

DOI: 10.20103/j.stxb.202306091226

俞月凤, 韦建华, 胡钧铭, 张俊辉, 李婷婷, 郑富海, 张野, 苏利荣, 何铁光. 桂西北喀斯特地区退化群落灌草不同器官 N、P 生态化学计量内稳性特征. 生态学报, 2024, 44(12): 5367-5376.

Yu Y F, Wei J H, Hu J M, Zhang J H, Li T T, Zheng F H, Zhang Y, Su L R, He T G. Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in different organs of shrubs and herbs in degraded vegetation communities in the karst area of northwestern Guangxi. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5367-5376.

## 桂西北喀斯特地区退化群落灌草不同器官 N、P 生态化学计量内稳性特征

俞月凤<sup>1,2</sup>, 韦建华<sup>3</sup>, 胡钧铭<sup>1,2</sup>, 张俊辉<sup>1,2</sup>, 李婷婷<sup>1,2</sup>, 郑富海<sup>1,2</sup>, 张野<sup>1,2</sup>, 苏利荣<sup>1,2</sup>, 何铁光<sup>1,2,\*</sup>

1 广西壮族自治区农业科学院农业资源与环境研究所/广西耕地保育重点实验室, 南宁 530007

2 广西林业勘测设计院, 南宁 530011

**摘要:**植物的生态化学计量内稳性特征是长期适应环境的结果,与其生态适应性策略有关。探明喀斯特退化群落灌草不同器官 N、P 元素的化学计量特征及其内稳性特征,为喀斯特地区植被群落退化过程中植物的适应策略研究提供依据,基于桂西北喀斯特地区 5 种退化程度植被群落的调查取样,测定不同退化群落灌木(叶、茎和根)和草本(地上部分和地下部分)N、P 含量,分析其化学计量特征、不同器官间的相互关系及其与土壤理化性质的相关性以及内稳性特征。结果表明:(1)灌木不同器官 P 含量表现为叶>茎>根,N 含量和 N:P 表现为叶>根>茎,草本 P、N 含量及 N:P 均为地上部分>地下部分;随退化程度加剧,灌木各器官和草本地下部分的 N、P 含量及灌木根 N:P 均呈降低变化趋势,草本地地上部分的 N、P 含量在前四个退化阶段为降低趋势,在 V 阶段有所升高,草本地下部分 N:P 则呈现先升高后降低趋势,其他 N:P 无显著性变化;灌草叶片 N:P 均小于 14;(2)N 和 P 含量在各器官中均呈显著正相关关系;灌草的不同器官之间的同一营养元素及元素比,以及灌木和草本之间的各器官的同一营养元素及元素比均呈正相关关系;(3)灌草各器官 N、P 含量、N:P 与土壤 TN、TP、N:P 存在显著的正相关关系,灌草各器官 P 含量与土壤 C:P 显著负相关;(4)灌木各器官  $H_N$ 、 $H_P$  和  $H_{N:P}$  均表现为叶>茎>根,草本地地上部分的  $H_N$  大于地下部分, $H_P$  和  $H_{N:P}$  则反之;灌草同种器官不同元素之间则表现为 N>P>N:P。喀斯特地区退化群落中灌木较草本具有更高的内稳性,灌草生长主要受 N 限制,且 N 元素表现较高的内稳性;灌草各器官在植被群落退化过程中对 N、P 含量变化的响应具有一致性和协同性。

**关键词:**内稳性;生态化学计量学;植物器官;喀斯特;退化群落

## Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in different organs of shrubs and herbs in degraded vegetation communities in the karst area of northwestern Guangxi

YU Yuefeng<sup>1,2</sup>, WEI Jianhua<sup>3</sup>, HU Junming<sup>1,2</sup>, ZHANG Junhui<sup>1,2</sup>, LI Tingting<sup>1,2</sup>, ZHENG Fuhai<sup>1,2</sup>, ZHANG Ye<sup>1,2</sup>, SU Lirong<sup>1,2</sup>, HE Tiegua<sup>1,2,\*</sup>

1 Institute of Agricultural Resources and Environment, Guangxi Academy of Agricultural Sciences/Guangxi Key Laboratory of Arable Land Conservation, Nanning 530007, China

2 Guangxi Forestry Survey and Design Institute, Nanning 530011, China

**Abstract:** Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis are the result of long-term adaptation to the

**基金项目:**广西自然科学基金面上项目(2023GXNSFBA026336);国家自然科学基金项目(32160284,31460135);科技先锋队“强农富民”“六个一”专项行动(桂农科盟 202413)

收稿日期:2023-06-09; 采用日期:2024-04-24

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tghe118@163.com

environment and are related to their ecological adaptation strategies. Nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometric homeostasis in different organs of shrubs and grasses in the degraded vegetation communities were studied to provide scientific basis for adaptation strategies of plants in the process of vegetation community degradation in the karst area of northwestern Guangxi. Based on the investigation and sampling of five degraded vegetation communities in the karst area of northwestern Guangxi, the N and P contents of shrubs (leaves, stems, and roots) and herbs (aboveground and underground parts) in different degraded communities were determined. The stoichiometric characteristics, interrelationships between different organs, correlations with soil physicochemical properties, and homeostasis characteristics were analyzed. The P contents in different organs of shrubs showed a trend: leaf>stem>root, while the N content and N:P showed a trend: leaf>root>stem. The P, N content and N:P of herbs all showed a trend: aboveground>underground parts. With the intensified degradation of the vegetation community, the N and P contents of various organs of shrubs and underground parts of herbs, the N:P content of shrub roots showed a decreasing trend; the N and P contents in aboveground parts of herbs showed a decreasing trend in the first four degradation stages, and increased in the fifth stage; the N:P content of underground parts of herbs showed a trend of increase firstly and then significantly increased. While there was no significant change in N:P in other organs. N:P of plant leaves was less than 14 in shrubs and herbs. N and P showed significantly positive correlation in all organs; There were positive correlation between the same nutrient element and element ratio among different organs, as well as between shrubs and herbs. N, P and N:P in different organs of shrubs and herbs were significantly positively correlated with soil N, P and N:P. P content in various organs of shrubs and herbs were significantly negatively correlated with soil C:P. The  $H_N$ ,  $H_p$  and  $H_{NP}$  of various organs in shrubs showed a trend: leaf>stem>root. The  $H_N$  of aboveground parts of herbs was greater than that of the underground part, while the  $H_p$  and  $H_{NP}$  were opposite. The homeostasis of different elements in the same organ of shrubs and herbs showed  $H_N > H_p > H_{NP}$ . The growth of shrubs and herbs in karst area was mainly limited by N, and N element had the highest homeostasis. The responses of different organs of shrubs and herbs to changes in N and P content during vegetation community degradation were homogeneity and cooperativity.

**Key Words:** homeostasis; ecological stoichiometry; plant organs; karst; degraded community

氮(N)和磷(P)是植物生长中不可或缺的关键元素<sup>[1]</sup>。生态化学计量学是研究生态系统中多种元素(主要是C、N、P)的相互作用和平衡的科学<sup>[2]</sup>,是生态学研究的前沿领域之一。根据生态化学计量学的基本理论,生态化学计量稳态是指生物体在不断变化的环境中保持自身元素浓度和比例稳定的能力<sup>[3-4]</sup>,反映了生物体内生化和生理分配对外部环境的反应<sup>[5]</sup>。植物的化学计量特征是长期适应环境的结果,反映了优化异质生境的生理策略<sup>[6]</sup>。目前已有较多有关植物化学计量内稳态的研究,Yu等<sup>[4]</sup>对内蒙古草原植物的研究发现,不同植物叶片和根之间的内稳性呈负相关关系,植物通过调节不同器官间的化学计量内稳性来适应环境的变化。Schreeg等研究发现,灌木植物的新叶具有较强的内稳性,而茎和根等的内稳性较弱<sup>[7]</sup>。邓健等认为,黄土丘陵区刺槐植物和微生物在面对土壤养分变化时均会通过自我调节呈现内稳态性<sup>[8]</sup>。这些研究充分说明了化学计量稳态与植被稳定性和功能正相关,植被适应与化学计量平衡有关。不同生活型植物往往面临的空间环境不同,植物的不同器官在结构和功能上也存在一定差异<sup>[9]</sup>,其养分分配利用也可能存在差别。有研究发现,植物生态化学计量比会随着群落退化而发生改变<sup>[10-11]</sup>,然而,当植被群落发生退化时,不同生活型植物在适应过程中不同器官的养分化学计量特征表现出怎样的内稳性,对此缺乏必要的认知。因此,研究退化群落灌木层和草本层植物的N、P生态化学计量内稳性特征具有重要的意义。

桂西北喀斯特地区生境和植被具有高度异质性和特殊性,生态系统的稳定性和抗干扰性差,除少数险要地势和森林自然保护区外,大面积森林受人为干扰发生了不同程度的退化,出现了不同退化程度、不同演替阶段群落和生态系统共存格局<sup>[12]</sup>。目前,有关喀斯特地区植物碳氮磷生态化学计量特征的研究主要集中在森

林植物叶片,且大多数为乔木<sup>[13-14]</sup>,对植物其他组分的生态化学计量特征的研究较少,皮发剑等<sup>[15]</sup>对黔中喀斯特地区 10 种优势树种的根、茎、叶中的碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征及其器官性状之间的关联进行了分析,刘立斌等<sup>[16]</sup>研究了贵州高原喀斯特次生林各树种和各器官(干、皮、枝、叶)C、N、P 生态化学计量特征与储量。这些研究表明喀斯特地区植物叶片养分和土壤关系密切,或各器官之间 C、N、P 生态化学计量特征存在显著相关性,但缺乏对灌木和草本各器官 N、P 生态化学计量内稳性特征及其与土壤之间的关系的研究。喀斯特地区退化群落灌草各器官 N、P 生态化学计量内稳性特征的研究有助于理解植物在群落退化过程中对资源的利用和分配。本文以桂西北喀斯特地区 5 种退化程度植被群落为研究对象,测定不同退化群落灌木(叶、茎和根)和草本(地上部分和地下部分)N、P 含量,分析化学计量特征及其与土壤理化性质的关系,旨在揭示:(1)喀斯特生态系统退化会使灌草各器官 N、P 含量及生态化学计量特征发生怎样的变化?(2)这种变化与土壤理化性质及生态系统退化的关系如何?(3)灌草各器官 N、P 元素在退化过程中表现怎样的内稳性特征?通过上述问题的探讨,以期对喀斯特退化生态系统植被恢复与重建提供科学依据。

## 1 研究区概况及研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区选择在广西大化瑶族自治县(107°18'45"—108°03'45"E,23°32'30"—24°22'30"N),位于云贵高原向广西丘陵过渡地带的斜坡上,属于广西最典型的“九山半水半分田”的石山区贫困县。全县总面积 2716 km<sup>2</sup>,耕地总面积 162 km<sup>2</sup>,境内峰丛密布,喀斯特面积共 2059 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 73%,喀斯特地貌较为典型。成土母质以碳酸盐岩为主,地带性红壤只是分布在土山,石山、半石山普遍为石灰土。研究区气候温和,属中亚热带季风气候,雨热同季。年平均气温 18.2—21.3 ℃。1 月份气温最低,平均 12.2 ℃,极端最低气温零下 3 ℃,7 月份气温最高,平均 28.2 ℃,极端最高气温 39.7 ℃。年日照时数 1217—1587 h,年积温 6300 ℃。生长期、无霜期年平均分别达 300 d、335 d。多年平均相对湿度 74%—80%。年平均降雨量 1249—1673 mm,蒸发量 1213—1645 mm。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 野外调查及取样

经过全面踏查,2016 年 7 月选择符合 5 个退化程度:未退化(I)、潜在退化(II)、轻度退化(III)、中度退化(IV)、重度退化(V)的典型植被群落设置样地,每个退化程度设置 9 个 20 m × 20 m 样地,共计样地 45 个,样地设置及样地基本情况团队已报道过<sup>[10,17]</sup>。在样地内按对角线法选择 3 个有代表性的 2 m × 2 m 样方,将样方内所有灌木全部收获,分根、茎、叶取样,分别取约 300g 代表性样本;在 3 个样地内选取 1 个有代表性的 1 m × 1 m 样方,将样方内草本植物分地上部分、地下部分全部收获后,分别取约 300g 代表性样本。同时,在样地内按“S”型随机采取 5—8 个表层土壤样品(0—15 cm),混合后代表该样地表层土样。

#### 1.2.2 样品处理及测定

将收集到的灌木和草本样品带回实验室后,放入烘箱 105℃ 杀青 2 h 后 80℃ 烘干至恒量,然后粉碎、过 0.149 mm 筛、装信封待测定。植物 N 含量采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消煮、流动注射仪法测定,P 含量采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消煮、钼锑抗比色法测定。土壤样品带回实验室风干,先过 1mm 筛,得到土壤样品再过 0.149 mm 筛,用于测定土壤理化性质。土壤样品理化指标为有机碳 SOC(重铬酸钾-外加热法)、全氮 TN(半微量开氏法)、全磷 TP(NaOH 熔融-钼锑抗显色-紫外分光光度法)、全钾 TK(NaOH 熔融-火焰光度计法)、碱解氮 AN(碱解-扩散法)、速效磷 AP(0.5 mol/L NaHCO<sub>3</sub>浸提法)、速效钾 AK(NH<sub>4</sub>OAc 浸提法)和 pH 值(电极电位法)。土壤理化性质指标见表 1。

### 1.3 数据处理

采用 Excel 2010 和 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析。用单因素方差分析(ANOVA)检验不同退化阶段土壤、植物、凋落物和微生物 C、N、P 浓度及其化学计量比之间的差异性,然后用最小显著差数法(LSD)

检验差异显著性。

表 1 土壤理化性质基本情况

Table 1 Basic physical and chemical properties of soil

	SOC/ (g/kg)	TN/ (g/kg)	TK/ (g/kg)	TP/ (g/kg)	AN/ (mg/kg)	AP/ (mg/kg)	AK/ (mg/kg)	pH
I	32.58	2.66	6.20	0.83	175.69	10.98	41.94	7.11
II	41.14	3.82	9.45	1.12	230.55	8.91	58.47	7.22
III	33.92	3.05	6.08	0.78	249.20	5.08	41.12	6.92
IV	29.00	2.91	3.77	0.84	212.62	5.12	48.10	7.21
V	29.48	2.12	2.75	0.93	225.52	9.99	52.32	7.27

SOC:土壤有机碳;TN:土壤全氮;TK:土壤全钾;TP:土壤全磷;AN:土壤碱解氮;AP:土壤速效磷;AK:土壤速效钾

植物内稳态反映植物随着环境变化保持自身化学组成稳定的能力<sup>[18]</sup>,内稳性的高低用内稳性指数来表示,通过内稳性模型公式: $y=cx^{1/H}$ 计算得出,其中, $x$ 为土壤 N 或 P 含量(g/kg)或 N:P 值, $y$ 为植物体器官对应的全氮(N)或全磷(P)含量(g/kg)或 N:P 值, $c$ 为常数, $H$ 为植物内稳性指数。Persson 和 Kato<sup>[19]</sup>认为植物内稳性特征可用内稳性指数  $H$  进行界定。回归分析显著性检验采用  $\alpha = 0.1$  进行单侧检验,若回归关系不显著( $P > 0.1$ ),被定义为“绝对稳态”;当回归分析显著时( $P \leq 0.1$ ),按内稳性指数可将植物划分为 4 种类型; $H > 4$  为稳态型; $2 < H < 4$  为弱稳态型; $4/3 < H < 2$  为弱敏感型; $H < 4/3$  为敏感型。

## 2 结果分析

### 2.1 不同退化群落灌草各器官 N、P 含量及化学计量比

由图 1 可知,灌木叶茎根的 P 含量分布在 1.32—1.63 g/kg、0.60—0.97g/kg 和 0.55—0.77g/kg,表现为叶>茎>根,N 含量分布在 15.09—18.52 g/kg、4.17—5.29 g/kg 和 4.20—5.99 g/kg,N:P 分布在 10.97—13.26、6.68—7.29 和 7.55—10.19,均表现为叶>根>茎。随退化程度加剧,灌木各器官的 N、P 含量呈降低变化趋势,根 N:P 逐渐降低,茎 N:P 无显著性变化。不同退化群落草地上部分和地下部分 N 含量分布在 7.71—11.42 g/kg 和 3.69—5.98 g/kg,P 含量分布在 0.91—1.5 g/kg 和 0.56—0.98 g/kg,N:P 分布在 8.58—9.78 和 6.24—9.27,主要表现为地上部分>地下部分。随退化程度加剧,草地上部分的 N、P 含量在前四个退化阶段为降低趋势,在 V 时候有所升高,草本地下部分的 N 含量在 II 处略升高后降低,而 P 含量则为逐渐降低趋势;草地上部分 N:P 变化不显著,地下部分则呈现先升高后降低趋势。灌木和草本各器官 N、P 含量之间比较,灌木叶>草地上部分>灌木茎、灌木根、草本地下部分,后三者无显著差异;灌木叶 N:P 高于草地上部分及其他器官。

不同退化程度群落之间灌草 N、P 含量及其比存在显著性差异。I 和 II 群落之间及 III、IV 和 V 群落之间的灌木叶片 N、P 含量、根 P 含量无显著差异,且前二者的灌木叶片 N、P 含量、根 P 含量显著高于后三者。I 群落灌木茎的 N 含量显著高于 IV 和 V 群落,II、III 群落间及其与其他群落之间无显著差异;根的 N 含量则表现为 I、II > III > IV > V。I 群落灌木茎 P 含量显著高于其他四种群落,III 群落灌木茎 P 含量与 II、IV 和 V 群落间无显著差异。I 群落灌木根 N:P 显著最高,IV 群落最低,其他三种群落间无显著差异。I 和 II 群落草地上、地下部分 N 含量之间差异不显著,且高于其他群落,IV 群落地上部分 N 含量最低;地下部分 N 含量为 IV 和 V 群落最低。I 群落草地上、地下部分 P 含量显著最高,地上部分 P 含量为 IV 群落最低,其他三者无显著性差异;地下部分 P 含量在其他四种退化群落之间则无显著性差异。草本地下部分 N:P 为 II、III 群落最高,其他三者无显著差异。

### 2.2 喀斯特退化群落灌草各器官 N、P 含量及化学计量比之间的相关性

由图 2 可知,在灌木中,叶 P 含量与茎 P、根 N 含量,叶 N 含量与茎、根的 N、P 含量,叶 N:P 与茎 N:P,茎 P 含量与根 P、N 含量,茎与根之间的 N 含量、N:P 存在显著或极显著正相关;叶 P 含量与茎 N:P,叶 N:P 与茎

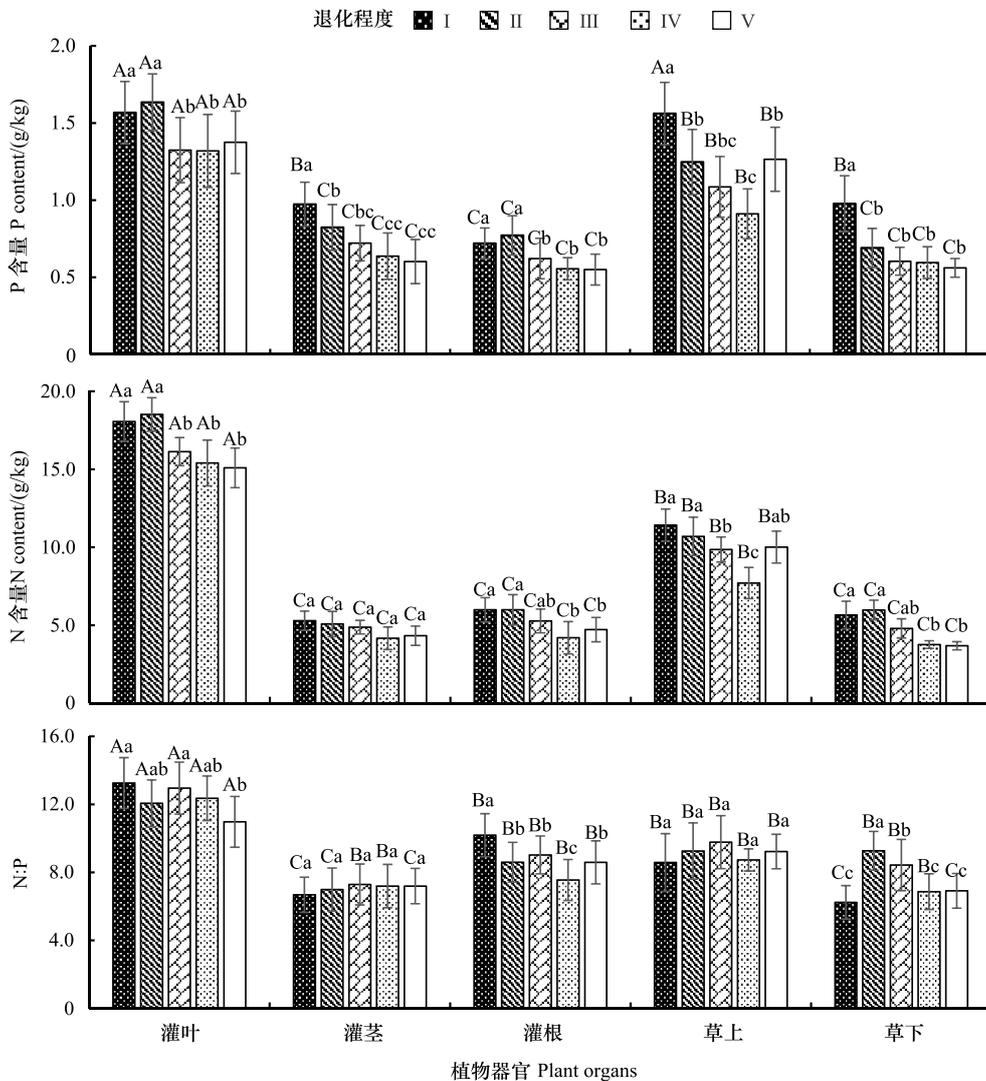


图 1 不同退化群落灌草各器官 N、P 含量及化学计量比

Fig.1 N、P contents and stoichiometric ratio in different organs of shrubs and herbs in vegetation communities along degradation

大小写字母分别表示不同器官和不同退化群落之间的差异 ( $P < 0.05$ )

P 含量,茎 N:P 与根 P 含量显著负相关。在草本中,地上和地下部分之间的 P 含量、N:P,地上部分 N 含量与地下部分 P、N 含量显著极显著正相关;地上部分的 P、N:P 分别与地下部分 N:P、P 含量显著或极显著负相关。表明 N、P 化学计量特征在同种生活型不同器官之间存在密切联系。

草本和灌木之间,草地上部分 P 含量与灌木叶、茎、根的 P、N 含量,N 含量与灌木叶 N、茎 P、N、根 N、N:P、N:P 与灌木叶、茎、根 N:P,草地下部分 P 与灌木叶 P、N、茎 P、根 P、N、N 含量与灌木叶 N:P、茎 P、N、根 N、N:P 与灌木叶、茎 N:P 显著或极显著正相关;草地上部分 P 含量与灌木叶、茎 N:P、N:P 与灌木叶、茎、根 P,草地下部分 P 与灌木茎 N:P,草地下部分 N:P 与灌木叶、茎 P 显著或极显著负相关。表明灌木和草本各器官之间的 N、P 化学计量特征密切相关。

### 2.3 喀斯特退化群落灌草 N、P 含量及化学计量特征与土壤理化性质的相关性

退化群落灌木和草本各组分 N、P 含量及化学计量特征与土壤理化性质的相关性如图 3 所示。土壤 SOC 影响灌根 N:P、草地上部分 N、N:P 和地下部分 N 含量;土壤 TN、TP 与灌草各器官的 N、P 含量均存在显著或极显著正相关;土壤 N:N 与灌草各器官 N、P 含量及化学计量比无显著相关性;土壤 C:P、N:P 与灌草各器官

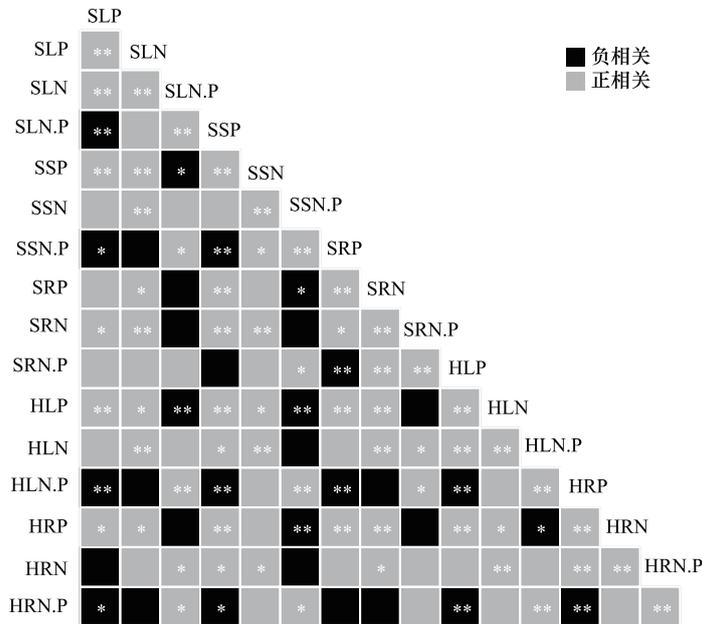


图 2 灌草各器官 N、P 含量及化学计量比之间的相关性

Fig.2 Relationship between N, P content and stoichiometric ratio in various organs of shrubs and herbs

\* : 相关性显著 Significantly correlated ( $P < 0.05$ ); \*\* : 相关性极显著 Extremely significant correlation ( $P < 0.01$ ); SLP、SLN、SLN.P: 灌木叶 P、N 含量、N:P; SSP、SSN、SSN.P: 灌木茎 P、N、N:P; SRP、SRN、SRN.P: 灌木根 P 含量、N、N:P; HLP、HLN、HLN.P: 草本地上部分 P、N 含量、N:P; HRP、HRN、HRN.P: 草本地下部分 P、N 含量、N:P

(除草地下部分外)P 含量、灌叶 N 含量均存在显著或极显著负相关关系,与各器官(除灌叶外)N:P 显著或极显著正相关。土壤 TK 与灌根 P, AP 与灌根和地下部分 P、N 含量, AK 与灌叶 N, pH 与灌叶、根 P 含量显著或极显著正相关; pH 与灌草各器官的 N:P 显著或极显著负相关。表明灌草各器官 N、P 含量及化学计量比主要受土壤 TN、TP、C:P、N:P 及 pH 影响。

### 2.4 喀斯特退化群落灌草 N、P 元素及其计量比内稳性指数

由图 4 可知,不同物种的内稳性不同,同一种物种不同器官的内稳性也不同,同一种物种相同的器官的不同元素的内稳性也不同。在灌木各器官中,N、P 元素及 N:P 内稳性指数  $H$  均表现为叶>茎>根;灌草同种器官不同元素之间则表现为 N>P>N:P。灌木叶和茎的 N 元素内稳性指数  $H_N$  分别为 7.462 和 4.167,属于稳态型;灌木根  $H_N$ 、叶茎根  $H_p$  及叶  $H_{Np}$  均为  $2 < H < 4$ ,属于弱稳态型;灌木茎和根的  $H_{Np}$  则均  $4/3 < H < 2$ ,属于弱敏感型。对于 N 元素来说,草本地上部分的  $H_N$  大于地下部分,而  $H_p$  和  $H_{Np}$  则为地下部分大于地上部分。地上部分  $H_N$  大于 4,为稳态型,其  $H_{Np}$  为 1.508,属于弱敏感性,地下部分  $H_N$ 、 $H_{Np}$  和  $H_p$  则为弱稳态型。灌木叶内稳性指数  $H_N$  和  $H_{Np}$  均高于草本地上部分, $H_p$  则低于草本地上部分,灌木根  $H_N$ 、 $H_{Np}$  和  $H_p$  均低于草本地下部分。

## 3 讨论与结论

### 3.1 不同退化群落灌草各器官 N、P 总体化学计量特征及其关系

N 和 P 是组成植物细胞基本结构的重要元素,在蛋白质和核酸的生成和转化中发挥关键作用<sup>[20]</sup>,且 N 和 P 的含量及其平衡会进一步影响植物的生长发育。N 和 P 计量特征在不同个体、物种、生活型、生境、温度带等分类水平上存在较大的差异<sup>[21]</sup>。本研究中,喀斯特地区不同退化群落灌木叶片 N、P 含量和 N:P 平均值分别为 16.64 g/kg、1.44 g/kg 和 12.32,其中 N 含量和 N:P 分别低于全球陆生植物<sup>[22]</sup>平均 N 含量(18.74 g/kg)和 N:P(15.55),以及全国水平 20.24 g/kg 和 16.3<sup>[23]</sup>,P 含量则高于全球水平(1.20 g/kg)<sup>[22]</sup>与全国水平相近(1.46 g/kg)<sup>[23]</sup>;与相同喀斯特地区的森林乔木叶片 N 含量相对较低,而 P 含量较高的研究结果一致<sup>[14]</sup>。草

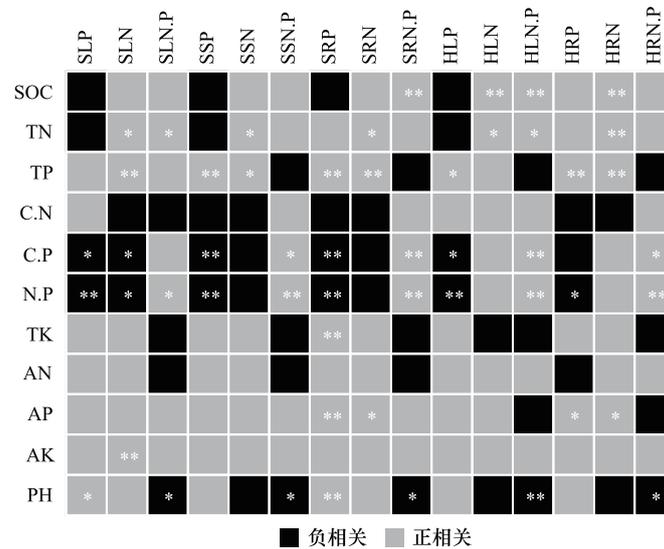


图3 灌草 N、P 生态化学计量特征与土壤理化性质的相关性

Fig.3 Correlation between ecological stoichiometric characteristics of N and P in shrubs and herbs and soil physicochemical properties

SOC:土壤有机碳,TN:土壤全氮,TP:土壤全磷,C:N:土壤 N:N,C:P:土壤 C:P,N:P:土壤 N:P,TK:土壤全钾,AN:土壤速效 N,AP:土壤速效磷,AK:土壤速效钾,PH:土壤 pH

本地上部分 N、P 含量与 N:P 平均值分别为 9.94 g/kg、1.21 g/kg 和 9.12, 低于全球草本植物水平 (21.72 g/kg、1.64 g/kg 和 13.3)<sup>[22]</sup>, 以及陕西省森林草本叶片 (14.66 g/kg、1.38 g/kg 和 12.17)<sup>[24]</sup>, 原因可能与喀斯特地区植被群落退化, 植物可吸收的土壤养分含量降低有关。有关研究表明, 不同生活型的植物叶片 N、P 含量差异显著, 通常表现为草本植物叶片 N 和 P 含量高于木本植物<sup>[25]</sup>。然而, 本研究结果中灌木叶片 N、P 含量均高于草本, 原因可能是喀斯特地区土壤浅薄, 尤其是群落退化过程中发生养分竞争时, 草本植物与木本植物相比处于劣势。

与叶片相比, 在全球尺度上, 关于植物其他器官氮和磷计量关系的研究相对较少<sup>[26]</sup>。叶片是植物光合作用的重要器官, 枝条、茎和主根系是植物基本的结构支撑和养分储存器官, 各器官的生长特性和功能属性决定了它们的氮磷计量关系, 且这些器官间 N 和 P 计量关系紧密相连<sup>[27]</sup>。N、P 元素在不同退化程度群落灌木和草本各器官间的变化规律基本相似, 即含量随着群落退化程度的加剧而呈降低趋势; 同时, 各退化程度群落灌木各器官 P 含量均表现为叶>茎>根, N 含量和 N:P 表现为叶>根>茎, 草本 N、P 和 N:P 均为草地上部分>地下部分; 表明了植物各器官在群落退化过程中适应环境具有协同性。灌草各器官 N、P 元素之间的相关性分析表明, N 和 P 含量在各器官中均呈显著正相关关系, 与贺合亮等<sup>[28]</sup>的研究结果相似, 这是因为植物在生长过程中需要消耗大量的 ATP 来合成植物的蛋白质, 体现了植物对 N、P 的吸收具有一定的协同关系<sup>[29]</sup>。此外, 除了灌木叶与根之间的 P 含量和灌木根与草本地下部分之间的 N:P 相关不显著, 灌草的不同器官之间的同一营养元素及元素比, 以及灌木和草本之间的各器官的同一营养元素及元素比均呈正相关关系, 进一步说明了植物体各器官对 N、P 变化的响应具有相对一致性, 是保障植物能够稳定生长的最基本的特征之一<sup>[30]</sup>; 同时也在一定程度上说明了灌木和草本在群落中的养分适应上存在一定的相似性及协同性, 可能与灌木和草本适应喀斯特地区群落退化过程的生长策略有关。

### 3.2 喀斯特退化群落灌草各器官 N、P 含量及化学计量特征与土壤理化性质的关系

土壤是植物吸收各种营养元素的载体, 其理化性质和化学计量会直接影响植物的养分含量及生长发育, 因此两者之间存在密切联系。有关研究发现植物生长发育受到某种元素限制, 该元素含量在土壤和植物叶片之间通常表现为显著正相关关系<sup>[31]</sup>。本研究中土壤 TN 与灌木叶片及草本地地上部分的 N 含量存在显著正相关关系, 验证了喀斯特退化群落灌木和草本生长主要受 N 元素限制。此外, 灌草其他器官 N、P 含量与土壤

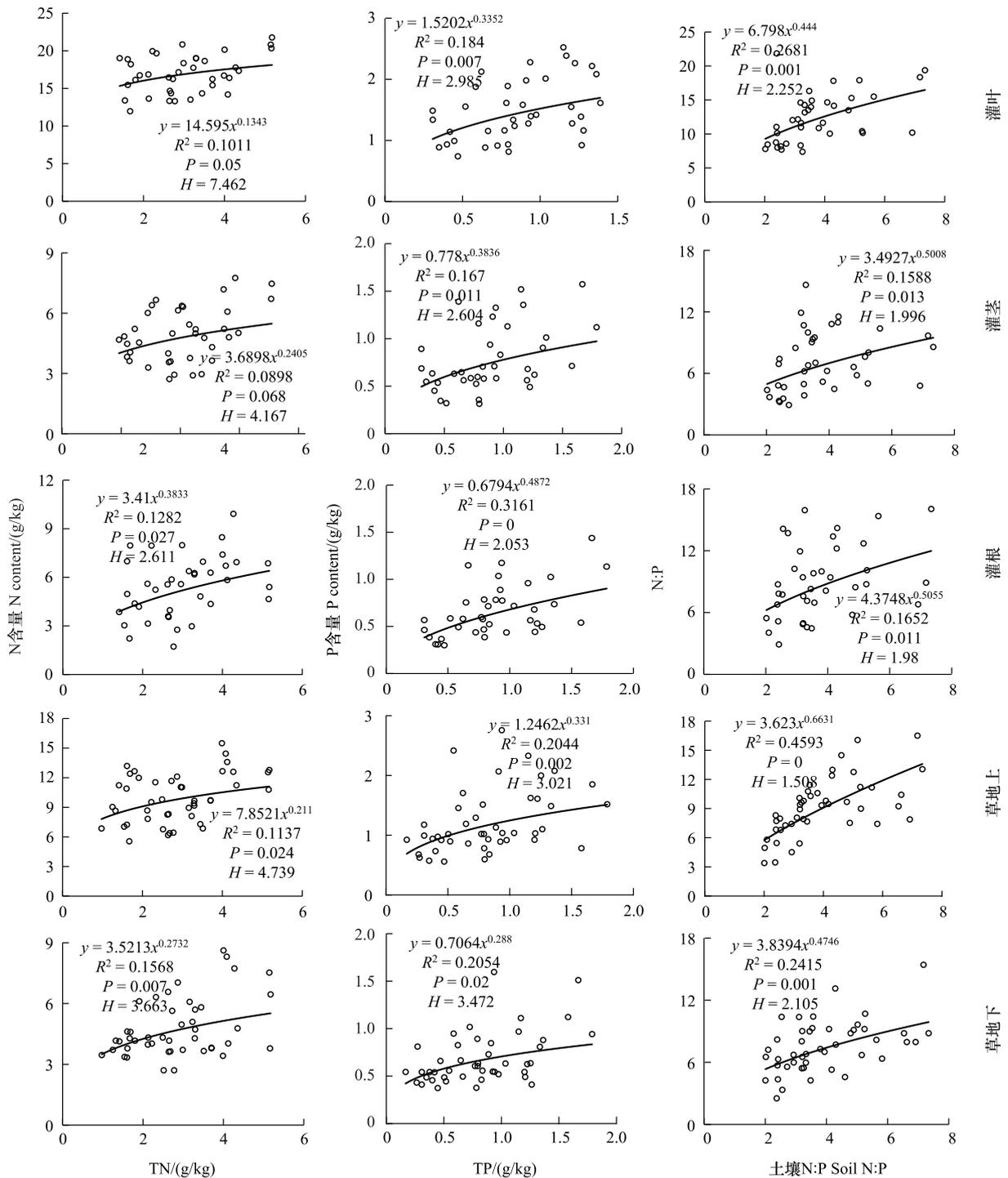


图 4 灌草各器官 N、P 元素及其计量比内稳性指数

Fig. 4 Stoichiometric homeostasis (H) values of N, P, and N:P ratio in various organs of Shrubs and herbs

TN、TP 也均存在显著的正相关关系,可能是因为 N 和 P 共同参与植物体内各种代谢活动,在适应土壤养分变化过程中植物吸收 N、P 元素具有协同性。较低的土壤 C:P 比是土壤磷有效性高的一个指标<sup>[32]</sup>,本研究中土壤 C:P 与灌草各器官的 P 含量存在显著的负相关关系,土壤 C:P 越低,植物土壤 P 越高,说明土壤 P 有效性直接影响植物对 P 的吸收。土壤 N:P 与灌草各器官的 N:P 均存在显著的正相关关系,说明了土壤 N:P 可以作为养分限制类型的有效预测指标<sup>[32]</sup>。土壤 AP 含量与灌木根和草本地下部分 N、P 含量显著正相关,与其

他器官的养分含量无显著相关性,原因可能是根是植物吸收土壤养分的主要器官,植物经过养分再分配将营养元素向上传导至其他器官。土壤 pH 与灌草各器官存在显著的负相关关系,原因是土壤 pH 值是影响土壤理化性质的重要因素,能直接影响土壤养分的存在状态、有效性和转化过程,从而影响植物的生长发育。土壤理化性质可以用来指示土壤退化与否<sup>[33]</sup>。桂西北喀斯特地区群落退化过程中,土壤 TN、TP、C:P、N:P 和 pH 发生改变,从而引起灌草各器官 N、P 化学计量特征的变化,植物养分化学计量比的改变则可以反映出养分有效性的变化<sup>[34]</sup>。

### 3.3 喀斯特退化群落灌草 N、P 元素内稳性特征

植物物种、器官及植物总体养分含量状况等因素会影响植物化学计量内稳性的高低<sup>[21]</sup>。在物种水平,N 和 P 含量较高、N:P 较低的物种内稳性通常较低,反之内稳性较高<sup>[4]</sup>。本研究中,灌木 N、P 含量及 N:P 均较高,其叶片的内稳性指数  $H_N$  和  $H_{NP}$  均高于草本地上部分,说明退化群落中灌木的内稳性高于草本,其在群落中具有较高的优势度和稳定性<sup>[35]</sup>。在植物器官水平,由于各器官的功能不同,同种生物的不同器官的内稳性特征不同。本研究中,灌木 N、P 元素及 N:P 内稳性指数均表现为叶>茎>根;有关灌木植物的研究发现,植物叶片的化学计量内稳性高于根<sup>[7,36]</sup>,本研究结果与其相似,原因是植物通过内稳性较低的地下部分对养分的吸收、贮存来维持地上部分较高的内稳性,从而使植物能够稳定生长<sup>[4]</sup>。草本地下部分的  $H_p$  和  $H_{NP}$  大于地上部分,与东北退化草原中羊草根的  $H_p$  高于叶的结果相似<sup>[37]</sup>;而草本  $H_N$  为地上部分大于地下部分,原因可能是植物可以通过调整不同器官养分的分配量以及不同的生长策略适应贫瘠的环境。N、P 元素在植物体内发挥不同的作用,其含量及内稳性特征也不同。Karimi 等<sup>[38]</sup> 研究发现含量较高的元素的内稳性要高于含量少的元素。本研究中灌草各器官的 N、P 元素内稳性指数均表现为  $H_N > H_p$ ,与蒙古草原维管植物的研究结果一致<sup>[4]</sup>。此外,限制元素稳定性假说认为,由于生理和养分平衡的制约,限制元素在植物体内的含量具有相对稳定性,其对环境变化的响应较为稳定<sup>[39]</sup>,本研究中,喀斯特退化群落中灌草生长主要受 N 限制,而 N 元素具有较高的内稳性指数,在一定程度上也验证了该假说。植物 N、P 元素的内稳性指数 ( $H_N$ 、 $H_p$ ) 小于  $H_{NP}$ <sup>[3]</sup>,然而本研究结果与其不一致,喀斯特退化群落灌草各器官的  $H_{NP}$  均小于  $H_N$ 、 $H_p$ ,与哀牢山森林兼性附生植物的研究结果也不一致<sup>[40]</sup>,其原因有待进一步研究。在判断某种植物内稳性强弱时,用  $H_{NP}$  表示植物的内稳性更为接近植物维持其自身内稳态的真实能力<sup>[41]</sup>,喀斯特退化群落灌木和草本的  $H_{NP}$  分别为弱稳态型或弱敏感型。

### 参考文献 (References):

- [1] Butler O M, Lewis T, Chen C R. Prescribed fire alters foliar stoichiometry and nutrient resorption in the understorey of a subtropical eucalypt forest. *Plant and Soil*, 2017, 410(1): 181-191.
- [2] Ren C J, Zhao F Z, Kang D, Yang G H, Han X H, Tong X G, Feng Y Z, Ren G X. Linkages of C: N: P stoichiometry and bacterial community in soil following afforestation of former farmland. *Forest Ecology and Management*, 2016, 376: 59-66.
- [3] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003
- [4] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [5] Leal M C, Seehausen O, Matthews B. The ecology and evolution of stoichiometric phenotypes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(2): 108-117.
- [6] Zhang A L, Li X Y, Wu S X, Li L, Jiang Y, Wang R Z, Ahmed Z, Zeng F J, Lin L S, Li L. Spatial pattern of C: N: P stoichiometry characteristics of alpine grassland in the Altunshan Nature Reserve at North Qinghai-Tibet Plateau. *Catena*, 2021, 207: 105691.
- [7] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, Turner B L. Stem, root, and older leaf N: P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology*, 2014, 95(8): 2062-2068.
- [8] 邓健, 张丹, 张伟, 任成杰, 郝雯晖, 刘冲, 韩新辉, 杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. *生态学报*, 2019, 39(15): 5527-5535.
- [9] 朱亮, 顾国军, 徐振锋, 游成铭, 牟凌, 丁爽, 曾欣, 吴福忠. 北亚热带常绿阔叶林乔灌草物种的碳氮磷生态化学计量比. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(6): 1277-1285.

- [10] 俞月凤, 何铁光, 曾成城, 宋同清, 彭晚霞, 韦彩会, 苏利荣, 张野, 范适. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(3): 935-946.
- [11] 毛军. 川西北退化高寒草甸不同功能群植物-土壤生态化学计量特征[D]. 西南民族大学, 2021.
- [12] 宋同清, 王克林, 曾馥平, 等. 西南喀斯特植物与环境. 科学出版社, 2015.
- [13] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [14] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 应用生态学报, 2014, 25(4): 947-954.
- [15] 皮发剑, 舒利贤, 喻理飞, 严令斌, 周晨, 吴正花, 袁丛军. 黔中喀斯特 10 种优势树种根茎叶化学计量特征及其关联性. 生态环境学报, 2017, 26(4): 628-634.
- [16] 刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量. 生态学报, 2019, 39(22): 8606-8614.
- [17] 俞月凤, 何铁光, 杜虎, 韦彩会, 蒙炎成, 李忠义, 张野, 王瑾, 胡钧铭, 苏天明, 范适. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征. 广西植物, 2019, 39(2): 178-188.
- [18] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics. Journal of Theoretical Biology, 1995, 177(2): 139-149.
- [19] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. Oikos, 2010, 119(5): 741-751.
- [20] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. The New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [21] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.
- [22] Tian D, Yan Z B, Niklas K J, Han W X, Kattge J, Reich P B, Luo Y K, Chen Y H, Tang Z Y, Hu H F, Wright I J, Schmid B, Fang J Y. Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. National Science Review, 2018, 5(5): 728-739.
- [23] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. The New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [24] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. 应用生态学报, 2016, 27(2): 365-372.
- [25] Tian D, Yan Z B, Ma S H, Ding Y H, Luo Y K, Chen Y H, Du E Z, Han W X, Kovacs E D, Shen H H, Hu H F, Kattge J, Schmid B, Fang J Y. Family-level leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of global terrestrial plants. Science China Life Sciences, 2019, 62(8): 1047-1057.
- [26] 田地, 严正兵, 方精云. 植物化学计量学: 一个方兴未艾的生态学研究方向. 自然杂志, 2018, 40(4): 235-241.
- [27] 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.
- [28] 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 尹春英, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 2017, 41(1): 126-135.
- [29] 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.
- [30] Zheng S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. Trees, 2007, 21(3): 357-370.
- [31] Yan K, Duan C Q, Fu D G, Li J, Wong M H G, Qian L, Tian Y X. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of plant communities in geochemically phosphorus-enriched soils in a subtropical mountainous region, SW China. Environmental Earth Sciences, 2015, 74(5): 3867-3876.
- [32] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [33] 喻岚晖. 藏北退化高寒草甸土壤酶化学计量学及微生物群落特征. 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2021.
- [34] Yan Z B, Kim N, Han W X, Guo Y L, Han T S, Du E Z, Fang J Y. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. Plant and Soil, 2015, 388(1): 147-155.
- [35] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. Ecology Letters, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [36] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. Plant Biology, 2014, 16(5): 897-907.
- [37] Li Y F, Li Q Y, Guo D Y, Liang S, Wang Y J. Ecological stoichiometry homeostasis of *Leymus chinensis* in degraded grassland in western Jilin Province, NE China. Ecological Engineering, 2016, 90: 387-391.
- [38] Karimi R, Folt C L. Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates. Ecology Letters, 2006, 9(12): 1273-1283.
- [39] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.
- [40] 张婷婷, 刘文耀, 胡涛. 哀牢山常绿阔叶林常见兼性附生植物的化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(15): 6265-6273.
- [41] 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉. 植物生态化学计量内稳性特征. 广西植物, 2019, 39(5): 701-712.