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

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

武燕 李歆玉 张奕婷 丁波 张运林 符裕红 刘讯

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

Wu Yan, Li Xinyu, Zhang Yiting, Ding Bo, Zhang Yunlin, Fu Yuhong, Liu Xun

引用本文:
武燕, 李歆玉, 张奕婷, 丁波, 张运林, 符裕红, 刘讯. 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[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(2):87–94. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220052
Wu Yan, Li Xinyu, Zhang Yiting, Ding Bo, Zhang Yunlin, Fu Yuhong, Liu Xun. 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[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(2):87–94. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220052

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220052

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

沙地樟子松人工林叶片—枯落物—土壤有机碳含量特征
Characteristics of organic carbon content of leaf–litter–soil system in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations
北京林业大学学报, 2018, 40(7): 36–44. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180138

亚热带日本落叶松人工林枯落物及土壤层水文效应
Hydrological effects of litter and soil layers of *Larix kaempferi* plantation in subtropical regions
北京林业大学学报, 2021, 43(8): 60–69. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200259

天然马尾松林土壤碳氮磷特征及其与凋落物质量的关系
Characteristics of soil C, N, P and their relationship with litter quality in natural *Pinus massoniana* forest
北京林业大学学报, 2019, 41(11): 95–103. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190029

马尾松人工林密度控制图及密度预警研究
Development and application of density management diagram for *Pinus massoniana* plantation
北京林业大学学报, 2019, 41(5): 31–37. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190015

喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征
Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China
北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80–92. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180136

间伐强度对马尾松人工林冠下套种树种生长的影响
Effects of thinning intensity on the growth of interplanting broadleaved trees under *Pinus massoniana* plantation
北京林业大学学报, 2021, 43(1): 58–65. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200086

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220052

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

武 燕[1] 李歆玉[1] 张奕婷[2] 丁 波[1] 张运林[1] 符裕红[1] 刘 讯[1]
（1. 贵州师范学院生物科学学院，贵州省高等学校林火生态与管理重点实验室，贵州 贵阳 550018；
2. 大庆师范学院生物工程学院，黑龙江 大庆 163712）

摘要:【目的】揭示喀斯特地区马尾松人工林枯落物养分化学计量特征及其对林分特征、地形因子和物种多样性的响应。**【方法】**以西南典型喀斯特地区不同龄组（中龄林、近熟林、成过熟林）马尾松人工林为研究对象，通过野外调查和室内试验相结合的方法，分析马尾松人工林枯落物有机碳（OC）、全氮（TN）、全磷（TP）含量、化学计量特征和影响因子。**【结果】**（1）研究区马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量平均值分别为 346.92、11.22、0.21 g/kg，枯落物 OC、TN、TP 的化学计量比 C/N、C/P、N/P 平均值分别为 31.31、4 296.96、148.73；（2）马尾松人工林枯落物 OC、TN 含量和 C/N 在不同龄组间无显著差异（$p > 0.05$），TP 含量随着林龄的增加呈先增加后降低的趋势（$p < 0.05$），中龄林枯落物 C/P、N/P 均显著高于近熟林和成过熟林（$p < 0.05$）；（3）枯落物养分 TN 与 TP 之间存在极显著的正相关线性关系（$p < 0.001$），枯落物 C/N 与 OC 和 TN 含量均存在显著的线性关系，而 N/P 和 C/P 与 TP 含量均存在极显著的幂函数关系；（4）影响枯落物 TP 的因子是灌木层和乔木层优势度指数，影响枯落物 N/P 和 C/P 的因子包括灌木层优势度指数、丰富度指数、均匀度指数和林分密度。**【结论】**西南喀斯特地区不同龄组间马尾松人工林枯落物 TP 含量、C/P 和 N/P 具有显著差异，而乔木和灌木多样性是影响人工林枯落物碳氮磷及其化学计量比的主要因素。

关键词：喀斯特；马尾松人工林；枯落物；化学计量学；影响因子
中图分类号：S791.248　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)02−0087−08
引文格式：武燕，李歆玉，张奕婷，等. 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[J]. 北京林业大学学报，2024，46(2)：87−94. Wu Yan, Li Xinyu, Zhang Yiting, et al. 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[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(2): 87−94.

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

Wu Yan[1] Li Xinyu[1] Zhang Yiting[2] Ding Bo[1] Zhang Yunlin[1] Fu Yuhong[1] Liu Xun[1]
(1. Department of Biological Sciences, Key Laboratory of Forest Fire Ecology and Management of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550018, Guizhou, China;
2. Department of Biological Engineering, Daqing Normal University, Daqing 163712, Heilongjiang, China)

Abstract: [**Objective**] In this study, the stoichiometric characteristics of litter and its response to stand characteristics, topographic factors and species diversity will be revealed in *Pinus massoniana* plantations in karst areas. [**Method**] Middle-aged forest, near mature forest and over mature forest of *P. massoniana* plantation were used as research objects, organic carbon (OC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP),

收稿日期: 2022−02−09　**修回日期:** 2022−04−27
基金项目: 贵州省科技计划项目（黔科合基础-ZK[2023] 一般 282），贵州师范学院校级博士基金项目（2020BS026），贵州省科技计划项目（黔科合基础-ZK[2023] 一般 286），贵州省教育厅平台项目（[2022]051）。
第一作者: 武燕，副教授。主要研究方向：人工林土壤生态学。Email：wuyan200081@163.com　地址：550018 贵州省贵阳市贵州师范学院生物科学学院。
责任作者: 刘讯，副教授。主要研究方向：脆弱生态系统修复。Email：liuhongxun@163.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

the stoichiometric characteristics and influencing factors were analyzed through the combination of field investigation and laboratory test. [**Result**] (1) The average contents of OC, TN and TP in the litter of *P. massoniana* plantation in the study area were 346.92, 11.22 and 0.21 g/kg, respectively, and the average values of C/N, C/P and N/P were 31.31, 4 296.96 and 148.73, respectively. (2) There was no significant difference in OC, TN content and C/N of litter among different age groups ($p > 0.05$), and the content of TP increased first and then decreased with the growth of forest age ($p < 0.05$). The C/P and N/P of middle-aged forest were significantly higher than those of near mature forest and over mature forest ($p < 0.05$). (3) Significant positive and linear correlations were found between TN and TP ($p < 0.001$), significant linear correlations were observed between C/N and OC content, C/N and TN content, but significant power relationship was observed between C/P and TP content, N/P and TP content. (4) The TP content of litter was mainly affected by the Simpson index of shrubs and arborous layers, N/P and C/P were mainly influenced by Simpson index, Margalef index, Pielou index of shrubs and the density of plantation. [**Conclusion**] The TP content, C/P and N/P of the litter are significantly different among varied age groups of *P. massoniana* plantations, and the diversity of arborous and shrubs is the main factor affecting OC, TN, TP and their stoichiometric ratio of the litter of *P. massoniana* plantation in the karst area of southwestern China.

Key words: karst; *Pinus massoniana* plantation; litter; chemometrics; influencing factor

生态化学计量学(ecological stoichiometry)是结合生物学、化学和物理学等基本原理研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学[1]，也是近年来新兴的运用生态学和化学计量学基本原理研究生态系统中化学元素平衡、能量平衡以及元素平衡与生态交互作用影响的一种有效方法和常用手段[2−3]，已成为生态学研究领域的热点和重要内容[4]。如今国内外学者从植被类型、造林密度、海拔、抚育间伐、林龄、植被恢复阶段等角度对生态系统叶片、枯落物、土壤等养分及化学计量特征开展了大量研究[5−9]。其中，在生态系统中枯落物是联系植被与土壤的重要枢纽，其养分积累、分解及化学计量变化是陆地生态系统养分循环的重要过程，可反映生态系统动态过程与能量平衡过程[10]。

西南喀斯特区是中国较严重的脆弱生态区之一，贵州省地处中国西南喀斯特地区的中心地带，其森林生态系统具有土壤浅薄、环境容量低、稳定性差等特点[11]。马尾松(*Pinus massoniana*)作为西南山区退耕还林和封山造林的主要树种，在贵州省马尾松人工林造林面积达 69.71 万 hm^2[12]。其人工林生物量及分配格局[13]、人工林合理采伐[14]、栽种密度及结构控制[15]、土壤、针叶和根系生态化学计量特征[16]、马尾松人工林碳氮磷分配格局[17−18]等均受到学者们的关注。然而，随着马尾松人工林种植年限的增加，不同龄组马尾松人工林枯落物有机碳(organic carbon，OC)、全氮(total nitrogen，TN)、全磷(total phosphorus，TP)和化学计量特征是否存在显著差异?马尾松林分特征、地形因子、乔木及灌木多样性是否影响枯落物养分及化学计量的变化?阐明这些问题将有助于准确认识枯落物在喀斯特脆弱生态区森林生态系统养分循环中的重要作用。

本研究以贵州喀斯特地区不同龄组(中龄林、近熟林、成过熟林)马尾松人工林为研究对象，分析其枯落物 OC、TN、TP 含量及其化学计量特征，并阐明马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及化学计量特征间的耦合关系，从树木生长、地形因子和物种多样性 3 个方面筛选影响 OC、TN、TP 含量及化学计量比的关键因子。本研究旨在为喀斯特森林的恢复重建提供理论指导，并为马尾松人工林经营管护提供科学参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省遵义市凤冈县，是典型的喀斯特岩溶低山丘陵区，海拔范围 500 ~ 1 000 m。气候类型为中亚热带湿润季风气候，年均气温 15.2 ℃，无霜期 239 ~ 299 d，平均降雨日 180 d，年平均日照数 1 139 h，土壤类型以黄壤为主[18](表 1)。在该区共设置不同龄组的马尾松人工林样地 11 个，其中中龄林(21 ~ 30 年)3 个，近熟林(31 ~ 40 年)5 个，成过熟林(41 年以上)3 个。林下灌木主要有白栎(*Quercus fabri*)、山茶(*Camellia japonica*)、铁仔(*Myrsine africana*)、六月雪(*Serissa japonica*)等，草本主要有沿阶草(*Ophiopogon bodinieri*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等。

1.2 样品采集与处理

2021 年 2 月进行野外调查与凋落物样品的采集，样地大小为 25.82 m × 25.82 m，在每个样地西

表 1　样地概况

Tab. 1　Sample plot overview

龄组 Age group	样地号 Sample plot No.	林龄/a Stand age/year	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡位 Slope position	坡度 Slope/(°)	郁闭度 Canopy density	胸径 DBH/cm	树高 Tree height/m	密度/(株·hm^{-2}) Density/(tree·ha^{-1})
中龄林 Middle-aged forest	1	20	883	西 West	上 Upper	23	0.90	11.374	9.075	2 729.86
	2	20	883	西 West	上 Upper	23	0.90	11.374	9.075	2 729.86
	3	14	779	西北 Northwest	中 Middle	18	0.70	14.226	16.454	1 455.00
近熟林 Near mature forest	4	26	786	西 West	中 Middle	12	0.85	11.810	11.390	1 620.00
	5	26	770	西 West	中 Middle	5	0.60	16.040	13.550	1 290.00
	6	27	678	南 South	上 Upper	7	0.75	14.950	12.710	1 275.00
	7	26	797	西 West	中上 Upper-middle	16	0.56	14.810	14.540	1 619.92
	8	25	897	西南 Southwest	中 Middle	45	0.60	18.080	14.340	1 499.93
成过熟林 Over mature forest	9	31	912	南 South	上 Upper	15	0.75	15.800	16.990	1 799.91
	10	32	894	南 South	上 Upper	13	0.67	16.530	19.870	1 589.92
	11	70	960	南 South	中 Middle	11	0.70	25.720	16.630	719.96

南、西北、东北、东南及中部 5 个方位设置 2 m × 2 m 的灌木样方。对样地内的乔木进行每木检尺，测量其胸径、树高，计算树木密度，调查样地的坡度、海拔，并调查乔木层和灌木层优势种名、盖度、株数、平均高度等，并在每个灌木样方内收集 5 个 1 m × 1 m 样方内的所有枯落物，包括各种枯枝、叶、果、枯草等未分解和半分解部分的混合物，剔除石砾、土块等非有机物质，装袋回实验室备用。

1.3　研究方法

枯落物样品于 105 ℃ 烘干，粉碎，过 60 目筛后用于 OC、TN、TP 含量的测定，其中枯落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开氏法，全磷含量采用钼锑抗比色法测定。每一样品测定重复 3 次。

根据样地调查数据，计算马尾松人工林乔木层和灌木层的物种多样性，采用 Shannon 多样性指数（H'）、Simpson 优势度指数（C）、Margalef 丰富度指数（D）、Pielou 均匀度指数（J'）4 个指标来综合体现。计算公式如下：

$$H' = -\sum_{i=1}^{S}(P_i \ln P_i) \tag{1}$$

$$C = 1 - \sum_{i=1}^{S} N_i \frac{(N_i - 1)}{N(N-1)} \tag{2}$$

$$D = \frac{S-1}{\ln N} \tag{3}$$

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}} \tag{4}$$

式中：P_i 为第 i 物种的重要值，$P_i = N_i/N$；N_i 为第 i 物种的个体数；N 为所有物种的个体总数；S 为物种数；$H'_{\max}$ 为最大多样性指数，$H'_{\max} = \ln S$。

1.4　数据分析

实验数据采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 18.0 统计分析软件进行整理。利用单因素方差分析对不同龄组之间马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP、C/N、N/P、C/P 进行显著性检验（$\alpha = 0.05$）；采用回归分析确定马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 之间，OC、TN、TP 与 C/N、N/P、C/P 之间的最优拟合关系；利用逐步回归分析，以马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及其化学计量比为因变量，以林分特征（林分密度、树高、胸径）、地形因子（海拔、坡度）、乔木层和灌木层的物种多样性指标（H'、C、D、J'）为自变量，筛选影响枯落物养分和生态化学计量的主要因子。文中表格中的数据均以平均值 ± 标准误差表示。

2　结果与分析

2.1　马尾松人工林枯落物养分及化学计量特征

表 2 显示：马尾松人工林样地枯落物 OC、TN、TP 平均含量分别为 346.92、11.22、0.21 g/kg，C/N、N/P、C/P 的平均值分别为 31.31、4 296.96、148.73。枯落物 TN 含量的变异系数最小（14.99%），其次是 OC 含量（21.46%）、C/N（22.97%），三者均属于弱变异（< 25%）。而 TP 含量、C/P 和 N/P 的变异系数分别为 68.01%、144.38% 和 167.57%，均属于中等以上变异。

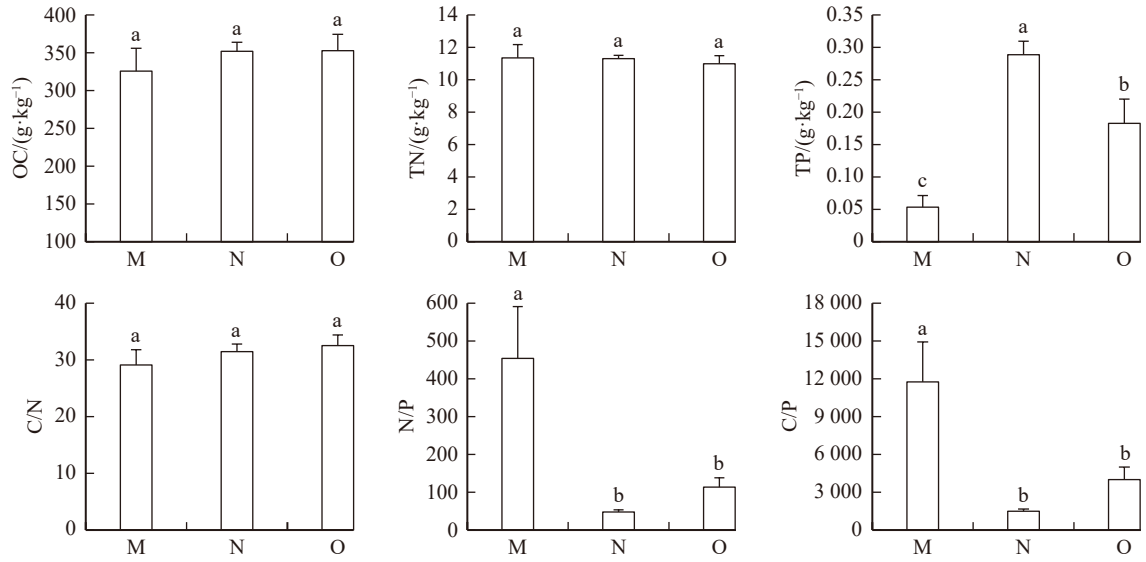
2.2　不同龄组之间马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及化学计量特征差异分析

图 1 表明：不同龄组枯落物 OC 含量范围在 325.71 ~ 352.74 g/kg 之间，随林龄的增加 OC 含量

表 2 马尾松人工林枯落物 OC、TP、TN 含量及其化学计量比

Tab. 2 OC, TP and TN contents and stoichiometric ratio of litter in *Pinus massoniana* plantation

参数 Parameter	有机碳含量 Organic carbon content (OC)/(g·kg^{-1})	全氮含量 Total nitrogen content (TN)/(g·kg^{-1})	全磷含量 Total phosphorus content (TP)/(g·kg^{-1})	C/N	C/P	N/P
平均值 Mean value	346.92	11.22	0.21	31.31	4 296.96	148.73
标准误 Standard error	10.53	0.24	0.02	1.02	877.34	35.25
最小值 Min. value	168.10	8.26	0.01	16.20	439.74	22.20
最大值 Max. value	513.84	15.11	0.45	48.87	35 435.10	1 501.77
变异系数 Variation coefficient/%	21.46	14.99	68.01	22.97	144.38	167.57



M. 中龄林; N. 近熟林; O.成过熟林; 不同小写字母表示枯落物各指标在不同龄组间差异显著($p < 0.05$)。M, middle-aged forest; N, near mature forest, O, over mature forest. Different small letters indicate that there are significant differences at indexes of litter among different age groups ($p < 0.05$).

图 1 不同龄组马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及化学计量

Fig. 1 Contents and stoichiometry of OC, TN and TP in the litter of *Pinus massoniana* plantation in different age groups

呈逐渐增大趋势，但 3 个龄组之间 OC 含量差异不显著($p > 0.05$)；不同龄组马尾松人工林枯落物 TN 含量无显著差异($p > 0.05$)，变化范围在 10.99 ~ 11.35 g/kg 之间；枯落物 TP 含量变化范围为 0.053 ~ 0.298 g/kg，含量从大到小的顺序为近熟林 > 成过熟林 > 中龄林，3 个龄组之间枯落物 TP 含量均存在显著差异($p < 0.05$)；枯落物 C/N 表现为随马尾松林龄增加逐渐升高的趋势，变化范围为 29.10 ~ 32.52，均值为 31.31，3 个龄组之间 C/N 无显著差异($p > 0.05$)；枯落物 C/P、N/P 从大到小的顺序均为中龄林 > 成过熟林 > 近熟林，且中龄林 C/P、N/P 显著高于近熟林和成过熟林($p < 0.05$)。

2.3 马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及其与化学计量比间的相关关系

表 3 显示：马尾松人工枯落物养分 TN 与 TP 之间存在极显著的线性关系($R^2 = 0.62$, $p < 0.001$)，枯落物 TN 含量随 TP 含量的增加而增大，而枯落物 OC 与 TN、OC 与 TP 之间没有显著的相关关系。枯

表 3 枯落物 OC、TN、TP 含量及其与化学计量比间的最优拟合关系

Tab. 3 Optimal fitting relationship between OC, TN, TP content and stoichiometric ratio in litter

因变量 Dependent variable(y)	自变量 Independent variable(x)		
	OC	TN	TP
TN	$y = 0.006x + 9.09$($R^2 = 0.07$, $p > 0.05$)		
TP	$y = -0.000\,3x + 0.31$($R^2 = 0.02$, $p > 0.05$)	$y = 0.076x + 4.85$($R^2 = 0.62$, $p < 0.001$)	
C/N	$y = 0.076x + 4.85$($R^2 = 0.62$, $p < 0.001$)	$y = -1.55x + 48.69$($R^2 = 0.14$, $p < 0.05$)	$y = -4.92x + 32.34$($R^2 = 0.01$, $p > 0.05$)
N/P	$y = -0.17x + 207.76$($R^2 = 0.003$, $p > 0.05$)	$y = 40.98x - 310.94$($R^2 = 0.077$, $p > 0.05$)	$y = 10.95x^{-1.01}$($R^2 = 0.98$, $p < 0.001$)
C/P	$y = 4.53x + 2\,724.3$($R^2 = 0.003$, $p > 0.05$)	$y = 890.99x - 5\,698.1$($R^2 = 0.06$, $p > 0.05$)	$y = 339.13x^{-0.99}$($R^2 = 0.94$, $p < 0.001$)

落物养分化学计量比 C/N 与养分 OC 含量($R^2 = 0.62$)及 TN 含量($R^2 = 0.14$)均存在显著的线性关系，N/P ($R^2 = 0.98$)及 C/P($R^2 = 0.94$)与枯落物养分 TP 含量均存在极显著的幂函数关系。

2.4　林分特征、地形和物种多样性对 OC、TN、TP 及其化学计量特征的影响

表 4 显示：影响枯落物 OC 的最主要因素是乔木层丰富度指数(D)，其中 $OC = 367.70 + 95.33 \times D_{乔木层} - 56.30 \times D_{灌木层} - 3.05 \times$ 坡度 $+ 0.06 \times$ 密度 ($R^2 = 0.33$)；影响枯落物全氮的主要因子是灌木层丰富度指数，多项式相关关系为，$TN = 1.38 - 0.10 \times D_{灌木层}$($R^2 = 0.13$)；影响枯落物 TP 的因子是灌木层和乔木层优势度指数(C)，多项式相关关系为，$TP = 0.69 - 1.90 \times C_{灌木层} - 0.21 \times C_{乔木层}$($R^2 = 0.49$)；影响枯落物 N/P 和 C/P 的因子均包括灌木层优势度、丰富度及均匀度指数(J')和林分密度，多项式相关关系分别为，$N/P = -439.03 + 681.20 \times C_{灌木层} + 37.06 \times D_{灌木层} + 222.44 \times J'_{灌木层} + 0.04 \times$ 密度($R^2 = 0.49$)，$C/P = -101\ 674 + 164\ 567.55 \times C_{灌木层} + 8\ 785.66 \times D_{灌木层} + 48\ 226.05 \times J'_{灌木层} + 9.49 \times$ 密度 ($R^2 = 0.54$)。由此可见，影响 OC、TN、TP 及其化学计量特征的主要因子为物种多样性指标，其次为林分密度，而地形因子中只有坡度对枯落物 OC 有显著影响。

表 4　林分特征、地形和物种多样性对 OC、TN、TP 及其化学计量特征的影响

Tab. 4　Effects of stand characteristics, topography and species diversity on OC, TN, TP and their stoichiometric characteristics

因变量 Independent variables	自变量和常量 Dependent variables and constant	B	SE	标准系数 Standard coefficient	t	p	R^2
OC	常量 Constant	367.70	70.77		5.20	< 0.001	0.33
	$D_{乔木层}$	95.33	26.52	0.57	3.60	< 0.001	
	$D_{灌木层}$	−56.30	20.30	−0.47	−2.77	< 0.01	
	坡度 Slope	−3.05	0.90	−0.44	−3.38	< 0.001	
	密度 Density	0.06	0.02	0.42	2.69	< 0.01	
TN	常量 Constant	1.38	0.10		14.25	< 0.001	0.13
	$D_{灌木层}$	−0.10	0.04	−0.36	−2.69	< 0.01	
TP	常量 Constant	0.69	0.07		9.41	< 0.001	0.49
	$C_{灌木层}$	−1.90	0.39	−0.55	−4.88	< 0.001	
	$C_{乔木层}$	−0.21	0.09	−0.28	−2.46	< 0.05	
N/P	常量 Constant	−439.03	115.71		−3.79	< 0.001	0.49
	$C_{灌木层}$	681.20	168.02	1.14	4.05	< 0.001	
	$D_{灌木层}$	37.06	9.67	0.91	3.83	< 0.001	
	$J'_{灌木层}$	222.44	77.04	0.70	2.89	< 0.01	
	密度 Density	0.04	0.01	0.69	5.13	< 0.001	
C/P	常量 Constant	−101 674.87	27 675.36		−3.67	< 0.001	0.54
	$C_{灌木层}$	164 567.55	40 188.93	1.08	4.10	< 0.001	
	$D_{灌木层}$	8 785.66	2 313.12	0.85	3.80	< 0.001	
	密度 Density	9.49	1.68	0.72	5.67	< 0.001	
	$J'_{灌木层}$	48 226.05	18 426.41	0.60	2.62	< 0.05	

注：C. Simpson优势度指数；D. Margalef丰富度指数；J'. Pielou均匀度指数。Notes: C, Simpson dominance index; D, Margalef richness index; J', Pielou evenness index.

3　讨　　论

3.1　喀斯特地区马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量及其化学计量特征

碳、氮、磷作为生物体最基本的组成元素和主要养分，在元素平衡和生态系统物质循环中发挥重要作用[19]，而枯落物作为生态系统养分储存库，是森林生态系统生物地球化学流的一个重要组成部分。已有研究表明，森林生长所需 70% ~ 90% 的养分来自枯落物的降解[20]。本研究中，3 个龄组马尾松人工林枯落物 OC 含量平均值为 346.92 g/kg，TN 含量平均值为 11.22 g/kg，TP 含量平均值为 0.21 g/kg。与相似地貌特点的桂西北喀斯特森林的枯落物养分含量[21](C，396.2 g/kg；N，12.7 g/kg；P，0.9 g/kg)和茂兰喀斯特森林的枯落物养分含量[22](C，379.48 g/kg；N，12.40g/kg；P，0.70 g/kg)相比，本研究中马尾松人工林枯落物 OC、TN、TP 含量相对偏低。本研究中，枯落物 OC 含量平均值(346.92 g/kg)也低于亚热带 4 种林分类型枯落物 C 含量(352.68 ~ 488.46 g/kg)[23]，TN 含量平均值(11.22 g/kg)略高于全球木本植物枯落物 N 含量平均值(10.9 g/kg)，而 TP 含量平均值仅为全球木本植物枯落物 P 含量(0.85 g/kg)的 24.7%[24]。森林枯落物养分含量之间的差异主要受到地貌特征、气候、土壤水分和土壤养分供给状况等

条件的影响[25]。同时枯落物养分含量与群落优势树的种类、年龄结构和发育阶段也有一定的关系[26]，不同树种具有不同的养分获取方式，枯落物分解速率不同，C 的释放速率也不同。

枯落物的 C/N 能反映其分解速率及其植物体对 C、N 元素的吸收利用效率，一般认为，枯落物 C/N 越低，该区域森林枯落物分解速率较高，更有助于增加土壤养分含量。本研究中，马尾松人工林枯落物 C/N 平均值(31.31)低于全球森林平均水平 C/N(66.2)和中国 4 种典型森林平均水平(44.8)，而 C/P(4 296.96)远高于全球森林平均水平 C/P(3 144)[27]。分析其原因可能是森林物种组成的变化使枯落物的质量发生变化，使得不同森林枯落物生态化学计量具有一定差异。枯落物 N/P 是影响枯落物分解和养分归还速率的重要因素之一。本研究中，马尾松人工林枯落物的 N/P 的平均值(148.73)高于全球枯落物 N/P(45.5)[24]，枯落物 N/P 越高，枯落物的分解受到 P 素的限制越强，尤其是当枯落物的 N/P 大于 25 或其 P 含量低于 0.22 g/kg[28]。分析其原因，可能是光温水热因子、群落组成结构、生长发育时期、人为干扰程度等多种因素直接或间接影响生态化学计量特征，从而导致 N/P 偏高[29]。斯贵才等[30]研究表明，低温导致土壤酶活性、微生物生物量降低，P 的周转、矿化、释放作用减弱，植物也受到 P 的限制而导致 N/P 偏高。同时该地区较高的 TN 含量及相对偏低的 TP 水平也是导致 N/P 偏高的因素之一。

3.2 马尾松人工林龄组变化影响枯落物 TP 含量

本研究表明枯落物 TP 含量随着林龄的增加呈现先增加后降低的趋势($p < 0.05$)，在近熟林阶段达到最高值，这与何斌等[31]对黔西北地区马尾松人工林枯落物养分含量变化的研究结果一致。分析其原因，其一可能与此阶段马尾松针叶中 P 浓度较高有关，因枯落物中的养分主要来自植物叶片，故针叶中 P 浓度的升高会引起枯落物中 P 含量的增加[31]；其二可能在近熟林阶段，马尾松生长速率较快，需要较多的 rRNA 以增加蛋白质的合成，而 rRNA 又是植物的一个主要 P 库[32]，故马尾松 P 含量表现为近熟林最高。而在成过熟林阶段，枯落物 P 含量有所降低，分析其原因可能是林分在经历快速生长期后，生长速度趋于平缓，而对生态系统的养分归还逐渐增加。此外，研究区内的间伐、自然整枝等管理措施提高了林内透光度，导致林下植被增加，微生物重新活跃，细菌、放线菌和真菌数量明显增加，加快了枯落物分解，这也是导致成过熟林阶段枯落物 P 含量降低的原因。

研究枯落物不同组分之间的相关性，有助于揭示养分之间的耦合关系，为更大尺度上和更多森林类型中探究其相关性提供一定的理论基础[33]。本研究发现：枯落物 TP 含量与 C/P 及 N/P 均存在显著的幂函数关系($p < 0.001$)(表 4)，N/P 能很好地反映植物的生长速率，N/P 和 TP 呈显著相关，而该区域 TP 含量相对缺乏，可能在生长后期还会影响到植物对 N 素的吸收。这主要因为马尾松林密度大，且在营建过程中整地、清林和割灌等措施带走了部分枯落物养分，进一步使得土壤养分累积受限[23]。

3.3 枯落物 OC、TN、TP 及其化学计量特征变化的影响因素

本文逐步回归结果显示：马尾松人工林乔木层及灌木层物种多样性指标对枯落物 OC、TN、TP、C/P 及 N/P 均有显著影响($p < 0.05$)，其中灌木层丰富度和优势度与枯落物 OC、TN 和 TP 存在负相关关系，说明灌木多样性增加能够改善枯落物养分的归还。相似的研究也表明，物种丰富度和均匀度对凋落物的质量损失率有显著的影响，均匀度主要影响 N 和 P 的释放[34]。枯落物层养分储存能力变化，直接影响土壤养分的保持与积累，是恢复和维持林地土壤肥力的重要途径[35]。本研究在筛选影响枯落物养分及化学计量比影响因子的过程中还发现，坡度是影响枯落物 OC 含量的主要限制因子($p < 0.001$)。地形对养分迁移的影响主要通过间接作用于土壤温度和土壤湿度来完成[36]。在一定尺度下，地形变化是影响山地森林生态系统过程的重要因子，坡度通过影响土壤表面径流以及枯落物积累量，进一步导致养分的聚集和流失，且与针叶林枯落物的 C 含量呈显著负相关性[28]。本研究中，虽然马尾松人工林的种植年限并未对枯落物 OC 含量产生显著影响，但坡度限制 OC 含量的结论无疑为未来喀斯特地区人工林碳汇功能研究提供新思路。本研究结果还表明，马尾松人工林枯落物 OC、N/P 和 C/P 主要受到林分密度的影响，且与之呈显著正相关关系($p < 0.01$)。林分密度对枯落物的分解和养分含量存在一定的影响，随着林分密度增加，樟子松人工林凋落物 OC、TN 含量和 N/P 均呈先增加后降低的趋势[37]。

4 结　　论

本研究以西南喀斯特地区不同龄组(中龄林、近熟林和成过熟林)的马尾松人工林枯落物为研究对象，以期揭示不同龄组间枯落物养分和化学计量特征的变化规律，并筛选其影响因子，研究发现：(1)马尾松植不同龄组显著影响了枯落物 TP 含量，其大小顺序为近熟林 > 成过熟林 > 中龄林，中龄林枯落物

C/P 和 N/P 均显著高于近熟林和成过熟林; (2)枯落物 TP 含量随 TN 含量的增加而增加, C/P 和 N/P 随 TP 含量的增加而减少; (3)影响枯落物养分和化学计量变化的主要因素是物种多样性指标。本研究对于全面评价该地区枯落物养分状况与化学计量特征还存在一定的欠缺, 今后还需要扩大龄组范围、增加采样地点、加大样本数量, 并结合森林植被—枯落物—土壤连续体各组分间的养分流动关系进行深入研究。

参　考　文　献

[1] 王岩松, 马保明, 高海平, 等. 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 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(8): 81−93.
Wang Y S, Ma B M, Gao H P, et al. 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[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(8): 81−93.

[2] Sterner R W. Ecological stoichiometry: overview[J]. Encyclopedia of Ecology, 2008, 16: 1101−1116.

[3] 陈云, 李玉强, 王旭洋, 等. 中国典型生态脆弱区生态化学计量学研究进展 [J]. 生态学报, 2021, 41(10): 4213−4225.
Chen Y, Li Y Q, Wang X Y, et al. Advances in ecological stoichiometry in typically and ecologically vulnerable regions of China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4213−4225.

[4] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408: 578−580.

[5] 王凯, 赵成姣, 张日升, 等. 不同密度樟子松人工林土壤碳氮磷化学计量特征 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(3): 741−748.
Wang K, Zhao C J, Zhang R S, et al. Stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in *Pinus sylvestris* plantation with different densities[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(3): 741−748.

[6] 王丽娜, 吴俊文, 董琼, 等. 抚育间伐对云南松非结构性碳和化学计量特征的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(8): 70−82.
Wang L N, Wu J W, Dong Q, et al. Effects of tending and thinning on non-structural carbon and stoichiometric characteristics of *Pinus yunnanensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(8): 70−82.

[7] 喻阳华, 钟欣平, 李红. 黔中石漠化区不同海拔顶坛花椒人工林生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2019, 39(15): 5536−5545.
Yu Y H, Zhong X P, Li H. Ecological stoichiometry of *Zanthoxylum planispinum* var. *dintanensis* plantation at different altitudes in rocky desertification area of central Guizhou[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): 5536−5545.

[8] 李喜霞, 杜天雨, 魏亚伟, 等. 阔叶红松林生态化学计量学特征及其对纬度梯度的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(11): 3952−3960.
Li X X, Du T Y, Wei Y W, et al. Characteristics of ecological stoichiometry in broad-leaved and Korean pine mixed forest and its response to latitude gradient in Northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(11): 3952−3960.

[9] 何高迅, 王越, 彭淑娴, 等. 滇中退化山地不同植被恢复下土壤碳氮磷储量与生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2020, 40(13): 4425−4435.
He G X, Wang Y, Peng S X, et al. Soil carbon, nitrogen and phosphorus storage and ecostoichiometric characteristics under different vegetation restoration in degraded mountainous areas of central Yunnan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4425−4435.

[10] Zhang G, Ping Z, Peng S, et al. The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 11754.

[11] 范夫静, 黄国勤, 宋同清, 等. 西南峡谷型喀斯特坡地土壤微生物量 C、N、P 空间变异特征 [J]. 生态学报, 2014, 34(12): 3293−3301.
Fan F J, Huang G Q, Song T Q, et al. Spatial heterogeneity of soil microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus in sloping field in a groge karst region, Southwest China[J]. Journal of Ecology, 2014, 34(12): 3293−3301.

[12] 蔡磊, 杨健, 王六平, 等. 贵州省主要人工林近自然经营技术研究 [J]. 林业实用技术, 2013(9): 62−64.
Cai L, Yang J, Wang L P, et al. Study on near natural management technology of main plantation in Guizhou Province[J]. Practical Forestry Technology, 2013(9): 62−64.

[13] 周祎, 丁贵杰. 贵州省马尾松人工林生物量及其分布格局研究 [J]. 贵州林业科技, 2016, 44(2): 1−7.
Zhou Y, Ding G J. Biomass and distribution pattern of *Pinus massoniana* plantation in Guizhou Province[J]. Guizhou Forestry Science and Technology, 2016, 44(2): 1−7.

[14] 丁贵杰. 贵州马尾松人工建筑材林合理采伐年龄研究 [J]. 林业科学, 1998, 34(3): 42−48.
Ding G J. Study on reasonable cutting age of *Pinus massoniana* plantation in Guizhou[J]. Forestry Science, 1998, 34(3): 42−48.

[15] 黄家荣, 温佐吾. 贵州马尾松人工林密度和结构控制初步研究 [J]. 贵州林业科技, 1999, 27(2): 17−21.
Huang J R, Wen Z W. Preliminary study on density and structure control of *Pinus massoniana* plantation in Guizhou[J]. Guizhou Forestry Science and Technology, 1999, 27(2): 17−21.

[16] 李臻, 梁月明, 潘复静, 等. 不同林龄马尾松人工林土壤酶活性及其生态化学计量特征 [J]. 桂林理工大学学报, 2021, 41(1): 210−217.
Li Z, Liang Y M, Pan F J, et al. Soil enzyme activities and ecostoichiometric characteristics of masson pine plantations of different ages[J]. Journal of Guilin University of Technology, 2021, 41(1): 210−217.

[17] 梁月明, 潘复静, 马姜明, 等. 不同林龄和密度马尾松人工林针叶和根系的生态化学计量特征 [J]. 广西植物, 2021, 41(9): 1497−1508.
Liang Y M, Pan F J, Ma J M, et al. Ecological stoichiometry characteristics of needle leaves and roots in different age and density stands of *Pinus massoniana* plantations[J]. Guangxi Flora, 2021, 41(9): 1497−1508.

[18] 李茜, 杨胜天, 盛浩然, 等. 典型喀斯特地区马尾松纯林及马尾松−阔叶树混交林营养元素生物循环研究: 以贵州龙里为例 [J]. 中国岩溶, 2008, 27(4): 321−328.

Li Q, Yang S T, Sheng H R, et al. Biological cycling of nutrients in *Pinus* forest and *Pinus*-hardwood mixed forest in karst area: a case study in Longli, Guizhou[J]. China Karst, 2008, 27(4): 321−328.

[19] 黄雍容, 高伟, 黄石德, 等. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2021, 41(5): 1991−2000.
Huang Y R, Gao W, Huang S D, et al. Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in three evergreen broad-leaved forests in Fujian[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 1991−2000.

[20] 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.
Zhao Q G, Wang M Z, He Y Q. Litter from tropical and subtropical forests in China and its effects on soil[J]. Soil, 1991, 23(1): 8−15.

[21] 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.
Zeng Z X, Wang K L, Liu X L, et al. Ecostoichiometric characteristics of plant litter soil in karst forest in Northwest Guangxi[J]. Journal of Plant Ecology, 2015, 39(7): 682−693.

[22] 薛飞, 龙翠玲, 廖全兰, 等. 喀斯特森林凋落物对土壤养分及土壤酶的影响 [J]. 森林与环境学报, 2020, 40(5): 449−458.
Xue F, Long C L, Liao Q L, et al. Effects of karst forest litter on soil nutrients and soil enzymes[J]. Journal of Forest and Environment, 2020, 40(5): 449−458.

[23] 喻林华, 方晰, 项文化, 等. 亚热带 4 种林分类型枯落物层和土壤层的碳氮磷化学计量特征 [J]. 林业科学, 2016, 52(10): 10−21.
Yu L H, Fang X, Xiang W H, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in litter layer and soil layer of four subtropical forest types[J]. Forestry Science, 2016, 52(10): 10−21.

[24] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, et al. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants[J]. Annals of Forest Science, 2010, 67(8): 811.

[25] Meisner A, Boer W D, Cornelissen J. Reciprocal effects of litter from exotic and congeneric native plant species via soil nutrients[J]. PLoS ONE, 2012, 7(2): e31596.

[26] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展 [J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484−5492.
Zeng D P, Jiang L L, Zeng C S, et al. Research progress on characteristics and application of ecological chemometrics[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5484−5492.

[27] Elser J J, Acharya K, Kyle M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. Ecology Letters, 2003, 6: 936−943.

[28] 俞月凤, 何铁光, 曾成城, 等. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物−凋落物−土壤−微生物生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(3): 1−12.
Yu Y F, He T G, Zeng C C, et al. Carbon, doping and tumor stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a karst area of suspected China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(3): 1−12.

[29] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 等. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 15.
Du M Y, Fan S H, Liu G L, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Phyllostachys edulis* forests of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(8): 15.

[30] 斯贵才, 王建, 夏燕青. 念青唐古拉山沼泽土壤微生物群落和酶活性随海拔变化特征 [J]. 湿地科学, 2014, 12(3): 340−348.
Si G C, Wang J, Xia Y Q. Variation characteristics of soil microbial community and enzyme activity with altitude in Nianqing Tanggula Mountain[J]. Wetland Science, 2014, 12(3): 340−348.

[31] 何斌, 李青, 冯图, 等. 黔西北不同林龄马尾松人工林针叶−凋落物−土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. 生态环境学报, 2019, 28(11): 2149−2157.
He B, Li Q, Feng T, et al. Stoichiometric characteristics of C, N and P in coniferous litter soil of *Pinus massoniana* plantation of different forest ages in Northwest Guizhou[J]. Journal of Ecological Environment, 2019, 28(11): 2149−2157.

[32] 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.
Li X F, Han S J, Hu Y L, et al. Relationship between organic matter decomposition and carbon, nitrogen and phosphorus release in leaf litter of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain[J]. Journal of Applied Ecology, 2008, 19(2): 245−251.

[33] Saswati M, Vadakepuram C J. Influence of leaf litter types on microbial functions and nutrient status of soil: ecological suitability of forest trees for afforestation in tropical laterite wastelands[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(12): 2306−2315.

[34] 王飞. 青藏高原高寒草甸物种丰富度和均匀度对凋落物分解以及氮、磷释放的影响 [D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
Wang F. Effects of species richness and evenness on litter decomposition and nitrogen and phosphorus release in alpine meadow of Qinghai Tibet Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2013.

[35] 陈金磊, 张仕吉, 李雷达, 等. 亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分特征 [J]. 生态学报, 2020, 40(12): 4073−4086.
Chen J L, Zhang S J, Li L D, et al. Stock and nutrient characteristics of litter layer at different vegetation restoration stages in subtropical region, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4073−4086.

[36] Kawakami E, Katayama A, Hishi T. Effects of declining understory vegetation on leaf litter decomposition in a Japanese cool-temperate forest[J]. Journal of Forest Research, 2020(4): 1−9.

[37] 赵成姣. 不同密度沙地樟子松人工林生态化学计量特征 [D]. 阜新: 辽宁工程技术大学, 2019.
Zhao C J. Ecostoichiometric characteristics of *Pinus sylvestris* plantation in sandy land with different density [D]. Fuxin: Liaoning University of Engineering and Technology, 2019.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 徐程扬）