

退化红壤恢复过程中芒萁的 N、P 化学计量特征

陈奶寿¹, 张秋芳², 陈 坦², 杨玉盛³, 谢锦升^{3*}

(1. 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福建师范大学地理科学学院, 福建 福州 350007;

2. 福建师范大学地理研究所, 福建 福州 350007)

摘要: [目的] 探究生态恢复过程中严重退化红壤区林下芒萁的化学计量特征变化规律, 为红壤水土流失区芒萁的恢复及水土保持提供科学依据。 [方法] 以福建长汀严重退化红壤区芒萁群落为对象, 通过对比不同治理年限的芒萁和土壤的 N、P 含量及比值的的关系, 研究了生态系统恢复对芒萁化学计量特征的影响。 [结果] 表明: (1) 治理后芒萁地上新鲜器官的 N、P 含量显著高于未治理的 (羽叶 N $8.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.297 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 叶柄 N $2.63 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.103 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 但次生林下的芒萁的 N、P 含量仍高于各样地 (羽叶 N $12.41 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.497 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 叶柄 N $4.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.211 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 枯羽叶 N $11.09 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.356 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 枯叶柄 N $3.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.163 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 根茎 N $5.330 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、P $0.348 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$); 与未治理的对照相比, 芒萁干枯器官的 N:P 比呈现递减的趋势。 (2) 随着土壤养分的增加, 芒萁地上和地下器官的 N 和 P 含量亦协同增加, 并与土壤 N:P 存在显著的相关关系; 在所有群落中, 芒萁新鲜羽叶的 N:P > 16。 (3) 芒萁羽叶 N、P 和 N:P 比的内稳性指数均高于马尾松叶的内稳性指数, 芒萁各器官对 N、P 元素具有较高的内稳性, 与马尾松相比芒萁的养分含量更能反映土壤的养分状况。 (4) 芒萁枯羽叶与枯叶柄 N、P 含量与土壤 N、P 含量有显著的正相关 ($p < 0.05$), 芒萁枯死后器官的养分含量与土壤养分含量间的相关性更显著。 [结论] 在生态恢复过程中芒萁地上与地下器官 N、P 含量协同增加并与土壤 N:P 存在显著的相关关系; 在退化红壤区芒萁种群受到 P 的限制作用强于 N 的限制; 干枯的芒萁器官可能是比新鲜的芒萁器官更好的土壤养分指示器。

关键词: 芒萁; 生态化学计量学; 氮磷比; 生态恢复

中图分类号: S154.4

文献标识码: A

Stoichiometric Characteristics of Nitrogen and Phosphorus in *Dicranopreris dichotoma* During Ecosystem Restoration of Eroded Red-Soil

CHEN Nai-shou¹, ZHANG Qiu-fang², CHEN Tan², YANG Yu-sheng³, XIE Jin-sheng³

(1. State Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, Fujian, China;

2. Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, Fujian, China)

Abstract: [Objective] Taking the *Dicranopreris dichotoma* populations after ecological restoration of eroded red-soil as the object, a comparative study was made on the *D. dichotoma* and soil N, P contents and the ratios in different recovery period, aiming at understanding the change of ecological restoration on *D. dichotoma* stoichiometric characteristics. [Method] The *D. dichotoma* individuals in different restoration period from 0 to 100 years in erode red-soil were collected in Changting, Fujian Province. The N content, P content and N:P ratio in leaves and soil were measured and analyzed by correlation analysis. [Result] The results showed that the N and P contents in below-ground fresh organs of *D. dichotoma* in restoration area were significantly higher than that in contrast area (Leaf N $8.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.297 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; Petiole N $2.63 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.103 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), but still lower than that in sec-

收稿日期: 2015-12-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370465)、国家科技部 973 计划课题(2012CB722203)

作者简介: 陈奶寿, 在读硕士研究生。主要研究方向: 森林生态系统碳氮循环。电话: 0591-83465013 E-mail: naishouch@foxmail.com

* 通讯作者: 谢锦升, 博士, 教授。主要研究方向: 森林生态系统过程与全球变化。电话: 0591-83465013 E-mail: jshxie@163.com

ondary forest (Leaf N $12.41 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.497 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; petiole N $4.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.211 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; dead leaf N $11.09 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.356 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; dead petiole N $3.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.163 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; rhizome N $5.330 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P $0.348 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$). Compared with the contrast area, the N:P ratio of dead organs showed a trend of decline. With the increasing of soil nutrient, the N, P contents in the aboveground and belowground organs increased simultaneously and also had a significant correlation with soil N:P ratio. In all community, the N:P ratio of *D. dichotoma* leaves were lower than 16. Homeostasis index (H) for N, P content in the organs of *D. dichotoma* was higher than *Pinus massoniana*. Compared with *P. massoniana*, the nutrient contents of *D. dichotoma* can better reflect the status of soil nutrients. The N, P contents in dead leaf and dead petiole were positively correlated with soil N and P, respectively. It was indicated that there was a better correlation between nutrients in dead organs and soil nutrients.

[**Conclusion**] With the increasing of soil nutrient, the N, P contents of aboveground and belowground organ increased simultaneously and also had a significant correlation with soil N:P ratio. The *D. dichotoma* on eroded red-soil was more strongly limited by P concentrations than N concentration. The dead plant organs may be a better indicator of soil nutrients than fresh plant organs.

Keywords: *Dicranopreris dichotoma*; ecological stoichiometry; N:P ratio; ecosystem restoration.

芒萁 (*Dicranopreris dichotoma* (Thunb.) Bernh.) 为里白科 (Gleicheniaceae) 芒萁属 (*Dicranopreris*) 的多年生常绿蕨类植物, 广泛分布于我国长江中下游及长江以南、西南等广大的亚热带低山丘陵区^[1], 具有耐酸、耐瘠、适应性强等特点, 既是亚热带酸性土壤的指示植物, 又是良好的水土保持植物^[2]。目前有关芒萁的研究主要集中在芒萁生长规律特征^[3-4]、生物量动态^[5]、营养元素分布与迁移^[6-8], 而对芒萁群落的生态化学计量学的变化尚不清楚。氮(N)、磷(P)元素是植物生长所必需的大量元素, 也是退化侵蚀区植物生长的限制元素, 与植物生长的关系非常密切。植物化学元素含量既反映了植物在一定生境条件下从土壤中吸收和蓄积矿质养分的能力, 也能反映植物种本身的营养元素化学计量比特征^[9]。有研究认为, 植物叶片的 N:P 是评估植物营养状况必要的指示器, 可以作为判断土壤对植物生长的养分供应状况的指标, 并可指示对植物群落生产力起限制性作用的营养元素^[10]。近期研究发现 N、P 协同限制植物代谢^[11]; 有研究发现植物叶片的元素浓度取决于土壤养分的可利用性^[12], 另外, 一些研究着眼于揭示种质、气候因子对叶片 N、P 含量及 N:P 比值的影响^[13-14]。然而, 在侵蚀红壤区, 芒萁的元素化学计量比与土壤养分的限制关系尚还不明确, 因此 N、P 的化学计量特征的研究对于生态系统的恢复管理具有重要意义。本研究以南方花岗岩典型红壤水土流失区福建省长汀县河田镇为研究区, 通过探讨不同恢复年限的马尾松林林下芒萁的 N、P 化学计量特征及其与土壤 N、P 养分

供应的关系, 为红壤水土流失区芒萁的恢复及水土保持提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

福建省长汀县河田镇 ($25^{\circ}33' \sim 25^{\circ}48' \text{N}$, $116^{\circ}18' \sim 116^{\circ}31' \text{E}$) 地处福建省西南部, 属于中亚热带季风性湿润气候区, 年均气温在 $17.5 \text{ }^{\circ}\text{C} \sim 18.8 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 年均降水量约 $1\ 550 \sim 1\ 750 \text{ mm}$, 平均日照时数为 $1\ 925 \text{ h}$, 平均无霜期为 260 d , $\geq 10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温在 $4\ 100 \text{ }^{\circ}\text{C} \sim 4\ 650 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 。河田镇属河谷盆地, 海拔 $300 \sim 500 \text{ m}$ 。土壤为中粗粒花岗岩发育的红壤, 抗蚀能力低。以河田盆地为中心的丘陵地带人类活动频繁, 原生植被 (常绿阔叶林) 破坏殆尽, 现有植被主要以马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.)、灌丛等次生植被为主, 林下植被以芒萁为主。因降雨量充沛, 土壤抗蚀能力较低, 植被的大量破坏, 导致严重水土流失, 加剧生态恶化, 河田镇成为我国南方典型的严重水土流失区, 在 20 世纪 40 年代就成立了全国最早的 3 个水土保持试验站之一, 先后开展了大量的水土保持工作。

1.2 样地设计与调查

2013 年 8 月, 于长汀县选取母岩一致的不同治理时期的马尾松林试验样地, 开展野外调查。包括: 1) 来油坑未治理地 (CK1, 治理前对照); 2) 来油坑治理地 (2012 年治理); 3) 石壁下 (2001 年治理); 4) 水东坊 (1984 年治理); 5) 罗地 (1981 年治理); 6) 大路口 (次生林 60 ~ 100 年, CK2, 治理后对照)。不同

治理时间的马尾松林样地均位于河田镇,土壤母岩均为粗晶花岗岩。不同治理时间的马尾松林恢复前的本底条件与未治理地基本相似。CK1 和不同恢复阶段的马尾松林乔木层树种均为马尾松,林下植被主要为芒萁。CK2 乔木层树种主要为马尾松和木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.), 林下植被盖度在 95% 以上,灌木层主要有小叶赤楠 (*Syzygium buxifolium* Hook. et Arn.)、毛冬青 (*Ilex pubescens* Hook.)、榿木 (*Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv.) 等,草本层以芒萁为主。具体治理措施如下:

治理 2 年后的马尾松林:沿等高线挖小水平沟,品字形排列。挖 50 cm × 40 cm × 30 cm (穴面宽 × 深 × 底宽) 种植明穴,沟内种植胡枝子 (*Lespedeza bicolor* Turcz.), 散播宽叶雀稗 (*Paspalum wetsfeteini* Hackel.), 穴内种植枫香 (*Liquidambar formosana* Hance)、木荷、香樟 (*Cinnamomum porrectum* (Roxb.) Kosterm.) 等。

治理 13 年的马尾松林:2001 年开始治理,前期用类芦苗 (*Neyraudia reynaudiana* (Kunth.) Keng) 分兜栽植,割掉尾梢,仅留根兜,任其自然生长,后期割下类芦待其死亡后在原地种植马尾松,2002 年进行穴状整地,在马尾松林间按照 2 m × 2 m 株行距离,挖 50 cm × 40 cm × 30 cm (穴面宽 × 深 × 底宽) 种植明穴,每穴施有机复合肥 0.25 kg。

治理 30 年的马尾松林:水平沟整地,沿等高线挖面宽为 1.0 m,深 0.5 m,底宽 0.6 m 的水平沟,沟距 2.5 m,每 666.7 m² 施粗垃圾 1 000 kg,钙镁磷肥 25 kg,猪粪 375 kg,硼砂 1 kg,混合均匀后施于离地表 0.3 m 高处,施后复土 0.1 m,种植前再施碳铵 25 kg,过磷酸钙 11.5 kg. 施后再复土 0.05 ~ 0.1 m,并充分拌和均匀。1984 年 3 月中旬种植黑荆 (*Acacia mearnsii* De Wilde),造林密度中上部 666.7 m² 植 1 500 株、1 000 株、2 000 株 3 种,下部植 800 株,隔带种植。保留原有植被 (马尾松稀疏小老头树),每 666.7 m² 植 100 株以下。造林成活后,于 1984 年 4 月底、6 月初各施追肥 1 次,每次 666.7 m² 施尿素 1.5 kg,1985 年追肥 1 次. 施尿素 5 kg,1986 年追肥 1 次,施过磷酸钙 10 kg,碳铵 10 kg。调查时黑荆因气温过低而被冻死,现成为马尾松纯林。

治理 33 年的马尾松林:1981 年开始治理,进行沟距为 1.5 m,面宽 × 深 × 底宽为 60 cm × 40 cm × 40 cm 的小水平沟整地,保留原有的马尾松 (1 500 ~ 3 000 株 · hm⁻²)、木荷等乔木,每 1 m 沟长施以 0.1 kg 棉籽饼、0.2 kg 钙镁磷肥、1 kg 猪粪基肥;并于 1982 年 5 月、8 月以及 1983 年 5 月共追肥 3 次,其中第 1 次追肥,每株乔木施尿素 25 g,第 2 次则改为每株乔木追施棉籽饼 25 g,第 3 次每株乔木施棉籽饼 50 g。

表 1 样地基本概况

样地地点	恢复年限/a	平均树龄/a	海拔/m	坡度/°	坡向/°	平均胸径/cm	平均树高/m	芒萁盖度/%	林分密度/(株 · hm ⁻²)
来油坑	0(CK1)	27	503	19	SE25	2.8	1.9	10	1 225
来油坑	2	27	516	20	NE65	4.1	2.0	35	1 636
石壁下	13	21	497	8	SW20	8.9	7.4	90	2 741
水东坊	30	31	505	18	NE50	16.9	14.3	85	1 117
罗地	33	32	483	15	NE90	7.8	6.7	98	1 417
大路口	70~100(CK2)	62	528	10	NW80	47.5	19.0	95	338

表 2 样地表层土壤(0~10 cm) C、N、P 含量

样地地点	来油坑未治理	来油坑治理	石壁下	水东坊	罗地	大路口
有机 C/(g · kg ⁻¹)	1.69 ± 0.15 f	3.39 ± 0.00 e	9.83 ± 0.10 d	11.44 ± 0.03 c	15.02 ± 0.94 b	21.32 ± 1.68 a
全 N/(g · kg ⁻¹)	0.20 ± 0.06 e	0.30 ± 0.00 d	0.60 ± 0.01 c	0.68 ± 0.03 b	0.73 ± 0.02 b	1.38 ± 0.11 a
全 P/(g · kg ⁻¹)	0.044 ± 0.01 c	0.046 ± 0.001 c	0.122 ± 0.02 a	0.09 ± 0.001 b	0.100 ± 0.020 ab	0.120 ± 0.010 a

注:同一行字母不同表示存在显著差异($p < 0.05$)。

土壤样品采集:样方面积 20 m × 20 m,每个样地设置 3 个重复,每个样方根据随机分布原则用土钻法进行多点取样,取样深度为 0 ~ 10 cm,用自封袋装好样品并做好标记。植物样品采集:在每个 20 m × 20 m 的样方中,随机布设 3 个 2 m × 2 m 的小样方采集芒萁,同时随机布设 3 个 1 m × 1 m 的小样

方,调查地表枯枝落叶层数量,收集凋落物混合,采用四分法取样。芒萁的地上部分采用收割法,齐地收割,地下部分则采用挖掘法,挖掘深度为 0 ~ 20 cm,用自封袋装好样品并做好标记。

将土壤样品自然风干后过筛(孔径 0.125 mm),测定土壤总有机碳、全氮、全磷。用碳氮元素分析仪

(Elementar Vario MAX, 德国)测定土壤总有机碳与全氮含量,土壤全磷含量先采用 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 法提取,再用连续流动分析仪(skalar san ++, 荷兰)测定土壤全磷。植物样品则是取样后先于 $85\text{ }^\circ\text{C}$ 下杀青 15 min ,再在 $65\text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干至恒质量,粉碎、研磨过筛(孔径为 0.125 mm)。用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, 德国)测定植物全氮含量,植物全磷含量同样用连续流动分析仪(skalar san ++, 荷兰)测定。

1.3 数据处理与分析

内稳性指数是用内稳性模型 $y = cx^{1/H}$ 通过回归分析计算的。其中, y 是芒萁的 N 含量、P 含量或 N:P; x 是土壤的 N 含量、P 含量或对应的 N:P; c 是常数; H 是内稳性指数。

采用 SPSS17.0 和 Excel 2003 进行数据分析和处理,相关分析采用 Person 相关法,应用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异性(LSD)比较不同恢复年限马尾松林下芒萁 N、P 含量、及其化学计量比的差异($\alpha = 0.05$),用 Excel 2003 软件作图。

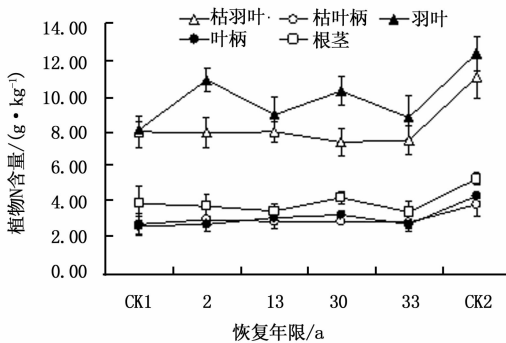
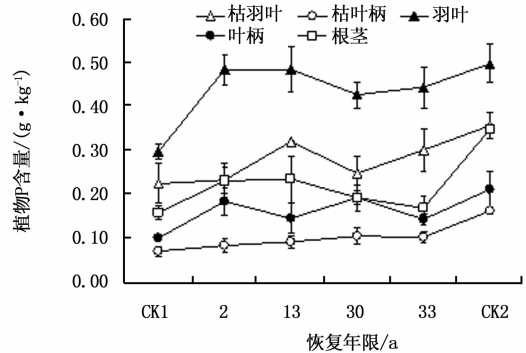


图1 生态恢复过程中芒萁各器官的 N、P 含量变化

2 结果与分析

2.1 植被恢复过程中芒萁的 N、P 含量及其变化

所有样地芒萁活体各器官 N、P 含量顺序均呈现出羽叶 > 根茎 > 叶柄,新鲜羽叶和叶柄高于枯死羽叶和叶柄的趋势,其中新鲜羽叶 N 含量是根茎和叶柄 N 含量的 $1.7 \sim 3.4$ 倍, P 含量是 $1.0 \sim 3.3$ 倍。随着治理年限的增加,芒萁新鲜羽叶的 N 含量呈现波动增加的趋势,CK2 的芒萁 N 含量最高,其中治理 2 年与 CK2 的 N 含量分别比 CK1 的高 34.6% 和 53.1% ,而枯羽叶除 CK2 的 N 含量较高外,其它样地之间没有显著差异。CK2 的叶柄和根茎的 N 含量也明显较高($p < 0.05$),而其它样地之间无明显差异,枯死叶柄 N 含量各样地之间也没有显著差异($p > 0.05$)。CK1 的芒萁新鲜羽叶和叶柄 P 含量显著较低($p < 0.05$),而其它样地之间没有显著差异;而芒萁枯羽叶和枯叶柄的 P 含量最高值均出现在 CK2,显著高于其他治理年限($p < 0.05$)。CK2 芒萁根茎 P 含量显著高于 CK1 和治理 33 年的芒萁根茎 P 含量($p < 0.05$),其余样地没有显著差异。



2.2 植被恢复过程中芒萁的 N:P 化学计量特征

在芒萁羽叶、枯羽叶、枯叶柄和根茎的 N:P 最大值均出现在 CK1,恢复治理后芒萁 N:P 均有所降低。芒萁羽叶、叶柄和根茎 N:P 值变化范围分别为 $(18.63 \pm 3.89) \sim (27.44 \pm 2.70)$ 、 $(14.95 \pm 2.23) \sim (25.64 \pm 5.47)$ 和 $(14.98 \pm 1.61) \sim (27.26 \pm 4.06)$ (表 3)。CK1 芒萁羽叶的 N:P 显著高于治理 13 年和 33 年的,其它样地之间没有显著差异,而枯羽叶的 N:P 仅 CK1 与治理 2 年的没有显著差异,且二者显著高于其它样地;CK1 芒萁叶柄的 N:P 显著高于治理 2 年的,其余样地之间没有差异,而 CK1 枯羽叶的 N:P 则显著高于治理 33 年和 CK2 的,其余样地之间没有差异;芒萁根茎的 N:P 在 CK1、30 年、33

年显著高于 2 年、13 年和 CK2 ($p < 0.05$)。

2.3 芒萁地上、地下各部位 N、P 及 N:P 的相关性

由表 4 可知,芒萁叶柄 N、P 含量与根茎均呈现显著正相关($p < 0.05$),羽叶 N 含量与根茎 N 含量极显著正相关($p < 0.01$),羽叶与根茎 P 含量和 N:P 比呈现正相关但不显著($p > 0.05$)。叶柄与根茎的 N:P 之间呈现负相关($p > 0.05$)。芒萁羽叶的 N 含量变异系数最小,叶柄、根茎与马尾松叶片 N 含量变异系数相近;根茎 P 含量变异系数最大,马尾松叶片 P 含量变异系数最小(表 5)。芒萁羽叶和根茎与马尾松叶片 N 元素的内稳性指数均大于 P 元素,芒萁叶柄 N 元素的内稳性指数却小于 P 元素,芒萁根茎的 N、P 元素内稳性指数均大于羽叶(表 5)。

表3 不同恢复年限芒萁各器官 N:P 特征

恢复年限/a	羽叶	枯羽叶	叶柄	枯叶柄	根茎
CK1	27.44 ± 2.70a	40.05 ± 4.23a	25.64 ± 5.47a	38.40 ± 6.01a	27.26 ± 4.06a
2	23.95 ± 7.21ab	34.28 ± 2.30a	14.95 ± 2.23b	36.83 ± 9.29ab	16.91 ± 1.08b
13	18.63 ± 3.89b	24.90 ± 1.92b	22.16 ± 5.91ab	31.28 ± 1.46ab	14.98 ± 1.61b
30	23.97 ± 2.71ab	25.40 ± 3.29b	18.71 ± 2.13ab	30.11 ± 7.11ab	22.55 ± 5.45a
33	20.16 ± 2.59b	25.04 ± 2.38b	19.03 ± 2.80ab	27.66 ± 3.66b	20.26 ± 2.57ab
CK2	25.15 ± 4.14ab	23.32 ± 14.45b	20.79 ± 3.78ab	23.58 ± 5.18b	15.33 ± 1.37b

注:字母的不同表示存在显著性差异($p < 0.05$)。

表4 芒萁各器官 N、P 化学计量相关系数

项目	羽叶 N	叶柄 N	羽叶 P	叶柄 P	羽叶 N:P	叶柄 N:P
根茎 N	0.696**	0.521*	-	-	-	-
根茎 P	-	-	0.405	0.445*	-	-
根茎 N:P	-	-	-	-	0.158	-0.173

注: ** 表示极显著相关($p < 0.01$); * 表示显著相关($p < 0.05$)。

表5 芒萁各器官 N、P、N:P 化学计量变异系数及内稳性指数

项目	变异系数/%			内稳性指数 H	
	N	P	N:P	N	P
羽叶	18	26	24	9.9	4.7
叶柄	21	31	27	6.4	11.4
根茎	21	38	26	12.1	7.6
马尾松叶	22	19	12	7.6	3.9

2.4 芒萁 N、P 含量及化学计量比与土壤 N、P 关系

通过回归分析发现,芒萁叶柄、枯叶柄和根茎的 N 含量与土壤 N 含量有显著的相关性($p < 0.05$),其中叶柄的 N 含量与土壤 N 含量呈极显著相关($p < 0.01$),枯叶柄 P 含量与土壤 P 含量呈显著相关($p < 0.05$),而芒萁鲜羽叶与枯羽叶的 N、P 含量则与土壤 N、P 含量无明显的相关性($p > 0.05$)。芒萁的干枯部分(枯羽叶与枯叶柄)的 N、P 及 N:P 与土壤 N、P 及 N:P 均呈现显著相关关系,特别是枯叶柄和枯羽叶的 P 含量与土壤 N:P 呈现极显著相关($p < 0.01$);芒萁活体器官 N 含量与土壤 N:P 呈现极显著相关($p < 0.01$)。在芒萁各器官中,仅有枯叶柄的 N、P 和 N:P 与土壤 N、P 和 N:P 三者间均存在显著的相关关系,因此建立芒萁枯叶柄与土壤间的回归方程:N 含量间回归方程为 $y = 1.1333x^2 - 0.9782x + 3.0164$ ($R^2 = 0.9321$);P 含量间回归方程为 $y = 0.0579e^{5.9624x}$ ($R^2 = 0.5688$);N:P 间回归方程为 $y = 48.095e^{-0.0614x}$ ($R^2 = 0.7238$)。

3 讨论

3.1 退化红壤恢复过程中芒萁 N、P 含量的变化

退化红壤区马尾松林林下芒萁 N、P 的平均含

量低于我国东部南北样带蕨类植物叶片平均水平(N、P 的平均含量分别为 $11.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $1.54 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[15],植物体中的化学元素主要来源于土壤,其含量高低与土壤中的含量密切相关。本研究中,芒萁的 N 和 P 含量均在恢复过程中呈现增加的趋势,土壤 N、P 含量也呈现相似的趋势(图 1 和表 2)。芒萁叶柄和根茎的 N 含量与土壤的 N 含量和 N:P 之间存在显著的相关关系(表 6),这表明二者之间存在密切的关系。凋落物归还还是退化红壤中 N 素和 P 素的主要来源,尽管岩石风化是土壤 P 素的一个重要来源,但风化是一个漫长而稳定的过程。在治理初期,由于肥料的使用因而直接增加了土壤内植物可直接吸收的 N、P 含量,导致芒萁群落的 N、P 元素的增加;在治理中期,马尾松与芒萁仍为优势种群,马尾松的林木密度与芒萁覆盖度均有较大程度的增加,植物生长所需的养分不断增加,供需矛盾比较突出。而在后期,群落结构与功能趋于完整,凋落物产量明显高于中期,丰富土壤微生物有助于凋落物的分解,芒萁与土壤 N、P 含量均最高。退化红壤恢复过程中植物与土壤的相互作用相互促进,是芒萁 N 和 P 含量与土壤 N 和 P 含量呈现显著正相关的主要原因。

植物养分含量及在各个器官间的分配既受生长地点养分有效性的制约,同时也受植物自身生长型、生理特征和生活史的影响,是环境和物种系统发育共同作用的结果^[16]。本研究中,芒萁各器官的 N、P 含量大小为:羽叶 > 根茎 > 叶柄,N、P 为植物生长所必需的大量元素,芒萁叶片和根系的生命活动较为旺盛,因此羽叶与根茎中 N、P 含量较高。有研究表明植物的不同器官间 N、P 含量以及 N:P 存在着一致的正相关关系^[17],在本实验中,芒萁地上部分(羽叶和叶柄)N 含量与地下部分(根茎)N 含量为显著正相关关系($p < 0.05$),这说明芒萁的地上和地下器官间具有较好的协同性。在退化红壤恢复过程中,随着土壤养分的增加,芒萁地上和地下器官的 N 和 P 含量亦协同增加,并与土壤 N:P 存在显著的相关

关系(表 6),能较好的反应土壤养分状况,并且 N、P 之间的正相关关系体现了芒萁体内两种营养元素变化的相对一致性,这是演替群落能够稳定生长发育的保障,也是种群的最基本特征之一^[18]。退化红壤区马尾松常与芒萁伴生,恢复过程中对土壤 N 和 P

元素的竞争将影响对土壤养分的利用效率。马尾松叶的 N 含量的变异系数与芒萁的接近,而 P 含量和 N:P 的变异系数却小于芒萁(见表 5),说明芒萁适应低 P 环境的能力更强,具有更宽范围的 P 含量和 N:P。

表 6 芒萁各部位 N、P 及 N:P 与土壤 N、P 及 N:P 线性回归分析

项目	土壤 N		土壤 P		土壤 N:P		
	P 值	r ²	P 值	r ²	P 值	r ²	
枯羽叶	N	0.098	0.172	-	-	0.001 **	0.532
	P	-	-	0.05	0.232	0.000 **	0.585
	N:P	-	-	-	-	0.015 *	0.335
枯叶柄	N	0.027 *	0.287	-	-	0.013 *	0.345
	P	-	-	0.023 *	0.300	0.000 **	0.590
	N:P	-	-	-	-	0.046 *	0.240
羽叶	N	0.081	0.189	-	-	0.008 **	0.381
	P	-	-	0.255	0.086	0.077	0.194
	N:P	-	-	-	-	0.791	0.005
叶柄	N	0.000 **	0.591	-	-	0.003 **	0.451
	P	-	-	0.404	0.047	0.009 **	0.373
	N:P	-	-	-	-	0.289	0.075
根茎	N	0.030 *	0.335	-	-	0.003 **	0.527
	P	-	-	0.147	0.167	0.010 *	0.434
	N:P	-	-	-	-	0.570	0.028

注: * 表示极显著相关($p < 0.01$); * 表示显著相关($p < 0.05$)。

3.2 植被恢复过程中芒萁 N:P 养分适应特征及化学计量内稳性

植物叶片的 N:P 值是陆地生态系统中限制性营养元素有效的指示器。本研究中多数样地中芒萁羽叶 N:P 比高于我国蕨类植物叶片平均水平(N:P 比为 21.94)^[15],有研究认为因 P 元素限制作用增强,将引起植物养分利用策略的改变,降低了叶片 P 含量^[19-20],这可能是研究区芒萁 N:P 比值较高的原因之一。一些研究表明^[21],当植物 N:P > 16 时,说明植物受 P 元素限制;而当 N:P < 14 时,则受 N 元素限制;本研究中,芒萁羽叶的 N:P 值均大于 16,说明芒萁群落受到 P 元素的限制作用较强;与亚热带未侵蚀红壤 P 含量(如米槠(*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata.) 次生林 0~10 cm 土壤全磷含量为 $0.15 \pm 0.04 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[22]相比,退化红壤区马尾松林 0~10 cm 土壤 P 含量显著偏低,较低的 P 含量导致芒萁可利用的 P 素营养不足,芒萁受到 P 元素的限制作用更强。与未治理的对照相比,治理后芒萁的 N:P 比呈现下降趋势,土壤 P 含量在治理中后期呈显著增加趋势,因此治理后芒萁种群受 P 的限制将会减弱。

本研究中,芒萁羽叶 N、P 和 N:P 比的内稳性指数均高于马尾松叶的内稳性指数,说明芒萁种群比马尾松种群在土壤 N 和 P 含量较低的情况下能更好调节叶片稳定的元素组成,更稳定的生长。有研究表明根和叶子是相互协调的,高的根内稳性对应着低的叶内稳性;N 的内稳性高于 P 的内稳性,N:P 的内稳性高于对应的 N 和 P 的内稳性^[23],这与本研究芒萁羽叶及根茎内稳性结果相似;但芒萁叶柄却与叶和根的研究结果相反,N 的内稳性低于 P 的内稳性,N:P 的内稳性低于 N 和 P 的内稳性。内稳性因物种、生长发育阶段、器官和元素的不同而不同,芒萁叶柄的 N、P 含量在各部位中含量最低,芒萁通过地上部分和地下部分投资和分配的相互协调和权衡,从而提高对环境的适应,叶柄作为链接部位起到支持与传输的作用,其内稳性的大小变化与其生理机制可能有着密切的联系。

3.3 芒萁 N、P 化学计量与土壤 N、P 的关系

植物的养分含量反映了土壤养分供应和植物养分需求间的动态平衡^[24]。以 Koerselman 的理论作为判断依据^[25],本研究中芒萁的生长容易受到 P 的限制,受 N 限制较弱,这可能是芒萁羽叶和枯羽叶 N

含量对土壤 N 含量无响应的原因之一。陈嘉茜等^[26]报道福建省亚热带森林林下芒萁氮含量与土壤全氮含量无显著的相关性,丁凡等^[27]报道松嫩平原草甸 3 种主要植物的叶片氮含量与土壤全氮含量均无显著的相关性,认为叶片氮含量可能更倾向于是一种物种性状,与土壤养分无关。此外,Vitousek 对比了 N、P 的施肥效应,认为叶片 N 含量被植物体控制在更窄的范围^[28]。而芒萁叶柄和枯叶柄的 N 含量与土壤 N 含量呈现显著的正相关,这与以上研究结果相反。芒萁枯叶柄的 P 含量与土壤 P 含量呈现显著的正相关,其余部分则无明显相关性;这可能是由于芒萁本身对 P 的需求不大^[29],且表型可塑性更大,允许其有更宽的 P 含量范围,对土壤 P 含量变化的响应较小。

同时,土壤 N:P 与芒萁枯叶柄 N、P 含量及 N:P 和叶柄、根茎的 N 含量及 N:P 均有显著的正相关关系,枯羽叶的 N 和 P 与土壤 N:P 有极显著正相关关系,这说明芒萁的干枯器官和根茎的养分比起新鲜羽叶与土壤养分间有更好的相关性,并且根茎的对 N 元素的内稳性与叶柄对 P 元素的内稳性较高,说明这两个器官内的元素较为稳定,与土壤 N、P 含量的相关性更为靠,因此干枯的芒萁器官、叶柄和根茎可能是比新鲜的芒萁羽叶更好的土壤养分指示器。Schreag 等^[30]在对木本植物与土壤养分有效性的研究中也发现,木本植物的茎、老叶和根的 N:P 比新叶的 N:P 能更好的反映土壤养分有效性;新鲜叶片与根系等代谢高度活跃,需要大量可供配置的 N、P 元素,养分可能转移到不同的组织类型中以维持良好的 N:P 比率,本研究中芒萁也基本遵循了同样的规律。将不同器官间养分分配形式及相应功能性状与其生存环境联系,可能为进一步研究芒萁功能多样性、养分收支以及建立生态机理模型提供依据。

4 结论

在退化红壤区,林下植被芒萁的恢复对改善土壤和环境极为重要。未治理地芒萁羽叶的 N 和 P 含量较低,治理后植被恢复过程中芒萁 N 和 P 含量增加,但芒萁的生长受 P 的限制比 N 限制更严重;与马尾松相比,芒萁的 N、P 元素内稳性更高,对于较低的土壤养分适应性更强;芒萁各器官 N、P 和 N:P 在恢复过程中呈现一致正相关关系;叶柄、根茎和枯死的芒萁器官是比新鲜的芒萁羽叶更好的土壤

养分指示器。因此,尽管芒萁具有很好的适应性,但施 P 肥是恢复芒萁覆盖和生长的重要措施。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 120.
- [2] 刘迎春, 刘琪璟, 汪宏清, 等. 芒萁生物量分布特征[J]. 生态学杂志, 2008, 27(5): 705-706.
- [3] 李小飞, 陈志彪, 陈志强, 等. 南方红壤侵蚀区芒萁生长特征及其对环境因子的响应[J]. 水土保持通报, 2013, 33(3): 33-37.
- [4] 邓恢, 林沁文, 滕华卿, 等. 强度水土流失区芒萁生长规律分析[J]. 福建林学院学报, 2004, 24(3): 262-266.
- [5] 陈建. 不同环境条件下芒萁群落生物量动态规律的研究[J]. 生态学杂志, 1991, 10(4): 18-22.
- [6] 管东生. 香港草地、芒萁、灌木群落植物养分浓度和养分利用效率[J]. 中山大学学报: 自然科学版, 1998, 37(2): 167-171.
- [7] 管东生. 香港草地、芒萁、灌木群落的 C 素动态[J]. 生态学报, 2001, 21(3): 440-445.
- [8] 汪振立, 魏正贵, 陶冶, 等. 岩石-土壤-铁芒萁系统中稀土元素的分布、迁移和累积[J]. 地质通报, 2002, 21(2): 881-889.
- [9] Agren G I. The CNP stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. Ecology, 2004(7): 85-191.
- [10] Wassen M J, Olde Venterink H G M, Swart Eevalyne O A M. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems[J]. Journal of Vegetation Science, 1995, 6(1): 5-16.
- [11] Harpole S W, Ngai J T, Cleland E E, et al. Nutrient co-limitation of primary producer communities[J]. Ecology Letters, 2011, 14(9): 852-862.
- [12] Richardson S J, Allen R B, Docherty J E. Shifts in leaf N:P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest[J]. Functional Ecology, 2008, 22(4): 738-745.
- [13] 平川, 王传宽, 全奎奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(8): 1965-1974.
- [14] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2658-2665.
- [15] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. 环境科学, 2007, 28(12): 2666-2668.
- [16] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428: 821-827.
- [17] Mason N W H, Richardson S J, Peltzer D A, et al. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity[J]. Journal of Ecology, 2012, 100(3): 678-689.
- [18] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 等. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23-28.
- [19] Elser J J, Dobberfuhl D, Mackay N A, et al. Organism size, life history and N:P cycle[J]. Biogeochemistry, 1996, 46(9): 237-252.

- [20] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, *et al.* Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. *American Naturalist*, 2006, 168(4): E103 – E122.
- [21] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio; a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441 – 1450.
- [22] 吴波波, 郭建芬, 吴君君, 等. 采伐剩余物对林地表层土壤生化特性和酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(7): 1645 – 1653.
- [23] 庾 强. 内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2009.
- [24] 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.
- [25] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio; a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441 – 1450.
- [26] 陈嘉茜, 张玲玲, 李 炯, 等. 蕨类植物碳氮磷化学计量特征及其与土壤养分的关系[J]. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22(6): 567 – 575.
- [27] 丁 凡, 廉培勇, 曾德慧. 松嫩平原草甸三种植物叶片 N、P 化学计量特征及其与土壤 N、P 浓度的关系[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(1): 77 – 81.
- [28] Vitousek P M. Foliar and litter nutrients, nutrient resorption and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* [J]. *Ecosystems*, 1998, 1(4): 401 – 407.
- [29] 陈 建, 钟章成. 芒萁群落中营养元素的循环特点[J]. *生态学报*, 1991, 11(4): 299 – 306.
- [30] 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.

(责任编辑: 彭南轩)