

黄土高寒区针阔混交林植物叶-枯落物- 土壤碳氮磷化学计量及内稳性特征

王媛^{1,2,3}, 邓磊^{2,4}, 陈海香⁵, 徐仁飞¹,
王璐¹, 王世雄^{1,2,3}, 王文颖^{1,2,3}, 关晋宏^{1,2,3}

(1. 青海师范大学 生命科学院 青藏高原地表过程与生态保育教育部重点实验室, 西宁 810008;

2. 青海师范大学 青海省青藏高原生物多样性形成机制与综合利用重点实验室, 西宁 810008;

3. 青海省人民政府—北京师范大学 高原科学与可持续发展研究院, 西宁 810008;

4. 广东海洋大学 滨海农业学院, 广东 湛江 524088; 5. 西宁市大通回族土族自治县林业站, 西宁 810199)

摘要: [目的] 探明黄土高寒区森林生态系统植物叶-枯落物-土壤养分连续体化学计量及内稳性特征, 为揭示森林生态系统养分变化规律及天然次生林养分循环机制与生态适应策略提供直接依据。[方法] 以黄土高寒区青海云杉(*Picea crassifolia*)和白桦(*Betula platyphylla*)为研究对象, 分别设置云杉3白桦7(P3B7)、云杉4白桦6(P4B6)、云杉6白桦4(P6B4)、云杉8白桦2(P8B2)4种混交林型以及白桦(B)和青海云杉(P)纯林作为对照, 分析其植物叶、枯落物和土壤的有机碳(C)、全氮(N)和全磷(P)含量、化学计量比及其内稳性。[结果] (1) 白桦叶N、P含量分别是青海云杉的3倍和2.37倍。P4B6和P6B4混交比例提升了林下灌木和草本叶C含量。枯落物C含量随青海云杉占比增加显著升高, P含量则降低。青海云杉纯林土壤C/N显著高于其他林型。(2) 纯林生态系统养分分配策略反映树种特性差异, 混交林通过乔、灌、草多层次的生态位分化实现更均衡的养分利用。(3) 白桦叶N和P的内稳性均高于青海云杉, 尤其是在维持N/P稳定方面表现尤为突出, 表明白桦比青海云杉具有更强的养分平衡调控能力。[结论] 混交比例P6B4可协同提升林下植被固碳能力, 缓解高寒区森林生态系统养分限制并增强系统稳定性。

关键词: 针阔混交; 混交比例; 养分含量; 化学计量特征; 内稳性

中图分类号: S718.59

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2026)02-0080-09

Stoichiometry and homeostasis characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in plant leaves-litter-soil of coniferous and broad-leaved mixed forests of loess alpine region

Wang Yuan^{1,2,3}, Deng Lei^{2,4}, Chen Haixiang⁵, Xu Renfei¹, Wang Lu¹,
Wang Shixiong^{1,2,3}, Wang Wenyong^{1,2,3}, Guan Jinhong^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of Tibetan Plateau Land Surface Processes and Ecological Conservation (Ministry of Education), College of Life Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; 2. Laboratory of Biodiversity Formation Mechanism and Comprehensive Utilization of Qinghai-Tibetan Plateau in Qinghai Province, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; 3. Academy of Plateau Science and Sustainability, People's Government of Qinghai Province and Beijing Normal University, Xining 810008, China; 4. College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088, China; 5. Forestry Station of Datong Hui and Tu Autonomous County, Xining 810199, China)

Abstract: [Objective] This study investigates the stoichiometric and homeostatic characteristics of the plant leaves-litter-soil nutrient continuum in forest ecosystems in the loess alpine region, aiming to provide direct

收稿日期: 2025-04-07

修回日期: 2025-06-24

接受日期: 2025-07-08

资助项目: 国家自然科学基金项目(42267072); 青海省科技厅自然科学基金青年项目(2022-ZJ-963Q)

第一作者: 王媛(2000—), 女, 甘肃合水人, 硕士研究生, 主要从事陆地生态系统碳循环研究。E-mail: 2582794276@qq.com

通信作者: 关晋宏(1984—), 女, 山西宁武人, 博士, 副教授, 硕导, 主要从事植被恢复与碳汇效应研究。E-mail: cocogjh@163.com

<https://stbeyj.publish.founderss.cn>

evidence for revealing the nutrient variation patterns of forest ecosystems and the nutrient cycling mechanisms and ecological adaptation strategies of natural secondary forests. [Methods] *Picea crassifolia* and *Betula platyphylla* in the loess alpine region were selected as the study subjects. Four mixed forest types were established: *Picea* 3-*Betula* 7 (P3B7), *Picea* 4-*Betula* 6 (P4B6), *Picea* 6-*Betula* 4 (P6B4), *Picea* 8-*Betula* 2 (P8B2), with pure forests of *B. platyphylla* (B) and *P. crassifolia* (P) as controls. Organic carbon (C), total nitrogen (N) and total phosphorus (P) contents, stoichiometric ratios, and homeostasis of plant leaves, litter, and soil were measured. [Results] (1) The N and P contents of *B. platyphylla* leaves were 3 times and 2.37 times those of *P. crassifolia*, respectively. The mixing ratio of P4B6 and P6B4 enhanced the C content of understory shrub and herb leaves. The C content in litter increased significantly with the rising ratio of *P. crassifolia*, while the P content decreased. The soil C/N ratio of pure *P. crassifolia* forest was significantly higher than that of other mixed forest types. (2) Nutrient allocation strategies in pure forest ecosystems reflected differences in tree species characteristics, while mixed forests achieved more balanced nutrient utilization through multilevel ecological niche differentiation among trees, shrubs, and grasses. (3) The homeostasis of N and P of *B. platyphylla* leaves was higher than that of *P. crassifolia*, especially in maintaining the stability of N/P, indicating that *B. platyphylla* had a stronger capacity to regulate nutrient balance than *P. crassifolia*. [Conclusion] The mixing ratio of P6B4 synergistically enhances the carbon sequestration capacity of understory vegetation, alleviates nutrient limitations in alpine forest ecosystems, and enhances system stability.

Keywords: coniferous and broad-leaved mixed forest; mixing ratio; nutrient content; stoichiometric characteristics; homeostasis

生态化学计量学通过量化碳(C)、氮(N)和磷(P)等关键元素的耦合关系,为解析生态系统养分平衡机制提供了重要工具^[1-2]。其中,植物通过代谢调控维持体内元素组成相对稳态的能力被称为植物化学计量内稳性^[3],这一稳态机制不仅通过生物化学网络调节养分分配^[4],还能驱动物种间的生态位分化和适应性策略^[5]。森林作为陆地生态系统最大的碳库,其植物叶、枯落物和土壤构成的养分连续体是实现生态系统物质循环与能量流动的核心载体^[6]。因此,揭示植物叶-枯落物-土壤连续体的化学计量及其内稳性特征,对理解森林生态系统的养分利用效率及环境适应策略具有重要意义。

天然林作为我国森林的主体,其混交林通过提升生物多样性增强碳汇功能,进而在全球碳平衡调控中发挥关键作用^[7]。混交比例通过改变冠层空间结构、增加枯落物多样性及改变根系分泌物组成,影响土壤养分的输入过程^[8]。已有研究证实,树种组成及其混交比例显著影响森林生态系统各组分的化学计量特征,且这种影响因水热条件和混交比例的不同呈现高度异质性。例如,黄土高原半干旱区的刺槐与云杉混交表现出更高的养分储存能力^[9];滇中高原季风气候区云南松与阔叶树种混交林比例为2:8时,土壤养分含量显著高于纯林^[10];亚热带季风气候区的杉木和火力楠1:1混交林、杉木和木荷2:1混交林的土壤有机碳含量明显提升^[11]。因此,开展不同气候区特定森林生态系统植

物叶-枯落物-土壤的C,N,P化学计量特征,对于深入理解植物对环境变化的响应机制具有重要意义。

青海黄土高寒区地处青藏高原和黄土高原的生态过渡带,是典型的生态交错区。青海云杉(*Picea crassifolia*)作为该区的地带性植被建群种,常与白桦(*Betula platyphylla*)形成针阔混交林,构成区域关键的生态屏障。已有研究多集中于白桦或青海云杉单一树种的植被生态功能评价^[12]、土壤水分特征^[13]、叶片化学计量特征^[14]以及混交林根系特征等^[15]方面。然而,该区域针阔混交林植物叶-枯落物-土壤连续体的化学计量关系及内稳性特征如何受混交比例调控尚不明确。因此,本研究以青海黄土高寒区不同混交比例的青海云杉-白桦混交林为研究对象,研究植物叶-枯落物-土壤C,N,P化学计量特征及内稳性变化规律,为深入认识黄土高寒区针阔混交林养分变化规律以及生态适应性提供直接依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省西宁市大通县东峡林场(101°29'09"—101°29'47"E, 37°00'23"—37°01'29"N)。该区域属于青藏高原和黄土高原过渡区,海拔2450~4348 m,年均降水量440~830 mm,且主要集中在6—8月,最暖月均温16℃,最冷月均温-11.7℃。林地主要优势树种有青海云杉(*P. crassifolia*)和白桦(*B.*

platyphylla);灌木优势种有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、陇塞忍冬(*Lonicera japonica*)和银露梅(*Dasiphora glabra*)等;草本优势种有苔草(*Carex* spp.)、东方草莓(*Fragaria orientalis*)、珠芽蓼(*Bistorta vivipara*)和唐松草(*Thalictrum aquilegiifolium*)等。林下土壤类型主要是山地灰褐土和褐色针叶林土。

1.2 样地设置

研究区内青海云杉和白桦为天然次生林,群落演替趋势表现为青海云杉为扩展种群,白桦为衰退种群。2022年8月,在研究区内通过全面踏查,选择

不同混交比例的青海云杉—白桦混交林为研究对象,并设置调查样地。每个样地面积为20 m×20 m,对样地内胸径≥2 cm的乔木进行每木检尺。根据样地内青海云杉和白桦活立木的胸高断面积占样地内总胸高断面积的比例,将混交林划分为4种混交林类型:云杉3白桦7(P3B7)、云杉4白桦6(P4B6)、云杉6白桦4(P6B4)、云杉8白桦2(P8B2)。另外,设立白桦纯林(B)和云杉纯林(P)作为对照。每种混交林型设置3个重复样地,共计18个样地,样地间水平距离为100~300 m。样地基本信息见表1。

表1 样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots

混交比例	海拔/m	坡度/(°)	郁闭度	林分密度/(株·hm ⁻²)	平均胸径/cm	平均高度/m	胸高断面积/cm ²
B	2888	23	0.70	850±166b	22.46±0.53a	12.88±0.86ab	415.33±15.16ab
P3B7	2840	26	0.74	1267±93a	17.15±0.85b	9.62±0.62b	289.85±10.56b
P4B6	2837	23	0.77	942±129ab	22.16±2.28ab	11.51±0.81ab	475.51±90.06a
P6B4	2817	22	0.73	858±102b	23.68±2.15a	15.42±2.1a	522.54±74.86a
P8B2	2900	25	0.78	817±104b	22.51±1.08a	14.06±1.27ab	506.47±35.18a
P	2910	11	0.75	950±14ab	22.27±2.27ab	13.33±2.33ab	527.93±63.09a

注:数值表示为平均值±标准误,同列不同小写字母表示不同混交比例间差异显著($p<0.05$)。

1.3 样品采集与测定

植物与土壤样品采集:在各样地内选择生长状况良好且长势均匀的青海云杉和白桦各5株,分别采集其向阳的健康成熟叶片混合作为一个样品。在样地内沿对角线分别设置3个2 m×2 m灌木样方和3个1 m×1 m的草本样方,采用全收获法采集灌木和草本叶,并收集草本样方里的所有枯落物。土壤样品取样前先清除地表枯落物,分坡上、坡中、坡下以S型曲线,用内径6 cm的土钻采集0—10 cm表层土壤,共计9钻混合为一个土样。

C,N,P含量测定:植物叶带回室内在105℃下杀青30 min,65℃下烘干至恒重后用球磨机研磨,过100目筛后待测,土壤样品自然风干后去除植物根系和砾石等杂物,研磨过筛。使用浓度为1 mol/L的HCl去除土壤样品中的无机碳,再用加热蒸发的方法去除样品中的水分及多余的HCl,包入锡舟。使用元素分析仪(Elementar Vario ISOTOPE cube,德国)测定植物叶、和土壤样品的有机碳和全氮含量,使用AA3流动注射分析仪(SEAL,德国)测定全磷含量。

1.4 数据分析

1.4.1 内稳性指数计算 根据Sterner和Elser提出的生态化学计量内稳性模型^[16]计算内稳性指数,公式如下:

$$y = cx^{\frac{1}{H}} \quad (1)$$

式中: x 为土壤N或P含量(g/kg)或N/P值; y 为植物叶对应的N或P含量(g/kg)或N/P值; c 为常数; H 为

植物内稳性指数。 H 通过不同混交比例植物叶与土壤进行拟合计算得到。 H 的类型可根据 $H>4$ 为稳态型、 $2<H\leq 4$ 为弱稳态型、 $4/3<H\leq 2$ 为弱敏感型,以及 $H\leq 4/3$ 为敏感型来界定^[17]。

1.4.2 数据处理与分析 采用Excel和SPSS 20.0对数据整体进行数据统计分析,对数据进行统计分析前先进行正态性检验,不符合正态分布的数据进行 \log_{10} 转换确保方差齐性后,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)来比较植物叶、枯落物和土壤的C,N,P含量及其化学计量比在不同混交比例和不同组分间的差异,用最小显著差异法(Least Significant Difference, LSD)检验差异显著性, $\alpha=0.05$ 作为差异显著性检验的阈值,最后使用Origin 2023进行绘图。

2 结果与分析

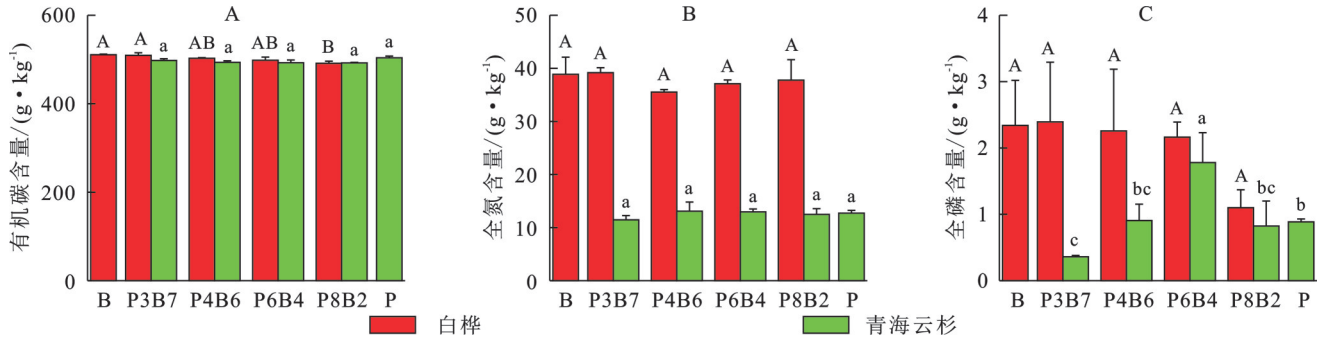
2.1 植物叶—枯落物—土壤C,N,P含量

由图1可知,青海云杉叶的C,N,P含量均值分别为495.98,12.55,0.82 g/kg,均低于白桦叶的相应值(500.84,37.69,1.94 g/kg),其中N和P含量分别是青海云杉的3倍和2.37倍。在不同混交比例中,白桦叶的C含量在P8B2中显著低于其他林型($p<0.05$),而青海云杉叶的P含量在P3B7中最低($p<0.05$),P6B4中最高($p<0.05$)。青海云杉和白桦叶N含量在不同混交比例间均无显著差异($p>0.05$)。

通过样地乔木生物量对叶片C,N,P含量加权平均后,乔木叶C含量表现为纯林高于混交林,而林下灌木和草本叶的C含量则相反(图2),乔木叶的N含量在白

桦纯林达到最高(38.87 g/kg),随着青海云杉比例的增加逐渐降低,表现为在青海云杉纯林中最低(12.72 g/kg),较白桦纯林降低了 67.53%。灌木叶的N(24.84 g/kg)和P(0.83 g/kg)含量均在P8B2中最低。草本叶的P含量(0.57 g/kg)在P3B7显著低于其他林型($p < 0.05$)。枯落物的C含量在P3B7(305.14 g/kg)最低,随

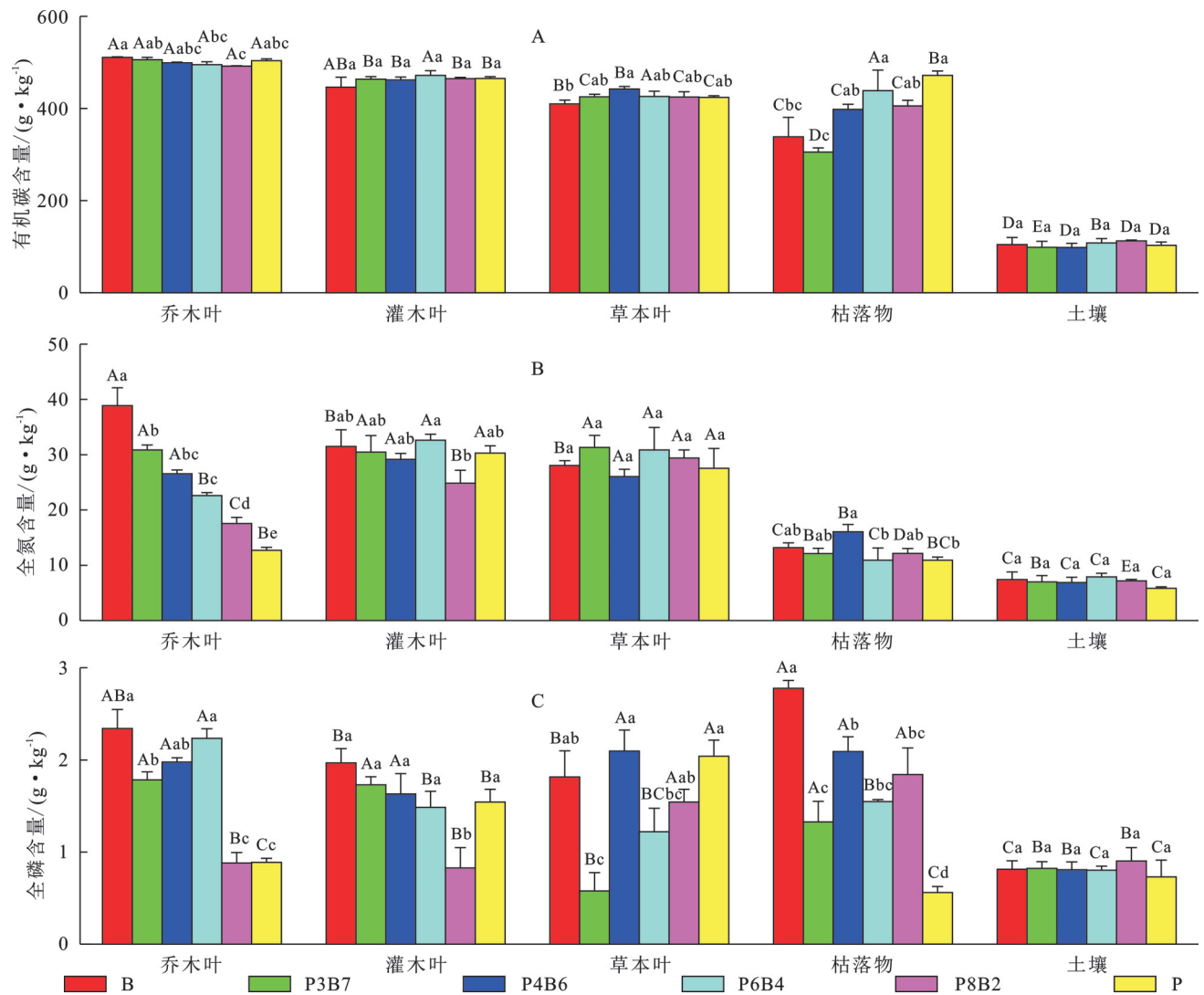
后呈波动上升趋势在青海云杉纯林(471.67 g/kg)最高,较P3B7增加了 54.57%。而枯落物P含量趋势则相反,在白桦纯林(2.78 g/kg)中最高,随青海云杉占比增加呈波动下降并在青海云杉纯林(0.56 g/kg)中最低。不同混交比例土壤C,N,P平均含量分别为(104.15, 7.04, 0.81 g/kg),混交比例对其无显著影响($p > 0.05$)。



注:不同大写字母代表不同混交比例白桦叶间差异显著($p < 0.05$),不同小写字母代表不同混交比例青海云杉叶间差异显著($p < 0.05$)

图 1 不同混交比例乔木叶 C,N,P 含量

Fig. 1 C, N, and P contents of tree leaves under different mixing ratios



注:不同大写字母代表同一混交比例不同组分间差异显著($p < 0.05$),不同小写字母代表同一组分不同混交比例间差异显著($p < 0.05$)

图 2 不同混交比例植物叶、枯落物和土壤 C,N,P 含量

Fig. 2 C, N, and P contents in plant leaves, litter and soil under different mixing ratios

2.2 植物叶-枯落物-土壤 C, N, P 化学计量比

不同混交比例青海云杉-白桦混交林的各组分化学计量比之间存在显著差异(表 2)。在青海云杉纯林中,乔木叶的 C/N 最大,是其他林型的 1.40~2.98 倍, C/P 和 N/P 均在 P8B2 中最大,与其他林型存在显著差异($p < 0.05$)。灌木叶的各化学计量比均在 P8B2 达到最大值,其中 C/P 和 N/P 分别是其他林

型的 1.94~2.78 倍和 1.46~2.02 倍。草本叶的 C/N 在 P3B7 为最小值,而 C/P 和 N/P 均在 P3B7 中最大,分别是其他林型的 2.42~4.31 倍和 2.65~5.42 倍。枯落物的 C/P 和 N/P 在青海云杉纯林中达到最大值,分别是其他林型的 3.05~7.06 倍和 2.03~4.14 倍。土壤中除 C/N 在不同林型中存在显著差异, C/P 和 N/P 均未显著差异。

表 2 不同混交比例植物叶、枯落物、土壤 C, N, P 化学计量比

Table 2 Stoichiometric ratios of C, N, and P in plant leaves, litter, and soil under different mixing ratios

比值	组分	B	P3B7	P4B6	P6B4	P8B2	P
C/N	乔木叶	13.31±1.11Be	16.41±0.61Bde	18.81±0.51Bcd	21.91±0.31Bc	28.31±1.91Bb	39.71±1.51Aa
	灌木叶	14.51±1.91Bb	15.51±1.21Bab	15.91±0.41BCab	14.51±0.81Bb	19.01±1.61Ca	15.41±0.81Bab
	草本叶	14.71±0.71Ba	13.71±1.21Ba	17.11±1.01BCa	14.31±2.01Ba	14.51±0.51Ca	16.01±2.31Ba
	枯落物	25.51±2.11Aa	25.51±2.21Aa	25.21±2.41Aa	46.01±14.81Aa	33.81±2.41Aa	43.51±3.01Aa
	土壤	14.31±0.81Bbc	14.21±0.51Bbc	14.51±0.81Cbc	13.71±0.31Bc	15.71±0.41Cb	17.61±0.41Ba
C/P	乔木叶	221.61±19.51Ab	283.31±11.41Bb	252.31±6.71ABb	223.01±12.81BCb	576.91±66.11Aa	572.21±31.41Ba
	灌木叶	229.71±23.51Ab	269.51±12.81Bb	293.61±39.41Ab	329.21±46.01ABb	639.51±151.61Aa	306.61±27.81Cb
	草本叶	238.21±38.21Ab	907.21±246.61Aa	216.11±22.71Bb	374.21±62.31Ab	280.21±27.71Bb	210.71±16.01Cb
	枯落物	122.61±17.81Bb	242.51±37.71Bb	191.91±9.71BCb	284.71±31.61ABb	231.91±36.11Bb	866.01±104.51Aa
	土壤	127.41±8.11Ba	121.71±17.31Ba	124.51±19.01Ca	135.11±12.21Ca	130.31±18.41Ba	161.21±40.11Ca
N/P	乔木叶	16.61±0.21Ab	14.31±1.21Bb	12.31±0.41Bb	11.31±0.71Bb	29.51±4.51ABa	14.41±0.51ABb
	灌木叶	16.31±2.41Ab	17.61±1.31Bb	18.61±2.91Ab	22.71±2.71Ab	33.11±6.41Aa	19.81±1.01Ab
	草本叶	16.21±2.31Ab	69.91±22.81Aa	12.91±2.01Bb	26.41±3.91Ab	19.51±2.71BCb	14.01±2.71ABb
	枯落物	4.81±0.51Bc	9.81±2.01Bb	7.81±1.01Bbc	7.01±1.31Bbc	6.81±0.81Dbc	19.91±2.21Aa
	土壤	8.91±0.71Ba	8.71±1.51Ba	8.71±1.51Ba	9.91±0.81Ba	8.31±1.01CDa	9.31±2.61Ba

注:不同大写字母代表同一混交比例不同组间差异显著($p < 0.05$),不同小写字母代表同一组分不同混交比例间差异显著($p < 0.05$)。

2.3 植物叶-枯落物-土壤 C, N, P 含量主成分分析

对青海云杉、白桦纯林及混交林各组分化学计量特征进行主成分分析,结果显示,纯林(图 3A)两个主成分累积贡献率达 77.2%,能够解释较多的变异性。其中,在第一主成分上,白桦叶的 C, N, P 含量在 PC1 具有较高的正载荷量,青海云杉叶的 C, N, P 含量具有较高的负载荷量。在第二主成分上,灌木叶 N、草本叶 P 和土壤的 C, N, P 呈较高的正载荷量。其中,青海云杉叶与枯落物 C 之间呈正相关关系,而白桦叶与枯落物 N, P 呈正相关关系,表明该森林生态系统 C 循环与青海云杉密切相关,而 N, P 养分循环受白桦影响,体现了针阔树种养分利用策略不同。

混交林(图 3B)第一主成分解释了 26.5% 的方差,第二主成分解释了 20.8% 的方差,累积养分变异解释方差较纯林低。其中,乔木叶 C, N, P 含量与灌木叶 N, P 在 PC1 呈较高的正载荷量,而枯落物 C 与土壤 C 呈较高的负载荷量。草本叶 C, P 含量和枯落物 N, P 含量在 PC2 呈较高的正载荷量,土壤 C, N 含量在 PC2 呈较高的负载荷量。其中,乔木叶 C, N, P 含量与灌木叶 N, P 含量之间呈正相关关系,草本叶

C, P 分别与枯落物 N, P 之间呈正相关关系,复杂的相关性表明混交林通过乔、灌、草多层次的生态位分化实现更均衡的养分利用。

2.4 不同混交比例乔木叶内稳性特征

青海云杉和白桦叶养分内稳性存在显著差异(表 3)。其中,青海云杉叶 N 呈弱敏感型, P 为敏感型且达到极显著水平($p < 0.01$), N/P 表现为弱稳态型。相比之下,白桦叶表现出更强的内稳性, N 为弱稳态型且极显著($p < 0.01$), P 为弱敏感型但表现为极显著($p < 0.001$), N/P 表现为强稳态型。白桦树种 N, P 内稳性均高于青海云杉,尤其是在维持 N/P 稳定方面表现尤为突出,表明白桦比青海云杉具有更强的养分平衡调控能力。

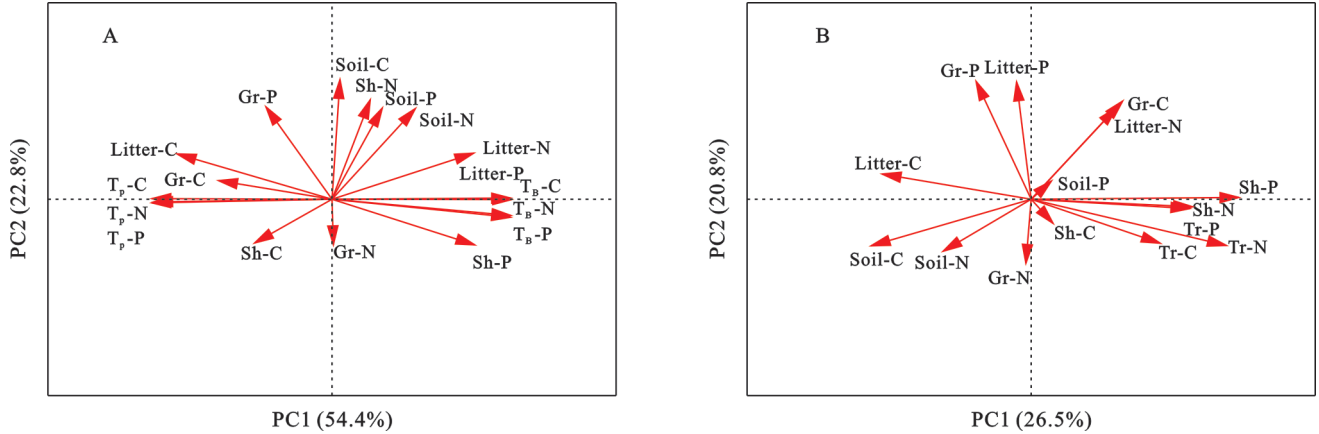
3 讨论

3.1 针阔混交对植物叶-枯落物-土壤 C, N, P 含量的影响

C, N, P 作为植物生长发育的重要元素,在生态系统养分循环过程中具有重要作用^[1]。本研究中,青海云杉与白桦叶养分含量显著分化,白桦叶 C, N, P 含量

均值均高于青海云杉叶,其中N,P含量分别是青海云杉的3倍和2.37倍。青海云杉和白桦叶C含量在纯林中显著高于混交林,主要归因于纯林种内竞争较弱,促进光合产物积累^[18],该结果与热带混交林中因种间竞争导致乔木叶碳含量降低的现象一致^[19]。N含量随

青海云杉占比增加呈明显降低趋势,是因为白桦作为落叶阔叶树种,通过高光合速率和快速养分周转的特性适应高寒区短暂生长季^[20],而青海云杉则通过延长叶寿命和降低养分需求应对贫瘠环境。青海云杉与温带针叶树种的保守型养分利用策略一致^[21]。



注:Tr代表乔木叶;T_B代表白桦叶;T_P代表青海云杉叶;Sh代表灌木叶;Gr代表草本叶;Litter代表枯落物;Soil代表土壤。

图 3 不同混交比例植物叶、枯落物和土壤 C, N, P 含量主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis of C, N, and P contents in plant leaves, litter, and soil under different mixing ratios

表 3 不同混交比例乔木叶 N, P 和 N/P 内稳性指数 (H)

Table 3 Homeostasis indices (H) of N, P, and N/P in tree leaves under different mixing ratios

组分	元素	内稳性指数(H)	R ²	p	稳态型
青海云杉	N	1.64a	0.2538	0.052	弱敏感型
	P	0.58b	0.4826	0.003**	敏感型
	N/P	2.63a	0.1235	0.210	弱稳态型
白桦	N	3.13a	0.4237	0.008**	弱稳态型
	P	0.81b	0.6214	<0.001***	弱敏感型
	N/P	4.76a	0.0823	0.310	强稳态型

注:**表示 $p < 0.01$, ***表示 $p < 0.001$ 。不同小写字母表示同一树种之间差异性显著。

林下植被在森林生态系统中具有多重生态功能,包括水土保持、微生物活动促进及土壤结构稳定^[12]。本研究发现,林下灌、草层C含量分别在混交林P6B4和P4B6时达到最大值,与上述乔木层纯林高于混交林结果相反,表明针阔混交比例接近1:1时,混交林可能通过促进微生物群落活性从而提高林下植被C固存能力。此外,林下灌木叶N和P的含量均在针阔混交比例P8B2中最小,这一现象与乔木层较高的郁闭度导致的光合作用抑制效应有关,从而影响植被光合碳同化过程以及碳分配格局^[8],这种资源分配策略的调整可能进一步制约植物对N,P养分的吸收效率,与亚热带地区混交林研究一致^[11]。

枯落物作为联系植物与土壤的关键载体,是植物养分归还土壤的重要途径之一^[11]。本研究发现,枯落物C含量随青海云杉比例增加显著上升,这与崔

雪等^[22]研究结果一致。是由于针叶树种叶片富含更多木质素和蜡质^[22],其分解速度通常比阔叶树种慢,因此在枯落物中保留更多的碳。与此相反,枯落物P含量随青海云杉比例增加呈下降趋势,可能与针叶树种枯落物P的快速淋溶或微生物竞争性吸收有关,这一机制在该区域也得到证实^[14]。

不同混交比例表层土壤C,N,P(104.15,7.04,0.81g/kg)平均含量高于全国森林土壤平均水平(11.20,1.06,0.65g/kg)^[23]。其中C,N含量是全国平均水平的9.30,6.64倍,而P含量接近全国水平,是因为黄土高寒区低温抑制微生物分解,减缓了有机质的矿化^[24],导致黄土高寒区土壤呈现高碳、高氮的格局。

3.2 针阔混交对植物叶-枯落物-土壤生态化学计量特征的影响

Koerselman等^[25]提出的阈值理论指出 $N/P < 14$ 时植物生长受N限制, $N/P > 16$ 时受P限制, $14 \leq N/P \leq 16$ 可能为N,P共同限制或养分充足。本研究发现,P4B6和P6B4混交比例中乔木叶 $N/P < 14$,受N限制。白桦纯林和P8B2中乔木叶 $N/P > 16$,受P限制。P3B7和青海云杉纯林 N/P 介于14~16之间,受N,P共同限制。造成以上结果的原因可能与不同演替阶段树种的养分利用策略差异有关,白桦作为先锋树种具有较高的N需求,尤其在针阔混交接近1:1时生长需要消耗大量土壤N,导致该混交比例下植物生长发育受N限制,白桦纯林和P8B2中 $N/P > 16$,受P限制,可能与针阔叶树种枯落物分解特性的

协同作用有关。针叶树种因其枯落物具有较高的木质素含量,分解速率显著低于阔叶树种^[22],导致 P 元素在土壤中的矿化速率降低,而白桦纯林在快速生长阶段对 P 的高效吸收,加之纯林缺乏互补性养分归还机制,共同加剧了 P 限制。青海云杉通过延长叶片寿命来提高养分保持能力,与白桦的高周转养分利用策略形成鲜明对比,可能造成混交林中养分竞争与协同的复杂动态,从而导致受 N、P 共同限制。

林下灌、草层的化学计量特征进一步表明养分限制的层级性。灌木叶 C/P、C/N 和 N/P 在 P8B2 达到最高,草本叶 C/P 和 N/P 在 P3B7 达到最高,此时林下灌、草层受 N、P 限制是由于 P8B2 样地林内郁闭度较高,因此限制了林下灌木光合作用^[26],导致对 N、P 养分吸收受到限制,而在 P3B7 样地坡度高于其他混交比例,易受到地表径流导致表层土壤中移动性较强的有效磷易被冲刷流失,并且高密度林分加剧了乔木根系对土壤有效磷的吸收,导致草本层 P 获取受限。

枯落物化学计量特征是调控枯落物分解速率的关键因素^[23]。青海云杉纯林枯落物的 C/P 和 N/P 显著高于白桦纯林,这可能与针叶树种枯落物的高木质素含量和酚类物质富集密切相关^[27]。木质素通过物理屏障效应延缓 C 矿化,而酚类化合物抑制分解酶活性,共同导致 N 释放效率降低^[27],同时青海云杉对土壤 P 的高效吸收但枯落物分解缓慢。混交比例 P4B6 的枯落物 C/N 最低,可能是因为乔木层枯落物分解释放的 N 被林下植被截留。

土壤化学计量比是反映其养分循环的重要指标^[6]。本研究中土壤 C/N、C/P、N/P(15.00, 133.35, 8.95)均低于该区域人工林 0—10cm 表层土壤的 C/N、C/P、N/P(23.89, 221.02, 9.25)^[14]。其中 C/N 和 C/P 在青海云杉纯林达到最高,这一结果与亚热带地区阔叶林土壤计量比高于针叶林的规律相反^[28]。是因为高寒区低温抑制枯落物分解,导致高寒区养分周转速率慢。

3.3 植物叶-枯落物-土壤化学计量关联性及其内稳性特征

植物在长期进化过程中,通过调节养分吸收与分配策略以适应环境变化^[1]。本研究发现,纯林中枯落物 C 与青海云杉相关,而 N、P 含量与白桦相关,符合针阔树种自身特性,表明了针阔树种的养分分配策略不同,而混交林养分变异的解释方差显著低于纯林,复杂的相关关系表明混交林中乔、灌、草通过生态位分化获取养分。具体而言,可能由于青海云杉的浅层根系主要吸收表层土壤养分,而白桦的深

层根系与灌、草竞争资源^[15],以及二者自身养分利用策略差异,从而减少了种间直接竞争强度。此外,林下灌、草层也可能通过细根分泌有机酸和酚类物质,提升土壤 P 有效性^[28]。这些机制共同表明,混交林可能通过多层次资源实现了更均衡的养分利用,与亚热带混交林的研究结论一致^[11]。

植物元素内稳性反映了其对环境养分波动的缓冲能力,是权衡生长速率与胁迫的重要策略^[3]。本研究发现,青海云杉和白桦 N 的内稳性均高于 P,符合木本植物 N 的内稳性高于 P 的规律^[29],白桦的 N/P 内稳性指数显著高于青海云杉,表明白桦能通过主动调节 N/P 平衡适应养分异质性环境。白桦可能通过根系分泌有机酸或与菌根真菌共生,优先吸收土壤中的 N 素^[30],同时通过叶片再吸收机制减少 P 的流失^[21]。相比之下,青海云杉对 P 的高度敏感性表明其养分吸收更依赖土壤 P 的有效性。这种被动吸收策略可能导致青海云杉在低 P 生境中竞争力下降。

4 结论

本研究通过量化黄土高寒区针阔混交林植物叶-枯落物-土壤连续体的 C、N、P 化学计量及内稳性特征,得出以下结论:

(1) 白桦叶 N、P 含量显著高于青海云杉,分别是其 3 倍和 2.37 倍,二者 C 含量相当。混交 P4B6 和 P6B4 显著提升了灌木和草本叶 C 含量,枯落物 C 含量随青海云杉占比增加显著提高,P 含量则相反。青海云杉纯林土壤 C/N 显著高于其他混交林型。

(2) 纯林中枯落物 C 含量主要与青海云杉相关,而 N、P 含量与白桦相关,反映针阔树种的养分利用策略的分异。混交林生态系统养分变异的解释度低于纯林,其复杂的互作关系通过乔、灌、草多层次的生态位分化实现更均衡的养分利用。

(3) 白桦树种 N、P 内稳性均高于青海云杉,尤其是在维持 N/P 稳定方面表现尤为突出,表明白桦比青海云杉具有更强的养分平衡调控能力。

参考文献(References):

- [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):1007-1019.
Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005,29(6):1007-1019.
- [2] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报,2010,34(1):2-6.
He J S, Han X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010,34(1):2-6.

- [3] 俞月凤, 韦建华, 胡钧铭, 等. 桂西北喀斯特地区退化群落灌草不同器官N、P生态化学计量内稳性特征[J]. 生态学报, 2024, 44(12): 5367-5376.
Yu Y F, Wei J H, Hu J M, et al. Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in different organs of shrubs and herbs in degraded vegetation communities in the karst area of northwestern Guangxi [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5367-5376.
- [4] 李颖, 何念鹏, 刘聪聪. 植物功能性状网络: 概念体系发展与应用进展[J]. 生态学报, 2024, 44(18): 7944-7961.
Li Y, He N P, Liu C C. Plant functional trait networks: development of conceptual framework and advances in applications [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 7944-7961.
- [5] Shen J X, Fan S H, Zhang J P, et al. Stoichiometric homeostasis of N and P in the leaves of different-aged *Phyllostachys edulis* after bamboo forest expansion in subtropical China [J]. Forests, 2024, 15(7): 1181.
- [6] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [7] 王晖, 刘世荣, 周正虎, 等. 森林土壤储碳与增汇的不确定性分析[J]. 生态学报, 2025, 45(8): 3626-3644.
Wang H, Liu S R, Zhou Z H, et al. Uncertainty analysis of soil carbon storage and sink in forests [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3626-3644.
- [8] Bai Y X, Wei H, Ming A G, et al. Tree species mixing begets admixture of soil microbial communities: Variations along bulk soil, rhizosphere soil and root tissue [J]. Geoderma, 2023, 438: 116638.
- [9] 李欣阳, 张娟娟, 周建云, 等. 宁南山区人工混交林叶片-凋落物-细根生态化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2023, 34(11): 2889-2897.
Li X Y, Zhang J J, Zhou J Y, et al. Ecological stoichiometry of leaf-litter-fine roots in mixed plantations in mountainous area of Southern Ningxia, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(11): 2889-2897.
- [10] 王跃超, 李小英, 杨能, 等. 不同混交比例云南松林土壤稳定性和养分特征[J]. 生态学杂志, 2025, 44(2): 396-405.
Wang Y C, Li X Y, Yang N, et al. Soil stability and nutrient characteristics of *Pinus yunnanensis* forests with different mixed proportions [J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(2): 396-405.
- [11] 陈喻唯. 粤北亚热带三种森林类型植物-凋落物-土壤生态化学计量特征研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2023.
Chen Y W. Study on ecological stoichiometric characteristics of plant-litter-soil of three forest types in subtropical northern Guangdong [D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2023.
- [12] 刘若莎, 王冬梅, 杨海龙, 等. 青海黄土高寒区植被生态功能评价及优化措施[J]. 中国水土保持科学(中英文), 2021, 19(1): 97-105.
Liu R S, Wang D M, Yang H L, et al. Vegetation ecological function evaluation and optimization measures in the Loess Alpine Region of Qinghai [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2021, 19(1): 97-105.
- [13] 谢正丰, 王冬梅, 张鹏, 等. 黄土高寒区小流域土壤水分空间变异与环境影响因子[J]. 水土保持学报, 2022, 36(4): 196-203.
Xie Z F, Wang D M, Zhang P, et al. Spatial variation of soil moisture and its environmental influencing factors in a small watershed in the loess alpine region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(4): 196-203.
- [14] 温文杰, 王冬梅. 青海黄土高寒区4种典型人工林树木叶片碳氮磷含量及化学计量特征[J]. 林业科学, 2022, 58(1): 22-31.
Wen W J, Wang D M. Content and stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaves of four typical plantation species in the alpine zone of the Loess Plateau in Qinghai [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022, 58(1): 22-31.
- [15] 徐莹, 邓磊. 祁连山不同混交度青海云杉林细根形态特征及与土壤理化性质的关系[J]. 水土保持研究, 2023, 30(3): 181-187.
Xu Y, Deng L. Relationships of fine root morphology and soil physicochemical properties in different mingling intensity of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(3): 181-187.
- [16] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere [M]. New Jersey: Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [17] Persson J, Fink P, Goto A, et al. To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs [J]. Oikos, 2010, 119(5): 741-751.
- [18] Schuler L J, Bugmann H, Snell R S. From monocultures to mixed-species forests: Is tree diversity key for providing ecosystem services at the landscape scale [J]. Landscape Ecology, 2017, 32(7): 1499-1516.
- [19] Forrester D I, Bauhus J. A review of processes behind diversity: productivity relationships in forests [J]. Current Forestry Reports, 2016, 2(1): 45-61.
- [20] Peter B, Reich M B W. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [21] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(2): 95-103.
- [22] 崔雪, 王海燕, 邹佳何, 等. 长白山针阔混交林凋落物-土壤生态化学计量特征[J]. 林业科学研究, 2023, 36

- (3):91-99.
- Cui X, Wang H Y, Zou J H, et al. Eco-stoichiometry characteristics of litter-soil in coniferous and broad-leaved mixed forest of Changbai Mountains [J]. Forest Research, 2023,36(3):91-99.
- [23] 王亚东,魏江生,周梅,等.大兴安岭南段不同生长衰退程度山杨林生态化学计量特征[J].土壤通报,2021,52(4):854-864.
- Wang Y D, Wei J S, Zhou M, et al. Ecological of stoichiometric characteristics of *Populus davidiana* forests with different growth and decline degrees in southern Daxing'anling [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2021,52(4):854-864.
- [24] Hoch G, Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison [J]. Oecologia, 2003,135(1):10-21.
- [25] Willem Koerselman A F M M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33 (6) : 1441-1450.
- [26] 苑淑媛,张鹏,沈海龙.天然更新红松苗针叶光合和解剖特性对不同郁闭环境的响应[J].应用生态学报,2023,34(9):2314-2320.
- Yuan S Y, Zhang P, Shen H L. Response of needle photosynthetic and anatomical characteristics of naturally regenerated *Pinus koraiensis* seedlings to different canopy densities [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023,34(9):2314-2320.
- [27] 胡亚林,汪思龙,黄宇,等.凋落物化学组成对土壤微生物学性状及土壤酶活性的影响[J].生态学报,2005,25(10):2662-2668.
- Hu Y L, Wang S L, Huang Y, et al. Effects of litter chemistry on soil biological property and enzymatic activity [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005,25(10):2662-2668.
- [28] 李树斌,周丽丽,陈宝英,等.亚热带树种转换对林地土壤碳氮磷计量比的影响[J].森林与环境学报,2019,39(6):575-583.
- Li S B, Zhou L L, Chen B Y, et al. Effects of tree species transition on stoichiometric ratios of soil carbon, nitrogen and phosphorus in subtropical areas [J]. Journal of Forest and Environment, 2019,39(6):575-583.
- [29] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability [J]. Ecology Letters, 2010,13(11):1390-1399.
- [30] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, 164(2):243-266.

(上接第78页)

- [13] 李想,赵连军,李东阳,等.黄河下游典型滩区社会经济-防洪安全-生态环境耦合协调分析[J].中国农村水利水电,2023(5):63-71.
- Li X, Zhao L J, Li D Y, et al. A coupling coordination analysis of social economy-flood control safety-ecological environment in the typical beach area of the lower Yellow River [J]. China Rural Water and Hydropower, 2023(5):63-71.
- [14] 王渭泾.黄河下游滩区的开发利用与防洪安全问题[J].人民黄河,2014,36(9):1-3,23.
- Wang W J. Development and utilization of floodplain and flood control safety of the lower Yellow River [J]. Yellow River, 2014,36(9):1-3,23.
- [15] Liu Z Z, Fagherazzi S, Cui B S. Success of coastal wetlands restoration is driven by sediment availability [J]. Communications Earth & Environment, 2021,2:44.
- [16] Soler M, Serra T, Folkard A, et al. Hydrodynamics and sediment deposition in turbidity currents: comparing continuous and patchy vegetation canopies, and the effects of water depth [J]. Journal of Hydrology, 2021, 594:125750.
- [17] Cortese L, Fagherazzi S. Fetch and distance from the bay control accretion and erosion patterns in Terrebonne marshes (Louisiana, USA) [J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2022,47(6):1455-1465.
- [18] 张原锋,胡一三,申冠卿.黄河下游漫滩洪水的淤滩刷槽作用[J].人民黄河,2016,38(10):65-68.
- Zhang Y F, Hu Y S, Shen G Q. Floodplain deposition and main channel erosion for overbank floods in the lower Yellow River [J]. Yellow River, 2016,38(10):65-68.
- [19] 张新森.台风影响下盐沼-光滩冲淤过程及其植被效应 [D].上海:华东师范大学,2023.
- Zhang X M. The accretion-erosion process of marsh-bare flat and its vegetation effects under typhoon events [D]. Shanghai: East China Normal University, 2023.
- [20] Asaeda T, Rashid M H. The impacts of sediment released from dams on downstream sediment bar vegetation [J]. Journal of Hydrology, 2012,430:25-38.
- [21] Vargas-Luna A, Crosato A, Uijtewaal W S J. Effects of vegetation on flow and sediment transport: comparative analyses and validation of predicting models [J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2015,40(2): 157-176.