

亚热带3种典型常绿森林土壤和植物叶片碳氮磷化学计量特征*

蒋龙^{1,2} 徐振锋^{1,2} 吴福忠^{1,2} 谭波^{1,2} 游成铭^{1,2} 李汉森^{1,2} 刘一霖^{1,2} 彭永翔^{1,2}
曾合州^{1,2} 杨万勤^{1,2**}

¹长江上游林业生态工程四川省重点实验室 成都 611130

²四川农业大学生态林业研究所 成都 611130

摘要 为深入了解亚热带常绿森林生态系统养分循环和系统稳定机制,以四川省宜宾市老君山国家级自然保护区内3种典型森林(水杉和柳杉人工林、中华木荷和鸡爪槭次生林以及总状山矾和天全钓樟原始常绿阔叶林)作为研究对象,研究其表层土壤(0-10 cm)和乔木、灌木、草本生活型植物叶片的C、N、P化学计量特征。结果表明:(1)表层土壤C、N、P含量以原始林最高,人工林最低,人工林土壤C:N最高,次生林土壤C:P最高,原始林土壤N:P最高;(2)乔木叶片C、N、P含量最高,草本植物最低;人工林乔木叶片C:N、C:P比最高;乔木、灌木、草本N:P比分别为13.9、14.1、9.3;人工林乔木N:P(10.2)最低,次生林乔木N:P(14.5)与原始林(13.8)较高;(3)植被整体及乔木、灌木、草本整体叶片N、P含量间Ⅱ类线性回归斜率约等于1,表明叶片N与P含量呈等速投入关系。可见,乔、灌木整体更易受P限制,草本更易受N限制;在土壤N、P供应较为贫瘠的人工林受N限制更为明显,而物种较为丰富、土壤养分供应较为充足的天然林P限制更为明显。(图4表3参37)

关键词 化学计量特征;森林类型;生活型;养分限制;Ⅱ类线性回归

CLC S718.5

Stoichiometric characteristics of C, N, and P in soil and plant leaves in three typical evergreen forest types in subtropical zone*

JIANG Long^{1,2}, XU Zhenfeng^{1,2}, WU Fuzhong^{1,2}, TAN Bo^{1,2}, YOU Chengming^{1,2}, LI Hansen^{1,2}, LIU Yilin^{1,2}, PENG Yongxiang^{1,2}, ZENG Hezhou^{1,2} & YANG Wanqin^{1,2**}

¹Forestry Ecological Engineering in the Upper Reaches of Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 611130, China

²Institute of Forestry & Ecology, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract The aim of the study was to investigate the stoichiometric characteristics of C, N, and P in plant leaves and soil and to provide a scientific basis for a better understanding of nutrient cycling and stability mechanisms in subtropical evergreen forests. The study site was located in the Laojunshan National Nature Reserve in Yibin City, Southwest Sichuan Province, China. The stoichiometric characteristics of C, N, and P were investigated in the leaves of three typical forest plant types—trees, shrubs and herbs—and topsoil (0-10 cm) in two artificial forests dominated by *Cryptomeria fortunei* or *Metasequoia glyptostroboides*, two secondary forests dominated by *Schima sinensis* or *Acer palmatum*, and two primary evergreen broadleaved forests dominated by *Symplocos botryantha* or *Lindera tienchuanensis*. The results showed that: 1) the concentrations of C, N and P in the topsoil were highest in the primary forest and lowest in the plantation forest. Soil C:N was highest in the plantation forest, C:P was highest in the secondary forest, and N:P was highest in the primary forest. 2) The concentrations of C, N, and P were highest in tree leaves and lowest in herbs. Tree leaves in plantation forest had the highest C:N and C:P, indicating the highest utilization efficiency of N and P. The tree, shrub, and herb N:P ratios were 13.9, 14.1, and 9.3, respectively. Plantation trees had the lowest N:P (10.2), while that in secondary forest trees (14.5) and primary forest trees (13.8) was higher. 3) The II linear regression slope for vegetation as a whole and whole leaf N, P concentrations in trees, shrubs, and herbs was approximately equal to 1, indicating that leaf N and P content had uniform input relations. In conclusion, trees and

收稿日期 Received: 2018-11-15 接受日期 Accepted: 2018-12-30

*国家自然科学基金项目(31670526)、国家重点研发计划项目(2017YFC0505003)和四川农业大学科研兴趣培养项目(2048169)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670526), the National Key Research and Development Program of China (2017YFC0503906) and the Scientific Research Interest Training Project of Sichuan Agricultural University (2048169)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: scyangwq@163.com)

shrubs were more limited by P, and herbs were more limited by N; the plantations forest had relatively poor soil N and P supply and more obvious N limitation, while the natural forests with relatively high species richness and adequate soil nutrient supply had more obvious P limitation.

Keywords stoichiometry; forest type; life form; nutrient limitation; model Type II regression

碳(C)、氮(N)、磷(P)是地球生物圈三大基本生物元素,其在不同尺度上的生态化学计量特征是理解生物对环境的生态适应性、氮磷利用效率和养分限制以及生态系统稳定性的基础^[1-2],而植物碳氮磷化学计量特征与植物的生长速率、生产力、群落多样性^[3]、凋落物分解速率^[4]等具有重要关系,是衡量物质循环和能量流动的重要指标之一。植物叶片C:N、C:P代表了植物对氮磷元素的吸收利用能力^[5],而N:P是植物氮磷限制特征的关键指标^[6-7]。另外,土壤是整个陆地生态系统物质循环的重要调节者,土壤C、N、P含量及其化学计量特征反映了土壤养分供应状况,与植物C、N、P含量及其化学计量特征密切相关^[5,8]。土壤C:N、C:P能反映土壤有效氮磷元素的供应能力,也能反映土壤有机质氮磷的分解速率,N:P反映了土壤氮磷供应限制^[5]。因此,植物C、N、P化学计量比既体现出土壤的养分供应,又体现出植物自身对养分需求,更加指示了其所在生态系统C元素的蓄积动态和N、P元素的循环速率^[6,9]。

近年来,为了解亚热带不同林型森林群落的生态化学计量特征,我国学者开展了针对不同群落类型植物叶片、凋落叶及土壤C、N、P化学计量特征的研究工作^[10-12]。研究表明,同一森林类型下优势树种不同的森林群落,叶片、凋落物、土壤C、N、P含量差异显著,土壤C、N、P含量及C:N、C:P受纬度与海拔显著影响^[13]。在不同演替阶段的季风常绿阔叶林中,植物叶片全N、全P含量及土壤中C含量均为演替时间最短的群落最低^[14],并且林龄较长的树种叶片和凋落叶C、N、P含量更高,土壤P随林龄逐渐增大^[15]。另外,针对群落优势种不同的森林类型而言,针叶林乔木叶片C含量最大,其次为针阔混交林,常绿阔叶林最小,而且根据叶片N:P发现,少数阔叶树种和常绿阔叶林受到N元素限制^[16]。不同生活型植物叶片碳氮磷化学计量特征研究表明:乔叶C、N含量最高,草叶P含量最高,乔叶、灌木叶、草叶N:P值差异不显著,不同生活型植物叶片的N:P值具有一定稳定性^[12]。然而,以往大部分研究主要分别关注不同森林类型中乔木叶片或凋落叶或土壤C、N、P化学计量特征,但忽视了不同森林类型中的不同生活型植物的N、P限制特征及其与土壤养分供应间的关系研究。

亚热带常绿森林生态系统是我国森林的重要组成部分,在生物多样性保育、水土保持、水源涵养、区域气候调节和碳吸存等方面具有不可替代的作用和地位。然而,我国山地常绿森林也是受人类活动干扰最严重最频繁的森林类型,在不同人类干扰方式与干扰强度下,形成了不同的森林群落。四川省宜宾市的老君山国家级自然保护区位于亚热带季风气候区范围内,是山地、丘陵、高原交汇地,金沙江横贯其南沿,使其形成了温暖潮湿的亚热带湿润性气候^[17]。该区不仅保存了最为完好的中国西部典型山地常绿阔叶林,林区生境复杂、群落结构与组成差异明显,而且长期的人类活动干扰

使该地区形成不同森林类型的森林群落。因此,通过研究该区不同森林类型(人工林、次生林、原始林)中土壤和植物的C、N、P化学计量特征与植物叶片N、P元素构建规律,理解3种森林类型的N、P限制规律,揭示不同生活型植物叶片C、N、P化学计量特征及其与土壤间的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区和样地概况

研究区位于四川省老君山国家级自然保护区(28°39'-28°43'N, 103°57'-104°04'E),该区域属于亚热带湿润季风气候,气候温和,四季分明,雨量充沛,年均温度12.0-14.7℃,无霜期280 d左右,年均降水量1 500 mm以上,年均日照时数875 h,平均相对湿度>85%,保护区最低海拔600.0 m,最高海拔2 008.7 m,大部分地区海拔1 100-2 000 m,土壤类型为黄壤,土壤pH呈酸性,植被种类丰富,原始常绿阔叶林相保存完整^[17]。根据人为干扰程度和森林退化程度,该区森林植被可划分为原始林、次生林和人工林,原始林位于保护区内海拔较高(1 340-1 950 m)、人为干扰较小的地带;次生林的海拔范围约1 130-1 530 m,该区域曾是国有林场的主要采伐区^[12]。人工林的海拔较低(1 050-1 500 m),呈斑块状,间杂于次生林和灌丛中,原始林和次生林主要由常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林构成,人工林主要由常绿针叶林构成^[17]。

2016年,根据前期文献研究结果及实地样地调查,并计算各物种重要值^[17]。以优势种和伴生种在群落中的重要值为依据,选择森林植被集中成片、海拔、坡向和坡度等具有代表性的地段,在3个森林类型(人工林、次生林、原始林)的6个代表性森林群落中设置森林生态系统定位监测样地30 m × 40 m(表1)。人工林主要以柳杉(*Cryptomeria fortunei* Hooibrenk ex Otto et Dietr)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng)为代表群落;次生林主要以中华木荷[*Schima sinensis* (Hemsl) Airy-Shaw]、鸡爪槭(*Acer palmatum* Thunb)为代表群落;原始林主要以总状山矾(*Symplocos botryantha* Franch.)、天全钓樟(*Lindera tienchuanensis* W. P. Fang et H. S. Kung)为代表群落(表1)。

1.2 森林群落特征与样品采集

采集各群落中优势种与伴生种,各群落间物种具有重复的仍然采集,共采集41个物种。柳杉人工林群落中,乔木优势种为柳杉,灌木层优势种为八月竹[*Chimonobambusa szechuanensis* (Rendle) Keng f.]、总状山矾,草本层优势种为楼梯草(*Elatostema involucreatum* Franch. et sav.);水杉人工林群落中,乔木层优势种为水杉,灌木层优势种为八月竹、总状山矾,草本层优势种为楼梯草;中华木荷群落中,乔木层优势种为中华木荷和鸡爪槭,伴生种为木瓜红(*Rehderodendron macrocarpum* Hu)、木姜子(*Litsea pungens*

表1 宜宾老君山不同森林类型森林样地特征

Table 1 The characteristics of forest communities along a successional forest series in the Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City

森林类型 Forest type	群落类型 Community type	经纬度 Longitude/latitude ($\alpha/^{\circ}$)	坡度 Slope angle ($\beta/^{\circ}$)	坡向 Aspect	坡位 Slope position	海拔 Altitude (h/m)	郁闭度 Crown density
人工林 Plantation forest	柳杉(CF) <i>Cryptomeria fortunei</i> Hooibrenk ex Otto et Dietr	N28°41', E104°3'	5	S	坡中位 Midslope	1522	0.70
	水杉(MG) <i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng	N28°41', E104°3'	0	S	坡中位 Midslope	1491	0.75
次生林 Secondary forest	中华木荷(SS) <i>Schima sinensis</i> (Hemsl) Airy-Shaw	N28°41', E103°59'	5	S	坡中位 Midslope	1783	0.70
	鸡爪槭(AP) <i>Acer palmatum</i> Thunb	N28°41', E103°59'	5	S	坡中位 Midslope	1609	0.65
原始林 Primary forest	总状山矾(SB) <i>Symplocos botryantha</i> Franch.	N28°41', E104°1'	5	N	坡中位 Midslope	1609	0.8
	天全钓樟(LT) <i>Lindera tienchuanensis</i> W. P. Fang et H. S. Kung	N28°41', E104°1'	5	N	坡中位 Midslope	1584	0.8

Hemsl.)、蜡瓣花(*Corylopsis sinensis* Hemsl.)、吊钟花(*Enkianthus quinqueflorus* Lour.)、四照花[*Dendrobenthamia japonica* (DC.) Fang var. *chinensis* (Osborn.) Fang]、西康玉兰[*Magnolia wilsonii* (Finet et Gagn) Rehd.]、灌木层优势种为鸡爪槭、灯台树[*Bothrocaryum controversum* (Hemsl.) Pojark.]、西南红山茶(*Camellia pitardii* Coh. St.)、新木姜子[*Neolitsea aurata* (Hay.) Koidz.]、草本层优势种为楼梯草、粗齿冷水花(*Pilea sinofasciata* C. J. Chen)、泡鳞助毛蕨[*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn]、兰草(*Eupatorium fortunei* Turcz.)；鸡爪槭群落中，乔木层优势种为鸡爪槭、卵叶钓樟(*Lindera limprichtii* H. Winkl.)、总状山矾，伴生种为西南红山茶、光叶珙桐(*Davidia involucrata* Baill)、铜绿山矾(*S. aenea* Hand.-Mazz.)、灌木层优势种为八月竹、西南红山茶、丝栗栲(*Castanopsis fargesii* Franch.)、伴生种为刺齿冬青(*Sect. Aquifolium* Gray)、草本层优势种为四川薹草(*Carex sutchuensis* Franch.)、楼梯草；总状山矾群落中，乔木优势种为总状山矾、丝栗栲，伴生种为冬青(*Ilex chinensis* Sims)、稠李[*Padus racemose* (Lam.) Gilib.]、卵叶钓樟，灌木层优势种为西南红山茶、桃叶珊瑚(*Aucuba chinensis* Benth.)、小叶菝葜(*Smilax microphylla*)、冠盖绣球(*Hydrangea anomala* D. Don)、天全钓樟、鸡爪槭，草本层优势种为楼梯草、兰草、细裂复叶耳蕨[*Arachniodes coniifolia* (T. Moore) Ching]；天全钓樟群落中，乔木层优势种为天全钓樟，伴生种为木瓜红、四川旌节花(*Stachyurus szechuanensis* Fang)、光叶珙桐，灌木层优势种为总状山矾、八月竹、卵叶钓樟，伴生种为丝栗栲，草本层优势种为细裂复叶耳蕨、楼梯草。

2016年8月期间，以优势种和伴生种在群落中的重要值为依据，在6个森林群落随机采集乔木、灌木和草本优势种以及伴生种叶片[每个物种3-5株，每株选取不同部位至少5个枝条，并取其叶片15-20枚(草本则采集地上部位)]，分别记录并装入信封，所有植物样品一并放入烘箱中75℃烘至恒重，称量后研磨，装入塑封袋中备用。同时，在采集植物样品同一样地内，采集5个典型土壤剖面的表层(0-10 cm)土壤样品，剔除石粒和树根等杂物后，自然风干，研磨后过60目筛，记录并装入塑封袋中备用。

1.3 样品分析

植物叶片与土壤有机碳(TOC)测定：采用重铬酸钾氧

化-外加热法(GB 7657-87)。植物叶片全氮(TN)、全磷(TP)测定：先用硫酸-高氯酸消煮法(LY/T 1271-1999)制备成待测母液，TN测定采用蒸馏法(LY/T 1269-1999)，TP测定采用钼锑抗比色法(LY/T 1270-1999)。土壤TN含量测定：采用半微量凯氏法(LY/T 1228-1999)。土壤TP含量测定：采用NaOH碱融-钼锑比色法(GB 7852-87)。

1.4 数据处理及统计分析

采用Excel 2013和SPSS 16.0软件对数据进行统计分析，运用OriginPro 8.0绘制图形。

叶片与土壤的C:N、C:P、N:P化学计量比采用质量比表示。各森林类型叶片和土壤C、N、P含量及其比值为该类型下两群落的均值，生活型水平的C、N、P含量及其比值为各物种叶片C、N、P含量及其比值采用算术平均的方式计算得出。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)判断不同森林类型之间同一生活型植物叶片与土壤C、N、P含量及化学计量比差异显著性，采用配对样本t检验判断同一森林类型不同群落之间的植物和土壤的C、N、P含量及其化学计量比差异显著性。

最后，采用Ⅱ类线性回归(标准化主轴估计，standardised major axis, SMA)研究植物各生活型叶片中N、P的化学计量关系，即分析植物叶片中单位P含量的投入与N含量的关系。运算过程中N、P含量与C含量之间关系以及N、P含量之间关系使用线性回归方程 $\log y = a + b * (\log x)$ 表示。其中，分析前者关系时，x代表C含量，y代表N、P含量；分析后者关系时，x代表N含量，y代表P含量。在计算参数间关系时，所用样本数量是采样个体数量。通过SMATR 2.0软件完成以上分析^[18]。由于N、P含量与C含量间线性关系不呈显著关系，因此在研究结果中未给出。

2 结果与分析

2.1 不同森林类型表层土壤C、N、P含量及其化学计量比特征

不同森林类型表层土壤(0-10 cm)C、N、P含量具有显著差异(表2)。人工林表层土壤C、N、P平均含量分别为18.8、1.5、0.4 g/kg，次生林表层土壤C、N、P平均含量分别为30.4、3.1、0.5 g/kg，原始林表层土壤C、N、P平均含量分别为

30.3、5.5、0.7 g/kg. 人工林土壤C含量显著低于次生林、原始林, 同一森林类不同群落之间的土壤C含量差异显著; 不同森林类型土壤N含量间差异显著, 表现为人工林<次生林<原始林, 同一森林类型仅原始林总状山矾和天全钓樟群落间的土壤N含量差异显著; 不同森林类型土壤P含量间差异显著, 同样表现为人工林<次生林<原始林, 同一森林类型两个森林群落之间的土壤P含量差异均不显著(表2).

土壤C:N表现为人工林最高, 次生林次之, 原始林最低, C:P表现为次生林显著高于人工林和原始林, N:P随着森林类型的变化而显著升高(图3). 所有森林类型中, 同一森林类型的两个森林群落的土壤C:N均差异显著; 两个次生林群落之间以及两个原始林群落之间的土壤C:P差异显著; 所有森林类型中, 只有两个原始林群落之间的土壤N:P比差异显著, 其余森林类型的两个森林群落之间的土壤N:P差异不显著(表2).

2.2 不同森林类型植物叶片C、N、P含量特征

不同森林类型的乔木叶片C含量相比, 人工林最高(513.8 g/kg), 原始林次之(502.3 g/kg), 次生林最低(487.6 g/kg)(图1). 同一森林类型, 中华木荷和鸡爪槭群落之间的草本C含量差异显著; 总状山矾和天全钓樟群落之间的乔木碳含量差异显著(图2). 不同森林类型的植物叶片C含量均表现为乔木>灌木>草本(图2).

不同森林类型的乔木叶片N含量相比, 原始林最高(25.4 g/kg), 次生林次之(22.1 g/kg), 人工林最低(9.4 g/kg)(图1). 同一森林类型, 中华木荷和鸡爪槭群落之间以及总状山矾和天全钓樟群落之间的乔木氮含量差异显著(图2). 不同森林类型的植物叶片N含量除柳杉和水杉群落表现为灌木最高外, 其余均表现为乔木>灌木>草本(图2).

不同森林类型的乔木叶片P含量相比, 原始林最高(1.9

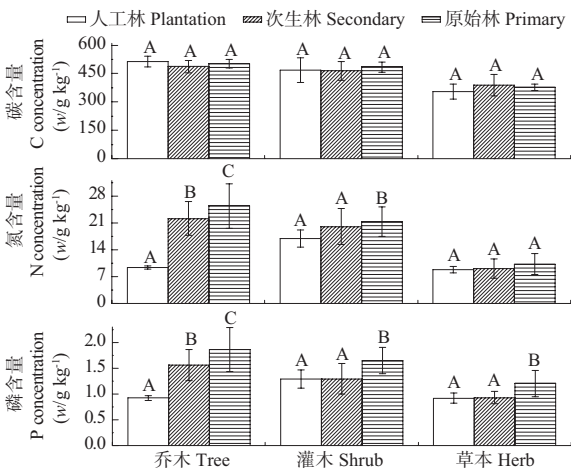


图1 宜宾老君山常绿阔叶林不同生活型植物叶片C、N、P含量随林型的变化(平均值±标准差). 不同大写字母表示同一生活型不同森林类型间差异显著(P<0.05).

Fig. 1 The changes in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations of plant leaves of different life forms with forest types in the evergreen broad-leaved forest in Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City (mean ± SD). Uppercase letters indicate the difference between forest types within a life form, and are tested using a one-way ANOVA with a Tukey's post hoc test of significance (P < 0.05).

g/kg), 次生林次之(1.6 g/kg), 人工林最低(0.9 g/kg)(图1). 同一森林类型, 中华木荷和鸡爪槭群落之间的乔木P含量差异显著, 总状山矾和天全钓樟群落之间的灌木P含量差异显著(图2). 不同森林类型的植物叶片P含量除柳杉和水杉群落表现为灌木最高外, 其余均表现为乔木>灌木>草本(图2).

表2 宜宾老君山不同森林类型森林表层(0-10)土壤C、N、P含量及其化学计量比

Table 2 The concentrations of carbon, nitrogen, and phosphorus in top soil (0-10 cm) along a successional forest series in the Laojunshan National Nature Reserve of Yinbin City

森林类型 Succession stage	群落类型 Community type	土壤有机碳 Soil organic carbon (w/g kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (w/g kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (w/g kg ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
人工林 Plantation forest	柳杉 <i>Cryptomeria fortunei</i> Hooibrenk ex Otto et Dietr	20.0 (1.7) a	1.4 (0.1) a	0.4 (0.1) a	10.7 (1.5) a	45.8 (6.8) a	4.3 (0.6) a
	水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng	17.5 (0.3) b	1.7 (0.2) a	0.4 (0.1) a	14.5 (0.6) b	52.3 (2.8) a	3.6 (0.1) a
	均值 Mean	18.8 (1.7) B	1.5 (0.2) C	0.4 (0.1) C	12.6 (2.3) A	49.1 (6.0) B	4.0 (0.6) C
	中华木荷 <i>Schima sinensis</i> (Hemsl) Airy-Shaw	24.9 (2.8) a	3.2 (0.3) a	0.5 (0.1) a	8.0 (1.2) a	51.5 (7.1) a	6.5 (0.3) a
次生林 Secondary forest	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i> Thunb	35.8 (2.0) b	3.1 (0.1) a	0.5 (0.1) a	11.4 (0.7) a	70.2 (6.2) a	6.1 (0.4) a
	均值 Mean	30.4 (6.2) A	3.1 (0.2) B	0.5 (0.1) B	9.7 (2.0) B	60.9 (11.7) A	6.3 (0.3) B
	总状山矾 <i>Symplocos botryantha</i> Franch.	32.9 (4.0) a	4.8 (0.7) a	0.7 (0.1) a	7.0 (1.3) a	44.7 (4.0) a	6.5 (1.1) a
原始林 Primary forest	天全钓樟 <i>Lindera tienchuanensis</i> W. P. Fang et H. S. Kung	27.8 (3.6) b	6.2 (0.2) b	0.7 (0.1) a	4.5 (0.6) b	38.2 (5.1) b	8.6 (0.1) a
	均值 Mean	30.3 (4.5) A	5.5 (0.9) A	0.7 (0.1) A	5.8 (1.7) C	41.5 (5.5) B	7.5 (1.3) A

不同大写字母表示不同森林类型间差异显著, 不同小写字母表示同一森林类型不同群落间差异显著. 表中数据为平均值(标准差). Uppercase letters indicate the difference between forest types, and are tested using a one-way ANOVA with a Tukey's post hoc test of significance; lowercase letters indicate the difference between communities within a forest type, and are tested using t-test (P < 0.05). Data are mean (SD).

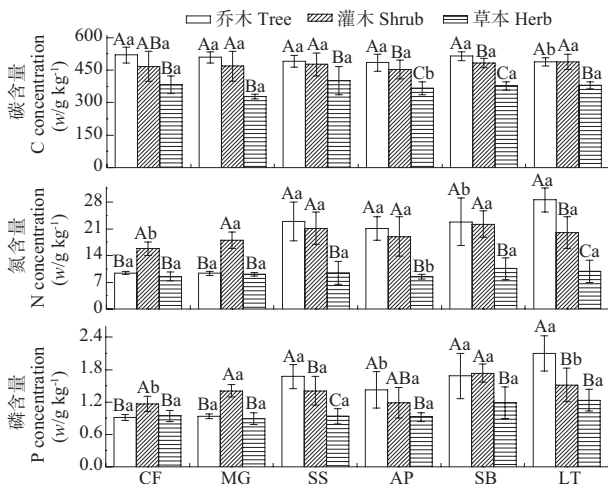


图2 宜宾老君山常绿阔叶林不同群落植物叶片C、N、P含量随生活型的变化(平均值±标准差)。不同大写字母表示同一群落乔灌木间差异显著,小写字母表示同一生活型两群落间差异显著($P < 0.05$)。CF: 柳杉; MG: 水杉; SS: 中华木荷; AP: 鸡爪槭; SB: 总状山矾; LT: 天全钓樟。

Fig. 2 The changes in carbon, nutrients and phosphorus concentrations of plant leaves of different communities with life forms in the evergreen broadleaved forest in Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City (mean ± SD). Uppercase letters indicate the difference among tree, shrub and herb within a community, and are tested using a one-way ANOVA with a Tukey's post hoc test of significance; lowercase letters indicate the difference between communities within a life type, and are tested using t -test ($P < 0.05$). CF: *Cryptomeria fortunei*; MG: *Metasequoia glyptostroboides*; SS: *Schima sinensis*; AP: *Acer palmatum*; SB: *Symplocos botryantha*; LT: *Lindera tienchuanensis*.

2.3 不同森林类型植物叶片C、N、P化学计量比特征

乔木叶片的C:N表现为人工林显著高于次生林、原始林,灌木与之相似,灌木C:N也表现为人工林>次生林>原始林,草本C:N表现为次生林最高,人工林次之,原始林最低(图3)。同一森林类型,两个原始林群落之间的乔木C:N差异显著(图4)。不同生活型中,除柳杉和水杉群落表现为乔木C:N最高外,均表现为草本>灌木>乔木,且差异显著(图4)。

乔木叶片的C:P表现为人工林显著高于次生林、原始林;灌木叶片的C:P表现为次生林>人工林>原始林,草本植物叶片的C:P表现为次生林最高,人工林次之,原始林最低(图3)。同一森林类型,次生林群落之间的乔木叶片、原始林群落之间的灌木叶片的C:P差异显著(图4)。不同生活型的植物叶片的C:P随着森林类型而变化(图4)。其中,柳杉和水杉群落表现为乔木叶片C:P最高,鸡爪槭和天全钓樟群落中以灌木叶片最高,中华木荷和总状山矾群落中以草本植物叶片最高。

乔木叶片N:P表现为次生林高于原始林,二者均显著高于人工林;灌木叶片的N:P表现为次生林高于人工林,显著高于原始林;草本植物叶片N:P表现为次生林>人工林>原始林(图3)。同一森林类型,次生林群落乔木与草本植物叶片的N:P差异显著(图4)。不同生活型相比,除原始林总状山矾和天全钓樟群落表现为乔木最高以外,其余群落的叶片N:P比均表现为灌木>乔木>草本(图4)。

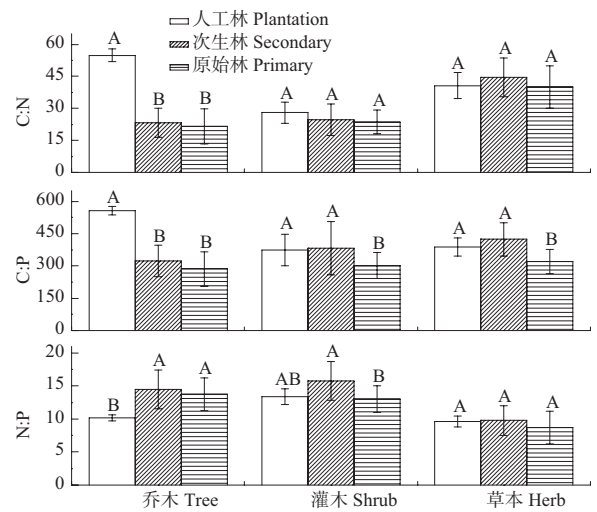


图3 宜宾老君山常绿阔叶林不同生活型植物叶片C:N、C:P、N:P化学计量特征随林型的变化(平均值±标准差)。不同大写字母表示同一生活型不同森林类型差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 3 The changes in C:N, C:P, N:P stoichiometric characteristics of plant leaves of different life forms with forest types in the evergreen broadleaved forest in Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City (mean ± SD). Uppercase letters indicate the difference between forest types within a life form, and are tested using t -test ($P < 0.05$).

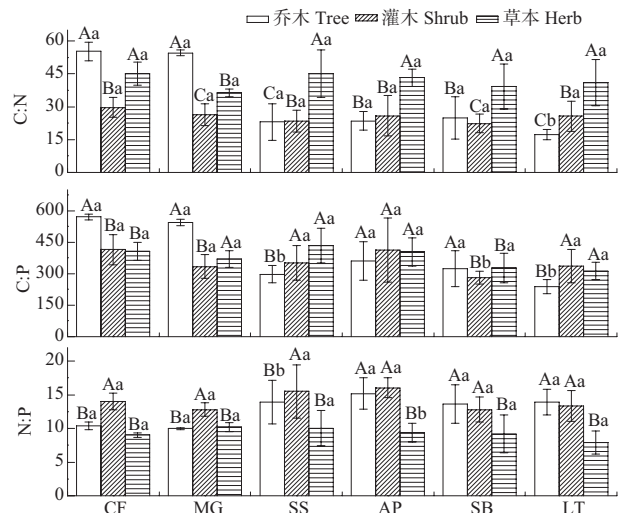


图4 宜宾老君山常绿阔叶林不同群落植物叶片C:N、C:P、N:P化学计量特征随生活型的变化(平均值±标准差)。不同大写字母表示同一群落乔灌木间差异显著,小写字母表示同一生活型两群落间差异显著($P < 0.05$)。MG: 水杉; CF: 柳杉; SS: 中华木荷; AP: 鸡爪槭; SB: 总状山矾; LT: 天全钓樟。

Fig. 4 The changes in C:N, C:P, N:P stoichiometric characteristics of plant leaves of different communities with life forms in the evergreen broadleaved forest in Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City (mean ± SD). Uppercase letters indicate the difference among tree, shrub and herb within a community, and are tested using a one-way ANOVA with a Tukey's post hoc test of significance; lowercase letters indicate the difference between communities within a life type, and are tested using t -test ($P < 0.05$). CF: *Cryptomeria fortunei*; MG: *Metasequoia glyptostroboides*; SS: *Schima sinensis*; AP: *Acer palmatum*; SB: *Symplocos botryantha*; LT: *Lindera tienchuanensis*.

2.4 植物叶片N、P含量的Ⅱ类线性回归分析

对不同森林类型和不同生活型叶片N、P含量进行Ⅱ类线性回归后发现,除人工林乔木、灌木、草本叶片N、P元素间

线性关系不显著 ($P > 0.05$) 外, 其他无论次生林、原始林, 或是乔木、灌木、草本、整体, 叶片N、P元素间均存在显著线性关系 ($P < 0.05$) (表3)。对植被整体分析发现, 乔木、灌木、草本与整体叶片N、P含量间的Ⅱ类线性回归斜率均显著约等于1, 表明了各生活型叶片与整体森林叶片建成过程中对N、P元素间的等比例投入关系 (表3)。

人工林的乔木、灌木、草本叶片N、P含量为等比例投入关系 (斜率约等于1, $P > 0.05$); 在次生林与人工林中, 乔木、灌木叶片N、P含量Ⅱ类线性回归斜率显著约等于1 ($P < 0.05$), 也表现为等比例投入关系, 而草本叶片N、P含量间斜率显著小于1, 反映了次生林与原始林草本叶片不存在N、P的按比例投入关系。在对人工林、次生林、原始林的整体叶片N、P含量Ⅱ类线性回归分析后, 发现斜率显著小于1 (表3)。

3 讨论

3.1 土壤C、N、P含量及其化学计量比

土壤C、N、P含量与植物光合作用与矿质代谢等过程密切相关^[6]。本研究中表层土壤 (0-10 cm) C、N、P含量分别为26.5、3.4、0.5 g/kg, 其土壤C、N含量高于全国土壤C、N含量11.12、1.06 g/kg, 但土壤P含量低于全国P平均含量0.65 g/kg^[19]。土壤C、N主要来源于土壤有机质与凋落物的分解^[5]。土壤P主要来源于岩石分化, 较少部分来源于植物回归, 但植物凋落物中的N比P更容易矿化与释放^[5]。这反映出研究区域凋落物分解速率较高, 凋落物C、N能够很好地回归表层土壤, 但土壤P含量整体处于较低水平的规律。在不同林型间土壤C、N、P含量也存在显著差异。人工林土壤C、N、P均显著低于天然林 (原始林与次生林)。这可能因为森林砍伐后, 群落形成初期土壤N、P养分库消耗严重, 且由于群落内凋落物种类较少、凋落物分解速率较低等原因, 使得养分库得不到及时补充, 从而使得人工林土壤N、P含量呈现较低的状态^[11]。而天然林生物多样性较高, 凋落物种类繁多, 利于土壤微生物与小型动物活动, 从而促进凋落物中N、P的归还^[20]。

土壤C、N、P化学计量比特征是土壤内部C、N、P循环与平衡的重要参数, 土壤C:N:P可作为C、N、P矿化作用与固持作用的判断依据^[5]。人工林、次生林和原始林的土壤C:N:P分别为63:5:1、97:10:1和29:5:1, 其中, 人工林高于全国土壤C:N:P

(60:5:1), 天然林均低于全国土壤C:N:P^[19]。不同林型间人工林表层土壤矿化能力与N元素固持作用与天然林有显著差异, 人工林土壤矿化能力与N元素固持能力较低, 而天然林则较强。

土壤C:N比是预测森林有机质分解的重要指标, 较低的土壤C:P比是磷有效性高的标志之一, 而N:P比能判断凋落物的分解状况, 进而确定养分限制类型^[5]。人工林土壤C:N (12.6) 最高、N:P (4.0) 最低, 反映出人工林凋落物N分解回归不足, 呈现N限制特征; 次生林土壤C:P最高, 且N:P (6.3) 高于人工林, 反映出次生林凋落物N分解回归增强, 但凋落物P回归较低, 呈现P限制特征; 原始林土壤C:N、C:P均最低且N:P (7.5) 最高, 表明了原始林土壤N、P供应能力均为最高, 凋落物N、P分解回归增强, 但仍呈现一定的P限制特征。

3.2 植物叶片C、N、P含量

C作为生命有机体内主要元素, 有机干物质的50%左右是C, 这一比例在不同类群的生物中随细胞结构发生变化^[21]。在本研究中, 乔木叶片C含量为495.0 g/kg, 高于中国东部C含量480.1 g/kg^[22]。表明研究区乔木叶片有机化合物含量较高, 具有较高的固碳能力。另外, 与天然林乔木叶片相比, 人工林乔木叶片C含量最高, 说明柳杉和水杉等针叶树种具有较强固碳能力^[23-24]。并且研究区内不同生活型植物叶片C含量均呈现乔木>灌木>草本的规律, 这与姜沛沛等的研究^[16]一致, 这可能是因为乔木叶片具有较高的光合速率, 从而使得乔木固碳能力更强^[25]。

植物叶片内N、P元素含量主要受植物自身生长特性、生长阶段和养分供应状况等的影响^[26-27], 并且植物器官N、P含量是植物代谢能力与养分利用效率的综合反映^[28-29]。本研究中, 乔木叶片N、P含量均值分别为22.3、1.6 g/kg, 高于全球植物叶片N含量20.09 g/kg、低于P含量1.77 g/kg^[30], 且低于黄土高原子午岭植物叶片P含量2.17 g/kg^[31]。这表明与全球大尺度以及中国北方高纬度地区相比, 研究区内乔木具有较低的叶P含量^[28, 32], 乔木叶片可能存在P元素缺乏的现象。在不同林型间, 植物叶片N、P含量人工林显著低于天然林, 次生林低于原始林。人工林柳杉和水杉该种类树种的叶片特异性, 针叶树种生长环境一般是人为干扰后的土壤, 土壤N缺乏^[33], 从而叶片N含量较低, 并且针叶树种叶片中的C次生化合物会强烈的抑制叶片N的回收^[34]。而次生林则可能由于土壤N、P

表3 宜宾老君山不同森林类型植物叶片N与P含量的Ⅱ类线性回归分析结果

Table 3 Summary of regressions of foliar nitrogen and phosphorus concentrations along a successional series in the Laojunshan National Nature Reserve of Yibin City

生活型 Life form	总体 Overall		人工林 Plantation forest		次生林 Secondary forest		原始林 Primary forest	
	<i>b</i> (conf.int.)	<i>R</i> ² (<i>N</i>)	<i>b</i> (conf.int.)	<i>R</i> ² (<i>N</i>)	<i>b</i> (conf.int.)	<i>R</i> ² (<i>N</i>)	<i>b</i> (conf.int.)	<i>R</i> ² (<i>N</i>)
乔木 Tree	0.76 (0.65-0.9)	0.52 (75)	1.13* (0.44-2.95)	0.36 (6)	0.87** (0.65-1.17)	0.11 (42)	0.75 (0.56-0.99)	0.52 (27)
灌木 Shrub	1.06 (0.87-1.29)	0.38 (66)	1.18* (0.65-2.14)	0.2 (12)	0.99 (0.7-1.39)	0.38 (24)	0.86 (0.64-1.15)	0.41 (30)
草本 Herb	0.80 (0.6-1.06)	0.25 (39)	1.04* (0.43-2.55)	0.463 (6)	0.55** (0.35-0.86)	0.23 (18)	0.71* (0.43-1.18)	0.21 (15)
整体 Total	0.86 (0.73-0.95)	0.39 (180)	0.62 (0.5-0.78)	0.75 (24)	0.66 (0.57-0.77)	0.54 (84)	0.60 (0.52-0.69)	0.64 (72)

*b*表示Ⅱ类线性回归的斜率, *R*²表示决定系数, conf.int.表示95%置信区间, *N*表示样本数 (取样个体数); 对于所有斜率来说未用星号标记者全为 $P < 0.001$, *表示 $P > 0.05$, **表示 $P < 0.05$; 斜率*b*用黑体标记表示显著大于1或小于1 ($P < 0.05$); 在Ⅱ类线性回归中, *y*表示P含量, *x*表示氮含量, 在运算中, 所有氮和磷含量均进行了log转化。

b represents the slopes, *R*² is the determined coefficient, and conf. inter. is the abbreviation of confidence intervals in Type II regression, respectively; *N* represent the number of samplings (individuals). For all slopes, $P < 0.001$ unless otherwise indicated. Slopes statistically greater or smaller than 1 ($P < 0.05$) are indicated by boldface font. * $P > 0.05$, ** $P < 0.05$; In the Model II (reduced major axis, RMA) regression analysis, P content represented by *y* and N content represented by *x*; All data were log transformed.

供应较原始林低的原因,植物叶片N、P低于原始林.不同生活型植物叶片N、P含量同样具有较大差异,天然林群落(除总状山矾群落外)植物叶片N、P含量均为乔木>灌木>草本,这反映出生命周期长、生长速率缓慢的植物器官内N、P含量比生命周期短、生长速率迅速植物高的规律^[28-29].

3.3 植物叶片C、N、P化学计量比

人工林乔木C:N:P原子比(1 418:22:1)高于全球森林叶片原子比1 212:28:1^[34],次生林(原子比为599:22:1)与原始林(原子比为111:4:1)低于全球水平.乔木叶片C:N:P与土壤C:N:P均表现为人工林>次生林>原始林,这表明乔木叶片C:N:P与土壤C:N:P间具有一定的联系^[35].这可能是乔木叶片中C、N、P比例的变化使得凋落叶中C、N、P分解比例变化,从而影响土壤C、N、P的比例,反过来土壤C、N、P的供应也会对乔木叶片C、N、P含量产生影响,二者之间形成正反馈作用,最终形成3种森林类型乔木叶片C:N:P与土壤C:N:P大小顺序一致的规律.

植物体内C:N与C:P通常能反映出植物对N、P的利用效率,可在一定程度上判断环境对植物生长的N、P养分供应状况^[5].本研究中,乔木C:N、C:P分别为25.1、329.1,高于全球C:N(22.5)、C:P(233.2)^[1].天然林乔木C:N、C:P低于人工林,原始林乔木C:N、C:P低于次生林,而且原始林灌木和草本C:N、C:P低于次生林.这表明研究区域内乔木叶片具有较高的N、P利用效率,人工林乔木与天然林乔木相比具有较高的N、P利用效率,次生林较原始林有更高的N、P利用效率,而且天然林中N、P养分供应更高,原始林最高.柳杉和水杉群落中,乔灌木C:N、C:P均表现出乔木最高的规律,这表明乔木在同样生境内具有比灌木、草本更高的N、P利用效率,能够在N、P较为缺乏的环境中更为有效地固定碳元素;而在天然林群落中,乔木C:N、C:P却不是最高,这表明该群落内灌木与草本植物具有更高的N、P利用效率,在N、P供应较为充足的环境中相较于灌木与草本植物能够更为高效快速地构建有机物质.

Güsewell研究表明,陆地植物N:P<10时,植被受N限制,而N:P>20时,植被受P限制,N:P处于10-20间时施肥对N:P无显著效应^[6].而Koerselman和Meuleman的研究则表明,湿地生态系统的植物N:P小于14时受N限制,大于16时受P限制,处于两者之间时N、P同时限制或养分充足不受限制^[7].不同区域N:P阈值的不同,表明N:P化学计量临界值会因生态系统类型、植物种类组成的不同而形成差异^[6,35].因而不能单独运用某一N:P阈值判定不同生态系统的限制元素,但N:P比值较低一般反映该植物群落更易受N限制,反之N:P比值较高则反映更易受P限制^[36-37].本研究中,乔木N:P为13.9,灌木N:P为14.1,高于中国东部13.5^[36],草本N:P为9.3,低于我国草原区15.3^[9],说明乔木、灌木更易受P限制,草本更易受N限制.另外,本研究中人工林乔木叶片N:P(10.2)显著低于次生林(14.5)、原始林(13.8),因此人工林乔木与天然林乔木相比受P限制可能较小,更易受N限制.当干扰停止后,由于植物种类组成发生极大改变,植物群落的N:P特征也发生了显著变化^[23].柳杉与水杉群落中灌木N:P与乔木、草本相比最高,表明在土壤养分供应较低的情况下灌木更易受P限制;中华木荷与鸡爪槭群落中灌木N:P最高、草本最低,表明在次生

林中生境各条件改善的情况下灌木更易受P限制.总状山矾与天全钓樟群落中乔木N:P最高、草本最低,表明在原始林中土壤养分供应更优的情况下乔木更易受P限制.

3.4 植物叶片N、P构建规律

植被总体及乔木、灌木、草本叶片总体N、P含量回归斜率约等于1,属于等速投入关系.乔木和灌木在3种森林类型叶片N、P回归斜率均约等于1,均属于等速投入关系,这与阎恩荣等乔木与灌木叶片N、P回归斜率显著大于1^[33]不同,表现出研究区域受外界干扰较小,植物自身叶片N、P相对构成速率较为稳定的现象.但对于不同森林类型整体而言回归斜率均显著小于1,表明同一森林类型下叶片N、P不存在按比例投入依赖,表明针对单独的某一森林类型观察,乔灌木植物叶片N、P构建规律差异较大,无法构建有效的回归方程,这也从侧面印证了乔灌木在同一森林类型中具有不同的氮磷限制特征.次生林和原始林草本回归斜率显著小于1,表明叶片N、P间不存在按比例投入依赖.这可能是由于乔、灌木在个体生长发育过程中与其他植物及生境长期相互博弈的结果,使其具有较强的缓冲和适应能力,形成独特的生理生化特性,从而使得N、P构建速率相对均衡,而草本植物个体生长发育年限相对较短,根系主要分布在土壤表层并且对土壤养分变化反应更为灵敏^[16,25],叶片N、P构建速率上略有差异,从而N、P不存在按比例投入依赖.

4 结论

1) 群落结构更加完善、生物多样性更高的天然林比人工林土壤C、N、P含量更高,因此,天然林具有较强的土壤矿化能力与N、P元素供应能力.

2) 在土壤养分供应较低的生境下植物更易受到N元素的限制,而在土壤养分供应较为充足的生境下植物更易受到P元素的限制,并且灌木受P限制程度更高.

3) 植被整体叶片N、P存在等速投入关系,乔木、灌木、草本整体植物叶片N、P均存在等速投入关系,而在同一森林类型下植物叶片整体不存在等比例投入关系.

人为干扰程度的不同导致森林群落优势种的变化,进而影响不同生活型植物叶片及其土壤C、N、P化学计量特征.同时,土壤C、N、P化学计量特征的改变可以进一步调控森林群落C、N、P化学计量特征,二者之间相互影响制约,最终形成较为稳定的森林生态系统.因此,了解不同森林类型的不同生活型及土壤的C、N、P化学计量特征的变化规律,可以为该地区植物群落的演替及生态恢复治理提供理论基础及实践意义.

参考文献 [References]

- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, **408** (6812): 578-580
- Sterner RW, Elser JJ. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 225-226

- 3 Tessier JT, Raynal DJ. Vernal nitrogen and phosphorus retention by forest understory vegetation and soil microbes [J]. *Plant Soil*, 2003, **256** (2): 443-453
- 4 Mooshammer M, Wanek W, Schnecker J. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter [J]. *Ecology*, 2012, **93** (4): 770-782
- 5 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, **28** (8): 3937-3947 [Wang SQ, Yu GR. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28** (8): 3937-3947]
- 6 Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, **164** (2): 243-266
- 7 Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, **33** (6): 1441-1450
- 8 Chen Y, Han W, Tang L, Tang Z, Fang J. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form [J]. *Ecography*, 2013, **36** (2): 178-184
- 9 He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J]. *Oecologia*, 2008, **155** (2): 301-310
- 10 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤C、N、P化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2014, **25** (4): 947-954 [Yu YF, Peng WX, Song TQ, Zeng FP, Wang KL, Wen L, Fan FJ. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between Karst hills, southwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25** (4): 947-954]
- 11 白雪娟, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 王宝荣. 黄土高原不同人工林叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2016, **27** (12): 3823-3830 [Bai XJ, Zeng QC, An SS, Zhang HX, Wang BR. Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil in different plantations on the Loess Plateau, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27** (12): 3823-3830]
- 12 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物C、N、P生态化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2016, **27** (2): 365-372 [Jiang PP, Cao Y, Chen YM. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and litter in forest community of Shaanxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27** (2): 365-372]
- 13 赵耀, 王百田, 李萌, 王旭虎, 董秀群. 晋西吕梁山区3种森林碳氮磷生态化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24** (3): 518-524 [ZhaO Y, Wang BT, Li M, Wang XH, Dong XQ. Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in three forests in the Lüliang Mountainous Area of Shanxi Province [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24** (3): 518-524]
- 14 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 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[J]. 生态学报, 2010, **30** (23): 6581-6590 [Liu WD, Su JR, Li SF, Zhang ZJ, Li ZW. 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 [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (23): 6581-6590]
- 15 樊月, 陈志为, 潘云龙, 洪滔, 苏少川, 吴承祯, 林晗. 林龄和坡位对杉桐混交林化学计量特征的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (2): 246-253 [Fan Y, Chen ZW, Pan YL, Hong T, Su SC, Wu CZ, Lin H. Effects of stand age and slope position on the stoichiometric characteristics of the *Cunninghamia lanceolata*-*Aleurites montana* mixed forest [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (2): 246-253]
- 16 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量学的季节变化[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 23-28 [Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (1): 23-28]
- 17 何云玲, 郭宗锋, 刘雪莲. 四川省老君山常绿阔叶林乔木碳储量及其分布特征. 生态环境学报[J], 2015, **24** (11): 1765-1770 [He YL, Guo ZF, Liu XL. Carbon storage of tree layer in subtropical evergreen broadleaf forests in Laojun Mountain of Sichuan [J]. *Ecol Environ Sci*, 2015, **24** (11): 1765-1770]
- 18 Falster DS, Warton DI, Wright IJ. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines, Version 2.0, Copyright 2006 [EB/OL]. [2019-7-29]. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR20>
- 19 Tian H, Chen G, Zhang C. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 2010, **98** (1-3): 139-151
- 20 王文君, 杨万勤, 谭波, 刘瑞龙, 吴福忠. 四川盆地亚热带常绿阔叶林不同物候期凋落物分解与土壤动物群落结构的关系[J]. 生态学报, 2013, **33** (18): 5737-5750 [Wang WJ, Yang WQ, Tan B, Liu RL, Wu FZ. The dynamics of soil fauna community during litter decomposition at different phenological stages in the subtropical evergreen broad-leaved forests in Sichuan basin. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (18): 5737-5750]
- 21 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 2-6 [He JS, Han XG. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (1): 2-6]
- 22 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 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[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (3): 581-586 [Ren SJ, Yu GR, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM. stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the north-south transect of east China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (3): 581-586]
- 23 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (1): 13-22 [Yan ER, Wang XH, Zhou W. N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2008, **32** (1): 13-22]
- 24 郑跃芳, 钟全林, 程栋梁, 张中瑞, 邓兴宇. 亚热带4种林木幼苗的碳氮磷含量及其化学计量比特征[J]. 应用与环境生物学报, 2017, **23** (2): 379-383 [Zheng YF, Zhong QL, Cheng DL, Zhang ZR, Deng XY. Carbon, nitrogen, and phosphorus contents in four tree seedlings of subtropical plants and their stoichiometric ratio characteristics [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2017, **23** (2): 379-383]
- 25 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系[J]. 生态学报, 2007, **27** (1): 171-181 [Zheng SX, Shangguan ZP. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27** (1): 171-181]
- 26 Baldwin DS, Rees GN, Mitchell AM, Watson G, Williams J. The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial

- community structure in sediment from a freshwater wetland [J]. *Wetlands*, 2006, **26** (2): 455-464
- 27 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠4种草本植物叶片与土壤的化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2015, **26** (3): 659-665 [Tao Y, Zhang YM. Leaf and soil stoichiometry of four herbs in the Gurbantunggut Desert, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26** (3): 659-665]
- 28 Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytol*, 2005, **168** (2): 377-385
- 29 Ågren GI. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities [J]. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2008, **39** (39): 153-170
- 30 Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *PNAS*, 2004, **101** (30): 11001-11006
- 31 王宝荣, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 白雪娟. 黄土高原子午岭林区两种天然次生林植物叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2017, **37** (16): 5461-5473 [Wang BR, Zeng QC, An SS, Zhang HX, Bai XJ. C:N:P stoichiometry characteristics of plants-litter-soils in two kind types of natural secondary forest on the Ziwuling region of the loess plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (16): 5461-5473]
- 32 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 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[J]. 环境科学, 2007, **28** (12): 2665-2673 [Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in nstec [J]. *Environ Sci*, 2007, **28** (12): 2665-2673]
- 33 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 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[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 48-57 [Yan ER, Wang XH, Guo M, Zhong Q, Zhou W. 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 [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (1): 48-57]
- 34 Megrodody ME, Daufresne T, Hedin LO. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios [J]. *Ecology*, 2004, **85** (9): 2390-2401
- 35 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, **29** (6): 1007-1019 [Zeng DH, Chen GS. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2005, **29** (6): 1007-1019]
- 36 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响[J]. 植物生态学报, 2014, **38** (3): 231-237 [Bin ZJ, Wang JJ, Zhang WP, Xu DH, Cheng XH, Li KJ. Effects of n addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang plateau, China. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38** (3): 231-237]
- 37 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王伟, 刘钟龄, 刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 39-47 [Yin XR, Liang CZ, Wang LX, Wang W, Liu ZL, Liu XP. Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (1): 39-47]