

# 黄土丘陵区草本植物叶片与枯落物生态化学计量学特征

刘洋<sup>1</sup> 曾全超<sup>1</sup> 安韶山<sup>2</sup> 李鑫<sup>1</sup> 黄懿梅<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>西北农林科技大学资源环境学院,农业部西北植物营养与农业环境重点实验室,陕西杨凌 712100; <sup>2</sup>西北农林科技大学水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨凌 712100)

**摘要** 以黄土高原延河流域森林、森林草原和草原 3 个植被区的 4 种典型草本植物达乌里胡枝子、长芒草、铁杆蒿、芨芨的叶片和枯落物为对象,测定叶片和枯落物中碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)含量及其比值,分析草本植物在该区域的养分限制及再吸收规律。结果表明:4 种植物叶片 N/P 均小于 14,生长主要受氮元素含量限制;除达乌里胡枝子外,其他 3 种植物 N、P、K 的养分再吸收效率平均值分别为 48.7%、32.5%、79.9%。芨芨和铁杆蒿较高的 N、P、K 养分再吸收效率和叶片 K 含量有助于其在水分竞争中占据优势。铁杆蒿枯落物的 C/N 显著低于长芒草和芨芨的枯落物,因而更易分解和进行养分循环。这可能是铁杆蒿在 3 个植被区分布广泛的原因之一。

**关键词** 草本植物; 叶片; 枯落物; 养分再吸收效率; 植被恢复

**Ecological stoichiometry of leaf and litter of herbaceous plants in loess hilly and gully regions, China.** LIU Yang<sup>1</sup>, ZENG Quan-chao<sup>1</sup>, AN Shao-shan<sup>2</sup>, LI Xin<sup>1</sup>, HUANG Yi-mei<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>Ministry of Agriculture Key Laboratory of Plant Nutrition and the Agri-environment in Northwest China, College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China).

**Abstract:** This study was conducted in the forest, forest-steppe and steppe vegetation zones along the Yanhe River Basin, where the leaf and litter samples from four dominant herbaceous plants including *Lespedeza davurica*, *Stipa bungeana*, *Artemisia sacrorum*, *Artemisia giraldii* were taken. By measuring the concentrations of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K), we measured the concentrations and their ratios to explore the limit and resorption of nutrient in the herbaceous plants. The results showed that the leaf N/P of four herbaceous plants was all lower than 14, suggesting their growth was mainly limited by N content. Except for *L. davurica*, the mean nutrient resorption efficiency of K, N and P in the other three plants was 79.9%, 48.7% and 32.5%, respectively. The higher nutrient resorption efficiency and K concentration in the leaf were beneficial for soil water competition of *A. sacrorum* and *A. giraldii*. The litter C/N in *A. sacrorum* was significantly lower than that in *S. bungeana* and *A. giraldii*, which was easy to decompose to benefit the nutrient recycling. This resulted in the wide distribution of *A. sacrorum* in the three vegetation areas.

**Key words:** herbaceous plant; leaf; litter; nutrient reabsorption efficiency; vegetation recovery.

生态化学计量学是研究生物系统能量平衡、化

学元素平衡,以及元素平衡与生态交互作用关系的一种理论科学,为分析植被养分利用状况提供了重要手段<sup>[1-2]</sup>。碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)作为植物体生长发育所必需的营养元素,影响植物的生长发育及其行为过程。其中,C是构成植物体内干物质的最主要元素<sup>[3]</sup>;K在植物水分竞争中起着重要作用,植物对K的吸收能力决定植物的耐旱性<sup>[4]</sup>。N和P

本文由国家自然科学基金项目(41671280)和水利部公益性行业专项经费项目(201501045)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41671280), and the Public Welfare Industry Research Project of Chinese Ministry of Water Resources (201501045).

2016-11-07 Received, 2017-04-02 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymhuang1971@nwsuaf.edu.cn

是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素.由于区域间土壤、气候等因素的差异,N和P的供应不足,植物生长往往被限制,成为制约生态系统生产力的主要因素<sup>[5]</sup>.植物叶片作为植物的主要光合器官,其N/P的大小可以反映生态系统生产力受到哪种元素的限制作用<sup>[6]</sup>,表征植物受N、P养分的限制格局.因此,植物叶片生态化学计量学成为研究植物生长养分限制的重要手段.同时,生物量中碳与关键养分N、P化学计量比值的差异能够调控和影响生态系统中碳的消耗和固定过程,是评价N、P变异性机制的重要工具<sup>[1]</sup>,所以,可用C/N/P化学计量比来分析生态系统碳循环、氮磷元素平衡与制约的关系.

枯落物是陆地生态系统有机碳和养分的储存库,也是土壤与植物间物质交换的枢纽<sup>[7]</sup>,对草原及森林生态系统的有机质存储和养分循环等起着重要作用,是土壤肥力和养分的自然来源之一<sup>[8]</sup>.土壤有机质和养分的积累主要来自于各种形式凋落物的归还<sup>[9-10]</sup>.养分从衰老的叶片转移并运输到植物其他组织的过程(即养分再吸收),使得养分在植物体内利用时间更长,为植物新的生物量提供所需的大部分养分<sup>[11]</sup>,从而减轻了植被受土壤养分可利用性波动的影响.所以,养分再吸收不仅是植物对养分贫瘠环境的一种适应进化机制,也是植物保存养分、增强竞争力、提高养分吸收能力和生产力的重要策略之一.因此,以植物叶片及枯落物元素计量学特征为指标,研究植物在植被恢复过程中的养分限制及养分再吸收规律,对于揭示植物养分利用策略具有重要的生态学意义.

作为我国乃至世界上水土流失最严重、环境最脆弱的地区之一<sup>[12]</sup>,黄土高原自1999年开展大规模的退耕还林(草)、退耕禁牧等生态工程以来,植被覆盖度和土壤养分明显提高<sup>[13]</sup>.植被恢复作为森林生态系统修复的重要环节,大多采用封山育林、建植人工林等措施<sup>[14]</sup>.在黄土高原的林、草植被建设中也存在着重乔轻灌草的问题,甚至在草原地区营造大面积乔木林,造成植被成活率低和“小老树”等问题.实际上,林下草本植物在森林生态系统中起着重要作用,也是天然林生态系统稳定发育的基础,具有增加多样性、防止水土流失、改善土壤结构和维持土壤肥力、促进林木生长、改善林地小气候等功效<sup>[15-16]</sup>.在黄土高原,随着植被恢复工作的展开,对草本植物生态化学计量特征已开展了部分研究工作<sup>[4,17-27]</sup>.有研究表明,黄土高原草本植物C、N、P、K含量分别为444~452、8.76~24.8、0.64~1.70、1.74~

14.7 g·kg<sup>-1</sup>,C/N、C/P和N/P分别为18.2~37.4、320~473和12.1~20.3<sup>[4,17-21]</sup>.安卓等<sup>[23]</sup>发现,长芒草较高的N、P重吸收率是保证其在贫瘠的土壤中生存的重要机制.但是,目前研究大多集中于典型草原带<sup>[21,23,27]</sup>和森林草原带<sup>[18-19]</sup>单一植被带草本植物不同演替阶段,以及不同干扰方式下生态化学计量特征的探究,而对于多个植被带草本植物生态化学计量特征鲜有研究.由于多个植被带草本植物群落的差异以及土壤的异质性,其主要优势群落的养分限制规律尚不明确.因此,本研究选取黄土高原延河流域森林植被带、森林草原植被带和草原植被带的主要优势植物——长芒草、铁杆蒿、芨蒿、达乌里胡枝子为研究对象,通过测定其叶片与叶片枯落物的C、N、P、K含量,运用生态化学计量学方法分析4种植物的养分限制规律及养分再吸收特点,探讨多个植被带草本植物生长规律及主要优势植物养分限制规律,为黄土高原草本植物的恢复与构建提供科学参考.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原陕北延河流域地区(36°21′—37°19′N,108°38′—110°29′E),属大陆性中温带半干旱季风气候,平均气温9.5℃,年降雨量500mm,降雨年内分布不均,夏季多雨,春季、冬季干旱少雨.延河流域黄土丘陵沟壑面积占全流域的90%,为典型的黄土丘陵沟壑区,地表破碎,沟壑纵横,水土流失现象严重.从东南向西北,降雨和温度呈现出明显的梯度变化特征.草本植物群落广泛分布,其中分布较广、多度较高的物种有达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)等.

### 1.2 样品采集与分析方法

2013年8月,在延河流域选择森林植被区、森林草原植被区和草原植被区3个典型样地(图1),选取共有的优势草本植物铁杆蒿、长芒草、芨蒿和达乌里胡枝子为研究对象.在每个样地的不同海拔(高、中、低)、不同方位(东、西、南、北)布设20个5m×5m的样方.在每个样方内多点采集这4种长势均匀的优势物种的新鲜叶片和相应的叶片枯落物各300g左右,于105℃下杀青15min,65℃下烘干至恒量.

植物叶片和叶片枯落物用粉碎机粉碎,过

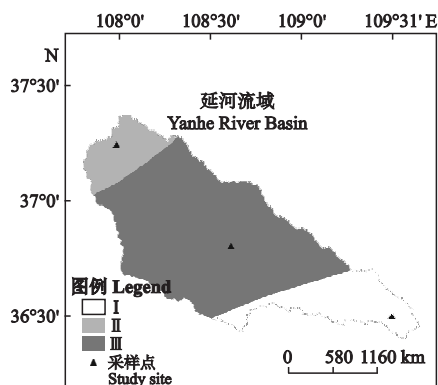


图1 延河流域样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites on Yanhe River Basin.

I: 森林植被带 Forest zone; II: 草原植被带 Grass zone; III: 森林草原植被带 Forest-grass zone.

0.15 mm 筛,测定其全碳、全氮、全磷、全钾含量。采用  $H_2SO_4-H_2O_2$  消煮,消煮液分别用凯氏法测定全氮含量,钼钼黄比色法测定全磷含量,火焰光度法测定全钾含量,重铬酸钾外加加热法测定全碳含量。

植物对养分的回收能力用养分再吸收效率 ( $N_{res}$ ) 表示,可以将其定义为:秋季来临时,正常生长器官养分含量与新鲜凋落物中养分含量的差值,即凋落物在凋落前转移养分的量。养分再吸收效率 ( $N_{res}$ , %) 按下式计算:

$$N_{res} = (N_{leaf} - N_{lit}) / N_{leaf} \times 100\%$$

式中:  $N_{leaf}$  为正常生长绿色叶片中养分含量 ( $g \cdot kg^{-1}$ );  $N_{lit}$  为新鲜凋落物中养分含量 ( $g \cdot kg^{-1}$ ) [28]。

### 1.3 数据处理

叶片和枯落物 C、N、P 含量采用质量含量, C/N、C/P、N/P、C/K、N/K、P/K 均采用元素质量比。对数据进行统计分析,采用单因素方差分析法 (one-way ANOVA) 分析 4 种植被之间的差异,用 Pearson 相关系数检验养分含量与化学计量比值之间的相关性。利用 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析 ( $\alpha = 0.05$ )。利用 Origin 9.0 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物叶片和枯落物碳、氮、磷、钾含量的变化特征

**2.1.1 碳含量** 由图2可以看出,4种植物叶片 C 含量平均值为 ( $496.19 \pm 25.42$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,其中,达乌里胡枝子叶片 C 含量为  $468.08 \sim 504.27 g \cdot kg^{-1}$ ,芨芨草为  $472.98 \sim 540.73 g \cdot kg^{-1}$ ,铁杆蒿为  $472.59 \sim 515.66 g \cdot kg^{-1}$ ,长芒草为  $469.76 \sim 529.93 g \cdot kg^{-1}$ 。4种植物

叶片 C 含量总体表现为芨芨草 > 长芒草 > 铁杆蒿 > 达乌里胡枝子,但差异不显著。4种植物除达乌里胡枝子未采集到枯落物外,其他3种植物枯落物有机碳平均值为 ( $409.22 \pm 34.14$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,变异系数为 8.1%,其中长芒草和芨芨草枯落物 C 含量显著高于铁杆蒿,表现为芨芨草 > 长芒草 > 铁杆蒿。芨芨草和铁杆蒿叶片有机碳含量均显著高于枯落物,长芒草叶片有机碳含量与枯落物有机碳含量差异不显著。

**2.1.2 氮含量** 4种植物叶片 N 含量平均值为 ( $25.36 \pm 6.93$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,其中,达乌里胡枝子叶片 N 含量为  $30.19 \sim 37.42 g \cdot kg^{-1}$ ,芨芨草为  $26.61 \sim 28.87 g \cdot kg^{-1}$ ,铁杆蒿为  $24.39 \sim 28.19 g \cdot kg^{-1}$ ,长芒草为  $14.27 \sim 15.17 g \cdot kg^{-1}$ 。4种植物叶片 N 含量中,达乌里胡枝子显著高于其他3种植物,芨芨草和铁杆蒿显著高于长芒草,而芨芨草与铁杆蒿差异不显著,达乌里胡枝子 > 芨芨草 > 铁杆蒿 > 长芒草。除达乌里胡枝子外,其他3种植物枯落物全氮平均值为 ( $11.41 \pm 1.31$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,变异系数为 11.3%,其中枯落物 N 含量差异不显著,表现为铁杆蒿 > 长芒草 > 芨芨草。长芒草、铁杆蒿和芨芨草植物叶片全氮含量均显著高于枯落物全氮含量。

**2.1.3 磷含量** 4种植物叶片 P 含量平均值为 ( $2.18 \pm 0.64$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,其中,达乌里胡枝子叶片 P 含量为  $1.53 \sim 3.12 g \cdot kg^{-1}$ ,芨芨草为  $1.86 \sim 2.84 g \cdot kg^{-1}$ ,铁杆蒿为  $2.25 \sim 2.98 g \cdot kg^{-1}$ ,长芒草为  $1.12 \sim 1.82 g \cdot kg^{-1}$ 。4种植物叶片 P 含量的顺序为铁杆蒿 > 达乌里胡枝子 > 芨芨草 > 长芒草,其中,铁杆蒿显著高于长芒草,铁杆蒿、达乌里胡枝子、芨芨草之间差异不显著。除达乌里胡枝子外,其他3种植物枯落物 P 含量平均值为 ( $1.69 \pm 0.55$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,变异系数为 32.3%,其中铁杆蒿显著高于芨芨草、长芒草,芨芨草与长芒草差异不显著,表现为铁杆蒿 > 芨芨草 > 长芒草。长芒草、铁杆蒿和芨芨草叶片 P 含量均高于枯落物 P 含量,但差异不显著。

**2.1.4 钾含量** 4种植物叶片 K 含量平均值为 ( $15.40 \pm 6.18$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,其中,达乌里胡枝子叶片 K 含量为  $8.73 \sim 11.55 g \cdot kg^{-1}$ ,芨芨草为  $19.70 \sim 23.24 g \cdot kg^{-1}$ ,铁杆蒿为  $20.34 \sim 22.90 g \cdot kg^{-1}$ ,长芒草为  $7.78 \sim 10.23 g \cdot kg^{-1}$ 。4种植物叶片 K 含量表现为铁杆蒿 > 芨芨草 > 达乌里胡枝子 > 长芒草,其中,芨芨草和铁杆蒿显著高于达乌里胡枝子和长芒草,而芨芨草与铁杆蒿、达乌里胡枝子与长芒草之间差异不显著。除达乌里胡枝子外,其他3种植物枯落物 K 含量平均值为 ( $3.23 \pm 1.44$ )  $g \cdot kg^{-1}$ ,变异系数为 45.6%,其中,

铁杆蒿显著高于茭蒿和长芒草,而长芒草与茭蒿差异不显著,表现为铁杆蒿>茭蒿>长芒草.长芒草、铁杆蒿和茭蒿的叶片全钾含量均显著高于枯落物全钾含量.

2.2 不同植物叶片生态化学计量特征

由图3可以看出4种植物叶片C/N、C/P表现出相似的变化趋势:长芒草显著高于其他3种植物,达乌里胡枝子显著低于其他3种植物,茭蒿与铁杆

蒿差异不显著;C/K表现为达乌里胡枝子、长芒草显著高于茭蒿、铁杆蒿;4种植物叶片N/P之间差异不显著,变异较小;N/K表现为达乌里胡枝子显著高于其他3种植物,长芒草显著高于茭蒿和铁杆蒿,茭蒿与铁杆蒿之间差异不显著;P/K表现为达乌里胡枝子显著高于茭蒿、铁杆蒿,长芒草、茭蒿、铁杆蒿之间差异不显著.不同植物叶片枯落物生态化学计量学比除N/P外均表现为长芒草、茭蒿显著高于铁

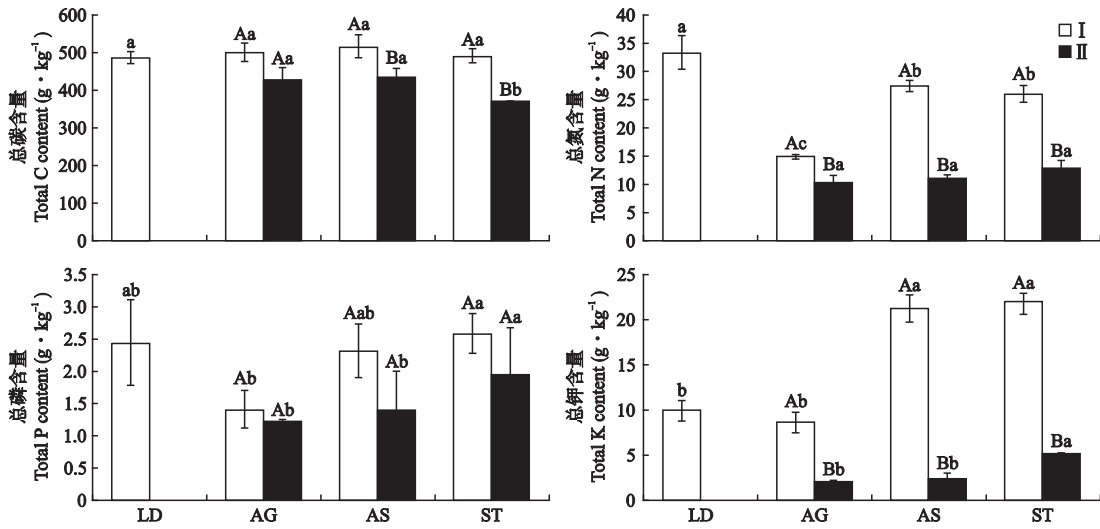


图2 不同植物叶片 ( I ) 和枯落物 ( II ) 中的 C、N、P、K 含量  
Fig.2 C, N, P, K contents in leaf ( I ) and litter ( II ) of different plants.

LD: 达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*; AG: 茭蒿 *Artemisia giraldii*; AS: 铁杆蒿 *Artemisia sacrorum*; ST: 长芒草 *Stipa bungeana*. 不同小写字母表示不同植物间差异显著,不同大写字母表示同种植物叶片与枯落物之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different small letters indicated significant difference among the different species, and the different capital letters indicated significant difference ( $P < 0.05$ ) between leaf and litter in the same plant at 0.05 level. 下同 The same below.

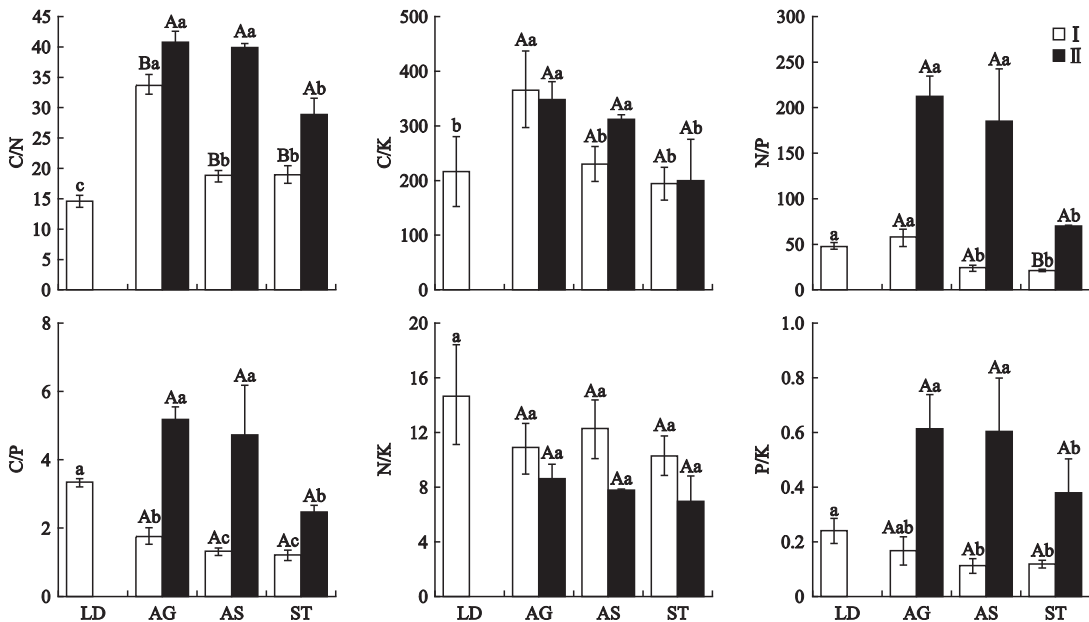


图3 不同植物叶片 ( I ) 和枯落物 ( II ) 的生态化学计量学特征  
Fig.3 Characteristics of ecological stoichiometry in leaf ( I ) and litter ( II ) of different plants.

表 1 本研究区与其他研究区域土壤 C、N、P 含量

Table 1 Soil C, N and P contents of herb communities in the Loess Plateau and other regions

研究区域 Study area	C ( $g \cdot kg^{-1}$ )	N ( $g \cdot kg^{-1}$ )	P ( $g \cdot kg^{-1}$ )	C/N	C/P	N/P	文献 Reference
本研究区 This research area	10.77	1.13	0.53	9.40	19.63	2.13	本研究 This study
宁夏固原云雾山 Yunwu Mountains in Guyuan, Ningxia	12.88	1.41	0.66	9.13	19.52	8.89	[24]
中国陆地土壤 Chinese terrestrial soil	24.56	1.88	0.78	12.30	52.70	20.30	[37]
全球陆地土壤 Global terrestrial soil	-	-	-	12.30	72.00	19.54	[38]
全球草地土壤 Global grassland soils	-	-	-	12.32	81.90	6.65	[38]

以上数据均为算术平均数 All of the above data were arithmetic mean.

杆蒿,长芒草与芨蒿之间差异不显著。

除达乌里胡枝子之外的其他 3 种植物, C/N 表现为枯落物显著高于叶片, 除 C/K 铁杆蒿枯落物显著高于叶片外, C/K、C/P、N/P、N/K、P/K 在叶片与枯落物之间差异均不显著。

### 1.3 不同植物 N、P、K 养分再吸收效率变化特征

由图 4 可以看出, 3 种草本植物枯落物在衰老前将部分养分转移到新鲜组织当中去, 实现了养分的再吸收利用, N 的再吸收效率为 24.4%~65.2%, P 的再吸收效率为 22.4%~77.2%, K 的再吸收效率为 61.0%~89.4%。在不同植物类型下, N、P、K 的养分再吸收效率总体表现为: 芨蒿>铁杆蒿>长芒草。

除芨蒿 P 的再吸收效率略高于 N 的再吸收效率外, 3 种草本植物养分再吸收效率表现为: K>N>P。

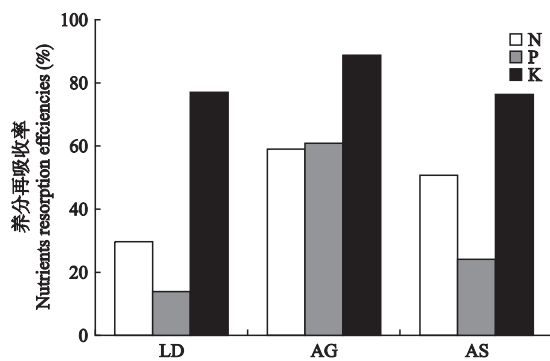


图 4 不同植物叶片 ( I ) 和枯落物 ( II ) 碳氮磷钾养分再吸收效率

Fig.4 Nutrient resorption efficiencies of N, P, K in leaf ( I ) and litter ( II ) of different plants.

## 3 讨 论

### 3.1 不同草本植物叶片碳氮磷钾含量特征及各元素间的比值特征

在本研究区域, 4 种草本植物叶片 C 含量 ( $496.2 g \cdot kg^{-1}$ ) 高于全球植物叶片 C (464

$g \cdot kg^{-1}$ )<sup>[29]</sup> 的平均含量, 说明本研究区植物的有机碳含量较高。植物叶片 N 含量 ( $25.4 g \cdot kg^{-1}$ )、P 含量 ( $2.2 g \cdot kg^{-1}$ ) 均高于我国植物叶片 N ( $20.2 g \cdot kg^{-1}$ ) 和 P ( $1.5 g \cdot kg^{-1}$ )<sup>[30-31]</sup> 的平均含量, 也高于全球尺度植物叶片 N ( $20.6 g \cdot kg^{-1}$ ) 和 P ( $1.99 g \cdot kg^{-1}$ )<sup>[29]</sup> 的平均含量。这与黄土高原植物叶片的养分组成<sup>[32-33]</sup> 一致。这可能与本地区的水热因子和土壤养分有关<sup>[34-36]</sup>。

由于 N、P 是植物生长所必需的矿质营养元素, 植物叶片 N/P 值通常被用来作为植物生长受 N 或者 P 限制的依据<sup>[39]</sup>, 同时 N/P 还能够很好地反映植物生长速率<sup>[40]</sup>。Koerselman 等<sup>[41]</sup> 将植物叶片 N/P 值为 14 和 16 作为植物生长受限的标准, 即 N/P>16 时植物生长受 P 限制, <14 时受 N 限制, 介于二者之间则受 N、P 共同限制。本研究中, 除达乌里胡枝子在富县采样点叶片 N/P 为 19.69 (远高于其他 2 个地区采样点的 N/P 值 12.0) 外, 长芒草、芨蒿、铁杆蒿叶片 N/P (8.32~12.96) 均小于 14, 低于中国草地植物的 N/P (16.75)<sup>[42]</sup>, 表明这些植被的生长状况总体受 N 的限制。这与李鑫等<sup>[32]</sup> 在纸坊沟流域的研究结论一致。4 种草本植物的 N/P 值差异不显著, 说明植被差异并不是影响植物叶片 N/P 的因素, 这与上官周平等<sup>[43]</sup> 的研究结果一致。研究区植被生长状况总体受 N 限制可能与本区域土壤的 N 含量较低 ( $1.13 g \cdot kg^{-1}$ ) 有关 (表 1), 对固原草地的研究中, 其土壤 N 含量为  $1.41 g \cdot kg^{-1}$ , 植物生长也受到 N 的限制<sup>[21, 24]</sup>。这可能与黄土高原地区处于中高纬度带, 而 N 是中纬度和高纬度地区幼龄土主要限制元素有关<sup>[44]</sup>。研究地区土壤 C/N 值为 7.44~11.4, 低于我国土壤 C/N 的平均值 12.3, 低于 30 这一硝酸盐淋溶风险的阈值<sup>[45]</sup>。因此本地区土壤有较高的硝酸盐淋溶风险, 这可能是本研究区土壤 N 含量较低的原因之一, 与本研究草本植物普遍受 N 限制的结

论一致。以上结果表明,黄土高原草本植被生长主要受环境条件(土壤)中N含量的影响,提高土壤中的N含量有助于草本植被的生长。

### 3.2 不同典型草本植物枯落物C、氮磷钾含量特征及各种元素之间的比值特征

本研究中,3种植物枯落物C含量平均值为(409.22 g·kg<sup>-1</sup>),低于宁夏固原云雾山枯落物C含量平均值(411.3 g·kg<sup>-1</sup>)<sup>[21]</sup>,也低于黄土高原纸坊沟流域植物枯落物C含量(444.08 g·kg<sup>-1</sup>)<sup>[32]</sup>,3种枯落物N含量(11.52 g·kg<sup>-1</sup>)略高于宁夏固原云雾山枯落物N含量(10.34 g·kg<sup>-1</sup>),低于黄土高原纸坊沟流域枯落物N含量(16.59 g·kg<sup>-1</sup>)。草地生态系统中枯落物生态化学计量比明显低于森林生态系统中枯落物计量比。McGroddy等<sup>[46]</sup>基于大量自然成熟林叶和凋落物(温带阔叶林、温带针叶林、热带森林)碳氮磷数据发现,对于全球森林生态系统来说,凋落物C/N/P值为3007/45/1,而本研究中草本植物凋落物的C/N/P值为2693/77/1,不同于森林生态系统,可能与植被类型不同有关,具体原因有待进一步研究。

植物枯落物C/N值与其分解速度呈反比关系,C/N较低的植物残体,矿化和腐殖化都较易进行,分解快,形成的腐殖质量少;而C/N值较高的植物残体,分解速度慢<sup>[1]</sup>。铁杆蒿枯落物C/N显著低于长芒草、芨芨草枯落物,表明芨芨草枯落物容易分解,有利于其养分循环。这可能也是铁杆蒿在3个植被带普遍分布的主要原因之一。芨芨草、铁杆蒿叶片具有较低的C/N,但其枯落物具有较高的C/N,可能是因为芨芨草、铁杆蒿具有较高的N再吸收率,因而叶片与枯落物C/N有所差异。分析发现,植物类型对枯落物C、P、K含量影响较大,3种植物枯落物N含量差异不显著,枯落物磷、钾含量则表现为铁杆蒿显著高于芨芨草、长芒草。铁杆蒿为该区域演替阶段的优势种,在相同的气候、土壤等环境中,其对土壤水分和养分特别是N、P、K的吸收主要依靠自身养分的再吸收能力。这也是铁杆蒿能够大面积生长的主要原因之一。

### 3.3 不同典型草本植物叶片与枯落物的养分关系

养分从衰老叶片转移到其他器官的再吸收是植物养分保护策略之一,对养分在植物和土壤之间循环有较大的影响<sup>[47]</sup>。植物枯落物中的N、P、K含量与植物本身的再吸收能力有关,当植物体内具有较低的N、P、K含量时,在叶片脱落之前部分养分(N、P、K)转移到植物体内(如花、果实、枝、根等),从而

使植物体内养分保持在一个有利的水平,防止养分随着叶片的凋落而流失<sup>[31]</sup>。本研究中,植物叶片N、P、K含量显著高于枯落物,这是因为植物对N、P、K等养分再吸收的结果。其中,K的转移能力最强,3种植物类型K养分再吸收效率均超过76%。K在植物体内主要以离子态存在,流动性强<sup>[48]</sup>。由于其在植物水分竞争中起着非常重要的作用,所以植物对K的吸收能力决定植物的耐旱性。研究表明,不同植物之间植物叶片K的含量差异显著,主要是因为随着生态系统的恢复,植物用水需求增加,不同植物间对水分的竞争愈加激烈,植物通过对K的再吸收使其体内保持高的K含量来提高自身的抗旱能力和水分吸收能力。尽管黄土母质富K,发育的土壤多具有较高的K含量,3种优势草本植物却均具有高的K再吸收率,这与K在土壤中的迁移有关,K在高浓度时通常以质流方式迁移,而对于水分缺乏的黄土高原来说,K很难依靠质流方式在土体内移动到植物根系,进而被植物吸收。因此,植物高的K再吸收率有利于维持植物正常的生命活动,也是植物在不利条件下适应环境的一种机制。芨芨草、铁杆蒿叶片K含量显著高于长芒草、达乌里胡枝子,说明芨芨草、铁杆蒿的耐旱性显著高于长芒草、达乌里胡枝子。同时,铁杆蒿和芨芨草枯落物K含量远远低于叶片K含量,表现为高的K再吸收利用率(76.0%和88.4%)有利于2种植物在水分竞争中占据优势。长芒草也表现出高的K再吸收效率(76.7%),可能是由于在不利条件下,植物为了维持自身内稳态而进行的调节。

本研究中,铁杆蒿和芨芨草枯落物N含量明显低于叶片,表现对N较高的再吸收能力。由于低纬度的南方热带土壤通常N充足而P缺乏,而高纬度的温带森林土壤则是N缺乏而P充足<sup>[49]</sup>。因此,为了适应环境维持自身生长的稳定性,黄土高原植物需要提高自身对N的再吸收效率。显然,铁杆蒿和芨芨草较高的N再吸收效率有利于它们在贫瘠的黄土高原土壤环境中更好地生存。长芒草、铁杆蒿枯落物P含量略低于叶片P含量,表现为低的P的再吸收效率(13.6%和24.2%);芨芨草则表现出较高的P的再吸收效率(60.7%)。这可能是因为长芒草、铁杆蒿对P的吸收需求量较少,或者根系分泌物活化土壤P导致其吸收增加。

### 参考文献

- [1] Wang S-Q (王绍强), Yu G-R (于贵瑞). Ecological

- stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(8): 3937-3947 (in Chinese)
- [2] Elser JJ, Schampel JH. Organism size, Life history, and N: P stoichiometry. *Bioscience*, 1996, **46**: 674-684
- [3] Xiang W-H (项文化), Huang Z-H (黄志宏), Yan W-D (闫文德), et al. Review on coupling of interactive functions between carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(7): 2365-2372 (in Chinese)
- [4] Ma R-T (马任甜), Fang Y (方 瑛), An S-S (安韶山), et al. Ecological stoichiometric characteristics of leaves and litter of plants dominant in Heidaigou Open-cast Coal Mining Area. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2016, **53**(4): 1003-1014 (in Chinese)
- [5] Liu W-D (刘万德), Su J-R (苏建荣), Li S-F (李帅锋), et al. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(23): 6581-6590 (in Chinese)
- [6] Wang J-Y (王晶苑), Wang S-Q (王绍强), Li R-L (李纫兰), et al. C: N: P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(6): 587-595 (in Chinese)
- [7] Yang Y-S (杨玉盛), Guo J-F (郭剑芬), Lin P (林鹏), et al. Carbon and nutrient pools of forest floor in native forest and monoculture plantations in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(2): 359-367 (in Chinese)
- [8] Sayer EJ. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2006, **81**: 1-31
- [9] Guo J-F (郭剑芬), Chen G-S (陈光水), Qian W (钱伟), et al. Litter production and nutrient return in two natural forests and a *Cunninghamia lanceolata* plantation in Wanmulin Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(12): 4091-4098 (in Chinese)
- [10] Ma W-J (马文济), Zhao Y-T (赵延涛), Zhang Q-Q (张晴晴), et al. C: N: P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forests at different successional stages in Tiantong, Zhejiang, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38**(8): 833-842 (in Chinese)
- [11] Zeng D-H (曾德慧), Chen G-S (陈广生), Chen F-S (陈伏生), et al. Foliar nutrients and their resorption efficiencies in four *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages on sandy soil. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2005, **41**(5): 21-27 (in Chinese)
- [12] Xie H-X (谢红霞), Yang Q-K (杨勤科), Li R (李锐), et al. Quantitative assessment of impacts on decreasing erosion by soil and water conservation measures in Yanhe River Basin. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2010, **8**(4): 13-19 (in Chinese)
- [13] Dong Y-H (董扬红), Zeng Q-C (曾全超), An S-S (安韶山), et al. Effects of different forest types on soil active organic carbon and soil humus composition in the Loess Plateau. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2015, **29**(1): 143-148 (in Chinese)
- [14] He X-Q (何小琴), Jiang Z-R (蒋志荣), Wang G (王 刚), et al. The successional recovery process of plant communities in Ziwuling Area and classification and ordination of environmental factors. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2007, **27**(3): 601-606 (in Chinese)
- [15] Cheng J-M (程积民), Li X-L (李香兰). The vegetational features and water-holding effects of the litter in the Ziwu Ridge. *Plant Science Journal* (植物科学学报), 1992, **10**(1): 55-64 (in Chinese)
- [16] Zhao Y-Y (赵艳云), Cheng J-M (程积民), Wang H-E (万惠娥), et al. Review of research on hydrological characteristics of forest litter. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2007, **5**(2): 130-134 (in Chinese)
- [17] Li T (李 婷), Deng Q (邓 强), Yuan Z-Y (袁志友), et al. Latitude gradient changes on herbaceous biomass and leaf N and P stoichiometry characteristics in Loess Plateau. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2015, **21**(3): 743-751 (in Chinese)
- [18] Qi D-H (戚德辉), Wen Z-M (温仲明), Wang H-X (王红霞), et al. Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2016, **36**(20): 6420-6430 (in Chinese)
- [19] Ru H-L (汝海丽), Zhang D-H (张海东), Jiao F (焦峰), et al. Plant and soil C, N, P stoichiometric characteristics in relation to micro-topography in the hilly Loess Plateau region, China. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 2016, **31**(10): 1752-1763 (in Chinese)
- [20] Jiang P-P (姜沛沛), Cao Y (曹 扬), Chen Y-M (陈云明), et al. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and litter in forest community of Shaanxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(2): 365-372 (in Chinese)
- [21] Ma R-T (马任甜), Fang Y (方 瑛), An S-S (安韶山), et al. Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, phosphorus and C: N: P in shoots and litter of plants in grassland in Yunwu Mountain. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2016, **53**(5): 1170-1180 (in Chinese)
- [22] Xu S (徐 沙), Gong J-R (龚吉蕊), Zhang Z-Y (张梓榆), et al. The ecological stoichiometry of dominant species in different land uses type of grassland. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2014, **23**(6): 45-53 (in Chinese)
- [23] An Z (安 卓), Niu D-C (牛得草), Wen H-Y (文海燕), et al. Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C: N: P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(8): 801-807 (in Chinese)
- [24] Zhao X-D (赵晓单), Zeng Q-C (曾全超), An S-S (安韶山), et al. Ecological stoichiometric characteristics of grassland soils and plant roots relative to enclosure history on the Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2016, **53**(6): 1541-1551 (in Chinese)
- [25] Qi D-H (戚德辉), Wen Z-M (温仲明), Yang S-S (杨士梭), et al. Concentration of N, P and stoichiometry characteristics of plant communities and soil under different restoration stages at a forest-steppe zone in hilly and gully region of the Loess Plateau, China. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2016, **24**(2): 322-329 (in Chinese)
- [26] Zhang D-H (张海东), Ru H-L (汝海丽), Jiao F (焦峰), et al. C, N, P, K stoichiometric characteristic of

- leaves, root and soil in different abandoned years in Loess Plateau. *Environmental Science* (环境科学), 2016, **37**(3): 1128–1138 (in Chinese)
- [27] Niu D-C (牛得草), Dong X-Y (董晓玉), Fu H (傅华). Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana*. *Pratacultural Science* (草业科学), 2011, **28**(6): 915–920 (in Chinese)
- [28] Bao S-D (鲍士旦). Soil and Agricultural Chemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
- [29] Elser JJ, O'Brien WJ, Dobberfuhl DR, et al. The evolution of ecosystem processes: Growth rate and elemental stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 2000, **13**: 845–853
- [30] Milla R, Castro-Díez P, Maestro-Martínez M, et al. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants. *Plant and Soil*, 2005, **278**: 303–313
- [31] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, **168**: 377–385
- [32] Li X (李鑫), Zeng Q-C (曾全超), An S-S (安韶山), et al. Ecological stoichiometric characteristics in leaf and litter under different vegetation types of Zhifanggou Watershed on the Loess Plateau, China. *Environmental Science* (环境科学), 2015, **36**(3): 1084–1091 (in Chinese)
- [33] Zheng S-X (郑淑霞), Shangguan Z-P (上官周平). Spatial distribution patterns of nutrient compositions of plant leaves in the Loess Plateau. *Progress in Natural Science* (自然科学进展), 2006, **16**(8): 965–973 (in Chinese)
- [34] Li T (李婷), Deng Q (邓强), Yuan Z-Y (袁志友), et al. Latitudinal changes in plant stoichiometric and soil C, N, P stoichiometry in Loess Plateau. *Environmental Science* (环境科学), 2015, **36**(8): 2988–2996 (in Chinese)
- [35] Zeng Q-C (曾全超), Li X (李鑫), Dong Y-H (董扬红), et al. Ecological stoichiometry of soils in the Yanhe Watershed in the Loess Plateau: The influence of different vegetation zones. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 2016, **31**(11): 1881–1891 (in Chinese)
- [36] Yu H-L (于海玲), Li Y-Z (李愈哲), Fan J-W (樊江文), et al. Leaf N and P contents of different functional groups in relation to precipitation and temperature in China Grassland Transect. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2016, **35**(11): 2867–2874 (in Chinese)
- [37] Tian HQ, Chen GS, Zhang C, et al. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, **98**: 139–151
- [38] Cleveland CC, Liptzin D. C: N: P stoichiometry in soil: Is there a 'Redfield ratio' for the microbial biomass. *Biogeochemistry*, 2007, **85**: 235–252
- [39] Yang J-J (杨佳佳), Zhang X-R (张向茹), Ma L-S (马露莎), et al. Ecological stoichiometric relationships between components of *Robinia pseudoacacia* forest in Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2014, **51**(1): 133–142 (in Chinese)
- [40] Zeng Z-X (曾昭霞), Wang K-L (王克林), Liu X-L (刘孝利), et al. Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of North-west Guangxi. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2015(7): 682–693 (in Chinese)
- [41] Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N: P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**: 1441–1450 (in Chinese)
- [42] Zhang W-Y (张文彦), Fan J-W (樊江文), Zhong H-P (钟华平), et al. The nitrogen and phosphorus stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2010, **18**(4): 503–509 (in Chinese)
- [43] Shangguan Z-P (上官周平). Temporal and Spatial Responses of Photosynthetic and Stoichiometric Characteristics of Leaves in the Loess Plateau and Their Adaptive Mechanisms. PhD Thesis. Yangling: University of Chinese Academy of Sciences, 2008 (in Chinese)
- [44] Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**: 11001–11006
- [45] Gundersen P, Callesen I, Vries WD. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C: N ratios. *Environmental Pollution*, 1998, **102**: 403–407
- [46] McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, **85**: 2390–2401
- [47] Wu T-G (吴统贵), Chen B-F (陈步峰), Xiao Y-H (肖以华), et al. Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(1): 58–63 (in Chinese)
- [48] Zeng Q-C (曾全超), Li Y-Y (李娅芸), Liu L (刘雷), et al. Study on soil aggregate stability and soil erodibility in the grassland vegetation of the Loess Plateau Region. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2014, **22**(4): 743–749 (in Chinese)
- [49] Lu Y (陆媛), Chen Y-M (陈云明), Cao Y (曹扬), et al. C, N and P stoichiometric characteristics of plants and soil in *Quercus liaotungensis* forest on Ziwuling Mountain of Loess Plateau. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2015, **29**(3): 196–201 (in Chinese)

作者简介 刘洋,男,1991年生,硕士研究生.主要从事生态环境工程研究. E-mail: Roshanlx@163.com

责任编辑 孙菊

刘洋,曾全超,安韶山,等.黄土丘陵区草本植物叶片与枯落物生态化学计量学特征.应用生态学报,2017,28(6): 1793–1800  
Liu Y, Zeng Q-C, An S-S, et al. Ecological stoichiometry of leaf and litter of herbaceous plants in loess hilly and gully regions, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(6): 1793–1800 (in Chinese)