

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2020.06.010

# 中国针叶林优势树种叶片氮磷钾生态化学计量特征及内稳态分析

邓博文<sup>1</sup>, 许瑶瑶<sup>1</sup>, 陈逸飞<sup>1</sup>, 张 硕<sup>1</sup>, 郑德祥<sup>1\*</sup>,  
廖晓丽<sup>2</sup>, 林仁忠<sup>3</sup>, 靳少非<sup>2,4</sup>

(1. 福建农林大学林学院, 福建 福州 350002; 2. 闽江学院地理科学系, 福建 福州 350108; 3. 顺昌县国有林场, 福建 顺昌 353200; 4. 华东师范大学崇明生态研究院, 上海 202162)

**摘要:** [目的] 探索中国针叶林植物叶片生态化学计量在大尺度空间格局下的变化特征, 研究其化学计量稳态性特点。[方法] 通过文献检索收集中国针叶林优势树种叶片及土壤氮(N)、磷(P)和钾(K)元素数据, 分析中国针叶林叶片化学计量特征, 对不同环境因子进行叶片化学计量特征贡献率分析, 讨论中国针叶树种对环境的适应性及内稳态特征。[结果] 中国针叶林优势树种叶片 N、P、K 含量大小为  $N > K > P$ ; N/P 平均为 15.48; 土壤中, 土层 0~20 cm 的 N、N/P、N/K 与其他土层间差异显著。中国针叶林优势树种叶片生态化学计量特征与环境因子之间具有显著的关系, 在影响叶片 N、K 含量的各因子中, 纬度贡献率最高, 分别为 19.18%、25.08%; 影响叶片 P 含量的因子中, 水热指数贡献率最高, 为 12.75%; 对 N/P、N/K、P/K 影响最大的分别为年降雨量、土壤 40~60 cm 深度 N/K 值、年降雨量。通过叶片内稳态分析, 除 N 含量外, 中国针叶林优势树种叶片生态化学计量特征均呈绝对稳态。[结论] 我国优势针叶树种叶片化学计量特征受到纬度、土壤因子、降水因子与温度因子共同作用, 叶片化学计量特征的稳态性特征表明我国优势针叶树种能够稳定适应土壤环境特征。

**关键词:** 生态化学计量学; 针叶林; 叶片养分; 内稳态

**中图分类号:** S718.5; S714

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2020)06-0081-07

生态化学计量学是研究生态系统中养分平衡的科学, 为研究植物-环境相互作用提供了良好的指标和研究方向<sup>[1-3]</sup>。探究植物叶片 N、P、K 与环境因子的相关性, 有利于挖掘植物关键生物元素循环规律, 为研究植物的元素平衡吸收利用提供理论依据<sup>[4-5]</sup>。在气候变化、植物生理生化作用、土壤地球化学分布特征、植物群落组成等多重因素影响下<sup>[6-8]</sup>, 森林生态化学计量存在着纬向变化特征, 如对全球 452 个点、1 280 种植物、5 087 个观测值的研究发现, 随着纬度的增加, 平均温度降低, 植

物叶片 N、P 含量增加, N/P 比下降<sup>[7]</sup>。对中国区域及中国东部南北样带植物 N、P 含量的研究结果也显示, 叶片 N、P 含量呈现随纬度降低而减少的趋势, 但 N/P 无显著变化<sup>[9-11]</sup>。目前, 对于另一关键化学计量元素 K 与其他营养元素的生态化学计量分析未得到广泛研究<sup>[12]</sup>。

针叶林在我国各气候带内均有分布, 共 6 科 30 属约 200 种, 其广阔的跨气候带的分布特征为研究针叶林生态化学计量空间大尺度变化特征提供了研究素材<sup>[13]</sup>, 对探究针叶树种叶片化学计量特征

收稿日期: 2019-10-21 修回日期: 2020-08-05

基金项目: 国家自然科学基金青年项目“模拟氮沉降对我国北方泥炭地植硅体碳汇潜力的影响研究”(41701099); 福建农林大学科技创新专项《森林经营活动对林分生长及碳汇影响分析》项目资助(KHF170002)

\* 通讯作者: 郑德祥(1975—), 男, 副教授, 博士, 主要研究方向: 森林可持续经营, 电话: 13115905073, E-mail: fjzdx@126.com

纬向变化具有重要意义。植物叶片生态化学计量的纬向变化特征是多环境影响因素的整体效应，温度、水分、土壤养分等环境因子也对植物生态化学计量特征产生一定的影响，N、P、K是影响植物生长发育的重要指标，反映出土壤生产力的强弱<sup>[14-15]</sup>。随着温度升高，植物叶片中N/P呈增加趋势<sup>[7,11]</sup>，闫晓俊等<sup>[16]</sup>在对杉木幼苗增温实验中发现，大气和土壤单独增温均可增加叶片N含量，大气和土壤同时增温显著增加了叶片P含量，但对N/P影响不显著；在干旱区域，叶片的化学计量与降水呈显著相关，而在热带多雨地区，并未发现显著关系<sup>[17]</sup>。自20世纪以来，人工合成氮肥技术的发展导致氮肥广泛应用、化石燃料大规模开采利用，增加了大气N沉降量<sup>[18]</sup>。刘文飞等<sup>[19]</sup>在对杉木进行大气氮沉降模拟实验发现，增加N输入可提高植物叶片N含量，降低植物P、K含量，进而增加了N/P、N/K；过量的N输入改变了植物生态化学计量特征，表现为叶片N含量增加，增加N/P比，导致植物生长更易受到P限制作用<sup>[20-22]</sup>。土壤生态化学计量特征可以直接影响叶片生态化学计量特征，并通过内稳态调节机制应对土壤养分的变化<sup>[23-25]</sup>。目前，对于探究多环境因子对叶片化学计量变化的研究较少，因此，探究不同环境因子对植物叶片化学计量特征影响的贡献及植物内稳态状态对于综合了解叶片生态化学计量特征具有重要的意义。

本研究选取中国区域针叶林优势树种为对象，分析中国区域优势针叶林土壤-植物N、P、K含量以及化学计量特征，探究不同环境因子对叶片化学计量特征的影响，分析中国针叶树种叶片化学计量稳态性特征，该研究结果可为综合研究针叶林生物地球化学循环特征与全球环境变化响应提供数据基础和理论支持。

## 1 材料和方法

### 1.1 数据来源与处理

本研究中所使用的数据均来自于已有文献数据<sup>[26-33]</sup>，经过匹配，共81个取样点的土壤养分数数据被纳入，计262个土壤剖面，每个剖面设置3个土壤深度：0~20、20~40、40~60 cm。

本研究中收集了包括西伯利亚落叶松 (*Larix sibirica* Ledeb.)、黄花落叶松 (*L. olgensis* Henry.)、鱼鳞云杉 (*Picea jezoensis* Cheng.)、臭冷杉 (*Abiesne*

*phrolepis* Maxim.)、石松 (*Lycopodium clavatum* Thunb.)、扁枝石松 (*L. complanatum* Holub.)、玉柏石松 (*L. obscurum* Linn.)、杉蔓石松 (*L. annotinum* L.)、赤松 (*Pinus densiflora* Sieb.)、西伯利亚松 (*P. sylvestris* Litv.)、青海云杉 (*P. crassifolia* Kom.)、油松 (*P. tabuliformis* Carriere.)、白皮松 (*P. bungeana* Zucc.)、马尾松 (*P. massoniana* Lamb.)、云南松 (*P. yunnanensis* Franch.)、华山松 (*P. armandii* Franch.)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、侧柏 (*Platycladus orientalis* Franco.)、柏木 (*Cupressus funebris* Endl.)、干香柏 (*C. duclouxiana* Hichel.) 20种具代表性的针叶林树种。

### 1.2 数据处理

1.2.1 内稳态指数 内稳态指数 ( $H$ ) 采用下式计算：

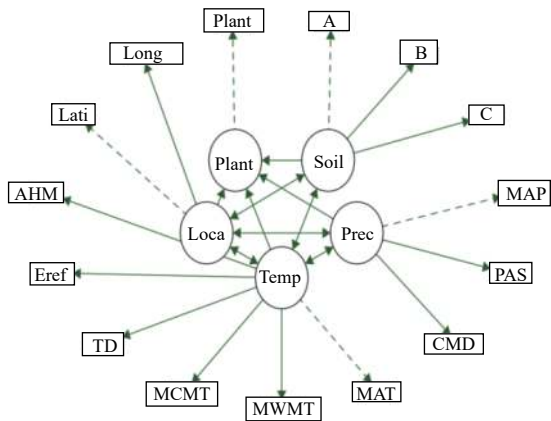
$$H = \frac{\log_{10}(x)}{\log_{10}(y) - \log_{10}(c)}$$

式中： $x$ 为土壤生态化学计量特征(如N、N/P等)， $y$ 为叶片生态化学计量， $c$ 为拟合常数。 $1/H$ 表示 $\log_{10}(x)$ 和 $\log_{10}(y)$ 回归斜率，其绝对值范围为0~1，生物体内稳态越稳定越高，其 $H$ 值越大。

对内稳态按照稳定性进行分类级别划分<sup>[34]</sup>，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”；若回归关系显著，当 $1/H = 1$ ，则植物体不具有内稳态性质； $0 < 1/H < 1$ 的数据集分别定义为： $0 < 1/H < 0.25$ 为“稳态”， $0.25 < 1/H < 0.5$ 为“弱稳态”， $0.5 < 1/H < 0.75$ 为“弱敏感态”， $1/H > 0.75$ 为“敏感态”。

1.2.2 环境因子相关性 为探究不同环境因子对叶片生态化学计量的影响，本研究利用结构方程模型分析纬度、经度、年降水量、年均气温、最暖月均气温、最冷月均气温、年均气温差、水热指数、年蒸发量、水分亏欠指数、土壤不同层次生态化学计量等参数对中国优势针叶树种叶片化学计量的影响。在分析过程中，设置4个潜变量，分别为温度相关变量、降水相关变量、地理区域变量、土壤养分供应；1个显变量为水分亏欠指数，分析不同变量对叶片化学计量影响。具体的模型见图1。

在结构方程模型分析的基础上，利用R软件relaimpo包计算各个变量对叶片化学计量的相对贡献；采用One-way ANOVA分析不同土壤层次中N、P、K、N/P、N/K、K/P等化学计量学特征；利用



注: 潜变量: Soil: 土壤因子; Prec: 降水因子; Temp: 温度因子; Loca: 地理位置; Plant: 植物叶片生态化学计量; 显变量: A: 0~20 cm 土层化学计量特征; B: 20~40 cm 土层化学计量特征; C: 40~60 cm 土层化学计量特征; MAT: 年均气温; MWMT: 最暖月平均温度; MCMT: 最冷月平均温度; TD: 年均温差; MAP: 年降雨量; AHM: 水热指数; PAS: 年降雪量; Eref: 年蒸发量; CMD: 水分亏欠指数; Lati: 纬度; Long: 经度(下同); 实线表示各因子间显著相关, 虚线表示各因子间不显著相关。

Notes: S: soil variable; P: rainfall variable; T: temperature variable; Loca: location; Plant: stoichiometry in the plants. Manifest Variable: A: stoichiometry in the 0-20 cm depth of soil; B: stoichiometry in the 20-40 cm depth of soil; C: stoichiometry in the 0-20 cm depth of soil; MAT: mean annual temperature; MWMT: mean warmest month temperature; MCMT: mean coldest month temperature; TD: temperature difference between MWMT and MCMT; MAP: mean annual precipitation; AHM: annual heat-moisture index; PAS: precipitation as snow; Eref: evaporation; CMD: climatic moisture deficit; Lati: latitude; Long: longitude (The same below); the solid line indicates a significant correlation between the factors; the dotted line indicates a significantly uncorrelation between the factors.

图1 结构方程模型结构

Fig. 1 The frame of structure equation model

一元线性回归分析针叶林叶片中 N、P、K、N/P、N/K、K/P 与土层次中的相关关系, 并分析其稳态性。研究中所采用的统计软件为 R (R version 3.5.3)。

## 2 结果与分析

### 2.1 中国针叶林优势树种叶片及土壤生态化学计量分析

中国区域针叶林叶片 N、P、K 平均含量分别为 13.16、1.02、6.82  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , N/P、N/K、K/P 平均比分别为 15.48、2.17、7.77。土壤中 N、N/P、N/K 在不同土层内存在差异(图2), 其中, 土层 0~20 cm N、P、K 含量及 N/P、N/K 最高; 0~20、20~40、40~60 cm 土层的 N 平均含量分别为 1.73、0.99、0.72  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ; 0~20、20~40、40~60 cm 土层的 N/P 分别为 3.10、2.12、1.74, N/K 分别为

0.10、0.06、0.05。

### 2.2 不同环境要素对中国针叶林优势树种叶片生态化学计量贡献分析

结构方程模型表明: 多种环境因子与我国优势针叶林树种叶片化学计量特征存在显著关系(图1)。由表1可知: 纬度对叶片 N 含量贡献率最高, 为 19.18%; 水热指数对叶片 P 含量贡献率最高, 为 12.75%; 纬度对叶片 K 含量贡献率最高, 为 25.08%; 对 N/P、N/K、P/K 生态化学计量贡献率最高的分别为年降雨量(贡献率 15.65%)、土壤 40~60 cm 深度 N/K 值(贡献率 16.76%)及年降雨量(贡献率 18.21%)。此外, 土壤因子中, N、P、K、N/P、N/K、K/P 对叶片化学计量贡献率分别为 17.01%、11.20%、8.35%、16.27%、30.79%、27.52%。

### 2.3 中国针叶林优势树种叶片化学计量稳态性特征

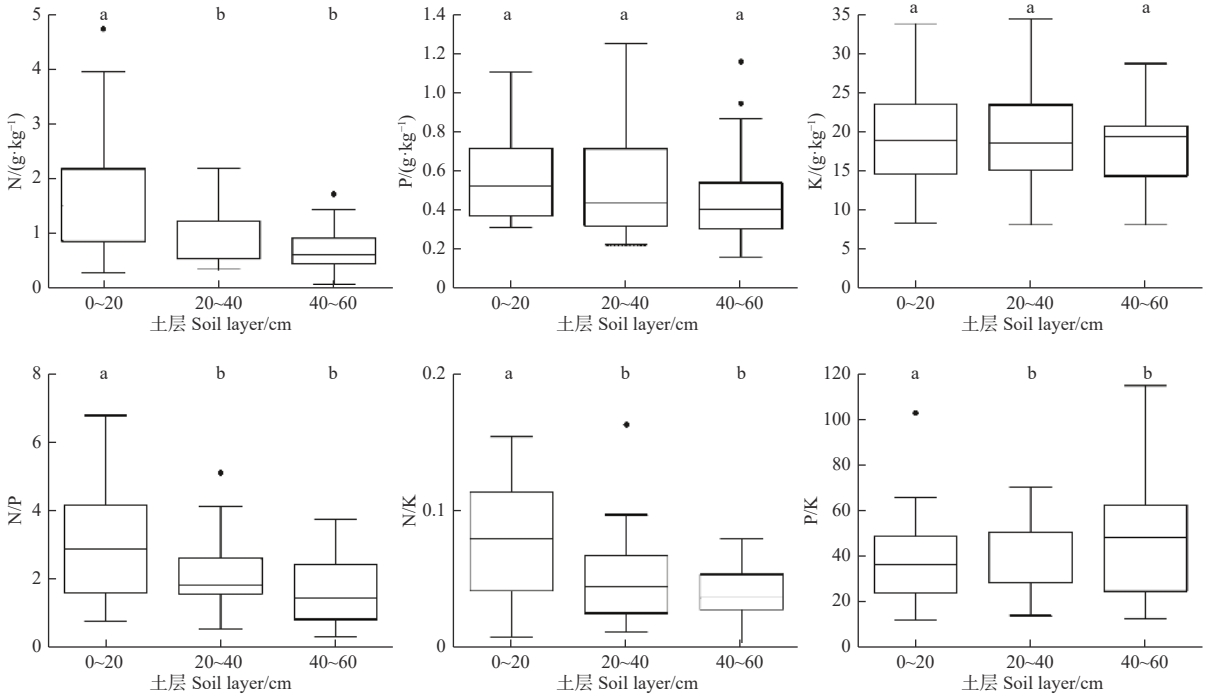
对我国优势针叶树叶片中化学计量学特征随土壤环境的内稳态特征进行分析, 结果(表2)表明: 叶片 P、K、N/P、N/K、P/K 利用稳态性模型模拟结果不显著, 属绝对稳态型; 而叶片 N 内稳态指数为 0.261, 属于弱稳态型。

## 3 讨论

### 3.1 中国针叶林优势树种叶片生态化学计量分析

本研究利用文献资料探究了中国针叶林叶片 N、P、K 含量及其生态化学计量学特征, 结果表明, 中国针叶林优势树种叶片  $\text{N} > \text{K} > \text{P}$ , 这之前对兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 及东部针叶树、黄土高原地区叶片养分含量的研究结果相似(表3)[13, 35-36]。由于数据来源具有差异性, 本研究系统对比了其他学者研究结果发现, 叶片 K 含量及与之相对应的研究过少, 因此, 对 N、P 与之相对应的化学计量重点研究。

植物叶片中 N 和 P 含量是研究关键生境要素相对限制性的重要指标。依据已有的文献指标, 当  $\text{N/P} < 14$  时, 植物生长受到 N 限制; 当  $\text{N/P} > 16$  时, 则主要受到 P 限制; 当  $\text{N/P}$  介于 14~16 时, 同时受到 N、P 限制[37], 这也是我国总体样带植物的叶片化学计量特征[9]。植物营养元素含量的多寡受到土壤中营养条件的影响, 并表现为对土壤营养元素环境的适应性[1-2, 38]。



注：图中不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )，矩形框内横线为数据中位数，圆点表示数据异常值。

Notes: Different letters indicate the significant differences between different soil depth at  $P = 0.05$ , the horizontal line in the rectangular box is the median of the data, and the dots indicate the abnormal value of the data.

图2 中国优势针叶树种不同土壤发生层中 N、K、P 含量以及化学计量分析

Fig. 2 Box plots for the contents of N, P, and K, and their stoichiometry in different soil layers in China's coniferous forests

表1 不同环境因子对我国优势针叶树种叶片化学计量特征贡献率

Table 1 Contribution of different environmental factors to leaf stoichiometry characteristics of dominant coniferous species in China

环境因子 Environmental factors		N	P	K	N/P	N/K	P/K	%
土层 Soil layer/cm	0~20	4.83	2.04	3.34	4.01	6.08	8.22	
	20~40	7.10	5.49	2.62	2.64	7.95	14.62	
	40~60	5.08	3.67	2.39	9.62	16.76	4.68	
年降雨量 MAP		5.11	6.46	4.09	15.65	11.18	18.21	
年降雪量 PAS		12.18	5.93	8.01	15.12	3.07	8.54	
水分亏欠指数 CMD		9.20	4.57	5.95	3.86	7.90	4.88	
年均气温 TD		4.40	9.13	5.73	7.87	7.54	4.74	
最暖月平均温度 MWMT		4.28	10.31	7.37	5.93	10.26	3.04	
最冷月平均温度 MCMT		4.84	8.08	7.53	5.82	6.52	5.05	
年均温差TD		5.12	5.85	6.81	4.50	6.36	4.30	
年蒸发量 Eref		8.73	9.49	9.96	7.09	7.26	8.11	
经度 Longitude		4.12	5.70	3.23	7.24	3.35	3.72	
纬度 Latitude		19.18	10.50	25.08	2.19	1.63	2.56	
水热指数 AHM		5.84	12.75	7.89	8.44	4.14	9.33	

注：各土层中所计算贡献率为对应化学计量元素贡献率，各环境因子贡献率总和为100%。

Notes: The contribution rate of each soil layer is the corresponding element, the sum of the contribution of environmental factors is 100%.

表 2 中国优势针叶林叶片生态化学计量内稳态指数分析

Table 2 Homeostasis analysis for the stoichiometry in China's coniferous forests

化学计量 Stoichiometric	$R^2$	$P$	1/H	等级 Level
N	0.071	0.016	0.261	弱稳态 Weak homeostasis
P	0.011	0.336	-0.140	绝对稳态 Absolute homeostasis
K	0.038	0.082	-0.353	绝对稳态 Absolute homeostasis
N/P	0.000	0.810	-0.028	绝对稳态 Absolute homeostasis
N/K	0.009	0.399	-0.082	绝对稳态 Absolute homeostasis
K/P	0.021	0.204	-0.165	绝对稳态 Absolute homeostasis

表 3 中国针叶林 N、P 含量及 N/P 研究对比

Table 3 Comparison of the N, P, and N/P among different studies

区域 Region	N		P		N/P		来源 Source
	物种数 Species/种	均值 Average/(g·kg <sup>-1</sup> )	物种数 Species/种	均值 Average/(g·kg <sup>-1</sup> )	物种数 Species/种	均值 Average/(g·kg <sup>-1</sup> )	
中国 China	27	11.70	42	1.06	27	13.00	[35]
中国东部 Eastern China	44	13.13	46	1.20	44	13.16	[13]
中国北部 North China	13	14.20	27	1.20	13	15.19	[36]
中国南部 South China	27	11.80	56	0.90	27	20.93	[36]
中国 China	20	13.16	20	1.02	20	15.48	本研究

为研究中国区域针叶林土壤养分对植物养分的影响, 选取 3 个土层的 N、P、K 数据用于研究植物养分供应。除 K、P 外, 土壤 N 含量以及对应化学计量均随土壤深度增加而降低, 其中, N/P、N/K 随土壤深度的增加显著降低, 而 P、K 含量呈相对稳定的分布特征。由此推断, 随着中国 N 沉降的加剧, 且伴随着降雨导致土壤淋溶增加, 中国针叶林土壤 N/P、N/K 有增大趋势, 进而使中国针叶林土壤 P 限制潜势继续增加。

### 3.2 不同环境要素对中国优势针叶林优势树种叶片生态化学计量贡献分析

在本研究中, 中国针叶林优势树种叶片生态化学计量特征与环境因子之间具有显著的关系。不同于前人的研究以纬度、温度及降水之间的关系为主<sup>[7, 9, 11]</sup>, 本研究中增加了更多的环境因子, 如土壤养分化学计量特征、年平均温度、年降雨量、水热指数等。本研究发现, 随着纬度增加, 植物叶片中 P 含量呈显著增加, 这表明我国针叶树种叶片 P 含量在空间上呈显著的纬向分布特征; 此外, 水热指数和土壤能够解释 12.75% 和 11.20% 的 P 贡献率, 表明叶片中土壤 P 含量以及降水、温度三者对叶片 P 含量有显著影响。任书杰等<sup>[35]</sup>研究东北高纬度针叶林 N、P 含量随纬度变化规律时发现,

在一个相对高的小的高纬度地区, 随着纬度增加, 叶片 N 含量会随着纬度增加反而呈显著减少的趋势, 而 P 含量未达到统计学显著变化, 这与中国区域其他功能群植物叶片变化特征不同<sup>[9-11]</sup>, 本研究未发现叶片中 N 含量随着纬度显著增加, 推测产生这种现象的原因, 一方面是由于本研究所选取的天然林中的针叶树相对于阔叶树生长缓慢, 且土壤因子对叶片 N 的贡献合计达 17.01%, 表明中国优势针叶林叶片 N 含量主要受到了土壤 N 含量的影响; 另一方面是由于针对兴安落叶松的研究尺度较小, 其他影响因素对叶片化学计量的影响超过了纬度的贡献。本研究发现, 针叶林叶片中 K 含量随着纬度增加呈显著增加, 推测这与中国区域土壤 K 含量分布的规律一致, 推测原因为在南方高温多雨的地区, 风化造成 K 容易流失<sup>[39]</sup>, 而北方温度低且降雨少, 土壤中 K 易于积累, 不易成为限制元素。因此, 中国南北气候带差异也造成了植物叶片内 K 含量南低北高的空间分布规律。

### 3.3 中国针叶林优势树种叶片化学计量稳态性特征

植物养分含量和化学计量特征与土壤养分供应之间存在着显著关系<sup>[1, 38]</sup>, 在土壤养分环境发生变化时, 植物可通过内稳态调节机制来保持体内化学

计量特征稳定性。本研究通过分析中国针叶林优势树种内稳态调节机制发现,我国针叶林优势树种除叶片 N 含量易受到土壤 N 含量变化影响外,其他的叶片生态化学计量特征均呈绝对稳态,这表明我国优势针叶树种具有良好的土壤环境适应特征,但目前人类工业活动释放的过量 N 以及全球温度增加对土壤中氮素含量变动产生了一定影响<sup>[16]</sup>。已有研究证明<sup>[19]</sup>,在模拟大气氮沉降增加情景下,针叶叶片中 N 含量增加,能够显著影响与之相关的其他化学计量特征,因此,需要多加关注土壤 N 含量变动对叶片生态化学计量特征产生的影响。

## 4 结 论

中国区域针叶林叶片 N、P、K 平均含量分别为 13.16、1.02、6.82 g·kg<sup>-1</sup>, N/P、N/K、K/P 平均比分别为 15.48、2.17、7.77。纬度、土壤、降水和温度因子共同对我国针叶林优势树种叶片化学计量特征产生影响,纬度对叶片 N 和 K 贡献率最高,水热指数对叶片 P 含量贡献率最高。对 N/P、N/K、P/K 影响最大的分别为年降雨量、土壤 40~60 cm 深度的 N/K 值以及年降雨量。除 N 含量外,中国针叶林优势树种叶片生态化学计量特征均呈绝对稳态,这表明我国优势针叶树种具有良好的环境适应特征。

## 参 考 文 献:

- [1] 曾德慧,陈广生.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J].植物生态学报,2005,29(6): 141-153.
- [2] 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[J].生态学报,2008,26(8): 3937-3947.
- [3] 邱勇斌,凌高潮,郑文华,等.间伐对杉木人工林不同组分碳、氮、磷含量及其生态化学计量关系的影响[J].林业科学研究,2019,32(4): 64-69.
- [4] 郑德祥,蔡杨新,杨玉洁,等.闽北闽粤栲天然林主要树种幼树器官碳氮磷化学计量特征分析[J].林业科学研究,2017,30(1): 154-159.
- [5] 王 娜,程瑞梅,肖文发,等.三峡库区马尾松根和叶片的生态化学计量特征[J].林业科学研究,2016,29(4): 536-544.
- [6] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment[J]. Biogeochemistry, 2003, 65(1): 121-150.
- [7] Reich P B, Oleksyn J, Tilman G D. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [8] Kitayama K. Comment on "Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chrono sequences" [J]. Science, 2005, 308(5722): 633b-633b.
- [9] 任书杰,于贵瑞,陶 波,等.中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J].环境科学,2007,28(12): 2665-2673.
- [10] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [11] Wang Z H, Reich P B, Han W X, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. Ecology letters, 2011, 14(8): 788-796.
- [12] 林永静,武梦娟,卢同平,等.中国生态化学计量学研究热点的可视化分析[J].生物学杂志,2018,35(2): 63-66.
- [13] 严昌荣,陈灵芝,黄建辉,等.中国东部主要松林营养元素循环的比较研究[J].植物生态学报,1999,23(4): 351-360.
- [14] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, et al. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations[J]. Ecological Monographs, 2015, 85(2): 133-155.
- [15] 雷丽群,卢立华,农 友,等.不同林龄马尾松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征[J].林业科学研究,2017,30(6): 954-960.
- [16] 闫晓俊,钟波元,陈廷廷,等.大气和土壤增温对杉木幼苗叶片功能性状的影响[J].生态学报,2019,39(15): 5653-5661.
- [17] 李玉霖,毛 伟,赵学勇,等.北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究[J].环境科学,2010,31(8): 1716-1725.
- [18] Likens G E, Vitousek P M, Tilman D, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences[J]. Nature Sciences Sociétés, 1997, 7(3): 739-750.
- [19] 刘文飞,樊后保,张子文,等.杉木人工林针叶养分含量对模拟氮沉降增加的响应[J].应用与环境生物学报,2008,14(3): 319-323.
- [20] Liu X, Zhang Y, Han W, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.
- [21] Liu X, Com X G, Duan L, et al. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview[J]. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2251-2264.
- [22] 常运华,刘学军,李凯辉,等.大气氮沉降研究进展[J].干旱区研究,2012,29(6): 972-979.
- [23] Spohn M. Element cycling as driven by stoichiometric homeostasis of soil microorganisms[J]. Basic & Applied Ecology, 2016, 17(6): 471-478.
- [24] Buatois B, Fromin N, H Ttenschwiler S, et al. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system[J]. Ecology Letters, 2013, 16(6): 764-772.
- [25] Koojiman S. The stoichiometry of animal energetics[J]. Journal of Theoretical Biology, 1995, 177(2): 139-149.
- [26] 侯学煜,林厚莹,张慧龄.中国150种植物的化学成分及其分析方

- 法[M]. 北京: 高等教育出版社, 1959.
- [27] 侯学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分[M]. 北京: 科学出版社, 1982.
- [28] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第一卷[M]. 北京: 农业出版社, 1993.
- [29] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第二卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [30] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第三卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [31] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第四卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [32] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第五卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [33] 全国土壤普查办公室. 中国土种志-第六卷[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.
- [34] Persson J, Fink P, Goto A, *et al.* To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs[J]. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [35] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)叶片养分的空间分布格局[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1899-1906.
- [36] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局[J]. 自然科学进展, 2006, 16(8): 965-973.
- [37] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [38] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [39] Liu, Han, Li, *et al.* Effects of Soil Properties on K Factor in the Granite and Limestone Regions of China[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2020, 17(3): 801-813.

## Stoichiometry and Homeostasis of Nitrogen, Phosphorus and Potassium in Leaf of Dominant Tree Species in China's Coniferous Forests

DENG Bo-wen<sup>1</sup>, XU Yao-yao<sup>1</sup>, CHEN Yi-fei<sup>1</sup>, ZHANG Shuo<sup>1</sup>, ZHENG De-xiang<sup>1</sup>,  
LIAO Xiao-li<sup>2</sup>, LIN Ren-zhong<sup>3</sup>, JIN Shao-fei<sup>2,4</sup>

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; 2. Department of Geographic Science, Minjiang University, Fuzhou 350108, Fujian, China; 3. Shunchang State-owned Forest Farm, Shunchang 353200, Fujian, China; 4. Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 202162, China)

**Abstract:** [Objective] To study the ecological stoichiometry and homeostasis characteristics of leaf in China's coniferous forest. [Method] The nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) contents of dominant tree species and soils in coniferous forests were analyzed in investigate the stoichiometric characteristics and the effects of various environmental factors on the variations of leaf and soil stoichiometry. The mechanisms of adapting the coniferous forests to environments were discussed. [Result] The contents of N, P, and K of dominant tree species in China's coniferous forests followed the order of  $N > K > P$ . Significant differences in N, N/P and N/K were found among different soil depth layers. Latitude took the greatest contribution to leaf N and P concentration which were 19.18% and 25.08%, respectively. Hydrothermal index, as the most pronounced factor, contributed 12.75% for the leaf P concentration. The annual precipitation was the greatest contributing factor to the ratios of N/P and P/K. All the leaf stoichiometric characters of coniferous tree species were kept stable except N. [Conclusion] The leaf stoichiometric characteristics of dominant species in China's coniferous forests are mainly determined by latitude, soil, precipitation and temperature. The homeostasis analysis indicates that the dominant coniferous species in China have adapted to current soil environment.

**Keywords:** ecological stoichiometry; coniferous plantation; leaf nutrient; homeostasis

(责任编辑: 徐玉秀)