

DOI: 10.5846/stxb201708221509

李明军, 喻理飞, 杜明凤, 黄宗胜, 石建华. 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. 生态学报, 2018, 38(21):

Li M J, Yu L F, Du M F, Huang Z S, Shi J H. C, N, and P stoichiometry and their interaction with plants, litter, and soil in a *Cunninghamia lanceolata* plantation with different ages. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(21):

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

李明军^{1,4}, 喻理飞^{2,3,*}, 杜明凤^{1,5}, 黄宗胜³, 石建华¹

1 贵州大学林学院, 贵阳 550025

2 贵州大学生命科学学院, 贵阳 550025

3 贵州大学生命科学学院/农业生物工程研究院, 山地植物资源保护与种质创新教育部重点实验室/山地生态与农业生物工程协同创新中心, 贵阳 550025

4 贵州省林业调查规划院, 贵阳 550003

5 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001

摘要:以贵州 8 年、16 年、28 年生杉木人工林为研究对象, 分析植物-凋落叶-土壤的 C、N、P 化学计量特征及其内在联系, 探讨林龄对杉木人工林生态化学计量的影响, 为杉木人工林可持续经营提供参考。结果表明: (1) 杉木人工林植物-凋落叶-土壤均呈高 C 低 N、P 元素格局, 两两组分间差异显著 ($P < 0.05$); 成熟叶 C/N (38.58)、C/P (376.67) 偏低, 其养分利用效率较低; 与成熟叶相比, 凋落叶 N、P 偏低, C/N、C/P 偏高; 土壤 C/P、N/P 偏低, C/N 较高, 说明土壤 P 素分解较快而 N 保存较好, 反映了凋落叶分解不利。(2) 成熟叶 C、P 以及根、凋落叶、土壤的 C、N、P、C/N、C/P、N/P 均受林龄的显著影响; 从 8 年到 28 年, C、N、P 含量在植物体呈先增后减趋势, 而在土壤中相反, 呈先减后增趋势, 但在凋落物中 C、P 显著减小, 且 C/P、N/P 显著增加, 反映杉木林早期对养分需求旺盛, 随年龄增大需求减小, 凋落物分解受制于 P 素, 加剧中幼期杉木生态系统养分供需矛盾。(3) 成熟叶与凋落叶 N、C/N、N/P 之间显著正相关, 凋落叶养分源自成熟叶; 成熟叶重吸收率 $P(0.518-0.645) > N(0.292-0.488)$, 即对 P 的利用效率高于 N。凋落叶与土壤 C、C/N 之间显著负相关, 表明土壤 C、N 来源于凋落叶分解, 但凋落叶分解缓慢, 导致大量元素滞留于凋落叶, 土壤损耗元素得不到补给, 两者间养分循环缓慢。土壤与根 C、P、C/N、C/P、N/P 之间均显著正相关, 土壤与成熟叶的 C、N、P 均不相关, 表明土壤养分是杉木生长养分的主要来源, 但土壤 C、N、P 含量对成熟叶 C、N、P 含量影响不大。

关键词: 杉木; 植物; 凋落叶; 土壤; 林龄; 化学计量学; 互作关系

C, N, and P stoichiometry and their interaction with plants, litter, and soil in a *Cunninghamia lanceolata* plantation with different ages

LI Mingjun^{1,2,3}, YU Lifei^{1,2,*}, DU Mingfeng^{1,4}, HUANG Zongsheng⁵, SHI Jianhua¹

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, China

3 The Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Germplasm Innovation in Mountainous Region (Ministry of Education) & Collaborative Innovation Center for Mountain Ecology and Agro-Bioengineering, Institute of Agro-Bioengineering & College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, China

4 Guizhou Forestry Survey and Planning Institute, Guiyang 550003, China

基金项目: 贵州省应用基础重大项目(黔科合 JZ 字[2014]2002); 贵州省林业调查规划院森林生态监测评估院士工作站项目(黔科合院士站(2013)4004); 贵州省科技支撑课题(黔科合支撑[2017]2525); 国家自然科学基金(31560187)

收稿日期: 2017-08-22; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lfyu@gzu.edu.cn

5 School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

Abstract: In this study, three different stand ages of *Cunninghamia Lanceolata* plantations in Guizhou Province, including 8-year-old, 16-year-old and 28-year-old, were selected as the objects. In order to provide the scientific basis for sustainable management of *Cunninghamia Lanceolata* plantations, we explored carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) ecological stoichiometry and their interaction of plant, litter and soil, to indicate the effects of stand ages on the stoichiometry. Our results showed that, (1) The nutrient structure of leaf, litter and soil presented high concentration of C and low concentration of N and P in *Cunninghamia Lanceolata* plantations. The concentration and stoichiometric ratio of C, N, and P were significant different among plant, litter and soil ($p < 0.05$). The C/N (38.58) and C/P (376.67) of leaf were lower than those of other coniferous trees, demonstrating that nutrient use efficiency of *Cunninghamia Lanceolata* was poor. Conversely, C/N and C/P of litter were higher than those of leaf, on account of N and P concentrations of litter were lower than those of leaf. The soil C/P and N/P were lower and C/N was higher, indicated that N release was inhibited but P decomposition was reversely accelerated in soil, and it suggested that the condition would inhibit the litter decomposition and nutrients release. (2) The C, N, and P concentrations and stoichiometric ratios of root, litter, and soil, as well as C and P concentrations of mature leaf, were significantly different among the three age groups. From 8 to 28 years old, the C, N and P concentrations of plant increased firstly and then decreased, but the results were converse in soil, suggesting that plant nutrient uptake significantly increased firstly and then decreased. This could result in soil nutrients being transformed from consumption to accumulation. The C and P concentrations of litter significantly decreased, and litter C/P and N/P ratios significantly increased, suggesting that P was the main factor that constrains litter decomposition. Thus, P may have inhibited nutrient return and intensified the contradiction between the nutrients supply and demand in young and middle aged forests. (3) N concentration, C/N and N/P of matured leaf had significantly positive correlations with those of litter, indicating that the nutrients of litter were sourced from the matured leaf. Resorption efficiency of P (0.518—0.645) was significantly greater than that of N (0.292—0.488) ($p < 0.05$), indicating that utilizing efficiency of P was greater than that of N in the plantations. C concentration and C/N of litter had significant negative correlations with those of soil, suggesting that C and N concentrations of soil was sourced from litter decomposition. However, litter decomposition was a slow process, accompanied with a plentiful nutrients reserved in litter, which delayed nutrient return from litter to soil. Concentrations of C and P, C/N, C/P and N/P of root had significantly positive correlations with those of soil, meanwhile, concentrations of C, P and N of soil had no significant correlations with those of matured leaf, suggesting that soil nutrients were the main sources of plant nutrients, but had less influence on concentrations of C, N, and P of matured leaf.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; plants; litter; soil; forest age; stoichiometry; interaction

生态化学计量学(Ecological stoichiometry)是研究多元素平衡和系统能量循环的理论^[1],为C、N、P元素在森林^[2]、荒漠^[3]、湿地^[4]等生态系统中的耦合关系研究提供了有效手段^[5]。森林生态系统中,土壤是植物养分的主要供应源,影响植物的生长发育^[6];植物通过根系从土壤吸收养分,叶片进行光合作用同化和积累C,又以凋落物形式将养分归还土壤^[4];而凋落物分解速率及养分释放量又影响着系统的养分循环过程^[7]。随林龄变化,生态系统各环节以及两两间的互作都将发生变化^[4],研究林龄变化过程中植物—凋落物—土壤的C、N、P含量及化学计量的变化趋势,以及C、N、P在生态过程各环节的互作关系,对于掌握森林生态系统养分循环规律具有重要意义。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方最重要的造林树种之一,目前杉木化学计量学研究已有报道,但多集中于不同器官^[8]、土壤^[9]或是凋落物与土壤间^[10]的养分差异比较研究,将杉木“植物—凋落物—土壤”作为整体进行化学计量研究的很少,而关于杉木“植物—凋落物—土壤”的主要元素分配格局、其化学计量随林龄的变化以及组分间的互作研究尚缺乏报道。本研究以中国杉木中心产区贵州黎平杉木人工林为研

研究对象,对不同林龄杉木的植物(成熟叶、根)、凋落叶、土壤的 C、N、P 含量及化学计量比进行研究,拟回答几个问题:1、杉木人工林“植物-凋落叶-土壤”C、N、P 生态化学计量学特征;2、林龄变化对“植物-凋落叶-土壤”C、N、P 化学计量特征的影响;3、杉木人工林“植物-凋落叶-土壤”C、N、P 及其化学计量的耦合关系。阐明以上问题将有助于深入认识杉木人工林生态系统养分循环规律和系统稳定机制,为实现该地区杉木人工林生态系统的可持续经营提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省黎平县东风林场国家杉木良种基地(109°10′—109°12′E, 26°18′—26°21′N),属丘陵地带,平均海拔 500 m,土壤为砂页岩发育成的黄壤。属亚热带气候,年均气温 17—18℃,无霜期 280—300 d,年降雨量 1100—1300 mm。气候及立地条件益于杉木生长。试验林分乔木层为杉木(*C. Lanceolata*),灌木主要以杜茎山(*Maesa japonica*)、冬青(*Ilex purpurea*)、菝葜(*Smilax china*)为主,草本以铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)、毛蕨(*Cyclosorus interruptus*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)、华南毛蕨(*Cyclosorus parasiticus*)为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

选择立地条件、土壤类型较一致的幼龄林(8 a)、中龄林(16 a)、成熟林(28 a)等 3 个林龄杉木人工林为研究对象,每个林龄林分内随机设置 3 块 20 m×20 m 的样地,每木检尺进行样地调查,基本概况见表 1。

表 1 样地基本概况

Table 1 The basic situation of sample plot

样地 Site	林龄 Age	海拔 Altitude/m	土壤 Soil	坡度 Slope/(°)	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean tree height/m	郁闭度 Canopy density	密度 Density/ (株/hm ²)
1	8	441	黄壤	15	东坡	中坡	10.4	6.1	0.92	2857
2	8	449	黄壤	20	东坡	中坡	10.5	6.2	0.90	2778
3	8	453	黄壤	20	东坡	中坡	10.3	6.0	0.92	2940
4	16	451	黄壤	15	西南	中坡	16.5	10.0	0.95	2128
5	16	441	黄壤	15	西南	中坡	16.1	10.1	0.96	2174
6	16	443	黄壤	12	东坡	中坡	15.9	9.7	0.98	2272
7	28	483	黄壤	10	东南	中坡	23.1	16.1	0.85	1300
8	28	485	黄壤	10	东北	中坡	21.4	17.0	0.85	1400
9	28	480	黄壤	10	东北	中坡	22.0	17.2	0.84	1325

样地 1—3 代表杉木幼龄林,4—6 为杉木中龄林,7—9 为杉木成熟林

1.2.2 样品采集及测定

每个样地内按对角线布点,选择 5 株发育良好的杉木,摘取东南西北 4 个方位的冠下层成熟叶,各株叶样分别混匀,采用四分法取样。于这 5 株杉木地径下方 0.5m 处挖取适量细根,在清理土壤及杂质后将各株根样(直径<2 mm)分装入纸袋,实验室内进一步用蒸馏水冲净。对应的 5 株杉木林下 1 m×1 m 的样方内收集地表未分解凋落叶,每株凋落叶混匀后分别装入纸袋。上述杉木叶、根、凋落叶经 60℃ 恒温烘干粉碎备用。在相应 5 个收集凋落叶的样方内,通过对角线法采集表层土壤(0—10 cm),将土样混合均匀,风干、去除杂物、研磨过 100 目筛后,测定土壤 C、N、P 含量。样品采集于 2016 年 7 月和 2017 年 1 月,C、N、P 含量取两次采样的算术平均值,以消除季节差异^[8]。采用德国 vario MACRO cube 常量元素分析仪测定全 C、全 N,高氯酸—硝酸消化—钼锑抗比色法(LY/T1270—1999)测定植物和凋落叶全 P,氢氧化钠熔融—钼锑抗比色法(GB9837—88)测定土壤全 P。

1.2.3 数据统计分析

$$\text{植物 N(P) 重吸收率} = \frac{\text{成熟叶 N(P) 含量} - \text{凋落叶 N(P) 含量}}{\text{成熟叶 N(P) 含量}}$$

SPSS 20.0 软件进行数据统计分析,对不同林龄杉木的成熟叶、根、凋落叶及土壤的 C、N、P、C/N、C/P、N/P 进行方差分析 (ANOVA) 和多重比较 (LSD) ($P < 0.05$),分析生态系统不同组分化学计量特征差异及林龄对化学计量特征的影响。通过相关分析以及利用 CANOCO 5.0 软件进行冗余分析 (RDA),探讨植物、凋落叶、土壤两两组分间 C、N、P 及化学计量的互作影响。

2 结果与分析

2.1 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 含量

由表 2 可知,(1)从 C、N、P 平均含量水平看,成熟叶分别为 514.52、13.60、1.40 mg/g,根分别为 487.51、5.00、0.47 mg/g,凋落叶分别为 536.44、8.49、0.56 mg/g,土壤分别为 22.57、1.33、0.46 mg/g;C 为凋落叶>成熟叶>根>土壤,N、P 均为成熟叶>凋落叶>根>土壤,除成熟叶 C 与凋落叶 C、根 P 与土壤 P 外,其余两两组分间均差异显著 ($P < 0.05$)。(2)林龄对成熟叶 N 无影响,对成熟叶 C、P 以及根、凋落叶、土壤的 C、N、P 均影响显著 ($P < 0.05$),但趋势各异。随林龄递增,成熟叶中 C、P 呈先增后降趋势,即幼龄期低、中龄期均达峰值 (554.89 mg/g 和 1.55 mg/g)、成熟期显著下降,成熟叶 N 呈递增趋势,但不同林龄间差异不显著;根 C 呈显著递增趋势,根 P 呈递减趋势,仅幼龄至中龄期降幅显著,根 N 呈显著的先增后降趋势,于中龄期达峰值 6.60 mg/g;凋落叶 C、P 呈递减趋势,均在幼龄至中龄期降幅显著,凋落叶 N 呈递增趋势,亦在幼龄至中龄期的增幅显著;土壤 C、N、P 均呈先降后增趋势,土壤 N、P 均在幼龄至中龄期降幅显著,而土壤 C 在中龄至成熟期增幅显著。

表 2 不同林龄杉木林植物-凋落叶-土壤的 C、N、P 含量 (平均值±标准误差)

Table 2 Plant, litter and soil C, N, P content of different age in *C. lanceolata* plantation (mean±SE)

含量 Content	项目 Item	幼龄林 Young forest	中龄林 Mid-age forest	成熟林 Mature forest	平均值 Mean
C/ (mg/g)	成熟叶	493.62±7.92aC	554.89±5.29bC	495.06±10.14aB	514.52±8.18C
	根	444.90±8.58aB	482.80±9.87bB	534.85±6.83cC	487.51±10.07B
	凋落叶	567.90.45±20.05bD	539.07±15.74abC	502.35±10.86aB	536.44±10.84C
	土壤	21.32±1.24aA	19.46±1.15aA	26.94±0.97bA	22.57±0.98A
N/ (mg/g)	成熟叶	12.29±0.59D	14.19±0.85D	14.32±0.89D	13.60±0.50D
	根	4.67±0.20bB	6.60±0.28cB	3.73±0.14aB	5.00±0.31B
	凋落叶	6.30±0.42aC	9.25±0.33bC	9.92±0.43bC	8.49±0.44C
	土壤	1.41±0.06bA	1.18±0.03aA	1.38±0.05bA	1.33±0.03A
P/ (mg/g)	成熟叶	1.36±0.08abB	1.55±0.09bB	1.27±0.08aC	1.40±0.05C
	根	0.68±0.04bA	0.40±0.03aA	0.32±0.02aA	0.47±0.04A
	凋落叶	0.64±0.02bA	0.54±0.02aA	0.51±0.02aB	0.56±0.02B
	土壤	0.54±0.05bA	0.38±0.01aA	0.47±0.02abB	0.46±0.02A

不同大写字母表示相同林龄不同组分间差异显著,不同小写字母表示相同组分不同林龄间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤化学计量比

由表 3 可知,(1)从 C/N、C/P、N/P 均值看,成熟叶分别为 38.58、376.67、10.06,根分别为 104.44、1225.50、12.08,凋落叶分别为 67.64、966.00、15.58,土壤分别为 17.05、49.27、2.90;C/N、C/P 比均为根>凋落叶>成熟叶>土壤,N/P 比为凋落叶>根>成熟叶>土壤,两两组分间均差异显著 ($P < 0.05$)。(2)林龄对成熟叶无影响,对根、凋落叶及土壤的 C/N、C/P、N/P 均影响显著 ($P < 0.05$),但趋势各异。随林龄递增,成熟叶 C/N、N/P 分别递减和递增,成熟叶 C/P 先降后增,但差异均不显著;根 C/N 呈显著的先降后增趋势,于成熟期达峰值 144.04,根 C/P 显著递增,于成熟期达峰值 1729.59,根 N/P 呈显著的先增后降趋势,于中龄期达峰值 17.39;

凋落叶 C/N 呈递减趋势,仅幼龄至中龄期降幅显著,凋落叶 C/P 呈先增后降趋势,仅幼龄至中龄期增幅显著,凋落叶 N/P 显著递增,于成熟期达峰值 19.60;土壤 C/N 呈递增趋势,仅中龄至成熟期增幅显著;土壤 C/P 显著递增,于成熟期达峰值 57.16,土壤 N/P 呈先增后降趋势,仅幼龄至中龄期增幅显著。

表 3 不同林龄杉木林植物-凋落叶-土壤的化学计量比(平均值±标准误差)

Table 3 Plant, litter and soil C, N, P stoichiometric ratio of different age in *C. lanceolata* plantation (mean±SE)

含量 Content	项目 Item	幼龄林 Young forest	中龄林 Mid-age forest	成熟林 Mature forest	平均值 Mean
C/N	成熟叶	40.59±1.91B	39.79±2.36B	35.36±2.38B	38.58±1.33B
	根	95.77±2.99bC	73.50±2.06aD	144.04±4.64cD	104.44±7.38D
	凋落叶	92.99±9.29bC	58.80±3.09aC	51.12±2.65aC	67.64±5.44C
	土壤	15.08±0.55aA	16.58±0.56aA	19.50±0.32bA	17.05±0.63A
C/P	成熟叶	368.20±21.41B	363.93±19.64B	397.88±29.28B	376.67±13.42B
	根	664.87±32.36aC	1282.04±66.97bD	1729.59±119.80cD	1225.50±114.71D
	凋落叶	900.76±52.61aD	1010.09±56.36bC	987.16±13.50bC	966.00±27.04C
	土壤	40.20±1.42aA	50.46±2.12bA	57.16±0.95cA	49.27±1.89A
N/P	成熟叶	9.25±0.92C	9.32±0.77B	11.60±1.43B	10.06±0.64B
	根	6.92±0.13aB	17.39±0.47cC	11.94±0.47bB	12.08±1.06B
	凋落叶	9.91±0.53aC	17.23±0.65bC	19.60±1.15cC	15.58±1.10C
	土壤	2.68±0.14aA	3.08±0.11bA	2.94±0.09abA	2.90±0.08A

2.3 杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及化学计量比的互作影响

2.3.1 杉木人工林植物—凋落叶的 N、P 重吸收率特征

由表 4 可知,杉木 N 重吸收率在 0.292—0.488 范围,随林龄增加而递减,杉木 P 重吸收率在 0.518—0.645 范围,随林龄增加呈先增后减变化,两者均在幼龄至中龄期变化显著;相比而言,杉木的 N 重吸收率(均值 0.374)显著低于 P 重吸收率(均值 0.586),两者幼龄期差异不显著,中龄期和成熟期差异显著。

表 4 不同林龄杉木 N、P 养分重吸收率特征

Table 4 The N and P resorption in *C. lanceolata* plantation with different ages

不同林龄 Stand age	重吸收率 Resorption efficiency		T 检验 T-test		
	N	P	T 值	df	Sig.
幼龄林 Young forest	0.488±0.022B	0.518±0.050A	-0.806	5	0.457
中龄林 Mid-age forest	0.341±0.029aA	0.645±0.027bB	-7.024	5	0.001
成熟林 Mature forest	0.292±0.054aA	0.593±0.026bAB	-4.475	5	0.007
平均值 Mean	0.374±0.029a	0.586±0.023b	-5.086	17	0.000

不同大写字母表示不同林龄间 N 或 P 重吸收率差异显著,不同小写字母表示同一林龄 N 与 P 重吸收率的差异显著($P<0.05$).T 值表示 T 检验值

2.3.2 杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及化学计量比的相关分析

由表 5 可知,成熟叶 N 与凋落叶 N、成熟叶 C/N 与凋落叶 C/N、成熟叶 N/P 与凋落叶 N/P 均显著正相关($P<0.05$)。凋落叶 P 与土壤 P 显著正相关($P<0.05$),凋落叶 C 与土壤 C、凋落叶 C/N 与土壤 C/N 均极显著负相关($P<0.01$)。植物与土壤的关系中,成熟叶 C/N 与土 C/N 显著负相关($P<0.05$);除根 N 与土壤 N 显著负相关($P<0.05$)外,根与土壤 C、P、C/P、N/P 之间均呈极显著正相关($P<0.01$)。

2.3.3 杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及化学计量比的 RDA 分析

RDA 分析结果显示(图 1),杉木植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及 C/N、C/P、N/P 在第 1、2 轴的解釋量分别为 0.74、0.18,累积贡献率达 92%($F=7.4, P=0.004$),表明排序结果较好。

沿 RDA 排序轴,成熟叶与凋落叶 N、N/P(第 1 轴),C/N(第 2 轴)之间夹角远小于 90°,表明两两显著正

相关;且成熟叶 N、N/P、C/N 的箭头明显较长,表明其对凋落叶 N、N/P、C/N 具有较大正面影响。故成熟叶与凋落叶的化学计量关系整体呈现正相关。

表 5 杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及化学计量比的相关分析

Table 5 Plant, litter and soil C, N, and P concentrations and stoichiometric ratios correlation analysis in *C. Lanceolata* plantation

组分 Components	土 C Soil C	土 N Soil N	土 P Soil P	凋 C Litter C	凋 N Litter N	凋 P Litter P
叶 C Leaf C	-0.212	-0.614 **	-0.600 **	0.139	0.261	-0.374
叶 N Leaf N	0.489 *	0.197	0.060	-0.229	0.585 *	-0.041
叶 P Leaf P	-0.623 **	-0.431	-0.227	0.515 *	-0.193	-0.115
根 C Root C	0.774 **	0.187	0.014			
根 N Root N	-0.43	-0.516 *	-0.259			
根 P Root P	-0.076	0.446	0.721 **			
凋 C Litter C	-0.673 **	-0.002	-0.199			
凋 N Litter N	0.464	-0.129	-0.213			
凋 P Litter P	-0.061	0.385	0.566 *			
组分 Components	土 C/N Soil C/N	土 C/P Soil C/P	土 N/P Soil N/P	凋 C/N Litter C/N	凋 C/P Litter C/P	凋 N/P Litter N/P
叶 C/N Leaf C/N	-0.532 *	-0.410	0.213	0.499 *	0.398	-0.284
叶 C/P Leaf C/P	0.400	0.111	-0.444	-0.370	-0.274	0.320
叶 N/P Leaf N/P	0.507 *	0.292	-0.343	-0.564 *	-0.332	0.473 *
根 C/N Root C/N	0.441	0.517 *	0.096			
根 C/P Root C/P	0.462	0.817 **	0.570 *			
根 N/P Root N/P	0.113	0.486 *	0.629 **			
凋 C/N Litter C/N	-0.660 **	-0.653 **	-0.032			
凋 C/P Litter C/P	-0.294	0.196	0.814 **			
凋 N/P Litter N/P	0.586 *	0.743 **	0.307			

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

凋落叶 P 与土壤 P (第 1 轴) 的夹角远小于 90° , 呈显著正相关; 相反, 凋落叶与土壤 C、C/N 之间夹角均远大于 90° , 两两显著负相关, 其中凋落叶 C/N 与土壤 C/N 的夹角接近 180° , 表明相关性更强, 且凋落叶 C/N 的箭头相对较长, 对土壤 C/N 具有较大负面影响。故凋落叶与土壤的化学计量关系相对复杂, 呈现正或负相关关系。

根与土壤 C、P、C/P (第 1 轴)、N/P (第 2 轴) 之间的夹角均远小于 90° , 两两显著正相关, 土壤 C、P 的箭头相对较长, 表明其对根 C、P 具有较大的正面影响。成熟叶 C/P 与土壤 C/P (第 1 轴) 的夹角远小于 90° , 呈显著正相关; 相反, 成熟叶与土壤 C/N、N/P 之间夹角均接近 180° , 两两显著负相关; 而成熟叶与土壤 C、N、P 之间均不相关。故植物与土壤的化学计量关系中, 根与土壤呈正相关, 成熟叶与土壤之间相对复杂, 呈现正或负相关关系。

3 讨论

3.1 杉木植物-凋落叶-土壤的 C、N、P 化学计量特征

植物体 C、N、P 互作调节决定植物构成及生长, 植物较高的 C/N、C/P 值通常表征较高的 N、P 利用率^[11]。本研究中, 杉木成熟叶 C、N、P 平均含量分别为 514.52、13.60、1.40 mg/g, 与国内阔叶树的叶 C (427.5—506.37 mg/g)^[2,12]、N (20—23.3 mg/g)^[5,13-14]、P (1.33—1.99 mg/g)^[5,12,14] 相比, 杉木成熟叶 C 含量较高, N、P 含量较低, 与 Liu^[15] 的研究结论相似。由于人工林成分单一, 易发生病虫害^[16], 杉木通过提高单宁、蜡质等富碳次生代谢物的含量, 可增强对病虫害的防御, 故叶 C 含量较高; 通常阔叶树叶面积大, 需要大量 N、P 合成生物酶进行光合作用, 而针叶树叶面积小, 光合作用需要的生物酶较少, N、P 含量相应低于阔叶树^[17]; 故杉木人工林呈

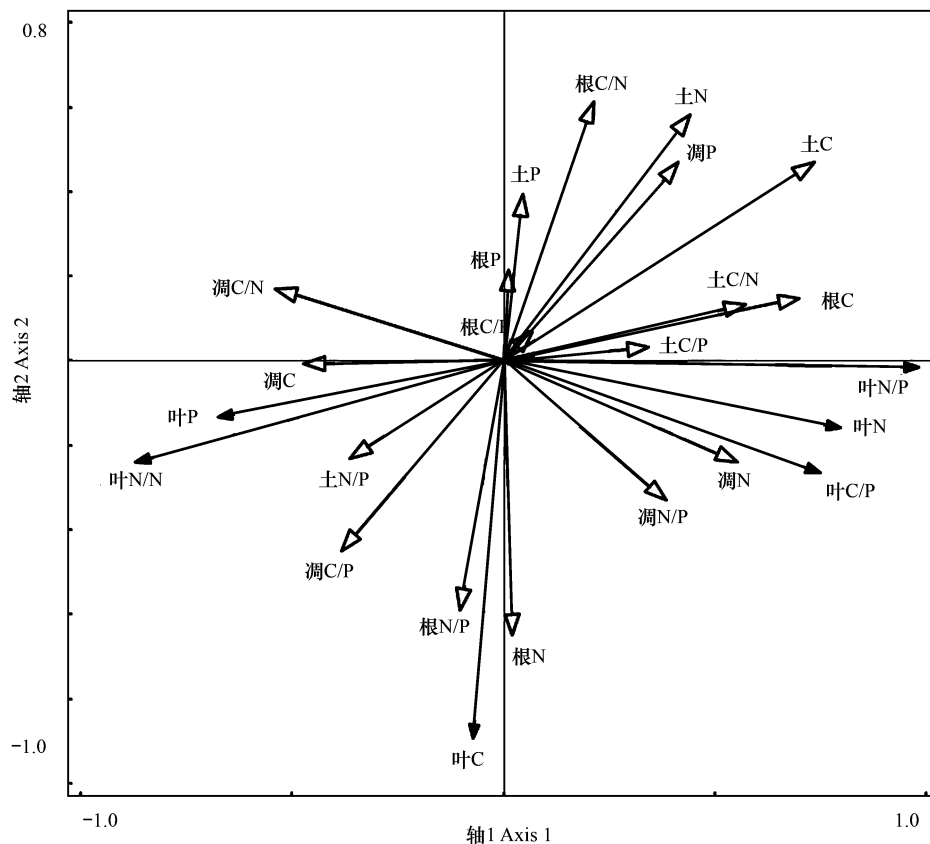


图1 杉木植物-凋落叶-土壤 C、N、P 及化学计量比的 RDA 分析

Fig.1 Redundancy analysis of plant, litter and soil C, N, P content and stoichiometric ratio in *C. lanceolate* plantation

现高 C 低 N、P 的元素格局,与其树种特性、叶形态及生化过程有关。成熟叶 C、N、P 含量均高于根系,叶是光合作用场所,亦是元素汇集器官,光合作用终产物淀粉、糖类及有机化合物等在叶片大量积累,造成叶 C、N、P 含量相对高于根^[13]。此外,杉木成熟叶 C/N(38.58)、C/P(376.67),低于针叶植物^[18-19]叶 C/N(43.6—59.5)、C/P(619.16—1334),表明其养分利用效率较低。

凋落物是养分归还土壤的重要途径^[4],其分解速率决定养分释放量,与内源 N、P 含量呈正相关,与 C/N、C/P、N/P 呈负相关^[20-21]。本研究中,杉木凋落叶 C、N、P 平均含量分别为 536.44、8.49、0.56 mg/g,与全球水平、国内多数陆地植物凋落叶 C(371.1—522.1 mg/g)、N(8.0—16.6 mg/g)、P(0.4—1.3 mg/g)^[5,12]相比,杉木凋落叶 C 较高,N、P 处于平均水平下限,整体呈现高 C 低 N、P 的元素格局。研究表明,凋落叶转化为土壤有机质依赖于微生物对其分解^[22],通常凋落叶 N、P 丰富,分解力强的细菌多,越利于分解,N、P 少时,分解力较弱的真菌多,不利于分解^[7];本研究中凋落叶 N、P 含量偏低,推断其不利于分解。同时,养分固持与释放有既定临界值,当 C/N 比低于 40^[23],C/P 比低于 480^[24]时,凋落叶 N 或 P 含量中超过微生物所需部分才会开始释放;本研究凋落叶 C/N 和 C/P 比分别为 67.64 和 966.00,明显高于上述养分释放临界点^[23-24],以及我国陆生植物^[12,19]凋落叶 C/N(31.4—50.57)、C/P(440—842.51),故不利于养分释放。

土壤养分是植物养分主要来源,影响植物生长^[6],同时也受到凋落物养分归还的影响^[25]。土壤 C/P、C/N 是土壤 C、N、P 养分平衡的诊断指标^[26],土壤 C/P 越低,土壤 P 有效性越高,土壤 C/N 越高,有机 N 分解速率越低^[27]。本研究中,0—10 cm 土壤 C、N、P 平均含量分别为 22.57、1.33、0.46 mg/g,与已报道的森林 0—10 cm 土壤 C(18.2—19.4 mg/g)^[9-10]、N(1.20—6.35 mg/g)^[12,28]、P(0.41—1.5 mg/g)^[12,28]相比,土壤 C 含量较高,N、P 含量处于平均水平下限,整体呈现高 C 低 N、P 的元素格局。土壤 C/N、C/P、N/P 分别为 17.05、49.27、2.90,与我国陆地土壤^[29]C/N(12.3)、C/P(61)、N/P(5.2)相比,土壤 C/P、N/P 偏低,说明表层土壤有机

态 P 分解较快,土壤 P 有效性较高;土壤 C/N 偏高,表明土壤有机 N 分解缓慢^[27],不利于有机 N 释放,将影响植物对养分的吸收利用。

3.2 林龄对杉木植物-凋落叶-土壤的 C、N、P 及化学计量比的影响

随林龄变化,森林生态系统植物、凋落叶、土壤的养分格局随之变化,进而影响组分间的互作关系^[4],且在油松^[19]中得到证实。随林龄增长,杉木生长由快变慢,干物质合成积累由多变少,故杉木叶 C、N、P 含量先增加后减小,杉木叶 C/N、C/P 相应呈相反变化趋势,这符合生长率假说规律,即生长速率与体内 C/N、C/P 呈负相关^[30]。但 8—16 a,杉木根 P 减少、根 C/P、N/P 增加,与生长率假说相反,也与邱岭军^[31]研究得出 8—14 a 杉木根 P 增加而叶 P 减少的结果相左。以往研究发现,油松养分含量随林分密度增大呈先增后降趋势^[32],湿地松叶 N、P 含量及细根 N 含量随林分密度增加而降低^[33],可见林分密度对植物养分积累影响显著。本研究林分密度为幼龄林 2778—2940 株/hm²,中龄林 2128—2272 株/hm²,远大于邱岭军的幼龄林 1768 株/hm²,中龄林 1294 株/hm²^[31],林分密度过大导致个体间竞争加剧,林分充分郁闭下(郁闭度>0.5),森林总生物量相对恒定,为获取更多空间资源,杉木调整生长策略,将根系 P 分配给地上生长,导致根 P 减少,根 C/P、N/P 相应增加;故林分密度可能是改变杉木 C、N、P 计量特征的重要因素。此外,16—28 a 根 C 增加,也与生长率假说不符,原因在于杉木构架逐渐增大,各器官相应增大,根 C 含量随根的生长而增长^[34]。

随林龄增长,土壤 C、N、P 含量先降后增,与植物总体的变化趋势相反。8—16 a,快速生长的杉木对养分需求大,N、P 由土壤向植物大量转移,导致土壤 N、P 含量显著减少,并引起土壤 C/P、N/P 相应递增;与王丹^[35]等对不同林龄杉木林土壤的研究结果一致。16—28 a,杉木生长变缓,对 N、P 需求减少,土壤 N、P 含量相应增大,由消耗转为积累;然而土壤 C/N、C/P 并未相应减小反而显著增大(C/N 由 16.58 增至 19.50,C/P 由 50.46 增至 57.16),原因在于土壤有机质具有明显表聚性,有机 C 在表层土壤大量聚集,其增幅远大于 N、P 增幅,导致土壤 C/N、C/P 亦呈显著增大趋势。

凋落物分解与其化学质量动态密切相关,如葛晓改^[36]、陆晓辉^[7]先后对马尾松的研究均发现凋落松针分解速率与其 N 动态显著正相关,与其 C/N 动态显著负相关;本研究林龄对凋落叶化学质量及动态均影响显著,进而会影响凋落物分解。8—16 a,杉木凋落叶 N 显著增加、C/N 显著降低,利于凋落叶分解;但凋落叶 C、P 均显著减小,C/P、N/P 显著增加,不利于凋落叶分解^[20-21];故推断凋落叶在该阶段受 P 素限制,分解缓慢,养分归还少。16—28 a,凋落叶 C、P 持续减小,N/P 持续增加,仍不利于分解;C/N、C/P 虽呈减小趋势但不显著,说明凋落叶虽持续分解,但养分归还甚微。

综上表明,幼龄至中龄期,杉木 C、N、P 养分需求大,但林分密度大,引起土壤养分供应不足,而凋落叶因受 P 素限制分解缓慢,养分归还少,将加剧土壤养分的匮乏程度;中龄至成熟期,凋落叶化学计量特征状况仍显示不利于其分解,养分归还少,但土壤 N、P 水平呈增加趋势,故该阶段杉木对养分需求的减小,是引起土壤养分显著增加的主要原因,凋落叶对土壤养分的影响,相较于杉木生长特性而言是个次要因素。

3.3 杉木植物-凋落叶-土壤的 C、N、P 及其计量比的互作关系

植物、凋落物和土壤间 C、N、P 及化学计量的互作关联,是生态系统中养分循环的内在调控机制^[37]。本研究采用相关分析和 RDA 冗余分析对杉木生态系统各组分间 C、N、P 及其计量比的互作关系进行研究,两种方法在解释成熟叶—凋落叶、凋落叶—土壤、土壤—植物 C、N、P 及其计量比之间关系时均呈现较好的一致性;相比而言,RDA 分析结果在描述两两组分间相关关系时直观形象,且不同排序轴的累积贡献率不同,在判断相关性权重时更具优势,因此 RDA 分析结果更为精准可靠。

RDA 分析发现,成熟叶与凋落叶 N、C/N、N/P 之间均呈显著正相关($P<0.05$),且成熟叶 N、C/N、N/P 对凋落叶 N、C/N、N/P 有较大的正面影响,说明凋落叶养分承自成熟叶。植物老叶凋落前普遍将部分 N、P 转移至其他器官,导致凋落叶 N、P 含量低于植物叶^[7];同样,本研究凋落叶 N、P 含量显著低于成熟叶,C/N、C/P、N/P 显著高于成熟叶均源自上述原因,这种对养分的重吸收,可减少土壤养分依赖,是杉木应对养分匮乏的一种重要机制。本研究中 P 重吸收率(51.8%—64.5%)显著高于 N 重吸收率(29.2%—48.8%),与邱岭

军^[31]的研究结果一致,表明杉木对 P 的再吸收利用显著高于 N。分析显示,杉木土壤化学计量特征(土壤 C/P、N/P 偏低)利于土壤 P 分解,但林区属于降雨频繁的南方丘陵山地^[38],随雨水冲蚀,土壤 P 分解产生的易溶性 P 可能被大量淋失^[39];故杉木提高对 P 的再吸收利用,以应对土壤 P 缺乏。此外,林区土壤 C/N 偏高,不利于土壤有机 N 分解,将影响杉木对 N 的吸收;但杉木 N 重吸收率并未因 N 限制有所增高反而偏低;可能源于高等植物的养分吸收机制十分复杂,受 N、P 限制时不一定都以提高对 N、P 的再吸收方式适应环境^[17],因此杉木可能采取 N 直接吸收而非 N 的再吸收来摄取养分,这将有待深入研究。

RDA 显示,凋落叶与土壤 C、C/N 之间呈极显著负相关($P<0.01$),表明土壤 C、N 主要来自凋落叶分解,但杉木凋落叶化学计量特征(N、P 含量低,C/N、C/P 高)不利于分解及养分释放,导致养分大量滞留于凋落叶,土壤损耗元素得不到补给,两者间养分循环缓慢,因而表现为负相关关系。此外,RDA 显示凋落叶 P 与土壤 P 显著正相关($P<0.05$),但 P 属于沉积型元素,由母岩矿物成分决定^[40],且养分循环缓慢导致凋落叶 P 素归还少,故推断土壤 P 源自母岩风化而非凋落叶 P 归还,这将有待深入研究。

植物与土壤的化学计量关系相对复杂,RDA 显示,根与土壤 C、P、C/P、N/P 之间呈极显著正相关($P<0.01$),且土壤 C、P 对根 C、P 具有较大的正面影响,成熟叶 C/P 与土壤 C/P 呈正相关,两者 C/N、N/P 之间呈显著负相关($P<0.05$),表明根是杉木从土壤中吸收养分的主要途径,土壤养分状况对杉木生长影响显著。但成熟叶与土壤 C、N、P 之间均不相关,这与俞月凤^[2]对广西喀斯特地区植物的化学计量研究结果相似,但与刘万德^[14]对云南常绿阔叶林的化学计量研究结果不一致,说明森林群落和结构、植物种类和特性、生态环境、人为活动等都有可能是改变植物与土壤间化学计量耦合关系的重要原因。叶 C 主要来源于大气,因而与土壤 C 无显著相关性;杉木与土壤 N、P 之间不相关,是因为植物对养分的吸收和运输是复杂的系统发生过程,对养分的转化、储存或再分配,更多受到其生长阶段、遗传特性等的影响^[41];因此,尽管杉木生长所需的 N、P 来源于土壤,但土壤 N、P 并非影响成熟叶 N、P 含量及分配的主要因素。

由此可知,杉木通过根系从土壤中不断吸取养分,维持生命周期活动,又通过凋落叶将部分养分归还土壤,凋落叶分解及养分释放缓慢,导致凋落叶与土壤间养分循环缓慢;总体上实现了 C、N、P 养分在杉木人工林生态系统植物库、凋落物库和土壤库之间的循环和流动^[18]。

4 结论

综上所述,杉木人工林生态系统呈现高 C 低 N、P 的元素格局。随林龄增加,杉木林生长发育对养分需求由大变小,引起土壤库中养分由减少变为增加;凋落叶受 P 素限制,分解不利,导致养分循环缓慢,在中幼期加剧了杉木人工林生态系统的养分供需矛盾,成熟期有所缓解。幼龄到中龄期,针对杉木林分密度过大,凋落叶分解缓慢、土壤养分不足及 P 素限制等特性,建议研究区调控林分密度,或适时施用 P 肥以改善土壤养分质量,缓解养分供需矛盾;中龄到成熟期,建议提高林下灌草的植物多样性,改善林下凋落叶化学质量,加快凋落叶分解及养分释放,有效促进杉木林生态系统的养分循环。

参考文献 (References):

- [1] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439 (7075): 457-461.
- [2] 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.
- [3] 李从娟,徐新文,孙永强,邱永志,李生字,高培,钟显彬,闫健,王桂芬.不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤 C、N、P 的化学计量特征. *干旱区地理*, 2014, 37(5): 996-1004.
- [4] 王维奇,徐玲琳,曾从盛,仝川,张林海.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. *生态学报*, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [5] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl 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.
- [6] 宾振钧,王静静,张文鹏,徐当会,程雪寒,李柯杰,曹德昊.氮肥添加对青藏高原高寒草甸 6 个群落优势种生态化学计量学特征的影响

- 响. 植物生态学报, 2014, 38(3): 231-237.
- [7] 陆晓辉, 丁贵杰, 陆德辉. 人工调控措施下马尾松凋落叶化学质量变化及与分解速率的关系. 生态学报, 2017, 37(7): 2325-2333.
- [8] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. 生态学报, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [9] 曹娟, 闫文德, 项文化, 湛小勇, 雷丕锋. 湖南会同 3 个林龄杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征. 林业科学, 2015, 51(7): 1-8.
- [10] 喻林华, 方晰, 项文化, 石俊, 刘兆丹, 李雷达. 亚热带 4 种林分类型枯落物层和土壤层的碳氮磷化学计量特征. 林业科学, 2016, 52(10): 10-21.
- [11] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. Science, 2004, 305(5683): 509-513.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 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.
- [15] Liu C J, Berg B, Kutsch W, Westman C J, Ilvesniemi H, Shen X H, Shen G R, Chen X B. Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian forests. Global Ecology and Biogeography, 2006, 15(5): 438-444.
- [16] 田秀玲, 夏婧, 夏焕柏, 倪健. 贵州省森林生物量及其空间格局. 应用生态学报, 2011, 22(2): 287-294.
- [17] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征. 植物生态学报, 2011, 35(6): 587-595.
- [18] 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(9): 2390-2401.
- [19] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 王芳. 不同林龄油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林植物、凋落物与土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(19): 6188-6197.
- [20] Gholz H L, Wedin D A, Smitherman S M, Harmon M E, Parton W J. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. Global Change Biology, 2000, 6(7): 751-765.
- [21] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2014, 38(8): 833-842.
- [22] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展. 林业科学, 2006, 42(4): 93-100.
- [23] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 2007, 315(5810): 361-364.
- [24] 赵谷风, 蔡延马, 罗媛媛, 李铭红, 于明坚. 青冈常绿阔叶林凋落物分解过程中营养元素动态. 生态学报, 2006, 26(10): 3286-3295.
- [25] 李志安, 邹碧, 丁永祯, 曹裕松. 森林凋落物分解重要影响因素及其研究进展. 生态学杂志, 2004, 23(6): 77-83.
- [26] 张春华, 王宗明, 居为民, 任春颖. 松嫩平原玉米带土壤碳氮比的时空变异特征. 环境科学, 2011, 32(5): 1407-1414.
- [27] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [28] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 赵一婷. 陕西省 3 种主要树种叶片、凋落物和土壤 N、P 化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(2): 443-454.
- [29] Tian H Q, Chen G S, 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.
- [30] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. Functional Ecology, 2003, 17(1): 121-130.
- [31] 邱岭军, 胡欢甜, 林宝平, 汪凤林, 林宇, 何宗明, 刘卓明. 不同林龄杉木养分重吸收率及其 C:N:P 化学计量特征. 西北林学院学报, 2017, 32(4): 22-27.
- [32] 赵广亮, 王继兴, 王秀珍, 沈应柏, 周金池. 油松人工林密度与养分循环关系的研究. 北京林业大学学报, 2006, 28(4): 39-44.
- [33] Barron-Gafford G A, Will R E, Burkes E C, Shiver B, Teskey R O. Nutrient concentrations and contents, and their relation to stem growth, of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different planting densities. Forest Science, 2003, 49(2): 291-300.
- [34] 王娜, 程瑞梅, 肖文发, 沈雅飞. 三峡库区马尾松根和叶片的生态化学计量特征. 林业科学研究, 2016, 29(4): 536-544.
- [35] 王丹, 王兵, 戴伟, 李萍, 胡文, 郭浩. 不同发育阶段杉木林土壤有机碳变化特征及影响因素. 林业科学研究, 2009, 22(5): 667-671.
- [36] 葛晓改, 曾立雄, 肖文发, 黄志霖, 周本智. 三峡库区森林凋落叶化学计量学性状变化及与分解速率的关系. 生态学报, 2015, 35(3): 779-787.
- [37] Hobbie S E, Gough L. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. Oecologia, 2002, 131(3): 453-462.
- [38] 徐梦, 刘鸿雁, 吴攀, 涂刚琴, 崔俊丽, 刘艳萍. 黔中水利枢纽不同土地利用类型土壤养分淋溶特征. 水土保持研究, 2017, 24(1): 25-30, 35-35.
- [39] Xue Q Y, Dai P B, Sun D S, Sun C L, Qi L Y. Effects of rainfall and manure application on phosphorus leaching in field lysimeters during fallow season. Journal of Soils and Sediments, 2013, 13(9): 1527-1537.
- [40] 王艳, 胡小飞, 王方超, 张宇飞, 陈少凤. 施氮磷肥对杉木人工林 3 种林下植物养分动态及化学计量比的影响. 江西农业大学学报, 2016, 38(2): 304-311.
- [41] 王亚军, 郁珊珊. 城市绿化植物-凋落物-土壤系统碳氮磷化学计量特征研究. 西北植物学报, 2017, 37(1): 171-180.