植物生态学报 2024, **48** (7): 872-887 DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217
Chinese Journal of Plant Ecology http://www.plant-ecology.com

广西大石围天坑群植物叶片养分特征及其适应性

郑莉莉[1] 余林兰[1] 戴 萍[1,2] 薛跃规[1*] 龙 萍[3]

[1]广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 生命科学学院, 广西桂林 541006; [2]广西桂林市林业和园林局, 广西桂林 541199; [3]中国乐业-凤山世界地质公园, 广西百色 533299

摘 要 植物叶片生态化学计量特征及其差异可以反映植物对环境的响应, 是了解植物与环境相互作用的关键。特殊的天坑环境创造了良好的植物生长条件。为探究天坑植物的养分利用特征与环境适应性差异, 揭示天坑森林植物适应机制, 为天坑森林养分循环与群落构建理论研究提供基础数据, 该研究对广西大石围天坑群坑内外植物叶片中碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)养分化学计量特征进行比较。采用相关性分析和冗余分析等统计方法研究植物各化学计量间的内在联系和环境对其的影响。结果表明: (1)与其他喀斯特地区植物以及全国陆地植物相比, 研究区域内的36科55属64种植物叶片具有较低的C含量, 较高的N、P、K、Ca、Mg含量和较低的C:N、C:P, 表明天坑植物具有低固C、高养分积累、高生长速率与低养分利用效率的总体特征。(2)大石围天坑群植物叶片N:P平均值为16.65, N:K平均值为1.50, K:P平均值为10.10, 表明天坑植物整体K富足而N、P养分受限。(3)显著性分析表明: 不同位置、不同功能群植物养分含量与化学计量比存在显著差异, 不同环境、不同类型植物养分吸收的策略不同。(4)相关分析表明: 植物叶片各养分含量与化学计量比间存在较为显著的相关关系, 植物叶片对不同养分的吸收具有一定的比例与协调关系。(5)对叶片化学计量特征影响因子的分析结果表明: 土壤是影响叶片养分含量的关键环境因素。研究结果揭示了大石围天坑群植物养分利用特征、生境养分差异以及植物对环境的适应情况, 为天坑森林生态系统养分循环与群落构建机制的探索提供了基础数据。

关键词 养分特征; 化学计量; 喀斯特; 天坑森林

郑莉莉, 余林兰, 戴萍, 薛跃规, 龙萍 (2024). 广西大石围天坑群植物叶片养分特征及其适应性. 植物生态学报, 48, 872-887. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

Nutrient characteristics and adaptability of plant leaves in Tiankeng Complex of Dashiwei, Guangxi, China

ZHENG Li-Li[1], YU Lin-Lan[1], DAI Ping[1,2], XUE Yue-Gui[1*], and LONG Ping[3]

[1]Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541006, China; [2]Guilin Forestry and Landscape Bureau, Guilin, Guangxi 541199, China; and [3]Leye-Fengshan UNESCO Global Geopark of China, Baise, Guangxi 533299, China

Abstract

Aims The ecological stoichiometric characteristics and variation of plant leaves can reflect the response of plants to their environment, serving as a key to understanding the interaction between plants and the environment. The unique Tiankeng environment creates favorable conditions for plant growth. By exploring the nutrient utilization characteristics and environmental adaptability differences of Tiankeng plants, this study aims to reveal the adaptive mechanism of Tiankeng forest plants, and basic data can be provided for nutrient cycling and community construction in Tiankeng forest.

Methods Our study compared the chemical stoichiometry of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), and magnesium (Mg) nutrients in the leaves of plants inside and outside the Tiankeng Complex in Dashiwei, Guangxi. Statistical methods such as correlation analysis and redundancy analysis were used to explore the intrinsic relationship between chemical stoichiometry and the influence of environment on these characteristics.

Important findings (1) The leaves of 64 plant species from 36 families and 55 genera in the study area have lower C content, higher N, P, K, Ca, Mg contents, and lower C:N, C:P compared to plants in other karst and

收稿日期Received: 2023-07-28 接受日期Accepted: 2024-05-22
基金项目: 国家自然科学基金(31960047)和广西重点研发计划(桂科AB21220057)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31960047) and Guangxi Key Research and Development Program (Guike AB21220057).
* 通信作者Corresponding author (xueyuegui@126.com)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

terrestrial plants in China. This indicates that the plants in Tiankeng Complex are characterized by low C sequestration, high nutrient accumulation, high growth rate, and low nutrient utilization efficiency. (2) The N:P mean value of the plant leaves in the Dashiwei Tiankeng Complex was 16.65, the N:K mean value was 1.50, and the K:P mean value was 10.10, indicating that the Tiankeng plants generally have an abundance of K content but are limited by N and P contents. (3) There were significant differences in the nutrient content and stoichiometric ratios of plants in different locations and functional groups. Different environments and plant types adopt distinct nutrient absorption strategies. (4) Correlation analysis showed that there were significant correlations between most of the nutrient contents and stoichiometric ratios of plant leaves, indicating that the nutrient uptake by plant leaves had a certain proportional composition and coordinated relationship. (5) Redundancy analysis showed that soil is a key environmental factor influencing leaf nutrients. The results of our study revealed the characteristics of plant nutrient utilization, habitat nutrient differences, and plant adaptability to the environment in the Dashiwei Tiankeng Complex, providing basic data for exploring the nutrient cycling and community construction mechanism of Tiankeng forest ecosystems.

Key words nutrient characteristics; stoichiometry; karst; Tiankeng forest

Zheng LL, Yu LL, Dai P, Xue YG, Long P (2024). Nutrient characteristics and adaptability of plant leaves in Tiankeng Complex of Dashiwei, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 872-887. DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

生态化学计量学是依据化学计量学与生态学基本原理, 探讨碳(C)、氮(N)、磷(P)等多重化学元素平衡与生态系统能量平衡的科学(Elser et al., 1996; 曾德慧和陈广生, 2005), 提供了探索生态系统养分循环的新思路和研究养分元素平衡对生态交互作用影响的新方法(戚德辉等, 2016; 章广琦等, 2018)。植物体内营养元素水平能够反映其生长环境的土壤肥力状况并与整个生态系统的生产力和养分循环密切相关(Clark & Tilman, 2008)。如C、N、P、钾(K)作为植物的基本营养元素, 在植物的生长发育、生理机制调节、养分循环等方面起重要作用(Vitousek et al., 2010; 牛得草等, 2013; 张珂等, 2014)。叶片是植物代谢活动中最为活跃的器官, 既是植物生长状况的“敏感器”, 也是能量与物质的“交换所” (Traiser et al., 2005)。对植物叶片化学计量特征进行探究, 可以了解植物生长过程中出现的营养问题、特定环境下的生存策略以及土壤养分供给状况(罗绪强等, 2014), 如C:N、C:P能反映植物生长速度, N:P能反映植物生长受N、P的限制情况和土壤对植物生长所需养分的供应情况(戚德辉等, 2016)。植物可以通过调节养分含量来适应不良环境, 对植物养分化学计量特征进行研究, 能够了解植物养分利用和限制状态, 有利于预测植物对生境变化的响应及环境对植物的限制因素(Tessier & Raynal, 2003), 尤其是在全球变化背景下, 一些生长在特殊生境下的植物类群对环境变化更为敏感, 对这些植物叶片的养分化学计量特征进行研究也显得尤为重要。

天坑是喀斯特地区最为奇特的地貌, 是深陷地表的特大负地形, 拥有相对独立且封闭的喀斯特天坑生态系统(税伟等, 2015)。天坑生态系统具有较大的空气湿度、较高的氧离子浓度、较低的温度与独特的喀斯特生境, 创造了良好的植物生长发育条件(林宇, 2005)。由于天坑高耸的崖壁和陡峭的地形, 受到较小的人类活动干扰, 使其保存了最为完整的天坑原始森林或准原始森林, 是现代喀斯特森林植物的天然避难所(Su et al., 2017; Pu et al., 2019)。天坑坑外与坑内森林既有联系又有区别, 既存在共有种又在物种组成中存在差异(于燕妹等, 2021)。目前已有研究对天坑森林物种多样性、功能多样性等方面进行了探索, 揭示了天坑森林的物种组成、多样性格局等(罗奕杏等, 2020; 黄林娟等, 2022)。对天坑森林养分化学计量的研究多集中在植物、土壤的C、N、P等养分特征上(陈柯豪, 2020; 黄贵等, 2024), 对天坑植物适应天坑环境的研究主要集中在功能性状方面(余林兰等, 2023)。而喀斯特地区土壤中含有较多的钙(Ca)、镁(Mg)元素, 天坑内外具有较强的环境异质性, 生境的差异也会影响植物的化学计量特征, 从小尺度生境了解植物C、N、P、K、Ca、Mg养分化学计量特征从而探索天坑植物环境适应机制的相关研究较少。本研究对大石围天坑群植物叶片C、N、P、K、Ca、Mg养分化学计量特征进行分析, 以揭示天坑植物养分含量与化学计量比的内在关系, 探索天坑植物生长的养分限制情况, 进一步了解天坑植物的养分利用状况与对恶劣环境的适应能力, 为天坑森林养分循环与群落构建机制研究提供基础数据。

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

1 材料和方法

1.1 研究区概况

大石围天坑群位于广西百色市乐业县中部(106.36°–106.83° E, 24.86°–24.94° N), 是世界第一大天坑群(冯慧喆, 2015)。群内天坑由流域面积达835.5 km^{2}的大型百郎地下河系统冲蚀发育而来, 为塌陷型天坑, 因天坑数量多、密度大, 天坑群又被称为“坍塌天坑博物馆” (李如友, 2009)。该地区属中亚热带季风气候, 年平均气温16.6 ℃, 年降水量1 400 mm, 雨热同季(黄保健等, 2004)。坑内土壤为中性或碱性的石灰土, 生长的植被主要为常绿阔叶林以及常绿落叶阔叶混交林, 常绿物种占大多数, 落叶物种相对较少(黄林娟等, 2021)。天坑群落物种组成中, 樟科、蔷薇科、荨麻科植物数量占优势, 优势物种有南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、板蓝(*Strobilanthes cusia*)、楼梯草(*Elatostema involucratum*)等(于燕妹等, 2021), 具有区系起源古老、生长环境多样等特点(苏仕林等, 2012)。

1.2 样品采集

天坑环境见图1, 以大石围天坑群内苏家、大曹、神木、白洞天坑与蓝靛瑶风水林为样地, 共设置14个样方, 样方面积为20 m × 20 m, 样方周围设置10–20 m的缓冲区。采用手持GPS记录样方的经纬度、坡度、坡向、海拔等指标(表1)。每个样方由4个10 m × 10 m的样格组成, 记录样方内木本植物的物种名、多度、胸径、冠幅和高度等; 在样格内随机选取5个1 m × 1 m的小样方, 记录草本植物物种名、多度、高度和盖度等。选取样方内成熟的优势木本、草本植物个体, 选择健康、完整的叶片进行植物叶片采集。采用梅花五点法, 采集样方内0–10 cm土壤样品约500 g放入自封袋中带回, 用天平称量其鲜质量并记录。本次共采集36科55属64种植物的样品141份, 物种数比较多的科是荨麻科(6种)、樟科(5种)、水龙骨科(5种)、五加科(4种)、爵床科(4种), 分别占总树种的9.38%、7.81%、7.81%、6.25%、6.25% (表2)。按生活型可划分为乔木(14种)、灌木(13种, 含攀援灌木、藤状灌木与木质藤本)与草本(37种, 含蕨类植物); 按发育系统可划分为双子叶植物(41种)、单子叶植物(8种)与蕨类植物(15种)。

1.3 实验方法

样品经烘干、粉碎、过筛后, 保存于密封袋中, 土壤样品在烘干后称量其干质量, 计算含水量。pH采用酸碱度计测定; C、N含量采用碳氮元素分析仪(Vario MICRO Cube, Elementar, Hanau, Germany)测定; 样品经硝酸-高氯酸消煮后, 用于P、K、Ca、Mg含量的测定。P含量采用钼锑抗比色法进行测定, K含量采用火焰光度法测定, Ca、Mg含量采用原子吸收分光光度法测定(鲍士旦, 2000)。

1.4 数据分析

使用Excel 2010、SPSS 27软件进行统计分析, 利用SPSS软件的Kolmogorov-Smirnov (简称K-S检验, 样品数>50)法进行正态检验, 若服从正态分布, 则样本总体特征采用算术平均数描述; 若不服从正态分布, 则样本总体特征采用几何平均数描述

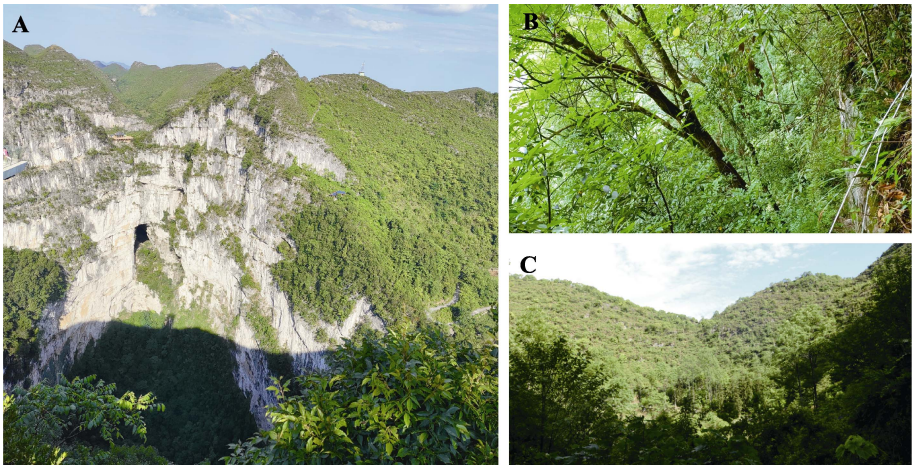


图1 广西大石围天坑环境图。**A,** 天坑整体环境。**B,** 坑内森林。**C,** 坑外森林。
Fig. 1 Environment of Tiankeng Complex of Dashiwei, Guangxi. **A,** Overall environment of the Tiankeng. **B,** Forest inside the Tiankeng. **C,** Forest outside the Tiankeng.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

表1 广西大石围天坑群研究样地概况
Table 1 Overview of the study sample plots in Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi

生境 Habitat	编号 No.	地点 Site	经度 Longitude (° E)	纬度 Latitude (° N)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	pH	土壤含水量 Soil water content (%)	土壤碳含量 Soil carbon content (g·kg^{-1})	土壤氮含量 Soil nitrogen content (g·kg^{-1})	土壤磷含量 Soil phosphorus content (g·kg^{-1})
坑内 Inside	P1	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106.47	24.81	1 216	26	7.090	61.240	352.700	23.633	1.001
	P2	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106.47	24.81	1 247	35	6.690	38.079	68.600	5.867	1.155
	P3	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106.47	24.81	1 280	40	6.700	26.369	70.200	5.900	1.130
	P4	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106.51	24.79	1 081	34	6.980	36.788	126.640	12.700	1.450
	P5	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106.51	24.79	1 078	31	6.625	40.564	84.225	9.400	1.980
坑外 Outside	P6	蓝靛瑶 Landianyao	106.45	24.80	1 389	46	6.705	36.448	119.800	12.400	0.700
	P7	蓝靛瑶 Landianyao	106.45	24.80	1 390	40	7.045	31.039	131.030	12.600	0.670
	P8	蓝靛瑶 Landianyao	106.45	24.80	1 382	42	6.570	35.471	88.500	8.800	0.420
	P9	蓝靛瑶 Landianyao	106.45	24.80	1 391	41	6.930	32.343	130.650	13.200	0.650
	P10	苏家天坑 Sujia Tiankeng	106.46	24.81	1 322	31	6.870	42.576	209.675	17.450	0.630
	P11	苏家天坑 Sujia Tiankeng	106.46	24.81	1 321	32	6.850	40.255	256.600	21.900	0.595
	P12	苏家天坑 Sujia Tiankeng	106.46	24.80	1 366	22	6.925	39.868	125.175	12.350	0.580
	P13	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106.47	24.81	1 309	35	6.955	29.458	68.300	9.267	1.218
	P14	白洞天坑 Baidong Tiankeng	106.47	24.80	1 182	33	7.095	22.581	38.200	10.200	0.778

(吴鹏等, 2020)。在数据满足正态分布和方差齐性的基础上, 采用单因素方差分析比较植物叶片养分含量及其计量比的差异显著性, 采用最小显著差异(LSD)法进行多重比较, 若数据不满足方差齐性, 则采用非参数检验。然后对叶片养分含量与化学计量比进行Spearman相关性分析。运用多因素方差分析比较生境、生活型、系统发育及其交互作用对植物叶片化学计量的影响。采用Canoco 5软件对叶片养分含量、化学计量比与环境因子的关系进行冗余分析(RDA)并制图。

2 结果和分析

2.1 植物叶片营养元素含量与化学计量比统计特征

2.1.1 植物叶片营养元素含量统计特征

天坑群植物叶片C、N、P、K、Ca、Mg含量统计特征见图2。叶片K含量的变化范围为2.89–50.44 g·kg^{-1}, 算术平均值为18.12 g·kg^{-1}; 叶片C、N、P、Ca、Mg含量的变化范围分别为279.30–603.93、7.00–69.10、0.57–6.38、1.92–35.50、0.37–20.20 g·kg^{-1}, 几何平均值分别为425.43、21.74、1.42、16.02、3.90 g·kg^{-1}。C、N、P、K、Ca、Mg含量的变异系数分别为12.89%、45.33%、55.10%、41.43%、49.80%和70.91%, 均为中度变异, C含量的变异系数最小, Mg含量变异系数最大。

2.1.2 植物叶片化学计量比统计特征

如图3所示, N:P的变化范围为4.07–44.71, 算术平均值为16.65; 叶片C:N、C:P、C:K、N:K、P:K变化范围分别为6.58–74.86、65.43–724.58、8.25–172.37、0.34–5.74、0.03–0.38, 几何平均值分别为19.57、300.32、25.73、1.32、0.086。C:N、C:P、C:K、N:P、N:K、P:K的变异系数分别为55.16%、41.78%、66.13%、40.24%、55.28%和61.32%, 均为中度变异, N:P变异系数最小, C:K变异系数最大。

2.2 不同类型植物叶片营养元素含量与化学计量比

2.2.1 不同位置植物叶片营养元素化学计量特征

由表3可知, 从养分含量来看, 不同位置植物叶片除Ca、Mg含量外, 其余元素含量均有显著差异, 其中C含量坑外显著高于坑内; N、P和K含量则是坑

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

表2 广西大石围天坑群采集植物目录
Table 2 List of collected plants in Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi

序号 Number	植物种类 Plant species	科名 Family	生活型 Life form	系统发育 Phylogensis	生境 Habitat
1	白楠 *Phoebe neurantha*	樟科 Lauraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
2	粗柄槭 *Acer tonkinense*	无患子科 Sapindaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
3	粗叶榕 *Ficus hirta*	桑科 Moraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
4	粉叶润楠 *Machilus glaucifolia*	樟科 Lauraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
5	构 *Broussonetia papyrifera*	桑科 Moraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
6	华润楠 *Machilus chinensis*	樟科 Lauraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
7	近轮叶木姜子 *Litsea elongata* var. *subverticillata*	樟科 Lauraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
8	南酸枣 *Choerospondias axillaris*	漆树科 Anacardiaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑外 Outside
9	绒毛山胡椒 *Lindera nacusua*	樟科 Lauraceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
10	香木莲 *Manglietia aromatica*	木兰科 Magnoliaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
11	云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*	桦木科 Betulaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
12	掌叶木 *Handeliodendron bodinieri*	无患子科 Sapindaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内、坑外 Inside, outside
13	中华野独活 *Miliusa sinensis*	番荔枝科 Annonaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
14	紫弹树 *Celtis biondii*	大麻科 Cannabaceae	乔木 Tree	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
15	柏拉木 *Blastus cochinchinensis*	野牡丹科 Melastomataceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
16	常春藤 *Hedera nepalensis* var. *sinensis*	五加科 Araliaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内、坑外 Inside, outside
17	粗叶悬钩子 *Rubus alceifolius*	蔷薇科 Rosaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑外 Outside
18	滇鼠刺 *Itea yunnanensis*	鼠刺科 Iteaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑外 Outside
19	短序鹅掌柴 *Heptapleurum bodinieri*	五加科 Araliaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
20	贵州鹅掌柴 *Heptapleurum guizhouense*	五加科 Araliaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
21	黑龙骨 *Periploca forrestii*	夹竹桃科 Apocynaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内、坑外 Inside, outside
22	假通草 *Brassaiopsis ciliata*	五加科 Araliaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
23	伞房荚蒾 *Viburnum corymbiflorum*	五福花科 Adoxaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
24	喜花草 *Eranthemum pulchellum*	爵床科 Acanthaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
25	苎麻 *Boehmeria nivea*	荨麻科 Urticaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
26	清风藤 *Sabia japonica*	清风藤科 Sabiaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
27	崖爬藤 *Tetrastigma obtectum*	葡萄科 Vitaceae	灌木 Shrub	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内、坑外 Inside, outside
28	板蓝 *Strobilanthes cusia*	爵床科 Acanthaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
29	赤车 *Pellionia radicans*	荨麻科 Urticaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

表2 (续) **Table 2** (Continued)

序号 Number	植物种类 Plant species	科名 Family	生活型 Life form	系统发育 Phylogensis	生境 Habitat
30	短叶赤车 *Pellionia brevifolia*	荨麻科 Urticaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
36	冷水花 *Pilea notata*	荨麻科 Urticaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
37	楼梯草 *Elatostema involucratum*	荨麻科 Urticaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
38	庐山楼梯草 *Elatostema stewardii*	荨麻科 Urticaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
39	球花马蓝 *Strobilanthes dimorphotricha*	爵床科 Acanthaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
40	天胡荽金腰 *Chrysosplenium hydrocotylifolium*	虎耳草科 Saxifragaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
41	野靛棵 *Justicia patentiflora*	爵床科 Acanthaceae	草本 Herb	双子叶植物 Dicotyledonae	坑内 Inside
42	篌竹 *Phyllostachys nidularia*	禾本科 Gramineae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑内 Inside
43	芒 *Miscanthus sinensis*	禾本科 Gramineae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑外 Outside
44	奇异南星 *Arisaema decipiens*	天南星科 Araceae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑内 Inside
45	十字薹草 *Carex cruciata*	莎草科 Cyperaceae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑外 Outside
46	石山棕 *Guihaia argyrata*	棕榈科 Arecaceae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑外 Outside
47	万寿竹 *Disporum cantoniense*	秋水仙科 Colchicaceae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑外 Outside
48	显子草 *Phaenosperma globosum*	禾本科 Gramineae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑外 Outside
49	小果野蕉 *Musa acuminata*	芭蕉科 Musaceae	草本 Herb	单子叶植物 Monocotyledonae	坑内 Inside
50	半边旗 *Pteris semipinnata*	凤尾蕨科 Pteridaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑外 Outside
51	抱石莲 *Lemmaphyllum drymoglossoides*	水龙骨科 Polypodiaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内、坑外 Inside, outside
52	变异鳞毛蕨 *Dryopteris varia*	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑外 Outside
53	大平鳞毛蕨 *Dryopteris bodinieri*	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑外 Outside
54	盾蕨 *Lepisorus ovatus*	水龙骨科 Polypodiaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside
55	光石韦 *Pyrrosia calvata*	水龙骨科 Polypodiaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内、坑外 Inside, outside
56	红色新月蕨 *Pronephrium lakhimpurense*	金星蕨科 Thelypteridaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内、坑外 Inside, outside
57	华南毛蕨 *Cyclosorus parasiticus*	金星蕨科 Thelypteridaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside
58	江南星蕨 *Lepisorus fortunei*	水龙骨科 Polypodiaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内、坑外 Inside, outside
59	介蕨 *Deparia boryana*	蹄盖蕨科 Athyriaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside
60	里白 *Diplopterygium glaucum*	里白科 Gleicheniaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑外 Outside
61	肾蕨 *Nephrolepis cordifolia*	肾蕨科 Nephrolepidaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑外 Outside
62	狭翅巢蕨 *Asplenium antrophyoides*	铁角蕨科 Aspleniaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside
63	狭翅铁角蕨 *Asplenium wrightii*	铁角蕨科 Aspleniaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside
64	友水龙骨 *Goniophlebium amoenum*	水龙骨科 Polypodiaceae	草本 Herb	蕨类植物 Pteridopsida	坑内 Inside

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

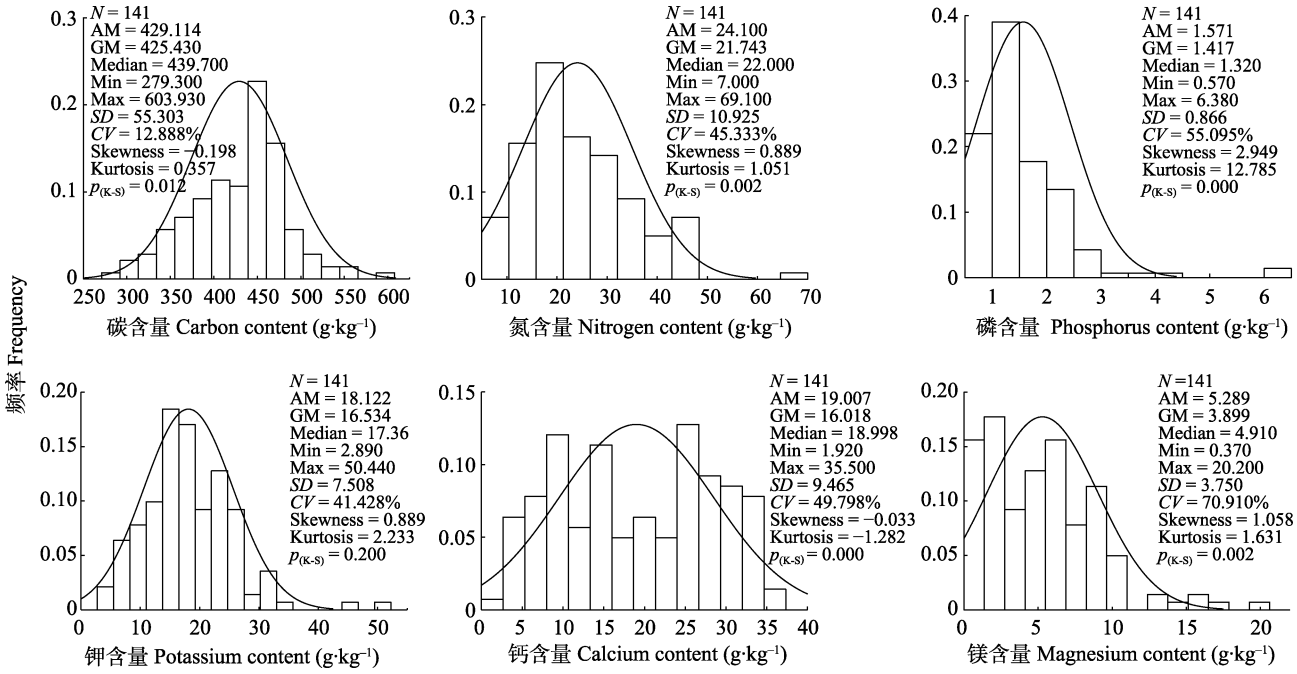


图2 广西大石围天坑群植物叶片养分含量频率分布图。AM, 算术平均数; *CV*, 变异系数, *CV* ≤ 10%为弱变异性, 10% < *CV* < 100%为中等变异性, *CV* ≥ 100%为强变异性; GM, 几何平均数; Max, 最大值; Median, 中位数; Min, 最小值; *N*, 样本量; $p_{(K\text{-}S)}$, K-S检验; Kurtosis, 峰度; *SD*, 标准差; Skewness, 偏度。

Fig. 2 Frequency distribution of nutrient content of plant leaves in the Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi, China. AM, arithmetic mean; *CV*, coefficient of variation, *CV* ≤ 10% for weak variability, 10% < *CV* < 100% for moderate variability, and *CV* ≥ 100% for strong variability; GM, geometric mean; Max, maximum; Min, minimum; *N*, sample size; $p_{(K\text{-}S)}$, K-S test; *SD*, standard deviation.

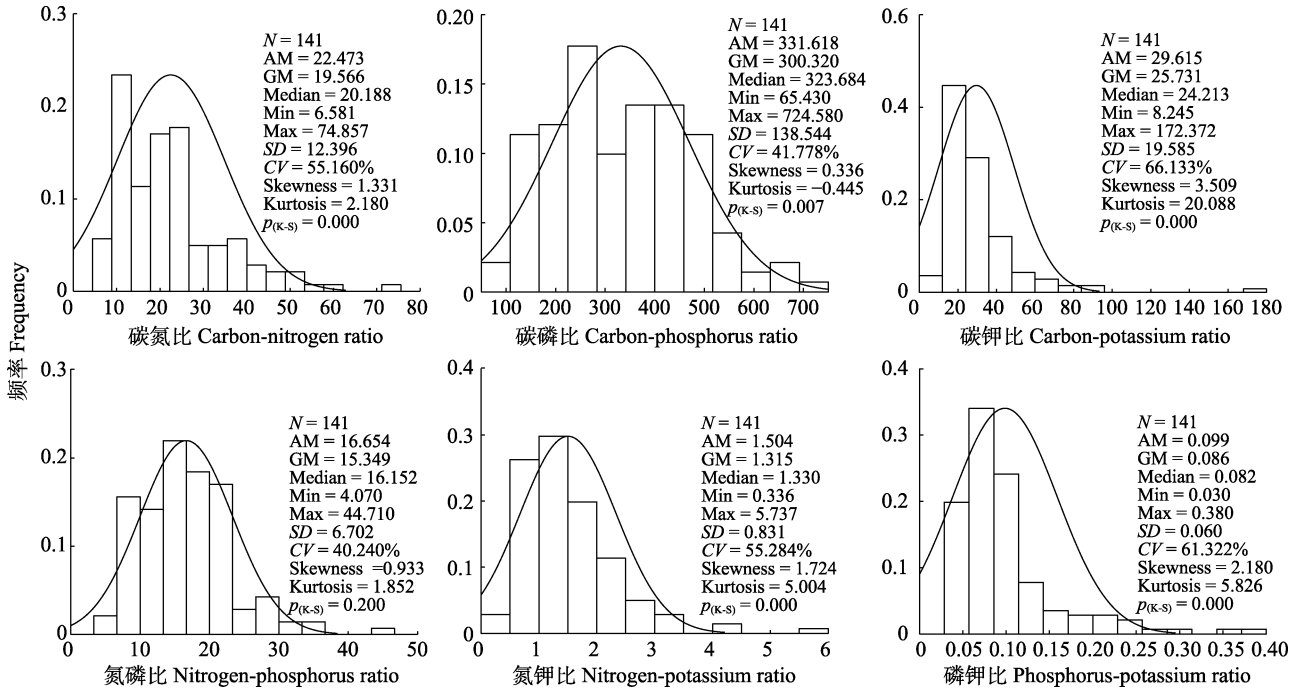


图3 广西大石围天坑群植物叶片养分元素化学计量比频率分布图。AM, 算术平均数; *CV*, 变异系数, *CV* ≤ 10%为弱变异性, 10% < *CV* < 100%为中等变异性, *CV* ≥ 100%为强变异性; GM, 几何平均数; Max, 最大值; Median, 中位数; Min, 最小值; *N*, 样本量; $p_{(K\text{-}S)}$, K-S检验; Kurtosis, 峰度; *SD*, 标准差; Skewness, 偏度。

Fig. 3 Frequency distribution of stoichiometric ratios of nutrient elements in the leaves of plants in the Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi. AM, arithmetic mean; *CV*, coefficient of variation, *CV* ≤ 10% for weak variability, 10% < *CV* < 100% for moderate variability, and *CV* ≥ 100% for strong variability; GM, geometric mean; Max, maximum; Min, minimum; *N*, sample size; $p_{(K\text{-}S)}$, K-S test; *SD*, standard deviation.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

内显著大于坑外。从养分化学计量比来看，不同位置植物叶片养分计量比除P:K外均存在显著差异，其中坑外C:N、C:P、C:K显著高于坑内；N:P、N:K则是坑内显著大于坑外。

2.2.2 不同生活型植物叶片化学计量特征

如表4所示，不同生活型的植物叶片的C、K、Mg含量存在显著差异。草本N、K、Ca、Mg含量均高于木本植物，其余则相反；常绿与落叶树种间仅Mg含量存在显著差异，落叶树种C、Ca、Mg含量低于常绿树种，N、P、K含量高于常绿树种。

不同生活型的植物叶片化学计量比在C:K、N:P、P:K间存在显著差异，木本植物C:N、C:P、C:K、N:K、P:K高于草本植物，仅N:P低于草本植物；落叶树种与常绿树种在N:P、P:K间存在显著差异，落叶树种C:P、C:K、N:P、N:K皆高于常绿树种，C:N、P:K低于常绿树种。

2.2.3 不同发育系统植物叶片化学计量特征

如表5所示，不同系统发育植物叶片养分含量除C、K外其余含量均有显著差异。N、P含量呈双子叶植物>单子叶植物>蕨类植物，双子叶植物N含量显著高于单子叶与蕨类植物，蕨类植物P含量显著低于单、双子叶植物; Ca含量呈双子叶植物>蕨类植物>单子叶植物，双子叶植物Ca含量显著高于单子叶与蕨类植物；Mg含量呈蕨类植物>双子叶植物

表3 广西大石围天坑群不同位置植物叶片养分特征比较(平均值±标准差)
Table 3 Comparison of plant leaf nutrients characteristics in different locations of Guangxi Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi (mean ± *SD*)

位置 Position (*n*)	LCC (g·kg^{-1})	LNC (g·kg^{-1})	LPC (g·kg^{-1})	LKC (g·kg^{-1})	LCaC (g·kg^{-1})	LMgC (g·kg^{-1})
坑内 Inside the Tiankeng (89)	419.303 ± 69.705^{b}	28.790 ± 10.728^{a}	1.845 ± 0.974^{a}	19.476 ± 8.211^{a}	20.006 ± 9.755^{a}	5.673 ± 4.380^{a}
坑外 Outside the Tiankeng (52)	445.907 ± 30.621^{a}	16.073 ± 4.999^{b}	1.104 ± 0.262^{b}	15.806 ± 5.451^{b}	17.297 ± 8.775^{a}	4.632 ± 2.195^{a}
p	0.006	0.000	0.000	0.010	0.096	0.378
位置 Position (*n*)	C:N	C:P	C:K	N:P	N:K	P:K
坑内 Inside the Tiankeng (89)	18.470 ± 10.129^{b}	294.927 ± 129.124^{b}	28.327 ± 22.515^{b}	17.829 ± 6.978^{a}	1.656 ± 0.893^{a}	0.101 ± 0.060^{a}
坑外 Outside the Tiankeng (52)	29.326 ± 12.998^{a}	394.417 ± 132.481^{a}	31.819 ± 13.053^{a}	14.643 ± 5.722^{b}	1.244 ± 0.642^{b}	0.094 ± 0.061^{a}
p	0.000	0.000	0.000	0.010	0.002	0.293

C:N, 碳氮比; C:K, 碳钾比; C:P, 碳磷比; LCaC, 叶片钙含量; LCC, 叶片碳含量; LKC, 叶片钾含量; LMgC, 叶片镁含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; *n*, 样品数量; N:K, 氮钾比; N:P, 氮磷比; P:K, 磷钾比。同一列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
C:N, carbon-nitrogen ratio; C:K, carbon-potassium ratio; C:P carbon-phosphorus ratio; LCaC, leaf calcium content; LCC, leaf carbon content; LKC, leaf potassium content; LMgC, leaf magnesium content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; *n*, number of samples; N:K, nitrogen-potassium ratio; N:P, nitrogen-phosphorus ratio; P:K, phosphorus-potassium ratio. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($p < 0.05$).

表4 广西大石围天坑群不同生活型植物叶片养分特征比较(平均值±标准差)
Table 4 Comparison of leaf nutrients characteristics in different plant life forms in the Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi (mean ± *SD*)

生活型 Life form (*n*)	LCC (g·kg^{-1})	LNC (g·kg^{-1})	LPC (g·kg^{-1})	LKC (g·kg^{-1})	LCaC (g·kg^{-1})	LMgC (g·kg^{-1})
木本 Woody (53)	449.043 ± 54.227^{a}	22.947 ± 9.998^{a}	1.789 ± 1.241^{a}	16.736 ± 7.847^{b}	18.141 ± 10.305^{a}	2.881 ± 2.565^{b}
草本 Herbaceous (88)	417.112 ± 52.692^{b}	24.795 ± 11.447^{a}	1.440 ± 0.489^{a}	18.957 ± 7.213^{a}	19.528 ± 8.942^{a}	6.739 ± 3.611^{a}
p	0.004	0.203	0.210	0.018	0.194	0.000
落叶树 Deciduous tree (17)	445.712 ± 59.475^{A}	23.708 ± 8.806^{A}	1.924 ± 1.611^{A}	18.760 ± 10.537^{A}	16.475 ± 8.698^{A}	1.938 ± 1.656^{B}
常绿树 Evergreen tree (36)	450.616 ± 52.382^{A}	22.587 ± 10.613^{A}	1.725 ± 1.044^{A}	15.781 ± 6.149^{A}	18.928 ± 11.009^{A}	3.336 ± 2.808^{A}
p	0.122	0.801	0.107	0.101	0.425	0.039
生活型 Life forms (*n*)	C:N	C:P	C:K	N:P	N:K	P:K
木本 Woody (53)	22.775 ± 9.297^{a}	342.561 ± 170.240^{a}	35.824 ± 25.961^{a}	15.681 ± 7.570^{b}	1.631 ± 0.956^{a}	0.123 ± 0.078^{a}
草本 Herbaceous (88)	22.291 ± 13.983^{a}	325.028 ± 115.967^{a}	25.875 ± 13.295^{b}	17.240 ± 6.090^{a}	1.427 ± 0.741^{a}	0.084 ± 0.041^{b}
p	0.073	0.438	0.023	0.009	0.204	0.002
落叶树 Deciduous tree (17)	21.610 ± 11.052^{A}	393.173 ± 177.754^{A}	38.795 ± 39.280^{A}	19.390 ± 7.614^{A}	1.766 ± 1.233^{A}	0.099 ± 0.079^{B}
常绿树 Evergreen tree (36)	23.325 ± 8.462^{A}	318.661 ± 163.654^{A}	34.421 ± 17.021^{A}	13.930 ± 6.987^{B}	1.568 ± 0.806^{A}	0.134 ± 0.077^{A}
p	0.492	0.265	0.226	0.000	0.665	0.015

C:N, 碳氮比; C:K, 碳钾比; C:P, 碳磷比; LCaC, 叶片钙含量; LCC, 叶片碳含量; LKC, 叶片钾含量; LMgC, 叶片镁含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; *n*, 样品数量; N:K, 氮钾比; N:P, 氮磷比; P:K, 磷钾比。同一列不同小写/大写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
C:N, carbon-nitrogen ratio; C:K, carbon-potassium ratio; C:P carbon-phosphorus ratio; LCaC, leaf calcium content; LCC, leaf carbon content; LKC, leaf potassium content; LMgC, leaf magnesium content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; *n*, number of samples; N:K, nitrogen-potassium ratio; N:P, nitrogen-phosphorus ratio; P:K, phosphorus-potassium ratio. Different lowercase/uppercase letters in the same column indicate significant differences ($p < 0.05$).

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

>单子叶植物，单子叶植物Mg含量显著低于蕨类植物。

不同系统发育植物叶片化学计量比除C:K、N:P外其余皆有显著差异。C:N、C:P皆呈蕨类植物>单子叶植物>双子叶植物, N:K、P:K呈双子叶植物>单子叶植物>蕨类植物；双子叶植物C:N显著低于单子叶、蕨类植物, C:P显著低于蕨类植物, N:K显著高于单子叶与蕨类植物；蕨类植物P:K显著低于单、双子叶植物。

2.3 植物叶片养分含量与化学计量比关系

如图4所示，天坑群植物叶片养分各指标之间存在一定的相关性。C含量除与P:K无显著相关关系外，与N含量、P含量、K含量、Ca含量、Mg含量、N:P、N:K存在显著的负相关关系，与C:N、C:P、C:K

表5 广西大石围天坑群不同系统发育植物叶片养分比较(平均值±标准差)
Table 5 Comparison of leaf nutrients from different phylogenetic groups in the Dashiwei tiankeng complex, Guangxi (mean ± *SD*)

系统发育 Phylogeny (*n*)	LCC (g·kg^{-1})	LNC (g·kg^{-1})	LPC (g·kg^{-1})	LKC (g·kg^{-1})	LCaC (g·kg^{-1})	LMgC (g·kg^{-1})
双子叶植物 Dicotyledonae (92)	420.892 ± 62.289^{a}	27.219 ± 10.759^{a}	1.753 ± 0.986^{a}	18.213 ± 7.498^{a}	21.533 ± 9.578^{a}	5.424 ± 4.357^{ab}
单子叶植物 Monocotyledonae (17)	447.453 ± 27.155^{a}	18.806 ± 7.971^{b}	1.388 ± 0.446^{a}	16.737 ± 9.672^{a}	13.561 ± 7.055^{b}	3.332 ± 1.806^{b}
蕨类植物 Pteridopsida (32)	443.012 ± 38.182^{a}	17.945 ± 9.116^{b}	1.147 ± 0.353^{b}	18.597 ± 6.318^{a}	14.637 ± 7.393^{b}	5.940 ± 1.874^{a}
p	0.052	0.000	0.000	0.313	0.000	0.029
系统发育 Phylogeny (*n*)	C:N	C:P	C:K	N:P	N:K	P:K
双子叶植物 Dicotyledonae (92)	18.502 ± 9.192^{b}	300.786 ± 148.059^{b}	30.136 ± 22.621^{a}	17.547 ± 7.073^{a}	1.697 ± 0.834^{a}	0.111 ± 0.068^{a}
单子叶植物 Monocotyledonae (17)	28.048 ± 12.069^{a}	348.927 ± 96.371^{ab}	33.051 ± 15.930^{a}	13.862 ± 4.745^{a}	1.352 ± 0.894^{b}	0.095 ± 0.037^{a}
蕨类植物 Pteridopsida (32)	30.928 ± 15.269^{a}	411.067 ± 89.665^{a}	26.290 ± 8.969^{a}	15.569 ± 6.041^{a}	1.028 ± 0.557^{b}	0.066 ± 0.024^{b}
p	0.000	0.000	0.135	0.087	0.000	0.000

C:N, 碳氮比; C:K, 碳钾比; C:P, 碳磷比; LCaC, 叶片钙含量; LCC, 叶片碳含量; LKC, 叶片钾含量; LMgC, 叶片镁含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; *n*, 样品数量; N:K, 氮钾比; N:P, 氮磷比; P:K, 磷钾比。同一列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
C:N, carbon-nitrogen ratio; C:K, carbon-potassium ratio; C:P, carbon-phosphorus ratio; LCaC, leaf calcium content; LCC, leaf carbon content; LKC, leaf potassium content; LMgC, leaf magnesium content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; *n*, number of samples; N:K, nitrogen-potassium ratio; N:P, nitrogen-phosphorus ratio; P:K, phosphorus-potassium ratio. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

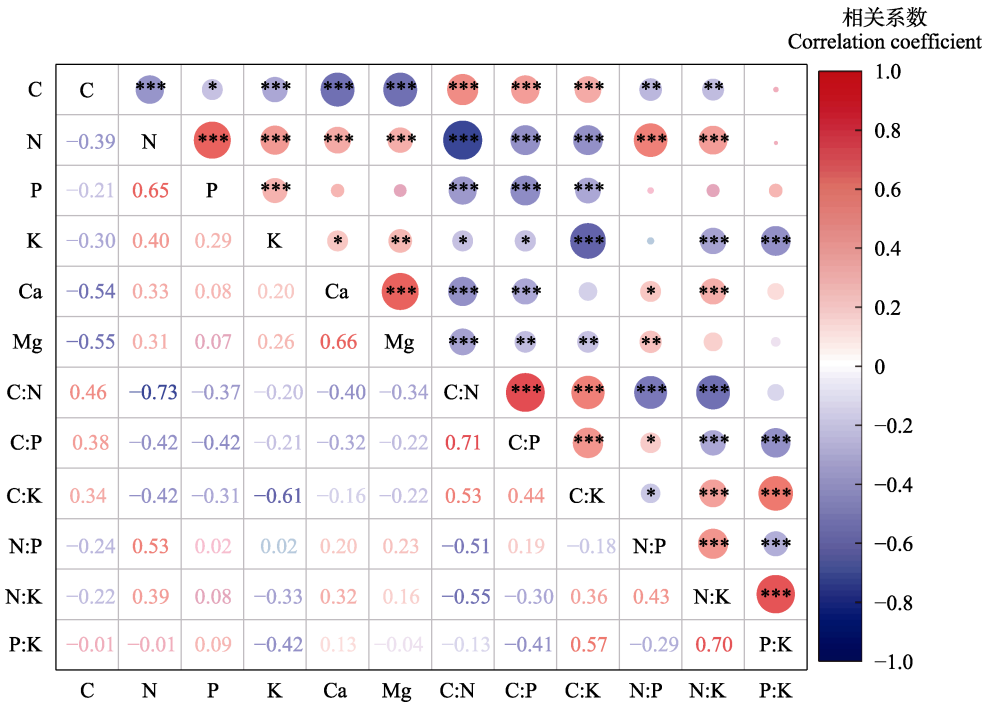


图4 广西大石围天坑群植物叶片营养元素含量与化学计量比Spearman相关性。C, 碳含量; Ca, 钙含量; K, 钾含量; Mg, 镁含量; N, 氮含量; P, 磷含量。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$。
Fig. 4 Spearman correlation between nutrient elements content and stoichiometry in plant leaves in the Dashiwei Tiankeng Complex in Guangxi. C, carbon content; Ca, calcium content; K, potassium content; Mg, magnesium content; N, nitrogen content; P, phosphorus content. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

存在显著的正相关关系, 表明随着C含量的增加, 叶片C:N、C:P、C:K也不断增加; 随着C含量的增加, N:P、N:K、N、K、Mg、P、Ca含量反而减少; N含量与P:K无显著相关关系, 与其余养分含量和计量比均表现显著相关关系; P含量与K含量存在显著正相关关系, 与C:N、C:P、C:K存在显著负相关关系; 除N:P外, K含量与其他元素含量或化学计量均存在显著相关关系; Ca含量与Mg含量、C:N、C:P、N:K、N:P显著相关; Mg含量与C:N、C:P、C:K、N:P显著相关; 除C:N与P:K无显著相关关系外, 其他各化学计量比间均显著相关。

2.4 植物叶片养分化学计量影响因素

2.4.1 天坑植物叶片化学计量特征变异来源分析

如表6所示, 利用多因素方差分析方法分析了生境(坑内、坑外)、生活型(乔木、灌木、草本)、系统发育(单子叶植物、双子叶植物、蕨类植物) 3个因子对天坑植物叶片养分含量及计量比的影响, 结果显示: 3个因子对植物化学计量特征具有显著影响, 各因子的单独影响要高于因子间交互作用。生境对N、P、K含量与C:N、C:P的影响显著; 生活型除对P、C:P、N:K无显著影响外, 对其他元素含量及计量比均具有显著影响; 系统发育对C含量、N含量、Ca含量、Mg含量、C:N、C:P、N:K具有显著影响; 生境与生活型的交互作用对Ca含量、C:N、C:P、N:K、P:K影响显著; 生活型与系统发育的交互作用对Ca含量、Mg含量影响显著。

2.4.2 环境因子对植物叶片养分化学计量影响

由RDA结果(图5)可知, 第一轴和第二轴的解释率分别为39.41%和31.73%, 累计解释率71.14%。土壤C:N解释率为28.8%, 是对植物叶片养分解释率最高的环境因子, 海拔解释了0.7%, 对叶片养分解释率最低(表7)。土壤C:N、N:P、P含量与植物叶片养分化学计量有密切关联, 叶片养分更多的是受土壤因子的影响。

3 讨论

3.1 叶片营养元素组成特征

C作为构成植物骨架的基本元素, 能反映植物吸收营养后同化C的能力与营养利用效率。广西大石围天坑群植物叶片平均C含量(429.11g·kg^{-1})低于茂兰喀斯特地区(448.23 g·kg^{-1}) (吴鹏等, 2020)、黔中喀斯特地区(515.64 g·kg^{-1}) (皮发剑等, 2016)和桂林喀斯特区(456.19 g·kg^{-1}) (杨慧等, 2015), 略低于中国陆生141种高等植物叶片平均C含量(436.3 g·kg^{-1}) (郑帷婕等, 2007), 表明相较于其他地区, 大石围天坑群植物的固C效率较低。N、P是森林生态系统主要的限制性元素, 与植物生长速率密切相关。研究区内的叶片平均N含量(24.10 g·kg^{-1})高于全国陆地植物(20.20 g·kg^{-1})与全球陆地植物(20.60 g·kg^{-1}) (Elser et al., 2000; Han et al., 2005)。植物叶片

表6 生境、生活型、系统发育对广西大石围天坑群植物叶片养分特征影响
Table 6 Effect of habitat, life forms and phylogeny on leaf nutrient characteristics of plants in the Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi

化学计量 Stoichiometry	生境 Habitat	生活型 Life form	系统发育 Phylogeny	生境×生活型 Habitat × life form	生境×系统发育 Habitat × phylogeny	生活型×系统发育 Life form × phylogeny	生境×生活型×系统发育 Habitat × life form × phylogeny
C	0.464	4.466*	3.551*	2.754	2.169	2.834	1.493
N	15.703**	4.166*	6.282*	1.055	0.671	1.626	0.983
P	12.155**	0.294	1.066	1.391	0.080	0.362	0.721
K	12.776**	4.375*	0.273	2.359	1.260	0.762	0.463
Ca	0.005	10.085**	9.395**	5.355*	0.572	3.231*	0.600
Mg	0.479	17.443**	6.517*	2.760	1.221	4.583*	0.736
C:N	5.357*	4.880*	10.842**	3.219*	0.546	2.917	0.418
C:P	6.408*	2.396	3.882*	10.002**	0.472	1.736	0.613
C:K	1.411	5.779*	1.497	2.478	0.439	0.678	0.073
N:P	0.308	5.095*	2.174	1.056	0.522	0.082	0.047
N:K	0.130	1.216	3.737*	4.256*	2.061	1.037	0.027
P:K	0.205	6.414*	1.681	4.517*	0.644	1.138	0.031

C, 碳含量; Ca, 钙含量; K, 钾含量; Mg, 镁含量; N, 氮含量; P, 磷含量。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$。
C, carbon content; Ca, calcium content; K, potassium content; Mg, magnesium content; N, nitrogen content; P, phosphorus content. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

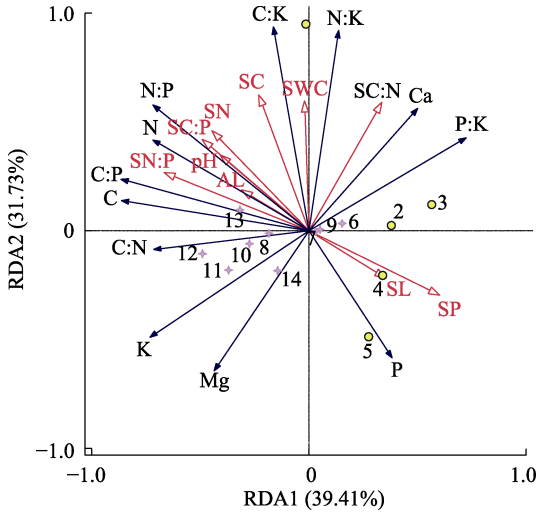


图5 广西大石围天坑群植物叶片养分与环境因子冗余分析(RDA)。AL, 海拔; C, 叶片碳含量; Ca, 叶片钙含量; K, 叶片钾含量; Mg, 叶片镁含量; N, 叶片氮含量; P, 叶片磷含量; pH, 土壤酸碱度; SC, 土壤碳含量; SC:N, 土壤碳氮比; SC:P, 土壤碳磷比; SL, 坡度; SN, 土壤氮含量; SN:P, 土壤氮磷比; SP, 土壤磷含量; SWC, 土壤含水量。序号1–5为天坑坑内样地, 6–14为坑外样地。

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of plant leaf nutrients and environmental factors in Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi. AL, altitude; C, leaf carbon content; Ca, leaf calcium content; K, leaf potassium content; Mg, leaf magnesium content; N, leaf nitrogen content; P, leaf phosphorus content; pH, soil pH; SC, soil carbon content; SC:N, soil carbon-nitrogen ratio; SC:P, soil carbon-phosphorus ratio; SL, slope; SN, soil nitrogen content; SN:P, soil nitrogen-phosphorus ratio; SP, soil phosphorus content; SWC, soil water content. Serial numbers 1–5 are the sample plots inside the Tiankeng, and 6–14 are the sample plots outside the Tiankeng.

N含量受土壤N含量影响(张慧文等, 2010), 天坑群植物叶片N含量高, 可能与该区域土壤N含量较高(12.55 g·kg^{-1})有关。P含量平均值为1.57 g·kg^{-1}, 接近茂兰喀斯特区植物叶片P含量平均值(1.49 g·kg^{-1}) (吴鹏等, 2020), 但要低于全球植物叶片P含量平均值(1.77 g·kg^{-1}) (Reich & Oleksyn, 2004), 验证了低纬度地区植物生长易受P的限制(Aerts & Chapin III, 1999)。K在各种化学过程中具有重要作用, K^+是植物体内含量最为丰富的阳离子。研究区域的K平均含量为18.12 g·kg^{-1}, 高于滇池流域富磷区K含量(10.54 g·kg^{-1}) (阎凯等, 2011)以及贵州雷公山自然保护区植物叶片K含量平均值(11.03 g·kg^{-1}) (罗绪强等, 2019)。这与喀斯特地区生境恶劣, 土层浅, 涵养水分、养分能力差, 使得植物会选择性地吸收、富集更多的K以提高自身抵抗性来适应喀斯特的特殊生境有关(阎凯等, 2011)。植物叶片Ca含量平均值为19.01 g·kg^{-1}, 高于全国Ca含量平均值(8.81 g·kg^{-1}) (Han et al., 2005)。喀斯特地区植物叶片Ca含量普遍高于全国, 这与喀斯特植物多为专性钙土植物和喜钙植物有关(屠玉麟和杨军, 1995)。植物叶片Mg含量平均值为5.29 g·kg^{-1}, 接近茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片Mg含量平均值(4.78 g·kg^{-1}) (罗绪强等, 2014)。研究中植物叶片C含量变异系数为12.89%, 变异程度最小, 表明植物叶片C含量相对稳定, 植物的固C能力受生境影响较弱。由于天坑森林内外生境的异质性, 植物对N、P等养分的利用效率不同, 使得元素含量的变异性也较大。植物叶片Mg含量变异系数最大, 与云南建水喀斯特植物叶片(敬洪霞等, 2020)研究结果一致, 可能原因是不同植物对Mg的吸收不同导致的, 且与大量元素相比, 微量元素含量在植物中的变异较大(White et al., 2018)。

表7 广西大石围天坑群环境因子对植物叶片养分的解释率

Table 7 Explanatory rate of environmental factors on plant leaf nutrients in Dashiwei Tiankeng Complex, Guangxi

环境因子 Environmental factor	贡献率 Contribution rate (%)	*F*	*p*
土壤C:N Soil C:N	28.8	5.0	0.004
土壤N:P Soil N:P	24.5	3.2	0.036
土壤P含量 Soil P content	19.3	5.0	0.002
土壤C含量 Soil C content	10.0	1.9	0.164
土壤C:P Soil C:P	6.0	1.7	0.198
坡度 Slope	4.5	1.3	0.278
土壤N含量 Soil N content	3.8	1.1	0.348
土壤含水量 Soil water content	1.5	0.4	0.678
土pH Soil pH	1.0	0.2	0.848
海拔 Altitude	0.7	0.1	0.918

C, 碳; N, 氮; P, 磷。
C, carbon; N, nitrogen; P, phosphorus.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

植物叶片的C:N、C:P是反映植物生长的生理指标，与N、P养分利用效率有关(Niklas & Cobb, 2005)。本研究中，植物叶片C:N (22.47)、C:P (311.62)低于茂兰、黔中、桂林喀斯特区的研究结果表明即使在相同的地貌特征下，小生境的多样性与植物对N、P养分利用效率差异也会使得C:N、C:P存在较大的变异(任书杰等, 2007)。植物N:P可以在群落水平上预测养分限制，当N:P > 16时为P限制，当14 < N:P < 16时，受N、P同时限制，当 N:P < 14时受N限制(Koerselman & Meuleman, 1996)。天坑植物叶片N:P均值为16.65，表明大石围天坑群植物生长总体受P限制；坑内N:P均值为17.83，坑外为14.64，表明天坑群坑内植物生长受P限制，坑外植物受N、P同时限制。依据Venterink等(2003)提出的N:K和K:P的阈值范围：当N:K > 2.1时为K限制, N:K < 2.1时为N限制; K:P > 3.4时为P限制，当K:P < 3.4时为K限制。大石围天坑群植物叶片N:K平均值为1.50，K:P平均值为10.10，表明天坑植物的生长未受K限制，这与小南海天坑群研究(胡义等, 2021)相同；研究区坑内外N:K平均值为1.66、1.24, K:P平均值为9.90、10.64，表明天坑坑内与坑外生境受K限制情况与天坑整体特征一致。

叶片C含量与N、P含量之间一般呈负相关关系，这是植物化学计量的普遍特征。本研究发现植物叶片C含量与K、Ca、Mg含量负相关，桂林喀斯特石山50种常见植物叶片中也发现植物叶片C含量与K、Ca含量显著负相关(周俊妞等，2020)，这可能是植物叶片营养元素适应喀斯特环境的一个表现。研究区叶片N、P、K含量极显著正相关，这与黔中喀斯特地区研究结果(皮发剑等, 2016)一致，表明植物叶片对N、P、K的吸收具有一定的比例与协调关系，3种元素任意一种缺乏都会对植物生长发育造成一定影响。植物叶片Ca含量和Mg含量极显著正相关，说明两者之间具有协同作用，且两者在维持叶片细胞壁化学稳定性方面起着至关重要的作用(Neugebauer et al., 2018)。叶片Ca含量与C:N、C:P显著负相关，可能因为Ca是植物重要的信号调节因子，对植物C、N等元素具有一定影响(魏亚伟等, 2021)。大石围天坑群植物叶片C:N与C:P极显著正相关，C:N与N:P极显著负相关，C:P与N:P显著正相关，与陈红武等(2016)、周俊妞等(2020)的研究结果一致，进一步证实了植物叶片N含量与P含量的极显著相关性，其单位N同化C的能力与P具有一致性。

3.2 植物养分组成特征

由于形态结构、生理机制等遗传特性方面的差异，不同类型植物在资源利用效率方面存在较大差异，并可以体现在植物叶片化学计量特征上(李玉霖等, 2010)。草本植物叶片K、Mg含量高于木本植物叶片，这与许宽宽等(2016)的研究结果一致，草本寿命较短，通过增加营养元素含量来满足生命活动需要。“生长速率理论”解释了生命周期短的植物叶片N含量较高，草本植物寿命较短，生长速率快，需要更多的N来满足其快速生长的需求。因此，采取快速生长策略的草本植物叶片N含量要高于木本植物，草本植物的生长速率快于木本植物，化学计量比也低于木本植物(Elser et al., 1996)。一般而言，落叶树种养分含量高于常绿树种，但本研究中落叶树种C含量低于常绿树种，这与黔中喀斯特天然林的研究结果(皮发剑等, 2016)一致，表明常绿树种叶片固N效率高于落叶树种。落叶树种较常绿树种具有较低的C含量和较高的N、P、K含量，意味着落叶树种光合速率较高，对生长发育所需资源有更强的竞争力(王凯博和上官周平, 2011)。这也是植物对贫瘠生境中养分限制的一种适应特征，在较为恶劣的环境中，常绿树种更长的寿命有助于减少叶片养分的损失。

双子叶植物叶片N、P含量显著高于蕨类植物，N含量显著高于单子叶植物，与任书杰等(2007)的研究结果一致。单子叶植物C含量高于双子叶植物，其余养分含量均低于双子叶植物，Tilman (1997)在相关研究中指出双子叶植物较单子叶植物含有更高的营养物质浓度。单子叶植物C含量较高而N含量较低，导致单子叶植物C:N要显著高于双子叶植物，相关研究指出：植物体C:N越低，植物生长速率越快(张婷等，2014)，由此推测研究区双子叶植物的生长速率更快。

3.3 天坑植物对环境的适应性

多因素方差分析与RDA结果表明，植物化学计量特征受到不同生境、生活型、系统发育等多种因素影响，不同物种对环境的适应策略不同；土壤作为植物赖以生存的物质基础，植物叶片化学计量指标与其理化性质密切相关，是影响研究区植物叶片养分化学计量的关键环境因子。

天坑植物适应异质性环境具有自我调节机制。

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

天坑森林内部土壤营养状况良好, 湿度较大、温度较低、光照强度较弱、光照时间也较短, 在这种条件下, 喜湿喜阴物种在坑内广泛分布。叶片中C:N和C:P可以表征植物的生长速率, 较高的C:N和C:P对应较高的N、P利用效率和较低的生长速率, N、P含量越高, 其资源竞争能力也越强(Niklas & Cobb, 2005; Poorter & Bongers, 2006)。坑内与坑外植物相比具有更高的养分含量和较低的C:N、C:P。由于垂直陡峭的崖壁遮挡, 坑内光照不足, 植物为了获得更多的光照等资源, 采取资源获取性策略(黄林娟等, 2022), 用最快的速度获取生长生存所必要的资源, 将更多的光合产物用于生长与繁殖; 植物通过增加N、P含量来维持碳获取能力, 以便在种间和种内竞争中占据更有优势的生态位; 通过加快对K的吸收来促进植物体内碳水化合物的合成与转移, 进一步加快光合作用进程(董水丽和刘恩斌, 2015), 通过快速生长来适应坑内环境。

坑外森林光照强度大、水分蒸发快、土壤贫瘠、受人类活动干扰较大且土壤易流失, 与坑内植物相比, 坑外植物叶片拥有较高的C含量、C:N、C:P。坑外土壤养分含量较坑内低, 可利用的N、P含量较少, 导致坑外植物N、P含量较低。研究表明, 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(邢雪荣等, 2000)。坑外植物通过调整C:N、C:P来提高对N、P养分的利用效率(黄贵等, 2024)。且坑外植物C同化能力强, 为防止高温环境对植物叶片造成损伤以及水分的丧失, 植物会将积累的物质用于保卫结构等相关组织的构建, 从而提高对水分的利用效率(黄甫昭等, 2021)。总的来说, 坑外植物主要采取保守性策略(黄林娟等, 2022), 通过加强对养分的利用效率适应较为干旱、土壤肥力较差的坑外环境。

4 结论

广西大石围天坑群植物具有低固碳、高养分积累、高生长速率与低养分利用效率的总体特征; 植物营养元素指标多存在显著相关关系, 体现了生长发育过程中元素的联系和权衡关系; 天坑植物生长总体上受P限制, 并且受土壤因子影响较大; 不同小生境、不同生活型以及不同功能群植物通过选择更有利的养分吸收策略来提高自身对恶劣环境的抵抗性, 以适应特殊的天坑环境。但植物对营养元素的需求受生物与非生物因子的影响, 限制性元素也会因研究尺度、研究区域、群落结构、植物种类和器官等的不同而存在一定差异, 因此探讨生物、环境等因子对植物养分吸收的影响与天坑森林生态系统的养分循环是今后的工作重点。

致谢 感谢中国乐业-凤山世界地质公园乐业园区雷兰优和刷把村杨胜锋对本研究工作的帮助。感谢珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金(ERESEP2019Z04)和广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室研究基金(LRCSU21Z0101)的资助。

参考文献

Aerts R, Chapin III FS (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.

Bao SD (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd ed. China Agricultural Pres, Beijing. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 3版. 中国农业出版社, 北京.]

Chen HW, Yang CX, Tang LJ (2016). Ecological stoichiometric characteristics in leaf under different vegetation types of Jungar Banner opencast coal mining area. *Research of Soil and Water Conservation*, 23(6), 9-14. [陈红武, 杨晨旭, 汤利杰 (2016). 准格尔旗矿区不同植物叶片的生态化学计量学研究. 水土保持研究, 23(6), 9-14.]

Chen KH (2020). *Stoichiometric Characterastics and Ecological Implications of Plants in Natural Forests and Degraded Communities Across Degraded Karst Basin in Southern Yunnan Province*. Master degree dissertation, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai. [陈柯豪 (2020). 滇南喀斯特天然森林和退化群落植物化学计量特点和生态意义. 硕士学位论文, 上海交通大学, 上海.]

Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712-715.

Dong SL, Liu EB (2015). Comparison of leaf functional traits of dominant woody plants on shady slope and sunny slope in the loessial hilly region. *Research of Soil and Water Conservation*, 22(4), 326-331. [董水丽, 刘恩斌 (2015). 黄土丘陵区阴坡和阳坡优势木本植物叶功能性状比较. 水土保持研究, 22(4), 326-331.]

Elser JJ, Dobberfuhl DR, Mackay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46, 674-684.

Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A,

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578-580.

Feng HZ (2015). *The Study on Origin and Evolution of Karst Tiankeng Flora in Dashiwei, Guangxi*. Master degree dissertation, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi. [冯慧喆 (2015). 广西大石围天坑群植物区系的起源和演化研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.]

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.

Hu Y, Tang L, Zhang Y, Wang P, Li XC, Wang Y, Yao S (2021). Leaf stoichiometry characteristics of plants in secondary forest of Xiaonanhai Tiankeng Group. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 49(4), 14-20. [胡义, 唐力, 张瑜, 王鹏, 李修成, 王研, 姚珊 (2021). 小南海天坑群外围次生林植物叶片化学计量特征研究. 陕西林业科技, 49(4), 14-20.]

Huang BJ, Cai WT, Xue YG, Zhu XW (2004). Research on tourism resource characteristics of Tiankeng Group in Dashiwei, Guangxi. *Geography and Geo-Information Science*, 20(1), 109-112. [黄保健, 蔡五田, 薛跃规, 朱学稳 (2004). 广西大石围天坑群旅游资源研究. 地理与地理信息科学, 20(1), 109-112.]

Huang FZ, Li JX, Li DX, Chen T, Wang B, Lu SH, Li XK (2021). Physiological and ecological adaptation of karst woody plants to drought. *Guihaia*, 41, 1644-1653. [黄甫昭, 李健星, 李冬兴, 陈婷, 王斌, 陆树华, 李先琨 (2021). 岩溶木本植物对干旱的生理生态适应. 广西植物, 41, 1644-1653.]

Huang G, Yu LL, Liu XY, Chen M, Xue YG (2024). Characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of leaf, litter and soil in karst Tiankeng forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 32, 367-377. [黄贵, 余林兰, 刘昕宇, 陈铭, 薛跃规 (2024). 天坑森林植物叶-凋落物-土壤C、N、P生态化学计量特征. 热带亚热带植物学报, 32, 367-377.]

Huang LJ, Yu YM, An XF, Yu LL, Xue YG (2022). Leaf functional traits, species diversity and functional diversity of plant community in Tiankeng forests. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 10264-10275. [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规 (2022). 天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征. 生态学报, 42, 10264-10275.]

Huang LJ, Yu YM, An XF, Yu LL, Xue YG (2021). Interspecific association of main woody plants in Tiankeng forests of Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi. *Guihaia*, 41, 695-706. [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规 (2021). 广西大石围天坑群天坑森林主要木本植物种间关联性研究. 广西植物, 41, 695-706.]

Jing HX, Sun NX, Umair M, Liu CJ, Du HM (2020). Stoichiometric characteristics of soils and dominant shrub leaves and their responses to water addition in different seasons in degraded karst areas in Southern Yunnan of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 56-69. [敬洪霞, 孙宁骁, Umair M, 刘春江, 杜红梅 (2020). 滇南喀斯特地区不同季节土壤和灌木叶片化学计量特征及对水分添加的响应. 植物生态学报, 44 56-69.]

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.

Neugebauer K, Broadley MR, El-Serehy HA, George TS, McNicol JW, Moraes MF, White PJ (2018). Variation in the angiosperm ionome. *Physiologia Plantarum*, 163, 306-322.

Li RY (2009). Study on the development of tourism product in geological parks. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37, 4207-4208. [李如友 (2009). 地质公园旅游产品开发研究——以广西乐业大石围天坑群国家地质公园为例. 安徽农业科学, 37, 4207-4208.]

Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 31, 1716-1725. [李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 31, 1716-1725.]

Lin Y (2005). *Species Diversity of Karst Tiankeng Forest in Dashiwei Tiankengs, Guangxi*. Master degree dissertation, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi. [林宇 (2005). 广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.]

Luo XQ, Zhang GL, Ruan YH, Liu X, Yang HY, Zheng YL (2019). Nutrient contents and stoichiometric characteristics of common plant leaves in the Leigong Mountain Nature Reserve. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 47(11), 309-312. [罗绪强, 张桂玲, 阮英慧, 刘兴, 杨鸿雁, 郑延丽 (2019). 雷公山自然保护区常见植物叶片营养元素含量及其化学计量特征. 江苏农业科学, 47(11), 309-312.]

Luo XQ, Zhang GL, Du XL, Wang SJ, Yang HY, Huang TZ (2014). Characteristics of element contents and ecological stoichiometry in leaves of common calcicole species in Maolan karst forest. *Ecology and Environmental Sciences*, 23, 1121-1129. [罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志 (2014). 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征. 生态环境学报, 23, 1121-1129.]

Luo YX, Tang QM, Xue YG (2020). Study on diyersity charateristics of bryophytes in Chuandong Tiankeng, Guangxi. *Journal of Guangxi Normal University* (*Natural Science Edition*), 38(5), 104-111. [罗奕杏, 唐启明, 薛跃规 (2020). 广西穿洞天坑苔藓植物多样性特征研究. 广西师范大学学报(自然科学版), 38(5), 104-111.

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

Niklas KJ, Cobb ED (2005). N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 92, 1256-1263.

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. [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.]

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.

Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5-15.

White PJ, Broadley MR, El-Serehy HA, George TS, Neugebauer K (2018). Linear relationships between shoot magnesium and calcium concentrations among angiosperm species are associated with cell wall chemistry. *Annals of Botany*, 122, 221-226.

Pi FJ, Yuan CJ, Yu LF, Yan LB, Wu L, Yang R (2016). Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou. *Ecology and Environmental Sciences*, 25, 801-807. [皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 吴磊, 杨瑞 (2016). 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征. 生态环境学报, 25, 801-807.]

Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733-1743.

Pu GZ, Lv YN, Dong LN, Zhou LW, Huang KC, Zeng DJ, Mo L, Xu GP (2019). Profiling the bacterial diversity in a typical karst Tiankeng of China. *Biomolecules*, 9, 187. DOI: 10.3390/biom9050187.

Qi DH, Wen ZM, Wang HX, Guo R, Yang SS (2016). Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and Gully Region of the Loess Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 6420-6430. [戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭 (2016). 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 36, 6420-6430.]

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. [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.]

Shui W, Chen YP, Wang YW, Su ZA, Zhang S (2015). Origination, study progress and prospect of karst Tiankeng research in China. *Acta Geographica Sinica*, 70, 431-446. [税伟, 陈毅萍, 王雅文, 苏正安, 张素 (2015). 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望. 地理学报, 70, 431-446.]

Su SL, Huang K, Ma B (2012). Diversity study on pteridophyte flora in the area of Dashiwei Tiankeng Group of Leye County. *Hubei Agricultural Sciences*, 51, 948-950. [苏仕林, 黄珂, 马博 (2012). 广西乐业大石围天坑群区蕨类植物多样性研究. 湖北农业科学, 51, 948-950.]

Su YQ, Tang QM, Mo FY, Xue YG (2017). Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China. *Scientific Reports*, 7, 4249. DOI: 10.1038/s41598-017-04592-x.

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.

Tilman D (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81-92.

Traiser C, Klotz S, Uhl D, Mosbrugger V (2005). Environmental signals from leaves—A physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166, 465-484.

Tu YL, Yang J (1995). Study on the types of karst shrub communities in Guizhou. *Journal of Guizhou Normal University* (*Natural Sciences*), 13(3), 27-43. [屠玉麟, 杨军 (1995). 贵州喀斯特灌丛群落类型研究. 贵州师范大学学报(自然科学版), 13(3), 27-43.]

Venterink HO, Wassen MJ, Verkroost AWM, de Ruiter PC (2003). Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 84, 2191-2199.

Wang KB, Shangguan ZP (2011). Seasonal variations in leaf C, N, and P stoichiometry of typical plants in the Yangou watershed in the loess hilly gully region. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4985-4991. [王凯博, 上官周平 (2011). 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片C、N、P化学计量特征季节变化. 生态学报, 31, 4985-4991.]

Wei YW, Zhang T, Liu J, Han X, Qin SJ, Du TY, Zhou YB (2021). Spatial distribution and stoichiometry characteristics of leaves and soil organic carbon, nitrogen, phosphorus and calcium of the main needle tree species—*Pinus koraiensis*. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 52, 419-427. [魏亚伟, 张彤, 刘静, 韩叙, 秦胜金, 杜天雨, 周永斌 (2021). 红松叶片与土壤有机碳、氮、磷、钙的空间分布及其化学计量学特征. 沈阳农业大学学报, 52, 419-427.]

Wu P, Cui YC, Zhao WJ, Hou YJ, Zhu J, Ding FJ, Yang WB (2020). Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 5063-5080.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

[吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 朱军, 丁访军, 杨文斌 (2020). 茂兰喀斯特区68种典型植物叶片化学计量特征. 生态学报, 40, 5063-5080.]

Xing XR, Han XG, Chen LZ (2000). A review on research of plant nutrient use efficiency. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 785-790. [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.]

Xu KK, Lu J, Liu RL, Li ZY, Li J (2016). Spatial distribution of chemical element of leaves in Jiulianshan evergreen broad-leaved forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 36(8), 77-87. [许宽宽, 卢建, 刘仁林, 李中阳, 李江 (2016). 九连山常绿阔叶林叶片化学元素的空间分布. 中南林业科技大学学报, 36(8), 77-87.]

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. [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 H, Li QF, Tu CY, Cao JH (2015). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical plants in karst area of Maocun, Guilin. *Guihaia*, 35, 493-499. [杨慧, 李青芳, 涂春艳, 曹建华 (2015). 桂林毛村岩溶区典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 广西植物, 35, 493-499.]

Yu LL, Luo YX, Xue YG, An XF, Huang G, Liu XY, Chen M (2023). Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng. *Guihaia*, 43, 494-503. [余林兰, 罗奕杏, 薛跃规, 安小菲, 黄贵, 刘昕宇, 陈铭 (2023). 神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联. 广西植物, 43, 494-503.]

Yu YM, Huang LJ, Xue YG (2021). Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 96-103. [于燕妹, 黄林娟, 薛跃规 (2021). 广西大石围天坑群不同植物群落的特征. 植物生态学报, 45, 96-103.]

Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 1007-1019. [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.]

Zhang GQ, Zhang P, Chen YM, Peng SZ, Cao Y (2018). Stoichiometric characteristics of *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabuliformis* plantation ecosystems in the loess hilly-gully region, China. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1328-1336. [章广琦, 张萍, 陈云明, 彭守璋, 曹扬 (2018). 黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征. 生态学报, 38, 1328-1336.]

Zhang HW, Ma JY, Sun W, Chen FH (2010). Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5747-5758. [张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎 (2010). 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 30, 5747-5758.]

Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY (2014). Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6538-6547. [张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨 (2014). 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 34, 6538-6547.]

Zhang T, Weng Y, Yao FJ, Shi YT, Cui GW, Hu GF (2014). Effect of grazing intensity on ecological stoichiometry of *Deyeuxia angustifolia* and meadow soil. *Acta Prataculturae Sinica*, 23(2), 20-28. [张婷, 翁月, 姚凤娇, 史印涛, 崔国文, 胡国富 (2014). 放牧强度对草甸植物小叶章及土壤化学计量比的影响. 草业学报, 23(2), 20-28.]

Zheng WJ, Bao WK, Gu B, He X, Leng L (2007). Carbon concentration and its characteristics in terrestrial higher plants. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 307-313. [郑帷婕, 包维楷, 辜彬, 何晓, 冷俐 (2007). 陆生高等植物碳含量及其特点. 生态学杂志, 26, 307-313.]

Zhou JN, Huang J, Ma JM, Mo YH, Wang HM (2020). Leaf nutrient characteristics and adaptability of 50 common plant species in the karst rocky mountains of Guilin. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 6126-6134. [周俊妞, 黄婧, 马姜明, 莫燕华, 王海苗 (2020). 桂林喀斯特石山50种常见植物叶片养分特征及其适应性差异. 生态学报, 40, 6126-6134.]

责任编委: 曾 波 责任编辑: 乔鲜果

DOI: 10.17521/cjpe.2023.0217

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology