
试
验
研
究

冰川退缩迹地植被原生演替初期关键种的 碳氮磷生态化学计量特征

周萍^{1,4}, 庄文化^{2,3}, 李明明^{1,4}, 龙翼¹, 史忠林¹, 周继¹

(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, 四川 成都 610041; 2.四川大学 水利水电学院, 四川 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, 四川 成都 610065; 4.中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: [目的] 对贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地植被原生演替初期关键种柳叶菜(*Epilobium hirsutum*)和
马河山黄芪(*Astragalus mahoschanicus*)碳氮磷含量及生态化学计量进行研究, 掌握两关键种碳氮磷及其
化学计量学特征, 为预测未来在全球气候变化背景下冰川退缩区域环境变化及植被演替趋势研究提供理
论支持。[方法] 采用野外调查与室内分析相结合的方法, 探讨贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地植被原生演替
序列初期关键种柳叶菜和马河山黄芪根、茎、叶、果实的碳、氮和磷含量及其化学计量学特征。[结果] 柳叶
菜根系有机碳含量变化范围为 436~445 g/kg, 较马河山黄芪根系有机碳含量高。不同器官的全磷含量均
值柳叶菜为 1.78 g/kg, 马河山黄芪为 1.30 g/kg。柳叶菜不同器官的有机碳含量变化依次为: 根系>果实
>叶片>茎, 全氮含量变化依次为: 叶片>根系>果实>茎, 全磷含量表现依次为: 果实>叶片>根系>
茎。马河山黄芪不同器官的有机碳含量变化依次为: 黄芪根系>果实>茎>叶片, 全氮含量变化依次为:
叶片>根系>果实>茎, 全磷含量变化为: 叶片>果实>根系>茎。柳叶菜不同器官的 C/N 高于马河山
黄芪, 柳叶菜和马河山黄芪不同器官的 N/P 变化范围为 5.94~17.82。[结论] 马河山黄芪高 N/P, 低 C/P
值反映了植物高生长率或繁殖输出, 即生长竞争策略。与柳叶菜相比, 马河山黄芪有快速生长的特性, 以
生长竞争优势即生长竞争策略战胜柳叶菜, 推动了冰川退缩迹地植被演替进程。

关键词: 贡嘎山海螺沟; 冰川退缩迹地; 植被原生演替初期; 化学计量比

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2021)02-0001-09

中图分类号: Q948.1

文献参数: 周萍, 庄文化, 李明明, 等. 冰川退缩迹地植被原生演替初期关键种的碳氮磷生态化学计量特征
[J]. 水土保持通报, 2021, 41(2): 1-9. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2021.02.001; Zhou Ping, Zhuang
Wenhua, Li mingming, et al. Characteristics of organic carbon, total nitrate, total phosphorus and its
stoichiometry of key species on primary succession stages of vegetaion in glacier forehead in Gongga Mountain
[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2021, 41(2): 1-9.

Characteristics of Organic Carbon, Total Nitrate, Total Phosphorus and Its Stoichiometry of Key Species on Primary Succession Stages of Vegetaion in Glacier Forehead in Gongga Mountain

Zhou Ping^{1,4}, Zhuang Wenhua^{2,3}, Li Mingming^{1,4}, Long Yi¹, Shi Zhonglin¹, Zhou Ji¹

(1. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences,

The Key Laboratory of Mountain Surface Processs and Ecological Regulation, Chinese Academy of
Sciences, Chengdu, Sichuan 610041, China; 2. State Key Laboratory of Hydraulics and Mountain River
Engineering, Sichuan University, Chengdu, Sichuan 610065, China; 3. College of Hydraulic and Hydroelectric Engineering,
Sichuan University, Chengdu, Sichuan 610065, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: [Objective] The characteristics of organic carbon, total nitrate, total phosphorus and its stoichiometry

收稿日期: 2020-12-07

修回日期: 2021-01-12

资助项目: 四川省重点研发计划项目“灾害地质体植被快速恢复技术与示范”(18ZDYF), “川中丘陵区坡耕地植物地埂坡式梯地建设关键技术研究”(2020YFS0022)

第一作者: 周萍(1981—), 女(汉族), 陕西省汉中市人, 副研究员, 主要从事植被恢复与水土保持方面的研究。Email: zp09@imde.ac.cn.

通讯作者: 庄文化(1982—), 男(汉族), 江苏省连云港市人, 副教授, 主要从事土壤学方面的研究。Email: whzhuang04@mails.gucas.ac.cn.

of the key species in primary succession stages of vegetation were explored in the Hailuoguo glacier forehead in Gongga Mountain, in order to provide better and exactly prediction of the vegetation succession under the background of the global warming. [Methods] Combined with field investigation and indoor experimental analysis, the organic carbon, total nitrogen and total phosphorus of the roots, stems, leaves, seeds of *Epilobium hirsutum* and *Astragalus mahoschanicus* were analyzed. [Results] The range of organic carbon of the *Epilobium hirsutum* root changed between 436—445 g/kg, which was higher than that of the *Astragalus mahoschanicus* root (416—423 g/kg). The concentrations of the organic carbon of different organs of *Epilobium hirsutum* were as follows: in roots > in seeds > in leaves > in stems, the concentrations of the total nitrogen were: in leaves > in roots > in seeds > in stems, and the concentrations of the total phosphorus were: in seeds > in leaves > in roots > in stems. While the concentrations of the organic carbon of different organs of *Astragalus mahoschanicus* were: in roots > in seeds > in stems > in leaves, the concentrations of the total nitrogen were: in leaves > in roots > in seeds > in stems, and the concentrations of the total phosphorus were: in leaves > in seeds > in roots > in stems. The ration of organic carbon to total nitrogen of different organs of *Epilobium hirsutum* was higher than that of *Astragalus mahoschanicus*. The ratio of total nitrogen and total phosphorus changed between 5.94 and 17.82. [Conclusion] The high ratio of N/P and low C/P of *Astragalus mahoschanicus*, which reflects the higher growth ratio and propagation rates. It also indicates that the *Astragalus mahoschanicus* has stronger growth competition strategy than that of the *Epilobium hirsutum* and better compelling the succession process.

Keywords: Hailuoguo glacier forehead in Gongga Mountain; glacier forehead; primary succession stages of vegetation; stoichiometry

生态化学计量学是研究生态系统营养元素分配、循环过程和限制性元素判断的一种新兴手段^[1],主要用于研究不同生态系统、不同组织水平、不同有机体内部能量平衡、养分循环和化学元素(主要是 C, N, P)的动态平衡^[1]。生态化学计量特征不仅反映了养分状况,同时还能揭示养分的可获得性及其限制因子^[2],这对探讨植物养分循环与分配的调控机制、揭示元素平衡、分析生态要素交互作用具有重要意义^[1]。高山或极地冰川消退区所形成的冰川裸地作为研究植被原生演替的理想场所,引起了生态学家的广泛关注^[3]。贡嘎山海螺沟地区第四纪冰川广泛发育,下伸到谷地,现代冰川相当发育^[4]。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,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,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,演替序列具有连续性和完整性,有利于研究冰川退缩区植被演替动态^[5]。冰川退缩形成的原生裸地在第 4 a 就有被子植物生长发育,在第 5—6 a 的冰川退缩迹地就会形成以柳叶菜(*Epilobium hirsutum*)和马河山黄芪(*Astragalus mahoschanicus*)为关键种的群落,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,改善了局部生境,在第 6—8 a,马河山黄芪取代柳叶菜成为建群种,再经过 3~8 a,沙棘(*Hippophae rhamnoides*)

取代马河山黄芪成为建群种,冰川退缩迹地朝着草本向灌丛的演替进行。植物对生境的适应是其存活和定居的关键,碳氮磷元素是植物生存与生长发育必需的结构元素^[6]。植物不同器官的碳氮磷及其生态化学计量特征的研究有助于解释植物碳氮磷元素在不同器官内的分配规律及植物为适应环境对自身养分的调控能力^[7]。近年来,国内外学者对生态系统的化学计量特征研究主要集中在沙地^[8]、湿地^[9]、荒漠等^[10]不同生态系统,但涉及冰川退缩迹地植物 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较缺乏^[11]。为此,本研究基于对贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地植被演替序列初期的两种关键种的调查,选取了演替初期的柳叶菜和马河山黄芪 2 个关键种,分别代表冰川退缩迹地植被演替初期第 5 a 和第 8 a 的演替群落,探讨了演替初期植被不同器官的 C, N, P 分配特征及化学计量比的变化。并从生态化学计量特征的角度分析不同器官间 C, N, P 之间的相关关系,这对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,预测指示植被的演替进程及从一定程度上揭示演替早期关键种的侵入和维持机制提供科学依据和数据支持。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

海螺沟是贡嘎山东坡最主要冰川河,也是我国最

具代表性的季风海洋性山谷冰川之一,水热条件好,冰川消融速度快,自小冰期开始退缩^[12],近百年来没有冰进过程,土壤有连续成土过程。20 世纪 30 年代退缩加速形成了贡嘎山东坡海螺沟冰川退缩区(29°3 421'N,102°5 942'E),在长达 2 km 的范围内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。该区主要受东亚季风影响,该地区气候湿冷,属于山地寒温带气候类型,年平均气温 3.8 °C,1 月平均气温最低(-4.38 °C),7 月平均气温最高(11.9 °C),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%。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 本研究以 120 多年形成的贡嘎山海螺沟冰川退缩区的末端作为研究区,基于前人对海螺沟冰川退缩区植被演替不同阶段的划分^[11],采用以空间代时间的方法,选取了冰川退缩迹地植被原生演替第 5 年的柳叶菜群落和第 8 年的马河山黄芪群落 2 个典型样地为主要研究区域,于 2019 年 6—10 月在 2 个样地分别随机布设 5 个 1 m×1 m 样方,调查样方内所有草本和地被物,记录其种类、数量等,并采集植物根系、茎、叶片、果实样品带回实验室进行预处理。

1.2.2 植物不同器官 CNP 测定 样方内选取生长健壮、长势良好的柳叶菜和马河山黄芪植株,从上中下 3 个层次分别采集每株植物成熟且无病虫害叶片、茎样品混匀后装入信封中。在成熟季节分别采集柳叶菜和马河山黄芪的果实样品,并挖取植株完整根系冲洗后装入信封,做好标记并带回实验室。将带回实验室的植物样品置于恒温干燥箱中在 105 °C 下杀青 0.5 h,然后在 80 °C 下烘干到质量恒定,再粉碎并过 100 目(孔径为 0.15 mm)筛后保存用于 CNP 测定。叶片、茎、果实、根系有机碳采用重铬酸钾外加热法测定,TN 采用凯氏定氮法测定,TP 采用高氯酸—硫酸消解钼锑抗比色法测定^[13]。

1.2.3 数据处理 使用 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析冰川退缩迹地演替初期柳叶菜和马河山黄芪不同器官的 C,N,P 含量以及元素生态化学计量比(C/N,C/P,N/P)特征,并运用 Excel 作图。

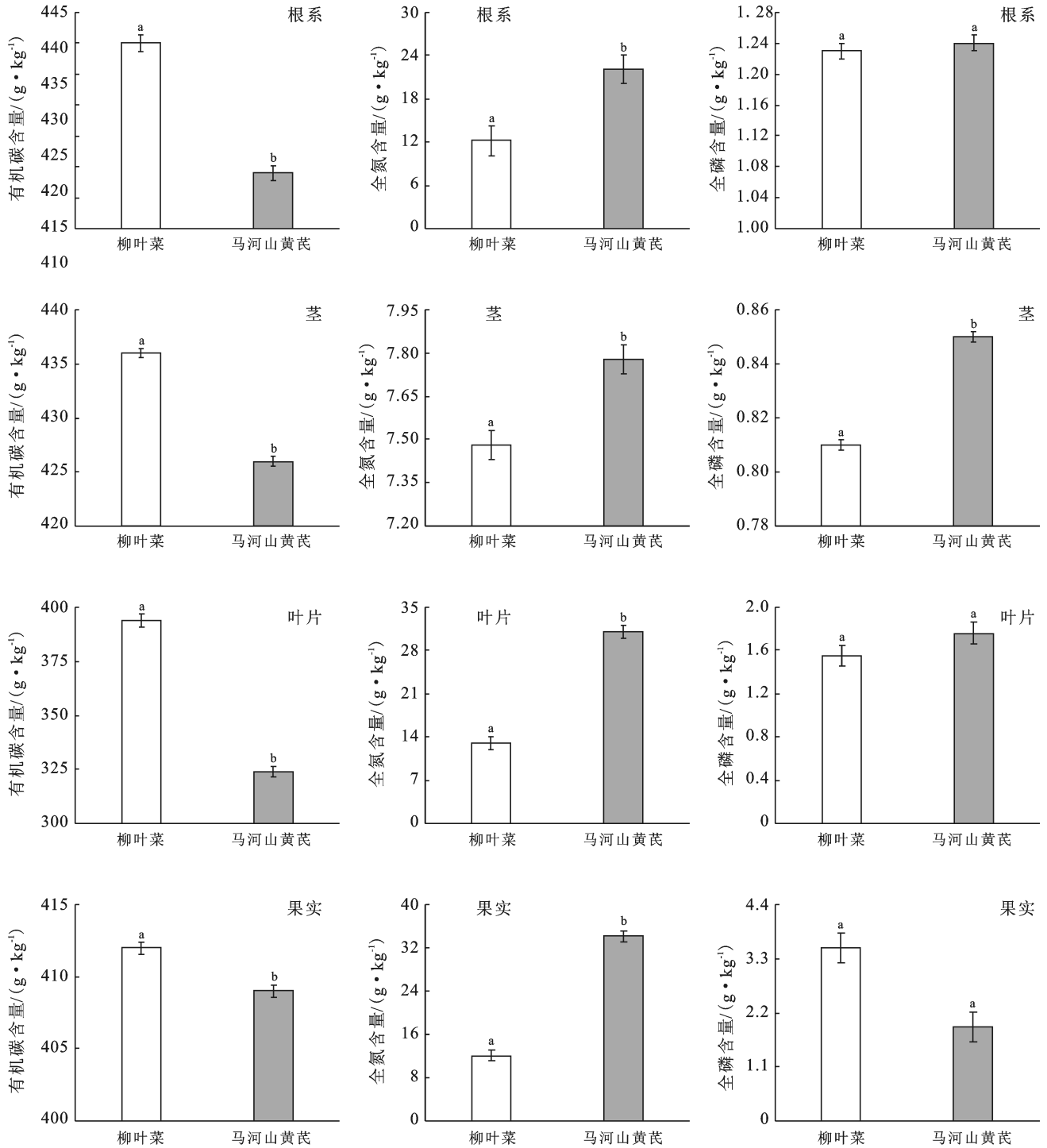
2 结果与分析

2.1 冰川退缩迹地植被演替初期两种关键种不同器官碳氮磷含量特征

碳(C)、氮(N)、磷(P)作为组成植物的基本元

素,在植物生长发育及其各项生理活动协调中发挥着重要作用。植物不同器官的碳氮磷存在相关关系,C 是植物体干物质的组成元素^[14],N 是蛋白质的重要组成部分^[15],P 与细胞结构和 DNA,RNA 的组成密切相关^[1]。冰川退缩迹地演替初期两种关键种柳叶菜和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。柳叶菜根系有机碳含量变化范围为 436~445 g/kg,较马河山黄芪根系有机碳含量(416~423 g/kg)高(图 1)。叶片的 C 含量主要来源于土壤、根系和地上部分器官的输移能力^[16],冰川退缩迹地演替初期,退缩迹地土壤养分贫瘠,适宜物种较少,每年的地表生物量及枯落物归还土壤的量均较少。柳叶菜和马河山黄芪根系全氮含量表现出与有机碳相反趋势,由于马河山黄芪为豆科固氮植物,促进了根系和地上部分对 N 素的吸收利用^[16],因此马河山黄芪根系全氮含量显著高于柳叶菜根系全氮含量($p < 0.05$)。柳叶菜和马河山黄芪根系全磷含量较低,且未达到显著性水平,这主要是由于土壤中的 P 是一种沉积性元素,受成土母质、气候等影响,主要来源于岩石风化^[17],冰川退缩迹地演替初期岩石风化程度低。柳叶菜和马河山黄芪茎的有机碳含量表现为:柳叶菜>马河山黄芪,且差异显著($p < 0.05$)。而茎全氮和全磷含量均表现为:柳叶菜<马河山黄芪,且差异显著($p < 0.05$)。叶片是植物代谢最活跃的器官,它的养分特征对环境响应的敏感性较高。柳叶菜和马河山黄芪叶片有机碳含量(311~394 g/kg)和全磷含量(1.49~1.78 g/kg)间的差异均未达到显著水平。柳叶菜叶片全氮含量显著低于马河山黄芪叶片的全氮含量($p < 0.05$)。柳叶菜和马河山黄芪果实的有机碳含量显著高于马河山黄芪果实的有机碳含量($p < 0.05$),果实的全氮含量则表现为柳叶菜<马河山黄芪,且达到显著性差异($p < 0.05$)。两个关键种果实的全磷差异未达到显著性水平。

柳叶菜不同器官的有机碳含量变化为:根系>果实>叶片>茎,柳叶菜叶片的全氮含量最高,其次为根系、果实和茎,柳叶菜全磷含量表现为:果实>叶片>根系>茎。马河山黄芪不同器官的有机碳含量变化为:黄芪根系>果实>茎>叶片。马河山黄芪全氮含量最高的器官为叶片,其次为根系、果实和茎,全磷含量变化为:叶片>果实>根系>茎。柳叶菜和马河山黄芪不同器官的 C,N,P 平均值均低于全球平均水平和我国平均水平^[18],但 2 个关键种不同器官的 CNP 分配策略相似,均优先保障果实和叶片的 NPK 含量以繁衍后代和维持自身生长代谢,不断推动冰川退缩迹地植被演替的进行。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。下同。

图 1 柳叶菜和马河山黄芪不同器官碳氮磷特征

2.2 冰川退缩迹地植被演替初期两种关键种不同器官生态化学计量比特征

冰川退缩迹地植被演替初期的柳叶菜和马河山黄芪两种关键种的根系 C/N, 叶片 C/N 和果实 C/N 之间存在显著差异 ($p < 0.05$), 2 种关键种的茎 C/N 之间差异不显著(图 2)。柳叶菜不同器官的 C/N 高

于马河山黄芪, C/N 高说明植物固碳效率较高, 柳叶菜较马河山黄芪处于演替的更早期, 因此柳叶菜不同器官对碳的固定效率提高。柳叶菜和马河山黄芪两种关键种不同器官的 N/P 变化范围为 5.94~17.82, 也表现出根系 N/P, 叶片 N/P 和果实 N/P 之间存在显著差异 ($p < 0.05$), 柳叶菜和马河山黄芪的茎 N/P

之间差异不显著。C/P 可表征植物磷素的利用效率与碳同化能力,柳叶菜和马河山黄芪根系 C/P 和茎

C/P 之间差异不显著,而两种关键种的叶片和果实 C/P 比存在显著差异($p < 0.05$)。

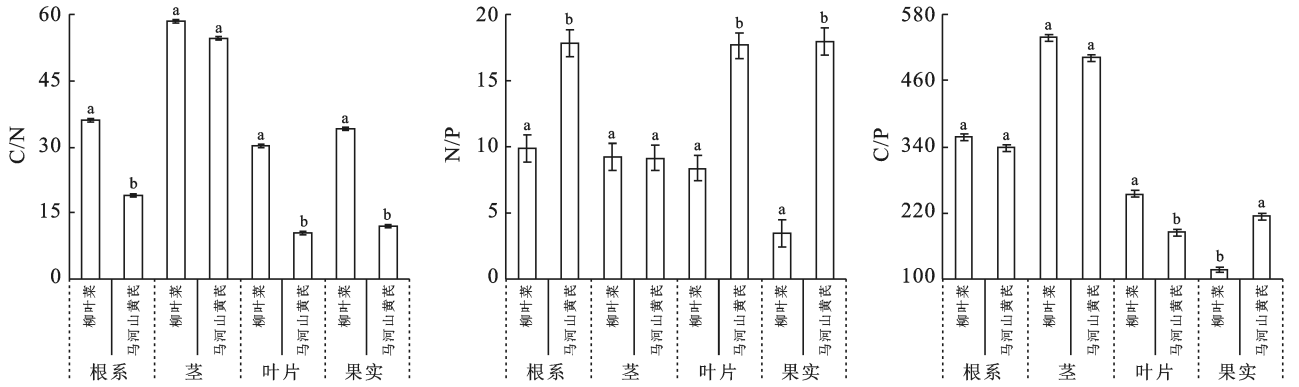


图 2 柳叶菜和马河山黄芪不同器官生态化学计量比特征

2.3 冰川退缩迹地植被演替初期两种关键种不同器官碳氮磷及生态化学计量比间相关性分析

冰川退缩迹地植被演替初期柳叶菜根系 C 含量与茎 N 含量、果实 C 含量之间呈现极显著正相关 ($p < 0.01$) (表 1),柳叶菜根系 P 含量与根系 C 含量、

叶片 P 含量及果实 P 含量间显著正相关 ($p < 0.05$),柳叶菜茎 C 含量与叶片 P 含量间极显著正相关 ($p < 0.01$),柳叶菜茎 N 含量与果实 C 含量间极显著负相关 ($p < 0.01$),柳叶菜叶片 C 含量与叶片 N 含量间极显著正相关 ($p < 0.01$)。

表 1 柳叶菜不同器官 C,N,P 间相关性

相关性	根系			茎			叶			果实		
	C	N	P	C	N	P	C	N	P	C	N	P
C	1											
根系 N	0.099	1										
根系 P	-0.372	-0.523	1									
茎 C	-0.313	-0.325	0.973*	1								
茎 N	0.991**	-0.195	0.345	0.257	1							
茎 P	0.653	0.534	-0.941	-0.878	-0.640	1						
叶 C	0.834	-0.095	0.188	0.263	-0.857	0.152	1					
叶 N	0.892	-0.051	0.075	0.149	-0.910	0.263	0.993**	1				
叶 P	-0.236	-0.363	0.973*	0.996**	0.184	-0.854	0.339	0.228	1			
果实 C	0.998**	0.103	-0.322	-0.254	-0.995**	0.615	0.866	0.918	-0.176	1		
果实 N	-0.744	0.579	0.056	0.153	0.663	-0.251	-0.672	-0.702	0.066	-0.731	1	
果实 P	-0.574	-0.454	0.973*	0.943	0.543	-0.987*	-0.034	-0.149	0.922	-0.527	0.255	1

注: * 表示在 0.05 水平上显著相关; ** 表示在 0.01 水平上显著相关。下同。

冰川退缩迹地植被演替初期柳叶菜根系 C/N 与茎 C/N、叶片 C/N 间存在显著正相关关系 ($p < 0.05$) (表 2),柳叶菜根系 N/P 与叶片 N/P 间,根系 C/P 与茎 C/P 间存在显著负相关关系 ($p < 0.05$),根系 C/P 与叶片 C/P 间存在极显著正相关关系 ($p < 0.01$),根系 C/P 与果实 N/P 间显著正相关 ($p < 0.05$)。柳叶菜茎 N/P 与茎 C/P 间极显著正相关 ($p < 0.01$),柳叶菜茎 N/P 与叶 C/P,茎 N/P 与果实 N/P 间显著负相关 ($p < 0.05$)。柳叶菜茎 C/P 与叶片 C/P 间显著负

相关,茎 C/P 与果实 N/P 间极显著负相关 ($p < 0.01$)。柳叶菜果实 N/P 与叶片 N/P,果实 N/P 与果实 C/P 间存在显著正相关关系 ($p < 0.01$)。

冰川退缩迹地植被演替初期马河山黄芪不同器官的 C,N,P 含量相关性分析结果表明(表 3),马河山黄芪不同器官的 C,N,P 含量间相关性较低,马河山黄芪茎 P 含量与叶片 P 含量间存在极显著正相关关系 ($p < 0.01$),叶片 P 含量与果实 N 含量间存在显著正相关关系 ($p < 0.05$)。

表 2 柳叶菜不同器官生态化学计量比间相关性

相关性	根系			茎			叶			果实		
	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P
根系	C/N	1										
	N/P	0.229	1									
	C/P	0.459	0.849	1								
茎	C/N	0.974 *	0.049	0.247	1							
	N/P	-0.597	-0.892	-0.960 *	-0.413	1						
	C/P	-0.520	-0.935	-0.953 *	-0.333	0.994 **	1					
叶	C/N	0.990 *	0.357	0.535	0.947	-0.684	-0.619	1				
	N/P	0.197	0.980 *	0.913	-0.008	-0.903	-0.940	0.314	1			
	C/P	0.473	0.844	1.000 **	0.262	-0.961 *	-0.954 *	0.548	0.908	1		
果实	C/N	0.422	-0.568	-0.057	0.449	0.155	0.255	0.298	-0.455	-0.045	1	
	N/P	0.428	0.950	0.968 *	0.228	-0.981 *	-0.993 **	0.529	0.969 *	0.966 *	-0.282	1
	C/P	0.730	0.691	0.937	0.556	-0.939	-0.900	0.775	0.743	0.943	0.192	0.878

表 3 马河山黄芪不同器官 C,N,P 间相关性

相关性	根系			茎			叶			果实		
	C	N	P	C	N	P	C	N	P	C	N	P
根系	C	1										
	N	-0.476	1									
	P	-0.562	0.400	1								
茎	C	-0.673	0.424	0.990 *	1							
	N	0.776	-0.923	-0.513	-0.580	1						
	P	0.821	-0.200	0.000	-0.141	0.513	1					
叶	C	0.672	-0.598	0.120	0.000	0.736	0.837	1				
	N	0.568	0.359	0.120	0.000	0.000	0.837	0.429	1			
	P	0.885	-0.248	-0.124	-0.263	0.573	0.992 **	0.815	0.815	1		
果实	C	0.881	-0.540	-0.147	-0.278	0.781	0.933	0.939	0.587	0.944	1	
	N	0.734	-0.141	0.141	0.000	0.435	0.990 *	0.845	0.845	0.965 *	0.902	1
	P	0.389	0.400	0.400	0.283	-0.103	0.800	0.478	0.956 *	0.744	0.540	0.849

冰川退缩迹地植被演替初期马河山黄芪根系 C/N 与叶片 C/P 间存在显著正相关关系 ($p < 0.05$) (表 4), 茎 N/P 与茎 C/P 间显著负相关 ($p < 0.05$), 茎 N/P 与茎 C/N 间极显著正相关 ($p < 0.01$), 茎 N/P 与叶 N/P 间存在显著正相关关系 ($p < 0.05$)。马河山黄芪茎 C/P 与茎 C/N, 茎 C/P 与果实 C/N 间存在显著负相关关系 ($p < 0.05$), 叶片 C/N 与叶片 N/P 间存在显著正相关关系 ($p < 0.05$)。

表 4 马河山黄芪不同器官生态化学计量比间相关性分析

相关性	根系			茎			叶			果实		
	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P	C/N	N/P	C/P
根系	C/N	1										
	N/P	-0.051	1									
	C/P	-0.902	0.098	1								
茎	C/N	-0.623	-0.194	0.229	1							
	N/P	-0.663	0.657	0.452	0.582	1						
	C/P	0.841	-0.459	-0.632	-0.688	-0.960 *	1					
叶	C/N	-0.663	0.657	0.452	0.582	1.000 **	-0.960 *	1				
	N/P	-0.616	0.785	0.497	0.383	0.973 *	-0.911	0.973 *	1			
	C/P	0.981 *	0.110	-0.922	-0.567	-0.506	0.721	-0.506	-0.459	1		
果实	C/N	-0.920	0.422	0.801	0.573	0.891	-0.969 *	0.891	0.876	-0.830	1	
	N/P	-0.355	-0.729	0.041	0.810	0.000	-0.180	0.000	-0.219	-0.409	0.109	1
	C/P	-0.364	-0.872	0.398	0.227	-0.427	0.159	-0.427	-0.510	-0.529	-0.030	0.646

3 讨论

3.1 冰川退缩迹地植被演替初期关键种的 C,N,P 元素特征

海螺沟冰川属于季风海洋性冰川,与欧洲、北美等处于高纬度的冰川相比,海螺沟冰川退缩区具有气温高、降水量大的特点,水热条件较好,为早期先锋植物的定居提供了良好的环境基础。Chapin 等^[19]通过对阿拉斯加 Glacier Bay 冰川原生演替研究发现,先锋植物在冰川退缩第 10 a 后才开始侵入原生裸地,且最初形成的先锋群落没有乔木幼苗成分,到 15—20 a 才有柳树和赤杨(*Alnus rubra*)进入群落。而贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地,在第 4 a 就有种子植物黄芪、柳叶菜等生长发育,随着演替的进行有乔灌木幼苗伴生其中,植被演替速度加快。

冰川退缩迹地植被演替初期,柳叶菜和马河山黄芪常作为先锋物种快速侵入,随着演替的推进,马河山黄芪的固氮作用不断得到发挥,在演替到第 6 年,柳叶菜群落优势地位逐渐被马河山黄芪群落替代。植物不同器官的 C,N,P 含量及差异反映了植物对元素的吸收、运输和利用特征^[20]。叶片与根系是植物地上部分和地下部分重要的两个营养器官,叶片是植物进行光合作用和制造有机物的重要器官^[21],根系是植物体吸收、存储、运输养分水分^[22]的主要器官。对比分

析植物不同器官的 C,N,P 含量及其相关性有助于深入理解植物不同器官对 C,N,P 等营养物质的利用与分配规律^[23]。冰川退缩迹地演替初期的柳叶菜和马河山黄芪两种关键种均为多年生草本植物,相比于一年生草本植物,多年生草本植物通常具有较长的叶寿命和较高的养分含量^[24]。本研究的柳叶菜和马河山黄芪不同器官 C 含量平均值(409.63 g/kg)均低于全球植物 C 平均值^[25],表明该区域植物不同器官 C 含量较低。柳叶菜不同器官 N 含量值变化为 7.48~12.98 g/kg,表现为:叶片>果实>根系>茎,低于我国^[19]和全球^[26]植物叶片 N 含量。这可能是由于柳叶菜处于冰川退缩迹地演替初期,退缩迹地土壤养分较贫瘠有关。柳叶菜不同器官 P 含量均值为 0.81~3.52 g/kg,与我国和全球尺度植物叶片 P 含量的研究较为接近^[19]。这可能是由于柳叶菜不同器官的 P 元素主要来源于退缩迹地的母岩风化,由于冰川退缩迹地成土母质风化速度慢,使得冰川退缩迹地表层土壤 P 含量相对较低且变幅小(表 5)。且 2 个关键种不同器官的 CNP 分配策略相似,均优先保障果实和叶片的 NPK 含量以繁衍后代和维持自身生长代谢,不断推动冰川退缩迹地植被演替的进行。植被演替年限稍长于柳叶菜的马河山黄芪茎 P 含量与叶片 P 含量,叶片 P 含量与果实 N 含量间存在显著正相关关系,这有助于深入理解不同植物的养分利用及其对环境变化的响应。

表 5 冰川退缩迹地植被演替初期柳叶菜和马河山黄芪不同器官 N,P 含量及 N/P 与其他研究结果比较

研究对象	N 含量/ (g · kg ⁻¹)	样本数 <i>n</i>	P 含量/ (g · kg ⁻¹)	样本数 <i>n</i>	N/P	样本数 <i>n</i>	文献来源
贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地演替初期柳叶菜	11.18	40	1.78	40	9.62	40	本研究
贡嘎山海螺沟冰川退缩迹地演替初期马河山黄芪	19.78	45	1.30	45	14.54	45	本研究
中国	18.63	554	1.21	745	14.4	894	文献[19]
全球	17.66	398	1.58	406	11	325	文献[27]

3.2 冰川退缩迹地植被演替初期关键种不同器官的化学计量特征

生态化学计量学是基于元素动态平衡原理和生长速率理论,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]。不同植物化学计量特征及养分分配策略存在差异,能够在一定程度上反映植物的适应能力^[27]。C/N 和 C/P 代表植物吸收养分且同化 C 的能力,即植物对养分的吸收利用率及固碳效率,N/P 代表对生产力起限制作用的指示剂,能影响植物群落的结构和功能^[28]。生态化学计量比能有效反应植物养分循环与限制作用。可利用 C/N,N/P,C/P 生态化学计量分析揭示生态系统中养分的可获得性以及 C,N,P 元素的循环、平衡机制

与相互制约关系。N,P 作为陆地生态系统中植物生长的主要限制元素,N/P 可反映生态系统中植物受 N,P 养分的供应与限制特征^[29]。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^[30]。本研究中柳叶菜不同器官的 N/P 均值为 9.62,表明柳叶菜的生长主要是受 P 元素限制,且柳叶菜不同器官的 N/P 均值低于我国及全球植物的 N/P 值。而马河山黄芪不同器官的 N/P 均值为 14.54,表明马河山黄芪的生长同时受到 N 和 P 的共同限制,且马河山黄芪不同器官的 N/P 均值低于我国植物的 N/P 值,但高于全球植物的 N/P 值(表 5)。由于柳叶菜较马河山黄芪处于更早的演替阶段,

使得柳叶菜的生长率高于马河山黄芪,因此柳叶菜植株具有较高 P 的含量。在同一个群落内,有的物种是 N 限制,有的物种则是 P 限制,因而单一植物的 N/P 并不能应用在整个生态系统。冰川退缩迹地演替初期的柳叶菜较马河山黄芪具有较高的 C/N 值,高 C/N 值反映出植物有较高的碳同化效率、较慢的生长速率以及较低的营养需求,即资源保护策略^[31]。马河山黄芪不同器官高 N/P、低 C/P 值反映了植物高生长率或繁殖输出,即生长竞争策略^[32]。说明马河山黄芪有快速生长的特性,以生长竞争优势即生长竞争策略战胜柳叶菜。

3.3 冰川退缩迹地植被演替初期关键种不同器官化学计量比的相关关系

冰川退缩迹地演替初期柳叶菜和马河山黄芪两种关键种不同器官 C、N、P 含量及其化学计量比存在相关关系。C、N 表现为极显著正相关,说明地上器官叶片与地下器官细根养分分配具有一致性,功能联系密切。柳叶菜根系、茎、叶片 C/N 间表现为相互促进、协同增长的正相关关系,柳叶菜果实 N/P 与叶片 N/P 间存在显著正相关关系($p < 0.01$)。马河山黄芪茎 P 含量与叶片 P 含量间存在极显著正相关关系($p < 0.01$),叶片 P 含量与果实 N 含量间存在显著正相关关系($p < 0.05$),根系 C/N 与叶片 C/P 间,茎 N/P 与茎 C/N 间,茎 N/P 与叶 N/P 间,叶片 C/N 与叶片 N/P 间存在极显著正相关关系($p < 0.01$),马河山黄芪茎 N/P 与茎 C/P 间存在显著负相关关系($p < 0.05$),茎 C/P 与茎 C/N,与果实 C/N 间存在显著负相关关系($p < 0.05$)。说明植物不同器官在进行 C、N、P 分配过程中,能量如果更多地用于生长,则会减少同化产物贮存。

4 结论

(1) 柳叶菜根系有机碳含量较马河山黄芪根系有机碳含量高。马河山黄芪为豆科固氮植物,其根系全氮含量显著高于柳叶菜根系全氮含量。柳叶菜不同器官的全磷含量较马河山黄芪不同器官的全磷含量高。

(2) 柳叶菜不同器官的 C、N、P 含量均低于全球平均水平和我国平均水平,马河山黄芪不同器官的 N 含量略高于全球和我国平均水平,C、P 含量均低于全球平均水平,2 种关键种的各养分分配策略相似,均优先保障果实和叶片的 N、P、K 含量以繁衍后代和维持自身生长代谢推动冰川退缩迹地植被演替的进行。

(3) 冰川退缩迹地植被演替初期的柳叶菜不同器官的 C/N 高于马河山黄芪,高 C/N 值反映出柳叶

菜具有较高的碳同化效率、较慢的生长速率及较低的营养需求,即资源保护策略。马河山黄芪高 N/P 和低 C/P 值反映了其具有高生长率或繁殖输出,即生长竞争策略,与柳叶菜相比,马河山黄芪具有快速生长的特性,以生长竞争优势即生长竞争策略战胜柳叶菜,从而促进冰川退缩迹地植被原生演替的向前推进。

[参 考 文 献]

- [1] 曾德慧,陈广生.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J].植物生态学报,2005,29(6):1007.
- [2] 朱秋莲,邢肖毅,张宏,等.黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征[J].生态学报,2013,33(15):4674-4682.
- [3] Crocker R L, Major J. Soil development in relation to vegetation and surface Age at Glacier Bay, Alaska [J]. Journal of Ecology, 1955:427-448.
- [4] 崔之久.贡嘎山现代冰川的初步观察[J].地理学报,2005,24(3):318-338.
- [5] 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.
- [6] Li Hailiang, Crabbe M J C, XU Fuli, et al. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C : N : P stoichiometry in the leaves of differently aged *Larix principis-rupprechtii* Mayr. Plantations [J]. Forests, 2017, 12(9): e0185163.
- [7] Minden V, Keyer L M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry [J]. Plant Biology, 2014, 5(16):897-907.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] 万芳,蒙仲举,党晓宏,等.封育措施下荒漠草原针茅植物—土壤 C N P 化学计量特征[J].草业学报,2020,29(9):49-55.
- [11] 陈富斌,罗辑.1998.贡嘎山高山生态环境研究[M].北京:气象出版社,1998.
- [12] 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.
- [13] 鲍士旦.土壤农化分析[M].北京:中国农业出版社,2000.
- [14] Liu Rentao, Zhao Halin, Zhao Xueyong, et al. Facilitative effects of shrubs in shifting sand on soil macrofaunal community in Horqin Sand Land of Inner Mongolia, Northern China [J]. European Journal of Soil Biology, 2011,47(5):316-321.

- [15] Chen Yongliang, Chen Leiya, Peng Yunfeng, et al. Linking microbial C : N : P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500 km grassland transect on the Tibetan Plateau [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2016,25(12):1416-1427.
- [16] 薛睿,郑淑霞,白永飞.不同利用方式和载畜率对内蒙古典型草原群落初级生产力和植物补偿性生长的影响[J].*生物多样性*,2010.18(3):300-311.
- [17] Cheng Man, An Shaoshan. Responses of soil nitrogen, phosphorous and organic matter to vegetation succession of the Loess Plateau of China [J]. *Journal of Arid Land*, 2015,7(2):216-223.
- [18] 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.
- [19] Chapin F S, Sharman L C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska [J]. *Ecological Monographs*, 1994,64(64):149-175.
- [20] 周永姣,王满堂,王钊颖,等.亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征研究[J].*生态学报*,2020,40(14):1-10.
- [21] Wang Congyan, Xiao Hongguang, Liu Jun, et al. Differences in leaf functional traits between red and green leaves of two evergreen shrubs *Photinia fraseri* and *Osmanthus fragrans* [J]. *Journal of Forestry Research*, 2017,28:473-479.
- [22] Leena F, Ohashi M, Noguchi K, et al. Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems [J]. *Forest Ecology and Management*, 2011,261(2):265-277.
- [23] Kerkhoff A, Fagan W, Elser J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants [J]. *the American Naturalist*, 2006,168:103-122.
- [24] Gu J C, Wang Y, Fahey T J, et al. Effects of root diameter, branch order, soil depth and season of birth on fine root life span in five temperate tree species [J]. *European Journal of Forest Research*, 2017,136:727-738.
- [25] 许宇星,王志超,竹万宽,等.不同品种桉树林生活叶凋落物—土壤碳氮磷化学计量特征[J].*西北农林科技大学学报(自然科学版)*,2018,46(6):94-110.
- [26] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth rate hypothesis [J]. *Ecology Letters*, 2009,12(8):765-771.
- [27] 鲁静,周虹霞,田广宇,等.洱海流域 44 种湿地植物的氮磷含量特征[J].*生态学报*,2011,31(3):709-715.
- [28] Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *Journal of Appl. Ecol.*, 1996,33(6):1441-1450.
- [29] 王洪义,丁睿,王智慧,等.氮、磷添加对草地不同冠层植物叶片和根系生态化学计量特征的影响[J].*草业学报*, 2020,29(8):37-45.
- [30] 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.
- [31] Young K, Mangold J. Medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*) outperforms squirreltail (*Elymus elymoides*) through interference and growth rate [J]. *Invasive Plant Science and Management*, 2008,1(1):73-81.
- [32] Elser J J, Acharya K, Kyle M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. *Ecology Letters*, 2003,6(10):936-943.