

DOI: 10.20103/j.stxb.202208312482

巴格登, 王文栋, 许仲林, 景云云, 白悦莹, 李晓雨. 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2023, 43(21): 8749-8758.

Bagedeng, Wang W D, Xu Z L, Jing Y Y, Bai Y Y, Li X Y. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and soil in Kanas natural forests of Xinjiang Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8749-8758.

喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征

巴格登¹, 王文栋^{2,*}, 许仲林³, 景云云¹, 白悦莹¹, 李晓雨¹

1 新疆大学地理与遥感科学学院, 乌鲁木齐 830046

2 新疆林科院森林生态研究所, 乌鲁木齐 830063

3 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830046

摘要: 研究森林植被与土壤碳(C)氮(N)磷(P)化学计量关系是理解生态系统各组分的相互作用和探究植物的生长状况及生态适应性的关键。阿尔泰山天然林是我国北方典型的泰加林, 在区域水汽、养分循环和多样性维持等方面发挥了重要作用。以喀纳斯天然林 30 种乔灌草植物及其生境为对象, 运用方差分析、相关分析、冗余分析等方法研究植物叶片及土壤的化学计量特征及其相互关系, 揭示喀纳斯天然林乔木、灌木和草本环境适应性的异同。结果显示: 30 种植物叶片 C、N、P 的平均含量分别为 496.66 g/kg、23.87 g/kg、3.67 g/kg; 叶片 C:N、C:P、N:P 分别为 26.52、160.91、6.74。不同生活型植物叶片 C、N、P 含量及其计量比间显著差异。其中 C 含量大小顺序为乔木>灌木>草本 ($P<0.05$), N 含量大小顺序为草本>灌木>乔木 ($P<0.05$), 灌木和草本之间叶片 P 含量差异不显著 ($P>0.05$), 但均显著高于乔木叶片 P 含量 ($P<0.05$)。叶片 C:N 和 C:P 大小顺序均为乔木>灌木>草本 ($P<0.05$), 乔木和灌木叶片 N:P 不存在显著差异 ($P>0.5$), 但均显著低于草本 N:P ($P<0.05$), 三者 N:P 均低于 14, 普遍受到 N 元素限制。相关分析表明, 乔木和草本叶片 C、N 含量呈极显著负相关 ($P<0.01$), 草本叶片 C 与 P 含量之间呈显著负相关 ($P<0.05$), 灌木和草本叶片 N 与 P 含量间呈极显著正相关 ($P<0.01$)。土壤有机碳(SOC)、土壤全氮(STN)随土层加深而降低 ($P<0.05$), 土壤全磷(STP)则不随土层发生明显变化; SOC 与 STN 以及 STN 与 STP 间呈极显著正相关 ($P<0.01$), 而 SOC 与 STP 间相关性不显著 ($P>0.05$)。冗余分析表明, 草本叶片 C、N、P 化学计量更易受到土壤因子影响, 乔木叶片次之, 灌木叶片则不受土壤因子影响。研究对揭示该区域森林生态系统养分状况特征具有重要意义, 并为后续研究该区域森林生态系统养分限制情况提供理论数据。

关键词: 生态化学计量学; 喀纳斯天然林; 生活型; 土壤; 叶片

C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and soil in Kanas natural forests of Xinjiang Province, China

Bagedeng¹, WANG Wendong^{2,*}, XU Zhonglin³, JING Yunyun¹, BAI Yueying¹, LI Xiaoyu¹

1 College of Geography and Remote sensing Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Institute of Forest Ecology, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830063, China

3 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: Study of forest vegetation and soil carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) stoichiometry relationships is key to understand the interactions of ecosystem components and explore the growth status and ecological adaptations of plants. We selected 30 major species of trees, shrubs and herbs in Kanas natural forests and their habitats as the research objects. ANOVA, correlation analysis and RDA analysis were used to comprehensively study the stoichiometric characteristics of plant leaves and soil and their interrelationships and to reveal the differences and similarities of

基金项目: 新疆维吾尔自治区创新环境建设专项-科技创新基地建设项目(PT2107); 国家自然科学基金(41761013)

收稿日期: 2022-08-31; **网络出版日期:** 2023-06-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 274295760@qq.com

environmental adaptation of trees, shrubs and herbs in Kanas natural forests. The results showed that the mean concentration of plants leaf C, N, and P were 469.66 g/kg, 23.87 g/kg, and 3.67 g/kg, respectively, in Kanas natural forests. C:N, C:P, and N:P ratios were 26.52, 160.91, and 6.74, respectively. There were significant differences in the leaf C, N and P contents and their stoichiometric ratios in different life forms of plants. The order of C content was tree>shrub>herb ($P<0.05$) and N content was herb>shrub>tree ($P<0.05$). The difference in leaf P content between shrubs and herbs was insignificant ($P>0.05$), but both were significantly higher than that of trees ($P<0.05$). The order of C:N and C:P ratios was tree>shrub>herb ($P<0.05$). Leaf N:P ratio of trees and shrubs were not significantly different ($P>0.5$), but both were significantly lower than herb N:P ($P<0.05$). Correlation analysis showed a highly significantly negative correlation ($P<0.01$) between C and N contents of the tree and herbaceous leaves, a significantly negative correlation ($P<0.05$) between C and P contents of herbaceous leaves, and a highly significantly positive correlation between N and P contents of shrub and herbaceous leaves. Soil organic carbon (SOC) and soil total nitrogen (STN) decreased with the increase in soil depth ($P<0.05$), while soil total phosphorus (STP) did not change significantly ($P>0.05$). There was a highly significantly positive correlation between SOC and STN, between STN and STP ($P<0.01$), while the correlation between SOC and STP was not significant ($P>0.05$). Redundancy analysis showed that herb leaf C, N, and P stoichiometry were more susceptible to soil factors than tree leaves, and shrub leaves were not affected by soil factors. This study focuses on the nutrient stoichiometry characteristics of leaves and soils of trees, shrubs and herbs in Kanas natural forests and their correlations, which are important for revealing the nutrient status characteristics of forest ecosystems in the region and providing theoretical data for the subsequent study of nutrient limitation in forest ecosystems in the area.

Key Words: ecological stoichiometry; Kanas natural forest; life form; soil; leaf

生态化学计量学是一门研究生态系统能量和多种化学元素平衡的科学^[1]。植物生态化学计量学是生态化学计量学的重要分支,主要研究植物器官元素含量的计量特征,以及它们与环境因子、生态系统功能之间的关系^[2]。C、N、P 元素是构成植物体的基本元素,在植物生长和各种生理机制调节方面发挥着重要作用,对生态系统的结构和功能有着重要的作用^[3]。N:P 能表征植物的养分限制状况^[4],C:N 和 C:P 能够反映植物 N、P 利用效率和生长速率^[5-6]。因此,对于植物 C、N、P 生态化学计量比的研究是了解植物和生态系统养分供求和循环问题的关键。

近年来有关森林生态系统 C、N、P 化学计量的研究主要集中于乔木-凋落物-土壤耦合系统^[7-11],或是单一群落层次^[12-13],对于同一区域不同生活型植物的综合研究相对较少。森林群落中,不同生活型植物所占据的空间环境不同,N、P 分配存在差别^[14]。现有研究表明,不同乔木树种间 C、N、P 化学计量比存在较大差异^[15-16],灌木叶片 N 含量与一年生草本植物和多年生草本植物无差别^[17],但 P 含量显著低于一年生和多年生草本植物^[18]。然而,不同生活型的乔木、灌木、草本植物在同一生境条件下对于 N、P 养分的适应是否存在趋同效应或趋异效应^[19],以及乔木作为森林生态系统绝对优势群落其 N、P 适应策略是否相比灌木和草本更为高效,是值得深入考察的问题。此外,土壤作为植物赖以生存的物质基础和重要的环境条件,其养分含量的多寡及其平衡关系与植物体内的养分含量及化学计量特征密切相关,影响植物个体的生长、植物群落的组成与生理活力,决定系统的结构、功能和生产力水平^[20],因此,开展植物与土壤因子相关关系的研究具有重要意义。

喀纳斯天然林是北方针叶林地带的西伯利亚山地南泰加林在南端的延伸和楔入草原地带的我国北方森林的代表^[21],其具有比较完善的乔灌木空间结构。本文通过对比分析喀纳斯天然林 3 类生活型植物的 C、N、P 生态化学计量特征,及其与土壤因子之间的相互作用,试图回答以下三个问题:(1) 不同生活型植物叶片 C、N、P 生态化学计量有何特征?(2) 林下土壤养分含量在不同土层间是如何分布的? 各养分元素间存在何种联系?(3) 乔灌木叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子间有何内在关联? 通过以上研究,以期探明喀纳斯天

然林生态系统的养分循环、限制作用以及植物适应机制提供理论依据。

1 研究材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆西北部布尔津县境内喀纳斯自然保护区(87°01'45"E—87°33'50"E, 48°36'18"N—48°38'56"N, 海拔 1064—3147 m, 面积 673 km²)。年均气温 -0.2℃, 年均日照时长 2157.4 h, 年均降水量 1065 mm, 年均蒸发量 1097 mm, 无霜期 80—108 d, 具有明显的温带高寒山区气候特征^[18]。样地土壤为山地棕色针叶林土, pH 值为 5.78—7.62。林内优势乔木有西伯利亚落叶松(*Larix sibirica*)、西伯利亚云杉(*Picea obovata*)、西伯利亚红松(*Pinus sibirica*)、西伯利亚冷杉(*Abies sibirica*)、疣枝桦(*Betula pendula*)。灌木优势种有阿尔泰忍冬(*Lonicera corulea*)、多刺蔷薇(*Rosa acicularis*)、红果越橘(*Vaccinium vitis-idaea*)、大叶绣线菊(*Spiraea chamaedryfolia*)等。草本优势种有多叶苔草(*Carex polyphylla*)、林地早熟禾(*Poa nemoralis*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等^[21]。

1.2 样地设计

于 2021 年 7 月至 8 月在阿尔泰山喀纳斯自然保护区天然林中进行植物取样。在天然林的海拔分布范围内(1450—2250 m), 以 100 m 为间隔进行海拔划分^[22], 共划分为 9 个海拔梯度, 2 条样带。在每个海拔梯度布设 1 个 20 m×20 m 的群落样地, 共布设 18 个群落样方。根据对角线法在每个样地中设置 5 个 5 m×5 m 的灌木样方和 5 个 1 m×1 m 的草本样方。

1.3 样品采集及室内分析

根据前期物种多样性调查的结果, 将乔木层、灌木层、草本层植物种类的重要值进行分类, 选择重要值累计>50%的优势乔木(5 种)、灌木(5 种)、草本(20 种)(表 1)。选择发育良好、长势均匀且无病害的优势物种, 根据不同高度(高、中、低)、不同方位(东、西、南、北)采集单一物种成熟叶片 300 g。每个群落样地内按照“S”型取样法选取 5 处样点, 用土钻分别钻取 0—10、10—30、30—50 cm 处的土壤样本各约 300 g。将采集的叶片和土壤样品进行现场称重、编号并分别装入信封和土样袋中带回实验室。叶片样品经 65℃ 烘干至恒重、粉碎并过 100 目筛后测定 C、N、P, 土壤样品自然风干, 去杂并过 100 目筛后测定土壤 pH、土壤电导率(EC)与土壤有机碳(SOC)、全氮(STN)和全磷(STP)。

表 1 植物名录

Table 1 List of plants species

生活型 life form	物种 Species	科名 Families	种名 Species	科名 Families
乔木 Tree	西伯利亚落叶松	松科	疣枝桦	桦木科
	西伯利亚云杉	松科	西伯利亚冷杉	松科
	西伯利亚红松	松科		
灌木 Shrub	阿尔泰忍冬	忍冬科	红果越橘	蔷薇科
	大叶绣线菊	蔷薇科	多刺蔷薇	蔷薇科
	圆叶鹿蹄草	蔷薇科		
草本 Herb	长叶碱毛茛	毛茛科	白花砧草	茜草科
	新疆芍药	毛茛科	黄花砧草	茜草科
	白喉乌头	毛茛科	路边青	蔷薇科
	展枝唐松草	毛茛科	黄毛草莓	蔷薇科
	阿尔泰葱	百合科	阿尔泰羽衣草	蔷薇科
	糙苏	唇形科	田葛缕子	伞形科
	线叶野豌豆	豆科	狭叶荨麻	荨麻科
	林地早熟禾	禾本科	宽叶荨麻	荨麻科
	垂穗披碱草	禾本科	荨麻	荨麻科
	阿尔泰老鹳草	牻牛儿苗科	多叶苔草	莎草科

叶片和土壤 C 用重铬酸钾稀释热法测定;N 含量的测定使用纳氏试剂比色法;P 含量的测定使用钼锑抗比色法。土壤电导率(SEC)由电导率仪(意大利哈纳 EC215 进行测定;土壤 pH 利用 pH 计(意大利哈纳 HI122)测定,水土比为 5:1。

1.4 数据处理与分析

使用 SPSS 22.0 软件进行数据分析。首先对所有数据进行 K-S 检验,对 $P < 0.05$ 的数据进行以 10 为底的对数转换,使其符合正态分布。采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)比较乔木层、灌木层、草本层叶片 C、N、P、C:N、C:P、N:P 和不同土层 C、N、P 含量差异性,若方差齐性,用最小显著差异法(LSD)进行显著性多重比较;若方差非齐性,则用 Tamhane's T2 法进行多重比较,显著性水平 $P = 0.05$ ^[23]。采用线性模型分析植物和土壤中 C、N、P 含量间的关系。运用 CANOCO 5 软件进行冗余分析和作图,分析影响叶片 C、N、P 化学计量的主要影响因子,以及它们各自与影响因子的关系。数值均用平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 乔灌草叶片 C、N、P 含量及其计量比

乔叶、灌叶、草叶 3 个层次的 C 含量差异显著($P < 0.05$),表现为乔木(524.83 g/kg) > 灌叶(509.50 g/kg) > 草叶(450.57 g/kg);乔叶 N 含量(12.98 g/kg)显著低于灌叶(16.62 g/kg)和草叶(28.07 g/kg),且灌叶和草叶之间差异显著;灌叶 P 含量(4.03 g/kg)最高,草叶 P 含量(3.83 g/kg)次之,乔叶 P 含量(2.05 g/kg)最低(表 2)。由此可知,喀纳斯天然林乔灌草叶片各元素含量均差异较大。

叶片 C:N 和 C:P 均表现为乔叶最高(43.67、249.33),灌叶次之(35.56、161.96),草叶最低(19.67、136.99),且 3 种生活型间差异显著($P < 0.05$)。乔叶 N:P(5.98)和灌叶 N:P(4.56)差异不显著($P > 0.05$),两者均低于草叶 N:P(7.84)(表 2)。

表 2 不同生活型植物叶片元素含量及其比值

Table 2 Contents of leaf nutrient elements and their ratios of different life forms

生活型 Life form	C/ (g/kg)	N/ (g/kg)	P/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
乔木 Trees	524.83±38.68a	12.98±6.37a	2.05±0.81a	43.67±29.73a	249.33±57.33a	5.98±3.09b
灌木 Shrubs	509.50±25.98b	16.62±5.13b	4.03±1.53b	35.56±14.18b	161.96±102.35b	4.56±1.66b
草本 Herb	450.57±46.76c	28.07±10.34c	3.83±1.38b	19.67±11.82c	136.99±63.36c	7.84±3.19a
整体 Total	469.99±53.23	23.87±10.89	3.67±1.46	26.52±18.45	160.91±100.54	6.73±2.33

同列不同小写字母表示不同生活型间差异显著($P < 0.05$);C:叶片含碳量;N:叶片含氮量;P:叶片含磷量;C:N:叶片碳氮比;C:P:叶片碳磷比;N:P:叶片氮磷比

2.2 SOC、STN、STP 含量特征及其相关性

研究区 0—10、10—30、30—50 cm 层土壤 SOC 的平均值分别为 45.67、28.97、19.32 g/kg,STN 平均值分别为 1.93、1.16、0.88 g/kg。各层间 SOC 和 STN 差异显著($P < 0.05$),从上到下含量呈递减趋势,具有明显的表层聚集性(图 1)。各层间 STP 差异不显著($P > 0.05$),从上到下平均值分别是 0.69、0.59、0.71 g/kg。通过线性回归发现,SOC 与 STN 及 STN 与 STP 含量间呈极显著相关($P < 0.01$),SOC 和 STP 含量间没有显著相关性($P > 0.05$)(图 2)。

2.3 乔灌草叶片 C、N、P 含量的关系

乔木和草本叶片 C、N 含量极显著负相关($P < 0.01$),草本植物叶片 C 与 P 含量显著负相关($P < 0.05$),灌木和草本叶片 N 与 P 含量极显著正相关($P < 0.01$,图 3)。

2.4 影响乔灌草叶片生态化学计量特征的主要土壤因子

对物种数据除趋势对应分析(DCA)得到,乔木、灌木、草本叶片化学计量四个排序轴梯度长度(LGA)的最大值依次为 0.42、0.25、0.25,且均低于 3,因此采用 RDA 进行分析。乔木叶片 C、N、P 化学计量前两轴的累

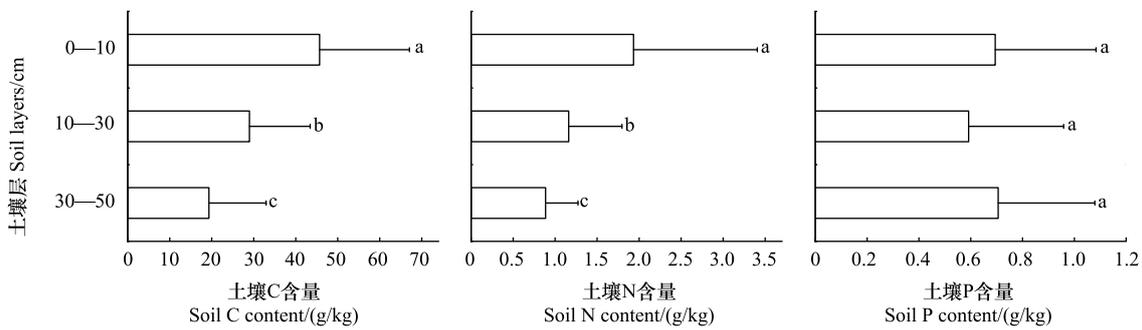


图1 不同土层土壤 SOC、STN、STP 含量分布特征

Fig.1 Distribution characteristics of SOC, STN and STP contents in soils of different soil layers

不同的小写字母表示同一组分不同土层间差异显著 ($P < 0.05$)

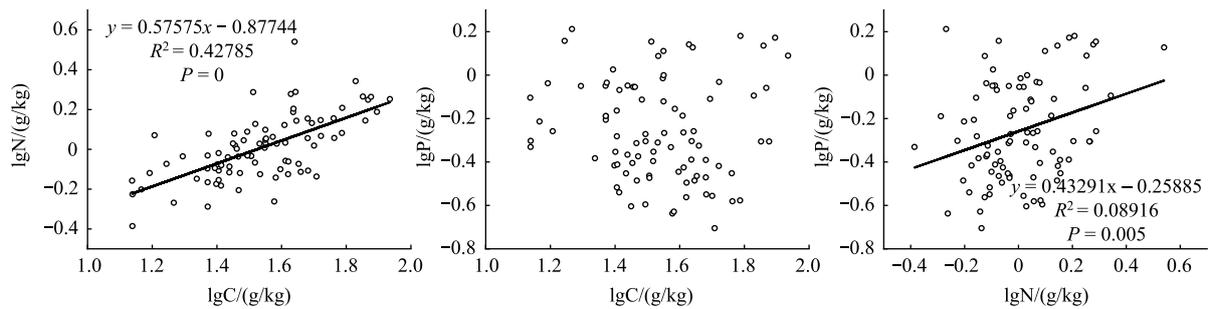


图2 土壤 C 与 N、C 与 P 及 N 与 P 间的关系

Fig.2 Relationships between soil C and N content, C and P content, N and P content

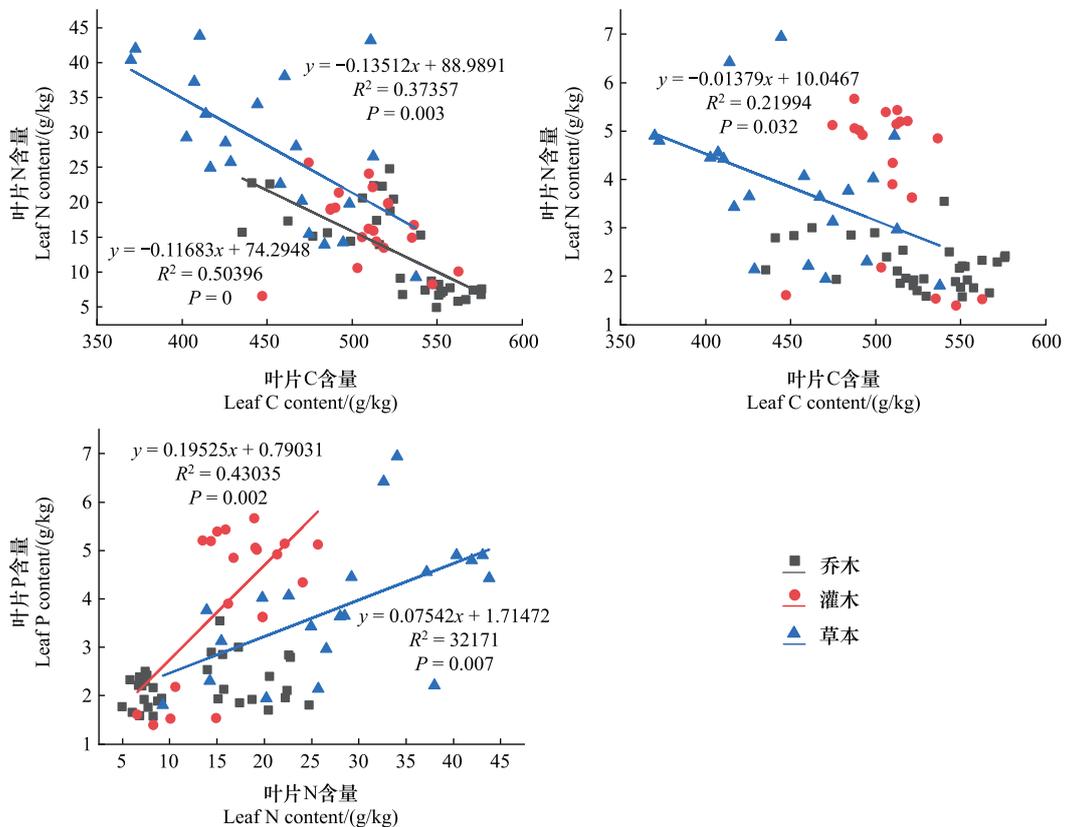


图3 植物叶片 C、N、P 之间的关系

Fig.3 Relationships between leaf C, N and P of plant

计解释量之和为 25.5%, 其第 I 轴和第 II 轴的解释量依次为 13.4% 和 12.1%, 对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子的累计解释量为 49.3%; 灌木叶片 C、N、P 化学计量前两轴的累计解释量之和为 20.4%, 其第 I 轴和第 II 轴的解释量分别为 18.4% 和 2%, 对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子关系的累计解释量为 89.4%; 草本叶片 C、N、P 化学计量前两轴的累计解释量之和为 75.2%, 其第 I 轴和第 II 轴的解释量依次为 74.3% 和 0.9%, 对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子关系的累计解释量为 98.8%。表明前两轴可以较好的说明乔灌草叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子的关系, 且以第一轴为主(表 3)。

草本叶片 N、P 含量均与 SOC、STN、STP 呈正相关, 且叶片 P 含量与 SOC:STP、STN:STP 负相关; C:N、C:P 与 SOC、STN、STP 均呈负相关; 而叶片 C:P 与 SOC:STP、STN:STP 呈正相关; 草本叶片 C 与 SOC、STP 均呈负相关, 与 STN:STP 呈正相关。乔木叶片 N:P 与 SOC、SOC:STN、SOC:STP 均呈正相关, 而叶片 P 与 SOC、SOC:STN、SOC:STP 呈负相关; 其 C:N 与 pH 负相关。灌木叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子相关性很小(图 4)。

表 3 叶片 C、N、P 化学计量特征的变化解释量冗余分析

Table 3 RDA of stoichiometric characteristics of leaves C, N, and P

生活型 Life form	排序轴 Axis	特征值 Eigenvalue	叶片化学计量与 影响因子相关系数 Correlation efficient of influencing factors of stoichiometry of foliar	叶片累计解释量 Cumulative percentage of the leaf/%	叶片与土壤因子变化 的累计解释量 Cumulative percentage of the soil-leaf/%
乔木 Tree	I	0.134	0.474	13.4	49.3
	II	0.121	0.610	25.5	93.8
	III	0.017	0.469	27.2	100.0
	IV	0.000	0.294	27.2	100.0
灌木 Shrub	I	0.184	0.447	18.4	89.4
	II	0.020	0.518	20.4	98.9
	III	0.002	0.576	20.6	100.0
	IV	0.000	0.602	20.6	100.0
草本 Herb	I	0.743	0.877	74.3	98.8
	II	0.009	0.547	75.2	99.9
	III	0.000	0.358	75.2	100.0
	IV	0.000	0.523	75.2	100.0

3 讨论

3.1 30 种植物叶片 C、N、P 化学计量特征

叶片作为植物对外界环境变化最为敏感的器官^[24], 其 C、N、P 化学计量特征能反映生态系统 C 积累动态和 N、P 养分限制格局^[25]。本研究中植物叶片平均 C 含量(469.66 g/kg, 表 2)接近全球 492 种陆生植物平均 C 含量(464.00 g/kg)^[26]; 同时高于鄱阳湖湿地优势植物叶片 C 含量(414.3 g/kg)^[27]和桂西北喀斯特森林植物叶片 C 含量(427.5 g/kg)^[10]。这可能是由于在应对外界环境时不同植物适应机制的不同, 喀纳斯天然林位于高纬度中高海拔山区, 年均温低, 为了适应低温环境, 植物可能会改变叶片形态, 例如增大叶片栅栏组织厚度, 影响 CO₂ 的固定和扩散, 从而增加有机物的合成^[28]。此外, 处于低温高海拔地区的植物会提高光合作用中叶片羧化速率, 从而使叶片 C 含量处于较高水平^[29]。C 含量高意味着比叶重大, 光合速率较低, 生长速率缓慢, 抵御外界不利环境的能力较强。本研究区植物叶片 N 含量(24.36 g/kg, 表 2)高于全球植物叶片 N 含量(18.40 mg/g)^[26], 同时也高于全国 753 种陆地植物 N 含量(18.60 g/kg)^[4], 但低于准格尔盆地卡拉麦里自然保护区内 57 种植物叶片 N 含量(30.81 mg/g)^[17]。相关研究表明, 中国陆地植物叶片 P 含量与全球尺度相比偏低^[4]。但本研究中 30 种植物叶片 P 含量为 3.62 g/kg, 显著高于全球陆地植物叶片平均值

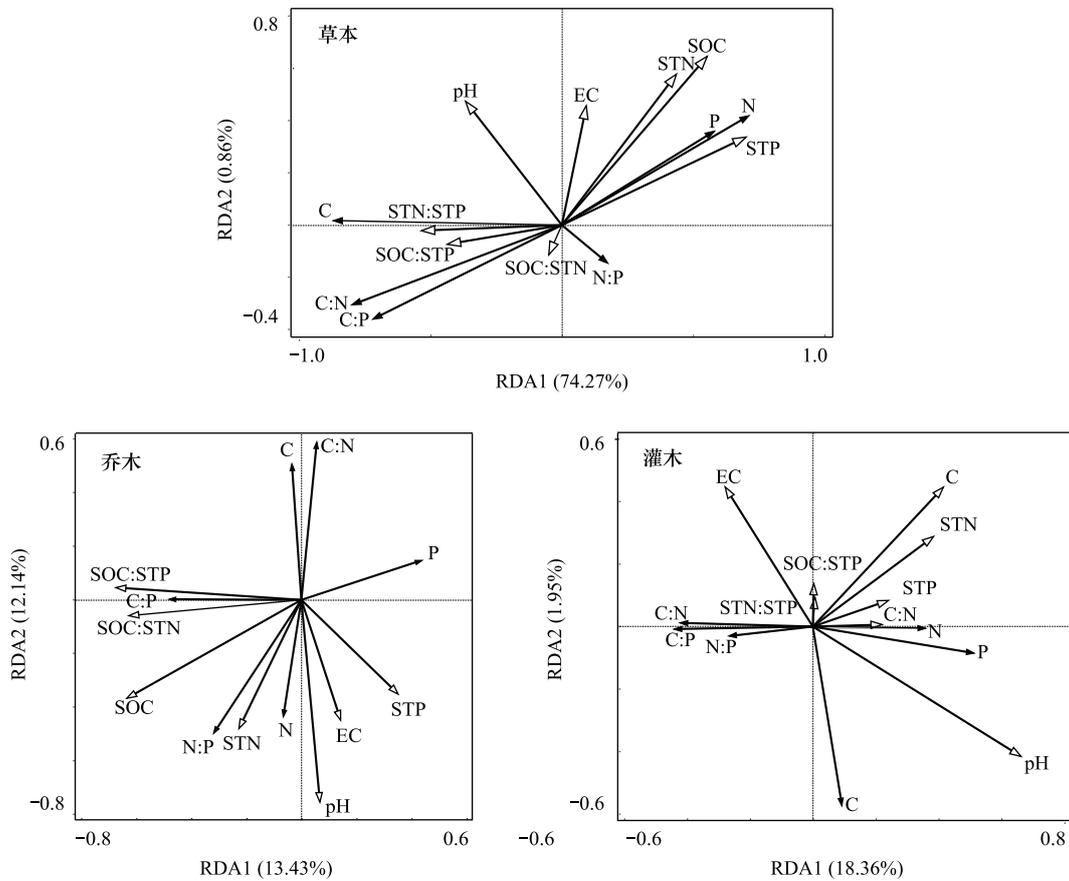


图4 乔木、灌木、草本叶片 C、N、P 化学计量特征与土壤因子关系的冗余分析二维排序图

Fig.4 Redundant analysis of relationships between leaf C, N, P stoichiometry characteristics of tree, shrub, herb and soil factors

SOC: 土壤碳含量; STN: 土壤氮含量; STP: 土壤磷含量; SOC:STP: 土壤碳磷比; SOC:STN: 土壤碳氮比; STN:STP: 土壤氮磷比; EC: 土壤电导率; pH: 土壤酸碱度; C: 叶片含碳量; N: 叶片含氮量; P: 叶片含磷量; C:N: 叶片碳氮比; C:P: 叶片碳磷比; N:P: 叶片氮磷比

(1.77 g/kg)^[26] 和我国 753 种陆地植物叶片 P 含量(1.2 g/kg)^[4]。这主要是由于在大的空间尺度上,从低纬到高纬植物会增加叶片中 N、P 含量从而抵消温度降低导致的生理活性的下降^[30]。其次喀纳斯天然林上世纪频繁受到火干扰^[31],火烧后土壤有效养分含量增加,从而导致叶片 N、P 含量偏高^[18]。

C:N、C:P 反映了植物在吸收养分时 C 同化能力及养分利用效率^[7]。喀纳斯天然林 30 种优势植物的 C:N(26.03, 表 2) 高于全球水平的 22.5^[26], C:P(162.52, 表 2) 则低于全球平均水平的 232^[26]; 两者均低于滇中亚高山森林叶片的 31.79 和 386.41^[11] 和黄土丘陵沟壑区森林的 36.69 和 438.78^[32], 这可能是因为喀纳斯天然林叶片具有较高的 N 和 P 含量(表 2), 而大多数植物体内 C 元素含量很高且变异较小, 影响 C:N 和 C:P 的主要因素是 N、P 含量的变化^[30, 33]。Koerselman^[34] 在对湿地生态系统的施肥实验得出, N:P 小于 14 表示植物生长受到 N 元素限制, N:P 大于 16 表示植物生长受到 P 元素限制, 而 N:P 在 14—16 时受到 N、P 元素共同限制或者养分充足不受限制。本研究中 30 种植物 N:P 变化范围在 3.30—11.98 之间, 均值为 6.72(表 2), 低于全国森林平均值(16), 表明该区域整体植物的生长受到 N 限制, 符合高纬度地区的植物更易受 N 元素限制的规律^[35], 陆地生态系统中, 温带森林和北方森林土壤较为年轻更易受 N 限制, 热带雨林中土壤风化时间长且淋溶强度大, P 较为缺乏。

3.2 乔灌草叶片 C、N、P 化学计量特征的差异性和相关性

不同生活型植物叶片特性通常被解释为植物遗传特性或适应环境的结果^[36]。本研究中, 乔灌草叶片 C、N、P 含量之间差异显著(表 2)。乔木叶片 C 含量显著高于草本和灌木($P < 0.05$), 而叶片 N、P 均低于草本和

灌木,这与以往研究一致^[3-4, 36],说明与乔木相比草本和灌木叶片具有更高的 N、P 吸收效率。生长速率假说认为植物 C:N、C:P 越高,植物生长速率越慢^[37]。本研究中 C:N 和 C:P 均表现为乔木>灌木>草本,且不同生活型间差异显著($P<0.05$,表 2),说明乔木叶片 C 同化能力较强,N、P 利用效率较高,但生长缓慢^[14]。说明在同一生境中,为了维持自身的发育和实现物种共存,不同生活型植物采取了不同的养分利用策略。

相关性分析发现,草本和乔木叶片 N 含量和草本叶片 P 含量均与叶片 C 含量呈显著负相关($P<0.05$),在灌木叶片中均无相关性,但 N、P 含量亦随 C 含量的增加而减少(图 3),表明植物叶片养分在用于结构建成与植物快速生长之间的分配较为矛盾^[38],符合高等陆生植物 C、N、P 等计量关系的普遍规律(植物叶片中的 C 类似于溶液中的溶剂,N、P 元素则相当于溶液的溶质,即 C 对 N、P 有“稀释作用”)^[36, 39]。草本叶片和灌木叶片 N 含量与 P 含量正相关,表明 N、P 在植物体内表现出高度的一致性^[40]。

3.3 SOC、STN、STP 垂直分异特征及其相关关系

SOC、STN、STP 元素作为植物生长发育所必需的养分,其含量的多少以及组成状况,都会影响到植物的正常生长发育^[20]。本研究中 0—50cm SOC 含量均值为 37.32 g/kg,高于全国土壤平均 C 含量的 24.56 mg/g; 0—50 cm STN、STP 含量均值分别为 1.18 g/kg 和 0.64 g/kg,低于全国土壤含量均值(1.88,0.78 mg/g)^[41]。此外,SOC、STN、STP 含量的剖面变化具有一定的变异性,随着土壤剖面的加深 SOC、STN 含量逐渐减小,且各剖面间差异显著($P<0.05$,图 1);而 STP 含量则表现出一定的稳定性,0—10 和 30—50 cm 层 STP 含量略高于中间层,且各剖面间无显著差异($P>0.05$,图 1),这与李从娟等的研究结果一致^[36]。这可能与 SOC、STN、STP 含量的来源有关,SOC 和 STN 主要来源于土壤有机质含量和凋落物的分解,受植物、水热、母质等的影响较大,主要分布于土壤表层,随着土壤深度增加而减少;STP 是一种沉积性元素,受成土母质、气候等的影响,主要来源于岩石风化,其次是凋落物的归还,在土壤中迁移率较低,因此 STP 含量在整个空间的分布较为均匀^[3]。相关性分析表明 SOC 与 STN 之间($P<0.05$,图 2)表明 C、N 两种元素之间有较高的耦合关系,可能是因为生态系统中 N 素的流动依靠 C 素的流动,并且 SOC 含量强烈影响 STN 元素的矿化作用,所以土壤 SOC 与 STN 呈正相关^[42];STN 与 STP 呈显著正相关($P<0.05$,图 2),而 SOC 与 STP 无显著关系($P>0.05$,图 2)。这与曾昭霞^[10]在桂西北喀斯特森林的研究结果不同,虽然 STP 主要受岩石风化的影响,但在森林生态系统中凋落物在养分归还中除了 N 外,同时还有 P 的释放,从而使得 STP 与 STN 之间存在一定的相关关系^[43]。

3.4 乔灌草叶片 C、N、P 含量及其化学计量比与土壤因子间的关系

冗余分析表明,乔灌草三个层次与土壤因子间的关系存在显著差异(表 3,图 4)。在相同生境下,草本植物叶片化学计量更多受土壤因子的影响,乔木叶片次之,灌木叶片则基本不受其影响。可能与以下几个原因有关:(1)草本叶片 C 含量与 SOC 呈负相关可能是由于本研究是按海拔梯度采样,林下 SOC 和叶片 C 含量随海拔上升变化不一致引起的,后续需开展与海拔、多年平均气温之间的研究。草本叶片 N、P 含量与 SOC 正相关,主要是因为植物通过叶片凋落物和根系凋亡分解形成土壤有机质,土壤有机质分解矿化为植物正常代谢活动提供必要的营养元素,而叶片 N、P 含量在植物与土壤养分循环过程中较为稳定^[39];(2)草本与灌木相比更容易在乔木叶片空隙下的阳光中生长,其光合作用受到的影响较小,间接提高了根系吸收矿质营养的能力,相应地提高了其竞争力^[44];(3)由于本研究中林下草本多为一、二年生杂草,适应能力强,寿命短,生长速度快,所以需要更多的 N、P 用于快速生长和繁殖^[18],这也导致其叶片 N、P 含量比乔木和灌木的高(表 2);乔木叶片 N:P 与 SOC、SOC:STN、SOC:STP 均呈正相关,可能是由于 SOC 与 STN 具有协同性(图 2),且乔木在生长过程受到 N 限制(表 2),其对 STN 的利用效率较高。此外,乔木叶片 P 与 SOC、SOC:STN、SOC:STP 呈负相关,且叶片 C:N 与 pH 呈负相关,可能是喀纳斯天然林以针叶林为主,针叶林凋落物的分解较慢,C、N 的释放需要破坏组织中的碳骨架而 P 则不需要,进而导致 P 与 C、N 不能同步释放,此外针叶林凋落物分解导致土壤酸化后阻碍了微生物对 P 的矿化,促进了 P 的固定进而影响 STP 的循环过程^[43];灌木叶片 C、N、P 化学计量则基本不受土壤因子影响,可能与本研究选择的植物器官仅为叶片,未涉及根、茎和枝等器官的养分含量及分配特征有关。此外,植物叶片的 C、N、P 养分含量特征更多的是由物种自身的属性特征和物种的环境适应性

所决定,土壤养分限制只是具有潜在影响的外界因素之一^[45]。本研究中,乔灌草叶片 C、N、P 含量及其计量比与土壤因子关系的不同(图 4),说明在相同生境,不同物种对同一种养分的需求及对环境的适应方式不同^[46],寿命短的草本植物更加注重将养分用于植物的快速生长,灌木和乔木则更多地将养分投入到构建保卫构造。本研究中,乔灌草叶片化学计量特征对于土壤因子的响应各不相同,说明不同生活型植物对于环境具有不同的适应策略,这是植物在长期进化中形成的并与植物自身的遗传特性有关。

4 结论

(1) 叶片 C、N、P 含量在不同生活型间表现为:叶片 P 含量为乔木>灌木>草本;N 含量为草本>灌木>乔木;P 含量为灌木>草本>乔木。

(2) 叶片 C:N 和 C:P 均为乔木>灌木>草本;叶片 N:P 为草本>乔木>灌木;乔灌草生长均受到 N 限制。

(3) SOC 和 STN 在各土层间差异显著($P<0.05$),表现为 0—10>10—30>30—50 cm;STP 则在各土层间差异不显著($P>0.05$);SOC 与 STN 及 STN 与 STP 含量间呈极显著相关($P<0.01$),SOC 和 STP 含量间没有显著相关性($P>0.05$)。

(4) 乔木和草本叶片 C、N 含量极显著负相关($P<0.05$),草本叶片 C 与 P 含量显著负相关($P<0.05$),灌木和草本叶片 N 与 P 含量极显著正相关($P<0.01$);在相同生境下,草本植物叶片化学计量更多受土壤因子的影响,乔木叶片次之,灌木叶片则基本不受其影响。

参考文献(References):

- [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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [2] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.
- [3] 崔高阳, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林各生态系统组分氮磷化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(12): 1146-1155.
- [4] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [5] 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.
- [6] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [7] 邓健, 张丹, 张伟, 任成杰, 郝雯晖, 刘冲, 韩新辉, 杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. 生态学报, 2019, 39(15): 5527-5535.
- [8] Sun J N, Gao P, Li C, Wang R J, Niu X, Wang B. Ecological stoichiometry characteristics of the leaf-litter-soil continuum of *Quercus acutissima* Carr. and *Pinus densiflora* Sieb. in Northern China. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78(1): 20.
- [9] Wang Z F, Zheng F L. Ecological stoichiometry of plant leaves, litter and soils in a secondary forest on China's Loess Plateau. *PeerJ*, 2020, 8(1): e10084.
- [10] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [11] 张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 苏孟白, 李晓龙, 李学峰. 滇中亚高山森林植物叶-凋落叶-土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(21): 7648-7658.
- [12] 刘璐, 葛结林, 舒化伟, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿阔叶混交林碳氮磷化学计量比. 植物生态学报, 2019, 43(6): 482-489.
- [13] 杨文高, 字洪标, 陈科宇, 阿的鲁骥, 胡雷, 王鑫, 王根绪, 王长庭. 青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2019, 43(4): 352-364.
- [14] 朱亮, 顾国军, 徐振锋, 游成铭, 牟凌, 丁爽, 曾欣, 吴福忠. 北亚热带常绿阔叶林乔灌草物种的碳氮磷生态化学计量比. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1277-1285.
- [15] Wu T G, Yu M K, Wang G G, Dong Y, Cheng X R. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across forty-two woody species in Southeast China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, 44: 255-263.

- [16] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 严令斌, 吴磊, 杨瑞. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征. 生态环境学报, 2016, 25(5): 801-807.
- [17] Tao Y, Wu G L, Zhang Y M, Zhou X B. Leaf N and P stoichiometry of 57 plant species in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(6): 935-947.
- [18] 刘小菊, 单奇, 李园园. 喀纳斯泰加林林下 72 种植物叶片的碳、氮、磷化学计量特征. 生态环境学报, 2020, 29(7): 1302-1309.
- [19] 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 王杨, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强. 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素. 植物生态学报, 2017, 41(1): 31-42.
- [20] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(23): 134-139.
- [21] 崔倩, 潘存德, 李贵华, 余戈壁, 陈虹, 刘景, 杨玉萍, 刘博. 喀纳斯泰加林群落物种多样性环境解释与自然火干扰. 生态学杂志, 2018, 37(6): 1824-1832.
- [22] 刘翠玲, 潘存德, 吴晓勇, 寇福堂, 谭卫平. 新疆喀纳斯树种丰富度垂直格局特征. 生态学杂志, 2009, 28(2): 203-208.
- [23] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 赵一娉. 陕西省 3 种主要树种叶片、凋落物和土壤 N、P 化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(2): 443-454.
- [24] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [25] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305(5683): 509-513.
- [26] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, Mccauley E, Schulz K L, Slemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [27] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姍, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [28] Korner C, Diemer M. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1987, 1(3): 179-194.
- [29] Woodward F I, Bazzaz F A. The responses of stomatal density to CO₂ partial pressure. *Journal of Experimental Botany*, 1988, 39(12): 1771-1781.
- [30] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [31] 刘翠玲, 潘存德, 吴晓勇, 寇福堂, 谭卫平. 新疆喀纳斯旅游区树种多样性垂直格局与自然火干扰. 生态学报, 2009, 29(8): 4157-4162.
- [32] 赵一娉, 曹扬, 陈云明, 彭守璋. 黄土丘陵沟壑区森林生态系统生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(16): 5451-5460.
- [33] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 10849-10850.
- [34] 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.
- [35] Chapin F S, Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 1991, 72(2): 709-715.
- [36] 李从娟, 雷加强, 徐新文, 唐清亮, 高培, 王永东. 塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤 CNP 的化学计量特征. 生态学报, 2013, 33(18): 5760-5767.
- [37] 张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 费玲, 李静, 吴永宏, 张中瑞, 王卫军. 刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征. 生态学报, 2016, 36(9): 2607-2613.
- [38] Zheng S X, Shanguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 21(3): 357-370.
- [39] 魏晨, 张小平, 罗子渝, 曹建军, 冯明铭, 赵慧君, 李空明, 李光栋. 兰州市南山和北山 3 种乔木叶片生态化学计量特征的对比研究. 生态学报, 2021, 41(6): 2460-2470.
- [40] 张小芳, 刘贤德, 敬文茂, 曹建军. 祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4012-4020.
- [41] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(s1-3): 139-151.
- [42] 张增可, 吴雅华, 黄柳菁, 刘兴诏. 海岛森林不同演替阶段土壤和植物的碳、氮、磷化学计量特征. 西北植物学报, 2019, 39(5): 925-934.
- [43] 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.
- [44] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. 应用生态学报, 2016, 27(2): 365-372.
- [45] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [46] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*: (植物学报: 英文版), 2004, 46(3): 259-270.