

祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系

张小芳¹ 刘贤德² 敬文茂² 曹建军^{1*}

(¹西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070; ²甘肃省祁连山水源涵养林研究院, 甘肃张掖 734000)

摘要 叶片生态化学计量反映植物生存环境的变化信息, 研究不同海拔植物叶片化学计量特征有助于了解植物对环境变化的适应策略. 通过对祁连山不同海拔(2400、2600、2800、3000和3200 m)火绒草叶片生态化学计量的研究, 探讨了火绒草对环境变化(温度、降水和土壤养分)的响应, 并分析其生长的限制性元素. 结果表明: 在海拔梯度上, 火绒草叶片碳(LC)、氮(LN)、磷(LP)含量分别为401.27、23.99和1.22 g·kg⁻¹, LC:LN、LC:LP、LN:LP均值分别为16.8、352.5和20.7. LC含量、LC:LN、LC:LP和LN:LP均随海拔升高呈先升后降再升的趋势, 并在2600和3000 m处达到最大值和最小值, LP含量则呈相反趋势, 而LN含量呈先降后升的趋势, 并在2800 m处达到最小值. 火绒草LC含量与LN含量不相关, 与LP含量呈显著负相关; LN含量除与LP含量呈显著正相关外, 与其他化学计量比均无相关关系; LP含量与各化学计量比均呈显著负相关; LC:LN、LC:LP和LN:LP两两呈正相关. 土壤总磷和土壤总氮是影响LC及LN的重要因素, 而LP仅与土壤总磷呈显著负相关. 该区火绒草生长主要受P限制.

关键词 火绒草; 地形因子; 叶片生态化学计量; 养分限制; 祁连山

Characteristics of *Leontopodium leontopodioides* leaf stoichiometry with altitude and their relationship with soil nutrients in Qilian Mountains, Northwest China. ZHANG Xiao-fang¹, LIU Xian-de², JING Wen-mao², CAO Jian-jun^{1*} (¹College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; ²Gansu Province Qilian Mountains Water Resource Conservation Forest Research Institute, Zhangye 734000, Gansu, China).

Abstract: Foliar stoichiometry provides information on the biotic and abiotic changes of environment. We examined the stoichiometric characteristics of plant leaves at different altitudes to understand how plants adapt to environmental changes. Foliar stoichiometry of *Leontopodium leontopodioides* at various altitudes (2400, 2600, 2800, 3000 and 3200 m) were analyzed in the Qilian Mountains of China. Across the altitude gradient, mean value of leaf carbon content (LC), nitrogen content (LN), and phosphorous content (LP) of *L. leontopodioides* was 401.27, 23.99 and 1.22 g·kg⁻¹, respectively. The mean value of LC:LN, LC:LP and LN:LP was 16.8, 352.5 and 20.7, respectively. LC, LC:LN, LC:LP and LN:LP initially increased with increases in altitude, reaching the maximum at 2600 m, then decreased, reaching the minimum at 3000 m, and finally increased again. LP exhibited the opposite trend. LN demonstrated an initial decrease with altitude, reaching the minimum at 2800 m, followed by an increase at higher altitudes. LC did not correlate with LN, but was significantly negatively correlated with LP. LN was significantly positively correlated with LP. There was no correlation between LN and any other stoichiometry ratios. LP showed a significantly negative correlation with other stoichiometry ratios. LC:LN, LC:LP, and LN:LP were

本文由国家自然科学基金项目(41461109)、甘肃省自然科学基金重大项目(18JR4RA002)、中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室开放基金项目(KLEIRB-ZS-16-01)和中国科学院寒区旱区陆地表面过程及气候变化重点实验室开放基金项目(LPCC2018008)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41461109), the Major Program of the Natural Science Foundation of Gansu Province, China (18JR4RA002), the Key Laboratory of Ecohydrology of Inland River Basin, Chinese Academy of Sciences (KLEIRB-ZS-16-01), and the Opening Fund of Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Chinese Academy of Sciences (LPCC2018008).

2019-08-26 Received, 2019-09-27 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caojj@nwnu.edu.cn

positively correlated with each other. Both soil total nitrogen and total phosphorus affected LC and LN, whereas LP was significantly negatively correlated with soil total phosphorus. The results suggested that the growth of *L. leontopodioides* in the study region was mainly limited by P availability.

Key words: *Leontopodium leontopodioides*; topographical factor; leaf stoichiometry; limitation nutrient; Qilian Mountains.

植物生长是植物体内 C、N、P 积累及其相对比例的平衡过程^[1]. C 构成植物体干物质的 50%, N 是蛋白质的重要组成部分, 在植物生产、光合作用和凋落物分解中起着重要作用, 而 P 与细胞结构和 DNA、RNA 的组成密切相关, 并影响植物体内 C : N^[2]. C : N 及 C : P 间接反映了植物的养分利用效率^[3], N : P 不仅是反映群落结构和功能的关键性指标^[4], 其变化规律也有助于认识一定区域内的养分限制状况和植物的适应策略^[5-7].

生态化学计量学结合生物学、化学和物理学的基本原理, 利用生态过程中多重化学元素的平衡关系, 为研究 C、N、P 等元素在生态系统中的耦合关系以及生态系统结构与功能提供了一种综合方法^[8]. 1958 年, Redfield 在研究海洋中有机体的元素组成关系与无机养分比值时提出了 Redfield 比值问题^[9]. 这是关于生态化学计量学最早的研究报道. 随后, 众多学者对其他水域和陆地生态系统的生态化学计量展开了大量研究, 内容跨越个体、种群、群落及生态系统各个层次^[10-12]. 例如, Han 等^[13]研究发现, 我国 753 个植物物种叶片的 P 含量普遍低于世界平均水平, 而 N : P 显著高于世界平均水平; Xia 等^[14]研究发现, 我国东部 4 种生活型 681 个水生植物中, 沉水植物叶片 C 含量最低, 漂浮植物叶片 N、P 含量最低, 而挺水植物叶片 N、P 含量最高, 且 C : N : P 均低于海洋植物.

海拔作为关键的地形因子, 对植物形态和生理等具有重要影响^[15]. 海拔变化通过改变温度、降水、光照等环境因子, 对植物适应性产生影响, 并造成叶片 C、N、P 化学计量的差异^[16-17]. 海拔的这一变化特点为研究植物对环境的响应提供了独特的野外试验条件^[18]. 祁连山位于青藏高原北部, 属高寒半干旱半湿润气候, 区内地形复杂, 海拔梯度上水热要素差异明显^[19-20]. 火绒草 (*Leontopodium leontopodioides*) 作为祁连山退化草地常见高山植物^[21], 主要生长于海拔 2200~3800 m 的山地阳坡, 在高寒草甸演替中起重要作用^[22]. 目前, 对火绒草的研究主要集中于光合特性^[21]、药理活性^[23] 和叶片形态解剖结构^[24] 等方面, 而其叶片生态化学计量特征随海拔变化的

研究较少. 为此, 本研究以祁连山不同海拔火绒草为对象, 分析其叶片 C、N、P 化学计量特征沿海拔梯度的变化和响应模式, 旨在为研究高山植物的生态适应性提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山山西水林场自然保护区的大野口流域 (38°16'—38°33' N, 100°13'—100°16' E), 流域总面积 73.32 km², 海拔 2650~4600 m, 属高寒干旱半干旱气候, 年均温 5.4 °C, 最低月平均气温 -12.5 °C, 最高月平均气温 19.6 °C. 无霜期 90~120 d, 年降水量 300~500 mm, 多集中在 6—9 月, 年蒸发量 1488 mm, 年均相对湿度 60%. 区域景观格局为山地森林草原, 其中, 草地面积约 55%, 林地面积约 40%. 海拔从低到高, 植被类型依次为山地荒漠植被、山地草原植被、山地森林草原植被、亚高山草甸植被、高山冰雪植被^[19]. 禾木有青海云杉 (*Picea crassifolia*) 和祁连圆柏 (*Sabina przewalskii*); 灌木有金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、银露梅 (*Potentilla grabra*) 和箭叶锦鸡儿 (*Caragana jubata*)^[25]; 草本植物有珠牙蓼 (*Polygonum viviparum*)、苔草 (*Carex tristachya*)、针茅 (*Stipa capillata*)、狗娃花 (*Heteropappus hispidus*)、二裂萎陵菜 (*Potentilla bifurca*)、火绒草 (*Leontopodium leontopodioides*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)、鹅绒萎陵菜 (*Potentilla anserine*) 等^[6]. 毒杂草有狼毒 (*Stellera chamaejasme*)、棘豆 (*Oxytropis alpina*)、黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*). 土壤类型主要为山地灰褐土、栗钙土和高山草甸土^[20].

1.2 研究方法

2018 年 8 月, 沿 2400、2600、2800、3000、3200 m 的海拔梯度, 选取植被长势良好、分布均匀且向阳的地段作为采样点, 各海拔年均气温和降水量见表 1. 在每个样点, 随机选取 3 个 10 m×10 m 样地, 每个样地内沿对角线 (两端和中点) 设置 3 个 1 m×1 m 样方. 每个样地内, 采集完整、健康的火绒草叶片, 共 3 袋叶片样品. 每个样方内, 采用分层采样法采集 0~10、10~20、20~40 cm 土层土壤, 用直径 35 mm

表 1 不同海拔的平均气温和降水量^[26]
Table 1 Mean air temperature and precipitation at different altitudes^[26]

| 海拔 Altitude (m) | 平均气温 Mean air temperature (℃) | 平均降水量 Mean precipitation (mm) |
|-----------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 2400 | 2.26 | 304.71 |
| 2600 | 1.17 | 331.32 |
| 2800 | 0.08 | 355.70 |
| 3000 | -1.02 | 379.22 |
| 3200 | -2.13 | 398.58 |

的土钻在样方的中心位置及四角分别钻取土样,将同一层土样混合成一个土样。

所采植物叶片经挑选、烘干和磨碎后,进行叶片 C(LC)、叶片 N(LN)及叶片 P(LP)的测定.土壤样品经过室内风干、去杂质和磨碎过 100 目筛后,进行土壤有机碳(SOC)、全氮(STN)和全磷(STP)含量的测定.火绒草 LC 及 SOC 含量采用重铬酸钾容量法(外加热法)测定;LN 及 STN 含量采用 H₂SO₄-K₂SO₄-CuSO₄-Se 催化法消煮,用凯式定氮仪蒸馏,滴定法测定;LP 及 STP 采用 H₂O₂-H₂SO₄法消煮后,采用钼锑抗比色法测定.研究区不同海拔土壤养分含量见表 2.

1.3 数据处理

采用 Excel 2013 和 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析.采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)进行方差分析和多重比较(α=0.05),利用 Pearson 法进行相关分析.Amos 22.0 软件用于建立结构方程模型.利用 PowerPoint 2013 和 Origin 9.0 软件作图.图表中数据为平均值±标准差.

表 2 不同海拔土壤养分含量及其垂直分布
Table 2 Soil nutrients and their vertical distribution at different altitudes

| 指标 Index | 土层 Soil layer (cm) | 海 拔 Altitude | | | | |
|------------------------------|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|
| | | 2400 m | 2600 m | 2800 m | 3000 m | 3200 m |
| SOC (g·kg ⁻¹) | 0~10 | 12.42±2.22aB | 14.42±3.52aB | 16.96±1.38aB | 14.39±2.76aB | 45.87±11.94aA |
| | 10~20 | 13.12±1.19aB | 13.62±3.32aB | 15.31±1.84aB | 13.00±2.22aB | 33.00±9.62bA |
| | 20~40 | 12.72±1.59aB | 12.42±2.85aB | 12.95±3.44bB | 9.44±2.83bB | 27.92±10.05bA |
| STN (g·kg ⁻¹) | 0~10 | 1.46±0.23aB | 1.80±0.39aB | 1.78±0.20aB | 1.55±0.27aB | 4.24±0.88aA |
| | 10~20 | 1.68±0.06aB | 1.75±0.37aB | 1.65±0.27abB | 1.45±0.29aB | 3.38±0.63bA |
| | 20~40 | 1.63±0.32aB | 1.59±0.26aB | 1.41±0.41bBC | 1.06±0.38bC | 2.82±0.84bA |
| STP (g·kg ⁻¹) | 0~10 | 0.51±0.10aAB | 0.51±0.08aAB | 0.45±0.09aBC | 0.35±0.10aC | 0.55±0.13aA |
| | 10~20 | 0.43±0.12aB | 0.51±0.06aAB | 0.48±0.11aAB | 0.32±0.11aC | 0.55±0.11aA |
| | 20~40 | 0.51±0.08aA | 0.51±0.08aA | 0.40±0.11aB | 0.29±0.11aC | 0.49±0.10aA |

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; STN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; STP: 土壤全磷 Soil total phosphorus. 下同 The same below. 同列不同小写字母表示不同土层间差异显著,同行不同大写字母表示不同海拔间差异显著(P<0.05) Different lowercase letters in the same column meant significant difference among different soil layers, and different capital letters in the same row meant significant difference among different altitudes at 0.05 level.

2 结果与分析

2.1 火绒草叶片 C、N、P 含量及生态化学计量比沿海拔的变化

由图 1 可以看出,在调查的海拔梯度内,火绒草 LC 含量为 344.57~487.33 g·kg⁻¹,均值为(401.27±60.62) g·kg⁻¹;LN 含量为 22.02~25.60 g·kg⁻¹,均值为(23.99±1.29) g·kg⁻¹;LP 含量为 0.98~1.45 g·kg⁻¹,均值为(1.22±0.28) g·kg⁻¹;LC:LN 为 14.2~20.7,均值为(16.8±2.6);LC:LP 为 245.1~512.2,均值为(352.5±117.3);LN:LP 为 17.3~24.8,均值为(20.7±4.8).随海拔升高,火绒草 LC 含量、LC:LN、LC:LP、LN:LP 均先增后减再增,并在 2600 m 处达到最大值(P<0.05);LP 含量的变化则与之相反;LN 含量呈先减后增趋势,并在 2800 m 处达到最小值(P<0.05),在 3200 m 处达到最大值(P<0.05).

2.2 火绒草叶片 C、N、P 含量及生态化学计量与土壤养分的相关关系

由表 3 可以看出,火绒草 LC 与 LN 不相关,与 LP 呈显著负相关,与各层及 0~40 cm 土层平均 SOC、STN、STP 均呈显著正相关.LN 与 LP、各层及 0~40 cm 土层 SOC、STN 呈显著正相关,与 STP 无相关关系.LP 与各层及 0~40 cm 土层 STP 均呈显著负相关,与 SOC 及 STN 无相关关系.LC:LN 除与 0~10 cm 土层 SOC 及 STP 不相关外,与其他各土层及 0~40 cm 平均 SOC、STN 及 STP 均呈显著正相关;LC:LP 除与 0~10、10~20 及 0~40 cm 土层 SOC、0~10 cm 土层 STN 不相关外,与其他各土层及 0~

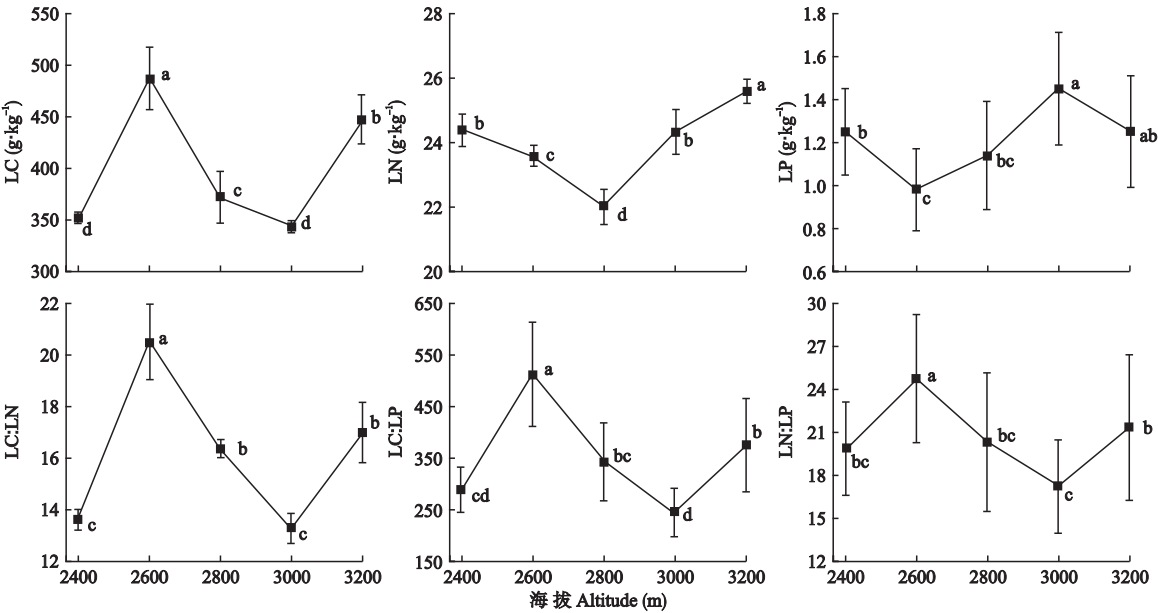


图 1 不同海拔火绒草叶片 C、N、P 含量及生态化学计量比

Fig.1 C, N, P contents and LC:LN, LC:LP, LN:LP in *Leontopodium leontopodioides* leaves at different altitudes.

LC: 叶片 C Leaf carbon; LN: 叶片 N Leaf nitrogen; LP: 叶片 P Leaf phosphorus. 下同 The same below. 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different lowercase letters meant significant difference at 0.05 level.

表 3 火绒草叶片及土壤生态化学计量的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between leaf and soil stoichiometry of *Leontopodium leontopodioides*

| | | | LC | LN | LP | LC : LN | LC : LP | LN : LP |
|--------------------------|-------|---------|-----------|----------|-----------|----------|----------|----------|
| 叶片 Leaf | LN | LP | 0.133 | | | | | |
| | | LC : LN | -0.369 ** | 0.293 * | | | | |
| | | LC : LP | 0.936 ** | 0.222 | -0.464 ** | | | |
| | | LN : LP | 0.730 ** | 0.144 | -0.860 ** | 0.768 ** | | |
| | | | 0.402 ** | -0.069 | -0.940 ** | 0.417 ** | 0.895 ** | |
| 土层 Soil layer (cm) | 0~10 | SOC | 0.387 ** | 0.481 ** | -0.008 | 0.199 | 0.155 | 0.155 |
| | | STN | 0.460 ** | 0.476 ** | -0.045 | 0.273 * | 0.211 | 0.145 |
| | | STP | 0.254 ** | 0.085 | -0.272 * | 0.218 | 0.300 ** | 0.304 ** |
| | 10~20 | SOC | 0.403 ** | 0.414 ** | -0.088 | 0.236 * | 0.214 | 0.176 |
| | | STN | 0.472 ** | 0.463 ** | 0.099 | 0.288 * | 0.251 * | 0.195 |
| | | STP | 0.434 ** | -0.040 | -0.272 * | 0.432 ** | 0.361 ** | 0.257 * |
| | 20~40 | SOC | 0.408 ** | 0.363 ** | -0.167 | 0.262 * | 0.280 * | 0.251 * |
| | | STN | 0.437 ** | 0.354 ** | -0.199 | 0.294 * | 0.304 ** | 0.268 * |
| | | STP | 0.389 ** | 0.051 | -0.285 * | 0.360 ** | 0.349 ** | 0.286 * |
| | 0~40 | SOC | 0.419 ** | 0.438 ** | -0.086 | 0.244 * | 0.220 | 0.181 |
| | | STN | 0.481 ** | 0.451 ** | -0.115 | 0.301 ** | 0.265 * | 0.210 |
| | | STP | 0.465 ** | 0.035 | -0.35 ** | 0.437 ** | 0.435 ** | 0.361 ** |

LC: 叶片 C Leaf carbon; LN: 叶片 N Leaf nitrogen; LP: 叶片 P Leaf phosphorus. * $P<0.05$; ** $P<0.01$.

40 cm 平均 STN 及 STP 均呈显著正相关;LN : LP 与 20~40 cm 土层 SOC、STN、STP 均呈显著正相关,与 0~10、10~20 和 0~40 cm 土层 STP 呈显著正相关.

2.3 影响火绒草叶片 C、N、P 的环境因子

由图 2 可以看出,气象及土壤因素共解释了 13%和 28%LC 和 LN 的变化.STN 和 STP 对 LC 和 LN 有直接影响.降水量对 LN 有直接负影响,但通过对 STN 的正影响而间接影响 LC.气温通过对 STP 的

正影响及 STN 的负影响间接影响 LC 和 LN.STN 对 LC 的直接影响最大,STP 对 LN 的直接影响最大.由于 LP 仅与 STP 呈显著负相关,故未构建结构方程模型.

3 讨 论

3.1 海拔对火绒草叶片 C、N、P 含量的影响

研究发现,祁连山火绒草 LC 含量 (401.27

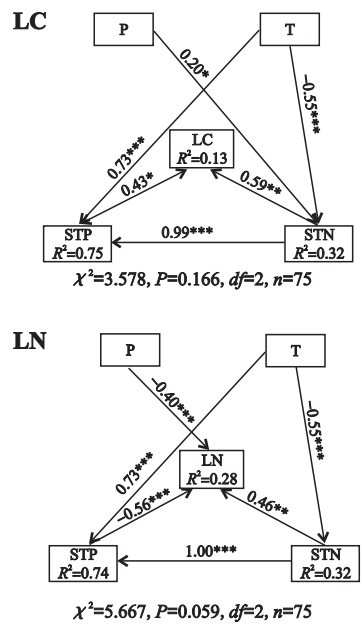


图2 火绒草 LC、LN 含量与土壤及气象因子间耦合关系的结构方程模型路径图

Fig.2 Structural equation model (SEM) path diagram of the coupling relationship between LC content, LN content of *Leontopodium leontopodioides* and soil and meteorological factors.

P: 平均降水量 Mean precipitation; T: 平均气温 Mean air temperature; STN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; STP: 土壤全磷 Soil total phosphorus.

$\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 低于全球尺度上陆生植物 ($461.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[27]和黄土高原植物 ($438.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[28]. 其原因有三:一是祁连山地区 CO_2 浓度较低,只有标准条件下的 $2/3$ ^[21],而通过光合作用同化 CO_2 是植物体内 C 积累的根本原因^[15];二是祁连山温度较低,使植物叶片叶绿素含量降低,光合器官活性减弱,引起干旱胁迫,导致气孔对 CO_2 扩散阻力增加,光合产物运输受阻,在一定程度上限制了固碳作用的进行^[29];三是火绒草叶片本身的碳储存能力可能较弱.有研究发现,与乔木植物相比,草本植物叶片的碳含量通常较低^[28,30].祁连山火绒草 LN 含量 ($23.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 高于全球及中国陆生植物 (20.60 和 $20.20 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[13,27].这是因为低温会降低植物的生物化学反应速率,使富氮的酶活性下降,从而有利于提高植物在低温下的适应能力和新陈代谢水平^[8];另一方面,低 CO_2 浓度导致植物硝酸还原酶活性降低,从而使 N 浓度、硝态氮和铵态氮含量都升高^[31].另外,采样时间为 8 月中上旬,正值火绒草的花果期,促进果实的成熟需要大量的蛋白质储备^[32].这也是火绒草 LN 含量较高的原因之一.祁连山火绒草 LP 含量 ($1.22 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 低于全球及中国陆生植物 (1.99 和 $1.46 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[13,27],与该地区土

壤基质和高寒气候条件有关^[33],也与草本植物 LP 含量较低有关^[34].

植物 LC 含量随海拔上升一般呈逐渐上升趋势,例如对祁连山青海云杉 LC 含量^[30]及青藏高原火绒草 LC 含量的研究^[34].然而,本研究中,随海拔升高,火绒草 LC 含量在 2600 和 3200 m 处升高.在 2600 m 处,LC 含量高可能是因为该海拔处水热条件良好,有利于叶片进行光合作用,植物碳同化能力较强,但具体原因仍需进一步研究.3200 m 处火绒草 LC 含量上升,可能是火绒草对逆境的一种适应策略.有研究表明,为了适应逆境,植物会提高富碳组织的比例,以保护植物体不受损伤^[8].因此,3200 m 处火绒草叶片为适应低温,需要积累较多的非结构性 C (淀粉、可溶性糖、还原糖等),以提高细胞抗冻性^[35].

本研究中,火绒草 LN 含量在 2400~2800 m 随海拔升高呈下降趋势,是因为 LN 主要以蛋白酶的形式参与植物光合作用.随海拔上升,光照逐渐增强,蛋白酶消耗较多,LN 含量逐渐减少^[34].然而,随着海拔继续上升 (2800~3200 m),高强度光照下蛋白酶消耗速率远不如低温下 LN 增加速率^[36].这一阶段符合“温度-植物生理假说”,即具有较高氮磷水平的植物更适于生长在温度较低的地区^[37-38].此外,在植物生理学意义上,高海拔环境下,植物将根系从土壤中吸收的养分储存在叶片中用于构建保卫组织,如分配较多的 N 于非溶性蛋白纤维中,以增强叶细胞壁韧性和增加叶厚度,进而防止过高的太阳辐射或失水过多,随单位面积上叶肉细胞的增多,叶 N 含量也相应增加^[39-40].LP 含量随海拔升高先降后升再略下降,但整体呈逐渐上升趋势.随着海拔升高,LP 含量的增加是植物应对低温的一种适应性策略,P 含量的增加不仅可以补偿低温下代谢速率的下降,还可有效抵御冻害^[33,41].

3.2 海拔对火绒草叶片生态化学计量比的影响

随海拔升高,火绒草 LC : LN、LC : LP 均先升后降再升,且在 2600 和 3000 m 处达到最大值和最小值.这可能是由于 2600 m 处人类活动的干扰对 N、P 含量的影响较大,导致火绒草叶片中 N、P 含量较少.随海拔升高,人类干扰逐渐变小,因此叶片 N、P 含量逐渐增多,LC : LN、LC : LP 逐渐变小.随海拔升高,火绒草 LN : LP 呈先升后降再升的趋势,这与多数研究结果不同.例如,西班牙东北部植物叶片^[42]和中国黄土高原玉米叶片^[28]的 LN : LP 均随海拔上升而增加.在 2600 m 处植物 N : P 达到最大,说明该海拔处植物的生长较慢.根据“植物生长速率

假说”, $N:P$ 可反映有机体中 P 含量高低, 因为富含 P 的 RNA 会根据植物生长速率的变化而改变, 生长速率慢的植物需要的 RNA 较少 (即 P 含量较低), 最终造成较高的 $N:P$ [10, 43–44]。

N 和 P 是陆地生态系统中植物生长的主要限制性元素, 在植物功能代谢上存在紧密联系 [45], 因此, $N:P$ 通常被用作描述环境 N 和 P 相对限制性的重要指标。研究表明, 当 $N:P$ 小于 14 时, N 是植物生长的限制因子; 而当 $N:P$ 大于 16 时, P 是植物生长的限制因子; 当 $N:P$ 介于 14 和 16 之间时, 植物生长受 N 和 P 的共同限制 [46]。本研究中, 各海拔火绒草 $LN:LP$ 均大于 16, 说明研究区火绒草生产力受 P 的限制较大, 这与许雪赟等 [34] 对青藏高原火绒草的研究结果一致。其原因可能是祁连山土壤中 P 含量相对较少 ($0.32 \sim 0.53 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 在植物营养含量反映其生长生境的条件下, 造成 LP 含量较低 [13, 30]。

3.3 火绒草叶片化学计量学指标之间的相关性

本研究中, 火绒草 LC 含量与 LN 含量无相关关系, 这与杨思琪等 [29] 对天山中段植物叶片化学计量的研究结果相同, 而与郑淑霞等 [28] 对黄土高原 126 种植物叶片的研究结果不同, 可能与植物本身的遗传特性及其对养分利用策略的不同有关 [34]; LC 与 LP 呈显著负相关, 这与牛得草 [47] 对贺兰山西坡植物叶片和许雪赟 [33] 对青藏高原火绒草叶片生态化学计量的研究结果相同, 可能与 C 对 P 的“稀释效应”有关。该效应把植物体中的 C 比作溶液的溶剂, 而把其他营养元素比作溶液的溶质, 即 C 对 P 具有一定的稀释作用 [32–33]。 LN 含量与 LP 含量呈显著正相关, 这与 Wang 等 [17] 对西北干旱盐碱地盐生植物和许雪赟 [15, 48] 对青藏高原草地植物叶片生态化学计量的研究结果相同。这是因为 N 、 P 在植物体内是协同元素, 二者通常密切耦合 [13, 29]。植物通过叶片的光合作用吸收大气中的 CO_2 , 通过蒸腾作用的驱动从根系获得矿质营养元素。由于 N 、 P 吸收途径一致, 受到外界环境的影响相同而表现出较好的一致性, 因此, LN 和 LP 含量呈显著正相关 [47]。

火绒草 LC 含量与 $LC:LN$ 呈显著正相关, 而 LN 与 $LC:LN$ 无显著相关关系, 表明 $LC:LN$ 主要取决于 LC 含量。尽管 LC 含量和 LP 含量与 $LC:LP$ 的相关关系均显著, 但 LP 含量与 $LC:LP$ 的相关性更好, 说明 $LC:LP$ 更多地取决于 LP 含量。同样, 火绒草 $LN:LP$ 主要取决于 LP 含量。

3.4 环境因子对火绒草叶片 C 、 N 、 P 含量的影响

土壤作为植物营养元素的重要来源, 其养分分

布和变化直接影响植物体的生长发育。火绒草 LC 与 $0 \sim 40 \text{ cm}$ 土层 SOC 、 STN 呈显著正相关, 因为凋落物是土壤 SOC 和 STN 的主要来源 [49]。结构方程进一步表明, STN 及 STP 对 LC 有直接影响。此外, 对 LC 与土壤养分的逐步回归分析显示: $LC = 290.585 + 30.212 \times \text{STN}_{10 \sim 20 \text{ cm}} + 115.944 \times \text{STP}_{20 \sim 40 \text{ cm}}$, $10 \sim 20 \text{ cm}$ 土层 STN 及 $20 \sim 40 \text{ cm}$ 土层 STP 在一定程度上影响火绒草 LC 含量。然而, 土壤 SOC 并不是 LC 的主要来源, 因为植物中的 C 主要来自大气, 通过光合作用固定 [17]。 LN 含量与 SOC 及 STN 呈显著正相关, 且其与 $0 \sim 10 \text{ cm}$ 土层 SOC 及 STN 的相关性最好。这与表层土壤层有机质和养分的积累有关 [2, 50]。土壤中主要影响 LN 的是有效氮 [17], STN 的增多可能会伴随着铵态氮和硝态氮的增多, 进而影响 LN [51]。然而, 本研究未对土壤铵态氮和硝态氮进行测定, 它们对 LC 的影响需要进一步研究。火绒草 LP 含量与土壤 STP 含量呈显著负相关, 可能因为随着植物从土壤中吸收 STP 和叶片中单位质量 P 含量的增加, 导致滞留在土壤中的 STP 含量越来越少 [48]。但这需要进一步研究。本研究中, LP 含量与土壤 STP 含量的关系与多数研究不同。例如, 闫凯等 [52] 对滇池流域植物叶片的研究表明, 高的土壤磷水平将会提高植物的 P 含量; 罗艳等 [11] 对塔里木河上游灌木叶片的研究显示, LP 与土壤 STP 无相关关系。这些差异说明植物对土壤营养元素的吸收和利用是一个极其复杂的过程, 不仅受养分含量的影响, 还会受物种差异、气候因子、土壤微生物活性以及种间竞争等多种因子的控制 [53–54]。

结构方程表明, 气象及土壤因素只解释了 LC 及 LN 变化的 13% 和 28%, 且 LP 未能构建结构方程, 可能是因为火绒草叶片化学计量随海拔的变化主要在于物种自身的特性、群落结构及种内及种间竞争的变化。Zhu 等 [55] 和常学向等 [56] 研究发现, 祁连山海拔 2450 m 为荒漠草原, 植物物种丰富度低, 且多为耐旱、叶小根深植物, 种间竞争大, 进而影响植物叶片化学计量。海拔 2900 m 为山地草原, 由于人类活动的干扰, 植物物种丰富度较高, 且以苔草为主。其繁殖能力强, 根茎发达, 耐践踏。由于人类干扰和种间竞争, 该海拔的火绒草竞争力弱。海拔 3350 m 为亚高山草甸, 植物物种丰富度较高。不同海拔植被类型及物种丰富度的变化可能也是影响火绒草叶片化学计量随海拔变化的原因, 其作用机理仍需要进一步研究。

4 结 论

通过对祁连山大野口流域不同海拔火绒草叶片碳、氮、磷含量及其化学计量比的研究,发现火绒草叶片碳含量随海拔升高呈先升后降再升的变化趋势,叶片磷含量随海拔的变化与碳相反,叶片氮含量呈先降后升的变化趋势.火绒草叶片化学计量比随海拔先升后降然后继续上升.在该区域,火绒草的生长主要受 P 限制.

在整个研究海拔梯度上,祁连山火绒草对环境变化的响应既不符合完全“温度-植物生理假说”,也不完全符合“生长速率假说”.气象和土壤养分解释了部分火绒草叶片化学计量的变化,火绒草叶片化学计量随海拔的变化可能还与其他因子(如物种丰富度、植被类型、群落结构等)有关,影响火绒草叶片化学计量随海拔变化的原因仍需要进一步研究.

致谢 感谢甘肃省祁连山水源涵养林研究院给予的帮助.

参考文献

- [1] Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, *et al.* Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, **186**: 593–608
- [2] Yang X, Chi X, Ji C, *et al.* Variations of leaf N, P concentrations in shrubland biomes across northern China: Phylogeny, climate and soil. *Biogeosciences*, 2016, **12**: 18973–18998
- [3] Vitousek PM. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, 1982, **119**: 553–572
- [4] 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)
- [5] He JS, Wang L, Flynn DF, *et al.* Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, **155**: 301–310
- [6] Qin Y-Y (秦燕燕), Feng Q (冯 起), Zhu M (朱 猛), *et al.* Influence of slope aspect on ecological stoichiometry of grassland plant leaves in Dayekou Basin of Qilian Mountains. *Journal of Lanzhou University* (Nature Science) (兰州大学学报: 自然科学版), 2017, **53** (3): 362–367 (in Chinese)
- [7] Pi F-J (皮发剑), Yuan C-J (袁从军), Yu L-F (喻理飞), *et al.* Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2016, **25** (5): 801–807 (in Chinese)
- [8] Hong J-T (洪江涛), Wu J-B (吴建波), Wang X-D (王小丹). Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24** (9): 2658–2665 (in Chinese)
- [9] Redfield AC. The biological control of chemical factors in the environment. *Science Progress*, 1960, **11**: 150–170
- [10] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger KM, Mooshammer M, *et al.* The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, **85**: 133–155
- [11] Luo Y (罗 艳), Gong L (贡 璐), Zhu M-L (朱美玲), *et al.* Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs in the upper reaches of the Tarim River Desert. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2017, **37**(24): 8326–8335 (in Chinese)
- [12] Lin Y-J (林永静), Wu M-J (武梦娟), Lu T-P (卢同平), *et al.* The visualization analysis of the ecological stoichiometry research based on the CiteSpace. *Journal of Biology* (生物学杂志), 2018, **35**(2): 63–66 (in Chinese)
- [13] Han WX, Guo DL, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, **168**: 377–385
- [14] Xia C, Yu D, Wang Z, *et al.* Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorous in aquatic macrophytes in eastern China. *Ecological Engineering*, 2014, **70**: 406–413
- [15] Xu X-Y (许雪贇), Qin Y-Y (秦燕燕), Cao J-J (曹建军). Characteristics of ecological stoichiometry of *Potentilla chinensis* leaves in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau with altitude. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2019, **39**(24): doi: 10.5846/stxb201805231128 (in Chinese)
- [16] Sardans J, Rivas Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, **14**: 33–47
- [17] Wang L, Zhao G, Li M, *et al.* C:N:P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, northwest China. *PLoS One*, 2015, **10**(3): e0119935
- [18] Shi Z-M (史作民), Cheng R-M (程瑞梅), Liu S-R (刘世荣). Response of leaf $\delta^{13}\text{C}$ to altitudinal gradients and its mechanism. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(12): 2901–2906 (in Chinese)
- [19] Jin M (金 铭), Li Y (李 毅), Liu X-D (刘贤德), *et al.* Spatial structure characteristic of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2012, **35**(4): 587–593 (in Chinese)
- [20] Zhu M (朱 猛), Liu W (刘 蔚), Qin Y-Y (秦燕燕), *et al.* Distribution of soil organic carbon at hill slope scale in forest-steppe zone of Qilian Mountains. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2016, **36**(3): 741–748 (in Chinese)
- [21] He T (何 涛), Wu X-M (吴学明), Wang X-R (王学仁), *et al.* Photosynthetic characteristics of *Leontopodium leontopodioides* growing at different altitudes. *Acta*

- Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2005, **25**(12): 2519–2523 (in Chinese)
- [22] Mu X-M (牟晓明), Yu Y-W (于应文), Wang X-Z (王先之), *et al.* Analysis of community spatial patterns of *Leontopodium nanum* patches in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35**(16): 5306–5315 (in Chinese)
- [23] Wu Y-W (武彦文), Gao W-Y (高文远), Su Y-F (苏艳芳), *et al.* Phytochemical and pharmacological research progress in *Leontopodium* medicinal plants. *China Journal of Chinese Materia Medica* (中国中药杂志), 2005, **30**(4): 245–248 (in Chinese)
- [24] Sun H-T (孙会婷), Jiang S (江莎), Liu J-M (刘婧敏), *et al.* Structure and ecological adaptability of the leaves of three Asteraceae species at different altitudes on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2016, **36**(6): 1559–1570 (in Chinese)
- [25] Qi P (齐鹏), Liu X-D (刘贤德), Zhao W-J (赵维俊), *et al.* Evaluation of soil fertility in *Picea crassifolia* forest in Dayekou basin of Qilian Mountains. *Grassland and Turf* (草原与草坪), 2015, **35**(4): 37–43 (in Chinese)
- [26] Zhu M, Feng Q, Zhang M, *et al.* Soil organic carbon in semiarid alpine regions: The spatial distribution, stock estimation, and environmental controls. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, **19**: 3427–3441
- [27] Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, **408**: 578–580
- [28] Zheng S-X (郑淑霞), Shanguan Z-P (上官周平). Spatial distribution pattern of plant nutrient composition in the Loess Plateau. *Progress in Natural Science* (自然科学进展), 2006, **16**(8): 965–973 (in Chinese)
- [29] Yang S-Q (杨思琪), Zhao X-J (赵旭剑), Sen D (森道), *et al.* Leaf C, N and P chemometries and their altitudinal variations in the central Tianshan Mountains. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 2017, **34**(6): 1371–1379 (in Chinese)
- [30] Zhao W-J (赵维俊), Liu X-D (刘贤德), Jin M (金铭), *et al.* Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in leaf-litter-soil system of *Picea crassifolia* forest in the Qilian Mountains. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2016, **53**(2): 477–489 (in Chinese)
- [31] Yan X (严雪), Yu D (于丹), Li Y-K (李永科). Response of growth rate and nutrient elements accumulation in submerged clonal macrophyte under elevated CO₂. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2003, **27**(4): 435–440 (in Chinese)
- [32] He H-L (贺合亮), Yang X-C (阳小成), Li D-D (李丹丹), *et al.* Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2017, **41**(1): 126–135 (in Chinese)
- [33] Xu X-Y (许雪贇), Qin Y-Y (秦燕燕), Cao J-J (曹建军), *et al.* Elevational variations of leaf stoichiometry in *Leontopodium leontopodioides* on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(12): 3934–3940 (in Chinese)
- [34] Fan J, Harris W, Zhong H. Stoichiometry of leaf nitrogen and phosphorus of grasslands of the Inner Mongolian and Qinghai-Tibet plateau in relation to climatic variables and vegetation organization levels. *Ecological Research*, 2016, **31**: 821–869
- [35] Zhao N, He N, Wang Q, *et al.* The altitudinal patterns of leaf C:N:P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai Mountain, China. *PLoS One*, 2014, **9**(4): e95196
- [36] 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
- [37] Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker MG, *et al.* Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 573–590
- [38] Weih M, Karlsson PS. Growth response of mountain birch to air and soil temperature: Is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytologist*, 2001, **150**: 147–155
- [39] Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, **114**: 471–482
- [40] Song L-L (宋璐璐), Fan J-W (樊江文), Wu S-H (吴绍洪), *et al.* Response characteristics of leaf traits of common species along an altitudinal gradient in Hongchiba Grassland, Chongqing. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(9): 2759–2767 (in Chinese)
- [41] Li ZQ, Yang L, Lu W, *et al.* Spatial patterns of leaf carbon, nitrogen stoichiometry and stable carbon isotope composition of *Ranunculus natans*, C.A. Mey. (Ranunculaceae) in the arid zone of northwest China. *Ecological Engineering*, 2015, **77**: 9–17
- [42] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 2011, **262**: 2024–2034
- [43] Ågren GI. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, **39**: 153–170
- [44] Matzek V, Vitousek PM. N:P stoichiometry and protein:RNA ratios in vascular plants: An evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, **12**: 765–771
- [45] Niklas KJ. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, **97**: 155–163
- [46] 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

[47]

Niu D-C (牛得草). Leaf Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across Plant Species on the Western Slopes of Helan Mountain. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2011 (in Chinese)

[48]

Xu X-Y (许雪贇), Cao J-J (曹建军), Yang L (杨淋), *et al.* Effects of grazing and enclosure on foliar and soil stoichiometry of grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2018, **37**(5): 1349–1355 (in Chinese)

[49]

Wang Z-F (汪宗飞), Zheng F-L (郑粉莉). C, N, and P stoichiometric characteristics of *Pinus tabulaeformis* plantation in the Ziwuling Region of the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2018, **38**(19): 87–97 (in Chinese)

[50]

Zhou XB, Matthew A, Tao Y, *et al.* Chronic nitrogen addition induces a cascade of plant community responses with both seasonal and progressive dynamics. *Science of the Total Environment*, 2018, **626**: 99–108

[51]

Bin Z-J (宾振钧), Zhang R-Y (张仁懿), Zhang W-P (张文鹏), *et al.* Effects of nitrogen, phosphorus and silicon addition on leaf carbon, nitrogen, and phosphorus concentration of *Elymus nutans* of alpine meadow on Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35**(14): 4699–4706 (in Chinese)

[52]

Yan K (阎凯), Fu D-G (付登高), He F (何峰), *et al.* Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(4): 353–361 (in Chinese)

[53]

Jiang J (蒋婧), Song M-H (宋明华). Review of the roles of plants and soil microorganisms in regulating ecosystem nutrient cycling. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(8): 979–988 (in Chinese)

[54]

Ding F (丁凡), Lian P-Y (廉培勇), Zeng D-H (曾德慧). Characteristics of plant leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in relation to soil nitrogen and phosphorus concentrations in Songnen Plain meadow. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2011, **30**(1): 77–81 (in Chinese)

[55]

Zhu M, Feng Q, Qin Y, *et al.* Soil organic carbon as functions of slope aspects and soil depths in a semiarid alpine region of northwest China. *Catena*, 2017, **152**: 94–102

[56]

Chang X-X (常学向), Zhao W-Z (赵文智), Zhao A-F (赵爱芬). Species diversity of pasture community at different altitude levels in Qilian Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(9): 1599–1603 (in Chinese)

作者简介 张小芳, 女, 1994 年生, 硕士研究生. 主要从事环境工程与草地生态学研究. E-mail: 15726487062@163.com

责任编辑 孙菊