

典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征

潘复静^{1,2,3}, 张伟^{1,3,*}, 王克林^{1,3}, 何寻阳^{1,3}, 梁士楚², 韦国富⁴

(1 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 湖南 410125 2 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541004
3 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 广西环江 547100; 4 广西木论国家级自然保护区管理局, 广西环江 547100)

摘要: 为了解典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物养分空间分异以及其生态化学计量特征, 分析了 4 个不同演替阶段植被凋落物现存量、C、N、P 含量及 C、N、P 元素比值关系在不同坡位间的差异。结果表明: (1) 不同演替阶段群落凋落物现存量和 C、N、P 含量、N:P 值随植被正向演替而升高; C:N 值和 C:P 值随植被正向演替而下降。(2) 凋落物 C 含量、C:N 值、C:P 值和 N:P 值在不同坡位表现为上坡位较高、下坡位较低; P 含量的变化规律与之相反, N 含量则没呈现很明显的规律性 ($P < 0.05$)。典范对应分析 (CCA) 结果表明演替阶段和坡位对凋落物积累、养分分布和存储影响最大, 坡度、坡向和裸岩率也有较大影响。(3) N:P 值是制约凋落物分解和养分循环的重要因素。凋落物在 P 素较低的情况下具有较高的 N 及木质素含量 (即较高的 N:P 值), 分解速率较低, 较低的 N:P 值使凋落物更易分解。N 素在 3 个坡位的不显著差异以及 P 素的显著差异反映了 P 含量波动对喀斯特峰丛洼地植被凋落物 N:P 值和分解速率变化的影响。推测下坡位及幼龄林群落由于具有较低的 N:P 值, 其凋落物分解速率相对较快, 养分的存储量较少。因此, 上坡位、成熟林群落的凋落物有利于积累养分。

关键词: 喀斯特峰丛洼地; 凋落物; 养分含量; 养分归还; C:N:P 生态化学计量

Litter C:N:P ecological stoichiometry character of plant communities in typical Karst Peak-Cluster Depression

PAN Fu-jing^{1,2,3}, ZHANG Wei^{1,3,*}, WANG Kelvin^{1,3}, HE Xunyang^{1,3}, LIANG Shichu², WEI Guofu⁴

1 Key Laboratory for Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, CAS, Hunan 410125, China

2 College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

3 Karst Station for Ecosystem in Huanjiang, CAS, Huanjiang 547100, China

4 Mulun National Nature Reserve, Huanjiang 547100, China

Abstract Ecological stoichiometry theory, which was put forward to investigate nutrient cycling of marine ecosystem by Reiners, has been incorporated successfully into many research fields such as decomposition dynamics, nutrient cycling and biology ecological response to global change and so on. The ratio of carbon:nitrogen:phosphorus (C:N:P) in planktonic biomass was found to be well-constrained in marine ecosystem. Some analyses indicated the existence of analogous ratios in plants, suggesting that the theory may be applicable in terrestrial ecosystems. Here we tested if the ecological stoichiometry theory is applicable to the typical Karst Peak-Cluster Depression, where our previous studies showed that soil nutrient in the upward slope was higher than in the downward slope. It was speculated that the possible reason could be that the litter carbon, nitrogen, phosphorus and carbon:nitrogen:phosphorus (C:N:P) ratio were the same as soil nutrient. It was also inferred that litter C:N:P ratio could play an important role in the decomposition and nutrient cycling of Karst forested ecosystems. In this study, the slope gradients of litter carbon, nitrogen, phosphorus and their mass ratio in four vegetation succession stages was analyzed in order to understand the spatial differentiation and ecological stoichiometry trail of litter.

基金项目: 中国科学院知识创新性工程重要方向项目 (KZCX2-YW-436); 国家自然科学基金项目 (30800162, 30970538); 国家科技支撑计划项目课题 (2009BAD6B08, 2006BA C01A 10); 中国科学院青年人才领域前沿基金项目 (ISACX-LYQY-QN-0704)

收稿日期: 2009-12-02 修订日期: 2010-04-08

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: Zhangw@isa.ac.cn

nutrient of plant communities in the typical Karst Peak-Cluster Depression. The results of this study showed that (1) carbon, nitrogen, phosphorus and N:P ratio in litter standing crops increased from the early to the later succession stages, while the ratio of C:N and C:P decreased. (2) The content of litter carbon, ratio of C:N, C:P and N:P in upward slope were larger than that in downward slope, while the reverse trend was exhibited in phosphorus content and no significantly different nitrogen content was observed among slopes ($P < 0.05$). The result of Canonical Correspondence Analysis (CCA) showed that the succession stages and slope position had greater impact on the litter accumulation, nutrient distribution and storage, compared to that of slope and bare rock. (3) It is known that the litter decomposition and nutrient cycling is mainly constrained by the N:P ratio. Previous research indicated that litter P concentrations and low N:P ratio did not limit decomposition, but litter N concentrations and high N:P ratios showed contrary results. The lack of significant differences among N elements among slopes and significant difference of P elements reflected that the fluctuations of P content affected vegetation litter N:P ratio and the changing decomposition rate in typical Karst Peak-Cluster Depression. Lower N and high lignin content (namely higher N:P ratio) under the case of low P leading decomposition rate become lower, thus lower N:P ratio is easy for litter decomposition. It is presumed that litter decomposed faster in the downward slope and in young-growth plant communities than that in the upward slope and in old-growth plant communities due to the lower N:P ratio. As a result, less litter nutrient was stored in the downward slope and in young-growth plant communities. Therefore, litter in the upward slope, old-growth forests were conducive to the accumulation of nutrients.

Key Words karst peak-cluster depression; litter; nutrient content; nutrient return; C:N:P ecological stoichiometry

凋落物凋落和分解是森林生态系统养分循环的基本过程之一^[1]。凋落物中主要养分含量直接影响养分归还的质量以及归还的速率,间接影响植物根系的吸收,在陆地生态系统的养分循环中扮演重要角色。凋落物具有增加土壤有机 C、N、P 含量及土壤含水量,增大土壤比热容量等生态功能^[2],能够提高土壤中微生物的生长速率及加速 P 等元素的物质矿化^[3,4],促使植物群落结构发生改变^[5]。喀斯特生态系统是一种环境容量小、抗干扰能力低的脆弱生态类型,对环境因素改变反应灵敏,生态稳定性差,生物组成和生产力波动较大,易向不利于人类利用的方向演替^[6]。峰丛洼地(Karst Peak-Cluster Depression)是喀斯特地貌最典型、石漠化最严重的类型之一,全国分布面积为 $1.25 \times 10^5 \text{ km}^2$ ^[7],是西南喀斯特地区生态恢复重建的难点所在。人为干扰下植被退化和地表凋落物遗失是石漠化发生发展的重要诱因,是导致喀斯特生态系统生物地球化学循环、水分和养分的保持等一系列生态功能改变的关键环节。

目前针对喀斯特地区植被群落凋落物的研究主要集中在凋落物现存量 and 组分、凋落动态变化、持水特性、分解速率变化等方面的现象描述^[8-9],对凋落物时空演变及其与生态系统养分循环之间关系的研究有所欠缺,而且喀斯特地区相关长期定位观测地点较少,耗时长,代表性有所局限。生态化学计量学结合了生态学和化学计量学的基本原理,着重研究生态系统能量平衡和多重化学元素(主要是 C、N、P、O、S)平衡的关系,是分析元素的质量平衡对生态交互作用影响的一种科学理论^[10]。运用生态化学计量学的原理和方法,探讨凋落物生态化学计量特征与生态系统养分循环、系统稳定性之间的平衡关系可能是揭示喀斯特脆弱生态系统结构与功能维持的重要突破口。本研究尝试利用生态化学计量学的理论与方法,明确喀斯特峰丛洼地脆弱生态系统植被群落凋落物的 C、N、P 计量特征,解译喀斯特生态系统植被群落凋落物养分时空演变规律,为揭示喀斯特峰丛洼地生态系统养分循环驱动机制奠定基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究区位于广西环江毛南族自治县下南乡西南部生态移民区古周村($107^{\circ}55' \text{ E}$, $24^{\circ}50' \text{ N}$)。该区为典型喀斯特峰丛洼地景观,最低海拔 376 m,最高海拔 816 m。属亚热带季风气候,多年平均气温 $16.5-20.5^{\circ}\text{C}$,多年平均降雨量为 1389.1 mm,雨季平均持续 130—140 d 且主要集中在 4—9 月份,尤以 6 月中旬至 7 月中旬

最多, 达 350—460 mm, 洼地常出现水涝, 10月份至翌年 3月份为旱季, 各月平均降水量不及 90 mm, 一年内日照时数以 2月份最低, 7月份最高; 日照率以 3月份最低, 9月份最高。

受人类干扰影响, 区内草、灌、乔不同演替阶段植被群落均有分布, 其中草丛优势种主要以白茅 (*Imperata cylindrica*)、类芦 (*Neyraudia reynaudiana*)、五节芒 (*Miscanthus floridulus*) 等为主。灌丛优势种主要为灰毛浆果楝 (*Cpadessa cinerascens*)、盐肤木 (*Rhus chinensis*)、聚果羊蹄甲 (*Bauhinia brachycarpa* var *cavaleriei*)、红背山麻杆 (*Alchornea travioles*)。乔木林主要留存于风水林或远离居民点的地势陡峭地区, 其主要优势种为香椿 (*Toona sinensis*)、菜豆树 (*Rademachera sinica*)、聚果羊蹄甲 (*Bauhinia brachycarpa* var *cavaleriei*)、粉苹婆 (*Sterculia euosma*)、广西密花树 (*Rapanea huangsiensis*) 等^[11], 乔木林内伴生有扁担藤 (*Tetrastigma planicaule*)、藤黄檀 (*Dalbergia hancei*) 等藤本及麒麟尾 (*Epipremnum pinnatum*)、肾蕨 (*Nephrolepis cordifolia*) 等林下物种。

木论保护区 (107°53'29"—108°05'45" E, 25°06'09"—25°12'25" N) 与古周研究区相距 30 km, 属于亚热带季风气候区, 年平均气温 15.0—18.7℃, 极端高温 36℃, 极端低温 -5℃。年均降雨量 1530—1820mm, 林内相对湿度一般在 80%—90%, 夏季可接近饱和。保护区森林面积 9991 hm², 森林覆盖率 93.4%, 生长着中亚热带隐域性的石灰岩森林植被顶极群落^[12], 以喀斯特森林生态系统为主要保护对象。研究区海拔最低 405m, 最高 823m, 生长着以青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、野独活 (*Milium chunii*)、厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、灰岩棒柄花 (*Cleidion bracteosum*)、茜树 (*Alidia cochinchinensis*) 等优势种组成的顶极群落。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

本研究采取野外样地调查取样和“空间代替时间”相结合的研究方法^[13]于 2008年 12月—2009年 1月变黄的树叶完全凋落之时在古周喀斯特峰丛洼地根据植被演替类型选取典型草丛群落 (I)、灌丛群落 (II)、常绿落叶阔叶林群落 (III) 作为标准地, 并在木论保护区选取较少受人类干扰的顶极群落作为对照 (IV)。每种植被类型选取 3条沿坡向上的标准样线, 其中一条每隔 30 m 设 1个样方, 另外两条分别在上、中、下坡位各设置一个样方, 样方面积 20m × 30 m。共获样方 51 个, 其中草地 12 个, 灌丛 12 个, 常绿林 11 个, 顶极群落 16 个。

1.2.2 取样与分析

每个样方分成 4 个小区, 在每个小区内按 S 型取 8 个 0.2m × 0.2m 地表凋落物样品, 混和后代表该小区凋落物样品。共获凋落物样本 201 个 (完全为裸岩或石牙出露的小区不取), 用四分法取原样并在 70℃ 下烘干至恒重。取烘干样粉碎, 称取 0.015g 左右样品 (精确到 0.0001g), 采用 $K_2Cr_2O_7-H_2SO_4$ 氧化法测定全 C 含量。称取 0.4g 左右样品 (精确到 0.0001g) 用于全 N、P 测定, 测定方法为 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮, 利用 FIA 流动注射仪测定全 N 含量, 用钼锑抗比色分光光度法测定全 P 含量。

1.2.3 统计与分析

用 Excel 进行数据整理, 用 SPSS 11.5 进行数据统计分析。统计分析方法包括描述统计 (descriptive statistics)、单因素方差分析 (oneway ANOVA) 及多重比较分析 (LSD), 对比不同植被类型及不同坡位凋落物养分含量差异。利用典范对应分析 (CCA) 探讨演替阶段、坡位、坡度、坡向、裸岩率 5 个环境因子对现存量、养分含量和养分比值的影响。

2 结果与分析

2.1 不同植被类型凋落物 C、N、P 含量及 C:N:P 比值特征

凋落物 C、N、P 含量大致表现为植被演替初期较低, 随着群落正向演替而上升。凋落物 C 含量表现为草丛 < 灌丛 ≈ 顶极群落 < 常绿落叶阔叶林, 其值在 337.47—402.33 mg/g 之间。N 含量则表现为草丛 < 灌丛 < 常绿落叶阔叶林 < 顶极群落, 其值在 9.70—21.00 mg/g 之间。P 含量变化与 N 相同, 其值在 0.73—1.17 mg/g 之间。灌丛养分含量与草丛相差较大并与常绿落叶阔叶林相差较小, 无强烈干扰情况下向阔叶林演替的潜

力巨大。

从演替早期的草丛到顶极群落,凋落物 C:N 值依次为 36、23、22 和 18,平均值为 25; C:P 值分别为 502、468、413 和 349,平均值为 427; N:P 值分别为 14、20、18 和 19,平均值为 18。演替早期与演替后期元素比值差异显著 ($P < 0.05$),演替中期与早期、后期有差异但不显著。各植被类型群落 C:N:P 比值分别为 502:14:1 (I)、468:20:1 (II)、413:18:1 (III)、349:19:1 (IV),总体为 427:18:1。著名的 Redfield 比值为 106:16:1^[14],全球尺度下的植物根 C:N:P 平均比值为 1158:24:1^[15],而植物叶片比值为 1212:28:1、叶片凋落物比值为 3007:45:1^[16]。可见,喀斯特凋落物 C:N:P 比值比全球平均比值低。

元素比值与元素含量变化不同(图 1),C:N 值和 C:P 值随植被正向演替而降低,比值变化分别在 18—36 和 349—502 之间;N:P 值则相反,随正向演替发展而升高,在 14—20 之间。

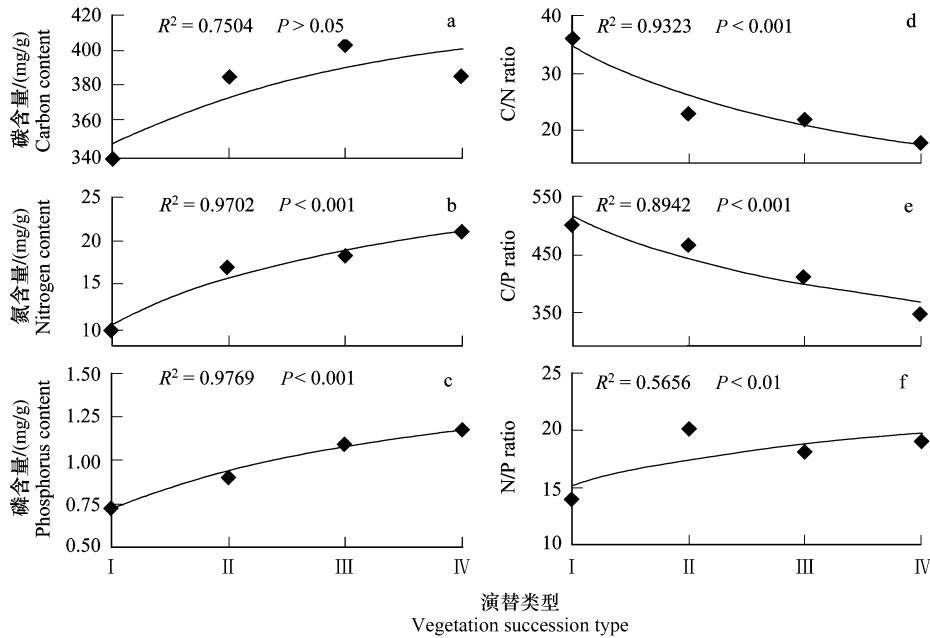


图 1 凋落物 C、N、P 含量和比值与植被演替的趋势关系

Fig 1 Correlation of litter carbon, nitrogen, phosphorus mass ratio and tendency of vegetation succession

2.2 不同坡位凋落物 C、N、P 含量及 C:N:P 比值特征

各个植被群落凋落物 C、P 含量在上、下坡均具有显著差异,呈现 C 含量在上坡较高, P 含量在下坡较高 ($P < 0.05$),而 N 不具有显著差异 ($P > 0.05$)。

除草丛外,灌丛、常绿落叶阔叶林及顶极群落在上下坡之间 C:N 比值无显著差异 ($P > 0.05$)。C:P 比值和 N:P 比值在同一植被类型群落上下坡之间差异显著 ($P < 0.05$),且上坡位比值较下坡位高。中坡位与上、下坡位间的差异显著性随群落演替阶段不同而不同(表 2)。不同坡位的差异性与 E lser^[17]的研究不一致,表明坡位对喀斯特凋落物的性质有较大影响,而且可能是多种环境因子共同作用的结果。

2.3 凋落物的现存量及 C、N 和 P 累积现状

不同植被类型凋落物现存量变幅为 4.96—8.44 t/hm²,变化较大,除常绿落叶阔叶林和顶极群落间无差异外,其余均有显著差异 ($P < 0.05$)。最大值出现在灌丛阶段,原因是灌丛阶段主要是落叶灌木,每年有大量叶片凋落,累积量高。常绿落叶阔叶林和顶极群落的凋落物较少,处在草丛和灌丛之间,草丛群落凋落物现存量最少。

Zhou 等^[18]和 Luyssaert 等^[19]的研究表明土壤 SOC 积累与植被群落年龄是正相关的。因为成熟林可以提供比幼龄林更高质量的凋落物给昆虫和各种微生物(包括真菌)及土壤酶利用^[20-22],且其外部环境条件比幼龄林变化小,则养分较易存储于土壤中。本研究中凋落物的 C、N、P 含量与土壤元素呈现显著正相关关系(表 3),表现

为上坡、下坡之间的差异变化,而且随植被正向演替土壤 C、N、P 含量逐渐升高,由此可见凋落物 C、N 和 P 变化与土壤养分积累密切相关。此结果说明成熟林的群落凋落物和土壤比初期群落更有利于存储养分(图 1)。

2.4 环境因子对凋落物现存量、C、N、P 含量及 C:N:P 比值的影响

凋落物质量和数量除了受到气候和地域影响,还受到小生境的影响。喀斯特峰丛洼地生态系统极其脆弱,基岩大面积裸露,水土侵蚀严重,加之人们不合理利用,植被易于发生逆向演替,凋落物质量和数量发生变化。草丛和灌丛与顶极群落相比,现存量和养分含量具明显差异。采用坡度、坡位、坡向、裸岩率和演替阶段 5 个环境因子与凋落现存量、C、N、P 含量和 C:N、C:P、N:P 比值进行了典范对应分析(CCA)研究。待解释变量和环境因子在第 1、第 2、第 3 和第 4 排序轴的相关性分别为 0.832、0.764、0.286、0.307($P = 0.002$)。此结果表明坡度、坡向和坡位对 C 含量、P 含量和 C:P 比值具有较大直接影响,裸岩率和演替阶段对现存量、N 含量、C:P 和 N:P 比值具有较大直接影响(图 2)。由此说明多种环境因子尤其演替阶段和坡位对凋落物积累、养分分布和存储影响最大,坡度、坡向和裸岩率也有较大影响。

表 1 群落凋落物现存量、C、N、P 含量及 C:N:P 比值

Table 1 Statistics of litter standing crops, carbon, nitrogen, phosphorus content and C:N:P mass ratio for communities (mean \pm SE)

植被类型 Vegetation types	现存量 standing crops (t/hm ²)	C 含量 Carbon content (mg/g)	N 含量 Nitrogen content (mg/g)	P 含量 Phosphorus content (mg/g)	C:N ratio	C:P ratio	N:P ratio	C:N:P ratio
I	4.96 \pm 0.25 a	337.47 \pm 6.07 a	9.70 \pm 0.31 a	0.73 \pm 0.03 a	36 c	502 c	14 a	502:14:1
II	8.44 \pm 0.44 c	380.00 \pm 6.50 b	16.86 \pm 0.37 b	0.89 \pm 0.04 b	23 b	468 b c	20 c	468:20:1
III	6.28 \pm 0.41 b	402.33 \pm 3.78 b	18.24 \pm 0.33 b	1.09 \pm 0.06 b	22 ab	413 ab	18 b	413:18:1
IV	6.93 \pm 0.29 b	385.64 \pm 3.77 b	21.00 \pm 0.28 c	1.17 \pm 0.04 b	18 a	349 a	19 bc	349:19:1
平均值 Mean	6.67 \pm 0.19	377.33 \pm 3.01	16.76 \pm 0.34	0.98 \pm 0.02	25	427	18	427:18:1

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

表 2 不同坡位凋落物 C、N、P 含量及 C:N:P 比值

Table 2 Statistics of litter standing crops, carbon, nitrogen, phosphorus and C:N:P mass ratio for different slopes (mean \pm SE)

植被类型 Vegetation types	坡位 Slopes	现存量 standing crops (t/hm ²)	C 含量 Carbon content (mg/g)	N 含量 Nitrogen content (mg/g)	P 含量 Phosphorus content (mg/g)	C:N ratio	C:P ratio	N:P ratio	C:N:P ratio
I	上坡	4.41 \pm 0.50 a	336.97 \pm 12.39 ab	8.27 \pm 0.45 a	0.57 \pm 0.02 a	42 b	604 b	15 b	604:15:1
	中坡	4.31 \pm 0.23 a	366.87 \pm 10.48 b	9.63 \pm 0.70 a	0.62 \pm 0.05 a	41 ab	628 b	15 b	628:15:1
	下坡	5.52 \pm 0.51 a	323.80 \pm 13.31 a	9.73 \pm 0.45 a	0.97 \pm 0.05 b	34 a	348 a	10 a	348:10:1
II	上坡	8.01 \pm 0.28 b	416.87 \pm 8.80 b	17.19 \pm 0.82 a	0.67 \pm 0.02 a	25 a	631 c	26 c	631:26:1
	中坡	8.97 \pm 0.82 b	373.25 \pm 12.99 a	16.08 \pm 0.72 a	0.85 \pm 0.06 b	23 a	456 b	20 b	456:20:1
	下坡	6.67 \pm 0.70 a	361.84 \pm 16.64 a	15.89 \pm 0.81 a	1.23 \pm 0.06 c	23 a	304 a	13 a	304:13:1
III	上坡	6.86 \pm 0.59 a	407.61 \pm 8.04 a	19.26 \pm 0.55 b	0.86 \pm 0.06 a	21 a	500 b	24 b	500:24:1
	中坡	7.44 \pm 1.02 a	413.02 \pm 7.97 a	17.88 \pm 0.72 ab	0.96 \pm 0.09 a	23 a	472 b	20 b	472:20:1
	下坡	5.82 \pm 0.68 a	393.73 \pm 5.55 a	17.18 \pm 0.60 a	1.38 \pm 0.13 b	23 a	323 a	14 a	323:14:1
IV	上坡	6.98 \pm 0.56 a	385.82 \pm 7.09 a	20.13 \pm 0.54 a	0.90 \pm 0.03 a	19 a	439 b	23 b	439:23:1
	中坡	7.70 \pm 0.51 a	381.97 \pm 9.90 a	21.38 \pm 0.57 a	1.07 \pm 0.06 a	18 a	473 ab	21 ab	374:21:1
	下坡	6.58 \pm 0.87 a	401.74 \pm 6.62 a	22.48 \pm 0.67 a	1.29 \pm 0.09 b	18 a	327 a	18 a	327:18:1

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 凋落物与土壤对应元素的相关性

Table 3 Correlation of corresponding elements between litter and soil

凋落物元素类型 Litter elements types	土壤 SOC Soil organic carbon	土壤 TN Soil total nitrogen	土壤 TP Soil total phosphorus
C	0.390*		
N		0.709**	
P			0.306*

** 相关性显著水平 0.01(双尾检测)

3 讨论

3.1 植物对凋落物 C、N、P 含量及 C:N:P 比值的影响

凋落物中的养分含量以及 C:N:P 比值与植物再吸收能力相关, 当土壤、植物 N、P 含量较低的情况下, 植物加快养分元素的循环速度及提高利用效率, 植物养分的再吸收与直接从土壤中吸收养分的作用同样重要^[23]。凋落物是植物光合作用、同化作用、吸收和再吸收作用以及凋零脱落等途径共同作用形成的, 而光合作用和同化作用是物质原始积累的基础。当植物高速生长时, 可通过富集 P 素 (较低的 C:P 和 N:P 比值) 来合成更多的 rRNA 从而满足其需要^[17]。但是, 植物 P 素主要由土壤提供, 与土壤的 P 藕联性较强^[24-25], 因此 P 含量的波动对植物的元素比值影响较大^[16]。有研究发

现, 中国 753 种植物叶片的 N:P 平均值和 P 含量分别是 14.4 和 1.21 mg/g 全球平均水平是 11.8 和 1.42 mg/g^[26-27]。中国地区植物叶片 P 含量低于全球平均水平。喀斯特峰丛洼地植被虽然日照充足, 光合作用强, 有利于有机化合物的积累, 但是该地区的植物叶片养分含量却较低, 如 N 含量和 P 含量分别是 0.75 和 0.41 mg/g^[28]。可能原因是低纬度及高温使得植物叶片 N、P 含量降低^[26], 或者峰丛洼地土壤养分随水土流失严重, 土壤 N、P 存留量少而导致植物吸收量不足。

不同研究区域的土壤养分含量可影响植物对养分的利用策略。中国地区的土壤 P 含量较低, 研究表明中国土壤 P 含量是美国地区的 89%^[27]。喀斯特处于土壤 P 素供应量比较稀缺的地区, 植物为解决养分不足的问题, 必须改变养分利用策略, 因此再吸收作用显得相当重要。通过比较发现, 喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物养分的 C:N 值、C:P 值较长白山次生针阔混交林 9 种植物凋落物低而 N:P 值较高, 后者凋落物的 C:N 值、C:P 值和 N:P 值平均为 44.602 和 14.2^[29], 而本研究分别为 25.427 和 18。北方森林由于高纬度和低温的影响, 植物的养分含量比低纬度地区高^[26], 再吸收作用强度相对较弱。由此可见, 不同地区的植物再吸收功能对凋落物的 C、N、P 含量及 C:N:P 比值的影响是比较大的, 但是影响程度有差异, 喀斯特峰丛洼地植物相对大一些。

3.2 凋落物 C:N:P 比值对养分归还的影响

凋落物养分通过分解途径归还土壤, 其速度快慢受凋落物内在的性质和外界环境共同影响。李雪峰等^[30]研究表明, C:N 值、C:P 值及 N:P 值和凋落物分解速率的相关关系是有差异的, C:N 值、C:P 值和分解速率具有正相关关系, 而 N:P 值具有相反的现象。这和 Gallardo A 和 Merino J^[31]的研究一致, 凋落物在 P 素较低的情况下具有较高的 N 及木质素含量 (即较高的 N:P 值), 分解速率较低。说明 N:P 值越高, 凋落物的分解受 P 的限制越强, 特别是 N:P 值大于 25 和 P 含量低于 0.22 mg/g 的状况下^[32]。研究区上坡位各植被群落的凋落物具有较高的 N:P 值或较低的 P 含量, 表明上坡位凋落物的分解受 P 的限制更强, 分解较慢, 有利于养分的存储, 而下坡位凋落物分解速率相对较快。加之下坡位强烈的人畜干扰和土壤侵蚀, 养分快速析出归还到土壤使得凋落物养分含量更低, 凋落物中不利于养分的储存。

本研究中, N 素在 3 个坡位的不显著差异以及 P 素的显著差异, 说明喀斯特峰丛洼地植被凋落物 N:P 值和分解速率变化主要受 P 含量波动的影响。演替初期草丛 N:P 值较低, 而其它 3 种群落类型较高, 说明草丛的凋落物分解速率较快, 因而其 C 含量亦较低。演替时间较长的灌丛群落、常绿落叶阔叶林群落和顶极群落的凋落物分解速率较慢, 有利于养分的存储。

凋落物养分含量受土壤养分含量的限制, 但是不同坡位的差异不一致。土壤养分含量亦受多种因素影响, 如与水土流失、养分涵养能力等。由于喀斯特地区土-石界面的直接接触, 易产生土壤侵蚀和土体整体滑

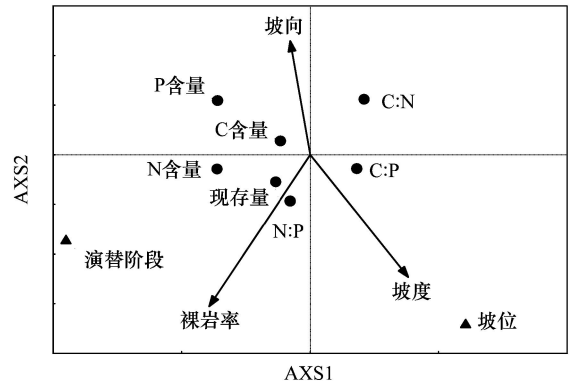


图 2 凋落物现存量、C、N、P 含量与五种因子的 CCA 排序图

Fig 2 The CCA order graph of litter standing crops, carbon, nitrogen, phosphorus and five factors

动, 裸岩率较高^[33]。研究区峰丛洼地上坡比下坡具更高裸岩率, 而且不同养分类型在坡位间亦受到不同影响。研究表明, SOC、土壤全 N 在坡位间的差异不全相同, 除顶极群落外, 其他演替类型土壤养分上坡位含量均比下坡位高(表 4), 而土壤全 P 含量的坡位差异与 SOC 和全 N 相反。此与凋落物的养分含量状况相一致, 可能跟下坡位凋落物快速分解归还到土壤有关。土壤养分在不同坡位的含量差异可影响到植物的吸收。由于不同区域以及不同坡位的土壤养分含量具有差异性, 当土壤某养分含量较低时, 便对植物产生一定的限制性, 影响植物的再吸收作用, 间接影响凋落物的养分性质。

表 4 不同坡位土壤养分含量差异

Table 4 Difference of soil nutrient content in different slopes

植被类型 Vegetation types	坡位 Slopes	SOC 含量			Soil N 含量			Soil P 含量		
		Soil original carbon content/(mg/g)	Soil total nitrogen content/(mg/g)	Soil total phosphorus content/(mg/g)	Soil original carbon content/(mg/g)	Soil total nitrogen content/(mg/g)	Soil total phosphorus content/(mg/g)	Soil original carbon content/(mg/g)	Soil total nitrogen content/(mg/g)	Soil total phosphorus content/(mg/g)
I	上坡	30.72 ± 1.02a	2.54 ± 0.12a	1.07 ± 0.05a						
	中坡	28.19 ± 1.28a	2.31 ± 0.10a	1.44 ± 0.05b						
	下坡	28.20 ± 1.61a	2.57 ± 0.16a	1.84 ± 0.20c						
II	上坡	118.28 ± 12.3a	7.54 ± 0.61a	1.31 ± 0.23a						
	中坡	102.01 ± 6.96a	6.17 ± 0.32a	1.86 ± 0.43b						
	下坡	107.04 ± 5.49a	7.01 ± 0.42a	2.38 ± 0.12b						
III	上坡	81.78 ± 3.71b	10.22 ± 0.56b	1.02 ± 0.05a						
	中坡	54.89 ± 5.10a	6.42 ± 0.73a	1.62 ± 0.15b						
	下坡	43.45 ± 3.74a	4.88 ± 0.54a	2.42 ± 0.23c						
IV	上坡	59.96 ± 3.99a	6.60 ± 0.42a	1.02 ± 0.07a						
	中坡	75.82 ± 7.99ab	7.89 ± 0.81ab	1.13 ± 0.15a						
	下坡	80.26 ± 5.28b	8.57 ± 0.56b	1.04 ± 0.05a						

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

喀斯特地区环境条件具有特殊性, 其养分迁移与碳-水-钙循环构成的岩溶动力作用紧密相关, 易溶的碳酸盐成分迅速溶解并以很高的浓度迁移, 带动难溶的 Fe、Si、Al、P、Mn 等元素迁移^[34], 强烈的岩溶作用导致土壤和养分流失。现时环境变化剧烈, 凋落物养分分解更快及流失更严重。比如当温度升高时, 则与分解有关的酶如脲酶、糖苷酶等活性相应升高^[35], 凋落物的分解加快^[36], 而且雨水的淋溶和冲刷作用, 能加快凋落物中养分元素的析出, 形成的可溶性有机物更易流失^[37], 这些都影响到养分在土壤中的存储。要达到最大限度保留养分, 必须降低凋落物的分解速度, 保证植物大量吸收养分并截存在体内。上坡位、成熟林群落的凋落物具有较高的 N:P 值, 分解速度较慢, 利于养分在群落内存储。植物对养分的截存因物种、吸收能力和生活特性而不同, 目前尚不清楚对养分截存的作用和大小, 有待进一步研究。

4 结论

喀斯特峰丛洼地植被凋落物具有明显时空分异, 凋落物现存量最大值出现在灌丛阶段, 常绿落叶阔叶林和顶极群落处在草丛和灌丛之间, 草丛群落凋落物现存量最少; 凋落物 C、N、P 含量和 C:N、C:P 比值随植被正向演替发展而升高, 而 N:P 比值随植被正向演替而下降; 不同坡位凋落物 C、N、P 含量和 C:N、C:P、N:P 比值的变化不全相同。C 含量、C:P 和 N:P 比值在上坡位较高、下坡位较低。N 含量在各个坡位间没有显著差异, P 含量在上坡位较低、下坡位较高。

典范对应分析 (CCA) 结果表明坡度、坡位、坡向、裸岩率和演替阶段与凋落物现存量和 C、N、P 含量及 C:N 值、C:P 值和 N:P 值的关系显著, 其中演替阶段和坡位对凋落物积累、养分分布和存储影响最大, 坡度和裸岩率也有较大影响。

N:P 值是影响凋落物的分解和养分归还速率的重要因素之一, 较低的 N:P 值使凋落物更易分解。下坡位及小龄群落由于具有较低的 N:P 值, 其凋落物分解速率相对较快, 土壤的养分存储量较低。上坡位、成熟林群落的凋落物和土壤更有利于积累养分。然而, 凋落物养分的时空演变规律不能解释养分流通量以及养分循环

的过程和机理,还有待于对养分循环途径和定量养分流量进行更加深入的研究。

致谢:感谢中国科学院亚热带农业生态研究所陈洪松研究员和 Pedro Rocha研究员对论文修改提供帮助。

References

- [1] Vasconcelos H L, Luizão F J. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented amazonian landscape. *Ecological Applications*, 2004, 14(3): 884-892.
- [2] Gao Z H, Zhang W L, Zhang Q F. General situation and prospect for the research on ecological functions of forest litter. *Journal of Northeast Forestry University*, 2004, 32(6): 79-83.
- [3] Rinnan R, Michelsen A, Bååth E, Jonasson S. Mineralization and carbon turnover in subarctic heath soil as affected by warming and additional litter. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39: 3014-3023.
- [4] Rinnan R, Michelsen A, Jonasson S. Effects of litter addition and warming on soil carbon, nutrient pools and microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39: 271-281.
- [5] Famer E C, Goldberg D E. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications*, 2009, 19(2): 398-412.
- [6] Ma W H. Sustainable development of vulnerable karst ecological environment in Guizhou. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2003, 21(2): 75-77.
- [7] Jiang Z C, Li X K, Qin X Q, Lu S H, Luo W Q, Lan F N, Cao J H. Comprehensive improving technique to rocky desertification in karst peak-cluster depression—a case study at Guohua ecological experimental area Pingguo Guangxi. *Carsoologica Sinica*, 2008, 27(1): 50-55.
- [8] Wei L M, Yu D L, Chen Z R. Study on the dynamic variation of litter falls in maolan karst forest. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2009, 33(3): 31-34.
- [9] Zhu S Y, Wang K L, Zeng F P, Zeng Z X, Song T Q. Characteristics of litterfall and nutrient return in secondary forest in karst region of northwest Guangxi. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(1): 274-279.
- [10] Elser J J, Dobbeffih D, Mæky N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience*, 1996, 46: 674-684.
- [11] Chen Z H, Wang K L, Chen H S, He X Y. Plant diversity during natural recovery process of vegetation in karst environmental migrant areas. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2008, 16(3): 723-72.
- [12] Tan W N. Status and characteristics of Orchidaceous plant resource of mulun national nature reserve in Guangxi. *Forest Inventory And Planning*, 2008, 33(6): 75-80.
- [13] Daubenmire R. Plant Communities—A Textbook of Plant Synecology. Chen QC translated. Beijing: People's Education Press, 1981: 113-301.
- [14] Redfield A. The biological control of chemical factors in the environment. *Science*, 1958, 46: 205-221.
- [15] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 1997, 94: 7362-7366.
- [16] McGroddy M E, Danufresne T, Hedlin L O. Scaling of carbon stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [17] Elser J J, Stemer R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markov T A, Conter J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3: 540-550.
- [18] Zhou G Y, Liu S G, Li Z, Zhang D Q, Tang X L, Zhou C Y, Yan J H, Mo J M. Old-Growth Forests can Accumulate Carbon in Soils. *Sciences*, 2006, 314: 1417.
- [19] Luysaert S, Schulze E D, Bömer A, Knohl A, Hessenmöller D, Law B E, Ciais P, Grace J. Old-Growth Forests as Global Carbon Sinks. *Nature*, 2008, 455: 213-215.
- [20] Magill A H, Aber J D. Dissolved organic carbon and nitrogen relationships in forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32: 603-613.
- [21] Mehan T D. Energy use and animal abundance in litter and soil communities. *Ecology*, 2006, 87(7): 1650-1658.
- [22] Papa S, Pellegrino A, Fioretto A. Microbial activity and quality changes during decomposition of quercus ilex leaf litter in three mediterranean woods. *Applied Soil Ecology*, 2008, 40: 401-410.
- [23] Franklin O, Ågren G I. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at n limitation. *Functional Ecology*, 2002, 16: 727-733.
- [24] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.

- [25] Hed in L O. Global organization of terrestrial plant nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2004, 101: 10849-10850
- [26] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2004, 101: 11001-11006
- [27] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in china. *New Phytologist*, 2005, 168: 377-385.
- [28] Piao H C, Liu C Q, Zhu S F, Zhu J M. Variations of C₄ and C₃ plant N:P ratios influenced by nutrient stoichiometry in limestone and sandstone areas of guizhou. *Quaternary Sciences*, 2005, 25(5): 552-560
- [29] Li X F, Han S J, Hu Y L, Zhao Y T. Decomposition of litter organic matter and its relations to C, N and P release in secondary conifer and broadleaf mixed forest in changbai mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(2): 245-251
- [30] Li X F, Han S J, Zhang Y. Decomposition of leaf litter of *quercus mongolica* from four precipitation gradients in mongolian oak forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(2): 261-266
- [31] Gallardo A, Merino J. Control of leaf litter decomposition rate in a mediterranean shrub land as indicated by N, P and lignin concentrations. *Pedobiologia*, 1999, 43: 64-72.
- [32] GÜSewell S, Verhoeven J T A. Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of granitoid leaf litter. *Plant Soil*, 2006, 287: 131-143.
- [33] Li Y B, Hou J J, Xi D T. The recent development of research on karst ecology in southwest China. *Scientia Geographica Sinica*, 2002, 22(3): 365-370.
- [34] Jiang Z C. Element migration of karst dynamic system. *Acta Geographica Sinica*, 1999, 54(5): 438-441
- [35] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39: 223-235.
- [36] Peng S L, Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1534-1544.
- [37] Perakis S S, Hed in L O. Nitrogen loss from unpolluted south american forests mainly via dissolved organic compounds. *Nature*, 2002, 415: 416-419

参考文献:

- [2] 高志红, 张万里, 张庆费. 森林凋落物生态功能研究概况及展望. *东北林业大学学报*, 2004, 32(6): 79-83.
- [6] 马文翰. 贵州喀斯特脆弱生态环境的可持续发展. *贵州师范大学学报*, 2003, 21(2): 75-77.
- [7] 蒋忠诚, 李先琨, 覃小群, 吕仕洪, 罗为群, 蓝芙宁, 曹建华. 论岩溶峰丛洼地石漠化的综合治理技术——以广西平果果化示范区为例. *中国岩溶*, 2008, 27(1): 50-55
- [8] 魏鲁明, 余登利, 陈正仁. 茂兰喀斯特森林凋落物量的动态研究. *南京林业大学学报自然科学版*, 2009, 33(3): 31-34
- [9] 朱双燕, 王克林, 曾毓平, 曾昭霞, 宋同清. 桂西北喀斯特次生林凋落物养分归还特征. *生态环境学报*, 2009, 18(1): 274-279.
- [11] 陈志辉, 王克林, 陈洪松, 何寻阳. 喀斯特环境移民迁出区植物多样性研究. *中国生态农业学报*, 2008, 16(3): 723-727.
- [12] 谭卫宁. 广西木论国家级自然保护区兰科植物资源状况及其特点. *林业调查规划*, 2008, 33(6): 75-80.
- [13] Daubenmire R. 植物群落-植物群落生态学教程//陈庆城, 译. 北京: 人民教育出版社, 1981: 13-301.
- [28] 朴河春, 刘丛强, 朱书法, 朱建明. 贵州石灰岩和砂岩地区 C₄和 C₃植物营养元素的化学计量对 N/P比值波动的影响. *第四纪研究*, 2005, 25(5): 552-560
- [29] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 赵玉涛. 长白山次生针阔混交林叶凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(2): 245-25.
- [30] 李雪峰, 韩士杰, 张岩. 降水量变化对蒙古栎落叶分解过程的间接影响. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 261-266.
- [33] 李阳兵, 侯建筠, 谢德体. 中国西南岩溶生态研究进展. *地理科学*, 2002, 22(3): 365-370
- [34] 蒋忠诚. 岩溶动力系统中的元素迁移. *地理学报*, 1999, 54(5): 438-441
- [36] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 2002, 22(9): 1534-1544