

DOI: 10.5846/stxb202110232994

陈飞, 刘方, 白晓永, 吴路华, 陈祖拥, 王金凤. 喀斯特山地不同微地貌下土壤碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(24): 10201–10213.

Chen F, Liu F, Bai X Y, Wu L H, Chen Z Y, Wang J F. Spatial heterogeneity and ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphology in karst mountains. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(24): 10201–10213.

# 喀斯特山地不同微地貌下土壤碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征

陈 飞<sup>1,2</sup>, 刘 方<sup>1,\*</sup>, 白晓永<sup>2</sup>, 吴路华<sup>3</sup>, 陈祖拥<sup>1</sup>, 王金凤<sup>1,2,4</sup>

1 贵州大学 资源与环境工程学院, 贵阳 550001

2 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550001

3 铜仁学院 经济管理学院, 铜仁 554300

4 六盘水师范学院 旅游与历史文化学院, 六盘水 553004

**摘要:** 喀斯特地区特殊地质背景造就复杂破碎的地形发育出多样的微地貌, 这使得清晰地认识土壤碳氮磷的空间异质性及生态化学计量特征存在困难。基于实地调查、土壤采样、实验测试的结果数据, 引入混合效应模型评估方法结合变异系数, 分别从全量(土壤有机碳、全氮、全磷)及有效态(活性有机碳、碱解氮及速效磷)两方面, 揭示不同微地貌类型下土壤碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征。结果显示: (1) 不同微地貌类型下土壤有机碳、全氮、全磷对碳氮磷比值的耦合解释度为: 土面(91.09%) > 石沟(91.02%) > 石坑(84.63%) > 石洞(80.17%) > 石缝(73.20%), 土面的空间异质性最低而石缝最高。(2) 有效态方面, 活性有机碳、碱解氮和速效磷对碳氮磷比值的耦合解释度特征为: 石缝(84%) > 石洞(58.15%) > 土面(47.80%) > 石坑(44.06%) > 石沟(32.18%), 说明石缝微地貌的土壤活性有机碳、碱解氮及速效磷空间异质性最低。(3) 不同微地貌类型下土壤全量碳氮磷生态化学计量的变异系数差异均在 50% 以上(C/N 80%、C/P 53.57%、N/P 69.33%)。通过揭示不同微地貌土壤全量及有效态碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征, 为喀斯特土壤系统管理方案及应对全球变化与碳中和提供数据和科学参考。

**关键词:** 喀斯特; 土壤碳氮磷; 有效态; 空间异质性; 生态化学计量

## Spatial heterogeneity and ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphology in karst mountains

CHEN Fei<sup>1,2</sup>, LIU Fang<sup>1,\*</sup>, BAI Xiaoyong<sup>2</sup>, WU Luhua<sup>3</sup>, CHEN Zuyong<sup>1</sup>, WANG Jinfeng<sup>1,2,4</sup>

1 College of Resources and Environmental Engineering, Guizhou University, Guiyang 550001, China

2 State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550001, China

3 School of Economics and Management, Tongren University, Tongren 554300, China

4 School of Tourism, Historical Culture, Liupanshui Normal University, Liupanshui 553004, China

**Abstract:** The specially geological background of karst area has created complex and broken topography and developed various micro-geomorphology, which made it difficult for people to clearly understand the spatial heterogeneity and ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus. On the basis of field investigation, soil

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB40000000, XDA23060100); 中国科学院“西部之光”交叉团队项目(人字(2022)4号); 国家自然科学基金(42077455)

收稿日期: 2021–10–23; 网络出版日期: 2022–07–28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liufanggzdx@163.com

<http://www.ecologica.cn>

sampling and test results, the mixed effect model evaluation method combining coefficient of variation was introduced, and the spatial heterogeneity of soil carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphic types and their eco-chemical measurement characteristics were revealed from two aspects: total amount (soil organic carbon, total nitrogen and total phosphorus) and effective amount (active organic carbon, available nitrogen and available phosphorus). The results show that: (1) The coupling interpretation degree of soil organic carbon, total nitrogen and total phosphorus to the ratio of carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphic types is: earth flatland (91.09%) > gully (91.02%) > pit (84.63%) > stone cavern (80.17%) > crevice (73.20%), with the lowest spatial heterogeneity of soil surface and the highest stone crevice. (2) In terms of available state, the coupling explanation degree of active organic carbon, available nitrogen, available phosphorus and the ratio of carbon, nitrogen and phosphorus is characterized as followed: crevice (84%) > stone cavern (58.15%) > earth flatland (47.80%) > pit (44.06%) > gully (32.18%), which indicates that the spatial heterogeneity of soil active organic carbon, available nitrogen and available phosphorus in stone crevice micro-topography is the lowest. (3) The coefficient of variation of ecological stoichiometry of total soil carbon, nitrogen and phosphorus under different micro-geomorphic types are all above 50% (C/N 80%, C/P 53.57%, and N/P 69.33%). By revealing the spatial heterogeneity of total and available carbon, nitrogen and phosphorus in different micro-geomorphic soils and the characteristics of eco-chemistry, we can provide data and scientific reference for karst soil system management scheme and coping with global change and carbon neutralization.

**Key Words:** karst; soil carbon, nitrogen and phosphorus; effective state; spatial heterogeneity; ecological stoichiometry

土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)作为重要结构性元素和养分元素参与生物地球化学循环<sup>[1]</sup>,其含量及生态化学计量特征是反映土壤养分和生产力的重要指标<sup>[2]</sup>,在陆表各圈层的流动与循环维持着陆表生态系统的稳定<sup>[3]</sup>。喀斯特地区由于碳酸盐岩溶蚀使得地表形成复杂多样微的小生境<sup>[4-5]</sup>。前人主要根据岩石面积裸露及土壤分布情况将喀斯特微地貌的土壤类型分为石洞型、石缝型、土面-石沟型和石坑型生境<sup>[6]</sup>。而不同的土壤环境是影响土壤碳氮磷循环的重要甚至是主导因素<sup>[7]</sup>,喀斯特微地貌发育背景下不同小生境土壤的高度空间变异性<sup>[8]</sup>,对进一步深入认识喀斯特地区土壤碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征构成了挑战,探究喀斯特山地不同微地貌土壤碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征对于理解喀斯特生态系统生产力及养分循环具有重要意义。

有研究者对喀斯特地区土壤碳氮磷开展了研究,王璐等对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进行研究<sup>[9]</sup>,陈培云等揭示了滇东岩溶高原不同恢复阶段的云南松林从叶片-枯落物-土壤的碳氮磷化学计量特征<sup>[10]</sup>,刘娜等对喀斯特高原石漠化区次生林叶片-枯落物-土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征进行了研究<sup>[11]</sup>,谷佳慧等利用单因素方差分析、多重比较法以及地统计学方法对岩溶区和非岩溶区土壤有机碳、全氮、全磷生态化学计量空间变异分析<sup>[12]</sup>,Zhang等采用对比分析对后寨河流域不同地类土壤有机碳的空间异质性进行研究<sup>[13]</sup>。卢怡等研究了不同土地利用方式对0—20 cm土层土壤团聚体有机碳、全氮、全磷的分布特征<sup>[14]</sup>。以往关于喀斯特地区土壤碳氮磷化学计量特征的众多研究为进一步科学认识土壤碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征奠定了坚实基础,但多是围绕不同植被类型或不同土地利用类型下土壤碳氮磷的差异性展开,而地形地貌对土壤碳氮磷含量及比值有显著影响<sup>[15]</sup>。同时,以往主要针对全碳、全氮及全磷的生态化学计量特征,缺少对直接参与土壤微生物活动和养分循环的有效态土壤碳氮磷生态化学计量特征的关注;此外,针对喀斯特地区土壤碳氮磷空间异质性的研究多是通过数值差异进行统计对比,且面临非喀斯特地区普适方法或单一定量评估模型在喀斯特地区可能存在不适用的问题。

针对以上问题,本研究基于实地调查、土壤采样、实验测试的结果数据,引入混合效应模型评估方法结合变异系数,从全量及有效态两方面,即土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)和全磷(TP),及活性有机碳(SAOC)、碱解氮(SAHN)和速效磷(SAP),揭示不同微地貌类型下土壤碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征,以期

为喀斯特山地微地貌发育背景下的土壤系统管理方案提供数据参考和科学决策支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区隶属于茂兰喀斯特原始森林国家自然保护区,位于贵州高原南部向广西丘陵平原过渡的斜坡地带,地理位置为  $25^{\circ}09'20''$ — $25^{\circ}20'50''$ N 和  $107^{\circ}52'10''$ — $108^{\circ}45'40''$ E 之间,平均海拔 800 m(图 1),气候为典型中亚热带季风湿润气候,年均温  $15.3^{\circ}\text{C}$ ,  $\geq 10^{\circ}\text{C}$  积温约  $5767.9^{\circ}\text{C}$ ,无霜期 283 d,年降水量多达 1750 mm。

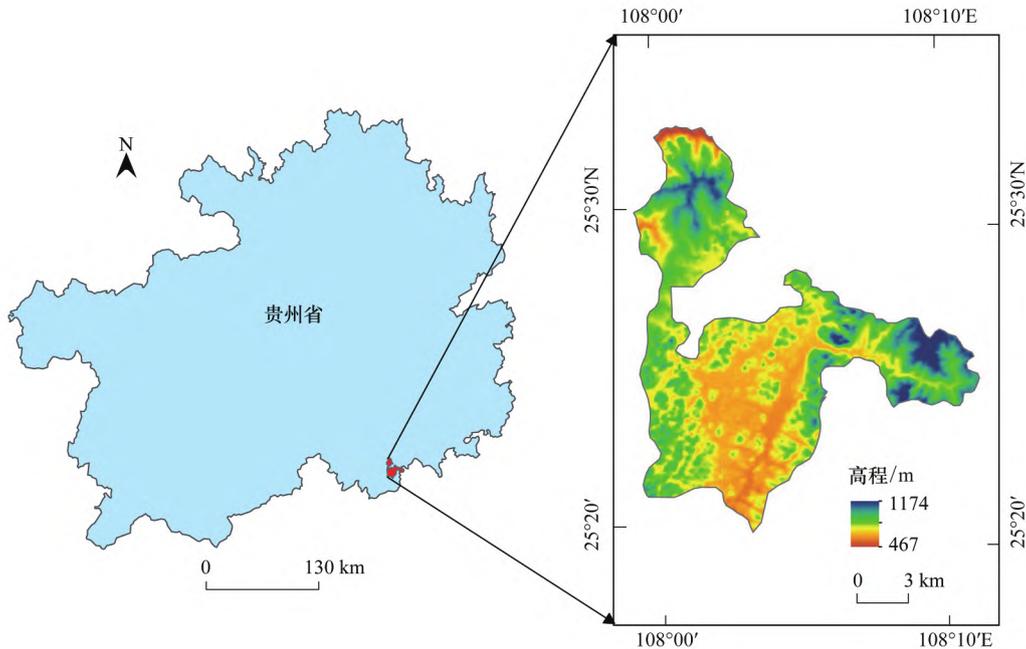


图 1 研究区位置及地形

Fig.1 Location and terrain of the study area

该区在目前是全球同纬度上残存的仅有的、原生性强、相对稳定的喀斯特森林生态系统,同样也是喀斯特区原生森林分布面积最大的地区<sup>[16]</sup>。但同时该区也是十分具有代表性的南方喀斯特地区,境内基岩出露率在 30%—60%<sup>[6]</sup>(没有植被覆盖情况下岩石出露的面积占土地面积的百分率<sup>[17]</sup>),出露岩石以纯质石灰岩和白云岩及其混合岩性为主,地形起伏多变的同时易形成大块岩石崩塌和堆积,复杂的岩石形态组合微地形组成石面、石沟等多种微地貌类型。

调查结果显示研究区内微地貌类型主要包括:石沟、石洞、石缝、石坑及土面 5 种,不同微地貌类型的形状和岩土分布差异较大(图 2),使得各微地貌类型下的植被掉落物及土壤分布各具差异,具体如表 1 所示。

### 1.2 样品采集与分析

#### 1.2.1 样地概况

样地设置主要是依据喀斯特森林生态系统乔木林地→灌木林地→灌草丛的演替序列,每种植被类型下设置  $20\text{ m} \times 20\text{ m}$  的完整微地貌单元地形(按山的上中下部选点),其中灌木林和灌草丛类型下各设置 3 个样地,乔木林下设置了 9 个样地,对样地内的植被组分、微地貌类型占比以及坡度坡向等进行调查记录,然后在不同植被类型下对 5 种不同微地貌类型进行土壤详查及采样<sup>[18]</sup>,样地概况如表 2 所示。

#### 1.2.2 样品采集及处理

在乔木林、灌木林、灌草丛 3 种植被类型下,按照石沟、石洞、石缝、石坑、土面 5 类微地貌类型进行土壤样品采集,分别在每个样地内多点采集 0—15 cm 的表层土壤混合样品作为该类型代表样。将土壤样品在室温

下风干,剔除草根石粒等过 2 mm 和 0.25 mm 筛,进行土壤理化性状测定。

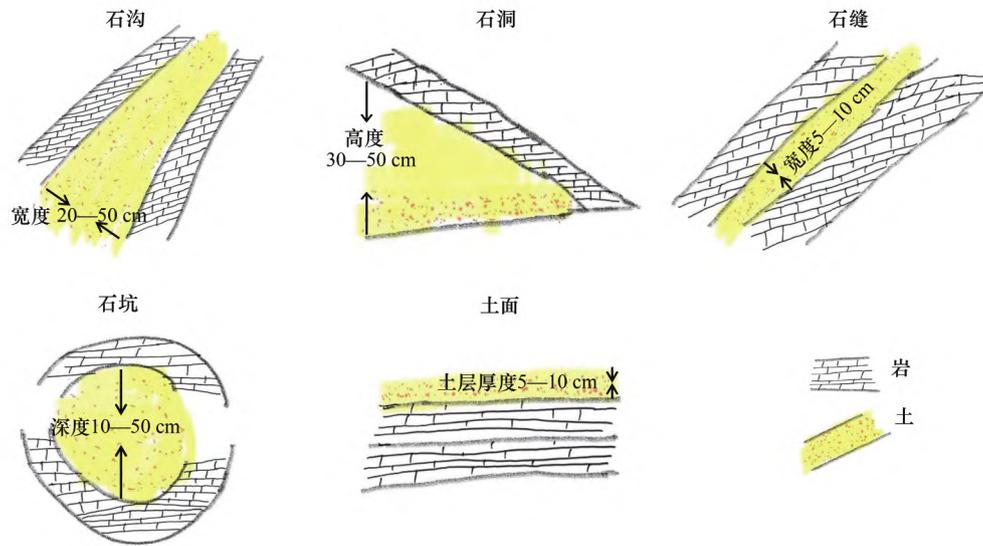


图 2 不同微地貌类型岩石土壤分布示意图

Fig.2 Schematic diagram of rock and soil distribution under different micro-geomorphic types

表 1 不同微地貌类型的形态、深度、凋落物及土壤分布特征

Table 1 The characteristics of morphology, depth, litter fall and soil distribution of different micro geomorphic types

微地貌类型 Micro-geomorphic types	主要形态特征 Main features of micro-geomorphology	深度/cm Depth	凋/枯落物 Litter fall	土壤分布情况 Soil distribution
石沟 Gully	指出露的岩石溶蚀沟或侵蚀沟	下降深度 30—50	枯落物多,厚约 5—8 cm	土壤多呈浅沟状、槽状分布在出露基岩形成的斜面凹地中
石洞 Stone cavern	指上方有大块岩石水平覆盖但岩石与地面有一定距离的半开放洞穴	出露高度 30—100	枯落物少,厚约 1—2 cm	土壤多呈椭圆状、多边状分布在出露基岩形成的半开放小洞穴中
石缝 Crevice	出露岩层开裂形成或自然溶蚀形成的窄长裂隙或石块与石块接合而露出的狭长缝隙	出露高度 100—300	枯落物较多,厚约 3—5 cm	土壤多呈深沟状分布在出露岩层形成的大裂缝中
石坑 Pit	指出露的岩石溶蚀凹陷下去四周为岩石包围的小洼地	出露高度 10—50	枯落物较多,厚约 5—8 cm	土壤多呈漏斗多边状分布在出露基岩形成的近水平凹地中
土面 Earth flatland	局部连续的土体表面或岩体被土层覆盖	—	枯落物中等,厚约 3—6 cm	以不连续土层为主体,土壤呈多边状分布在出露岩石中间

### 1.2.3 土壤碳氮磷含量的测定

全量碳氮磷含量测定:土壤有机碳含量的测定:本研究中的土壤有机碳含量测定采用重铬酸钾外加加热法,其原理主要为:在外加热条件下,用一定浓度的重铬酸钾-硫酸溶液氧化土壤有机质,剩余的重铬酸钾用硫酸亚铁滴定。土壤全氮含量的测定:全氮采用凯氏定氮法;土壤全磷含量的测定:全磷采用硫酸-高氯酸消煮-铝锑抗比色法。

有效态碳氮磷含量测定:活性有机碳采用高锰酸钾氧化-比色法测定,碱解氮采用扩散吸收法,速效磷采用 Olsen 法( $\text{NaHCO}_3$  溶液浸提)。

## 1.3 数据处理

### 1.3.1 统计分析

采用 Excel 2019 和 Origin 软件对数据进行处理和统计分析,引入混合效应评估方法对研究区整体及不同微地貌类型下土壤全量及有效态碳氮磷空间异质性进行评估,再结合变异系数揭示不同微地貌类型及不同植

被类型土壤中碳氮磷含量及其生态化学计量的变异性。

表 2 样方内植被组成、微地貌类型占比特征概况

Table 2 Characteristics of vegetation composition and proportion of micro-geomorphic types in the samples

植被类型 Vegetation types	植被组分特征 Characteristics of vegetation components	样方序号 Sample number	样方内主要微地貌占比 The proportion of main micro- geomorphology in the sample	坡度 Slope	坡向 Slope direction	坡位 Slope position
乔木林 High forest	常绿落叶阔叶混交林, 乔木层为主	样方 1	e: 30.7%; a+b+c+d: 4.3%	25°	东坡	山体中上部(山沟)
		样方 2	e: 17.25%; 其他*: 2.75%	50°	南坡	山体中部(山脊)
		样方 3	a: 6.07%; 其他*: 3.93%	55°	南坡	山体中上部
	常绿落叶阔叶混交林, 乔木层为主 少量藤刺	样方 4	e: 41.14%; 其他*: 3.86%	30°-40°	西坡	山顶
		样方 5	e: 68.78%; 其他*: 1.23%	30°-40°	北坡	山体中上部
		样方 6	e: 35.34%; 其他*: 4.66%	30°-40°	北坡	山体中部
	常绿落叶阔叶混交林, 乔木层为主 较多藤刺	样方 7	a: 6.9%; e: 7.04%; 其他*: 1.06%	30°	南坡	山脚
		样方 8	a 占比 9.13% 其他*: 0.87%	50°	南坡	山体中部(山腰)
		样方 9	e: 15.4% 其他*: 4.6%	50°	北坡	山体中下部
灌木林 Shrubbery	较多灌木和刺丛	样方 10	e: 13.47% 其他*: 6.53%	25°	西坡	山脚
		样方 11	e: 25.35% 其他*: 4.65%	20°	南坡	山脚(山沟)
		样方 12	e: 20.95%; 其他*: 9.05%	30-400	南坡	山体中下部
灌草丛 Shrub-grass	以草为主 稀少灌木	样方 13	e: 38.37%; 其他*: 1.63%	30°	北坡	山体中下部
		样方 14	e: 32.2% 其他*: 2.8%	30°	南坡	山脚
		样方 15	e: 47.96% 其他*: 2.04%	30°	西坡	山脚

a—e 分别代表微地貌类型 a: 石沟 Gully; b: 石洞 Stone cavern; c: 石缝 Crevice; d: 石坑 Pit; e: 土面 Earth flatland; 其他\*: 该样方中除去主要的微地貌类型外其他微地貌总占比

### 1.3.2 混合效应模型评估方法

使用二项广义线性模型对因变量的变化进行划分,该模型在 R 软件中使用“vegan”统计软件包实现。第一步是将具有统计学意义变量( $X_1, X_2, X_3$ )进行归一化处理,得到总解释度变量;第二步是通过“vegan”软件包构建多个子模型,计算各影响因子(本研究中影响因子 $X_1, X_2, X_3$ 分别为不同微地貌土壤中全量及有效态碳氮磷)对因变量( $Y$ ,本研究中为全量及有效态 C:N:P 比值)的单一及耦合解释度。

混合效应模型评估方法主要用以分析影响因素的单个或多个之间耦合关系,在以往的研究中,该方法多用于评估因子贡献率<sup>[19]</sup>,在本研究中,将该评估方法引入在喀斯特山地地表复杂破碎背景下定量评估不同微地貌类型土壤碳氮磷空间异质性,其原理为:基于碳氮磷之间的比值在相似环境下相对固定,如某一微地貌类型下,土壤碳氮磷对 C:N:P 比值的混合效应解释度越高,则说明其异质性越低,反之解释度越低则异质性越高。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同微地貌类型下土壤全量碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征

#### 2.1.1 不同微地貌类型下土壤全量碳氮磷空间异质性

通过不同微地貌类型下土壤有机碳、全氮及全磷对 C:N:P 比值的耦合解释度来说明空间异质性,其原理为越是相同的空间环境那么耦合解释度则越高,即耦合解释度越高则空间异质性越低,耦合解释度越低则空间异质性越高。结果显示,不同微地貌类型下耦合解释度大小为:土面(91.09%)>石沟(91.02%)>石坑(84.63%)>石洞(80.17%)>石缝(73.20%),那么空间异质性就是土面低而石缝最高(图 3)。

土壤 SOC、TN 及 TP 对 C:N:P 比值耦合解释度的具体贡献,在不同微地貌类型下的特征,石沟微地貌下,TP 与各因素的耦合贡献率最大为 53.59%;石洞微地貌类型下,TN 在单个因子的贡献率最大为 48.78%,但因 TN 与其他因子的交互作用中有负贡献,因而 TN 与各因素的耦合贡献率降到 15.44%;在石缝微地貌土壤中,TN 的单个因子贡献率最大达 79.26%,其与 SOC 及 TP 的耦合解释度为 51.52%;石坑微地貌类型下,TN 与各因素的耦合贡献率最大为 78.75%;在土面微地貌土壤中,TP 与各因素的耦合贡献率最大为 80.83%。

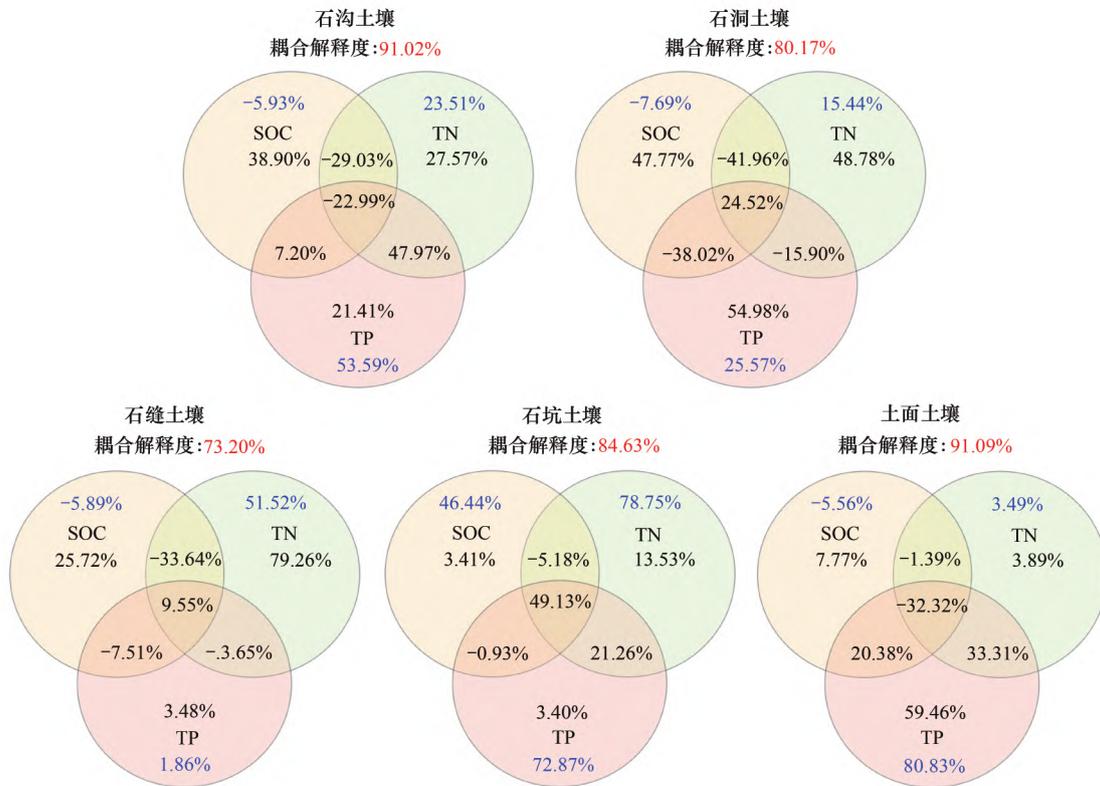


图 3 不同微地貌类型下土壤 SOC、TN 及 TP 对 C:N:P 比值的耦合解释度

Fig.3 Determined variation of SOC, TN and TP to C:N:P ratio under different micro-geomorphic types

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; 图中蓝色斜体数值分别为土壤 SOC、TN、TP 对 C:N:P 比值的耦合解释度

### 2.1.2 土壤 SOC、TN 及 TP 生态化学计量特征

土壤 SOC、TN 及 TP 含量在 5 种微地貌类型具有相似的分布特征, 含量高值主要集中在石缝微地貌, 低值主要分布在石洞和连续土面微地貌类型. 土壤碳氮磷化学计量比在五种微地貌类型中的分布特征, 主要表现为: C/N 在五种微地貌类型中差异不大, 而 C/P、N/P 较高的与 C、N、P 含量的分布特征相似都是高值集中在石缝, 低值主要分布在石洞(图 4)。

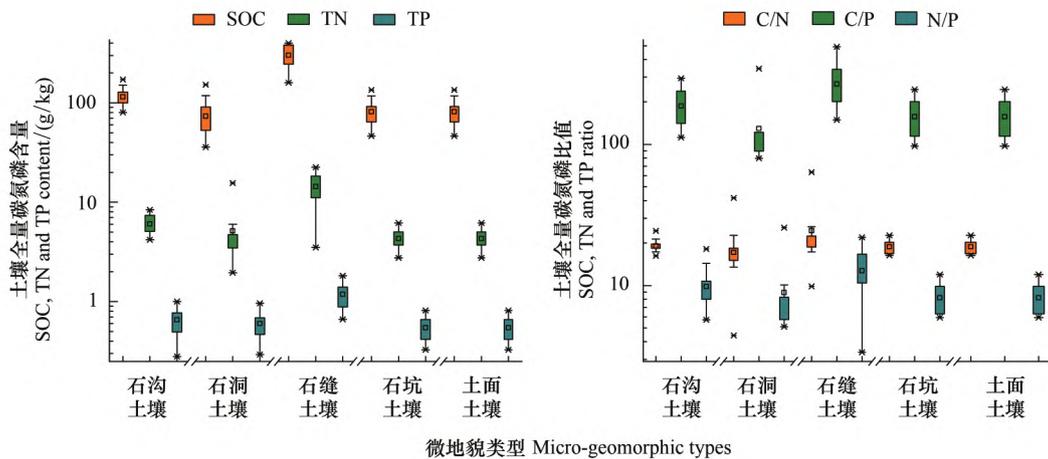


图 4 不同微地貌 SOC、TN、TP 含量及其生态化学计量特征

Fig.4 Contents and ecological stoichiometric characteristics of SOC, TN and TP in different micro-geomorphology

不同微地貌类型下土壤碳氮磷含量,石缝土壤 SOC 含量最高均值达 300.61 g/kg,远高于所有采样点均值(174.01 g/kg);而石洞土壤的 SOC 含量相对较低(73.49 g/kg)。土壤 TN 含量变化范围为 1.95—22.44 g/kg,均值为 8.94 g/kg,在石坑和石缝微地貌类型中 TN 含量较高分别为 14.75、14.42 g/kg,TN 含量较低的是在连续土面(4.30 g/kg)和石洞(5.16 g/kg),含量高低相差 3.35 倍。土壤 TP 含量变化范围为 0.28—1.823 g/kg,石缝土壤 TP 含量均值为 1.18 g/kg 明显高于所有采样点均值(0.83 g/kg),而在土面土壤中磷含量较低(均值 0.54 g/kg)。

不同微地貌土壤全量 C/N、C/P、N/P 特征如下:研究区内所有采样点的 C/N 变幅为 4.43—63.57,总体均值为 20.44。在不同微地貌类型下,C/N 均值特征表现为:石缝(24.54) > 石坑(22.6) > 石沟(19.08) > 连续土面(18.85) > 石洞(17.15)(表 3)。总体 C/P 的变化范围为 79.64—491.85,总体均值为 200.83,C/P 均值在不同微地貌中的特征为:石缝(268.01) > 石坑(263.08) > 石沟(186.64) > 连续土面(157.02) > 石洞(129.39)。所有采样点的 N/P 变化范围为 3.37—25.74,总体均值为 10.45,在不同微地貌类型下 N/P 均值特征为:石缝(12.7) > 石坑(12.59) > 石沟(9.82) > 石洞(8.91) > 连续土面(8.21)。

表 3 不同微地貌下土壤有机碳、全氮及全磷化学计量特征

Table 3 Ecological stoichiometric characteristics of SOC, TN and TP under different micro-geomorphology

微地貌类型 Micro-geomorphic types	统计特征 Statistical characteristics	有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	碳氮比 C/N ratio	碳磷比 C/P ratio	氮磷比 N/P ratio
石沟 Gully	最小值	80.06	4.19	0.28	16.20	112.02	5.72
	最大值	171.35	8.39	1.00	24.37	293.99	18.15
	平均值(15)	114.82	6.06	0.66	19.08	186.64	9.82
	中位数	112.44	5.74	0.67	18.74	165.22	8.97
	标准差	24.88	1.38	0.19	2.01	58.20	3.13
	变异系数	0.22	0.23	0.29	0.11	0.31	0.32
石洞 Stone cavern	最小值	35.85	1.95	0.29	4.43	79.64	5.10
	最大值	151.94	15.59	0.96	41.70	344.15	25.74
	平均值(15)	73.49	5.16	0.60	17.15	129.39	8.91
	中位数	63.64	3.69	0.60	15.94	99.99	6.23
	标准差	30.99	3.69	0.16	8.16	71.86	6.68
	变异系数	0.42	0.71	0.26	0.48	0.56	0.75
石缝 Crevice	最小值	159.40	3.51	0.66	9.86	149.16	3.37
	最大值	398.05	22.44	1.82	63.57	491.85	21.98
	平均值(15)	300.61	14.42	1.18	24.54	268.01	12.70
	中位数	308.27	15.52	1.20	19.86	247.85	13.05
	标准差	77.18	5.44	0.33	13.54	91.89	5.01
	变异系数	0.26	0.38	0.28	0.55	0.34	0.39
石坑 Pit	最小值	134.98	4.56	0.56	12.40	177.67	6.02
	最大值	485.89	22.03	1.79	49.27	413.83	18.76
	平均值(15)	299.51	14.75	1.16	22.60	263.08	12.59
	中位数	310.12	15.71	1.19	19.91	279.39	12.29
	标准差	97.71	5.53	0.35	10.20	68.92	3.30
	变异系数	0.33	0.37	0.30	0.45	0.26	0.26
土面 Earth flatland	最小值	46.36	2.75	0.33	16.38	97.27	5.94
	最大值	135.06	6.18	0.81	22.71	245.12	12.00
	平均值(15)	81.62	4.30	0.54	18.85	157.02	8.21
	中位数	75.67	3.97	0.56	18.43	149.07	8.28
	标准差	22.77	0.94	0.15	2.01	48.49	1.89
	变异系数	0.28	0.22	0.27	0.11	0.31	0.23

## 2.2 不同微地貌类型土壤有效态碳氮磷空间异质性及其生态化学计量特征

### 2.2.1 不同微地貌类型土壤有效态碳氮磷空间异质性

通过土壤活性有机碳、碱解氮及速效磷 3 个指标来表征有效态的土壤碳氮磷,利用 SAOC、SAHN 及 SAP 对 C:N:P 比值的耦合解释度来说明不同微地貌土壤有效态碳氮磷的空间异质性。研究结果显示,不同微地貌类型下,有效态土壤碳氮磷的耦合解释度特征为:石缝(84%)>石沟(58.15%)>土面(47.80%)>石坑(44.06%)>石沟(32.18%),说明石缝微地貌的 SAOC、SAHN 及 SAP 空间异质性最低,而石沟微地貌的有效态土壤碳氮磷异质性最高。其中,石缝微地貌下的碱解氮(SAHN)对 C:N:P 比值的贡献率最大达 53.78%,除此之外的石沟、石洞、石坑及土面微地貌都是速效磷(SAP)对 C:N:P 比值的贡献率高于活性有机碳量和碱解氮(图 5)。

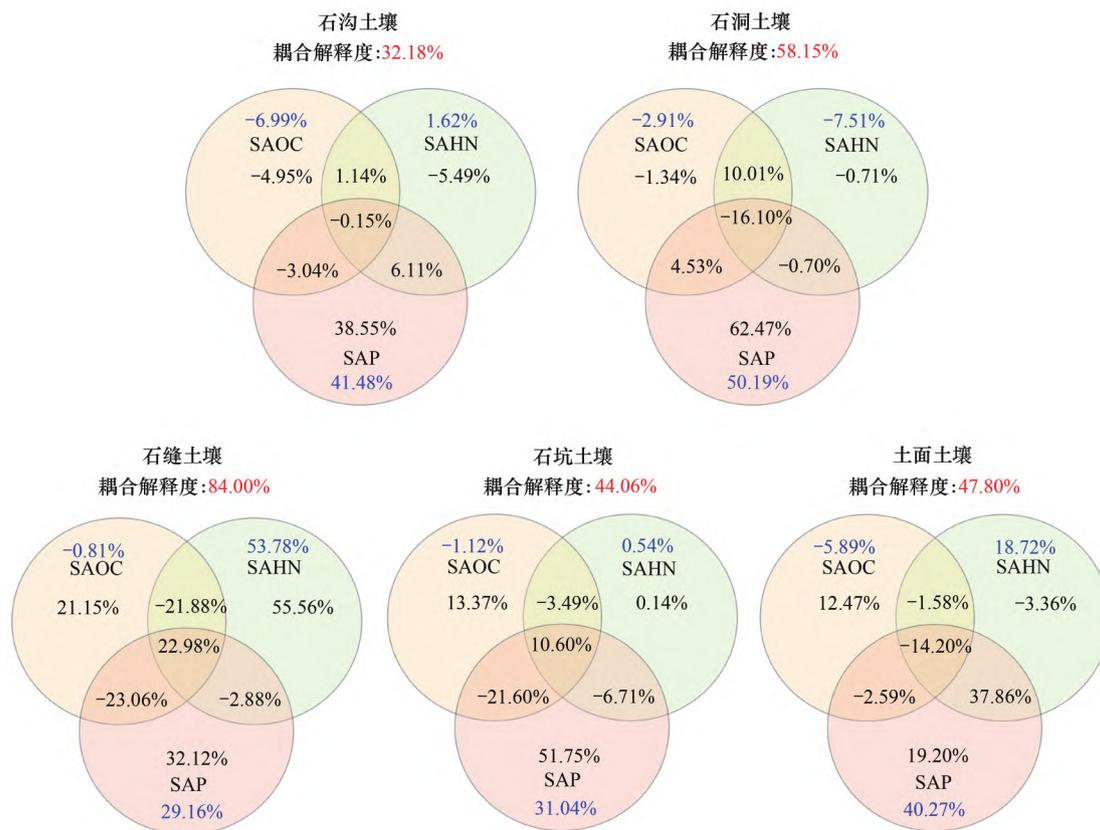


图 5 不同微地貌下有效态土壤碳氮磷空间异质性

Fig.5 Determined variation of SAOC、SAHN and SAP under different micro-geomorphology

SAOC: 土壤活性有机碳 Soil active organic carbon; SAHN: 碱解氮 Soil alkaline hydrolysis nitrogen; SAP: 速效磷 Soil available phosphorus; 图中蓝色斜体数值分别为土壤 SAOC、SAHN 及 SAP 对 C:N:P 比值的耦合解释度

### 2.2.2 不同微地貌类型土壤有效态碳氮磷生态化学计量特征

不同微地貌下 SAOC、SAHN 及 SAP 含量及生态化学计量特征(表 4)显示:石沟、石洞、石缝、石坑及土面五种微地貌类型都表现出有效态土壤 C/P 及 N/P 的变异系数大于 C/N,主要是由于速效磷含量的变异系数大于活性有机碳和碱解氮;而石缝和土面土壤的 C/P 及 N/P 变异系数远小于其他类型的微地貌。有效态 C/N 的均值在各类型微地貌中差异较小,但其变异系数在石缝土壤(0.53)最大而在石坑土壤(0.15);有效态 C/P 的均值在各微地貌类型中同样差异较小,其变异系数在石缝土壤(0.40)远低于其他类型;有效态 N/P 均值在石缝(46.68)和石坑土壤(69.70)中远低于其他类型(石沟(142.27)>石洞(132.92)>土面(130.37))。

表 4 不同微地貌下土壤活性有机碳、碱解氮及速效磷的生态化学计量特征

Table 4 Ecological stoichiometry characteristics of SAOC、SAHN 及 SAP under different micro-geomorphology

微地貌类型 Micro-geomorphic types	统计特征 Statistical characteristics	活性有机碳量 Active organic carbon/ ( mg/kg)	碱解氮 Alkali hydrolyzable nitrogen/ ( mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ ( mg/kg)	碳氮比 C/N ratio	碳磷比 C/P ratio	氮磷比 N/P ratio
石沟 Gully	最小值	11.04	311.58	0.71	0.02	0.88	40.93
	最大值	34.18	733.82	13.66	0.06	25.07	635.72
	平均值( 15)	17.82	476.69	5.85	0.04	5.39	142.27
	中位数	16.38	451.36	4.94	0.04	3.54	93.63
	标准差	5.82	108.53	3.76	0.01	6.24	158.99
	变异系数	0.33	0.23	0.64	0.27	1.16	1.12
石洞 Stone cavern	最小值	5.70	214.03	0.38	0.02	1.52	63.07
	最大值	17.44	407.68	5.76	0.05	30.92	773.98
	平均值( 15)	9.61	289.94	3.25	0.03	4.72	132.92
	中位数	9.61	260.62	3.45	0.03	2.71	83.91
	标准差	3.17	60.06	1.21	0.01	7.31	178.40
	变异系数	0.33	0.21	0.37	0.27	1.55	1.34
石缝 Crevice	最小值	36.31	259.17	8.58	0.05	1.95	9.51
	最大值	79.03	1030.85	36.96	0.21	6.73	72.32
	平均值( 15)	55.65	787.21	19.80	0.08	3.21	46.68
	中位数	53.40	821.18	17.15	0.07	2.89	51.43
	标准差	15.10	203.09	9.41	0.04	1.29	17.83
	变异系数	0.27	0.26	0.48	0.53	0.40	0.38
石坑 Pit	最小值	23.50	378.56	2.03	0.04	1.84	25.97
	最大值	75.47	1057.06	37.12	0.08	23.50	367.23
	平均值( 15)	51.76	808.76	17.75	0.06	4.34	69.70
	中位数	50.55	835.74	16.22	0.06	3.16	51.17
	标准差	15.26	183.61	9.22	0.01	5.30	83.90
	变异系数	0.29	0.23	0.52	0.15	1.23	1.20
土面 Earth flatland	最小值	8.19	224.22	0.67	0.03	1.66	50.52
	最大值	27.41	493.58	9.77	0.08	17.00	510.69
	平均值( 15)	14.00	355.46	3.92	0.04	5.10	130.37
	中位数	12.10	342.16	2.92	0.04	3.86	120.17
	标准差	5.14	66.93	2.56	0.01	4.04	110.33
	变异系数	0.37	0.19	0.65	0.38	0.79	0.85

### 3 讨论

#### 3.1 喀斯特微地貌发育背景下的空间异质性评估模型适用性评价及不确定性分析

评估模型适用性: 关于运用混合效应评估模型能否体现喀斯特山地微地貌发育背景下土壤碳氮磷的空间异质性, 首先, 以往研究表明, 土壤碳氮磷含量及生态化学计量只有在一定限制下才有相对固定的元素比值<sup>[20-21]</sup>。在不同区域尺度, 影响生境异质性的因素具有差异, 景观尺度上主要是由于不同海拔梯度的水热条件差异, 中小尺度上主要是微生境及土壤理化性质等因素所致<sup>[22]</sup>, 而在喀斯特区域, 复杂多样的小生境微地貌类型显著影响植物组成与分布的垂直格局<sup>[23]</sup>, 而植物组成的差异性与土壤碳氮磷的差异性具有相互作用的耦合关系。

本研究基于混合效应模型探索不同微地貌下土壤碳氮磷的空间异质性, 其原理是依据前述的在一定限制条件下土壤碳氮磷的含量及生态化学计量相对固定, 那么相似环境下的土壤碳氮磷对 C:N:P 比值的关

应该相似,土壤全量碳氮磷的空间异质性最低为土面而最高为石缝,有效态土壤碳氮磷的空间异质性最低为石缝而最高为石沟,说明以全量和有效态对土壤碳氮磷进行评估的结果差异较大。通过分析土壤全碳、全氮和全磷及有效态土壤碳氮磷的耦合解释度,都表现出不同微地貌类型下土壤碳氮磷空间异质性差异较大,说明在喀斯特微地貌发育区域运用单一模型进行土壤碳氮磷储量的评估具有挑战性。

喀斯特由于特殊的地质背景形成了土壤浅薄、土被不连续及生态系统脆弱等特征,针对喀斯特地区土壤养分空间异质性特征,前人对此进行了深入探讨并奠定了研究基础<sup>[24-25]</sup>,与以往研究土壤养分空间异质性相比(表5),本研究中运用的混合效应模型,定量了在不同微地貌类型下土壤全量和有效态碳氮磷对 C:N:P 比值的单个及耦合解释度,从而体现土壤碳氮磷在不同微地貌类型下空间异质性。

不确定性分析:本研究通过引入混合效应模型对喀斯特山地不同微地貌类型下土壤有碳氮磷的空间异质性进行定量分析,但不同区域尺度的适用方法可能存在差异,Gao 等运用的地理探测器在小流域以及更大区域尺度可能更适用<sup>[26]</sup>。此外,虽然本研究对不同微地貌类型下土壤全量及有效态碳氮磷空间异质性进行了探讨,但对呈现这种空间分异性的更深层作用机制,如植被凋落物的获取、微生物分解作用及不同组分碳稳定性等有待在未来研究中深入。

表5 本研究与以往研究在土壤养分的空间异质性分析的对比

Table 5 Comparison between this study and previous studies in spatial heterogeneity analysis of soil nutrients

研究区/对象 Area and object of studied	研究方法 Research method	研究结果 Research results	方法特征 Characteristics of method	参考文献 References
茂兰喀斯特峰丛坡面/森林土壤 Maolan Karst Peak Slope/ Forest soil	半方差函数	①土壤 TP、TK、TMg 和 pH 值表现出强烈的空间自相关性;②OM、TCa、AP 和 AK 具有中等程度空间自相关性;③土壤 OM、TP 和 AK 空间连续性很好	能较好地反映土壤养分的强-中-弱等程度的空间结构特征	[24]
后寨河流域/土层厚度 Houzhai River Basin/ Soil Thickness	对比分析	后寨河流域土壤厚度空间异质性较高。不同土地利用的平均土壤厚度如下:水田>和地>草地>未耕地>林地,表明土壤厚度可作为不同土地利用类型的指标	通过不同类型下的数值对比后得出空间异差异,但缺少对每种地类异质性的具体量化	[25]
后寨河流域/土壤有机碳 Houzhai River Basin/SOC	对比分析	研究结果显示:林地 (SL>ASFL>SGL>AFL)>UL>GrL>耕地(ACLs>PF>SCL>AL)>果园>GL	通过不同地类的 SOC 值对比得到差异,但每种地类中 SOC 的分异性暂未进一步量化	[13]
三岔河流域/喀斯特生态系统服务 The Sancha River Basin/Karst Ecosystem Services	地理探测器	各环境影响因素对生态系统服务的影响均具有较强的空间异质性,土地利用的 q 值最大,为 0.672,其次为高程、降水、植被覆盖和坡度	通过地理探测器中因子探测器的 q 值大小来表明空间异质性,但更多是影响力及解释度的表达,且在较小区域尺度难以适用	[26]
茂兰喀斯特山地不同微地貌/ 土壤全量及有效态碳氮磷 Different microlandforms of Maolan karst mountain area/ Soil full amount and effective state of carbon, nitrogen and phosphorus	混合效应模型	①全量碳氮磷的耦合解释度为:土面(91.09%)>石沟>石坑>石洞>石缝(73.20%),土面微地貌的空间异质性最低而石缝最高;②有效态碳氮磷的耦合解释度特征为:石缝(84%)>石沟>土面>石坑>石洞(32.18%),石缝微地貌的土壤有效态碳氮磷空间异质性最低	定量了在不同微地貌类型下土壤 SOC、TN、TP 及 SAOC、SAHN、及 SAP 对 C:N:P 比值的单个及耦合解释度	本研究

TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; TMg: 全镁 Total magnesium; OM: 有机质 Organic matter; TCa: 全钙 Total calcium; AP: 速效磷 Available phosphorus; AK: 速效钾 Available potassium; SL: 灌木林地 Shrubland; ASFL: 乔灌混交林地 Arbor - shrub mixed forestland; SGL: 灌草丛 Shrub grassland; UL: 未利用地 Uncultivated land; GrL: 草地 Grassland; ACLs: 弃耕地 Abandoned cropland; SCL: 坡耕地 Sloping cropland; GL: 园地 Garden land

### 3.2 地形地貌对土壤碳氮磷含量及生态化学计量的影响

地形地貌对土壤碳氮磷含量及 C:N:P 比值有显著影响<sup>[27]</sup>。喀斯特地貌与非喀斯特地貌相比,有学者对中国南方的喀斯特山、低山和洼地 3 种亚热带典型地貌的土壤 C:N:P 比值进行研究,并得到了土壤 C:N:P 比值特征为:喀斯特地貌>低山>洼地<sup>[15]</sup>。而喀斯特地貌十分复杂,地表崎岖破碎<sup>[28]</sup>,使得在喀斯特地区发育了石缝、石沟、石洞、石坑及连续土面等微地貌类型<sup>[6]</sup>。C/N 主要用于判断土壤中有机质的分解度,以往研究

表明,当  $C/N > 25$  时,土壤中的 SOM 累积速率大于分解速率;当  $C/N$  在 12 到 16 之间时, SOM 已经被土壤中的微生物很好地分解,很难再有 SOM 累积<sup>[29]</sup>。五种微地貌的  $C/N$  均值都在 16—25 之间,说明各微地貌类型下 SOM 没有净累积或完全分解的过程,但石缝土壤的  $C/N$  值最大更有可能累积 SOM,这也和对不同微地貌 SOC 含量均值最高为石缝土壤的结果一致。土壤中  $C/P$  高低主要是影响植被生长和土壤中磷元素的累积或流失,当  $C/P$  值较低时,有利于土壤中有效磷的增加,微生物对有机质进行分解时有较为充足的磷元素,不会因受限于缺少磷元素而与植被竞争无机磷,从而不影响植被生长<sup>[27]</sup>。从以往研究的结果表明, $C/P$  比值  $< 200$  时,主要为磷元素的经累积,当  $200 < C/P$  比值  $< 300$  时,土壤中的磷元素既没有增加也没有减少,而当  $C/P$  比值  $> 300$  时,说明土壤中的磷元素处于消耗状态<sup>[30]</sup>。土壤中  $N/P$  的比值可反映 SOM 的可分解性及土壤养分限制状况<sup>[31]</sup>,有研究表明,当土壤  $N/P$  比值  $< 10$  时,植被生长受 N 限制<sup>[32]</sup>。5 种微地貌中,石沟、石洞及连续土面从  $N/P$  均值说明这 3 种微地貌类型下的植被生长受 N 限制。

此外,有研究表明,土壤中钙离子的浓度及土壤 pH 值对 SOC 含量高低具有重要影响,而不同微地貌类型对于钙离子的累积作用具有差异性:钙离子既可以通过离子桥的作用直接和有机碳结合,也可以形成金属-钙-有机碳复合物促进铁铝等活性金属对有机碳的保护,且在土壤 pH 6—9 的范围内,和钙结合的有机碳与其他金属结合的有机碳的比值呈现 S 型增长趋势,表明钙的作用在碱性土壤中逐渐增强<sup>[33]</sup>。喀斯特区域强烈的岩溶作用<sup>[34]</sup>形成地质碳汇的过程也使得游离的钙离子增多,相比于同纬度的丹霞地貌喀斯特地貌土壤呈明显碱性,土壤含钙量极高<sup>[35]</sup>。在喀斯特地区钙离子浓度偏高和土壤 pH 偏碱性的双重背景下,区域尺度的植被类型差异性较小时,土壤碳氮磷含量及  $C/N$ 、 $C/P$ 、 $N/P$  生态化学计量特征更易受到不同微地貌类型下的钙离子浓度及土壤 pH 值差异的影响。同时,喀斯特地区由于岩石风化成土速率较慢<sup>[36]</sup>、而土壤侵蚀风险又较大<sup>[37]</sup>,加上不同微地貌类型下的土壤保有量也存在差异,使得在土壤碳氮磷含量及生态化学计量特征的空间异质性差异较大。

### 3.3 喀斯特山地微地貌发育背景下植被类型对土壤碳氮磷空间异质性的影响

以往研究表明,植被类型对土壤碳氮磷含量及生态化学计量有明显影响,森林类型间土壤养分存在明显差异<sup>[38]</sup>,不同植被类型下土壤 C、N、P 含量及生态化学计量存在明显差异,这与以往研究结果一致<sup>[39—41]</sup>。从含量特征上,整体而言四种植被类型间 SOC 和 TN 含量差异较大,而土壤 TP 含量差异较小(图 6)。

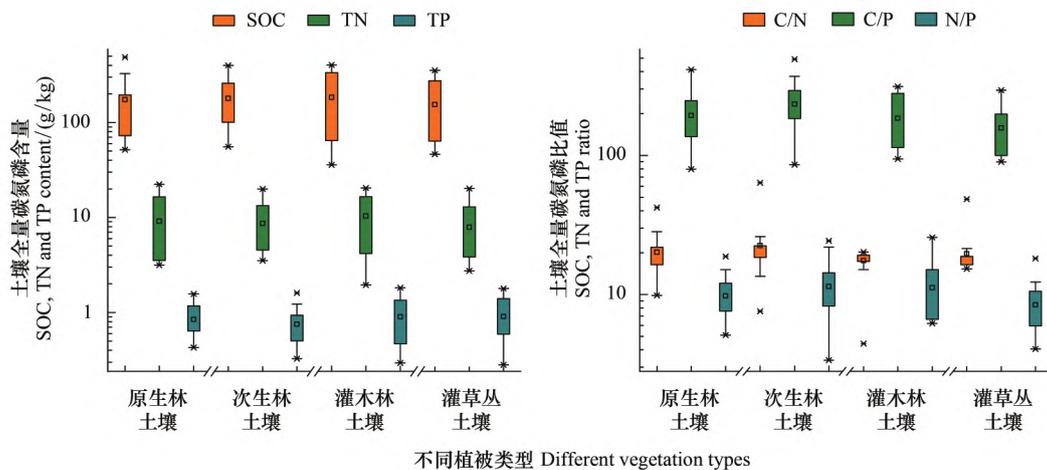


图 6 不同植被类型下 SOC、TN、TP 的含量特征

Fig.6 Distribution characteristics of SOC, TN and TP under different vegetation types

以往研究中 SOC 和 TN 含量一般是原生林高于次生林<sup>[42—43]</sup>,而本研究中 SOC 和 TN 含量在灌木林较高,其次是次生林和原生林,最低的是灌草丛。出现这种差异的原因,可能与本研究区内原生林和次生林是以常绿落叶阔叶混交林乔木层为主,而灌木林则较多乔木和刺丛有关,虽然在总生物量上原生林和次生林更大,但

是周转较快的凋落物则是在灌木林类型中更多,使得灌木林土壤中 SOC 和 TN 含量明显高于其他植被类型土壤,这与 Yan 等发现在喀斯特石漠化地区灌木比乔木更能促进土壤微生物生物量积累的研究结果一致<sup>[44]</sup>。

同时,最新研究也表明在富 CO<sub>2</sub> 环境下成熟林对大气中碳的吸收几乎没有增加<sup>[45]</sup>,而处于中亚热带季风湿润气候下的原始森林区域的原生林和次生林,一定程度上在趋于这种吸收不增加的情况,那么生物量的可能受此影响也增加放缓,故而在我们的研究中灌木林地土壤中的 SOC 和 TN 含量更高。TP 含量在灌草丛和灌木林土壤中均值相近且高于原生林和次生林,但四种植被类型土壤整体差异较小,主要原因是由于磷元素主要来源于岩石风化成土受地质背景的影响<sup>[46]</sup>。此外,喀斯特地区基岩地球化学特征对于植被生产力的影响,从而导致的风化层储水能力的下降使得喀斯特地区植被较易受到间歇性干旱的影响,生产力随之下降<sup>[47]</sup>,这也是研究喀斯特地区不同植被类型下土壤碳氮磷特征需考虑的因素之一。从 C、N、P 生态化学计量在不同植被类型的分布特征来看,C/N、C/P 及 N/P 比值都是在次生林土壤最高,这与何高迅等对滇中山地不同植被恢复下土壤 C/N、C/P 和 N/P 比值最高均是次生常绿阔叶林的研究结果一致<sup>[43]</sup>。

#### 4 结论

研究结果表明,喀斯特山地不同微地貌类型下土壤全量及有效态碳氮磷存在显著的空间异质性,混合效应评估模型显示,土壤全量碳氮磷的空间异质性最低为土面而最高为石缝,有效态土壤碳氮磷的空间异质性最低为石缝而最高为石沟,说明以全量和有效态对土壤碳氮磷进行评估的结果差异较大;变异系数的结果表明,不同微地貌类型下土壤全量碳氮磷生态化学计量的变异系数差异均在 50% 以上(C/N 为 80%、C/P 为 53.57%、N/P 为 69.33%),有效态碳氮磷的生态化学计量中 C/N 及 C/P 的变异系数差异在 70% 以上,N/P 的变异系数差异在 36%,说明喀斯特不同微地貌土壤碳氮磷生态化学计量存在较大差异性。

#### 参考文献(References):

- [1] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry*: Princeton University Press, 2003.
- [2] Witzgall K, Vidal A, Schubert D I, Höschel C, Schweizer S A, Buegger F, Pouteau V, Chenu C, Mueller C W. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon. *Nature Communications*, 2021, 12: 4115.
- [3] Wang Y P, Law R M, Pak B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 2010, 7(7): 2261–2282.
- [4] 龙健, 吴求生, 李娟, 廖洪凯, 刘灵飞, 黄博聪, 张菊梅. 贵州茂兰喀斯特森林不同小生境类型对岩石溶蚀的影响. *土壤学报*, 2021, 58(1): 151–161.
- [5] 廖洪凯, 李娟, 龙健. 喀斯特干热河谷植被类型和小生境对土壤活性有机碳和基础呼吸的影响. *土壤通报*, 2013, 44(3): 580–586.
- [6] 刘方, 王世杰, 罗海波, 刘元生, 刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. *土壤学报*, 2008, 45(6): 1055–1062.
- [7] Waring B G, Sulman B N, Reed S, Smith A P, Averill C, Creamer C A, Cusack D F, Hall S J, Jastrow J D, Jilling A, Kemner K M, Kleber M, Liu X J A, Pett-Ridge J, Schulz M. From pools to flow: the PROMISE framework for new insights on soil carbon cycling in a changing world. *Global Change Biology*, 2020, 26(12): 6631–6643.
- [8] 王世杰, 卢红梅, 周运超, 谢丽萍, 肖德安. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法. *土壤学报*, 2007, 44(3): 475–483.
- [9] 王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 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. *生态学报*, 2018, 38(15): 5393–5403.
- [10] 陈培云, 范弢, 何停, 卢红红. 滇东岩溶高原不同恢复阶段云南松林叶片-枯落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *应用与环境生物学报*, 2022, (04): 1–10.
- [11] 刘娜, 喻理飞, 赵庆, 武亚楠, 严令斌. 喀斯特高原石漠化区次生林叶片-枯落物-土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 681–688.
- [12] 谷佳慧, 杨奇勇, 蒋忠诚, 罗为群, 曾红春, 覃星铭, 蓝英宁. 广南县幅岩溶区与非岩溶区土壤碳氮磷生态化学计量比空间变异分析. *中国岩溶*, 2018, 37(5): 761–769.
- [13] Zhang Z M, Huang X F, Zhou Y C. Spatial heterogeneity of soil organic carbon in a Karst region under different land use patterns. *Ecosphere*, 2020, 11(3): 1–17.
- [14] 卢怡, 龙健, 廖洪凯, 李娟, 刘灵飞, 郭琴, 姚斌, 龙治峰. 不同土地利用方式对喀斯特峰丛洼地土壤团聚体碳、氮、磷分布特征的影响. *江苏农业科学*, 2017, 45(6): 289–294.
- [15] Li Y, Wu J S, Liu S L, Shen J L, Huang D Y, Su Y R, Wei W X, Syers J K. Is the C: N: P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, 26(4): 2012GB004399.

- [16] 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社, 1987: 1-23.
- [17] 李瑞玲, 王世杰, 周德全, 张殿发, 李凤全, 周忠发, 熊康宁. 贵州岩溶地区岩性与土地石漠化的相关分析. 地理学报, 2003, 58(02): 314-320.
- [18] 陈祖拥. 贵州喀斯特森林退化对土壤质量的影响及评价[D]. 贵阳: 贵州大学, 2009.
- [19] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [20] Himes F L. Nitrogen, sulfur, and phosphorus and the sequestering of carbon. CRC Press, 1998: 315-319.
- [21] Kirkby C A, Kirkegaard J A, Richardson A E, Wade L J, Blanchard C, Batten G. Stable soil organic matter: a comparison of C: N: P: S ratios in Australian and other world soils. *Geoderma*, 2011, 163(3/4): 197-208.
- [22] 宋同清, 彭晚霞, 曾麒平, 王克林, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐, 杜虎, 鹿士杨. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释. 植物生态学报. 2010, 34(3): 298-308.
- [23] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Luo D H, Ni J. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth Karst forests, SW China. *Ecological Research*, 2010, 25(6): 1151-1160.
- [24] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1038-1049.
- [25] Huang X F, Zhang Z M, Zhou Y C, Wang X F, Zhang J C, Zhou X W. Spatial heterogeneity of soil thickness and factors controlling it in a Karst Basin. *Eurasian Soil Science*, 2021, 54(4): 478-486.
- [26] Gao J B, Zuo L Y, Liu W L. Environmental determinants impacting the spatial heterogeneity of Karst ecosystem services in Southwest China. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(4): 1718-1731.
- [27] 孙立青. 中国农田土壤碳氮磷化学计量特征的研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2018.
- [28] 刘方, 王世杰, 刘元生, 何腾兵, 罗海波, 龙健. 喀斯特石漠化过程土壤质量变化及生态环境影响评价. 生态学报, 2005, 25(3): 639-644.
- [29] 王晓光, 乌云娜, 宋彦涛, 霍光伟, 张凤杰. 土壤与植物生态化学计量学研究进展. 大连民族大学学报, 2016, 18(5): 437-442, 449.
- [30] Black C, Goring C. Organic phosphorus in soils. *Agronomy*, 1953, 1(4): 123-152.
- [31] 冯德枫, 包维楷. 土壤碳氮磷化学计量比时空格局及影响因素研究进展. 应用与环境生物学报, 2017, 23(2): 400-408.
- [32] Bui E N, Henderson B L. C: N: P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2): 553-568.
- [33] Wang S M, Jia Y F, Liu T, Wang Y Y, Liu Z G, Feng X J. Delineating the role of calcium in the large-scale distribution of metal-bound organic carbon in soils. *Geophysical Research Letters*, 2021, 48(10): 2021GL092391.
- [34] 李汇文, 王世杰, 白晓永, 操玥, 吴路华. 中国石灰岩化学风化碳汇时空演变特征分析. 中国科学: 地球科学, 2019, 49(6): 986-1003.
- [35] 俞筱桢, 李家美, 任明迅. 中国南方苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌上的适应分化. 广西科学, 2019, 26(1): 132-140.
- [36] Li Q, Wang S J, Bai X Y, Luo G J, Song X Q, Tian Y C, Hu Z Y, Yang Y J, Tian S Q. Change detection of soil formation rate in space and time based on multi source data and geospatial analysis techniques. *Remote Sensing*, 2020, 12(1): 121.
- [37] 操玥, 王世杰, 白晓永, 李汇文, 陈飞, 王明明, 吴路华, 许燕, 李琴, 田诗琪, 杨钰杰, 李朝君, 胡泽银, 邓元红, 路茜, 习慧鹏, 陈欢, 王金凤, 冉晨, 罗旭玲. 喀斯特槽谷区土壤侵蚀时空演变及未来情景模拟. 生态学报, 2019, 39(16): 6061-6071.
- [38] Wang W Q, Sardans J, Wang C, Zeng C S, Tong C, Chen G X, Huang J F, Pan H R, Peguero G, Vallicrosa H, Peñuelas J. The response of stocks of C, N, and P to plant invasion in the coastal wetlands of China. *Global Change Biology*, 2019, 25(2): 733-743. [PubMed]
- [39] 李青桦, 张玉, 林玉瑄, 王志宇, 杨玉婷, 谭波, 徐振锋, 李晗. 西南地区不同林型凋落物-土壤氮、磷含量分布特征. 四川农业大学学报, 2021, 39(3): 341-347.
- [40] 吕金林, 闫美杰, 宋变兰, 关晋宏, 时伟宇, 杜盛. 黄土丘陵区刺槐、辽东栎林地土壤碳、氮、磷生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(10): 3385-3393.
- [41] 张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 李加文. 滇中亚高山 5 种林型土壤碳氮磷生态化学计量特征. 生态环境学报, 2019, 28(1): 73-82.
- [42] Luo X Z, Hou E Q, Chen J Q, Li J, Zhang L L, Zang X W, Wen D Z. Dynamics of carbon, nitrogen, and phosphorus stocks and stoichiometry resulting from conversion of primary broadleaf forest to plantation and secondary forest in subtropical China. *CATENA*, 2020, 193: 104606.
- [43] 何高迅, 王越, 彭淑娴, 郭兆来, 刘嫦娥, 付登高, 段昌群. 滇中退化山地不同植被恢复下土壤碳氮磷储量与生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(13): 4425-4435.
- [44] Yan Y J, Dai Q H, Hu G, Jiao Q, Mei L N, Fu W B. Effects of vegetation type on the microbial characteristics of the fissure soil-plant systems in Karst rocky desertification regions of SW China. *Science of the Total Environment*, 2020, 712: 136543.
- [45] Luo Y Q, Niu S L. Mature forest shows little increase in carbon uptake in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Nature*, 2020, 580(7802): 191-192.
- [46] Gao Y, He N P, Yu G R, Chen W L, Wang Q F. Long-term effects of different land use types on C, N, and P stoichiometry and storage in subtropical ecosystems: a case study in China. *Ecological Engineering*, 2014, 67: 171-181.
- [47] Jiang Z H, Liu H Y, Wang H Y, Peng J, Meersmans J, Green S M, Quine T A, Wu X C, Song Z L. Bedrock geochemistry influences vegetation growth by regulating the regolith water holding capacity. *Nature Communications*, 2020, 11: 2392.