神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比

刘璐^{1,2} 葛结林¹ 舒化伟³ 赵常明¹ 徐文婷¹ 申国珍¹ 谢宗强^{1,2*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³湖北省兴山县国有龙门河林场, 湖北兴山 443700

摘要 生态化学计量学是研究生态过程中化学元素平衡的科学, 碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量比是生态系统过程及其功能的重要特征。该研究测定了神农架常绿落叶阔叶混交林植物器官、凋落物及土壤的C、N、P含量, 利用生物量加权法计算其化学计量比, 并分析该生态系统不同组分间及不同器官间化学计量比的差异。研究结果发现: 在不同组分之间, C含量、C:N及C:P表现为植物>凋落物>土壤; N、P含量及N:P表现为凋落物>植物>土壤。在不同植物器官间, C含量的差异较小, 其变异系数相对N、P含量较低且保持稳定; N、P含量为叶片最高且变异系数最低; N:P为树皮最高, 而枝的变异系数最低。常绿与落叶树种的叶片N、P含量差异显著。与不同森林类型的化学计量比相比, 该常绿落叶阔叶混交林植物群落的C:P及N:P较低, 凋落物的C:P及N:P较高, 土壤的C、N、P化学计量比与亚热带常绿阔叶林基本一致, 生态系统的C:N相对较低。利用生物量加权法计算得到的该森林生态系统不同组分的C、N、P化学计量比的大小关系与前人利用枝叶取样算术平均的结果存在较大差异。C、N、P含量及其化学计量比在不同器官的分配及内稳性与器官的生理功能关系密切。

关键词 生物量加权法; 器官; 植物群落; 生态系统; 内稳态

刘璐, 葛结林, 舒化伟, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强 (2019). 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比. 植物生态学报, 43, 482–489. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0064

C, N and P stoichiometric ratios in mixed evergreen and deciduous broadleaved forests in Shennongjia, China

LIU Lu^{1,2}, GE Jie-Lin¹, SHU Hua-Wei³, ZHAO Chang-Ming¹, XU Wen-Ting¹, SHEN Guo-Zhen¹, and XIE Zong-Qiang^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³State-owned Longmenhe Forest Farm, Xingshan, Hubei 443700, China

Abstract

Aims Ecological stoichiometry focuses on the balance of chemical elements in ecological processes, in which the stoichiometric ratios of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) are important features of ecological functions. The objectives of this study were to determine the stoichiometric characteristics in different organs and components of mixed evergreen and deciduous broadleaved forests, and to examine the discrepancy in stoichiometric ratios among different components of the ecosystem and plant organs.

Methods We measured the concentrations of C, N and P in different plant organs, litter and soil in a mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Shennongjia of Hubei Province, China, and computed the stoichiometric ratios using the biomass-weighted mean method.

Important findings The C concentration, C:N and C:P of different components were ranked in the order of plant community > litter > soil, and concentrations of N and P and N:P in the order of litter > plant community > soil. There were little differences in C concentration among various organs, with the coefficient of variation (*CV*) much lower and less variable than that for N and P concentrations. Both N and P concentrations were highest in leaves with the lowest *CV* value; N:P was highest in the bark, but with the lowest *CV* value in branches. Additionally, there were considerable differences in N and P concentrations in leaves between evergreen and deciduous species. Compared with other forest types, this forest had lower C:P and N:P ratios in plant community, higher C:P and N:P ratios in litter, and the C, N and P stoichiometric ratios in soils were consistent with, and the C:N ratio in ecosystem was lower than, that in subtropical evergreen broadleaved forests. Our findings demonstrated the

收稿日期Received: 2019-03-22 接受日期Accepted: 2019-05-24

基金项目: 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDY-SSW-SMC011)。Supported by Frontier Science Key Research Project of Chinese Academy of Sciences (QYZDY-SSW-SMC011).

* 通信作者Corresponding author (xie@ibcas.ac.cn)

patterns of differences among components in stoichiometry using the integral biomass-weighted mean method differ from that using the arithmetic mean method in selective organs. Furthermore, the distribution and homeostasis of C, N and P concentrations and their stoichiometric ratios could be closely related to the physiology of different organs.

Key words biomass-weighted mean method; organ; plant community; ecosystem; homeostasis

Liu L, Ge JL, Shu HW, Zhao CM, Xu WT, Shen GZ, Xie ZQ (2019). C, N and P stoichiometric ratios in mixed evergreen and deciduous broadleaved forests in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 482–489. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0064

生态化学计量学综合生物学、化学和物理学的基本原理, 利用生态过程中多重化学元素的平衡关系, 为研究多种元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种综合方法(贺金生和韩兴国, 2010)。生物在长期进化过程中, 形成了一定的内稳态机制, 即生物在变化的环境中具有保持其自身化学组成相对恒定的能力, 它是生态化学计量学存在的前提(Sterner & Elser, 2002)。自然界所有植物的构成元素均超过16种(Marschner, 2011), 其中碳(C)、氮(N)、磷(P)为主要元素, 它们是地球上所有生命化学组成的基础。C、N、P化学计量比可以反映出植物的营养利用效率及森林生态系统的相对养分限制(Aerts *et al.*, 2012; Cleveland *et al.*, 2013), 对植物生长、凋落物分解及生物地球化学循环等有重要意义。

生态化学计量学主要研究生态过程中化学元素的比例关系, 跨越了从个体到生态系统多个层次。在个体水平上, 植物的生长速率随叶片N:P的降低而提高(Sterner & Elser, 2002)。在生态系统水平上, 植物群落、凋落物及土壤共同决定了其C、N、P水平及其养分特征。Reich和Oleksyn (2004)对全球1 280种陆生植物研究发现, 叶片N:P随年平均气温的升高及纬度的降低而逐渐提高。Han等(2005)研究了中国753种陆生植物叶片的N:P, 发现中国植物的叶片N:P高于全球平均水平, 这可能是由于中国土壤较为严重的P限制所致。Ge和Xie (2017)对中国阔叶树种叶片凋落物的化学计量比研究发现, 其C:P及N:P均与纬度呈负相关关系, 分别随年降水量及年平均气温发生明显变化。Xu等(2013)对全球不同生物群落的土壤及土壤微生物的C、N、P化学计量比的研究发现, 其C:N:P均呈现出明显的纬度梯度变化。

目前关于陆地生态系统C、N、P化学计量比的研究对象主要为植物器官, 而针对群落及生态系统的研究较少(Zhang *et al.*, 2018)。这些研究主要选取植物群落中的优势物种, 计算其算术平均值来代替

整个植物群落的化学计量比, 未能客观全面地反映出植物群落整体的化学计量比水平, 且忽略了不同物种在群落中的相对贡献率。对利用生物量加权平均值与算术平均值的计算结果比较发现, 利用算术平均法得到的C:N:P可能高估了植物群落的实际水平(Zhang *et al.*, 2018)。

神农架地区地跨中亚热带和北亚热带, 其保存的地带性常绿落叶阔叶混交林是北半球常绿落叶阔叶混交林生态系统的最典型代表, 且其优势树种不同于同纬度分布的其他同类型森林(马明哲等, 2017)。本研究采用生物量加权平均的方法计算典型常绿落叶阔叶混交林植物器官、植物群落及生态系统的C、N、P化学计量比, 拟解决以下科学问题: 该森林类型的植物群落、凋落物、土壤及生态系统的化学计量比是否符合中国区域不同气候带森林类型化学计量比的变化规律? 植物不同器官的C、N、P含量、化学计量比及其内稳性的变异情况如何?

1 研究方法

1.1 样地概况

研究地点为湖北省西部神农架南坡的常绿落叶阔叶混交林, 地理位置为31.33° N, 110.49° E, 海拔1 700 m, 坡度40°, 坡向NW 5°。年平均气温为10.6 °C, 年降水量1 330 mm, 全年无霜期为185天。土层厚度100 cm, 土壤类型为黄棕壤, pH值为5.77, 土壤有机质、全N、全P含量分别为52.1、2.33、0.49 g·kg⁻¹。枯枝落叶层厚度为5–10 cm。该森林生态系统以壳斗科树种为主, 其中落叶树种主要为栎属(*Quercus*)和水青冈属(*Fagus*)等, 常绿树种以青冈属(*Cyclobalanopsis*)、锥属(*Castanopsis*)和柯属(*Lithocarpus*)等为主(刘璐等, 2018)。

1.2 群落调查与样品采集

于2015年7–8月(植物生长旺盛期)在该典型常绿落叶阔叶混交林进行群落调查及样品采集工作。群落调查在100 m × 100 m的综合观测场进行, 记录

乔灌木植物物种及数量并测量其高度及胸径来计算生物量(王向雨等, 2007)。采集主要植物物种的不同器官、现存凋落物及土壤样品, 其中植物器官及土壤取样在综合观测场邻近的破坏性样地内进行, 现存凋落物收集在综合观测场进行。采集的植物物种包括乔木21种及灌木6种, 分别选取3个重复, 采集其干、叶、树皮、枝、粗根(直径 ≥ 2 mm)、细根(直径 < 2 mm) 6种器官, 要求同一物种不同个体间的各器官取样尽量在相同方位的相同高度。在破坏性样地选择有代表性的部位挖取3个土壤剖面, 分别收集0–10 cm、10–20 cm及20–40 cm不同深度的土壤混合样各200 g, 装入自封袋并做好标记。同期在综合观测场内采用机械布点随机选择13个面积为10 m $\times$ 10 m的小样方, 分别收集13个凋落物收集框临近地表1 m $\times$ 1 m面积内的全部凋落物并按不同器官分类(刘璐等, 2018)。

1.3 养分含量分析

将植物不同器官样品及凋落物样品在65 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒质量并称量记录, 土壤样品过2 mm筛后自然风干。将所有样品磨碎, 过0.2 mm筛, 放于牛皮纸袋中备用。采用C-N元素分析仪(vario EL III, Elementar, Langensfeld, Germany)测定样品全C、全N含量, 采用 $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$ 微波消解及电感耦合等离子体发射光谱仪(iCAP 6300 Duo ICP-OES, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)测定全P含量。

1.4 数据处理

本研究采用生物量加权平均的方法计算植物器官、群落及生态系统的C、N、P含量及其化学计量比。采用异速生长方程计算该群落中植物不同器官的生物量, 对于乔灌木粗根和细根的生物量分别按照其根生物量的81%及19%计算(Jackson *et al.*, 1997)。对某些无现成生物量模型的物种株木(*Cornus macrophylla*)、竹叶鸡爪茶(*Rubus bambusarum*)采用该区域森林混合物种方程来近似求得(王向雨等, 2007)。植物群落、凋落物、土壤及生态系统的C、N、P含量分别由以下公式计算:

$$E_{\text{Spe}} = E_{\text{T}} \times \frac{B_{\text{T}}}{B_{\text{Spe}}} + E_{\text{L}} \times \frac{B_{\text{L}}}{B_{\text{Spe}}} + E_{\text{Ba}} \times \frac{B_{\text{Ba}}}{B_{\text{Spe}}} + E_{\text{Br}} \times \frac{B_{\text{Br}}}{B_{\text{Spe}}} + E_{\text{Tr}} \times \frac{B_{\text{Tr}}}{B_{\text{Spe}}} + E_{\text{Fr}} \times \frac{B_{\text{Fr}}}{B_{\text{Spe}}} \quad (1)$$

式中, E_{Spe} 为植物物种的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), E_{T} 、 E_{L} 、 E_{Ba} 、 E_{Br} 、 E_{Tr} 、 E_{Fr} 分别为物种干、叶、树皮、

枝、粗根、细根的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), B_{T} 、 B_{L} 、 B_{Ba} 、 B_{Br} 、 B_{Tr} 、 B_{Fr} 分别为物种干、叶、树皮、枝、粗根、细根的生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), B_{Spe} 为物种的生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

$$E_{\text{Com}} = \sum E_j \times \frac{B_j}{B_{\text{Com}}} \quad (2)$$

式中, E_{Com} 为植物群落的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), E_j 为植物物种 j 的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), B_j 为物种 j 的生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), B_{Com} 为植物群落的总生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

$$E_{\text{Litter}} = E_{\text{L-L}} \times \frac{B_{\text{L-L}}}{B_{\text{Litter}}} + E_{\text{L-Br}} \times \frac{B_{\text{L-Br}}}{B_{\text{Litter}}} + E_{\text{L-Re}} \times \frac{B_{\text{L-Re}}}{B_{\text{Litter}}} + E_{\text{L-Ba}} \times \frac{B_{\text{L-Ba}}}{B_{\text{Litter}}} \quad (3)$$

式中, E_{Litter} 为凋落物的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), $E_{\text{L-L}}$ 、 $E_{\text{L-Br}}$ 、 $E_{\text{L-Re}}$ 、 $E_{\text{L-Ba}}$ 分别为凋落物中叶、枝、花果及树皮的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), $B_{\text{L-L}}$ 、 $B_{\text{L-Br}}$ 、 $B_{\text{L-Re}}$ 、 $B_{\text{L-Ba}}$ 分别为叶、枝、花果、树皮的凋落物现存量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), B_{Litter} 为凋落物总现存量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

$$E_{\text{Soil}} = \frac{\sum E_{sk} \times BD_k \times T_k}{\sum BD_{sk} \times T_k} \quad (4)$$

式中, E_{Soil} 为土壤整体的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), E_{sk} 为土壤层 k 的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), BD_k 为土壤层 k 的容重($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$), T_k 为土壤层 k 的厚度(cm)。

$$E_{\text{Eco}} = (E_{\text{Com}} \times B_{\text{Com}} + E_{\text{Litter}} \times B_{\text{Litter}} + 10^5 \times E_{\text{Soil}} \times \sum BD_{sk} \times T_k) / (B_{\text{Com}} + B_{\text{Litter}} + 10^5 \times \sum BD_{sk} \times T_k) \quad (5)$$

式中, E_{Eco} 为生态系统的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 10^5 为单位转换系数。

植物群落中不同器官的C、N、P含量由下式计算:

$$E_{\text{Org}} = \sum E_i \times \frac{B_i}{B_{\text{Org}}} \quad (6)$$

式中, E_{Org} 为植物群落不同器官的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), E_i 和 B_i 分别为不同物种各器官的C、N、P含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)及其生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), B_{Org} 为群落中所有物种的各器官生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

采用单因素方差分析检验植物群落、凋落物及土壤的C、N、P含量及其化学计量比的差异显著性。此外, 利用变异系数(CV)来衡量不同植物器官中C、N、P含量及其化学计量比的内稳性(Han *et al.*, 2011)。采用双因素方差分析检验生活型水平、器官水平及其交互作用对元素含量及化学计量比的影响是否显著, 在交互作用显著的情况下采用简单效应

分析进行不同水平上调落物养分含量及化学计量比差异的显著性检验, 显著性水平均设为 $\alpha = 0.05$ 。

2 研究结果

2.1 生态系统各组分的化学计量比

植物群落、凋落物、土壤及生态系统的C:N:P分别为1 087:13:1、959:26:1、61:5:1及99:5:1 (图1)。生态系统不同组分的C、N、P含量及其化学计量比见表1, 不同组分的C含量、C:N及C:P表现为植物群落>凋落物>土壤, 其N、P含量及N:P表现为凋落物>植物群落>土壤。

2.2 植物不同器官的化学计量比

植物干、叶、枝、树皮、粗根及细根的C:N:P分别为1 591:11:1、487:18:1、745:11:1、1 592:20:1、1 652:13:1及1 235:16:1 (图1)。其C、N、P含量、化学计量比及其变异系数见表2。C含量在不同器官间差异较小, N含量为叶最高、干最低, P含量为叶最高、粗根最低, 细根的N、P含量相对粗根较高。C:N为干最高叶最低, C:P为粗根最高叶最低, N:P为树皮最高干最低, 且细根的N:P高于粗根。C含量的变异系数在所有器官中均相对N、P含量较低, 且在不同器官中基本保持稳定。N、P含量的变异系数为叶最低, C:N的变异系数为干最低, C:P的变异系数为枝和细根最低, N:P的变异系数为枝最低。

N、P含量受植物生活型水平及器官水平的交互作用显著($p < 0.001$), C含量、C:N、C:P及N:P的交互

图1 采用生物量加权法获得的生态系统不同组分及乔灌木不同器官的C:N:P。

Fig. 1 The C:N:P ratios in different components and organs in trees and shrubs in forest ecosystem obtained using the biomass-weighted mean method.

作用不显著($p > 0.05$)。常绿和落叶树种不同器官的N、P含量如表3。常绿与落叶树种的叶片N含量间存在显著差异($p < 0.001$), 其他器官均无显著差异($p > 0.05$); 常绿与落叶树种的叶片及细根的P含量间存在显著差异($p < 0.001$), 其他器官均无显著差异($p > 0.05$)。

3 讨论

3.1 北亚热带典型森林生态系统不同组分的化学计量比特征

该常绿落叶阔叶混交林与其他森林类型的植物群落、凋落物及土壤的生物量加权C、N、P化学计

表1 生态系统不同组分的C、N、P含量及其化学计量比

Table 1 C, N and P concentrations and their stoichiometric ratios in different components of the ecosystem

生态系统组分 Ecosystem component	C (g·kg ⁻¹)	N (g·kg ⁻¹)	P (g·kg ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
植物群落 Plant community	470.67	5.51	0.43	85.45	1 087.39	12.72
凋落物 Litter	443.90	12.23	0.46	36.30	958.92	26.42
土壤 Soil	12.94	1.04	0.21	12.45	60.58	4.86

表2 不同器官生物量加权C、N、P含量、化学计量比及其变异系数

Table 2 C, N and P concentrations, their stoichiometric ratios, and coefficients of variation in different organs

器官 Organ	C (g·kg ⁻¹)	N (g·kg ⁻¹)	P (g·kg ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
干 Trunk	473.28 (0.03)	3.19 (0.24)	0.30 (0.63)	148.39 (0.23)	1 591.32 (2.11)	10.72 (1.53)
叶 Leaf	474.94 (0.04)	17.29 (0.23)	0.97 (0.26)	27.47 (0.27)	487.33 (0.53)	17.74 (0.61)
枝 Branch	468.74 (0.03)	6.91 (0.25)	0.63 (0.33)	67.83 (0.28)	744.63 (0.38)	10.98 (0.23)
树皮 Bark	462.39 (0.05)	5.69 (0.25)	0.29 (0.40)	81.30 (0.25)	1 592.32 (0.46)	19.59 (0.37)
粗根 Thick root	465.06 (0.03)	3.52 (0.30)	0.28 (0.57)	132.16 (0.29)	1 652.41 (0.44)	12.50 (0.32)
细根 Fine root	467.06(0.04)	5.87 (0.33)	0.38 (0.43)	79.51 (0.33)	1 235.11 (0.38)	15.53 (0.38)

括号内数字为变异系数。

Numbers in parentheses are the coefficients of variation.

量比结果见表4。植物群落比较结果为常绿落叶阔叶混交林C:N、C:P明显低于寒温带针叶林, N:P明显高于寒温带针叶林, 其C:P及N:P相对于暖温带落叶阔叶林及亚热带常绿阔叶林较低。凋落物比较结果为常绿落叶阔叶混交林C:N与其他森林类型差异较小, C:P及N:P相对于热带季雨林较低, 而明显高于其他森林类型。对土壤而言, 常绿落叶阔叶混交林C:N介于热带季雨林与其他森林类型之间, C:P及N:P明显高于寒温带针叶林且明显低于热带季雨林, 与其他森林类型较为接近。

本研究根据生物量加权法得到的植物群落、凋落物及土壤的C、N、P化学计量比的相对关系与前人研究结果具有较大差异。关于全球森林植物群落与凋落物的C、N、P化学计量比研究发现, 植物叶片的C:N及C:P显著高于凋落物(McGroddy *et al.*,

2004)。关于生态系统中植物-凋落物-土壤的化学计量比研究发现, C:N、C:P表现为凋落物>植物>土壤, N:P表现为植物>凋落物>土壤(曾昭霞等, 2015; 聂兰琴等, 2016)。这是因为植物叶片在衰老凋落前会发生营养重吸收, 因此植物活体叶片N、P含量相对凋落物较高。凋落物在进入土壤转化为土壤有机质的过程中经历了复杂的微生物分解过程, 在这个过程中大量有机态的C、N、P被矿化分解, 因此土壤的C、N、P含量及其化学计量比显著低于植物叶片及凋落物(聂兰琴等, 2016)。上述研究中植物的取样器官为叶片或枝叶, 且多器官取样仅对样本生物量所占比例进行加权计算。本研究对植物群落的乔木层及灌木层采取多器官取样, 且对植物群落整体生物量按比例加权计算, 因此其化学计量比与上述研究结果存在较大差异, 能整体体现该森林生态系统

表3 常绿和落叶树种不同器官的N、P含量(平均值±标准偏差)

Table 3 N and P concentrations in different organs in evergreen and deciduous trees (mean ± SD)

器官Organ	氮含量 N concentration (g·kg ⁻¹)		磷含量 P concentration (g·kg ⁻¹)	
	常绿树种 Evergreen tree	落叶树种 Deciduous tree	常绿树种 Evergreen tree	落叶树种 Deciduous tree
干 Trunk	2.67 ± 0.53 ^a	2.81 ± 0.70 ^a	0.23 ± 0.11 ^a	0.25 ± 0.16 ^a
叶 Leaf	13.66 ± 2.68 ^a	17.81 ± 3.69 ^b	0.84 ± 0.19 ^a	1.06 ± 0.26 ^b
枝 Branch	6.01 ± 1.45 ^a	5.39 ± 1.35 ^a	0.34 ± 0.08 ^a	0.34 ± 0.15 ^a
树皮 Bark	6.23 ± 1.32 ^a	6.82 ± 1.78 ^a	0.61 ± 0.23 ^a	0.63 ± 0.20 ^a
粗根 Thick root	3.34 ± 0.97 ^a	3.61 ± 1.09 ^a	0.29 ± 0.17 ^a	0.30 ± 0.17 ^a
细根 Fine root	5.18 ± 1.94 ^a	6.01 ± 1.84 ^a	0.49 ± 0.24 ^a	0.38 ± 0.13 ^b

不同小写字母表示常绿与落叶树种的元素含量差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between evergreen and deciduous tree species in elemental concentrations ($p < 0.05$).

表4 不同森林类型生态系统组分的C、N、P化学计量比

Table 4 C, N and P stoichiometric ratios in different components of varying forest ecosystems

		寒温带针叶林 Cold temperate coniferous forest	温带针阔混交林 Temperate conifer broadleaf mixed forest	暖温带落叶阔叶林 Warm temperate deciduous broadleaved forest	北亚热带常绿落叶阔叶混交林 North subtropical evergreen deciduous broadleaved mixed forest	亚热带常绿阔叶林 Subtropical evergreen broadleaved forest	热带季雨林 Tropical monsoon forest
植物群落 Plant community	C:N	188.4 ± 2.4	99.1 ± 8.0	85.6 ± 3.7	85.5	98.4 ± 6.5	
	C:P	1 637.4 ± 9.3	954.0 ± 81.4	1 392.3 ± 68.9	1 087.4	1 493.4 ± 85.2	
	N:P	8.7 ± 0.1	9.7 ± 0.2	16.4 ± 0.3	12.7	15.3 ± 1.5	
凋落物 Litter	C:N	30.3 ± 0.1	39.7 ± 0.9	38.8 ± 1.0	36.3	36.7 ± 0.5	38.0 ± 1.2
	C:P	623.3 ± 126.5	463.5 ± 28.0	679.6 ± 27.7	958.9	710.4 ± 56.7	1 212.2 ± 82.4
	N:P	20.6 ± 4.2	11.9 ± 0.8	18.4 ± 0.8	26.4	19.4 ± 1.7	32.1 ± 2.8
土壤 Soil	C:N	14.9 ± 0.4	13.6 ± 0.8	14.4 ± 0.4	13.6	14.8 ± 0.3	11.0 ± 0.2
	C:P	45.3 ± 3.4	71.5 ± 6.2	58.3 ± 3.5	80.0	81.6 ± 6.7	129.1 ± 10.9
	N:P	3.0 ± 0.2	4.9 ± 0.3	4.2 ± 0.2	5.9	5.5 ± 0.4	11.7 ± 0.9
生态系统 Ecosystem	C:N	32.5 ± 4.7	31.8 ± 3.5	31.6 ± 2.2	25.6	38.0 ± 1.0	
	C:P	92.0 ± 9.1	159.5 ± 14.0	140.9 ± 12.6	168.1	248.8 ± 4.8	
	N:P	2.9 ± 0.2	4.8 ± 0.4	4.6 ± 0.2	6.5	6.6 ± 0.1	

除北亚热带以外的数据来源为Zhang等(2018)。

The data were from Zhang *et al.* (2018) except those for the northern subtropic.

www.plant-ecology.com

各组分的化学计量比特征。

3.1.1 该森林植物群落C:P、N:P相对于其他阔叶林较低

在全球范围内, 叶片C:N、C:P及N:P在纬度梯度上表现为随纬度的增加及温度的下降逐渐降低(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005)。而表4显示针叶林、针阔混交林及阔叶林植物群落的生物量加权C:N及C:P表现为针叶林高于阔叶林及针阔混交林, N:P表现为阔叶林高于针阔混交林高于针叶林。关于不同森林类型的植物群落的化学计量比研究发现, 其加权C:N及C:P与纬度、温度及降水因素并无显著相关关系, N:P与年平均气温表现为显著正相关关系(Zhang *et al.*, 2018)。这是因为群落水平上树干及粗根的生物量贡献率显著高于叶片, 而树干及粗根的N、P含量显著低于叶片, 这使得植物群落整体的加权C、N、P化学计量比受树干及粗根元素含量的影响较大, 因此植物群落整体的C:N及C:P与叶片化学计量比分配格局有较大区别。北亚热带常绿落叶阔叶混交林植物群落的C:P及N:P相对于暖温带落叶阔叶林与亚热带常绿阔叶林较低, 说明典型常绿落叶阔叶混交林植物群落整体的P含量较高, 考虑到土壤水平上常绿落叶阔叶混交林与常绿阔叶林的化学计量比较为类似, 这可能与该森林类型的物种组成及群落结构有关。

3.1.2 该森林凋落物C:P、N:P显著高于除热带季雨林以外的其他森林类型

关于全球尺度上调落物叶片N、P含量及N:P分配格局研究发现, N含量随年平均气温和年降水量增加呈现线性递增关系, 且随纬度增加逐渐降低; P含量随年降水量增加逐渐降低, N:P随年平均气温及降水量的增加呈现线性递增关系(Kang *et al.*, 2010)。不同森林类型的凋落物化学计量比较发现凋落物的加权C:N在不同森林类型间差异较小, C:P及N:P均表现为热带季雨林相对较高。对中国不同纬度分布的森林生态系统凋落物化学计量比研究发现, C:N与纬度、气温及降水量并无显著相关关系, 而C:P及N:P与纬度、气温及降水量相关关系显著(Zhang *et al.*, 2018)。热带地区较低的土壤P含量导致其植被P含量较低(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005), 加之叶片衰老过程中P元素的营养重吸收量较高(Vergutz *et al.*, 2012), 因此热带季雨林凋落物的C:P及N:P显著高于其他森林类型。北亚热带

常绿落叶阔叶混交林C:P及N:P低于热带季雨林而显著高于其他森林类型, 说明其凋落物的P含量相对更低, 这反映了北亚热带典型常绿落叶阔叶混交林凋落物养分特征的特殊性, 有待于深入探讨。

3.1.3 该森林类型的土壤化学计量比

全球尺度上土壤C、N、P化学计量比研究发现, 气温显著影响土壤C:N:P空间分布格局(Xu *et al.*, 2013)。在中国大陆, 不同气候带间土壤C:N差异较小, 而C:P及N:P的空间异质性较高, 且不同气候带间差异较大(Tian *et al.*, 2010)。本研究发现热带季雨林的土壤C:N相对于其他森林类型较低, 而C:P及N:P显著高于其他森林类型。P是古老的热带土壤的主要限制因素, N是年轻的温带土壤及高纬度土壤的主要限制因素(Reich & Oleksyn, 2004; Lambers *et al.*, 2008), 因此热带季雨林土壤C:P及N:P显著高于其他森林类型, 寒温带针叶林N:P相对其他森林类型较低。北亚热带常绿落叶阔叶混交林土壤的C、N、P化学计量比与亚热带常绿阔叶林较为接近。

3.2 北亚热带典型森林生态系统的化学计量比特征

对不同森林类型的生态系统化学计量比进行比较发现, 常绿落叶阔叶混交林C:N相对于其他森林类型较低, 其C:P及N:P介于暖温带落叶阔叶林及亚热带常绿阔叶林之间。生态系统水平的化学计量比整合了植物群落、凋落物及土壤3种组分, 可以综合反映其整体水平。关于中国不同纬度分布的森林类型的生态系统水平的化学计量比研究发现, 其C:N、C:P及N:P与纬度均无显著相关关系, 其中C:N与土壤N、P含量相关性显著, C:P与年平均气温、年降水量及土壤P含量相关性显著, N:P与年平均气温及土壤P含量相关性显著; 且土壤因素相对于气候因素对生态系统的N:P方差解释度更大(Zhang *et al.*, 2018), 因此相同森林类型的生态系统与土壤的N:P差异较小。北亚热带常绿落叶阔叶混交林生态系统的C:N相对其他森林类型较低, 可能与其所在地区较为严重的N沉降现象有关。根据相关学者对中国典型植被大气N沉降量空间插值结果及模型估算(Liu *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2017), 神农架的大气N沉降量为 $30-40 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 远高于东北及其他一些北方地区。

3.3 植物不同器官及生活型的化学计量比特征

C、N、P含量及其化学计量比在不同器官间的分配差异与不同元素的生理功能关系密切。植物体

内N、P更多地被分配到更为活跃的器官来满足植物生长发育的需求(Sterner & Elser, 2002)。叶片需要充足的N、P来合成光合作用所需的各种酶;细根相对于粗根具有更大的吸收表面积,生理活性强,是树木吸收水分和养分的主要器官,其生长和周转迅速,对树木碳分配和养分循环都起着十分重要的作用(张小全等, 2000),因此叶片及细根的N、P含量相对较高。

本研究关于不同植物器官元素含量与化学计量比的内稳性特征与前人研究结果一致,支持内稳态假设。内稳态假设认为植物生长中相对活跃的器官需要维持一定的营养水平来保证光能反应的物质生产及能量利用效率(Zhang *et al.*, 2018)。关于中国不同森林类型植物器官的内稳态研究发现,叶片N、P含量及N:P的内稳性较高,枝和根的P含量及N:P也表现出较高的内稳性(Zhang *et al.*, 2018)。C在大多数植物体内含量高且变异较小(Reich & Oleksyn, 2004),因此C在不同器官的变异系数较低且基本一致。叶片通过光合作用为植物生长提供能量,因此叶片N、P含量的变异系数相对其他器官较低。枝在植物生长中为新叶生长提供营养,负责叶片与其他器官的营养交换,因此其N:P的变异系数相对较低。

落叶树种叶片的N、P含量显著高于常绿树种,这在全球范围内已得到多次验证(Aerts & Chapin III, 2000; Liu *et al.*, 2006)。其主要原因在于生境及叶寿命的差异,较高叶寿命能提高常绿树种的养分利用效率(Reich *et al.*, 1992; 孙书存和陈灵芝, 2001)。对不同树种细根结构和功能的研究发现树种对细根的N、P含量影响显著(熊德成, 2012),且本研究区域中常绿树种为6种,落叶树种为15种,不同生活型树种采样数量的差异可能造成其养分含量与实际情况的差异。

4 结论

本研究计算了北亚热带典型常绿落叶阔叶混交林不同组分及生态系统的生物量加权C、N、P化学计量比,与其他气候带森林类型进行比较,结果表明该常绿落叶阔叶混交林植物群落的C:P及N:P较低,凋落物的C:P及N:P较高,土壤的C、N、P化学计量比与亚热带常绿落叶林基本一致,生态系统的C:N相对较低。这反映了典型常绿落叶阔叶混交林生态系统不同组分整体的营养水平,即其P含量在

植物群落中较高而在凋落物中较低,且其生态系统整体的N含量较高。利用生物量加权法计算得到的该森林生态系统植物群落、凋落物及土壤的C、N、P化学计量比的大小关系与前人利用枝叶取样算术平均的结果存在较大差异。C、N、P含量及其化学计量比在不同器官的分配及内稳性与器官的生理功能关系密切。

参考文献

- Aerts R, Chapin III FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Aerts R, van Bodegom PM, Cornelissen JHC (2012). Litter stoichiometric traits of plant species of high-latitude ecosystems show high responsiveness to global change without causing strong variation in litter decomposition. *New Phytologist*, 196, 181–188.
- Cleveland CC, Houlton BZ, Smith WK, Marklein AR, Reed SC, Parton W, Del Grosso SJ, Running SW (2013). Patterns of new versus recycled primary production in the terrestrial biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 12733–12737.
- Ge JL, Xie ZQ (2017). Leaf litter carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric patterns as related to climatic factors and leaf habits across Chinese broad-leaved tree species. *Plant Ecology*, 218, 1063–1076.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Han WX, Fang JY, Reich PB, Ian Woodward F, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788–796.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 7362–7366.
- Kang HZ, Xin ZJ, Berg B, Burgess PJ, Liu QL, Liu ZC, Li ZH, Liu CJ (2010). Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 67, 811.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 95–103.

- Liu CJ, Berg B, Kutsch W, Westman CJ, Ilvesniemi H, Shen XH, Shen GR, Chen XB (2006). Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 438–444.
- Liu L, Zhao CM, Xu WT, Shen GZ, Xie ZQ (2018). Litter dynamics of evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and its influential factors in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 619–628. [刘璐, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强 (2018). 神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物动态及影响因素. 植物生态学报, 42, 619–628.]
- Liu X, Duan L, Mo J, Du E, Shen J, Lu X, Zhang Y, Zhou X, He C, Zhang F (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251–2264.
- Ma MZ, Shen GZ, Xiong GM, Zhao CM, Xu WT, Zhou YB, Xie ZQ (2017). Characteristic and representativeness of the vertical vegetation zonation along the altitudinal gradient in Shennongjia Natural Heritage. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1127–1139. [马明哲, 申国珍, 熊高明, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强 (2017). 神农架自然遗产地植被垂直带谱的特点和代表性. 植物生态学报, 41, 1127–1139.]
- Marschner H (2011). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. 3rd edn. Academic Press, London.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Nie LQ, Wu Q, Yao B, Fu S, Hu QW (2016). Leaf litter and soil carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of dominant plant species in the Poyang Lake wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1898–1906. [聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武 (2016). 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 36, 1898–1906.]
- 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.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Sun SC, Chen LZ (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling mountain region. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 76–82. [孙书存, 陈灵芝 (2001). 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 25, 76–82.]
- Tian HQ, Chen GS, Zhang C, Melillo JM, Hall CAS (2010). Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82, 205–220.
- Wang XY, Hu D, He JS (2007). Biomass research of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Shennongjia Forest District. *Journal of Capital Normal University* (Natural Science Edition), 28(2), 62–67. [王向雨, 胡东, 贺金生 (2007). 神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林生物量的研究. 首都师范大学学报(自然科学版), 28(2), 62–67.]
- Xiong DC (2012). *The Study of Heterogeneity in Fine Root Structure and Function of Six Subtropical Evergreen Broadleaved Forest Tree Species*. Master degree dissertation, Fujian Normal University, Fuzhou. [熊德成 (2012). 亚热带6种常绿阔叶林树种细根结构和功能异质性研究. 硕士学位论文, 福建师范大学, 福州.]
- Xu XF, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 737–749.
- Zeng ZX, Wang KL, Liu XL, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Zhang H, Du H (2015). Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 682–693. [曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎 (2015). 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 39, 682–693.]
- Zhang JH, Zhao N, Liu CC, Yang H, Li ML, Yu GR, Wilcox K, Yu Q, He NP (2018). C:N:P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 32, 50–60.
- Zhang XQ, Wu KH, Murach D (2000). A review of methods for fine-root production and turnover of trees. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 875–883. [张小全, 吴可红, Murach D (2000). 树木细根生产与周转研究方法评述. 生态学报, 20, 875–883.]
- Zhao YH, Zhang L, Chen YF, Liu XJ, Xu W, Pan YP, Duan L (2017). Atmospheric nitrogen deposition to China: A model analysis on nitrogen budget and critical load exceedance. *Atmospheric Environment*, 153, 32–40.

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航