



天坑森林植物叶-凋落物-土壤C、N、P生态化学计量特征

黄贵, 余林兰, 刘昕宇, 陈铭, 薛跃规

引用本文:

黄贵, 余林兰, 刘昕宇, 陈铭, 薛跃规. 天坑森林植物叶-凋落物-土壤C、N、P生态化学计量特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(3): 367-377.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4766>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同林龄尾巨桉人工林凋落物和土壤C、N、P化学计量特征

Ecological Stoichiometric Characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Litter and Soil of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* Plantation at Different Forest Ages

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 127-135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3665>

海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131-135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

鼎湖山3种演替阶段森林土壤C、N、P现状及动态

Status and Dynamic of Soil C, N and P of Three Forest Succession Gradient in Dinghushan

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 523-530 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3748>

沿海拔梯度武夷山3种典型森林凋落物及养分归还动态

Dynamics of Litterfall and Nutrient Return in Three Typical Forests of Wuyi Mountain along Altitudinal Gradient

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 394-402 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4146>

南亚热带磷限制水库中浮游植物群落对氮磷比变化的响应

Responses of Phytoplankton Communities to N/P Ratio Changes in Phosphorus-limited Subtropical Reservoir in Southern China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 20-30 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4250>

向下翻页, 浏览PDF全文

天坑森林植物叶-凋落物-土壤 C、N、P 生态化学计量特征

黄贵, 余林兰, 刘昕宇, 陈铭, 薛跃规*

(广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541006)

摘要: 为探究广西乐业大石围天坑森林群落的 C、N、P 养分循环特征, 比较了天坑内外森林群落的植物叶片-凋落物-土壤 C、N、P 含量及其化学计量比, 采用相关性分析和冗余分析等统计方法研究其内在联系和相互影响。结果表明, 与天坑外部森林相比, 天坑内部森林植物叶片和凋落物呈现出 C 低 N、P 高, 土壤为 C、N 低 P 高的格局。植物叶片 C:N、C:P 与凋落物 C、N:P 显著正相关, 植物叶片 C 与土壤 P 显著负相关; 天坑外部森林的植物叶片 N、N:P 与土壤 N:P 显著负相关, 植物叶片 C:N 与土壤 C、C:N 显著正相关, 说明天坑森林内部凋落物的 C、P 养分可能主要来源于植物叶片, 而天坑外部森林的植物叶片 C、N 主要来自土壤。土壤 C:N:P 对植物叶、凋落物的 C:N:P 变化的解释率分别为 90.7%和 50.6%, 其中土壤 P 对植物叶和凋落物的 C:N:P 计量特征变化的解释度最高, 坑内生境植物对 P 含量变化更为敏感、坑外植物对于 N 含量变化更为敏感, 表明天坑内部森林可能是 P 素受限位点、天坑外部森林是 N 素受限位点。喀斯特天坑内部森林和外部森林植物叶-凋落物-土壤的 C:N:P 的差异和联系, 体现了天坑内外森林群落的养分循环特征和植物群落的适应性。

关键词: 碳氮磷生态化学计量; 叶; 凋落物; 天坑森林; 磷限制

doi: 10.11926/jtsb.4766

Characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry of Leaf, Litter and Soil in the Karst Tiankeng Forest

HUANG Gui, YU Linlan, LIU Xinyu, CHEN Ming, XUE Yuegui*

(Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Ministry of Education), Guangxi Normal University; Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin; College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, Guangxi, China)

Abstract: In order to explore the nutrient cycling characteristics of C, N and P in Tiankeng forest communities in Dashiwei, Leye, Guangxi, the contents and stoichiometric ratios of C, N and P in plant leaf, litter and soil of forest communities inside and outside Tiankeng were compared, and their internal relationship and interaction were studied by using correlation analysis and redundancy analysis. The results showed that the leaf and litter of the forest inside Tiankeng showed a pattern of low C, low N and high P, and the soil was low C, low N and high P compared with the forests outside the Tiankeng. The C:N and C:P in leaf were significantly positively correlated with the C and N:P in litter, and C in leaf showed significantly negative correlation with P in soil. The N and N:P in leaf outside Tiankeng were significantly negative correlated with N:P in soil, and C:N in leaf was significantly positive correlated with C and C:N in soil, indicating that the C and P in litter inside Tiankeng forest might come

收稿日期: 2022-12-18 接受日期: 2023-04-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960047); 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金项目(ERESEP2019Z04)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31960047), and the Project of Key Laboratory Research Foundation of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education (Grant No. ERESEP2019Z04).

作者简介: 黄贵(1998年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为恢复生态学。E-mail: hgsgood@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xueyuegui@126.com

from leaves, while C and N in leaf outside Tiankeng forests were mainly from soil. The explanation rates of soil C:N:P for the change of C:N:P of leaves and litter were 90.7% and 50.6%, respectively. The P had the highest explanation for the change of C:N:P of leaves and litter. Plants inside Tiankeng were more sensitive to the change of P content, while plants outside Tiankeng were more sensitive to the change of N content, which indicating that the forest inside Tiankeng might be the P-limited site, while the forest outside Tiankeng might be the N-limited site. The differences and associations of C:N:P in leaf-litter-soil of the forests inside and outside karst Tiankeng reflected the characteristics of nutrient cycling and the adaptation of plant community.

Key words: Ecological stoichiometry of C, N and P; Leaf; Litter; Tiankeng forest; Phosphorus limitation

生态系统中不同生物体的交互作用都涉及化学元素的重组,生态化学计量内稳性理论认为生物能通过控制自身养分元素的比例,使其与环境中的元素供应保持相对稳定的动态平衡^[1-2]。C、N、P 作为植物正常生长重要的营养物质,其化学计量特征与自身的稳定性、群落结构、生态系统的稳定性和生物地球化学循环密切相关^[3-4]。植物和土壤是生态系统的重要组成部分^[5],植物在养分循环中对营养元素具有吸收、积累和归还养分等作用,土壤可以完成特定的物质和能量的输入、输出和转化,养分的吸收和循环及转化是这个生态系统的功能,两者的相互作用对维持生态系统的稳定具有重要意义^[6]。凋落物则是连接植物和土壤的纽带,其分解过程影响着土壤有机质的分解、养分的转化以及生物活性的强度^[7],促进了地球生态系统生物化学过程的发生。植物通过其凋落物和分泌物为土壤微生物提供养分,导致植物和微生物之间的协同进化,改善土壤结构,进而调整土壤的元素输入,构成动态的元素和能量循环。因此,研究森林的植物-凋落物-土壤的生态化学计量特征,有助于深入理解植物与其他生态系统元素之间的关系及植物对环境变化的响应。

生态化学计量重点关注生态过程中的 C、N、P 之间的动态平衡及其相互作用,因此常被用来探究地上和地下生态系统之间的联系和化学反馈机制^[8]。有研究表明,常绿阔叶林中的凋落物分解速率较慢,而落叶阔叶林中的凋落物分解速率较快,同时凋落物对土壤 C、N、P 含量和比例的影响也存在差异^[9-10]。沙漠中的灌木和草本植物的生物量和凋落物分解速率存在差异,同时对土壤 C、N、P 含量和比例的影响也不尽相同^[11]。针对喀斯特森林的生态化学计量研究在近几年也有新进展。对中国西南喀斯特地区植物群落在不同石漠化梯度上 C、N、P 化学计量特征的研究表明,随着石漠化的加剧,植

物组织的 C:N 和 C:P 比值增加,而 N:P 比值下降^[2,12]。喻阳华等^[13]考察了岩溶森林生态系统中 C:N:P 化学计量与植物群落结构之间的关系,认为植物群落结构与土壤 C:N:P 化学计量密切相关,植物群落结构的变化可能对养分循环和生态系统功能产生重要影响。对喀斯特地区植物的 C、N、P 空间分布模式^[14]、土壤积累和流失模式^[15]以及植物 C、N、P 计量与植物生态系统服务功能^[16]之间的关系进行了讨论。但当前对于特殊的喀斯特地貌天坑森林的生态化学计量研究仍存在较大的空白,对于理解特殊喀斯特生境内的森林养分循环及其与周围区域和其他生态系统的差异认识不足,诸多议题有待进一步探究。

天坑是一类特殊的喀斯特地貌景观,主要分布在中国南方喀斯特地区,其定义为具有巨大容积、陡峭而圈闭的岩壁、深陷竖井或桶状等醒目特征,平面宽度和深度至少大于 100 m,底部与地下河相连接的大型喀斯特负地形^[17],具有地形特殊、生态丰富、土壤肥沃、存在脆弱性等特点。因其塌陷规模和特殊圈闭化地形,天坑形成了有别于周围区域和其他喀斯特森林的小气候,是探索特殊生境下的区域植被及植物群落的分布、演替、环境变迁以及植物进化的理想场所。当前全球范围内的生物地球化学循环发生显著变化,天坑森林作为乡土植物的“避难所”^[18],了解天坑植物群落中植物叶-凋落物-土壤之间的 C:N:P 的耦合关系对于认识天坑内 C、N、P 的养分循环具有重要意义。由于天坑内部森林保持着相对封闭而稳定的状态,留存着较为原始的物种组成,在坑底的茂密森林里发现了不少珍稀物种,如红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)、大果树参(*Dendropanax chevalieri*)、香木莲(*Manglietia aromatica*)等^[19]。在天坑坑口外有保存相对完好的喀斯特风水林,天坑外的生境与天坑内的森林既有联系又有区别,既存在共有种^[20],又在群落外观、

地形、物种组成等方面呈现出一定的差异。目前, 对天坑森林的研究主要集中在森林生态系统结构、功能、物种多样性等方面^[21], 阐明了天坑森林生态系统的结构特征、物种组成及其多样性格局^[22-23], 以及相关的环境因子^[24]等。但是, 当前对天坑森林的化学计量特征和机理的研究相对较少, 且主要集中在植物和土壤中 C、N、P 等元素含量和比例的测定^[25-26]。本文通过探究天坑内部和坑外森林的植物叶-凋落物-土壤 C、N、P 生态化学计量特征及其之间的耦合关系, 阐明植物、凋落物和土壤之间的元素转移和转化机制, 为了解天坑内外生境的物质交换和能量交流、以及维持有机体和天坑内外生态系统稳定中的作用提供有效的途径, 揭示限制天坑植物生长发育的元素, 对于进一步推进天坑森林的可持续经营和发展提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况和样方设置

大石围天坑群坐落于广西壮族自治区百色市乐业县中部(106°21'49"~106°21'49" E, 24°51'50"~24°56'06" N)^[27], 为塌陷型天坑, 发育于流域面积达 835.5 km² 的大型百朗地下河系统中段, 位于 S 型地质构造与碳酸盐分布的地质水文条件下^[17]。大石围天坑群地区地形地貌复杂, 以喀斯特石山地貌为主, 兼具峰丛洼地, 相对湿度为 85.61%~99.98%, 平均气温为 13.04 °C~19.55 °C, 干湿明显, 雨热同期^[22]。该区域属于亚热带季风气候类型^[23],

主要植被类型为常绿阔叶落叶混交林, 常绿物种占多数^[21,28], 天坑内土壤为中性或碱性的石灰土^[29]。

在对大石围天坑群全面踏查的基础上, 选择神木天坑、大曹天坑、苏家天坑和天坑附近的风水林设置样地(表 1)。神木天坑为大型井筒型天坑, 长 370 m, 宽 340 m, 深 234 m, 坑口面积约为 7.09×10⁵ m², 崩积岩块接近垭口, 在其西侧和北侧形成两个三角形断崖。大曹天坑为漏斗型天坑, 最大深度 290 m, 坑口面积为 1.49×10⁵ m², 与坑底的地下河相连接。苏家天坑为竖井型天坑, 周围由三座山峰组成悬崖, 东西长 244 m, 南北长 134 m, 深 167 m, 容积为 2.63×10⁷ m³。天坑森林外部选取苏家天坑和罗家天坑外部的喀斯特森林, 为人类保护较为完好的天然次生林, 但人为干扰较大, 常有耕作和放牧活动。天坑内部森林与外部森林存在显著的生境异质性。天坑内部更为陡峭、幽闭, 光照更少, 湿度更大, 草本植物更多; 坑外森林地势稍为平缓、开阔, 光照时间更长、光照强度更大, 湿度更小, 乔灌物种更多。本研究在天坑森林内部、外部分别设置 6 个 20 m×20 m 的样地, 样地进一步划分为 4 个 10 m×10 m 的样方, 对样方内的木本植物进行每木检尺, 测量并记录其胸径/基径、树高、冠幅、盖度等。同时, 设置 5 个 1 m×1 m 样方, 进行草本植物调查, 测量并记录其盖度、高度、株数等。

1.2 数据收集

从样方内成熟优势木本、草本植株上, 采集健康、完整的叶片, 每种不少于 6 片, 最终采集到 161 片叶进行 C、N、P 含量的测定。在每个样地内选

表 1 研究区样地概况

Table 1 General situation of plots in study area

生境 Habitat	编号 No.	地点 Site	经度 (E) Longitude	纬度 (N) Latitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	土壤含水量 Soil moisture content	优势种 Dominant species
坑内 Inside	P1	神木天坑	106°28'10.40"	24°48'39.53"	1 216	26	0.68	粗柄槭 <i>Acer tonkinense</i> , 板蓝 <i>Strobilanthes cusia</i>
	P2	神木天坑	106°28'14.40"	24°48'39.20"	1 247	35	0.43	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i> , 冷水花 <i>Pilea notata</i>
	P3	大曹天坑	106°28'40.93"	24°47'22.07"	1 280	40	0.35	粗柄槭 <i>Acer tonkinense</i>
	P4	大曹天坑	106°30'50.81"	24°47'21.02"	1 081	34	0.23	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>
	P5	苏家天坑	106°27'49.35"	24°47'21.07"	1 078	31	0.26	香木莲 <i>Manglietia aromatica</i>
	P6	苏家天坑	106°27'22.11"	24°48'17.42"	1 246	36	0.26	小果野蕉 <i>Musa acuminata</i> , 通脱木 <i>Tetrapanax papyrifera</i>
坑外 Outside	P7	罗家天坑	106°27'05.32"	24°48'06.19"	1 391	41	0.27	石山棕 <i>Guihaia argyrata</i> , 润楠 <i>Machilus nanmu</i>
	P8	罗家天坑	106°27'05.70"	24°48'05.79"	1 390	40	0.25	润楠 <i>M. nanmu</i> , 掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i> , 太平鳞毛蕨 <i>Dryopteris bodinieri</i>
	P9	罗家天坑	106°27'07.76"	24°48'05.94"	1 382	42	0.24	云贵鹅耳枥 <i>C. pubescens</i> , 滇鼠刺 <i>Itea yunnanensis</i>
	P10	罗家天坑	106°27'06.11"	24°48'05.43"	1 389	46	0.35	太平鳞毛蕨 <i>D. bodinieri</i> , 掌叶木 <i>H. bodinieri</i>
	P11	苏家天坑	106°27'22.64"	24°48'30.48"	1 322	31	0.25	光石韦 <i>Pyrrosia calvata</i> , 粗叶悬钩子 <i>Rubus alceifolius</i>
	P12	苏家天坑	106°27'22.73"	24°48'31.31"	1 321	32	0.22	榆树 <i>Ulmus pumila</i> , 芒 <i>Miscanthus sinensis</i>

择采用对角线的方法选取 3~5 个样点收集现存凋落物,并将其充分混合,用于凋落物 C、N、P 含量的测定。土壤取样方法:使用梅花五点法,采集每个样地内 0~10 cm 土层土壤,混合均匀后带回实验室,进行土壤 C、N、P 的测定。植物叶片和凋落物样品置 80 °C 烘干至恒重,粉碎机磨碎,过 60 目筛后保存备用;土壤样品经风干、研磨过 100 目筛后保存备用。所有样品的 C、N 含量采用碳氮元素分析仪 (Elementa Vario Micro Cube, 德国)测定。植物叶、凋落物 P 含量的测定采用浓硫酸-过氧化氢消煮-钼锑抗比色法-紫外分光光度法测定^[30],土壤 P 含量采用高氯酸-浓硫酸消煮-钼锑抗比色法-紫外分光光度法测定^[31]。

1.3 数据分析

使用 Excel 对实验数据进行初步整理和汇总。在 SPSS 在线分析平台采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)比较天坑内部和外部森林叶片、凋落物、土壤 C:N:P 生态化学计量;通过 Spearman 相关性分析植物叶-凋落物-土壤生态化学计量之间的关联,对数据显著性进行 *t* 检验。探究土壤 C:N:P 对植物叶和凋落物 C:N:P 计量比的关系时,首先对数据进行标准化,经过去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)后选择冗余排序(redundancy analysis, RDA)或者典范对应排序(canonical correspondence analysis, CCA),随后进行层次分割(hierarchical partitioning, HP)获得单个因子对变量的解释率。在 R.4.1.1 中进行统计分析和绘图,主要使用程序包 *vegan*^[32]、*multcomp*^[33]和 *rdacca.hp*^[34]等。

2 结果和分析

2.1 C、N、P 分布特征

从表 2 可见,天坑内外森林群落植物叶-凋落物-土壤的 C、N、P 含量整体上呈现显著差异($P < 0.05$)。其中,坑内森林的植物叶、凋落物、土壤的 C 含量都显著低于坑外, N、P 含量均显著高于坑外。坑内植物叶的 C:N、C:P 显著低于坑外,而 N:P 高于坑外。坑内森林的凋落物 C:N 显著低于坑外。坑内土壤 N:P 显著低于坑外,其他指标未达显著差异($P > 0.05$)。整体上天坑植物群落的 C、N、P 含量呈现出植物叶>凋落物>土壤的趋势(图 1), C:N 以植物叶>凋落物>土壤,且坑内<坑外; C:P 为凋落物>植物

叶>土壤,坑内<坑外;而 N:P 为凋落物>植物叶>土壤。植物叶 C 含量高于凋落物和土壤。土壤的 C、N、P 分布特征中仅 P、N:P 在坑内外生境中有显著差异(表 2)。与坑外森林的 C、N、P 生态化学计量特征相比,天坑内森林植物叶、凋落物呈现出 C 低 N、P 高,土壤 C、N 低 P 高的格局。

表 2 植物叶-凋落物-土壤的 C、N、P 计量特征

Table 2 Stoichiometry characteristics of C, N, P in leaf, litter and soil

项目 Item	指标 Index	生境 Habitat		F	P
		坑内 Inside	坑外 Outside		
叶 Leaf	C (mg/g)	410.50±43.15	456.60±5.75	6.726	0.027*
	N (mg/g)	27.59±6.48	16.03±1.45	18.172	0.002**
	P (mg/g)	1.57±0.35	1.14±0.07	8.806	0.014*
	C:N	15.84±5.03	28.68±2.74	30.213	0.000**
	C:P	275.60±83.42	400.59±27.81	12.125	0.006**
凋落物 Litter	N:P	17.61±1.84	14.10±1.90	10.622	0.009**
	C (mg/g)	380.12±91.43	419.82±79.03	0.647	0.440
	N (mg/g)	27.93±4.16	21.40±1.91	12.203	0.006**
	P (mg/g)	1.22±0.36	0.97±0.06	2.789	0.126
	C:N	14.01±4.40	19.57±3.09	6.413	0.030*
土壤 Soil	C:P	347.49±151.49	433.52±89.52	1.434	0.259
	N:P	24.06±5.87	22.08±2.11	0.609	0.453
	C (mg/g)	129.46±111.48	156.04±63.46	0.258	0.623
	N (mg/g)	11.04±6.67	14.39±4.60	1.025	0.335
	P (mg/g)	1.22±0.47	0.61±0.10	9.644	0.011*
土壤 Soil	C:N	10.99±2.38	10.63±1.00	0.118	0.738
	C:P	121.74±116.81	256.49±101.29	4.557	0.059
	N:P	10.39±7.54	23.66±7.19	9.736	0.011*

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

2.2 C、N、P 的关系

图 1 可见,天坑内外森林的植物叶-凋落物-土壤的 C、N、P 化学计量间的相关性存在显著差异。在坑内,叶片 C、N:P、土壤 P 呈显著负相关,叶片 C:P 与 C:N 呈显著正相关,叶片的 C:P 还与凋落物的 C、N:P 和 C:P 呈显著正相关。凋落物的 C、C:N、C:P、N:P 都与 P 呈现出显著负相关关系。土壤 C、N、P 间关系紧密,其中 N:P、C:P 均与 C、N、C:N 呈现显著正相关;土壤的 C 与 N, C:N 与 C:P 亦表现出正相关关系。在坑外生境,植物叶片的 N、N:P 与 C:N 之间呈现显著负相关,土壤的 C:P 与 N:P 亦呈显著负相关;而土壤的 C:N、C:P、N:P 与土壤的 C、N 和植物叶片的 N:P 表现出显著正相关;凋落物 C:P 与 C、C:N 为正相关关系, C 与 C:P 为正相关;叶片的 C、N:P 和凋落物的 P、N:P 与指标未见显著相关性。总体上,天坑内部森林中的植物叶-

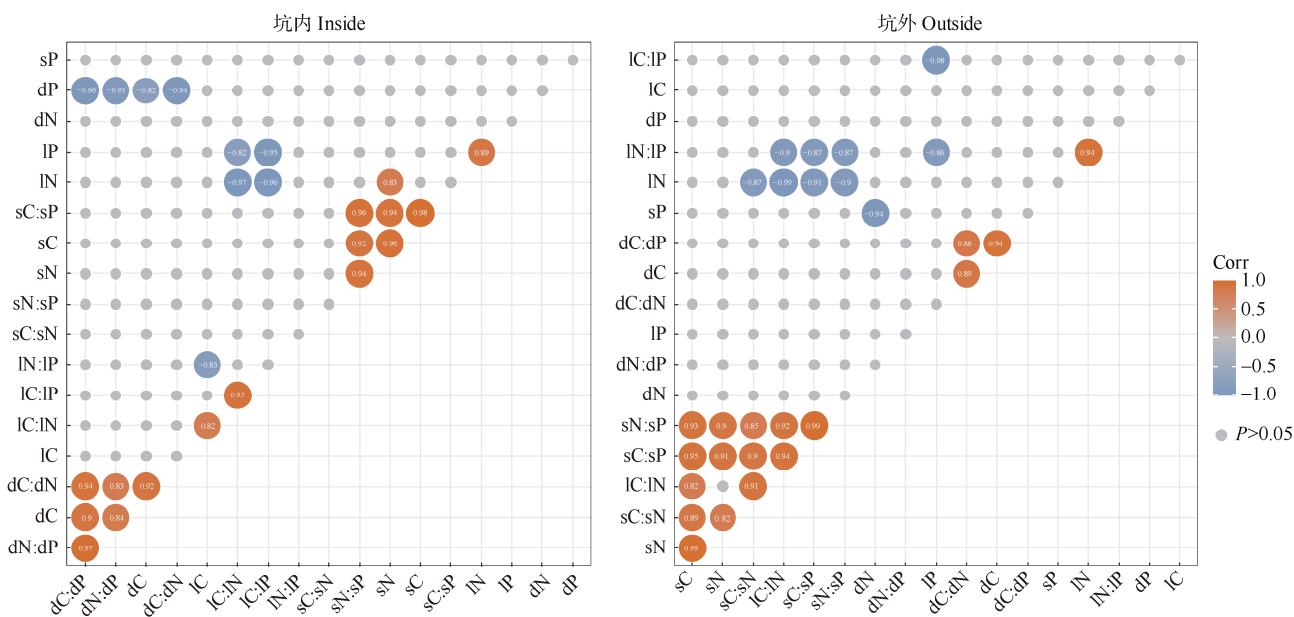


图1 植物叶片-凋落物-土壤的 C、N、P 的 Spearman 相关性。l: 叶片; d: 凋落物; s: 土壤。下同
 Fig. 1 Spearman correlation among C, N, P stoichiometry in leaf, litter and soil. l: Leaf; d: Decomposed litter; s: Soil. The same below

凋落物-土壤群落连续体的 C:N:P 化学计量呈现出与坑外森林相异的耦合作用，坑内生境植物叶与凋落物化学计量关系更紧密，而在坑外生境植物叶与土壤化学计量比关系更密切。

2.3 土壤对叶片、凋落物 C、N、P 的影响

冗余分析表明(图 2: A, B)，土壤 C、N、P 含量及其化学计量比能够解释大部分植物叶和凋落物 C、N、P 的变化，解释率分别达到了 90.7%和 59.6%，其中，土壤 P 对叶片的生态化学计量特征变化的解释度最高(29.08%)，其次为土壤 N:P (17.25%)、C:P (16.32%)等(图 2: C); 土壤 P 对凋落物的生态化学计量特征变化的解释度最高(28.89%)，其次为土壤 C:P (13.95%)、N:P (12.01%)等(图 2: D)，表明叶和凋落物的 P 来源与土壤 P 含量密切相关。与 P 相关的土壤 P、N:P 和 C:P 共解释了植物元素方差变化的 62.65%，说明 P 是影响叶片 C、N、P 变化的主要土壤养分，叶片可能受到较强的 P 限制。土壤 C 和 N 对叶片 C、N、P 化学计量变化的影响大致相同，共同作用于叶与周围环境的养分循环。与 P 相关的土壤 P、N:P 和 C:P 共解释了凋落物生态化学计量特征变化的 47.04%，而土壤 C、N、C:N 三者贡献值较小，仅解释了 12.59%。虽然土壤 C、N、P 能解释大部分凋落物 C、N、P 生态化学计量变化，但未能解释的部分仍占 40.4%，说明凋落物的生态化学计量内稳定很大程度上还受到其他因素的共同调控作用。

3 结论和讨论

3.1 天坑内外植物叶片-凋落物-土壤 C、N、P 含量特征

地形、土壤养分等生境异质性影响植物和凋落物 C、N、P 的调控，进而影响森林凋落物-土壤-植物之间的营养元素的流动、循环^[35]。本研究中，坑内外植物叶片的 C、N、P 含量均差异显著，坑外生境叶片、凋落物的 C 含量显著高于坑内生境，但 N、P 显著低于坑内生境，表明坑内生境植物的有机物积累速率要比坑外植物缓慢，但氮素转化速率要比坑外快。叶片 C 含量一般与光照时间呈正相关，日照时间和光照强度通常会通过加强光合作用和叶绿素的产生以及增加叶比重而导致更高的叶片 C^[36]。坑内森林的叶片 C 低可能与坑内森林处于负地形结构有关，四周高耸的崖壁造成坑内光照资源弱于坑外生境，而天坑外部森林地势相对平缓，群落的郁闭度通常较小，因此坑内植物可用于光合作用的光捕获量小于坑外植物，限制了其光合作用过程，造成天坑内外生境群落植物 C 含量的差异。本研究中天坑内叶片 C、N、P 均值分别为 410.50、27.59 和 1.57 mg/g，与相似纬度的广东鼎湖山地区的生态系统相比(504、19.8 和 0.9 mg/g)^[37]，天坑内部森林叶片呈现出 C 低 N、P 高的格局，这与桂西北喀斯特森林^[38]的植物养分状况一致。植物叶片化学计量

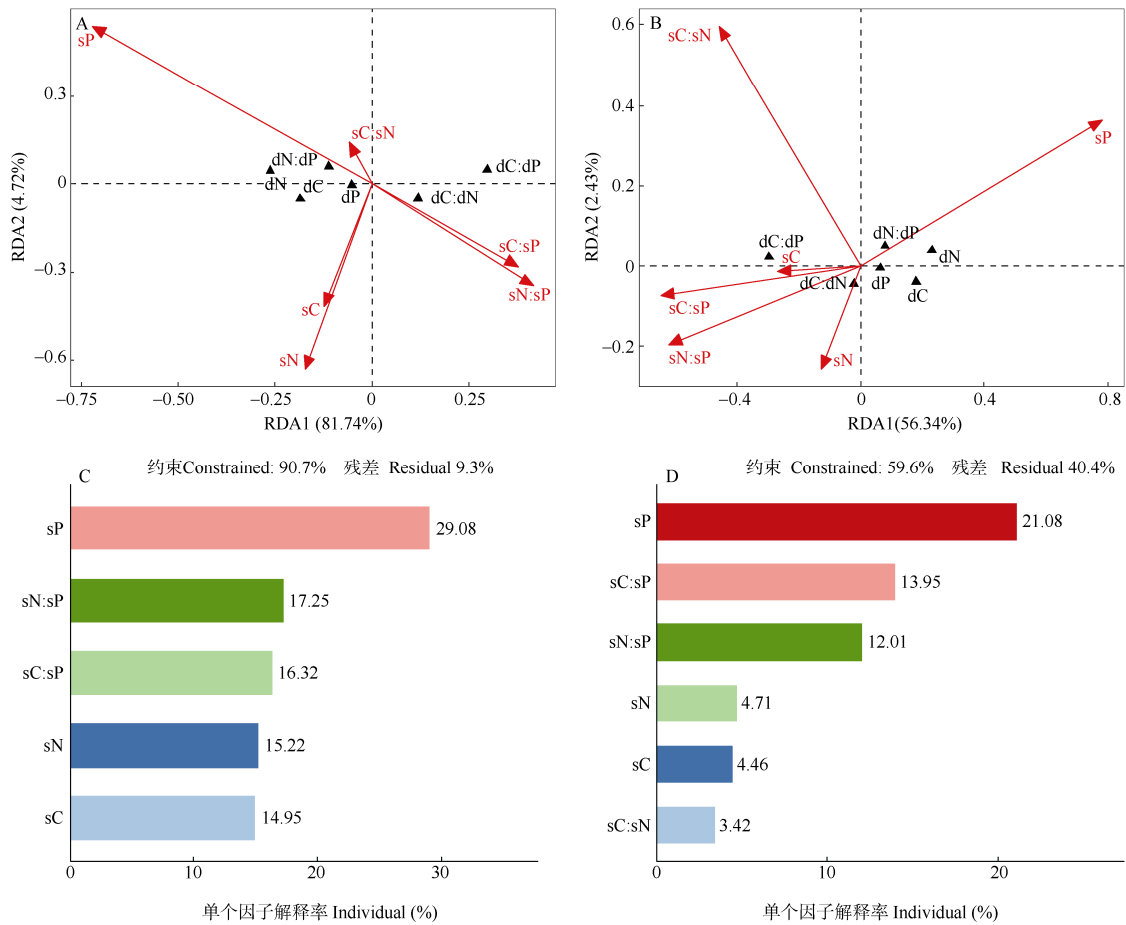


图 2 土壤与叶片(A、C)和凋落物(B、D)的 C、N、P 化学计量的冗余分析和层次分割

Fig. 2 Redundancy analysis and hierarchical partitioning of C, N, P stoichiometry in leaf (A, C) and litter (B, D) to soil

特征与土壤状况有关，喀斯特地貌的较高岩石露头率和石灰质土壤导致土壤中的有机质分解和养分循环较慢^[39]，释放的养分含量较少，所以喀斯特森林生态系统的土壤 N、P 含量较高，喀斯特地区的植物对 N、P 的吸收效率可能也会更高。

凋落物的 C、N、P 含量主要与群落物种组成、环境条件和季节有关^[40-41]。植物凋落物的主要来源为群落优势种，故凋落物的 C、N、P 含量特征与叶片的 C、N、P 含量特征相似^[37]，本研究结果与其一致。马文济等^[42]的研究指出凋落物的现存量与凋落物归还量及其分解速度有关，较低的凋落物 C:N 对应较高的分解速率，因为较高的 N 含量可以刺激微生物活动，进而加快凋落物分解^[43]。本研究中，天坑内部森林群落凋落物的 C:N 显著小于坑外森林群落，说明坑内凋落物分解速率要高于坑外，导致这一现象的原因可能是坑内森林拥有较大的湿度、较低的温度，可能存在更多的分解者和腐生菌^[29]，它们能够快速分解凋落物的 C 和 N，导致坑内森林凋

落物的归还速度更快、C:N 更低。而坑外森林湿度较低、温度较高，不利于微生物的分解活动，因此天坑森林群落的凋落物 C、N、P 呈现出坑内生境 C 低 N、P 高的格局。

森林土壤的 C、N、P 含量通常与植被类型和物种组成、土壤类型和性质、土地利用方式、气候和环境等因素有关^[44]，土壤中的 N:P 化学计量特征能够影响生物固氮量、生物生产力及物种多样性和植被动态^[45]。研究中天坑内部森林的土壤呈现出比坑外森林更高的 P 含量和更低的土壤 N:P，这可能与天坑的构造有关。一方面天坑内部通常是由地下水和洞穴水的侵蚀和溶解形成的岩溶地貌，地下水和洞穴水中含有较高的 P 元素含量^[46]，在水的冲刷作用下释放到土壤中，导致坑内森林的土壤 P 含量较高。另一方面天坑内部温度较稳定且温度较低，这有利于微生物的生长和代谢过程，从而促进凋落物的分解和转化，增加土壤中的 P 含量。而坑外森林处在地表上，远离地下水和洞穴水，且温差较坑

内大, 所以天坑外部森林的土壤呈现出较低的 P 含量和较高的 N:P 格局。

3.2 植物叶片-凋落物-土壤 C、N、P 的相互影响

C、N、P 在生态系统中的循环和生物生产力密切相关。生物生产力是生态系统中生物量的生产速率, 它决定了生态系统的能量流动和物质循环。C、N、P 是生物体内主要的生化元素, 它们之间的比例关系影响生态系统的生产力和稳定性^[47]。一般来说, C、N、P 之间的关系会受到土壤类型、气候条件、植被类型等多种因素的影响。本研究中, 天坑植物叶片-土壤-凋落物的 C、N、P 及其计量比的相关性在坑内外生境存在显著差异。坑内森林群落的植物叶片-凋落物-土壤组间的 C、N、P 生态化学计量相关性表现出较弱的联系, 这可能是因为圈闭的坑内生境群落各元素的输入和输出相对平衡, 生态系统内 C、N、P 元素循环过程相对稳定, 所以在坑内森林, 植物、凋落物、土壤的元素在群落内的循环可能是相对独立的。植物叶片和凋落物的 C:N:P 化学计量比在坑内森林中显著相关, 具体表现为植物叶片 C:P 与凋落物 C、C:P 呈显著正相关, 而在坑外生境中未表现出显著关联, 这说明坑内生境中 C、P 在植物和土壤生态系统中的重要性和相互依存性。植物叶片的 C:P 是维持植物生长和养分利用的关键指标之一, 而凋落物中的 C、P 则是影响土壤养分循环和植物生长的重要因素。因此, 植物叶片 C:P 与凋落物的 C、P 含量及其化学计量比之间的正相关关系反映了凋落物的 C、P 与植物的生长状况和养分利用方式有关, 植物叶片可能是凋落物的 C、P 养分的主要来源, Lars 等^[48]的研究结果类似。天坑内部森林叶片 C:P 与凋落物 C:P 能够加以协调, 也可能由植物根系吸收的 P 限制所致, 植物会调节自身的 C:P 以适应环境的 P 短缺^[45], 导致凋落物 C:P 做出响应。

在坑外生境中, 植物叶片-凋落物-土壤间的 C:N:P 呈现显著关联, 尤其体现在植物叶片和土壤生态化学计量的耦合关系上。坑外生境中的植物叶片 N、N:P 与土壤 N:P 呈显著负相关, 说明植物和土壤的营养限制条件相反, 例如植物叶片的 N 元素相对短缺, 而土壤的 P 元素短缺, 这是因为植物会调整叶片 N:P 来适应土壤供应比, 以获得更好的生长。土壤 N、P 含量是高等陆生植物主要的限制性养分因子, 因为 N、P 都是构成蛋白质和核酸等生物大分子和 ATP 的重要组成部分。植物对 N、P 的

吸收速率和吸收机制不同, N 可以通过根系主动吸收和菌根共生体系等方式被植物吸收, 而 P 的吸收则更加被动, 只能通过根系主动吸收。所以在土壤中 N、P 含量都很低的情况下, 植物能够获取的 N、P 养分也会受到限制。本研究中, 植物叶片 C:N 与土壤 C、C:N 表现出显著正相关, 说明植物和土壤的 C:N 有相同的变化趋势, 坑外森林的植物叶片 C、N 元素可能主要来源于土壤。土壤 C:N 与有机质的分解速率有关, 较低的土壤 C:N 比意味着更强的养分释放能力, 坑外生境的土壤 C:N 高于坑内生境, 表明坑外生境的土壤 N 元素释放量较少, 因此 N 很可能是坑外生境植物生长的限制元素。坑外森林的土壤 C:N:P 化学计量比的相关性强于坑内, 可能是由于天坑外部森林长期经受风化和雨水冲刷作用, 这有助于土壤各元素养分之间的混合和循环^[49]。而天坑内部与外部环境的相对隔绝, 抑制了坑内土壤养分的循环, 增加了无机 N 和 P 的积累, 从而影响坑内生境 C:N:P 生态化学计量比。

3.3 植物叶片、凋落物对土壤 C、N、P 变化的响应

土壤养分含量的变化对植物和凋落物的元素变化有着重要影响。土壤 C、N、P 可以直接影响植物养分的吸收及其化学计量比, 而植物则通过生态化学计量及养分利用策略调节来适应土壤 C、N、P 的变化^[2,50], 土壤养分的供应也是控制凋落物分解速率和营养元素释放的一个重要因素, 因为土壤或凋落物中的基本养分会影响分解者的群落和活动^[51]。天坑森林植物叶片和凋落物 C、N、P 跟随土壤养分状况变化, 但在天坑内部和外部森林群落中, 土壤 C、N、P 对植物叶片和凋落物的影响各不相同。天坑内部森林的植物叶片 C:P 与凋落物 C:P、N:P 呈现显著正相关关系, 并且在冗余分析中土壤 P 元素及其计量比总共解释了 62.25% 的植物叶片的 C、N、P 变化, 表明坑内生境的植物叶片对 P 含量的变化高度敏感, P 是坑内森林植物生长的限制因子。相关研究表明生长在 P 限制的生境中的植物和微生物通常是通过对 C:P 的调控以提高 P 的获取和使用效率^[49], 在天坑森林植物很可能也是通过同样的方式适应 P 限制的选择压力。在天坑内部, 光照资源弱于坑外, 植物个体必须长得更高且具有高比叶面积才能在高度多样性的条件下竞争更多的光照^[52]。为了长得更高, 植物必须消耗更多的 C 来供给茎和叶等组织以增加阳光捕获量和光合作用, 当植物 C 消耗增加时, 由于 C、N 和 P 之间的强耦合作用, 它们也需

要消耗更多的 N 和 P^[53]。然而植物积累 P 的速度要比积累 N 的速度慢,使得坑内植物生长主要受到 P 元素的限制。在坑外森林群落中,植物叶片 N 与土壤 C:N、N:P 呈显著负相关,植物叶 P 含量未表现出与其他因子的显著相关性,表明天坑外部森林的植物对 N 元素更敏感。并且在土壤和植物叶 C、N、P 生态化学计量的冗余分析中,土壤 N、N:P 共解释了 32.47% 的叶片 C、N、P 变化,进一步说明坑外森林可能是 N 素受限位点, N 元素是限制植物生长的限制因子。Ventrink 等^[54]的研究表明维管植物组织 N:P 小于 14.5 时是 N 素受限位点, N:P 大于 14.5 时是 P 素受限位点。本研究中天坑内部和外部森林群落的植物叶片 N:P 的结果也支持坑内植物受 P 限制,坑外植物群落受 N 限制这一结果。此外,相关研究表明濒危物种多生长在 P 受限的生态系统中^[55],与天坑森林的濒危物种大多生长在受 P 限制的坑内森林的结果一致,因此,若对天坑坑内生境提高 P 输入量可能会增加濒危物种的丰富度和生产力。

对于喀斯特植物群落而言,由于其生长环境具有独特的特点,土壤 C、N、P 含量对凋落物 C、N、P 含量的影响可能具有一定的特殊性。与其他生态系统的植物相比,喀斯特森林的植物体内通常具有较高的 C:N:P 化学计量比,有研究在岩溶物种中发现了较高的养分再利用能力^[56]。喀斯特森林生态系统中土壤养分较为缺乏,由于土壤具有高 pH 值,土壤中的有效态 N 和 P 变得不足^[57],限制了植物的生长。因此植物体内需要积累更高的 C 量以维持必要的生理功能,则其 C:N、C:P 会随之升高。此外,Zhu 等^[58]的研究表明在更为干燥、水分蒸发量更大的区域,土壤中的有机质分解速率较快,这也可能会加速凋落物中的 C、N、P 释放速度,导致凋落物中的 C、N、P 含量较低,这与本研究结果一致。天坑外部森林生境较坑内森林的水分蒸发量更大,故生境凋落物 N、P 含量低于坑内森林,但 C:N、C:P 高于坑内森林。而且,坑内生境较为稳定,植物群落更容易形成具有一定化学计量比的凋落物,以及具有适应恶劣和异质条件的养分循环机制。未来研究可以结合土壤微生物群落和更多元素的化学计量特征,进一步揭示天坑森林群落植物、凋落物、土壤的养分循环机制。

综上,大石围天坑群森林群落的叶片-凋落物-土壤的 C、N、P 及其化学含量特征在天坑内部和外

部表现出显著的差异,和坑外生境相比,天坑内部森林的植物叶片、凋落物呈现出 C 低 N、P 高,土壤呈现出 C、N 低 P 高的格局。植物、凋落物、土壤的 C、N、P 相关性分析表明坑内凋落物的 C、P 养分可能主要来源于植物叶片,而坑外森林的植物叶片 C、N 元素主要来源于土壤。冗余分析结果表明,土壤 P 是对植物和凋落物生态化学计量影响最大的土壤养分,天坑内部森林植物对土壤 P 含量变化更为敏感,天坑外部植物对土壤 N 含量变化更敏感,天坑内部和外部可能分别是 P 和 N 限制位点,这对于通过优化元素输入来提高天坑森林的植被恢复和生物多样性保护具有一定的启发意义。

参考文献

- [1] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2000, 3(6): 540–550. doi: 10.1111/j.1461-0248.2000.00185.x.
- [2] YU Y F, HE T G, ZENG C C, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a karst area of southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(3): 935–946. [俞月凤, 何铁光, 曾成城, 等. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2022, 42(3): 935–946. doi: 10.5846/stxb202007031730.]
- [3] ZHANG T T, LIU W Y, HUANG J B, et al. Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis [J]. *Guihaia*, 2019, 39(5): 701–712. [张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 等. 植物生态化学计量内稳性特征 [J]. *广西植物*, 2019, 39(5): 701–712. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201805050.]
- [4] TIAN D, YAN Z B, FANG J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45(7): 682–713. [田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682–713. doi: 10.17521/cjpe.2020.0331.]
- [5] WANG S J. Key ecological issues in plant-soil feedback: Pattern, process and mechanism [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2020, 44(2): 1–9. [王邵军. “植物-土壤”相互反馈的关键生态学问题: 格局、过程与机制 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44(2): 1–9. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.202001013.]
- [6] JIANG J, SONG M H. Review of the roles of plants and soil microorganisms in regulating ecosystem nutrient cycling [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(8): 979–988. [蒋婧, 宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 979–988. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.08.011.]

- [7] TIAN J, SHENG M Y, WANG P, et al. Influence of land use change on litter and soil C, N, P stoichiometric characteristics and soil enzyme activity in karst ecosystem, southwest China [J]. *Environ Sci*, 2019, 40(9): 4278–4286. [田静, 盛茂银, 汪攀, 等. 西南喀斯特土地利用变化对植物凋落物-土壤 C、N、P 化学计量特征和土壤酶活性的影响 [J]. *环境科学*, 2019, 40(9): 4278–4286. doi: 10.13227/j.hjkk.2018.12221.]
- [8] YANG Y, LIU B R, AN S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of northern China [J]. *CATENA*, 2018, 166: 328–338. doi: 10.1016/j.catena.2018.04.018.
- [9] FU X L, SHAO M G, WEI X R, et al. Soil organic carbon and total nitrogen as affected by vegetation types in northern Loess Plateau of China [J]. *Geoderma*, 2010, 155(1/2): 31–35. doi: 10.1016/j.geoderma.2009.11.020.
- [10] CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, AMATANGELO K, et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide [J]. *Ecol Lett*, 2008, 11(10): 1065–1071. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x.
- [11] REICH P B, OLEKSYN J, WRIGHT I J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species [J]. *Oecologia*, 2009, 160(2): 207–212. doi: 10.1007/s00442-009-1291-3.
- [12] LIU N, YU L F, ZHAO Q, et al. C:N:P stoichiometry of leaf-litter-soil continuum in secondary forests of the rocky desertification regions of the karst plateau [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, 26(3): 681–688. [刘娜, 喻理飞, 赵庆, 等. 喀斯特高原石漠化区次生林叶片-枯落物-土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征 [J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 681–688. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.12039.]
- [13] YU Y H, LI Y T, WANG J X, et al. Leaf-litter-soil stoichiometry and carbon and nitrogen isotopes of plant communities in dolomite district in Guizhou Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(8): 3356–3365. doi: 10.5846/stxb202107141888. [喻阳华, 李一彤, 王俊贤, 等. 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 [J]. *生态学报*, 2022, 42(8): 3356–3365. doi: 10.5846/stxb202107141888.]
- [14] CHEN F, LIU F, BAI X Y, et al. Spatial heterogeneity and ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphology in karst mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(24): 10201–10213. [陈飞, 刘方, 白晓永, 等. 喀斯特山地不同微地貌下土壤碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2022, 42(24): 10201–10213. doi: 10.5846/stxb202110232994.]
- [15] MU Y T. Study on influence mechanism of moisture and carbon/nitrogen migration in soil interflow under karst ecological restoration model [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2021. [母娅霆. 喀斯特生态恢复模式下坡地壤中流与碳氮迁移影响机制研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2021. doi: 10.27048/d.cnki.ggzsu.2021.000019.]
- [16] YANG Y H, LUO Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, 20(2): 354–361. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00602.x.
- [17] ZHU X W, CHEN W H. Tiankengs in the karst of China [J]. *Carsol Sin*, 2006, 25(S1): 7–24. [朱学稳, 陈伟海. 中国的喀斯特天坑 [J]. *中国岩溶*, 2006, 25(S1): 7–24. doi: 10.3969/j.issn.1001-4810.2006.z1.003.]
- [18] SU Y Q, TANG Q M, MO F Y, et al. Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 4249. doi: 10.1038/s41598-017-04592-x.
- [19] FENG H Z. The study on origion and evolution of karst Tiankeng flora in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2015. [冯慧喆. 广西大石围天坑群植物区系的起源和演化研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2015.]
- [20] YU Y M, HUANG L J, XUE Y G. Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45(1): 96–103. [于燕妹, 黄林娟, 薛跃规. 广西大石围天坑群不同植物群落的特征 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45(1): 96–103. doi: 10.17521/cjpe.2020.0237.]
- [21] LIN Y. Species diversity of karst tiankeng forest in Dashiwei Tiankengs, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal Univeristy, 2005. [林宇. 广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2005.]
- [22] HUANG L J, YU Y M, AN X F, et al. Leaf functional traits, species diversity and functional diversity of plant community in Tiankeng forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(24): 10264–10275. [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 等. 天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征 [J]. *生态学报*, 2022, 42(24): 10264–10275. doi: 10.5846/stxb202110273025.]
- [23] LUO Y X, TANG Q M, XUE Y G. Study on diversity characteristics of bryophytes in Chuandong Tiankeng, Guangxi [J]. *J Guangxi Norm Univ (Nat Sci)*, 2020, 38(5): 104–111. [罗奕杏, 唐启明, 薛跃规. 广西穿洞天坑苔藓植物多样性特征研究 [J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 2020, 38(5): 104–111. doi: 10.16088/j.issn.1001-6600.2020.05.013.]
- [24] LIAO Q L, LONG C L, XUE F, et al. Effect of different terrains in Maolan karst forest on soil enzyme activity and plant diversity [J]. *J NE For Univ*, 2021, 49(10): 117–121. [廖全兰, 龙翠玲, 薛飞, 等. 茂兰喀斯特森林不同地形土壤酶与植物多样性的关系 [J]. *东北林业大学学报*, 2021, 49(10): 117–121. doi: 10.13759/j.cnki.dlxb.2021.10.020.]
- [25] CHEN K H. Stoichiometric characteristics and ecological implications

- of plants in natural forests and degraded communities across degraded Karst Basin in southern Yunnan Provinve [D]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong Univeristy, 2020. [陈柯豪. 滇南喀斯特天然森林和退化群落植物化学计量特点和生态意义 [D]. 上海: 上海交通大学, 2020. doi: 10.27307/d.cnki.gsjtu.2020.002630.]
- [26] HU C, HU G, ZHANG Z H, et al. Stoichiometric characteristics of submerged macrophytes in the Chengjiang karst wetland, Guangxi, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, 41(13): 5300–5308. [胡聪, 胡刚, 张忠华, 等. 广西澄江喀斯特湿地沉水植物碳、氮、磷化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2021, 41(13): 5300–5308. doi: 10.5846/stxb202004090847.]
- [27] FAN B B. The study on characteristics and succession of karst Tiankeng community in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2014. [范蓓蓓. 广西大石围天坑群天坑植物群落特征及演替研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2014.]
- [28] SHEN L N, HOU M F, XU W B, et al. Research on flora of seed plants in Dashiwei karst Tiankeng Group of Leye, Guangxi [J]. *Guihaia*, 2020, 40(6): 751–764. [沈利娜, 侯满福, 许为斌, 等. 广西乐业大石围天坑群种子植物区系研究 [J]. *广西植物*, 2020, 40(6): 751–64. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201902015.]
- [29] AN X F, YU L L, CHEN M, et al. Relationships among species diversity and soil enzyme activities and nutrient contents in Tiankeng forests, Guangxi [J]. *Guihaia*, 2023, 42(3): 504–513. [安小菲, 余林兰, 陈铭, 等. 广西天坑森林物种多样性与土壤酶活性和养分的关系 [J]. *广西植物*, 2023, 42(3): 504–513. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202108031.]
- [30] WANG Q H, REN Y F, MENG L, et al. Simultaneous determination of total nitrogen and organic carbon in soil with an elemental analyzer [J]. *Chin J Anal Lab*, 2013, 32(10): 41–45. [王巧环, 任玉芬, 孟龄, 等. 元素分析仪同时测定土壤中全氮和有机碳 [J]. *分析试验室*, 2013, 32(10): 41–45. doi: 10.13595/j.cnki.issn1000-0720.2013.0265.]
- [31] BAO S D. *Soil and Agricultural Chemistry Analysis* [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 270–275. [鲍士旦. *土壤农化分析* [M]. 第 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 270–275.]
- [32] DIXON P. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. *J Veg Sci*, 2003, 14(6): 927–930. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x.
- [33] HOTHORN T, BRETZ F, WESTFALL P. Simultaneous inference in general parametric models [J]. *Biom J*, 2008, 50(3): 346–363. doi: 10.1002/bimj.200810425.
- [34] LAI J S, ZOU Y, ZHANG J L, et al. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca. hp R package [J]. *Methods Ecol Evol*, 2022, 13(4): 782–788. doi: 10.1111/2041-210X.13800.
- [35] DAI L J, GE J S, WANG L Q, et al. Influence of soil properties, topography, and land cover on soil organic carbon and total nitrogen concentration: A case study in Qinghai-Xizang Plateau based on random forest regression and structural equation modeling [J]. *Sci Total Environ*, 2022, 821: 153440. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153440.
- [36] FU Y M, LI H Y, YU J, et al. Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on growth, photosynthetic characteristics and quality of lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *youmaicai*) [J]. *Sci Hort*, 2017, 214: 51–57. doi: 10.1016/j.scienta.2016.11.020.
- [37] WANG J Y, WANG S Q, LI R L, et al. C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(6): 587–595. [王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 等. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 587–595. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00587.]
- [38] ZENG Z X, WANG K L, LIU X L, et al. Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of northwest Guangxi [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(7): 682–693. [曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 等. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682–693. doi: 10.17521/cjpe.2015.0065.]
- [39] WANG L J, WANG P, SHENG M Y, et al. Ecological stoichiometry and environmental influencing factors of soil nutrients in the karst rocky desertification ecosystem, southwest China [J]. *Glob Ecol Conserv*, 2018, 16: e00449. doi: 10.1016/j.gecco.2018.e00449.
- [40] AERTS R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship [J]. *Oikos*, 1997, 79(3): 439–449. doi: 10.2307/3546886.
- [41] PAUDEL E, DOSSA G G O, DE BLÉCOURT M, et al. Quantifying the factors affecting leaf litter decomposition across a tropical forest disturbance gradient [J]. *Ecosphere*, 2015, 6(12): 1–20. doi: 10.1890/ES15-00112.1.
- [42] MA W J, ZHAO Y T, ZHANG Q Q, et al. C:N:P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forests at different successional stages in Tiantong, Zhejiang, eastern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(8): 833–842. [马文济, 赵延涛, 张晴晴, 等. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 833–842. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00078.]
- [43] 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.]
- [44] TONG R, WU T G, JIANG B, et al. Soil carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and its influencing factors in Chinese fir

- plantations across subtropical China [J]. *Front For Glob Change*, 2023, 5: 1086328. doi: 10.3389/ffgc.2022.1086328.
- [45] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, 164(2): 243–266. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x.
- [46] SHUI W, CHEN Y P, WANG Y W, et al. Origination, study progress and prospect of karst Tiankeng research in China [J]. *Acta Geogr Sin*, 2015, 70(3): 431–446. [税伟, 陈毅萍, 王雅文, 等. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望 [J]. *地理学报*, 2015, 70(3): 431–446. doi: 10.11821/dlxb201503007.]
- [47] STERNER R W, ELSER J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 1–43.
- [48] VESTERDAL L, SCHMIDT I K, CALLESEN I, et al. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species [J]. *For Ecol Manage*, 2008, 255(1): 35–48. doi: 10.1016/j.foreco.2007.08.015.
- [49] PAN F J, ZHANG W, LIU S J, et al. Leaf N:P stoichiometry across plant functional groups in the karst region of southwestern China [J]. *Trees*, 2015, 29(3): 883–892. doi: 10.1007/s00468-015-1170-y.
- [50] CHEN L L, DENG Q, YUAN Z Y, et al. Age-related C:N:P stoichiometry in two plantation forests in the Loess Plateau of China [J]. *Ecol Eng*, 2018, 120: 14–22. doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.05.021.
- [51] GE X G, ZENG L X, XIAO W F, et al. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33(2): 102–108. doi: 10.1016/j.chnaes.2013.01.006.
- [52] LI W, CAO T, NI L Y, et al. Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an *in situ* experiment [J]. *Ecol Eng*, 2013, 61: 358–365. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.09.028.
- [53] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 11001–11006. doi: 10.1073/pnas.0403588101.
- [54] VENTERINK H O, WASSEN M J, VERKROOST A W M, et al. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands [J]. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191–2199. doi: 10.1890/01-0639.
- [55] WU W, HE X D, ZHOU Q X. Review on N:P stoichiometry in ecosystem [J]. *J Desert Res*, 2010, 30(2): 296–302. [邬畏, 何兴东, 周启星. 生态系统氮磷比化学计量特征研究进展 [J]. *中国沙漠*, 2010, 30(2): 296–302.]
- [56] DU Y X, PAN G X, LI L Q, et al. Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: Predicting phosphorus deficiencies in karst ecosystems, southwestern China [J]. *Environ Earth Sci*, 2011, 64(2): 299–309. doi: 10.1007/s12665-010-0847-1.
- [57] JAVID M, NICOLAS M, FORD R. Current knowledge in physiological and genetic mechanisms underpinning tolerances to alkaline and saline subsoil constraints of broad acre cropping in dryland regions [M]// SHANKER A, VENKATESWARLU B. *Abiotic Stress in Plants: Mechanisms and Adaptations*. Rijeka, Croatia: InTech, 2011: 48–59. doi: 10.5772/23241.
- [58] ZHU X A, ZOU X, LU E F, et al. Litterfall biomass and nutrient cycling in karst and nearby non-karst forests in tropical China: A 10-year comparison [J]. *Sci Total Environ*, 2021, 758: 143619. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.143619.