

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180136

喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征

吴鹏^{1,2} 崔迎春¹ 赵文君¹ 舒德远¹ 侯贻菊¹ 丁访军¹ 杨文斌²

(1. 贵州省林业科学研究院, 贵州 贵阳 550005; 2. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091)

摘要:【目的】研究茂兰喀斯特森林植被自然恢复过程中不同演替阶段土壤养分与化学计量的动态变化规律, 探讨两者间的相互关系, 定量评价各影响因子对其的解释程度, 阐明群落演替与土壤性状演变间的内在耦合关系, 旨在为该区域植被的恢复与重建提供理论依据。【方法】以草本群落、灌木灌丛群落、乔林群落和顶极常绿阔叶混交林群落等演替阶段为研究对象, 每个演替阶段各设置3个固定样地, 样地内根据不同小生境随机布设12个土壤剖面, 分层取样, 测定土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)和全钾(TK)含量, 并计算其化学计量比。【结果】研究区土壤的SOC、TN、TP和TK含量均值分别为54.72、4.67、0.73和8.53 g/kg, 且SOC、TP和TN含量相互间均存在显著或极显著正相关, 表现出相对一致的变化规律; C:N、C:P、C:K、N:P、N:K和P:K分别为11.95、79.16、6.50、6.64、0.550 1和0.085 2; 从变异系数来看, 除TK含量和C:N属弱变异性以外, 其余土壤养分含量及化学计量比均属中等变异性。随植被的正向演替, 不同演替阶段的SOC、TN和TP含量基本上均呈上升趋势, 而TK含量则呈倒“V”字型变化, 表现为: 乔林阶段 > 顶极阶段 > 灌木灌丛阶段 > 草本阶段; 各演替阶段不同土层深度的SOC、TN和TP含量均表现为0~10 cm要高于10~20 cm, 而TK含量则无明显变化。土壤化学计量特征随演替的进展其变化趋势差异较大; 在土壤剖面层次上, 各演替阶段除C:N不同土层深度间无显著差异以外, 其余也均表现为0~10 cm要高于10~20 cm。冗余分析结果表明, 土层深度和群落演替是调控该区域土壤养分含量和化学计量特征的主要因素, 对其解释程度分别为32.82%和32.19%。【结论】研究区土壤有机碳含量相对较高, 氮、磷养分含量丰富, 植物生长受氮(或磷)素限制的原因可能是土壤养分含量的有效性偏低所致; 减少人为干扰、加之适当的保护, 促进群落的正向演替, 提高喀斯特森林生态系统的稳定性和抗干扰性, 有利于土壤养分的积累; 研究初步揭示了众多影响因子对土壤养分含量和化学计量特征的解释程度, 对喀斯特森林的保护具有重要的指导意义。

关键词: 喀斯特森林; 自然恢复; 土壤; 化学计量特征; 茂兰自然保护区

中图分类号: S714.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2019)03-0080-13

引文格式: 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80-92. Wu Peng, Cui Yingchun, Zhao Wenjun, et al. Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(3): 80-92.

Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China

Wu Peng^{1,2} Cui Yingchun¹ Zhao Wenjun¹ Shu Deyuan¹ Hou Yiju¹
Ding Fangjun¹ Yang Wenbin²

(1. Guizhou Academy of Forestry, Guiyang 550005, Guizhou, China;

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

Abstract: [Objective] The dynamics of soil nutrition and stoichiometric characteristics of different successional stages during the process of natural restoration in Maolan karst forest vegetation of southwestern China were studied to explore the relationship between them, and quantitatively evaluate the

收稿日期: 2018-04-19 **修回日期:** 2018-06-05

基金项目: 贵州省社会发展科技攻关计划项目(黔科合SY字(2014)3039号), 贵州省科技厅基金项目(黔科合基础(2018)1096), 贵州省林业厅优秀青年人才培养专项资金项目(黔林科合J字(2015)14号), 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)。

第一作者: 吴鹏, 博士, 副研究员。主要研究方向: 森林生态。Email: zuishaoxu@163.com 地址: 550005 贵州省贵阳市南明区富源南路382号贵州省林业科学研究院。

责任作者: 丁访军, 博士, 研究员。主要研究方向: 森林生态。Email: ding3920034@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

degree of explanation of impact factors on soil stoichiometric characteristics, and clarify the intrinsic coupling relationship between the vegetation community succession and soil property evolution, in order to provide the theoretical basis for restoration and reconstruction of degraded karst forest. [Method] Taking herb stage, shrub stage, arbor stage and climax stage as the research objects, three fixed sample plots were set up in each succession stage, 12 soil profiles were randomly set up according to different niche conditions and laminated sampling. The contents of SOC, TN, TP and TK were measured and the stoichiometric ratio was calculated. [Result] The mean contents of SOC, TN, TP and TK of soil in the research region were 54.72, 4.67, 0.73 and 8.53 g/kg, respectively. There were significantly or very significantly positive correlations between the contents of SOC, TP and TN, showing relatively consistent law of change. The ratios of C:N, C:P, C:K, N:P, N:K and P:K were 11.95, 79.16, 6.50, 6.64, 0.550 1 and 0.085 2, respectively. In terms of coefficient of variation, except TK content and C:N belonged to weak variability, the soil nutrient content and stoichiometric ratio were all medium variability. With the forward succession of vegetation, the SOC, TN and TP contents in different succession stages basically increased, but the change trend of TK content was reverse V-shape, showed arbor stage > climax stage > shrub stage > herb stage. The contents of SOC, TN and TP of different soil depth at each succession stage showed that 0–10 cm was higher than 10–20 cm, but the content of TK had no obvious change. The variation trend of the soil stoichiometric characteristics with the succession was quite different. At the soil profile level, except for no significant difference between the depth of different soil layers in C:N, the others showed that 0–10 cm was higher than 10–20 cm. The results of redundancy analysis showed that soil depth and community succession were the main factors to regulate soil nutrition content and stoichiometric characteristics in the region, with the explanatory degree of 32.82% and 32.19%, respectively. [Conclusion] Soil organic carbon content in the study area was relatively high, N and P contents were rich, plant growth restricted by N (or P) element may be caused by the low effectiveness of soil nutrient content. Reducing human disturbance, and appropriate protection can promote the positive succession of community, improve the stability and anti-interference of the karst forest ecosystem, and conducive to the accumulation of soil nutrients. The results preliminarily reveal the degree to which many influencing factors can explain soil nutrition content and stoichiometric characteristics, which is of important guiding significance to the protection of karst forest.

Key words: karst forest; natural restoration; soil; stoichiometric characteristics; Maolan Natural Reserve

生态化学计量学集生物学、化学计量学和其他相关学科的一些基本原理于一身^[1-2],是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的一门学科^[1,3],是探讨“植物-凋落物-土壤”相互作用的养分调控机制、揭示元素平衡对生态过程交互作用影响的一种理论和新的思路^[1-2,4];同时,它也是生态学研究的重要工具之一^[5],被广泛应用于植物个体生长、种群动态、群落演替、限制性元素判断、生态系统稳定性等研究领域^[3,6-7]。

土壤作为陆地生态系统重要的组成单元,是植物生长的载体及所需养分的主要来源,对植物具有重要的调节和驱动作用^[8];决定着群落的物种组成和结构^[9-10],是生命体实现能量代谢、信息表达和遗传变异等一切生命过程的基础;考虑到土壤养分元素在生态系统循环过程中的相互耦合作用^[10],所以仅从元素本身对其了解是不够全面的,还有必要对各元素间的比例关系进行研究^[9],土壤对植物养分

的供给只有在一个合适的化学计量比时,才能保证其健康、稳定、持续的发展。以往的研究多是对常态地貌上土壤的化学计量特征开展的^[9-12],对喀斯特地貌上的研究则甚少^[13-14]。喀斯特森林作为一种脆弱的生态系统,在特殊的地貌构造以及强烈的岩溶作用下,形成了独特的地表、地下二元结构,致使其地表水大量渗漏^[14],加之可溶岩尤其是纯石灰岩造壤能力低^[15],使其土壤零星浅薄;另外,恶劣的自然条件以及人类不合理的开发利用,极易引发水土流失,导致植被迅速退化甚至形成“石漠化”^[16];也使得土壤的空间异质性较常态地貌呈现出多来源、高变异的特征,直接影响着该地区土壤生产力的高低以及生态恢复的途径和方向^[17]。

由此,本文从生态化学计量学的角度出发,利用空间代替时间的方法,基于喻理飞等^[16]对茂兰退化喀斯特森林植被自然恢复演替系列的划分,以演替系列中的草本群落、灌木灌丛群落、乔林群落和顶极

常绿落叶阔叶混交林群落等为研究对象,通过对各演替阶段土壤养分状况及生态化学计量特征的研究,分析其动态变化规律,探讨其养分含量与化学计量特征的相互关系,揭示其养分的可获得性以及 C、N、P 等养分元素的循环、利用、平衡机制,定量评价各因子对土壤化学计量特征的影响程度,阐明群落演替与土壤性状演变间的内在耦合关系;旨在为其限制性养分因子的判断以及对生物多样性和生态系统稳定性的影响提供数据支持,为该区域植被的恢复与重建、保护与管理提供科学依据;同时,在一定程度上也是对该区域生态化学计量学研究资料的积累与丰富。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州喀斯特森林生态系统定位观测研究站、茂兰国家级自然保护区(107°52′~108°06′ E、25°09′~25°21′ N)。保护区最低海拔为 430.0 m,最高为 1 078.6 m;属中亚热带季风湿润气候;年平均气温为 15.3 °C, ≥ 10 °C 积温为 4 598.6 °C;年平均降雨量为 1 752.5 mm,集中分布于 4—10 月;年平均相对湿度 83.0%;无霜期 315 d;年日照时数为 1 272.8 h。区

内主要是由纯质石灰岩及白云岩构成的裸露型喀斯特峰林及峰丛洼地,裸岩率在 80% 以上,属于典型的喀斯特地貌^[18];保护区内土壤稀少,土层浅薄(20 cm 左右)且不连片,多存于岩石缝隙之中。另外,该保护区还是目前全球同纬度带残存下来仅有的、原生性强且相对稳定的喀斯特森林生态系统,同时也是喀斯特原生性森林常绿落叶阔叶混交林分布面积最大的区域^[18]。

1.2 研究方法

演替阶段划分:在野外踏查的基础上,基于喻理飞等^[16]对茂兰退化喀斯特森林植被自然恢复演替系列的划分,选择了草本群落、灌木灌丛群落、乔林群落和顶极常绿落叶阔叶混交林群落等演替阶段为本文研究对象。

样地设置:2015 年 5 月,通过对站区内原有固定样地的踏查,结合地形地貌的均一性、样地的代表性、交通的便利性等原则,筛选了其中的 3 个顶极常绿落叶阔叶混交林和 3 个乔林群落样地,样地面积均为 30 m × 30 m;另外,还新增了 3 个灌木灌丛群落和 3 个草本群落样地,样地面积分别为 20 m × 20 m 和 10 m × 10 m;共计 12 个固定样地;各样地点具体位置见图 1。

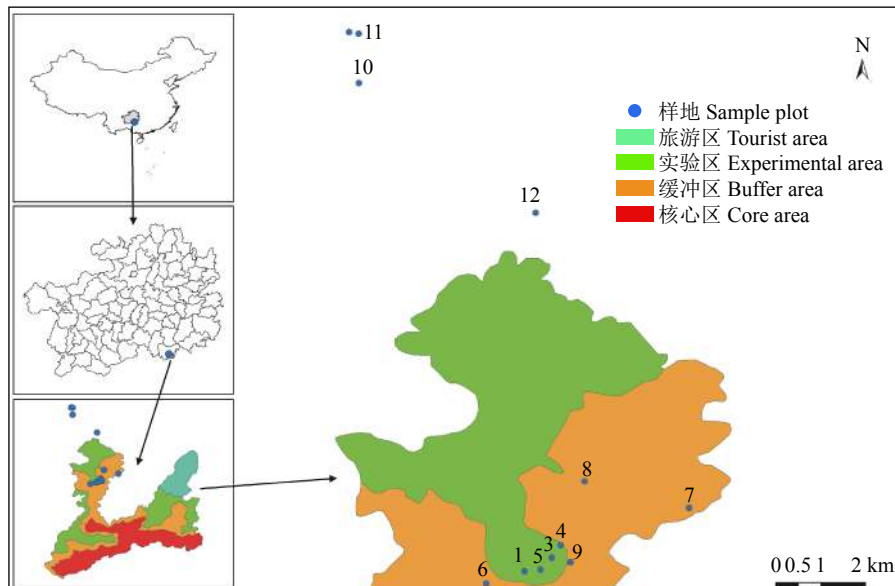


图 1 样地点位置图

Fig. 1 Location of the sample plots

样地调查:用手持 GPS 和罗盘仪分别测量并记录各样地的经纬度、海拔、坡度,用目测法估测其坡度、郁闭度、灌草盖度以及岩石裸露率等生境因子;对样地内各小样方胸径 5 cm 以上的乔木进行每木检尺,并记录树种、树高、胸径、冠幅、郁闭度等因子;同时记录每个小样方内灌木和草本的种类、株数(丛

数)、基径、株高(长度)、盖度等因子;样地基本情况见表 1。

供试土壤与样品采集:在每个固定样地内按石面、石沟、石缝、石坑、土面等不同小生境,随机布设 12 个土壤剖面(基于喀斯特地貌土壤的空间异质性较大),分别按 0~10 cm 和 10~20 cm 土层深度记

表 1 样地基本概况

Tab. 1 Basic situation of sample plots

演替阶段 Successional stage	样地号 Plot No.	海拔 Altitude/m	坡度 Slope degree/(°)	坡位 Slope position	裸岩率 Bare rock ratio/%	优势种 Dominant species	土壤 Soil
HS	2	626	25~30	中坡 Middle slope	65	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	石灰土 Calcareous soil
	10	706	25~30	中坡 Middle slope	55	白茅 <i>Imperata cylindrical</i>	
	11	692	20~25	中坡 Middle slope	75	蕨 <i>Pteridium aquilinum</i> 芒草 <i>Miscanthus</i> sp.	
SS	7	789	25~30	中坡 Middle slope	85	瓜木 <i>Alangium platanifolium</i>	石灰土 Calcareous soil
	8	775	20~25	中坡 Middle slope	85	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	
	12	779	25~30	中坡 Middle slope	80	南天竹 <i>Nandina domestica</i> 香叶树 <i>Lindera communis</i> 青篱柴 <i>Tirpitzia sinensis</i>	
AS	1	770	20~25	下坡 Lower slope	75	卵果海桐 <i>Pittosporum lenticellatum</i>	石灰土 Calcareous soil
	3	800	20~25	中坡 Middle slope	70	圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	
	6	769	20~25	下坡 Lower slope	80	木姜润楠 <i>Machilus litseifolia</i> 光皮楸木 <i>Cornus wilsoniana</i> 香叶树 <i>Lindera communis</i> 牛耳枫 <i>Ficus microcarpa</i>	
CS	4	741	30~35	中坡 Middle slope	75	多脉青岗 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	石灰土 Calcareous soil
	5	744	30~35	下坡 Lower slope	85	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	
	9	779	15~20	下坡 Lower slope	80	粗柄楠 <i>Phoebe crassipedicella</i> 光皮楸木 <i>Cornus wilsoniana</i> 丝栗栲 <i>castanopsis fargesii</i> 天峨槭 <i>Acer wangchii</i>	

注: HS、SS、AS和CS分别为草本阶段、灌木灌丛阶段、乔林阶段和顶极阶段。下同。Notes: HS, SS, AS and CS represent herb stage, shrub stage, arbor stage and climax stage, respectively. The same below.

录其土壤颜色、结构、质地、松紧度、湿润度、根量、石砾含量等因子,然后每层取等量土样,把同一层次的12个土样随机分成4份,充分混合均匀后,采用四分法,装入土壤袋(不少于500g),去除杂质,贴上标签,运回室内自然风干,以供备测;共计取得土壤样品96份。

土壤样品测定:土壤水分-物理性状采用环刀法;土壤pH值、有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)和全钾(TK)的测定分别采用电位法、重铬酸钾氧化-外加热法、凯氏消煮法-扩散法、碱熔-钼锑抗比色法和碱熔-火焰光度法;具体测定方法参考其行业标准《LY/T 1215-1999》《LY/T 1239-1999》《LY/T 1237-1999》《LY/T 1228-1999》《LY/T 1232-1999》和《LY/T 1234-1999》^[19]。

其他:植物、凋落物样品的采集与测定以及群落多样性指数、植物比叶面积和N、P养分重吸收率等研究方法参考文献[20]。

1.3 数据处理

采用Excel 2010、SPSS 22.0对数据进行统计分析和绘图;数据在进行相关分析、one-way ANOVA分析以及T检验时,为满足正态分布要求和ANOVA假设,需先将各类数据进行自然对数转换,即: $\ln(x+1)$ ^[21];在进行多重比较时,首先利用Levene's test对方差进行齐性检验,基于检验结果,齐性(或非齐性)采用LSD法(或Tamhane's T2法)进行多重比较^[21]。

采用CANOCO 4.5软件研究土壤化学计量特征的影响因子;首先利用除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)估计排序轴的梯度长

度(lengths of gradient, LGA),其中:当LGA < 3时,适合线性排序法(线性模型);当LGA > 4时,适合非线性排序法(单峰模型);当LGA在3~4之间时,两者均可^[22];本研究中土壤化学计量特征的最大排序轴梯度长度小于3,故采用线性响应模型中的冗余分析法(redundancy analysis, RDA);另外,由于群落演替、土层深度等影响因子均为形式变量,故草本群落、灌木灌丛群落、乔林群落和顶极群落等演替阶段分别赋值为1、2、3、4,0~10cm和10~20cm土层深度则分别赋值为1、2。

采用蒙特卡罗置换检验(Monte-Carlo permutation test)来检验约束排序模型的显著性并定量评价解释变量(自变量)对响应变量(因变量)的影响程度^[8];对量纲不同的数据排序前应进行标准化处理^[23]。排序图的解读^[24]:两射线间的夹角代表其相关性,锐角为正相关(夹角越小,其相关系数越大),钝角为负相关(夹角越大,其相关系数越大),直角表示其相关系数为0;针对形式变量:延长各射线长度,分别将代表形式变量的“Δ”投影到射线上,投影点如和射线箭头在同一方向,则代表为正相关,如在反方向,则为负相关;投影点距离射线箭头越近,代表对其影响越大;另外,在RDA排序图中,数量型因子箭头的长短可以代表该因子对其影响程度(解释量)的大小。

2 结果与分析

2.1 土壤养分含量与化学计量比的统计特征

研究区土壤养分含量及化学计量比的统计特征

见(表2)。从变异系数来看,除土壤 TK 含量和 C:N 属弱变异性以外($CV \leq 20.0\%$),其余土壤养分含量及化学计量比均属中等变异性($20.0\% < CV < 50.0\%$),整体上表现都较稳定。

表2 土壤养分与化学计量特征的统计分析表

Tab. 2 Statistical analysis of soil nutrients and stoichiometric characteristics

指标 Index	样本数 Sample number	最大值 Max./($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	最小值 Min./($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	平均值 Mean/($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	标准差 SD/($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	偏度系数 Skewness coefficient	峰度系数 Kurtosis coefficient	变异系数 CV/%
SOC	24	82.45	28.61	54.72	14.12	0.35	-0.44	25.80
TN	24	7.83	2.25	4.67	1.41	0.68	-0.22	30.28
TP	24	1.08	0.36	0.73	0.22	-0.27	-0.95	30.12
TK	24	10.82	5.16	8.53	1.47	-0.47	0.17	17.21
C:N	24	15.37	9.76	11.95	1.62	0.40	-0.59	13.59
C:P	24	130.41	40.35	79.16	20.13	0.65	0.86	25.43
C:K	24	10.09	3.89	6.50	1.63	0.44	-0.45	25.12
N:P	24	9.63	3.90	6.64	1.48	0.50	-0.37	22.37
N:K	24	0.857 1	0.339 5	0.550 1	0.142 6	0.47	-0.50	25.92
P:K	24	0.118 8	0.041 5	0.085 2	0.021 6	-0.35	-0.54	25.38

注: $CV \leq 20.0\%$ 属弱变异性, $20.0\% < CV < 50.0\%$ 属中等变异性, $CV \geq 50.0\%$ 属强变异性。Notes: $CV \leq 20.0\%$, weak variability; $20.0\% < CV < 50.0\%$, medium variability; $CV \geq 50.0\%$, strong variability.

2.2 不同演替阶段土壤的养分含量

如图2所示,群落的演替显著地影响着土壤的SOC、TN和TP含量。随植被的正向演替(草本阶段→灌木灌丛阶段→乔林阶段→顶极阶段),各演替阶段不同土层深度的SOC、TN和TP含量均呈上升趋势;从整个剖面来看(0~20 cm),顶极阶段、乔林阶段和灌木灌丛阶段的SOC含量较草本阶段分别提高了49.99%、30.02%和30.40%,TN含量分别提高了69.29%、50.60%和19.06%,TP含量则分别提高了124.50%、107.56%和68.25%,且差异基本上均达到显著水平($P < 0.05$)。不同土层深度的TK含量随演替的进展均呈倒“V”字型,且均以乔林阶段为最高,顶极阶段和灌木灌丛阶段次之,草本阶段为最低,但各演替阶段间的差异均不显著($P > 0.05$)。

从土壤剖面层次来看,各演替阶段不同土层深度的SOC、TN和TP含量均表现为0~10 cm要高于10~20 cm,草本阶段、灌木灌丛阶段、乔林阶段和顶极阶段的SOC含量,10~20 cm土层较0~10 cm分别显著降低了30.39%、21.72%、35.96和33.22% ($P < 0.05$);灌木灌丛阶段和乔林阶段不同土层深度间的TN含量其差异也均达到显著水平($P < 0.05$)。各演替阶段不同土层深度的TK含量则无明显变化,且差异也均不显著($P > 0.05$)。

2.3 不同演替阶段土壤的化学计量特征

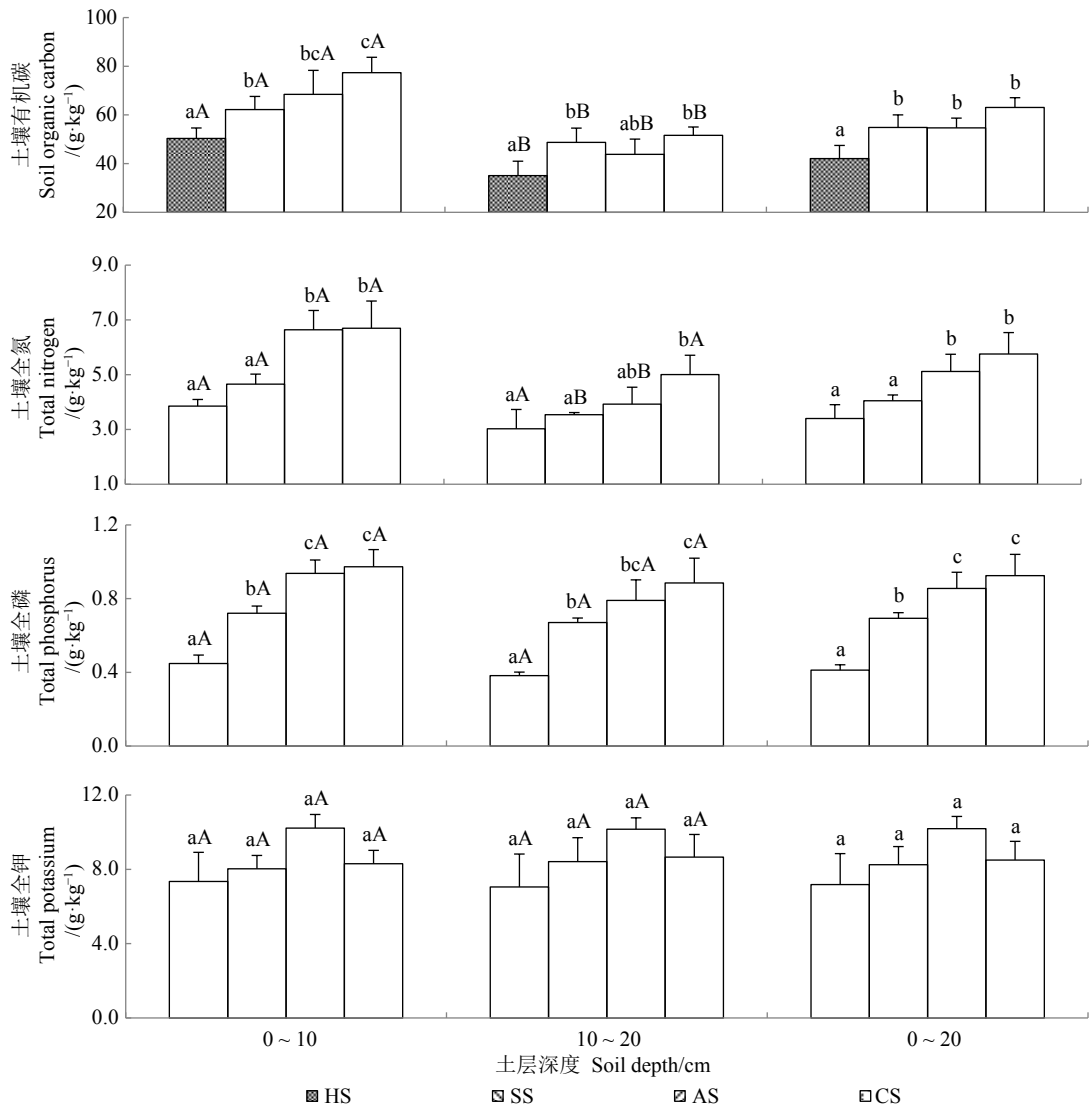
由图3可知,土壤化学计量特征随演替的进展其变化趋势差异较大,其中,各演替阶段不同土层深度的C:N随演替的进展均为先增加后减小;C:P呈

降低趋势;C:K则表现为“N”字型变化,具体为顶极阶段>灌木灌丛阶段>草本阶段>乔林阶段;N:P均以草本阶段为最高,其余演替阶段间无显著差异;N:K和P:K则均呈增加趋势。从整个剖面来看,顶极阶段和乔林阶段的C:N较灌木灌丛阶段分别显著降低了18.82%和21.10% ($P < 0.05$);顶极阶段、乔林阶段和灌木灌丛阶段的C:P和N:P较草本阶段分别降低了33.14%、37.29%、22.99%和24.91%、27.26%、29.58%,且差异均显著($P < 0.05$);顶极阶段的N:K和P:K较草本阶段、灌木灌丛阶段和乔林阶段则分别提高了1.40、1.37、1.34倍和1.80、1.29、1.29倍,且差异也均达到显著水平($P < 0.05$)。

从土壤剖面层次来看,各演替阶段除C:N不同土层深度间无显著差异以外($P > 0.05$),其余化学计量比均表现为0~10 cm土层要高于10~20 cm;T检验结果显示:顶极阶段的C:P和P:K以及灌木灌丛阶段的N:P不同土层深度间差异均显著($P < 0.05$);除草本阶段以外,其余演替阶段的C:K和N:K不同土层深度间也均达到显著差异($P < 0.05$)。

2.4 不同演替阶段土壤养分与化学计量特征的相关性

由表3可知,0~10 cm土层深度土壤养分与化学计量特征间的相关系数基本上均要高于10~20 cm,但显著与否因土层深度的不同而存在一定差异。从整个剖面来看,SOC、TN和TP含量相互间均存在极显著的正相关($P < 0.01$),表现出相对一致的变化规律;另外,SOC、TN含量与P:K之间存在显著的正相关($P < 0.05$),TN含量与C:P之间存在显著



数据为“平均值 ± 标准差”;不同小写字母的表示同一土层深度不同演替阶段间差异显著 ($P < 0.05$);不同大写字母的表示同一演替阶段不同土层深度间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。The values are “mean ± SD”. Different lowercase indicates significant differences between different successional stages of the same soil depth ($P < 0.05$), and different capital letters indicate significant differences between different soil depths of the same successional stage ($P < 0.05$). The same below.

图 2 不同演替阶段土壤有机碳、全氮、全磷和全钾含量

Fig. 2 Contents of soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and total potassium in the soils for different successional stages

的负相关 ($P < 0.05$), 其余养分含量与化学计量特征间的相关性则均不显著 ($P > 0.05$)。

2.5 群落演替、土层深度、群落多样性指数等对土壤化学计量特征的影响

本文采用 RDA 法分析了群落演替、土层深度、群落多样性指数、比叶面积、土壤 pH 值和水分-物理性状、凋落物现存量、植物叶片和凋落物养分含量以及 N、P 养分重吸收率等因子(具体数值参考文献 [20])对土壤化学计量特征的影响程度。由表 4 可知, 在 RDA 排序中, 土壤化学计量特征与影响因子第 1、2 轴的相关系数分别为 0.992 和 0.975, 而第 1 轴与第 2 轴相关系数仅为 0.026, 表明两轴几乎垂直, 其排序结果是可信的; 它在第 1 轴、第 2 轴的解

释程度分别为 47.70% 和 31.70%, 可累计解释其总信息量的 79.50%, 与影响因子关系的累计解释量已达 82.20%。

通过进一步分析土壤化学计量特征与其影响因子的 RDA 排序图(图 4), 结果表明: 土层深度除了与土壤 TK 含量和 C:N 相关性较小以外, 与其余土壤养分含量及化学计量比均为负相关; 群落演替、土壤 pH 值、凋落物 N、K 含量以及物种丰富度 Margalef 指数、生态优势度 Simpson 指数和均匀度 Pielou 指数与土壤养分含量及 N:K、P:K 均为正相关, 与 C:N、C:P 和 N:P 均为负相关; 凋落物现存量、比叶面积、植物叶片的 P 含量和凋落物的 C 含量与土壤养分含量及 N:K、P:K 均为负相关, 与 C:N、

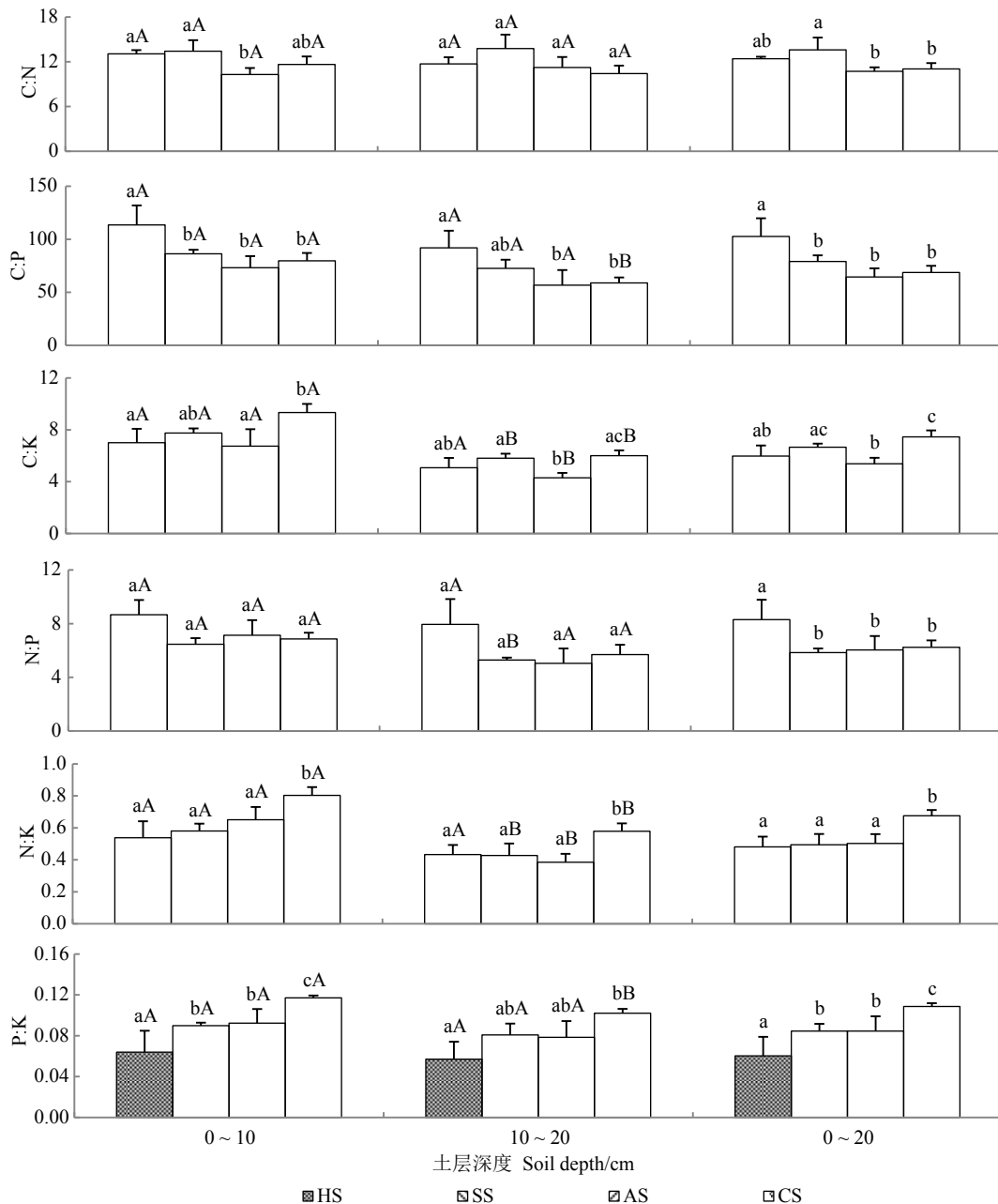


图3 不同演替阶段各土层土壤的 C:N、C:P、C:K、N:P、N:K 和 P:K

Fig. 3 Ratios of C:N, C:P, C:K, N:P, N:K and P:K of the various soil layers at different successional stages

C:P 和 N:P 均为正相关; 土壤体积含水量、毛管孔隙度和非毛管孔隙度与土壤养分含量及 C:K、N:K 和 P:K 均为正相关, 与 C:N 均为负相关; 土壤密度与 C:N、C:P 和 N:P 的相关性不大, 而与土壤养分含量及其化学计量比均为负相关; 植物叶片的 N 含量与 C:P 和 N:P 均为负相关, 而与其土壤养分含量及化学计量比的相关性都不大。

通过蒙特卡罗置换检验(表 5), 结果表明: 土层深度和群落演替对土壤化学计量特征的影响均达到极显著水平($P < 0.01$), 对其解释程度分别为 32.82%、32.19%, 占了总信息量的 65.00% 以上; 凋落物 K 含量对其影响也达到极显著水平($P < 0.01$), 可解释

7.45%; 凋落物 C 含量、比叶面积、土壤非毛管孔隙度对其影响均达到显著水平($P < 0.05$), 可分别解释 5.80%、5.07% 和 3.83%; 植物叶片 N 含量可解释 2.28%, 但对其影响不显著($P > 0.05$); 其余因子对土壤化学计量特征的解释程度均在 2% 以下, 且影响也均不显著($P > 0.05$)。

3 讨 论

3.1 土壤养分含量对群落演替及土层深度的响应

土壤养分含量的变化与分布状况对植物生长、发育及物质循环过程都有很大影响^[11], 而植物则通过凋落物分解、根系分泌物及根际微生物的积累等

表 3 土壤养分与化学计量特征的相关分析

Tab. 3 Correlation analysis between soil nutrients and soil stoichiometric characteristics

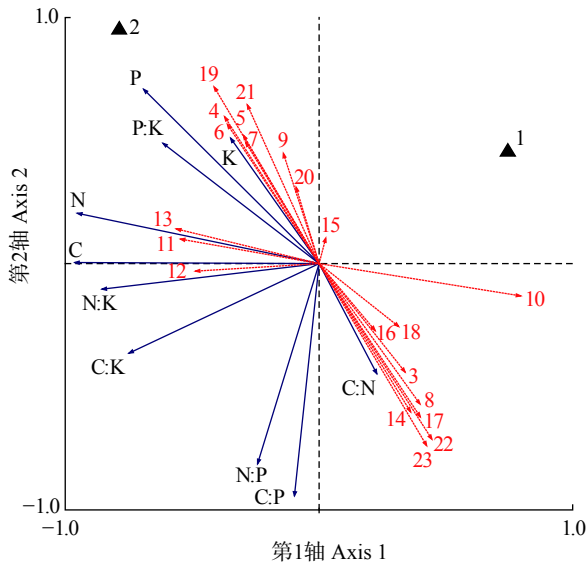
土层深度 Soil depth/cm	指标 Index	对数转换 Log transformation ln(x + 1)									
		SOC	TN	TP	TK	C:N	C:P	C:K	N:P	N:K	P:K
0~10	ln(SOC + 1)	1.000	0.877**	0.854**	0.529	-	-	-	-0.348	0.720**	0.700*
	ln(TN + 1)		1.000	0.916**	0.676*	-	-0.670*	0.265	-	-	0.658*
	ln(TP + 1)			1.000	0.544	-0.610*	-	0.373	-	0.749**	-
	ln(TK + 1)				1.000	-0.593*	-0.380	-	0.014	-	-
10~20	ln(SOC + 1)	1.000	0.795**	0.666*	0.661*	-	-	-	-0.206	0.299	0.360
	ln(TN + 1)		1.000	0.739**	0.597*	-	-0.378	0.195	-	-	0.494
	ln(TP + 1)			1.000	0.585*	-0.324	-	0.064	-	0.303	-
	ln(TK + 1)				1.000	-0.120	-0.293	-	-0.238	-	-
0~20	ln(SOC + 1)	1.000	0.875**	0.839**	0.656*	-	-	-	-0.410	0.495	0.593*
	ln(TN + 1)		1.000	0.867**	0.672*	-	-0.629*	0.177	-	-	0.607*
	ln(TP + 1)			1.000	0.576*	-0.503	-	0.256	-	0.558	-
	ln(TK + 1)				1.000	-0.395	-0.365	-	-0.166	-	-

注: *相关性显著($P < 0.05$), **相关性极显著($P < 0.01$), - 表示存在自相关关系, 不宜进行相关分析。Notes: * and ** indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. - indicates that autocorrelation exists and no analysis is conducted.

表 4 RDA 排序前 2 轴的基本特征

Tab. 4 General characteristics of the first two axis of RDA ordination

参数 Parameter	第1轴 Axis 1	第2轴 Axis 2
特征值 Eigenvalue	0.477	0.317
化学计量特征-影响因子相关系数 Stoichiometry-impact factors correlation	0.992	0.975
化学计量数据累计解释量 Cumulative percentage variance of stoichiometry/%	47.70	79.50
化学计量特征-影响因子关系累计解释量 Cumulative percentage variance of stoichiometry-impact relation/%	49.40	82.20
土层深度 Soil depth	0.723	0.434
群落演替 Community succession	-0.570	0.676
凋落物现存量 Biomass of forest litter	0.337	-0.429
物种丰富度Margalef指数 Species richness Margalef index (R)	-0.369	0.582
生态优势度Simpson指数 Ecological dominance Simpson index (D)	-0.296	0.508
信息多样性Shannon-Wiener指数 Information diversity Shannon-Wiener index (H)	-0.359	0.553
均匀度Pielou指数 Evenness Pielou index (J)	-0.287	0.480
比叶面积 Specific leaf area	0.395	-0.556
土壤pH值 Soil pH value	-0.140	0.437
土壤密度 Soil bulk density	0.788	-0.128
土壤体积含水量 Soil volumetric water content	-0.542	0.098
土壤非毛管孔隙度 Soil non-capillary porosity	-0.483	-0.029
土壤毛管孔隙度 Soil capillary porosity	-0.557	0.138
植物叶片C含量 Plant leaf carbon content	0.358	-0.587
植物叶片N含量 Plant leaf nitrogen content	0.026	0.102
植物叶片P含量 Plant leaf phosphorus content	0.219	-0.265
植物叶片K含量 Plant leaf potassium content	0.396	-0.607
凋落物C含量 Litter carbon content	0.312	-0.249
凋落物N含量 Litter nitrogen content	-0.410	0.700
凋落物P含量 Litter phosphorus content	-0.090	0.303
凋落物K含量 Litter potassium content	-0.280	0.629
N重吸收率 N resorption rate	0.441	-0.696
P重吸收率 P resorption rate	0.421	-0.721



数字 1~23 分别代表土层深度、群落演替、凋落物现存量、物种丰富度 Margalef 指数、生态优势度 Simpson 指数、信息多样性 Shannon-Wiener 指数、均匀度 Pielou 指数、比叶面积、土壤 pH 值、土壤密度、土壤体积含水量、土壤非毛管孔隙度、土壤毛管孔隙度、植物叶片 C、N、P、K 含量、凋落物的 C、N、P、K 含量和 N、P 重吸收率。1-23 are the abbreviation of soil depth, community succession, biomass of forest litter, Margalef index, Simpson index, Shannon-Wiener index, Pielou index, specific leaf area, soil pH value, soil bulk density, soil volumetric water content, soil non-capillary porosity, soil capillary porosity, the content of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium of leaves, the content of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium of litter, nitrogen and phosphorus resorption rate, respectively.

图 4 群落演替、土层深度、群落多样性指数等与土壤化学计量特征的 RDA 排序

Fig. 4 RDA ordination of community succession, soil depth, community diversity indices and soil stoichiometric characteristics

对土壤质地的改善和养分的积累产生巨大的反馈作用^[25]。本研究中(表 2),各演替阶段的 SOC、TN 和 TP 平均含量分别为 (54.72 ± 14.12) g/kg、 (4.67 ± 1.41) g/kg 和 (0.73 ± 0.22) g/kg;其中: SOC 和 TN 的平均含量均要高于全球(分别为 25.71 g/kg^[26]和 2.10 g/kg^[27])及全国的平均水平(分别为 29.51 g/kg^[26]和 2.30 g/kg^[28]), TP 的平均含量较全国陆地的 0.56 g/kg 也要高^[28];对比黄土丘陵区^[9]、荒漠区^[29]以及高寒草甸区^[30]等地的 SOC、TN、TP 含量,也均要低于本研究结果;另外,综合该地区(茂兰喀斯特区)已有研究^[14,31-32],其 SOC、TN、TP 含量也均要高于全球及全国的平均水平。所以,总的来说,该地区土壤有机碳含量相对较高, N、P 养分元素含量丰富,植物生长受 N(或 P)素限制的原因可能是土壤养分的有效性偏低所致。

由图 2 可知,各演替阶段 0~10 cm 土层的 SOC、TN 和 TP 含量均要高于 10~20 cm,而不同土层的 TK 含量则无明显变化($P > 0.05$);这与已有的大多数研究结果都是一致的^[9-10,12];其原因:(1)土壤

的 P、K 含量主要受其母岩的影响,迁移率较低,致使其变异性也较小^[12];至于本文中 TP 含量的变异系数较大(30.12%),可能是除土层深度以外,群落的演替对其影响较大所致;(2)而土壤 C、N 含量除受母岩的影响以外,凋落物归还量、分解速率以及植物的吸收利用等对其也有较大影响^[10],且凋落物的养分归还首先于土壤表层,然后再随水或其他介质向下层迁移扩散^[9];另外,还有 90% 左右的地下生物量也都主要集中于土壤表层^[33];致使其空间变异性较大。也有研究认为,该地区土壤矿质元素变异程度较高的原因(除 TK 含量为弱变异性以外,其余均为中等变异性)可能与其淋溶以及地形、生物和气候等诸多因素的协同作用有关^[34]。

该地区植被在正向演替过程中,各演替阶段土壤的 SOC、TN 和 TP 含量与其恢复过程表现出高度的一致性,均为顶极阶段 > 乔林阶段 > 灌木灌丛阶段 > 草本阶段,且演替前中期(草本阶段、灌木灌丛阶段)与演替中后期(乔林阶段、顶极阶段)的差异基本上均达到显著水平($P < 0.05$)(图 2),究其原因:在演替前期,由于植被稀疏,较低的盖度致使其雨水、地表径流水直接作用于坡面土壤,导致其地表侵蚀加强,造成养分迁移^[32],加速了碳、氮、磷等元素的分解与流失,加之受干扰程度较大,恶劣的生境条件使其土壤环境的空间结构也发生了改变,导致其含量较低;随着演替的进展,群落的物种组成、结构以及层次逐渐趋向复杂化和多样化,生境趋向好转,土壤动物、微生物等活性增强,使其凋落物分解速率加快,加速了凋落物向土壤的养分归还速率,加之林间较大的空气湿度和较高的土壤含水量也有利于土壤腐殖质的积累^[32],致使其养分含量也随之增加。而 TK 含量随演替的进展表现为先增加后减小,此与庞圣江等人的研究结果基本一致^[13]。总的来说,针对喀斯特地区,生境的高度异质性是其关键所在,而该地区土壤养分含量也在群落演替以及小生境多样性的协同作用下受其多重影响^[31]。

3.2 土壤化学计量特征对群落演替及土层深度的响应

土壤 C:N:P 是衡量土壤有机质组成和营养平衡的一个重要指标,也是确定其平衡特征的一个重要参数^[35]。土壤 C:N 可以衡量 C、N 的营养平衡状况,并能影响其循环过程,是土壤质量的敏感性指标^[9,22]。研究区土壤 C:N 的平均值为 11.95 ± 1.62 (表 2),要低于全球的 13.33^[36],介于我国土壤的平均范围内(10~12)^[29]。从土壤剖面层次来看(图 3),各演替阶段不同土层的 C:N 均无明显变化,相较于 SOC、TN 含量较大的空间变异性(25.80% 和 30.28%), C:N 要小的多(13.59%),进一步论证了基于土壤层

表 5 群落演替、土层深度、群落多样性指数等对土壤化学计量特征的解释程度

Tab. 5 Interpretation degree of soil stoichiometric characteristics in community succession, soil depth, community diversity indices

影响因子 Impact factor	重要性排序 Importance sequencing	解释程度 Interpretive degree/%	<i>F</i>	<i>P</i>
土层深度 Soil depth	1	32.82	10.215	0.002
群落演替 Community succession	2	32.20	17.578	0.002
凋落物现存量 Biomass of forest litter	12	1.04	1.633	0.240
物种丰富度 Margalef 指数 Species richness Margalef index (<i>R</i>)	11	1.14	1.492	0.214
生态优势度 Simpson 指数 Ecological dominance Simpson index (<i>D</i>)	9	1.45	2.058	0.128
均匀度 Pielou 指数 Evenness Pielou index (<i>J</i>)	10	1.35	2.239	0.120
比叶面积 Specific leaf area	5	5.07	4.488	0.012
土壤 pH 值 Soil pH value	16	0.73	0.982	0.324
土壤密度 Soil bulk density	17	0.41	0.710	0.550
土壤体积含水量 Soil volumetric water content	15	0.83	1.522	0.224
土壤非毛管孔隙度 Soil non-capillary porosity	6	3.83	4.020	0.014
土壤毛管孔隙度 Soil capillary porosity	13	0.93	1.211	0.324
植物叶片 N 含量 Plant leaf nitrogen content	7	2.28	2.605	0.066
植物叶片 P 含量 Plant leaf phosphorus content	14	0.83	1.031	0.378
凋落物 C 含量 Litter carbon content	4	5.80	4.388	0.010
凋落物 N 含量 Litter nitrogen content	8	1.86	2.234	0.114
凋落物 K 含量 Litter potassium content	3	7.45	4.751	0.006

次上 C:N 的相对稳定性^[5];其原因主要是由于 C、N 作为土壤的结构性成分^[9],同时受凋落物养分归还和分解的影响^[37],其积累和消耗过程存在相对固定的比值^[38],且两者之间存在极显著的相关性,对外界环境变化的响应基本上也是同步的^[35]。但是我们也发现,C:N 随植被的正向演替呈先增加后减小的趋势,其原因主要是其 C 含量随演替进展的增加幅度较 N 含量要小,导致其 C:N 减小,这可能在一定程度上也体现了土壤 N 对演替的敏感程度要高于 C;另外,也有研究表明,土壤 C:N 与有机质的分解成反比^[9-10],演替中后期群落具有较快的矿化作用^[37],使 N 素释放较多,也导致了 C:N 的降低。

土壤 C:P 是 P 素矿化能力的标志^[10],也是衡量微生物矿化土壤有机物质释放 P 或从环境中吸收固持 P 素潜力的一个指标^[9,37]。研究区土壤 C:P 的平均值为 79.16 ± 20.13 (表 2),与全球森林土壤的平均水平大致相当(81.90)^[35],但较全国(61.00)^[28]及全球(72.00)^[35]陆地土壤的平均水平都要高,与黄土丘陵区^[9]、荒漠区^[29]以及高寒草甸区^[30]等地相比,本研究结果亦要高很多。有研究认为,当土壤 C:P < 200 时,土壤微生物的 C 素含量会短暂增加,而微生物 P 素则会发生净矿化作用,从而使土壤中的 P 含量增加^[39];而本文中土壤 C:P 的平均值要小于 200,说明该区域

土壤 P 含量相对充足;但相较于其他地区,该地区较高的 C:P,也表明其 P 的有效性偏低,与已有研究得出的喀斯特地区的全磷不易转化为有效磷的结果一致^[40]。另外在本研究中,土壤 C:P 在剖面层次上表现为 0~10 cm 土层要高于 10~20 cm,在演替进展中则基本上呈降低趋势(图 3);其原因可能与土壤中碳素、磷素来源的差异性有关;在剖面层次上,不同土层 SOC 含量的降低程度(0~10 cm→10~20 cm)较 TP 含量要高的多,致使 0~10 cm 土层的 C:P 要高于 10~20 cm;而在演替系列上,SOC 和 TP 含量随演替的进展虽都呈增加趋势,但 SOC 含量增加幅度较 TP 含量要低,也导致其 C:P 呈降低趋势。

土壤 N:P 可作为衡量 N 饱和的指标,指示植物生长过程中土壤养分元素的供应状况^[37],并被用于确定养分限制的阈值^[9];但也有学者认为,植物除了从土壤中吸收养分外,还能在其叶片衰老和凋落前对养分进行重吸收^[41],因此,土壤 N:P 可能并不能很好地反映植物生长的养分限制状况。本研究中(表 2),土壤 N:P 的平均值为 6.64 ± 1.48 ,与全球森林土壤的(6.60)基本持平^[35],但要高于我国及全球陆地土壤的 5.20^[28]和 5.90^[35],也远高于较长白山^[23]、黄土丘陵区^[9]、荒漠区^[29]和高寒草甸区^[30]等研究结果;该地区土壤较高的 N:P 也再一次表明了其 N 含量的丰富

性。也有研究认为,在陆地生态系统中,生物固N量会随土壤N:P的增加而减小^[40],那么,该地区土壤较高的N:P也预示着其生物固N量较其他地区要低,即能被植物所吸收利用的有效性N素较低,也体现了该地区植物的生长易受N素限制。另外在本文中,由于TP含量在剖面层次上的降低程度较TN含量要低,导致0~10 cm土层的N:P也要高于10~20 cm;而在演替系列上,草本阶段较其他几个演替阶段的都要高,其原因在于:由草本阶段至灌木灌丛阶段,土壤TN含量的增加幅度较TP含量的要小;此后,TN和TP的含量随演替的进展其变化基本同步,致使其N:P变化也较小,从而导致演替前期的N:P最高。

基于土壤TK含量在剖面层次上的相对稳定性,不同土层C:K、N:K和P:K的变化主要受SOC、TN和TP含量的影响;而在演替系列上,由于SOC、TN、TP与TK含量随演替进展其变化趋势的差异,导致其C:K、N:K和P:K的变化趋势与其养分含量也存在一定差异;但总的来看,演替中后期土壤的C:K、N:K和P:K基本上均要高于演替前中期;结合该地区土壤较低的TK含量(平均值为 (8.53 ± 1.47) g/kg),较高寒草甸区^[30]、黄土丘陵区^[9]以及大别山地区^[39]的研究结果都要低,表明其植物的生长亦可能受K素的影响。同时,我们也发现,相较于对土壤碳、氮、磷的研究,对钾的研究甚少,它们之间的耦合关系及其相互作用机制还有待于我们进行大量的研究来发现、论证。

3.3 土壤养分与化学计量特征的关系

由表3可知,该研究区0~20 cm土层深度的SOC、TN和TP含量相互间均存在极显著的正相关($P < 0.01$),与Tian等^[28]对全国土壤样品以及朱秋莲等^[9]、庞圣江等^[13]、李红林等^[22]和秦娟等^[39]的研究结果基本一致;表明了在大尺度上C、N、P之间显著的耦合关系对小尺度上的研究也具有生态指示作用。另外,本文中的SOC、TN、TP与TK含量之间也均存在显著的正相关($P < 0.05$),与秦娟等^[39]的研究结果(为不显著的正相关)存在一定的共同点,但与朱秋莲等^[9]、庞圣江等^[13]的研究结果差异较大。SOC、TN和TP含量随演替进展高度一致的变化趋势可能在一定程度上也改变了TK含量在土壤中的迁移率和空间分布特征,这可能也从另一方面解释了TK含量对群落演替的敏感性要高于土层深度。除去存在自相关的,本研究中土壤的SOC、TN含量与P:K之间均存在显著的正相关($P < 0.05$),而TN含量与C:P之间则存在显著的负相关($P < 0.05$);此结果与朱秋莲等^[9]、杨阳等^[29]、庞圣江等^[13]

以及秦娟等^[39]的研究结果均存在一定差异;当然,土壤养分含量及化学计量特征之间相关性存在的较大差异,在一定程度上也是不同土壤类型间异质性的体现。

4 结 论

研究区土壤有机碳含量相对较高,N、P养分含量丰富,植物生长受N(或P)素限制的原因可能是土壤养分的有效性偏低所致;SOC、TP和TN含量相互间均存在显著或极显著的正相关,表现出相对一致的变化规律;从变异系数来看,除TK含量和C:N属弱变异性以外,其余土壤养分含量及化学计量比均属中等变异性。随演替的进展,不同演替阶段的SOC、TN和TP含量基本上均呈上升趋势,而TK含量则呈倒“V”字型变化,表现为乔林阶段>顶极阶段>灌木灌丛阶段>草本阶段;各演替阶段不同土层深度的SOC、TN和TP含量均为0~10 cm要高于10~20 cm,而TK含量则无明显变化。土壤化学计量特征随演替的进展其变化趋势差异较大;在土壤剖面层次上,各演替阶段除C:N不同土层深度间无显著差异以外,其余也均表现为0~10 cm土层要高于10~20 cm。土壤化学计量特征受地域、地貌、气候、植被类型、物种组成、群落演替、土壤母岩和层次、凋落物分解速率以及人为干扰程度等因子的多重影响,其中:土层深度和群落演替是调控该区域土壤化学计量特征的主要因素,对其解释程度分别占了32.82%和32.19%。

总的来看,减少人为干扰、加之适当的保护,促进群落的正向演替,提高喀斯特森林生态系统的稳定性和抗干扰性,有利于该区域土壤养分的积累。另外,该研究初步揭示了众多影响因子对土壤养分含量和化学计量特征的解释程度,对喀斯特森林的保护具有重要的指导意义。

参 考 文 献

- [1] Elser J J, Dobberfuhl D, MacKay N A, et al. Organism size, life history, and N: P stoichiometry: Towards a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. *Bioscience*, 1996, 46(1): 674-684.
- [2] 曾德惠,陈广生.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [3] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystem[J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-555.
- [4] 章广琦,张萍,陈云明,等.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[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1328–1336.
- Zhang G Q, Zhang P, Chen Y M, et al. Stoichiometric characteristics of *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* plantation ecosystems in the Loess hilly-gully region, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4): 1328–1336.
- [5] Sterner R W, Elser J J, Vitousek T. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 167–196.
- [6] 王树力, 郝玉琢, 周磊, 等. 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[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(10): 24–33.
- Wang S L, Hao Y Z, Zhou L, et al. Seasonal variations of leaf nutrient element concentrations and their stoichiometric characteristics in *Fraxinus mandshurica* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(10): 24–33.
- [7] 屈凡柱, 孟灵, 付战勇, 等. 不同生境条件下滨海芦苇湿地 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1731–1738.
- Qu F Z, Meng L, Fu Z Y, et al. The stoichiometry characterization of carbon, nitrogen and phosphorus in different reed-dominated coastal wetland habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(5): 1731–1738.
- [8] 杨新芳, 鲍雪莲, 胡国庆, 等. 大兴安岭不同火烧年限森林凋落物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2016, 27(5): 1359–1367.
- Yang X F, Bao X L, Hu G Q, et al. C: N: P stoichiometry characteristics of litter and soil of forests in Great Xing'an Mountains with different fire years[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(5): 1359–1367.
- [9] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 等. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2013, 33(15): 4674–4682.
- Zhu Q L, Xing X Y, Zhang H, et al. Soil ecological stoichiometry under different vegetation area on loess hilly gully region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(15): 4674–4682.
- [10] 陶冶, 张元明, 周晓兵. 伊犁野果林浅层土壤养分生态化学计量特征及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2239–2248.
- Tao Y, Zhang Y M, Zhou X B. Ecological stoichiometry of surface soil nutrient and its influencing factors in the wild fruit forest in Yili region, Xinjiang, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(7): 2239–2248.
- [11] 曹祥会, 龙怀玉, 周脚根, 等. 中温-暖温带表土碳氮磷生态化学计量特征的空间变异性: 以河北省为例[J]. 生态学报, 2017, 37(18): 6053–6063.
- Cao X H, Long H Y, Zhou J G, et al. Spatial variation of ecological stoichiometry characteristics of topsoil carbon, nitrogen and phosphorus in Hebei Province, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(18): 6053–6063.
- [12] 吕金林, 闫美杰, 宋变兰, 等. 黄土丘陵区刺槐、辽东栎林地土壤碳、氮、磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2017, 37(10): 3385–3393.
- Lü J L, Yan M J, Song B L, et al. Ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in an oak forest and a blank locust plantation in the Loess hilly region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(10): 3385–3393.
- [13] 庞圣江, 张培, 贾宏炎, 等. 桂西北不同森林类型土壤生态化学计量特征[J]. 中国农学通报, 2015, 31(1): 17–23.
- Pang S J, Zhang P, Jia H Y, et al. Research on soil ecological stoichiometry under different forest types in Northwest Guangxi Chinese[J]. Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(1): 17–23.
- [14] 张伟, 王克林, 刘淑娟, 等. 喀斯特峰丛洼地植被演替过程中土壤养分的积累及影响因素[J]. 应用生态学报, 2013, 24(7): 1801–1808.
- Zhang W, Wang K L, Liu S J, et al. Soil nutrient accumulation and its affecting factors during vegetation succession in karst peak-cluster depressions of South China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(7): 1801–1808.
- [15] 朱双燕, 王克林, 曾福平, 等. 广西喀斯特次生林地地表碳库和养分库特征及季节动态[J]. 水土保持学报, 2009, 23(5): 237–242.
- Zhu S Y, Wang K L, Zeng F P, et al. Carbon and nutrient pools and their seasonal changes of forest floor in secondary forest in karst region of Guangxi[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2009, 23(5): 237–242.
- [16] 喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究[J]. 林业科学, 2002, 38(1): 1–7.
- Yu L F, Zhu S Q, Ye J Z, et al. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2002, 38(1): 1–7.
- [17] 唐成, 杜虎, 宋同清, 等. 喀斯特峰丛坡地不同土地利用方式下土壤 N、P 空间变异特征[J]. 生态学杂志, 2013, 32(7): 1683–1689.
- Tang C, Du H, Song T Q, et al. Spatial heterogeneity of soil nitrogen and phosphorus under different land use patterns in depressions between karst hills[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(7): 1683–1689.
- [18] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(II)[M]. 贵阳: 贵州人民出版社, 1997.
- Zhu S Q. Ecological research of karst forest (II)[M]. Guiyang: Guizhou Renmin Press, 1997.
- [19] 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)[S]. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- State Forestry Administration. Forestry industry standard of the People's Republic of China: analysis method of forest soil (LY/T 1210-1275-1999)[S]. Beijing: China Standard Press, 1999.
- [20] 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: 25–123.
- Wu P. Study on ecological stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in the process of natural restoration in Maolan karst forest[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017: 25–123.
- [21] 张珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6538–6547.
- Zhang K, He M Z, Li X R, et al. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6538–6547.

- [22] 李红林, 贡璐, 朱美玲, 等. 塔里木盆地北缘绿洲土壤化学计量特征[J]. 土壤学报, 2015, 52(6): 1345–1355.
Li H L, Gong L, Zhu M L, et al. Stoichiometric characteristics of soil in an oasis on Northern edge of Tarim Basin, China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2015, 52(6): 1345–1355.
- [23] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2014, 25(3): 632–638.
Hu Y S, Yao X Y, Liu Y H. N and P stoichiometric traits of plant and soil in different forest succession stages in Changbai Mountains[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(3): 632–638.
- [24] Leps J, Smilauer P. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- [25] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios[J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390–2401.
- [26] 王绍强, 周成虎, 李克让, 等. 中国土壤有机碳库及空间分布特征分析[J]. 地理学报, 2000, 55(5): 533–544.
Wang S Q, Zhou C H, Li K R, et al. Analysis on spatial distribution characteristics soil organic carbon reservoir in China[J]. Acta Geographica Sinica, 2000, 55(5): 533–544.
- [27] 青焯, 孙飞达, 李勇, 等. 若尔盖高寒退化湿地土壤碳氮磷比及相关性分析[J]. 草业学报, 2015, 24(3): 38–47.
Qing Y, Sun F D, Li Y, et al. Analysis of soil carbon, nitrogen and phosphorus in degraded alpine wetland, Zoige, southwest China[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(3): 38–47.
- [28] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, et al. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data[J]. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1): 139–151.
- [29] 杨阳, 刘秉儒, 杨新国, 等. 荒漠草原中不同密度人工柠条灌丛土壤化学计量特征[J]. 水土保持通报, 2014, 34(5): 67–73.
Yang Y, Liu B R, Yang X G, et al. Soil stoichiometry characteristics of artificial *Caragana korshinskii* shrubs with different density in desert steppe[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2014, 34(5): 67–73.
- [30] 罗亚勇, 张宇, 张静辉, 等. 不同退化阶段高寒草甸土壤化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2012, 31(2): 254–260.
Luo Y Y, Zhang Y, Zhang J H, et al. Soil stoichiometry characteristics of alpine meadow at its different degradation stages[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(2): 254–260.
- [31] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 等. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1038–1049.
Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, et al. Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(10): 1038–1049.
- [32] 刘方, 刘元生, 卜通达, 等. 贵州喀斯特山区植被演替对土壤有效性氮磷含量及酶活性的影响[J]. 中国岩溶, 2012, 31(1): 31–35.
Liu F, Liu Y S, Bu T D, et al. Impact of vegetation community succession on available N, P and enzyme activity of the soil in karst hill of Guizhou Province[J]. *Carsologica Sinica*, 2012, 31(1): 31–35.
- [33] 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 等. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究[J]. 土壤学报, 2013, 50(4): 818–825.
Zhang X R, Ma L S, Chen Y N, et al. Ecological stoichiometry characteristics of *Robinia pseudoacacia* forest soil in different latitudes of loess plateau[J]. Acta Pedologica Sinica, 2013, 50(4): 818–825.
- [34] 孙娇, 赵发珠, 韩新辉, 等. 不同林龄刺槐林土壤团聚体化学计量特征及其与土壤养分的关系[J]. 生态学报, 2016, 36(21): 6879–6888.
Sun J, Zhao F Z, Han X H, et al. Ecological stoichiometry of soil aggregates and relationship with soil nutrients of different-aged *Robinia pseudoacacia* forests[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(21): 6879–6888.
- [35] Cleveland C C, Liptzin D. C: N: P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass?[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235–252.
- [36] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world[J]. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(2): 151–163.
- [37] 曹娟, 闫文德, 项文化, 等. 湖南会同3个林龄杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征[J]. 林业科学, 2015, 51(7): 1–8.
Cao J, Yan W D, Xiang W H, et al. Stoichiometry characterization of soil C, N and P of Chinese fir plantations at three different ages in Huitong, Hunan Province, China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(7): 1–8.
- [38] Iii F S C, Matson P A, Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]. New York: Springer, 2011: 369–397.
- [39] 秦娟, 孔海燕, 刘华. 马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(2): 68–76.
Qin J, Kong H Y, Liu H. Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests[J]. Journal of Northwest A&F University (National Science Edition), 2016, 44(2): 68–76.
- [40] 杨慧, 涂春艳, 李青芳, 等. 岩溶区次生林地不同地貌部位土壤C、N、P化学计量特征[J]. 南方农业学报, 2015, 46(5): 777–781.
Yang H, Tu C Y, Li Q F, et al. Analysis of C, N and P stoichiometry of secondary forest in different landforms in karst area[J]. Journal of Southern Agriculture, 2015, 46(5): 777–781.
- [41] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants[J]. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2): 205–220.

(责任编辑 范娟
责任编辑 杨晓晖)