

DOI: 10.5846/stxb201605150936

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. 生态学报, 2017, 37(16): 5461-5473.

Wang B R, Zeng Q C, An S S, Zhang H X, Bai X J. 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. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5461-5473.

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

王宝荣¹, 曾全超¹, 安韶山^{1,2,*}, 张海鑫¹, 白雪娟¹

1 西北农林科技大学, 资源环境学院, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 了解我国黄土高原子午岭林区两种天然林下植物叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征, 有助于人们更深入地认识黄土高原子午岭天然次生林生态系统养分循环规律和系统稳定机制。结果表明: (1) 辽东栎和白桦两种植物叶片碳、氮、磷平均含量为 468.6、17.1、2.1 g/kg; 凋落叶碳、氮、磷平均含量为 457.3、12.5、1.6 g/kg; 土壤碳、氮、磷平均含量分别为 17.6、1.4、0.5 g/kg。(2) 白桦叶片 N、P 含量之间 II 类线性回归斜率大于 1 ($P=0.07$), 表明白桦叶片建成过程中存在 N、P 元素按比例投入的依赖。白桦凋落叶 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率显著小于 1 ($P<0.05$), 两种天然次生林凋落叶整体 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率也显著小于 1 ($P<0.05$), 反映了凋落叶中单位 P 含量与单位 N 含量间不存在等速损耗关系。(3) 黄土高原子午岭两种天然次生林凋落叶氮含量与土壤氮含量具有显著相关性 ($P<0.01$), 表明凋落叶分解对土壤氮库有增加作用。相比于凋落叶, 植物叶片磷含量与土壤磷含量具有较紧密的关系, 表现为高的土壤 P 含量则植物叶片也具有较高的 P 含量。黄土高原子午岭林区两种天然次生林下土壤有机质具有较快的矿化作用。(4) 辽东栎作为植被演替到顶极群落的优势物种, 其凋落叶 C:N 值为 26.7 远低于白桦凋落叶 C:N 值 44.9 ($P<0.05$), 有利于微生物对凋落叶的分解。两种天然次生林的植物叶片 N:P 均值均为 7.97<14, 低于全国和全球尺度的其他研究结果, 表明这两种天然次生林主要受 N 限制。

关键词: 生态化学计量学; 养分再吸收; 土壤; 叶片; 凋落叶; 天然次生林

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

WANG Baorong¹, ZENG Quanchao¹, AN Shaoshan^{1,2,*}, ZHANG Haixin¹, BAI Xuejuan¹

1 College of Natural Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 State key laboratory of soil erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The objectives of this study were to characterize the C:N:P stoichiometry of the “plant-litter-soil” continuum and the nutrient resorption efficiency of plants, which contributes to a better understanding of nutrient cycling and stability in the Ziwuling forest-ecosystems on the Loess Plateau of China. Two types of natural secondary forest sites were selected in the Ziwuling region of the Loess Plateau and the contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) concentrations in plants, litter and soils were detected. In the present study, the ecological stoichiometry of the plants-litter-soil continuum, for two types of natural secondary forest—*Quercus wutaishanica* and *Betula platyphylla*, shows leaf C, N and P concentrations averaged 468.6, 17.1, and 2.1 g/kg, respectively; The C, N and P concentrations were 457.3, 12.5,

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (41671280); 水利部公益性行业科研专项经费项目 (201501045)

收稿日期: 2016-05-15; **网络出版日期:** 2017-03-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shan@ms.iswc.ac.cn

1.6 g/kg in the litter-fall; the soil C, N and P content averaged 17.6, 1.4, and 0.5 g/kg. The type II (standardised major axis, SMA) regression slope for N vs. P in leaves of *B. platyphylla* was higher than 1 ($P = 0.07$), indicating an N investment accomplished by P enrichment in fresh leaves. In contrast, the slope for N vs. P in litterfall of *B. platyphylla* was statistically <1 ($P < 0.05$), and the type II regression slope for N vs. P in litterfall of the two species was statistically <1 ($P < 0.05$) demonstrating an uneven loss velocity in the litterfall unit N and P content. This means that the process of litterfall decomposition accompanying the loss of P was not lead to the N loss. A positive correlation was observed between litterfall N and soil N ($P < 0.01$) among two forest types, indicated an increases in the soil N pool as affected by litterfall decomposition. Leaf and soil P was more closely related to each other than either one was to litterfall P. And a rapid mineralization of soil organic matter occurred in both natural secondary forests in the Ziwoiling region of the Loess Plateau. The C : N ratio in *Q. wutaishanica* was 26.7 in litter, which was much lower than the ratio of 44.9 observed for *B. platyphylla* ($P < 0.05$). The mean leaf N:P ratio for the two types of natural secondary forest was 7.9, which was below national and global scales found in other research, indicating that the two types of natural secondary forest were N limited. *Q. wutaishanica* was restricted also by N, but it did not have a high N resorption efficiency, which could be attributed to an inherent characteristic of the species.

Key Words: ecological stoichiometry; nutrient resorption; soil; foliar; litter; natural secondary forest

生态化学计量学是研究多种化学物质在生态系统相互作用和过程中平衡的科学^[1],其综合生物学、化学和物理学的基本原理,利用生态过程中多重化学元素的平衡关系,为研究 C、N、P 等元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种综合方法^[2]。生态化学计量学能用来更好地揭示生态系统各组分(植物、凋落物和土壤)养分比例的调控机制,认识养分比例在生态系统的过程和功能中的作用,从生态化学计量学的理论认识植物-凋落物-土壤相互作用的养分调控因素,对阐明生态系统碳氮磷平衡的元素化学计量比格局,对于揭示元素相互作用与制约变化规律,实现自然资源的可持续利用具有重要的现实意义^[3]。

森林和林地占地球陆地表面的 28%,木本植物叶片的脱落与分解是全球养分循环过程中的重要部分^[4]。凋落叶层是森林生态系统中腐屑食物链的起点,有机碳和养分的储库^[5],凋落叶在森林生态系统对维护林地土壤肥力和提高森林生产力具有重要的作用,是森林生态系统养分循环的内在部分和土壤有机质的主要来源^[6]。N、P 作为凋落叶中最重要的养分元素,其浓度高低直接影响养分归还数量和速率,间接影响根系吸收。随着全球气温的升高凋落物 N、P 浓度及其化学计量比也可能随之变化,进而对凋落物养分循环产生影响^[7]。而植物生长发育所需的养分主要来源于土壤,植物通过光合作用固定碳,并且以凋落物的形式将碳和养分逐渐补给给土壤,凋落物及其分解过程是联系植被和土壤的纽带^[8],通过植物-凋落物-土壤连续体进行养分循环。然而,凋落物分解过程中养分的返还量、土壤养分供应量、植物养分需求量以及植物对其自身养分需求的自我调节,也增加了植物-凋落物-土壤系统养分含量研究的复杂性^[9]。因此系统研究不同森林生态系统类型植物-凋落物-土壤连续体的养分循环,对科学合理地经营森林具有重要的意义。

黄土高原地区由于频繁的夏季暴雨,陡峭地形,长期人为活动影响(自从 15 世纪),高度易蚀的黄土,使其成为世界上侵蚀最严重的地区之一^[10-13]。因此,黄土高原地区是治理水土流失和建设生态环境的关键区域,也是植被重建的重要区域^[14-15]。黄土高原子午岭地区历史上大部分的森林遭到破坏,土壤侵蚀十分严重^[16]。植被从开始自然恢复,至今已有近 150a 历史,目前子午岭已经形成较大范围而且连片的次生森林景观,山杨林、白桦林为该区演替系列中的过渡时期,气候性的演替顶极为辽东栎林。白桦作为正在演替阶段的树种,在子午岭林区占有较大的面积^[16-17]。其中在 20 世纪 50 年代占到 70%^[18]以上的山杨林到 21 世纪初多数山杨林已经演替到辽东栎林阶段^[17]。子午岭作为黄土丘陵尚残存一片天然次生林区,林木郁闭度已达到 0.7—0.9^[19]。研究子午岭天然次生林系统,应用生态化学计量学理论研究天然次生林养分循环规律和稳定机制,可为在其他地区创造有利于植被自然恢复的条件提供理论依据,但黄土高原地区生态化学计量学的研究

也多是关于人工林和草地研究^[8,20-22],对于天然次生林的研究较少,对于天然次生林植物-凋落叶-土壤连续体的生态化学计量特征研究更是很少涉及,且子午岭天然次生林系统下植物、凋落叶、土壤之间的关系并不清楚。因此本文以黄土高原子午岭两种主要天然次生林为研究对象,运用生态化学计量学的理论与方法,研究子午岭两种天然次生林植物-凋落叶-土壤碳、氮、磷化学计量学特征,探讨两种天然林下土壤、叶片、凋落叶之间的关系,了解天然次生林在养分吸收,养分利用策略,土壤养分状况等方面的信息,有助于人们更深入的认识黄土高原子午岭天然次生林生态系统养分循环规律和系统稳定机制,有利于我们加强对天然次生林的管理和保护。这将对天然次生林的生长创造有利的条件,为黄土高原子午岭天然次生林的植被恢复和重建及管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西子午岭国家级自然保护区境内子午岭土壤侵蚀与生态观测试验站附近,地理坐标为 $108^{\circ}30'—108^{\circ}41'E$ 、 $35^{\circ}45'—36^{\circ}01'N$ 。子午岭林区是黄土高原目前保存较好的一块天然次生林林区,是黄土高原中部地带重要的生态林。保护区内最高山峰为兴隆关,海拔 1687 m,最低处蒿地沟,海拔为 1100 m,相对高差 587 m,地势西高东低,东缓西陡。保护区属大陆性暖温带季风气候及中纬度半干旱气候,年平均气温 $7.4—9.3^{\circ}C$,1 月平均气温 $-5.9—7.4^{\circ}C$,7 月平均气温 $20.7—23.1^{\circ}C$,极端最高气温 $35.7^{\circ}C$,极端最低气温 $-22.7^{\circ}C$,年日照时数 2159.4 h。年降水量 500—600 mm,多集中在 7、8、9 的 3 个月,相对湿度 65%—70%,无霜期 124—140 d。地带性土壤类型为石灰性褐土。

1.2 研究方法及样品采集

在研究区内选择临近的林相整齐、林木分布均匀且平均林龄相近的辽东栎林和白桦林群落作为研究对象,每种植被类型都在坡向和坡位较一致的山坡选择 3 个小辽东栎林和白桦林地群落,在每个小林地群落里选择 3 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的小样方,每种植被 9 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 小样方,共 18 个样方(表 1,图 1)。样品采集于 2015 年 8 月末,为植物生长旺盛季节。植物叶片的采集是在样方内随机选取 5—6 株长势相近且良好的辽东栎或白桦树种,分别设置东、西、南、北 4 个方向采集每株植物中上部位健康成熟叶片,然后将所采下的植物叶片混匀后装入牛皮纸袋,共 18 份植物叶片,置于烘箱内 $105^{\circ}C$ 条件下杀青 15 min;在每个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的样方内随机地在枯落物的表层挑选干燥,未见分解的新近凋落的辽东栎或白桦叶片,进行多点采集,混匀后装入牛皮纸袋,每个样方采集约 350 g 左右,共 18 份凋落叶样品。共 36 份植物样品,所有样品带回实验后置于烘箱内 $65^{\circ}C$ 条件下烘干至恒重,使用样品粉碎机磨成 0.15 mm 的粉末后用于测定植物叶片和凋落叶样品中的全碳、全氮和全磷含量。

土壤样品的采集是在样方内按照随机均匀的原则,在每个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 小样方按照“S”形路线选择 5—6 个样点进行采样,轻轻剥掉上层枯落叶层,用 20 cm 长土钻采集 0—20 cm 深度土壤样品。将采集的土壤样品进行充分混合,混合均匀后,按照“四分法”保留约 1 kg 土壤样品。每个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 小样方为 2 份土壤样品,每种植被为 18 份土壤样品,共 36 份土壤样品。带回实验室过 2 mm 筛,去除植物根系,石块和凋落物等。土

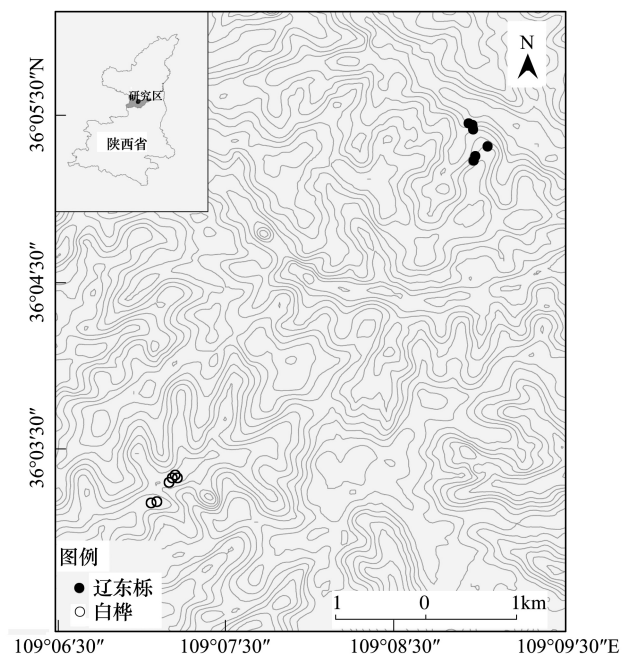


图 1 样点分布图

Fig.1 Distribution of sampling sites

壤样品经自然风干后先过 1 mm 筛得到 20 目土壤样品。然后从所得到的 20 目土壤样品中取出一小部分全部过 0.149 mm 筛,用来测定土壤有机碳、全氮、全磷含量。

表 1 样地基本信息

Table 1 General information of the sample sites

植被类型 Vegetation type	海拔/m Altitude	经度/E Latitude	纬度/N Longitude	胸径/cm Diameter at breast height	树高/m Height	盖度/% Coverage
辽东栎	1262—1271	109°08'58.44"	36°05'25.39"	68.33	7.35	85
<i>Quercus wutaishanica</i>	1299—1302	109°08'59.21"	36°05'15.03"	67.57	6.98	84
	1262—1272	109°09'3.66"	36°05'18.59"	69.97	7.53	87
白桦	1189—1198	109°07'3.53"	36°03'10.76"	40.87	9.4	74
<i>Betula platyphylla</i>	1164—1203	109°07'10.91"	36°03'19.73"	43.33	10.26	76
	1151—1204	109°07'12.59"	36°03'20.03"	41.8	9.9	75

1.3 分析项目及测定方法

植物叶片、凋落叶和土壤有机碳含量的测定采用重铬酸钾-外加热容量法。植物样品全氮、全磷含量测定使用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 法进行消煮,消煮后的待测液供全氮、全磷测定。其中,全氮采用凯氏定氮仪测定(KDY-9380, KETUO),全磷采用钒钼黄比色法测定(UV-2450 型紫外分光光度计)。土壤全氮测定使用硫酸-混合催化剂消煮,消煮液中的全氮测定使用凯氏定氮仪测定(KDY-9380, KETUO);土壤全磷测定使用硫酸-高氯酸消化-钼蓝比色法,880nm 波长测定(UV-2450 型紫外分光光度计)^[23]。

1.4 数据处理

本文叶片、凋落叶和土壤的 C:N:P 化学计量比采用质量比表示(摩尔比在生理学和生态学研究方面应用很普遍,在关于陆地生态系统研究的文章中多使用质量比^[24])。试验数据采用 Microsoft Excel 2010 进行数据计算和整理,使用 Origin 8.0 进行作图。使用 SPSS 20.0 进行统计分析,采用 One-way ANOVA (Tukey) 对植物叶片、凋落叶和土壤相应的碳、氮、磷含量以及相应的 C:N、C:P、N:P 进行方差分析和显著性检验。采用 Pearson's 相关分析土壤、植物叶片、凋落叶碳、氮、磷含量以及相应的 C:N、C:P、N:P 之间关系。氮、磷养分再吸收效率计算公式如下:

$$N_{\text{resorption}} (\%) = \frac{N_{\text{leaf}} - N_{\text{litter}}}{N_{\text{leaf}}} \times 100$$

$N_{\text{resorption}}$ 为养分再吸收效率, N_{leaf} 为植物生长旺盛季节叶片养分含量, N_{litter} 为凋落叶中养分含量^[25]。

采用 II 类线性回归(标准化主轴估计, standardised major axis, SMA) 研究植物冠层叶片和凋落叶中 C、N、P 的化学计量关系^[26-27], 即:分析植物叶片和凋落叶中单位 N、P 含量的投入与 C 产量的关系, 以及单位 P 含量的投入与 N 投入的关系。在运算中, N、P 含量与 C 含量间的关系, 以及 N、P 含量间的关系用线性回归方程 $\log y = a + b (\log x)$ 来描述, 其中, 在分析前者关系时, x 表示 C 含量, y 表示 N 和 P 含量, 在分析后者关系时, x 表示 N 含量, y 表示 P 含量。在计算参数间关系时, 所用样本数量是采样个体的数量。在该方程中, a 表示截距, b 表示斜率, 当 $b=1$ 时, 表示两者存在等速比例关系; 当 $b>1$ 时, 表示 y 的增加依赖于 x 的增加; 当 $b<1$ 时, 表示 y 的增加不依赖于 x 的增加而增加, 以上分析通过 SMATR 2.0 软件完成^[28]。

2 结果

2.1 两种植物群落植物叶片-凋落叶-土壤的 C、N、P 含量特征

由图 2 我们可以看出, 辽东栎绿叶 N 含量 15.42 g/kg 低于凋落叶 N 含量 16.26 g/kg, 两者之间差异不显著; 白桦绿叶 N 含量明显高于凋落叶, 两者之间差异显著 ($P<0.05$); 辽东栎绿叶 N 含量低于白桦 N 含量, 而

辽东栎凋落叶 N 含量却高于白桦凋落叶 N 含量 ($P<0.05$)。辽东栎林下土壤 N 含量 1.60 g/kg 高于白桦林下土壤全 N 含量 1.36 g/kg , 两者之间差异显著 ($P<0.05$)。

两个树种 P 含量变化表现为绿叶>凋落叶 ($P<0.05$); 辽东栎绿叶 P 含量为 2.22 g/kg , 白桦绿叶磷含量为 2.13 g/kg , 两者之间无差异。辽东栎凋落叶 P 含量 1.83 g/kg 高于白桦凋落叶 P 含量 1.41 g/kg ($P<0.05$)。辽东栎绿叶和凋落叶 P 含量均高于白桦 P 绿叶和凋落叶含量, 且辽东栎和白桦树种绿叶和凋落叶 P 含量表现为绿叶大于凋落叶 ($P<0.05$)。两个树种土壤 P 含量无差异, 分别为 0.54 g/kg 和 0.56 g/kg , 表现为白桦林下土壤全 P 含量略高于辽东栎林。

辽东栎绿叶 C 含量为变化范围为 $451.73\text{—}539.82 \text{ g/kg}$, 平均值为 486.54 g/kg , 凋落叶 C 平均含量为 431.37 g/kg , 绿叶 C 含量高于凋落叶 ($P<0.05$)。然而, 与辽东栎不同, 白桦树绿叶和凋落叶 C 含量却表现出相反的趋势, 白桦凋落叶 C 含量略高于绿叶 C 含量, 绿叶 C 含量为 478.47 g/kg ; 凋落叶有机碳含量为 483.29 g/kg , 两者之间无差异。辽东栎林下土壤有机碳含量为 19.18 g/kg 高于白桦林下土壤有机碳含量 16.08 g/kg ($P<0.05$)。

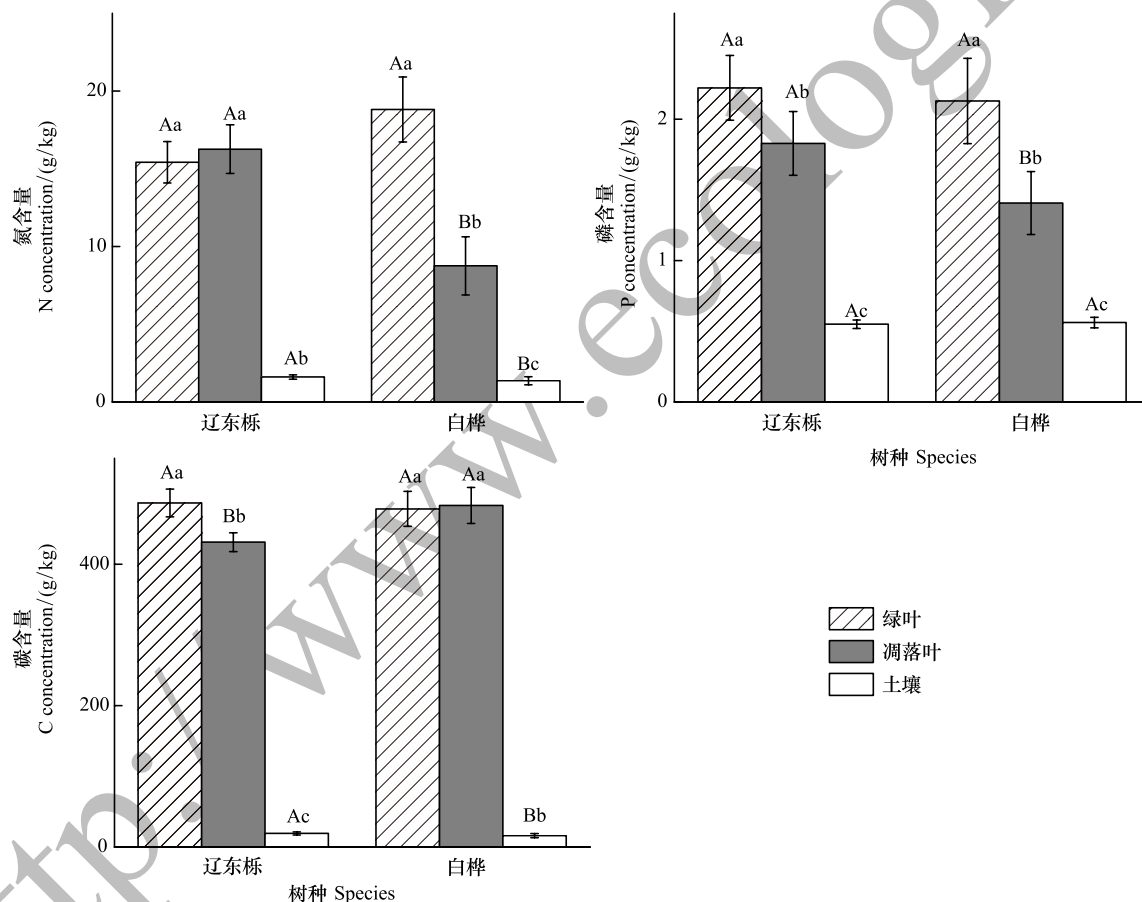


图2 两个树种植物叶片,凋落叶和土壤的 C、N、P 含量

Fig.2 The concentrations of C、N and P in plants, litter and soil in two forest communities

不同大写字母代表不同树种同一组分之间的差异显著,小写字母代表同一树种不同组分之间的差异显著 ($P<0.05$)

2.2 植物叶片-凋落叶-土壤 C-N-P 生态化学计量特征

由图 3 所示, C:N、C:P 和 N:P 均为植物叶片,凋落叶大于土壤。辽东栎植物叶片和凋落叶的 C:N 的变化范围分别为 25—36、23—30, 平均值为 31 和 26, 两者之间差异显著 ($P<0.05$)。白桦则表现为相反的趋势, 凋落叶的 C:N 为 44 大于植物叶片的 25 ($P<0.05$), 白桦凋落叶 C:N 大于辽东栎 ($P<0.05$)。两种树种的土壤 C:N 均为 11, 变异系数分别为 5.56% 和 9.74%。两种树种的 C:P 表现为凋落叶>植物叶片>土壤, 辽东栎植物

叶片和凋落叶 C:P 变化范围分别为 179—253、173—282, 平均值为 221、239, 两者之间差异显著 ($P < 0.05$)。白桦凋落叶 C:P 均值为 353 高于植物叶片均值 228 ($P < 0.05$)。两个树种土壤 C:P 变化范围分别为 27—45、18—38, 变异系数分别为 12.76%、18.3%, 平均值为 35、28, 两者之间差异显著 ($P < 0.05$)。两个树种植物叶片和凋落叶 N:P 表现出不同趋势。辽东栎植物叶片和凋落叶 N:P 变化范围分别为 5—8、7—11, 均值为 7 和 8.98, 两者之间差异显著 ($P < 0.05$); 白桦 N:P 则表现为植物叶片大于凋落叶, 其均值分别为 8.9 和 6.2, 变异系数分别为 13.3% 和 18.9%。辽东栎土壤 N:P 值为 2.92, 高于白桦土壤的 2.43, 两者之间差异显著 ($P < 0.05$)。

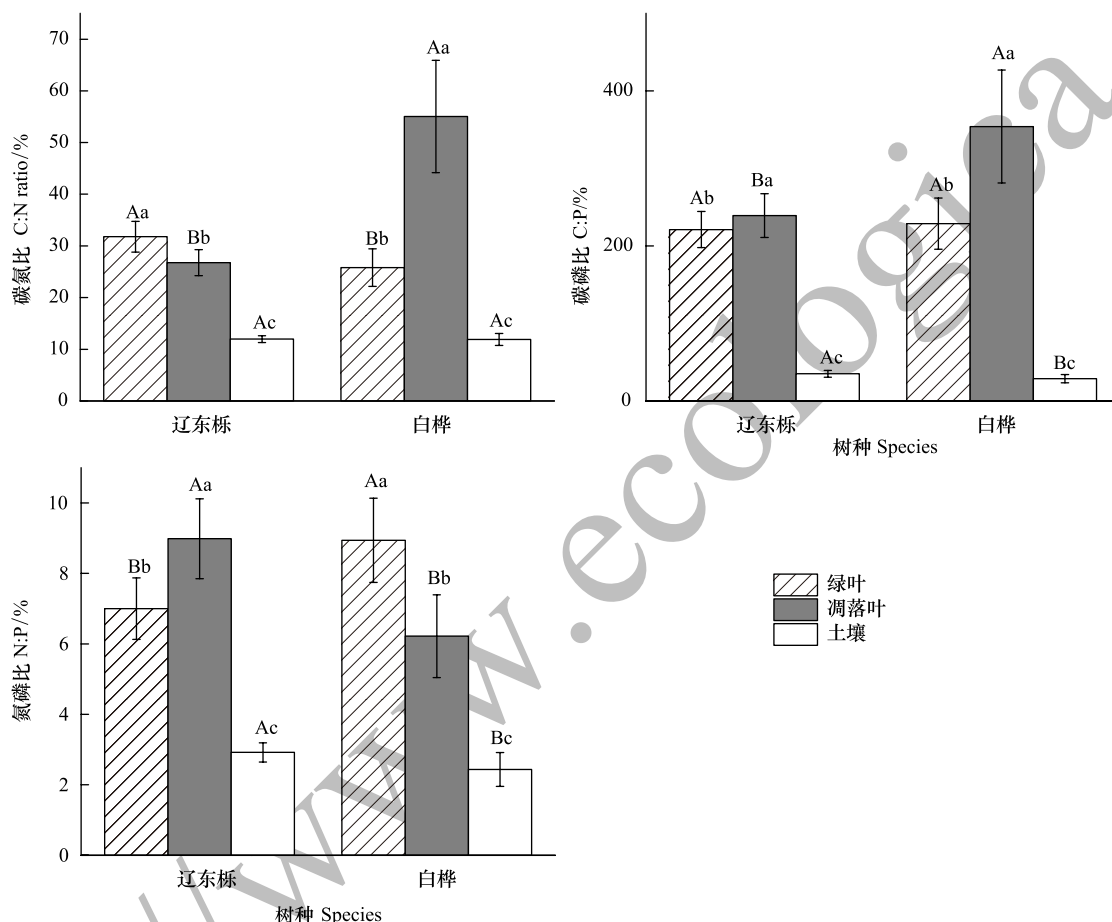


图3 两种植被类型植物叶片、凋落叶与土壤的 C:N、C:P、N:P

Fig.3 The values of C:N, C:P and N:P in plants, litter and soil in two forest communities

不同大写字母代表不同树种同一组分之间的差异显著, 不同小写字母代表同一树种不同组分之间的差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 土壤、植物叶片和凋落叶碳氮磷含量与生态化学计量特征相关性分析

如表 2 所示, 相关性分析表明, 两个树种土壤碳氮含量之间呈极显著关系, 相关性系数分别为 0.883 和 0.875 ($P < 0.01$), 辽东栎土壤 C:P 和 N:P 与 N 含量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 P 含量之间呈显著负相关, 白桦土壤 C:P 和 N:P 与 N 含量之间也呈现极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 P 含量之间无显著相关关系。两种树种植物叶片 C、N、P 之间无显著相关关系。辽东栎和白桦叶片 C:P 和 N:P 与 P 含量之间呈显著负相关关系 ($P < 0.01$), 相关性系数分别为 -0.931、-0.718; -0.907、-0.639, 与 C 含量之间无显著相关关系。白桦凋落叶 N 和 P 含量之间呈显著正相关关系, 相关性系数为 0.635 ($P < 0.01$), 与白桦相反, 辽东栎凋落叶 N、P 之间无显著相关关系, 辽东栎凋落叶 C:P 和 N:P 之间呈极显著相关关系 ($P < 0.01$), 相关性系数为 0.726, 白桦凋落叶 C:P 和 N:P 之间无显著相关关系。辽东栎植物叶片, 凋落叶, 土壤 C:P 和 N:P 与 P 含量之间均呈现显著负相关关系 ($P < 0.05$), 白桦植物叶片, 凋落叶, 土壤 C:N、C:P 和 N:P 与 N 含量之间均呈现显著相关关系 ($P < 0.05$)。

表 2 土壤、植物叶片和凋落叶碳氮磷含量与生态化学计量特征相关性分析

Table 2 Pearson correlation analysis of soil, leaf and litter C, N and P content with ecological stoichiometry

植被类型 Vegetation type	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>					
	N	P	C	C:N	C:P	N:P
土壤 Soil	N	1	0.204	0.883 **	0.259	0.703 **
	P		1	-0.009	-0.324	-0.427 **
	C			1	0.681 **	0.906 **
	C:N				1	0.765 **
	C:P					1
	N:P					
绿叶 Leaf	N	1	0.121	-0.074	-0.917 **	-0.153
	P		1	0.046	-0.112	-0.931 **
	C			1	0.454	0.311
	C:N				1	0.279
	C:P					1
	N:P					
凋落叶 Litter	N	1	0.290	0.265	-0.951 **	-0.223
	P		1	0.004	-0.281	-0.966 **
	C			1	0.040	0.209
	C:N				1	0.279
	C:P					1
	N:P					
植被类型 Vegetation type	白桦 <i>Betula platyphylla</i>					
	N	P	C	C:N	C:P	N:P
土壤 Soil	N	1	0.107	0.875 **	-0.498 **	0.839 **
	P		1	0.154	0.022	-0.192
	C			1	-0.026	0.939 **
	C:N				1	-0.052
	C:P					1
	N:P					
绿叶 Leaf	N	1	0.367	-0.299	-0.945 **	-0.531 *
	P		1	0.004	-0.363	-0.907 **
	C			1	0.576 *	0.388
	C:N				1	0.627 **
	C:P					1
	N:P					
凋落叶 Litter	N	1	0.635 **	-0.465	-0.973 **	-0.640 **
	P		1	-0.436	-0.543 *	-0.981 **
	C			1	0.589 *	0.570 *
	C:N				1	0.551 *
	C:P					1
	N:P					

** 在 0.01 水平上显著相关, * 在 0.05 水平上显著相关

2.4 子午岭两种天然次生林植物叶片与凋落叶 N 与 P 含量的 II 类线性回归分析结果

如表 3 所示,叶片和凋落叶 N、P 含量的 II 类线性回归分析表明:白桦叶片 N、P 含量之间 II 类线性回归斜率大于 1 ($P=0.07$),辽东栎叶片 N、P 含量之间 II 类线性回归斜率大于 1,但未达到显著性水平。白桦凋落叶 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率显著小于 1 ($P<0.05$),两种天然次生林凋落叶整体 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率也显著小于 1 ($P<0.05$)。

表 3 子午岭两种天然次生林植物叶片与凋落叶 N 与 P 含量的 II 类线性回归分析结果

Table 3 Summary of regressions of foliar and litter carbon and nutrient content for two vegetation types

X	Y	两个树种 Two species of tree			辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>			白桦 <i>Betula platyphylla</i>		
		斜率 <i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>n</i>	斜率 <i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>n</i>	斜率 <i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>n</i>
叶片含量 Leaf content										
N	P	0.8579	0.008	36	1.196	0.02	18	1.187	0.19	18
凋落叶 Litter content										
N	P	0.5391 *	0.63	36	1.233	0.09	18	0.738 *	0.41	18

b 表示 II 类线性回归的斜率, * 指显著小于 1 ($P < 0.05$); *n* 为样本数量; 在 II 类线性回归中, *y* 表示 P 含量, *x* 表示 N 含量, 在运算中, 所有 N 和 P 含量均进行了 log 转化

3 结果与讨论

3.1 植物叶片-凋落叶-土壤 C、N、P 含量特征

在本研究中, 子午岭两种天然次生林地植物叶片 C 含量平均值为 468.67 g/kg, 高于曾昭霞等^[29] 所研究的桂西北喀斯特地区 6 种植物 C 含量均值 427.5 g/kg, 同时也高于杨佳佳等^[8] 研究的黄土高原 13 个地区刺槐林地刺槐叶片 C 含量均值 454.25 g/kg, 表明黄土高原这两种天然次生林植物叶片相较于刺槐林具有较强的 C 储存能力。研究区两个树种植物叶片 N 含量均值为 17.12 g/kg, 低于全国 753 种陆地植物的平均值 18.6 g/kg^[30], 同样也低于杨佳佳等^[8] 基于黄土高原 13 个地区刺槐林研究得出的平均值 21.36 g/kg。研究区两种植物叶片 P 含量为 2.17 g/kg, 高于全国 753 种陆地植物的平均值 1.21 g/kg^[30], 高于任书杰等^[31] 所研究的中国东部南北样带 654 种植物叶片的 P 含量均值 1.28 g/kg, 高于全球平均值^[32-33]。根据蒋柏藩等^[34] 绘制的《中国土壤磷素养分潜力概图》, 中国土壤磷素含量由南到北呈增加趋势, 黄土高原地区土壤全磷含量介于 0.52—0.70 g/kg 之间, 南方地区多低于 0.3 g/kg, 较高的土壤 P 含量使植物体内也拥有较高的 P 含量。黄土高原两种天然次生林植物叶片 C、N、P 相比较于其他地区, 均具有高的 C^[8,29]、P 含量和低的 N 含量^[31,33,35-36]。

凋落叶在森林生态系统中扮演了重要的角色, 是森林生态系统养分循环的内在组成部分和土壤有机质的主要来源^[4]。研究区两种植物的凋落叶 C、N、P 含量分别为 457.3、12.51、1.62 g/kg, 相较于 Yuan 等^[37] 对温带森林凋落叶养分含量的研究结果, 其 C 含量低于后者, 而 N、P 含量高于后者 (表 4)。与杨佳佳等^[8] 关于黄土高原刺槐林研究相比, 其具有高的 C、P 含量和低的 N 含量, N、P 元素含量高于全球水平^[4]。黄土高原子午岭这两种天然次生林植物凋落叶与植物叶片一样, 相较于其他地区, 也表现出高 C、P 和低 N 的特征, 说明植物凋落叶完全秉承了植物的特性^[9,29]。

研究区两种天然次生林下 0—20 cm 土层土壤 C、N、P 含量均值为 17.63、1.48、0.56 g/kg, 土壤 C、N 含量高于杨佳佳等^[8] 关于黄土高原刺槐林下土壤 (0—20 cm) 的 C、N 含量均值 8.125、0.745 g/kg, 其土壤全磷低于刺槐林土壤 1.12 g/kg 的均值, 表明次生林对土壤有机碳和全氮有贡献作用, 通过凋落叶向土壤归还, 有机碳和全氮呈积累作用。两种天然次生林下土壤 C、N、P 含量明显低于曾昭霞等^[29] 关于广西喀斯特地区森林的研究, 其 0—10 cm 土层土壤 C、N、P 含量均值为 92、6.4、1.5 g/kg, 也明显低于赵维俊等^[38] 关于青海云杉林下土壤 (0—10 cm) 的研究 (表 4)。与广西喀斯特森林和青海云杉林相比, 虽然子午岭林区两种天然次生林下土壤具有较低的 C、N、P 含量, 但是其上生长的植被叶片和凋落叶体内却含有较高的 C、P 含量, 表明在低的土壤养分条件下, 植物体内仍可以具有较高的养分含量。这与阎恩荣等^[26] 关于浙江天童森林的研究一致, 即受 N 素限制的植被不一定具有高的 N 重吸收率, 受 P 限制的植被也不一定具有高的 P 重吸收率, 不能简单地认为叶片某种养分含量高则意味着生境中的相关养分供应充足, 低的土壤养分条件下植物体内仍具有高的养分含量, 这可能是植物在贫瘠养分环境下的生长策略。凋落叶 N 含量与土壤 N 含量具有高的相关性 ($P < 0.01$), 表明凋落叶分解对土壤 N 库有增加作用; 相比于凋落叶, 植物叶片 P 含量与土壤 P 含量具有较紧密的关系, 表

现为高的土壤 P 含量则植物叶片也具有较高的 P 含量(图 4)。

表 4 黄土高原子午岭森林与其他研究区域植物、凋落叶、土壤 C、N、P 含量

Table 4 The contents of C, N, P in plants leaf, litter and soil in Loess Plateau forest communities in comparison with forests of other regions

对象 Item	研究区域 Study area	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	N:P Ratio	C:N Ratio	C:P Ratio	文献来源 References
叶片 Leaf	子午岭	483	17.12	2.17	7.97	28.78	225	本研究
	广西喀斯特地区森林	428	21.2	1.2	18	19.8	356	[29]
	黄土高原刺槐林	454	21.36	2.08	23.4	25.2	585	[8]
	中国	—	20.2	1.46	16.3	—	—	[30]
	中国东部(654 种植物)	—	19.09	1.56	15.39	—	—	[31]
	全球尺度	—	20.1	1.77	13.8	—	—	[32]
	全球尺度	—	20.6	1.99	12.7	—	—	[33]
	云南普洱季风常绿阔叶林	469	23.3	1.3	17.8	24	419	[35]
	中国东部(102 个优势种)	480	18.3	2	11.5	29.1	314	[36]
	热带和温带森林 (纬度:23.58 S—23.58 N)	—	—	—	27.8	43.6	1334	[27]
凋落叶 Litter	青海云杉林	432	14.83	0.67	22.48	29.79	655.7	[38]
	子午岭	457	12.51	1.62	7.6	40	297	本研究
	温带森林	500	9.8	0.7	17.6	55.9	1052	[37]
	黄土高原刺槐林	370	19.07	1.43	31	23.44	711	[8]
	广西喀斯特地区森林	396	12.7	0.9	14	31.4	440	[29]
	全球木本植物	—	10.9	0.85	18.3	—	—	[4]
	热带和温带森林 (纬度:23.58 S—23.58 N)	—	—	—	45.5	66.2	3144	[27]
土壤 Soil	青海云杉林	380	12.12	0.81	13.3	33.25	484.1	[38]
	子午岭(0—20cm)	17.6	1.48	0.56	2.68	11.9	31.9	本研究
	黄土高原刺槐林(0—20cm)	8.13	0.745	1.12	1.67	12.32	18.54	[8]
	广西喀斯特地区森林(0—10cm)	92	6.4	1.5	4	15.3	61	[29]
	青海云杉林(0—10cm)	110	7.39	0.57	12.26	15.03	194	[38]

注:以上数据均为算数平均数

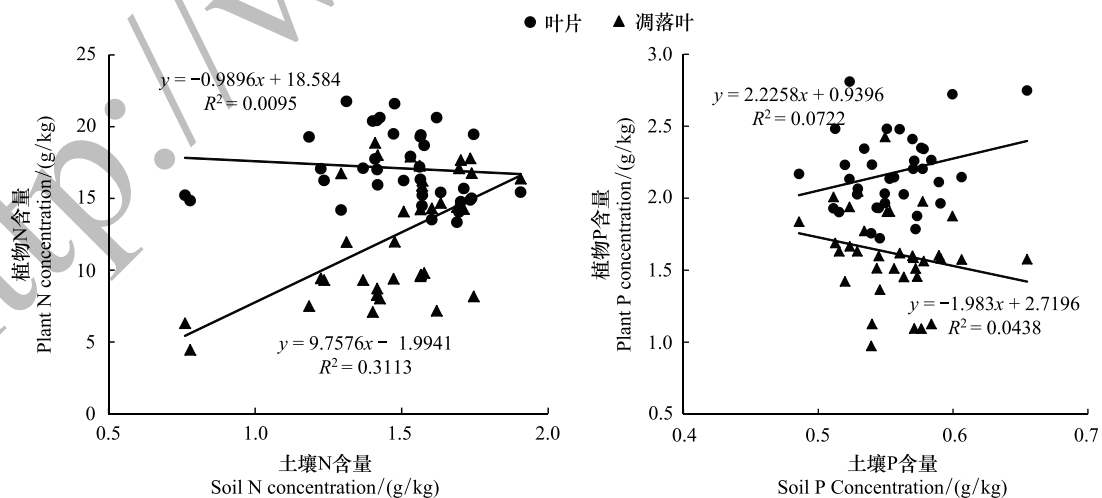


图 4 叶片-凋落叶-土壤之间氮、磷含量关系

Fig.4 The relationships between N and P concentrations in leaf-litter-soil

3.2 植物叶片-凋落叶-土壤 C-N-P 生态化学计量特征

植物体的 C:N 和 C:P 通常能反映植物 N 和 P 的利用效率,一定程度上也反映了土壤中 N 和 P 的供应状况^[29]。本研究中,植物叶片的 C:N 和 C:P 分别为 28.78 和 225,刘万德等^[35]所研究的云南普洱季风常绿阔叶林植物叶片的 C:N 和 C:P 分别为 24 和 419,曾昭霞等^[29]研究的关于喀斯特森林的森林植物叶片的 C:N 和 C:P 分别为 19.8 和 356,本研究的两种天然次生林植物叶片 C:N 高于中国东部森林和云南普洱季风常绿阔叶林。其 C:P 均低于中国东部森林和云南普洱季风常绿阔叶林,由于光合作用中 C 的同化与植物营养元素的吸收属不同途径,通常 C 不是植物生长的限制元素,C 在大多数植物体内含量很高且变异较小^[29],因此黄土高原子午岭林区两种天然次生林植物叶片相对于上述两个地区主要是较低的氮含量和高的磷含量导致 C:N 和 C:P 的变化,低纬度的热带土壤通常 N 充足而 P 缺乏(主要是由于普遍的共生固氮体系和高度风化的土壤),然而温带森林 N 缺乏而 P 充足(主要是由于缺乏共生固氮体系和低风化的土壤)^[39],两种天然次生林植物凋落叶 C:N 和 C:P 表现出与叶片一致的变化趋势。黄土高原子午岭林区两种天然次生林下土壤 C:N 值为 11.9,低于杨佳佳等^[8]所研究的关于黄土高原刺槐林的土壤 C:N 值 12.32,同样也分别低于广西喀斯特森林和青海云杉林 C:N 值 15.3 和 15.03,土壤有机层的 C:N 比较低表明有机质具有较快的矿化作用^[3],可以看出,黄土高原子午岭林区两种天然次生林下土壤有机质具有较快的矿化作用。磷的有效性是由土壤有机质的分解速率确定的,较低的 C:P 比是磷有效性高的一个指标^[3],这也从侧面说明植物体内具有相比于其他地区具有高的 P 含量。

本研究中,辽东栎绿叶 N 含量略低于凋落叶,白桦由于高的 N 在吸收效率,其凋落叶 N 含量低于绿叶。辽东栎绿叶 C 含量高于凋落叶,而白桦绿叶与凋落叶 C 含量相近。相比于白桦,辽东栎凋落叶低的 C 含量和高的 N 含量使其拥有低的 C:N,利于微生物的分解。这可能是其下土壤 N 含量较高的的主要原因^[3]。与辽东栎不同,白桦绿叶和凋落叶 C 含量基本一致,白桦凋落叶 C:N 相对于绿叶较高,从而增加了微生物对其分解难度,降低了微生物对其分解效率,因此,白桦树种通过提高 N 的再吸收效率(53.49%)和体内高的 N 含量(表现为白桦绿叶高于辽东栎)减少树体对土壤无机 N 的吸收,减少与微生物的争 N,从而有利于微生物利用土壤矿化分解过程中产生的 N 进行凋落叶分解^[3, 40],表现在白桦土壤 N 含量低于辽东栎土壤($P < 0.05$),使其土壤 C:N 维持在一个稳定的水平,从而维持白桦林下养分循环的稳定。尽管辽东栎和白桦绿叶和凋落叶 C、N 含量变化表现出不同的规律,但两种林下土壤 C:N 基本保持一致,这可能是天然次生林维持系统稳定的一种机制。辽东栎和白桦绿叶 P 含量均大于凋落叶,辽东栎整体大于白桦,表现为 P 的再吸收,白桦作为正在演替树种比演替到顶级群落的辽东栎具有更高的 P 再吸收效率。富 P 的土壤母质使两种林下土壤磷含量无基本无差异^[34],相对稳定的土壤 P 含量使两种土壤的 N:P 表现出明显差异。

N 和 P 通常被认为是陆地植物两种最主要的限制元素,叶片 N 和 P 含量通常反映土壤 N、P 有效性^[33, 41]。植物叶片的 N:P 临界比值被认为可以作为判断环境对植物生长的养分供应状况的指标^[42],在大多数陆地生态系统中 N、P 的有效性限制植物生长^[24]。在本研究中,黄土高原子午岭两种天然次生林植物叶片 N:P 均值为 7.97,低于全国 753 种陆地植物的 N:P 平均值 16.3^[30],远低于黄土高原刺槐林植物叶片 N:P 值 23.4,低于云南普洱季风常绿阔叶林植物叶片 N:P 值 17.8,也低于广西喀斯特森林植物叶片 N:P 值 18,同样也低于中国东部 102 种优势植物叶片 N:P 值 11.5。子午岭林区两种天然次生林植物叶片 N:P 低于黄土高原刺槐林植物叶片主要是因为刺槐属于豆科植物,可以固氮;低于中国南方地区和东部地区这主要是由于土壤年龄的生物地理梯度变化导致植物叶片 N:P 随着温度的增加而增加(基于土壤基质年龄 N:P 假设),因为 P 相比于 N 是温热地区老年土和淋溶土的主要限制元素,然而 N 是中纬度和高纬度地区幼龄土主要限制元素^[32]。Koerselman and Meuleman^[41]在欧洲 40 个地点进行的湿地生态系统的施肥实验得出,N:P 大于 16 表示生态系统是受 P 限制的,N:P 小于 14 表示生态系统是受 N 限制的,N:P 介于 14—16 之间时,生态系统同时受 N 和 P 的限制或者养分充足不受限制。Güsewell^[24]认为 $N:P < 10$,增施 N 肥可提高植被生物产量; $N:P > 20$,施 P 肥可提高植被生物产量; $N:P$ 介于 10 到 20 之间时,施肥效应和 N:P 之间没有明确的关系。根据以

上两种观点,且黄土高原子午岭林区两种天然次生林其各自 N:P 和均值均低于 14 和 10,表明其主要受氮限制。

3.3 两个树种的养分再吸收效率和植物叶片与凋落叶 N 与 P 含量的 II 类线性回归分析特征

叶片和凋落叶 N、P 含量的 II 类线性回归分析表明:白桦叶片 N、P 含量之间 II 类线性回归斜率大于 1 ($P=0.07$),未达到统计学显著性水平(可能为样本较少的缘故),表明白桦叶片建成过程中存在 N、P 元素按比例投入的依赖。白桦凋落叶 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率显著小于 1 ($P<0.05$),两种天然次生林凋落叶整体 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率也显著小于 1 ($P<0.05$) (表 3),表明凋落叶分解过程中不存在 N、P 按比例消耗的依赖,这与阎恩荣等^[26]对浙江天童落叶阔叶林凋落物 N、P 之间回归斜率大于 1 ($P<0.05$) 和 McGroddy 等^[27]关于温带阔叶林凋落物 N、P 之间回归斜率约等于 1 不同。这可能与黄土高原贫瘠的环境,不利的凋落物分解环境有关,植物这种机制有利于促进该养分贫瘠地区养分循环进行。

养分从衰老叶片的再吸收是植物养分保护策略的一个重要组成部分,对养分在植物和土壤之间循环具有意义深远的影响^[25],当树体内具有较低的 N、P 含量时,在叶片脱落之前通过转移一小部分叶片 N、P 养分进入树体从而使树体养分保持在一个有利的水平^[43]。白桦绿叶 N 含量高于凋落叶,而辽东栎表现出相反的现象,凋落叶 N 含量高于绿叶。本研究中,辽东栎 N 的养分再吸收效率为-5.48%,白桦 N 的养分再吸收效率为 53.49%,两种树种在 N 的再吸收利用效率上表现出截然相反的趋势,白桦表现出高的 N 的养分再吸收效率。两个树种均存在 P 的养分再吸收过程。辽东栎 P 的养分再吸收效率达 17.69%,相比于辽东栎,白桦拥有更高的养分再吸收效率,其值为 33.89% (图 5)。白桦 N、P 的养分再吸收效率远高于辽东栎树种,辽东栎和白桦都属于天然次生林,辽东栎作为植被演替到顶极群落的优势物种,这可能是一种适应养分贫瘠的机制,由于微生物在分解过程中也会受到凋落物中 N 含量的影响,为了自身的繁殖和生长,微生物会保留大部分从分解基质中获得的 N,并且也直接从土壤中吸收无机 N 加以补充,N 从有机物转化到生物可利用状态的过程落后于植物凋落物的分解过程,因此,植物往往容易受到 N 不足的限制^[40]。因此,在叶片凋落时期,植物凋落叶中的氮可能未发生转移进入植物体,以此方式来降低凋落叶的 C:N^[3]。通过这种方式有利于微生物的分解,从而促进林下土壤养分再循环的进行,促进群落的生长。也有可能收集的植物叶片和凋落叶相近,两者之间 N 含量相近,具体有待于通过进一步试验研究。白桦属于正在演替阶段,正在演替阶段的白桦树种比顶极群落辽东栎林具有高的 N、P 再吸收效率。虽然辽东栎受 N 限制,却没有高的 N 再吸收效率,McGroddy 等^[27]研究表明 N 的再吸收和土壤中的氮素有效性之间并没有对应关系。较高的 N、P 养分转移率可能不是植物对 N、P 养分胁迫的一种重要适应机制,是物种固有的特征^[26]。

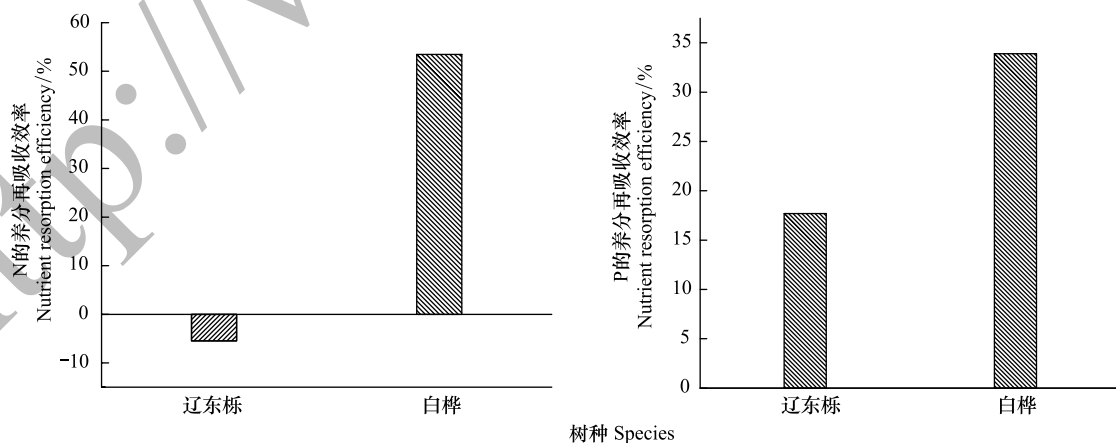


图 5 两种树种的 N、P 养分再吸收效率

Fig.5 Nutrient re-sorption efficiency of two species of N and P

4 结论

(1) 黄土高原子午岭两种天然次生林凋落叶氮含量与土壤氮含量具有显著相关性 ($P < 0.01$), 表明凋落叶分解对土壤氮库有增加作用; 相比于凋落叶, 植物叶片磷含量与土壤磷含量具有较紧密的关系, 表现为高的土壤 P 含量则植物叶片也具有较高的 P 含量; 且黄土高原子午岭林区两种天然次生林下土壤有机质具有较快的矿化作用。

(2) 白桦叶片 N、P 含量之间 II 类线性回归斜率大于 1 ($P = 0.07$), 表明白桦叶片建成过程中存在 N、P 元素按比例投入的依赖。白桦凋落叶 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率显著小于 1 ($P < 0.05$), 两种天然次生林凋落叶整体 N、P 含量之间的 II 类线性回归斜率也显著小于 1 ($P < 0.05$), 反映了凋落叶中单位 P 含量与单位 N 含量间不存在等速损耗关系;

(3) 辽东栎作为植被演替到顶极群落优势物种, 其养分再吸收效率较低, 其凋落叶 C:N 为 26 远低于白桦凋落叶 C:N, 这可能是辽东栎树种的一种机制, 在植物叶片凋落时期, 植物衰老叶片中的氮基本不发生移动, 植物通过降低凋落叶的 C:N, 从而促进微生物对凋落叶分解, 促进养分循环进行。

(4) 黄土高原子午岭这两种天然次生林植物叶片和凋落叶一样, 相较于其他地区, 表现出高碳、磷和低氮的特征, 具有较低的 N:P 和 C:P, 两种植物叶片 N:P 之间差异不显著, 其值低于 14, 表明其主要受 N 限制; 相比于白桦, 辽东栎虽然受 N 限制, 却并没有高的养分再吸收效率, 这可能是物种的固有特征。

参考文献 (References):

- [1] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University. Press, 2002.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. Annals of Forest Science, 2010, 67(8): 811-811.
- [5] 杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 谢锦升, 陈光水. 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库. 生态学报, 2004, 24(2): 359-367.
- [6] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. Biological Reviews, 2006, 81(1): 1-31.
- [7] 唐仕嫻, 杨万勤, 王海鹏, 熊莉, 聂富育, 徐振锋. 中国森林凋落叶氮、磷化学计量特征及控制因素. 应用与环境生物学报, 2015, 21(2): 316-322.
- [8] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党廷辉, 安韶山. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. 土壤学报, 2014, 51(1): 133-142.
- [9] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 全川, 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.
- [10] 朱显谟. 黄土地区植被因素对于水土流失的影响. 土壤学报, 1960, 8(2): 110-121.
- [11] Xu J X. Erosion caused by hyperconcentrated flow on the Loess Plateau of China. Catena, 1999, 36(1/2): 1-19.
- [12] 李玉山. 黄土高原治理开发之基本经验. 土壤侵蚀与水土保持学报, 1999, 5(2): 51-57.
- [13] An S S, Zheng F L, Zhang F, Pelt S V, Hamer U, Makeschin F. Soil quality degradation processes along a deforestation chronosequence in the Ziwuling area, China. Catena, 2008, 75(3): 248-256.
- [14] Huang Y M, Liu D, An S S. Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region. Catena, 2015, 125: 135-145.
- [15] Zha X C, Tang K L. Soil erosion and soil properties in reclaimed forestland of loess hilly region. Journal of Geographical Sciences, 2003, 13(3): 373-378.
- [16] 李裕元, 邵明安. 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化. 生态学报, 2004, 24(2): 252-260.
- [17] 邹厚远, 刘国彬, 王晗生. 子午岭林区北部近 50 年植被的变化发展. 西北植物学报, 2002, 22(1): 1-8.
- [18] 陈昌笃. 陕甘边境子午岭梢林区的植被及其在水土保持上的作用. 植物生态学与地植物学资料丛刊, 1958, (2): 152-223.

- [19] 唐克丽, 张科利, 郑粉莉, 查轩, 王文龙, 蔡庆, 白红英. 子午岭林区自然侵蚀和人为加速侵蚀剖析. 中国科学院水利部西北水土保持研究所集刊(土壤侵蚀与生态环境演变研究论文集), 1993, (17): 17-28.
- [20] 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 杨佳佳, 安韶山. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究. 土壤学报, 2013, 50(4): 818-825.
- [21] 贾恒义, 程浦海, 雍绍萍, 穆兴民, 程积民, 彭祥林. 黄土高原草地土壤化学元素的特征与生态环境. 水土保持学报, 1995, 9(4): 84-93.
- [22] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- [23] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [24] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [25] Milla R, Castro-Díez P, Maestro-Martínez M, Montserrat-Martí G. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? Plant and Soil, 2005, 278(1): 303-313.
- [26] 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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 48-57.
- [27] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [28] Falster D S, Warton D I, Wright I J. User's guide to SMATR: standardised major axis tests & routines, Version 2.0, Copyright 2006. [2016-05-15]. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR20>.
- [29] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物—凋落物—土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [30] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf N and P stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [31] 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. 环境科学, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] 蒋柏藩, 鲁如坤, 李庆远. 《中国土壤磷素养分潜力概图》及其说明. 土壤学报, 1979, 16(1): 17-21.
- [35] 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. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [36] 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. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581-586.
- [37] Yuan Z Y and Chen H Y H. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(5): 532-542.
- [38] 赵维俊, 刘贤德, 金铭, 张学龙, 车宗玺, 敬文茂, 王顺利, 牛赞, 齐鹏, 李雯靖. 祁连山青海云杉林叶片—凋落物—土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(2): 477-489.
- [39] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 10849-10850.
- [40] 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.
- [41] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [42] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, 1999, 30(8): 1-67.
- [43] Chapin, F S, Kedrowski R A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. Ecology, 1983, 64(2): 376-391.