

贺兰山东麓不同植被类型叶片化学计量特征研究

段永峰¹, 周青青¹, 吕小旭², 王继飞³, 李小伟¹, 杨君琰^{1*}

(1 宁夏大学 农学院, 银川 750021; 2 甘肃医学院, 甘肃平凉 744000; 3 宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局, 银川 750021)

摘要: 为了探究贺兰山东麓地区不同植被类型植物叶片碳氮磷含量及其计量比特征与环境因子的关系。该研究于研究区沿海拔梯度设置了高山草甸、云杉纯林、山杨纯林、浅山灌丛和荒漠草原 5 个典型植被样地, 测定了 63 种植物叶片碳、氮、磷含量和样地土壤养分特征, 分析了植物叶片碳氮磷含量及其计量比特征与环境因子的关系。结果表明: (1) 贺兰山东麓地区 63 种植物叶片平均 C 含量为 $520.46 \pm 62.08 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 平均 N 含量为 $24.03 \pm 3.37 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 平均 P 含量为 $1.69 \pm 0.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; 植物叶片 N、P、C/N、C/P、N/P 服从正态分布, 而叶片 C 不符合正态分布, 且叶片 C/P 和 N/P 较之 C/N 变异更大。 (2) 不同生活型植被叶片化学计量差异显著; 叶片 C、P 含量乔木最高, 叶片 N 含量草本最高; 乔木植物叶片 C/N 最高, 而 N/P 最低; 叶片的 C/P 灌木最高。 (3) 植物叶片 N 含量、N/P 和 C/P 均随海拔上升而增高, 在海拔 2 073 m (山杨纯林处) 显著降低, 之后又呈显著增高趋势; 而植物叶片 P 含量和 C/N 在山杨纯林处达到最高值随后呈显著下降趋势。 (4) 荒漠草原和浅山灌丛受到 P 限制, 云杉纯林受到 N 限制, 高山草甸可能受 N、P 的共同限制。虽然山杨纯林植物 $\text{N/P} < 14$, 但因其具有较高的 N、P 吸收能力, 且 N 转换率显著高于 P, 故不认为山杨纯林植物受到 N 限制。

关键词: 植被类型; 叶片; 化学计量特征; 贺兰山东麓

中图分类号: Q945.12; Q946.91⁺5

文献标志码: A

Leaf Stoichiometric Characteristics of Different Vegetation Types on the Eastern Slope of Helan Mountains

DUAN Yongfeng¹, ZHOU Qingqing¹, LÜ Xiaoxu², WANG Jifei³, LI Xiaowei¹, YANG Junlong^{1*}

(1 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2 Gansu Medical College, Pingliang, Gansu 744000, China; 3 Ningxia Helan Mountains National Nature Reserve Management Bureau, Yinchuan 750021, China)

Abstract: In order to investigate the relationship between leaves carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and environmental factors in different vegetation types on the eastern slope of Helan Mountains, we selected five typical vegetations including alpine meadow (I), pure forest of *Picea crassifolia* (II), pure forest of *Populus davidiana* (III), shallow shrub (IV) and desert grassland (V) along the elevation gradient. The contents of C, N and P in the leaves of 63 plant species and soil nutrient characteristics in sample plots were determined. The relationship between the C, N, and P contents and their stoichiometric characteristics of plant leaves and the environmental factors were investigated. The result showed that: (1) Based on the 63 plant species on the eastern slope of Helan Mountains, the average leaf C, N and P contents were $520.46 \pm 62.08 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $24.03 \pm 3.37 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $1.69 \pm 0.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively. Leaf N, P, C/N, C/P and N/P had a normal distribution ($P > 0.05$), while leaf C did not con-

收稿日期: 2019-10-09; 修改稿收到日期: 2020-01-08

基金项目: 国家自然科学基金 (31860122, 31560154)

作者简介: 段永峰 (1994—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学方面的研究。E-mail: 1913931562@qq.com

* 通信作者: 杨君琰, 男, 副教授, 博士, 主要从事森林生态与植被恢复方面的教学研究工作。E-mail: yangjunlong@163.com

form to positive distribution ($P<0.05$). Leaf C/N and N/P were more variable than C/N. (2) Leaf stoichiometric characteristics in different life forms had significant difference. Trees had the highest leaf C and P contents, while the herbs had the highest leaf N content. The trees had the highest C/N and lowest N/P, while the shrubs had the highest C/P. (3) The leaf N, N/P, and C/P were increased with the altitude rising, only decreasing at 2 073 m (pure forest of *P. davidiana*). Leaf P and C/N reached peak at 2 073 m, then decreased with altitude rising. (4) Our results suggested that desert grassland, shallow shrub were subjected to P, while the pure forest of *P. crassifolia* was limited by N. The alpine meadow was limited by N and P, although N/P of pure forest of *P. davidiana* was under 14, the high absorptivity of N and P rejected the N limitation.

Key words: vegetation types; leaf stoichiometric characteristics; life form; eastern slop of Helan Mountains

叶片是陆地生态系统的基本同化单位,其化学计量特征与陆地生态系统的结构和功能密切相关^[1]。植物叶片氮吸收和碳同化驱动生物地球化学循环^[2]。C、N、P 作为植物的基本营养元素,在植物生长和各种生理调节机能中发挥着重要作用,且彼此关系密切^[3]。C 是构成植物体内干物质最主要的元素,而 N 和 P 则与植物重要的生理活动有关^[4]。研究 C、N、P 三者的含量及与环境之间的关系,能够找出植物生物量与土壤养分之间的联系,还能够反映植物对环境条件的响应。如 Jiao 等^[5]研究得出增加土壤干旱度、温度和土壤 pH 值会导致草地土壤 C-N-P 失调。

由于全球气候变化对陆地生态系统产生了重要影响,研究生态化学计量学特征环境因子的响应机理成为了国内外研究的热点。近年来,越来越多学者在不同尺度以及生态系统开展了生态化学计量研究^[6-10],但以往研究多为经纬度变化对植物生态化学计量特征的影响^[11-12],仍缺乏植物土壤生态化学计量特征在垂直梯度带响应研究^[13]。理论上讲,当植物养分含量随海拔升高而增加时,温度可能是生长受限的原因^[14]。否则增加的养分不会反映到生长模式中,因为高海拔地区的植物只有少数生长较快^[15],植物叶片养分是否会随海拔升高而增加尚不清楚。但随着海拔的升高,环境条件变得更加恶劣,这就会影响植物的生长和养分的吸收,这些可能会在植物营养物质含量上造成影响。以上理论需要更多的实地研究加以验证。

贺兰山山地生态系统是中国北方重要的生物多样性核心区域,由于水热配比关系存在明显的垂直地带性,植被与土壤也呈现明确的垂直带谱,非常适于开展生态化学计量特征垂直带谱及其形成机制的研究。有学者对贺兰山青海云杉叶片的化学计量与环境的相关性进行了研究^[16]。但基于贺兰山主要植被类型水平的叶片化学计量研究还未见报道。本

研究测定了 5 个植被类型 63 种植物叶片元素含量数据(包括草本 44 种,灌木 17 种,乔木 2 种),分析了贺兰山东麓地区不同海拔植被类型植物叶的化学计量特征与环境因子的关系,其结果可以为宁夏贺兰山地区植物元素计量学的区域性研究与生物地球化学循环的模型整合提供基础科学数据。

1 材料和方法

1.1 研究区域与样地设置

1.1.1 自然概况 本次研究区域设置在贺兰山东麓地区,地处于银川平原与阿拉善高原之间,是中国西部温带草原与荒漠区的重要分界线。该区是典型的大陆性季风气候,冬冷夏热,年平均气温 -0.8°C ,日照充足,热量资源较丰富,降水具有明显的垂直分异现象,6~8 月降水量占全年总量的 60%~70%。根据海拔高度由高到低依次为典型高山草甸、云杉纯林、山杨纯林、浅山灌丛和荒漠草原。土壤从山体基部到主峰垂直分异格局为:灰钙土、灰褐土、草甸土。主要植物有披针叶苔草(*Carex lanceolata*)、宽叶多序岩黄芪(*Hedysarum polybotrys* var. *latifolium*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、青海云杉(*Picea crassifolia*)、山杨(*Populus davidiana*)、细唐松草(*Thalictrum tenue*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)、小叶金露梅(*Dasiphora parvifolia*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)等^[17]。

1.1.2 样地设置 本研究在 2018 年 8 月下旬植物旺盛生长期,在贺兰山东麓大口子沟依据典型植被高山草甸、云杉纯林、山杨纯林、浅山灌丛、荒漠草原设置 5 个样地(表 1);用 GPS 确定每个样地的海拔。在每个样地内系统设置 3 个 10 m×10 m 的重复样方。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 在本次调查中共采集 72 个植物样品,包括 63 种不同的植物,分别属于 25 科 46 属,

表 1 样地基本情况
Table 1 The basic information of sites

编号 No	植被类型 Vegetation type	海拔 Altitude/m	经度 Longitude	纬度 Latitude	主要植被 Major plant
I	高山草甸 Alpine meadow	2 979	108°52′26.72″	38°34′26.75″	苔草、宽叶多序岩黄耆、百里香 <i>Carex lanceolata</i> , <i>Hedysarum polybotrys</i> var. <i>latifolium</i> , <i>Thymus mongolicus</i>
II	云杉纯林 <i>Picea crassifolia</i>	2 600	105°52′56.32″	38°35′12.09″	青海云杉、苔草 <i>Picea crassifolia</i> , <i>C. lanceolata</i>
III	山杨纯林 <i>Populus davidiana</i>	2 073	105°53′48.20″	38°35′44.94″	山杨、细唐松草、苔草 <i>Populus davidiana</i> , <i>Thalictrum tenue</i> , <i>C. lanceolata</i> .
IV	浅山灌丛 Shallow shrub	1 529	105°55′43.1″	38°35′23.4″	猫头刺、小叶金老梅 <i>Oxytropis aciphylla</i> , <i>Dasiphora parvifolia</i>
V	荒漠草原 Desert grassland	1 329	105°56′48.6″	38°35′31.8″	猪毛菜、狭叶锦鸡儿 <i>Salsola collina</i> , <i>Caragana stenophylla</i>

其中,占比重比较大的科分别是菊科(10 个种)、禾本科(9 个种)、豆科(9 个种)、蔷薇科(5 个种)。按植物生活型划分为草本、灌木和乔木。其中草本 44 种,灌木 17 种,乔木 2 种。获取样方内优势植物的叶片,要求叶片成熟且没有病虫害,每种植物收集 30 片叶子。在每个样方的中心和四角各钻取 0~40 cm 土层 1 钻土壤,将土壤混合。装入密封袋中,贴上标签,带回实验室,每个样地共计 3 个土壤样本。

1.2.2 植物叶片碳氮磷含量测定 将采集到的 72 个优势种植物叶片置于 80 ℃ 的烘箱中 24 h,恒重后,用球磨机研磨成粉末,过 100 目筛装入棕色小瓶,以备 C、N、P 分析。经 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后,植物叶片全氮用全自动凯氏定氮仪(ATN-300)测定;植物叶片全磷用钼锑抗比色法测定。单位以植物单位质量的养分含量表示。植物叶片有机碳用元素分析仪(Elemental rapid CS cube,德国)测定^[18]。

1.2.3 土壤理化性质测定 将土壤样品进行自然风干,挑去石头和植物根系,过 60 目筛子,用于土壤有机质、碱解氮、速效磷含量的分析。土壤有机质用重铬酸钾容量法-外加热法,土壤碱解氮用碱解扩散法,土壤速效磷采用浸提法测定^[18]。对每一样品进行 3 次重复测定,取其平均值为最终测定结果。

1.3 数据处理

分析植物叶片化学计量特征(C、N、P 含量及其计量比)的整体分布范围和变异特征(用变异系数来检验所选变量的可变性);采用 One Sample Kolmogorov-Smirnov 方法检验数据的正态分布。各植被型植物叶片化学计量特征为该海拔范围内植物的算术平均值,各生活型植物叶片化学计量特征同样为算术平均值。采用单因素方差分析比较不同植被类型、不同生活型植物叶片化学计量特征差异。采用 Pearson 相关性分析探讨植物叶片化学计量特征

与土壤理化性质(pH、有机质、速效氮和速效磷)的关系。所有数据采用统计软件 SPSS 22 进行统计分析,显著度水平设为 0.05;采用 Origin 8.5 进行作图。

2 结果与分析

2.1 贺兰山东麓植物叶片化学计量特征

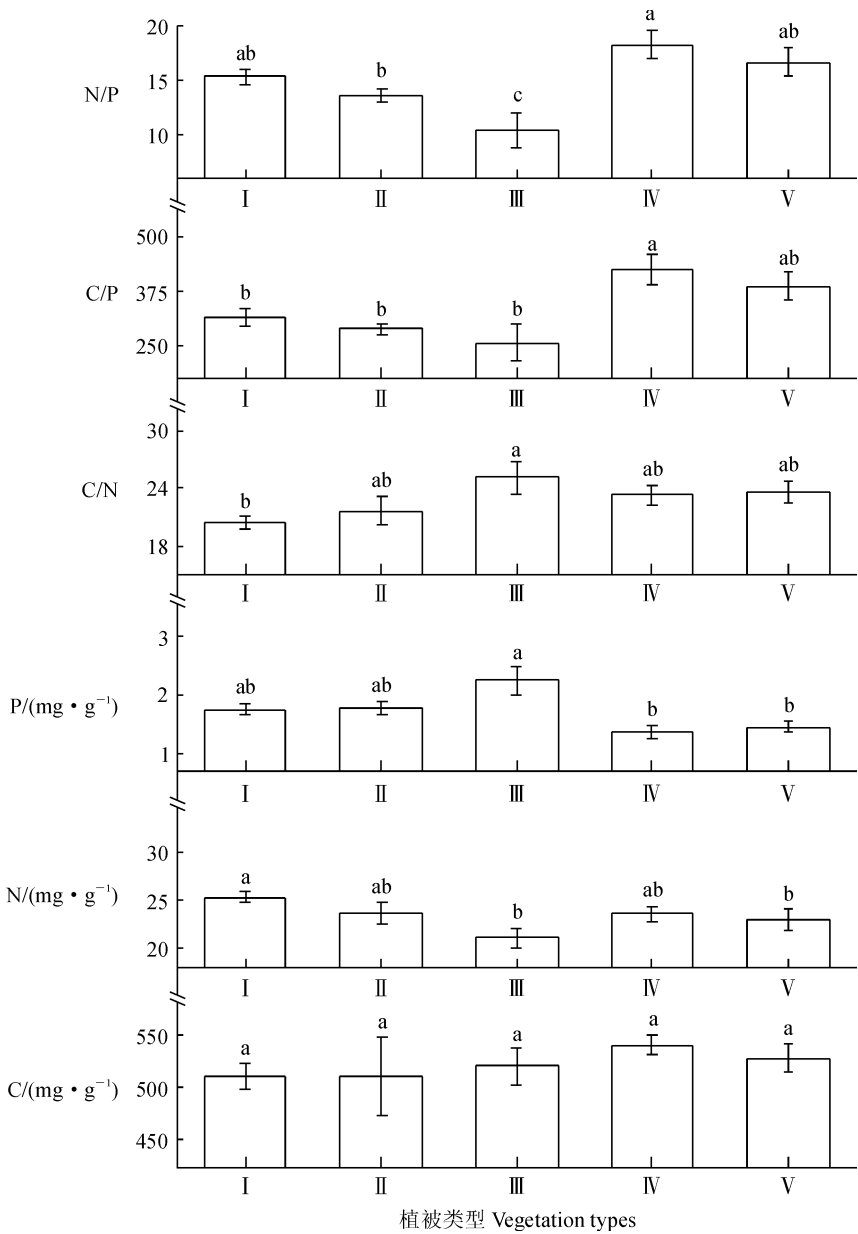
2.1.1 植物叶片化学计量特征的总体变异 由表 2 所示,贺兰山东麓地区植物 N、P、C/N、C/P、N/P 的偏度值均小于 1,经 K-S 检验,服从正态分布($P>0.05$);而 C 的偏度值均大于 1,经 K-S 检验,不符合正态分布($P<0.05$)。贺兰山东麓地区 63 种典型植物 72 个植物叶片样本中 C 含量的变化范围为 328.94~610.03 mg·g⁻¹,平均值为 520.46±62.08 mg·g⁻¹;N 含量的分布区间为 16.13~31.01 mg·g⁻¹,平均值为 24.03±3.37 mg·g⁻¹;P 含量的分布区间为 0.79~3.00 mg·g⁻¹,平均值为 1.69±0.51 mg·g⁻¹。C/P 变化范围为 147.48~690.50,平均值为 338.98±119.27;N/P 变化范围为 6.70~27.28,平均值为 15.44±4.69;C/N 变化范围为 12.82~32.37,平均值为 22.10±4.17。可见,贺兰山东麓地区植物叶片 P 含量的变异性高于 C、N 含量的变异;由于 P 含量的高变异性导致 C/P 和 N/P 比值较 C/N 变异明显剧烈。

2.1.2 不同植被类型间植物叶片化学计量特征的差异 由图 1 可见,贺兰山东麓地区不同植被类型的 N 含量、P 含量、C/N 比、C/P 比和 N/P 比均有显著差异,而 C 含量差异不显著, ($P>0.05$)。具体而言,高山草甸植物叶片 N 含量最高,其次为云杉纯林和浅山灌丛,山杨纯林和荒漠草原植物叶片氮含量均较低($P<0.05$);植物叶片 P 含量以山杨纯林的最高,其次为高山草甸和云杉纯林,浅山灌丛和

表 2 贺兰山东麓植物化学计量特征的描述性统计

Table 2 Plant descriptive statistics of stoichiometric characteristics on the eastern slope of Helan Mountains

化学计量特征 Stoichiometric characteristic	样本数 Sample	平均值 Mean /(mg·g ⁻¹)	最小值 Minimum /(mg·g ⁻¹)	最大值 Maximum /(mg·g ⁻¹)	标准偏差 SD	变异系数 CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	K-S 检验 (P 值)
C	72	520.46	328.94	610.03	62.08	0.12	-1.087	0.557	0.027
N	72	24.03	16.13	31.01	3.37	0.14	-0.161	-0.476	0.989
P	72	1.69	0.79	3.00	0.51	0.30	0.474	-0.212	0.827
C/N	72	22.10	12.82	32.37	4.17	0.19	0.313	-0.133	0.955
C/P	72	338.98	147.48	690.50	119.27	0.35	0.868	0.277	0.115
N/P	72	15.44	6.70	27.28	4.69	0.30	0.398	-0.399	0.530



I ~ V 植被类型同表 1,不同小写字母表示同一指标在 0.05 水平下差异达显著水平,下同

图 1 不同植被类型植物叶片化学计量特征差异比较

Different normal letters mean significant difference at 0.05 level. The same as below

Fig. 1 The plant leaf stoichiometric characteristics of different vegetation types

荒漠草原的植物均较低($P<0.05$)。植物叶片 C/N 比以山杨纯林最高,荒漠草原、浅山灌丛和云杉纯林之间没有显著差异,高山草甸植物叶片 C/N 比最低($P<0.05$);浅山灌丛植物叶片的 C/P 比最高,其次为荒漠草原,其他植被类型 C/P 比间无显著差异且均较低;浅山灌丛植物叶片的 N/P 比最高,云杉纯林 C/P 比显著低于高山草甸和荒漠草原,但高于山杨纯林($P<0.05$)。

由图 2 可知,随着海拔的升高,植物叶片 C 含量没有明显的变化趋势(图 2,a);而叶片 N 含量先降低后增加,在海拔 2 073 m 处(山杨纯林)含量最低(图 2,b);叶片 P 含量先增加后降低,在海拔 2 073 m 处(山杨纯林)含量最高(图 2,c)。叶片 C/P 值和 N/P 值随海拔的升高先降低后升高,比值变化分别在 147.48~490.50 和 6.70~27.28 之间(图 2,e,f);而叶片 C/N 比值则相反,随海拔的升高先升高后降低,在 22.10~4.17 之间变化(图 2,d)。

2.1.3 不同生活型间植物叶片化学计量特征差异

贺兰山东麓地区草本、灌木和乔木 3 种生活型植物样品所占比例分别为 69.44%、25.00%、5.56%,3 种生活型之间的叶片化学计量特征均有显著差异($P<0.05$)(表 3)。其中,贺兰山东麓地区植被叶片的 C 含量以乔木最高,而灌木和草本均较低;草本和灌木植物叶片 N 含量表现为草本>灌木>乔木;植物叶片 P 含量表现为乔木植物显著高于草本和灌木($P<0.05$)。乔木植物叶片 C/N 比显著高于草本和灌木植物;灌木植物叶片的 C/P 值显著高于乔木和草本植物($P<0.05$);草本与灌木植物叶片 N/P 比显著高于乔木植物($P<0.05$)(表 3)。

2.2 不同植被类型土壤养分随海拔的变化特征

表 4 显示,荒漠草原和浅山灌丛的土壤 pH 值显著高于其他植被类型($P<0.05$),其他植被类型间差异不显著;山杨纯林土壤有机质、碱解氮、速效磷含量显著高于其他植被类型($P<0.05$);土壤有机

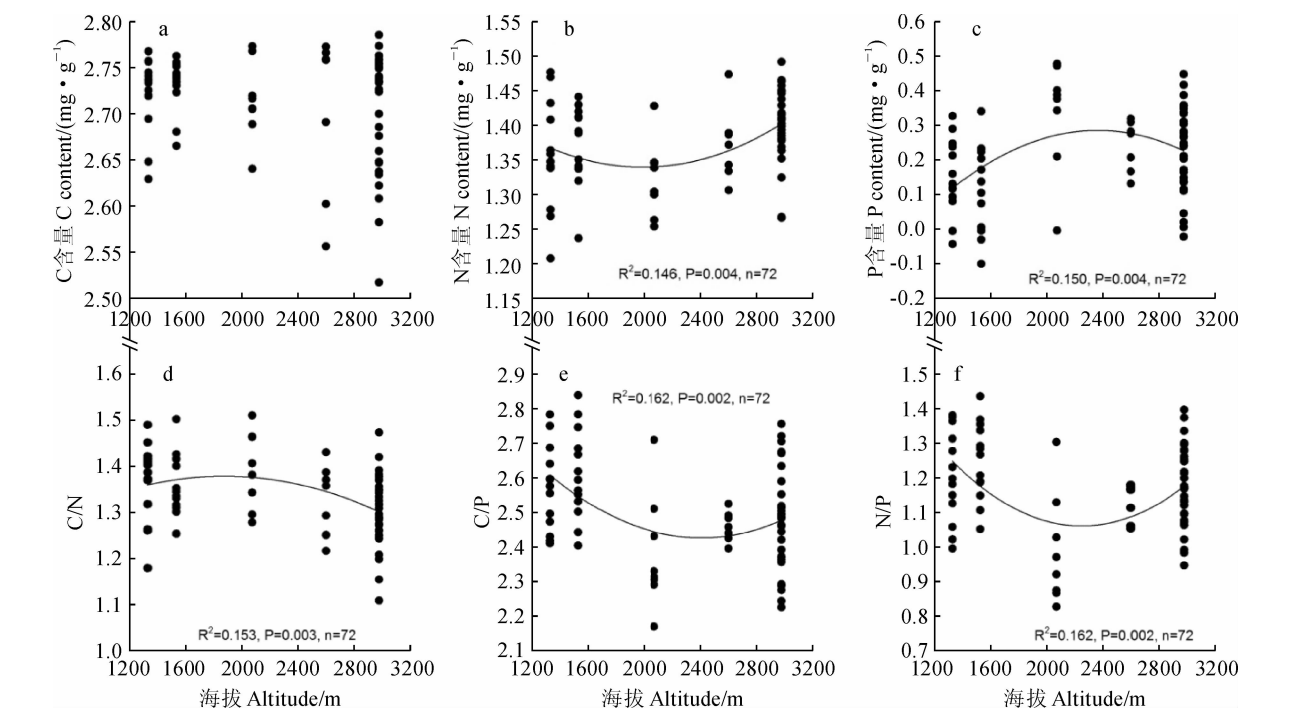


图 2 植物叶片化学计量特征与海拔的趋势关系
Fig. 2 The relationship between plant leaf stoichiometric characteristics and altitude

表 3 不同生活型植物叶片化学计量特征

生活型 Life form	C/(mg·g ⁻¹)	N/(mg·g ⁻¹)	P/(mg·g ⁻¹)	C/N	C/P	N/P
草本 Herb	507.87±8.43b	25.2±0.6a	1.75±0.07b	21.27±0.56b	317.69±16.04b	15.39±1.04a
灌木 Shrub	541.53±15.39b	23.66±0.88ab	1.42±0.09b	23.28±0.9b	410.31±29.27a	17.66±1.12a
乔木 Tree	586.43±4.44a	21.24±2.25b	2.25±0.26a	27.96±1.87a	269.45±26.33b	9.87±1.43b

表 4 不同植被类型土壤养分特征比较

Table 4 Soil nutrient characteristics of different vegetation types

编号 No	植被类型 Vegetation type	pH	有机质 Organic carbon /(mg·g ⁻¹)	碱解氮 Available N /(mg·g ⁻¹)	速效磷 Available P /(mg·g ⁻¹)
I	高山草甸 Alpine meadow	7.47±0.13b	89.50±6.12b	2.70±0.13b	3.96±0.71ab
II	云杉纯林 <i>Picea crassifolia</i>	7.40±0.02b	111.05±17.63b	2.52±0.13c	3.41±0.40ab
III	山杨纯林 <i>Populus davidiana</i>	7.25±0.02b	180.00±6.40a	4.10±0.10a	5.20±0.62a
IV	浅山灌丛 Shallow shrub	7.77±0.05a	44.70±5.21c	1.45±0.16d	3.33±0.20b
V	荒漠草原 Desert grassland	7.70±0.05a	32.60±1.70c	1.01±0.15d	3.50±1.02ab

表 5 环境因子与叶片化学计量间的相关性

Table 5 The relationship between environment and leaf stoichiometry

化学计量特征 Stoichiometric characteristic	pH	有机质 Organic carbon	碱解氮 Available N	速效磷 Available P	海拔 Altitude
C	0.02	0.02	-0.01	-0.03	-0.08
N	0.46**	-0.50**	-0.39**	0.45**	0.32*
P	-0.35*	0.38**	0.35*	-0.38**	-0.21
C/N	-0.36*	0.42**	0.32*	-0.40**	-0.31*
C/P	0.23	-0.24	-0.19	0.2	0.11
N/P	0.43**	-0.46**	-0.37**	0.42**	0.26

注：* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平(双侧)上显著相关。
Note: * and ** stand for significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively

质、碱解氮、速效磷含量在海拔 2 073 m 处即山杨纯林处含量最高,随之土壤养分含量显著下降。

2.3 环境因子与叶片化学计量特征的关系

对影响贺兰山东麓地区植物叶片化学计量特征的土壤和海拔因素的相关性分析表明(表 5),植物叶片 C 含量与土壤养分特征和海拔无显著相关性。植物叶片 N 含量与土壤 pH、速效磷极显著正相关($P<0.01$),与海拔显著正相关($P<0.05$),与土壤有机质和碱解氮含量极显著负相关($P<0.01$)。叶片 P 含量与土壤有机质和碱解氮含量分别为极显著($P<0.01$)和显著正相关($P<0.05$),与 pH 和土壤速效磷含量极显著负相关($P<0.01$)。对于叶片化学计量比,C/N 与 pH 和海拔显著负相关($P<0.05$),与土壤速效磷极显著负相关($P<0.01$),与土壤有机质和碱解氮含量分别为极显著($P<0.01$)和显著正相关($P<0.05$);植物叶片 C/P 与土壤和海拔因素均没有显著相关性;植物叶片 N/P 比与土壤 pH 和土壤速效磷含量极显著正相关($P<0.01$),与土壤有机质和土壤碱解氮含量极显著负相关($P<0.01$)。

3 讨论

3.1 植物叶片化学计量的整体特征及其影响因素

Elser 等^[19]对全球陆地生物的测定值中,植物叶片 C 含量为 $464.00\pm32.10\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,N 含量为 $20.60\pm12.20\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,P 含量为 $1.99\pm1.49\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。本研究中,贺兰山东麓地区植物叶片 C 含量为 $520.46\pm62.08\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,N 含量为 $24.03\pm3.37\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,P 含量为 $1.69\pm0.51\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。比较后发现,贺兰山东麓地区植物叶片 C 含量明显高于全球植物叶片 C 含量,N 含量与全球尺度上的研究结果相近,P 含量低于全球尺度上的测定值,表明贺兰山东麓地区植物叶片 P 含量较少,其主要原因可能是中国土壤 P 含量普遍偏低,导致植物叶片 P 含量低所致。

植物 N/P 是反映环境中养分制约的重要指标。研究表明,当 $N/P<14$ 时,群落水平上的植物生长主要受 N 限制;而 $N/P>16$ 时,植物生长主要受 P 限制; N/P 在 14~16 的范围内时,则表明植物生长受二者的共同限制^[20]。本研究表明,贺兰山东麓地区植物叶片 N/P 的分布区间为 $6.70\sim27.28\text{ mg}\cdot$

g^{-1} ,平均值为 $15.44 \pm 4.69 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,且 N/P 的频数分布图服从正态分布。说明在贺兰山东麓地区,植物的生长受到 N 和 P 的共同限制。关于贺兰山东麓地区植物受 N 和 P 共同限制的原因,可能是植物所生长的生境条件在一定程度上影响植物的营养含量。

3.2 不同植被类型植物叶片化学计量特征及其影响因素

结合不同植被类型植物叶片化学计量的方差分析结果发现,植物叶片 C 含量较为稳定,这与樊晓勇对祁连山植物化学计量特征的研究结果一致^[21]。而 N、P 含量在不同植被类型间差异显著,并且随海拔上升分别具有凹曲线特征和单峰曲线特征。具体而言,中海拔的山杨纯林植物叶片 N 含量低而 P 含量较高,高海拔的高山草甸和云杉纯林植物叶片 N、P 含量均较高,而低海拔的浅山灌丛和荒漠草原植物叶片 N、P 含量均较低。因此,本研究结果符合温度-植物生理假说^[22],即高海拔地区植物叶片营养含量增加是由于低温诱导所引起,是植物抗冷机制的一种适应。植物叶片 C/N 比和 C/P 比表示植物吸收 N、P 元素用于同化为 C 的能力,反映植物的 N、P 的利用效率。本研究发现低海拔地区荒漠草原和浅山灌丛植物叶片 C/N 比和 C/P 比要高于高海拔地区的高山草甸和云杉纯林。另外,山杨纯林植物叶片具有较高的 N 转化效率和较低的 P 转化效率。

本研究中云杉纯林和山杨纯林 $\text{N/P} < 14$,荒漠草原和浅山灌丛 $\text{N/P} > 16$,而高山草甸 N/P 在 14~16 之间。荒漠草原和浅山灌丛 N/P 比表明受到 P 限制,环境中为植物提供的可直接被吸收利用的 N、P 均是最低的。但 N、P 的转化效率却是最高的,这可能是植物对于干旱环境的适应策略,更多的养分转化为含碳结构用于生存^[23]。虽然高海拔地区高山草甸和云杉纯林均具有较低的 N、P 转化效率,但云杉纯林受到 N 限制(云杉纯林土壤碱解氮含量最低);高山草甸可能受 N、P 的共同限制。原因可能是草本植物与木本植物对养分的利用差异导致 N、P 用于 C 转化的不同。乔木通过根系从土壤中吸收矿质养分用于树体构建与叶片生长,而草本植物更

多的养分用于植物的快速生长与繁殖^[6]。山杨纯林 $\text{N/P} < 14$ 看似受到 N 的限制,但土壤中具有最高的 N、P 含量,叶片 N 含量低,P 含量高,而 C/N 比高,C/P 比低,这说明山杨纯林植物均具有较高的 N、P 吸收能力,而山杨纯林的植物 N 转换率显著高于 P 的转化率。

3.3 不同生活型植物叶片化学计量特征及其影响因素

研究表明,不同生活型植物叶片的某些性状存在显著差异^[24]。贺兰山东麓地区草本、灌木、乔木 3 种生活型植物之间的叶片化学计量特征的差异性表明不同生活型植物对养分的适应策略不同。贺兰山东麓地区草本、灌木、乔木 3 种生活型植物之间的叶片化学计量特征差异均达显著水平($P < 0.05$)。乔木的 C、P、C/N 比草本和灌木植物高,而其 N 含量显著低于草本和灌木。在本研究中,植物叶 N 含量表现为草本 $>$ 灌木 $>$ 乔木植物,这与已有研究结果一致^[7, 25]。Wright 等^[6]提出,草本植物与灌木和乔木植物比较,单位质量叶片 N 含量较高,草本植物的寿命比较短,光合作用和养分利用效率高于木本植物。本研究结果表明不同生活型植物对同一气候环境的适应能力不同,所表现出的养分适应策略不同。

4 结 论

(1)植物叶片生态化学计量特征除 C 含量以外均符合正态分布,并且叶片 C/P 和 N/P 较之 C/N 变异性更强。

(2)乔木 C、P 含量高于灌木和草本,草本 N 含量最高。乔木叶片 C/N 比最高,而 N/P 最低;灌木叶片的 C/P 最高。

(3)叶片 N 含量、N/P 比和 C/P 比随海拔升高表现为凹曲线趋势,而叶片 P 含量和 C/N 表现为单峰模式。

(4)荒漠草原和浅山灌丛受到 P 限制,云杉纯林受到 N 限制,高山草甸受 N、P 的共同限制。山杨纯林植物均具有较高的 N、P 吸收能力,并且 N 转换率显著高于 P 的转化率。

参考文献:

[1] GÜEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, **164**(2): 243-266.

[2] REICH P B, TJOELKER M G, MACHADO J L, *et al.* Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in

plants[J]. *Nature*, 2006, **439**(7 075): 457-461.

[3] NIKLAS K J, OWENS T, REICH P B, *et al.* Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth[J]. *Ecology Letters*, 2005, **8**(6): 636-642.

[4] BARBOSA J O P R, RAMBAL S, SOARES A M, *et al.* Plant physiological ecology and the global changes[J]. *Ciência E Agrotecnologia*, 2012, **36**(3): 253-268.

[5] JIAO F, SHI X R, HAN F P, *et al.* Increasing aridity, temperature and soil pH induce soil C-N-P imbalance in grasslands[J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**(1): 19 601.

[6] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The world-wide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 821-827.

[7] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, **168**(2): 377-385.

[8] HE J S, WANG L, FLYNN D F B, *et al.* Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 2008, **155**(2): 301-310.

[9] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素[J]. 地理学报, 2015, **70**(11): 1 735-1 746.

WANG R L, YU G R, HE N P, *et al.* Latitudinal patterns and influencing factors of leaf functional traits in Chinese forest ecosystems[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2015, **70**(11): 1 735-1 746.

[10] PAN F J, ZHANG W, LIU S J, *et al.* Leaf N : P stoichiometry across plant functional groups in the Karst region of Southwestern China[J]. *Trees*, 2015, **29**(3): 883-892.

[11] LI X W, SUN K, LI F Y. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in the nitrogen-fixing Chinese *Sea-buckthorn* (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rou-si) across Northern China[J]. *Ecological Research*, 2014, **29**(4): 723-731.

[12] 李 婷, 邓 强, 袁志友, 等. 黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征[J]. 环境科学, 2015, **36**(8): 2 988-2 996.

LI T, DENG Q, YUAN Z Y, *et al.* Latitudinal changes in plant stoichiometric and soil C, N, P stoichiometry in Loess Plateau[J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2015, **36**(8): 2 988-2 996.

[13] 谢 锦, 常顺利, 张毓涛, 等. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性[J]. 生态学报, 2016, **36**(14): 4 363-4 372.

XIE J, CHANG S L, ZHANG Y T, *et al.* Plant and soil ecological stoichiometry with vertical zonality on the northern slope of the middle Tianshan Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(14): 4 363-4 372.

[14] MORECROFT M D, WOODWARD F I, MARRS R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and delta ¹³C of *Alchemilla alphina* [J]. *Functional Ecology*, 1992, **6**(6): 730-740.

[15] DIGGLE P K. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis[J]. *American Journal of Botany*, 1997, **84**(2): 154-169.

[16] 任运涛, 徐 翀, 张晨曦, 等. 贺兰山青海云杉针叶 C、N、P 含量及其计量比随环境因子的变化特征[J]. 干旱区资源与环境, 2017, **31**(6): 185-191.

REN Y T, XU C, ZHANG C X, *et al.* Variations in leaf C, N, P and stoichiometric of *Picea crassifolia* along the environmental gradient in Helan Mountains[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, **31**(6): 185-191.

[17] 顾延生, 丁俊傑, 葛继稳. 贺兰山中段植被类型及其覆盖变化研究[J]. 华中师范大学学报(自然科学版), 2016, **50**(4): 579-587.

GU Y S, DING J J, GE J W. Survey on the vegetation types and their coverage changes in the middle Helan Mountain[J]. *Journal of Central China Normal University* (Natural Sciences), 2016, **50**(4): 579-587.

[18] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.

[19] DOBBERFUHL D R, KILHAM S S, MCCAULEY E, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, **408**(6 812): 578-580.

[20] KOERSELMAN W. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**(6): 1 441-1 450.

[21] 樊晓勇. 祁连山老虎沟优势植物的养分空间变化与生态化学计量学研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.

[22] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 11 001-11 006.

[23] 王 楠. 植物适应干旱梯度变化的水分利用效率和氮磷计量机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.

[24] STERCK F J, POORTER L, SCHIEVING F. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species[J]. *The American Naturalist*, 2006, **167**(5): 758-765.

[25] WARREN C R, ADAMS M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, **9**(6): 270-274.

(编辑: 潘新社)