

冰川退缩迹地原生演替初期马河山 黄芪生态化学计量特征

周萍^{1,4}, 庄文化^{2,3}, 张丹¹, 龙翼¹, 李明明^{1,4}

(1.中国科学院 水利部 成都山地灾害与环境研究所

山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041; 2.四川大学 水利水电学院, 成都 610065;

3.四川大学 水力学与山区河流开发保护国家重点实验室, 成都 610065; 4.中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要:为了探讨植被原生演替初期关键种的碳氮磷生态化学计量特征对冰川退缩区植被原生演替进程的影响,采用时空替代法,探讨了青藏高原东麓贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地原生演替序列初期关键种马河山黄芪(*Astragalus mahoschanicus*)植株土壤碳氮磷生态化学计量特征。结果表明:马河山黄芪枯落物 and 不同器官有机碳变化为根系>茎>枯落物>叶片;全氮变化为叶片>根系>枯落物>茎;全磷变化为叶片>枯落物>根系>茎;C/N 变化为茎>枯落物>根系>叶片;C/P 变化为茎>根系>枯落物>叶片;N/P 变化为根系>叶片>枯落物>茎。说明马河山黄芪地上部分和地下部分化学计量比变化基本同步,且马河山黄芪的生长主要是受 P 元素限制。土壤 C/N 变化为 27.73~30.63,土壤 N/P 变化为 0.42~0.49,土壤 C/P 变化为 11.90~13.42。马河山黄芪枯落物有机碳含量与枯落物全氮、全磷含量存在显著正相关关系($p<0.05$),枯落物全磷含量与枯落物 C/N 间存在显著负相关关系($p<0.05$),枯落物 N/P 与枯落物 C/P 间存在显著正相关关系($p<0.05$)。马河山黄芪植株有机碳含量与 N/P 间存在显著正相关关系($p<0.05$),植株全氮含量与土壤 C/P 间存在极显著正相关关系($p<0.01$);马河山黄芪土壤有机碳含量与土壤全氮含量、土壤有机碳含量与土壤 C/P 间、土壤 C/N 与土壤 N/P 间存在极显著负相关关系($p<0.01$)。以其低的碳素消耗及较强的固氮作用,使得马河山黄芪成为冰川退缩迹地植被原生演替初期的关键种,能更好地适应微生境,推动冰川退缩区植被原生演替的进程。

关键词:冰川退缩迹地; 原生演替初期; 化学计量比

中图分类号:Q948.1; S153.6

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2021)06-0081-09

Characteristics of Stoichiometry of *Astragalus mahoschanicus* on Primary Succession Stages in Glacier Forehead

ZHOU Ping^{1,4}, ZHUANG Wenhua^{2,3}, ZHANG Dan¹, LONG Yi¹, LI Mingming^{1,4}

(1.Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS, Chengdu 610041, China; 2. College of Hydraulic and Hydroelectric Engineering, Sichuan

University, Chengdu 610065, China; 3.State Key Laboratory of Hydraulics and Mountain River Engineering,

Sichuan University, Chengdu 610065, China; 4.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to clarify the relation between the characteristics of organic carbon, total nitrate, total phosphorus and its stoichiometry of the key species on primary succession stages and the process of the vegetation succession, the method of replacing time with space was used to investigate the characteristics of organic carbon, total nitrate, total phosphorus and its stoichiometry of *Astragalus mahoschanicus* on primary succession stages in the Hailuoguo Glacier Forehead. The results showed that the organic carbon of litter, roots and different organs of *Astragalus mahoschanicus* decreased in the order: root>stem>litter>leaf, the total nitrogen decreased in the order: leaf>root>litter>stem, total phosphorus decreased in the order: leaf>litter>root>stem, the index of C/N decreased in the order: stem>litter>root>leaf, index of C/P

收稿日期:2020-11-16

修回日期:2020-12-07

资助项目:四川省重点研发计划(2018JZ0075, 2020YFS0022);国家自然科学基金(41671286)

第一作者:周萍(1981—),女,陕西汉中,副研究员,主要从事植被恢复与水土保持研究。E-mail:zp09@imde.ac.cn

通信作者:庄文化(1982—),男,江苏连云港人,副教授,主要从事土壤学研究。E-mail:whzhuang04@mails.gucas.ac.cn

decreased in the order: stem>root>litter>leaf, index of N/P decreased in the order: root>leaf>litter>stem, indicating that the stoichiometry of aboveground and underground of *Astragalus mahoschanicus* changed synchronized, and the growth rate of *Astragalus mahoschanicus* was limited by the phosphorus; the values of C/N of the soils ranged from 27.73 to 30.63, the values of N/P of the soils ranged from 0.42 to 0.49 and the values of C/P of the soils range from 11.90 to 13.42; the significant positive correlation between organic carbon and total nitrogen, organic carbon and total phosphorus, N/P and C/P of the litter of *Astragalus mahoschanicus* ($p<0.05$) was found; the significant negative correlation between total phosphorus and C/N of the litter of *Astragalus mahoschanicus* ($p<0.05$) was observed; meanwhile, the significant positive correlation between total phosphorus and C/N ($p<0.05$), total nitrogen and soil C/P ($p<0.01$) of *Astragalus mahoschanicus* ($p<0.05$) was found; the significant negative correlation between soil organic carbon and total nitrogen, soil organic carbon and soil C/P ($p<0.01$), soil C/N and N/P of *Astragalus mahoschanicus* ($p<0.01$) was observed, *Astragalus mahoschanicus* was considered as the key species on primary succession stages in the Hailuoguo Glacier Forehead because of the lower carbon consumption and higher nitrogen fixation, which could better adapt to the micro-ecological habitat and trigger the conditions of the primary succession in the Hailuoguo Glacier Forehead.

Keywords: glacier forehead; primary succession stages; stoichiometry

生态化学计量学是研究生物与生态系统能量平衡和多重化学元素(主要是 C, N, P 等生源要素)平衡的科学,是分析多重化学元素的质量平衡对生态交互作用及植物个体生长、种群动态、群落演替、限制性元素判断的一种重要工具^[1-2]。因此,可借鉴上述理论用于判断冰川退缩迹地植被原生演替初期关键种的稳定性、养分限制状态及对生态演替的影响。C, N 和 P 是生物生命活动不可缺少的物质,分别是组成生物干物质、蛋白质和遗传物质的主要元素^[3]。植物碳氮磷元素及生态化学计量特征能够表征植物为适应环境对自身养分的调控能力及对生态系统稳定性的调节作用^[4]。近年来,已有文献对典型草原^[5]、沙化草地^[6]、湿地生态系统等^[7]的生态化学计量特征研究,但对冰川退缩迹地植物 C, N, P 生态化学计量及植物各器官碳氮磷化学计量耦合等的研究还较少^[8]。本研究选取青藏高原东麓贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地植被演替序列初期的关键种马河山黄芪群落为研究对象,探讨演替初始阶段马河山黄芪枯落物、根系、茎、叶片及土壤 C, N, P 分配特征及化学计量比特征,并分析植株不同器官与土壤 C, N, P 之间的耦合关系。这有利于探索冰川退缩迹地植被演替初期关键物种的个体生长、种群动态和限制元素的判断,并从一定程度上为揭示演替早期关键种的侵入和维持机制提供理论依据和数据支持。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

海螺沟冰川是位于青藏高原东麓贡嘎山的典型

季风海洋性山谷冰川(29°34′21″N, 102°59′42″E), 海螺沟地区第四纪冰川广泛发育, 现代冰川也相当发育^[9](图 1)。该区夏半年主要受西南季风和四川盆地暖湿气流影响, 区域温暖湿润, 降水量较大, 而冬半年则比较干冷。年均气温 3.8℃, 1 月平均气温最低(−4.38℃), 7 月平均气温最高(11.9℃), 年降水日数在 260 d 以上, 年平均降水量约 1 960 mm, 年平均相对湿度约 90%。海螺沟地区水热条件好, 冰川消融速度快, 自小冰期开始退缩^[10], 松散固体物质储量巨大, 受全球、局地气候变化(温度升高, 暴雨增多或减少)、地震等影响, 冰川末端逐渐退缩, 冰川退缩后形成了大量原生裸地, 由于此处受到的人为干扰少, 在其长达 2 km 的冰川退缩迹地范围内生态因子变化小, 随着时间的推移, 在原来冰川退缩迹地上重新开始了植物的原生演替, 形成了一个完整的从裸地到先锋群落再到顶级群落的连续植被原生演替序列^[11], 这有利于研究冰川退缩区植被演替动态^[12]。冰川退缩形成的原生裸地, 在第 4 年就有被子植物生长发育, 在第 6~8 年的冰川退缩迹地就会形成以马河山黄芪(*Astragalus mahoschanicus*)为优势种的群落, 最初群落的植物比较稀疏, 随着马河山黄芪固氮作用的加强, 改善了局部土壤养分及生境, 沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)、冬瓜杨(*Populus purdomii* Rehd.)、川滇柳(*Salix rehderiana* Schneid.)等乔灌木入侵, 并在群落中占有一定比例, 到第 12 年左右, 沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)逐渐取代马河山黄芪(*Astragalus mahoschanicus*), 成为群落优势种, 群落朝着演替中期不断进行。

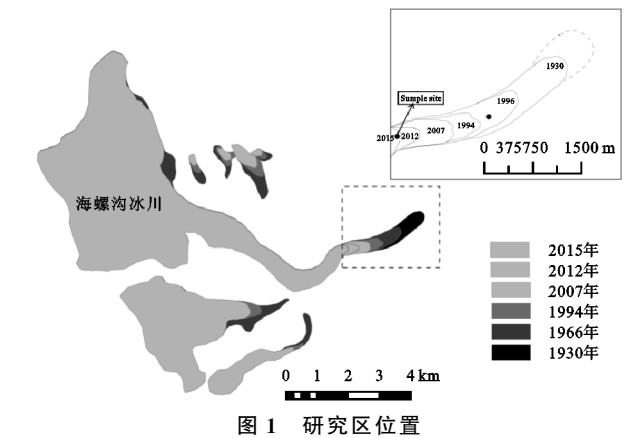


图 1 研究区位置

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集与测试 本研究在已有对海螺沟冰川退缩区植被演替不同阶段划分的基础上,选取了冰川退缩迹地原生演替序列初期的马河山黄芪典型样地为主要研究区域,于 2019 年 6—10 月在马河山黄芪样地随机布设 5 个 1 m×1 m 样方,采集马河山黄芪枯落物、根系、茎、叶片样品混匀后装入信封中做好标记并带回实验室进行预处理。同时,在马河山黄芪样地内按照梅花形布点,采集土壤样品,每个样点每隔 10 cm 深度采集 40 cm 深度土壤样品进行混合,做好标记并带回实验室进行自然风干、过筛等前处理。将带回实验室的植物样品置于恒温干燥箱中在 105℃ 下杀青 0.5 h,然后在 80℃ 下烘干到质量恒定,再粉碎并过 100 目(孔径为 0.15 mm)筛,最后保存用于养分测定。植物和土壤样品的有机碳(OC)采用重铬酸钾外加热法测定,全氮(TN)采用凯氏定氮法测定,全磷(TP)采用高氯酸-硫酸消解钼锑抗比色法测定^[13]。

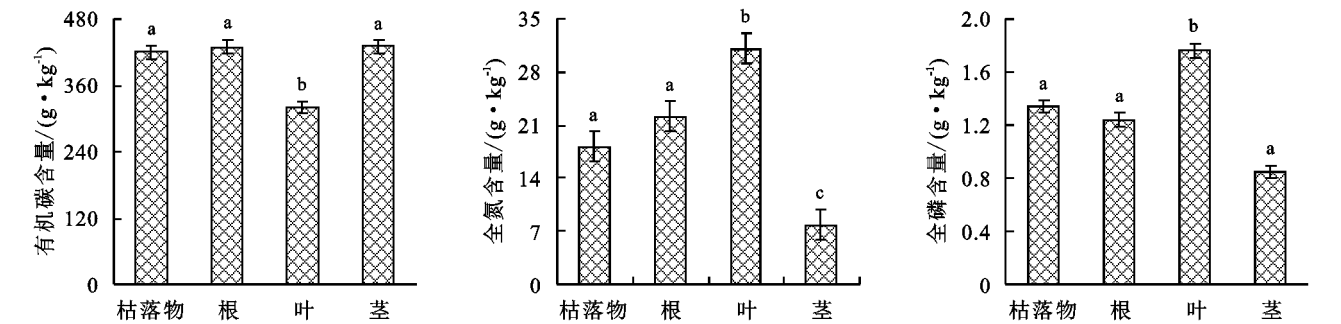


图 2 马河山黄芪不同器官碳氮磷含量特征

2.2 枯落物及植株不同器官化学计量比特征

生态化学计量特征可反映植物营养状况、养分需求、养分利用效率、内稳态特征以及养分限制等^[1],能够在一定程度上反映植物的适应能力^[15]。通过生态化学计量比来解释植物适应机制与生境特征的耦合关系。冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪枯落物和不同器官的化学计量比特征可得(图 3),马河山黄芪 C/N 变化为:茎>枯落物>根系>叶片,C/N 可表征

1.2.2 数据处理 采用 SPSS 18.0 统计分析软件分析冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪植株不同器官和土壤的 C,N,P 含量以及其化学计量比之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 枯落物及不同器官碳氮磷含量特征

植物根系吸收土壤中的 C,N,P,通过光合作用固定大气中的 CO₂,然后通过根系分泌和凋落物分解等形式将这些元素逐步归还到土壤中^[14]。海螺沟冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪不同器官 C,N,P 含量可反映出该植物对其生长环境的适应特征。马河山黄芪枯落物和根茎叶不同器官有机碳含量变化为:根系>茎>枯落物>叶片。枯落物、根系和茎有机碳含量均与叶片有机碳含量间存在显著差异($p<0.05$)。马河山黄芪枯落物和根茎叶不同器官全氮含量变化为:叶片>根系>枯落物>茎,枯落物全氮含量变化为 18.10~18.21 g/kg,根系全氮含量变化为 22.15~22.23 g/kg,叶片全氮含量变化为 31.05~31.18 g/kg,茎全氮含量变化为 7.65~7.76 g/kg,叶片与茎,叶片与枯落物,叶片与根系间全氮含量均存在显著差异($p<0.05$)。由于马河山黄芪为固氮植物,因此根系氮含量较高,且根系运移到叶片的全氮含量在不同器官中含量最高。马河山黄芪枯落物和根茎叶不同器官全磷含量变化为:叶片>枯落物>根系>茎,全磷变化规律与全氮的规律基本一致,其中马河山黄芪叶片全磷含量与枯落物、根系和茎的全磷含量间存在显著差异($p<0.05$)(图 2)。

氮素养分的利用效率与碳同化能力,C/N 高说明植物固碳效率较高,N 素利用效率也提高^[16],C/P 变化为:茎>根系>枯落物>叶片。C/N 和 C/P 代表植物不同器官吸收养分且同化 C 的能力^[17-18]。马河山黄芪茎部吸收养分且同化 C 的能力高于根系和叶片。N/P 变化为:根系>叶片>枯落物>茎,这与不同器官含氮量相关性较高。

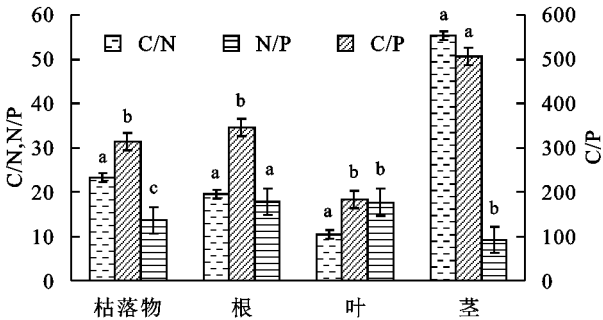


图 3 马河山黄芪枯落物及植株不同器官化学计量比特征

2.3 土壤的碳氮磷含量及土壤化学计量比特征

冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪群落土壤碳氮磷含量特征见图 4,其中河山黄芪群落土壤的全氮变化为 0.43~0.52 g/kg,全磷变化为 1.01~1.21 g/kg,有机碳变化为 24.74~24.83 g/kg。马河山黄芪群落土壤化学计量比特征(图 5)可知,土壤 C/N 变化为 27.73~30.63,土壤 N/P 变化为 0.42~0.49,土壤 C/P 变化为 11.90~13.42。

2.4 枯落物 and 不同器官碳氮磷含量及化学计量比间相关关系

马河山黄芪枯落物有机碳和全氮间存在显著线

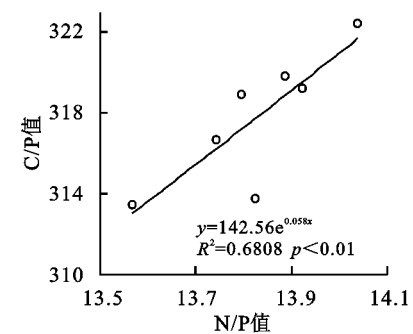
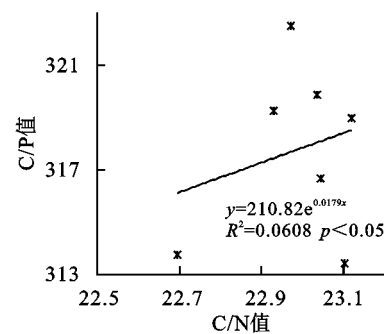
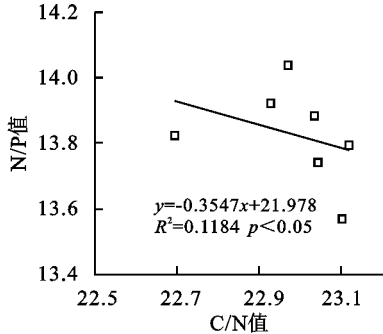
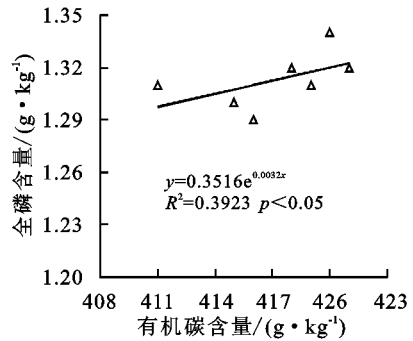
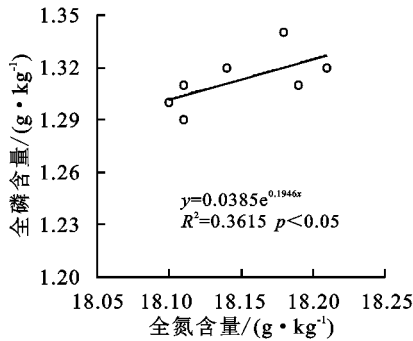
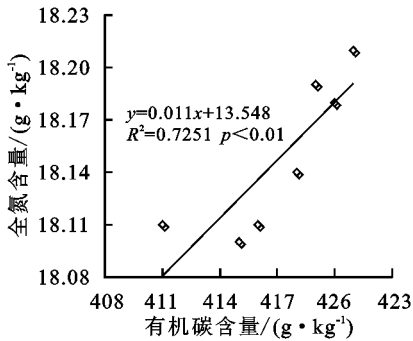


图 6 马河山黄芪枯落物 C,N,P 含量之间及 C/N,N/P 和 C/P 的相互关系

马河山黄芪根系全氮和全磷间存在显著指数正相关关系($p<0.05$),而有机碳与全氮间正相关关系,根系有机碳与全磷间负相关关系均未达到显著水平。根系 N/P 和 C/P 间存在显著指数正相关关系($p<0.05$)(图 7)。

马河山黄芪叶片有机碳与全氮、全氮和全磷、有机碳与全磷间不存在显著相关关系。叶片 N/P 和

性正相关关系($p<0.05$)。枯落物 N/P 和 C/P 间存在显著指数正相关关系($p<0.05$),C/N 与 N/P 间,C/N 与 C/P 间的相关性不高(图 6)。

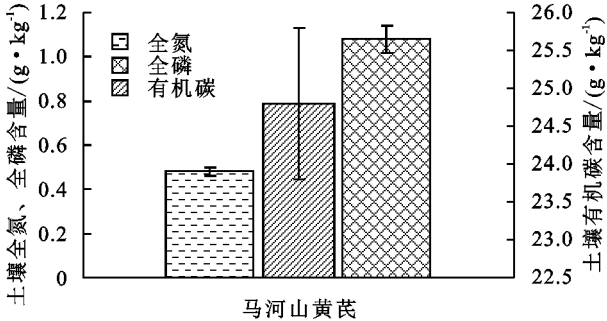


图 4 马河山黄芪群落土壤碳氮磷含量特征

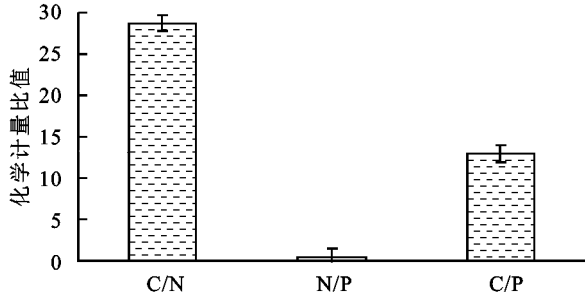


图 5 马河山黄芪群落土壤化学计量比特征

C/P 间,C/N 与 C/P 间均存在显著指数正相关关系($p<0.05$)。而 C/N 与 N/P 间的正相关性未达到显著水平(图 8)。

马河山黄芪茎有机碳与全氮间、有机碳与全磷间的正相关关系不显著,而茎全氮和全磷间存在显著线性正相关关系($p<0.05$)。茎 C/N 与 N/P,C/N 与 C/P 相关性不高,而 N/P 和 C/P 间存在显著线性正

相关关系($p<0.05$)(图 9)。马河山黄芪茎化学计量比间的相关性与根系、叶片化学计量比间的相关性规律基本一致,这说明马河山黄芪地上部分和地下部分化学计量比变化基本同步。

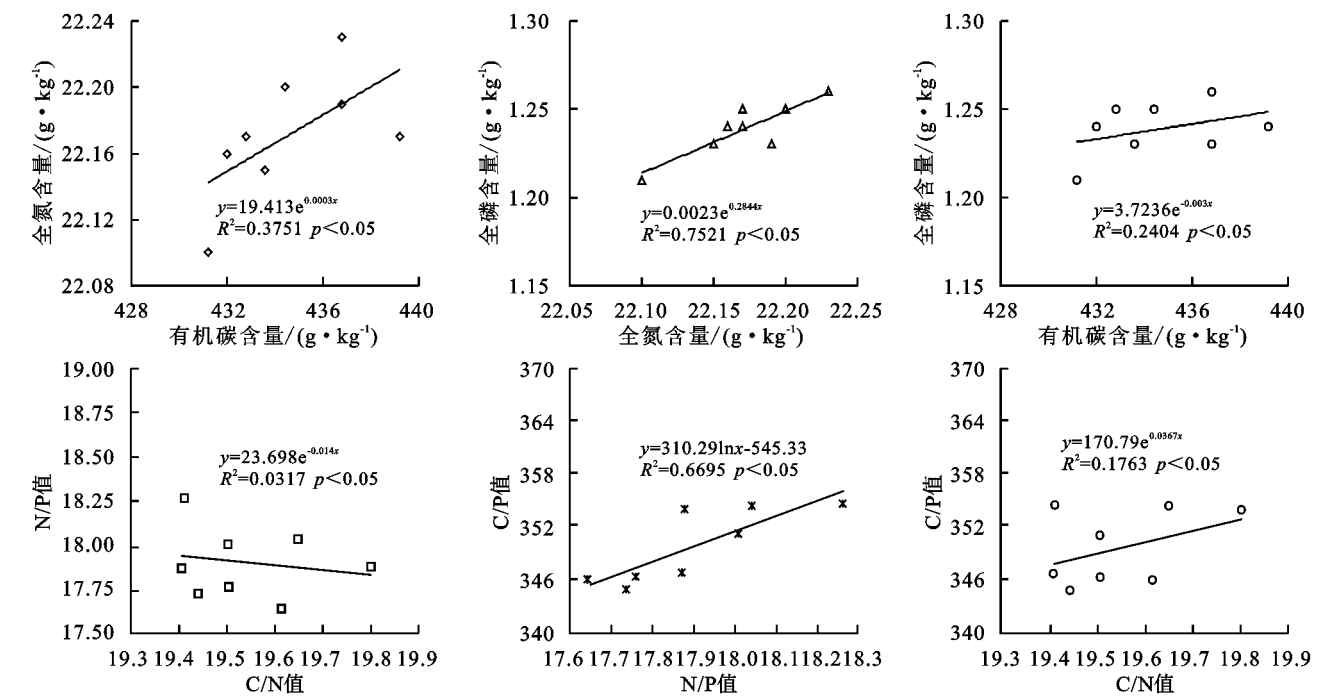


图 7 马河山黄芪根系 C,N,P 含量之间及 C/N,N/P 和 C/P 的相互关系

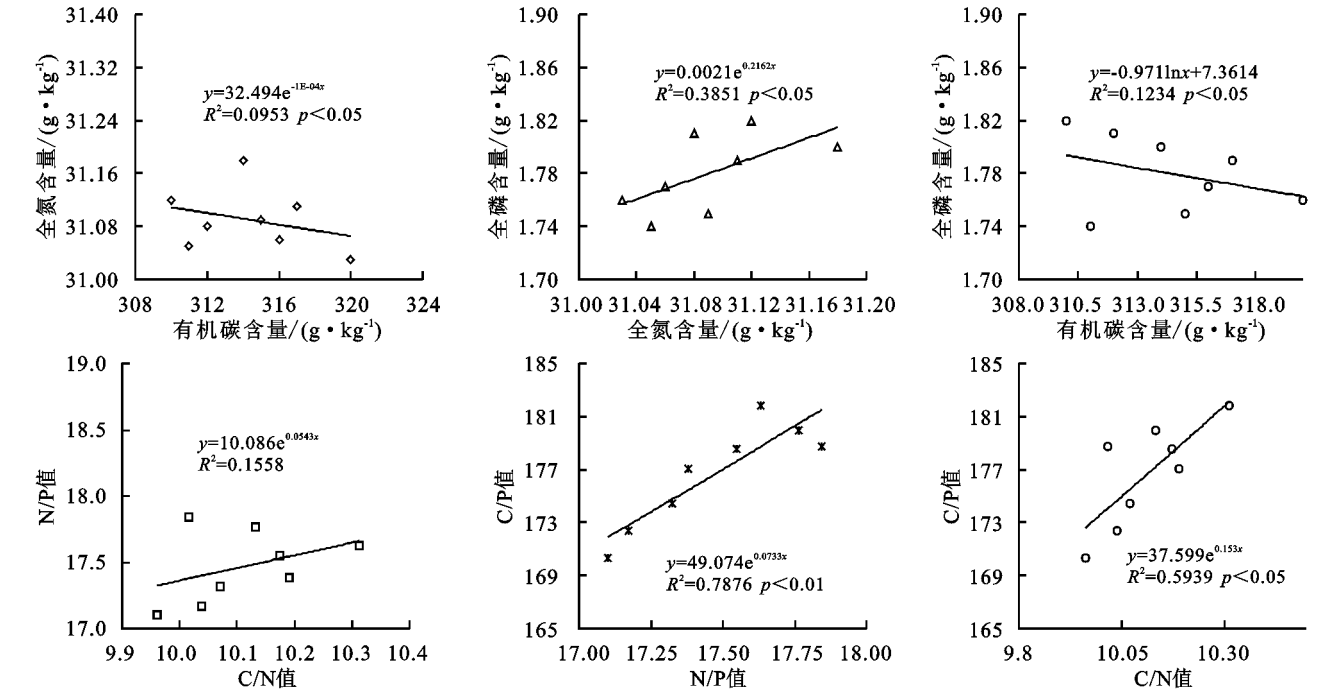


图 8 马河山黄芪叶片 C,N,P 含量之间及 C/N,N/P 和 C/P 的相互关系

2.5 土壤碳氮磷含量及化学计量比间相关关系

马河山黄芪群落土壤有机碳与全氮、全氮和全磷、根系有机碳与全磷间均存在显著正相关关系($p<0.05$)。土壤碳氮磷含量间的相关性与枯落物碳氮磷含量间的相关性变化趋势基本一致,说明枯落物从植株体脱落后归还到土壤,其养分归还对土壤养分特征的变化影响较大。马河山黄芪群落土壤 C/N 与 N/P 间存在显著线性负相关关系($p<0.05$),土壤 N/P 和 C/P

间正相关关系、C/N 与 C/P 间负相关关系均未达到显著性水平(图 10)。

2.6 枯落物、植株与土壤碳氮磷含量及化学计量特征的相关性

马河山黄芪枯落物、植株与土壤碳氮磷含量及化学计量比的相关关系见表 1。枯落物有机碳含量与枯落物全氮含量显著正相关($p<0.05$),枯落物有机碳含量与枯落物全磷含量间存在极显著正相关关系

($p<0.01$), 枯落物全磷含量与枯落物 C/N 间存在显著负相关关系($p<0.05$), 枯落物 N/P 与枯落物 C/P 比间存在显著正相关关系($p<0.05$); 植株有机碳含量与 N/P 间存在显著正相关关系($p<0.05$), 植株全

氮含量与土壤 C/P 间存在极显著正相关关系($p<0.01$); 土壤有机碳含量与土壤全氮、土壤 C/P 间存在极显著负相关关系($p<0.01$), 土壤 C/N 与土壤 N/P 间存在极显著负相关关系($p<0.01$)。

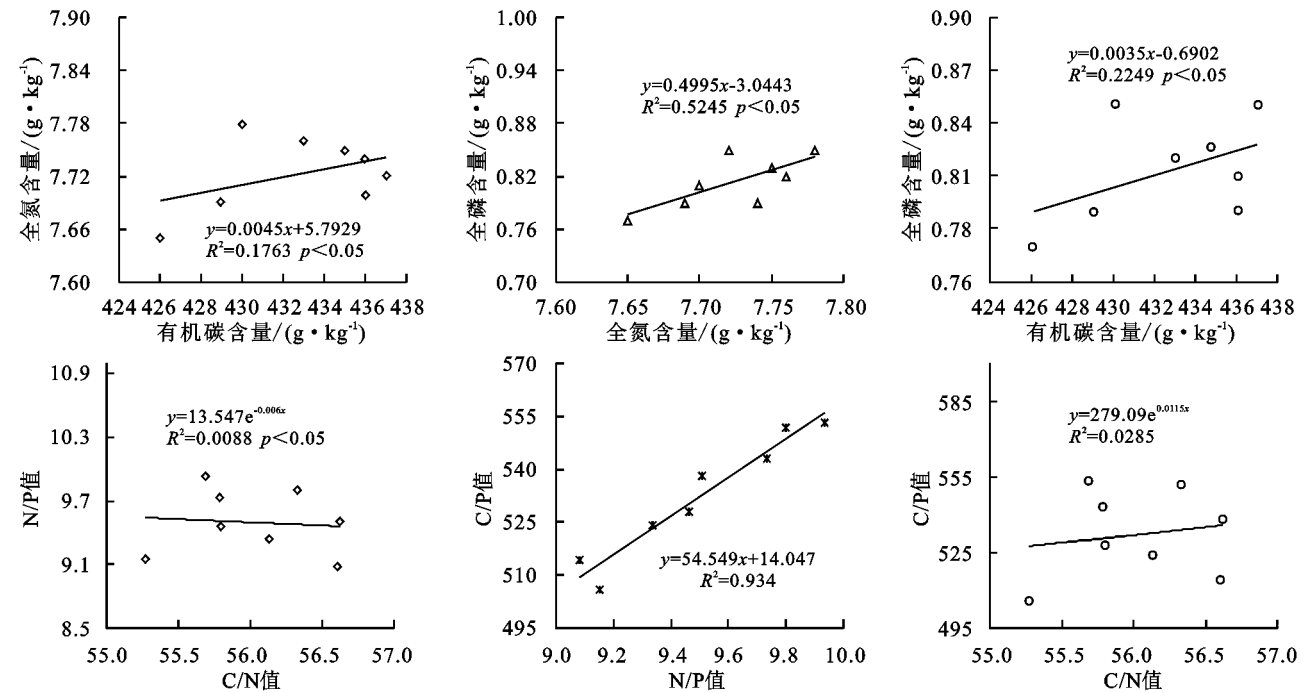


图 9 马河山黄芪茎 C,N,P 含量之间及 C/N,N/P 和 C/P 的相互关系

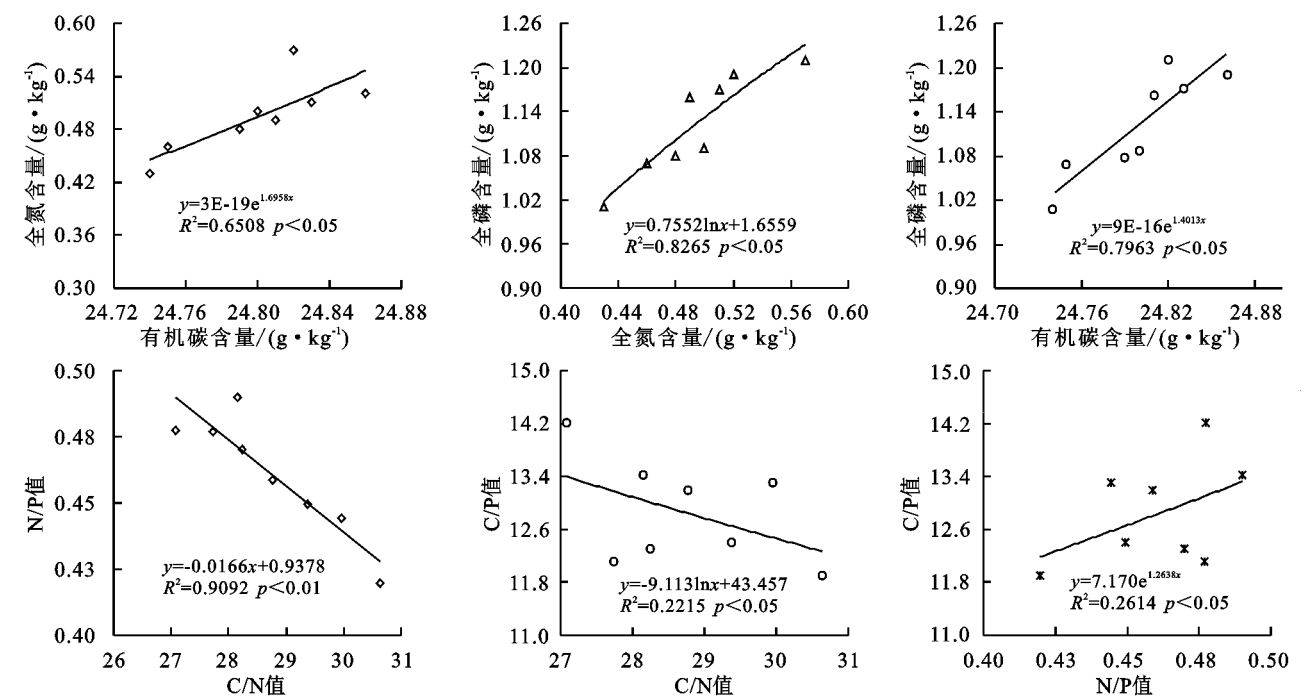


图 10 马河山黄芪群落土壤 C,N,P 含量之间及 C/N,N/P 和 C/P 的相互关系

3 讨论

3.1 凋落物、植株不同器官和土壤 C,N,P 含量变化特征

C,N,P 是构成植物体干物质、生物体蛋白质和遗传物质的重要元素^[19], 植物通过根系吸收土壤中的 C,N,

P,并在光合作用下固定大气中的 CO_2 ,再由根系分泌和凋落物分解等形式将 C,N,P 元素逐步归还到土壤中。在海螺沟冰川退缩迹地植被原生演替过程的初始阶段,马河山黄芪作为先锋植物,在 3~5 a 内迅速成为建群种。本研究中马河山黄芪叶片有机碳含量均值为 315.42 g/kg ,低于全球植物叶片的平均值^[2],这说明海螺沟冰

川退缩迹地植被演替初期马河山黄芪群落的叶片合成有机物的含量和能力较低。本研究中马河山黄芪叶片 N 含量平均值 31.09 g/kg, 高于我国^[20]和全球^[2]植物叶片 N 含量, 这可能是由于马河山黄芪属于豆科固氮植物, 由于马河山黄芪为固氮植物, 其固氮能力较强, 根系氮含量较高, 且根系运移到叶片的全氮含量在不同器官中含量最高。马河山黄芪叶片 P 含量均值为 1.78 g/kg, 与全球尺度植物叶片 P 含量的研究较为接近^[21]。从研究结果可看出, 马河山黄芪的叶片全氮和全磷含量均

高于其他器官。这可能是由于在马河山黄芪在生长过程中, 叶片是养分循环中对外界环境条件及气候响应最为敏感的因子之一, 叶片在其凋落之前, 会将养分提前转移至新鲜组织避免不必要的损失^[22], 而植物枯落物凋落后对土壤养分起到有效的补给, 并提高了土壤养分的再利用率^[23]。研究还发现马河山黄芪枯落物 and 不同器官 P 含量在数值上相较 C, N 含量处于较低水平, 这可能是由于磷素在生态系统内的主要来源与循环特性引起的^[24]。

表 1 马河山黄芪枯落物、植株与土壤碳氮磷含量及化学计量比的相关关系

| 指标 | | OC | | | TN | | | TP | | | C/N | | | N/P | | | C/P | | |
|-----|---|-----------|---------|------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|------------|---------|--------|--------|-------|-------|---|
| | | L | P | S | L | P | S | L | P | S | L | P | S | L | P | S | L | P | S |
| OC | L | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | P | 0.398 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | S | -0.341 | -0.413 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| TN | L | 0.852 * | 0.363 | -0.075 | 1 | | | | | | | | | | | | | | |
| | P | 0.203 | 0.073 | -0.920 * * | -0.157 | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| | S | -0.489 | 0.189 | -0.015 | -0.578 | 0.045 | 1 | | | | | | | | | | | | |
| TP | L | -0.726 | 0.178 | 0.497 | -0.589 | -0.454 | 0.358 | 1 | | | | | | | | | | | |
| | P | 0.386 | 0.181 | 0.095 | 0.513 | -0.271 | -0.680 | -0.125 | 1 | | | | | | | | | | |
| | S | 0.504 | 0.510 | -0.216 | 0.493 | -0.006 | 0.161 | -0.384 | 0.425 | 1 | | | | | | | | | |
| C/N | L | 0.977 * * | 0.378 | -0.428 | 0.720 | 0.340 | -0.420 | -0.816 * | 0.276 | 0.483 | 1 | | | | | | | | |
| | P | 0.267 | 0.729 | -0.104 | 0.280 | -0.128 | 0.150 | 0.234 | 0.536 | 0.781 | 0.236 | 1 | | | | | | | |
| | S | 0.170 | 0.015 | 0.625 | 0.192 | -0.640 | -0.434 | 0.604 | 0.412 | -0.280 | 0.144 | 0.209 | 1 | | | | | | |
| N/P | L | -0.390 | 0.555 | -0.400 | -0.475 | 0.267 | 0.412 | 0.491 | 0.074 | 0.092 | -0.320 | 0.476 | -0.152 | 1 | | | | | |
| | P | 0.453 | -0.409 | -0.389 | 0.204 | 0.593 | -0.363 | -0.685 | 0.076 | 0.156 | 0.520 | -0.179 | -0.257 | -0.455 | 1 | | | | |
| | S | -0.017 | -0.132 | -0.641 | 0.013 | 0.658 | 0.083 | -0.817 * | -0.113 | 0.328 | -0.022 | -0.233 | -0.925 * * | -0.007 | 0.471 | 1 | | | |
| C/P | L | 0.165 | 0.782 * | -0.651 | -0.074 | 0.468 | 0.182 | 0.345 | 0.176 | 0.265 | 0.252 | 0.628 | -0.067 | 0.836 * | -0.160 | -0.026 | 1 | | |
| | P | 0.018 | -0.205 | -0.356 | 0.059 | 0.412 | -0.220 | -0.553 | 0.525 | 0.556 | 0.005 | 0.228 | -0.401 | 0.058 | 0.626 | 0.630 | 0.065 | 1 | |
| | S | 0.112 | 0.126 | -0.898 * * | -0.205 | 0.939 * * | 0.134 | -0.370 | -0.462 | -0.193 | 0.239 | -0.288 | -0.687 | 0.297 | 0.361 | 0.636 | 0.436 | 0.151 | 1 |

注: L 代表枯落物, P 代表植株, S 代表土壤, OC 代表有机碳, TN 代表全氮, TP 代表全磷, * 代表 $p<0.05$, 相关性达显著水平, ** 代表 $p<0.01$, 相关性达极显著水平。

3.2 凋落物、植株不同器官和土壤化学计量特征

相比有机碳、全氮、全磷含量对植株生长状况及土壤质量的直接反映, C/N 可表征氮素养分的利用效率与碳同化能力, C/N 高说明植物固碳效率较高, N 素利用效率也提高^[16], C/N 在一定程度上指示着植株对有机碳的分解速率。C/N 和 C/P 代表植物不同器官吸收养分且同化 C 的能力^[17-18]。研究结果表明, 马河山黄芪茎部吸收养分且同化 C 的能力高于根系和叶片。N/P 则作为植株养分限制类型的预测指标。马河山黄芪 N/P 变化为: 根系>叶片>枯落物>茎, 这与不同器官含氮量及氮素利用率和转换率相关性较高。N, P 作为陆地生态系统中植物生长的主要限制元素, 而且 N/P 临界值可以作为一种指标来判断环境对植物生长的养分供应状况^[25]。当植被叶片 $N/P<14$ 时, 主要是受到 N 的限制, 当 $N/P>16$ 时, 主要是受到了 P 的限制, 当 $14<N/P<16$ 时,

植物生长受到 N 和 P 的共同限制^[26]。本研究中 N/P 均值为 17.52, 说明海螺沟冰川退缩迹地演替初级阶段马河山黄芪的生长主要是受 P 元素限制。

3.3 枯落物、植株不同器官和土壤化学计量比与碳氮磷含量的相关性

生态化学计量比可反映植株对土壤养分的可获得性及 C, N, P 元素的循环、平衡机制与相互制约关系。生态化学计量比是评价土壤养分及其质量的重要指标^[27]。植物地上部分元素含量通常与土壤有着密切的关系。本研究中马河山黄芪枯落物有机碳含量与枯落物全氮、全磷含量存在显著正相关关系, 枯落物全磷含量与枯落物 C/N 间存在显著负相关关系, 枯落物 N/P 与枯落物 C/P 比间存在显著正相关关系。说明枯落物从植株体脱落后归还土壤, 对土壤养分起到了有效的补给作用。马河山黄芪植株有机碳含量与 N/P 间存在显著正相关关系, 植株全氮含

量与土壤 C/P 间存在极显著正相关关系,说明作为植物生长的重要养分因子,N,P 元素之间具有协同作用。马河山黄芪土壤有机碳含量与土壤全氮含量、土壤有机碳含量与土壤 C/P 间、土壤 C/N 与土壤 N/P 间存在极显著负相关关系。土壤有机碳、全氮、全磷的含量只代表了土壤中 C,N,P 营养元素的总量,其中只有部分速效养分能被植物直接吸收利用。因此,马河山黄芪枯落物、植株不同器官和土壤化学计量比与碳氮磷含量的变化特征及相关性并不一致。这可能因为植物对土壤中矿质元素的吸收以及在体内的运输是一个极其复杂的过程,会受到土壤水分、pH 值、营养元素以及微生物活性等多种因素的影响^[28]。此外,由于地形、坡度等均会影响土壤养分的堆积迁移及微生境的光照与水分状况,从而影响到土壤的微气候条件^[29]。不同的水热条件会导致植物生长状况和养分利用状况不同,并且在一定程度上影响植物体化学元素的含量^[26]。

4 结论

(1) 冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪枯落物和根茎叶不同器官有机碳含量变化为:根系>茎>枯落物>叶片。其中枯落物、根系和茎有机碳含量均与叶片有机碳含量间存在显著差异($p<0.05$)。全氮含量变化为:叶片>根系>枯落物>茎,叶片与茎,叶片与枯落物,叶片与根系间均存在显著差异($p<0.05$)。全磷含量变化为:叶片>枯落物>根系>茎,全磷变化规律与全氮规律基本一致。

(2) 冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪枯落物及植株不同器官 C/N 变化为:茎>枯落物>根系>叶片,C/P 变化为:茎>根系>枯落物>叶片,N/P 变化为:根系>叶片>枯落物>茎,这与不同器官含氮量相关性较高,说明海螺沟冰川退缩迹地演替初级阶段马河山黄芪的生长主要是受 P 元素限制。

(3) 冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪群落土壤全氮含量变化为 0.43~0.52 g/kg,全磷含量变化为 1.01~1.21 g/kg,有机碳含量变化为 24.74~24.83 g/kg。土壤 C/N 比变化为 27.73~30.63,土壤 N/P 比变化为 0.42~0.49,土壤 C/P 比变化为 11.90~13.42。

(4) 马河山黄芪枯落物有机碳含量与枯落物全氮含量显著正相关($p<0.05$),枯落物有机碳含量与枯落物全磷含量极显著正相关($p<0.01$),枯落物全磷含量与枯落物 C/N 间存在显著负相关关系($p<0.05$),枯落物 N/P 与枯落物 C/P 比间存在显著正相关关系($p<0.05$);植株有机碳含量与 N/P 间存在显著正相关关系($p<0.05$),植株全氮含量与土壤 C/P 间存在极显著正相关关系($p<0.01$);土壤有机碳含量与土壤全氮、土壤 C/P 间存在极显著负相关关系

($p<0.01$),土壤 C/N 与土壤 N/P 间存在极显著负相关关系($p<0.01$)。以其低的碳素消耗及较强的固氮作用,使得马河山黄芪成为冰川退缩迹地植被原生演替初期的关键种,且马河山黄芪植株与枯落物及土壤三者间的营养交互作用显著,能更好地适应微生境,推动冰川退缩区植被原生演替的进程。

参考文献:

- [1] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报,2010,34(1):2-6.
- [2] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000,408(6812):578-580.
- [3] Li H, C. Crabbe M J, Xu F, et al. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C : N : P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China[J]. Plos one, 2017, 12(9): e0185163.
- [4] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. Plant Biology, 2014, 16(5): 897-907.
- [5] 银晓瑞,梁存柱,王立新,等.内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学[J].植物生态学报,2010,34(1):39-47.
- [6] 宁志英,李玉霖,杨红玲,等.沙化草地土壤碳氮磷化学计量特征及其对植被生产力与多样性的影响[J].生态学报,2019,39(10):3537-3546.
- [7] 罗琰,苏德荣,纪宝明,等.辉河湿地不同草甸植被群落特征及其与土壤因子的关系[J].草业学报,2018,27(3):33-43.
- [8] 陈富斌,罗辑.贡嘎山高山生态环境研究[M].北京:气象出版社,1998.
- [9] 崔之久.贡嘎山现代冰川的初步观察[J].地理学报,1958,24(3):318-338.
- [10] 李宗省,何元庆,贾文雄,等.全球变暖背景下海螺沟冰川近百年的变化[J].冰川冻土,2009,31(1):75-81.
- [11] 高生淮,彭继伟.贡嘎山山地气候研究贡嘎山高山生态环境研究[M].成都:成都科技大学出版社,1993.
- [12] 郑远长.贡嘎山地区主要植物群落分布与气候的关系[J].山地研究,1994,12(4):201-206.
- [13] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3 版.北京:中国农业出版社,2000.
- [14] 陈莉莉.黄土丘陵区油松和刺槐人工林地下生产力及生态化学计量特征研究[D].陕西杨凌:中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心,2017.
- [15] 刘愿,陈云明,梁思琦,等.陕北黄土丘陵区刺槐人工林土壤生态化学计量特征[J].水土保持研究,2019,26(4):43-49.
- [16] 赵亚芳,徐福利,王渭玲,等.华北落叶松针叶碳、氮、磷含量及化学计量比的季节变化[J].植物营养与肥料学报,2015,21(5):1328-1335.
- [17] 柯立,杨佳,余鑫,等.北亚热带常绿阔叶林三优势树种叶水平碳氮磷化学计量及季节变化特征[J].土壤通

报,2014,45(5):1170-1174.

[18] Elser J, Acharya K, Kyle M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. *Ecol Lett*, 2003,6(10):936-943.

[19] 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.

[20] 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.

[21] 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.

[22] 马任甜,安韶山,黄懿梅.黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2017,28(9):2787-2793.

[23] 郝玉琢,周磊,吴慧,等.4 种类型水曲柳人工林叶片—凋落物—土壤生态化学计量特征比较[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2019,43(4):101-108.

[24] Crews T E, Kitayama K, Fownes J H, et al. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long Chrono sequence in Hawaii[J]. *Ecology*, 1995,76(5):1407-1424.

[25] 汪宗飞,郑粉莉.黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018,38(19):6870-6880.

[26] 张萍,章广琦,赵一娉,等.黄土丘陵区不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018,38(14):5087-5098.

[27] 乔雨宁,董从国,黄敏,等.黄土高原不同植被带刺槐生态化学计量特征[J]. *水土保持研究*, 2020,27(4):31-38.

[28] 丁小慧,罗淑政,刘金巍,等.呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化[J]. *生态学报*, 2012,32(11):3467-3476.

[29] 王宝荣,杨佳佳,安韶山,等.黄土丘陵区植被与地形特征对土壤和土壤微生物生物量生态化学计量特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2018,29(1):250-262.

~~~~~

(上接第 74 页)

[42] Wang M, Ji L, Li Q, et al. Effects of soil temperature and moisture on soil respiration in different forest types in Changbai Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003,14(8):1234-1238.

[43] Zhang Y, Guo S, Liu Q, et al. Influence of soil moisture on litter respiration in the semiarid loess plateau[J]. *Plos One*, 2014,9. DOI: 10.1371/journal.pone.0114558.

[44] Wood T E, Detto M, Silver W L. Sensitivity of soil respiration to variability in soil moisture and temperature in a humid tropical forest[J]. *Plos One*, 2013,8. DOI:10.1371/journal.pone.0080965.

[45] Jiang Y, Wang B, Wang Y R, et al. Soil respiration in subtropical forests and model simulation of its relationships with soil temperature and moisture content[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010,21(7):1641-1648.

[46] 高会议,郭胜利,刘文兆.黄土旱塬裸地土壤呼吸特征及其影响因子[J]. *生态学报*, 2011,31(18):5217-5224.

[47] 官情,王俊,宋淑亚,等.黄土旱塬区不同覆盖措施对冬小麦农田土壤呼吸的影响[J]. *应用生态学报*, 2011,22(6):1471-1476.

[48] 上官宇先,师日鹏,韩坤,等.垄沟覆膜栽培冬小麦田的土壤呼吸[J]. *生态学报*, 2012,32(18):5729-5737.

~~~~~

(上接第 80 页)

[27] Xu C Y, Singh V P. Evaluation of three complementary relationship evapotranspiration models by water balance approach to estimate actual regional evapotranspiration in different climatic regions [J]. *Journal of Hydrology*, 2005,308(1):105-121.

[28] 张明明.2000—2015 年中国干旱半干旱区蒸发散时空变化及其影响因素分析[D].西安:长安大学,2019.

[29] 叶红.近 17 年长江黄河源区 ET 时空特征及其与气候因子响应关系研究[D].成都:成都理工大学,2019.

[30] 张永强,孔冬冬,张选泽,等.2003—2017 年植被变化对全球陆面蒸散发的影响[J]. *地理学报*, 2021,76(3):584-594.

[31] 童山琳,崔晨风,伍妮,等.下垫面特征变化对于旱区蒸散发的影响[J]. *节水灌溉*, 2020(7):59-62.

[32] Zou M Z, Niu J, Kang S Z, et al. The contribution of human agricultural activities to increasing evapotranspiration is significantly greater than climate change effect over Heihe agricultural region [J]. *Scientific Reports*, 2017,7(1):8805-8819.