

DOI: 10.20103/j.stxb.202311142473

梁婷婷,方晰,孙龙,孙百慧,李毅,卢巧露.亚热带 4 个树种不同器官 C、N、P 化学计量比及其异速关系.生态学报,2025,45(5):2449-2463.

Liang T T, Fang X, Sun L, Sun B H, Li Y, Lu Q L. The stoichiometric ratio and allometric relationships of C, N, and P in different organs of four subtropical tree species. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5):2449-2463.

亚热带 4 个树种不同器官 C、N、P 化学计量比及其异速关系

梁婷婷¹, 方晰^{1,2,*}, 孙龙¹, 孙百慧¹, 李毅¹, 卢巧露¹

1 中南林业科技大学生命与环境科学学院, 长沙 410004

2 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站, 会同 438107

摘要:研究亚热带不同生活型树种碳、氮、磷含量及其计量比器官间和种间差异,揭示不同生活型树种养分分配格局和限制因子及其对环境的潜在适应机制,为该地区森林生态系统养分循环与群落构建提供科学依据。在同质环境下测定针叶树种马尾松、落叶阔叶树种枫香和常绿阔叶树种木荷、杜英 10 个器官的碳含量(C)、氮含量(N)、磷含量(P)及碳氮比(C/N)、碳磷比(C/P)和氮磷比(N/P),用变异系数(CV)表达器官间和树种间的差异,用标准主轴回归斜率检验 C、N、P 两两之间的异速增长关系。结果表明:1)器官间、树种间 C、N、P 及 C/N、C/P(除树种间外)和 N/P 差异显著,且器官间的差异随树种不同而显著变化;代谢活性强的器官(叶、细根)N、P 较高,但 C/N、C/P 较低,慢速周转器官(边材、心材)则相反;4 个树种叶 N/P 均值高达 32.36,显著高于其它器官,表明研究区树种受 P 限制严重;2)无论种间还是器官间,C 的 CV 均低于 6%,是植物体内最稳定的元素,而 N、P 的 CV 较高,特别是 P;代谢活性强的器官(叶、细根)种间变异小,代谢活性弱的器官(边材、心材)种间变异大;4 个树种器官间 N、P 的 CV 差异明显,从弱变异到中等变异,其中木荷最大,为中等变异,杜英最小,为弱变异;3)叶、边材 N 和 P 为正异速增长,枝、皮、根头、粗根和小根 N 和 P 为等速增长;马尾松、木荷 N 和 P 为等速增长,而枫香、杜英 N 和 P 为正异速增长。综上,不同生活型树种器官间 N、P 分配特征与器官功能分异密切相关,总体上将受限的 P 优先分配到叶和细根;不同生活型树种具有不同的环境适应机制;无论是种内还是种间,单一器官 C、N、P 及其计量特征不能准确地反映整树水平,今后的相关研究不仅考虑种间差异,还应考虑种内器官间的差异。

关键词:器官间变异;种间变异;异速增长;针叶树;落叶阔叶树;常绿阔叶树

The stoichiometric ratio and allometric relationships of C, N, and P in different organs of four subtropical tree species

LIANG Tingting¹, FANG Xi^{1,2,*}, SUN Long¹, SUN Baihui¹, LI Yi¹, LU Qiaolu¹

1 College of Life and Environmental Sciences, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, China

Abstract: To reveal the nutrient allocation patterns and limiting factors of different life-type tree species, as well as their potential adaptive mechanisms to the environment, and to provide a scientific basis for the nutrient cycling and community construction in forest ecosystems, we investigate the inter-organ and inter-species differences in C, N and P contents along with their ecological stoichiometric characteristics of four different life-type tree species in the subtropics. The carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents, as well as the ratios of carbon to nitrogen (C/N), carbon to phosphorus (C/P), and nitrogen to phosphorus (N/P) were measured in 10 organs of the coniferous species *Pinus massoniana*, the

基金项目:国家自然科学基金项目(U23A20154, 31971455);宁夏重点研发计划项目(2022CMG02007)

收稿日期:2023-11-14; **网络出版日期:**2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fangxizhang@sina.com

deciduous broadleaf species *Liquidambar formosana*, and the evergreen broadleaf species *Schima superba* and *Elaeocarpus decipiens* under the homogeneous environment conditions. The inter-organs and inter-species variations were quantified using coefficient of variation (CV), and standard linear regression was used to assess the growth relationship among C, N and P contents. The results showed that: (1) Significant differences in C, N, P, C/N, C/P (except tree species), and N/P were observed among different organs and tree species. Moreover, significant differences among organs were observed across tree species. Organs with high metabolic activity, such as leaves and roots, exhibited higher levels of N and P but lower C/N and C/P ratios, whereas slow turnover organs like sapwood and heartwood demonstrated the opposite trend. The average N/P ratio in the leaves of the four tree species was 32.36, significantly higher than that in other organs, suggesting a severe P limitation for the tree species in the study area. (2) Across different species and organs, C exhibits the highest stability in plant, with a CV of less than 6%, whereas N and P show higher CV values, especially P. Metabolically active organs such as leaves and fine roots exhibit smaller interspecific variations, while metabolically slow organs like bark and heartwood display larger interspecific variations. The CVs of N and P among the organs of the four tree species differed significantly, showing from weak to moderate variability, with moderate variability in *S. superba* and weak variability in *E. decipiens*. (3) In the N and P distribution relationship, leaves and sapwood exhibited positive allometric growth rates, while branches, bark, root heads, coarse roots, and small roots showed isometric growth. *P. massoniana* and *S. superba* had equivalent growth rates, whereas *L. formosana* and *E. decipiens* exhibited allometric growth. In conclusion, the distribution characteristics of N and P among organs of tree species with different life types are closely associated with the differentiation of organ functions. Generally, limited P is preferentially allocated to leaves and roots. Tree species with different life-type have distinct environmental adaptation mechanisms. In future studies, it is essential to consider interspecific and intraspecific variations in organ characteristics, because individual organ-level measurements of C, N, P, and their metrological properties may not accurately reflect the overall tree-level characteristics within or between species.

Key Words: inter-organ variation; inter-specific variation; allometric growth; coniferous trees; deciduous broad-leaved trees; evergreen broad-leaved trees

碳(C)、氮(N)、磷(P)在植物生长及其生理生化过程发挥重要的调控作用,而且相互之间存在耦合关系。C是植物光合同化产物,也是植物生理生化过程的物质基础和能量来源。N、P是植物主要限制元素,是核酸、蛋白质、脂质和细胞结构的重要组成,影响森林生态系统生产力及稳定性。植物各器官因功能特性和外界环境变化对N、P需求不同,因此N、P的权衡和分配调节植物生长发育及其生活史对策^[1],对生态系统生物地球化学循环起关键作用^[2-3]。植物各器官C、N、P计量比反映植物器官间养分分配及其相互作用机制,C/N和C/P表征植物N、P利用效率和C同化能力,N/P反映植物N、P供应及限制特征^[4]。因此,研究不同植物器官C、N、P计量关系有助于理解植物生理生态过程及其对生存环境的适应性和养分吸收、运输及利用等。

植物各器官执行不同功能,使器官间N、P分配存在差异和权衡关系。叶是植物光合作用及合成有机物质的主要器官;根与植物养分、水分吸收与运输功能密切联系,特别是细根,是根系中吸收能力最强,效率最高的器官,影响生态系统物质循环和能量流动^[5-6]。因而叶、细根N、P含量较高,为植物提供更多的营养以完成各种代谢活动,即代谢活性强的器官具有优先分配倾向^[7]。树干为N、P提供储存空间,连接叶和根,由树皮、边材和心材组成^[8]。树皮运送营养及防寒防暑防病虫害;边材输送液流、贮藏营养物质及支持作用;心材失去生物活性,N、P含量低,主要起支持作用。树枝连接树干与叶,运输N、P等养分和水分,是支撑树冠的重要结构^[9]。目前,越来越多的研究将植物各器官C、N、P含量间的异速增长关系作为研究植物对养分吸收、分配和利用过程的重要方法。研究发现,毛竹细根不同性状间存在显著异速增长关系,表明毛竹细根性状间存在权衡关系^[10]。根、茎、叶N-P间的异速增长关系差异显著,对P快速分配^[11]。而叶N和P间的异速增长关系与细根不同,受功能型差异的影响^[12],表明植物不同器官间元素的异速增长关系能反映植物不同器官养

分吸收、运输、分配和利用过程^[13]。赵瑞等研究指出,无论是种内还是种间,某一个器官的养分含量及其计量关系不能反映其他器官及整体水平的养分储量及其分配格局^[8]。此外,有关树干、树枝等慢速周转器官元素计量关系的研究较少^[14],几乎还没有研究涉及到树皮、边材、心材等器官,且绝大多数关于植物器官的研究对器官划分也不够详细,研究的器官种类也较少,种内各器官元素间相关关系所反映植物养分分配和利用策略仍不清楚。

在局域尺度上研究 C、N、P 相关关系的种间差异,有助于了解不同树种的养分限制及资源利用能力的差异,从而揭示不同树种对环境适应策略的差异。近年来,不同尺度、不同区域树种 C、N、P 计量关系及其异速增长关系受到许多学者的关注。研究表明,不同演替阶段灌木器官 N、P 的异速增长关系普遍存在,呈显著正相关关系,采取保守分配策略适应环境和满足自身生长发育的需要^[15]。但有关乔木 C、N、P 分配和权衡机制的研究较少,不同生活型乔木树种如何适应外界环境等研究仍缺乏数据。我国亚热带地处欧亚大陆东岸季风湿润气候区,雨量充沛,生物资源丰富,森林树种组成丰富,针叶、落叶阔叶、常绿阔叶树种广泛分布是亚热带,特别是中亚热带森林的重要特征之一^[16],在森林生态系统生物地球化学循环过程发挥重要作用^[17]。因此,研究亚热带不同生活型树种 C、N、P 器官间分配特征及其环境适应策略十分必要,也具有非常重要的意义。

针叶树马尾松(*Pinus massoniana*)、落叶阔叶树枫香(*Liquidambar formosana*)、常绿阔叶树木荷(*Schima superba*)和杜英(*Elaeocarpus decipiens*)是我国亚热带森林 4 个常见乡土树种,生物学特性和生态学特征存在显著的差异。马尾松为演替早期阳性先锋树种,要求温暖湿润的气候,属于深根性树种,养分利用效率较高^[18]。落叶阔叶树枫香也是演替早中期阳性树种,适应性强、生长较快。常绿阔叶树木荷和杜英为演替后期耐阴性大乔木,是亚热带常绿阔叶林优势树种和建群种。木荷既是一种绿化、用材树种,也是一种较好的抗火树种^[19]。杜英稍耐荫,根系发达,萌芽力强。4 个树种在保护生态环境和维持生态系统平衡等方面发挥重要作用。本研究在土壤发育、经营历史和立地条件一致的同质环境中选取马尾松、枫香、木荷和杜英人工纯林为研究对象,系统地划分叶、枝、皮、边材、心材、根头、大根、粗根、小根和细根 10 个器官,测定各器官 C、N、P 含量及其化学计量比,拟解决以下 2 个科学问题:1) 不同器官间、树种间 C、N、P 含量的差异及其变异格局;2) 同质环境下不同生活型树种各器官如何权衡与分配 C、N、P,对同一环境的响应策略有何不同? 探讨不同生活型树种养分元素器官间的分配特征和生长策略,揭示各树种对环境的适应机制,为亚热带森林生态系统的养分循环与群落构建和助推实现“双碳”战略目标等提供科学依据。

1 研究区概况

研究地设置在湖南省中东部丘陵区长沙县(28°23′—28°24′N,113°17′—113°27′E),地处湘江下游,幕连九山脉中支连云山山脉的余脉,地形起伏较大,海拔为 55—550 m,坡度多为 20°—30°,是典型低山丘陵地貌,属亚热带季风湿润气候,春季气温变化大、夏季雨水多湿度大、秋季高温少雨、冬季湿冷,多年平均气温 17.0℃,7—8 月份极端高温 39.8℃,1 月份极端低温 -10.3℃,年降水量为 1412—1559 mm,主要集中于 4—7 月份,年平均日照时间 1440 h,无霜期 216—269 d。土壤以板岩和页岩发育而成的酸性红壤为主,质地黏重,富含铁、铝氧化物,养分含量低,保肥性能较差。地带性植被为亚热带常绿阔叶林,以石栎(*Lithocarpus glaber*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)、椴木石楠(*Photinia davidsoniae*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、枫香、木荷等为优势树种。

本研究固定样地在 2014 年春选取亚热带 4 个常见的不同生活型树种 1 年生苗木,包括:针叶树种马尾松、落叶阔叶树种枫香和常绿阔叶树种木荷、杜英,设计 25 种组配,包括:单一树种纯林、两个树种、3 个树种和 4 个树种混交,在土壤发育、经营历史和立地条件一致的退化林地建立了亚热带森林植被恢复技术示范基地,面积约为 20 hm²。整个基地划分为 4 个区块,每个区块 25 块样地,每块样地面积均为 25 m×25 m;每个区块中每种组配随机设计 1 块样地(即每种组配 4 个重复),栽植密度为 1.5 m×2.0 m。本研究选取 4 个树种人工纯林为研究对象。2022 年 10 月进行每木调查和土壤样品采集。4 个树种人工林的林分特征和土壤有机

C、全 N、全 P 含量如表 1 所示。

表 1 不同树种纯林的基本特征及其土壤有机碳、全氮、全磷含量

Table 1 The basic characteristics of stands of different tree species and the contents of soil organic carbon, total nitrogen and total phosphorus

林分类型 Stand type	平均树高 Average tree height/m	平均胸径 Average DBH/cm	土壤深度 Soil depth/cm	有机碳 Organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i>	6.57±1.17	9.41±1.88	0—20	14.22±2.13	0.98±0.10	0.25±0.01
枫香林 <i>Liquidambar formosana</i>	4.78±1.98	3.58±1.41	20—40	8.88±0.92	0.63±0.04	0.24±0.03
杜英林 <i>Elaeocarpus decipiens</i>	4.08±2.01	4.61±2.85	0—20	13.40±1.52	0.83±0.08	0.22±0.04
木荷林 <i>Schima superba</i>	5.86±2.40	5.45±2.86	20—40	9.61±1.43	0.66±0.08	0.21±0.02
			0—20	16.16±1.71	1.00±0.09	0.22±0.02
			20—40	10.14±1.39	0.73±0.08	0.21±0.02
			0—20	18.77±2.83	1.12±0.10	0.29±0.04
			20—40	13.05±1.90	0.85±0.03	0.28±0.05

表中数据为平均值±标准误

2 研究方法

2.1 样品采集与处理

同一环境下,每个树种的个体生长状况均有所差异,因此本研究根据 2022 年 10 月林分每木调查结果,将样地林木分为 5 个生长级,再根据每个树种各生长级的平均胸径和平均树高,各选取 1 株标准木,即每个树种选取 5 株标准木(即 5 个重复)采集分析样品进行比较分析,能更全面地反映同一年龄不同生活型树种养分分配和利用策略。于 2022 年 10—11 月落叶树种落叶前,采用整株收获法测定标准木生物量^[20]过程中,采集各标准木树干各个区分段中部的树皮、边材、心材;采用标准枝法采集各标准木树叶、树枝的分析样品;采用挖掘法^[20]将树根全部挖出后,按根头(树桩)、大根(直径>2 cm)、粗根(0.5 cm<直径≤2 cm)、小根(0.2 cm<直径≤0.5 cm)和细根(直径<0.2 cm)采集分析样品。同一株标准木不同器官分别混合均匀取样,每个样品约取 500—1000 g。在室内,将分析样品置于 80 °C 恒温下烘干至恒重,经植物粉碎机粉碎、过 0.15 mm 筛,储存备用。

在每块样地对角线上均匀布设 5 个采样点,清除地表凋落物层,挖掘土壤剖面,沿着土壤剖面从下至上采集 0—20、20—40 cm 土层样品,在室内清除土壤样品的动植物残体和石砾后,将同一块样地 5 个采样点同一土层样品等量混合为 1 个样品,过 2 mm 土壤筛置于室内自然风干,过 0.25 mm 土壤筛,用于测定土壤有机 C、全 N 和全 P 含量。

2.2 样品分析方法

土壤、植物样品有机 C 用重铬酸钾-浓硫酸氧化法测定,全 N 用 K9840 自动凯氏定氮仪(山东海能科学仪器有限公司,山东济南,中国)测定,全 P 用王水酸熔钼锑抗比色法测定。每个样品测定 2 个平行样,取 2 个平行样的平均值作为该样品最终测定结果。

2.3 数据处理与统计分析

(1)用 Excel 统计各项指标的平均值和标准误差,图、表中的数据为平均值±标准误(Mean±SE),各树种器官各个指标以 5 株标准木的平均值作为最终结果;用双因素方差分析树种、器官及其相互作用对 C、N、P 含量及化学计量比的影响;用 Duncan 法进行多重比较, $P<0.05$ 表示显著影响, $P<0.01$ 表示极显著影响。C、N、P、C/N、C/P 和 N/P 的器官间和种间变异用变异系数(CV)表达。CV 越大,表明变量变异程度越大,计算公式如下:

$$CV(\%) = \frac{SD}{\bar{X}} \times 100$$

式中, SD 、 \bar{X} 分别为某指标的标准差、平均值, $CV \leq 20.0\%$ 属弱变异, $20.0\% < CV < 50.0\%$ 属中等变异, $CV \geq 50.0\%$ 属强变异。

(2) 用 $y = ax^b$ 方程计算 C、N、P 间的异速增长关系,将不同器官养分含量对数转化后,即为 $\log y = \log a + b \log x$, y 和 x 分别为各树种器官 C、N 或 P 含量, $\log a$ 为标准主轴(SMA)回归常数, b 为回归斜率。当 b 的 95% 置信区间(95% CI) 包含 1 时,则认为两种元素是等速增长,否则为异速增长,当 $b > 1$ 或 $b < 1$ 时,分别表示 y 相对于 x 增长快或慢的线性增长。即用同一器官(种间)的元素含量对数值间的相关关系,衡量树种间不同元素利用的趋同和趋异程度,紧密正相关表明不同树种对 C、N、P 的需求或利用趋同,无关或负相关表示需求或利用趋异;用器官间不同元素含量对数值间的相关关系衡量各树种器官间不同元素功能作用的耦联程度^[8]。

(3) 共同斜率和截距即共同异速增长指数和常数,具有共同斜率则表明不同器官间或树种间养分配比一致,在具有共同斜率基础上检验是否具有截距上的差异。以叶和枝的 N 和 P 关系为例,在叶和枝具有共同斜率的前提下,若两者具有共同截距则说明叶和枝在单位 N 含量下分配一致的 P 含量。若截距不同,说明在单位 N 含量叶和枝分配的 P 含量不一致^[21]。

方差分析采用统计软件 SPSS 22.0 完成,SMA 回归分析采用 Smatr 2.0 程序完成。采用 Origin 2021 软件做图。

3 结果与分析

3.1 各器官、各树种 C、N、P 含量及其计量比

3.1.1 各器官 C、N、P 含量及其计量比

由表 2 可知,器官、树种及两者交互作用对 C、N、P、C/N 和 N/P 存在显著影响($P < 0.05$)。表明器官间、树种间 C、N、P、C/N 和 N/P 差异显著,且器官间的差异随树种不同而显著变化。

表 2 器官、树种及其交互作用对 C、N、P 含量及其计量比的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of organs, tree species and their interactions on C, N, and P contents and their measurement ratios

因变量 Dependent variable	器官 Organs			树种 Tree species			器官×树种 Organs× Tree species		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
C	9	63.547	<0.001	3	115.238	<0.001	27	6.969	<0.001
N	9	261.616	<0.001	3	9.576	<0.001	27	3.716	<0.001
P	9	65.305	<0.001	3	5.907	<0.001	27	3.432	<0.001
C/N	9	93.105	<0.001	3	2.671	<0.05	27	1.627	<0.05
C/P	9	202.982	<0.001	3	27.941	>0.05	27	8.302	<0.001
N/P	9	34.233	<0.001	3	13.806	<0.001	27	4.803	<0.001

$P < 0.05$ 表示显著影响, $P < 0.01$ 表示极显著影响

从图 1 可以看出,细根 C 含量(359.07 g/kg)显著低于其他器官,而其他器官 C 含量相对均衡;叶 N、P 含量最高(分别为 13.88 g/kg 和 0.44 g/kg),其次是细根,心材最低(分别为 1.36 g/kg 和 0.06 g/kg);心材 C/N(369.91)、C/P(7826.29)显著高于其他器官,而叶 C/N(35.50)显著低于其他器官,细根 C/P(1085.53)最低,与叶、枝、皮、小根无显著差异;叶 N/P 最高(32.66),其次是心材,枝最低(11.87),枝与根头无显著差异。总体上,N、P 及 N/P 由代谢活性强器官(叶和细根)向周转慢速器官(边材、心材)减小,而 C/N 和 C/P 呈相反趋势。

3.1.2 各树种的不同器官 C、N、P 含量及其计量比

从表 3 可知,同一器官,针叶树种马尾松 C 含量(417.51—520.31 g/kg)高于阔叶树种,且大多器官达到差异显著水平($P < 0.05$),而常绿阔叶树种也普遍高于落叶阔叶树种;除树枝、边材、心材、粗根、小根外,4 个树种同一器官 N、P 含量差异显著($P < 0.05$);除大根、细根外,常绿阔叶树木荷、杜英同一器官 N 含量无显著差异,

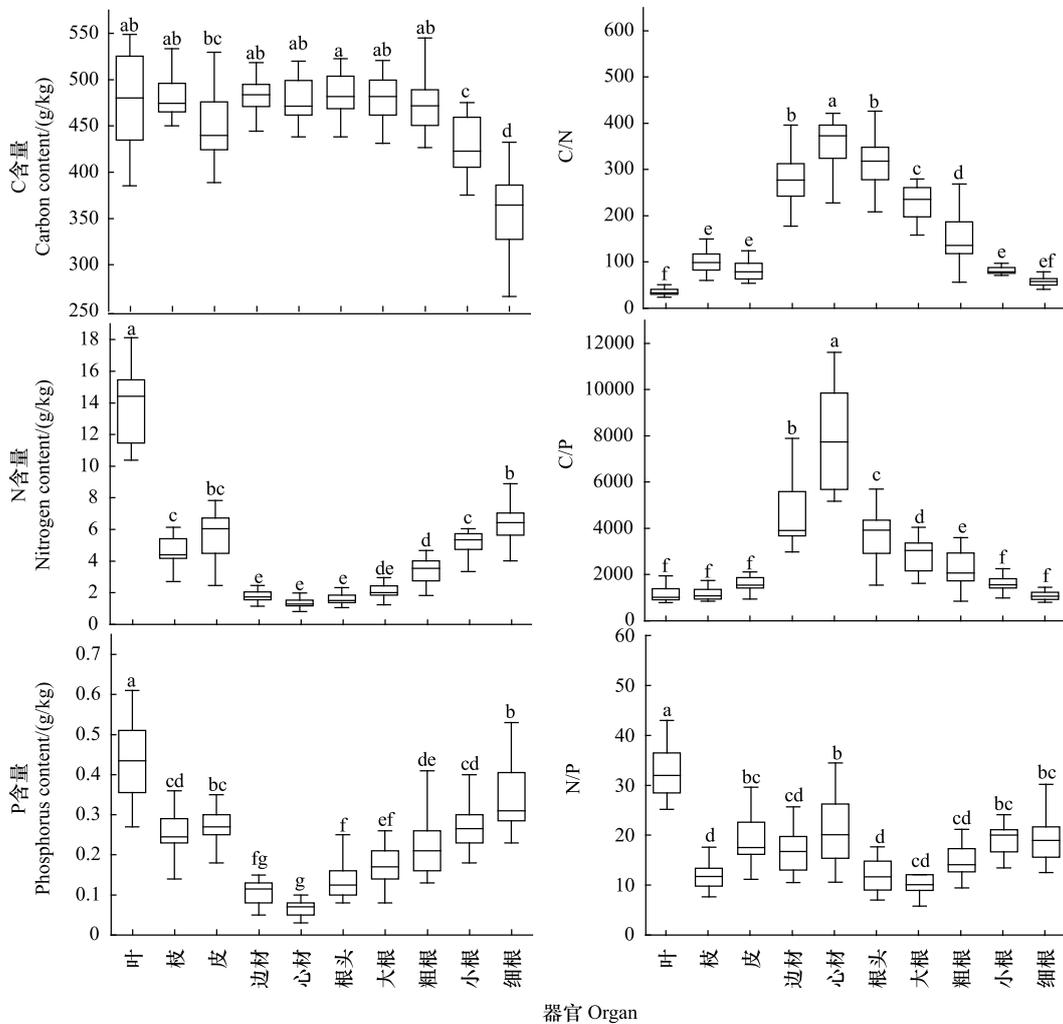


图1 各器官 C、N、P 含量及其计量比

Fig.1 C, N and P contents and their measurement ratios of each organ

误差线分别连接数据的最大值和最小值,每个“小方块”上下两端分别表示上四分位数和下四分位数,“小方块”中的横线表示中位数;不同小写字母表示器官间差异显著($P < 0.05$)

除叶外,常绿阔叶树木荷、杜英同一器官 P 含量也无显著差异。除少数器官外,4 个树种同一器官 C/N、C/P、N/P 差异显著($P < 0.05$)。

从表 3 还可看出,4 个树种 C、N、P 含量的器官算术平均值与林分平均值相差较大,两者相差分别超过了 6%、38%、26%,表明整株树的 C、N、P 含量不能使用简单算术平均值代替林分平均值。马尾松林分平均 C 含量(513.64 g/kg)显著高于 3 个阔叶树种,而枫香(454.08 g/kg)显著低于其他 3 个树种,常绿阔叶树种间无显著差异;马尾松林分平均 N 含量(4.20 g/kg)最高,但与枫香、木荷差异显著,而枫香(2.89 g/kg)最低,但与木荷无显著差异;马尾松林分平均 P 含量(0.04 g/kg)显著高于木荷,但阔叶树种间无显著差异;枫香的 C/N(160.16)显著高于马尾松、杜英,但与木荷无显著差异;4 个树种林分平均 C/P 无显著差异;枫香 N/P(15.59)显著低于其他树种,但其他树种间无显著差异;常绿阔叶树种木荷、杜英的 C、N、P 含量及其计量比均无显著差异。

3.2 器官间及种间的变异系数

3.2.1 各器官 C、N、P 含量及其计量比的种间变异系数

由图 2 可知,各器官 C 的 CV 为 2.03%—5.42%,明显低于 N(13.71%—26.15%)和 P(9.07%—35.11%)。

表 3 各树种的不同器官 C、N、P 含量及其计量比

Table 3 C, N, and P contents and their stoichiometric ratios of different organs in each tree species

器官 Organs	C 含量 Carbon content/(g/kg)				N 含量 Nitrogen content/(g/kg)				P 含量 Phosphorus content/(g/kg)			
	马尾松	枫香	木荷	杜英	马尾松	枫香	木荷	杜英	马尾松	枫香	木荷	杜英
	叶 Leaf	520.31a (26.9)	428.42b (17.79)	521.44a (12.51)	440.72b (38.98)	15.97a (1.81)	13.41ab (1.87)	11.81b (1.9)	14.35ab (1.94)	0.54a (0.09)	0.46a (0.07)	0.31b (0.04)
枝 Branch	523.75a (8.31)	462.64b (11.69)	472.84b (9.92)	467.46b (5.28)	4.94a (0.89)	5.23a (2.09)	3.91a (0.52)	4.97a (0.78)	0.25a (0.08)	0.27a (0.08)	0.26a (0.03)	0.24a (0.02)
皮 Bark	519.17a (8.37)	416.10c (18.99)	457.99b (13.12)	426.57c (7.66)	3.24c (0.69)	5.37b (0.75)	6.04ab (1.12)	7.03a (0.58)	0.21b (0.04)	0.29ab (0.03)	0.40a (0.19)	0.27ab (0.02)
边材 Sapwood	502.68a (9.66)	463.62c (14.61)	478.28bc (17.3)	484.21ab (2.28)	1.91a (0.45)	1.84a (0.33)	1.55a (0.25)	1.82a (0.41)	0.13a (0.02)	0.12a (0.02)	0.08a (0.04)	0.11a (0.04)
心材 Heartwood	509.95a (8.85)	464.63c (9.43)	482.34b (13.47)	457.10c (12.81)	1.52a (0.2)	1.44a (0.46)	1.26a (0.09)	1.20a (0.3)	0.05b (0.02)	0.08a (0.01)	0.05b (0.03)	0.07ab (0.01)
根头 Root apex	519.90a (4.38)	454.71c (13.79)	479.89b (11.06)	482.79b (8.20)	1.84bc (0.3)	2.21a (0.83)	1.43bc (0.22)	1.40c (0.25)	0.11a (0.02)	0.23b (0.05)	0.10b (0.01)	0.13b (0.02)
大根 Large root	509.90a (10.43)	448.61c (15.54)	474.42b (10.46)	476.37b (11.31)	2.20b (0.31)	1.81b (0.23)	1.90b (0.43)	5.23a (3.21)	0.20ab (0.04)	0.22a (0.04)	0.13c (0.03)	0.14bc (0.00)
粗根 Thick root	518.43a (28.48)	448.65bc (12.81)	422.18c (56.97)	476.50ab (11.59)	3.20a (0.58)	3.14a (0.62)	3.70a (2.28)	3.91a (0.36)	0.22a (0.04)	0.24a (0.02)	0.28a (0.16)	0.18a (0.03)
小根 Small root	469.84a (6.55)	401.92b (23.21)	401.05b (17.23)	443.59a (15.88)	5.67a (0.34)	5.30a (0.6)	4.62a (1.12)	5.17a (0.77)	0.32a (0.04)	0.27a (0.01)	0.26a (0.12)	0.24a (0.02)
细根 Fine root	417.51a (21.84)	367.95b (11.23)	291.18c (24.77)	359.66b (18.88)	6.42a (0.49)	6.48a (0.47)	4.72b (0.69)	7.78a (0.98)	0.43a (0.11)	0.37a (0.07)	0.27a (0.02)	0.30a (0.06)
器官平均 Mean of organs	501.14 (33.31)	435.73 (31.98)	448.16 (64.45)	451.50 (37.73)	4.69 (4.32)	4.62 (3.59)	4.09 (3.17)	5.29 (3.90)	0.25 (0.15)	0.26 (0.11)	0.21 (0.12)	0.21 (0.11)
林分平均 Mean of stands	513.64a (6.15)	454.08c (7.98)	479.20b (8.51)	472.11b (4.86)	4.20a (0.6)	2.89c (0.46)	3.23bc (0.19)	3.68ab (0.51)	0.21a (0.04)	0.19ab (0.03)	0.16b (0.03)	0.17ab (0.02)
器官 Organs	C/N				C/P				N/P			
	马尾松	枫香	木荷	杜英	马尾松	枫香	木荷	杜英	马尾松	枫香	木荷	杜英
	叶 Leaf	33.01b (4.84)	32.52b (5.08)	45.05a (6.96)	31.40b (6.71)	995.73b (214.15)	965.57b (176.84)	1699.52a (208.26)	1010.57b (117.98)	29.86b (2.90)	29.79b (3.67)	38.15a (4.72)
枝 Branch	88.85a (43.04)	98.17a (37.88)	107.54a (10.28)	89.55a (16.33)	995.38b (204.41)	1041.49b (179.02)	1538.09a (156.42)	1074.76b (120.92)	9.21c (1.28)	11.67bc (1.73)	14.46a (2.46)	12.11ab (1.40)
皮 Bark	165.97a (34.21)	78.96b (13.33)	77.93b (14.61)	61.06b (5.37)	2450.65a (457.20)	1415.22b (159.33)	1321.71b (513.08)	1529.06b (79.07)	14.91b (1.99)	18.16b (2.50)	16.83b (2.80)	25.27a (3.35)
边材 Sapwood	276.04a (75.06)	254.81a (43.78)	314.54a (49.12)	278.25a (64.08)	3891.71a (575.25)	3712.52a (572.68)	5823.75a (1763.20)	4909.23a (1793.24)	13.81a (3.22)	15.58a (4.55)	18.35a (4.05)	17.40a (3.21)
心材 Heartwood	340.96a (45.52)	354.12a (131.47)	383.02a (27.25)	401.55a (113.10)	10260.07a (3109.71)	5405.89c (326.96)	9532.65ab (3236.82)	6106.55bc (580.24)	30.39a (9.86)	16.60b (4.72)	25.14ab (9.33)	15.93b (3.34)
根头 Root apex	287.56ab (44.96)	233.09b (93.40)	340.55ab (59.18)	353.61a (69.71)	4446.42a (714.33)	1986.80b (521.54)	4527.51a (623.54)	3670.55a (460.84)	15.53a (2.54)	9.01b (1.77)	12.77ab (2.05)	10.78b (3.08)
大根 Large root	235.52a (35.97)	249.68a (25.84)	263.10a (72.91)	111.42b (66.33)	2566.90ab (556.50)	2080.04b (377.40)	3793.37a (1074.51)	3279.46ab (128.79)	10.84b (3.47)	8.28b (2.21)	11.87b (4.73)	24.13a (7.03)
粗根 Thick root	167.02a (33.45)	147.90a (32.05)	163.17a (108.90)	122.63a (12.29)	2372.41a (581.83)	1839.90a (133.47)	2079.86a (1395.92)	2676.76a (491.00)	14.15b (2.19)	12.83b (2.47)	12.95b (1.72)	21.89a (3.91)
小根 Small root	83.09a (5.66)	76.19a (4.87)	91.54a (29.70)	86.85a (11.08)	1449.32a (156.67)	1464.30a (136.68)	1683.17a (640.87)	1839.12a (89.30)	17.52a (2.70)	19.33a (2.80)	18.46a (2.39)	21.33a (3.26)
细根 Fine root	65.10a (1.64)	56.85ab (2.48)ab	63.06ab (14.63)	46.64b (5.39)	1007.76a (243.03)	1010.03a (164.45)	1089.03a (185.74)	1235.31a (200.13)	15.43b (3.37)	17.83b (3.28)	17.44b (1.75)	26.52a (3.36)
器官平均 Mean of organs	174.31 (106.63)	158.23 (107.74)	184.95 (127.98)	158.30 (134.59)	3043.64 (2806.13)	2087.18 (1417.40)	3308.87 (2698.46)	2733.14 (1748.20)	17.17 (7.23)	15.91 (6.21)	18.64 (7.87)	20.82 (6.84)
林分平均 Mean of stands	124.47b (19.53)	160.16a (25.17)	147.12ab (8.63)	130.36b (18.11)	2530.08a (462.73)	2495.66a (427.87)	3054.22a (403.32)	2802.50a (292.43)	20.28a (0.90)	15.59b (1.02)	20.72a (2.09)	21.66a (2.23)

不同小写字母表示不同树种间同一器官差异显著 ($P < 0.05$), 括号内数值为标准差

细根 C 的 CV 最高,其次是叶,根头最低;心材 N、P 的 CV 显著高于其他器官,叶 N 的 CV 最低,但与细根间无显著差异,小根 P 的 CV 最低,但与叶、枝、树皮间差异不显著。

各器官 C/N、C/P、N/P 的 CV 相近,分别为 11.12%—22.23%、14.91%—25.19%、12.15%—29.75%。心材 C/N、C/P 的 CV 最高,细根 C/N 和叶 C/P 的 CV 最低;大根 N/P 的 CV 最高,叶最低,但与细根、小根、枝、树皮差异不显著(图 2)。

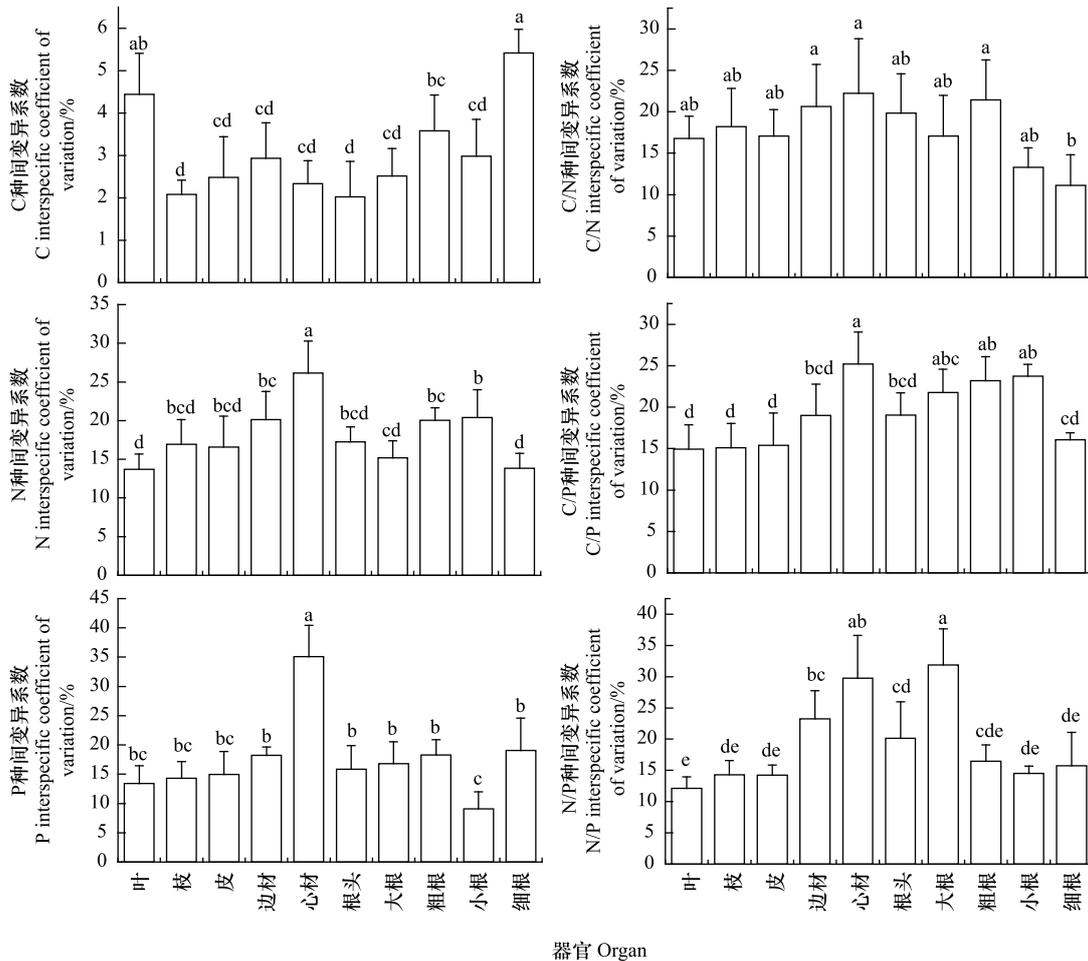


图 2 不同器官 C、N、P 含量及其计量比的种间变异系数

Fig.2 Coefficient of inter-specific variations (CV) of C, N, and P contents and their stoichiometric ratios in different organs

不同小写字母表示器官间差异显著 ($P < 0.05$)

3.2.2 各树种 C、N、P 含量及其计量比的器官间变异系数

如图 3 所示,4 个树种器官间 C 的 CV 为 2.70%—4.46%,明显低于 N (16.63%—27.11%) 和 P (12.84%—32.38%)。其中,各树种器官间 C 的 CV 无显著差异;木荷器官间 N 的 CV 最大,显著高于杜英,但与马尾松、枫香间无显著差异;木荷器官间 P 的 CV 显著高于枫香、杜英,但与马尾松间无显著差异。

4 个树种器官间 C/N、C/P、N/P 的 CV 相近,分别为 18.45%—23.40%、13.00%—28.98%、18.19%—19.74%。其中,各树种器官间 C/N、N/P 的 CV 无显著差异;木荷器官间 C/P 的 CV 最高,显著高于枫香、杜英,但与马尾松差异不显著(图 3)。

3.3 各器官 C、N、P 异速增长关系

从表 4 可以看出,各器官中,只有树皮 C、N 有显著的负异速增长关系 ($P < 0.05$),C 增长快于 N ($b < 1$);心材、根头、粗根 C、P 为显著的负异速增长关系 ($P < 0.05$),C 增长快于 P ($b < 1$),细根 C、P 为正异速增长关系

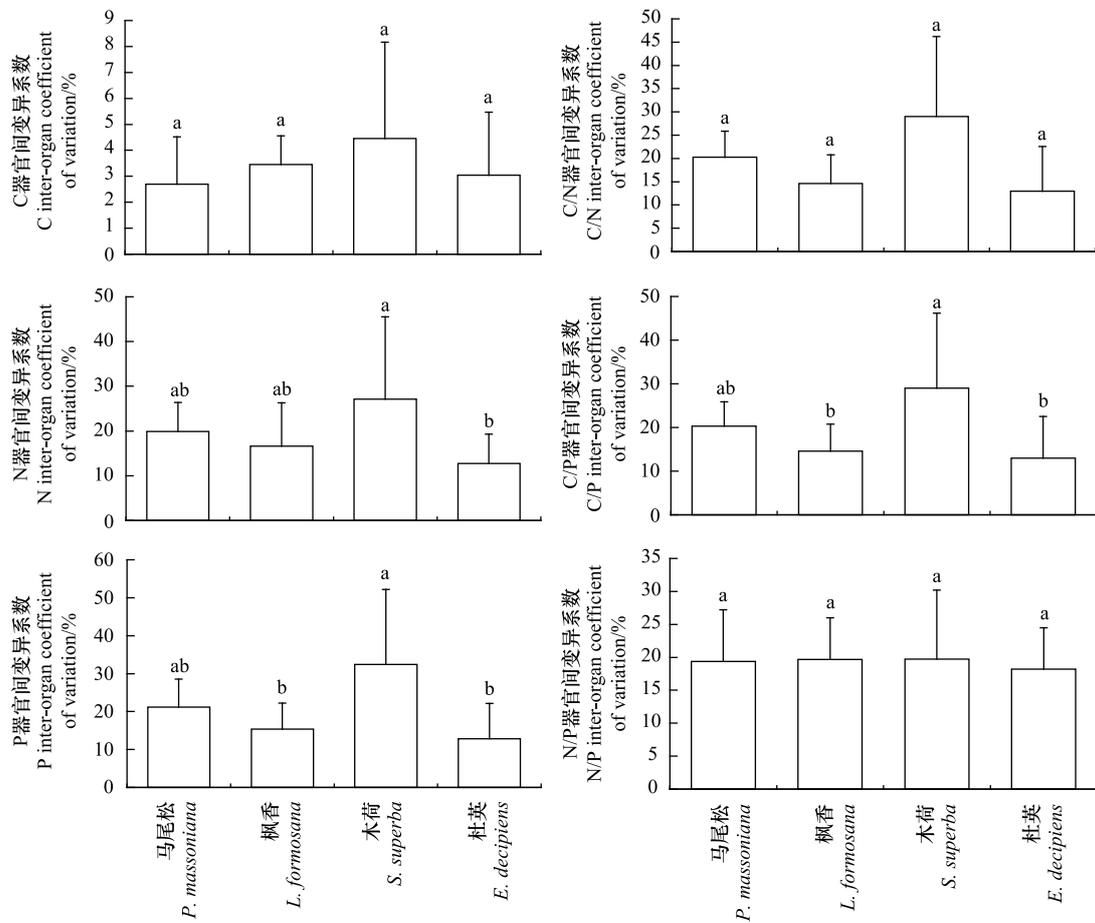


图 3 不同树种 C、N、P 含量及其计量比的器官间变异系数

Fig.3 Coefficient of different organs variations (CV) of C, N, and P contents and their stoichiometric ratios in different trees

($P < 0.05$), P 增长快于 C ($b > 1$), SMA 无共同斜率。除心材、大根、细根外,其它器官 N、P 具有显著的增长关系,叶、边材为正异速增长关系,P 增长快于 N ($b > 1$),枝、皮、根头、粗根和小根为等速增长,N、P 间斜率差异不显著 ($P > 0.05$),SMA 有共同斜率 1.12 ($P = 0.13$),但截距具有显著差异 ($P < 0.05$)。

表 4 各器官 C、N、P 含量的异速增长关系

Table 4 Allometric growth relationship of C, N and P contents of each organ

x, y	器官 Organs	n	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	截距 Intercept	R^2	P
$x = \log C, y = \log N$	叶	20	-1.575	(-2.516, -0.986)	5.351	0.037	0.415
	枝	20	-4.759	(-7.652, -2.960)	13.428	0.009	0.693
	皮	19	-3.623	(-5.052, -2.598)	10.335	0.562	0.000
	边材	20	-4.520	(-7.281, -2.805)	12.359	0.000	0.968
	心材	20	4.734	(2.954, 7.588)	-12.563	0.024	0.519
	根头	19	-5.282	(-8.505, 3.280)	14.400	0.066	0.290
	大根	15	7.500	(4.287, 13.123)	-19.772	0.034	0.514
	粗根	19	-3.116	(-4.860, 1.998)	8.838	0.195	0.058
	小根	12	2.072	(1.106, 3.882)	-4.741	0.095	0.328
	细根	12	1.452	(0.834, 2.528)	-2.909	0.314	0.058

续表

x, y	器官 Organs	n	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	截距 Intercept	R^2	P
$x = \log C, y = \log P$	叶	20	-2.247	(-3.587, -1.408)	5.643	0.041	0.391
	枝	20	-4.241	(-6.628, -2.714)	10.771	0.131	0.116
	皮	19	-3.417	(-5.38, -2.170)	8.517	0.157	0.093
	边材	18	7.451	(4.57, 12.149)	-20.957	0.079	0.258
	心材	20	-7.725c	(-11.84, -5.041)	19.476	0.210	0.042
	根头	20	-6.888c	(-9.906, -4.790)	17.621	0.438	0.001
	大根	15	-5.973	(-10.515, -3.393)	15.236	0.010	0.720
	粗根	19	-3.146ab	(-4.624, -2.141)	7.731	0.406	0.003
	小根	12	2.858	(1.503, 5.436)	-8.094	0.047	0.500
	细根	12	1.774a	(1.087, 2.895)	-5.005	0.477	0.013
	$x = \log N, y = \log P$	叶	20	1.427	(1.046, 1.950)	-1.994e	0.592
枝		20	0.891	(0.616, 1.290)	-1.196d	0.416	0.002
皮		19	0.943	(0.637, 1.396)	-1.231d	0.382	0.005
边材		18	1.750	(1.145, 2.673)	-1.401bcd	0.322	0.014
心材		20	-1.632	(-2.629, -1.014)	-1.024	0.000	0.994
根头		19	1.230	(0.827, 1.828)	-1.132a	0.367	0.006
大根		15	-0.796	(-1.405, -0.451)	-0.510	0.001	0.894
粗根		19	1.010	(0.688, 1.482)	1.192c	0.409	0.003
小根		12	1.380	(0.816, 2.334)	-1.552d	0.391	0.030
细根		12	1.222	(0.663, 2.252)	-1.450	0.149	0.215

n : 样本数 the number of samples; R^2 : 决定系数 Determination coefficient; $P < 0.05$ 表示异速增长关系达到显著水平, 不同小写字母表示不同器官间差异显著 ($P < 0.05$)

3.4 各树种 C、N、P 异速增长关系

从表 5 可以看出, 4 个树种中, 仅杜英各器官 C、N 之间具有显著的负异速增长关系 ($P < 0.05$), C 增长快于 N ($b < 1$); 木荷和杜英各器官 C、P 间均具有显著的负异速增长关系 ($P < 0.05$), C 增长快于 P ($b < 1$), 两者间的斜率与截距均无显著差异 ($P > 0.05$)。4 个树种各器官 N、P 间均有显著的正异速增长关系 ($P < 0.05$), N 增长快于 P, 且各树种间斜率差异显著 ($P < 0.05$)。

表 5 各树种 C、N、P 含量的异速增长关系

Table 5 Allometric growth relationship of C, N and P contents of each tree

x, y	器官 Organs	n	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	截距 Intercept	R^2	P
$x = \log C, y = \log N$	马尾松	45	-11.318	(-15.238, -8.406)	31.130	0.037	0.206
	枫香	41	-13.165	(-18.096, -9.578)	36.160	0.002	0.766
	木荷	44	-5.184	(-7.018, -3.829)	14.260	0.024	0.315
	杜英	43	-9.833	(-12.865, -7.515)	26.690	0.256	0.001
$x = \log C, y = \log P$	马尾松	43	-10.868	(-14.650, -8.063)	28.670	0.077	0.071
	枫香	41	-9.480	(-13.035, -6.895)	25.000	0.001	0.880
	木荷	45	-5.191a	(-5.191, -6.933)	13.000a	0.090	0.045
	杜英	43	-6.825a	(-6.825, -9.011)	17.390a	0.204	0.002
$x = \log N, y = \log P$	马尾松	43	0.972a	(0.831, 1.136)	-1.241	0.754	0.000
	枫香	44	0.714ab	(0.607, 0.840)	-1.042	0.725	0.000
	木荷	44	0.994c	(0.843, 1.173)	-1.266	0.716	0.000
	杜英	43	0.694c	(0.614, 0.786)	-1.143	0.846	0.000

不同小写字母表示不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

4 讨论

本研究是在土壤发育、经营历史基本一致的植被恢复示范基地内进行,减少了环境(包括土壤、地形、气候等)异质性的影响,不同生活型树种各器官养分含量和化学计量比以及 CV、异速增长关系的差异能更准确地反映它们因遗传适应反应而形成的养分分配策略及其对环境的适应机制。

4.1 C、N、P 含量及其计量比在器官间、树种间的差异及其分配策略

不同器官具有不同的功能和生理特点,同一树种各器官间养分含量的分配和权衡与器官功能特性、生理过程紧密相关^[22]。本研究中,4 个树种各器官 C 含量相对均衡(图 1),可能是由于 C 作为基本元素,器官间保持稳定,主要用于构建组织结构及作为底物和能量来源参与各种生理生化过程^[23],这也是器官间或种间 C 含量的 CV 较小,低于 6%,属于弱变异的原因。但细根 C 含量显著低于其他器官,与 Zhang 等的研究结果^[7]一致,究其原因可能是:(1)本研究区林地土壤 P 有效性偏低,使得植物根际微生物活动及根际分泌物受到限制,进而影响细根对 C 的摄入^[24];(2)细根是根系最活跃、最敏感的部分,担任营养元素、水分吸收、运输、转化及一定的支撑作用,具有较高的呼吸速率和较快的周转速率^[25],消耗大量的 C,这正是细根维持较高 N、P 含量以保证各种代谢活动正常运行的原因。本研究 10 个器官中,叶、细根 N、P 含量较高,是因为叶作为光合作用等生理过程的重要器官,储存较多与光合作用相关的酶及 rRNA,承担有机化合物合成、储藏等功能^[7],而 N、P 是这些酶和 rRNA 的重要组成^[26-27]。此外,由于叶含有大量的叶绿素、生物膜结构、光合所需酶等代谢活跃物质,因而叶 N、P 含量显著高于细根^[8]。树干的边材具有导管、管胞,起输导和支持作用,还有一些薄壁细胞用于贮藏养分,心材由死细胞组成,失去生理活性,两者属于慢速周转器官,结构相对稳定,代谢活性低^[28],因此 N、P 含量较低,且心材 N、P 含量低于边材,与 Meerts 等的研究结果^[29]一致。枝、皮、大根等器官具有运输养分或水分的作用,具有一定的代谢活性,N、P 含量相对高于边材、心材,低于叶、细根。大部分植物主要吸收利用硝态氮形态的 N,正磷酸盐形态的 P,硝态氮和正磷酸盐通过木质部向上运输过程暂时储存于枝、皮的筛管^[30-31],在植物生长旺盛时期,对 N、P 需求量增大,枝、皮储存的 N、P 转移到叶等代谢器官保证植物正常的生理活动^[32],导致 N、P 含量降低而低于代谢器官叶、细根。代谢旺盛器官 N、P 含量高,代谢活动弱器官 N、P 含量低,与大尺度植物组织 N、P 分配格局^[7,33]一致,因此估算整株或生态系统水平 C、N、P 储量时应采用各器官含量才能更准确地反映实际情况。

本研究中,4 个树种叶 C 含量均值(477.72 g/kg)与我国东部南北样带森林叶均值(480.0 g/kg)相近,略高于全球陆地植被 C 含量均值(461.6 g/kg)^[34-35]。但叶 N 含量均值(13.88 g/kg)显著低于全球植物叶 N 均值(20.1 g/kg)^[36],可能是因为本研究区地处中低纬度,植物叶 N 含量较低^[37]。本研究中,叶 P 含量均值(0.44 g/kg)显著低于全球(1.8 g/kg)及我国植物叶均值(1.5 g/kg)^[34],是由于本研究林地土壤 P 含量偏低(表 1),而且是酸性红壤,质地黏重,富含铁、铝氧化物,对 P 有较强的固持作用,土壤 P 有效性偏低,植物受 P 限制性作用明显,这也正是本研究植物叶 N/P 偏高的主要原因。

植物器官养分元素计量比能反映植物对环境适应的生态策略^[38],也反映植物器官的功能分化特征^[8]。与其他器官相比,叶 C/N、C/P 较低,可能是受土壤 N、P 含量的影响^[39]。细根 C/N、C/P 也较低,是细根 C 含量较低,N、P 含量较高所致。而边材和心材 C/N、C/P 较高,可能是因为边材、心材是树干重要部分,也是植物储存 C 的重要场所,C 含量较高^[30],而 N、P 含量较低所致。叶 N/P 常作为判断 N、P 对植物生长的限制程度^[40]。本研究 4 个树种叶 N/P 均值为 32.36,表明 4 个树种主要受 P 限制,与亚热带红壤区植物受 P 限制^[39]一致。叶和细根分别是代谢旺盛的地上器官和地下器官,树皮承担将养分从地下输送到地上的重要作用,含有更多的核糖体和蛋白质,保证植物正常的生命活动,N/P 均较高^[8]。本研究还发现,心材 N/P 也较高,表明心材生长过程受 P 限制的影响比 N 更大。皮、枝也是输送养分的重要媒介,将光合产物输送到其他器官,粗根和大根为非代谢器官,主要承担水分吸收与运输,积累养分^[41],但通常不会长期积累,对 N、P 利用也不活跃,导致 N/P 较低。

植物由多个器官构成,体内一系列生理活动往往通过多个器官相互协作共同完成。本研究中,同一器官,不同生活型树种具有不同的养分含量及化学计量比(表 3),表明同一环境下不同生活型树种养分分配和利用策略不同。针叶树马尾松各器官及林分平均 C 含量均高于 3 个阔叶树种,一方面是由于马尾松木质素和脂肪类物质含量较高,C 含量普遍较高^[41],同时马尾松特殊的养分获取方式使其具有较高的 C 贮存能力,适应养分贫瘠的环境;另一方面是由于马尾松属于外生菌根(ECM)树种,具有较高根系分泌速率,为根际土壤微生物生长和繁殖提供丰富 C 源^[42]。此外,马尾松也具有较高的 N、P 含量,特别是针叶(表 3),可能是由于在生长早期马尾松将更多的 N、P 分配到针叶提高光合能力,从而满足其较快的生长速率。4 个树种中,落叶阔叶树枫香 N 含量最低,C/N 最高,表明枫香在生长早期具有较高的 N 利用效率,同时枫香也具有较高的 P 含量,仅次于马尾松,相对较低的 C/P 和 N/P,是由于落叶阔叶树种多为快速投资-收益型树种,需要较高的 N、P 含量和较低的 N/P 满足自身快速的生长策略^[13],符合“生长速率假说”,N/P 较低同时也表明枫香生长过程受 P 限制影响较小。4 个树种 C/P 无显著差异,表明 4 个树种对同一 P 限制土壤环境的响应相似。本研究中,常绿阔叶树种木荷、杜英的 C、N、P 含量及其化学计量比均无显著差异,表明同一环境下相同生活型树种具有相似的养分分配和利用策略。

4.2 各器官、各树种 C、N、P 含量及其计量比变异和适应机制

植物长期进化过程中为适应特定的生长环境通过不断调整和改变自身的养分配置,形成相应的养分分配规律,研究植物不同器官及树种养分变异特征有助于理解植物的生态适应机制^[43-44]。植物对不同元素的分配和权衡在器官水平上有所差异,不同器官养分元素化学计量比的 CV 与其功能特性相关^[12]。本研究中,无论是器官间还是种间 C 含量的 CV 低于 6%,属于弱变异,与 Ågren^[27]、陈婵等^[43]的研究结果一致。N、P 作为限制性营养元素,CV 更多受到器官功能特点、树种遗传特性的影响。本研究中,N、P 的 CV 较大且器官间差异显著,叶 N、P、N/P 的种间 CV 均较小,说明叶 N、P 的稳定性较强,与现有的研究结果^[8,44]一致,代谢活性高的器官具有更强的内稳态,最活跃器官在植物生长的特定阶段需要执行一定的重要功能,如增加对限制性元素的吸收或增加潜在的繁殖成功率及完成正常的代谢活动,因此维持活跃器官营养及其化学计量的平衡对植物生存至关重要。根据限制元素稳定性假说^[45]、叶养分含量稳定假说^[46]及相关研究结果,活跃器官采取保守养分分配策略适应外界环境,因此活跃器官限制性元素变化幅度相对较小。本研究中,枝 N、P 及 C/N、C/P、N/P 的 CV 与叶很相近,枝是 N、P 交换及运输的主要场所,与叶相连,N、P 通过枝输送到叶,因此枝的变异与叶相近^[43]。大部分器官 P 的种间 CV 无显著差异,表明 P 限制下种间 P 含量较稳定,可能是 4 个树种适应 P 限制的一种对策。心材 N、P、C/N、C/P 和 N/P 的种间 CV 均较大,与现有的研究结果^[8]一致。根据植物养分优先分配理论^[7],植物将营养优先分配到代谢旺盛器官以确保生长,当养分供应有限时,植物将心材等一些储存器官的营养输送到代谢旺盛器官,满足各种代谢活动。此外,代谢活性低的器官营养元素对环境变化比较敏感,在长期适应过程植物不断调整和改变营养元素含量及其化学计量比而提高对环境的适应性。

不同生活型树种生理特性、生活史策略等方面的差异,导致养分元素稳定性和变化规律不同。本研究中,4 个树种 10 个器官 C 含量均为弱变异性且 CV 无显著差异,表明 C 作为构成生物体的基本元素,不同树种各器官 C 含量相对稳定,需要 C 维持正常的组织结构和生命活动。4 个树种器官间 N、P 的 CV 差异明显,从弱变异性到中等变异性,其中木荷最大,为中等变异性,杜英最小,为弱变异性,表明在生长早期,常绿阔叶树杜英、木荷 N、P 可塑性不同,杜英通过维持自身的 N、P 稳定性来提高对环境的适应能力,而木荷对环境的适应较强,通过较强的元素可塑性调整各个器官的 N、P 含量以适应低 P 环境,马尾松 P 的 CV 仅次于木荷,也是中等变异性,表明马尾松对低 P 环境也具有较强的适应能力。研究表明,马尾松可通过调整针叶非结构性碳水化合物(NSC)的积累与分配提高针叶 N、P 含量以适应干旱环境,因为 P 含量高可促进 NSC 含量波动及可溶性糖与淀粉间的相互转化,从而增强耐旱能力^[18]。本研究中,4 个树种器官间 C/N、N/P 的 CV 无显著差异,但木荷器官间 C/P 的 CV 高于其他 3 种树种,可能与木荷通过较高的 P 利用效率促进根部发育从而提高自身吸收能力有关^[47]。

4.3 器官间的异速增长关系和 N 和 P 分配策略

植物吸收养分过程中,各器官采取不同的适应策略分配营养元素以优化生长和适应环境。器官间 C、N、P 的异速增长是植物在器官水平上分配这些元素以协调植物养分分配的重要机制^[12]。本研究中,大部分器官的 C 与 N、P 不存在显著异速增长关系,表明大部分器官 C 与 N、P 间的分配是保守的。但树皮 C、N 具有显著负异速增长关系,即 N 随 C 增加而成非比例地减少,且 C 的增速快于 N,可能是因为树皮除输送养分外,还作为一种保护组织,具防冻防暑及防病虫害,早期生长需要大量 C 构建和维持组织结构,导致 C 增长快于 N^[48]。心材、根头、粗根和细根的 C、P 也具有显著异速增长关系,且斜率间差异显著,表明器官间养分分配不一致:心材、根头、粗根 C 增速快于 P,而细根可能由于是最活跃的地下器官,具有巨大的吸收表面积,生理活性强,P 增速快于 C。“生长速率假说”认为:生物快速生长阶段需要投入更多富 P 的 rRNA 支持蛋白质合成以完成养分和水分的吸收等生理活动^[49]。与心材、根头、粗根相比,分配单位 C 含量,细根需要更多的 P 满足旺盛的代谢需求。

植物维持最佳代谢活动和最大适应度主要通过协调 N、P 吸收和分配^[50]。本研究中,除心材、大根、细根外,大部分器官 N、P 具有显著的异速增长关系,且 N、P 之间有共同斜率,但没有共同截距,表明器官间基于单位 N 含量所分配的 P 含量不一致:叶、边材 N、P 具有显著的正异速增长关系,即叶、边材 N、P 不成比例增加,N 增速小于 P。可能与叶是代谢功能主导组织,养分循环速率快有关,因为光合作用的磷酸化中间体和暗反应中 C 分配对 P 需求更大,导致叶生长过程对 P 需求大于 N^[51]。边材作为主要储存器官,随树木年龄或直径增长,面积不断增加,树冠越来越大,维持整个树体生理活动需要的输导组织越来越多,对 P 需求增大^[13]。枝、皮、根头、粗根和小根 N、P 均为等速增长,表明这些运输器官 N、P 的变化速率始终保持相等,在 N、P 利用、分配上具有协调性。但细根 N、P 未表现出显著的异速增长关系,与周永娇等的研究结果^[21]不同,表明同一环境下细根 N、P 权衡机制不同,反映 N、P 限制性元素的利用和分配与各器官功能特性有关。

4.4 树种间的异速增长关系和 N 和 P 分配策略

不同生活型树种的生活史策略具有快慢投资差别,可能造成不同树种对养分分配和利用上的差异。本研究中,常绿阔叶树杜英 C 与 N、P 具有显著的负异速增长关系,且 C 增速快于 N、P,可能是由于 C 含量与植物的防御能力有关。样地调查发现,与其它 3 种树种相比,杜英生长相对缓慢,生长过程中通过光合作用制造有机物并储存,从而增强自身抗逆性^[52]。木荷、杜英 C、P 间的斜率与截距无显著差异,表明同一生活型树种 C、P 分配和利用具有一致性。4 个树种 N、P 具有显著的异速增长关系,但无共同斜率,表明 4 个树种 N、P 的变化速率不一致。马尾松和木荷 N、P 为等速增长,表明两者生长过程 N、P 增长速率相等,对 N、P 需求趋同,而枫香和杜英 N、P 为正异速增长,表明 N、P 不成比例增加,N 增速快于 P。落叶阔叶树一般生长速率较快,需要较高 N、P 含量实现快速的资源获取及较强养分运输与输导能力^[13]。但本研究区林地土壤 P 相对匮乏,导致枫香 N 增长快于 P。有研究指出,植物会通过增加根际土壤磷酸酶活性促进对 P 的吸收,可以在一定程度上缓解 P 限制,而植物磷酸酶 N 含量较高(约为 15%),需要大量的 N 才能产生磷酸酶。杜英可能通过摄取大量的 N 生成磷酸酶获取 P,导致 N 增长快于 P^[42]。表明同一环境下不同生活型树种 N、P 分配具有不同的适应策略,可能与树种自身生物学特性有关。

5 结论

亚热带降雨量充沛,土壤抗蚀性差、养分含量低,器官间养分分配既相互联系又存在差异,不同生活型树种采取不同生态适应策略。代谢活性强的器官叶 N、P 含量最高,C/N 显著低于其他器官,慢速周转器官心材 N、P 含量最低,C/N、C/P 显著高于其他器官。不同生活型树种器官间养分含量不同,表明同一环境下不同生活型树种养分分配和利用策略不同。无论是种间还是器官间,C 含量 CV 较低,是植物体内最稳定的元素,而 N、P 含量 CV 较高,特别是 P,与土壤 P 限制有关。

叶、边材 N 和 P 具有显著的正异速增长关系,且 P 增速快于 N,枝、皮、根头、粗根和小根 N 和 P 为等速增

长,与各器官功能特性有关;针叶树马尾松和常绿阔叶树木荷 N 和 P 分配为等速生长,落叶阔叶树枫香和常绿阔叶树杜英 N 和 P 为正异速生长,且 N 增速快于 P,与树种自身生物学特性有关。

本研究主要探讨亚热带 4 个树种的养分分配和利用,揭示 4 个树种器官间养分的分配规律及其对亚热带丘陵区的适应特征,未涉及植物器官的其他功能性状及环境影响因子,今后需要结合外部适应特征及环境影响因素,进一步明确亚热带不同生活型树种对环境适应的外部与内部协同与权衡关系;同时,也由于本研究的 4 个树种林分仍处于幼龄期,其养分含量和化学计量比以及 CV、异速增长关系主要代表 4 个树种生长早期的养分分配策略和适应机制,随林分年龄增长,4 个树种的养分分配策略及其对环境的适应机制可能还会有一定的变化。

参考文献 (References):

- [1] 戚德辉,温仲明,王红霞,郭茹,杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [2] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. Ecology Letters, 2005, 8(6): 636-642.
- [3] Reed S C, Yang X J, Thornton P E. Incorporating phosphorus cycling into global modeling efforts: a worthwhile, tractable endeavor. New Phytologist, 2015, 208(2): 324-329.
- [4] 邢磊,刘成功,李清河,段娜,李慧卿,孙高洁. 基于白刺个体大小的生态化学计量模型. 应用生态学报, 2020, 31(2): 366-372.
- [5] Hendricks J J, Nadelhoffer K J, Aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. Trends in Ecology & Evolution, 1993, 8(5): 174-178.
- [6] Jha P, Prasad Mohapatra K. Leaf litterfall, fine root production and turnover in four major tree species of the semi-arid region of India. Plant and Soil, 2010, 326(1): 481-491.
- [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] 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.
- [9] 李俊慧,彭国全,杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤维率对展叶效率的影响. 植物生态学报, 2017, 41(6): 650-660.
- [10] 黄爱梅,方毅,孙俊,李锦隆,胡丹丹,钟全林,程栋梁. 武夷山不同海拔毛竹细根功能性状. 生态学报, 2023, 43(1): 398-407.
- [11] 于江珊,宋沼鹏,侯继华. 氮添加对天然油松林油松不同器官 N-P 分配策略的影响. 生态学报, 2022, 42(2): 732-741.
- [12] 杨婷,钟全林,李宝银,程栋梁,徐朝斌,余华,邹宇星. 3 种功能型林木幼苗叶片与细根碳氮磷化学计量特征及其异速关系. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4051-4057.
- [13] 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.
- [14] Li H L, Xu F L, Wang W L, Ma L H, Niu R L, Gao X, Li X X, Zhang P, Ma X, Chen H K. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C: N: P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China. PLoS One, 2017, 12(9): e0185163.
- [15] 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.
- [16] Jin Y, Russo S E, Yu M J. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. Journal of Ecology, 2018, 106(4): 1634-1645.
- [17] 李坚锋,潘萍,欧阳勋志,彭松立,邓文平,宁金魁. 庐山常绿阔叶林种间联结性及物种共存机制. 生态学杂志, 2022, 41(8): 1474-1481.
- [18] 林恬,郑怀舟,朱锦懋. 隔离降雨对马尾松针叶非结构性碳水化合物和碳、氮、磷的影响. 生态学报, 2022, 42(18): 7641-7651.
- [19] 李可见,白青松,尧俊,汪迎利,连辉明,张谦,何波祥,蔡燕灵. 我国木荷培育和利用研究进展. 林业与环境科学, 2021, 37(6): 182-189.
- [20] Chen J L, Fang X, Wu A C, Xiang W H, Lei P F, Ouyang S. Allometric equations for estimating biomass of natural shrubs and young trees of subtropical forests. New Forests, 2024, 55(1): 15-46.
- [21] 周永姣,王满莹,王钊颖,朱国洁,孙俊,钟全林,程栋梁. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(14): 4975-4984.
- [22] Wang R L, Wang Q F, Zhao N, Yu G R, He N P. Complex trait relationships between leaves and absorptive roots: coordination in tissue N concentration but divergence in morphology. Ecology and Evolution, 2017, 7(8): 2697-2705.
- [23] 陈蓉,王韦韦,曹丽蓉,陈铭,陈光水,姚晓东,王小红. 马尾松和杉木人工林细根碳氮磷化学计量特征随土层深度的变化. 生态学报, 2023, 43(9): 3709-3718.

- [24] Wen Z H, White P J, Shen J B, Lambers H. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytologist*, 2022, 233(4): 1620-1635.
- [25] 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.
- [26] 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 L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, 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.
- [27] Ågren G I. The C: N: P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [28] 杨保国, 贾宏炎, 郝建, 李运兴, 庞圣江, 刘士玲, 张培, 牛长海, 蔡道雄. 不同林龄柚木人工林心边材生长变异特征. *林业科学*, 2020, 56(1): 65-73.
- [29] Meerts P. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review. *Annals of Forest Science*, 2002, 59(7): 713-722.
- [30] 徐隆华, 姚步青, 王文颖, 马真, 石国玺, 周华坤. 矮蒿草甸主要植物不同器官对氮素的吸收及分配特征研究. *西北植物学报*, 2018, 38(5): 957-966.
- [31] Zhao H, He N P, Xu L, Zhang X M, Wang Q F, Wang B, Yu G R. Variation in the nitrogen concentration of the leaf, branch, trunk, and root in vegetation in China. *Ecological Indicators*, 2019, 96: 496-504.
- [32] 刘存歧, 李昂, 李博, 王军霞, 张亚娟, 刘莎. 白洋淀湿地芦苇生物量及氮、磷储量动态特征. *环境科学学报*, 2012, 32(6): 1503-1511.
- [33] Li A, Guo D L, Wang Z Q, Liu H Y. Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Functional Ecology*, 2010, 24(1): 224-232.
- [34] 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 W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [35] 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学统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- [36] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [37] 马露莎, 陈亚南, 张向茹, 杨佳佳, 安韶山. 黄土高原刺槐叶片生态化学计量学特征. *水土保持研究*, 2014, 21(3): 57-61, 67.
- [38] 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.
- [39] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, West China. *Oecologia*, 2013, 171(2): 583-590.
- [40] 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): 187-197.
- [41] 李斌, 方晰, 田大伦, 项文化, 闫文德, 康文星, 邓湘雯. 湖南省现有森林植被主要树种的碳含量. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(1): 71-78.
- [42] Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1363-1371.
- [43] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栎, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [44] 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.
- [45] 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.
- [46] 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.
- [47] 熊静, 虞木奎, 成向荣, 汪成, 邹汉鲁. 光照和氮磷供应比对木荷生长及化学计量特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(6): 2140-2150.
- [48] Sardans J, Peñuelas J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1741-1761.
- [49] Robert W. Sterner and James J. Elser. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 2002.
- [50] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns//*Advances in Ecological Research*. Amsterdam: Elsevier, 1999: 1-67.
- [51] Wang Z Q, Gong H Y, Sardans J, Zhou Q P, Deng J M, Niklas K J, Hu H F, Li Y L, Ma Z Q, Mipam T D, Peñuelas J. Divergent nitrogen and phosphorus allocation strategies in terrestrial plant leaves and fine roots: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2022, 110(11): 2745-2758.
- [52] 董雪, 许德浩, 韩春霞, 海鹭, 刘源. 天然沙冬青器官生态化学计量特征对异质生境的响应. *生态学报*, 2024, 44(2): 858-869.