

何 斌,李 青,李望军,等. 不同林龄华山松针叶氮磷生态化学计量及再吸收特征[J]. 江苏农业科学,2023,51(20):137-144.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.20.020

不同林龄华山松针叶氮磷生态化学计量及再吸收特征

何 斌,李 青,李望军,邹 顺,白晓龙,薛晓辉

(贵州省典型高原湿地生态保护与修复重点实验室/贵州工程应用技术学院生态工程学院,贵州毕节 551700)

摘要:分析不同林龄华山松叶片氮(N)和磷(P)再吸收特征及其与叶片、土壤养分指标的关系,探讨华山松生长过程对生境的适应性及养分利用机制。以 10、16、22、47 年生华山松人工林为研究对象,测定 0~20 cm 土层土壤、新鲜叶和凋落叶的养分含量,计算并分析叶片 N、P 再吸收率及其与叶片、土壤养分含量和化学计量特征的关系。结果表明,不同林龄华山松鲜叶 N、P 含量差异显著($P<0.05$),随林龄增加均呈先升高后降低趋势;不同林龄华山松凋落叶 N 含量差异不显著,P 含量差异显著($P<0.05$),随林龄的增加均未表现出明显的规律性。不同林龄华山松新鲜叶 N:P 比差异不显著($P<0.05$),随林龄增加呈先降低后增加趋势。不同林龄华山松 N、P 的再吸收率存在显著差异($P<0.05$),N 再吸收率明显小于 P 再吸收率。N 再吸收率与凋落叶 N 含量呈显著负相关($P<0.05$),与土壤有机碳(SOC)呈极显著负相关($P<0.01$);P 再吸收率与凋落叶 P 含量、土壤 C:N 和 C:P 呈显著负相关($P<0.05$),与土壤速效磷含量呈显著正相关($P<0.05$),与土壤 N:P 呈极显著负相关($P<0.01$)。该地区华山松的生长受氮素限制更加严重。N、P 再吸收率均低于全球尺度上陆地植物的养分重吸收率,但 P 再吸收效率相对较高,说明华山松养分再吸收率不仅与生境条件有关,还与营养元素的获取途径有关。建议在喀斯特地区华山松人工林抚育管理时适当施加氮肥,以促进华山松的生长发育。

关键词:华山松;林龄;养分再吸收;养分含量;化学计量比

中图分类号:S718.45 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)20-0137-07

植物养分再吸收(nutrient resorption)是指植物组织或器官在脱落之前将其部分营养成分转移运输到其他生长组织供其重复利用的过程^[1]。该过程不仅可以延长养分在植物体内的保留时间、提高养分利用效率、提供植物持续生长所需的大部分养分^[2-3],是植物增强竞争力、提高生产力的重要策略之一^[4-5];还可以降低植物对土壤养分的依赖、减缓生态系统养分损失^[4,6],是植物对养分贫瘠环境的一种适应进化机制^[7-9]。养分再吸收是植物获取养分的重要途径之一,在很大程度上会影响植物的养分循环和林分生产力^[9]。Drenovsky 等认为,在植物的众多器官中,叶片作为光合作用的主要器官,在养分转移、运输和储存中的贡献最大^[10]。Vergutz

等认为,全球植物 N、P 的再吸收率分别约为 62.1%、64.9%^[11]。因此,研究植物叶片养分再吸收特征有助于揭示植物对养分的利用能力和环境的适应机制^[12]。N、P 作为植物生长发育所必需的营养元素,在植物生理代谢、养分循环和生态系统功能等发面起着重要作用^[13]。植物叶片 N、P 的生态化学计量特征可揭示植物养分相对含量^[14]和 N、P 限制格局以及再吸收能力^[15],是研究植物养分限制和生态系统元素平衡的重要手段。有研究表明,植物的生态化学计量特征会受到生理过程需求、不同器官养分储存和功能性分化差异的影响^[16-17]。随着林龄增加,森林生态系统的组成和内部环境均会发生变化,导致养分分配格局的重组^[18]。而养分再吸收与植物的养分需求和环境的养分供应密切相关^[19]。Gusewell 等研究发现,当植物生长受到某种元素限制时,该元素的再吸收率会相对较高^[20-21]。Vitousek 等的研究表明,叶片和凋落物的化学计量比会影响养分的再吸收效率^[22]。然而,关于养分再吸收与植物叶片养分化学计量特征之间的关系尚无定论,潜在的响应机制尚不清楚。目前,对于养分再吸收的研究主要集中在与植物生活型^[23-24]、叶片寿命长短^[25]、土壤养分含量^[26-27]、群

收稿日期:2023-02-01

基金项目:贵州省科技计划(编号:黔科合基础-ZK[2021]一般231);贵州省教育厅青年科技人才成长项目(编号:黔教合KY字[2022]120、黔教合KY字[2022]123);贵州省毕节市科学技术项目(编号:毕科合重大专项字[2021]1号);贵州省典型高原湿地生态保护与修复重点实验室开放基金项目(编号:毕科联合字贵工程[2021]8号)。

作者简介:何 斌(1980—),男,山西朔州人,博士,教授,从事森林生态学 and 植物生理生态学研究。E-mail:hebin23kewen@163.com。

落演替^[28]、不同种类^[5,29-30]等关系方面,对不同林龄树种养分再吸收效率的研究报道较少。因此,研究不同林龄植物叶片 N、P 再吸收规律及其与养分化学计量特征的关系,可以更好地阐释人工林植被的养分利用机制及其环境适应策略,对不同造林树种制定有针对性、科学合理的管护措施具有重要意义。以贵州省为中心的中国西南喀斯特地区是全球喀斯特面积最大的集中分布区,生态系统脆弱、土地贫瘠、土层薄且不连续,石漠化现象严重^[31]。改善喀斯特地区生态环境的根本途径是恢复植被,而不同恢复阶段生境的养分供应能力和植物吸收利用养分的能力不同^[32]。在喀斯特石漠化地区开展植物生态化学计量研究,有助于深入了解植物对贫瘠环境的生长适应策略以及喀斯特生态系统的养分循环^[33]。此前有学者对喀斯特森林生态系统的植物、凋落物、土壤和微生物系统 C、N、P 生态化学计量特征进行了大量研究,并指出不同植被类型群落可能受到 N 或 P 养分限制,然而面对养分限制条件,不同植物群落和生长阶段树种的养分再吸收特征仍然不够明确。因此,本研究选取贵州省西北部典型的植被恢复树种华山松,分析其不同林龄阶段针叶 N、P 化学计量比及再吸收特征,阐明华山松生长过程中对养分限制环境的适应性,以期为揭示喀斯特地区植物的养分循环、生态策略及环境适应机制提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省西北部的毕节市,地势西高东低,山峦重叠,地貌形态多样,有高原、山地、盆地、谷地、平坝、峰丛等,以沉积岩为主,占全市总面积的 92.81%。海拔相对高差大,平均海拔 1 600 m。属亚热带高原季风气候,垂直气候变化明显,年平均温度 10~15℃,年日照时数 1 096~1 769 h,降水

量较充沛,年均降水量 849~1 399 mm,无霜期 245~290 d。土壤主要为黄棕壤、石灰土和石质土。20 世纪 60 年代,该区域原有植被遭到严重破坏,之后通过人工造林,营造了大量的华山松(*P. armandii*)、云南松(*P. yunnanensis*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林。

1.2 样地设置与取样方法

2021 年 5 月采用“空间替代时间”的方法,在研究区内选择地形地貌、坡度等立地条件相似的 10、16、22、47 年生华山松人工林作为固定监测样地,在每个林龄内随机设置 3 块 20 m×20 m 的重复样方,样方间距 100 m,共 12 块。调查样方内华山松的树高、胸径、冠幅等指标,同时记录样地的基本信息(表 1)。

表 1 不同林龄华山松人工林样地基本情况

样地号	林分类型	林龄 (年)	海拔 (m)	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)	密度 (株/hm ²)
1	成熟林	47	1 818	34.91	22.83	666
2	近熟林	22	2 433	15.71	12.67	2 240
3	中龄林	16	2 329	12.00	9.29	2 538
4	幼龄林	10	2 447	10.22	7.35	3 480

2021 年 8 月,在每个样方内选取 5 株标准木,从东、西、南、北 4 个方位用高枝剪在每株标准木树冠的上部、中部、下部外侧采集枝条,从每根枝条上摘取健康、完整的新鲜成熟针叶,采集 50 g/株,同一样方内的针叶混合均匀后装入牛皮纸袋,作为 1 个样品带回实验室。新鲜针叶在 90℃杀青 30 min,65℃烘干至恒质量,粉碎后过 100 目筛备用。同时,在每个样方内用土钻在 0~20 cm 土层取样,按“S”形设置 5 个采样点,将 5 个土样混合为 1 个土壤样品装入布袋带回实验室。挑除石砾和植物根系残体后,将土壤样品置于阴凉处自然风干,用四分法取土、研磨、过 100 目筛网,用于测定土壤养分含量(表 2)。

表 2 不同林龄华山松人工林土壤 C、N、P 生态化学计量特征

样地 编号	林龄 (年)	土壤养分含量(g/kg)					C : N	C : P	N : P
		有机碳(SOC)	全氮(TN)	全磷(TP)	速效氮(AN)	速效磷(AP)			
1	47	65.093a	5.157a	1.097a	0.681a	0.343a	15.465b	62.471b	4.130c
2	22	54.970a	4.258b	0.865ab	0.508b	0.302a	12.338c	49.570c	4.850b
3	16	23.624b	2.003c	0.605bc	0.288c	0.256ab	11.480c	46.869c	3.768c
4	10	59.829a	1.533c	0.327c	0.156d	0.189b	34.160a	134.056a	6.682a

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

2021 年 10 月初,在每株标准林木下布设 4 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的凋落物收集框,收集新近自然脱落而未分解的枯落物,月底将收集的枯落物去除其他杂质,将凋落叶混合均匀作为 1 个样品装入牛皮纸袋,带回实验室。凋落叶在 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒质量,粉碎后过 100 目筛备用。

1.3 样品测定

针叶和土壤有机碳含量的测定采用重铬酸钾-外加加热法;针叶经过 $\text{H}_2\text{SO}_4 - \text{H}_2\text{O}_2$ 加热消煮后,全氮含量的测定采用凯氏定氮法,全磷含量的测定采用钼锑抗比色法;土壤全氮含量的测定采用凯氏定氮法,速效氮含量的测定采用碱解扩散法,全磷和速效磷含量的测定采用 $\text{H}_2\text{SO}_4 - \text{HClO}_4$ - 钼锑抗比色法。

1.4 数据处理

参考 Milla 等的研究方法^[34],植物叶片养分再吸收率计算公式为

$$NuRE = \left(1 - \frac{w_1}{w_2}\right) \times 100\%。$$

式中: $NuRE$ 表示叶片 N 或 P 的再吸收率; w_1 表示凋落叶 N 含量或 P 含量, g/kg ; w_2 表示新鲜成熟叶 N 或 P 含量, g/kg 。

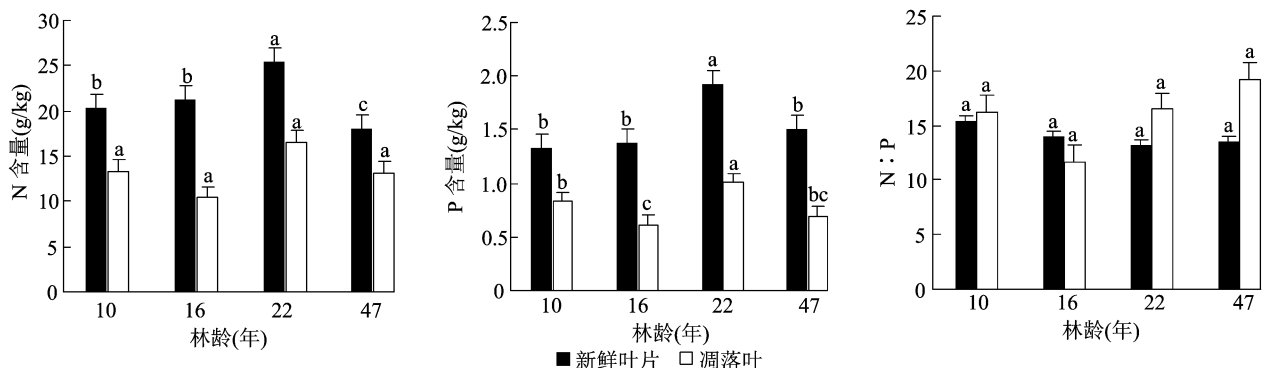
应用软件 SPSS 22.0 中的单因素方差分析(one-way analysis of variance)和最小显著性差异法(least significant difference, LSD) 计算分析不同林龄间各指标的差异;应用 Pearson 分析法分析养分再吸收率与新鲜针叶、凋落叶和土壤中 C、N、P 生态化学计量特征之间的相关性关系。

2 结果与分析

2.1 不同林龄华山松鲜叶和凋落叶 N、P 生态化学计量特征

由图 1 可知,不同林龄华山松新鲜叶 N、P 含量差异显著($P < 0.05$),随林龄增加均呈先升高后降低的趋势;不同林龄华山松新鲜叶 N : P 差异不显著($P < 0.05$),随林龄增加呈先降低后增加趋势。新鲜叶 N 含量为 $18.086 \sim 25.464\text{ g/kg}$,方差分析结果表明,22 年生林分显著大于其他林分,47 年生林分显著小于 16 年生和 10 年生($P < 0.05$),表现为 22 年生 > 16 年生 > 10 年生 > 47 年生;P 含量为 $1.328 \sim 1.923\text{ g/kg}$,方差分析结果表明,22 年生林分显著大于其他林分($P < 0.05$),表现为 22 年生 > 47 年生 > 16 年生 > 10 年生;N : P 为 $13.280 \sim 15.347$,表现为 10 年生 > 16 年生 > 47 年生 > 22 年生。

不同林龄华山松凋落叶 N 含量差异不显著,P 含量差异显著($P < 0.05$),随林龄的增加未表现出明显的规律性;不同林龄华山松凋落叶 N : P 差异不显著($P < 0.05$),随林龄增加呈先降低后增加趋势。凋落叶 N 含量为 $10.379 \sim 16.598\text{ g/kg}$,表现为 22 年生 > 10 年生 > 47 年生 > 16 年生;P 含量为 $0.611 \sim 1.009\text{ g/kg}$,方差分析结果表明,22 年生林分显著大于其他林分,10 年生林分显著大于 16 年生($P < 0.05$),表现为 22 年生 > 10 年生 > 47 年生 > 16 年生;N : P 为 $11.603 \sim 19.121$,表现为 47 年生 > 22 年生 > 10 年生 > 16 年生。



不同小写字母表示同一指标在不同林龄间差异显著($P < 0.05$)。下同
图1 不同林龄华山松新鲜叶和凋落叶 N、P 含量及化学计量比

2.2 不同林龄华山松针叶 N、P 再吸收率

由图 2 可知,不同林龄华山松 N、P 的再吸收率存在显著差异($P < 0.05$),N 的再吸收率明显小于 P 的再吸收率。N 的再吸收率为 $27.065\% \sim$

50.655% ,方差分析结果表明,16 年生林分显著大于其他林分($P < 0.05$),表现为 16 年生 > 22 年生 > 10 年生 > 47 年生,随林龄增加呈先升高后降低的趋势。P 的再吸收率为 $37.348\% \sim 55.482\%$,方差分

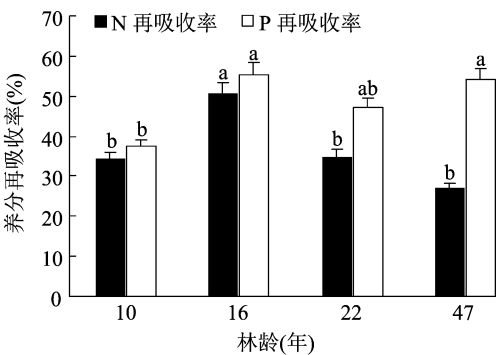


图2 不同林龄华山松 N、P 再吸收率

析结果表明,16 年生和 47 年生林分显著大于 10 年生($P < 0.05$),表现为 16 年生 > 47 年生 > 22 年

表 3 叶片再吸收效率与针叶 C、N、P 化学计量特征的相关性

项目	与新鲜叶片各指标的相关系数					与凋落叶各指标的相关系数				
	TN 含量	TP 含量	C : N	C : P	N : P	TN 含量	TP 含量	C : N	C : P	N : P
N 再吸收率	-0.174	-0.260	0.172	0.272	0.125	-0.698 *	-0.521	0.110	0.032	-0.380
P 再吸收率	-0.082	0.093	0.059	-0.198	-0.302	-0.474	-0.635 *	0.080	0.204	-0.049

注: *、** 分别表示显著相关($P < 0.05$)、极显著相关($P < 0.01$)。下同。

由表 4 可知,华山松针叶 N、P 再吸收率与土壤养分和化学计量比存在一定的相关性。N 再吸收率与土壤养分各指标均呈负相关性,但只与土壤有机碳(SOC)含量呈极显著负相关($P < 0.01$);P 再吸

生 > 10 年生,随林龄的增加未表现出明显的规律性。

2.3 N、P 再吸收率与针叶和土壤 C、N、P 化学计量特征的关系

由表 3 可知,华山松针叶 N、P 再吸收率与新鲜叶片和凋落叶的 TN、TP 含量以及 C : N : P 化学计量比均有一定的相关性。N 再吸收率除与凋落叶 TN 含量呈显著负相关外($P < 0.05$),与新鲜叶片和凋落叶其指标显著性均不显著($P < 0.05$);而 P 再吸收率除与凋落叶 TP 含量呈显著负相关外($P < 0.05$),与新鲜叶片和凋落叶其他指标均不显著($P < 0.05$)。

收率与土壤 N : P 呈极显著负相关($P < 0.01$),与土壤 C : N 和 C : P 呈显著负相关($P < 0.05$),与土壤速效磷含量呈显著正相关($P < 0.05$),与土壤养分其他指标相关性不显著($P < 0.05$)。

表 4 叶片再吸收效率与土壤养分化学计量特征的相关性

项目	相关系数							
	SOC 含量	TN 含量	TP 含量	AN 含量	AP 含量	C : N	C : P	N : P
N 再吸收率	-0.745 **	-0.471	-0.357	-0.407	-0.259	-0.211	-0.220	-0.241
P 再吸收率	-0.362	0.386	0.496	0.490	0.616 *	-0.695 *	-0.703 *	-0.746 **

3 讨论

3.1 林龄对华山松针叶 N、P 生态化学计量特征的影响

叶片是植物代谢活动最活跃的器官,其养分含量和计量比能反映植物生长过程中的营养状况^[35],而植物营养状况不仅受到多种环境因素(如土壤养分、水分供应等)的综合影响^[36],还受到植物种类和生长阶段的影响^[37]。本研究不同林龄华山松新鲜叶片 N、P 含量存在显著差异,随林龄增加均呈先升高后降低的趋势,22 年生华山松针叶 N、P 含量最高。根据植物生长策略,植物在接近成熟之前处于生长旺盛期,具有较快的生长速率,需要更多的 rRNA 来满足蛋白质的合成,导致叶片中 N 含量升

高^[38],而 rRNA 又是植物的主要磷库之一^[18],故 22 年生华山松针叶 N、P 含量显著大于 10、16、47 年生林分华山松针叶 N、P 含量。成熟林阶段,林下枯落物和微生物相对丰富,能为植物提供充足的营养物质,根据自身的生长需求,华山松选择性吸收各种养分,因代谢增强积累的较多光合产物使各种营养元素得到稀释^[39],导致 47 年生华山松针叶 N、P 含量的下降。

与新鲜叶片相比,不同林龄华山松凋落叶 N、P 含量明显下降,这反映植物对 N、P 元素的再吸收特征。不同林龄华山松凋落叶 N 含量差异不显著,P 含量差异显著,均表现为 22 年生 > 10 年生 > 47 年生 > 16 年生。这与新鲜叶片中 N、P 含量达到最大的年龄一致,说明凋落叶 N、P 秉承了植物叶的特

性;而 16 年生华山松凋落叶 N、P 含量最小,可能是由于植物对 N、P 的再吸收所致,16 年生华山松对新鲜针叶 N、P 具有最高的再吸收率(图 2)。

叶片 N:P 常作为评价植物养分受限状况的指标^[27]。Koerselman 等认为,叶片 N:P < 14 受 N 限制, N:P > 16 受 P 限制, N:P 在 14~16 之间受 N、P 共同限制^[40-41]。本研究中的华山松 N:P 在 13.280~15.347 范围内,仅 10 年生华山松针叶 N:P (15.347) > 14,其他各林龄华山松针叶的 N:P 均小于 14,说明研究区内华山松生长受氮素限制较严重,这与皮发剑等在喀斯特地区森林的研究结果^[32,42]一致。随着林龄的增加,华山松新鲜叶片 N:P 先降低后增加,这可能与华山松为适应土壤 N、P 可利用性变化而改变生长策略有关^[43]。虽然不同林龄华山松针叶 N、P 含量有显著差异,但是 N:P 差异不显著、保持相对稳定,说明华山松自身具有调节元素需求与养分吸收平衡的能力,进一步验证了植物的内稳态维持机制^[44]。除 16 年生林分外,华山松凋落叶 N:P 均高于新鲜叶,这是因为 P 的再吸收率高于 N 的再吸收率。赵其国等认为,凋落叶 N:P 影响凋落物分解和养分归还速率, N:P 越低,凋落物分解越快^[45]。随着林龄的增加,华山松凋落叶 N:P 先降低后增加,但是差异不显著,可能是因为华山松近熟林和成熟林通过降低凋落叶的 N:P 加速凋落物的分解,补充土壤中的养分来满足植物的生长所需。

3.2 林龄对华山松针叶 N、P 再吸收率的影响

随着植物的生长发育,植物对养分的需求、敏感程度和吸收能力会发生变化,进而导致养分再吸收率表现出不同的规律^[4]。本研究随林龄的增加,华山松针叶 N 再吸收率先升高后降低(图 2),与李荣华等对不同林龄马尾松的研究结果^[46]一致,这可能与树木的生长规律有关。尽管华山松针叶 P 再吸收率随林龄的增加未表现出明显的变化趋势,但是 P 的再吸收率仍然在 22 年生达到最大,这与 N 的再吸收率一致。这是因为 22 年生华山松生长旺盛,养分需求量大,促进了 N、P 的再吸收。不同林龄华山松针叶中 N、P 的再吸收率分别为 27.065%~50.655%、37.348%~55.482%,均低于全球陆生植物叶片 N、P 的再吸收率 62.10%、64.90%^[11],可能与树种间的遗传差异以及喀斯特地区特殊、复杂的立地条件有关,同时本研究未考虑针叶凋落后的质量损失也会导致计算结果偏低^[11]。

Killingbeck 认为,当枯落叶中 N、P 含量分别小于 7、0.5 g/kg 时,植物对 N、P 完全再吸收;当枯落叶中 N、P 含量分别大于 10、0.8 g/kg 时,植物对 N、P 再吸收程度较低,为不完全吸收,养分含量越低,植物再吸收程度越高^[47]。本研究不同林龄华山松凋落叶 N 含量为 10.379~16.598 g/kg, P 含量为 0.611~1.009 g/kg,华山松针叶的 N、P 含量均表现为不完全吸收,表明华山松养分转移较差。但是华山松凋落叶中 P 含量更低,说明华山松对 P 再吸收较多。尽管华山松生长更大程度上受 N 限制,但是 P 再吸收率高于 N 再吸收率,与 Han 等提出的“相对再吸收假说”相矛盾^[48]。这可能是由于高等植物的养分再吸收机制非常复杂,不仅与物种的养分需求和植物对养分组分的权衡有关^[49],还可能受到库容大小^[50]、叶片脱落机制^[51]、韧皮部转运率^[52]等许多内禀遗传特性的影响,受养分限制时不一定必须通过提高对该养分的再吸收方式来适应环境^[53-54],还可以采取一些其他途径来适应环境。Wright 等认为,在养分贫瘠的环境中,植物主要通过延长叶片寿命和降低养分浓度来适应养分限制,而不是依赖高的养分再吸收率^[25]。

3.3 华山松叶片 N、P 再吸收率与叶片和土壤养分的关系

虽然养分再吸收是植物进化过程中形成的固有特性^[47],但是 Vergutz 等认为,植物养分再吸收较复杂,除受自身的遗传特性影响外,还可能受到成熟叶片、凋落物和土壤养分单独或共同的影响^[11,45]。目前,有关养分再吸收与叶片养分含量关系的研究结论还不一致。孙书存等认为,成熟叶养分浓度升高会促进养分的再吸收^[55];Vergutz 等认为,成熟叶养分含量升高会降低 N、P 再吸收率^[11]。而 Aerts 认为,养分再吸收率与成熟叶片养分含量没有显著的相关性,与凋落叶养分含量呈显著负相关^[1]。本研究华山松 N 再吸收率与凋落叶 N 含量呈显著负相关($P < 0.05$), P 再吸收率与凋落叶 P 含量呈显著负相关($P < 0.05$),说明当养分不足时,华山松会通过提高成熟叶片养分的再吸收率和降低凋落叶中养分含量来减少养分损失,重新利用体内的养分,这也是植物提高养分利用率的重要策略之一^[56]。华山松 N、P 再吸收率与新鲜叶和凋落叶中 C:N:P 的化学计量比均不显著,这与邱岭军等的研究结论^[57-58]存在差异。这可能是由不同植物、立地环境条件的影响和研究方法的差异造成的^[59]。

Tang 等认为,养分再吸收作为植物应对环境养分胁迫的一种策略,会受到环境养分供应的影响^[60]。Achat 等认为,随着土壤养分含量的增加养分再吸收率会降低^[61]。但本研究发现华山松 P 再吸收率与土壤速效磷含量呈显著正相关,这与龙靖等对西沙热带珊瑚岛乔木植物养分再吸收特征研究的结果^[62]类似。这可能与土壤速效磷的利用策略会影响华山松针叶中磷的供应,从而影响凋落叶中 P 的再吸收策略有关。华山松 P 再吸收与土壤 C : N : P 化学计量比呈显著负相关,比土壤养分对 P 再吸收率的影响更大,可能是由于化学计量比能更好地反映土壤养分的相对含量,土壤化学计量特征的变化能直接或间接驱动植物叶片养分的再吸收策略。

4 结论

不同林龄华山松新鲜叶片和凋落叶 N、P 含量存在显著差异,均在 22 年生林分达到最大值。随着林龄增加,新鲜叶 N、P 含量表现为先上升后降低,凋落叶则未表现出明显的规律性。华山松针叶的 N : P 在不同林龄间差异不显著,且均小于 14 年生(10 年生除外),可见该地区华山松的生长受氮素限制更严重。因此,在喀斯特地区华山松人工林抚育管理时,应适当施加氮肥促进华山松的生长发育,提高其生产力。不同林龄华山松针叶 N、P 再吸收率均低于全球尺度上陆地植物的再吸收率,但 P 再吸收效率相对较高,表明华山松叶片养分再吸收率不仅与生境条件有关,还与营养元素的获取途径有关。此外,N、P 再吸收率与新鲜叶片中 N、P 含量相关性不显著,与凋落叶中 N、P 含量呈显著负相关,说明凋落叶中养分含量越低,养分再吸收率越高,可见华山松是通过降低凋落叶中的养分含量来适应喀斯特地区贫瘠的土壤条件的。本研究仅从叶片养分再吸收特征及其与叶片和土壤养分关系的角度进行分析,在将来的研究中还要从植物生理学方面深入探究,进一步揭示养分再吸收的内在机理。

参考文献:

- [1] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. The Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597 – 608.
- [2] Sollins P, Grier C C, McCorison F M, et al. The internal element cycles of an old – growth Douglas – fir ecosystem in western Oregon [J]. Ecological Monographs, 1980, 50(3): 261 – 285.
- [3] Meier C E, Grier C C, Cole D W. Below – and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands [J]. Ecology, 1985, 66(6): 1928 – 1942.
- [4] 陆姣云, 段兵红, 杨 梅, 等. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展 [J]. 草业学报, 2018, 27(4): 178 – 188.
- [5] 刘宏伟, 刘文丹, 王 微, 等. 重庆石灰岩地区主要木本植物叶片性状及养分再吸收特征 [J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4071 – 4080.
- [6] Lye X T, Reed S C, Yu Q, et al. Nutrient resorption helps drive intra – specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient – enriched conditions [J]. Plant and Soil, 2016, 398(1): 111 – 120.
- [7] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands [J]. Oecologia, 1990, 84(3): 391 – 397.
- [8] Regina I S, Leonardi S, Rapp M. Foliar nutrient dynamics and nutrient – use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe [J]. Forestry, 2001, 74(1): 1 – 10.
- [9] Reed S C, Townsend A R, Davidson E A, et al. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales [J]. New Phytologist, 2012, 196(1): 173 – 180.
- [10] Drenovsky R E, Richards J H. Low leaf N and P resorption contributes to nutrient limitation in two desert shrubs [J]. Plant Ecology, 2006, 183(2): 305 – 314.
- [11] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205 – 220.
- [12] Liang D, Zhang J J, Zhang S T. Patterns of nitrogen resorption in functional groups in a Tibetan alpine meadow [J]. Folia Geobotanica, 2015, 50: 267 – 274.
- [13] 刘 顺, 罗 达, 刘千里, 等. 川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局 [J]. 生态学报, 2017, 37(4): 1074 – 1083.
- [14] Drenovsky R E, Koehler C E, Skelly K, et al. Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non – serpentine chaparral shrubs and trees [J]. Oecologia, 2013, 171(1): 39 – 50.
- [15] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377 – 385.
- [16] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry [J]. Plant Biology, 2014, 16(5): 897 – 907.
- [17] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 等. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化 [J]. 生态学报, 2019, 39(5): 1572 – 1582.
- [18] 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.
- [19] Pugnaire F I, Chapin F S III. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species [J]. Ecology, 1993, 74(1): 124 – 129.
- [20] Gusewell S. Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation [J]. Functional Ecology, 2005, 19

- (2):344–354.
- [21] Han W X, Tang L Y, Chen Y H, et al. Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83366.
- [22] Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, et al. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models[J]. *Ecology*, 1994, 75(2): 418–429.
- [23] Brant A N, Chen H Y. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2015, 34(5): 471–486.
- [24] 江大龙, 徐 侠, 阮宏华. 植物养分重吸收及其影响研究进展[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2017, 41(1): 183–188.
- [25] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan; leaf traits of Australian sclerophyll species[J]. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 10–19.
- [26] 刘佳庆, 王晓雨, 郭 焱, 等. 长白山林线主要木本植物叶片养分的季节动态及回收效率[J]. *生态学报*, 2015, 35(1): 165–171.
- [27] 赵 琼, 曾德慧. 林木生长氮磷限制的诊断方法研究进展[J]. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 122–128.
- [28] Kazakou E, Garnier E, Navas M L, et al. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old – fields differing in successional status [J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(2): 235–245.
- [29] 邓 健, 种玉洁, 贾小敏, 等. 黄土高原子午岭林区典型树种叶片 N、P 再吸收特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(11): 3698–3705.
- [30] 申 奥, 朱教君, 闫 涛, 等. 辽东山区主要阔叶树种叶片养分含量和再吸收对落叶时间的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 573–584.
- [31] Jiang Z C, Lian Y Q, Qin X Q. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration[J]. *Earth – Science Reviews*, 2014, 132: 1–12.
- [32] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 等. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征[J]. *生态环境学报*, 2016, 25(5): 801–807.
- [33] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 等. 桂西北喀斯特森林植物 – 凋落物 – 土壤生态化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682–693.
- [34] Milla R, Castro – Díez P, Maestro – Martínez M, et al. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? [J]. *Plant and Soil*, 2005, 278(1): 303–313.
- [35] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 等. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(7): 1121–1129.
- [36] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578–580.
- [37] 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.
- [38] Andersen T, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometry and population dynamics[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(9): 884–900.
- [39] 盘金文, 郭其强, 孙学广, 等. 不同林龄马尾松人工林碳、氮、磷、钾养分含量及其生态化学计量特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(4): 746–756.
- [40] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441–1450.
- [41] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [42] 旷远文, 温达志, 闫俊华, 等. 贵州普定喀斯特森林 3 种优势树种叶片元素含量特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2010, 16(2): 158–163.
- [43] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 等. 长白山次生针阔混交林叶凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(2): 245–251.
- [44] 汪宗飞, 郑粉莉. 黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(19): 6870–6880.
- [45] 赵其国, 王明珠, 何园球. 我国热带亚热带森林凋落物及其对土壤的影响[J]. *土壤*, 1991, 23(1): 8–15.
- [46] 李荣华, 汪思龙, 王清奎. 不同林龄马尾松针叶凋落前后养分含量及回收特征[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1443–1447.
- [47] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency[J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716–1727.
- [48] Han W X, Tang L Y, Chen Y H, et al. Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83366.
- [49] Wang Z N, Lu J Y, Yang H M, et al. Resorption of nitrogen, phosphorus and potassium from leaves of lucerne stands of different ages[J]. *Plant and Soil*, 2014, 383(1): 301–312.
- [50] Silla F, Escudero A. Uptake, demand and internal cycling of nitrogen in saplings of Mediterranean *Quercus* species[J]. *Oecologia*, 2003, 136(1): 28–36.
- [51] del Arco J M, Escudero A, Garrido M V. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves[J]. *Ecology*, 1991, 72(2): 701–708.
- [52] Chapin F S III, Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves[J]. *Ecology*, 1991, 72(2): 709–715.
- [53] 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.
- [54] Luyssaert S, Staelens J, de Schrijver A. Does the commonly used estimator of nutrient resorption in tree foliage actually measure what it claims to? [J]. *Oecologia*, 2005, 144(2): 177–186.
- [55] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 76–82.
- [56] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life – span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems [J]. *Ecological Monographs*, 1992, 62(3): 365–392.

余 蓉,李秉钧,刘世祥,等. 配方施肥对福建柏种子园产量及叶片光合特性的影响[J]. 江苏农业科学,2023,51(20):144-151.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.20.021

配方施肥对福建柏种子园产量及叶片光合特性的影响

余 蓉¹,李秉钧¹,刘世祥¹,王希贤¹,荣俊冬¹,何天友²,郑郁善¹,李渊顺³,陈礼光¹

(1. 福建农林大学林学院,福建福州 350002; 2. 福建农林大学园林学院,福建福州 350002;

3. 福建省安溪丰田国有林场,福建泉州 362400)

摘要:为探究不同浓度的锌、硼、氮、磷配方施肥处理对福建柏[*Fokienia hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas]种子园产量和叶片光合特性的影响,旨在为营建高产稳产的福建柏种子园提供科学的理论依据,以福建省安溪丰田国有林场福建柏种子园为研究对象,采用 5 因素 4 水平 $L_{16}(4^5)$ 正交试验设计,分析不同浓度的锌、硼、氮、磷配方施肥对福建柏种子园母树的球果表型、产量、种子数量和叶片光合特性的影响。结果表明,不同配方施肥处理下的福建柏种子园产量相比于对照组均有所提高,以处理 11(0.4% 浓度 $ZnSO_4$ 、0.3% 浓度硼酸、0.3 kg/株氮肥和 0.5 kg/株磷肥)的施肥促进效果最佳,果长、果径、单果种子数、球果产量、种子产量较对照组分别提高了 30%、18.7%、44.4%、112.3%、206.2%,处理 1 的施肥促进效果最低。不同配方施肥处理对福建柏叶片的光合特性存在显著性差异($P < 0.05$),其中处理 11 的施肥效果最佳,净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)分别比对照组增加了 345.7%、1 100%、456.2%、340.8%,胞间二氧化碳浓度(C_i)值比对照组降低了 36.9%,处理 1 的施肥效果最小。通过综合分析产量指标和光合指标之间的相关性发现,福建柏叶片 G_s 、WUE 与球果产量和种子产量呈显著正相关($P < 0.05$),叶片 C_i 与球果产量和种子产量呈显著负相关($P < 0.05$)。综上所述,在实际生产中,0.4% 浓度 $ZnSO_4$ 、0.3% 浓度硼酸、0.3 kg/株氮肥和 0.5 kg/株磷肥的混合配方施肥更利于福建柏母树生长,达到种子园增产、稳产的目的。

关键词:福建柏;配方施肥;种子园产量;光合特性

中图分类号:S722.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)20-0144-08

配方施肥理论是在现代农业技术研究成果的基础上,依据植物对营养元素的需求特性以及肥料相互间产生的作用效应,提出最优施肥量配比^[1]。与传统施肥方式相比,配方施肥能够充分提高肥料的利用率,通过对植株进行营养补给,直接影响植

株体内生理代谢活动,以更好适应自身生长发育的需求,进而对光合作用产生一定影响,促进植物开花结果,增加产量。氮、磷在一定程度上调节植物个体生长、群落发育和整个生态系统的生产力^[2],氮、磷元素的缺乏会对植物的光合作用产生负面的作用,影响植物的生理特性,从而降低产量。刘显臣等在对欧李(*Cerasus humilis*)配方施肥的研究中发现,氮磷钾配合施肥能够大幅度提高果实的产量和品质,并对其他矿物质元素的积累产生影响^[3]。黄景贵等研究表明,氮素对假苹婆幼苗(*Sterculia lanceolata*)各生长指标和光合指标有显著影响,氮

收稿日期:2023-01-25

基金项目:福建省种苗科技攻关七期项目(编号:LZKG-202207)。

作者简介:余 蓉(1998—),女,四川成都人,硕士研究生,研究方向为森林培育理论与技术。E-mail:870480404@qq.com。

通信作者:陈礼光,副教授,硕士生导师,主要从事森林培育研究。
E-mail:clguang_cn@163.com。

[57] 邱岭军,胡欢甜,林宝平,等. 不同林龄杉木养分重吸收率及其 C:N:P 化学计量特征[J]. 西北林学院学报,2017,32(4): 22-27.

[58] 芦奕晓,杨惠敏. 陇东黄土高原混播草地牧草叶片 N、P、K 重吸收及生态化学计量特征[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2020,56(3):285-293.

[59] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set[J]. Ecology, 2005, 86(10): 2780-2792.

[60] Tang L Y, Han W X, Chen Y H, et al. Resorption proficiency and efficiency of leaf nutrients in woody plants in Eastern China[J]. Journal of Plant Ecology, 2013, 6(5): 408-417.

[61] Achat D L, Pousse N, Nicolas M, et al. Nutrient remobilization in tree foliage as affected by soil nutrients and leaf life span[J]. Ecological Monographs, 2018, 88(3): 408-428.

[62] 龙 靖,黄 耀,刘占锋,等. 西沙热带珊瑚岛典型乔木叶片性状和养分再吸收特征[J]. 生态环境学报,2022,31(2):248-256.