

中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征

杜满义^{1,2,3} 范少辉^{1,2*} 刘广路^{1,2*} 封焕英^{1,2,3} 郭宝华^{1,2} 唐晓鹿^{1,2}

¹国际竹藤中心, 北京 100102; ²国家林业局竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102; ³中国林业科学研究院华北林业实验中心, 北京 102300

摘要 碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量比是生态系统过程与功能的重要特征, 开展种群生态化学计量学研究可以细化植物种群化学计量学内容, 确定限制植物生长的元素类型, 同时为大尺度模型的发展提供数据基础。为阐明我国毛竹(*Phyllostachys edulis*)林C、N、P化学计量学特征, 通过对毛竹主要产区文献数据的搜集整理与分析, 探索我国毛竹林“植物-土壤-凋落物”系统C、N、P及C:N、C:P、N:P生态化学计量特征, 以及不同组分生态化学计量特征与经纬度之间的关系。结果表明: 1)我国毛竹林叶片C含量为478.30 mg·g⁻¹, N含量为22.20 mg·g⁻¹, P含量为1.90 mg·g⁻¹, C:N为26.80, C:P为299.60, N:P为14.40; 毛竹林0–20 cm土层C含量为21.53 mg·g⁻¹, N含量为1.66 mg·g⁻¹, P含量0.41 mg·g⁻¹, C:N为14.20, C:P为66.74, N:P为4.28; 毛竹凋落物C含量为438.49 mg·g⁻¹, N含量为13.39 mg·g⁻¹, P含量为0.86 mg·g⁻¹, C:N为22.53, C:P为665.67, N:P为22.55。2)毛竹林“植物-土壤-凋落物”系统中, C:N表现为: 叶片>凋落物>土壤, C:P和N:P均表现为: 凋落物>叶片>土壤, 叶片N、P再吸收率分别为39.68%和54.74%, 我国毛竹林生长发育总体上可能受到P限制或者N和P两种元素的双重限制。3)纬度梯度: 叶片N含量、N:P随纬度增加而增加, C:N随纬度增加而降低。经度梯度: 叶片N:P随经度增加而增加, P含量、C:N随经度增加而降低; 土壤C:N随经度增加而增加, N含量随经度增加而降低; 凋落物N含量随经度增加而降低。4)叶片N含量与年平均气温和年降水量均存在明显负相关关系, 但对温度的响应比降水更敏感, 叶片N含量与纬度呈正相关关系, 支持“温度-植物生理假说”, 反映了植物对自然环境的适应。

关键词 叶片; 土壤; 凋落物; 纬度; 经度; 生态化学计量

引用格式: 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿 (2016). 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. 植物生态学报, 40, 760–774. doi: 10.17521/cjpe.2015.0464

Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Phyllostachys edulis* forests of China

DU Man-Yi^{1,2,3}, FAN Shao-Hui^{1,2*}, LIU Guang-Lu^{1,2*}, FENG Huan-Ying^{1,2,3}, GUO Bao-Hua^{1,2*}, and TANG Xiao-Lu^{1,2}

¹International Centre for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China; ²Key Laboratory of Science and Technology of Bamboo and Rattan, State Forestry Administration, Beijing 100102, China; and ³North China Forestry Experiment Center, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China

Abstract

Aims Stoichiometric ratios of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) are important characteristics of the ecological processes and functions. Studies on population ecological stoichiometry can refine the content of flora chemometrics, determine the limited nutrient, and provide data for process-based modeling over large scale. *Phyllostachys edulis* is an important forest type, whose area accounts for 74% of total bamboo forest area in Southern China. However, little is known about the ecological stoichiometric in *P. edulis*. This study aimed to reveal C:N, C:P and N:P stoichiometry characteristics of the “plant-soil-litter” continuum and to provide a better understanding nutrient cycling and stability mechanisms in *P. edulis* forest in China.

Methods The data were collected from the published literature containing C、N、P content in leaf or surface soil (0–20 cm) or litterfall in *P. edulis* forests.

Important findings 1) The leaf C, N, P content were estimated at 478.30 mg·g⁻¹, 22.20 mg·g⁻¹, 1.90 mg·g⁻¹ in *P. edulis*, and the corresponding C:N, C:P and N:P were 26.80, 299.60 and 14.40, respectively. Soil C, N, and P content in 0–20 cm were 21.53 mg·g⁻¹, 1.66 mg·g⁻¹, 0.41 mg·g⁻¹, with ratios of 14.20 for C:N, 66.74 for C:P and 4.28 for N:P. The C, N and P contents were 438.49 mg·g⁻¹, 13.39 mg·g⁻¹, 0.86 mg·g⁻¹ for litterfall, with the litter C:N, C:P and N:P being 22.53, 665.67, 22.55, respectively. 2) In the plant-soil-litter system in *P. edulis* forest, leaf had higher C:N, litter had higher C:P and N:P, while soil were the lowest. The N, P resorption rate was 39.68%

收稿日期Received: 2015-12-17 接受日期Accepted: 2016-04-23

* 共同通信作者Co-author for correspondence (E-mail: fansh@icbr.ac.cn; liuguanglu@icbr.ac.cn)

and 54.74%, indicating that *P. edulis* forest growth and development was constrained by P or by both of N and P in China. 3) N content and N:P in leaf showed a tendency to increase with latitude, while the C:N of leaf declined with latitude. N:P of leaf increased with longitude, but the P content and the C:N of leaf showed a opposite trend. C: N of soil increased with longitude, whereas the N content of soil declined longitude. The N content of litter declined with longitude. 4) The leaf N content was negatively correlated with mean annual temperature and mean annual precipitation, but being more sensitive to temperature than precipitation. The positive correlations between N content and latitude support “Temperature-Plant Physiological” hypothesis, reflecting an adaptive strategy to environmental conditions.

Key words leaf; soil; litterfall; latitude; longitude; ecological stoichiometry

Citation: Du MY, Fan SH, Liu GL, Feng HY, Guo BH, Tang XL (2016). Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Phyllostachys edulis* forests of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 760–774. doi: 10.17521/cjpe.2015.0464

生态化学计量学为研究生态系统能量和化学元素(主要是碳(C)、氮(N)和磷(P)等)平衡以及生态系统结构与功能提供了一种新的手段(Elser *et al.*, 2000a, 2000b; 贺金生和韩兴国, 2010), 探讨C、N、P的计量关系是研究有机体的特性及行为与生态系统间相互关系的有效途径(Zhang *et al.*, 2003)。目前, C:N:P化学计量学特征广泛应用于植物功能群落及多样性(Tessier & Raynal, 2003; Vitousek, 2003)、限制性元素判断(Ågren, 2004)、凋落物分解(Mooshammer *et al.*, 2012)以及植物对环境变化的适应能力(Dijkstra *et al.*, 2012; 牛得草等, 2013)等多个领域, 而对森林生态系统化学计量整体性的研究缺乏, 阻碍了对化学计量“内稳态理论”和化学利用效率的进一步理解。竹子是我国森林资源重要的组成部分, 中国有竹类植物35属, 近400种(江泽慧, 2002), 其中毛竹(*Phyllostachys edulis*)经济效益与生态功能俱佳, 是我国种植面积最大、分布范围最广、培育历史最悠久的竹种。第八次森林资源清查报告结果(国家林业局, 2014)显示, 目前我国毛竹林面积443万 hm^2 , 占全国竹林面积的74%。开展毛竹林相关生态化学计量学研究可以细化植物种群化学计量学内容, 提供土壤营养诊断依据, 同时也为实现大尺度下生态系统化学计量学研究和转化提供参考(顾大彤等, 2011)。目前毛竹林有关养分元素的研究主要集中于林分尺度下养分元素的丰缺以及养分分布和循环特征等方面, 对区域或国家尺度上毛竹林C、N、P化学计量特征的研究比较薄弱(郭宝华, 2014; 郭宝华等, 2014), 同时对植物-土壤-凋落物C、N和P营养元素传递与调节机理的研究还比较缺乏, 应把植物与土壤作为一个整体进行更深入、多层次的生态化学计量研究(洪江涛等, 2013)。为探索

我国毛竹林C、N、P化学计量学特征, 在搜集国内外相关参考文献的基础上, 利用已发表的相关论文数据, 经过汇总、分析, 阐明我国毛竹林叶片、土壤及凋落物C、N、P及C:N、C:P、N:P、C:N:P生态化学计量特征, 揭示毛竹林生态系统中植物植被-凋落物-土壤C、N、P营养元素的传递机制和调节机理, 并判断我国毛竹林的限制性元素, 为科学经营毛竹林提供新的理论依据和方法, 也为实现降低毛竹林地肥料的大量使用提供可靠数据。

1 材料和方法

1.1 研究数据

根据中国第八次森林资源清查报告, 我国竹林主要分布于 40°N 以南地区, 分布在19个省(自治区、直辖市), 其中竹林面积30万 hm^2 以上的有福建、江西、浙江、湖南、四川、广东、安徽、广西, 合计占全国总面积的88.64%, 福建、江西、浙江3省的竹林面积占全国面积的一半(国家林业局, 2014)。以国内“中国知网”和“维普网”数据库为基础, 以标题含有“毛竹”且摘要含有“C或N或P”为条件进行搜索, 搜集可利用文献近百篇, 共收集毛竹叶片C、N、P数据166个, 毛竹土壤C、N、P数据221个, 毛竹凋落物C、N、P数据53个, 所收集文献主要分布在福建、江西、浙江3省, 少量分布于湖南、四川、广西、安徽、江苏、重庆等其他毛竹主产区, 研究区域覆盖了我国毛竹绝大部分适生区(104.93°E – 120.60°E , 24.93°N – 32.12°N), 同时记录的相关数据还包括研究所在区域年平均气温、年降水量。文献中无法获取到的经纬度、气温、降水量等数据, 通过其他文献查找或者以研究区域的中心位置的气候资料作为参考。

1.2 数据分析

数据统计分析在SPSS 16.0软件下完成, 正态分布性检验采用K-S检验(one sample kolmogorovsmirnov test)方法。首先叶片、土壤以及凋落物C、N、P含量及其元素质量比数据进行以10为底的对数转换, 使其符合正态分布, 再求算其算术平均值。阐述经纬度变化模式时, 分别以经纬度为自变量, 叶片、土壤以及凋落物C、N、P含量及其元素比例为因变量做线性回归分析。分析叶片、土壤以及凋落物N、P含量影响因素时, 分别以N、P含量为因变量, 归一化处理后的年平均气温、年降水量为自变量做多重线性回归分析, 利用回归斜率来判断温度、降水对养分含量的影响。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比率, 计算方法参照王晶苑等(2011)的方法, 计算公式如下:

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

2 结果和分析

2.1 毛竹林生态化学计量特征

2.1.1 毛竹林叶片生态化学计量学特征

由表1可知, 毛竹林叶片C含量为417.10–544.20 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为478.30 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 全N含量为6.00–32.50 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为22.20 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; P含量为0.60–6.50 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为1.90 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。毛竹林叶片中C、N和P变异最大的是P含量, 变异系数为65.19%; 其次是N含量, 变异系数为25.03%; 最小的是C含量, 变异系数为7.04%。叶片N:P为14.40, C:N为26.80, C:P为299.60, 变异系数表现为C:P > C:N > N:P。

2.1.2 毛竹林土壤生态化学计量学特征

由表1可知, 毛竹林土壤C含量为8.11–45.05 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为21.53 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 全N含量为0.49–3.99 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为1.66 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 全P含量为0.07–0.79 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为0.41 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。毛竹林土壤中C、N和P变异最大的是N含量, 变异系数为43.14%; 其次是C含量, 变异系数为39.34%; 最小的是P含量, 变异系数为38.04%。土壤中N:P为4.28, C:N为14.20, C:P为66.74, 变异系数表现为C:P > N:P > C:N。

2.1.3 毛竹林凋落物生态化学计量学特征

由表1可知, 毛竹林凋落物C含量为394.50–517.90 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为438.49 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 全N含量为5.40–30.20 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为13.39 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; P含量为

0.30–2.20 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为0.86 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。毛竹林凋落物中C、N和P变异最大的是P含量, 变异系数为67.74%; 其次是N含量, 变异系数为50.50%; 最小的是C含量, 变异系数为7.22%。凋落物中N:P为22.55, C:N为25.53, C:P为665.67, 变异系数表现为N:P > C:P > C:N。

2.1.4 毛竹林植被-土壤-凋落物系统生态化学计量学特征

从表1可以看出, 在毛竹林植被-土壤-凋落物系统中, 叶片和凋落物中元素的变异系数均表现为: P > N > C, 而土壤中元素的变异系数均表现为: N > C > P; 生态化学计量特征C:N表现为叶片>凋落物>土壤, C:P和N:P均表现为: 凋落物>叶片>土壤。植物叶片N:P值用来作为判断植物养分限制状况, 本研究中我国毛竹林叶片N:P平均值为14.40, 按照当N:P > 16表示P限制, N:P < 14表示N限制, 14 < N:P < 16时则同时受到N、P限制或者不受两者限制的理论, 我国毛竹林生长可能受到N和P元素的双重限制。同时利用公式(1)计算可知我国毛竹N、P元素平均再吸收率分别为39.68%和54.74%。

2.2 毛竹林系统生态化学计量特征空间变化模式

2.2.1 纬度变化模式

从表2可以看出, 毛竹叶片的N含量、N:P随着纬度的增加而增加, C:N随着纬度增加而降低。而土壤和凋落物的C、N、P含量及其计量比随纬度变化未表现出明显的变化趋势。

2.2.2 经度变化模式

从表3中可以看出, 毛竹叶片N:P随经度增加而增加, P含量、C:N随经度增加而降低; 毛竹林土壤C:N随经度增加而增加, N含量随经度增加而降低; 毛竹林凋落物N含量随经度增加而降低。

2.2.3 毛竹叶片养分含量的影响因子

以温度、降水及其组合为自变量, 毛竹叶片N和P含量为因变量做线性回归分析, 发现随着自变量的增加, 线性模型的拟合优度逐渐改善(表4)。叶片中N含量与年平均气温和年降水量均存在明显的线性负相关, 从回归斜率中可以看出, 叶片N含量对温度的响应比降水更敏感。

3 讨论

3.1 毛竹林叶片生态化学计量学特征

我国毛竹林叶片平均C含量为478.30 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$,

表1 毛竹林植被-土壤-凋落物系统生态化学计量学特征
Table 1 C, N and P stoichiometry of the forest-soil-litter system in *Phyllostachys edulis* forests

	因变量 Dependent variable	<i>n</i>	最小值 Min (mg·g ⁻¹)	最大值 Max (mg·g ⁻¹)	平均值 Mean (mg·g ⁻¹)	标准偏差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)	<i>p</i> (K-S检验) <i>p</i> (K-S test)
叶片 Leaf	C	32	417.10	544.20	478.30	33.69	7.04	0.980
	N	68	6.00	32.50	22.20	5.57	25.03	0.107
	P	66	0.60	6.50	1.90	1.24	65.19	0.137
	N:P	74	3.22	32.17	14.40	6.16	42.66	0.505
	C:N	14	17.55	60.09	26.80	12.12	45.23	0.233
	C:P	12	192.00	565.94	299.60	139.77	46.65	0.080
土壤 Soil	C	95	8.11	45.05	21.53	8.47	39.34	0.832
	N	85	0.49	3.99	1.66	0.72	43.14	0.953
	P	41	0.07	0.79	0.41	0.16	38.04	0.087
	N:P	41	1.29	7.83	4.28	1.78	41.44	0.670
	C:N	81	5.35	32.12	14.20	4.51	31.80	0.784
	C:P	41	23.61	224.86	66.74	39.32	58.92	0.600
凋落物 Litter	C	12	394.50	517.90	438.49	31.67	7.22	0.511
	N	21	5.40	30.20	13.39	6.76	50.50	0.892
	P	20	0.30	2.20	0.86	0.58	67.74	0.742
	N:P	20	3.00	54.25	22.55	15.18	67.32	0.989
	C:N	9	14.52	44.74	25.53	9.63	37.72	0.923
	C:P	8	219.25	1 096.25	665.67	324.97	48.82	0.639

表2 毛竹林植被-土壤-凋落物碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其计量比的纬度变化模式
Table 2 Latitudinal patterns of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and their ratios in plant-soil-litter

	因变量 Dependent variable	截距 Intercept	斜率 Slope	<i>R</i> ²	<i>p</i>	<i>n</i>
叶片 Leaf	C	2.619	0.002	0.019	0.449	32
	N	-0.037	0.047	0.368	<0.001	68
	P	0.657	-0.015	0.012	0.390	66
	N:P	-0.313	0.048	0.120	0.002	74
	C:N	3.069	-0.057	0.602	<0.001	14
	C:P	-5 806.047	201.231	0.204	0.141	12
土壤 Soil	C	1.252	0.002	0.000	0.835	95
	N	-0.131	0.011	0.015	0.270	85
	P	-0.456	0.001	0.000	0.937	41
	N:P	0.005	0.021	0.070	0.098	41
	C:N	1.239	-0.004	0.003	0.621	81
	C:P	1.385	0.014	0.026	0.316	41
凋落物 Litter	C	2.697	-0.002	0.007	0.798	12
	N	63.793	-1.668	0.178	0.057	21
	P	-0.084	-0.002	0.000	0.955	20
	N:P	3.152	-0.064	0.074	0.247	20
	C:N	2.304	-0.032	0.074	0.479	9
	C:P	4 613.437	-135.896	0.299	0.161	8

表3 毛竹林植被-土壤-凋落物碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其计量比的经度变化模式
Table 3 Longitudinal patterns of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and their ratios in plant-soil-litter

	因变量 Dependent variable	截距 Intercept	斜率 Slope	<i>R</i> ²	<i>p</i>	<i>n</i>
叶片 Leaf	C	2.842	-0.001	0.047	0.232	32
	N	1.171	0.001	0.001	0.790	68
	P	4.070	-0.033	0.253	<0.001	66
	N:P	-2.650	0.032	0.246	<0.001	74
	C:N	14.897	-0.113	0.513	0.004	14
	C:P	11.947	-0.080	0.184	0.164	12
土壤 Soil	C	2.669	-0.012	0.032	0.084	95
	N	2.115	-0.016	0.053	0.035	85
	P	1.025	-0.012	0.029	0.290	41
	N:P	2.131	-0.013	0.036	0.235	41
	C:N	-0.275	0.012	0.051	0.044	81
	C:P	0.469	0.011	0.022	0.353	41
凋落物 Litter	C	2.563	0.001	0.016	0.698	12
	N	2.883	-0.060	0.209	0.037	21
	P	-0.561	0.003	0.002	0.858	20
	N:P	-0.124	0.011	0.010	0.669	20
	C:N	3.037	-0.014	0.196	0.232	9
	C:P	6.433	-0.031	0.415	0.085	8

表4 叶片氮(N)、磷(P)含量及其影响因子的线性回归关系
Table 4 Linear regression relationship between leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and the environmental factors

	N			P		
	斜率 Slope	R^2	n	斜率 Slope	R^2	n
年平均气温 MAT	-0.324	0.205***	68	-0.144	0.015	66
年降水量 MAP	-0.308	0.191***	68	-0.281	0.057	66
年平均气温+年降水量 MAT + MAP		0.226***	68		0.065	66

MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature. **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

落在国际上公认的植物平均C含量45%–50%区间内(刘国华等, 2000; 方精云等, 2001; 曹军等, 2002), 同时, 采用47.8%作为毛竹叶片C含量来估算森林生态系统乔木层C储量和C计量参数, 估计结果更为准确。毛竹林叶片C含量与我国东部南北样带森林102种优势种叶片($480.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)相似(任书杰等, 2012), 略高于全球492种陆地植物叶片C含量的几何平均数($(464 \pm 32.1) \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (Elser *et al.*, 2000a)、北京周边358个物种叶片C含量($451.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (韩文轩等, 2009), 说明毛竹叶片有机化合物含量较高, 叶片具有更强的C存储能力, 这一方面缘于毛竹的适生区域光照充足、雨水充沛, 提供了更好的水热条件; 另一方面可能与毛竹特有的生物学特性有关, 毛竹既不同于阔叶树也不同于针叶树, 其茎秆内存在类似C₄植物的花环结构, 可能存在C₄光合途径, 有利于毛竹提高光合效率, 这可能造成叶片C含量高于其他树种(王星星等, 2012)。

我国毛竹林叶片平均N含量为 $22.20 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 高于我国753种陆生植物叶片N含量的几何平均数($18.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(Han *et al.*, 2005), 我国东部南北样带102个优势种叶片的N含量($18.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(任书杰等, 2012), 我国东部南北样带654种植物叶片N含量的几何平均数($17.55 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(任书杰等, 2007), 浙江天童山32种常绿阔叶树N含量($16.06 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(阎恩荣等, 2010); 低于北京周边358个物种叶片N含量($26.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(韩文轩等, 2009), 科尔沁沙地52种植物叶片N含量($24.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(赵红洋等, 2010), 黄土高原区126种植物叶片N含量($24.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(郑淑霞和上官周平, 2006)。有研究表明不同生活型叶片养分含量具有明显差异, 与落叶树种相比, 常绿树种有较低的N、P含量, 通常被认为是寡养生境的一种适应, 常绿树能通过较长的叶寿命减少养分损失, 以提高自

身养分胁迫环境下的竞争力(阎恩荣等, 2010); 另一方面, N素与植物生长区域降水有关, 大部分毛竹的适生区域水量充沛, 而植物吸收利用的N素大多以可溶性的硝态氮和铵态氮为主, 而较大的降水量能够导致N淋溶, 使植物可以吸收利用的有效氮减少(马玉珠等, 2015), 因此毛竹叶片N素含量高于生长在降水量更多的中国东部地区的常绿树种, 而低于生长在降水量较少的西北干旱地区的落叶树种。

我国毛竹林叶片平均P含量为 $1.90 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 与北京周边358个物种叶片P含量($2.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(韩文轩等, 2009), 我国东部南北样带102个优势种的P含量($2.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(任书杰等, 2012)相似; 高于杭州湿地3种草本植物P含量($0.74\text{--}0.93 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(吴统贵等, 2010), 浙江天童山32种常绿阔叶树P含量($0.86 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(阎恩荣等, 2010), 福建101种木本植物叶片P含量的几何平均数($0.94 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (林志斌等, 2011), 我国753种陆生植物叶片P含量的几何平均数($1.21 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(Han *et al.*, 2005), 我国东部南北样带654种植物叶片P含量的几何平均数($1.28 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(任书杰等, 2007), 黄土高原区126种植物叶片P含量($1.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(郑淑霞和上官周平, 2006); 低于科尔沁沙地52种植物叶片P含量($2.60 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)(赵红洋等, 2010)。这可能缘于毛竹相比其他树种具有更快的生长速度和更高的生产力, 而叶片作为主要的光合器官需要合成大量的蛋白质和核苷酸, 尤其是在装配酶的过程中需要大量核酸的复制(Michaels, 2003), rRNA含量增加导致植物体细胞中P浓度上升, 从而毛竹林叶片P含量一般高于其他树种。

从我国毛竹林叶片C:N、C:P和N:P与其他已有研究结果的对比中可以看出(表5), 我国毛竹林叶片C:N (26.80)值小于我国东部南北样地NSTEC、浙江、滇池等地区, 而明显大于黄土高原、北京、塔克拉玛干沙漠等降水较少的地区, 这与毛竹叶片中N元素含量有关。有研究表明适度干旱能够提高植物对N的吸收效率和降低植物生长速率, 最终导致植物的C:N降低(Lu *et al.*, 2009)。毛竹林叶片C:P值与全球区域下植被C:P相似, 明显低于NSTEC、浙江等, 略高于北京和塔克拉玛干沙漠等, 与叶片P含量变化趋势相反。毛竹林叶片拥有较低的N:P值(14.40), 这主要是因为毛竹具有较快的生长速度, 而植物体的生长速度决定于蛋白质的合成速度, 在细胞中P的存在形式多以核酸磷存在, 所以高速生长的植物

表5 我国毛竹林叶片C:N、C:P和N:P与其他已有研究结果的对比
Table 5 Comparisons of C:N, C:P and N:P of *Phyllostachys edulis* leaf in China to previous studies

研究区域 Study area	C:N	C:P	N:P	数据来源 Reference
全国毛竹林 National bamboo forest	26.80	299.60	14.40	This study
全球 Global	23.80*	300.90*	13.80	Elser <i>et al.</i> , 2000a, 2000b; Reich & Oleksyn, 2004
NSTEC			13.50*	Ren <i>et al.</i> , 2007
	29.10	313.9	11.50	Ren <i>et al.</i> , 2012
浙江天童山 Tiantongshan, Zhejiang	42.10	758.00	18.00	Yan <i>et al.</i> , 2010
	48.40	678.00	14.00	Yan <i>et al.</i> , 2010
	30.70	338.00	11.00	Yan <i>et al.</i> , 2010
滇池流域 Dianchi area	37.71	267.50	8.60	Yan <i>et al.</i> , 2011
黄土高原 Losses Plateau	21.20	312.00	15.40	Zheng & Shangguan, 2006
塔克拉玛干沙漠 Taklimakan Desert	17.50	249.00	15.00	Li <i>et al.</i> , 2013
北京及周边 Beijing and surrounding area	17.30	242.00	13.90	Han <i>et al.</i> , 2009
福建万木林 Wanmulin, Fujian			18.49*	Lin <i>et al.</i> , 2011
杭州湾滨海湿地 Hangzhou Bay Coastal Wetlands			16.49	Wu <i>et al.</i> , 2010
松嫩平原 Songnen Plain			13.00	Song <i>et al.</i> , 2012

*, 几何平均值。
*, geometric average.

表6 我国毛竹林0–20 cm土壤层C:N、C:P和N:P与其他已有研究结果的对比
Table 6 Comparisons of soil C:N, C:P and N:P in *Phyllostachys edulis* forest in China to previous studies

研究区域 Study area	C:N	C:P	N:P	数据来源 Reference
全国毛竹林 National bamboo forest	14.20	66.74	4.28	This study
全球森林0–10 cm Global forest 0–10 cm	12.40	81.90	6.60	Cleveland & Liptzin, 2007
全球草地0–10 cm Global grassland 0–10 cm	11.80	64.30	5.60	Cleveland & Liptzin, 2007
中国极寒高原 Cold plateau of China	11.70	24.00	2.70	Tian <i>et al.</i> , 2010
中国有机土 Organic soil in China	14.90	131.60	8.00	Tian <i>et al.</i> , 2010
黄土高原0–10 cm Loess Plateau 0–10 cm	12.92	22.85	1.88	Zhang <i>et al.</i> , 2013
塔克拉玛干沙漠 Taklimakan Desert	14.80	2.69	0.18	Li <i>et al.</i> , 2013
南亚热带森林0–10 cm Sub-tropical forest in South China 0–10 cm			2.30	Liu <i>et al.</i> , 2010
			2.50	Liu <i>et al.</i> , 2010
			3.60	Liu <i>et al.</i> , 2010

体中P的浓度都较高(Ågren, 2004), 进而导致生物体氮、磷元素总量发生不同速率变化, 从而改变生物体内C:P和N:P (Elser *et al.*, 2003), 这与生长速率假说/理论相符。但也有研究表明高C含量叶植物一般具有较低的N和P, 叶片C和N、P的显著负相关是高等植物元素计量的普遍规律, 体现了植物在固C过程中利用效率的权衡策略(Aerts & Chapin III, 2000; Wright *et al.*, 2004)。

3.2 毛竹林土壤生态化学计量学特征

我国毛竹林0–20 cm土壤层土壤有机碳(SOC)含量为8.11–45.05 mg·g⁻¹, 平均值为21.53 mg·g⁻¹, 高于我国黄土高原区0–10 cm刺槐(*Robinia pseudo-*

acacia)林的SOC含量(10.20 mg·g⁻¹)(张向茹等, 2013), 江苏全省0–20 cm土壤SOC含量(16.55 mg·g⁻¹)(赵明松等, 2013), 赣中地区4种林分0–10 cm土壤层SOC含量(16.27 mg·g⁻¹)(杜满义等, 2013), 干热河谷不同土地利用类型下0–20 cm土壤层SOC含量(4.22–5.19 mg·g⁻¹)(唐国勇等, 2010); 低于我国云南普洱季风常绿阔叶林不同演替阶段森林0–20 cm土壤层SOC含量(31.2、45.8、56.9 mg·g⁻¹)(刘万德等, 2010), 三工河流域0–20 cm土壤层SOC含量(34.26 mg·g⁻¹)(许文强等, 2009)。植被类型对土壤有机碳的影响具有显著作用, 分析表明毛竹林土壤层碳含量处于较高水平, 土壤层碳含量主要取决于土

壤中有机质的输入与输出的平衡,这可能缘于毛竹林特有的鞭根系统,具有分布浅,生物量大,细根周转速度快(范少辉等, 2009),以及毛竹林地上凋落物分解对林地碳源进行了必要的补充和供给,同时气候因素对生物量对碳积累的影响显著,一般认为,湿润条件下更有利于碳的积累(白军红等, 2003)。

我国毛竹林0–20 cm土壤层全N含量为0.49–3.99 mg·g⁻¹,平均值为1.66 mg·g⁻¹,高于我国黄土高原区0–10 cm刺槐林的全氮含量(0.92 mg·g⁻¹)(张向茹等, 2013),赣中地区4种林分0–10 cm土壤层全N含量(0.63–0.94 mg·g⁻¹)(杜满义等, 2013),低于四川西北部亚高山典型森林植被类型土壤层N含量(2.74–6.51 mg·g⁻¹)(刘跃建等, 2010),西双版纳季常绿阔叶林0–20 cm土层全N含量(1.94 mg·g⁻¹)(李明锐和沙丽清, 2005)。土壤中C、N元素具有耦合作用,且土壤碳库与氮库存在正相关性,这是因为当土壤中C含量增加时,土壤微生物更多进行N累积过程而非N矿化过程,大部分的N元素参与有机质的合成过程,最终降低N矿化速率(Mclauchlan *et al.*, 2006)。土壤C、N均受到凋落物归还量的影响,在降水量较少和温度较低的区域,植被茂盛程度较低,凋落物量小的区域N含量较低,相反,在雨量充沛和光照充足的区域,植被种类丰富、凋落物归还量大,有利于土壤中N素的积累,但雨量增大的同时会加剧土壤中有效氮的淋溶作用。

我国毛竹林0–20 cm土壤层全P含量为0.07–0.79 mg·g⁻¹,平均值为0.41 mg·g⁻¹,高于赣中地区4种林分0–10 cm土壤层全P含量(0.10–0.12 mg·g⁻¹)(杜满义等, 2013);与天目山自然保护区针阔混交林0–20 cm土壤层全P含量(0.45 mg·g⁻¹)相当(吴家

森等, 2008),小于疏勒河上游7种土地类型0–20 cm土壤层全P含量(0.50 mg·g⁻¹),研究表明土壤全磷含量与年平均气温和土壤粉粒含量正相关,而与年降雨量显著负相关(刘文杰等, 2012),在高温和雨量充沛的地区土壤的风化速率快,加剧P元素的淋溶,从而导致土壤P含量降低。同时,土壤环境条件也是影响土壤P含量的重要因素,毛竹的适生区域土壤多为偏酸性,而酸性土壤中,磷酸盐容易被Fe、Al、Mn等氧化物表面吸附或者被Al离子吸附,能够有效降低雨水的淋溶作用(赵琼和曾德慧, 2005),所以在毛竹林适生区域土壤中P元素处于中等水平。

从表6中可以看出,我国毛竹林0–20 cm土壤层C:N值与中国有机土的比值接近,而高于全球0–10 cm森林土壤层的比值。土壤C:N较高表示有机质具有较慢的矿化作用,土壤的有效氮含量也较低。在内蒙古草原的实验表明,额外增水可以增加土壤N的矿化速率(Lü *et al.*, 2012),但雨量充沛的区域容易发生N淋溶,所以很有可能出现N元素的限制。我国毛竹林0–20 cm土壤层C:P值与全球草地0–10 cm土壤层的C:P值接近,低于全国0–10 cm森林土壤层的C:P值,高于黄土高原区和沙漠区等地区C:P值,这是由于P含量从干旱半干旱地区到湿润地区有不断降低的趋势,C含量有增加趋势(丁小慧等, 2012)。

3.3 毛竹林凋落物生态化学计量学特征

毛竹林凋落物C含量为394.50–517.90 mg·g⁻¹,平均值为438.49 mg·g⁻¹。毛竹凋落物C含量一方面与新鲜叶片中C含量密切相关,另一方面也与凋落物分解程度有关,凋落物在分解过程中会以CO₂的形式释放出化合物中的C,所以凋落物C含量(438.49 mg·g⁻¹)略低于叶片中C含量(478.30 mg·g⁻¹)。对于参

表7 我国毛竹林凋落物C:N、C:P和N:P与其他已有研究结果的对比

Table 7 Comparisons of C: N, C: P and N: P of *Phyllostachys edulis* litter in China to previous studies

研究区域 Study area	C:N	C:P	N:P	数据来源 Reference
全国毛竹林 National bamboo forest	25.53	665.67	22.55	This study
全球森林 Global forest	57.3	1175.60	20.30	McGroddy <i>et al.</i> , 2004
吉林长白山 Changbai Mountain, Jilin	39.43	552.00	14.00	Wang <i>et al.</i> , 2011
广东鼎湖山 Dinghu Mountain, Guangdong	29.57	1035.00	35.00	Wang <i>et al.</i> , 2011
云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	30.12	723.00	24.00	Wang <i>et al.</i> , 2011
江西千烟洲 Qianyanzhou, Jiangxi	72.22	1950.00	27.00	Wang <i>et al.</i> , 2011
浙江天童山 Tiantongshan, Zhejiang	59.77	777.00	13.00	Yan <i>et al.</i> , 2010
	49.36	691.00	14.00	Yan <i>et al.</i> , 2010
	40.50	567.00	14.00	Yan <i>et al.</i> , 2010

与循环的元素N和P来说, 它在植物体内能够转移和多次利用, 大多数分布在生长点和嫩叶等代谢比较旺盛的部分, 其元素缺失大多发生在老叶和落叶中, 即当植物落叶时, 这些可移动元素(N、P)由叶片运往茎干或者根部, 进行重新分配和利用, 因此凋落物中的N、P含量($13.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $0.86 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)均小于叶片中N、P含量($22.20 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $1.90 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。

表7显示我国毛竹林凋落物C:N、C:P和N:P与其他已有研究结果的对比结果, 从表中可以发现我国毛竹林C:N和C:P值小于已有大部分研究, 这可能与毛竹叶片凋落物中N、P含量较高有关, 因此也有研究表明毛竹凋落物的归还还有利于生产力的长期维持(刘广路, 2009)。N:P值低于广东鼎湖山和江西千烟洲, 而高于全球森林。有研究表明: 不同生活型植物N、P养分元素重吸收机制具有很大差异, 例如: 常绿植物在叶片凋落之前与落叶植物相比, 能够转移更多的养分, 这造成凋落物生态化学计量指标的差异(Aerts & Chapin III, 2000)。也有研究表明枯落物C:N、C:P和N:P的变化与植物活体表现出一致的规律, 与枯落物秉承植物活体的特性密切相关(王维奇等, 2011), 在本研究中这一点也有所体现。

3.4 毛竹林植物-土壤-凋落物系统生态化学计量学特征

生态系统组分间生态化学计量的关联具体到植物生态学, 主要表现为C:N:P如何从高C:N和C:P通过代谢过程传递到低C:N和C:P (植物组织: 叶片和根系)的过程和机理(贺金生和韩兴国, 2010)。植物活体-枯落物-土壤系统是一个紧密联系的复杂统一的有机整体, 土壤是植物生长的载体和主要养分来源, 植物光合作用固定C并产生有机物, 同时转移或以凋落物形式补偿到土壤中, 枯落物分解后养分返还土壤, 植物体可进行重吸收, 因此整个系统的C、N、P含量及其比率为主的生态化学计量特征具有明显的关联性和差异性(Ladanai *et al.*, 2010)。Jackson等(1997)的研究发现全球植被细根的C:N:P与叶片的比值相近, 但均小于凋落物的C与养分元素的比值, 这可能与植物的重吸收作用有关; 王晶苑等(2011)研究中国4种森林类型的生态化学计量特征, 发现不同类型森林的叶片与凋落物的化学计量特征具有一致性; 曾冬萍等(2013)发现植物凋落物在不同功能群尺度上表现出不同的生态化学计量特征, 且与植物活体具有相似的变化规律。本研究中得出相似

结果, 毛竹凋落物C:P、N:P (665.67、22.55)值大于叶片(299.60、14.40), 而两者C:N值相近; 但Vitousek (2003)的研究发现桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)花、叶片、凋落物、根和木质部的C:N值在不同生态系统中差异很大, 但是N:P值基本接近。植物体-土壤方面, 刘万德等(2010)研究云南普洱地区常绿阔叶林生态系统中植物与土壤C、N、P生态化学计量, 研究结果认为植物与土壤中的N、P具有显著的线性正相关, 说明土壤中N、P的供应量影响着植物体中的N、P含量。阎凯等(2011)研究认为滇池流域富磷区植被叶片的P含量及N:P与土壤磷水平呈显著相关。在桂西北喀斯特地区(曾昭霞等, 2015)和降雨量较少的黄土高原区(杨佳佳等, 2014), 森林土壤的C:N、C:P、N:P值均低于叶片和枯落物, 与本文所得出结论一致。植物-土壤-凋落物表现出不同的化学计量比特征, 这与植物的选择性吸收有一定关系, 植物根据自身所需的营养元素来选择性地吸收土壤中的C、N和P元素, 而这种计量关系特征还需要进行深入地研究和探讨(杨佳佳等, 2014)。

3.5 毛竹林养分限制元素

Koerselman和Meuleman (1996)根据在不同植物体上进行的施肥实验得出, 当 $N:P > 16$ 表示P限制, $N:P < 14$ 表示N限制, $14 < N:P < 16$ 时则同时受到N、P限制或者不受两者限制(Tessier & Raynal, 2003)。根据此判断标准, 我国毛竹叶片N:P值为14.40, 说明N和P两种元素可能均为我国毛竹林限制性元素。根据相对重吸收假说(Han *et al.*, 2013)以及本文中得到的结果(N、P再吸收率分别为39.68%和54.74%; C:N表现为: 叶片>凋落物, C:P和N:P表现为: 凋落物>叶片), 初步判断我国毛竹的生长很可能更多地受到P元素的限制。也有不同的研究结果认为这种限制在不同地域不同物种上表现不一致, Zhang等(2004)对我国内蒙古地区草原的施肥实验表明, $N:P > 23$ 表现为P限制, $N:P < 21$ 表现为N限制。Chen等(2011)对中国内蒙古东部大青沟自然保护区的研究表明, $N:P > 14$ 表现为P限制, $N:P < 12$ 表现为N限制。Güsewell等(2003)对草原植物叶片的研究表明, $N:P > 20$ 表现为P限制, $N:P < 10$ 表现为N限制, 介于两者之间则表明受到N、P的共同限制作用。所有研究N:P的学者的共识是低的N:P能明确指示N的限制作用, 而中、高的N:P没有明确而恒定的解释, 目前施肥实验是确定N或P存在限制作用及

N:P临界值的最佳办法(朴河春等, 2005; Cui *et al.*, 2010)。近年来, 随着大气N沉降的增加, 陆地生态系统中有效N增加, 以至于一些原本受N限制的植被出现“N饱和现象”, 而转变成受P或其他养分元素的限制(Güsewell, 2004)。但从目前看来, 在N沉降普遍存在的情况下我国毛竹林仍旧受到N素的限制, 表明适度的N沉降可以促进毛竹的生长, 积累更多的生物量碳(翁俊等, 2015)。

3.6 化学计量的空间变化及影响因素

毛竹叶片的N含量、N:P随着纬度的增加而增加, C:N随着纬度增加而降低(表2)。纬度地带性主要受温度控制, 叶片N含量与温度呈显著负相关关系(表4), 温度降低限制植物光合C吸收能力, 从而造成C:N与温度呈显著正相关关系, 该结果支持“温度-植物生理假说”(TPPH), TPPH认为低温下富N的酶和富P的RNA的效率降低导致植物生化反应速率的降低, 而叶片N和P调节植物C需求和利用的速率以及受N和P调节过程的动力学均对温度敏感, N和P的增加可以抵消低温造成的生化反应速率降低的效应, 从而N和P浓度表现出随温度升高而单向降低, 这是植物对自然适应的表现。该假说得到了部分实验上的验证, 研究中国东部南北样带654种植物的N、P化学计量发现, 叶片N和P随着纬度升高和年平均气温的降低其含量极显著地增加(任书杰等, 2007); 研究中国典型草原植物功能群落N、P的生态化学计量发现, 高寒草地植物的N、P含量高于温性草原植物(张文彦等, 2010)。本研究发现毛竹叶片的N:P随着纬度的升高而增加, 这与Reich和Oleksyn (2004)研究43° S到70° N和-12.8 °C到28 °C范围内1 280种陆地植物发现的随着纬度降低和年均气温的增高, 叶片N:P升高的结论相反; 而与Zheng和Shangguan (2007)研究发现黄土高原34°–38° N之间植物叶片N:P随纬度升高而增大的结论一致。N:P值随纬度变化规律可能与研究区域所在位置及尺度大小有密切关系, 因此基于植物个体水平和物种水平的研究结果如何向群落尺度推演, 应值得深入探讨(洪江涛等, 2013)。

毛竹叶片P含量、C:N随经度增加而降低(表3)。中国的降水从东部沿海到西北内陆逐渐减少, 经度越高降水量越大, 降水是经度地带性产生的主要影响因素。本研究中叶片N、P含量与降水量均负相关, 从回归斜率中可以看出, 叶片N含量对降水的响应

比P更敏感(表4)。Han等(2011)对中国植物叶片11种元素的计量研究发现, 叶片N和P均随经度增大而降低。本研究中叶片P含量表现出随经度增大而降低的明显趋势, 而N元素未表现出明显的经度趋势, 可能与温度对N元素的影响程度大于降水有关(表4)。另外, Han等(2011)经度梯度研究中采用的球面三角转换方法得到的实际距离“km”比本文中使用的“度”更适合于较大经度跨度上的研究, 因为不同纬度上相同的经度跨度, 其代表的实际空间距离并不完全相同。本文中毛竹叶C:N值随经度增加而降低的趋势与大多已有研究结论不一致, 已有研究认为干旱条件下, 植物通过增加叶片内部非光合组织N的投入和降低植物生长速率, 提高细胞内部渗透压, 增强对水分的保护, 提高水分的利用效率, 从而适应干旱少雨的环境, 最终导致C:N的降低(Lu *et al.*, 2009; Planchet *et al.*, 2011; 丁小慧等, 2012)。但也有研究表明我国植物细根N含量在经度上呈现出由西向东增加的趋势, 其中东部地区具有较高氮沉降或许是主要原因(马玉珠等, 2015)。此外, 与已有大尺度化学计量研究不同之处在于, 本文的研究对象是同一植物载体, 保证了植物体对元素选择和吸收上的一致性, 从而在地域空间格局表达上更具备可比性。

毛竹林土壤C:N随经度增加而增加, N含量随经度增加而降低(表3)。研究发现土壤中的水分能够影响微生物的分解和N矿化作用, 进而影响土壤中N素的可利用性, 而降水对土壤水分的影响是极其重要的(Liu *et al.*, 2006)。丁小慧等(2012)发现草原0–10 cm土壤SOC、全N受到降水量变化和植物群落元素总量的影响, 随着经度梯度的升高而增加, 这与本文的研究结果相反。这是因为呼伦贝尔草原研究区年降水量仅为230–360 mm, 年蒸发量为950–1 900 mm, 降水对土壤中N元素的淋溶作用几乎可以忽略。对于毛竹而言, 其适生区雨量充沛, 随着经度梯度的升高, 降水量显著增加(1 055–2 100 mm), 降水对土壤N元素的淋溶作用大大加强, 导致土壤中N元素的流失, 最终表现为随经度的增加土壤中N含量降低, C:N比增加的趋势。

国内外对于森林凋落物研究的关注点大多在凋落物的分解、养分归还以及凋落物分解的影响因素(郭建芬等, 2006), 对于相同树种凋落物在经度梯度上变化规律的研究较少。本研究中毛竹林凋落物N

含量随经度增加而降低(表3), 而叶片N含量随经度梯度的变化与凋落物趋势相反, 由此可以推断毛竹N元素的再吸收率随着经度的增加有升高的趋势。有研究表明, 当土壤某一元素供应相对缺乏的情况下植物会增强对该元素的再吸收, 呈现较高的再吸收率, 这一点可以从毛竹土壤N含量随经度增加而降低得到印证(表3)。可见, 低经度地区毛竹N元素通过凋落物形式归还土壤的比重高于高经度地区, 表明高经度地区N缺乏的可能性比低经度地区更大, 因此中东部存在的较高氮沉降在一定程度上缓解了毛竹的N元素限制, 促进了毛竹的快速生长。本研究中我国毛竹林N、P再吸收率分别为39.68%和54.74%, 而全球水平N和P再吸收率约为50% (Lü & Han, 2010), 毛竹N再吸收率明显低于全球水平, 而P再吸收率则略高于全球水平。植物加强对短缺营养元素的吸收能力是适应养分贫瘠环境的一种主要策略, 当环境中养分供应短缺时, 植物以提高再吸收率为其养分利用的主导方式, 相反, 当土壤养分相对充足时, 植物主要以提高养分吸收能力的方式来适应环境。从这方面来讲, 我国毛竹虽然同时受到N和P两种元素的限制, 但是生长受到P的限制比N更强烈。Killingbeck (1996)认为枯落物中N和P分别超过1.00%和0.08%时为非完全吸收, Kozovits等(2007)发现, 在南非热带P限制的生境下, N为非完全吸收, P为完全吸收。本研究中毛竹凋落物N含量大于1.00% ($13.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), P含量约等于0.08% ($0.86 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 表明毛竹凋落物体内的N没有被完全转移和再吸收, 而P则被进行了更多的再吸收, 这也进一步印证了我国毛竹的生长可能受到P元素更多的限制。N、P养分的供应能够明显改变植物叶片N、P浓度及化学计量和再吸收率。N添加将提高叶片N浓度, N:P和N再吸收率, 降低叶片P浓度和P再吸收率; P添加将提高叶片P浓度和P再吸收率, 降低N:P, 但是对叶片N浓度和N再吸收率无显著影响(陈伏生等, 2007; 安卓等, 2011)。因此, 随着我国氮沉降和磷富集等环境问题的日益突出, 不可避免地对植物生态化学计量特征产生深远的影响, 进而影响到整个森林生态系统的结构与功能, 因此在后续工作中应该加强此方面的科学研究。

4 结论

本文通过对中国各地区毛竹植物体-土壤-凋落

物连续体C、N和P元素含量及其相关数据的收集和分析, 揭示了毛竹林不同组分C、N、P生态化学计量特征及其随经纬度变化的规律和影响因素, 对于全面了解毛竹林系统计量特征的差异及其内在关联有重要意义。我国毛竹林生态化学计量特征: 叶片C:N为26.80, C:P为299.60, N:P为14.40; 土壤中C:N为14.20, C:P为66.74, N:P为4.28; 凋落物C:N为22.53, C:P为665.67, N:P为22.55。生态化学计量特征C:N表现为: 叶片>凋落物>土壤, C:P和N:P表现为: 凋落物>叶片>土壤, N、P再吸收率分别为39.68%和54.74%, 我国毛竹林生长总体上可能受到P限制或者N和P元素的双重限制。毛竹林化学计量特征纬度方向主要受到温度的影响: 毛竹叶片的N含量、N:P随着纬度的增加而增加, C:N随着纬度增加而降低。毛竹叶片的N含量随着纬度的增加而增加, 该结果支持“温度-植物生理假说”, 叶片中N含量与年平均气温和年降水量均存在明显的线性负相关, 叶片N含量对温度的响应比降水更敏感。经度方向主要受到降水量的影响: 毛竹叶片N:P随经度增加而增加, P含量、C:N随经度增加而降低; 毛竹林土壤C:N随经度增加而增加, N含量随经度增加而降低; 毛竹林凋落物N含量随经度增加而降低。

基金项目 国际竹藤中心基本业务费(1632013011)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2014QA036)和林业公益性行业科研专项(201404408)。

参考文献

- Aerts R, Chapin III F (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs—Theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- An Z, Niu DC, Wen HY, Yang Y, Zhong 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, 牛的草, 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.]
- Bai JH, Deng W, Zhu YM, Luan ZQ, Zhang YX (2003). Spatial distribution characteristics and ecological effects of carbon and nitrogen of soil in Huolin River catchment wetland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 1494–1498. (in

doi: 10.17521/cjpe.2015.0464

- Chinese with English abstract) [白军红, 邓伟, 朱颜明, 栾兆攀, 张玉霞 (2003). 霍林河流域湿地土壤碳氮空间分布特征及生态效应. *应用生态学报*, 14, 1494–1498.]
- Cao J, Zhang YL, Liu YH (2002). Changes in forest biomass carbon storage in Hainan Island over the last 20 years. *Geographical Research*, 21, 551–560. (in Chinese with English abstract) [曹军, 张镔锂, 刘燕华 (2002). 近20年海南岛森林生态系统碳储量变化. *地理研究*, 21, 551–560.]
- Chen FS, Hu XF, Ge G (2007). Leaf N:P stoichiometry and nutrient resorption efficiency of *Ophiopogon japonicus* in Nanchang City. *Acta Prataculturae Sinica*, 16(4), 47–54. (in Chinese with English abstract) [陈伏生, 胡小飞, 葛刚 (2007). 城市地被植物麦冬叶片氮磷化学计量比和养分再吸收效率. *草业学报* 16(4), 47–54.]
- Chen FS, Niklas KJ, Zeng DH (2011). Important foliar traits depend on species-grouping: Analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin sandy lands, China. *Plant and Soil*, 340, 337–345.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C: N: P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Cui Q, Lü XT, Wang QB, Han XG (2010). Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 334, 209–219.
- Dijkstra FA, Pendall E, Morgan JA, Blumenthal DM, Carrillo Y, Le Cain DR, Follett RF, Williams DG (2012). Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 196, 807–815.
- Ding XH, Luo SZ, Liu JW, Li K, Liu GH (2012). Longitude gradient changes on plant community and soil stoichiometry characteristics of grassland in Hulunbeir. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3467–3476. (in Chinese with English abstract) [丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 李魁, 刘国华 (2012). 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化. *生态学报*, 32, 3467–3476.]
- Du MY, Fan SH, Liu GL, Qi LH, Guo BH, Tang XL, Xiao FM (2013). Effects of land use change on soil labile organic carbon in central Jiangxi of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2897–2904. (in Chinese with English abstract) [杜满义, 范少辉, 刘广路, 漆良华, 郭宝华, 唐晓鹿, 肖复明 (2013). 土地利用方式转变对赣中地区土壤活性有机碳的影响. *应用生态学报*, 24, 2897–2904.]
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL (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 LW (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Fan SH, Xiao FM, Wang SL, Sun WH, Yu XJ, Shen ZQ (2009). Fine root biomass and turnover in moso bamboo plantation in Huitong forest station, Hunan Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 45(7), 1–6. (in Chinese with English abstract) [范少辉, 肖复明, 汪思龙, 苏文会, 于小军, 申正其 (2009). 毛竹林细根生物量及其周转. *林业科学*, 45(7), 1–6.]
- Fang JY, Piao SL, Zhao SQ (2001). The carbon sink: The role of the middle and high latitudes terrestrial ecosystem in the northern Hemisphere. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 594–602. (in Chinese with English abstract) [方精云, 朴世龙, 赵淑清 (2001). CO₂失汇与北半球中高纬度陆地生态系统的碳汇. *植物生态学报*, 25, 594–602.]
- Gu DX, Chen SL, Huang YQ (2011). Effects of soil nitrogen and phosphonium on leaf nitrogen and phosphonium stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyum lubricum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1219–1225. (in Chinese with English abstract) [顾大形, 陈双林, 黄玉清 (2011). 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. *植物生态学报*, 35, 1219–1225.]
- Guo BH (2014). *Ecological Stoichiometry Characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Phyllostachys pubescens Forest of Different Productivity Levels*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. (in Chinese with English abstract) [郭宝华 (2014). 不同生产力水平毛竹林碳氮磷生态化学计量特征研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究, 北京.]
- Guo BH, Liu GL, Fan SH, Du MY, Sun WH (2014). Distribution patterns and stoichiometry characteristics of C, N, P in *Phyllostachys edulis* forests of different productivity levels. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(6), 1–9. (in Chinese with English abstract) [郭宝华, 刘广路, 范少辉, 杜满义, 苏文会 (2014). 不同生产力水平毛竹林碳氮磷的分布格局和计量特征. *林业科学*, 50(6), 1–9.]
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JZ (2006). A review on litter decomposition in forest ecosystem. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(4), 93–100. (in Chinese with English abstract) [郭建芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦忠 (2006). 森林凋落物分解研究进展. *林业科学*, 42(4), 93–100.]
- Güsewell S, Koerselman W, Rspagen JTA (2003). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation of plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 13, 372–384.

- 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, Fang JY, Peter BR, Woodwar FI, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788–796.
- 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.]
- Hong JT, Wu JB, Wang XD (2013). Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2658–2665. (in Chinese with English abstract) [洪江涛, 吴建波, 王小丹 (2013). 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. 应用生态学报, 24, 2658–2665.]
- Jackson RB, Mooney H, Schulze ED (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 7362–7366.
- Jiang ZH (2002). *Bamboo and Rattan in the World*. Liaoning Science and Technology Press, Shenyang. (in Chinese) [江泽慧 (2002). 世界竹藤. 辽宁科学技术出版社, 沈阳.]
- Killingbeck KT (1996). Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77, 1716–1727.
- Koerselman W, Meuleman AF (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Kozovits AR, Bustamante MMC, Garofalo CR, Bucci S, Franco AC, Goldstein G, Meinzer FC (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a neotropical savanna. *Functional Ecology*, 21, 1034–1043.
- Ladanai S, Ågren GI, Olsson BA (2010). Relationships between tree and soil properties in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in Sweden. *Ecosystems*, 13, 302–316.
- Li CJ, Lei JQ, Xu XW, Tang QL, Gao P, Wang YD (2013). The stoichiometric characteristics of C, N, P for artificial plants and soil in the hinterland of Taklimakan Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5760–5767. (in Chinese with English abstract) [李从娟, 雷加强, 徐新文, 唐清亮, 高培, 王永东 (2013). 塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤CNP的化学计量特征. 生态学报, 33, 5760–5767.]
- Li MR, Sha LQ (2005). Soil nitrogen mineralization under different land use patterns in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 54–58. (in Chinese with English abstract) [李明锐, 沙丽清 (2005). 西双版纳不同土地利用方式下土壤氮矿化作用研究. 应用生态学报, 16, 54–58.]
- Lin ZB, Yan PY, Yang ZJ, Wan XH, Chen GS (2011). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 101 woody species in Wanmulin, Fujian Province. *Journal of Subtropical Resource and Environment*, 6(1), 32–38. (in Chinese with English abstract) [林志斌, 严平勇, 杨智杰, 万晓华, 陈光水 (2011). 福建万木林101种常见木本植物叶片N, P化学计量学特征. 亚热带资源与环境学报, 6(1), 32–38.]
- Liu CJ, Berg B, Kutsch W, Westman C, Ilvesnieme H, Shen XH, Shen GR, Chen XB (2006). Leaf litter nitrogen concentration as related to climatic factors in Eurasian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 438–444.
- Liu GH, Fu BJ, Fang JY (2000). Carbon dynamics of Chinese forests and its contribution to global carbon balance. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 733–740. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 傅伯杰, 方精云 (2000). 中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献. 生态学报, 20, 733–740.]
- Liu GL (2009). *Long Term Productivity of Bamboo Forest*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. (in Chinese with English abstract) [刘广路 (2009). 毛竹林长期生产力保持机制研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Liu WD, Su JR, Li SF, Zhang ZJ, Li ZW (2010). Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6581–6590. (in Chinese with English abstract) [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文 (2010). 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤C, N, P化学计量特征. 生态学报, 30, 6581–6590.]
- Liu WJ, Chen SY, Hu FZ, Sa N (2012). Distributions pattern of

- phosphorus, potassium and influencing factors in the upstream of Shule river basin. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5429–5437. (in Chinese with English abstract) [刘文杰, 陈生云, 胡凤祖, 莎娜 (2012). 疏勒河上游土壤磷和钾的分布及其影响因素. *生态学报*, 32, 5429–5437.]
- Liu XZ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Chu GW, Yan JH (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 64–71. (in Chinese with English abstract) [刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华 (2010). 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N, P的化学计量特征. *植物生态学报*, 34, 64–71.]
- Liu YJ, Li Q, Ma MD (2010). Comparison of soil nutrient storage of forest vegetation type in northwest of Sichuan Province. *Journal of Soil and Water Conservation*, 24(5), 146–152. (in Chinese with English abstract) [刘跃建, 李强, 马明东 (2010). 四川西北部主要森林植被类型土壤养分库比较研究. *水土保持学报*, 24(5), 146–152.]
- Lü XT, Han XG (2010). Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Plant & Soil*, 327, 481–491.
- Lü XT, Kong DL, Pan QM, Simmons ME, Han XG (2012). Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 168, 301–310.
- Lu YW, Duan BL, Zhang XL, Korpelainen H, Li CY (2009). Differences in growth and physiological traits of *Populus cathayana* populations as affected by enhanced UV-B radiation and exogenous ABA. *Environmental and Experimental Botany*, 66, 100–109.
- Ma YZ, Zhong QL, Jin BJ, Lu HD, Guo BQ, Zheng Y, Li M, Cheng DL (2015). Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 159–166. (in Chinese with English abstract) [马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁 (2015). 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. *植物生态学报*, 39, 159–166.]
- 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.
- Mclauchlan KK, Hobbie SE, Post WM (2006). Conversion from agriculture to grassland builds soil organic matter on decadal timescales. *Ecological Applications*, 16, 143–153.
- Michaels AF (2003). The ratios of life. *Science*, 300, 906–907.
- Mooshammer M, Wanek W, Schneckner J, Wild B, Leitner S, Hofhansl F, Blöchl A, Hämmerle I, Frank AH, Fuchslueger L, Keiblinger KM, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2012). Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology*, 93, 770–782.
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H (2013). Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 317–325. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华 (2013). 阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片C:N:P化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 37, 317–325.]
- Piao HC, Liu CQ, Zhu SF, Zhu JM (2005). Variations of C₄ and C₃ plant N:P ratios influenced by nutrient stoichiometry in limestone and sandstone area of Guizhou. *Quaternary Sciences*, 25, 552–560. (in Chinese with English abstract) [朴河春, 刘丛强, 朱书法, 朱建明 (2005). 贵州石灰岩和砂岩地区C₄和C₃植物营养元素的化学计量对N/P比值波动的影响. *第四纪研究*, 25, 552–560.]
- Planchet E, Rannou O, Ricolto C, Boutet-Mercey S, Mala-Grondard A, Limaml AM (2011). Nitrogen metabolism responses to water deficit act through both abscisic acid (ABA)-dependent and independent pathways in *Medicago truncatula* during post-germination. *Journal of Experimental Botany*, 62, 605–615.
- 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, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM (2012). Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 581–586. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏 (2012). 中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. *应用生态学报*, 23, 581–586.]
- 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 YT, Zhou DW, Li Q, Wang P, Huang YX (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 222–230. (in Chinese with English abstract) [宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新 (2012). 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 36, 222–230.]
- State Forestry Administration (2014). *China Forest Resources Report*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2014). 中国森林资源报告. 中

- 国林业出版社, 北京.]
- Tang GY, Li K, Sun YY, Zhang CH (2010). Soil labile organic carbon contents and their allocation characteristics under different land uses at dry-hot valley. *Environmental Science*, 31, 1365–1371. (in Chinese with English abstract) [唐国勇, 李昆, 孙永玉, 张春华 (2010). 干热河谷不同利用方式下土壤活性有机碳含量及其分配特征. 环境科学, 31, 1365–1371.]
- 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.
- Tian HQ, Chen GS, Zhang C, Melillo JM, Hall CA (2010). Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Vitousek PM (2003). Stoichiometry and flexibility in the Hawaiian model system. In: Melillo JM, Field CB, Moldan B eds. *Interactions of the Major Biogeochemical Cycles: Global Change and Human Impacts*. Island Press, Washington. 117–133
- 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 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, 2011, 7119–7124.]
- Wang XX, Liu L, Zhang J, Wang YK, Wen GS, Gao RF, Gao Y, Zhang RM (2012). Changes of photosynthetic pigment and photosynthetic enzyme activity in stems of *Phyllostachys pubescens* during rapid growth stage after shooting. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 456–462. (in Chinese with English abstract) [王星星, 刘琳, 张洁, 王玉魁, 温国胜, 高荣孚, 高岩, 张汝民 (2012). 毛竹出笋后快速生长期茎秆中光合色素和光合酶活性的变化. 植物生态学报, 36, 456–462.]
- Weng J, Gu HH, Wang ZH, Zhao MS, Song XZ (2015). The effects of nitrogen deposition on ecological stoichiometry of leaf of Moso bamboo with extensive management. *Ecological Science*, 34(2), 63–70. (in Chinese with English abstract) [翁俊, 顾鸿昊, 王志坤, 赵明水, 宋新章 (2015). 氮沉降对毛竹叶片生态化学计量特征的影响. 生态科学, 34(2), 63–70.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH, Diemer M (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu JS, Jiang PK, Wang ZL (2008). The effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on soil fertility in national nature reserve of mount Tianmu. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 30, 689–692. (in Chinese with English abstract) [吴家森, 姜培坤, 王祖良 (2008). 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响. 江西农业大学学报, 30, 689–692.]
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Xu WQ, Chen X, Luo GP, Wang T, Lin Q (2009). Soil organic carbon storage and its spatial distribution characteristic in the Sangong River watershed of arid region. *Journal of Natural Resources*, 24, 1740–1747. (in Chinese with English abstract) [许文强, 陈曦, 罗格平, 王涛, 蔺卿 (2009). 干旱区三工河流域土壤有机碳储量及空间分布特征. 自然资源学报, 24, 1740–1747.]
- 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.]
- Yan K, Fu DG, He F, Duan CQ (2011). Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 353–361. (in Chinese with English abstract) [阎凯, 付登高, 何峰, 段昌群 (2011). 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. 植物生态学报, 35, 353–361.]
- Yang JJ, Zhang XR, Ma LS, Chen YN, Dang YH, An SS (2014). Ecological stoichiometric relationships between components of *Robinia pseudoacacia* forest in Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 51, 133–142. (in Chinese with English abstract) [杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党延辉, 安韶山 (2014). 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. 土壤学报, 51, 133–142.]
- Zeng DP, Jiang LL, Zeng CS, Wang WQ, Wang C (2013). Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5484–

5492. (in Chinese with English abstract) [曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯 (2013). 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 33, 5484–5492.]
- Zeng ZX, Wang KL, Liu XL, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Zhang H, 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009–1018.
- 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.
- Zhang WY, Fan JW, Zhong HP, Hu ZM, Song LL, Wang N (2010). The nitrogen: phosphorous stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China. *Acta Agrestia Sinica*, 18, 503–509. (in Chinese with English abstract) [张文彦, 樊江文, 钟华平, 胡中民, 宋璐璐, 王宁 (2010). 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究. *草地学报*, 18, 503–509.]
- Zhang XR, Ma LS, Chen YN, Yang JJ, An SS (2013). Ecological stoichiometry characteristics of *Robinia Pseudoacacia* forest soil in different latitudes of Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 50, 818–825. (in Chinese with English abstract) [张向茹, 马露莎, 陈亚南, 杨佳佳, 安韶山 (2013). 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究. *土壤学报*, 50, 818–825.]
- Zhao HY, Li YL, Wang XY, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin sand land. *Journal of Desert Research*, 30, 1292–1298. (in Chinese with English abstract) [赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 科尔沁沙地52种植物叶片性状变异特征研究. *中国沙漠*, 30, 1292–1298.]
- Zhao MS, Zhang GL, Li DC, Zhao YG (2013). Variability of soil organic matter and its main factors in Jiangsu Province. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5058–5066. (in Chinese with English abstract) [赵明松, 张甘霖, 李德成, 赵玉国 (2013). 江苏省土壤有机质变异及其主要影响因素. *生态学报*, 33, 5058–5066.]
- Zhao Q, Zeng DH (2005). Phosphorus cycling in terrestrial ecosystems and its controlling factors. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 153–163. (in Chinese with English abstract) [赵琼, 曾德慧 (2005). 陆地生态系统磷素循环及其影响因素. *植物生态学报*, 29, 153–163.]
- Zheng SX, Shangguan ZP (2006). The distribution pattern of leaf nutrient composition in the Loess Plateau. *Progress in Natural Science*, 16, 965–973. (in Chinese with English abstract) [郑淑霞, 上官周平 (2006). 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 16, 965–973.]
- Zheng SX, Shangguan ZP (2007). Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 21, 357–370.

责任编辑: 韩文轩 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览