

广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片和土壤的生态化学计量特征

罗婷^{1,2,3}, 黄甫昭^{2,3,①}, 李健星^{2,3}, 陆芳^{2,3}, 文淑均^{2,3}, 阮枏臻^{1,2,3}, 李先琨^{2,3,①}

(1. 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541006; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所
广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 崇左 532499)

摘要: 为了解广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物的养分利用及养分限制状况, 选取 5 种植被群落代表 5 个植被恢复阶段(分别为灌草丛阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段、原生乔木林阶段), 对各恢复阶段植物优势种叶片和土壤的生态化学计量指标进行比较和相关性分析。结果表明: 该区域植物优势种叶片和土壤的有机碳(C)、全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)、全钙(Ca)和全镁(Mg)含量及其比值随恢复进程波动变化。灌草丛阶段叶片 C 和 P 含量最高(469.84 和 1.21 g · kg⁻¹), 且 C : K 和 N : K 最大(134.64 和 5.67); 原生乔木林阶段叶片 N、K 和 Mg 含量最高(20.52、6.76 和 5.69 g · kg⁻¹), 且 K : P 最大(5.83); 次生乔木林阶段叶片 Ca 含量最高(34.05 g · kg⁻¹), 且 C : P 和 N : P 最大(510.98 和 18.25); 灌木林阶段叶片 C : N 最大(34.61)。灌草丛阶段土壤 C 和 N 含量最高(114.25 和 4.26 g · kg⁻¹), 且 C : N、C : P、C : K、N : P 和 N : K 最大(27.00、170.98、13.75、6.37 和 0.52); 原生乔木林阶段土壤 P 和 Ca 含量最高(1.03 和 6.42 g · kg⁻¹); 灌木林阶段土壤 K 含量最高(8.98 g · kg⁻¹), 且 K : P 最大(12.96); 次生乔木林阶段土壤 Mg 含量最高(11.53 g · kg⁻¹)。相关性分析结果显示: 叶片 C 含量与土壤 C、N、P、Ca 含量呈显著($P < 0.05$)正相关, 叶片 N、Mg 含量与土壤 K 含量分别呈显著正相关和极显著($P < 0.01$)负相关, 叶片 Ca 含量与土壤 Ca 含量呈极显著负相关。综合分析结果表明: 广西漓江流域喀斯特地区植被各恢复阶段植物生长均受磷限制, 灌丛阶段植物生长还受氮限制, 灌草丛阶段植物生长还受钾限制, 因此, 建议在该区域植被恢复和管理中适当增施有机肥。

关键词: 漓江流域; 喀斯特地区; 生态化学计量; 养分限制

中图分类号: Q946.91; Q948.113; Q948.15⁺4 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)02-0080-11
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.02.09

Ecological stoichiometry characteristics of plant dominant species leaf and soil at different restoration stages of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi LUO Ting^{1,2,3}, HUANG Fuzhao^{2,3,①}, LI Jianxing^{2,3}, LU Fang^{2,3}, WEN Shujun^{2,3}, RUAN Pingzhen^{1,2,3}, LI Xiankun^{2,3,①} (1. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China, 3. Nonggang Karst Ecosystem Guangxi Field Scientific Observation and Research Station, Chongzuo 532499, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(2): 80-90

Abstract: To understand the nutrient utilization and nutrient limitation status of plants at different restoration stages of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi, five vegetation

收稿日期: 2023-06-26

基金项目: 广西重点研发计划项目(桂科 AB22080057); 广西自然科学基金项目(2021GXNSFAA220015); 国家自然科学基金项目(32260286); 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室项目(22-035-26)

作者简介: 罗婷(1999—), 女, 壮族, 广西来宾人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

①通信作者 E-mail: fuzhaoh@gxib.cn; xiankunli@163.com

引用格式: 罗婷, 黄甫昭, 李健星, 等. 广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片和土壤的生态化学计量特征[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(2): 80-90.

communities representing five vegetation restoration stages (namely the shrub-grassland stage, the vine-shrub stage, the shrub forest stage, the secondary arbor forest stage, and the primary arbor forest stage, respectively) were selected, the ecological stoichiometric indexes of leaves of plant dominant species and soil at each restoration stage were compared, and their correlations were analyzed. The results show that the contents and ratios of organic carbon (C), total nitrogen (N), total phosphorus (P), total potassium (K), total calcium (Ca), and total magnesium (Mg) in leaves of plant dominant species and soil in this region show fluctuated variations with the restoration process. The leaf C and P contents are the highest (469.84 and $1.21 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) and the leaf C : K and N : K are the largest (134.64 and 5.67) at the shrub-grassland stage; the leaf N, K, and Mg contents are the highest (20.52 , 6.76 , and $5.69 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) and the K : P is the highest (5.83) at the primary arbor forest stage; the leaf Ca content is the highest ($34.05 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) and the leaf C : P and N : P are the largest (510.98 and 18.25) at the secondary arbor forest stage; the leaf C : N is the largest (34.61) at the shrub forest stage. The soil C and N contents are the highest (114.25 and $4.26 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) and the soil C : N, C : P, C : K, N : P, and N : K are the largest (27.00 , 170.98 , 13.75 , 6.37 , and 0.52) at the shrub-grassland stage; the soil P and Ca contents are the highest (1.03 and $6.42 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) at the primary arbor forest stage; the soil K content is the highest ($8.98 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) and the soil K : P is the largest (12.96) at the shrub forest stage; the soil Mg content is the highest ($11.53 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) at the secondary arbor forest stage. The correlation analysis results show that the leaf C content shows significant ($P < 0.05$) positive correlations with the soil C, N, P, and Ca contents, while the leaf N and Mg contents show a significant positive correlation and an extremely significant ($P < 0.01$) negative correlation with the soil K content, respectively, and the leaf Ca content shows an extremely significant negative correlation with the soil Ca content. The comprehensive analysis results show that the growth of plants at each restoration stage of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi is limited by phosphorus, the growth of plants at the vine-shrub stage is also limited by nitrogen, and the growth of plants at the shrub-grassland stage is also limited by potassium; thus, it is recommended that organic fertilizers should be appropriately applied in vegetation restoration and management of this area.

Key words: the Lijiang River Basin; karst area; ecological stoichiometry; nutrient limitation

漓江是珠江上游的主要支流之一,漓江流域地处中国 32 个内陆陆地及水域生物多样性保护优先区的南岭区域^[1],是桂林景观资源的核心区,也是国家重点生态功能保护区、国家南方生态安全屏障重要战略区^[2]。漓江流域的喀斯特土地面积共 $7\,392.1 \text{ km}^2$,其中石漠化土地面积有 $1\,547.6 \text{ km}^2$,占比为 20.9% ^[1]。喀斯特植被毁林开垦种植是导致漓江流域石漠化发生的主要原因之一,也是漓江流域喀斯特景观可持续利用面临的主要问题之一^[1]。退化植被的恢复与功能提升不仅关乎整个漓江流域的景观可持续利用和生态安全,而且对筑牢南岭山地的重要生态安全屏障和提高珠江水系水源涵养能力具有重大意义。

漓江流域喀斯特地区植被顶极群落为亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林,然而,目前典型的喀斯特常绿落叶阔叶混交林只零星保存于居民地周边的风水林中,绝大部分已被砍伐退化为灌丛,灌丛面积占漓江流域自然植被面积的 80% 以上。近年来,随着封山育林政策的实施,一些灌丛逐渐恢复,植被在保

育土壤、涵养水源、改善景观等方面的功能得到一定提升,但与同区域的非喀斯特植被相比,植被恢复的速度相对缓慢。喀斯特地区植被恢复除了受水热条件和植物种源限制之外,土壤养分限制可能也是该区域植被恢复缓慢的一个重要原因。生态化学计量学是研究生态系统物质、能量循环和平衡的一门科学,为研究生态系统的养分状况提供了新的思路^[3-4]。目前,关于喀斯特地区植被生态化学计量方面已有较多研究报道,有研究表明喀斯特植被恢复初期的灌草丛受氮限制、中期灌木林受氮和磷的共同限制、次生乔木林和原始森林受磷限制^[5-8],还有研究表明喀斯特地区随着植被恢复受钾的限制越来越明显^[9]。喀斯特地貌类型多样,包括喀斯特高原、槽谷、断陷盆地、峰丛洼地和峰丛平原等,不同喀斯特地貌的植被恢复过程及其生态化学计量学特征存在差异^[10]。漓江流域喀斯特地区主要属于喀斯特峰丛洼地和峰丛平原,以往的研究主要集中在群落物种组成^[11]、群落种间联结^[12]、物种叶片养分特征^[13]、叶片光合特性^[14]及叶功能性状^[15]等方面,对于植被不同恢复阶

段植物叶片和土壤养分状况的分析相对匮乏,特别是对于漓江流域喀斯特峰丛洼地地区的养分限制状况目前仍未知。

本文以广西桂林市漓江流域喀斯特地区内灌草丛、灌丛、灌木林、次生乔木林、原生乔木林5个恢复阶段的植被群落为研究对象,研究其生态化学计量变化特征,以解答2个关键问题:1)在自然恢复过程中植物与土壤养分的变化情况;2)不同恢复阶段的养分限制因子存在何种异同。通过该研究,以期进一步了解该区域植被的养分利用及养分限制状况,为漓江流域喀斯特地区退化植被的恢复和土壤养分管理提供科学依据,这对于保护漓江流域的生态环境、实现景观可持续利用具有重要的理论和实践意义。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西桂林市灵川县潮田乡(东经110°27'18"~110°37'26"、北纬25°01'47"~25°16'09"),区域总面积为226.83 km²,其中耕地面积为20.86 km²。潮田乡境内有漓江重要支流之一潮田河,是漓江流域的重要组成部分^[16],具有典型的喀斯

特峰丛洼地地貌。该研究区气候属中亚热带湿润季风气候,四季分明,年均温18.8℃;年均降水量1915 mm,降水量受季风活动影响,夏季湿热多雨,秋季干旱少雨。研究区地层岩性为泥盆系融县组(D3r)灰岩,成土母质以石灰岩为主,土壤类型主要为棕色石灰土^[17]。

研究区内植被受干扰较大,植被被大面积砍伐,用以种植柑橘(*Citrus reticulata* Blanco)、沙田柚(*Citrus maxima* 'Shatian Yu')等果树,导致地表裸露增加,地形破碎,大部分植被退化为灌丛,仅有零星常绿落叶阔叶混交林得以保存。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集和处理 基于研究区植被踏查及广西喀斯特地区植被演替规律及阶段划分^[18],利用空间代替时间的方法,选取5种植被群落,即龙须藤(*Phanera championii* Benth.)灌丛、欆木〔*Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliver〕-黄荆(*Vitex negundo* Linn.)灌丛、欆木灌丛、青冈(*Quercus glauca* Thunb.)-欆木林、青冈-青檀(*Pteroceltis tatarinowii* Maxim.)林,分别代表植被恢复过程中的灌草丛阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段和原生乔木林阶段。各植被群落的基本情况见表1。

表1 广西漓江流域喀斯特地区植被群落(植被恢复阶段)基本情况

Table 1 Basic information of vegetation community (vegetation restoration stage) in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi

恢复阶段 Restoration stage	海拔/m Altitude	坡度/(°) Slope	裸岩率/% Bare rock ratio	植被高度/m Vegetation height	植被盖度/% Vegetation coverage	优势树种 ¹⁾ Dominant tree species ¹⁾
灌草丛阶段 Shrub-grassland stage	413	10	30	1.96	80	Pc1, Pp, At, Vn
灌丛阶段 Vine-shrub stage	123	25	65	3.40	86	Lc, Vn, At, Rk, Rc1
灌木林阶段 Shrub forest stage	258	10	50	3.51	89	Lc, At, Rc2, Pc1
次生乔木林阶段 Secondary arbor forest stage	268	25	50	8.58	90	Qg, Lc, Tr, Pt1, Pc2
原生乔木林阶段 Primary arbor forest stage	195	20	50	9.45	91	Qg, Pt2, Pl, Pc2

¹⁾ Pc1: 龙须藤 *Phanera championii* Benth.; Pp: 老虎刺 *Pterolobium punctatum* Hemsl.; At: 红背山麻秆 *Alchornea trewioides* (Benth.) Müll. Arg.; Vn: 黄荆 *Vitex negundo* Linn.; Lc: 欆木 *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliver; Rk: 广西鼠李 *Rhamnus kwangsiensis* Y. L. Chen et P. K. Chou; Rc1: 小果蔷薇 *Rosa cymosa* Tratt.; Rc2: 盐麸木 *Rhus chinensis* Mill.; Qg: 青冈 *Quercus glauca* Thunb.; Tr: 圆叶乌柏 *Triadica rotundifolia* (Hemsl.) Esser; Pt1: 海桐 *Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.; Pc2: 黄连木 *Pistacia chinensis* Bunge; Pt2: 青檀 *Pteroceltis tatarinowii* Maxim.; Pl: 披针叶楠 *Phoebe lanceolata* (Wall. ex Nees) Nees.

于2021年6月至8月对5个植被群落进行全面调查,每个植被群落分别设置3个样方,灌木样方面积为10 m×10 m,乔木样方面积为20 m×30 m,样方间隔不小于20 m。使用GPS测量仪和罗盘仪测量各样方的海拔和坡度,通过目测法估测植被盖度和岩石裸露率,调查并记录样方内胸径大于3 cm的乔木种名、株高、冠幅等和每株灌木的种名、株高、基径等信

息,乔木和灌木株高采用林业SRC-1/30测高器(精度0.01 m)测量。根据重要值在每个植被群落中分别选择4或5个优势种,每个优势种选择5株健康且大小相近的植株作为标准木,在每个植株冠层中上部东、西、南、北4个方向上采集完整的成熟叶片,将每个样方中同种植物的叶片混合均匀后作为1份样品(200~300 g)。同时,在每个样方内采用“S”形取样

法选取5个采样点,去除枯枝落叶和石块后取表层(0~20 cm)土壤,混合均匀后作为该样方的土壤样品(约500 g)。将叶片于105℃杀青2 h,再于80℃烘至恒质量,冷却后用粉碎机粉碎再过60目筛;将土壤样品自然风干,去除植物根系和土砾,用橡胶锤打碎后过60目筛。

1.2.2 元素测定 采用LY/T 1270—1999中的重铬酸钾外加热法测定有机碳(C)含量;采用LY/T 1269—1999中的半微量凯氏法-流动注射仪法测定全氮(N)含量;采用LY/T 1270—1999中的钼锑抗比色法测定全磷(P)含量;采用LY/T 1270—1999中的火焰光度法测定全钾(K)和全钙(Ca)含量;样品经氢氟酸-硝酸消解后,采用LY/T 1270—1999中的原子吸收分光光度法测定全镁(Mg)含量。各元素含量均重复测定3次。

1.3 数据分析

采用EXCEL 2010和SPSS 23软件对数据进行处理和分析。采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)对5个恢复阶段叶片和土壤养分含量及化学计量比进行差异分析,若方差齐性,则使用最小显著差数法(LSD)进行多重比较;若方差非齐性,则使用Tamhane's T2法进行多重比较,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。采用Pearson相关性分析法对5个恢复阶段叶片和土壤生态化学计量特征关系进行分析。

2 结果和分析

2.1 各恢复阶段植物优势种叶片生态化学计量特征

广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片生态化学计量特征分析结果见表2。

表2 广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片的生态化学计量特征($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

Table 2 Ecological stoichiometric characteristics of leaves of plant dominant species at different restoration stages of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi ($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

恢复阶段 Restoration stage	C/(g·kg ⁻¹)	N/(g·kg ⁻¹)	P/(g·kg ⁻¹)	K/(g·kg ⁻¹)	Ca/(g·kg ⁻¹)	Mg/(g·kg ⁻¹)
灌草丛阶段 Shrub-grassland stage	469.84±8.10a	19.75±0.55a	1.21±0.08a	3.57±0.14b	24.64±2.69ab	2.00±0.17b
灌丛阶段 Vine-shrub stage	456.08±9.16ab	15.75±1.29b	1.06±0.16abc	5.15±0.94ab	21.09±2.74b	3.17±0.22ab
灌木林阶段 Shrub forest stage	468.41±7.54a	15.85±1.63b	0.94±0.06bc	5.07±0.77ab	27.74±3.64ab	2.23±0.25b
次生乔木林阶段 Secondary arbor forest stage	439.26±3.54b	16.06±0.65b	0.89±0.05c	4.73±0.53ab	34.05±2.69a	3.19±0.29ab
原生乔木林阶段 Primary arbor forest stage	441.15±12.43b	20.52±0.69a	1.16±0.05ab	6.76±0.91a	29.99±4.11ab	5.69±1.02a
恢复阶段 Restoration stage	C : N	C : P	C : K	N : P	N : K	K : P
灌草丛阶段 Shrub-grassland stage	23.99±0.74c	400.91±19.77b	134.64±6.94a	16.84±0.85a	5.67±0.33a	3.07±0.22b
灌丛阶段 Vine-shrub stage	30.01±2.19ab	473.24±50.40ab	104.69±15.95ab	15.95±1.53a	3.55±0.49b	5.42±1.03a
灌木林阶段 Shrub forest stage	34.61±3.86a	461.65±39.38ab	114.11±11.79a	17.14±1.59a	3.75±0.48b	5.20±0.53ab
次生乔木林阶段 Secondary arbor forest stage	28.01±1.22abc	510.98±25.41a	107.04±9.57ab	18.25±0.55a	4.00±0.40b	5.74±0.88a
原生乔木林阶段 Primary arbor forest stage	21.87±1.17c	387.46±19.15b	80.00±9.26b	17.94±0.71a	3.53±0.37b	5.83±0.76a

¹⁾C: 有机碳含量 Organic carbon content; N: 全氮含量 Total nitrogen content; P: 全磷含量 Total phosphorus content; K: 全钾含量 Total potassium content; Ca: 全钙含量 Total calcium content; Mg: 全镁含量 Total magnesium content. 同列中不同小写字母表示在不同恢复阶段间有显著($P<0.05$)差异 Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) differences between different restoration stages.

结果表明:不同恢复阶段叶片有机碳(C)含量为439.26~469.84 g·kg⁻¹,从高到低依次为灌草丛阶段、灌木林阶段、灌丛阶段、原生乔木林阶段、次生乔木林阶段,其中,灌草丛阶段和灌木林阶段叶片C含量显著($P<0.05$)高于次生乔木林阶段和原生乔木林阶段。不同恢复阶段叶片全氮(N)含量为15.75~20.52 g·kg⁻¹,从高到低依次为原生乔木林阶段、灌草丛阶段、次生乔木林阶段、灌木林阶段、灌丛阶段,其中,灌草丛阶段和原生乔木林阶段叶片N含量显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段叶片全磷(P)含量为0.89~1.21 g·kg⁻¹,从高到低依次为灌草丛阶

段、原生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段,其中,次生乔木林阶段叶片P含量显著低于灌草丛阶段和原生乔木林阶段。不同恢复阶段叶片全钾(K)含量为3.57~6.76 g·kg⁻¹,从高到低依次为原生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段、灌草丛阶段,其中,原生乔木林阶段叶片K含量显著高于灌草丛阶段。不同恢复阶段叶片全钙(Ca)含量为21.09~34.05 g·kg⁻¹,从高到低依次为次生乔木林阶段、原生乔木林阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段、灌丛阶段,其中,灌丛阶段植物叶片Ca含量显著低于次生乔木林阶段。不同恢复阶段叶片全镁

(Mg) 含量为 2.00~5.69 g·kg⁻¹, 从高到低依次为原生乔木林阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段, 其中, 原生乔木林阶段叶片 Mg 含量显著高于灌草丛阶段和灌木林阶段。

不同恢复阶段叶片 C:N 为 21.87~34.61, 从高到低依次为灌木林阶段、灌丛阶段、次生乔木林阶段、灌草丛阶段、原生乔木林阶段, 其中, 灌木林阶段叶片 C:N 显著高于灌草丛阶段和原生乔木林阶段。不同恢复阶段叶片 C:P 为 387.46~510.98, 从高到低依次为次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段、原生乔木林阶段, 其中, 次生乔木林阶段叶片 C:P 显著高于灌草丛阶段和原生乔木林阶段。不同恢复阶段叶片 C:K 为 80.00~134.64, 从高到低依次为灌草丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、原生乔木林阶段, 其中, 原生乔木林阶段叶片 C:K 显著低于灌草丛阶段和灌木林阶段。不同恢复阶段叶片 N:P 为 15.95~18.25, 从高到低依次为次生乔木林阶段、原生乔木林阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段、灌丛阶段, 但不同恢复阶段叶片 N:P 无显著差异。不同恢复阶段叶片 N:K 为 3.53~5.67, 从高到低依次为灌草丛阶段、次生乔木林阶段、灌木林阶段、灌丛阶段、原生乔木林阶段, 其中, 灌草丛阶段叶片 N:K 显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段叶片 K:P 为 3.07~5.83, 从高到低依次为原生乔木林阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段, 其中, 灌草丛阶段叶片 K:P 显著低于灌丛

阶段、次生乔木林阶段和原生乔木林阶段。

2.2 各恢复阶段土壤生态化学计量特征

广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段土壤生态化学计量特征分析结果(表 3)表明: 不同恢复阶段土壤有机碳(C)含量为 72.06~114.25 g·kg⁻¹, 由高到低依次为灌草丛阶段、原生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段, 其中, 灌草丛阶段土壤 C 含量显著($P<0.05$)高于灌木林阶段和次生乔木林阶段; 灌丛阶段和原生乔木林阶段土壤 C 含量相近, 且与其他恢复阶段无显著差异。不同恢复阶段土壤全氮(N)含量为 2.74~4.26 g·kg⁻¹, 由高到低依次为灌草丛阶段、灌木林阶段、原生乔木林阶段、灌丛阶段、次生乔木林阶段, 但各恢复阶段土壤 N 含量差异不显著。不同恢复阶段土壤全磷(P)含量为 0.62~1.03 g·kg⁻¹, 从高到低依次为原生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段、次生乔木林阶段, 其中, 原生乔木林阶段土壤 P 含量显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段土壤全钾(K)含量为 5.93~8.98 g·kg⁻¹, 从高到低依次为灌木林阶段、灌丛阶段、灌草丛阶段、原生乔木林阶段、次生乔木林阶段, 其中, 除灌丛阶段与灌木林阶段土壤 K 含量差异不显著外, 其他恢复阶段土壤 K 含量都具有显著差异。不同恢复阶段土壤全钙(Ca)含量为 3.99~6.42 g·kg⁻¹, 从高到低依次为原生乔木林阶段、灌草丛阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段, 其中, 原生乔木林阶段土壤 Ca 含量显著高于灌丛阶段

表 3 广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段土壤的生态化学计量特征($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

Table 3 Ecological stoichiometric characteristics of soil at different restoration stages of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi ($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

恢复阶段 Restoration stage	C/(g·kg ⁻¹)	N/(g·kg ⁻¹)	P/(g·kg ⁻¹)	K/(g·kg ⁻¹)	Ca/(g·kg ⁻¹)	Mg/(g·kg ⁻¹)
灌草丛阶段 Shrub-grassland stage	114.25±25.90a	4.26±1.07a	0.66±0.05b	8.26±0.24b	5.57±1.21ab	4.53±0.00c
灌丛阶段 Vine-shrub stage	80.11±10.47ab	2.96±0.30a	0.78±0.04b	8.84±0.14ab	4.49±0.41b	10.71±1.29a
灌木林阶段 Shrub forest stage	74.04±11.25b	4.18±0.64a	0.72±0.01b	8.98±0.10a	3.99±0.48b	6.94±0.21bc
次生乔木林阶段 Secondary arbor forest stage	72.06±8.52b	2.74±0.33a	0.62±0.07b	5.93±0.11d	4.90±0.42ab	11.53±0.52a
原生乔木林阶段 Primary arbor forest stage	80.74±4.09ab	3.61±0.17a	1.03±0.06a	7.33±0.54c	6.42±0.38a	8.81±0.72ab

恢复阶段 Restoration stage	C:N	C:P	C:K	N:P	N:K	K:P
灌草丛阶段 Shrub-grassland stage	27.00±0.70a	170.98±26.74a	13.75±2.74a	6.37±1.16a	0.52±0.12a	12.56±0.58a
灌丛阶段 Vine-shrub stage	26.71±1.37a	101.44±9.59bc	9.05±1.19b	3.77±0.23b	0.33±0.03a	11.46±0.54a
灌木林阶段 Shrub forest stage	17.69±0.17c	101.01±4.65bc	8.27±1.28b	5.70±0.23a	0.47±0.07a	12.96±1.24a
次生乔木林阶段 Secondary arbor forest stage	26.29±0.71a	116.09±4.37b	12.10±1.24ab	4.41±0.09b	0.46±0.05a	9.96±0.85ab
原生乔木林阶段 Primary arbor forest stage	22.40±0.27b	79.46±7.71c	11.09±0.64ab	3.54±0.32b	0.50±0.02a	7.18±0.67b

¹⁾ C: 有机碳含量 Organic carbon content; N: 全氮含量 Total nitrogen content; P: 全磷含量 Total phosphorus content; K: 全钾含量 Total potassium content; Ca: 全钙含量 Total calcium content; Mg: 全镁含量 Total magnesium content. 同列中不同小写字母表示在不同恢复阶段间有显著($P<0.05$)差异 Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) differences between different restoration stages.

阶段,其中,原生乔木林阶段土壤 P 含量显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段土壤全钾 (K) 含量为 5.93~8.98 g · kg⁻¹,从高到低依次为灌木林阶段、灌丛阶段、灌草丛阶段、原生乔木林阶段、次生乔木林阶段,其中,除灌丛阶段与灌木林阶段土壤 K 含量差异不显著外,其他恢复阶段土壤 K 含量都具有显著差异。不同恢复阶段土壤全钙 (Ca) 含量为 3.99 ~ 6.42 g · kg⁻¹,从高到低依次为原生乔木林阶段、灌草丛阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段,其中,原生乔木林阶段土壤 Ca 含量显著高于灌丛阶段和灌木林阶段。不同恢复阶段土壤全镁 (Mg) 含量为 4.53~11.53 g · kg⁻¹,从高到低依次为次生乔木林阶段、灌丛阶段、原生乔木林阶段、灌木林阶段、灌草丛阶段,其中,灌草丛阶段土壤 Mg 含量整体上显著低于其他恢复阶段。

不同恢复阶段土壤 C : N 为 17.69 ~ 27.00,从高到低依次为灌草丛阶段、灌丛阶段、次生乔木林阶段、原生乔木林阶段、灌木林阶段,其中,灌木林阶段土壤 C : N 显著低于其他恢复阶段。不同恢复阶段土壤 C : P 为 79.46~170.98,从高到低依次为灌草丛阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、原生乔木林阶段,其中,灌草丛阶段土壤 C : P 显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段土壤 C : K 为 8.27 ~ 13.75,从高至低依次为灌草丛阶段、次生乔木林阶段、原生乔木林阶段、灌丛阶段、灌木林阶段,其中,灌草丛阶段土壤 C : K 显著高于灌丛阶段和灌木林阶

段。不同恢复阶段土壤 N : P 为 3.54~6.37,从高至低依次为灌草丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段、原生乔木林阶段,其中,灌草丛阶段和灌木林阶段土壤 N : P 显著高于其他恢复阶段。不同恢复阶段土壤 N : K 为 0.33~0.52,从高至低依次为灌草丛阶段、原生乔木林阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段、灌丛阶段,但各恢复阶段土壤 N : K 差异不显著。不同恢复阶段土壤 K : P 为 7.18~12.96,从高至低依次为灌木林阶段、灌草丛阶段、灌丛阶段、次生乔木林阶段、原生乔木林阶段,其中,原生乔木林阶段土壤 K : P 显著低于灌草丛阶段、灌丛阶段和灌木林阶段。

2.3 植物叶片与土壤间生态化学计量指标的相关性

广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片和土壤生态化学计量指标间的相关性分析结果(表 4)表明:叶片有机碳 (C) 含量与土壤 C、全氮 (N)、全磷 (P)、全钙 (Ca) 含量呈显著 ($P < 0.05$) 正相关;叶片 N 含量与土壤全钾 (K) 含量呈显著正相关;叶片 P 含量、C : P、C : K、N : P 与土壤化学计量指标均无显著相关性;叶片 K 含量与土壤 K : P 呈显著负相关;叶片 Ca 含量与土壤 Ca 含量呈极显著 ($P < 0.01$) 负相关;叶片全镁 (Mg) 含量与土壤 K 含量呈极显著负相关,与土壤 K : P 呈显著负相关;叶片 C : N 与土壤 Ca 含量呈显著正相关;叶片 N : K 与土壤 K 含量呈显著正相关;叶片 K : P 与土壤 C : P、K : P 呈显著负相关。

表 4 广西漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段植物优势种叶片与土壤生态化学计量指标间的相关系数¹⁾
Table 4 Correlation coefficients of ecological stoichiometric indexes between leaves of plant dominant species and soil at different restoration stages of vegetation in the karst area of the Lijiang River Basin in Guangxi¹⁾

叶片指标 Leaf index	与土壤指标的相关系数 Correlation coefficient with soil indexes											
	C	N	P	K	Ca	Mg	C : N	C : P	C : K	N : P	N : K	K : P
C	0.553 *	0.457 *	0.452 *	0.281	0.527 *	-0.289	0.089	0.223	0.306	0.169	0.292	-0.283
N	0.149	0.175	-0.125	0.452 *	-0.362	-0.337	-0.074	0.207	-0.131	0.303	-0.078	0.406
P	0.241	0.022	-0.138	0.138	-0.001	-0.124	0.290	0.321	0.096	0.129	-0.094	0.134
K	-0.202	-0.157	0.367	-0.324	0.178	0.106	-0.097	-0.405	-0.018	-0.404	0.025	-0.458 *
Ca	-0.194	0.092	-0.189	0.155	-0.577 **	0.032	-0.363	-0.115	-0.234	0.192	0.016	0.322
Mg	0.051	-0.108	0.128	-0.631 **	0.215	0.259	0.257	0.027	0.398	-0.193	0.251	-0.501 *
C : N	0.039	0.017	0.312	-0.213	0.512 *	0.088	0.027	-0.171	0.154	-0.230	0.140	-0.421
C : P	-0.136	0.033	0.344	-0.213	0.201	0.143	-0.218	-0.356	0.029	-0.227	0.186	-0.374
C : K	0.393	0.326	-0.075	0.348	0.013	-0.141	0.131	0.389	0.166	0.364	0.138	0.226
N : P	-0.182	0.076	0.038	0.166	-0.364	-0.073	-0.362	-0.222	-0.227	0.055	0.017	0.156
N : K	0.300	0.289	-0.151	0.520 *	-0.292	-0.296	0.034	0.354	-0.023	0.404	-0.001	0.439
K : P	-0.202	-0.116	0.438	-0.301	0.185	0.122	-0.138	-0.454 *	-0.011	-0.420	0.071	-0.484 *

¹⁾ C: 有机碳含量 Organic carbon content; N: 全氮含量 Total nitrogen content; P: 全磷含量 Total phosphorus content; K: 全钾含量 Total potassium content; Ca: 全钙含量 Total calcium content; Mg: 全镁含量 Total magnesium content. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

3 讨论和结论

3.1 植被恢复过程中植物优势种叶片生态化学计量特征的变化规律

广西漓江流域喀斯特地区植物优势种叶片有机碳(C)含量均值远高于内蒙古阿拉善地区($379.0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[19],略高于桂西北喀斯特地区($427.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[20]和贵州茂兰喀斯特地区($448.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[21],与俞月凤等^[22]对喀斯特峰丛洼地不同森林生态系统植物叶片的研究结果相似。漓江流域喀斯特地区属于中亚热带湿润季风气候,水热条件优于内蒙古阿拉善地区,虽然该区域气温与桂西北和贵州茂兰地区相似,但其年均降水量更高,这有利于提高植物碳储存能力,因此植物叶片碳含量更高。本研究中,灌草丛阶段和灌木林阶段叶片C含量显著($P < 0.05$)高于次生乔木林阶段和原生乔木林阶段,说明灌草丛阶段和灌木林阶段的植物固碳效率较高。这可能是因为在灌草丛阶段和灌木林阶段所采集的植物叶片较小且比叶面积较低,而这类植物叶片气孔通常小而多,可以更灵活地调整气孔导度,在减少水分消耗的同时,保证叶片 CO_2 吸收和碳的固定,以避免干旱损伤和碳饥饿,适应喀斯特地区的干旱高温环境^[23]。

本研究中植物优势种叶片全氮(N)含量均值低于中国陆地植物($20.20 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24]和全球陆地植物($20.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24],可能是因为喀斯特地区岩石裸露率高、土层浅薄、土壤养分总量少,加上漓江流域降水充沛,土壤中的有效氮很容易淋溶流失,导致可供植物吸收的有效氮较少。本研究区叶片全磷(P)含量均值低于中国陆地植物($1.46 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24]和全球陆地植物($1.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[25],也远低于青藏高原植物($1.90 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[26],这一结果验证了低纬度地区植物更容易受磷限制^[27]。本研究中,灌草丛阶段和原生乔木林阶段叶片N、P含量较高,这可能与不同恢复阶段植物对氮、磷的需求程度有关。灌草丛阶段多为豆科(Fabaceae)植物,可以通过与其根部共生的根瘤菌固定大气中的氮元素,高效获取并利用氮元素,加之取样时间为生产力快速增长期,叶片需要大量氮、磷合成蛋白质和核酸^[19];而原生乔木林是植被演替的顶极群落,也是植被恢复的最终参照系,其植物个体和种类增加,以常绿乔木为主,其叶片具有更长的

生命周期、光合时间和养分驻留时间,需要消耗大量能量以支撑和保护叶片结构^[21],因此,通常需要积累更多的氮、磷养分来完成正常的生理代谢活动。而灌丛阶段、灌木林阶段、次生乔木林阶段既无固氮植物,又以落叶树种为主,相比之下吸收氮、磷较少。

本研究中植物优势种叶片全钾(K)含量均值远低于中国陆地植物($10.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[28]和云南滇池流域富磷区域植物($10.54 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[29]。这可能与漓江流域喀斯特地区土壤性质有关。本研究区成土母质以石灰岩为主,土壤类型主要为棕色石灰土,在石灰岩土壤中K含量较低^[30],且容易发生钾、钙离子交换作用,使得土壤中的钾元素难以被植物吸收利用。此外,漓江流域喀斯特地区水热条件优越,降水量充沛,易造成钾淋溶流失^[31]。在漓江流域喀斯特地区,灌草丛阶段叶片K含量显著低于原生乔木林阶段,这可能是由于灌草丛阶段植物种类少且根系较浅,只能从土壤表层获取少量钾素,但随着植被恢复,植物种类和数量不断增多,不同类型植物对钾的吸收和利用也有所不同,原生乔木林作为顶极群落,植物根系发达能伸展到深层岩隙之中,使其获得更多的钾元素。植物叶片K含量与其抗旱性密切相关,植物叶片K含量越高,植物的耐旱性越强^[31]。这表明原生乔木林恢复阶段的植被抗旱性较强。本研究区叶片N:K和K:P均值与魏亚娟等^[31]对内蒙古吉兰泰荒漠区植物叶片研究结果相近,与阎凯等^[29]对云南滇池流域富磷区域植物叶片研究结果存在较大差异。根据Venterink等^[32]对钾元素限制阈值的划分标准,当N:K大于2.1且K:P小于3.4时,植物生长受钾限制。结合本研究区叶片N:K为3.53~5.67和K:P为3.07~5.83的结果,发现本研究区大部分恢复阶段的植物生长受钾影响较小,仅恢复初期即灌草丛阶段的植物生长受钾限制,这与袁丛军等^[33]对黔中岩溶区不同演替阶段植物研究结果较为一致。

本研究中植物优势种叶片全钙(Ca)含量均值远高于中国陆地植物($8.81 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[28],与同类型喀斯特石山50种常见植物($24.81 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[13]相近,这表明漓江流域喀斯特地区植被Ca含量高,这与姬飞腾等^[34]对喀斯特地区植物Ca含量研究结果相符合。本研究区内叶片全镁(Mg)含量均值与云南喀斯特断陷盆地植物($3.37 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[35]相近。喀斯特生境特殊,多为碳酸盐岩类,土壤富含钙、镁,植物在长期进化过程中逐渐适应了这种环境而具有较高的钙、镁吸

收和积累能力。本研究区不同恢复阶段叶片 Ca、Mg 含量波动较大,其中,次生乔木林和原生乔木林恢复阶段植物叶片 Ca、Mg 含量较高。这可能是由于次生乔木林和原生乔木林存在嗜钙型植物,对钙、镁吸收较大,从而转移到叶片^[36]。

本研究中优势植物叶片 C:N、C:P 均值高于全球植物(23.8、300.9)^[37],但低于中国浙江天童山常绿阔叶林(39.9、758.0)^[38],与中国贵州茂兰喀斯特地区植物(26.90)^[21]相近。植物叶片 N:P 被认为是判断植物生长是受氮还是磷限制的指标^[39]。相关研究^[39-41]表明:当叶片 N:P 小于 14 时,植物生长受氮限制;当 N:P 大于 16 时,植物生长受磷限制;当 N:P 大于或等于 14 且小于或等于 16 时,植物同时受氮和磷限制。本研究区叶片 N:P 为 15.95~18.25,大于中国 753 个物种叶片均值(14.4)^[24]和全球陆地植物(12.7)^[25]。且本研究区大部分恢复阶段叶片 N:P 基本大于 16,仅有灌丛阶段介于 14~16 之间,说明本研究区植被所有恢复阶段植物生长均受磷限制,这进一步验证了中国陆地植物生长普遍受到磷限制的结论^[42],此外,灌丛阶段植物生长还受氮限制。

3.2 植被恢复过程中土壤生态化学计量特征的变化规律

本研究中,漓江流域喀斯特地区植被恢复阶段土壤 C 和 N 含量均值远高于全球土壤(25.71 和 2.10 g·kg⁻¹)^[43-44],也高于中国土壤(29.51 和 2.30 g·kg⁻¹)^[43,45]。土壤 P 含量均值高于中国土壤(0.56 g·kg⁻¹)^[45],但低于全球土壤(2.80 g·kg⁻¹)^[46],这与俞月凤等^[22]对喀斯特峰丛洼地不同森林类型土壤 P 含量研究结果基本一致,同时也与中国土壤 P 含量普遍低于全球水平的研究结果^[46]一致。漓江流域喀斯特地区气候湿热多雨给土壤微生物和动物提供了有利的生存和繁殖条件,在动植物的共同作用下加速岩石溶蚀、风化及土壤形成和发育进程,提高了土壤“自肥”能力^[22]。本研究中,土壤 C 含量随植被恢复进程呈先降后升趋势,土壤 N 含量则波动变化,其中,灌草丛阶段土壤 C、N 含量最高。这可能是因为灌草丛阶段中含有豆科植物,其根部聚集较多根瘤菌,不仅能通过生物固氮增加土壤氮含量,也能为土壤增加有机质含量,从而使土壤富集较多的碳、氮。本研究中,土壤 P 含量在原生乔木林阶段中最高,这是因为土壤中磷除了来源于岩石风化,也来源于凋落

物^[47-48]。本研究区气候温和,雨量充沛,有利于生物繁衍和生长,促进岩石风化释放磷,但受雨水的冲刷和淋溶作用,磷易迁移和流失^[49],原生乔木林作为植被恢复的顶极群落,生物种类和数量远高于其他恢复阶段,植被种类丰富,凋落物养分归还量增加,从而使土壤 P 含量显著高于其他恢复阶段。

本研究中,漓江流域喀斯特地区植被不同恢复阶段土壤 K 含量均值与茂兰喀斯特地区(8.53 g·kg⁻¹)^[50]相近,低于高寒草甸区(10.70~17.12 g·kg⁻¹)^[51]。究其原因,土壤钾素主要来源于母质矿化和生物地球化学循环补充^[9],本研究区的成土母质以碳酸盐岩为主,其 K 含量远低于其他岩石种类,即使在亚热带气候条件下,溶解并释放出钾的速率很低,使得土壤 K 含量不足^[9]。因此,在今后的植被恢复和管理中应该注重钾肥的施用。本研究中,土壤 K 含量随植被恢复进程呈先增后降再升的变化趋势,主要原因是研究区土壤 K 含量本身不足,钾元素在土壤中的迁移速率低^[50],且漓江流域喀斯特生境异质性高,由于各恢复阶段植物种类不同,从土壤中吸收钾的速率存在差异,导致土壤 K 含量发生变化。

漓江流域喀斯特地区生境特殊,基岩主要以碳酸盐岩为主,土壤具有较高的 Ca、Mg 含量。本研究中,土壤 Ca 含量随植被恢复进程呈先降后升趋势,Mg 含量则波动变化。这可能是因为土壤中钙、镁主要来源于岩石风化,钙在土壤中的移动速率大于镁,二者易受降雨、植物根系吸收程度、土壤微生物活动和气候条件等因子影响,因此在不同植被恢复阶段土壤中的含量存在差异^[52-53]。另外,Ca²⁺和 Mg²⁺有拮抗作用,二者在质外体交换位点上产生竞争,在液泡负电荷平衡上可相互替代^[54],因此植物对钙、镁的吸收利用有所不同,从而造成土壤 Ca、Mg 含量变化差异。

土壤 C:N 是衡量碳、氮营养平衡状况,反映土壤质量的敏感指标,土壤 C:N 越低说明其 C、N 矿化速率越快^[47]。本研究中土壤 C:N 为 17.69~27.00,明显高于全球均值(14.30)^[55]和中国其他区域(10~12)^[55]。灌草丛阶段、灌丛阶段及次生乔木林阶段土壤 C:N 间不存在显著差异,说明这几个恢复阶段土壤矿化速度相近。土壤 C:P 是磷元素矿化能力的标志^[55]。本研究区中,土壤 C:P 为 79.46~170.98,明显高于中国(61.00)^[45]和全球(72.00)^[56]的平均水平,5 个恢复阶段土壤 C:P 存在显著差异,灌草丛阶段最高,原生乔木林阶段最低。可见,灌草丛阶段

土壤磷有效性低,该恢复阶段植物生长受磷限制,这可能与喀斯特地区全磷不易转化为有效磷有关^[55]。土壤 N:P 可作为养分限制类型的有效预测指标^[57]。本研究中,漓江流域喀斯特地区土壤 N:P 为 3.54~6.37, 均值低于中国 (5.20)^[45] 及全球 (5.90)^[56] 的平均水平,也低于贵州茂兰喀斯特地区 (6.64)^[50],但高于黄土丘陵 (0.86)^[58]。本研究中原生乔木林阶段土壤 N:P 最低,但这并不意味着该阶段土壤 N 含量不足。相关研究表明:植物除了从土壤中吸收养分外,也可以在自身叶片衰老前进行养分重吸收^[59]。由于本研究区土壤 K 含量处于较低水平,植被不同恢复阶段土壤 C:K、N:K、K:P 的变化主要受土壤 C、N、P 含量影响,灌草丛阶段土壤 C:K、N:K 最高,可能与该阶段土壤中 C 和 N 含量最高有关,原生乔木林阶段土壤 K:P 最低,这与该阶段土壤 P 含量最高有关。

3.3 植物叶片与土壤间生态化学计量指标的关系

土壤作为植物体营养元素的主要来源,二者间存在着必然的联系^[60]。本研究发现,植物优势种叶片 C 含量与土壤 C、N、P、Ca 含量存在显著正相关,而叶片 P、K 含量和 C:P、C:K、N:P 与土壤生态化学计量指标均无显著相关性,叶片 C:N 与土壤 Ca 含量呈正相关。这可能与喀斯特地区特殊生境有关。喀斯特地区具有高度空间异质性,石面、石缝、石沟、土面等不同小生境在狭小的空间上交错分布,呈现多种排列方式,且喀斯特生境土层浅薄,普遍存在着干湿频繁交替巨变的胁迫^[61],植物为了适应这种极端环境被迫插入岩石缝隙中吸收岩石风化物中某些过量的元素^[22],从而导致土壤和叶片间生态化学计量指标相关性不显著。另外,人为干扰程度、植物种类、生长发育期、群落组成和结构、土壤特性、土壤 pH 值等因子也会影响土壤和叶片间生态化学计量指标的相关性^[22]。叶片 Ca 含量与土壤 Ca 含量呈极显著 ($P<0.01$) 负相关,说明漓江流域喀斯特地区植物叶片中钙元素主要从土壤中获取。土壤 K 含量与叶片 N 和 Mg 含量及 N:K 均有相关性,叶片 K:P 与土壤 C:P、K:P 呈显著负相关。这可能是土壤钾元素与其他矿质元素存在某些耦合作用,但具体作用机制有待进一步研究论证。

3.4 结论

漓江流域喀斯特地区植被恢复过程中,植物叶片 C 含量丰富,N、P、K 含量较低;土壤 C、N、P 含量丰

富,且富含 Ca、Mg。植物优势种叶片和土壤 C、N、P、K、Ca、Mg 含量随植被恢复进程波动变化。其中,灌草丛阶段叶片 C 和 P 含量较高,原生乔木林阶段叶片 N、K 和 Mg 含量最高,次生乔木林阶段叶片 Ca 含量最高;灌草丛阶段土壤 C 和 N 含量最高,原生乔木林阶段土壤 P 和 Ca 含量最高,灌木林阶段土壤 K 含量最高,次生乔木林阶段土壤 Mg 含量最高。研究区内植被各恢复阶段植物生长均受磷限制,灌丛阶段植物生长还受氮限制,灌草丛阶段植物生长还受钾限制。因此,在今后植被恢复和管理中要适当增施有机肥,促进微生物的繁殖并提高其活性,提高磷、氮、钾的转化速率以增加其有效性。

参考文献:

- [1] 朱柏露,杨奇勇,谢运球,等. 漓江流域土地石漠化空间分布及驱动因子分析[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2021, 39(3): 139-150.
- [2] 江凡. 桂林漓江流域生态环境现状分析及修复治理研究[J]. 资源信息与工程, 2021, 36(5): 115-117.
- [3] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3: 540-550.
- [4] 曾德慧,陈广生. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [5] 王霖娇,汪攀,盛茂银. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6580-6593.
- [6] 潘复静,张伟,王克林,等. 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[J]. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.
- [7] 王璐,喻阳华,邢容容,等. 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, 38(15): 5393-5403.
- [8] SONG M, PENG W X, DU H, et al. Responses of soil and microbial C:N:P stoichiometry to vegetation succession in a karst region of southwest China[J]. Forests, 2019, 10(9): 755.
- [9] SHEN Y X, YU Y, LUCAS-BORJA M E, et al. Change of soil K, N and P following forest restoration in rock outcrop rich karst area[J]. Catena, 2020, 186: 104395.
- [10] 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.
- [11] 张欣欣,王磊,彭和,等. 桂林漓江流域杨堤景区喀斯特植物群落调查研究[J]. 南方园艺, 2021, 32(6): 60-66.
- [12] 菅瑞,马姜明,莫燕华,等. 桂林喀斯特石山灌木群落不同恢复阶段种间联结研究[J]. 广西植物, 2021, 41(5): 746-757.
- [13] 周俊姐,黄婧,马姜明,等. 桂林喀斯特石山 50 种常见植物

- 叶片养分特征及其适应性差异[J]. 生态学报, 2020, 40(17): 6126-6134.
- [14] 李玉凤, 黄婧, 马姜明, 等. 桂林喀斯特石山50种常见植物叶片光合特性[J]. 生态学报, 2020, 40(23): 8649-8659.
- [15] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [16] 朱超, 文美兰, 刘攀峰, 等. 桂林灵川县典型有机水稻田重金属元素分布特征及污染评价[J]. 现代地质, 2021, 35(5): 1433-1440.
- [17] 杨慧, 白冰, 谢银财, 等. 桂林毛村岩溶区自然植被土壤团聚体中腐殖质组成初步研究[J]. 中国岩溶, 2016, 35(1): 19-26.
- [18] 李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 等. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义[J]. 山地学报, 2003, 21(2): 129-139.
- [19] 张珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [20] 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.
- [21] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等. 茂兰喀斯特区68种典型植物叶片化学计量特征[J]. 生态学报, 2020, 40(14): 5063-5080.
- [22] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 等. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤C、N、P化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 947-954.
- [23] 刘长成, 刘玉国, 郭柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070-1082.
- [24] 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 Phytologist*, 2005, 168: 377-385.
- [25] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408: 578-580.
- [26] 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.
- [27] CHAPIN F S, III, MOILANEN L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves[J]. *Ecology*, 1991, 72(2): 709-715.
- [28] HAN W X, FANG J Y, REICH P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14: 788-796.
- [29] 阎凯, 付登高, 何峰, 等. 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2011, 35(4): 353-361.
- [30] 吴振强. 南方主要土壤钾素现状及对策[J]. 福建热作科技, 2013, 38(4): 62-64.
- [31] 魏亚娟, 汪季, 党晓宏, 等. 白刺灌丛沙堆演化过程中叶片C、N、P、K含量及其生态化学计量的变化特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(10): 102-110, 139.
- [32] 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.
- [33] 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 等. 黔中岩溶区不同群落演替阶段植物功能群叶片化学计量特征[J]. 西部林业科学, 2017, 46(2): 124-132.
- [34] 姬飞腾, 李楠, 邓馨. 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析[J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 926-935.
- [35] 陈柯豪, 杜红梅, 刘春江. 云南喀斯特断陷盆地典型群落植物生态化学计量学特征[J]. 中国岩溶, 2020, 39(6): 883-893.
- [36] 孟庆静, 樊卫国. 刺梨的适钙类型及对高钙生境的适应性[J]. 植物生态学报, 2022, 46(12): 1562-1572.
- [37] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [38] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的C:N:P化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 48-57.
- [39] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [40] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [41] TESSIER J T, RAYNAL D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [42] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [43] 王绍强, 周成虎, 李克让, 等. 中国土壤有机碳库及空间分布特征分析[J]. 地理学报, 2000, 55(5): 533-544.
- [44] 青焯, 孙飞达, 李勇, 等. 若尔盖高寒退化湿地土壤碳氮磷比及相关性分析[J]. 草业学报, 2015, 24(3): 38-47.
- [45] 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: 139-151.
- [46] ZHANG C, TIAN H Q, LIU J Y, et al. Pools and distributions of soil phosphorus in China[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, 19(1): GB1020.
- [47] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N、P的化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- [48] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 等. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2016, 36(7):

- 1898-1906.
- [49] 周丽丽, 李树斌, 吴亚岚, 等. 不同相思林叶片-凋落叶-土壤的生态化学计量特征[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(2): 64-72.
- [50] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80-92.
- [51] 罗亚勇, 张宇, 张静辉, 等. 不同退化阶段高寒草甸土壤化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2012, 31(2): 254-260.
- [52] 梁建宏, 崔旭东, 文来艳, 等. 桂林典型岩溶区和非岩溶区土壤剖面钙镁形态迁移对比[J]. 中国岩溶, 2022, 41(2): 220-227.
- [53] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76-82.
- [54] 汪洪, 褚天铎. 植物镁素营养的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(3): 245-250.
- [55] TESSIER J T, RAYNAL D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [56] 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.
- [57] 曹娟, 闫文德, 项文化, 等. 湖南会同3个林龄杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征[J]. 林业科学, 2015, 51(7): 1-8.
- [58] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 等. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应[J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [59] VERGUTZ L, MANZONI S, PORPORATO A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2): 205-220.
- [60] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤C、N、P化学计量特征[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [61] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991-999.

(责任编辑: 吴蕊夷)

(上接第79页 Continued from page 79)

- [17] 张振臣, 陈俊标, 马柱文, 等. 铁皮石斛种质资源主要表型性状的差异与相关分析[J]. 广东农业科学, 2010, 37(8): 78-80.
- [18] 刘靓, 庄卫东, 马晓娟, 等. 春石斛种质资源的表型性状及聚类分析[J]. 热带农业科学, 2023, 43(3): 1-10.
- [19] 何涛, 樊小莉, 鲁璐, 等. 不同种源石斛表型性状多样性及其与地理因子的相关性[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(2): 1-11.
- [20] 张本厚, 胡燕花, 牛志韬, 等. 基于表型性状的金钗石斛种质资源多样性评价[J]. 中国生物工程杂志, 2022, 42(11): 5-17.
- [21] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第十九卷[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 67-146.
- [22] 王雁, 周进昌, 郑宝强, 等. 石斛兰[M]. 北京: 中国林业出版社, 2014: 43-98.
- [23] 冯秋红, 史作民, 徐峥静茹, 等. 岷江柏天然种群种实表型变异特征[J]. 应用生态学报, 2017, 28(3): 748-756.
- [24] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 206-216.
- [25] 王钦, 黄捷, 涂松, 等. 蝴蝶兰不同品种表型性状遗传多样性分析[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2023, 43(6): 8-18.
- [26] 董钠, 李成儒, 凌瑞, 等. 基于表型性状的酢浆草属种质遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(16): 5506-5519.
- [27] 郑荣佳, 孔维一, 冯嘉欣, 等. 结缕草属植物表型多样性分析及优异种质筛选[J]. 草地学报, 2022, 30(9): 2325-2335.
- [28] 孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [29] MORGAN M. Fruit to flower ratios and trade-offs in size and number [J]. *Evolutionary Ecology*, 1993, 7: 219-232.
- [30] SARGENT R D, GOODWILLIE C, KALISZ S, et al. Phylogenetic evidence for a flower size and number trade-off [J]. *American Journal of Botany*, 2007, 94(12): 2059-2062.
- [31] 宫子惠, 李奥, 孙纪霞, 等. 蝴蝶兰“金公主”叶片与花性状相关性研究[J]. 山东农业科学, 2018, 50(9): 19-22.
- [32] 戴小红, 孙伟生, 贺建军, 等. 我国野牡丹属植物的表型多样性研究[J]. 热带作物学报, 2014, 35(10): 2036-2042.
- [33] 刘舒, 马正兵, 于晓丽, 等. 不同种源桃金娘表型性状多样性研究[J]. 广西植物, 2023, 43(10): 1932-1940.

(责任编辑: 吴蕊夷)