DOI: 10.5846/stxb201904080678

吴鹏,崔迎春,赵文君,侯贻菊,朱军,丁访军,杨文斌.茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征.生态学报,2020,40(14):5063-5080. Wu P, Cui Y C, Zhao W J, Hou Y J, Zhu J, Ding F J, Yang W B.Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China.Acta Ecologica Sinica,2020,40(14):5063-5080.

茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征

吴 鹏^{1,2},崔迎春¹,赵文君¹,侯贻菊¹,朱 军¹,丁访军^{1,*},杨文斌²

1贵州省林业科学研究院,贵阳 550005

2 中国林业科学研究院荒漠化研究所,北京 100091

摘要:研究茂兰喀斯特区不同功能(类)群植物叶片的养分含量及化学计量特征,揭示其在时间和空间尺度上的变化规律,阐明 碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)等养分含量与C:N:P间的相互关系,探讨N:P对该区域植物生长的指示作用,以期能够更深入 的了解其养分利用状况及适生性,为喀斯特森林的稳定性及维持机制提供理论依据。以茂兰喀斯特区 68 种典型植物为研究对 象,分别测定不同生长阶段植物叶片的 C、N、P 和 K 含量,并计算其化学计量比。结果表明:研究区 68 种植物分属 40 科 62 属; 其叶片 C、N、P 和 K 含量的几何平均值分别为 445.87 g/kg、17.32 g/kg、1.35 g/kg 和 9.86 g/kg, C:N 的算术平均值为 26.93, C:P、 C:K、N:P、N:K和P:K的几何平均值分别为 330.93、45.22、12.85、1.76 和 0.137;C 与 N 呈极显著负相关, N 与 P、K 以及 P 与 K 均呈极显著正相关,N与C:P和C:K、P与C:N、C:K和N:K以及K与C:N、C:P和N:P均呈极显著负相关,且它们之间均具 有二次函数、指数函数或幂函数的非线性耦合关系;从变异程度来看,C含量为弱变异,N、P、K含量及各元素的化学计量比则均 属中等变异或强变异。从植物不同生活型来比较,各生长阶段的 C 含量均表现为灌木>乔木>草本,N、P 和 K 含量均为草本>灌 木>乔木,各元素的化学计量比则均为乔木>灌木>草本。从植物不同系统发育来分析,各生长阶段蕨类植物的 N、P、K 含量均 要高于种子植物,而各元素的化学计量比则正好相反。从不同生长阶段来看,各功能(类)群植物生长期(或生长盛期)的养分 含量均要高于落叶期(或生长末期);乔木、灌木和草本等不同生活型植物落叶期的C:P,C:K,N:P和N:K均要高于生长期;蕨 类植物各元素的化学计量比不同生长阶段间差异都不显著;而种子植物的C:P、C:K、N:P和N:K则均表现为落叶期>生长期。 对比我国其他地区及全国和全球尺度上的研究结果,该区域植物的生长发育易受 N 和 P 素的双重限制,但又因功能(类)群及 生长阶段的不同其受限的养分元素也存在一定差异,体现了对高度异质的喀斯特生境不同的适应策略;而植物体内较高的 K 含量则可能是提高其自身抗性、适应恶劣环境的重要因素。减少人为干扰、加之适当的保护,在植物生长期配以适量的 N 素添 加,有利于其更好的生长发育,有助于提高喀斯特森林生态系统的稳定性和抗干扰性。研究结果揭示了喀斯特森林植物的适生 机制,对喀斯特森林的保护具有重要的指导意义。

关键词:喀斯特;养分含量;化学计量特征;植物叶片;茂兰自然保护区

Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China

WU Peng^{1,2}, CUI Yingchun¹, ZHAO Wenjun¹, HOU Yiju¹, ZHU Jun¹, DING Fangjun^{1,*}, YANG Wenbin²

 $1\ Guizhou\ Academy\ of\ Forestry\,,\ Guiyang\ 550005\,,\ China$

2 Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: The aim of this study is to better understand the nutrient utilization strategies and adaptations of plants, the spatio-temporal variation of leaf stoichiometric characteristics, and leaf nutrient contents. We explored the correlations between leaf nutrient contents and leaf carbon/nitrogen, carbon/phosphorus, and nitrogen/phosphorus ratios, and

基金项目:贵州省基础研究计划项目(黔科合基础[2019]1427号、黔科合基础[2018]1096);国家自然科学基金项目(31760240);贵州省林业科 学研究院 2017年度学术新苗培养及创新探索专项(黔科合平台人才[2017]5793)

收稿日期:2019-04-08; 网络出版日期:2020-04-03

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ding3920034@163.com

discussed the influence of nitrogen/phosphorus ratios on plant growth, which could provide a theoretical reference for maintaining ecosystem stability in the karst regions. In this study, we measured the following leaf traits: leaf carbon content (LC), leaf nitrogen content (LN), leaf phosphorus content (LP), and leaf potassium content (LK) in 68 species (belonging to 40 families and 62 genera) coexisting in Maolan karst forests. We also considered the influence of species' taxonomic affiliation and calculated stoichiometry ratios for each plant species. The geometric averages of LC, LN, LP, and LK in the karst forests were 445.87, 17.32, 1.35, and 9.86 g/kg, respectively. The arithmetic average of leaf carbon/ nitrogen ratio (C:N) was 26.93 and the geometric averages for leaf carbon/phosphorus ratio (C:P), leaf carbon/ potassium ratio (C:K), leaf nitrogen/phosphorus ratio (N:P), leaf nitrogen/potassium ratio (N:K), and leaf phosphorus/potassium ratio (P:K) were 330.93, 45.22, 12.85, 1.76, and 0.137, respectively. There was a significantly negative correlation between LC and LN, while LP was positively correlated with LK. The LN was positively correlated with LP and LK, but negatively associated with C:P and C:K. Similarly, LP was positively correlated to LK, but negatively correlated with C:N, C:K, and N:K. However, LK was negatively associated with C:N, C:P, and N:P. Interestingly, all leaf stoichiometric characteristics, including C:N, C:P, C:K, N:K, and N:P, responded non-linearly (which could be expressed approximately as the quadratic function, exponential function, or power function) to LN, LP, and LK. Among all leaf traits, LC had a smaller coefficient of variance than LN, LP, LK, and the leaf stoichiometric ratios. In different growth phases, LC displayed the highest value in shrubs but the lowest in herbs. Herbs also displayed the highest LN, LP, and LK values, while trees displayed the lowest values of these three variables. Among all stages of plant growth, leaf stoichiometric ratios (including C:N, C:P, C:K, N:K, and N:P) were highest in trees and lowest in herbs. It is worth noting that LN, LP, and LK in ferns were greater than those in spermatophytes. On the contrary, leaf stoichiometric ratios in ferns were lower than those in spermatophytes. In each functional group of plants (including trees, shrubs and herbs), leaf nutrient contents were higher during the peak periods of plant growth than at the end of the growth period. Inversely, the C:P, C:K, N:P, and N:K ratios were greater in the later growth period than those in early growth periods in all karst forest species. In ferns, there were no statistically significant differences in leaf stoichiometric ratios between the early stage of growth and the later period of growth. However, the leaf stoichiometric ratios (C:P,C:K,N:P, and N:K) of spermatophytes were higher during the defoliating periods than those during the early stage of growth. Compared with previous studies of the local and global researchers, the growth of trees, shrubs, and herbs at different growth stages was easily influenced by the highly heterogenous nitrogen and phosphorus supply in the karst region. Especially, the higher potassium contents in plants from the karst forests might increase plant ability to adapt to the unfavourable environment. Therefore, it is necessary to provide enough protection with lower anthropogenic disturbances and add extraneous nitrogen in the growth stage, in order to promote plant growth and enhance ecosystem stability and plant resistance. The study also suggested that several forest plant strategies existed for survival in a karst environment, and the results provided an important reference for forest management and conservation in karst areas.

Key Words: karst; nutrient contents; stoichiometric characteristics; plant leaves; Maolan National Nature Reserve

生态化学计量学是基于生态学、生物学和化学计量学等基本原理,来研究生物有机体内碳(C)、氮(N)、 磷(P)等多重化学元素平衡和生物系统能量平衡^[1-6],为探讨不同生态系统的养分循环利用机制提供了新的 思路,为揭示养分元素平衡对生态过程交互作用的影响提供新的技术方法^[1,3,6-7];目前,它已成为生态学研究 的重要工具^[6,8],在细胞、个体、种群、群落乃至整个生态系统等多个尺度开展了广泛研究^[2,4-5,7,9-12]。

C、N、P、钾(K)作为陆生植物的基本营养元素,同时也是细胞结构与功能最重要的生命元素,在植物的生长发育、生理机制调节以及种群动态、养分循环利用等方面都扮演着极其重要的角色^[5,13-17]。不同功能(类) 群植物在长期演化进程中,由于环境以及区域元素含量的差异,植物对养分的吸收和利用也形成了适应机 制^[18];而叶片的化学计量特征即能反映植物在特定环境下的生存策略^[17],也能反映自身的生长状态及其内部特征,如C:N和C:P可反映植物的生长速度,并可表明与其N、P养分利用效率的相关性^[4-5,19],而N:P既能反映植物生长受N或P素的限制情况^[12,19-20],还作为一个关键指标决定着群落的结构和功能^[21],同时它也受外界环境要素(降雨、温度、土壤等)和植物自身因素(科属分类特征、叶面积指数、叶龄、根系等)以及群落内物种均匀性、植物功能(类)群等的影响^[22]。

喀斯特地貌因其生境的特殊性以及脆弱性^[23],其上的森林植被无论在群落外貌、结构以及区系组成,还 是在演替更新以及对环境的影响等方面都与常态地貌上的明显不同^[24];那么,喀斯特森林不同功能(类)群 植物的化学计量特征具有哪些特点?其养分含量与化学计量特征间的内在耦合关系如何?对养分元素吸收 的趋同性和差异性又是如何?本研究基于以上问题,以茂兰喀斯特区 68 种不同功能(类)群植物为研究对 象,通过对不同生长阶段植物叶片养分含量的测定及其化学计量比的计算,揭示其时空动态变化规律,阐明养 分含量与化学计量特征间的内在耦合关系,探讨 N:P 对植物生长的指示意义,以期能够进一步了解该区域植 物的养分利用状况、适生机制及其生物地球化学过程^[5,16,25],为喀斯特森林退化的内在机制提供基础数据,并 为其恢复与重建、保护及管理提供科学依据。

1 研究区概况

本研究在茂兰国家级自然保护区、荔波喀斯特森林生态系统定位观测研究站(位于贵州省黔南州荔波 县)内进行,地处贵州高原向广西丘陵平原过渡的斜坡地带,地理位置:东经107°52′10″—108°05′40″、北纬25° 09′20″—25°20′50″^[23];地势呈西北高东南低,最高海拔1078.6 m,最低430.0 m,平均多在550—850 m之间;气 候属中亚热带季风湿润气候区;年平均气温15.3℃,其中:1月份5.2℃,7月份23.5℃;年降水量1752.5 mm, 多分布于4—10月;年平均湿度83.0%;年日照时数1272.8 h,无霜期315 d,太阳年辐射总量为63289.80 kW/ m²,≥10℃积温4598.6℃^[5-6]。该区域属典型的喀斯特地貌(多为纯质石灰岩及白云岩构成的喀斯特峰林及 峰丛洼地),岩石裸露率高达80%;土壤稀少、土层浅薄且多存于石隙石缝之中,富钙和富盐基化、有机质含量 高。主要植被类型为喀斯特原生性常绿落叶阔叶混交林,是目前全球同纬度带残存下面积最大、类型最为独 特且相对稳定的喀斯特森林生态系统^[5-6,23]。

2 研究方法

2.1 样地设置

2015年5月,通过对荔波喀斯特生态站已布设固定样地的踏查,根据植被类型分布,并结合其典型性、代表性以及便利性等原则,分别选择了3个顶极群落和3个乔林群落,新增了3个灌木灌丛群落和3个草本群落;共计12个固定样地^[6]。各样地具体位置见(图1)。

2.2 样地调查

每个固定样地的经纬度、海拔和坡向等因子利用 GPS 测量,坡度利用罗盘仪读取,坡位、岩石裸露率以及 乔木层郁闭度、灌草盖度等采用目测法估测。各固定样地内乔木层调查采用每木检尺法(主要针对胸径 5 cm 以上的植物),灌木和草本层调查采用样方法,测量并分别记录其物种名称、株数、胸径(或地径)、高度(或长 度)、冠幅、郁闭度(或盖度)等因子^[5-6]。各固定样地基本情况见(表 1)。

2.3 样品采集、处理及测定

采集时间:按植物不同的生长阶段,即秋末冬初,常绿树种的生长末期或落叶树种的落叶期(I);春末夏 初,常绿树种的生长盛期或落叶树种的生长期(II),对各固定样地内的乔木层、灌木层和草本层等不同群落 层次植物于 2015 年 10—11 月和 2016 年 5—6 月分别进行了两次取样^[5]。

采集方法:乔木层树种根据其重要值按优势树种分不同径阶(DBH<7.5 cm、7.5 cm≤DBH<22.5 cm 和 DBH≥22.5 cm)分别进行取样(1 株树为1 个重复),用高枝剪剪取冠层不同部位的枝条,采摘枝条上完全伸



图 1 固定样地位置示意图 Fig.1 Study sites of the sample plots in Maolan karst area 图中数字 1—12 代表样点编号

展、无病害、完整且不带叶柄的叶片,充分混合均匀后,采用四分法(样品量不少于 30 片),密封好后置于便携 式冷藏箱中备用。灌木层和草本层植物按优势种分别进行取样;灌木层每种植物以 2—3 株的混合样为1 个 样品(采集方法与乔木层相同);高大草本或蕨类植物以 5—7 株(丛)混合样为1 个样品,低矮草本或蕨类植 物以不少于 300 g 新鲜样为1 个样品(直接用剪刀剪取新鲜、完整并充分展开的叶片)。如样地内无对应径阶 样株或数量不足的可在样地外采集补充^[5]。

			表1 固定样	地基本信息 ^{[5.}	-6]			
		Tal	ole 1 Informa	tion of sampl	e plots			
群落类型 Community types	样地编号 Sample plots	样地面积 Sample area	海拔 Altitude/m	坡度 Slope	坡向 Aspect	坡位 Location	岩石裸露率 Bare rock ratio/%	土壤类型 Soil type
草本群落	2	10 m×10 m	626	25° — 30°	东北 NE	中坡	65	
Herbage communities	10	10 m×10 m	706	25° — 30°	西北 NW	中坡	55	
	11	10 m×10 m	692	20° — 25°	东 E	中坡	75	
灌木灌丛群落	7	20 m×20 m	789	25° — 30°	东 E	中坡	85	
Shrub communities	8	20 m×20 m	775	20° — 25°	西南 SW	中坡	85	
	12	20 m×20 m	779	25° — 30°	西南 SW	中坡	80	石灰土
乔林群落	1	30 m×30 m	770	20° — 25°	南 S	下坡	75	
Tree communities	3	30 m×30 m	800	20° — 25°	南 S	中坡	70	
	6	30 m×30 m	769	20° — 25°	东 E	下坡	80	
顶极常绿落叶	4	30 m×30 m	741	30° — 35°	西南 SW	中坡	75	
阔叶混交林群落	5	30 m×30 m	744	30° — 35°	西北 NW	下坡	85	
Climax communities	9	30 m×30 m	779	15° — 20°	东北 NE	下坡	80	

样品处理及测定:样品的制备参考《LY/T 1211—1999》和《LY/T 1267—1999》;样品 C 含量的测定采用重 铬酸钾氧化—外加热法《LY/T 1237—1999》,全 N 测定采用凯氏消煮法—扩散法《LY/T 1269—1999》,全 P 测 定采用钼锑抗比色法《LY/T 1270—1999》,全 K 测定采用火焰光度法《LY/T 1270—1999》^[26]。

2.4 数据处理

本研究的数据绘图及统计分析均采用 Excel 2010 和 SPSS 22.0 软件实现。

数据的正态分布性采用 K-S(Kolmogorov-Smirnov test)检验;数据在进行相关统计分析时,应首先将其进行对数转换(即:ln(*x*+1)),以满足 ANOVA 假设和正态分布^[5-6,17];数据在进行多重比较时,需对其进行方差 齐性检验,如齐性则采用 LSD 法,如非齐性则采用 Tamhane's T2 法^[5-6,17]。数据在进行线性或非线性模型拟 合时,最优拟合模型按相关系数(*R*²)的大小来确定。

3 结果与分析

3.1 物种组成

本研究共采集植物样品 68 种计 381 份(表 2),其中:生长阶段 I,191 份;生长阶段 II,190 份;分属 40 科 62 属。按植物不同生活型可划分为乔木(常绿乔木、落叶乔木)、灌木(含藤状灌木、攀援灌木和藤本植物)和 草本(含蕨类植物),其中:常绿乔木 17 种、落叶乔木 9 种、灌木 26 种、草本 16 种;按植物不同系统发育可划分 为种子植物(双子叶、单子叶植物)和蕨类植物,其中:双子叶植物 54 种、单子叶植物 10 种、蕨类植物 4 种。占 比重较大的科则分别是禾本科 8 种、樟科 7 种、蔷薇科 4 种、桦木科 3 种和荨麻科 3 种,分别占总种数的 11.76%、10.29%、5.88%、4.41%和 4.41%。

它旦	拮物轴米	4.洋刑	至弦坐车
厅亏 Number	植初种关 Plant species	生值型 Life forms	杀纸反目 Phylogenesis
1			故来 P
1	を相(を相件) Selaginella tamariscina) 飲失 Ferns
2	厥(厥科) Pteridium aquilinum	厥类 Ferns	厥奀 Ferns
3	巢蕨(铁角蕨科) Neottopteris nidus	蕨类 Ferns	蕨类 Ferns
4	石韦(水龙骨科) Pyrrosia lingua	蕨类 Ferns	蕨类 Ferns
5	瓜馥木(番荔枝科) Fissistigma oldhamii	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
6	中华野独活(番荔枝科) Miliusa sinensis	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
7	香叶树(樟科) Lindera communis	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
8	山胡椒(樟科) Lindera glauca	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
9	木姜润楠(樟科) Machilus litseifolia	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
10	小果润楠(樟科) Machilus microcarpa	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
11	粗壮润楠(樟科) Machilus robusta	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
12	变叶新木姜子(樟科) Neolitsea Variabillima	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
13	粗柄楠(樟科) Phoebe crassipedicella	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
14	小花青藤(莲叶桐科) Illigera parviflora	藤本 Liana	双子叶植物 Dicotyledons
15	胡椒(胡椒科) Piper nigrum	藤本 Liana	双子叶植物 Dicotyledons
16	十大功劳(小檗科) Mahonia fortune	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
17	南天竹(小檗科) Nandina domestica	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
18	檵木(金缕梅科) Loropetalum chinense	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
19	牛耳枫(虎皮楠科) Daphniphyllum calycinum	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
20	榕树(桑科) Ficus microcarpa	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
21	苎麻(荨麻科) Boehmeria nivea	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
22	椭圆叶冷水花(荨麻科) Pilea elliptilimba	草本 Herbs	双子叶植物 Dicotyledons
23	异叶楼梯草(荨麻科) Elatostema monandrum	草本 Herbs	双子叶植物 Dicotyledons
24	圆果化香树(胡桃科) Platycarya longipes	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
25	栲(壳斗科) Castanopsis fargesii	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
26	多脉青冈(壳斗科) Cyclobalanopsis multinervis	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons

表 2 68 种典型植物名录^[5]

Table 2 List of 68 plant species in Maolan karst area

			续表
序号 Number	植物种类 Plant species	生活型 Life forms	系统发育 Phylogenesis
27	荔波鹅耳枥(桦木科) Carpinus lipoensis	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
28	多脉鹅耳枥(桦木科) Carpinus polyneura	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
29	云贵鹅耳枥(桦木科) Carpinus pubescens	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
30	日本杜英(杜英科) Elaeocarpus japonicas	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
31	薄果猴欢喜(杜英科) Sloanea leptocarpa	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
32	卵果海桐(海桐花科) Pittosporum ovoideum	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
33	棣棠花(蔷薇科) Kerria japonica	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
34	火棘(蔷薇科) Pyracantha fortuneana	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
35	粗叶悬钩子(蔷薇科) Rubus alceifolius	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
36	灰毛泡(蔷薇科) Rubus irenaeus	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
37	香花崖豆藤(豆科) Millettia dielsiana	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
38	老虎刺(豆科) Pterolobium punctatum	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
39	胡颓子(胡颓子科) Elaeagnus pungens	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
40	金锦香(野牡丹科) Osbeckia chinensis	草本 Herbs	双子叶植物 Dicotyledons
41	瓜木(八角枫科) Alangium platanifolium	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
42	光皮梾木(山茱萸科) Swida wilsoniana	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
43	灰岩棒柄花(大戟科) Cleidion bracteosum	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
44	圆叶乌桕(大戟科) Sapiumrotundifolium	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
45	青篱柴(亚麻科) Tirpitzia sinensis	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
46	山香圆(省沽油科) Turpinia Montana	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
47	黄梨木(无患子科) Boniodendron minus	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
48	掌叶木(无患子科) Handeliodendron bodinieri	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
49	天峨槭(槭树科) Acer wangchii	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
50	盐肤木(漆树科) Rhus chinensis	落叶乔木 Deciduous trees	双子叶植物 Dicotyledons
51	九里香(芸香科) Murraya exotica	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
52	长梗罗伞(五加科) Brassaiopsisglomerulata	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
53	胀果树参(五加科) Dendropanax inflatus	常绿乔木 Evergreen trees	双子叶植物 Dicotyledons
54	鲫鱼藤(萝藦科) Secamone lanceolata	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
55	紫珠(马鞭草科) Callicarpa bodinieri	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
56	广州蛇根草(茜草科) Ophiorrhiza cantonensis	草本 Herbs	双子叶植物 Dicotyledons
57	水红木(忍冬科) Viburnum cylindricum	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
58	斑鸠菊(菊科) Vernonia esculenta	灌木 Shrubs	双子叶植物 Dicotyledons
59	云南莎草(莎草科) Cyperus duclouxii	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
60	狭叶方竹(禾本科) Chimonobambusa angustifolia	灌木 Shrubs	单子叶植物 Monocotyledon
61	朝阳隐子草(禾本科) Cleistogenes hackeli	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
62	马唐(禾本科) Digitaria sanguinalis	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
63	白茅(禾本科) Imperata cylindrical	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
64	箬竹(禾本科) Indocalamus tessellatus	灌木 Shrubs	单子叶植物 Monocotyledon
65	五节芒(禾本科) Miscanthus floridulus	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
66	类芦(禾本科) Neyraudia reynaudiana	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
67	水竹(禾本科) Phyllostachys heteroclada	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon
68	麦冬(百合科) Ophiopogon japonicus	草本 Herbs	单子叶植物 Monocotyledon

()里为各物种所对应的科

3.2 植物叶片 C、N、P、K 含量的统计特征

茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片养分含量的统计特征见图 2。该区域植物叶片 C、N 含量的偏度值均小于 1,而 P、K 含量的均大于 1,但经 K-S 检验,均不符合正态分布(*P*<0.05),可用几何平均值来反映样本的总体分布情况。C 含量 309.57—573.21 g/kg,几何平均值 445.87 g/kg,分布相对集中,400.00—499.99 g/kg 占 75.59%,309.57—399.99 g/kg 占 13.39%,500.00—573.21 g/kg 占 11.02%。N 含量 5.01—41.62 g/kg,几何平均值 17.32 g/kg,66.93%分布于 10.00—19.99 g/kg,27.82%分布于 20.00—29.99 g/kg,<10 g/kg 和>30 g/kg 分 別仅占 2.89%和 2.36%。P 含量 0.56—5.79 g/kg,几何平均值 1.35 g/kg,0.56—0.99 g/kg 占 26.51%,1.00—1.99 g/kg 占 57.74%,>2.00 g/kg 占 15.75%。K 含量 2.50—39.11 g/kg,几何平均值 9.86 g/kg,2.50—9.99 g/kg 占 56.43%,10.00—19.99 g/kg 占 31.23%,20.00—29.99 g/kg 占 8.14%,>30 g/kg 仅占 4.20%。从变异系数 来看,C 作为植物体的骨架,变异系数最小,属弱变异性;其次为 N,属中等变异性;P 和 K 的变异系数最大,均属强变异性。



图 2 植物叶片养分含量的频率分布^[5]



N:样本量 Number; AM:算术平均数 Arithmetic mean; GM:几何平均数 Geometrical mean; Min:最小值 Minimum; Max:最大值 Maximum; SD:标准 差 Standard deviation; CV:变异系数 Coefficient of variation, 其中 CV≤20.0%为弱变异性, 20.0% < CV<50.0%为中等变异性, CV≥50.0%为强变 异性; P(K-S): K-S 检验 Kolmogorov-Smirnov test

3.3 不同生活型植物叶片的 C、N、P、K 含量

由表3可知,各生长阶段不同生活型间植物叶片养分含量的差异均显著,其中:C含量以灌木最高、乔木次之、草本最低,且草本与灌木间存在显著差异(P<0.05);N、P和K含量则依次为草本、灌木和乔木,且乔木的N、P含量与草本的差异均显著(P<0.05),而K含量在乔木、灌木、草本相互间差异均显著(P<0.05)。另外,各生长阶段落叶乔木的C、K含量均要低于常绿乔木,且差异显著(P<0.05);而N、P含量不同生长阶段则存在不一样的变化规律。不同生长阶段间,各生活型植物叶片的养分含量均表现为II>I,且乔木和灌木的P、K含量不同生长阶段间的差异均显著(P<0.05)。

3.4 不同系统发育植物叶片的 C、N、P、K 含量

由表4可知,生长阶段 I 蕨类植物的 C 含量要稍低于种子植物,而生长阶段 II 的则正好相反;N、P、K 含量则均表现为蕨类植物要显著高于种子植物(P<0.01)。各生长阶段单子叶植物的 C、P 和 K 含量均要高于 双子叶,而 N 含量则正好相反。从不同生长阶段来看,蕨类和种子植物各元素含量均表现为 II > I;T 检验结 果显示,蕨类植物各元素含量不同生长阶段间其差异均不显著(P>0.05);而种子植物除 N 含量以外,其余元素含量不同生长阶段间差异均显著(P<0.05);单子叶植物的 K 含量以及双子叶植物的 C、P 和 K 含量不同生长阶段间差异均显著(P<0.05)。

3.5 植物叶片化学计量特征的频率分布

从图 3 可以看出,该区域植物叶片的 C:N、C:P 和 N:P 其偏度值都小于 1,而 N:K、P:K 和 C:K 的都大 于 1,经 K—S 检验,仅 C:N 符合正态分布(P>0.05),可用算术平均值反映样本的总体特征,其余均不符合 (P<0.05),可用几何平均值反映样本的总体特征。C:N 为 11.06—57.39,算术平均值 26.93,11.06—19.99 占 22.11%,20.00—29.99 占 45.20%,30.00—39.99 占 24.74%,40.00—57.39 占 7.89%。C:P 为 58.20—886.69,几 何平均值 330.93,有超过 50% 主要分布于 250.00—450.00。C:K 为 9.94—217.80,几何平均值 45.22,95%以上 主要分布于 10.00—99.99。N:P 为 3.57—30.88,几何平均值 12.85,其中:<14 的占 51.71%,14—16 占 17.32%,>16 占 30.97%。N:K 为 0.38—6.31,几何平均值 1.76,有近 70.00% 主要分部于 1.00—2.99。P:K 为 0.035—0.555,几何平均值 0.137,75% 以上主要分部于 0.060—0.220。从变异系数来看,C:N、C:P、N:P 和 N:K均属中等变异性,而C:K 和 P:K 均属强变异性。

3.6 不同生活型植物叶片的化学计量特征

由表 5 可知,各生长阶段不同生活型植物叶片的 C:N、C:P、C:K、N:K 和 P:K 均表现为乔木>灌木>草 本,且乔木与草本间差异极显著(P<0.01);N:P 也均表现为乔木>灌木>草本,其中:生长阶段 I,乔木的 N:P 大于 16,灌木的介于 14—16 之间,草本的小于 14,且不同生活型相互间差异均显著(P<0.05);生长阶段 II,乔 木、灌木和草本的均小于 14,但相互间差异均不显著(P>0.05)。各生长阶段常绿乔木的 C:N 和 C:P 均要高 于落叶乔木,且生长阶段 I 两者间的差异均达到显著(P<0.05)或极显著水平(P<0.01)。C:K、N:K 和 P:K 则均表现为落叶乔木大于常绿乔木,且除了 I 的 C:K 差异不显著以外(P>0.05),其余均达到显著(P<0.05) 或极显著差异(P<0.01)。生长阶段 I 常绿乔木的 N:P(16.27±4.15)要稍高于落叶乔木的(15.76±4.65),生 长阶段 II 的则正好相反,常绿乔木和落叶乔木的分别为 12.25±4.15 和 13.56±5.37,但其差异均不显著(P> 0.05)。不同生长阶段间,乔木、灌木和草本的 C:N 和 P:K 其变化程度都不大(P>0.05),而 C:P、C:K、N:P 和 N:K 则均表现为 I > II。

3.7 不同系统发育植物叶片的化学计量特征

由表 6 可知,不同系统发育蕨类植物各元素的化学计量比在 I 和 II 均要低于种子植物,且差异均达到显 著(P<0.05)或极显著(P<0.01)水平,其中:蕨类植物的 N :P 在 I 和 II 分别为 10.90±3.43 和 10.33±3.68,而种 子植物的则分别为 15.39±4.79 和 12.65±4.47。按单子叶和双子叶植物来比较,双子叶植物的 C :N 在各生长 阶段均要低于单子叶,而 C :K、N :P、N :K 和 P :K 则正好相反,且均达到显著(P<0.05)或极显著差异(P< 0.01)。从不同生长阶段来看,蕨类植物各元素化学计量比不同生长阶段间的差异均不显著;种子植物的 C :N 和 P :K 不同生长阶段间亦无明显差异(P>0.05),而 C :P、C :K、N :P 和 N :K 则均表现为生长阶段 I > II。

				表3 不區	同生活型植物叶	⊦片的 C、N、P、J	【含量比较 ^[5]					
			Table 3 Lea	f C, N, P and	d K compositio	n comparison a	among differen	it plant life for	su			
		碳含量			氮含量			磷含量			钾含量	
生活型	Car	bon content $C/(g$	/kg)	Nitro	gen content N/(g	/kg)	Phosph	iorus content P/(§	(kg)	Pota	ssium content K/(g/kg)
Life forms	I	Ш	平均 Average	Π	П	平均 Average	П	Π	平均 Average	-	П	平均 Average
乔木 Trees	442.69±47.84abA	1 461.02±36.52aB	451.86±43.43a	16.17±3.32a	17.40±5.01a	16.78±4.28a	1.09±0.44aA	1.52±0.68aB	1.31±0.61a	6.82±2.26aA	9.06±2.83aB	7.94±2.79a
样本量 N	66	66	198	66	66	198	66	66	198	66	66	198
灌木 Shrubs	452.25±35.58a	462.36±37.93a	457.30±36.92a	18.92±5.54b	19.05±5.64ab	18.99±5.56b	1.34±0.74aA	$1.66\pm0.89aB$	$1.50\pm0.83\mathrm{b}$	11.07±7.21bA	13.85±7.44bB	12.46±7.42b
样本量 N	46	46	92	46	46	92	4	46	92	46	46	92
草本 Herbs	423.13±55.26b	439.38±50.62b	431.17±53.35b	19.25±5.86b	20.53 ± 7.00 b	19.88 ± 6.44 b	$1.77\pm0.88b$	$1.99\pm0.95b$	$1.88\pm0.91c$	$17.75\pm 8.58c$	19.45±8.17c	$18.59\pm8.38c$
样本量 N	46	45	91	46	45	16	46	45	16	46	45	91
Ρ	0.006	0.004	0.000	0.002	0.029	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000
常绿乔木 Evergreentrees	465.28±46.82a	478.55±34.53a	$471.91 \pm 41.48a$	16.14±3.75	17.76±6.10	16.95±5.11	$1.07\pm0.44A$	$1.62\pm0.80B$	1.34 ± 0.70	7.41±2.35aA	$10.26\pm 2.91 aB$	8.83±3.00a
样本量 N	54	54	108	2	54	108	\$	\$	108	54	54	108
落叶乔木 Deciduous trees	415.59±32.87bA	439.98±26.55bB	427.79±32.14b	16.20±2.75	16.97±3.26	16.59±3.02	1.13±0.44A	1.39±0.46B	1.26 ± 0.46	6.12±1.93bA	7.61 ± 1.94 bB	6.87±2.07b
样本量 N	45	45	06	45	45	06	45	45	06	45	45	06
Р	0.000	0.000	0.000	0.688	0.705	7660	0.458	0.140	0.515	0.003	0.000	0.000
数据以"平均值+标准差	"表示; 1和11分	別代表植物不同的	的生长阶段;数据/i	后凡标有不同小生	写字母的表示同-	一生长阶段不同生	E活型间差异显 示	著(P<0.05);凡杨	清不同大写字4	母的表示相同生	活型不同生长阶目	發间差异显著(P<
0.05)												
				表4 不同	系统发育植物I	叶片的 C、N、P、	K 含量比较 ^{[5}	[
			Table 4 Con	nposition comp	parison of leaf	C, N, P and I	K of different I	plant phylogene	sis			
		碳含量			氮含量			磷含量			钾含量	
系统发育	Car	bon content $C/(g$	/kg)	Nitrog	gen content N/(g	/kg)	Phosph	iorus content P/(§	∕/kg)	Pota	ssium content K/(g/kg)
Phylogenesis			本均	-		(「 」 」 「 」 」	-	=	本均	-	=	本本
		1	Average		1	Average		ı	Average		1	Average
蕨类植物 Fems	436.91 ± 48.53	460.72±41.34	448.81 ± 45.97	21.30±4.04a	22.24±5.38a	21.77±4.71a	2.14±0.77a	2.34±0.83a	2.24±0.79a	26.41±7.73a	28.00±6.59a	27.20±7.11a
样本量 N	16	16	32	16	16	32	16	16	32	16	16	32
种子植物 Spermatophytes	440.59±48.18A	455.80±41.57B	448.18 ± 45.58	$17.23\pm4.75b$	$18.20 \pm 5.73 h$	17.72±5.28b	$1.24\pm0.64\mathrm{bA}$	1.60 ± 0.79 bB	$1.42\pm0.74\mathrm{b}$	9.02±5.14bA	11.27±5.32bB	$10.14\pm5.34b$
样本量 N	175	174	349	175	174	349	175	174	349	175	174	349
Р	0.788	0.641	0.924	0.001	0.005	0.000	0.000	0:000	0.000	0.000	0.000	0.000
单子叶植物 Monocotyledon	461.16±17.14a	467.33±27.75	464.17±22.81a	15.20±5.06a	15.96 ± 6.06	$15.57\pm 5.50a$	1.65 ± 1.11	1.83 ± 1.24	1.74 ± 1.17	12.32±4.46aA	15.06±4.22aB	13.65±4.50a
样本量·N	19	18	37	19	18	37	19	18	37	19	18	37
双子叶植物 Dicotyledons	$438.09{\pm}50.13\mathrm{bA}$	454.47±42.74B	446.28±47.23b	17.48±4.67b	18.46±5.66	$17.97\pm 5.20b$	$1.19\pm0.55A$	$1.58\pm0.72B$	1.38 ± 0.67	8.62 ± 5.08 bA	10.83±5.27bB	9.73±5.29b
样本量 N	156	156	312	156	156	312	156	156	312	156	156	312
Q	0000	0.187	0.000	0000	0.081	0010	0.055	053/	0.075	0000	0.000	0.000

14 期

吴鹏 等:茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征

5071

数据后凡标有不同小写字母的表示同一生长阶段不同系统发育间差异显著(P<0.05);凡标有不同大写字母的表示相同系统发育不同生长阶段间差异显著(P<0.05)

Terrors Terrors Terrors Terrors S Terrors S Terrors S Terrors Terrors S Terrors Terrors S Terrors Terrors S Terrors S Terrors Terrors S Terrors S<	莆北		碳/氮 C	N:		碳/磷 C:1	4		碳/钾 C:	K		氮/磷 N	:P		氦/钾 N:	K		磷/钾 P	:Κ
$\bar{\pi} \Lambda$ These 28.064 28.064 65.13 14.765a 70.74 55.17a 62.98. 66.044 13.844 14.44.a 23.54. 14.44.a 23.54. 67.94. 43.83. 0.73a. 23.54. 14.765a 23.54. 67.94. 4.56.a 0.73b. 4.56.a 0.73b. 4.56.a 0.73b. 4.57.a 0.73b. 0.73b. 14.76.a 23.54.a 13.76.b 14.76.a 23.54.a 0.73b. 13.76.a 0.73b. 0.73b. 0.73b. 0.73b. 0.73b. 0.73b. 0.73b. 0.73b. 13.76.b 0.73b. 13.76.b 13	旧坐 e forms	- I	=	平均 Average		п	平均 Average	_	п	平均 Average	_	н	平均 Average	-	н	平均 Average	-	н	平 均 Average
株本量化99999999999999999999999999999999999999撤< \$\mathbf{k} \text{shubs}\$6.124\$26.224\$37.424\$32.534\$37.424\$32.545\$13.3004\$09.7248\$13.3004\$09.7248\$13.3004\$09.7248\$13.3004\$13.3004\$19.741\$1.4394\$2.404#木量化46924692469246924692469246*木量化46459146.513.3004109.724871.02431.15425.04431.96414.54121.97411.97411.35411.6641.564*柞量化464591464591464591464646*柞量化46459146459146464646*柞量化464591464513.06681.3641.97685.36441.97641.96635.36441.9664646*柞量化464591464541.76645.7641.76641.76645.7641.7664646*柞量化50.660.0060.0000.0000.0000.0000.0000.00041.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.76641.7	木 Trees	28.08± 5.96a	28.06± 6.29a	28.07± 6.11a	453.27± 147.65aA	350.97± 122.38aB	402.12± 144.65a	70.79± 20.81aA	55.17± 15.30aB	62.98± 19.83a	16.04± 4.36aA	12.84± 4.76B	14.44± 4.83a	2.55± 0.73aA	2.03± 0.61aB	2.29± 0.72a	0.168± 0.060a	0.172± 0.063a	0.170± 0.061a
$\# \kappa$ Shubs $56.12 \pm$ $56.32 \pm$ $50.742 \pm$ $37.742 \pm$ $367.35 \pm$ $61.31 \pm$ $44.86 \pm$ $33.08 \pm$ $12.50 \pm$ $14.29 \pm$ $240 \pm$ $\# \pi \pm W$ $8.32a \pm$ $7.68a \pm$ $7.96 \pm$ $138.30 \pm$ $129.742 \pm$ $367.35 \pm$ $61.31 \pm$ $44.86 \pm$ $37.88 \pm$ $5.74 \pm$ $37.88 \pm$ $5.74 \pm$ $37.88 \pm$ $5.74 \pm$ $37.88 \pm$ $4.81 \pm$ $15.5a \pm$ $\# \pi \pm W$ 46 46 46 46 46 46 $47.6 \pm$ $31.15 \pm$ $28.73 \pm$ $31.36 \pm$ $41.91 \pm$ $44.8 \pm$ $35.34 \pm$ $41.91 \pm$ $4.8.6 \pm$ $35.04 \pm$ $41.76 \pm$ $47.96 \pm$ $47.96 \pm$ $41.91 \pm$ $41.95 \pm$ $41.95 \pm$ $42.6 \pm$ $42.1 \pm$ $41.25 \pm$ $41.16 \pm$ $45.6 \pm$ $45.1 \pm$ $45.6 \pm$ $45.1 \pm$ $45.6 \pm$ $45.6 \pm$ $45.6 \pm$ $41.95 \pm$ $45.6 \pm$	本量 N	66	66	198	66	66	198	66	66	198	66	66	198	66	66	198	66	66	198
株本量 N4646924692464692469246924612.12112.00110.6.50108.881107.46c21.93c13.15t26.73t28.96t11.97t11.35411.66t12.6545914645914645914645914645 </td <td>\star Shrubs</td> <td>26.12± 8.32ab</td> <td>26.32± 7.68ab</td> <td>26.22± 7.96b</td> <td>397.69± 138.30bA</td> <td>327.42± 109.72aB</td> <td>362.55± 129.07b</td> <td>61.31± 44.54b</td> <td>44.86± 29.80b</td> <td>53.08± 38.58b</td> <td>15.86± 5.24aA</td> <td>12.71± 3.78B</td> <td>14.29± 4.81a</td> <td>2.40± 1.55aA</td> <td>1.77± 0.99aB</td> <td>2.09± 1.33b</td> <td>0.166± 0.106a</td> <td>0.154± 0.103ab</td> <td>0.160± 0.104a</td>	\star Shrubs	26.12± 8.32ab	26.32± 7.68ab	26.22± 7.96b	397.69± 138.30bA	327.42± 109.72aB	362.55± 129.07b	61.31± 44.54b	44.86± 29.80b	53.08± 38.58b	15.86± 5.24aA	12.71± 3.78B	14.29± 4.81a	2.40± 1.55aA	1.77± 0.99aB	2.09± 1.33b	0.166± 0.106a	0.154± 0.103ab	0.160± 0.104a
	本量 N	46	46	92	46	46	92	46	46	92	46	46	92	46	46	92	46	46	92
样本量 N 46 45 91 46 45 91 46 45 91 46 45 91 46 45 91 46 45 91 46 45 91 46 P 0.005 0.006 0.000 0.0	本 Herbs	25.33± 12.01b	25.07± 12.12b	25.20± 12.00b	279.14± 106.50c	261.12± 108.88b	270.23± 107.46c	31.15± 21.93c	26.72± 13.06c	28.96± 18.13c	11.97± 4.19b	11.35± 4.26	11.66± 4.21b	1.26± 0.53b	1.17± 0.51b	1.21± 0.52c	$0.117 \pm 0.071 b$	0.114± 0.067b	0.115± 0.068b
P 0.005 0.006 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.123 0.000 0.	本量 N	46	45	91	46	45	91	46	45	91	46	45	91	46	45	91	46	45	91
常绿乔术 29.54± 29.18± 29.36± 483.36± 352.04± 417.70± 68.64± 50.60± 59.62± 16.27± 12.25± 14.26± 2.33± Evergreentrees 6.39a 7.29 6.83a 140.11aA 129.92B 149.79 20.32A 15.44aB 20.12a 4.15B 4.60 0.66aA 精本量 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 54 532± 532± 533± 54 54 54 56 54 </td <td></td> <td>0.005</td> <td>0.006</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.123</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td> <td>0.000</td>		0.005	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.123	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
样本量 N 54 54 108 54 537 541 0.735 54± 54	绿乔木 ergreentrees	29.54± 6.39a	29.18± 7.29	29.36± 6.83a	483.36± 140.11aA	352.04± 129.92B	417.70± 149.79	68.64± 20.32A	50.60± 15.44aB	59.62± 20.12a	16.27± 4.15A	12.25± 4.15B	14.26± 4.60	2.33± 0.66aA	1.80± 0.56aB	2.06± 0.67a	0.151± 0.051a	0.160± 0.068a	0.156± 0.060a
蔣叶乔术 26.36± 26.71± 26.53± 417.16± 349.67± 383.42± 73.36± 60.65± 67.00± 15.76± 13.56± 14.66± 2.82± Deciduous trees 4.94b 4.56 4.73b 149.87bA 114.12B 136.73 21.33A 13.35bB 18.81b 4.65A 5.37B 5.11 0.73bA 样本量 N 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 73 21.33A 13.35bB 18.81b 4.65A 5.37B 5.11 0.73bA	本量 N	54	54	108	54	54	108	54	54	108	54	54	108	54	54	108	54	54	108
样本量 N 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 45 90 45 P 0.012 0.160 0.005 0.756 0.227 0.236 0.000 0.002 0.608 0.225 0.568 0.001	计乔木 ciduous trees	26.36± 4.94b	26.71± 4.56	26.53± 4.73b	417.16± 149.87bA	349.67± 114.12B	383.42± 136.73	73.36± 21.33A	60.65± 13.35bB	67.00± 18.81b	15.76± 4.65A	13.56± 5.37B	14.66± 5.11	2.82± 0.73bA	2.32± 0.55bB	2.57± 0.69b	$0.189\pm 0.065\mathrm{b}$	0.187± 0.053b	0.188± 0.059b
P 0.012 0.160 0.006 0.022 0.756 0.227 0.236 0.000 0.002 0.608 0.225 0.568 0.001	本量 N	45	45	90	45	45	90	45	45	06	45	45	90	45	45	90	45	45	06
		0.012	0.160	0.006	0.022	0.756	0.227	0.236	0.000	0.002	0.608	0.225	0.568	0.001	0.000	0.000	0.001	0.028	0.000

表 5 不同生活型植物叶片各元素化学计量比^[5] Stoichiometry characterization from different life

					Ta	ble 6 Sto	ichiometry	character	ization fro	m differen	t plant phy	ylogenesis						
亥馀怡苔		碳/氮 C :	N:		碳/磷 C:F			碳/钾 C :k	2		氦/磷 N:H	0		氦/钟 N:K			磷/钾 P :1	
क्रश्चा 🎗 न Phylogenesis	-	I	平均 Average		Ш	平均 Average	-	п	平均 Average	_	=	平均 Average	П	П	平均 Average	_	П	平均 Average
蕨类植物 Ferns	21.51± 6.01a	22.49± 8.45a	22.00± 7.23a	230.29± 78.62a	220.82± 77.69a	225.56± 77.04a	18.25± 6.61a	17.61± 5.65a	17.93± 6.06a	10.90± 3.43a	10.33± 3.68a	10.62± 3.51a	0.84± 0.16a	0.81± 0.16a	0.82± 0.16a	0.085± 0.036a	0.087± 0.035a	0.086± 0.035a
样本量 N	16	16	32	16	16	32	16	16	32	16	16	32	16	16	32	16	16	32
种子植物 Spermatophytes	27.44± 8.42b	27.34± 8.29b	27.39± 8.34b	413.27± 149.25bA	333.47± 120.33bB	373.49± 141.19b	62.68± 31.57bA	48.54± 21.64bB	55.63± 27.95b	15.39± 4.79bA	12.65± 4.47bB	14.03± 4.82b	2.33± 1.06bA	1.85± 0.75bB	2.09± 0.95b	0.162± 0.078b	$\begin{array}{l} 0.160 \pm \\ 0.079 \mathrm{b} \end{array}$	0.161± 0.078b
样本量 N	175	174	349	175	174	349	175	174	349	175	174	349	175	174	349	175	174	349
Ρ	0.004	0.016	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
单子叶植物 Monocotyledon	33.95± 12.02a	33.68± 12.79a	33.82± 12.23a	351.16± 131.83a	336.08± 142.33	343.82± 135.33	42.17± 15.52aA	32.76± 7.11aB	37.59± 12.92a	10.61± 3.63a	10.17± 3.64a	10.40± 3.59a	1.33± 0.48a	1.08± 0.38a	1.21± 0.45a	0.141 ± 0.081	0.123± 0.080a	0.132± 0.080a
样本量 N	19	18	37	19	18	37	19	18	37	19	18	37	19	18	37	19	18	37
双子叶植物 Dicotyledons	26.64± 7.54b	26.60± 7.31b	26.62± 7.41b	420.84± 149.86bA	333.17± 118.06B	377.01± 141.66	65.18± 32.14bA	50.36± 22.02bB	57.77± 28.49b	15.98± 4.59bA	12.94± 4.48bB	14.46± 4.77b	2.45± 1.05bA	1.94± 0.74bB	2.20± 0.94b	0.164 ± 0.078	0.165± 0.077b	0.165± 0.078b
样本量 N	156	156	312	156	156	312	156	156	312	156	156	312	156	156	312	156	156	312
Ρ	0.002	0.040	0.001	0.039	0.728	0.107	0.003	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.196	0.023	0.012
数据后凡标	有不同小写	字母的表示	同一生长阶。	段不同系统。	发育间差异显	艮著(P<0.05	 1,凡标有不 	同大写字母	的表示相同]系统发育不	同生长阶段	间差异显著	(P<0.05)					

表 6 不同系统发育植物叶片各元素化学计量比^[5]

http://www.ecologica.cn

14 期

5073



Fig.3 Frequency histograms of leaf stoichiometry

3.8 植物叶片养分含量与化学计量特征的关系

茂兰喀斯特区 68 种植物叶片的 C 与 N 含量呈极显著的负相关(*P*<0.01),而与 P、K 含量则无明显相关 性(*P*>0.05);N 与 P、K 含量以及 P 与 K 含量则均表现为极显著的正相关(*P*<0.01)。N 含量与 C:P 和 C:K, P 含量与 C:N、C:K 和 N:K 以及 K 含量与 C:N、C:P 和 N:P 间均存在极显著的负相关(*P*<0.01)。通过进一

步的模型拟合(图4),发现它们之间均呈非线性函数关系,其中:P含量与C:N为幂函数关系,K含量与C:N 为指数函数关系,其余则均为二次函数关系。





Fig.4 Relationships between leaf nutrient content and stoichiometric characteristics

4 结论与讨论

4.1 植物叶片的养分含量

对比其他地区研究结果(表7),该研究区域68种典型植物叶片的C含量(448.2 g/kg)要远高于阿拉善地区的379.0 g/kg^[17],但要低于黔中喀斯特区的515.6 g/kg^[27],与广西桂林喀斯特区的456.2 g/kg^[28]、国内其他地区(均介于438.3—458.2 g/kg之间)^[29-32]以及全球的平均水平464.0 g/kg^[33]基本持平。

N和P作为高等陆生植物生长的主要限制性元素,有研究表明我国陆生植物叶片的N、P含量分别为20.20g/kg和1.46g/kg^[34],其中N含量与全球陆生植物的平均水平相差无几,但P含量则均要低于Elser(1.99g/kg)^[33]和Reich(1.77g/kg)^[35]等在全球尺度上的研究结果;由此表明P素是限制我国陆生植物生长的主要元素。郑淑霞^[30]和任书杰^[36]等则分别通过对我国黄土高原以及东部南北样带植物叶片养分含量的研究,亦论证了上述观点。而本研究植物叶片的N含量(18.1g/kg)较全国^[34]和全球^[33,35]的平均水平都要低,亦低于黄土高原^[30]、云南普洱^[32]、青藏高原^[37]、松嫩草地^[38]、北方荒漠^[39]和北京及北京周边^[19]等地的研究结果,较罗绪强等^[25]对该区域常见钙生植物的研究结果则相差更远(其原因可能是物种数量、种类及取样时间等因素的差异而导致);但要高于浙江天童^[29,40]、南昌大学^[41]以及阿拉善^[17]和安徽石台^[31]等地的研究结果,亦高于湘西南石漠化区的12.9g/kg^[42];是广西桂林喀斯特区的2倍以上^[28];与我国北方温带草原和青藏高原^[43]以及东部南北样带^[36]、黔中喀斯特区^[27]的研究结果较为接近;表明该区域植物的生长可能易受N素的限制^[5]。本研究植物叶片的P含量(1.49g/kg)与全球尺度^[33,35]以及我国其他地区^[19,30,36-39,41]相比要明显偏低,但与我国陆生植物的平均水平基本一致^[34],稍高于我国其他喀斯特区的研究结果^[27-28,42],进一步论证了在低纬度区植物生长易受P素的限制^[21]。综上所述,与大多数陆生植物的研究结果一致,茂兰喀斯特森林植物的生长也易受N、P素的双重限制^[5]。

有研究表明,K与植物自身的抗性关系密切,在其生理生化过程中也扮演着极为重要的角色^[18];但笔者 查阅了大量文献资料,发现与其他元素相比对K元素的研究甚少。该区域植物叶片K的平均含量为11.58 g/ kg,与黔中喀斯特区的12.25 g/kg^[27]较为接近,要稍高于滇池流域富磷区的10.54 g/kg^[18]。究其原因,喀斯特 地貌上小生境类型多样,岩石裸露率极高,土层浅薄以及水分和养分的供应保存能力差,生态系统脆弱,而植 物在如此严酷的生境中,会选择性地富集、吸收更多的K元素来提高自身对环境的抵抗力^[5,18]。

已有较多研究表明^[18,28],植物叶片的 C 与 N、P 含量呈显著的负相关,而 N 与 P 含量则呈显著的正相关, 体现了植物叶片属性间的经济策略^[8,17]。在本研究中,植物叶片养分含量间的相互关系与上述观点则稍有不 同,表明了喀斯特森林植物在固 C 过程中对 N、P 的养分利用率在权衡策略上存在差异^[5],当然这也可能与喀 斯特森林特殊的生境有关^[25];而 N、P 含量间高度的相关性,则体现了其含量变化的相对一致性^[36]。

4.2 植物叶片的化学计量特征

植物叶片的 C:N 和 C:P 可反映其自身的生长速度,并可表明与 N、P 养分利用效率的相关性^[4-5,19]。本 研究植物叶片的 C:N(26.9)、C:P(361.1)较全球平均水平^[33]以及我国黄土高原地区^[30]的都要高(其原因主 要是由于该区域植物叶片 N、P 含量较低所致^[5]);但要低于黔中^[27]和广西的喀斯特区^[28]以及安徽石台^[31]和 阿拉善^[17]等地的研究结果。由此表明,研究区域的不同致使植物的 C:N 和 C:P 存在较大的变异性,即使地 貌类型一致,小生境类型的多样性以及植物对 N、P 养分利用效率的不同致使其变异性也很大^[5,36];另外,也 有研究表明其变异性较大的原因可能是由于较小的研究尺度所致^[17]。

植物生长过程中对 N、P 元素的缺乏往往能体现在其叶片的 N:P 变化上,因此 N:P 可作为其限制性养分 元素的判别依据^[12,20-21]。本研究植物叶片的 N:P 介于 14—16 之间,平均值 13.7;与我国青藏高原^[37]以及全 球尺度上的^[35]平均水平极为接近(其值分别为 13.9 和 13.8);与罗绪强等对该区域常见钙生植物的研究结 果^[25]以及我国陆生植物的平均水平^[34]差距较大(其值分别为 27.9 和 16.4);但要高于我国其他喀斯特区的 研究结果^[27-28,42]。根据本研究植物叶片的 N、P含量和 N:P,并基于Koerselman等^[45]提出的 N:P 的阈值范

40 卷

14	期
----	---

	1	able 7	Compari	sons stud	ies for st	oichiom	stry of le	af C, N	and P b	etween N	<u> Vlaolan k</u>	arst are	a and ot	her study	sites				
		碳含量			氮含量			磷含量											
研究区域	C	arbon cont	ent	Niti	rogen conte	'nt	P	hosphorus		凝	/氮 C :N		凝	(鞣 C : b		氮	磷 N : b		参考文献
Study area		C/(g/kg)	~		N/(g/kg)		conte.	nt P/(g/k	(g)										References
	AM	GM	Ν	AM	GM	N	AM	GM	N	AM	GM	N	АМ	GM	N	AM	GM	Ν	
茂兰喀斯特区 Maolan karst area	448.2	445.9	381	18.1	17.3	381	1.49	1.35	381	26.9	26.4	381	361.1	330.9	381	13.7	12.9	381	本研究
阿拉善 Alashan	379.0	I	276	10.7	I	276	1.04		276	66.7	I	276	683.2		276	11.5		276	[17]
北京 Beijing		451.0	252		26.1	253	Ι	2.00	315	Ι	17.3	252	I	241.9	211	Ι	13.9	211	[19]
茂兰喀斯特区 Maolan karst area	Ι	Ι	Ι	27.1	Ι	14	1.11	I	14	Ι	Ι	I	Ι	Ι	Ι	27.9		14	[25]
黔中喀斯特区 Karst area in central Guizhou	515.6	Ι	24	17.2	Ι	24	1.34	Ι	24	31.6	Ι	24	411.7	Ι	24	13.2	Ι	24	[27]
桂林喀斯特区 Guilin karst area	456.2	I	186	Γ.Γ	I	186	0.89		186	80.9	I	186	639.7		186	10.4		186	[28]
浙江天童 Tiantong, Zhejiang	450.0	I	32	16.1	I	32	0.86	I	32		I			I				I	[29]
黄土高原 The Loess Plateau	438.3	Ι	126	24.1	Ι	126	1.60	Ι	126	21.2	Ι	126	312.0	Ι	126	15.4	I	126	[30]
安徽石台 Shitai, Anhui	454.3	Ι	84	9.4	Ι	2	0.55	I	84	52.7	Ι	84	903.5	I	28	17.9		84	[31]
云南普洱 Pu'er,Yunnan	458.2	Ι	152	20.9	19.8	152	1.42	1.31	152	25.0	I	152	394.7	I	152	16.5	15.6	152	[32]
全球 World	464.0	l	492	20.6	17.7	398	1.99	1.58	406	22.5		398	232.0		406	12.7	11.0	325	[33]
全国 China		I		20.2	18.6	554	1.46	1.21	745							16.3	14.4	547	[34]
全球 World		I	I	20.1	18.3	1251	1.77	1.42	923		I			I	I	13.8	11.8	894	[35]
中国东部南北样带 North south transect of Eastern China	I	I	I	19.1	17.6	554	1.56	1.28	647	I	I		I	I		15.4	13.5	546	[36]
青藏高原 The Tibetan Plateau		Ι	Ι	23.5	23.2	133	1.90	1.70	133	Ι	Ι		I	Ι	I	13.9	13.5	133	[37]
松嫩草地 Songnen grassland		Ι	Ι	24.2	Ι	80	2.00	I	80	Ι	Ι		I	Ι	I	13.0		80	[38]
北方荒漠 Northern desert		Ι	Ι	24.5	Ι	214	1.74	I	214	Ι	Ι		I	Ι	I	15.8		214	[39]
浙江天童 Tiantong, Zhejiang	Ι	Ι	Ι	9.4	I	24	0.86	I	24	I	Ι	I	I	I	I	11.2	I	24	[40]
南昌大学 Nanchang University		I		15.0	I	178	1.98	I	178		I			I		8.8		178	[41]
湘西南 Southwestern Hu'nan		I		12.9		123	1.19		123							11.2		123	[42]
中国北方 Northern China		Ι	I	18.2	I	132	1.25	I	132	I	I		I	I	I	16.8		132	[43]
中国南方 Southern China		I	I		16.6	193	I	1.02	193		I			I	I	I		I	[44]
AM:算术平均数 Arithmetic mean;GN	M:几何平去	匀数 Geom	etrical me	m;N:样本	:量 Number	2													

表了 本研究植物叶片的化学计量特征与其他地区研究结果的比较^[5]

围,结合与其他地区以及全国和全球尺度上的比较结果,认为茂兰喀斯特森林植物的生长易受 N、P 素的双重 限制^[5]。另外,我们还依据 Venterink 等^[46]提出的 N:K 和 K:P 的阈值范围,对该区域植物叶片的 N:K 和 K:P(通过 P:K换算而来)进行判别,其结果与 N:P 的较为一致^[5]。

不同功能(类)群植物由于生活史、形态结构以及生理机制等遗传特性方面的分歧,致使其在对生态系统 功能影响、资源利用效率等方面也存在较大差异^[39],而这种差异则可能在其叶片的化学计量特征上有所体 现^[45];同时这也是植物为适应外界环境的一种生存策略^[47]。Reich^[35]和Wright^[47]等通过研究得出,生长快 且生命周期短的植物其体内的 N、P 含量要高于生长慢且生命周期长的。本研究中,草本植物的 N、P、K 含量 均要高于灌木和乔木,而 C 含量及其化学计量比较灌木和乔木的则要低;此结论进一步论证了上述观点,同 时也主要是由于草本作为群落内的下层植物,其根性分布较浅,对表层土壤元素特别是 P 素的利用率较高, 加之其在凋落前有较高的 P 素的转移率(能够更充分地利用叶片中的 P 素来满足自身的需求),也就导致其 在生长过程中受 N 素的限制较 P 素要强^[5,48]。另外,本研究中落叶乔木的 C、K 含量及 C:N 和 C:P 较常绿乔 木的都要低,N、P 含量和 N:P 在不同生长阶段则有不同的变化趋势,而 C:K、N:K 和 P:K 则均表现为:落叶 乔木>常绿乔木,此与郑淑霞^[30]和韩文轩^[34]等人的研究结果基本一致;这主要是因为常绿乔木的植物叶片较 落叶乔木有更长的生命周期、光合时间和养分驻留时间(即需消耗大量能量对其叶片结构进行支撑和保护) 以及更高的养分利用效率^[49],而落叶乔木则具有更高的光合速率以及凋落物分解率和养分重吸收率^[5,44]。

按植物不同系统发育来比较,本研究种子植物的 N、P 和 K 含量较蕨类植物的均要显著偏低(P<0.05), 而各元素化学计量比则正好相反;此与中国东部南北样带的研究结果^[36]差异较大。按单子叶和双子叶植物 来划分,单子叶植物的 C、P、K 含量以及 C:N 均要高于双子叶,而 N 含量及其余化学计量比则均表现为双子 叶植物要高于单子叶;此与阿拉善地区的研究结果^[16]亦存在一定差异。究其原因,一方面可能是由于环境因 子以及研究尺度的不同而导致;另一方面也可能是因为物种种类、数量(本研究蕨类植物仅采集了 4 种)以及 群落类型等差异所造成^[5]。但这也正好从另一个侧面反映了植物养分含量在系统发育学方面的差异^[36]。

"生长速率理论"作为生态化学计量学的具体理论之一,提出生长速率高的植物其体内的 N、P 含量较高 而 C : N、C : P 和 N : P 较低^[3,33]。本研究中,草本植物的 N、P 含量较乔木和灌木的都要高, 而 C : N、C : P 和 N : P 较低^[3,33]。本研究中,草本植物的 N、P 含量较乔木和灌木的都要高, 而 C : N、C : P 和 N : P 较乐本和灌木的则要低, 因此其生长速率较高。从不同生长阶段来看, 生长期或生长盛期(I)各功能(类)群植物叶片的养分含量均要高于落叶期或生长末期(I), 而 C : P、C : K、N : P 和 N : K 较落叶期或生长末期(I)则均要偏低(蕨类植物除外); 以上这些在一定程度上都是"生长速率理论"的体现。同时也表明, 不同生长阶段(或取样时间)即使是同一植物其体内的 N、P 含量及化学计量比差异也很大, 而这则是物种进化过程中不同功能(类)群植物对养分利用策略分异特征的体现^[5,15]。另外, 通过研究我们也发现, 该区域不同功能(类)群植物的 C : N、P : K 在生长阶段 I 和 II 其变化都很小, 一定程度上都保持在一个较稳定的状态, 而这则可能与生态化学计量学的"内稳态理论"相符^[5]。

通过以上论述,我们认为茂兰喀斯特森林植物在生长过程中易受 N 和 P 素的双重限制,但又因不同的功能(类)群以及不同的生长阶段其受限元素又存在一定差异^[5]。从不同生活型来看,乔木和灌木在生长期或 生长旺期易受 N 素的限制,在落叶期或生长末期则易受 N、P 素的双重限制,且 P 素的作用相对更强;草本植 物在各生长阶段均易受 N 素的限制。从不同系统发育来看,双子叶植物在落叶期或生长末期易受 N、P 素的 双重限制,但 P 素的作用更大,在生长期或生长旺期则主要受 N 素的限制;单子叶和蕨类植物在各生长阶段 则均易受 N 素的限制。当然,我们也发现用一个统一的标准来衡量植物生长过程中的限制性养分元素可能 并不合适^[12],其叶片的 N:P 通常会由于不同的研究尺度和研究区域、不同的地貌类型和群落类型以及不同 的植物种类(种间、种内)和植物器官而存在较大差异,导致其 N:P 阈值范围难以确定^[20];另外,不同的生态 系统其限制性养分元素的判别标准差异也很大^[12]。所以,必须结合施肥实验,在彻底弄清 N:P 等指标的适 用性因素及影响机制的基础上,才能对植物生长过程中的限制性养分元素进行科学合理的判别^[12]。因此,探 讨生物、环境等因子对植物养分循环利用的影响以及植物—凋落物—土壤连续体间的相互作用机制是未来工

作的重点[5]。

参考文献(References):

- [1] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: towarda unified view of cellular and ecosystem processes. BioScience, 1996, 46(9): 674-684.
- [2] 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 W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [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] 威德辉,温仲明,王红霞,郭茹,杨士梭.黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应.生态学报,2016, 36(20):6420-6430.
- [5] 吴鹏. 茂兰喀斯特森林自然恢复过程中植物叶片—凋落物—土壤生态化学计量特征研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [6] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 舒德远, 侯贻菊, 丁访军, 杨文斌. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征. 北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80-92.
- [7] 章广琦,张萍,陈云明,彭守璋,曹扬.黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征.生态学报,2018,38(4):1328-1336.
- [8] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002: 167-196.
- [9] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2019, 39(5): 1572-1582.
- [10] 王树力,郝玉琢,周磊,吴慧.水曲柳人工林树木叶片营养元素及其化学计量特征的季节动态.北京林业大学学报,2018,40(10): 24-33.
- [11] 李喜霞, 杜天雨, 魏亚伟, 周永斌. 阔叶红松林生态化学计量学特征及其对纬度梯度的响应. 生态学报, 2018, 38(11): 3952-3960.
- [12] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,王维奇,王纯.生态化学计量学特征及其应用研究进展.生态学报,2013,33(18):5484-5492.
- [13] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5-15.
- [14] 郭宝华, 刘广路, 范少辉, 杜满义, 苏文会. 不同生产力水平毛竹林碳氮磷的分布格局和计量特征. 林业科学, 2014, 50(6): 1-9.
- [15] 牛得草,李茜,江世高,常佩静,傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 2013, 37 (4): 317-325.
- [16] 张珂,陈永乐,高艳红,回嵘,何明珠. 阿拉善荒漠典型植物功能群氮、磷化学计量特征. 中国沙漠, 2014, 34(5): 1261-1267.
- [17] 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.
- [18] 阎凯,付登高,何峰,段昌群. 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. 植物生态学报, 2011, 35(4): 353-361.
- [19] 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.
- [20] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [21] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes andpatterns. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1-67.
- [22] Zhang H Y, Wu H H, Yu Q, Wang Z W, Wei C Z, Long M, Kattge J, Smith M, Han X G. Sampling date, leaf age and root size: implications for the study of plant C:N:P stoichiometry. PLoS One, 2013, 8(4): e60360.
- [23] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(Ⅱ). 贵阳:贵州科技出版社, 1997: 9-47, 55-107, 128-159.
- [24] 秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利. 地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响. 北京林业大学学报, 2018, 40(7): 18-26.
- [25] 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.
- [26] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准-森林土壤分析方法(LY/T 1210-1275-1999). 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [27] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 吴磊, 杨瑞. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征. 生态环境学报, 2016, 25(5): 801-807.
- [28] 杨慧,李青芳,涂春艳,曹建华.桂林毛村岩溶区典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征.广西植物,2015,35(4):493-499.
- [29] 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.
- [30] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. 自然科学进展, 2006, 16(8): 965-973.

[31]	柯立,崔珺,杨佳,徐小牛.安徽石台亚热带常绿阔叶林植物叶中 C、N、P 特征分析.南京林业大学学报:自然科学版,2014,38(6): 28-32.
[32]	黄小波,刘万德,苏建荣,李帅锋,郎学东.云南普洱季风常绿阔叶林152种木本植物叶片C、N、P化学计量特征.生态学杂志,2016,35 (3):567-575.
[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]	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.
[35]	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.
[36]	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.
[37] [38]	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. 宋彦涛,周道玮,李强,王平,黄迎新.松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征.植物生态学报,2012,36(3):222-230.
[39] [40]	李玉霖,毛伟,赵学勇,张铜会.北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究.环境科学,2010,31(8):1716-1725. 高三平,李俊祥,徐明策,陈熙,戴洁.天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征.生态学报,2007,27(3): 947-952
[41]	甘露,陈伏生,胡小飞,田秋香,葛刚,詹书侠.南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比.生态学杂志,2008,27(3): 344-348.
[42]	景宜然,邓湘雯,魏辉,李艳琼,邓东华,刘豪健,项文化.湘西南石漠化地区灌丛植物叶 N、P 化学计量特征.应用生态学报,2017,28 (2):415-422.
[43]	张文彦,樊江文,钟华平,胡中民,宋璐璐,王宁.中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究.草地学报,2010,18(4): 503-509.
[44]	李家湘,徐文婷,熊高明,王杨,赵常明,卢志军,李跃林,谢宗强.中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素.植物生态学报,2017,41(1):31-42.
[45]	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.
[46]	Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, DeRuiter P C. Species richness - productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. Ecology, 2003, 84(8): 2191-2199.
[47]	Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
[48]	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.
[49]	Edwards E J, Chatelet D S, Sack L, Donoghue M J. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 328-336.