DOI: 10.5846/stxb201409211866
曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎.桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征.生态学报,2016, 36(7): - .
Zeng Z X, Wang K L, Liu X L, Zeng F P,Song T Q, Peng W X, Zhang H, Du H.Stoichiometric characteristics of live fresh leaves and leaf litter from typical plant communities in a karst region of northwestern Guangxi, China .Acta Ecologica Sinica,2016,36(7): - .

桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征

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

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

摘要:研究喀斯特生态脆弱区植物新鲜叶片与凋落叶的元素化学计量学性状,对该地区森林生态系统的恢复与重建具有重要指导意义。在本项研究中,我们在桂西北喀斯特区分别选取了 3 个原生林群落与 3 个次生林群落,研究其建群种植物新鲜叶片和凋落叶的 C、N、P 元素含量及其生态化学计量特征。结果发现,6 个群落建群种新鲜叶片 C、N、P 含量(其平均含量分别为 404.3、22.5、1.75 mg/g)均大于凋落叶(平均含量分别为 376.5、19.0、1.35 mg/g),鲜叶 C:N、C:P、N:P 比值(均值分别为 17.8、244.9、13.8)均小于凋落叶(均值分别为 19.3、315.3、16.3)。6 种植物新鲜叶片 N、P 含量大于凋落叶,而 N:P 比小于凋落叶,表明喀斯特区植物对 N 的再吸收率大于 P。3 个原生林群落建群种鲜叶与凋落叶的平均 C、N 含量均大于次生林,而 P 含量则略小于次生林;原生林鲜叶与凋落叶的 C:N 比均小于次生林,C:P、N:P 则大于次生林,推测次生林相对于原生林有更快的生长速率。原生林鲜叶 N:P 比为 13-15 之间,次生林鲜叶 N:P 比为 11-12 之间,次生林鲜叶与凋落叶的 N:P 比均小于原生林,说明原生林凋落物分解相对较慢,原生林能相对多的保留养分以供植物吸收,更能适应喀斯特石生环境。植物鲜叶和凋落叶的 C:N 与 N:P 比值均呈极显著正相关,说明叶片养分元素间具有共变的特性;叶片 N、P 含量呈正相关关系,表明植物 N:P 比具有相对的稳定性,这是高等陆生植物 C-N-P 元素计量的普遍规律,体现了植物群落对环境的适应。

关键词:生态化学计量学;喀斯特;鲜叶;凋落叶;原生林;次生林

Stoichiometric characteristics of live fresh leaves and leaf litter from typical plant communities in a karst region of northwestern Guangxi, China

ZENG Zhaoxia[1,2,*], WANG Kelin[1,2], LIU Xiaoli[3], ZENG Fuping[1,2], SONG Tongqing[1,2], PENG Wanxia[1,2], ZHANG Hao[1,2], DU Hu[1,2]

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

Abstract: The karst area of southwestern China covers 550,000 km^2, and includes 105,000 km^2 that are experiencing

基金项目:中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB3-10); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070404,XDA05050205); 国家自然科学基金项目(31100329, 51409101, 31370485, 31370623, 31400412); 中国科学院亚热带农业生态研究所青年人才领域前沿项目(ISACX-LYQY-QN-1203)
收稿日期:2014-09-21; **网络出版日期**:2015- -
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zengzhx78@163.com

serious rocky desertification and human disturbance. Fortunately, national and provincial conservation and afforestation projects have been developed to mitigate karst rocky desertification. Ecological stoichiometry, which approaches questions by analyzing the balance of many major elements needed by organisms and determines how those elements affect and interact with processes, provides new perspectives for studying ecosystem processes in fields ranging from leaf physiology to ecosystem productivity. In terrestrial ecosystems, the close interaction between the C, N, and P cycles constrains most ecosystem processes; therefore, the N and P status, and the N:P stoichiometry of leaves has been studied intensively to try and determine how these factors limit plant growth. Exploring the stoichiometric properties of the primary elements (C, N, and P) in live fresh leaves and leaf litter is very important and could provide constructive information and guidance for ecosystem recovery and the reconstruction in ecologically fragile karst regions. This study examined the concentration of C-N-P and the related stoichiometry of live fresh leaves and leaf litter in three primary forests and compared them to data from three secondary forest communities in northwestern Guangxi. The results showed that the N and P contents of live fresh leaves in the six forest communities were greater than that of leaf litter. However, the N:P ratios showed opposite results, which indicated that the plant N reabsorption rate in this karst region was larger than that for P. The C, N, and P contents of live fresh leaves in the six forest communities were higher than those of leaf litter. In addition, the mean C and N contents of leaves in the three primary forests were higher than in the three secondary forests. However, P levels were slightly lower in the leaves of primary forests than in secondary forests. The results also revealed that the C:N, C:P, and N:P ratios of live fresh leaves from the six communities were all less than for the leaf litter. In addition, the order of the C, N, and P stoichiometric ratios for both live leaves and leaf litter in the six forest communities was C:P > C:N > N:P, and the C:N ratios of secondary forests were larger than that of primary forests for both live leaves and leaf litter. The C:P and N:P ratios of live leaves and leaf litter in the three secondary forests were all larger than the primary forests, which indicated that the secondary forests had higher growth rates. The N:P ratios of live fresh leaves in the three primary forest communities were between 13 and 15. The N:P ratios of live fresh leaves in the three secondary forest communities were between 11 and 12, which is between the upper and lower limit thresholds for N and P nutrient levels. Therefore, the N and P nutrient status of the three secondary forests (after 28 years of spontaneous recovery) has reached a relatively stable stage through long-term environmental adaptation. A significantly positive relationship was observed between the C:N and N:P ratios of both live fresh leaves and leaf litter. The N and P contents of all community species were positively correlated, and the N:P ratio was positively correlated with N content, but significantly and negatively correlated with P content.

Key Words: stoichiometry; Karst; live leaf; litter leaf; primary forest; secondary forest

氮(N)和磷(P)是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素,由于自然界中 N 和 P 元素供应往往受限,成为生态系统生产力的主要限制因素[1-2]。自然界结构性元素 C 和限制性元素 N、P 相互作用,调节着植物的生长[1, 3]。植物通过叶的光合作用固定碳(C),并以凋落物的形式将 C 和养分逐步补偿给土壤[4]。叶的光合和蒸腾驱动陆地生态系统中水和 C、N、P 等元素的生物地化循环[5],而凋落物是维系植物体地上 C 与养分库与土壤 C 与养分库形成循环的重要生态过程[6]。“生态化学计量学”(Ecological stoichiometry)利用生态过程中多重化学元素(主要是 C、N、P 等元素)的平衡关系,为研究 C、N、P 等元素在生物地球化学循环和生态过程中的计量关系及其规律提供了一种新思路[7-10]。该理论认为[11],有机体能够控制自身的许多特性,包括营养平衡、pH 值稳定等,使得内部环境不随外部环境的变化而剧烈变化,生物个体主要元素组成维持在一个狭窄的范围内[12-13],那么,植物新凋落的叶片相对于新鲜叶片其主要元素分别具有怎样的计量特征以及两者之间是否存在内在关联呢?

我国桂西北喀斯特区独特的地质环境背景加上不合理的土地开发方式造成该区植被破坏严重、水土流失加剧,生态环境脆弱,环境容量小,抗干扰能力差,区域生态环境质量不断恶化,生态服务功能下降[14-15]。植

被退化是这一系列环境问题的重要诱因,如何合理保护现有植被成为石漠化治理的难点和热点。许多学者已经围绕喀斯特区域植被及凋落物进行了相关研究[15-16],但多以植物或凋落物作为独立对象进行深入研究,较少对两者计量关系差异及相互关系进行综合分析。本文研究了桂西北喀斯特区域 3 个原生林群落和 3 个自然恢复 28 年的次生林群落中 6 个建群种植物鲜叶以及凋落叶的 C、N、P 化学计量学特征、比较其差异并分析其相关性,探讨 6 种植物养分再吸收规律及其对石生环境的适应策略,以促进生态化学计量学理论在喀斯特生态系统中的应用与发展,同时为该区的生态功能恢复与植被重建提供参考。

1　研究区域概况

研究区位处广西壮族自治区环江毛南族自治县(E107°54′01″—108°05′51″,N25°07′01″—25°12′22″),属亚热带气候。该区年均日照 1451.1 h,年均气温 19.3 ℃,年有效积温 6260 ℃(≥10 ℃),无霜期 310 d,年均降雨量 1529 mm。该区森林覆盖率 94.8%,保存有世界上喀斯特地貌连片面积最大、保存最完整、原生性最强的原生林。该区植被属中亚热带石灰岩常绿凋落叶阔叶混交林,是石灰岩森林植被顶级群落,为典型的喀斯特原始森林。本研究选取的 3 种代表性原生林的建群种分别为圆果化香(*Platycarya longipes* Wu)、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei* Hand.)和青檀(*Pteroceltis tatarinowii* Maxim)。群落的详细特征见表 1。

表 1　研究群落基本概况

Table 1　The basic characteristics of the three primary and three secondary forest communities

概况 Outline	原生林 Primary forest			次生林 Secondary forest		
群落建群种 Constructive Species	圆果化香 Round-fruited Dye-tree (RD)	伞花木 Eurycorymbus (EU)	青檀 Wing-hackberry (WH)	圆叶乌桕 Round-leaved Tallow-tree (RT)	八角枫 Chinese Alangium (CA)	黄荆 Negundo Chaste-tree (NC)
高度* Height /m	5.42±0.45	8.12±0.57	8.92±0.67	5.68±0.55	4.02±0.53	2.17±0.41
郁闭度 Canopy density	0.57	0.60	0.51	0.58	0.71	0.66
物种数 Species number	13	17	9	27	30	34
均匀度 Evenness	0.81	0.79	0.82	0.62	0.64	0.59
辛普森指数 Simpson′s index	0.84	0.82	0.89	0.58	0.67	0.63

* 所示高度为建群种平均高

3 种典型次生林位于环江县中国科学院环江喀斯特生态系统研究观测站(E108°18′57″—108°19′58″,N24°43′59″—24°44′49″),属典型的峰丛洼地喀斯特地貌。该区从 1985 年开始自然恢复,本文选取 3 种代表性群落的建群种分别为圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium* Hemsl)、八角枫(*Alangium chinense* (*Lour.*) Harms)和黄荆(*Vitex negundo* Linn)。群落的详细特征见表 1。

2　研究方法

2.1　样品收集

在 20 m×30 m 样方内,按“梅花”五点法布置凋落物收集框,收集框为孔径 1 mm 尼龙网制成的长宽高为 1 m×1 m×0.25 m 的方形钢架容器,放置时底部距地面 15 cm,每块样地放置 5 个收集框,凋落物样每月收集。本研究于 2013 年 4 月进行采样,于凋落物中分拣出各群落建群种凋落叶的部分装入信封。同时于每个群落随机选取建群树种 5 株,摘取新长出完全展开且未被啃食的成熟叶片 15—20 片放入信封。所采集样品一并放置烘箱中 75 °C 烘至恒重、磨碎、过 60 目筛,以备养分分析。

2.2　样品分析

有机碳(OC)用重铬酸钾-外加热法(GB 9834-88)测定,全氮(TN)用半微量凯氏定氮法(GB 7886-87)测定,全磷(TP)含量测定方法为硝酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法(GB 7887-87)。

2.3 数据处理

本文数据分析采用 Office 2003 Excel 进行数据的整理与初步分析,计算平均值以及标准误差等。应用 SPSS 13.0 统计分析软件进行统计分析:采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)对鲜叶和凋落叶 C、N、P 含量以及 C:N、C:P、N:P 进行差异性检验。植物鲜叶与凋落叶 C:N、N:P 比值相关性采用 Pearson 相关分析。为改善数据的正态性,在对叶片的 N 与 P 以及 N、P 与叶片 N:P 进行相关性分析时对数据进行了以 10 为底的对数转换[5]。

3 结果与分析

3.1 植物鲜叶与凋落叶 C、N、P 含量特征

如表 2 所示,6 个群落建群种新鲜叶片 C、N、P 含量均大于凋落叶(鲜叶的 C、N、P 平均含量分别为 404.3、22.5、1.75 mg/g,而凋落叶 C、N、P 平均含量分别为 376.5、19.0、1.35 mg/g),原生林新鲜叶中 C 含量明显高于次生林,次生林黄荆鲜叶 C 含量最低,仅为 372.4±4.8 mg/g,但 6 种群落凋落叶 C 含量差异不明显。3 种原生林鲜叶 N、P 含量均显著大于凋落叶($P<0.05$),而 3 种次生林仅黄荆鲜叶 N、P 含量显著高于凋落叶($P<0.05$)。

而对于 6 个树种而言,3 种原生林鲜叶 C 含量高于次生林,但凋落叶 C 含量与次生林差异不明显。3 种原生林鲜叶 N 含量显著高于次生林($P< 0.05$),但 6 个树种的凋落叶 N 含量无显著差异。3 个原生林群落建群种的平均 C、N 含量均显著大于次生林($P<0.05$),而 P 含量则略小于次生林,尤其原生林凋落叶 P 含量显著低于次生林($P<0.05$)(表 2)。

表 2 植物鲜叶与凋落叶 C、N、P 含量

Table 2 Averaged C, N, P contents of live leaf and litter

类型 Type	群落 Species	C/(mg/g)		N/(mg/g)		P/(mg/g)	
		鲜叶 Live leaf	凋落叶 Litter leaf	鲜叶 Live leaf	凋落叶 Litter leaf	鲜叶 Live leaf	凋落叶 Litter leaf
原生林	圆果化香(RD)	416.3±2.5^{abA}	378.4±9.1^{bB}	23.4±4.2^{aA}	19.6±1.2^{B}	1.7±0.3^{A}	1.2±0.1^{bB}
Primary	伞花木(EU)	429.6±6.4^{a}	401.1±9.2^{a}	23.7±3.3^{aA}	19.4±1.9^{B}	1.6±0.5^{A}	1.1±0.0^{bB}
forest	青檀(WH)	408.3±7.8^{bA}	369.4±6.6^{bB}	24.9±2.7^{aA}	20.2±2.2^{B}	1.7±0.8^{A}	1.2±0.1^{bB}
次生林	圆叶乌桕(RT)	404.4±3.7^{b}	388.9±4.5^{ab}	19.9±2.8^{b}	17.9±4.3	1.7±0.6	1.5±0.8^{a}
Secondary	八角枫(CA)	397.2±5.1^{bA}	364.2±4.6^{bcB}	21.2±2.3^{b}	18.2±7.1	1.9±0.4^{A}	1.5±0.4^{aB}
forest	黄荆(NC)	372.4±4.8^{c}	356.7±7.5^{c}	21.7±3.7^{bA}	18.8±3.4^{B}	1.9±0.7^{A}	1.6±0.4^{aB}

表中所示为平均值± 标准误差。同行相同参数项不同大写字母表示差异显著,同列相同参数不同小写字母表示种间差异显著($P< 0.05$)

3.2 植物鲜叶与凋落叶 C-N-P 生态化学计量特征

3.2.1 植物鲜叶与凋落叶 C:N、C:P 和 N:P 特征

对于所研究植物,鲜叶 C:N、C:P、N:P 均值分别为 17.8、244.9、13.8,分别小于凋落叶 C:N、C:P、N:P 比值(19.3、315.3、16.3)(图 1)。次生林鲜叶与凋落叶的 C:N 比值(分别为 18.7、20.0)均大于原生林(16.4、18.3),而 C:P、N:P(209.1、242.8)则小于原生林(240.2、307.8)。原生林鲜叶 N:P 比为 13—15 之间,凋落叶 N:P 则在 16—18 之间;次生林鲜叶 N:P 比为 11—12 之间,而凋落叶 N:P 比在 11—13 之间。

RD, EU, WH, RT, CA 与 NC 分别代表 3 种原生林群落圆果化香(Round-fruited Dye-tree)、伞花木(Eurycorymbus)与青檀(Wing-hackberry)及 3 中次生林群落圆叶乌桕(Round-leaved Tallow-tree)、八角枫(Chinese Alangium)和黄荆(Negundo Chaste-tree).

3.2.2 植物鲜叶与凋落叶 C:N、N:P 比值相关性

植物鲜叶和凋落叶的 C:N 与 N:P 比均为极显著正相关(两者 R^2 分别为 0.8855,$P<0.01$ 以及 0.9709,$P<0.001$)(图 2)。6 个群落凋落叶片 N、P 含量总体上呈现正相关(如图 3,$R^2=0.1839$,$P=0.164$)。叶片的 N:P

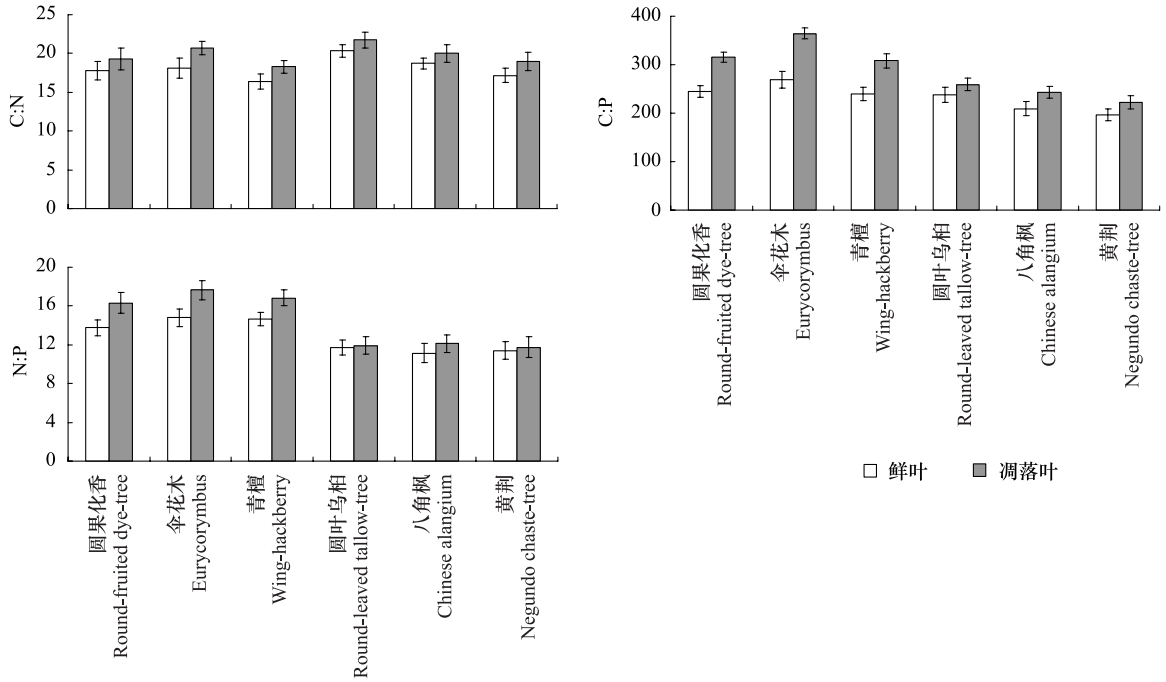

图 1　不同林地凋落叶与鲜叶 C :N, C :P, N :P

Fig. 1　The C :N, C :P, N :P of live leaf and litter leaf in the study forests.

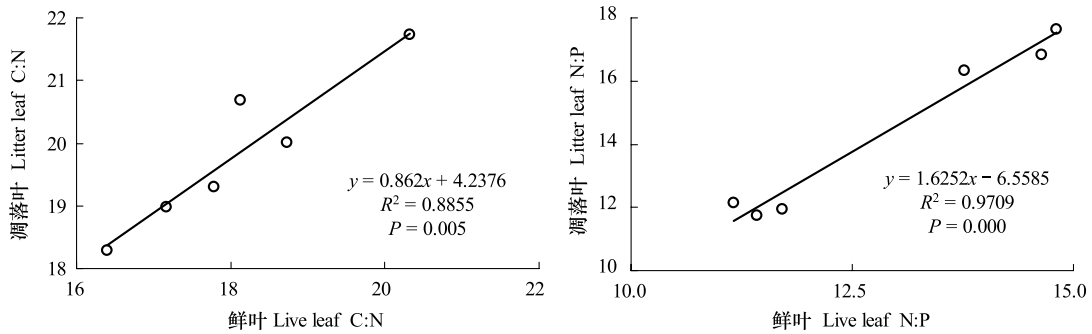

图 2　植物鲜叶与凋落叶 C :N、N :P 相关性

Fig. 2　The relationships of C :N and N :P between live leaf and litter leaf

比率与 N 含量呈正相关(图 4 左,$R^2=0.0322$;$P=0.550$),与 P 含量呈现显著负相关关系(图 4 右,$R^2=0.659$;$P<0.05$)。

4　讨论与结论

氮(N)和磷(P)是植物的基本营养元素,对植物生命各种功能具有直接影响[2, 17-18],在植物的各种生理代谢中发挥着重要的作用,彼此独立而又相互影响[5],并最终影响植物叶片的碳(C)固定[19-20]。Han 等人[21]对中国 753 个陆地植被物种的叶片 N、P 含量及其化学计量学的研究结果显示,中国陆地植被叶片的平均 N、P 含量分别为 20.2、1.46 mg/g。本研究中 6 种植物新鲜叶片 N、P 平均含量分别为 22.5、1.75 mg/g,而凋落叶 N、P 平均含量分别为 19.0、1.35 mg/g。本研究采集样品时间正是在生长初期,叶片输导组织、支持组织发育都不完善,细胞大多具有分裂能力,需要大量的蛋白质和核酸,因此对 N、P 的选择性吸收较多,浓度相对 Han 等人[21]的研究结果偏高,平川等[22]认为植物叶片营养元素含量与自身结构特点和生长节律有很大关系,这也与孙书存和陈灵芝[23]的研究结果一致。

N、P 元素循环特征限制着生态系统大多重要生态过程[24-25],而凋落物的 N、P 养分含量及 N∶P 比值与植物再吸收能力相关[15],本研究 6 个群落建群种植物凋落叶的 N∶P 比变化与植物鲜叶 N∶P 比呈现一致的规律,这体现出凋落物秉承了植物活体的特性,而 6 种植物鲜叶 N、P 含量均大于凋落叶,N∶P 比值均小于凋落叶,表明植物体对 N 的再吸收率大于 P[23-24]。当环境中 N、P 含量较低时植物会通过从土壤中吸收养分和植物养分再吸收等途径加快养分循环速度、提高养分利用效率[16],当植物高速生长时会通过富集 P 素(高 P 素含量、低 N∶P 比值)合成 rRNA 来满足其需要,因此 N∶P 比也可以很好地反映植物的生长速率[26],低 N∶P 比表征植物具有较快的生长速率[27],本研究中 3 个次生

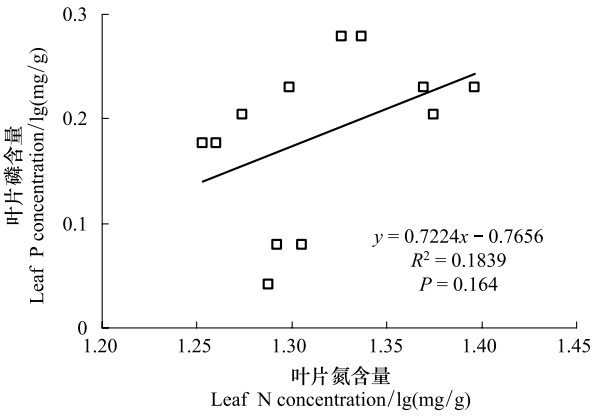

图 3 叶片氮与磷含量(对数)相关关系

Fig. 3 The relationships between leaf N and leaf P concentration

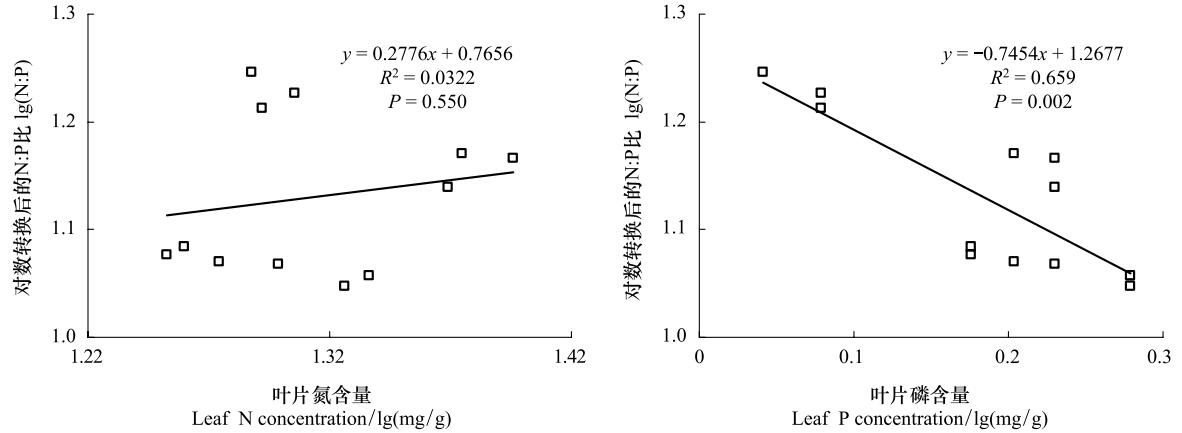

图 4 叶片氮、磷含量与 N∶P 比值(对数)相关关系

Fig. 4 The relationships between leaf N∶P ratios and leaf N, P concentration.

林建群种植物鲜叶与凋落叶的 N∶P 比均小于原生林(图 1),这表明次生林相对于原生林有更快的生长速率。N∶P 比值还与凋落物分解速率有关,一般认为,N∶P 比值越高,凋落物的分解受 P 素限制越强,分解速率相对越慢[4,16],本研究中 3 个原生林建群种凋落叶 N∶P 比值均大于次生林 3 个建群种,说明原生林凋落物分解相对较慢,有利于养分的储存。喀斯特区域特殊的地质背景,导致土壤和养分流失迅速[14-15],而其高温高湿环境有利于凋落物的分解,在雨水的淋溶和冲刷作用下,凋落物分解析出的营养元素更易流失,进而影响到土壤中储存的养分量[15],原生林能相对多的保留养分以供植物吸收,更能适应喀斯特石生环境。

研究表明,陆地生态系统的生产力经常受 N、P 或二者的共同限制[28]。叶片作为植物的主要光合器官,其 N∶P 比值大小常被用来表明生态系统生产力受到哪种元素的限制作用[7, 24, 29-32]。本研究中原生林鲜叶 N∶P 比为 13—15 之间,该范围接近于 Han 等人[21]基于中国 753 种陆地植物叶片的 N、P 调查所得出的几何平均值 14.4 以及全球平均水平(13.8)[18],这反映出成熟林主要元素计量比趋同的特征。次生林鲜叶 N∶P 比为 11—12 之间,也处于 Güsewell 等[7]与 Tessier 等[30]所报导的木本植物 N、P 养分限制临界值之间,表明喀斯特脆弱区 3 种典型次生林自然恢复 28 年后,施肥可能对生物量增加没有明显效果,3 种植物均已通过长期对喀斯特石生环境的适应,调整自身养分利用策略,达到相对稳定的状态。

植物叶片的 C∶N 和 C∶P 比表征着植物吸收营养所能同化 C 的能力,在一定程度上反映了植物的 N、P 养分的利用效率,具有重要的生态学意义[33-34]。本研究 6 种植物鲜叶 C∶N、C∶P 比均值分别为 17.8、244.9,其 C

:N 比小于全球平均水平的 22.5[18],这可能与采样时间有关;而 C:P 则大于全球水平的 232[18],表明喀斯特森林植被对 P 素的利用效率较高,这也反映了喀斯特森林或许存在 P 素亏缺。喀斯特区域光照充足,植物光合作用强,有利于有机物的积累,但是由于该区土层浅薄且土壤养分随水土流失严重,造成土壤营养元素存留量少而导致植物吸收量不足[15]。

对于研究中的 3 个典型原生林与 3 个次生林群落来说,其植物鲜叶和凋落叶的 C:N 与 N:P 比均呈极显著正相关(图 2),这也验证了叶片养分元素间具有共变的特性[16]。6 个群落凋落叶片 N、P 含量呈正相关关系(图 3),叶片 N、P 元素含量间良好的线性相关决定了其 N:P 比值的变异性要小于 N、P 含量本身的变异性,即 N:P 比具有相对的稳定性,这反映了不同森林类型植物叶片 N、P 含量的相对一致性,这是高等陆生植物 C-N-P 元素计量的普遍规律[18]也是植物最基本的特性之一[35],体现了绿色植物中固 C 过程中 N、P 等养分利用效率的权衡策略。生长速率假说认为,自养生物加大生物量的积累速率需要提高其 P 含量、降低其 N:P 比值来加速蛋白质的合成,加强同化作用[27,36]。研究结果在一定程度上验证了生长速率假说,体现了植物群落对环境的适应。

本文对喀斯特区域 3 个原生林群落建群种与 3 个次生林群落建群种植物生长季初的新鲜叶片和凋落叶的 C、N、P 元素含量及其生态化学计量特征进行了分析,发现 6 种植物对 N 的再吸收强于 P。原生林能相对多的保留养分以供植物吸收,更能适应喀斯特石生环境。而经过 28 年的自然恢复,3 种次生林群落植物均已通过自身对环境的适应达到相对稳定的状态。研究对该区植被建设具有一定的指导意义,但没有考虑不同物候期植物的养分限制性状况,今后需进一步开展相关研究,以期得出更加全面、系统的结论,为喀斯特脆弱区的植被保护与恢复重建提供理论基础与数据支撑。

参考文献(References):

[1] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2007, 10(12): 1135-1142.

[2] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur?. Biogeochemistry, 1991, 13(2): 87-115.

[3] Elser J J, Urabe J. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. Ecology, 1999, 80(3): 540-550.

[4] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 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, 31(23): 7119-7124.

[5] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 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, 2009, 45(5): 855-860.

[6] Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, Sanford R L. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai′i: patterns, mechanisms, and models. Ecology, 1994, 75(2): 418-429.

[7] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance.New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.

[8] Sterner R W, Elser J J. EcologicalStoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[9] Sterner R W, George N B. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. Ecology, 2000, 81(1): 127-140.

[10] 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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.

[11] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.

[12] 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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23-28.

[13] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N: P stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1018.

[14] 王克林. 生态脆弱区域农业与环境协调发展策略. 中国生态农业学报, 2001, 9(3): 86-88.

[15] 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. 生态学报, 2007, 27(12): 5110-5119.

[16] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C: N: P 生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.

[17] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408(6812): 578-580.

[18] Reich P B, Oleksyn J. 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, 2004, 101(30): 11001-11006.

[19] 安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华. 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, 2011, 35(8): 801-807.

[20] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N: P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. Ecological Applications, 2003, 13(2): 372-384.

[21] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.

[22] 平川, 王传宽, 全先奎. 环境变化对兴安凋落叶松氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 2014, 34(8): 1965-1974.

[23] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76-82.

[24] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1-67.

[25] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 233-260.

[26] 王维奇, 仝川, 曾从盛. 不同质地湿地土壤碳、氮、磷计量学及厌氧碳分解特征. 中国环境科学, 2010, 30(10): 1369-1374.

[27] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936-943.

[28] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 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, 2011, 35(6): 587-595.

[29] 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. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.

[30] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(3): 523-534.

[31] Xia C X, Yu D, Wang Z, Xie D. Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorous in aquatic macrophytes in eastern China. Ecological Engineering, 2014, 70: 406-413.

[32] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. 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, 2004, 46(3): 259-270.

[33] 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2003, (1): 92-97.

[34] 杨阔, 黄建辉, 董丹, 马文红, 贺金生. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17-22.

[35] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58-63.

[36] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. Ecology Letters, 2005, 8(6): 636-642.