

DOI: 10.20103/j.stxb.202306171297

骆金初, 杨诗敏, 罗焯毓, 李旭, 李保铨, 郭微, 王龙远. 亚热带常绿阔叶林 5 种壳斗科植物碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2024, 44(12): 5318-5327.
Luo J C, Yang S M, Luo H Y, Li X, Li B Q, Guo W, Wang L Y. Stoichiometric characteristics of C, N and P of five Fagaceae species in subtropical evergreen broad-leaved forests. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5318-5327.

亚热带常绿阔叶林 5 种壳斗科植物碳氮磷化学计量特征

骆金初^{1,2}, 杨诗敏^{1,2}, 罗焯毓^{1,2}, 李旭^{2,3}, 李保铨⁴, 郭微¹, 王龙远^{1,*}

1 仲恺农业工程学院, 广州 510225

2 中国科学院华南植物园, 广州 510650

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 广东梅县阴那山省级自然保护区管理处, 梅州 514759

摘要: 壳斗科 (Fagaceae) 植物是亚热带常绿阔叶林最重要的组成之一, 研究其不同树种和器官间碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 含量及计量学特征, 对于理解和预测树木生态功能的发挥至关重要。以阴那山省级自然保护区同一森林群落中 5 种壳斗科植物为研究对象, 探讨不同树种及器官间 C、N、P 含量、化学计量及其相关关系特征。结果表明: (1) 器官、树种对植物 C、N、P 含量及化学计量比均会产生一定影响, 二者交互作用显著 (除 C 含量), 限制程度为器官 > 树种。 (2) 从含量上看, 5 种壳斗科植物凋落物 N 普遍高于茎、根, 而凋落物 P 则普遍低于茎、根, 幼苗叶片 N、P 含量均低于成熟乔木叶片; 黧蒴锥 (*Castanopsis fissa*) 根 N、N:P 高于其他树种, 而根 P 则低于其他树种。 (3) 从种间变异系数上看, 根系 N、C:N、N:P 变异系数显著高于其他器官; 从器官间变异系数上看, 黧蒴锥 N、C:N 变异系数显著低于其他树种。 (4) 从树种间和器官间的养分相关关系上看, 5 种植物绝大部分器官元素间两两相关关系不显著, 表明单一器官的养分计量关系不能直接反映其他器官或整树水平的计量关系; 器官间 C 和 N、C 和 P 相关关系因树种而异, 但 N 和 P 关系各树种高度一致。综上, 从器官上看, 根系 N 含量、C:N、N:P 的种间变异系数最大, 可能是不同树种对 N、P 的吸收存在差异, 从而有利于物种共存。从树种上看, 黧蒴锥具有更合理的养分分配模式, 有利于在群落竞争中保持优势地位。

关键词: 壳斗科; 亚热带; 种间差异; 器官间差异; 生态化学计量

Stoichiometric characteristics of C, N and P of five Fagaceae species in subtropical evergreen broad-leaved forests

LUO Jinchu^{1,2}, YANG Shimin^{1,2}, LUO Hanyu^{1,2}, LI Xu^{2,3}, LI Baoquan⁴, GUO Wei¹, Wang Longyuan^{1,*}

1 Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China

2 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Management Office of Yinnashan Provincial Nature Reserve in Meixian County, Guangdong Province, Meizhou 514759, China

Abstract: Fagaceae plants are one of the most important components of subtropical evergreen broad-leaved forests. To study the carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and metrological characteristics of different tree species and organs is of great importance for understanding and predicting the ecological functions of trees. In this study, 5 species of Fagaceae in the same forest community in Yinnashan Provincial Nature Reserve were studied to explore the content, stoichiometry and correlation characteristics of C, N, P among different species and organs. The results showed that:

基金项目: 国家自然科学基金 (41977287); 广东省重点领域研发计划项目 (2020B1111530004); 广州市科技计划项目 (2023B03J1264)

收稿日期: 2023-06-17; **网络出版日期:** 2024-05-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanglongyuan@zhku.edu.cn

(1) The organ and tree species had certain effects on C, N, P contents and stoichiometric ratio of plants, and the interaction between the two was significant (except C content), and the limiting degree was organ>tree species. (2) In terms of content, litter N was generally higher than that of stem and root, while litter P was generally lower than that of stem and root, and the contents of N and P in the seedling leaves were lower than those in mature tree leaves. The root N and N:P of *Castanopsis fissa* were higher than those of other species, while the root P was lower than that of other species. (3) From the perspective of interspecific variation coefficient, the variation coefficient of root N, C:N, and N:P was significantly higher than that of other organs; From the point of view of inter-organ variation coefficient, the variation coefficient of N and C:N was significantly lower than that of other species. (4) From the perspective of nutrient correlation between tree species and organs, the correlation between most of the organ elements of the five plants was not significant, indicating that the nutrient metrological relationship of a single organ could not directly reflect the metrological relationship of other organs or the whole tree level; The correlation between C and N, C and P varied with tree species, but the relationship between N and P was highly consistent with each tree species. In summary, from the perspective of organs, the root N content, C:N, and N:P had the largest interspecific coefficient of variation, which may be attributed to the difference in N and P uptake by different tree species, which is conducive to species coexistence. From the point of view of tree species, *C. fissa* has more rational nutrient distribution pattern, which is conducive to maintaining a dominant position in community competition.

Key Words: Fagaceae; south subtropical; interspecific differences; interorgan differences; ecological stoichiometry

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物生长和生理代谢调节的关键元素^[1],其中,C是植物体主要组成元素,N、P是影响植物生长主要的限制养分^[2-3]。植物经历了漫长的进化和适应环境的过程,体内的生物化学元素和比值关系渐趋“内稳定”^[4]。研究表明,植物体内C、N、P化学计量关系的构成和分配密切相关,与环境因子共同决定植物生长发育和营养水平^[5]。近年来,生态化学计量学已成为研究植物养分利用效率、养分限制状况、种群动态变化以及植物应对全球气候变化响应等方面研究的一种重要方法^[6-8]。

植物器官的养分含量和化学计量特征与其功能特性密切相关,根系是植物养分的主要吸收器官^[9-10],叶片通过光合作用积累光合产物^[11],茎干为养分提供储存空间、连接叶与根系^[12],不同器官的养分特征可反映植物的养分分配模式^[13]。叶片N:P可指示植物生长过程中养分限制情况,但这种限制关系随外界环境不同而不同,故测定其含量有重大指示意义^[14-15]。植物C、N、P含量变化规律的研究主要集中于叶片^[16],对于同样具有养分吸收、运输和储存功能的茎及根系器官的研究相对较少^[17]。林下植被作为植物群落结构中主要组成部分,对改良土壤、促进土壤养分循环和能量流动方面发挥着重要作用^[18-19]。在一定立地指数水平上,森林幼苗更新是乔木层植被的重要补充,森林更新幼苗能够预测森林未来的发展状况,并在提高森林立地生产力方面起到良好的指导作用^[20]。从局域尺度探讨植物C、N、P相关性的种间差异有利于认识不同种植物的养分限制和资源竞争能力差异,进而揭示共存物种环境响应和适应策略^[21-22]。目前研究表明,C、N、P化学计量比在不同乔木树种间存在较大差异^[23-24],然而,较少同一森林群落内同科植物生态化学计量的研究。

壳斗科(Fagaceae)植物是南亚热带常绿阔叶最重要的组成之一,也是山地森林的主要建群种,特别是锥属(*Castanopsis*)、柯属(*Lithocarpus*)和栎属(*Quercus*)等^[25]。目前已有诸多学者对其植物分类、群落特征、功能性状以及植物资源利用等方面进行研究^[26-28]。尚未见有关这5种植物C、N、P含量及其化学计量比特征在器官和种间差异方面的相关研究。本研究以广东省梅州市阴那山省级自然保护区南亚热带常绿阔叶林优势树种毛锥(*Castanopsis fordii*)、栲(*Castanopsis fargesii*)、黧蒴锥(*Castanopsis fissa*)、鹿角锥(*Castanopsis lamontii*)和榄叶柯(*Lithocarpus oleifolius*)5种壳斗科植物为研究对象,分析不同树种与器官的C、N、P含量及其化学计量特征,探讨5种植物养分元素的器官间分配策略和种间利用差异,旨在揭示:(1)南亚热带常绿阔叶林5种壳斗科植物以及各器官的C、N、P化学计量特征;(2)5种壳斗科植物器官间和树种间的C、N、P养分相关关系如何? 研究结果以期增强同一群落内壳斗科植物C、N、P储量和分配格局的认识,为更合理经营管理南亚

热带森林植被提供充分科学依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

广东省梅州市阴那山省级自然保护区(116°21'33"—116°25'39"E, 24°21'43"—24°25'38"N, 图 1), 面积为 2566 hm², 最高峰五指峰海拔 1298 m, 土壤类型为山地红壤。保护区位于亚热带季风气候区北缘, 年平均气温 21.1℃, 最冷月(1 月)平均气温为 11.8℃, 最热月(7 月)平均气温为 28.5℃, 年平均辐射量 4888.5 MJ/m², 年平均降雨量 1441.3—1490.5 mm, 年平均降雨日数 146 d (<http://gd.cma.gov.cn/mzsqxj/>)。

研究区域植被为南亚热带常绿阔叶, 优势科主要为壳斗科、樟科(Lauraceae)和蕈树科(Altingiaceae)等植物, 其中主要优势的乔木树种有鬃栲、栲、鹿角锥、毛锥、榄叶柯、蕈树(*Altingia chinensis*)和浙江润楠(*Machilus chekiangensis*)等, 林下灌木主要有柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、瓜馥木(*Fissistigma oldhamii*)、山血丹(*Ardisia lindleyana*)等, 草本层主要有芒萁(*Dicranopteris pedata*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、黑莎草(*Gahnia tristis*)、华东瘤足蕨(*Plagiogyria japonica*)等。除此之外林下多见壳斗科植物幼苗(表 1)。



图 1 样地区位图

Fig.1 Study site

表 1 群落中物种多度及重要值

Table 1 Species abundance and importance values in communities

物种 Species	乔木层 Tree layer		灌木层/幼苗层 Shrubs/Seedling layer	
	多度 Abundance	重要值 Importance value	多度 Abundance	重要值 Importance value
鬃栲 <i>Castanopsis fissa</i>	48	15.98	140	10.5
栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	21	9.45	60	7.15
刺毛杜鹃 <i>Rhododendron championiae</i>	35	6.18	—	—
鹿角锥 <i>Castanopsis lamonii</i>	18	5.45	23	2.89
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	23	5.16	—	—
毛锥 <i>Castanopsis fordii</i>	13	5.12	22	2.23
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	4	4.46	—	—
黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	18	4.43	—	—
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	13	3.96	—	—
榄叶柯 <i>Lithocarpus oleifolius</i>	6	2.86	18	2.7
鸭公树 <i>Neolitsea chui</i>	10	2.82	94	9.6
浙江润楠 <i>Machilus chekiangensis</i>	6	2.56	40	2.73
蕈树 <i>Altingia chinensis</i>	7	2.42	—	—
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	3	2.25	—	—
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	7	1.98	—	—
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	—	—	274	14.61
瓜馥木 <i>Fissistigma oldhamii</i>	—	—	21	4.6
心叶毛蕊茶 <i>Camellia cordifolia</i>	—	—	21	4.15
山萋 <i>Piper hancei</i>	—	—	50	3.38
密齿酸藤子 <i>Embelia vestita</i>	—	—	26	3.2
草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	—	—	24	2.95
网脉山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	—	—	24	2.56
日本五月茶 <i>Antidesma japonicum</i>	—	—	15	2.45

仅列出乔木层、灌木层/幼苗层重要值排名前 15 的物种, “—”表示未在该层出现

样地内土壤 0—10 cm 土层 C 含量、C:N、C:P 显著高于 10—20 cm 土层 ($P < 0.05$, 表 2), 土壤 0—10 cm 土层 N 含量、P 含量、N:P 与 10—20 cm 土层无显著差异 ($P > 0.05$)。

表 2 样地土壤碳氮磷化学计量特征

Table 2 Soil C, N, and P concentrations and ratios of sample plots

土层深度/cm Soil depth	碳含量/(g/kg) C concentrations	氮含量/(g/kg) P concentrations	磷含量/(g/kg) P concentrations	碳氮比 C:N ratios	碳磷比 C:P ratios	氮磷比 N:P ratios
0—10	41.59(2.69) ^a	2.64(0.11)	0.59(0.07)	15.90(2.83) ^a	72.18(8.09) ^a	4.63(0.64)
10—20	22.80(1.44) ^b	2.31(0.12)	0.58(0.05)	9.88(0.24) ^b	39.53(1.74) ^b	3.99(0.11)

不同小写字母代表同一指标不同土层深度之间的差异显著 ($P < 0.05$)

1.2 样地设置

2022 年 5—6 月, 在广东省梅州市阴那山省级自然保护区常绿阔叶林内设置 8 个连续的 20 m×20 m 乔木层样方, 记录胸径(DHB) ≥ 5 cm, 高度(H) ≥ 5 m 每木的种名、胸径、高度及冠幅。在每个 20 m×20 m 样方中心及四角设置 5 个 5 m×5 m 的灌木层样方, 记录胸径(DHB) < 5 cm, 高度(H) < 5 m 灌木及乔木幼苗的种名、高度、株数及盖度。分别在 5 个灌木层内设置 2 m×2 m 草本层样方, 记录草本的种名、高度、株数及盖度^[29—30]。

1.3 样品采集

在样地的 8 个样方中随机采集 5 个树种健康幼苗 3—6 株, 因幼苗根茎分生形态较为不同, 本研究仅按根、茎、叶 3 种器官类型采集样本, 每个器官混合为 1 个样品。在样地内随机采集 3—6 株植物成熟乔木叶片混和成 1 个样品, 凋落叶则是在样方内分树种捡取新鲜凋落叶 10—50 片(根据叶片大小)。将采集的叶片、茎、根样品冲洗干净后, 将上述样品和凋落物放入烘箱内 105℃ 下杀青 2 h, 然后在 65℃ 下烘干至恒重, 按不同物种不同器官分别单独研磨至粉末状, 再过 60 目网筛, 放入自封袋中保存, 用于植物养分的测定。

在样地的 8 个样方中随机选择 3 个样方采集土壤, 每个样方选择 4 个采样点进行土壤取样, 取样前先移除土壤表面凋落物, 用土钻(内径 3.8 cm)分别钻取 0—10 cm 和 10—20 cm 土壤, 按土层分装好进行编号, 并尽快带回实验室保存。土壤样品经风干后, 去除石块、细根等杂物, 研磨并过 100 目筛。

1.4 养分含量测定方法

植物(叶、茎、根、成熟乔木叶和凋落叶)、土壤的全 C 含量采用重铬酸钾氧化外加加热法测定^[31], 全 N 含量采用靛酚蓝比色法进行测定^[32], 全 P 含量采用钼锑抗比色法进行测定^[33]。

1.5 数据分析

文中方差分析和多重比较采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 23.0 进行分析, 标准主轴回归分析采用 smart 2.0 程序完成, 图表采用 Origin 2021 进行绘制。采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)分析样品含量差异; 采用多因素方差(Multi-Way ANOVA)分析不同树种、器官及其交互作用对植物(幼苗叶、茎、根、成熟乔木叶片和凋落叶)养分特征(C、N、P 含量, C:N, C:P, N:P)的影响, 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。图表中数据均为平均值±标准误。对各器官 C、N、P 含量及比值进行描述统计分析, 变异系数(CV) = 标准偏差/平均值×100%。

2 结果与分析

2.1 5 种壳斗科植物碳、氮、磷含量及化学计量特征

树种、器官及其交互作用对 N、P、C:N、C:P、N:P 均有显著影响(树种对 C:P 的影响除外) ($P < 0.05$, 表 3)。在成熟乔木叶片 N 含量的研究结果中, 榄叶柯显著高于毛锥和鹿角锥, 为 44.00%、37.58% ($P < 0.05$, 图 2)。在茎 P 含量的研究结果中, 榄叶柯显著高于毛锥和鹿角锥, 为 24.70%、29.15% ($P < 0.05$)。在根的研究结果中 N、N:P 黧蒴锥均高于其他 4 种植物, 而根 P 则低于其他 4 种植物。5 种壳斗科植物凋落物 N 普遍高于茎、根, 而凋落物 P 则普遍低于茎、根。

表 3 树种和器官对植物 C、N、P 含量及其化学计量比的影响(双因素方差分析)

Table 3 Effects of tree species and organs on the concentrations and ratios of C, N, P in plants (two-way ANOVA)

参数 Parameters	树种 Species			器官 Organs			树种×器官 Species×Organs		
	F	P	df	F	P	df	F	P	df
C	0.399	0.809	4/75	20.852	0.000***	4/75	1.279	0.248	16/75
N	29.417	0.000***	4/75	642.945	0.000***	4/75	9.182	0.000***	16/75
P	5.576	0.001**	4/75	163.117	0.000***	4/75	4.856	0.000***	16/75
C:N	8.079	0.000***	4/75	155.198	0.000***	4/75	2.748	0.003**	16/75
C:P	1.388	0.252	4/75	219.616	0.000***	4/75	3.097	0.001**	16/75
N:P	9.278	0.000***	4/75	449.01	0.000***	4/75	6.48	0.000***	16/75

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; C: 碳 Carbon; N: 氮 Nitrogen; P: 磷 Phosphorus; C:N: 碳氮比 C:N ratios; C:P: 碳磷比 C:P ratios; N:P: 氮磷比 N:P ratios

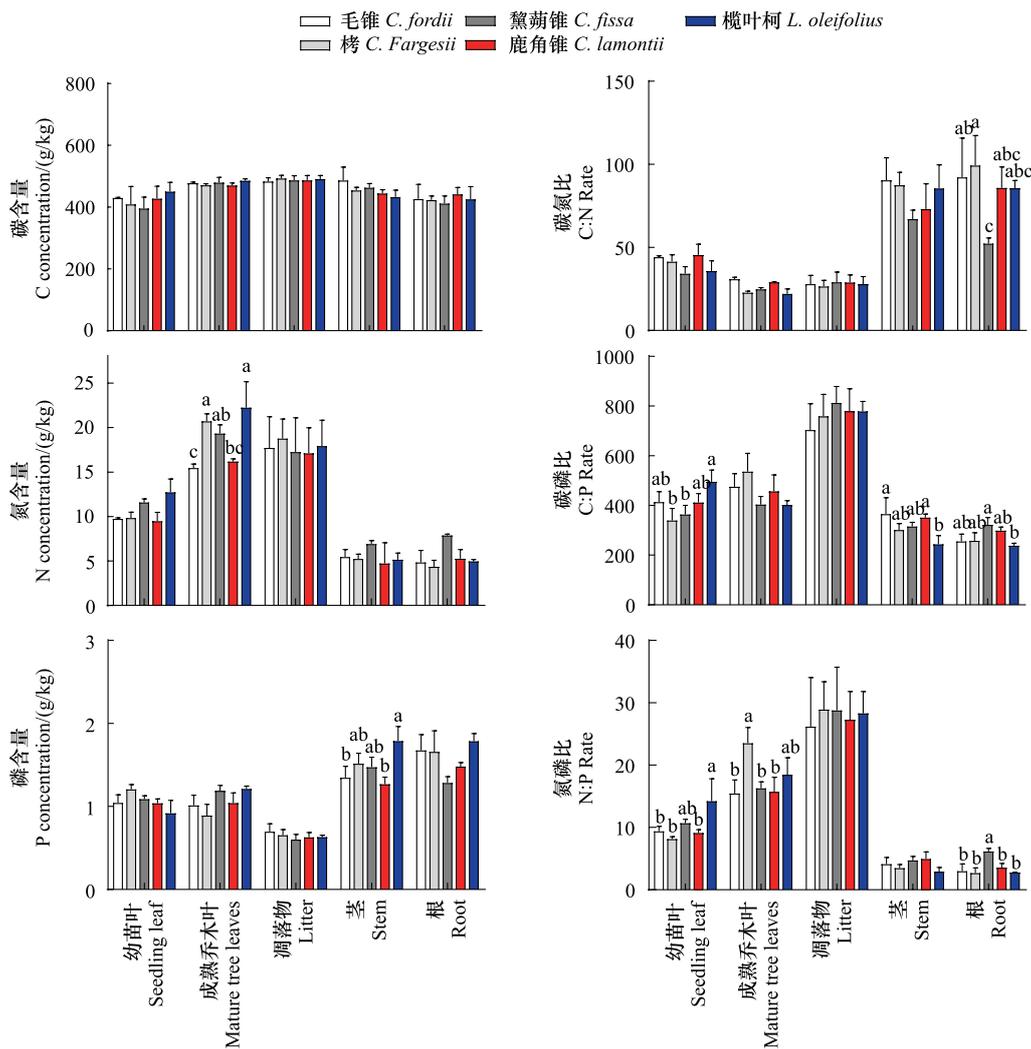


图 2 5 种壳斗科植物碳、氮、磷含量及其计量比

Fig.2 Concentrations and ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in five species of Fagaceae plants

C. Fargesii, 栲; *L. oleifolius*, 栲叶柯; *C. fordii*, 毛锥; *C. fissa*, 黧蒴锥; *C. lamontii*, 鹿角锥; 不同小写字母代表同一指标不同树种之间的差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 5 种壳斗科植物 C、N、P 化学计量变异特征

各树种 C、N、P 种间 CV 表现为 $N(10.86\% - 31.26\%) > P(4.25\% - 21.28\%) > C(0.93\% - 12.37\%)$, C:N、

C:P、N:P 的种间 CV 范围分别为 13.56%—30.26%、5.33%—24.97% 和 11.28%—47.03%。N、C:N 种间 CV 结果显示, 根系的 CV 显著高于其他器官 ($P < 0.05$, 图 3)。

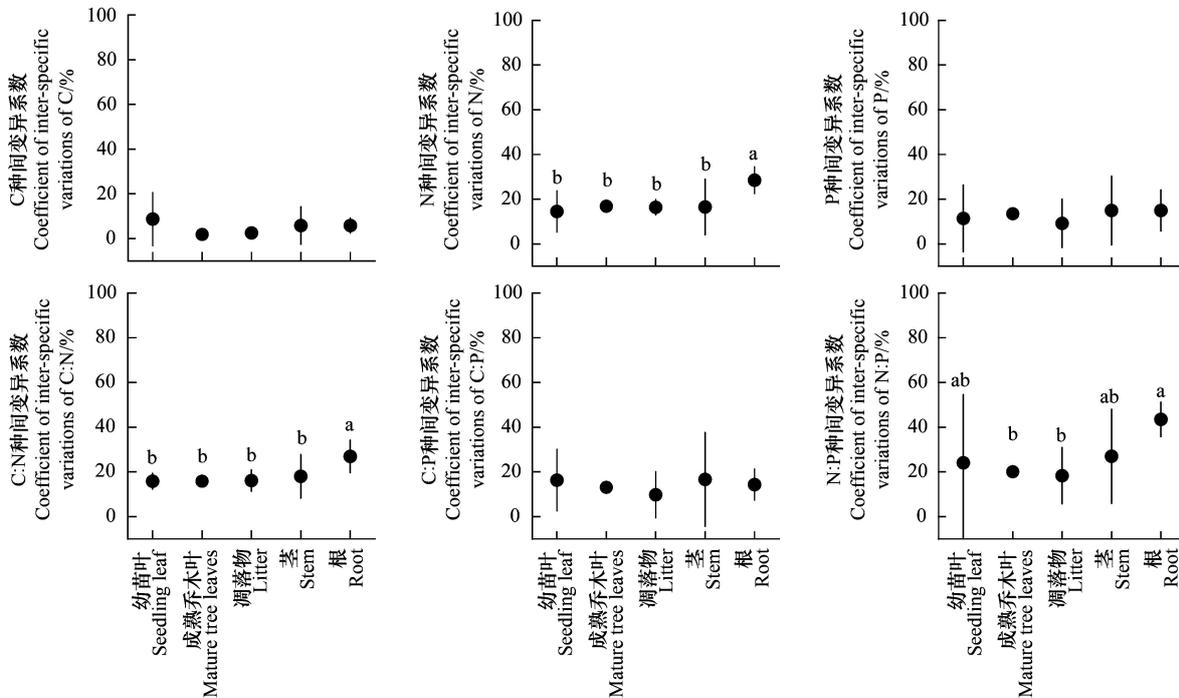


图 3 不同器官碳、氮、磷含量及其计量比的种间变异系数

Fig.3 Coefficient of inter-species variations (CV) of carbon, nitrogen, phosphorus concentrations and ratios in different organs

S leaf: 幼苗叶 Seedling leaf; MT leaf: 成熟乔木叶 Mature tree leaves; Litter, 凋落物; Stem, 茎; Root, 根

C 的器官间 CV 范围为 3.63%—14.15%, 远低于 N (41.67%—69.81%) 和 P (26.03%—43.04%)。C:N、C:P 和 N:P 的器官间 CV 分别为 43.85%—66.24%、38.86%—49.90% 和 72.23%—95.61%。在不同树种间器官变异系数中, 栲与榄叶柯 N 器官间 CV 显著高于毛锥和黧蒴锥 ($P < 0.05$, 图 4), 栲与榄叶柯 C:N 器官间 CV 显著高于黧蒴锥 ($P < 0.05$), 栲的 N:P 器官间 CV 显著高于毛锥、黧蒴锥和鹿角锥 ($P < 0.05$)。

2.3 5 种壳斗科植物碳、氮、磷含量的相关关系

相同群落内 5 种壳斗科植物绝大部分器官元素间两两相关关系不显著 (表 4), P 与 N 在凋落物中呈显著负相关 ($P < 0.05$)。

鹿角锥、榄叶柯 C 与 N 存在显著正相关 ($P < 0.05$, 表 5); 栲、鹿角锥和榄叶柯 C 与 P 存在显著负相关 ($P < 0.05$); 5 个壳斗科植物 P 与 N 均呈显著负相关 ($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 5 种壳斗科植物 C、N、P 含量变化规律及化学计量特征

本研究中, 5 种壳斗科植物叶片平均 C 含量为 422.54 g/kg、N 含量为 10.67 g/kg、P 含量为 1.06 g/kg, 与我国东部南北样带森林生态系统优势植物叶片 C (374.1—646.5 g/kg)、N (8.4—30.5 g/kg) 和 P (0.6—6.2 g/kg) 含量相比, 均在其范围内^[34]。植物各器官元素含量与器官功能紧密相关^[35], C 在各器官中的含量高且相对稳定, 这是因为 C 是构成植物生命骨架的基本结构物质, 同时也是植物新陈代谢、生长发育和繁殖等生理活动所需的重要能源, 因此其在植物体内的含量相当高且差异较小^[36—37]。本研究中 5 种壳斗科植物幼苗叶片 N、P 含量均低于成熟乔木叶片, 原因可能是 5 种壳斗科植物处于幼苗期, 其幼株生长迅速, 代谢活动旺盛,

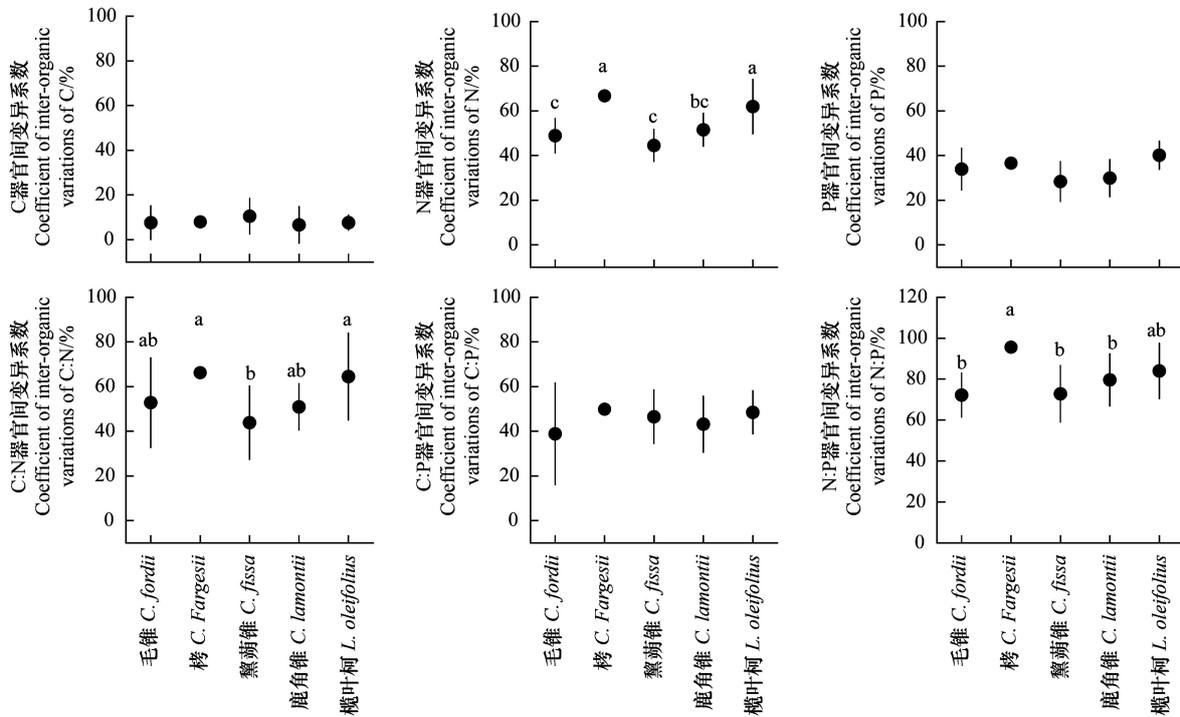


图 4 5 个树种碳、氮、磷含量及其计量比的器官间变异系数

Fig. 4 Coefficient of inter-organ variations (CV) of carbon, nitrogen, phosphorus concentrations and ratios in five tree species

需要同时进行个体生长和器官发育。叶原基分生组织区的外层细胞继续向外分裂和凸起,叶片需要消耗大量 N、P 才足够合成核酸和植物蛋白,从而导致成熟乔木叶片 N、P 含量相对高于幼苗^[38]。

表 4 各器官碳、氮、磷含量间相关关系的标准主轴回归

Table 4 Standardized major axis regressions among carbon, nitrogen, phosphorus concentrations by organs

器官 Organs	n	Y=C; X=N			Y=C; X=P			Y=P; X=N		
		b(95%CI)	R ²	P	b(95%CI)	R ²	P	b(95%CI)	R ²	P
幼苗叶 S leaf	20	0.6957 (0.3951, 1.2251)	0.009	0.739	-0.7632 (-1.3385, -0.4352)	0.024	0.578	-0.9116 (-1.5124, -0.5494)	0.223	0.076
成熟乔木叶 MT leaf	20	0.3688 (0.2102, 0.6469)	0.024	0.584	-0.4135 (-0.7014, -0.2438)	0.148	0.157	-0.8918 (-1.4697, -0.5411)	0.245	0.061
凋落物 Litter	20	-0.2585 (-0.4561, -0.1465)	0.001	0.892	0.4657 (0.2702, 0.8029)	0.089	0.280	-0.5551 (-0.7977, -0.3862)	0.617	0.001 **
茎 Stem	20	0.1491 (0.0899, 0.2474)	0.223	0.075	-0.2415 (-0.4156, -0.1404)	0.096	0.261	-0.6174 (-1.0879, -0.3503)	0.006	0.785
根 Root	20	0.1291 (0.0756, 0.2204)	0.123	0.200	0.1358 (0.0788, 0.2343)	0.087	0.286	0.9501 (0.5425, 1.6640)	0.030	0.538

n: 样本量 number; b: 斜率 slope; 95%CI: 95%置信区间 95% Confidence interval; *, P<0.05; **, P<0.01; ***, P<0.001

在森林土壤中,养分的获取主要依赖于凋落物的分解,而凋落物的分解则取决于微生物的作用,当凋落物中的 N、P 含量充足时,微生物的分解力也会更强,从而更有利于其分解^[39-40]。研究表明,凋落物中养分的固持和释放过程存在一定的阈值,在凋落物中当 C:N 低于 40, C:P 低于 600 时,其中的 N 或 P 含量超过微生物生长所需的部分时,养分才会释放^[41-42]。本研究 3 个样点的凋落物 C:N 均值 28.08, 低于 C:N 释放临界值, 而 C:P 均值 766.82, 远大于 C:P 释放临界值, 可见样地中 N 元素含量相对充足利于释放, 而 P 元素相对缺乏, 容易更多的被微生物固持, 从而导致土壤中 P 养分的不足^[43]。

表 5 各树种碳、氮、磷含量间相关关系的标准主轴回归

Table 5 Standardized major axis regressions among carbon, nitrogen, phosphorus concentrations by species

树种 Species	n	Y=C; X=N			Y=C; X=P			Y=P; X=N		
		b(95%CI)	R ²	P	b(95%CI)	R ²	P	b(95%CI)	R ²	P
毛锥 <i>C. fordii</i>	20	0.1541 (0.0893, 0.2661)	0.084	0.295	-0.2315 (-0.4012, -0.1336)	0.070	0.339	-0.6657 (-0.9320, -0.4756)	0.673	0.000***
栲 <i>C. fargesii</i>	20	0.1329 (0.0806, 0.2189)	0.246	0.060	-0.2385 (-0.3902, -0.1458)	0.269	0.048*	-0.5571 (-0.7019, -0.4422)	0.849	0.000***
黧蒴锥 <i>C. fissa</i>	20	0.2415 (0.1449, 0.4025)	0.208	0.088	-0.3344 (-0.5674, -0.1971)	0.147	0.159	-0.7221 (-1.1123, -0.4688)	0.447	0.006**
鹿角锥 <i>C. lamontii</i>	20	0.1356 (0.0853, 0.2157)	0.356	0.019*	-0.2241 (-0.3579, -0.1404)	0.344	0.021*	-0.6050 (-0.8582, -0.4265)	0.645	0.000***
榄叶柯 <i>L. oleifolius</i>	20	0.1117 (0.0756, 0.1650)	0.554	0.001**	-0.1859 (-0.3040, -0.1137)	0.270	0.047*	-0.6006 (-0.8543, -0.4222)	0.640	0.000***

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

3.2 南亚热带常绿阔叶林 5 种壳斗科植物 C、N、P 化学计量变异特征

由于植物器官结构与功能的不同,其 C、N、P 含量和比例也存在明显差异^[44]。5 种壳斗科植物器官之间 N:P 变异系数存在显著差异,说明不同器官受养分的制约程度不同,这种制约不仅与生境中 N、P 营养的供给状况有关系,也与植物器官本身结构特点、生长节律及营养摄取方式等因素有关^[45-46]。其次,五个器官的 C 种间差异较小(种间 CV<12%);N 和 P 在种间差异较大,可能是由于树木器官需要大量碳才能维持其正常结构和生命活动,N 和 P 受树种特性和器官功能影响较大^[34]。研究发现,5 种壳斗科植物的 N:C:N:N:P 在器官之间差异较大,因此,对植物养分分配利用策略、整树或植被养分储量估算等方面的研究,都不能仅限于单一器官,应充分考虑不同器官间元素含量的差异^[17, 47]。研究表明,植物通过根系吸收土壤养分,元素含量及其计量比的种间分异可能是降低种间竞争的最优选择^[48]。本研究发现,与叶、根 N 含量、C:N、N:P 的种间变异系数相比,根的变异系数最大,可能是不同树种对 N、P 的吸收存在差异,从而导致不同物种“供应-需求”之间的错配,因此不同物种能各自占有有利的生态位,有利于物种共存^[48]。

3.3 植物碳氮磷化学计量特征的耦合关系

植物养分含量和养分分配策略与植物本身生理特征和环境适应策略关系密切,同一森林群落内乔木层树种对养分的需求通常较相似,而植物利用限制性元素的能力往往决定了其在群落演替中的地位^[49-50]。研究发现,5 种植物的 N、P 都呈显著负相关,其生长代谢活动取决于活细胞内核糖体的多少及蛋白质浓度的高低,植物各器官代谢活动愈强烈,细胞保持器官功能所需的氨基酸及蛋白质含量越高,为了使蛋白质合成有足够的场所,并给细胞提供足够的能量以从事相应生理生化活动,细胞所形成的生物膜、ATP 等材料越多,所以在每个树种中 N 与 P 都呈明显的负相关关系^[51]。本研究中鹿角锥、榄叶柯的 C 与 N、P 均存在显著相关,毛锥和黧蒴锥的 C 与 N、P 关系均不显著,栲的 C 与 N 相关性不显著,C 与 P 显著相关,表明植物种类可能影响树木不同器官 C 固持对 N、P 的依赖程度^[17]。其次,毛锥和黧蒴锥为了尽量降低在光资源竞争不利的影响,在养分分配时采取增加叶 N、P 投入比例,同时可能分配更多的碳到树干中以维持一定的高生长速率的策略,导致其 C 与 N、P 无显著相关关系^[52]。

4 结论

综上,整树水平 C、N、P 储量和分配格局等研究,应充分考虑器官功能和物种特性的差异。从器官上看,根系 N 含量、C:N、N:P 的种间变异系数最大,可能是不同树种对 N、P 的吸收存在差异,从而引起不同物种“供应-需求”之间的错配,因此不同物种能各自占有有利的生态位,有利于同一群落的物种共存。从树种上看,黧蒴锥根 N、N:P 高于其他树种,根 C:N 则低于其他树种,同时 N、C:N 的变异系数低于其他树种,推测其在 N 的利用上有优势,这有利于黧蒴锥抢占环境中的稀缺养分,从而在群落竞争中保持优势地位。

参考文献 (References):

- [1] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [2] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [3] Cao Y, Chen Y M. Coupling of plant and soil C: N; P stoichiometry in black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on the Loess Plateau, China. *Trees*, 2017, 31(5): 1559-1570.
- [4] 刘明辉, 谢婷婷, 李瑞, 李丽娟, 李昌晓. 三峡库区消落带池杉-土壤碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2020, 40(9): 3072-3084.
- [5] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439(7075): 457-461.
- [6] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [7] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [8] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 赵一娉. 陕西省 3 种主要树种叶片、凋落物和土壤 N、P 化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(2): 443-454.
- [9] 李旭, 谭钠丹, 吴婷, 程严, 刘世忠, 傅松玲, 李义勇, 刘菊秀. 增温对南亚热带常绿阔叶林 4 种幼树生长和碳氮磷化学计量特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(15): 6146-6158.
- [10] 张小全, 吴可红, Dieter Murach. 树木细根生产与周转研究方法评述. *生态学报*, 2000, (5): 875-883.
- [11] 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.
- [12] Zhao N, Yu G R, He N P, Xia F C, Wang Q F, Wang R L, Xu Z W, Jia Y L. Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(4): 647-657.
- [13] 王凯, 雷虹, 王宗琰, 吕林有, 宋立宁. 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 分配规律及化学计量特征. *林业科学研究*, 2019, 32(4): 47-56.
- [14] 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, (8): 3937-3947.
- [15] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [16] 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.
- [17] 赵瑞, 王传宽, 全先奎, 王兴昌. 黑龙江省帽儿山温带阔叶树种不同器官的生态化学计量特征. *林业科学*, 2021, 57(2): 1-11.
- [18] Augusto L, Dupouey J L, Ranger J. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 2003, 60(8): 823-831.
- [19] Su X P, Wang M H, Huang Z Q, Fu S L, Chen H. Forest understorey vegetation: colonization and the availability and heterogeneity of resources. *Forests*, 2019, 10(11): 944.
- [20] Arivin Rivaie A. The effects of understory vegetation on P availability in *Pinus radiata* forest stands: A review. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25(3): 489-500.
- [21] 刘兴华, 公彦庆, 陈为峰, 黄保华, 朱荣生. 黄河三角洲自然保护区植被与土壤 C、N、P 化学计量特征. *中国生态农业学报*, 2018, 26(11): 1720-1729.
- [22] 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: 883-892.
- [23] 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. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2003, (1): 92-97.
- [24] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 吴磊, 杨瑞. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征. *生态环境学报*, 2016, 25(5): 801-807.
- [25] 郑维艳, 曾文豪, 唐一思, 石慰, 曹坤芳. 中国大陆北热带及亚热带地区樟科、壳斗科物种多样性及其生物地理格局分析[J]. *生态学报*, 2018, 38(24): 8676-8687.
- [26] Wyk B E V, Albrecht C. A review of the taxonomy, ethnobotany, chemistry and pharmacology of *Sutherlandia frutescens* (Fabaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, 2008, 119(3): 620-629.
- [27] 邱丽氐, 柳涛, 常虹, 吴晓媛. 中国壳斗科植物空间多样性格局研究. *植物科学学报*, 2017, 35(2): 234-242.

- [28] 冯洁, 江聪, 税伟, 朱粟锋, 郭平平, 孙祥, 张永永, 刘轲猛. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2301-2308.
- [29] 毛亦杨, 陈富强, 郭勇, 刘菊秀, 蒋芬, 李旭. 不同林龄红锥人工林林下植物物种多样性恢复动态. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(4): 930-937.
- [30] Ye X M, Bu W S, Hu X F, Liu B, Liang K, Chen F S. Species divergence in seedling leaf traits and tree growth response to nitrogen and phosphorus additions in an evergreen broadleaved forest of subtropical China. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(1): 137-150.
- [31] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [32] Liu J X, Huang W J, Zhou G Y, Zhang D Q, Liu S Z, Li Y Y. Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests. *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 208-216.
- [33] 盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 刘洋. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质. *生态学报*, 2015, 35(2): 434-448.
- [34] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- [35] 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.
- [36] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. *生态学报*, 2019, 39(5): 1572-1582.
- [37] 赵一娉, 曹扬, 陈云明, 彭守璋. 黄土丘陵沟壑区森林生态系统生态化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(16): 5451-5460.
- [38] 郑跃芳, 钟全林, 程栋梁, 张中瑞, 邓兴宇. 亚热带 4 种林木幼苗的碳氮磷含量及其化学计量比特征. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(2): 379-383.
- [39] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展. *林业科学*, 2006, (4): 93-100.
- [40] 陆晓辉, 丁贵杰, 陆德辉. 人工调控措施下马尾松凋落叶化学质量变化及与分解速率的关系. *生态学报*, 2017, 37(7): 2325-2333.
- [41] 李明军, 喻理飞, 杜明凤, 黄宗胜, 石建华. 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 化学计量特征及互作关系. *生态学报*, 2018, 38(21): 7772-7781.
- [42] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, 315(5810): 361-364.
- [43] 黄雍容, 高伟, 黄石德, 林捷, 谭芳林, 游惠明, 杨丽. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2021, 41(5): 1991-2000.
- [44] Sardans J, Grau O, Chen H, Janssens I A, Ciais P, Piao S L, Peñuelas J. Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors. *Global Change Biology*, 2017, 23(9): 3849-3856.
- [45] 周红艳, 吴琴, 陈明月, 匡伟, 常玲玲, 胡启武. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 461-470.
- [46] 孙美美, 关晋宏, 岳军伟, 李国庆, 杜盛. 黄土高原西部针叶林植物器官与土壤碳氮磷化学计量特征. *水土保持学报*, 2017, 31(3): 202-208.
- [47] Sardans J, Peñuelas J. Trees increase their P: N ratio with size. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(2): 147-156.
- [48] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [49] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [50] Zhao N, Liu H M, Wang Q F, Wang R L, Xu Z W, Jiao C C, Zhu J X, Yu G R, He N P. Root elemental composition in Chinese forests: implications for biogeochemical niche differentiation. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 40-49.
- [51] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Chen H, Reich P B. Variation and evolution of C: N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2534-2543.
- [52] Zhang K R, Song C H, Zhang Y L, Dang H S, Cheng X L, Zhang Q F. Global-scale patterns of nutrient density and partitioning in forests in relation to climate. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 536-551.