

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.02.016

粤北针阔混交林不同器官碳氮磷钾的生态化学计量特征

张天霖^{1,2}, 邱治军^{1*}, 吴仲民¹, 陈志红³, 胡 辉³,
周光益¹, 赵厚本¹, 李兆佳¹, 蔡章林¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037;
3. 广东南雄小流坑-青嶂山省级自然保护区管理处, 广东 南雄 512400)

摘要: [目的] 为充分了解粤北地区针阔叶混交林碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)元素在树木不同器官中的分配格局及其生态化学计量特征, 以期揭示粤北地区南亚热带针阔混交林中树木不同器官的养分平衡机理及环境适应机制, 为合理经营管理南亚热带森林生态系统提供科学依据。[方法] 以广东南雄小流坑-青嶂山省级自然保护区的木荷、南酸枣、米楮、杉木、马尾松5个主要树种为研究对象, 分析比较不同树种枝、叶、根、干的养分元素含量、生态化学计量特征及其C、N、P、K含量和计量比之间的相关关系。[结果] 5个树种不同器官的N、P、K元素含量均表现为叶最高, 干最低, 根、枝居中; 5个树种不同器官的C:N、C:P、C:K均表现为干最高, 叶最低, 根、枝居中。5个树种叶的平均C、N、P、K含量分别为512.04、14.29、0.74、10.30 mg·g⁻¹, 且叶的N、P、K含量与其他器官存在显著差异($P < 0.05$)。相关性分析表明: 树木具有复杂的内在协调机制。[结论] 粤北针阔混交林树种不同器官的C含量较高, 但N、P、K元素较缺乏, 树木生长主要受P限制; 米楮、南酸枣、杉木具有较高的P利用能力, 且南酸枣具有更合理的养分分配格局, 有利于在群落竞争中保持优势地位。

关键词: 养分元素; 生态化学计量; 森林生态系统; 环境适应策略

中图分类号: S718.43

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2021)02-0149-09

生态化学计量学是一门新兴交叉学科, 该学科利用生态学、化学、数学等学科知识, 探究生态系统多重养分元素间的平衡关系, 已成为生物地球化学循环和生态学研究强有力的工具之一^[1-2]。碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)是植物的主要组成元素。植物在长期的演化及对环境的适应中, 其体内生物化学元素及其比值关系逐渐趋于“内稳定”状态。因此, 通过分析植物不同器官的C、N、P、K等元素之间的计量关系, 可以推断生态系统的养分循环^[3]、养分利用效率^[4]、限制性养分^[5]以及全球生物化学循环^[6]等。近年来, 诸多学

者针对森林生态系统生态化学计量特征开展了广泛的研究。Yao等^[7]总结了中国共计335种针叶树种、落叶树种、常绿树种枝条的化学计量特征, 为不同类型植物生态化学计量特征研究提供了理论依据。雷丽群等^[8]通过研究不同林龄的马尾松及其与土壤的生态化学计量关系, 发现随着树木进入成熟阶段, 土壤中的有机碳和全氮含量均开始回升。迄今为止, 森林生态系统化学计量特征的研究主要集中于不同种群、群落的叶片与凋落物之间、森林植物叶片之间^[9-11], 但对于森林群落的不同器官间化学计量特征的研究较少, 不同树种各器官的养分特

收稿日期: 2020-10-13 修回日期: 2020-12-30

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31770664); 广东省生态林业建设专项(NX2015GZ46); 广东省林业科技创新平台项目(2020-KYXM-09)

* 通讯作者: 邱治军, 博士, 助理研究员. 主要研究方向: 生态恢复、森林水文. 电话: 020-87038530. Email: qzhijun@126.com

征与环境适应能力之间的关联仍未明确。

针阔混交林是我国南亚热带地区主要森林类型之一,是南亚热带针叶林向常绿阔叶林演替的中间林分类型^[12]。目前,对该地区同类型的研究较少,且主要针对于常绿阔叶林,对于针阔混交林的研究较匮乏^[13-14]。本研究通过调查木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ)、南酸枣 (*Choerospondias axillaris* (Roxb.) Burt et Hill)、米槠 (*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook)、马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb) 等 5 个树种不同器官的 C、N、P、K 含量及其生态化学计量特征,比较各器官养分元素含量及比值之间的差异,探讨不同树种的养分元素利用效率及其分配格局,以期揭示粤北地区南亚热带针阔混交林中树木不同器官的养分平衡机理及环境适应机制,为合理经营管理南亚热带森林生态系统提供科学依据。

1 研究区域概况

广东省南雄市小流坑-青嶂山省级自然保护区位于广东省西北部,属山地地貌,是广东地区重要的生态屏障之一。保护区主要由青嶂山 (24°59′~25°05′ N, 114°20′~114°26′ E) 和小流坑 (25°16′~

25°19′ N, 114°07′~114°09′ E) 两部分组成,森林覆盖率达 89.1%。小流坑面积为 873.8 hm²,最高峰帽子峰高约 1 058 m;青嶂山面积为 7 000.2 hm²,最高峰青嶂山高约 917 m。研究区域属南亚热带季风气候区,冬季盛行东北季风,夏季盛行西南和东南风。本区域年均气温 19.6℃,极端最低气温 -6.2℃,极端最高气温 39.5℃;年均太阳辐射 111.7 kcal·m⁻²,≥10℃ 的有效积温 7 177.9℃,年均降水量 1 551.1 mm,蒸发量 1 678.7 mm。研究区域土壤以砂岩、页岩、硅质板岩等发育而成的红壤为主,富含有机质,主要分布于海拔 250~700 m 低山、中高丘陵及中低山麓地带。该地区森林为 20 世纪 80 年代采伐后恢复的天然次生林,乔木树种主要有木荷、南酸枣、米槠、杉木、马尾松等。林下灌木主要有杨桐 (*Adinandra millettii* (Hook. et Arn.) Benth. et Hook. f. ex Hance)、赤楠 (*Syzygium buxifolium* Book. et Arn)、杜茎山 (*Maesa japonica* (Thunb.) Moritzi. ex Zoll)、鼠刺 (*Itea chinensis* Hook. et Arn) 等。草本主要有顶芽狗脊 (*Woodwardia unigemmata* (Makino) Nakai)、芒萁 (*Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Bernh)、玉叶金花 (*Mussaenda pubescens* Ait.f) 等。群落特征见表 1。

表 1 针阔混交林 5 个主要树种的基本特征

Table 1 Characteristics of 5 tree species insampling sites

树种 Specie	类型 Tree type	平均树高 Tree height /m	平均胸径 DBH /cm	平均枝下高 UBH /m	重要值 Importance value/%	优势度 Dominance /%
木荷 <i>Schima superba</i>	常绿阔叶	9.3	16.4	4.6	5.35	8.09
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	落叶阔叶	13.8	18.7	7.8	4.73	5.25
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	常绿阔叶	10.0	19.2	5.5	4.97	5.89
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	常绿针叶	11.2	15.7	7.0	11.84	11.52
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	常绿针叶	11.0	17.1	6.8	10.03	20.38

2 研究方法

2.1 样品采集

2018 年 3-4 月,在广东省南雄市小流坑-青嶂山省级自然保护区针阔混交林中随机选取立地条件基本一致、林相较为整齐、具有代表性的 6 块标准样地,样地大小为 40 m × 40 m。在标准样地内对胸径 5 cm 以上的树木进行每木检尺,测量树高、胸径、枝下高等基本指标。在样地内选取木荷、南酸枣、米槠、杉木、马尾松标准木各 9 株,

分 3 个径级 (5~10、10~22.5、>22.5 cm),每个径级 3 株。取 3 个径级各 1 株所采集的样品均匀混合,作为 1 个重复,共得到 3 个重复。分别采集根、干、叶、枝样本,用于测定树木不同器官的 C、N、P、K 元素含量。取样时,在树冠中部的东、南、西、北四个方位分别采集叶样,均选取形态结构完整、无病虫害的约 1~2 年生的成熟叶片,每株树木采集约 20 片;枝样和根样的采集参照史军辉等^[15]的方法,按径级 <1 cm (微细枝)、1~

2 cm (细枝)、2~4 cm (中枝)、> 4 cm (粗枝) 分别采集适量枝样, 按直径 < 1 mm (微细根)、1~5 mm (细根)、5~10 mm (中根)、> 10 mm (粗根) 分别采集适量根样; 在树木胸径处 (距地面 1.3 m) 采用生长锥钻取 5.15 mm × 50 mm 干样, 每株树木取 2 次。采集好的样品封入事先做好编号的密封袋, 迅速带回实验室测定。

2.2 样品处理

将带回的标准样品先在 105℃ 下杀青, 然后在 80℃ 下烘干至恒质量, 再将烘干后的样品粉碎, 过 0.149 mm (100 目) 筛备用。样品于中国林业科学研究院热带林业研究国家林业和草原局重点实验室进行测定。有机 C 采用重铬酸钾外加热法测定, 全 N 采用高氯酸—硫酸消煮后用半微量凯氏定氮法测定, 全 P 采用高氯酸—硫酸消煮—钼锑抗比色—紫外分光光度法测定, 全 K 采用氩氟酸—硝酸—高氯酸消解—火焰光度法测定。

2.3 数据分析

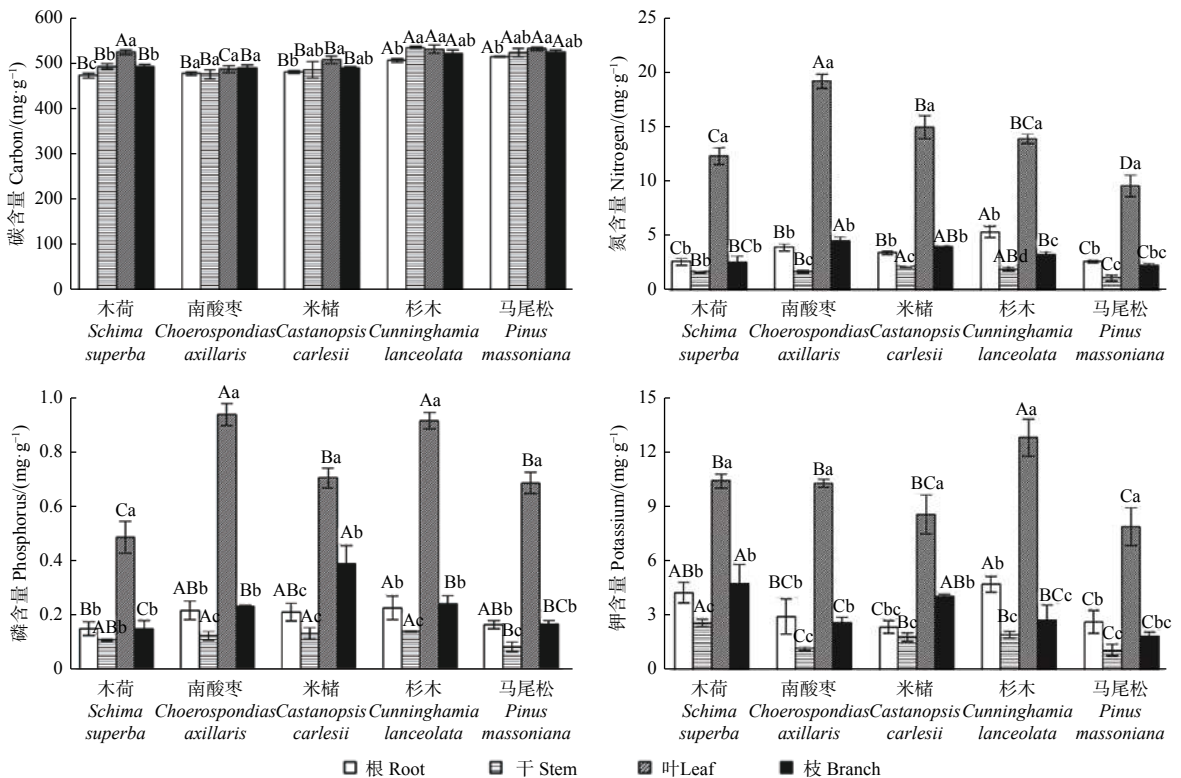
采用 Excel 2010 对本文数据进行初步分析与制

图。采用 SPSS 23.0 统计软件对数据进行分析, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 对树木各器官养分元素含量以及化学计量比值进行差异性检验, 用最小显著差数 (LSD) 法进行多重比较。采用 Pearson 相关分析法分析各器官的生态化学计量特征关系。

3 结果与分析

3.1 树木不同器官的 C、N、P、K 含量特征

5 个树种树根的 C、N、P、K 含量的变化范围分别为 469.11~510.09、2.71~5.49、0.15~0.22、2.46~4.89 mg·g⁻¹, 平均值分别为 486.39、3.70、0.19、3.51 mg·g⁻¹ (图 1)。马尾松根部 C 含量略大于杉木, 且均显著大于其他 3 个树种 ($P < 0.05$); 杉木根部 N 含量显著大于其他 4 个树种 ($P < 0.05$)。树干的 C、N、P、K 含量变化范围分别为 471.73~529.95、1.18~2.25、0.08~0.14、1.16~2.69 mg·g⁻¹, 平均值分别为 498.24、1.79、0.12、1.81 mg·g⁻¹ (图 1), 其中, 杉木树干的 C



注: 不同大写字母代表不同树种同一部位之间的差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母代表同一树种不同部位之间的差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Notes: Different uppercase letters represent significant differences between different parts of the same tree species ($P < 0.05$), and different lowercase letters represent significant differences between different parts of the same tree species ($P < 0.05$). The same below.

图 1 5 个树种不同器官的 C、N、P、K 含量

Fig. 1 C, N, P and K contents in different organs of five tree species

2 436.76、173.94、15.47, 其中, 木荷枝的 C:P 略大于马尾松, 显著大于其他 3 个树种 ($P < 0.05$)。

整体而言, 5 个树种的 C:N、C:P、C:K 均表现为干 > 枝、根 > 叶, 且干与根、叶、枝之间差异显著 ($P < 0.05$); 不同树种各器官的 N:P 分配差异较大, 木荷 N:P 表现为叶最高, 且与根、干、枝之间差异显著 ($P < 0.05$), 而杉木、马尾松的 N:P 表现为根最高, 且与干、叶、枝之间差异显著 ($P < 0.05$)。

3.3 树木不同器官 C、N、P、K 含量及比值之间的相关性

树木不同器官的 C、N、P、K 含量之间的相

关性 (表 2) 表明: 除叶 C 与根 C 呈显著正相关外 ($P < 0.05$), 根 C、叶 C、干 C、枝 C 4 者之间均呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 叶 N 与枝 N 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 叶 K 与根 K、干 K 与枝 K 之间均呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 根、干中 N 与 P 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 叶、枝 N 与 P 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。结果还显示: 叶 N 与根 C、干 C、枝 C 呈显著负相关 ($P < 0.05$), 与叶 C 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。

表 2 5 个树种不同器官的 C、N、P、K 含量之间的相关性

Table 2 Correlation between C, N, P and K contents in different organs of five tree species

项目 Items	根 Root				干 Stem				叶 Leaf				枝 Branch				
	C	N	P	K	C	N	P	K	C	N	P	K	C	N	P	K	
根 Root	C	1															
	N	0.198	1														
	P	-0.022	0.767**	1													
	K	0.040	0.487	0.308	1												
干 Stem	C	0.839**	0.291	-0.024	0.368	1											
	N	-0.468	0.387	0.361	0.045	-0.377	1										
	P	-0.279	0.566*	0.473	0.078	-0.225	0.797**	1									
	K	-0.385	-0.067	-0.181	0.495	-0.018	0.478	0.292	1								
叶 Leaf	C	0.630*	-0.110	-0.469	0.275	0.747**	-0.319	-0.393	0.286	1							
	N	-0.533*	0.395	0.412	-0.080	-0.537*	0.513	0.508	-0.097	-0.774**	1						
	P	0.220	0.757**	0.642**	0.047	0.075	0.211	0.484	-0.502	-0.411	0.554*	1					
	K	-0.015	0.653**	0.173	0.650**	0.188	0.312	0.392	0.332	0.158	0.242	0.407	1				
枝 Branch	C	0.891**	0.201	-0.141	0.170	0.831**	-0.495	-0.275	-0.285	0.719**	-0.605*	0.203	0.221	1			
	N	-0.507	0.402	0.547*	-0.206	-0.577*	0.639*	0.564*	-0.172	-0.776**	0.850**	0.629*	0.146	-0.523*	1		
	P	-0.213	0.344	0.576*	-0.285	-0.371	0.693**	0.516*	-0.080	-0.392	0.329	0.285	-0.114	-0.355	0.593*	1	
	K	-0.668**	-0.210	-0.150	0.211	-0.422	0.561*	0.129	0.694**	-0.018	0.056	-0.445	0.169	-0.496	0.185	0.190	1

注: *表示差异显著 ($P < 0.05$) **表示 $P < 0.01$ 差异极显著 ($P < 0.01$) 下同。

Notes: * represents $P < 0.05$, ** represents $P < 0.01$. R represents roots. The same below.

树木不同器官的 C、N、P、K 化学计量比之间的相关性 (表 3) 表明: 根、干、枝的 C:N 与 C:P 之间均呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 叶的 C:N 与干、枝的 C:N 呈极显著相关 ($P < 0.01$), 与根的 C:N 呈显著正相关 ($P < 0.05$); 根的 C:K 与干、叶的 C:K 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。不同器官之间的 C:N 与 C:P 也展示出较好的相关性, 如叶的 C:N 与根的 C:N 之间呈显著正相关 ($P < 0.05$), 叶的 C:P 与根的 C:N 之间呈极显著正相关 ($P <$

0.01); 枝的 C:N 与根的 C:P、干的 C:P 之间呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

4 讨论

4.1 针阔混交林叶片 C、N、P 含量及化学计量特征

植物的生理特性及其生长环境往往影响其养分元素的分布状况, 使其表现出不同的时空变化规律。本研究中, 针阔混交林的 5 个主要树种叶片的 C 含量均值为 $512.04 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 高于全球植物叶

表3 5个树种不同器官的C、N、P、K比值之间的相关性

Table 3 Correlation between C, N, P and K ratios in different organs of five tree species

项目 Items	根 Root				干 Stem				叶 Leaf				枝 Branch			
	C:N	C:P	C:K	N:P	C:N	C:P	C:K	N:P	C:N	C:P	C:K	N:P	C:N	C:P	C:K	N:P
根 Root	C:N	1														
	C:P	0.830**	1													
	C:K	0.330	0.227	1												
	N:P	-0.531**	0.022	-0.282	1											
干 Stem	C:N	0.495	0.369	0.156	-0.235	1										
	C:P	0.570*	0.443	0.180	-0.285	0.930**	1									
	C:K	0.158	0.024	0.519*	-0.193	0.789**	0.690**	1								
	N:P	0.056	0.075	0.081	-0.074	-0.378	-0.014	-0.380	1							
叶 Leaf	C:N	0.596*	0.472	0.012	-0.236	0.781**	0.754**	0.364	-0.217	1						
	C:P	0.770**	0.753**	-0.109	-0.271	0.142	0.279	-0.343	0.274	0.415	1					
	C:K	0.642**	0.295	0.598*	-0.662**	0.454	0.483	0.422	-0.012	0.452	0.263	1				
	N:P	0.296	0.349	-0.061	-0.139	-0.452	-0.274	-0.559*	0.495	-0.434	0.625*	-0.086	1			
枝 Branch	C:N	0.682*	0.655**	-0.109	-0.140	0.764**	0.720**	0.275	-0.282	0.856**	0.601*	0.347	-0.117	1		
	C:P	0.695**	0.799**	-0.216	-0.006	0.587*	0.565*	0.116	-0.242	0.561*	0.646**	0.093	0.172	0.784**	1	
	C:K	0.055	0.004	0.201	-0.001	0.733**	0.509	0.769**	-0.682**	0.439	-0.296	0.280	-0.635*	0.463	0.217	1
	N:P	0.054	0.212	-0.203	0.160	-0.049	-0.043	-0.040	-0.060	-0.316	0.005	-0.365	0.282	-0.181	0.440	-0.166

片的C含量均值($464 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[6],也高于我国同纬度森林的叶片C含量均值($502.88 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[16]。这说明该地区的针阔混交林具有更高的有机物积累能力,能够储存更多的C元素。5个树种叶片的N含量均值为 $14.29 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,低于全球陆地植物叶片的平均N含量($20.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)及全国陆生植物叶片的平均N含量($18.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[6,17],也低于我国东部植物的叶片平均N含量($17.55 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[9]。一般而言,树木倾向于吸收有效态N,而研究区域的降雨量较高,有效态N淋溶流失严重^[9],减少了树木可利用的有效N含量,进而导致树木的N含量较低。5个树种叶片的P含量均值为 $0.74 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,远低于全国植物叶片的平均P含量($1.46 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),也低于全球叶片P含量的平均水平($1.77 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[6,18],这可能源于研究区域土壤较低的P含量。以往的研究表明,我国亚热带丘陵地区的红壤严重缺P^[19],而极端暴雨等气候事件进一步加剧了土壤P的流失^[20]。土壤氮磷比失衡也在一定程度上限制了植物对P元素的吸收^[21]。5个树种叶片的K含量均值为 $10.30 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,低于全球叶片的平均K含量($15.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),可能也与粤北地区亚热带针阔混交林土壤K元素背景值较低有关^[22]。整体而言,粤北针

阔混交林主要树种养分含量具有高C、低N、低P、低K的特征。

叶片的N:P可用于了解环境对于植物生长的养分供应情况及对环境的响应^[5]。相关研究表明,在群落水平上,N:P < 14表示受到N元素的限制,14 < N:P < 16表示受到N、P元素的共同限制或均不限制,N:P > 16表示受到P元素的限制^[23]。本研究中,木荷、南酸枣、米楮的N:P均值分别为26.72、21.18、22.09,说明这3种阔叶树种的生长主要受到P限制。杉木、马尾松的N:P均值分别为15.72、14.58,说明这2种针叶树种的生长受到N、P的共同限制。针叶树种叶片的N:P远低于阔叶树种,主要原因是其叶片中的N含量较低。刘兴诏等^[19]也有类似发现:马尾松林、针阔混交林、常绿阔叶林叶片N:P依次增加,可能也源于阔叶树种对于土壤中N元素的吸收利用能力较高。本研究中,针阔混交林叶片N:P均值为20.06,表明该地区针阔混交林主要受到P限制,这与中国东部地区植物叶片化学计量比特征的研究结果一致^[9]。植物叶片的C:N、C:P、C:K可以反映植物的养分吸收效率^[24]。本研究中,主要树种叶的C:N、C:P、C:K均值分别为38.14、742.28、51.59,远

高于全球植物叶片平均水平(22.50、232.00和30.73)^[25], 表明粤北区域主要树种具有较高的C同化速率。本研究中, 针阔混交林的叶片C:N、C:P略高于同纬度鼎湖山森林生态系统叶片C:N(30.20)、C:P(687.30)^[19]。这反映了亚热带森林生态系统的N、P营养元素含量普遍较低, 而粤北针阔混交林限制性养分元素含量更低, 尤其是P元素含量远低于其他森林生态系统, 严重限制了树木生长及森林生态系统的演替。

4.2 不同树种、不同器官间C、N、P含量差异

树木的养分分配策略与其自身生理特征及环境适应策略密切相关。本研究中, 杉木、马尾松等针叶树种各器官C含量均高于木荷、南酸枣、米楮等阔叶树种。高C含量往往显示了树种具备较高的防御能力和适应能力^[26]。针叶树种各器官木质化程度较高, 有利于在环境变化过程中维持稳定的生长状况, 而阔叶树种各器官具有较低的木质化程度和较高的水分含量。同一地区森林乔木层主要树种对于生境资源的需求比较相似, 树木对限制性元素的利用能力往往决定了其在群落演替中的地位^[27]。本研究中, 南酸枣的叶P含量最高, 表明其能够将P集中于叶片, 养分分配策略最为合理。米楮、杉木、南酸枣各器官的P含量均高于木荷、马尾松, 说明米楮、杉木、南酸枣对环境适应性较好, P元素利用效率较高。这有利于它们抢占环境中的稀缺资源, 从而在群落竞争继续保持优势地位, 而木荷和马尾松则将逐渐失去优势地位。陈青等^[28]在鼎湖山森林生态系统研究也发现, 随着森林的不断演替, 木荷在群落中的优势度将逐渐下降。

本研究中, 5个树种不同器官的C含量总体表现为叶、干较高, 而根较低(图1), 不同器官间C含量差异较小。碳元素作为植物基本构成组分, 主要受遗传因素控制, 其在不同器官间的分配格局比较稳定。5个树种的不同器官之间的N、P含量均表现为叶高于其他器官(图1), 表明植物往往将大量养分传递给叶片以满足自身生长需求, 从而使叶片N、P等元素贮量较大^[29], 尤其在N、P元素受限的情况下, 植物反而会将会更多N、P元素分配给叶片, 投入在对光合作用最有效的组分^[30]。K元素往往集中在生命活动旺盛部位, 能够提高植物的光合作用效率^[31]。植物叶片和根系是地上和地下养分吸收的主要器官, 因此, K含量较高, 这也与本实验结果相一致。本试验中, 不同树种之间C元

素的差异可能来源于植物种类, 而N、P、K等元素差异可能来源于生长环境以及植物自身的适应策略。

4.3 不同器官间生态化学计量特征相关性分析

相关性分析表明, 树木各器官之间的同种元素含量往往具有较好的相关性, 尤其是根与叶之间, P、K含量均表现为极显著相关, C含量表现为显著相关。土壤P含量决定了植物的根系P含量, 并与植物叶片P含量密切相关^[32]。本研究中, 根系P含量与叶片P含量呈极显著正相关, 且相关系数达0.642, 这表明叶片中的P元素往往由根系传递。根系是植物地下部分养分吸收的主要器官, 其通过吸收土壤中P元素, 传递给叶片以满足植物生长需求。树枝作为叶片与树干之间的传输器官, 具有重要的中介作用, 因而其养分元素及化学计量比与叶、干之间具有较好的相关性。树木同一器官中的N、P元素也常呈正相关, 说明树木体内N、P元素具有协调关系, 植物体内丰富的N元素能够促进植物对于P元素的吸收^[33]。研究结果还显示, 植物不同器官中C:N、C:P之间常呈显著或极显著正相关, 说明N、P元素在各器官中分布具有高度关联性^[34], 树木不同器官的养分元素之间具有高度协调关系^[26]。植物的各器官间具有复杂的相互作用和协调关系, 并且这种协调关系受到植物类型、生长环境及适应策略的深刻影响。

5 结论

粤北针阔混交林主要树种叶的C含量较高, 高于全球植物叶片平均值及我国同纬度森林的叶片C含量, 但叶的N、P、K含量均低于全球平均值, 各器官养分元素含量具有高C、低N、低P、低K的特点。在器官养分元素的分配方面, 5个树种都表现为叶的N、P、K含量最高, 干最低, 而根、枝居中, 叶的N、P、K含量与其他器官之间差异显著; 树木各器官之间C含量差异较小, 且针叶树种各器官的C含量略高于阔叶树种, 表明针叶树种具有更强的有机C积累能力。针阔混交林的N:P大于16, 说明针阔混交林树木的生长主要受到P元素的限制。同时, 不同树种对P元素的分配策略不同, 米楮、南酸枣、杉木具有较高的P利用效率, 并且南酸枣具有更合理的养分分配格局, 这3个树种有望在未来的养分竞争中获得优势地位。本研究仅针对5个树种不同器官的C、

N、P、K 含量及化学计量比开展分析, 下一步应针对不同树木各器官和土壤的养分含量及化学计量比开展时间尺度的跟踪研究, 以期能够更全面地揭示树木的内在养分调控机制。

致谢: 感谢吴裕建、吴建丰、吴浩成等人在野外调查采样中付出的艰辛劳动, 感谢广东南雄小流坑-青嶂山省级自然保护区管理处的大力支持。

参考文献:

- [1] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [2] 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.
- [3] Wagner N D, Hillebrand H, Wacker A, *et al.* Nutritional indicators and their uses in ecology[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(4): 535-544.
- [4] 周 鹏, 耿 燕, 马文红, 等. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [5] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [6] He J, Fang J, Wang Z, *et al.* Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [7] Yao F, Chen Y, Yan Z, *et al.* Biogeographic patterns of structural traits and C:N:P stoichiometry of tree twigs in China's forests[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(2): e0116391.
- [8] 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.
- [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] 张乃木, 王克勤, 宋娅丽, 等. 滇中亚高山森林林下植被和凋落物生态化学计量特征[J]. *林业科学研究*, 2020, 33(4): 127-134.
- [11] 孙雪娇, 常顺利, 宋成程, 等. 雪岭云杉不同器官N、P、K化学计量特征随生长阶段的变化[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(5): 1291-1298.
- [12] 彭少麟, 陈章和. 广东亚热带森林群落物种多样性[J]. *生态科学*, 1983(2): 98-104.
- [13] 姚庭玉, 陈小梅, 何俊杰, 等. 模拟干旱对鼎湖山季风常绿阔叶林土壤碳氮磷化学计量特征的影响[J]. *西南林业大学学报*, 2017, 37(1): 104-109.
- [14] 何俊杰, 陈小梅, 冯思红, 等. 城郊梯度上亚热带季风常绿阔叶林土壤C、N、P化学计量特征[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 591-596.
- [15] 史军辉, 马学喜, 刘茂秀, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)枝叶根化学计量特征[J]. *中国沙漠*, 2017, 37(1): 109-115.
- [16] 周 丽, 张卫强, 唐洪辉, 等. 南亚热带中幼龄针阔混交林生态化学计量特征[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(11): 1732-1738.
- [17] Reich P B, Oleksyn J. 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.
- [18] 谢 锦, 常顺利, 张毓涛, 等. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性[J]. *生态学报*, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [19] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N、P的化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.
- [20] 孙连伟, 陈静文, 邓 琦. 全球变化背景下陆地植物N/P生态化学计量学研究进展[J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 534-540.
- [21] He Y Q, Zhu Y G, Smith S E, *et al.* Interactions between soil moisture content and phosphorus supply in spring wheat plants grown in pot culture[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(4): 913-925.
- [22] 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.
- [23] Koerselman W, Arthur F M M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [24] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2011, 31(23): 134-139.
- [25] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [26] 陈美玲, 崔君滕, 邓 蕾, 等. 黄土高原两种针叶树种不同器官水碳氮磷分配格局及其生态化学计量特征[J]. *地球环境学报*, 2018, 9(1): 54-63.
- [27] 陈 霞, 袁在翔, 金雪梅, 等. 紫金山针阔混交林主要植物种群生态位特征[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(8): 113-119.
- [28] 陈 青, 李萌姣, 李 瑶, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林乔木种群动态变化[J]. *广西植物*, 2019, 39(3): 403-410.
- [29] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化[J]. *植物学报*, 2014, 49(5): 560-568.
- [30] Mo Q, Li Z, Sayer E J, *et al.* Foliar phosphorus fractions reveal how tropical plants maintain photosynthetic rates despite low soil phosphorus availability[J]. *Functional Ecology*, 2019, 33(3): 503-513.
- [31] 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.
- [32] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 10849-10850.
- [33] Houlton B, Wang Y, Vitousek P, *et al.* A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere[J]. *Nature*, 2008, 454: 327-330.
- [34] Kerkhoff A J, Enquist B J, Fagan E W F. Plant Allometry, Stoichiometry and the Temperature-Dependence of Primary Productivity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.

Stoichiometric Characteristics of Carbon, Nitrogen, Phosphorus and Potassium in Organs of Coniferous-broadleaved Mixed Forest in Northern Guangdong

ZHANG Tian-lin^{1,2}, QIU Zhi-jun¹, WU Zhong-min¹, CHEN Zhi-hong³, HU Hui³,
ZHOU Guang-yi¹, ZHAO Hou-ben¹, LI Zhao-jia¹, CAI Zhang-lin¹

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Administration of Xiaoliukeng-Qingzhangshan Provincial Nature Reserve, Nanxiong 512400, Guangdong, China)

Abstract: [Objective] To fully understand the ecological stoichiometry of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), and potassium (K), in different organs of mixed forest in northern Guangdong and to reveal the nutrient balance mechanism and environmental adaptation mechanism of different organs of trees in the mixed forest in the southern subtropical in northern Guangdong. [Method] Five tree species, i.e. *Schima superba*, *Choerospondias axillaris*, *Castanopsis carlesii*, *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana* in Xiaoliukeng-Qingzhangshan provincial nature reserve in Nanxiong County of Guangdong Province, were used as the trial materials to compare the distribution patterns and ecological stoichiometry characteristics of these species, and the correlation between the contents of these elements and the stoichiometric ratio of different organs. [Result] The results demonstrated that the contents of the four elements were the highest in leaf, the lowest in stem, and the medium in root and branch. The C:N, C:P and C:K showed the highest in stem, the lowest in leaf, and the medium in root and branch. The average C, N, P and K contents in leaf of the five tree species were 512.04, 14.29, 0.74 and 10.30 mg·g⁻¹, respectively. The contents of N, P and K in leaf were significantly different from those in other organs ($P < 0.05$). Correlation analysis showed that trees had a complex internal coordination mechanism. [Conclusion] The content of C in each organ of coniferous-broadleaved mixed forest in northern Guangdong is relatively high, but the contents of N, P and K are scarce, and the growth of trees is mainly restricted by phosphorus. *Castanopsis carlesii*, *Choerospondias axillaris*, and *Cunninghamia lanceolata* have higher utilization ability of P element, and *Choerospondias axillaris* has a better nutrient distribution pattern, which is conducive to maintaining the dominant position in the competition.

Keywords: nutrient element; ecological stoichiometry; forest ecosystem; environmental adaptation strategy

(责任编辑: 徐玉秀)