

DOI: 10.20103/j.stxb.202411262890

刘顺, 陈森, 邢红爽, 陈健, 许格希, 巩闪闪, 贾磊, 孙镇, 史作民. 川西亚高山森林演替对土壤碳氮磷及化学计量特征的影响. 生态学报, 2025, 45(13): - .

Liu S, Chen M, Xing H S, Chen J, Xu G X, Gong S S, Jia L, Sun Z, Shi Z M. Effects of subalpine forest succession on soil carbon, nitrogen, phosphorus and stoichiometry in western Sichuan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(13): - .

川西亚高山森林演替对土壤碳氮磷及化学计量特征的影响

刘 顺^{1,2}, 陈 森^{1,2}, 邢红爽^{1,2}, 陈 健^{1,2}, 许格希^{1,2}, 巩闪闪^{1,2}, 贾 磊^{1,2}, 孙 镇^{1,2}, 史作民^{1,2,3,*}

1 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

2 四川米亚罗森林生态系统定位观测研究站, 阿坝 623100

3 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要: 为了探讨川西亚高山森林演替对土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量和化学计量特征的影响, 揭示森林演替过程中土壤养分积累和循环机制, 进而为区域森林生态系统服务功能评价和提升提供理论基础。采用空间代替时间的方法, 选择川西亚高山演替前期阔叶林(阶段 I)、中期针阔混交林(阶段 II 和 III)和演替后期暗针叶林(阶段 IV)等不同演替阶段的森林为对象, 研究不同土层土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征在森林演替过程中的变异模式, 解析森林演替对土壤 C、N、P 密度的影响规律及关键影响因素。研究表明, 演替阶段和土层对土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)和全磷(TP)含量、C:P 和 N:P 有显著影响, 但对 C:N 影响不显著。土壤 SOC、TN 和 TP 含量、C:P 和 N:P 随着演替的进行总体呈先升高后下降的趋势, 而随着土层深度的增加呈下降的趋势。不同演替阶段 0—60 cm 土层 SOC、TN 和 TP 密度分别介于 7.27—15.86 t/hm²、0.41—0.99 t/hm² 和 0.21—0.41 t/hm², 以阶段 II 较高。Mantel 检验结果显示不同演替阶段 SOC 密度受 N:P、C:P、Rao 二次熵指数、功能离散指数 FDis、水解性氮和有效磷的显著影响; 除了以上因子外, TN 密度还受植物丰富度的显著影响; TP 密度只与 C:N 和有效磷显著相关。研究揭示了森林恢复演替对土壤 C、N、P 含量和密度及其化学计量特征的影响, 强调了土壤养分相对限制状况和植物功能多样性在调控森林演替对土壤 C、N 积累的重要作用, 可以为川西亚高山土壤功能的提升和指导退化生态系统恢复提供科学依据。

关键词: 化学计量; 碳氮磷; 土层; 森林演替; 亚高山

Effects of subalpine forest succession on soil carbon, nitrogen, phosphorus and stoichiometry in western Sichuan Province, China

LIU Shun^{1,2}, CHEN Miao^{1,2}, XING Hongshuang^{1,2}, CHEN Jian^{1,2}, XU Gexi^{1,2}, GONG Shanshan^{1,2}, JIA Lei^{1,2}, SUN Zhen^{1,2}, SHI Zuomin^{1,2,3,*}

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Sichuan Miyaluo Forest Ecosystem Observation and Research Station, Aba 623100, China

3 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Soil carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) conditions reflect soil fertility, and their stoichiometric characteristics play a vital role in indicating soil nutrient balance, and achieving sustainable forest management. Soil C, N

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD2200405); 中国林业科学研究院基本科研业务费专项(CAFYBB2022SY021)

收稿日期: 2024-11-26; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shizm@caf.ac.cn

and P stoichiometry are significantly altered by forest succession, however, the results are not consistent. The knowledge on the dynamics of soil C, N, P and their stoichiometry along subalpine forest succession in western Sichuan is still lacking. To explore the effects of subalpine forest succession on C, N, and P and their stoichiometry, and to reveal the mechanisms of nutrient accumulation and cycling in soils during forest succession, thereby providing a theoretical basis for evaluating and enhancing subalpine forest ecosystem service functions, four forests along a successional sequence—pre-successional broadleaf forests (Stage I), mid-successional mixed coniferous and broadleaf forests (Stages II and III), and late-successional dark coniferous forests (Stage IV)—were selected as study objects using the “space for time substitution” approach in subalpine region of western Sichuan. The changes in soil C, N, and P contents and their stoichiometry ratios in different soil layers along the succession sequence were studied, and the successional patterns of soil C, N, and P density and the key influencing factors were analyzed. The results showed that the succession stage and soil layer had a significant effect on the contents of soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), and total phosphorus (TP), as well as the C:P, and the N:P, but had no significant effect on the C:N. The SOC, TN and TP contents, C:P, and N:P showed an overall trend of first increasing and then decreasing along the succession sequence, while decreasing with soil depth. The SOC, TN, and TP densities within the 0—60 cm soil layer across the different successional stages ranged from 7.27 to 15.86 t/hm², 0.41 to 0.99 t/hm², and 0.21 to 0.41 t/hm², respectively, with the highest values occurring at stage II. The Mantel test results showed that the SOC density across different successional stages was significantly affected by N:P, C:P, Rao's quadratic entropy index, functional dispersion index (FDis), and available phosphorus. In addition to the above factors, TN density was also significantly affected by available nitrogen and plant richness, whereas TP density was only significantly correlated with C:N and available phosphorus. The results revealed the effects of forest succession on soil C, N, and P contents, density, and stoichiometry, emphasizing the important role of relative soil nutrient limitation and plant functional diversity in regulating the accumulation of C, N, and P along the succession sequence. This can provide scientific basis for the improvement of soil function in subalpine areas of western Sichuan.

Key Words: stoichiometry; C, N and P; soil depth; forest succession; subalpine

森林是陆地生态系统的主体和最大的碳储存库,在减缓气候变化和维持生态平衡方面发挥着不可替代的作用。土壤作为森林植物的主要养分来源,兼具多重生态功能,对森林生态系统功能的形成和维持具有至关重要的作用。碳(C)、氮(N)和磷(P)作为构成生物有机体的基本元素,是土壤中影响生态系统结构和功能的关键元素^[1]。除含量外,其化学计量特征(C:N:P)涉及有机系统能量和多重化学元素的平衡,是反映土壤肥力和质量的重要参数^[2],并对生态系统初级生产、养分循环和食物网动态具有重要调控作用^[3-4]。研究森林土壤C、N、P及其化学计量特征有助于深入理解森林土壤生态过程中元素循环和耦合关系,揭示土壤养分有效性和评估植物养分限制特征等^[5]。

土壤C、N、P及其化学计量特征受多种生物和非生物因子的影响^[6],植被特征是其中一个重要因子,主要通过凋落物数量和质量以及有机质降解程度等影响土壤C、N、P及其化学计量特征^[4]。N和P通常是生态系统中限制性养分,土壤C:N和C:P分别是预测N和P矿化潜力的因子,其较低的水平有利于微生物通过分解有机质释放对应养分,N:P则被用作反映N饱和度,确定养分限制阈值的指标^[7-8]。因此,土壤C、N、P含量及其化学计量特征反过来又会影响森林植被生长和驱动演替过程。由此可见,揭示森林演替过程中土壤C、N、P及其化学计量特征动态对于了解林分发育过程和指导土壤养分管理尤为重要。

以往的研究已经对森林演替的土壤C、N、P及其化学计量特征进行了大量报道,尽管许多研究指出随着森林演替的进行,生物量逐渐积累,更多的植物凋落物分解转化为土壤有机质,促进土壤C和N积累^[9-11],周正虎和王传宽^[12]通过整合19个演替序列(其中13个为森林)也发现土壤C和N随着演替进程而显著增加的趋势,表现为较强的演替时间依赖性。但是,也有研究表明森林演替过程中植物生物量与土壤C和N的相

关性并不显著,土壤 C 和 N 在演替过程中没有明显的变化趋势^[13-14],甚至呈降低趋势^[15]。反映了除植物生物量外的其它因子,如叶片功能性状^[13],可能通过影响凋落物分解特性和微生物活性,进而驱动土壤 C 和 N 积累^[16],最近有研究强调了树种功能多样性在调控森林土壤 C 和 N 积累中的作用^[17-18]。土壤 P 被认为主要来源于母质和基岩分化,因此随着森林演替,植物生物量积累的 P 增多,一些研究发现了土壤 P 下降的趋势^[10];但是森林会将从矿物获取 P 转变为从凋落物获取的策略,受凋落物输入和植物吸收的共同影响,森林演替也可能导致土壤 P 增加^[19]或者没有规律性变化的结果^[12]。前人研究显示土壤 C、N、P 循环具有紧密耦合关系,其化学计量特征在全球(0—10 cm, 186:13:1)^[20]、国家(0—10 cm, 134:9:1)^[21]和样带尺度(0—30 cm, 73:5:1)^[22]上呈现收敛性。然而,由于森林演替过程土壤 C、N、P 的差异化响应,森林演替对 C、N、P 化学计量特征的影响没有一致的结论,可能与研究区植被类型、气候特征和土层深度等有关^[7, 10, 23-25]。因此,有必要进一步开展不同区域森林演替过程中土壤 C、N、P 及其化学计量特征动态变化的研究。

川西亚高山林区地处青藏高原东缘,是我国第二大林区(西南林区)的主体,同时也是我国生态屏障的重要组成部分和“天然林保护工程”重要的实施区,对于维护区域生态平衡至关重要。该区域原生森林类型主要是以岷江冷杉为优势种的亚高山暗针叶林,但其在 20 世纪 50—80 年代,经历了大规模的砍伐利用,采伐迹地上进行“灌丛—桦木阔叶林—桦木云冷杉针阔混交林—岷江冷杉原始林”的自然恢复演替,是开展自然演替研究的理想场所。尽管已有研究报导了该区域森林演替对表层土壤 C、N、P 及其化学计量特征的影响^[26],但是对于该地区不同土层土壤 C、N、P 及其化学计量特征动态的了解仍然缺乏,尤其是越来越多的研究指出深层土壤在 C 固持和养分供应方面发挥重要作用^[25],亟需开展相关研究。因此,本研究选择川西亚高山不同演替阶段森林为研究对象,旨在分析不同土层土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征在森林恢复过程中的变化规律,解析影响土壤 C、N、P 密度的关键因子。本研究假设(1):森林演替过程中土壤 C 和 N 含量和密度逐渐积累,而 P 含量和密度呈下降趋势,进而影响土壤 C:N:P。一项关于热带森林演替的研究表明功能多样性对土壤 C 具有重要的影响^[15]。因此,本研究进一步假设(2):森林演替过程中树种功能多样性是影响土壤 C 和 N 密度的重要因素,而对土壤 P 密度的影响较弱。受高寒环境的影响,亚高山退化森林面临恢复难、进程慢、生态功能低等问题,本研究相关结果对于区域森林生态系统服务功能评估和指导退化生态系统恢复具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗林区(31°24′—31°55′N, 102°35′—103°4′E, 海拔 2200—5500 m),属横断山区邛崃山系东北段,是青藏高原向四川盆地过渡的区域。研究区内山高坡陡,海拔落差大,是典型的高山峡谷地貌。受高原地形的影响,研究区内高山气候特征明显,具有冬寒夏凉的特点。年均温度为 6—12℃,月平均气温介于-8℃(1月)—12.6℃(7月);年降水量为 600—1100 mm,主要集中在夏季风期(5—10月)。

米亚罗林区原生森林分布于海拔 2400—4200 m,主要是以岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)为主要优势树种组成的亚高山暗针叶林。1950—1978 年,分布于海拔 2800—3600 m 之间的原始暗针叶林被大面积采伐利用,至 1998 年停采封育。采伐迹地初期多为悬钩子(*Rubus* spp.)或箭竹(*Sinarundinaria nitida*)组成的灌丛,伴随着演替的发展,逐渐形成以桦木(*Betula* spp.)为优势树种,混生有槭树(*Acer* spp.)、花楸(*Sorbus* spp.)等树种的阔叶林,和以桦木、岷江冷杉和槭树等组成的针阔混交林,主要分布在阴坡和半阴坡。土壤类型主要为山地棕壤。

1.2 研究对象与样品采集

在查阅当地营林资料和实地踏查的基础上,基于立地条件相似的原则,本研究选择演替前期的阔叶林(阶段 I)、演替中前的针阔混交林(阶段 II 和 III),以及演替后期的暗针叶原始林(阶段 IV)作为不同演替阶

段的研究对象。2023 年 8 月,不同演替阶段森林随机设置 4 块 20 m×20 m 的研究样地,记录地理坐标、地形因子等基本信息,并开展群落学特征调查。不同演替阶段森林样地基本信息见表 1。

表 1 不同演替阶段森林样地基本情况
Table 1 Basic information of forest sample plots across different successional stages

指标 Indicator	演替阶段 Successional stage			
	阶段 I Stage I	阶段 II Stage II	阶段 III Stage III	阶段 IV Stage IV
林型 Forest type	阔叶林	针阔混交林	针阔混交林	暗针叶原始林
坐标 Coordinate	31°45'N, 102°50'E	31°37'N, 102°51'E	31°46'N, 102°50'E	31°35'N, 102°51'E
林龄 Stand age/a	20—30	40—50	60—70	>120
海拔 Elevation/m	3201	3240	3399	3328
坡度 Slope/°	29	34	33	35
坡向 Aspect	NW	NE	NW	NE
林分密度 Density/(株/hm ²)	2150	1925	1440	475
平均胸径 Mean DBH/cm	9.70	10.45	14.53	34.59
平均树高 Mean height/m	10.2	9.8	12.4	18.6
功能离散指数 Functional dispersion index (FDis)	2.24	2.73	2.33	2.80
Rao 二次熵指数 Rao's quadratic entropy index (RaoQ)	3.06	5.79	3.83	5.11
优势树种 Dominant tree species	红桦 <i>Betula albosinensis</i> 青榨槭 <i>Acer davidii</i>	糙皮桦 <i>B. utilis</i> 岷江冷杉 <i>Abies fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> 紫果云杉 <i>Picea purpurea</i>	红桦 <i>B. albosinensis</i> 岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> 杜鹃 <i>Rhododendron</i> spp.

在每个样地中随机选择 3 个采样点,挖取 60 cm 深土壤剖面,分层采集 0—10 cm、10—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 等不同土层的土壤样品,同一样地相同土层的土壤样品进行混合,将采集的土壤样品带回实验室用于土壤理化性质分析。此外,使用环刀(100 cm³)采集不同土层原状土,供土壤容重(BD)的测定。

1.3 植物多样性

基于样地调查结果,在各样地中选择每种木本植物 5—7 株,各采集健康成熟叶 5—7 片,同一样地相同物种叶片样品放入同一个自封袋后,装入带有冰袋的保温盒中带回实验室进行叶片功能性状测定。性状包括叶面积(LA)、叶厚度(LT)、叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、叶片碳(LFC)、氮(LFN)和磷(LFP)含量。选择物种丰富度(Species richness)表征物种多样性,基于群落加权平均值的功能性状,计算表征群落性状多度在性状空间的最大离散度的功能离散指数(FDis)和表征群落中性状一致性的 Rao 二次熵指数(RaoQ)来指示植物功能多样性^[27]。相关指标的测定参见黄林娟等^[28],计算公式如下(1)和(2)^[29],结果见表 1。

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{a_j} \tag{1}$$

$$RaoQ = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} P_i P_j \tag{2}$$

式中, a_j 和 z_j 分别为物种 j 的多度和其到加权质心的距离; S 是群落中物种数, P_i 和 P_j 分别是群落中物种 i 和 j 个体数占比, d_{ij} 为物种 i 和 j 功能性状的中间差异。

1.4 土壤理化性质的测定方法

采用烘干称重法测定土壤容重;土壤 pH 采用电位测定法(哈纳 HI2221 酸度计)测定,水:土比(V/W)为 2.5:1;土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾氧化法测定;全氮(TN)采用酸消解—凯氏定氮法测定,水解性氮(AN)采用碱浸提培养-扩散法测定;全磷(TP)采用碱熔-钼锑抗比色法测定,有效磷(AP)采用氟化铵-盐酸浸提-钼

锑抗比色法测定;土壤全钾(TK)和速效钾(AK)分别采用碱熔-和乙酸铵浸提-火焰光度计测定。

1.5 数据统计与分析

土壤 C、N、P 密度由各土层 SOC、TN、TP 密度累加得到,公式如下:

$$DX = \sum_{i=1}^n (X_i \times L_i \times BD_i \times 0.1) \quad (3)$$

式中, DX 为土壤 C、N 或 P 密度(t/hm^2), X_i 为第 i 层 SOC、TN 或 TP 含量(g/kg), L_i 为第 i 层土层深度(cm), BD_i 为第 i 层土壤容重(g/cm^3),0.1 为单位转换系数。

土壤生态化学计量特征(C:N:P)为 SOC、TN 和 TP 的比率。采用双因素方差分析检验演替、土层及其交互作用对土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征的影响,采用单因素方差分析检验演替对土壤 C、N、P 密度的影响,均采用 Tukey HSD 进行多重比较。使用 Spearman 相关性分析不同森林演替阶段土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征与其他土壤理化性质间的关系,并使用 Mantel 检验解析影响土壤 C、N、P 密度的关键植被和土壤因子。方差分析与多重比较分析使用 SPSS 22.0 完成,功能多样性指数的计算和 Mantel 检验使用 R 软件完成。

2 结果与分析

2.1 土壤 C、N、P 含量

演替阶段和土层对 SOC、TN 和 TP 含量具有显著影响($P < 0.05$, 图 1)。SOC 含量在 0—10 cm 和 10—20 cm 土层表现为阶段 III 和 IV 显著低于阶段 II,并显著高于阶段 I;在 20—40 cm 土层,阶段 II 和 IV 显著最高,其次为阶段 III 和 I;在 40—60 cm 土层,阶段 II 和 IV 显著高于阶段 I。阶段 II 的 TN 在 0—10 cm、10—20 cm 和 20—40 cm 土层显著高于其他阶段,此外,在 0—10 cm 土层,阶段 I、III 和 IV 间无显著差异;在 10—20 cm 土层,阶段 I 显著低于阶段 IV,分别与阶段 III 差异不显著;在 20—40 cm 土层,阶段 I 和 III 显著低于阶段 IV。40—60 cm 土层 TN 表现为阶段 II 显著高于阶段 I 和 III。TP 在 0—10 cm 和 40—60 cm 土层中只阶段 II 显著

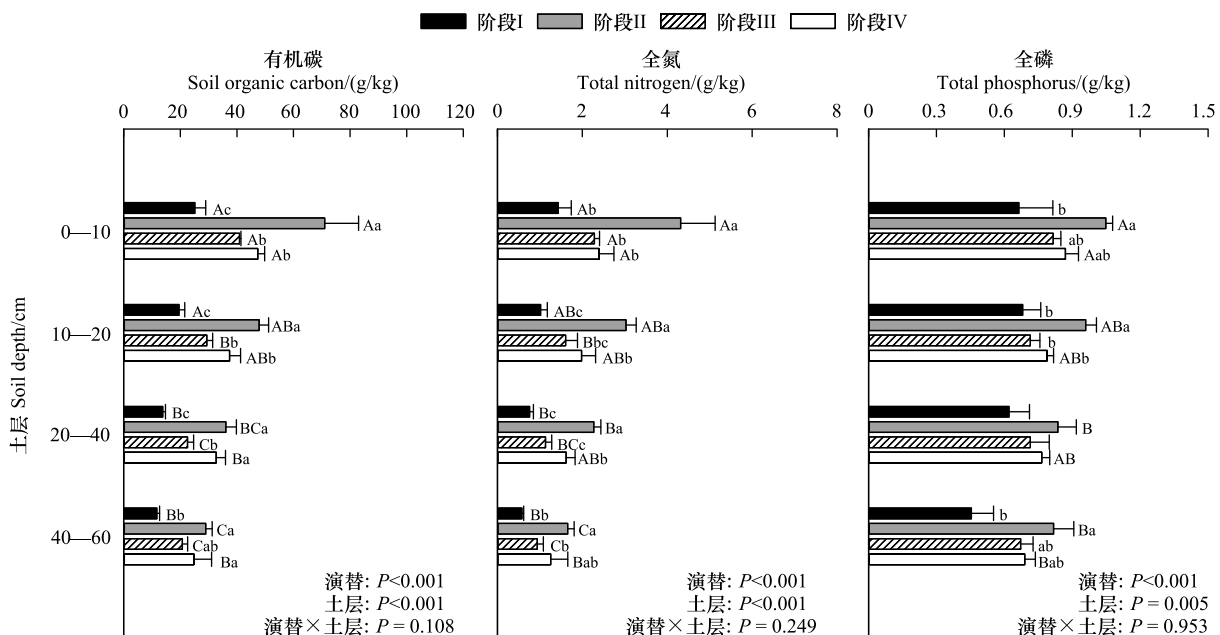


图 1 不同演替阶段森林土壤 C、N、P 含量沿土层深度的变化

Fig.1 Changes in the contents of SOC, TN and TP in forest soils along the soil depth at different successional stages

不同大写字母表示同一演替阶段不同土层间差异显著,不同小写字母表示同一土层不同演替阶段间差异显著($P < 0.05$),无对应字母标注表示差异不显著($P > 0.05$);SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus

高于阶段 I; 在 10—20 cm 土层阶段 II 显著最高, 在 20—40 cm 土层不同阶段间差异不显著 (图 1)。

除了阶段 I 和 III 的 TP 在不同土层上差异不显著外, SOC、TN 和 TP 在土层上呈现减小的趋势 (图 1)。阶段 IV 的 SOC、阶段 I 的 TN 和阶段 II 的 TP 表现为 0—10 cm 土层显著高于 20—40 cm 和 40—60 cm, 均与 10—20 cm 土层无显著差异。阶段 IV 的 TN 和 TP 只 0—10 cm 显著高于 40—60 cm。阶段 I 的 SOC 在 0—10 cm 和 10—20 cm 显著高于 10—20 cm 和 20—40 cm。阶段 II 的 SOC 表现为 0—10 cm 显著高于 20—40 cm 和 40—60 cm, 10—20 cm 显著高于 40—60 cm; 阶段 III 的 SOC 在 20—40 cm 和 40—60 cm 间差异不显著。阶段 II 和 III 的 TN 含量在 0—10 cm 分别显著高于 20—40 cm 和 10—20 cm, 在 40—60 cm 显著最低。演替阶段和土层对 SOC、TN 和 TP 含量的交互作用影响不显著 ($P>0.05$, 图 1)。

2.2 土壤 C、N、P 化学计量特征

演替阶段和土层对 C:P 和 N:P 具有显著影响 ($P<0.05$), 对 C:N 的影响不显著 ($P>0.05$, 图 2)。不同演替阶段间 C:P 和 N:P 只在 10—20 cm 和 20—40 cm 土层差异显著, 其中, 10—20 cm 土层 C:P 表现为阶段 II 和 IV 显著高于阶段 I, 而在 20—40 cm 土层只表现为阶段 II 显著高于阶段 I。N:P 在 10—20 cm 和 20—40 cm 土层均表现为阶段 II 显著高于阶段 III 和 I, 阶段 IV 显著高于阶段 I。不同土层 C:P 在阶段 II 表现为 0—10 cm 显著高于 20—40 cm 和 40—60 cm, 在阶段 IV 只表现为 0—10 cm 显著高于 40—60 cm。阶段 III 的 C:P 和阶段 II 的 N:P 表现为 0—10 cm 显著高于 20—40 cm 和 40—60 cm, 10—20 cm 显著高于 40—60 cm; 而阶段 III 的 N:P 只在 20—40 cm 和 40—60 cm 间差异不显著。演替阶段和土层对 C:N、C:P 和 N:P 的交互作用影响不显著 ($P>0.05$, 图 2)。

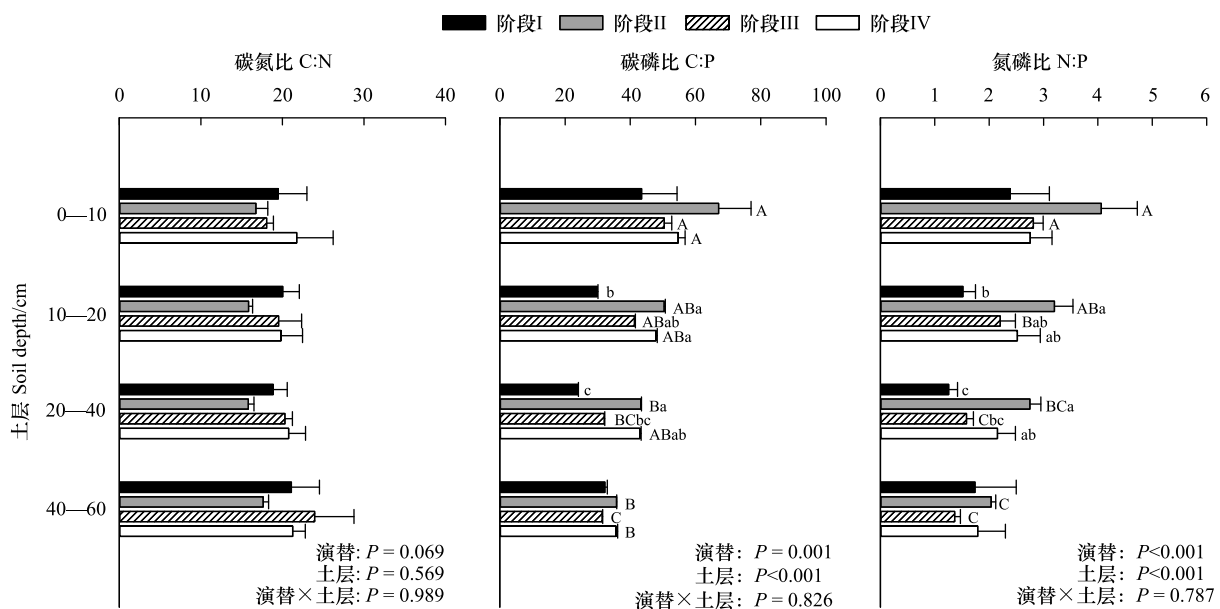


图 2 不同演替阶段土壤 C、N、P 化学计量特征沿土层深度的变化

Fig. 2 Changes in SOC, TN and TP stoichiometry in forest soils along the soil depth at different successional stages

不同大写字母表示同一演替阶段不同土层间差异显著, 不同小写字母表示同一土层不同演替阶段间差异显著 ($P<0.05$), 无对应字母标注表示差异不显著 ($P>0.05$); C:N: 碳氮比 ratio of SOC to TN; C:P: 碳磷比 ratio of SOC to TP; N:P: 氮磷比 ratio of TN to TP

2.3 土壤 C、N、P 密度

不同演替阶段 0—60 cm 土层 SOC、TN 和 TP 密度差异显著 (图 3)。阶段 II 和阶段 IV 的 SOC 密度分别为 215.61 t/hm² 和 180.54 t/hm², 显著高于阶段 III (111.65 t/hm²) 和阶段 I (103.08 t/hm²)。阶段 I (5.78 t/hm²)、III (5.63 t/hm²) 和 IV (8.89 t/hm²) 间 TN 密度差异不显著, 但均显著低于阶段 II (13.34 t/hm²)。阶段 I (4.15 t/hm²) 和阶段 II (4.75 t/hm²) 的 TP 密度显著高于阶段 III (3.20 t/hm²), 均与阶段 IV (4.06 t/hm²) 差异不显著。

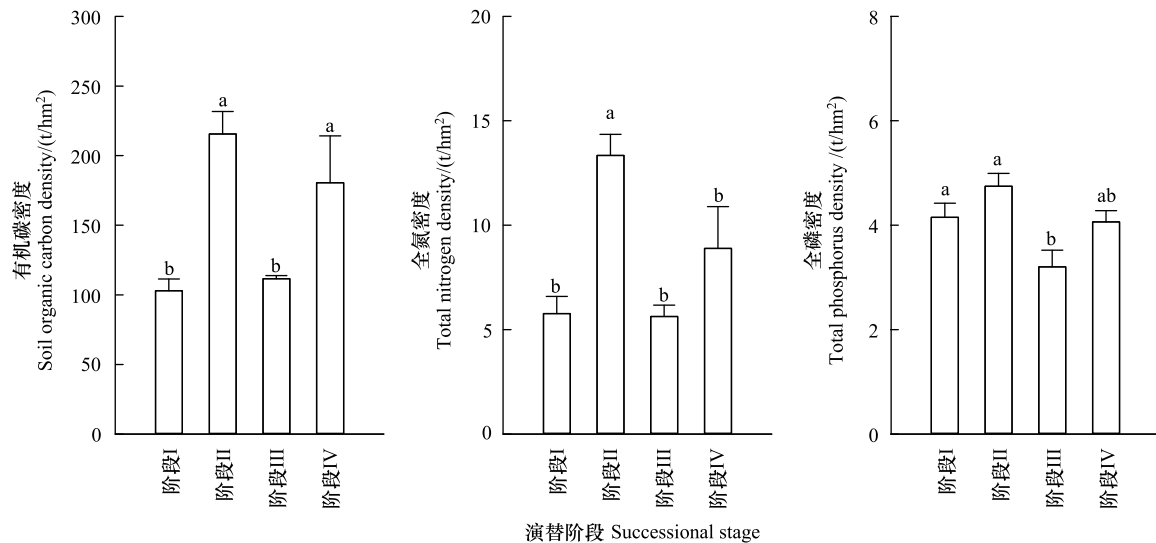


图3 不同演替阶段0—60 cm 土层土壤 C、N、P 密度

Fig.3 The density of SOC, TN and TP within the soil depth of 0—60 cm in different successional stages

不同字母表示不同演替阶段间差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 土壤 C、N、P 含量及化学计量特征与土壤理化性质的关系

不同演替阶段 SOC、TN 和 TP 含量及其化学计量特征与土壤理化性质相关性分析显示(图4), SOC、TN 和 TP 在阶段 II 间显著正相关, 阶段 III 中 SOC 和 TN、TN 和 TP 分别呈显著正相关, 阶段 I 和 IV 中只有 SOC 和 TN 显著正相关。BD 在阶段 I 中与 SOC 显著负相关, 而在阶段 II、IV 中与 TP 显著负相关。除阶段 I 外, pH 与 SOC 显著负相关, 并在阶段 II 和 IV 中分别与 TN、TP 显著负相关。AN 和 TN 在不同演替阶段中均呈显著正相关。除阶段 II 外, AN 与 SOC 显著正相关, 而 AN 只在阶段 III 中与 TP 呈显著正相关。阶段 III 和阶段 IV 中, AK 与 TP 显著正相关。不同演替阶段中, N:P 与 TN 显著正相关。阶段 I 和 III 中 TN 与 C:N 显著负相关, TP 与 C:P 只在阶段 I 中显著负相关。

2.5 土壤 C、N、P 密度的影响因素

Mantel 检验分析土壤 C、N、P 密度与植物、土壤因子间相互关系的结果显示(图5), N:P ($r = 0.72, P = 0.001$)、C:P ($r = 0.70, P = 0.001$)、Rao 二次熵指数 ($r = 0.61, P = 0.003$)、功能离散指数 FDis ($r = 0.39, P = 0.021$) 和 AP ($r = 0.33, P = 0.020$) 对 SOC 密度有显著影响。土壤因子中 N:P ($r = 0.84, P = 0.001$)、C:P ($r = 0.52, P = 0.001$)、AP ($r = 0.34, P = 0.016$) 和 AN ($r = 0.33, P = 0.032$), 以及植物因子中的 Rao 二次熵指数 ($r = 0.56, P = 0.001$)、功能离散指数 FDis ($r = 0.32, P = 0.020$) 和物种丰富度 ($r = 0.29, P = 0.031$) 对 TN 密度有显著影响。TP 密度只与 C:N ($r = 0.43, P = 0.005$) 和 AP ($r = 0.27, P = 0.034$) 显著相关。

3 讨论

3.1 森林演替和土层对土壤 C、N、P 含量和密度的影响

本研究中4个演替阶段森林土壤 SOC 和 TN 含量平均值分别为 46.11 g/kg 和 2.61 g/kg (0—10 cm), 其中 SOC 和 TN 含量与青藏高原森林土壤均值相近(分别为 41.7 g/kg 和 2.92 g/kg)^[1], 低于全球陆地生态系统土壤的平均含量(分别为 57.26 g/kg 和 4.07 g/kg)^[30], 但高于我国陆地生态系统土壤含量均值(分别为 24.56 g/kg 和 1.88 g/kg)^[21], 一定程度突出了川西亚高山森林在土壤 C、N 固持方面具有重要作用。以往对森林土壤 C、N 密度的估算多基于 1m 深度土层, 通过对中国森林密集的采样、测定, 估算得出中国森林土壤 SOC 和 TN 密度分别为 $126 \pm 98.1 \text{ t/hm}^2$ ^[31] 和 $13.59 \pm 8.04 \text{ t/hm}^2$ ^[32], 而本研究中不同演替阶段森林 0—60 cm 土层 SOC 和

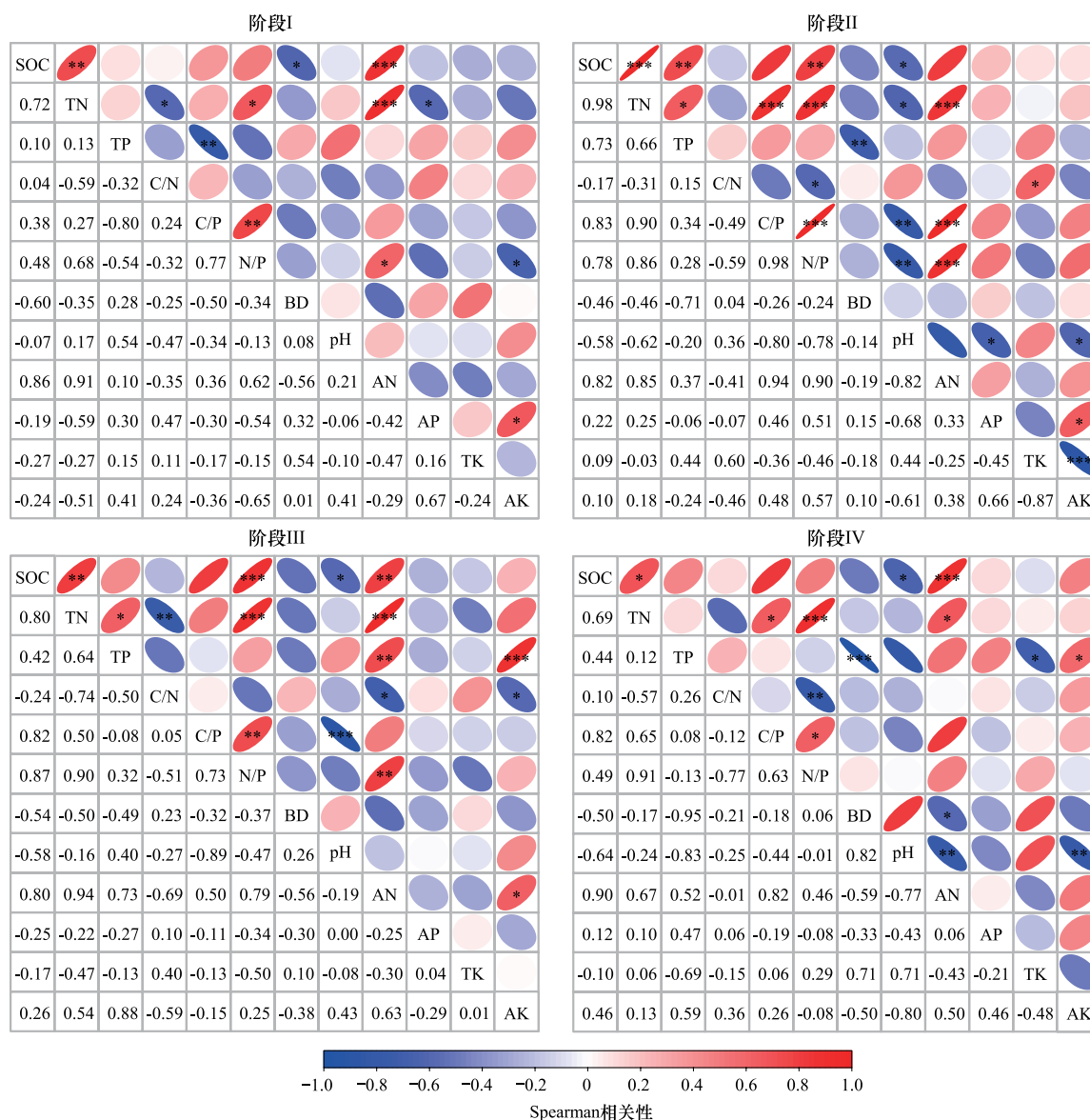


图4 不同演替阶段土壤 C、N、P 含量及其化学计量比与理化性质的 Spearman 相关性

Fig.4 Spearman correlation of SOC, TN and TP contents and their stoichiometric ratios with soil physicochemical properties in different successional stages

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; C:N:碳氮比 ratio of SOC to TN; C:P:碳磷比 ratio of SOC to TP; N:P:氮磷比 ratio of TN to TP; BD:容重 Bulk density; AN:水解氮 Available nitrogen; AP:有效磷 Available phosphorus; TK:全钾 Total potassium; AK:速效钾 Available potassium; ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

TN 平均密度分别为 152.72 t/hm^2 和 8.41 t/hm^2 , 进一步表明由于较高的土壤 C、N 含量, 川西亚高山森林土壤是我国陆地生态系统重要的 C、N 库。不同演替阶段森林 TP 平均含量为 0.85 g/kg , 高于全球陆地生态系统土壤均值 (0.51 g/kg)^[30], 与青藏高原森林 (0.98 g/kg) 和全国陆地生态系统土壤均值 (0.78 g/kg) 相近^[1, 21]。不同演替阶段森林 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层 TP 密度平均值分别为 1.33 t/hm^2 、 1.36 t/hm^2 和 1.34 t/hm^2 , 均处于对应土层中国森林土壤 TP 密度变化范围之内^[33]。

与前人的研究结果一致^[7], 本研究中森林演替阶段对 SOC、TN 和 TP 含量和密度有显著影响 (图 1 和 3)。一些研究表明随着演替的进行, 群落组成逐渐变得复杂, 根系输入和凋落物归还量增加, 同时微生物活性增强, 促进了植物残体向土壤有机物质的转化, 进而 SOC 和 TN 总体呈现逐渐增加的趋势^[34—35]。一些研究发现

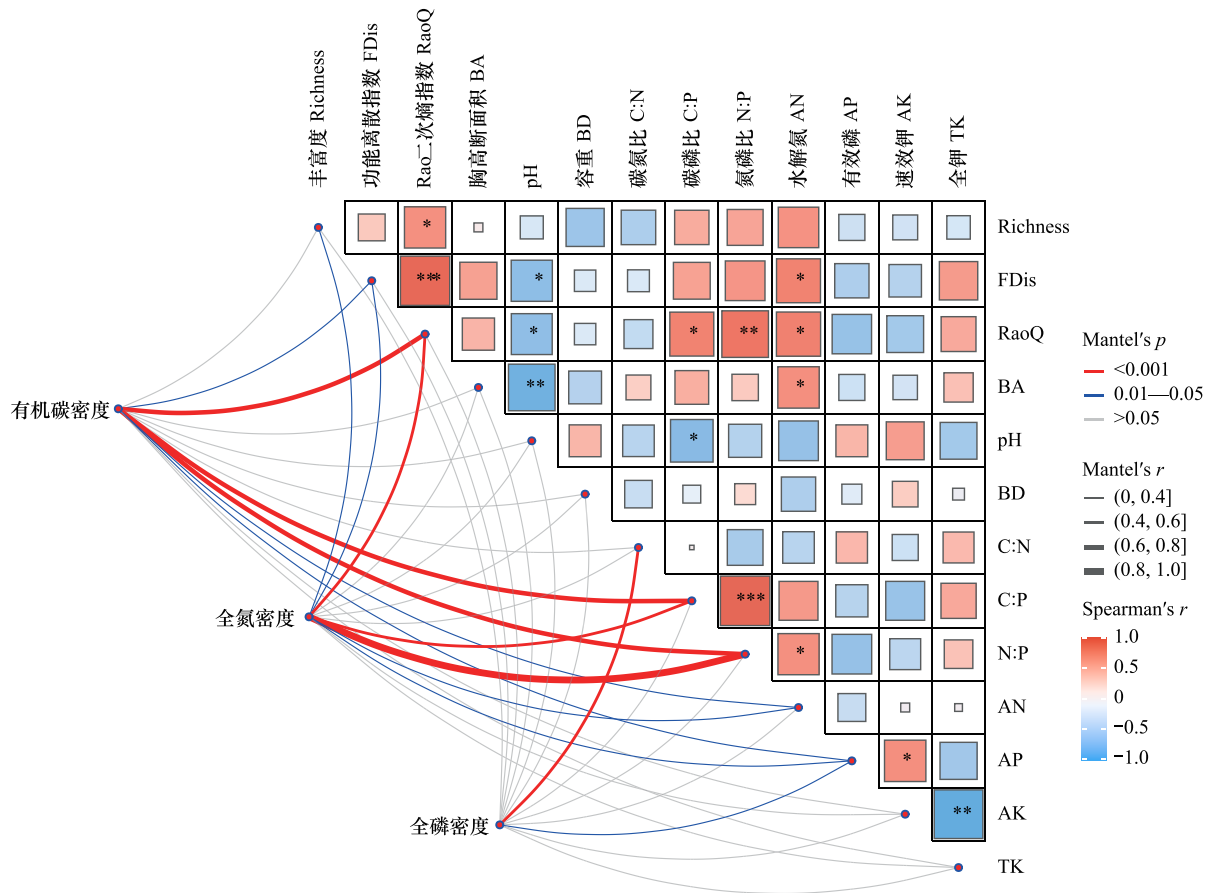


图5 Mantel 检验土壤 C、N、P 密度与植被、土壤因子的相关性

Fig.5 Mantel test showing the relationships between the density of SOC, TN and TP and the factors of plant and soil across different successional stages

线条宽度对应 Mantel 检验的 r 值,线条颜色代表统计学上的显著性; ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

TP 对植被演替的响应不明显^[34],认为是由于土壤 P 主要来源于母质,并且较 C、N 等具有较小的变异性;但也有些研究发现了不同的变化趋势,如在贵州省环江县喀斯特地区的研究发现 TP 含量随着演替逐渐积累^[36],而黄土高原植被演替过程中 TP 含量先下降后增加^[7],反映了土壤 P 还受风化、植物吸收、微生物分解和固定等多重因素的影响^[36]。本研究中 SOC、TN、TP 含量和密度在演替过程中总体呈现先增加后减小的趋势(图 1 和 3),该结果不支持研究假设(1),并与以往研究得出演替有利于土壤 C 和养分积累的结论不符^[12],但与本研究区较近的王朗自然保护区开展的相关研究结果一致^[14]。这可能与研究区地理位置、气候特征和植被类型等不同有关。

土壤 C、N 的积累取决于输入和输出之间的平衡,并受多种因素的调控^[37]。不同演替阶段 SOC 和 TN 含量与 AN 呈显著正相关,突出了 N 有效性在调控土壤 C、N 积累方面的重要作用^[38]。此外, SOC 和 TN 含量与土壤理化性质相关性在不同演替阶段存在差异(图 4),一定程度上反映了其调控因素的不同,如阶段 I 中 SOC 与 BD 显著负相关,可能与砍伐扰动对土壤的压实会抑制根系 C 输入和微生物活性有关。随着针叶树的进入,其凋落物分解会导致土壤酸化,抑制土壤微生物生长和繁殖,进而影响土壤 C 输入量^[39],表现为 pH 对 SOC 的显著负影响效应(图 4);另一方面,凋落物本身分解特性的变化也会影响土壤 C、N 含量,针叶树凋落物分解周转速率较阔叶树慢^[40],这可能是阶段 III 土壤 C、N 含量较阶段 II 下降的一个重要原因。除了树种特性外,本研究发现功能多样性(功能离散指数和 Rao 二次熵指数)较物种多样性(丰富度)在解释土壤 C、N 积累变异中具有更重要作用,支持了研究假设(2),并与前人在生物多样性—生态系统功能关系中强调功能

多样性重要性的结果一致^[18]。功能多样性通过影响凋落物性质、调控土壤微生物群落组成和酶活性等,进而对土壤 C、N 循环和积累产生重要作用^[41-42]。土壤 TP 含量和密度与 SOC 和 TN 在演替过程中具有相似的变化趋势,表明通过有机质矿化对 TP 形成具有重要作用,是驱动 TP 在演替过程中变异的重要因素。

许多研究揭示了土层是影响 C 和养分分布的重要因素^[1, 43]。随着土层的加深,地表凋落物分解 C 的向下运移量、根系生物量和周转、微生物生物量等逐渐减少,导致土壤 SOC 和 TN 含量在土层上呈现逐渐下降的趋势^[24, 44],在不同区域、生态系统类型(包括本研究)均发现了“表聚性”的 C、N 垂直分布模式^[39, 45]。本研究中 TP 含量的垂直变异要弱于 SOC 和 TN 含量,这与前人对滇中亚高山森林的研究结果一致^[46]。TP 含量在土壤剖面上下下降趋势或变化较小,可能是植物通过吸收和转运深层土壤 P 至表层来满足生长需求导致^[47],反映了生物因素在调控土壤 P 垂直分布中的重要作用^[21]。

3.2 森林演替和土层对土壤 C:N:P 的影响

不同演替阶段森林土壤 C:N 平均值介于 16.51—20.89,高于全球森林土壤和我国陆地土壤平均水平^[20-21]。C:N 对土壤有机质分解速率具有重要的指示意义^[7],本研究区较高的 C:N 一定程度表明其有机质分解、矿化速率较低^[20],可能与研究区海拔较高、温度较低限制了微生物活性有关。C:P 和 N:P 平均值分别介于 32.36—49.13 和 1.73—3.01,低于全球森林土壤和我国陆地土壤平均水平^[20-21],表明土壤具有相对较高的 TP 含量和相对较低的 TN 含量,因此相对于 P 限制,该区域森林可能受到更强烈的 N 限制^[1]。

森林演替和土层对土壤 C:N 无显著影响(图 2),与以往研究得出土壤 C:N 较稳定的结果一致^[48]。由于土壤微生物分解凋落物时会同步释放 C、N,并保持相对固定比率(分解 25 份 C 需要消耗 1 份 N)^[49];加之微生物会通过调节群落组成响应 C:N 变化,维持适宜微生物生存的 C:N^[50],因此,土壤 C、N 在循环过程中保持一定的恒定关系^[20]。尽管 TP 含量在森林演替和土层上的变化趋势总体与 SOC 和 TN 含量相似,但是不同于 C:N,森林演替和土层显著影响了 C:P 和 N:P,部分支持了研究假设(1),反映了土壤元素来源和矿化等的差异^[8]。土壤 C:P 和 N:P 分别主要受 C 和 N 的调控,表现在 C:P 与 SOC、N:P 与 TN 的相关性系数分别大于其对应地与 TP 的相关性系数(图 4),可能是因为 TP 含量在演替阶段间和土层间的差异小于 SOC 和 TN(图 1)。这一结果与对广西森林土壤研究得出的 C:P 和 N:P 主要受 P 调控的结果不同^[8],但与 Tao 等^[51]研究结果相似,不同的研究结果反映了研究区气候、植被类型和特征、土壤特性等因素对土壤化学计量的差异化影响。此外,由于 SOC 和 TN 的高度耦合性,土壤 C:P 和 N:P 分别在森林演替和土层上具有相似的变化趋势,在森林演替过程中总体表现为阶段 I 和阶段 III 较低(图 2)。通常较低的 C:P 有利于微生物通过有机质分解过程释放养分,促进土壤有效磷的增加;而较低的 N:P 可能会限制 N 矿化,降低 N 的有效性^[25],因此演替阶段 I 和阶段 III 可能受到更强烈的 N 限制。同样地,由于 SOC 和 TN 含量较 TP 在土层上更具明显的下降,C:P 和 N:P 随着土层的加深呈现下降的趋势,这与其他森林土壤研究结果一致^[52]。

3.3 对川西亚高山森林管理和碳循环的启示

川西亚高山森林作为我国第二大林区的主体,其土壤 C 库动态对区域 C 循环和生态平衡具有重要影响。本研究发现森林 SOC 密度随着演替的进行没有规律性变化趋势,支持了林龄对土壤 C 库变化解释较弱的观点^[53],反映了林分发育对土壤 C 固存驱动的复杂性。其中,阶段 II 的 SOC 密度已达到阶段 IV(即原始林)水平,与前人研究得出演替初期(10—40 年)是 SOC 快速积累期的结果一致^[54],表明 SOC 积累速率受演替阶段影响,可能与群落物种组成等有关^[54]。本研究发现树木功能多样性是驱动森林演替过程中 SOC 密度的重要因素,这可能是导致阶段 II 具有最高 SOC 密度的重要原因。随着针阔混交林的发育,针叶树占比增大,树木功能多样性下降,难分解凋落物增加,会抑制微生物活性和 SOC 的积累,导致阶段 III 土壤 SOC 密度较阶段 II 明显下降。此外,这一结果强调了在森林演替过程中,尤其是演替早期,通过有针对性地选择具有相应特性的树种,增加功能多样性,而不是增加树种多样性本身,可以有效促进土壤 C 的积累,是促进森林演替提升土壤 C 储量的重要管理方法^[55]。此外,相关结果对指导区域退化森林恢复和森林固 C 增汇经营措施的制定等具有重要意义。

除了功能多样性外,土壤 C:P 和 N:P 也是影响森林演替过程中 SOC 密度的重要因素,表明土壤养分状况对土壤 C 循环和积累的重要调控作用。演替过程中,阶段 I 和阶段 III 较低的 C:P 和 N:P 表明土壤 C 积累可能受到更强的 N 限制。因此,通过对特定演替阶段的养分管理有助于土壤 C 固存。阶段 IV 的 SOC 密度较阶段 III 显著的升高,一定程度支持了成熟森林土壤具有持续 C 汇作用的观点^[56],因为凋落物输入为 SOC 积累提供了足够的 C 源。尽管 SOC 密度在演替过程中呈现波动的变化趋势,顶级群落生态系统通常具有较高的 C 储量^[57],与生物量的长期积累有关^[58]。但是,成熟森林生态系统存在生物量固 C 潜力和可能性小的困境,而其土壤组分仍可能具有较大的 C 容量^[59]。因此,对于演替后期森林应该进行合理保护以维持现有 C 储量,在此基础上促进土壤 C 的固定和存储,是提升区域森林生态系统碳汇功能的重要途径。

4 结论

通过对川西亚高山森林演替过程中不同土层土壤 C、N、P 及其化学计量特征进行研究,得出土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征(除了 C:N)在不同演替阶段间具有显著差异,并呈现出波动变化的趋势,总体以阶段 II 最高,阶段 I 最低。土壤 C、N、P 密度在演替过程中的变化趋势略有不同,表明影响其积累的因素各异。其中,土壤 C 和 N 密度总体以阶段 II 和 IV 较高,阶段 I 和 III 较低,一定程度反映了土壤 C 和 N 循环和积累耦合关系。土壤 C 和 N 密度主要受 N:P、C:P、Rao 二次熵指数、功能离散指数 FDis、AN 和 AP 的显著影响,一方面说明土壤 N 和 P 养分相对限制状况是影响土壤 C 和 N 积累的重要因素,尤其是阶段 I 和阶段 III 较低的 N:P 和 C:P 表明 N 限制可能抑制 C 的积累;另一方面,植物功能多样性可能通过凋落物的输入和分解进而对土壤 C 和 N 的积累产生重要影响。与土壤 C 和 N 密度不同,土壤 P 密度以阶段 II 和 I 较高,阶段 III 最低,只与 C:N 和 AP 显著相关,可能与同时受到土壤矿物分化和凋落物分解的调控有关。本研究强调了土壤养分相对限制状况和植物功能多样性在调控森林演替对土壤 C、N 积累的重要作用,可以为川西亚高山土壤功能的提升和指导退化生态系统恢复提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] Feng W L, Pierre M, Gu J, Song X D, Yang J L, Yang F, Zhao Y G, Zhang G L. Impacts of geography, climate, soil properties and vegetation characteristics on soil C: N: P stoichiometry across the Qinghai-Tibetan Plateau. *Pedosphere*, 2024, <https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2024.06.012>
- [2] Liu Z P, Shao M A, Wang Y Q. Spatial patterns of soil total nitrogen and soil total phosphorus across the entire Loess Plateau region of China. *Geoderma*, 2013, 197: 67-78.
- [3] Chen X L, Chen H Y H. Plant mixture balances terrestrial ecosystem C: N: P stoichiometry. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 4562.
- [4] Joshi R K, Garkoti S C. Influence of vegetation types on soil physical and chemical properties, microbial biomass and stoichiometry in the central Himalaya. *Catena*, 2023, 222: 106835.
- [5] Lu J N, Feng S, Wang S K, Zhang B L, Ning Z Y, Wang R X, Chen X P, Yu L L, Zhao H S, Lan D M, Zhao X Y. Patterns and driving mechanism of soil organic carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry across northern China's desert-grassland transition zone. *Catena*, 2023, 220: 106695.
- [6] Feng W L, Yang J L, Xu L G, Zhang G L. The spatial variations and driving factors of C, N, P stoichiometric characteristics of plant and soil in the terrestrial ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2024, 951: 175543.
- [7] Wang Z F, Zheng F L. Impact of vegetation succession on leaf-litter-soil C: N: P stoichiometry and their intrinsic relationship in the Ziwuling area of China's Loess Plateau. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(2): 697-711.
- [8] Lu M Z, Zeng F P, Lv S W, Zhang H, Zeng Z X, Peng W X, Song T Q, Wang K L, Du H. Soil C: N: P stoichiometry and its influencing factors in forest ecosystems in Southern China. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2023, 6: 1142933.
- [9] Deng L, Wang K B, Chen M L, Shanguan Z P, Sweeney S. Soil organic carbon storage capacity positively related to forest succession on the Loess Plateau, China. *Catena*, 2013, 110: 1-7.
- [10] 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.
- [11] Yesilonis I, Szlavecz K, Pouyat R, Whigham D, Xia L. Historical land use and stand age effects on forest soil properties in the Mid-Atlantic US.

- Forest Ecology and Management, 2016, 370: 83-92.
- [12] 周正虎, 王传宽. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1257-1266.
- [13] Teixeira H M, Cardoso I M, Bianchi F J J A, da Cruz Silva A, Jamme D, Peña-Claros M. Linking vegetation and soil functions during secondary forest succession in the Atlantic forest. Forest Ecology and Management, 2020, 457: 117696.
- [14] Li F, Wang Z H, Hou J F, Li X Q, Wang D, Yang W Q. The changes in soil organic carbon stock and quality across a subalpine forest successional series. Forest Ecosystems, 2024, 11: 100203.
- [15] Satdichanh M, Dossa G G O, Yan K, Tomlinson K W, Barton K E, Crow S E, Winowiecki L, Vågen T G, Xu J C, Harrison R D. Drivers of soil organic carbon stock during tropical forest succession. Journal of Ecology, 2023, 111(8): 1722-1734.
- [16] Singh R, Pandey R. Underlying plant trait strategies for understanding the carbon sequestration in Banj oak Forest of Himalaya. Science of the Total Environment, 2024, 919: 170681.
- [17] Chen X L, Reich P B, Taylor A R, An Z F, Chang S X. Resource availability enhances positive tree functional diversity effects on carbon and nitrogen accrual in natural forests. Nature Communications, 2024, 15(1): 8615.
- [18] Chen X L, Taylor A R, Reich P B, Hisano M, Chen H Y H, Chang S X. Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual. Nature, 2023, 618(7963): 94-101.
- [19] Zhu X Y, Fang X, Wang L F, Xiang W H, Alharbi H A, Lei P F, Kuzyakov Y. Regulation of soil phosphorus availability and composition during forest succession in subtropics. Forest Ecology and Management, 2021, 502: 119706.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C: N: P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. Functional Ecology, 2018, 32(1): 50-60.
- [23] Lucas-Borja M E, Delgado-Baquerizo M. Plant diversity and soil stoichiometry regulates the changes in multifunctionality during pine temperate forest secondary succession. Science of the Total Environment, 2019, 697: 134204.
- [24] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(2): 354-361.
- [25] Ma R T, Hu F N, Liu J F, Wang C L, Wang Z L, Liu G, Zhao S W. Shifts in soil nutrient concentrations and C: N: P stoichiometry during long-term natural vegetation restoration. PeerJ, 2020, 8: e8382.
- [26] 胡宗达, 刘世荣, 刘兴良, 胡璟, 罗明霞, 李亚非, 石松林, 吴德勇, 肖玖金. 川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤-微生物生物量及其化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(12): 4900-4912.
- [27] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 2010, 91(1): 299-305.
- [28] 黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规. 天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征. 生态学报, 2022, 42(24): 10264-10275.
- [29] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [30] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(6): 737-749.
- [31] Tang X L, Zhao X, Bai Y F, Tang Z Y, Wang W T, Zhao Y C, Wan H W, Xie Z Q, Shi X Z, Wu B F, Wang G X, Yan J H, Ma K P, Du S, Li S G, Han S J, Ma Y X, Hu H F, He N P, Yang Y H, Han W X, He H L, Yu G R, Fang J Y, Zhou G Y. Carbon pools in China's terrestrial ecosystems: new estimates based on an intensive field survey. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(16): 4021-4026.
- [32] 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.
- [33] 简尊吉, 雷蕾, 曾立雄, 肖文发, 程瑞梅, 李春蕾. 我国森林土壤全磷密度分布特征. 生态学报, 2023, 43(22): 9256-9265.
- [34] Zeng C, Li T Y, He B H, Feng M D, Liang K. Effects of vegetation succession on topsoil C, N, and P contents and stoichiometry following agricultural abandonment in a representative Karst trough valley. Ecological Engineering, 2023, 192: 106989.
- [35] Liu S L, Fu B J, Lü Y H, Chen L D. Effects of reforestation and deforestation on soil properties in humid mountainous areas: a case study in Wolong Nature Reserve, Sichuan province, China. Soil Use and Management, 2002, 18(4): 376-380.
- [36] Zhang W, Zhao J, Pan F J, Li D J, Chen H S, Wang K L. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a Karst region in southwest China. Plant and Soil, 2015, 391(1): 77-91.

- [37] Jackson R B, Lajtha K, Crow S E, Hugelius G, Kramer M G, Piñeiro G. The ecology of soil carbon: pools, vulnerabilities, and biotic and abiotic controls. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2017, 48(1): 419-445.
- [38] Tang B, Rocci K S, Lehmann A, Rillig M C. Nitrogen increases soil organic carbon accrual and alters its functionality. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1971-1983.
- [39] 王燕, 张全智, 王传宽, 郭万桂, 蔺佳玮. 恢复方式对东北东部森林土壤碳氮磷计量特征的影响. *植物生态学报*, 2024, 48(7): 943-954.
- [40] Lin G G, Luke McCormack M, Ma C G, Guo D L. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytologist*, 2017, 213(3): 1440-1451.
- [41] Xiao W Y, Chen C, Chen X L, Huang Z Q, Chen H Y H. Functional and phylogenetic diversity promote litter decomposition across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(12): 2261-2272.
- [42] Canessa R, van den Brink L, Berdugo M B, Hättenschwiler S, Rios R S, Saldaña A, Tielbörger K, Bader M Y. Trait functional diversity explains mixture effects on litter decomposition at the arid end of a climate gradient. *Journal of Ecology*, 2022, 110(9): 2219-2231.
- [43] Qiao Y, Wang J, Liu H M, Huang K, Yang Q S, Lu R L, Yan L M, Wang X H, Xia J Y. Depth-dependent soil C-N-P stoichiometry in a mature subtropical broadleaf forest. *Geoderma*, 2020, 370: 114357.
- [44] Yu F, Liu Q, Fan C N, Li S. Modeling the vertical distribution of soil organic carbon in temperate forest soils on the basis of solute transport. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2023, 6: 1228145.
- [45] Sun T T, Wang Y G, Hui D F, Jing X, Feng W T. Soil properties rather than climate and ecosystem type control the vertical variations of soil organic carbon, microbial carbon, and microbial quotient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107905.
- [46] 张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 李加文. 滇中亚高山 5 种林型土壤碳氮磷生态化学计量特征. *生态环境学报*, 2019, 28(1): 73-82.
- [47] Zhang C, Tian H Q, Liu J Y, Wang S Q, Liu M L, Pan S F, Shi X Z. Pools and distributions of soil phosphorus in China. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, 19(1): 2004GB002296.
- [48] Bui E N, Henderson B L. C: N: P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. *Plant and Soil*, 2013, 373(1): 553-568.
- [49] 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.
- [50] 张泰东, 王传宽, 张全智. 帽儿山 5 种林型土壤碳氮磷化学计量关系的垂直变化. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3135-3143.
- [51] Tao Y, Zhou X B, Zhang S H, Lu H Y, Shao H B. Soil nutrient stoichiometry on linear sand dunes from a temperate desert in Central Asia. *Catena*, 2020, 195: 104847.
- [52] Feng D F, Bao W K, Pang X Y. Consistent profile pattern and spatial variation of soil C/N/P stoichiometric ratios in the subalpine forests. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(8): 2054-2065.
- [53] Marín-Spiotta E, Sharma S. Carbon storage in successional and plantation forest soils: a tropical analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(1): 105-117.
- [54] Jones I L, DeWalt S J, Lopez O R, Bunnefeld L, Pattison Z, Dent D H. Above- and belowground carbon stocks are decoupled in secondary tropical forests and are positively related to forest age and soil nutrients respectively. *Science of the Total Environment*, 2019, 697: 133987.
- [55] Dawud S M, Raulund-Rasmussen K, Ratcliffe S, Domisch T, Finér L, Joly F X, Hättenschwiler S, Vesterdal L. Tree species functional group is a more important driver of soil properties than tree species diversity across major European forest types. *Functional Ecology*, 2017, 31(5): 1153-1162.
- [56] Zhou G Y, Liu S G, Li Z A, Zhang D Q, Tang X L, Zhou C Y, Yan J H, Mo J M. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 2006, 314(5804): 1417.
- [57] 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.
- [58] Pregitzer K S, Euskirchen E S. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 2004, 10(12): 2052-2077.
- [59] 周国逸, 陈文静, 李琳. 成熟森林生态系统土壤有机碳积累: 实现碳中和目标的一条重要途径. *大气科学学报*, 2022, 45(3): 345-356.