

立地条件和林龄对四川马尾松林 C、N、P 化学计量特征的影响

宋思梦¹ 周扬¹ 张健^{2, 31}

(1. 四川民族学院农学院, 横断山区生态修复与特色产业培育研究中心,

四川 康定 626001; 2. 四川农业大学生态林业研究所,

华西雨屏区生态环境监测站, 四川 成都 611130;

3. 四川省林业生态工程重点实验室, 长江上游生态安全

协同创新中心, 四川 成都 611130)

【摘要】: 为揭示立地类型和林龄对四川省马尾松林生态化学计量特征的影响, 以丘陵、山地 2 个立地类型小区的 4 个立地类型组、6 个立地类型亚组和 15 个立地类型中不同林龄马尾松人工林为研究对象, 分析了各立地类型与林龄内马尾松针叶 C、N、P 含量及计量比。结果表明: 四川省马尾松针叶平均 C、N 和 P 含量分别为 524.34 ± 29.09 、 10.28 ± 0.51 和 0.99 ± 0.18 g/kg, C:N、C:P 和 N:P 分别为 51.08 ± 3.68 、 543.90 ± 97.40 和 10.73 ± 2.24 , 且其均受立地类型与林龄的显著影响 ($P < 0.05$)。同一林龄中, 针叶 C:N、C:P 和 N:P 在丘陵高于山地; C 含量、C:N 和 C:P 均在砂质黄壤、丘陵坡下部、山地 600~1000 海拔 $15^\circ \sim 35^\circ$ 的阳坡中较高。四川省马尾松人工林适宜的立地类型为丘陵砂质黄壤坡下部及山地砂质黄壤 600~1000m 海拔 $15^\circ \sim 35^\circ$ 的阳坡, 其针叶 C 储存能力和 N、P 养分利用效率较高。同一立地类型内, 与针叶 N、P 含量变化趋势相反, 马尾松针叶 C 含量与计量比自幼龄林至近熟林期逐渐下降, 可能受 N 限制, 自近熟林至成熟林期逐渐升高, 可能受 P 限制。

【关键词】: 马尾松人工林 立地 针叶 生态化学计量特征 林龄

【中图分类号】: S718.5 **【文献标识码】:** A **【文章编号】:** 1004-8227(2021)09-2138-16

生态化学计量学结合生态学与化学计量学基本原理, 为探索多重化学元素及其比例关系随生物/非生物环境耦合共变规律提

作者简介: 宋思梦(1993~), 女, 助教, 主要研究方向为森林培育、植物资源. E-mail: 1026668404@qq.com
张健, E-mail: sicauzhangjian@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370628); 国家科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 四川省科技支撑计划项目(12ZC0017); 四川省科技厅应用基础项目(2012JY0047); 四川省教育厅科技创新团队计划项目(11TD006); 四川民族学院自办科研项目(XYZB2016ZB, XYZB2003ZA)

供了综合研究方法^[1],反映了有机体对体内 C、N、P 元素适应外界生境异质性的调节与平衡^[2,3]。C 是构成植物体干物质最重要元素, N 和 P 则是组成遗传物质与各种蛋白质不可或缺的关键因子^[4], 有机体与气候、地形等复杂的反馈关系又调控着植物 C:N:P 的特征^[1]。立地类型是在一定空间范围内体现地质地貌、气候水文、土壤微环境等立地因子的综合体^[5], 相同立地条件拥有相近的资源环境, 可采用相似的抚育手段及养分诊断方式经营管理^[6]。不同立地往往受光热水温及土壤养分差异影响形成特定生境状况, 如海拔升高会抑制土壤微生物活性及有机质矿化分解能力^[7], 坡位因雨水冲刷效果不同会影响土壤养分流失与聚积水平^[8], 坡向则直接对光照水分再分配从而调控山地植物群落构成与发育^[9]。这些都将通过外部资源供应与营养元素有效性改变, 进一步对植物适应策略产生影响^[10], 势必导致其参与养分循环的 C、N、P 代谢途径随之改变^[3,4,8]。开展同一植物种在不同立地类型中 C、N、P 生态化学计量特征分布格局的研究, 对指导人们宜林地筛选、苗木培育及林分养分管理等方面具有重要的理论与实践意义。

马尾松(*Pinus massoniana*)是我国长江流域各省重要的荒山绿化树种^[11,12], 生长速度快、适应性强、可改善林地小气候, 目前马尾松人工林在四川省面积已达 95.21 万 hm^2 ^[13], 但仍存在着诸如树种-立地不相适应^[11]、地力衰退^[12,13]与生产力下降^[14]等亟待解决的生态安全问题。改良立地条件、提高土壤肥力是改造马尾松低效人工林和提高养分利用效率的关键途径^[13], 而利用生态化学计量学的理论, 通过马尾松 C、N、P 元素比例分布格局反映其对环境响应及适应性^[12], 则是揭示马尾松与不同立地资源间养分“需求-供应”错配关系的主要手段和开展人工林林地养分管理的重要前提^[3]。然而, 前人对马尾松人工林的研究主要包括混交林效益^[15]、林下物种多样性^[16]及病虫害防治^[6]等方面, 对养分的研究多集中于土壤持水性^[13]和凋落物分解^[15]等方面, 有关不同立地类型中马尾松针叶生态化学计量特征的研究相对较少。四川是中国大陆地势第一级阶梯青藏高原与第二级阶梯长江中下游平原的过渡地带^[17], 多元化的地貌、土壤类型及微地形^[18~20]可能对马尾松 C、N、P 元素的分布格局产生重要影响。综上, 本研究通过对四川省马尾松人工林针叶化学计量特征的测定分析, 拟回答以下科学问题: (1) 立地对马尾松人工林 C、N、P 含量及比值的影响; (2) 筛选化学计量策略最佳的立地类型; (3) 林龄对马尾松化学计量特征的影响。研究结果为长江中上游马尾松人工林林地改良与养分管理提供参考。

1 研究区域与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川盆地马尾松人工林集中分布区域, 介于 $28^{\circ} 11' \text{N} \sim 31^{\circ} 49' \text{N}$, $102^{\circ} 49' \text{E} \sim 105^{\circ} 15' \text{E}$ 之间, 海拔 644~1257m, 属亚热带湿润季风气候。盆北、盆南、盆中及盆西年均降雨量分别为 800~1000、1000~1100、900~950 及 1730~1800mm, 年均日照数分别为 1300~1400、1150~1200、1000~1300 及 1020~1100h, 年均温分别为 $16^{\circ}\text{C} \sim 17^{\circ}\text{C}$ 、 $17^{\circ}\text{C} \sim 18^{\circ}\text{C}$ 、 $15^{\circ}\text{C} \sim 16^{\circ}\text{C}$ 及 $15^{\circ}\text{C} \sim 17^{\circ}\text{C}$, 年无霜期分别为 220~260、320~350、270~290 及 345~356d。地貌主要为山地丘陵, 地形多为浅-中-深丘和浅切割中低山。土壤呈微酸性($\text{pH} 5.2 \sim 6.4$), 以砂质黄壤、粘质黄壤及砂质紫色土为主。该区原生植被类型有常绿针叶林/阔叶林、针阔混交林、毛竹林及草地等, 自 20 世纪 60 年代以来又大面积栽培了马尾松、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)及巨桉(*Eucalyptus grandis*)等人工林。马尾松人工林林分结构单一, 林下层零星分布着枹栎(*Quercus serrata*)、铁仔(*Myrsine africana*)及梨叶悬钩子(*Rubus spirifolius*)等灌木; 芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)和淡竹叶(*Lophatherum gracile*)等草本。

1.2 样地设置与野外调查

本实验于 2015~2016 年在整合四川省森林资源连续清查结果和全省 201 个县(局)森林资源二类调查资料(2014 年)基础上进行样线路查, 根据预调查结果和当地林业部门提供的数据库, 充分考虑全省各区马尾松人工林分布面积和蓄积比重, 在主要分布区(蒲江、仁寿、富顺、高县、江油、名山、洪雅及雨城)国营林场内按照典型选择与空间替代时间的方法, 选择不同立地类型、不同林龄(幼龄林-中龄林-近熟林-成熟林)马尾松人工林为研究对象, 共设置 $20\text{m} \times 20\text{m}$ 的标准样地 65 个(地形破碎区设置 $15\text{m} \times 20\text{m}$ 样地)。为遵循“代表性、均一性、连续性”的采样原则, 所选样地内林分结构与后期抚育措施相似、林木分布均匀(株行距 $2\text{m} \times 3\text{m}$ 或 $2.5\text{m} \times 2.5\text{m}$)、马尾松为其绝对优势种, 样地间空间距离 $\geq 100\text{m}$ 。采用树木生长锥(Haglof C0500, Switzerland)

测定林龄并查阅林分经营档案予以验证, 利用 GPS (Q star 5, USA) 与地质罗盘仪 (DQL-8, China) 测定标准地经纬度、海拔、坡向、坡度等, 同时测算林分密度、树高与胸径等信息。马尾松人工林林龄划分依据主要为国家林业局 2014 年发布的《国家森林资源连续清查技术规定》中定义, 南部马尾松人工林幼龄林≤10 年, 中龄林 11~20 年, 近熟林 21~30 年, 成熟林 31~50 年。

1.3 样品采集与测定

基于每木调查数据, 在 65 个标准样地中各筛选 5 株健壮优良的标准木, 用高枝剪采集每株标准木树冠东南西北 4 个方位及上中下 3 个部位健康成熟的当年生针叶 (不少于 10g), 利用四分法取其中部分装入牛皮纸袋并做好标记。按照 S 型路线挖取典型剖面 3 个 (其中 1 个取样点位于标准地中心位置), 记录其土壤层次与厚度。在同一标准样地内用土钻 (内径 5cm) 在向下 10 与 20cm 处取土样, 各重复 2 次, 利用四分法取其中部分装入自封袋并做好标记。同时, 用 100cm³ 环刀分别在 0~10、10~20cm 层取原状土。将针叶用蒸馏水冲洗表面杂物, 于 105℃ 杀青 30min、85℃ 烘干至恒质量, 经高速粉碎机粉碎后过 100 目筛备用。针叶 C 含量采用重铬酸钾容量法 (GB7657-87) 测定; N、P 含量经 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后分别采用凯氏定氮法 (LY/T1269-1999) 及钼锑抗比色法 (LY/T1270-1999) 测定。将土样放置于室内平铺摊开待其自然风干至恒质量, 剔除其中动植物残体和碎石块等杂质, 研磨后过 100 目筛备用。土壤容重、pH 值及水分物理性质分别采用烘干法、电位法与环刀法测定; 土壤 C、N、P、K 含量分别采用重铬酸钾氧化-外加加热法、H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后凯氏定氮法、H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后钼锑抗比色法、碱熔-火焰光度法测定^[21]。

1.4 马尾松人工林立地类型划分

结合四川省马尾松野外实际生长状况和立地调查资料, 仅在本文中将坡度分级: 缓坡<15°、陡坡 15°~35°; 将山地海拔分级: 中低海拔 600~1000m、高海拔 1000~1400m; 将坡位和坡向等定性因子赋值转为定量因子。采用综合多因素和主导因素相结合且兼备科学性与简明性的立地逐级划分原则^[6,20], 在分析调查结果并充分考虑影响马尾松生长的关键因子基础上, 首先将研究区 65 个标准样地按主导水热分配的地貌因子划分出丘陵和山地 2 个立地类型小区; 其次在丘陵和山地小区中进行因子相似性测度 (R 型) 以降维排除多重共线性影响 (表 1), 根据各样本主导因子值和马尾松生长状况采用离差平方和方法为类间距离、选择具有生产实用性的离差平方和值 5 作为立地类型划分的阈值, 对各标准样地系统聚类并绘制树状图 (图 1), 然后按对立地质量有关键作用的土壤类型因子将丘陵小区划分出砂质黄壤和粘质黄壤 2 个立地类型组, 将山地小区划分出砂质黄壤和砂质紫色土 2 个立地类型组; 其中山地小区还需按对水热和光照条件再分配有重要影响的坡向和坡度因子将砂质黄壤组划分出阳缓坡、阳陡坡、阴缓坡、阴陡坡 4 个立地类型亚组, 将砂质紫色土组划分出阳缓坡、阳陡坡 2 个立地类型亚组; 最后, 在丘陵小区因丘陵低矮较平缓, 海拔与坡向影响较小, 故 2 个组内需选择坡位因子各划分出坡下部、坡中上部、坡顶台地共 6 个立地类型, 在山地小区各亚组内需选择影响温湿度与物种多样性的海拔因子来划分中低海拔、高海拔立地类型, 山地小区各亚组共可划分出 9 个立地类型 (表 2)。事后结合野外经验与单因素方差分析 (one-wayANOVA) 检验分类合理性, 结果显示新聚类变量 sig 值均达到显著水平, 分类有效。

表 1 马尾松人工林立地类型小区变量聚类相似性矩阵

变量	丘陵小区						
	SP	STH	BD	STC	STN	STP	STK
Alt	/						
SP	1	0.588*	-0.412	0.629*	-0.697**	-0.518*	-0.375
STH	0.588*	1	-0.853**	0.910**	0.576*	-0.634*	-0.870**
BD	-0.412	-0.853**	1	-0.886**	-0.192	0.236	0.279

STC	0.629*	0.910**	-0.886**	1	0.404	-0.407	-0.710**
STN	-0.697**	0.576*	-0.192	0.404	1	-0.666**	0.039
STP	-0.518*	-0.634*	0.236	-0.407	-0.666**	1	0.907**
STK	-0.375	-0.870**	0.279	-0.710**	0.039	0.907**	1
变量	山地小区						
	Alt	STH	BD	STC	STN	STP	STK
Alt	/						
SP	1	0.588*	-0.412	0.629*	-0.697**	-0.518*	-0.375
STH	-0.743**	1	-0.731**	0.594*	0.421	-0.635*	-0.729**
BD	0.624*	-0.731**	1	0.506	0.32	-0.565	-0.438
STC	0.715**	0.594*	0.506	1	0.697*	-0.936**	-0.335
STN	-0.639*	0.421	0.32	0.697*	1	-0.679*	-0.533
STP	-0.710**	-0.635*	-0.565	-0.936**	-0.679*	1	0.979**
STK	0.041	-0.729**	-0.438	-0.335	-0.533	0.979**	1

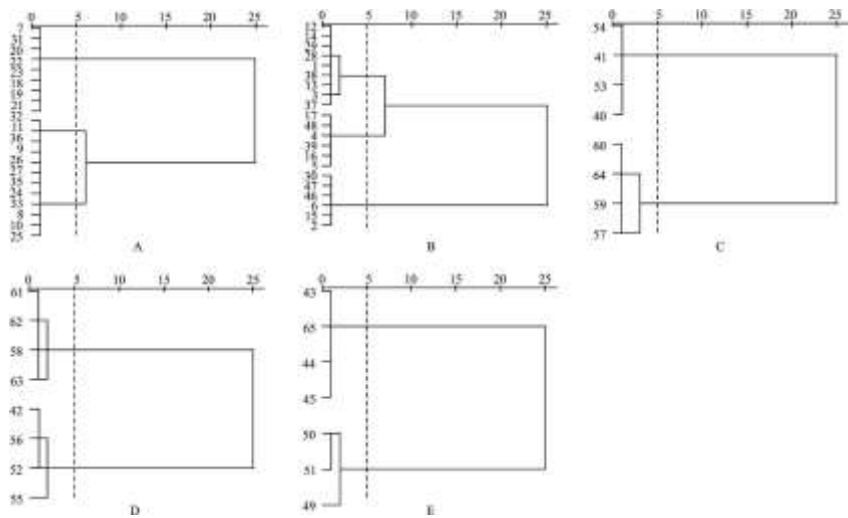


图 1 四川马尾松人工林立地聚类分析树状图

注：A, 丘陵小区砂质黄壤组；B, 丘陵小区粘质黄壤组；C, 山地小区砂质黄壤组阳缓坡亚组；D, 山地小区砂质黄壤组阳陡坡亚组；E, 山地小区砂质黄壤组阴陡坡亚组. 各小图内横向数字 0~25 为离差平方和；纵向数字 1~65 为聚类变量，分别代表 1~65 号样地.

表 2 马尾松人工林立地类型划分结果 (均值±标准误)

立地 类型 小区	立地 类型 组	立地 类型 亚组	立地 类型	土壤理化性质					
				土层厚度 (cm)	容重 (g/cm)	土壤全碳 (g/kg)	土壤全氮 (g/kg)	土壤全磷 (mg/kg)	土壤全钾 (g/kg)
丘陵 小区 I	砂质 黄壤 组 1		坡下 部类 型 a	86.33±4.66	1.43±0.01	25.12±0.74	1.08±0.05	440.28±7.48	14.97±0.37
			坡中 上部 类型 b	27.50±1.23	1.61±0.02	18.89±0.56	0.76±0.04	571.48±7.31	21.68±0.14
			坡顶 台地 类型 c	45.33±5.32	1.52±0.01	22.56±0.87	1.54±0.01	508.38±3.85	17.00±0.58
	粘质 黄壤 组 2		坡下 部类 型 d	83.33±2.96	1.41±0.02	28.09±1.11	1.49±0.06	538.51±12.50	18.09±0.39
			坡中 上部 类型 e	23.83±3.71	1.56±0.01	20.81±0.97	1.12±0.09	627.82±5.16	24.54±0.96
			坡顶 台地 类型 f	37.17±3.43	1.47±0.01	21.87±1.34	1.78±0.05	579.36±10.98	21.38±1.10
山地 小区 II	砂质 黄壤 组 3	阳缓 坡亚 组 A	中低 海拔 类型 g	76.00±5.89	1.47±0.03	25.06±0.23	1.17±0.11	454.37±17.17	16.13±0.92
			高海 拔类 型 h	53.50±2.38	1.53±0.03	23.58±0.76	1.46±0.05	507.41±5.66	19.67±0.58
		阳陡 坡亚 组 B	中低 海拔 类型 i	56.50±1.73	1.51±0.02	24.11±0.86	1.58±0.05	499.35±11.22	17.77±1.17
			高海 拔类 型 j	22.50±1.73	1.57±0.02	17.45±1.51	0.85±0.05	553.89±12.61	22.15±0.84
		阴缓	中低	73.00±2.65	1.46±0.01	24.68±0.18	1.09±0.05	456.65±2.12	16.20±0.07

		坡亚组 C	海拔类型 k						
		阴陡坡亚组 D	中低海拔类型 l	44.25±3.86	1.54±0.01	22.00±0.69	1.57±0.06	515.78±2.46	19.72±1.19
			高海拔类型 m	28.33±0.58	1.59±0.03	20.17±0.54	0.88±0.13	533.47±3.92	22.08±0.54
	砂质紫色土组 4	阳缓坡亚组 E	中低海拔类型 n	34.33±2.52	1.37±0.02	11.22±0.66	0.74±0.01	653.35±21.21	26.64±0.47
		阳陡坡亚组 F	中低海拔类型 o	28.00±1.00	1.37±0.01	13.41±0.43	0.69±0.03	717.90±10.71	28.94±0.36

1.5 数据处理与统计分析

马尾松针叶 C、N、P 含量以单位质量的养分含量(g/kg)表示。针叶 C、N、P、C:N、C:P、N:P 均通过 One-Sample Kolmogorov-Smirnov 做正态分布检验(P>0.05)。计算各立地类型与林龄序列中针叶生态化学计量特征的均值(mean)与标准误(SE),利用单因素方差分析检验组间差异显著性(显著水平 α=0.05,极显著水平 α=0.01)。采用双因素方差分析(two-wayANOVA)检验立地类型与林龄对针叶化学计量值的交互性影响,并采用 LSD 法与 Duncan 法多重比较。针叶 C、N、P、C:N、C:P、N:P 与 13 个立地因子及林龄的关系运用冗余分析,所有数据经 log 转化后首先在 PCA 中筛选主导因子,此后由 DCA 结果进一步选择 RDA 排序,使用 Monte Carlo 检验变量显著性,并剔除膨胀因子高的解释变量。所有数据均通过 Excel2010 整理,SPSS25.0 统计,Origin9.5 绘图,Canoco4.5 进行 PCA、DCA、RDA 分析。

2 结果

2.1 不同立地类型及林龄马尾松针叶 C、N、P 含量比较

由表 3 可知四川省马尾松人工林针叶 C、N、P 含量均受立地类型、林龄及二者交互作用的极显著影响(P<0.01),其范围分别为 485.34~559.88、9.83~10.71、0.60~1.11g/kg(表 4)。不同立地类型小区间相比较,成熟林针叶 C 含量在山地显著高于丘陵;中龄林与成熟林针叶 N 含量在山地显著高于丘陵,近熟林为山地显著低于丘陵;除近熟林外,其余林龄针叶 P 含量在山地显著高于丘陵,N、P 含量总体呈山地高于丘陵的趋势。不同立地类型组(亚组)间相比较,各林龄针叶 C 含量在 1、3 组显著高于 2、4 组且 4 组最低(图 2A),亚组间高低顺序为 A、B>C、D>E、F(图 2B),组(亚组)间针叶 N、P 含量与 C 含量积累趋势相反,表明马尾松针叶 C 积累量在砂质黄壤组中更高,且在山地砂质黄壤组中又为阳坡高于阴坡亚组、陡坡略高于缓坡亚组,叶 N、P 积累量反之。不同立地类型间相比较,各林龄针叶 C 含量均在 i、a、g 类型中较高;近熟林针叶 N、P 含量均在 l 和 i 类型中较高,其余林龄 N 和 P 含量分别在 m、o、f 和 n、e、m 类型中较高,表明马尾松针叶高 C 积累量集中出现在丘陵各组坡下部及山地各亚组的中低海拔(600~1000m),N、P 反之(表 5)。各立地内马尾松 C 含量随林龄增大以先迅速降低后平稳上升的“V”型波动变化,近熟林有最低值;N、P 含量整体呈先升后降的倒“V”型波动变化,近熟林有高峰值。

表 3 立地类型和林龄对马尾松人工林 C、N、P 含量及计量特征的影响(F 值)

变量	C	N	P	C : N	C : P	N : P
立地类型	94.206**	31.230**	57.654**	93.690**	40.620**	3.428*
林龄	17.587**	24.293**	18.533**	34.877**	66.910**	21.922**
立地类型×林龄	5.699**	9.403**	12.513**	38.949**	16.502**	2.734*

表 4 不同立地类型小区间马尾松人工林 C、N、P 含量(均值±标准误)

立地类型小区	林龄	C(g/kg)	N(g/kg)	P(g/kg)
丘陵小区 I	幼龄林	550.21±35.92Aa	10.00±0.06Da	1.01±0.11Cb
	中龄林	529.87±36.09Ba	10.27±0.13Bb	1.04±0.11Bb
	近熟林	498.10±35.99Da	10.61±0.38Aa	1.08±0.21Aa
	成熟林	521.80±13.68Cb	10.12±0.20Cb	0.60±0.22Db
	平均值	525.29±29.09a	10.26±0.26b	0.97±0.17b
	最大值	559.88	10.71	1.09
	最小值	491.78	9.83	0.60
山地小区 II	幼龄林	545.98±36.73Aa	10.01±0.58Ca	1.04±0.33Ca
	中龄林	526.33±28.19Ba	10.31±0.81Ba	1.07±0.21Ba
	近熟林	494.80±29.14Ca	10.58±0.55Ab	1.09±0.09Aa
	成熟林	532.54±34.70Ba	10.24±0.21Ba	0.63±0.10Da
	平均值	523.39±32.15a	10.30±0.75a	1.01±0.18a
	最大值	550.67	10.68	1.11
	最小值	485.34	9.88	0.62

2.2 不同立地类型及林龄马尾松针叶 C : N、C : P 及 N : P 特征比较

由表 3 可知四川省马尾松人工林针叶 C : N 与 C : P 均受立地类型、林龄及二者交互作用的极显著影响, N : P 受林龄的极显著影响、受立地类型与交互作用的显著影响(P<0.05), C : N、C : P、N : P 分别为 45.85~56.26、440.14~848.47、9.54~16.36(表 6)。不同立地类型小区间相比较, 幼龄林针叶 C : N 在丘陵显著高于山地, 成熟林反之; 幼龄林、中龄林与近熟林针叶 C : P 均在丘陵显著高于山地, 成熟林反之; 幼龄林与近熟林针叶 N : P 为丘陵显著高于山地。不同立地类型组(亚组)间相比较, 各林龄

针叶 C:N 与 C:P 均在 1、3 组显著高于 2、4 组且 4 组最低(图 3A), 亚组间高低顺序均为 B>A>C、D>E、F(图 3B); 各组间幼龄林与中龄林针叶 N:P 均在 2 组显著高于 4 组, 亚组间幼龄林 N:P 在 F 亚组显著低于其余亚组, 中龄林在 B 亚组显著高于 A、E 亚组, 近熟林在 C 亚组显著低于其余亚组。C:N 与 C:P 表征植物对 N、P 的需求利用水平, 因此马尾松 N、P 利用水平在砂质黄壤组中最高, 粘质黄壤组其次, 砂质紫色土组最低; 且在山地砂质黄壤组中又为阳陡坡亚组最高而阴缓坡亚组最低。不同立地类型间相比较, 各林龄针叶 C:N 与 C:P 均在 a、i、c、j 类型中较高; 幼龄林针叶 N:P 在 i、a、l 类型中较高, 中龄林与近熟林在 b、o、j 类型中较高, 成熟林在 d、g、c 类型中较高, 表明马尾松针叶 N、P 需求利用水平高值集中出现在丘陵坡下部与山地中低海拔(表 7)。随林龄增大, 各立地内马尾松 C:N 与 C:P 呈“V”型波动变化且近熟林有最低值, N:P 前期变幅较小, C:P 与 N:P 进入成熟林阶段均大幅上升。

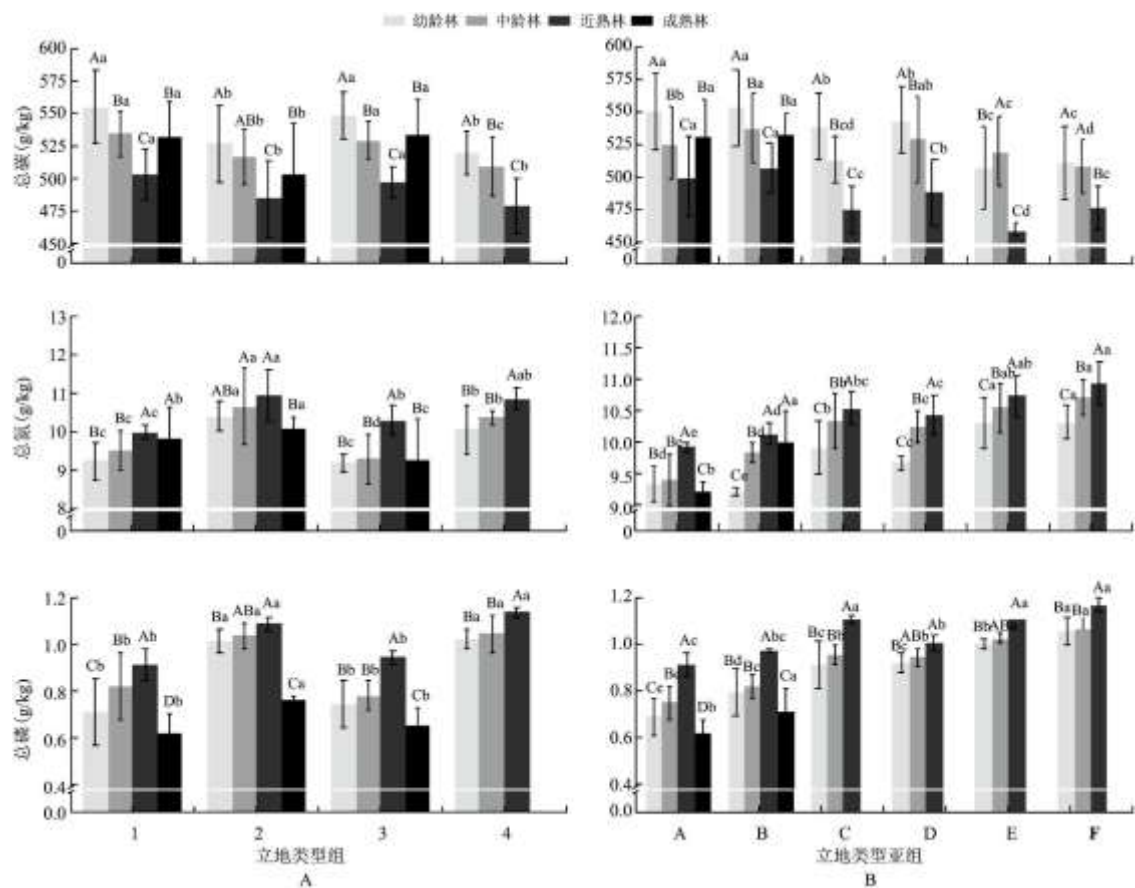


图 2 不同立地类型组及亚组间马尾松人工林 C、N、P 含量(均值±标准误)

注: 不同大写字母表示同一立地类型组/亚组不同林龄之间差异显著($P<0.05$), 不同小写字母表示同一林龄不同立地类型组/亚组之间差异显著($P<0.05$), 立地类型组/亚组代码见表 2。(下同)。

表 5 不同立地类型间马尾松人工林 C、N、P 含量(均值±标准误)

立地类型	林龄	C (g/kg)	N (g/kg)	P (g/kg)
a	YS	558.99±32.25	10.00±1.19	1.01±0.08
	HMS	538.38±18.70	10.08±0.72	1.03±0.10

	NMS	508.82 ± 44.69	10.54 ± 1.22	1.08 ± 0.04
	MS	541.89 ± 14.69	10.27 ± 1.14	0.64 ± 0.05
b	YS	552.40 ± 17.88	10.09 ± 0.56	1.03 ± 0.10
	HMS	528.48 ± 28.91	10.32 ± 1.03	1.04 ± 0.10
	NMS	497.86 ± 41.12	10.64 ± 0.56	1.08 ± 0.06
c	YS	550.86 ± 31.00	9.92 ± 0.78	1.01 ± 0.04
	HMS	534.43 ± 33.02	10.16 ± 1.09	1.03 ± 0.03
	NMS	500.40 ± 39.32	10.57 ± 1.10	1.07 ± 0.08
	MS	521.37 ± 11.70	10.08 ± 0.57	0.62 ± 0.04
d	YS	551.45 ± 14.96	10.00 ± 1.07	1.02 ± 0.09
	HMS	529.78 ± 18.70	10.26 ± 0.72	1.04 ± 0.10
	NMS	496.58 ± 42.15	10.57 ± 0.57	1.08 ± 0.04
	MS	518.64 ± 32.73	10.31 ± 0.93	0.62 ± 0.06
e	YS	540.16 ± 20.93	9.96 ± 0.94	1.03 ± 0.04
	HMS	522.37 ± 11.30	10.37 ± 0.58	1.05 ± 0.04
	NMS	491.78 ± 33.55	10.71 ± 0.60	1.10 ± 0.02
	MS	505.29 ± 40.52	9.84 ± 0.79	0.61 ± 0.08
f	YS	546.73 ± 20.93	10.04 ± 0.94	1.02 ± 0.04
	HMS	525.31 ± 44.66	10.40 ± 0.63	1.04 ± 0.05
	NMS	493.17 ± 12.83	10.63 ± 0.94	1.09 ± 0.03
g	YS	553.76 ± 39.38	9.94 ± 0.99	1.02 ± 0.05
	HMS	534.81 ± 28.84	10.36 ± 1.08	1.03 ± 0.06
	NMS	507.03 ± 40.29	10.53 ± 0.57	1.08 ± 0.08
	MS	530.58 ± 18.41	10.25 ± 0.69	0.63 ± 0.08
h	YS	546.47 ± 11.17	10.02 ± 0.70	1.02 ± 0.09
	HMS	526.59 ± 32.56	10.32 ± 0.97	1.03 ± 0.10
	NMS	493.02 ± 22.81	10.56 ± 0.71	1.08 ± 0.10
i	YS	557.67 ± 16.44	10.03 ± 0.58	1.01 ± 0.04

	HMS	541.00±38.05	10.12±1.12	1.03±0.03
	NMS	509.09±15.48	10.53±1.03	1.07±0.06
	MS	550.41±10.34	10.46±1.20	0.64±0.09
j	YS	550.07±17.68	9.88±1.03	1.02±0.07
	HMS	534.09±13.02	10.21±1.23	1.03±0.07
	NMS	504.92±29.40	10.68±1.21	1.08±0.09
	MS	516.64±12.83	9.99±0.94	0.62±0.03
k	YS	539.37±28.46	9.94±0.73	1.02±0.07
	HMS	523.57±14.81	10.35±1.17	1.06±0.02
	NMS	485.34±33.68	10.56±0.54	1.10±0.08
l	YS	547.65±13.50	10.17±0.92	1.03±0.08
	HMS	522.45±15.01	10.30±0.59	1.04±0.05
	MS	490.93±18.54	10.59±1.19	1.09±0.08
m	YS	540.43±12.79	10.05±1.24	1.04±0.08
	HMS	516.03±37.96	10.27±1.09	1.05±0.03
	NMS	486.60±33.20	10.61±0.94	1.10±0.02
n	YS	537.03±23.85	10.03±1.14	1.03±0.07
	HMS	519.44±12.84	10.47±0.91	1.06±0.09
	NMS	489.56±11.11	10.65±0.53	1.11±0.09
o	YS	541.36±18.30	10.04±1.19	1.02±0.09
	HMS	518.50±36.42	10.43±0.70	1.05±0.08
	NMS	486.71±29.01	10.55±1.05	1.11±0.07

表 6 不同立地类型小区间马尾松人工林 C、N、P 元素计量特征(均值±标准误)

立地类型小区	林龄	C : N	C : P	N : P
丘陵小区 I	幼龄林	55.02±3.62Aa	539.53±48.59Ba	9.81±0.27Ca
	中龄林	51.61±1.13Ba	510.64±48.96Ca	9.90±0.58Ba

	近熟林	46.94±5.78Ca	459.83±57.52Da	9.80±0.35Ca
	成熟林	51.54±5.91Bb	839.34±37.54Ab	16.29±0.77Aa
	平均值	51.25±4.14a	564.42±84.24a	11.01±2.51a
	最大值	56.26	848.47	16.32
	最小值	45.92	449.05	9.69
山地小区 II	幼龄林	54.54±4.86Ab	533.59±49.25Bb	9.78±1.06Cb
	中龄林	51.04±5.21Ca	504.96±22.63Cb	9.89±0.79Ba
	近熟林	46.75±3.93Da	453.78±12.50Db	9.71±0.17Db
	成熟林	52.02±4.44Ba	846.75±68.94Aa	16.28±0.58Aa
	平均值	50.90±3.21b	532.37±110.55b	10.44±1.96b
	最大值	55.70	827.21	16.36
	最小值	45.85	440.14	9.54

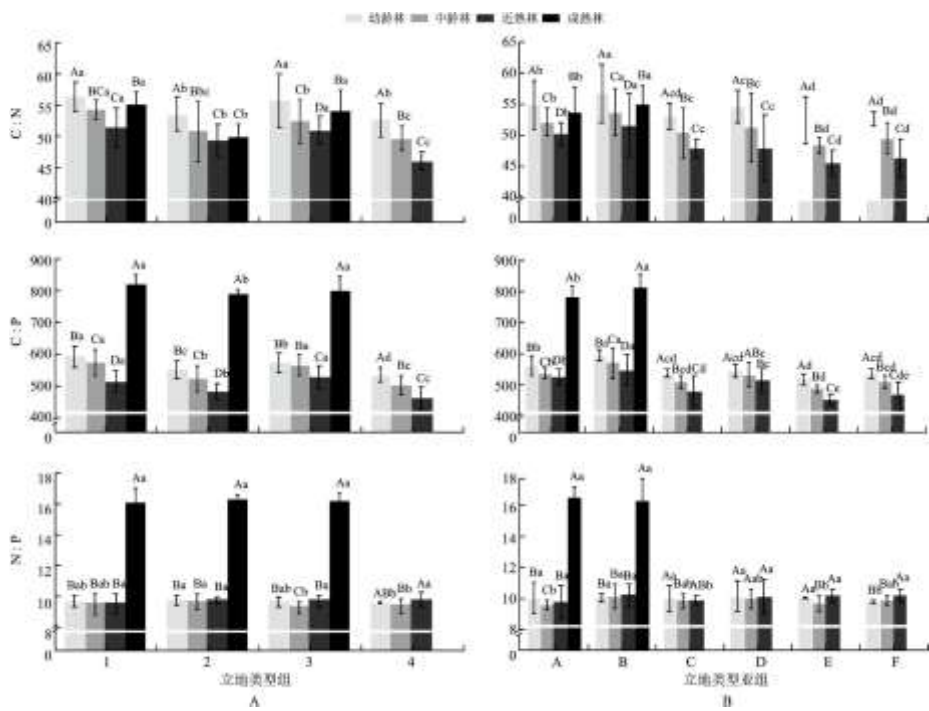


图 3 不同立地类型组及亚组间马尾松人工林 C、N、P 元素计量特征 (均值±标准误)

表 7 不同立地类型间马尾松人工林 C、N、P 元素计量特征 (均值±标准误)

立地类型	林龄	C : N	C : P	N : P
a	YS	55.92±4.73	552.43±14.34	9.88±1.19
	HMS	53.40±4.14	523.95±31.56	9.81±1.37
	NMS	48.29±1.56	470.10±18.91	9.74±1.02
	MS	52.74±2.46	848.47±10.14	16.09±1.27
b	YS	54.76±2.03	538.82±14.42	9.84±0.79
	HMS	51.22±3.41	510.16±27.18	9.96±0.92
	NMS	46.78±4.39	461.58±41.45	9.87±1.25
c	YS	55.53±1.18	544.93±15.23	9.81±1.20
	HMS	52.59±2.46	517.28±31.16	9.84±0.62
	NMS	47.33±1.76	465.74±48.71	9.84±0.52
	MS	51.73±4.74	844.31±40.10	16.32±1.16
d	YS	55.14±3.68	540.97±20.20	9.81±1.27
	HMS	51.61±4.14	509.53±31.56	9.87±1.37
	NMS	47.00±3.35	460.11±13.49	9.79±1.01
	MS	50.32±3.47	831.51±49.81	16.53±1.37
e	YS	54.25±3.22	526.60±13.99	9.71±0.83
	HMS	50.39±4.82	498.33±29.03	9.89±0.88
	NMS	45.92±1.46	449.05±44.48	9.78±1.13
	MS	51.37±4.28	833.07±16.08	16.22±1.20
f	YS	54.46±3.22	533.41±13.99	9.79±0.83
	HMS	50.51±1.42	503.65±32.31	9.97±1.03
	NMS	46.40±1.04	453.05±42.47	9.76±0.54
g	YS	55.70±3.99	543.28±21.54	9.75±1.08
	HMS	51.61±4.88	518.05±16.40	10.04±0.67
	NMS	48.16±1.46	468.29±32.26	9.72±1.37
	MS	51.75±3.40	846.45±27.86	16.36±1.31
h	YS	54.54±2.14	533.85±43.05	9.79±0.58

	HMS	51.02±2.49	509.05±37.73	9.98±1.24
	NMS	46.68±3.28	454.85±32.89	9.74±1.21
i	YS	55.60±4.01	550.27±26.68	9.90±0.76
	HMS	53.48±2.89	525.40±10.69	9.82±1.24
	NMS	48.35±4.41	474.64±20.87	9.82±0.80
	MS	52.60±2.21	857.21±30.77	16.30±0.94
j	YS	55.69±1.18	540.87±36.00	9.71±1.23
	HMS	52.33±3.28	518.72±48.67	9.91±1.14
	NMS	47.29±1.74	466.51±24.28	9.86±1.06
	MS	51.71±1.04	836.58±42.47	16.18±0.54
k	YS	54.28±3.83	529.90±28.41	9.76±0.59
	HMS	50.60±2.74	495.14±44.74	9.79±1.29
	NMS	45.95±3.42	443.14±24.20	9.64±0.88
l	YS	53.85±4.28	531.09±17.80	9.86±0.79
	HMS	50.72±2.22	500.86±45.80	9.88±0.89
	MS	46.35±1.99	450.47±28.01	9.72±1.04
m	YS	53.80±3.97	521.36±16.01	9.69±0.73
	HMS	50.23±2.43	491.01±15.08	9.77±1.13
	NMS	45.85±2.26	444.01±34.39	9.68±0.93
n	YS	53.52±4.98	522.20±17.71	9.76±0.73
	HMS	49.59±2.57	491.61±32.04	9.91±1.08
	NMS	45.98±1.40	441.99±12.58	9.61±0.90
o	YS	53.90±3.56	529.46±30.40	9.82±1.14
	HMS	49.73±1.93	494.97±41.11	9.95±1.26
	NMS	46.13±4.34	440.14±24.61	9.54±0.53

2.3 马尾松针叶 C、N、P 及 C:N、C:P、N:P 对立地因子与林龄的响应

将各立地因子与林龄对马尾松针叶 C、N、P 及 C:N、C:P、N:P 的影响进行 PCA 排序, 轴 1、2 累积贡献率达 80.40%, 轴 1

与坡位、土层厚度、土壤全 C、全 N 及林龄显著正相关，与地貌、土壤类型、坡向、坡度、海拔及土壤全 P 显著负相关；轴 2 与坡位、土层厚度、土壤全 C 及全 N 显著正相关，与地貌、土壤类型、坡向、坡度、海拔、土壤全 P 及林龄显著负相关(表 8)。剔除与轴 1、2 无显著相关性的土壤 pH、容重及全 K 因子，并以地貌、坡位因子分别代表 PCA 排序图中有极显著正相关关系的海拔、土层厚度因子，筛选剩余主因子组成 DCA 分析，4 个轴中梯度最大值(2.567)小于 3，因此选择线性模型 RDA 进一步排序。RDA 结果显示轴 1 和轴 2 共解释了 83.60%的变量，且排序图中变量因子箭头越长，表示其对马尾松针叶 C、N、P 含量及化学计量比的影响越相关。林龄、土壤类型、土壤全 C 与全 P、坡向、坡位的箭头都相对较长，表明它们对马尾松针叶化学计量特征差异性可以起到较好地解释(图 4)。

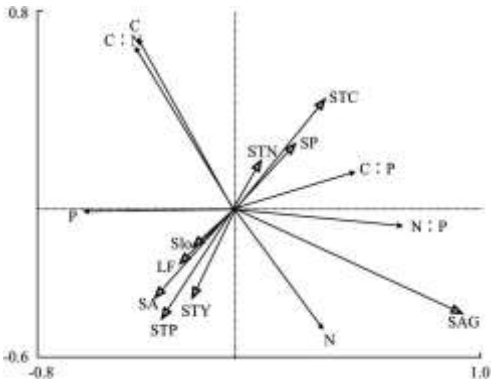


图 4 马尾松人工林 C、N、P 化学计量特征与立地因子及林龄的 RDA 二维排序图

注：C, 叶 C 含量, Total C in leaf, g/kg; N, 叶 N 含量, Total N in leaf, g/kg; P, 叶 P 含量, Total P in leaf, g/kg; C:N, 叶 C:N, C:N in leaf; C:P, 叶 C:P, C:P in leaf; N:P, 叶 N:P, N:P in leaf; LF, 地貌, Landform; STY, 土壤类型, Soil type; SP, 坡位, Slope position; SA, 坡向, Slope aspect; Slo, 坡度, Slope, °; STC, 土壤全 C, Total C in soil, g/kg; STN, 土壤全 N, Total N in soil, g/kg; STP, 土壤全 P, Total P in soil, mg/kg; SAG, 林龄, Stand age.

表 8 解释变量与排序轴的相关系数(PCA)

解释变量	排序轴	
	轴 1	轴 2
地貌	-0.3340**	-0.3126**
土壤类型	-0.2255**	-0.2398**
坡位	0.2608**	0.2244**
坡向	-0.2005*	-0.1830*
坡度	-0.1985*	-0.2009*
海拔	-0.2179*	-0.2133*
土层厚度	0.2062*	0.4413***
土壤 pH	0.1198	0.0464

土壤容重	-0.0024	0.0690
土壤全 C	0.2346**	0.2674**
土壤全 N	0.2740**	0.2618**
土壤全 P	-0.2017*	-0.1860*
土壤全 K	-0.1100	-0.1336
林龄	0.4891***	-0.8400***

3 讨论

C、N、P 是生物生长发育所需的关键因素^[1], C 含量可表征植物个体有机物合成与蓄积能力, N、P 含量可指示植物矿质养分吸收与累积能力^[2,3]。相较于我国其他针叶树种, 四川马尾松针叶平均 C 含量(524.34g/kg)略低于贵州华山松(555.45g/kg)^[22]而略高于辽宁油松(508.99g/kg)^[23], 远高于曲靖云南松(437.07g/kg)^[24]; 针叶平均 N 含量(10.28g/kg)与辽宁油松(10.11g/kg)^[23]相似, 高于贵州华山松(7.31g/kg)^[22]与山东黑松(7.72g/kg)^[25]且远高于曲靖云南松(4.63g/kg)^[24]; 针叶平均 P 含量(0.99g/kg)低于贵州华山松(1.83g/kg)^[22]但高于曲靖云南松(0.80g/kg)^[24]、山东黑松(0.64g/kg)^[25]及辽宁油松(0.63g/kg)^[23]。说明四川马尾松针叶有机化合物与 N、P 含量较高, 具有较强的 C 储存能力与矿质养分累积能力。相较于我国其他地区马尾松林, 四川马尾松针叶平均 C 含量略高于福建(497.43g/kg)^[26]、江西(493.95g/kg)^[18]及贵州(492.27g/kg)^[12]的马尾松; 针叶平均 N 含量与江西马尾松(10.75g/kg)^[18]相似, 高于福建马尾松(8.92g/kg)^[26]但低于贵州(12.17g/kg)^[12]、广西(13.64g/kg)^[14]及浙江(14.42g/kg)^[2]的马尾松; 针叶平均 P 含量与贵州马尾松(1.04g/kg)^[12]相似, 高于江西(0.80g/kg)^[18]与福建(0.46g/kg)^[26]的马尾松。一方面, 可能缘于马尾松在四川的适生区域水热条件较好, 其干物质合成水平较高; 另一方面, 针叶树种对土壤中 N 的吸收形式较单一, 而研究区处于我国华西雨屏区, 持续的高温降雨使得土壤 N 素淋溶严重^[19], 可能会影响马尾松对 N 的吸收储存^[16]。

不同环境条件中植物生态化学计量特征的差异性暗示了各环境因子与植物 C、N、P 之间的耦合关系, 体现了外部供养基础与生境异质性^[27], 更揭示了植物适应环境的养分调控机制^[28], 其中 C:N 与 C:P 可理解为 N、P 养分利用效率^[1,4], 一般比值越高则植物对 N、P 利用效率也越高^[17]。研究发现, 就立地类型小区而言, 四川省马尾松人工林针叶 C:N、C:P 及 N:P 均在丘陵显著高于山地, 表明马尾松在丘陵地区有更高的单位养分生产力。这可能是因为马尾松属于低养分依赖型的阳性喜光树种, 耐旱耐瘠, 对气候条件的要求较土壤养分更高^[2,6]。山地温差大, 降水量高于蒸发量^[8]; 而丘陵地形相对平缓, 热量丰富且湿度较小, 因此马尾松更适宜在丘陵生长发育, 这与全国马尾松树种区划的最适宜地段结果相似^[17,19]。就立地类型组而言, 与 N、P 含量相反, 马尾松针叶 C 含量、C:N 及 C:P 在丘陵及山地的砂质黄壤中显著高于丘陵粘质黄壤及山地砂质紫色土, 表明马尾松针叶在砂质黄壤中有较强的 C 积累能力与 N、P 利用效率。砂质黄壤虽养分含量不高(表 2), 但其土层较紫色土更为深厚, 透气性与透水性较粘质黄壤更好^[29,30]。空气与养分的疏通流动直接影响植物根系在穿插土壤孔隙时所承受的阻力大小^[16], 作为深根性树种的马尾松主根穿透能力较强^[18], 其输送向上的营养供给主要依靠表层分布的侧根吸收提供^[19], 粘质黄壤排水性差, 不如砂质黄壤的通透性强, 不利于马尾松根系向旁向下生长, 因此其在粘质黄壤中生长更差, N、P 利用效率更低, 表现出更严重的限制性。

就立地类型亚组而言, 马尾松针叶 C 含量、C:N 及 C:P 在山地砂质黄壤与砂质紫色土中均表现为阳坡高于阴坡、陡坡高于缓坡。坡向可分配光热资源, 阳坡比阴坡所接收的光照强度更大^[9,31], 更能满足马尾松生长的热量需求, 可提高其养分利用效率与有机物质合成速率; 坡度则会引起水分、可溶性盐分及土壤颗粒的运移^[8], 实际调查过程中四川省马尾松平缓林地(<15°)过于粘重潮湿, 水分保持过高, 透气程度较低, 而陡坡地(15°~35°)土壤排水性较好, 适宜马尾松生长与干物质积累。就立地类型而言, 马尾松针叶 C 含量、C:N 及 C:P 在丘陵地区表现为坡下部类型中最高, 在山地地区表现为中低海拔类型中最高。一方面, 外营力侵蚀导致丘陵土层及母质被破坏、搬运^[26,30], 坡中上部受剥蚀影响后较浅薄, 能供给的有机质较少, 而下垫面对岩石

碎屑的层层截留使得丘陵坡位越靠下,土层越厚(表 2),有机质含量越高,因此丘陵坡下部马尾松针叶 C 积累与 N、P 利用率较高;另一方面,随山地海拔逐渐升高,空气温度和土壤温度持续降低^[30,31],抑制了马尾松林下土壤动物微生物活性^[16,18],降低了群落养分循环速率,且高海拔山区阴寒气候条件下,针叶树种为适应“逆境”会提高木质素等比例以降低针叶光合速率和生长发育^[16,17,19],长期湿润阴凉的气候不利于马尾松干物质合成与对 N、P 的利用。此外,研究中马尾松针叶 C 与 N、P 的显著负相关关系是高等植物元素计量的普遍规律^[1,3],体现了马尾松的耐贫瘠能力及其在固 C 过程中养分利用效率的权衡策略^[26],可以吸收更少的 N、P 元素来保持较高的有机物质合成效率以度过“饥荒”时期^[3,4]。

一般来说,植物各个生长阶段受物种发育规律及环境养分供应状况等的影响^[22],其 C、N、P 含量会发生变化,C:N、C:P、N:P 也将因元素的富集/稀释效应有所调整^[12]。本研究中,随林龄增加,不同立地类型马尾松人工林针叶 C 含量、C:N、C:P 及 N:P 呈“V”型趋势先降后升,N、P 含量呈倒“V”型趋势先升后降,在近熟林有拐点。结合树种生长规律来看,马尾松幼龄林至近熟林阶段(6~30a)生长较快,植物生长速度取决于体内蛋白质与核苷酸合成强度^[1,3],因此植物蛋白与 rRNA 的增加使得针叶细胞 N、P 浓度不断上升,C:N、C:P 不断下降,生长速率假说也认为生物个体 C:N、C:P 与生长速率呈负相关关系^[4]。近熟林至成熟林阶段(30~39a),马尾松生长速度减缓,对 N、P 需求有所下降,同时针叶凋落物中较多的单宁与木质素在一定程度上抑制了凋落物分解过程,系统营养循环速率相对降低^[16,32],可获得性 N、P 的减少也导致了马尾松针叶 N、P 浓度降低而 C:N、C:P 相对升高。此外,植物叶片临界 N:P 常被作为 N 饱和及 P 缺乏的敏感性诊断指标^[3,23]。Koerselman 等^[28]经湿地植被施肥试验认为 N:P<14 表明植物生长主要受 N 限制,N:P>16 表明其主要受 P 限制,14<N:P<16 表明其不受 N、P 限制或受二者共同限制;Braakhekke^[29]经对土壤养分贫瘠的草地施肥试验后认为该阈值为 10 和 14。虽因地域、物种等影响,此临界值不唯一,但低的 N:P 能明确指示 N 的限制作用得到学者们普遍认可^[3,17]。基于此,四川省马尾松生长前期针叶 N:P 均小于 10,推测其生长可能受 N 限制,而进入成熟林阶段后针叶 N:P 大于 16,表明其生长可能转为受 P 限制,这与崔宁洁等^[32]研究结果相同,后期宜采用施肥试验辅助验证。

4 结论

立地类型与林龄显著影响四川省马尾松人工林针叶生态化学计量特征:(1)针叶 C:N 与 C:P 均在丘陵立地类型小区高于山地立地类型小区;针叶 C 含量、C:N、C:P 在各小区内均为砂质黄壤组高于粘质黄壤组与砂质紫色土组,在山地小区各组内均为阳陡坡亚组高于阴缓坡亚组且各亚组内均为中低海拔类型高于高海拔类型,在丘陵小区各组内均为坡下部类型高于其余坡位类型。(2)马尾松在丘陵砂质黄壤坡下部或山地砂质黄壤 600~1000m 海拔 15°~35° 的阳坡生长最佳,针叶有较高的 C 累积和 N、P 利用效率。(3)随林龄增加,针叶 C 含量及比值均先降后升,N、P 含量相反,在生长旺盛的幼龄林阶段可能受 N 限制更严重,生长后期可能转为受 P 限制。研究结果为长江中上游马尾松宜林地筛选及人工林养分诊断指标体系的建立提供了数据基础。

参考文献:

- [1]HE J S,LIANG W,DAN F B F,et al.Leaf nitrogen:Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J].Oecologia,2008,155(2):301-310.
- [2]庞丽,周志春,张一,等.马尾松二代无性系生长和针叶 N/P 化学计量特征[J].林业科学研究,2017,30(3):417-423.
- [3]ELSER J J,FADAN W F,KERKHOFF A J,et al.Biological stoichiometry of plant production:Metabolism,scaling and ecological response to global change [J].New Phytologist,2010,186(3):593-608.
- [4]REICH P B,OLEKSYN J.Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J].Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2004,101:11001-11006.

-
- [5] FERRIS R, PEACE A J, HUMPHREY J W, et al. Relationships between vegetation, site type and stand structure in coniferous plantations in Britain [J]. *Forest Ecology & Management*, 2000, 136(1-3):35-51.
- [6] 余济云, 曾思齐. 长江中上游地区马尾松水土保持林地分类和评价[J]. *中南林学院学报*, 1997, 17(1):19-24.
- [7] COLBURN R W, RICKMAN A J, DELEO J A. The effect of site and type of nerve injury on spinal glial activation and neuropathic pain behavior [J]. *Experimental Neurology*, 1999, 157(2):289-304.
- [8] 郝好鑫, 郭忠录, 李朝霞, 等. 红壤坡面细沟横断面形态及水动力学特性研究[J]. *长江流域资源与环境*, 2018, 27(2):363-370.
- [9] 邓元杰, 姚顺波, 侯孟阳, 等. 长江流域中上游植被 NDVI 时空变化及其地形分异效应[J]. *长江流域资源与环境*, 2020, 29(1):66-78.
- [10] HILLEBRAND H, LIESS F A. Ecological stoichiometry of indirect grazer effects on periphyton nutrient content [J]. *Oecologia*, 2008, 155(3):619-630.
- [11] DOU X, DENG Q, LI M, et al. Reforestation of *Pinus massoniana* alters soil organic carbon and nitrogen dynamics in eroded soil in south China [J]. *Ecological Engineering*, 2013, 52:154-160.
- [12] 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.
- [13] ZHANG L Y, DENG X W, LEI X D, et al. Determining stem biomass of *Pinus massoniana* L. through variations in basic density [J]. *Forestry*, 2012, 85(5):601-609.
- [14] 安宁, 贾宏炎, 谌红辉, 等. 马尾松林木养分含量特征及其与产脂量的关系[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2019, 47(7):87-93.
- [15] MO J, FANG H, ZHU W, et al. Decomposition responses of pine (*Pinus massoniana*) needles with two different nutrient-status to N deposition in a tropical pine plantation in southern China [J]. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(4):405-405.
- [16] 葛晓改, 周本智, 肖文发. 马尾松人工林凋落物产量、养分含量及养分归还量特性[J]. *长江流域资源与环境*, 2014, 23(7):954-961.
- [17] 宋思梦, 张丹桔, 张健, 等. 马尾松人工林林窗边缘效应对油樟化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(10):1081-1090.
- [18] 向云西, 陈胜魁, 潘萍, 等. 马尾松叶片-凋落物-土壤的碳氮磷化学计量特征[J]. *森林与环境学报*, 2019, 39(2):120-126.
- [19] 黄从德, 张国庆, 唐宵, 等. 四川省马尾松人工林土壤有机碳密度研究[J]. *水土保持研究*, 2009, 16(2):46-49.

-
- [20]周政贤, 杨世逸. 试论我国立地分类理论基础[J]. 林业科学, 1987, 23(1):61-67.
- [21]鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22]吕文强, 周传艳, 闫俊华, 等. 贵州省喀斯特地区 4 种典型人工林叶片化学计量特征[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(6): 984-990.
- [23]张藤子, 李亚楠, 韩飞燕, 等. 辽西两种油松混交林土壤及油松叶片 C:N:P 化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2018, 37(10):3061-3067.
- [24]刘俊雁, 董延发. 云南松形态和叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征[J]. 生态学杂志, 2019, 39(1):139-145.
- [25]孙阳, 王晶媛, 张慧, 等. 海岸梯度上黑松针叶化学计量特征的变化规律[J]. 生态学杂志, 2019, 38(6):1662-1668.
- [26]张欣影, 宁秋蕊, 李守中, 等. 亚热带红壤侵蚀区马尾松针叶生态化学计量特征[J]. 水土保持研究, 2017, 24(2):156-161.
- [27]HAN W, FANG J, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168(2):377-385.
- [28]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.
- [29]BRAAKHEKKE W G. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland [J]. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(2):187-200.
- [30]STOUGAARD R N, SHEA P J, MARTIN A R. Effect of soil type and pH on adsorption, mobility, and efficacy of imazaquin and imazethapyr [J]. Weed Science, 1990, 38(1):67-73.
- [31]THOMAS H R, SMITH G R, PONDERLICK R M. Resolving contract disputes based on differing-site-condition clause [J]. Journal of Construction Engineering & Management, 1992, 118(4):767-779.
- [32]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]. 环境学报, 2014, 23(2):188-195.