

DOI: 10.5846/stxb201507211532

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.

Jiang P P, Cao Y, Chen Y M, Wang F. Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(19): 6188-6197.

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

姜沛沛¹, 曹扬^{2,3}, 陈云明^{2,3,*}, 王芳⁴

1 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

3 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

4 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要:在陕西省北部延安市境内子午岭林区, 采用时空互代的方法选取 9、23、33、47 年生油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林为研究对象, 比较油松不同器官(叶、枝、干、根)、凋落物及土壤 C、N、P 含量及其比值的差异, 探讨它们随林龄的变化及其相互间的关系, 以期为油松人工林的生产、改善和林木生长环境的调节提供参考。结果表明:除根中 C 含量在林龄间差异不显著外, 其它器官 C、N、P 含量及其比值在林龄间均差异显著且随林龄增加变化趋势不尽相同。9、23、33、47 年生油松林 C、N、P 含量及 N:P 比值均在叶中最高; C:N 比值均在干中最高, 根中次之; C:P 比值均在干中最高, 其它器官大小次序不一。除 33 年生油松林叶中 N:P 比值大于 14 外, 其它各器官各林龄 N:P 比值均小于 14, 且 N:P 比值随林龄先增加后减少, 故可判断油松在该区域受 N 限制较为严重, 且随林龄的增加受 N 限制的情况有所缓解。不同林龄土壤和凋落物 C、N、P 含量及其比值差异显著, 且后者均大于前者。土壤与凋落物 C、P 含量及 C:N、C:P、N:P 比值随林龄增加变化趋势完全一致, 表明土壤与凋落物之间有着密切的关系。叶片与凋落物 N、P 含量及 C:N、C:P、N:P 比值之间显著相关, 表明凋落物的养分承自植物叶片, 二者之间关系紧密; 植物和土壤的 C、N、P 含量之间均不存在显著相关性, 说明土壤 C、N、P 供应量对乔木叶片 C、N、P 含量影响不大。

关键词:油松人工林; 林龄; 凋落物; 土壤; C:N:P 生态化学计量

Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation

JIANG Peipei¹, CAO Yang^{2,3}, CHEN Yunming^{2,3,*}, WANG Fang⁴

1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

4 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

Abstract: To estimate the ecological stoichiometry of *Pinus tabulaeformis* at different plantation stand ages, we investigated *P. tabulaeformis* plantations of 9, 23, 33, and 47 years old in the Ziwuling of Shaanxi province. This research of ecological stoichiometry was studied in order to guide the *P. tabulaeformis* forest productivity, and to improve and adjust the growth

基金项目:国家自然科学基金项目(41201088 和 41371506); 中国科学院西部之光(K301021304); 中国科学院陕西省森林固碳现状、速率和潜力研究(XDA05050203-05)

收稿日期: 2015-07-21; 修订日期: 2016-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@ms.iswc.ac.cn

environment of such plantations. To this end, we investigated the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) concentration, as well as their ratios in plant organs (leaf, branch, stem, and root), litter, and soil during stand development. Apart from root C concentration, the C, N, and P concentrations of the different plant organs, as well as their ratios, were significantly different in all plantation age groups. For all four age groups of *P. tabulaeformis* plantations, the C, N, and P concentrations, as well as the N:P ratios were highest in the leaf tissue, whereas the C:N and C:P ratios were highest in the stems. For other plant organs, no consistent patterns were found. For all plantation ages, all plant organ N:P ratios were lower than 14, except for leaf tissue from the 33-year-old *P. tabulaeformis* forest stand. Overall, the N:P ratios first increased, and then decreased with increasing forest age. These results imply that in this region, *P. tabulaeformis* is limited by N, and this N limitation decreases with increasing forest age. The litter and soil C, N, and P concentrations, as well as their ratios, were significantly different among the plantation age groups, with litter having higher concentrations than soil. Soil and litter C and P concentrations, as well as their C:N, C:P, and N:P ratios changed similarly with the increasing forest age, indicating a close relationships between soil and litter stoichiometry. There were significant correlations between the leaf tissue and litter N and P concentrations, as well as between their C:N, C:P, and N:P ratios. However, no significant correlations between the leaf tissue and soil C, N, and P concentrations were found, suggesting that the supply of C, N, and P from the soil had little influence on plant tissue C, N, and P concentrations.

Key Words: *Pinus tabuliformis* plantation; forest age; litter; soil; C:N:P ecological stoichiometry

生物体最基本的组成是元素,特别是碳(C)、氮(N)、磷(P),生物的生长过程实质上是对这些元素的积聚与相对比例的调节过程^[1-2]。生态化学计量学是研究多重元素化学平衡的一门科学,它强调的是活的有机体组成元素(特别是C、N、P)之间的联系^[3]。

目前,国外对植物生态化学计量学特征已有大量研究,国内相关研究虽然起步较晚但发展迅速,对不同森林类型、不同区域和不同演替阶段的植物叶片的化学计量特征进行了大量研究^[4-10],对植物枝、干、根等器官化学计量特征的研究则较少;进行土壤及凋落物养分化学计量特征的研究也较多^[11-12],但将叶片、凋落物与土壤三者联系起来探讨的研究却相对较少^[13],研究某一树种随林龄植物不同器官(叶、枝、干、根)、凋落物与土壤C、N、P化学计量特征变化的研究则更少。植物通过光合作用固定C,并以凋落物的形式将C和养分逐渐补给给土壤^[14],凋落物分解过程中养分的返还量、土壤养分供应量、植物养分需求量以及植物对其自身养分需求的自我调节,使得植物—凋落物—土壤系统养分含量具有明显的时空变化^[15]。随着林龄的增加,森林生态系统的组成结构、内部环境以及土壤性质也会随之发生改变,进而影响养分分配格局,而将叶片、凋落物与土壤三者联系起来探讨随着林龄的增加主要元素分配及化学计量特征的变化对于进一步从生态化学计量角度上掌握碳循环的调控机制具有重要意义,同时也可以为促进生态化学计量学理论发展提供新的科学依据,为减缓温室效应提供新的研究思路。

油松(*Pinus tabuliformis*)具有耐干旱、耐贫瘠,根系发达,适应性强等特点,是黄土高原主要的乡土树种之一,也是山地沟壑营造防护林和用材林的优良树种^[16]。本研究以陕西省北部延安市境内子午岭林区不同林龄油松人工林为研究对象,对油松不同器官(叶、枝、干、根)、凋落物及土壤的C、N、P含量进行测定和分析,探讨它们随林龄的变化,比较它们之间C、N、P含量及其比值的异同以及相互之间可能存在的关系,以为油松人工林的生产、改善和林木生长环境的调节作出指导,为提高生态系统养分利用效率和林地生产力提供依据,并为油松人工林的土壤肥力管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于延安市境内子午岭林区(108°53′—109°38′E, 35°27′—36°50′N),属温带半湿润区,地处抬

升山地, 海拔 1010—1275 m, 年均降水量为 587.6 mm, 年平均气温为 7.4 °C, 土壤为原生(山坡)或次生(沟谷)黄土^[17-18]。研究区内主要树种有辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、油松和刺槐(*Robinia pseudoacacia*), 其中辽东栎多属天然次生林, 刺槐和油松则以人工林为主, 且油松人工林林分树种单一, 为绝对优势树种^[18]。林下灌木主要有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、陕西荚蒾(*Viburnum schensianum*)、忍冬(*Lonicera Japonica*)、绣线菊(*Spiraea pubescens*)、兴安胡枝子(*Lespedeza davurica*)、毛樱桃(*Prunusto merttosa*)、等; 草本植物主要有披针苔草(*Carex lanceolata*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、北京隐子草(*Cleistogenes hancei*)、艾蒿(*Artemisia argyi*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

依据国家林业局 2004 年对黄土丘陵区油松人工林林龄划分标准: 幼龄林 ($\leq 20a$)、中龄林 (21—30a)、近熟林 (31—40a)、成熟林 (41—60a), 2012 年 7 月以空间代替时间的方法在陕西省延安市子午岭林区范围内选取立地条件相近的不同生长阶段(9、23、33、47a)的油松人工林作为研究样点。每个研究样点随机设置 3 个 50 m×20 m 的样方(以样方情况代表样地基本信息), 样地基本信息见表 1。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic status of sampling sites

林龄 Age/a	样地 Plot No.	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	坡位 Slope position	平均胸径 DBH/cm	平均树高 Height/m	林分密度 Density/ (株/hm ²)	郁闭度 Crown density	林下优势种 Dominant species
9	1	1204	N	7	中坡	2.2	2.3	3990	0.2	黄刺玫-铁杆蒿
	2	1198	N	6	中坡	2.2	2.2	4260	0.2	<i>Rosa xanthina</i> - <i>Artemisia</i>
	3	1183	NE50	9	中坡	2.2	2.3	3870	0.2	<i>sacrorum</i>
23	1	1275	NW30	16	上坡	9.7	8.1	3450	0.8	黄刺玫-披针苔草
	2	1215	N	32	上坡	8.5	6.6	2520	0.9	<i>Rosa xanthina</i> -
	3	1247	NE40	8	上坡	7.9	6.4	3660	0.8	<i>Carex lanceolata</i>
33	1	1101	NW73	26	下坡	11.4	8.7	2580	0.6	黄刺玫-披针苔草
	2	1035	NW80	34	中坡	10.7	9	2070	0.7	<i>Rosa xanthina</i> -
	3	1271	SW75	32	上坡	12.4	14.6	2150	0.7	<i>Carex lanceolata</i>
47	1	1069	NW55	17	上坡	13.9	13.9	1370	0.7	黄刺玫-披针苔草
	2	972	NE75	25	中坡	13.9	13.9	1770	0.8	<i>Rosa xanthina</i> -
	3	1051	NW40	34	中坡	14.2	14.2	1380	0.8	<i>Carex lanceolata</i>

1.2.2 样品采集及测定

对每个样地内的乔木进行每木检尺, 记录胸径和树高(9年生油松林起测径阶为 2cm, 23、33、47年生油松林起测径阶为 5cm), 并统计株数。按大、中、小径级选择标准木 3 株, 分东、西、南、北四个方位采摘其冠下部(距地面 2—3m)的成熟叶片, 用高枝剪在每株标准木的树冠南向的上、中、下 3 个冠层分别随机选取树枝 3 条, 用砍刀砍取适量树干, 并挖取适量树根, 从 3 株标准木获取的叶、枝、干、根, 同器官混合成 1 份样品(每份约重 300g)。按对角线在相应的油松林林下选择 3 个 1 m×1 m 的小样方收集地表凋落物, 将样品混匀后放入纸质档案袋中带回实验室。植物样品置于 85°C 烘干至恒重, 粉碎机磨碎后测定 C、N、P 含量。同时, 在每个样地内, 采用 S 型路线选择 5 个点, 用土钻采集表层 0—20 cm 土壤, 将 5 个点混匀后带回实验室。土壤样品风干后, 剔除草根、石头等杂物, 研磨后过 0.25 mm 的筛后测定 C、N、P 含量。

植物、凋落物和土壤全 C 采用重铬酸钾-外加热法测定; 全 N、全 P 采用浓 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮法, 消煮后的待测液供全 N、全 P 的测定, 其中全 N 采用凯氏定氮仪测定(KDY-9830, KETUO), 全 P 采用高氯酸-硫酸消化-钼锑抗比色法测定(UV-2450 紫外分光光度计)^[19]。

1.2.3 数据处理方法

采用方差分析(ANOVA) 检验油松同一林龄不同器官以及不同林龄间植物、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其比值差异是否显著。采用 Pearson 相关分析对油松叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其比值进行相关性

分析。以上所有统计分析均在 SPSS statistics 19.0 中完成。文中 C:N、C:P、N:P 比值均采用质量比,通过原子比除以 1.17、2.58、2.21 可分别换算得到 C:N、C:P、N:P 比值的质量比。图表中均采用平均值±标准差。

2 结果

2.1 不同林龄油松人工林植物 C、N、P 含量及其化学计量比

除根中 C 含量在林龄间差异不显著外,其它器官中 C、N、P 含量及其比值在各林龄间均差异显著($P < 0.05$)。叶中 C 含量随林龄而降低在 23a 达到最低后增加,且变化显著;枝中 C 含量随林龄略有增加,但差异不显著,在 33a 达到最大后显著降低;干中 C 含量随林龄先显著增加,在 33a 达到最大后显著降低(图 1)。

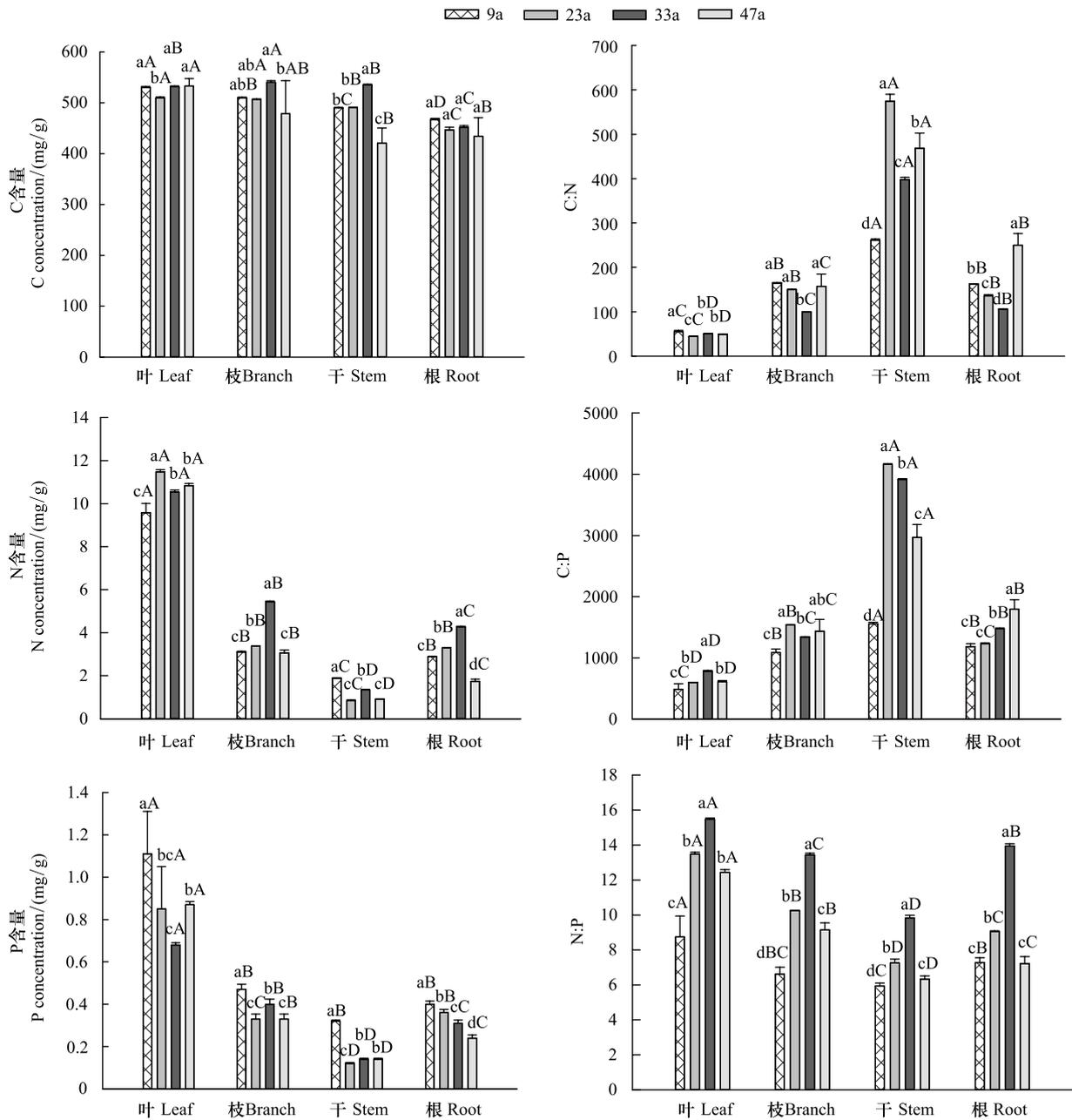


图 1 油松人工林不同器官 C、N、P 含量及化学计量比随林龄的变化

Fig.1 Variation of different organs C, N, P stoichiometric during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation

不同小写字母表示不同林龄间差异显著,不同大写字母表示同一林龄不同组间差异显著($P < 0.05$)

叶、枝和根中 N 含量随林龄先增加后降低,且变化显著,其中叶在 23a、枝和根在 33a 达到最大值;干中 N 含量无明显变化规律(图 1)。叶和干中 P 含量随林龄先降低后增加,且变化显著,其中叶在 33a、干在 23a 达到最小值;枝中 P 含量无明显变化规律;根中 P 含量随林龄显著降低(图 1)。叶、枝和根中 C:N 随林龄先降低后增加,且变化显著,其中叶在 23a、枝和根在 33a 达到最小值;干中 C:N 随林龄无明显变化规律(图 1)。叶和干中 C:P 随林龄先增加后降低,且变化显著,其中叶在 33a、干在 23a 达到最大值;枝中 C:P 随林龄无明显变化规律;根中 C:P 随林龄显著增加(图 1)。叶、枝、干、根中的 N:P 随林龄的变化趋势一致,均随林龄先增加,在 33a 达到最大值后降低,且变化显著(图 1)。9、23、33、47 年生油松林 C、N、P 含量及 N:P 比值均在叶中最高;C:N 比值均在干中最高,根中次之;C:P 比值均在干中最高,其它器官大小次序不一(图 1)。

2.2 不同林龄油松人工林土壤和凋落物 C、N、P 含量及其化学计量比

不同林龄土壤和凋落物 C、N、P 含量及其比值差异显著($P<0.05$),且后者均大于前者(图 2)。土壤和凋落物中 C 和 P 含量随林龄变化趋势基本一致,其中 C 含量随林龄均先增加后降低,且变化显著,其中土壤在 33a、凋落物在 23a 达到最大值;P 含量随林龄均先降低后增加,且变化显著,其中土壤在 23a、凋落物在 33a 达到最小值。土壤 N 含量随林龄先显著增加,在 33a 达到最大值后略有降低但差异不显著;凋落物 N 含量随林龄先显著降低,在 23a 达到最小值后基本保持稳定(图 2)。土壤与凋落物中 C:N、C:P、N:P 随林龄变化趋势大致相同,其中 C:N 随林龄均先显著增加,在 23a 达到最大后降低但其后差异不显著(图 2);C:P 随林龄先增加后降低,且变化显著,其中土壤在 23a、凋落物在 33a 达到最大值(图 2);N:P 随林龄先显著增加,在 33a 达到最大值后降低但其后差异不显著(图 2)。

2.3 油松人工林叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其比值的相关性分析

C、N、P 两两之间,在叶片中不存在显著相关性;凋落物中,只有 C 和 P 显著负相关,N 和 P 显著正相关;土壤中,只有 C 和 N 显著正相关,C 和 P 显著负相关($P<0.05$,表 2)。叶片 C 与凋落物 C、N、P 均不存在显著相关性;叶片 N 与凋落物 C、N 显著正相关和负相关;叶片 P 与凋落物 C 显著负相关,与凋落物 N、P 显著正相关($P<0.05$,表 2)。叶片 C 和 N 只与土壤 P 显著正相关和负相关,叶片 P 只与土壤 C 显著正相关($P<0.05$,表 2)。土壤 C 与凋落物 C 显著正相关,与凋落物 N、P 显著负相关;土壤 N 与凋落物 C、N、P 均不存在明确相关性;土壤 P 与凋落物 C 显著负相关,与凋落物 N、P 显著正相关($P<0.05$,表 2)。

表 2 油松人工林叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量的相关性分析

Table 2 Leaf, litter and soil C, N, P correlation analysis in *Pinus tabulaeformis* plantation

组分 Components	叶片 C Leaf C	叶片 N Leaf N	叶片 P Leaf P	凋落物 C Litter C	凋落物 N Litter N	凋落物 P Litter P	土壤 C Soil C	土壤 N Soil N
叶片 N Leaf N	-0.54	1						
叶片 P Leaf P	0.010	-0.389	1					
凋落物 C Litter C	-0.181	0.635 *	-0.670 *	1				
凋落物 N Litter N	0.378	-0.654 *	0.636 *	-0.434	1			
凋落物 P Litter P	0.100	-0.415	0.853 **	-0.740 **	0.630 *	1		
土壤 C Soil C	-0.067	0.572	0.921 **	0.730 **	-0.679 *	-0.823 **	1	
土壤 N Soil N	0.352	0.150	-0.601	0.358	-0.155	-0.356	0.681 *	1
土壤 P Soil P	0.581 *	-0.813 **	0.574	-0.655 *	0.708 *	0.658 *	-0.612 *	-0.055

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

C:N、C:P、N:P 两两之间,在叶片中只有 C:P 与 N:P 极显著正相关;凋落物和土壤中,只有 C:N 和 C:P 之间和 C:P 和 N:P 之间均极显著正相关($P<0.01$,表 3)。叶片 C:N 只与凋落物 C:N 极显著负相关,叶片 C:P 与凋落物 C:P 和 N:P 均极显著正相关,叶片 N:P 与凋落物 C:N、C:P、N:P 均极显著正相关($P<0.01$,表 3)。叶片 C:N 与土壤 C:N、C:P、N:P 均显著负相关,叶片 C:P 和 N:P 与土壤 C:P 和 N:P 显著正相关($P<0.05$,表 3)。土壤 C:P 和 N:P 与凋落物 C:N、C:P、N:P 之间均显著正相关;土壤 C:N 与凋落物 C:N 和 C:P 均显著正相关($P<0.05$,表 3)。

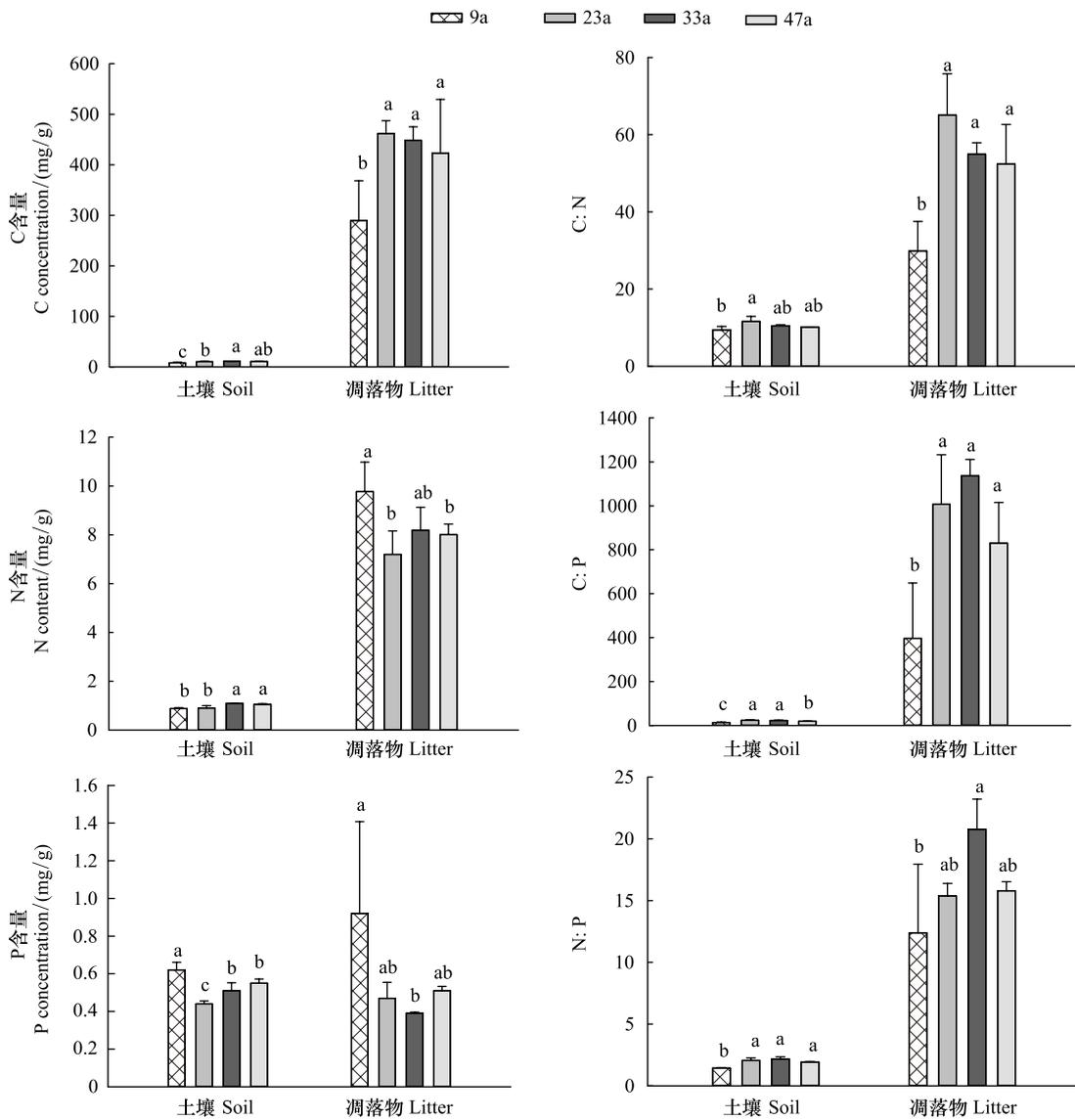


图2 不同林龄油松人工林土壤和凋落物 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.2 Variation of soil and litter C, N, P stoichiometry during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation

不同小写字母表示不同林龄间差异显著 ($P < 0.05$)

表3 油松人工林叶片、凋落物和土壤 C:N、C:P、N:P 的相关性分析

Table 3 Leaf, litter and soil C, N, P correlation analysis in *Pinus tabulaeformis* plantation

组分 Components	叶片 C:N Leaf C:N	叶片 C:P Leaf C:P	叶片 N:P Leaf N:P	凋落物 C:N Litter C:N	凋落物 C:P Litter C:P	凋落物 N:P Litter N:P	土壤 C:N Soil C:N	土壤 C:P Soil C:P
叶片 C:P Leaf C:P	-0.183	1						
叶片 N:P Leaf N:P	-0.541	0.925**	1					
凋落物 C:N Litter C:N	-0.745**	0.541	0.754**	1				
凋落物 C:P Litter C:P	-0.551	0.769**	0.872**	0.894**	1			
凋落物 N:P Litter N:P	-0.154	0.787**	0.733**	0.512	0.823**	1		
土壤 C:N Soil C:N	-0.617*	0.364	0.564	0.778*	0.670*	0.400	1	
土壤 C:P Soil C:P	-0.774**	0.680*	0.885**	0.891**	0.876**	0.601*	0.751**	1
土壤 N:P Soil N:P	-0.667*	0.726**	0.876**	0.737**	0.792**	0.605*	0.401	0.905**

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

3 结论与讨论

3.1 不同林龄油松人工林植物 C、N、P 含量及其化学计量比

本研究中叶片 C 含量、C:N 及 C:P 比值与黄土高原 126 个植物样品^[8]、中国 753 种陆生植物叶片^[20]、Elser 等^[21]研究的全球 492 种陆生植物叶片以及 McGroddy 等^[7]研究的全球森林叶片等结果相比均偏高,而 N、P 含量及 N:P 比值偏低,但与本研究区域相近的黄土高原的常绿植物叶片的 C、N、P 含量及比值相近, N:P 比值还明显高于 McGroddy 等^[7]温带针叶的比值(表 4)。这可能是由于与阔叶树种相比,常绿针叶树种含有大量的富碳次生产物(例如,树脂、单宁和蜡),这增加了其 C:N、C:P 比值,且常绿树种往往会分配较多养分用于构建保卫构造,如分配较多氮于非溶性蛋白以增强其细胞壁韧性或增加叶肉细胞密度以抵御环境胁迫和病虫害的侵害,故其叶寿命和比叶重较高,但光合和养分利用效率较低^[8]。

表 4 植物叶片 C、N、P 含量及化学计量特征与其它区域的比较

Table 4 Comparisons of leaf C, N, P stoichiometric characteristics with others studies

地区 Region	类型 Types	C/(mg/g)	N/(mg/g)	P/(mg/g)	C:N	C:P	N:P	参考文献 References
本研究区 This study area	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	526.18±11.99 (12)	10.61±0.74 (12)	0.88±0.18 (12)	49.85±4.31 (12)	619.16±116.55 (12)	12.53±2.60 (12)	本文 This study
黄土高原 Loess Plateau	植物 Plant	438±43 (126)	24.1±8.5 (126)	1.6±0.55 (126)	21.2±10.2 (126)	312±135 (126)	15.4±3.0 (126)	[8]
	常绿 Evergreen	516±16 (9)	10.6±1.7 (9)	0.83±0.24 (9)	49.6±7.3 (9)	660±154 (9)	13.4±2.9 (9)	
中国 China	植物 Plant	—	20.2±8.4 (554)	1.46±0.99 (745)	—	—	16.3±9.32 (547)	[20]
全球 Global	植物 Plant	464±32.1 (492)	20.6±12.2 (398)	1.99±1.49 (406)	22.5±10.6 (398)	232±145 (406)	12.7±6.82 (325)	[21]
全球 Global	植物 Plant	—	—	—	43.6±3.5 * (55, 37.3)	1334.1±137.6 * (59, 517.1)	27.8±1.4 * (55, 12.6)	[7]
	温带针叶 Temperate Coniferous	—	—	—	59.5±7.0 * (19, 50.9)	1231.8±140.3 * (19, 477.4)	21.7±1.7 * (20, 9.8)	

a) 括号中前一个数字为样本数 b) 带 * 数字为摩尔比, 括号中后一个数字为转换后的质量比

9 年生幼龄林生长速度较快,需要大量核糖体合成蛋白质,由于核糖体是植物体中重要的 P 库,所以本研究中 9 年生幼龄林叶中 P 含量最高,而核糖体合成的蛋白质则在 23 年生依旧保持快速生长的中龄林中达到最大,因此 23 年生中龄林叶中 N 含量最高。Zhang 等^[22]在内蒙古草地生态系统的研究认为, C:N 和 C:P 比值随叶年龄的增大而增加,这与本研究中叶、枝、干、根中 C:P 比值和干、根中的 C:N 比值随着林龄的增大而增加的结果相同,这可能是由于随着树木体型的增大,导致了 N、P 含量的稀释效应^[23]。树木在幼龄和中龄期快速生长、代谢活动旺盛,需要酶来合成大量蛋白质,而到了近熟和成熟林时期富含碳的结构物质积累,导致 C:N 比值上升^[24]。植物叶片 C:N、C:P 比值可以表征植物吸收营养元素同化 C 的能力,在一定程度上可以反映出单位养分供应量所能达到的生产力、植物对营养的利用效率以及植物的生长速度^[9, 25]。生长速率假说认为,生物体在快速生长过程中,会分配大量 P 到 rRNA 中,以使核糖体能够快速合成大量蛋白质,所以生物个体的生长速率与体内 C:P、N:P 比值负相关^[26]。本研究中 C:P、N:P 比值随林龄先增加后降低,这与生长速率假说并不相符,这可能是由于植物具有贮存物质的功能以及 RNA 中的 P 占植物全磷的比例较低,使得高等植物是否符合生长率假说更具不确定性^[2]。N、P 作为植物生长的主要限制性元素,在植物体内存在功能上的联系, N:P 比值则经常作为判断生态系统受 N 或受 P 限制的判断指标。研究表明,植物生长受 N 和 P 限制的 N:P 阈值为 14 和 16, 即当 N:P 小于 14 时,植物生长主要受 N 限制;当 N:P 大于 16 时,植物生长主要受 P 限制;当 N:P 位于 14 和 16 之间时,受 N 和 P 的共同限制^[27]。本研究中,除了 33 年生油松林叶中 N:P 比值大于 14, 其它各个器官各林龄段的 N:P 比值均小于 14, 故可判断该区域受 N 限

制较为严重。叶、枝、干、根中 N:P 比值随林龄先增加在 33a 达到最大值后降低,表明随着林龄的增加油松林生长受 N 限制的情况有所缓解,这与崔宁洁等^[13]在马尾松林的研究结果一致,所以在油松人工林,特别是幼龄林的管理中,可适当增施氮肥以促进幼苗生长。

3.2 不同林龄油松人工林土壤和凋落物 C、N、P 含量及其化学计量比

本研究中土壤 P 含量(0.42—0.67 mg/g)明显低于全球水平的 2.8 mg/g^[10],这与杨佳佳等^[28]在黄土高原刺槐林的研究结果一致,这可能与地表土壤对磷的吸附作用、黄土高原地区强烈的风化和水土流失作用有关,亦与中国土壤磷含量普遍低于全球平均水平的规律一致。与全球不同生态系统土壤 C:N:P 摩尔比的平均水平 59.5:16:1(换算成质量比为 23.06:3.12:1)相比^[29],本研究土壤的 C:N:P 比值(19.68:1.88:1)偏低(表 5)。研究表明,中国土壤 C:N 比平均值在 10:1—12:1 之间^[30],本研究土壤的 C:N 比平均值为 10.38 在此范围之内。与叶片相比,凋落物 C、N、P 含量明显下降,而 C:N、C:P 和 N:P 比值则有所上升(表 4,表 5),这反映出了植物对营养元素的再吸收特征,即营养元素从衰老叶片中转移并被运输到植物其它组织的过程^[25],这种将营养元素从衰老叶片或其它植物组织中再吸收或再分配的能力,使得营养元素在植物体内的留存时间增加,以提供植物新的生物量生产所需的大部分养分^[31]。凋落物 C、N、P 含量及其比值与 McGroddy 等^[7]的研究结果相比,表现为 C 含量、C:N 比值偏高,而 N、P 含量以及 N:P 比值偏低,这与叶片与其它区域比较的结果基本一致,但 C:P 比值明显低于 McGroddy 等^[7]在全球森林叶片研究中得到的结果,这与叶片与其它区域的比较的结果相左,这可能是由于本研究的 P 素再吸收率要低于 McGroddy 等^[7]研究中的 P 素再吸收率,也可能是由于研究区域环境不同,营养元素的分解速率不同造成的(表 5)。

表 5 凋落物 C、N、P 含量及化学计量特征与其它区域的比较

Table 5 Comparisons of litter C, N, P stoichiometric characteristics with others studies

地区 Region	类型 Types	C/(mg/g)	N/(mg/g)	P/(mg/g)	C:N	C:P	N:P	参考文献 References
陕西省 Shaanxi Province	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	405.70±92.34 (12)	8.29±1.25 (12)	0.57±0.3 (12)	50.57±15.26 (12)	842.51±336.65 (12)	16.08±4.11 (12)	本文
全球 Global	植物 Plant	—	—	—	66.2±6.3* (106, 56.58)	3144.1±341.9* (104, 1218.6)	45.5±3.2* (99, 20.59)	[7]
	温带针叶 Temperate Coniferous	—	—	—	87.8±6.9* (25, 75.0)	2352.9±350.3* (19, 911.9)	26.0±4.6* (20, 11.8)	

a) 括号中前一个数字为样本数;b) 带 * 数字为摩尔比, 括号中后一个数字为转换成的质量比

土壤与凋落物 C、P 含量及 C:N、C:P、N:P 比值随林龄的变化趋势完全一致,表明土壤与凋落物之间有着密切的关系。土壤中 C 含量先显著增加,在 33a 达到最大值后略有降低但差异不显著,这与 Zhou 等^[32]、Luyssaert 等^[33]和崔宁洁等^[13]认为的土壤有机碳积累与植被群落年龄正相关的结论基本一致。一般来讲,土壤有机质 C:N 比值与其分解速率呈反比,而土壤 C:P 比值是表示 P 有效性高低的重要指标。研究表明,凋落物在 P 素较低的情况下 N 及木质素含量较高(即较高的 N:P 比值),因此可以认为 N:P 比值是影响凋落物分解和养分归还速率的重要因素之一,较高的 N:P 比值表明分解速度较慢^[11]。本研究中,凋落物 N:P 比值随着林龄先显著增加,在 33a 达到最大后下降,表明凋落物分解速率随林龄呈大致降低趋势,有利于养分存储,故可认为,研究区内成年油松林凋落物更有助于减缓水土流失。

3.3 油松林叶片、凋落物与土壤 C、N、P 及其比值的相关性分析

本研究中叶片与凋落物 N、P 含量及 C:N、C:P、N:P 比值之间存在显著相关性,表明凋落物中养分来自植物叶片,二者之间关系紧密。植物和土壤的 C、N、P 含量之间均不存在显著相关性,表明土壤 C、N、P 供应量对乔木叶片 C、N、P 含量影响不大^[12]。植物通过光合作用固定 C,同时将部分 C 转移到土壤,并以凋落物的形式将 C 和养分逐步补偿给土壤^[14],因此植物、凋落物与土壤的 C、N、P 含量之间有着密切的联系。本文相关分析的结果也显示了在油松叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其比值之间存在密切相关关系,这说明生态系统内部 C、N、P 元素循环是在植物、凋落物和土壤 3 个库之间运输和转换的^[7]。所以说探讨植物-凋

落物-土壤的相互作用及其生态化学计量关系特征, 并从生态化学计量特征的角度上掌握养分循环的调控机制, 可以为促进生态化学计量学理论的发展提供新的科学依据, 也可以为减缓温室效应提供新的研究思路。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [3] Elser J J, Dobberfuhl D R, Mackay N A, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Organism size, life history, and N: P stoichiometry. *BioScience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [4] 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.
- [5] Ågren G I, Weih M. Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 2012, 194(4): 944-952.
- [6] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N: P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 13-22.
- [7] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [8] Zheng S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 21(3): 357-370.
- [9] 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.
- [10] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. *环境科学*, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [11] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(2): 335-343.
- [12] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 947-954.
- [13] 崔宁洁, 刘小兵, 张丹桔, 张健, 刘洋, 邓长春, 纪托未, 陈亚梅. 不同林龄马尾松 (*Pinus massoniana*) 人工林碳氮磷分配格局及化学计量特征. *生态环境学报*, 2014, 23(2): 188-195.
- [14] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [15] Ågren G I, Bosatta E. *Theoretical Ecosystem Ecology-Understanding Element Cycles*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1998: 234-234.
- [16] 罗伟祥. 西北主要树种培育技术. 北京: 中国林业出版社, 2007: 238-245.
- [17] 韩娟娟, 程积民, 万惠娥, 杨晓梅, 孟蕾, 范文娟, 胡秀娟. 子午岭辽东栎群落碳储量研究. *西北林学院学报*, 2010, 25(5): 18-23, 156-156.
- [18] 杨玉姣, 陈云明, 曹扬. 黄土丘陵区油松人工林生态系统碳密度及其分配. *生态学报*, 2014, 34(8): 2128-2136.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2005: 45-52.
- [20] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Woodward F I, Zhang Z Y. 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.
- [21] 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.
- [22] Zhang H Y, Wu H H, Yu Q, Wang Z W, Wei C Z, Long M, Kattge J, Smith M, Han X G. Sampling date, leaf age and root size: Implications for the study of plant C:N:P stoichiometry. *PLoS one*, 2013, 8(4): e60360.
- [23] McJannet C L, Keddy P A, Pick F R. Nitrogen and phosphorus tissue concentrations in 41 wetland plants: a comparison across habitats and functional groups. *Functional Ecology*, 1995, 9(2): 231-238.
- [24] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39(1): 153-170.

- [25] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305(5683): 509-513.
- [26] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials; are there general patterns. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [27] 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.
- [28] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党廷辉, 安韶山. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. *土壤学报*, 2014, 51(1): 133-142.
- [29] 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.
- [30] 黄昌勇. 土壤学. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [31] Meier C E, Grier C C, Cole D W. Below-and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands. *Ecology*, 1985, 66(6): 1928-1942.
- [32] 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): 1417-1417.
- [33] Luysaert S, Schulze E D, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law B E, Ciais P, Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, 455(7210): 213-215.