Forestry and Environmental Science

深圳市坝光湿地园银叶树群落优势树种与土壤生态化学 计量特征分析*

摘要 以深圳坝光湿地园银叶树 (Heritiera littoralis) 群落为研究对象,分析了深圳坝光湿地园银叶树群落 8 种优势树种叶片碳、氮、磷含量及其化学计量关系,以及 3 种生境(沼泽、山地、临海)土壤和不同土壤深度(0~10 cm、10~20 cm、20~40 cm) 有机质、全氮、碱解氮、全磷、有效磷含量及其化学计量关系。结果表明:不同优势树种叶片的碳、氮、磷含量及其计量特征具有显著差异,显示出明显的种间差异性;不同生境(临海、山地、沼泽)之间的土壤差异主要表现为氮及碳氮比,其他如有机质、磷等差异不明显;不同土层则表现为有机质和氮差异明显,浅层土壤元素含量最高,其他指标在各土层中差异不显著。研究表明,除银叶树生长可能受到氮限制外,其他优势树种元素限制现象不明显。

关键词 银叶树群落; 优势树种; 叶片; C; N; P; 化学计量

中图分类号: S713 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053(2018)06-0015-06

Stoichiometry Characteristics of Dominant Tree Species and Soil in *Heritiera littoralis* Community in Baguang Wetland Park in Shenzhen

SUN Hongbin¹ WANG Zuolin¹ ZHU Ziwei² HUANG Fangfang² GAN Xianhua² ZHANG Weiqiang²

(1.Shenzhen Wildlife Rescue Center, Shenzhen, Guangdong 518040, China; 2.Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong 510520, China)

Abstract In this work we compared the element contents including C, N and P, and stoichiometry characteristics among eight dominant tree species, and we also compared the element contents of organic matter, total nitrogen, available nitrogen, total phosphorus and available phosphorus as well as the stoichiometry characteristics among soil in three habitats (marsh, hill and seaside) and different soil depths (0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm) in *Heritiera littoralis* community in Baguang wetland park. The results showed that there was significant difference in element contents and stoichiometry characteristics in leaves among tree species. The content of nitrogen and C:N differed significantly among different habitats, but the contents of organic matter and phosphorus did not show significant difference. The upper soil contained the highest contents of organic matter and nitrogen compared to the other two layers. Our results suggest that there were no obvious element constraints observed in plant growth in the community, except for *H. littoralis* which may have suffered N constraints during its growth.

Key words Heritiera littoralis community; dominant tree species; leaf; C; N; P; stoichiometry

^{*}基金项目:深圳市野生动物救护中心项目(坝光银叶树湿地园监测)。

第一作者: 孙红斌 (1970—), 男, 副研究员, 主要从事生物科学研究, E-mail: 369893751@qq.com。

通信作者: 黄芳芳(1987—), 女,助理研究员,主要从事森林生态学研究, E-mail: huangff@sinogaf.cn。

生态化学计量学是指研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的学科,主要研究生态过程中化学元素(如 C、N、P等)的比例关系,广泛应用于探究土壤及叶片 C、N、P 化学计量特征 [1-3]。其中 C 是组成植物体的基本元素,在生物体中构成有机物的基本骨架。N 和 P 是植物的基本营养元素,在蛋白质、磷酸合成及能量传递等代谢过程起着重要作用 [4]。C:N、C:P能够反映植物体生长速率及养分利用效率 [5],叶片 N:P则可用于判断限制植物生长的元素类型 [6-7]。故分析植物体内的生态化学计量特征对其生长代谢具有重要的指示作用。

土壤养分直接决定有机体生长、植被群落结构、生产力水平和生态系统的稳定性^[8-10]。土壤 N:P是土壤生产力的重要限制因子,反映了土壤内部养分循环和对植物养分供应状况的指标,同时也能反映植被受干扰程度^[11-14]。分析植物体与所处土壤的化学计量特征,可全面地了解植物生长限制因子^[15]。

深圳坝光湿地园位于深圳大鹏半岛的北侧,园内保存着大量古银叶树,约占深圳市古树资源的 1.35%^[16-17],是目前全国乃至全世界范围内发现的分布最完整、树龄最长的天然古银叶树群落,具有极高的科普和研究价值。本文通过采集银叶树群落内优势树种叶片及土壤数据,进行生态化学计量分析,旨在对群落营养循环作出准确判断,为古树群落的保护及日常管理提供科学依据。

1 研究地概况

深圳市坝光湿地园(22°37′N~22°39′N,114°30′E~114°32′E)北临惠州,南靠排牙山。沿海为大亚湾,临近坝核公路,位于亚热带季风气候带。年均温为 22.1 ℃,1 月份均温为 13.9 ℃,极端最高温为 36.6 ℃,极端最低温为 1.4 ℃,年平均相对湿度为 79%,降水量 1 800.4 mm。湿地园总面积约 7.5 hm²,其中银叶树分布所占面积约为 0.7 hm² [16]。由常年被涨潮的海水淹没的海生环境以及陆生环境组成,部分形成沼泽地。群落周围及沿海岸线间断分布少量卤蕨(Acrostichum aureum)、秋茄(Kandelia candel)、木榄(Bruguiera gymnorrhiza)、老鼠簕(Acanthus ilicifolius)、白骨壤(Avicennia marina)。该地区郁闭度约为 0.75,植被生长密集,沿海则有较多礁石。

2 研究方法

2.1 样地设置及调查

古银叶树群落主要包括三种生境类型: 滨海沼泽湿地、临海陆地及远离海岸山地。前期工作已在群落中建立 20 个 20 m × 20 m 的样方,涵盖该三种生境类型。对样方内的乔木树种进行每木调查,每个样方随机建立 5 个 5 m × 5 m 及 5 个 1 m × 1 m 的小样方,分别对其中的灌木和草本进行调查。

2.2 样品采集

根据 20 个样方调查结果,选择滨海沼泽生境 5个,临海陆地生境6个,远离海岸山地4个,在 3种牛境内进行15个土壤样本采集;采用环刀取 土,分 0~10 cm、10~20 cm、20~40 cm 3 层分别取 土,土壤挑出粗根、混合均匀后运回实验室进行 土壤相关指标的测定。同时根据样方调查结果确 定银叶树群落中主要优势树种,包括银叶树(Heritiera littoralis)、阴香 (Cinnamomum burmannii)、 假苹婆 (Sterculia lanceolata)、多毛茜草树 (Aidia pycnantha)、海芒果(Cerbera manghas)、银柴 (Aporosa chinensis)、鸭脚木 (Schefflera octophylla)、细叶槐(Sophora japonica)共8种。采集各 优势树种健康叶片,其中银叶树采集株数为11 株, 阴香6株, 其余树种5株。采集到的叶片区 分不同树种用密封袋装好贴上标签,运往实验室 后将叶片烘干称重、研磨成粉并进行相关指标的 测定。

2.3 指标测定

土壤有机质的测定采用重铬酸钾外热氧化法;全氮的测定采用凯氏定氮法;全磷的测定采用 NaOH-熔融 - 钼锑抗比色法;全钾的测定采用 NaOH-火焰光度法;碱解氮的测定采用碱解扩散法;有效磷的测定采用双酸浸提后钼锑抗比色法;速效钾的测定采用中性乙酸铵提取后火焰光度计法。优势树种化学性质指标测定方法如下:植物叶片 C含量的测定采用重铬酸钾—外加热法测定,N含量的测定采用凯氏定氮法,P含量的测定采用钼锑抗比色法。测定结果以单位质量的养分含量(g·kg-1与mg·kg-1)表示[18]。

2.4 数据处理

在 JMP-11 软件中,使用 one-way ANOVA 分析银叶树群落优势树种叶片元素含量及化学计量

差异,使用 two-way ANOVA 分析银叶树群落不同生境、不同深度土壤元素含量及化学计量差异;用 Tukey HSD 法检验均值差异显著性,显著度水平为 α =0.05。

3 结果与分析

3.1 优势树种叶片元素含量及化学计量特征分析

根据 one-way ANOVA 分析结果绘制树种叶片元素含量及化学计量图(图 1), 鸭脚木叶片有机碳含量(549.66 g·kg⁻¹)显著高于其他树种,而假苹婆(468.89 g·kg⁻¹)与银柴(448.36 g·kg⁻¹)叶片有机碳含量显著低于其他树种(图 1A); 多毛茜草树叶片(23.68 g·kg⁻¹)全氮含量最高,银叶树含量(14.57 g·kg⁻¹)显著低于其他树种(图 1B); 叶片全磷含量分析中,海芒果(2.17 g·kg⁻¹)、银叶树(1.99 g·kg⁻¹)含量最高,细叶槐、阴香和鸭脚木(分别为 1.25、1.16 和 1.15 g·kg⁻¹)含量最低,银柴、假苹婆和多毛茜草树(分别为 1.46、1.39 和 1.33 g·kg⁻¹)处于中间(图 1C)。

银叶树叶片 C:N(35.10)最高,多毛茜草树和假苹婆(22.07和20.91)最低(图1D);鸭脚木和阴香(514.35和459.68)C:P显著高于银叶树和海芒果(281.93和233.57),多毛茜草树、假苹婆、

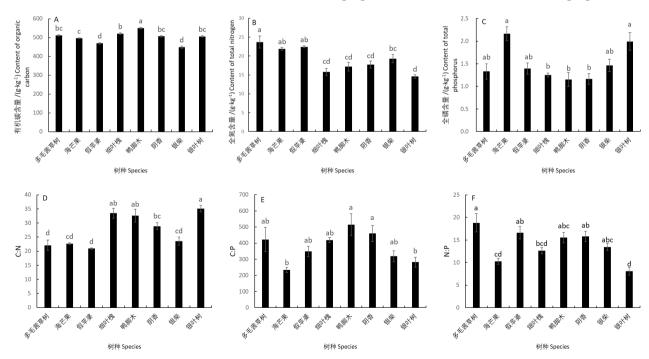
细叶槐、银柴(分别为421.52、348.22、418.56、318.87)处于中间(图1E);多毛茜草树N:P(18.79)最高,银叶树(8.08)最低(图1F)。

3.2 土壤分析

使用 two-way ANOVA 分析银叶树群落不同生境、不同深度土壤元素含量及化学计量差异,结果显示:在不同生境和深度下所有元素含量和N:P没有显著的交互作用;在不同生境下,土壤全氮、全钾、碱解氮、速效钾含量和N:P差异显著,在不同土壤深度下,有机质、全氮和碱解氮含量差异显著(表1)。

对不同生境土壤元素含量及化学计量特征分析(图 3)可知,山地土壤与临海土壤全氮含量之间无差异(分别为 2.43 和 2.13 g·kg⁻¹),并显著高于沼泽土壤(1.49 g·kg⁻¹);山地土壤和临海土壤碱解氮含量(174.17 和 163.85 mg·kg⁻¹)之间无差异并显著高于沼泽土壤(105.20 mg·kg⁻¹);山地土壤N:P(6.78)最高,沼泽土壤N:P(4.38)最低,临海土壤N:P(5.62)处于两者之间。其余指标在各生境土壤中无显著差异。

对不同土壤深度元素含量及化学计量分析可知(图3), $0\sim10$ cm 土壤有机质含量(58.10 $g\cdot kg^{-1}$)最高, $20\sim40$ cm 土壤(38.35 $g\cdot kg^{-1}$)最低,



注: 不同字母表示不同树种在 α=0.05 水平差异显著

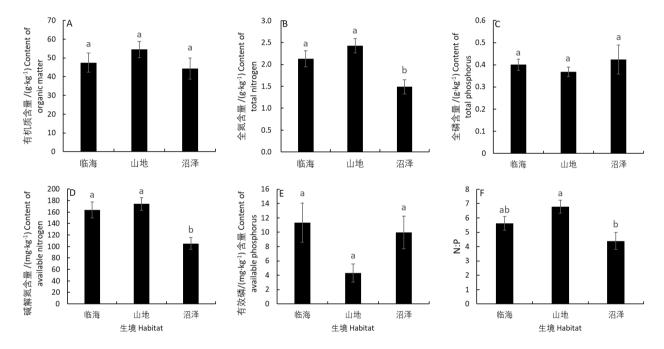
Note: different letters denote significant differences at α =0.05 among tree species 图 1 优势树种叶片化学计量特征

Figure 1 Stoichiometry characteristics in leaves of dominant tree species

rable i companion of distributions of an ability of an ability of an ability of a state of a contract of the state of a contract of the state of a contract of the state of th																
项目 Item	有机质 / (g·kg ^{-l}) Organic matter		全氮 / (g·kg ^{-l}) Total nitrogen		全磷 / (g·kg ⁻¹) Total phosphorus		全钾 / (g·kg ⁻¹) Total potassium		碱解氮 / (mg·kg ⁻¹) Available nitrogen		有效磷 / (mg·kg ⁻¹) Available phosphorus		速效钾 /(mg·kg ⁻¹) Available potassium		N : P	
	\overline{F}	P	\overline{F}	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	Р	F	P
生境 Habitat	1.01	0.375	8.35	0.001**	0.35	0.704	28.88	<0.0001**	9.86	<0.0001**	1.92	0.162	21.70	<0.0001**	4.39	0.020*
深度 Soil depth	4.06	0.026*	5.25	0.010**	0.50	0.613	1.60	0.217	5.00	0.012*	0.19	0.824	0.25	0.777	1.30	0.284
生境 × 深度 Habitat × Soil depth	1.08	0.381	0.98	0.431	0.45	0.771	0.29	0.884	0.45	0.771	0.13	0.970	0.73	0.575	0.09	0.985

表 1 不同生境和深度下土壤元素含量及化学计量特征比较
Table 1 Comparison of stoichiometry characteristics among habitats and soil depths

注: "*" 表示 $0.01 < P \le 0.05$, "**" 表示 $P \le 0.01$ Note: denotes $0.01 < P \le 0.05$, ** denotes $P \le 0.01$.



注:不同字母表示不同生境土壤化学计量在 α =0.05 水平差异显著 Note: Different letters denote significant differences at α =0.05 among habitats

图 2 不同生境土壤化学计量特征

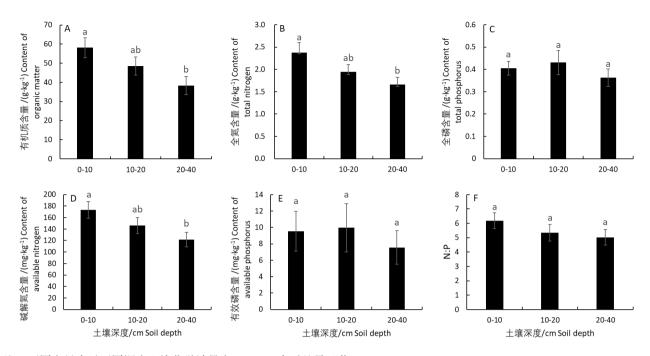
Figure 2 Stoichiometry characteristics in different habitats

 $10\sim20$ cm 土壤(48.49 g·kg⁻¹)处于中间; $0\sim10$ cm 土壤全氮含量(2.38 g·kg⁻¹)最高, $20\sim40$ cm 土壤(1.66 g·kg⁻¹)最低, $10\sim20$ cm 土壤(1.95)处于两者之间; $0\sim10$ cm 土壤碱解氮含量(173.36 mg·kg⁻¹)最高, $20\sim40$ cm 土壤(121.71 mg·kg⁻¹)最低, $10\sim20$ cm 土壤(146.09 mg·kg⁻¹)处于中间。其余指标在各土壤层中无显著差异。

4 结论与讨论

4.1 本研究中优势树种的叶片化学元素含量及其 计量特征具有显著差异,显示出明显的种间差异 性;不同生境(临海、山地、沼泽)之间的土壤差异主要表现为N元素及N:P,其他如有机质、P元素等含量差异不明显;不同土层间则表现为有机质和N元素含量差异明显,浅层土壤元素含量最高,其他指标在各土层中差异不显著。

4.2 在本研究中,叶片养分元素含量在不同树种间的差异主要取决于物种遗传特性,所选的8个树种中,叶片C、N、P含量平均值分别为501.56、18.46和1.54g·kg⁻¹,与全球叶片C、N、P含量水平相比,高于全球水平的叶片C含量(464.00g·kg⁻¹),低于全球水平的叶片N含量(21.1g·kg⁻¹)



注: 不同字母表示不同深度土壤化学计量在 α=0.05 水平差异显著
Note: different letters denote significant differences at α=0.05 among soil depths
图 3 不同土层土壤化学计量特征

Figure 3 Stoichiometry characteristics in different soil depths

和 P 含量(1.99 g·kg⁻¹)[^{19-20]}; 处于中国东部南北 样带 654 种植物叶片 N 含量(2.17~52.61 g·kg⁻¹)、 P 含量(0.10~10.21 g·kg⁻¹)范围内 ^[21]; 与闽北闽粤 榜天然林主要树种幼树的叶片分析相比 ^[22],高于 其平均 C、N、P 含量(483.3 g·kg⁻¹、16.2 g·kg⁻¹、0.46 g·kg⁻¹);与南亚热带中幼林针阔混交林的乔木叶片分析 ^[23] 相比,略低于其平均 C 含量(502.88 g·kg⁻¹),高于 其 N、P 含量(15.87 g·kg⁻¹、1.09 g·kg⁻¹)。这表明,坝光银叶树群落中植物生长的 N、P 含量总体而言较高。

4.3 N和P是亚热带森林生态系统发展最重要的限制性元素。Braakhekke和Hooftman的研究认为,除了考虑养分的相对含量,还应该结合考虑养分的绝对含量 [11]。他们认为当 N:P>14 而叶片 P含量低于 1.0 g·kg⁻¹ 时,生长受到 P限制;当 N:P<10 并且叶片 N含量低于 20.0 g·kg⁻¹ 时受到 N限制;N:P在 10~14 之间可认为受到 N、P 共同限制(当 P<1.0 g·kg⁻¹ 且 N<20.0 g·kg⁻¹)或两种元素都不缺少(当 P>1.0 g·kg⁻¹ 且 N>20.0 g·kg⁻¹)。以此判断本研究 8个树种的元素限制状况可发现,银叶树N:P低于 10 且其叶片 N含量低于 20.0 g·kg⁻¹,说明银叶树生长受到 N元素限制,海芒果 N:P处于 10~14 之间且 N含量高于 20.0 g·kg⁻¹ 且其叶片 P含

量高于 1.0 g·kg⁻¹,说明海芒果不缺少 N、P 元素,银柴、细叶槐的 N: P 处于 10~14 间且其叶片 P 含量高于 1.0 g·kg⁻¹,说明银柴、细叶槐的生长没有表现出 N、P 限制的情况,多毛茜草树、假苹婆、鸭脚木、阴香的 N: P 高于 14 且其叶片 P 含量高于 1.0 g·kg⁻¹,这说明多毛茜草树、假苹婆、鸭脚木、阴香没有受到 P 元素限制。总体来说,元素限制情况在该银叶树群落中不明显。

4.4 土壤 N、P 元素作为影响植物生长发育所必需的养分元素,在植物生长发育中发挥着重要作用。本研究结果表明深圳坝光银叶树群落土壤 N、P 含量均值为 1.49 g·kg⁻¹、0.42 g·kg⁻¹。其 N 含量远高于全国的平均水平(0.65 g·kg⁻¹),而其 P 含量低于全国的平均水平(0.56 g·kg⁻¹),其 N:P 为 4.38~6.78,平均值为 5.60,远小于我国土壤 N:P 平均水平(10.1~12.1 之间)^[24]。本研究中不同生境土壤分析表明,在深圳坝光银叶树群落中,相比于临海和山地土壤,沼泽土壤的全氮和碱解氮含量较低,而全磷含量较高,这可能与潮汐作用导致沼泽土壤周期性受到海水倒灌有关。土壤有机质、全氮和碱解氮含量随土壤深度增加而降低,与过往研究^[25-29]一致,表明土壤养分大多聚集在表层,这可能与凋落物输入及表层土壤微生物作用有关。

参考文献

- [1] ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [2] CHENG R M, WANG N, XIAO W F, et al. Advances in Studies of Ecological Stoichiometry of Terrestrial Ecosystems[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54(7): 130-136.
- [3] HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 2-6.
- [4] ELSER J J, DOBBERFUHL D R, MACKAY N A, et al. Organism size, life history, and N: P stoichiometry toward a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. Bio-Science, 1996, 46(9): 674-684.
- [5] VITOUSEK P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. American Naturalist, 1982, 119(4): 553-572.
- [6] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F. 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.
- [7] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plant: variantion and functionnal significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [8] HAN W X, FANG J Y, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [9] 张广帅, 邓浩俊, 杜锟, 等.泥石流频发地区山地不同海拔土壤化学计量特征: 以云南省小江流域为例[J].生态学报, 2016, 36(3): 675-687.
- [10] 卢同平, 史正涛, 牛洁, 等.我国陆生生态化学计量学应用研究进展与展望[J].土壤学报, 2016, 48(1): 29-35.
- [11] BRAAKHEKKE W G, DAP HOOFTMAN. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland[J]. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(2): 187-200.
- [12] 王绍强, 于贵瑞.生态系统碳氮磷元素的化学计量特征[J].生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [13] FANELLI G, LESTINI M, SAULI AS. Floristic gradients of herbaceous vegetation and P: N ratio in soil in a Mediterranean area[J]. Plant Ecology, 2008, 194 (2): 231-242.
- [14] 冯德枫, 包维楷.土壤碳氮磷化学计量比时空格局及影

- 响因素研究进展[J].应用与环境生物学报, 2017, 23(2): 400-408.
- [15] 林喜珀,温小莹,黄芳芳,等.6种热带、亚热带阔叶树种苗木生态化学计量特征[J].林业与环境科学,2016,32(2):10-16.
- [16] 黄应锋, 孙斌, 廖绍波, 等.深圳市古树资源特征与分布格局[J].植物资源与环境学报, 2015, 24(2): 104-111.
- [17] 简曙光, 韦强, 唐恬, 等.深圳盐灶银叶树种群的生物学特性研究[J].华南农业大学学报, 2005, 26(4): 84-87.
- [18] 国家林业局.LY/T 1210~1275-1999 森林土壤分析方法[S]. 北京: 中国标准出版社, 1999: 14.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 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, 2008, 28(12): 2665-2673.
- [22] 郑德祥, 蔡杨新, 杨玉洁, 等.闽北闽粤栲天然林幼树器 官碳氮磷化学计量特征分析[J].林业科学研究, 2017, 30(1): 154-159.
- [23] 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.
- [24] CLEVELAND C C, LIPTZIN D. C: N: P stoichiometry in soil: Is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass [J]. Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252.
- [25] 任璐璐, 张炳学, 韩凤朋, 等.黄土高原不同年限刺槐 土壤化学计量特征分析[J].水土保持学报, 2017, 31(2): 339-344.
- [26] 李明军,喻理飞,杜明凤,等.不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤C、N、P化学计量特征及互作关系研究[J].生态学报,2018,38(21):1-10.
- [27] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 等.桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征[J].植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [28] 林明珠,谢世友,林玉石.喀斯特山地不同土地利用 方式土壤养分特征研究[J].中国水土保持,2009,(9): 8-10.
- [29] 许佳波, 王倜.公路沿线植物多样性与表土特征[J].林业与环境科学, 2018, 34(3): 28-35.