

DOI: 10.5846/stxb202011243017

吴一博, 金光泽. 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官的 N、P 分配特征. 生态学报, 2021, 41(24): 9796-9804.

Wu Y B, Jin G Z. Nitrogen and phosphorus allocation traits of shrub organs at different successional stages in the mixed broadleaved-Korean pine forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9796-9804.

## 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官的 N、P 分配特征

吴一博<sup>1</sup>, 金光泽<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup> 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

<sup>2</sup> 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

**摘要:** 氮(N)、磷(P)是植物生长发育重要的限制元素, N、P 以及 N、P 间的关系是化学计量学研究的重要内容。植物不同器官对 N、P 的需求存在差异, 因此 N、P 的分配与权衡对植物的生长发育起到重要的调节作用。为了探究阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林不同演替阶段主要灌木器官的 N、P 化学计量特征及其分配格局, 了解灌木的营养限制因子及其分配策略, 在黑龙江凉水国家级自然保护区的阔叶红松林四个演替阶段——白桦(*Betula platyphylla*)次生林、阔叶混交林、针阔混交林和阔叶红松林内, 选取主要灌木种, 分析了叶片、枝条、茎干和根的 N、P 化学计量特征以及异速生长关系。结果发现: 灌木不同器官之间的 N、P 含量差异显著, 其中叶的 N、P 含量均为最高, 茎干的 N、P 含量均为最低。所有器官中, 叶的 N:P 最高, 为 7.59; 根的 N:P 最低, 为 5.47。灌木叶、茎干、根之间的 N:P 存在显著差异, 而茎干、根与枝条之间的 N:P 没有显著差异。阔叶红松林不同演替阶段对灌木同一器官 N、P 化学计量的影响不同, 灌木叶片的 N 含量在不同演替中具有显著差异, 其他器官的差异不显著; 不同演替阶段灌木器官的 P 含量均无显著差异。在不同演替阶段中各器官的 N:P 均小于 14, 说明 N 元素是阔叶红松林各演替阶段灌木生长的限制因子, 而 P 对灌木的生长没有起到限制作用。研究表明在不同演替阶段中, N、P 的异速生长关系普遍存在于灌木器官中, 呈现显著的正相关关系; 整体上各器官之间的斜率没有显著差异, 说明灌木采取保守分配策略, 以此来适应环境和满足自身生长发育的需要。

**关键词:** 营养分配策略; 限制元素; 生态化学计量; 演替阶段; 异速生长关系

## Nitrogen and phosphorus allocation traits of shrub organs at different successional stages in the mixed broadleaved-Korean pine forest

WU Yibo<sup>1</sup>, JIN Guangze<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup> Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

<sup>2</sup> Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** Nitrogen (N) and phosphorus (P) were important limiting elements for plant growth and development in the nature. N, P and their relationship were essential contents in stoichiometry. Different plant organs had different demands for N and P, therefore the allocation and trade-off of N and P played an important role in the growth and development of plants. In order to explore the N and P stoichiometric characteristics and allocation patterns of shrub organs in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest, and to understand the nutrient limiting factors and allocation strategies, the dominant shrub species in four successional stages (secondary birch forest, mixed broad-leaved forest, mixed broadleaved-conifer forest and the mixed broadleaved-Korean pine forest) were selected in Liangshui National Nature Reserve, Heilongjiang. In this study, to research the N and P stoichiometric characteristics and allometric relationship, leaves, twigs, stems and roots of shrubs were collected to analyzed. The results showed that the

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32071533)

收稿日期: 2020-11-24; 网络出版日期: 2021-08-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taxus@126.com

contents of N and P in different organs were significantly different. In addition, the contents of N and P in leaves were the highest, while those in stems were the lowest among all shrub organs. The N:P ratio of leaves was the highest (7.59), and that of roots was the lowest (5.47). N:P ratio in leaves, stems and roots were significantly different, but N:P ratios in stems, roots and twigs were not significantly different. The effects on N and P stoichiometry of the same organ in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest were different. Specifically, the N content in leaves had a significant difference, though the difference in other organs was not significant. There was no significant difference in P content of shrub organs among the four successional stages. In fact, all of N:P ratios were less than 14, which showed that N was always a limiting factor for shrub growth in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest. However, P had no limiting effect on the growth of shrubs. Our research revealed that the allometric relationship of N and P generally existed in shrub organs in different successional stages, presenting a significantly positive correlation. In general, there was no significant difference among the allometric slopes of shrub organs in the mixed broadleaved-Korean pine forest, indicating that the shrub adopted a conservative allocation strategy to adapt to the environment change and satisfy the needs of its own growth and development.

**Key Words:** nutrient allocation strategies; limited elements; ecological stoichiometry; successional stages; allometric relationship

N、P 是生态化学计量学的重要研究内容<sup>[1]</sup>。N、P 作为植物体内主要的限制元素<sup>[2]</sup>,是核酸、蛋白质、脂质和细胞结构的重要组成部分<sup>[3]</sup>。N、P 的分配对植物的生长、代谢以及生活史对策起重要的调控作用<sup>[4-5]</sup>。不同的植物器官承担各自的生理功能,对 N、P 有不同的需求,因此植物对各个器官的营养分配权衡存在差异<sup>[6]</sup>。研究显示植物的 N、P 元素在不同器官中的分配具有显著差异,较高活跃度的叶和根等器官具有优先的分配倾向<sup>[7]</sup>。关于植物限制元素的判断依据,化学计量学中通常依靠 N:P 作为指标<sup>[8]</sup>。当 N:P 小于 14 时,N 是影响植物的限制因子;当 N:P 大于 16 时,植物主要受到 P 的限制;N:P 在两者之间时,植物则受到两种元素的共同限制<sup>[9]</sup>。目前养分限制的研究焦点多集中于叶片<sup>[10-11]</sup>,对于其他器官如枝条、茎干缺乏详尽研究。另一方面,灌木群落在森林生态系统中占有重要地位,在维持生物多样性、养分循环和改善林下环境等方面发挥着关键作用<sup>[12-13]</sup>,然而相关研究对其有所忽视<sup>[14]</sup>。因此,针对灌木不同器官的化学计量特征,以及营养限制研究需要更加深入的探索。

植物对限制元素的分配在器官水平上有所差异,同样在群落尺度上会受到周围环境的影响,尤其是在不同的演替阶段中<sup>[15]</sup>。演替不仅是植物群落动态变化的过程,同时也是植物对环境改变的适应过程<sup>[16]</sup>。Odum 的经典演替理论认为生态系统在演替前期和演替后期的群落构建、物种适应对策以及土壤营养条件上有较大差异<sup>[17]</sup>。Huang 等<sup>[18]</sup>通过对亚热带森林的不同演替阶段研究发现 P 是生态系统主要的限制元素,对植物生长起到重要的调控作用。刘兴诏等<sup>[19]</sup>以南亚森林演替的 3 个阶段为研究对象,发现叶片的 N、P 随演替阶段的进展而减少,所有器官的 N:P 随演替在不断增加。在温带森林演替的进展过程中,有关灌木限制元素的研究依然匮乏;灌木如何适应环境变化,不同器官之间的分配权衡是否受到影响,此类研究缺乏充足的数据支持,仍需进一步的实验分析。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是我国东北东部山区的地带性顶极植被,物种丰富、生产力高,是温带森林的典型代表<sup>[20]</sup>。本研究以典型阔叶红松林 4 个演替阶段的 6 种主要灌木为研究对象,分析其不同器官的 N、P 的化学计量特征,旨在解决以下问题:(1)不同灌木器官之间的化学计量有何差异;(2)不同演替阶段之间灌木群落的 N、P 含量如何变化;(3)灌木不同器官如何分配与权衡 N、P 元素,是否存在保守性?研究重点关注不同演替阶段灌木的营养分配模式与适应对策,以期为该地区生态系统的养分循环与群落构建研究提供数据支持和科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本实验样地位于伊春市大箐山县的黑龙江凉水国家级自然保护区内(47°10′50″N,128°53′20″E),地处小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡。该地区属于温带大陆季风气候,冬季寒冷干燥,夏季湿润炎热,年平均降水量 676 mm,6—8 月降雨量占全年的 60%以上;年平均气温-0.3℃,年均最高气温 7.5℃,年均最低气温-6.6℃,无霜期 100—120 d,积雪期 130—150 d。保护区海拔高度在 280—707 m,土壤类型为地带性暗棕壤。阔叶红松林为本地区的主要优势群落,红松为建群种,紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、枫桦(*Betula costata*)等为主要伴生种<sup>[21]</sup>。

1.2 实验设计与样品采集

2019 年 7 月,按照演替序列选择白桦(*Betula platyphylla*)次生林、阔叶混交林、针阔混交林和阔叶红松林等 4 个林型,每个林型设置 3 个 20 m×20 m 的样地,样地间隔大于 20 m,与道路或者林缘间隔大于 20 m,地形因子(海拔、坡位、坡向、坡度)相似。对每个样地进行调查后(群落特征详见表 1),以刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、早花忍冬(*Lonicera praeflorens*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、光萼溲疏(*Deutzia glabrata*)6 种各演替阶段共有的优势灌木为研究对象,选取长势良好的个体作为标准木,每种灌木在每个样地选取 3 株标准木进行取样。

取样时将整株标准木挖出,按照叶、枝条、茎干和根等器官划分,每株标准木各器官收集 1 份足量的样品,共计取样 864 份。其中根选取直径<2 mm 的细根,并除去附着的泥土;叶去除样品中受病虫害影响的部分;选取茎干的直径>2 cm,选取枝条的直径<1 cm。所有样品放在盛有冰块的保温箱中低温保存带回实验室。

表 1 阔叶红松林不同演替阶段群落特征

Table 1 The community features in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest

演替阶段 Successional stages	乔木组成 Tree composition	灌木组成 Shrub composition	土壤有机碳 Soil organ carbon/ (mg/g)	土壤全氮 Soil total N/ (mg/g)	土壤全磷 Soil total P/ (mg/g)	土壤全钾 Soil total K/ (mg/g)
白桦次生林 Secondary birch forest	白桦 5.2+红松 2.6+红皮云杉 0.8+水曲柳 0.8+色木槭 0.4+春榆 0.2	暴马丁香 6.8+东北山梅花 1.2+刺五加 0.9+早花忍冬 0.4+珍珠梅 0.3+毛榛 0.2+光萼溲疏 0.2	94.74±9.69	6.72±0.46	1.14±0.15	4.89±0.46
阔叶混交林 Mixed broad-leaved forest	水曲柳 4.3+山杨 2.0+紫椴 1.5+红松 0.7+色木槭 0.6+白桦 0.6+胡桃楸 0.3	暴马丁香 6.9+毛榛 2.1+东北山梅花 0.4+刺五加 0.3+光萼溲疏 0.3	138.55±49.51	9.34±2.41	1.06±0.21	4.23±0.69
针阔混交林 Mixed broadleaved-conifer forest	红松 3.9+冷杉 3.9+红皮云杉 0.9+春榆 0.7+白桦 0.4+色木槭 0.2	暴马丁香 6.8+毛榛 2.3+瘤枝卫矛 0.3+早花忍冬 0.3+刺五加 0.1+其他 0.2	116.70±19.15	6.57±2.59	1.17±0.16	4.34±0.63
阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest	红松 6.3+红皮云杉 1.5+紫椴 0.7+白桦 0.7+黄檗 0.4+水曲柳 0.2+山杨 0.2	东北山梅花 2.4+瘤枝卫矛 2.0+暴马丁香 1.8+毛榛 1.4+刺五加 1+光萼溲疏 0.7+早花忍冬 0.6+绣线菊 0.1	107.19±37.78	6.79±1.94	1.21±0.27	4.83±0.62

白桦(*Betula platyphylla*)、红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、早花忍冬(*Lonicera praeflorens*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、光萼溲疏(*Deutzia glabrata*)、瘤枝卫矛(*Euonymus verrucosus*)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)。数据为均值(Mean)±标准差(SD)

1.3 样品测定与数据处理

所有样品带回实验室后使用烘箱在 65℃下烘干至恒重,然后粉碎、过筛(100 目)。将过筛的样品进行消煮后使用全自动间断化学分析仪(AQ400,Seal,Germany)测定全氮和全磷。

采用单因素方差分析法 (one-way ANOVA) 检验不同演替阶段灌木各器官之间的 N 含量、P 含量以及 N:P, 若方差齐性则采用最小显著性差异法 (LSD) 比较差异的显著性; 若方差不齐则采用 Tamhane's 检验法分析显著性, 所有检验显著性设置为  $\alpha=0.05$ , 以上分析在 SPSS 23.0 完成。

采用异速生长方程分析不同器官的 N 和 P 之间的关系<sup>[22]</sup>。将不同器官的 N 含量和 P 含量进行对数转化后, 采用如下公式进行计算分析:

$$\ln N = m \ln P + n$$

式中,  $m$  为异速生长指数, 即异速生长方程的斜率,  $n$  为异速生长归一化常数, 即方程的截距。对构建的方程采用标准化主轴分析法 (SMA) 分析 N、P 的异速生长关系, 使用 R 语言中的 smatr 包来计算各参数<sup>[23]</sup>, 研究结果使用 R 语言中的 ggplot2 包进行绘图<sup>[24]</sup>。Smart 包和 ggplot2 包均在 R 4.0.1 中运行。

## 2 结果

### 2.1 灌木不同器官的 N、P 含量和 N:P

如图 1 所示, 灌木不同器官的 N、P 含量以及 N:P 差异均显著 ( $P<0.05$ ), 并且 N 与 P 分配具有一致性。叶的 N、P 含量最高, 分别为 19.06 mg/g 和 2.64 mg/g; 茎干的 N、P 含量最低, 分别为 5.49 mg/g 和 1.04 mg/g; 根的 N、P 含量均显著高于枝条, 根和枝条的 N 含量分别为 10.74 mg/g 和 8.70 mg/g, P 含量分别为 2.30 mg/g 和 1.65 mg/g。灌木各器官的 N:P 均小于 10, 其中叶的 N:P 显著高于其他器官 ( $P<0.05$ ); 根的 N:P 显著高于茎干 ( $P<0.05$ ), 而茎干、根的 N:P 与枝条间相比无显著差异 ( $P>0.05$ )。

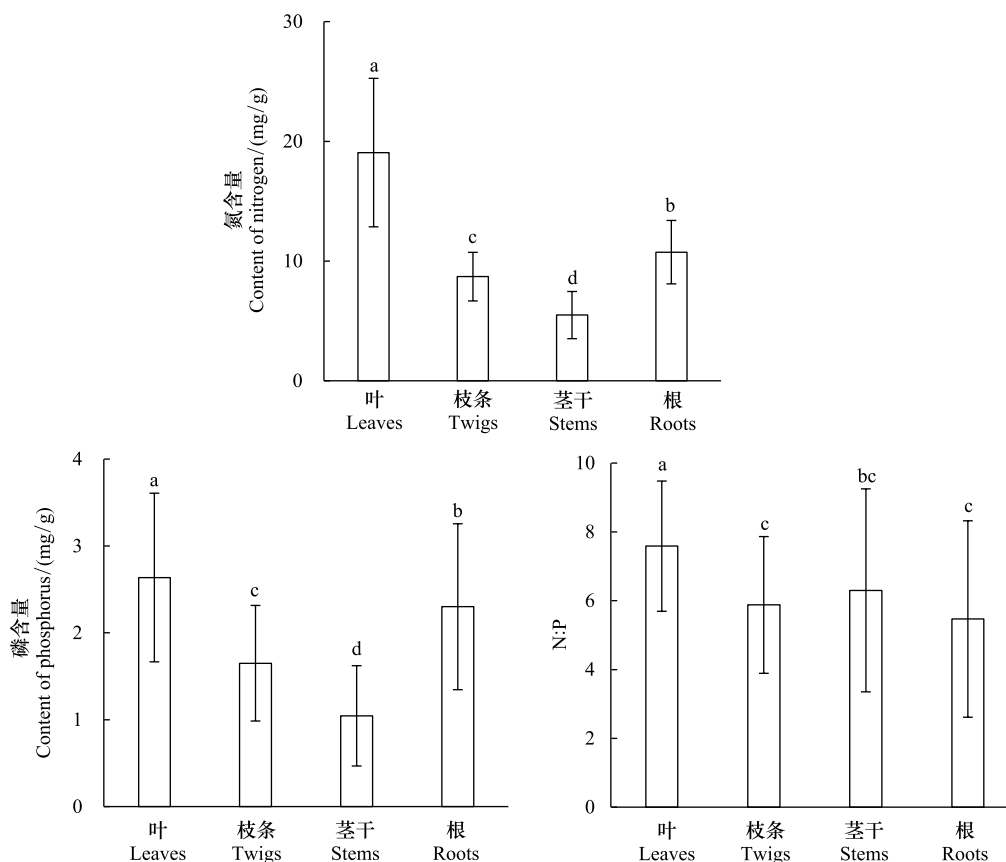


图 1 阔叶红松林主要灌木器官的化学计量特征

Fig.1 The stoichiometric traits of major shrub organs in the mixed broadleaved-Korean pine forest

不同小写字母代表不同器官间存在显著差异 ( $P<0.05$ )

## 2.2 不同演替阶段灌木器官的 N、P 化学计量特征

由表 2 发现,不同演替阶段中灌木叶的 N 含量差异显著 ( $P<0.05$ ),随着演替有增加的趋势;茎干中的 N 是先减小后增大的趋势,其他器官中无明显趋势;茎干、根和枝条的 N 含量在不同演替阶段没有显著差异 ( $P>0.05$ )。不同演替阶段中灌木器官的 P 含量的变化较为复杂,叶的 P 含量有上升的趋势;枝条和茎干的 P 含量呈现先增大后减小的趋势;根的 P 含量变化无明显规律,整体上各演替阶段灌木器官的 P 含量差异均不显著 ( $P>0.05$ )。不同演替阶段中,只有枝条的 N:P 具有显著差异 ( $P<0.05$ ),而其他器官均差异不显著 ( $P>0.05$ )。

表 2 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官的化学计量特征

Table 2 The stoichiometric traits of shrub organs in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest

演替阶段 Successional stages	器官 Organs	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	N:P
白桦次生林 Secondary birch forest	叶	16.94±4.82Ca	2.58±1.00Ba	6.94±1.49BCa
	根	10.28±2.73Ab	2.03±1.01Bb	6.45±4.07Bab
	茎干	9.43±2.08Ab	1.82±0.54Ac	5.45±1.43Bb
	枝条	5.52±1.76Bc	1.25±0.63Ad	5.34±2.57BCb
阔叶混交林 Mixed broad-leaved forest	叶	16.87±5.96Ca	2.39±0.99Ba	7.7±2.66Aa
	根	11.24±2.91Ab	2.61±0.95Aa	4.70±1.66Bc
	茎干	8.19±2.00Bc	1.31±0.44Bb	6.64±1.69Ab
	枝条	4.33±1.33Cd	0.79±0.37Bc	6.25±2.57Bb
针阔混交林 Mixed broadleaved-conifer forest	叶	19.48±6.31Ba	2.44±1.00Ba	8.36±1.70Ab
	根	10.61±2.99Ab	1.83±1.02Bb	8.70±1.60Ab
	茎干	9.12±2.07Ac	1.48±0.59Bc	6.99±2.54Ac
	枝条	6.37±2.00Ad	0.81±0.40Bd	9.05±3.56Aa
阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest	叶	22.16±5.99Aa	3.01±0.80Aa	7.47±1.30Ba
	根	10.70±2.03Ab	2.49±0.76Ab	4.60±1.32Bc
	茎干	8.34±1.75Bc	1.94±0.78Ab	4.76±1.43Cc
	枝条	5.78±2.13ABd	1.24±0.64Ac	5.26±1.69Cb

数据为均值 (Mean) ± 标准差 (SD)。不同大写字母表示不同演替阶段中相同器官差异显著,不同小写字母表示同一演替阶段不同器官的差异显著 ( $P<0.05$ )

## 2.3 不同演替阶段灌木器官的异速生长关系

如图 2 所示,除白桦林的灌木茎干外,灌木器官的 N、P 含量经过对数转化后呈现显著的线性正相关关系 ( $P<0.05$ )。不同演替中灌木器官异速生长指数均小于 1,说明 N、P 元素的异速生长关系普遍存在于灌木器官中,并且 P 含量的增加速度高于 N。所有器官中,叶的异速生长指数最高,随着演替有增加趋势,范围为 0.71—0.80;根的异速生长指数最小,范围为 0.39—0.69;而枝条和茎干的异速生长指数范围分别为 0.5—0.72 和 0.66—0.76(表 3)。SMA 结果显示,整体上不同演替阶段各器官之间的异速生长指数无显著差异 ( $P>0.05$ )。

## 3 讨论

### 3.1 N、P 元素在灌木不同器官间的分配差异

本研究中灌木器官的 N 含量和 N:P 低于 19.1 mg/g 和 14.7 的全国灌木平均水平,而 P 含量高于全国的平均水平 (1.11 mg/g)<sup>[25]</sup>。灌木不同器官的 N、P 差异显著,说明灌木在生长过程中对各器官的营养分配有所权衡。在灌木所有器官中,叶的 N、P 含量均为最高,这与 Zhang 等<sup>[26]</sup>的研究结果一致。王晓洁等通过对比该地区常见植物的叶片与细根亦得到相似的结果,即叶片的 N、P 和 N:P 显著高于细根<sup>[27]</sup>。叶作为光合作用的主要器官,承担养分制造与储藏的重要功能,被认为是植物器官中最活跃的器官<sup>[7]</sup>。N 含量直接影响光合作用中相关蛋白质的合成,进而影响光合效率<sup>[28]</sup>。P 是影响植物代谢过程的重要元素,直接参与 rRNA 的合



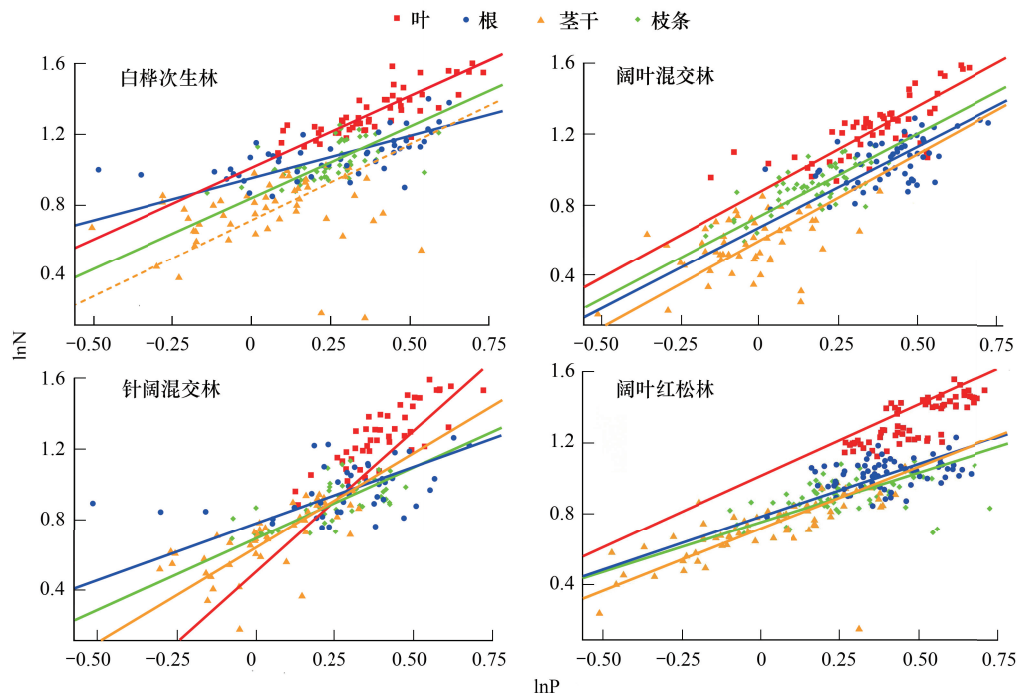


图2 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官 N、P 的异速生长关系

Fig.2 Allometric relationships between N and P of shrub organs in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest

虚线表示 N、P 的异速生长关系不显著 ( $P>0.05$ ); 白桦次生林中叶和枝条斜率差异不显著 ( $P>0.05$ ); 阔叶混交林中四种器官斜率均不显著 ( $P>0.05$ ); 针阔混交林中根和枝条斜率差异不显著 ( $P>0.05$ ); 阔叶红松林中枝条、根和茎干斜率差异不显著 ( $P>0.05$ )

表3 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官 N、P 异速生长方程的主要参数

Table 3 The core allometric parameters for N and P of shrub organs in different successional stages of the mixed broadleaved-Korean pine forest

演替阶段 Successional stages	器官 Organs	截距 Intercept	95%置信区间 95% Confidence interval	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	$R^2$	$P$
白桦次生林 Secondary birch forest	叶	0.94	0.89—0.99	0.71	0.61—0.84	0.68	<0.001
	根	0.90	0.86—0.93	0.42	0.37—0.53	0.38	<0.001
	茎干	0.68	0.62—0.74	0.76	0.57—1.01	0.02	0.30
	枝条	0.79	0.74—0.83	0.72	0.57—0.92	0.29	<0.001
阔叶混交林 Mixed broad-leaved forest	叶	0.96	0.91—1.01	0.72	0.60—0.87	0.57	<0.001
	根	0.77	0.74—0.84	0.69	0.55—0.86	0.32	<0.001
	茎干	0.72	0.67—0.77	0.72	0.56—0.86	0.20	<0.001
	枝条	0.84	0.81—0.86	0.69	0.57—0.83	0.52	<0.001
针阔混交林 Mixed broadleaved-conifer forest	叶	0.97	0.92—1.03	0.83	0.70—0.98	0.69	<0.001
	根	0.94	0.89—0.98	0.39	0.30—0.52	0.18	<0.001
	茎干	0.88	0.83—0.91	0.66	0.53—0.82	0.47	<0.001
	枝条	0.88	0.86—0.91	0.50	0.39—0.62	0.43	<0.001
阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest	叶	0.86	0.79—0.93	0.80	0.87—1.18	0.63	<0.001
	根	0.78	0.72—0.84	0.63	0.50—0.79	0.16	<0.001
	茎干	0.71	0.67—0.74	0.75	0.64—0.88	0.55	<0.001
	枝条	0.76	0.71—0.80	0.59	0.47—0.75	0.12	<0.001

成<sup>[29-30]</sup>,较高的 P 含量是植物营养供给的重要保障<sup>[31]</sup>。因此在养分的分配权衡上,叶的优先分配是植物保证自身生存的重要策略。根作为养分吸收和运输的重要器官,在营养分配中同样占有重要地位<sup>[32-33]</sup>。茎干和枝条在植物体中具有骨架支撑作用,连接地上和地下部分进行营养物质的运输,同样是不可忽略的重要器官<sup>[34]</sup>。本研究中根的 N、P 含量仅次于叶片,高于枝条和茎干,这同样说明灌木器官的营养分配与器官的活跃性有关。Zhang 等<sup>[14]</sup>的结果也证实了这一点,即越活跃的器官具有较高的营养分配比重。对活跃器官的优先分配权衡是灌木合理利用资源、达到自身优化配置的重要生存策略。

灌木叶的 N 含量随着演替阶段不断增加,并且差异显著;其他器官 N 含量差异在各演替阶段不显著。结果同时显示,不同演替阶段灌木器官的 P 含量没有显著的差异。相关研究表明,随着演替的进行,环境会发生较大幅度的变化,如土壤养分改变,林下光资源减少,物种组成改变等<sup>[35-36]</sup>,植物需要通过改变性态来适应环境变化。Graven 等<sup>[37]</sup>研究发现叶的 N 含量会随着演替的进行增加,与本研究得到的结果一致。Liang<sup>[38]</sup>研究长白山阔叶红松林不同演替阶段主要树种的叶片功能性状发现,叶片结构和叶的 N 含量对光合作用效率起主要的调控,并且演替后期的植物群落具有更高的 N 利用效率。较高的 N 含量可以保证处于林冠下层的灌木具有较高的光合效率,以此应对演替产生的环境变化,维持自身的正常生长。本研究发现演替对灌木各器官的 P 含量没有影响,这可能与 P 的性质有关。P 元素作为岩石风化沉积的产物,在森林中迁移较慢,不同森林土壤的 P 含量通常不具特异性<sup>[39]</sup>,造成灌木各器官的 P 含量差异不显著。

### 3.2 N 是各演替阶段中灌木器官的限制元素

在本研究的结果中,灌木器官的 N:P 均小于 14,说明阔叶红松林内的灌木普遍受到 N 元素的限制,这符合温带森林中 N 元素限制格局<sup>[40]</sup>。高三平等<sup>[41]</sup>研究天童山不同演替阶段叶片的化学计量特征时得出了相同的结论,即不同演替阶段均受到 N 元素的限制。王凯等<sup>[42]</sup>通过对榆树(*Ulmus pumila*)幼苗进行氮添加实验发现,氮的输入显著增加了各器官的 N 含量以及 N:P,进一步证实 N 对植物的生长发育过程具有重要的限制作用。在不同的演替阶段,土壤养分中 N 含量差异较大,尤其是演替后期因为生物固氮受限,淋溶、干扰等非受控的氮损失影响,群落更容易受到 N 元素的限制<sup>[43]</sup>。本研究中,灌木叶片的 N:P 最高,这是由于叶片具有较高的 N 含量。在受到 N 元素的限制作用下,灌木倾向于优先分配 N 元素于叶片中,对于营养器官较多的投入是灌木确保自身生存的一种基本策略<sup>[7]</sup>。N:P 的结果同时说明 P 不是主要的限制元素,灌木在 P 元素的分配上采取保守的分配策略。化学计量学的内稳性假说认为,生物体可以维持自身化学组成的相对稳定<sup>[29]</sup>。当 P 没有成为限制元素时,不同演替阶段灌木 P 含量在各器官间可以保持相对稳定,因此各个器官的 P 含量在不同演替阶段没有差异。

### 3.3 N、P 的异速生长关系表明灌木器官的保守分配策略

分析结果发现,N、P 元素的异速关系在灌木中具有普遍性。不同演替阶段间灌木枝条、根和茎干的异速生长指数整体上没有显著变化,保守性较强。灌木叶片的异速生长指数在 0.71—0.80 之间,高于灌木其他器官,并且高于全球水平(0.62—0.73)<sup>[22]</sup>。在演替后期的两个林型中,叶的异速生长指数与其他器官差异显著,保守性较差。这主要是由于叶中 N 含量升高造成的,可能与环境变化有关<sup>[44]</sup>。在演替的进展过程中,上层林冠郁闭,减少了下层的光照,对灌木叶的经济性状造成了影响,直接导致叶对 N 的需求不断增加。Jiang 等<sup>[45]</sup>研究该地区的群落发现叶的经济性状与土壤养分联系紧密。张增可等<sup>[46]</sup>分析海南岛植物群落发现叶功能性状在演替前期与后期有较大差异,植物的比叶面积和叶 P 含量在演替前期较高,后期叶干物质含量和叶 N 含量显著增加。演替前期的灌木为了维持较高的生长率需要维持高的 P 含量与低的 N:P,对 P 的需求较高,因此 P 的增加速率大于 N<sup>[47]</sup>;演替后期由于光资源的获取减少、竞争加剧,叶对 N 元素的需求增加以此提高光合效率。除阔叶混交林外,并非所有灌木器官在分配上均具有保守性,这可能是受地区尺度限制的原因。因此,今后的相关研究中应进一步拓宽尺度,以期寻求更加普适性的规律。

## 4 结论

阔叶红松林各演替阶段的灌木在养分分配上采取的是保守的策略,即(1)活跃度高的器官具有较高营养

分配比重;(2)各器官中 N 和 P 的异速生长关系普遍存在。同时,发现 N 是各演替阶段中限制灌木生长的重要因素,保守的分配策略为灌木适应环境变化,优化资源配置,满足生长发育需求提供了基础的保障。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [ 2 ] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [ 3 ] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [ 4 ] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, Tang Z Y, Fang J Y. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [ 5 ] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [ 6 ] Zhao N, Yu G R, Wang Q F, Wang R L, Zhang J H, Liu C C, He N P. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: from species to community. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 267-278.
- [ 7 ] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Yu Q, Yu G R. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos*, 2018, 127(10): 1506-1514.
- [ 8 ] Yang X, Tang Z Y, Ji C J, Liu H Y, Ma W H, Mohamot A, Shi Z Y, Sun W, Wang T, Wang X P, Wu X, Yu S L, Yue M, Zheng C Y. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across northern China. *Scientific Reports*, 2014, 4: 5448.
- [ 9 ] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N:P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 59-69.
- [ 10 ] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1): 107-118.
- [ 11 ] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [ 12 ] De Groot S R E, Vanhellemont M, Baeten L, De Schrijver A, Marte A, Bonte D, Lens L, Verheyen K. Tree species diversity indirectly affects nutrient cycling through the shrub layer and its high-quality litter. *Plant and Soil*, 2018, 427(1/2): 335-350.
- [ 13 ] 姜小蕾, 孙振元, 郝青, 郭霄. 崂山次生林群落  $\beta$  多样性格局及其组分的驱动因素. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3211-3220.
- [ 14 ] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [ 15 ] Yan E R, Wang X H, Huang J J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil*, 2006, 289(1/2): 187-197.
- [ 16 ] Chai Y F, Yue M, Wang M, Xu J S, Liu X, Zhang R C, Wan P C. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession. *Oecologia*, 2016, 180(3): 771-783.
- [ 17 ] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, 164(3877): 262-270.
- [ 18 ] Huang W, Liu J, Zhou G, Zhang D, Deng Q. Effects of precipitation on soil acid phosphatase activity in three successional forests in southern China. *Biogeosciences*, 2011, 8(7): 1901-1910.
- [ 19 ] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.
- [ 20 ] 王业蓬. 阔叶红松林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995.
- [ 21 ] 徐丽娜, 金光泽. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地——物种组成与群落结构. *生物多样性*, 2012, 20(4): 470-481.
- [ 22 ] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J, Niklas K J, Hedin L, Elser J J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 277(1683): 877-883.
- [ 23 ] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [ 24 ] Wickham H. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer, 2009.
- [ 25 ] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [ 26 ] Zhang Q, Xiong G M, Li J X, Lu Z J, Li Y L, Xu W T, Wang Y, Zhao C M, Tang Z Y, Xie Z Q. Nitrogen and phosphorus concentrations and



- allocation strategies among shrub organs: the effects of plant growth forms and nitrogen-fixation types. *Plant and Soil*, 2018, 427(1/2): 305-319.
- [27] 王晓洁, 肖迪, 张凯, 侯继华. 凉水天然阔叶红松林植物叶片与细根的 N:P 化学计量特征. *生态学报*, 2015, 34(12): 3283-3288.
- [28] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [29] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements From Molecules to The Biosphere*. New Jersey: Princeton University Press, 2002.
- [30] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [31] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [32] 刘颖, 谷加存, 卫星, 许旸, 王政权. 树木不同着生位置 1 级根的形态、解剖结构和氮含量. *植物生态学报*, 2010, 34(11): 1336-1343.
- [33] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [34] 李单凤, 于顺利, 王国勋, 方伟伟. 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 453-465.
- [35] Norden N, Letcher S G, Boukili V, Swenson N G, Chazdon R. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology*, 2012, 93(8): S70-S82.
- [36] Dent D H, DeWalt S J, Denslow J S. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(3): 530-542.
- [37] Craven D, Hall J S, Berlyn G P, Ashton M S, van Breugel M. Changing gears during succession: shifting functional strategies in young tropical secondary forests. *Oecologia*, 2015, 179(1): 293-305.
- [38] Liang X Y, Liu S R, Wang H, Wang J X. Variation of carbon and nitrogen stoichiometry along a chronosequence of natural temperate forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2018, 11(3): 339-350.
- [39] 杨文高, 字洪标, 陈科宇, 阿的鲁骥, 胡雷, 王鑫, 王根绪, 王长庭. 青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2019, 43(4): 352-364.
- [40] Du E Z, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, van Lissa C J, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 2020, 13(3): 221-226.
- [41] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征. *生态学报*, 2007, 27(3): 947-952.
- [42] 王凯, 张大鹏, 宋立宁, 吕林有, 刘建华. 氮沉降和降水增加对榆树幼苗不同器官碳氮磷分配格局的影响. *林业科学*, 2020, 56(3): 172-183.
- [43] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [44] Schuster M J, Smith N G, Dukes J S. Responses of aboveground C and N pools to rainfall variability and nitrogen deposition are mediated by seasonal precipitation and plant community dynamics. *Biogeochemistry*, 2016, 129(3): 389-400.
- [45] Jiang F, Xun Y H, Cai H Y, Jin G Z. Coordination and determinants of leaf community economics spectrum for canopy trees and shrubs in a temperate forest in northeastern China. *Forests*, 2017, 8(6): 202.
- [46] 张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律. *生态学报*, 2019, 39(10): 3749-3758.
- [47] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.