

DOI: 10.5846/stxb202001140115

张首和, 曾雅雯, 何 羲, 陈 越, 陆嘉辉, 刘何铭, 徐明杰, 王希华. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林凋落叶养分含量的时空分布特征. 生态学报, 2020, 40(20): 7335-7342.

Zhang S H, Zeng Y W, He Y, Chen Y, Lu J H, Liu H M, Xu M J, Wang X H. Spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients in a dynamic plot of subtropical evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(20): 7335-7342.

浙江天童国家森林公园常绿阔叶林凋落叶养分含量的时空分布特征

张首和, 曾雅雯, 何 羲, 陈 越, 陆嘉辉, 刘何铭, 徐明杰, 王希华*

华东师范大学生态与环境科学学院 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241

摘要: 植物凋落叶养分含量的时空分布格局在森林生态系统的物质循环和能量流动中发挥着关键作用, 尤其是对森林土壤养分情况有重要的影响, 而在群落结构复杂的亚热带森林中基于群落整体水平的凋落叶养分含量特征研究相对匮乏。在位于浙江天童国家森林公园中的 20 hm² 动态监测样地进行, 收集凋落叶并测定其碳、氮、磷含量, 结合不同生活型物种的凋落高峰, 春季和初夏为常绿树种凋落高峰; 秋季为落叶树种凋落高峰, 以及地形特征对凋落叶养分含量的时空分布特征进行探究。结果表明: 在时间尺度上, 凋落叶养分含量表现为不同凋落高峰之间的差异, 碳含量表现为秋季高峰 < 春季高峰 < 初夏高峰, 氮、磷含量为秋季高峰大于春季和初夏高峰; 在空间尺度上, 凋落叶养分含量则表现为沟谷地形和山脊地形之间的差异性, 在秋季凋落高峰时碳含量在沟谷地形显著低于山脊地形, 氮、磷含量在山脊地形显著低于其他地形。研究结果表明群落物种组成及其生活型差异是造成森林群落水平凋落叶养分含量时空差异的主要原因。

关键词: 凋落叶; 养分含量; 时间动态; 空间分布

Spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients in a dynamic plot of subtropical evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province

ZHANG Shouhe, ZENG Yawen, HE Yi, CHEN Yue, LU Jiahui, LIU Heming, XU Mingjie, WANG Xihua*

Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract: Litterfall, which is the basic carrier of nutrients, is a major contributor to material recycling and energy transformation in a forest ecosystem. However, only a few studies focus on the spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients in a subtropical forest community with high diversity. Therefore, in this study, we estimated the composition of leaf-litter nutrients, including total carbon, nitrogen, and phosphorus contents, by collecting the leaf-litter during the year from evergreen species in spring and summer litter peak and from deciduous species in autumn litter peak; we utilized a 20 hm² dynamic plot of subtropical evergreen broad-leaved forest in Tiantong with tough topography. Our results indicated that, in the temporal scale, the C concentration in the leaf-litter was lower in the autumn peak litter of deciduous species than that in the spring and summer peak litter of evergreen species, while the N and P concentrations were higher in autumn peak of deciduous species than that in the spring and summer peak litter of evergreen species. Further, in the spatial scale, the C concentration in the leaf-litter was lower in the valley than that in the ridge, while the N and P concentrations were lowest in the ridge among habitats in the autumn peak litter of deciduous species. These results

基金项目: 国家自然科学基金国际合作重大项目 (31210103920)

收稿日期: 2020-01-14; 网络出版日期: 2020-08-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xhwang@des.ecnu.edu.cn

indicated that the species composition and lifeform of communities determine the spatiotemporal distribution of the leaf-litter nutrients in a subtropical evergreen broad-leaved forest.

Key Words: leaf-litter; nutrient content; temporal dynamics; spatial distribution

凋落物作为连接植物及其环境的“纽带”,在森林生态系统的物质循环和能量流动中发挥着至关重要的作用。凋落物可以保持水土、丰富土壤微生物,并能维持土壤养分,在保持生态系统稳定性方面也起着关键作用^[1-3]。森林凋落叶的干重在总凋落物中占绝对优势^[4],亚热带常绿阔叶林中乔木叶在凋落物中所占的比例也是最大的^[5],且凋落物养分含量多集中于凋落叶和树皮中^[6],因此凋落叶的养分含量是研究森林生态系统生物地球化学循环的重要内容,另外,凋落叶的质量也对调整和改善土壤养分情况起着关键的作用^[2]。目前群落整体水平上对凋落叶养分含量的研究较少,而了解群落凋落叶养分含量在时空尺度上的动态变化是理解生态系统过程和功能的重要途径,不仅有助于解释森林群落与环境间的相互作用,也可加深对影响森林养分循环过程因素的理解。

已有研究表明,凋落叶的养分含量有明显的物种特异性^[7]。物种组成不同会导致群落水平上凋落叶养分含量的差异,例如在群落演替过程中,演替前期、中期和后期的共有种和更替种组成不同,使地表凋落物的碳、氮、磷含量在各演替阶段间均有差异^[8];在不同坡向的森林样地中,林下凋落物理化性质也因为植物群落组成不同而有所差异^[9]。

生活型不同的植物凋落叶养分含量差异尤其显著。Aerts 整理了美洲、欧洲的诸多研究结果,发现不同生活型物种凋落叶养分含量有明显特异性,其中落叶灌木和乔木的叶片氮、磷含量比常绿树种高出 60% 左右^[10],因此不同生活型的群落凋落叶养分含量也不同。在我国亚热带东部,常绿阔叶林、落叶阔叶林和常绿针叶林 3 种植被类型之间的凋落物养分含量均有差异^[11]。

环境和季节的变化均会导致群落水平上凋落物物种组成及生活型的差异。在全球尺度的研究中发现,不同纬度上群落物种组成会因为气候差异而有所不同^[12]。随着极端气候的出现,常绿种和落叶种之间生长速率会产生差异,而常绿种更易受极端天气的负面影响,导致森林群落生活型组成发生改变^[13]。区域尺度的研究证明,地形如坡度和坡向的变化会影响光照条件及土壤养分和水分的含量,从而对不同生境需求的物种在群落中的分布产生影响^[14-15],造成森林群落中物种组成的变化。不同物种的物候节律的特异性也会造成群落凋落物的变化,常绿阔叶林通常是双峰型,落叶阔叶林则是单峰型^[16]。深秋季节由于气温下降和降雨增多,多数落叶种和部分常绿种在此时落叶,形成凋落高峰;春季和夏季出现的凋落高峰则是由常绿种集中换叶形成的^[17-18]。森林群落的物种组成和生活型及其自然凋落节律是造成凋落叶组分差异的主要原因,并可能进一步造成群落水平凋落叶养分含量的差异。

天童地区 20 hm² 动态监测样地拥有发育良好的亚热带常绿阔叶林,生境复杂,地形与土壤条件具有明显的空间异质性。样地内物种多样性高,不同生活型的物种生境选择差异显著,形成了常绿阔叶和落叶阔叶树种共存的现象^[19]。秋季和夏季凋落高峰期之间凋落物物种组成也有明显的区别^[20],为探索群落水平凋落叶养分含量的时空分布特征提供了良好的条件。本研究通过对三个自然凋落高峰及不同地形条件下的凋落叶进行养分测定及分析,检验以下科学假说:由于不同物种和生活型之间物候节律及空间分布的差异,会导致群落水平上凋落叶物种组成在时空上的变化,而各物种和生活型之间凋落叶养分含量有所区别,因此群落凋落叶养分含量也有明显的时空异质性。

1 研究地区与研究方法

1.1 样地概况

本研究区域属于亚热带季风气候,全年温暖湿润但四季分明,月均温最低及最高分别出现在 1 月(4.2℃)

和 7 月(28.1℃),降水量的最低值及最高值分别出现在冬季(12—2 月)和夏季(6—8 月),具有典型的雨热同期的特点,适于植物的生长。样地内土壤为典型的酸性山地黄红壤(pH 多为 4.5—5),且多为中壤至重壤,不仅全氮含量高(3%—5%),且含有丰富的有机质(0.2%—0.4%)^[21]。

浙江天童 20 hm²常绿阔叶林动态监测样地位于天童国家森林公园的核心保护区,样地东西长 500 m,南北宽 400 m,平均海拔为 447.25 m,海拔落差较大(最高 602.89 m,最低 304.26 m),整体地势北高南低,地形极为复杂,两条南北走向的山脊纵贯其中。样地内物种组成丰富,群落成熟稳定,属于典型的亚热带植被类型,常绿种在样地内占绝对优势,重要值达 80.3%,同时也存在有相当数量的落叶种,落叶种物种数占总物种数的 52.6%^[22]。其中在沟谷以及海拔较高的局部地区,常绿阔叶林中的落叶种成分增加,且多占据着最高的林冠层,形成外貌明显的常绿落叶阔叶混交林^[19]。

1.2 凋落物采样及处理

2011 年 8 月,样地内均匀设置了 187 个凋落物收集器,每个收集器的有效面积为 0.5 m²,为避免样地外植被影响所收集凋落物的准确性,样地边缘 40 m 范围内均未设置,收集器具体的分布情况如图 1 所示^[18]。每半个月收集一次凋落物,一年中共收集 24 批次:将收集器中半个月积累的所有凋落物清空,分别装入收集器对应编号的布袋中带回实验室,在 75℃ 下恒温烘干 48 h 以上直至恒重,随后将凋落物分为叶、枝、树皮、花、种子附属物及碎屑。

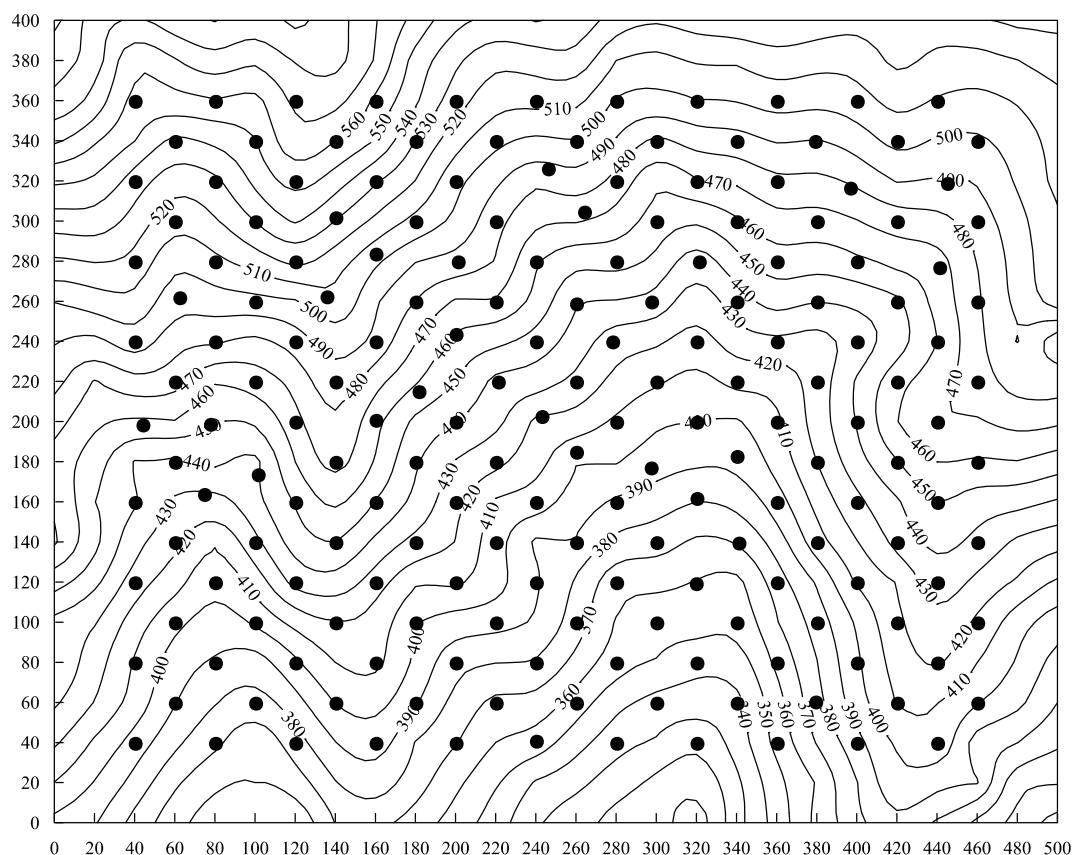


图 1 凋落物收集器分布示意图

Fig.1 Litterfall traps in Tiantong 20 hm² plot

结合本地区凋落物自然凋落节律^[18],选取叶凋落量最大的三个批次:秋季高峰(2015 年 10 月第二批)、春季高峰(2016 年 4 月第一批)和初夏季高峰(2016 年 5 月第二批),随后对三个批次中所有物种凋落叶的混合样品进行全碳、全氮和全磷含量的测量。

1.3 室内分析

将凋落叶粉碎,称取 1 g 置于离心管内,加入 3—4 颗小钢珠,使用全自动样品快速研磨仪(Tissuelyser-96, JingXinShiYe, China)进行研磨,使样品可过 100 目筛,保存于离心管内,标记凋落时间与样方号。

样品全碳的测定:称取 8—10 mg 样品,用锡纸包好,在有机碳分析仪(Vario TOC, Elementar, Germany)中用灼烧法测定其全碳含量。

样品全氮、全磷的测定:将样品用标准凯式法进行消煮,称取 0.2 g 样品至消煮管,放入两颗沸石,加 5 mL 浓硫酸,管口加盖弯柄漏斗,置于温控消煮炉中以 370℃ 进行恒温消煮。每隔 1 h 取出冷却,加 8—10 滴 30% H_2O_2 ,直至溶液澄清透明。将消煮后的样品稀释并定容至 100 倍,用移液枪吸取适量稀释溶液于比色皿中,使用全自动化学分析仪(SmartChem 200, AMS, Italy)分别测定其中全氮、全磷的浓度^[23]。

1.4 地形因子的计算及其类型的划分

本研究所用的地形因子为海拔、凹凸度、坡度。每个凋落物收集器处的海拔为 2010 年天童 20 hm^2 动态监测样地调查所得;凹凸度值(Convexity value)为每个凋落物收集器处的海拔减去其周围相邻八个样方顶点处的平均海拔计算获得^[24];样方四个顶点中任取三个组成平面,可组成四个平面,这四个平面与样方投影面间的夹角的平均值即为样方的坡度值^[25],相邻四个样方坡度值的平均值即为该凋落物收集器处的坡度值。

本研究凋落物收集器所处的地形类型划分方法来源于谢玉彬对天童 20 hm^2 动态检测样地的生境分类^[19],具体划分方法如下:由于样地东北角曾遭砍伐,单独分类为受干扰生境,剩余区域按照凹凸度值的不同划分为沟谷(Convexity value < -2)、坡面($-2 \leq \text{Convexity value} < 2$)和山脊(Convexity value ≥ 2)三种地形类型。以此得到 187 个凋落物收集器在各地形中的分布情况:受干扰生境(6 个收集器)、沟谷地形(48 个收集器)、山脊地形(36 个收集器)、坡面地形(97 个收集器)。

1.5 数据处理

凋落叶养分含量与地形因子的相关性分析:首先将所需数据进行标准化处理,然后采用 R 语言中 cor.test() 函数将各地形因子分别与凋落叶养分含量进行 Pearson 相关性检验,选择出具有显著相关性的因子($P < 0.05$),初步探究本地区凋落叶养分空间分布的基本情况,以上分析采用 R 3.5.1 进行。

凋落叶养分含量在各凋落高峰及地形类型之间的差异性检验:将碳、氮、磷指标进行 K-S 正态分布检验,结果表示各组数据均符合正态性。随后进行方差齐性检验,对于方差齐者采用单因素方差分析(ANOVA)检验同时进行 LSD 多重比较,以补充说明具体的差异性。对于方差不齐者使用非参数检验,同时采用 Tamheane's T2 检验对数据进行多重比较以达到同样的目的。分别对整体及各地形中养分指标进行三个凋落高峰间的差异性检验,以探究时间尺度上的差异性;在每个凋落高峰时进行不同地形间差异性检验,以探究空间尺度上的养分分布特征。以上检验的显著性水平均设定为 0.05,分析采用 SPSS statistics 22.0 进行。

2 结果与分析

2.1 凋落叶养分含量的时间特征

凋落叶碳含量在时间尺度上整体呈现出秋季高峰<春季高峰<初夏季高峰,且三个凋落高峰间存在显著差异($P < 0.001$),其中最高值出现在初夏季高峰(587.84 g/kg);最低值出现在秋季高峰(412.06 g/kg)。在沟谷地形,春季和初夏季高峰没有显著差异;山脊地形中,初夏季高峰显著高于秋季和春季高峰($P < 0.05$),春秋高峰之间没有显著差异。

凋落叶氮含量与磷含量在时间分布上整体呈现出较一致的特征,即秋季高峰>春季高峰>初夏季高峰,其中秋季高峰显著高于春季和初夏季高峰($P < 0.001$),春季、初夏季之间没有显著差异。山脊地形中氮、磷含量在三个凋落高峰间无显著差异。在受干扰生境,碳、氮、磷含量均无显著差异(图 2)。

2.2 凋落叶养分含量的空间分布特征

2.2.1 地形因子与养分的相关性探究

实验结果表明本地区凋落叶养分含量的空间变异系数整体表现为碳含量空间变异系数最小,为 3.92%,

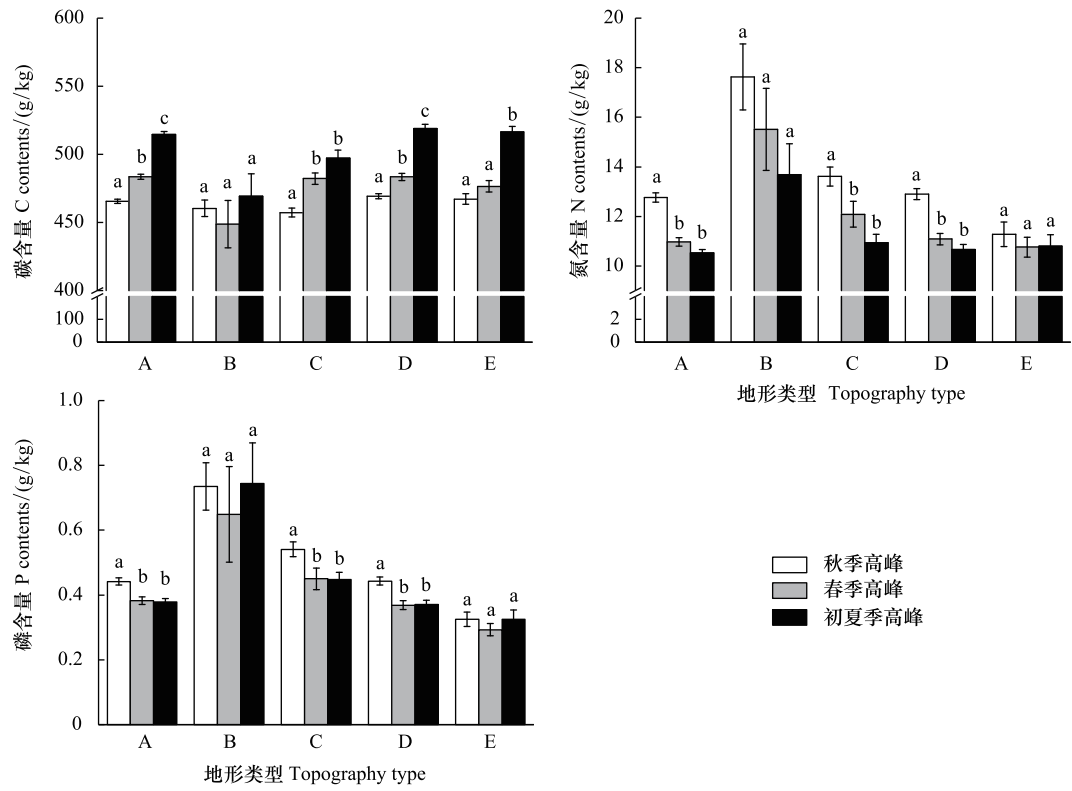


图2 天童 20 hm²样地中各地形类型凋落叶碳、氮、磷含量的时间尺度差异

Fig.2 Temporal-scale differences in C, N, P contents of leaf-litter in each topography type of Tiantong 20 hm² plot

A, 整体 Total; B, 受干扰生境 Disturbed habitat; C, 沟谷 Valley; D, 坡面 Slope; E, 山脊 Ridge. 不同小写字母表示同一地形条件下不同凋落高峰间凋落叶养分含量差异显著 ($P < 0.05$)

氮含量空间变异系数为 18.3%, 磷含量空间变异系数最大, 为 35.55%。

与各地形因子相关性分析结果表明:凋落叶碳含量仅在秋季凋落高峰时与海拔呈负相关。凋落叶氮含量在秋季高峰和春季高峰时与凹凸度和坡度呈负相关。凋落叶磷含量在三个高峰时均与凹凸度呈负相关,而与坡度仅在春季高峰时呈负相关,与海拔仅在秋季高峰时呈现出负相关(表 1)。

表 1 凋落叶碳、氮、磷含量与地形相关系数表

Table 1 Correlation between C, N, P contents of leaf-litter and topography factors

		秋季高峰 Autumn peak	春季高峰 Spring peak	初夏季高峰 Early summer peak
全碳 Total carbon	海拔 Elevation	-0.20	-	-
	凹凸度 Convexity	-	-	-
	坡度 Slope	-	-	-
全氮 Total nitrogen	海拔 Elevation	-	-	-
	凹凸度 Convexity	-0.34	-0.17	-
	坡度 Slope	-0.29	-0.22	-
全磷 Total phosphorus	海拔 Elevation	-	-	-0.28
	凹凸度 Convexity	-0.49	-0.35	-0.23
	坡度 Slope	-	-0.19	-

2.2.2 不同地形之间凋落叶养分含量的差异性

凋落叶碳含量在春季和初夏季高峰时,受干扰生境显著低于其他地区 ($P < 0.05$),在秋季高峰和初夏季高

峰时,沟谷地形显著低于坡面和山脊地形($P<0.05$);在春季高峰时,沟谷、坡面、山脊地形间无显著差异。

凋落叶氮含量在三个凋落高峰间均表现出沟谷地形>坡面和山脊地形,在秋季和春季高峰时,受干扰生境显著高于其他地形($P<0.05$),在秋季高峰时,山脊地形显著低于沟谷和坡面地形($P<0.001$);春季高峰时,坡面地形显著低于沟谷地形($P<0.05$);而初夏高峰时,各地形类型间均无显著差异。

凋落叶磷含量在三个凋落高峰均具有明显的空间分布特征,表现为沟谷地形>坡面地形>山脊地形,沟谷地形中凋落叶磷含量在三个凋落高峰均显著高于坡面和山脊地形($P<0.001$),其中秋季高峰时,受干扰生境大于其他地形;坡面和山脊地形在秋季高峰时具有显著差异($P<0.05$),而在春、初夏季高峰时没有显著差异(图3)。

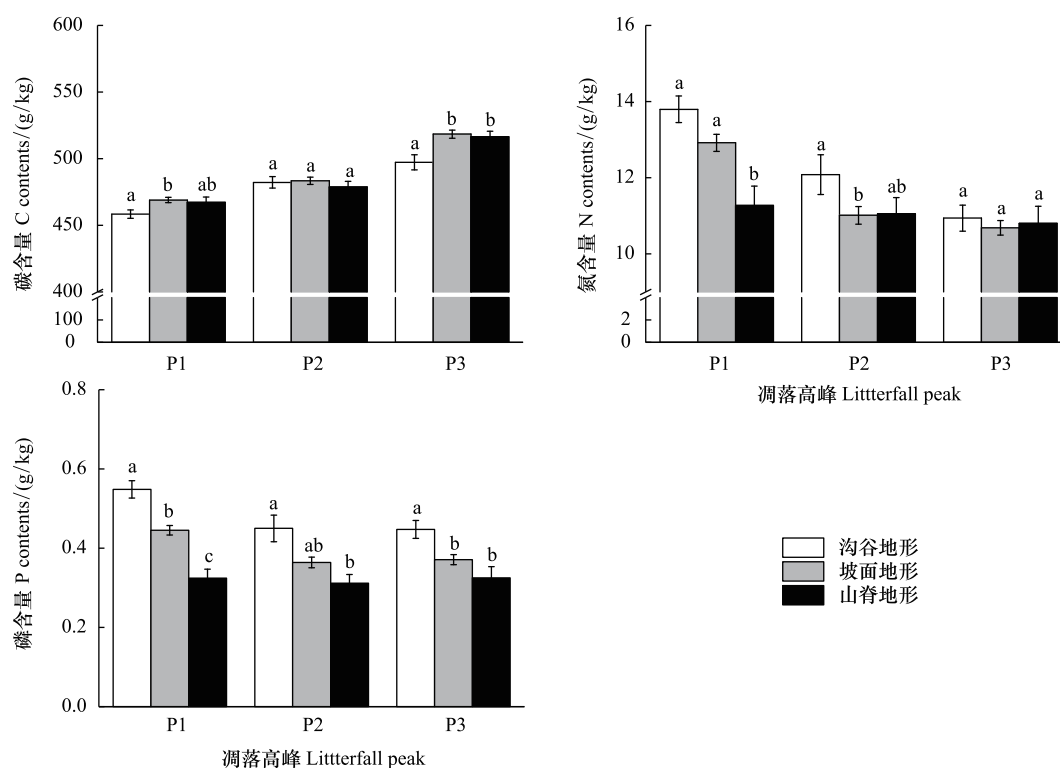


图3 天童 20 hm²样地各高峰凋落叶碳、氮、磷含量在沟谷地形、坡面地形与山脊地形间的差异

Fig.3 Differences of C, N, P contents of leaf-litter in three peaks among the valley, slope and ridge in Tiantong 20 hm² plot

P1, 秋季高峰 Autumn peak; P2, 春季高峰 Spring peak; P3, 初夏季高峰 Early summer peak, 不同小写字母表示同一凋落高峰不同地形类型间凋落叶养分含量差异显著($P<0.05$)

3 讨论

3.1 凋落叶养分含量的时间分布特征

在时间尺度的分析中发现,凋落叶碳含量整体表现出秋季高峰<春季高峰<初夏季高峰,其中秋季高峰显著低于春季高峰。根据前人研究可知,落叶种的集中凋落高峰在秋季,常绿种在花期前后的换叶形成春季的集中凋落高峰^[18],本地区在秋末凋落高峰收集的凋落叶中落叶种凋落量占 78.6%,春季凋落高峰中常绿种叶凋落量可达 96.3%^[26-27],有研究表明亚热带落叶种凋落叶碳含量显著低于常绿种^[28],因此秋季高峰凋落叶碳含量显著低于其他高峰。本地区山脊地形中港柯(*Lithocarpus harlandii*)分布较多^[22],前人研究表明港柯凋落高峰在初夏季六月份^[20],且叶片碳含量比其他常绿种更高^[29],因此山脊地形初夏凋落高峰凋落叶碳含量显著高于其他高峰。本研究结果表明凋落叶碳含量在时间尺度上的差异是由不同物种及生活型的凋落高峰不同引起的。

凋落叶氮、磷含量在时间尺度上呈现出相似的规律,整体表现为秋季高峰大于春季和初夏高峰,且差异显著,而春季和初夏之间没有显著差异。已有研究表明落叶种凋落叶氮、磷养分含量显著高于常绿种^[10,12],同样结合本地区物种凋落节律可说明凋落叶氮、磷含量的时间分布特征主要是由不同季节凋落叶物种组成及生活型差异造成的。综上所述,本研究结论与学术假设相符合,群落中常绿种和落叶种之间不同的生境偏好和凋落节律使凋落叶物种组成产生差异,从而形成凋落叶养分含量的时间分布特征。

3.2 凋落叶养分含量的空间分布特征

相关研究表明本样地凋落叶的组分中常绿种凋落量随海拔升高而减少,落叶种凋落量随海拔升高表现出增加的趋势^[18],由于两种生活型凋落叶碳含量的差异,使得随海拔升高凋落叶碳含量降低。凋落叶氮和磷含量与坡度表现出一定的负相关,以往研究发现本地区随着坡度增加,常绿种凋落量增加而落叶种凋落量减少^[18],因此凋落叶氮磷养分也相应减少。凋落叶氮含量和磷含量均与凹凸度呈现负相关关系,本样地土壤磷元素在空间上表现出更大的异质性,土壤全磷含量与地形凹凸度及海拔均呈负相关关系,且凹凸度能解释土壤全磷空间变异的 14.62%^[30],由此可见凋落叶磷含量空间分布特征可能与土壤磷含量分布有关。植物叶片氮、磷含量的吸收和消耗方面存在着一定的比例关系^[11],因此氮含量也与凹凸度呈负相关关系。

地形差异分析表明在秋季及初夏高峰时,沟谷地形凋落叶碳含量显著低于坡面和山脊地形。原因可能是枫香树(*Liquidambar formosana*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)等落叶种在沟谷有较多分布,而杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)、港柯等常绿种多分布在山脊^[22],因此在不同地形上表现出凋落叶碳含量的差异。凋落叶氮含量和磷含量的空间分布特征的趋势和原因基本一致,在秋季凋落高峰时山脊地形显著低于另外两种地形,而初夏高峰时三种地形间没有显著差异。秋季为落叶种的自然凋落高峰,同样由于本样地中常绿种和落叶种的分布特征,山脊地形多生常绿种,因此凋落叶氮含量和磷含量较其他地形更低。初夏为常绿种凋落高峰,由于常绿种有良好的养分利用策略^[31],本地区土壤氮含量也较为充足,并非植物生长的限制元素,因此初夏高峰时不同地形间氮含量没有表现出显著差异。

三个高峰磷含量的空间变异系数均为三种元素中最大的,可能与我国亚热带地区土壤磷元素相对缺乏有关^[32]。本地区成熟群落中,大多数物种表现为磷元素限制,但已有的研究表明,一些物种如笔罗子(*Meliosma rigida*)和黄丹木姜子(*Litsea elongata*)等,比其他物种有更宽的养分适应幅度。因此在磷限制条件下,不同物种的磷养分限制阈值的差异较大,导致磷含量的利用策略有较大的变异性^[33],最终形成凋落叶磷含量的变异性增大。

在热带森林区域空间尺度的研究中,凋落物质量有高度的异质性,空间上养分资源的差异会影响微生物和植物之间的竞争^[34]。而本地区中凋落叶养分含量的空间分布特征是否会对群落动态产生影响还有待进一步探究。

4 结论

本研究结果表明,典型常绿阔叶林群落中,物种组成和生活型的分布是影响凋落叶养分含量时空异质性的主要原因。不同生活型树种的自然凋落节律不同使群落水平凋落叶养分含量表现出时间上的差异;不同物种及生活型树种在山脊和沟谷地形分布情况的差异造成了群落水平凋落叶养分含量的空间分布差异。另外,土壤可利用磷元素的缺乏也对群落水平凋落叶养分含量的分布特征产生一定的影响。

参考文献(References):

- [1] Jiang Y F, Yin X Q, Wang F B. The influence of litter mixing on decomposition and soil fauna assemblages in a *Pinus koraiensis* mixed broad-leaved forest of the Changbai Mountains, China. *European Journal of Soil Biology*, 2013, 55: 28-39.
- [2] Maes S L, Blondeel H, Perring M P, Depauw L, Brümelis G, Brunet J, Decocq G, den Ouden J, Härdtle W, Hédli R, Heinken T, Heinrichs S, Jaroszewicz B, Kirby K, Kopecký M, Máliš F, Wulf M, Verheyen K. Litter quality, land-use history, and nitrogen deposition effects on topsoil conditions across European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 2019, 433: 405-418.

- [3] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. 生态学报, 2016, 36(16): 4977-4987.
- [4] 吴承祯, 洪伟, 姜志林, 郑发辉. 我国森林凋落物研究进展. 江西农业大学学报, 2000, 22(3): 405-410.
- [5] 张庆费, 宋永昌, 吴化前, 由文辉. 浙江天童常绿阔叶林演替过程凋落物数量及分解动态. 植物生态学报, 1999, 23(3): 250-255.
- [6] 田大伦. 马尾松林杆材阶段养分循环及密度关系的研究. 林业科学, 1989, 25(2): 106-112.
- [7] Hättenschwiler S, Aeschlimann B, Coûteaux M M, Roy J, Bonal D. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. New Phytologist, 2008, 179(1): 165-175.
- [8] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2014, 38(8): 833-842.
- [9] 赵畅, 龙健, 李娟, 廖洪凯, 刘灵飞, 张明江, 华健. 茂兰喀斯特原生林不同坡向及分解层的凋落物现存量 and 养分特征. 生态学杂志, 2018, 37(2): 295-303.
- [10] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597-608.
- [11] 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.
- [12] Ge J L, Wang Y, Xu W T, Xie Z Q. Latitudinal patterns and climatic drivers of leaf litter multiple nutrients in Chinese broad-leaved tree species: does leaf habit matter? Ecosystems, 2017, 20(6): 1124-1136.
- [13] Ge J L, Xiong G M, Wang Z X, Zhang M, Zhao C M, Shen G Z, Xu W T, Xie Z Q. Altered dynamics of broad-leaved tree species in a Chinese subtropical montane mixed forest: the role of an anomalous extreme 2008 ice storm episode. Ecology and Evolution, 2015, 5(7): 1484-1493.
- [14] Becker P, Rabenold P E, Idol J R, Smith A P. Water potential gradients for gaps and slopes in a panamanian tropical moist forest's dry season. Journal of Tropical Ecology, 1988, 4(2): 173-184.
- [15] Laurance W F, Fearnside P M, Laurance S G, Delamonica P, Lovejoy T E, Merona J M R D, Chambers J Q, Gascon C. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. Forest Ecology and Management, 1999, 118(1/3): 127-138.
- [16] 王凤友. 森林凋落量研究综述. 生态学进展, 1989, 6(2): 82-89.
- [17] 胡灵芝, 陈德良, 朱慧玲, 张永华, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林凋落物凋落节律及组成. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2011, 37(5): 533-539.
- [18] 王樟华. 浙江天童常绿阔叶林凋落物量的时空分布特征[D]. 上海: 华东师范大学, 2013.
- [19] 谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华. 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 2012, 20(2): 159-167.
- [20] 董舒. 天童常绿阔叶林 6 个优势种叶凋落量及养分特征研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2016.
- [21] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995: 1-4.
- [22] 杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华. 浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 2011, 19(2): 215-223.
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999: 309-314.
- [24] Takuo Y, Mamoru K, Akira I, Ohkubo T, Ogino K, Chai E O K, Lee H S, Ashton P S. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. Tropics, 1995, 5(1/2): 41-56.
- [25] Nee S. The neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? Functional Ecology, 2005, 19(1): 173-176.
- [26] 袁铭皎. 极端天气对天童常绿阔叶林凋落物量影响的初步研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2016.
- [27] 阿尔达克·阿庆. 浙江天童常绿阔叶林凋落物产量与气象因子及种群变化间的关联[D]. 上海: 华东师范大学, 2017.
- [28] 路翔, 项文化, 任辉, 彭长辉. 中亚热带四种森林凋落物及碳氮贮量比较. 生态学杂志, 2012, 31(9): 2234-2240.
- [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] 张娜, 王希华, 郑泽梅, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 谢玉彬. 浙江天童常绿阔叶林土壤的空间异质性及其与地形的关系. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2361-2369.
- [31] Gerdol R, Iacumin P, Marchesini R, Bragazza L. Water- and nutrient-use efficiency of a deciduous species, *Vaccinium myrtillus*, and an evergreen species, *V. vitis-idaea*, in a subalpine dwarf shrub heath in the southern Alps, Italy. Oikos, 2000, 88(1): 19-32.
- [32] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
- [33] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2008, 32(1): 13-22.
- [34] Wang J G, Bakken L R. Competition for nitrogen during mineralization of plant residues in soil: microbial response to C and N availability. Soil Biology and Biochemistry, 1997, 29(2): 163-170.