北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响

姜俊 陈长启 陈贝贝 王浩 胡东阳 张咏 张永福 李杰 郑峻鹏

Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing

Jiang Jun, Chen Changqi, Chen Beibei, Wang Hao, Hu Dongyang, Zhang Yong, Zhang Yongfu, Li Jie, Zheng Junpeng

引用本文:
姜俊, 陈长启, 陈贝贝, 王浩, 胡东阳, 张咏, 张永福, 李杰, 郑峻鹏. 林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10):33–41. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240011
Jiang Jun, Chen Changqi, Chen Beibei, Wang Hao, Hu Dongyang, Zhang Yong, Zhang Yongfu, Li Jie, Zheng Junpeng. Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10):33–41. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240011

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240011

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

北京平原地区主要造林树种叶片氮磷再吸收及生态化学计量特征
Leaf N and P resorption and stoichiometry characteristics of main tree species in the plain afforestation area of Beijing
北京林业大学学报, 2022, 44(7): 8–15. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210055

晋西黄土区油松和刺槐人工林土壤养分及其化学计量比对林分密度的响应
Response of soil nutrients and their stoichiometric ratios to stand density in *Pinus tabuliformis* and *Robinia pseudoacacia* plantations in the loess region of western Shanxi Province, northern China
北京林业大学学报, 2020, 42(8): 81–93. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190287

干热河谷优势灌木养分重吸收率及其C∶N∶P化学计量特征
Nutrient reabsorption efficiency of dominant shrubs in dry-hot valley and its C∶N∶P stoichiometry
北京林业大学学报, 2020, 42(1): 18–26. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190185

高寒草甸植物叶片氮和磷重吸收率对养分添加的响应及机理
Response and mechanism of plant leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiency to nutrient addition in an alpine meadow
北京林业大学学报, 2024, 46(1): 93–103. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230091

西南喀斯特地区不同龄组马尾松人工林枯落物碳氮磷化学计量特征及其影响因子
Litter carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics and their influencing factors of *Pinus massoniana* plantation with different age groups in karst region of southwestern China
北京林业大学学报, 2024, 46(2): 87–94. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220052

侧柏人工林林分结构与色彩斑块间的耦合关系
Coupling relationship between stand structure and color patch of *Platycladus orientalis* plantations
北京林业大学学报, 2019, 41(1): 82–91. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180316

DOI:10.12171/j.1000−1522.20240011

林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响

姜 俊[1] 陈长启[2] 陈贝贝[1] 王 浩[3] 胡东阳[3] 张 咏[3]
张永福[3] 李 杰[3] 郑峻鹏[3]
（1. 北京林业大学国家林业草原森林经营工程技术研究中心，北京 100083；2. 北京市密云区园林绿化局，北京 101599；
3. 北京市十三陵林场管理处，北京 102200）

摘要:【目的】探讨北京石质山地不同林分密度对侧柏人工林 C、N、P 化学计量特征的影响，以及养分再吸收与林分密度的关系，旨在揭示林分密度变化下侧柏人工林主要养分相互作用与制约规律，为侧柏人工林经营管理提供科学依据。**【方法】**以不同密度侧柏人工林为研究对象，分析其鲜叶、凋落叶和土壤 C、N、P 化学计量特征及养分再吸收规律。**【结果】**(1)林分密度对土壤–鲜叶–凋落叶 C、N、P 化学计量影响不同，鲜叶 N、P 和 N:P 以及凋落叶 P 含量随着密度的增加逐渐降低，而鲜叶 C:N 和 C:P 总体呈升高趋势。凋落叶 C:N 和 C:P 随着密度的增大呈升高。(2)土壤的 N 和 P 含量随密度先升后降；林分密度和土壤因素的交互作用仅对鲜叶 N 和凋落叶 P 有显著影响；(3)不同林分密度的侧柏林 N 再吸收率明显低于 P 再吸收率，N 再吸收率为 18.03%～32.15%，P 再吸收率为 58.87%～60.13%。**【结论】**合理的林分密度能缓解侧柏人工林养分限制以及提高 N、P 重吸收能力。未来应注重林分密度调整、增加阔叶树种比例、实施抚育剩余物处理等措施以改善侧柏人工林养分限制状况。

关键词：林分密度；养分再吸收率；化学计量比；侧柏
中图分类号：S791.38；S718.3 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)10−0033−09
引文格式：姜俊，陈长启，陈贝贝，等. 林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响［J］. 北京林业大学学报，2024，46(10)：33−41. Jiang Jun, Chen Changqi, Chen Beibei, et al. Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 33−41.

Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing

Jiang Jun[1] Chen Changqi[2] Chen Beibei[1] Wang Hao[3] Hu Dongyang[3] Zhang Yong[3]
Zhang Yongfu[3] Li Jie[3] Zheng Junpeng[3]
(1. Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Miyun District Forestry and Parks Bureau, Beijing 101599, China;
3. Beijing Ming Dynasty Tombs Forest Farm, Beijing 102200, China)

Abstract: [**Objective**] This study was conducted to analyze the dynamics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P), and their stoichiometric characteristics and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing. Studies on these relationships provided insights into

收稿日期: 2024−01−08 **修回日期:** 2024−01−28
基金项目: 北京市园林绿化局青年科技人才托举工程专项项目(KJCX202307)，北京市科技计划项目(Z231100003823019)，北京山区生态林经营管理支撑项目(2024-LYZ-01-007)。

第一作者: 姜俊，副教授。主要研究方向：人工林经营及作业法设计。Email：jiang@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学国家林业草原森林经营工程技术研究中心。

本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

interactions on nutrient cycling and nutrient use strategies for resource acquisition and mass partitioning. [**Method**] Four stand densities were taken as research objects, the contents and stoichiometric characteristics of C, N and P in fresh leaves, litter leaves and soil were determined, the N and P resorption efficiency was calculated and also their relationships with leaf and soil nutrient indices were analyzed. [**Result**] (1) The forest stand density had different effects on stoichiometry of soil leaf litter C, N, and P, with leaf N and P, fresh leaf N∶P, while fresh leaf C∶N and C∶P showing an overall upward trend. The C∶N and C∶P of fallen leaves showed an increasing trend with increasing density. (2) The N and P contents of soil first increased and then decreased with density; the interaction between density and soil factors only had a significant impact on fresh leaf N and litter leaf P. (3) The resorption rate of N in *Platycladus orientalis* plantations with different stand densities was significantly lower than that of P, with N resorption rates ranging from 18.03% to 32.15% and P resorption rates ranging from 58.87% to 60.13%. [**Conclusion**] Reasonable stand density can alleviate nutrient limitations and improve N and P resorption capacity in artificial forests of *Platycladus orientalis* in rocky mountainous area of Beijing, and measures such as increasing stand density adjustment, increasing proportion of broadleaved tree species, and implementing nurturing residues should be taken to improve nutrient limitations in plantation tending management based on local conditions.

Key words: stand density; nutrient resorption rate; stoichiometric ratio; *Platycladus orientalis*

林分密度是影响林分生长和木材产量的重要因子，与植物所必需的光照、水分和养分等环境资源的利用水平密切相关[1]。林分密度的变化影响了林分结构、土壤理化特征以及资源格局竞争，从而深刻影响森林生态系统的养分循环[2]。随着林分密度的变化，不仅反映在林分单木水平会发生变化如胸径、树高和冠幅等[3−4]，而且影响到整个林分的组成结构、土壤理化性质和生态系统各组分（鲜叶、凋落叶、土壤）的碳（C）、氮（N）、磷（P）养分循环[5−6]。植物体的C、N、P 化学计量比反映植物组成动态与土壤养分之间的平衡[7−8]，在一定程度上可以指示所在生态系统的养分积累动态、限制格局及再吸收能力[9−10]，研究生态系统各组分 C、N、P 化学计量特征的变化对揭示植物的养分限制、计量关系以及分配特征十分必要，对揭示植物的养分限制机制和资源利用策略具有重要意义。

养分重吸收是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[11]，其改变了植物体的养分供应状况和限制性格局，降低植物对土壤养分库的依赖性，这也是植物对养分贫瘠环境的一种适应机制[12]。然而，关于养分重吸收与化学计量特征之间的关系尚无定论。比如随着林分密度的变化，鲜叶–凋落叶–土壤系统化学计量比之间互作变化以及养分再吸收过程的研究仍比较少见，限制了人们对林分密度变化下人工林植被的养分利用机制的理解。

侧柏（*Platycladus orientalis*）为多年生常绿乔木，广泛应用于华北石质山区荒山造林工程中，同时也是北京地区中低山的地带性植被类型。根据第 9 次北京市园林绿化资源专业调查报告，侧柏林占全北京市乔木林面积的 20.17%，分布面积排名第一，因其具有耐干旱瘠薄和成林适应性强等特点，尤其在石灰岩、低山阳坡等干旱贫瘠地区的生态修复和治理中发挥着不可替代的作用[13]。然而石质山地土层浅薄，持水能力弱[14]，加之因高密度造林产生的问题如森林蓄积增长缓慢、枯死病害频现，林下枯落物相对偏少且分解慢，导致土壤退化持续加剧[15]。目前，关于侧柏人工林的研究重点关注在林分结构和多样性[15−17]、林分水分管理[18−20]等方面，而关于林分密度对侧柏人工林化学计量特征的影响尚缺乏深入的研究。

本文以侧柏人工林为对象，分析林分密度变化对植物鲜叶、凋落叶、土壤 C、N、P 化学计量比以及养分重吸收的影响，探讨不同林分密度下侧柏人工林生态系统各组分之间养分动态平衡关系，阐释随林分密度的变化侧柏人工林的养分利用机制及其环境适应策略，对北京石质山地侧柏人工林经营制定科学合理的经营措施具有重要意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况和试验设计

研究区位于北京市昌平区十三陵林场（40°21′～40°23′N、115°50′～116°29′E），处于北温带季风气候区，平均海拔 400 m；属于暖温带大陆性季风气候，1 月份平均温度−4.1 ℃，7 月份平均温度 25.8 ℃，年降雨量 500～600 mm。土壤以褐土为主，土层普遍

较薄，平均在 30 ~ 40 cm，石砾含量高[21]。林场范围内荒山造林始于 20 世纪 60 年代，营造了大面积的人工林。主要由侧柏（*Platycladus orientalis*）和油松（*Pinus tabuliformis*）构成，形成了以人工森林和灌丛为主的植被类型。林下灌木丛和草本生长稀疏，灌木包括酸枣（*Ziziphus jujuba*）、荆条（*Vitex negundo*）、三裂绣线菊（*Spiraea trilobata*）等，草本植物包括狗尾草（*Setaria viridis*）、茜草（*Rubia cordifolia*）等[22]。根据 GB/T15781—2015《森林抚育规程》，采用以目标树经营模式，通过抚育乔木层来调整林分密度，保留目标树，去除干扰树，优化森林结构。这改善了林分的树种组成、密度、年龄和空间结构。经过多年管理，形成了不同密度的侧柏人工林，林分分布较为均匀。但由于抚育强度不同，导致区域林分密度存在较大差异。

1.2　试验设计和采样测定

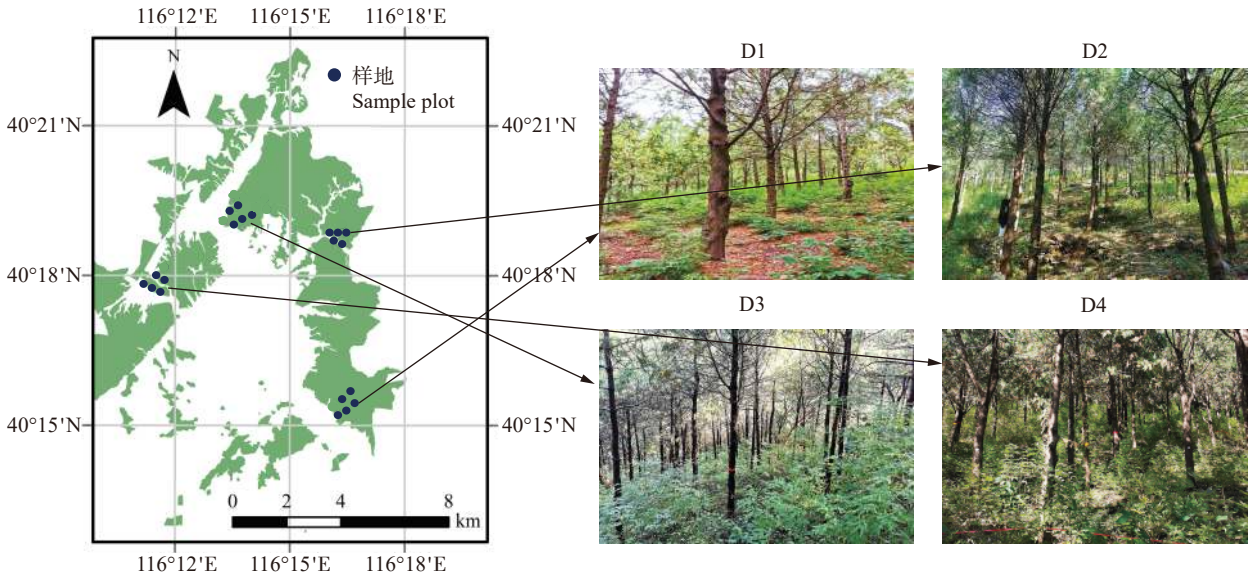
2023 年 8 月，选取生长状况、年龄结构一致、立地条件相近的侧柏人工林为研究对象，参考 DB11/T 842—2015《近自然森林经营技术规程》，按不同经营抚育后的 4 类林分密度（表 1，图 1），每类内随机设置 5 个 20 m × 20 m 的重复样方，每个样方间设置大于 5 m 宽的缓冲带。对样方内全部立木进行每木检尺，记录树种、胸径、树高等指标。9 月中旬，在每个样方内随机选取 3 株生长良好的标准木，在每株标准木的树冠上、中、下 3 层采集东、南、西、北 4 个方位外侧枝条上生长健康、完全展开的鲜叶，再将同一样地内鲜叶按折算比例混合为 1 个样品，混匀后称取 300 g 左右装入牛皮纸袋带回实验室，烘箱 90 ℃ 条件下杀青，80 ℃ 条件下烘干至恒质量，磨碎过 0.25 mm 筛后备用。10 月中旬采集每个样方内标准木上完全变黄但未凋落的叶片[23−24]，采样方法与鲜叶方法一致。同时，在每个样方内沿 S 型随机布设 5 个采样点，用土钻法采集 0 ~ 10 cm 林下土壤，将同一样方内 5 个采样点的土样去除杂物、混匀风干、

表 1　样地基本信息

Tab. 1　Basic information of sample plots

密度划分 Density division	林分平均密度/(株·hm^{-2}) Average stand density/(tree·ha^{-1})	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average tree height/m	土壤类型 Soil type	土壤质地 Soil texture	坡度 Slope/(°)
D1	1 110 ± 23a	8.16 ± 0.58a	6.12 ± 0.31a	褐土 Cinnamon soil	砂壤土 Sandy loam	⩽ 20
D2	1 495 ± 14ab	11.80 ± 1.13a	5.41 ± 0.22a	褐土 Cinnamon soil	砂壤土 Sandy loam	⩽ 18
D3	1 876 ± 42b	9.14 ± 0.76a	7.70 ± 0.43a	褐土 Cinnamon soil	砂壤土 Sandy loam	⩽ 25
D4	2 182 ± 37c	8.75 ± 0.25a	9.72 ± 0.16a	褐土 Cinnamon soil	砂壤土 Sandy loam	⩽ 17

注：同列不同小写字母表示同一指标不同林分密度之间差异显著（$P < 0.05$）。下同。Notes: different lowercase letters in the same column indicate significant differences among varied stand densities for the same index ($P < 0.05$). The same below.



a 样地位置的分布
Distribution of sample plot locations

b 4 种林分密度的侧柏人工林景观
Platycladus orientalis plantation landscape with four stand densities

图 1　研究区位置图

Fig. 1　Location map of study area

研磨过筛，用于土壤养分的测定[24]。植物有机碳含量采用重铬酸钾–外加热法测定，全氮含量采用半微量凯氏定氮法测定，全磷含量采用碱溶–钼锑抗比色法测定[25]。

1.3 数据处理

鲜叶和凋落叶中的 N、P 含量用单位质量的含量(g/kg)表示，N∶P 表示质量比。养分再吸收率(nutrient resorption efficiency，E_{NR})计算公式[26]为：$E_{NR} = (w_1 - w_2)/w_1 \times 100\%$。式中：$w_1$ 为鲜叶中 N 或 P 的养分含量(g/kg)；w_2 为凋落叶中 N 或 P 的养分含量(g/kg)。采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分析鲜叶和凋落叶的 N 和 P 含量及化学计量比的差异，显著性水平为 $P < 0.05$；鲜叶、凋落叶的不同化学计量参数相关性分析采用 Pearson 相关分析。文中数据处理和作图全部利用 Excel 2019 和 R 4.0 软件完成。

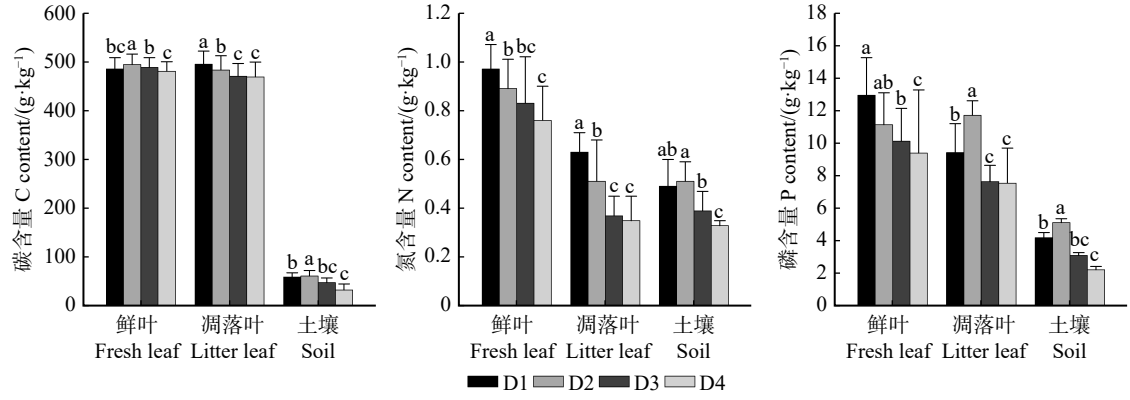
2 结果与分析

2.1 鲜叶、凋落叶和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比

不同林分密度的鲜叶、凋落叶和土壤的 C、N、P 含量存在显著差异($P < 0.05$)(图 2)。随着密度的增大，鲜叶和土壤的 C 含量先上升后下降，D2 密度显著高于其他密度($P < 0.05$)。不同林分密度的鲜叶、凋落叶和土壤化学计量学特征也存在显著差异($P < 0.05$)(图 3)。鲜叶和凋落叶 C∶N、C∶P 表现为 D4 密度显著高于其他 3 种密度($P < 0.05$)，但土壤 C∶N 和 C∶P 均呈现 D3 密度显著高于其他 3 种密度($P < 0.05$)；D1 密度的鲜叶 N∶P 与其他密度差异显著($P < 0.05$)；但 D2 密度的凋落叶和土壤 N∶P 均显著高于其他林分密度($P < 0.05$)。

2.2 鲜叶、凋落叶和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比相关性分析

鲜叶 C 含量与凋落叶 N 含量呈显著正相关($P < 0.05$)，与凋落叶 C∶N 呈显著负相关($P < 0.05$)；鲜叶 N 与凋落叶 C、N、N∶P 呈显著正相关($P < 0.05$)；鲜叶 P 含量与凋落叶 P、C∶P、N∶P 呈显著正相关($P < 0.05$)；鲜叶 C∶N 与凋落叶 N∶P 呈显著负相关($P < 0.05$)(表 2)。鲜叶 C 含量与土壤 C、N∶P 呈显著正相关($P < 0.05$)；鲜叶 N 含量与土壤 C、C∶P 呈显著正相关($P < 0.05$)，与土壤 C∶N、N∶P 呈极显著正相关($P < 0.01$)；鲜叶 C∶N 与土壤 C、N 含量均呈显著负相关($P < 0.05$)；鲜叶 C∶P 与土壤 C 含量呈显



不同小写字母表示同一组分不同密度之间差异显著($P < 0.05$)。下同。Different lowercase letters indicate significant differences at varied densities for the same index ($P < 0.05$). The same below.

图 2 不同林分密度鲜叶和凋落叶 C、N 和 P 含量

Fig. 2 C, N and P contents of fresh leaves and litter leaves under different stand densities

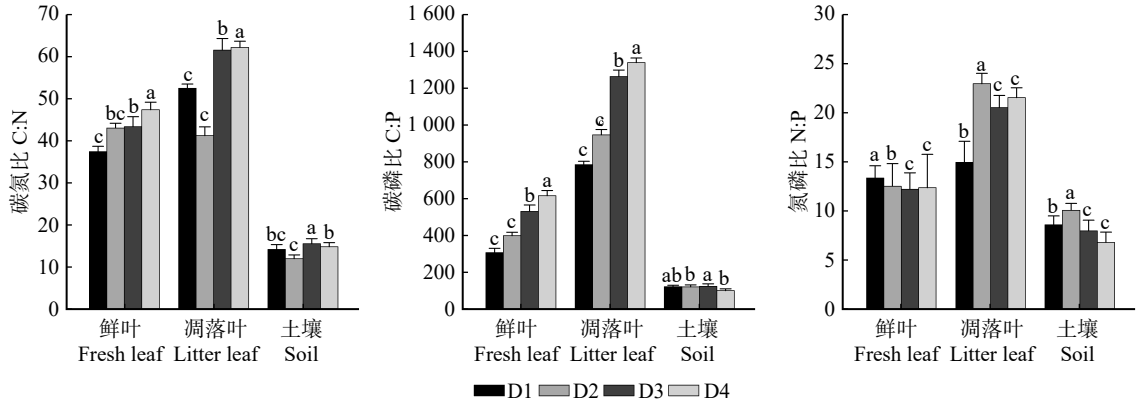


图 3 不同林分密度鲜叶和凋落叶 C、N 和 P 化学计量比

Fig. 3 Stoichiometric ratios of C, N and P in fresh leaves and litter leaves under different stand densities

著负相关($P < 0.05$)(表 3)。凋落叶 C 含量与土壤 C 含量、C∶P、N∶P 呈显著正相关($P < 0.05$); 凋落叶 N 含量与土壤 N 含量呈显著正相关($P < 0.05$), 但与土壤 C∶N 呈显著负相关($P < 0.05$); 凋落叶 P 含量与土壤 C∶N 呈极显著负相关($P < 0.01$); 凋落叶 C∶N 与土壤 C∶N、C∶P 呈显著正相关($P < 0.05$)(表 4)。密度和土壤因素的交互作用仅对鲜叶 N 和凋落叶 P 有显著影响($P < 0.05$)(表 5)。密度对侧柏鲜叶 N、P、C∶N、C∶P 和凋落叶 N、P 指标均有显著影响($P < 0.05$), 土壤化学计量显著影响了鲜叶 C、P、N∶P、以及凋落叶 N、P、N∶P($P < 0.05$)。

2.3　叶片 N、P 再吸收率及其与土壤和叶片养分的关系

不同林分密度叶片对 N、P 的再吸收率均具有显著的差异(图 4)。N 的再吸收率明显低于 P 的再吸收率, N 再吸收率在 18.03% ~ 32.15% 之间。叶片对 N 的再吸收率表现为 D3 > D1 > D4 > D2, 其中 D2 与其他差异显著($P < 0.05$); P 再吸收率在 58.87% ~ 60.13% 之间, 表现为 D1 > D3 > D2 > D4, 且 D4(55.13%)对 P 重吸收效率低于其他类型。N 再吸收率与鲜叶 C∶P 均呈显著正相关($P < 0.05$), 与鲜叶 N∶P、凋落叶 N∶P、C∶P 呈显著负相关($P < 0.05$); P 再吸收率与凋落叶 N∶P 呈显著负相关($P < 0.05$)(表 6)。

3　讨　　论

3.1　鲜叶、凋落叶和土壤 C、N、P 含量和化学计量比特征随林分密度的变化

林分密度变化对林分结构产生直接影响, 为适

表 2　鲜叶与凋落叶两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Tab. 2　Correlation coefficients between C, N and P contents of fresh leaves and litter leaves and their stoichiometric ratios

指标 Index	鲜叶碳 Fresh leaf C	鲜叶氮 Fresh leaf N	鲜叶磷 Fresh leaf P	鲜叶C∶N Fresh leaf C∶N	鲜叶C∶P Fresh leaf C∶P	鲜叶N∶P Fresh leaf N∶P
凋落叶C Litter leaf C	−0.060	0.366*	−0.654	0.231	0.080	0.059
凋落叶N Litter leaf N	0.621*	0.524*	0.434	0.168	0.199	0.241
凋落叶P Litter leaf P	0.337	0.478	0.489*	0.288	0.476	0.428
凋落叶C∶N Litter leaf C∶N	−0.385*	−0.223	0.217	0.467	0.252	0.290
凋落叶C∶P Litter leaf C∶P	−0.181	−0.342	0.159*	0.055	0.441	0.428
凋落叶N∶P Litter leaf N∶P	−0.032	0.646*	0.491*	−0.753*	0.355	0.368

注: *表示显著相关($P < 0.05$)。下同。Notes: * indicates significant correlation ($P < 0.05$). The same below.

表 3　鲜叶与土壤两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Tab. 3　Correlation coefficients between C, N and P contents of fresh leaves and soil and their stoichiometric ratios

指标 Index	鲜叶碳 Fresh leaf C	鲜叶氮 Fresh leaf N	鲜叶磷 Fresh leaf P	鲜叶C∶N Fresh leaf C∶N	鲜叶C∶P Fresh leaf C∶P	鲜叶N∶P Fresh leaf N∶P
土壤C Soil C	0.501*	0.605*	−0.211	−0.324*	−0.406*	0.236
土壤N Soil N	0.095	−0.206	−0.046	−0.428*	0.355	0.006
土壤P Soil P	0.024	0.001	0.039	0.219	0.129	0.224
土壤C∶N Soil C∶N	−0.278	0.445**	0.644	0.161	0.353	−0.446
土壤C∶P Soil C∶P	−0.322	0.247*	0.567	−0.567	−0.360	−0.118
土壤N∶P Soil N∶P	0.412*	0.476**	0.050	−0.069	0.391	0.083

注: **表示极显著相关($P < 0.01$)。下同。Notes: ** indicates extremely significant correlation ($P < 0.01$). The same below.

表 4　凋落叶与土壤两组分 C、N、P 含量及其化学计量比的相关系数

Tab. 4　Correlation coefficients between C, N and P contents of litter leaves and soil and their stoichiometric ratios

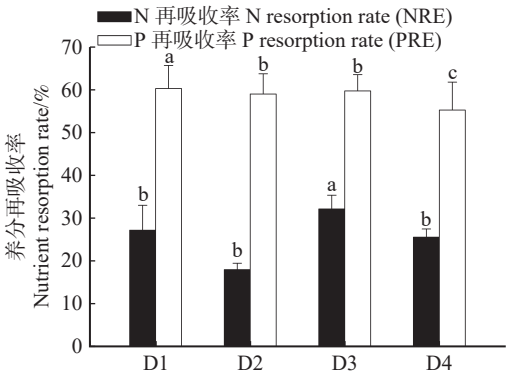
指标 Index	凋落叶C Litter leaf C	凋落叶N Litter leaf N	凋落叶P Litter leaf P	凋落叶C∶N Litter leaf C∶N	凋落叶C∶P Litter leaf C∶P	凋落叶N∶P Litter leaf N∶P
土壤C Soil C	0.551*	0.114	0.043	−0.018	0.013	0.032
土壤N Soil N	0.059	0.472*	0.271	−0.233	−0.128	−0.102
土壤P Soil P	0.163	0.296	0.181	−0.146	−0.118	−0.010
土壤C∶N Soil C∶N	0.191	−0.377*	−0.469**	0.641*	0.214	0.256
土壤C∶P Soil C∶P	0.439*	0.147	0.159	0.377*	0.127	0.061
土壤N∶P Soil N∶P	0.702*	0.073	0.152	−0.112	−0.134	−0.112

表 5 林分密度和土壤化学计量对鲜叶和凋落叶 C、N、P 及其化学计量特征的交互作用

Tab. 5 Interactive effects of stand density and soil stoichiometry on C, N, P and their stoichiometric characteristics of fresh leaves and litter leaves

指标 Index	林分密度 Stand density		土壤化学计量 Soil stoichiometry		林分密度 × 土壤化学计量 Stand density × soil stoichiometry	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
鲜叶C Fresh leaf C	135.106	0.35	13.254	0.14	26.166	0.72
鲜叶N Fresh leaf N	65.218	< 0.05	41.223	< 0.01	8.024	< 0.01
鲜叶P Fresh leaf P	46.337	< 0.01	54.302	< 0.01	5.517	0.46
鲜叶C∶N Fresh leaf C∶N	53.198	< 0.05	8.617	0.53	6.302	0.84
鲜叶C∶P Fresh leaf C∶P	61.012	< 0.01	8.297	0.87	205.455	0.62
鲜叶N∶P Fresh leaf N∶P	26.255	0.33	131.364	< 0.05	8.126	0.21
凋落叶C Litter leaf C	10.022	0.57	64.133	0.36	207.416	0.09
凋落叶N Litter leaf N	5.141	< 0.05	27.245	< 0.05	4.252	0.21
凋落叶P Litter leaf P	12.631	< 0.05	149.264	< 0.05	17.703	< 0.05
凋落叶C∶N Litter leaf C∶N	36.004	0.22	102.209	0.31	11.623	0.43
凋落叶C∶P Litter leaf C∶P	52.812	0.57	6.531	0.08	139.043	0.22
凋落叶N∶P Litter leaf N∶P	25.712	0.63	55.143	< 0.05	28.177	0.54

注：$P < 0.05$表示显著相关；$P < 0.01$表示极显著相关。下同。Notes: $P < 0.05$ indicates significant correlation; $P < 0.01$ indicates extremely significant correlation. The same below.



不同小写字母表示同一组分不同密 度之间差异显着($P < 0.05$)。下同 。 Different lowercase letters indicate significant differences at varied densities for the same index ($P < 0.05$). The same below.

图 4 不同林分密度叶片 N 和 P 再吸收率

Fig. 4 Leaf N and P resorption rates under different stand densities

应环境条件的变化，植物能适应性地调整鲜叶、凋落叶之间的养分分配格局以及营养元素化学计量特征的能力，这是对环境条件的响应[27]。林分密度增大叶片 N、P 含量的降低可能是由于林木之间的竞争导致生长缓慢，由于密度过大导致环境资源有限，林木个体间竞争加剧，受生存空间及竞争加剧的限制，减少了营养元素 N 以合成蛋白质[28]，限制了营养物质的转化、储存和释放发挥[29]。叶片 N、P 养分特征不仅反映植物自身的生长特性，也是植物对生境长期适应的结果[30]。随着林分密度的变化，凋落叶 N、P 含量波动较大，可能是由于不同林分密度植物对 N、P 的再吸收利用效率以及土壤有机质的积累和分解差异所致[31]；此外，凋落叶 N、P 承自植物叶片，叶片衰老与凋落前会转移至植物体的其他新鲜组织中，充分体现了植物对养分的再吸收过程[32]。

3.2 鲜叶、凋落叶和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比的关联性

研究区侧柏人工林鲜叶 N、P 含量平均值分别为 10.90 g/kg 和 0.86 g/kg，低于全国鲜叶 N、P 平均含量，表明林分土壤贮存养分的能力较低[14]。这与侧柏的常绿针叶树种生长特性以及 N、P 元素再吸收效率较低有关[33]。针叶树种枯落物分解后形成的

表 6 N、P 再吸收率与 鲜叶、凋落叶 C∶N∶P 化学计量特征的相关性

Tab. 6 Correlations between N, P resorption rates and C∶N∶P stoichiometric characteristics of fresh leaves and litter leaves

再吸收率 Resorption rate	鲜叶Fresh leaf			凋落叶Litter leaf		
	C∶N	C∶P	N∶P	C∶N	C∶P	N∶P
NRE	0.322	0.528	−0.698*	0.118	−0.453*	−0.883*
PRE	0.211	0.601	0.276	0.524	−0.322	−0.649*

酸性环境会抑制土壤微生物的活性，不利于土壤 N、P 的积累[34−36]。根据植物叶片 N∶P > 16 表示植物生长 P 限制，N∶P < 14 表示 N 限制[37−38]的判断标准，侧柏主要受到 N 元素的限制。说明该区域侧柏的生长可能受 N 元素养分亏缺的限制[39−40]。密度和土壤因素仅对鲜叶 N 和凋落叶 P 有显著影响，二者的交互作用显著增加了林分鲜叶 N 和凋落叶 P 含量，这可能是由于土壤 C、N 含量增加，更能满足植物对养分的需求, 从而影响植物对养分的再吸收效率, 进而影响凋落叶的养分含量[41]。

3.3　侧柏人工林生态系统养分利用策略对林分密度的响应

侧柏人工林多处于石质山地，该区域土层瘠薄，土壤石砾较多、保水保肥能力弱，如养分在因环境因素（如强降雨）流失后得不到及时的补充，林分的养分供应就成为限制生长的主要因素。侧柏再吸收率相对较低，生长在这种生境的侧柏只能选择更倾向于延长叶片寿命[42]、降低凋落叶养分含量[43]等养分利用策略，以降低其对土壤环境的依赖来适应贫瘠生境。此外，人工林群落结构简单、高密长期连栽等因素也与养分循环失衡密切相关，高密度林内光照面积小、时长短，林内光照强度和土层温度降低，凋落物分解速率变慢，土壤养分输入减少。另一方面，高密度的林分对土壤速效养分需求量的增大可能导致土壤养分的可获得性和生物有效性降低，从而引起养分吸收限制和获取量的下降[44]。建议在北京石质山地侧柏人工林经营中，一是实施林分结构调整以降低林分密度；二是增加阔叶树种，如补植落叶量大、叶片脱落时间晚的栎类树种；三是考虑引入抚育剩余物处理、适量施肥等加快凋落叶分解和土壤改良的辅助经营措施，以缓解侧柏人工林养分的限制。

4　结　　论

（1）侧柏人工林更多受到 N 元素的限制，鲜叶 N∶P 随着密度变化逐渐下降，表明 N 对其生长的限制作用逐渐增强，高密度的侧柏林分对 N 的需求量明显提高，使 N、P 养分格局发生改变，进一步限制了侧柏个体生长和种群扩张。

（2）侧柏人工林林分密度对土壤−鲜叶−凋落叶 C、N 和 P 化学计量影响不同，通过调节叶片的 C、N、P 含量及其化学计量比，提高了 N、P 利用效率及重吸收能力，以适应高密度下环境资源的激烈竞争，表明通过调整林分密度能改善林内环境的同时保证了凋落叶的积累和加速分解，促进了植被土壤之间的养分循环。

（3）北京石质山地高密度侧柏人工林在一定程度上因环境资源和养分限制已影响到林木生长，在未来的森林经营中，应开展林分密度调整、增加阔叶树种比例、实施抚育剩余物处理和土壤改良等措施以促进侧柏人工林生态系统的修复和质量提升。

参　考　文　献

[1] 杨元武, 王根轩, 李希来, 等. 植物密度调控及其对环境变化响应的研究进展 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1813−1821.
Yang Y W, Wang G X, Li X L, et al. Research advances in plant density-dependent regulation and its responses to environmental change[J]. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(8): 1813−1821.

[2] 刘悦, 谢玲芝, 张彦东, 等. 不同密度水曲柳人工林细根生物量对邻近树木胸径和距离的响应 [J]. 林业科学, 2021, 57(10): 15−22.
Liu Y, Xie L Z, Zhang Y D, et al. Responses of fine root biomass to diameters of and distances to the neighboring trees of *Fraxinus mandschurica* plantation with different stocking densities[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(10): 15−22.

[3] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 等. 密度对四季竹叶片 C、N、P 化学计量和养分重吸收特征的影响 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(4): 893−899.
Guo Z W, Chen S L, Yang Q P, et al. Effects of stand density on *Oligostachyum lubricum* leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 893−899.

[4] 代林利, 周丽丽, 伍丽华, 等. 不同林分密度杉木林生态系统碳密度及其垂直空间分配特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(2): 710−719.
Dai L L, Zhou L L, Wu L H, et al. Carbon density and vertical spatial distribution characteristics of *Cunninghamia lanceolata* forest ecosystem with different stand density[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(2): 710−719.

[5] 张柳桦, 齐锦秋, 李婷婷, 等. 林分密度对新津文峰山马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(15): 5709−5717.
Zhang L H, Qi J Q, Li T T, et al. Effects of stand density on understory plant diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in Wenfeng Mountain, Xinjin County[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): 5709−5717.

[6] Güsewell S. Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation[J]. Functional Ecology, 2005, 19: 344−354.

[7] Li X Z, Yong F B, Xing G H. Application of N∶P stoichiometry to ecology studies[J]. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009−1018.

[8] Sanaei A, Yuan Z Q, Ali A, et al. Tree species diversity enhances plant-soil interactions in a temperate forest in northeast China[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 491(1): 119160.

[9] Tian D, Reich P B, Chen H Y H, et al. Global changes alter plant multi-element stoichiometric coupling[J]. New Phytologist, 2019, 221(2): 807−817.

[10] He J S, Fang J, Wang Z, et al. Stoichiometry and large-scale

patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. Oecologia, 2006, 149: 115−122.

[11] 陈贝贝, 杨浩, 姜俊. 北京平原地区主要造林树种叶片氮磷再吸收及生态化学计量特征 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(7): 8−15.
Chen B B, Yang H, Jiang J. Leaf N and P resorption and stoichiometry characteristics of main tree species in the plain afforestation area of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(7): 8−15.

[12] 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.
Shen A, Zhu J J, Yan T, et al. Effects of leaf nutrient concentration and resorption on leaf falling time of dominant broadleaved species in a montane region of eastern Liaoning Province, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(5): 573−584.

[13] 王浩, 胡东阳, 张咏, 等. 关于实施侧柏、油松人工林多功能经营促进森林质量精准提升的探索 [J]. 国土绿化, 2022(4): 58−60.
Wang H, Hu D Y, Zhang Y, et al. Exploring the implementation of multi-functional management of *Platycladus orientalis* and *Pinus tabulaeformis* artificial forests to promote precise improvement of forest quality[J]. Land Greening, 2022(4): 58−60.

[14] 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.
Feng H Y, Du M Y, Xin X B, et al. Seasonal variation in C, N, and P stoichiometry of *Platycladus orientalis* plantation in the rocky mountainous areas of North China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): 1572−1582.

[15] 张连金, 胡艳波, 赵中华, 等. 北京九龙山侧柏人工林空间结构多样性 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(1): 60−69.
Zhang L J, Hu Y B, Zhao Z H, et al. Spatial structure diversity of *Platycladus orientalis* plantation in Beijing Jiulong Mountain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(1): 60−69.

[16] 张林, 周飘, 齐实, 等. 侧柏人工林林分空间结构对林下草本多样性的差异性影响及其关联度 [J]. 生态环境学报, 2022, 31(9): 1794−1801.
Zhang L, Zhou P, Qi S, et al. Difference influence of spatial structure of *Platycladus orientalis* plantations on diversity of understory herbaceous and its correlation degree[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2022, 31(9): 1794−1801.

[17] 杨玉凤, 武利玉, 马永林, 等. 不同类型侧柏人工林下草本层植物多样性及其生物量研究 [J]. 西北林学院学报, 2023, 38(2): 61−68.
Yang Y F, Wu L Y, Ma Y L, et al. Diversity and biomass of herbaceous layer plants under different types of *Platycladus orientalis* plantations[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(2): 61−68.

[18] 田超, 孟平, 张劲松, 等. 降雨对华北石质山地侧柏林土壤温湿度及水分运移的影响 [J]. 林业科学研究, 2015, 28(3): 365−373.
Tian C, Meng P, Zhang J S, et al. Effects of rainfall on soil temperature, moisture and water movement of *Platycladus orientalis* on rocky hills of North China[J]. Forest Research, 2015, 28(3): 365−373.

[19] 刘子赫, 贾国栋, 刘自强, 等. 北京山区侧柏用水来源随水分条件变化的多时间尺度 [J]. 林业科学, 2022, 58(3): 40−47.
Liu Z H, Jia G D, Liu Z Q, et al. Water source change of *Platycladus orientalis* under different water regimes in Beijing mountainous area: a multi-timescale study[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022, 58(3): 40−47.

[20] 吴应明, 韩璐, 刘柯言, 等. 晋西黄土区不同土壤水分条件下刺槐和侧柏人工林的水分利用来源 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(3): 588−596.
Wu Y M, Han L, Liu K Y, et al. Water source of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* plantations under different soil moisture conditions in the Loess Plateau of western Shanxi, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(3): 588−596.

[21] 彭强, 袁士保, 欧洋, 等. 北京市十三陵林场森林健康状况及经营对策研究 [J]. 林业资源管理, 2015(2): 130−138.
Peng Q, Yuan S B, Ou Y, et al. Study on status and management strategy of forest health of Shisanling Forest Farm in Beijing[J]. Forest Resources Management, 2015(2): 130−138.

[22] 韩梅, 温鹏, 许惠敏, 等. 北京市十三陵林场油松林地表火行为模拟 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(10): 95−101.
Han M, Wen P, Xu H M, et al. Simulation of surface fire behavior of *Pinus tabuliformis* forest in Ming Tombs Forest Farm in Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(10): 95−101.

[23] 姜俊, 陆元昌, 秦永胜, 等. 北京平原地区不同人工林叶片–凋落叶–土壤生态化学计量特征 [J]. 生态环境学报, 2020, 29(4): 702−708.
Jiang J, Lu Y C, Qin Y S, et al. Ecological stoichiometric characteristics of leaf-litter-soil for four dominant tree species in plain afforestation area, Beijing[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2020, 29(4): 702−708.

[24] Norby R J, Long T M, Hartz-Rubin J S, et al. Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO_2-enriched atmosphere[J]. Plant and Soil, 2000, 224: 15−29.

[25] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1978.
Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. The analysis of soil physical-chemical properties[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1978.

[26] 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: 303−313.

[27] 王浩伊, 满秀玲, 王军, 等. 大兴安岭北部 2 种不同生活型针叶树种叶片生态化学计量特征研究 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(10): 36−46.
Wang H Y, Man X L, Wang J, et al. Leaf stoichiometry of two conifer species with different life forms in northern Daxing'an

Mountains of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(10): 36−46.

[28] Yang W Q, Wang K Y, Seppo K. Annual and monthly variations in litter macronutrients of three subalpine forests in western China[J]. Pedosphere, 2006, 16: 788−798.

[29] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns[J]. Advances in Ecological Research, 1999, 37: 1−67.

[30] Yan E R, Wang X H, Zhou W. N∶P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China[J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(1): 13−22.

[31] 陈婵, 张仕吉, 李雷达, 等. 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落叶、土壤碳氮磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2019, 43: 658−671.
Chen C, Zhang S J, Li L D, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaf, litter and soil at different vegetation restoration stages in the mid-subtropical region of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43: 658−671.

[32] 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.

[33] 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 R L, et al. C∶N∶P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(6): 587−595.

[34] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?[J]. Journal of Ecology, 1996, 84: 597−608.

[35] Jiao S R. Report on the causes of the early decline of *Pinus slyvestris* var. *mongolica* shelterbelt and its preventative and control measures in Zhang Gutai of Liaoning Province[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2001, 37(2): 131−138.

[36] 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.
Zhao Q, Zeng D H. Diagnosis methods of N and P limitation to tree growth: a review[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(1): 122−128.

[37] Güsewell S. N∶P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.

[38] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. Science, 2004, 305: 509−513.

[39] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. Journal of Applied Ecology, 2003, 40: 523−534.

[40] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58−63.
Wu T G, Chen B F, Xiao Y H, et al. Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 58−63.

[41] Zhang H, Wang J N, Wang J Y, et al. Tree stoichiometry and nutrient resorption along a chronosequence of *Metasequoia glyptostroboides* forests in coastal China[J]. Forest Ecology and Management, 2018, 430: 445−450.

[42] Richardson S J, Allen R B, Doherty J E. Shifts in leaf N : P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest[J]. Functional Ecology, 2008, 22: 738–745.

[43] 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: 1441−1450.

[44] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23: 95−103.

（责任编辑　范　娟
责任编委　赵秀海）