文章编号: 1008 – 2786 – (2017) 3 – 274 – 09 DOI: 10.16089/j. cnki. 1008 – 2786.000222

哀牢山森林凋落物与腐殖质及土壤的 生态化学计量特征

鲁志云¹² 宋 亮¹ 王 训²³ 李玉武¹ 张一平¹ 沙丽清^{1*}

(1.中国科学院西双版纳热带植物园 热带森林生态学重点实验室 ,勐腊 666303; 2.中国科学院大学 ,北京 100049;3.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 550002)

摘 要: 以哀牢山原生中山湿性常绿阔叶林及其受损后处于恢复演替中的滇南山杨林的凋落物、腐殖质和表层土 壤(0~20 cm) 作为研究对象 测定不同组分的 C、N、P 和土壤表层有效养分含量 结果为: C、N 含量表现为凋落物 >腐殖质 > 土壤 P 含量则表现为腐殖质 > 土壤 > 凋落物; 铵态氮、硝态氮、有效磷含量均为腐殖质 > 表层土壤; 凋 落物的 C 与 N 呈负相关 N 与 P 呈极显著正相关; 从不同林型看: 凋落物中的 C、N、P 含量为常绿阔叶林 < 滇山杨 林; 土壤中的 C、N、P 含量为常绿阔叶林 > 滇山杨林(p < 0.05); 腐殖质与表层土中的铵态氮、有效磷含量均为常绿 阔叶林 > 滇山杨林; 常绿阔叶林凋落物、腐殖质、土壤的 C: N: P 分别为 615: 18: 1、159: 11: 1、84: 6: 1 ,滇山杨林凋落 物、腐殖质、土壤的 C: N: P 分别为 518: 16: 1、172: 11: 1、86: 6: 1。研究结果表明 ,富含 P 的腐殖质可能是哀牢山亚热 带常绿阔叶林不存在 P 匮乏的主因,而两种林型各组分的 C、N、P 比值表明恢复演替中的滇山杨林地上、地下养分 循环已经达到相对稳定的水平。

关键词: 生态化学计量;常绿阔叶林;演替;凋落物一腐殖质一土壤连续体;养分循环 中图分类号: S727. 21 文献标志码: A

生物在长期进化过程中,形成了一定的内稳态 机制(homeostatic mechanism),即生物在变化的环 境中具有保持其自身化学组成相对稳定的能力^[1], 植物这种内稳性的高低与该物种的养分利用策略密 切相关^[2-3] 因此,特定的环境条件下特定物种的生 态化学计量学特征直接反映了物种在生态适应策略 上的差异与权衡。植物体元素含量的生态化学计量 特征与生境生态化学计量特征之间存在紧密的相互 作用关系,种群或群落内植物通过自身调节以适应 或改变环境的 C_NN 和 P 含量和比值,终将决定群落 结构和演替进程^[4]。 功能群尺度上的生态化学计量学主要关注的是 生态系统内部地上和地下的 C、N、P 含量及其计量 关系^[5],凋落物是森林生态系统的重要组分,是物 质循环和能量流动的主要途径^[6]。植物从土壤中 获取的各种养分主要以凋落物形式进行归还,凋落 物是森林土壤肥力的重要来源^[7-8]。森林土壤养分 是植物生长和恢复的主要影响因子,它不仅决定了 土壤生产力高低,而且对植被生态恢复的途径和演 替方向有重要影响^[9-10]。位于地表凋落物和土壤 矿质层之间的腐殖质,在促进土壤结构形成、保持土 壤水分和温度、调控养分供应等方面发挥着重要作

收稿日期(Received date): 2016-02-12; 改回日期(Accepted date): 2016-08-15。

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金委重大项目专题(23290222); 中国科学院战略性先导科技专项子专题(XDA05050601-01-06); 国家自然科学基金委 - 云南省人民政府联合项目(U1202234)。 [National Natural Science Foundation Core Project (23290222); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences(XDA05070304); National Natural Science Foundation and Yunnan Provincial Government Joint Project (U1202234).]

作者简介(Biography):鲁志云(1982-),男,云南云县人,硕士研究生,主要从事土壤生态学研究。[Lu Zhiyun (1982-), male, born in Yunxian of Yunnan Province, M. Sc. candidate engaged in soil ecology.]E - mail: luzy@ xtbg. ac. cn

^{*} 通讯作者(Corresponding author):沙丽清 ,男 ,研究员。 [Sha Liqing , male , professor.]E – mail: shalq@ xtbg. ac. cn

用 是凋落物与土壤物质交换的枢纽^[11-13]。

在我国 Zhang 等^[14] 和曾德慧等^[15] 最早对生态 化学计量学进行了系统的综述。此后,我国学者在 区域和生态系统尺度上对中国常见陆地植物的生态 化学计量特征开展了富有成效的研究 发现我国 (特别是热带和亚热带地区)的植被生长更多受到 P 限制^[16-17]。此外,有学者对我国常绿阔叶林不同森 林生态化学计量特征进行了研究报道,如阎恩荣 等^[18]对浙江天童山不同演替阶段森林的生态化学 计量特征研究发现群落的退化会导致土壤养分的退 化。刘万德等^[19]对普洱季风常绿阔叶林演替系列 的 C、N、P 化学计量研究表明 植物叶片及土壤 N 和 P 含量均随群落的演替均呈现先减后增趋势,表现 出较好的一致性,土壤中的 N、P 供应量直接影响植 物体中的 N、P 含量。哀牢山地处我国西南生态安 全屏障区 分布于该区域的中山湿性常绿阔叶林是 滇南常绿阔叶林的代表类型之一 这里终年气候温 凉,地表几乎为植被凋落物所覆盖,厚度达7~ 15cm 矿质土层质地疏松 透水性良好 由于凋落物 分解缓慢 使地表积累了丰富的腐殖质^[20]。栗忠飞 等^[21]和石贤萌等^[22]分别对哀牢山常绿阔叶林幼树 各器官中的化学计量特征及其对模拟氮沉降增加的 响应等进行过报道。赵航等^[23]通过对中国7个森 林生态站定位调查的生态化学计量数据进行统计, 初步展示了哀牢山中山湿性常绿阔叶林成熟植被和 土壤的化学计量 但是未曾涉及到不同演替系列 也 未对该研究区周落物一腐殖质一土壤连续体的 C、

N和P元素含量及其相互作用关系进行深入探讨。

鉴于此,本文以哀牢山原生中山湿性常绿阔叶 林及其受损后处于恢复演替中的次生滇南山杨林为 对象,通过对比分析两种林型凋落物 – 腐殖质 – 土 壤连续体的 C、N、P 生态化学计量含量以及表层土 壤有效养分供给状况,探讨其内在差异和关联,揭示 亚热带不同演替阶段森林关键组分的生态化学计量 特征及其相互作用关系,旨在为处于我国西南生态 安全屏障区的中山湿性常绿阔叶林的保护和恢复策 略提供参考。

1 研究区概况

本研究所选的两个样地均位于云南哀牢山国家 级自然保护区试验区的徐家坝地区,属于中国科学 院哀牢山森林生态系统研究站长期固定样地(中国 生态系统研究网络—CERN 样地),地理位置为 24° 32 ℃,101°01′E,海拔 2 490 m,根据哀牢山生态站 30 年来的监测数据,本区年平均气温 11.3℃,最热 月(7月)平均气温 15.3℃,最冷月(1月)平均气温 5.1℃。年平均相对湿度 83%,受西南季风的影响, 年降水量达 1931.1 mm,年日照时数 1 239 h,其主 要的气候特征是长冬(11月~翌年3月)无夏,春秋 (4~10月)相连。两块样地相距 4 km,土壤皆为山 地黄棕壤,由片麻岩和闪长岩风化母质发育而成,样 地具体特征详见表 1。

中山湿性常绿阔叶林是徐家坝地区面积最大(约

表1 两种林型样地特征

Tab. 1 Characteristics of selected plots in the primary middle montane moist evergreen broad-leaved forest and the secondary Populus rotundifolia forest

森林类型 Forest type	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF
土壤类型	山地黄棕壤	山地黄棕壤
Soil types	Mountain yellow-brown earth	Mountain yellow-brown earth
腐殖质层 Humus layer(cm)	12.2 ± 1.04	5.2 ± 0.42
pH 值 pH value	4.25 ± 0.05	4.46 ± 0.05
容重 Bulk density(g. cm ⁻³)	0.54 ± 0.02	0.71 ± 0.02
土壤含水量 Soil moisture (g/g	0.89 ± 0.33	0.78 ± 0.25
盖度 Cover /%	95.4 ± 12.6	80.2±5.9
优势种 Dominant species	木果柯(Lithocarpus xylocarpus) + 硬斗柯(L. hancei) + 变色锥(Castanopsis wattii)	滇南山杨(Populus rotundifolia)
	南洋木荷(Schima noronhae)、翅柄紫茎(Stewartia	硬斗柯(L. hancei)、木果柯(Lithocarpus xylocarpus)、
大 西 (1) 4 4	pteropetiolata)、黄心树(Machilus gamblei)、华西箭竹	变色锥(Castanopsis wattii)、华西箭竹(Fargesia niti-
土安住生种 Main annoiste annoise	(Fargesia nitida) 、长柱头薹草(Cares teinogyna) 、粗齿	da)、长柱头薹草(Cares teinogyna)、粗齿冷水花
main associate species	冷水花(Pilea sinofasciata)、密叶瘤足蕨(Plagiogyria	(Pilea sinofasciata)、密叶瘤足蕨(Plagiogyria pycno-
	pycnophylla)	phylla)

注: MBF: middle montane moist evergreen broad - leaved forest ,中山湿性常绿阔叶林; PRF: Populus rotundifolia forest ,滇南山杨林。

29.22 km²)、分布最广(占全区总面积的 77.94%) 和保存最完整的原生性植被类型。群落垂直分层明 显,乔木层高 20~25 m,平均盖度 95%。该植被类 型的乔木主要由壳斗科(Fagaceae)、茶科(Theaceae)、樟科(Lauraceae)和木兰科(Magnoliaceae)组 成。主要优势树种除了木果柯(Lithocarpus xylocarpus)、硬壳柯(Lithocarpus hancei)、变色锥(Castanopsis wattii)外,还有南洋木荷(Schima noronhae)、 翅柄紫茎(Stewartia pteropetiolata)、黄心树(Machilus gamblei)等。灌木层以华西箭竹(Fargesia nitida)为 优势种;草本层优势种有长柱头薹草(Carex teinogyna)、粗齿冷水花(Pilea sinofasciata)、密叶瘤足蕨 (Plagiogyria pycnophylla)等组成。

滇南山杨林主要生长在徐家坝周围的低丘和缓 坡地区,是亚热带中山湿性常绿阔叶林遭受到破坏 后(如砍伐、火烧)所形成的次生落叶阔叶混交林, 群落乔木层高15~20m,平均盖度80%,以滇南山 杨为主,是本区域森林群落演替的先锋树种。还有 硬壳柯等伴生;灌木层以华西箭竹为优势种。在滇 南山杨次生林不少地段已有少量的木果柯、变色锥、 硬壳柯等幼树生长,预示着群落在朝中山湿性常绿 阔叶林的方向演替。

2 研究方法

2.1 样品采集

根据中国生态系统研究网络的研究方法^[24], 2015年1-12月,在常绿阔叶林样地和滇南山杨林 样地内分别设置6个10m×10m的小样方 在每个 小样方的对角线交叉点设置一个1.0m×1.0m的 凋落物收集框,收集框距离地面高度为1.0m,尼龙 网孔径为0.5mm,每月月底收集凋落物,带回实验 室在80℃下烘干至恒重并粉碎,用于测试化学元素 含量。2015年12月,在每个小样方内以S型设置 10个采样点,用小铲扒去表层凋落物等杂质后,铲 取腐殖质层土壤。在取走腐殖质的每个采样点,用 口径为5 cm的直筒锐口土钻钻取0~20 cm的矿质 层土壤,每一份土壤样品由10个采样点的土壤混合 而成,再去除砾石、树根等杂质,过2 mm 筛后装入 自封袋,迅速送往实验室进行理化分析。土壤容重 和含水量的采样点位于每块样地的固定剖面。

2.2 样品分析

用环刀法测定土壤容重,用烘干法测定土壤含 水量,PH用电位法测定(土:水=1:2.5)(LY/T1239 -1999);全碳和全氮用碳氮分析仪测定;全磷用 HNO₃-HClO₄ 消解,HCl 溶解,ICP-AES 测定(LY/ T 1270 - 1999);有效磷用 0.03 mol/LNH₄F -0.025 mol/LHCl 浸提,钼锑抗比色法测定(LY/T 1233-1999);硝态氮、铵态氮用 2 mol /LKCl 浸提, 连续流动分析仪测定(G-102-93 Rev.2)。

2.3 数据处理

试验数据采用 Excel 2010 和 SPSS 16.0 进行数 据处理,用单因素方差分析,并采用 LSD 法作多重 比较分析(差异显著性水平为 $\alpha = 0.05$);采用 Pearson 相关系数分析不同林型中凋落物和土壤的相关 性。

表2 ī	两种林型凋落物、	腐殖质和表层土壤的	C.N.P	含量及生态化学计量特征	īE
------	----------	-----------	-------	-------------	----

Tab. 2 C - N - P contents and stoichiometry in litter , humus and soil between the two forest types

层次 Level	凋落物 Litter		腐殖质 Humus		土壤 Soil(0~20 cm)	
森林类型 Forest type	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF
C(g/kg)	497.98 ± 12.15Aa	502.25 ± 23.04 Aa	220.35 \pm 29.89Ba	213.66 ± 26.46 Ba	98.65 ±13.22Ca	$74.56\pm8.12\mathrm{Cb}$
N(g/kg)	14.74 ±4.48Aa	$15.69 \pm 4.64 \mathrm{Aa}$	$14.74\pm1.94\mathrm{Aa}$	13.58 ± 1.33Ba	$6.53 \pm 0.83 \text{Ba}$	$5.12\pm0.62\mathrm{Cb}$
P(g/kg)	$0.81\pm0.34\mathrm{Bb}$	$0.97\pm0.27\mathrm{Ba}$	1.39 ±0.12Aa	$1.24\pm0.04\mathrm{Aa}$	$1.17\pm0.29\mathrm{Aa}$	$0.87\pm0.21\mathrm{Bb}$
C: N	36.20 ±9.69Aa	35.01 ±11.08Aa	14.95 ±0.81Ba	15.73 ±1.21Ba	14.96 ±1.1Ba	14.71 ±1.4Ba
C: P	702.60 ± 247.89 Aa	557.04 ± 152.39 Ab	158.88 ± 21.83Ba	172.09 ± 26.1Ba	91.22 ±49.27Ba	87.82 ± 13.58Ca
N: P	19.23 ±3.87Aa	15.61 ± 2.36 Ab	10.61 ±1.25Ba	10.93 ± 1.33Ba	5.95 ±2.78Ca	$6.02 \pm 1.06 \mathrm{Ca}$

注:同一行不同小写字母表示不同森林类型差异显著(p<0.05)同一行不同大写字母表示同一森林类型差异显著(p<0.05)。

Note: Different small letters within the same row indicated significant difference among different forest types (p < 0.05). Different capital letters within the same row indicate significant differences in the same forest type (p < 0.05).

3 结果与分析

3.1 两种林型凋落物、腐殖质和表层土壤的 C、N、 P 含量及生态化学计量特征

两种林型凋落物的 C、N、P 平均含量为 500.12、 15.22、0.89g/kg,C:N 为 33,C:P 为 562,N:P 为 17。 腐殖质的 C、N、P 平均含量为 217.01、14.16、1.32 g/kg,C:N 为 15,C:P 为 165,N:P 为 11。表层土壤 的 C、N、P 平均含量为 86.61、5.83、1.02 g/kg,C:N 为 15,C:P 为 85,N:P 为 6。MBF 中凋落物的 C:N 为 15,C:P 为 85,N:P 为 6。MBF 中凋落物的 C:N :P 为 615:18:1,PRF 中为 518:16:1;MBF 中腐殖质 的 C:N:P 为 159:11:1,PRF 中为 172:11:1;MBF 的 表层土壤的 C:N:P 为 84:6:1,PRF 中为 86:6:1。

总体上,两种林型凋落物、腐殖质和表层土壤的 C、N、P 含量,随着凋落物、腐殖质和表层土壤(0-20 cm) 在森林内空间相对位置的降低,C 和 N 的含 量在两种林型内的变化趋势也是逐渐降低,其中 C 含量在凋落物、腐殖质和表层土壤间的比值接近 4:2:1,各组分之间的差异极显著(p < 0.01)。在凋 落物中,MBF 的 C 含量略低于 PRF,差异不显著;在 腐殖质和表层土壤,C 含量表现为 MBF > PRF,其中 表层土壤相差 24.09g/kg,差异达到显著水平(p < 0.05)。

在 MBF 中,凋落物与腐殖质的 N 含量接近,均 显著高于表层土壤(*p* < 0.01); N 含量在 PRF 中为: 凋落物 > 腐殖质 > 表层土壤,各层次之间差异显著 (*p* < 0.05)。从不同林型看,MBF 表层土壤 N 含量 显著高于 PRF(*p* < 0.05)。

P 含量在 MBF 中为: 腐殖质 > 表层土壤 > 凋落 物 腐殖质和表层土壤的 P 含量均显著高于凋落物 (*p* < 0.05);在 PRF 中 P 含量为腐殖质 > 凋落物 > 表层土壤,腐殖质的 P 含量显著高于凋落物和表层 土壤(*p* < 0.05)。从不同林型看,P 含量在凋落物中 为 PRF > MBF(*p* < 0.05),而在表层土壤中 MBF > PRF 差异显著(*p* < 0.05)。

两种林型凋落物的 C: N、C: P 均显著高于腐殖 质和表层土壤(p < 0.05),N: P 为凋落物 > 腐殖质 > 表层土壤(p < 0.05)。两种林型的 C: N 在腐殖质 和表层土壤趋于稳定,在 MBF 中分别为 14.95 和 14.96 在 PRF 中为 15.73 和 14.71。MBF 中的 C: P 在腐殖质和表层土壤分别为 158.88 和 91.22,但是 差异不显著,这主要是因为表层土壤的 C: P 变异系 数较大,达到 54%,而 PRF 的腐殖质里的 C: P 则极 显著高于表层土壤(p < 0.01)。从不同林型看, MBF 中凋落物的 C: P 和 N: P 显著高于 PRF(p < 0.05)。

3.2 两种林型腐殖质和表层土壤有效养分特征

两种林型的铵态氮、硝态氮、有效磷的含量均为 腐殖质 > 表层土壤,其中有效磷在腐殖质中的含量 显著高于土壤表层(p < 0.05),从不同林型看,按态 氮、硝态氮、有效磷在腐殖质中含量为 MBF > PRF, 其中 MBF 中的硝态氮含量是 PRF 的 4 倍(p < 0.01),MBF 中的有效磷含量显著高于 PRF(p < 0.05),高出 10.62 mg/kg。土壤表层中的硝态氮含 量为 MBF > PRF(p < 0.05),铵态氮则相反(p < 0.05),有效磷的含量为 MBF > PRF。MBF 中的腐 殖质和表层土壤的硝态氮 > 铵态氮(p < 0.05),PRF 中则为硝态氮 < 铵态氮 差异不显著。腐殖质的有效 氮($NH_4^+ - N + NO_3^- - N$)含量为 MBF > PRF,分别为 63.42 mg/kg、22.98 mg/kg,表层土壤有效氮含量为 MBF > PRF,分别为 24.71 mg/kg、15.45 mg/kg。

 3.3 两种林型凋落物 C、N、P 含量和化学计量比相 关性分析

表3 两种林型腐殖质和表层土壤有效养分含量

Tab. 3 Concentrations of available nutrient in humus and soil between the two forest types					
层次 Level	腐殖质	腐殖质 Humus		(0 ~ 20 cm)	
森林类型 Forest types	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF	常绿阔叶林 MBF	滇南山杨林 PRF	
铵态氮 NH ₄ ⁺ – N(mg/kg)	16.59 ± 12.04 Aa	11.55 ± 5.38 Aa	$3.38\pm0.46\mathrm{Ba}$	$8.02\pm3.00\mathrm{Ab}$	
硝态氮 NO3N(mg/kg)	46.83 ± 12.33 Aa	$11.43\pm6.28\mathrm{Ab}$	21.33 ±1.99Ba	$7.43\pm5.29\mathrm{Ab}$	
有效磷 AP(mg/kg)	16.81 ± 10.19Aa	$6.19\pm1.70\mathrm{Ab}$	$2.39\pm0.59\mathrm{Ba}$	$1.06\pm0.56\mathrm{Ba}$	

注: AP: available Phosphorus ,有效磷。同一行不同小写字母表示不同森林类型差异显著(p < 0.05),同一行不同大写字母表示同一森林类型差 异显著(p < 0.05)。

Note: Different small letters within the same row indicated significant difference among different forest types (p < 0.05). Different capital letters within the same row indicate significant differences in the same forest type (p < 0.05).

表4 两种林型凋落物 C、N、P 含量和化学计量比相关性分析

Tab. 4 Correlation analysis for C – N – P in two types of litters						
凋落物		凋落物 Litter(PRF)				
Litter(MBF)	С	Ν	Р	C: N	C: P	N: P
С	1	-0.07	0.23	0.17	-0.04	-0.36
Ν	-0.23	1	0.82**	-0.95**	-0.84 * *	0.01
Р	-0.34**	0.90**	1	-0.74**	-0.93**	-0.56**
C: N	0.11	-0.97**	-0.82**	1	0.85**	-0.09
C: P	0.15	-0.81 **	-0.93**	0.79**	1	0.43*
N: P	0.21	-0.27*	-0.65 * *	0.18	0.74**	1

* p < 0.05 水平下显著,* * p < 0.01 水平下显著

Pearson 相关性分析结果表明,MBF 凋落物的 C 含量与 N 负相关,与 P 极显著负相关。N 与 P 极显 著正相关,与 C: N、C: P、N: P 极显著负相关。P 与 C : N、C: P、N: P 极显著负相关。C: N 与 C: P 极显著 正相关。C: P 与 N: P 极显著正相关。PRF 凋落物 的 C 含量与 N、C: P、N: P 负相关。N 与 P 极显著正 相关,与 C: N、C: P 极显著负相关。P 与 C: N、C: P、 N: P 极显著负相关。C: N 与 C: P 极显著正相关,与 N: P 负相关。C: P 与 N: P 显著正相关。

4 讨论

4.1 原生中山湿性常绿阔叶林和次生滇南山杨林 的生态化学计量特征的异同

植被恢复过程是植物与土壤相互作用的过程, 植被恢复需要土壤来提供养分,恢复的植被则通过 种间竞争和替代作用,以及植物与土壤间的适应过 程对土壤肥力进行改良^[25]。土壤特性的变化影响 着群落种间竞争和物种更替,为群落的演替奠定了 基础^[26]。土壤演替的资源比假说(resource - ratio hypothesis)认为,植物的演替进程和方向取决于时 间序列上限制性资源的有效性^[27]。

与处于恢复演替中期的滇南山杨林相比,处于 顶级阶段的中山湿性常绿阔叶林表层土壤具有更高 的 C、N、P 含量,除了土壤铵态氮含量,腐殖质和土 壤中的各项有效养分指标都表现为中山湿性常绿阔 叶林高于滇南山杨林,表明随着演替的进行,森林土 壤的养分状况得到改善。同样地,鼎湖山森林演替 序列上土层表层中 N 含量呈现明显增加趋势^[28]。 秦娟等^[29]对不同的马尾松林型土壤(0~60 cm)研 究发现,混交林各土层的 C、N、P 显著高于纯林,混 交林表层(0~20 cm) 的 C 和 N 显著高于纯林。造 成这一趋势的主要原因可能是凋落物归还的差异。 自然森林生态系统的土壤中 _{N、P}素的最主要来源 是凋落物的归还。凋落物的量和分解速率是决定土 壤 C、N、P 含量的重要因素。在本研究中,虽然中山 湿性常绿阔叶林的 C、N、P 含量均高于滇南山杨林, 但二者的 C: N、C: P、N: P 值差异很小。雒明伟 等^[30]对青藏高原恢复群落和天然群落的研究表明, 恢复群落植物叶片 N 含量高于天然群落,恢复样地 在 0~20 cm 的土层内的有机 C 显著低于天然样地, 这与本研究一致。俞月凤等^[31]对相同研究区域2 种原生林与 2 种次生林的植物、土壤 C、N、P 生态化 学计量特征进行了分析 ,得出原生林和次生林 C: N 差异不显著,曾昭霞等^[32]的研究得出原生林和次生 林 C: P、N: P 差异均不显著 这与本研究的结果是一 致的。关于不同演替阶段土壤的生态化学计量比保 持相对稳定这一现象的普适性及其形成机制还有待 开展进一步的研究工作。

4.2 中山湿性常绿阔叶林关键功能组分的生态化 学计量特征及其相互关联

凋落物是养分回归土壤的主要途径,是森林生 态系统生物地球化学流的一个重要组成部分,已有 研究表明森林生长所需70%~90%的养分来自凋 落物的降解^[33]。本研究中凋落物的 C、N、P 平均含 量分别为 500.12、15.22、0.89g/kg,C、N 含量与广 东鼎湖山亚热带常绿阔叶林接近(514.12、14.22 g/ kg),P含量接近全球凋落物中 P 的平均含量(0.9 g/kg)^[34],但显著高于鼎湖山亚热带常绿阔叶林 (0.43 g/kg)^[35]。本研究中哀牢山常绿阔叶林凋落 物的 C: N、C: P、N: P 值分别为 36.2、702.6、19.2,低 于全球森林生态系统凋落物水平^[36](57.3、1175.6、 20.3),也低于中国森林生态系统凋落物水平^[35]

绿阔叶林凋落物水平的 C: N 值(37.3) C: P 接近西 双版纳热带季节雨林凋落物 C:P 水平(723.0), N: P则介干长白山温带森林(14.0)和西双版纳热带 雨林(24.0) 之间^[35]。王晶苑等^[35] 对我国 4 种森林 周落物的研究认为亚热带常绿阔叶林凋落物的 C: N: P值(1305:35:1) 为最高。本研究中常绿阔叶 林周落物的 C: N: P 值为 615: 18: 1、滇南山杨林为 518:16:1 其比值与姜沛沛等^[37]对陕西省 121 个不 同森林凋落物 C: N: P 平均值(505:16:1) 接近,并不 支持亚热带常绿阔叶林凋落物 C: N: P 值最高这一 结果,这主要是因为本研究中凋落物的 P 含量比较 高 导致 C: N: P 比值较低。本研究中常绿阔叶林凋 落物的 C 与 N、P 含量之间的负相关关系 与以往研 究相一致^[38]。N 含量与 P 含量显著正相关,这与俞 月凤等在广西喀斯特丛峰不同林型的研究和姜沛沛 等在陕西 121 个森林群落的研究结果相一致,表明 凋落物中的 N、P 具有高度的一致性。

植物体N和P的含量反映了土壤N和P的有 效性,已有研究表明,土壤有效 N、P 的增加会改变 植物体的化学计量特征^[36,39-40]。Han^[16]和任书杰 等^[17] 通过对大量中国陆地植物叶片的 N、P 生态化 学计量研究,认为我国陆地植物的生长普遍受 P 限 制。中国土壤全 P 为 0.60 g/kg,有效 P 为 3.40 mg/ kg^[41] 本研究中常绿阔叶林的腐殖质中的 P 含量和 有效 P 分别为 1.39 g/kg、16.8 mg/kg,土壤中分别 为 1. 17g/kg 和 2. 39mg/kg ,全 P 显著高于全国水 平。已有研究表明哀牢山常绿阔叶林地表腐殖质微 生物组成丰富[42-43] 土壤有效磷库可能更多的依赖 干覆盖干其上的腐殖质分解后向下的磷输入^[44]。 显然 哀牢山地表肥厚的腐殖质 是哀牢山森林植被 P的有效供给库,哀牢山森林土壤应该不存在 P 匮 乏。虽然已有的研究表明哀牢山中山湿性常绿阔叶 林林内优势幼苗叶片的 N: P 均 > 16, 暗示它们的生 长可能受 P 限制^[22] 但本研究中腐殖质和土壤中丰 富的 P 含量并不支持该观点。植物叶片的 N: P 可 能并不适合判定物种或生态系统水平的元素受限情 况^[45] 对于本地区植物生长是否受 P 限制有待进一 步深入研究。

在本研究中,两种林型表层土壤(0~20 cm)的 C: N、C: P、N: P 值分别为 14.9、84.9、5.7 高于中国 陆地(0~10 cm)土壤的 C: N、C: P、N: P 水平(12.3、 52.7、3.9)^[46],更接近于全球陆地(0~10 cm)土壤 水平(12.3、72.0、5.9)和全球森林^[47](0~10 cm) 土壤水平(12.4、81.9、6.6)。 虽然 Han 等^[16] 和任 书杰等^[17]研究认为我国陆地植物生长普遍受 P 限 制,但哀牢山地区土壤和凋落物中较高的 P 含量暗 示该地区可能并不缺 P。

曾冬萍等^[5]从全球和区域尺度、功能群尺度 3 个方面总结了生态化学计量特征,认为凋落物的生态学化学计量特征与植物活体相关特征密切相关。 本研究中常绿阔叶林凋落物的 C、N、P 含量为 497.98 g/kg、14.74 g/kg、0.81 g/kg ,与石贤萌等^[22] 对哀牢山常绿阔叶林幼苗叶片的 C、N、P 含量 (494.5 g/kg、14.7 g/kg、0.90 g/kg)测定结果极为 接近,与栗忠飞等^[21]对哀牢山常绿阔叶林幼树各器 官的 C、N、P 含量(484.33 g/kg、16.67 g/kg、0.98 g/ kg)测定结果相吻合,进一步验证了曾冬萍等的观 点。凋落物主要由枯枝和落叶组成,且植物对于衰 老叶片的 N 和 P 元素(尤其是 P 元素)具有很强的 回收作用,因此其 C:N 和 C:P 化学计量比介于叶片 和枝之间。

土壤中的有机质主要来自于地上植物的衰亡和 凋落 加之土壤微生物对土壤有机质的分解作用 ,造 成土壤的有机碳含量显著低于植被碳含量 ,使得土 壤 C: N 和 C: P 低于植被的各个器官。赵航等^[23] 对 中国 7 个地区森林的研究表明 C、N、P、C: N、C: P、 N: P含量均为凋落物 > 土壤 ,本研究中常绿阔叶林 的 P 含量则为土壤 > 凋落物(p < 0.05) ,这主要可 能是本研究中 P 含量在腐殖质中最高 ,通过淋溶渠 道输入土壤表层的 P 也随之偏高 ,N: P 的变化则与 赵航的结果一致 ,这主要是因为凋落物中的 N 含量 极显著高于土壤中的 N。

5 结论

哀牢山常绿阔叶林及其受损后恢复演替中的滇山杨林的凋落物、腐殖质和表层土壤(0~20 cm) C -N-P土壤生态化学计量特征表明: C、N 含量表现为凋落物>腐殖质>土壤,P 含量则表现为腐殖质>土壤>凋落物; 铵态氮、硝态氮、有效磷含量均为腐殖质>表层土壤; 凋落物的 C 与 N 负相关,N 与 P 极显著正相关。恢复演替中的滇山杨林的化 学计量特征与原始的常绿阔叶林存在差异,即: 凋落 物中的 C、N、P 含量为常绿阔叶林 > 滇山杨林; 土壤 中的 C、N、P 含量为常绿阔叶林 > 滇山杨林; 腐殖质 表层土壤铵态氮、有效磷为常绿阔叶林 > 滇山杨林。 此外相比世界森林 C: N: P 的平均值, 哀牢山森林系 统的值更低,其常绿阔叶林凋落物、腐殖质、土壤的 C: N: P 分别为 615: 18: 1、159: 11: 1、84: 6: 1, 滇山杨 林凋落物、腐殖质、土壤的 C: N: P 分别为 518: 16: 1、 172: 11: 1、86: 6: 1。这表明哀牢山亚热带常绿阔叶 林不存在 P 的匮乏, 亚热带的常绿阔叶林可能具有 独特的土壤生态化学计量特征。本研究结果可为该 区的生态功能恢复与植被重建恢复提供科学依据。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园生 物地球化学实验室分析植物及土壤样品,哀牢山生 态站李达文、罗康和杞金华协助野外采样 感谢云南 哀牢山无量山国家级自然保护区景东管理局对此项 工作的支持。

参考文献(References)

- [1] STERNER R W, ELSER J J. Ecological Stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press. 2002
- [2] YU Q , ELSER J J , HE N P , et al. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. Oecologia , 2011 , 166(1):1-10
- [3] MOU P , JONES R H , TAN Z , et al. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous [J]. Plant and Soil , 2013 , 364: 373 – 384
- [4] 程滨,赵永军,张文广,等. 生态化学计量学研究进展[J]. 生态学报,2010,30(6):1628 1637 [CHEN Bin,ZHAO Yongjun,ZHANG Wenguang, et al. The research advances and prospect of ecological stoichiometry [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010,30(6):1628-1637]
- [5] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. 生态学报,2013,33(18):5484-5492[ZENG Dongping, JIANG Liling, ZENG Congsheng, et al. Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013 33(18):5484-5492]
- [6] BERG Björn. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils [J]. Forest Ecology and Management , 2000 , 133(1-2):13-22
- [7] MELILLO J M, MURATORE J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics [J]. Ecology , 1982 , 63(3):621-626
- [8] 王维奇, 仝川, 曾从盛.不同质地湿地土壤碳、氮、磷计量学及 厌氧碳分解特征[J].中国环境科学, 2010, 30(10): 1369 – 1374[WANG Weiqi, TONG Chuan, ZENG Congsheng. Stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus and anaerobic carbon decomposition of wetland soil of different texture [J]. China Environmental Science, 2010, 30(10): 1369 – 1374]
- [9] WIJESINGHE D K JOHN E A ,HUTCHINGS M J. Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An

experimental investigation [J]. Journal of Ecology 2005 93(1):99 – 112

- [10] 黄和平,杨吉力,毕军,等. 皇甫川流域植被恢复对改善土壤 肥力的作用研究[J]. 水土保持通报,2005,25(3):37-40 [HUANG Heping,YANG Jili,BI Jun, et al. Effects of vegetative restoration on improving soil fertility in huangfuchuan basin[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation,2005 25(3):37-40]
- [11] DESCHEEMAEKER K, MUYS B, NYSSEN J, et al. Humus form development during forest restoration in exclosures of the Tigray highlands, Northern Ethiopia [J]. Current Opinion in Molecular Therapeutics, 2009, 17(2):280 – 289
- [12] PONGE J F , JABIOL B , GÉGOUTgout J C. Geology and climate conditions affect more humus forms than forest canopies at large scale in temperate forests [J]. Geoderma , 2011 , 162(1-2):187 195
- [13] WARDLE D A , NILSSON M C , ZACKRISSON O. Fire derived charcoal causes loss of forest humus. [J]. Science , 2008 , 320 (5876):629 – 629
- [14]ZHANG L X , BAI Y F , HAN X G. Application of N: P stoichiometry to ecology studies [J]. Acta Botanica Sinica , 2003 , 45(9): 1009 – 1018
- [15] 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[ZENG Dehui, CHEN Guangsheng. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2005,29(6):1007-1019]
- [16] HAN W, FANG J, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377 – 385
- [17]任书杰,于贵瑞,陶波,等.中国东部南北样带654种植物叶片 氮和磷的化学计量学特征研究[J].环境科学,2007,28 (12):2665-2673 [REN Shuji,YU Guirui,TAO Bo,et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environmental Science,2007,28(12): 2665-2673]
- [18] 阎恩荣,王希华,周武.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[J].植物生态学报,2008, 32(1):1-12[YAN Enrong,WANG Xihua,ZHOU Wu. Characteristics of litterfall in relation to soil nutrients in mature and degraded evergreen broad - leaved forests of Tiantong, east China [J]. Journal of Plant Ecology,2008,32(1):1-12]
- [19]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[LIU Wande,SU Jianrong,LI Shuaifong,et al. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad - leaved forest in Pu'er,Yunnan Province[J]. Acta Ecologica Sinica,2010,30 (23):6581-6590]
- [20]徐跃. 哀牢山山地黄棕壤腐殖质的研究[J]. 山地学报, 1992, 10(1):33 38 [XU Yue. A study on the humus in mountain yellow-brown earth of Ailao mountain in Yunnan province [J]. Mountain Research, 1992, 10(1):33 38]
- [21] 栗忠飞, 郭盘江, 刘文胜, 等. 哀牢山常绿阔叶林幼树 C、N、P

281

生态化学计量特征[J]. 东北林业大学学报,2013,41(4):22 -26[LI Zhongfei, GUO Panjiang, LIU Wensheng, et al. C, N and P stoichiometry of young trees in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2013 A1(4),22 - 26]

- [22]石贤萌,杞金华,宋亮,等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种 优势幼苗 C、N、P 化学计量特征及其对 N 沉降增加的响应[J]. 植物生态学报 2015 39(10):962-970[SHI Xianmeng,QI Jinhua, SONG Liang et al. C、N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan [J]. Chinese Journal of Plant Ecology 2015 39(10):962-970]
- [23] 赵航,贾彦龙,王秋凤.中国地带性森林和农田生态系统C-N -P化学计量统计特征[J].第四纪研究,2014,34(4):803-814[ZHAO hang,JIA Yanlong,WANG Qiufeng. Statistical characteristics of C - N - P stoichiometry in Chinese zonal forest and farmland ecosystems[J]. Quaternary Sciences. 2014,34(4):803 -814]
- [24] 吴冬秀,韦文珊,宋创业,等.陆地生态系统生物观测数据质 量保证与控制/中国生态系统研究网络CERN长期观测质量管 理规范丛书[M].北京:中国环境科学出版社,2012[WU Dongxiu,WEI Wenshan,SONG Chuangye, et al. Quality assurance and quality control of data for long-term biological observation in terrestrial ecosystems/The series quality management of CERN long - term observation[M]. Beijing: China Environment Science Press,2012]
- [25]KORB J E , JOHNSON N C , COVINGTON W W. Slash pile burning effects on soil biotic and chemical properties and plant establishment: recommendations for amelioration [J]. Restoration Ecology , 2004 , 12(1):52 - 62
- [26] WHITTAKER R H. Dominance and diversity in land plant communities [J]. Science, 1965, 147(3655): 250 - 260
- [27] TILMAN David. The resource ratio hypothesis of plant succession [C]// American Naturalist. 2012: 827 - 852
- [28] 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 [LIU Xingzhao, ZHOU Guoyi, ZHANG Deqiang. et al. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010,34(1):64-71]
- [29]秦娟,孔海燕,刘华,马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2016(2) DOI: 10.13207/j. cnki. jnwafu. 2016.02.010 [QIN Juan, KONG Haiyan, LIU Hua. Stoichiometric characteristics of soil C, N P and K in different *Pinus massoniana* forests [J], Journal of Northwest A&F University (Natural Science Ed) 2016(2) DOI: 10.13207/ j. cnki. jnwafu. 2016.02.010]
- [30] 雒明伟,毛亮,李倩倩,等. 青藏高原筑路取土迹地恢复植物 群落与土壤的碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学报,2015 (23):7832-7841[LUO Mingwei,MAO Liang,LI Qianqian, et al. C,N, and P stoichiometry of plant and soil in the restorable plant communities distributed on the Land Used for Qinghai – Tibet Highway Construction in the Qinghai – Tibetan Plateau, China

[J]. Acta Ecologica Sinica , 2015(23):7832 –7841]

- [31] 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 [YU Yuefeng, PENG Wanxia, SONG Tongqing, et al. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China [J]. Chinese Journal of AppliedEcology,2014, 25(4):947 - 954]
- [32]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(7): 682-693[ZENG Zhaoxia, WANG Kelin,LIU Xiaoli, et al. Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of Northwest Guangxi[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2015(7):682-693]
- [33] 赵其国,王明珠. 我国热带亚热带森林凋落物及其对土壤的 影响[J]. 土壤,1991,23(1):8-15[ZHAO Qiguo,WANG Mingzhu. Forest litter fall and its effect on the soil in Chinese tropic and subtropical regions[J]. Soils,1991,23(1):8-15]
- [34] KANG H , XIN Z , BERG B , et al. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants [J]. Annals of Forest Science , 2010 , 67(8):811-811
- [35]王晶苑,王绍强,李纫兰,等.中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征[J].植物生态学报,2011,35(6):587-595[WANG Jingyuan,WANG Shaoqiang,LI Renlan, et al. C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2011,35(6):587-595]
- [36] MCGRODDY M E , DAUFRESNE T , HEDIN L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios [J]. Ecology , 2004 , 85(9):2390 - 2401
- [37]姜沛沛,曹扬,陈云明.陕西省森林群落乔灌草叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征[J].应用生态学报,2016,27(2): 365-382[JIANG Peipei, CAO Yang, CHEN Yunming. C, N, P, stoichiometric characteritics of tree, shrub, herb leaves and litter in forest comunity of Shanxi Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016,27(2): 365-382]
- [38] STERNER R W, ELSER J J, VITOUSEK P. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002
- [39] 陈伏生,胡小飞,葛刚. 城市地被植物麦冬叶片氮磷化学计量 比和养分再吸收效率[J]. 草业学报,2007,16(4):47-54 [CHEN Fusheng, HU Xiaofei,GE Gang. Leaf N/P stoichiometry and nutrient resorption efficiency of Ophiopogonjaponicusin Nanchang City[J]. ActaPrataculturaeSinica,2007,16(4):47-54]
- [40]安卓,牛得草,文海燕,等. 氮素添加对黄土高原典型草原长 芒草氮磷重吸收率及 C: N: P 化学计量特征的影响[J]. 植物 生态学报,2011,35(8): 801 – 807 [AN Zhuo, NIU Decao, WEN Haiyan, et al. Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C/N/P stoichiometric characteristics in Stipabungeanaof steppe grasslands in the Loess Plateau, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2011,35(8): 801 – 807]
- [41] 汪涛,杨元合,马文红.中国土壤磷库的大小、分布及其影响 因素[J].北京大学学报:自然科学版,2008,44(6):945 -

952 [WANG Tao, YANG Yuanhe, MA Wenhong. Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2008, 44 (6): 945-952]

- [42]王高升,刘文耀,付昀,等. 哀牢山湿性常绿阔叶林林冠和林 地腐殖质理化特性、微生物量及酶活性比较[J]. 生态学报, 2008,28(3):1328-1336[WANG Gaosheng, LIU Wenyao, FU Yun, et al. Comparison of physical and chemical properties and microbial biomass and enzyme activities of humus from canopy and forest floor in a montane moistevergreen broad - leaved forest in Ailao Mts., Yunnan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008,28(3): 1328-1336]
- [43] 刘永杰,刘文耀,陈林,等. 哀牢山两类山地森林林冠及林下 腐殖质微生物群落比较[J]. 应用生态学报,2010,21(9): 2257-2266 [LIU Yongjie, LIU Wenyao, CHEN Lin, et al. Microbial community and its activities in canopy – and understory humus of two montane forest types in Ailao Mountains, Northwest China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2010,21(9):

2257 - 2266]

- [44] 陈建会, 邹晓明,杨效东. 热带亚热带常绿阔叶林维持酸性土 壤有效磷水平的磷转化过程[J]. 生态学报, 2006, 26(7): 2294-2300 [CHEN Jianhui, ZOU Xiaoming, YANG Xiaodong. Retention of plant available P in acid soils of tropical and subtropical evergreen broad-leaved forests [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006 26(7):2294-2300]
- [45] 庾强.内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D].中国科学院研究生院,2009 [YU Qiang. Ecological Stoichiometric Study on Vascular Plants in the Inner Mongolia Steppe [D]. Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences,2009]
- [46]TIAN H , CHEN G , ZHANG C , et al. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. [J]. Biogeochemistry , 2010 , 22(3): 327 – 346
- [47] 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

Ecological Stoichiometry Characteristics of the Litterfall – Humus – Soil Continuum Systems under Different Successional Stages of the Subtropical Forest in SW China

LU Zhiyun^{1 2} SONG Liang¹ , WANG Xun^{2 3} , LI Yuwu¹ ZHANG Yiping¹ SHA Liqing^{1*}

Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;
University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 55002, China)

Abstract: The stoichiometry of carbon (C), nitrogen(N) and phosphorus (P) in forest ecosystems indicate the nutrient turnover. In this study, we investigated nutrient (C, N and P) variations in litters, humus soils and top mineral soils in primary evergreen broadleaved forest and restored *Populus rotundifolia* forest in Mt. Ailao. We observed that C and N contents were in litters > in humus > mineral soils, while P contents were in humus > in litters > mineral soils. Ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, and available phosphorus in hums were higher than in mineral soils. Significantly negative correlation was observed between C and N, while positive correlation for N and P in litters. The C, N, and P contents exhibited distinct difference in different forests. The C, N and P contents in litters of primeval forests were significantly lower, while in mineral soils were elevated. The Ammonium nitrogen and available phosphorus in humus were both higher in primeval forest than the restored forest. Overall, for primeval forests, the C: N: P in litters, humus, and mineral soils were 518: 16: 1, 172: 11: 1, 86: 6: 1, respectively; for restored forest, C: N: P in litters, humus, and mineral soils were 518: 16: 1, 172: 11: 1, 86: 6: 1, respectively. Our results indicate the P is not the biolimiting element for two forests because of rich P in litters and humus, and relatively stable nutrient cycling has reached for two forests.

Key words: ecological stoichiometry; evergreen broad-leaved forest; succession; litterfall-humus-soil continuum; nutrient cycling