

DOI: 10.5846/stxb201805311207

刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原型喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量. 生态学报, 2019, 39(22): 8606–8614.

Liu L B, Zhong Q L, Ni J. Ecosystem C:N:P stoichiometry and storages of a secondary plateau-surface karst forest in Guizhou Province, southwestern China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): 8606–8614.

贵州高原型喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量

刘立斌^{1,2}, 钟巧连^{2,3}, 倪健^{1,2,3,*}

1 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

2 中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站, 安顺 561000

3 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081

摘要: 选取贵州高原型喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林为对象, 对其生态系统各组分碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量特征进行了研究, 并全面估算了其生态系统 C、N、P 储量。结果表明, N、P 含量在各树种和各器官(干、皮、枝、叶)之间表现出较大的变异, 而 C 含量在各树种和各器官之间变异较小。C/N 和 C/P 表现为叶片最高, 树干(乔木)/枝干(灌木)最低, N/P 在各器官间差异不显著 ($P>0.05$)。凋落物和木质残体的 N/P 显著 ($P<0.01$) 高于植物活体。土壤 C、N、P 含量均随土壤深度的增加而降低, 最表层(0–10 cm)土壤的 C、N、P 含量及 N/P 显著 ($P<0.05$) 高于深层土壤; C/N 和 C/P 在各土层间差异不显著 ($P>0.05$)。高原型喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林的生态系统 C、N、P 储量分别为 172.42 Mg/hm²、5.24 Mg/hm² 和 1.19 Mg/hm²。大部分森林 C (54.69%)、N (84.46%)、P (97.26%) 存储于土壤中。与非喀斯特森林相比, 喀斯特森林植物叶片 N、P 含量低, 土壤 C 含量高, 生态系统 C、N、P 储量低。

关键词: 生态化学计量; 碳循环; 喀斯特森林; 植被恢复; 西南地区

Ecosystem C : N : P stoichiometry and storages of a secondary plateau-surface karst forest in Guizhou Province, southwestern China

LIU Libin^{1,2}, ZHONG Qiaolian^{2,3}, NI Jian^{1,2,3,*}

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 Puding Karst Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, Anshun 561000, China

3 State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China

Abstract: Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry characteristics and storages of all components in a secondary plateau-surface karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou Province, southwestern China, are analyzed and estimated. Results show N and P concentrations vary greatly among species and organs. C/N and C/P are highest in leaf and lowest in stem. N/P shows no significant ($P>0.05$) differences among organs. Litter and woody debris present significantly ($P<0.01$) higher N/P than live vegetation. Soil C, N and P concentrations decrease with increasing soil depth. Soil C, N and P concentrations and N/P in the first top layer (0–10 cm) are significantly ($P<0.05$) higher than those in deeper soils. C/N and C/P show no significant ($P>0.05$) differences among soil layers. C, N and P storages of the entire forest are 172.42, 5.24 and 1.19 Mg/hm², respectively. Most C (54.69%), N (84.46%) and P (97.26%) are stored in soils. Compared with nonkarst forests, the karst forest presents lower leaf C

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFC0507203, 2016YFC0502101, 2016YFC0502304); 国家自然科学基金面上项目(31870462)

收稿日期: 2018-05-31; 网络出版日期: 2019-09-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nijian@zjnu.edu.cn

and N concentrations, higher soil C concentration and lower C, N and P storages.

Key Words: C:N:P stoichiometry; C cycle; karst forest; vegetation restoration; southwestern China

生态化学计量学是在化学计量学的基础上结合生态学的基本原理,分析生态相互作用过程中多种化学物质平衡的一门科学,对生态系统能量流动、物质循环和养分限制等生态过程具有重要的指示作用,是研究碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素在这些生态过程中耦合关系的有利工具^[1-6]。自把生态化学计量学运用到生态学研究以来,国内外就植被生态系统生态化学计量特征及其分布格局开展了大量研究^[3,5,7-10]。

喀斯特是由地下水和地表水对碳酸盐类岩石(白云岩和石灰岩等)的溶蚀和改造作用而形成的具有特殊结构和功能的地貌,生态敏感度高、环境容纳量低和稳定性差^[11]。其中,以贵州、广西和云南为中心的我国西南喀斯特地区是世界三大喀斯特地貌集中分布区之一,面积较大且代表性强。研究表明,在我国西南喀斯特地区开展植物和土壤生态化学计量研究,对深入了解喀斯特植被生态系统的养分循环、植物生长演替、适应策略、植被恢复与重建以及对石漠化生态系统的治理具有重要意义^[12-14]。一方面,喀斯特地区土壤元素含量与非喀斯特地区具有相同的特征,如随着植被正向演替,表层土壤的有机C、全N和全P含量显著增加^[15-16];N/P显著升高,而C/N和C/P显著下降^[17]。另一方面,喀斯特作为特殊的生态系统,其植物和土壤元素含量又表现出其独特的特征,如同一喀斯特生态系统中,无石漠化环境的土壤C、N含量显著高于石漠化环境土壤^[14];喀斯特地区绝大部分植物属于P制约型植物^[18],而黔中喀斯特地区植物主要受N的限制^[13,19-20]。可见,喀斯特植物的生长可能会同时受到N、P元素的制约。然而,大多数喀斯特地区生态化学计量研究仅涉及植物叶片、凋落物和土壤^[21]植物其他组分(如木本植物的干、皮、枝、根)的研究非常少见^[13],亦没有关于木质残体的研究。受制于喀斯特植被生物量估算研究的困难性,喀斯特植被N、P储量的研究尚未见报道,且C储量的研究较少^[22-23]。而且,前人进行喀斯特植被C储量研究时所设置的样地面积较小(通常为400—900 m²)。在生境高度异质的喀斯特地区,其研究结果具有很大的不确定性。因此,喀斯特植被各组分生态化学计量的全面研究,以及基于大样地的喀斯特植被C、N、P储量的全面估算非常必要且紧迫。

本研究以云贵高原面上喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林为研究对象,测定和分析了森林所有组分(乔木树干、树枝、树皮和树叶,灌木枝干、枝皮和叶片,草本地表部分,植物根系,凋落物和木质残体以及土壤)的C、N、P生态化学计量特征,并在此基础上结合生物量估算研究^[24],全面估算了生态系统C、N、P储量。本研究可为喀斯特地区植被恢复与重建以及区域碳循环研究提供基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

天龙山(105°45'50" E, 26°14'45" N, 1550 m)地处我国西南贵州省普定县,是普定喀斯特生态系统观测研究站所属的后寨河流域的代表性山体,属典型的高原型喀斯特地貌。根据普定县气象站1961—2013年的观测数据,该地区年平均温度15.2℃,最热月7月的平均温度为23.0℃,最冷月1月的平均温度为5.2℃,极端高温和极端低温分别为34.7℃(2005年5月16日)和-11.1℃(1977年2月9日);≥5℃积温为3743℃;多年平均降水量为1341 mm,降水的年内分配不均匀,超过70%的降水量集中在5月至9月期间;年平均日照时数仅1189 h,日照百分率仅为26.3%。

天龙山永久监测样地面积为2 hm²(200 m×100 m,水平投影面积),坡向为南坡,平均坡度为31°,局部坡度可高达80°。平均石灰岩岩石裸露率为44.7%,局部坡度可高达98%。土壤多为棕色石灰土,土层较薄,平均厚度为44.8 cm,但土壤养分丰富。植被类型为保存较好的次生常绿落叶阔叶混交林,处于演替的次顶极阶段。乔木冠层高度6—10 m,盖度73.1%,胸径(DBH)≥1 cm植株的平均DBH为5.4 cm。生物量前10位的优势树种包括窄叶石栎(*Lithocarpus confinis*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)、云南鼠刺(*Itea yunnanensis*)、安

顺润楠 (*Machilus cavaleriei*)、云贵鹅耳枥 (*Carpinus pubescens*)、短萼海桐 (*Pittosporum brevicalyx*)、猫乳 (*Rhamnella franguloides*)、朴树 (*Celtis sinensis*)、香叶树 (*Lindera communis*) 和白蜡树 (*Fraxinus chinensis*)^[18]。林下植被盖度约 30% ,其中灌木生物量前 3 位的优势物种为刺异叶花椒 (*Zanthoxylum dimorphophyllum*)、倒卵叶旌节花 (*Stachyurus obovatus*) 和异叶鼠李 (*Rhamnus heterophylla*) ;优势草本植物包括多种苔草 (*Carex*)、矛叶荩草 (*Arthraxon lanceolatus*) 和单芽狗脊蕨 (*Woodwardia unigemmata*) 等^[24]。

1.2 林分调查与生物量全面估算

根据生物多样性森林永久监测样地建设的技术规范,对天龙山样地进行了全面调查。将 2 hm² 大样地划分为 200 个 10 m×10 m 的样方,记录每个样方的坡度、坡向、岩石裸露率和植被盖度等小生境信息,然后对每个样方内 DBH≥1 cm 的木本植物进行标记、挂牌和定位,并记录其种名、胸径、高度(长度)和冠幅信息。在大样地内随机选取 10 个 10 m×10 m 的样方,调查样方内乔木幼苗、灌木和藤本植物(DBH<1 cm)的种名、高度(长度)、基径与盖度和草本植物的种名、高度与盖度。

我们利用生物量方程、样方收获、土柱挖掘和数据引用等方法对天龙山样地的生物量进行了全面估算,其中乔木地上生物量为 134.61 Mg/hm²,灌木和藤本地上生物量为 2.72 Mg/hm²,草地上生物量为 0.36 Mg/hm²,植被根系生物量为 20.27 Mg/hm²,凋落物死生物量为 8.6 Mg/hm²,木质残体死生物量为 8.96 Mg/hm²^[18]。根据普定喀斯特生态系统观测研究站赵家田砍伐样地数据(未发表),乔木树干、树枝、树皮和树叶分别占其地上生物量的 50.95%、33.87%、9.43%和 5.75%;灌木(含藤本)枝干、枝皮和叶片分别占其地上生物量的 66.24%、12.26%和 21.50%。我们利用以上生物量比例计算每一株木本植物各器官的生物量。

1.3 样品采集与元素测定

样地内的 10 个优势乔木树种和 3 个优势灌木物种(见研究区概况),每个物种选取 5 株不同 DBH 或基径的健康植株。乔木树干利用瑞典产 Haglof 生长锥在树木胸径位置钻取;乔木树枝和灌木枝干利用枝剪剪取;乔木和灌木的皮用小刀刮取;乔木和灌木叶片利用高枝剪和枝剪获取;草地上部分利用镰刀沿地面割取(10 个 1m×1 m 小样方)。获取根系生物量的根系样品用于根系 C、N、P 元素的测定。在样地内随机选取 10 份凋落物样品和 10 份木质残体样品用于元素测定。在样地的上部、中部和下部分别挖掘 3 个土柱(共 9 个),根据样地土壤平均深度,每个土柱内土壤样品按 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm 和 >30 cm 采集,挑除样品内的石砾、植物根系和土壤动物等。同时,利用土壤容重测定采样器(200 cm³)测得各层次土壤的容重。

将所有的植物和土壤样品烘干、粉碎并利用 0.25 mm 的过滤筛过滤。植物样品全 C 和全 N 利用元素分析仪测定,全 P 利用电感耦合等离子体发射光谱法测定。土壤有机 C 利用重铬酸钾氧化-外加热法测定,全 N 利用元素分析仪测定,全 P 利用电感耦合等离子体发射光谱法测定。

1.4 生态系统 C、N、P 储量的计算

每一株木本植物地上部分的 C、N、P 储量用其各器官(干、皮、枝、叶)的生物量乘以各自元素含量(非优势物种元素含量为 10 个优势树种或 3 个灌木优势物种含量的平均值)。草地上部分、植物根系、凋落物和木质残体用元素含量乘以各自生物量。各层土壤 C、N、P 储量利用土壤覆盖率(55.3%)、土壤容重、土壤厚度、土壤中石砾含量和土壤元素含量计算得到。

1.5 数据分析

所有的统计分析均使用 SPSS 19.0 进行。显著性水平为 0.05/0.01。

2 结果与分析

2.1 喀斯特森林各组分 C、N、P 生态化学计量特征

10 个优势乔木 C 含量在各器官的差异较小,仅树干显著($P<0.05$)高于树皮,具体表现为树干>树枝>树叶>树皮(表 1)。N 含量和 P 含量在各器官差异较大且规律一致,均表现为树叶>树皮>树枝>树干,树叶 N、P 含量显著($P<0.01$)高于其他器官,树皮和树枝又显著($P<0.01$)高于树干(表 1)。因此,C/N 和 C/P 表现为

树干显著 ($P < 0.01$) 高于其他器官, 树枝和树皮显著 ($P < 0.01$) 高于树叶; 而 N/P 在各器官间差异不显著 ($P > 0.05$)。N 含量在各树种间的差异最大, 化香树树干的 N 含量是香叶树的 4.58 倍; 朴树的树皮 N 含量是白蜡树的 4.19 倍。其次是 P 含量, 香叶树的树皮 P 含量是白蜡树的 2.97 倍。C 含量在各树种间差异较小(表 1)。

表 1 优势乔木树种各器官 C、N、P 含量/(g/kg)

Table 1 C, N and P concentrations/(g/kg) in stem, branch, bark and leaf of dominant tree species

树种 Species	C 含量 C concentration				N 含量 N concentration				P 含量 P concentration			
	树干 Stem	树枝 Branch	树皮 Bark	树叶 Leaf	树干 Stem	树枝 Branch	树皮 Bark	树叶 Leaf	树干 Stem	树枝 Branch	树皮 Bark	树叶 Leaf
安顺润楠 <i>M. cavaleriei</i>	450.63±13.22	468.03±9.71	455.90±7.74	481.17±7.38	1.28±0.33	4.23±0.64	4.10±0.76	11.00±0.89	0.05±1.12	0.19±0.02	0.26±0.07	0.53±0.10
白蜡树 <i>F. chinensis</i>	454.01±2.64	451.83±6.06	445.62±4.11	435.11±12.34	1.10±0.18	3.20±0.46	2.62±0.29	16.10±1.03	0.06±0.02	0.12±0.03	0.12±0.04	0.66±0.07
短萼海桐 <i>P. brevicalyx</i>	453.50±3.05	428.20±5.92	421.19±9.84	434.59±8.31	1.56±0.54	4.60±1.25	4.34±0.51	15.51±1.86	0.07±0.02	0.17±0.05	0.26±0.02	0.77±0.12
化香树 <i>P. strobilacea</i>	445.84±7.96	438.82±10.41	394.40±8.12	421.37±12.35	2.97±1.21	5.28±0.56	4.59±0.51	17.59±1.09	0.12±0.06	0.22±0.10	0.22±0.05	0.68±0.07
猫乳 <i>R. franguloides</i>	450.47±36.20	426.63±12.35	407.39±9.35	417.66±16.23	0.75±0.10	5.49±1.35	7.27±1.01	24.09±3.00	0.12±0.14	0.23±0.08	0.23±0.19	0.97±0.05
朴树 <i>C. sinensis</i>	445.81±7.17	416.00±5.81	382.29±2.52	354.81±8.39	1.80±0.37	5.86±0.13	10.98±1.40	16.53±1.10	0.06±0.00	0.15±0.01	0.24±0.02	0.54±0.06
香叶树 <i>L. communis</i>	452.57±1.17	466.88±10.17	489.28±21.51	450.81±19.61	0.65±0.19	4.46±0.97	5.86±0.85	18.79±1.56	0.06±0.01	0.25±0.07	0.34±0.06	0.79±0.05
云贵鹅耳枥 <i>C. pubescens</i>	449.32±15.33	447.13±5.98	412.42±10.10	412.36±31.00	1.40±0.98	4.92±0.92	6.59±0.56	15.19±1.28	0.10±0.02	0.24±0.05	0.27±0.01	0.65±0.04
云南鼠刺 <i>I. yunnanensis</i>	453.43±3.10	455.90±7.20	385.34±26.54	443.53±7.71	1.36±0.14	4.96±1.36	4.80±1.00	13.84±2.35	0.08±0.00	0.32±0.08	0.27±0.03	0.63±0.10
窄叶石栎 <i>L. confinis</i>	459.03±4.51	464.54±3.78	457.64±17.48	462.07±9.16	1.42±0.30	4.44±1.31	4.15±0.49	12.77±1.78	0.05±0.01	0.19±0.07	0.17±0.03	0.51±0.16
平均 Average	451.46	446.40	425.15	431.35	1.43	4.75	5.53	16.14	0.08	0.21	0.24	0.67
标准误 Standard error	3.78	17.44	33.75	32.38	0.61	0.71	2.22	3.42	0.02	0.05	0.06	0.14
变异系数 CV/%	0.84	3.91	7.94	7.51	42.76	14.92	40.10	21.17	31.43	26.22	24.40	20.08

灌木地上各器官 C 含量表现为枝干>枝皮>叶片, 枝干显著 ($P < 0.01$) 高于枝皮和叶片。而 N 含量和 P 含量在这些器官中的排序正好相反, 表现为叶片>枝皮>枝干, 叶片的 N、P 含量显著 ($P < 0.01$) 高于枝皮, 后者又显著 ($P < 0.01$) 高于枝干。C/N 和 C/P 表现为枝干显著 ($P < 0.01$) 高于枝皮和叶片。而 N/P 在各器官间差异不显著 ($P > 0.05$)。草地上部分 C 含量与乔木和灌木叶片接近, N 含量略低于乔木和灌木叶片, 而 P 含量略高于乔木和灌木叶片(表 2)。与地上部分相比, 植物根系的 C 含量较低, N、P 含量及 C/N、C/P、N/P 与乔木树皮与树枝接近(表 2)。凋落物和木质残体的 C 含量较高, 与乔木树干和灌木枝干接近, 而 N、P 含量处于中间水平(表 2); 凋落物和木质残体的 N/P 显著 ($P < 0.01$) 高于植物活体。土壤 C、N、P 含量均随土壤深度的增加而降低, 最表层(0—10 cm)土壤的 C、N、P 含量和 N/P 显著 ($P < 0.05$) 高于深层土壤(表 2); C/N 和 C/P 在各土层间差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 喀斯特森林 C、N、P 储量

植物地上部分 C、N、P 储量分别为 61.96 Mg/hm²、0.54 Mg/hm²和 0.024 Mg/hm²。其中乔木的 C、N、P 储量分别为 60.58 Mg/hm²(占植物地上部分 C 储量的 97.77%)、0.52 Mg/hm²(96.08%)和 0.023 Mg/hm²(95.82%), 显著高于林下植物的 C(1.38 Mg/hm²)、N(0.021 Mg/hm²)和 P(0.001 Mg/hm²)储量。植物根系 C、N、P 储量较低, 分别占植物 C、N、P 储量的 11.56%、15.58%和 16.53%。凋落物和木质残体的 C、N、P 储量

分别为 8.06 Mg/hm²、0.18 Mg/hm²和 0.004 Mg/hm²。森林土壤 C、N、P 储量分别为 94.30 Mg/hm²、4.42 Mg/hm²和 1.16 Mg/hm²。大约 60%的土壤 C(53.96 Mg/hm²)、P(0.69 Mg/hm²) 储量和超过 70%的土壤 N 储量(3.18 Mg/hm²) 存储在 0—20 cm 土层中(表 3)。

表 2 植物各组分、凋落物、木质残体和土壤 C、N、P 含量(g/kg) 及生态化学计量特征

Table 2 C, N and P concentrations (g/kg) and stoichiometry characteristics in live vegetation, litter, woody debris and soils

组分 Compartments	C 含量 C concentration	N 含量 N concentration	P 含量 P concentration	C/N	C/P	N/P
乔木 Tree						
树干 Stem	451.46±3.78	1.43±0.61	0.08±0.02	316.12	5747.64	18.18
树皮 Bark	425.15±33.75	5.53±2.22	0.24±0.06	76.89	1777.99	23.13
树枝 Branch	446.40±17.44	4.75±0.71	0.21±0.05	94.07	2150.69	22.86
树叶 Leaf	431.35±32.38	16.14±3.42	0.67±0.14	26.72	640.19	23.96
灌木 Shrub						
枝干 Wood	463.38±7.41	2.23±0.62	0.12±0.04	207.65	3779.54	18.20
枝皮 Bark	435.24±6.21	9.32±2.30	0.39±0.11	46.71	1107.69	23.71
叶片 Leaf	423.78±24.91	15.99±4.72	0.66±0.12	26.51	646.91	24.40
草本 Herb	434.20±21.05	12.81±2.78	0.71±0.08	33.89	613.24	18.10
植物根系 Vegetation root	399.0±22.4	4.9±1.4	0.23±0.05	81.53	1729.62	21.22
凋落物 Litter	458.67±9.52	11.81±4.23	0.29±0.12	38.85	1563.08	40.23
木质残体 Woody debris	456.90±8.58	8.33±0.70	0.20±0.05	54.88	2280.52	41.56
土壤 Soil						
0—10 cm	68.99±21.07	4.96±0.78	0.93±0.30	13.90	74.33	5.35
10—20 cm	53.70±19.52	2.31±1.03	0.65±0.28	23.20	82.78	3.57
20—30 cm	47.88±29.11	1.52±1.06	0.44±0.13	31.51	107.88	3.42
30—44.8 cm	27.08±14.02	0.81±0.59	0.39±0.23	33.33	69.28	2.08

表 3 植物、凋落物、木质残体和土壤 C、N、P 储量

Table 3 C, N and P storages in live vegetation, litter, necromass and soils

组分 Compartments	C 储量 C storage/(Mg/hm ²)	N 储量 N storage/(kg/hm ²)	P 储量 P storage/(kg/hm ²)
乔木 Tree	60.58	517.00	22.66
灌木 Shrub	1.23	16.49	0.74
草本 Herb	0.16	4.59	0.25
植物根系 Vegetation root	8.10	99.34	4.68
凋落物 Litter	3.94	101.50	2.52
木质残体 Woody debris	4.11	74.93	1.80
土壤 Soil			
0—10 cm	29.64	2131.22	339.60
10—20 cm	24.32	1046.22	294.39
20—30 cm	21.87	694.30	200.98
30—44.8 cm	18.47	552.23	265.89

高原型喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林的生态系统 C、N、P 储量分别为 172.42 Mg/hm²、5.24 Mg/hm²和 1.19 Mg/hm²。大部分森林 C(54.69%)、N(84.46%)、P(97.26%) 存储于土壤中。植物 C(70.06 Mg/hm², 40.63%)、N(0.64 Mg/hm², 12.17%)、P(0.028 Mg/hm², 2.37%) 储量较小。凋落物和木质残体 C、N、P 储量则更小,二者 C、N、P 储量之和仅占总生态系统 C、N、P 储量的 4.67%、3.37%和 0.36%(表 3)。

3 讨论

3.1 喀斯特植被 C、N、P 生态化学计量特征与储量研究不确定性分析

本研究首次全面研究了贵州高原型喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林各组分 C、N、P 含量及其生态化学计量特征,并在生物量全面估算的基础上,估算了该喀斯特森林的 C、N、P 储量。但本研究也存在一些不足之处:

同一物种不同个体相同器官(种内变异)以及不同土柱相同土层内土壤 C、N、P 含量差异较大,例如,同一土层的土壤 N 含量最大可相差 56 倍。因此,未来有必要开展更多植物与土壤(尤其是后者)样品采集与测定工作,才能保证生境高度异质的喀斯特植被 C、N、P 含量及其生态化学计量特征的准确性。

植物各器官 C、N、P 含量及生物量各异,例如乔木树叶的 N、P 含量最高,而其生物量比重最小;树干 N、P 含量最低,而生物量比重最大。因此,非常有必要精确估算植物各器官的生物量。利用当地已有的生物量方程仅能计算得到各植株地上总生物量^[24],本研究利用的乔木和灌木各器官生物量比例,是同一流域内林龄及生境相似的喀斯特森林所有乔木或灌木的总的比例,并未得到各物种各器官的生物量比例,而各物种甚至各植株各器官的生物量比例均存在差异。因此,虽然本研究所使用的方法可以较准确地估算喀斯特植被的 C、N、P 储量,但基于一个总的生物量比例来计算所有物种各器官的生物量,从而估算整个喀斯特森林生态系统 C、N、P 储量的方法还是存在一定误差。由于当地植被已被当地政府保护,不能进一步砍伐标准木,确定各物种干、皮、枝、叶在整个植株中所占的生物量比例,以及构建各物种各器官的生物量方程,仍需寻找各器官生物量精确估算的新途径。

本研究在估算土壤 C、N、P 储量时,所利用的土壤深度是为 25 个土柱的平均深度。而各土柱土壤深度同样差异较大,最深的可达 123 cm,最浅的仅为 10 cm。土壤 C、N、P 储量在整个森林生态系统中所占比例最大(表 3)相对准确的土壤平均深度是土壤乃至整个生态系统 C、N、P 储量估算的保障。因此,挖掘更多的土柱以更加准确地确定土壤深度,是未来喀斯特生态系统 C、N、P 储量估算的必要工作。

3.2 喀斯特植被 C、N、P 生态化学计量特征与储量研究与全国及全球研究比较

高原型喀斯特植物叶片 C 含量在 423.78—434.20 g/kg 之间,低于全球陆生植物叶片平均 C 含量(464 g/kg)^[3],同时也处于我国植物叶片 C 含量范围(423.8—530.2 g/kg)的较低水平^[8-10, 13, 20-21, 25-28]。但总体来看,喀斯特森林植物叶片 C 含量(423.8—530.2 g/kg)^[13, 20-21, 27-28]与非喀斯特植物叶片 C 含量(450.0—470.3 g/kg)^[8-10, 25-26]并没有表现出显著($P>0.05$)差异,但前者变异程度高于后者,也反映喀斯特生境高度异质的特点。高原型喀斯特植物叶片 N 含量在 12.81—16.14 g/kg 之间,与其他喀斯特植物叶片 N 含量研究结果一致(7.71—17.28 g/kg)^[13, 20, 27-28],普遍表现出喀斯特植物叶片 N 含量显著($P<0.05$)低于我国陆地植物叶片平均值(18.6 g/kg)^[29]和全球植物叶片平均值(20.09 g/kg)^[30]。高原型喀斯特植物叶片 P 含量在 0.66—0.71 g/kg 之间,与其他喀斯特植物叶片 P 含量研究结果一致,均显著($P<0.05$)低于全球尺度的平均值(1.77 g/kg)^[30];但与我国陆地植物叶片平均值(1.21 g/kg)^[29]差异并不显著($P>0.05$),反映出我国植物叶片 P 含量与全球尺度相比显著偏低的特点^[31]。N 和 P 对生物的生长、发育和行为起重要作用,植物的最适生长需要一定值的 N/P,当植物叶片 N/P<14 时,植物生长表现为受 N 限制;当 N/P>16 时,表现为受 P 限制;当 14<N/P<16 时,则同时受 N、P 限制或二者均不缺少^[32]。高原型喀斯特植物叶片 N/P 在 18.10—24.40 之间,高于我国陆地植物叶片平均 N/P(14.4)^[29]和全球植物叶片平均 N/P(13.8)^[30],植物生长受到 P 的限制。

与其他喀斯特森林土壤研究结果一致,高原型喀斯特森林土壤 C 含量显著($P<0.05$)高于非喀斯特森林,但二者 N、P 含量差异并不显著^[10, 21, 27, 33],导致喀斯特森林土壤 C/N 和 C/P 均高于全国平均水平(C/N: 11.9; C/P: 61),而 N/P 与全国平均水平(5.2)接近^[34]。

尽管喀斯特森林土壤 C 含量较高,但受制于喀斯特森林土壤浅薄、土壤总量较低,其 C 储量依然低于非喀斯特森林土壤,而 N、P 储量则更是远低于非喀斯特森林土壤^[35-36]。加之喀斯特森林植物生物量与碳储量

较低^[24] 喀斯特森林表现为低 C、N、P 储量森林^[24, 35-36]。

3.3 对喀斯特地区植被恢复和碳循环的启示

喀斯特植被生态系统是一种脆弱的生态系统, 一经人为干扰与破坏, 极易发生逆行演替, 甚至导致石漠化的发生^[37]。在我国西南地区, 喀斯特原生林, 甚至是喀斯特次生林, 仅零星分布于一些自然保护区或偏远山区。而石漠化重灾区面积约占该区国土面积的 22%; 另外, 荒草地、藤刺灌丛和灌木林地等退化植被面积超过该区总植被面积的 30%^[38], 直接导致我国西南喀斯特地区植被涵养水源、生物多样性保护和 C 固存等功能较弱。因此, 喀斯特地区植被恢复工作迫在眉睫。

植物和土壤 N、P 含量及 C/N、C/P 是限制植物生长及固 C 潜力的重要因素^[30, 39-40]。本研究结果表明, 高原型喀斯特次生林植物叶片和土壤 N、P 含量较低, C/N 与 C/P 高于我国和全球平均水平, 喀斯特地区 N、P 元素匮乏。有学者对我国西南非喀斯特林地进行人为施加 N 肥干扰, 发现可增加植物叶片和土壤中的 C 含量^[41]; 另外, 也有学者对我国西南喀斯特地区退化草地进行人为施加 N、P 和钾肥的尝试, 发现植物的生物量可大幅增加^[42]。因此, 在进行喀斯特破坏生态系统的恢复与重建时, 可借鉴此法, 适当施加 N 肥和 P 肥, 从而促进喀斯特地区植物生长, 并达到喀斯特植物与土壤增汇的目的。

森林是陆地上最大的碳库, 其碳储量占陆地总碳储量的 30%—50%^[43-46]。喀斯特森林植物与土壤 C 储量虽低于同气候带的非喀斯特森林, 但远高于荒草地、藤刺灌丛和灌木等退化植被^[22, 24, 47]。Liu 等^[23] 在后寨河流域的研究表明, 如若流域内退化植被可以恢复成顶极森林, 流域地上生物量碳库在 50—100 年后可增加 92.5%, 在 140—200 年后可增加 4.4 倍。全球喀斯特地貌面积高达 2200 万 km², 占全球陆地面积的 14.8%^[37]。因此, 喀斯特地区潜在碳汇能力巨大, 增加喀斯特地区碳汇对维持全球碳平衡及缓解温室效应带来的全球气候变化具有重要意义。

4 结论

我国西南喀斯特植被 C、N、P 生态化学计量特征与储量研究数据匮乏, 研究结果不确定性大。本研究全面分析了贵州高原型喀斯特次生林所有组分的 C、N、P 生态化学计量特征, 并结合大样地生物量估算数据全面估算了该喀斯特森林生态系统 C、N、P 储量。得到喀斯特森林植物叶片 N、P 含量低, 土壤 C 含量高, 生态系统 C、N、P 储量低的结论。研究可为喀斯特地区生态系统功能恢复与 C、N、P 生物地球化学循环提供基础数据。

参考文献(References):

- [1] McGill W B, Cole C V. Comparative aspect of cycling organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma*, 1981, 26(4): 267-286.
- [2] Elser J J, Dobberfuhr D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history and N:P stoichiometry. *Bioscience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [3] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhr D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [4] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [5] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [6] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [7] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(3): 2390-2401.
- [8] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 13-22.
- [9] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报*, 2009, 45(5): 855-860.
- [10] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠义. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *生态学报*, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [11] 王世杰, 李阳兵, 李瑞玲. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理. *第四纪研究*, 2003, 23(6): 657-666.

- [12] 杜有新, 潘根兴, 李恋卿, 胡忠良, 王新洲. 贵州中部喀斯特山地不同植被生态系统细根生态特征及养分储量. 应用生态学报, 2010, 21(8): 1926-1932.
- [13] 皮发剑, 舒利贤, 喻理飞, 严令斌, 周晨, 吴正花, 袁丛军. 黔中喀斯特 10 种优势树种根茎叶化学计量特征及其关联性. 生态环境学报, 2017, 26(4): 628-634.
- [14] 杜家颖, 王霖娇, 盛茂银, 温培才. 喀斯特高原峡谷石漠化生态系统土壤 C、N、P 生态化学计量学特征. 四川农业大学学报, 2017, 35(1): 45-51.
- [15] 张伟, 王克林, 刘淑娟, 叶莹莹, 潘复静, 何寻阳. 喀斯特峰丛洼地植被演替过程中土壤养分的积累及影响因素. 应用生态学报, 2013, 24(7): 1801-1808.
- [16] 李菲, 李娟, 龙健, 廖洪凯, 刘灵飞, 张文娟. 典型喀斯特山区植被类型对土壤有机碳、氮的影响. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3374-3381.
- [17] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C: N: P 生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.
- [18] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志. 茂兰喀斯特地区常见蕨类植物根际土氮、磷、钾营养元素含量特征. 地球与环境, 2014, 42(3): 269-278.
- [19] 旷远文, 温志达, 闫俊华, 刘世忠, 褚国伟, 周传艳, 王国勤, 张倩娟. 贵州普定喀斯特森林 3 种优势树种叶片元素含量特征. 应用与环境生物学报, 2010, 16(2): 158-163.
- [20] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 吴磊, 杨瑞. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征. 生态环境学报, 2016, 25(5): 801-807.
- [21] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 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, 2015, 39(7): 682-693.
- [22] Liu Y G, Liu C C, Wang S J, Guo K, Yang J, Zhang X S, Li G Q. Organic carbon storage in four ecosystem types in the karst region of southwestern China. PLoS ONE, 2013, 8(2): e56443.
- [23] Liu C C, Liu Y G, Guo K, Wang S J, Liu H M, Zhao H W, Qiao X G, Hou D J, Li S B. Aboveground carbon stock, allocation and sequestration potential during vegetation recovery in the karst region of southwestern China: A case study at a watershed scale. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2016, 235: 91-100.
- [24] Liu L B, Wu Y Y, Hu G, Zhang Z H, Cheng A Y, Wang S J, Ni J. Biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot. Silva Fennica, 2016, 50(3): 1492.
- [25] 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报(自然科学版), 2003, (1): 92-97.
- [26] 张亚冰, 吕文强, 周传艳, 吴永贵, 周少奇. 贵州月亮山 5 个优势树种叶片与土壤生态化学计量特征. 水土保持研究, 2017, 24(5): 182-188.
- [27] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 应用生态学报, 2014, 25(4): 947-954.
- [28] 杨慧, 涂春艳, 李青芳, 杨利超, 曹建华. 岩溶区次生林地不同地貌部位土壤 C、N、P 化学计量特征. 南方农业学报, 2015, 46(5): 777-781.
- [29] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [30] Reich P B, Oleksyn J. 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, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [31] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 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. 环境科学, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [32] Tessier D J, Raynal J T. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(3): 523-534.
- [33] 杨雪, 李奇, 王绍美, 侯宝林, 张杰琦, 王刚. 两种白刺叶片及沙堆土壤化学计量学特征的比较. 中国沙漠, 2011, 31(5): 1156-1161.
- [34] Tian H, Chen G, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [35] 莫德祥, 吴庆标, 林宁, 卓宇. 桂东南柳杉人工林碳氮储量及其分配格局. 生态学杂志, 2012, 31(4): 794-799.
- [36] 王卫霞, 史作民, 罗达, 刘世荣, 卢立华, 明安刚, 于浩龙. 我国南亚热带几种人工林生态系统碳氮储量. 生态学报, 2013, 33(3): 0925-0933.
- [37] Jiang Z C, Lian Y Q, Qin X Q. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration. Earth-Science Reviews, 2014, 132

(3): 1–12.

- [38] 中国科学院中国植被图编辑委员会. 中华人民共和国植被图(1:1000000). 西安: 地质出版社, 2007.
- [39] Agren G I. The C: N: P stoichiometry of autotrophs—Theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185–191.
- [40] Reich P B, Hobbie S E, Lee T, Ellsworth D S, West J B, Tilman D, Knops J M H, Naeem S, Trost J. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 2006, 440(7086): 922–925.
- [41] 杜红霞. 四川岷江上游典型森林生态系统 C、N 格局与动态. 杨凌: 西北农林科技大学, 2006.
- [42] Liu C C, Liu Y G, Guo K, Qiao X G, Zhao H W, Wang S J, Zhang L, Cai X L. 2018. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium addition on the productivity of a karst grassland: Plant functional group and community perspectives. *Ecological Engineering* 117: 84–95.
- [43] Dixon R K, Brown S, Houghton R A, Solomon A M, Trexler M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystem. *Science*, 1994, 263(5144): 185–190.
- [44] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore III B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414: 169–172.
- [45] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333: 988–993.
- [46] Global Carbon Project (GCP). Carbon budget and trends 2017. 2017. <http://www.globalcarbonproject.org/carbonbudget>.
- [47] Ni J, Luo D H, Xia J, Zhang Z H, Hu G. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots. *Solid Earth*, 2015, 6: 799–810.