

DOI: 10.5846/stxb202204231117

朱德煌, 王金燕, 黄慧婷, 刘金福. 闽楠林土壤-凋落物-叶片碳氮磷生态化学计量对人为干扰的响应. 生态学报, 2023, 43(12): 5050-5059.

Zhu D H, Wang J Y, Huang H T, Liu J F. Responses of C, N, P ecological stoichiometry of soil, litter, and leaf in the *Phoebe bournei* forests to human disturbances. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 5050-5059.

闽楠林土壤-凋落物-叶片碳氮磷生态化学计量对人为干扰的响应

朱德煌^{1,2,3,*}, 王金燕¹, 黄慧婷¹, 刘金福^{2,3}

1 武夷学院生态与资源工程学院, 南平 354300

2 福建省高校生态与资源统计重点实验室, 福州 350002

3 福建农林大学林学院, 福州 350002

摘要: 干扰是影响森林生态系统稳定性和功能的重要因子, 干扰程度直接影响天然林的生长进而影响其生态系统能量流动和养分循环过程, 为此开展干扰对天然林生态系统影响研究, 对于揭示干扰对天然林生态系统养分平衡特征机制具有重要意义。以福建两种人为干扰模式下(重度干扰和轻度干扰)闽楠林为研究对象, 通过分析“土壤-凋落物-叶片”三个组分化学计量特征, 结合养分利用效率、养分再吸收效率、内稳态理论解析干扰对闽楠林养分资源利用策略和生态适应。结果表明: (1) 两种干扰模式下, 叶片 C、N、P 含量均显著高于其土壤和凋落物, 且三个组分中 N 和 P 含量均表现出重度干扰显著高于轻度干扰, 但三个组分 C/N、C/P 和 N/P 呈现轻度干扰显著高于其重度干扰。(2) 闽楠林叶片 N、P 养分利用效率表现出: 重度干扰 < 轻度干扰, 但 P 再吸收效率则是重度干扰高于轻度干扰, 且两种干扰模式下 P 养分利用效率和再吸收效率显著高于 N。(3) 随干扰强度的增加, 闽楠林叶片 N 呈现内稳态弱, 而叶片 P 的内稳态强以适应低 P 环境。(4) 凋落物与叶片两组分 P、C/P、N/P 存在显著正相关关系, 土壤 C/N 分别与叶片 P、C/P、N/P 以及凋落物 P、C/N 和 C/P 存在显著相关关系。闽楠林化学计量特征对干扰的响应结果表明, 干扰延缓闽楠林生态系统的能量流动和养分循环过程。

关键词: 干扰; 闽楠; 凋落物-土壤-叶片; 生态化学计量

Responses of C, N, P ecological stoichiometry of soil, litter, and leaf in the *Phoebe bournei* forests to human disturbances

ZHU Dehuang^{1,2,3,*}, WANG Jinyan¹, HUANG Huiting¹, LIU Jinfu^{2,3}

1 College of Ecology and Resources Engineering, Wuyi University, Nanping 354300, China

2 Key Laboratory of Fujian Universities for Ecology and Resource Statistics, Fuzhou 350002, China

3 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Disturbance is an important factor affecting the stability and function of forests ecosystem. The degree of disturbance directly affects the growth of the trees, energy flow and nutrient cycle process in the forest ecosystem. It is significant to study the ecological stoichiometry of the disturbance in natural forest ecosystem, and to reveal the mechanism of disturbance on the characteristics of nutrient balance in the natural ecosystem. Two human disturbances (e.g., severe disturbance and mild disturbance) in the *Phoebe bournei* forest of Fujian Province were selected. The ecological stoichiometric characteristics of soil, litter, and leaf were analyzed. The ecological adaptation and nutrient utilization strategy of the *P. bournei* forest responding to the disturbances were estimated by nutrient use efficiency, nutrient resorption

基金项目: 福建自然科学基金项目(2021J05248); 南平市自然科学基金项目(N2021J006); 福建省高校生态与资源统计重点实验室开放课题项目(PTJH17011-5)

收稿日期: 2022-04-23; **网络出版日期:** 2023-02-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zdh0032008@126.com

efficiency, and the homeostasis. The results showed that: (1) the C, N, and P contents of the leaf were significantly higher than that of the soil and litter under both disturbances, and the N and P contents in the three components of the severe disturbance were significantly higher than those of the mild disturbance, but the ratios of C/N, C/P and N/P in the three components of the mild disturbance were higher than those of the severe disturbance. (2) Leaf N, P nutrient use efficiency of the severe disturbance were lower than that of the mild disturbance, but P resorption efficiency of the severe disturbance were higher than that of the mild disturbance, and P nutrient use efficiency and resorption efficiency were significantly higher than N under both disturbances. (3) With the influence of disturbance, the leaf N had weak stability, but the leaf P had strong stability to adapt to a low P environment. (4) There was a significantly positive correlation between P, C/N, N/P of litter and leaf components. The P, C/N, and N/P of leaf, and P, C/N and C/P of litter were significantly correlated with C/N of soil. The response of stoichiometric characteristics of the *P. bournei* forest to disturbances showed that disturbance delayed the energy flow and nutrient cycle process of the *P. bournei* forest ecosystem.

Key Words: disturbance; *Phoebe bournei*; litter-soil-leaf; ecological stoichiometry

生态化学计量学是整合生态学、生物学、化学等学科以反映有机体在生长过程中对养分资源的利用和分配状况,尤其是碳(C)、氮(N)、磷(P),其化学计量是表征有机体生长的状况^[1-3]。生态化学计量的研究对解析植物的生态进化和对资源利用策略具有重要意义。

生态化学计量在“土壤-凋落物-叶片”某一组分或几个组分的研究,有助于理解养分元素的关系和分配特征,阐述植物对环境的适应能力^[4-6]。凋落物中 C、N、P 的分配直接影响植物养分吸收和利用效率^[6]。土壤 N、P 元素是限制植物生长的关键因素^[7-8],而凋落物化学计量比显著影响其分解速率和养分的释放,尤其凋落物 C/N 决定其分解的快慢,进而影响林下土壤养分的有效性和 C 的固定能力^[9-10],但植物叶片的化学计量比可表征植物资源限制状况^[11-12]。植物体内养分元素的内稳态反映植物对环境变化的适应策略,尤其是外界环境比如土壤养分的变化,而植物养分总体呈现 N 比 P 更强内稳态^[13]。

闽楠(*Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang)被称为“楠木”,是樟科楠属的常绿乔木,是国家二级保护珍稀濒危物种^[14-15],主要分布在福建、江西、贵州等省份海拔 200—1000 m 区域。由于对闽楠生态学特性的了解,使得闽楠被广泛种植和使用。随着经济的发展,我国天然林受不同程度的干扰(比如:大规模土地的征用、旅游开发、森林砍伐等),进而直接影响其生态系统功能的稳定性^[16-17],其中人为干扰中旅游的发展对天然林的破坏往往被忽略,而干扰改变环境的异质性,进而影响群落构建和生态系统功能^[18-20]。干扰也是限制闽楠生长的重要因素。研究发现在不同干扰条件下闽楠林表现出不同群落结构和物种多样性,干扰强度越大,闽楠林的多样性指数越低^[21]。可见,干扰显著影响闽楠林生态系统生态功能,但目前对闽楠研究主要集中碳储量^[22-23]、凋落物分解^[24]、养分特征^[25-26]、群落特征^[21]等方面,对于干扰影响天然闽楠林的养分吸收利用的研究较少且其机制仍不清楚。为此,本研究选择两种不同人为干扰的天然闽楠林作为对比,研究闽楠林“土壤-凋落物-叶片”三个组分的化学计量特征以及各组分间的关联性,探讨在不同干扰模式下闽楠林对养分资源利用策略的差异性,进一步分析在不同干扰模式下闽楠林生态系统各组分养分动态平衡关系,为保护和管理闽楠林提供科学依据。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况与样地设置

闽楠林风景区(117°50′48.01″, 27°23′11.55″N),位于福建省南平市,是国家级重点生态公益林保护区。该区域是典型的亚热带季风气候,年均温为 18.1℃,年均降水量为 1500—1700 mm,全区无霜期高达 282 d^[22]。此区域的平均海拔为 190.5 m,森林面积 7.67 hm²。在风景区分布近万株大小不一的珍稀闽楠,被誉为南水村的“风水林”,其中闽楠最大树干直径为 3 m,高度高达 30 m,且树龄为 800 a。

由于近年旅游开发以及居民采集山野菜等人为活动的影响,闽楠林受到不同程度的破坏。为了分析人为干扰对闽楠林生长的影响,选择轻度干扰和重度干扰的模式(图 1),其中轻度干扰是远离居民区,但当地居民采集山野菜等经过此区域对生态环境造成一定的干扰,该区域受干扰时间较短且存在乔木、灌木及部分未利用地,接近原始林状态,而重度干扰位于靠近居民区和受旅游开发的影响且几乎常年受人为干扰影响,受干扰面积较大且时间较长。本实验采用一个随机实验设计,每种干扰模式设置 2 个 20 m×20 m 样地,再把每个 20 m×20 m 分成 4 个 10 m×10 m 小样方,总共 16 个小样方,面积共 1600 m²,并普查样方内物种组成、乔木和灌木的胸径(DBH)和树高(H)、草本的盖度以及样地地理环境等信息(表 1)。

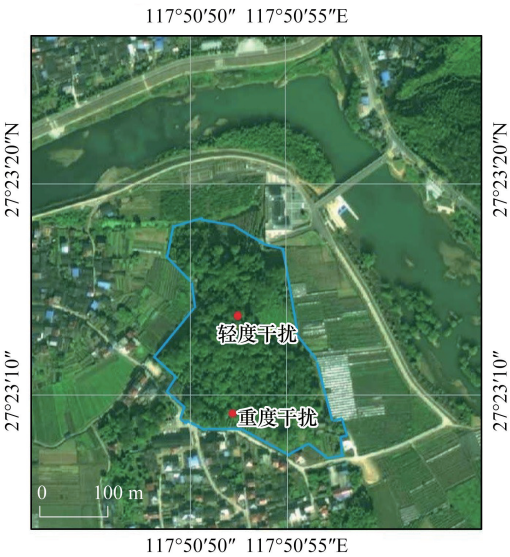


图 1 研究区域示意图

Fig.1 Schematic diagram of the study area

表 1 样地的基本信息

Table 1 The general information of sample plot

干扰类型 Disturbance types	样地面积 Plot area/m ²	坡向 Slope	郁闭度 Canopy density	胸径 DBH/cm	土壤质地 Soil texture	土壤养分 Soil nutrients/(g/kg)
轻度干扰 Mild disturbance	800	西北坡	0.70—0.80	12.47±0.64	黄壤	有机质:53.26±9.56; 全氮:1.99±0.81; 全磷:0.92±0.18; 全钾:27.20±5.73
重度干扰 Severe disturbance	800	东北坡	0.50—0.65	11.83±0.44	黄壤	有机质:54.12±9.14; 全氮:2.21±0.75; 全磷:1.12±0.28; 全钾:39.24±7.14

DBH: Diameter at breast height

1.2 样品的采集与测定

2021 年 7 月在研究区在每块样地内随机选 12 株生长良好的闽楠,分别在东西南北方向采集当月成熟、完整的叶片 100 g,共收集 48 份新鲜叶片样品,同时每个样方随机设置 3 个 1m×1m 的凋落物网,等月底收集其凋落物,去除被虫咬或不完整的叶片凋落物,每个凋落物网收集其凋落物 100 g,共 48 份凋落物样品。在每块样地中每个小样方随机选 3 个点在土壤 0—20 cm 和 20—40 cm 分别采集土样各 1000 g,共计土壤样品 96 份。收集新鲜的叶片,先在烘箱 105°进行杀青 1 h,然后在 80°进行烘干 72 h 直至恒重。收集的凋落物在烘箱 80°烘干 72 h 直至恒重。烘干的叶片和凋落物进行研磨、粉碎,过 2 mm 筛,采集的土样先自然风干,研磨和过 2 mm 筛,装袋待测其 C、N 和 P 元素。土壤、叶片和凋落物的有机碳采用重铬酸钾氧化-外加热法、全氮采用凯氏定氮法、全磷采用钼锑抗比色法,具体测定过程参照“森林土壤分析方法”^[27]。

1.3 数据统计分析

凋落物、土壤和叶片的 C、N 和 P 含量及其化学计量比,以均值和标准误差表示,采用 Sigmaplot 14.0 软件绘制不同组分的化学养分含量及其计量比。运用单因素方差分析(one-Way ANOVA)同一干扰模式下不同组分不同干扰模式下一组分同一化学计量特征的差异性(P<0.05)。采用 Pearson 分析“土壤-凋落物-叶片”两两组分间 C、N 和 P 含量及其化学计量比的相关性。

养分利用效率(NUE)表征植物从土壤养分(比如,N 和 P)的获取能力以及对其资源的利用状况,其公式

采用 Chapin 指数^[28],具体如下:

$$\text{NUE} = \frac{M}{S_p} = \frac{M}{M \times C_i} = \frac{1}{C_i} \quad (1)$$

式中, S_p 为植物养分贮量 (hm^2/k), M 为植物生物量 (hm^2/k), C_i 为植物 N 或 P 的含量 (g/kg)。

养分再吸收效率 (NRE) 指植物从凋落物获取养分并转移到新生组织时养分的利用效率^[29]。计算植物氮再吸收效率 (NRE_N)、磷再吸收效率 (NRE_P) 公式如下:

$$\text{NRE} = \left(1 - \frac{Nu_{\text{senesced}}}{Nu_{\text{green}}} \right) \times 100 \quad (2)$$

式中, NRE 为养分再吸收效率 (%), Nu_{senesced} 为植物凋落物 N 或 P 含量 (g/kg), Nu_{green} 为植物新鲜叶片 N 或 P 含量 (g/kg)。

养分利用效率和养分再吸收效率在不同干扰模式下的差异性,采用单因素方差分析和最小显著差异法 (LSD, Least Significant Different) 进行分析,并运用 Sigmaplot 14.0 软件作图。

植物内稳态表征植物在生长过程中随环境变化而保持自身化学养分稳定性的能力^[30],其拟合公式如下:

$$y = ax + b \quad (3)$$

式中, y 代表叶片 N 或 P 含量 (g/kg), x 代表土壤 N 或 P 含量 (g/kg), a 为斜率, b 为截距。当 $a=0$ 时,植物的生长随环境变化表现出体内的养分绝对的稳定性,即植物体内养分不受土壤养分变化的影响;当 $a \neq 0$ 时,植物在生长过程中体内养分随环境变化而变化,进而呈现植物体内的养分弱稳态。

2 结果与分析

2.1 闽楠林“土壤-凋落物-叶片”的 C、N、P 含量及其化学计量比

干扰对闽楠 C、N、P 化学计量特征影响显著 (图 2)。同一干扰模式下三个组分的 C、N 含量表现为:叶片 > 凋落物 > 土壤,而 P 含量表现为:叶片 > 土壤 > 凋落物。在两种干扰模式下,三个组分中叶片和凋落物 C/N 显著高于其土壤,而凋落物 C/P 和 N/P 显著高于其叶片和土壤,土壤 C/P 和 N/P 在三个组分中最低。

两种干扰模式下同一组分的有机碳无显著差异,重度干扰下三个组分 N 含量 (叶片 (17.26 ± 0.28) g/kg , 凋落物 (15.73 ± 0.26) g/kg , 土壤 (1.78 ± 0.11) g/kg) 显著高于轻度干扰 (叶片 (16.85 ± 0.29) g/kg , 凋落物 (14.83 ± 0.24) g/kg , 土壤 (1.45 ± 0.11) g/kg)。重度干扰下三个组分 P 含量均显著高于轻度干扰,而重度干扰同一组分 C/N 显著低于其轻度干扰。除了土壤 N/P 之外,三个组分中 C/P 和 N/P 均呈现轻度干扰显著高于其重度干扰。

2.2 不同干扰模式下闽楠林 N 和 P 利用效率和再吸收效率

在不同干扰模式下,闽楠林 N、P 利用效率和再吸收效率存在不同的变化规律。轻度干扰的闽楠林 N 利用效率与重度干扰无显著差异且均小于 100,但 P 利用效率表现为:轻度干扰 (731.62 ± 31.22) > 重度干扰 (525.79 ± 13.24)。总体上,不同干扰模式下, P 利用效率高于 N (图 3)。重度干扰下 P 再吸收效率 (53.76 ± 1.65) 显著高于轻度干扰 (42.47 ± 2.38),但 N 再吸收效率在两种干扰模式下存在无显著差异,均低于 15% (图 4)。总之,两种干扰模式下 P 再吸收效率显著高于 N。

2.3 闽楠林下土壤养分与其生长的关系

随着干扰的影响,闽楠林叶片 N、P 含量呈现不同的稳态。由图 5 可知,随着林下土壤 N 和 P 含量的增加,叶片 N 含量呈现增加的趋势,其回归的斜率为 0.26 和 0.83,表明随着干扰的影响,闽楠林叶片 N 的内稳态较弱,但叶片 P 含量未存在大幅度的变化趋势,进一步表明闽楠林叶片 P 含量呈现出较高内稳态,即不随土壤 N 和 P 含量的变化而变化。

2.4 闽楠林“凋落物-土壤-叶片”的 C、N、P 和化学计量比的相关性

通过 Pearson 相关性分析发现,由表 2 可知,叶片 C 与凋落物 N 和 P、凋落物 P 与叶片 P 存在显著正相关

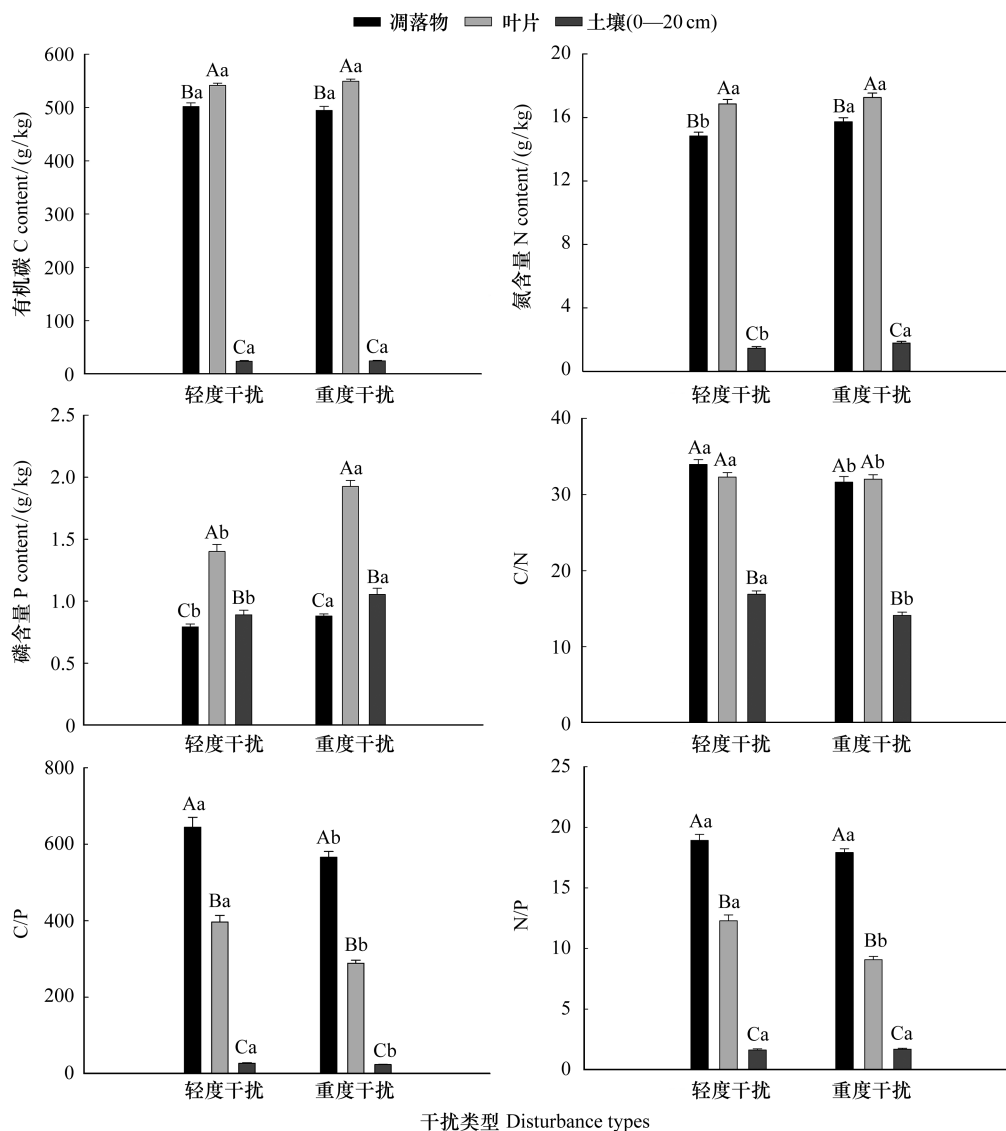


图 2 不同干扰模式下闽楠林土壤-凋落物-叶片 C、N 和 P 含量及 C/N、C/P 和 N/P (均值±标准误差)

Fig.2 The contents of C, N and P and C/N, C/P and N/P (mean±SE) in soil, litter, and leaf components of *Phoebe bournei* forests in different disturbance types

不同大写字母代表同一干扰不同组分的差异,不同小写字母代表不同干扰同一组分的差异

关系($P<0.05$)。凋落物 C/P 和 N/P 分别与叶片 C/P 和 N/P 呈显著正相关($P<0.05$),但与凋落物 P 和叶片 C/P 和 N/P 呈显著负相关($P<0.05$)。土壤 C/N 分别与叶片 P 以及凋落物 N、P 呈显著负相关,而与叶片 C/P 和 N/P 以及凋落物 C/N 和 C/P 存在显著正相关关系(表 3,表 4)。叶片 C/P 均与土壤 N 和 P 呈现显著负相关关系,其相关系数分别为-0.33 和-0.34($P<0.05$)(表 3)。

3 讨论

3.1 不同干扰模式下闽楠林“土壤-凋落物-叶片”C、N 和 P 含量

不同干扰模式下闽楠林均呈现出叶片 C、N 和 P 含量在三个组分中最高,可见干扰对闽楠林叶片营养影响最小,反而有助于叶片养分的积累。两种干扰模式下,闽楠林的有机碳表现较为稳定,尤其是叶片 C 含量均高于 540 g/kg,高于其全球植物(464 g/kg)和我国东部南北样地植物(480 g/kg)的平均值^[11,31],说明闽楠

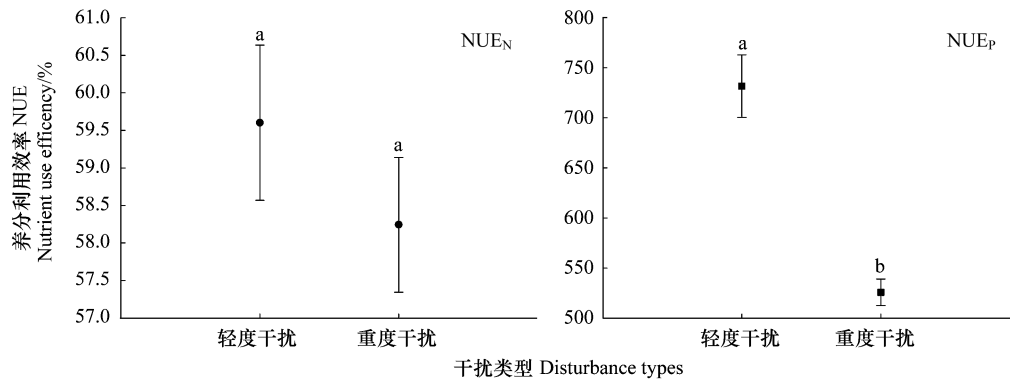


图3 不同干扰模式下闽楠林叶片 N 和 P 利用效率

Fig.3 Utilization efficiency of N and P contents of leaves of *Phoebe bournei* forests in different disturbance types

不同小写字母代表不同干扰模式下同一养分利用效率的差异

林叶片 C 储量较强。重度干扰叶片和土壤 N 和 P 含量均高于轻度干扰,可能随着干扰的影响,闽楠林生长需要更多酶、氨基酸等富含 N 和 P 物质参与林木生长代谢过程^[32],表明干扰减缓闽楠林的 N 和 P 元素循环。除了重度干扰下叶片 P 含量(1.93 g/kg)之外,闽楠林叶片 N 和 P 含量均低于全球陆地植物(N:20.1 g/kg, P:1.99 g/kg)和我国植物的平均值(N:20.2 g/kg, P:1.5 g/kg)^[31,33],这与在干扰下闽楠林 N 和 P 元素再吸收效率较低有关。

凋落物的输入和分解直接影响生态系统养分循环的过程和能量流动^[9,34]。凋落物 N 和 P 含量均在两种干扰中存在显著差异,除了轻度干扰的 P 含量外,其 N 和 P 含量均高于全球植物凋落物(N:10.9 g/kg)和 P(0.85 g/kg)的平均值^[35],表明干扰模式下闽楠林 N 和 P 利用效率高,进一步证实闽楠林在干扰条件下仍表现出对环境较强的适应能力。研究发现,当凋落物 N>10 g/kg 和 P>0.8 g/kg 时,表明凋落物 N 和 P 养分被叶片完全吸收^[36],在本研究中发现闽楠林凋落物 N 和 P 均未被叶片完全吸收,进而延缓闽楠林生态系统 N 和 P 养分的流动,导致林下对 N 和 P 元素再吸收效率较低。两种干扰模式下,凋落物 C 含量高于我国中亚热带阔叶林^[37]和北方针叶林^[5],也反映干扰下闽楠林凋落物 C 储量较强。

土壤是生态系统重要的碳库^[38]。在重度干扰和轻度干扰下,其林下土壤表层有机质含量分别为 42.33 g/kg 和 40.91 g/kg,可见干扰有助于闽楠林下土壤有机质的累积。林下土壤的 N 和 P 均呈现重度干扰显著高于轻度干扰,即随干扰程度增加而增加,林下土壤养分最大程度满足林木生长的需要,这与重度干扰叶片 N 和 P 高于轻度干扰结果一致,也解释植物叶片 N 和 P 含量的变化^[37,39]。闽楠林下土壤 P 均低于 5 g/kg,即呈现 P 限制,这与我国南方土壤呈现磷缺乏状况一致^[40]。总之,随干扰强度的增加,减少土壤养分的流失进而延缓其养分循环的过程。

3.2 不同干扰模式下闽楠林“土壤-凋落物-叶片”C、N 和 P 化学计量比特征

叶片化学计量特征则表征植物的生长状况^[41]。本研究发现随着干扰程度的增加,叶片 C/N 和 C/P 呈现

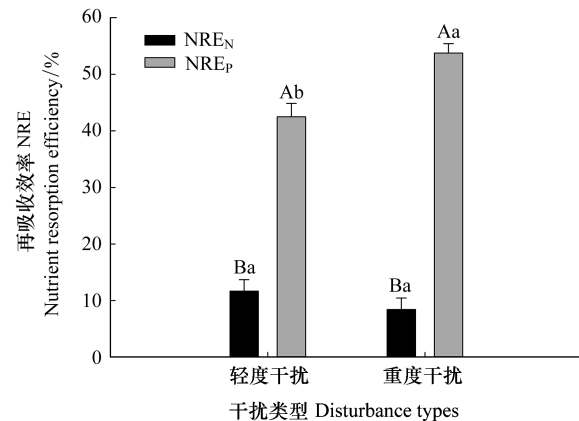


图4 不同干扰模式下闽楠林叶片 N 和 P 再吸收效率

Fig.4 Resorption efficiency of N and P contents of leaves of *Phoebe bournei* in different disturbance types

不同大写字母代表同一干扰模式下 N 和 P 再吸收效率的差异性,不同小写字母代表不同干扰模式下同一养分再吸收效率的差异性

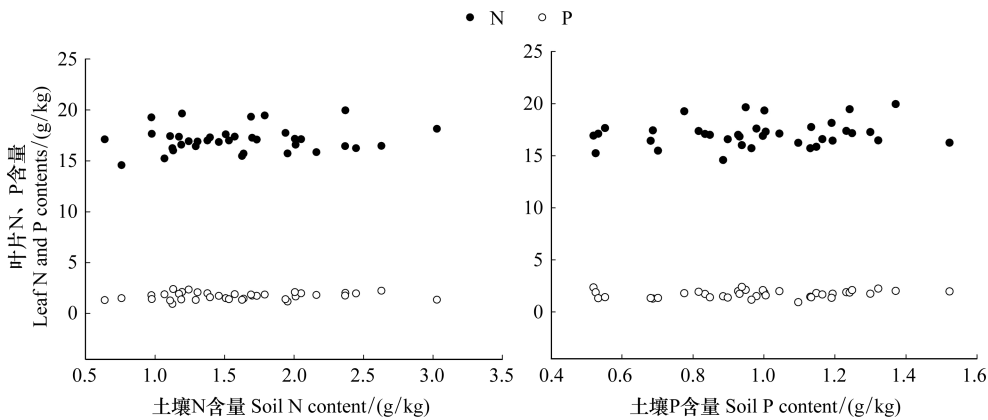


图5 闽楠林叶片 N、P 含量内稳性与土壤 N、P 含量的关系

Fig.5 The relationship between the homeostasis of leaf N and P of *Phoebe bournei* forests and soil N and P contents

表2 闽楠林叶片与凋落物两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between C, N, P and stoichiometric ratio in leaf and litter components of *Phoebe bournei* forests

	叶片碳 Leaf C	叶片氮 Leaf N	叶片磷 Leaf P	叶片碳氮比 Leaf C/N	叶片碳磷比 Leaf C/P	叶片氮磷比 Leaf N/P
凋落物碳 Litter C	-0.03	-0.16	-0.12	0.13	0.15	0.09
凋落物氮 Litter N	0.52 **	0.12	0.21	0.12	-0.19	-0.24
凋落物磷 Litter P	0.37 *	0.18	0.40 *	-0.01	-0.40 *	-0.41 *
凋落物碳氮比 Litter C/N	-0.38 *	-0.21	-0.26	0.03	0.27	0.26
凋落物碳磷比 Litter C/P	-0.28	-0.22	-0.41 *	0.07	0.44 **	0.42 **
凋落物氮磷比 Litter N/P	-0.03	-0.14	-0.36 *	0.10	0.38 *	0.36 *

** 代表非常显著相关 ($P<0.01$), * 代表显著相关 ($P<0.05$)

表3 闽楠林叶片与土壤两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between C, N, P and stoichiometric ratio in leaf and soil components of *Phoebe bournei* forests

	叶片碳 Leaf C	叶片氮 Leaf N	叶片磷 Leaf P	叶片碳氮比 Leaf C/N	叶片碳磷比 Leaf C/P	叶片氮磷比 Leaf N/P
土壤有机碳 Soil C	-0.03	0.05	0.07	-0.05	-0.14	-0.12
土壤全氮 Soil N	0.06	0.03	0.28	0.01	-0.33 *	-0.34 *
土壤全磷 Soil P	0.09	0.20	0.31	-0.13	-0.34 *	-0.31
土壤碳氮比 Soil C/N	-0.15	-0.02	-0.53 **	-0.04	0.54 **	0.57 **
土壤碳磷比 Soil C/P	-0.15	-0.18	-0.28	0.10	0.23	0.21
土壤氮磷比 Soil N/P	-0.01	-0.18	0.08	0.16	-0.11	-0.16

** 代表非常显著相关 ($P<0.01$), * 代表显著相关 ($P<0.05$)

表4 闽楠林凋落物与土壤两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between C, N, P and stoichiometric ratio in litter and soil components of *Phoebe bournei* forests

	凋落物碳 Litter C	凋落物氮 Litter N	凋落物磷 Litter P	凋落物碳氮比 Litter C/N	凋落物碳磷比 Litter C/P	凋落物氮磷比 Litter N/P
土壤有机碳 Soil C	0.13	0.12	0.05	-0.01	0.01	0.03
土壤全氮 Soil N	0.01	0.27	0.25	-0.20	-0.20	-0.10
土壤全磷 Soil P	0.11	0.28	0.18	-0.15	-0.11	-0.01
土壤碳氮比 Soil C/N	0.16	-0.38 *	-0.44 **	0.39 *	0.42 **	0.26
土壤碳磷比 Soil C/P	0.06	-0.19	-0.17	0.19	0.17	0.06
土壤氮磷比 Soil N/P	-0.10	0.07	0.12	-0.11	-0.13	-0.11

** 代表非常显著相关 ($P<0.01$), * 代表显著相关 ($P<0.05$)

下降的趋势,可能是植物 C 同化和养分差异化吸收,导致 C 不是植物生长的限制因子,可见闽楠林叶片 C/N 和 C/P 主要受其 N 和 P 含量的影响,且其比值均高于全球植物叶片的平均值(C/N:22.5 和 C/P:232)^[11,33]。闽楠林随着干扰程度增加,叶片 N 和 P 含量显著增加,进而导致叶片 C/N 和 C/P 下降。叶片 N/P 随着干扰的加剧,呈现降低的趋势,但其值均低于全球植物叶片(11.0)和中国植物叶片(14.4)的平均水平^[11],主要因为林下土壤 P 相对较为缺乏。研究发现,当植物叶片 N/P<14 时,植物呈现 N 限制^[42],可见在受干扰影响下闽楠林生长可能受 N 限制。

凋落物叶片 C/N、C/P 和 N/P 随着干扰程度增加均呈现显著减少的趋势,尤其凋落物 P 含量随干扰而显著增加,导致 C/P 和 N/P 显著下降,这与 P 再吸收效率随干扰增加而增加一致。凋落物 C/N 表征分解速率快慢的重要指标,其值越低对应较高分解速率^[9]。研究发现,当凋落物 N/P>25 或 P<0.22 g/kg 时,凋落物分解易受 P 限制^[10]。本研究中,不同干扰程度下调落物 N/P 均低于 25,表明闽楠林凋落物分解时受 P 限制小,并随干扰程度加剧逐渐减小。

土壤 C、N、P 化学计量比是表征土壤养分状况的指标^[7]。两干扰模式下土壤 C:N:P(重度干扰 60:4:1,轻度干扰 69:4:1)均低于全球生态系统土壤(186:13:1)^[43]和我国土壤(134:9:1)^[8]的平均值,表明干扰改变土壤 C、N、P 养分的分配比例。本研究中,土壤 C/N 和 C/P 随干扰程度加剧均呈现显著减少,重度干扰林下土壤 N 和 P 含量均较轻度干扰显著的增加,导致其土壤 C/N 和 C/P 下降。随着干扰程度的增加,闽楠林对 N 和 P 养分利用效率呈下降趋势,但重度干扰 P 再吸收效率较轻度干扰高,进一步表明干扰增强有助于提高闽楠林对叶片 P 吸收能力。闽楠林 P 再吸收效率均高于 N,且干扰有助于土壤 N 和 P 的积累,从而导致土壤 C/N 和 C/P 减少,这与先前研究结果不一致^[44],进一步说明干扰对土壤 N 和 P 养分流动和循环影响较大。土壤 C/P 表征土壤有机质释放 P 状况以及从环境固持 P 的能力,本研究土壤 C/P 和 N/P 低于 30,与我国南方亚热带红壤地区研究结果一致^[37,45],但仍低于其全球土壤(C/P:186, N/P:13)和我国土壤平均值(C/P:136, N/P:9.3)^[8,45],表现干扰条件下闽楠林下土壤释放 P 的能力有限,尤其是可供吸收利用的磷酸盐缺乏,反映干扰条件下闽楠林土壤呈现 P 限制。

3.3 闽楠林“土壤-凋落物-叶片”C、N 和 P 化学计量的关联性

闽楠林中叶片与凋落物两组分 P 存在显著正相关关系,可能是干扰过程中破坏闽楠林生态系统 P 元素的流动且其生态系统中存在 P 缺乏现象以致不足以为林木生长提供更多 P 养分。凋落物 C/N 与凋落物 C 呈正相关,而 C/N 含量越高则会抑制其凋落物的分解,干扰程度越高 C/N 则越低,意味着干扰越重越利于凋落物分解。在本研究中土壤 C/N 分别与凋落物 P、C/N 和 C/P 存在显著关系,也支持了先前的研究结果^[34],表明土壤养分化学计量比改变植物对养分的利用策略,影响凋落物养分的化学计量特征^[5]。在不同干扰中,重度干扰土壤 C/N 显著低于轻度干扰,而重度干扰叶片 N、P 含量高于轻度干扰,且凋落物 P 含量随干扰程度加剧而增加,表明闽楠林在干扰过程通过降低土壤 C/N 化学计量比进而提高叶片对 N、P 养分的吸收效率,进而提高凋落物养分的含量。本研究中凋落物 P 与土壤 P 无显著相关,与聂兰琴等人研究结果一致^[46]。在重度干扰中土壤 C/N 和 C/P 均高于轻度干扰,而其土壤 N 和 P 含量呈现相反的趋势,反映重度干扰下调落物养分高于轻度干扰,使得凋落物化学计量比呈现重度干扰低于轻度干扰。

3.4 闽楠林生态系统养分利用策略对干扰的响应

内稳态理论认为生物体为维持自身化学元素特征的相对稳定性以适应外界环境的变化。研究发现,植物对环境变化采取不同资源获取策略以适应土壤养分的变化^[47],且植物的叶片 N 较 P 呈现更高的稳定性^[13]。在本研究中,闽楠林叶片 N 内稳态较弱,受林下土壤 N 影响较大,但其叶片 P 内稳态强,尤其 P 含量受土壤 N、P 影响较小,可见干扰对植物叶片 N 制约较大,而叶片 P 含量不随土壤 N、P 含量变化而变化,这可能与闽楠林生态系统 P 缺乏有关。本研究发现闽楠林呈现 P 具备较高的内稳态与 Yu 等人研究结果^[13]不一致,可能受不同林分和群落结构影响。本研究区域土壤主要受 P 限制,在一定程度也验证了“限制性养分元素稳定性假说”^[48—49],即限制元素在植物体内应对外界环境的变化均保持较高的稳定性。

本研究中,两种干扰模式叶片 P 的再吸收效率显著高于 N,原因在于闽楠林在干扰后林木提高对叶片 P 的吸收以适应低 P 环境。研究发现,在低 P 环境中,N 的养分利用效率和再吸收效率低于 P^[50],而本研究也证实这一结果,可见干扰显著影响植物 N 和 P 的养分利用和吸收,进而影响其生态系统的化学计量平衡,最终影响其生态系统养分循环过程和能量流动。

4 结论

本研究在福建天然闽楠林通过设置样地和采样,从地上到地下系统研究重度干扰和轻度干扰对闽楠林“土壤-凋落物-叶片”三个组分化学计量动态以及相互作用,阐述不同干扰对闽楠林对养分利用策略和生态适应过程。

(1) 两种干扰模式显著改变闽楠林“土壤-凋落物-叶片”C、N 和 P 化学计量,随干扰程度增加反而有助于凋落物叶片养分的累积,且在干扰条件下闽楠林元素再吸收利用效率低,进而减缓闽楠林的元素循环。

(2) 随干扰程度加剧,则降低闽楠林“土壤-凋落物-叶片”C、N 和 P 含量及化学计量两两组分之间的关联性。随干扰程度增加闽楠林叶片 P 内稳态强,而其叶片 N 内稳态弱,即叶片 P 不随土壤养分变化而变化。

参考文献 (References):

- [1] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 6(3): 540-550.
- [2] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [3] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [4] Hu Q J, Sheng M Y, Bai Y X, Jie Y, Xiao H L. Response of C, N, and P stoichiometry characteristics of *Broussonetia papyrifera* to altitude gradients and soil nutrients in the karst rocky ecosystem, SW China. *Plant and Soil*, 2022, 475: 123-136.
- [5] Sanaei A, Yuan Z Q, Ali A, Loreau M, Mori A S, Reich P B, Jucker T, Lin F, Ye J, Fang S, Hao Z Q, Wang X G. Tree species diversity enhances plant-soil interactions in a temperate forest in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 491: 119160-119168.
- [6] Tian L M, Zhao L, Wu X D, Fang H B, Zhao Y H, Hu G J, Yue G Y, Sheng Y, Wu J C, Chen J, Wang Z W, Li W P, Zou D F, Ping C L, Shang W, Zhao Y G, Zhang G L. Soil moisture and texture primarily control the soil nutrient stoichiometry across the Tibetan grassland. *Science of the Total Environment*, 2018, 622: 192-202.
- [7] Zhao F Z, Kang D, Han X H, Yang G H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Soil stoichiometry and carbon storage in long-term afforestation soil affected by understory vegetation diversity. *Ecological Engineering*, 2015, 74: 415-422.
- [8] 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): 139-151.
- [9] Růžek M, Tahovská K, Guggenberger G, Oulehle F. Litter decomposition in European coniferous and broadleaf forests under experimentally elevated acidity and nitrogen addition. *Plant and Soil*, 2021, 463(1): 471-485.
- [10] Güsewell S, Verhoeven J T A. Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. *Plant and Soil*, 2006, 287(1): 131-143.
- [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] Zhu D H, Hui D F, Wang M Q, Yang Q, Yu S X. Light and competition alter leaf stoichiometry of introduced species and native mangrove species. *Science of the Total Environment*, 2020, 738: 140301-140310.
- [13] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [14] Wu Z Y, Raven P H, Hong D Y. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 2005:97.
- [15] Xiao J H, Ding X, Li L, Ma H, Ci X Q, van der Merwe M, Conran J G, Li J. Miocene diversification of a golden-thread nanmu tree species (*Phoebe zennan*, Lauraceae) around the Sichuan Basin shaped by the East Asian monsoon. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(19): 10543-10557.
- [16] Davis K F, Koo H I, Dell'Angelo J, D'Odorico P, Estes L, Kehoe L J, Kharratzadeh M, Kuemmerle T, Machava D, de Jesus Rodrigues Pais A, Ribeiro N, Rulli M C, Tattheo M. Tropical forest loss enhanced by large-scale land acquisitions. *Nature Geoscience*, 2020, 13(7): 482-488.
- [17] Qin Y W, Xiao X M, Wigneron J P, Ciaia P, Brandt M, Fan L, Li X J, Crowell S, Wu X C, Doughty R, Zhang Y, Liu F, Sitch S, Moore III B. Carbon loss from forest degradation exceeds that from deforestation in the Brazilian Amazon. *Nature Climate Change*, 2021, 11(5): 442-448.
- [18] Ding Y, Zang R G, Letcher S G, Liu S R, He F L. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 2012, 121(8): 1263-1270.
- [19] Bennett J A, Koch A M, Forsythe J, Johnson N C, Tilman D, Klironomos J. Resistance of soil biota and plant growth to disturbance increases with

- plant diversity. *Ecology Letters*, 2020, 23(1): 119-128.
- [20] Kaarlejärvi E, Salemaa M, Tonteri T, Merilä P, Laine A L. Temporal biodiversity change following disturbance varies along an environmental gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(2): 476-489.
- [21] 郝建锋, 王德艺, 李艳, 姚小兰, 张逸博, 詹美春, 齐锦秋. 人为干扰对川西金凤山楠木次生林群落结构和物种多样性的影响. *生态学报*, 2014, 34(23): 6930-6942.
- [22] 郑金兴, 刘小飞, 高人, 杨智杰, 杨玉盛. 福建南平 35a 生楠木林生态系统碳库及分配. *亚热带资源与环境学报*, 2009, 4(4): 59-65.
- [23] 田晓, 刘苑秋, 魏晓华, 张桢, 王伟峰, 郑吉, 胡靖宇. 模拟楠木杉木人工混交林不同混交比例对净生产力和碳储量的影响. *江西农业大学学报*, 2014, 36(1): 122-130.
- [24] 林开敏, 章志琴, 曹光球, 何宗明, 马祥庆. 杉木与楠木叶凋落物混合分解及其养分动态. *生态学报*, 2006, 26(8): 2732-2738.
- [25] Cao J X, Shang H, Chen Z, Tian Y, Yu H. Effects of elevated Ozone on stoichiometry and nutrient pools of *Phoebe Bournei* (Hemsl.) Yang and *Phoebe Zhennan* S. Lee et F. N. Wei seedlings in subtropical China. *Forests*, 2016, 7(4): 78-87.
- [26] Tariq A, Pan K W, Olatunji O A, Graciano C, Li Z L, Sun F, Sun X M, Song D G, Chen W K, Zhang A P, Wu X G, Zhang L, Deng M R, Xiong Q L, Liu C G. Phosphorous application improves drought tolerance of *Phoebe zhennan*. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1561-1572.
- [27] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准.LY/T 1210-1275-1999. 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999:74-108.
- [28] Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.
- [29] van Heerwaarden L M, Toet S, Aerts R. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos*, 2003, 101(3): 664-669.
- [30] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177(2): 139-149.
- [31] 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.
- [32] Qin J, Xi W M, Rahmlow A, Kong H Y, Zhang Z, Shangguan Z P. Effects of forest plantation types on leaf traits of *Ulmus pumila* and *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2016, 97: 416-425.
- [33] 任书杰. 中国东部南北样带森林生态系统叶片碳氮磷计量学特征研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012:1-11.
- [34] 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.
- [35] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(8): 811-818.
- [36] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [37] 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.
- [38] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304(5677): 1623-1627.
- [39] Wang L L, Zhao G X, Li M, Zhang M T, Zhang L F, Zhang X F, An L Z, Xu S J. C:N:P stoichiometry and leaf traits of Halophytes in an arid saline environment, Northwest China. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0119935.
- [40] Huang W J, Liu J X, Wang Y P, Zhou G Y, Han T F, Li Y. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China. *Plant and Soil*, 2013, 364(1): 181-191.
- [41] Sardans J, Alonso R, Carnicer J, Fernández-Martínez M, Vivanco M G, Peñuelas J. Factors influencing the foliar elemental composition and stoichiometry in forest trees in Spain. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2016, 18: 52-69.
- [42] 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.
- [43] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [44] 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): 27-40.
- [45] Gao Y, He N P, Yu G R, Chen W L, Wang Q F. Long-term effects of different land use types on C, N, and P stoichiometry and storage in subtropical ecosystems: a case study in China. *Ecological Engineering*, 2014, 67: 171-181.
- [46] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [47] Sun X, Shen Y, Schuster M J, Searle E B, Chen J H, Yang G W, Zhang Y J. Initial responses of grass litter tissue chemistry and N:P stoichiometry to varied N and P input rates and ratios in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 252: 114-125.
- [48] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002:1-464.
- [49] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [50] Zeng Q C, Liu Y, Fang Y, Ma R T, Lal R, An S S, Huang Y M. Impact of vegetation restoration on plants and soil C:N:P stoichiometry on the Yunwu Mountain Reserve of China. *Ecological Engineering*, 2017, 109: 92-100.