



不同管理模式对茶树碳氮磷含量及其生态化学计量比的影响

尹晓雷¹ 刘旭阳¹ 金强¹ 李先德² 林少颖¹ 阳祥¹ 王维奇^{1*} 张永勋²

¹福建师范大学地理研究所, 福州 350007; ²中国农业科学院农业经济与发展研究所, 北京 100081

摘要 植物不同器官的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其生态化学计量特征能够反映植物内部的养分分配与平衡关系。该研究以福建安溪3种不同管理模式的铁观音茶园为研究对象, 设置了常规管理模式下的茶园(M1)、间作套种模式下的茶园(M2)和现代技术管理模式下的茶园(M3) 3种样地, 分析茶树根、茎、叶器官的C、N、P含量及其化学计量学特征, 养分的变异特征与异速生长关系。结果表明: M2和M3管理模式茶树根、茎、叶N、P含量均显著高于M1管理模式, C含量差异不明显; 茶树根、茎、叶C:N、C:P、N:P均表现为M1 > M2 > M3。茶树不同器官C、N、P含量差异较大, 根据变异来源分析, 管理模式因素对C、N、P含量变异的影响均达到显著水平。根茎叶N-P的异速生长关系表明茶树不同器官的养分需求存在相似性; 土壤pH和容重是影响C:N、C:P、N:P的重要因素, 而土壤含水量和盐度对茶树根和叶C含量的影响较大。总体来讲, 间作套种以及现代化滴灌、水肥等管理模式可以改善茶树对养分的吸收效率, 对解决土壤养分不均衡问题具有正面效应。

关键词 器官; 生态化学计量学; 变异来源; 异速生长关系; 茶园

尹晓雷, 刘旭阳, 金强, 李先德, 林少颖, 阳祥, 王维奇, 张永勋 (2021). 不同管理模式对茶树碳氮磷含量及其生态化学计量比的影响. 植物生态学报, 45, 749-759. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0071

Effects of different management methods on carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometric ratios in tea plants

YIN Xiao-Lei¹, LIU Xu-Yang¹, JIN Qiang¹, LI Xian-De², LIN Shao-Ying¹, YANG Xiang¹, WANG Wei-Qi^{1*}, and ZHANG Yong-Xun²

¹Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and ²Institute of Agricultural Economics and Development, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract

Aims The content of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in different plant organs and their stoichiometric characteristics can reflect the nutrient allocation and balance within the plant. In this paper, the response of C, N and P in different organs of tea plants to three management modes was investigated by field experiment. The purpose was to explore the variation characteristics of C, N and P contents and their stoichiometric ratios in roots, stems and leaves of tea plant and its allometric growth relationship under different management modes.

Methods We set up three different management modes in Tieguanyin tea plantations in Anxi, Fujian: routine management mode (M1), intercropping mode (M2) and modern technology mode (M3). In this paper, we investigated C, N, and P contents in the roots, stems, and leaves and their stoichiometric characteristics, nutrient variations and the allometric relationships of tea plants under different management modes.

Important findings The results showed that the N and P contents in roots, stems and leaves of tea plants under M2 and M3 management mode were significantly higher than those under M1 management mode, but no significant differences were observed for the C contents; the order of C:N, C:P and N:P ratios in roots, stems and leaves of tea plants was M1 > M2 > M3. The contents of C, N, and P varied significantly among different organs of tea plants. According to the analysis of variation sources, the management mode factors showed significant impacts on the content variation of all the three elements. The allometric relationships of N and P in roots, stems and leaves ($N-P^{1.7456}$, $p < 0.01$; $N-P^{1.0987}$, $p < 0.01$; $N-P^{1.1993}$, $p < 0.01$) suggested that the nutrient requirements of different organs were similar. Soil pH and bulk density were important factors affecting C:N, C:P and N:P, while soil water content and salinity had great impacts on C content in roots and leaves of tea plants. In general, intercropping, as

收稿日期Received: 2021-03-04 接受日期Accepted: 2021-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(41571287). Supported by the National Natural Science Foundation of China (41571287).

* 通信作者Corresponding author (wangweiqi15@163.com)

well as modern drip irrigation and fertilizer management technology, can improve the nutrient absorption efficiency of tea plants, and have positive effects on solving the problem of soil nutrient imbalance.

Key words organ; ecological stoichiometry; source of variation; allometric relationship; tea plantation

Yin XL, Liu XY, Jin Q, Li XD, Lin SY, Yang X, Wang WQ, Zhang YX (2021). Effects of different management methods on carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometric ratios in tea plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 749-759. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0071

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物生长中最基本的营养元素,其生态化学计量学特征能够表征植物的生长状况以及对养分的利用效率(Gren & Weih, 2012; Zhang *et al.*, 2013)。C、N、P元素的生态化学计量学已经成为研究各种生态系统植物营养元素的分配情况以及判定植物生长限定性因素的一种有效手段。例如根、茎、叶器官的C:N和C:P能够表征植物吸收营养物质所能够同化C的能力,在一定程度上可以代表植物对养分的利用效率(Sun *et al.*, 2015);植物N:P可以作为反映植物受氮或磷限制的指标,能够表征土壤对植物的养分供应状况(von Oheimb *et al.*, 2010)。植物营养元素在不同器官中的分配特征的变化代表着植物对外部环境的响应,C、N、P的变异特征以及异速生长关系代表外部因素对植物生长的影响程度(Ma *et al.*, 2016)。异速生长是植物体内两种不同属性随生长变化的规律,植物对元素的吸收、分配可以通过异速生长关系来反映,可以表征植物在不同生境中的计量限制策略(Niklas *et al.*, 2005)。因此系统地探究植物不同器官关于C、N、P的变异规律可以更好地揭示植物对于养分施加的响应过程。目前对于植物生态化学计量学多集中于森林生态系统(Yang *et al.*, 2019; Shi *et al.*, 2021)、湿地生态系统(Li *et al.*, 2017),以及常规稻田生态系统等(金强等, 2020),但是对于茶园等特殊的经济作物器官的生态化学计量比研究较少。同时和其他经济作物相比,茶树有着旺盛的代谢过程,对养分的需求较大(刘美雅等, 2015)。因此通过探究不同器官的元素含量及其计量比可为我们判断茶树的养分需求现状,也可以为我们的茶园管理提供依据。

在农业生态系统中,植物不同器官中C、N、P含量及其生态化学计量比受到外部环境因子的影响,例如水肥管理(Zhou *et al.*, 2016)、土壤结构特征(Asseng *et al.*, 2001; Lu *et al.*, 2012)、群落差异(Heuck & Spohn, 2016)等。茶树作为常见的农业经济作物广泛分布于我国南方地区,不同的管理模式会造成茶园土壤理化性质的变化,进而导致植物器

官养分特征的改变(孙立涛等, 2011)。近年来,我国的茶园管理模式集中于传统种植、间作套种以及现代化大规模种植等,同时茶园生态系统普遍存在土壤酸化以及富营养化等问题(Asseng *et al.*, 2001),因此探索适合作物生长与养分充分利用的茶园管理模式具有重要意义。但目前关于间作套种模式、滴灌等现代措施对茶树C、N、P含量及计量比特征的影响研究较少,因此探究人工调控优化下的茶树对养分的利用效率以及养分的分配特征具有重要意义。

茶树是我国一类特殊的经济作物,属于多年生作物,以叶片器官为主要的采摘部位。和其他经济作物相比,茶树代谢过程较为旺盛,对养分的需求和常规经济作物不同(孙立涛等, 2011)。近年来,国内外学者对于茶树营养元素的研究多集中于茶园土壤的养分特征(曾艳等, 2016)和茶树对外源性施加肥料的响应等方面(张宇飞等, 2017)。目前对于从茶树的不同的管理模式出发,探讨不同器官C、N、P含量对于茶树不同管理模式的响应研究仍然较少。本文通过田间试验,研究了3种管理模式下茶树不同器官对养分的响应,目的是探讨:(1)茶树根、茎、叶C、N、P含量及其化学计量比的变化特征;(2)不同管理模式茶树各器官C、N、P变化特征;(3)茶树C、N、P的变异特征以及异速生长关系。本研究能够为指导安溪铁观音茶文化系统农业文化遗产地茶园的养分管理模式选择提供理论参考,对农业文化遗产的保护与发展具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 样地概况

研究区为福建省安溪县,茶叶种植业是该县的支柱产业,在安溪县历年发展中都被置于首位,种植面积4万余公顷,年产量6万余吨,当地农民收入的56%来自于茶园(税伟等, 2017)。该区域属亚热带海洋性季风气候,年平均气温19–21 °C,年降水量1 600 mm,夏季长而炎热,冬季短暂(吴志丹等, 2020)。

采样点选取福建省安溪县茶园典型种植区(118.11° E, 25.13° N), 海拔271 m, 茶树品种为福建安溪铁观音, 土地类型为红壤, 适合茶树生长。在该地主要存在以下几种种植模式茶园: 常规管理模式茶园(M1)、间作套种管理模式茶园(M2)和配套现代技术管理模式茶园(M3)。其中, M1模式主要是常规管理模式, 2004年开始植茶, 种植行距为1.5 m, 株距为0.5 m。采用人工开沟覆土施肥, 灌溉模式为自然降水+浇水, 常规管理方式包括人工除草、修剪和土壤翻整等措施。M2模式是在M1模式基础上于2012年套种龙眼树, 套种果树行距为5 m × 3 m, 每 hm^2 套种750株左右, 采用人工开沟覆土施肥, 灌溉模式为自然降水+浇水。M3模式是在M1模式基础上于2016年配套了现代滴灌、声控驱虫及释放捕食螨等技术, 灌溉模式为自然降水+滴灌。3种模式下茶园均以施加有机肥为主, 主要是近年来国家推行大规模有机肥替代化学肥料, 该地为有机肥茶树种植示范区域。本研究中3个研究样地均选用福建南安鸿盈有机肥公司生产的有机肥, 施肥时间为每年12月, 施肥量均为 $3.75 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。综上所述, 以上研究样地是研究不同管理模式对茶树C、N、P含量及其生态化学计量比影响的理想试验地。

1.2 样品采集与测定

1.2.1 样品采集

在采样点茶园设置M1、M2、M3 3个处理组, 每个处理设置3个重复, 共计9个小区。于2019年5月春茶采收期后进行样品采集(王海斌等, 2020), 在每个试验区内随机选取3株茶树: (1)选取每株茶树相同高度枝干部分, 然后将枝干与茶树叶片分离分别装在自封袋中, 采集茶树的细根, 除去根系附着的土壤后装入自封袋后带回实验室; (2)进行预处理, 将所采集的植物根、茎、叶烘干至恒质量, 用粉碎机粉碎后过100目筛。采集植物样本的同时, 通过直径为10 cm的取土器, 采集相应茶树下0–10 cm深度的土壤, 装入自封袋, 并放入保温箱保存带回实验室, 挑除碎石及植物残体, 分成2份, 1份放入4 °C冰箱保存, 另1份自然风干后研磨, 过100目筛后放入自封袋待用。

1.2.2 样品测定

茶树根、茎、叶器官全碳(TC)、全氮(TN)含量采用CHNOS元素分析仪(Vario EL III, Elemental, Hanau, Germany)测定; 植物各器官全磷(TP)则采用

硫酸-高氯酸消解, 使用连续流动分析仪(SAN++, Skalar, Breda, the Netherlands)测定含量。土壤含水量采用恒温(70 °C)温度烘干法测定, 土壤容重采用环刀法测定(鲁如坤, 1999), 土壤盐度用电导仪测定。土壤pH采用水土质量比为2.5:1, 振荡30 min, 静置30 min后用pH计测定。

1.3 异速比例模型分析方法

在探讨茶树根茎叶器官C、N、P比例关系时, 采用异速比例模型, $y = ax^b$, 通常我们将两边取对数转化为以下公式:

$$\lg y = b \lg x + \lg a \quad (1)$$

式中, b 为斜率(异速生长指数), x 和 y 分别代表茶树C、N、P含量。当 $b = 1$ 时, 表明植物器官内两种元素呈等速比例关系, 当 $b > 1$ 或 $b < 1$ 时, 代表两种元素具有异速比例关系。分析时使用标准化主轴分析(SMA)对模型参数进行分析。

1.4 数据处理与分析

本研究使用Excel 2019、Origin 2020、SPSS 22.0等统计分析软件对数据进行分析 and 绘图。其中原始数据的平均值及标准误的计算采用Microsoft Excel 2019分析, 茶树根、茎、叶C、N、P含量及其化学计量比的差异性均采用SPSS 22.0中单因素方差分析。不同种植方式及不同器官C、N、P含量差异性采用SPSS 22.0中重复测量方差(RM-ANOVA)分析进行。根、茎、叶器官C、N、P含量使用Origin 2020进行线性拟合制图。采用R语言功能包对环境因子和植物C、N、P含量及其计量比进行Person相关性制图。变异系数(CV) = 标准差/平均值 × 100%。

2 结果和分析

2.1 不同管理模式下茶树C、N、P含量特征

不同耕种模式下茶树C、N、P的含量特征如图1A所示。其中在根C含量中, M1与M2存在显著差异($p < 0.05$), 茎和叶中3种植植模式C含量差异不显著($p > 0.05$)。三种器官C含量均值差异不显著($p > 0.05$)。在不同器官N含量方面, M1、M2和M3管理模式茶树根N含量分别为(3.92 ± 0.20)、(10.34 ± 0.42)、(8.58 ± 1.26) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 茎N含量均值分别为(6.98 ± 0.38)、(12.63 ± 0.69)、(17.90 ± 1.09) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 叶N含量分别为(13.75 ± 1.92)、(26.19 ± 1.05)、(26.67 ± 0.63) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。其中M1茶园不同器官N含量均显著低于M2和M3茶园($p < 0.05$)。在不同器官P含量方面, M1茶

园不同器官P含量均显著低于M2和M3茶园($p < 0.05$)(图1C)。

不同管理模式茶树C、N、P含量和元素比值间的变异系数如表1所示, M2茶园各个C和N含量变异系数较小, 均小于6%。M1和M3茶园根器官C含量变异系数大于茎和叶。M2和M1茶园茎P含量变异系数均大于根和叶分别为16.10%、9.78%。总体来看, 不同管理模式不同器官各元素的变异系数差异较大(表2)。

2.2 不同管理模式茶树C、N、P生态化学计量比特征

不同耕种模式下茶树根茎叶C、N、P生态化学

计量比特征如图2所示, M1、M2和M3茶园, 根C:N平均值分别为 55.11 ± 8.61 、 39.46 ± 1.84 、 40.98 ± 4.70 , 茎C:N平均值分别为 63.50 ± 3.38 、 34.97 ± 2.16 、 24.08 ± 0.75 , 叶片C:N平均值分别为 34.17 ± 5.09 、 17.60 ± 0.45 、 17.07 ± 0.44 。其中M1茶园茎和叶C:N显著高于M2和M3茶园($p < 0.05$)。不同器官C:P特征如图2B所示, M1、M2和M3茶园, 根C:P平均值分别为 715.27 ± 137.45 、 249.05 ± 9.26 、 184.70 ± 50.91 , 茎C:P平均值分别为 606.63 ± 57.76 、 232.92 ± 32.85 、 211.71 ± 11.52 , 叶片C:P平均值分别为 665.82 ± 7.61 、 261.71 ± 24.07 、 267.90 ± 7.63 。其中M1茶园各个器官C:P显著高于M2和M3茶园($p < 0.05$)。不同

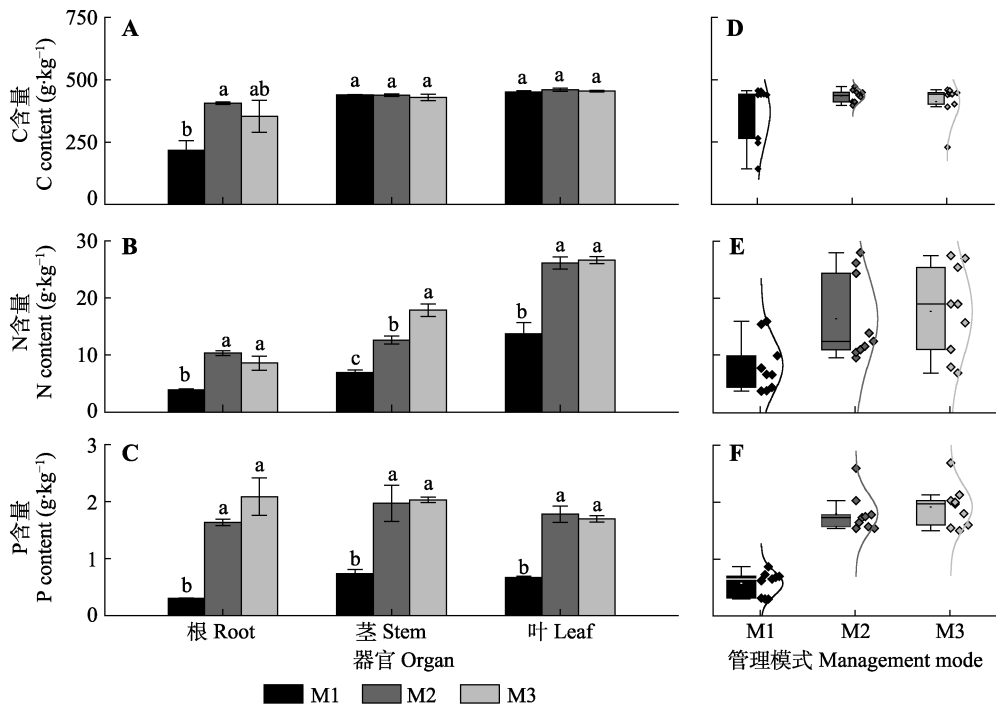


图1 不同管理模式茶树根茎叶碳(C)、氮(N)、磷(P)的含量特征(平均值±标准误)。M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents in tea plants under different management modes (mean \pm SE). M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

表1 不同管理模式茶树碳(C)、氮(N)、磷(P)含量和比值间的变异系数(CV, %)

Table 1 Coefficient of variation (CV, %) of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and the stoichiometry of tea plants under different management modes

管理模式 Management mode	C			N			P			C:N			C:P			N:P		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
M1	17.61	0.20	1.17	5.17	5.42	13.98	2.17	9.78	2.15	15.63	5.32	14.90	19.22	9.52	1.14	6.56	15.01	12.27
M2	1.26	1.22	1.53	4.06	5.47	4.02	3.35	16.10	7.93	4.65	6.18	2.56	3.72	14.10	9.20	0.96	11.16	11.03
M3	18.03	3.17	0.76	14.63	6.07	2.35	15.81	2.41	4.80	11.47	3.11	2.59	27.56	5.44	2.85	20.63	8.24	5.26

M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。

M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode.

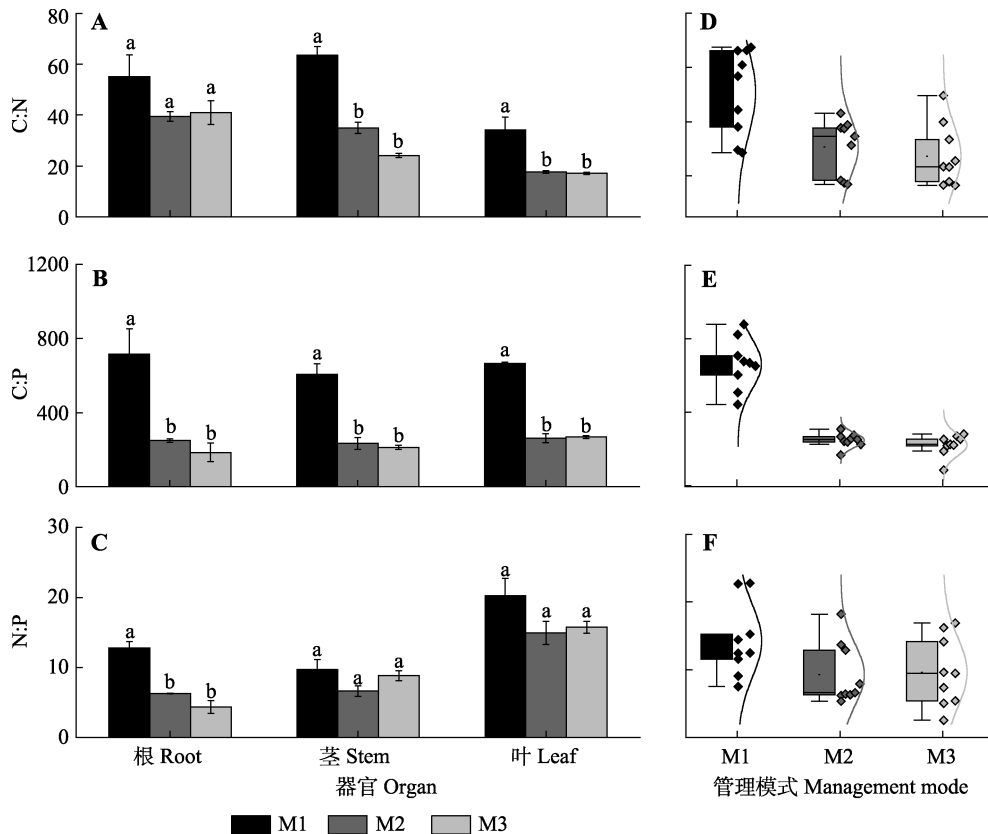


图2 不同管理模式下茶园碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量比特征(平均值±标准误)。M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in tea plantations under different management modes (mean ± SE). M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

器官N:P特征如图2C所示, M1、M2和M3茶园, 根N:P平均值分别为 12.82 ± 0.84 、 6.32 ± 0.06 、 4.35 ± 0.91 , 茎N:P平均值分别为 9.70 ± 1.46 、 6.62 ± 0.74 、 8.84 ± 0.73 , 叶片N:P平均值分别为 20.23 ± 2.48 、 14.93 ± 1.65 、 15.74 ± 0.83 。其中M1茶园根C:P显著高于M2和M3茶园($p < 0.05$)。另外, 在M2茶园中, 茎C:N、C:P、N:P变异系数均大于根和叶, 分别为6.18%、14.10%、11.16%。在M3茶园中, C:N、C:P、N:P变异系数均表现为根>茎>叶。根茎叶C:N变异系数表现为M1茶园> M3茶园, N:P变异系数表现为M1茶园> M2茶园(表1)。

2.3 茶树各器官C、N、P含量及其计量比的变异来源分析

茶树不同的种植模式和不同器官因素及其相互作用对茶树C、N、P含量及其生态化学计量比的影响各不相同(表2)。根据变异来源分析, 管理模式因素对C、N、P含量变异的影响均达到显著水平($p < 0.05$)。其中, 不同器官对C含量的影响达到了极显著水平($p < 0.01$), 不同管理方式和管理方式、器

官交互作用对茶树P含量影响达到了极显著水平($p < 0.01$)。茶树C含量主要受不同器官的影响, 其次是不同管理方式因素的影响。茶树P含量主要受不同耕种方式的影响, 其次是管理方式和器官的交互作用因素。管理模式因素对C:N、C:P、N:P的影响均达到显著水平($p < 0.05$), 不同器官因素对C:N、N:P的影响达到显著水平($p < 0.05$)。同时C:P主要受管理模式的影响, 不同器官对其影响较小(表2)。

2.4 茶树不同器官C、N、P的异速生长关系分析

异速生长理论代表了生物体的两种元素之间的比例关系规律, 通过异速比例模型我们对茶树根茎叶的碳、氮、磷含量进行了拟合分析(图3)。结果发现在根中, C-N、N-P之间呈显著正相关关系($p < 0.01$), 斜率分别为1.04和1.75, 同时 R^2 分别为0.743和0.791, 说明在根中, C-N呈现大致的等速比例关系, N-P呈现显著正的异速比例关系。在茎中, N-P呈现正的异速比例关系, 且异速比例关系较为明显($N-P^{1.0987}$, $R^2 = 0.79$, $p < 0.01$)。在叶中, N-P呈现正的异速比例关系, 且异速比例关系较为明显($N-P^{1.1993}$,

表2 茶树碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其计量比的变异来源分析

Table 2 Variation source analysis of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) content and their stoichiometric ratios of tea plants

	变异来源 Source of variation	df	离差平方和 SS	均方 MS	F	p
C (g·kg ⁻¹)	管理方式 Management mode	2, 12	20 017.89	10 008.94	4.21	0.04*
	器官 Organ	2, 6	87 690.42	43 845.21	40.03	<0.01**
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	3 785.61	9 346.40	3.93	0.03*
N (g·kg ⁻¹)	管理方式 Management mode	2, 12	476.04	238.02	91.00	<0.01**
	器官 Organ	2, 6	992.25	496.13	138.98	<0.01**
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	90.47	22.62	8.65	<0.01**
P (g·kg ⁻¹)	管理方式 Management mode	2, 12	6.95	3.48	67.28	<0.01**
	器官 Organ	2, 6	0.27	0.14	2.68	0.15
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	2.45	0.61	11.84	<0.01**
C:N	管理方式 Management mode	2, 12	2 926.23	1 463.12	23.42	<0.01**
	器官 Organ	2, 6	2 501.42	1 250.71	70.82	<0.01**
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	574.02	143.51	2.30	0.12
C:P	管理方式 Management mode	2, 12	1 101 790.54	550 895.27	50.32	<0.01**
	器官 Organ	2, 6	10 833.52	5 416.76	1.10	0.39
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	18 979.84	4 744.96	0.43	0.78
N:P	管理方式 Management mode	2, 12	137.92	68.96	16.11	<0.01**
	器官 Organ	2, 6	471.81	235.91	41.13	<0.01**
	管理方式×器官 Management mode × Organ	4, 12	43.98	11.00	2.57	0.09

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. MS, mean square; SS, sum of squares of deviations.

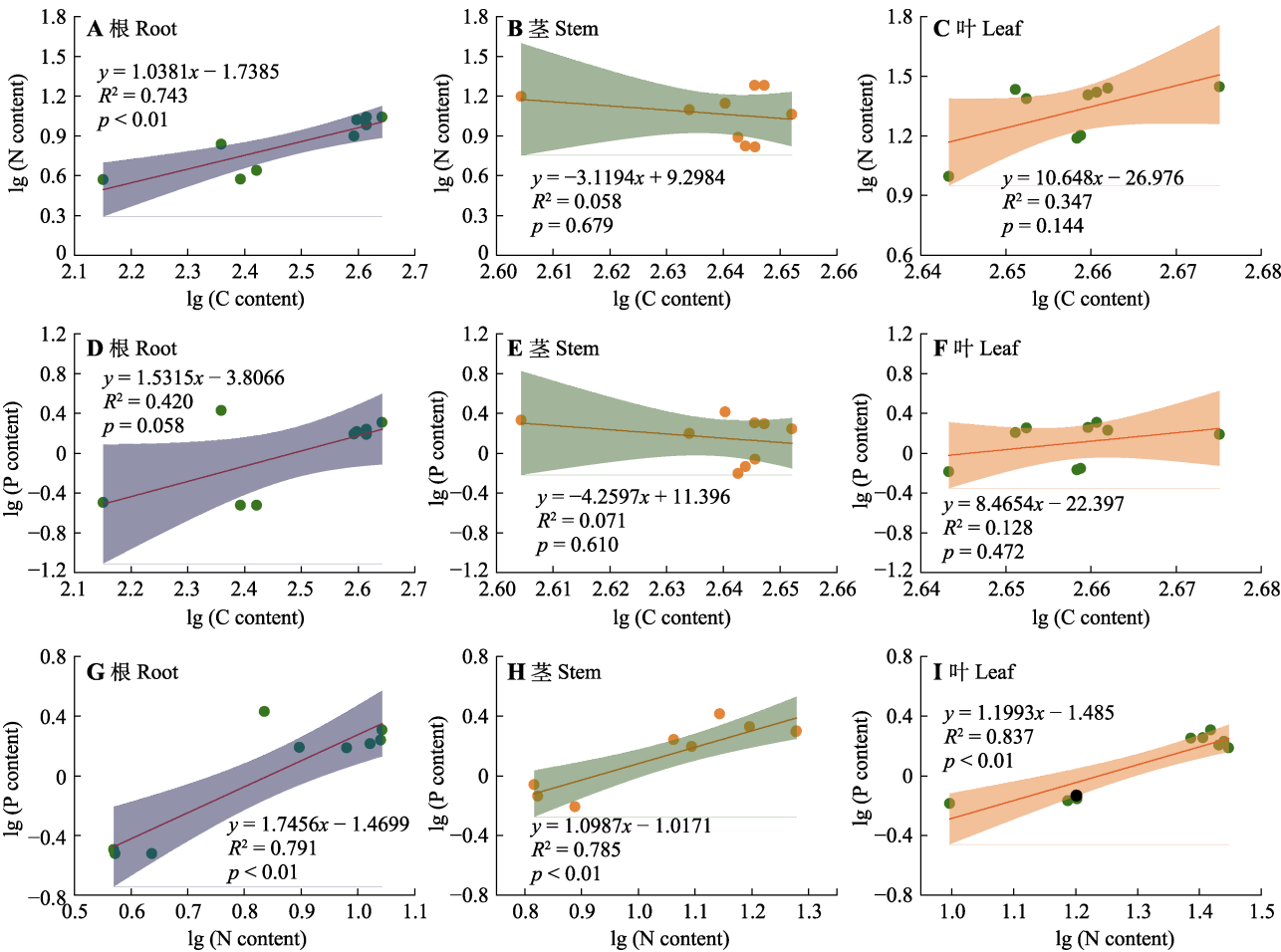


图3 茶树不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的标准化主轴分析(SMA)。

Fig. 3 Standardized major analysis (SMA) of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents of different organs in tea plants.

$R^2 = 0.84, p < 0.01$).

2.5 环境因子对茶树C、N、P含量及其生态化学计量比的影响

为了解茶树C、N、P含量及其生态化学计量比与环境因子之间的相关关系,我们对茶树根、茎、叶C、N、P含量与环境因子做了主成分分析(PCA)(图4)。从图4A结果可以看出前两个主成分累计方差贡献率为75%,表明提取的前两个主成分是影响茶树根C、N、P含量的主要贡献者。M1和M2、M3茶园位于PC2轴的两侧,其中M1茶园根N:P、C:N、C:P相比M2和M3茶园更高,这与土壤pH和容重有关。此外,M2茶园根相比M1和M3茶园拥有更高的C、N含量,这与土壤含水量和盐度有关。图4B结果显示,前两个主成分累计方差贡献率为73%,表明提取的前两个主成分是影响茶树茎C、N、P含量及其计量比的主要贡献者。其中M1茶园茎相比其他茶园C含量、C:N、C:P较高,这与土壤pH和容重有关。图4C结果显示,前两个主成分累计方差贡献率为76.5%,表明提取的前两个主成分是影响茶树叶C、N、P含量及其计量比的主要贡献者。其中,M1茶树叶相比其他茶园N:P、C:N和C:P较高,这与土壤pH和容重有关。此外,茶树叶C含量与土壤含水量和盐度存在相关关系。

通过对不同种植方式茶树C、N、P含量及其化学计量比与环境因子综合分析(图5),我们发现,在M1茶园中,茶树C与N含量呈现显著正相关关系($p < 0.05$),C与P含量呈现极显著正相关关系($p < 0.01$)(图5A)。M2茶园C和N含量呈显著正相关关系

($p < 0.01$),C:P与土壤含水量和饱和含水率呈显著正相关关系($p < 0.05$)(图5B)。在M3茶园中,茶树C与N含量呈现显著正相关关系($p < 0.05$),C与P含量呈现显著负相关关系($p < 0.05$)(图5C)。

3 讨论

3.1 不同管理模式下茶树C、N、P含量特征

植物不同器官营养元素含量以及营养元素在不同器官的分配受到生长条件和自身结构特征的制约,人类活动以及温度降水等外源性影响因素也会对其产生影响(Ma *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2020a)。在本研究中,茶园人工干扰强烈的M2、M3管理模式茶树根、茎、叶N、P含量均高于M1管理模式,3种管理模式下的C含量差异性不明显。M2管理模式为传统人工间作套种模式,间作套种可以充分利用不同植物的间种优势,能够更加平衡茶树与其他作物对养分的吸收,进而提高茶树对营养元素的利用效率(Deng *et al.*, 2013; Mortimer *et al.*, 2015)。另一方面,不同作物之间能够相互利用植物根系分解的土壤养分,进而提高作物对土壤养分的转化效率(Gitari *et al.*, 2018)。本研究中间作套种的作物为柿子树、桃树等大型果树,可以提供一个适度遮阴的效果,有研究表明,茶树的间作套种有效降低了茶园的光照强度,提高了茶园的大气相对湿度,而适度遮阴也有利于茶树对氮的吸收(Ku *et al.*, 2010; Deng *et al.*, 2013)。

茶树作为一种经济作物对养分的需求较大,在日常管理中,需要对其进行施肥来保证茶树的生长(张宇飞等, 2017)。在M3管理模式中,根、茎、叶N、

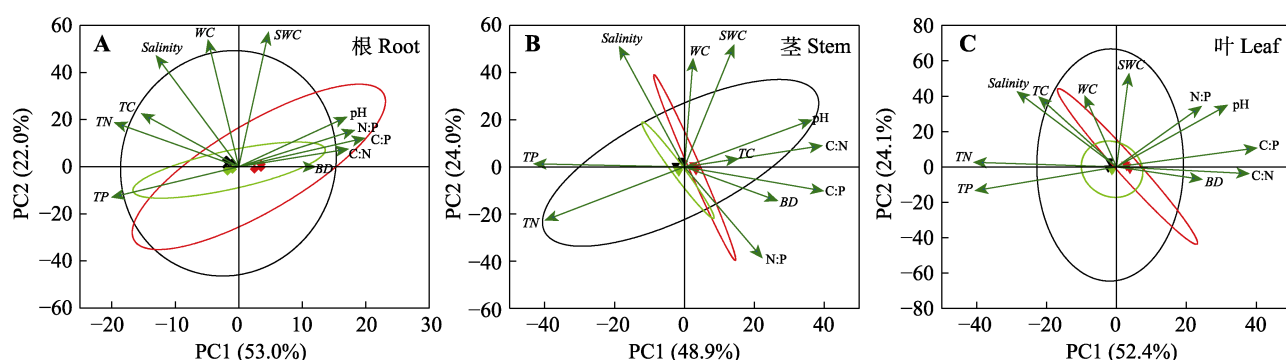


图4 环境因子与茶树不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其生态化学计量比之间的成分分析(PCA)。M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。BD, 土壤容重; Salinity, 土壤盐度; SWC, 土壤饱和含水量; TC, 土壤全碳含量; TN, 土壤全氮含量; TP, 土壤全磷含量; WC, 土壤含水量。

Fig. 4 Principal component analysis (PCA) of the relationship between environmental factors and carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and their stoichiometric ratios in different tea plant organs. M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode. BD, soil bulk density; SWC, soil saturated water content; TC, soil total C content; TN, soil total N content; TP, soil total P content; WC, soil water content.

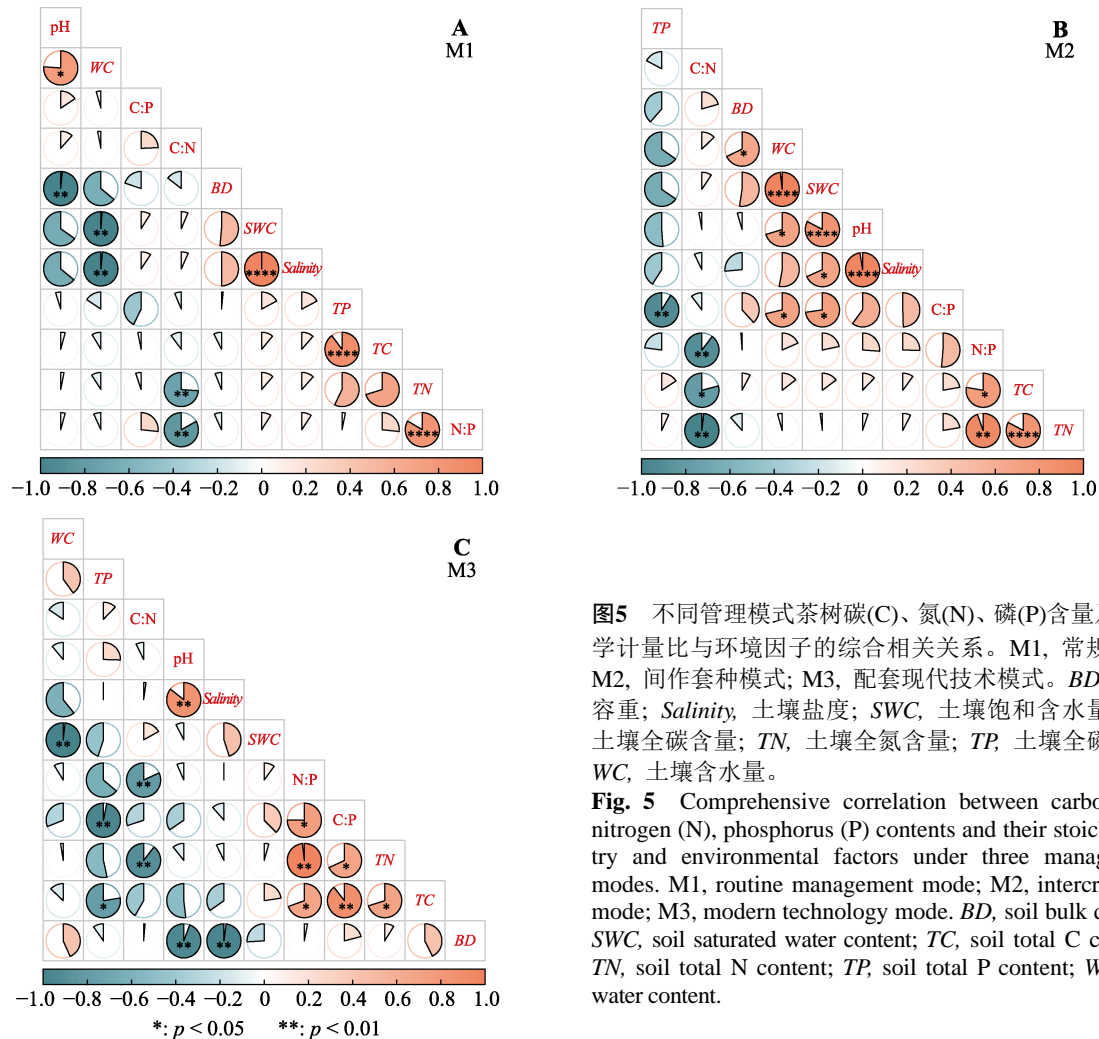


图5 不同管理模式茶树碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比与环境因子的综合相关关系。M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。BD, 土壤容重; Salinity, 土壤盐度; SWC, 土壤饱和含水量; TC, 土壤全碳含量; TN, 土壤全氮含量; TP, 土壤全磷含量; WC, 土壤含水量。

Fig. 5 Comprehensive correlation between carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and their stoichiometry and environmental factors under three management modes. M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode. BD, soil bulk density; SWC, soil saturated water content; TC, soil total C content; TN, soil total N content; TP, soil total P content; WC, soil water content.

P含量均高于M1管理模式, 这是因为茶树为厌水植物, 滴灌方式更有利于植物对养分的吸收(唐颖等, 2013)。有研究表明, 滴灌技术能够有效地提高肥料的吸收率, 可以改善土壤酸化及养分过剩等问题(Möller & Weatherhead, 2007)。本研究中, 在养分含量特征方面, M2、M3管理模式根C、N、P含量明显高于M1管理模式(图6)。这是因为在植物生长中, 植物为了适应不同的生存环境能够调节不同器官养分的分配比例(Zhang *et al.*, 2020b), 也说明了茶树在不同管理模式, 能够通过调节根系对养分的吸收能力, 这是茶树对环境响应的一种适应机制。一般地, 当植物生长受到养分限制时, 施加肥料会增加植物对根器官的养分投入以获得更多的养分(Graciano *et al.*, 2005)。本研究也间接验证了间作套种和滴灌等管理措施提高了茶树的养分利用率与茶树生产效率。

3.2 不同管理模式茶树根茎叶C、N、P计量比特征

植物器官中C、N、P含量以及计量比能够作为

衡量植物营养元素限制的指标, 可以反映植物的养分利用效率以及生长速率(Wang & Moore, 2014; Luo *et al.*, 2020)。此外, 植物根、茎、叶器官中的养分含量分配特征受到土壤养分及环境因素的影响(He *et al.*, 2015; Ma *et al.*, 2019a), 因此不同施肥模式, 不同群落特征对植物养分的吸收存在显著影响。本研究发现, 3种管理模式下茶树根、茎、叶C:N、C:P、N:P均表现为M1 > M2 > M3, 表明M1管理模式下茶树对P的利用效率较低, 在缺少P时, 茶树中往往C、N等养分的吸收也会发生变化(林郑和等, 2009)。尽管不同管理模式之间C:N、C:P、N:P差异较大, 但相同处理之间不同器官元素计量比仍保持相对一致的变化特征(图2)。这是因为根据“动态平衡理论”, 植物能够通过调控自身养分的分配特征来适应外界环境的变化, 最终植物体总体C、N、P计量比能够保持一个动态平衡特征(Koojiman, 1995; Ma *et al.*, 2019b)。在植物不同器官C、N、P计量比特征研究方面, 有研究发现根、茎、叶的C:N和C:P

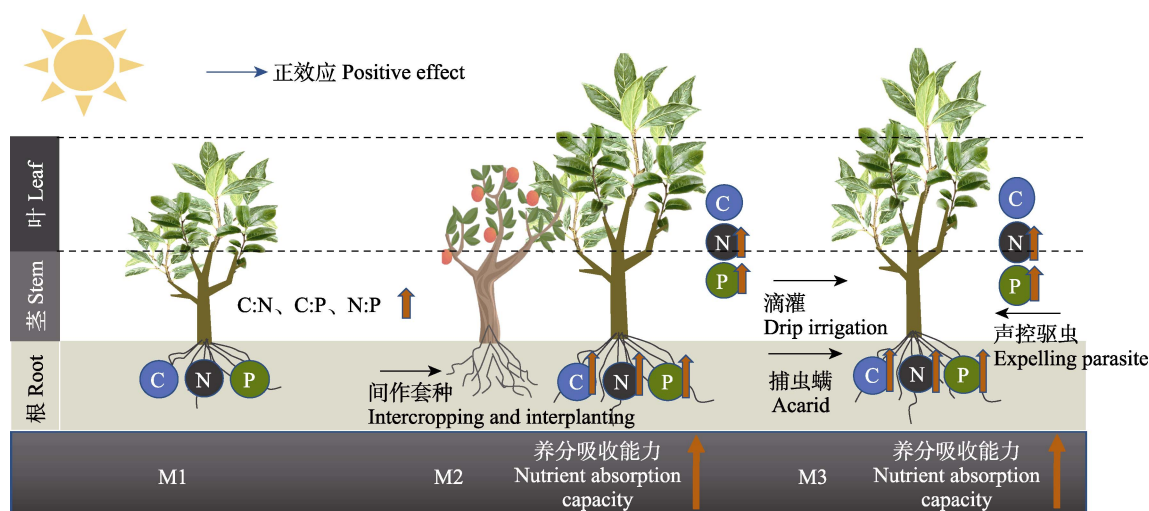


图6 三种管理模式茶树养分特征概念模型图。M1, 常规模式; M2, 间作套种模式; M3, 配套现代技术模式。

Fig. 6 Conceptual model of nutrient characteristics of tea plant under three management modes. M1, routine management mode; M2, intercropping mode; M3, modern technology mode.

能够表征植物吸收营养物质所能够同化C的能力,在一定程度上可以代表植物对养分的利用效率(Tessier & Raynal, 2003)。在本研究中,不同管理模式下茶树根、茎、叶C:N、C:P均表现为M1 > M2 > M3,说明了间作套种以及现代化管理模式能够增强茶树对C的同化能力,进而增加茶树不同器官的生物量。有研究表明作物在土壤养分含量合适的情况下往往存在较高的养分利用效率,在养分供应大于植物所能达到的最大吸收量时,会造成植物养分利用效率的降低(Sardans *et al.*, 2012)。本实验证实, M2、M3管理模式下茶树不同器官N、P含量均大于M1管理模式,因此从另一方面说明,间作套种以及滴灌等现代技术能够促进植物对养分的吸收。结果还表明,土壤pH和容重是影响C:N、C:P、N:P的重要因素,人工干扰可能会导致茶园土壤pH和容重发生改变,从而对养分含量计量比产生影响。植物N:P可以作为反映植物受N或P限制的指标,能够表征土壤对植物的养分供应状况(von Oheimb *et al.*, 2010; Yan & Lu, 2020)。在本研究中, M1管理模式茶树N:P高于其他处理,表明在M1管理模式中茶树生长可能更多地受到P的限制,结果也表明M1管理模式的茶树不同器官P的含量较低,我们的结论进一步验证了P是茶树生长的关键限制元素之一。

3.3 不同管理模式下茶树根茎叶C、N、P变异来源及异速生长特征

在植物生长中,植物为了适应外部环境的变化以及自身生长的需求会将营养元素按照一个特定的比例分配给不同器官,最终形成一个与外部环境和

自身生长特性相匹配的元素分配规律(Han *et al.*, 2005)。在本研究中,3种管理模式、管理模式和器官相互作用均对茶树C、N、P分配产生了显著影响,表明茶树生长过程中对养分的吸收及分配的差异受到管理模式的影响, M2、M3管理模式能够显著提升茶树根、茎、叶对养分的吸收量。在M3管理模式中,水肥以及现代化喷灌施水等措施可以将肥料直达茶树的根部,以减少养分的流失,进而可以减少土壤的养分过剩等问题。有研究表明,植物根、茎、叶养分的异速比例关系是生长环境因素的影响所导致的(Leishman *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2010)。在本研究中,根茎叶N-P ($N-P^{1.7456}$, $p < 0.01$; $N-P^{1.0987}$, $p < 0.01$; $N-P^{1.1993}$, $p < 0.01$)的显著异速生长关系证明茶树不同器官的养分需求存在相似性。而C-N、C-P并没有表现出明显的异速生长关系,这可能是因为茶树生长更多地受到N和P的限制。

4 结论

(1)茶园M2、M3管理模式根、茎、叶N、P含量均高于M1管理模式($p < 0.05$), C含量在3种管理模式的差异不明显($p > 0.05$)。

(2)人工干扰强的茶园管理模式改变了茶树养分的计量比特征,3种管理模式茶树根、茎、叶C:N、C:P、N:P均表现为M1 > M2 > M3。

(3)茶树不同器官C、N、P含量差异较大,根据变异来源分析,管理模式因素对C、N、P含量变异的影响均达到显著水平($p < 0.05$)。

(4)根茎叶N-P ($N-P^{1.7456}$, $p < 0.01$; $N-P^{1.0987}$, $p < 0.01$)。

0.01; $N-P^{1.1993}$, $p < 0.01$)的显著异速生长关系证明茶树不同器官的养分需求存在相似性。

(5)土壤pH和容重是影响C:N、C:P、N:P的重要因素,土壤含水量和盐度对茶树根和叶C含量影响较大。

致谢 感谢安溪铁观音茶文化系统申报全球重要农业文化遗产项目对本研究的资助。

参考文献

- Asseng S, Turner NC, Keating BA (2001). Analysis of water- and nitrogen-use efficiency of wheat in a Mediterranean climate. *Plant and Soil*, 233, 127-143.
- Deng WW, Fei Y, Wang S, Wan XC, Zhang ZZ, Hu XY (2013). Effect of shade treatment on theanine biosynthesis in *Camellia sinensis* seedlings. *Plant Growth Regulation*, 71, 295-299.
- Gitari HI, Karanja NN, Gachene CKK, Kamau S, Sharma K, Schulte-Geldermann E (2018). Nitrogen and phosphorous uptake by potato (*Solanum tuberosum* L.) and their use efficiency under potato-legume intercropping systems. *Field Crops Research*, 222, 78-84.
- Graciano C, Guimét JJ, Goya JF (2005). Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 212, 40-49.
- Gren GI, Weih M (2012). Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 194, 944-952.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377-385.
- He MZ, Zhang K, Tan HJ, Hu R, Su JQ, Wang J, Huang L, Zhang YF, Li XR (2015). Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 5, 1494-1503.
- Heuck C, Spohn M (2016). Carbon, nitrogen and phosphorus net mineralization in organic horizons of temperate forests: stoichiometry and relations to organic matter quality. *Biogeochemistry*, 131, 229-242.
- Jin Q, An WL, Liu XY, Chen XX, Lin SY, Wang WQ (2020). Effects of simulated acid rain on carbon, nitrogen, phosphorus contents and the ecological stoichiometry of rice leaves in Fuzhou rice fields along the river. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3085-3095. [金强, 安婉丽, 刘旭阳, 陈晓旋, 林少颖, 王维奇 (2020). 模拟酸雨对福州沿江稻田水稻叶片碳氮磷含量及其生态化学计量学特征的影响. *生态学报*, 40, 3085-3095.]
- Koojiman SALM (1995). The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 177, 139-149.
- Ku KM, Choi JN, Kim J, Kim JK, Yoo LG, Lee SJ, Hong YS, Lee CH (2010). Metabolomics analysis reveals the compositional differences of shade grown tea (*Camellia sinensis* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58, 418-426.
- Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176, 635-643.
- Li F, Gao H, Zhu LL, Xie YH, Yang GS, Hu C, Chen XS, Deng ZM (2017). Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of three wetland plants distributed along an elevation gradient in Dongting Lake, China. *Scientific Reports*, 7, 2820. DOI: 10.1038/s41598-017-03126-9.
- Lin ZH, Chen LS, Chen RB, Peng A (2009). Effects of phosphorus deficiency on nutrient absorption of young tea bushes. *Journal of Tea Science*, 29, 295-300. [林郑和, 陈立松, 陈荣冰, 彭艾 (2009). 缺磷对茶树幼苗养分吸收的影响. *茶叶科学*, 29, 295-300.]
- Liu FD, Yang WJ, Zhang M, Liu YH, Zheng JW, Wang WJ, Zhang ST, Wang ZS, An SQ (2010). Does strategy of resource acquisition in tropical woody species vary with life form, leaf texture, and canopy gradient? *European Journal of Forest Research*, 129, 1093-1108.
- Liu MY, Yi XY, Shi YZ, Ma LF, Ruan JY (2015). Research progress of soil properties in tea gardens and the absorption and translocation mechanisms of nutrients and other elements in tea plant. *Journal of Tea Science*, 35, 110-120. [刘美雅, 伊晓云, 石元值, 马立锋, 阮建云 (2015). 茶园土壤性状及茶树营养元素吸收、转运机制研究进展. *茶叶科学*, 35, 110-120.]
- Lu RK (1999). *Soil and Agrochemistry Analysis*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. [鲁如坤 (1999). 土壤化学农业分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Lu WX, Zhang HJ, Cheng JH, Wu YH, Wang HY, Li JQ, Wang W (2012). Effect of a hedgerow agroforestry system on the soil properties of sloping cultivated lands in the Three-Gorges area in China. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 10, 1368-1375.
- Luo XZ, Hou EQ, Chen JQ, Li J, Zhang LL, Zang XW, Wen DZ (2020). Dynamics of carbon, nitrogen, and phosphorus stocks and stoichiometry resulting from conversion of primary broadleaf forest to plantation and secondary forest in subtropical China. *Catena*, 193, 104606. DOI: 10.1016/j.catena.2020.104606.
- Ma R, Fang Y, An S (2016). Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, phosphorus and C:N:P in shoots and litter of plants in grassland in Yunwu Mountain. *Acta Pedologica Sinica*, 53, 1170-1180.
- Ma W, Li J, Jimoh SO, Zhang Y, Guo F, Ding Y, Li X, Hou X (2019a). Stoichiometric ratios support plant adaption to grazing moderated by soil nutrients and root enzymes. *PeerJ*, 7, e7047. DOI: 10.7717/peerj.7047.eCollection2019.
- Ma XX, Hong JT, Wang XD (2019b). C:N:P stoichiometry of perennial herbs' organs in the alpine steppe of the northern

- Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, 16, 2039-2047.
- Möller M, Weatherhead EK (2007). Evaluating drip irrigation in commercial tea production in Tanzania. *Irrigation and Drainage Systems*, 21, 17-34.
- Mortimer PE, Gui H, Xu J, Zhang C, Barrios E, Hyde KD (2015). Alder trees enhance crop productivity and soil microbial biomass in tea plantations. *Applied Soil Ecology*, 96, 25-32.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636-642.
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012). The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives. *Biogeochemistry*, 111, 1-39.
- Shi LJ, Li QK, Fu XL, Kou L, Dai XQ, Wang HM (2021). Foliar, root and rhizospheric soil C:N:P stoichiometries of overstory and understory species in subtropical plantations. *Catena*, 198, 105020. DOI: 10.1016/j.catena.2020.105020.
- Shui W, Chen YP, Su ZA, Fan SS (2017). Agricultural ecosystem services function value evaluation under the influence of specialized tea planting: a case study in Anxi, Fujian Province. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3311-3326. [税伟, 陈毅萍, 苏正安, 范水生 (2017). 专业化茶叶种植影响下的农业生态系统服务功能价值评价——以福建省安溪为例. *生态学报*, 37, 3311-3326.]
- Sun LT, Wang Y, Ding ZT (2011). Effects of ground surface mulching in tea garden on soil water and nutrient dynamics and tea plant growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2291-2296. [孙立涛, 王玉, 丁兆堂 (2011). 地表覆盖对茶园土壤水分、养分变化及茶树生长的影响. *应用生态学报*, 22, 2291-2296.]
- Sun X, Yu K, Shugart HH, Wang G (2015). Species richness loss after nutrient addition as affected by N:C ratios and phytohormone GA₃ contents in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 9, 201-211.
- Tang H, Wu JY, Li JL, Wu LR, Tang JC (2013). Study on the influence of drip irrigated fertilization on tea yields, quality and soil nutrient effect. *Journal of Tea Science*, 33, 85-90. [唐颢, 吴家尧, 黎健龙, 吴利荣, 唐劲驰 (2013). 茶园滴灌施肥的增产提质及土壤养分效应研究. *茶叶科学*, 33, 85-90.]
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523-534.
- von Oheimb G, Power SA, Falk K, Friedrich U, Mohamed A, Krug A, Boschatzke N, Härdtle W (2010). N:P ratio and the nature of nutrient limitation in *Calluna*-dominated heathlands. *Ecosystems*, 13, 317-327.
- Wang HB, Wang YH, Zhang Q, Lin SX, Zhang QX, Ye JH, Ding L, Lin S, He HB (2020). Construction of the microbial protein metabolism map of tea rhizosphere soil in acidified plantations. *Scientia Sinica Vitae*, 50, 849-865. [王海斌, 王裕华, 张奇, 林舜贤, 张清旭, 叶江华, 丁力, 林生, 何海斌 (2020). 酸化茶园茶树根际土壤微生物蛋白代谢图谱构建. *中国科学: 生命科学*, 50, 849-865.]
- Wang M, Moore TR (2014). Carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium stoichiometry in an ombrotrophic peatland reflects plant functional type. *Ecosystems*, 17, 673-684.
- Wu ZD, Jiang FY, Zhang L, You ZM (2020). Study on soil nitrogen status of Tieguanyin tea gardens in Anxi County of Fujian Province. *Soils*, 52, 16-24. [吴志丹, 江福英, 张磊, 尤志明 (2020). 福建省安溪铁观音茶园土壤氮素状况. *土壤*, 52, 16-24.]
- Yan Y, Lu XY (2020). Are N, P, and N:P stoichiometry limiting grazing exclusion effects on vegetation biomass and biodiversity in alpine grassland? *Global Ecology and Conservation*, 24, e01315. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e01315.
- Yang DX, Song L, Jin GZ (2019). The soil C:N:P stoichiometry is more sensitive than the leaf C:N:P stoichiometry to nitrogen addition: a four-year nitrogen addition experiment in a *Pinus koraiensis* plantation. *Plant and Soil*, 442, 183-198.
- Zeng Y, Yi XY, Li YS, Ma LF, Ruan JY, Tang Q (2016). The effect of nitrogen fertilization on biomass and nutrient storage in the fibrous roots of tea plants (*Camellia sinensis*) during summer and autumn. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 411-419. [曾艳, 伊晓云, 李延升, 马立锋, 阮建云, 唐茜 (2016). 氮肥对夏秋季茶树吸收根生物量和养分储量的影响. *生态学报*, 36, 411-419.]
- Zhang J, He N, Liu C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R, Yu G, Sun W, Xiao C, Chen HYH, Reich PB (2020a). Variation and evolution of C:N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biology*, 26, 2534-2543.
- Zhang QH, Sairebieli K, Zhao MM, Sun XH, Wang W, Yu XN, Du N, Guo WH (2020b). Nutrients have a different impact on the salt tolerance of two coexisting *Suaeda* species in the Yellow River Delta. *Wetlands*, 40, 2811-2823.
- Zhang YF, Fang XM, Chen FS, Zong YY, Gu HJ, Hu XF (2017). Influence of simulated acid rain on nitrogen and phosphorus contents and their stoichiometric ratios of tea organs in a red soil region, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1309-1316. [张宇飞, 方向民, 陈伏生, 宗莹莹, 顾菡娇, 胡小飞 (2017). 模拟酸雨对红壤区茶树器官氮磷含量及其化学计量比的影响. *应用生态学报*, 28, 1309-1316.]
- Zhang ZS, Song XL, Lu XG, Xue ZS (2013). Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in estuarine wetland soils: influences of vegetation coverage, plant communities, geomorphology, and seawalls. *Journal of Soils and Sediments*, 13, 1043-1051.
- Zhou GW, Zhang W, Ma LJ, Guo HJ, Min W, Li Q, Liao N, Hou ZN (2016). Effects of saline water irrigation and N application rate on NH₃ volatilization and N use efficiency in a drip-irrigated cotton field. *Water, Air, & Soil Pollution*, 227, 103. DOI: 10.1007/s11270-016-2806-2.

责任编辑: 程晓莉 编辑: 赵航

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0071