

DOI: 10.5846/stxb201908141695

陈昊轩, 刘欣蕊, 孙天雨, 王瑞丽, 张硕新. 太白山栎属树种叶片生态化学计量特征沿海拔梯度的变化规律. 生态学报, 2021, 41(11): 4503-4512.

Chen H X, Liu X R, Sun T Y, Wang R L, Zhang S X. Variation in leaf C:N:P stoichiometry of *Quercus* species along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4503-4512.

# 太白山栎属树种叶片生态化学计量特征沿海拔梯度的变化规律

陈昊轩<sup>1</sup>, 刘欣蕊<sup>1</sup>, 孙天雨<sup>1</sup>, 王瑞丽<sup>1</sup>, 张硕新<sup>1,2,\*</sup>

1 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

2 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 杨凌 712100

**摘要:**植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量学能够反映植物对环境的适应性以及环境变化对植物的影响,是生态化学计量学的热点之一。研究亲缘关系相近物种对环境变化的适应差异对于深入了解植物的化学计量策略具有重要意义,而目前对于亲缘关系相近物种沿海拔梯度各如何变化未获得一致性的结论。因此,本研究在秦岭太白山海拔约 1100—2200 m 范围内,对槲栎(*Quercus aliena*)、栓皮栎(*Q. variabilis*)、锐齿栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)、辽东栎(*Q. wutaishansea*)这 4 种栎属树种的叶片 C、N、P 含量进行测定与分析,考察叶片化学计量特征随海拔的变化趋势,同时量化气候、土壤和地形 3 种影响因素对其变异规律的解释程度。结果表明:(1)总体来看,4 树种叶片 C 含量随海拔升高先上升后降低,叶片 N 含量和 N:P 则表现出随海拔升高而降低的趋势,而叶片 C:N 随海拔升高而升高。(2)不同树种随海拔的变化趋势不同:槲栎与锐齿栎具有相似性,叶片 N、P 含量都随海拔升高显著降低,C:N 都随海拔升高显著升高;栓皮栎的叶片 N 含量和 C:N 与前者呈现相反趋势;辽东栎叶片 C 含量随海拔上升而下降,与栓皮栎相同,但其叶片 P 含量和 N:P 分别呈现先升高后降低、先降低后升高的曲线变化趋势。(3)叶片不同化学计量特征值受到不同因子的影响。其中,叶片 N 含量和 C:N 主要受气候因子影响(解释度为 39.91%和 36.59%);叶片 C 含量主要受土壤因子影响(解释度为 25.22%);叶片 P 含量、N:P 和 C:P 则主要受到土壤因子和坡度影响(解释度有 23.70%—39.83%),且这两个因子的交互效应影响较大(交互效应解释度有 16.24%—24.72%)。本研究结果说明:(1)亲缘关系较近的物种在应对环境变化时,也会有不同的变化格局及对应的养分策略,而且这能在一定程度上解释它们的地带性分布规律;(2)地形因子会与土壤因子共同影响植物的化学计量特征,在研究山地森林生态系统时,坡度也是需要考虑的重要影响因子。

**关键词:**生态化学计量;海拔梯度;气候;土壤;地形;栎属;太白山

## Variation in leaf C:N:P stoichiometry of *Quercus* species along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China

CHEN Haoxuan<sup>1</sup>, LIU Xinrui<sup>1</sup>, SUN Tianyu<sup>1</sup>, WANG Ruili<sup>1</sup>, ZHANG Shuoxin<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, China

**Abstract:** The carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry of plant leaves could reflect the adaptive strategies of plants to environmental changes, which is one of the hot issues in ecological stoichiometry study. Research on the variation in leaf stoichiometry of related species along environmental gradients is significant for in-depth understanding of plants' nutrient strategies. However, the results of changes in leaf stoichiometry along altitude gradients are not consistent in

**基金项目:**国家自然科学基金(31700381);国家重点研发计划资助(2016YFC0500202);陕西省高校科协青年人才托举计划项目(20200203);陕西省自然科学基金基础研究计划一般项目(2019JQ-028)

收稿日期:2019-08-14; 网络出版日期:2021-04-06

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sxzhang@nwafu.edu.cn

previous studies. In this study, we collected leaves of four *Quercus* species, including *Q. aliena*, *Q. variabilis*, *Q. aliena* var. *acuteserrata*, and *Q. wutaishansea* in Taibai Mountain from 1100 m to 2200 m. Leaf C, N, P concentrations were measured and analyzed to explore the variations along the altitudinal gradient. Meanwhile, we quantified the influences of climate, soil and topographic factors (i.e. the slope of land) on the variations of leaf C, N, P and C:N:P ratio. The results showed that 1) overall, leaf C of the four species increased first and decreased then with the elevation, leaf N and N:P decreased and leaf C:N increased with the elevation. 2) Variations of leaf stoichiometry were different among the four species. Similar to *Q. aliena* var. *acuteserrata*, leaf N and P of *Q. aliena* decreased but C:N increased with the elevation. However, leaf N and C:N of *Q. variabilis* showed opposite trends. Leaf C of *Q. wutaishansea* decreased with the elevation, but the variation in leaf P and N:P showed nonlinear trend. Specifically, leaf P of *Q. wutaishansea* increased first and decreased then along the altitudinal gradient, while the trend of leaf N:P was opposite. 3) The main impact factors for the variations of leaf stoichiometry were different. Leaf N and C:N in leaves were mainly influenced by climatic factors, with 39.91%—36.59% variation explained. Leaf P, N:P and C:P were mainly affected by soil and landform factor (explaining 23.70%—39.83% variation), and influenced by the interaction between them was significant (explaining 16.24%—24.72% variation). The results indicate that: 1) when facing and dealing with environmental change, even closely related species could exhibit different spatial patterns and nutrient strategies, which could explain their zonal distribution to some extent. 2) The topographic factor could affect stoichiometry of plants together with soil factors, and the slope of land is also an important factor which should be considered in leaf stoichiometry studies of mountain forest ecosystem.

**Key Words:** stoichiometry; altitude gradients; climate; soil; topography; *Quercus*; Taibai Mountain

植物的化学计量学特征是研究植物养分限制、养分循环和植物对气候变化的反应的关键指标<sup>[1]</sup>,能体现植物个体和种群的养分状况与养分策略,是将植物代谢状况与生长状况连接起来的重要一环<sup>[2]</sup>。植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)一直是生态化学计量研究的焦点。其中,C元素主要构成的糖类物质和纤维素等是生长、繁殖和结构的基础<sup>[3-4]</sup>;N元素是蛋白质和酶的基本成分,在叶片生长和光合作用中起关键作用<sup>[5-6]</sup>,P元素则是RNA、DNA和核糖体等的关键成分<sup>[3,7]</sup>。植物叶片的C:N和C:P能反映植物的养分利用效率<sup>[8-9]</sup>,N:P则体现了植物的N、P限制状况<sup>[10]</sup>。

植物叶片化学计量特征主要受外界环境(如气候、土壤理化性质)和植物自身(如物种差异)的影响。其中,温度和降水既可通过影响植物的生长速率(植物生理假说),又可通过影响土壤养分(温度—生物地球化学假说),从而进一步影响植物叶片的元素含量<sup>[10]</sup>。土壤中若存在限制性元素,则可能使叶片中相应元素含量降低,进而影响化学计量比,如土壤的N:P限制状况可以影响叶片的N:P(生物地球化学假说)<sup>[10]</sup>。此外,在山地生态系统中,地形也是影响植物化学计量特征的重要因子。有研究发现坡向和坡位能够影响植物的化学计量特征,豆科、菊科和禾本科植物的化学计量特征在不同坡向和坡位差异性变化不同<sup>[11]</sup>。坡度可以通过影响凋落物积累和地表径流,进而影响土壤肥力和物理条件,引起植物叶片化学计量特征的变化。然而,目前对于地形因素如何影响叶片计量特征的研究较少。

除环境因子之外,植物的生态化学计量特征受到物种的影响,如植物的生长型和生活型等。研究发现,与木本植物相比,生长和代谢较快的草本植物叶片P含量较高<sup>[12]</sup>,因为在生长旺盛、代谢速率快的组织中,与RNA和核糖体密切相关的P元素含量较高(生长速率假说)<sup>[13-14]</sup>。此外,落叶植物的叶片N、P含量明显高于常绿植物,阔叶植物的叶片P含量明显高于针叶植物<sup>[14]</sup>。

在山地森林生态系统中,海拔变化对气候因子(如温度和降水)、土壤因子、植被和物种分布等都存在较大影响,且具有一定变化规律<sup>[15-24]</sup>,因此,山地森林生态系统成为研究生态格局的天然实验室。目前,有关叶片化学计量特征随海拔的变化格局缺乏一致性结论。例如,有研究发现叶片C、N、P随海拔升高而升高<sup>[15-18]</sup>,而另一些研究中发现了相反的变化趋势<sup>[19-22]</sup>。在中国贡嘎山和秘鲁安第斯山脉的相关研究中,叶片氮、磷含

量随着海拔的升高先升高后降低,呈非线性关系<sup>[23-24]</sup>。此外,目前的研究多为同一物种沿海拔梯度的变化或不同海拔多物种均值的比较<sup>[12, 25]</sup>,关于亲缘关系相近物种(如同一属的不同物种)的化学计量特征沿海拔的变化趋势是否存在一致性仍不清楚。研究亲缘物种的叶片化学计量特征,对于揭示植物化学计量学的适应性进化模式和机制具有重要意义<sup>[26]</sup>。

栎属(*Querces*)树种是壳斗科(Fagaceae)具有重要生态和经济价值的落叶乔木<sup>[27]</sup>,在太白山中主要分布在海拔 780—2300 m,且为此海拔范围内植被带的主要树种<sup>[28]</sup>。研究太白山栎属植物叶片化学计量特征沿海拔梯度的变化规律,对于揭示植物对环境变化的养分适应策略具有重要意义。本研究以太白山海拔 1094—2219 m 之间的 4 种栎属树种为研究对象,按照其自然分布进行取样,测定叶片 C、N、P 含量,旨在研究以下科学问题:(1)叶片 C、N、P 化学计量特征随海拔的总体变化规律如何?(2)其海拔变化规律在不同物种间是否存在差异?(2)气候、土壤和地形因子如何影响栎属叶片化学计量特征?

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

研究区位于秦岭主峰太白山自然保护区(107°41' 23" — 107°54' 40" E, 33°49' 31" — 34°08' 11" N),其北坡年降水量 694.2 mm,年均温 13℃<sup>[28]</sup>。本试验中,样品采集范围在太白山北坡海拔 1100—2300 m。太白山海拔 780—2300 m 之间主要为落叶阔叶林带,其中海拔 780—1300 m 为栓皮栎林亚带,土壤属典型褐土;海拔 1300—1800 m 为锐齿栎林亚带,土壤以普通棕壤为主,间有弱灰化棕壤;海拔 1800—2300 m 为辽东栎林亚带,土壤为普通棕壤与弱灰化棕壤,间有生草棕壤<sup>[29]</sup>。研究区内栓皮栎(*Querces variabilis*)、槲栎(*Q. aliena*)、锐齿栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)、辽东栎(*Q. wutaishansea*)4 种栎属树种具有较明显的垂直分布地带性。

### 1.2 样品采集方法

2016 年 7 月在太白山北坡海拔 1100—2300 m 之间,按每 100 m 为 1 个海拔梯度,选取地形、地貌等基本一致 20 m×20 m 的标准样地,按“S”型方法选择 3 株胸径与树高相近的健康样木进行取样<sup>[30]</sup>。选取位于树冠外围、能最大程度的接收阳光照射、完全成熟、无病虫害损坏的叶片,每株采集 20—40 片。利用坡度仪(EVERTE-PDC01,埃维特,中国)在所采样木的东西南北四个角对地面坡度进行测量。在距离所选样木 1m 处,利用土钻对 0—10 cm 的土层进行取样,除去根系和石砾后混合均匀,同时利用土壤温湿度计(TR-6,顺科达,中国)测定土壤的温度、湿度。收集好的植物与土壤样本装入自封袋中,带回实验室处理。土壤 pH 用电位法(水土比为 2.5:1)进行测定。

### 1.3 元素含量获取

将土壤样品自然风干并研磨,植物叶片样品在烘箱中 65℃ 下烘干 24h 后进行粉碎,然后将土壤和叶片样品过 0.250 mm(60 目)筛备用。有机 C 的测定采用重铬酸钾—硫酸氧化法,全 N 的测定采用硫酸—高氯酸消煮、靛酚蓝分光光度法,全 P 的测定采用硫酸—高氯酸消煮、钼锑抗比色法。

### 1.4 气候数据获取

各海拔梯度的年均温(Mean annual temperature, MAT)、相对湿度(Relative humidity, RH)、年均降水(Mean annual precipitation, MAP)经由以下公式推算得出<sup>[31, 32]</sup>:

$$\text{MAT} = -0.0049\text{ALT} + 17.9 \quad (R^2 = 0.99, P < 0.001)$$

$$\text{RH} = 0.4 \times 10^{-6} \text{ALT}^2 - 0.0153\text{ALT} + 83.7 \quad (R^2 = 0.95, P < 0.001)$$

$$\text{MAP} = P_h + a[(2H - \text{ALT}) \cdot \text{ALT} - (2H - h) \cdot h]$$

其中,ALT=海拔高度(m),H=最大降水高度(m),h=最大降水高度以下某一参考高度(m), $P_h$ =h 高度下参考高度年均降水量(mm, $P_h$ 数据来自陕西省太白县气象局以及中国气象科学数据服务网),a 为区域参数,秦岭北坡  $a=4.795 \times 10^{-5}$ <sup>[33]</sup>。采样点环境数据见表 1。

表 1 太白山采样点环境因子数据

Table 2 Environmental factor data of sampling sites in Taibai Mountain

海拔 Altitude/m	pH	坡度 Slope/(°)	年均温 Mean annual temperature MAT/°C	年均降水 Mean annual precipitation MAP/mm	土壤有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	土壤全氮 Soil total nitrogen/ (g/kg)	土壤全磷 Soil total phosphorus/ (g/kg)
1093	5.33	22.67	17.79	532.01	87.22	7.05	0.88
1128	5.59	30.44	17.75	533.70	73.54	5.20	0.60
1243	6.44	30.44	17.75	533.70	86.05	6.29	0.65
1311	7.00	28.50	17.76	533.28	61.76	4.58	0.78
1330	5.26	37.33	17.72	535.20	55.86	4.09	0.62
1333	6.40	28.83	17.76	533.35	78.67	5.46	0.54
1423	5.95	27.33	17.77	533.02	33.16	2.47	0.69
1473	5.55	15.11	17.83	530.35	136.51	9.36	0.66
1516	5.80	32.67	17.74	534.19	60.57	6.07	0.53
1612	4.69	28.22	17.76	533.22	46.90	3.17	0.61
1692	5.45	28.00	17.76	533.17	79.31	5.31	0.53
1798	4.89	19.78	17.80	531.38	56.41	3.61	0.45
1872	5.14	33.00	17.74	534.26	60.83	4.32	0.54
1872	5.24	25.67	17.77	532.66	70.95	4.98	0.58
2010	5.76	29.33	17.76	533.46	95.28	6.69	0.66
2104	5.79	34.00	17.73	534.48	52.18	3.91	0.63
2218	5.35	26.22	17.77	532.78	63.42	3.98	0.46

## 1.5 数据处理

本研究中植物叶片与土壤 C:N、C:P 和 N:P 化学计量比采用百分含量比表示。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 分析四种栎类植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的差异。在分析环境因子对叶片 C、N、P 含量及其计量比的影响之前,首先对叶片化学计量特征值与各影响因子之间进行逐步回归和 Pearson 相关性分析,筛选出显著的因子,包括年均温、年均降水、土壤 C 含量、土壤 C:N、土壤 pH 和坡度。随后,采用 R 的 hier.part 包,对其进行分层 (Hierarchical Partitioning, HP) 广义线性模型 (General Liner Model, GLM) 分析<sup>[34]</sup>,在计算时将筛选出的影响因素分别归类为气候 (年均温和年均降水)、土壤 (土壤有机 C 含量、土壤 C:N 和土壤 pH) 和坡度 3 类因子,对三类不同因子的独立效应和三类因子间的交互效应进行计算。

本研究使用了 SPSS 22.0, R 3.4.3 对数据进行分析,使用 Origin Pro 8 和 Visio 2016 作图。

## 2 结果

### 2.1 太白山栎属树种叶片碳、氮、磷生态化学计量特征概况

当考虑 4 种栎属树种总体化学计量特征时, C、N、P 含量均值分别为 524.94 mg/g, 20.72 mg/g, 1.45 mg/g, 其中 P 含量的变异系数最大,为 0.18, C 含量的变异系数最小,为 0.04 (表 2)。叶片 C:N、N:P、C:P 均值分别为 25.61, 14.63, 373.13, 其中 C:N 的变异系数最小,为 0.10, C:P 的变异系数最大,为 0.18 (表 2)。

比较 4 种栎属树种的差异时,发现叶片 C 含量、P 含量、N:P 和 C:P 这四项中,槲栎与其他三种树种差异性显著 (表 2,  $P < 0.05$ ), 表现为 C、P 含量最高, N:P 和 C:P 最低; 栓皮栎与锐齿栎体现出相似性, 6 项指标两者间差异都不显著 (表 2,  $P > 0.05$ )。辽东栎的叶片 N 含量与槲栎差异不显著 (表 2,  $P > 0.05$ ), 且显著低于栓皮栎和锐齿栎 (表 2,  $P < 0.05$ ); 辽东栎的叶片 C:N 显著高于其余三种栎类叶片且差异显著 (表 2,  $P < 0.05$ )。

### 2.2 太白山栎属树种叶片化学计量特征随海拔的变化趋势

将 4 种栎属树种总体进行分析发现, 叶片 N 含量和 N:P 随海拔上升显著下降 (图 1,  $P < 0.05$ ), 叶片 C:N 随海拔上升显著上升 (图 1,  $P < 0.05$ ), 其余指标变化趋势不显著 ( $P > 0.05$ )。

表 2 太白山四种栎属树种叶片碳氮磷生态化学计量学特征  
Table 2 Leaf C,N,P stoichiometry for four *Quercus* species in Taibai Mountain

物种 Species	样本数 n	叶片碳含量 Leaf C/(mg/g)		叶片氮含量 Leaf N/(mg/g)		叶片磷含量 Leaf P/(mg/g)		叶片碳氮比 Leaf C:N		叶片氮磷比 Leaf N:P		叶片碳磷比 Leaf C:P	
		平均值 Mean	变异系数 Coefficient of Variation	平均值	变异系数	平均值	变异系数	平均值	变异系数	平均值	变异系数	平均值	变异系数
栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	6	533.73b	0.02	20.76bc	0.05	1.42b	0.07	25.78a	0.06	14.62a	0.05	376.81a	0.08
槲栎 <i>Q. aliena</i>	6	495.16a	0.03	19.71ab	0.06	1.09a	0.17	25.23a	0.09	18.45b	0.13	468.22b	0.19
锐齿栎 <i>Q. aliena var. acuteserrata</i>	27	533.39b	0.04	21.98c	0.10	1.55b	0.14	24.50a	0.10	14.39a	0.13	350.56a	0.13
辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	12	516.43b	0.03	18.36a	0.06	1.42b	0.18	28.21b	0.06	13.25a	0.16	374.54a	0.19
总计 Total	51	524.94	0.04	20.72	0.11	1.45	0.18	25.61	0.10	14.63	0.16	373.13	0.18

注: 不同字母表示不同树种之间差异显著,  $P < 0.05$

将 4 种栎属树种分别进行分析发现, 4 种树种的 CNP 化学计量特征随海拔变化趋势不同。对于叶片 C 含量, 栓皮栎和辽东栎都随海拔升高显著降低, 槲栎则显著升高, 锐齿栎呈显著曲线变化趋势, 随海拔先升高后降低(图 1,  $P < 0.05$ )。对于叶片 N 含量, 槲栎和锐齿栎随海拔升高显著降低, 栓皮栎则显著升高(图 1,  $P < 0.05$ )。对于叶片 P 含量, 槲栎和锐齿栎随海拔升高显著降低, 辽东栎呈显著曲线变化趋势, 随海拔先升高后降低(图 1,  $P < 0.05$ )。对于叶片 C:N, 槲栎和锐齿栎都随海拔升高显著升高, 栓皮栎则显著降低(图 1,  $P < 0.05$ )。对于叶片 N:P, 只有槲栎随海拔升高显著升高, 辽东栎呈显著曲线变化趋势, 随海拔先降低后升高(图 1,  $P < 0.05$ )。对于叶片 C:P, 锐齿栎呈显著曲线变化趋势, 随海拔先升高后降低, 槲栎则随海拔升高显著升高, 栓皮栎随海拔升高显著降低(图 1,  $P < 0.05$ )。

### 2.3 太白山栎属树种叶片化学计量特征的影响因素

Pearson 相关性分析表明, 叶片 C 含量与土壤 C:N 极显著负相关(表 3,  $P < 0.01$ ); 叶片 N 含量与土壤 pH、年均温极显著正相关, 与年均降水极显著负相关(表 3,  $P < 0.01$ ); 叶片 P 含量与土壤 C 含量极显著负相关, 与坡度极显著正相关(表 3,  $P < 0.01$ ); 叶片 C:N 与土壤 pH、年均温极显著负相关, 与年均降水极显著正相关(表 3,  $P < 0.01$ ); 叶片 N:P 与土壤 C 含量极显著正相关(表 3,  $P < 0.01$ ), 与年均温显著正相关(表 3,  $P < 0.05$ ), 与坡度极显著负相关(表 3,  $P < 0.01$ ); 叶片 C:P 与土壤 C 含量、坡度极显著负相关(表 3,  $P < 0.01$ )。

表 3 栎属叶片生态化学计量特征与环境因子之间的相关性

Table 3 Pearson correlations between leaf stoichiometry for *Quercus* species and environmental factors

叶片化学计量特征 Leaf Stoichiometry	土壤性质参数 Soil properties			年均温 MAT	年均降水 MAP	坡度 Slope
	土壤有机碳 SOC	土壤 C:N	pH			
叶片碳含量 Leaf C	-0.009	-0.384 **	-0.237	0.163	-0.095	0.110
叶片氮含量 Leaf N	0.170	-0.277 *	0.405 **	0.632 **	-0.615 **	0.240
叶片磷含量 Leaf P	-0.364 **	-0.226	0.232	0.104	-0.128	0.520 **
叶片碳氮比 Leaf C:N	-0.165	0.166	-0.507 **	-0.604 **	0.605 **	-0.207
叶片氮磷比 Leaf N:P	0.565 **	0.069	0.060	0.326 *	-0.274	-0.523 **
叶片碳磷比 Leaf C:P	0.433 **	0.160	-0.272	-0.045	0.096	-0.631 **

土壤 N 含量, 土壤 P 含量, 土壤 N:P, 土壤 C:P 四者与叶片 C, N, P 化学计量特征的相关性不显著, 未计入表格中; \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

分层广义线性模型结果表明气候、土壤与坡度三种环境因子共同解释了叶片化学计量特征 26.16%—48.73% 的方差(图 2)。N 含量和 C:N 受到气候的独立效应(a)最大, 独立效应值分别为 29.28% 和 20.99% (图 2)。C 含量受到土壤的独立效应(a)最大, 独立效应值为 24.03% (图 2)。P 含量、N:P 和 C:P 受到土壤和坡度的交互效应(bc)最大, 独立效应值分别为 17.25%、16.24% 和 15.17% (图 2)。土壤的总体效应(b+ab+bc+abc)对 6 个化学计量特征值的解释度为 16.38%—33.14%。气候的总体效应(a+ab+ac+abc)对 C、P 含量

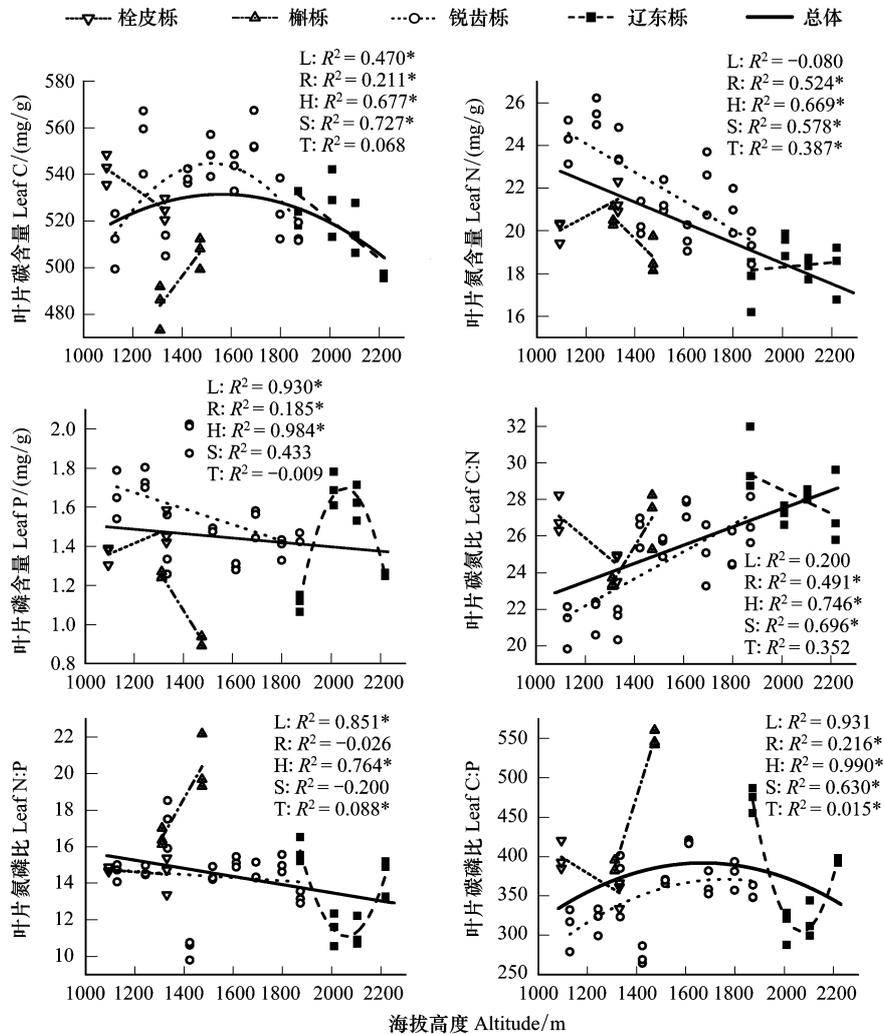


图1 太白山四种栎属树种叶片生态化学计量特征沿海拔的变化

Fig.1 Variations of leaf stoichiometry for four *Quercus* species along elevation gradients in Taibai Mountain

L: 辽东栎; R: 锐齿栎; H: 槲栎; S: 柃皮栎; T: 总体; \*,  $P < 0.05$

和 C:P 解释度极小,分别为 0.91%、1.63% 和 0.92%,对 N 含量和 C:N 中解释度较大,为 39.91% 和 36.59%。坡度的总体效应(c+ac+bc+abc)对 P 含量、N:P 和 C:P 解释度较大,分别为 27.05%、27.37% 和 39.83%,对 C、N 含量和 C:N 解释度较小,分别为 1.21%、5.76% 和 4.29%。

### 3 讨论

#### 3.1 太白山栎属树种叶片化学计量总体特征与变化规律

##### 3.1.1 总体特征

太白山 4 种栎属树种叶片 C 含量均值为 524.94 mg/g, N 含量均值为 20.72 mg/g, P 含量均值为 1.45 mg/g。与全球陆地植物(C:46.4%, N:20.09 mg/g, P: 1.77 mg/g)相比<sup>[10, 35]</sup>,太白山栎属植物的 C 含量较高, P 含量较低, N 含量几乎无差异;与中国东部南北样带森林生态系统植物(C:480.1 mg/g, N:18.3 mg/g, P: 2.0 mg/g)相比<sup>[36]</sup>, C 含量较高, P 含量较低, N 含量较高但差异不大。此外,与叶片 C 和 N 含量相比, P 含量具有较大的变异性(变异系数=0.18),这与之前的许多研究结果相一致<sup>[37-41]</sup>。

##### 3.2.2 总体特征随海拔的变化规律及影响因素

当考虑所有物种时,叶片 C 含量随海拔变化的趋势不显著,原因可能是叶片 C 含量变异系数最小,较为

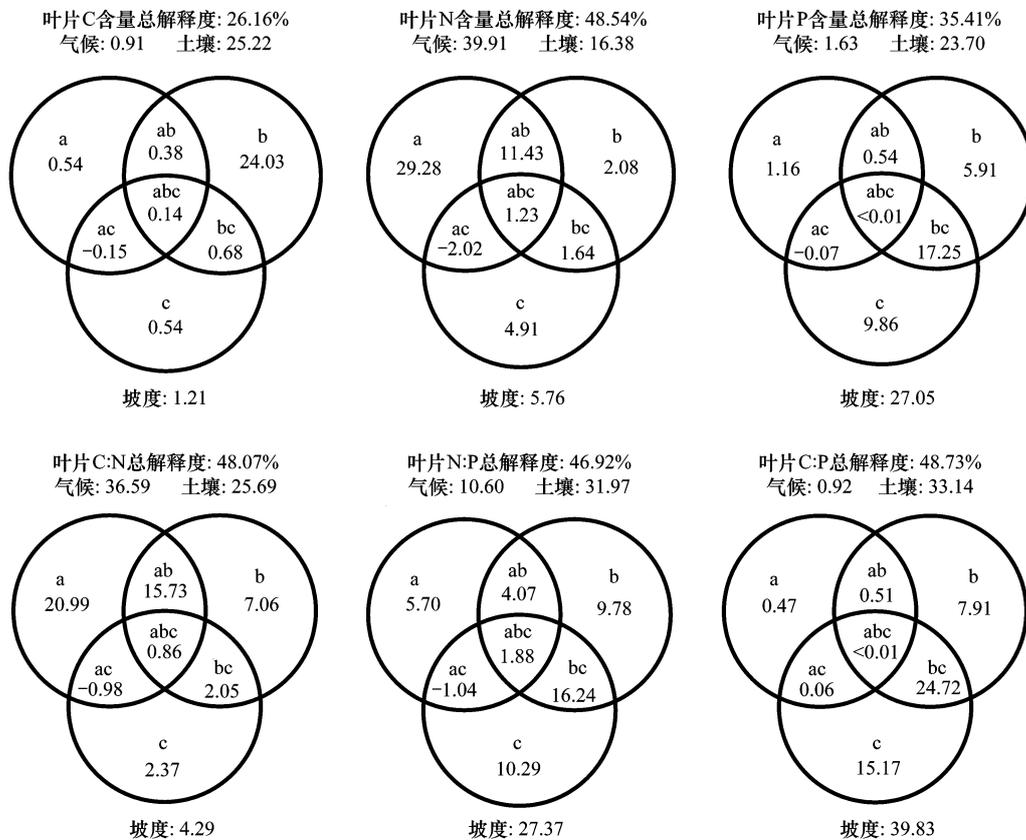


图2 气候、土壤和坡度因子对栎类叶片 C, N, P 含量及其计量比的变异解释度 ( $R^2$ , %)

Fig.2 Variation partitioning ( $R^2$ , %) of climate, soil and slope in accounting for the variations in leaf C, N, P and C:N:P

a, b 和 c 分别表示气候、土壤和坡度的独立效应; ab, ac 和 bc 分别表示气候和土壤, 土壤和坡度, 坡度和气候的交互效应; abc 为三种因子之间的交互效应

稳定,且因子分析表明影响叶片 C 含量的因子主要为土壤。叶片 N 含量总体随着海拔升高而显著降低,与 Zhao 等<sup>[12]</sup>在长白山的研究结果一致。在分层广义线性模型中,气候因子对叶片 N 含量的变异解释度最大,这表明随着海拔的升高,低温抑制了土壤微生物的活动,导致土壤有机质的分解速率降低,从而抑制根系对 N 养分的吸收<sup>[10, 42]</sup>。叶片 P 含量随海拔变化不显著,原因可能是土壤和坡度因子对叶片 P 含量的变异解释度较大(分别为 23.70%和 27.05%),气候因子的变异解释度小(1.63%),而本研究中土壤和坡度都随海拔没有明显变化趋势(线性回归结果  $P>0.05$ ,环境因子的试验数据见表 1)。

叶片 N:P 与叶片 N 含量一样随海拔升高显著降低,表示叶片 N:P 主要受到了叶片 N 含量的主导影响,叶片 P 含量相比 N 含量随海拔下降速度慢<sup>[12]</sup>。与我们的结果类似,在秘鲁的安第斯山脉的研究中同样发现叶片 N:P 随海拔升高而降低<sup>[24]</sup>,然而其他研究中则发现与本研究相反的趋势<sup>[18, 22]</sup>。此外,叶片 C:N 随海拔升高显著上升,反映了叶片的 N 元素利用效率随海拔显著上升,与 Zhao 等<sup>[12]</sup>的研究一致。

本研究中,坡度因子对叶片 P 含量、N:P 和 C:P 的变异解释度较大(27.05%—39.83%)。以 P 元素为例,由于土壤 P 含量与叶片 P 含量的相关性不显著,因此坡度可能不是通过增加影响土壤 P 元素的淋溶来影响叶片 P 含量的。本研究中坡度与叶片 P 元素含量呈显著正相关关系,而土壤有机 C 含量与叶片 P 含量显著负相关。前人研究表明,栎类树种能通过外生菌根(Ectomycorrhiza, ECM)促进根的营养吸收<sup>[44]</sup>,且外生菌根的真菌群落受土壤湿度、有机质含量的影响较大<sup>[45]</sup>。因此我们认为,随坡度降低,凋落物积累量增加、腐殖质层增厚,这对土壤水分含量及有机 C 含量影响极大,进而影响土壤微生物及菌根真菌,使栎类根系的 P 元素获取能力降低,最终影响到叶片 P 含量。

## 3.2 4 种栎属树种叶片化学计量特征与变化规律的种间差异

### 3.2.1 4 种树种叶片化学计量特征的种间差异

4 种栎属树种中,栓皮栎与锐齿栎各项指标差异均不显著,说明 2 个物种养分状况较为相似。槲栎的叶片 P 含量最小但 N:P 最大,因此说明槲栎的 P 元素利用率高, N 元素相对应的蛋白质和酶类物质含量较高,在低 P 含量状况下保持了较为旺盛的代谢率。辽东栎所处生境海拔最高,叶片 N 含量与其他物种相比显著降低,可能是由于高海拔的低温条件导致的 N 限制所致;而辽东栎的 C:N 显著高于其他 3 个物种,表明辽东栎的 N 元素养分利用效率较高<sup>[8-9]</sup>,其 C 同化能力并未受影响,因此更加适应高海拔环境。

### 3.2.2 4 种树种沿海拔变化规律的种间差异

不同物种的叶片化学计量特征沿海拔梯度存在不同的变化趋势,这反映了它们通过采取不同的养分策略来应对环境梯度的变化。首先,关于叶片 N 含量,我们发现气候因子为叶片 N 含量变化的主导因子,也就是海拔造成的气候变化主导了 N 元素的变化趋势,因此,栓皮栎和辽东栎叶片 N 含量随海拔升高而升高的变化趋势可以用植物生理假说<sup>[10]</sup>来进行解释:随着海拔上升温度降低,叶片通过增加 N 含量,来抵消酶活性降低所导致的植物代谢率下降。槲栎与锐齿栎则与前两者相反、与总体趋势相同,随着海拔升高而降低,原因是受到随海拔升高温度降低的影响,其根系对 N 养分的吸收效率降低<sup>[10, 42]</sup>。

在海拔梯度研究中<sup>[12, 25]</sup>,叶片 C 含量的变化趋势往往体现了植物利用非结构性碳水化合物(Non-structural Carbohydrate, NSC)的环境适应策略——如高碳水化合物浓度可以抵御低温减少冻害<sup>[17]</sup>。槲栎和锐齿栎在海拔范围约 1100—1700 m 之间叶片 C 含量随海拔升高而升高,证明它们提高了非结构性碳水化合物的浓度来适应高海拔的低温环境,1700 m 以上锐齿栎的叶片 C 含量有所下降,可能是因为处于适宜生长的分布区边缘,或受到了土壤等其他因素的影响。结合前文,4 种栎类面对海拔升高的气温变化明显采取了两种不同的养分策略:栓皮栎和辽东栎提高了叶片 N 含量,槲栎与锐齿栎则提高了叶片 C 含量。另外,虽然因子分析中气候因子对 4 种栎类总体叶片 C 含量影响不大,但 4 种栎类各自的叶片 C 含量随海拔变化趋势差别较大,因此可以说明不同物种在面对环境变化时,所受到的环境影响和采取的养分策略都具有差异。4 种栎类叶片 C:N 随海拔的变化趋势更为明显地印证了上述推论,栓皮栎和辽东栎的叶片 C:N 随海拔升高而降低,槲栎与锐齿栎则与之相反,证明随海拔升高,前两者趋向于增加 N 元素为主的物质(蛋白质和酶),而后两者则趋向于增加 C 元素为主的物质(非结构性碳水化合物)。

关于叶片 N:P 和 C:P,由于受土壤和坡度的影响较大,本研究中土壤和坡度都随海拔没有显著变化趋势(回归结果  $P > 0.05$ ,环境数据见表 1),且栓皮栎和锐齿栎叶片 N:P 随海拔变化趋势不显著,导致本研究中叶片 N:P 和 C:P 的海拔格局难以体现栎类对海拔变化的反应或策略,具体原因仍需进一步研究。

Yang 等人<sup>[46]</sup>研究发现,随着纬度梯度的变化,蒿属(*Artemisia*)及其亲缘物种的叶片化学计量特征呈现出了不同的变化趋势,而且某些物种的变化趋势与蒿属植物总体变化趋势不同。本研究则在海拔梯度试验中,从 4 种栎属树种上发现了相同现象,且本研究进一步深入解释了不同的海拔变化趋势所代表的养分策略。亲缘关系较近的物种在面对环境变化时,揭示其不同的养分策略,能够在一定程度上解释其地带分布规律,对未来从系统发育和基因角度研究植物的化学计量学,提供一定研究基础。

## 4 结论

通过对太白山 4 种栎属树种叶片化学计量特征的研究发现,总体而言,4 种栎类树种叶片 N 含量、N:P 随海拔升高而降低,叶片 C:N 随海拔升高而升高。4 种栎类树种之间,叶片化学计量特征随海拔变化趋势存在差异:面对海拔差异带来的环境变化,槲栎与锐齿栎的变化趋势相同,其叶片 N、P 含量都随海拔升高而降低,C:N 都随海拔升高而升高;栓皮栎和辽东栎的变化趋势相同,其叶片 C 含量和 C:N 都随海拔升高而降低,N 含量随海拔升高而升高。叶片不同化学计量特征变化的主导影响因素不同,叶片 C 含量主要受土壤因子影响,N 含量和 C:N 主要受气候因子影响,P 含量、N:P 和 C:P 则主要受土壤和坡度因子影响。这些结果表明,

即使物种间的亲缘关系近,它们在应对环境变化时所采取的的养分策略也会存在差异。此外,叶片化学计量受许多外界条件(如气候、土壤和地形)的综合影响,在以后的研究中需尽可能考虑到多种因素,尤其是地形因素。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Baxter I, Dilkes B P. Elemental profiles reflect plant adaptations to the environment. *Science*, 2012, 336(6089): 1661-1663.
- [ 2 ] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [ 3 ] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, Elser J J, de Ruiter P C. Carbon sequestration in ecosystems; the role of stoichiometry. *Ecology*, 2004, 85(5): 1179-1192.
- [ 4 ] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [ 5 ] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish T J, ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
- [ 6 ] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [ 7 ] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [ 8 ] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [ 9 ] 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2003, (1): 92-97.
- [ 10 ] Reich P B, 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(30): 11001-11006.
- [ 11 ] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. *生态学报*, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [ 12 ] Zhao N, He N P, Wang Q F, Zhang X Y, Wang R L, Xu Z W, Yu G R. 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.
- [ 13 ] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.
- [ 14 ] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [ 15 ] Körner C. The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 1989, 81(3): 379-391.
- [ 16 ] Soethe N, Lehmann J, Engels C. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 2008, 24(4): 397-406.
- [ 17 ] Hoch G, Körner C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(8): 861-871.
- [ 18 ] Macek P, Klimeš L, Adamec L, Doležal J, Chlumská Z, de Bello F, Dvorský M, Řehůčková K. Plant nutrient content does not simply increase with elevation under the extreme environmental conditions of Ladakh, NW Himalaya. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2012, 44(1): 62-66.
- [ 19 ] Köhler L, Gieger T, Leuschner C. Altitudinal change in soil and foliar nutrient concentrations and in microclimate across the tree line on the subtropical island mountain Mt. Teide (Canary Islands). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2006, 201(3): 202-214.
- [ 20 ] Macek P, Macková J, de Bello F. Morphological and ecophysiological traits shaping altitudinal distribution of three *Polylophus* treeline species in the dry tropical Andes. *Acta Oecologica*, 2009, 35(6): 778-785.
- [ 21 ] Van de Weg M J, Meir P, Grace J, Atkin O K. Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity*, 2009, 2(3): 243-254.
- [ 22 ] Sundqvist M K, Giesler R, Wardle D A. Within-and across-species responses of plant traits and litter decomposition to elevation across contrasting vegetation types in subarctic tundra. *PLoS One*, 2011, 6(10): e27056.
- [ 23 ] Shi W Q, Wang G A, Han W X. Altitudinal variation in leaf nitrogen concentration on the eastern slope of Mount Gongga on the Tibetan Plateau, China. *PLoS One*, 2012, 7(9): e44628.

- [24] Fisher J B, Malhi Y, Torres I C, Metcalfe D B, van de Weg M J, Meir P, Silva-Espejo J E, Huasco W H. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3, 000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 2013, 172(3): 889-902.
- [25] Du B M, Ji H W, Peng C, Liu X J, Liu C J. Altitudinal patterns of leaf stoichiometry and nutrient resorption in *Quercus variabilis* in the Baotianman Mountains, China. *Plant and Soil*, 2017, 413(1/2): 193-202.
- [26] Hao Z, Kuang Y W, Kang M. Untangling the influence of phylogeny, soil and climate on leaf element concentrations in a biodiversity hotspot. *Functional Ecology*, 2015, 29(2): 165-176.
- [27] 兰士波. 中国北方落叶栎类研究进展及前景. *中国林副特产*, 2018, (4): 71-76.
- [28] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. *生物多样性*, 2004, 12(1): 115-122.
- [29] 任毅, 刘明时, 田联会, 田先华, 李智军. 太白山自然保护区生物多样性研究与管理. 北京: 中国林业出版社, 2006: 69-263.
- [30] 温婧雯, 陈昊轩, 滕一平, 张硕新, 王瑞丽. 太白山栎属树种气孔特征沿海拔梯度的变化规律. *生态学报*, 2018, 38(18): 6712-6721.
- [31] 翁笃鸣, 罗哲贤. 山区地形气候. 北京: 气象出版社, 1990.
- [32] 傅抱璞, 虞静明, 李兆元. 秦岭太白山夏季的小气候特点. *地理学报*, 1982, 37(1): 88-97.
- [33] 康永祥, 刘婧辉, 代拴发, 何晓军. 太白山不同海拔太白红杉年轮生长对气候变化的响应. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2010, 38(12): 141-147.
- [34] Heikkinen R K, Luoto M, Kuussaari M, Pöyry J. New insights into butterfly-environment relationships using partitioning methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272(1577): 2203-2210.
- [35] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [36] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- [37] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, Tang Z Y, Fang J Y. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [38] Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 37-61.
- [39] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [40] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.
- [41] Zhao N, Yu G R, He N P, Wang Q F, Guo D L, Zhang Z Y, Wang R L, Xu Z W, Jiao C C, Li N N, Jia Y L. Coordinated pattern of multi-element variability in leaves and roots across Chinese forest biomes. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(3): 359-367.
- [42] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [43] Zhang S B, Zhang J L, Slik J W F, Cao K F. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(8): 809-818.
- [44] 王晓冰. 秦岭和黄土高原主要栎类外生菌根真菌群落研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [45] Erlandson S R, Savage J A, Cavender-Bares J M, Peay K G. Soil moisture and chemistry influence diversity of ectomycorrhizal fungal communities associating with willow along an hydrologic gradient. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(1): fiv148.
- [46] Yang X J, Huang Z Y, Zhang K L, Cornelissen J H C. C:N:P stoichiometry of *Artemisia* species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy. *Journal of Ecology*, 2015, 103(4): 1020-1031.