

鼎湖山 3 种演替阶段森林土壤 C、N、P 现状及动态

邵宜晶^{1,2}, 俞梦笑^{1,2}, 江军¹, 曹楠楠^{1,2}, 褚国伟¹, 闫俊华^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨森林演替过程中土壤 C、N、P 的变化, 通过测定鼎湖山 3 种演替阶段的森林土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)、总磷(TP)含量, 对他们的化学计量进行分析。结果表明, 鼎湖山 3 种森林土壤 SOC 和 TN 随演替阶段而增加, 演替中后期表层土壤(0~20 cm)与演替初期的差异达到显著水平($P<0.05$), 在土壤剖面上的分布都呈现显著的表层富集现象, 且表层土壤与其他土层均有显著差异($P<0.05$)。土壤 TP 含量随演替阶段没有呈现出有规律的变化, 不同演替阶段间也没有显著差异, 但不同演替阶段土壤 TP 在土壤剖面上的分布表现不同, 演替前期土壤 TP 含量随着土层深度增加而增加, 演替后期土壤 TP 随土层深度的增加而降低, 而演替中期土壤 TP 含量在各土层间没有显著差异。土壤 C/N 不受土层深度和演替进程的影响, 而土壤 C/P 和 N/P 均表现为随演替阶段而增加, 随土层加深而降低。这些揭示了森林土壤 SOC、TN 和 TP 含量随演替进展及其在土壤剖面上的分布取决于土壤 C、N、P 的来源方式。

关键词: 土壤有机碳; 氮; 磷; 化学计量学; 鼎湖山

doi: 10.11926/jtsb.3748

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

SHAO Yi-jing^{1,2}, YU Meng-xiao^{1,2}, JIANG Jun¹, CAO Nan-nan^{1,2}, CHU Guo-wei¹, YAN Jun-hua^{1*}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the changes in soil C, N and P in forest succession, the soil organic carbon (SOC), nitrogen (N) and phosphorus (P) and the chemical stoichiometry characteristics were studied in three Dinghushan forests along a succession gradient. The results showed that both the contents of SOC and N decreased along soil depths and increased with succession stages. There were significant differences in contents of soil SOC and N between late succession and early succession ($P<0.05$), and also between topsoil (0-20 cm) and other soil layers ($P<0.05$). The content of soil P was the highest in middle succession forest, but there were no significant differences among three forests. For the distribution pattern of P along soil profile, the content of soil P increased with soil depth in early succession and decreased in late succession, which had no significant differences among soil layers in middle succession. Soil C/N was not affected by soil depth or succession process, while soil C/P and N/P increased with succession process and decreased with soil depth. It was suggested that the contents of SOC, N, and P with succession process and soil depth depended on the sources of soil C, N, P.

Key words: SOC; N; P; Chemical stoichiometry; Dinghushan

收稿日期: 2017-04-06

接受日期: 2017-05-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270557)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270557).

作者简介: 邵宜晶(1992~), 女, 在读研究生, 主要从事森林生态系统养分循环研究。E-mail: shaoyj@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: jhyan@scib.ac.cn

土壤是植物生长所需养分的主要来源,对植物生长具有重要的调节作用,土壤养分状况直接影响着植被群落的组成、结构与生产力水平^[1],尤其 N、P 元素作为生物体的重要组成成分,是限制植物生长的重要元素^[2]。生态化学计量学可以揭示植物、土壤养分比例的调控机制,阐明 C、N、P 元素平衡的化学计量格局,为研究植物-土壤之间的相互作用、限制养分的判定、种群动态、生态系统的稳定性、森林演替与衰退提供了新的方法,并取得了一系列的研究成果^[3],因此探讨 C、N、P 元素耦合关系的生态化学计量学逐渐成为土壤限制作用与养分循环研究的重要工具。

土壤 C、N、P 元素含量和元素的平衡关系决定植物体的化学计量平衡,影响植物生长,群落组成和生产力高低,而且对生态系统过程和健康具有指示作用,研究发现有机质层土壤 C/N 能指示土壤硝化作用强度和硝酸根淋溶强度^[4];表层土壤 C/N 小于 25 或大于 30 分别是硝酸盐淋溶风险高和低的阈值^[5];Güsewell 等指出土壤、凋落物和植物 N/P 可作为氮饱和、养分限制的诊断和有效预测指标^[6],叶片 N/P 比反映了土壤氮磷的相对有效性^[7],在指示养分限制方面比传统的通过养分添加实验确定植物生长养分限制更可信^[6]。

地处南亚热带的鼎湖山地区,高温多雨的气候条件加速了土壤风化和土壤 P 的流失^[8],造成该地区土壤 P 缺乏^[9],加之该地区又是高 N 沉降区域^[10],因此造成土壤中 N、P 元素的严重失衡。鼎湖山演替顶级阶段森林土壤呈现出 N 饱和^[11]、P 限制^[12]的情况,且随着正向演替 N 的可利用性逐渐增加^[13],而 P 的可利用性在演替顶级阶段显著低于演替初期^[14],然而该生态系统依然维持了最高的生产力^[15]。因此,不同演替阶段森林土壤中的 SOC、N、P 及其比值特征需要深入研究。本文从生态化学计量学分析鼎湖山 3 种演替系列森林土壤中 SOC、TN、TP 含量及其化学计量特征,探讨森林土壤 C、N、P 现状及其动态机制,为鼎湖山森林生态系统土壤可持续利用研究提供科学参考。

1 研究地概况

鼎湖山自然保护区(23°09'21" N, 112°33'41" E)位于广东省肇庆市,地处我国亚热带,属亚热带湿润季风型气候,水热资源丰富,冬夏气候交替

明显。年平均气温 20.9℃,最热月 7 月,最冷月 1 月,4-9 月为雨季,11 月至翌年 1 月为干季,年降雨量 1860 mm,年均蒸发量 1115 mm,年均相对湿度 82%。土壤母质为砂岩、砂页岩,主要土壤类型为赤红壤和红壤。

本研究选择鼎湖山 3 种处于不同演替阶段森林土壤,即处于演替早期的马尾松林、演替中期的针阔叶混交林(以下简称混交林)和演替后期的季风常绿阔叶林(以下简称季风林)^[16]。马尾松林样地海拔 150~250 m,马尾松是唯一乔木,林下灌木丰富;混交林样地海拔 150~250 m,主要有马尾松(*Pinus massoniana*)、荷木(*Schima superba*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和黧蒴锥(*C. fissa*)等;季风林样地海拔 200~300 m,群落外貌终年常绿,垂直结构复杂,优势树种主要有锥栗、荷木、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*C. concinna*)和华润楠(*Machilus chinensis*)。马尾松林、混交林和季风林平均土层厚度约 50~80 cm,但季风林局部地区可达 100 cm 以上。

2 方法

2.1 样品采集与测定

在 3 个演替阶段的森林永久样地旁边设置 6 个重复的破坏性采样地(A、B、C、D、E、F),于 2005、2010、2015 年分别采集土壤样品,每个样地按 S 形选择 8 个采样点,用内径 2 cm 的土钻分层采样,同层次土壤混合成 1 个样品。因剖面土壤要求 3 个重复(a、b、c),因此将破坏样地 6 个样方土壤样品合并为 3 个剖面样品(即 a 为 A、B 样方混合,b 为 C、D 样方混合,c 为 E、F 样方混合)。其中 2015 年仅采集表层(0~20 cm)的土壤样品,2005 年和 2010 年按照 0~10、10~20、20~40、40~60 和 60~80 cm 的剖面分层取样。样品带回实验室后,剔除砾石和草根等杂物,将土样放至通风干燥处自然风干,再用滚轴研磨过 2 mm 土筛,装入塑料瓶中待用。

土壤 SOC 用重铬酸钾外加热氧化法,TN 用半微量开氏法测定,TP 用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法(GB 7852-87)测定。

2.2 数据分析

采用 SPSS 18 统计软件进行 ANOVA 分析。不同演替阶段土壤及其各土层 SOC、TN、TP 含量、

C、N、C、P、N、P通过单因素方差分析(One-Way ANOVA)的LSD法进行显著性检验。以 $P < 0.05$ 表示差异显著。

3 结果和分析

3.1 土壤SOC、TN、TP含量

土壤SOC含量随森林正向演替而增加, 演替中期混交林、后期季风林的各土层SOC含量均显著大于演替初期马尾松林的($P < 0.05$, 图1: A), 但演替中期和后期各土层间的SOC含量无显著差异($P > 0.05$, 图1: A), 说明演替中后期各土层SOC含量增加速度变缓。3种森林表层(0~20 cm)土壤SOC含量与下层(20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm)均有显著差异($P < 0.05$, 图1: A), 说明SOC在土壤剖面

上的分布呈现明显的表层富集现象。

3个演替阶段森林表层土壤中TN含量在土壤剖面上的分布与SOC含量有相似的规律, 即表层土壤(0~20 cm)随演替而增加, 且混交林和季风林均显著高于马尾松林。表层土壤(0~20 cm)的TN含量显著高于下层土壤(20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm), 但下层土壤的TN含量在3个演替阶段森林间无显著差异($P > 0.05$, 图1: B)。

森林土壤中TP含量未表现出随演替进展而增加的趋势, 3个演替阶段间的森林土壤TP含量并无显著差异。演替前期的马尾松林土壤TP含量随土层深度增加而升高。演替后期的季风林土壤TP含量随土层的变化与演替前期的马尾松林相反, 随土层深度的加深而降低。演替中期的混交林各土层间的TP含量没有显著差异(图1: C)。

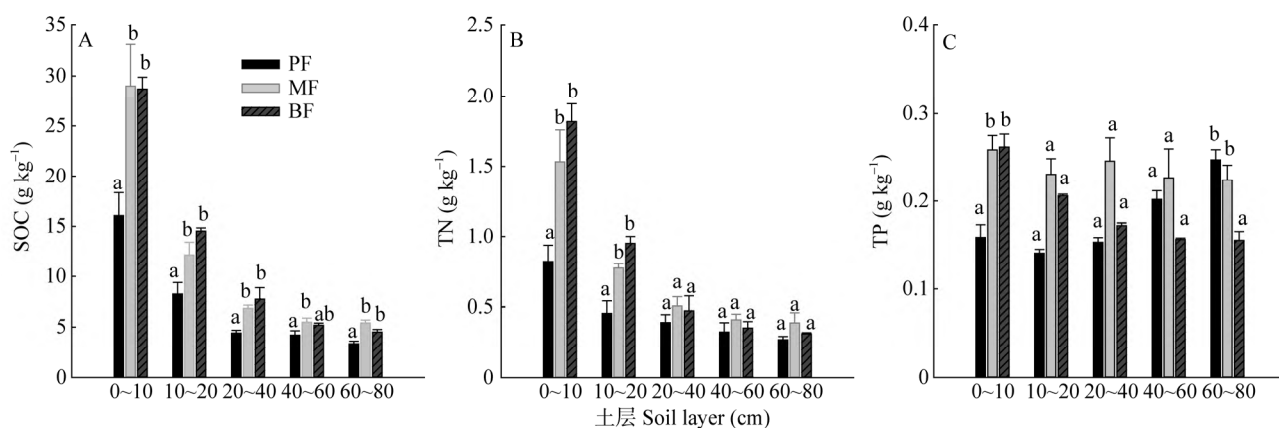


图1 2010年3个演替阶段森林的土壤SOC、TN、TP含量。同一土层柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。PF: 马尾松林; MF: 混交林; BF: 季风林。下图同。

Fig. 1 SOC, TN and TP concentrations in soil of three forest types in 2010. Different letters indicate significant differences at 0.05 level within the same soil layer. PF: Pine forest; MF: Mixed forest; BF: Broad-leaved forest. The same is following Figures.

3.2 森林土壤C、N、P化学计量特征

森林表层(0~20 cm)土壤中C、N随正向演替进程而降低, 演替后期的季风林与演替前期的马尾松林差异达显著水平($P < 0.05$), 而其他土壤层的C、N随演替进程而略有升高, 但不同演替阶段间差异不显著。3个演替阶段的森林土壤中C、N在土壤剖面上均未呈现规律性的变化, 各土层间的C、N差异也不显著(图2: A)。但3个演替阶段森林土壤SOC、TN呈现显著正相关关系($r^2 = 0.99$, $P < 0.05$)(图3)。

森林土壤中C、P随演替进程而增加。演替后期的季风林土壤的C、P显著高于演替前期的马尾

松林和演替中期的混交林。3个演替阶段森林土壤中C、P随土层深度的增加均显著降低, 表层土壤(0~20 cm)的C、P显著高于下层土壤(20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm) ($P < 0.05$, 图2: B)。

森林土壤中N、P随演替进程和在土壤剖面上的变化与森林土壤C、P的变化相似, 即演替后期季风林的土壤N、P显著高于演替前期的马尾松林和演替中期的混交林。3个演替阶段的森林土壤N、P随土层深度增加而降低, 表层土壤(0~20 cm)的N、P显著高于下层土壤(20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm) ($P < 0.05$, 图2: C)。

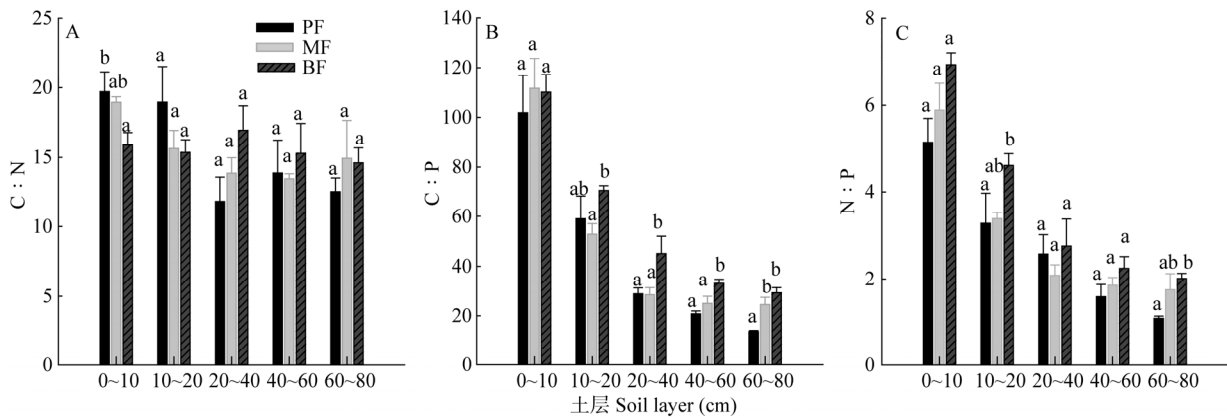


图 2 2010 年 3 种演替阶段森林土壤的 C、N、P 化学计量比

Fig. 2 C, N, P stoichiometry in soil of three forest types in 2010

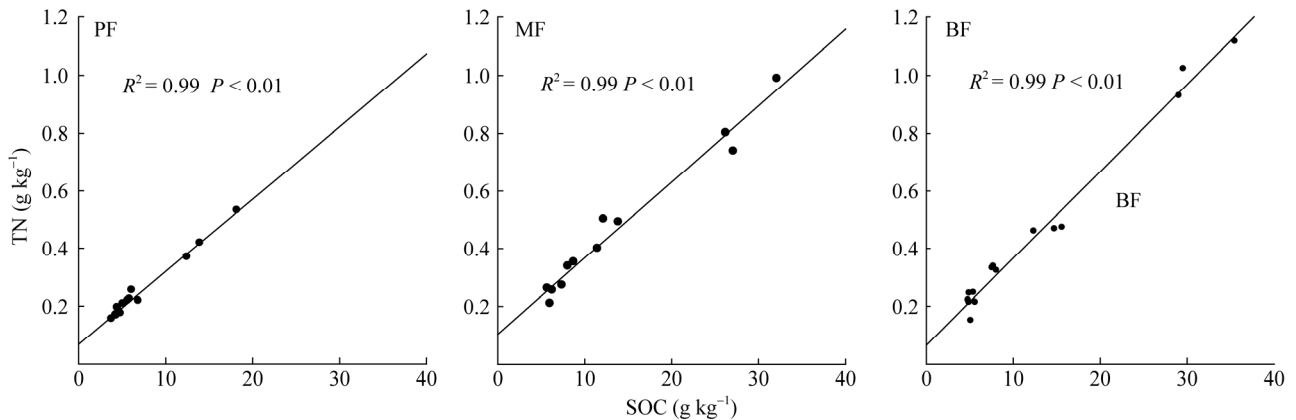


图 3 3 种林型土壤 SOC、TN 含量的相关关系

Fig. 3 Correlation of SOC, TN in soil of three forest types

3.3 森林土壤 SOC、TN、TP 含量的年际动态

分别在 2005 年、2010 年、2015 年采集马尾松林、混交林和季风林的表层土壤(0~20 cm)样品,分析 SOC、TN、TP 含量。对同一演替阶段的土壤 SOC、TN、TP 含量均随时间推移而表现出增加的趋势。差异显著性检验表明,土壤 SOC 含量在 10 年间的增幅没有达到显著水平(图 3: A); 土壤 TN 含量每 5 年间的增幅都达到了显著水平($P < 0.05$, 图 3: B); 土壤 TP 含量先降低后增加,但未达显著差异(图 3: C)。虽然随时间推移,3 个演替阶段的森林表层土壤中 SOC、TN、TP 含量均发生变化,但并未改变表层土壤中 SOC、TN、TP 含量在演替系列上的分布格局,即土壤 SOC 和 TN 含量以演替前期 < 中期 < 后期,而 TP 含量为演替前期 < 后期 < 中期。

3.4 森林土壤 C、N、P 化学计量比的年际动态

森林表层土壤(0~20 cm)的 C N、C P、N

P 均随时间发生变化。结果表明,3 个演替阶段的森林表层土壤 C N 随时间显著降低($P < 0.05$, 图 5: A), 土壤 C P 先增加后降低,但年际间并未达显著差异(图 5: B), 而土壤 N P 随时间显著升高($P < 0.05$, 图 5: C)。3 个演替阶段森林表层土壤的 C N、C P、N P 近十年的变化并未改变其在演替阶段上的分布格局。森林表层土壤 C N 随演替进程没有发生显著变化,土壤 C P 和土壤 N P 均随演替进程呈逐渐升高的趋势,仅土壤 N P 在演替前期的马尾松林和演替后期的季风林间有显著差异($P < 0.05$)。

4 讨论

4.1 土壤 SOC、TN 和 TP 的分布格局及其机制

鼎湖山 3 个演替阶段森林土壤的 SOC、TN 含量在土壤剖面上呈“倒金字塔”的分布格局,而土壤

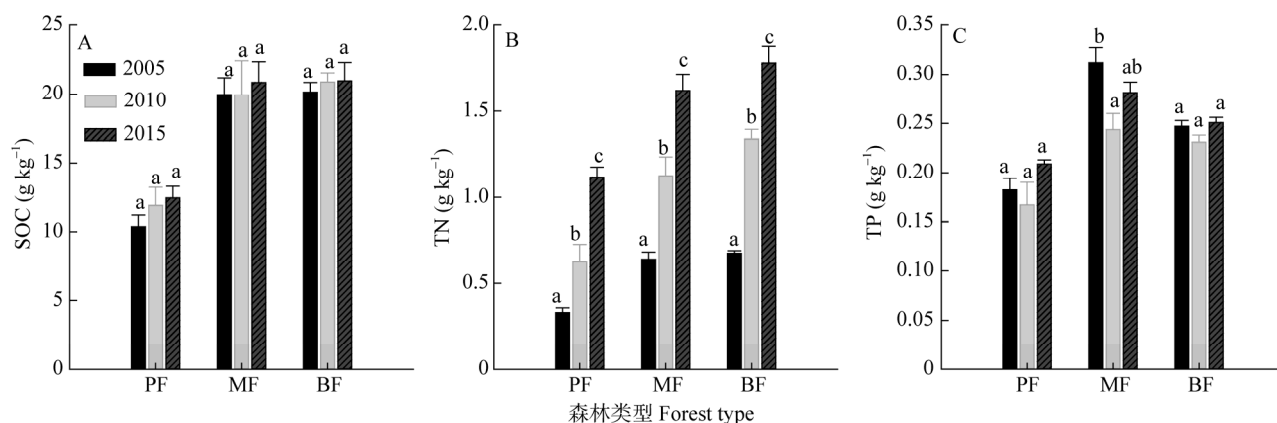


图 4 3 种林型表层土壤(0~20 cm)的 SOC、TN、TP 含量的年际变化

Fig. 4 Interannual changes in SOC, TN and TP concentrations in topsoil layer (0 - 20 cm) of three forest types

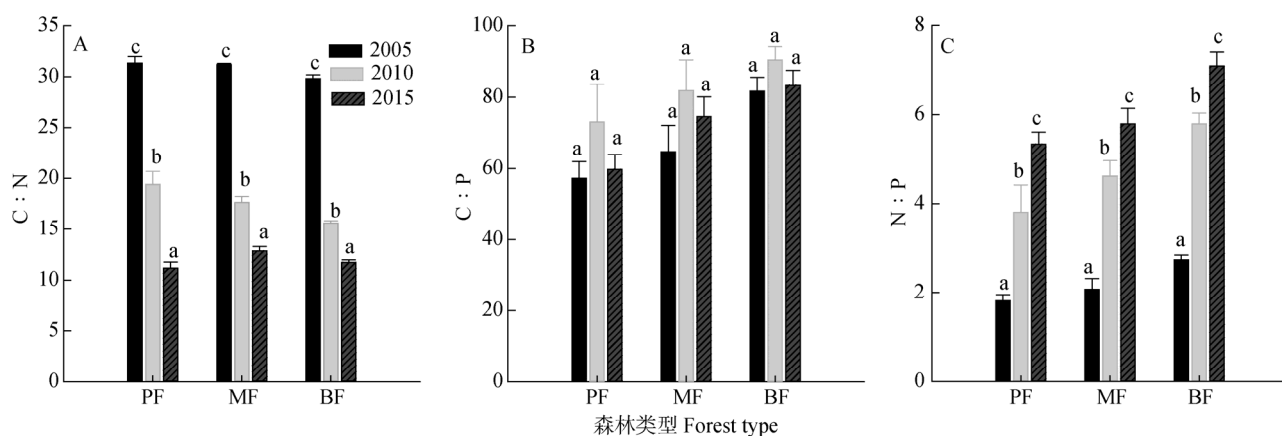


图 5 3 种林型表层土壤(0~20 cm)的 C、N、P 化学计量比的年际变化

Fig. 5 Interannual changes in C/N/P stoichiometry in topsoil layer (0 - 20 cm) of three forest types

TP 含量在土壤剖面上呈现“圆柱体”分布格局,这主要是因为土壤 P 和 C、N 的来源不同。土壤 SOC 主要来源是植物根系的输送和凋落物的归还;土壤 N 的主要来源是凋落物的归还和大气氮沉降(鼎湖山大气氮沉降量为 $38.4 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ [17])。研究表明,氮沉降带来的氮仅有约 5% 被存储于地上生物量中,而绝大部分的氮(约 70%)储存于低 C/N (10~30 cm) 的土壤中[18]。土壤 C、N 的来源方式导致其首先在土壤表层累积,然后再随水或其他介质向下层迁移,形成了随土层加深而含量降低的分布格局,这与亚热带自然森林生态系统的研究结果一致[19]。

土壤 P 主要来自于土壤母质的风化[20]。母质存在的位置和淋溶作用都会导致磷在土壤剖面上呈现“金字塔”式的分布格局,但是由于生物对土壤养分的调控作用[19],即生物将 P 从含量丰富的深层土

壤吸收转运至表层土壤以满足其营养需求[21],导致 P 在表层土壤以有机磷的形式积累,在土壤剖面上形成了复杂的垂直分布格局[22-23]。在演替前期,由于生物快速生长,需要消耗上层土壤中的 P,而生物循环的 P 又不能及时归还到表层土壤中。鼎湖山演替前期、中期、后期的年凋落物量分别是 3.31×10^3 、 8.50×10^3 、 $8.28 \times 10^3 \text{ kg hm}^{-2}$,凋落物的年均分解速率分别为 36.94%、40.85%和 49.16%[24]。演替前期,生物循环调控 P 的作用弱于母质存在位置和淋溶的双重作用(物理作用),土壤 TP 随着土层深度增加而升高;在演替中期,生物调控 P 的作用同物理作用相当,植物生长消耗上层土壤中的 P 与生物循环归表层土壤中的 P 相当,所以土壤 TP 在土壤剖面上没有表现出明显的变化趋势;演替后期生物作用强烈,利用生物 P 的快速周转来缓解 P 的限制,

生物调控 P 的作用大于物理作用, 土壤 TP 在土壤表层积累, 随土层深度的增加而降低。Vincent^[25]通过添加和去除凋落物试验, 认为演替后期大量的凋落物分解会提高表层土壤有机磷含量, 而养分越受限, P 元素在表层累积的更多。故 P 本身的生物地球化学循环特征决定了土壤有机磷随着生态系统发展逐渐积累^[26], 演替后期受 P 限制最严重^[12], 因而可能会在表层积累更多的 P, 以缓解 P 的限制。

4.2 鼎湖山森林土壤 C/N 稳定性机制

大量研究表明, 在森林植被演替过程中土壤物理性状得到改善, 土壤 SOC、TN 逐渐积累^[27], 且随着土壤深度加深显著降低^[28-29]。鼎湖山森林土壤 C/N 之间具有很强的相关性(图 3), 且具有相对稳定的 C/N (图 2 和图 5) 这与前人的研究结果一致^[19,23], 土壤 C/N 不随土壤剖面深度和演替进程而发生显著变化^[30-31]。由于土壤 C、N 主要来源于植物^[32], 同时对环境变化的响应几乎是同步的^[33], 而且 C 和 N 作为结构性成分, 其积累和消耗过程存在相对固定的比值^[34], 这也符合化学计量的基本原则^[35]。

鼎湖山土壤 C/N 平均值 18, 变化范围为 10~27, 变异系数 18.09%, 高于全国 C/N 的平均水平(10~12)^[36], 也高于 Tian^[19]对热带亚热带土壤的研究结果, 与常规的热带亚热带地区因为快速的分解作用导致土壤具有较低的 C/N^[37]不符。同时本研究又地处高氮沉降区域, 所以高 C/N 显得尤为异常。可能的原因是本研究采样深度较浅, 或者是土壤类型主要为赤红壤和红壤, 而热带、亚热带地区的红、黄壤 C/N 可高达 20^[36]。

4.3 鼎湖山森林土壤 C/P、N/P 的变化机制

鼎湖山土壤 C/P 为 144, 变化范围为 38~383, 变异系数 68%; N/P 为 7, 变化范围为 2.5~18.6, 变异系数 58%。较大的变异系数表明 C/P、N/P 随演替和土壤深度变化较大。土壤 C/P、N/P 平均值均大于全国平均水平(61 和 5.2)^[19]。Walker 等^[20]指出土壤 C、N、P 化学计量比主要取决于 P 的供应。鼎湖山地区是典型的 P 缺乏地区^[9,38], 而且又处于华南高氮沉降区域, 因此土壤 P 含量较低和 N 的增加是导致土壤 C/P、N/P 较高的主要原因。

随着土壤深度增加, 土壤 C/P、N/P 均显著降低, 这是由 SOC、TN 和 TP 在土壤剖面上不同的分布格局决定的, 在整个土壤剖面上, 土壤 TP

含量相对稳定, 而土壤 SOC、TN 含量随土壤深度加深快速降低。土壤 C、N、P 分布格局的差异主要取决于来源的差异, 植物是陆地生态系统土壤 C、N 的主要来源; 原生矿物风化是陆地生态系统中土壤磷的主要来源^[20,39]。

4.4 鼎湖山土壤 SOC、TN 和 TP 长期动态变化机制

从 2005 年到 2015 年, 表层土壤 SOC、TP 含量没有显著变化, 而 TN 含量显著增加, 可能是因为该地区高的 N 沉降所致^[10], 鼎湖山大气 N 沉降量为 38.4 kg N hm⁻²a⁻¹^[17]。Nadelhoffer 的研究表明氮沉降中 70% 氮储存于 C/N 为 10~30 的土壤中(鼎湖山土壤 C/N 比 10~27)^[18]。鼎湖山处于高 N 沉降区域, 但 SOC 在近 10 年的变化不显著。鼎湖山 3 种森林类型的 N 添加试验表明 SOC 累积矿化量、矿化速率以及微生物量碳都没有显著影响^[40]。而 Jason 的研究结果表明 N 添加促进了轻组碳的分解, 而使重组碳与矿物质结合的有机质更加稳定^[41], 即 N 沉降对碳组分影响较大, 而对土壤 SOC 总量影响不大。鼎湖山表层土壤 TP 含量近 10 年没有显著变化, 表明鼎湖山 TN 含量的增加并未影响土壤 TP 总量。有研究表明, 在达到氮饱和临界点之前, 低水平的氮添加会提高土壤有效磷含量。因此, 今后应加强土壤 P 组分长期变化研究, 以更加全面了解土壤 P 的长期动态机制。

综上所述, 土壤 C、N、P 的来源方式决定了土壤 SOC、TN 含量在土壤剖面上呈“倒金字塔”的分布格局, 而土壤 TP 含量呈“圆柱体”分布格局。土壤 C/N 不受土层深度和演替进程的影响, 而土壤 C/P 和 N/P 随演替进程而增加, 随土层加深而降低, 这主要是由于生态系统 P 的匮乏。长期试验结果表明 SOC、TP 含量无显著变化, 而 TN 含量显著增加, 这可能是由于 N 沉降增加所致。因此, 应加强对该地区 P 限制生态系统和 N 沉降增加背景下森林土壤的研究。

参考文献

- [1] LIU R, ZHANG W G, JIANG X L, et al. Study on the characteristics of degradation succession of *Elymus nutans* community and its correlation to soil properties [J]. Pratacult Sci, 2010, 27(10): 96-103.
刘蓉, 张卫国, 江小雷, 等. 垂穗披碱草群落退化演替的植被特性及其与土壤性状的相关性研究 [J]. 草业科学, 2010, 27(10): 96-103.

- [2] 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.
- [3] JIAO F, WEN Z M, AN S S, et al. Successional changes in soil stoichiometry after land abandonment in Loess Plateau, China [J]. *Ecol Eng*, 2013, 58: 249–254. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.06.036.
- [4] OLLINGER S V, SMITH M L, MARTIN M E, et al. Regional variation in foliar chemistry and N cycling among forests of diverse history and composition [J]. *Ecology*, 2002, 83(2): 339–355. doi: 10.2307/2680018.
- [5] GUNDERSEN P, CALLESEN I, de VRIES W. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios [J]. *Environ Pollut*, 1998, 102(S1): 403–407. doi: 10.1016/S0269-7491(98)80060-2.
- [6] GÜSEWELL S, KOERSELMAN W, VERHOEVEN J T A. Biomass N P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands [J]. *Ecol Appl*, 2003, 13(2): 372–384. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0372:BNRAIO]2.0.CO;2.
- [7] HOBBI E S, GOUGH L. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska [J]. *Oecologia*, 2002, 131(3): 453–462. doi: 10.1007/s00442-002-0892-x.
- [8] NEUFELDT H, DA SILVA J E, AYARZA M A, et al. Land-use effects on phosphorus fractions in Cerrado oxisols [J]. *Biol Fert Soils*, 2000, 31(1): 30–37. doi: 10.1007/s003740050620.
- [9] HEDIN L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 10849–10850. doi: 10.1073/pnas.0404222101.
- [10] MO J M, BROWN S, XUE J H, et al. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China [J]. *Plant Soil*, 2006, 282(1/2): 135–151. doi: 10.1007/s11104-005-5446-7.
- [11] MO J M, ZHANG W, ZHU W X, et al. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China [J]. *Glob Change Biol*, 2008, 14(2): 403–412. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01503.x.
- [12] HUANG W J, LIU J X, WANG Y P, et al. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China [J]. *Plant Soil*, 2013, 364(1/2): 181–191. doi: 10.1007/s11104-012-1355-8.
- [13] MO J M, BROWN S, PENG S L, et al. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China [J]. *For Ecol Manage*, 2003, 175(1/2/3): 573–583. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00220-7.
- [14] HUANG W J, ZHOU G Y, LIU J X. Nitrogen and phosphorus status and their influence on aboveground production under increasing nitrogen deposition in three successional forests [J]. *Acta Oecol*, 2012, 44: 20–27. doi: 10.1016/j.actao.2011.06.005.
- [15] YAN J H, WANG Y P, ZHOU G Y, et al. Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in south China [J]. *Glob Change Biol*, 2006, 12(5): 810–821. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01141.x.
- [16] PENG S L, WANG B S. Forest succession at Dinghushan, Guangdong, China [J]. *Bot J S China*, 1993(II): 34–42.
- [17] ZHOU G Y, YAN J H. The influences of regional atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan Forest Ecosystems [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, 21(12): 2002–2012. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2001.12.006.
- 周国逸, 闫俊华. 鼎湖山区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响 [J]. *生态学报*, 2001, 21(12): 2002–2012. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2001.12.006.
- [18] NADELHOFFER K J, DOWNS M R, FRY B. Sinks for ¹⁵N-enriched additions to an oak forest and a red pine plantation [J]. *Ecol Appl*, 1999, 9(1): 72–86. doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0072:SFNEAT]2.0.CO;2.
- [19] 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(1/2/3): 139–151. doi: 10.1007/s10533-009-9382-0.
- [20] WALKER T W, ADAMS A F R. Studies on soil organic matter: I. Influence of phosphorus content of parent materials on accumulations of carbon, nitrogen, sulfur, and organic phosphorus in grassland soils [J]. *Soil Sci*, 1958, 85(6): 307–318. doi: 10.1097/00010694-195806000-00004.
- [21] ZHANG C, TIAN H Q, LIU J Y, et al. Pools and distributions of soil phosphorus in China [J]. *Glob Biogeochem Cycl*, 2005, 19(1): GB1020. doi: 10.1029/2004GB002296.
- [22] SMECK N E. Phosphorus dynamics in soils and landscapes [J]. *Geoderma*, 1985, 36(3/4): 185–199. doi: 10.1016/0016-7061(85)90001-1.
- [23] VITOUSEK P M. Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i as a Model System [M]. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 2004.
- [24] ZHANG D Q, YE W H, YU Q F, et al. The litter-fall of representative forests of successional series in Dinghushan [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, 20(6): 938–944. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2000.06.006.
- 张德强, 叶万辉, 余清发, 等. 鼎湖山演替系列中代表性森林凋落物研究 [J]. *生态学报*, 2000, 20(6): 938–944. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2000.06.006.
- [25] VINCENT A G, TURNER B L, TANNER E V J. Soil organic phosphorus dynamics following perturbation of litter cycling in a tropical moist forest [J]. *Eur J Soil Sci*, 2010, 61(1): 48–57. doi: 10.

- 1111/j.1365-2389.2009.01200.x.
- [26] JOBBÁGY E G, JACKSON R B. The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants [J]. *Biogeochemistry*, 2001, 53(1): 51–77. doi: 10.1023/A:1010760720215.
- [27] TURNER B L, WELLS A, CONDRON L M. Soil organic phosphorus transformations along a coastal dune chronosequence under New Zealand temperate rain forest [J]. *Biogeochemistry*, 2014, 121(3): 595–611. doi: 10.1007/s10533-014-0025-8.
- [28] BUSH J K. Soil nitrogen and carbon after twenty years of riparian forest development [J]. *Soil Sci Soc Amer J*, 2008, 72(3): 815–822. doi: 10.2136/sssaj2007.0120.
- [29] RHOADES C C, MILLER S P, SHEA M M. Soil properties and soil nitrogen dynamics of prairie-like forest openings and surrounding forests in Kentucky's knobs region [J]. *Amer Midl Nat*, 2004, 152(1): 1–11. doi: 10.1674/0003-0031.
- [30] LIU X H, CHEN W F, DUAN C G, et al. Effect of exploitation of unutilized land on ecological stoichiometry characteristics of plants and soil carbon, nitrogen and phosphorus in the yellow river delta [J]. *J Soil Water Conserv*, 2013, 27(2): 204–208. doi: 10.13870/j.cnki.stbxb.2013.02.034.
- 刘兴华, 陈为峰, 段存国, 等. 黄河三角洲未利用地开发对植物与土壤碳、氮、磷化学计量特征的影响 [J]. *水土保持学报*, 2013, 27(2): 204–208. doi: 10.13870/j.cnki.stbxb.2013.02.034.
- [31] LIU W L, XIE W X, ZHAO Q S, et al. Spatial distribution and ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in soil in *Phragmites australis* tidal flat of Jiaozhou Bay [J]. *Wetl Sci*, 2014, 12(3): 362–368. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2014.03.014.
- 刘文龙, 谢文霞, 赵全升, 等. 胶州湾芦苇潮滩土壤碳、氮和磷分布及生态化学计量学特征 [J]. *湿地科学*, 2014, 12(3): 362–368. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2014.03.014.
- [32] CLEVELAND C C, LIPTZIN D. C N P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235–252. doi: 10.1007/s10533-007-9132-0.
- [33] WANG W Q, ZENG C S, ZHONG C Q, et al. Effect of human disturbance on ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in Minjiang River Estuarine Wetland [J]. *Environ Sci*, 2010, 31(10): 2411–2416. doi: 10.13227/j.hjkk.2010.10.026.
- 王维奇, 曾从盛, 钟春棋, 等. 人类干扰对闽江河口湿地土壤碳、氮、磷生态化学计量学特征的影响 [J]. *环境科学*, 2010, 31(10): 2411–2416. doi: 10.13227/j.hjkk.2010.10.026.
- [34] CHAPIN F S, MATSON P A, MOONEY H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* [M]. New York: Springer-Verlag, 2002. doi: 10.1007/b97397.
- [35] STERNER R W, ELSER J J, VITOUSEK P. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 2002.
- [36] GUO J X, ZHU T C. Study of energy flow between litter and decomposers in *Aneurolepidium chinese* grassland [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin*, 1992, 16(2): 143–148.
- 郭继勋, 祝廷成. 羊草草地枯枝落叶与分解者之间能量流动的研究 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1992, 16(2): 143–148.
- [37] POST W M, PASTOR J, ZINKE P J, et al. Global patterns of soil nitrogen storage [J]. *Nature*, 1985, 317(6038): 613–616. doi: 10.1038/317613a0.
- [38] TOWNSEND A R, CLEVELAND C C, ASNER G P, et al. Controls over foliar N P ratios in tropical rain forests [J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 107–118. doi: 10.1890/0012-9658(2007)88[107:COFNRI]2.0.CO;2.
- [39] WALKER T W, SYERS J K. The fate of phosphorus during pedogenesis [J]. *Geoderma*, 1976, 15(1): 1–19. doi: 10.1016/0016-7061(76)90066-5.
- [40] FANG X, LIU J X, ZHANG D Q, et al. Effects of precipitation change and nitrogen addition on organic carbon mineralization and soil microbial carbon of the forest soils in Dinghushan, southeastern China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2012, 18(4): 531–538. doi: 10.3724/SP.J.1145.2012.00531.
- 方熊, 刘菊秀, 张德强, 等. 降水变化、氮添加对鼎湖山主要森林土壤有机碳矿化和土壤微生物碳的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2012, 18(4): 531–538. doi: 10.3724/SP.J.1145.2012.00531.
- [41] NEFF J C, TOWNSEND A R, GLEIXNER G, et al. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon [J]. *Nature*, 2002, 419(6910): 915–917. doi: 10.1038/nature01136.