

# 不同树龄大盘山榧植株和根际土壤碳、氮、磷生态化学计量特征

李淑敏<sup>1</sup>, 张前前<sup>1</sup>, 滕秋梅<sup>1</sup>, 陈海清<sup>2,3</sup>, 何安国<sup>2,3</sup>, 杜建航<sup>1</sup>, 李永春<sup>1,3</sup>, 俞叶飞<sup>2,3,①</sup>

(1. 浙江农林大学环境与资源学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江省大盘山国家级自然保护区管理局, 浙江 金华 322300;  
3. 浙江大盘山森林生态系统定位观测研究站, 浙江 金华 322300)

**摘要:** 以非生长季和生长季大盘山榧 (*Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen) 幼龄树、中龄树为研究对象, 分析大盘山榧不同器官、根际土壤中碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 含量, 根际土壤酶活性及其化学计量比和养分限制特征。结果表明: 总体上看, 在非生长季和生长季, 大盘山榧幼龄树叶片的 C、N、P 含量以及中龄树叶片的 P 含量显著 ( $P < 0.05$ ) 高于根和茎, 幼龄树根的 C/N 比和中龄树根的 N/P 比显著高于茎和叶片; 叶片的 C、N 含量, 茎的 P 含量和 C/P 比以及根的 N/P 比在不同树龄间存在显著差异; 大盘山榧中龄树根际土壤的含水量, C、N、P、硝态氮含量, N/P 比以及亮氨酸氨基肽酶、酸性磷酸酶、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性显著或极显著 ( $P < 0.01$ ) 高于幼龄树。在非生长季, 大盘山榧幼龄树和中龄树根际土壤微生物均受到 P 的限制, 而在生长季基本受到 C 和 P 的共同限制。冗余分析结果表明: 在非生长季和生长季, 大盘山榧幼龄树植株各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤铵态氮含量的影响; 在非生长季, 中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤亮氨酸氨基肽酶活性和 N/P 比的影响; 在生长季, 中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶和  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性以及酶化学计量碳氮比的影响。综上, 大盘山榧幼龄树应增施 N 肥, 分次勤施有机肥和追施 P 肥; 中龄树以追施 P 肥为主, 配施 N 肥和补施有机肥, 从而缓解大盘山榧的养分限制, 促进大盘山榧的健康生长并实现可持续经营。

**关键词:** 大盘山榧; 养分含量; 土壤酶活性; 生态化学计量学; 树龄; 季节变化

中图分类号: Q948.113; S714.2; S791 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2026)01-0014-11  
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2026.01.02

**Ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants and rhizosphere soil of *Torreya dapanshanica* at different ages** LI Shumin<sup>1</sup>, ZHANG Qianqian<sup>1</sup>, TENG Qiumei<sup>1</sup>, CHEN Haiqing<sup>2,3</sup>, HE Anguo<sup>2,3</sup>, DU Jianhang<sup>1</sup>, LI Yongchun<sup>1,3</sup>, YU Yefei<sup>2,3,①</sup> (1. College of Environment and Resources, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 2. Dapan Mountain National Nature Reserve Administration of Zhejiang Province, Jinhua 322300, China; 3. Zhejiang Dapan Mountain Forest Ecosystem Positioning Observation and Research Station, Jinhua 322300, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2026, 35(1): 14-24

**Abstract:** Taking young and middle-aged trees of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen in non-growing season and growing season as research objects, carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents in different organs of *T. dapanshanica* and rhizosphere soils, as well as rhizosphere soil enzyme activities and their stoichiometric ratios and nutrient limitation characteristics, were analyzed. The results show that, overall, in non-growing season and growing season, contents of C,

收稿日期: 2025-01-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071742); 浙江省林业专项资金项目(DPS202100003)

作者简介: 李淑敏(1999—), 女, 河南焦作人, 硕士研究生, 主要从事植物根际微生态方面的研究。

①通信作者 E-mail: feieryun1126@126.com

引用格式: 李淑敏, 张前前, 滕秋梅, 等. 不同树龄大盘山榧植株和根际土壤碳、氮、磷生态化学计量特征[J]. 植物资源与环境学报, 2026, 35(1): 14-24.

N, and P in leaves of young trees of *T. dapanshanica* and P content in leaves of middle-aged trees are significantly ( $P < 0.05$ ) higher than those in roots and stems, and the C/N ratio in roots of young trees and N/P ratio in roots of middle-aged trees are significantly higher than those in stems and leaves; there are significant differences in leaf C and N contents, stem P content and C/P ratio, and root N/P ratio between different tree ages; the water content, contents of C, N, P, and nitrate nitrogen, N/P ratio, and activities of leucine aminopeptidase, acid phosphatase,  $\beta$ -1,4-*N*-acetylglucosaminidase, and  $\beta$ -1,4-glucosidase in rhizosphere soils of middle-aged trees of *T. dapanshanica* are significantly or extremely significantly ( $P < 0.01$ ) higher than those of young trees. In non-growing season, rhizosphere soil microorganisms of both young and middle-aged trees of *T. dapanshanica* are limited by P, while in growing season, they are generally co-limited by C and P. The redundancy analysis result indicates that in non-growing season and growing season, contents of C, N, and P and their stoichiometric ratios in each organ of young trees of *T. dapanshanica* are primarily influenced by ammonium nitrogen content in rhizosphere soil; in non-growing season, these parameters in each organ of middle-aged trees are mainly affected by leucine aminopeptidase activity and N/P ratio in rhizosphere soil; in growing season, these parameters in each organ of middle-aged trees are predominantly influenced by  $\beta$ -1,4-glucosidase and  $\beta$ -1,4-*N*-acetylglucosaminidase activities and enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio. In conclusion, young trees of *T. dapanshanica* should be applied with N fertilizer with frequent organic fertilizer applications and supplemental P fertilizer; middle-aged trees should be mainly applied with P fertilizer combined with N fertilizer supplementation and organic fertilizer addition, thereby alleviating nutrient limitations of *T. dapanshanica*, and promoting healthy growth and sustainable management of *T. dapanshanica*.

**Key words:** *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen; nutrient content; soil enzyme activity; ecological stoichiometry; tree age; seasonal variation

碳(C)、氮(N)和磷(P)是生物体的基本组分和植物生长所需的必要元素,其生态化学计量特征是探究植物生长和土壤养分供应的有力工具<sup>[1-2]</sup>。其中,C/N比和C/P比可表征植物生长速率,反映植物对N和P的利用效率,而N/P比则广泛作为判断植物生产力受到N或P限制的指标<sup>[3-4]</sup>。已有研究结果表明:随着树龄的增长,P限制逐步增加;幼龄林通常容易受到N限制,而在接近成熟林时容易受到P限制,尤其是在养分缺乏或N、P输入不平衡的地区<sup>[5]</sup>。目前的研究主要集中在植物叶片中养分含量与树龄之间的关系,以及叶片等器官的养分化学计量变化方面<sup>[6-7]</sup>。随着树龄的增加,油茶(*Camellia oleifera* Abel)枝条中的N、P质量分数呈逐渐增大的变化趋势,而其他器官中的N、P质量分数呈先增大后减小的变化趋势<sup>[8]</sup>。而目前有关养分化学计量变化的研究忽视了植物各器官中元素化学计量的季节性变化<sup>[7]</sup>。因此,研究C、N、P含量及其化学计量特征在植物器官、生长季节和树龄之间的变化规律,对于深入理解植物的养分需求和制定施肥管理方案具有重要指导意义。

土壤养分和酶活性作为土壤质量的核心指标对植物的生长发育具有重要影响<sup>[9]</sup>。土壤酶是土壤微

生物的直接代谢产物<sup>[10]</sup>。土壤与植物之间的养分循环通常由微生物和酶介导,理论上植物、土壤和酶的化学计量比之间存在耦合关系<sup>[11]</sup>。研究发现,土壤酶活性与土壤养分含量密切相关,在土壤C、N、P等元素的转化过程中起着关键作用,并且较高的C、N和P养分有效性会抑制酶活性<sup>[12-13]</sup>。然而,该关系是否随着树龄和季节变化而变化尚未见相关报道。目前,许多研究探讨了树龄对土壤养分和酶活性的影响,如大桉(*Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden)人工林中 $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶、磷酸酶、脱氢酶和脲酶的活性随着树龄的增加而增加<sup>[14]</sup>。因此,探究自然环境中土壤养分和酶活性与植株各器官养分含量比值的耦合关系是施肥的关键,对植物的生长具有重要意义。

榿属(*Torreya* Arn.)植物为红豆杉科(Taxaceae)常绿针叶乔木,是古老珍稀的孑遗植物,该属全部野生种(包括变种)均被列为国家二级重点保护野生植物<sup>[15]</sup>。大盘山榿(*Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen)为浙江省大盘山国家级自然保护区新发现的榿属物种,其分布在面积不足1 km<sup>2</sup>的范围内,个体数量极少<sup>[16]</sup>。本研究探讨了非生长季和生长季不同树龄大盘山榿植株各器官养分、根际土壤

理化性质、化学计量特征及其相互关系,以期揭示大盘山榿植株的养分利用效率和生长限制因子,并为其养分管理提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于浙江省金华市磐安县大盘山国家级自然保护区(北纬 28°57'05"~29°01'58"、东经 120°28'05"~120°33'40"),属亚热带季风气候区,四季分明,雨热季节变化同步,年均降水量 1 427.8 mm,年均气温 17.3 °C,土壤质地为砂质壤土,土壤类型为红黄壤。大盘山榿野生植株生长在海拔 420~485 m 的溪边林下,成熟个体仅有 6 株<sup>[16]</sup>。其中 3 株大盘山榿分布生境属于针阔混交林,优势种为青冈(*Quercus glauca* Thunb.)和山拐枣(*Poliiothysis sinensis* Oliv.);乔木层高 3.2~10.8 m,胸径 5.1~43.6 cm。另外 3 株

大盘山榿分布生境属于乔木层且植物垂直分布无明显分层,优势种为紫楠[*Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gamble]、紫弹树(*Celtis biondii* Pamp.)和杉木[*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.];乔木层高 1.1~14.0 m,胸径 5.0~25.0 cm。

### 1.2 材料

采用径级代替龄级的方法,参考 Chen 等<sup>[17]</sup>对香榿(*Torreya grandis* 'Merrillii')及江波等<sup>[18]</sup>对巴山榿(*Torreya fargesii* Franch.)的分级标准,大盘山榿野生植株平均高度为 11.36 m,平均胸径为 19.72 cm,属于中龄树。于 2019 年,将大盘山榿野生植株的当年生枝条嫁接到株龄 2 a 的榿树(*Torreya grandis* Fortune ex Lindl.)实生苗的砧木上,在大盘山国家级自然保护区的基地大棚中培育,嫁接成活 2 a 后移栽到野外生境实现回归,使其生长在与成年个体相同的环境条件下,嫁接苗平均高度为 1.08 m,属于幼龄树。2 种树龄大盘山榿基本特征见表 1。

表 1 不同树龄大盘山榿基本特征( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 1 Basic characteristics of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen at different ages ( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

树龄 Tree age	平均高度/m Mean height	平均胸径/cm Mean diameter at breast height	平均地径/cm Mean ground diameter	平均盖度 Average coverage	
				长/m Length	宽/m Width
幼龄树 Young tree (4 a)	1.08±0.10	— <sup>1)</sup>	2.28±0.21	0.78±0.19	0.55±0.23
中龄树 Middle-aged tree (≥40 a)	11.36±1.40	19.72±2.67	35.00±3.94	9.26±1.30	6.76±1.29

<sup>1)</sup> 幼龄树胸径小于 5 cm,未测量 Diameter at breast height of young trees is less than 5 cm and is not measured.

### 1.3 方法

1.3.1 植物和土壤样品采集 于 2023 年 2 月(非生长季)和 7 月(生长季),随机选取 4 株幼龄和 5 株中龄的大盘山榿,在植株东、南、西、北 4 个方向,选择树冠中、上部较为健康、成熟的茎和叶片进行采集,不同季节各树龄分别采集茎样品约 50 g、叶片样品约 30 g,将 4 个方向所采集的同一部位样品混合后装入信封并带回实验室。采集根和根际土壤样本时,分别在幼龄树树干基部向外 0~10 cm 范围和中龄树树干基部向外 0~50 cm 范围,挖掘 0~20 cm 土层中的细根,不同季节各树龄分别采集根样品 10~15 g;然后抖动细根,采集根际土壤样品。将采自同一植株的土壤样品混合均匀后,过孔径 2 mm 筛,去除较大的颗粒物、植物残体等。整个采样过程中,确保采样不影响大盘山榿正常生长。每个新鲜土壤样品分为 2 份:一份自然风干后用于土壤的 pH 值以及全碳、全氮、全磷和速效磷含量的测定;另一份保存于 4 °C 冰箱,用于土

壤的含水量、铵态氮含量、硝态氮含量和水解酶活性的测定,于采样 1 个月内完成测定。

1.3.2 植物各器官养分含量测定 植物样品置于 85 °C 烘箱中烘干至恒质量,用粉碎机粉碎后过 100 目筛,备用。使用 vario MACER cube 元素分析仪(德国 Elementar 公司)测定植物全碳和全氮含量,采用酸溶-钼锑抗比色法<sup>[19]168-169</sup>测定全磷含量,分别记为 C、N、P 含量。各指标重复测定 3 次。

1.3.3 土壤理化性质测定 按照质量比 2.5:1 将蒸馏水和土混匀<sup>[19]12-13</sup>,使用 Seven Compact 台式 pH 计(瑞士 METTLER TOLEDO 公司)测定土壤 pH 值;采用烘干法<sup>[20]</sup>测定土壤含水量;采用 vario MACER cube 元素分析仪测定土壤全碳和全氮含量,分别记为 C、N 含量;采用酸溶-钼锑抗比色法<sup>[19]168-169</sup>测定土壤全磷含量,记为 P 含量;采用碳酸氢钠法<sup>[19]169-170</sup>测定土壤有效磷含量;采用氯化钾浸提-靛酚蓝比色法<sup>[19]159-160</sup>测定土壤铵态氮含量;采用紫外分光光度

计-比色法<sup>[19]160-161</sup>测定土壤硝态氮含量。实验中均使用 UV-2600 紫外分光光度计(日本岛津公司)进行比色。各指标重复测定 3 次。C/N 比、C/P 比和 N/P 比分别为全碳含量与全氮含量的比值、全碳含量与全磷含量的比值和全氮含量与全磷含量的比值。

1.3.4 土壤水解酶活性测定及相关指标计算 参考 Sinsabaugh 等<sup>[21]</sup>的方法测定土壤水解酶活性,包括 C 素获取酶  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、N 素获取酶  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)以及 P 素获取酶酸性磷酸酶(AP)。具体方法为:称取 1.5 g 新鲜土壤,加入 50 mmol · L<sup>-1</sup>乙酸钠缓冲液(pH 5.0) 125 mL 制备悬浮液,使用移液枪向 96 孔微板的各孔中分别加入 200  $\mu$ L 土壤悬浮液和 50  $\mu$ L 各酶活底物,然后置于 25 °C 培养箱中黑暗培养 3 h,最后使用 BioTek Synergy H1 多功能酶标仪(美国 BioTek 公司)在波长 365 nm 下激发、波长 450 nm 下检测吸光值。各指标重复测定 8 次。根据 Sinsabaugh 等<sup>[21]</sup>的方法计算 C 素、N 素和 P 素获取酶的活性及相应比值,包括酶化学计量碳氮比、碳磷比和氮磷比。参考 Fanin 等<sup>[22]</sup>的方法计算矢量长度(VL)和矢量角度(VA)。矢量长度表征土壤酶存在 C 限制,矢量长度越长,C 限制越强;矢量角度反映 N 和 P 相对限制量,矢量角度大于 45°说明主要受到 P 限制,矢量角度小于 45°说明主要受到 N 限制,矢量

角度等于 45°说明存在 N 和 P 共同限制<sup>[23]</sup>。

#### 1.4 数据分析

利用 SPSS 22.0 软件进行分析,采用三因素方差分析(three-way ANOVA)和 Duncan's 检验比较植物器官、树龄和季节及其相互作用对养分含量的影响。采用独立样本 *t* 检验分析不同树龄之间植物和土壤中各项参数的差异。根据酶化学计量碳氮比和氮磷比,利用 Graphpad 8.0.2 软件绘制土壤酶化学计量散点图;利用 Canoco 5 软件,以大盘山榧植株各器官(根、茎、叶片)的 C、N、P 含量及其化学计量比为响应变量,以土壤理化性质、酶活性及化学计量比为解释变量进行冗余分析(RDA)。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同树龄大盘山榧各器官养分含量及其化学计量比的比较

结果(表 2)显示:在非生长季,大盘山榧幼龄树叶片的 C、N、P 含量以及中龄树叶片的 P 含量显著( $P < 0.05$ )高于根和茎,幼龄树根的 C/N 比、中龄树根的 C/P 比以及幼龄树和中龄树根的 N/P 比显著高于茎和叶片;叶片的 C、N、P 含量在不同树龄间存在显著差异,根和茎的 P 含量和 C/P 比以及根的 N/P 比在不同树龄间存在显著差异。在生长季,幼龄树叶片

表 2 非生长季和生长季不同树龄大盘山榧各器官养分含量及其化学计量比( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Nutrient contents and their stoichiometric ratios of each organ of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen at different ages in non-growing season and growing season ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

树龄 Tree age	器官 Organ	C 含量/(g · kg <sup>-1</sup> ) C content	N 含量/(g · kg <sup>-1</sup> ) N content	P 含量/(g · kg <sup>-1</sup> ) P content	C/N 比 C/N ratio	C/P 比 C/P ratio	N/P 比 N/P ratio
非生长季 Non-growing season							
幼龄树 Young tree	根 Root	222.30±12.23bA	3.02±0.12bA	1.08±0.09bA	73.56±2.92aA	172.55±10.27aB	7.40±0.66aB
	茎 Stem	162.38±8.12cA	2.99±0.08bA	0.87±0.08bA	54.34±2.66bA	191.83±15.65aB	4.52±0.38bA
	叶片 Leaf	297.90±29.82aA	4.40±0.33aA	1.43±0.11aA	60.94±3.49bA	208.29±14.90aA	3.71±0.26bA
中龄树 Middle-aged tree	根 Root	192.99±15.85aA	3.11±0.17aA	0.22±0.02cB	62.63±5.17aA	635.15±35.07aA	16.50±1.11aA
	茎 Stem	205.70±18.62aA	3.11±0.17aA	0.43±0.05bB	62.08±5.07aA	497.34±51.80bA	6.33±0.71bA
	叶片 Leaf	199.14±3.71aB	3.34±0.25aB	0.99±0.10aB	60.85±4.37aA	195.76±17.04cA	3.52±0.46cA
生长季 Growing season							
幼龄树 Young tree	根 Root	257.46±34.21abA	3.13±0.08bA	0.49±0.04bA	70.94±4.34aA	369.06±25.67aA	6.99±0.75abB
	茎 Stem	234.42±9.06bA	3.42±0.21bA	0.61±0.05abA	69.55±3.94aA	399.06±39.08aB	5.92±0.59bB
	叶片 Leaf	326.83±38.60aA	5.16±0.27aA	0.71±0.07aA	62.70±4.47aA	366.07±23.40aA	8.22±0.91aA
中龄树 Middle-aged tree	根 Root	233.85±25.21aA	3.86±0.38aA	0.62±0.09aA	60.59±2.53aA	458.02±118.86abA	14.40±0.97aA
	茎 Stem	231.07±16.16aA	3.10±0.40bA	0.36±0.05bB	76.81±5.34aA	592.23±54.46aA	10.67±1.19bA
	叶片 Leaf	234.10±10.30aB	3.85±0.33aB	0.76±0.10aA	62.01±3.58aA	391.66±135.79bA	5.98±0.85cA

<sup>1)</sup> 同列中不同小写字母表示同一树龄不同器官之间差异显著( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ( $P < 0.05$ ) between different organs of the same tree age; 同列中不同大写字母表示同一器官不同树龄之间差异显著( $P < 0.05$ ) Different uppercases in the same column indicate the significant differences ( $P < 0.05$ ) between different tree ages of the same organ.

的C含量和N/P比显著高于茎,幼龄树叶片的N含量显著高于根和茎,幼龄树叶片的P含量显著高于根,中龄树根和叶片的N和P含量显著高于茎,中龄树茎的C/P比显著高于叶片,中龄树根的N/P比显著高于茎和叶片;叶片的C、N含量,茎的P含量和C/P比以及根和茎的N/P比在不同树龄间存在显著差异。

三因素方差分析结果(表3)显示:植物器官和季节对C、N、P含量的影响显著;树龄对C、P含量的影响显著;植物器官与树龄的交互作用对C、N含量的影响显著;植物器官与季节,树龄与季节,以及植物器官、树龄与季节的交互作用对P含量的影响显著;植物器官与树龄、植物器官与季节的交互作用对C/N

比的影响显著;植物器官、树龄、季节及其交互作用对C/P比的影响显著;植物器官、树龄、季节以及植物器官与树龄、植物器官与季节的交互作用对N/P比的影响显著。

## 2.2 不同树龄大盘山榿根际土壤理化性质及化学计量比的比较

结果(表4)显示:在非生长季和生长季,大盘山榿中龄树根际土壤的含水量,C、N、P、硝态氮含量及N/P比高于幼龄树,有效磷含量以及C/N比低于幼龄树,且差异达显著( $P<0.05$ )或极显著( $P<0.01$ )水平。在非生长季,幼龄树根际土壤的铵态氮含量和C/P比高于中龄树;而在生长季,幼龄树根际土壤的这2个指标分别极显著和显著低于中龄树。

表3 不同因子对大盘山榿养分含量及其化学计量比影响的三因素方差分析

Table 3 Three-way analysis of variance for the effects of different factors on nutrient contents and their stoichiometric ratios of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen

因子 <sup>1)</sup> Factor <sup>1)</sup>	C含量 C content		N含量 N content		P含量 P content		C/N比 C/N ratio		C/P比 C/P ratio		N/P比 N/P ratio	
	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value
O	7.20	0.002	19.16	<0.001	35.09	<0.001	1.84	0.170	14.83	<0.001	61.42	<0.001
A	7.65	0.008	3.89	0.054	48.64	<0.001	0.25	0.621	47.50	<0.001	61.31	<0.001
S	10.31	0.002	8.15	0.006	30.86	<0.001	3.95	0.053	9.13	0.004	13.19	<0.001
O×A	7.45	0.002	10.02	<0.001	1.51	0.232	4.93	0.011	15.51	<0.001	38.95	<0.001
O×S	0.16	0.854	0.67	0.509	7.17	0.002	4.93	0.011	11.12	<0.001	12.09	<0.001
A×S	0.22	0.638	<0.01	0.968	40.11	<0.001	<0.01	0.971	24.50	<0.001	0.02	0.896
O×A×S	0.51	0.607	1.28	0.287	7.11	0.002	0.01	0.994	12.80	<0.001	2.98	0.060

<sup>1)</sup> O: 植物器官 Plant organ; A: 树龄 Tree age; S: 季节 Season.

表4 非生长季和生长季不同树龄大盘山榿根际土壤理化性质及化学计量比( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 4 Physical and chemical properties and stoichiometric ratios of the rhizosphere soil of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen at different ages in non-growing season and growing season ( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

树龄 Tree age	含水量/% Water content	pH值 pH value	C含量/(g·kg <sup>-1</sup> ) C content	N含量/(g·kg <sup>-1</sup> ) N content	P含量/(g·kg <sup>-1</sup> ) P content	有效磷含量/(mg·kg <sup>-1</sup> ) Available phosphorus content
非生长季 Non-growing season						
幼龄树 Young tree	27.59±3.02	5.38±0.23	29.18±2.02	0.84±0.10	0.70±0.04	19.21±2.49 **
中龄树 Middle-aged tree	42.24±0.16 *	5.28±0.53	40.85±2.80 *	2.10±0.11 **	1.04±0.09 *	1.74±0.17
生长季 Growing season						
幼龄树 Young tree	18.88±0.10	5.55±0.10	27.59±2.47	0.87±0.11	0.89±0.06	24.25±4.60 **
中龄树 Middle-aged tree	33.52±3.96 *	5.30±0.39	48.34±4.07 *	1.84±0.20 **	1.34±0.07 *	2.08±1.17
树龄 Tree age	铵态氮含量/(mg·kg <sup>-1</sup> ) Ammonium nitrogen content	硝态氮含量/(mg·kg <sup>-1</sup> ) Nitrate nitrogen content	C/N比 C/N ratio	C/P比 C/P ratio	N/P比 N/P ratio	
非生长季 Non-growing season						
幼龄树 Young tree	13.45±0.71 *	15.50±1.13	33.35±3.36 **	42.82±4.41	0.63±0.06	
中龄树 Middle-aged tree	11.19±0.48	63.75±5.78 **	19.51±1.19	39.84±2.51	2.06±0.14 **	
生长季 Growing season						
幼龄树 Young tree	5.15±0.61	11.56±1.21	36.76±7.67 **	28.15±2.84	0.95±0.12	
中龄树 Middle-aged tree	11.64±1.26 **	64.80±7.88 **	24.58±1.85	38.54±1.50 *	1.39±0.19 *	

<sup>1)</sup> \* 和 \*\* 分别表示同一指标在同一季节不同树龄之间差异显著( $P<0.05$ )和极显著( $P<0.01$ ) \* and \*\* indicate that the same index has the significant ( $P<0.05$ ) and extremely significant ( $P<0.01$ ) differences between different tree ages in the same season, respectively.

### 2.3 不同树龄大盘山榿根际土壤水解酶活性及相关指标的比较

结果(表 5)显示:在非生长季和生长季,大盘山榿中龄树根际土壤的亮氨酸氨基肽酶、酸性磷酸酶、 $\beta$ -1,4-*N*-乙酰氨基葡萄糖苷酶和  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性总体显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 高于幼龄树,而酶化学计量碳氮比、碳磷比和氮磷比在不同

树龄间总体差异不显著。非生长季幼龄树和中龄树以及生长季中龄树根际土壤的矢量角度均大于  $45^\circ$ ,说明根际土壤微生物生长受 P 限制;生长季幼龄树矢量角度等于  $45^\circ$ ,说明根际土壤微生物生长受 N 和 P 共同限制。

土壤酶化学计量散点图(图 1)显示:在非生长季,大盘山榿幼龄树和中龄树根际土壤微生物受 P

表 5 非生长季和生长季不同树龄大盘山榿根际土壤水解酶活性及相关指标 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>  
Table 5 Hydrolase activities and related indexes of the rhizosphere soil of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen at different ages in non-growing season and growing season ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

树龄 Tree age	水解酶活性/(nmol · g <sup>-1</sup> · h <sup>-1</sup> ) Hydrolase activity			
	亮氨酸氨基肽酶 Leucine aminopeptidase	酸性磷酸酶 Acid phosphatase	$\beta$ -1,4- <i>N</i> -乙酰氨基葡萄糖苷酶 $\beta$ -1,4- <i>N</i> -acetylglucosaminidase	$\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶 $\beta$ -1,4-glucosidase
非生长季 Non-growing season				
幼龄树 Young tree	131.91±7.50	277.45±17.73	13.26±1.19	18.95±1.41
中龄树 Middle-aged tree	220.21±24.52 **	380.22±41.77	14.04±0.23	33.33±3.19 *
生长季 Growing season				
幼龄树 Young tree	33.46±2.27	226.26±10.34	45.85±2.10	121.09±2.54
中龄树 Middle-aged tree	72.86±6.37 **	512.80±60.80 **	66.28±8.01 *	227.33±11.48 **

树龄 Tree age	酶化学计量碳氮比 Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio	酶化学计量碳磷比 Enzyme stoichiometric carbon to phosphorus ratio	酶化学计量氮磷比 Enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio	矢量长度 Vector length	矢量角度/(°) Vector angle
	非生长季 Non-growing season				
幼龄树 Young tree	0.59±0.01	0.52±0.02	0.89±0.01	1.10±0.04	58.47±1.46
中龄树 Middle-aged tree	0.65±0.03	0.59±0.02 *	0.92±0.01	1.13±0.04	57.66±3.55
生长季 Growing season					
幼龄树 Young tree	1.10±0.01	0.89±0.01	0.81±0.02	1.36±0.01	45.00±0.59
中龄树 Middle-aged tree	1.10±0.02	0.88±0.02	0.80±0.02	1.36±0.03	45.39±1.59

<sup>1)</sup> \* 和 \*\* 分别表示同一指标在同一季节不同树龄之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) 和极显著 ( $P < 0.01$ ) \* and \*\* indicate that the same index has the significant ( $P < 0.05$ ) and extremely significant ( $P < 0.01$ ) differences between different tree ages in the same season, respectively.

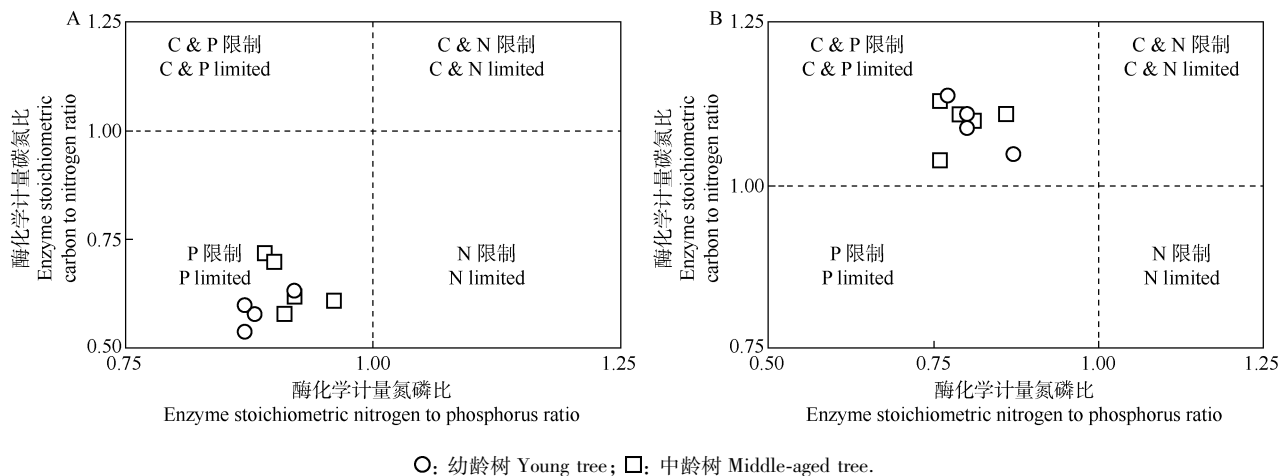


图 1 非生长季(A)和生长季(B)不同树龄大盘山榿根际土壤微生物营养限制状况

Fig. 1 Nutrient limitation of microorganisms in the rhizosphere soil of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen at different ages in non-growing season (A) and growing season (B)

限制;在生长季,其幼龄树和中龄树根际土壤微生物受 C 和 P 共同限制。综上所述,在非生长季和生长季不同树龄大盘山榧根际土壤微生物均受 P 限制。

#### 2.4 不同树龄大盘山榧与其根际土壤相关指标的 RDA 结果

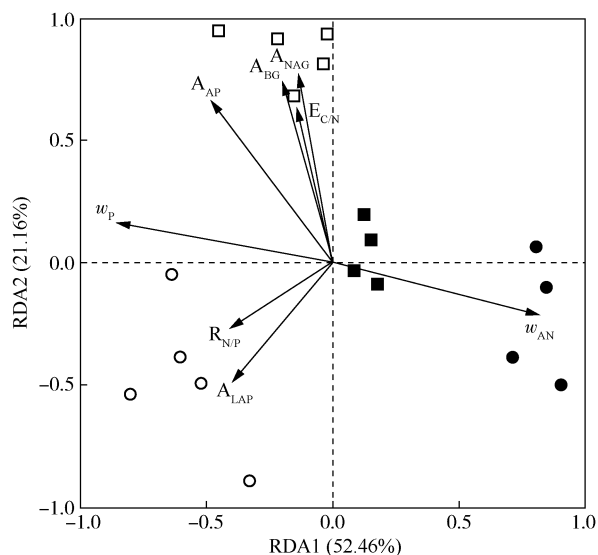
RDA 结果(图 2)表明:RDA1 轴和 RDA2 轴的解释率分别为 52.46% 和 21.16%, 累计解释率为 73.62%。在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤铵态氮含量 ( $F=5.7, P=0.002$ ) 的影响。在非生长季,中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤亮氨酸氨基肽酶活性 ( $F=4.9, P=0.002$ ) 和 N/P 比 ( $F=2.6, P=0.040$ ) 的影响;在生长季,中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受到根际土

壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性 ( $F=4.5, P=0.002$ )、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性 ( $F=5.6, P=0.002$ ) 以及酶化学计量碳氮比 ( $F=3.7, P=0.008$ ) 的影响。

### 3 讨 论

#### 3.1 不同树龄大盘山榧各器官中养分含量及其化学计量比的季节变化

植物不同器官的 C、N、P 含量反映了植物生长过程中对养分的吸收和利用,且会随着生长季节发生变化<sup>[24]</sup>。不同树龄大盘山榧叶片 C 含量的平均值为  $264.49 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 低于中国陆生植物叶片 C 含量的平均值 ( $436.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[25]</sup> 以及不同树龄香榧叶片 C 含量的平均值 ( $437.38 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[26]</sup>。这表明研究区域大盘山榧所积累的有机物相对较少,可能与该区域的环境条件和树木生长等有关。大盘山榧叶片 N 含量的平均值为  $4.19 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 远低于全球陆地植物叶片 N 含量的平均值 ( $20.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[27]</sup> 以及中国陆地植物叶片 N 含量的平均值 ( $14.14 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[25]</sup>。一般而言,树木倾向于吸收无机态氮,而研究区域的降水量较高,可能造成硝态氮淋溶流失严重,导致树木可利用的有效氮含量低<sup>[28]</sup>,这可能是导致大盘山榧叶片 N 含量较低的主要原因。大盘山榧叶片 P 含量的平均值为  $0.97 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 低于全球陆地植物叶片 P 含量的平均值 ( $1.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[27]</sup> 以及中国陆地植物叶片 P 含量的平均值 ( $1.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[25]</sup>。这是因为亚热带地区高温和降水会增强土壤风化程度和土壤侵蚀,且易被矿化吸附固定和淋溶流失,从而导致植物可利用的有效磷含量较低<sup>[29]31-32</sup>。在非生长季和生长季,大盘山榧叶片 C 含量随着树龄的增加而降低,可能是由于随着树龄的增加,叶片老化、光合作用效率下降,C 分配发生变化。这与陈肖等<sup>[30]</sup>的研究结果相似,随树龄的增长,咖啡 (*Coffea arabica* Linn.) 叶片 C 含量逐渐降低,这是因为咖啡后期生长基本停滞,光合作用速率降低,吸收的 C 元素主要转移到生殖器官,导致叶片 C 含量最低。不同树龄大盘山榧叶片 C、N、P 含量均明显低于中国陆地植物叶片 C、N、P 含量,也低于会稽山榧树叶片 C 含量 ( $502.67 \sim 533.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、N 含量 ( $18.50 \sim 23.17 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、P 含量 ( $1.89 \sim 2.09 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )<sup>[29]15-16</sup>,这可能与榧属种类及分布区域不同有关。景继鑫等<sup>[31]</sup>认为植物养分含量及其吸收利用效率在不同温度、湿度和海拔条件下均表



●: 非生长季幼龄树 Young trees in non-growing season; ○: 非生长季中龄树 Middle-aged tree in non-growing season; ■: 生长季幼龄树 Young tree in growing season; □: 生长季中龄树 Middle-aged tree in growing season;  $w_{AN}$ : 根际土壤铵态氮含量 Ammonium nitrogen content in rhizosphere soil;  $w_P$ : 根际土壤 P 含量 P content in rhizosphere soil;  $R_{N/P}$ : 根际土壤 N/P 比 N/P ratio of rhizosphere soil;  $A_{LAP}$ : 根际土壤亮氨酸氨基肽酶活性 Leucine aminopeptidase activity in rhizosphere soil;  $A_{AP}$ : 根际土壤酸性磷酸酶活性 Acid phosphatase activity in rhizosphere soil;  $A_{NAG}$ : 根际土壤  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性  $\beta$ -1,4-N-acetylglucosaminidase activity in rhizosphere soil;  $A_{BG}$ : 根际土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性  $\beta$ -1,4-glucosidase activity in rhizosphere soil;  $E_{C/N}$ : 根际土壤酶化学计量碳氮比 Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio of rhizosphere soil. 括号中百分数为各轴的解释率 The percentages in parentheses are the interpretation of each axis.

图 2 非生长季和生长季不同树龄大盘山榧植株与其根际土壤相关指标的冗余分析 (RDA)

Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) of related indexes of *Torreya dapanshanica* X. F. Jin, Y. F. Lu et Zi L. Chen and their rhizosphere soil at different tree ages in non-growing season and growing season

现出差异。研究表明:C、N、P 是植物生长所需的主要营养元素,全面了解这些养分在植株不同组织中的分配情况,对于研究植物功能多样性至关重要<sup>[32]</sup>。大盘山榧 C、N、P 含量受植物器官和季节的影响显著( $P < 0.05$ ),说明植物器官中营养元素含量随着个体发育而发生变化<sup>[33]</sup>。此外,营养元素的季节变化代表了植物生长的动态响应,可能与营养元素吸收和利用效率之间的平衡变化引起的营养迁移有关,从而导致植物不同器官中 C、N、P 含量不同<sup>[24]</sup>。这是造成大盘山榧植物养分含量变化的主要原因。

C/N 比和 C/P 比代表植物吸收营养对 C 固定以及对 N、P 的利用效率,而 N/P 比则反映植物受 N 或 P 限制的状况<sup>[34]</sup>。植物器官、树龄和季节对大盘山榧的 C/P 比和 N/P 比均有显著影响,说明这些因子会导致生态化学计量比发生变化。在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树和中龄树不同器官的 C/N 比和 C/P 比总体大于全球尺度内植物的 C/N 比和 C/P 比(分别为 22.5 和 232)<sup>[27]</sup>,而较高的 C/N 比和 C/P 比反映了大盘山榧植株生长的土壤中 N 和 P 养分相对匮乏,从而限制了其对 N、P 养分的利用效率。植物体内的 N/P 比还能够反映 N 和 P 元素的供应状况及其相对有效性<sup>[35]</sup>。研究表明:当 N/P 比小于 14 时,植物生长发育更多受 N 限制;当 N/P 比大于 16 时,植物生长发育更多受 P 限制;当 N/P 比在 14~16 之间时,植物生长发育同时受 N 和 P 限制<sup>[36-37]</sup>。在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树各器官以及中龄树茎、叶片的 N/P 比在 3.52~10.67 之间,均受 N 限制;而幼龄树根的 N/P 比分别为 7.40 和 6.99,中龄树根的 N/P 比分别为 16.50 和 14.40,其限制类型从受 N 限制转变为受 P 限制或 N 和 P 共同限制,这表明根可能随着季节的变化和树龄的增加而变化,导致对 N 和 P 的需求变得更加复杂。郁国梁等<sup>[38]</sup>的研究结果也表明:N、P 含量是植物生长的关键营养元素,其需求会随着植物生长阶段的变化而变化。

### 3.2 不同树龄大盘山榧根际土壤养分含量及其化学计量比的季节变化

土壤 C、N、P 分布及其比值的空间异质性,可能由生境(如纬度、经度、海拔、土壤类型、地形)和植物生产力(如高度、生物量)等因子引起<sup>[39]</sup>。在非生长季和生长季,大盘山榧中龄树根际土壤 C、N 含量均显著( $P < 0.05$ )或极显著( $P < 0.01$ )高于幼龄树根际土壤。Yin 等<sup>[40]</sup>的研究结果显示:不同林龄的马尾松

(*Pinus massoniana* Lamb.) 人工林(林龄 5、14 和 39 a)和杉木人工林(林龄 10、20 和 30 a)的土壤有机碳和全氮含量随着林龄的增加而增加。说明大盘山榧根际土壤 C、N 含量的积累可能与树龄之间存在正相关,推测随着树龄增加,植物凋落物和根际分泌物逐步增加,促进土壤有机碳和 N 的积累。大盘山榧根际土壤中 P 含量随着树龄的增加而显著增加。Cao 等<sup>[41]</sup>认为,土壤 P 含量随着树龄增加可能出现波动性变化。Wu 等<sup>[42]</sup>的研究结果表明:随着树龄的增加,树木的凋落物输入和分解逐渐增加,从而使 P 返回土壤中,进而提升土壤中的 P 浓度。造成这种差异可能是树木生长特性、土壤磷的矿化与溶解过程、微生物活动以及土壤类型等因子的综合作用。大盘山榧根际土壤 C/N 比的平均值为 28.55,高于中国土壤 C/N 比的平均值(11.90)<sup>[43]</sup>以及全球土壤 C/N 比的平均值(14.3)<sup>[44]</sup>,并且也高于不同树龄香榧土壤 C/N 比的平均值(9.42)<sup>[26]</sup>。说明土壤 C/N 比会受到榧属种类、植被组成和土壤类型的影响。大盘山榧根际土壤 C/N 比随着树龄的增加而极显著降低,这与 Wang 等<sup>[45]</sup>对油松(*Pinus tabulaeformis* Carrière)人工林的研究中土壤 C/N 比随林龄增加而降低的研究结果一致,表明随着树龄的增加,有机质的矿化速率增加,植物对土壤养分的需求逐渐增加。大盘山榧根际土壤 C/P 比和 N/P 比平均值分别为 37.34 和 1.26,远低于中国土壤 C/P 比和 N/P 比的平均值(分别为 61 和 5.2)<sup>[46]</sup>,这与不同树龄香榧<sup>[26]</sup>和马尾松<sup>[47]</sup>土壤的研究结果基本一致。已有研究表明:土壤 P 含量及其化学计量比在很大程度上受自然和人为因子的影响,包括地形、地理位置、土地利用变化及植物类型等因子<sup>[48]</sup>。

土壤水解酶是土壤中许多生化过程的重要催化剂,受土壤的酸碱度、湿度、温度、养分以及微生物群落等因子的调控<sup>[49]</sup>。在非生长季和生长季,随着树龄的增加,大盘山榧根际土壤亮氨酸氨基肽酶和  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性显著或极显著增加。这一结果与陈雅轩等<sup>[50]</sup>对不同林龄华北落叶松[*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr) Pilg.] 土壤酶活性研究结果相似,随着林龄的增加,林下凋落物以及植物残体逐渐增加,营养成分含量升高,会促进微生物活动,导致土壤酶活性增加。根据矢量角度和酶化学计量散点图可知,在非生长季,大盘山榧幼龄树和中龄树根际土壤微生物受 P 限制;在生长季,幼龄树和中

龄树根际土壤微生物基本受 C 和 P 共同限制。说明大盘山榧根际土壤酶活性及酶化学计量比存在季节差异,造成这样的结果是因为土壤酶主要来源于土壤微生物,树木生长阶段的变化会影响微生物的生长、活性和功能,从而对酶活性产生影响<sup>[51]</sup>;并且与土壤中底物浓度和土壤质地有关,且土壤酶活性还受环境条件(温度、水分)、植被类型等因子的影响<sup>[52]</sup>。在非生长季和生长季,不同树龄大盘山榧根际土壤微生物的生长均受到 P 限制。这是因为南方酸性环境下富含铝、铁、锰等的氧化物对 P 专性吸附和固定的能力强,P 形成了不易被植物、微生物利用的形态,降低了土壤 P 的利用效率<sup>[47]</sup>。

### 3.3 大盘山榧及其根际土壤养分含量及相关化学计量比的耦合关系

在自然条件下,土壤养分含量由自然物质基础和条件共同决定。土壤养分变化是一个长期、复杂的过程,其与植物生长协同发展,在不同地区和种植环境下表现出不同的特性<sup>[53]</sup>。在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤铵态氮含量的影响。已有研究表明:不管 N 形态如何,植物均可吸收土壤提供的无机态氮<sup>[54]</sup>。在非生长季,大盘山榧中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤亮氨酸氨基肽酶活性和 N/P 比影响。土壤亮氨酸氨基肽酶活性是 N 循环相关的酶,参与有机质的分解过程,降解肽酶以及其他肽底物<sup>[55]</sup>。大盘山榧根际土壤的亮氨酸氨基肽酶活性与其 N/P 比呈正相关,且大盘山榧根际土壤 N/P 比的平均值为 1.26,低于中国土壤 N/P 比的平均值(5.2)<sup>[46]</sup>。土壤中 N 含量偏低或 P 含量偏高均会导致 N、P 失衡,制约林木正常的生长发育、新陈代谢以及在生态系统中的循环特征<sup>[56]</sup>。在生长季,大盘山榧中龄树各器官 C、N、P 含量及其化学计量比主要受根际土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性和酶化学计量碳氮比的影响。研究认为,土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶和  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶能够分解有机物中的复杂糖类,将其转化为更简单的化合物,为微生物和植物提供 C 源和 N 源<sup>[48]</sup>。根据 Sinsabaugh 等<sup>[21]</sup>研究结果得出,酶化学计量比中碳氮比、碳磷比和氮磷比的全球平均值分别为 1.41、0.62 和 0.44。在生长季大盘山榧幼龄树和中龄树中,酶化学计量碳氮比的平均值为 1.10,低于全球平均值,表明微生物在

代谢过程中对 N 的需求较高;酶化学计量碳磷比和氮磷比的平均值分别为 0.89 和 0.81,均高于全球平均值,表明土壤中 P 的供应可能不足,土壤微生物受到 P 限制。因此,在生长季大盘山榧根际土壤微生物代谢受到 N 和 P 的限制。一般来说,在 P 限制的生态系统中,微生物群落倾向于消耗更多的 C 来产生和分泌与 P 代谢相关的酶。随着微生物对 P 需求的增加,C 的代谢得到促进,但随着资源的逐渐匮乏,微生物可能会受到 C 限制<sup>[57]</sup>。这与大盘山榧根际土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性与酸性磷酸酶活性呈正相关的结果相符。可能因为土壤中有有机质含量较高,鉴于土壤中 P 的供应可能不足,土壤酸性磷酸酶活性较高;而土壤酸性磷酸酶活性是与 P 循环相关的酶,有助于促进有机磷的矿化,提高植株对土壤 P 的吸收和利用<sup>[58]</sup>。综上所述,在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树均应以增施 N 肥为主,分次勤施有机肥并追施 P 肥;而中龄树以追施 P 肥为主,配施 N 肥和补施有机肥。

## 4 结 论

总体上看,在非生长季和生长季,大盘山榧幼龄树叶片的 C、N、P 含量以及中龄树叶片的 P 含量显著 ( $P < 0.05$ ) 高于根和茎,幼龄树根的 C/N 比和中龄树根的 N/P 比显著高于茎和叶片;叶片的 C、N 含量,茎的 P 含量和 C/P 比以及根的 N/P 比在不同树龄间存在显著差异;中龄树根际土壤的含水量、C、N、P、硝态氮含量、N/P 比以及亮氨酸氨基肽酶、酸性磷酸酶、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性显著或极显著 ( $P < 0.01$ ) 高于幼龄树。根据土壤酶化学计量特征可知,在非生长季,大盘山榧幼龄树和中龄树根际土壤微生物受 P 限制;在生长季,其幼龄树和中龄树根际土壤微生物受 C 和 P 共同限制。根据冗余分析结果,非生长季和生长季大盘山榧幼龄树受根际土壤铵态氮含量影响较大,非生长季中龄树受根际土壤亮氨酸氨基肽酶活性和 N/P 比影响较大,生长季中龄树受根际土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶活性、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性和酶化学计量碳氮比的影响较大。综上所述,在非生长季和生长季,建议大盘山榧幼龄树以增施 N 肥为主,分次勤施有机肥并追施 P 肥,中龄树以追施 P 肥为主,配施 N 肥和补施有机肥。研究结果为通过合理施肥缓解

大盘山榿的养分限制, 从而促进大盘山榿的健康生长和可持续发展提供了科学依据。

#### 参考文献:

- [1] ZHANG J J, LI X Y, CHEN M, et al. Response of plant, litter, and soil C : N : P stoichiometry to growth stages in *Quercus* secondary forests on the Loess Plateau, China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(3): 595–607.
- [2] ELSER J J, HAMILTON A. Stoichiometry and the new biology: the future is now[J]. *PLoS Biology*, 2007, 5(7): e181.
- [3] 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(30): 11001–11006.
- [4] ZHANG L X, BAI Y F, HAN X G, et al. Differential responses of N : P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(3): 259–270.
- [5] YAN T, LÜ X T, ZHU J J, et al. Changes in nitrogen and phosphorus cycling suggest a transition to phosphorus limitation with the stand development of larch plantations [J]. *Plant and Soil*, 2018, 422: 385–396.
- [6] CHANG Y N, ZHONG Q L, YANG H, et al. Patterns and driving factors of leaf C, N, and P stoichiometry in two forest types with different stand ages in a mid-subtropical zone [J]. *Forest Ecosystems*, 2022, 9: 100005.
- [7] LI Y Y, WANG J X, WANG L Q. Seasonal variations in C/N/P/K stoichiometric characteristics in different plant organs in the various forest types of Sygera Mountain [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1293934.
- [8] 王 增, 蒋仲龙, 刘海英, 等. 油茶不同器官氮、磷、钾化学计量特征随年龄的变化[J]. *浙江农林大学学报*, 2019, 36(2): 264–270.
- [9] WANG J, WANG X T, LIU G B, et al. Fencing as an effective approach for restoration of alpine meadows: evidence from nutrient limitation of soil microbes[J]. *Geoderma*, 2020, 363: 114148.
- [10] SONG Y Y, SUN L, SONG C C, et al. Responses of soil microbes and enzymes to long-term warming incubation in different depths of permafrost peatland soil [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 900: 165733.
- [11] ZHENG H F, LIU Y, ZHANG J, et al. Factors influencing soil enzyme activity in China's forest ecosystems[J]. *Plant Ecology*, 2018, 219: 31–44.
- [12] 王瑛瑛, 汤萃文, 贺媛真, 等. 甘肃民勤荒漠区植物群落土壤的理化性质和酶活性分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2024, 33(6): 56–64.
- [13] STOCK S C, KÖSTER M, DIPPOLD M A, et al. Environmental drivers and stoichiometric constraints on enzyme activities in soils from rhizosphere to continental scale [J]. *Geoderma*, 2019, 337: 973–982.
- [14] LINO I A N, DOS SANTOS V M, ESCOBAR I E C, et al. Soil enzymatic activity in *Eucalyptus grandis* plantations of different ages [J]. *Land Degradation and Development*, 2016, 27(1): 77–82.
- [15] 康 宁, 汤仲坝. 榿属分类学研究[J]. *植物研究*, 1995, 15(3): 349–362.
- [16] LU Y F, CHEN Z L, HE A G, et al. *Torreya dapanshanica* (Taxaceae), a new species of gymnosperm from Zhejiang, East China [J]. *PhytoKeys*, 2022, 192: 29–36.
- [17] CHEN X W, XIAO P F, NIU J Z, et al. Evaluating soil and nutrients (C, N, and P) loss in Chinese *Torreya* plantations [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 263: 114403.
- [18] 江 波, 周先容, 尚 进, 等. 中国特有植物巴山榿树的种群结构与动态[J]. *生态学报*, 2018, 38(3): 1016–1027.
- [19] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 23–24.
- [21] SINSABAUGH R L, LAUBER C L, WEINTRAUB M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252–1264.
- [22] FANIN N, MOORHEAD D, BERTRAND I, et al. Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient [J]. *Biogeochemistry*, 2016, 129: 21–36.
- [23] MOORHEAD D L, RINKES Z L, SINSABAUGH R L, et al. Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme-based decomposition models [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 223.
- [24] LI H L, CRABBE M J C, XU F L, et al. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C : N : P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(9): e0185163.
- [25] TANG Z Y, XU W T, ZHOU G Y, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033–4038.
- [26] 刘亚群, 胡德胜, 柏明娥. 不同树龄香榿叶片与土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. *浙江林业科技*, 2023, 43(3): 30–37.
- [27] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540–550.
- [28] 张天霖, 邱治军, 吴仲民, 等. 粤北针阔混交林不同器官碳氮磷钾的生态化学计量特征[J]. *林业科学研究*, 2021, 34(2): 149–157.
- [29] 原雅楠. 会稽山古榿树群 C、N、P 生态化学计量特征研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [30] 陈 肖, 崔现亮, 罗娅婷, 等. 不同树龄咖啡叶片与土壤的 C、

- N、P生态化学计量研究[J]. 热带作物学报, 2023, 44(9): 1801-1809.
- [31] 景继鑫, 陈灿阳, 满秀玲, 等. 大兴安岭北部主要乔木树种叶片-土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. 森林工程, 2024, 40(3): 1-10.
- [32] 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]. The American Naturalist, 2006, 168(4): E103-E122.
- [33] ABBAS M, EBELING A, OELMANN Y, et al. Biodiversity effects on plant stoichiometry[J]. PLoS ONE, 2013, 8(3): e58179.
- [34] WANG Z N, LU J Y, YANG M, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaves of differently aged lucerne (*Medicago sativa*) stands[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1062.
- [35] 郑德祥, 蔡杨新, 杨玉洁, 等. 闽北闽粤栲天然林主要树种幼树器官碳氮磷化学计量特征分析[J]. 林业科学研究, 2017, 30(1): 154-159.
- [36] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [37] 罗婷, 黄甫昭, 李健星, 等. 广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片和土壤的生态化学计量特征[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(2): 80-90.
- [38] 郁国梁, 王军强, 马紫荆, 等. 博斯腾湖湖滨湿地优势植物叶片碳、氮、磷化学计量特征的季节动态及其影响因素[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(5): 9-18.
- [39] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O, et al. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios [J]. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [40] YIN X A, ZHAO L S, FANG Q, et al. Differences in soil physicochemical properties in different-aged *Pinus massoniana* plantations in Southwest China[J]. Forests, 2021, 12(8): 987.
- [41] CAO J X, PAN H, CHEN Z, et al. Dynamics in stoichiometric traits and carbon, nitrogen, and phosphorus pools across three different-aged *Picea asperata* Mast. plantations on the eastern Tibet Plateau[J]. Forests, 2020, 11(12): 1346.
- [42] WU H L, XIANG W H, CHEN L, et al. Soil phosphorus bioavailability and recycling increased with stand age in Chinese fir plantations[J]. Ecosystems, 2020, 23: 973-988.
- [43] TIAN H Q, CHEN G S, ZHANG C, et al. Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. Biogeochemistry, 2010, 98: 139-151.
- [44] POST W M, PASTOR J, ZINKE P J, et al. Global patterns of soil nitrogen storage[J]. Nature, 1985, 317(6038): 613-616.
- [45] WANG L J, JING X, HAN J C, et al. How C : N : P stoichiometry in soils and carbon distribution in plants respond to forest age in a *Pinus tabulaeformis* plantation in the mountainous area of eastern Liaoning Province, China[J]. PeerJ, 2021, 9: e11873.
- [46] 郭冬艳. 退化草地的生态化学计量学研究: 以吉林西部退化草地为例[D]. 长春: 吉林大学, 2013: 20-21.
- [47] 李鹏, 零天旺, 杨章旗, 等. 不同林龄马尾松人工林叶片-土壤碳氮磷生态化学计量特征研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2023, 43(1): 88-98.
- [48] HU B F, XIE M D, LI H Y, et al. Stoichiometry of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in farmland soils in southern China: spatial pattern and related dominants [J]. Catena, 2022, 217: 106468.
- [49] 卢安琪, 陈志杰, 李雪, 等. 不同林龄杉木人工林土壤微生物生物量与酶活性特征的影响机制[J]. 生态学杂志, 2025, 44(1): 11-20.
- [50] 陈雅轩, 张彧璠, 王佳乐, 等. 不同林龄华北落叶松土壤酶活性和碳氮磷化学计量变化[J]. 生态学报, 2025, 45(1): 25-41.
- [51] NANPIERI P, GIAGNONI L, RENELLA G, et al. Soil enzymology: classical and molecular approaches[J]. Biology and Fertility of Soils, 2012, 48: 743-762.
- [52] 刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 等. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(1): 110-117.
- [53] LIANG S Y, TAN T, WU D Z, et al. Seasonal variations in carbon, nitrogen, and phosphorus of *Pinus yunnanensis* at different stand ages[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1107961.
- [54] ZHU F F, DAI L M, HOBBI E A, et al. Uptake patterns of glycine, ammonium, and nitrate differ among four common tree species of northeast China[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 799.
- [55] 尤丽, 朱向涛, 张前前, 等. 添加农业废弃物配方基质的特性及其对牡丹生长的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(3): 36-49.
- [56] 达清珍, 崔东, 张雨露, 等. 新疆伊犁不同林龄野苹果林土壤碳、氮、磷生态化学计量特性[J]. 生态科学, 2022, 41(5): 98-104.
- [57] WARING B G, WEINTRAUB S R, SINSABAUGH R L, et al. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. Biogeochemistry, 2014, 117: 101-113.
- [58] 成肖. 不同氮磷水平对壤土中磷转化相关酶以及小麦生长和磷利用效率的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022: 39-40.

(责任编辑: 张明霞)