

DOI: 10.5846/stxb202105171292

张子琦, 焦菊英, 陈同德, 林红, 陈玉兰, 徐倩, 程玉卓, 赵文婷. 拉萨河流域洪积扇不同植被类型土壤化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(16): 6801-6815.

Zhang Z Q, Jiao J Y, Chen T D, Lin H, Chen Y L, Xu Q, Cheng Y Z, Zhao W T. Soil stoichiometry characteristics of different vegetation types in alluvial fans of the Lhasa River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(16): 6801-6815.

拉萨河流域洪积扇不同植被类型土壤化学计量特征

张子琦¹, 焦菊英^{1,2,*}, 陈同德¹, 林红¹, 陈玉兰², 徐倩¹, 程玉卓¹, 赵文婷¹

1 西北农林科技大学 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

2 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要:洪积扇是拉萨河流域珍贵的土地资源,而明悉其土壤养分状况是对其进行科学合理开发利用的基础。为此,在拉萨河流域选取了 10 个洪积扇,于 2020 年 7—8 月调查了其上的植物群落组成并采集对应土壤,测定了土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、碱解氮(AN)、速效磷(AP)和速效钾(AK)的含量并计算其化学计量比。结果表明:10 个洪积扇的 60 个样方中共发现植物种 87 种,分属于 29 科 79 属,其中禾本科和菊科的物种居多;洪积扇 SOC、TN、TP、AN 和 AK 的平均含量分别为 34.38 g/kg、2.77 g/kg、0.39 g/kg、130.78 mg/kg 和 189.79 mg/kg,均表现为草地>灌丛>农田,其中 SOC、TN、AN 和 AP 含量在草地和农田下差异显著($P<0.05$);土壤 TK 的平均含量为 19.68 g/kg,表现为农田>草地>灌丛;土壤 AP 的平均含量为 3.36 mg/kg,表现为农田>灌丛>草地;土壤 C:N 的均值为 12.75,表现为农田>灌丛>草地;土壤 C:P、N:P 和 N:K 的均值分别为 102.50、8.10 和 0.16,均表现为草地>灌丛>农田,总体来说洪积扇土壤 P 元素较为稀缺;土壤 N:K 与 SOC、TN、TP、TK、AN、AP、AK 均极显著相关($P<0.01$),SOC 和 TN 与植物群落盖度极显著正相关($P<0.01$);典范对应分析(CCA)进一步表明土壤养分及其计量比对洪积扇植物群落组成影响显著($P=0.002$),且 TP、K:P 和 AP 是影响洪积扇植物群落组成的主要土壤生态化学计量因子。综上所述,拉萨河流域洪积扇植物种相对丰富,但分布不均匀,组成不稳定。SOC、TN、TK 含量相对较高但 C:N 值低,表现为有机质矿化速率高而土壤肥力低下;土壤 TP 和 AP 的含量均较低,洪积扇植物群落在生长发育过程中受到土壤 P 元素的限制。此外,研究还发现土壤 N:K 同 C:N:P 一样可作为评价土壤养分状况的生态化学计量指标。

关键词:拉萨河流域;洪积扇;植物群落;土壤化学计量

Soil stoichiometry characteristics of different vegetation types in alluvial fans of the Lhasa River Basin

ZHANG Ziqi¹, JIAO Juying^{1,2,*}, CHEN Tongde¹, LIN Hong¹, CHEN Yulan², XU Qian¹, CHENG Yuzhuo¹, ZHAO Wenting¹

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: The alluvial fan is a precious land resource in Lhasa River Basin, and knowing its soil nutrient status is the basis for its scientific development and utilization. In this study, ten alluvial fans in the Lhasa River Basin were selected as sample plots, where the plant community composition was investigated and soil was collected from July to August, 2020. The soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), total potassium (TK), available nitrogen (AN), available phosphorus (AP) and available potassium (AK) contents were determined by the soil samples and taken to calculate measurement ratio. The results showed that 87 plant species were found in this research, belonging to 79 genus

基金项目:第二次青藏高原综合考察研究(2019QZKK060300);中国科学院战略性先导科技专项(XDA20040202)

收稿日期:2021-05-17; **网络出版日期:**2022-04-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyjiao@ms.iswc.ac.cn

and 29 families, among which the Gramineae and Compositae plants were the majority. The average contents of SOC, TN, TP, AN and AK were 34.38 g/kg, 2.77 g/kg, 0.39 g/kg, 130.78 mg/kg and 189.79 mg/kg respectively, which all were showed grassland>shrubland>farmland, where SOC, TN, AN and AP were significantly different under grassland and farmland ($P<0.05$). The average content of TK was 19.68 g/kg, which was showed farmland>grassland>shrubland. The average content of AP was 3.36 mg/kg, which was showed farmland>shrubland>grassland. The average value of C:N was 12.75, which was showed farmland>shrubland>grassland. The mean values of C:P, N:P and N:K were 102.50, 8.10 and 0.16, respectively, which all were showed grassland>shrubland>farmland. Generally, P element was scarce in alluvial fan soil. There were significant correlations between soil N:K and SOC, TN, TP, TK, AN, AP, AK, and the community coverage was significantly correlated with SOC and TN ($P<0.01$), while the Shannon-Wiener diversity index, Margalef richness index, and Pielou evenness index showed no correlations on the SOC and TN. Additionally, Correspondence Analysis (CCA) showed that soil nutrients and their stoichiometric ratios had significant effects on species composition of plant communities in the alluvial fan ($P=0.002$), and TP, K:P, AP were the dominant factors of the composition of plant communities. In conclusion, the species of alluvial fan plants in Lhasa River Basin were relatively abundant, but the distribution was uneven and the composition was unstable. The contents of SOC, TN and TK were relatively high, but the C:N values were relatively low, indicating a high rate of soil organic matter mineralization and low soil fertility. Moreover, TP and AP contents were low, the plant community of alluvial fan was limited by soil P element in the process of growth and development. Furthermore, it was also found that soil N:K could be used as a soil ecological stoichiometric indicator to evaluate soil nutrient status as C:N:P.

Key Words: Lhasa River Basin; alluvial fan; plant community; soil stoichiometry

碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)是植物生长所需的最重要的生命元素。C是构成生物体的骨架元素^[1],土壤是陆地生态系统最大的C库,土壤中储存的C大约是植被的3倍,大气的2倍,因此土壤C储量较小幅度的变化就会引起大气CO₂的巨大波动^[2];N是调节陆地生态系统生产量、结构和功能的关键元素,也是限制群落生产力的常见元素^[1],土壤中植物可直接利用的N素形态主要为NO₃⁻和NH₄⁺,仅占土壤全N的1%左右;P是植物生长代谢过程中的必需元素^[3],土壤中全P的含量很低(约为0.02%—2%),我国土壤普查估算全国近七成的土壤缺P;K是与植物体新陈代谢有关的重要元素,通常是草地和寒带森林生态系统的限制性养分元素^[4]。土壤和植物是陆地生态系统的重要组成部分,二者相互作用,相互影响。土壤为植被提供了生长条件,土壤有机质和N、P、K等养分直接影响植被的生长发育,植被在其生长发育过程中又通过凋落物的归还以及根系的分泌等方式反过来影响土壤的理化性质。

近年来生态化学计量比越来越受到生态学家的关注,且被认为是生态过程中养分循环的重要指标,可以有效地反映出生态系统中的养分限制状况^[5-6]。生态化学计量学是在生态学背景下,结合生态学与化学计量学的基本原理,将各种构成有机体的基本元素联系起来,是研究生态系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学^[7],可以分析多重化学元素的质量平衡对生态交互作用的影响。土壤C:N:P直接反映了土壤肥力状况,其与植物变量的联系也常被用来测定植物所处生态系统的限制性养分元素^[6,8]。土壤C:N与土壤微生物的活动和繁殖有关,当C:N>25时,表现为N素不足,微生物与植物争夺土壤中的N素,从而导致土壤缺N;土壤C:N值过低则表明土壤有机质矿化速率较高,土壤肥力水平低。土壤C:P不仅与土壤有机质的分解相关,还可以作为判别土壤P有效性高低的一个指标,若土壤C:P低,则相应的土壤P的有效性高^[9]。N:P化学计量在陆地生态系统中的研究首先在植物组织中取得了重大发现,Koerselman和Meulman^[10]发现植物叶片N:P<14时表现为N限制,N:P>16时表现为P限制,N:P在14—16之间表现为N和P共同限制。而后发现土壤与植物组织中的N:P显著相关^[11],又因土壤N:P的测量相对方便,所以对于土壤N:P的研究蓬勃发展。例如,Bedford等^[12]将植物叶片的N:P养分限制阈值应用于北美温带沼泽土壤养分限制的研究;Yan和Lu^[13]对青藏高原高寒草地的研究显示,土壤N:P与植物地上生物量显著正相关,与物种多样性显著负相关;

Shen 等^[14]通过对杉木人工林的长期施 N 实验表明土壤 N:P 可作为判别土壤 N 和 P 限制的指标,可以反映土壤微生物群落组成和土壤微生物活性。植物 N:K 是生态系统组成和物种多样性变化的原因之一,Roem 和 Berendse^[15]通过植物 N:K 和 N 浓度与植被地上生物量的回归分析表明,当 N:K 值为 1—1.5 时植物有最大的生产量,而目前对土壤 N:K 化学计量的研究较少。

拉萨河流域属于藏南及喜马拉雅中段生态安全屏障区中的雅鲁藏布江中游宽谷土地沙化和水土流失控制及经济重点发展亚区,具有重要的生态功能和独特的生物区系^[16]。洪积扇是拉萨河流域珍贵的土地资源,随着人口数量日益增加,人地矛盾突出,许多村落依洪积扇而建,洪积扇已经成为人类进行农业生产与放牧的重要场地^[17],而对土壤养分状况的研究是对洪积扇进行科学合理开发利用的基础。此外,目前国内在青藏高原地区对土壤生态化学计量特征的研究多集中于高寒草地^[18]、高寒草甸^[19]以及高山林草交错带^[20],而对洪积扇土壤与植被的相互关系及生态化学计量特征的研究较少。为此,本研究选取拉萨河流域的 10 个洪积扇,研究其上土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、碱解氮(AN)、速效磷(AP)、速效钾(AK)的含量及其化学计量比随植被类型的变化特征,探究土壤生态化学计量比对植物群落物种组成的影响,分析拉萨河流域洪积扇植被在生长过程中受到的养分限制状况,为洪积扇植被的保护与可持续发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

拉萨河发源于念青唐古拉山脉中段北侧的罗布如拉,沿途流经墨竹工卡县,达孜区,最后经过拉萨市,在拉萨市曲水县汇入雅鲁藏布江,全长 568 km,流域面积 31760 km²,平均海拔 5200 m,属于典型的高原温带半干旱季风气候,是世界上海拔最高的河流之一,位于 29°20′—31°15′N、90°05′—93°20′E 之间,气候寒冷干燥,年平均气温-7.1—9.2℃,极端气温-14℃和 31℃。年平均降雨量 400—500 mm,大多数降雨集中在夏季(5—9 月),冬天干旱几乎无雪。土壤类型以草毡土、草甸土及黑毡土为主,还包括寒冻土、棕冷钙土、沼泽土等多种土壤类型,各类型土壤中均含有较多的石砾;植被类型主要有山地稀疏森林、山地灌丛草原、寒冷半湿润高山草甸、灌丛及流石滩稀疏植被等^[21]。

1.2 野外调查

野外调查前,在室内通过 Google Earth 对拉萨河流域内的洪积扇进行提取与选择,综合考虑空间分布和土地利用,结合实地情况,最终选取了拉萨河流域的 10 个典型洪积扇作为调查对象。其主要分布于堆龙德庆、当雄、林周、墨竹工卡 4 县区辖区内(图 1),各洪积扇基本状况见表 1。

表 1 洪积扇基本特征
Table 1 Basic characteristics of alluvial fans

洪积扇 Alluvial fans	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation/m	面积 Area/km ²	干扰因素 Interference factors
1	90°51′	29°42′	3857	2.58	耕种+放牧
2	91°10′	29°59′	3929	1.39	耕种+放牧
3	91°39′	30°04′	3934	4.41	耕种+放牧
4	91°50′	30°11′	4479	0.42	放牧
5	92°08′	30°03′	4300	0.20	耕种+放牧
6	92°20′	30°07′	4413	0.09	放牧
7	90°45′	30°01′	4070	1.62	耕种+放牧
8	90°36′	30°11′	4525	1.26	耕种+放牧
9	90°46′	30°20′	4435	49.75	放牧
10	90°07′	30°32′	4435	0.90	放牧

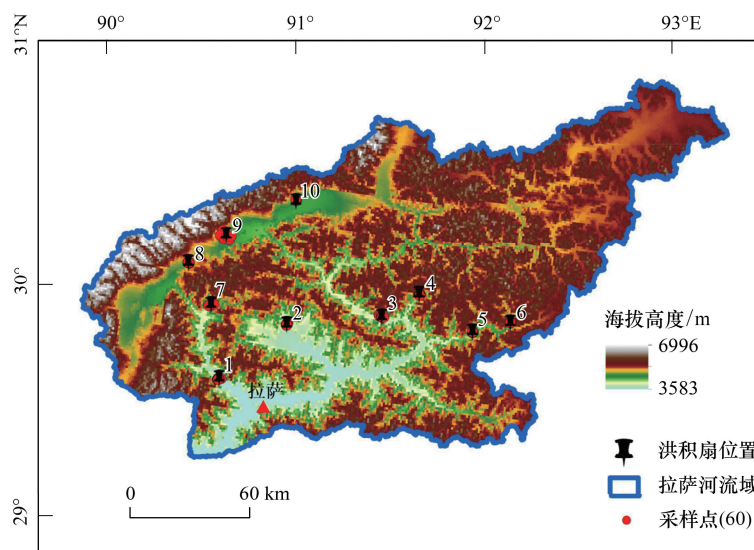


图1 研究样区分布图

Fig.1 Distribution map of study sample area

于2020年7—8月在上述区域进行了植被调查和土壤样本采集。调查过程中根据各个洪积扇的植被分布状况,共布设20个样地,每个样地按洪积扇的上中下布设3个样点作为重复,其中:自然草本样地9个,布设2 m×2 m的样方,调查其内草本的种名、高度、多度以及盖度;灌丛样地5个,布设5 m×5 m的样方,调查其内灌丛的种名、高度、多度、盖度、冠幅,灌丛下的草本调查同草本样地;农田样地6个,布设2 m×2 m的样方,调查其内农作物的种名、高度、盖度以及农田田坎上草本的种名;土壤取样时在各个样方内遵循S形取样法,选5点采取表层0—20 cm土壤,然后将采取的土样混合,依次过20 mm筛、10 mm筛除去石块和植物根系后装入布袋中带回实验室,在实验室风干之后将样品过1 mm筛用于土壤AN、AP和AK的测定;过0.149 mm筛用于土壤TN、TP、TK和SOC的测定。

1.3 土壤性质测定

SOC采用 $K_2Cr_2O_4$ 容量法测定;土壤TN是土样经硫酸-催化剂消解后用全自动定氮仪测定(型号:福斯Kjelttec8400);土壤TP是土样加入硝酸、高氯酸和氢氟酸蒸干,然后加水摇匀消解后用AA3全自动连续流动分析仪测定(Seal AA3,产地:德国);土壤TK是土样经硝酸、高氯酸和氢氟酸消解后用火焰光度计测定(上海分析仪器有限公司FP640);土壤AN用碱解扩散法测定(国标);土壤AP是土样经0.5 mol/L浸提后用UV-1780紫外分光光度计(岛津)测定;土壤AK用火焰光度计法测定(上海分析仪器有限公司FP6410)。

1.4 数据分析

重要值是以综合数值表示植物种在群落中的相对重要性。本研究中各物种的重要值($IV, \%$)通过如下公式计算^[22]:

$$IV = (\text{相对盖度} + \text{相对多度} + \text{相对高度}) / 3 \quad (1)$$

式中,相对盖度为样方中某物种的盖度与样方中全部物种盖度之和的比值;相对多度为样方中某物种的个体数与样方中全部物种的个体总数的比值;相对高度为样方中某物种的平均高度与样方中全部物种平均高度之和的比值。

植物多样性指数是研究植物群落构造和功能的重要参数之一,本研究选取物种数 S 、Shannon-Wiener多样性指数、Margalef丰富度指数和Pielou均匀度指数来研究洪积扇植物群落的多样性特征,其中Shannon-Wiener多样性指数综合表征群落物种组成的丰富度及均匀度,其值越大,群落内物种越丰富;物种数 S 和Margalef指数表征群落内物种数的多少,其值越大,表明群落内物种越多;Pielou指数表征群落内各物种分布

的相对多度,其值越大,表明群落内物种分布越均匀。其计算公式分别如下^[22]:

Margalef 丰富度指数:

$$Ma = \frac{S - 1}{\ln N} \quad (2)$$

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数:

$$E = \frac{H}{\ln S} \quad (4)$$

式中, S 为样方中物种的种数, N 为样方中全部物种的个体总数, P_i 为物种 i 的个体数占全部物种个体总数的比例。

SOC、TN、TP、TK 的含量及其化学计量比的空间变异性用变异系数(COV)表示,其计算公式如下^[23]:

$$COV = \frac{\text{标准差}}{\text{平均值}} \times 100\% \quad (5)$$

式中, $COV < 10\%$ 属于弱变异, $10\% < COV < 100\%$ 属于中等变异, $COV > 100\%$ 属于强变异。

本研究中的化学计量比值均为土壤全量养分的质量比。

采用 SPSS 26.0 软件进行 Pearson 相关性分析,探究土壤养分之间以及土壤养分和植物群落特征值之间的相关关系;采用 Duncan 显著性检验分析不同植被类型下土壤养分含量及其化学计量比之间的差异($P < 0.05$);通过双因素方差分析(Two-way ANOVA)研究洪积扇和植被类型及其交互作用对土壤养分及其化学计量比的影响;采用 CANOCO 5.0 软件进行典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA),以物种多度数据作为响应变量,土壤养分及化学计量比值作为解释变量,探究土壤生态化学计量对植物群落物种组成变化的解释程度。本文中的图件利用 Origin 2018 和 R 4.0.5 绘制。

2 结果与分析

2.1 植被类型及物种组成特征

本研究调查分析结果显示(表 2 和表 3),10 个洪积扇的 60 个样方共发现 87 种植物,分属于 29 科 79 属,其中以禾本科和菊科的物种居多,分别占总属数的 19.0% 和 13.9%,总种数的 17.2% 和 16.1%。本调查中,发现自然草本群落共 8 种,包含有水葱(*Scirpus validus*)群落、中华草沙蚕(*Tripogon chinensis*)群落、绢毛委陵菜(*Potentilla sericea*)群落、高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)群落、草血竭(*Polygonum paleaceum*)群落、牛筋草(*Eleusine indica*)群落、鼠麴草(*Gnaphalium affine*)群落和黄耆(*Astragalus membranaceus*)群落,草本种类相对丰富,总计 27 科 74 属 81 种。其中,水葱几乎在各个样地的重要值均较高,水葱喜湿,多生长于湖边或浅水塘中,说明拉萨河流域洪积扇的水分条件较好。灌丛样地共 5 个,灌丛种类少,仅发现 6 种灌木,分属于 3 科 5 属,包含小檗(*Berberis thunbergii*) + 扁刺峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis* f. *pteracantha*)群落、小檗 + 金露梅(*Potentilla fruticosa*)群落、小檗 + 高山柏(*Sabina squamata*) + 扁刺峨眉蔷薇群落、扁刺峨眉蔷薇群落和金露梅群落等,自然灌丛生长状况较差,覆盖度小于 50%,多分布于河流两侧、山脚,其下草本种类多且覆盖度高,但大多仅有单一的优势种存在。农田样地共 6 个,农作物主要为青稞(*Hordeum vulgare* var. *nudum*)和油菜(*Brassica napus*),分别属于禾本科大麦属和十字花科芸薹属,农作物种植密度大,除 9 号农田样地外,其余农田样地盖度在 80% 左右。本调查中各草本群落 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数的均值分别为 1.35、1.67 和 0.54;灌丛群落特征值均小于草本群落,分别为 0.50、0.57 和 0.51(表 3),表明洪积扇灌丛群落多样性和稳定性较草本群落较差。

2.2 不同植被类型土壤养分含量及其化学计量比

由图 2 和表 4 可得,研究样地 SOC、TN、TP 和 TK 的平均含量分别为 34.38 g/kg、2.77 g/kg、0.39 g/kg 和

表 2 主要物种信息

Table 2 Major species information					
物种名 Species name	科 Family	属 Genus	物种名 Species name	科 Family	属 Genus
水葱 <i>Scirpus validus</i>	莎草科	蘆草属	绢毛委陵菜 <i>Potentilla sericea</i>	蔷薇科	委陵菜属
糠稷 <i>Panicum bisulcatum</i>	禾本科	黍属	草血竭 <i>Polygonum paleaceum</i>	蓼科	蓼属
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	毛茛科	毛茛属	白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	禾本科	狼尾草属
火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	菊科	火绒草属	佛甲草 <i>Sedum lineare</i>	景天科	景天属
黄耆 <i>Astragalus membranaceus</i>	豆科	黄耆属	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	禾本科	针茅属
裂叶委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	蔷薇科	委陵菜属	马兰 <i>Kalimeris indica</i>	菊科	马兰属
橐吾 <i>Ligularia sibirica</i>	菊科	橐吾属	牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	禾本科	稗属
喜马拉雅米口袋 <i>Tibetia himalaica</i>	豆科	高山豆属	油菜 <i>Brassica napus</i>	十字花科	芸薹属
肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	玄参科	肉果草属	青稞 <i>Hordeum vulgare</i> var. <i>nudum</i>	禾本科	大麦属
龙胆 <i>Gentiana scabra</i>	龙胆科	龙胆属	水栒子 <i>Cotoneaster multiflorus</i>	蔷薇科	栒子属
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	菊科	鼠曲草属	高山柏 <i>Sabina squamata</i>	柏科	圆柏属
中华草沙蚕 <i>Tripogon chinensis</i>	禾本科	草沙蚕属	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	蔷薇科	委陵菜属
小蓝雪花 <i>Ceratostigma minus</i>	白花丹科	蓝雪花属	扁刺峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i> f. <i>pteracantha</i>	蔷薇科	蔷薇属
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	禾本科	画眉草属	小檗 <i>Berberis thunbergii</i>	小檗科	小檗属
朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	蔷薇科	委陵菜属			

表 3 各样地物种组成特征

Table 3 Species composition characters of various plots							
样地 Plots	主要物种 Main species	物种数 Species numbers	草本盖度 Grass coverage/%	灌丛盖度 Shrub coverage/%	<i>H</i>	<i>Ma</i>	<i>E</i>
草地 1 Grassland 1	<i>Sci+Pan+Pot+Leo</i>	26	73	—	1.90±0.12a	2.49±0.41a	0.70±0.04a
草地 2 Grassland 2	<i>Tri+Gna+Lan+Cer</i>	13	40	—	1.54±0.49ab	1.64±0.33bc	0.64±0.19a
草地 3 Grassland 3	<i>Poten+Sti+Erag+Sci</i>	19	75	—	1.86±0.19a	1.91±0.14b	0.70±0.07a
草地 4 Grassland 4	<i>Sci+Trig+Pote+Tha</i>	19	88	—	0.98±0.31cd	1.65±0.39bc	0.38±0.10b
草地 6 Grassland 6	<i>Pol+Ran+Pote+Sci</i>	19	98	—	1.75±0.31ab	1.85±0.52b	0.67±0.06a
草地 7 Grassland 7	<i>Tha+Ligu+Ast+Gen</i>	11	58	—	0.50±0.16e	0.98±0.06d	0.23±0.07b
草地 8 Grassland 8	<i>Gna+Sci+Ast+Sed</i>	15	53	—	1.36±0.05bc	1.51±0.19bcd	0.57±0.04a
草地 9 Grassland 9	<i>Gna+Sci+Ast+Kal</i>	14	45	—	0.83±0.13de	1.20±0.36cd	0.38±0.05b
草地 10 Grassland10	<i>Ast+Sed+Him+Pan</i>	20	70	—	1.40±0.15bc	1.77±0.15bc	0.57±0.10a
灌丛样地 3 Shrubland 3	<i>Ber+Rosa+Cot-Tha</i>	47	67	55	0.72±0.21a	0.88±0.35a	0.75±0.15a
灌丛样地 4 Shrubland 4	<i>Ber+Pott+Rosa+Sab</i>	29	65	55	0.78±0.38a	0.86±0.50a	0.66±0.16a
灌丛样地 5 Shrubland 5	<i>Rosa+Ber+Cha-Pen</i>	36	83	49	0.88±0.17a	0.97±0.36a	0.93±0.68a
灌丛样地 7 Shrubland 7	<i>Rosa+Ber-Tha+Gen</i>	21	11	33	0.14±0.24b	0.17±0.29b	0.20±0.34b
灌丛样地 9 Shrubland 9	<i>Pott-Gen+Sci+Tha</i>	18	47	42	0b	0b	0b
农田 1 Cropland 1	<i>Hor+Bra</i>	—	87	—	—	—	—
农田 2 Cropland 2	<i>Hor</i>	—	65	—	—	—	—
农田 3 Cropland 3	<i>Hor</i>	—	82	—	—	—	—
农田 5 Cropland 5	<i>Bra</i>	—	67	—	—	—	—
农田 7 Cropland 7	<i>Bra</i>	—	87	—	—	—	—
农田 8 Cropland 8	<i>Hor</i>	—	53	—	—	—	—

Sci:水葱 *Scirpus validus*; *Pot*:裂叶委陵菜 *Potentilla chinensis*; *Ligu*:橐吾 *Ligularia sibirica*; *Leo*:火绒草 *Leontopodium leontopodioides*; *Tri*:中华草沙蚕 *Tripogon chinensis*; *Gna*:鼠麴草 *Gnaphalium affine*; *Lan*:肉果草 *Lancea tibetica*; *Cer*:小蓝雪花 *Ceratostigma minus*; *Gen*:龙胆 *Gentiana scabra*; *Tha*:牛筋草 *Eleusine indica*; *Poten*:绢毛委陵菜 *Potentilla sericea*; *Sti*:大针茅 *Stipa grandis*; *Erag*:画眉草 *Eragrostis pilosa*; *Pote*:朝天委陵菜 *Potentilla supina*; *Pol*:草血竭 *Polygonum paleaceum*; *Ran*:高原毛茛 *Ranunculus tanguticus*; *Ast*:黄耆 *Astragalus membranaceus*; *Kal*:马兰 *Kalimeris indica*; *Sed*:佛甲草 *Sedum lineare*; *Pen*:白草 *Pennisetum centrasiaticum*; *Him*:喜马拉雅米口袋 *Tibetia himalaica*; *Pan*:糠稷 *Panicum bisulcatum*; *Ber*:小檗 *Berberis thunbergii*; *Rosa*:扁刺峨眉蔷薇 *Rosa omeiensis*; *Cot*:水栒子 *Cotoneaster multiflorus*; *Pott*:金露梅 *Potentilla fruticosa*; *Sab*:高山柏 *Sabina squamata*; *Hor*:青稞 *Hordeum vulgare*; *Bra*:油菜 *Brassica napus*; *H*:Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index; *Ma*:Margalef 丰富度指数 Margalef richness index; *E*:Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index;不同的字母代表该植被类型内各植物多样性指数在不同样方之间差异显著 ($P<0.05$)

19.68 g/kg。其中,SOC、TN 和 TP 含量在不同植被类型下均表现为草地>灌丛>农田,土壤 TK 表现为农田>草地>灌丛。土壤 TP 和 TK 在不同植被类型下的含量差异不显著($P>0.05$),SOC 和 TN 含量在草地和农田下差异显著($P<0.05$)。土壤 AN、AP 和 AK 的平均含量分别为 130.78 mg/kg、3.36 mg/kg 和 189.79 mg/kg。其中,土壤 AN 和 AK 的含量在草地和农田下差异显著($P<0.05$),土壤 AP 在不同植被类型下差异不显著($P>0.05$)。SOC、TN、AN 和 TP 含量的 COV 分别为 59%、58%、57%和 60%,属于中等程度的变异,土壤 AP 含量的 COV 分别为 171%,属于强变异,表明其空间变异性较大;土壤 TK 含量的 COV 为 17%,相对较小,而 AK 含量的 COV 为 114%,属于强变异,表明土壤 K 元素在研究样地总体分布均匀但其有效性差异大。

表 4 洪积扇土壤养分及其化学计量比特征

Table 4 Characteristics of soil nutrients and their stoichiometric ratio in alluvial fans

土壤养分及计量比 Soil nutrient and measurement ratio	变化范围 Variation range	均值 Mean values	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation/%
SOC/(g/kg)	10.28—109.75	34.38	20.14	59
TN/(g/kg)	0.78—8.97	2.77	1.60	58
TP/(g/kg)	0.04—1.27	0.39	0.23	60
TK/(g/kg)	7.71—25.57	19.68	3.38	17
AN/(mg/kg)	31.27—358.56	130.78	74.65	57
AP/(mg/kg)	0.12—15.31	3.36	3.48	171
AK/(mg/kg)	41.00—629.00	189.79	140.52	114
C:N	4.55—19.17	12.75	2.21	17
N:P	1.01—31.64	8.10	4.54	56
C:P	16.02—465.76	102.50	64.20	63
N:K	0.03—0.62	0.16	0.12	78

由表 4 和图 3 可得,研究样地土壤 C:N、C:P、N:P 和 N:K 值分别为 12.75、8.10、102.50 和 0.16,土壤 C:N 的均值表现为农田>灌丛>草地,土壤 C:P、N:P 和 N:K 值均表现为草地>灌丛>农田,其中只有土壤 N:P 在农田下的值与在草地和灌丛下的值差异显著($P<0.05$)。土壤 N:P、C:P 和 N:K 的 COV 分别为 56%、63%和 78%,均属于中等程度的变异;土壤 C:N 的 COV 为 17%,相对较小,表明 C:N 在研究样地变化不大。由图 4 可得,土壤 C:N (12.71) 受到良好的约束,在不同植被类型下变化不大,而土壤 C:P、N:P 和 N:K 相对来说不稳定,变化较大。

土壤养分及其计量比之间的 Pearson 相关分析显示(图 5),SOC 与 TN、TP、AN、AK、N:K 之间均存在极显著的正相关关系($P<0.01$),与 TK、K:P 之间均存在极显著的负相关关系($P<0.01$),与 AP、N:P 显著正相关($P<0.05$),与土壤 C:P 显著负相关($P<0.05$);土壤 TN 与 TP、AN、AP、AK、N:K 之间均存在极显著的正相关关系($P<0.01$),与 TK 之间存在极显著的负相关关系($P<0.01$),与 N:P 显著正相关($P<0.05$);土壤 TP 与 AN、N:K 之间均存在极显著的正相关关系($P<0.01$),与 TK、N:P、K:P、C:P 之间存在极显著的负相关关系($P<0.01$),与 AP、AK 显著正相关($P<0.05$);土壤 TK 与 AK 显著负相关($P<0.05$);土壤 AN 与 AK、N:K 之间均存在极显著的正相关关系($P<0.01$),与 AP、N:P、C:P 显著正相关($P<0.05$);土壤 AP 与 N:K 之间存在极显著的正相关关系($P<0.01$);土壤 AK 与 N:K 之间存在极显著的正相关关系($P<0.01$);土壤 N:P 与土壤 K:P、C:P 之间均存在极显著的正相关关系($P<0.01$),与 N:K 显著正相关($P<0.05$)。

2.3 植物群落特征与土壤养分及化学计量比之间的关系

植物群落特征指数与土壤生态化学计量比之间的 Pearson 相关分析显示,仅有物种盖度与 SOC 和 TN 极显著正相关($P<0.01$,表 5);而 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数和物种数均与各土壤养分及其计量比不显著相关($P>0.05$,表 5)。CCA 进一步显示,土壤养分及其化学计量比对洪积

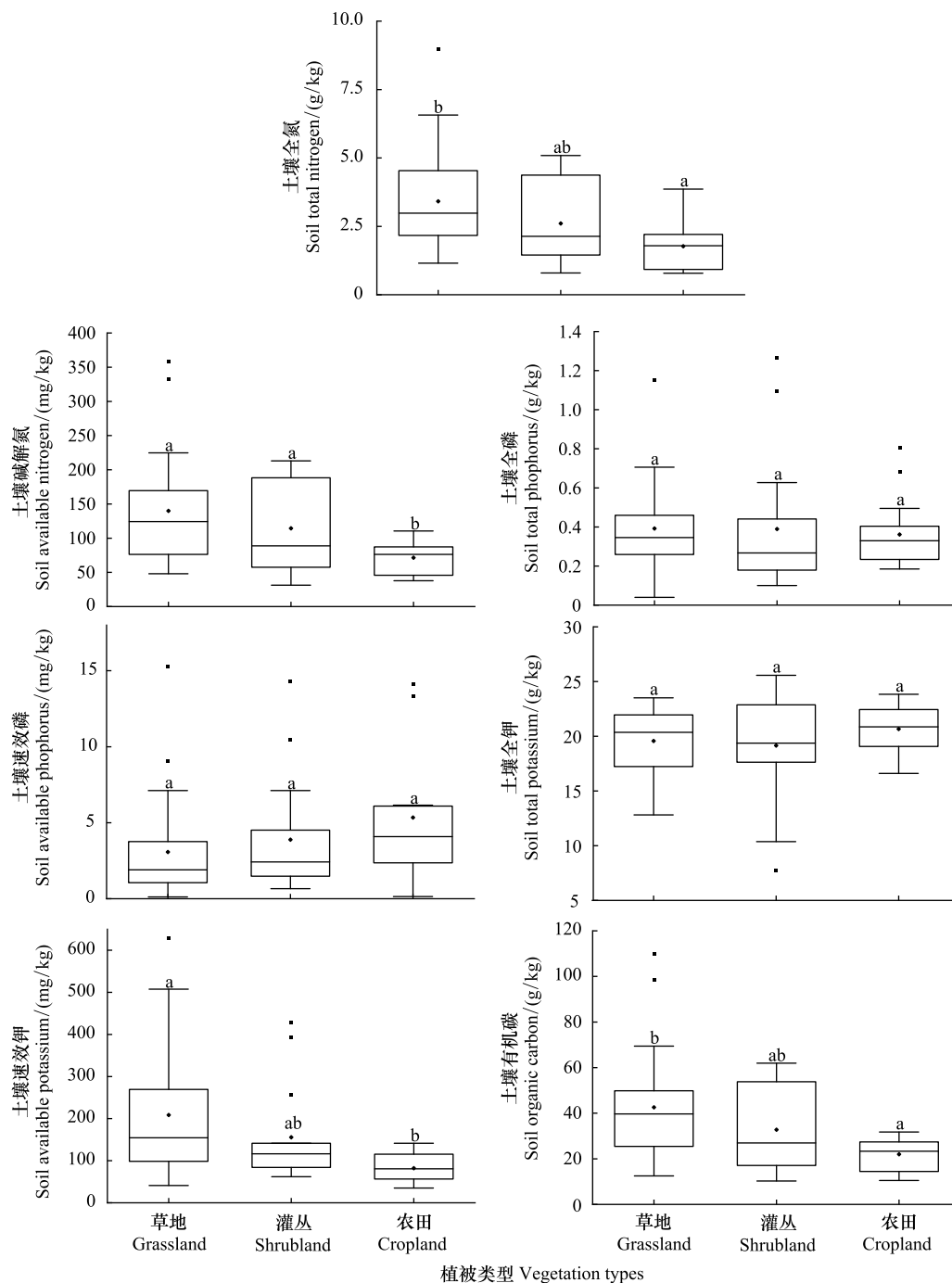


图2 不同植被类型下的土壤养分含量

Fig.2 Soil nutrient content under different vegetation types, different letters indicated significant differences in soil nutrients

不同的字母表示土壤养分含量在不同植被类型下存在显著差异 ($P < 0.05$)

扇植物群落物种组成影响显著 ($P = 0.002$, 图 6), 但仅解释了物种组成变化总变异的 26.9%, 其中, 仅有 TP、K:P 和 AP 通过蒙特卡洛检验 (检验次数为 499 次), 对植物群落物种组成变化影响显著 ($P < 0.05$), 分别解释了物种组成总变异的 6.2%、5.5% 和 4.1%, 表明土壤 TP、K:P 和 AP 是影响洪积扇植物群落物种组成变化的主要土壤生态化学计量因子。

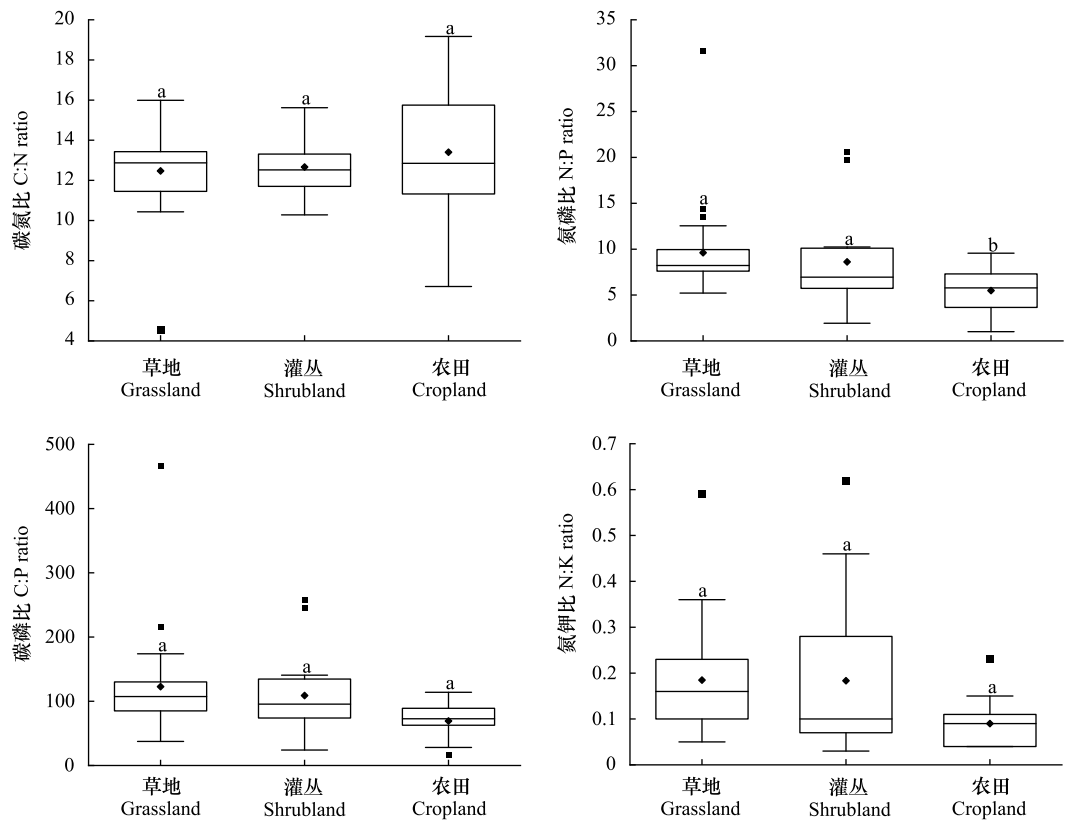


图3 不同植被类型下的土壤生态化学计量比

Fig.3 Soil ecological stoichiometry under different vegetation types, different letters indicated that there were significant differences in soil ecological stoichiometry

不同的字母表示土壤生态化学计量比在不同植被类型下存在显著差异 ($P<0.05$)

表5 群落特征指数与土壤生态化学计量比的相关关系

Table 5 Correlation between community characteristic index and soil stoichiometric ratio

群落特征值 Community characteristic index	SOC	TN	TP	TK	C : N	N : P	C : P	N : K
物种数 Species number	-0.011	-0.002	0.153	-0.061	-0.033	0.030	0.021	0.077
盖度 Coverage	0.412 **	0.424 **	0.288	-0.112	0.058	0.081	0.095	0.289
<i>H</i>	-0.207	-0.232	-0.088	0.163	0.168	-0.094	-0.055	-0.129
<i>Ma</i>	-0.112	-0.107	0.079	-0.005	-0.034	0.004	-0.006	0.001
<i>E</i>	-0.217	-0.224	-0.051	-0.069	0.010	-0.076	-0.062	-0.061

H:Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index;*Ma*:Margalef 丰富度指数 Margalef richness index;*E*:Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; ** 表示在 0.01 级别相关性显著

3 讨论

3.1 洪积扇土壤养分特征

本研究中,洪积扇 SOC 和 TN 平均含量均高于我国土壤 SOC(29.51 g/kg)和 TN(2.30 g/kg)平均含量,可能有以下 3 方面的原因。其一是洪积扇普遍存在放牧现象,牲畜排泄粪便到土壤中直接增加 SOC 和 TN 的含量,这也是造成 SOC 和 TN 空间变异性大的主要原因;其二是洪积扇植被覆盖度高,尤其是草地,平均盖度达 65%,枯落物层较厚,因而土壤中有机质的含量高;其三是由于近年来农业化肥的广泛使用和化石燃料燃烧的

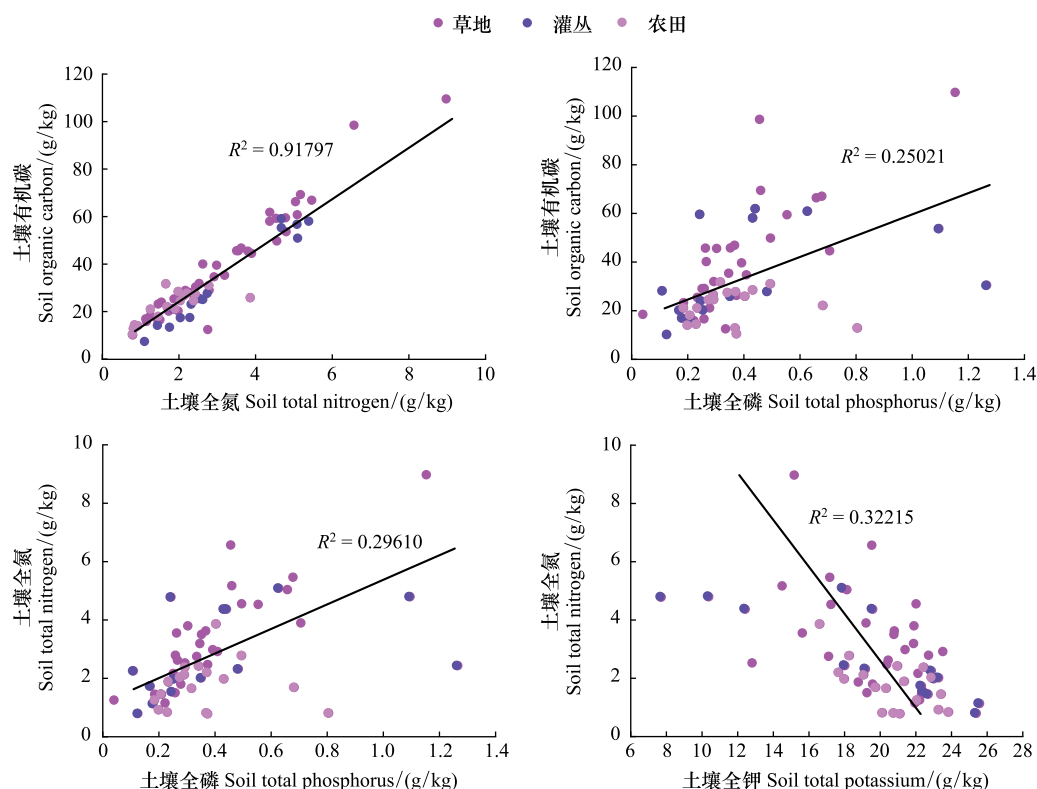


图4 土壤生态化学计量特征

Fig.4 Soil ecological stoichiometry characteristics

增加导致全球大气 N 沉降增加^[24],全球 N 沉降的增加会提升土壤中 C、N 元素的含量,此外,这种变化在不同的陆地生态系统(农田、草地和林地生态系统)和气候背景下均存在^[25],而青藏高原地区独特的地理位置以及较高的海拔,使得其对大气 N 沉降的响应更为敏感^[26]。本研究中 SOC 和 TN 在不同植被类型下的含量均表现为草地>灌丛>农田,且在草地和农田下差异显著($P<0.05$),一方面是因为草地和农田下枯落物量差异大,另一方面是由于洪积扇的地理位置、形成时间等引起的洪积扇之间的差异导致的(表6)。土壤 TP 主要来源于土壤母质及岩石的风化,因此其在土壤中的含量相对稳定。洪积扇土壤 TP 平均含量为 0.39 g/kg,略低于全国土壤 TP 含量 0.52—0.78 g/kg,显著低于世界土壤 TP 平均含量 2.8 g/kg,处于极度缺 P 状态。这主要与土壤母质的类型有关,西藏土壤成土母质组成复杂,但总体上含 P 量不高^[27]。本研究洪积扇土壤 TK 的平均含量为 19.68 g/kg,根据全国第二次土壤养分普查标准^[28],洪积扇土壤 K 元素的含量水平处于第三等级,属于相对富 K 的土壤。西藏土壤富 K 的原因主要有以下两方面^[29]:其一是因为土壤中 K 元素主要来源于土壤母质,而西藏地区土壤母质中 K 元素较丰富;其二是因为西藏地区土壤 K 元素风化淋溶程度普遍很低,因此土壤 TK 含量较高。土壤养分之间的相关分析表明,土壤 TK 与 SOC、TN、TP 之间均呈极显著的负相关($P<0.01$),这可能是因为土壤矿物质中 K 的含量高于有机质中 K 的含量。李建平等^[30]发现富有机质土壤有机质与矿物态 K 之间存在“稀释效应”,即土壤有机质的增加会导致土壤全 K 的相对减少,但这种稀释与 K 元素的风化淋溶不同,并没有实质性的损失。

土壤 AN、AP、AK 等速效养分是表征土壤直接的肥力供应能力的良好指标,研究样地土壤 AN、AP 和 AK 的平均含量分别为 130.78 mg/kg、3.36 mg/kg、189.79 mg/kg。根据全国第二次土壤普查养分分级标准^[28, 31](表7),研究样地土壤 AN 和 AK 含量均处于稍丰水平,AP 的含量处于缺水水平,这与土壤 TP 含量低有关,此外有研究显示青藏高原不同草地类型与土壤 P 循环相关的碱性磷酸酶活性低^[32],进而使得土壤 AP 含量极低。

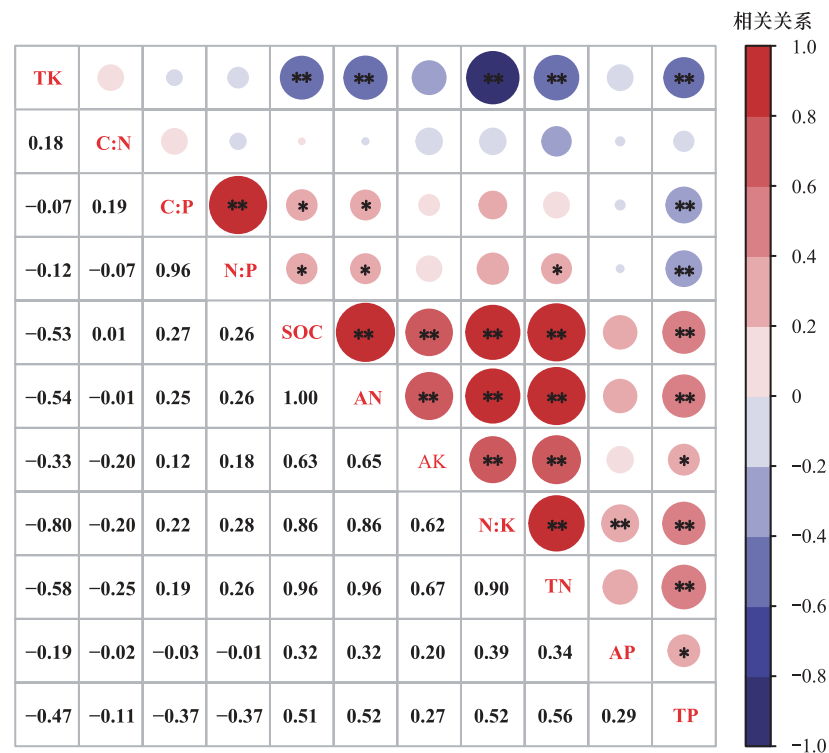


图 5 土壤养分与其化学计量比之间的相关关系

Fig.5 Correlations between soil nutrients and their stoichiometric ratios

** $P<0.01$; * $P<0.05$

表 6 洪积扇和植被类型及其交互作用对土壤化学计量特征的影响

Table 6 Effects of alluvial fans and vegetation types and their interactions on soil stoichiometry

因素 Factors	显著性 Significance		
	植被类型 Vegetation types	洪积扇 Alluvial fans	植被类型×洪积扇 Vegetation types×Alluvial fans
SOC	0.046 *	0.000 **	0.138
TN	0.026 *	0.000 **	0.310
TP	0.996	0.000 **	0.686
TK	0.325	0.003 **	0.551
AN	0.038 *	0.000 **	0.090
AP	0.095	0.071	0.504
AK	0.031 *	0.000 **	0.596
C:N	0.093	0.009 **	0.020
N:P	0.025 *	0.361	0.890
C:P	0.05	0.314	0.649
N:K	0.126	0.004 **	0.655

* 表示在 0.05 级别影响显著; ** 表示在 0.01 级别影响显著

3.2 洪积扇土壤生态化学计量特征

本研究中,土壤 C:N 值在草地、灌丛和农田的均值分别为 12.47、12.79 和 13.40,略高于我国土壤 C:N 的平均值 11.38^[33],均小于理论上较适宜的 C:N 值 25:1,表明洪积扇 SOC 的矿化速率较高。土壤 C:N 值在各植被类型下表现为农田>灌丛>草地,这与 Liu 和 Wang^[34]在黄土高原高寒地区的研究结果一致。土壤 C:N 值主要受所输入的植被枯落物的质与量的影响,向土壤中输入的枯落物越多,微生物分解有机质所需的基质

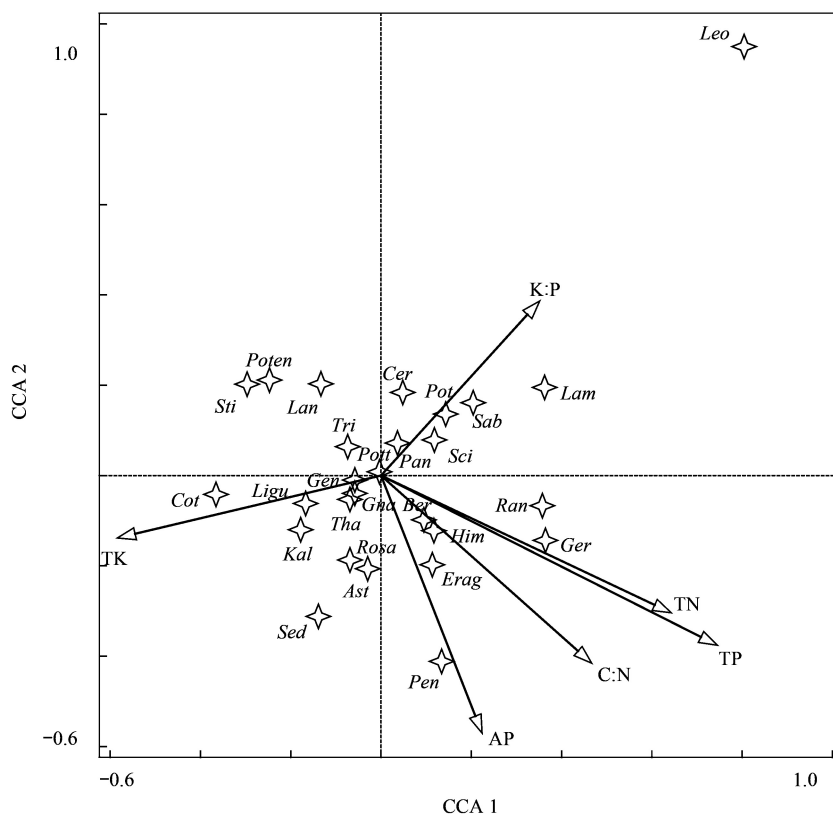


图6 群落主要物种与土壤养分及其计量比之间的典范对应分析

Fig.6 Canonical Correspondence Analysis between community major species and soil nutrient and their measurement ratios

红色箭头代表解释变量,红色星代表不同的物种;Sci:水葱 *Scirpus validus*;Pot:裂叶委陵菜 *Potentilla chinensis*;Ligu:橐吾 *Ligularia sibirica*;Leo:火绒草 *Leontopodium leontopodioides*;Tri:中华草沙蚕 *Tripogon chinensis*;Gna:鼠麴草 *Gnaphalium affine*;Lan:肉果草 *Lancea tibetica*;Cer:小蓝雪花 *Ceratostigma minus*;Gen:龙胆 *Gentiana scabra*;Tha:牛筋草 *Eleusine indica*;Poten:绢毛委陵菜 *Potentilla sericea*;Sti:大针茅 *Stipa grandis*;Era:画眉草 *Eragrostis pilosa*;Pote:朝天委陵菜 *Potentilla supina*;Pol:草血竭 *Polygonum paleaceum*;Ran:高原毛茛 *Ranunculus tanguticus*;Ast:黄耆 *Astragalus membranaceus*;Kal:马兰 *Kalimeris indica*;Sed:佛甲草 *Sedum lineare*;Pen:白草 *Pennisetum centasiaticum*;Him:喜马拉雅米口袋 *Tibetia himalaica*;Pan:糠稷 *Panicum bisulcatum*;Ber:小檗 *Berberis thunbergii*;Rosa:扁刺峨眉蔷薇 *Rosa omeiensis*;Cot:水栒子 *Cotoneaster multiflorus*;Pott:金露梅 *Potentilla fruticosa*;Sab:高山柏 *Sabina squamata*

就越充足,从而有机质的分解速率就越快^[35]。农田向土壤中输入的枯落物最少,其下微生物分解有机质所需的基质最少,因此有机质的分解速率就最低,从而其土壤 C:N 值最高。灌丛凋落物具有较多的生化难降解物质(尤其是脂肪族生物聚合物),与草地凋落物相比不适宜作为微生物基质,因此其分解速率比草地慢,C:N 值高于草地。SOC 和 TN 含量在草地和农田下差异显著($P<0.05$)(图2),研究区土壤 C:N(12.71)在不同植被类型下均表现出良好的约束(图4),这与 Cleveland 和 Liptzin^[36]、曾全超等^[37]的研究结果一致。而 SOC 与 TN 含量之间极显著正相关($P<0.01$),说明不同植被类型对 SOC 和 TN 的响应具有一致性。土壤 C:P 值在各植被类型下表现为草地>灌丛>农田,其均值分别为 122.70、107.90 和 69.36,均小于 200。一般来说,C:P<200 意味着土壤有机质的净矿化^[9]。这与 C:N 值结果相一致,均说明了本研究洪积扇土壤有机质的矿化速率较高,从而导致了土壤肥力的下降。

目前关于土壤化学计量比的研究多集中于 C:N:P^[38-39],本研究中土壤 N:K 值与 SOC、TN、TP、AN、AP、AK 含量均极显著相关($P<0.01$),与土壤 N:P 显著正相关($P<0.05$),表明 N:K 值也可以作为评价洪积扇土壤养分状况的指标。土壤 N:P 的值与气候、土壤和植被等因素有关,本研究中土壤 N:P 在草地的含量最高,可能与草本样地中有较多的黄耆、喜马拉雅米口袋等豆科植物有关。土壤 TN、TP 与 N:P 的 Pearson 相关分

析表明,土壤 TN 与 N:P 呈显著的正相关($P<0.05$),土壤 TP 与 N:P 呈极显著的负相关($P<0.01$),说明土壤 TP 对 N:P 的影响大于 TN。Du 和 Gao^[40]在青藏高原东部退化高寒草甸中的研究显示,围栏封育 9 年后植被在生长发育过程中受到土壤 P 元素的限制,本研究洪积扇土壤 N:P(8.10)与其研究区土壤 N:P(6.60)接近,且土壤 TP(0.39 g/kg)远低于其研究区的 TP 含量(1.18 g/kg),说明洪积扇植被在生长发育过程中更加受到土壤 P 元素的限制。事实上,在不断变化的气候条件和风化阶段,由于对 N 沉降的敏感响应,西藏地区也越来越频繁观察到 P 限制^[41—45]。也有研究指出,植被在生长发育过程中最终受到土壤 P 元素的限制,因为当土壤中的磷酸盐耗尽后,土壤 P 元素便不会再得到补充^[46]。

表 7 土壤速效养分分级标准
Table 7 Classification standard of soil available nutrients

丰缺度 Abundance degree	养分分级 Nutrient classification	AN/ (mg/kg)	AP/ (mg/kg)	AK/ (mg/kg)
丰 abundant	1	>150	>40	>200
稍丰 slightly abundant	2	120—150	20—40	150—200
中等 medium	3	90—120	10—20	100—150
稍缺 slightly deficient	4	60—90	5—10	50—100
缺 deficient	5	30—60	3—5	30—50
极缺 extremely deficient	6	<30	<3	<30

3.3 土壤生态化学计量因子对洪积扇植物群落物种组成变化的影响

植物群落特征指数与土壤养分及其计量比之间的 Pearson 相关分析显示,Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 丰富度指数与各土壤养分及其计量比之间均不存在显著的相关关系($P>0.05$),这和一些学者的研究不一致^[47—48],可能与气候和放牧两方面的因素有关。首先,拉萨河流域雨季集中在 5—9 月,冬天干旱,因此洪积扇植物种多为短命植物,植物多样性指数低,植物群落结构不稳定,从而导致植物群落特征指数与土壤养分及其化学计量比之间的相关性弱;其次,洪积扇普遍存在放牧现象,放牧在一定程度上会使植物群落的多样性降低^[49],从而加剧了两者之间的不相关程度。本研究中 Pielou 均匀度指数与土壤养分及其计量比之间也不显著相关,这与赵景学^[50]、高国刚^[51]、文海燕^[52]和王顺忠等^[53]的研究结果相一致。Pielou 均匀度指数反映了群落内各物种的相对多度,其值的大小与物种的适生性有关,而不同物种因生活习性的差异对各养分的需求度不同,因此均匀度的值可能与某种特定的养分因子相关。洪积扇植物群落盖度与 SOC 和 TN 极显著正相关($P<0.01$),说明在拉萨河流域洪积扇这样的植物群落组成不稳定的地区,群落盖度可能比上述 3 种常用的植物多样性指数更适合表征植被特征与土壤养分之间的关系。CCA 进一步显示,土壤养分及其计量比对洪积扇植物群落物种组成变化的影响极其显著($P=0.002$),但其解释率仅有 29.6%。Liu 等^[54]对黄土高原次生演替过程中植被群落与土壤、植物和微生物生态化学计量比的研究显示,土壤、植物和微生物 C:N:P 共解释了群落物种组成变化总变异的 80.8%,说明除了土壤生态化学计量因子之外,土壤微生物生物量和植物本身的 C:N:P 也是解释植物群落物种组成变化的重要因子。所以本研究中 CCA 的解释率低的原因可能是因为还有许多重要的解释变量如水分、温度、海拔和土壤微生物活性等未考虑,由洪积扇和植被类型对土壤养分的影响的双因素方差分析(表 5)也表明,洪积扇自身的差异也是造成土壤养分差异的重要因素,在后续的研究中应当予以重视。CCA 结果还显示,土壤 TP、K:P 和 AP 是洪积扇植物群落物种组成的主要土壤生态化学计量因子($P<0.05$),在一定程度上印证了本研究洪积扇植被在生长发育过程中受到土壤 P 元素限制的观点。

4 结论

本研究通过对拉萨河流域洪积扇的植被调查,并采集其下土壤,研究拉萨河流域不同植被类型下的土壤化学计量特征,具体结果如下:

(1) 拉萨河流域洪积扇植物种相对丰富,主要为草本物种,其中以禾本科和菊科物种居多;灌丛较少,灌

丛群落的多样性、丰富度、均匀度均较草本群落差;基本无天然乔木分布。;

(2) 洪积扇水分条件较好,C、N、K 养分含量相对充足,TP 和 AP 含量较稀缺,植被在生长发育过程中受到土壤 P 元素的限制。虽然洪积扇 SOC 和 TN 含量相对丰富,但土壤 C:N 值低,土壤有机质矿化速率高,从而导致洪积扇的土壤肥力低。此外,土壤 C:N 值在不同植被类型下受到良好的约束,差异不大。土壤 N:K 与 SOC、TN、TP、AN、AP、AK 均极显著相关($P<0.01$),说明 N:K 同 C:N:P 一样,也可作为评价土壤养分状况的生态化学计量指标。

(3) CCA 结果显示,土壤生态化学计量因子对植物群落组成影响显著($P=0.002$),其中土壤 TP、K:P 和 AP 是洪积扇植物群落物种组成的主要土壤生态化学计量因子。但其总体解释率仅有 26.9%,在未来的研究中还应充分考虑土壤水分、温度以及微生物活性等因子的影响。

(4) 本研究通过调查拉萨河流域洪积扇不同植被类型下的土壤养分含量,分析其生态化学计量特征,阐明拉萨河流域洪积扇整体的土壤养分稀缺状况。然而,植被只是影响洪积扇土壤养分状况的一个方面,洪积扇的成土过程,形成时间及其所处气候条件等均对其影响显著,本研究在这方面的讨论涉及较少,在后续更加深入、具体的研究中应当加强对洪积扇自身条件差异的研究。

参考文献 (References):

- [1] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [2] Wang Y G, Li Y, Ye X H, Chu Y, Wang X P. Profile storage of organic/inorganic carbon in soil: from forest to desert. *Science of the Total Environment*, 2010, 408(8): 1925-1931.
- [3] 金强, 安婉丽, 刘旭阳, 陈晓旋, 林少颖, 王维奇. 模拟酸雨对福州沿江稻田水稻叶片碳氮磷含量及其生态化学计量学特征的影响. *生态学报*, 2020, 40(9): 3085-3095.
- [4] Venterink H O, van der Vliet R, Wassen M J. Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant and Soil*, 2001, 234(2): 171-179.
- [5] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [6] Hessen D O. Stoichiometry in food webs-Lotka revisited. *Oikos*, 1997, 79(1): 195-200.
- [7] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [8] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. *Plant and Soil*, 2015, 392(1/2): 127-138.
- [9] Paul E A. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. 4th ed. Waltham: Elsevier, 2014.
- [10] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [11] Wassen M J, Venterink H G M O, de Swart E O A M. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 1995, 6(1): 5-16.
- [12] Bedford B L, Walbridge M R, Aldous A. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology*, 1999, 80(7): 2151-2169.
- [13] Yan Y, Lu X Y. Are N, P, and N:P stoichiometry limiting grazing exclusion effects on vegetation biomass and biodiversity in alpine grassland? *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01315.
- [14] Shen F F, Wu J P, Fan H B, Liu W F, Guo X M, Duan H L, Hu L, Lei X M, Wei X H. Soil N/P and C/P ratio regulate the responses of soil microbial community composition and enzyme activities in a long-term nitrogen loaded Chinese fir forest. *Plant Soil*, 2019, 436(1): 91-107.
- [15] Roem W J, Berendse F. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. *Biological Conservation*, 2000, 92(2): 151-161.
- [16] 包小婷, 丁陆彬, 姚帅臣, 王景升, 石培礼, 王彤, 李超, 刘文婧. 拉萨河流域植物群落的数量分类与排序. *生态学报*, 2019, 39(3): 779-786.
- [17] 陈同德, 焦菊英, 林红, 王颢霖, 赵春敬, 章志鑫. 扇形地的类型辨析及区分方法探讨. *水土保持通报*, 2020, 40(4): 190-198.
- [18] 詹天宇, 侯阁, 刘苗, 孙建, 付顺. 青藏高原不同退化梯度高寒草地植被与土壤属性分异特征. *草业科学*, 2019, 36(4): 1010-1021.
- [19] 罗亚勇, 孟庆涛, 张静辉, 赵学勇, 秦彧. 青藏高原东缘高寒草甸退化过程中植物群落物种多样性、生产力与土壤特性的关系. *冰川冻土*, 2014, 36(5): 1298-1305.
- [20] 刘美, 马志良. 青藏高原东部乔灌交错带地被物和土壤碳氮磷化学计量特征. *应用与环境生物学报*, [2021-05-10]. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.05040>.
- [21] 林红, 焦菊英, 陈同德, 赵春敬. 西藏拉萨河流域中下游洪积扇植被的物种组成与多样性特征. *水土保持研究*, 2021, 28(5): 67-75.
- [22] 张金屯. *数量生态学(第三版)*. 北京: 科学出版社, 2018.

- [23] 卢同平, 张文翔, 牛洁, 林永静, 武梦娟. 典型自然带土壤氮磷化学计量空间分异特征及其驱动因素研究. 土壤学报, 2017, 54(3): 682-692.
- [24] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. Science, 2008, 320(5878): 889-892.
- [25] Sun Y, Wang C T, Chen H Y H, Ruan H H. Responses of C:N stoichiometry in plants, soil, and microorganisms to nitrogen addition. Plant and Soil, 2020, 456(1/2): 277-287.
- [26] 张江, 袁旻舒, 张婧, 李函微, 王洁仪, 张贤, 鞠佩君, 蒋海波, 陈槐, 朱求安. 近 30 年来青藏高原高寒草地 NDVI 动态变化对自然及人为因子的响应. 生态学报, 2020, 40(18): 6269-6281.
- [27] 安新固, 关树森. 浅谈西藏农区土壤缺磷问题. 西藏农业科技, 1981, (1): 28-36.
- [28] 全国土壤普查办公室. 中国土壤. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [29] 高丽丽. 西藏土壤有机质和氮磷钾状况及其影响因素分析[D]. 雅安: 四川农业大学, 2004.
- [30] 李建平, 姚祖芳, 刘世全. 西藏自治区土壤资源. 北京: 科学出版社, 1994.
- [31] 罗红, 吴建普, 边巴多吉, 嘎玛群宗, 朱雪林. 西藏人工造林作业区土壤养分特征研究. 土壤学报, 2017, 54(2): 421-433.
- [32] 汪子微, 王松泽, 蒋洪毛, 胡扬, 马书琴, 陈有超, 鲁旭阳. 青藏高原不同高寒草地类型土壤酶活性及其影响因素. 植物生态学报, 2021, 45(5): 528-538.
- [33] 李启权, 岳天祥, 范泽孟, 杜正平, 陈传法, 卢毅敏. 中国表层土壤全氮的空间模拟分析. 地理研究, 2010, 29(11): 1981-1992.
- [34] Liu R S, Wang D M. Soil C, N, P and K stoichiometry affected by vegetation restoration patterns in the alpine region of the Loess Plateau, Northwest China. PLoS One, 2020, 15(11): e0241859.
- [35] Pang D B, Wang G Z, Li G J, Sun Y L, Liu Y G, Zhou J X. Ecological stoichiometric characteristics of two typical plantations in the karst ecosystem of southwestern China. Forests, 2018, 9(2): 56.
- [36] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252.
- [37] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 安韶山. 黄土高原延河流域不同植被类型下土壤生态化学计量学特征. 自然资源学报, 2016, 31(11): 1881-1891.
- [38] Hui D F, Yang X T, Deng Q, Liu Q, Wang X, Yang H, Ren H. Soil C:N:P stoichiometry in tropical forests on Hainan Island of China: Spatial and vertical variations. Catena, 2021, 201: 105228.
- [39] Wang Z C, He G X, Hou Z H, Luo Z, Chen S X, Lu J, Zhao J. Soil C:N:P stoichiometry of typical coniferous (*Cunninghamia lanceolata*) and/or evergreen broadleaved (*Phoebe bournei*) plantations in South China. Forest Ecology and Management, 2021, 486: 118974.
- [40] Du C J, Gao Y H. Grazing exclusion alters ecological stoichiometry of plant and soil in degraded alpine grassland. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 308: 107256.
- [41] Zhao G S, Shi P L, Wu J S, Xiong D P, Zong N, Zhang X Z. Foliar nutrient resorption patterns of four functional plants along a precipitation gradient on the Tibetan Changtang Plateau. Ecology and Evolution, 2017, 7(18): 7201-7212.
- [42] Zhang J J, Yan X B, Su F L, Li Z, Wang Y, Wei Y N, Ji Y G, Yang Y, Zhou X H, Guo H, Hu S J. Long-term N and P additions alter the scaling of plant nitrogen to phosphorus in a Tibetan alpine meadow. Science of the Total Environment, 2018, 625: 440-448.
- [43] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the northern Tibetan Plateau. PLoS One, 2014, 9(10): e109052.
- [44] Zhang H R, Sun W, Li S W, Han F S, Yu C Q, Zhang X Z, Wang J S, He Y T, Zhong Z M. Impact of extra nitrogen on ecological stoichiometry of alpine grasslands on Tibetan Plateau: meta-analysis. Polish Journal of Ecology, 2019, 66(4): 315-324.
- [45] Tian L M, Zhao L, Wu X D, Fang H B, Zhao Y H, Hu G J, Yue G Y, Sheng Y, Wu J C, Chen J, Wang Z W, Li W P, Zou D F, Ping C L, Shang W, Zhao Y G, Zhang G L. Soil moisture and texture primarily control the soil nutrient stoichiometry across the Tibetan grassland. Science of the Total Environment, 2018, 622-623: 192-202.
- [46] 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.
- [47] 汪攀, 王霖娇, 盛茂银. 西南喀斯特石漠化生态系统植物多样性、土壤生态化学计量特征及其相关性分析. 南方农业学报, 2018, 49(10): 1959-1969.
- [48] 白永飞, 李凌浩, 王其兵, 张丽霞, 张焱, 陈佐忠. 锡林河流域草原群落植物多样性和初级生产力沿水热梯度变化的样带研究. 植物生态学报, 2000, 24(6): 667-673.
- [49] 王琳, 张金屯, 上官铁梁, 樊龙锁. 历山山地草甸的物种多样性及其与土壤理化性质的关系. 应用与环境生物学报, 2004, 10(1): 18-22.
- [50] 赵景学, 曲广鹏, 多吉顿珠, 尚占环. 藏北高寒植被群落物种多样性与土壤环境因子的关系. 干旱区资源与环境, 2011, 25(6): 105-108.
- [51] 高国刚, 胡玉昆, 李凯辉, 肖洪亮, 公延明, 尹伟. 高寒草地群落物种多样性与土壤环境因子的关系. 水土保持通报, 2009, 29(3): 118-122.
- [52] 文海燕, 傅华, 赵哈林. 退化沙质草地植物群落物种多样性与土壤肥力的关系. 草业科学, 2008, 25(10): 6-9.
- [53] 王顺忠, 陈桂琛, 柏玉平, 周国英, 孙菁. 青海湖鸟岛地区植物群落物种多样性与土壤环境因子的关系. 应用生态学报, 2005, 16(1): 186-188.
- [54] Liu W C, Fu S Y, Yan S J, Ren C J, Wu S J, Deng J, Li B Y, Han X H, Yang G H. Responses of plant community to the linkages in plant-soil C:N:P stoichiometry during secondary succession of abandoned farmlands, China. Journal of Arid Land, 2020, 12(2): 215-226.