

DOI: 10.5846/stxb201709051598

王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(15): - .

Wang L, Yu Y H, Xing R R, Qin S Y. Ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium of different economic tree species in the karst frigid and arid area. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(15): - .

喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征

王 璐¹, 喻阳华^{2,*}, 邢容容³, 秦仕忆¹

1 贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550025

2 贵州师范大学喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001

3 贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳 550025

摘要: 探讨喀斯特高寒干旱区不同经济树种碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)含量及生态化学计量特征, 丰富对“内稳态理论”、“生长速率理论”和生态系统养分限制状况的理解, 为改善喀斯特生态环境提供理论支撑。本文以毕节市七星关区撒拉溪示范区的刺梨(*Rosa roxburghii*)、核桃(*Juglans regia*) 2 种主要经济树种作为研究对象, 分析比较不同经济树种的养分含量特征、生态化学计量特征以及“叶片-凋落物-土壤”C、N、P 含量和计量比之间的关系。结果表明: (1) 2 种经济树种不同组分中, 核桃叶片有机 C 含量最高(均值为 436.73 mg/g), 刺梨叶片全 N、全 P 含量最大(均值为 20.77、2.10 mg/g), 全 K 含量则为核桃根区土壤中最丰富(均值为 17.07 mg/g)。核桃根区土壤速效 K 含量高于刺梨, 表明核桃具有较好的耐旱性。(2) 刺梨 N 再吸收率(19.23%)显著高于核桃 N 再吸收率(4.05%), 表明与核桃相比, 刺梨根区土壤 N 元素匮乏。(3) 生态化学计量特征总体呈现出凋落物>叶片>根区土壤的规律。刺梨叶片 N:P 低于 14, 说明刺梨生长时主要受 N 限制。刺梨叶片 C:P、N:P 低于核桃, 推测栽种年限相同时, 刺梨树种生长速率高于核桃树种。凋落物 N:P 表现为核桃>刺梨, 故核桃凋落物能保留更多养分。核桃根区土壤 C:N 高于刺梨, 说明核桃地保肥能力较好。(4) 根区土壤全 P 与叶片全 P 呈极显著正相关, 说明植物叶片中 P 主要来源于土壤。根区土壤全 N 与凋落物 C:N 呈极显著正相关, 可见根区土壤中 N 含量与凋落物分解密切相关。

关键词: 经济树种; 叶片; 凋落物; 土壤; 生态化学计量; 喀斯特高寒干旱区

Ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium of different economic tree species in the karst frigid and arid area

WANG Lu¹, YU Yanghua^{2,*}, XING Rongrong³, QIN Shiyi¹

1 School of Geography and Environmental Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China

2 School of Karst Science / State Engineering Technology Institute for Karst Decertification Control, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

3 School of Resources and Environmental Engineering, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract: In this study, we explored the characteristics of the carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), and potassium (K) content, as well as the ecological stoichiometry characteristics of economically important tree species from frigid karst and arid areas. Our goal was to elucidate the growth rates, stoichiometric homeostasis, and nutrient limitations of these species, which would provide theoretical guidance to improve the ecological environment of the karst area. The study area was in the Salaxi region in Bijie, Guizhou Province, China, which is home to two economically important tree species, *Rosa roxburghii* and *Juglans regia*. We compared the nutrient contents and ecological stoichiometry characteristics of these

基金项目: 国家重点研发计划项目课题(2016YFC0502601)

收稿日期: 2017-09-05; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuyanghua2003@163.com

species, as well as the relationships among the C, N, and P contents and the stoichiometric ratio of leaf-litter-soil. The results showed that among the different components of these species, the soil organic C content was the highest in *J. regia* leaves, whereas total N and total P contents were the highest in *R. roxburghii* leaves, and total K content was the highest in the root zone soil of *J. regia*. The available K in the root zone soil was higher for *J. regia* than for *R. roxburghii*, indicating that *J. regia* has superior drought tolerance. The N resorption rate of *R. roxburghii* was higher than that of *J. regia*, indicating that the root zone soil of *R. roxburghii* lacked N elements compared with *J. regia*. The ecological stoichiometry characteristics exhibited the trend of litter > leaves > root zone soil. The leaf N:P ratio of *R. roxburghii* was <14, indicating that the growth of *R. roxburghii* was mainly affected by N. The C:P and N:P ratios of leaves were lower in *R. roxburghii* than in *J. regia* given the same planting period; the growth rate of *R. roxburghii* was higher than that of *J. regia*. The N:P ratio of litter was higher in *J. regia* than in *R. roxburghii*, indicating that the litter of *J. regia* retained more nutrients. The C:N ratio of the root zone soil was higher in *J. regia* than in *R. roxburghii*, indicating that *J. regia* had a greater ability to retain fertilizer. There was a significantly positive relationship between the total P content of root zone soil and the total P content of leaves, which revealed that the P content in plant leaves was derived mainly from the P content in the soil. There was also a significantly positive relationship between total N content of the root zone soil and the litter C:N ratio, which indicated that the N content of the root zone soil was closely related to litter decomposition.

Key Words: economic tree species; leaf; litter; soil; ecological stoichiometry; the karst frigid and arid area

生态化学计量学是一门结合了生物学、化学和物理学等基本原理,研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学^[1-3],为研究生态系统中元素的耦合关系提供一种综合方法^[4]。生态化学计量学目前已有两个基本理论,即“生长速率理论”与“内稳态理论”。“生长速率理论”指与 RNA 分配、基本化学元素计量比以及有机体生活史相关的机制^[5]。“内稳态理论”是指有机体赖以生存的环境资源供应量与其化学元素组成保持的一种稳定状态^[6]。碳(C)是构成植物体干物质的主要元素^[7],氮(N)和磷(P)是生物体蛋白质和遗传物质的基本组成元素^[8]。植物通过光合作用固定 C,同时将部分 C 转移到土壤,并以凋落物的形式将 C 和养分逐步补偿给土壤^[9]。生态系统内部的 C、N、P 循环在植物叶片、凋落物和土壤之间相互转换^[10],使得研究“叶片-凋落物-土壤”连续体的养分含量特征复杂性增加。目前,众多学者已对不同区域、不同尺度的生态系统开展了广泛的生态化学计量特征研究。关于喀斯特地区生态系统生态化学计量方面的研究主要集中在单一组分或两组分之间。例如,胡忠良^[11]对贵州喀斯特山区不同植被下土壤进行研究,提出植被类型的变化对土壤有效态养分的影响较全量养分显著,在生态系统养分循环研究中应更关注有效养分的变化。潘复静等^[12]对典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物进行研究,指出凋落物在 P 素较低的情况下具有较高的 N 及木质素含量,分解速率较低。罗国强^[13]等对茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片进行研究,发现喀斯特钙生植物具有低 P、钾(K)和高 Ca、Mg 的特点,绝大部分植物属于 P 制约型植物。俞月凤^[14]等对喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤进行研究,指出喀斯特峰丛洼地土壤总体养分含量较高,其温湿条件极有利于生物繁衍和生长,生物“自肥”作用强烈,同时加速了岩石溶蚀、风化以及土壤形成和发育进程。曾昭霞等^[15]对桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶进行研究,认为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。但是对于喀斯特高寒干旱区经济树种“叶片-凋落物-土壤”连续体 C、N、P、K 养分含量及生态化学计量特征的相关性、差异性研究鲜有报道,对于不同组分之间相互作用的养分调控因素认识不够深入。这阻碍了对化学计量“内稳态理论”、“生长速率理论”以及生态系统养分限制状况的进一步理解。因此,加强“叶片-凋落物-土壤”连续体生态化学计量的研究,具有十分重要的理论和现实意义。

毕节市七星关区撒拉溪示范区,具有典型的喀斯特地貌,生态系统退化,水土流失以及石漠化现象严重,提高养分再吸收率是该区植物适应贫乏生境的重要竞争机制。栽种经济树种是防治喀斯特石漠化的重要措

施,能使经济效益与生态效益统一,实现林分的可持续经营。喀斯特地区植被恢复不应仅关注成熟林和自然林,经济林幼龄阶段也应得到重视。本文选取毕节市七星关区撒拉溪示范区的刺梨(*Rosa roxburghii*)、核桃(*Juglans regia*)2种主要经济树种作为研究对象,测定其叶片、凋落物以及根区土壤的C、N、P、K含量,探究研究区主要经济树种的养分含量及生态化学计量特征,能够揭示经济林幼龄阶段的养分需求规律,有助于深入地认识生态系统养分循环特征和系统稳定机制,以期为喀斯特地区植被恢复,养分限制状况提供一定的理论依据。

1 研究区概况

位于贵州省毕节市撒拉溪示范区,属毕节市西部六冲河流域支流区,地理坐标为105°02′01″—105°08′09″E,27°11′36″—27°16′51″N。示范区总面积8627.19 hm²,喀斯特面积占总面积的73.94%,海拔1600—2000 m,多年平均降雨量在984.40 mm,年平均气温约为12℃,≥10℃年积温3717℃,气候冬春温凉干旱,夏秋温润湿热,属喀斯特高原山地生态环境;地貌类型多样,地形破碎,耕地多分布于坡面上、台地和山间谷地,常形成环山梯土和沟谷坝地;有明暗交替的河流,漏斗、盲谷、落水洞、天窗、溶蚀洼地;地带性植被主要为针阔混交林,但是长期以来由于人类干扰过度,旱地植被占有较大优势;土壤以黄壤为主,部分地区有山地黄棕壤和石灰土^[16]。研究区在种植刺梨和核桃前,曾连续多年种植玉米。裸地0—30 cm土层有机C为16.95 mg/g,全N为1.48 mg/g,碱解N为0.20 mg/g,全P为0.48 mg/g,速效P为0.008 mg/g,全K为4.62 mg/g,速效K为0.047 mg/g^[17]。

2 研究方法

2.1 样品采集与处理

分别在树龄均为3年的刺梨林和核桃林中设置10 m×10 m典型样地,于两个样地中随机、均匀地选取5株健康且长势相近的树种(表1),分东、南、西、北4个方位取其冠下部(距地面2—3 m)的成熟叶片,分别混匀后装进信封。在样地中,按“梅花”五点法布设凋落物收集框,每个样地布设五个收集框,将凋落物混合收集,装入尼龙袋,带回实验室。所有植物叶片和凋落物样品放在烘箱中75℃烘至恒重,经过研磨,装入自封袋以备养分分析。

表1 采样树种基本概况
Table 1 The basic characteristics of the different tree species

树种 Species	树龄 Age/a	树高 Height /m	冠幅 Crown /m	土壤类型 Soil type	土壤紧实度 Soil tightness	砾石含量 Gravel content	干扰状况 Disturbances
刺梨 <i>Rosa roxburghii</i>	3	1.5	2×1.5	黄壤	紧实	较多	人为、放牧
核桃 <i>Juglans regia</i>	3	2.5	1.5×1.5	黄壤	紧实	较多	人为、放牧

在采集植物叶片的同一样方,按照S形布点法对刺梨、核桃两类树种的根区土壤进行取样,5点取样组成混合样约1 kg。剔除凋落物、石砾及动物残体后,装入自封袋带回实验室。样品于室内自然风干、研磨、过筛保存备用。

2.2 样品分析

叶片、凋落物和根区土壤有机C采用重铬酸钾外加热法测定,全N采用高氯酸-硫酸消煮后用半微量凯氏定氮法测定,全P采用高氯酸-硫酸消煮-钼锑抗比色-紫外分光光度法测定,全K采用氢氟酸-硝酸-高氯酸消解-火焰光度计法测定。根区土壤碱解N采用碱解扩散法测定,根区土壤速效P采用氟化铵-盐酸浸提-钼锑抗比色-紫外分光光度法测定,根区土壤速效K采用中性乙酸铵溶液浸提-火焰光度计法测定。

2.3 数据处理

采用Excel 2010对本文数据进行初步分析与整理,计算平均值及标准差等。使用SPSS 20.0统计软件对

数据进行分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)对叶片、凋落物、根区土壤养分含量以及化学计量比进行差异性检验,并使用最小显著差数(LSD)法进行多重比较,采用 Pearson 相关分析法分析各组分生态化学计量特征关系。利用 Origin8.6 制图。N(P)再吸收率计算公式^[18]为:

$$\text{N(P)再吸收率}(\%) = \frac{\text{叶片 N(P) 含量} - \text{凋落物 N(P) 含量}}{\text{叶片 N(P) 含量}} \times 100\%$$

3 结果与分析

3.1 叶片-凋落物-土壤养分含量特征

从表 2 可以看出,2 种经济树种的有机 C、全 N 含量均表现为叶片>凋落物>根区土壤,核桃的全 P 含量为叶片>凋落物>根区土壤,刺梨不同组分中全 P 含量变化不显著,刺梨、核桃的全 K 含量均呈现出根区土壤最多,叶片次之,凋落物最少。比较 2 种树种各组分的养分含量可知,核桃叶片中有机 C 含量最多(均值为 436.73 mg/g),刺梨叶片中全 N、全 P 含量最多(均值为 20.77、2.10 mg/g),核桃根区土壤中全 K 含量最丰富(均值为 17.07 mg/g)。除刺梨不同组分的全 P 含量差异不显著外,刺梨不同组分的有机 C、全 N、全 K 含量以及核桃不同组分的全 P、全 K 含量差异均达显著水平($P<0.05$,下同)。

表 2 不同经济树种叶片、凋落物和根区土壤的有机 C、全 N、全 P、全 K 含量(平均值±标准差)

Table 2 The contents of OC, TN, TP and TK in leaf, litter and root zone soil in different tree species (mean ± SD)

类型 Types	组分 Components	OC/(mg/g)	TN/(mg/g)	TP/(mg/g)	TK/(mg/g)
刺梨 <i>Rosa roxburghii</i>	叶片	429.28±1.56b	20.77±0.53a	2.10±0.05a	9.06±0.09d
	凋落物	422.67±2.56c	16.76±0.49b	2.05±0.07a	3.61±0.10e
	根区土壤	31.81±0.83d	3.84±0.19c	2.06±0.04a	13.68±0.43b
核桃 <i>Juglans regia</i>	叶片	436.73±0.89a	20.57±0.34a	1.52±0.02b	13.05±0.01c
	凋落物	433.89±4.58ab	19.74±0.57a	1.41±0.00c	2.87±0.00f
	根区土壤	27.52±1.01d	2.81±0.07d	0.74±0.00d	17.07±0.03a

同一列数值后的不同小写字母代表同一测定指标不同组分间差异显著($P<0.05$);OC:有机碳,organic carbon;TN:全氮,total nitrogen;TP:全磷,total phosphorus;TK:全钾,total potassium

刺梨根区土壤的碱解 N、速效 P、速效 K 含量均值为 0.16、0.03、0.09 mg/g,核桃根区土壤的碱解 N、速效 P、速效 K 含量均值为 0.18、0.01、0.66 mg/g,核桃根区土壤中碱解 N、速效 K 含量均高于刺梨,而核桃速效 P 含量则低于刺梨,2 种树种根区土壤的碱解 N、速效 P、速效 K 含量均差异显著(图 1)。

3.2 叶片 N、P 养分再吸收率特征

由图 2 可知,刺梨 N、P 再吸收率分别为 19.23%、2.39%,核桃 N、P 再吸收率均值为 4.05%、7.46%。刺梨 N 再吸收率显著高于核桃 N 再吸收率,P 再吸收率表现为核桃>刺梨。刺梨 P 再吸收率低于 N 再吸收率,而核桃 P 再吸收率略高于 N 再吸收率。

3.3 叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征

如图 3 所示,刺梨叶片、凋落物、根区土壤的 C:N 均值分别为 20.68、25.22、8.31;C:P 均值依次是 204.30、206.14、15.45;C:K 均值分别是 47.37、117.27、2.33;N:P 均值依次为 9.89、8.18、1.86;N:K 均值分别为 2.29、4.65、0.28;P:K 均值依次为 0.23、0.57、0.15。核桃叶片、凋落物、根区土壤的 C:N 均值依次为 21.23、21.99、9.79;C:P 均值分别为 286.66、307.77、37.10;C:K 均值分别是 33.47、151.15、1.61;N:P 均值分别为 13.51、14.00、3.79;N:K 均值分别为 1.58、6.88、0.16;P:K 均值依次为 0.12、0.49、0.04。刺梨不同组分 C:P、N:P 均低于核桃,P:K 则均高于核桃。2 种经济树种的生态化学计量特征总体呈现出凋落物>叶片>根区土壤的规律。刺梨、核桃不同组分 C:K、N:K、P:K,刺梨不同组分 C:N、N:P 以及核桃不同组分 C:P 均达显著性差异。

3.4 叶片-凋落物-土壤有机 C、全 N、全 P、全 K 含量和化学计量比的相关性

采用 Pearson 相关分析法对喀斯特高寒干旱区经济树种叶片、凋落物以及根区土壤之间的有机 C、全 N、

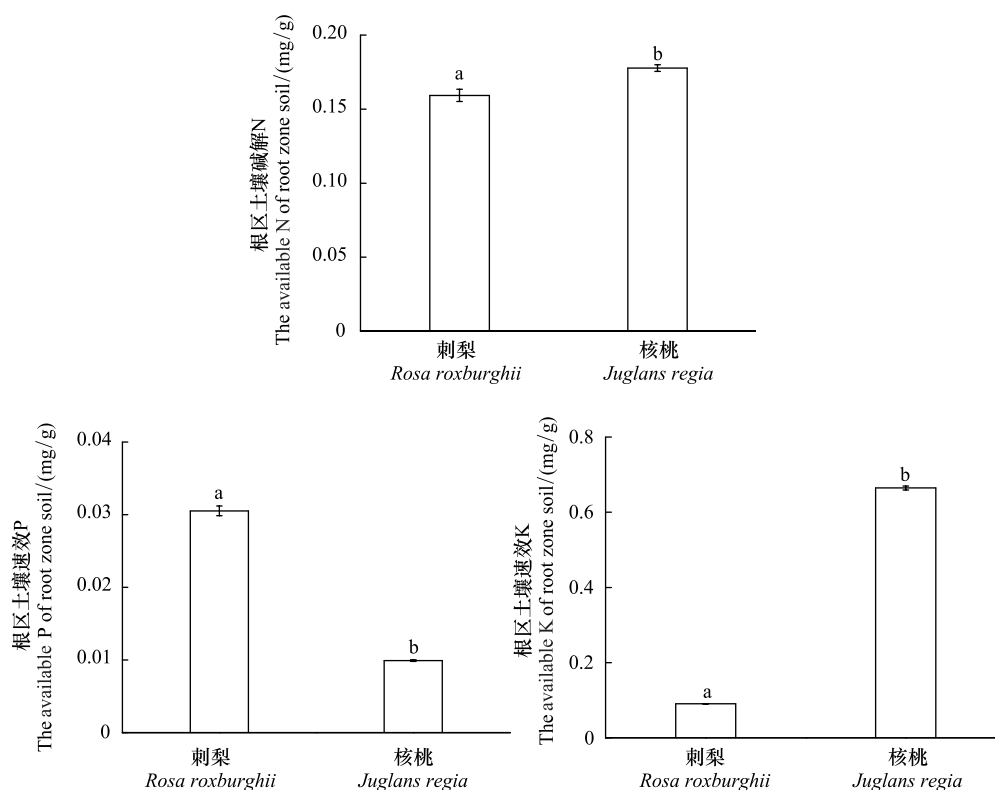


图1 不同树种根区土的碱解N、速效P、速效K含量(平均值±标准差)

Fig.1 The available N, available P, available K content of root zone soil in different tree species (mean ± SD)

不同小写字母表示同一养分含量不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

全P、全K含量及其化学计量比进行两两比较。由表3可以得出,根区土壤有机C、全N与叶片全P、C:K呈显著正相关($P < 0.05$,下同),根区土壤有机C与叶片有机C呈极显著负相关($P < 0.01$,下同),根区土壤有机C与叶片全K、C:P呈显著负相关;根区土壤全N与叶片全K、C:P、N:P呈显著负相关;根区土壤全P与叶片全P、C:K呈极显著正相关,与叶片全K、C:P、N:P呈极显著负相关,与叶片有机C呈显著负相关;根区土壤全K与叶片全K、C:P、N:P呈极显著正相关,与叶片全P、C:K呈极显著负相关,与叶片有机C呈显著正相关;根区土壤C:P与叶片全K、C:P、N:P呈极显著正相关,与叶片全P、C:K呈极显著负相关,与叶片有机C呈显著正相关;根区土壤C:K与叶片有机C呈极显著负相关,与叶片全P、C:K呈显著正相关,与叶片全K、C:P、N:P呈显著负相关;根区土壤N:P与叶片全K、C:P呈极显著正相关,与叶片全P、C:K呈极显著负相关,与叶片有机C、N:P呈显著正相关。

如表4所示,根区土壤全N与凋落物全P、全K、C:N呈极显著正相关,与凋落物全N、C:P、C:K、N:P呈极显著负相关,与凋落物有机C呈显著负相关;根区土壤全P与凋落物全P、全K、C:N呈显著正相关,与凋落物C:P、N:P呈极显著负相关,与凋落物全N、C:K呈显著负相关;根区土壤全K与凋落物C:P、C:K、N:P呈显著正相关,与凋落物全P、全K呈显著负相关;根区土壤C:N与凋落物有机C、全N呈显著正相关;根区土

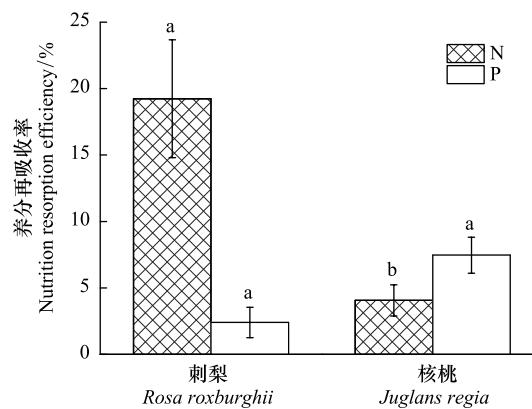


图2 不同树种植物N、P养分再吸收率(平均值±标准差)

Fig.2 The N and P resorption rates of plants in different tree species (mean ± SD)

不同小写字母表示同一养分再吸收率不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

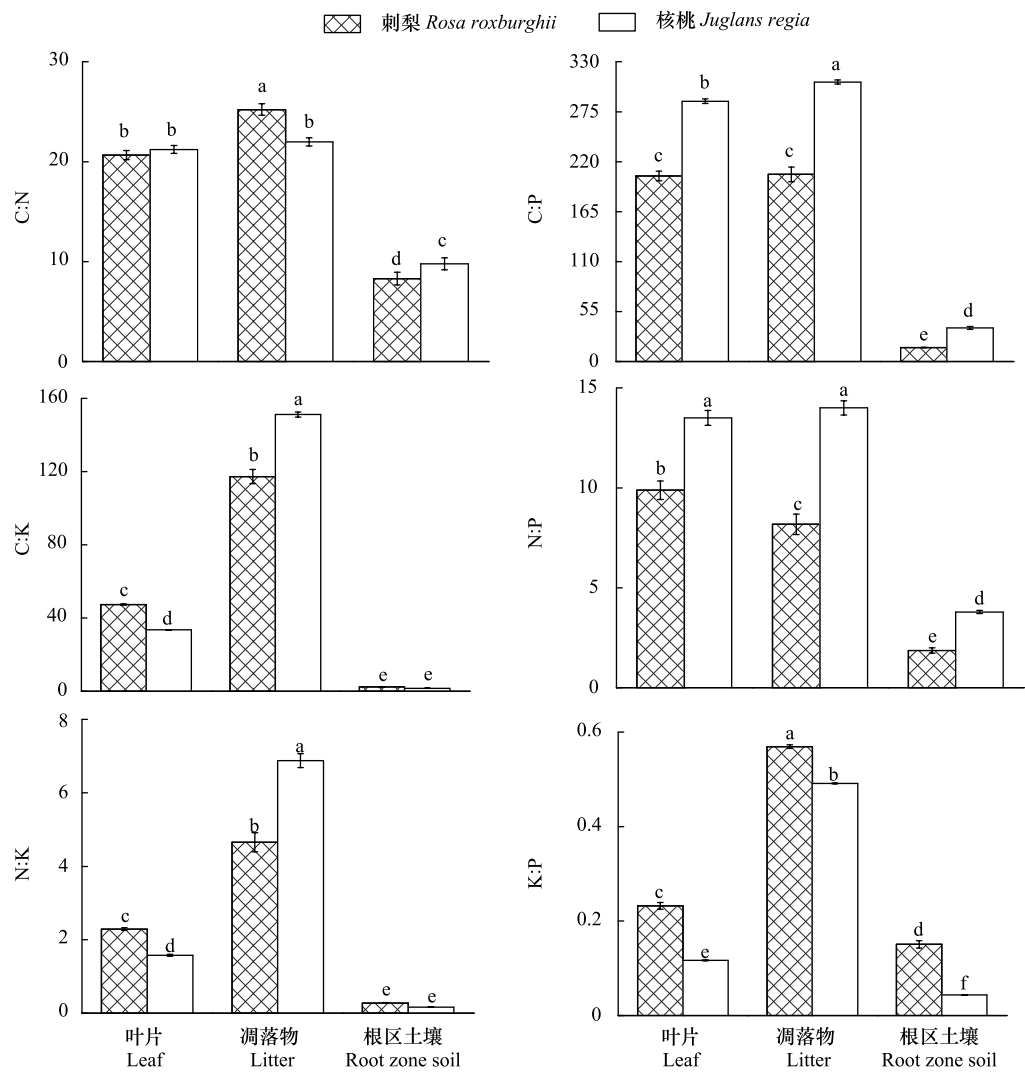


图3 不同树种叶片、凋落物、根区土壤的生态化学计量特征(平均值±标准差)

Fig.3 The ecological stoichiometry characteristics of leaf, litter and root zone soil in different tree species (mean ± SD)

不同小写字母代表同一树种不同组分之间的差异显著($P<0.05$)

表3 喀斯特高寒干旱区经济树种叶片与根区土壤有机C、全N、全P、全K含量和化学计量比之间的相关性

Table 3 Relationships between OC, TN, TP, TK contents and stoichiometric ratio in leaf and root zone soil of economic tree species in karst frigid and arid area

根区土壤 Root zone soil	叶片 Leaf							
	OC	TN	TP	TK	C:N	C:P	C:K	N:P
OC	-0.994 **	0.247	0.959 *	-0.962 *	-0.651	-0.959 *	0.960 *	-0.945
TN	-0.909	0.398	0.967 *	-0.976 *	-0.732	-0.969 *	0.977 *	-0.951 *
TP	-0.978 *	0.266	0.998 **	-1.000 **	-0.657	-0.999 **	1.000 **	-0.990 **
TK	0.989 *	-0.184	-0.998 **	0.995 **	0.595	0.998 **	-0.995 **	0.996 **
C:N	0.720	-0.365	-0.842	0.849	0.617	0.845	-0.852	0.837
C:P	0.961 *	-0.258	-0.996 **	0.997 **	0.642	0.997 **	-0.997 **	0.991 **
C:K	-0.999 **	0.178	0.987 *	-0.984 *	-0.596	-0.986 *	0.983 *	-0.982 *
N:P	0.988 *	-0.256	-0.997 **	0.998 **	0.653	0.997 **	-0.998 **	0.988 *

** 极显著相关($P<0.01$), * 显著相关($P<0.05$)

表 4 喀斯特高寒干旱区经济树种凋落物与根区土壤有机 C、全 N、全 P、全 K 含量和化学计量比之间的相关性

Table 4 Relationships between OC, TN, TP, TK contents and stoichiometric ratio in litter and root zone soil of economic tree species in karst frigid and arid area

根区土壤 Root zone soil	凋落物 Litter							
	OC	TN	TP	TK	C:N	C:P	C:K	N:P
OC	-0.745	-0.857	0.931	0.927	0.875	-0.934	-0.920	-0.922
TN	-0.951 *	-0.993 **	0.995 **	0.996 **	0.999 **	-0.994 **	-0.997 **	-0.995 **
TP	-0.898	-0.964 *	0.990 *	0.988 *	0.971 *	-0.994 **	-0.989 *	-0.991 **
TK	0.877	0.944	-0.973 *	-0.969 *	-0.948	0.979 *	0.972 *	0.976 *
C:N	0.986 *	0.958 *	-0.895	-0.899	-0.948	0.894	0.909	0.908
C:P	0.930	0.981 *	-0.992 **	-0.990 **	-0.984 *	0.996 **	0.994 **	0.997 **
C:K	-0.820	-0.906	0.954 *	0.949	0.915	-0.960 *	-0.949	-0.954 *
N:P	0.873	0.948	-0.983 *	-0.980 *	-0.956 *	0.987 *	0.980 *	0.983 *

** 极显著相关($P<0.01$), * 显著相关($P<0.05$)

壤 C:P 与凋落物 C:P、C:K、N:P 呈极显著正相关,与凋落物全 P、全 K 呈极显著负相关,与凋落物全 N 呈显著正相关,与凋落物 C:N 呈显著负相关;根区土壤 C:K 与凋落物全 P 呈显著正相关,与凋落物 C:P、N:P 呈显著负相关;根区土壤 N:P 与凋落物 C:P、C:K、N:P 呈显著正相关,与凋落物全 P、全 K、C:N 呈显著负相关。

由表 5 可知,凋落物全 N 与叶片全 K、C:P、N:P 呈显著正相关,与叶片全 P、C:K 呈显著负相关;凋落物全 P 与叶片 C:K 呈极显著正相关,与叶片全 K 呈极显著负相关,与叶片全 P 呈显著正相关,与叶片 C:P、N:P 呈显著负相关;凋落物全 K 与叶片全 P、C:K 呈显著正相关,与叶片全 K、C:P、N:P 呈显著负相关;凋落物 C:N 与叶片全 P、C:K 呈显著正相关,与叶片全 K、C:P、N:P 呈显著负相关;凋落物 C:P 与叶片全 K 呈极显著正相关,与叶片 C:K 呈极显著负相关,与叶片有机 C、C:P、N:P 呈显著正相关,与叶片全 P 呈显著负相关;凋落物 C:K 与叶片 C:K 呈极显著负相关,与叶片全 K、C:P、N:P 呈显著正相关,与叶片全 P 呈显著负相关;凋落物 N:P 与叶片全 K 呈极显著正相关,与叶片 C:K 呈极显著负相关,与叶片 C:P、N:P 呈显著正相关,与叶片全 P 呈显著负相关。

表 5 喀斯特高寒干旱区经济树种叶片与凋落物有机 C、全 N、全 P、全 K 含量和化学计量比之间的相关性

Table 5 Relationships between OC, TN, TP, TK contents and stoichiometric ratio in leaf and litter of economic tree species in karst frigid and arid area

凋落物 Litter	叶片 Leaf							
	OC	TN	TP	TK	C:N	C:P	C:K	N:P
OC	0.796	-0.239	-0.901	0.899	0.549	0.902	-0.902	0.905
TN	0.889	-0.317	-0.961 *	0.965 *	0.656	0.963 *	-0.966 *	0.955 *
TP	-0.944	0.378	0.983 *	-0.991 **	-0.732	-0.985 *	0.991 **	-0.967 *
TK	-0.940	0.389	0.980 *	-0.989 *	-0.739	-0.982 *	0.989 *	-0.963 *
C:N	-0.900	0.364	0.965 *	-0.972 *	-0.700	-0.967 *	0.973 *	-0.953 *
C:P	0.950 *	-0.344	-0.988 *	0.994 **	0.707	0.990 *	-0.995 **	0.975 *
C:K	0.938	-0.359	-0.983 *	0.990 *	0.714	0.985 *	-0.990 **	0.969 *
N:P	0.942	-0.329	-0.987 *	0.992 **	0.691	0.988 *	-0.992 **	0.976 *

** 极显著相关($P<0.01$), * 显著相关($P<0.05$)

4 结论与讨论

4.1 叶片-凋落物-土壤 C、N、P、K 含量特征

本研究结果表明,喀斯特高寒干旱区 2 种经济树种的有机 C、全 N 含量以及核桃的全 P 含量均表现为叶

片>凋落物>根区土壤。叶片 C 含量高于凋落物的 C 含量,这是由于凋落物在分解过程中初期分解粗有机化学成分中粗脂肪、单宁以及可溶性糖,使得凋落物中 C 含量显著降低^[19]。还可能与叶片凋落前,植物生长速率变慢以及光合作用减弱有关。N、P 都是可移动元素,植物叶片在凋落前,会有一部分养分转移到其他组分中,被重吸收利用,这导致叶片 N、P 含量通常高于凋落物 N、P 含量,这与白雪娟等^[20]得出的 3 种人工林不同组分中 N、P 含量大小均为叶片>凋落叶>土壤的研究结果一致。而研究区不同经济树种 P 含量在不同组分间的规律存在差异,这是叶片生长后期 N、P 由老叶向新叶迁移程度不同所引起的^[20]。

本研究中,刺梨树种和核桃树种叶片有机 C 平均含量分别为 429.28、436.73 mg/g,与曾昭霞等^[21]研究的 6 种典型喀斯特林地植物的 C 含量均值(427.5 mg/g)相近,但均明显低于喀斯特峰丛洼地不同森林类型乔木叶片 C 含量平均值(496.15 mg/g)^[14]和全球植物叶片 C 含量均值(464 mg/g)^[22]。刺梨树种和核桃树种叶片全 N 含量均值(20.77、20.57 mg/g),略低于 6 种典型喀斯特林地植物叶片 N 平均含量(21.2 mg/g)^[21],高于全国叶片 N 含量平均水平(20.2 mg/g)^[23]和全球叶片 N 含量均值(20.1 mg/g)^[24]。刺梨和核桃树种叶片全 P 含量(均值分别为 2.10、1.52 mg/g)高于 6 种典型喀斯特林地植物 P 含量均值(1.2 mg/g)^[21],也高于全国叶片 P 含量平均水平(1.46 mg/g)^[23],其中刺梨树种叶片 P 含量(2.10 mg/g)还高于全球叶片 P 含量平均水平(1.77 mg/g)^[24]。可见,与全国、全球叶片 C、N、P 含量相比,喀斯特高寒干旱区主要经济树种叶片呈现低 C、高 N、高 P 的规律。造成叶片 C 含量较低的原因可能是研究区内刺梨、核桃的栽种年限仅为 3 年,时间较短,还未到达生长旺盛期,养分循环以及养分利用效率较低,导致 2 类树种的叶片 C 含量偏低。同时,喀斯特高寒干旱地区特殊的生态环境、土壤特性、群落结构,以及受到不同的人为干扰程度均可导致本研究区的叶片 C 含量低于其他喀斯特地区。

研究区内,刺梨、核桃 2 种经济树种凋落物有机 C 含量均值分别为 422.67、433.89 mg/g,全 N 平均含量分别为 16.76、19.74 mg/g,全 P 含量平均水平分别为 2.05、1.41 mg/g,与全球衰老叶片 C、N、P 均值(分别为 467、10.0、0.7 mg/g)相比^[25],C 含量较低而 N、P 含量较高,与本研究区经济树种叶片呈现出的低 C、高 N、高 P 的规律一致,这表明凋落物秉承了植物叶片的性质。而本研究结果中 C、N、P 均值均高于桂西北喀斯特原生林凋落物 C(402.47 mg/g)、N(12.93 mg/g)、P(1.03 mg/g)^[21]平均含量以及次生林凋落物 C(389.83 mg/g)、N(12.53 mg/g)、P(0.77 mg/g)均值^[21],说明本研究区的生态环境优于桂西北喀斯特区域,植物凋落物可截留更多的养分。

本研究中,刺梨树种、核桃树种根区土壤有机 C 平均含量分别为 31.81、27.52 mg/g,全 N 含量均值分别是 3.84、2.81 mg/g,全 P 含量平均水平分别为 2.06、0.74 mg/g,均高于俞月凤等^[14]对喀斯特峰丛洼地人工林土壤研究得出的 C、N 平均含量(16.67、1.71 mg/g),核桃树种根区土壤 P 含量则低于喀斯特峰丛洼地人工林土壤 P 含量均值(0.94 mg/g)^[14],同时两者均低于全球平均水平(2.8 mg/g)^[26],与中国土壤 P 含量普遍较低的研究结果一致^[26]。土壤 P 的来源比较固定,主要受成土母质的影响^[27],这与喀斯特区域水土流失、岩石风化以及退化的石漠化生境有较大关系。

刺梨、核桃全 K 含量均呈现出根区土高于植物叶片、凋落物的规律,说明植物生长所需的 K 元素主要是从土壤中获取,因土壤中存在的 K 形态较多,而植物所能吸收利用的是速效 K,故导致输入到植物叶片以及凋落物的 K 含量明显减少。在植物水分竞争中,K 具有十分重要的作用,植物对 K 的吸收能力决定植物的耐旱性^[28]。根区土壤速效 K 含量表现出核桃显著高于刺梨,表明核桃较刺梨具有更好的耐旱性,可能与核桃的喜光特性有关。

4.2 N、P 再吸收率特征

植物生长所需 N、P 元素可从两方面获得,一方面植物可从土壤中直接吸收 N、P 元素,另一方面土壤中 N、P 供应缺乏时,植物会增强对该种元素的再吸收,加快养分循环速度、提高利用效率^[12]。本研究中刺梨 N 再吸收率、P 再吸收率分别为 19.23%、2.39%,核桃 N 再吸收率、P 再吸收率均值为 4.05%、7.46%,刺梨 N 再吸收率显著高于核桃 N 再吸收率,说明刺梨与核桃相比,刺梨根区土壤 N 元素匮乏;而 P 再吸收率表现为核桃

略高于刺梨,表明核桃根区土壤缺乏 P 元素可能性比刺梨大,与根区土壤全 N、全 P 含量表现为刺梨高于核桃的研究结果不符,这是因为能被植物直接吸收利用的是有效养分^[29],而非全量养分,故刺梨根区土壤碱解氮含量低于核桃根区土壤,而根区土壤速效 P 含量表现出刺梨显著高于核桃。与 Han 等^[30]研究的全球植物 N、P 再吸收率平均水平(57.4%、60.7%)以及曾昭霞等研究的次生林 N、P 再吸收率平均值(36.5%、32.3%)^[21]相比,刺梨与核桃 N、P 再吸收率均低于该研究结果,较高的再吸收率是贫瘠环境的适应机制,而本研究中较低的再吸收率说明本研究区 N、P 养分含量均较丰富,植物主要通过根区土壤吸收养分来适应环境,而非通过增强再吸收能力适应环境。

种群尺度与群落尺度的研究结果^[17]存在差异,这可能是由于刺梨和核桃均处于幼龄林阶段,密度较小,根系分布范围有限,导致其主要依赖于对根区土壤养分的吸收,而远离根系的土壤养分未能得到充分利用。本研究结果表明,确定种植密度时,应该综合考虑对地上空间和地下空间的应用,特别是喀斯特地区,通过调控地下生境以提高地上部分生物量,对于植被恢复和可持续经营具有重要的理论和实践价值。

4.3 叶片-凋落物-土壤 C、N、P 计量比特征

叶片、凋落物和土壤 C:N、C:P、N:P 代表着各组分维持生态平衡以及为适应环境满足自身需求所面临的竞争^[20]。其中,植物叶片的 C:N、C:P 能够反映其同化 C 的能力,在一定程度上反映植物营养的利用效率,具有重要的生态学意义^[31]。本研究中刺梨、核桃叶片 C:N(20.68、21.23)、C:P(204.30、286.66)与全球植物叶片的 C:N(22.5)、C:P(232)^[22]相比,C:N 均较低,刺梨叶片 C:P 低于全球平均水平,可能是刺梨叶片的 C 含量过低导致这种差异,说明本研究区刺梨、核桃对 C 的利用效率均较低。N、P 元素作为植物体内容易缺少的营养元素,是限制陆地生态系统生产力的重要因子^[32]。有研究表明^[33-34],植物生长的受 N 和 P 限制的 N:P 临界值为 14 和 16。N:P 小于 14 表示植物生长是受 N 限制的,N:P 大于 16 表示植物生长是受 P 限制的,N:P 在 14—16 时,植物生长同时受 N 和 P 的限制。而 Güsewell^[35]提出当 N:P 小于 10 时,植物生长相对会受 N 限制,N:P 大于 20 表示植物生长相对受 P 限制。本研究中,刺梨、核桃叶片的 N:P 分别为 9.89、13.51,表明喀斯特高寒干旱区刺梨生长时主要受到 N 的限制,核桃生长时可能受到 N、P 的共同限制。刺梨、核桃叶片 N:P 与全国平均水平(16.3)^[23]、全球平均水平(13.8)^[24]相比均较低。生长速率假说认为,生物体在高速生长过程中,通过富集大量 P 到 rRNA 中,以便核糖体能够快速合成大量蛋白质^[36],故较低的 C:P、N:P 代表植物有较快的生长速率^[22]。说明 2 种经济树种生长速率均较高,推测栽种年限相同时,刺梨幼树生长速率相对于核桃幼树较快,成树是否符合这个规律,需要进一步开展相关的生态化学计量研究才能确定。

N:P 是影响凋落物的分解和养分归还速率的重要因素之一,较低的 N:P 使凋落物更易分解^[12]。本研究中,刺梨凋落物 N:P 为 8.18,核桃凋落物 N:P 为 14.00,均低于 Kang 等^[37]在全球尺度上研究的凋落物 N:P(18.32)以及桂西北喀斯特 3 种次生林凋落物 N:P(16.4)^[21],说明刺梨、核桃凋落物的分解速率均较高。凋落物 N:P 表现为核桃>刺梨,这使得刺梨的叶片凋落后,分解较快,不利于养分储存。相比之下,核桃凋落物能保留更多养分,归还到土壤的养分也随之增多,更多养分被输入到植物体内,最终植物才能更好地生长。喀斯特高寒干旱区因特殊的气候环境与地质环境,水土流失严重,土壤养分流失较多,故应选择保水保土功能较好的植物栽种,核桃的耐旱性较高,适应性较强,在喀斯特高寒干旱区栽种核桃有利于改善其生态环境。

本研究中,2 种经济树种的根区土壤 C:N、C:P、N:P 显著低于植物叶片及凋落物,这是由于凋落物在进入土壤转为土壤有机质的过程中还经历了复杂的微生物分解过程,在这个过程中大量有机态的 C、N、P 被矿化分解^[38]。刺梨、核桃根区土 C:N 为 8.31、9.79 均低于中国土壤 C:N 范围(10—12)^[39],同时低于全球土壤 C:N 平均水平(13.33)^[40],有机质分解速度与土壤 C:N 是负相关关系^[10],表明 2 种经济树种栽种区域有机质分解速率较快,不利于肥力的维持,但核桃根区土 C:N 大于刺梨根区土 C:N,说明核桃地保肥能力较好一点。刺梨、核桃根区土 C:P(分别是 15.45、37.10)显著低于全球森林 0—10 cm 土壤 C:P 平均值(81.9)^[41]、广西喀斯特地区 0—10 cm 土壤 C:P 平均值(61)^[21],较低的 C:P 值体现本研究区域 P 有效性较高,产生差异的原因是由于本研究取土区域特殊,以及取土位置为根区附近土壤,根区土壤各种营养元素与表层土壤具有一定差

异,除此之外,不同区域生长植物不相同,也会影响土壤中储存的养分含量,最终导致本研究区域的 C:P 明显低于其他区域。

4.4 叶片-凋落物-土壤 C、N、P 及其比值的相关性

相关性分析可以揭示不同组分 C、N、P 化学计量比指标变量之间的协调关系,有助于对养分之间的耦合过程做出合理的解释^[42]。有研究表明,土壤 P 含量与植物叶片 P 含量密切相关^[43]。本研究中,根区土壤全 P 与叶片全 P 呈极显著正相关,相关系数达到 0.998,这说明植物叶片中 P 含量的来源主要是土壤中 P 含量,植物根系通过吸收土壤中 P 元素供给叶片,满足叶片生长所需 P 元素。根区土壤全 P 与叶片全 P 呈极显著正相关,根区土壤 C:P 与叶片 C:P、N:P 呈极显著正相关,根区土壤 C:P 与叶片有机 C 呈显著正相关,表明植物生长过程中叶片养分含量的丰富程度与土壤养分含量密不可分。根区土壤全 N 与凋落物全 P、C:N 呈极显著正相关,可见,根区土壤中 N 含量主要来自于凋落物。根区土壤与凋落物中 N、P 有较好的相关性,这是因为凋落物中有一部分 N、P 会归还到土壤里,成为土壤养分库的主要来源。“叶片-凋落物-土壤”是一个相互联系的复杂有机整体,植物叶片通过光合作用固定 C,产生有机物,将其转移或以凋落物形式补给到土壤中,凋落物分解后养分返还土壤,植物体可进行重吸收,所以整个系统的生态化学计量特征具有明显的差异性和关联性^[44],这一点在本研究中也体现。相关性结果表明,喀斯特高寒干旱区经济树种叶片、凋落物以及根区土壤 C、N、P 及其比值之间有紧密的联系。可见,生态系统内部 C、N、P 元素循环是在叶片、凋落物以及土壤 3 个库之间转移和运输的^[45]。

本研究仅对喀斯特高寒干旱区 2 种经济树种进行了养分含量以及生态化学计量方面的研究,所选的研究区域有限,如果想要全面评价喀斯特高寒干旱区植物生长过程的限制性养分以及更进一步理解“叶片-凋落物-土壤”之间的联系,下一步需要在喀斯特高寒干旱区开展更大尺度、更多经济树种类型的生态化学计量学研究。

参考文献 (References):

- [1] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [2] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [6] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [7] 项文化, 黄志宏, 闫文德, 田大伦, 雷丕锋. 森林生态系统碳氮循环功能耦合研究综述. *生态学报*, 2006, 26(7): 2365-2372.
- [8] 平川, 王传宽, 全奎奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响. *生态学报*, 2014, 34(8): 1965-1974.
- [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] 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.
- [11] 胡忠良, 潘根兴, 李恋卿, 杜有新, 王新洲. 贵州喀斯特山区不同植被下土壤 C、N、P 含量和空间异质性. *生态学报*, 2009, 29(8): 4187-4195.
- [12] 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.
- [13] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志. 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*, 2014, 23(7): 1121-1129.
- [14] 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. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 947-954.
- [15] 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): 1907-1914.
- [16] 池永宽. 石漠化治理中农草林草空间优化配置技术与示范. 贵阳: 贵州师范大学, 2015.
- [17] 王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 喀斯特高原山地区主要人工林土壤生态化学计量特征. 南方农业学报, 2017, 48(8): 1388-1394.
- [18] 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.
- [19] 马任甜, 方瑛, 安韶山. 云雾山草地植物地上部分和枯落物的碳、氮、磷生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(5): 1170-1180.
- [20] 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. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3823-3830.
- [21] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾毓平, 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.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Yuan Z Y, Chen H Y H. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(5): 532-542.
- [26] Zhang C, Tian H Q, Liu J Y, Wang S Q, Liu M L, Pan S F, Shi X Z. Pools and distributions of soil phosphorus in China. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, 19(1): GB1020, doi:10.1029/2004GB002296.
- [27] Chen X W, Li B L. Change in soil carbon and nutrient storage after human disturbance of a primary Korean pine forest in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2003, 186(1/3): 197-206.
- [28] 马任甜, 方瑛, 安韶山, 赵俊峰, 肖礼. 黑岱沟露天煤矿优势植物叶片及枯落物生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(4): 1003-1014.
- [29] 白小芳, 徐福利, 王渭玲, 赵亚芳, 王玲玲, 孙鹏跃. 华北落叶松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征. 中国水土保持科学, 2015, 13(6): 68-75.
- [30] Han W X, Tang L Y, Chen Y H, Fang J Y. Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83366, doi: 10.1371/journal.pone.0083366.
- [31] 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.
- [32] 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [36] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [37] 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.
- [38] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [39] 黄昌勇. 土壤学. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [40] Post W M, Pastor J, Zinke P J, Stangenberger A G. Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature*, 1985, 317(6038): 613-616.
- [41] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [42] 赵维俊, 刘贤德, 金铭, 张学龙, 车宗玺, 敬文茂, 王顺利, 牛赟, 齐鹏, 李雯靖. 祁连山青海云杉林叶片-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(2): 477-489.
- [43] 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.
- [44] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. 植物生态学报, 2016, 40(8): 760-774.
- [45] 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.