

DOI: 10.5846/stxb202107141888

喻阳华, 李一彤, 王俊贤, 宋燕平. 贵州白云岩地区植物群落叶片-凋落物-土壤化学计量与碳氮同位素特征. 生态学报, 2022, 42(8): 3356-3365.

Yu Y H, Li Y T, Wang J X, Song Y P. Leaf-litter-soil stoichiometry and carbon and nitrogen isotopes of plant communities in dolomite district in Guizhou Province. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3356-3365.

贵州白云岩地区植物群落叶片-凋落物-土壤化学计量与碳氮同位素特征

喻阳华*, 李一彤, 王俊贤, 宋燕平

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

摘要:剖析天然次生林生态化学计量与 C、N 同位素丰度的关系,能够阐明元素平衡对同位素分馏的影响规律,深刻揭示生态系统资源分配机制与利用策略。以贵州白云岩地区马尾松林(*Pinus massoniana* forest)、山胡椒林(*Lindera glauca* forest)、烟管荚蒾林(*Viburnum utile* forest)、化香林(*Platycarya strobilacea* forest)和白栎林(*Quercus fabri* forest)为对象,厘清叶片-凋落物-土壤连续体的生态化学计量特征与 C、N 同位素丰度及其内在关联。结果表明:(1)不同群落叶片、凋落物、土壤 C、N、P 含量存在差异,总体为叶片>凋落物>土壤,N 在连续体间的继承性较强,C 则较弱。(2)不同植物群落连续体间 C:N、C:P、N:P 差异显著,5 种群落均受到 N 元素限制,化香林和白栎林还受 P 限制;烟管荚蒾林 C:N、C:P 与化香林 N:P 显著性较高,植物通过协调化学计量平衡以满足自身生长发育和适应环境的需求。(3)叶片、凋落物、土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 分别为 -32.45‰ — -29.22‰ 、 -30.11‰ — -28.85‰ 、 -26.06‰ — -6.83‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 依次为 -8.36‰ — -1.17‰ 、 -6.79‰ — -2.22‰ 、 3.22‰ — 7.12‰ ,总体上元素迁移转化存在一致性。(4)叶片-凋落物-土壤连续体中,化学计量与 $\delta^{15}\text{N}$ 的相关性高于 $\delta^{13}\text{C}$,土壤化学计量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 具有更强的耦合效应。结果可为贵州白云岩地区生态系统养分科学管理提供理论依据。

关键词:植物群落;生态化学计量;稳定同位素;叶片;凋落物;土壤

Leaf-litter-soil stoichiometry and carbon and nitrogen isotopes of plant communities in dolomite district in Guizhou Province

YU Yanghua*, LI Yitong, WANG Junxian, SONG Yanping

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

Abstract: The relationship between the ecological stoichiometry of natural secondary forests and carbon and nitrogen isotopic abundance was analyzed to clarify the influence of element balance on isotope fractionation, as well as the ecosystem resource allocation mechanism and utilization strategy. The *Pinus massoniana* forest, *Lindera glauca* forest, *Viburnum utile* forest, *Platycarya strobilacea* forest, and *Quercus fabri* forest of dolomite district in Guizhou Province were used as the research objects to clarify the leaf-litter-soil C:N:P stoichiometry, carbon and nitrogen isotopic abundance and their intrinsic relationship. The results showed that: (1) there is a difference between carbon, nitrogen, and phosphorus contents in leaves, litter, and soil of different communities. The overall order is leaf> litter> soil. The inheritance of nitrogen in the continuum is strong, while carbon is weak. (2) The differences between C:N, C:P, and N:P ratios among the continuum of different plant communities are significant. The five communities are all restricted by nitrogen, while the *Platycarya strobilacea* forest and *Quercus fabri* forest are also restricted by phosphorus. (3) The $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves, litter, and soil are -32.45‰ — -29.22‰ , -30.11‰ — -28.85‰ , -26.06‰ — -6.83‰ , and the $\delta^{15}\text{N}$ values are -8.36‰ — -1.17‰ , -6.79‰ — -2.22‰ , 3.22‰ — 7.12‰ .

基金项目:贵州省世界一流学科建设计划项目(黔教科研发[2019]125号)

收稿日期:2021-07-14; **网络出版日期:**2021-12-17

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

-6.79‰—-2.22‰, 3.22‰—7.12‰, respectively. Generally, there is consistency in the migration and transformation of elements. (4) In the leaf-litter-soil continuum, the correlation between stoichiometry and $\delta^{15}\text{N}$ is higher than that of $\delta^{13}\text{C}$. Soil stoichiometry has a strong coupling effect with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. The results can provide theoretical references for the scientific management of ecosystem nutrients in dolomite district in Guizhou Province.

Key Words: plant community; ecological stoichiometry; stable isotope; leaf; litter; soil

生态化学计量学为研究生态系统能量、主要组成元素平衡和耦合关系提供了科学方法^[1-2]。研究植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量关系,可以揭示陆地生态系统变化及养分限制规律^[2]。凋落物是植物将C、N、P等养分归还土壤的主要途径,是联系植被和土壤的枢纽^[3],其化学计量影响土壤养分积累和循环过程^[4]。土壤C、N、P是重要的养分元素,不同组分的C、N、P化学计量能够有效预测养分饱和状态,在生态系统物质循环、元素平衡和生物生存等方面发挥显著作用^[5-6]。C、N、P等养分在植物叶片-凋落物-土壤系统中相互影响和转化,使生态化学计量的研究趋于复杂。近年来,有关叶片、凋落物、土壤生态化学计量研究已从一个或两个构件为对象向叶片-凋落物-土壤为连续体转变^[7-8],这有利于阐明生态化学计量的平衡机制。

稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)是评估生态系统C分配与适应策略的重要指标^[9],能有效反映植被特征,与植物光合与水分利用效率密切相关,并用于研究生态系统C循环^[10-11]。稳定氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)是生态系统中N来源和循环的标记物^[12],植物、土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值与生态系统N饱和程度、土壤N有效性保持一致^[13],有学者认为林分N饱和程度可以采用叶片与土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 的差值,即叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 富集指数表征^[14]。 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 研究有助于调控生态系统C、N循环周期过程^[15-16]。阐明植物叶片-凋落物-土壤生态化学计量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的互作效应,能够深入揭示生态系统C、N、P元素的循环规律和平衡机制。目前,学者们对喀斯特地区植被生态化学计量特征进行了诸多研究,譬如曾昭霞等^[17]通过化学计量学揭示了桂西北森林生态系统的养分循环规律;刘立斌等^[18]以化学计量为工具,阐明了贵州高原喀斯特次生林的养分分配格局。生态化学计量手段为生态系统过程、机理、效应等研究发挥了重要作用。但是,喀斯特白云岩地区植物群落连续体生态化学计量的报道鲜见,及其与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度变异特征的系统研究还较缺乏。基于此,本文以贵州白云岩地区马尾松林(*Pinus massoniana* forest)、山胡椒林(*Lindera glauca* forest)、烟管荚蒾林(*Viburnum utile* forest)、化香林(*Platycarya strobilacea* forest)和白栎林(*Quercus fabri* forest)5种天然次生林为对象,剖析不同植物群落叶片、凋落物、土壤C、N、P生态化学计量特征和 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度及其内在关联,阐明不同植物群落 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的变化规律,为预测植物生长动态对养分变化的响应提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

样地位于贵州省黔东南州施秉县北部,地处云贵高原东部边缘向湘西低山丘陵过渡的山原斜坡地带(27°05'49"—27°13'59"N, 108°01'34"—108°09'32"E)。属深受河流切割的亚热带喀斯特高原,喀斯特强烈发育,地势北高南低,海拔600—1250 m。为中亚热带湿润季风气候区,年均降水量1220 mm,集中分布在4—10月;年均温16℃,气温年较差20.2℃^[19]。地处长江流域沅江水系舞阳河中游杉木河水系,舞阳河及其支流杉木河构成区域侵蚀-溶蚀基准面。土壤主要为白云岩风化的薄层石灰土,土层浅薄。森林生态系统有针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林、常绿阔叶落叶林、竹林、灌丛等,物种丰富,保存和发育了大面积的原生森林植被和多样性生态系统,拥有喀斯特森林植被顶极群落^[20]。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

2019年7—8月,在未受人为干扰或极轻微干扰,自然植被发育较好的地段,选择5个具有代表性的植物

群落(表 1)。每个群落设置 3 个重复样地,每个样地为 20 m×20 m,间距>10 m,记录其海拔、经度、纬度、坡度和坡向等信息,对胸径≥1 cm 的优势种进行每木检尺,记录树高和冠幅。

表 1 样地基本概况
Table 1 Basic status of sample plots

植物群落 Community	海拔 Altitude/m	经度 Longitude	纬度 Latitude	坡度 Slope/(°)	坡向 Slope aspect	平均树高 Height/m	郁闭度 Canopy density/%
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	1002	108°07'12" E	27°08'50" N	30	SW	14.1	70
山胡椒林 <i>Lindera glauca</i> forest	1014	108°08'30" E	27°08'04" N	38	SE	3.5	75
烟管荚蒾林 <i>Viburnum utile</i> forest	898	108°07'15" E	27°08'09" N	40	SE	0.8	80
化香林 <i>Platycarya strobilaceae</i> forest	1164	108°02'18" E	27°08'29" N	30	SW	3.5	85
白栎林 <i>Quercus fabri</i> forest	1145	108°01'46" E	27°08'18" N	20	SW	6.6	75

1.2.2 样品采集和测定

每个样地内随机选取 3—5 株优势树种(5 个群落均为单优种,重要值>0.2),用高枝剪在优势种东、南、西、北 4 个方位各取样枝 1 条,分别采集 20—30 片健康、成熟的叶片,混合装袋;按照“S”型设置 5—7 个样点,采集叶片、茎干、花絮和果实等凋落物并充分混匀;由于喀斯特地区岩石出露率较高,土层浅薄,根系多利用裂隙土,因而此次仅在凋落物取样的相同点位采集 0—20 cm 土壤,剔除杂物并混合,装入自封袋。5 个群落共采集到叶片、凋落物和土壤样品各 15 份。样品带回实验室后,叶片和凋落物置于恒温干燥箱中(60±2)℃烘干至恒重,研磨并充分混匀;土壤剔除可见根系、动植物残体及石砾,自然风干,研磨过 0.15 mm 筛备用。所有样品的 C、N、δ¹³C、δ¹⁵N 均采用元素分析仪-稳定同位素质谱仪(Vario ISOPOTE Cube-Isoprime, Elemental 公司)测定;总 P 采用高氯酸-硫酸消煮-钼锑抗比色-紫外分光光度法测定。

1.3 统计分析

使用 Microsoft Excel 2010 对实验数据初步整理与汇总,植物叶片、凋落物与土壤 C:N、C:P 和 N:P 均为元素质量比。使用 SPSS 20.0 进行统计分析;采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著性差数法(Least significant difference, LSD)比较不同群落叶片、凋落物、土壤化学计量和稳定 C、N 同位素丰度的差异性;采用 Pearson 相关分析法检验指标之间的相关性。利用 OriginPro 8.5.1 制图。

2 结果与分析

2.1 叶片-凋落物-土壤 C、N、P 含量

该区叶片 C、P 含量分别为 435.76—470.82、1.24—2.60 g/kg,且马尾松林、山胡椒林、烟管荚蒾林显著高于化香林、白栎林($P<0.05$,下同);叶片 N 含量为 8.56—21.35 g/kg,数值上山胡椒林最高、烟管荚蒾林最低。凋落物 C 含量为 423.73—463.21 g/kg,化香林显著高于马尾松林、山胡椒林、白栎林;凋落物 N 含量为 7.51—13.76 g/kg,以烟管荚蒾林最低;凋落物 P 含量为 1.03—2.96 g/kg,白栎林显著高于马尾松林、烟管荚蒾林、化香林。土壤 C 含量为 29.39—117.58 g/kg,烟管荚蒾林显著高于其他 4 种群落类型;土壤 N 含量为 2.34—3.68 g/kg,化香林显著高于其他 4 类林分;土壤 P 含量为 0.33—0.65 g/kg,随群落的变化规律不明显(图 1)。

2.2 叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征

据图 2,叶片-凋落物-土壤 C:N、C:P、N:P 均存在不同程度的差异。叶片 C:N 为 22.04—55.44,马尾松林、烟管荚蒾林显著高于山胡椒林、化香林、白栎林;叶片 C:P、N:P 分别为 184.39—360.70、3.92—14.88,且化香林、白栎林均显著高于马尾松林、山胡椒林、烟管荚蒾林。凋落物 C:N 为 30.80—60.13,数值上烟管荚蒾林最大、白栎林最小;凋落物 C:P 为 143.97—443.54,烟管荚蒾林、化香林显著高于马尾松林、山胡椒林、白栎林;凋落物 N:P 为 4.67—10.25,化香林显著高于马尾松林、山胡椒林、白栎林。土壤 C:N、C:P 分别为 11.97—49.24、50.81—353.94,烟管荚蒾林均显著高于其他 4 个群落;土壤 N:P 为 4.03—7.19,白栎林显著低于马尾松

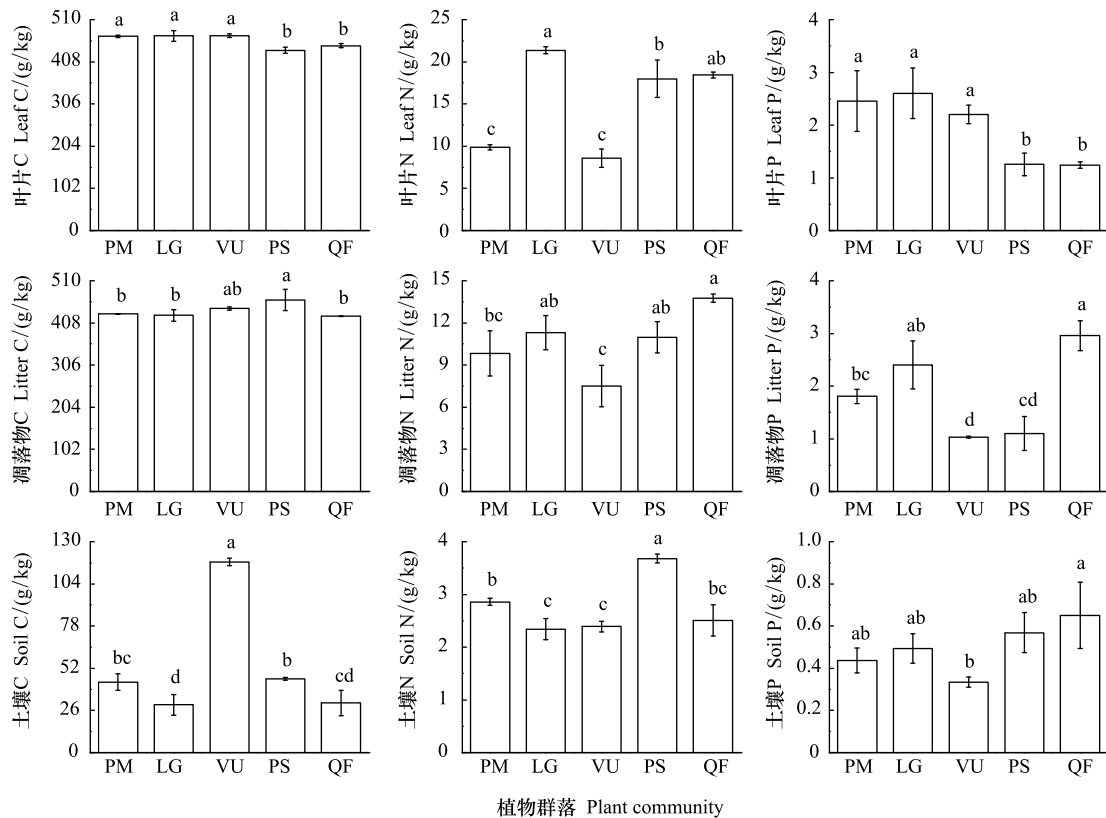


图1 不同群落叶片-凋落物-土壤 C、N、P 含量

Fig.1 Contents of carbon, nitrogen and phosphorus of leaf-litter-soil in different communities

PM: 马尾松林 *Pinus massoniana* forest; LG: 山胡椒林 *Lindera glauca* forest; VU: 烟管荚蒾林 *Viburnum utile* forest; PS: 化香林 *Platycarya strobilacea* forest; QF: 白栎林 *Quercus fabri* forest; 不同小写字母表示差异显著, $P < 0.05$

林、烟管荚蒾林、化香林,与山胡椒林未呈显著差异。表明不同植物通过协调化学计量比,以满足自身生长发育和适应环境的需求。

2.3 叶片-凋落物-土壤稳定 C、N 同位素丰度

5 种群落叶片-凋落物-土壤稳定 C、N 同位素丰度存在不同程度的差异(图 3)。叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -32.45‰ — -29.22‰ , 马尾松林、烟管荚蒾林显著高于化香林、白栎林和山胡椒林;凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -30.11‰ — -28.85‰ , 马尾松林显著高于烟管荚蒾林、化香林和白栎林,与山胡椒林差异不显著;土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -26.06‰ — -6.83‰ , 烟管荚蒾林显著高于其他 4 种类型,且马尾松林、山胡椒林、化香林、白栎林差异不显著。叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 -8.36‰ — -1.17‰ , 化香林显著高于马尾松林、山胡椒林、烟管荚蒾林,与白栎林差异不显著;凋落物、土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 -6.79‰ — -2.22‰ 、 3.22‰ — 7.12‰ , 烟管荚蒾林均显著低于其他 4 种群落,且以化香林为最高。不同林分 $\delta^{15}\text{N}$ 在叶片、凋落物和土壤之间依次增加,说明其迁移转化存在一致性。

2.4 化学计量与稳定同位素丰度的内在联系

如表 2, 叶片 N 和 C:N 与土壤化学计量的相关性高于凋落物,其中叶片 C:N 与土壤 C ($r^2 = 0.780$)、C:N ($r^2 = 0.781$)、C:P ($r^2 = 0.805$) 均呈极显著正相关 ($P < 0.01$, 下同);除土壤 N 外,凋落物 N 与土壤化学计量均呈显著或极显著相关,凋落物 N 与土壤 C:P 呈极显著负相关 ($r^2 = -0.770$),凋落物 C:N 与土壤 C ($r^2 = 0.849$)、C:N ($r^2 = 0.794$)、C:P ($r^2 = 0.800$) 均呈极显著正相关。说明植物连续体各化学计量间分别存在较强的相关性,且多呈极显著相关,表明化学计量在各层次间关系较密切, N、C:N 在叶片-凋落物-土壤连续体中的协调关系较强。

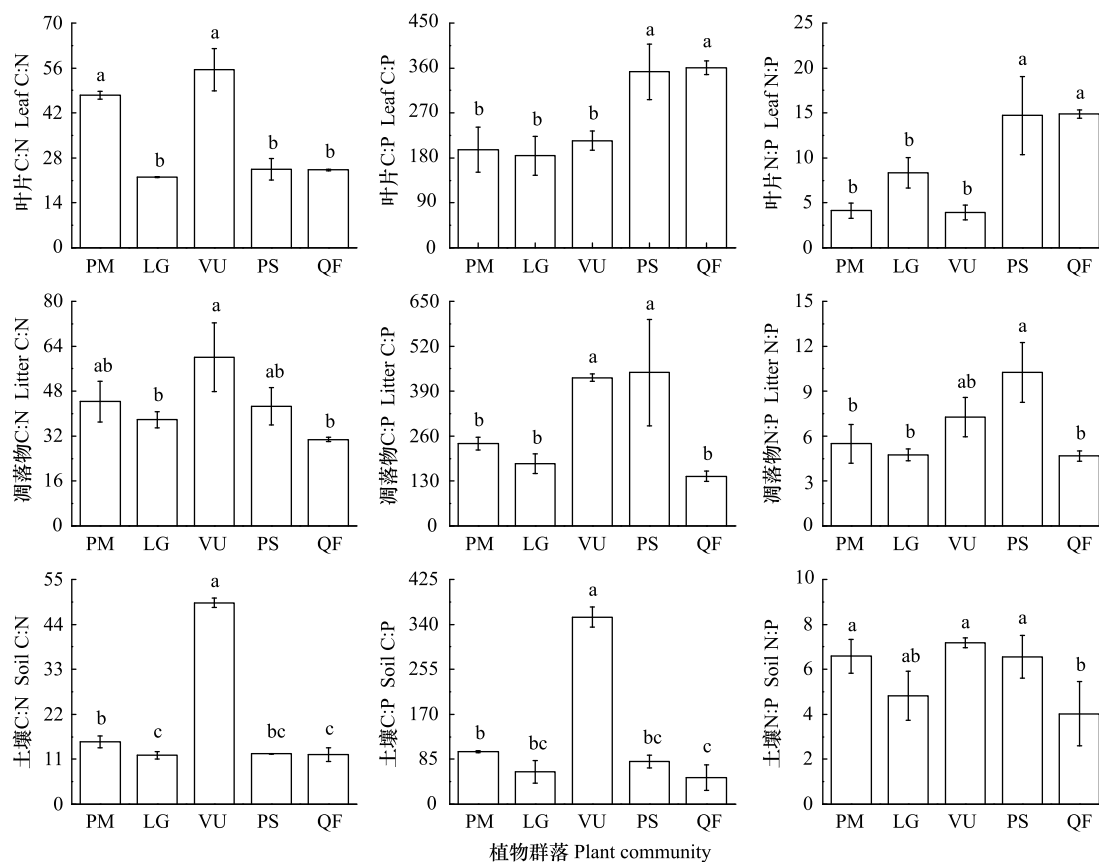


图2 不同群落叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征

Fig.2 Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil in different communities

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与其 $\delta^{15}\text{N}$ 呈显著负相关 ($r^2 = -0.725$), 且与凋落物 N ($r^2 = -0.681$)、C:N ($r^2 = 0.644$) 均呈显著相关; 凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 与其他因子均无显著相关 ($P > 0.05$); 土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 $\delta^{15}\text{N}$ ($r^2 = -0.837$)、凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ ($r^2 = -0.907$) 呈极显著负相关, 与土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 呈显著负相关 ($r^2 = -0.740$), 与叶片 N ($r^2 = -0.645$)、C:N ($r^2 = 0.726$) 和凋落物 N ($r^2 = -0.703$)、C:N ($r^2 = 0.764$) 呈显著相关; 叶片、凋落物和土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值两两间均呈极显著正相关, 且与土壤化学计量的相关性较强, 表明 $\delta^{15}\text{N}$ 在叶片-凋落物-土壤连续体中与化学计量的相关性高于 $\delta^{13}\text{C}$, 且与 $\delta^{13}\text{C}$ 、N、C:N 联系紧密。总体上, 土壤化学计量与稳定 C、N 同位素的耦合效应较强。

3 讨论与结论

3.1 不同群落叶片生态化学计量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度

C、N、P 是陆地植物生长发育的生源要素, 叶片 C 含量高表明植物生长速率慢、光合效率低、防御能力强; 叶片 N、P 含量高表明植物生长速率快、光合效率高、资源竞争能力强^[21]。本研究表明山胡椒林的适应生态环境能力较强, 马尾松林和烟管荚蒾林在面对不利环境时, 会提高自身防御能力。通常叶片 C:N、C:P 越大, 表征植物养分利用效率越高^[22], 该区马尾松林、烟管荚蒾林叶片 C:N 和化香林、白栎林叶片 C:P 较高, 推测山胡椒林养分利用效率较低, 其原因可能是不同生活型植物对同一环境的适应策略各异, 也可能是其叶片 C 含量较高, 光合速率较低, 生长速率较慢, 采取保守型的生长策略。叶片 N:P 可暗示植物生长策略, N:P < 14 受 N 限制, N:P > 16 受 P 限制, N:P 介于二者之间受 N 和 P 共同限制^[23]。本研究中马尾松林、山胡椒林和烟管荚蒾林叶片 N:P 分别为 4.12、8.36 和 3.92, 受 N 元素限制; 化香林和白栎林叶片 N:P 依次为 14.71 和 14.88, 受 N、P 元素共同限制。表明该区植物均受 N 元素限制, 原因是该区水土流失量高, 养分损失严重, 凋

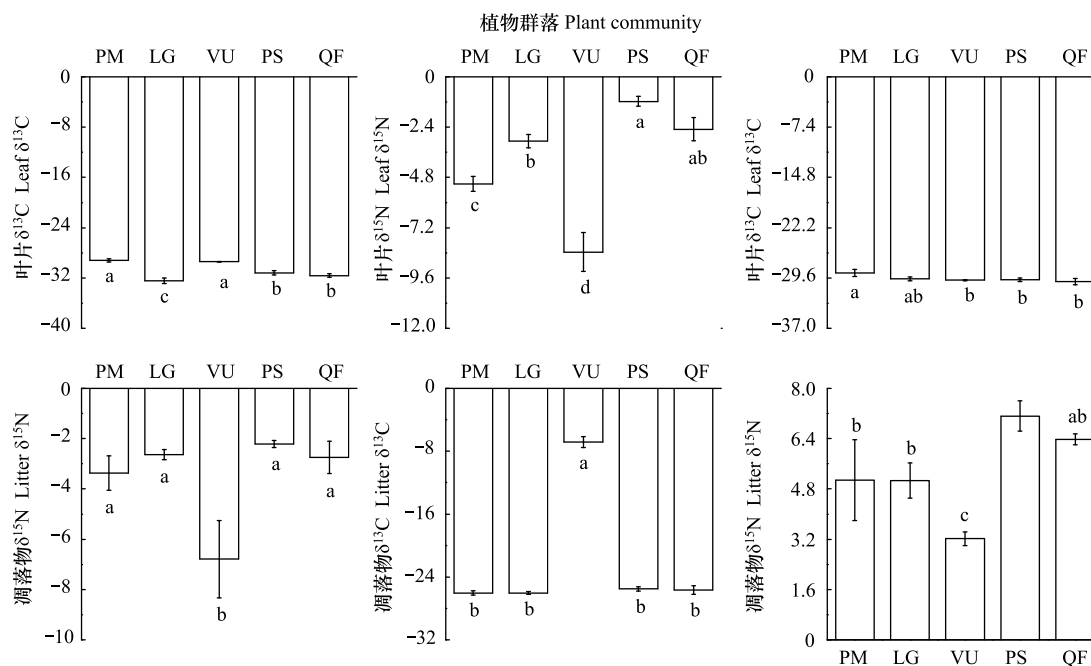


图3 不同群落叶片-凋落物-土壤稳定 C、N 同位素丰度

Fig.3 C and N stable isotopes abundance of leaf-litter-soil in different communities

落物和根系等土壤残体对养分的补给趋于匮乏;同时,也可能与植物吸收、固定 N 元素的能力总体较低有关。在生态保护和恢复时,配置豆科固 N 植物可以促进系统 N 平衡。

C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -23‰ — -35‰ ,均值为 -27‰ ^[24],表明该区以 C_3 植物为主。 C_3 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 偏正时,说明水分利用效率更高^[25],研究区马尾松林和烟管荚蒾林叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 较大,表征其水分利用效率更高。Ehleringer 等^[10]指出,森林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随冠层高度降低而减少,但这一规律在该区并不明显,原因可能是生活型和环境因子差异所致,且常绿植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于其他植物^[26],亦体现了植物的适应策略随生境特征而调整。叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 受 N 循环及诸多环境因素影响,因此其值在植物种内和种间差异显著^[16]。该区叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同群落间差异显著,这是由于喀斯特地区小生境异质性高,土壤养分和水分在不同林分间各异,以及不同生活型植物的资源利用策略存在差异,影响 N 同位素分馏所致^[27]。

3.2 不同群落凋落物生态化学计量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度

研究区凋落物 C:N (30.80—60.13) 介于高 C:N (108) 与低 C:N (12—20) 之间,分解者受 N 限制较小^[28],但凋落物 C:N 与 N、P、叶片 N 均具有较强的抑制效应,表明分解受制于植被对养分的吸收、凋落物自身养分含量以及分解者的作用。凋落物 C:N、C:P 制约其分解速率,其值越低说明分解速率越快^[2,29]。本研究中山胡椒林和白栎林凋落物 C:N、C:P 显著低于其他群落,表明二者的凋落物分解速率较快,不利于养分储存。原因是林下小生境湿度适宜,且叶片无蜡质等保护机制,更有利于微生物对凋落物的分解,使分解程度更高。在林分优化配置时,马尾松和白栎混交,可以有效调控养分回归过程。除马尾松林外,其他林分凋落物 C:N 均高于叶片 C:N,主要原因可能是阔叶植物光合作用消耗 N 素高于针叶植物,导致凋落物 N 含量低于新鲜叶片,表明植物生长过程中 N 在植物体内发生迁移、转化和重吸收^[7],但不同叶型对养分利用存在差异。凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片、凋落物、土壤生态化学计量及 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 之间的相关性均未达显著水平,表明植物生理功能及内部养分循环并不是影响凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 的主要因素,其 C 分馏可能受环境生态因子的支配作用更强,但具体贡献权重尚需深入研究。喀斯特地区小生境类型多样、异质性高,未来需结合小生境特征,深入分析生态学过程、效应和机理。

表 2 不同群落叶片-凋落物-土壤化学计量与稳定 C、N 同位素丰度的相关性

Table 2 Correlation between stoichiometry and C and N stable isotopes abundance of leaf-litter-soil in different communities		LFC	LP	LN	LFC:N	LFC:P	LN:P	LFC ¹³ C	LFC ¹⁵ N	LFC	LN	LP	LFC:N	LFC:P	LN:P	LFC ¹³ C	LFC ¹⁵ N	SC	SN	SP	SC:N	SC:P	SN:P	SS ¹³ C
指标 Index		-0.426		1																				
LP		0.785**	1																					
LFC:N		0.546	-0.976**	0.410	1																			
LFC:P		-0.854**	0.390	-0.979**	-0.502	1																		
LN:P		-0.837**	0.738*	-0.831**	-0.808**	0.903**	1																	
LFC ¹³ C		0.360	-0.972**	0.188	0.923**	-0.284	-0.645*	1																
LFC ¹⁵ N		-0.691*	0.820**	-0.491	-0.887**	0.577	0.811**	-0.725*	1															
LFC		-0.427	-0.147	-0.230	0.051	0.170	0.049	0.147	0.092	1														
LN		-0.579	0.708*	-0.473	-0.742*	0.563	0.730*	-0.681*	0.755*	-0.317	1													
LP		-0.051	0.551	-0.004	-0.534	0.111	0.329	-0.595	0.384	-0.691*	0.772**	1												
LFC:N		0.460	-0.685*	0.329	0.694*	-0.422	-0.628	0.644*	-0.759*	0.405	-0.964**	-0.750*	1											
LFC:P		-0.119	-0.443	-0.144	0.399	0.030	-0.192	0.449	-0.269	0.867**	-0.648*	-0.928**	0.698*	1										
LN:P		-0.465	-0.157	-0.400	0.090	0.314	0.154	0.210	0.142	0.887**	-0.264	-0.789**	0.293	0.884**	1									
LFC ¹³ C		0.350	-0.350	0.600	0.331	-0.539	-0.495	0.373	-0.123	-0.190	-0.232	0.003	0.081	-0.203	-0.262	1								
LFC ¹⁵ N		-0.536	0.693*	-0.292	-0.748*	0.370	0.599	-0.597	0.904**	-0.029	0.780**	0.434	-0.851**	-0.389	0.046	0.019	1							
SC		0.358	-0.725*	0.164	0.780**	-0.261	-0.528	0.636*	-0.826**	0.266	-0.798**	-0.666*	0.849**	0.638*	0.290	-0.118	-0.922**	1						
SN		-0.602	0.087	-0.487	-0.224	0.477	0.414	0.055	0.525	0.649*	0.008	-0.465	0.000	0.505	0.726*	0.135	0.366	-0.168	1					
SP		-0.660*	0.599	-0.481	-0.713*	0.566	0.682*	-0.555	0.712*	0.115	0.686*	0.477	-0.595	-0.277	-0.013	-0.350	0.683*	-0.695*	0.184	1				
SC:N		0.441	-0.700*	0.239	0.781**	-0.330	-0.571	0.587	-0.874**	0.138	-0.749*	-0.550	0.794**	0.519	0.157	-0.150	-0.933**	0.983**	-0.344	-0.693*	1			
SC:P		0.424	-0.727*	0.225	0.805**	-0.322	-0.574	0.629	-0.860**	0.170	-0.770**	-0.615	0.800**	0.563	0.221	-0.104	-0.915**	0.990**	-0.266	-0.744*	0.993**	1		
SN:P		0.214	-0.612	0.072	0.628	-0.167	-0.384	0.662*	-0.438	0.290	-0.659*	-0.784**	0.593	0.613	0.490	0.312	-0.483	0.637*	0.388	-0.807**	0.535	0.627	1	
SS ¹³ C		0.364	-0.645*	0.174	0.726*	-0.261	-0.498	0.530	-0.837**	0.170	-0.703*	-0.543	0.764*	0.532	0.190	-0.246	-0.907**	0.973**	-0.346	-0.627	0.993**	0.982**	0.483	1
SS ¹⁵ N		-0.719*	0.598	-0.554	-0.722*	0.633*	0.760*	-0.485	0.904**	0.224	0.573	0.234	-0.554	-0.101	0.236	-0.079	0.768**	-0.688*	0.643*	0.783**	-0.770**	-0.762*	-0.397	-0.740*

LFC: 叶片碳 Leaf carbon; LN: 叶片氮 Leaf nitrogen; LP: 叶片磷 Leaf phosphorus; LFC:N: 叶片 C:N; LFC:P: 叶片 C:P; LN:P: 叶片 N:P; LFC¹³C: 叶片稳定碳同位素 Leaf δ¹³C; LFC¹⁵N: 叶片稳定氮同位素 Leaf δ¹⁵N; LFC: 凋落物碳 Litter C; LN: 凋落物氮 Litter N; LP: 凋落物磷 Litter P; LFC:N: 凋落物 C:N; LFC:P: 凋落物 C:P; LN:P: 凋落物 N:P; LFC¹³C: 凋落物稳定碳同位素 Litter δ¹³C; LFC¹⁵N: 凋落物稳定氮同位素 Litter δ¹⁵N; SC: 土壤碳 Soil C; SN: 土壤氮 Soil N; SP: 土壤磷 Soil P; SC:N: 土壤 C:N; SC:P: 土壤 C:P; SN:P: 土壤 N:P; SS¹³C: 土壤稳定碳同位素 Soil δ¹³C; SS¹⁵N: 土壤稳定氮同位素 Soil δ¹⁵N; ** 在 0.01 水平(双侧)上显著相关; * 在 0.05 水平(双侧)上显著相关

3.3 不同群落土壤生态化学计量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度

土壤 C:N 是自身 C、N 矿化作用和平衡的重要参数^[30],与有机质分解速率、土壤矿化作用呈反比^[31]。该区烟管荚蒾林土壤 C:N 显著高于其他 4 种林分,表明其有机质分解与土壤矿化作用较慢,原因是烟管荚蒾林土壤 C 含量相对充足,资源富余时,利用 C 的能力则降低,土壤矿质化过程减慢,体现了植物对环境的生态适应性。不同植被类型土壤 C:P 与 C:N 变化趋势一致,土壤 C:P 高,表征 P 有效性低^[7,32],该区烟管荚蒾林土壤 P 有效性较低,而其土壤 C 含量显著高于其他群落,导致有机质形成时缺乏 P 而富集 C。土壤 N:P 可有效预测养分限制类型^[33],本研究中土壤 N:P 均值为 5.8,高于桂西北喀斯特地区(4.0)^[8]和茂兰喀斯特森林地区均值(2.5)^[34],低于全球森林均值(6.6)^[35],表明研究区 N 较其他喀斯特地区富余,但在全球尺度上仍较缺乏,与前述 N 限制的结论较为一致。

表层土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的上升幅度与其周转速率成正比^[36],当土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 偏正时,有机质分解越彻底^[37]。该文烟管荚蒾林土壤有机质分解较其余 4 种群落类型更彻底, $\delta^{13}\text{C}$ 周转速度最快,原因是该林分为常绿灌木,平均树高最低,凋落物储量较少,C 同位素在运输过程中的分馏作用较弱,较高的水分利用效率利于植物气孔开放,优先利用易分解的¹²C^[38],因此叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 较高,导致其土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 相对富集。但是,烟管荚蒾林的土壤 C 含量则为最高,表明其利用 C 的能力较低,原因是林下凋落物量少,趋于干旱,长期水分胁迫制约了荚蒾属植物的光合能力^[39]。结果显示,烟管荚蒾林利用 C 的能力弱,但其利用 P 的能力相对较强,表明同一植物利用不同养分元素的能力存在差异,具体利用机制尚需深入分析。

该区土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 均为正值,因为土壤类型为石灰土,表层质地疏松,有机 N 向下迁移导致矿化程度较高^[40],使得 $\delta^{15}\text{N}$ 富集。土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 可表征系统开放程度,值越高则表明土壤中 N 转移或损失越快^[41],结果暗示化香林生态系统开放性更高,同时伴随着较大的 N 损失。有研究指出土壤 N 同位素分馏与土壤有机质含量和 C:N 呈负相关^[42],本研究中除烟管荚蒾林外,其他 4 个群落土壤矿化和有机质分解速率较快。化香林土壤 N 含量最高,植物生长优先利用较轻的¹⁴N^[43],因此其土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 较易富集。

3.4 不同群落生态化学计量及其与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的内在关联

综合前述结果表明,研究区植物群落叶片-凋落物-土壤层生态化学计量之间关系密切,与曾昭霞等^[17]的结果一致,较好地印证了将连续体视为整体研究的重要性。叶片和土壤 C 的相关性较弱,可能与喀斯特地区植物利用大气中 C 的能力有关,这是植物对脆弱生境的一种适应策略,但植物对大气中水、气的利用方式还不够明晰。叶片 N 与凋落物 N 的相关性较高,表明凋落物 N 是土壤养分库的主要来源;但是 C 则相反,C 与 N 的继承性不同,原因可能是本研究忽略了伴生树种和林下草本层等植物光合作用贡献的 C 储量。C、N、P 总体为叶片>凋落物>土壤,原因是光合作用固定有机物,并在自身生活史完成后,以凋落物的形式实现养分回归,较好地暗示了植物总生长效率在元素中的变化^[44]。植物养分高于土壤,与养分重吸收机制紧密关联^[45],但重吸收与植物适应生态环境之间的关系还需深入研究。

土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 主要来源于地表植物对 C 的分馏和微生物对凋落物的分解^[46],与土壤 C 呈极显著正相关($r^2=0.973$),与凋落物 C:N 呈显著正相关($r^2=0.764$),表明土壤 C 储量越丰富,有机质分解速度越慢,则 $\delta^{13}\text{C}$ 越大。综合结果可知,有机质分解的程度虽然彻底,但其速率却较低,这是贫瘠环境下,植物利用资源的一种策略。叶片、凋落物和土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 两两间均呈极显著促进作用,表明 N 的输入、迁移在植物叶片-凋落物-土壤连续体中密切相关。叶片 N 含量高的地区,土壤 N 有效性较高,系统 N 循环更加开放,释放贫化¹⁵N 的气态 N,富集¹⁵N^[13],研究区山胡椒林、化香林和白栎林叶片 N 含量和 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度较高,表明其土壤 N 有效性更大,与前述结果一致。此外,叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 还与土壤化学计量表现出极强的相关性,因此土壤养分供给状况及有效性等都将影响叶片 $\delta^{15}\text{N}$,同时还受水分、养分利用效率等制约。本研究中,凋落物与叶片 N、 $\delta^{15}\text{N}$ 均表现出极强的正效应,若忽略凋落物分馏效应,表明凋落物完全继承了叶片 N。

参考文献 (References):

- [1] Sardans J, Janssens I A, Ciais P, Obersteiner M, Peñuelas J. Recent advances and future research in ecological stoichiometry. Perspectives in

- Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2021, 50: 125611.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] 沈芳芳, 吴建平, 樊后保, 郭晓敏, 雷学明, 沃奇东. 杉木人工林凋落物生态化学计量与土壤有效养分对长期模拟氮沉降的响应. 生态学报, 2018, 38(20): 7477-7487.
- [5] Du C J, Gao Y H. Grazing exclusion alters ecological stoichiometry of plant and soil in degraded alpine grassland. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 308: 107256.
- [6] 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.
- [7] 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-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.
- [8] Wang Z F, Zheng F L. Impact of vegetation succession on leaf-litter-soil C:N:P stoichiometry and their intrinsic relationship in the Ziwuling area of China's Loess Plateau. Journal of Forestry Research, 2021, 32(2): 697-711.
- [9] Zeng X H, Ni Z Y, Diao H X, Jiang K, Hu C, Shao L, Huang W C. Root endophytic fungal community and carbon and nitrogen stable isotope patterns differ among *Bletilla* species (Orchidaceae). Journal of Fungi, 2021, 7(2): 69.
- [10] Ehleringer J R, Lin Z F, Field C B, Sun G C, Kuo C Y. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. Oecologia, 1987, 72(1): 109-114.
- [11] 司高月, 李晓玉, 程淑兰, 方华军, 于贵瑞, 耿静, 何舜, 于光夏. 长白山垂直带森林叶片-凋落物-土壤连续体有机碳动态——基于稳定性碳同位素分析. 生态学报, 2017, 37(16): 5285-5293.
- [12] Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(3): 153-162.
- [13] Craine J M, Elmore A J, Aida M P M, Bustamante M, Dawson T E, Hobbie E A, Kahmen A, Mack M C, McLauchlan K K, Michelsen A, Nardoto G B, Pardo L H, Peñuelas J, Reich P B, Schuur E A G, Stock W D, Templer P H, Virginia R A, Welker J M, Wright I J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. New Phytologist, 2009, 183(4): 980-992.
- [14] Michener R, Lajtha K. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2007.
- [15] Brunn M, Condon L, Wells A, Spielvogel S, Oelmann Y. Vertical distribution of carbon and nitrogen stable isotope ratios in topsoils across a temperate rainforest dune chronosequence in New Zealand. Biogeochemistry, 2016, 129: 37-51.
- [16] Templer P H, Arthur M A, Lovett G M, Weathers K C. Plant and soil natural abundance $\delta^{15}\text{N}$: indicators of relative rates of nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. Oecologia, 2007, 153(2): 399-406.
- [17] 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.
- [18] 刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量. 生态学报, 2019, 39(22): 8606-8614.
- [19] 李高聪, 熊康宁, 肖时珍, 周明忠. 施秉喀斯特地貌世界遗产价值研究. 热带地理, 2013, 33(5): 562-569.
- [20] 肖时珍, 蓝家程, 袁道先, 王云, 杨龙, 敖向红. 贵州施秉白云岩喀斯特区水化学和溶解无机碳稳定同位素特征. 环境科学, 2015, 36(6): 2085-2093.
- [21] 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.
- [22] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 李迎春. 密度对四季竹叶片 C、N、P 化学计量和养分重吸收特征的影响. 应用生态学报, 2013, 24(4): 893-899.
- [23] 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.
- [24] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种 C_3 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. 植物生态学报, 2011, 35(2): 119-124.
- [25] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Nei Mongol. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(12): 1484-1490.
- [26] 朱雅娟, 崔清国, 杜娟, 许素寒, 刘志兰. 毛乌素沙地三种灌木群落的水分利用过程. 生态学报, 2020, 40(13): 4470-4478.
- [27] 刘贤赵, 王国安, 李嘉竹, 王庆. 北京东灵山地区现代植物氮同位素组成及其对海拔梯度的响应. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2009, 39

- (10): 1347-1359.
- [28] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, 119(4): 553-572.
- [29] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, 315(5810): 361-364.
- [30] 金宝石, 闫鸿运, 王维奇, 曾从盛. 互花米草入侵下湿地土壤碳氮磷变化及化学计量学特征. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1541-1549.
- [31] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 安韶山. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2013, 33(15): 4674-4682.
- [32] 李丹维, 王紫泉, 田海霞, 和文祥, 耿增超. 太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征. *土壤学报*, 2017, 54(1): 160-170.
- [33] 谢锦, 常顺利, 张毓涛, 王慧杰, 宋成程, 何平, 孙雪娇. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性. *生态学报*, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [34] 郑鸾, 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同地形土壤生态化学计量特征. *南方农业学报*, 2020, 51(3): 545-551.
- [35] 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.
- [36] Chen Q Q, Shen C D, Sun Y M, Peng S L, Yi W X, Li Z A, Jiang M T. Spatial and temporal distribution of carbon isotopes in soil organic matter at the Dinghushan Biosphere Reserve, South China. *Plant and Soil*, 2005, 273(1/2): 115-128.
- [37] 赵云飞, 汪霞, 欧延升, 洪苗苗, 黄政, 李佳, 贾海霞. 若尔盖草甸退化对土壤碳、氮和碳稳定同位素的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1405-1411.
- [38] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 1982, 9(2): 121-137.
- [39] 李瑞姣, 陈献志, 岳春雷, 李贺鹏, 王珺, 郭亮, 杨乐. 干旱胁迫对日本莢蒾幼苗光合生理特性的影响. *生态学报*, 2018, 38(6): 2041-2047.
- [40] 汪智军, 梁轩, 贺秋芳, 袁道先. 岩溶区不同植被类型下的土壤氮同位素分异特征. *生态学报*, 2011, 31(17): 4970-4976.
- [41] Hobbie E A, Ouimette A P. Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry*, 2009, 95(2): 355-371.
- [42] Boeckx P, Paulino L, Oyarzún C, Cleemput O V, Godoy R. Soil $\delta^{15}\text{N}$ patterns in old-growth forests of southern Chile as integrator for N-cycling. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 2005, 41(3): 249-259.
- [43] 肖好燕, 刘宝, 张宁, 刘娇娇, 桑昌鹏, 周富伟, 黄志群. 亚热带地区典型林分氮保留能力的差异及 $\delta^{15}\text{N}$ 空间垂直分异特征. *亚热带资源与环境学报*, 2015, 10(3): 17-24.
- [44] 汪宗飞, 郑粉莉. 黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(19): 6870-6880.
- [45] Li F F, Sun B, Shi Z W, Pei N C. Changes in ecological stoichiometry and nutrient resorption in *Castanopsis hystrix* plantations along an urbanization gradient in the lower subtropics. *Journal of Forestry Research*, 2021, doi: 10.1007/s11676-021-01293-0.
- [46] 全小龙, 段中华, 乔有明, 裴海昆, 陈梦词, 何桂芳. 不同高寒草甸土壤碳氮稳定同位素和密度的差异. *草业学报*, 2016, 25(12): 27-34.