

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.005.018

# 砂质海岸不同密度黑松叶片养分重吸收特征

任奕炜, 衣华鹏\*, 钟小瑛

(鲁东大学资源与环境工程学院, 山东 烟台 264025)

**摘要:** [目的] 研究 3 种密度下 (高密度:  $1\ 150$  株  $\cdot$   $\text{hm}^{-2}$ , 中密度:  $535$  株  $\cdot$   $\text{hm}^{-2}$ , 低密度:  $285$  株  $\cdot$   $\text{hm}^{-2}$ ) 黑松的养分重吸收特征及叶片、土壤养分含量及化学计量特征对重吸收效率的影响, 为黑松合理的经营管理提供科学依据。[方法] 以烟台牟平海岸带防护林内黑松 (*Pinus thunbergii* Parl.) 为研究对象, 通过采集不同林分密度的黑松成熟叶、衰老叶及林下 0~20 cm 土壤样品, 测定植物、土壤碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 及硝态氮 ( $\text{NO}_3^-$ -N)、铵态氮 ( $\text{NH}_4^+$ -N)、速效磷 (AP) 含量, 分析不同密度下黑松叶片重吸收特征及叶片与土壤养分含量、化学计量特征及其相关关系。[结果] (1) 牟平海防林黑松的氮重吸收率 (NRE) 平均为 52.44%, 磷重吸收率 (PRE) 平均为 48.53%, NRE 与全球针叶树种平均水平相近, PRE 低于全球针叶树种。3 种密度下, 生长发育更多受到 N 限制, 符合“相对重吸收假说”。(2) 在中密度时, 成熟叶养分含量及 N、P 重吸收率均最高, NRE 显著高于高密度。黑松成熟叶 C、N、P 含量随密度增大先升高后降低, 衰老叶含量在不同密度之间差异不显著。中密度林分成熟叶 C:N 显著高于低、高密度林分; 低密度林分衰老叶 C:P 显著低于中、高密度林分。(3) 低密度林分土壤的 AP 含量显著高于中、高密度林分; 中密度林分土壤的 TN 含量显著高于高密度林分; 高密度林分土壤 TP 显著低于中、低密度林分。高密度林分的土壤 C:N、C:P 显著高于低密度林分, 中密度林分的土壤 N:P 显著高于低、高密度林分。(4) 衰老叶养分及化学计量指标对于养分重吸收的影响更显著, 不同密度的 NRE、PRE 对叶片、土壤养分及其化学计量特征的响应有所差异。[结论] 本试验条件下, 中密度黑松可以相对提高养分的利用效率, 更有利于适应该地区的 N 限制。

**关键词:** 海岸带防护林; 林分密度; 黑松; 养分重吸收; 生态计量化学

**中图分类号:** S718.5

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2022)05-0164-08

植物衰老组织会将自身可利用的养分转移到其他活体组织, 这一过程被视为养分重吸收 (NuR) [1]。叶片是植物进行蒸腾、呼吸作用的重要器官, 叶片养分含量是对植物生长环境的表征 [2]。叶片的养分重吸收可以提高植物养分的利用效率, 减少对外部环境的养分依赖, 同时可以维持植物体内自身的养分平衡 [3]。

影响植物养分重吸收效率的因素众多, 气候因子 (年均降水量、年均气温) [4]、植物生活型 [5]、土壤养分状况 (土壤全氮和无机氮、土壤全磷和速

效磷) [6] 及叶片寿命 [7] 等是植物养分重吸收的重要影响因子; 同时, 近年来的研究也关注到了林龄 [8-9]、水分条件 [10]、不同植物器官 [11]、不同海岸距离 [12] 等对植物养分重吸收效率的影响。有研究表明, 土壤的可利用养分与养分重吸收效率呈负相关, 在贫瘠环境的植物拥有较高的养分重吸收率; 另有研究发现, 养分重吸收率与土壤养分含量之间的关系并不显著 [13]。因此, 关于植物养分重吸收率对土壤养分的响应还有待进一步研究。植物体内养分的生态化学计量特征可以反映土壤对植物生长的限制性,

收稿日期: 2022-04-26 修回日期: 2022-06-04

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31570423)

\* 通讯作者: 衣华鹏, 教授, 主要研究方向: 河口海岸过程与自然环境。E-mail: huapengyi@sina.com

N:P 可作为判定植物养分受限状况的指标, C:N、C:P 则可以反映植物对其所在生境的适应性<sup>[14]</sup>, 叶片养分化学计量特征为了解植物的养分利用情况提供了依据<sup>[15]</sup>。植物叶片养分含量与土壤养分及其化学计量比有一定关联<sup>[16]</sup>, 叶片的养分重吸收与土壤养分及其化学计量特征也必然存在着联系。林分结构深刻影响着林分的生长发育<sup>[17]</sup>, 对人工林而言, 林分密度是群落结构特征的重要组成部分, 其影响林下土壤理化性质、水热条件等<sup>[18]</sup>, 同时也影响养分的分配及吸收利用<sup>[19]</sup>。郭子武等<sup>[20]</sup>发现, 不同密度四季竹的养分重吸收率与化学计量特征会产生相应的调节, 但目前密度对植物养分重吸收及化学计量特征的影响机制尚不明确, 仍需要进一步研究。

黑松 (*Pinus thunbergii* Parl.) 在防风、耐贫瘠等方面表现出较好的适应性, 且为常绿树种, 冬春季的防风作用更凸显, 在山东半岛被广泛种植<sup>[21-22]</sup>。烟台沿海防护林省级自然保护区牟平段是保护区内面积最大的核心区, 生态系统完整, 不良干扰因素少。黑松作为保护区内主要保护对象和造林树种, 合理的造林密度对其发挥防护效能起至关重要的作用。通过测定不同密度下叶片的养分及林下土壤养分含量, 以了解其养分重吸收特征及影响因素, 旨在揭示不同密度下常绿针叶树种对其生境的适应情况, 探索科学的造林密度, 为烟台海岸带防护林的管理和保护提供理论依据。

## 1 研究区概况

研究区位于山东烟台沿海防护林省级自然保护区牟平区段 (37°26'~37°28' N, 121°49'~121°55' E), 属温带季风型气候, 全年降水量 662.6 mm, 年均气温 13.4 °C, 年日照时数 2 330 h。研究区地势低平, 土壤为滨海砂土。黑松为主要造林树种, 此外还生长有麻栎 (*Quercus acutissima* Carruth.)、刺槐 (*Robinia pseudoacacia* Linn.) 等。林下灌木主要有单叶蔓荆 (*Vitex trifolia* Linn. var. *simplicifolia* Cham.)、紫穗槐 (*Amorpha fruticosa* Linn.)、牛奶子 (*Elaeagnus umbellata* Thunb.) 等。草本主要有狗尾草 (*Setaria viridis* (Linn.) Beauv.)、美洲商陆 (*Phytolacca americana* Linn.)、滨藜 (*Atriplex patens* (Litv.) Ilijin)、马齿苋 (*Portulaca oleracea* Linn.)、白茅 (*Imperata cylindrica*

(Linn.) Beauv.) 等。

## 2 研究方法

### 2.1 样品采集与处理

于 2021 年 9 月在烟台沿海防护林省级自然保护区牟平区段内开展野外工作。沿垂直于高潮线方向, 每隔 200 m 设置 1 个样点, 由海向陆设置 7 个样点, 平行设置 3 条样带, 共计 21 个样点 (图 1)。根据全部样点的林分密度, 划分为高、中、低 3 类林分密度, 每个林分密度 7 个样点, 其中, 高林分密度均值为 1 150 株·hm<sup>-2</sup>, 中林分密度均值为 535 株·hm<sup>-2</sup>, 低林分密度均值为 285 株·hm<sup>-2</sup>, 试验区内的黑松样株属同龄人工林。

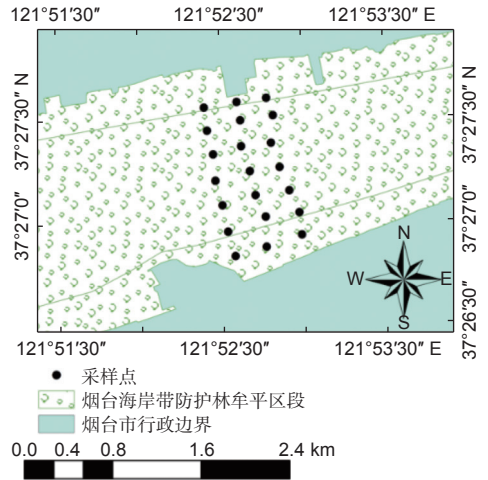


图 1 采样点位置图

Fig. 1 Map of sampling point location

每一样点选择 1 块 20 m × 20 m 地势较平坦、植被生长较好的林地布设样方, 记录样方内全部黑松数量, 选取 5 株长势良好的黑松为取样对象, 测量其胸径, 并在树冠中部分东、南、西、北 4 个方位分别采集完整无病虫害的成熟叶 10 根。轻轻摇动树枝, 收集落下的黄色针叶 10 根作为衰老叶。采集的针叶用润湿滤纸包裹, 放入保温箱中保存。样品带回实验室用去离子水洗涤后, 经 105 °C 杀青 10 min, 75 °C 烘干至恒质量, 用多功能粉碎机粉碎后过孔径 0.25 mm 筛, 装入自封袋中待测。

去除表面细根和杂质后, 采集每棵样株下 0~20 cm 的土壤, 将样品混合。采集土样经自然风干研磨后过不同孔径筛, 装入自封袋待测。黑松林下为滨海砂土, 土壤发育程度差, 尚未形成典型

发生层,故只采集 0~20 cm 的土壤样品。

## 2.2 样品分析

土壤和植物有机碳采用重铬酸钾—外加热法测定,植物样品经浓  $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$  消解后,全氮采用奈氏比色法测定,全磷采用钼锑抗比色法测定,全钾采用火焰光度法测定。土壤硝态氮、铵态氮用  $2\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{KCl}$  浸提后,分别用双波长法和靛酚蓝比色法测定。速效磷采用氟化铵-盐酸浸提法测定;速效钾采用乙酸铵浸提,火焰光度法测定。全氮采用  $\text{H}_2\text{SO}_4$ -混合催化剂消解后测定;全磷采用  $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$  法消解,钼锑抗比色法测定。以上各指标测定时均设置 3 次重复。

## 2.3 数据分析与处理

考虑到黑松为针叶树种及衰老叶叶面积的损耗,选择基于质量水平表达叶养分重吸收率。衰老叶的质量同样有损耗,结合前人研究,故采用了质量校正系数 ( $MLCF$ ),针叶树种的质量校正系数为 0.745<sup>[23]</sup>。

叶片养分重吸收率 ( $NuRE$ ):

$$NuRE = \frac{Nu_{mature} - Nu_{senesced} \cdot MLCF}{Nu_{mature}} \times 100\%$$

式中:  $Nu_{mature}$  为成熟叶养分含量;  $Nu_{senesced}$  为衰老叶养分含量。

叶片和土壤养分化学计量比采用元素质量比,运用 Microsoft Office Excel 对数据进行整理后,采用 SPSS 24 单因素 ANOVA 检验中的 LSD 进行显著性检验 ( $P<0.05$ )。叶养分重吸收率与影响因素之间的相关性用 Pearson 相关分析进行检验。采用 ArcMap 10.2 和 Origin 2018 进行绘图。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同密度黑松叶养分含量、化学计量特征及重吸收率

由表 1 可知:黑松成熟叶 C 平均含量为  $405.66\sim 424.05\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , N 平均含量为  $6.95\sim 8.50\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 其中,中、低密度 N 含量显著高于高密度 ( $P<0.05$ ); P 平均含量为  $0.85\sim 0.94\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。成熟叶 C、N、P 含量均表现为中密度>低密度>高密度。黑松衰老叶的 C、N、P 含量在不同密度间均差异不显著。不同密度的黑松成熟叶 C:N、N:P 表现为中密度>低密度>高密度, C:P 表现为高密度>低密度>中密度;衰老叶 C:N、C:P 均表现为中密度>高密度>低密度, N:P 为低密度>中密度>高密度。

由表 2 可知:不同密度的黑松养分重吸收率存在差异,且氮重吸收率 ( $NRE$ ) 高于磷重吸收率 ( $PRE$ );中密度林分的  $NRE$  最高,高密度林分的  $NRE$  最低,二者间差异显著 ( $P<0.05$ );  $PRE$  表现与  $NRE$  一致,均为中密度>低密度>高密度。

### 3.2 不同密度黑松土壤养分及化学计量特征

由表 3 可知:土壤硝态氮含量在低密度时最高,铵态氮含量在中密度时最高;速效磷含量在低密度时显著高于中、高密度林分 ( $P<0.05$ )。不同密度黑松林的土壤有机碳含量差异不显著,但中密度林分的土壤有机碳含量高于高、低密度。密度对土壤全氮和全磷影响显著,中密度林分的土壤全氮含量显著高于高密度,但与低密度林分的差异不显著。中、低密度林分土壤的全磷含量差异不显著,但显著高于高密度的土壤全磷含量 ( $P<0.05$ )。

表 1 不同密度黑松叶养分含量及 C:N:P 化学计量特征

Table 1 Contents of leaf nutrients and C:N:P Stoichiometry characteristics of *Pinus thunbergii* at different densities

叶类型 Type of leaf	密度 Density	碳 C/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	氮 N/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	磷 P/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
成熟叶 Mature leaf	高 High	405.66±38.14 a	6.95±0.25 b	0.85±0.27 a	48.38±8.72 b	499.51±51.36 a	8.18±0.37 a
	中 Medium	424.05±22.93 a	8.50±0.28 a	0.94±0.02 a	61.64±8.01 a	431.09±45.96 a	9.06±0.43 a
	低 Low	415.83±41.86 a	8.01±0.32 a	0.92±0.06 a	51.45±9.50 b	453.09±91.10 a	8.88±0.52 a
衰老叶 Senescing leaf	高 High	437.48±34.67 a	4.80±0.24 a	0.62±0.06 a	90.69±18.99 a	750.31±226.77 a	8.35±1.19 a
	中 Medium	422.16±33.57 a	4.81±0.34 a	0.60±0.08 a	91.96±9.46 a	778.76±267.82 a	8.49±0.76 a
	低 Low	414.86±16.71 a	5.16±0.33 a	0.64±0.08 a	82.11±12.63 a	707.92±220.98 b	8.81±1.17 a

注:同列不同字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )。表 2、3 同。

Notes: Means that do not share a letter are significantly different ( $P<0.05$ ). The same as Table 2 and 3.

表 2 不同密度黑松 N、P 养分重吸收率

Table 2 N, P resorption efficiency of *Pinus thunbergii* at different densities

密度 Density	氮重吸收率 NRE/%	磷重吸收率 PRE/%
高 High	48.13±8.53b	45.77±12.35a
中 Medium	57.62±8.63a	52.82±14.89a
低 Low	51.57±9.00ab	46.99±17.02a
平均值 Mean	52.44±9.20	48.53±14.46

C:N 表现为高密度>低密度>中密度, 且高密度土壤 C:N 显著高于中、低密度; 高密度的土壤 C:P 最大, 且显著高于低密度; 中密度的土壤

N:P 最大, 且显著高于高、低密度。

### 3.3 不同密度叶养分含量及化学计量比与叶养分重吸收率的关系

由表 4 可知: 高密度 NRE 与衰老叶全氮、C:N 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), PRE 与衰老叶全磷、N:P 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与衰老叶 C:P、成熟叶全碳、C:N 呈显著相关 ( $P<0.05$ )。中密度 NRE 与衰老叶全氮、C:N 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与成熟叶 C:N、C:P 及衰老叶全磷、C:P 呈显著相关 ( $P<0.05$ ); PRE 与衰老叶全磷、C:P 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与成熟叶 C:P 及衰老叶 C:N、N:P 呈显著相关 ( $P<0.05$ )。低密度 NRE 与衰老叶全氮呈显著相关 ( $P<0.05$ ), 与衰老叶 C:N 呈极显著相关 ( $P<0.01$ );

表 3 不同密度黑松林土壤养分含量及 C:N:P 化学计量特征

Table 3 Contents of soil nutrients and C:N:P Stoichiometry characteristics of *Pinus thunbergii* forests at different densities

密度 Density	硝态氮 NO <sub>3</sub> -N/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效磷 AP/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	有机碳 SOC/ (g·kg <sup>-1</sup> )	全氮 TN/ (g·kg <sup>-1</sup> )	全磷 TP/ (g·kg <sup>-1</sup> )	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P
高 High	2.70±0.20 a	4.62±0.60 a	13.35±3.08 b	7.48±0.49 a	0.19±0.04 b	0.04±0.00 b	49.89±8.74 a	156.18±27.45 a	3.96±2.02 b
中 Medium	2.66±0.26 a	5.35±0.95 a	12.30±2.44 b	8.69±0.99 a	0.34±0.08 a	0.06±0.00 a	30.19±11.14 b	147.88±35.14 ab	5.51±2.54 a
低 Low	2.85±0.28 a	4.52±0.47 a	21.90±2.99 a	7.84±0.44 a	0.25±0.04 ab	0.06±0.00 a	35.08±13.84 b	126.32±28.16 b	4.12±1.60 b

表 4 不同密度叶 C、N、P 养分、化学计量比与重吸收率的相关性

Table 4 Relationship between C, N, P contents of leaf C : N : P stoichiometric characteristics and resorption efficiency at different densities

项目 Type	高密度 High density		中密度 Medium density		低密度 Low density		
	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE	
成熟叶 Mature leaf	全氮 TN	0.363	0.057	0.328	0.379	0.494	0.441
	全磷 TP	0.113	-0.202	-0.497	-0.369	0.275	0.357
	全碳 TC	0.114	0.514 <sup>*</sup>	0.419	0.433	-0.210	0.527 <sup>*</sup>
	C:N	-0.097	0.548 <sup>*</sup>	0.544 <sup>*</sup>	0.444	-0.376	0.467
	C:P	0.104	0.247	0.511 <sup>*</sup>	0.538 <sup>*</sup>	-0.440	0.223
	N:P	0.367	0.186	0.468	0.474	0.054	0.121
衰老叶 Senescing leaf	全氮 TN	-0.839 <sup>**</sup>	0.431	-0.896 <sup>**</sup>	-0.621	-0.536 <sup>*</sup>	0.092
	全磷 TP	0.493	-0.936 <sup>**</sup>	-0.505 <sup>*</sup>	-0.980 <sup>**</sup>	-0.134	-0.899 <sup>**</sup>
	全碳 TC	0.435	-0.430	0.152	0.306	-0.265	0.287
	C:N	0.857 <sup>**</sup>	-0.472	0.908 <sup>**</sup>	0.547 <sup>*</sup>	0.786 <sup>**</sup>	0.093
	C:P	-0.163	0.534 <sup>*</sup>	0.510 <sup>*</sup>	0.931 <sup>**</sup>	0.217	0.943 <sup>**</sup>
	N:P	-0.710	0.941 <sup>**</sup>	0.389	0.505 <sup>*</sup>	-0.193	0.530 <sup>*</sup>

注: \*表示显著相关 ( $P<0.05$ ); \*\*表示极显著相关 ( $P<0.01$ )。表5同。

Notes: \* indicates significant correlation ( $P<0.05$ ); \*\* indicates extremely significant correlation ( $P<0.01$ ). The same as table 5.

PRE 与衰老叶全磷、C:P 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与成熟叶全碳、衰老叶 N:P 呈显著相关 ( $P<0.05$ )。

### 3.4 不同密度黑松林土壤养分及化学计量比与叶养分重吸收率的关系

由表 5 可知: 高密度 NRE 与土壤 C:P 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与土壤铵态氮、有机碳含量呈显著相关 ( $P<0.05$ ); PRE 与土壤全氮、

N:P、速效磷含量呈显著相关 ( $P<0.05$ )。中密度 NRE 与土壤硝态氮、铵态氮含量呈显著相关 ( $P<0.05$ ); PRE 与土壤铵态氮、土壤速效磷呈显著相关 ( $P<0.05$ )。低密度 NRE 与土壤全氮、C:N、N:P 呈极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与硝态氮、铵态氮、全磷、有机碳、C:P 呈显著相关 ( $P<0.05$ ); PRE 与硝态氮、速效磷含量呈极显著相关 ( $P<0.01$ )。

表 5 不同密度土壤养分、化学计量比与黑松叶养分重吸收率的相关性系数

Table 5 Relationship between nutrient contents of soil C : N : P stoichiometric characteristics and resorption efficiency at different densities

项目 Type	高密度 High density		中密度 Medium density		低密度 Low density	
	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE	氮重吸收率 NRE	磷重吸收率 PRE
硝态氮 NO <sub>3</sub> -N	-0.188	-0.418	-0.524*	-0.351	-0.593*	-0.873**
铵态氮 NH <sub>4</sub> -N	-0.531*	-0.283	-0.563*	0.539*	-0.509*	0.424
速效磷 AP	0.360	-0.520*	0.105	-0.564*	0.357	-0.876**
有机碳 SOC	0.512*	0.175	0.024	0.369	0.694*	-0.283
全氮 TN	0.226	0.510*	-0.174	0.329	0.876**	0.003
全磷 TP	-0.345	0.438	-0.456	-0.008	-0.514*	-0.499
C:N	0.193	-0.442	0.039	-0.504	-0.840**	-0.140
C:P	0.808**	-0.208	0.314	0.376	0.520*	0.077
N:P	0.294	0.549*	0.027	0.472	0.938**	0.181

## 4 讨论

### 4.1 不同密度下黑松叶养分及化学计量特征

全球范围植物叶片 N、P 含量为 20.6、1.99 g·kg<sup>-1</sup>[24], 我国针叶林针叶 N、P 平均含量为 13.16、1.06 g·kg<sup>-1</sup>[25]。本研究中, 不同密度黑松针叶的养分含量(表 1)均低于全球与中国水平, 同时也低于蒙古栎[26]、白桦、山杨[3]等落叶树种, 这可能与黑松作为常绿树种依靠降低针叶养分浓度和延长针叶寿命来提高养分效率有关[19]。黑松叶的 C 平均含量(415.18 g·kg<sup>-1</sup>)也低于全球陆地植物平均水平(464.00 g·kg<sup>-1</sup>)[2], 叶片 C 含量越高被认为对外部环境的防御能力越强[27], 可见试验区黑松储 C 能力略低于全球平均水平。

植物叶片的 N:P 值可用来表明植物的养分限制状况, 当 N:P<14 时植物生长发育受到 N 限制, N:P>16 时植物生长发育受到 P 限制, 而 N:P 介于二者之间时受 N、P 的共同限制[28]。Güsewell[29]结合更多试验结果将判断植物养分限制标准分为:

N:P < 10 为 N 限制, N:P > 20 为 P 限制。Han 等[30]认为, 常绿针叶树种判断限制养分的 N:P 临界值为 10, 故将 N:P<10 作为判断标准。本研究发现, 海防林黑松不同密度的 N:P 均<10, 低于全球常绿针叶植物的 N:P (12.07), 造成差异的原因与物种的遗传、发育因素及环境因素有关[31]。研究区黑松被认为在生长过程中受到了 N 限制, 这可能是由于土壤中 N 元素主要来源于凋落物的归还, 且与有机质的积累等相关, 而黑松属常绿植物, 凋落物对土壤养分的归还相对较少[26], 同时针叶含有较多纤维素、木质素导致凋落物更难分解, 导致 N 元素的相对缺乏[32]。中密度林分针叶的 N:P 高于高、低密度时, 表明适当的种植密度可缓解植物生长过程中所受到的 N 限制, 同时也可以通过适当施用氮肥以促进黑松生长[33]。植物成熟叶 C:N、C:P 可以表示 C 同化能力[34], 数值越高, 表明其适应贫瘠生境的能力越强[35]。中密度黑松成熟叶的 C:N 显著高于低、高密度, 这表明中密度林分可以提高 N 元素的利用效率, 也利于植

物对恶劣生境的适应,而 C:P 值在不同密度间差异不显著。

#### 4.2 不同密度黑松养分重吸收特征及影响因素

试验区黑松的 NRE 和 PRE 的平均值分别为 52.44% 和 48.53%(表 2),与全球范围内针叶树种氮、磷重吸收率(NRE: 51.69%~61.00%, PRE: 67.56%~70.30%)相比<sup>[36]</sup>,NRE 与全球范围内的针叶树种相近,而 PRE 明显低于全球范围内针叶树种。NRE、PRE 均高于蔡琴等<sup>[37]</sup>对青藏高原东缘针叶树种的研究结果。根据第二次全国土壤普查土壤养分分级标准,林下土壤有效氮属于六级(极缺),而速效磷属于三级(中上),研究区域土壤可利用养分 N 更缺乏,黑松叶片 NRE 高于 PRE,这可能与养分重吸收率由养分限制类型决定有关<sup>[37]</sup>,同时验证了“相对重吸收假说”,即植物受到某种元素限制会提高对该元素的重吸收率<sup>[38]</sup>。N 的相对缺乏促使黑松 NRE 提高,可能也与土壤在低肥力时,从土壤中吸取养分的成本要高于从衰老叶中吸取养分有关<sup>[39]</sup>。不同密度黑松叶的 NRE、PRE 均表现为中密度>低密度>高密度(表 2),NRE 随密度的变化达到显著水平。黑松成熟叶 N、P 含量的变化趋势与 NRE、PRE 一致,N、P 浓度在中密度时达到峰值而后开始下降。这表明在密度较低时,黑松可以通过提高自身养分的利用率以适应种群密度增加所带来的养分竞争,到达一定水平可满足生长需求后,养分重吸收率开始下降<sup>[20]</sup>,因此,在中密度时养分重吸收率达到最高。

由相关分析(表 4)可知:衰老叶的全氮、全磷含量分别与不同密度的黑松叶片 NRE、PRE 呈显著或极显著负相关,衰老叶 C:N 与不同密度黑松叶的 NRE 呈极显著正相关,衰老叶的 C:P、N:P 与 PRE 呈显著或极显著正相关,而成熟叶全氮、全磷含量及其化学计量特征对 NRE、PRE 的影响有限,可以看出衰老叶养分及化学计量指标对黑松叶养分重吸收影响更显著,这可能由于衰老叶作为植物与土壤之间联系的纽带<sup>[40]</sup>,会对植物的养分利用产生影响。土壤速效磷与不同密度的 PRE 均呈显著或极显著负相关,土壤硝态氮、铵态氮与中、低密度的 NRE 也均呈显著负相关(表 5),可以佐证养分贫瘠地区植被回收效率较高这一理论<sup>[41]</sup>。NRE 在低密度时,9 个指标中 8 个达到了显著相关水平,远高于其他密度,可见低密度黑松叶片养

分的吸收利用与土壤养分指标及化学计量特征关系更强,可能由于低密度时养分竞争较弱,植物可直接从土壤获取的养分较丰富。中密度的 NRE、PRE 与叶片化学计量特征关系更显著,这可能是由于化学计量特征可更好反映植物养分的相对含量<sup>[3]</sup>。NRE、PRE 在不同密度时,与成熟叶、衰老叶、土壤养分及化学计量特征的相关性还有待更深入的定量研究以揭示其规律。

## 5 结论

黑松防护林下土壤养分含量偏低,且受到 N 限制。不同密度对黑松叶的养分含量、重吸收率、生态计量化学特征及林下土壤养分、生态化学计量特征均有不同程度影响。中密度(535 株·hm<sup>-2</sup>)黑松成熟叶养分含量及 N、P 重吸收率均最高;同时,中密度叶的 C:N 和 N:P 也高于其他密度,这表明该地区在中密度时,黑松可以相对提高养分的利用效率,更有利于适应该地区的 N 限制。

### 参考文献:

- [1] 刘冬,张剑,包雅兰,等.敦煌阳关湿地芦苇叶片养分重吸收模式及其对土壤水分的响应[J].应用生态学报,2020,31(3): 807-813.
- [2] 张亚琴,郭其强,罗丝琼,等.马尾松林下4种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征[J].中南林业科技大学学报,2022,42(1): 129-137.
- [3] 邓健,种玉洁,贾小敏,等.黄土高原子午岭林区典型树种叶片 N、P 再吸收特征[J].生态学报,2020,40(11): 3698-3705.
- [4] Du B M, Ji H W, Liu S R, et al. Nutrient resorption strategies of three oak tree species in response to interannual climate variability[J]. Forest Ecosystems, 2021, 8(1): 937-947.
- [5] 江大龙,徐侠,阮宏华.植物养分重吸收及其影响研究进展[J].南京林业大学学报:自然科学版,2017,41(1): 183-188.
- [6] Xu M P, Zhong Z K, Sun Z Y, et al. Soil available phosphorus and moisture drive nutrient resorption patterns in plantations on the Loess Plateau[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 461(C): 117910.
- [7] Xu M P, Zhu Y F, Zhang S H, et al. Global scaling the leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species: Revisiting some commonly held views[J]. Science of the Total Environment, 2021, 788: 147807.
- [8] 邓浩俊,陈爱民,严思维,等.不同林龄新银合欢重吸收率及其 C:N:P 化学计量特征[J].应用与环境生物学报,2015,21(3): 522-527.
- [9] 吕中诚,康文星,黄志宏,等.不同林龄杉木组织迁移养分的再利用[J].植物生态学报,2019,43(5): 458-470.

- [10] 陆姣云, 杨惠敏, 田 宏, 等. 水分对不同生育时期紫花苜蓿茎叶碳、氮、磷含量及化学计量特征的影响[J]. 中国草地学报, 2021, 43(6): 25-34.
- [11] 张效境, 梁潇洒, 马 望, 等. 呼伦贝尔草地植物茎秆和叶片中养分的时间动态与回收[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 738-748.
- [12] 袁 锋, 王艳艳, 李茂瑾, 等. 不同海岸距离上木麻黄凋落叶金属元素含量及归还量动态特征[J]. 植物生态学报, 2020, 44(8): 819-827.
- [13] Aerts R. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns?[J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [14] 赵 耀, 王百田, 李 萌, 等. 晋西吕梁山区3种森林碳氮磷生态学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(3): 518-524.
- [15] 张耀艺, 倪祥银, 杨 静, 等. 中亚热带同质园不同树种氮磷重吸收及化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1154-1162.
- [16] 原雅楠, 李正才, 王 斌, 等. 不同品种榿树针叶-土壤C、N、P生态学计量特征研究[J]. 林业科学研究, 2020, 33(6): 49-56.
- [17] 王翰琛, 张雄清, 张建国, 等. 杉木人工林不同密度间伐林分生长优势的变化规律分析[J]. 林业科学研究, 2021, 34(5): 32-38.
- [18] 卫舒平, 梁文俊, 魏 曦, 等. 不同密度华北落叶松林天然更新及其影响因子[J/OL]. 应用生态学报.
- [19] 张日升, 迟琳琳, 肖 巍, 等. 不同密度樟子松人工林土壤养分变化特征[J]. 辽宁林业科技, 2021(6): 1-4, 58.
- [20] 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.
- [21] 刘玉静, 董周焱, 柏新富, 等. 烟台海岸防护林带6树种资源利用效率比较[J]. 山东农业大学学报:自然科学版, 2015, 46(4): 570-575.
- [22] 董周焱. 烟台海岸木本植物的资源利用效率研究与评价[D]. 烟台: 鲁东大学, 2014.
- [23] 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.
- [24] 刘 洋, 曾全超, 安韶山等. 黄土丘陵区草本植物叶片与枯落物生态学计量学特征[J]. 应用生态学报, 2017, 28(6): 1793-1800.
- [25] 邓博文, 许瑶瑶, 陈逸飞, 等. 中国针叶林优势树种叶片氮磷钾生态学计量特征及内稳态分析[J]. 林业科学研究, 2020, 33(6): 81-87.
- [26] 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.
- [27] 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): 935-946.
- [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] Güsewell S. N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [30] Han W X, Tang L Y, Chen Y H, *et al.* Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(12): e83366.
- [31] 田 地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.
- [32] 王 凯, 那恩航, 张日升, 等. 不同密度下沙地樟子松碳、氮、磷化学计量及养分重吸收特征[J]. 生态学杂志, 2021, 40(2): 313-322.
- [33] 张 勇, 吴翠蓉, 高海力, 等. 香榿幼龄林叶片与土壤碳氮磷的生态化学计量特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(1): 104-110, 119.
- [34] 岳国强, 侯瑞丽, 闫鑫泽, 等. 土壤氮浓度对油松天然林新生枝叶碳氮磷含量的影响[J]. 森林与环境学报, 2022, 42(1): 38-45.
- [35] 贺静雯, 刘 颖, 余 杭, 等. 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[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(1): 18-26.
- [36] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2021, 31(23): 134-139.
- [37] 蔡 琴, 丁俊祥, 肖 娟, 等. 青藏高原东缘主要针叶树种叶片N、P回收效率[J]. 生态学杂志, 2020, 39(8): 2546-2555.
- [38] 邵 静, 陈晓萍, 李锦隆, 等. 江西阳际峰30种阔叶树叶片氮磷含量及再吸收效率[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1193-1200.
- [39] 龙 靖, 黄 耀, 刘占锋, 等. 西沙热带珊瑚岛典型乔木叶片性状和养分再吸收特征[J]. 生态环境学报, 2022, 31(2): 248-256.
- [40] 武盼盼, 曾利剑, 雷 平, 等. 江西武夷山南方铁杉林主要树种叶片养分含量及再吸收效率[J]. 林业科学, 2022, 58(1): 12-21.
- [41] 黄菊莹, 余海龙, 张硕新, 等. 多年生植物养分回收特性及其衡量参数研究[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(4): 62-66.

# Characteristics of Nutrient Resorption in Leaves of *Pinus thunbergii* with Different Densities in Sandy Coastal

REN Yi-wei, YI Hua-peng, ZHONG Xiao-ying

(College of Resources and Environmental Engineering, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China)

**Abstract:** [Objective] To study the nutrient resorption characteristics of *Pinus thunbergii* under different densities (high density: 1150 plants·hm<sup>-2</sup>, medium density: 535 plants·hm<sup>-2</sup>, low density: 285 plants·hm<sup>-2</sup>) and the effects of leaves and soil nutrient contents and stoichiometric characteristics on the resorption efficiency, in order to provide a scientific basis for the rational management of *Pinus thunbergii*.

[Method] Taking *Pinus thunbergii* in the shelter forest of Muping coastal zone in Yantai as the research object, by collecting mature leaves, senescing leaves and soil samples of 0-20 cm under forest of *Pinus thunbergii* with different stand densities, the carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) of leaves and soil, nitrate nitrogen (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N), ammonium nitrogen (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N), available phosphorus (AP) contents were determined, and researched the nutrient resorption characteristics of *Pinus thunbergii* at different densities, and analyzed the resorption of *Pinus thunbergii* leaves under different densities characteristics, leaves and soil nutrient contents, stoichiometric characteristics and their correlations. [Result] (1) The average nitrogen resorption rate (NRE) and phosphorus resorption rate (PRE) were 52.44% and 48.53% in Muping coastal shelter forest. The NRE was similar as the average level of global coniferous forests, and the PRE was lower than the average level of global coniferous forests. Under the three densities, the growth and development of *Pinus thunbergii* were more restricted by N, which was consistent with the "relative resorption hypothesis". (2) In the medium density area, the nutrient contents and resorption rates of mature leaves were the highest, and the NRE was significantly higher than high stand densities. The contents of C, N and P in mature leaves of *Pinus thunbergii* increased with the increase of density and then decreased, and the contents of senescing leaves were not significantly different among different densities. At medium density, C:N of mature leaves was significantly higher than that of low and high density; C:P of senescing leaves was significantly lower at low density. (3) Soil AP content was significantly higher in low-density forests; soil TN was significantly higher in medium-density forests; soil TP in high density stands was significantly lower than that in medium and low density stands. Soil C:N and C:P were significantly higher at high density, and at medium density, N:P was significantly higher than low and high density. (4) Nutrients and stoichiometric indicators of senescing leaves had more significant effects on nutrient resorption, and the responses of NRE and PRE to leaf and soil nutrients and their stoichiometric characteristics were different under different densities. [Conclusion] In our experimental condition, *Pinus thunbergii* with medium density can relatively improve the nutrient utilization efficiency, which is more conducive to adapting to the N limitation in this area.

**Keywords:** coastal shelter forest; stand density; *Pinus thunbergii*; nutrient resorption; ecological stoichiometry

(责任编辑: 徐玉秀)