

# 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

马文济<sup>1,2</sup> 赵延涛<sup>1,2</sup> 张晴晴<sup>1,2</sup> Ali ARSHAD<sup>1,2</sup> 史青茹<sup>1,2</sup> 阎恩荣<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; <sup>2</sup>浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114

**摘要** 地表凋落物在森林物质循环中起着重要作用, 但是目前缺乏对其不同分解层次中碳(C)、氮(N)、磷(P)演替动态的研究。该文以浙江天童常绿阔叶林为研究对象, 用空间代替时间序列的方法, 通过测定5个演替阶段地表凋落物不同分解层次的凋落物量、有机碳库和氮磷养分库的储量及C:N:P化学计量特征, 探讨地表凋落物特征的演替动态。结果表明: 1)随着演替的进行, 地表凋落物量和有机碳储量呈现下降的趋势。2)在各演替阶段, 有机碳含量在各分解层表现出未分解层(L) > 半分解层(F) > 已分解层(Y)的趋势; 有机碳储量均表现为Y < F。3)演替前期群落氮含量和储量显著低于演替中后期群落; 不同分解层的氮含量在各演替阶段皆表现为: Y > F > L, 且各层氮含量随着演替的进行均趋于升高。4)磷含量在演替中期群落最低, 各演替阶段不同分解层的磷含量皆表现为Y > F > L。磷储量的演替趋势不明显。L层磷储量随着演替进行趋于降低。5)随着演替进行, 凋落物C:N、C:P和N:P皆趋于下降( $p < 0.05$ )。在各分解层之间, C:N和C:P皆表现为Y < F < L, N:P差异不显著。总之, 随着演替进行, 天童常绿阔叶林地表凋落物量降低, 有机碳库及氮磷养分库的含量趋于升高, 储量趋向降低, C:N:P趋于下降, 体现了生态系统碳和养分循环随着演替进行在不断优化。

**关键词** 碳库, 分解层, 地表凋落物, 凋落物量, 养分库, 演替

## C:N:P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forests at different successional stages in Tiantong, Zhejiang, eastern China

MA Wen-Ji<sup>1,2</sup>, ZHAO Yan-Tao<sup>1,2</sup>, ZHANG Qing-Qing<sup>1,2</sup>, Ali ARSHAD<sup>1,2</sup>, SHI Qing-Ru<sup>1,2</sup>, and YAN En-Rong<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>College of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; and <sup>2</sup>Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China

### Abstract

**Aims** The role that litter plays is essential for shaping C, N and P cycling in forest ecosystems. The objective of this study was to investigate how organic C, N and P in differently decomposed litter layers would vary with forest succession.

**Methods** The study site is located in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. Stands of five successional stages were selected to measure forest floor litter mass and concentrations of C, N and P in litter samples for each of the un-decomposed layer (L), the semi-decomposed layer (F), and the decomposed layer (Y). The successional dynamics of forest floor litter mass and C, N and P were then analyzed.

**Important findings** Along the forest succession gradient, forest floor litter mass and C stock decreased significantly ( $p < 0.05$ ). Across successional stages, litter C concentration was greatest in the L layer, intermediate in the F layer, and lowest in the Y layer. C stock was larger in the Y layer than in the F layer ( $p < 0.05$ ). Both concentration and stock of N were significantly lower in the early successional stage than in the intermediate and late successional stages ( $p < 0.05$ ). Amongst different layers, N concentration showed an increasing trend with succession, and a decreasing trend from the top to the bottom litter layers (Y > F > L). P concentration was lowest in the intermediate successional stage relative to other two stages, and ranked in the order of Y > F > L among the three litter layers of differential decompositions. There was no apparent successional trend in P stock for the whole litter horizon, but in the L layer, P stock decreased with forest succession. With the succession, litter C:N, C:P and N:P decreased ( $p < 0.05$ ). Among the litter layers of different decompositions, C:N and C:P were in the order of Y < F < L, whereas N:P showed no apparent trend. Overall, during the secondary forest succession of evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, forest floor litter mass and stocks of C, N and P in litter horizon decreased, but

收稿日期Received: 2014-03-01 接受日期Accepted: 2014-05-20

\* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn)

concentrations of C, N and P increased. The patterns of C, N and P among differently decomposed layers demonstrate that C and nutrient cycling in forest ecosystems is optimized with succession.

**Key words** carbon pool, decomposed layer, forest floor litter, litter mass, nutrient pool, succession

森林地表凋落物由土壤表层已分解、半分解和尚未分解的死有机物质组成(杨玉盛等, 2004), 是森林生态系统腐屑食物链的起点, 同时也是有机碳和养分的储藏库。同时, 地表凋落物是土壤与植物间物质交换的枢纽, 直接影响着土壤的理化性质, 对森林生态系统的有机质贮存和养分循环等起着重要的作用, 是森林土壤肥力的自然来源之一(Melillo *et al.*, 1982; Berg & Tamm, 1991; 金小麟, 1991; 张庆费等, 1999)。一般地, 植物通过枯枝落叶和根系凋落回归而参与土壤成土过程, 是土壤发育的一种主要途径(谢吟秋等, 1984; 章明奎, 1995)。土壤有机质和养分的积累主要来自于各种形式凋落物的归还(郭剑芬等, 2006)。除根系归还外, 地上凋落物输入是最主要的归还途径, 主要包括凋落、地表停留、分解和输入等环节。在这些环节中, 地表停留和分解是最复杂的过程。

地表凋落物作为植被物质返还土壤的中转站, 其现存量受生物和非生物因素的共同影响(张万儒等, 1990; 赵其国等, 1991; Xu & Hirata, 2002; 钟国辉和辛学兵, 2004)。森林演替过程中, 一方面物种多样性不断丰富, 极大地提高了凋落物的物质来源和质量; 另一方面, 群落垂直层次趋向复杂也使得立地微气候显著改善(阎恩荣等, 2008a; 王希华等, 2004)。那么, 演替过程对地表不同分解程度的凋落物中碳(C)、氮(N)和磷(P)含量和储量, 以及C:N:P化学计量特征是否具有一致的影响呢? 不同分解程度的凋落物的C:N:P化学计量特征是否随着演替而表现出相似的趋势呢? 回答上述问题, 有助于我们全面地理解地表凋落物在森林C、N、P养分循环中的重要作用, 同时也可补充完善对森林演替过程中C:N:P化学计量特征变化的认识。

一般来说, 在森林次生演替过程中, 由于演替前期经受了较大程度的干扰影响, 地表凋落物的归还量较多, 加之类似于砍伐等形式的干扰导致植被稀疏, 林下透光性增加, 地表干燥, 凋落物分解较慢(阎恩荣, 2006)。在演替后期, 虽然凋落量也在增加, 但由于林下环境变得越来越湿润, 加之土壤动物和微生物的活性增强, 地表凋落物的分解速率势

必加快(Aber & Melillo, 1980)。因此, 我们提出以下科学预测: 由于林下微环境改善导致土壤动物及微生物的活性增强(易兰等, 2005; 阎恩荣, 2006), 凋落物分解速率提高(张庆费等, 1999), 养分释放程度加大(李志安等, 2004), 有机碳与氮磷养分的含量会相应升高。但是, 随着凋落物不断被分解, 凋落物量会不断减少(孙宝伟等, 2013), 那么, 有机碳、氮磷储量也会随着演替进程而逐渐降低。

如前所述, 森林地表凋落物并不是处于静止状态, 而是处于不断的再积累和分解过程中。对于任意森林的地表凋落物, 按其与土壤的不同接触距离和存在状态可以划分为以下3个分解等级: 未分解、半分解和已分解层(张德强等, 1998)。在前期的研究中, 虽然关于地表凋落物的总体特征已有很多报道(Berg & Staaf, 1981; Enríquez *et al.*, 1993; 莫江明等, 1996; Wardle *et al.*, 2004; 郭剑芬等, 2006), 但对各分解层次凋落物量与C、N、P在不同演替阶段的差异研究不足。根据凋落物分解速率会随着演替增加的判断(张庆费等, 1999), 我们进一步提出如下科学预测: 地表凋落物已分解层现存量、碳储量(单位体积的量)占总体的比例及碳含量(单位干物质中的量)应该随着演替进行不断增加。同时, 随着地表凋落物分解的进行, C、N、P等元素会通过淋溶作用向下迁移(赵其国等, 1991), 那么, 随着演替进行中凋落物分解速率的提高, 养分周转的加快, 各演替阶段凋落物已分解层的N、P养分含量与储量应该大于半分解和未分解层, 且这种趋势在演替后期更趋明显。

另外, 不同立地的N、P供给条件通过影响植物的养分吸收而影响其C储存(阎恩荣等, 2010; He *et al.*, 2008), 并进一步影响凋落物的C:N:P化学计量关系和分解特征(Aerts & Chapin, 1999)。其中, 作为凋落物分解的影响因素之一, 高的C:N和C:P意味着较低的养分含量, 会制约微生物的分解过程(郭剑芬等, 2006)。随着演替进行, 土壤N、P含量增加(丁圣彦, 1999; 张庆费等, 1999), 可以推测, 凋落物C:N和C:P会相应地降低。前期研究表明, 浙江天童地区植被演替过程中P对群落生产力的限制会增强(阎恩

荣, 2008b), 那么, 凋落物N:P应该随着演替进行而趋于降低。

本研究以浙江天童常绿阔叶林次生演替序列为研究对象, 通过测定和分析地表凋落物量, 以及C、N和P含量和储量的变化趋势, 检验以下科学假说: (1)随着演替进行, 地表凋落物量、有机碳、氮磷储量也会降低, 有机碳与氮磷养分的含量会相应升高; (2)地表凋落物已分解层现存量、碳储量占总体的比例及碳含量应该随着演替进行不断增加。各演替阶段凋落物已分解层的氮磷养分含量与储量大于半分解和未分解层; (3)随着演替进行, 凋落物C:N、C:P和N:P会相应地降低。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区和样地概况

研究地位于浙江省宁波市天童国家森林公园( $29.87^{\circ}$  N,  $121.65^{\circ}$  E), 其自然条件参见文献(宋永昌和王祥荣, 1995)。由于不同干扰强度的差异和受保护年限的不同, 从公园外围到玲珑岩一带发育着处于不同演替阶段的次生常绿阔叶林, 形成了以铁芒萁(*Dicranopteris linearis*) + 五节芒(*Miscanthus floridulus*)灌草丛为初始阶段的次生演替系列, 其他主要阶段包括演替前期的柯(*Lithocarpus glaber*) + 檵木(*Loropetalum chinense*)灌丛, 演替中期的针叶林马尾松(*Pinus massoniana*)群落和针阔混交林马尾松 + 木荷(*Schima superba*)群落, 演替中后期的木荷群落与栲(*Castanopsis fargesii*)群落。各群落特征参见文献(丁圣彦, 1999)描述。

在湿润的亚热带地区, 从一片原生的或次生的裸地上开始, 一般均会发生从草本植物群落经过灌丛、针叶林、针阔混交林到常绿阔叶林的演替。本研究中演替系列各演替阶段的划分是华东师范大学几代学者根据对亚热带植被的总体认识, 以及在天童地区的长期植被定位研究, 基于群落区系组成、物种成分和群落动态等性质而得出的判断, 并从群落分类和树木年龄等方面进行了验证。阶段划分的基本原则是: 1)群落现状的可观察性, 即所划分的不同阶段有与之对应的现状群落可供对照; 2)各阶段植物群落具有特征性的优势种; 3)群落的年龄级可以确定, 即每一阶段对应确定的年龄级。根据这一原则, 我们所确定的演替系列与我国研究者在鼎湖山、黑石顶、缙云山、武夷山和天台山, 以及云贵高原等地所开展的常绿阔叶林演替阶段的划分基本一致, 可归纳为裸地阶段、灌草丛阶段、灌丛阶段、针叶林阶段、针阔混交林阶段、阳性常绿阔叶树为主的近顶极群落阶段、中生的常绿阔叶树为优势种的顶极群落等7个阶段(宋永昌, 2013)。

本研究所选的5个演替阶段来源于以上次生演替系列, 各样地的详细特征见表1。

### 1.2 样品采集和处理

本研究在每个演替阶段都设置了4个面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的重复样地, 分别收获测量地表凋落物量。收获时, 先在每个样地内按照坡向自上而下, 自左而右均匀设置20个取样点, 并编号。在每个采样点, 采用厚0.5 mm、宽10 cm的薄铁皮制成的面积为

**表1** 浙江天童常绿阔叶林次生演替系列各演替阶段的样地特征

**Table 1** Characteristics of study plots in a secondary successional series of evergreen broad-leaved forests in Tiantong, Zhejiang Province

演替阶段和群落类型 Successional stage and community type	年龄 Age (a)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope	坡向 Aspect	高度 Height (m)	盖度 Coverage (%)	主要优势种 Dominant species
I: 柯+檵木灌丛 <i>Lithocarpus glaber + Loropetalum chinense</i> shrub	17	164	25°	SE 20°	5	100	柯 <i>Lithocarpus glaber</i> 檵木 <i>Loropetalum chinense</i>
II: 马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> community	60	135	15°	SE 10°	16	95	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
III: 马尾松+木荷群落 <i>Pinus massoniana + Schima superba</i> community	70	121	5°	SE 45°	15–20	95	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 栲 <i>Castanopsis fargesii</i>
IV: 木荷群落 <i>Schima superba</i> community	90	163	20°	SE 70°	20	95	木荷 <i>Schima superba</i>
V: 扒群落 <i>Castanopsis fargesii</i> community	150	196	26°	SE 45°	25	90	扒 <i>Castanopsis fargesii</i>

doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00078

20 cm × 20 cm的四方形采样框，分层采集框内的凋落物。采集时，先将凋落物收集框用力敲打，使之插入凋落物层，直至进入土壤表层进行固定，再利用切割刀将框外的凋落物彻底割除，从而确保其可代表采集框范围内真实的凋落物存留量。之后，根据凋落物的分解特征和结构(张万儒等，1990；张德强等，1998)，将其自下至上划分为3个层次：已分解层(Y层)、半分解层(F层)和未分解层(L层)。最下面为与土壤相连的Y层，黑褐色的叶片基本已经分解为细小碎片。Y层以上为褐绿色或者黄褐色的F层，该层叶片残缺不全。最上面的L层具有较完整的叶片，并且颜色较新鲜，基本维持叶片的原色。采样时，放置一托盘于收集框旁，按照凋落物的以上分层特征，按垂直层次分布，依次手工收集未分解层、半分解层和已分解层的凋落物。然后，分别将各层样品放入保鲜袋，标号后，带回天童站实验室，在3 h内测量湿质量，并放入烘箱，于70 °C下烘干至恒重，称干质量后，将样品放置于干燥箱中。

为了消除季节波动的影响，以上工作在春、夏、秋、冬4个季节分别开展1次，共持续1年时间，每个演替阶段收集了320个样品，5个演替阶段共收集1 600个样品。待4个季度的测量结束后，为减小C、N和P测定工作量，特将以上烘干样品进行以下合并处理。首先，将每个样地中4个季度的80个样品按照1–20的编号顺序合并为20个样品。然后，把20个样品继续两两随机合并，每个样地得到10个混合样。合并后样品的体积和质量非常大，为了避免随机选择部分样品进行分析可能带来的误差，本研究没有采取四分法丢弃部分样品，而是对合并后的样品全部粉碎过筛，使其充分混合均匀，然后装瓶保存，以备后续测定C、N、P含量。

### 1.3 室内分析

分析时，采用重铬酸钾外加热法测定有机碳。测定氮磷养分时，采用温控硝解炉(DK 42, VELP Scientifica, Milano, Italy)进行硝解，硝解方法参照标准凯氏法，即：首先称取0.2 g待测样品(精确到0.000 1 g)放入硝解管中，并在每只管内加入5 mL浓H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>，然后称取2.5 g，将Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>和CuSO<sub>4</sub>按10:1比例混合后放入管中，摇匀后，于375 °C硝解3 h，冷却后转移至容量瓶中定容(同时反复冲洗硝解管)，最后采用Skalar流动注射分析仪(Skalar ++, Skalar Analytical B.V., Breda, The Netherlands)进行N、P测定。

### 1.4 数据处理

用单因素方差分析法(one-way ANOVA)判断常绿阔叶林演替对地表凋落物量、C、N和P含量和储量的影响，并于方差分析之前判断各组数据是否满足正态分布及方差是否具有齐性，若不满足该条件，则通过对相应数值进行log转换以满足单因素方差分析的假定条件。然后，采用Tukey检验对各水平间均值进行配对比较检验。在方差分析过程中，将演替系列作为自变量，地表凋落物量、C、N、P含量和储量及C:N:P化学计量比作为因变量进行分析。另外，再将各分解层作为自变量，以各分解层的凋落物量、C、N、P含量和储量以及C:N:P化学计量比作为因变量进行分析。以上分析采用SPSS 11.5统计软件完成。

## 2 结果

### 2.1 不同演替阶段的地表凋落物量

随着次生演替的进行，地表凋落物总量具有降低的趋势(表2)。演替早期的柯+櫟木群落显著大于其他演替阶段的凋落物量( $p < 0.05$ )；马尾松群落和木荷群落之间的差异不显著( $p > 0.05$ )，且显著大于栲树群落( $p < 0.05$ )。从凋落物分解层次来看，各演替阶段表现不同，木荷群落和栲群落Y层与L层之间差异不显著( $p > 0.05$ )，并且F层显著大于另外两层( $p < 0.05$ )；其他群落皆表现为Y层小于其他层次( $p < 0.05$ )。从演替趋势来看，Y层凋落物量随着演替表现为：柯+櫟木群落>木荷群落>栲群落>马尾松群落>马尾松+木荷群落；其中，柯+櫟木群落与木荷群落间差异不显著( $p > 0.05$ )，与其他群落差异显著( $p < 0.05$ )。F层随着演替进行表现出了降低的趋势。在L层，凋落物量随着演替趋于降低。

### 2.2 不同演替阶段地表凋落物的C、N、P含量和储量

演替过程中，地表凋落物的C含量以中期的木荷群落为最高(图1)，前期的柯+櫟木群落以及中期的马尾松群落和马尾松+木荷群落之间差异不显著( $p > 0.05$ )，且显著低于木荷群落和栲群落( $p < 0.05$ )。在不同分解层，各演替阶段凋落物碳含量都表现出了L层> F层> Y层的趋势。从演替动态来看，Y层有机碳含量随着演替进行升高；F层和L层有机碳含量在木荷群落显著高于其他群落( $p < 0.05$ )，但其余群落之间差异不显著( $p > 0.05$ )。

碳储量随着演替进行呈现下降趋势(表3)，其

表2 常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物量(平均值±标准误差, t·hm<sup>-2</sup>)Table 2 Forest floor litter mass in evergreen broad-leaved forest stands of different successional stages (mean ± SE, t·hm<sup>-2</sup>)

	I	II	III	IV	V
已分解层 Decomposed layer	4.75 ± 0.42 <sup>Ab</sup> (23.08)	3.10 ± 0.32 <sup>Aa</sup> (18.34)	2.83 ± 0.19 <sup>Aa</sup> (21.71)	4.55 ± 0.64 <sup>Ab</sup> (29.49)	3.48 ± 0.38 <sup>Aa</sup> (26.52)
半分解层 Semi-decomposed layer	7.88 ± 0.84 <sup>Bb</sup> (37.98)	7.03 ± 0.39 <sup>Bab</sup> (41.42)	5.85 ± 0.47 <sup>Ca</sup> (45.74)	6.80 ± 0.61 <sup>Bab</sup> (43.59)	5.90 ± 0.36 <sup>Ba</sup> (44.70)
未分解层 Un-decomposed layer	8.13 ± 0.65 <sup>Be</sup> (38.94)	6.78 ± 0.45 <sup>Bb</sup> (40.24)	4.18 ± 0.39 <sup>Ba</sup> (32.56)	4.20 ± 0.38 <sup>Aa</sup> (26.92)	3.80 ± 0.28 <sup>Aa</sup> (28.79)
总计 Total	20.75 ± 1.81 <sup>c</sup>	16.90 ± 0.88 <sup>b</sup>	12.85 ± 0.72 <sup>a</sup>	15.55 ± 1.02 <sup>b</sup>	13.18 ± 0.61 <sup>a</sup>

I、II、III、IV、V同表1。同一列中的不同大写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )；同一行中的不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。括号中数据为该层所占总体比例(%)。

I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters within the same column indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Different lower-case letters within the same row indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Values in brackets are the proportion of the layer over the whole litter horizon (%).

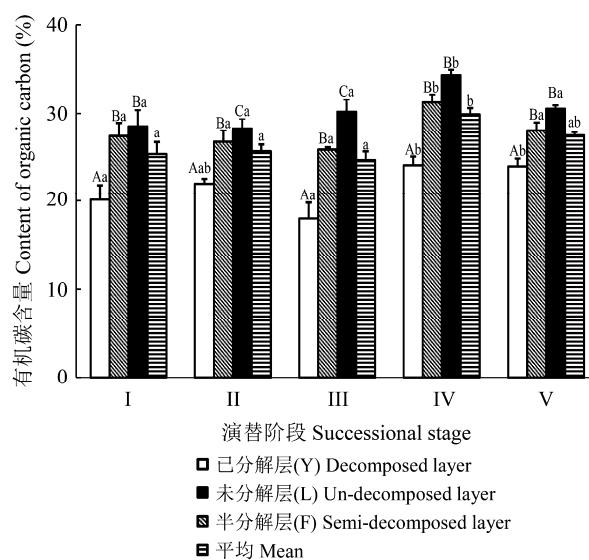


图1 常绿阔叶林不同演替阶段各凋落物层的有机碳含量(平均值±标准误差)。I、II、III、IV、V同表1。同一演替阶段中不同大写字母表示不同分解层之间差异显著( $p < 0.05$ )。不同小写字母表示同一分解层在不同演替阶段间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 1 Organic C concentrations in different layers of forest floor litter across successional stages in an evergreen broad-leaved forest (mean ± SE). I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters indicate significant differences among the three differently decomposed litter layers within the same successional stage ( $p < 0.05$ ). Different lower-case letters indicate significant differences among successional stages for the same litter layer ( $p < 0.05$ ).

中, 柯+櫟木群落与马尾松群落及木荷群落之间差异不显著( $p > 0.05$ ), 但与栲群落及马尾松+木荷群落有显著差异( $p < 0.05$ )。在各层之间, 有机碳储量在各群落中都表现为Y层< F层( $p < 0.05$ ); 在木荷群落和栲群落, F层与L层之间差异显著( $p < 0.05$ ), 但L层与Y层差异并不显著( $p > 0.05$ )。但在其余群落, 皆表现为F层与L层差异不显著( $p > 0.05$ )。进一步分析

来看, 在Y层, 有机碳储量随着演替变化表现为: 木荷群落>栲群落>柯+櫟木群落>马尾松群落>马尾松+木荷群落, 并且Y层有机碳储量所占总体的比例也表现出同样的趋势, 以中期的木荷群落为最高(23.49%)。在F层, 以柯+櫟木群落的有机碳储量为最高, 该群落分别与栲群落和马尾松+木荷群落之间存在显著差异( $p < 0.05$ ), 与马尾松群落以及木荷群落之间差异不显著( $p > 0.05$ ); 在L层, 柯+櫟木群落与马尾松+木荷群落、木荷群落、栲群落之间存在显著差异( $p < 0.05$ ), 而柯+櫟木群落与马尾松群落之间差异不显著( $p > 0.05$ )。

N含量总体上随着演替进行趋于上升(图2A), 柯+櫟木群落与其他群落之间均存在显著差异( $p < 0.05$ ), 但其他群落之间无显著差异( $p > 0.05$ )。在各演替阶段, N含量在不同分解层皆表现出Y层> F层> L层的趋势。进一步分析来看, 在Y、F和L层, N含量随着演替进行趋于升高。

N储量以马尾松群落为最高( $p < 0.05$ ; 表4), 其他群落之间N储量差异不显著( $p > 0.05$ )。在各分解层之间, 柯+櫟木群落和马尾松群落表现为Y层< L层< F层, 在其余群落皆表现为L层< Y层< F层。从演替来看, Y层N储量在各群落之间并无显著差异( $p > 0.05$ ), 但占总储量的比例随着演替进行趋于升高; F层N储量所占比例随着演替进行也逐渐升高; L层氮储量及其所占比例除了马尾松群落显著高于其他群落( $p < 0.05$ )外, 其他群落随着演替进行趋于降低。

P含量随着演替进行表现为: 马尾松群落<木荷群落<柯+櫟木群落<栲群落<马尾松+木荷群落(图2B)。在各群落, 不同分解层的P含量皆表现为: Y层> F层> L层。进一步分析来看, 在Y层, 马尾松

表3 常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的碳储量(平均值±标准误差)

Table 3 Carbon stock in forest floor litter of evergreen broad-leaved forest stands at different successional stages (mean ± SE)

	I	II	III	IV	V
已分解层 Decomposed layer	0.96 ± 0.12 <sup>Aa</sup> (18.15)	0.69 ± 0.09 <sup>Aa</sup> (15.90)	0.50 ± 0.04 <sup>Aa</sup> (15.77)	1.09 ± 0.13 <sup>Ab</sup> (23.49)	0.84 ± 0.11 <sup>Aa</sup> (23.14)
半分解层 Semi-decomposed layer	2.15 ± 0.22 <sup>Bab</sup> (40.64)	1.89 ± 0.20 <sup>Ba</sup> (43.55)	1.52 ± 0.14 <sup>Ba</sup> (47.95)	2.11 ± 0.14 <sup>Bab</sup> (45.47)	1.66 ± 0.13 <sup>Ba</sup> (45.73)
未分解层 Un-decomposed layer	2.35 ± 0.30 <sup>Bb</sup> (44.42)	1.91 ± 0.13 <sup>Bab</sup> (44.01)	1.25 ± 0.09 <sup>Ba</sup> (39.43)	1.44 ± 0.15 <sup>Aa</sup> (31.03)	1.16 ± 0.08 <sup>Aa</sup> (31.96)
总计 Total	5.29 ± 0.61 <sup>b</sup>	4.34 ± 0.30 <sup>b</sup>	3.17 ± 0.20 <sup>a</sup>	4.64 ± 0.26 <sup>b</sup>	3.63 ± 0.22 <sup>a</sup>

I、II、III、IV、V同表1。同一列中的不同大写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )；同一行中的不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。括号中数据为该层所总体的比例(%)。

I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters within the same column indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters within the same row indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Values in brackets are the proportion of the layer over the whole litter horizon (%).

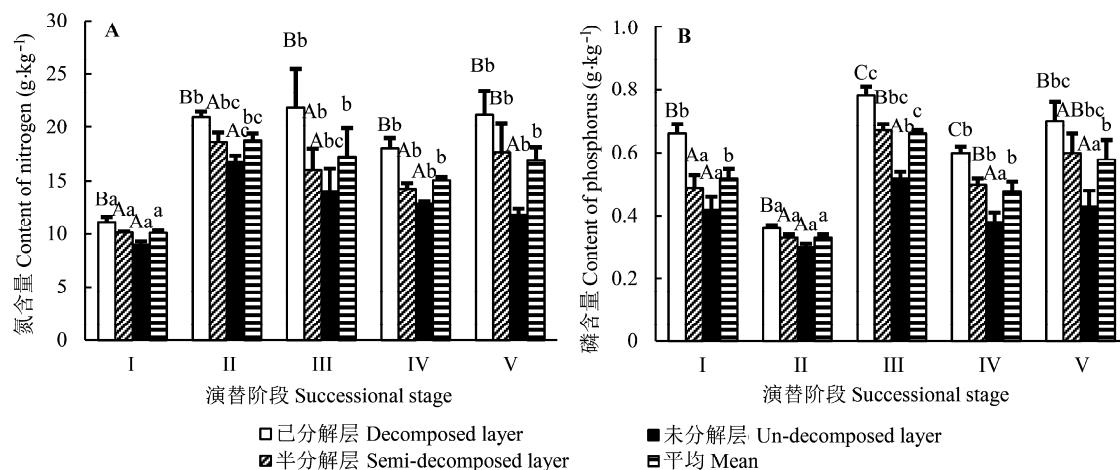


图2 常绿阔叶林不同演替阶段凋落物层的氮(A)、磷(B)含量(平均值±标准误差)。I、II、III、IV、V同表1。同一演替阶段中不同大写字母表示不同分解层之间差异显著( $p < 0.05$ )。不同小写字母表示同一分解层在不同演替阶段间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 2 Nitrogen (A) and phosphorus (B) concentrations in forest floor litter across successional stages in an evergreen broad-leaved forest (mean ± SE). I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters indicate significant differences among the three differently decomposed litter layers within the same successional stage ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters indicate significant differences among the successional stages for the same litter layer ( $p < 0.05$ ).

群落P含量最低( $p < 0.05$ )；在F层，柯+櫟木群落和马尾松群落的P含量显著低于其他群落( $p < 0.05$ )；在L层，马尾松+木荷群落的P含量最高( $p < 0.05$ )。

P储量随着演替进行表现为：柯+櫟木群落>马尾松+木荷群落>栲群落>木荷群落>马尾松群落(表3)。在各群落中，P储量在不同分解层的表现也不同。在柯+櫟木群落和马尾松群落表现为：Y层< L层< F层；在马尾松+木荷群落、木荷群落以及栲群落中，各分解层P储量表现为：L层< Y层< F层。进一步分析来看，在Y层，马尾松群落最低( $p < 0.05$ )，其所占比例为20.18%；柯+櫟木群落最高( $p < 0.05$ )，但按所占比例来看，木荷群落最高(36.24%)。F层P储量随着演替进行没有表现出明显趋势；L层P储量随着演替进行趋于降低。

### 2.3 不同演替阶段地表凋落物的C:N:P化学计量特征

随着演替进行，凋落物C:N、C:P和N:P皆趋于下降(表5)。马尾松群落的C:N显著低于除马尾松+木荷群落外的其他群落( $p < 0.05$ )，但其C:P和N:P皆显著高于其他群落( $p < 0.05$ )。

在各分解层间，C:N和C:P皆表现为Y层< F层< L层。对于C:N，除柯+櫟木群落和马尾松+木荷群落外，其他群落各层之间有显著差异( $p < 0.05$ )。C:P也表现出相似的趋势，但不同的是栲群落的Y层与F层之间差异并不显著。在各演替阶段，不同分解层之间N:P差异不显著。对于Y层，柯+櫟木群落的C:N显著高于其余群落( $p < 0.05$ )，但该群落的N:P却显著低于其余群落( $p < 0.05$ )。同时，在Y层和F层，马尾松群落的C:P显著高于其余群落( $p < 0.05$ )。

表4 常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的氮、磷储量(平均值±标准误差, t·hm<sup>-2</sup>)Table 4 Litter N and P stocks across successional stages in an evergreen broad-leaved forest (mean ± SE, t·hm<sup>-2</sup>)

		I	II	III	IV	V
氮储量 Nitrogen stock (t·hm <sup>-2</sup> )	已分解层(Y) Decomposed layer	0.053 ± 0.006 <sup>Aa</sup> (25.24)	0.065 ± 0.008 <sup>Aa</sup> (20.31)	0.063 ± 0.014 <sup>Aa</sup> (28.64)	0.081 ± 0.009 <sup>Aa</sup> (35.22)	0.076 ± 0.016 <sup>Ab</sup> (33.04)
	半分解层(F) Semi-decomposed layer	0.080 ± 0.009 <sup>Ba</sup> (38.10)	0.131 ± 0.007 <sup>Bb</sup> (40.94)	0.093 ± 0.011 <sup>Aa</sup> (42.27)	0.098 ± 0.011 <sup>Ba</sup> (42.61)	0.110 ± 0.012 <sup>Ba</sup> (47.83)
	未分解层(L) Un-decomposed layer	0.074 ± 0.008 <sup>Bab</sup> (35.24)	0.113 ± 0.007 <sup>Bc</sup> (35.31)	0.060 ± 0.013 <sup>Aa</sup> (27.27)	0.054 ± 0.005 <sup>Aa</sup> (23.48)	0.045 ± 0.003 <sup>Aa</sup> (19.57)
	总计 Total	0.21 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.32 ± 0.02 <sup>b</sup>	0.22 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.23 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.23 ± 0.03 <sup>a</sup>
磷储量 Phosphorus stock (t·hm <sup>-2</sup> )	已分解层(Y) Decomposed layer	3.12 ± 0.21 <sup>Abc</sup> (29.10)	1.12 ± 0.11 <sup>Aa</sup> (20.18)	2.21 ± 0.16 <sup>Ab</sup> (26.11)	2.70 ± 0.32 <sup>Bb</sup> (36.24)	2.45 ± 0.18 <sup>Ab</sup> (32.10)
	半分解层(F) Semi-decomposed layer	3.81 ± 0.42 <sup>Ab</sup> (35.53)	2.30 ± 0.15 <sup>Ba</sup> (41.46)	3.90 ± 0.36 <sup>Bab</sup> (46.09)	3.21 ± 0.27 <sup>Ba</sup> (43.10)	3.61 ± 0.57 <sup>Ab</sup> (47.34)
	未分解层(L) Un-decomposed layer	3.34 ± 0.34 <sup>Ab</sup> (31.15)	2.01 ± 0.11 <sup>Ba</sup> (36.22)	2.20 ± 0.27 <sup>Aa</sup> (26.02)	1.60 ± 0.23 <sup>Aa</sup> (21.44)	1.59 ± 0.08 <sup>Aa</sup> (20.86)
	总计 Total	10.72 ± 0.77 <sup>d</sup>	5.55 ± 0.23 <sup>a</sup>	8.46 ± 0.58 <sup>c</sup>	7.44 ± 0.23 <sup>b</sup>	7.62 ± 0.90 <sup>b</sup>

I, II, III, IV, V同表1。同一列中的不同大写字母表示差异显著( $p < 0.05$ ); 同一行中的不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。括号中数据为该层所占总体比例(%)。

I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters within the same column indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters within the same row indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Values in brackets are the proportion of the layer over the whole litter horizon (%).

表5 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

Table 5 C:N:P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forest stands at different succession stages

		I	II	III	IV	V
C:N	已分解层 Decomposed layer	18.16 ± 1.84 <sup>Ac</sup>	11.50 ± 0.59 <sup>Aa</sup>	8.91 ± 1.75 <sup>Aa</sup>	12.25 ± 0.72 <sup>Ab</sup>	11.60 ± 1.05 <sup>Aa</sup>
	半分解层 Semi-decomposed layer	27.03 ± 1.69 <sup>Bc</sup>	16.90 ± 0.98 <sup>Ba</sup>	16.87 ± 2.04 <sup>ABA</sup>	18.73 ± 0.59 <sup>Bb</sup>	16.20 ± 1.55 <sup>Ba</sup>
	未分解层 Un-decomposed layer	31.52 ± 1.12 <sup>Bb</sup>	20.54 ± 1.13 <sup>Ca</sup>	22.90 ± 3.47 <sup>Bab</sup>	21.95 ± 0.54 <sup>Cb</sup>	25.91 ± 0.97 <sup>Cb</sup>
	平均 Mean	25.10 ± 1.39 <sup>b</sup>	13.67 ± 0.36 <sup>a</sup>	15.21 ± 2.30 <sup>ab</sup>	19.84 ± 0.65 <sup>b</sup>	16.52 ± 1.12 <sup>ab</sup>
C:P	已分解层 Decomposed layer	307.88 ± 34.15 <sup>Aa</sup>	664.04 ± 8.50 <sup>Ac</sup>	231.82 ± 27.17 <sup>Aa</sup>	369.49 ± 18.18 <sup>Ab</sup>	353.15 ± 37.14 <sup>Ab</sup>
	半分解层 Semi-decomposed layer	564.31 ± 18.22 <sup>Bab</sup>	957.45 ± 35.99 <sup>Bc</sup>	389.30 ± 7.17 <sup>Ba</sup>	567.93 ± 33.13 <sup>Bb</sup>	484.70 ± 55.18 <sup>Aa</sup>
	未分解层 Un-decomposed layer	707.65 ± 84.43 <sup>Ba</sup>	1152.87 ± 27.39 <sup>Cb</sup>	582.74 ± 44.23 <sup>Ca</sup>	763.10 ± 48.64 <sup>Cb</sup>	742.06 ± 85.88 <sup>Bab</sup>
	平均 Mean	490.73 ± 36.34 <sup>b</sup>	782.87 ± 39.39 <sup>d</sup>	376.63 ± 19.13 <sup>a</sup>	621.68 ± 18.69 <sup>c</sup>	492.35 ± 47.71 <sup>b</sup>
N:P	已分解层 Decomposed layer	17.00 ± 1.38 <sup>Aa</sup>	58.11 ± 2.61 <sup>Ac</sup>	28.28 ± 5.38 <sup>Ab</sup>	30.22 ± 0.68 <sup>Ab</sup>	30.79 ± 3.29 <sup>Ab</sup>
	半分解层 Semi-decomposed layer	21.24 ± 1.94 <sup>Aa</sup>	57.18 ± 3.62 <sup>Ac</sup>	24.31 ± 3.54 <sup>Aa</sup>	30.26 ± 0.87 <sup>Ab</sup>	30.21 ± 2.87 <sup>Ab</sup>
	未分解层 Un-decomposed layer	22.33 ± 2.22 <sup>Aa</sup>	56.42 ± 1.92 <sup>Ac</sup>	26.70 ± 2.84 <sup>Aa</sup>	34.84 ± 2.55 <sup>Ab</sup>	28.71 ± 3.19 <sup>Ab</sup>
	平均 Mean	19.68 ± 1.67 <sup>a</sup>	57.27 ± 2.64 <sup>c</sup>	26.46 ± 4.04 <sup>ab</sup>	31.37 ± 0.86 <sup>b</sup>	29.99 ± 2.76 <sup>b</sup>

I, II, III, IV, V同表1。同一列中的不同大写字母表示差异显著( $p < 0.05$ ); 同一行中的不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。I, II, III, IV, V are the same as in Table 1. Different capital letters within the same column indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters within the same row indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

### 3 讨论

#### 3.1 演替对地表凋落物量的影响

随着常绿阔叶林次生演替的进行, 地表凋落物量显著降低。演替初期地表凋落物量最高是因为受到人类砍伐的干扰, 导致大量凋落物, 特别是细小枯枝等在地面滞留, 不易被分解, 造成凋落物不断积累。演替中期的马尾松群落和木荷群落地表凋落物量大小相当, 这可能是由于这两个群落优势种的凋落叶的C:N比栲群落大(表5), 分解较慢(王希华

等, 2004), 因而在地面大量滞留, 导致该群落凋落物层的现存量比较高; 与此相反, 由于栲群落优势种类栲凋落叶养分含量高, C:N较小(表5), 分解较迅速, 从而地面凋落物层有较快的周转速度, 使栲群落凋落物层现存量较小。

除柯+櫟木群落和木荷群落外, 其他群落的地表凋落物量表现为: F层>L层>Y层, 过渡层比较明显, 但是在本研究中演替顶极群落也具有明显的过渡层, 这与张德强等(1998)的研究稍有差别。造成这种结果的原因可能是F层滞留时间最长, 所以凋落

doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00078

物量最多。虽然随着演替进行,各层凋落物量并没有表现出明显的变化趋势,但是木荷群落和栲群落已分解层所占比例大于其他群落,已分解层凋落物量所占比例趋于升高主要是由于未分解层凋落物量随着演替进程而降低。

### 3.2 演替对地表凋落物C、N、P的影响

马尾松群落凋落物C含量较高主要与马尾松的针叶特性有关,马钦彦等(2002)的研究表明,由于针叶树种具有特殊的养分获取方式,针叶树种各器官平均C含量比阔叶树种高1.6%–3.4%,这也是此类树种凋落物中C:N较高的原因(王希华等, 2004)。而地表凋落物的C含量在各演替阶段中,都表现为L层>F层>Y层,这是因为Y层与地面接触面积大,分解较快,所以Y层的分解程度会相应地高于F层。

随着演替进行,地表凋落物C储量趋于下降,在马尾松+木荷群落最低。这是因为柯+櫟木群落处于演替初期,受人类干扰强度较大,导致干扰后的凋落枝较多,这在一定程度上造成地表凋落物量增大,所以柯+櫟木群落地表凋落物的C储量最高。从地表凋落物的分层特征来看,未分解层C储量随着演替的进行显著降低,而已分解层和半分解层所占比例趋于升高。并且在演替的后期这种趋势更加明显。这是因为随着演替的进行,地表凋落物的分解速率会提高,这会引起已分解层凋落物量升高,从而导致已分解层C储量增加。半分解层滞留时间长而引起的该层凋落物量随着演替进行而增加,导致半分解层C储量也表现出同样的趋势。

演替中前期的马尾松群落中凋落物层N储量较高,主要受马尾松的针叶特性影响,马尾松叶片本身N含量较低,分解较慢,造成大量凋落物在地面滞留,在分解过程中,首先需要从土壤中固持大量N素,使其凋落物层N储量显著提高(Taylor *et al.*, 1989; Tian *et al.*, 1992)。此外,由于马尾松群落凋落物层现存量较大,也造成N储量显著提高。同样,演替初期的柯+櫟木群落凋落物N含量虽然显著低于其余群落,但其N储量与中期的木荷群落以及后期的栲群落之间并无显著差异,这也是由该群落中凋落物层现存量较高造成的。演替中期的马尾松+木荷群落和木荷群落凋落物层N含量低于马尾松群落,这与马尾松群落凋落物层的特殊性质有关。

演替序列中各群落的N含量和P含量的分层特征皆表现为: Y层>F层>L层,这与张万儒等(1990)

的研究结果相同。各层N储量所占比例随着演替进行的变化趋势与C储量相同,都是已分解层和半分解层趋于升高,而未分解层趋于降低。就地表凋落物P含量而言,以马尾松群落最低,而以马尾松+木荷群落最高,而其他群落之间差异并不显著。凋落物层P储量分布与凋落物量基本一致。由此可见,凋落物层N、P养分储量主要由地表凋落物层现存量决定,例如,演替初期的柯+櫟木群落不但具有最大的凋落物量,其P储量也显著高于其余群落( $p < 0.05$ )。

### 3.3 演替对地表凋落物C:N:P化学计量特征的影响

随着常绿阔叶林演替进行,地表凋落物的C:N、C:P和N:P皆趋于下降(表5)。C:N值越高,说明N含量越低,则不利于微生物对有机质的分解,而C:N值随着演替的下降趋势说明了微生物活性的不断提高。马尾松群落虽然已分解层的C:N最低,但由于作为优势种的马尾松必须通过叶片凋落前的高N、P转移率来保证其在贫瘠生境中的存活,造成了马尾松群落优势种凋落叶难以分解。同时,针叶树种较高的C含量和特殊的养分获取方式造成了C:P和N:P皆显著高于其他群落( $p < 0.05$ )。柯+櫟木群落N:P显著低于其余群落( $p < 0.05$ ),这说明相对于演替中后期群落,受人类干扰强度较大的初期群落受到的P元素限制较小,这与阎恩荣等(2008b)在该地区的研究结果一致。同时,在各分解层之间,C:N和C:P在各群落皆表现为Y层<F层<L层。根据王希华等(2004)的研究,凋落物分解过程中N、P含量会发生变化。而Y层的C:N和C:P比L层小,说明凋落物在分解过程中不断从土壤中吸收并积累N、P元素,导致其C:N和C:P下降。

总之,随着演替进行,天童常绿阔叶林地表凋落物量趋于降低,地表凋落物的C、N和P含量趋于升高,C、N和P储量趋向降低。凋落物量,C、N和P在凋落物各亚层的分布格局的变化也体现了随着演替进行,群落在物质循环和能量转换方面的不断优化。地表凋落物的C:N、C:P和N:P皆随着演替的进行趋于下降,也随着凋落物分解程度加大而下降。以上变化格局表明:在天童地区的常绿阔叶林次生演替过程中,植被返还的凋落物在地表的动态过程朝着周转速率提高,C、N和P含量增加而储量下降,C:N、C:P和N:P降低的趋势发展,既反映了演替过程中地表凋落物返还土壤的C、N和P可能增多,从而使其本身的C、N和P储量降低,也反映了地表凋落物的C、N和P循环加快,地表凋落物的凋落物基质

趋向更有利于养分释放和碳固持的方向发展。本研究所揭示的地表凋落物C、N和P化学计量关系在不同演替阶段的时空格局,不仅对于理解地表凋落物在森林C和N、P养分循环具有一定意义,同时也为深化森林演替过程中物质循环有关理论提供了研究基础。最后需要指出的是,演替过程中地表凋落物的C、N和P特征受诸多因素的影响,包括林下微环境、凋落物的分解特性、土壤动物及微生物活性,此外,人为干扰的作用也不可忽略。对于这些因素各自的贡献,亟待深入研究。

**基金项目** 国家自然科学基金(31228004和31270475)和宁波市重大科技攻关项目(2012C10027)。

**致谢** 感谢华东师范大学施展、何东和赵亮等同学在野外和室内分析工作中给予的帮助。

## 参考文献

- Aber JD, Melillo JM (1980). Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany*, 58, 416–421.
- Aerts R, Chapin FS III (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Berg B, Staaf H (1981). Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. *Ecological Bulletins*, 33, 163–178.
- Berg B, Tamm CO (1991). Decomposition and nutrient dynamics of litter in long-term optimum nutrition experiments. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 6, 305–321.
- Ding SY (1999). *Comparative Ecology of Successive Series of Evergreen Broad-Leaved Forest*. Henan University Press, Kaifeng. (in Chinese) [丁圣彦 (1999). 常绿阔叶林演替系列比较生态学. 河南大学出版社, 开封.]
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1993). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, 94, 457–471.
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS (2006). A review on litter decomposition in forest ecosystem. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(4), 93–100. (in Chinese with English abstract) [郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升 (2006). 森林凋落物分解研究进展. 林业科学, 42(4), 93–100.]
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Jin XL (1991). Chemical properties of litter layer under major coniferous forests in Northern China. *Chinese Journal of Ecology*, 10(6), 24–29. (in Chinese with English abstract)
- [金小麟 (1991). 华北地区针叶林下凋落物层化学性质的研究. 生态学杂志, 10(6), 24–29.]
- Li ZA, Zou B, Ding YZ, Cao YS (2004). Key factors of forest litter decomposition and research progress. *Chinese Journal of Ecology*, 23(6), 77–83. (in Chinese with English abstract) [李志安, 邹碧, 丁永祯, 曹裕松 (2004). 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. 生态学杂志, 23(6), 77–83.]
- Ma QY, Chen XL, Wang J, Lin C, Kang FF, Cao WQ, Ma ZB, Li WY (2002). Carbon content rate in constructive species of main forest types in northern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 24(5/6), 96–100. (in Chinese with English abstract) [马钦彦, 陈遐林, 王娟, 蔺琛, 康峰峰, 曹文强, 马志波, 李文宇 (2002). 华北主要森林类型建群种的含碳率分析. 北京林业大学学报, 24(5/6), 96–100.]
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63, 621–626.
- Mo JM, Brown S, Kong GH, Lenart M, Zhang YC (1996). Litter decomposition and its nutrient dynamics of a pine forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 534–542. (in Chinese with English abstract) [莫江明, 布朗, 孔国辉, 兰娜玛丽尼, 张佑昌 (1996). 鼎湖山生物圈保护区马尾松林凋落物的分解及其营养动态研究. 植物生态学报, 20, 534–542.]
- Song YC, Wang XR (1995). *Vegetation and Areas of Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province*. Shanghai Science and Technology Literature Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌, 王祥荣 (1995). 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.]
- Song YC (2013). *Evergreen Broad-Leaved Forests in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [宋永昌 (2013). 中国常绿阔叶林. 科学出版社, 北京.]
- Sun BW, Yang XD, Zhang ZH, Ma WJ, Arshad A, Huang HX, Yan ER (2013). Relationships between soil carbon pool and vegetation carbon return through succession of evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province, Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 803–810. (in Chinese with English abstract) [孙宝伟, 杨晓东, 张志浩, 马文济, Arshad A, 黄海侠, 阎恩荣 (2013). 浙江天童常绿阔叶林演替过程中土壤碳库与植被碳归还的关系. 植物生态学报, 37, 803–810.]
- Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70, 97–104.
- Tian G, Kang BT, Brussaard L (1992). Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions decomposition and nutrient release. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 1051–1060.

doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00078

- Wang XH, Huang JJ, Yan ER (2004). Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 457–467. (in Chinese with English abstract) [王希华, 黄建军, 阎恩荣 (2004). 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究. 植物生态学报, 28, 457–467.]
- Wardle DA, Bardgett RD, Kliromos JN, Setälä H, van der Putten YH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Xie YQ, Luo YS, Liu YM, Gao MC (1984). Investigation of humus and soil properties in different forest communities in Nankunshan, Guangdong Province. *Tropical Forestry Science and Technology*, (1), 1–8. (in Chinese) [谢吟秋, 罗云裳, 刘有美, 高茂成 (1984). 广东南昆山不同森林群落下凋落物、腐殖质和土壤性质的调查研究. 热带林业科技, (1), 1–8.]
- Xu XN, Hirata E (2002). Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecology and Management*, 157, 165–173.
- Yan ER (2006). *Dynamics of Soil Nutrient Pools, Nutrient Use Strategies of Dominant Trees in the Typical and Degraded Evergreen Broad-Leaved Forests*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese) [阎恩荣 (2006). 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008a). Characteristics of litterfall in relation to soil nutrients in mature and degraded evergreen broad-leaved forests of Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1–12. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008a). 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, 32, 1–12.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008b). N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 13–22. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008b). 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征. 植物生态学报, 32, 13–22.]
- Yan ER, Wang XH, Guo M, Zhong Q, Zhou W (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 48–57. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武 (2010). 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. 植物生态学报, 34, 48–57.]
- Yang YS, Guo JF, Lin P, He ZM, Xie JS, Chen GS (2004). Carbon and nutrient pools of forest floor in native forest and monoculture plantations in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 359–367. (in Chinese with English abstract) [杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 谢锦升, 陈光水 (2004). 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库. 生态学报, 24, 359–367.]
- Yi L, You WH, Song YC (2005). Soil animal communities in the litter of the evergreen broad-leaved forest at five successional stages in Tiantong. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 466–473. (in Chinese with English abstract) [易兰, 由文辉, 宋永昌 (2005). 天童常绿阔叶林五个演替阶段凋落物中土壤动物群落. 生态学报, 25, 466–473.]
- Zhang DQ, Yu QF, Kong GH, Zhang YC (1998). Chemical properties of forest floor litter in Dinghushan monsoon evergreen broadleaved forest. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 96–100. (in Chinese with English abstract) [张德强, 余清发, 孔国辉, 张佑倡 (1998). 鼎湖山季风常绿阔叶林凋落物层化学性质的研究. 生态学报, 18, 96–100.]
- Zhang MK (1995). Impact of vegetation degradation on the physical and chemical properties of red soil in the hilly region of subtropical area. *Soils*, (5), 241–243, 244. (in Chinese) [章明奎 (1995). 亚热带丘陵区植被退化对红壤理化性质的影响. 土壤, (5), 241–243, 244.]
- Zhang QF, You WH, Song YC (1999). Effect of plant community succession on soil chemical properties in Tiantong, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10, 19–22. (in Chinese with English abstract) [张庆贵, 由文辉, 宋永昌 (1999). 浙江天童植物群落演替对土壤化学性质的影响. 应用生态学报, 10, 19–22.]
- Zhang WR, Xu BT, Yang CD, Li B, Tu XN (1990). Studies on structure and function of forest floors of mountain forest soils. *Acta Pedologica Sinica*, 27, 121–131. (in Chinese with English abstract) [张万儒, 许本彤, 杨承栋, 李彬, 屠星南 (1990). 山地森林土壤枯枝落叶层结构和功能的研究. 土壤学报, 27, 121–131.]
- Zhao QG, Wang ZM, He YQ (1991). Impact of forest litter on soil in tropical and subtropical areas in China. *Soils*, (1), 8–15. (in Chinese) [赵其国, 王明珠, 何园球 (1991). 我国热带亚热带森林凋落物及其对土壤的影响. 土壤, (1), 8–15.]
- Zhong GH, Xin XB (2004). Chemical properties of litter in dark coniferous forest of Sejila Mountains in Tibet. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 167–169. (in Chinese with English abstract) [钟国辉, 辛学兵 (2004). 西藏色季拉山暗针叶林凋落物层化学性质研究. 应用生态学报, 15, 167–169.]

特邀编委: 肖春旺 责任编辑: 王 蔚