

蕨类植物碳氮磷化学计量特征及其与土壤养分的关系

陈嘉茜^{1,2}, 张玲玲¹, 李炯¹, 温达志^{1*}, 彭诗涛³

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 江西省吉安市森林资源监测中心, 江西 吉安 343000)

摘要: 为探讨蕨类植物碳氮磷化学计量特征与土壤养分的关系,对福建省亚热带森林林下芒萁和乌毛蕨地上部分和地下部分的碳、氮、磷(C、N、P)含量和0~10 cm和10~20 cm两个土层的养分含量进行了测定。结果表明,无论是芒萁还是乌毛蕨,地上部分的N、P含量均高于地下部分,而C含量则无显著差异,导致地上部分的C:N和C:P均低于地下部分。与乌毛蕨相比,芒萁地上部分的N、P含量更低,地上和地下部分的C含量、C:N和C:P以及N、P含量的变异系数和表型可塑性指数则更高,表明芒萁采取了较高的养分利用效率和“表现最大化”的策略,而乌毛蕨则选择了较低的养分利用效率和“表现维持”的方式。两种蕨类植物地上和地下部分的N含量与土壤N含量(0~20 cm)均无显著相关。芒萁两个部位的P含量则均与土壤P含量(0~10 cm和10~20 cm)呈显著正相关,乌毛蕨P含量总体上与土壤P含量的相关性不显著(除地下部分的P含量与10~20 cm土层的P含量呈弱的正相关外)。这表明芒萁具有作为亚热带森林土壤P库指示植物的潜力。

关键词: 生态化学计量学; 蕨类植物; 植物养分; 土壤养分

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2014.06.004

Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry of Two Fern Species and Their Relationships to Nutrient Availability

CHEN Jia-qian^{1,2}, ZHANG Ling-ling¹, LI Jiong¹, WEN Da-zhi^{1*}, PENG Shi-tao³

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Ji'an Forest Resources Monitoring Centre of Jiangxi Province, Ji'an 343000, China)

Abstract: In order to determine the stoichiometric traits of two fern species and their relationships to soil available nutrient, the above- and belowground parts of *Dicranopteris dichotoma* and *Blechnum orientale* and soils at 0–10 cm and 10–20 cm layers were collected from subtropical forests in Fujian Province, respectively. The carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents in plant and soil were measured. The results showed that N and P contents were significantly higher in aboveground than those in belowground, while C content did not show significant difference, which led to lower C:N and C:P ratios in aboveground. Compared with *B. orientale*, *D. dichotoma* had low N and P contents in aboveground; high C content, C:N and C:P ratios in both above- and belowground; high coefficient of variation and phenotypic plasticity indices of N and P contents. These stoichiometric trends may indicate that *D. dichotoma* had high nutrient use efficiency by maximizing its performance, while *B. orientale* had low nutrient use efficiency by sustaining its performance. N contents in both of the above- and belowground of two fern species were not significantly correlated with available N in soil at

收稿日期: 2014-04-08

接受日期: 2014-05-11

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050200); 国家自然科学基金青年基金项目(31100411)联合资助

作者简介: 陈嘉茜(1988~),女,硕士研究生,研究方向为森林生态学和环境生态学。E-mail: chenjiaqian11@mails.ucas.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dzwen@scbg.ac.cn

depth from 0 to 20 cm. Total P content in soil (both in 0–10 cm and 10–20 cm layers), however, was significantly and positively correlated with the P contents in both parts of *D. dichotoma*, but not with those in *B. orientale* (only P content in belowground had weak positive correlation with total P content in soil of 10–20 cm layer. Therefore, it was suggested that *D. dichotoma* could be a potential indicator of soil P availability in subtropical forests.

Key words: Ecological stoichiometry; Pteridophyte; Plant nutrient; Soil nutrient

碳(C)是构成生物体的基本骨架,氮(N)和磷(P)参与植物的关键生理活动过程,如光合作用(富N酶)和细胞合成(富磷RNA和ATP)^[1],并且是大多数生态系统生产力的主要限制因子^[2]。自1958年Redfield^[3]首次将C、N、P化学计量学引入生态系统研究后,1996年Koerselman等^[4]和2004年Güsewell^[2]成功地将C、N、P化学计量学的适用范围从海洋生态系统拓宽到湿地生态系统和陆地生态系统。生态化学计量学作为一种研究生态系统中多种元素相互关系的方法,至今已从分子水平^[5]、群落水平^[6]、区域尺度^[7]乃至全球格局^[8-9]上得到广泛应用,在诊断生态系统的养分状况、揭示植物叶片C、N、P含量及其比值与纬度、气候、海拔、土壤、植物功能型、人类活动和全球变化等关系方面获得了丰硕的成果。然而,有研究指出大尺度水平的化学计量特征掩盖了物种的特性,如种内不同器官的功能性状^[10],不同生长阶段^[11],种间对营养需求^[12]、获取养分的能力^[4]、环境胁迫下的适应性^[12]等的差异,均会导致植物的养分含量、化学计量特征产生较大的变异性^[2,7]。迄今,基于物种水平的生态化学计量学研究仍相对较少^[11,13-15],研究对象多为藻类和种子植物,蕨类植物的相关研究只见零星报道^[16]。

蕨类植物在植物界具有特殊地位,在森林生态系统林下草本层中扮演重要角色^[17-19]。蕨类植物对外界自然条件的反应具有高度的敏感性和严格的选择性^[20],其对群落的发生和演替、养分的循环和能量的流动具有重要意义^[19]。芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)为里白科(Gleicheniaceae)芒萁属植物,是一种古老的蕨类植物,广泛分布于我国热带、亚热带地区,常见于丘陵、荒坡林缘或马尾松(*Pinus massoniana*)林与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林下层。芒萁耐瘠薄,生长发育旺盛,具有极强的繁殖力和竞争力,常形成单优群落^[21],为红壤酸性土和次生退化森林植被的常见指示植物^[22]。乌毛蕨(*Blechnum orientale*)是另一种常见的林下蕨类植物,但其各种生物学和生态学特性都不如芒萁明

显。与乌毛蕨相比,究竟是什么机制或策略使得芒萁对环境,特别是寡营养的生境具有较大的适应性?本研究试图从生态化学计量学的角度对此进行解释。

为此,本研究选择福建省3种典型的森林生态系统,即天然常绿阔叶林、杉木人工林、马尾松人工林,分析林下的芒萁和乌毛蕨地上和地下部分的C、N、P化学计量特征及其与土壤养分的关系,探讨不同林地蕨类植物C、N、P化学计量特征的种间差异及养分策略,以及蕨类植物N、P含量与土壤养分间的关联性及其对土壤养分的指示意义,为揭示蕨类植物在森林生态系统演替中的作用提供科学依据。

1 研究区概况

本研究在福建省龙岩市的森林调查样地中进行采样。龙岩市地处福建省西南部,位于中亚热带向南亚热带过渡带,区内土壤主要为山地红壤或黄红壤,年均降雨量为1500~1900 mm,年均气温为18.7℃~21.0℃,无霜期为322~352 d,≥10℃的年积温为5500℃~6500℃,属亚热带季风气候^[23]。该市是福建省的三大林区之一,常绿阔叶林是其地带性植被,杉木林和马尾松林是自然分布和栽培最广的人工林植被系统。

2 研究方法

2.1 样品采集

2012年12月,在选取的23个样点(其中阔叶林5个,马尾松林11个,杉木林7个),进行土壤样品和蕨类植物的采集。在每个采样点,选择代表性地段4~5处挖取小剖面,分层(0~10 cm和10~20 cm)采集土壤样品,同层土壤混合。同时,在土壤剖面周边采集蕨类植物共5~6株,全收获法收获后,同种蕨类植物按地上部分和地下部分分开。一些样点内并未同时出现两种蕨类植物。

2.2 样品处理及测定

土壤样品风干后,去除根、石头等杂物,研磨,过100目筛,测定土壤有机碳、全氮和全磷含量。植物样品去除尘土,经65℃烘干后,用粉碎机粉碎,过60目筛,测定植物有机碳、全氮和全磷含量。有机碳含量测定采用 $K_2Cr_2O_7-H_2SO_4$ 油浴外加热法^[24]。样品经浓硫酸和催化剂($K_2SO_4 : CuSO_4 = 10 : 1$)消煮后,用凯氏定氮蒸馏法测定全氮含量(LY/T 1228-99)^[25],用钼锑抗比色法测定全磷含量(LY/T 1232-99)^[26]。

2.3 数据统计分析

为方便表达,土壤和植物的全氮、全磷简称为土壤N、P和植物N、P。C、N、P含量为质量含量,C:N、C:P和N:P为质量比值。

为考察养分含量的变化,引入养分含量的表型可塑性指数(Phenotypic plasticity index, PPI)^[27],计算公式为: $PPI = (P_{max} - P_{min}) / P_{max}$,式中: P_{max} 为最大表型值, P_{min} 为最小表型值。

对C、N、P化学计量学特征进行种间比较时,

考虑到不同采样地的土壤异质性以及林型差异,只对能同时采到两种蕨类植物的样点进行统计,以确保统计上的显著差异来源于物种。在探讨蕨类植物的N、P含量与土壤养分的关系时则采用所有数据。

对数据进行统计分析时,首先对原始数据进行常用对数(\log_{10})转换,以满足数据正态分布的要求。种内不同部位以及种间C、N、P化学计量特征的比较分别采用配对样本 t 检验和独立样本 t 检验,蕨类植物的N、P含量与土壤养分的关系采用线性回归分析。统计分析均采用IBM SPSS Statistics 20.0软件。

3 结果和分析

3.1 种内C、N、P化学计量特征的比较

芒萁地上部分的C、N、P平均含量($mg\ g^{-1}$)分别为505.51、8.09、0.31,地下部分分别为496.14、5.08、0.22;乌毛蕨地上部分的C、N、P平均含量($mg\ g^{-1}$)分别为456.32、11.04、0.43,地下部分为

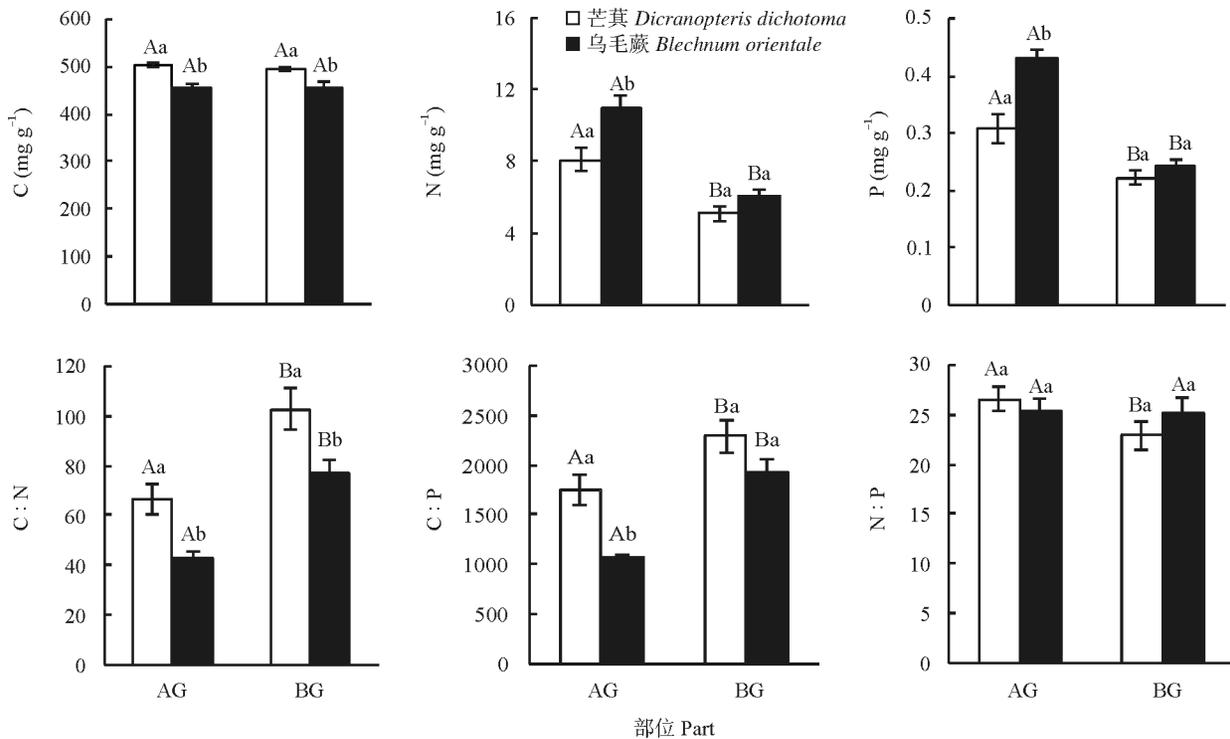


图1 芒萁和乌毛蕨的C、N、P含量和C:N、C:P、N:P。地上和地下部分的样本量分别为n=10和n=8。同一物种柱上不同大写字母和同一植物部位柱上不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。AG:地上部分;BG:地下部分。

Fig. 1 Contents of C, N and P, C:N, C:P and N:P in *Dicranopteris dichotoma* and *Blechnum orientale*. The number of sample of above- and belowground were 10 and 8, respectively. Different capital and small letters above columns of the same species and the same plant part, respectively, indicate significant differences at 0.05 level. AG: Aboveground; BG: Belowground.

454.12、6.03、0.24。两种蕨类植物地上和地下部分的C含量均无显著差异($P>0.05$),地上部分的N、P含量极显著高于地下部分($P<0.01$)(图1)。

芒萁地上部分的C:N、C:P、N:P的范围分别为38~110、1083~2515、21~32,地下部分则分别为68~134、1872~2999、17~28;乌毛蕨地上部分的C:N、C:P、N:P分别为32~65、925~1195、18~31,地下部分分别为61~104、1458~2525、20~32。两种蕨类植物地上部分的C:N、C:P极显著低于地下部分($P<0.01$);芒萁地上部分的N:P显著高于地下部分($P<0.05$),而乌毛蕨的差异不显著($P>0.05$)(图1)。

3.2 种间C、N、P化学计量特征比较

两种蕨类植物除地下部分的C:P、地上和地下部分的N:P的差异不显著($P>0.05$)外,芒萁地上和地下部分的C含量、C:N和C:P均显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)高于乌毛蕨。乌毛蕨地上部分的N、P含量均高于芒萁($P<0.01$),而两种蕨类植物地下部分的N、P含量均无显著差异($P>0.05$)(图1)。

两种蕨类植物除地下部分P含量的表型可塑性指数相近外,芒萁地上和地下部分N、P含量的变异系数和N含量的表型可塑性指数均比乌毛蕨的大(表1)。

表1 两种蕨类植物养分含量的变异系数和表型可塑性指数

Table 1 Coefficient of variation and phenotypic plasticity indices of nutrient contents in *Dicranopteris dichotoma* and *Blechnum orientale*

		芒萁 <i>D. dichotoma</i>		乌毛蕨 <i>B. orientale</i>	
		地上部分 Aboveground	地下部分 Belowground	地上部分 Aboveground	地下部分 Belowground
N	AM (mg g^{-1})	8.09	5.08	11.04	6.03
	SD (mg g^{-1})	2.11	1.27	2.16	1.20
	CV (%)	26.13	25.07	19.60	19.90
	P_{\min} (mg g^{-1})	4.65	3.64	6.57	4.49
	P_{\max} (mg g^{-1})	12.47	7.31	14.20	8.13
	PPI	0.63	0.50	0.54	0.45
P	AM (mg g^{-1})	0.31	0.22	0.43	0.24
	SD (mg g^{-1})	0.08	0.04	0.04	0.04
	CV (%)	27.55	17.47	9.70	15.50
	P_{\min} (mg g^{-1})	0.20	0.16	0.36	0.18
	P_{\max} (mg g^{-1})	0.44	0.26	0.47	0.30
	PPI	0.55	0.37	0.24	0.38

AM: 算术平均值; SD: 标准差; CV: 变异系数; P_{\max} : 最大表型值; P_{\min} : 最小表型值; PPI: 表型可塑性指数。

AM: Arithmetic mean; SD: Standard deviation; CV: Coefficient of variation; P_{\max} : Maximum value; P_{\min} : Minimum value; PPI: Phenotypic plasticity indices.

3.3 蕨类植物的N、P含量与土壤养分的关系

无论是地上还是地下部分,芒萁和乌毛蕨的N含量均与两个土层(0~10 cm, 10~20 cm)的N含量没有显著的相关关系($P>0.05$)(图2)。芒萁两个部位的P含量均显著或极显著地随两个土层的P含量增加而增加($P<0.05$ 或 $P<0.01$),且地上部分比地下部分增加得更快(地上部分与0~10 cm、10~20 cm土层的回归系数分别是0.480和0.433,地下

部分分别是0.328和0.247)(图3)。乌毛蕨除地下部分的P含量与10~20 cm土层的P含量呈弱正相关($R^2=0.205$, $P=0.03$)外,其P含量总体上与土壤P含量的相关性不显著($P>0.05$)。

4 讨论

无论是芒萁还是乌毛蕨,营养元素在地上和地

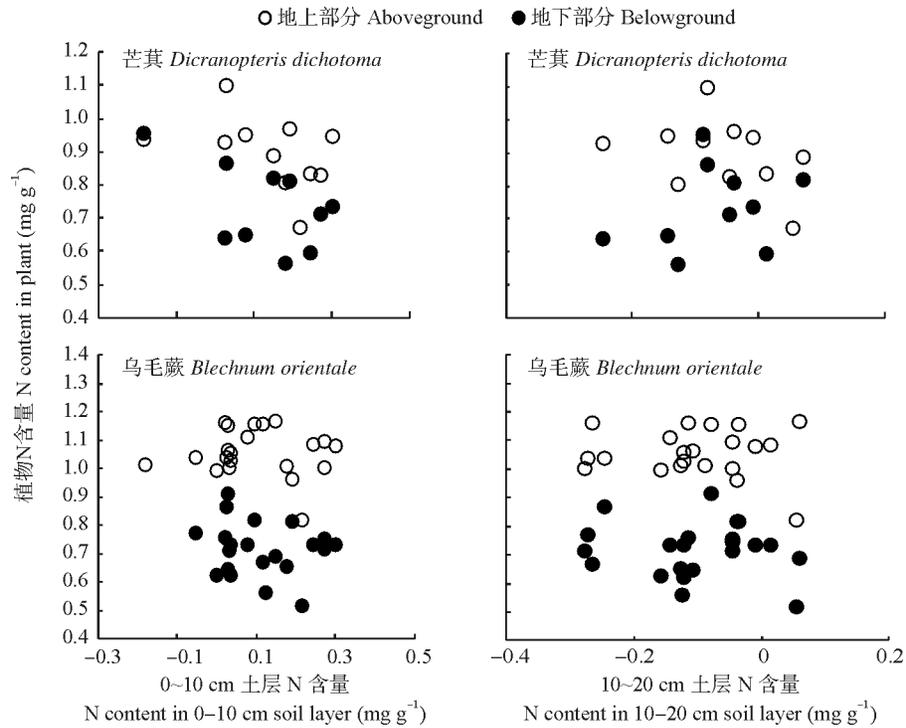


图2 两种蕨类植物 N 含量与土壤 N 含量的关系。数据均经常用对数(\log_{10})转换;当回归方程显著时($P < 0.05$)显示回归线,不显著时($P > 0.05$)则只以散点显示。

Fig. 2 Relationship of available N in soil with N contents in *Dicranopteris dichotoma* and *Blechnum orientale*. Data had been \log_{10} -transformed; regression line was shown when the slope is significant ($P < 0.05$) and not shown when the slope is not significant ($P > 0.05$).

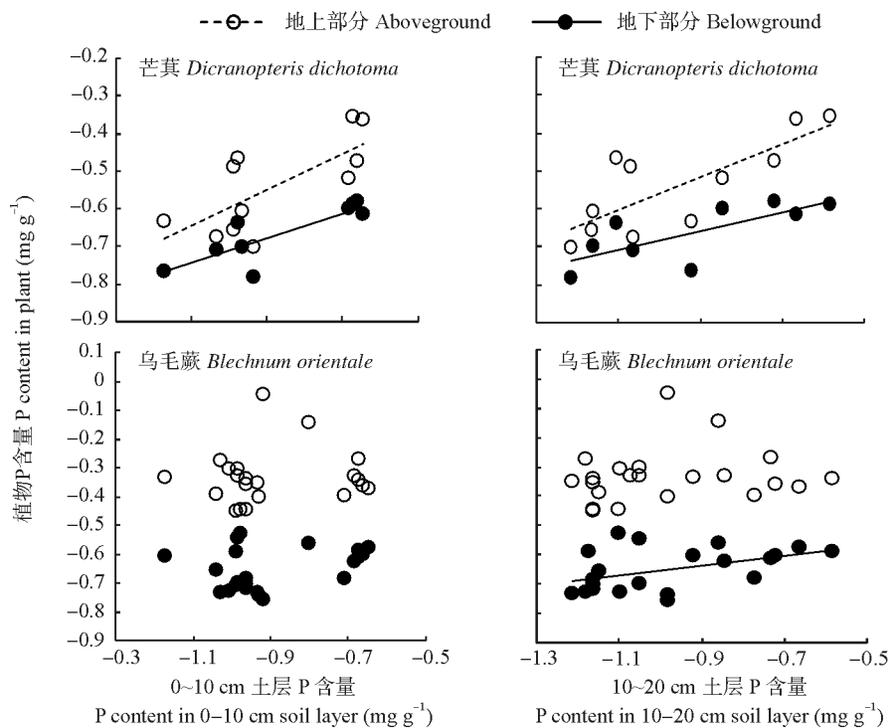


图3 两种蕨类植物 P 含量与土壤 P 含量的关系。数据均经常用对数(\log_{10})转换;当回归方程显著时($P < 0.05$)显示回归线,不显著时($P > 0.05$)则只以散点显示。

Fig. 3 Relationship of available P in soil with P contents in *Dicranopteris dichotoma* and *Blechnum orientale*. Data had been \log_{10} -transformed; regression line was shown when the slope is significant ($P < 0.05$) and not shown when the slope is not significant ($P > 0.05$).

下部分之间的分配都遵循一定的规律,即地上和地下部分 N、P 的差异明显大于 C,地上部分往往具有更高的养分含量,这与不同元素所参与的生理过程^[1,28]以及不同部位所执行的功能相一致,如地上部分具有较高的代谢和光合活性^[29]。

两种蕨类植物地上部分的 N、P 含量分别为 9.57 mg g^{-1} 和 0.37 mg g^{-1} ,低于南昌市 3 种蕨类植物叶片的相应平均含量(20.46 mg g^{-1} 和 2.14 mg g^{-1})^[30]和中国东部南北样带的蕨类植物叶片(11.80 mg g^{-1} 和 1.54 mg g^{-1})^[31],也比中国东部南北样带 654 种植物叶片(19.09 mg g^{-1} 和 1.56 mg g^{-1})^[31]和中国 753 种陆生植物叶片(20.2 mg g^{-1} 和 1.46 mg g^{-1})^[32]低。这表明芒萁和乌毛蕨对 N 和 P 的吸收利用效率较低。

植物的养分含量反映了土壤养分供应和植物养分需求间的动态平衡^[33]。本研究是基于相同生境下芒萁和乌毛蕨的比较,因此在土壤养分供应相同的情况下,植物养分含量较低即表明其对营养的需求较低。有研究认为,相对于落叶树种,常绿树种更低的营养需求是对寡营养生境的一种适应^[34]。而本研究结果表明,芒萁和乌毛蕨在对 N、P 需求方面的差异主要表现在地上部分,芒萁地上部分更低的养分需求可能也是为了更好地适应贫瘠的生境。

叶片 C 与 N (P) 的显著负相关性是高等陆生植物 C、N、P 元素计量的普遍规律之一,体现了绿色植物在固 C 过程中养分(N、P 等)利用效率的权衡策略^[35]。芒萁地上部分的相对高 C 低 N (P),乌毛蕨地上部分的相对低 C 高 N (P),意味着两种蕨类植物分别采取了不同的营养利用策略。植物体的 C : N 和 C : P 在一定程度上可反映单位养分供应量所同化 C(生产力)的能力,即植物的营养利用效率^[34]。芒萁地上部分的 C : N、C : P 均显著高于乌毛蕨的,表明在单位 N、P 养分条件下,芒萁地上部分的建成效率显著高于乌毛蕨。

尽管芒萁和乌毛蕨地上部分的 N、P 含量差异显著,但无论地上还是地下部分,芒萁和乌毛蕨的 N : P 均无显著差异。与 C : N 和 C : P 较大的波动范围相比, N : P 具有相对的稳定性,这证实了植物 N : P 相比于其他元素计量能更好地反映土壤的养分状况。

表型可塑性是指同一基因型对不同环境应答而产生不同表型的特性^[36]。表型可塑性指数越高,说明表型可塑性程度越高,对环境因子变化的生态

适应幅度越宽^[37]。本研究通过在不同地点采样,形成一个天然的土壤养分梯度;研究表明,芒萁的变异系数和表型可塑性指数均高于乌毛蕨,表明芒萁对土壤养分供应水平的适应范围更宽,对寡营养生境有更强的耐受力,这可能是芒萁分布更广、更容易占领养分较为贫瘠土地的原因之一。长期观察表明,芒萁是严重退化生态系统中最早侵入的草本^[38],常在丘陵弃耕地的演替过程中取代杂草形成先锋植物群落^[21];有研究认为早期演替的先锋种往往具有最大的可塑性^[39]。

生态系统内植物和土壤的 P 含量往往具有一定的相关性,植物体内的 P 绝大部分由根系从土壤中吸收^[40]。已有研究表明,芒萁活根状茎绝大部分在 0~4 cm 的土壤深度内(占 92.9%)^[41],主要的须根集中在 0~20 cm 土壤表层^[42],根生物量以 1 cm 附近最大^[41]。本研究结果表明,芒萁两个部位的 P 含量均与 0~10 cm、10~20 cm 两个土层的 P 含量呈显著或极显著的正相关,其中以 0~10 cm 土层 P 含量解释芒萁地下部分 P 含量变异的能力最高($R^2=0.7$, $P<0.01$),这与芒萁根系的分布特征相吻合,体现了极其密切的植物-土壤关系。

与 P 的主要来源是矿物岩石缓慢风化不同^[43],日益严重的氮沉降大大增加了生态系统的氮输入量,甚至超出其能承受的范围,达到了氮饱和^[44]。关于指示养分限制类型的 N : P 阈值, Koerselman 等提出:当植物 N : P > 16 时,植物受 P 限制; N : P < 14 时,受 N 限制^[4]。Güsewell 则把 10 和 20 作为 N : P 阈值的临界点^[2]。尽管存在这些分歧,本研究中芒萁和乌毛蕨地上和地下部位的平均 N : P 均大于 22,反映了所研究林地的土壤 N 供应相对充足。这很可能是本研究中芒萁和乌毛蕨对土壤 N 含量均不响应的原因之一。丁凡等^[14]报道松嫩平原草甸 3 种主要植物的叶片氮含量与土壤全氮含量均无显著的相关性,认为叶片氮含量可能更倾向于是一种物种性状,与土壤养分无关。此外, Vitousek^[45]对比了 N、P 的施肥效应,认为叶片 N 含量被植物体控制在更窄的范围;N 含量的变异性小于 P 含量^[15]。

本研究结果表明,芒萁地上和地下部分的 P 含量均随土壤 P 含量的增加而增加,而乌毛蕨总体上不受土壤 P 含量的影响。这表明与乌毛蕨相比,芒萁能更敏感地反映土壤 P 库的动态,对土壤 P 含量的丰缺有着较好的指示作用。本研究结果还表明,

芒萁地上部分对土壤 P 含量的响应比地下部分更快。一方面,可能是因为地上部分的 N:P 明显高于地下部分而更易受 P 限制;另一方面,由于大多数蕨类植物缺少直立的茎,蕨类植物与其它植物的竞争及其对生境的利用主要通过地上叶片的生长动态来实现^[46],因而当土壤 P 供应水平提高时, P 被优先分配到地上部分。

芒萁和乌毛蕨较高的 N:P 指示其所在的森林生态系统可能受 P 限制的风险较大。同处 P 胁迫的环境下,芒萁对土壤 P 供应作出响应,而乌毛蕨则不敏感。芒萁本身对 P 的需求不大^[47],且表型可塑性更大,允许其有更宽的 P 含量范围(地上部分 P 含量在 0.1~0.3 mg g⁻¹)。而乌毛蕨在不同林地土壤 P 含量梯度上均能保持相对稳定的 P 含量(地上部分 P 含量均在 0.4 mg g⁻¹ 左右),可见乌毛蕨即便在低 P 供应下仍能保持较高的 P 水平,体现了其具有较强的 P 储存能力,或存在奢侈吸收 P 的现象以便在养分不足时仍能维持稳定的生长^[5]。表型可塑性至少可以通过两种方式影响适合度,从而赋予生物对生境变化适应上的灵活性:一种是“表现最大化”,即资源充足情况下尽可能增加总体适合度;另一种方式是“表现维持”,即在资源受限、存在胁迫的条件下仍然维持必要的生理功能,确保一定的适合度^[36]。由此可见,在应对环境胁迫时,芒萁选择了“表现最大化”的策略,而乌毛蕨则选择了“表现维持”的方式。

综上所述,与乌毛蕨相比,芒萁更低的 N、P 含量,地上部分更高的营养利用效率,更大的表型可塑性以及对土壤 P 含量的较高敏感性,很可能是芒萁对环境,特别是寡营养的生境具有较大适应性的原因。

参考文献

- [1] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101(30): 10849–10850.
- [2] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. New Phytol, 2004, 164(2): 243–266.
- [3] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment [J]. Amer Sci, 1958, 46(3): 205–221.
- [4] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. J Appl Ecol, 1996, 33(6): 1441–1450.
- [5] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: An evaluation of the growth-rate hypothesis [J]. Ecol Lett, 2009, 12(8): 765–771.
- [6] Yang K, Huang J H, Dong D, et al. Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(1): 17–22.
杨阔, 黄建辉, 董丹, 等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17–22.
- [7] Ren S J, Yu G R, Jiang C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of east China [J]. Chin J Appl Ecol, 2012, 23(3): 581–586.
任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 种优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征 [J]. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581–586.
- [8] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. Ecol Lett, 2007, 10(12): 1135–1142.
- [9] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives [J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 2012, 14(1): 33–47.
- [10] Zhou P, Geng Y, Ma W H, et al. Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(1): 7–16.
周鹏, 耿燕, 马文红, 等. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 7–16.
- [11] Wu T G, Wu M, Liu L, et al. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(1): 23–28.
吴统贵, 吴明, 刘丽, 等. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23–28.
- [12] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N:P values: Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands [J]. Plant Soil, 2004, 259(1): 59–69.
- [13] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol [J]. Acta Bot Sin, 2004, 46(3): 259–270.
- [14] Ding F, Lian P Y, Zeng D H. Characteristics of plant leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in relation to soil nitrogen and phosphorus concentrations in Songnen Plain meadow [J]. Chin J Ecol, 2011, 30(1): 77–81.
丁凡, 廉培勇, 曾德慧. 松嫩平原草甸三种植物叶片 N、P 化学计量特征及其与土壤 N、P 浓度的关系 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(1): 77–81.

- [15] Li L P, Zerbe S, Han W X, et al. Nitrogen and phosphorus stoichiometry of common reed (*Phragmites australis*) and its relationship to nutrient availability in northern China [J]. *Aquat Bot*, 2014, 112(1): 84–90.
- [16] Amatangelo K L, Vitousek P M. Stoichiometry of ferns in Hawaii: implications for nutrient cycling [J]. *Oecologia*, 2008, 157(4): 619–627.
- [17] Schneider H, Schuettelpelz E, Pryer K M, et al. Ferns diversified in the shadow of Angiosperms [J]. *Nature*, 2004, 428(6982): 553–557.
- [18] Zang D K. A preliminary study on the ferns flora in China [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 1998, 18(3): 459–465.
臧得奎. 中国蕨类植物区系的初步研究 [J]. *西北植物学报*, 1998, 18(3): 459–465.
- [19] Yan Y H, Yi Q F, Huang Z L, et al. The ecological response of fern diversity to vegetation succession in Gudoushan Nature Reserve, Guangdong [J]. *Biodiv Sci*, 2004, 12(3): 339–347.
严岳鸿, 易绮斐, 黄忠良, 等. 广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性对植被不同演替阶段的生态响应 [J]. *生物多样性*, 2004, 12(3): 339–347.
- [20] Yi G Z. Indicating functions of ferns [J]. *Bull Biol*, 1986(2): 10.
易刚中. 蕨类植物的指示作用 [J]. *生物学通报*, 1986(2): 10.
- [21] Zhang M R, He M, Wen G S, et al. The characteristics of *Dicranopteris dichotoma* population and its effects on the forest regeneration [J]. *J Inner Mongolia Agri Univ (Nat Sci)*, 2010, 31(4): 303–308.
张明如, 何明, 温国胜, 等. 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述 [J]. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2010, 31(4): 303–308.
- [22] Qian C S, Chen H W. *Flora Republicae Popularis Sinicae*, Tomus 2 [M]. Beijing: Science Press, 1959: 116–121.
钱崇澍, 陈焕镛. *中国植物志*, 第2卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1959: 116–121.
- [23] Kong X H, Huang S H, Chen X H, et al. Characteristics analysis of the evergreen broad-leaved forest in Minxi, Fujian Province [J]. *J Fujian Coll For*, 2009, 29(4): 351–356.
孔祥海, 黄素华, 陈小红, 等. 闽西常绿阔叶林群落特征分析 [J]. *福建林学院学报*, 2009, 29(4): 351–356.
- [24] Liu G S, Jiang N H, Zhang L D, et al. *Soil Physical and Chemical Analysis & Description of Soil Profiles* [M]. Beijing: Standard Press of China, 1996: 166–167.
刘光崧, 蒋能慧, 张连弟, 等. *土壤理化分析与剖面描述* [M]. 北京: 中国标准出版社, 1996: 166–167.
- [25] State Forestry Administration, P. R. China. LY/T 1228–1999 Determination of Total Nitrogen in Forest Soil [S]. Beijing: Standard Press of China, 1999: 74–77.
国家林业局. LY/T 1228–1999 森林土壤全氮的测定 [S]. 北京: 中国标准出版社, 1999: 74–77.
- [26] State Forestry Administration, P. R. China. LY/T 1232–1999 Determination of Total Phosphorus in Forest Soil [S]. Beijing: Standard Press of China, 1999: 87–90.
国家林业局. LY/T 1232–1999 森林土壤全磷的测定 [S]. 北京: 中国标准出版社, 1999: 87–90.
- [27] Valladares F, Wright S J, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest [J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925–1936.
- [28] Niklas K J, Cobb E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth [J]. *Amer J Bot*, 2005, 92(8): 1256–1263.
- [29] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants [J]. *Amer Nat*, 2006, 168(4): 103–122.
- [30] Gan L, Chen F S, Hu X F, et al. Leaf N and P concentrations and their stoichiometric ratios of different functional groups of plants in Nanchang City [J]. *Chin J Ecol*, 2008, 27(3): 344–348.
甘露, 陈伏生, 胡小飞, 等. 南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比 [J]. *生态学杂志*, 2008, 27(3): 344–348.
- [31] Ren S J, Yu G R, Tao B, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC [J]. *Environ Sci*, 2007, 28(12): 2665–2673.
任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究 [J]. *环境科学*, 2007, 28(12): 2665–2673.
- [32] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytol*, 2005, 168(2): 377–385.
- [33] Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, 28(8): 3937–3947.
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): 3937–3947.
- [34] Huang J J, Wang X H. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species [J]. *J E China Norm Univ (Nat Sci)*, 2003(1): 92–97.
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 [J]. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2003(1): 92–97.
- [35] Han W X, Wu Y, Tang L Y, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery [J]. *Acta Sci Nat Univ Pekin*, 2009, 45(5): 855–860.
韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 等. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征 [J]. *北京大学学报: 自然科学版*, 2009, 45(5): 855–860.
- [36] Sun L Z, Liu T. Summary of research on plant phenotypic plasticity [J]. *Biol Teach*, 2009, 34(3): 2–4.
孙利忠, 刘彤. 植物表型可塑性概述 [J]. *生物学教学*, 2009, 34(3): 2–4.

- [37] Zhang J X, Fang Y Q, Ding Y F, et al. Chlorophyll contents, photosynthetic parameters, and shade tolerance of ferns [J]. *J Zhejiang Univ (Agri Life Sci)*, 2011, 37(4): 413–420.
张建新, 方依秋, 丁彦芬, 等. 蕨类植物的叶绿素、光合参数与耐荫性 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2011, 37(4): 413–420.
- [38] Li X F, Chen Z B, Chen Z Q, et al. Responses of *Dicranopteris dichotoma* growth to environmental factors in eroded red-soil region of southern China [J]. *Bull Soil Water Cons*, 2013, 33(3): 33–37.
李小飞, 陈志彪, 陈志强, 等. 南方红壤侵蚀区芒萁生长特征及其对环境因子的响应 [J]. *水土保持通报*, 2013, 33(3): 33–37.
- [39] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature [J]. *Funct Ecol*, 2006, 20(2): 207–216.
- [40] Geng Y, Wu Y, He J S. Relationship between leaf phosphorus concentration and soil phosphorus availability across Inner Mongolia grassland [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(1): 1–8.
耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 1–8.
- [41] Liu Y C, Liu Q J, Wang H Q, et al. Characteristics of biomass allocation of *Dicranopteris dichotoma* [J]. *Chin J Ecol*, 2008, 27(5): 705–711.
刘迎春, 刘琪璟, 汪宏清, 等. 芒萁生物量分布特征 [J]. *生态学杂志*, 2008, 27(5): 705–711.
- [42] Deng H, Zhang Z P, Zhao Y J, et al. Analysis on growing changes of *Dicranopteris linearis* after planting *N. reynaudiana* [J]. *Fujian Soil Water Cons*, 2004, 16(1): 55–57.
邓恢, 张梓萍, 赵永建, 等. 种植类芦后林地芒萁生长变化的分析 [J]. *福建水土保持*, 2004, 16(1): 55–57.
- [43] Zhao Q, Zeng D H. Phosphorus cycling in terrestrial ecosystems and its controlling factors [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(1): 153–163.
赵琼, 曾德慧. 陆地生态系统磷素循环及其影响因素 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 153–163.
- [44] Gress S E, Nichols T D, Northcraft C C, et al. Nutrient limitation in soils exhibiting differing nitrogen availabilities: What lies beyond nitrogen saturation? [J] *Ecology*, 2007, 88(1): 119–130.
- [45] Vitousek P M. Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* [J]. *Ecosystems*, 1998, 1(4): 401–407.
- [46] Chen B, Jin S Y, Huang R J, et al. Energy analysis of several ferns in the Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang Univ (Sci)*, 2010, 37(2): 214–220.
陈波, 金盛杨, 黄瑞建, 等. 浙江天童国家森林公园内几种蕨类植物的能量特征分析 [J]. *浙江大学学报: 理学版*, 2010, 37(2): 214–220.
- [47] Chen J, Zhong Z C. Characteristic of nutrient elements cycling in fern community [J]. *Acta Ecol Sin*, 1991, 11(4): 299–306.
陈建, 钟章成. 芒萁群落中营养元素的循环特点 [J]. *生态学报*, 1991, 11(4): 299–306.