

DOI: 10.5846/stxb202102240504

陈婵, 朱小叶, 陈金磊, 王留芳, 李尚益, 张仕吉, 方晰. 亚热带不同植被恢复阶段生态系统 N、P 储量的垂直分配格局. 生态学报, 2022, 42(4): 1393-1409.

Chen C, Zhu X Y, Chen J L, Wang L F, Li S Y, Zhang S J, Fang X. Vertical distribution pattern of N and P storage of ecosystem at different vegetation restoration periods in the subtropical region of China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1393-1409.

# 亚热带不同植被恢复阶段生态系统 N、P 储量的垂直分配格局

陈 婵<sup>1</sup>, 朱小叶<sup>1</sup>, 陈金磊<sup>1</sup>, 王留芳<sup>1</sup>, 李尚益<sup>1</sup>, 张仕吉<sup>1</sup>, 方 晰<sup>1,2,\*</sup>

1 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004

2 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站, 会同 438107

**摘要:** 氮(N)、磷(P)是影响生态系统生产力的主要养分因子,为科学评估植被恢复对生态系统 N、P 积累、分配及其耦合关系的影响,采用时空互代法,以湘中丘陵区地域相邻、环境条件基本一致,且处于不同恢复阶段的 4 个植物群落(4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林和>90 年常绿阔叶林)作为一个恢复序列,设置固定样地,采用收获法和建立主要树种各器官生物量相对生长方程估算群落生物量,采集植被层(叶、枝、干、根)、凋落物层(未分解层、半分解层、已分解层)、土壤层(0—10、10—20、20—30、30—40 cm)样品,测定全 N、全 P 含量,估算生态系统各组分(植被层、凋落物层、土壤层)全 N、全 P 储量。结果表明:植被层全 N、全 P 储量均随植被恢复增加,全 N 储量增长速率呈先慢后快的特征,而全 P 储量则呈慢—快—慢增长,地上(叶、枝、干)、地下(根)部分表现为异速增长;随植被恢复,凋落物层全 N、全 P 储量先增加后下降,增长速率为先快后慢,4—5 年灌草丛全 N、全 P 储量最低;土壤层全 N、全 P 储量随植被恢复显著增加( $P<0.05$ ),全 N 储量增长速率呈快—慢—快特征,而全 P 储量呈先慢后快特征;从 4—5 年灌草丛到>90 年常绿阔叶林,生态系统全 N、全 P 储量分别增加了 6031.5、454.7 kg/hm<sup>2</sup>,增幅分别为 231.5%、41.1%;不同恢复阶段生态系统全 N、全 P 均主要存储于土壤中,分别占生态系统全 N、全 P 储量的 87.3%—99.0%、96.5%—99.9%;生态系统全 N、全 P 储量的垂直分配格局随植被恢复而变化,植被层全 N、全 P 储量贡献率增加,而土壤层全 N、全 P 储量贡献率下降,凋落物层变化较小;植被层、凋落物层、土壤层全 N、全 P 含量之间呈极显著正相关关系( $P<0.01$ ),随植被恢复,植被层、凋落物层、土壤层 N、P 含量协同发展,P 变化滞后于 N。因此,可通过合理的经营管理措施促进植被恢复,提高植被层生物量以及 N、P 间的耦合协调性,以提高生态系统养分固持潜力和促进养分间的高效协调利用。

**关键词:** 植被恢复; 植被层; 凋落物层; 土壤层; 全 N、全 P 储量; 耦合关系

## Vertical distribution pattern of N and P storage of ecosystem at different vegetation restoration periods in the subtropical region of China

CHEN Chan<sup>1</sup>, ZHU Xiaoye<sup>1</sup>, CHEN Jinlei<sup>1</sup>, WANG Liufang<sup>1</sup>, LI Shangyi<sup>1</sup>, ZHANG Shiji<sup>1</sup>, FANG Xi<sup>1,2,\*</sup>

1 School of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, China

**Abstract:** Nitrogen (N) and phosphorus (P) are the main nutrient factors affecting ecosystem productivity. This study investigated the response of coupling relationship between N and P to environmental change during vegetation restoration, and assessed the effects of vegetation restoration on N and P accumulation and distribution in ecosystem. According to the restoration gradient, four fixed plots were respectively established in four distinct plant communities: 4—5 years scrub-

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201504411); 国家自然科学基金项目(30771720, 31170426)

收稿日期: 2021-02-24; 网络出版日期: 2021-11-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fangxizhang@sina.com

grassland, 10—12 years shrubs, 45—46 years *Pinus massoniana* coniferous and broadleaved mixed forest, and >90 years evergreen broad-leaved forest by using the space-for-time substitution method. The community biomass was estimated by using the total harvesting method to establish the relative growth equation of organ biomass of main tree species. The samples of vegetation layer (leaves, branches, stems and roots), litter layer (un-decomposed, semi-decomposed and decomposed), and soil layer (0—10, 10—20, 20—30, 30—40 cm) were collected to determine total N and total P contents, and estimated the N and P storage of each component of ecosystem. The results showed that the N and P storage in vegetation layer increased with vegetation restoration, in which the growth rate of N storage was slow first and then fast, while the P storage presented slow-fast-slow. The aboveground (leaves, branches, stems) and underground (roots) parts showed allometric growth. As vegetation restoration, the N and P storage in litter layer increased first and then decreased, and the growth rates were fast first and then slow. The N and P storage in soil layer increased significantly with vegetation restoration ( $P < 0.05$ ), in which the growth rate of N storage showed fast-slow-fast, while the P storage was slow first and then fast. From 4—5 years scrub-grassland to >90 years evergreen broad-leaved forest, ecosystem N and P storage increased by 6031.5 kg/hm<sup>2</sup> and 454.7 kg/hm<sup>2</sup>, with the increase ranges of 231.5% and 41.1%, respectively. In different restoration periods, soil N and P storage were the primary component in ecosystem, accounting for 87.27%—98.99% and 96.5%—99.9% of N and P storage in ecosystem, respectively. The vertical distribution pattern of N and P storage in ecosystem varied with vegetation restoration, among which the contribution rate of N and P storage in vegetation layer increased, but that in soil layer decreased, and that in litter layer changed little. The contents of total N and total P in vegetation layer, litter layer and soil layer had significantly positive correlation ( $P < 0.01$ ). During vegetation restoration, N and P contents in vegetation layer, litter layer and soil layer developed synergistically, but the change of P lagged behind that of N. Therefore, reasonable management measures can be adopted to promote vegetation restoration, improve the biomass of vegetation layer and the coupling and balance of N and P, so as to enhance the nutrient fixation potential of ecosystem, and facilitate the efficient and coordinated utilization of nutrients.

**Key Words:** vegetation restoration; vegetation layer; litter layer; soil layer; total N and total P storage; coupling relationship

氮(N)、磷(P)是影响森林生态系统生产力的主要养分因子,对植物生长发育和生理代谢过程起关键作用<sup>[1-3]</sup>。从分子到生态系统水平,N、P都具有功能耦合性<sup>[4]</sup>,共同调控生物生长、代谢活动以及生态系统生物地球化学循环<sup>[5-6]</sup>。研究表明,植被恢复影响生态系统N、P耦合关系<sup>[7]</sup>,随植被恢复演替,植物N、P含量呈3种变化趋势:递增<sup>[8-9]</sup>、先下降后增加<sup>[10]</sup>、递减<sup>[11]</sup>,且N、P之间普遍呈现出完全一致的波动趋势,反映了植物不仅能够适应群落演替过程的环境变化,而且能稳定生长发育的基本特征<sup>[12-13]</sup>。植物N、P含量的协同变化也可能影响凋落物N、P含量间的相关关系<sup>[14]</sup>。研究报道,随林分发展,凋落物N、P含量间呈显著的正相关性<sup>[15]</sup>,影响凋落物的质量及其分解速率<sup>[16-17]</sup>,进而影响土壤养分的供应及其有效性<sup>[18-19]</sup>。研究也发现,土壤N、P的供应随植被恢复演替而递增,且有效N、P含量之间呈正相关关系,反映土壤有效N、P的供应随植被恢复演替是一个逐步协调过程<sup>[20]</sup>。而土壤N、P协同发展与植物对N、P的吸收策略密切相关,随植被恢复,土壤N、P供应的变化促使植物调整N、P吸收比例<sup>[21]</sup>。但由于植被恢复过程N、P含量变化及其耦合关系高度复杂,目前的研究主要关注N、P含量随植被恢复的发展趋势,忽视了N、P之间耦合关系,因此N、P之间耦合关系对环境变化的响应是否具有协同性等问题仍不清楚。

生态系统N、P积累直接关系到生态环境质量的改善。植被恢复是提升生态系统N、P固持的有效措施,能够显著增加植被层、土壤层的N、P输入<sup>[20,22]</sup>。但由于受到气候、植被类型、恢复年限等诸多因素的综合影响<sup>[7,23]</sup>,生态系统N、P储量随植被恢复的变化呈4种模式:显著递增<sup>[24-26]</sup>、无显著变化<sup>[27-28]</sup>、显著下降<sup>[29-30]</sup>、先增加后下降<sup>[11,31]</sup>。随植被恢复,生态系统N、P储量的垂直分配格局也发生改变,土壤层的贡献下

降,植被层的贡献增加<sup>[26,32]</sup>。生态系统各组分(植被层、凋落物层、土壤层)之间 N、P 的分配及其反馈关系调控植物生长发育、土壤养分循环和水土保持等关键生态过程<sup>[33-34]</sup>,特别是 N、P 耦合关系决定着生态系统生产力和生态功能的维持<sup>[33]</sup>。因此,研究生态系统及其各组分 N、P 储量的分配格局随植被恢复的变化对剖析不同恢复阶段植物生长发育以及生态系统的生态过程十分必要。然而由于森林恢复过程的长周期性和复杂性,现有的研究主要关注植物活跃器官(如叶、根)或某一组分(如植物、土壤)的 N、P 分配,且主要集中在结构简单的人工林或温带地区的针叶林,有关亚热带森林生态系统 N、P 储量及其垂直分配格局随植被恢复变化的研究仍少见报道,特别是将植被层—凋落物层—土壤层作为一个系统,探讨其 N、P 动态及其耦合关系的研究未见报道,植被恢复对生态系统各组分 N、P 耦合关系及其储量分配的影响仍然不是很清楚。

中国亚热带地区水热条件优越,且水、热同期,森林资源丰富,生物多样性和碳(C)储量较高,是中国“两屏三带”生态安全战略格局的重要组成部分和关键的生态屏障区之一,也是中国主要的森林分布区域。由于该区域是中国经济活动最活跃的地区,人为干扰强烈,地带性植被—常绿阔叶林破坏严重,加上地形复杂和气候多变导致常绿阔叶林不断减少,生态安全屏障功能减弱<sup>[35]</sup>。为了恢复和提升森林生态系统服务,近 20 多年来,中国政府实施了天然林保护、退耕还林、长江中上游防护林体系建设等系列林业生态工程,同时该地区社会经济发展对森林资源的依赖程度降低,森林植被得到迅速恢复,但由于受干扰强度不同而形成了一系列不同植被恢复阶段的次生植物群落<sup>[36-37]</sup>。根据该地区森林群落恢复演替模式以及群落物种组成,可将这些植物群落划分为灌草丛、灌木林、马尾松(*Pinus massoniana*)针阔混交林、落叶阔叶林和常绿阔叶林<sup>[37]</sup>等恢复演替阶段,为开展森林植被恢复研究提供了良好的场所。本研究采用空间代替时间的方法,在湘中丘陵区选取 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林和>90 年常绿阔叶林,代表亚热带不同植被恢复阶段,设置固定样地,采用样地实测数据估算生态系统各组分的 N、P 储量,旨在探讨以下 3 个问题:(1) 植被层、凋落物层、土壤层及生态系统 N、P 储量随植被恢复呈现怎样的变化?(2) 植被层、土壤层 N、P 储量对生态系统 N、P 储量的贡献随植被恢复如何变化?(3) 植被恢复过程,植被层、凋落物层、土壤层 N、P 含量的相关关系如何?剖析随植被恢复生态系统各组分 N、P 储量垂直分配格局的变化以及生态系统各组分 N、P 的耦合关系,为揭示植被恢复过程生态系统 N、P 分配策略和制定分段实施森林生态系统养分管理措施提供科学数据。

## 1 研究地概况

研究地位于湖南省中东部长沙县(28.38°—28.40°N, 113.28°—113.45°E,如图 1 所示),是典型的低山丘陵地貌,海拔为 55—350 m,平均坡度在 18—25°之间,属于亚热带季风气候,多年平均降水量 1416.4 mm,且主要分布在 4—7 月,多年平均气温 17.3℃(1 月极端低温为-10.3℃,7—8 月极端高温 39.8℃)。土壤以页岩、板岩发育而成的红壤为主,地带性植被为常绿阔叶林。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置和植物群落调查

2015 年 10 月,采用空间代替时间序列的方法,依照亚热带植被演替进程、植被恢复程度及其群落树种组成,选取地域相邻、环境条件(立地、坡度、土壤、气候)基本相似,处于不同恢复阶段的 4 个植物群落(4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林)作为一个植被恢复序列。每个植被恢复阶段在不同山体随机建立 4 块固定标准样地,样地两两间的空间距离大于 1000 m(图 1)。4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林群落组成及其结构比较简单,每块固定标准样地面积设置为 20 m×20 m;45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林群落组成和结构较为复杂,每块固定标准样地面积设置为 30 m×30 m。2016 年 10—11 月落叶树种落叶前完成植物群落调查<sup>[38]</sup>。4 个植物群落的基本概况如下:

(1)4—5 年灌草丛(早期恢复阶段,简称 ER,下同):1965 年砍伐天然常绿阔叶林,1966 年炼山、整地、营

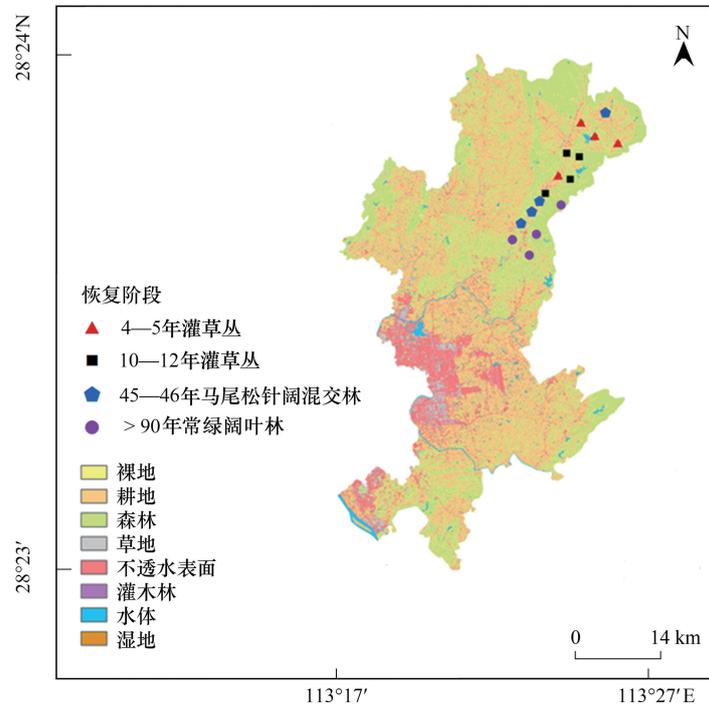


图1 研究地的地理位置和固定样地的分布

Fig.1 Geographical location and plot distribution of the study area

造马尾松人工林,无施肥历史。1990年皆伐马尾松人工林后,历经持续砍杂、放牧、火烧等人为干扰。2012年1月起停止各种人为干扰,让植被自然恢复,2016年10月自然恢复为槲木(*Loropetalum chinensis*) + 南烛(*Vaccinium bracteatum*) + 杜鹃(*Rhododendron simsii*)灌草丛,草本植物多且生长较好,伴随许多幼小灌木,属于恢复早期阶段。

(2) 10—12年灌木林(中期I恢复阶段,简称MRI,下同): 1965年砍伐天然常绿阔叶林,1966年炼山、整地、营造杉木人工纯林,无施肥历史。1989年皆伐杉木人工林后,每3—5年定期采伐一次。2004年12月停止砍伐,2016年10月自然恢复为槲木+杉木(*Cunninghamia lanceolata*) + 白栎(*Quercus fabri*)灌木林,灌木发育良好,但没有形成明显的乔木层,草本植物稀少,属于恢复中期第I阶段。

(3) 45—46年马尾松针阔混交林(中期II恢复阶段,简称MRII,下同): 20世纪60年代末,天然常绿阔叶林采伐后,让其自然恢复为马尾松+柯+槲木针阔混交林,2016年林龄约45—50年,林下幼苗、幼树丰富,植株密度较大,但大径级植株比例不高,属于恢复中期第II阶段。

(4) >90年常绿阔叶林(晚期恢复阶段,简称LR,下同): 长期以来无明显人为干扰,保存比较完好的柯+红淡比+青冈常绿阔叶林,群落结构相对稳定,根据对当地居民的调查,2016年林龄已有90多年,属于恢复后期(亚顶极)阶段。

4个植被恢复阶段植物群落基本特征和主要树种组成详见参考文献<sup>[38]</sup>。

## 2.2 生物量测定和植物(包括凋落物层)、土壤分析样品采集及处理

基于植物群落调查结果,于2016年10—11月落叶树种落叶前,采用收获法和建立主要树种各器官生物量相对生长方程测定群落生物量:(1)在4—5年灌草丛4块固定样地每条边界外围随机设置1个2 m×2 m样方,收割样方内全部植物,同种灌木(或藤本)按叶、枝、干(茎)、根分类,同种草本植物按地上部分和地下部分分类,测定鲜重后采集约0.5 kg分析样品。同时,设置4个1 m×1 m样方,根据地表凋落物层分层(未分解层、半分解层、已分解层)标准<sup>[39]</sup>,分层收集样方内全部凋落物,测定鲜重后采集约1.0 kg分析样品。分析样

品置于 80℃ 恒温烘干至恒重,测定含水率,计算各样方干物质重量,估算单位面积群落生物量。(2) 在 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林样地,根据群落调查数据计算每个样地每种优势树种(树高>1.5 m)平均树高、平均胸径,确定为平均标准木。在对应样地外围,分别选取每种优势树种 3 株平均标准木,采用“分层切割法”<sup>[38]</sup>,按叶、枝、干分类后测定鲜重后采集分析样品。树根生物量采取“挖掘法”<sup>[38]</sup>,测定鲜重后采集分析样品。80℃ 恒温烘干后测定含水率和计算各器官干物质重量,建立各树种各器官生物量相对生长方程<sup>[40]</sup>,估算各树种单株生物量。(3) 由于>90 年常绿阔叶林禁止采伐,根据群落调查数据,采用 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林建立的灌木层、乔木层优势树种各器官生物量相对生长方程估算相应树种单株生物量,采用 Ouyang 等<sup>[36]</sup>建立的青冈、落叶阔叶林、常绿阔叶林各组分生物量通用相对生长方程<sup>[40]</sup>,刘雯雯等<sup>[41]</sup>建立的杉木各器官生物量通用相对生长方程<sup>[40]</sup>估算相应树种单株生物量。(4) 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林树高低于 1.5 m 的灌木层、藤本层、草本层以及凋落物层生物量测定方法与 4—5 年灌草丛相同。结合群落调查数据,估算各恢复阶段单位面积群落各器官生物量。4 个恢复阶段植被层、凋落物层生物量测定结果如表 1 所示。

表 1 不同恢复阶段植被层、凋落物层生物量<sup>[40]</sup>

Table 1 Biomass of vegetation layer and litter layer in different restoration periods

恢复阶段 Restoration periods	植被层 Vegetation layer/(kg/hm <sup>2</sup> )					凋落物层 Litter layer/(kg/hm <sup>2</sup> )			
	叶 Leaves	枝 Branches	干 Stems	根 Roots	合计 Total	未分解 Un- decomposed	半分解 Semi- decomposed	已分解 Decomposed	合计 Total
ER	419.85	472.71	448.53	2029.55	1965.75	256.83	339.07	315.48	911.38
MRI	1610.81	2388.24	5511.93	5422.01	14268.67	1303.59	1731.39	1766.87	4801.84
MRII	10180.82	25003.72	72226.04	16331.69	121030.64	1451.37	1671.22	1964.58	5087.17
LR	7820.83	25977.94	86280.19	24400.39	142652.55	1047.49	1194.84	1637.47	3879.80

ER: 4—5 年灌草丛(早期恢复阶段) 4—5 years scrub-grassland (early restoration period); MRI: 10—12 年灌木林(中期 I 恢复阶段) 10—12 years shrubbery (medium I restoration period); MRII: 45—46 年马尾松针阔混交林(中期 II 恢复阶段) 45—46 years *Pinus massoniana* and broadleaf tree mixed forest (medium II restoration period); LR: >90 年常绿阔叶林(晚期恢复阶段) >90 years evergreen broad-leaf forest (late restoration period); 植被层中,叶生物量包括乔木层、灌木层、草本层叶的生物量,枝生物量包括乔木层、灌木层枝的生物量,干生物量包括乔木层、灌木层干的生物量,根生物量包括乔木层、灌木层、草本层根的生物量

植被层、凋落物层分析样品置于 80℃ 恒温下烘干至恒重,经植物粉碎机粉碎后过 0.25 mm 筛保存于样品瓶中,用于测定全 N、全 P 含量。

为了避免偶然性,分别在 2016 年 4、6、10 月下旬采集 0—40 cm 土层分析样品,取 3 次采样测定的平均值作为最终的数据<sup>[42]</sup>。沿着每块固定样地对角线均匀设置 3 个采样点,每次采集土壤样品均在采样点附近清除地表植物和凋落物后,挖掘土壤剖面,沿着土壤剖面自下而上按 0—10、10—20、20—30 和 30—40 cm 分层采集土壤样品。同时用环刀法测定土壤容重。室内去除土壤样品中石砾、动植物残体后自然风干,磨碎过 0.25 mm 土壤筛后保存,用于测定土壤全 N、全 P 含量。

### 2.3 样品 N、P 含量的测定

植物(包括凋落物)、土壤样品全 N 含量用 KN580 全自动凯氏定氮仪测定,全 P 含量用碱熔—钼锑抗比色法测定<sup>[43]</sup>。植被层、凋落物层、土壤层全 N、全 P 含量测定结果如表 2 所示。

### 2.4 数据统计处理

植被层、凋落物层 N、P 储量根据其 N、P 含量和生物量估算,估算公式如下:

$$D_{vi} = \frac{W_{vi} \times C_{vi}}{10^6} \quad (1)$$

$$D_{lj} = \frac{W_{lj} \times C_{lj}}{10^6} \quad (2)$$

式中, $D_{vi}$ 、 $D_{lj}$ 分别为植被层  $i$  器官、凋落物层  $j$  分解层 N(P) 储量(kg/hm<sup>2</sup>), $W_{vi}$ 、 $W_{lj}$ 分别为植被层  $i$  器官、凋落

物层  $j$  分解层生物量 ( $\text{kg}/\text{hm}^2$ ),  $C_{vi}$ 、 $C_{vj}$  分别为植被层  $i$  器官、凋落物层  $j$  分解层 N(P) 含量 ( $\text{mg}/\text{kg}$ )。

土壤层 N、P 储量根据土壤 N、P 含量、容重和土层厚度估算, 估算公式如下:

$$D_{Si} = \frac{BD_{Si} \times C_{Si} \times H_{Si}}{10} \quad (3)$$

式中,  $D_{Si}$  为土壤层第  $i$  土层 N(P) 储量 ( $\text{kg}/\text{hm}^2$ ),  $BD_{Si}$  为土壤层第  $i$  土层容重 ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ),  $C_{Si}$  为土壤层第  $i$  土层 N(P) 含量 ( $\text{mg}/\text{kg}$ ),  $H_{Si}$  为土壤层第  $i$  土层厚度 ( $\text{cm}$ )。

生态系统 N、P 储量为植被层、凋落物层和土壤层 N、P 储量之和。用 Microsoft Excel package (Office 2010) 统计各项指标平均值和标准偏差, 计算 N、P 储量; 用 SigmaPlot 12.0 制图。采用 SPSS 19.0 单因素方差分析中 Tukey's Honestly Significant Difference (HSD) 法对 N、P 储量同一植物器官 (或凋落物层、土层) 不同恢复阶段之间、同一恢复阶段不同植物器官 (或凋落物层、土层) 之间的差异性进行显著性 ( $P < 0.05$ ) 检验; 采用 R 4.0.1 中 PerformanceAnalytics 包绘制植被层、凋落物层和土壤层 N、P 含量的相关关系图, Smart 包拟合植被层、凋落物层和土壤层 N、P 含量的标准化主轴回归 (Standardized major axis, SMA) 关系<sup>[44]</sup>。

表 2 不同恢复阶段植被层、凋落物层、土壤层全 N、全 P 含量 (平均值  $\pm$  标准差)

Table 2 Contents of total N and total P of vegetation layer, litter layer and soil layer in different restoration periods (mean  $\pm$  SD)

组分 Components	ER		MRI		MRII		LR	
	N/(mg/kg)	P/(mg/kg)	N/(mg/kg)	P/(mg/kg)	N/(mg/kg)	P/(mg/kg)	N/(mg/kg)	P/(mg/kg)
植被层 Vegetation								
叶	10457.79 $\pm$ 386.11	423.41 $\pm$ 6.62	13843.67 $\pm$ 210.26	611.92 $\pm$ 17.31	15898.75 $\pm$ 443.93	738.22 $\pm$ 14.99	17404.07 $\pm$ 73.93	638.76 $\pm$ 1.89
枝	5728.43 $\pm$ 409.96	455.51 $\pm$ 76.05	7999.63 $\pm$ 1141.55	530.54 $\pm$ 84.99	5909.57 $\pm$ 678.72	481.83 $\pm$ 19.25	8879.24 $\pm$ 358.24	504.52 $\pm$ 36.61
干	8285.14 $\pm$ 1664.45	257.77 $\pm$ 68.83	3506.81 $\pm$ 909.83	192.36 $\pm$ 31.64	3328.79 $\pm$ 564.75	293.09 $\pm$ 34.70	3185.30 $\pm$ 144.27	242.01 $\pm$ 17.87
根	3089.93 $\pm$ 361.15	179.64 $\pm$ 12.92	4937.31 $\pm$ 702.65	324.42 $\pm$ 30.52	5337.10 $\pm$ 685.45	297.03 $\pm$ 13.96	8791.42 $\pm$ 720.79	432.00 $\pm$ 38.50
凋落物层 Litter layer								
未分解	12401.11 $\pm$ 292.95	317.06 $\pm$ 82.67	14258.98 $\pm$ 966.52	465.45 $\pm$ 77.74	13318.66 $\pm$ 129.57	300.59 $\pm$ 15.80	16563.59 $\pm$ 351.44	424.54 $\pm$ 59.89
半分解	10937.30 $\pm$ 126.53	313.45 $\pm$ 30.65	11795.26 $\pm$ 830.14	401.35 $\pm$ 38.94	11985.83 $\pm$ 638.77	368.44 $\pm$ 63.61	14374.54 $\pm$ 364.36	465.68 $\pm$ 25.04
已分解	9038.55 $\pm$ 457.53	271.58 $\pm$ 15.87	9030.23 $\pm$ 153.07	251.41 $\pm$ 17.68	10756.85 $\pm$ 336.13	368.52 $\pm$ 46.51	11854.96 $\pm$ 553.03	387.28 $\pm$ 58.89
土壤层 Soil layer								
0—10 cm	788.74 $\pm$ 17.03	229.07 $\pm$ 39.75	1546.13 $\pm$ 14.87	219.20 $\pm$ 19.71	1823.99 $\pm$ 6.75	250.95 $\pm$ 34.51	2246.59 $\pm$ 38.41	301.97 $\pm$ 26.03
10—20 cm	357.98 $\pm$ 10.51	178.18 $\pm$ 22.42	659.60 $\pm$ 3.47	196.83 $\pm$ 20.66	707.64 $\pm$ 18.70	234.39 $\pm$ 34.85	1095.82 $\pm$ 20.19	261.94 $\pm$ 20.17
20—30 cm	307.17 $\pm$ 21.10	179.38 $\pm$ 27.85	521.57 $\pm$ 19.88	193.03 $\pm$ 22.53	552.42 $\pm$ 21.02	223.30 $\pm$ 37.91	1097.12 $\pm$ 18.23	255.08 $\pm$ 26.18
30—40 cm	340.96 $\pm$ 8.90	172.66 $\pm$ 25.26	508.60 $\pm$ 13.01	188.25 $\pm$ 15.33	537.72 $\pm$ 18.56	256.42 $\pm$ 29.25	1144.97 $\pm$ 37.08	256.19 $\pm$ 31.30

植被层中, 叶的含量为乔木层、灌木层、草本层叶的平均含量, 枝的含量为乔木层、灌木层枝的平均含量, 干的含量为乔木层、灌木层干的平均含量, 根的含量为乔木层、灌木层、草本层根的平均含量

### 3 结果与分析

#### 3.1 植被层全 N、全 P 的储量及其分配

从图 2 可以看出, 植被层全 N (16.8—857.4  $\text{kg}/\text{hm}^2$ )、全 P (0.9—49.9  $\text{kg}/\text{hm}^2$ ) 储量随植被恢复而增加, 且 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林与 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林差异显著 ( $P < 0.05$ ); 全 N 储量随植被恢复的增长速率表现为慢—快—快的特征, 而全 P 储量则表现为慢—快—慢的特征; 地上部分 (叶、枝、干) 全 N、全 P 储量从 4—5 年灌草丛到 >90 年常绿阔叶林分别提高了 5850.0% 和 7201.8%, 地下部分 (根) 分别提高了 3497.4% 和 2847.4%, 表明地上、地下部分全 N、全 P 储量均表现为异速增长。

随植被恢复, 各器官全 N、全 P 储量总体上呈增加趋势 (图 2)。45—46 年马尾松针阔混交林叶 (161.3  $\text{kg}/\text{hm}^2$ ) 最大, 且与 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林差异显著 ( $P < 0.05$ ); >90 年常绿阔叶林枝 (228.3  $\text{kg}/\text{hm}^2$ )、干 (277.0  $\text{kg}/\text{hm}^2$ )、根 (216.2  $\text{kg}/\text{hm}^2$ ) 最高, 枝、根与其他恢复阶段之间, 干与 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。45—46 年马尾松针阔混交林叶 (7.5  $\text{kg}/\text{hm}^2$ )、干 (21.4  $\text{kg}/\text{hm}^2$ ) 最大, 叶与其他恢复阶段差异显著, 干与 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林差异显著 ( $P < 0.05$ ); >90 年常绿阔叶林枝 (13.2  $\text{kg}/\text{hm}^2$ )、根 (10.6  $\text{kg}/\text{hm}^2$ ) 最高, 根与其他恢复阶段差异显著, 枝与 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林差

异显著 ( $P < 0.05$ )。

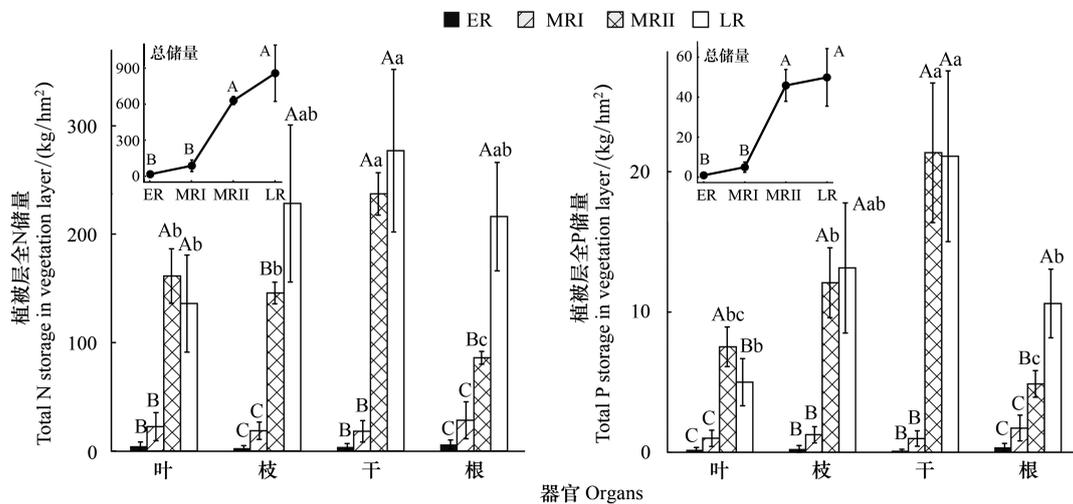


图2 植被层全 N、全 P 的储量(平均值±标准差,  $n = 16$ )

Fig.2 Total N and total P storage in vegetation layer (mean±SD,  $n = 16$ )

ER: 4—5 年灌草丛(早期恢复阶段) 4—5 years scrub-grassland (early restoration period); MRI: 10—12 年灌木林(中期 I 恢复阶段) 10—12 years shrubbery (medium I restoration period); MR II: 45—46 年马尾松针阔混交林(中期 II 恢复阶段) 45—46 years *Pinus massoniana* and broadleaf tree mixed forest (medium II restoration period); LR: >90 年常绿阔叶林(晚期恢复阶段) >90 years evergreen broad-leaf forest (late restoration period);折线图显示 4 个恢复阶段植物不同器官 N、P 储量的总量±标准差。不同大写字母代表同一器官不同恢复阶段之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母代表同一恢复阶段不同器官之间差异显著 ( $P < 0.05$ )

如图 3 所示,随植被恢复,地上部分(叶、枝、干)全 N、全 P 储量分别占植被层全 N、全 P 储量的百分比例均先增加后下降,其中,叶呈下降趋势,枝呈增加趋势,干呈先增加后下降趋势,地下部分(根)则先下降后增加。4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林根全 N、全 P 储量占植被层的比例最高,但各器官之间差异不显著 ( $P > 0.05$ ); 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林干全 N、全 P 储量占植被层的比例最高,且与其他器官间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

### 3.2 凋落物层全 N、全 P 的储量及其分配

随植被恢复,凋落物层全 N ( $9.7—53.7 \text{ kg/hm}^2$ )、全 P ( $0.3—1.6 \text{ kg/hm}^2$ ) 储量先增加后下降,两者的增长速率均表现为快-慢-慢特征(图 4)。4—5 年灌草丛各分解层全 N 储量显著低于其他恢复阶段 ( $P < 0.05$ ), 但 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林各分解层差异均不显著 ( $P > 0.05$ )。同样, 4—5 年灌草丛各分解层全 P 储量显著低于其他恢复阶段 ( $P < 0.05$ ), 10—12 年灌木林未分解层 ( $0.6 \text{ kg/hm}^2$ )、半分解层 ( $0.7 \text{ kg/hm}^2$ ) 全 P 储量最高,且未分解层与 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林差异显著 ( $P < 0.05$ ); 45—46 年马尾松针阔混交林已分解层全 P 储量最大 ( $0.7 \text{ kg/hm}^2$ ), 且与 10—12 年灌木林差异显著 ( $P < 0.05$ )。同一恢复阶段不同分解层凋落物全 N、全 P 储量差异不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 4)。

随植被恢复,未分解层全 N 储量占凋落物层全 N 储量的比例变化不大,半分解层下降,已分解层增加; 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林半分解层的比例最大 ( $36.8\%—38.2\%$ ), 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林已分解层的比例最大(分别为  $34.9\%$ ,  $35.8\%$ ) (图 5)。随植被恢复,未分解层、半分解层全 P 储量占凋落物层全 P 储量的比例先增加后下降,而已分解层则先下降后增加; 4—5 年灌草丛半分解层的比例最大 ( $39.4\%$ ), 10—12 年灌木林半分解层的比例最大 ( $39.9\%$ ); 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林已分解层的比例最大 ( $38.5\%—40.9\%$ ) (图 5)。

### 3.3 土壤层全 N、全 P 储量

如图 6 所示,随植被恢复,0—40 cm 土壤层全 N ( $2\ 579.1—7\ 726.1 \text{ kg/hm}^2$ )、全 P ( $1\ 104.7—1\ 509.2 \text{ kg/}$

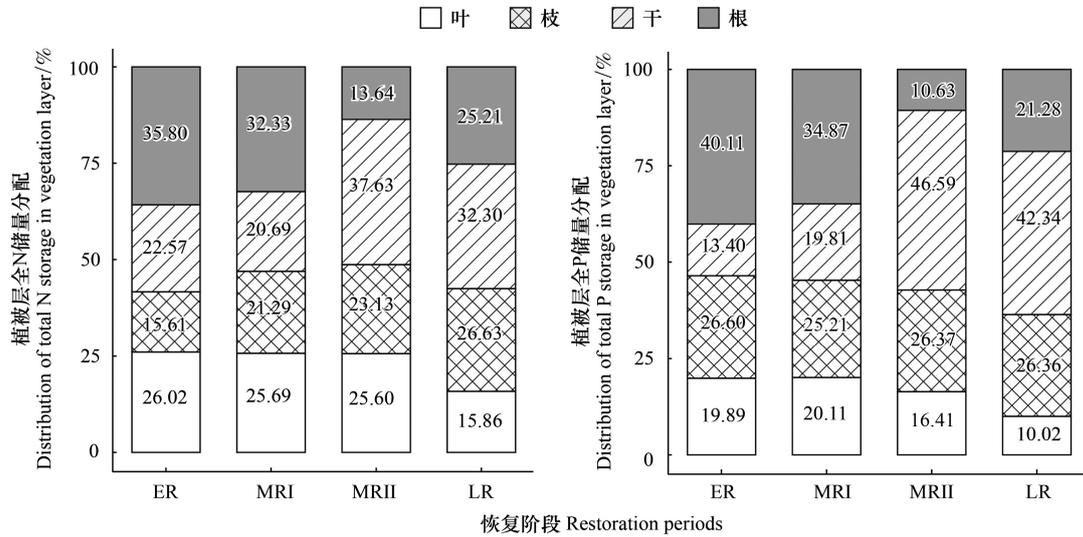


图 3 植被层全 N、全 P 储量的分配 (n=16)

Fig.3 Distribution characteristics of total N and total P storage in vegetation layer (n=16)

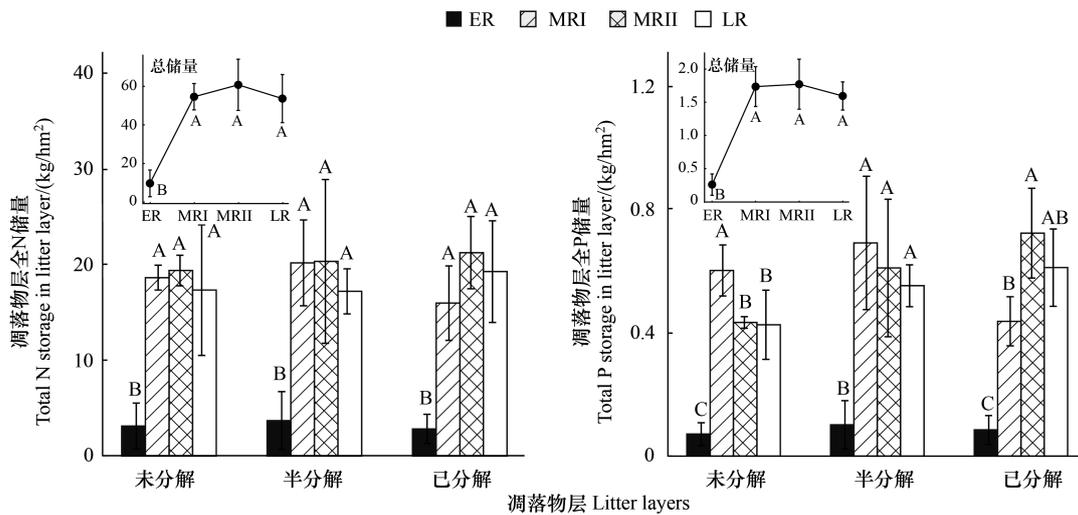


图 4 凋落物层全 N、全 P 的储量 (平均值±标准差, n=16)

Fig.4 Total N and total P storage in litter layer (mean±SD, n=16)

折线图显示 4 个恢复阶段凋落物层全 N、全 P 储量±标准差;不同大写字母代表同一分解层不同恢复阶段之间差异显著 (P<0.05)

hm<sup>2</sup>) 储量显著增加 (P<0.05), 全 N 储量的增长速率表现出快-慢-快的特征, 而全 P 储量则表现为慢-慢-快的增长趋势。随植被恢复, 各土层全 N 储量总体上呈增加趋势, 且 >90 年常绿阔叶林与其他恢复阶段差异显著, 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林与 4—5 年灌草丛差异显著 (P<0.05)。同样, 各土层全 P 储量总体上随植被恢复而增加, 4—5 年灌草丛与 >90 年常绿阔叶林 (除 0—10 cm 土层外) 差异显著 (P<0.05), 与 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林 (除 30—40 cm 土层外) 差异均不显著 (P>0.05)。

随植被恢复, 0—10、10—20 cm 土层全 N 储量占 0—40 cm 土壤层全 N 储量的百分比先增加后下降, 20—30、30—40 cm 土层先下降后增加, >90 年常绿阔叶林最高 (图 7)。4 个恢复阶段土壤全 N 储量总体上随土层深度增加呈倒三角分布, 0—10 cm 土层 (37.2%—45.1%) 显著高于其他土层 (P<0.05) (图 6, 图 7)。同样, 随植被恢复, 0—10 cm 土层全 P 储量占 0—40 cm 土壤层全 P 储量的百分比先下降后增加, 4—5 年灌草

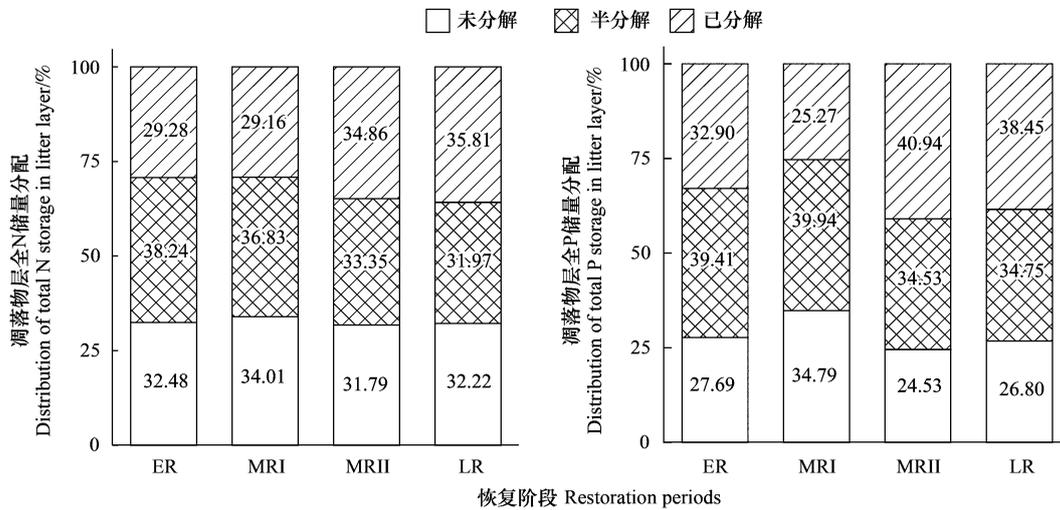


图 5 凋落物层全 N、全 P 储量的分配比例 (n=16)

Fig.5 Allocation ratio of total N and total P storage in litter layer (n=16)

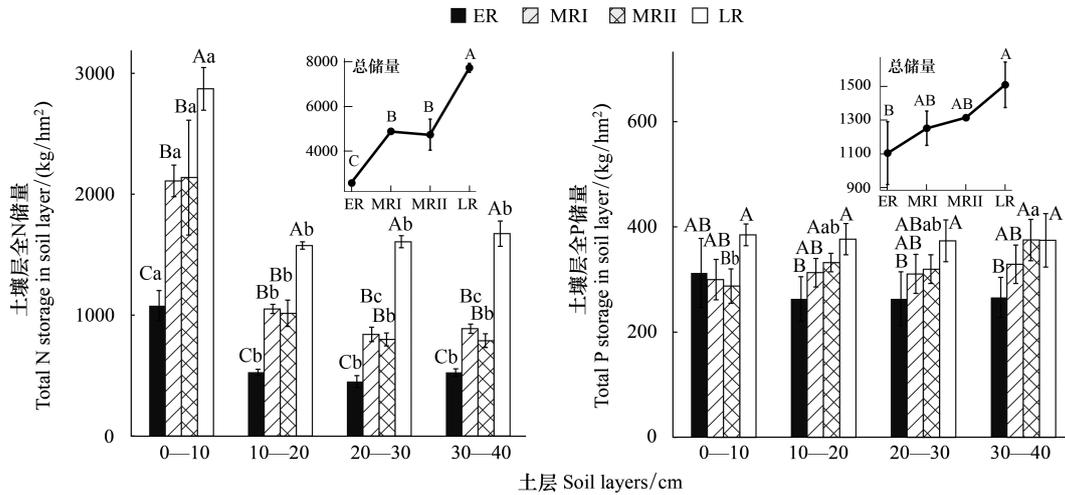


图 6 土壤层全 N、全 P 的储量 (平均值±标准差, n=16)

Fig.6 Total N and total P storage in soil layer (mean±SD, n=16)

折线图显示 4 个恢复阶段土壤不同土层 N、P 储量的总量±标准差。不同大写字母代表同一土层不同恢复阶段之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母代表同一恢复阶段不同土层之间差异显著 ( $P < 0.05$ )

丛最高, 10—20、20—30、30—40 cm 土层则表现为先增加后下降, 10—20、30—40 cm 土层以 45—46 年马尾松针阔混交林最大, 20—30 cm 土层以 10—12 年灌木林最大; 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林、>90 年常绿阔叶林不同土层全 P 储量差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 45—46 年马尾松针阔混交林 30—40 cm 土层最高 (26.3%—28.5%), 且 30—40 cm 与 0—10 cm 土层之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) (图 6, 图 7)。

### 3.4 生态系统全 N、全 P 储量的垂直分配格局

随植被恢复, 生态系统全 N 储量呈增加趋势, 从 4—5 年灌草丛到 >90 年常绿阔叶林增加了 6031.5 kg/hm<sup>2</sup>, 提高了 231.5%, 且 >90 年常绿阔叶林与其他恢复阶段差异显著 ( $P < 0.05$ ), 10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林与 4—5 年灌草丛差异显著 ( $P < 0.05$ )。不同恢复阶段全 N 储量的增长速率不同, 从 4—5 年灌草丛到 10—12 年灌木林提高了 93.0%, 从 10—12 年灌木林到 45—46 年马尾松针阔混交林增加了 8.0%, 从

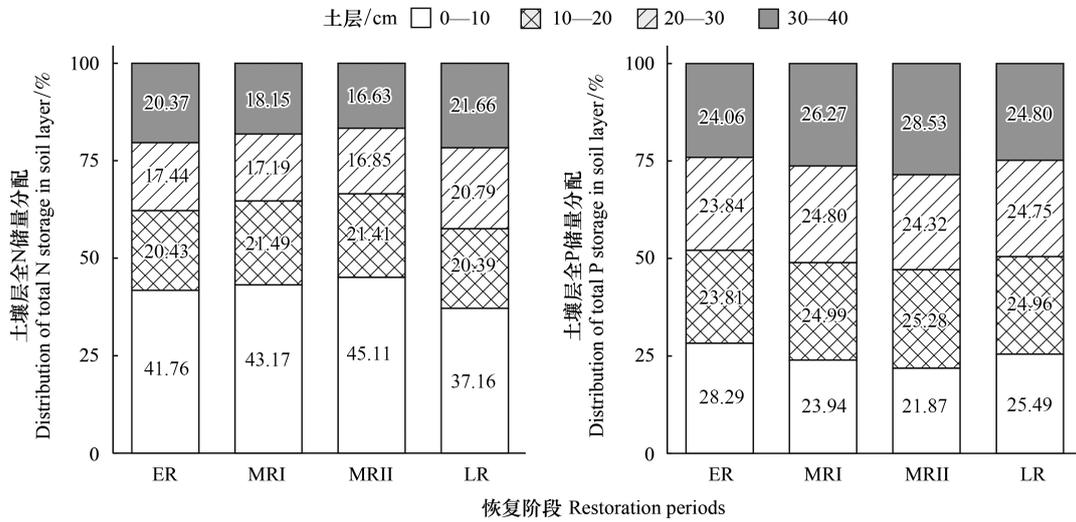


图7 土壤层全 N、全 P 储量的分配 (n=16)

Fig.7 Distribution of total N and total P storage in soil layer (n=16)

45—46 年马尾松针阔混交林到 >90 年常绿阔叶林增加了 59.1%，表现为快-慢-快的增长趋势(图 8)。生态系统全 P 储量随植被恢复而增加，从 4—5 年灌草丛到 >90 年常绿阔叶林，增加了 454.7 kg/hm<sup>2</sup>，提高了 41.1%，且 >90 年常绿阔叶林与 4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林差异显著(P<0.05)。不同恢复阶段全 P 储量的增长速率差异较小，从 4—5 年灌草丛到 10—12 年灌木林、10—12 年灌木林到 45—46 年马尾松针阔混交林、45—46 年马尾松针阔混交林到 >90 年常绿阔叶林分别增加了 13.8%、8.2%、14.6%(图 8)。

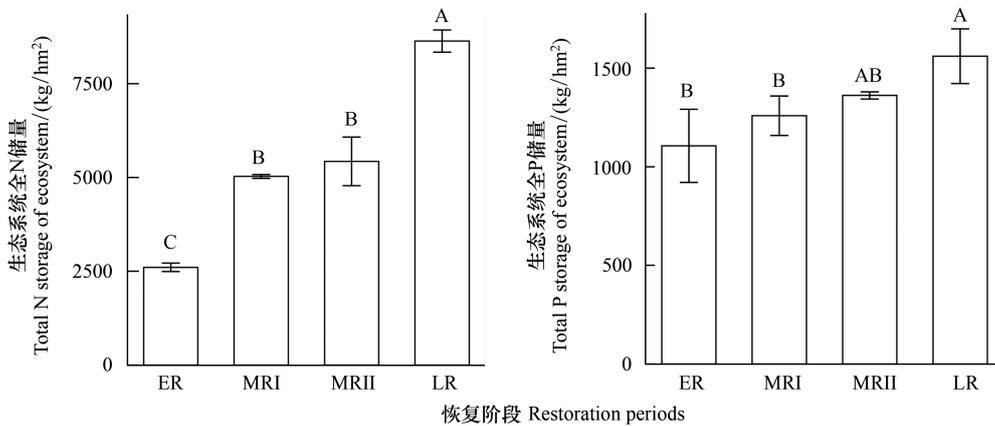


图8 不同植被恢复阶段生态系统全 N、全 P 的储量(平均值±标准差, n=16)

Fig.8 Total N and total P storage of ecosystem at different vegetation restoration stages (mean±SD, n=16)

不同大写字母代表不同恢复阶段之间差异显著(P<0.05)

不同植被恢复阶段生态系统全 N 主要存储于土壤中,0—40 cm 土壤层全 N 储量占生态系统全 N 储量的 87.27%—98.99%，但随植被恢复总体上呈下降趋势；其次为植被层，占生态系统全 N 储量的 0.6%—11.6%，总体上随着植被恢复而增加；而凋落物层占比最小，仅占 0.4%—1.1%，随植被恢复先增加后下降(图 9)。同样，0—40 cm 土壤层全 P 储量占生态系统全 P 储量的 96.5%—99.9%，总体上随植被恢复而下降；其次为植被层，占生态系统全 P 储量的 0.1%—3.4%，随着植被恢复而增加；凋落物层占比最低，仅为 0.02%—0.1%，随植被恢复变化不大(图 9)。

随植被恢复,土壤 N、P 逐渐向植被层迁移,且 N 的迁移作用比 P 明显,4—5 年灌草丛、10—12 年灌木林、45—46 年马尾松针阔混交林和 >90 年常绿阔叶林地上(植被层、凋落物层)全 N 储量与地下(土壤)全 N 储量之比分别为 1:97.5、1:34.5、1:6.7 和 1:8.5,地上全 P 储量与地下全 P 储量之比分别为 1:954.7、1:187.1、1:27.6 和 1:29.3。表明地上全 N、全 P 储量占生态系统全 N、全 P 储量的比重随植被恢复增加,而地下部分的比重下降(图 9)。

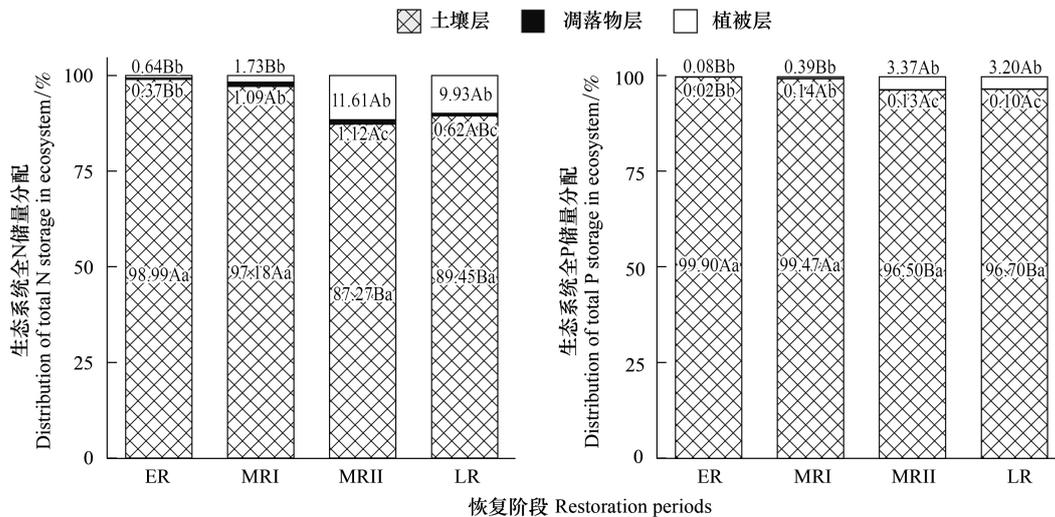


图 9 植被层、凋落物层、土壤层全 N、全 P 储量的分配格局 ( $n=16$ )

Fig.9 Distribution pattern of N and P pools in vegetation layer, litter layer and soil layer ( $n=16$ )

不同小写字母代表同一恢复阶段不同组分(植被层、凋落物层、土壤层)之间差异显著( $P<0.05$ ),不同大写字母代表同一组分(植被层、凋落物层、土壤层)不同恢复阶段之间差异显著( $P<0.05$ )

### 3.5 植被层、凋落物层、土壤层全 N 与全 P 含量的相关性

从图 10 可以看出,植被层、凋落物层、0—40 cm 土壤层全 N、全 P 含量两两之间均呈显著正相关关系( $P<0.05$ )。其中,植被层全 N 含量与凋落物层全 N 含量、土壤层全 N 含量之间,植被层全 P 含量与土壤层全 N 含量之间,凋落物层全 N 含量与土壤层全 N 含量之间,凋落物层全 P 含量与土壤层全 N 含量之间,土壤层全 N 含量与全 P 含量之间具有较强的相关性。

从图 11 可以看出,植被层( $b=0.03$ )、凋落物层( $b=0.02$ )、0—40 cm 土壤层( $b=0.05$ )全 N 与全 P 含量之间均呈极显著线性协同增长关系( $P<0.001$ ),表明不同植被恢复阶段植被层、凋落物层、土壤层全 N 与全 P 含量之间存在显著的线性回归关系。

## 4 讨论

### 4.1 植被恢复对生态系统各层次全 N、全 P 储量的影响

研究表明,植被层全 N、全 P 储量很大程度上取决于植被层生物量<sup>[29]</sup>。本研究中,4—5 年灌草丛主要为草本植物,生物量低,随植被恢复,出现灌木和矮小乔木,生物量增加;45—46 年马尾松针阔混交林,优势树种以生长快速的先锋乔木树种(马尾松)为主,通过增加树高以获得更多的光照和生长空间<sup>[45]</sup>,生物量显著增加且主要分配到地上部分;到 >90 年常绿阔叶林,地上部分形成稳定的群落结构<sup>[46]</sup>,与 45—46 年马尾松针阔混交林相比,生物量增加不明显(表 1),植物主要通过增加地下根系生物量以适应土壤资源的激烈竞争<sup>[47]</sup>。因此,随植被恢复,植被层全 N、全 P 储量显著递增,与王博等<sup>[26]</sup>和杜有新等<sup>[48]</sup>的研究结果基本一致,且全 P 储量递增速率随生物量变化呈慢—快—慢的变化特征,地上、地下部分全 N、全 P 储量均表现为异速增长(图 2)。而全 N 储量的递增速率为先慢后快,与生物量变化不完全一致,可能是由于叶片寿命较长的常绿阔

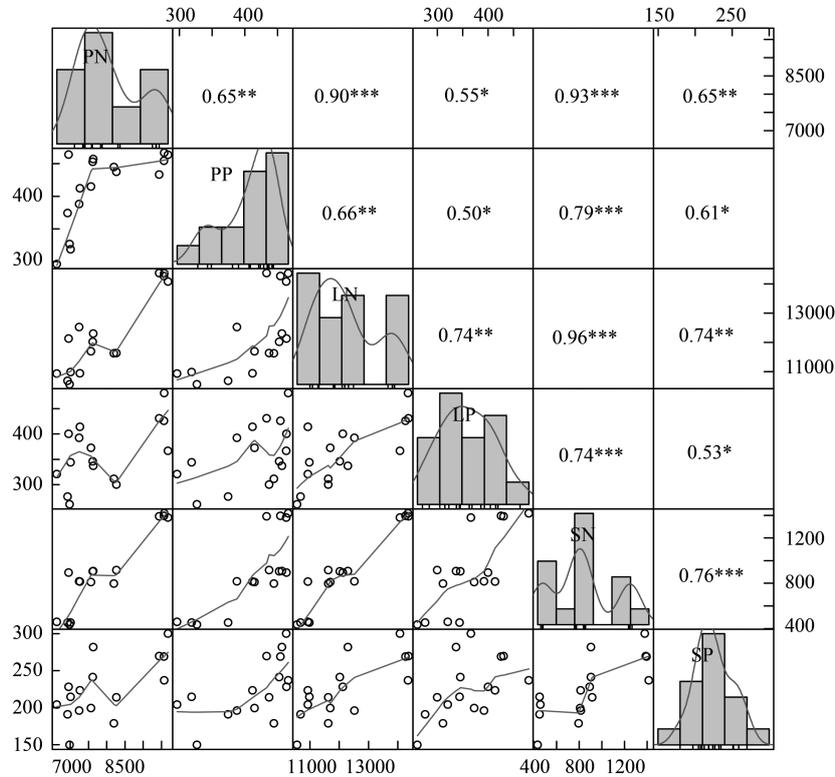


图 10 植被层、凋落物层和土壤层全 N、全 P 含量的相关关系 ( $n = 16$ )

Fig.10 Coupling relationships between total N and total P content in vegetation layer, litter layer and soil layer across the vegetation restoration gradient ( $n = 16$ )

PN: 植被层全 N 含量 Total N content of vegetation layer; PP: 植被层全 P 含量 Total P content of vegetation layer; LN: 凋落物层全 N 含量 Total N content of litter layer; LP: 凋落物层全 P 含量 Total P content of litter layer; SN: 土壤层全 N 含量 Total N content of soil layer; SP: 土壤层全 P 含量 Total P content of soil layer; 各项指标之间的显著相关性以皮尔逊相关系数和星号表示 (\*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ )

叶乔木需要积累更多的有机物质来构建防御系统<sup>[21]</sup>,通过吸收更多的 N 参与光合、呼吸等重要代谢活动<sup>[49]</sup>。因此,>90 年常绿阔叶林植物 N 含量显著高于 45—46 年马尾松针阔混交林(表 2)。表明植被层全 N 储量主要是植被层生物量及其全 N 含量共同影响。地上部分全 N、全 P 储量分别占植被层全 N、全 P 储量的比例均随植被恢复先增加后下降,而地下部分呈相反趋势,表明随植被恢复,植物群落地上(胸径、树高等)部分生长减慢<sup>[50]</sup>,植物将 N、P 从根系向地上部分转移的能力降低,植物对 N、P 的分配策略发生变化<sup>[26,51]</sup>。

凋落物层 N、P 储量主要受凋落物层现存量及其 N、P 含量影响<sup>[52]</sup>,树种组成是影响凋落物层现存量的重要因素<sup>[53]</sup>。本研究中,从 4—5 年灌草丛到 45—46 年马尾松针阔混交林,凋落物层现存量显著增加(表 1),到 >90 年常绿阔叶林略有下降。尽管 45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林年凋落物量无显著差异<sup>[52]</sup>,但以马尾松为优势树种的针阔混交林凋落物仍以针叶为主,质地较硬,C/N 比高,分解速率较慢,而常绿阔叶林物种多样性丰富,凋落物以阔叶树叶为主,含水量高,且 C/N 比较低,易于破碎和分解<sup>[54]</sup>,因此,>90 年常绿阔叶林凋落物层现存量低于 45—46 年马尾松针阔混交林。本研究中,凋落物层全 N、全 P 储量随植被恢复先增加后下降(图 4),与凋落物层现存量的变化一致,但与凋落物层全 N、全 P 含量的变化不一致(表 2),表明凋落物层全 N、全 P 储量主要与凋落物层现存量有关。此外,半分解层凋落物全 N 储量占凋落物层全 N 储量的比例随植被恢复下降,未分解层、半分解层全 P 储量的比例先增加后下降,而已分解层全 N、全 P 储量的比例总体上呈增加趋势(图 5),表明随植被恢复,凋落物层 N、P 养分逐渐转移到腐殖质层,也可能由于凋落物分解过程中产生的化合物与 N、P 发生螯合作用,导致 N、P 难以释放且被大量固持在已分解层中<sup>[55]</sup>。

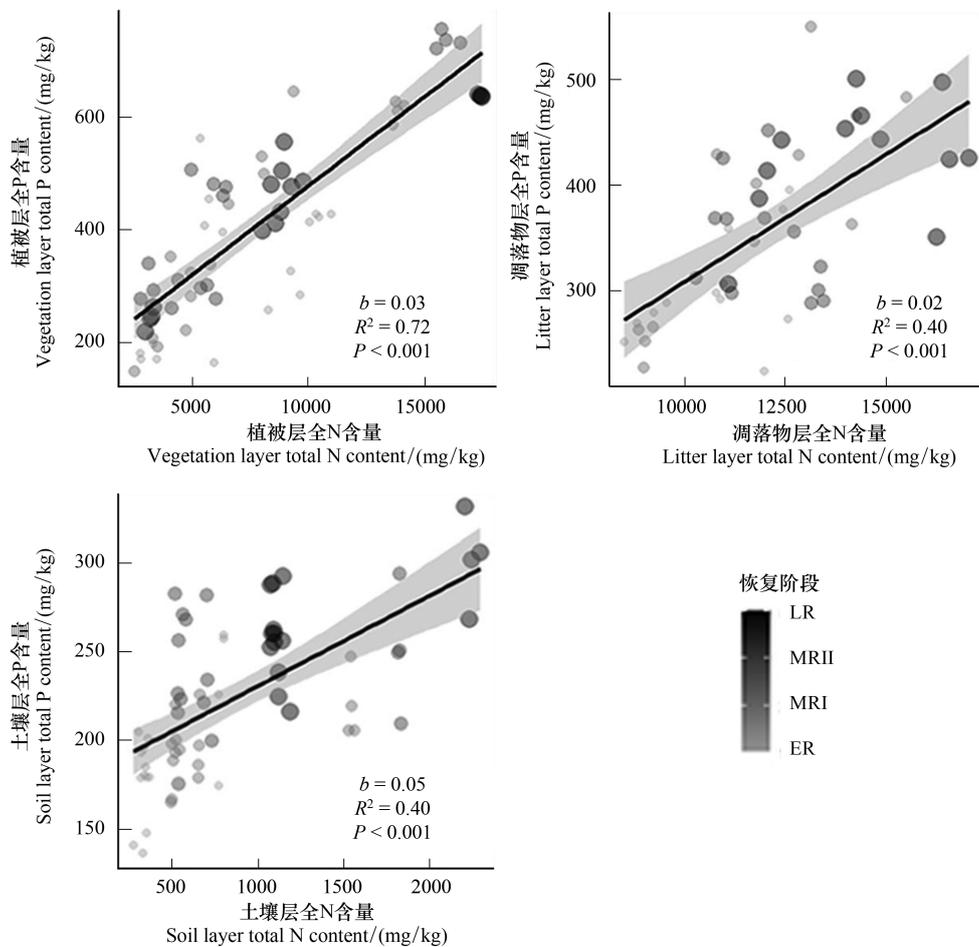


图 11 植被层 ( $n=64$ )、凋落物层 ( $n=48$ )、土壤层 ( $n=64$ ) 全 N 与全 P 含量的相关关系

Fig.11 Coupling relationships between total N and total P in vegetation layer ( $n=64$ ), litter layer ( $n=48$ ) and soil layer ( $n=64$ )

$b$  代表斜率;  $R^2$  代表一元线性回归的调整决定系数;  $P$  代表显著性水平

植被恢复是提高土壤 N、P 固持的重要措施<sup>[11]</sup>。本研究中,0—40 cm 土壤层全 N、全 P 储量随植被恢复显著增加(图 6),与 Xu 等<sup>[30]</sup>的研究结果基本一致,可能是由于受到群落树种组成、凋落物分解、根系分泌物、土壤质地、微生物活性等多个因素的共同影响所致:(1)随植被恢复,群落树种组成复杂化,多样性增加,凋落物量增大<sup>[52]</sup>,土壤有机物质和养分的输入量增加<sup>[56]</sup>;其次,根系生物量的增加(表 1)将会释放更多分泌物,有助于土壤 N、P 积累<sup>[57]</sup>。(2)随植被恢复,土壤有机质积累降低土壤容重和 pH 值,有利于土壤团聚体的形成和微生物活性的提高<sup>[50]</sup>,增强土壤固持养分能力和减少养分流失<sup>[58]</sup>。本研究中,0—40 cm 土壤层全 N 储量呈快-慢-快的增长特征,而全 P 储量为先慢后快特征(图 6),与植被层全 N、全 P 储量的变化速率不一致(图 2),可能与植被恢复过程不同植物群落对 N、P 吸收利用及归还策略不同有关。从 4—5 年灌草丛到 10—12 年灌木林,优势种草本植物生长周期短,枯死后快速分解释放养分,土壤 N 积累速率较快,但由于植被恢复早期土壤 P 含量低(表 2),灌木生物量大量积累,对 P 的需求量增加,土壤 P 积累速率减慢;从 10—12 年灌木林到 45—46 年马尾松针阔混交林,乔木树种增多,生物量显著增加,植物对土壤养分的需求量增大,且 45—46 年马尾松针阔混交林凋落物全 N、全 P 含量低且分解较慢,减缓了土壤 N、P 积累;从 45—46 年马尾松针阔混交林到 >90 年常绿阔叶林,群落结构和组成以常绿树种为主,凋落物分解速率加快,有利于 N、P 的归还。本研究中,0—10、10—20 cm 土层全 N 储量占 0—40 cm 土壤层全 N 储量的比例随植被恢复先增加后下降,20—30、30—40 cm 土层先下降后增加,表明随植被恢复,土壤层全 N 储量逐渐向深土层迁移和淋溶<sup>[11]</sup>;

而 0—10 cm 土层全 P 储量的比例先下降后增加,其余土层相反,是由于土壤层全 P 储量的分布可能受植物对限制性养分的需求和岩石风化作用共同影响<sup>[59]</sup>。不同植被恢复阶段土壤层全 N 储量出现“聚表”现象,主要存储于 0—10 cm 土层,因此,促进植被恢复,以提高土壤 N 固存潜力和保持土壤表层 N 库的稳定性。

#### 4.2 植被恢复对生态系统全 N、全 P 储量垂直分配格局的影响

本研究中,生态系统全 N、全 P 储量随植被恢复而增加(图 8),与周曙仡聃和黄文娟<sup>[24]</sup>、王帅<sup>[25]</sup>的研究结果基本一致。土壤层全 N、全 P 储量占生态系统全 N、全 P 储量的比例最大,但随植被恢复而下降,其次为植被层,且随植被恢复而增加(图 9),表明土壤层是各恢复阶段生态系统重要的 N、P 存储库,但随植被恢复,土壤层的 N、P 逐渐迁移到植被层;可能由于 >90 年常绿阔叶林群落趋于稳定后,植物对 N、P 的需求达到“饱和”状态<sup>[50]</sup>,增加向土壤归还以维持养分循环平衡,导致 >90 年常绿阔叶林土壤层全 N、全 P 储量的比例略高于 45—46 年马尾松针阔混交林。

生态系统全 N 储量的递增速率与土壤层全 N 储量的递增速率一致,验证了占比最大的土壤层全 N 储量对生态系统全 N 分配格局起决定性作用<sup>[60]</sup>。本研究中,45—46 年马尾松针阔混交林、>90 年常绿阔叶林生态系统全 N 储量(5429—8637 kg/hm<sup>2</sup>)低于亚热带湿润地区常绿阔叶林生态系统全 N 储量(12870 kg/hm<sup>2</sup>)<sup>[61]</sup>,生态系统全 P 储量(1362—1561 kg/hm<sup>2</sup>)远低于亚热带马尾松林和天然林生态系统全 P 储量(3730—3950 kg/hm<sup>2</sup>)<sup>[62]</sup>,主要原因在于土壤层储量的差异较大,亚热带湿润地区常绿阔叶林<sup>[61]</sup>、马尾松林和天然林<sup>[62]</sup>测定了 0—100 cm 土壤层的储量,而本研究仅测定了 0—40 cm 土壤层的储量,主要是为了反映植被恢复(凋落物和根系)对土壤层、生态系统全 N、全 P 储量的影响,但会导致土壤层、生态系统全 N、全 P 储量的估计偏低。

#### 4.3 植被恢复对生态系统各层次全 N 与全 P 含量耦合关系的影响

植物体 N、P 含量变化具有协同性,是植物适应环境的基本特征之一,也是群落演替过程中植物能稳定生长和发育的有力保障<sup>[12-13]</sup>。本研究中,不同植被恢复阶段,植被层全 N、全 P 含量之间显著正相关(图 10,图 11),表明随植被恢复,植被层 N、P 含量的变化具有相对一致性,反映了植被恢复过程植被层对 N、P 吸收的相对稳定性,即植物不仅按照一定比例吸收和利用 N、P,而且保持两者在体内的相对平衡以适应土壤环境随植被恢复的变化<sup>[21]</sup>。

植物对 N、P 的吸收利用决定了凋落物 N、P 含量,植物 N、P 协同变化可能影响凋落物 N、P 含量间的关系<sup>[14]</sup>。本研究中,凋落物层全 N、全 P 含量之间呈显著正相关关系(图 10,图 11),表明随植被恢复,凋落物 N 含量增加促进 P 含量增加,且 N、P 的归还和分解具有相对稳定的比例。此外,作为养分输入和输出端,植物和凋落物 N、P 间协同增长的斜率接近(植被层: $b=0.03$ ;凋落物层: $b=0.02$ )(图 11),且植被层与凋落物层全 N 含量之间、全 P 含量之间显著正相关(图 10),表明植物养分吸收—归还系统的稳定性<sup>[11]</sup>。凋落物层全 N 含量增加速率明显高于全 P 含量(图 11),可能与本研究地植物生长受 P 限制有关<sup>[42]</sup>,在低 P 胁迫下,植物对 P 的再吸收效率显著高于 N<sup>[42]</sup>,即植物通过提高对衰老器官 P 的重吸收以维持正常生理活动<sup>[63]</sup>。因此随植被恢复,植物对 P 的吸收量显著低于 N(表 2)。

研究表明,土壤 P 的供应限制植物对 N 的固定速率,土壤 P 含量增加,植物 N 固定速率增大,从而通过凋落物归还显著提高土壤 N 输入<sup>[64]</sup>。反之,土壤 N 的增加刺激植物根系分泌更多磷酸酶,促进土壤有机物中的酯磷键分解,从而提高土壤 P 含量<sup>[65]</sup>。本研究中,土壤 N、P 含量与植被层 N、P 含量两两之间呈显著正相关关系,土壤 N、P 含量之间呈显著正相关关系(图 10),表明土壤 N、P 含量的变化对植被层 N、P 含量具有显著的正效应,土壤 N、P 含量随植被恢复同向增加,而且两者之间具有显著的相互促进作用。此外,研究发现,土壤 N、P 对环境变化的响应不同步,土壤 P 含量的变化滞后于 N,具有相对稳定性<sup>[66]</sup>。本研究中,土壤 N、P 线性拟合斜率较低( $b=0.05$ )(图 11),表明随植被恢复,土壤 P 含量的变化滞后于 N。究其原因可能是:土壤 N 主要来源于凋落物的归还<sup>[11]</sup>,这在凋落物层全 N 含量与土壤 N 含量呈显著正相关关系中也有体现(图 10)。此外,本研究样地植物对 N 的再吸收效率低于 P<sup>[42]</sup>,导致凋落物层全 N 含量显著高于全 P 含量(图 11,

表 2), 表明凋落物对土壤 N 的归还大于 P; 而土壤 P 主要来源于岩石的风化, 随植被恢复的变化小于 N (图 11, 表 2)。

## 5 结论

随植被恢复, 植被层、0—40 cm 土壤层 N、P 储量持续递增, 凋落物层 N、P 储量先增加后略有下降, 但变化很小, 各组分 N、P 储量增长速率不同。生态系统全 N、全 P 储量随植被恢复显著增加, 不同恢复阶段生态系统全 N、全 P 均主要存储于土壤中。生态系统全 N、全 P 储量垂直分配格局明显改变, 植被层全 N、全 P 储量贡献率增加, 而土壤层全 N、全 P 储量贡献率下降, 凋落物层变化较小。植被层、凋落物层、土壤层全 N、全 P 含量之间显著正相关关系。植被层、凋落物层 N、P 间线性回归的斜率接近。此外, 土壤 P 含量的积累滞后于 N 含量。研究结果对深入理解研究区植被恢复过程中, 生态系统及植被层、凋落物层、土壤层养分的固持和分配格局具有重要意义。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] Reed S C, Yang X J, Thornton P E. Incorporating phosphorus cycling into global modeling efforts: a worthwhile, tractable endeavor. *New Phytologist*, 2015, 208(2): 324-329.
- [ 2 ] Achat D L, Augusto L, Gallet-Budynek A, Loustau D. Future challenges in coupled C-N-P cycle models for terrestrial ecosystems under global change: a review. *Biogeochemistry*, 2016, 131(1): 173-202.
- [ 3 ] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 567-575.
- [ 4 ] Ågren G I, Wetterstedt J Å M, Billberger M F K. Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 2012, 194(4): 953-960.
- [ 5 ] Finzi A C, Austin A T, Cleland E E, Frey S D, Houlton B Z, Wallenstein M D. Responses and feedbacks of coupled biogeochemical cycles to climate change: examples from terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, 9(1): 61-67.
- [ 6 ] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, Janssens I A. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 3-6.
- [ 7 ] 刘顺, 罗达, 刘千里, 张利, 杨洪国, 史作民. 川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局. *生态学报*, 2017, 37(4): 1074-1083.
- [ 8 ] 高三平. 天童常绿阔叶林不同演替阶段 N、P 化学计量学研究. 上海: 华东师范大学, 2008.
- [ 9 ] Zhang W, Liu W C, Xu M P, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Response of forest growth to C:N:P stoichiometry in plants and soils during *Robinia pseudoacacia* afforestation on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 337: 280-289.
- [ 10 ] 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.
- [ 11 ] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.
- [ 12 ] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. New Jersey: Princeton University Press, 2002.
- [ 13 ] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新. 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 222-230.
- [ 14 ] 赵畅, 龙健, 李娟, 廖洪凯, 刘灵飞, 张明江, 华健. 茂兰喀斯特原生林不同坡向及分解层的凋落物现存量 and 养分特征. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 296-303.
- [ 15 ] 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.
- [ 16 ] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [ 17 ] Yang Y, Liu B R, An S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China. *Catena*, 2018, 166: 328-338.
- [ 18 ] 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.
- [19] Zhang G Q, Zhang P, Peng S Z, Chen Y M, Cao Y. The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 11754.
- [20] 詹书侠, 陈伏生, 胡小飞, 甘露, 朱友林. 中亚热带丘陵红壤区森林演替典型阶段土壤氮磷有效性. *生态学报*, 2009, 29(9): 4673-4680.
- [21] 秦海, 李俊祥, 高三平, 李铖, 李蓉, 沈兴华. 中国 660 种陆生植物叶片 8 种元素含量特征. *生态学报*, 2010, 30(5): 1247-1257.
- [22] Deng L, Shangguan Z P. Afforestation drives soil carbon and nitrogen changes in China. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(1): 151-165.
- [23] 刘玉林, 朱广宇, 邓蕾, 陈磊, 上官周平. 黄土高原植被自然恢复和人工造林对土壤碳氮储量的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2163-2172.
- [24] 周曙屹, 黄文娟. 鼎湖山自然保护区不同演替系列森林生态系统的磷平衡. *生态科学*, 2014, 33(5): 1030-1034.
- [25] 王帅. 海南岛不同类型森林生态系统氮储量研究. 海口: 海南大学, 2015.
- [26] 王博, 段玉玺, 王伟峰, 李晓晶, 刘宗奇. 库布齐东段不同植被恢复阶段荒漠生态系统碳氮储量及分配格局. *生态学报*, 2019, 39(7): 2470-2480.
- [27] Feng C, Ma Y, Fu S L, Chen H Y H. Soil carbon and nutrient dynamics following cessation of anthropogenic disturbances in degraded subtropical forests. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(8): 2457-2467.
- [28] 黄俊. 红壤侵蚀区马尾松—芒萁群落恢复对氮循环过程的影响. 福州: 福建师范大学, 2019.
- [29] 赵威, 李亚鸽, 亓琳, 李琳, 王馨. 豫西丘陵坡地弃耕农田植被演替对土壤碳、氮库的影响. *生态学报*, 2018, 38(19): 7016-7025.
- [30] Xu C H, Xiang W H, Gou M M, Chen L, Lei P F, Fang X, Deng X W, Ouyang S. Effects of forest restoration on soil carbon, nitrogen, phosphorus, and their stoichiometry in Hunan, Southern China. *Sustainability*, 2018, 10(6): 1874-1874.
- [31] Xu H W, Qu Q, Li P, Guo Z Q, Wulan E, Xue S. Stocks and stoichiometry of soil organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus after vegetation restoration in the Loess Hilly Region, China. *Forests*, 2019, 10(1): 27-27.
- [32] 钟庸. 不同林龄橡胶人工林磷循环特征的比较研究. 海口: 海南大学, 2010.
- [33] 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 CO<sub>2</sub>. *Nature*, 2006, 440(7086): 922-925.
- [34] Demenois J, Rey F, Ibanez T, Stokes A, Carrionde F. Linkages between root traits, soil fungi and aggregate stability in tropical plant communities along a successional vegetation gradient. *Plant and Soil*, 2018, 424(1/2): 319-334.
- [35] Huang F F, Zhang W Q, Gan X H, Huang Y H, Guo Y D, Wen X Y. Changes in vegetation and soil properties during recovery of a subtropical forest in South China. *Journal of Mountain Science*, 2018, 15(1): 46-58.
- [36] Ouyang S, Xiang W H, Wang X P, Zeng Y L, Lei P F, Deng X W, Peng C H. Significant effects of biodiversity on forest biomass during the succession of subtropical forest in south China. *Forest Ecology and Management*, 2016, 372: 291-302.
- [37] Xiang W H, Zhou J, Ouyang S, Zhang S L, Lei P F, Li J X, Deng X W, Fang X, Forrester D I. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern China. *European journal of forest research*, 2016, 135(5): 963-979.
- [38] 辜翔, 张仕吉, 刘兆丹, 李雷达, 陈金磊, 王留芳, 方晰. 中亚热带植被恢复对土壤有机碳含量、碳密度的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 595-608.
- [39] 郑路, 卢立华. 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. *西北林学院学报*, 2012, 27(1): 63-69.
- [40] 李尚益, 方晰, 陈金磊, 李雷达, 辜翔, 刘兆丹, 张仕吉. 人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响. *生态学报*, 2018, 38(17): 6111-6124.
- [41] 刘雯雯, 项文化, 田大伦, 闫文德. 区域尺度杉木生物量通用相对生长方程整合分析. *中南林业科技大学学报*, 2010, 30(4): 7-14.
- [42] 陈婵, 张仕吉, 李雷达, 刘兆丹, 陈金磊, 辜翔, 王留芳, 方晰. 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2019, 43(8): 658-671.
- [43] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978.
- [44] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2020.
- [45] Cheng X P, Kiyoshi U, Tsuyoshi H, Shao P Y. Height growth, diameter-height relationships and branching architecture of *Pinus massoniana* and *Cunninghamia lanceolata* in early regeneration stages in Anhui Province, eastern China: effects of light intensity and regeneration mode. *Forestry Studies in China*, 2011, 13(1): 1-12.
- [46] Peng W X, Song T Q, Zeng F P, Wang K L, Du H, Lu S Y. Relationships between woody plants and environmental factors in karst mixed evergreen-deciduous broadleaf forest, southwest China. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(1): 890-896.
- [47] Li Q X, Jia Z Q, Liu T, Feng L L, He L X Z. Effects of different plantation types on soil properties after vegetation restoration in an alpine sandy

- land on the Tibetan Plateau, China. *Journal of Arid Land*, 2017, 9(2): 200-209.
- [48] 杜有新, 潘根兴, 李恋卿, 胡忠良, 王新洲. 黔中喀斯特山区退化生态系统生物量结构与 N、P 分布格局及其循环特征. *生态学报*, 2010, 30(23): 6338-6347.
- [49] 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.
- [50] Chen C, Fang X, Xiang W H, Lei P F, Ouyang S, Kuzyakov Y. Soil-plant co-stimulation during forest vegetation restoration in a subtropical area of southern China. *Forest Ecosystems*, 2020, 7(1): 32-32.
- [51] 黄宗胜, 喻理飞, 符裕红, 杨瑞. 茂兰退化喀斯特森林植被自然恢复中生态系统碳吸存特征. *植物生态学报*, 2015, 39(6): 554-564.
- [52] 陈金磊, 张仕吉, 李雷达, 辜翔, 刘兆丹, 王留芳, 方晰. 亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分特征. *生态学报*, 2020, 40(12): 4073-4086.
- [53] 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.
- [54] 毕建华. 辽宁省森林生态系统碳、氮、磷的空间分布及化学计量特征. 沈阳: 沈阳大学, 2018.
- [55] Kavvadias V A, Alifragis D, Tsiontsis A, Brofas G, Stamatelos G. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management*, 2001, 144(1/3): 113-127.
- [56] Bi X, Li B, Fu Q, Fan Y, Ma L X, Yang Z H, Nan B, Dai X H, Zhang X S. Effects of grazing exclusion on the grassland ecosystems of mountain meadows and temperate typical steppe in a mountain-basin system in Central Asia's arid regions, China. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 254-263.
- [57] 李怡, 韩国栋. 放牧强度对内蒙古大针茅典型草原地下生物量及其垂直分布的影响. *内蒙古农业大学学报*, 2011, 32(2): 89-92.
- [58] Bienes R, Marques M J, Sastre B, García-Díaz A, Ruiz-Colmenero M. Eleven years after shrub revegetation in semiarid eroded soils. Influence in soil properties. *Geoderma*, 2016, 273: 106-114.
- [59] 唐立涛, 刘丹, 罗雪萍, 胡雷, 王长庭. 青海省森林土壤磷储量及其分布格局. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1091-1103.
- [60] Quideau S A, Chadwick O A, Benesi A, Graham R C, Anderson M A. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma*, 2001, 104(1/2): 41-60.
- [61] 徐丽, 何念鹏. 中国森林生态系统氮储量分配特征及其影响因素. *中国科学: 地球科学*, 2020, 50(10): 1374-1385.
- [62] 林开森. 亚热带米槠人促林碳、氮、磷积累特征及土壤磷素有效性分级研究. 福州: 福建师范大学, 2015.
- [63] Hu Y F, Shu X Y, He J, Zhang Y L, Xiao H H, Tang X Y, Gu Y F, Lan T, Xia J G, Ling J, Chen G D, Wang C Q, Deng L J, Yuan S. Storage of C, N and P affected by afforestation with *Salix cupularis* in an alpine semiarid desert ecosystem. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(1): 188-198.
- [64] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [65] Spohn M. Element cycling as driven by stoichiometric homeostasis of soil microorganisms. *Basic and Applied Ecology*, 2016, 17(6): 471-478.
- [66] 王维奇, 曾从盛, 钟春棋, 仝川. 人类干扰对闽江河口湿地土壤碳、氮、磷生态化学计量学特征的影响. *环境科学*, 2010, 31(10): 2411-2416.