

海岛森林不同演替阶段土壤和植物的 碳、氮、磷化学计量特征

张增可, 吴雅华, 黄柳菁, 刘兴诏*

(福建农林大学 园林学院, 福州 350002)

摘 要: 该研究采用空间代替时间的方法, 对福建省东部海域的平潭岛林区不同演替阶段群落(灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林)的土壤和植物的 C、N、P 含量进行测定, 分析不同演替阶段土壤和植物的 C、N、P 及生态化学计量特征的变化规律, 并探讨植物与土壤养分之间的相互关系。结果表明: (1) 由于土壤 C、N、P 的来源不同, 导致土壤有机碳(SOC)和全氮(STN)含量随着演替进行逐渐增加, 土壤全磷(STP)含量呈先下降后上升的趋势; 土壤 C : N 随演替进行呈增加趋势, 土壤 C : P 和 N : P 呈先升高后下降的趋势。 (2) 植物叶片碳(LC)含量随着演替进行呈先升高后下降的趋势, 叶片氮(LN)和磷(LP)含量呈先下降后升高的趋势, 反映了各演替阶段植物采取不同的生态适应性; 植物叶片 C : N 和 C : P 随演替进行呈先升高后下降的趋势, 植物叶片 N : P 呈逐渐增加的趋势。 (3) 相关分析表明, 土壤 SOC 与 STN 呈显著正相关关系, 表明土壤 C、N 元素有较强的耦合关系; 植物 LN 与 LP 呈显著正相关关系, 共同反映植物的光合作用; 植物叶片 LP 与土壤 STP 呈显著正相关关系, 且植物叶片 N : P 在各演替阶段均大于 16, 说明平潭岛植物生长主要受到土壤 P 限制。

关键词: 生态化学计量; 演替阶段; 平潭岛; 生态策略

中图分类号: Q948.118

文献标志码: A

C, N and P Stoichiometry of Soil and Plant in Different Forest Successional Stages in Island

ZHANG Zengke, WU Yahua, HUANG Liujing, LIU Xingzhao*

(College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: This study uses an approach of space sequence instead of temporal sequence, we measured C, N and P contents and C : N, C : P, N : P ratios of the leaves of dominant species and soil in four forests, in Pingtan Island, eastern of Fujian Province, China: shrub-grassland, coniferous forest, coniferous and broad-leaved mixed wood and broad-leaved forest. The aim was to analyse the summary of changes in C, N and P stoichiometry of plant and soil in different forest successions, and explored the relationship between plant and soil of nutrition in Pingtan Island. The results showed that: (1) because the sources of C, N and P in soil was differential, the soil organic carbon (SOC) and total nitrogen content (STN) increased with succession. The soil total phosphorus (STP) content decreased initially, and then increased. Soil C : N ratio gradually increased with succession, Soil C : P and N : P ratios increased initially, and then decreased. (2) With progress in succession, plant leaf carbon (LC) content increased initially, and then decreased;

收稿日期: 2019-02-11; **修改稿收到日期:** 2019-04-27

基金项目: 国家自然科学基金(31800401); 福建省自然科学基金面上项目(2018J01699); 福建省教育厅科技项目(JAT170198)

作者简介: 张增可(1992—), 女, 硕士研究生, 主要从事植被化学计量学及性状研究。E-mail: zhzeke@163.com

* 通信作者: 刘兴诏, 讲师, 硕士导师, 主要从事植被生态和化学计量学研究。E-mail: xzliu@fafu.edu.cn

Leaf nitrogen (LN) content and phosphorus (LP) content decreased initially, and then increased, which reflected that plants adopted different ecological adaptability in each successional stage. Leaf C : N and C : P ratios increased initially, and then decreased; Leaf N : P ratio gradually increased with succession. (3) The correlation analysis showed that was a significant positive correlation between soil SOC and STN, which means a strong coupling relationship between soil C and N. A significant positive correlation was observed between plant LN and LP which together reflected the photosynthesis of plants. LP content was significantly and positively correlated with STP, and the N : P ratio of leaves was greater than 16 in each successional stage. These results indicated that the growth of plants was mainly restricted by soil P in Pingtan Island.

Key words: ecological stoichiometry; successional stages; Pingtan Island; ecological strategy

生态化学计量学是生物地球化学循环和生态学研究的前沿热点之一,为土壤-植物相互作用和 C、N、P 循环的研究提供新思路,是生态系统研究领域的新方向^[1-2]。C、N、P 是影响植物生长和生理过程的主要营养元素,也是土壤生产力的重要限制因子。C 是植物体内干物质的主要构成元素^[3]; N 和 P 分别是蛋白质和遗传物质的重要组成元素。C : N 和 C : P 不仅指示植物对 N 和 P 元素的利用效率,而且反映植物的生长速率^[4]。N : P 的临界比值是判断限制植物生长的指标,揭示植物养分限制状况及适应策略^[5]。土壤作为植物生长所需养分的主要来源,土壤 C、N、P 变化对植物的生长具有重要的调控作用^[6]。因此,研究植物和土壤 C、N、P 生态化学计量特征,有助于揭示植物应对不同土壤条件的生态策略,阐明植物与土壤间相互关系,认识植物养分的限制状况^[5]。

植物和土壤 C、N、P 生态化学计量特征受到诸多因素的影响,因此其不同时间和空间的可比性较差。而森林植被演替是一个群落在时间尺度上的变化,通过比较分析森林演替阶段植物和土壤 C、N、P 生态化学计量特征变化,可以探讨演替过程中植物和土壤的相互作用和影响。土壤 C、N、P 元素为植物群落的演替提供必要的物质基础,而植被的出现和演替又影响土壤 C、N、P 的变化^[6-7]。研究不同演替阶段土壤和植物的 C、N、P 化学计量特征,能够反映生态系统中主要限制性元素及其 N、P 等元素的指示作用^[8]。但是国内近 10 年才开展了森林演替阶段生态化学计量学的研究,高三平等^[9]于 2007 年首次提出了演替阶段叶片化学计量学的研究思路,随后,阎恩荣等^[10]、刘兴诏等^[11]、周正虎和王传宽^[12]、刘万德等^[8]、胡耀升等^[13]学者分别对天童山、鼎湖山、云南普洱、长白山森林群落不同演替阶段生态化学计量学进行研究,发现各演替阶段植物群落受到不同元素限制,随着演替进行土壤养分

不断积累,土壤有机碳(SOC)、全氮(STN)、全磷(STP)含量逐渐增加^[13]。植物 N 和 P 在各演替阶段均有显著差异,而植物 C 均无显著差异^[8],植物叶片氮(LN)和叶片磷(LP)含量逐渐降低,植物各器官 N : P 呈增加趋势^[11],植物叶片 C : N 及 C : P 均在演替 30 年达到最高^[8]。然而,目前这些研究均关注大陆植被演替,而海岛由于特殊的地理位置,有限的面积和显著的地理隔离,生态环境必然和大陆存在差异,且易遭到破坏,难以恢复^[14],亟需引起关注。本文研究海岛植物不同演替阶段 C、N、P 生态化学计量学的变化,旨在利用生态化学计量学更好预测海岛森林群落动态过程,为保护和恢复平潭岛植物提供理论依据。

地处南亚热带的平潭岛具有高温多雨的气候条件,地表冲刷强烈,加速土壤分化和土壤 P 流失,造成该地区土壤 P 含量极其缺乏^[15],导致土壤 N、P 比严重失衡。本文通过对平潭岛不同演替阶段群落(灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林)调查及其土壤和植物 C、N、P 的测定,分析平潭岛各演替阶段群落土壤和植物的 C、N、P 含量及其化学计量特征。试图探讨:(1)平潭岛群落土壤和植物 C、N、P 含量及其化学计量特征随演替的变化规律;(2)土壤和植物化学计量特征之间的关系及海岛植物生长的限制因子。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

平潭岛位于福建省东部海域,为中国第五大岛,福建第一大岛,地处 119°32'~120°10'E, 25°15'~25°45'N。属于亚热带海洋性季风气候,温暖湿润,雨量充沛,年平均降水量为 900~2 100 mm,多集中在 2~6 月;年均温 19~19.9℃;年平均日照数为 1 700~1 980 h;年均风速 9.0 m/s,每年 7 级以上大风 125 d,7~9 月常受台风影响。土壤类型为

红壤、风沙土及盐土壤,水土流失严重,养分含量低。淡水资源短缺,生态环境脆弱易遭到风暴潮影响。岛上植物生境不良,自然植被稀疏,种类少,优势种相对明显,群落结构单一,均呈现明显旱中生特征^[14]。在不同的自然干扰和人为干扰方式和强度下,平潭岛植物群落大多处于不同的演替阶段,植物种类和组成发生相应的变化。

1.2 群落调查

在对平潭岛林区进行大量踏查的基础上。运用空间代替时间的方法,选择4个不同演替阶段的森林植被,分别是灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林。在灌草丛阶段随机选择4个10 m×10 m的灌木样方,针叶林阶段随机选择3个20 m×20 m乔木样方,针阔混交林阶段随机选择4个20 m×20 m的乔木样方,阔叶林阶段随机选择5个20 m×20 m的乔木样方,共16个样方进行植被调查。调查所有胸径不小于1 cm的乔木,记录树高、胸径、冠幅;并在乔木样方沿内对角线设置4个5 m×5 m的灌木样方,调查灌木的种类、株数、株高、基径和盖度;然后在每个灌木样方中心选取一个1 m×1 m的草本样方,调查草本的种类、株高和盖度。同时,用生长锥测量各样方主要树种的年龄,并记录主要植被类型和植株年龄。

1.3 土壤和植物取样

在群落调查过程中按照梅花五点取样法,取5个直径为4 cm,长度为20 cm的土样。群落调查后,计算每个样地乔、灌、草各层的重要值,选取重要

值大于0.1的优势种进行植物样的采集(不同演替阶段的优势种见表1)。在16个样地中,每个优势种选择5株或10株(乔木、灌木为5株,草本为10株)生长成熟、发育良好的个体,并从东南西北4个方向采集,以消除太阳位置对叶片N含量的影响。乔木选取在树冠外层枝条上的叶片,灌木采集植株个体较大且向阳的叶片。乔木和灌木通常先采下枝条,然后选择完整、成熟的叶片,草本则直接剪下叶片(均不带叶柄)。对于每一株植物,采集5~10片完好成熟的叶片,采集时间为2017年7~9月。

1.4 样品处理和测定

土壤样品剔除石粒树根等杂物后,自然风干,研磨过筛,装入袋中备用。植物样装入信封中,放入烘箱烘至恒重,烘干后的样品经过粉碎机磨碎,过筛后装入袋中备用。土壤和植物样品的C、N含量采用元素分析仪测定(Isoprime vario ISOTOPE cube, Germany),P含量通过钼锑抗比色法测定^[15],各指标测量时,均做3次重复。

1.5 数据处理

以物种多度为基础对各演替阶段群落水平植物的C、N、P及化学计量特征进行加权平均^[15]。各演替阶段群落植物和土壤C、N、P及化学计量比采用SPSS 22.0统计软件的单因素(One-way ANOVA)和Duncan法进行检验,显著性水平为0.05。为了进一步验证不同演替阶段植物与土壤C、N、P及化学计量比的相关性,采用SPSS 22.0统计软件的Pearson相关性进行分析。

表1 平潭岛林区不同演替阶段群落优势种组成

Table 1 Dominant species of forests at different successional stages in Pingtan island

演替阶段 Successional stage		优势种 Dominant species
编号 No.	时间(群落) Time (community)	
I	5 年(灌草丛) 5-year-old (Shrub-grassland)	梵天花、胡颓子、九里香、蓬蘽、野牡丹、五节芒、地毯草、铺地黍 <i>Urena procumbens</i> , <i>Elaeagnus pungens</i> , <i>Murrraya exotica</i> , <i>Rubus hirsutus</i> , <i>Melastoma candidum</i> , <i>Miscanthus floridulus</i> , <i>Axonopus compressus</i> , <i>Panicum repens</i>
	15 年(针叶林) 15-year-old (Coniferous forest)	滨桉、豺皮樟、梵天花、野牡丹、梔子、弓果黍、山菅、五节芒、海金沙、雀稗、菝葜 <i>Eurya emarginata</i> , <i>Litsea rotundifolia</i> , <i>Urena procumbens</i> , <i>Melastoma candidum</i> , <i>Gardenia jasminoides</i> , <i>Cyrtococcum patens</i> , <i>Dianella ensifolia</i> , <i>Miscanthus floridulus</i> , <i>Lygodium japonicum</i> , <i>Paspalum thunbergii</i> , <i>Smilax china</i>
III	25 年(针阔混交林) 25-year-old (Mixed wood)	滨桉、豺皮樟、黑松、台湾相思、湿地松、木麻黄、菝葜、车桑子、九节、两面针、野牡丹、硃砂根、胡颓子、芒萁、五节芒、弓果黍、细柱西番莲 <i>Eurya emarginata</i> , <i>Litsea rotundifolia</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Acacia confusa</i> , <i>Pinus elliottii</i> , <i>Casuarina equisetifolia</i> , <i>Smilax china</i> , <i>Dodonaea viscosa</i> , <i>Psychotria rubra</i> , <i>Zanthoxylum nitidum</i> , <i>Melastoma candidum</i> , <i>Ardisia crenata</i> , <i>Elaeagnus pungens</i> , <i>Dicranopteris dichotoma</i> , <i>Miscanthus floridulus</i> , <i>Cyrtococcum patens</i> , <i>Passiflora gracilis</i>
	35 年(阔叶林) 35-year-old (Broadleaf forest)	豺皮樟、麻楝、朴树、滨桉、赤楠、台湾相思、木麻黄、九里香、硃砂根、海金沙、芒萁、禾叶山麦冬、五节芒、弓果黍、菝葜 <i>Litsea rotundifolia</i> , <i>Chukrasia tabularis</i> , <i>Celtis sinensis</i> , <i>Eurya emarginata</i> , <i>Syzygium buxi-folium</i> , <i>Acacia confusa</i> , <i>Casuarina equisetifolia</i> , <i>Murrraya exotica</i> , <i>Ardisia crenata</i> , <i>Lygodium japonicum</i> , <i>Dicranopteris dichotoma</i> , <i>Liriope graminifolia</i> , <i>Miscanthus floridulus</i> , <i>Cyrtococcum patens</i> , <i>Smilax china</i>

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征

随着演替进行,土壤 SOC、STN 含量变化趋势相同,而 STP 变化趋势与两者具有差异(图 1)。四个演替阶段土壤 SOC、STN、STP 含量平均值分别为 11.53 g · kg⁻¹、2.45 g · kg⁻¹、0.22 g · kg⁻¹。随演替进行土壤 SOC 含量逐渐增加,阔叶林 SOC 比灌草丛提高了 2.89 倍,且灌草丛阶段与阔叶林阶段存在显著差异($P<0.05$)。土壤 STN 随着演替进行呈波动增加,灌草丛土壤 STN 最低(1.93 g · kg⁻¹),阔叶林阶段最高(3.00 g · kg⁻¹),阔叶林其含量比灌草丛阶段提高了 0.55 倍,且灌草丛和针阔混交林阶段分别与针叶林和阔叶林阶段呈显著差异($P<0.05$)。土壤 STP 含量在灌草丛阶段最高(0.34 g · kg⁻¹),针叶林阶段最低(0.09 g · kg⁻¹),且灌草丛阶段与针叶林和针阔混交林阶段呈显著差异,针叶林阶段与阔叶林阶段呈显著差异($P<0.05$)。

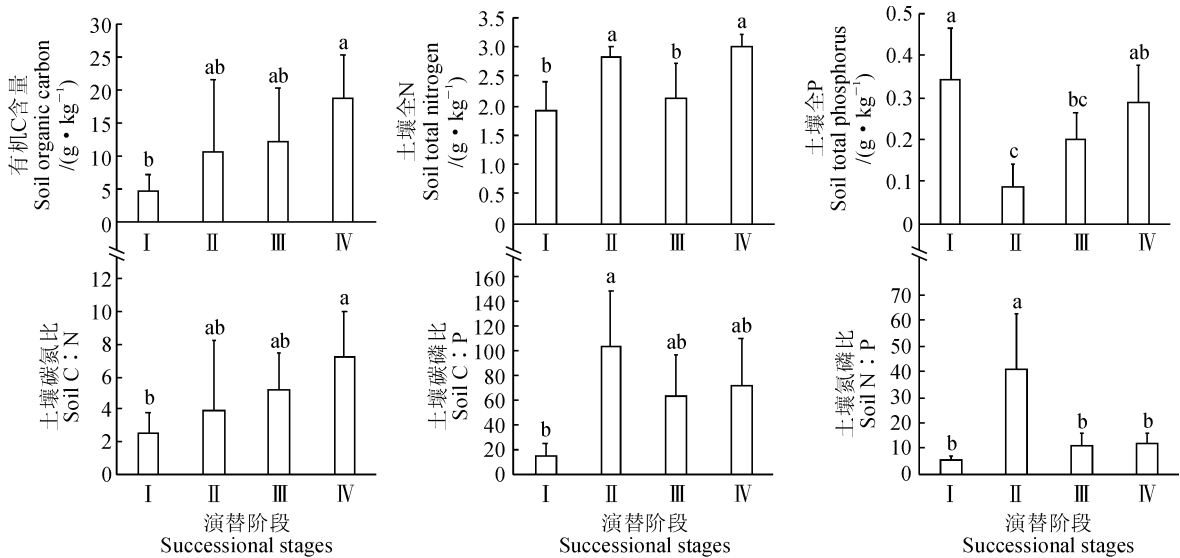
随着演替进行,土壤 C : N、C : P、N : P 变化趋势差异较大。土壤 C : N 随着演替进行逐渐增加,阔叶林比灌草丛阶段土壤 C : N 提高了 1.87 倍,且灌草丛阶段与阔叶林阶段呈显著差异($P<0.05$)。土壤 C : P 和 N : P 随演替的进行呈先升高后降低的趋势,均在针叶林阶段到达最高,分别为 102.93

和 41.19,并且土壤 C : P 在针叶林阶段与灌草丛阶段呈现显著差异($P<0.05$),土壤 N : P 在针叶林与其他三个演替阶段呈现显著差异($P<0.05$)。

2.2 不同演替阶段植物叶片 C、N、P 含量及其化学计量特征

随着演替进行,植物叶片的 LC、LN、LP 变化趋势差异较大(图 2)。四个演替阶段植物 LC、LN、LP 平均含量 467.03 g · kg⁻¹、20.73 g · kg⁻¹、0.67 g · kg⁻¹。随演替进行 LC 含量呈先上升后下降的趋势,灌草丛阶段最低(449.51 g · kg⁻¹),针阔混交林阶段最高(477.44 g · kg⁻¹),但各阶段均无显著差异($P>0.05$)。LN 含量呈先下降后升高的趋势,在针叶林阶段达到最低(16.97 g · kg⁻¹),阔叶林阶段达到最高(26.09 g · kg⁻¹),阔叶林阶段与其他三个阶段均呈现显著差异($P<0.05$);LP 含量随着演替进行呈先降低后增加的趋势,在草本阶段达到最高(0.91 g · kg⁻¹),针叶林阶段达到最低(0.51 g · kg⁻¹),并且针叶林与灌草丛阶段呈显著差异($P<0.05$)。

随着演替进行,植物叶片 C : N、C : P、N : P 前中演替阶段变化趋势相同,后期出现差异。叶片 C : N 和 C : P 随演替进行呈先升高后下降趋势,均在针叶林阶段达到最高,分别为 28.52 和 971.36,且 C : N 在阔叶林阶段分别与针叶林和针阔混交林阶段呈显著差异($P<0.05$);C : P 在灌草丛阶段与针叶林阶



I. 灌草丛; II. 针叶林; III. 针阔混交林; IV. 阔叶林; 不同字母代表不同演替阶段之间差异显著($P<0.05$),下同

图 1 平潭岛林区不同演替阶段土壤养分变化特征

I. Shrub-grassland; II. Coniferous forest; III. Mixed wood; IV. Broadleaf forest; Different normal letters mean significant difference among successional stages ($P<0.05$), The same as below

Fig. 1 Characteristics of soil nutrient changes at different successional stages in Pingtan island

段呈显著差异($P<0.05$);叶片 N:P 随着在演替进行逐渐升高,阔叶林阶段比灌草丛阶段提高了 0.78 倍,且灌草丛阶段与阔叶林阶段呈显著差异($P<0.05$)。

2.3 土壤 C、N、P 及化学计量之间的相关性

土壤相关性分析表明(表 2),土壤 STN 与 SOC 呈显著正相关($P<0.05$);土壤 C:N 与 SOC 呈极显著正相关($P<0.01$);土壤 C:P 与 SOC 和 STN 呈极显著正相关($P<0.01$),与土壤 C:N 呈显著正相关($P<0.05$),与土壤 STP 呈显著负相关($P<0.05$);土壤 N:P 与土壤 STP 呈极显著负相关($P<0.01$)。

2.4 植物叶片与土壤 C、N、P 及化学计量特征的关系

植物自身养分之间的相关性表明(表 3),叶片 LP 与 LN 呈极显著正相关($P<0.01$);叶片 C:N 与 LC 呈显著正相关($P<0.05$),与 LN、LP 呈极显著负相关($P<0.01$);叶片 C:P 与 LC、C:N 呈极

显著正相关($P<0.01$),与 LN、LP 呈极显著负相关($P<0.01$);叶片 N:P 与 LN 和 C:P 呈极显著正相关($P<0.01$),与 LP 和 C:N 呈极显著负相关($P<0.01$)。

植物与土壤之间的相关性表明(表 3),LP 含量和 LC:P 均与土壤 STN、STP、SC:P 和 SN:P 呈显著相关($P<0.05$);LN:P 与土壤 STN 呈极显著正相关($P<0.01$);而 LC 与土壤 STP 呈显著负相关($P<0.05$),与 SC:P 呈显著正相关($P<0.05$)。

3 讨 论

3.1 海岛森林群落不同演替阶段土壤 C、N、P 及化学计量特征的变化

C、N、P 是土壤养分的主要组成元素,显著影响生态系统的生产力^[16]。平潭岛土壤 SOC、STN、STP 平均含量为 $11.53\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $2.45\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.22\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。土壤 SOC 和 STN 含量随着演替进

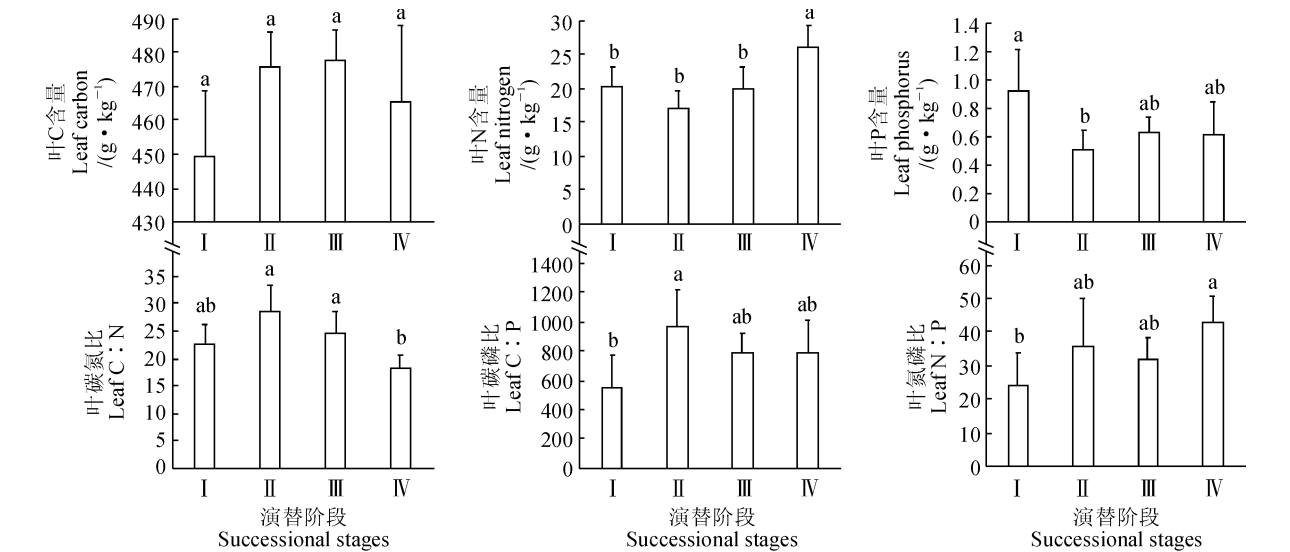


图 2 平潭岛林区不同演替阶段植物叶片养分及化学计量比变化特征
Fig. 2 Characteristics of leaf nutrient and stoichiometric ratio at different successional stages in Pingtan island

表 2 平潭岛林区不同演替阶段土壤 C、N、P 及其化学计量特征的相关性分析
Table 2 Correlations between C, N, P and ecological stoichiometry of soil at different

指标 Index	土壤全氮 STN	土壤全磷 STP	土壤碳氮比 SC:N	土壤碳磷比 SC:P	土壤氮磷比 SN:P
土壤有机质 SOC	0.565 *	0.069	0.965 **	0.729 **	−0.241
土壤全氮 STN	1.000	−0.283	0.364	0.723 **	0.453
土壤全磷 STP		1.000	0.146	−0.560 *	−0.756 **
土壤碳氮比 SC:N			1.000	0.683 *	−0.372
土壤碳磷比 SC:P				1.000	0.327

** $P<0.01$, * $P<0.05$

表 3 平潭岛林区土壤与植物 C、N、P 及其化学计量特征的相关性分析

Table 3 Correlations of C, N, P ecological stoichiometry both of soil and plant at different successional stages in Pingtan island

指标 Index	土壤 Soil						植物叶片 Plant leaf				
	有机碳 SOC	全氮 STN	全磷 STP	碳氮比 SC : N	氮磷比 SC : P	氮磷比 SN : P	氮 LN	磷 LP	碳氮比 LC : N	碳磷比 LC : P	氮磷比 LN : P
叶片碳 LC	0.338	0.315	-0.559*	0.362	0.634*	0.300	0.083	-0.032	0.193*	0.261**	0.117
叶片氮 LN	0.046	0.134	0.388	0.091	-0.319	-0.230	1.000	0.395**	-0.860**	-0.353**	0.338**
叶片磷 LP	-0.309	-0.709**	0.568*	-0.215	-0.617*	-0.593*	0.395**	1.000	-0.370**	-0.794**	-0.540**
叶碳氮比 LC : N	0.124	-0.006	-0.483	0.129	0.519	0.255	-0.860**	-0.370**	1.000	0.445**	-0.292**
叶碳磷比 LC : P	0.176	0.636*	-0.635*	0.053	0.553*	0.694**	-0.353**	-0.794**	0.445**	1.000	0.659**
叶氮磷比 LN : P	0.180	0.652**	-0.298	0.076	0.299	0.471	0.338**	-0.540**	-0.292**	0.659**	1.000

** $P<0.01$, * $P<0.05$

行逐渐增加,阔叶林阶段土壤 SOC 和 STN 含量比灌草丛阶段分别提高了 2.89 倍和 0.55 倍,而土壤 STP 含量降低后逐渐增加。土壤 SOC、STN、STP 含量随演替阶段变化趋势的差异主要是各自的来源不同所导致的。土壤 SOC 和 STN 含量主要来源于地表森林枯枝落叶层的分解补充和积累^[17]。由于不同演替阶段森林植被枯枝落叶的数量和化学组成不同,形成土壤有机质质和量的差异,致使森林群落土壤 SOC 和 STN 矿化的不同。演替初期的灌草丛阶段植物生长未达到成熟,地上部分的生物量较低,产生的凋落物量较少,归还土壤养分的能力较弱;针叶林阶段林冠开阔度较大,光照辐射较强,主要物种为黑松和湿地松,这类植物采取保守的生态策略,养分利用率高,但土壤归还养分少^[10],且林下凋落物多为松针、枯枝、树皮以及果壳,这类凋落物不易腐烂分解,养分释放缓慢。针阔混交林林下植被种类最为丰富,并出现落叶阔叶植物,如:天仙果(*Ficus erecta*)、朴树、菝葜等落叶植物,其凋落物易分解,可提高土壤养分含量^[18]。阔叶林阶段林下土壤湿润,且植被种类丰富,凋落物分解较快。所以随着演替进行,易分解的凋落物的数量明显增多,因此产生归还于土壤的 C 和 N 含量逐渐上升。本研究与邵宜晶等^[19]研究的森林植被演替过程中土壤养分得到改善,土壤 SOC、STN 逐渐积累的结果一致。土壤 STP 含量的来源相对固定,主要来源于岩石的风化,其含量受到成土母质、气候、生物等因素的影响^[11]。本研究发现针叶林阶段 STP 含量最低,后在乔木阶段逐渐增加。演替前期灌草丛阶段,由于地表裸露面积较大,地表径流强烈,容易导致土壤母质中 P 素的释放。而随着演替的进行地表径流减弱,P 素的获取量降低^[10]。演替后期土壤物理性质得到改善,土壤养分含量较高,STP 含量也随之增加。

土壤 C、N、P 化学计量比不仅衡量和预测土壤有机质组成及分解速率,而且反映土壤释放 N、P 矿化元素的能力^[20]。土壤 C : N 是衡量土壤 N 素矿化能力的指标,反映土壤 C 和 N 营养的平衡状况^[21]。本研究发现随着演替的进行,阔叶林土壤 C : N 比灌草丛阶段提高了 1.87 倍。这是因为研究土壤 C : N 的时间动态时,需要考虑初始土壤 SOC 含量,如果初始土壤 SOC 含量低,那么随着演替进行土壤 C : N 逐渐增加^[12],本研究就属于初始 SOC 含量较低的情况。土壤 C : P 是反映土壤微生物释放养分以及从土壤环境中吸收 P 素能力的重要标准^[22]。当 C : P < 200 时,有利于微生物分解有机质释放养分;当 C : P > 300 时,不利于微生物分解有机质^[23]。本研究发现平潭岛土壤 C : P 随演替的进行呈先升高后减小的趋势,在针叶林阶段到达最高 102.93,说明针叶林阶段土壤较为贫瘠。土壤 N : P 反映 N、P 矿化速率及养分库容量,从而确定群落养分限制水平^[24]。随着演替进行土壤 N : P 呈先升高后减小的趋势,N : P 在针叶林阶段与其他三阶段呈现显著差异。造成每个演替阶段结果差异的原因可能与各演替阶段植被的营养利用方式、元素归还及养分积累相关^[2]。针叶林阶段中土壤 C : P 和 N : P 最高,是由于此阶段 P 含量最低。而后随着演替的进行,土壤 P 含量逐渐提高,所以土壤 C : P 和 N : P 也随之降低。

3.2 海岛森林群落不同演替阶段植物 C、N、P 及化学计量特征变化

平潭岛不同演替阶段森林植被叶片 LC、LN、LP 平均含量为 467.03 g · kg⁻¹、20.73 g · kg⁻¹、0.67 g · kg⁻¹。研究发现平潭岛植物 LP 含量相对缺乏。一方面可能因为南亚热带地区土壤风化严重,大量土壤 P 素被铁铝氧化物吸附固定,植物吸

收困难。另一方面该地区高温多雨,导致土壤大量 P 含量淋溶流失,土壤 P 含量严重缺乏,导致 P 成为平潭岛森林群落的限制性营养元素^[25]。就演替而言,植物 LN 和 LP 含量随着演替进行均呈先下降后升高的趋势,这与刘万德等^[8]研究植被演替系列群落化学计量变化一致。这可能因为植物 LP 与土壤 STP 呈显著正相关,加之 P 是平潭岛的限制元素,由于土壤 STP 随演替进行呈下降后升高的趋势,导致植物 LP 与其呈相同的变化。其次,可能因为演替前期的灌草阶段植物寿命短、生长快,采取高 LN 含量、比叶面积,薄叶片快速获取资源的开放策略。演替中期的针叶林阶段转向厚叶片、长寿命、N 含量匮乏、低比叶面积的保守策略^[15]。演替后期的阔叶林植物群落郁闭度较大,在这种光线不足的环境下,植物通过增加比叶面积、叶 LN、LP 含量提高光合作用的措施,来充分捕获和利用光资源。

不同演替阶段植物的 C、N、P 化学计量特征反映植物的生长率,指示植物生长的限制情况^[26]。植物叶片 C : N 和 C : P 的比值是衡量植物吸收营养元素时同化 C 效率的指标,反映植物营养元素利用能力^[27]。本研究中叶片 C : N 和 C : P 的平均值分别为 23.49 和 771.98。随着演替进行,叶 C : N 和 C : P 呈升高后下降趋势,均在针叶林阶段达到最高。主要因为在针叶林阶段植物 N 和 P 含量均最低,从而导致 C : N 和 C : P 在该阶段达到最高值。植物叶片 C : N 和 C : P 比值大小不但与植物体内营养元素含量高低相关,而且与植物的生长速度变化有关。首先,较高的 C : N 和 C : P 表明植物对于 N、P 元素具有较高的利用效率,揭示了针叶林阶段植物以较高的元素利用效率应对贫瘠的养分环境^[28]。其次,较低的 C : N 和 C : P 表明植物体生长率较高,因为植物体快速生长需要大量的核糖体 RNA 合成蛋白质,由于核糖体 RNA 中含有大量的 P 元素,从而使得生长率高的生物具有较低的 C : N 和 C : P^[3],进而证明灌草和阔叶林阶段植物生长速率较快,而针叶林阶段植物生长较慢。

3.3 植物和土壤养分自身之间以及相互之间的关系

植物体 C、N、P 以及比值之间的相关性说明了植物计量比特征,尤其是植物 N 和 P 含量^[29]。本研究发现,植物 LN 与 LP 呈极显著正相关,此结果与胡耀升等^[13]对不同演替阶段植物叶片化学计量比的研究结果一致,植物 N、P 元素之间呈正相关性关系,也是高等植物养分计量比的普遍规律。可能

因为 N 是光合蛋白的重要组成,参与植物的光合作用;P 是三磷酸苷(ATP)的重要组成元素,参与光合产物的运输,所以植物在生长过程中需要消耗大量的 ATP 来合成蛋白质,说明了植物对 N、P 的吸收具有一定的比例协同关系^[30],所以叶片 N 和 P 作为协同元素,共同维持植物的光合作用^[15]。同时平潭岛植物 LN、LP 元素变化的一致性,也是维持种群稳定的保障^[31];并且植物 LN、LP 与之相关的叶片 C : N, C : P, N : P 均呈显著相关性,表明植物 N、P 变化对其计量比均有影响。总之,植物根据自身对营养元素的需求,调节体内 C、N、P 元素含量进而影响计量比,以此维持自身生长发育^[31]。

研究土壤 C、N、P 含量及其计量比的关系,对于认识土壤养分循环和平衡机制具有重要作用^[32]。本文分析土壤 C、N、P 及化学计量比的相关性,发现土壤 SOC 与 STN 呈显著正相关,表明 C、N 两者之间有较强的耦合关系,与欧延升^[33]和赵云飞^[34]对土壤化学计量研究结果一致,可能是因为生态系统中 N 素的流动依靠 C 素的流动,并且土壤 SOC 含量强烈影响土壤 N 元素的矿化作用^[33],所以土壤 SOC 与 STN 呈正相关。土壤的化学计量比反映土壤养分的限制情况,通常,相关性大的元素对化学计量比的影响越大^[35],本文研究发现,土壤 C : N 与土壤 SOC 呈极显著正相关($P < 0.01$),与土壤 STN 无显著相关($P > 0.05$),说明土壤 C : N 主要受土壤 SOC 的影响;这与李梦天^[23]的研究结果一致;土壤 C : P 与 SOC 和 STN 均有较强的相关性(表 1),说明土壤 C : P 均受土壤 SOC 和 STN 的影响;土壤 N : P 与土壤 STP 呈极显著负相关($P < 0.01$),与土壤 STN 无显著相关($P > 0.05$),说明土壤 N : P 主要受土壤 STP 控制。

植物与土壤作为生物地球化学循环的重要环节,植物体中养分含量指示植物对环境的适应策略,土壤养分含量反映植物的营养状况,两者之间必然存在联系^[36]。本研究发现植物 LP 含量和 C : P 均与土壤 STN、STP、C : P 和 N : P 呈显著相关;叶片 LC 与土壤 STP 呈显著负相关,可见平潭岛土壤养分状况对植物的生长具有重要作用。通常情况下, N 和 P 是植物生长过程中的重要限制元素^[37]。本文发现植物 LP 含量与土壤 STP 呈显著正相关,而植物 LN 与土壤 STN 相关性相对较弱。说明平潭岛植物主要受到土壤 P 元素的限制。根据利比希最小限制因子定律,土壤中 P 含量缺乏时,即使土壤 N 充裕,植物的生长也会受到影响^[38]。因为植物

体内的养分含量是通过土壤养分供应和植物养分需求之间的动态交换,以此来达到并维持一个固定元素比值^[39],所以限制植物生长最强烈的养分元素决定全部养分的循环,进而导致植物与土壤的 P 含量呈显著相关。本研究与徐露燕等^[40]的研究结果相符,即当植物生长受到某种元素限制时,该限制元素在植物叶片内的含量与土壤提供此元素的能力呈正相关。其次,N:P 被作为衡量植物生长限制因子的标准,判断土壤对植物生长所需养分的供应情况^[41],目前大量研究采用 Koojimna^[42]提出的生态系统 N:P 的阈值标准,即:当植物叶片 N/P < 14 时,群落水平植物生长受 N 限制;当 N/P > 16 时,

群落水平植物生长则受 P 限制;处于两者之间时,则受 N、P 共同限制或均不受限制^[43]。本研究各演替阶段植物叶片 N:P 值均大于 16(图 2),进而说明平潭岛植物群落生长受 P 元素的限制。总之,平潭岛植物生长发育所需要的 N、P 主要直接来源于土壤,但因为土壤缺乏 P 元素,使其 P 成为植物生长限制的主要影响因子。这也验证了 Chapin & Moilanen^[44]的研究结果,低纬度地区的植物更易受 P 限制,这可能因为相对 N 元素而言,P 元素来源单一,周转率较慢,且获得困难,导致可供植物吸收的有效 P 不足^[6]。

参考文献:

[1] 孙美美,关晋宏,岳军伟,等. 黄土高原西部针叶林植物器官与土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 水土保持学报,2017,31(3): 202-208.
SUN M M, GUAN J H, YUE J W, *et al.* Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry in plant organs and soil of coniferous forests on the western Loess Plateau [J]. *Journal Soil and Water Conservation*, 2017,31(3): 202-208.

[2] 冯德枫,包维楷. 土壤碳氮磷化学计量比时空格局及影响因素研究进展[J]. 应用与环境生物学报,2017,23(2): 400-408.
FENG D F, BAO W K. Review of the temporal and spatial patterns of soil C:N:P stoichiometry and its driving factors [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*,23(2): 400-408.

[3] 余淑凤,胡玉福,舒向阳,等. 川西北高寒沙地不同年限高山柳林下优势植物碳、氮、磷生态化学计量特征[J]. 草业学报,2018,27(4): 123-130.
SHE S F, HU Y F, SHU X Y, *et al.* Variation of C, N and P stoichiometry in dominant understory plants during stand development in *Salix cupularis* plantations in alpine grassland in Northwestern Sichuan, China[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018,27(4): 123-130.

[4] NIKLAS K J, COBB E D. N, P, and C stoichiometry of *Er-anthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth[J]. *American Journal of Botany*, 2005,92(8): 1 256-1 263.

[5] 李 婷,邓 强,袁志友,等. 黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征[J]. 环境科学,2015,36(8): 2 988-2 996.
LI T, DENG Q, YUAN Z Y, *et al.* Latitudinal changes in plant stoichiometric and soil C, N, P stoichiometry in Loess Plateau[J]. *Environmental Science*, 2015,36(8): 2 988-2 996.

[6] 戚德辉,温仲明,杨士梭,等. 黄土丘陵区森林草原带不同退耕年限植物群落和土壤 N、P 化学计量特征[J]. 草地学报,

2016,24(2): 322-329.

QI D H, WEN Z M, YANG S S, *et al.* Concentration of N, P and stoichiometry characteristics of plant communities and soil under different restoration stages at a forest-steppe zone in hilly and gully region of the Loess Plateau, China[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016,24(2): 322-329.

[7] 张佳慧,王兴昌,王传宽. 帽儿山温带森林演替初期土壤碳、氮、磷计量特征的变化[J]. 应用生态学报,2016,27(10): 3 189-3 195.
ZHANG J H, WANG X C, WANG C K. Changes in stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus in the early stage of temperate forest succession in Maoershan, Northeast China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016,27(10): 3 189-3 195.

[8] 刘万德,苏建荣,李帅锋,等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报,2010,30(23): 6 581-6 590.
LIU W D, SU J R, LI S F, *et al.* Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Puer, Yunnan Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010,30(23): 6 581-6 590.

[9] 高三平,李俊祥,徐明策,等. 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[J]. 生态学报,2007,27(3): 947-952.
GAO S P, LI J X, XU M C, *et al.* Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(3): 947-952.

[10] 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[J]. 植物生态学报,2008,32(1): 13-22.
YAN E R, WANG X H, ZHOU W. N:P stoichiometry in secondary successional in evergreen broadleaved forest, tiantong, east china[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008,32

- (1): 13-22.
- [11] 刘兴诏,周国逸,张德强,等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(1): 64-71.
- LIU X Z, ZHOU G Y, ZHANG D Q, *et al.* N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(1): 64-71.
- [12] 周正虎,王传宽. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(12): 1 257-1 266.
- ZHOU Z H, WANG C K. Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(12): 1 257-1 266.
- [13] 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, ME 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.
- [14] 张增可,王 齐,林丽丽,等. 平潭岛野生观赏草资源的评价及开发应用[J]. 草业科学, 2017, **34**(8): 1 576-1 590.
- ZHANG Z K, WANG Q, LIN L L, *et al.* Evaluation and exploitation of resources of wild ornamental grass in Pingtan Island[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(8): 1 576-1 590.
- [15] 张增可,郑心炫,林华贞,等. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报, 2019, 39.
- ZHANG Z K, ZHENG X X, LIN H Z, *et al.* Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39.
- [16] 宋莉群,王义东,李冬初,等. 长期退耕对红壤团聚体碳氮磷生态化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2019.
- SONG L Q, WANG Y D, LI D C, *et al.* Long-term effects of natural restoration on soil aggregates and its associated ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in a red soil [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019.
- [17] 欧阳学军,周国逸,魏识广,等. 南亚热带森林植被恢复演替序列的土壤有机碳氮矿化[J]. 应用生态学报, 2007, **18**(8): 1 688-1 694.
- OUYANG X J, ZHOU G Y, WEI S G, *et al.* Soil organic carbon and nitrogen in realization along a forest successional gradient in Southern China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **18**(8): 1 688-1 694.
- [18] 衣晓丹,王新杰. 杉木人工纯林与混交林下几种土壤养分对比及与生长的关系[J]. 中南林业科技大学学报, 2013, **33**(2): 34-38.
- YI X D, WANG X J. Comparison of several soil nutritions in pure *Cunninghamia lanceolata* plantations and mixed forests, and relationship between nutrition and growth factors[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2013, **33**(2): 34-38.
- [19] 邵宜晶,俞梦笑,江 军,等. 鼎湖山 3 种演替阶段森林土壤 C、N、P 现状及动态[J]. 热带亚热带植物学报, 2017, **25**(6): 523-530.
- SHAO Y J, YU M X, JIANG J, *et al.* Status and dynamic of soil C, N and P of three forest succession gradient in Dinghushan[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2017, **25**(6): 523-530.
- [20] 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**(1-3): 139-151.
- [21] 王 振,王子煜,韩清芳,等. 黄土高原苜蓿草地土壤 碳、氮变化特征研究[J]. 草地学报, 2013, **21**(6): 1 007-0435.
- WANG Z, WANG Z Y, HAN Q F, *et al.* Soil carbon and nitrogen variation characteristics of alfalfa grassland in Loess Plateau Area [J]. *Acta Agrestia sinica*, 2013, **21**(6): 1 007-0435.
- [22] 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): 4 674-4 682.
- ZHU Q L, XING X Y, ZHANG H, *et al.* Soil ecological stoichiometry under different vegetation area on Loess Hilly and Gully Region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(15): 4 674-4 682.
- [23] 李梦天,秦燕燕,曹建军,等. 青藏高原草地管理方式对土壤化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志, 2018, **37**(8): 2 262-2 268.
- LI M T, QIN Y Y, CAO J J, *et al.* Effects of grassland management patterns on soil stoichiometry on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(8): 2 262-2 268.
- [24] 张 剑,宿 力,王利平,等. 植被盖度对土壤碳、氮、磷生态化学计量比的影响研究——以敦煌阳关湿地为例[J]. 生态学报, 2019, **39**(2): 1-9.
- ZHANG J, SU L, WANG L P, *et al.* The effect of vegetation cover on ecological stoichiometric ratios of soil carbon, nitrogen and phosphorus: A case study of the Dunhuang Yangguan wetland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(2): 1-9.
- [25] 曾晓敏,范跃新,林开森,等. 亚热带不同植被类型土壤磷组分特征及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(7): 2 156-2 162.
- ZENG X M, FAN Y X, LIN K M, *et al.* Characteristics of soil phosphorus fractions of different vegetation types in subtropical forests and their driving factors[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2 156-2 162.
- [26] YAN E R, WANG X H, HUANG J J, *et al.* Decline of soil nitrogen mineralization and nitrification during forest conversion of evergreen broad-leaved forest to plantations in the subtropical area of Eastern China [J]. *Biogeochemistry*,

2008, **89**(2): 239-251.

[27] HERBERT D A, WILLIAMS M, RASTETTER E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment[J]. *Biogeochemistry*, 2003, **65**(1): 121-150.

[28] BOWMAN W D, CONANT R T. Shoot growth dynamics and photosynthetic response to increased nitrogen availability in the alpine willow *Salix glauca* [J]. *Oecologia*, 1994, **97** (1): 93-99.

[29] 周晓兵, 陶 冶, 张元明. 塔克拉玛干沙漠南缘荒漠绿洲过渡带不同土地利用影响下优势植物化学计量特征[J]. 草业学报, 2018, **27**(5): 15-26.

ZHOU X B, TAO Y, ZHANG Y M. The C, N and P stoichiometry of dominant species in different land use types in a desert-oasis ecotone of the Southern Taklimakan Desert[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, **27**(5): 15-26.

[30] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 等. 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[J]. 生态环境学报, 2014, **23**(7): 1 121-1 129.

LUO X Q, ZHANG G L, DU X L, *et al.* Characteristics of element contents and ecological stoichiometry in leaves of common Calcicole species in Maolan Karst Forest[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, **23**(7): 1 121-1 129.

[31] 陈红武, 杨晨旭, 汤利杰. 准格尔旗矿区不同植物叶片的生态化学计量学研究[J]. 水土保持研究, 2016, **23**(6): 9-14.

CHEN H W, YANG C X, TANG L J. Ecological stoichiometric characteristics in leaf under different vegetation types of Jungar Banner Opencast Coal Mining Area[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, **23**(6): 9-14.

[32] 曾德慧, 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, (6): 141-153.

ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, (6): 141-153.

[33] 欧延升, 汪 霞, 李 佳, 等. 不同恢复年限人工草地土壤碳氮磷含量及其生态化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25**(1): 38-45.

OU Y S, WANG X, LI J, *et al.* Content and ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in artificial grassland under different restoration years [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, **25**(1): 38-45.

[34] 赵云飞, 洪苗苗, 欧延升, 等. 青藏高原东部山地草地土壤碳、氮、磷元素计量特征[J]. 生态科学, 2018, **37**(5): 25-32.

ZHAO Y F, HONG M M, OU Y S, *et al.* The stoichiometric characteristics of soil C, N, P in mountain steppe of eastern Tibetan Plateau[J]. *Ecological Science*, 2018, **37**(5): 25-32.

[35] 陶 冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片与土壤的化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(3): 659-665.

TAO Y, ZHANG Y M. Leaf and soil stoichiometry of four herbs in the Gurbantunggut Desert, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(3): 659-665.

[36] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 等. 雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应[J]. 生态学报, 2012, **32**(20): 6 361-6 368.

GUO Z W, CHEN S L, YANG Q P, *et al.* Responses of N and P stoichiometry on mulching management in the stand of *Phyllostachys praecox* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32** (20): 6 361-6 368.

[37] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, **408**(6 812): 578-580.

[38] 卜文圣, 臧润国, 丁 易, 等. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化[J]. 生物多样性, 2013, **21**(7): 278-287.

BU W S, ZANG R G, DING Y, *et al.* Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China[J]. *Biodiversity Science*, 2013, **21**(7): 278-287.

[39] 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[J]. 生态学报, 2008, **28**(8): 3 937-3 947.

WANG S Q, YU G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(8): 3 937-3 947.

[40] 徐露燕, 田大伦, 王光军, 等. 湘潭锰矿桉树叶片和土壤 N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, **34**(9): 2 316-2 322.

XU L Y, TIAN D L, WANG G J, *et al.* N and P stoichiometry of *Koeleria paniculata* leaf and soil in Xiangtan Manganese Mine wasteland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(9): 2 316-2 322.

[41] 刘兴华, 公彦庆, 陈为峰, 等. 黄河三角洲自然保护区植被与土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 中国生态农业学报, 2018, **26**: 1 720-1 729.

LIU X H, GONG Y Q, CHEN W F, *et al.* C, N and P stoichiometry of typical plants and soil in the Natural Reserve of Yellow River Delta[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, **26**: 1 720-1 729.

[42] KOOJIMAN S A L M. The stoichiometry of animal energetics[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, **177**(2): 139-149.

[43] KOERSELMAN W. The vegetation N:P Ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**(6): 1 441-1 450.

[44] CHAPIN F S, MOILANEN L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan Birch leaves [J]. *Ecology*, 1991, **72**(2): 709-715.

(编辑: 潘新社)