哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗C、N、P化学计量特征及其对N沉降增加的响应

石贤萌^{1,2*} 杞金华^{3*} 宋亮^{1**} 刘文耀¹ 黄俊彪^{1,2} 李苏¹ 卢华正^{1,2}
陈曦^{1,2}

¹中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站, 云南景东 676209

摘要 N沉降对不同森林生态系统的影响是当今全球变化生态学研究的一个热点问题。山地湿性常绿阔叶林是我国西部高海拔地区重要的森林植被类型之一。该文以云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林为对象, 研究了其林下优势树种多花山矾(*Symplocos ramosissima*)和黄心树(*Machilus gamblei*)幼苗不同器官中C、N、P含量和生态化学计量特征及其对N沉降增加的响应。结果表明: 两种幼苗C、N、P含量的差异均达到了显著性水平($p < 0.05$), 多花山矾的C含量较低, N和P含量较高。N处理对植物幼苗元素含量及其比值影响极显著($p < 0.01$), 且与物种和器官之间存在显著的交互作用。N处理提高了幼苗体内N含量, 导致不同器官N:P值有不同程度的增加。随N处理水平的升高, 多花山矾幼苗P含量下降, 黄心树幼苗P含量整体升高, 幼苗间P含量差异减小。在一定范围内, 植物幼苗N含量与土壤无机N含量之间存在极显著的相关性($p < 0.01$)。不同器官之间相比, 植物幼苗根和茎的N内稳性比叶片更高, 即植物叶片对N沉降的响应更为敏感。

关键词 生态化学计量学, N沉降, 原生林, 内稳性, 幼苗

引用格式: 石贤萌, 杞金华, 宋亮, 刘文耀, 黄俊彪, 李苏, 卢华正, 陈曦 (2015). 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗C、N、P化学计量特征及其对N沉降增加的响应. 植物生态学报, 39, 962–970. doi: 10.17521/cjpe.2015.0093

C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan

SHI Xian-Meng^{1,2*}, QI Jin-Hua^{3*}, SONG Liang^{1**}, LIU Wen-Yao¹, HUANG Jun-Biao^{1,2}, LI Su¹, LU Hua-Zheng^{1,2}, and CHEN Xi^{1,2}

¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong, Yunnan 676209, China

Abstract

Aims Montane moist evergreen broad-leaved forest is an important vegetation type in the high altitude areas of western China. In this study, total carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and stoichiometry in roots, stems, and leaves of two dominant seedlings, *Symplocos ramosissima* and *Machilus gamblei*, and their responses to different levels of N addition were investigated in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan.

Methods A simulation experiment with four N addition levels T_0 (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), T_1 (3 kg N·hm⁻²·a⁻¹), T_2 (6 kg N·hm⁻²·a⁻¹) and T_3 (12 kg N·hm⁻²·a⁻¹) was carried out in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains. Total C, N and P concentrations in different organs of the two dominant seedlings and soil inorganic N concentration in each treatment were measured after one year's *in situ* experiment.

Important findings The C, N and P concentrations of the two seedlings were significantly different ($p < 0.05$). *Machilus gamblei* had lower C concentration, but higher N and P concentrations compared with *S. ramosissima*. N addition had significant effects ($p < 0.01$) on C, N and P concentrations and their stoichiometry. Significant interactions were detected among N treatments, species and plant organs. N addition increased N concentrations in all organs of the two seedlings, leading to higher ratio of N:P. P concentration of *S. ramosissima* decreased

significantly ($p < 0.05$) under N addition, while that of *M. gamblei* increased under medium (T_2) and high (T_3) N addition treatments. Within a certain range, there was a significant correlation between the N concentrations of seedlings and soil inorganic N concentrations ($p < 0.01$). Comparisons of homeostasis index among different organs indicated that the N stoichiometry in roots and stems was more stable than that in leaves under N addition.

Key words ecological stoichiometry, nitrogen deposition, primary forest, homeostasis, seedlings

Citation: Shi XM, Qi JH, Song L, Liu WY, Huang JB, Li S, Lu HZ, Chen X (2015). C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 962–970. doi: 10.17521/cjpe.2015.0093

生物有机体是由元素构成的, C、N、P 作为主要组成元素, 其含量及比值的变化是生态化学计量学研究的主要内容。生态化学计量学理论认为, 生物体具有保持其自身化学组成相对稳定的能力, 同时与环境元素之间存在复杂的反馈关系 (Sterner & Elser, 2002), 环境因子如地质、气候或生物因素的改变会影响有机体元素计量比值特征, 反之, 有机体通过对环境资源的消耗和自身元素的释放对环境元素的比值也会产生影响 (曾德慧和陈广生, 2005)。生长速率理论指出, 生长快速的有机体内通常具有较低的 C:P 和 N:P 值, 因为核糖体合成蛋白质需要大量的 P 以支持有机体的快速生长, 生物有机体会通过改变自身 C、N、P 比值以适应生长速率的改变 (Elser *et al.*, 2003)。以植物元素计量特征为指标, 研究森林植物营养和生长的受限情况及其对全球变化的响应, 对于揭示植物养分利用策略对全球变化的响应和适应机制具有重要的生态学意义。

随着人类活动引起的氮排放增加, 大气 N 沉降已经成为全球变化中一个重要内容, 对森林生态系统的结构和功能产生了重要影响 (Vitousek *et al.*, 1997; Galloway *et al.*, 2008)。中国作为继欧洲和北美之后的全球第三大 N 沉降区 (Liu *et al.*, 2011), 全国典型森林穿透雨中 N 沉降量平均高达 $21.5 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Du *et al.*, 2014), 研究大气 N 沉降对我国不同森林生态系统的影响具有一定的必要性和紧迫性。幼苗是植物生活史中对环境变化反应最为敏感的一个时期, 其在森林中的定居和生长发育对种群的更新和森林群落动态的维持具有重要的作用 (纪金华等, 2015)。国内已开展的有关森林植物幼苗元素计量特征对大气 N 沉降响应的研究主要集中在鼎湖山亚热带森林和福建中亚热带森林生态系统, 研究结果表明, N 沉降有利于幼苗对 N 的积累, 同时改变了 N 与其他营养元素的比值, 而不同地区幼苗 P 含量的变化对 N 沉降增加有不同的响应 (李德军等,

2004, 2005; 樊后保等, 2011; 李明月等, 2013)。山地湿性常绿阔叶林是我国西部高海拔地区重要的森林植被类型之一, 研究表明该类型森林生态系统内 N 沉降量 ($12.1 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 相比全国平均水平仍然较低 (Liu *et al.*, 2002a), 但有关这一森林类型林下优势树种幼苗对大气 N 沉降增加的响应的研究尚未见报道。

云南哀牢山自然保护区内中山湿性常绿阔叶林是目前我国面积最大的亚热带常绿阔叶林, 林下幼苗物种丰富, 分布广泛 (巩合德等, 2011)。栗忠飞等 (2013) 曾对中山湿性常绿阔叶林林内上层和下层优势树种元素含量及其比值差异进行了初步研究, 但仍缺少植物幼苗对 N 沉降变化响应的动态数据。为了探讨该地区原生森林林下幼苗生长过程中元素计量特征及其对 N 沉降增加的响应, 本研究选择中山湿性常绿阔叶林林下优势乔木多花山矾 (*Symplocos ramosissima*) 和黄心树 (*Machilus gamblei*) 的幼苗为对象, 采用原位模拟处理的实验方法, 研究了两种幼苗根、茎、叶等器官中 C、N、P 元素计量特征及其在不同水平 N 沉降处理下的响应状况, 以期研究 N 沉降增加对高海拔地区原生森林林下幼苗营养和生长的影响提供科学依据, 同时为哀牢山自然保护区内原生中山湿性常绿阔叶林动态的预测、保护和管理提供理论参考。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站 (24.32° N , 101.01° E), 海拔 2 400–2 600 m。根据哀牢山站的长期监测资料, 该区年平均气温为 11.0° C , 月平均最高气温为 15.8° C , 月平均最低气温为 4.5° C ; 年降水量 1 947 mm, 年蒸发量 1 192 mm, 干季 (11 月–翌年 4 月)、雨季 (5 月–10 月) 分明, 雨季降水量占年降水量的 85% 左右。林下土壤

为山地黄棕壤, 土壤表层有机C、总N和总P含量分别为12.91%、0.52%和0.06% (Liu *et al.*, 2002b)。

原生中山湿性常绿阔叶林是该区主要森林植被, 优势树种主要有木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、黄心树、变色锥(*Castanopsis wattii*)、云南越橘(*Vaccinium duclouxii*)和多花山矾等, 森林覆盖度95% (游承侠, 1983)。

1.2 实验设计

在哀牢山徐家坝地区原生中山湿性常绿阔叶林中选择群落更新良好、幼苗较为丰富的林内建立16个10 m × 10 m的样方, 保证样方之间留有至少10 m宽的缓冲区, 并尽量保证所选样方坡度和坡向的一致性。以黄心树和多花山矾两种幼苗为研究对象, 在所有样方中随机选择4个样地, 每个物种随机选定1株幼苗, 测定根、茎、叶等器官中C、N、P元素的含量。采样时间为2011年4月。

根据该区的N沉降情况, 综合考虑幼苗对N沉降相对比较敏感, 本研究共设置以下4个处理: 对照(T_0 , 0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低N(T_1 , 3 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中N(T_2 , 6 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高N(T_3 , 12 kg N·hm⁻²·a⁻¹), 每处理4个重复(同一处理由随机选择的4个10 m × 10 m样方组成)。除了施N浓度增加外, 其他处理措施均保持一致。为了保证获得幼苗更真实的响应, 我们每月中旬用背式喷雾器进行NH₄NO₃溶液的喷施, 每次N添加浓度不高于1 kg N·hm⁻², 对照组仅喷洒相同体积的水(5 L) (Song *et al.*, 2012)。N处理时间从2011年4月持续到2012年4月。

1.3 样品处理

模拟N沉降处理一年后(2012年5月), 在每个处理的各重复样地中, 每个物种随机选定3–4株幼苗进行全株收获。将采集到的样品用自来水和超纯水先后冲洗干净, 将根、茎、叶分离后105 °C杀青, 在80 °C条件下烘干48 h至恒质量, 用植物粉碎机磨碎后测定各器官中C、N、P元素含量。植物样品C、N含量用碳氮分析仪(Vario MAX CN, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定; P含量采用电感耦合等离子体原子发射光谱仪进行测定(iCAP6300, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)。

在每个处理的各重复样地中随机选择3个点, 取0–10 cm深度的土壤样品, 混合均匀后作为一份样品。除去植物根系等杂物后, 取新鲜土壤样品过2 mm筛, 用50 mL 2 mol·L⁻¹ KCl浸提后在振荡器上振

荡1 h, 静置10 min, 去上清液后用滤纸过滤, 取滤液用全自动流动分析仪(Auto Analyzer 3, SEAL Analytical GmbH, Hanau, Germany)分析硝态N和铵态N含量。铵态N和硝态N的浓度用土壤干质量表示。植物和土壤样品采集时间均为2012年5月。

1.4 数据处理

所有数据通过正态分布和方差齐性检验。对2个物种不同器官元素含量及其比值之间的差异, 采用双因素方差分析进行了比较。对幼苗N与土壤N含量之间的关系进行了Pearson相关性分析。采用多因素方差分析(multivariate ANOVA)检验了N处理、物种和器官等因素对植物元素含量及其比值的影响及其交互作用, 并进一步开展了多重比较(LSD's post hoc tests)。所有统计分析都通过统计软件SPSS 16.0完成, 相关图表使用Sigmaplot 12.5和Excel等软件绘制。

采用Stern和Elser (2002)提出的内稳性模型 $y = cx^{1/H}$ 进行植物幼苗N内稳性指数的计算。其中, c 为常数, H 是内稳性指数, y 和 x 分别代表植物体N含量(%)和土壤无机N浓度。

2 结果和分析

2.1 两种幼苗不同器官元素含量及其化学计量比

不同物种和器官之间, 植物体内C、N、P元素含量及其比值均存在极显著差异($p < 0.01$)。具体来讲, 黄心树幼苗各器官C、N、P元素含量表现为叶>茎>根。多花山矾幼苗各器官之间N、P含量与黄心树幼苗表现一致为叶>茎>根, C含量则表现为根>茎>叶(表1)。两种幼苗叶中N:P值均显著高于茎和根($p < 0.05$), 分别达到16.30和16.61。黄心树幼苗叶中C:N和C:P值均显著低于茎和根($p < 0.05$), 而多花山矾幼苗各器官C:N值表现为根>茎>叶, 差异达到显著性水平($p < 0.05$), 不同器官之间C:P值则无显著差异(表1)。两种幼苗相同器官之间相比, 黄心树幼苗各器官C含量均显著高于多花山矾幼苗($p < 0.05$), N、P含量(除根N含量外)均显著低于多花山矾幼苗($p < 0.05$)。此外, 黄心树幼苗根中N:P值、茎和叶中C:N值以及各器官C:P值均显著高于多花山矾幼苗($p < 0.05$) (表1)。

2.2 N沉降增加对植物幼苗养分元素含量及其化学计量比的影响

不同浓度N处理下, 植物体元素含量及其化学

表1 物种和器官之间元素计量特征差异性分析(平均值±标准误差)

Table 1 ANOVA of C, N, P and their stoichiometry of different species and organs (mean ± SE)

物种 Species	器官 Organ	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	N:P	C:P
黄心树	根 Root	469.00 ± 1.78 ^{Aa}	6.86 ± 0.30 ^{Aa}	0.55 ± 0.02 ^{Aa}	12.59 ± 0.36 ^{Aa}	68.81 ± 3.01 ^{Aa}	864.61 ± 32.76 ^{Aa}
<i>Machilus gamblei</i>	茎 Stem	469.50 ± 0.29 ^{Aa}	7.26 ± 0.24 ^{Aa}	0.58 ± 0.02 ^{Aa}	12.57 ± 0.22 ^{Aa}	64.90 ± 2.14 ^{Ab}	815.18 ± 24.79 ^{Aa}
	叶 Leaf	494.50 ± 0.96 ^{Ba}	14.70 ± 0.13 ^{Ba}	0.90 ± 0.01 ^{Ba}	16.30 ± 0.11 ^{Ba}	33.64 ± 0.33 ^{Bb}	548.29 ± 8.47 ^{Ba}
多花山矾	根 Root	418.00 ± 0.91 ^{Ab}	6.53 ± 0.48 ^{Aa}	0.91 ± 0.11 ^{Ab}	7.72 ± 1.60 ^{Ab}	65.03 ± 4.46 ^{Aa}	483.21 ± 63.89 ^{Ab}
<i>Symplocos ramosissima</i>	茎 Stem	411.75 ± 4.01 ^{Ab}	8.45 ± 0.41 ^{Bb}	0.95 ± 0.09 ^{Ab}	9.30 ± 1.40 ^{Aa}	49.06 ± 2.33 ^{Bb}	450.87 ± 56.89 ^{Ab}
	叶 Leaf	402.50 ± 1.26 ^{Bb}	18.93 ± 0.18 ^{Cb}	1.14 ± 0.03 ^{Ab}	16.61 ± 0.53 ^{Ba}	21.27 ± 0.16 ^{Cb}	353.23 ± 10.46 ^{Ab}

不同大写字母表示同一物种不同器官之间差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示不同物种相同器官之间差异显著($p < 0.05$)。
Different capital letters indicate significant differences among different organs of the same species ($p < 0.05$), and different lowercase letters indicate significant differences among the same organ of the two seedlings ($p < 0.05$).

表2 N处理、物种和器官等因素对幼苗元素计量特征的影响(F值)

Table 2 Effects of N addition, species and plant organs on C, N, P and their stoichiometry of seedlings (F value)

变量 Variables	N处理 N treatments (T)	物种 Species (S)	器官 Organs (O)	T × S	T × O	S × O	T × S × O
C	14.780 ^{***}	3 557.641 ^{***}	13.556 ^{***}	17.935 ^{***}	1.358	168.786 ^{***}	1.602
N	26.605 ^{***}	99.505 ^{***}	2 263.338 ^{***}	1.382	3.723 ^{**}	115.645 ^{***}	4.176 ^{**}
P	27.124 ^{***}	12.711 ^{**}	286.908 ^{***}	41.785 ^{***}	2.683 [*]	2.667	3.192 ^{**}
C:N	7.628 ^{***}	52.952 ^{***}	549.602 ^{***}	5.664 ^{**}	0.945	13.603 ^{***}	1.396
N:P	46.896 ^{***}	17.641 ^{***}	160.241 ^{***}	21.991 ^{***}	1.719	12.343 ^{***}	0.879
C:P	19.440 ^{***}	30.180 ^{***}	230.617 ^{***}	38.165 ^{***}	4.137 ^{**}	3.636 [*]	5.831 ^{***}

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$.

计量比具有极显著的差异($p < 0.01$)(表2)。不同浓度N处理和物种对植物C含量、C:N和N:P值存在极显著的交互作用(表2)。N处理和器官对植物体N含量存在极显著的交互作用(表2)。N处理、物种和器官等因素对植物P和C:P值的影响存在极显著的交互作用(表2)。

不同处理下, 黄心树幼苗根C含量依次表现为 $T_3 > T_0 > T_2 > T_1$, 茎C含量在低、中N处理下与对照组无显著差异, 高N处理下显著高于其他处理组($p < 0.05$), 叶C含量无明显的变化规律; 与对照组相比, 处理组多花山矾幼苗各器官C含量均显著增加($p < 0.05$)(图1)。N处理提高了两种幼苗体内各器官N含量, 高N处理组黄心树幼苗根、茎、叶及多花山矾幼苗叶中N含量均显著高于其他处理组($p < 0.05$)(图1)。随着N处理水平的升高, 黄心树幼苗根和叶中P含量均表现为 $T_3 > T_2 > T_0 > T_1$ 的趋势, 茎P含量随处理水平升高而增加, 且在高N处理下普遍高于其他处理组; 多花山矾幼苗各器官P含量下降显著($p < 0.05$), 叶P含量下降程度低于根和茎。随着黄心树幼苗P含量的增加和多花山矾幼苗P含量的下降, 两种幼苗各器官之间P元素含量差异减小, 差值均未达到显著性水平(图1)。

N处理普遍提高了两种幼苗各器官中N:P值, 不同物种及器官之间增加程度存在较大的差异(图2)。与对照组相比, 黄心树幼苗叶和根中N:P值在低N处理和高N处理下升高显著($p < 0.05$); 处理组多花山矾幼苗根、茎、叶等器官中N:P值均显著高于对照组($p < 0.05$)(图2)。处理组黄心树幼苗C:N值在根、茎、叶等器官中均表现为下降趋势, 并且在高N处理下达到差异显著性水平($p < 0.05$)(图2)。除叶中C:N值在高N处理下显著低于其他实验组($p < 0.05$)外, 多花山矾幼苗根、茎等器官中C:N值变化不显著(图2)。两种幼苗不同器官C:P值变化对N沉降的响应存在较大差异。黄心树幼苗根和叶中C:P值在处理下高于对照组, 中、高N处理组均低于对照组, C:P值在根和茎中总体表现为随N处理水平的增加呈先升高后下降的趋势(图2)。与对照组相比, 多花山矾幼苗各器官C:P值均显著升高($p < 0.05$), 根和茎中C:P值在高N处理下达到最大, 而叶中C:P值则在低N处理下达到最大值(图2)。

2.3 模拟N沉降下土壤N含量及两种幼苗N内稳性指数的比较

由表3可知, N处理显著提高了土壤铵态N含量, 并且随处理水平的升高, 土壤无机N总量显著增加,

图1 不同水平N处理对幼苗器官C、N、P元素含量的影响(平均值±标准误差)。不同字母代表同一器官不同处理组间差异显著($p < 0.05$)。T₀、T₁、T₂、T₃ N添加分别为0、3、6、12 kg·hm⁻²·a⁻¹。
Fig. 1 Effects of nitrogen solutions addition on the C, N and P concentrations in different organs of the two seedlings (mean ± SE). Different letters above columns indicate significant differences among different N addition levels ($p < 0.05$). T₀, T₁, T₂, T₃, N addition levels are 0, 3, 6, 12 kg·hm⁻²·a⁻¹.

表3 不同处理下土壤无机N含量(平均值±标准误差)
Table 3 Soil nutrient content under different N addition levels (mean ± SE)

土壤无机N Soil inorganic N	对照组 Control (T ₀)	低N处理组 Low N treatment (T ₁)	中N处理组 Medium N treatment (T ₂)	高N处理组 High N treatment (T ₃)
NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	43.22 ± 6.77	60.62 ± 3.97	64.90 ± 4.82	67.91 ± 2.19
NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	4.11 ± 1.19	4.54 ± 2.04	2.96 ± 1.14	4.71 ± 1.28

T₀、T₁、T₂、T₃, 同图1。
T₀, T₁, T₂, T₃, see Fig. 1.

在高N处理(T₃)下达到最大值。对幼苗N与土壤N含量进行Pearson相关性分析(表4), 结果表明: 除多花山矾茎N含量以外, 两种幼苗不同器官N含量均与土壤N含量存在极显著的相关关系($p < 0.01$)。

对氨处理一年后幼苗N内稳性指数进行计算, 结果表明: 两种幼苗叶N内稳性均低于根和茎, 黄心树幼苗根N内稳性略高于多花山矾, 茎和叶N内稳性均低于多花山矾幼苗。同种幼苗不同器官之间相比, 黄心树幼苗不同器官N内稳性依次表现为根>茎>叶, 而多花山矾幼苗则表现为茎>根>叶。

3 讨论

3.1 哀牢山地区林下优势树种幼苗的元素计量特征及生长受限状况

化学元素是构成生物有机体的基本成分, 对生物体的生长、繁殖和代谢调节发挥着不可替代的作用。N、P作为构成蛋白质、核酸和三磷酸腺苷等生命物质的基础成分, 是植物光合作用和细胞生长分裂等重要生理活动的必需矿质营养元素(Elser *et al.*, 2000; Reich & Oleksyn, 2004)。在本研究中, 植物不

图2 不同水平N处理对幼苗器官C、N、P元素计量比的影响(平均值±标准误差)。不同字母代表同一器官不同处理组间差异显著($p < 0.05$)。T₀、T₁、T₂、T₃, 同图1。

Fig. 2 Effects of nitrogen addition on the C, N and P stoichiometry in different organs of the two seedlings (mean ± SE). Different letters above columns indicate significant differences among different N addition levels ($p < 0.05$). T₀, T₁, T₂, T₃, see Fig. 1.

图3 N处理实验中两种植物幼苗不同器官N的内稳性。
Fig. 3 The N homeostasis index in different organs of the two seedlings in the N addition experiment.

表4 两种幼苗N与土壤N含量之间的相关性分析
Table 4 Correlation analysis of N concentration between plant organs and soil

器官 Organ	土壤N含量 Soil N concentration	
	黄心树 <i>Machilus gamblei</i>	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>
根 Root	0.817***	0.753**
茎 Stem	0.699**	0.469
叶 Leaf	0.851***	0.698**

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$.

同器官之间营养元素含量差异显著($p < 0.05$), 除多花山矾幼苗叶C含量显著低于根和茎以外, 两种幼苗各器官C、N、P含量均以叶片中的含量最高, 根中含量最低, 普遍表现为叶>茎>根的顺序, 这可能与叶片作为生长器官的代谢活跃有关(刘超等, 2012)。受P元素含量的影响, 两种幼苗不同器官N:P值均以叶中最大, C:N和C:P值均以叶中最小。结合

栗忠飞等(2013)对哀牢山地区4种优势种幼树元素含量的研究结果,本地区不同物种幼苗叶片C、N、P元素含量变化幅度较大,其中叶C含量以多花山矾($402.50 \pm 1.26 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)最低,黄心树最高($494.50 \pm 0.96 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$);叶N含量以山茶科的舟柄茶(*Hartia sinensis*) ($11.70 \pm 0.70 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)最低,木兰科的红花木莲(*Manglietia insignis*) ($21.75 \pm 1.61 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)最高;叶P含量以舟柄茶($0.59 \pm 0.02 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)最低,壳斗科的腾冲栲(*Castanopsis wattii*) ($1.36 \pm 0.04 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)最高。杨国平等(2010)对哀牢山中山湿性常绿阔叶林内6种优势树种成年植株C、N、P元素含量进行了研究,与本研究相比,本地区幼苗不同器官C含量平均值低于成年植株,不同生长时期N、P含量无明显差异。

叶片是植物进行光合生长的主要器官,植物叶片N:P值则能够反映植物生长受N或P元素限制的状况(Güsewell, 2004)。Koerselman和Meuleman (1996)通过对40个施肥实验的对比研究表明,植物叶片 $\text{N:P} < 14$ 表示生长主要受N限制,叶片 $\text{N:P} > 16$ 表示生长主要受P限制, N:P 位于14到16之间时,则植物生长受到二者的共同限制。Zhang等(2004)对内蒙古羊草草原植物的施肥研究表明, $\text{N:P} > 23$ 时植物生长受P限制, $\text{N:P} < 21$ 时受N限制。在本研究中,两种幼苗叶片 N:P 值均大于16,暗示它们的生长可能受P限制。然而,在同一个植物群落中,由于不同物种N、P含量及养分利用策略存在差异, N:P 可能并不适合判定物种水平的元素受限情况(庾强, 2009)。本研究中的两种幼苗作为优势幼苗物种在林下环境生长良好,因此,对于本地区植物生长是否受P限制有待进一步深入研究。

3.2 中山湿性常绿阔叶林林下幼苗C、N、P元素计量特征对N沉降增加的响应

在全球变化加剧的背景下,植物各器官由于养分储存及其功能性差异导致其化学计量特征变化显著(刘超等, 2012)。在本研究中,N处理增加了两种幼苗体内N元素的积累,这与其他地区研究结果一致(李德军等, 2005; 樊后保等, 2011; 李明月等, 2013)。植物不同器官N含量和土壤无机N之间存在极显著的相关关系,在一定范围内随土壤无机N含量的增加而表现出升高的趋势。此外,由N处理引起的幼苗根、茎元素计量特征的变化幅度小于叶片,内稳性指数高于叶片,这表明植物幼苗叶N含量对

N输入的变化较根和茎更为敏感。 $3\text{--}12 \text{ kg hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N添加实验是在哀牢山地区原有N沉降水平的基础上进行递增,总体来说,对两种植物幼苗的生长表现出一定的促进作用。N处理1年后,多花山矾幼苗体内C含量显著升高,原因可能是多花山矾叶N含量的上升提高了叶片叶绿素含量及其光合作用效率,有利于植物体光合产量的增加(彭礼琼等, 2014)。然而,黄心树幼苗C无明显变化规律,这反映出不同物种对外源N添加具有不同的利用策略。

有关植物体P含量的变化对N沉降增加存在不同的响应趋势,目前主要存在两种不同的研究结果。李德军等(2005)和李明月等(2013)的研究表明,不同水平N处理下,幼苗P含量普遍下降,植物幼苗根、茎、叶中的N含量及 N:P 值均显著增加,原因是N沉降增加使土壤有效N含量升高,促进了植物体对N素的吸收,同时引起土壤酸化,导致土壤中铝离子的溶出增加,使幼苗对P吸收受到了抑制(Macklon & Sim, 1992)。Liu等(2013)通过人工控制实验研究发现,N沉降有利于降低固氮植物的 N:P 值,而 N:P 值的降低主要是由于植物体P的增加所致,可能的原因是陆生植物可以分配多余的N以促进P元素循环的速率(Marklein & Houlton, 2012)。此外,有研究表明,森林土壤酸性磷酸单酯酶活性(APA)与土壤有效P含量呈显著负相关(郑棉海等, 2015),长期N沉降可能会加剧森林土壤P限制,诱导植物根系分泌更多的酸性磷酸酶,以提高植株对土壤P元素的吸收效率,从而保证植物体的正常生长(Johnson *et al.*, 1999; Pilkington *et al.*, 2005)。在本研究中,两种幼苗P含量对N沉降增加表现出相反响应特征。处理组多花山矾幼苗P含量相比对照组均有不同程度的下降,导致植物 N:P 值显著增加,这可能与植物体C、N含量增加对P含量的稀释作用有关;而中、高N处理组黄心树幼苗各器官P元素含量显著升高,可能是由于植物体有效N含量增加,促进了低P物种对环境中P元素的吸收所致。两个物种之间截然不同的P含量响应趋势则进一步证明不同物种对外源N添加具有差异性的利用策略。

基金项目 国家自然科学基金(31300382和U1133605)、中国科学院“西部之光”人才培养计划“西部博士资助项目”和中国科学院青年创新促进会专项经费(2014356)。

致谢 感谢哀牢山生态站全体工作人员和武传胜博

士在本研究工作中提供的帮助与指导。

参考文献

- Du EZ, Jiang Y, Fang JY, de Vries W (2014). Inorganic nitrogen deposition in China's forests: Status and characteristics. *Atmospheric Environment*, 98, 474–482.
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Fan HB, Liao YC, Liu WF, Yuan YH, Li YY, Huang RZ (2011). Effects of simulated nitrogen deposition on nutrient balance of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3277–3284. (in Chinese with English abstract) [樊后保, 廖迎春, 刘文飞, 袁颖红, 李燕燕, 黄荣珍 (2011). 模拟氮沉降对杉木幼苗养分平衡的影响. *生态学报*, 31, 3277–3284.]
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH, Cao M (2011). Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 19, 151–157. (in Chinese with English abstract) [巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪, 曹敏 (2011). 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征. *生物多样性*, 19, 151–157.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Johnson D, Leake JR, Lee JA (1999). The effects of quantity and duration of simulated pollutant nitrogen deposition on root-surface phosphatase activities in calcareous and acid grasslands: A bioassay approach. *New Phytologist*, 141, 433–442.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Li DJ, Mo JM, Fang YT, Cai XA, Xue JH, Xu GL (2004). Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schima superba*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 876–882. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良 (2004). 模拟氮沉降对三种亚热带树种生长和光合作用的影响. *生态学报*, 24, 876–882.]
- Li DJ, Mo JM, Peng SL, Fang YT (2005). Effects of simulated nitrogen deposition on elemental concentrations of *Schima superba* and *Cryptocarya concinna* seedlings in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2165–2172. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 彭少麟, 方运霆 (2005). 亚热带森林两种优势树种幼苗的元素含量对模拟氮沉降增加的响应. *生态学报*, 25, 2165–2172.]
- Li MY, Wang J, Wang ZX, Wu XY, Huang RZ, Zhu JM (2013). Photosynthetic characteristics, biomass allocation, C, N and P distribution of *Schima superba* seedlings in response to simulated nitrogen deposition. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1569–1577. (in Chinese with English abstract) [李明月, 王健, 王振兴, 吴晓燕, 黄儒珠, 朱锦懋 (2013). 模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性、生物量与C、N、P分配格局. *生态学报*, 33, 1569–1577.]
- Li ZF, Guo PJ, Liu WS, Zheng Z (2013). C, N and P stoichiometry of young trees in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, 41(4), 22–26. (in Chinese with English abstract) [栗忠飞, 郭盘江, 刘文胜, 郑征 (2013). 哀牢山常绿阔叶林幼树C、N、P生态化学计量特征. *东北林业大学学报*, 41(4), 22–26.]
- Liu C, Wang Y, Wang N, Wang GX (2012). Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: A review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1205–1216. (in Chinese with English abstract) [刘超, 王洋, 王楠, 王根轩 (2012). 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. *植物生态学报*, 36, 1205–1216.]
- Liu JX, Huang WJ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Li YY (2013). Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests. *Global Change Biology*, 19, 208–216.
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF (2002a). Nutrient fluxes in bulk precipitation, throughfall and stemflow in montane subtropical moist forest on Ailao Mountains in Yunnan, south-west China. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 527–548.
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF (2002b). Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, 158, 223–235.
- Liu XJ, Duan L, Mo JM, Du EZ, Shen JL, Lu XK, Zhang Y, Zhou XB, He C, Zhang FS (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251–2264.
- Macklon AE, Sim A (1992). Modifying effects of non-toxic levels of aluminium on the uptake and transport of phosphate in ryegrass. *Journal of Experimental Botany*, 43, 915–923.
- Marklein AR, Houlton BZ (2012). Nitrogen inputs accelerate

- phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 193, 696–704.
- Peng LQ, Jin ZX, Wang Q (2014). Effects of simulated nitrogen deposition on the eco-physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 989–995. (in Chinese with English abstract) [彭礼琼, 金则新, 王强 (2014). 模拟氮沉降对夏蜡梅幼苗生理生态特性的影响. *生态学杂志*, 33, 989–995.]
- Pilkington MG, Caporn SJM, Carroll JA, Cresswell N, Lee JA, Emmett BA, Johnson D (2005). Effects of increased deposition of atmospheric nitrogen on an upland *Calluna* moor: N and P transformations. *Environmental Pollution*, 135, 469–480.
- Qi JH, Zhang YJ, Zhang YP, Liu YH, Lu ZY, Wu CS, Wen HD (2015). The influence of changes in water availability on seedling mortality of a subtropical evergreen broadleaf forest on Ailao Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 2521–2528. (in Chinese with English abstract) [杞金华, 章永江, 张一平, 刘玉洪, 鲁志云, 武传胜, 温韩东 (2015). 水分条件变化对哀牢山亚热带常绿阔叶林林下幼苗死亡率的影响. *生态学报*, 35, 2521–2528.]
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Song L, Liu WY, Ma WZ, Qi JH (2012). Response of epiphytic bryophytes to simulated N deposition in a subtropical montane cloud forest in southwestern China. *Oecologia*, 170, 847–856.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Yang GP, Gong HD, Zheng Z, Zhang YP, Liu YH, Lu ZY (2010). Caloric values and ash content of six dominant tree species in an evergreen broadleaf forest of Ailaoshan, Yunnan Province. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 27, 251–258. (in Chinese with English abstract) [杨国平, 巩合德, 郑征, 张一平, 刘玉洪, 鲁志云 (2010). 哀牢山常绿阔叶林优势树种热值与养分特征. *浙江林学院学报*, 27, 251–258.]
- You CX (1983). Classification of vegetation in Xujiaba region in Ailao Mts. In: Wu ZY ed. *Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 74–117. (in Chinese) [游承侠 (1983). 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 见: 吴征镒主编. *云南哀牢山森林生态系统研究-1983*. 云南科技出版社, 昆明. 74–117.]
- Yu Q (2009). *Ecological Stoichiometric Study on Vascular Plants in the Inner Mongolia Steppe*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 8–10. (in Chinese with English abstract) [庾强 (2009). 内蒙古草原植物化学计量生态学研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 8–10.]
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 29, 1007–1019.]
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270.
- Zheng MH, Huang J, Chen H, Wang H, Mo JM (2015). Effect of nitrogen and phosphorus additions on soil phosphatase activity in different forest types. *Acta Ecologica Sinica*, 35, <http://dx.doi.org/10.5846/stxb201405120970>. (in Chinese with English abstract) [郑棉海, 黄娟, 陈浩, 王晖, 莫江明 (2015). 氮、磷添加对不同林型土壤磷酸酶活性的影响. *生态学报*, 35, <http://dx.doi.org/10.5846/stxb201405120970>.]

责任编辑: 李彦 责任编辑: 李敏