

贺兰山不同海拔植物养分含量及化学计量特征

刘慧丽^{1,2}, 袁旭杰^{1,2}, 刘秉儒^{1,2,3}, 翟品^{1,2}, 孔洁茹^{1,2}, 马若石^{1,2}

(1.北方民族大学 生物科学与工程学院, 宁夏 银川 750021; 2.黄河流域农牧交错区生态保护国家民委重点实验室, 宁夏 银川 750021; 3.宁夏特殊生境微生物资源开发与利用重点实验室, 宁夏 银川 750021)

摘要: [目的] 探讨干旱区脆弱森林生态系统不同海拔梯度植物养分含量及生态化学计量特征, 为脆弱生态系统植物树种的养分管理工作提供科学支持。[方法] 以贺兰山国家自然保护区5个不同海拔梯度(1 730, 1 799, 2 025, 2 487, 2 544 m)的不同优势植物种为研究对象, 分析其叶片、细根与土壤C, N, P及化学计量特征沿海拔梯度的变化特征及相关关系。[结果] ①土壤有机碳(SOC)含量随海拔升高呈“单峰”变化趋势, 于2 487 m处达到峰值(42.92 g/kg), 土壤全氮(TN)含量高海拔(2 025, 2 487, 2 544 m)显著大于中低海拔(1 730, 1 799 m), 而全磷(TP)无明显变化。C:P和N:P随海拔梯度上升呈先增加后减小趋势。②植物叶片与细根C随海拔无显著变化, P含量随海拔的升高而增加。细根N含量随海拔上升逐渐降低, 而叶片N含量呈波动变化趋势。高海拔区植物叶片与细根N:P<14, 低海拔区N:P>16。③植物叶片N,P含量显著高于细根; ④相关性分析结果显示: 植物叶片C含量与SOC, TN, C:P, N:P呈正相关关系, 叶片N含量与细根N含量随着SOC, TN, C:P, N:P含量的升高显著降低, 叶片、细根P含量与土壤TP含量相关性不显著。[结论] 高海拔区植物生长受N限制, 低海拔区植物生长受P限制, 不同海拔优势植物叶片相比细根具有更高的养分含量, 而海拔引起的土壤养分供应的差异调节贺兰山植物叶片与细根的氮、磷及化学计量特征。

关键词: 植物养分; 含量特征; 化学计量比; 海拔梯度; 贺兰山

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2024)04-0107-10

中图分类号: S714.8

文献参数: 刘慧丽, 袁旭杰, 刘秉儒, 等. 贺兰山不同海拔植物养分含量及化学计量特征[J]. 水土保持通报, 2024, 44(4): 107-116. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2024.04.011; Liu Huili, Yuan Xujie, Liu Bingru, et al. Nutrient composition and stoichiometric characteristics of plant species across different altitudes in Helan Mountains [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(4): 107-116.

Nutrient Composition and Stoichiometric Characteristics of Plant Species Across Different Altitudes in Helan Mountains

Liu Huili^{1,2}, Yuan Xujie^{1,2}, Liu Bingru^{1,2,3}, Zhai Pin^{1,2}, Kong Jieru^{1,2}, Ma Ruoshi^{1,2}

(1. School of Biological Science and Engineering, North Minzu University,

Yinchuan, Ningxia 750021, China; 2. Key Laboratory of Ecological Protection of

Agro-pastoral Ecotones in the Yellow River Basin, National Ethnic Affairs Commission of

China, Yinchuan, Ningxia 750021, China; 3. Key Laboratory of Development and Application of

Microbial Resources in Extremely Environments in Ningxia Province, Yinchuan, Ningxia 750021, China)

Abstract: [Objective] The nutrient content and ecological stoichiometric characteristics of plants across various altitudinal gradients in fragile forest ecosystems in arid regions were analysed in order to provide scientific support for their nutrient management. [Methods] This study focused on the dominant plant species at five distinct altitudinal intervals, i.e. 1 730, 1 799, 2 025, 2 487, and 2 544 m in the Helan Mountains National Nature Reserve. The variations and correlations of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents and stoichiometric features in leaves, fine roots, and soil along these gradients were analysed. [Results] ① Soil organic carbon (SOC) displayed a unimodal pattern with altitude, peaking at 2 487 m

收稿日期: 2024-02-28

修回日期: 2024-04-19

资助项目: 国家自然科学基金项目“贺兰山不同林型土壤呼吸和微生物多样性对全球气候变化的响应”(32060280); 宁夏科技创新领军人才项目“宁夏黄河流域生态修复工程技术研究”(2021GKLRXLX12)

第一作者: 刘慧丽(1999—), 女(汉族), 宁夏回族自治区彭阳县人, 硕士研究生, 研究方向为恢复生态学。Email: liuhl7788@126.com。

通信作者: 刘秉儒(1971—), 男(汉族), 甘肃省庆阳市人, 博士, 教授, 主要从事生态恢复过程与机理、旱区生物多样性维持机制等研究。Email: bingru.liu@163.com。

(42.92 g/kg). Soil total nitrogen (TN) levels at the three highest altitude sites (2 025, 2 487, 2 544 m) were significantly greater than those at the two lowest altitudes (1 730, 1 799 m), whereas total phosphorus (TP) remained relatively stable. The C : P and N : P initially increased and then decreased with increasing altitude. ② There was no significant change in leaf and fine root C across altitudes, but the P content increased with altitude. Fine root N content progressively declined with altitude, whereas leaf N exhibited a fluctuating trend. At high altitudes, the N : P ratio in the leaves and fine roots was less than 14; however, at low altitudes, the ratio exceeded 16. ③ Nutrient concentrations in the leaves were significantly higher than those in the fine roots. ④ Correlation analyses revealed that C content in leaf positively correlated with SOC, TN, C : P and N : P in soil. In contrast, N content in leaf and fine root significantly decreased as SOC, TN, C : P and N : P in soil increased, and the relationship between leaf and fine root P and soil TP was not significant. [Conclusion] Plant growth at high and low altitudes is mainly limited by N and P, respectively. Leaves of dominant plant species at different altitudes exhibit higher nutrient contents than their fine roots, and variations in soil nutrient supply due to altitude influence the N, P and stoichiometric characteristics of plants in the Helan Mountains.

Keywords: plants nutrients; composition characteristics; stoichiometric ratio; elevation gradient; Helan Mountains

生态化学计量学是研究多重化学元素平衡和生物系统能量平衡的科学,主要包括碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素的含量及其之间的计量比值,来统一不同尺度、不同生物群系和不同研究领域的生态生物学特征^[1]。植物作为生产者,是陆地生态系统的重要组成部分,其不同器官因受功能性分化、生理过程养分需求差异的影响,化学计量特征也存在一定的差异^[2]。因此,研究植物不同器官 C, N, P 含量及生态化学计量特征,对了解植物养分利用效率、判断植物个体和群落养分限制状况具有重要意义。海拔作为区域尺度上综合性的气候因子,通过影响光照、水分、植被和土壤质地等改变植物的功能性状、养分吸收和利用,从而导致植物不同器官 C, N, P 及化学计量产生不同的适应性调节^[3]。

目前,针对海拔梯度上植物化学计量的研究逐渐增多,但其响应特征不尽相同。如 Reich 等^[4]研究了全球 452 个样点 1 280 种植物 N, P 养分分布格局,发现叶片 N, P 含量随着纬度的升高而升高, N : P 下降。而 Müller 等^[5]在喜马拉雅山脉的研究表明植物叶片 N, P 含量和 N : P 随海拔的升高而下降,并指出高海拔地区的植物生长受 N 限制。出现这种差异的主要原因是植物 C, N, P 及化学计量特征受到土壤理化、养分供应和气候等多个因子的共同制约。还有研究指出,海拔升高引起的低温会增强植物叶片的羧化能力来抵抗低温对酶的胁迫^[6],叶片中有 30%~40%的 N 参与羧化反应,羧化能力的增强会提高叶片中的 N 含量^[6-7],因此植物叶片 N 含量随着海拔的升高而升高。但也有研究指出,低温会抑制微生物的活性,降低生物质膜的透性和酶活性,减缓有机物的分解,进而降低土壤中 N, P 的可利用性^[8],土壤作为植物养分供应的主要来源,其可利用性降低会导致植

物叶片 N, P 含量下降,所以,随着海拔的升高,叶片 N, P 含量往往呈下降趋势。尽管现有的研究加深了海拔梯度上植物叶片化学计量特征的认识,但由于化学内稳性特征的普遍性,使植物在区域尺度上应对自身养分的调节策略仍然具有不确定性^[9]。因此,对于海拔梯度上植物不同器官 C, N, P 含量及其计量特征仍需进一步研究。

本研究所属宁夏贺兰山自然保护区,其地处蒙古高原、青藏高原和黄土高原的交汇处,是西北地区重要的生态屏障,在涵养水源、调节气候、水土保持和防止沙漠侵袭等方面发挥着至关重要的作用^[10]。海拔引起的多重环境因素梯度效应,使植被分布呈明显的垂直带谱^[11],是研究植物生态化学计量特征垂直地带性规律的天然试验场所。近些年,贺兰山由于缺乏雪豹(*Panthera uncia*)、狼(*Canis lupus*)等大型食肉动物,充足的食物资源、低的捕食者和竞争压力导致岩羊(*Pseudois nayaur*)在近 20 a 内增长了 4 倍,过度捕食导致植被退化严重^[11]。因此,我们需加强关注不同海拔梯度上植物树种的养护以及与土壤环境的关系,进而为厘清植被与土壤的平衡关系奠定基础。目前,针对贺兰山植被养分的研究主要集中在海拔 2 200 m 以上青海云杉林区域^[12],且都集中在植物叶片^[13],但对完整垂直海拔梯度上植物叶片与细根的养分含量及化学计量特征尚不清楚。为此,本文选取贺兰山海拔 1 730, 1 799, 2 025, 2 487, 2 544 m 处不同优势植物种为研究对象,分析不同海拔梯度优势植物叶片、细根和土壤 C, N, P 含量及其化学计量比特征,拟回答以下科学问题: ①植物叶片、细根与土壤 C, N, P 及化学计量特征沿海拔梯度如何变化? ②植物叶片、细根与土壤之间存在怎样的相关关系? 阐明植物叶片与细根生态化学计量特征

的垂直地带性规律,进一步探索生物对环境的适应与进化机制,为贺兰山不同海拔梯度植物物种养分管理的研究提供理论依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏贺兰山东坡 1 700~2 700 m 范围内(38°27′—39°30′N,105°41′—106°41′E),该地区属典型的大陆性气候,年均气温 -0.9 °C,年均降水量 287.2~429.8 mm(60%~80%的降雨主要集中在 7—8 月)^[14]。根据气象资料显示,贺兰山降水量随着海拔梯度的上升明显升高,平均每上升 100 m,降水量增加 13.2 mm,相应的植被也发生明显的梯度变化^[13-14]。此外,贺兰山植被植物区系组成具有明显的过渡性,是青藏高原、蒙古和华北植物种类的交汇点,青藏高原成分是贺兰山主要的植物区系地理成分,包括 2 400 m 以上的青海云杉林带及高山草甸区,蒙古成分的植物主要出现在海拔 1 900 m 以下的山麓及山前草原化荒漠的低山地区,华北成分的植物主要出现在海拔 2 000~2 400 m 的油松林带及山地中生落叶阔叶灌丛的中山地区^[13]。由于贺兰山山地植

被保存着明显的较为完整的垂直带谱以及植物区系的过渡性,贺兰山历来是山地垂直地带性研究的典型区域。

1.2 样品采集

试验样地位于宁夏贺兰山海拔 1 700~3 000 m 之间,研究于 2022 年 7 月进行。分别选取了 1 730, 1 799, 2 025, 2 487, 2 544 m 这 5 个海拔梯度,在每个海拔梯度设置 3 个 20×20 m 的样方,样方间隔 1 m (表 1)。植物样品采集:在每个小样方内选取 3~6 株冠幅、胸径较为一致的优势植物,在树的前、后、左、右 4 个方位各取若干健康、成熟的新鲜叶片混成 1 份。在样树的基部用小铁锹挖掘约 0—20 cm 深土层的细根(2 mm)样品,清除细根表面的土壤与杂质后装入写有标签的自封袋,后放入装有冰块的保温箱运回实验室。每个海拔梯度取 3 次重复,共计植物叶片与细根样品各 15 份。土壤样品采集:除去土壤表层的凋落物或腐殖质后利用土钻采集每个小样方内各样树底部 0—20 cm 深土层的土样混合均匀,运回实验室后自然风干,风干后每个海拔梯度共测定 3 份土壤。用于土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)含量的测定。

表 1 研究区不同海拔样地生境基本特征

Table 1 Basic characteristics of habitat at different elevations in study area

海拔高度/m	地理位置	坡向	坡度/(°)	优势物种	土壤质地
1 730	38.75131N,105.94425E	阴坡	15	蒙古扁桃	粗骨土
1 799	38.74697N,105.92584E	阴坡	13	灰榆	粗骨土
2 025	38.75402N,105.91168E	阴坡	32	油松	灰褐土
2 487	38.77672N,105.89788E	阴坡	25	青海云杉	灰褐土
2 544	38.77454N,105.89801E	阴坡	10	小叶金露梅	高山草甸土

注:蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)、灰榆(*Ulmus pumila*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、青海云杉(*Picea crassifolia*)、小叶金露梅(*Potentilla parifolia*)。

1.3 样品处理与测定

植物样品带回实验室后立即用超纯水清洗,用滤纸吸干水分,使用烘箱于 105 °C 条件下杀青半小时,后在 80 °C 烘干至恒重,粉碎研磨后过 100 目筛。碳(C)、氮(N)含量采用元素分析仪(vario MACRO cube)测定,磷(P)(H₂SO₄—H₂O₂消解)含量采用钼锑钒比色法^[15-16]。

将混合土壤样品在通风自然环境下风干,后去除砾石等杂物,过 0.1 与 0.5 mm 的孔径土筛,测定其养分含量。土壤含水率采用铝盒取样烘干称重法测定,有机碳采用重铬酸钾外加热法,土壤全氮采用 H₂SO₄ 消解,并用凯氏定氮仪测定,土壤全磷采用钼锑钒比色法^[15-16]。

1.4 数据处理

首先在 Excel 2021 中进行简单的数据统计,使用

SPSS 21.0 进行单因素方差分析(one-way ANOVA)邓肯法(Duncan's test)检验不同海拔梯度土壤养分含量与植物叶片、细根碳氮磷及化学计量比之间的差异是否显著,采用独立样本 T 检验分析同一海拔条件下植物叶片与细根之间的差异。采用皮尔森(Person)相关性及线性回归分析植物叶片、细根与土壤养分及生态化学计量比的相关性,所有图均在 Origin Pro 2023 软件中绘制。图表中数据为平均值±标准差,显著性水平为 $p < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同海拔土壤养分含量变化特征

由表 2 可知,SOC 含量随海拔梯度的增加呈先增加后降低趋势,在 2 487 m 处达到最大。随着海拔梯度的上升,土壤 TN 未呈现出明显的变化规律,但在

不同海拔条件下均差异显著,高海拔(2 025, 2 487, 2 544 m)显著大于中低海拔(1 730 和 1 799 m)。而土壤 TP 随海拔梯度上升呈波动变化趋势且变化范围较小。土壤 C : N, C : P, N : P 平均值分别为

18.43, 59.63, 3.30。C : N 随海拔梯度呈波动变化趋势。C : P 和 N : P 随着海拔梯度上升呈先增加后减小趋势,分别在 2 487 和 2 025 m 处达到峰值,且高海拔 C : P, N : P 显著大于中低海拔。

表 2 贺兰山不同海拔土壤养分含量变化特征

Table 2 Changes of soil nutrient content at different elevations in Helan Mountains

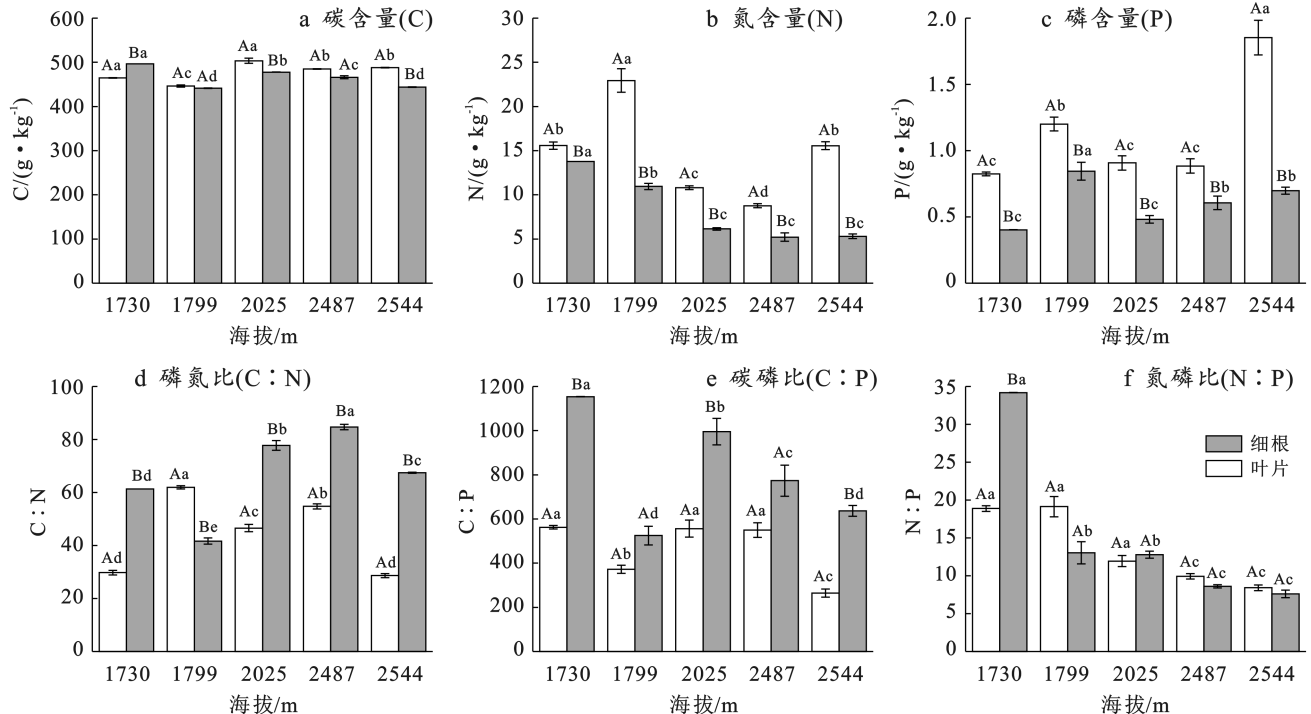
海拔/m	有机碳 SOC/ (g · kg ⁻¹)	全氮 TN/ (g · kg ⁻¹)	全磷 TP/ (g · kg ⁻¹)	C : N	C : P	N : P
1 730	22.97 ± 2.52 ^b	1.70 ± 0.08 ^c	0.76 ± 0.02 ^a	13.46 ± 0.85 ^b	30.02 ± 2.79 ^c	2.23 ± 0.07 ^c
1 799	27.95 ± 1.06 ^b	1.14 ± 0.05 ^d	0.50 ± 0.01 ^d	24.66 ± 1.87 ^a	56.42 ± 1.25 ^b	2.30 ± 0.15 ^c
2 025	37.09 ± 0.57 ^a	2.29 ± 0.04 ^b	0.49 ± 0.02 ^d	16.22 ± 0.22 ^b	75.77 ± 3.67 ^a	4.67 ± 0.23 ^a
2 487	42.92 ± 0.18 ^a	1.85 ± 0.06 ^c	0.53 ± 0.03 ^c	23.18 ± 0.63 ^a	80.54 ± 4.31 ^a	3.48 ± 0.28 ^b
2 544	37.59 ± 5.51 ^a	2.59 ± 0.18 ^a	0.68 ± 0.01 ^b	14.62 ± 3.21 ^b	55.40 ± 8.76 ^b	3.82 ± 0.22 ^b

注:小写字母表示不同海拔间具有显著性差异($p < 0.05$)。

2.2 不同海拔植物叶片、细根 C, N, P 含量及化学计量比变化特征

植物叶片、细根 C, N, P 含量及化学计量比随着海拔的增加表现出不同的变化趋势(图 1)。叶片与细根 C 含量随海拔无明显变化规律。细根 N 含量随海拔梯度的上升逐渐降低,高海拔显著大于中低海拔。叶片 N 含量随着海拔升高呈波动变化趋势,在海拔

1 799 m 处含量最高,且在同海拔条件下,叶片 N, P 含量均显著高于细根。叶片与细根 P 含量除在海拔 1 799 m 处外,随着海拔梯度的上升逐渐增加。植物叶片 C : N, C : P 均显著低于细根。叶片与细根 C : N 随海拔梯度升高呈波动变化趋势,在不同海拔间均差异显著而 C : P 除在 1 799 m 处外,随着海拔的升高逐渐降低。N : P 随着海拔升高逐渐降低。



注:大写字母表示同一海拔条件下植物叶片与细根之间的比较($p < 0.05$),小写字母表示同一植物器官在不同海拔之间的比较($p < 0.05$)。

图 1 贺兰山不同海拔高度植物叶片、细根碳氮磷及化学计量比变化特征

Fig.1 Changes of C, N, P and stoichiometric ratios in leaves and roots of plants at different altitudes in Helan Mountains

2.3 叶片、细根与土壤养分及生态化学计量比的相关性

相关性结果显示,叶片 P, C : P 与土壤养分不存

在显著的相关关系(表 3)。叶片 C 随着土壤 SOC, TN, C : P, N : P 含量的升高显著升高(图 2),相反,叶片 N 随着土壤 SOC, TN, C : P, N : P 含量的升高

显著降低(图 3)。叶片 C : N 与土壤 TN, TP 呈显著负相关,与 C : P, N : P 呈显著正相关。叶片 C : P 与土壤 SOC, TN, C : P, N : P 均存在显著的负相关关系。细根 C 与土壤养分不存在显著的相关关系(表 3)。细根 N 随着土壤 SOC, TN, C : P, N : P 含量的

升高而显著降低(图 4)。细根 P, C : P 与 C : N 呈显著正相关关系。细根 C : N 与土壤 TN, C : P, N : P 存在显著的正相关关系。细根 N : P 与土壤 SOC, C : P, N : P 呈显著的负相关关系,而与 TP 呈显著正相关关系。

表 3 叶片、细根 C, N, P 及化学计量比与土壤养分相关系数

Table 3 Correlation coefficients of leaf, fine root C, N, P and stoichiometric ratios with soil nutrients

叶片与细根养分	土壤养分						
	SOC	TN	TP	C : N	C : P	N : P	
叶片	C	0.698**	0.856**	-0.139	-0.383	0.570*	0.936**
	N	-0.667**	-0.561*	0.058	0.183	-0.545*	-0.643**
	P	0.156	0.455	0.187	-0.182	-0.097	0.167
	C : N	0.192	-0.624*	-0.871**	0.893**	0.569*	-0.082
	C : P	-0.032	-0.187	-0.081	-0.021	0.133	0.031
	N : P	-0.866**	-0.811**	0.119	0.119	-0.617*	-0.784**
	细根	C	-0.292	0.038	0.401	-0.490	-0.287
N		-0.919**	-0.668**	0.426	-0.107	-0.802**	-0.826**
P		0.122	-0.307	-0.424	0.634*	0.199	-0.183
C : N		0.727**	0.638*	-0.071	-0.198	0.577*	0.702**
C : P		-0.338	0.126	0.487	-0.614*	-0.374	-0.020
N : P		-0.786**	-0.326	0.639*	-0.449	-0.784**	-0.580*

注: * 相关性在 0.5 水平上显著, ** 相关性在 0.01 水平上显著。

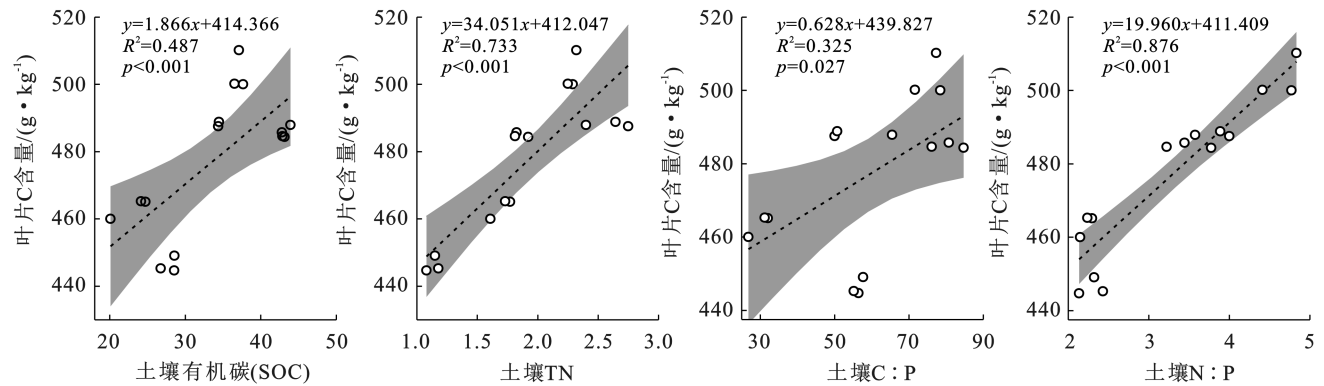


图 2 叶片 C 与土壤养分之间的线性关系

Fig.2 Linear relationship between C content in leaf and soil nutrients

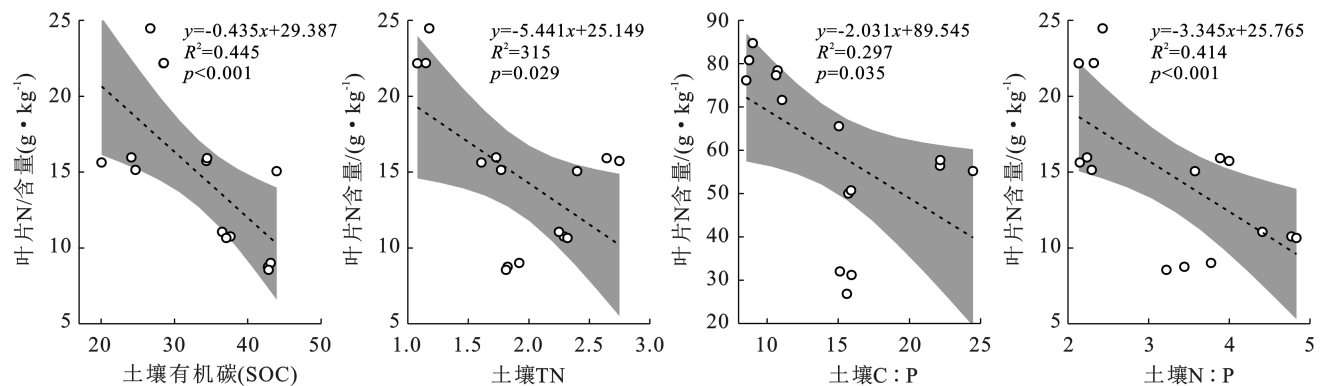


图 3 叶片 N 与土壤养分之间的线性关系

Fig.3 Linear relationship between N content in leaf and soil nutrients

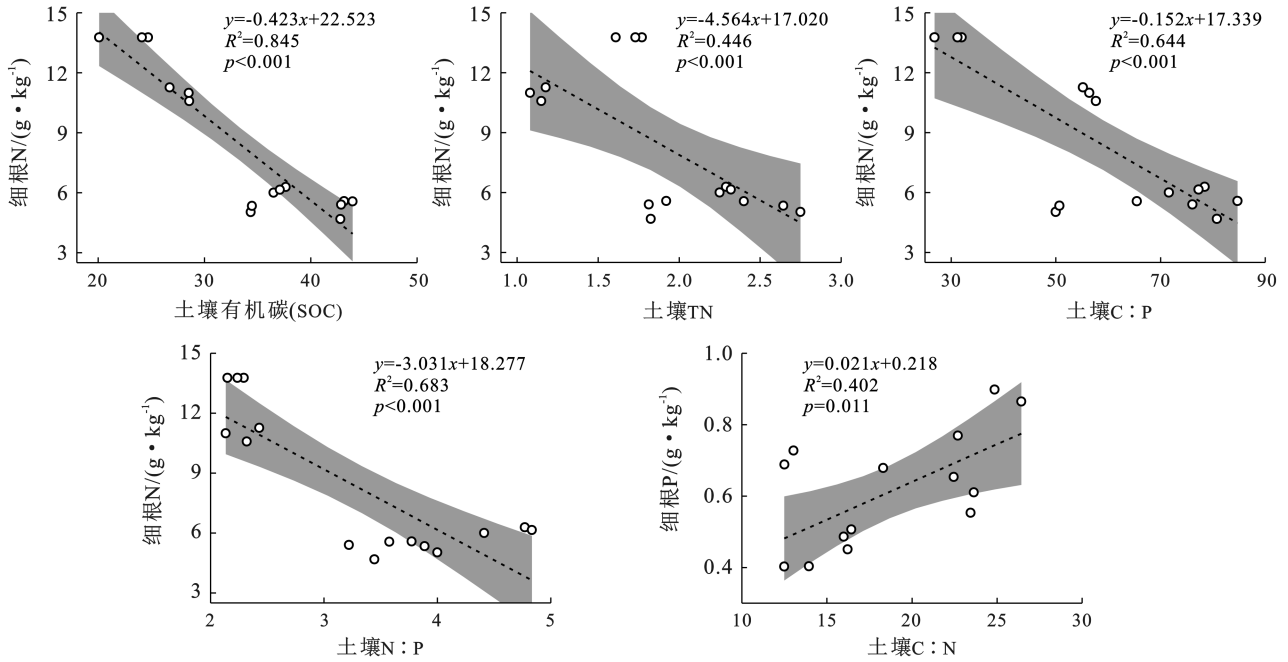


图 4 细根中 N、P 含量与土壤养分之间的线性关系

Fig.4 Linear relationship between N, P content in fine roots and soil nutrients

3 讨论

3.1 贺兰山不同海拔土壤养分含量及化学计量比变化特征

土壤养分的空间分布特征会表现出一定的海拔梯度性。本研究中土壤 SOC 含量随海拔升高呈“单峰”变化趋势,于 2 487 m 处达到峰值,高海拔土壤 TN 含量显著大于中低海拔。这是因为低温减缓了生物地球化学循环(如碳循环)^[1]。随着海拔升高,土壤温度降低,含水量增加,土壤动物和微生物活动减少,有机质分解随之减少,从而削弱有机碳和氮的矿化并增加有机化合物的输入,进而增加该地区土壤 SOC、TN 含量^[17]。同时,高海拔的低温环境会影响水的黏度与膜的渗透性,进一步抑制微生物活性,最终降低 SOC 和 TN 的有效性^[4],而低海拔地区高温环境可能会导致微生物消耗大量的养分进而使得土壤养分含量不高。土壤 TP 含量随海拔上升呈波动变化趋势且变化范围较小,因为与碳和氮相比,碳和氮主要分别来自植物光合固定与大气沉降,生态系统中的磷主要来自岩石风化,其在土壤圈和生物圈中的循环是一个相对封闭和缓慢的过程^[18],因此 TP 含量随着海拔改变未呈现出明显的梯度变化。

生态化学计量比是衡量土壤养分平衡的重要参数^[19]。C:N 可反映土壤有机质的分解状况,是土壤氮矿化能力的标志,C:P 可以衡量土壤有机碳矿化释放磷或吸收固持磷的潜力,而 N:P 常被用于诊断

土壤养分的限制元素^[20]。该研究得到的土壤 C:N 均值高于中国陆地土壤均值(11.9 ± 0.1)^[19]。研究表明,土壤有机质分解的最适 C:N 比值为 25,本研究在 5 个海拔梯度条件下,C:N 含量均低于 25,说明该地区有机质分解受碳限制。而本研究中 C:P 和 N:P 均值均低于中国陆地土壤均值(61.0 ± 0.9 , 5.2 ± 0.1)^[19]。说明该区域土地较为贫瘠。N:P 作为养分限制阈值的重要诊断指标,一般定义为 N:P > 16 时,P 供应不足;N:P < 14 时,N 供应不足^[21-23]。该研究区 N:P 含量远低于 14,说明贺兰山植物生长和养分循环受 N 限制最大。可能的原因是季节性降雨导致易淋溶元素(如 P 和 K)流失,同时高海拔分布的油松和云杉均属针叶树种,其叶片难分解矿化^[20]。从海拔上看,C:N 随海拔梯度呈波动变化趋势,在低海拔处 C:N 随海拔上升而增加,而高海拔处 C:N 先升高后下降。这是因为受低海拔温度及土壤微生物活性的影响,C:N 在低海拔处增加,但随海拔升高,山体垂直带土壤颗粒组成中的黏粒含量逐渐减少,砂粒比率增大,易形成土壤团聚体,使得较高海拔土壤 SOC 的风化发育程度有所降低,且受坡面径流的影响,高海拔大量土壤颗粒和有机质会运送到中海拔区。C:P 和 N:P 随海拔梯度上升呈“单峰”变化趋势,分别在 2 487 m 和 2 025 m 处达到峰值,因为针叶林凋落物难分解,向土壤归还的磷较少,而且针叶林凋落物分解会加剧土壤酸化,进而降低植物和微生物吸收磷的能力,最终减少土壤对磷的固定。

3.2 贺兰山植物叶片、细根 C,N,P 含量及化学计量比对海拔的响应

贺兰山不同海拔优势植物叶片 C,N,P 含量变化范围分别为 446.36~503.45, 8.76~22.94, 0.82~1.85 g/kg, 细根 C,N,P 含量变化范围分别为 441.18~477.66, 5.22~13.77, 0.40~0.84 g/kg。本研究中叶片与细根 C 含量略高于中国以及全球植物叶 C 平均值, 说明该区植物含有较多的有机物, 固碳能力较强。因为贺兰山地处西北内陆, 西北地区海拔高, 太阳辐射强, 昼夜温差大, 白天温度高, 光合作用强, 有利于有机质的积累, 而夜晚温度低, 抑制了呼吸速率^[3]。叶片与细根 P 含量均低于全球植物, Han Wenxuan 等^[24]的研究认为, 中国大部分地区土壤 P 含量偏低, 这可能是导致中国植物器官 P 低于全球平均水平的原因。其次, 植物养分含量可在一定程度上反映植物所生长的生境条件, 贺兰山不同海拔条件下土壤 N,P 含量变化范围为 1.14~2.59 g/kg, 0.49~0.76 g/kg, 略低于全国土壤表层 N,P (1.86 和 0.78 g/kg) 含量^[19], 其土壤较为贫瘠, 因此, 可能导致植物对养分的吸收利用减少, 造成植物体内养分含量较少。不同海拔梯度下植物叶片、细根 C:N, C:P 均高于中国以及全球植物 C:N, C:P 值的平均水平(表 4), 说明贺兰山植物在固碳和养分利用策略等方面具有优势^[25-26]。

本研究结果表明, 叶片与细根 C 含量随海拔无显著变化, 可能是因为本研究采样期集中在夏季 7 月份, 这个季节植物 C 含量受温度影响较弱^[27]。而叶

片与细根 P 含量随着海拔梯度的上升逐渐增加, 因为高海拔地区气温急速下降, 低温导致植物生长季较低海拔相比相对缩短, 养分的流动和植物对营养的吸收滞后, 植物为维持较快的生长速率其组织中需要更多的 P 来满足核糖体合成蛋白质, 这与陈晓萍等^[28]的研究结果一致。温度—植物生理假说认为, 低温会影响植物体内酶及其 RNA 的活性, 从而降低植物代谢速率。因此, 植物会通过提高体内 N,P 含量以抵抗低温对代谢速率的抑制作用^[4]。本研究中, 细根 N 含量随海拔梯度的上升逐渐降低, 符合该假说, 而叶片 N 呈波动变化趋势, 可能的原因是本研究区在贺兰山, 虽有一定的海拔梯度, 但纬度变化范围不明显, 而 Reich 等的研究是基于全球范围变化^[29]。其次, 本研究中高海拔区植物叶片 N:P<14(表 4), 植物生长倾向于受 N 限制, 低海拔区根据限制元素稳定性假说, 限制元素在植物体内具有相对稳定性, 其对环境的响应较为稳定, 而低海拔区植物 N:P>16(表 4), 说明该地区低海拔区植物生长倾向于受 P 限制。

植物叶片 N,P 含量均显著高于细根, 同海拔条件下叶片与细根 C 含量间无显著差异, 但总体表现为: 叶>根, 这与植物叶片的生理功能密切相关, 叶片作为植物合成有机质的主要器官和代谢活动最为活跃的场所在生长过程中需吸收大量的营养元素来维持各项生理活动^[30]。同时, 叶片中存储较多的 N,P 也是对特殊生境的一种适应策略。

表 4 不同海拔梯度植物 C,N,P 化学计量特征与其他研究的比较

Table 4 Comparison of stoichiometric characteristics of C, N and P plants at different altitude gradients with other studies

海拔/ m	部位	物种数	C/ (g · kg ⁻¹)	N/ (g · kg ⁻¹)	P/ (g · kg ⁻¹)	C : N	C : P	N : P	数据来源
1 730	叶		464.89	15.57	0.82	29.77	562.12	18.88	
	根		496.79	13.77	0.40	61.29	1153.93	34.18	
1 799	叶		446.36	22.94	1.20	61.97	372.29	19.13	
	根		441.18	10.95	0.84	41.68	524.83	13.04	
2 025	叶	3~6	503.45	10.81	0.91	46.58	556.41	11.95	本研究
	根		477.66	6.14	0.48	77.77	995.17	12.78	
2 487	叶		484.92	8.76	0.88	54.76	550.03	9.93	
	根		466.16	5.22	0.61	84.72	773.53	8.61	
2 544	叶		488.10	15.56	1.85	28.66	264.27	8.41	
	根		444.04	5.31	0.70	67.43	636.78	7.61	
中国植物	叶	—	459.10	18.00	2.3	22.50	300.92	16.30	文献[24]
	根	—	473.90	9.16	0.95	59.15	522.10	14.27	文献[31]
全球植物	叶	1 280	464.00	20.10	1.80	23.80	300.90	13.80	文献[4]
	根	—	—	9.90~11.20	0.55~0.85	41.41	—	10.82	文献[32]

3.3 叶片、细根与土壤养分及生态化学计量比的相关性

本研究中,植物叶片 C 与土壤 SOC, TN, C : P, N : P 呈正相关关系,因为土壤作为植物生长的主要养分来源,其中的硝态氮、铵态氮和有机质经过分解持续不断地为植物生理活动输送养分,使得土壤与植物在养分供应与需求间达到动态平衡以维持元素比^[3]。而土壤养分对细根 C 含量的影响并不显著,其原因可能是因为叶片与细根的养分来源不同,其次 C 属于结构性元素,具有相对稳定性^[33]。叶片 N 与细根 N 随着土壤 SOC, TN, C : P, N : P 含量的升高显著降低,表明植物叶片与细根 N 含量主要源于自身的光合作用,而不是土壤。因为在干旱地区高水分利用效率的植物可以提高叶片寿命,延长氮的利用时间,进而提高氮的利用效能^[34]。叶片、细根 P 与土壤 TP 相关性不显著,表明植物 P 含量并非由土壤 TP 直接决定,因为土壤 P 元素在土壤中迁移性较差,植物吸收的 P 较 C, N 元素含量相对较少。植物对土壤养分的吸收是一个极其复杂的过程,其不仅受土壤养分含量的影响,还受土壤养分有效含量、酶活性、土壤微生物种类、pH 值等多种环境因子的共同制约。因此,还需进一步深入研究贺兰山地区植物吸收土壤养分的机理与影响因素。

土壤 C : P, N : P 与叶片、细根 C, N, P 化学计量比密切相关,说明叶片、细根与土壤间的养分循环具有较强的反馈作用。同时细根与叶片的化学计量比表现较为相似,这在一定程度上反映了植物体在生长代谢过程中的整体性,体现了植物体地上、地下器官在养分分配过程中的协调性,为植物稳定生长提供有利保障^[35]。

4 结论

贺兰山不同海拔优势植物叶片与细根 C 随海拔无显著变化, P 含量随海拔的升高而增加。相反,细根 N 含量随海拔上升逐渐降低,而叶片 N 呈波动变化趋势。不同海拔梯度下植物叶片、细根 C : N, C : P 均高于中国以及全球植物 C : N, C : P 值的平均水平,指示着贺兰山植物在固碳和养分利用策略等方面具有优势。其次,不同海拔优势植物叶片相比细根其 N, P 含量更高。植物叶片与根系的生态化学计量比揭示了贺兰山高海拔区(2 025, 2 487, 2 544 m)植物生长受 N 限制,低海拔区(1 730 m 和 1 799 m)植物生长受 P 限制。因此,在未来的森林经营管理中,应加强高海拔区植物 N 素的改善,低海拔区需加强植物 P 素的保护。而海拔引起的土壤养分供应的差

异调节贺兰山植物叶片与细根的氮、磷及化学计量特征,使得植物叶片、细根与土壤间的养分循环具有较强的反馈作用。

参考文献(References)

- [1] Bangroo S A, Najar G R, Rasool A. Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer Forest Range [J]. *Catena*, 2017, 158:63-68.
- [2] 盘金文,郭其强,孙学广,等.不同林龄马尾松人工林碳、氮、磷、钾养分含量及其生态化学计量特征[J].植物营养与肥料学报,2020,26(4):746-756.
Pan Jinwen, Guo Qiqiang, Sun Xueguang, et al. Contents and stoichiometric characteristics of C, N, P and K under different stand ages of *Pinus massoniana* plantations [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(4):746-756.
- [3] 郭卫红,胡砚秋,郑庆荣,等.五台山区不同海拔臭冷杉叶、枝、根的 C、N、P 化学计量特征研究[J].中国野生植物资源,2023,42(2):32-37.
Guo Weihong, Hu Yanqiu, Zheng Qingrong, et al. C, N and P stoichiometric characteristics of leaf, branch, root in *Abies nephrolepis* at different altitudes in Wutai Mountain [J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2023, 42(2):32-37.
- [4] 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): 11001-11006.
- [5] Müller M, Oelmann Y, Schickhoff U, et al. Himalayan treeline soil and foliar C : N : P stoichiometry indicate nutrient shortage with elevation [J]. *Geoderma*, 2017, 291: 21-32.
- [6] Fyllas N M, Bentley L P, Shenkin A, et al. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient [J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(6): 730-740.
- [7] Fisher J B, Malhi Y, Torres I C, et al. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes [J]. *Oecologia*, 2012, 172(3): 889-902.
- [8] Miura M, Jones T G, Hill P W, et al. Freeze-thaw and dry-wet events reduce microbial extracellular enzyme activity, but not organic matter turnover in an agricultural grassland soil [J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 144: 196-199.
- [9] 孙俊,王满堂,袁景西,等.武夷山五种竹子叶、枝、秆碳氮磷化学计量对生长阶段和海拔的响应[J].生态学报,2022,42(5):1854-1864.

- Sun Jun, Wang Mantang, Yuan Jingxi, et al. Responses of five bamboos leaf, branch and culm stoichiometric to growth stages and elevations in Wuyi Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(5): 1854-1864.
- [10] 杨壹, 邱开阳, 朱亚超, 等. 贺兰山中段不同海拔青海云杉林非根和根围土壤生态化学计量特征及影响因素[J]. *生态学报*, 2023, 43(19): 7974-7986.
- Yang Yi, Qiu Kaiyang, Zhu Yachao, et al. Soil ecological stoichiometric and its influencing factors of bulk soil and ectorhizosphere soil in *Picea crassifolia* forest along an elevation gradient in the middle of Helan Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(19): 7974-7986.
- [11] 杨壹, 邱开阳, 李静尧, 等. 贺兰山东坡典型植物群落多样性垂直分布特征与土壤因子的关系[J]. *生态学报*, 2023, 43(12): 4995-5004.
- Yang Yi, Qiu Kaiyang, Li Jingyao, et al. Relationship between altitudinal distribution characteristics of typical plant community diversity and soil factors on the eastern slope of the Helan Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(12): 4995-5004.
- [12] 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 Yuntao, Xu Chong, Zhang Chenxi, 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.
- [13] 牛得草. 贺兰山西坡植物叶片碳氮磷化学计量学特征[D]. 甘肃 兰州: 兰州大学, 2011.
- Niu Decao. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species on the western slopes of Helan Mountain [D]. Lanzhou, Gansu: Lanzhou University, 2011.
- [14] 刘秉儒, 张文文, 李学斌. 贺兰山不同林分凋落物微生物群落特征与影响因素[J]. *生态学报*, 2021, 41(20): 8145-8158.
- Liu Bingru, Zhang Wenwen, Li Xuebin. Microbial community characteristics and influencing factors of litter in different forest stands in Helan Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(20): 8145-8158.
- [15] 刘秉儒. 生态数据分析与建模[M]. 宁夏 银川: 宁夏人民出版社, 2019.
- Liu Bingru. *Ecological Data Analysis and Modeling* [M]. Ningxia Yinchuan: Ningxia People's Publishing House, 2019.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Bao Shidan. *Soil and Agricultural Chemistry Analysis* [M]. 3rd edition. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [17] Ren Chengjie, Zhao Fazhu, Shi Zheng, et al. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 1-10.
- [18] Li Cuilan, Cao Zhiyuan, Chang Jingjing, et al. Elevational gradient affect functional fractions of soil organic carbon and aggregates stability in a Tibetan alpine meadow [J]. *Catena*, 2017, 156: 139-148.
- [19] Tian Hanqin, Chen Guangsheng, Zhang Chi, et al. Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: A synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1): 139-151.
- [20] 董廷发. 不同海拔云南松林土壤养分及其生态化学计量特征[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 672-679.
- Dong Tingfa. Soil nutrients and their ecological stoichiometry of *Pinus yunnanensis* forest along an elevation gradient [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(3): 672-679.
- [21] 孙德斌, 栗云召, 于君宝, 等. 黄河三角洲湿地不同植被类型下土壤营养元素空间分布及其生态化学计量学特征[J]. *环境科学*, 2022, 43(6): 3241-3252.
- Sun Debin, Li Yunzhao, Yu Junbao, et al. Spatial distribution and eco-stoichiometric characteristics of soil nutrient elements under different vegetation types in the Yellow River Delta wetland [J]. *Environmental Science*, 2022, 43(6): 3241-3252.
- [22] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [23] 吴昊, 邹梦茹, 王思芊, 等. 秦岭松栎林土壤生态化学计量特征及其对海拔梯度的响应[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(12): 2323-2331.
- Wu Hao, Zou Mengru, Wang Siqian, et al. Eco-stoichiometry characteristics of soil within pine and oak mixed forest and theirs responses to elevation gradient in Qinling Mountains [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, 28(12): 2323-2331.
- [24] Han Wenxuan, Fang Jingyun, Guo Dali, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 337-345.
- [25] 张珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(22): 6538-6547.
- Zhang Ke, He Mingzhu, Li Xinrong, et al. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert [J]. *Acta Eco-*

- logica Sinica, 2014, 34(22):6538-6547.
- [26] Rong Qiangqiang, Liu Jingtao, Cai Yanpeng, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China [J]. Ecological Engineering, 2015, 76(8):57-65.
- [27] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C : N : P 化学计量比的季节变化[J]. 植物生态学报, 2013, 37(4):317-325.
- Niu Decao, Li Qian, Jiang Shigao, et al. Seasonal variations of leaf C : N : P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(4):317-325.
- [28] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 等. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应[J]. 生态学报, 2018, 38(1):273-281.
- Chen Xiaoping, Guo Bingqiao, Zhong Quanlin, et al. Response of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry to soil nutrients in *Pinus taiwanensis* along an elevation gradient in the Wuyi Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1):273-281.
- [29] 王凯, 邢仕奇, 张日升, 等. 科尔沁沙地杨树人工林植物—土壤 C、N、P 化学计量变化[J]. 生态学杂志, 2023, 43(1):162-169.
- Wang Kai, Xing Shiqi, Zhang Risheng, et al. Changes in C, N, and P stoichiometry of soil and plant of poplar plantations in Horqin Sandy Land [J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(1):162-169.
- [30] 余杭, 高若允, 杨文嘉, 等. 干热河谷优势草本植物叶片、根系与土壤碳氮磷含量及其关系[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(3):727-735.
- Yu Hang, Gao Ruoyun, Yang Wenjia, et al. Carbon, nitrogen, and phosphorus contents of leaf, root, and soil and their relationships in dominant herbaceous plants in dry-hot valley [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2022, 28(3):727-735.
- [31] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因素[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2):159-166.
- Ma Yuzhu, Zhong Quanlin, Jin Bingjie, et al. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(2):159-166.
- [32] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(14):7362-7366.
- [33] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39:153-170.
- [34] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species [J]. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(8):1047-1054.
- [35] Ojeda J J, Caviglia O P, Agnusdei M G. Vertical distribution of root biomass and soil carbon stocks in forage cropping systems [J]. Plant and Soil, 2018, 423(6):175-191.

(上接第 106 页)

- [31] 张进虎, 贺康宁, 段玉玺, 等. 毛乌素沙地西南缘不同植被下的土壤水分时空变化研究[J]. 水土保持研究, 2008, 15(1):96-99.
- Zhang Jinhu, He Kangning, Duan Yuxi, et al. Study on the spacial and temporal change of soil water content under different plant coverage on the southwestern edge of maowusu sandy land [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2008, 15(1):96-99.
- [32] 罗梦娇, 艾宁, 刘长海, 等. 半干旱黄土区不同植被类型对土壤水分的影响[J]. 四川农业大学学报, 2019, 37(2):177-184.
- Luo Mengjiao, Ai Ning, Liu Changhai, et al. Influence of different vegetation types on soil moisture in the semiarid loess region [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2019, 37(2):177-184.
- [33] 张友焱, 周泽福, 程金花, 等. 毛乌素沙地不同沙丘部位几种灌木地土壤水分动态[J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(6):73-78.
- Zhang Youyan, Zhou Zefu, Cheng Jinhua, et al. Soil moisture characteristics of several types of shrubs in different anchored dune positions in Maowusu sandy land [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2010, 41(6):73-78.
- [34] 张圆浩, 阿拉木萨, 印家旺, 等. 沙丘土壤含水量与地下水埋深时空变化特征[J]. 干旱区研究, 2020, 37(6):1427-1436.
- Zhang Yuanhao, Alamus, Yin Jiawang, et al. Spatial and temporal variations in sand dune soil moisture content and groundwater depth [J]. Arid Zone Research, 2020, 37(6):1427-1436.