

DOI:10.13869/j.cnki.rswc.2023.06.047.

拓卫卫, 范家伟, 周雅洁, 等. 毛乌素沙地樟子松林植物-土壤生态化学计量特征演变关系[J]. 水土保持研究, 2023, 30(6): 177-186.

TUO Weiwei, FAN Jiawei, ZHOU Yajie, et al. Evolutionary Relationship of Ecological Stoichiometric Characteristics between Soil and Plant of *Pinus sylvestris* Forest in Mu Us Sandy Land[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(6): 177-186.

# 毛乌素沙地樟子松林植物-土壤生态化学 计量特征演变关系

拓卫卫<sup>1</sup>, 范家伟<sup>1</sup>, 周雅洁<sup>2</sup>, 杨京<sup>1</sup>, 张延文<sup>1</sup>, 佟小刚<sup>1,2</sup>, 吴发启<sup>1</sup>, 姚冲<sup>1</sup>

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;

2.农业农村部西北旱地农业绿色低碳重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:**[目的] 探究沙漠化土地植被恢复过程的植物与土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征的演变关系,可以深入认知樟子松固沙林植被恢复的机制。[方法] 以榆林毛乌素沙地的半固定沙地为对照,分析了恢复 25~56 a 樟子松林下的物种多样性、樟子松植物组织(叶片、枯落物、细根)与土壤的 C、N、P 含量及其化学计量动态变化特征与交互作用。[结果] (1) 樟子松植物组织 C、N、P 平均含量表现为:叶片>枯落物>细根,碳氮磷化学计量比为:枯落物>细根>叶片。(2) 与半固定沙地相比,植被恢复后樟子松植物组织和土壤中的 C、N、P 含量显著变化。从恢复 25 a 到 56 a, 枯落物和土壤 C 含量分别显著增加了 14.9%和 61.5%, N 含量分别显著增加了 55.0%和 52.4%。(3) 随着恢复年限增加,枯落物和细根的 C:N 以及叶片和细根 C:P、N:P 均显著降低,叶片 C:N 及枯落物 C:P、N:P 显著增加。(4) 枯落物与土壤 C 含量,细根与土壤 N、P 含量及植物组织与土壤间 C:P 均呈显著正相关关系。(5) 植被恢复年限通过影响枯落物生物量和林下植被根量间接影响土壤 C、N、P 含量,且总效应最大。[结论] 榆林沙区樟子松林植被恢复土壤 C 含量的增加与枯落物的输入密切相关,土壤 N、P 含量的增加主要与细根养分密切相关,C:P 是影响樟子松林地植物-土壤间养分交互的关键化学计量比。

**关键词:**樟子松; 植被恢复; 生态化学计量特征; 毛乌素沙地

中图分类号:S791.253

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2023)06-0177-10

## Evolutionary Relationship of Ecological Stoichiometric Characteristics Between Soil and Plant of *Pinus sylvestris* Forest in Mu Us Sandy Land

Tuo Weiwei<sup>1</sup>, Fan Jiawei<sup>1</sup>, Zhou Yajie<sup>2</sup>, Yang Jing<sup>1</sup>, Zhang Yanwen<sup>1</sup>,

Tong Xiaogang<sup>1,2</sup>, Wu faqi<sup>1</sup>, Yao Chong<sup>1</sup>

(1.Institute of soil and water conservation, Northwest A&F University, Yangling,

Shaanxi 712100, China; 2.Key Laboratory of Low-carbon Green Agriculture in Northwestern

China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P.R.China, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:**[Objective] Explore the evolving relationship between the chemical stoichiometry of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in plants and soil during the process of vegetation restoration on desertified land, and gain a deeper understanding of the vegetation restoration mechanism of *Pinus sylvestris* fixed sand forest. [Methods] This study compared the semi-fixed sand land in the Mu Us sandy land in Yulin as a control, and the species diversity, as well as the dynamic changes and interactive effects of C, N, and P contents and its stoichiometry in the vegetation (leaves, litter, fine roots) and soil was analyzed under

收稿日期:2022-11-21

修回日期:2023-03-01

资助项目:陕西省自然科学基金重点项目(2023-JC-ZD-10);陕西省农业专项资金项目[NYKJ-2022-YL(XN)16];国家大学生创新创业训练计划项目(202210712158)

第一作者:拓卫卫(1997—),女,陕西榆林人,在读硕士研究生,研究方向为人工林系统碳循环。E-mail:861320024@qq.com

通信作者:佟小刚(1979—),男(锡伯族),新疆人,副教授,博士,主要从事人工林恢复生态效应与机制研究。E-mail:xiaogangtong@126.com

<http://stbcyj.paperonce.org>

25~56-year-old *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation during the restoration process. [Results] (1) The average content of C, N, and P in the plant tissues of *Pinus sylvestris* is expressed as follows: leaves>litter>fine roots. The stoichiometric ratio among C, N and P was as follows: litter>fine roots>leaves. (2) Compared with the semi-fixed sand land, significant changes in the content of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) were observed in the plant tissues and soil of *Pinus sylvestris* after vegetation restoration. From the 25 years to the 56 years of restoration, the content of C in litter and soil significantly increased by 14.9% and 61.5%, respectively, while N content increased significantly by 55.0% and 52.4%, respectively. (3) As the restoration time increases, the C : N ratios of litter and fine roots, as well as the C : P and N : P in leaf and fine root, all showed significant decreases. Meanwhile, the leaf C : N ratio and the litter C : P and N : P ratios exhibited significant increases. (4) There was a significant positive correlation between the C content in litter and soil, the content of N and P in fine roots and soil, and the C : P ratios between plant tissues and soil. (5) The restoration time of vegetation has the greatest total effect on the content of C, N and P in the soil by indirectly affecting the biomass of litter and the root mass of undergrowth vegetation. [Conclusion] The increase in soil C content during vegetation restoration in the *Pinus sylvestris* forest of Yulin sandy area was closely related to the input of litter. The increase in soil N and P content was mainly related to the nutrient uptake of fine roots. The C : P ratio is a key stoichiometric ratio that affected the nutrient exchange between plants and soil in *Pinus sylvestris* forests.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv; Vegetation restoration; Eco stoichiometry; Mu Us sandy land

樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv)以其显著的耐旱、耐寒、耐贫瘠的特性,成为我国西部沙漠化防治的“功勋”树种之一<sup>[1]</sup>,在沙区种植面积已接近 80 万  $\text{hm}^2$ ,近 70 年来发挥出了巨大的防风固沙、恢复植被、释氧固碳等生态服务功能<sup>[2]</sup>。但 20 世纪 90 年代以来,部分地区出现了林分“早衰”或死亡的现象,这与气候变化关联的干旱、高温下林地植被-土壤自我维持能力减弱以及水资源消耗直接相关。因此,樟子松林应对气候变化可持续恢复能力成为人们关注点<sup>[3]</sup>,特别是掌握植物-土壤间养分转化与积累对于调控和提升樟子松林恢复能力具有重要的科学意义。

人工林恢复过程中植物通过吸收土壤养分,调节植物体内碳(C)、氮(N)、磷(P)等营养元素的分配与动态平衡,同时随着林龄增加,植物通过枯落物分解、根系分泌等途径对土壤养分产生影响<sup>[4]</sup>。可见,C,N,P 养分平衡是土壤与植物联系和互馈的核心过程之一。生态化学计量学综合了生态学、化学计量学及生物学的基本原理,是研究生物系统养分平衡和 C,N,P 等化学元素平衡的学科<sup>[5]</sup>,为探索植被恢复后植被和土壤 C,N 和 P 的互馈动态提供了一条科学途径。

目前,关于不同森林类型和不同演替阶段植物生态化学计量特征进行了大量研究<sup>[6-7]</sup>。如俞月凤等<sup>[8]</sup>报道了西南喀斯特地区人工林土壤 C : P, N : P 以及植物 C : P 在不同林间差异显著。杨佳佳等<sup>[9]</sup>对

黄土高原刺槐林不同坡向植物与土壤间的化学计量特征研究表明:C,N,P 化学计量比在植物土壤之间存在显著相关性。杨霞等<sup>[10]</sup>研究说明了辽宁油松林土壤有机碳和全氮质量分数随林龄增加而增加。新近研究还发现植物还会通过控制生态化学计量比以适应生长速率的改变<sup>[11]</sup>。但森林生态系统养分循环受多种因素影响<sup>[12]</sup>,随着林龄的增加森林生态系统的组成结构和土壤性质也会发生改变,可见,将林地叶片、枯落物、根和土壤四者联系,系统探讨不同恢复年限“植被-土壤”间的生态化学计量特征演变关系,才能进一步揭示植被恢复过程植物-土壤间养分循环与互作效应。因此,本研究选择榆林毛乌素沙地的樟子松固沙林为研究对象,对樟子松林叶、枯落物、细根及土壤的 C,N,P 含量进行测定和分析,探讨随着植被恢复年限的增加,植物和土壤 C,N,P 化学计量特征的演变关系,以期深入认知樟子松固沙林植被-土壤协同恢复机制和管理实践提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于陕西省榆林市红石峡林区( $38^{\circ}12'47''$ — $38^{\circ}21'04''\text{N}$ , $109^{\circ}37'55''$ — $109^{\circ}43'19''\text{E}$ ),地处毛乌素沙地东南缘,是典型的生态脆弱区。该地区海拔 1 050~1 500 m,属暖温带半干旱气候,年均温  $8.5^{\circ}\text{C}$ ,年均降雨量 415 mm。土壤主要为风沙土,砂粒含量高

达 92.6 % ,且养分贫瘠,抗侵蚀性能差。该地区属于典型农牧交错带,历史上过度的开垦与放牧造成了严重的沙漠化,形成了植被覆盖率低于 1.8% 的密集、连续、网状流动沙丘带。为逆转沙漠化危害,20 世纪 60 年代起该区域逐步开展了植被重建与生态恢复措施。从设置草方格沙障、飞播造林到人工栽植防风固沙林,植被逐渐恢复,流动沙丘转变为半固定沙地、固定沙地,形成了樟子松为主的人工林植被生态系统,林下草本亦进入自然演替状态。近年来,研究区已建成人工防风固沙林 33.3 km<sup>2</sup>,植被覆盖率达到 80%<sup>[13]</sup>,为本研究提供了良好的植被恢复序列样地。

1.2 样地选择与采样

2020 年 8 月,通过陕西省治沙研究所调查获得研究区不同年份种植的防风固沙林地。基于时空互代法选择半固定沙地作为 0 a 对照,同时选择 1995 年、1985 年、1978 年、1964 年种植樟子松的 4 个林

地,分别代表恢复了 25 a,35 a,42 a 及 56 a 的林地,选取的样地具有基本一致的立地条件,坡向均为阳坡。每种林地选择 3 个立地条件基本一致且间距大于 50 m 的重复样地,记录样点海拔、经纬度,各样地基本特征见表 1。每个样地内设置 20 m×20 m 的采样区,测定樟子松高度、胸径(1.3 m 高处为准)、郁闭度及株行距;在标准样区设 3 个 1 m×1 m 的小样方,调查记录林下物种总数(S)、单个物种个体数(N);同时采集 3 株标准木高处枝条上新鲜叶片,收集小样方内枯落物,并在 0—20 cm 土壤小样方收集细根,最后所有植物样品除去浮土后放入塑封袋带回实验室冷藏。使用钻土芯法、样方收集法和尼龙网袋法分别用来收集林下植被根量、林下地上生物量和枯落物生物量。采用土钻(直径 5 cm,长 120 cm)在每个标准采样区按“S”型 12 分

表 1 不同恢复年限樟子松林植被特征及 0—20 cm 土壤基本理化性质

Table 1 Vegetation characteristics and basic physicochemical properties of 0—20 cm soil in Pinus sylvestris forest with different restoration years

恢复 年限/a	经度 E	纬度 N	海拔/ m	坡度 °	郁闭度/ %	林分密度/ (株·hm <sup>-2</sup> )	枯落物生物量/ (g·m <sup>-2</sup> )	林下植被根量/ (g·m <sup>-2</sup> )	林下地上生物量/ (g·m <sup>-2</sup> )	Shannon-Wiener 指数	Margalef 指数	土壤容重/ (g·cm <sup>-3</sup> )	pH 值	主要 物种
0	109.61°	38.36°	1101	5°	—	—	18.2d	58.7c	42.3c	0.44b	0.33b	1.67a	7.91a	沙蒿、沙竹、骆驼蓬
25	109.68°	38.32°	1077	7°	67.2b	1226	480.1c	771.6b	243.4a	0.61a	0.64a	1.51b	7.88a	樟子松、沙蒿、狗尾草、棘草
35	109.70°	38.32°	1113	5°	72.4b	1235	771.7b	756.1b	217.5a	0.36b	0.33b	1.46c	7.77a	樟子松、棘草、沙蒿
46	109.73°	38.32°	1138	7°	86.0a	1238	992.8a	618.2a	67.5b	0.27c	0.32b	1.41cd	7.83a	樟子松、狗尾草
56	109.75°	38.32°	1112	6°	93.4a	1255	1112.1a	581.6a	31.5c	0.16d	0.14c	1.36d	7.80a	樟子松

注:小写字母表示不同植被恢复年限的差异显著性( $p<0.05$ )。

1.3 指标测定

采集的土壤样品经自然风干后过 2 mm 筛同时去除土中的植物残体等杂物,密封保存备用。土壤 pH 值采用 pH 计(PHS-3 G pH 酸度计,中国)测定,水土比为 2.5 : 1。采用重铬酸钾氧化法<sup>[14]</sup>测定土壤有机碳(C)含量。土壤总氮(N)以及总磷(P)分别用凯氏定氮法和 HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 消煮,钼蓝比色法<sup>[15]</sup>测定。

植物叶片以及根系用蒸馏水清洗过后置于 105℃ 烘箱中杀青 15 min,然后与枯落物样品在 60℃ 烘干后,粉碎过 0.15 mm 筛备用。植物 C、N 含量用总有机碳分析仪(vario TOC cube)测定,植物 P 通过 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 溶液的消化定量法测定<sup>[16]</sup>。土壤与植物中碳氮磷化学计量以元素质量比计算。

植被物种多样性选用 Shannon-Wiener(SW)指数表征,群落丰富度以 Margalef 指数(M)<sup>[17]</sup>表征,计算公式如下:

Shannon-Wiener 指数:  $SW = \sum P_i \ln P_i$  (1)

$P_i = N_i / N$  (2)

Margalef 丰富度指数:  $M = (S - 1) / \ln N$  (3)

式中:  $N$  为样方内某一物种个体总数;  $N_i$  为第  $i$  个物种的个体总数;  $S$  为样方内物种数量。

1.4 数据处理和统计分析

数据结果用均值±标准差(SD)来表示。采用方差分析(ANOVA)与 LSD 多重比较法分析不同植被恢复年限间的土壤理化性质、物种多样性以及碳氮磷生态化学计量特征在  $p<0.05$  水平下的差异显著性,使用 Amos Graphics 24 对土壤 C、N 和 P 影响因子进行路径分析,樟子松植物组织和土壤碳氮磷含量及化学计量比之间的拟合分析与作图采用 Origin 2021 进行。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质与樟子松林群落多样性的变化特征

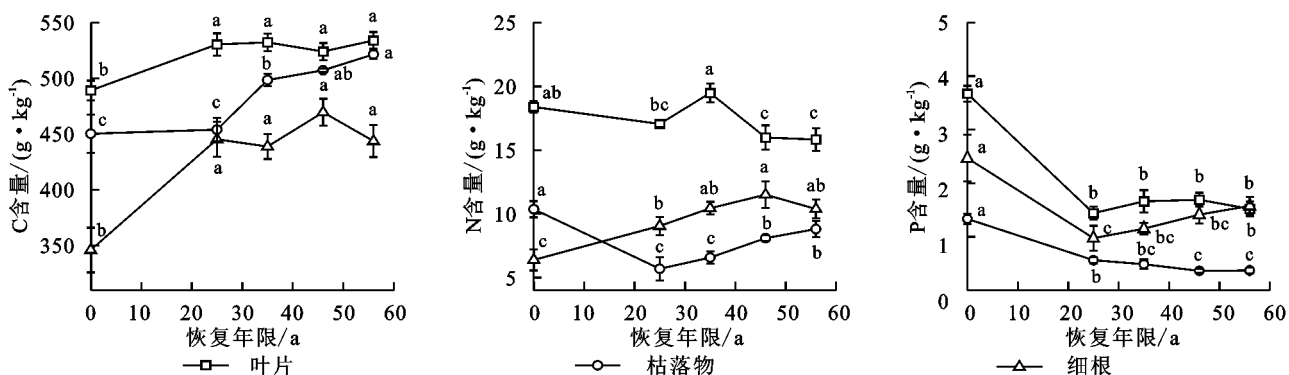
随着植被恢复年限的增加,土壤理化性质得到显著改善(表 1)。相比对照半固定沙地,不同恢复年限樟子松林地土壤容重从恢复 25 a 到 56 a 下降了 9.6%~18.6%。土壤黏粒含量则随恢复年限增长均呈

持续增加趋势,到恢复 55 a 时比对照提升了 1.52 倍。相反地,对比恢复 25 a 林地,到恢复 56 a 时,樟子松林下物种多样指数 Shannon-Wiener 和丰富度指数 Margalef 分别显著下降了 73.8% 和 78.1%,即樟子松恢复后期基本成为纯林,群落多样性显著低于对照地。恢复 25~56 a,枯落生物量和林下植被根量比对照分别增加了 25.4~60.1 倍和 8.9~12.1 倍,这必然引起樟子松植被-土壤间显著的养分转化和交互作用。

## 2.2 樟子松林 C, N, P 含量及其化学计量比的演变特征

随着植被恢复年限的增加,樟子松植物各组织 C, N, P 含量显著变化 见图 1。植被恢复 25~56 a 与

半固定沙地相比樟子松叶片、枯落物和细根 C 含量分别显著增加 7.1%~9.1%, 0.8%~15.8% 和 26.8%~25.7%。植被恢复 25~56 a 与半固定沙地相比枯落物 N 含量显著降低 14.9%~45.1%, 细根 N 含量显著增加 41.8%~80.3%, 植被恢复 46~56 a 与半固定沙地相比叶片 N 含量显著降低 13.0%~13.9%。植被恢复 25~56 a 与半固定沙地相比樟子松叶片、枯落物和细根 P 含量分别显著降低 53.9%~60.8%, 57.8%~72.8% 和 36.2%~60.6% ( $p < 0.05$ )。整体来看,樟子松叶片 C, N, P 含量最高,细根 N, P 含量高于枯落物,且叶、枯落物和细根的 C, N, P 含量在植被恢复 35 a 后没有显著变化 ( $p > 0.05$ )。



注:不同小写字母表示不同植被恢复年限间差异达到显著性( $p < 0.05$ )。下同。

图 1 不同恢复年限樟子松林植物组织 C, N, P 含量

Fig. 1 Content of C, N and P in plant tissue of *Pinus sylvestris* forest under different restoration years

随着植被恢复年限的增加,樟子松植物各组织 C, N, P 比值变化显著(图 2)。植被恢复 25~56 a 樟子松叶片和枯落物 C : N 与半固定沙地相比显著增加 2.7%~27.1% 和 36.5%~86.5%, 细根 C : N 显著降低 9.7%~25.0%。植被恢复 25~56 a 叶片、枯落物和细根 C : P 分别为半固定沙地的 2.3~2.6 倍、2.4~4.2 倍和 1.9~3.3 倍,但在植被恢复过程中(25~56 a),叶片和细根 C : P

却随着恢复年限的增加逐渐降低。植被恢复 25~56 a 叶片、枯落物和细根 N : P 分别为半固定沙地的 1.8~2.3 倍、1.3~3.0 倍和 2.5~3.7 倍。植被恢复 25~56 a 时,枯落物和细根 C : N 显著降低,叶片则显著增加,叶片与细根 C : P 和 N : P 显著降低,枯落物显著增加 ( $p < 0.05$ ),到恢复 56 a 时,枯落物 C : N, C : P, N : P 均高于叶片和细根,细根只有 C : N 高于叶片。

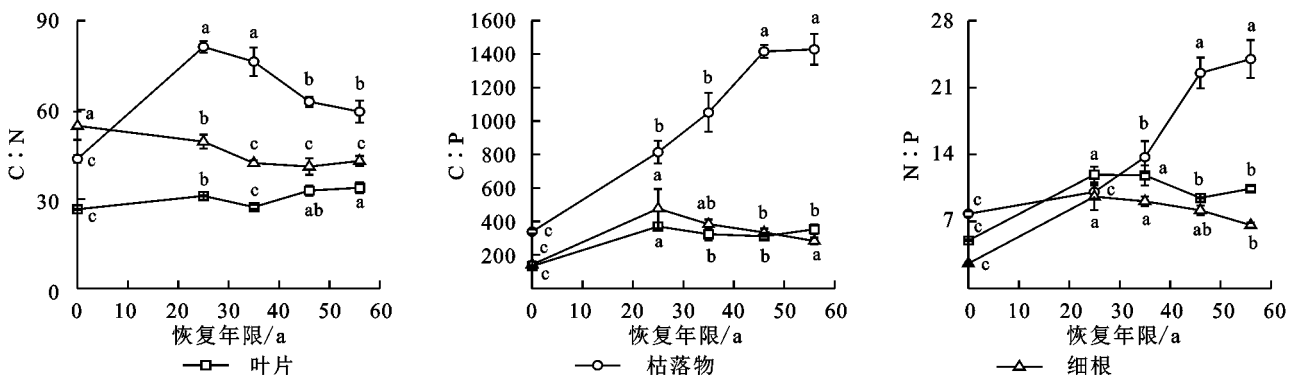


图 2 不同恢复年限樟子松林植物组织 C : N, C : P, N : P

Fig. 2 Plant tissue C : N, C : P, N : P of *Pinus sylvestris* forest under different restoration years

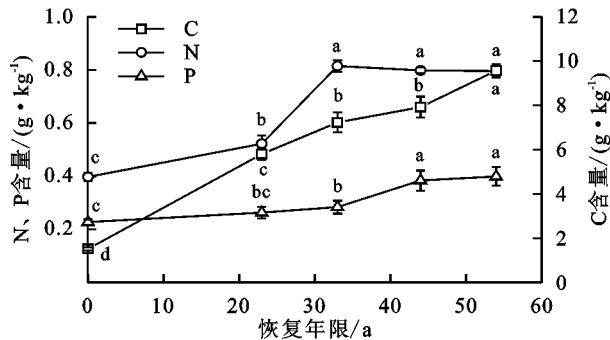
## 2.3 土壤 C, N, P 含量及其化学计量比演变特征

樟子松林地土壤 C, N, P 含量随植被恢复年限增加显著变化(图 3)。植被恢复 25~56 a 土壤 C 和 N 分

别为半固定沙地的 2.8~6.3 倍和 1.3~2.1 倍。土壤 P 在恢复 25 a 时与半固定沙地相比无显著变化,在恢复 35~



56 a 时较半固定沙地显著增加了 24.7%~75.6%。在植被恢复 45~56 a 时土壤 C, N 含量无显著差异。土壤 C : N 和 C : P 随着植被恢复年限的增加分别



为半固定沙地的 2.3~3.1 倍和 3.2~3.8 倍,在植被恢复 35 a 时,土壤 N : P 与其他恢复年限有显著差异 ( $p < 0.05$ )。土壤中 C : P > C : N > N : P。

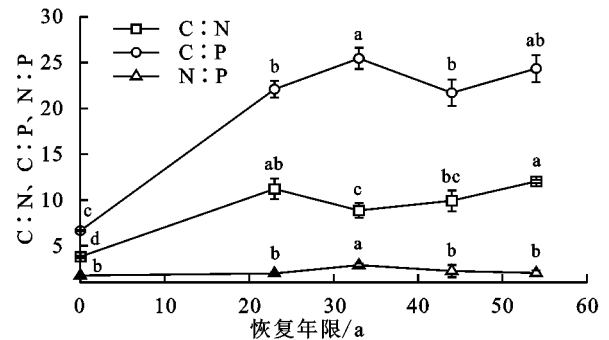


图 3 不同恢复年限樟子松林土壤 C, N, P 含量及化学计量比

Fig. 3 Content and stoichiometric ratio of C, N, P in soil of *Pinus sylvestris* forest under different restoration years

## 2.4 植物-土壤 C, N, P 含量及化学计量比间的演变关系

由樟子松植物组织和土壤 C, N 和 P 含量间的线性拟合分析看出(图 4), 叶片 C, N, P 含量、枯落物 P 含量、根 C 含量与土壤 C, N, P 含量之间不存在线性相关关系, 枯落物与土壤 C 含量存在显著的线性相关关系 ( $R^2 = 0.78, p < 0.05$ ); 枯落物与土壤 N 含量存在显著的线性相关关系 ( $R^2 = 0.48, p < 0.05$ ), 且细根和土壤 N 含量存在极显著的线性相关关系 ( $R^2 = 0.54, p < 0.01$ ); 细根与土壤 P 含量存在显著的线性相关关系 ( $R^2 = 0.67, p < 0.05$ )。则植被恢复后土壤 C 含量的增加与枯落物 C 含量的增加密切相关, 土壤 N, P 含量的增加与细根养分的输入密切相关。

由樟子松植物组织、土壤化学计量比之间的拟合关系分析得出, 土壤与植物的 C : N, N : P 之间呈现显著的二项式回归关系 ( $p < 0.05$ )。土壤与植物组织 C : P 呈现显著正相关线性关系 ( $p < 0.05$ )。叶、枯落物和细根与土壤之间 C : N 拟合的  $R^2$  分别为 0.53, 0.63, 0.55; C : P 拟合的  $R^2$  分别为 0.78, 0.79, 0.65; N : P 拟合的  $R^2$  分别为 0.32, 0.37, 0.63(图 5)。则樟子松植物组织和土壤之间 C : P 关系最为密切。

## 2.5 植被恢复后土壤 C, N, P 含量影响因子的路径分析

为了明确植被恢复后土壤 C, N, P 含量的影响因素, 通过构建结构方程模型分析恢复年限、林下地上生物量、林下植被根量、枯落物生物量以及樟子松各植物组织 C, N 和 P 含量对土壤 C, N, P 含量的综合响应(图 6)。结构方程模型拟合结果为:  $\chi^2 = 1.7$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.877$ ,  $RMSEA = 0.000$ ,  $AIC = 27.640$ ,  $GFI = 0.984$ 。模型解释了土壤 C, N, P 含量 90% 的变异, 模型对枯落物 C, N, P 含量、叶片 C, N, P 含量

和细根 C, N, P 含量分别解释了 78%, 86% 和 85% 的变异(图 6)。结构方程模型的路径系数能反映自变量对因变量影响效应的大小及其相对重要性, 即枯落物 C, N, P 含量、细根 C, N, P 含量、枯落物生物量和林下植被根量是影响土壤 C, N, P 含量的主要因子, 路径系数分别为 0.87, 0.90, 0.51, 0.67, 且总效应分别为 15.34%, 18.57%, 15.35% 和 18.22%(图 6)。恢复年限、林下地上生物量和叶片 C, N, P 含量主要间接影响土壤 C, N, P 含量, 间接效应系数分别为 0.796, -0.071, 0.228。林下植被根量、枯落物生物量和细根 C, N, P 含量除了对土壤 C, N, P 含量有直接影响外, 也会通过间接效应影响土壤 C, N, P 含量, 林下植被根量、枯落物生物量和细根 C, N, P 含量对土壤 C, N, P 含量的间接效应系数分别为 0.867, 0.616, 0.626(表 2)。

## 3 讨论

### 3.1 植物-土壤 C, N, P 含量及化学计量演变特征

本研究中, 不同恢复年限樟子松叶片的 C 含量为 489.31~534.13 g/kg, 高于我国黄土高原植被叶 C 含量 (438 g/kg), 高 C 代表具有高有机物含量<sup>[18]</sup>。叶片的 N 含量 (17.06~19.45 g/kg) 小于中国植物叶片平均 N 含量 (20.24 g/kg)<sup>[19]</sup>, 植被恢复前 46 a 叶片的 P 含量从 1.44 g/kg 增长到 1.69 g/kg, 这与中国黄土高原植被叶片 P 平均含量为 1.60 g/kg 相符<sup>[18]</sup>。樟子松叶片的 N, P 含量显著高于其他组织, 叶片是植物光合作用的器官, 新陈代谢最旺盛的部位, 故氮、磷含量较高<sup>[20]</sup>。枯落物是森林生态系统植物和土壤养分循环的桥梁<sup>[21]</sup>, 枯落物的 C 含量随着林龄的增加不断累积, 这与樟子松叶片 C 含量的变化相关, 叶片是枯落物的主要来源, 枯落物的 N, P 含量明显低于叶片, 这是叶

片在衰落前养分再吸收的原因<sup>[22]</sup>。樟子松细根 C 含量随着恢复年限的增加而增加,这与彭文英等<sup>[23]</sup>在黄土高原的研究结果一致,说明随着樟子松林龄的增加,植被根部的固碳能力增强。

土壤的 C,N,P 含量分别为 1.51~9.57 g/kg, 0.40~0.80 g/kg 和 0.23~0.40 g/kg 均低于全国平均(11.12,1.06,0.65 g/kg)水平<sup>[24]</sup>,表明研究区土壤

C,N,P 元素相对贫瘠。随着植被恢复年限的增加,樟子松林土壤 C,N,P 含量不断增加至 35 a 后没有显著变化,这与淑敏等<sup>[25]</sup>研究结果一致。Luyssaert 等<sup>[26]</sup>的研究表明土壤有机碳的积累和林龄是正相关关系,土壤理化性质和凋落物等因素均会影响到土壤 C,N,P 含量,本研究中凋落物生物量从 35 a 后没有显著变化,从而使得土壤 C,N,P 含量变化减缓。

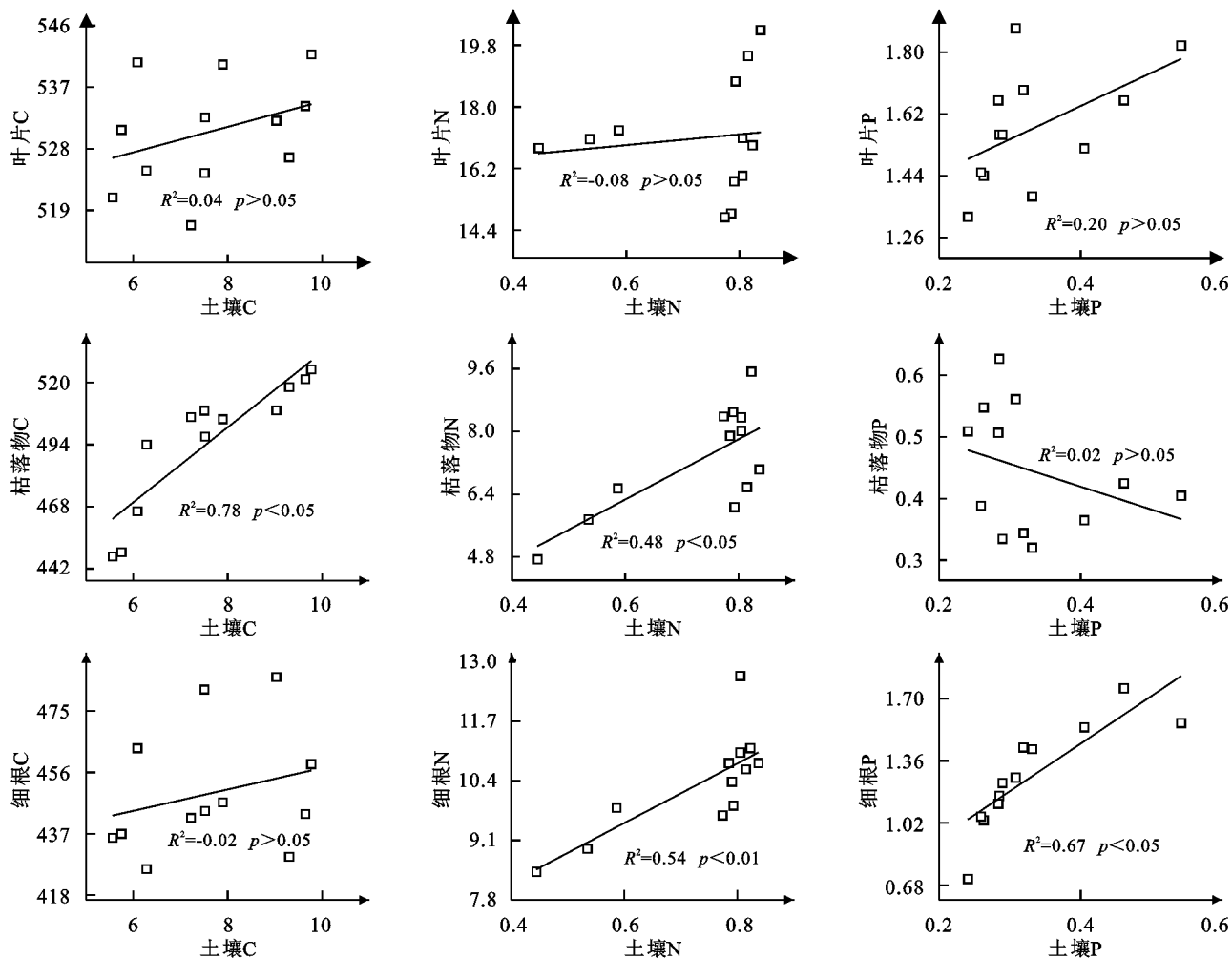


图4 不同恢复年限樟子松林植物—土壤 C,N,P 含量的回归关系

Fig. 4 Regression relationship between plant and soil C, N, P content in *Pinus sylvestris* forest under different restoration years

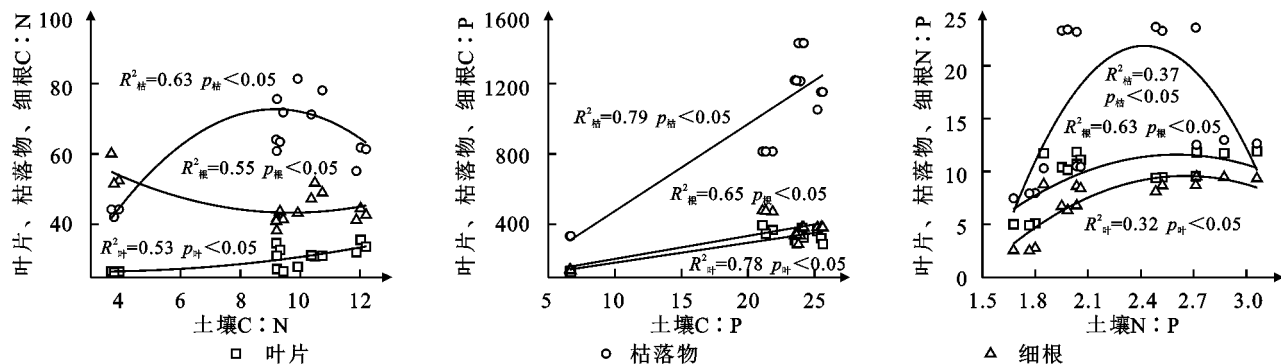


图5 不同恢复年限樟子松林植物—土壤 C,N,P 化学计量比的回归关系

Fig. 5 Regression relationship of the stoichiometric ratios of C, N and P in the plant-soil of *Pinus sylvestris* forest under different restoration years

樟子松叶片的 C : N 和 C : P 可以反映植物的养分利用效率<sup>[27]</sup>,其与植物生长的速率呈负相关关系,较高的 C : N 与 C : P 代表植物对 N,P 的利用率较高<sup>[28]</sup>,图 2 可以看出随着植被恢复年限的增加叶片 C : N 和 C : P 不断增加且到 35 a 后增加不显著( $p>0.05$ ),说明樟子松林地在植被恢复初期生长速率更快,对 N,P 的养分利用效率更高,这也证实了植物在养分缺乏的情况下

养分利用效率更高<sup>[27]</sup>。大量研究表明,叶片的 N : P 比值可以用来揭示生态系统中的 N 限制( $N : P<14$ )、P 限制( $N : P>16$ )以及 N 和 P 共同限制( $14<N : P<16$ )<sup>[29]</sup>。樟子松叶的 N : P 均小于 14,说明樟子松林地始终受 N 限制,这与陕西森林土壤生态系统土壤受 N 限制的研究一致<sup>[30]</sup>。建议研究区樟子松林培育应合理施用氮肥或引入固氮植物以改善土壤养分供给。

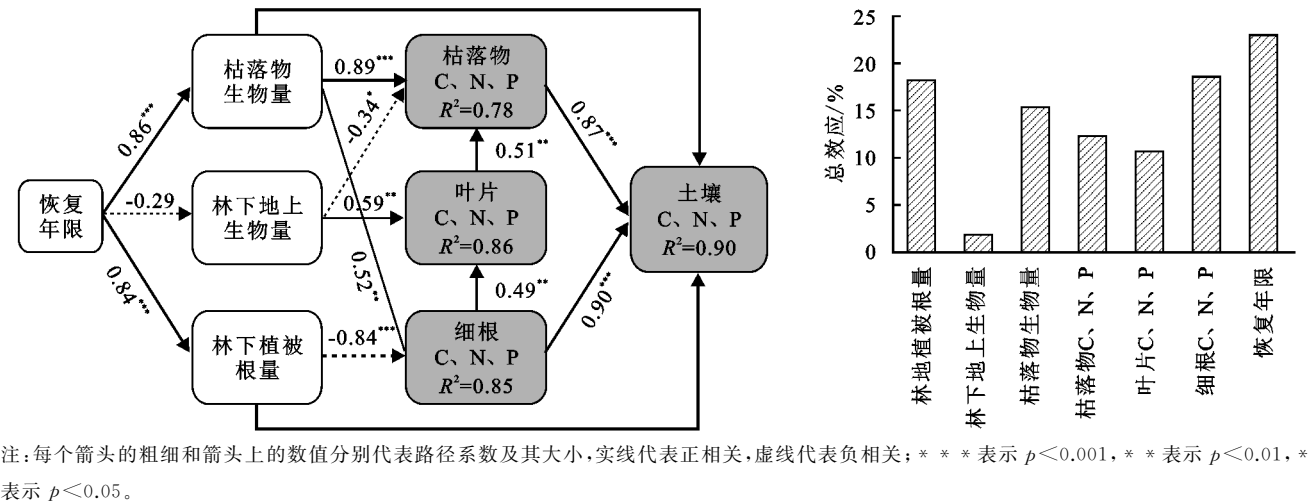


图 6 植被恢复后土壤 C,N,P 含量影响因子的路径分析

Fig. 6 Path analysis of influencing factors of soil C, N and P content after vegetation restoration

表 2 路径分析的效应

Table 2 Effects of Path Analysis

间接效应	林下植被根量	林下地上生物量	落物生物量	叶片 C,N,P 含量	细根 C,N,P 含量	恢复年限
土壤 C,N,P 含量	0.867	-0.071	0.616	0.228	0.626	0.796
直接效应	枯落物生物量	林下植被根量		细根 C,N,P 含量	枯落物 C,N,P 含量	
土壤 C,N,P 含量	0.511	0.672		0.897	0.873	

3.2 植物-土壤化学计量特征之间的演变关系

樟子松植物组织与土壤 C,N,P 含量之间线性拟合关系看出,植被恢复后土壤 C 的增加与枯落物密切相关,土壤 N,P 含量的增加与细根养分的输入密切相关。任悦等<sup>[31]</sup>在东北沙地樟子松林的研究中也发现枯落物和土壤有机碳具有显著的相关关系,这也证明了枯落物是森林物质循环和能量流动的主要途径<sup>[32]</sup>。植物根系除了可以支撑植株、从土壤中获取养分外还可以通过死亡和分解向土壤输入养分。研究表明,由细根产生和分解向土壤中输入的 N 量高于枯落物,且细根死亡分解时还可以向土壤中输入 K,P 等营养元素。这与本研究结果一致,可见,细根对森林养分循环也具有重要意义。

土壤化学计量比的变化也是植被-土壤生态系统养分循环的主要环节,可以判断土壤限制性元素及养分调控因素<sup>[4]</sup>。通过对樟子松 3 个植物组织和土壤化学计

量比的拟合关系(图 5)可以看出,C : P 在叶、枯落物、根和土壤之间呈现出显著的线性相关关系( $p<0.05$ )。这与章广琦等<sup>[33]</sup>在陕北黄土丘陵区油松人工林乔木、灌木、枯落物和土壤中相关性分析结果一致。可能由于樟子松林地中,造林前的沙土养分贫瘠,土壤 P 含量来源主要是沙土中沙的风化,P 的养分积累较慢,凋落物分解进入土壤中的 P 素优先被林下植被先吸收利用,樟子松从土壤中得到的较少,久而久之,樟子松植物中的 P 含量也不断下降,而樟子松是常绿乔木 C 含量不断累积,因此植物和土壤的 C : P 不断增加,且随着植被重建年限的增加协同演变。

土壤是植物生长发育的物质基础,其理化性质及化学计量会直接影响植物群落的结构特征和分布规律<sup>[5]</sup>。本研究中,随着植被重建年限的增加土壤 C : P 和植物群落多样性指数与丰富度指数呈现负相关关系,这是因为土壤 C : P 同 P 的有效性呈现负相关关

系<sup>[4]</sup>,而P素具有刺激植物形成强壮根系和促进植物持续生长发育的重要作用<sup>[34]</sup>,因此随着土壤C:P的增加,植物群落多样性呈现出减小的情况。

### 3.3 植被恢复后土壤C,N,P含量影响因素

枯落物生物量、林下植被根量、枯落物C,N,P含量和细根C,N,P含量作为土壤C,N,P含量的主要直接影响因子,直接效应系数分别为0.511,0.672,0.873,0.897(表2),其随植被恢复年限的变化也将深刻地影响土壤C,N,P含量。植被恢复后枯落物的生物量以及林下植被根量的增加与土壤C,N,P含量的增加密切相关,这也与回归分析的结果基本一致(图4)。植被恢复后,除林下地上生物量,其余两种生物量与土壤C,N,P含量呈显著正相关关系,这说明随着植被恢复年限的增加,土壤C,N,P含量随着林下植被根量和枯落物生物量的增加而增加。此外,枯落物C,N,P含量和细根C,N,P含量对土壤C,N,P含量有极显著的直接效应,说明枯落物C,N,P含量和细根C,N,P含量是土壤C,N,P含量的直接影响因子。枯落物C,N,P含量和细根C,N,P含量除了对土壤C,N,P含量有较高的直接效应外,对其的间接影响系数分别为0.873,0.897(表2),说明枯落物生物量和林下植被根量是土壤C,N,P含量的重要影响因素,这是因为随着植被恢复年限的增加,植被生长逐渐趋于稳定,樟子松的细根通过死亡和分解向土壤输入养分,枯落物向土壤中的归化也会使土壤C,N,P含量显著增加。

虽然恢复年限对土壤C,N,P含量没有直接效应,但其对土壤C,N,P含量的间接效应系数和模型总效应较高,其值分别为0.796,23.0%(图6),这说明植被恢复年限也是引起土壤C,N,P含量变化的重要因素。枯落物生物量和林下植被根量对土壤C,N,P含量的总效应系数较高分别为15.4%和18.2%(图6),此外林下地上生物量对土壤C,N,P含量不管是间接效应还是总效应都较低,其值分别为:-0.071,1.9%。植被恢复后,植物的生长提高了枯落物生物量,促进了微生物对枯落物的分解,土壤腐殖质含量增加导致土壤C,N,P含量随之增加。并且林下细根生物量随着植被恢复年限的增加而增加,樟子松林生长趋于稳定后,向土壤中摄取的养分减少,死根的归化以及根系分泌物的释放导致土壤C,N,P含量随之增加。林下地上生物量的减少是因为随着植被恢复年限的增加其他植被受樟子松的抑制而逐渐消失,因此樟子松林下植被多样性降低。总而言之,植被恢复后枯落物生物量和林下植

被根量的增加通过影响枯落物C,N,P含量和细根C,N,P含量从而使土壤C,N,P含量增加,枯落物生物量和林下植被根量是土壤C,N,P含量的重要影响因素;恢复年限通过影响枯落物生物量和林下植被根量而间接影响土壤C,N,P含量,同样是土壤C,N,P含量变化的重要影响因素。

## 4 结论

(1) 榆林毛乌素沙地樟子松林各植物组织C,N,P含量及化学计量比存在显著差异,养分含量均以叶片最高,化学计量比则以枯落物最高,表明樟子松林各植物组织间养分需求与平衡关系显著不同。与半固定沙地相比,植被恢复显著改变了樟子松植物组织和土壤的C,N,P含量,随着恢复年限的增加,枯落物C,N含量、细根P含量以及土壤C,N,P含量呈增加趋势,可见枯落物和根与土壤间存在密切联系。回归分析表明,土壤C含量的增加主要来自枯落物的输入,土壤N,P含量的增加主要来自细根养分的输入。

(2) 与半固定沙地相比,植被恢复显著改变了樟子松植物组织和土壤的化学计量比,叶片和枯落物C:N以及各组分的C:P,N:P均显著增加。随着恢复年限的增加,枯落物和细根C:N、叶片与细根C:P和N:P呈降低趋势,叶片C:N和枯落物C:P,N:P呈增加趋势,土壤的化学计量比呈相对稳定,可见植物和土壤化学计量特征间互相影响,并且C:P是影响樟子松林地植物-土壤间养分交互的关键化学计量比。

(3) 植被恢复引起枯落物生物量和林下植被根量的增加从而导致土壤C,N,P含量的增加。

### 参考文献:

- [1] Zhu J J, Fan Z P, Zeng D H i, et al. Comparison of stand structure and growth between artificial and natural forests of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy land [J]. Journal of Forestry Research, 2003(2):103-111,185.
- [2] Cheng, Lu, Wu, et al. Estimation of the costs of desertification in China: A critical review[J]. Land Degradation & Development, 2018,29(4):975-983.
- [3] 党宏忠,张学利,韩辉,等.樟子松固沙林林—水关系研究进展及对营林实践的指导[J].植物生态学报:2022,46(9):1-13.
- Dang H Z, Zhang X L, Han H, et al. Research advances on forest-water relationships in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations for sand dune immobilization and guidance to forest management practices [J]. Chinese



- Journal of Plant Ecology, 2022,46(9):1-13.
- [4] 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[J].生态学报,2008,28(8):3937-3947.  
Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen, and phosphorus elements [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008,28(8):3937-3947.
- [5] 曾德慧,陈广生.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J].植物生态学报,2005,29(6):141-153.  
Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005,29(6):141-153.
- [6] Agren G I and Weih M. Plant stoichiometry at different scales: Element concentration patterns reflect environment more than genotype[J]. The New Phytologist, 2012,194(4):944-952.
- [7] 崔宁洁,刘小兵,张丹桔,等.不同林龄马尾松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]. Ecology and Environmental Sciences, 2014,23(2):188-195.
- [8] 俞月凤,彭晚霞,宋同清,等.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[J].应用生态学报,2014,25(4):947-954.  
Yu Y F, Peng W X, Song T Q, et al. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014,25(4):947-954.
- [9] 杨佳佳,张向茹,马露莎,等.黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究[J].土壤学报,2014,51(1):133-142.  
Yang J J, Zhang X R, Ma L S, et al. Ecological stoichiometric relationships between components of *Robinia pseudoacacia* forest in Loess Plateau [J]. Acta Pedologica Sinica, 2014,51(1):133-142.
- [10] 杨霞,陈丽华,郑学良.不同林龄油松人工林土壤碳、氮和磷生态化学计量特征[J].中国水土保持科学,2021,19(2):108-116.  
Yang X, Chen L H, Zheng X L. Ecological stoichiometry characterization of soil carbon, nitrogen, and phosphorus of *Pinus tabulaeformis* plantations at different stand ages [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2021,19(2):108-116.
- [11] Andersen T, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometry and population dynamics[J]. Ecology Letters, 2004,7(9):884-900.
- [12] 倪惠菁,苏文会,范少辉,等.养分输入方式对森林生态系统土壤养分循环的影响研究进展[J].生态学杂志,2019,38(3):863-872.  
Ni H J, Su W H, Fan S H, et al. Responses of forest soil nutrient cycling to nutrient input modes: A review. [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019,38(3):863-872.
- [13] Jiao Li, Xiaogang Tong, Mukesh Kumar Awasthi, et al. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation[J]. Ecological Engineering, 2018,111:22-30.
- [14] Yeomans J C, Bremner J M. A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1988,19(13):1467-1476.
- [15] Zhang Guangqi, Zhang Ping, Peng Shouzhang, et al. The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China. [J]. Scientific Reports, 2017,7(1):11745-11754.
- [16] Parkinson J A, Allen S E. A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1975,6(1):1-11.
- [17] 钱迎倩,马克平.生物多样性研究的原理与方法[M].北京:中国科学技术出版社,1994.  
Qian Y Q, Ma K P. Principles and methods of biodiversity research[M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1994.
- [18] Shuxia Zheng, Zhouping Shangguan. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China[J]. Trees Structure and Function, 2007,21(3):357-370.
- [19] Han Wenxuan, Fang Jingyun, Guo Dali, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. [J]. The New Phytologist, 2005,168(2):377-385.
- [20] 马任甜,安韶山,黄懿梅.黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征[J].应用生态学报,2017,28(9):2787-2793.  
Ma R T, An S S, Huang Y M. C, N and P stoichiometry characteristics of different-aged *Robinia pseudoacacia* plantations on the Loess Plateau, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017,28(9):2787-2793.
- [21] Hongzhang Kang, Zaijun Xin, Björn Berg, et al. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants[J]. Annals of Forest Science, 2010,67

- (8):811-817.
- [22] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N:P values; Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands[J]. Plant and Soil, 2004,259(1/2):59-69.
- [23] 彭文英,张科利,杨勤科.退耕还林对黄土高原地区土壤有机碳影响预测[J].地域研究与开发,2006,25(3):94-99.
- Peng W Y, Zhang K L, Yang Q K. Forecast of Impact of the Returning Farms to Forests on Soil Organic Carbon of Loess Plateau [J]. Areal Research and Development, 2006,25(3):94-99.
- [24] 胡启武,聂兰琴,郑艳明,等.沙化程度和林龄对湿地松叶片及林下土壤 C, N, P 化学计量特征影响[J].生态学报,2014,34(9):2246-2255.
- Hu Q W, Nie L Q, Zheng Y M, et al. Effects of desertification intensity and stand age on leaf and soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Pinus elliottii* plantation [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014,34(9):2246-2255.
- [25] 淑敏,王东丽,王凯,等.不同林龄樟子松人工林针叶—凋落叶—土壤生态化学计量特征[J].水土保持学报,2018,32(3):174-179.
- Shu M, Wang D L, Wang K, et al. Ecological Stoichiometry characteristics of Needle leaves-litter-soils in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation with different forest ages [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2018,32(3):174-179.
- [26] Luyssaert Sebastiaan, Schulze E. Detlef, Knohl Alexander, et al. Reply to: Old-growth forest carbon sinks overestimated[J]. Nature, 2021,591(7851):E24-E25.
- [27] 高三平,李俊祥,徐明策,等.天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N, P 化学计量学特征[J].生态学报,2007,27(3):947-952.
- Gao S P, Li J X, Xu M C, et al. Leaf N and P Stoichiometry of common species in succession stages of the evergreen broad-leaved forest in Tian tong National Frost Park, Zhejiang Province China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007,27(3):947-952.
- [28] Peter Vitousek. Nutrient cycling and nutrient use efficiency [J]. the American Naturalist, 1982,119(4):553-572.
- [29] Fan H, Wu J, Liu W, et al. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations[J]. Plant Soil, 2015,392(1/2):127-138.
- [30] 崔高阳,曹扬,陈云明.陕西省森林各生态系统组分氮磷化学计量特征[J].植物生态学报,2015,39(12):1146-1155.
- Cui G Y, Cao Y, Chen Y M. Characteristics of nitrogen and phosphorus stoichiometry across components of forest ecosystem in Shaanxi Province [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015,39(12):1146-1155.
- [31] 任悦,高广磊,丁国栋,等.沙地樟子松人工林叶片—凋落叶—土壤有机碳含量特征[J].北京林业大学学报,2018,40(7):36-44.
- Ren Y, Gao G L, Ding G D, et al. Characteristics of organic carbon content of leaf-litter-soil system in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018,40(7):36-44.
- [32] Björn Berg. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils[J]. Forest Ecology and Management, 2000,133(1):13-22.
- [33] 章广琦,张萍,陈云明,等.黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征[J].生态学报,2018,38(4):1328-1336.
- Zhang G Q, Zhang P, Chen Y M, et al. Stoichiometric characteristics of *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* plantation ecosystems in the Loess hilly-gully region, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018,38(4):1328-1336.
- [34] Roberto A Gaxiola, Mark Edwards, James J Elser. A transgenic approach to enhance phosphorus use efficiency in crops as part of a comprehensive strategy for sustainable agriculture[J]. Chemosphere, 2011,84(6):840-845.