重要原因,土壤 pH 值是重要的土壤理化指标,已有前人研究发现土壤 pH 值对土壤有效 Zn 含量的显著影响,pH 值升高会降低土壤 Zn 的有效性^[49];Pardo 等^[50]对土壤 pH 值与土壤有效 Zn 吸附解吸的关系做了分析,发现土壤 Zn 随着 pH 值的上升,吸附量上升,解吸量下降;随着 pH 值的下降,吸附量下降,解吸量上升。而弄岗喀斯特植物的 K 与 Zn 含量显著高于西双版纳喀斯特植物,且达到富集水平,这可能与白云岩沉积过程中,常混入含 K 的长石^[51]和含 Zn 的方解石矿物有关。碳酸盐岩多由海洋中所沉积的碳酸钙在压力作用下结合形成沉积岩石,这种海相沉积岩相对拥有更多的 S^[52],这可能导致了弄岗喀斯特植物有较高的 S 含量。Fe 的含量在两种喀斯特生境植物中都不高,弄岗植物甚至表现出缺乏状况。这与石灰性土壤缺 Fe 的症状有关,土壤 pH 值提高会降低 Fe 的有效性^[53],而碳酸钙与 Fe 也会形成难溶的化合物,影响对植物的供应^[54]。

本研究中,西双版纳喀斯特森林植物的 N/P 平均值为 14.27,介于 14—16 之间,受 N 和 P 的共同限制,弄岗喀斯特森林植物的 N/P 平均值为 18.26,大于 16,表明受到 P 限制,可以看出 N 和 P 都对喀斯特植物产生了限制作用,特别是 P。Du 等^[21]对中国西南喀斯特地区植物叶片 N/P 比值的研究说明植物可能受到 P 的限制或 N、P 的共同制约,与本研究结果相同。这与喀斯特土壤中较高的 Ca 和 pH 值有关,高 Ca、高 pH 值会导致土壤 P-Ca 化合物的形成和稳定性提高,使得 P 的有效性降低^[55]。

3.1.2 红树林叶片元素分析

所研究的海南清澜港红树林植物有极高的 Na 含量,Na/N 比值超过全国水平的 13 倍,其平均含量高于北海 11 种红树植物 Na 含量(13.19 g/kg)^[56]。红树林是生长在热带、亚热带海滨的群落类型,海水中的盐分浸渍、滞留在红树林土壤,迫使红树植物被动地吸收、积累大量的 Na⁺。西双版纳喀斯特和常绿阔叶林植物的 Na 含量特别低,相比盐生境土壤,碱性石灰土和酸性土的可溶性 Na 盐含量少,而高 Na 则不利于这两种基质上的植物生长。前人研究发现^[57],K/Na 比可以反映植物的抗盐碱能力,有些植物通过增加 K/Na 比例来提高抗盐性。本研究的 12 种红树植物 K/Na 比在 0.30—25.58 之间,其中以银叶树和黄槿两种半红树为高,说明这两种植物具有良好的离子调控能力,能将 Na⁺停留在根部,减少向植物地上部分的运输。

红树植物 Ca、Mg 含量也丰富,这与红树植物所处的海岸潮间环境有关,海水中大量的 Ca²⁺、Mg²⁺进入土壤被植物吸收,造成了红树植物较高的 Ca、Mg 含量。Fe 和 Zn 在红树植物中表现出缺乏状况,这是由于红树林碱性土壤使 Fe 和 Zn 易发生沉淀,导致有效铁、有效锌的含量显著降低^[58]。S 在红树植物中的含量丰富,这与盐性土中本身含有高量的硫酸盐有关,红树在生长过程中不断从土壤中吸收 SO₄²⁻离子,并以硫化物的形

态积累于体内。Si 可以提高植物的抗盐性,使植物能够在盐分胁迫环境中存活^[59]。本研究中的红树植物叶片 Si 与 Na 元素之间表现为负相关关系($R^2 = 0.4920, P < 0.05$) (图 4),说明二者之间具有拮抗作用, Si 可以有效缓解植物叶片中的 Na 盐胁迫。但分析结果显示 Si 的含量不足,说明海南清澜港红树植物高 Na 的含量拮抗了叶片对 Si 的吸收,在后续海滨植被恢复工作中应更多关注 Si 营养的分配。红树林植物 N/P 比值(13.12)小于 14,主要受 N 的限制,与陈亮等^[60]对 6 种红树树种叶片元素的研究结果相同。红树林生长在海岸潮间带和河口沉积区,海水中丰富的 P 进入土壤为植物提供了充足的 P 营养,改变了植物体内 N、P 的比例。

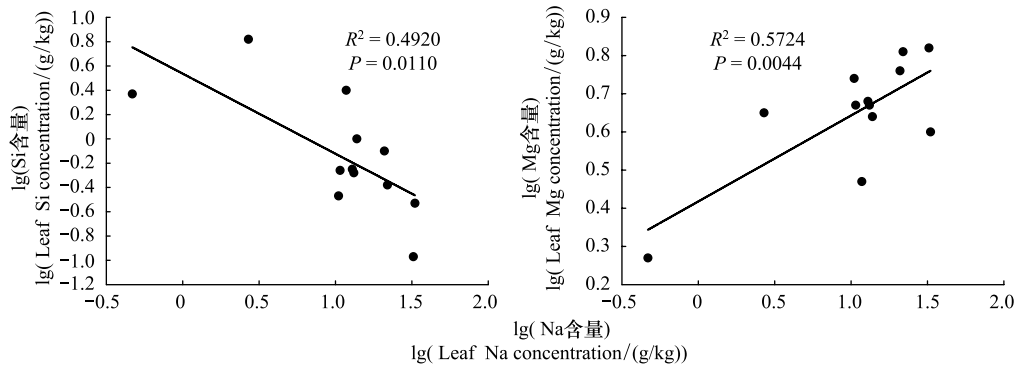


图 4 红树林植物 Na 与 Si、Mg 元素相关散点图

Fig.4 The correlation between Na and Si、Mg in mangrove

3.1.3 亚热带常绿阔叶林叶片元素分析

所研究的亚热带常绿阔叶林植物叶片,富集大量的 Mn 元素,其 Mn/N 的比值高于全国水平近 9 倍。地壳中大量的岩石都含有 Mn,在风化作用下,锰从原生矿物中释放出来,与 O_2 、 CO_3^{2-} 和 SiO_2 结合,形成 MnO_2 、 Mn_3O_4 、 $MnOOH$ 、 $MnCO_3$ 和 $MnSiO_3$ 等次生矿物,在酸性土壤条件下,这些次生含锰矿物得以溶解,使得可溶性 Mn 进入土壤溶液,被植物大量吸收^[61]。有研究认为, Mn^{2+} 的离子半径、电荷性质及配位化学性质等方面与 Ca^{2+} 相似^[62],增加 Ca 的吸收一定程度上可以缓解 Mn 的毒害。南岭常绿阔叶林 16 种植物中,罗浮槭、黄樟、枫香、岭南酸枣 4 种植物的 Ca/Mn 比例明显高于其他物种,说明其具有良好的 Mn 素调控和环境适应能力。

该生境植物的 Ca、Mg 含量在不同生境中相对较低。这是因为酸性土壤低 pH 值提高了 Mn^{2+} 、 Al^{3+} 的溶解度,植物吸收大量的 Mn^{2+} 、 Al^{3+} 会与 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 在吸收部位发生竞争,影响物对 Ca、Mg 的吸收,同时高温多雨的环境也使土壤环境中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 部分淋失。亚热带常绿阔叶林植物的 N、P 含量分布总体低于喀斯特和红树林植物, N/P 比值为 26.27,明显受到 P 的限制。P 在酸性土壤中易与 Fe、Al 结合,形成不溶性的磷酸铁 ($FePO_4$) 和磷酸铝 ($AlPO_4$)^[63],从而减少了植物对 P 的吸收。

3.2 不同生境植物叶片元素之间的计量关系差异

N 和 P 是构成蛋白质和遗传物质的重要组成元素,对植物的光合作用和细胞生长分裂等生理活动有重要贡献,是植物生长发育的重要限制元素。Sterner 和 Elser^[2]研究认为植物叶片的 N 与 P 含量间存在显著的正相关关系。本研究中的四个生境的植物叶片 N、P 含量存在一定的差异,但都表现出显著的正相关关系,这决定了不同生境植物 N 与 P 比例的变异性要小于 N、P 含量的变异,反映了不同基质上植物叶片 N、P 含量间良好的协同性,是植物适应环境的普遍规律。 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 是植物体中含量最丰富的两种二价阳离子,二者具有相似的吸收方式,从生物地球化学属性上看,Ca 和 Mg 同为碱土元素,在化学性质上具有相似性。因此本研究中两种喀斯特森林和亚热带常绿阔叶林植物的 Ca、Mg 含量之间都表现出较好的协同性,但红树植物的 Ca、Mg 却没有相关关系。分析发现,红树植物的 Mg 与 Na 之间具有显著的正相关($R^2 = 0.5724, P < 0.01$) (图 4),表明高量的 Na 盐离子吸收可以提高 Mg 的吸收,某一元素的不足或过量吸收都会影响植物养分的平衡关系,

所以过量的盐离子可能造成了红树植物对 Ca、Mg 养分的不平衡利用。N 和 K 的计量关系在红树林和亚热带常绿阔叶林植物中表现为协同性,这与两种元素的生理功能有关,N 是合成蛋白质的主要元素,而 K 可以提高植物对 N 的利用,加快转化成蛋白质的速率^[64]。但是在两种喀斯特森林植物中,N 与 K 并未表现出相关关系,这可能与碳酸盐岩母质高 Ca、Mg 的含量改变了植物对 K 元素的吸收利用有关。元素在植物生长代谢过程中要按照一定的比例分配,混合比率 $K/[Ca+Mg]$ 可以表征植物体内 K 与 Ca 和 Mg 的互作关系^[65]。所研究的两种喀斯特森林 Ca+Mg 的含量与 K 含量均为正相关($P < 0.05, P < 0.001$),红树林和常绿阔叶林均未有相关关系($P > 0.05$) (图 5),这说明喀斯特森林植物高 Ca、Mg 的吸收量协同影响了 K 的利用,进而打破了 N 与 K 的元素平衡关系。

在喀斯特森林和红树林植物中,P 与 Zn 的含量都表现出协同关系,这可能与植物的代谢过程中,P 和 Zn 都参与了酶的合成有关。Zn 主要通过酶对植物代谢起作用,如铜锌超氧化歧化酶、乙醇脱氢酶、碳酸酐酶和 RNA 聚合酶等,需要锌的参与才能发挥其正常的生理功能^[66],而酶的产生需要大量核酸(P 库)的复制^[67]。在 K 和 Mn 的计量关系上,只有红树植物体现出拮抗作用,而喀斯特植物和常绿阔叶林植物都没有相关关系。有相关研究表明盐分可以降低土壤的 pH 值,改变氧化还原电位,转化 Mn 的形态,同时, Na^+ 和 Ca^{2+} 的离子交换作用增加了 Mn 的有效性,以诱导土壤中 Mn 释放^[68]。K、Mn 之间的拮抗作用应该是高盐环境的红树植物避免 Mn 过量吸收的重要方式,然而在高 Mn 的酸性土植物中却没有这种拮抗关系,这可能与植物的遗传适应性和合适的 K/Mn 浓度比有关。有研究表明,S 可以影响植物体内 P 的含量水平^[69],本研究中的弄岗喀斯特森林植物 S 与 P 之间表现为正相关,喀斯特土壤高 pH 值可以降低土壤对 S 的吸附,增加植物的吸收利用,而 S 与 P 之间的协同作用可以缓解喀斯特植物缺 P 的症状,这种关系则在缺 N 高 P 的红树植物中未有体现。

3.3 结语

通过对比喀斯特森林、盐碱土的红树林以及酸性土的常绿阔叶林植物叶片的养分含量,并且将每种生境植物元素计量比与全国植物和陆生高等植物的元素数据进行比较,发现不同生境基质上植物的元素吸收、利用方式有明显差异,特定的生境植物富集不同的元素。通过元素之间的关系分析发现,不同生境植物叶片的元素计量关系发生了改变,是植物与环境长期适应的结果。研究可为多种森林生态系统植被恢复和生物地球化学循环提供重要参考。

参考文献 (References):

- [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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [2] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. New Jersey: Princeton University Press, 2002: 1183.
- [3] Gusewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [4] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. Ecology Letters, 2004, 7(3): 185-191.
- [5] 田景敏. 贵州省农村地区喀斯特生态环境脆弱性分析及防治措施. 资源节约与环保, 2014, (11): 166-167.
- [6] 周运超. 贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析. 贵州农学院学报, 1997, 16(1): 11-16.
- [7] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征. 生态环境学报, 2014, 23(7): 1121-1129.

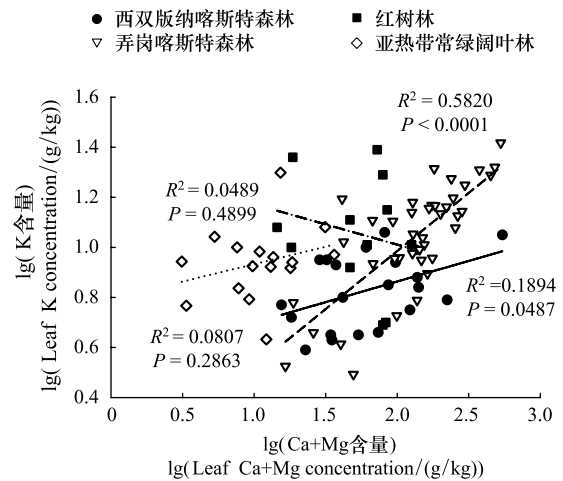


图 5 不同生境植物 K 与 Ca+Mg 元素含量相关散点图

Fig.5 The correlation between K and Ca + Mg in different habitats

- [8] 杨成, 刘丛强, 宋照亮, 刘占民. 贵州喀斯特山区植物营养元素含量特征. 生态环境, 2007, 16(2): 503-508.
- [9] Vitousek P M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology, 1984, 65(1): 285-298.
- [10] 莫江明, 张德强, 黄忠良, 余清发, 孔国辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林植物营养元素含量分配格局研究. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(3): 198-206.
- [11] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2008, 32(1): 13-22.
- [12] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征. 生态学杂志, 2016, 35(3): 567-575.
- [13] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58-63.
- [14] 陈河, 邱明红. 三种红树林植物在不同土壤基质的生长适应性研究. 热带林业, 2015, 43(2): 4-6.
- [15] 王文卿, 林鹏. 红树植物秋茄和红海榄叶片元素含量及季节动态的比较研究. 生态学报, 2001, 21(8): 1233-1238.
- [16] 刘滨尔, 廖宝文, 方展强. 不同潮汐和盐度下红树植物幼苗秋茄的化学计量特征. 生态学报, 2012, 32(24): 7818-7827.
- [17] 邹晓君, 蔡金桓, 列志旸, 薛立. 盐胁迫对 3 种华南园林植物元素特性的影响. 热带亚热带植物学报, 2018, 26(3): 262-271.
- [18] 惠岑烽, 石莎, 冯金朝, 鲜一丹. 内蒙古地带性针茅植物 15 种营养元素含量及化学计量特征分析. 云南大学学报: 自然科学版, 2019, 41(2): 380-389.
- [19] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报: 自然科学版, 2009, 45(5): 855-860.
- [20] 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.
- [21] Du Y X, Pan G X, Li L Q, Hu Z L, Wang X Z. Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: predicting phosphorus deficiencies in Karst ecosystems, southwestern China. Environmental Earth Sciences, 2011, 64(2): 299-309.
- [22] 樊月, 潘云龙, 陈志为, 林晗, 徐冉, 吴承祯, 洪滔. 四种红树植物根茎叶的碳氮磷化学计量特征. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1041-1048.
- [23] 黎洁. 广西北仑河口红树林植物种群动态与生态化学计量特征研究[D]. 南宁: 广西师范学院, 2017.
- [24] 旷远文, 温达志, 闫俊华, 刘世忠, 褚国伟, 周传艳, 王国勤, 张倩媚. 贵州普定喀斯特森林 3 种优势树种叶片元素含量特征. 应用与环境生物学报, 2010, 16(2): 158-163.
- [25] 鲁如坤. 土壤-植物营养学原理和施肥. 北京: 化学工业出版社, 1998: 228-230.
- [26] Narwal R P, Kumar V, Singh J P. Potassium and magnesium relationship in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Plant and Soil, 1985, 86(1): 129-134.
- [27] 廖金凤. 珠江三角洲蔬菜中的锰. 广东微量元素科学, 2000, 7(5): 56-58.
- [28] Alam S, Akiha F, Kamei S, et al. Mechanism of potassium alleviation of manganese phytotoxicity in barley. Journal of Plant Nutrition, 2005, 28(5): 889-901.
- [29] Roomizadch S, Karimian N. Manganese-iron relationship in soybean grown in calcareous soils. Journal of Plant Nutrition, 1996, 19(2): 397-406.
- [30] 熊雪, 罗建川, 魏雨其, 周冀琼, 张英俊. 不均匀盐胁迫对紫花苜蓿生长特性的影响. 中国农业科学, 2018, 51(11): 2072-2083.
- [31] 朱华, 王洪, 李保贵, 许再富. 西双版纳石灰岩森林的植物区系地理研究. 广西植物, 1996, 16(4): 317-330.
- [32] Bai K D, Lv S H, Ning S J, Zeng D J, Guo Y L, Wang B. Leaf nutrient concentrations associated with phylogeny, leaf habit and soil chemistry in tropical karst seasonal rainforest tree species. Plant and Soil, 2019, 434(1/2): 305-326.
- [33] 韩新, 曾传智. 清澜港(八门湾)自然保护区红树林调查. 热带林业, 2009, 37(2): 50-51.
- [34] 涂志刚, 吴瑞, 张光星, 兰建新, 陈晓慧, 王道儒. 海南岛清澜港红树植物群落类型及其特征. 热带农业科学, 2015, 35(11): 21-25.
- [35] 农寿千, 杨小波, 李东海, 杨立荣, 徐中亮, 陈玉凯, 罗召美. 清澜港红树林保护区植物特点研究. 植物科学学报, 2011, 29(4): 459-466.
- [36] 陈锡沐, 李镇魁, 冯志坚, 李秉滔. 南岭国家级自然保护区种子植物区系分析. 华南农业大学学报, 1999, 20(1): 97-102.
- [37] 许伊敏, 龚粤宁, 刁丹, 李炯, 旷远文, 王发国. 南岭自然保护区常绿阔叶林优势树种叶片中 11 种化学元素含量特征. 林业科学研究, 2013, 26(6): 759-765.
- [38] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Woodward F I, 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.
- [39] 泰兹, 奇格尔. 植物生理学(第四版). 宋纯鹏, 王学路, 译. 北京: 科学出版社, 2009: 60-127.
- [40] 章程, 谢运球, 吕勇, 曹建华. 广西弄拉峰丛山区土壤有机质与微量营养元素有效态. 中国岩溶, 2006, 25(1): 63-66.
- [41] Kinzel H. Calcium in the vacuoles and cell walls of plant tissue. Flora, 1989, 182(1/2): 99-125.

- [42] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd ed. London: Academic Press, 1995.
- [43] Guo W L, Nazim H, Liang Z S, Yang D F. Magnesium deficiency in plants: An urgent problem. *The Crop Journal*, 2016, 4(2): 83-91.
- [44] 曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 姜艳娟, 朱师丹. 热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(3): 238-247.
- [45] Sanik Jr J, Perkins A T, Schrenk W G. The effect of the calcium-magnesium ratio on the solubility and availability of plant nutrients. *Soil Science Society of America Journal*, 1952, 16(3): 263-267.
- [46] Dixon J M, Todd H. *Koeleria macrantha*: performance and distribution in relation to soil and plant calcium and magnesium. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 59-68.
- [47] Shen Y X, Yu Y, Lucas-Borja M E, Chen F J, Chen Q Q, Tang Y Y. Change of soil K, N and P following forest restoration in rock outcrop rich karst area. *CATENA*, 2020, 186: 104395.
- [48] 李娟. 植物钾、钙、镁素营养的研究进展. *福建稻麦科技*, 2007, 25(1): 39-42, 30-30.
- [49] Wang Y Z, Huang Y, Shi Y, Chen X, Huang B, Lu C Y. Effects of phosphorus application methods on nutrition uptake and soil properties over 12-year field micro-plot trials: II. Soil-available micronutrients and their relationship with soil properties. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2014, 23(1): 43-50.
- [50] Pardo M T, Guadalix M E. Zinc sorption-desorption by two anepts; effect of pH and support medium. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(2): 257-263.
- [51] 向师庆, 戴伟. 生态岩类森林土壤矿物质的养分释放初步研究(I)——长石质森林土壤矿物质的钾素释放. *北京林业大学学报*, 1994, 16(2): 26-33.
- [52] 寺岛滋, 米谷宏, 松本英二, 井内美郎, 杨锡章. 现代沉积物中硫、碳含量及其与沉积环境的关系. *世界地质*, 1986, (1): 23-42.
- [53] Truog E. Soil reaction influence on availability of plant nutrients. *Soil Science Society of America Journal*, 1947, 11(C): 305-308.
- [54] 袁可能. 植物营养元素的土壤化学. 北京: 科学出版社, 1983: 369-378.
- [55] Pan F J, Zhang W, Liu S J, Li D J, Wang K L. Leaf N:P stoichiometry across plant functional groups in the karst region of southwestern China. *Trees*, 2015, 29(3): 883-892.
- [56] 申智骅. 华南红树植物叶片经济学及元素特征[D]. 南宁: 广西大学, 2016.
- [57] 周瑞莲, 王相文, 左进城, 杨润亚, 黄清荣, 刘怡. 海岸不同生态断带植物根叶抗逆生理变化与其 Na⁺含量的关系. *生态学报*, 2015, 35(13): 4518-4526.
- [58] 樊明宪, 安德鲁·格林, 苏米特拉·达斯, 梅隆, 吴勇. 亚洲土壤中微量营养元素的缺乏. *世界农业*, 2016, (12): 182-184.
- [59] 熊蔚, 胡宇坤, 宋垚彬, 戴文红, 李文兵, 董鸣. 高等植物中硅元素的生态学作用. *杭州师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 16(2): 164-172.
- [60] 陈亮, 洪文君, 黄永平, 麦志通, 曾德华. 6种红树树种生长与叶片元素含量及化学计量特征. *林业与环境科学*, 2019, 35(1): 83-88.
- [61] 臧小平. 土壤锰毒与植物锰的毒害. *土壤通报*, 1999, 30(3): 139-141.
- [62] 任立民, 刘鹏. 锰毒及植物耐性机理研究进展. *生态学报*, 2007, 28(1): 357-367.
- [63] 林厚萱, 章慧麟, 侯学煜. 酸性土、钙质土和盐渍土指示植物的化学成分. *科学通报*, 1957, (19): 591-592.
- [64] 梁德印, 徐美德. 钾在植物生理中的作用. *农业科技通讯*, 1986, (9): 31-31.
- [65] 沙之敏, 赵峥, 卢琳芳, 史超超, 曹阳, 袁婧, 曹林奎. 植物离子组学组学研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(5): 1370-1377.
- [66] 门中华, 王颖. 锌在植物营养中的作用. *阴山学刊*, 2005, 19(2): 8-12.
- [67] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [68] 司友斌, 章力干. 盐分对土壤锰释放的影响. *土壤通报*, 2000, 31(6): 255-258.
- [69] Tewari R K, Kumar P, Sharma P N. Morphology and oxidative physiology of sulphur-deficient mulberry plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 68(3): 301-308.