

DOI: 10.13324/j.cnki.jfcf.202506006

套种蜘蛛抱蛋后红锥林林下生态系统 碳氮磷变化特征

李晓垠^{1,2}, 吴思霓^{1,2}, 盘李进^{1,2}, 邱权^{1,2}, 苏艳^{1,2}, 何茜^{1,2}

(1.华南农业大学林学与风景园林学院, 广东 广州 510642;

2.广东省森林植物种植创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要: 为评估林下套种药用植物对森林养分循环的作用机制及潜在风险, 对帽峰山红锥林未套种处理(红锥纯林)和林下套种处理(套种蜘蛛抱蛋)的林下植物、凋落物和土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量等指标进行测定, 分析其化学计量特征, 比较两种处理间的差异。结果表明, 林下套种处理显著提高了林下草本层地上部分的全氮(TN)含量($P<0.05$), 显著降低了林下灌木层茎、叶的有机碳(OC)含量及C/N、C/P、N/P($P<0.05$), 表明林下植物的N、P吸收和利用效率提高。林下套种处理下凋落物的OC含量显著降低($P<0.05$), 半分解层和完全分解层的C/N显著下降($P<0.05$), 完全分解层的TN含量显著上升($P<0.05$), 反映凋落物分解和N矿化加速, 但P释放滞后。林下套种处理的土壤OC、TN含量及C/N、C/P、N/P显著升高($P<0.05$), 土壤N/P的升高表明N限制缓解, 但全磷(TP)、有效磷(AP)含量的下降提示P限制风险加剧。林下套种处理的土壤酶活性显著升高($P<0.05$), 表明微生物分解和矿化功能增强。冗余分析揭示了林下植物、凋落物、土壤的C、N、P特征的密切耦合关系。林下套种蜘蛛抱蛋可优化养分利用、促进凋落物分解及土壤C、N积累, 改变林下植物、凋落物、土壤系统的C、N、P分配格局, 同时需重视土壤P有效性降低带来的潜在风险。

关键词: 红锥林; 蜘蛛抱蛋; 化学计量比; 林药模式; 林下经济

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2096-0018(2025)06-0588-10



开放科学标识码
(OSID 码)

Changes in carbon, nitrogen, and phosphorus of the understory ecosystem in *Castanopsis hystrix* forest interplanted with *Aspidistra elatior*

LI Xiaoyin^{1,2}, WU Sini^{1,2}, PAN Lijin^{1,2}, QIU Quan^{1,2}, SU Yan^{1,2}, HE Qian^{1,2}

(1.College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China; 2.Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract: To evaluate the influencing mechanisms and potential risks of understory cultivation of medicinal plants on nutrient cycling, we compared pure *Castanopsis hystrix* (non-intercropping) stands with the stands intercropped with *Aspidistra elatior* on Maofeng Mountain. Carbon(C), nitrogen(N), and phosphorus(P) content of understory plants, litter, and soil was measured to analyze their stoichiometric characteristics and differences between treatments. The results showed that intercropping increased the total nitrogen(TN) content in the aboveground part of the herbaceous layer($P<0.05$), while decreasing the organic carbon(OC) content as well as the C/N, C/P, and N/P ratios in the stems and leaves of the shrub layer($P<0.05$), indicating enhanced N and P absorption and utilization efficiency in understory plants. In the litter layer, intercropping reduced the OC content($P<0.05$), decreased the C/N ratio in the semi-decomposed and fully decomposed layers($P<0.05$), and increased the TN content in the fully decomposed layer, which reflected accelerated litter decomposition and enhanced N mineralization, while the P release was delayed. In the soil layer, intercropping increased OC, TN, and the C/N, C/P, and N/P ratios($P<0.05$). The rise in soil N/P indicated the mitigation of N limitation, while the decreases in total phosphorus(TP) and available phosphorus(AP) suggested an increased risk of P limitation. Soil enzyme activities were enhanced under intercropping($P<0.05$), reflecting stronger microbial decomposition and mineralization. Redundancy analysis revealed close coupling relationships among the C, N, and P characteristics of plants, litter, and soil. Overall, intercropping *A. elatior* in *C. hystrix* forests optimized nutrient utilization, promoted litter decomposition, and enhanced soil C and N accumulation, thereby altering the C, N, and P allocation patterns within the plant-litter-soil system, while highlighting the potential ecological risk of reduced soil P availability.

Key words: *Castanopsis hystrix* forest; *Aspidistra elatior*; stoichiometric ratio; forest-medicinal plant intercropping; understory economy

收稿日期: 2025-06-08 修回日期: 2025-07-10

基金项目: 广东省林业科技创新项目“林下药用植物栽培的光环境选择及高效栽培技术研究”(2021KJCX011); 华南农业大学研究生人才培养项目“林业专业硕士产教研融合协同育人体系构建”(4400-225329)。

第一作者简介: 李晓垠(2001-), 女, 硕士研究生, 从事林下经济研究。Email: lixiaoyin@stu.scau.edu.cn。

通信作者: 何茜(1981-), 女, 教授, 从事林下经济研究。Email: heqian69@126.com。

林下经济作为实现森林可持续发展的重要路径, 近年来在生态修复、经济增收和生物多样性保护等方面受到广泛关注。林药复合种植模式契合国家耕地“非粮化”“非农化”政策, 可高效利用森林空间, 其生态作用显著, 能改善土壤质量、促进养分循环、提升生态系统稳定性。此外, 该模式为不同生态适应性的药用植物提供了良好种植条件, 有助于提高其有效成分含量^[1]。现有研究^[2]多聚焦于林药模式下的栽培管理措施, 但缺乏对其生态过程的深入, 尤其是初期整地、施肥等管理措施虽提高了生产效率, 却可能引起土壤养分亏缺^[3]。因此, 在推广林药模式时, 综合评估其正负面效应, 对于明确其生态效应与潜在风险、指导科学可持续经营具有重要意义。

植物、凋落物、土壤是维持生态系统稳定的3个因子, 它们间存在密切联系。近年生态化学计量学研究表明, 碳(C)、氮(N)、磷(P)在植物-凋落物-土壤系统中的分布与循环, 直接影响森林生态系统的物质流动、能量转化及生产力稳定性。植物吸收养分后, 一部分通过凋落物返回土壤, 驱动微生物分解并再释放可利用的C、N、P, 形成一个动态耦合的循环网络^[4]。碳氮磷比(C/N/P)的微小变化, 往往预示着系统养分限制类型的转换, 进而决定植物生产力、物种多样性及碳汇功能的强弱。

林药模式本质上是一种立体复合种植形式, 可归类于混合栽培的范畴。前人研究^[5-6]表明, 混合栽培或林下套种对土壤养分存在不同影响, 例如会加重土壤N、P限制等, 但尚未形成统一结论。然而, 已有研究多集中于林下套种药用植物对土壤养分状况或单一组分的影响, 而对植物-凋落物-土壤系统整体生态化学计量特征及其耦合作用机制的系统性研究仍然不足。特别是在亚热带赤红壤地区, 土壤P易被固定、有效性不足, 常成为制约林下植物生长的关键因子^[7], 而凋落物分解速率、土壤矿化效率的差异又会进一步放大或缓解这种养分瓶颈。因此, 系统地揭示林下套种对植物、凋落物和土壤的C、N、P含量及其化学计量比的影响, 不仅可以评估林药模式对森林养分循环的干预效应, 也为优化林下药用植物配置、平衡生态保护与经济利用提供了科学依据。

蜘蛛抱蛋(*Aspidistra elatior*)俗称一叶兰, 隶属百合科(Liliaceae)蜘蛛抱蛋属(*Aspidistra Ker-Gawl.*), 为单子叶植物纲多年生草本药用植物, 其根状茎具有活血化瘀、镇痛及润肺止咳等功效。蜘蛛抱蛋耐阴性较强, 在郁闭度高的林分下生长适应性良好, 0.8的郁闭度能够平衡其生长与药用成分积累^[8]。本研究通过在红锥(*Castanopsis hystrix*)林下套种蜘蛛抱蛋, 旨在探究其对林下植物-凋落物-土壤系统的C、N、P生态化学计量特征及其互作关系的影响, 评估其对生态系统稳定性和植物资源分配格局的作用, 为优化林下种植管理措施、协调林下经济发展与生态系统保护提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于广东省龙眼洞林场帽峰山(23°17'40"N, 113°27'18"E)的林下经济示范基地, 海拔470 m, 属于亚热带季风气候区, 季风环流盛行, 高温多雨, 霜雪极为罕见, 年平均降水量超过1 800 mm, 年平均气温28.2℃, 8月极端最高气温可达38.1℃, 霜期通常为10~30 d, 但实际霜冻时间仅为1~5 d; 地形为陡坡低山丘陵区, 基岩主要由花岗岩和变质岩组成, 土壤为赤红壤, 呈棕黄或灰黄色, 砂质含量较高, 土层较厚。研究区林地土壤pH值为4.5, 有机碳含量为18.39 g·kg⁻¹, 全氮含量为1.28 g·kg⁻¹, 全磷含量为0.22 g·kg⁻¹, 碱解氮含量为59.69 mg·kg⁻¹, 有效磷含量为0.71 mg·kg⁻¹。

1.2 样地设置

试验林分为红锥人工纯林, 林龄集中在30~35 a, 造林时间在1991—1993之间。造林后连续3 a进行抚育施肥, 于2020年再次抚育施肥, 间伐1次, 强度约30%。林下灌木层以本地耐阴阔叶灌木为主, 草本层以蕨类及1年生草本植物为主。

试验采用随机区组设计, 设置3个100 m×100 m区组, 区组间距≥20 m, 基本信息如表1所示。每个区组设两个20 m×20 m样方(间距>10 m), 分别设置林下套种(套种蜘蛛抱蛋)、未套种两种处理, 3个区组共6个样方。

2020年1月, 在林下套种处理样方中, 采用水平整地开带, 带长根据红锥具体位置确定, 带宽为1.2 m, 每带种植两行蜘蛛抱蛋, 株行距为30 cm×30 cm, 种植前施入基肥, 种植后进行浇水, 此后不再进行追肥和浇水。至采样时, 蜘蛛抱蛋总体长势良好, 平均植株高度为57.88 cm, 平均叶长为42.15 cm, 叶宽在9.65~10.99 cm之间, 总鲜重和干重分别为79.77 g和21.85 g, 蜘蛛抱蛋覆盖度达到58.35%。未套种处理保持林下原有植物群落, 未进行药用植物引入, 仅执行与林下套种处理相同的管护措施, 确保

人类干扰的一致性。在每个样方内按标准方法布设 5 个 1 m×1 m 的凋落物采样小样方,同时布设 5 个 2 m×2 m 的植物调查样方,分别用于灌木层、草本层调查取样。

表 1 样地基本概况
Table 1 Basic overview of plot

试验区组 Experimental block	郁闭度 Canopy closure	林分密度 Stand density /(tree·hm ⁻²)	平均胸径 Average DBH /cm	平均树高 Average tree height /m	冠幅 Crown width /m	坡度 Slope /(°)
1	0.72	319.65	30.9	27.03	9.76	16
2	0.76	314.71	32.94	29.04	10.37	18
3	0.73	309.93	35.24	30.11	10.28	14

1.3 取样方法与样品分析

2023 年 3 月,调查测量并记录林地乔木的基本特征,包括胸径、树高、郁闭度、密度、坡度及土壤类型。对草本层进行分层取样,分别采集地上部分(茎、叶)和地下部分(根系),每部分样品约 200 g,带回实验室处理。灌木样本则选取生长健壮、形态完整且无病虫害的整株植物,取其叶、根和茎,参考史军辉等^[9]的分径标准,每个小样方内按径级混合根样,每份不少于 200 g。采集林地表层凋落物时,根据凋落物的形态特征和分解程度,将其划分为未分解层、半分解层和完全分解层 3 个层级,每层级样品分别装入信封进行杀青处理。所有生物样品在 105 ℃下杀青 1.5 h,再转入 65 ℃恒温干燥箱中烘干至恒重。

在每个样方内,按“S”型选点法选取 10 个点,取表层(0~20 cm 土层)土壤混合均匀后带回实验室,用作土壤指标的测定。剔除杂质后,取四分之一样品冷藏用于土壤酶活性测定,其余样品置于避光通风优良的干燥环境中风干,用于土壤理化性质分析。

林下植物灌木层根、茎、叶和草本层地上、地下部分,以及凋落物各分解层、土壤有机碳(organic carbon, OC)含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定,全氮(total nitrogen, TN)含量运用半微量凯氏定氮法分析,全磷(total phosphorus, TP)含量则采用钼锑抗分光光度法检测;土壤有效磷(available phosphorus, AP)含量采用钼锑抗比色法测定测定。使用苏州格锐思生物科技有限公司生产的 G0303W、G0304W48、G0301W 试剂盒分别测定土壤过氧化氢酶(catalase, CAT)、酸性磷酸酶(acid phosphatase, ACP)、脲酶(urease, URE)活性。

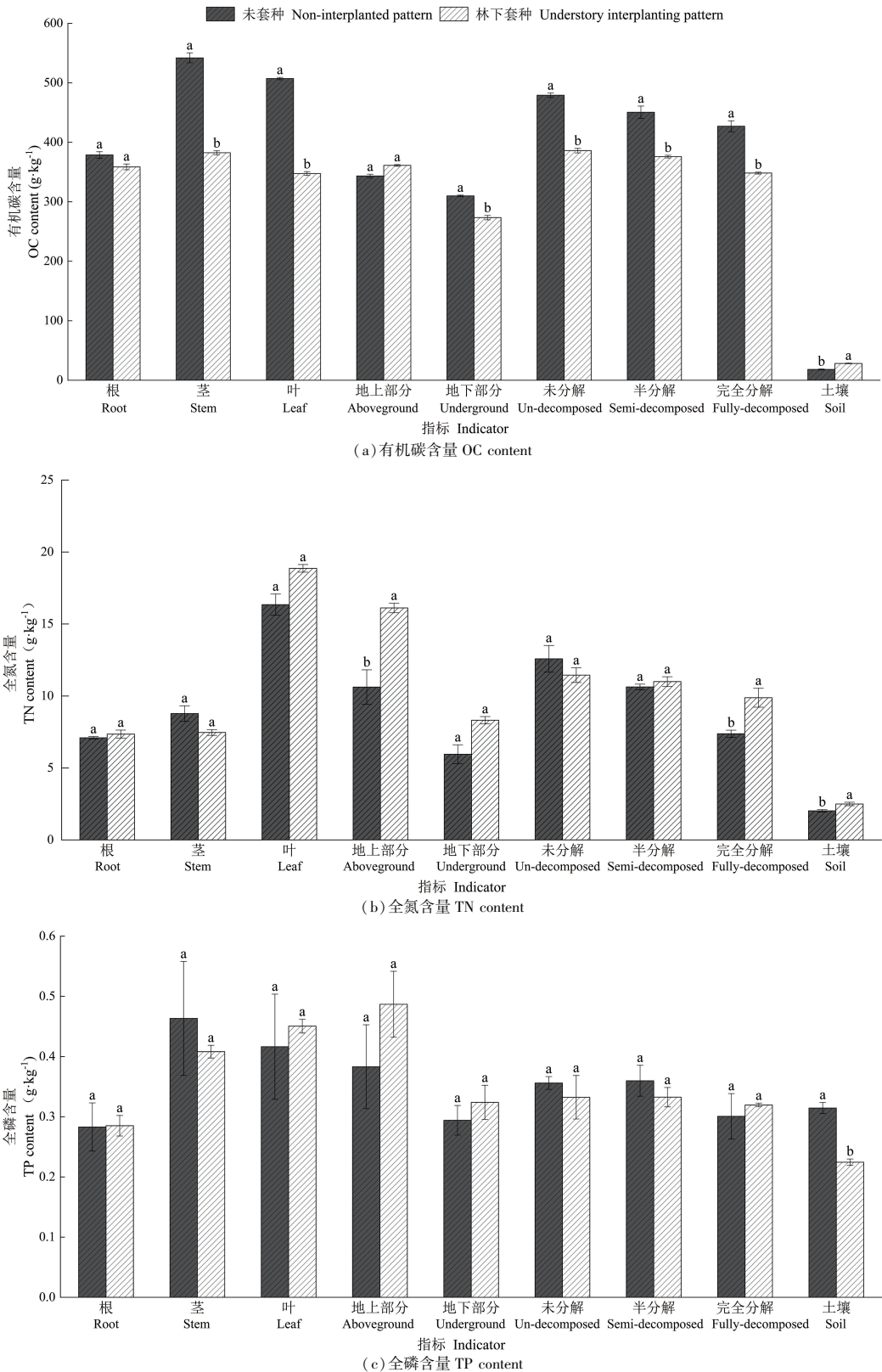
1.4 数据处理与分析

利用 Excel 2021 软件预处理数据,通过 SPSS 26.0 软件对两种处理下植物、凋落物和土壤的碳、氮、磷含量及土壤 pH 值、有效磷含量、酶活性的差异进行方差分析及单因素方差检验;使用 Canoco 5 软件,以林下植物生态化学计量特征为响应变量,以凋落物和土壤的生态化学计量参数为解释变量进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),采用 Origin Pro 2025 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同处理林下植物、凋落物和土壤的碳、氮、磷变化特征

如图 1 所示,未套种处理的林下灌木层根、茎、叶及草本层地下部分的 OC 含量整体高于林下套种处理。除灌木层茎外,灌木层根、叶及草本层地上、地下部分的 TN 含量在林下套种处理下均高于未套种处理,其中,灌木层叶的 TN 含量达到峰值,草本层地上部分的 TN 含量显著提升($P<0.05$)。总体上,TP 含量差异不显著,灌木层根、叶及草本层地上、地下部分的 TP 含量在林下套种处理下略高于未套种处理,而灌木层茎则相反;其中,在林下套种处理下草本层地上部分 TP 含量最高。凋落物分解过程中 OC、TN 的含量呈现出未分解层>半分解层>完全分解层;完全分解层的 TP 含量最低。林下套种处理下凋落物各分解层的 OC 含量均显著低于未套种处理,提示其分解速率加快。尽管在两种处理下土壤 OC 含量整体上较低,但林下套种处理显著高于未套种处理($P<0.05$)。凋落物 TN 含量在完全分解层中,林下套种处理显著高于未套种处理($P<0.05$),而在未分解层、半分解层中,两种处理间差异不显著。土壤 TN 含量在两种处理间差异显著($P<0.05$),表现为林下套种处理>未套种处理。凋落物各分解层的 TP 含量在两种处理间未见显著差异,但未套种处理的土壤 TP 含量显著高于林下套种处理($P<0.05$)。



注: 不同小写字母表示两种处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: different lowercase letters represent significant differences between treatments ($P < 0.05$).

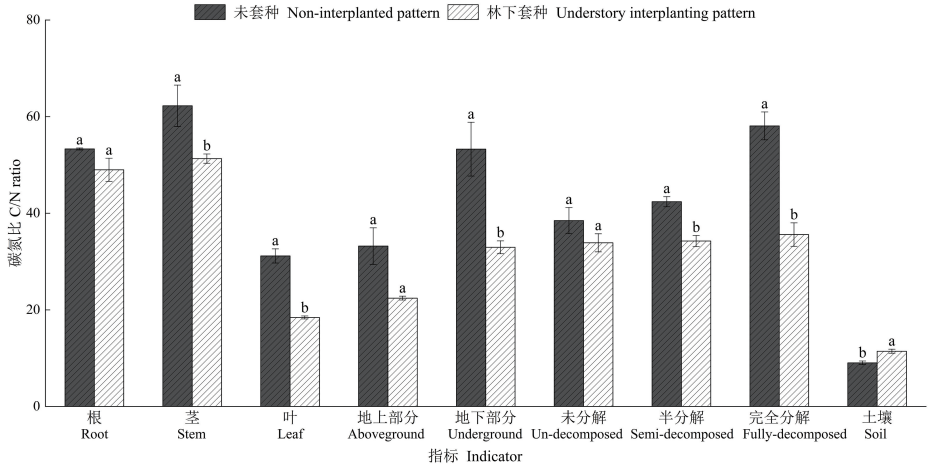
图 1 不同处理下林下植物、凋落物和土壤的碳、氮、磷含量

Figure 1 Carbon, nitrogen, and phosphorus content in understory plants, litter, and soil under different planting patterns

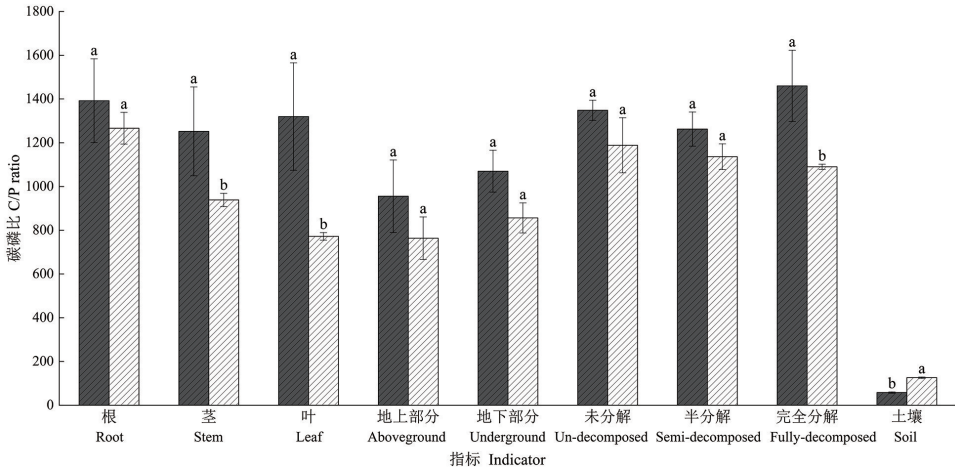
2.2 不同处理林下植物、凋落物和土壤的化学计量比变化特征

如图 2 所示, 林下灌木层根及草本层地上、地下部分的 N/P 表现为未套种处理 < 林下套种处理, 而

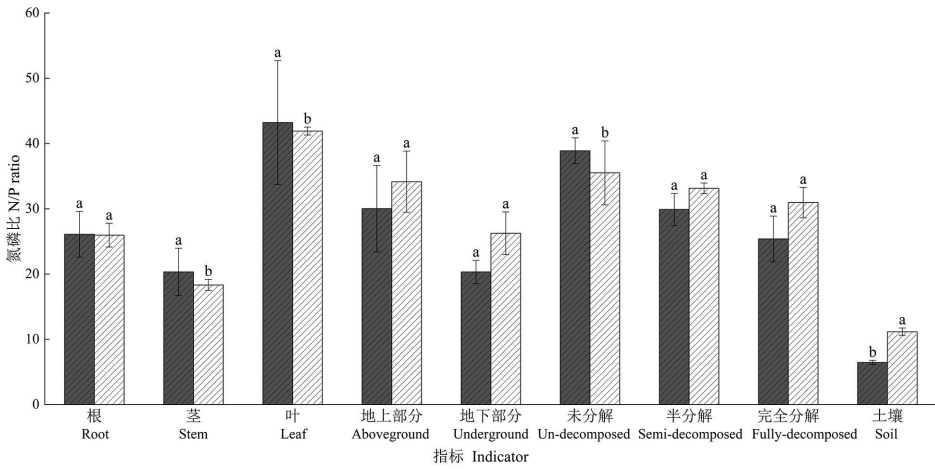
林下灌木层根、茎、叶及草本层地上、地下部分的 C/N、C/P，灌木层茎、叶的 N/P 表现为未套种处理 > 林下套种处理。林下灌木层茎、叶的 C/N、C/P、N/P 及草本层地下部分的 C/N 在两种处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。凋落物半分解层和完全分解层的 C/N、完全分解层的 C/P、未分解层的 N/P 均表现为未套种处理显著高于林下套种处理 ($P < 0.05$)。土壤 C/N、C/P、N/P 均表现为林下套种处理显著高于未套种处理 ($P < 0.05$)。



(a) 碳氮比 C/N



(b) 碳磷比 C/P



(c) 氮磷比 N/P

注：不同小写字母表示两种处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: different lowercase letters represent significant differences between treatments ($P < 0.05$).

图 2 不同处理下林下植物、凋落物和土壤的化学计量比

Figure 2 Stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in understory plants, litter, and soil under different planting patterns

2.3 不同处理下土壤酶活性、pH 值及有效磷含量

如表 2 所示, 林下套种处理显著提升了土壤酶活性, 其处理下的土壤 CAT、ACP、URE 活性均显著高于未套种处理($P<0.05$), 而土壤 pH 值和 AP 含量却显著低于未套种处理($P<0.05$)。

表 2 不同处理下土壤酶活性、pH 值及有效磷含量

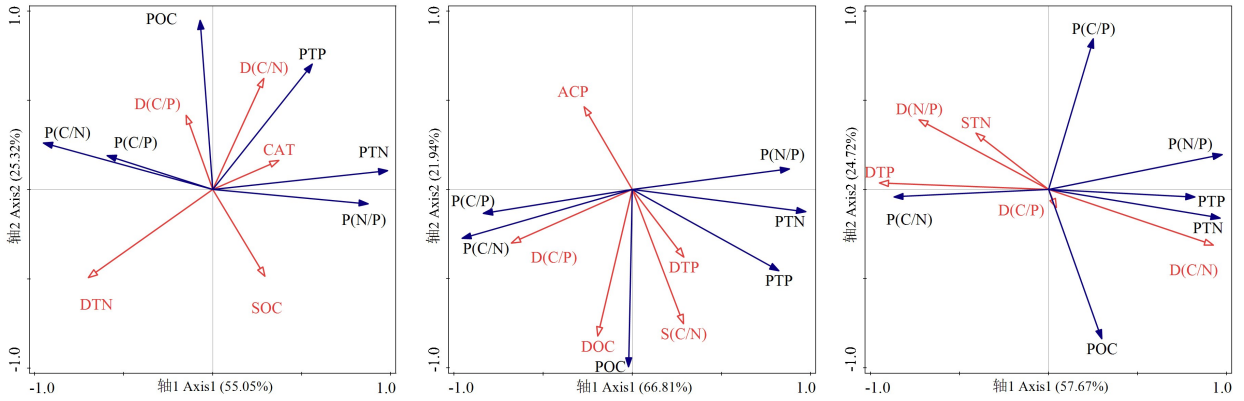
Table 2 Soil enzyme activities, pH value, and AP content in understory stands with different planting patterns

处理	过氧化氢酶活性 CAT activity $\text{/(mL}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}\text{)}$	酸性磷酸酶活性 ACP activity $\text{/(}\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}\text{)}$	脲酶活性 URE activity $\text{/(mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}\text{)}$	pH 值 pH value	有效磷含量 AP content $\text{/(mg}\cdot\text{kg}^{-1}\text{)}$
未套种 Non-interplanted pattern	5.60±0.21b	140.78±6.59b	304.51±3.43b	4.41±0.01a	2.13±0.08a
林下套种 Understory interplanting pattern	6.34±0.13a	180.33±8.24a	490.64±1.98a	4.32±0.01b	1.62±0.11b

注: 同列数据后不同小写字母表示两种处理间存在显著差异($P<0.05$)。Note: different lowercase letters in the same column represent significant differences between treatments($P<0.05$)。

2.4 林下植物生态化学计量特征与凋落物、土壤的冗余分析

以林下植物的生态化学计量特征为响应变量, 以凋落物和土壤的生态化学计量参数作为解释变量进行冗余分析。如图 3(a) 所示, 凋落物、土壤的生态化学计量指标对林下植物生态化学计量指标的总累积解释率为 80.37%, 第 1 轴解释了变量的 55.05%, 第 2 轴解释了变量的 25.32%, 其中, POC、PTP 含量与 CAT 活性、D(C/N)、D(C/P) 呈显著正相关; PTN 含量、P(N/P) 与 CAT 活性、D(C/N)、SOC 含量呈显著正相关; P(C/N)、P(C/P) 与 DTN 含量、D(C/P) 呈显著正相关。



(a) 林下植物与凋落物、土壤生态化学计量的冗余分析

(b) 套种处理下林下植物与凋落物、土壤生态化学计量的冗余分析

(c) 未套种处理下林下植物与凋落物、土壤生态化学计量的冗余分析

RDA of content and stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in understory plants, litter, and soil

RDA of content and stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants, litter, and soil under interplanting

RDA of content and stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants, litter, and soil under monoculture

注: POC. 植物有机碳含量; PTN. 植物全氮含量; PTP. 植物全磷含量; P(C/N). 植物碳氮比; P(C/P). 植物碳磷比; P(N/P). 植物氮磷比; SOC. 土壤有机碳含量; STN. 土壤全氮含量; STP. 土壤全磷含量; SAP. 土壤有效磷含量; S(C/N). 土壤碳氮比; DOC. 凋落物有机碳含量; DTN. 凋落物全氮含量; DTP. 凋落物全磷含量; D(C/N). 凋落物碳氮比; D(C/P). 凋落物碳磷比; D(N/P). 凋落物氮磷比; CAT. 土壤过氧化氢酶活性; ACP. 土壤酸性磷酸酶活性。Note: POC. plant organic carbon; PTN. plant total nitrogen; PTP. plant total phosphorus; P(C/N). plant carbon-to-nitrogen ratio; P(C/P). plant carbon-to-phosphorus ratio; P(N/P). plant nitrogen-to-phosphorus ratio; SOC. soil organic carbon; STN. soil total nitrogen; STP. soil total phosphorus; SAP. soil available phosphorus; S(C/N). soil carbon-to-nitrogen ratio; DOC. litter organic carbon; DTN. litter total nitrogen; DTP. litter total phosphorus; D(C/N). litter carbon-to-nitrogen ratio; D(C/P). litter carbon-to-phosphorus ratio; D(N/P). litter nitrogen-to-phosphorus ratio; CAT. soil catalase activity; ACP. soil acid phosphatase activity.

图 3 不同处理下林下植物与凋落物、土壤生态化学计量的冗余分析

Figure 3 RDA of content and stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus in understory plants, litter, and soil under different planting patterns

如图3(b)所示,在林下套种处理中,凋落物、土壤的生态化学计量指标对林下植物生态化学计量指标的总累计解释率为88.75%,第1轴解释了变量的66.81%,第2轴解释了变量的21.94%。其中,POC含量与DOC、DTP含量、D(C/P)和S(C/N)呈显著正相关;PTN含量、PTP含量、P(N/P)与S(C/N)、DTP含量呈显著正相关;P(C/N)、P(C/P)与DOC含量、D(C/P)、ACP活性呈显著正相关。

如图3(c)所示,在未套种处理中,凋落物、土壤的生态化学计量指标对林下植物生态化学计量指标的总累计解释率为82.39%,第1轴解释了变量的57.67%,第2轴解释了变量的24.72%。其中,POC、PTN、PTP含量及P(N/P)与D(C/N)、D(C/P)呈显著正相关;P(C/N)与DTP含量、D(N/P)、STN含量呈显著正相关。

3 讨论与结论

3.1 林下套种对林下植物碳、氮、磷含量和化学计量的影响

由于植物的生理特性及外部环境的影响,其各器官的养分元素分布往往存在时空差异。本研究表明,红锥纯林林下套种蜘蛛抱蛋影响了林下植物的养分竞争与再分配。与未套种处理相比,林下套种处理下林下灌木层叶、茎以及草本层地下部分的OC含量显著降低。这是由于套种蜘蛛抱蛋后,加速了凋落物的分解速率,这一点与凋落物半分解层、完全分解层的C/N下降及土壤酶活性升高相对应,导致土壤中的OC快速矿化和释放,进而影响植物对OC的吸收。而草本层地上部分的TN含量显著升高,表明套种处理有助于提高林下植物的N素利用效率。草本层地下部分OC含量降低,导致其C/N、C/P降低,这说明林下套种蜘蛛抱蛋促进了草本植物对养分的吸收,可能是林下套种蜘蛛抱蛋套种后,林下物种多样性下降,从而影响了养分的积累与分配^[10]。在本研究中,林下灌木层茎、叶的C/N在两种处理间呈显著差异(未套种处理>林下套种处理),这可能是由于套种后蜘蛛抱蛋的平均株高(57.88 cm)改变了林下光环境和垂直结构,促使群落内生物量重新分配^[11]。本研究中,林下灌木层叶的N/P均>16,表明两种处理下植物总体仍受P限制,但套种使林下灌木层叶的N/P出现下降,提示套种缓解了P限制,优化了植物的生长环境条件^[12]。此外,茎、叶的N/P显著变化进一步说明套种处理改变了N、P的相对可利用性^[13]。

3.2 林下套种对凋落物碳、氮、磷含量和化学计量的影响

本研究发现,林下套种蜘蛛抱蛋改变了凋落物的分解过程。较低的C/N使得微生物能够更快地分解凋落物,从而加速C的释放,导致凋落物中的OC含量降低。在套种处理下,凋落物半分解层、完全分解层的C/N及完全分解层的C/P均显著低于未套种处理,同时完全分解层的TN含量显著升高,说明蜘蛛抱蛋的引入促进了凋落物分解,有利于养分释放和林地土壤肥力的提升^[14]。同时,林下套种处理后凋落物未分解层的N/P显著降低,这是由于林下套种改变了凋落物的组成和质量,影响其初始养分含量和分解速率。尽管林下套种处理提高了凋落物完全分解层的TN含量,但N/P并未表现出显著差异,可能是由于林下套种蜘蛛抱蛋加速了N的矿化与释放,而P的释放相对滞后或更易被固定,这与罗华龙等^[15]的研究结果一致。在两种处理下,凋落物中的P均被完全吸收,这可能是凋落物对帽峰山地区土壤P素有效性不足的一种适应性调节机制^[7]。此外,林下套种处理的土壤CAT、URE、ACP活性均显著高于未套种处理,这间接反映了微生物代谢效率增强,矿化C、N活性的提升,进一步验证了化学计量比的变化,并指示了凋落物分解加速与养分释放增强的趋势^[16]。

3.3 林下套种对土壤碳、氮、磷含量和化学计量的影响

土壤作为植物养分供给的主要库源,其元素组成与凋落物养分输入存在显著关联。本研究发现,林下套种蜘蛛抱蛋显著提高了土壤OC、TN含量,说明林下套种处理显著提高土壤C、N的积累。然而,土壤TP含量却显著下降,这可能是与亚热带赤红壤中P极易与铁、铝氧化物形成难溶的络合物,导致P的有效性较低有关^[17],而本研究中土壤pH值和AP含量在套种蜘蛛抱蛋后也显著降低,表明套种引起土壤酸化,进而增强P和铁铝氧化物的固定作用,导致P的生物学可利用性下降。相应地,套种使得土壤C/P与N/P显著升高。已有研究指出,当N/P小于10时,土壤则受到N限制^[18],本研究中,

林下套种处理使得土壤 N/P 从 6.46 提高到 11.16, 而 P 素供应相对滞后, 说明套种蜘蛛抱蛋缓解了土壤 N 限制, 但 P 限制风险加剧, 这与前人的研究结果相符合^[19]。此外, 林下套种处理后土壤 C/N 显著升高, 表明套种蜘蛛抱蛋促进了土壤 C 和 N 的矿化过程, 反映出套种在促进 C 积累的同时也可能降低了土壤肥力, 这与前人研究结果一致^[20]。

土壤胞外酶主要来源于土壤微生物的活动、植物根系分泌物和腐解的动植物残体, 其活性的高低能够表征土壤中微生物活性的高低^[21]。本研究中, 林下套种处理显著提升了土壤 URE、CAT 活性, 表明土壤微生物的 N 矿化和 OC 分解能力增强; 土壤 AP 含量显著降低, ACP 活性显著上升, 这一结果也提示 P 转化速率加快^[22], 但可能由于土壤酸化严重, 即使 ACP 活性增强也难以改善 P 的有效性^[23]。这些结果侧面反映微生物代谢能力增强, 支撑了矿化加速的结论^[24]。由于 N 加速矿化, N/P 相应变化, 使得林下套种处理下土壤 N/P 高于未套种处理, 说明在 N 素竞争加剧的同时, P 竞争消耗, 提高了 N/P, 伴随 URE 活性增强, N 的循环和利用效率亦得到提高, 这与高畅等^[25]研究相符。此外, 较高的 C/P 则意味着较低的 P 有效性, 本研究中, 林下套种蜘蛛抱蛋提高了土壤 C/P, 可能是由于林下套种处理导致土壤 C 含量升高, 而土壤呈酸性, 土壤中的 P 易形成络合物, 降低了土壤 P 的有效性, 这与前人研究结果一致^[26]。整体而言, 林下套种蜘蛛抱蛋能够提升土壤 C、N 储量, 但也应该进一步重视 P 含量的平衡与补给, 以保证林下生态系统的稳定性。

3.4 林下套种后林下植物、凋落物、土壤互作关系及养分分配变化

冗余分析结果表明, 林下植物、凋落物和土壤之间存在显著的协同变化趋势。林下套种蜘蛛抱蛋显著改变了三者的生态化学计量特征, 推动了系统内部养分资源的重新分配。套种处理后, 林下灌木层的 OC 含量呈下降趋势, 与凋落物各分解层的 OC 含量及未分解层、半分解层的 TP 含量下降趋势一致, 三者之间呈正相关; 土壤 C/N 升高反映出凋落物 C 释放后, 部分难降解 C 在土壤中积累, 提高了 C/N。林下草本层地上部分的 TN 含量显著升高, 且与土壤 C/N、凋落物 TP 含量正相关, 说明植物 N 含量的升高与土壤 C、N 积累及凋落物养分释放过程密切耦合。套种处理还导致林下灌木层茎、叶的 C/N 和 C/P 下降, 与凋落物 OC 含量、完全分解层 C/P 下降相呼应, 表明植物对 N、P 的吸收效率提升受益于凋落物分解。林下植物地上部分 N 积累能力增强, 导致茎、叶的 C/N、C/P、N/P 下降, 显示出植物对 N、P 的吸收效率提升和竞争力增强。这一系列正向反馈优化了林下养分循环, 有助于提升系统生产力。而在套种处理后土壤 AP 含量显著降低, 林下灌木层叶的 TP 含量上升, 虽不显著, 但可能是由于土壤 AP 和植物 P 吸收变化受到季节性因素的影响, 特别是在赤红壤中 P 的固定作用较强, 由于取样时间的局限性, 单次取样可能影响这一结果。而土壤 AP 含量解释叶的 TP 含量变异能力也十分有限, 林下灌木层叶的 TP 含量和土壤 TP、AP 含量都没有直接关系, 因此, 出现这一结果也是合理的, 但在亚热带赤红壤地区开展林下种植时, 需要特别关注土壤 P 的有效性问题, 及时采取补 P 和调控管理, 以保障植物生长和系统的养分平衡。

本研究中, 林下套种处理后凋落物各分解层的 OC 含量显著降低与完全分解层的 TN 含量显著提升, 使得土壤 OC 含量显著升高, 这说明 C 和 N 在凋落物分解过程中相互作用强烈, 对土壤有机质的化学计量产生影响^[27]。土壤 ACP、URE 活性升高对应凋落物 P 释放加速, 而 AP 含量下降表明养分在植物-凋落物-土壤间发生转移。然而, 凋落物的分解行为很复杂, 有相关研究^[28]证实凋落物和土壤与分解相关的过程是解耦的, 因此林下套种处理调控植物-凋落物-土壤这三者间的关系不能片面地看待。

本研究还存在一定的局限性。首先, 整地开带、施基肥、浇水等栽培措施会对林地土壤造成影响, 尽管时间跨度较长可能在一定程度上能够缓解, 但本研究未比较对照组与处理组的初始土壤性质, 因此无法完全排除初始操作对土壤 OC 的贡献, 未来应设置在套种处理前具有相同土壤性质的对照组。其次, 植物养分变化可能源于套种蜘蛛抱蛋后的“资源竞争”^[29], 本研究虽基于林下植物 C、N、P 的计量比变化, 推断蜘蛛抱蛋对红锥林下的营养竞争, 但未采集蜘蛛抱蛋根系生物量或空间分布数据, 后续研究应结合根系标记和同位素示踪, 量化根际竞争强度, 以进一步解析植物间养分竞争机制。此外, 本研究仅进行 1 次取样, 受试验条件和时间尺度限制, 未来的试验中应增加取样频率, 以捕捉各指标的动态季节性变化。并结合土壤 P 形态、氧化物含量、微生物群落结构及生物量分析, 采用综合方法, 更

全面理解植物-凋落物-土壤系统养分的动态变化。

3.5 结论

本研究系统评估了亚热带红锥林下套种蜘蛛抱蛋对林下植物、凋落物和土壤 C、N、P 含量及化学计量特征的影响。结果显示,林下套种处理显著提高了林下草本层地上部分的 TN 含量,显著降低了林下灌木层茎、叶的 OC 含量及 C/N、C/P、N/P,表明林下植物对 N、P 的吸收和利用效率提高。林下套种处理下,凋落物的 OC 含量显著下降,半分解层和完全分解层的 C/N 比显著下降,完全分解层的 TN 含量显著提高,反映出凋落物分解和 N 矿化加速,但 P 释放相对滞后。林下套种处理下,土壤 OC、TN 含量及 C/N、C/P、N/P 显著升高,土壤 N/P 升高显示 N 限制有所缓解,但 TP、AP 含量下降提示 P 限制风险加剧。同时,CAT、ACP、URE 活性的升高表明微生物分解和矿化功能增强,支撑了养分循环加快的结论。冗余分析结果揭示了植物-凋落物-土壤之间 C、N、P 特征的协同变化与相互影响。本研究通过红锥林林下套种蜘蛛抱蛋调控养分分配与循环,改善林地生产力的机制,套种蜘蛛抱蛋可提升林下生态的养分利用效率和 C、N 循环,但也需警惕土壤 AP 含量下降带来的生态风险。未来应加强土壤 P 形态、微生物多样性及根际养分竞争的研究,并优化养分管理措施,推动林药模式的可持续发展。

参考文献

- [1] 林熙,于耀泓,盘李进,等. 种植密度和施肥量对林下草珊瑚产量及品质的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(2): 52-61.
- [2] DUAN Y Y, YOU J M, WANG J T, *et al.* Transcriptome analysis reveals the potential mechanism of altering viability, yield, and isoquinoline alkaloids in *Coptis chinensis* through *Cunninghamia lanceolata* understory cultivation[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2024, 11(1): 24.
- [3] 李云琴,孟梦,胡光辉,等. 林下种植模式对云南松人工林植物多样性的影响[J]. 西部林业科学, 2023, 52(6): 39-46.
- [4] 温晨,杨智姣,杨磊,等. 半干旱黄土小流域不同植被类型植物与土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2021, 41(5): 1 824-1 834.
- [5] CHEN X L, CHEN H Y H. Plant mixture balances terrestrial ecosystem C : N : P stoichiometry[J]. Nature Communications, 2021, 12(1): 4 562.
- [6] XU W X, ZHANG Y Y, TAHIR A, *et al.* Rubber-based agroforestry ecosystems enhance soil enzyme activity but exacerbate microbial nutrient limitations[J]. Forests, 2024, 15(10): 1 827.
- [7] 方晰,陈金磊,王留芳,等. 亚热带森林土壤磷有效性及其影响因素的研究进展[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(12): 1-12.
- [8] 谭锦豪,于耀泓,罗晓尚,等. 应用仿生模式分析光环境对蜘蛛抱蛋光合特性及生物量分配的影响[J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(11): 1-9.
- [9] 史军辉,马学喜,刘茂秀,等. 胡杨(*Populus euphratica*)枝叶根化学计量特征[J]. 中国沙漠, 2017, 37(1): 109-115.
- [10] WANG C, HOU Y H, ZHENG R L, *et al.* Plant diversity and nitrogen addition affect the architecture of plant-soil-microbe stoichiometric networks[J]. Plant and Soil, 2023, 490(1/2): 143-155.
- [11] 吴载璋. 马尾松林冠下套种阔叶树对林下植被的影响[J]. 森林与环境学报, 2019, 39(4): 393-397.
- [12] 姜沛沛,曹扬,陈云明. 陕西省森林群落乔灌草叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 365-372.
- [13] 周国清,杜拾平,张荣洋,等. 薄壳山核桃林药套种模式对土壤养分及酶活性的影响[J]. 湖北民族大学学报(自然科学版), 2025, 43(1): 7-11.
- [14] LUO X Z, ZHANG L L, LIN Y B, *et al.* Nitrogen availability mediates soil organic carbon cycling in response to phosphorus supply: a global meta-analysis[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 185: 109 158.
- [15] 罗华龙,吴桐,蒙享,等. 林药复合经营模式对土壤生态的影响[J]. 世界林业研究, 2024, 37(5): 37-42.
- [16] ALI S, LIU K L, AHMED W, *et al.* Nitrogen mineralization, soil microbial biomass and extracellular enzyme activities regulated by long-term N fertilizer inputs: a comparison study from upland and paddy soils in a red soil region of China[J]. Agronomy, 2021, 11(10): 2 057.

- [17] 李黄维, 吴小红, 刘婷, 等. 不同林分土壤磷形态与磷酸酶特征[J]. 生态学报, 2023, 43(3): 1 257-1 266.
- [18] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [19] XU H B, HUANG X Z, CHEN J, *et al.* Intercropping with legumes alleviates soil N limitation but aggravates P limitation in a degraded agroecosystem as shown by ecoenzymatic stoichiometry[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 187: 109-210.
- [20] 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.
- [21] 孙彩丽, 王艺伟, 王从军, 等. 喀斯特山区土地利用方式转变对土壤酶活性及其化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(10): 4 140-4 149.
- [22] 莫雪, 陈斐杰, 游冲, 等. 黄河三角洲不同植物群落土壤酶活性特征及影响因子分析[J]. 环境科学, 2020, 41(2): 895-904.
- [23] 豆梦珂, 张伟东, 杨庆朋, 等. 杉木种植和磷添加对土壤微生物生物量及胞外酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2023, 34(3): 631-638.
- [24] 邱亚娟, 李艳蕊, 陈莺宇, 等. 连作对纹党根际土壤酶活性和微生物群落结构的影响[J]. 土壤通报, 2025, 56(3): 806-816.
- [25] 高畅, 付若仙, 沐炜杰, 等. 杉阔混交和林下套种对土壤氮矿化的影响[J]. 林业科学研究, 2024, 37(5): 23-32.
- [26] 陆宇明, 吴东梅, 许恩兰, 等. 不同林龄杉木林下套种阔叶树对土壤磷组分的影响[J]. 水土保持学报, 2020, 34(1): 275-282.
- [27] ÅGREN G I, HYVÖNEN R, BERGLUND S L, *et al.* Estimating the critical N:C from litter decomposition data and its relation to soil organic matter stoichiometry[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 312-318.
- [28] BALL B A, CARRILLO Y, MOLINA M. The influence of litter composition across the litter-soil interface on mass loss, nitrogen dynamics and the decomposer community[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 71-82.
- [29] CHEN J G, ENGBERSEN N, STEFAN L, *et al.* Diversity increases yield but reduces harvest index in crop mixtures[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(7): 893-898.

(责任编辑: 江英)