

桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征

曾昭霞^{1,2*} 王克林^{1,2} 刘孝利³ 曾馥平^{1,2} 宋同清^{1,2} 彭晚霞^{1,2} 张 浩^{1,2}
杜 虎^{1,2}

¹中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; ²中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 广西环江 547100;
³湖南农业大学资源环境学院, 长沙 410128

摘 要 探明我国西南喀斯特生态脆弱区植被恢复重建背景下, 森林植物、凋落物与土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征有助于深入地认识喀斯特森林生态系统养分循环规律和系统稳定机制。该文选取桂西北典型喀斯特地区3个原生林群落和3个自然恢复28年的次生林群落, 研究其“植物-凋落物-土壤”连续体的C、N、P化学计量学特征及其内在关联。结果表明: 1) 圆果化香树(*Platycarya longipes*)、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)和青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)以及圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、八角枫(*Alangium chinense*)和黄荆(*Vitex negundo*) 6种植物的C、N、P平均含量分别为427.5、21.2、1.2 mg·g⁻¹; 凋落物C、N、P平均含量分别为396.2、12.7、0.9 mg·g⁻¹, 而表层土壤(0–10 cm) C、N、P平均含量分别为92.0、6.35和1.5 mg·g⁻¹。2) 原生林N再吸收率(平均值为42.7%)高于次生林(平均值为36.5%), P再吸收率(20.4%)显著低于次生林(32.3%) ($p < 0.05$); 6个森林群落N的再吸收率均大于P的再吸收率。3) 不同群落凋落物的C:N值差异不显著, 原生林植物的C:N值小于次生林、土壤C:N显著大于次生林; 原生林土壤C:P与次生林无显著差异, 植物与凋落物C:P小于次生林; 原生林凋落物与土壤N:P值小于次生林, 植物N:P比平均值均为17.4。4) 研究区典型森林群落植物中N和P含量呈显著的正相关关系, 植物C:N与N:P、C:P与N:P比值均无明显相关关系; 经过对数变换后的土壤C:N与N:P呈显著负相关关系, 凋落物的C:P与N:P值呈极显著正相关关系。研究结果可为我国西南典型喀斯特脆弱生态区的生态功能恢复与植被重建提供科学依据。

关键词 生态化学计量学, 喀斯特, 植物, 凋落物, 土壤, 原生林, 次生林

引用格式: 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎 (2015). 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 39, 682–693. doi: 10.17521/cjpe.2015.0065

Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of Northwest Guangxi

ZENG Zhao-Xia^{1,2*}, WANG Ke-Lin^{1,2}, LIU Xiao-Li³, ZENG Fu-Ping^{1,2}, SONG Tong-Qing^{1,2}, PENG Wan-Xia^{1,2}, ZHANG Hao^{1,2}, and DU Hu^{1,2}

¹Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ²Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang, Guangxi 547100, China; and ³College of Resources & Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract

Aims The objectives of this study were to characterize the C:N:P stoichiometry of the “plant-litter-soil” continuum and to better understand nutrient cycling and stability mechanisms in karst forest ecosystems in Southwest China.

Methods Three representative forest sites were selected for each of the primary and secondary communities (28 years of natural restoration) in Northwest Guangxi, and measurements were made on carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents in plants, litter and soils.

Important findings Compared with other regions, the plants in karst forest ecosystems had relatively lower C content and higher N content, with a lower C:N ratio in consistency with the characteristics of plants. After 28 years of natural recovery, N and P absorption in secondary forests were at a relatively stable state compared with the primary forest communities. The values of N:P ratio varied from a range of 16–19 in the primary forest

communities to 17–19 in the secondary forest communities, without apparent difference in the mean value between the two contrasting community types. Soil organic C, N and P in karst forests occurred primarily in the top 0–10 cm soil layer, at $92.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ C, $6.35 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ N, and $1.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ P, respectively. In contrast, the nutrient utilization efficiency and nutrient resorption rate were lower in karst forest plants than in other plant types, with karst forest plants exhibiting a relatively rapid nutrient turnover rate. The N resorption rate was lower, and the P resorption higher, in the primary forest communities than in the secondary forest communities, indicating that the higher N deficiency and lower P deficiency of the primary forest communities compared with the secondary forest communities. Determination of the C:N:P stoichiometric characteristics in the plant-litter-soil continuum in this study provides a scientific guidance for restoration of the vulnerable karst ecosystem in Southwest China.

Key words ecological stoichiometry, karst, plant, litter, soil, primary forest, secondary forest

Citation: Zeng ZX, Wang KL, Liu XL, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Zhang H, and Du H (2015). Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 682–693. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0065

生态化学计量学(ecological stoichiometry)是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学, 为研究碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种综合方法(Elser *et al.*, 2000a; Sterner & Elser, 2002; 曾德慧和陈广生, 2005; 贺金生和韩兴国, 2010)。N和P是自然陆地生态系统的主要限制性元素, 在植物生长过程中的各种生理代谢活动中发挥着十分重要的作用, 相互独立而又相互影响(Han *et al.*, 2005), 并对植物叶片C固定产生影响。生态系统内部的C、N、P循环在植物、凋落物和土壤之间相互转换(王绍强和于贵瑞, 2008), 森林生态系统植物-凋落物-土壤生态化学计量特征研究具有十分重要的理论和现实意义。

凋落物是森林生态系统有机碳和养分的储藏库, 也是土壤与植物间物质交换的枢纽(杨玉盛等, 2004), 对森林生态系统的有机质贮存和养分循环等起着重要的作用, 是森林土壤肥力的自然来源之一(Melillo *et al.*, 1982)。土壤有机质和养分的积累主要来自于各种形式凋落物的归还(郭剑芬等, 2006; 马文济等, 2014)。植物通过光合作用固定C, 同时将部分C转移到土壤, 并以凋落物的形式将C和养分逐步补偿给土壤(王维奇等, 2011)。土壤养分供应量、植物养分需求量、植物对其自身养分需求的自我调节以及凋落物分解过程中养分的返还量各自变化又相互影响(Agren & Bosatta, 1998), 致使“植物-凋落物-土壤”系统养分含量研究极具复杂性(王维奇等, 2011)。作为研究生物系统能量和多种元素平衡的“生态化学计量学”为揭示C、N、P等元素在“植物-凋落物-土壤”生态过程中的计量关系和规律提供了一种有效的手段(Agren & Bosatta, 1998;

Elser *et al.*, 2000a, 2000b, 2007; 贺金生和韩兴国, 2010)。

西南喀斯特地区是中国四大生态环境脆弱区之一, 桂西北喀斯特是其代表性区域, 独特的地质环境背景, 加上不合理的土地开发方式, 造成该区土壤侵蚀、土壤质量退化严重, 区域生态环境质量不断恶化, 生态服务功能下降(王克林, 2001; 曾馥平等, 2007)。自20世纪80年代中期一系列环境保护措施实施后, 我国西南喀斯特地区人为干扰逐步减少, 植被得到缓慢恢复(宋同清等, 2010), 在地表凋落物、植物或者土壤的总体特征等方面已有很多研究, 但这些研究多以凋落物、植物、土壤中的任一个(宋同清等, 2010)或某两者(俞月凤等, 2014)为研究对象, 对“植物-凋落物-土壤”连续体C、N、P生态化学计量特征的差异及其内在关联的研究尚显不足, 本文选取桂西北喀斯特地区3个原生林群落与3个自然恢复28年的次生林群落, 研究其植物、凋落物、土壤的C、N、P元素含量, 试图回答以下2个问题: 1) 喀斯特森林“植物-凋落物-土壤”C、N、P生态化学计量学特征; 2) 西南喀斯特脆弱区森林生态系统“植物-凋落物-土壤”连续体主要元素计量特征的内在关联; 探明喀斯特植被恢复重建背景下, 森林植物、凋落物和土壤C、N、P化学计量特征, 有助于我们更深入地认识喀斯特森林生态系统养分循环规律和系统稳定机制。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

研究区地处我国西南广西壮族自治区环江毛南族自治县, 根据环江县气象局1986–2005年20年的

观测数据, 该区年日照1 451 h, 年平均气温19.3 °C, 年有效积温6 260 °C (≥ 10 °C), 年无霜期310天, 年降水量1 529 mm。

3个典型原生林群落于木论喀斯特国家自然保护区区内选取, 该保护区位于环江县西北部(107.54°–108.06° E, 25.07°–25.12° N), 是世界上喀斯特地貌连片面积最大、保存最完整、原生性最强的原生林, 森林覆盖率达94.8%。该区属中亚热带石灰岩常绿落叶阔叶混交林生态系统, 是石灰岩森林植被顶级群落, 为典型的喀斯特原始森林。研究选取的3种代表性原生林的建群种分别为圆果化香树(*Platycarya longipes*)、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)和青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)。各群落的详细特征见表1。

研究选取的3种典型的次生林位于环江县中国科学院环江喀斯特生态系统研究观测站(108.19°–108.20° E, 24.44°–24.45° N), 属典型的峰丛洼地喀斯特地貌。该区从1985年开始进行自然恢复, 本文选取的3种代表性群落建群种分别为圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、八角枫(*Alangium chinense*)和黄荆(*Vitex negundo*), 详细特征见表1。

1.2 样品采集

于每个群落随机选取建群树种5株, 摘取其小枝7–9枝, 并取其上叶片15–20枚, 分别装入信封。每个群落下按“梅花”五点法布置凋落物收集框, 收集框为孔径1 mm的尼龙网制成的1.00 m × 1.00 m × 0.25 m的方形钢架容器, 放置时敲打收集框使其四脚插入泥土固定, 并使框底部距地面约25 cm, 每个群落放置5个收集框, 凋落物样每月收集。本研究于2013年4月采样, 每个收集框中样品按枝、叶及其他(花、果等)3部分分别标记, 装入布袋或信封。所有植物与凋落物样品一并放置烘箱中75 °C烘至恒重, 称量, 研细以备养分分析。

同时, 在采集植物样品的同一样方, 按梅花形对表层(0–10 cm)土壤进行5点取样, 充分混合, 3次重复, 取回的土样自然风干、研细、过60目筛, 用于养分分析。

1.3 样品分析

用重铬酸钾-外加热法(GB 9834-88)测定样品C的含量, 用半微量凯氏定氮(GB 7886-87)法-流动注射仪测定全N含量, 硝酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色-紫外分光光度法(GB 7887-87)测定全P含量。

1.4 数据处理与统计分析

通过Excel 2003进行数据的计算与初步分析, 用SPSS 13.0对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和回归等统计分析。样本数据分布检验结果表明: 植物、凋落物以及土壤样本的C、N、P含量多呈非正态分布, 但对数变换后呈正态分布, 故采用几何平均值来表示植物与凋落物中各组分(枝、叶、其他)的C、N、P含量(Han *et al.*, 2005; 任书杰等, 2007)。植物的C、N、P元素含量用植物的枝、叶C、N、P元素含量几何平均值与其样本生物量所占比例进行加权计算得到, 不同群落凋落物的C、N、P含量则用凋落物的枝、叶、其他三部分的几何平均值再与其样本生物量所占比例进行加权计算得到。养分(N、P)再吸收率为植物与凋落物养分差值与植物养分含量的百分比, 计算方法参照王晶苑等(2011)的方法, 计算公式如下:

$$N(P)\text{再吸收率}(\%) = \frac{\text{植物}N(P)\text{含量} - \text{凋落物中}N(P)\text{含量}}{\text{植物}N(P)\text{含量}} \times 100\% \quad (1)$$

2 结果和分析

2.1 植物、凋落物、土壤C、N、P含量特征

如表2所示, 6个群落建群种的C、N含量均为植物>凋落物>土壤, 而凋落物P含量最低, 土壤P含量略大于植物。6种植物的C、N、P平均含量分别为427.5、21.2、1.2 mg·g⁻¹; 凋落物C、N、P平均含量分别为396.2、12.7、0.9 mg·g⁻¹, 而土壤C、N、P平均含量分别为92.0、6.35和1.5 mg·g⁻¹。结果显示: 在6个群落的建群树种中, 3个原生林群落建群种的植物、凋落物和土壤C含量均大于次生林, 其中原生林表层0–10 cm土壤C含量显著高于次生林。3种原生林植物N含量显著高于次生林, 凋落物N含量略高于次生林但差异不显著, 而原生林土壤N含量略小于次生林(差异不显著)。植物、凋落物以及土壤中的P含量均为原生林略大于次生林(表2)。

2.2 植物N、P养分再吸收率特征

由图1结果得出, 6个森林类型中, 原生林N再吸收率(平均值为42.7%)略高于次生林(平均值为36.5%), P再吸收率(20.4%)则显著低于次生林(32.3%) ($p < 0.05$)。6个森林群落N的再吸收率均大于P的再吸收率, 原生林中N再吸收率显著大于P的再吸收率, 但次生林中N、P再吸收率差异不显著

表1 群落基本概况

Table 1 The basic characteristics of the forest communities

建群种 Constructive species	原生林 Primary forest			次生林 Secondary forest		
	圆果化香树 <i>Platycarya longipes</i>	伞花木 <i>Eurycorymbus cavaleriei</i>	青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium</i>	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	黄荆 <i>Vitex negundo</i>
裸岩率 Bare rock (%)	48	55	70	15	35	12
建群种高 (m) (平均值±标准误差) Height of constructive species (m) (mean ± SE)	4.92 ± 0.56	7.67 ± 0.63	8.88 ± 0.71	4.74 ± 0.45	3.56 ± 0.38	1.86 ± 0.23
郁闭度 Canopy closure	0.55	0.61	0.48	0.67	0.82	0.74
物种数 Species number	13	17	9	38	33	42
香农-威尔指数 Shannon-Winner index	3.22	3.14	3.48	1.67	1.91	1.54
均匀度 Evenness	0.83	0.77	0.89	0.58	0.62	0.55
辛普森指数 Simpson's index	0.81	0.78	0.95	0.55	0.64	0.52

表2 6个群落植物、凋落物与土壤的C、N、P含量(mg·g⁻¹) (平均值±标准误差)

Table 2 C, N and P contents in plants, litter and soil in six forest communities (mg·g⁻¹) (mean ± SE)

含量 Content	项目 Item	原生林 Primary forest			次生林 Secondary forest		
		圆果化香树 <i>Platycarya longipes</i>	伞花木 <i>Eurycorymbus cavaleriei</i>	青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium</i>	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	黄荆 <i>Vitex negundo</i>
碳 C (mg·g ⁻¹)	植物 Plant	429.3 ± 9.7 ^{aA}	438.8 ± 10.3 ^{aA}	432.3 ± 9.3 ^{aA}	422.3 ± 11.3 ^{abA}	416.6 ± 12.0 ^{bA}	425.9 ± 12.4 ^{abA}
	凋落物 Litter	395.1 ± 8.9 ^B	412.9 ± 9.0 ^A	399.4 ± 10.5 ^B	392.8 ± 10.6 ^B	385.2 ± 11.1 ^B	391.5 ± 12.5 ^B
	土壤 Soil	106.4 ± 6.2 ^{abC}	112.4 ± 7.1 ^{abB}	100.0 ± 6.6 ^{bcC}	83.5 ± 7.4 ^{cC}	76.9 ± 6.0 ^{cdC}	72.9 ± 5.2 ^{dC}
氮 N (mg·g ⁻¹)	植物 Plant	22.6 ± 4.4 ^{aA}	23.0 ± 4.1 ^{aA}	22.1 ± 3.7 ^{aA}	18.7 ± 3.1 ^{cA}	19.9 ± 2.7 ^{bcA}	20.7 ± 2.7 ^{bA}
	凋落物 Litter	13.1 ± 2.3 ^B	12.5 ± 1.8 ^B	13.2 ± 2.1 ^B	12.7 ± 2.0 ^B	12.1 ± 3.1 ^B	12.8 ± 2.4 ^B
	土壤 Soil	6.4 ± 1.2 ^{abC}	5.7 ± 0.8 ^{bcC}	5.9 ± 1.1 ^{abC}	7.2 ± 1.2 ^{cC}	6.8 ± 1.0 ^{abC}	6.1 ± 1.4 ^{abC}
磷 P (mg·g ⁻¹)	植物 Plant	1.3 ± 0.4 ^A	1.4 ± 0.4 ^B	1.2 ± 0.4 ^B	1.1 ± 0.3	1.1 ± 0.4 ^A	1.2 ± 0.5
	凋落物 Litter	1.0 ± 0.1 ^B	1.1 ± 0.3 ^C	1.0 ± 0.3 ^C	0.8 ± 0.2	0.7 ± 0.4 ^B	0.8 ± 0.4
	土壤 Soil	1.4 ± 0.5 ^{abA}	1.7 ± 0.6 ^{aA}	1.6 ± 0.6 ^{abA}	1.2 ± 0.4 ^b	1.5 ± 0.5 ^{abA}	1.3 ± 0.4 ^b

同列不同大写字母和同行不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$)。

Values designated by different capital letters were significantly different in the same column, and those by different lowercase letters were significantly different in the same row, respectively ($p < 0.05$).

(图1)。

2.3 植物-凋落物-土壤C-N-P生态化学计量特征

2.3.1 植物-凋落物-土壤C:N、C:P和N:P计量特征

如图2所示, 本文研究的6个群落中, C:N与C:P均为凋落物>植物>土壤, 而N:P则为植物>凋落物>土壤。不同群落凋落物的C:N差异不显著, 原生林植物的C:N略小于次生林(差异不显著), 而土壤C:N显著大于次生林。原生林土壤C:P与次生林无显著差异, 植物C:P略小于次生林(差异不显著), 但凋落物的C:P显著小于次生林。原生林植物N:P与次生林无显著差异, 凋落物N:P则显著小于次生林, 土壤N:P略小于次生林(图2)。本研究结果显示, 3种典型原生林植物N:P在16–19之间, 平均值为17.4, 凋落物N:P在11–14之间, 平均值为12.6, 土壤N:P在3–5之间, 平均值为3.9。3种次生林植物N:P比在17–19之间,

平均值为17.4, 凋落物N:P在15–18之间, 平均值为16.4, 而土壤N:P则在4–6之间, 平均值为5.1。

2.3.2 植物-凋落物-土壤C:N、C:P、N:P相关性

研究分析了“植物-凋落物-土壤”连续体主要元素含量以及C:N、C:P、N:P之间的相关关系, 结果表明: 研究区典型森林群落植物中N和P含量呈显著正相关关系($R^2 = 0.804\ 5$, $p < 0.01$) (图3), 而土壤中N和P含量呈显著负相关关系($R^2 = 0.524\ 5$, $p < 0.05$), 凋落物与土壤中N含量变异不大, P含量在不同群落中则呈现较大变异, 植物中N含量变异较大(图3)。

经过对数转换后的土壤C:N与N:P呈显著负相关关系($R^2 = 0.640\ 8$, $p < 0.05$), 图4A), 而凋落物的C:P与N:P呈极显著正相关关系($R^2 = 0.951\ 2$, $p < 0.001$)(图4B), 植物C:N与N:P、C:P与N:P的相关关系均不明显。

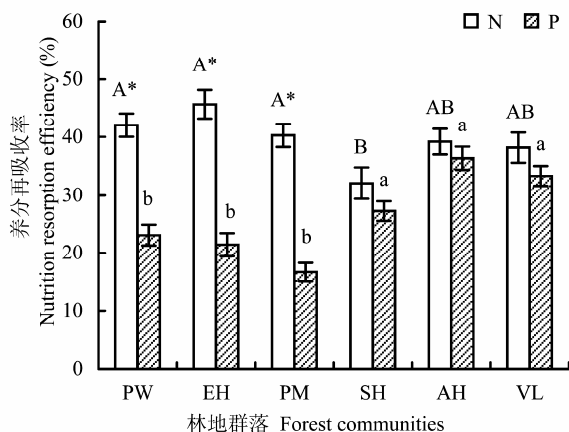


图1 不同林地植物N、P养分再吸收率(平均值±标准误差)。不同大写字母表示群落间N再吸收率差异显著。不同小写字母表示群落间P再吸收率差异显著。*表示同群落N、P再吸收率间差异显著($p < 0.05$)。AH, 八角枫; EH, 伞花木; PM, 青檀; PW, 圆果化香树; SH, 圆叶乌桕; VL, 黄荆。

Fig. 1 The N and P resorption rates of plants in different forest communities. Different capital letters indicate significant differences in N resorption rate between community types (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences in P resorption rate between community types. * shows significant difference between the N and P resorption rates ($p < 0.05$). AH, *Alangium chinense*; EH, *Eurycorymbus cavaleriei*; PM, *Pteroceltis tatarinowii*; PW, *Platycarya longipes*; SH, *Sapium rotundifolium*; VL, *Vitex negundo*.

3 讨论和结论

3.1 植物-凋落物-土壤C、N、P含量特征与养分再吸收率

C是构成植物体干物质的最主要元素(项文化等, 2006), N和P是生物体蛋白质和遗传物质的基本组成元素, 对植物各种功能影响深刻(平川等, 2014), 植物结构性元素C和功能限制性元素N、P之间相互作用, 调节着植物的生长(Güsewell, 2004)。通常C在大多数植物体内含量高且变异较小, 影响C与N、P比值的主要因素是N、P含量的变化(Reich & Oleksyn, 2004)。本研究中, 6种典型喀斯特林地植物C含量平均值为 $427.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 高于王维奇等(2011)所研究的湿地植物的茎、叶C含量的平均值($419.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 这可能是由于湿地植物的木质素含量较低所致; 但低于Elser等(2000a)的研究中全球492种陆生植物叶片C的平均含量($464 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 这可能是由不同植物元素含量的特定区间以及不同区域土壤元素的可利用性所决定, 也可能与本研究的采样时间处于生长阶段有关。研究区6种群落林地植物N含量平均值为 $21.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 高于全球植物叶片的N平均

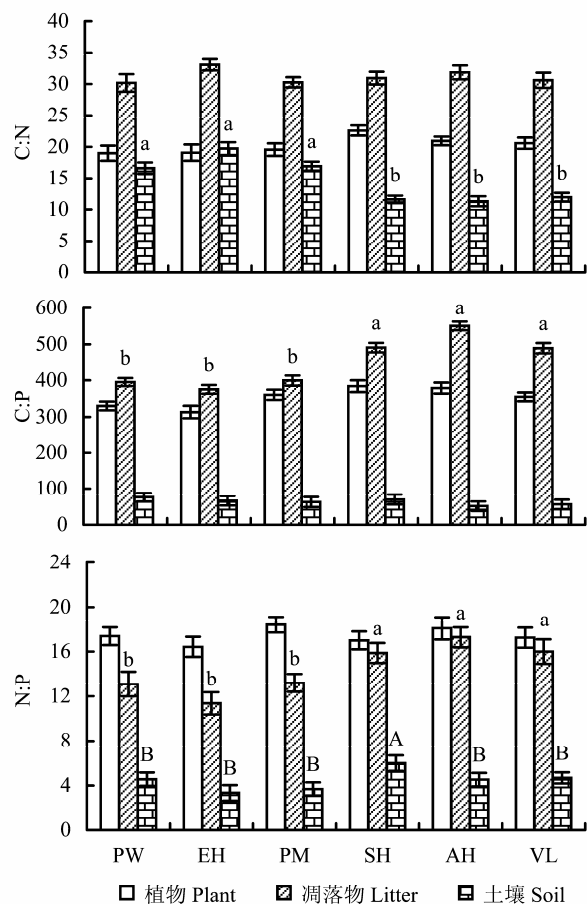


图2 不同林地植物、凋落物与土壤的C:N、C:P、N:P(平均值±标准误差)。同系列不同字母表示群落间差异显著($p < 0.05$)。AH, 八角枫; EH, 伞花木; PM, 青檀; PW, 圆果化香树; SH, 圆叶乌桕; VL, 黄荆。

Fig. 2 The values of C:N, C:P, N:P in plants, litter and soil in different forest communities (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences between community types ($p < 0.05$). AH, *Alangium chinense*; EH, *Eurycorymbus cavaleriei*; PM, *Pteroceltis tatarinowii*; PW, *Platycarya longipes*; SH, *Sapium rotundifolium*; VL, *Vitex negundo*.

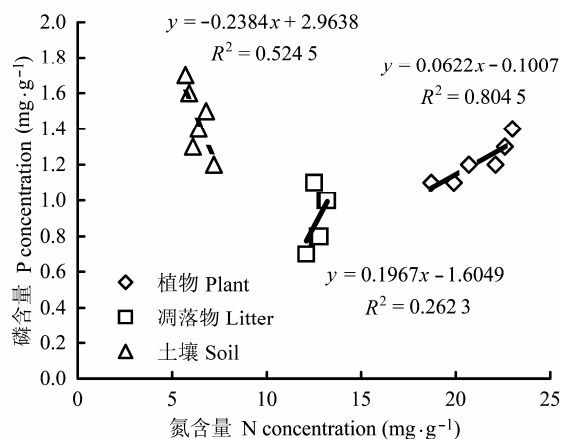


图3 植物-凋落物-土壤N、P含量相关关系。
Fig. 3 The correlations between N and P concentrations in plant-litter-soil.

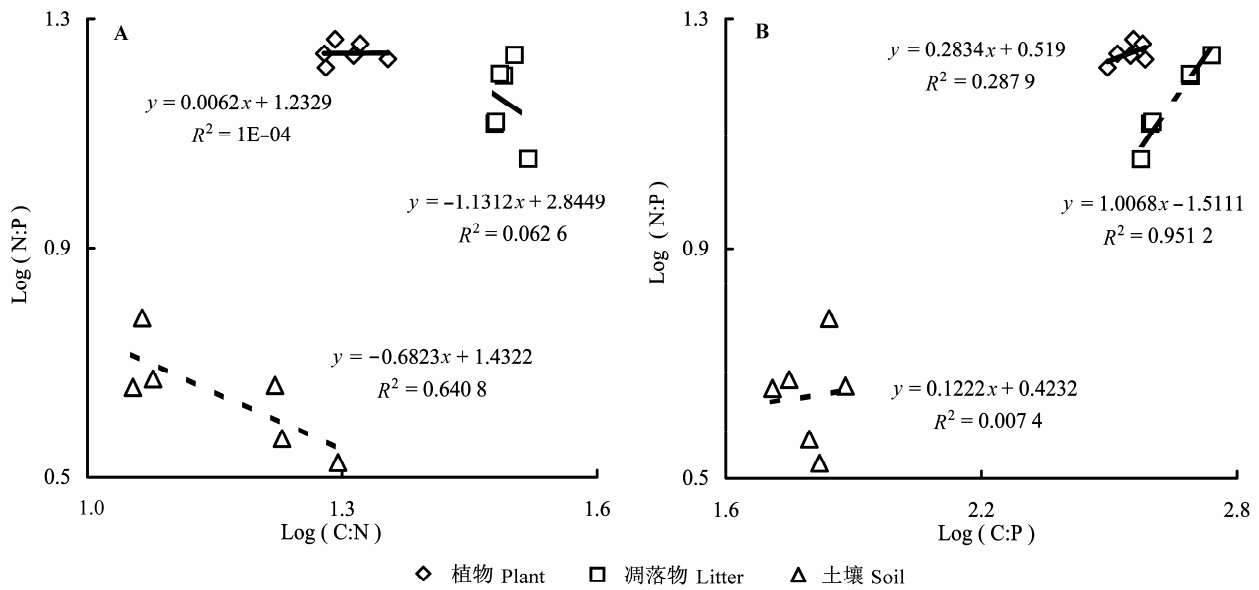


图4 植物、凋落物、土壤C:N、C:P与N:P(对数)间的相关关系。
Fig. 4 The correlations between log-transformed N:P and C:N, C:P in plants, litter and soil.

表3 广西喀斯特森林与其他研究区域植物、凋落物、土壤C、N、P含量*
Table 3 The contents of C, N, P in plants, litter and soil in Guangxi karst forest communities in comparison with forests of other regions

对象 Item	研究区域 Region	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	C:P	N:P	文献 References
植物 Plant	广西喀斯特地区 Karst region, Guangxi	427.5	21.2	1.2	19.8	356	18	This study
	北京及其周边 Beijing and it's periphery	451.0	26.1	2.0	17.4	226	13	Han <i>et al.</i> , 2009
	吉林长白山 Changbaishan, Jilin	481.5	19.5	1.5	24.7	321	13	王晶苑等, 2011 Wang <i>et al.</i> , 2011
	广东鼎湖山 Dinghushan, Guangdong	504.9	19.8	0.9	25.5	561	22	王晶苑等, 2011 Wang <i>et al.</i> , 2011
	中国 China	—	18.6	1.2	—	—	16	Han <i>et al.</i> , 2005
凋落物 Litter	广西喀斯特地区 Karst region, Guangxi	396.2	12.7	0.9	31.4	440	14	This study
	北京东灵山 Donglingshan, Beijing	447.3	8.0	0.4	55.9	1 118	20	Wang & Huang, 2001
	吉林长白山 Changbaishan, Jilin	496.8	12.9	0.9	39.4	552	14	王晶苑等, 2011 Wang <i>et al.</i> , 2011
	广东鼎湖山 Dinghushan, Guangdong	522.1	14.2	0.4	37.3	1 305	35	王晶苑等, 2011 Wang <i>et al.</i> , 2011
	全球 Global	—	10.9	0.9	—	—	12	Kang <i>et al.</i> , 2010
土壤 Soil	广西喀斯特地区 Karst region, Guangxi (0–10 cm)	92.0	6.4	1.5	15.3	61	4	This study
	广西喀斯特地区 Karst region, Guangxi (0–20 cm)	48.4	5.4	0.5	8.8	97	11	Yu <i>et al.</i> , 2014
	内蒙古草原 Steppe in Inner Mongolia (0–10 cm)	25.3	1.7	0.1	14.9	253	17	Yin <i>et al.</i> , 2010
	闽江河口湿地 Wetlands in Minjiang river estuary (0–15 cm)	18.8	2.1	0.8	8.9	24	3	王维奇等, 2011 Wang <i>et al.</i> , 2011
	甘肃民勤绿洲 Minqin oasis, Gansu (0–20 cm)	3.0	0.3	0.3	10.0	10	1	Yang <i>et al.</i> , 2011

* 表中所示植物、凋落物中元素含量直接来自文献或是各文献所研究对象中自然林元素含量的平均值。
* The element contents of plants and litter shown in this table were derived directly from literature or calculated as means of the values reported in literature for natural forests

含量20.09 mg·g⁻¹ (Reich & Oleksyn, 2004), 并且高于基于全国753种陆地植物研究得出的平均值18.6 mg·g⁻¹ (Han *et al.*, 2005)。有研究表明, 中国陆地植物叶片P含量与全球尺度相比偏低(任书杰等, 2007)。本研究6种林地植物P含量平均值为1.2

mg·g⁻¹, 明显低于全球尺度研究的平均值1.77 mg·g⁻¹ (Reich & Oleksyn, 2004)与1.99 mg·g⁻¹ (Elser *et al.*, 2000a), 但与我国753种陆地植物的研究结果(1.21 mg·g⁻¹)相近(Han *et al.*, 2005)(表3)。植物叶片营养元素含量与自身结构特点和生长节律有很大关

系,不同生长阶段具有较大变异(Baldwin *et al.*, 2006)。研究样品采集时间为生长初期,植物叶片输导组织、支持组织发育都不完善,细胞大多具有分裂能力,需要大量的蛋白质和核酸,因此对N、P的选择性吸收较多,与孙书存和陈灵芝(2001)研究结果呈现的规律一致。

土壤养分组成是植物生长的非常重要的影响因素,植物光合作用、矿质代谢等生态过程与土壤养分供应状况密切相关(宾振钧等, 2014)。研究中6个典型喀斯特森林群落下0–10 cm土层的C、N、P含量平均值分别为92.0、6.4、1.5 mg·g⁻¹,养分含量绝对值明显高于内蒙古草原相同土层深度(0–10 cm土层)的25.3、1.7、0.1 mg·g⁻¹(银晓瑞等, 2010),俞月凤等(2014)于同区域其他群落研究得出0–20 cm土层的土壤C、N、P含量平均值为48.40、5.40、0.52 mg·g⁻¹,高于黄土高原0–20 cm土层的3.0、0.3、0.3 mg·g⁻¹(杨雪等, 2011)(表3),也明显高于湿地的18.8、2.1、0.8 mg·g⁻¹(0–15 cm土层)(王维奇等, 2011),可见喀斯特地区森林土层虽薄,但表层土壤有机质及N、P养分绝对含量高,可能由于西南喀斯特地区湿热的气候条件利于土壤微生物和小型动物生长,系统“自肥”能力强于其他区域(曾昭霞等, 2012)。本研究6个群落表层10 cm土壤C、N、P平均含量明显高于俞月凤等(2014)于同研究区域所分析的0–20 cm土层养分含量,凸显了喀斯特脆弱区浅薄表层土壤的保水保肥、抗侵蚀能力提升对退化生态系统植被恢复的重要性。俞月凤等(2014)对相同研究区域2种原生林与2种次生林的植物、土壤C、N、P生态化学计量特征进行了分析,得出原生林植物C、P含量大于次生林,N含量低于次生林,次生林植物N:P高于原生林但差异不显著,原生林土壤N含量略低于次生林,与本研究结果一致(图2),研究同时得出原生林土壤P含量、C:P、N:P均为原生林显著高于次生林,C:N差异不显著,然而本研究中原生林土壤C:N显著大于次生林,而C:P、N:P均差异不显著,表明区域内生境时空差异、植物种类、水热条件的供应不同导致植物、土壤的C:N:P计量特征均具有较大的分异特征(Han *et al.*, 2005)。喀斯特峰丛洼地生境复杂、空间异质性高(宋同清等, 2010),因此开展更大尺度、更多林地类型的“植物-凋落物-土壤”连续体的C、N、P生态化学计量学研究十分必要。

凋落物是养分回归土壤的主要途径,是森林生

态系统生物地球化学流的一个重要组成部分,已有研究表明森林生长所需70%–90%的养分来自凋落物的降解(赵其国等, 1991)。研究中6种林地凋落物C、N、P平均含量分别为396.2、12.7、0.9 mg·g⁻¹,相对于王瑾和黄建辉(2001)对暖温带主要林地类型凋落物的研究结果而言,其C含量低于后者,而N、P含量高于后者(表3)。与王晶苑等(2011)对长白山温带针阔混交林与鼎湖山亚热带常绿阔叶林所做的研究比较,本研究中凋落物C素含量也相对较低。而N素含量高于全球水平,P素含量与全球水平一致(Kang *et al.*, 2010)(表3)。喀斯特森林凋落物中的C、N、P含量相对其他非喀斯特地区而言,呈现出的这种低C高N格局与植物中的规律一致,即喀斯特森林植物与凋落物均表现出相对较低的C:N,这说明凋落物完全秉承了植物的特性,这也与王维奇等(2011)对湿地植物-凋落物计量特征研究结果吻合。

植物的养分再吸收率能反映植物对养分保存、利用以及对养分贫瘠环境的适应能力(Aerts, 1996; 安卓等, 2011)。桂西北喀斯特生态脆弱区6个典型森林类型中,N再吸收率范围为32%–46%,P再吸收率范围在16%–38%之间(图1)。其中原生林N再吸收率(平均值为42.7%)略高于次生林(平均值为36.5%),P再吸收率(20.4%)则显著低于次生林(32.3%)($p < 0.05$)(图1),由原生林植物N含量高于次生林、土壤N含量小于次生林,而植物与土壤中P含量均大于次生林(表2)所致,表明在土壤某一元素供应相对缺乏的情形下植物会增强对该种元素的再吸收,呈现较高的再吸收率。可见,原生林植物中P元素通过凋落物形式归还土壤的比重高于次生林,N元素呈相反特征,表明喀斯特脆弱区的原生林N匮乏的可能性比次生林大,次生林P匮乏的可能性大于原生林。本研究6个典型喀斯特林地N、P再吸收率均明显低于Han等(2013)对全球199种木本植物研究得出的N、P的再吸收率平均值(分别为57.4%、60.7%)以及Tang等(2013)对华东172种木本植物研究所得的N、P再吸收率(分别为49.1%和51.0%),表明土壤养分供应相对充足的情况下,植物可能主要以提高养分吸收能力而非养分再吸收能力的方式适应环境(安卓等, 2011)。

3.2 植物-凋落物-土壤C、N、P计量比及其相关性

植物体的C:N和C:P通常能反映植物N和P的利用效率,一定程度上也反映了土壤中N和P的供应

状况。土壤养分供应状况的改变可明显影响植物的光合作用和矿质代谢等过程, 植物在营养元素供应缺乏的情况下往往具有较高的养分利用效率, 反之, 营养元素供应充足, 元素利用效率则较低(邢雪荣等, 2000)。本研究6种典型喀斯特林地群落植物C:N和C:P平均值分别是20.3和353.6, 王晶苑等(2011)研究发现长白山温带针阔混交林C:N和C:P分别为24.7和321, 而鼎湖山亚热带常绿阔叶林的C:N与C:P分别为25.5和561, 本研究中6种喀斯特植物C:N均低于温带针阔混交林与亚热带常绿阔叶林, C:P与长白山温带针阔混交林接近, 远低于鼎湖山亚热带常绿阔叶林, 但本研究中植物C:N和C:P均高于北京及周边地区植物(韩文轩等, 2009)(表3), 可能因为北京及周边地区的植物位于森林草原过渡带, 植物具有更快的生长速率因而需要吸收更多的N和P。光合作用中C的同化与植物营养元素的吸收属不同途径, 通常C不是植物生长的限制元素, C在大多数植物体内含量很高且变异较小, 因而, 影响C:N和C:P的主要因素是N和P含量的变化(Hedin, 2004)。不同立地条件的N、P供给状况通过影响植物的养分吸收而影响其C的固定及储存(阎恩荣等, 2010), 并进一步影响凋落物的C:N:P化学计量特征(Aerts & Chapin, 1999)。

生态化学计量学应用的一个重要方面是可根据植物叶片的N:P判断环境对植物生长的养分供应的状况(曾德慧和陈广生, 2005), 陆地植物器官中相对恒定的N:P是植物在地球上生存的重要适应机制。N:P可很好地反映植物的生长速率(王维奇等, 2010), 低N:P表征植物较快的生长速率(Elser *et al.*, 2003)。Koerselman和Meuleman (1996)在欧洲40个地点进行的湿地生态系统的施肥实验得出, N:P小于14表示生态系统是受N限制的, N:P大于16表示生态系统是受P限制的, N:P在14–16时, 生态系统同时受N和P的限制或者养分充足不受限制。Tessier和Raynal (2003)的研究同样指出湿地植物N:P临界值为14和16。Güsewell (2004)则认为 $N:P < 10$ 时, 植被受N素的限制, $N:P > 20$ 时, 植被受P素的限制, 介于10–20之间时, 施肥效应和N:P之间没有明确的相关关系。张丽霞等(2004)在内蒙古羊草草原的施肥实验表明, $N:P > 23$ 时为P限制, 而 $N:P < 21$ 时为N限制。然而, 由于研究区域、植物的生长阶段、植物的组织及植物种类存在差异, 这些因素均会影响N:P化学计量

比值临界值的变化(Güsewell, 2004; 曾德慧和陈广生, 2005)。He等(2008)对全国主要草原植被类型的C:N、N:P化学计量比进行了分析, 指出中国草地植物因普遍缺P导致其N:P高于全球其他地区草地生态系统。Han等(2005)对中国的753种高等陆地植物进行了大尺度的化学计量特征研究, 同样认为中国陆地植物生长普遍受到P素限制。本研究中, 桂西北典型喀斯特生态脆弱区6种植物的N:P平均值为18, 大于全国森林的平均值16 (Han *et al.*, 2005), 凋落物N:P平均值为14, 也大于全球木本植物的N:P平均值12 (Kang *et al.*, 2010), 表明喀斯特森林或许存在P素亏缺。而其中3种原生林植物的N:P在16–19之间, 3种次生林植物的N:P在17–19之间, 平均值均为17.4, 无明显差异(图2), 表明经过28年的自然恢复, 次生林对N、P养分的吸收与利用已达到相对稳定的状态, 原生林土壤N:P比低于次生林, 表明原生林土壤N匮乏可能性高于次生林, 次生林P匮乏度高于原生林, 如以N:P作为喀斯特森林N、P养分供应状况的判断指标, 其临界值尚需通过进一步的肥料梯度添加实验加以确定。

McGroddy等(2004)通过总结世界范围内森林生态系统的研究结果发现, 对全球森林生态系统来说, 树木叶片的C、N、P原子比率为1 212:28:1, 森林凋落物的C、N、P原子比率为3 007:45:1, 凋落叶片的C与N、P比值大于新鲜叶片的C与N、P比值。本研究中6种植物的C、N、P原子比率为913:39:1, 低于全球平均水平, 低于王晶苑等(2011)所报道的亚热带人工林、亚热带常绿阔叶林及热带季雨林, 但高于温带针阔混交林。凋落物C、N、P原子比率为1 163:32:1, 同样低于全球平均值(McGroddy *et al.*, 2004)以及亚热带常绿阔叶林, 但与温带针阔混交林和热带季雨林的水平基本相同(王晶苑等, 2011)。

植物在长期的进化过程中逐渐发育了较强的生理生化调节能力(可塑性)以适应环境因子的波动, 即植物能够主动地调整养分需求灵活地适应周围生长环境的变化(曾德慧和陈广生, 2005), 而由于植物体内光合和矿质代谢之间的内在联系(Sterner & Elser, 2002), 植物体的C与N、P含量随环境不断变化, 但相互之间具有明显的相关性。喀斯特脆弱区土层浅薄不连续, 水养涵养能力弱, 物质(有机质与养分)流失严重, 植物养分主要来源于凋落物的归还, C、N、P元素循环在“植物-凋落物-土壤”连续体

之间是相互转换的,其间C-N-P元素计量特征及相关性则可以反映森林生态系统养分循环速率及养分利用效率。本研究结果显示,喀斯特地区植物N、P含量呈极显著正相关,土壤N、P含量则呈显著负相关,凋落物与土壤中N含量变异不大,P含量则在不同群落中呈现较大变异,活体植物中N含量变异较大(图3),N:P在植物、凋落物、土壤中依次降低。植物从土壤中吸收N和P,在叶片凋落之前又通过养分再吸收过程对N、P进行了重吸收,因此凋落物C:N、C:P均高于植物的,植物的大于土壤的。喀斯特地区土壤N、P含量绝对值相对偏高,而植物的N、P养分再吸收率却偏低,表明喀斯特地区植物主要通过吸收土壤养分而非进行养分的再吸收满足生长需求。可见喀斯特地区地表凋落物有机层与浅薄土壤层的保肥抗水土流失能力的提高对于喀斯特退化生态系统植被恢复尤其关键。因水热供应的气候、地理条件差异,植物叶片的N、P含量和C:N:P计量特征存在大尺度上的变异规律,且在不同生境、不同树种之间均呈现较大的分异特征(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005),这也反映了植物对当地营养条件的适应。本研究中土壤的C:N与N:P呈显著负相关关系($p < 0.05$),凋落物的C:P与N:P呈极显著正相关关系($p < 0.001$),而植物中C:N或C:P与N:P则无显著相关关系(图4)。因研究所选植物种类和研究区域范围有限,十分有必要在喀斯特生态脆弱区开展更大尺度、更多林地类型的“植物-凋落物-土壤”连续体的C、N、P生态化学计量学研究。

综合分析得出,喀斯特地区6种林地土壤N、P含量差异不明显,N:P在植物、凋落物、土壤中依次降低,凋落物C:N与C:P均大于植物和土壤。其中原生林C:N显著高于次生林,植物N:P无明显差异。喀斯特森林植物具有较低的C:N和较高的N:P,凋落物呈现一致的生态化学计量特征。桂西北喀斯特地区土层浅薄、高温高湿,土壤养分滞留能力弱、周转快,导致喀斯特地区植物的养分利用率(C:N、C:P)及对养分的再吸收率相对较低,凸显了喀斯特脆弱区加强浅薄土壤层的保肥能力对该区植被恢复的重要性。原生林N再吸收率显著大于P再吸收率,表明原生林N匮乏度高于P素,而原生林P再吸收率显著低于次生林,则显示次生林P的匮乏可能性高于原生林,次生林N、P再吸收率差异不显著。因研究选取林地种类及数量有限,如以N:P作为喀斯特森林

N、P养分供应状况的判断指标,其临界值尚需通过进一步的肥料梯度添加实验加以确定。本研究可为该区的生态功能恢复与植被重建恢复提供科学依据。

基金项目 中国科学院西部行动计划(KZCX2-XB3-10)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050205)、国家自然科学基金(31100329、5140-9101、31370485和31370623)和中国科学院亚热带农业生态研究所青年人才领域前沿项目(ISACX-LYQY-QN-1203)。

参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Aerts R, Chapin FS III (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Agren GI, Bosatta E (1998). *Theoretical Ecosystem Ecology: Understanding Element Cycles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 234.
- An Z, Niu DC, Wen HY, Yang Y, Zhang HR, Fu H (2011). Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 801–807. (in Chinese with English abstract) [安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华 (2011). 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 35, 801–807.]
- Baldwin DS, Rees GN, Mitchell AM, Watson G, Williams J (2006). The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial community structure in sediment from a freshwater wetland. *Wetlands*, 26, 455–464.
- Bin ZJ, Wang JJ, Zhang WP, Xu DH, Cheng XH, Li KJ, Cao DH (2014). Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 231–237. (in Chinese with English abstract) [宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰, 曹德昊 (2014). 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响. *植物生态学报*, 38, 231–237.]
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith

- JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000a). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS (2006). A review on litter decomposition in forest ecosystem. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(4), 93–100. (in Chinese with English abstract) [郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升 (2006). 森林凋落物分解研究进展. 林业科学, 42(4), 93–100.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- 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.
- Han WX, Tang LY, Chen YH, Fang JY (2013). Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLoS ONE*, 8, e83366, doi: 10.1371/journal.pone.0083366.
- Han WX, Wu Y, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45, 855–860. (in Chinese with English abstract) [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报(自然科学版), 45, 855–860.]
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hedin LO (2004). Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10849–10850.
- Kang HZ, Xin ZJ, Breg B, Burgess PJ, Liu QL, Liu ZC, Li ZH, Liu CJ (2010). Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 67, 811.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Ma WJ, Zhao YT, Zhang QQ, Arshad A, Shi QR, Yan ER (2014). C:N:P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forests at different successional stages in Tiantong, Zhejiang, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 833–842. (in Chinese with English abstract) [马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣 (2014). 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的C:N:P化学计量特征. 植物生态学报, 38, 833–842.]
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63, 621–626.
- Ping C, Wang CK, Quan XK (2014). Influence of environmental changes on stoichiometric traits of nitrogen and phosphorus for *Larix gmelinii* trees. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1965–1974. (in Chinese with English abstract) [平川, 王传宽, 全先奎 (2014). 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 34, 1965–1974.]
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, 28, 2665–2673.]
- Song TQ, Peng WX, Zeng FP, Wang KL, Cao HL, Li XK, Qin WG, Tan WN, Liu L (2010). Community composition and biodiversity characteristics of forests in karst cluster-peak-depression region. *Biodiversity Science*, 18, 355–364. (in Chinese with English abstract) [宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐 (2010). 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. 生物多样性, 18, 355–364.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Sun SC, Chen LZ (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 76–82. (in Chinese with English abstract) [孙书存, 陈灵芝

- (2001). 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 25, 76–82.]
- Tang LY, Han WX, Chen YH, Fang JY (2013). Resorption proficiency and efficiency of leaf nutrients in woody plants in eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 6, 408–417.
- 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.
- Wang J, Huang JH (2001). Comparison of major nutrient release patterns in leaf litter decomposition in warm temperate zone of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 375–380. (in Chinese with English abstract) [王瑾, 黄建辉 (2001). 暖温带地区主要树种叶片凋落物分解过程中主要元素释放的比较. 植物生态学报, 25, 375–380.]
- Wang JY, Wang SQ, Li RL, Yan JH, Sha LQ, Han SJ (2011). C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 587–595. (in Chinese with English abstract) [王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰 (2011). 中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征. 植物生态学报, 35, 587–595.]
- Wang KL (2001). Coordinated development tactics of agriculture and environment in ecological vulnerable region. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 9(3), 86–88. (in Chinese with English abstract) [王克林 (2001). 生态脆弱区域农业与环境协调发展策略. 中国生态农业学报, 9(3), 86–88.]
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. (in Chinese with English abstract) [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 28, 3937–3947.]
- Wang WQ, Tong C, Zeng CS (2010). Stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus and anaerobic carbon decomposition of wetland soil of different texture. *China Environmental Science*, 30, 1369–1374. (in Chinese with English abstract) [王维奇, 仝川, 曾从盛 (2010). 不同质地湿地土壤碳、氮、磷计量学及厌氧碳分解特征. 中国环境科学, 30, 1369–1374.]
- Wang WQ, Xu LL, Zeng CS, Tong C, Zhang LH (2011). Carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometric ratios among live plant-litter-soil systems in estuarine wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 7119–7124. (in Chinese with English abstract) [王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海 (2011). 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. 生态学报, 31, 7119–7124.]
- Xiang WH, Huang ZH, Yan WD, Tian DL, Lei PF (2006). Review on coupling of interactive functions between carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 2365–2372. (in Chinese with English abstract) [项文化, 黄志宏, 闫文德, 田大伦, 雷丕锋 (2006). 森林生态系统碳氮循环功能耦合研究综述. 生态学报, 26, 2365–2372.]
- Xing XR, Han XG, Chen LZ (2000). A review on research of plant nutrient use efficiency. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 785–790. (in Chinese with English abstract) [邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝 (2000). 植物养分利用效率研究综述. 应用生态学报, 11, 785–790.]
- Yan ER, Wang XH, Guo M, Zhong Q, Zhou W (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 48–57. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武 (2010). 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的C:N:P化学计量特征. 植物生态学报, 34, 48–57.]
- Yang X, Li Q, Wang SM, Hou BL, Zhang JQ, Wang G (2011). Stoichiometric analysis of leaves of two types of *Nitraria* and the sited Nebkhas soil. *Journal of Desert Research*, 31, 1156–1161. (in Chinese with English abstract) [杨雪, 李奇, 王绍美, 侯宝林, 张杰琦, 王刚 (2011). 两种白刺叶片及沙堆土壤化学计量学特征的比较. 中国沙漠, 31, 1156–1161.]
- Yang YS, Guo JF, Lin P, He ZM, Xie JS, Chen GS (2004). Carbon and nutrient pools of forest floor in native forest and monoculture plantations in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 359–367. (in Chinese with English abstract) [杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 谢锦升, 陈光水 (2004). 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库. 生态学报, 24, 359–367.]
- Yin XR, Liang CZ, Wang LX, Wang W, Liu ZL, Liu XP (2010). Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 39–47. (in Chinese with English abstract) [银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平 (2010). 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 34, 39–47.]
- Yu YF, Peng WX, Song TQ, Zeng FP, Wang KL, Wen L, Fan FJ (2014). Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 947–954. (in Chinese with English abstract) [俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静 (2014). 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤C、N、P化学计量特征. 应用生态学报, 25, 947–954.]

- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29, 1007–1019.]
- Zeng FP, Peng WX, Song TQ, Wang KL, Wu HY, Song XJ, Zeng ZX (2007). Changes in vegetation after 22 years' natural restoration in the karst disturbed area in Northwest Guangxi. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 5110–5119. (in Chinese with English abstract) [曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞 (2007). 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复22年后群落特征. 生态学报, 27, 5110–5119.]
- Zeng ZX, Wang KL, Zeng FP, Song TQ, Liu XL, Song XJ (2012). Litter decomposition and nutrient release in typical secondary and primary forests in karst region, Northwest of Guangxi. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2720–2728. (in Chinese with English abstract) [曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 刘孝利, 宋希娟 (2012). 桂西北喀斯特地区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放. 生态学报, 32, 2720–2728.]
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270. (in Chinese with English abstract) [张丽霞, 白永飞, 韩兴国 (2004). 内蒙古典型草原生态系统中N素添加对羊草和黄囊苔草 N:P化学计量学特征的影响. 植物学报, 46, 259–270.]
- Zhao QG, Wang MZ, He YQ (1991). Forest litter fall and its effect on the soil in Chinese tropic and subtropical regions. *Soils*, (1), 8–15. (in Chinese with English abstract) [赵其国, 王明珠, 何园球 (1991). 我国热带亚热带森林凋落物及其对土壤的影响. 土壤, (1), 8–15.]

责任编委: 程晓莉 责任编辑: 王 葳