

DOI: 10.20103/j.stxb.202401300274

武锦艳, 张华, 李兴民. 祁连山北坡不同纬度青海云杉及林下土壤化学计量特征. 生态学报, 2024, 44(19): 8508-8519.

Wu J Y, Zhang H, Li X M. Characterization of Qinghai spruce and understory soil chemometrics at different latitudes on the northern slopes of Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8508-8519.

祁连山北坡不同纬度青海云杉及林下土壤化学计量特征

武锦艳¹, 张 华^{1,*}, 李兴民²

1 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

2 甘肃省国家公园监测中心, 兰州 730070

摘要: 深入探讨植物和土壤化学计量的空间格局和驱动因子, 对于把握元素循环和量化生态系统对环境因子的响应具有重要意义。基于此, 实验测定了祁连山北坡不同纬度青海云杉组织及土壤碳(C)氮(N)磷(P)含量, 采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)、皮尔逊相关分析(Pearson correlation)及冗余分析(Redundancy analysis, RDA)来揭示祁连山北坡不同纬度青海云杉及林下土壤化学计量特征及关键影响因素。结果表明: (1) 青海云杉组织和土壤 C、N 含量随纬度增加而减少; 而青海云杉组织 N:P、C:P 随纬度增加而增大, 土壤 N:P、C:P 则减小。(2) 青海云杉组织养分分配不均衡, C、N 元素含量, 叶>枝>根, 而 P 元素含量, 枝>叶>根, 且青海云杉枝、根 N:P 均小于 14, 表明祁连山青海云杉生长受土壤 N 元素的限制。(3) 土壤因子(含水量、pH 值、容重、SOC、TN、TP 及 SOC:TN:TP)及气候因子(年均气温和年均降水量)变化影响青海云杉组织 N、P 元素含量, 且土壤因子对植物组织 N、P、N:P 的解释率大于气候因子, 其中, 植物叶片 N、N:P 与土壤 TN、TN:TP 呈正相关($P<0.05$), 而植物根系 N、N:P 值与气温呈负相关、与年均降水量呈显著正相关($P<0.05$)。本研究有助于评估祁连山青海云杉生态系统养分动态变化, 探索不同纬度青海云杉林养分调控分配机理, 以为祁连山森林生态系统的持续健康发展提供科学依据。

关键词: 青海云杉; 化学计量; 土壤养分; 环境因子; 祁连山北坡

Characterization of Qinghai spruce and understory soil chemometrics at different latitudes on the northern slopes of Qilian Mountains

WU Jinyan¹, ZHANG Hua^{1,*}, LI Xingmin²

1 College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

2 Gansu National Park Monitoring Center, Lanzhou 730070, China

Abstract: An in-depth exploration of the spatial patterns and drivers of plant and soil stoichiometry is important for grasping elemental cycling and quantifying ecosystem responses to environmental factors. This paper experimentally determined the carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents of Qinghai spruce tissues and soils at different latitudes on the northern slopes of the Qilian Mountains. One-way ANOVA, Pearson correlation, and redundancy analysis were used to reveal the stoichiometric characteristics and key influencing factors of Qinghai spruce and understory soils at different latitudes on the northern slopes of the Qilian Mountains. The results showed that: (1) the C and N contents of the Qinghai spruce tissues and soils decreased with the increasing latitude; whereas the N:P and C:P of the Qinghai spruce tissues increased with the increasing latitude, and the N:P and C:P of the soils decreased. (2) The nutrient distribution of Qinghai spruce tissues was unbalanced, with the content of C and N elements in the order of leaves>branches>roots, and the content

基金项目: 国家自然科学基金项目(41461011); 祁连山国家公园甘肃片区定位监测体系基础数据库建设项目(50090874)

收稿日期: 2024-01-30; **网络出版日期:** 2024-07-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhanghua2402@163.com

of P elements in the order of branches>leaves>roots, and the N:P of Qinghai spruce branches and roots being less than 14, which indicated that the growth of Qinghai spruce in Qilian Mountains was limited by soil N element. (3) Changes in soil factors (water content, pH, bulk weight, SOC, TN, TP and SOC:TN:TP) and climatic factors (mean annual temperature and mean annual precipitation) affected the elemental content of N and P in Qinghai spruce tissues. The soil factors explained more of the N, P, and N:P of plant tissues than did the climatic factors, in which, the plant leaf N and N:P were positively correlated with soil TN and TN:TP ($P<0.05$), while plant root N, N:P values were negatively correlated with temperature and significantly positively correlated with mean annual precipitation ($P<0.05$). The study helps to assess the plant-soil nutrient dynamics of Qinghai spruce ecosystems in the Qilian Mountains, and explore the mechanism of nutrient regulation and allocation in Qinghai spruce forests at different latitudes, with a view to providing a scientific basis for the sustained and healthy development of forest ecosystems in the Qilian Mountains.

Key Words: Qinghai spruce; stoichiometry; soil nutrients; environmental factors; northern slopes of Qilian Mountains

生态化学计量学主要研究生态过程中化学元素的比例关系及随生物与非生物环境因子的变化规律,通过研究生态系统中能量流动和元素(碳、氮、磷)动态平衡,以此来反映生态系统中多重化学元素平衡对生态作用的影响^[1]。植物叶片、枝、根系是个体竞争基质资源的主要器官^[2],由于其对环境梯度适应具有可塑性,同一植物的不同器官功能特征差异显著^[3]。植物根系从土壤中吸收氮、磷等营养元素^[4],供应叶片进行光合作用,从而固定大气中的碳元素,叶片和根系之间通过茎和枝支撑并相互传输养分,最终植物又以枯落物分解的形式将营养物质返还进入土壤^[5],可见生态系统的养分循环发生在植物-土壤的连续体中。其中,叶片 N:P 大小是判断植物生长受 N 或 P 某一元素限制的敏感性指数;土壤 C:N 能够预测土壤的溶解有机碳浓度;土壤 C:P 值与土壤中磷的有效性呈反比;土壤 N:P 可以反映有机质的分解性,判断土壤中养分限制状况^[6]。生态化学计量学认为元素的相对丰度能控制生态系统的养分循环和能量流动的速率^[7],通过计算植物和土壤碳氮磷比值可以作为养分限制、碳氮磷饱和的诊断和有效预测指标^[8]。

目前,针对纬度变化对植物-土壤生态化学计量的研究已在大尺度范围内展开,全球范围内的研究表明,植物叶片 N:P 随纬度的降低而降低^[9],Han 等对中国 753 种陆生植物 N、P 含量分布格局的研究结果也是如此^[10];区域尺度上对植物化学计量随不同纬度变化的研究表明:黄土高原植物-土壤化学计量的研究得出随着纬度的升高,植物叶片 C 含量降低, N、P 含量升高,而土壤 C、N 均随着纬度的升高呈指数减小的趋势;Zhang 等^[11]发现东部沿海水杉叶片 N、P 浓度沿纬度增加。以上诸多研究表明:不管是全球还是区域,纬度对生态化学计量的影响是具有一定差异的,而以往对生态化学计量空间格局的讨论主要集中在植物体叶片上,对植物的其它组织如枝、根等的研究较少,尤其是通过植物-土壤化学计量对不同纬度上元素空间变化的研究更少,在大多数生态系统中,土壤养分和植物器官组织密切相关,土壤 C、N、P 及化学计量为陆地生态系统的养分动态和平衡提供着基础,因此,可以从植物器官生态化学计量学角度理解植物-土壤的养分分配和利用策略,进一步了解青海云杉林对环境的响应和适应机制。

研究证实生态化学计量学特征区域尺度效应的研究,实际上就是探讨区域尺度上温度或水分等环境因子的变化对其生理生态过程的影响^[12],而纬度梯度产生的效应是导致温度、湿度、光照等环境因子发生变化的主要因素^[13],祁连山北坡地区跨越近 4 个纬度 ($35^{\circ}50'—39^{\circ}19'N$),其多年平均温度沿纬度梯度增加,范围 $1.24—8.24^{\circ}C$ 之间^[14],加之山区内地形起伏较大,影响着太阳辐射能量的分配,都对祁连山植被生长的起主要原因^[15]。青海云杉(*Picea crassifolia* Kom)作为祁连山森林主要建群树种,在涵养水源以及水土保持方面发挥着重要作用,因此,有必要探究祁连山北坡纬度梯度上环境因子的变化对青海云杉组织及林下土壤特性的影响。基于此,本研究自南向北在其生长的林下线附近的纬度上设置采样点,对青海云杉组织及土壤元素含量进行分析,用以确定:①青海云杉林土壤化学计量(C、N、P 和 C:N:P 比)和青海云杉组织(叶、枝和根)化学计量(C、N、P 和 C:N:P)在纬度梯度上的变化特征;②青海云杉组织(叶、枝和根)元素含量的分配格局特

征? ③青海云杉组织(N、P 及 N:P)对区域气候环境和土壤因素的响应。以期揭示祁连山北坡不同纬度植物-土壤生态化学计量的变化规律,更好地了解植被-土壤互馈如何响应森林生态系统典型植被生长,并为揭示青海云杉的生态策略和环境适应性提供理论支持。

1 数据和方法

1.1 研究区概况

研究区位于我国青海省与甘肃省交界处——祁连山北坡(图 1)。属典型的高原大陆性气候,地理坐标 $35^{\circ}50'—39^{\circ}19'N, 94^{\circ}10'—103^{\circ}04'E$ 。年平均气温 $5.4^{\circ}C$, 多年平均降水量 $300—500mm$, 主要集中在 6—9 月, 年潜在蒸发量为 $1488mm$, 年均相对湿度为 60%。祁连山土壤和植被类型多样^[16]。研究区从东至西, 纬度升高, 土壤类型依次是灰钙土、栗钙土和灰褐土、草甸土和棕漠土等^[17]。青海云杉(*Picea crassifolia* Kom)作为祁连山主要的建群树种, 适应性强, 耐低温($-30^{\circ}C$), 呈带状或斑块状分布于海拔 $2500—3400m$ 的阴坡和半阴坡, 占乔木林面积的 75.12%, 是中国西北生态屏障的重要组成部分^[18—19]。

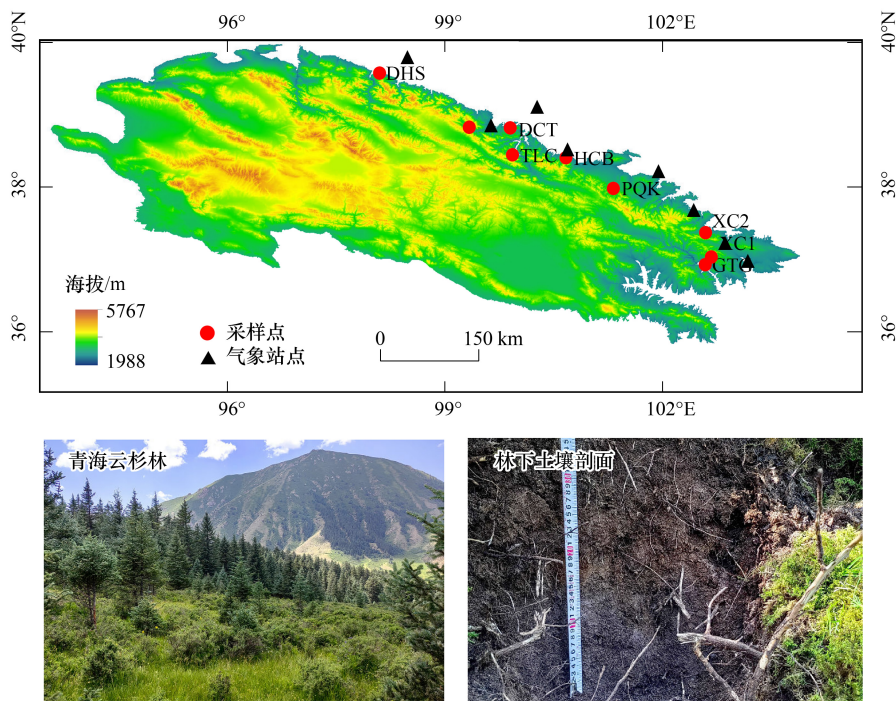


图 1 研究区采样点分布及采样照片

Fig.1 Distribution of sampling sites in the study area and sampling photos

1.2 采样与预处理

1.2.1 样地设置

2023 年 7—8 月, 本研究在保证最大可采集样品的纬度范围内选择了祁连山北坡由南至北 9 个典型的青海云杉林生态系统样点, 依次为 GTG、XC1、XC2、PQK、HCB、TLC、DCT、SJLG 和 DHS, 从 $36.92^{\circ}N$ 增加至 $39.55^{\circ}N$, 在每个青海云杉生长样点设置一个 $20m \times 20m$ 的样方, 记录样点基本环境信息。并选择采样点附近的气象站点, 2000—2022 年气温和降水年尺度数据作为气候因子, 数据来自于中国气象数据网(<http://data.cma.cn>)。

1.2.2 植物与土壤样品的采集与测定方法

在每个青海云杉林地样方中随机选择 3—5 株健康植株, 沿 4 个不同方向剪取青海云杉枝条, 并收集枝条末端健康且叶龄相对一致的叶片, 将其分别标记后装入信封袋保存; 同步进行各样点的土壤取样, 在样方中取

3 个深 0—40cm 的土壤剖面,使用环刀分别采集 0—10cm、10—20cm 和 20—40cm 土层的土壤,标记好放入自封袋后并称其鲜重,用于土壤容重及含水量测定;此外,每层保留 1kg 左右土样放入自封袋,并做好标记用于元素测定;与此同时收集土壤剖面上直径小于 0.5 cm 的青海云杉细根样品,标记好装入信封袋。将植物样品 105℃ 条件下杀青 30min,65℃ 下烘干 48h,采用混合球磨仪(MM400, Retsch, Germany)磨碎过 0.15mm 筛;土壤样品放入 105℃ 的烘箱中烘干至恒重,去除杂质后放置在通风处阴干,研磨后过 0.15mm 筛保存。

土壤容重(SBD)采用环刀法,含水量(SM)采用烘干法测定^[20];pH 值使用 pH 计测定(水土比为 5:1)^[21];有机碳(SOC)测定采用重铬酸钾-硫酸外加热法测定^[22];全氮(TN)和全磷(TP)分别采用浓硫酸和高氯酸-硫酸消煮后使用全自动化学分析仪(Smartchem 200)测定^[23]。

1.3 数据分析方法

使用 SPSS 21.0 进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),基于 Duncan 的方差假设(D),比较植物不同组织生态化学计量比,显著性水平设为 0.05。使用 Origin 2021 将数据可视化,判断纬度对土壤和青海云杉组织 C、N、P 含量及化学计量比的影响($P < 0.05$)。采用 Pearson 相关分析方法判断不同纬度之间青海云杉组织(N、P、N:P)与环境因子(气候因子和土壤因子)化学计量特征的相关性。

使用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)来量化气候因子(年平均气温 MAT、年平均降水量 MAP)和土壤因子(pH、SBD、SM、SOC、TN、TP 及 SOC:TN:TP)对青海云杉组织(N、P 及 N:P)变异特征的相对贡献。通过 Canoco 5.0 软件实现 RDA 限制性排序分析,其结果可以显示各环境因素的解釋率和显著性检验结果,响应变量与解释变量箭头夹角的余弦值可以判断相关性^[4]。

2 结果与分析

2.1 土壤化学计量特征的空间格局变化

2.1.1 土壤 SOC、TN、TP 及化学计量比随深度的变化

研究区土壤平均 SOC、TN、TP 含量分别为(64.89±3.92) mg/g(范围 24.46—97.2)、(4.74±0.36) mg/g(范围 1.51—8.48)和(0.36±0.05) mg/g(范围 0.03—0.79)。SOC:TN、TN:TP 和 SOC:TP 的平均水平分别为14.23±0.9、38.6±7.33、498.29±89.96(表 1)。整体上,随深度增加,土壤 SOC、TN、TP 含量减小。说明土壤 SOC、TN、TP 主要来源于土壤表层,地上植被凋落物的有机质随水或者其他介质向深层迁移扩散地越来越少,土层越深土壤 SOC、TN、TP 的含量越少。土壤 TN:TP、SOC:TP 均随深度增加而增加,SOC:TN 随着深度的增加而减小(图 2),表明祁连山北坡青海云杉林地深层土壤有机质分解速度比浅层快。

表 1 祁连山北坡采样点土壤 SOC、TN、TP 及化学计量比的统计特征

Table 1 Statistical characteristics of soil SOC, TN, TP and stoichiometric ratios at sampling sites on the northern slopes of the Qilian Mountains

土层深度 Soil depth	参数 Parameters	有机碳 SOC/(mg/g)	全氮 TN/(mg/g)	全磷 TP/(mg/g)	碳氮比 SOC:TN	氮磷比 TN:TP	碳磷比 SOC:TP
0—40cm	平均值±标准误差	64.89±3.92	4.74±0.36	0.36±0.05	14.23±0.9	38.6±7.33	498.29±89.96
	最大值	97.2	8.48	0.79	27.29	104.93	1331.86
	最小值	24.46	1.51	0.03	6.24	2.88	44.22

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:土壤全氮 Soil total nitrogen; TP:土壤全磷 Soil total phosphorus; SOC:TN:碳氮比 Soil carbon to nitrogen ratio; TN:TP:氮磷比 Soil nitrogen to phosphorus ratio; SOC:TP:碳磷比 Soil carbon to phosphorous ratio

2.1.2 土壤 SOC、TN、TP 及化学计量比随纬度的变化

祁连山北坡青海云杉林下土壤(0—40cm) C、N、P 的平均含量及化学计量比的平均水平随纬度变化存在差异(图 3),随纬度的增加,土壤(0—40cm) SOC、TN 含量显著下降($P < 0.05$), TP 含量显著增加($P < 0.01$); TN:TP、SOC:TP 也显著下降($P < 0.05$); SOC:TN 增加不显著($P > 0.05$)。

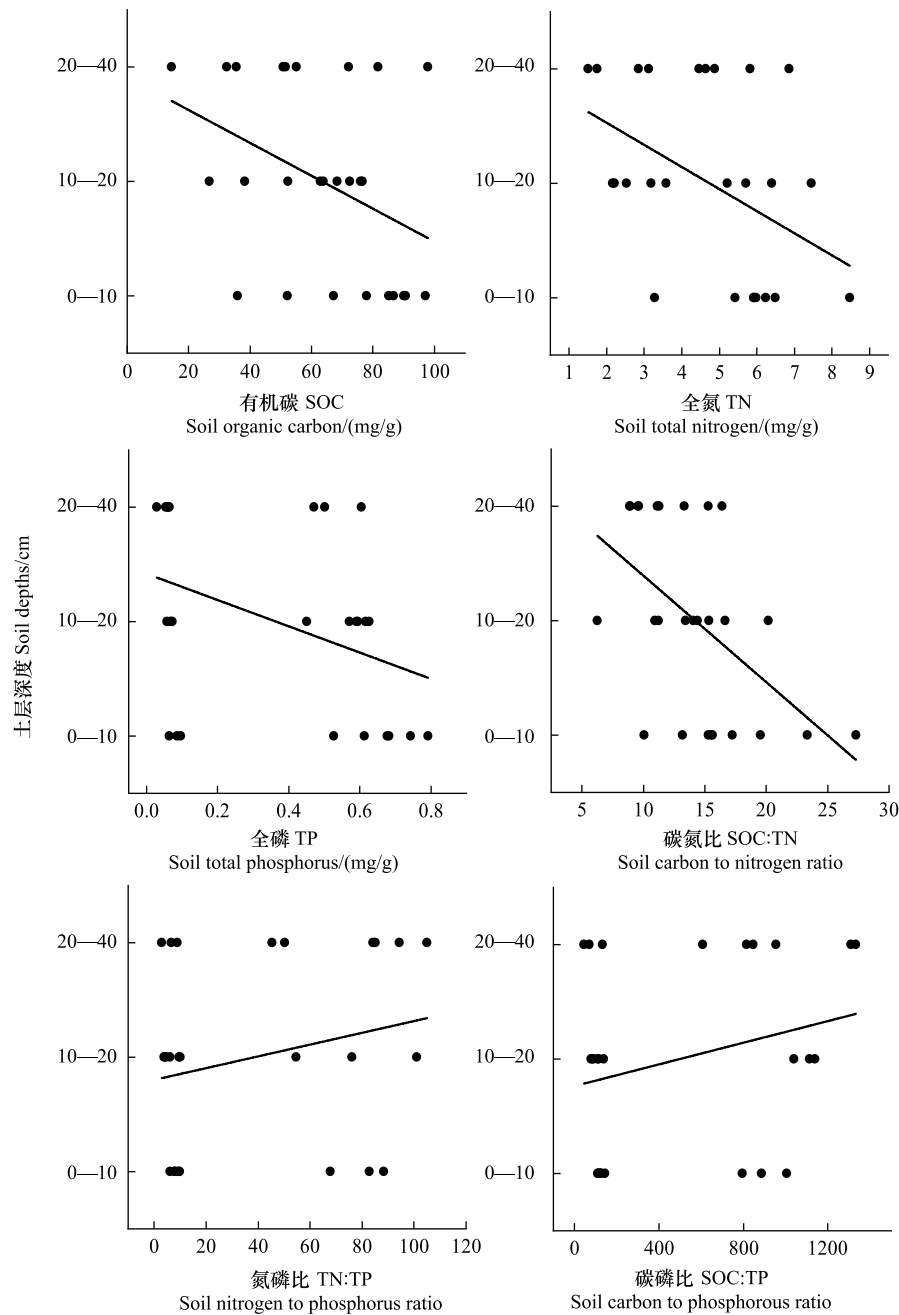


图2 祁连山北坡采样点土壤 SOC、TN、TP 及化学计量比随土层深度的变化

Fig.2 Changes of soil SOC, TN, TP and stoichiometric ratios with soil depth at sampling sites on the northern slopes of the Qilian Mountains

2.2 植物组织化学计量特征的空间格局变化

2.2.1 青海云杉组织间 C、N、P 及化学计量比分配格局

青海云杉 C、N、P 含量及化学计量比在各组织(叶、枝、根)间存在显著差异(图4)。叶片 C 含量((146.13±1.86) mg/g)显著高于枝((127.68±6.59) mg/g)和根((127.74±6.84) mg/g);青海云杉各组织 N 含量,叶((23.57±1.16) mg/g)>枝((15.29±1.14) mg/g)>根((6.3±0.57) mg/g);各组织 P 含量,枝((1.53±0.23) mg/g)>叶((1.07±0.1) mg/g)>根((0.54±0.04) mg/g);青海云杉根 C:N(21.23±1.75)显著高于叶(6.37±0.44)和枝(8.76±0.74);叶 N:P(23.02±1.73)显著高于枝(11.00±1.29)和根(12±1.00);各组织 C:P,根(251.39±

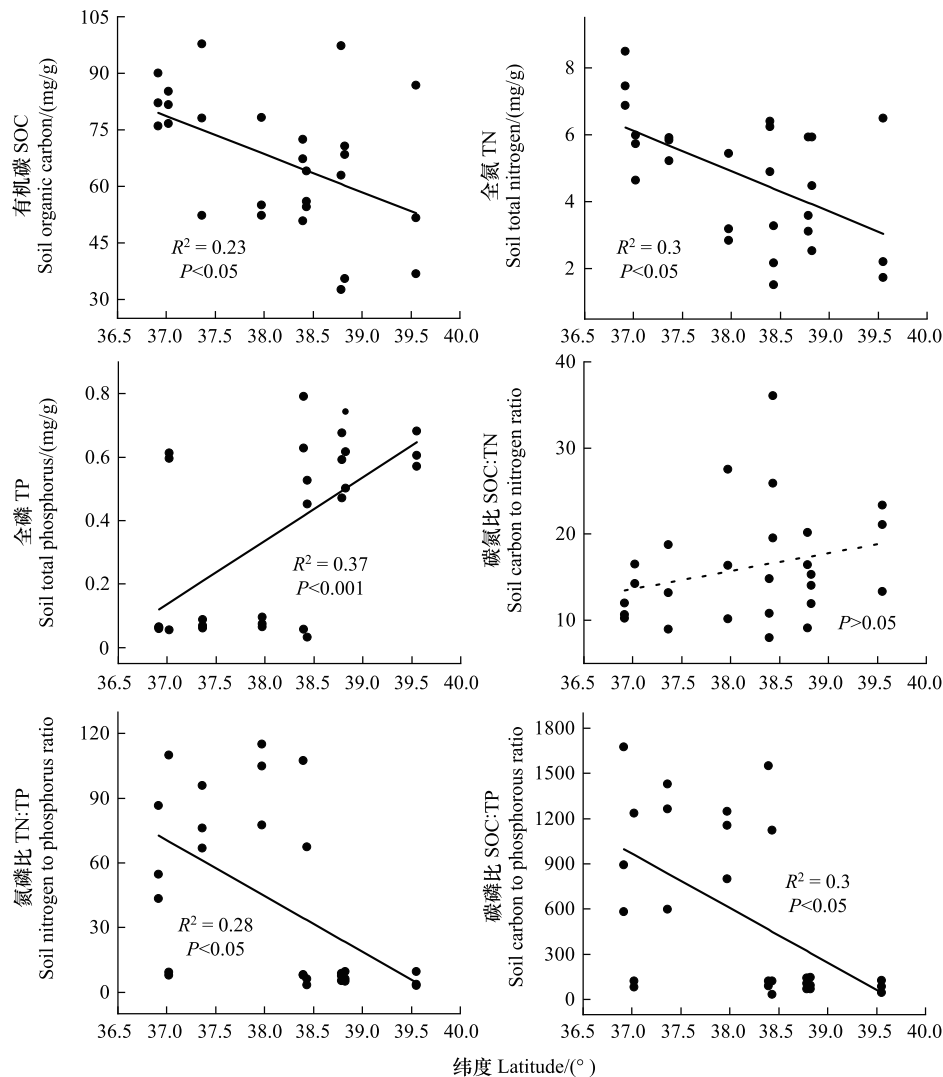


图3 祁连山北坡采样点土壤 C、N、P 及化学计量比随纬度的变化

Fig.3 Changes in soil C, N, P and stoichiometric ratios with latitude at sampling sites on the northern slopes of the Qilian Mountains

$P < 0.05$ 表示相关性显著, $P < 0.01$ 表示相关性极显著; $P > 0.05$ 表示相关性不显著

25.72) > 叶 (144.46 ± 10.96) > 枝 (91.45 ± 7.77)。

2.2.2 植物组织 C、N、P 及化学计量比随纬度的变化

青海云杉各组织 C、N、P 含量及化学计量比随纬度下增加有明显的变化(图 5)。随着纬度的增加,青海云杉叶片 C、P 含量显著降低;枝的 C、N、P 含量均显著降低;根的 P 含量显著降低($P < 0.05$);青海云杉各组织 C:N 水平随纬度增加变化不显著($P > 0.05$);青海云杉枝的 N:P 水平随纬度增加显著升高($P < 0.05$);叶和根 C:P 水平随纬度增加显著升高,但枝 C:P 水平升高不显著($P > 0.05$)。

2.3 植物(N、P、N:P)与土壤、气候的关系

2.3.1 土壤、气候对青海云杉组织(N、P、N:P)的影响

青海云杉组织(N、P、N:P)与土壤、气候因子具有相关性(表 2)。叶、枝、根化学计量(N、P、N:P)受土壤因子影响显著,青海云杉叶 N、N:P 与土壤 TN、TN:TP 呈正相关($P < 0.05$),叶 P 与土壤 SOC、TN 呈负相关($P < 0.05$);青海云杉枝 N 与土壤 TN、TN:TP 呈正相关($P < 0.05$),枝 N、TN:TP 与土壤 SOC:TN 呈负相关($P < 0.05$);青海云杉根 N、TN:TP 与土壤 TN:TP、SOC:TP 呈正相关($P < 0.05$)。青海云杉组织叶、枝 N、P 含量与气

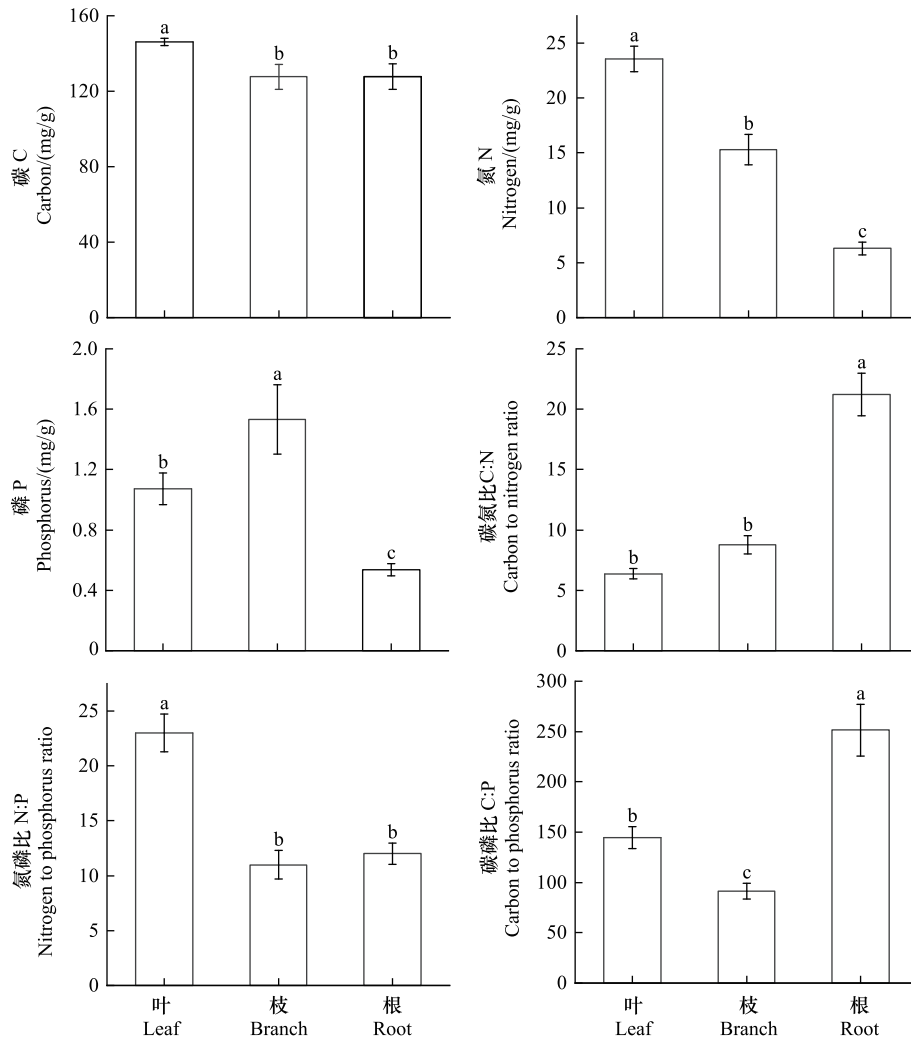


图 4 祁连山北坡青海云杉组织(叶、枝、根)C、N、P 及化学计量比特征

Fig.4 Characteristics of C, N, P and stoichiometric ratios of Qinghai spruce tissues (leaves, branches and roots) on the northern slopes of Qilian Mountains

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

候因子相关性不显著 ($P > 0.05$), 但是植物根 N、N:P 与年均降水量呈正相关 ($P < 0.05$), N:P 与气温呈负相关 ($P < 0.05$)。

2.3.2 土壤、气候因子对植物组织 N、P 及 N:P 的解释率

根据植物组织与环境因子的冗余分析结果(图 6), 部分环境因子对不同纬度青海云杉组织化学计量差异有显著影响。对于青海云杉叶片, 轴 1 和轴 2 的解释率分别是 85.45%、14.54%, TN、SOC:TN、TN:TP 对叶片 (N、P、N:P) 解释率大于其它环境因子, 且叶片化学计量与土壤 TN ($P = 0.002$)、SOC:TN ($P = 0.002$)、TN:TP ($P = 0.018$) 呈显著相关。对于青海云杉枝, 轴 1 和轴 2 的解释率分别是 78.31%、21.62%, TN、SOC:TN 对枝 (N、P、N:P) 解释率大于其它环境因子, 且枝化学计量与土壤 TN ($P = 0.004$) 和 SOC:TN ($P = 0.03$) 呈显著相关。对于青海云杉根, 轴 1 和轴 2 的解释率分别是 69.93%、30.03%, TN:TP、TP、SOC:TP、MAP 和 MAT、对根 (N、P、N:P) 解释率大于其它环境因子, 且根化学计量与土壤 TN:TP ($P = 0.002$)、TN ($P = 0.004$)、SOC:TP ($P = 0.004$) 和气候因子 MAP ($P = 0.008$)、MAT ($P = 0.03$) 呈显著相关。

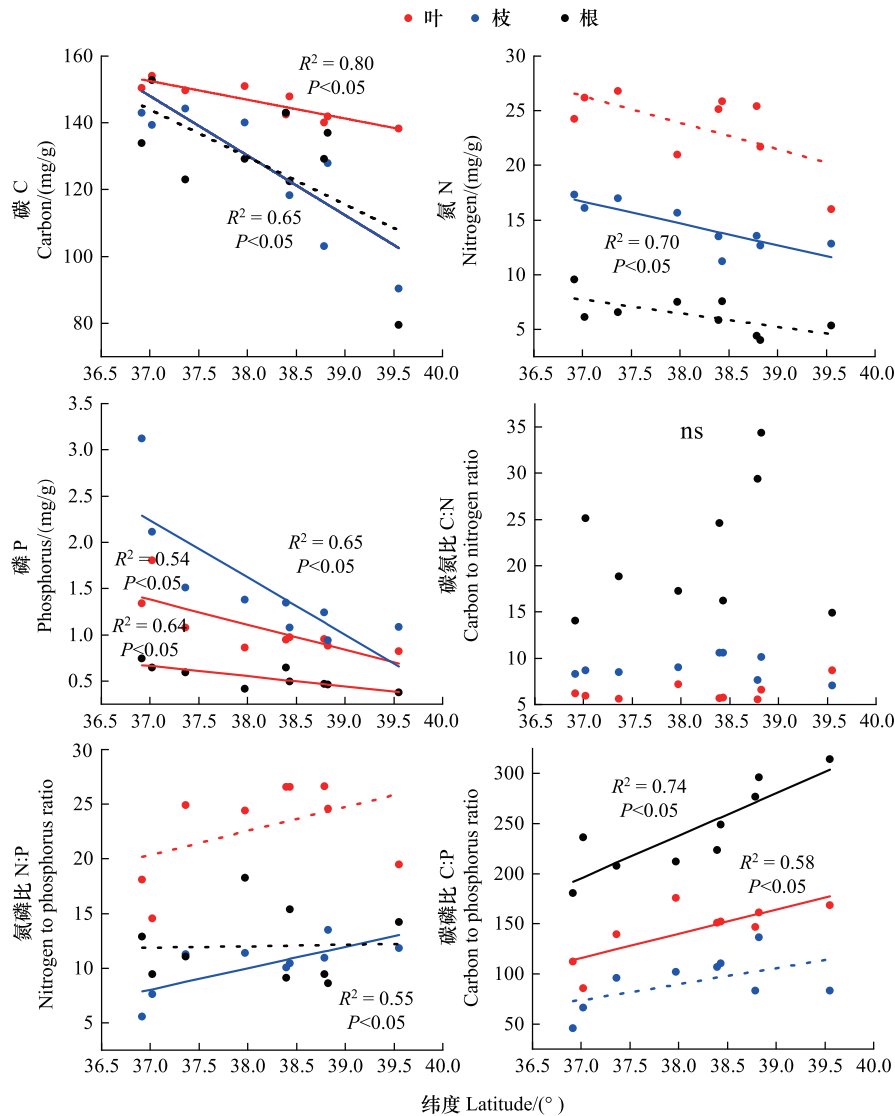


图5 祁连山北坡青海云杉组织(叶、枝、根)C、N、P及化学计量比随纬度的变化

Fig.5 Changes in C, N, P and stoichiometric ratios of Qinghai spruce tissues (leaves, branches and roots) with latitude on the northern slopes of the Qilian Mountains

实线表示相关性显著 ($P < 0.05$), 虚线表示相关性不显著 ($P > 0.05$), ns 表示均没有相关性

3 讨论

3.1 土壤、植物组织 C、N、P 及化学计量比的空间格局特征

研究发现,土壤元素(SOC、TN、TN:TP 和 SOC:TP)与植物组织叶、枝、根(C、N、P)均随纬度的升高而降低,此结果与诸多学者研究结果一致^[14,24],进一步说明植物体内化学元素含量高低与土壤含量密切相关。

土壤 SOC 与 TN 含量在纬度影响下变化特征相似(图 3),生态系统 C 的输入会促进 N 的积累,维持 C 和 N 的同步变化^[25],土壤中二者主要的来源是植物残体,这是由于祁连山北坡生物量以及地表植物凋落物随着纬度增加逐渐降低;土壤 TP 含量随纬度增加而增加,TP 含量主要受气候、土壤类型的影响,其中,气候影响着土壤风化速率和养分元素的淋溶强度^[26],随着纬度增加,研究区温度升高^[14],而高温会加快土壤 TP 的淋溶速率,那么土壤 TP 含量应该是降低的,显然与本研究结果不符,从土壤类型角度出发,研究区从南至北,土壤类型由东段低纬的灰钙土、栗钙土转变为西段高纬的草甸土、棕漠土,而草甸土棕漠土全磷含量较多^[27],因

表 2 祁连山北坡青海云杉组织(N、P、N:P)与土壤、气候因子的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between green spruce tissues N, P, N:P and environmental factors on the northern slopes of the Qilian Mountains

植物组织 Plant tissues 变量 Variables	叶 Leaf			枝 Branch			根 Root		
	氮 N	磷 P	氮磷比 N:P	氮 N	磷 P	氮磷比 N:P	氮 N	磷 P	氮磷比 N:P
有机碳 SOC	0.48	-0.88 *	0.68 *	0.48	-0.67 *	0.57	0.43	-0.27	0.53
全氮 TN	0.88 *	-0.82 *	0.97 **	0.88 *	-0.58	0.84 *	0.21	-0.55	0.63
全磷 TP	-0.43	0.16	-0.42	-0.43	-0.26	-0.16	-0.93 **	0.22	-0.83 *
碳氮比 SOC:TN	-0.86 *	0.53	-0.86 *	-0.86 *	0.22	-0.69 *	-0.22	0.46	-0.59
氮磷比 TN:TP	0.72 *	-0.43	0.73 *	0.72 *	-	0.49	0.78	-0.39	0.88 *
碳磷比 SOC:TP	0.5	-0.34	0.53	0.5	0.094	0.26	0.89 *	-0.22	0.81 *
含水量 SM	0.62	0	0.46	0.62	0	0.47	0	-0.35	0.33
酸碱度 pH	-0.35	0.11	-0.32	-0.35	-0.37	0	-0.49	0.3	-0.57
容重 SBD	-0.25	0.076	-0.15	-0.25	0.3	-0.42	0	0.23	-0.22
年均温度 MAT	-0.53	0.42	-0.56	-0.53	-	-0.29	-0.65	0.38	-0.75 *
年均降水量 MAP	0.51	-0.45	0.55	0.51	-	0.27	0.72 *	-0.49	0.84 *

* 相关系数显著水平为 0.05, ** 相关系数显著水平为 0.01, 土壤养分含量是(0—40cm)土层的平均值; SM: 土壤含水量 Soil moisture; pH: 酸碱度; SBD: 土壤容重 Soil bulk density; MAT: 年均温度 Mean annual temperature; MAP: 年均降水量 Mean annual precipitation

此, 祁连山北坡土壤 TP 随纬度变化更应该解释为受土壤类型影响。土壤 SOC:TP 随纬度变化不显著, TN:TP、SOC:TP 随纬度升高而降低^[28-29], 对于湿热地区纬度效应造成水热条件的改变会使得生产力提高并导致土壤 SOC、TP 含量提高, 因此, TN:TP、SOC:TP 降低; 而 Reich 等^[9]指出, 高纬度地区氮是土壤主要的限制元素, 因而 TN:TP 会随纬度升高而减小, 根据祁连山北坡气候特征, 土壤 TN:TP、SOC:TP 的变化特征更应该解释为该区域土壤可能受到氮元素限制。

环境因子随纬度的变化一方面会影响植物组织的特性, 例如可能通过影响酶类活性来削弱植物细胞功能的发挥, 从而影响植物体的代谢活动; 另一方面, 通过影响土壤有机质的分解和矿化作用, 增加或减少土壤中的有效 N、P 含量制约植物体的生长发育, 这两方面的影响最终都会体现在植物组织 C、N、P 化学计量学特征的变化上^[13]。根据温度-植物生理假说, 植物在低温下往往会增加生理活动, 对氮、磷元素需求量增加, 研究区温度随纬度增加而升高, 且植物组织 N、P 含量随纬度增加显著性降低, 这一结论符合温度-植物生理假说^[9], 从而也证实了这一假说。

3.2 植物组织元素含量分配格局特征

植物不同组织的 C、N、P 含量反映了植物对资源的吸收和需求以及对不同环境的适应能力。C、N、P 含量及化学计量比在青海云杉的不同组织内存在差异(图 4), 叶片 C、N 含量最高(图 4), 这是叶片作为光合作用的场所既能积累大量有机质又能合成蛋白质等多种化合物的结果^[30]。植物根 N、P 元素含量较低, 原因是根系吸收的大部分氮磷元素基本上通过枝干运送至植物叶片, 用于植物正常新陈代谢。本研究中, 青海云杉叶 C:N、C:P 平均值均显著低于根(图 5), 说明祁连山北坡青海云杉生长过程中根系较叶片有更高的养分利用策略, 也表明在长期的自然选择中, 青海云杉通过改变自身各器官对养分的吸收差异来适应环境的变化和不同环境带来的胁迫^[31]。一般通过 N:P 的阈值来确定植物生长是受 N 或 P 的限制^[32-33], 所有采样点的青海云杉枝和根的 N:P 均小于 14, 推测该区域青海云杉生长可能受 N 元素的限制, 而 3.1 中分析该区域土壤可能受到氮元素限制, 枝和根作为植物的主要输导器官, 为植物叶片运送养分; 也有学者提出: 想要准确地反映植物在环境中养分的限制情况, 除了要分析 N:P 值外, 还应当结合相应的施肥试验做进一步的营养养分诊断^[34]。

3.3 植物组织 N、P 及 N:P 与土壤和气候因子之间的关系

植物在长期进化过程中逐渐形成了较强的生理生化调节能力以适应外界环境的变化而不影响自身生长, 其体内的光合作用和矿质代谢过程之间的内在联系使得植物体内的 C、N、P 含量在随环境而变化的同时相互

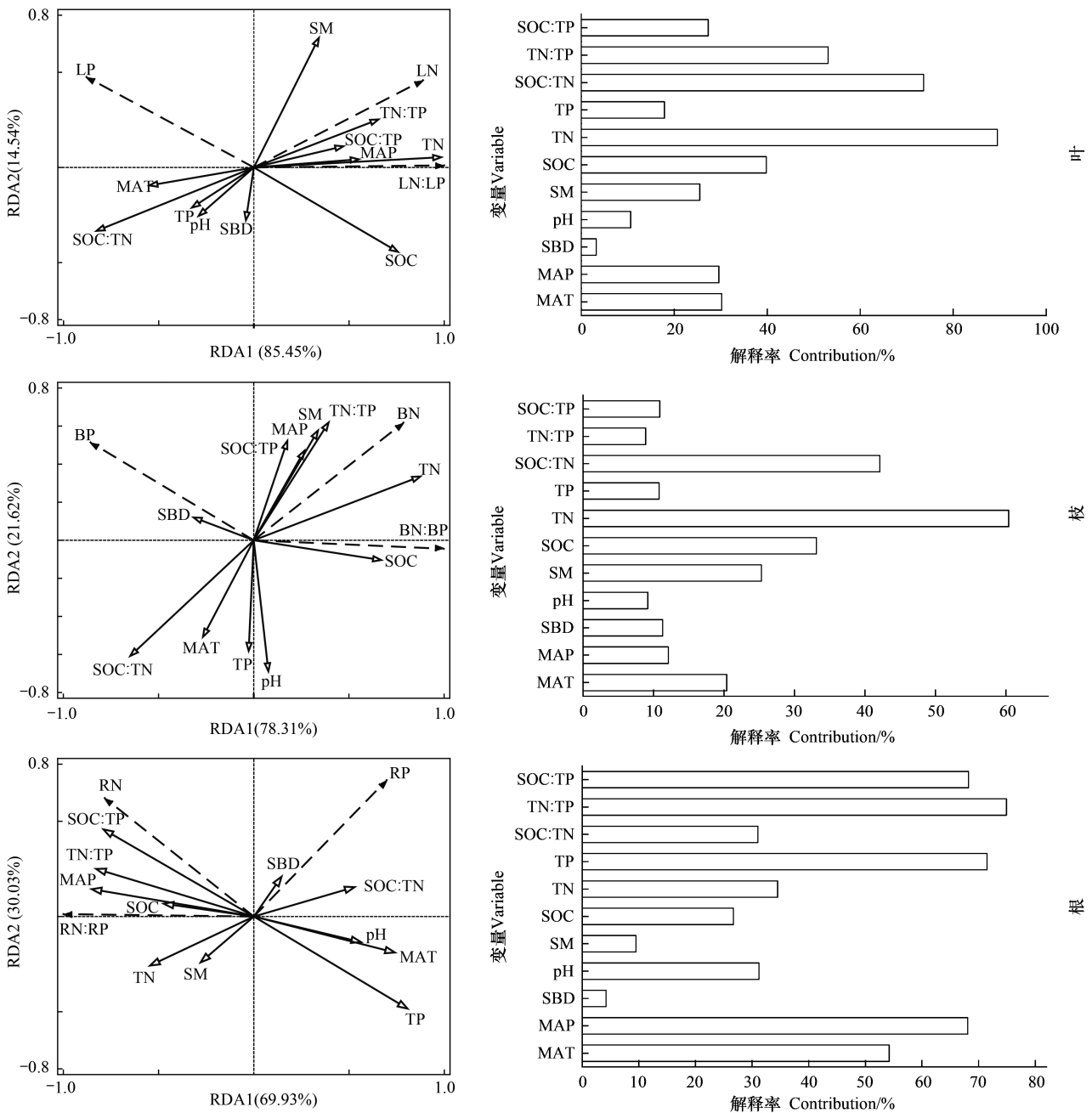


图 6 土壤、气候因子对祁连山北坡青海云杉组织(N、P、N:P)的冗余分析(RDA)结果

Fig.6 Results of RDA analysis of explanatory variables on Qinghai spruce tissues (N, P, N:P) on the northern slopes of the Qilian Mountains

RDA: 冗余分析 Redundancy analysis; 实心虚线箭头代表青海云杉组织(N、P 和 N:P); 空心实线箭头代表环境因子; LN、LP 代表青海云杉叶氮、磷含量; BN、BP 代表青海云杉枝氮、磷含量; RN、RP 代表青海云杉根氮、磷含量

之间也具有相关性^[35-36]。植物叶 N、N:P 与土壤 TN、TN:TP 呈正相关(表 2),表明青海云杉叶片对 N、P 元素的吸收会在纬度梯度上随着土壤 TN、TP 含量的增加而增加,叶片作为植物进行光合作用的主要场所,需要更多的 N、P 元素合成能量和生长过程中需要的酶类蛋白,以维持有效的光合能力^[27]。但是随纬度的增加,土壤与植物各组织 P 含量呈相反的变化,即为负相关关系(图 3 和图 5),这一结果与谢锦等^[37]得出的结论一致;其次,青海云杉组织叶和枝生态化学计量与气候因子相关性不显著,而植物根系 N、N:P 值与气温呈负相关、与年均降水量呈显著正相关(表 2),这是因为植物根系直接接触土壤,植物正常生长过程中进行的呼吸作

用、光合作用以及蒸腾作用需要适宜的温度和水分^[38];但是低温会促进植物的新陈代谢,导致植物所需养分增加,也是符合温度生理假说的^[9],而降水量增多会促进土壤物质循环和能量流动,对加速土壤元素循环起到促进作用^[12],也从侧面说明祁连山北坡区域植物化学计量除与纬度梯度造成的温度变化有关外,还与经度梯度带来的降雨量不同相关。综合以上环境因子对植物组织叶片、枝和根系的解释率表现为土壤因子大于气候因子(图 6),这一结果与诸多学者研究一致^[14,39]。以往研究指出,土壤含水率(SM)和土壤容重(SBD)反映着土壤的物理性质,土壤 pH 值会影响土壤养分循环和酶的活性^[40]。本研究土壤含水量(SM)、pH 值和土壤容重(SBD)对植物化学计量有一定的解释率,但与其植物各组织化学计量相关性不大(表 2),可能的原因是本研究土壤深度仅取到 40cm 深,其理化性质变化不足以影响到不同纬度上植物组织的化学计量。

4 结论

(1) 祁连山北坡青海云杉组织 C、N、P 均随纬度的升高而降低,土壤 SOC、TN、N:P、C:P 随着纬度的升高而降低,表明植物沿纬度梯度上通过调节各组织 C、N、P 养分利用效率来维持其自身生长发育所需的养分。(2) 青海云杉的不同组织内 C、N、P 含量存在显著差异,叶片 C、N 含量最高,根系的 N、P 含量最低,且本研究所有样点青海云杉枝和根的 N:P 均小于 14,推测该区域植被生长更容易受到土壤中氮元素的限制。(3) 青海云杉叶、枝和根 N、P 含量及 N:P 的主要解释因子不同,土壤因子是叶片和枝 N、P 及 N:P 变化的主要解释因子,而根 N、P 及 N:P 变化受土壤因子和气候因子共同影响,且受土壤因子的解释作用更大。沿经度梯度上降雨变化对植被-土壤生态化学计量的影响有待进一步研究。

致谢:感谢西北师范大学硕士生岑学华、李满丽、押海廷、董文静、罗婷、张广婷和王云靖等同学在野外采样与实验分析工作中给予的帮助。

参考文献(References):

- [1] 俞月凤,何铁光,曾成城,宋同清,彭晚霞,韦彩会,苏利荣,张野,范适. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(3): 935-946.
- [2] Ruiz-Guerra B, García A, Velázquez-Rosas N, Angulo D, Guevara R. Plant-functional traits drive insect herbivory in a tropical rainforest tree community. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2021, 48: 125587.
- [3] Freschet G T, Violle C, Bourget M Y, Scherer-Lorenzen M, Fort F. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above-and below-ground responses to resource stress. *The New Phytologist*, 2018, 219(4): 1338-1352.
- [4] Li Y G, Dong X X, Yao W X, Han C, Sun S, Zhao C M. C, N, P, K stoichiometric characteristics of the "leaf-root-litter-soil" system in dryland plantations. *Ecological Indicators*, 2022, 143: 109371.
- [5] Krishna M P, Mohan M. Litter decomposition in forest ecosystems; a review. *Energy, Ecology and Environment*, 2017, 2(4): 236-249.
- [6] 罗由林,李启权,王昌全,辛志远,王永豪,宋安军,万傲然,唐科. 近 30 年川中丘陵区不同土地利用方式土壤碳氮磷生态化学计量特征变化. 土壤, 2016, 48(4): 726-733.
- [7] 王绍强,于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [8] Gusewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass n: p ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 2003, 13(2): 372-384.
- [9] 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.
- [10] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *The New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [11] Zhang H, Guo W H, Yu M K, Wang G G, Wu T G. Latitudinal patterns of leaf N, P stoichiometry and nutrient resorption of *Metasequoia glyptostroboides* along the eastern coastline of China. *Science of the Total Environment*, 2018, 618: 1-6.
- [12] 丁小慧,罗淑政,刘金巍,李魁,刘国华. 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化. 生态学报, 2012, 32(11): 3467-3476.
- [13] 李婷,邓强,袁志友,焦峰. 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. 环境科学, 2015, 36(8): 2988-2996.

- [14] Liu J G, Gou X H, Zhang F, Bian R, Yin D C. Spatial patterns in the C: N: P stoichiometry in Qinghai spruce and the soil across the Qilian Mountains, China. *CATENA*, 2021, 196: 104814.
- [15] 彭守璋, 赵传燕, 许仲林, 王超, 柳逸月. 黑河上游祁连山区青海云杉生长状况及其潜在分布区的模拟. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 605-614.
- [16] Song L L, Tian Q, Li G, Li Z X, Liu M Q, Xu B. Response of soil properties to C, N, and P stoichiometry of plants in Qilian Mountains, China. *Ecological Indicators*, 2023, 150: 110245.
- [17] Liu J G, Gou X H, Liu J, Yang H J, Yin D C. Stocks of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in coniferous forests on the Qilian Mountains: spatial trends and drivers. *European Journal of Forest Research*, 2023, 142(5): 1113-1123.
- [18] 曾立雄, 雷蕾, 王晓荣, 朱建华, 肖文发, 刘贤德, 敬文茂. 海拔梯度对祁连山青海云杉林乔木层和土壤层碳密度的影响. *生态学报*, 2018, 38(20): 7168-7177.
- [19] 拓锋, 刘贤德, 黄冬柳, 王立, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂. 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态. *生态学报*, 2021, 41(17): 6871-6882.
- [20] 环境保护部. 土壤 干物质和水分的测定 重量法: HJ 613—2011. 北京: 中国环境科学出版社, 2011.
- [21] 国家林业和草原局. 森林土壤 pH 值的测定: LY/T 1239-1999. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [22] 环境保护部. 土壤 有机碳的测定 重铬酸钾氧化-分光光度法: HJ 615—2011. 北京: 中国环境科学出版社, 2011.
- [23] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [24] Wu J J, Jiao L, Qin H J, Che X C, Zhu X L. Spatial characteristics of nutrient allocation for *Picea crassifolia* in soil and plants on the eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 199.
- [25] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 李娅芸, 程曼, 安韶山. 陕北黄土高原土壤性质及其生态化学计量的纬度变化特征. *自然资源学报*, 2015, 30(5): 870-879.
- [26] Gardner LR. The role of rock weathering in the phosphorus budget of terrestrial watersheds. *Biogeochemistry*, 1990, 11(2): 97-110.
- [27] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素. *北京大学学报: 自然科学版*, 2008, 44(6): 945-952.
- [28] Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, Datta A, Li P, Ma W H, Mohammad A, Shen H H, Hu H F, Knapp B O, Smith P. Stoichiometric shifts in surface soils over broad geographical scales: evidence from China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(8): 947-955.
- [29] 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 杨佳佳, 安韶山. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究. *土壤学报*, 2013, 50(4): 818-825.
- [30] 孙美美, 关晋宏, 岳军伟, 李国庆, 杜盛. 黄土高原西部针叶林植物器官与土壤碳氮磷化学计量特征. *水土保持学报*, 2017, 31(3): 202-208.
- [31] 陈佳瑞, 王国梁, 孟敏, 王润超. 干旱胁迫对 3 种灌木不同器官化学计量特征的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(1): 73-81.
- [32] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio; a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441.
- [33] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants; variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [34] 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 尹春英, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2017, 41(1): 126-135.
- [35] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682-693.
- [36] 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): 141-153.
- [37] 谢锦, 常顺利, 张毓涛, 王慧杰, 宋成程, 何平, 孙雪娇. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性. *生态学报*, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [38] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [39] Qin H J, Jiao L, Zhou Y, Wu J J, Che X C. Elevation affects the ecological stoichiometry of Qinghai spruce in the Qilian Mountains of Northwest China. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 917755.
- [40] Simard R R, Lapierre C, Tran T S. Effects of tillage, lime, and phosphorus on soil pH and mehlich-3 extractable nutrients. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1994, 25(9/10): 1801-1815.