

高寒森林植物叶片-枯落物-土壤养分含量及化学计量特征

杨红¹, 柳文杰¹, 刘合满^{2*}, 曹丽花²

(1. 西藏农牧学院资源与环境学院, 西藏 林芝 860000; 2. 信阳农林学院农学院, 河南 信阳 464000)

摘要 以藏东南色季拉山典型森林植被为研究对象, 探究高寒森林植物叶片-枯落物-土壤养分含量、回流率及化学计量特征。结果表明: 同一森林类型有机碳、全氮、全磷和全钾含量在不同土层中均表现为0~10 cm土层最高, >20~30 cm土层最低; 各部分中全氮、全磷和全钾含量表现为新叶>老叶>枯落物>土壤, 有机碳含量表现为老叶>新叶>枯落物>土壤。土壤、枯落物、新叶和老叶的碳(C)、氮(N)和C、磷(P)和C、钾(K)的化学计量比均表现为针叶林>阔叶林, 可见针叶林更有利于C的累积, 阔叶林则有利于N、P、K矿质营养元素的累积。本研究中, 植物叶片N、P的化学计量比分布在2.87~5.27之间, 显著低于全球平均水平(14.00), 说明本研究区域为明显的N元素限制类型。N、P、K养分回流率均为正值, 总体上均表现为阔叶林>针叶林。本研究结果为科学阐明藏东南森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤养分循环研究提供了数据支撑。

关键词 高寒森林; 化学计量特征; 植物叶片; 枯落物; 土壤

中图分类号 S 714

文献标志码 A

Nutrient contents and stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in alpine forest.

Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), XXXX, XX(X): 1-12

YANG Hong¹, LIU Wenjie¹, LIU Heman^{2*}, CAO Lihua² (1. Resources and Environment College, Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, Xizang, China; 2. College of Agronomy, Xinyang Agriculture and Forestry University, Xinyang 464000, Henan, China)

Abstract In order to explore the nutrient content, return rate and stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in alpine forest, the typical forests of Sejila Mountain in Southeast Tibet were analyzed. The results showed that for the same forest type, the contents of organic carbon (C), total nitrogen (N), total phosphorus (P) and total potassium (K) in 0-10 cm soil layer were the highest, while those in >20-30 cm soil layer were the lowest. The contents of total N, total P and total K in the samples were new leaf>old leaf>litter>soil, while the content of organic C was old leaf>new leaf>litter>soil. The stoichiometric ratios of C to N, C to P and C to K of soil, litter, new and old leaves, respectively, were coniferous forest>broad-leaved forest. It can be seen that coniferous forest is more conducive to the accumulation of C, and broad-leaved forest is conducive to the accumulation of mineral nutrients of N, P, and K. The stoichiometric ratios of N to P in plant leaves ranged from 2.87-5.27, which were significantly lower than the global average level (14.00). It was indicated that this study area was obviously restricted by N element. The nutrient return rates of N, P and K were all positive, and

基金项目: 西藏农牧学院林学创新团队建设项目(藏财预支2020-11-13); 西藏农牧学院厅校联合基金(76660026); 西藏自治区农业资源与环境学科建设项目(藏财预支2020-001); 大连民族大学联合项目(766660042)。

*通信作者(Corresponding author): 刘合满(<https://orcid.org/0000-0001-7694-0187>), E-mail: liuh-m@163.com

第一作者(First author): 杨红(<https://orcid.org/0000-0003-4672-0831>), E-mail: hyang2016@163.com

收稿日期(Received): 2020-10-26; 接受日期(Accepted): 2021-03-02

generally showed that the broad-leaved forest was higher than the coniferous forest. The results provide data support for scientifically clarifying the plant leaf-litter-soil nutrient cycle of forest ecosystem in Southeast Tibet.

Key words alpine forest; stoichiometric characteristics; plant leaf; litter; soil

生态化学计量学(ecological stoichiometry)作为研究生态系统中元素稳定循环机制和能量平衡状态的理论^[1-2],可为研究陆地生态系统物质循环和限制性养分判别提供重要手段和思路^[3-5]。植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量比在一定程度上可指示所在生态系统的C累积动态和N、P养分的限制格局^[6],C、N和C、P化学计量比代表着植物吸收营养元素时所能同化的C的能力,反映了植物对N和P的利用效率,植物叶片N、P化学计量比是决定群落结构和功能的关键性指标,可作为判断环境对植物生长养分供应状况的指标^[7]。枯落物作为森林地表重要的物质组成,是土壤C、N、P、钾(K)等养分的重要贡献者,亦是“植物-土壤”养分循环的关键。枯落物养分归还量的多少和归还速率的快慢,主要受枯落物质种类和量的影响。章清涛等^[8]研究表明,枯落物C、N和N、P化学计量比与枯落物分解速率呈负相关,而C、P化学计量比与其呈正相关;也有研究发现,枯落物分解速率的快慢主要受N含量的影响,与C、N和N、P化学计量比关系不显著^[9]。森林土壤是陆地生态系统的重要组成部分,在供应植物养分和调节养分循环方面具有重要意义。然而,目前的研究工作主要是以植物叶片、枯落物、土壤三者中的某一个或两个作为研究对象,而将三者作为一个有机连续的统一整体来研究的相对较少。这将影响我们对森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤中C、N、P、K养分之间的联系及循环机制的认识,不利于揭示森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤之间的物质循环特征。

青藏高原是世界上海拔最高、生物多样性和遗传基因最丰富与最集中的地区之一^[10],素有“世界第三极”和“天然实验室”之称,是全球气候变化的敏感区,在亚洲乃至全球气候变化中均具有重要的作用。受低温的影响,植物生长及枯落物分解缓慢,导致本研究区域枯落物层十分发达。据统计,西藏森林枯落物储存了大约2.4亿t有机碳(organic carbon, OC)^[11],因此,在全球气候变化背景下,本区域枯落物的物质循环过程将对植物叶片-枯落物-

土壤连续体C、N、P化学计量特征产生较大影响^[12]。目前,有关西藏森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤连续体C、N、P化学计量特征的研究鲜见报道。故本研究以藏东南色季拉山不同海拔森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤为研究对象,分析西藏高寒气候条件下森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤连续体C、N、P、K含量及生态化学计量特征的差异,可为科学阐明全球气候变化背景下青藏高原高寒森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤连续体物质能量循环及植物生长适应对策提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区藏东南色季拉山地处雅鲁藏布江中下游,隶属念青唐古拉山脉,主峰海拔5 200 m左右。随海拔降低,藏东南色季拉山植被分布依次为高寒草甸,高山寒带灌丛,亚高山寒温带暗针叶林、松林、落叶阔叶林和山地温带针阔混交林。由于雅鲁藏布江的水汽通道作用,研究区受印度洋暖湿季风影响,处于亚高山寒温带半湿润区,冬春少雨,夏秋雨丰,年降水量650~1 134 mm,降雨主要集中在5—9月;平均相对湿度78%,年平均气温-0.73℃,1月平均气温-13.8℃,7月平均气温9.8℃;土壤以山地棕壤和酸性棕壤为主。研究区的低温、低氧、高湿等条件不利于森林地表枯落物的分解,部分植被枯落物层厚度可达10 cm以上。同时,本研究区域植被类型随海拔变化呈明显的垂直分布特征,即随海拔增加,依次分布的植被主要有林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)、林芝杜鹃(*Rhododendron nyingchiense*)和雪山杜鹃(*R. aganniphum*)等。

1.2 研究材料与样地设计

本研究以雪山杜鹃、林芝杜鹃、急尖长苞冷杉和林芝云杉林为试验材料,并设置试验样地,其中前两者为常绿阔叶林,后两者为常绿针叶林。各材料采样点位置如表1所示。在每种森林植被下分别

选择地形、树高、胸径、郁闭度相似的3~5棵树,在每棵树上按“梅花”形5点采样法采集不同方位的一年生叶片(新叶)和二年生叶片(老叶)。2种杜鹃林不同年龄叶片根据芽鳞痕进行区分采集,急尖长苞冷杉和林芝云杉根据其枝条年龄进行区分采集;同时,采集对应位置不同腐熟程度的枯落物混合物和

表层土壤(0~10、>10~20和>20~30 cm土层)样品。将采集的样品带回实验室,土壤样品除去可见石块和植物根系等非土壤成分后室内自然风干、磨细。新鲜植物叶片经清水冲洗,于105℃烘箱中杀青30 min,50℃烘干至恒量后,粉碎,过筛,待测。枯落物自然风干后,粉碎,过筛,待测。

表1 样地位置及其群落结构

Table 1 Sample plot location and its community structure

样地植被类型 Vegetation type of sample plot	经度(E) Longitude (E)	纬度(N) Latitude (N)	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)
雪山杜鹃 <i>R. aganniphum</i>	94°41' 39.47"	29°39' 17.26"	4 300	25
林芝杜鹃 <i>R. nyingchiense</i>	94°41' 37.22"	29°39' 12.51"	4 100	32
急尖长苞冷杉 <i>A. georgei</i> var. <i>smithii</i>	94°42' 20.35"	29°39' 05.59"	3 900	48
林芝云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i>	94°42' 32.53"	29°39' 05.08"	3 700	41

1.3 植物叶片、枯落物及土壤有机碳、全氮、全磷、全钾含量测定

采用重铬酸钾($K_2Cr_2O_7$)-外加加热法测定有机碳(OC)含量,即称取叶片或枯落物样品0.01~0.05 g、土壤样品0.05~0.10 g,向其加入1/6 $K_2Cr_2O_7$ 和浓 H_2SO_4 各5 mL,于180℃条件下沸腾消煮5 min,消煮液冷却后转移至250 mL三角瓶中,转移液用0.2 mol/L的 $Fe_2SO_4 \cdot 7H_2O$ 滴定,根据空白样品消耗的 $Fe_2SO_4 \cdot 7H_2O$ 的量计算样品中的OC含量。采用半微量凯氏定氮法测定植物叶片、枯落物和土壤全氮(total nitrogen, TN)含量,即称取粉碎植物叶片或枯落物0.50~1.00 g、土壤1.00 g样品,加入混合催化剂和10 mL浓 H_2SO_4 高温共煮1 h,然后采用UDK149型定氮仪(意大利VELP公司)在50 mL 10 mol/L碱性溶液中碱解蒸馏3 min,蒸馏液用20 g/L的 H_3BO_3 吸收,吸收液用0.01 mol/L HCl滴定,根据空白样品所消耗HCl的量计算样品全氮含量。采用 H_2SO_4 - H_2O_2 法测定植物叶片和枯落物中的全磷(total phosphorus, TP)和全钾(total potassium, TK)含量,即称取叶片或枯落物样品0.50~1.00 g,经 H_2SO_4 - H_2O_2 消化后,定容至100 mL容量瓶中,静置过夜,上清液中的磷采用磷钼蓝比色法测定,上清液中的钾稀释10倍后采用火焰光度法测定^[13]。采用 H_2SO_4 - $HClO_4$ 法测定土壤TP、TK含量,即称取过0.149 mm筛的风干土壤样品0.50~1.00 g,样品经水润湿后加8 mL浓 H_2SO_4 摇匀,再加入10滴72% $HClO_4$,摇匀后消煮,消煮液冷却后定容至100 mL容量瓶中(瓶中事先加入30 mL蒸馏水),静置过夜,上清液中的

磷采用磷钼蓝比色法测定,上清液中的钾稀释5倍后采用火焰光度法测定。

1.4 数据统计与分析

采用Excel 2016进行数据处理,采用单因素方差分析法进行养分含量之间的差异分析,采用配对样本 t 检验对不同植被类型养分之间的差异进行分析,采用Origin 9.0作图及进行相关性分析。

采用新鲜叶片与衰老叶片养分含量的差值来计算养分回流率,计算公式^[14]如下:

$$R_E = \left(\frac{W_1 - W_2}{W_1} \right) \times 100\%.$$

式中: R_E 为养分回流率, W_1 为一年生新鲜叶片的养分含量, W_2 为二年生衰老叶片的养分含量。

2 结果与分析

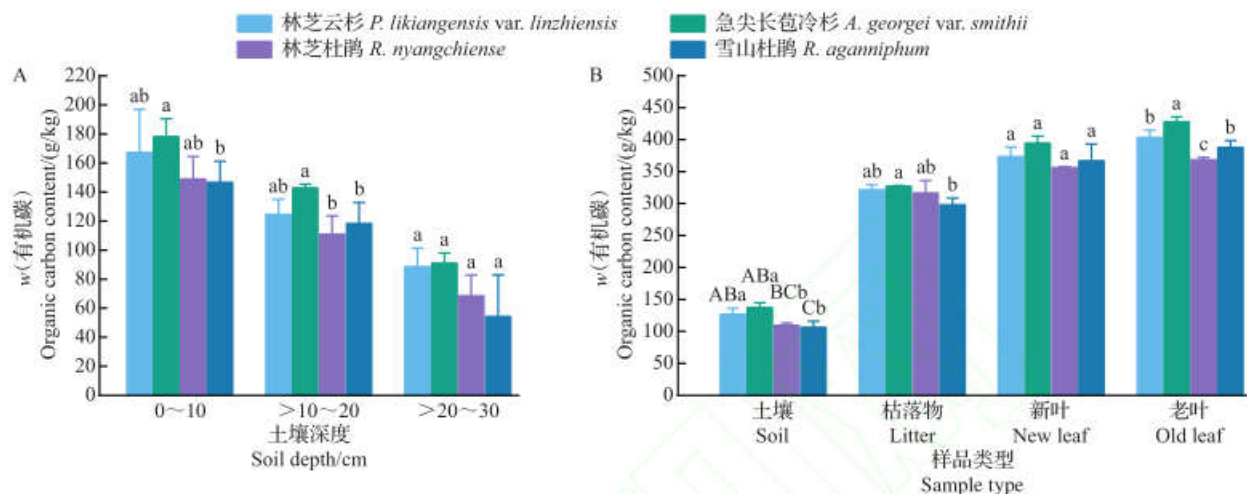
2.1 OC含量变化特征

由图1A可知,土壤有机碳(OC)含量随土壤深度增加呈降低的趋势,0~10 cm和>20~30 cm土层OC含量表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>林芝杜鹃>雪山杜鹃,>10~20 cm土层OC含量表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>雪山杜鹃>林芝杜鹃。由图1B可知,3个土层土壤OC含量进行加权平均后表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>林芝杜鹃>雪山杜鹃,即土壤OC质量分数为针叶林(132.06 g/kg)>阔叶林(107.93 g/kg),且2种杜鹃与急尖长苞冷杉之间差异达极显著水平($P<0.01$),与林芝云杉之间差异达显著水平($P<0.05$),而2种针叶林之间

差异不显著($P>0.05$)。

枯落物中OC含量在不同森林植被间的变化特征与土壤OC含量一致。新叶和老叶的OC含量表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>雪山杜鹃>林芝杜鹃,即新老叶中OC含量为针叶林>阔叶林(图

1B)。同一森林植被的OC含量均表现为老叶>新叶>枯落物>土壤,表明老叶木质化程度较高,更有利于OC的累积,而土壤养分主要来源于枯落物的归还,故土壤OC含量低于枯落物OC含量,远低于新叶和老叶的OC含量。



短栅上的不同小写或大写字母表示在相同土壤深度(A)或相同样品类型(B)不同植被间在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异有统计学或高度统计学意义。

Different lowercase or uppercase letters above bars indicate significant or highly significant differences at the same soil depth (A) or the same sample type (B) among different vegetation types at the 0.05 or 0.01 probability level.

图1 森林植被叶片-枯落物-土壤连续体OC含量分布特征

Fig. 1 Distribution characteristics of OC content in leaf-litter-soil continuum of forest vegetation

2.2 TN含量变化特征

如图2A所示:0~10 cm和>10~20 cm土层深度的土壤TN含量均以林芝杜鹃林最大,分别为3.64和2.41 g/kg;林芝云杉林最小,其值分别为2.24和1.05 g/kg。>20~30 cm土层深度土壤TN含量分布在0.85~1.99 g/kg之间。同一森林植被土壤TN含量随土壤深度的增加均呈降低的趋势,其降幅依次为林芝云杉(62.18%)、林芝杜鹃(49.26%)、急尖长苞冷杉(42.63%)和雪山杜鹃(37.70%)。

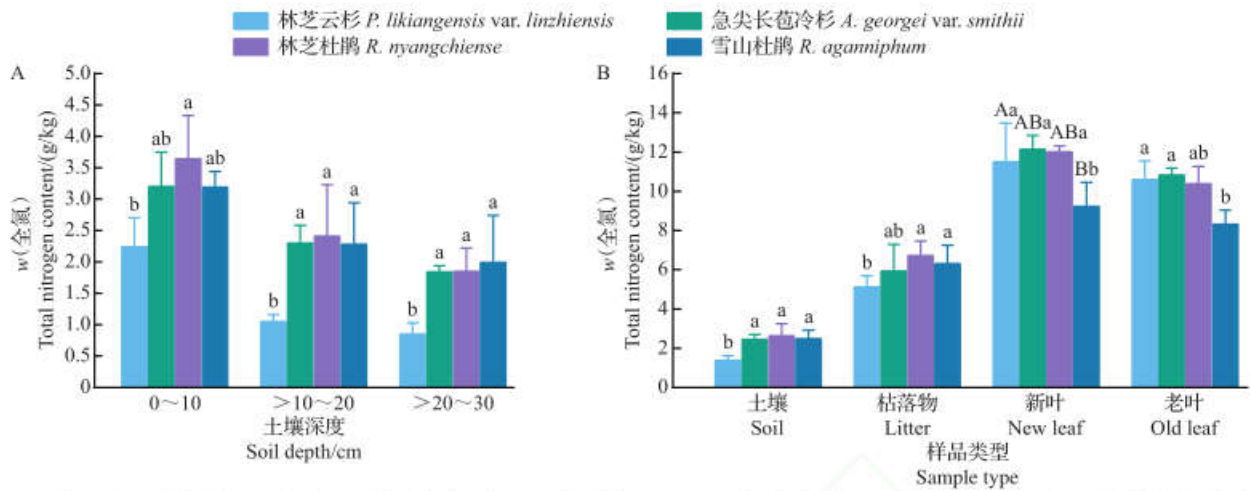
由图2B可知:3个土壤深度的TN含量表现为林芝杜鹃>雪山杜鹃>急尖长苞冷杉>林芝云杉,整体表现为阔叶林(2.56 g/kg)>针叶林(1.91 g/kg)。枯落物TN含量变化趋势与土壤TN含量变化特征一致,最大值亦出现在林芝杜鹃(6.72 g/kg),且较林芝云杉高31.05%。新叶的TN含量表现为急尖长苞冷杉>林芝杜鹃>林芝云杉>雪山杜鹃,整体表现为针叶林(11.82 g/kg)>阔叶林(10.62 g/kg);老叶的TN含量表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>林芝杜鹃>雪山杜鹃,整体表现为针叶林(10.71 g/kg)>阔

叶林(9.35 g/kg)。不同样品类型TN含量表现为新叶>老叶>枯落物>土壤,其中林芝云杉、急尖长苞冷杉、林芝杜鹃和雪山杜鹃森林植被新叶的TN含量分别较老叶高8.59%、12.11%、15.62%和10.94%。

2.3 TP含量变化特征

由图3A可知:随土壤深度增加,土壤TP含量呈降低趋势,雪山杜鹃、林芝杜鹃、急尖长苞冷杉和林芝云杉林的>20~30 cm土层土壤TP含量分别较0~10 cm土层降低了22.41%、21.10%、20.32%和10.27%。在0~10 cm土层,林芝云杉林土壤TP含量显著低于其他各森林植被($P<0.05$),而在>10~20和>20~30 cm土层,各森林植被间差异均不显著($P>0.05$)。

由图3B可知:3个土壤深度的TP平均含量表现为雪山杜鹃>林芝杜鹃>急尖长苞冷杉>林芝云杉,且雪山杜鹃与林芝云杉之间差异达极显著水平($P<0.01$),与急尖长苞冷杉和林芝杜鹃之间达到显著水平($P<0.05$)。枯落物TP含量在各森林植被间的变化特征与土壤一致,雪山杜鹃与林芝云杉、急尖



短栏上的不同小写或大写字母表示在相同土壤深度(A)或相同样品类型(B)不同植被间在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异有统计学或高度统计学意义。

Different lowercase or uppercase letters above bars indicate significant or highly significant differences at the same soil depth (A) or the same sample type (B) among different vegetation types at the 0.05 or 0.01 probability level.

图2 森林植被叶片-枯落物-土壤连续体TN含量分布特征

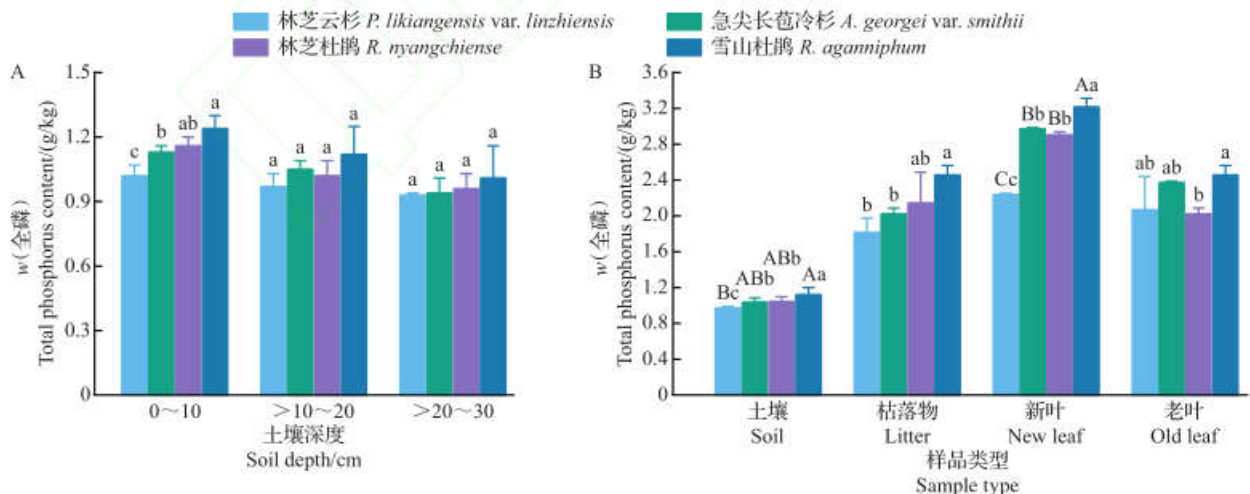
Fig. 2 Distribution characteristics of TN content in leaf-litter-soil continuum of forest vegetation

长苞冷杉植被类型间差异均达显著水平($P<0.05$)。新叶的TP含量表现为雪山杜鹃(3.22 g/kg)>急尖长苞冷杉(2.97 g/kg)>林芝杜鹃(2.91 g/kg)>林芝云杉(2.24 g/kg),林芝云杉与其他3种植被类型间差异达极显著水平($P<0.01$);老叶的TP含量变化趋势与新叶一致,其值分布在2.02~2.46 g/kg之间。不同样品类型TP含量表现为新叶>老叶>枯落物>土壤,

表明新叶对P的吸收利用和累积能力较老叶强。

2.4 TK含量变化特征

由图4A可知:随着土层深度增加,土壤TK含量呈减少趋势。0~10 cm土层土壤TK含量以林芝杜鹃林最大,为7.51 g/kg;>10~20和>20~30 cm土层土壤TK含量以急尖长苞冷杉林为最大,分别为5.94和4.80 g/kg。



短栏上的不同小写或大写字母表示在相同土壤深度(A)或相同样品类型(B)不同植被间在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异有统计学或高度统计学意义。

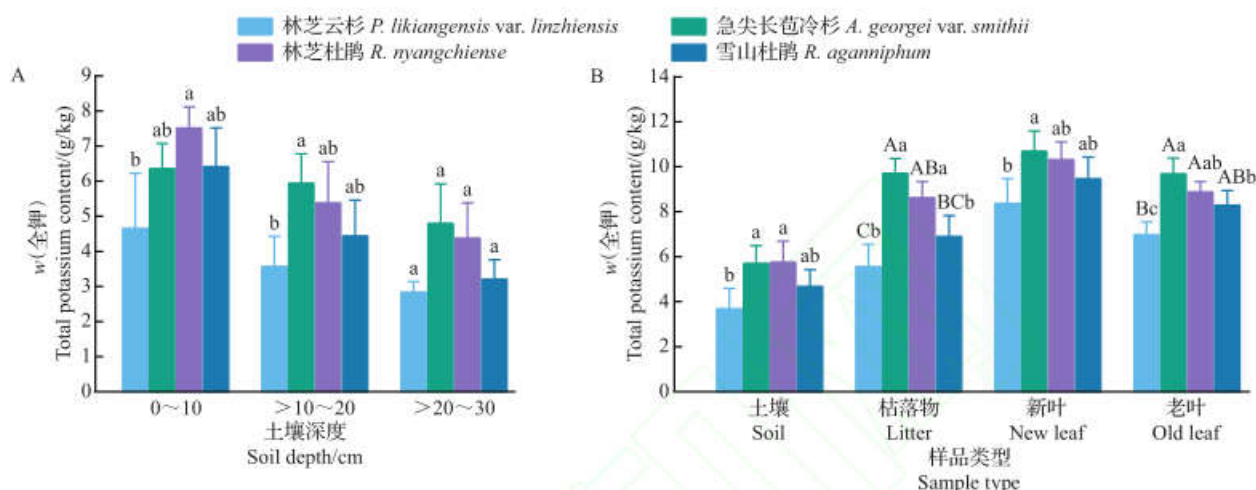
Different lowercase or uppercase letters above bars indicate significant or highly significant differences at the same soil depth (A) or the same sample type (B) among different vegetation types at the 0.05 or 0.01 probability level.

图3 森林植被叶片-枯落物-土壤连续体TP含量分布特征

Fig. 3 Distribution characteristics of TP content in leaf-litter-soil continuum of forest vegetation

由图4B可知:土壤TK平均含量表现为林芝杜鹃>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃>林芝云杉,整体上表现为阔叶林(5.22 g/kg)>针叶林(4.69 g/kg)。枯落物TK含量表现为急尖长苞冷杉>林芝杜鹃>雪山杜鹃>林芝云杉,整体表现为阔叶林(7.76 g/kg)>针叶林(7.64 g/kg)。新叶和老叶中的TK含量在各森

林植被间的变化趋势与枯落物的变化特征一致。不同样品类型TK含量表现为新叶>老叶>枯落物>土壤,林芝云杉、急尖长苞冷杉、林芝杜鹃和雪山杜鹃林新叶的TK含量分别较老叶高20.02%、10.38%、16.18%和14.15%,枯落物TK含量分别较土壤TK含量高50.81%、70.39%、49.72%和47.09%。



短栏上的不同小写或大写字母表示在相同土壤深度(A)或相同样品类型(B)不同植被间在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异有统计学或高度统计学意义。

Different lowercase or uppercase letters above bars indicate significant or highly significant differences at the same soil depth (A) or the same sample type (B) among different vegetation types at the 0.05 or 0.01 probability level.

图4 森林植被叶片-枯落物-土壤连续体TK含量分布特征

Fig. 4 Distribution characteristics of TK content in leaf-litter-soil continuum of forest vegetation

2.5 植物叶片-枯落物-土壤的OC、TN、TP、TK的化学计量特征

由图5A可知:土壤和枯落物的C、N化学计量比均表现为林芝云杉>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃>林芝杜鹃;新叶和老叶的C、N化学计量比均表现为雪山杜鹃>急尖长苞冷杉>林芝云杉>林芝杜鹃。总的来说,同一森林植被不同样品间C、N化学计量比表现为土壤>枯落物>老叶>新叶。

由图5B可知:土壤C、P化学计量比表现为急尖长苞冷杉(132.44)>林芝云杉(130.34)>林芝杜鹃(104.58)>雪山杜鹃(94.90),林芝杜鹃与2种针叶林之间差异显著($P<0.05$),雪山杜鹃与2种针叶林之间差异极显著($P<0.01$)。枯落物C、P化学计量比分布在121.27~176.92之间。新叶的C、P化学计量比变化趋势为林芝云杉(166.99)>急尖长苞冷杉(132.59)>林芝杜鹃(122.55)>雪山杜鹃(113.98),林芝云杉与急尖长苞冷杉之间差异显著($P<0.05$),与2种杜鹃之间差异极显著($P<0.01$)。

老叶的C、P化学计量比表现为林芝云杉>林芝杜鹃>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃,其值分布在157.82~194.98之间。同一森林植被不同样品间C、P化学计量比表现为老叶>枯落物>新叶>土壤,即P累积为土壤>新叶>枯落物>老叶,C累积为老叶>枯落物>新叶>土壤。

由图5C可知:土壤C、K化学计量比表现为林芝云杉>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃>林芝杜鹃,且林芝云杉与其他各植被类型间差异显著($P<0.05$)。枯落物C、K化学计量比变化规律为林芝云杉(57.80)>雪山杜鹃(43.25)>林芝杜鹃(36.70)>急尖长苞冷杉(33.71),林芝云杉与急尖长苞冷杉之间差异极显著($P<0.01$),与林芝杜鹃之间差异显著($P<0.05$)。新叶和老叶的C、K化学计量比均表现为林芝云杉>雪山杜鹃>急尖长苞冷杉>林芝杜鹃。同一植被类型不同样品间C、K化学计量比表现为老叶>枯落物>新叶>土壤。

由图5D可知:土壤N、P化学计量比表现为林

芝杜鹃>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃>林芝云杉,其值在 1.42~2.52 之间。枯落物 N、P 化学计量比为 2.56~3.13。新叶的 N、P 化学计量比表现为林芝云杉(5.14)>林芝杜鹃(4.13)>急尖长苞冷杉(4.08)>雪山杜鹃(2.87),雪山杜鹃与其他 3 种森林植被之间差异极显著($P<0.01$),林芝云杉与急尖长苞冷杉和林芝杜鹃之间差异显著($P<0.05$)。老叶的 N、P 化学计量比变化特征与新叶一致,但老叶较新叶分别升高了 0、11.68%、24.45% 和 18.05%,说明老叶对 N 的累积比例高于对 P 的累积比例,而新叶对 P 的累积比例高于对 N 的累积。同一森林植被 N、P 化学计量比表现为老叶>新叶>枯落物>土壤。

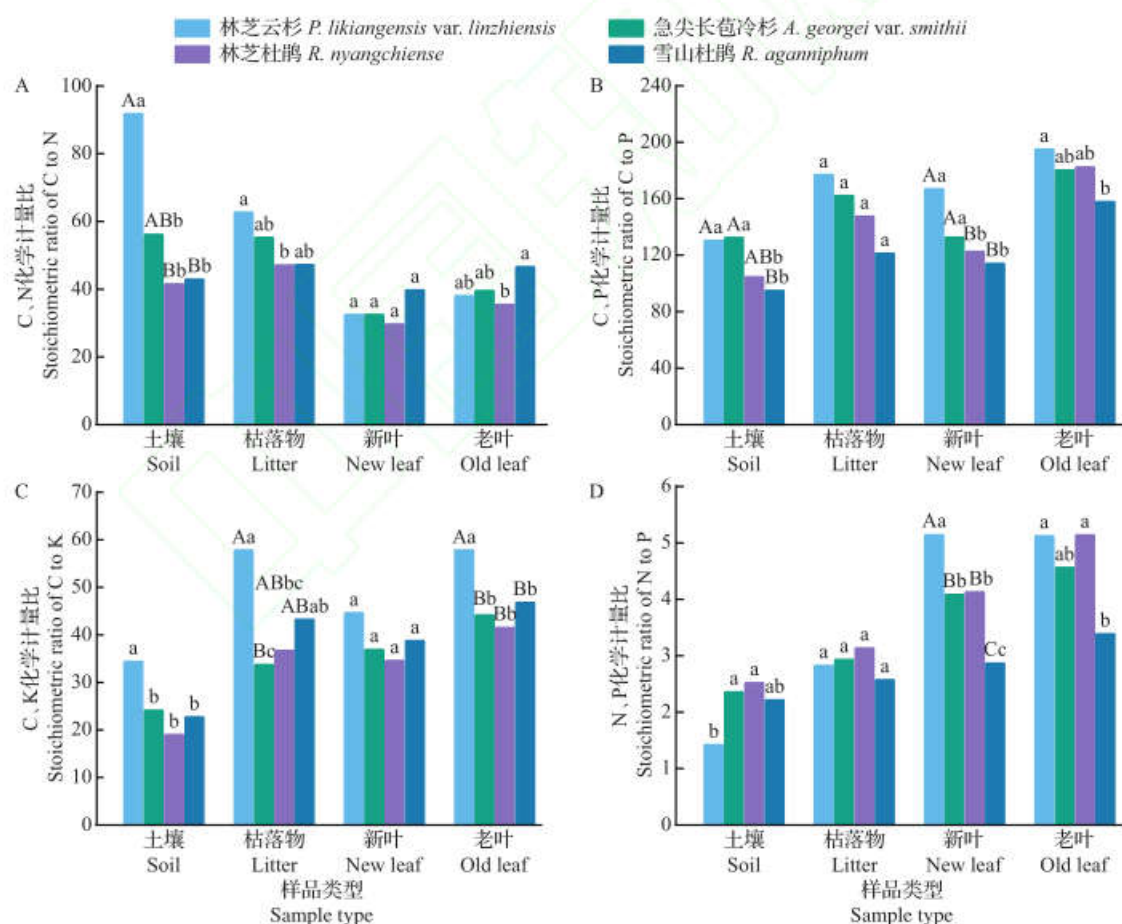
2.6 植物叶片-枯落物-土壤的 C、N 化学计量比与其他化学计量比的相关性

由图 6 可知:C、N 化学计量比与其他化学计量

比之间均有显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)相关性。其中,土壤、新叶和枯落物 C、N 和 C、P 与 C、K 的化学计量比之间呈正相关关系,即土壤、新叶和枯落物中的 N、P、K 含量均随 OC 含量的增加而增加,老叶的 C、N 与 C、K 化学计量比之间亦呈正相关,但与 C、P 化学计量比之间呈负相关,这主要与老叶中 OC 含量显著累积,而 P 元素被新叶吸收利用等有关。“植物叶片-枯落物-土壤”的 C、N 与 N、P 化学计量比之间均呈负相关,说明在本研究对象中,整体累积效率为 $OC>P>N$ 。

2.7 养分回流率

由图 7 可知:N、P、K 养分回流率均为正值,即随着植物新生组织的生长,衰老组织的 N、P、K 会转移至新生组织,但不同元素的转移效率存在差异。本研究中,各植被类型均以 P 元素的转移效率最高,其



短栅上的不同小写或大写字母表示在相同样品类型不同植被间在 $P<0.05$ 或 $P<0.01$ 水平差异有统计学或高度统计学意义。

Different lowercase or uppercase letters above bars indicate significant or highly significant differences at the same sample type among different vegetation types at the 0.05 or 0.01 probability level.

图 5 OC、TN、TP、TK 的化学计量特征

Fig. 5 Stoichiometric characteristics of OC, TN, TP, and TK

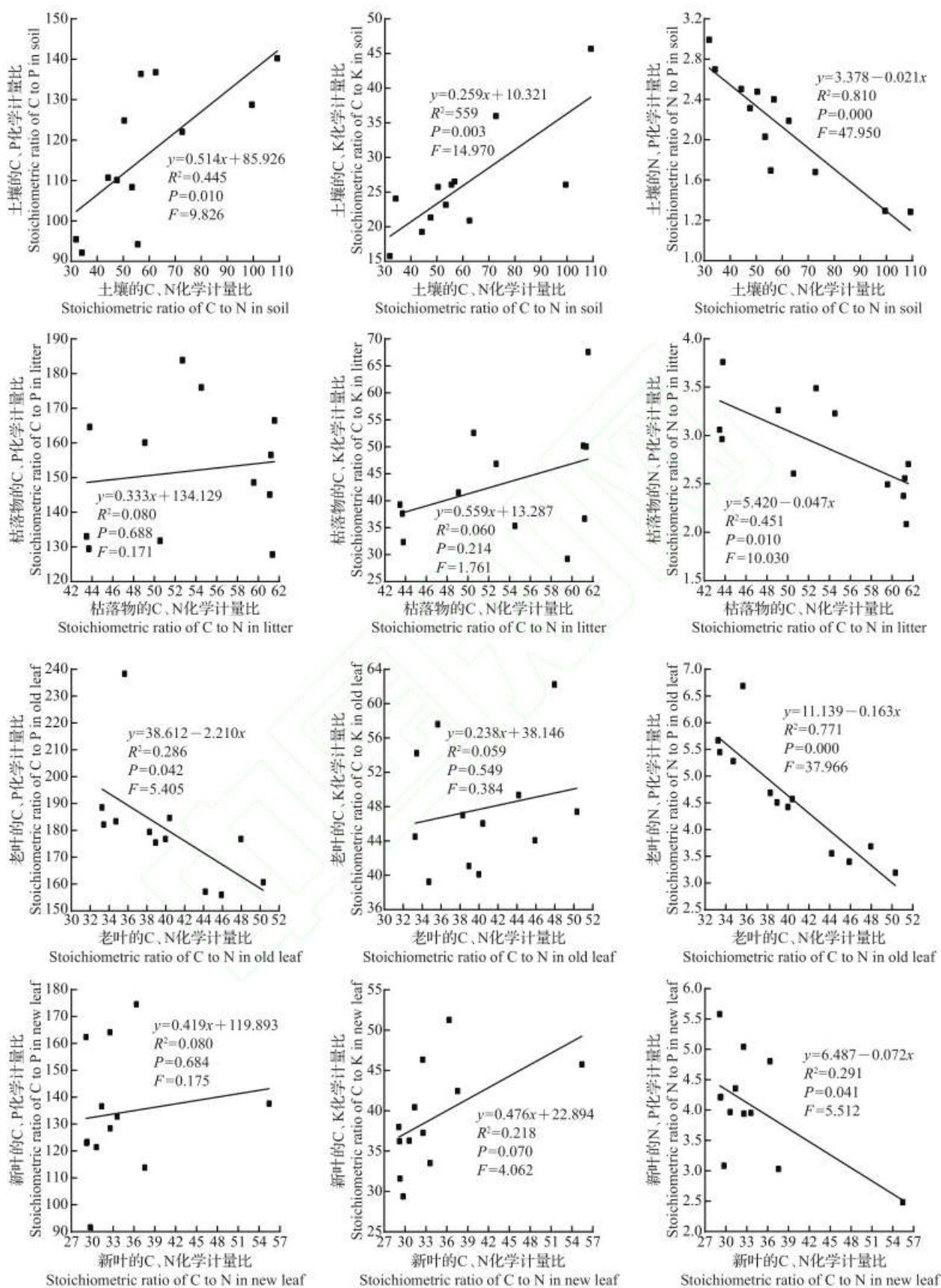


图6 植物叶片-枯落物-土壤的C、N化学计量比与其他化学计量比的相关关系

Fig. 6 Correlation between stoichiometric ratios of plant leaf-litter-soil C to N and other stoichiometric ratios

中林芝云杉、急尖长苞冷杉、林芝杜鹃和雪山杜鹃的转移效率分别为8.82%、20.13%、30.50%和23.64%，总体上阔叶林(27.07%)高于针叶林(14.48%)；其次为K元素，林芝云杉、急尖长苞冷杉、林芝杜鹃和雪山杜鹃的转移效率分别为8.68%、9.41%、13.92%和12.40%，总体亦表现为阔叶林(13.16%)>针叶林(9.04%)；较前两者而言，N元素的重吸收率较低，其回流率为7.91%~13.51%，整体亦表现为阔叶林(11.69%)高于针叶林(9.36%)。

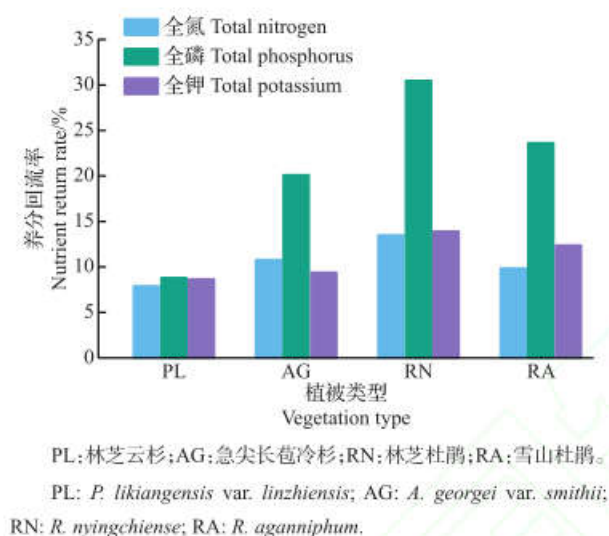


图7 养分回流率

Fig. 7 Nutrient return rate

3 讨论

3.1 不同森林植被植物叶片-枯落物-土壤化学成分含量变化特征

本研究中，高寒森林OC、TN、TP和TK主要集中在表层(0~10 cm)土壤，这种差异性主要在于本研究区森林地表累积了大量枯落物，枯落物返还至土壤中的OC、TN、TP和TK含量由土壤上层至下层呈递减趋势。不同森林植被土壤养分含量之间差异显著($P<0.05$)。就不同森林植被而言，土壤和枯落物OC含量表现为急尖长苞冷杉>林芝云杉>林芝杜鹃>雪山杜鹃，整体表现为针叶林>阔叶林，TN、TP、TK含量表现为阔叶林>针叶林，这与已有的研究结果^[5]一致，表明植物衰老组织在凋落之前大部分营养元素被转移至新生组织，而大部分碳元素则被残留。枯落物养分作为土壤外来养分的主要来源，其养分变化特征影响土壤养分含量动态，

故两者变化趋势一致。本研究中，新叶和老叶的OC、TN、TP含量表现为针叶林>阔叶林，TK表现为阔叶林>针叶林。即针叶树种较阔叶林具有更高的潜在碳蓄积能力，更有利于OC的累积。就同一森林植被而言，OC含量表现为老叶>新叶>枯落物>土壤，表明老叶以OC累积为主。这与曹丽花等^[16]在藏东南色季拉山的研究结果一致。TN、TP和TK含量均表现为新叶>老叶>枯落物>土壤，即新叶以N、P、K等营养元素吸收累积为主。

3.2 不同植被类型植物叶片-枯落物-土壤化学计量特征

本研究中，土壤C、N化学计量比为41.51~91.77，远高于全国平均值12.3^[17]，亦高于热带、亚热带地区的红壤和黄壤(20)^[18]。枯落物C、N化学计量比为47.08~62.68，远高于喀斯特高原山地几种主要森林植被凋落物(25.67)^[19]，与地中海松(47.56)^[20]及亚马孙热带雨林的几种新鲜叶片凋落物的平均值(35.9~60.0)^[21]接近，但低于全球陆地枯落物的平均水平(82.1)^[22]。新叶和老叶的C、N化学计量比分别为29.68~39.75和35.47~46.62，老叶明显高于新叶。本研究结果高于长白山温带针阔叶混交林(24.69)^[23]，但与其他学者在中国东部地区的研究结果^[11]相似，这可能是本研究区低温的气候条件导致植物生长速率缓慢，植物对C的积累比例大于对N的吸收利用比例。同一森林植被C、N化学计量比表现为土壤>枯落物>老叶>新叶，即随着植物叶片生长年限的延长，对C的累积比例高于N，直至叶片凋落。

本研究区土壤C、P化学计量比(94.90~132.44)远高于全国平均水平(52.7)^[17]，枯落物C、P化学计量比(121.27~176.92)远低于天山北坡雪岭云杉林枯落物C、P化学计量比(455.903)^[24]和老秃顶子古石河森林群落枯落物C、P化学计量比(122.494~427.565)^[25]。这可能是由于本研究区高寒条件和植物自身适应机制有关，植物适应高寒环境的重要条件之一就是降低自身细胞液凝固点，提高其耐寒性，而提高细胞P元素含量可有效降低细胞液凝固点，提高植物度过寒冷环境的成功率。新叶和老叶的C、P化学计量比整体均表现为针叶林>阔叶林，即低海拔>高海拔。可见，高海拔植物叶片中的P元素累积比例大于低海拔，这与植物适应高寒环境的自身调节机制有关。

本研究中,土壤、新叶和老叶的C、K化学计量比均以林芝云杉最大,林芝杜鹃最小,枯落物C、K化学计量比最大值亦为林芝云杉,但最小值为急尖长苞冷杉,整体均表现为针叶林>阔叶林,表明针叶林在吸收营养元素时同化C的能力强于阔叶林,但对K的利用效率不如阔叶林高。同一森林植被C、K化学计量比表现为老叶>枯落物>新叶>土壤,即C的同化能力老叶最强,枯落物主要来源于老叶,且随着凋落时间的延长,营养物质随之流失,导致C与营养元素之间的差异增大,新叶对C的同化能力相对较弱,但对K的利用效率较高。

土壤中N、P元素限制着植物的生长发育,植物叶片N、P化学计量比是决定群落结构和功能的关键因素,可作为随生产力起限制性作用的N和P的指示剂,同时可作为判断环境对植物生长养分供应状况的指标^[26]。本研究中,土壤N、P化学计量比表现为林芝杜鹃>急尖长苞冷杉>雪山杜鹃>林芝云杉,其值在1.42~2.52之间,整体表现为针叶林>阔叶林。何高迅等^[27]对滇中退化山地不同植被恢复下土壤生态化学计量特征的研究表明,其N、P化学计量比介于1.28~2.68之间,本研究与之接近。刘玥等^[28]在辽河口对不同类型湿地土壤生态化学计量特征的研究结果表明,其N、P化学计量比为13,远高于本研究结果。表明本研究区域土壤供N能力较弱,植物生长可能主要受到土壤供N能力的限制,且这种限制程度在阔叶林中更加明显。在本研究中,枯落物N、P化学计量比介于2.56~3.13之间,远低于黄土高原不同植被带枯落物(16.28~17.99)^[29],亦低于北京平原地区枯落物(15.54)^[30]。这与植物适应高寒气候条件的自身调节机制相关^[31]。根据AERTS等^[32]的判断标准,当植物叶片N、P化学计量比<14.00时,则为N限制型;当N、P化学计量比>16时则为P限制型。本研究中,新叶的N、P化学计量比表现为林芝云杉(5.14)>林芝杜鹃(4.13)>急尖长苞冷杉(4.08)>雪山杜鹃(2.87),老叶的N、P化学计量比变化特征与新叶一致,其值分别为5.27、5.15、4.56和3.38。可见,本研究区域植物新叶和老叶的N、P化学计量比均远小于14.00,说明本研究区域内植物生长属于典型的N限制类型。就同一森林植被而言,N、P化学计量比表现为老叶>新叶>枯落物>土壤。表明对N的利用率老叶>新叶,对P的利用率新叶>老叶。

3.3 养分重吸收特征

养分重吸收是植物组织或器官在脱落前将其部分养分转移到其他成活组织的过程^[33]。该策略被认为是延长养分在植物中的保留时间、提高养分利用效率并减少植物对土壤养分依赖的关键养分保护机制^[34]。本研究中,P元素的回流效率表现:林芝云杉为8.82%,急尖长苞冷杉为20.13%,林芝杜鹃为30.50%,雪山杜鹃为23.64%,总体阔叶林(27.07%)高于针叶林(14.48%),但远低于全球不同气候带植物P元素重吸收率(63.4%)^[35]。本研究中,K元素重吸收率分布在8.68%~13.92%之间,总体亦表现为阔叶林(13.16%)高于针叶林(9.04%)。N元素的重吸收率分布在7.91%~13.51%之间,亦表现为阔叶林(11.69%)>针叶林(9.36%),即高海拔植被>低海拔植被,远低于全球植物N元素重吸收水平(50.3%)。可见,本研究森林植被对N、P、K元素的重吸收率均低于国内外相关研究,其可能与本研究区地处高寒区域,植物生长季短、生长缓慢有关。

4 结论

本研究中,4种森林植被土壤OC、TN、TP和TK均为表层(0~10 cm)含量最高,从土壤、枯落物、新叶和老叶的C、N和C、P与C、K化学计量比变化特征来看,针叶林更有利于C的累积,阔叶林则有利于N、P、K营养元素的累积。随着叶龄增加,同一种森林植被对C的累计比例明显大于对N、P、K等营养元素的累积比例。本研究中,植物叶片的N、P化学计量比显著低于全球平均水平(14.00),说明本研究区营养限制类型为N元素限制型。N、P、K元素重吸收率总体上均表现为阔叶林>针叶林。本研究结果为科学阐明藏东南森林生态系统植物叶片-枯落物-土壤连续体养分循环机制提供了科学依据。

参考文献(References):

- [1] REICH P B, TJOELKER M G, MACHADO J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439(7075): 457-461. DOI: 10.1038/nature04282
 - [2] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 等. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. *土壤学报*, 2014, 51(1): 133-142. DOI: 10.11766/trxb201211280492
- YANG J J, ZHANG X R, MA L S, et al. Ecological stoichiometric relationships between components of *Robinia*

- pseudoacacia* forest in Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 2014,51(1):133–142. (in Chinese with English abstract)
- [3] ELSE J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000,408(6812):578–580. DOI:10.1038/35046058
- [4] SCHIPPER L A, PERCIVAL H J, SPARLING G P. An approach for estimating when soils will reach maximum nitrogen storage. *Soil Use and Management*, 2004,20(3):281–286. DOI:10.1079/SUM2004255
- [5] 李明军,喻理飞,杜明凤,等. 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 化学计量特征及互作关系. *生态学报*, 2018,38(21):7772–7781. DOI:10.5846/stxb201708221509
- LI M J, YU L F, DU M F, et al. C, N and P stoichiometry and their interaction with plants, litter, and soil in a *Cunninghamia lanceolata* plantation with different ages. *Acta Ecologica Sinica*, 2018,38(21):7772–7781. (in Chinese with English abstract)
- [6] ELSE J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3):593–608. DOI:10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x
- [7] 李玉霖,毛伟,赵学勇,等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. *环境科学*, 2010,31(8):1716–1725. DOI:10.13227/j.hjks.2010.08.001
- LI Y L, MAO W, ZHAO X Y, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 2010,31(8): 1716–1725. (in Chinese with English abstract)
- [8] 章清涛,高小虎,宋桂龙,等. 高速公路岩石边坡 3 类人工植物群落凋落物分解特征. *草原与草坪*, 2020,40(2):87–91. DOI:10.13817/j.cnki.cyyyp.2020.02.013
- ZHANG Q T, GAO X H, SONG G L, et al. Analysis of litter decomposition characteristics in three types of artificial vegetation community on expressway rock slope. *Grassland and Turf*, 2020,40(2):87–91. (in Chinese with English abstract)
- [9] MOOSHAMMER M, WANEK W, SCHNECKER J, et al. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology*, 2012,93(4):770–782. DOI:10.1890/11-0721.1
- [10] 董世魁,汤琳,王学霞,等. 青藏高原高寒草地植物多样性测定的最小样地面积. *生物多样性*, 2013,21(6):651–657. DOI: 10.3724/SP.J.1003.2013.07095
- DONG S K, TANG L, WANG X X, et al. Minimum plot size for estimating plant biodiversity of the alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 2013,21(6): 651–657. (in Chinese with English abstract)
- [11] 任书杰,于贵瑞,姜春明,等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. *应用生态学报*, 2012,23(3):581–586. DOI:10.13287/j.1001-9332.2012.0111
- REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012,23(3):581–586. (in Chinese with English abstract)
- [12] 洪江涛,吴建波,王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. *应用生态学报*, 2013,24(9): 2658–2665. DOI:10.13287/j.1001-9332.2013.0517
- HONG J T, WU J B, WANG X D. Effects of global climate change on the C, N and P stoichiometry of terrestrial plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013,24(9):2658–2665. (in Chinese with English abstract)
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京:中国农业出版社,2000.
- BAO S D. *Soil Agrochemical Analysis*. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2002. (in Chinese)
- [14] 郭超,蔡家艳,金奇,等. 鄱阳湖湿地优势植物氮磷再吸收. *生态学杂志*, 2016,35(3):692–697. DOI:10.13292/j.1000-4890.2016.03.021
- GUO C, CAI J Y, JIN Q, et al. Nitrogen and phosphorus resorption of six dominant plant species in Poyang Lake wetlands. *Chinese Journal of Ecology*, 2016,35(3):692–697. (in Chinese with English abstract)
- [15] 司高月,李晓玉,程淑兰,等. 长白山垂直带森林叶片-凋落物-土壤连续体有机碳动态:基于稳定性碳同位素分析. *生态学报*, 2017,37(16):5285–5293. DOI:10.5846/stxb201605190967
- SI G Y, LI X Y, CHENG S L, et al. Organic carbon dynamics of the leaf-litter-soil continuum in the typical forests of the Changbai Mountain transect: an analysis of stable carbon isotope technology. *Acta Ecologica Sinica*, 2017,37(16):5285–5293. (in Chinese with English abstract)
- [16] 曹丽花,尹为玲,刘合满,等. 西藏东南部色季拉山主要类型森林叶片和枯落物养分含量特征. *生态学报*, 2019,39(11): 4029–4038. DOI:10.5846/stxb201805301194
- CAO L H, YIN W L, LIU H M, et al. Stoichiometric characteristics of leaves and litter in typical forest types on Sejila Mountain, southeastern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 2019,39(11):4029–4038. (in Chinese with English abstract)
- [17] CORY C C, DANIEL L. C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007,85(3):235–252. DOI:10.1007/s10533-007-9132-0
- [18] 张秋芳,陈奶寿,陈坦,等. 不同恢复年限侵蚀红壤生态化学计量特征. *中国水土保持科学*, 2016,14(2):59–66. DOI:10.16843/j.sswc.2016.02.008
- ZHANG Q F, CHEN N S, CHEN T, et al. Ecological stoichiometry characteristics of eroded red soil in different restoration years. *Science of Soil and Water Conservation*, 2016,14(2):59–66. (in Chinese with English abstract)
- [19] 秦仕忆,喻阳华,邢容容,等. 喀斯特高原山地区水源涵养林土壤及凋落物的生态化学计量特征. *林业资源管理*, 2017 (5):66–73. DOI:10.13466/j.cnki.lyzygl.2017.05.012
- QIN S Y, YU Y H, XING R R, et al. Stoichiometric characteristics of litter and soils in water conservation forests of karst plateau mountainous region. *Forest Resources Management*, 2017(5):66–73. (in Chinese with English abstract)

- [20] ALMAGRO M, MARTÍNEZ-MENA M. Exploring short-term leaf-litter decomposition dynamics in a Mediterranean ecosystem: dependence on litter type and site conditions. *Plant and Soil*, 2012,358(1/2):323-335. DOI:10.1007/s11104-012-1187-6
- [21] HÄTTENSCHWILER S, JØRGENSEN H B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 2010,98(4):754-763. DOI:10.1111/j.1365-2745.2010.01671.x
- [22] WANG Y P, LAW R M, PAK B. A global model of carbon nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 2010,7(71):2261-2282. DOI:10.5194/bg-7-2261-2010
- [23] 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. 植物生态学报,2011,35(6):587-595. DOI:10.3724/SP.J.1258.2011.00587
WANG J Y, WANG S Q, LI R L, et al. C:N:P stoichiometry characteristics of dominant plants in four forest types in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011,35(6):587-595. (in Chinese with English abstract)
- [24] 李路. 天山北坡雪岭云杉林叶片-枯落物-土壤生态化学计量特征研究. 乌鲁木齐:新疆大学,2019.
LI L. Study on the ecological stoichiometric characteristics of leaves-litter-soil system of *Picea schrenkiana* forests on the north slope of Tianshan Mountains. Urumqi: Xinjiang University, 2019. (in Chinese with English abstract)
- [25] 王岚. 老秃顶子古石河森林群落优势树种叶片、枯落物、土壤之间生态化学计量关系. 辽宁,大连:辽宁师范大学,2019.
WANG L. Ecological stoichiometry between leaves, litter and soil of dominant species in the forest community of rock stream periglacial landform in Mt. Laotudingzi. Dalian, Liaoning: Liaoning Normal University, 2019. (in Chinese with English abstract)
- [26] 刘微. 天童主要落叶和常绿树种叶片N、P化学计量学及分配特征研究. 上海:华东师范大学,2014.
LIU W. Leaf N, P stoichiometry and allocation of main deciduous and evergreen tree species in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. Shanghai: East China Normal University, 2014. (in Chinese with English abstract)
- [27] 何高迅,王越,彭淑娴,等. 滇中退化山地不同植被恢复下土壤碳氮磷储量与生态化学计量特征. 生态学报,2020,40(13):4425-4435. DOI:10.5846/stxb201911152461
HE G X, WANG Y, PENG S X, et al. Soil carbon, nitrogen and phosphorus storage and ecological stoichiometry characteristics of different vegetation restorations in degraded mountainous area of central Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2020,40(13):4425-4435. (in Chinese with English abstract)
- [28] 刘玥,杨继松,于洋,等. 辽河口不同类型湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征. 生态学报,2020,39(9):3011-3020. DOI:10.13292/j.1000-4890.202009.007
- LIU Y, YANG J S, YU Y, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of soil in the Liaohe estuary wetlands. *Chinese Journal of Ecology*, 2020,39(9):3011-3020. (in Chinese with English abstract)
- [29] 董从国,乔雨宁,曹扬,等. 黄土高原不同植被带油松人工林生态化学计量特征及其影响因素. 西北林学院学报,2020,35(3):1-8. DOI:10.3969/j.issn.1001-7461.2020.03.01
DONG C G, QIAO Y N, CAO Y, et al. Ecological stoichiometric characteristics and its influential factors *Pinus tabulaeformis* plantation under different vegetation zones in the Loess Plateau. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020,35(3):1-8. (in Chinese with English abstract)
- [30] 姜俊,陆元昌,秦永胜,等. 北京平原地区不同人工林叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征. 生态环境学报,2020,29(4):702-708. DOI:10.16258/j.cnki.1674-5906.2020.04.008
JIANG J, LU Y C, QIN Y S, et al. Ecological stoichiometric characteristics of leaf-litter-soil for four dominant tree species in plain afforestation area, Beijing. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020,29(4):702-708. (in Chinese with English abstract)
- [31] 唐仕嫻,杨万勤,王海鹏,等. 中国森林凋落叶氮、磷化学计量特征及控制因素. 应用与环境生物学报,2015,21(2):316-322. DOI:10.3724/SP.J.1145.2014.10040
TANG S S, YANG W Q, WANG H P, et al. Stoichiometric characteristics and controlling factors of N and P in forest litter in China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2015,21(2):316-322. (in Chinese with English abstract)
- [32] AERTS R, CHAPIN III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999,30:1-67. DOI:10.1016/S0065-2504(8)60016-1
- [33] 陆皎云,段兵红,杨梅,等. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展. 草业学报,2018,27(4):178-188. DOI:10.11686/cyxb2017223
LU J Y, DUAN B H, YANG M, et al. Research progress in nitrogen and phosphorus resorption from senesced leaves and the influence of ontogenetic and environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018,27(4):178-188. (in Chinese with English abstract)
- [34] 李荣华,汪思龙,王清奎. 不同林龄马尾松针叶凋落前后养分含量及回收特征. 应用生态学报,2008,19(7):1443-1447. DOI:10.13287/j.1001-9332.2008.0288
LI R H, WANG S L, WANG Q K. Nutrient contents and resorption characteristics in needles of different age *Pinus massoniana* (Lamb.) before and after withering. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008,19(7):1443-1447. (in Chinese with English abstract)
- [35] VERGUTZ L, MANZONI S, PORPORATO A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 2012,82:205-220. DOI:10.1890/11-0416.1