



任泽文,陈昕,陈玥,等.亚热带森林演替中优势种茎干-土壤碳氮磷生态化学计量的变化特征[J].江西农业大学学报,2024,46(2):401-410.

REN Z W, CHEN X, CHEN Y, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in soil and dominant trees' stem at different stages of subtropical secondary forest succession[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(2): 401-410.

亚热带森林演替中优势种茎干-土壤碳氮磷生态化学计量的变化特征

任泽文¹, 陈昕², 陈玥³, 钟曲颖³, 余泽平³, 刘骏¹, 杨清培¹, 宋庆妮^{1*}

(1. 江西农业大学 林学院, 江西 南昌 330045; 2. 江西农业大学 南昌商学院, 江西 南昌 330045; 3. 江西官山国家级自然保护区管理局, 江西 宜丰 336300)

摘要:【目的】开展不同演替阶段植物与土壤的养分化学计量特征的研究,分析森林演替过程中植物-土壤化学计量的关联性,为揭示群落演替过程植物的生存策略提供理论依据。【方法】采用时空替代法,在江西官山保护区选取3种生活型树种(耐受型树种-马尾松、杂草型树种-拟赤杨、竞争型树种-钩栲)构成的森林群落为研究对象,测定不同群落不同发育阶段(早期、盛期和末期)优势种的茎干和土壤C、N、P含量。【结果】(1)3种森林土壤C、N、P含量由早期到末期呈递增趋势,其中马尾松林分别增加5.5倍、6.1倍、0.04倍,拟赤杨林分别增加0.45倍、0.38倍、0.21倍,钩栲林分别增加0.26倍、0.55倍、0.34倍。(2)从早期到末期3个树种茎干养分变化规律不同,马尾松茎干C、C:N、C:P分别增加7.1%、164%和200%,而N、P含量分别减少58.9%和70.0%;拟赤杨茎干C、N和P含量及化学计量比波动较小;钩栲茎干C、N含量变化较小,P含量下降25%。(3)同一发育阶段不同树种之间茎干的N、P养分差异较大,早期和盛期钩栲的全N、P和N:P均为最高,拟赤杨次之,马尾松最低;同时土壤C、N、P表现为钩栲林显著高于拟赤杨林、马尾松林。(4)马尾松茎干全C与土壤C、N、C:P、N:P呈现显著正相关,茎干全N、P与土壤C、N、C:P、N:P呈现显著负相关,而拟赤杨及钩栲的茎干和土壤C、N、P化学计量特征的相关关系较弱。【结论】耐受型树种马尾松对N、P的需求量低于竞争型树种钩栲,马尾松更适应演替早期的贫瘠土壤,并能明显地提高土壤C、N、P养分含量,为演替后期树种对土壤C、N、P的养分需求创造条件。

关键词:次生演替;不同生活型;生态化学计量学;养分利用策略;自然恢复

中图分类号:S718.5;Q948.113

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2024)02-0401-10



Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in soil and dominant trees' stem at different stages of subtropical secondary forest succession

REN Zewen¹, CHEN Xin², CHEN Yue³, ZHONG Quying³,
YU Zeping³, LIU Jun¹, YANG Qingpei¹, SONG Qingni^{1*}

收稿日期:2023-11-26 修回日期:2023-12-17

基金项目:国家自然科学基金项目(32360801、32060319、32260335)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China(32360801, 32060319, 32260335)

作者简介:任泽文,硕士生, orcid.org/0009-0008-8791-8784, renzewen2021@163.com; *通信作者:宋庆妮,博士,主要从事生物地球化学循环研究, orcid.org/0000-002-3839-6587, songqingni@126.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取 CC BY-NC-ND 协议

(1.College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2.Nanchang Business College of Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 3. Jiangxi Guanshan National Nature Reserve Management Bureau, Yifeng, Jiangxi 336300, China)

Abstract: [Objective] This study measured the nutrients stoichiometric characteristics between plants and soil at different succession stages, and analyzed the correlation between plant-soil nutrients stoichiometric, thus providing a theoretical basis for revealing the survival strategies of plants in community succession. [Method] The spatio-temporal substitution method was used to determine the C, N and P contents of stem and soil of *Pinus massoniana* community, *Populus pseudoacacia* community, and *Castanopsis hystrix* community at different development stages (early, peak and late stage) in the Guanshan Nature Reserve of Jiangxi Province. [Result] (1) The soil C, N and P contents of three forest increased from early to late stage, among which the soil C, N and P contents for *P. massoniana* forest increased by 5.5 times, 6.1 times and 0.04 times, those of *P. pseudoacacia* forest increased by 0.45 times, 0.38 times and 0.21 times, and those of *C. hystrix* the forest increased by 0.26 times, 0.55 times and 0.34 times, respectively. (2) From the early to late stage of community, the stem C, C:N and C:P of *P. massoniana* were increased by 7.1%, 164% and 200%, respectively, while its stem N and P contents were decreased by 58.9% and 70.0%, respectively. The stem C, N and P contents as well as their stoichiometric ratio of *P. pseudoacacia* fluctuated slightly. The stem C and N contents of *C. hystrix* changed little, and its stem P content was decreased by 25%. (3) The N, P and N:P content of stem were significantly different among different species at the same development stage. The total N, P and N:P of *C. hystrix* were the highest in the early and peak stages, followed by *P. Pseudopoplar* and *P. massoniana*. At the same time, the soil C, N and P of *C. hystrix* forest was significantly higher than those of *P. Pseudopoplar* forest and *P. massoniana* forest. (4) There was a significantly positive correlation between the stem C content of *P. massoniana* and soil C, N, C:P, and N:P, and a significantly negative correlation between the stem N, P and soil C, N, C:P, and N:P; while the correlation between the stem and soil C, N, and P stoichiometric characteristics for *P. pseudoalder* and *C. hystrix* forest was weak. [Conclusion] The requirements of N and P of tolerant *P. massoniana* species were lower than those of the competing species *C. hystrix*. *P. massoniana* can adapt to the poor soil in the early succession stage, and significantly increase the nutrient content of soil C, N and P to create good soil conditions for late successional tree species with high N and P requirements.

Keywords: secondary succession; different lifestyles; ecological stoichiometry; nutrient use strategies; natural restoration

【研究背景与意义】森林演替是指植物群落发展过程中一个阶段接着一个阶段、一个群落代替另一个群落的过程^[1]。在森林中不同的演替阶段具体出现的先锋植物,往往取决于土壤的养分状态^[2]。森林演替中树种更替过程均伴随着土壤演替过程,相互影响与适应,最终达到植物-土壤相互间的匹配状态^[3]。亚热带地区常绿阔叶林遭到严重干扰后,破坏迹地发生的次生演替通常会有2种途径:(1)土壤严重受损变得干旱贫瘠后,一些耐受型植物如针叶树马尾松(S-对策生活史)通常出现在演替初期,并发展成为先锋优势种;(2)植被遭受破坏,土壤相对肥沃,一些杂草型(R-对策生活史)阔叶树如拟赤杨也会先侵入破坏迹地,并形成优势的先锋群落。然而,当林内植被和土壤环境均改善后,竞争型树种(C-对策生活史)会排除这些耐受型和杂草型树种,并成为常绿阔叶林群落的优势种^[4-5]。生态学家普遍认为,土壤养分条件和植物生活史策略对于演替过程中物种的地位和顺序至关重要^[1,6-7]。然而,在亚热带森林2种演替现象背后的生态学机制,即不同生活史策略树种与森林演替之间的紧密关系仍需要深入解释。【前人研究进展】生态化学计量学的内平衡理论认为,每种生物都有自己特有的生物地球化学生态位。在漫长进化过程中,生物已形成自己特有的化学元素组成、化学计量与分配格局^[8],并具有保持这种化学组成相对恒定的能力,因此生物体是一个内稳定系统^[9]。植物体的化学计量内稳状态易受多种外界因素的影响,而土壤是植物生长的载体及所需养分的主要来源,是植物体元素平衡的有效驱动因素^[6,10]。在森林演替过程中地上与地下会相互影响,如植物群落变化会影响到土壤性质,改变土壤

有机碳和土壤 N、P 有效性。这些变化造成的某种元素缺乏、过量或元素间比例失衡,影响植物化学元素组成、化学计量与分配格局,出现资源限制情况,进而影响植物的生长发育与生存^[11]。同时,树木体内的生态化学计量还可以指示不同物种对资源获取和储存的权衡^[12]。植物对碳(C)、氮(N)、磷(P)元素的吸收与利用影响植物的固碳能力^[13]、生产效率^[14]及生理过程^[15],它们的生态化学计量能比较好地解释植物群落结构、物种共存和竞争关系^[16]。因此,从生态化学计量学的角度,分析不同生活型树种在不同演替阶段的养分情况,有助于揭示不同植物在演替中的生存与适应机制。【本研究切入点】茎干是植物的支撑器官,并负责植物叶片和根系之间的养分运输,它是植物养分输出与输入的纽带,能更快速地表现出植物对土壤的响应。一方面根据叶片养分含量稳定假说,叶片养分含量相比茎养分含量更稳定^[17-18],因为叶片功能的重要性需要优先维持相对稳定,茎的存储和运输功能对植物整体养分含量起到调节作用,以保证叶片中养分含量的相对稳定,故对外界环境的响应更为敏感^[19]。另一方面落叶植物的叶片存在明显的季节变化,落叶和常绿植物的叶片 N、P 吸收、再吸收和利用效率存在差异^[20],使得落叶植物的叶片存在更多影响因素。以往研究通过测定叶片养分含量来表征植物的养分状态可能存在较大的不确定性^[21]。研究植物茎干和土壤系统养分的变化情况,能够为生态化学计量学理论研究提供新的数据支持。【拟解决的关键问题】鉴于此,本研究在江西官山国家级保护区分别选择由演替早期的马尾松(耐受型树种)、拟赤杨(杂草型树种),演替顶级的钩栲(竞争型树种)为优势种的 3 种群落为研究对象,试图回答:随着群落发育,马尾松、拟赤杨和钩栲茎干 C、N、P 含量及生态化学计量比变化特征;马尾松林、拟赤杨林和钩栲林土壤 C、N、P 含量及生态化学计量比变化特征;茎干和森林土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比关联性。通过对比不同群落发育时期不同生活史策略树种树干及土壤 C、N、P 含量及比例间的差异性,为揭示演替过程中物种适应性的生态化学计量学理论提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

江西官山国家级自然保护区位于赣西北九岭山脉西段,地理坐标为 28°30′~28°40′N,114°29′~114°45′E,总面积 11 500.5 hm²。自然环境优越,气候温和,属中亚热带季风气候区。年均温度 15 ℃,7 月最高温度 36.8 ℃,1 月最低温度-7.3 ℃,年均降雨量 1 700 mm,无霜期 270 d,雾日 143 d。地质构造为中生代南岭花岗岩、石英岩、板岩及页岩等组成,土壤系山地黄壤和黄棕壤,森林覆盖率达 93.8%^[22]。在建立以前,保护区受到不同程度的人为干扰和自然破坏,保护区内形成了不同次生演替阶段的常绿阔叶林,为本研究提供了良好的试验场所。

1.2 样地选择

根据物种径级,选择早、盛、末期的 3 个演替阶段样地。样地中以<10 cm 小径级的植株为主,将有可能发展成为优势种的群落称为早期;大中小径级均存在的称为盛期;以大径级>30 cm 树种为主称为末期。在每个演替阶段分别设置马尾松、拟赤杨、钩栲 3 种类型的样方(其中钩栲作为森林演替后期的常绿阔叶树,幼苗能够自我更新,钩栲群落没有发育末期)。每个类型 3 个重复,共 24 个 20 m×20 m 样方,样地基本信息见表 1。

表 1 样地基本概况
Tab.1 Basic overview of the sample site

样地 Sample plot	演替阶段 Successional stage	坡度/(°) Gradient	坡向 Aspect	郁闭度/% Canopy density	树高/m Height of tree	胸径/cm DBH	林分密度/ (株·hm ⁻²) Stand density	pH
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i>	早期	22	西北	0.5	6±0.3	6±2.1	324	4.6
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i>	盛期	18	西北	0.8	11±1.8	18±3.8	437	4.5
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i>	末期	38	东北	0.75	13±0.9	23±4.9	655	4.2
拟赤杨林 <i>Alniphyllum fortunei</i>	早期	25	西北	0.55	10±0.9	9±1.9	353	4.9
拟赤杨林 <i>Alniphyllum fortunei</i>	盛期	28	东北	0.75	14±1.3	15±4.5	658	4.4
拟赤杨林 <i>Alniphyllum fortunei</i>	末期	30	东北	0.60	18±1.3	18±4.3	826	4.7
钩栲林 <i>Castanopsis tibetana</i>	早期	21	西北	0.90	8±0.8	7±2.3	750	4.3
钩栲林 <i>Castanopsis tibetana</i>	盛期	26	西北	0.85	14±1.9	15±4.6	955	4.5

1.3 样品采集与分析

1.3.1 样品采集

植物样品采集于 2021 年 7—8 月的生长旺季,采集不同群落发育时期的马尾松、拟赤杨、钩栲树干样品。高大乔木用生长锥钻取胸径处 0~5 cm 范围内木屑样品,幼苗采集整株树干的部分样品。将样品带回实验室,在烘箱内 105 ℃杀青后,65 ℃烘至恒重。再将木屑磨成粉,过 60 目筛备用。土壤样品用土钻采集 0~10 cm 的表层土壤样品,剔除地表凋落物,每个样地取 3 个重复,并混合成一份,去除根和石子,当天带回实验室后自然晾干,研磨,过 80 目筛,备用。

1.3.2 测定方法

土壤样品测定有机 C、全 N、全 P 含量,叶片样品测定全 C、全 N、全 P 含量。有机 C 采用重铬酸钾容量法;全 N 采用靛酚蓝比色法;全 P 采用钼锑抗比色法。

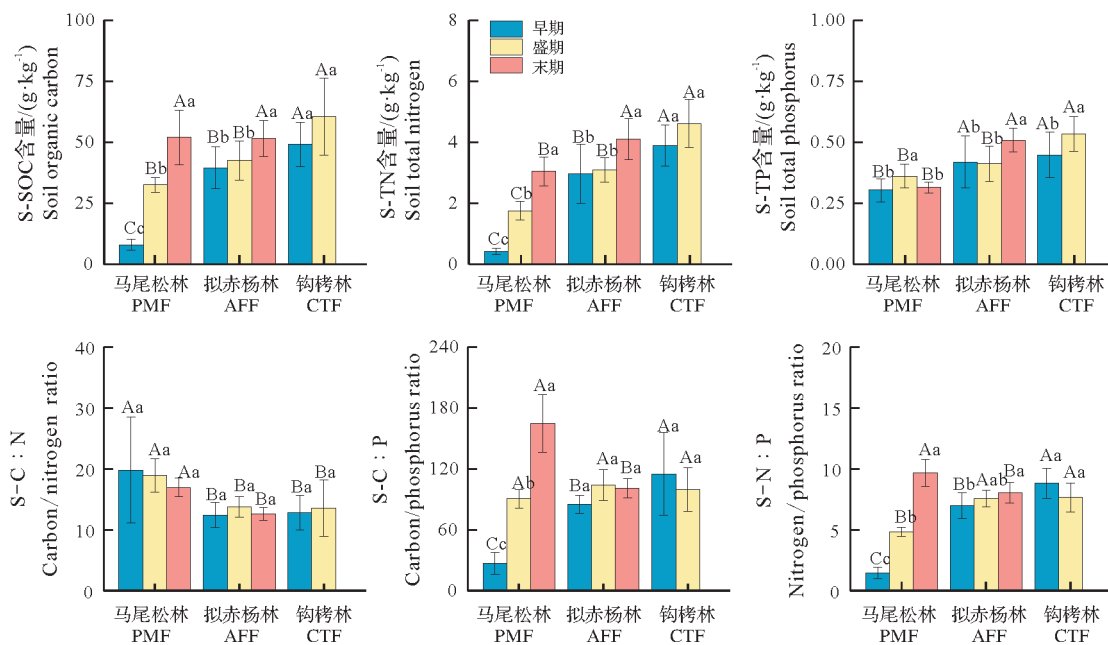
1.3.3 数据处理与分析

根据野外采样和室内的测定数据,用 Excel 2020、Origin 9 软件进行数据整理和图表制作,采用 SPSS17.0 软件中的双因素方差分析(Two-Ways ANOVA)和 Fisher 最小显著差异法(LSD)对不同物种间的 C、N、P 含量及比例进行差异显著性检验($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同发育时期土壤 C、N、P 及生态化学计量变化特征

3 种森林土壤有机 C、全 N、全 P 含量随着群落发育呈递增趋势,尤其是土壤 C、N 变化最显著。如马尾松林末期土壤全 C、N 相比早期增加了 5.5 倍、6.1 倍;拟赤杨林末期土壤的全 C、全 N 分别高于早期 0.45 倍和 0.38 倍;钩栲林土壤盛期全 C、全 N 分别高于早期 0.26 倍和 0.55 倍。对于土壤 C:N,马尾松林和拟赤杨林随着时间变化较小,但土壤 C:P 和 N:P 随着发育时间呈递增趋势,如马尾松土壤 C:P 和 N:P



不同小写字母表示在同一物种不同发育时期全 C、全 N、全 P 及其化学计量比的差异显著,不同大写字母表示在同一发育时期不同物种茎干全 C、全 N、全 P 及其化学计量比的差异显著, $P<0.05$ 。P 为植物 plant 缩写,S 为土壤 soil 缩写,SOC 为有机 C 缩写,TN 为全 N 缩写,TP 为全 P 缩写。

Different lowercase letters indicate significant differences in total C, total N, total P, and their stoichiometry at different developmental stages of the same species, while different uppercase letters indicate significant differences in total C, total N, total P, and their stoichiometry at different stem stages of the same species, with $P<0.05$. P stands for plant, S stands for soil, SOC stands for organic carbon, TN stands for total nitrogen, TP stands for total phosphorus.

图 1 3 种林分土壤有机 C、全 N、全 P 及其化学计量比特征(平均值±标准误差, $n=3$)

Fig.1 The content of C, N, and P and their stoichiometric characteristics in the soil of three forest (mean±SE, $n=3$)

在末期高出早期5.3倍和5.9倍,拟赤杨林土壤C:P和N:P在末期比早期高0.14倍和0.20倍。钩栲林土壤C:N、C:P和N:P变化均较小。这表明马尾松林土壤C、N变化相对P更显著,而拟赤杨林次之,钩栲C、N、P变化较同步。

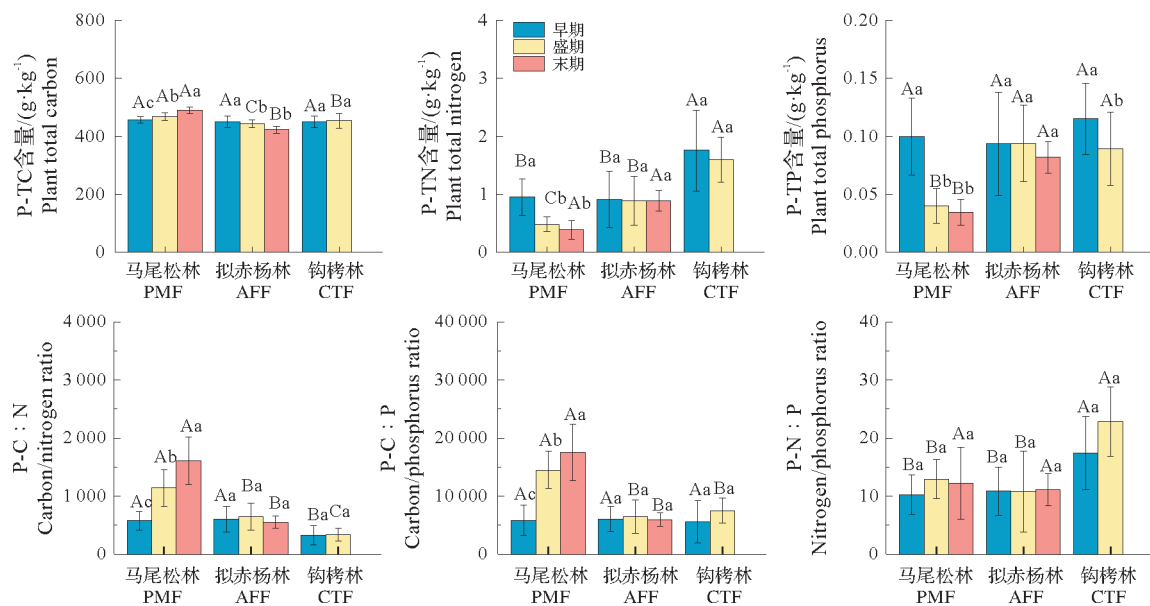
在早期和盛期钩栲林土壤有机C、全N、全P均高于马尾松林、拟赤杨林。如钩栲林早期土壤C、N和P含量分别是马尾松的6.2倍、6.9倍和1.5倍,是拟赤杨林的1.4倍、1.3倍和1.07倍。土壤C:N早期至末期均表现为马尾松林最高,钩栲林和拟赤杨林相当;早期阶段的马尾松林土壤C:P和N:P显著低于拟赤杨林和钩栲林,随着种群发育逐渐增加,到末期显著高于拟赤杨林和钩栲林。

2.2 不同发育时期树木茎干C、N、P及生态化学计量变化特征

总体上,3个树种茎干全C、N和P含量在不同发育阶段变化不同。马尾松全C含量随着时间呈上升趋势,而全N、全P含量相反呈下降趋势,如全C含量由早期的503 g/kg上升到末期的539 g/kg,全N含量由早期的0.95 g/kg下降为末期的0.39 g/kg,下降了58.9%,全P含量则由0.10 g/kg下降为0.03 g/kg,下降了70%。拟赤杨全C、N、全P含量的早期至末期变化较小,全C含量为473~496 g/kg,全N含量介于0.89~0.96 g/kg,全P为0.08~0.10 g/kg。钩栲全C和全N含量变化较小,但全P含量由早期至盛期下降了25%。

受N和P的变化影响,马尾松茎干C:N、C:P早、盛、末阶段差异显著,如早期到末期,C:N和C:P分别增加了1.64倍和2.0倍,而N:P变化不明显,升高0.2倍。拟赤杨的C:N、C:P和N:P在各阶段变化幅度均不大。钩栲茎干C:N变化不大,而C:P和N:P从早期到末期分别升高0.22倍和0.39倍。以上结果说明马尾松、拟赤杨和钩栲茎干养分含量和计量比随着群落发育呈现不同的变化规律。

另外,同一发育阶段,不同树种之间茎干C、N、P养分差异也较大。在早期和盛期,3个树种茎干C含量差异不明显,全N、全P和N:P表现为钩栲高于马尾松和拟赤杨,而C:N和C:P呈相反的规律,钩栲显著低于马尾松和拟赤杨。



不同小写字母表示在同一物种不同发育时期全C、全N、全P及其化学计量比的差异显著,不同大写字母表示在同一发育时期不同物种茎干全C、全N、全P及其化学计量比的差异显著, $P<0.05$ 。P-为植物plant缩写,S-为土壤soil缩写,SOC为有机C缩写,TN为全N缩写,TP为全P缩写。

Different lowercase letters indicate significant differences in total C, total N, total P, and their stoichiometry at different developmental stages of the same species, while different uppercase letters indicate significant differences in total C, total N, total P, and their stoichiometry at different stem stages of the same species, with $P<0.05$. P – stands for plant, S – stands for soil, SOC stands for organic carbon, TN stands for total nitrogen, TP stands for total phosphorus.

图2 马尾松、拟赤杨和钩栲茎干全C、全N、全P及其化学计量比(平均值±标准误差, $n=3$)

Fig.2 The Content and stoichiometric characteristics of C, N, and P in the stem of three tree species (Mean±SE, $n=3$)

2.3 茎干和土壤 C、N、P 及其化学计量比的主成分分析

主成分分析的结果显示,第一排序轴(PCA1)和第二排序轴(PCA2)分别解释 3 个树种茎干与土壤 C、N、P 含量及其化学计量比变化的 32.9% 和 25.3%(图 3)。第一轴(PCA1)与土壤有机 C、全 N、全 P、N:P 以及茎干全 N、全 P 呈显著正相关关系,与茎干 C:N、C:P 以及土壤 C:N 值呈显著负相关关系;第二轴(PCA2)与土壤有机 C、全 N、全 P、C:N、C:P、N:P 以及茎干全 C、C:P、C:N 呈正相关关系,与茎干全 N、全 P 呈负相关关系。

由茎干-土壤排序图可知(图 3),其中,马尾松多位于第一主成分轴的负向区域,拟赤杨集中在原点附近,钩栲多位于第一主成分轴的正向区域。由此可见,3 个树种的茎干和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比发生了明显的分化。

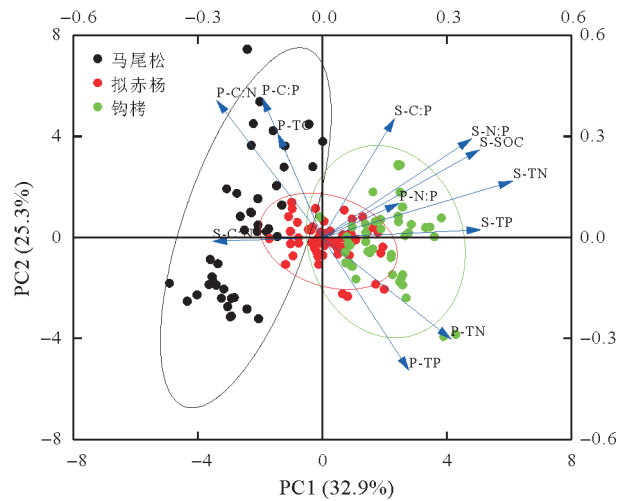


图 3 3 个树种茎干和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比主成分分析(PCA)

Fig 3 Principal component analysis of C, N, P content and stoichiometric ratio in the stem and soil of three tree species

2.4 茎干和土壤的 C、N、P 及其化学计量比的皮尔逊相关矩阵

3 个树种茎干和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比进行 Pearson 相关分析发现(图 4),仅马尾松茎干和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比具有显著相关性。马尾松茎干全 C 与土壤有机 C、全 N、C:P、N:P 呈现显著正相关,茎干全 N、全 P 与土壤有机 C、全 N、C:P、N:P 均呈现显著负相关。拟赤杨及钩栲茎干与土壤之间的 C、N、P 含量及其化学计量比并无显著相关性。

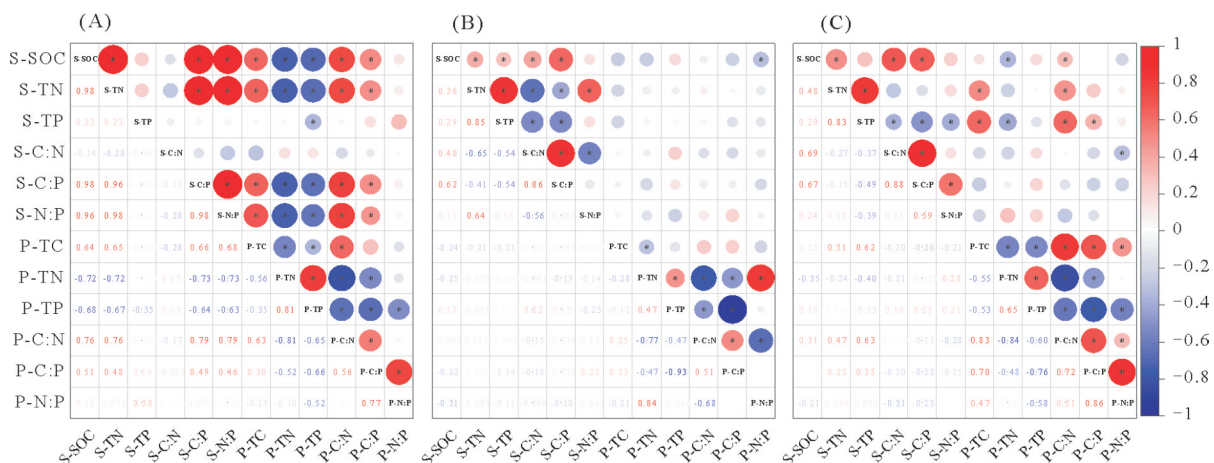


图 4 3 个树种茎干和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比的皮尔逊相关矩阵

Fig.4 Pearson correlation matrix of C, N, P contents and their stoichiometric ratios for the stem and soil of three tree species ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 3 种林分土壤 C、N、P 及其化学计量比随着群落发育的变化

大量研究证实群落发育会改变生态系统的物质生产及养分循环过程,对土壤养分状况产生显著影

响^[23-24]。笔者发现随群落发育马尾松林、拟赤杨林和钩栲林土壤有机C、全N、全P均不同程度的增加,其中马尾松林土壤有机C、全N增加最显著。这一研究结果与其他地区森林演替或植被自然恢复过程中土壤化学计量变化特征一致^[25-26]。如吴鹏等^[26]发现茂兰喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤SOC、TN和TP含量均呈上升趋势。在次生演替初始阶段,原始群落结构和土壤遭到严重破坏,耐受型的马尾松具有适应能力强、耐干旱、贫瘠等特征,它们最先开始在破坏迹地定殖,发展形成马尾松群落;随着演替的推进,地上群落郁闭度增大,枯枝落叶及其根系有机物输入增加,一方面可提高土壤养分输入量,另一方面减少土壤侵蚀,对土壤质地改善和养分的积累量发生显著性改变^[27]。先锋树种马尾松可以改善群落土壤养分状态,为演替后期树种创造了条件。

对比3个林地土壤的变化,马尾松林与拟赤杨林的土壤C:N变化稳定,即C与N增加同步,但C:P和N:P呈递增趋势,即P增加相对较慢,这表明马尾松和拟赤杨更易受P限制;而钩栲林土壤C:N、C:P和N:P变化均较小,即变化较同步。因为在次生演替初期,土壤P的来源主要依赖自然物理作用(母质风化),随着演替的进行,大量的凋落物分解提高了表层土壤有机P含量,生物对P的快速周转提供了更多的土壤P来源^[28]。另外,在同一发育时期,钩栲林土壤有机C、全N、全P高于马尾松林和拟赤杨林。植物的生境往往与生存适配,这表明钩栲群落形成初期对土壤养分需求高于马尾松和拟赤杨,而成为演替后期物种的原因。

3.2 3个树种茎干的C、N、P及其化学计量比随群落发育的变化

植物发育过程对C、N、P元素的吸收、运输、利用和存储,都会影响养分的变化^[29-30]。随着种群发育,马尾松茎干全C显著增加,而茎干全N、全P显著降低;拟赤杨茎干全C、全N、全P无显著变化;钩栲茎干全C、全N无显著变化,全P显著降低。说明3个树种的茎干养分需求存在差异,马尾松对N、P需求量随种群发育减少,拟赤杨对养分需求较稳定,钩栲P需求量随种群发育减少。通常植物种群发育至盛期生长速率加快,茎干养分转移至叶片供蛋白质的合成^[31],而落叶树种对比常绿树种而言,其叶片养分重吸收效率更高^[32],在落叶时期的茎干可作为暂时养分贮存器官,这导致拟赤杨的茎干养分较为稳定。总而言之,不同的植物的养分需求随着种群发育产生了差异性。

马尾松发育至盛期,茎干全C、C:N和C:P高于拟赤杨和钩栲。植物茎干全C可以指示获取有机C能力和防御能力^[33]、C:N和C:P可以指示植物对N、P的利用率^[34-35]。马尾松为适应演替早期的养分胁迫,吸收更多的C元素,提高对N、P的利用率。这与其他叶片养分研究结果一致,王晶苑等^[36]发现常绿针叶林叶片的C:N值普遍高于常绿阔叶林及落叶阔叶林。钩栲发育早期,全N、全P和N:P均高于马尾松和拟赤杨,植物体的养分反映植物获取和贮存养分的能力^[37],说明钩栲获取N、P养分能力较大。随着种群发育,N、P是植物发育成熟后大量需求的元素,马尾松发育后期茎干全N、全P的显著减少,意味着对N、P获取能力的降低,这可能是演替中逐渐被代替的原因。

以往研究认为:叶片 $N:P < 14$ 反映植物受N限制, $N:P > 16$ 反映植物受P限制, $14 < N:P < 16$ 表示受到N、P的共同限制^[38],但本实验受限情况并不符合N:P阈值。通常,在养分受限的情况下,植物会提高养分利用效率以应对养分不足^[39],在本实验中马尾松林发育前期土壤养分显著低于拟赤杨林和钩栲林,且茎干C:N、C:P高于拟赤杨及钩栲,这表明马尾松更容易受到N、P的限制。利用茎干养分的N:P阈值来判断植物养分限制需要更多的研究数据支持。

3.3 树木茎干-土壤C、N、P及其化学计量比的关联性

通常植物与土壤的养分存在一定耦合关系^[40]。一方面植物从土壤吸收养分以维持生长发育,会调节自身资源配置以适应外界环境^[36,41],另一方面,在植物发育过程中,不断通过枯枝落叶的形式将养分归还给土壤^[31]。在主成分分析结果中,相比拟赤杨和钩栲,马尾松更容易受到土壤养分的影响(图3)。相关性分析结果显示,仅马尾松茎干与土壤具有显著相关,其中茎干全C与土壤有机C呈现显著正相关,茎干全N与土壤全N呈现显著负相关,茎干C:N值与土壤有机C、全N呈正相关。

研究发现植物为了适应养分缺乏的状态,会提高体内的养分利用效率,形成适应贫瘠环境的生存策略^[42]。在演替初期土壤较为贫瘠,马尾松提高对N的利用效率以适应土壤N限制,同时马尾松凋落物归还向土壤中输送大量的C、N、P等养分物质,促进土壤发育,土壤养分显著提升,更有利于地上植物吸收。说明早期阶段马尾松较拟赤杨和钩栲而言更具生长优势,能够适应贫瘠的土壤,并随着种群发育不断改

善土壤养分。当演替进入中期时,外界养分元素的变化反而会影响植物内平衡调节。在Yan等^[1]的研究中,在面对外界养分变化时,竞争型植物会提高叶的重吸收率,保持体内N、P平衡,而耐受型的植物叶片重吸收率无法调节N、P平衡,导致植物退出生态系统。所以竞争型的钩栲更适合养分丰富的土壤,并容易发展成为优势种,最终形成顶级群落。

4 结 论

研究探讨了马尾松、拟赤杨和钩栲的茎干和土壤的C、N、P含量及其化学计量比差异特征比较,发现在不同种群发育阶段3个树种表现不同的变化规律:(1)在发育末期马尾松林茎干全C、C:N值、C:P值最高,拟赤杨茎干养分在不同阶段均无显著差异,钩栲茎干在发育末期全C、全N、全P最低;在种群发育的盛期和末期,马尾松茎干全C、C:N值和C:P值均显著高于拟赤杨和钩栲,钩栲茎干N:P值显著高于马尾松和拟赤杨,说明随着种群发育,马尾松N、P养分利用效率不断提高并大于拟赤杨和钩栲;(2)马尾松林、拟赤杨林和钩栲林土壤在种群发育后期有机C、全N和全P均有不同程度的增加,其中马尾松发育早期土壤养分最低,发育末期土壤养分增加最多,说明随着种群发育,马尾松较拟赤杨和钩栲能显著改善土壤养分;(3)相关性分析发现,马尾松茎干全C与土壤有机C呈显著正相关,马尾松茎干全N与土壤全N呈显著正相关,说明马尾松向土壤输入大量的C、N元素,能显著改善贫瘠土壤的养分。这说明不同生活型树种具有不同的养分利用策略。因此,马尾松比拟赤杨和钩栲更能适应贫瘠土壤并可有效改善土壤养分,适合做开荒的先锋物种。群落发育对植物和土壤的影响是一个极其复杂的过程,本实验仅涉及群落发育对茎干和土壤的养分变化,未考虑到其他器官、凋落物和土壤微生物等方面的关系,植物养分策略内在的维持机制需要进一步的深入研究。

致谢:江西省研究生创新专项资金项目(YC2022-s425)同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

参考文献 References:

- [1] YAN E R, WANG X H, HUANG J, et al. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession[J]. *Plant and soil*, 2006, 289(1/2): 187-197.
- [2] 李昌龙, 肖斌, 王多泽, 等. 石羊河下游盐渍化弃耕地植被演替与土壤养分相关性分析[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(2): 241-247.
- LI C L, XIAO B, WANG D Z, et al. Correlation analysis on vegetation succession and soil nutrients in abandoned salinized fields in lower reaches of Shiyang River[J]. *Journal of ecology*, 2011, 30(2): 241-247.
- [3] 张全发, 郑重, 金义兴, 等. 植物群落演替与土壤发展之间的关系[J]. *武汉植物学研究*, 1990, 8(4): 325-334.
- ZHANG Q F, ZHENG Z, JIN Y X, et al. The relationship between plant community succession and soil development[J]. *Journal of wuhan botanical research*, 1990, 8(4): 325-334.
- [4] 张家城, 陈力. 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究[J]. *林业科学*, 2000, 36(2): 116-121.
- ZHANG J C, CHEN L. A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species in subtropical zone in China[J]. *Scientia silvae Sinicae*, 2000, 36(2): 116-121.
- [5] GRIME J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory[J]. *The American naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [6] MCLENDON T, REDENTE E F. Effects of nitrogen limitation on species replacement dynamics during early secondary succession on a semiarid sagebrush site[J]. *Oecologia*, 1992, 91(3): 312-317.
- [7] TATENO R, TAKEDA H. Nitrogen uptake and nitrogen use efficiency above and below ground along a topographic gradient of soil nitrogen availability[J]. *Oecologia*, 2010, 163(3): 793-804.
- [8] SARDANS J, PEUELAS J. Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum "biogeochemical niche"[J]. *Plant ecology*, 2014, 215(4): 441-455.
- [9] BENGTSSON G, BENGTSON P, Mnsson K F. Gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity[J]. *Soil biology & biochemistry*, 2003, 35(1): 143-154.
- [10] SUN X, GAO Y, WANG D, et al. Stoichiometric variation of halophytes in response to changes in soil salinity[J]. *Plant biology*, 2017, 19(3): 360-367.

- [11] LIU W, FU S, WU S, et al. Nutrient limitations for overstory and understory plants during *Robinia pseudoacacia* afforestation in the Loess Plateau, China[J]. Soil science society of America journal, 2020, 84(3): 888-900.
- [12] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 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[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- LIU W D, SU J R, LI S F, et al. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province[J]. Acta ecologica Sinica, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [13] LOLU A J, AHLUWALIA A S, SIDHU M C, et al. Carbon sequestration potential of macrophytes and seasonal carbon input assessment into the hokersar wetland, kashmir[J]. Wetlands, 2019, 39(3): 453-472.
- [14] REICH P B., OLEKSYN J, WRIGHT I J, et al. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species[J]. Oecologia, 2009, 160(2): 207-212.
- [15] NIKLAS K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates[J]. Annals of botany, 2006, 97(2): 155-163.
- [16] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [17] SCHREEG L A, SANTIAGO L S, WRIGHT S J, et al. Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage[J]. Ecology, 2014, 95(8): 2062-2068.
- [18] YANG X, CHI X, JI C J, et al. Variations of leaf N and P concentrations in shrubland biomes across northern China: phylogeny, climate, and soil[J]. Biogeosciences discussions, 2006, 12(22): 4429-4438.
- [19] TANG Z, XU W, ZHOU G, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems[J]. Proceedings of the national academy of sciences of the united states of America, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [20] AERTS R, CHAPIN F. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns[J]. Advances in ecological research, 1999, 30(1): 1-67.
- [21] ZHENG B, YAN, D I, et al. An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants[J]. Annals of botany, 2017, 120(6): 937-942.
- [22] 姚振生, 徐向荣, 陈京, 等. 江西官山自然保护区药用植物资源[J]. 亚热带植物科学, 2005, 34(4): 43-51.
- YAO Z S, XU X R, CHEN J, et al. Medicinal plant resources of Guanshan Nature Reserve in Jiangxi province[J]. Subtropical plant science, 2005, 34(4): 43-51.
- [23] 张庆费, 宋永昌, 由文辉, 等. 浙江天童植物群落次生演替与土壤肥力的关系[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 174-178.
- ZHANG Q F, SONG Y C, YOU W H, et al. Relationship between plant community secondary succession and soil fertility in tiantong, Zhejiang Province[J]. Acta ecologica Sinica, 1999, 19(2): 174-178.
- [24] 庞学勇, 刘世全, 刘庆, 等. 川西亚高山针叶林植物群落演替对土壤性质的影响[J]. 水土保持学报, 2003, 17(4): 42-45.
- PANG X Y, LIU S Q, LIU Q, et al. Influence of plant community succession on soil physical properties during subalpine coniferous plantation rehabilitation in western Sichuan[J]. Journal of soil and water conservation, 2003, 17(4): 42-45.
- [25] 闫俊华, 刘兴诏, 褚国伟, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- YAN J H, LIU X Z, CHU G W, et al. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China[J]. Chinese journal of plant ecology, 2010, 34(1): 64-71.
- [26] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80-92.
- WU P, CUI Y C, ZHAO W J, et al. Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China[J]. Journal of Beijing forestry university, 2019, 41(3): 80-92.
- [27] ZHAO Q, ZENG D H, et al. Nitrogen addition effects on tree growth and soil properties mediated by soil phosphorus availability and tree species identity[J]. Forest ecology and management, 2019, 449(9): 117478.
- [28] 邵宜晶, 俞梦笑, 江军, 等. 鼎湖山 3 种演替阶段森林土壤 C、N、P 现状及动态[J]. 热带亚热带植物学报, 2017, 25(6): 523-530.
- SHAO Y J, YU M X, JIANG J, et al. Status and dynamic of soil C, N and P of three forest succession gradient in Dinghushan

- [J].Journal of tropical and subtropical botany, 2017, 25(6):523-530.
- [29] 陈安娜,王光军,陈婵,等,亚热带不同林龄杉木林叶-根-土氮磷化学计量特征[J].生态学报, 2018, 38(11):4027-4036.
- CHEN A N, WANG G J, CHEN C, et al.Variation in the N and P stoichiometry of leaf-root-soil during stand development in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China[J].Acta ecologica Sinica, 2018, 38(11):4027-4036.
- [30] LAMBERS H, CHAPIN F, et al.Assumptions and approaches[J].Springer New York, 1998, 32(6):1-9.
- [31] 崔宁洁,刘小兵,张丹桔,等,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[J].生态环境学报, 2014, 23(2):188-195.
- CUI N J, LIU X B, ZHANG D J, et al.The distribution pattern of carbon, nitrogen and phosphorus and the stoichiometry characteristics of *Pinus massoniana* plantation in different ages[J].Journal of ecology and environment, 2014, 23 (2): 188-195.
- [32] AERTS RIEN, et al.Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?[J].Journal of ecology, 1996, 84(4):597-608.
- [33] 马锐豪,樊伟,王斐,等,不同林分类型叶片稳定碳,氮同位素的变化特征[J].江苏农业学报, 2022, 38(1):102-110.
- MA R H, FAN W, WANG F, et al.Variation characteristics of stable carbon and stable nitrogen isotopes in leaves of different forest types[J].Jiangsu journal of agricultural sciences, 2022, 38(1):102-110.
- [34] 张欣影,宁秋蕊,李守中,等,亚热带红壤侵蚀区马尾松针叶生态化学计量特征[J].水土保持研究, 2017, 24(2):156-161.
- ZHANG X Y, NING Q R, LI S Z, et al.Stoichiometric characteristics of *Pinus massoniana* plantation in the subtropical red soil erosion region[J].Research on soil and water conservation, 2017, 24 (2):156-161.
- [35] AUSTIN A T, VITOUSEK P M, et al.Introduction to a virtual special issue on ecological stoichiometry and global change[J].The new phytologist, 2012, 196(3):649-651.
- [36] 王晶苑,王绍强,李纫兰,等,中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征[J].植物生态学报, 2011, 35(6):587-595.
- WANG J Y, WANG S Q, LI S L, et al.A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species in subtropical zone in China[J].Chinese journal of plant ecology, 2011, 35(6):587-595.
- [37] 黄建军,王希华.浙江天童32种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征[J].华东师范大学学报(自然科学版), 2003(1):92-97.
- HUANG J J, WANG X H, et al.Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species[J].Journal of east China normal university(natural science edition), 2003(1):92-97.
- [38] KOERSELMAN W, Meuleman A F M.The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J].Journal of applied ecology, 1996, 33(6):1441-1450.
- [39] 邢雪荣,韩兴国,陈灵芝.植物养分利用效率研究综述[J].应用生态学报, 2000, 11(5):785-790.
- XING X R, HAN X G, Chen L Z.A review on research of plant nutrient use efficiency[J].Chinese journal of applied ecology, 2000, 11(5):785-790.
- [40] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O, et al.Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios[J].Ecology, 2004, 85(9):2390-2401.
- [41] ZHANG J H, ZHAO N.C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems[J].Functecol ecology, 2017, 32(1):50-60.
- [42] BOWMAN W D.Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities[J].Oikos, 1994, 18(5):755-766.