

DOI: 10.5846/stxb201809202055

邓成华, 吴龙龙, 张雨婷, 乔航, 刘兴元, 胡亚军, 陈香碧, 苏以荣, 何寻阳. 不同林龄油茶人工林土壤-叶片碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2019, 39(24): 9152-9161.

Deng C H, Wu L L, Zhang Y T, Qiao H, Liu X Y, Hu Y Y, Chen X B, Su Y R, He X Y. The stoichiometry characteristics of soil and plant carbon, nitrogen, and phosphorus in different stand ages in *Camellia oleifera* plantation. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9152-9161.

不同林龄油茶人工林土壤-叶片碳氮磷生态化学计量特征

邓成华^{1,2}, 吴龙龙³, 张雨婷³, 乔航², 刘兴元², 胡亚军², 陈香碧², 苏以荣², 何寻阳^{1,2,*}

1 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

2 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

3 长江大学农学院, 荆州 434023

摘要:油茶是世界四大木本油料植物之一,在我国有着 2000 多年的栽培和利用历史。碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量元素是近年来研究的热点,通过 C、N、P 化学计量我们可以深入了解植物-土壤间元素相互关系,并能揭示土壤养分限制状况。为了解油茶人工林生态系统 C、N、P 化学计量特征及油茶人工林养分元素限制因素,以长江中下游油茶适宜栽培区湖南、江西和湖北三省油茶林为研究对象,采用空间代替时间的研究方法,在区域尺度上随机选择 32 个典型油茶人工林并分为 4 个林龄组(< 9 年低龄林; 9—20 年高产林; 21—60 年低产林; > 60 年生产退化林)。测定油茶人工林土壤与油茶叶片中的 C、N、P 含量并分析其化学计量特征。研究结果表明:(1)随林龄增加,油茶人工林土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)含量增大,而土壤全磷(TP)和速效磷(Olsen-P)无显著变化且含量均位于较低水平(P 含量均值分别为 0.36 g/kg 和 5.43 mg/kg)。土壤化学计量 C:N、C:P 和 N:P 在一定的林龄(< 60 a)内具有增加的趋势。(2)随林龄增加,油茶人工林叶片 C 含量无显著变化,N、P 含量降低,叶片的 C、N、P 含量分别在 498—506 g/kg、11.66—15.46 g/kg、0.66—0.95 g/kg 之间。油茶叶片化学计量 C:N、C:P 和 N:P 随林龄增加而增大。此外,叶片 N:P 阈值分析发现,叶片 N:P 比在四个林龄段均>16。(3)相关分析结果表明,油茶人工林土壤 SOC 和 TN 具有显著正相关,油茶叶片 N 和 P 具有显著正相关。同时,叶片 N 含量与土壤 TN 无相关性,而油茶叶片 P 含量与土壤 Olsen-P 显著正相关。油茶人工林土壤化学计量 C:N、C:P 和 N:P 与叶片 C:N、C:P 呈显著正相关,以及叶片 N:P 与土壤 C:P、N:P 呈显著正相关($P < 0.05$)。由以上可见,油茶人工林土壤主要受 P 养分限制,且随林龄增加,P 限制增加。此外油茶叶片 N、P 吸收具有协同效应,且油茶叶片与土壤元素存在广泛的计量耦合关系。本研究综合分析油茶林叶片与土壤的 C、N、P 计量特征及其关系,有助于全面系统的揭示油茶人工林生态系统的养分状况,对油茶林高效培育、养分补充或退化林诊断等具有指导意义。

关键词:油茶林;人工林;林龄;养分限制;生态化学计量

The stoichiometry characteristics of soil and plant carbon, nitrogen, and phosphorus in different stand ages in *Camellia oleifera* plantation

DENG Chenghua^{1,2}, WU Longlong³, ZHANG Yuting³, QIAO Hang², LIU Xingyuan², HU Yajun², CHEN Xiangbi², SU Yirong², HE Xunyang^{1,2,*}

1 College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

2 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

基金项目:国家重点研发计划(2017YFC0505500; 2017YFC0505503); 国家自然科学基金项目(41601260)

收稿日期:2018-09-20; **网络出版日期:**2019-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hbpjhn@isa.ac.cn

3 College of Agronomy, Yangtze University, Jingzhou 434023, China

Abstract: *Camellia oleifera* is one of the four woody oil plants in the world and it has been cultivated for over 2000 years. Recent studies have increasingly focused on carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) stoichiometry, which reflects the interaction of vegetation and soil and reveals soil nutrient limitations. To understand the C, N, and P stoichiometric characteristics of *C. oleifera* plantations and the factors that limit the growth of *C. oleifera* during stand development, we conducted a field experiment to investigate the plant leaf and soil C, N, and P contents and their stoichiometric ratios in different stand ages in Hunan, Jiangxi, and Hubei provinces, in China. We randomly selected 32 *C. oleifera* plantations across the subtropical region. Using space instead of time, all *C. oleifera* plantations were classified into four stand ages: under 9 years old, 9—20 years old, 20—60 years old, and over 60 years old. The results showed that: (1) the soil organic carbon (SOC) and total N (TN) contents of *C. oleifera* plantations increased with the increasing stand age, while the total P (TP) and Olsen-P contents did not significantly change during stand development and were always maintained at a low level (average values of 0.36 g/kg and 5.43 g/kg, respectively); soil stoichiometry (C:N, C:P, and N:P ratios) showed an increasing trend in under 60 year-old forests; (2) the leaf C content did not vary significantly with stand age, while the N and P contents decreased with the increase of stand age. Leaf C, N, and P contents were 498—506 g/kg, 11.66—15.46 g/kg, and 0.66—0.95 g/kg in all tested *C. oleifera* plantations, respectively. Leaf C:N, C:P, and N:P ratios increased with the increasing stand age. The leaf N:P ratio was over 16 in all stand ages. A correlation analysis showed a significantly positive relationship between SOC and soil TN, and a significantly positive relationship between leaf N and P contents. The leaf P content was positively correlated with soil TP and Olsen-P contents, while the leaf N content was not correlated with soil TN content. The correlation analysis also showed the significantly positive relationships between leaf and soil C, N, and P stoichiometric ratios. In summary, *C. oleifera* plantations were mainly restricted by P, and P limitation increased with stand age. In addition, N and P acquisition had a synergistic effect in *C. oleifera*, and there was a broad quantitative coupling relationship between the leaves of *C. oleifera* and soil elements. We suggest that the input of P and the balance of soil nutrients should be considered in the management of *C. oleifera* plantations. Our study systematically analyzed the stoichiometric characteristics of plant and soil C, N, and P in different stand ages and revealed the nutrient status of *C. oleifera* plantations.

Key Words: *Camellia oleifera*; plantation; stand ages; nutrient limitation; ecological stoichiometry

生态化学计量学是研究生态系统中能量和多种化学元素(主要指碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、硫(S)等生命活动必须元素)平衡的一门学科,它强调的是生命有机体或者是生态系统中元素的平衡与耦合^[1-2]。生态化学计量学依据内稳态机制和生长速率理论,反应了生态系统过程和功能。目前,C:N:P 化学计量学特征广泛应用于凋落物分解与土壤碳矿化过程^[3]、植物群落稳定性^[4-5]、植物生长限制性元素判断^[6]等多个方面研究。植物叶片生态化学计量能够反映植物的生长特性和养分限制状况等,叶片的 C:N 和 C:P 反映植物碳同化速率,在一定程度上反映植物营养利用效率^[7],而叶片的 N:P 是植物生长养分限制的敏感性指数,可用于评价植物生长养分限制状况,阈值试验^[8]研究表明,当叶片 N:P<14 时,植物生长主要受 N 限制;叶片 N:P>16 时,植物生长主要受 P 限制;当 N:P 比值介于 14—16 时,植物生长受 N 和 P 共同限制。Han 等通过分析中国 753 种陆生植物叶片元素计量关系时发现,与全球尺度相比中国区植被生长更易受到 P 限制^[9]。在全球和区域尺度上,因气候和生态系统类型的不同,导致植物叶片 C、N、P 计量比存在差异^[10]。此外,植物叶片的元素化学计量比亦呈现出时间变化特征,在季节变化^[11]、年际间不同生长阶段^[12]、群落演替阶段^[13]皆有报道。年际间不同生长阶段对植物叶片化学计量的影响主要通过改变不同林分结构、群落结构等影响植物叶片化学计量,且通过影响土壤环境状况间接影响叶片化学计量。如姜沛沛等发现,随着林龄的增加,油松(*Pinus tabulaeformis*)叶片化学计量 N:P 呈现先增加后减少的趋势^[14]。同时大量研究表明,土壤养分化学计

量与植物叶片养分化学计量密切相关,土壤主要通过影响土壤理化性质、土壤养分有效性等影响植物叶片养分化学计量,如对四季竹氮磷添加实验研究表明,添加氮磷能显著影响四季竹叶片化学计量 N:P 且全氮与氮磷比呈显著正相关^[15]。目前的研究表明,在特定的人工林生态系统中,土壤-植物化学计量关系具有特性,因此对于以不同物种为优势种的特定生态系统仍值得我们广泛研究。

油茶(*Camellia oleifera* Abel)是中国主要的木本油料植物,具有 2300 多年的种植历史,在我国亚热带区域广泛种植,面积超过 300 万 hm^2 ^[16]。近年来,油茶人工林的大面积种植导致了一系列问题,如不合理的林分结构、更新能力差、土壤养分缺乏等^[17],且对于油茶人工林的研究中,主要侧重于土壤施肥管理、林产品产量提升、育种等问题,鲜有从生态化学计量学的角度,剖析地上植被元素计量及其与土壤养分计量的关系。因此本研究从生态化学计量学的角度,以亚热带红壤丘陵区不同林龄油茶人工林为研究对象,综合分析不同林龄段的油茶人工林土壤和叶片 C、N、P 含量及其化学计量比,探讨油茶人工林生态系统中不同林龄土壤-叶片化学计量的关系。旨在揭示油茶人工林生态系统的养分循环特征与油茶林养分限制因子,同时为油茶林生产的提质增效提供理论依据。

1 研究方法

1.1 样地调查及样品采集

研究区($25^{\circ}21'53''$ — $29^{\circ}42'6''$ N; $110^{\circ}28'17''$ — $115^{\circ}34'47''$ E)位于湖南、江西和湖北。该区域属典型亚热带季风气候,年平均气温 17°C ,年平均降水量 1600 mm。遵循随机采样的原则,在研究区内选择 32 个样地进行采样,其中湖南省 21 个,江西省 7 个,湖北省 4 个。根据样地不同林龄分为 4 个林龄组,其中 9 个 <9 年(a)幼龄林、10 个 9—20 年(a)高产林、6 个 21—60 年(a)低产林和 7 个 > 60 年(a)生产退化林。研究区域土壤类型以红壤为主,成土母质多样,土壤质地以壤质黏土为主。

土壤样品与叶片样品于 2017 年 12 月至 2018 年 1 月在选择的 32 个典型油茶人工林样地中采集,每个油茶林样地设置 3 个 $10 \times 10 \text{ m}$ 的样方,即 3 个生物学重复。在每个样方内选择生长状况具有代表性的油茶树 3 棵,在油茶树滴水线内距离树基部 20—30 cm 绕树随机取 4 点,采集 0—15 cm 表层土壤,混合成一个土壤样品。每个样方内随机选择一个油茶树,并沿油茶树东南西北四个方位,按照树冠外部和内部剪取无病害成熟叶片 30 片,将叶片放入自封袋中并置于冰盒中带回实验室。每个样地取 3 个土壤样品,3 个叶片样品,试验共采集 96 份土壤样品和 96 份叶片样品。土壤样品带回实验室后挑拣出可见根系及石砾,过 2 mm 筛,土壤样品自然风干后用于测定土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)和速效磷(Olsen-P)含量。叶片样品在 105°C 杀青 30 min 后,于 55°C 烘干至恒重,粉碎、过 100 目筛,用于测定叶片 C、N 和 P 含量。利用 GPS 记录采样位置(图 1),并记录采样时间、地点、海拔、油茶林规模、植被覆盖度、油茶树林龄、株高和基部周长等信息(表 1)。

1.2 土壤及叶片 C、N、P 元素测定

土壤有机碳(SOC)采用外加热法,将重铬酸钾和硫酸溶液分别加入风干土样在石蜡油浴锅中加热,沸腾 5 min,冷却后用硫酸亚铁溶液滴定,通过消耗的硫酸亚铁量计算有机碳含量;全氮(TN)采用半微量开氏法-流动注射仪(AA3, Germenty)分析测定,将高锰酸钾和浓硫酸加入风干土样消煮 45 min 后,冷却洗出,用流动注射分析仪(AA3)自动上机测定氮浓度;全磷(TP)采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定,用氢氧化钠高温反复熔融风干土样 30 min 后,用水洗出,冷却定容过滤,用

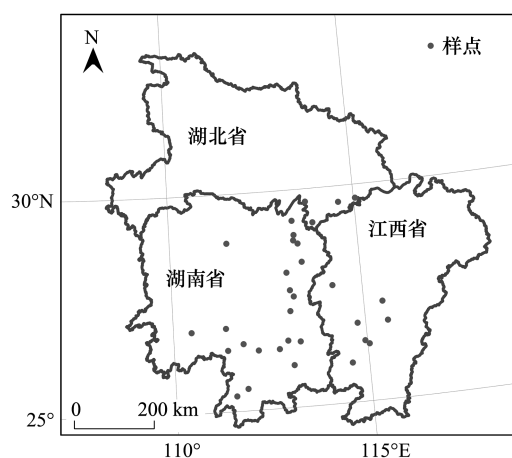


图 1 野外调查样点分布

Fig.1 Sample distribution of field investigation

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic characteristics of sampling sites

样地 Sites	纬度 Latitude	经度 Longitude	样地面积/亩 Sample area	林龄/a Stand ages	高度/m Height	胸径/m Diameter	油茶覆盖度/% Coverage of camellia oleifera	土壤质地 Soil textures	土壤类型 Soil types
湖南常德桃源县	28°52'36.84"	111°31'18.84"	4000	5	1.6	13	20—30	壤质黏土	红壤
湖南岳阳康王乡	29°17'25.44"	113°17'57.12"	150	4	1.5	8	20—30	壤质黏土	红壤
湖南汨罗三江镇	28°57'45.72"	113°19'14.16"	600	8	2.25	22	40—50	壤质黏土	红壤
湖南汨罗长乐镇	28°50'8.96"	113°17'52.44"	40	8	2.25	28	40	壤质黏土	红壤
湖南岳阳童市镇	28°45'34.20"	113°24'27.36"	400	15	2.6	35	80—90	壤质黏土	红壤
湖南浏阳沙市镇	28°20'06.36"	113°28'36.84"	>3000	16	2.7	37	90	壤质黏土	红壤
湖南长沙雨花区	28°06'48.24"	113°03'05.04"	500	11	2.25	40	70—80	壤质黏土	红壤
湖南株洲株洲县	27°42'16.56"	113°06'21.60"	600	—90	3.5	48	100	砂质粘壤	酸性紫色土
湖南株洲洲坪乡	27°33'22.32"	113°11'32.28"	>20000	—30	3.5	45	90	砂质粘壤	酸性紫色土
湖南衡阳衡东县	27°13'31.44"	113°04'26.40"	300	—40	3.6	38	100	壤质黏土	红壤
湖南衡阳耒阳市	26°33'06.48"	112°57'30.24"	90	20	2.5	35	80—90	壤质黏土	红壤
湖南郴州安仁县	26°30'40.32"	113°16'40.08"	70	15	2.5	27	70—80	壤质黏土	红壤
湖南郴州五里牌	25°58'41.16"	113°04'13.80"	40	10	2.3	25	70—75	壤质黏土	红壤
湖南衡阳耒阳市	26°22'20.64"	112°43'26.76"	300	>60	3.5	35	80—90	壤质黏土	红壤
湖南衡阳常宁市	26°22'33.60"	112°10'44.40"	200	—90	4.5	55	90—100	壤质黏土	红壤
湖南永州祁阳县	26°32'50.64"	111°47'52.80"	60	85	2.5	25	30—40	壤质黏土	红壤
湖南邵阳白仓镇	26°55'30.36"	111°22'05.16"	2000	4	1.6	13	10	壤质黏土	红壤
湖南邵阳绥宁县	26°52'24.96"	110°28'17.76"	500	3	1.4	13	20—30	壤质黏土	红壤
湖南永州东安县	26°24'56.88"	111°23'18.96"	3000	22	2.3	35	70—80	壤质黏土	红壤
湖南永州市道县	25°21'05.40"	111°32'50.64"	8000	20	3.3	50	80—90	壤质黏土	红壤
湖南永州天堂镇	25°30'29.16"	111°50'45.96"	600	11	1.5	17	60—70	壤质黏土	红壤
江西赣州社溪镇	25°55'02.64"	114°33'59.40"	2000	7	1.7	25	60	壤质黏土	红壤
江西吉安东富墩	26°19'16.32"	115°02'51.72"	15	15	1.9	23	50	壤质黏土	红壤
江西吉安万安县	26°24'09.72"	114°56'36.60"	600	>100	4	35	100	壤质黏土	红壤
江西吉安南溪乡	26°49'13.80"	114°47'15.36"	10	—70	2	25	85	壤质黏土	红壤
江西吉安永丰县	27°16'07.32"	115°29'18.96"	100	15	2.5	30	70	壤质黏土	红壤
江西吉安市上固	26°49'13.80"	115°34'47.28"	40	—30	4	50	85	壤质黏土	红壤
江西宜春西村镇	27°44'18.60"	114°13'38.28"	200	—30	2.5	40	90	壤质黏土	红壤
湖北咸宁通城县	29°12'54.00"	113°50'58.92"	100	3	1	10	10	壤质黏土	红壤
湖北赤壁新店镇	29°42'06.12"	113°42'01.08"	2700	6	1.6	14	30	壤质黏土	红壤
湖北咸宁通山县	29°37'37.92"	114°35'02.04"	60	—60	2	50	75	壤质黏土	红壤
湖北黄石阳新县	29°41'02.04"	115°02'45.96"	200	—90	3.5	55	100	粘壤	潮土

钼锑抗显色剂加入样品溶液进行显色反应,然后在分光光度计在 700 nm 波长比色,读取吸光值;速效磷 (Olsen-P) 采用碳酸氢钠-钼锑抗显色法,在风干土样中加入 0.5 mol/L 碳酸氢钠,180 r 震荡 30 min,过滤后用钼锑抗显色剂加入样品溶液进行显色反应,然后在分光光度计 882 nm 处进行波长比色,读取吸光值。油茶叶片 C 直接采用元素分析仪测定 (Elementar Vario TOC, Germany), N 和 P 均采用浓硫酸-过氧化氢消煮法,将叶片样品与浓硫酸消煮至硫酸分解冒白烟,当溶液全部呈棕黑色时,再冷却加入过氧化氢煮至微沸 20 min,如此反复几次,直至消煮液呈无色和清亮色,再加热 10 min,除尽多余的过氧化氢,冷却定容,采用流动注射仪 (AA3, Germany) 直接测定^[18]。

1.3 数据统计与分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析。土壤和叶片的 C:N、C:P 和 N:P 化学计量比采用质量比表示^[19]。利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 中的 Duncan 法分别检验不同林龄土壤和叶片 C、N、P 含量及 C:N、C:P 和 N:P 化学计量比 ($\alpha = 0.05$)。采用 Pearson 相关分析判断油茶叶片与土壤 C、N、P 含量之间的关系。数据表示均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 不同林龄油茶人工林土壤 C、N、P 含量及其化学计量比

油茶人工林土壤 SOC 平均含量为 17.37 g/kg, SOC 含量随林龄增大而增加,但在 21—60 a 和 > 60 a 林龄组间差异不显著;土壤 TN 平均含量为 1.52 g/kg, TN 含量随林龄的增大有一定程度的增加,< 9 a 林龄组显著低于其余三个林龄组;土壤 TP 平均含量为 0.36 g/kg,土壤 Olsen-P 平均含量为 5.43 mg/kg, TP 和 Olsen-P 在各林龄组中无显著差异 (表 2) ($P < 0.05$)。

油茶人工林土壤化学计量比 C:N 均值为 11.23,随林龄增加,土壤化学计量比 C:N 有一定增加,但在 9—20 a、21—60 a 和 > 60 a 林龄组间差异不显著;油茶人工林土壤化学计量比 C:P 均值为 57.2,土壤化学计量比 N:P 均值为 5,随林龄增加,土壤化学计量比 C:P 和 N:P 有一定增加,但 < 9 a 和 9—20 a 林龄组间无显著差异,21—60 a 和 > 60 a 林龄组间无显著差异 (表 2) ($P < 0.05$)。

2.2 不同林龄油茶人工林叶片 C、N、P 含量及其化学计量比

油茶叶片 C 平均含量为 503.47 g/kg,叶片 C 含量随林龄增大无显著变化;叶片 N 平均含量为 13.49 g/kg,叶片 N 含量随林龄的增大有一定程度的减小,21—60 a 和 > 60 a 无差异;油茶叶片 P 平均含量为 0.77 g/kg,叶片 P 含量随林龄的增大有一定程度的减小,但 9—20 a、21—60 a 和 > 60 a 林龄组中无显著差异 (表 3) ($P < 0.05$)。

表 2 不同林龄油茶林土壤 C、N、P 含量及化学计量比

Table 2 The soil C, N and P content and its stoichiometry in *Camellia oleifera* plantation at different stand ages

林龄 Stand age/a	有机碳 SOC/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	总磷 TP/ (g/kg)	速效磷 Olsen-P/ (mg/kg)	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
< 9	10.52±4.27a	1.14±0.32a	0.35±0.22a	6.27±6.46a	9.17±2.41a	37.21±19.36a	4.09±1.86a
9—20	17.67±6.02b	1.50±0.40b	0.40±0.23a	5.69±5.15a	11.63±1.83b	51.63±22.25a	4.43±1.71a
21—60	20.44±3.22bc	1.71±0.34bc	0.30±0.09a	4.13±1.57a	12.05±1.16b	75.42±30.23b	6.25±2.39b
> 60	23.11±6.87c	1.85±0.59c	0.34±0.14a	5.09±1.65a	12.57±1.20b	75.26±28.51b	5.94±2.12b
均值	17.37	1.52	0.36	5.43	11.23	57.20	5.00

同列不同小写字母表示不同林龄间差异显著 ($P < 0.05$), 化学计量比中的 P 以 TP 含量代入计算

油茶人工林叶片化学计量比 C:N 和 C:P 平均值分别为 39.33 和 701.86,随林龄增加,C:N 和 C:P 有一定程度增加,但 > 9 a 林龄趋于稳定。叶片化学计量比 N:P 平均值为 18.05,随林龄增加,N:P 有一定程度增加,但在 < 9 a、9—20 a 和 21—60 a 林龄组中无显著差异,在 9—20 a、21—60 a 和 > 60 a 林龄组中无显著差异

(表 3) ($P < 0.05$)。

表 3 不同林龄油茶林叶片 C、N、P 含量及化学计量比

Table 3 The plant leaf C, N and P content and its stoichiometry in *Camellia oleifera* plantation at different stand ages

林龄 Stand age/a	碳 C/ (g/kg)	氮 N/ (g/kg)	磷 P/ (g/kg)	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
< 9	498.49±12.94a	15.46±3.70c	0.95±0.24b	34.20±8.61a	559.05±158.45a	16.55±3.31a
9—20	505.47±12.45a	13.44±2.97b	0.75±0.19a	39.63±9.81b	711.36±170.85b	18.36±3.81ab
21—60	504.58±11.16a	11.66±1.41a	0.66±0.15a	43.85±5.13b	800.55±181.06b	18.38±4.21ab
> 60	506.05±10.53a	12.61±2.51ab	0.68±0.15a	41.64±8.17b	787.33±181.33b	19.22±4.36b
均值	503.47	13.49	0.77	39.33	701.86	18.05

同列不同小写字母表示不同林龄间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 土壤和叶片 C、N、P 含量和化学计量比之间的关系

相关分析结果表明,油茶人工林土壤 SOC 和 TN 呈显著正相关,且 SOC 和 TN 与土壤化学计量 C:N、C:P 和 N:P 之间呈显著正相关。土壤 TP 和 Olsen-P 之间呈显著正相关,且 TP 和 Olsen-P 与土壤化学计量 C:P 和 N:P 呈正相关关系,化学计量比 C:N、C:P 和 N:P 之间呈正相关(表 4)。此外,油茶人工林叶片 C 和 N 之间无相关,但都和 P 呈显著正相关。叶片 C 与叶片化学计量 C:N、C:P 和 N:P 都呈正相关。叶片 N 与叶片化学计量 C:N、C:P 呈显著负相关,与叶片化学计量 N:P 呈正相关。叶片 P 与叶片化学计量 C:N、C:P 和 N:P 都呈显著负相关。叶片化学计量 C:P 与叶片化学计量 C:N 和 N:P 呈显著正相关,叶片化学计量 C:N 与叶片化学计量 N:P 呈负相关(表 5) ($P < 0.05$)。

表 4 油茶人工林土壤 C、N、P 含量及化学计量比之间的 Pearson 相关分析

Table 4 Pearson correlation between the soil C, N and P content and its stoichiometry in *Camellia oleifera* plantation

土壤 Soil	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	速效磷 Olsen-P	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
有机碳 SOC	1						
全氮 TN	0.919 **	1					
全磷 TP	0.103	0.191	1				
速效磷 Olsen-P	0.087	0.181	0.690 **	1			
碳:氮 C:N	0.656 **	0.332 **	-0.023	-0.054	1		
碳:磷 C:P	0.664 **	0.516 **	-0.540 **	-0.24 *	0.557 **	1	
氮:磷 N:P	0.476 **	0.442 **	-0.648 **	-0.302 **	0.217 *	0.920 **	1

* 在 0.05 水平上显著相关, ** 在 0.01 水平上显著相关,化学计量比中的 P 以 TP 含量代入计算

表 5 油茶人工林叶片 C、N、P 含量及化学计量比之间的 Pearson 相关分析

Table 5 Pearson correlation between the leaf C, N and P content and its stoichiometry in *Camellia oleifera* plantation

叶片 leaf	碳 C	氮 N	磷 P	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
碳 C	1					
氮 N	-0.166	1				
磷 P	-0.323 **	0.652 **	1			
碳:氮 C:N	0.236 *	-0.965 **	-0.629 **	1		
碳:磷 C:P	0.383 **	-0.611 **	-0.944 **	0.619 **	1	
氮:磷 N:P	0.232 *	0.207 *	-0.564 **	-0.226 *	0.615 **	1

* 在 0.05 水平上显著相关, ** 在 0.01 水平上显著相关,化学计量比中的 P 以 TP 含量代入计算

叶片 C 含量与土壤 SOC 含量显著正相关($r=0.214$, $P < 0.05$),与土壤 TP 和 Olsen-P 含量显著负相关($r=-0.304$, $P < 0.01$; $r=-0.236$, $P < 0.05$),与土壤 TN 含量相关关系不显著。叶片 N 含量与土壤 SOC 呈显著负相关($r=-0.311$, $P < 0.01$),与土壤 TN、TP 和 Olsen-P 不相关。叶片 P 含量与土壤 SOC 和 TN 显著负相

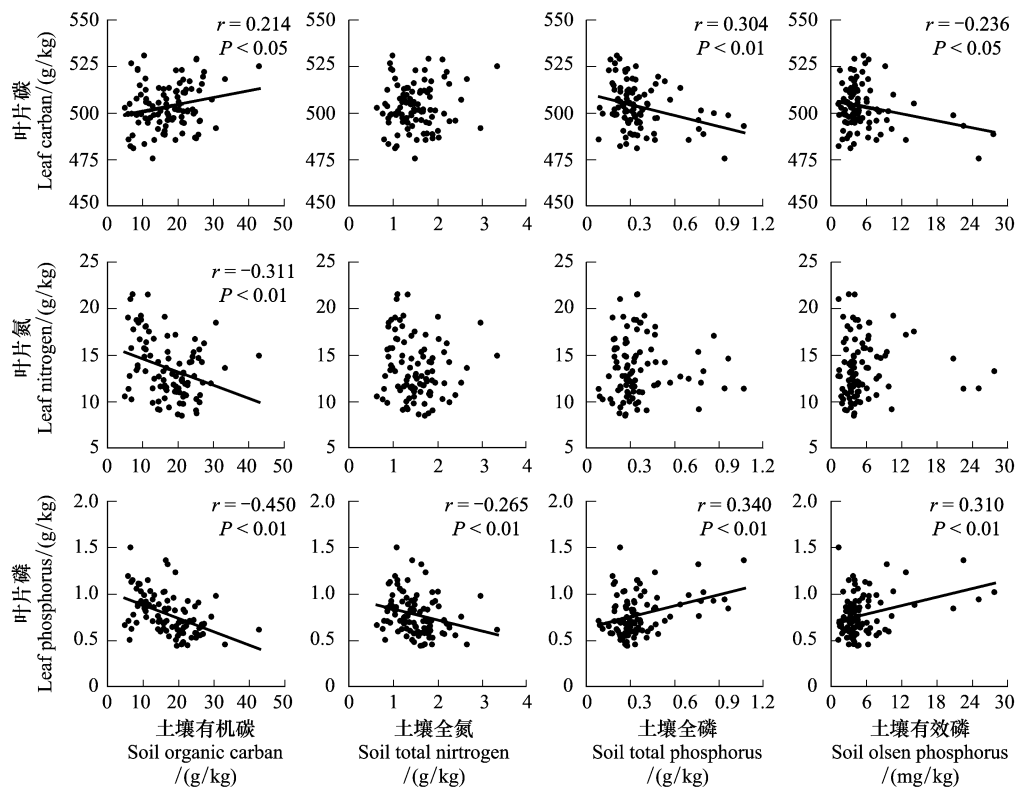


图2 油茶人工林土壤和叶片 C、N、P 相关性分析

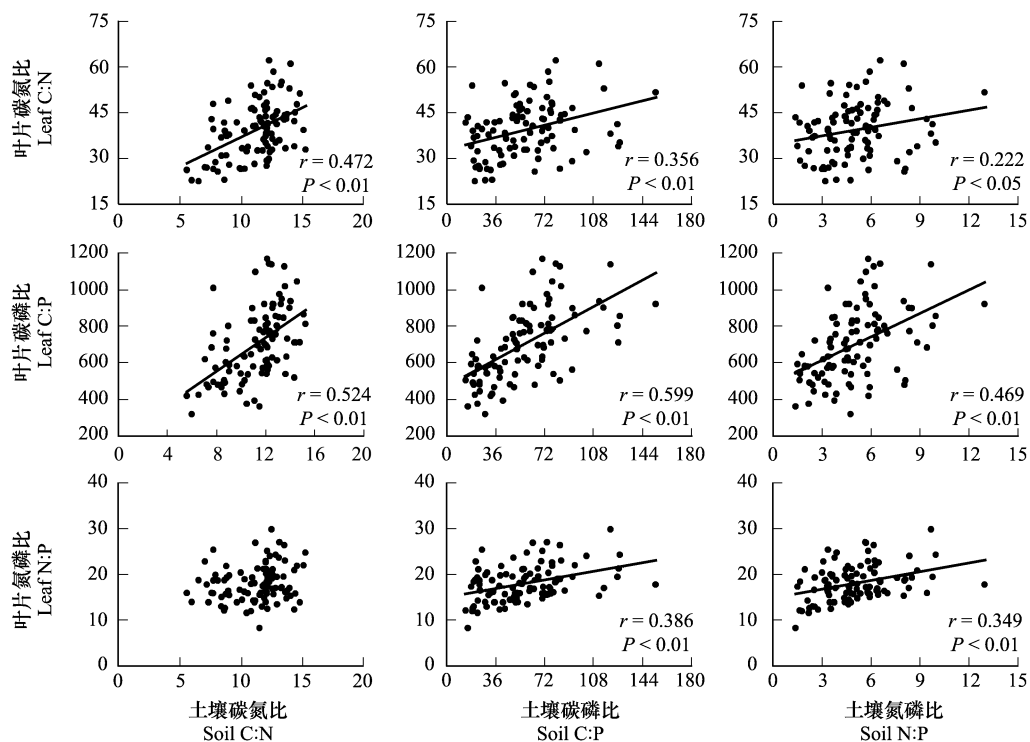
Fig.2 Relationships between plant and soil C, N and P in *Camellia oleifera* plantation

图3 油茶林人工土壤和叶片 C、N、P 化学计量比的相关性分析

Fig.3 Relationships between plant and soil C, N and P stoichiometric ratio in *Camellia oleifera* plantation

关($r = -0.459$, $P < 0.01$; $r = -0.265$, $P < 0.01$),而与土壤 TP 及 Olsen-P 均呈现显著正相关关系($r = 0.340$, $P < 0.01$; $r = 0.310$, $P < 0.01$)(图 2)。

除叶片 N:P 和土壤 C:N 相关关系不显著外,叶片的 C:N、C:P 和 N:P 比值均与土壤的 C:N、C:P 和 N:P 比值呈显著正相关关系($P < 0.05$)(图 3)。

3 讨论

3.1 不同林龄油茶人工林土壤 C、N、P 含量及化学计量特征

油茶人工林土壤 SOC 和 TN 都随林龄的增大而增加,表明土壤 C 和 N 的积累具有较好耦合性。低龄林土壤 C、N 和 P 含量均较低,这是因为油茶林在种植初期都采用全垦的方式,原有生态系统遭到破坏,表层土壤 SOC 流失严重,此外,新垦后植被覆盖度低,养分归还少^[20]。本研究中大部份油茶人工林的土壤 Olsen-P 含量低于 5.0 mg/kg,这是因为亚热带区红壤风化淋溶作用强烈,富含的铝、铁、锰氧化物等矿物对 P 素专性吸附和固定的能力强,导致研究区 P 素含量少。

土壤化学计量 C:N、C:P 和 N:P 是反映土壤有机质组成及土壤养分有效性的关键指标^[21],土壤 C:N 比反应了土壤肥力水平和土壤有机质分解速率,一般而言,土壤较低 C:N 表现为高肥力和较快的 C、N 矿化速率^[22]。本研究中,与成熟油茶林相比,低龄油茶人工林具有较低的土壤 C:N,但这并不意味着低龄油茶人工林土壤肥力高,这可能与油茶人工林经营过程中低幼龄油茶较高 N 投入。总体上看,本研究中的油茶人工林土壤的 C:P(57.2)和 N:P(5.0)接近于全球自然森林生态系统土壤 C:P(81.9)和 N:P(6.6),但显著高于其他人工林或果园的土壤 C:P 和 N:P^[23]。因此,为保证油茶人工林具有较高的收获指数,需要更高的 N、P 养分元素的投入。

3.2 不同林龄油茶人工林叶片 C、N、P 含量及化学计量特征

亚热带区域尺度上油茶人工林叶片 C 平均含量(503.47 g/kg)高于全球植物叶片 C 元素含量的^[24](462 g/kg)均值,且随林龄增加,变化不显著,这与油茶常绿生长特性相关。一般而言,常绿树种叶片 C 含量大于落叶树种,常绿植物叶片更新慢,光合固定的 C 元素大量的积累在叶片中^[25],对鄱阳湖地区湿地松叶片研究发现,叶片 C 含量不随林龄变化,这与本研究发现一致^[26]。这表明常绿人工经济林具有较高的植被 C 储存能力。有研究表明,较高的叶片 N 含量反映其较高的光合速率,生长快^[27],而本研究中油茶叶片平均 N 含量为 13.49 g/kg,显著低于全球尺度的 20.1 g/kg^[28]和中国区域的 19.7 g/kg^[29-30],这表明油茶生长速率较低。此外,油茶叶片 N 含量随着林龄的增大而降低,说明随林龄的增加油茶生长速率降低,这是因为油茶属于“慢生长策略”型植物。与全球尺度(1.8 g/kg)^[11]和中国东部南北森林生态样带优势树种叶片平均 P 含量(2.0 g/kg)^[31]相比,本研究中的油茶叶片 P 含量较低(0.77 g/kg),这与亚热带常绿阔叶林和人工林叶片 P 含量(0.62—1.15 g/kg)相当^[32]。且在 > 9 a 油茶叶片 P 含量无显著变化,这与土壤 TP 和 Olsen-P 含量变化相近,这与 He 等^[33]研究认为植物叶片 P 含量主要取决于土壤有效 P 含量和土壤母质一致。

生长速率理论(Growth rate hypothesis, GRH)认为,生长速率的改变引起生物体 C、N、P 化学计量改变,高生长速率的植物通常具有较低 C:N、C:P 和 N:P,从而将 P 更多分配到核糖体 RNA,满足核糖体迅速合成蛋白质以支持快速生长^[34-35]。油茶叶片 C:N、C:P 和 N:P 均随林龄的增大在一定的林龄范围内有增加趋势,在成熟林阶段其比值均趋于稳定,表明在低幼龄林阶段,油茶树生长快,对 N、P 养分需求高,而在成熟林阶段,油茶人工林维持相对恒定的慢速生长。更为重要的是,叶片 C、N、P 化学计量特征除了可作为植物群落结构和功能的风向标,亦可用于判断土壤养分限制性元素^[36]。大量研究表明,植物叶片中 N:P 比低于 14 时受 N 限制,而高于 16 时则受 P 限制,植物叶片 N:P 比介于 14—16 之间则受到 N 和 P 的双重限制^[37]。本研究中,油茶叶片在不同林龄阶段的 N:P 比值均大于 16,表明该地区的油茶人工林受到 P 素限制。此外,随着林龄的增大,油茶叶片的 N:P 比值逐渐增大,表明油茶生长受到的 P 限制愈严重。这可能与油茶人工林长期的果实采收带走大量 P 素,而土壤有效 P 元素缺乏补充有关(表 2)。

3.3 油茶人工林土壤-叶片 C、N、P 含量及化学计量特征

已有研究表明,植物叶片 C、N、P 含量存在多种几何关系,如叶片 N 含量与 C 含量之间存在等速或异速生长,叶片 P 含量以 C 含量的 4/3 指数增长模式等^[10,38]。而本研究中叶片 C 含量与 N 含量的无显著相关关系,说明亚热带区域的油茶在固定 C 过程中对养分(N、P 等)利用效率的权衡策略不同于其他植物类群。

研究区域内油茶叶片 C、N、P 及化学计量显著大于土壤 SOC、TN、TP 及化学计量,这与任等对樟子松人工林土壤叶片研究一致^[39]。这是因为叶片为固碳场所,参与的各种反应多,且土壤中养分来源主要为植物枯落物和土壤母质,因此土壤各元素含量低于叶片。值得注意的是,油茶人工林土壤 TN 与油茶叶片 N 含量着林龄的增加变化的趋势相反,表明油茶 N 吸收可能不受土壤 N 含量的直接限制,而与油茶的生长特性或受到其他养分吸收的影响。而叶片 P 含量与土壤的 TP 和 Olsen-P 含量呈现出显著正相关关系,表明油茶叶片 N 的吸收受到土壤 P 素调控。大量研究表明,多数植物叶片的 C、N、P 元素计量比与土壤的 C、N、P 计量比关系不存在相关性,或者相关关系较弱,一般认为植物叶片的 C、N、P 计量比由物种自身的属性特征和物种的环境适应性所决定,而不是土壤养分限制引起的^[40]。在本研究中,叶片的 C:N、C:P 和 N:P 比值都与土壤的 C:N、C:P 和 N:P 比值大多呈显著正相关,表明油茶叶片养分计量与土壤养分计量关系存在广泛的协同性,因此,在油茶人工林的经营过程中,要充分考虑养分投入的平衡。

4 结论

亚热带区域油茶人工林的土壤 SOC 和 TN 含量随林龄的增大而积累,而土壤 Olsen-P 含量一直维持在较低水平。叶片 C:N、C:P 均随林龄增加而有一定程度增加,并在成熟林后期趋于稳定。油茶人工林土壤以及叶片主要受 P 素限制,且随林龄增大,磷养分限制增强,因此在油茶人工林管理中,应长期注重 P 肥施加;油茶叶片化学计量和土壤化学计量存在广泛的耦合关系,在不同外部条件的影响下,都作出相应的反应,因此在油茶人工林生态系统中,应注意通过研究植物-土壤间相互作用,进行合理的养分管理来提高油茶人工林生态系统生产力。但是在研究植物土壤间相互作用过程中,应考虑到凋落物计量与植物土壤间的相互关系。

参考文献(References):

- [1] 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): 1007-1009.
- [2] 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.
- [3] Mooshammer M, Wanek W, Schneckner J, Wild B, Leitner S, Hofhansl F, Blöchl A, Hämmerle I, Frank A H, Fuchslueger L, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. Ecology, 2012, 93(4): 770-782.
- [4] Restrepo C, Vitousek P, Neville P. Landslides significantly alter land cover and the distribution of biomass: an example from the Ninole ridges of Hawai'i. Plant Ecology, 2003, 166(1): 131-143.
- [5] Tessier J T, Raynal D J. Vernal nitrogen and phosphorus retention by forest understory vegetation and soil microbes. Plant and Soil, 2003, 256(2): 443-453.
- [6] Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, Reich P B, Tilman D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. New Phytologist, 2005, 167(2): 493-508.
- [7] 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.
- [8] Chapin III S F, Matson P A, Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [9] 家伟, 聂富育, 杨万勤, 杨开军, 贺若阳, 庄丽燕, 李志杰, 徐振锋. 四川盆地西缘 4 种人工林土壤团聚体碳氮磷生态化学计量学特征. 应用与环境生物学报, 2018, 24(1): 112-118.
- [10] 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [11] 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.

- [12] Ratnam J, Sankaran M, Hanan N P, Grant R C, Zambatis N. Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: variation and functional significance. *Oecologia*, 2008, 157(1): 141-151.
- [13] 方精云, 刘国华, 徐嵩龄. 我国森林植被的生物量和净生产量. *生态学报*, 1996, 16(5): 497-508.
- [14] 李慧, 许亚东, 王涛, 杨改河. 不同林龄刺槐人工林植物与土壤 C、N、P 化学计量特征演变. *西北农业学报*, 2018, 27(11): 1651-1659.
- [15] 顾大彤, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1219-1225.
- [16] 章广琦. 黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征及其变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [17] 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.
- [18] 王瑞, 陈永忠. 我国油茶产业的发展现状及提升思路. *林业科技开发*, 2015, 29(4): 6-10.
- [19] 郭晓敏, 李开平, 张文元, 邹宽生, 胡冬南, 牛德奎. 江西油茶产业发展瓶颈剖析及对策思考. *经济林研究*, 2013, 31(2): 1-6.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-177.
- [21] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(01): 48-57.
- [22] 李天平. 湖北丘陵区混交阔叶林不同树种土壤 C、N、P 生态化学计量学特征研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [23] 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.
- [24] 赵航, 贾彦龙, 王秋凤. 中国地带性森林和农田生态系统 C-N-P 化学计量统计特征. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 803-814.
- [25] 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.
- [26] 蔡艳, 张毅, 刘辉, 张锡洲. 峨眉山常绿阔叶林常绿和落叶物种叶片 C、N、P 研究. *浙江林业科技*, 2009, 29(3): 9-13.
- [27] 胡启武, 聂兰琴, 郑艳明, 吴琴, 尧波, 郑林. 沙化程度和林龄对湿地松叶片及林下土壤 C、N、P 化学计量特征影响. *生态学报*, 2014, 34(9): 2246-2255.
- [28] 张亚杰, 冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系. *植物生理与分子生物学报*, 2004, 30(3): 269-276.
- [29] 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.
- [30] 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(12): 2665-2673.
- [31] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- [32] 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.
- [33] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf Nitrogen:Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.
- [34] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.
- [35] 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.
- [36] 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.
- [37] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [38] 张鑫. 安徽不同生态区域油茶叶片结构及生理生化特性的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2012.
- [39] 任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 郭米山, 曹红雨, 苏敏. 沙地樟子松人工林叶片-枯落物-土壤氮磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 743-750.
- [40] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 邱永志, 李生宇, 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.