

文章编号: 1008-2786-(2019)3-337-10

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000427

# 祁连山亚高山灌丛林叶面积指数与冠层氮、磷的关系

常宗强<sup>1,2</sup>, 王荣新<sup>3\*</sup>

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000;

2. 国家林业和草原局 内蒙古巴丹吉林荒漠生态系统国家定位观测研究站, 内蒙古 阿拉善 737300;

3. 甘肃省祁连山水源涵养林研究院, 甘肃 张掖 734000)

**摘 要:** 氮和磷作为植物体内重要的生命元素, 在植物群落的生长发育过程中发挥着重要的作用。为了明确祁连山亚高山灌丛林叶面积指数与冠层氮、磷之间的关系, 本文通过对祁连山亚高山灌丛林不同植被类型(箭叶锦鸡儿、高山吉拉柳、金露梅)及不同放牧处理(羊群、牦牛、未放牧)条件下灌丛群落的叶面积指数(LAI)与叶片氮积累量(TFN)、叶片磷积累量(TFP)比较发现, 在整个亚高山灌丛群落中, LAI 与 TFN 和 TFP 之间都有较强的相关性, 并且 TFN 和 TFP 比值的变化表明不同植被类型叶片的生长都受到 N、P 的共同限制, 只是随着 LAI 的增加, 高山吉拉柳主要受到氮素的限制, 箭叶锦鸡儿主要受到磷素的限制, 而金露梅则受到 N、P 的共同限制; 在不同放牧条件下, 单位面积 LAI 对应的 TFN 的值较高而 TFP 的值较低, 说明动物通过对植被的啃食可能会改变群落的模式, 在一定程度上限制磷的摄入。LAI、N、P 之间的耦合关系表明了亚高山灌丛群落的 LAI 在物种组成、放牧和冠层密度上存在差异, 但仍然受到 N 和 P 的约束。研究结果有利于探索水分限制条件下祁连山灌丛林生态系统植物叶片与养分元素之间关系, 对于研究干旱区高寒灌丛生态系统在全球气候变化中的作用及其对全球气候变化的响应与反馈, 具有重要的理论价值和实践意义。

**关键词:** 亚高山灌丛; 叶面积指数; 氮积累量; 磷积累量; 共同限制; 祁连山

**中图分类号:** S718.55

**文献标志码:** A

在陆地生态系统中, 植物叶片的生长不但受到光、CO<sub>2</sub> 和水的影响, 营养物质也是叶片生长的基本资源<sup>[1,2]</sup>, 而营养物质中对植物叶片生长起主要影响的则是氮和磷的限制作用(或者氮、磷的共同作用)<sup>[3]</sup>。氮和磷作为植物体内重要的生命元素, 可以限制生态系统的初级生产力, 并在植物群落的生长发育过程中发挥重要的作用<sup>[4-6]</sup>。在叶片进行光合作用的过程中, 营养物质特别是氮和磷起着重要的调节作用<sup>[4,6,7-10]</sup>。植物叶片的生长通常反映了

氮和磷的有效性在多个尺度上的变化(即: 从单株到景观)以及养分吸收和光合作用之间的紧密关系<sup>[11]</sup>。植物冠层叶片氮积累量(Total Foliar Nitrogen, TFN)和叶片磷积累量(Total Foliar Phosphorus, TFP)在许多关键的生态系统功能中发挥着重要作用, 并且由于自然界中氮和磷元素的供给往往受限, 因而成为生态系统中两个关键的限制性因子<sup>[12]</sup>。

土壤有效性被认为是植物生长的关键限制因

**收稿日期**(Received date): 2018-10-23; **改回日期**(Accepted date): 2019-06-28

**基金项目**(Foundation item): 国家自然科学基金项目(41871092); 国家林业和草原局林业生态站监测运行补助项目(2018-LYPT-DW-007)。  
[National Natural Science Foundation of China (41871092); Subsidies for Monitoring and Operation of Forestry Ecological Station of State Forestry and Grassland Administration (2018-LYPT-DW-007)]

**作者简介**(Biography): 常宗强(1974-), 男, 甘肃会宁人, 研究员, 主要研究方向: 干旱区生态及碳循环。[CHANG Zongqiang (1974-), male, professor, born in Huining, Gansu province, specialized in arid zone ecology and carbon cycle] E-mail: changzq@lzb.ac.cn

\* **通讯作者**(Corresponding author): 王荣新(1974-), 男, 高级工程师, 主要研究方向: 干旱区生态。[WANG Rongxin (1974-), male, senior engineer, specialized in arid zone ecology] E-mail: zywangrx@163.com

素<sup>[13]</sup>。土壤氮、磷有效性的时空变化受到放牧和焚烧以及土壤性质、地形、群落组成和人类活动的共同影响。研究者通过对高草原的研究认为磷元素的含量的对于植被的生长也有一定的影响,并且指出磷元素的单独添加并不会改变生物量,但是 N 和 P 的共同添加会导致比 N 的单独添加形成更高的叶片生长速度<sup>[3]</sup>。食草动物通过选择性啃食从而影响氮和磷的空间分布,土壤养分的有效性也随地形的变化而变化<sup>[3, 7, 14-16]</sup>。反过来,通过放牧和地形的变化,植被叶片的生长也会发生强烈的空间变异<sup>[17]</sup>。放牧既可降低植物生长速率,也能促进植物生长,植物在被采食后其叶片具有何种生长方式,取决于促进与抑制间的净效应,而这种净效应与植物群落的类型、放牧历史、采食强度和条件等密切相关<sup>[18]</sup>。

冠层的大小和发育状况通常用叶面积指数 LAI (Leaf Area Index) 来描述。叶面积指数代表光合作用的单侧叶表面积,这一指标的可变性强烈地影响着诸如生产力和蒸腾作用等关键生态系统功能<sup>[19]</sup>。随着氮磷供应的增加, LAI 也会增加,从而改变群落的物种组成,使生物多样性降低<sup>[20]</sup>。并且随着氮素的增加,更多的含氮物种会形成巨大的树冠,阻碍光线进入下层植被,从而导致生物多样性的减少<sup>[21]</sup>。由于 LAI 的变化可以反映生态系统动力学的变化,因此有必要对 LAI、N 和 P 在群落之间的联系以及这些关系在多大程度上保持一致或响应景观异质性而发生变化进行更详细的研究。

目前,关于冠层营养结构的研究只在北极苔原上进行过<sup>[22, 23]</sup>,认为在北极苔原上 LAI 和冠层氮含量 (Total Foliar Nitrogen, TFN) 之间存在紧密的线性耦合关系<sup>[22, 23]</sup>,并且这种关系存在于多个北极地区的冻原植被类型的对比中,也存在于单株植物上<sup>[19]</sup>。北极地区 LAI 与 TFN 之间的紧密关系解释了为什么无论植被类型如何,总初级生产力 (Gross Primary Productivity, GPP) 的 80% 的变异都可以通过 LAI 单独预测出来<sup>[24]</sup>。这些关系极大地简化了北极冻土带 GPP 在尺度上的计算,因为 LAI 可以通过手持、飞机和卫星传感器进行远程估算。如果 LAI 与冠层 N 之间存在耦合关系,对于其他生态系统的研究也可能使用这一结论,也适用于在许多植被类型中存在的磷素限制以及氮磷元素共同限制的 LAI 与 TFP (Total Foliar Phosphorus) 关系的研究<sup>[3]</sup>。

此外,在植物群落中,树冠构成了地上生物量的主要部分,这种关系可以通过 LAI 的测量来估算地上植被 N 和 P 的储量,进一步提供基于过程建模所需的数据。

祁连山地处青藏、黄土两大高原和蒙新荒漠的交汇处,林区总面积  $2.72 \times 10^6 \text{ hm}^2$ <sup>[25-27]</sup>,其中灌木林分布面积约  $4.13 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ,占祁连山区林业用地面积的 68% 左右<sup>[27]</sup>。祁连山亚高山灌丛林是祁连山水源涵养林的主要组成部分,对环境的影响范围大、深度广,与青海云杉林相比是更大的一座“绿色水库”,有效涵蓄水量在  $3 \times 10^8 \text{ m}^3$  以上<sup>[26]</sup>。近年来,许多研究单位和学者对祁连山森林生态系统,特别是祁连山水源涵养林生态系统进行了长期研究,现已在森林对降水的截留<sup>[27]</sup>、森林土壤水分变化动态规律<sup>[28]</sup>、水分循环<sup>[29]</sup>、以及森林对径流和洪峰调节<sup>[30]</sup>等方面积累了大量的数据资料。但从研究对象来看,关于灌丛林特别是亚高山灌丛林生态功能研究的资料较少。并且由于试验条件和科研水平的限制,很少涉及亚高山灌丛林生态系统叶面积指数与氮、磷循环过程的研究分析。因此,在大气  $\text{CO}_2$  浓度升高和氮沉降增加等全球变化背景下,祁连山亚高山灌丛林(箭叶锦鸡儿、高山吉拉柳、金露梅)生态系统在不同放牧条件下和经营管理过程中,养分循环与灌丛林生态系统叶片生长之间又是怎样的关系? 针对以上问题,本文以祁连山亚高山灌丛林(箭叶锦鸡儿、高山吉拉柳、金露梅等)为研究对象,开展祁连山区亚高山灌丛林生态系统中叶面积指数与氮、磷的相互作用及耦合研究,一方面有利于探索水分限制条件下祁连山亚高山灌丛林生态系统叶片生长与养分元素之间关系,揭示维持持久立地生产力的生态学机理;另一方面,对于研究干旱区高寒灌丛生态系统在全球气候变化中的作用及其对全球气候变化的响应与反馈,具有重要的理论价值和实践意义。

## 1 试验区选择及研究方法

### 1.1 试验区选择

本研究在国家林业和草原局祁连山森林生态系统定位研究站的排露沟流域(图 1)开展,该地属大陆性高寒半湿润山地森林草原气候,年平均气温为  $-0.6 \text{ }^\circ\text{C} \sim 2.0 \text{ }^\circ\text{C}$ ,最热月 7—8 月平均气温

10.0℃~14.0℃;年平均降水量在300~600mm,6—9月降水量约占总降水量的60%以上,相对湿度50%~70%,年均日照时数约为2130h<sup>[30]</sup>。在排露沟流域存在禁牧区和放牧区,在放牧区域,每年夏季大约有300头羊或者将近200头牦牛在此流域的亚高山灌丛中进行轮流放牧。

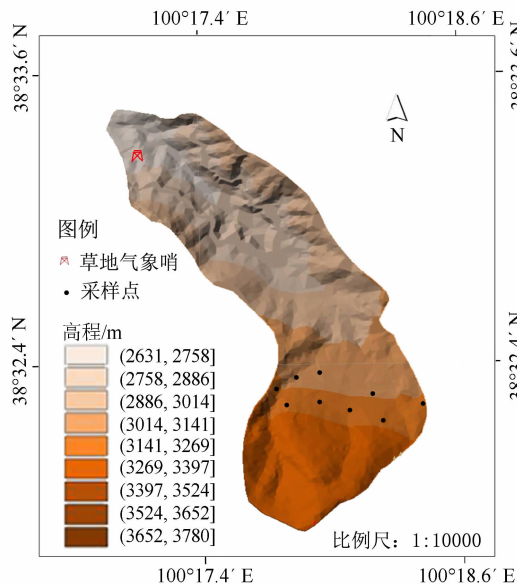


图1 祁连山排露沟流域 DEM 图及采样点  
Fig. 1 DEM map of Pailugou Basin and the vegetation sampling in Qilian Mountains

祁连山亚高山灌丛林主要分布在海拔3300~3600m的山地森林植被带内,灌丛类型主要为金露梅(*Dasiphora fruticosa*)、箭叶锦鸡儿(*Caragana jubata*)、高山吉拉柳(*Salix cupularis* S. *oritrepha*),零星分布有甘青锦鸡儿(*Caragana stenphylla*)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)等物种。主要土壤类型为亚高山灌丛草甸土,土层较薄、质地粗,以粉砂块为主,土壤pH为7.0~8.0<sup>[31]</sup>。由于土层深度的影响,亚高山灌丛植被的根系往往较浅。

植物种类主要选择金露梅(*Dasiphora fruticosa*)、箭叶锦鸡儿(*Caragana jubata*)、高山吉拉柳(*Salix cupularis* S. *oritrepha*),因为这几种植物在祁连山亚高山灌丛林中分布最广,具有广泛代表性。

1.2 植物样品的采集

在祁连山亚高山灌丛植被带内根据不同植被类型(金露梅、箭叶锦鸡儿和高山吉拉柳)和不同放牧程度(羊群放牧、牦牛放牧和未放牧)设置9块20m×20m的固定样地采集植被(图1),这些样

地之间相距不超过1.5km。未放牧地属于祁连山自然保护区核心保护区,自20世纪90年代以来就没有放牧过。在三种放牧程度下,放牧强度牦牛放牧>羊群放牧>未放牧,并且牦牛和羊群对不同植被金露梅、箭叶锦鸡儿和高山吉拉柳的啃食的喜好程度不同,会造成这三种植物LAI的改变,采样期间,放牧情况造成的植被LAI及更新情况如表1所示。

表1 不同放牧程度下三种植被 LAI 及更新情况

Tab. 1 LAI and natural regeneration of three vegetations under different grazing degrees

放牧情况	植被类型	LAI	更新情况
牦牛	金露梅( <i>Dasiphora fruticosa</i> )	0.92	较差
	箭叶锦鸡儿( <i>Caragana jubata</i> )	0.78	一般
	高山吉拉柳( <i>Salix cupularis</i> S. <i>oritrepha</i> )	0.96	差
羊群	金露梅( <i>Dasiphora fruticosa</i> )	1.08	一般
	箭叶锦鸡儿( <i>Caragana jubata</i> )	0.75	一般
	高山吉拉柳( <i>Salix cupularis</i> S. <i>oritrepha</i> )	1.15	良好
未放牧	金露梅( <i>Dasiphora fruticosa</i> )	1.28	良好
	箭叶锦鸡儿( <i>Caragana jubata</i> )	0.88	良好
	高山吉拉柳( <i>Salix cupularis</i> S. <i>oritrepha</i> )	1.87	良好

在2017年5月7日至2017年9月30日的每月15日左右进行植被样品的采集,在9块固定样地中分别随机设置1个1m×1m的样方,收获样地内主要植物的地上植被总量。在每个采样周期内随机定位小区内的样方,间隔约5~10m。采集的叶片样品存储在4℃的冰箱里进行处理。

1.3 叶面积指数(LAI)的测定

根据不同植被类型,使用van Wijk等<sup>[23]</sup>的研究方法通过LI-3200叶面积仪测量每个样方的单侧投影叶面积,计算出每个样方的叶面积之和。叶面积指数(LAI)是用总叶面积除以采样的地面面积,单位为m<sup>2</sup>·m<sup>-2</sup>。

1.4 叶片总氮含量(TFN)的测定

将在样方内采集的植物叶片放置在60℃干燥箱中48h,利用粉碎机打成粉末,然后用元素分析仪(FlashEA 1112, Thermo Fisher Scientific)对3~5mg的样品进行氮含量分析。每个物种总氮比例为计算N含量乘以生物量(单位:g),则单位面积植被TFN(单位:g·m<sup>-2</sup>)的计算公式为<sup>[32]</sup>:

$$TFN = \sum_i^R N_i \times B_i \quad (1)$$

式中: $R$  为采样区物种数量, $N$  为物种  $i$  的生物量占氮的比例, $B$  为物种  $i$  的生物量。

### 1.5 叶片总磷含量(TFP)的测定

采用 CECIL CE1020 分光光度计 (Spectronic, Leeds, UK), 利用比色 P 测定法测定各物种的总磷含量。TFP 是在每一块地块上取一个样方确定的, 计算方法与 TFN 类似, 为单位面积的物种  $P$  组分的累积总和<sup>[32]</sup>:

$$TFN = \sum_i^R P_i \times B_i \quad (2)$$

式中: $R$  为采样区物种数量, $P$  为物种  $i$  的生物量占磷的比例, $B$  为物种  $i$  的生物量。

## 2 结果分析

### 2.1 LAI、TFN 及 TFP 的变化

通过对于不同放牧处理和不同植被类型亚高山

灌丛植被的调查统计(图 2a~b)发现,在不同生长季的 LAI 的平均值在  $0.399 \pm 0.22 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $1.882 \pm 0.25 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ , 其中未放牧区 LAI 的平均值在  $0.824 \pm 0.21 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $1.882 \pm 0.25 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ , 羊群放牧地在  $0.432 \pm 0.25 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $1.131 \pm 0.23 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ , 牦牛放牧地在  $0.399 \pm 0.22 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $0.828 \pm 0.18 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 。不同放牧处理条件下各植被类型 LAI 的平均值在  $0.75 \pm 0.21 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $1.87 \pm 0.18 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 。可以看出,不论是放牧类型、植被类型还是季节变化,其叶面积指数之间都存在着显著的差异( $P < 0.05$ )。在不同放牧处理条件下,不同类型植被的 TFN 和 TFP 的变化也较为显著( $P < 0.05$ ),其平均值分别在  $1.58 \pm 0.14 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$  至  $2.35 \pm 0.23 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (图 2c) 和  $0.045 \pm 0.01 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  至  $0.25 \pm 0.08 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (图 2d)。

### 2.2 不同植被类型 LAI 与 TFN、TFP 的关系分析

由祁连山亚高山灌丛林不同植被类型 LAI 与 TFN 和 TFP 的相关分析(图 3)可以看出, LAI 与

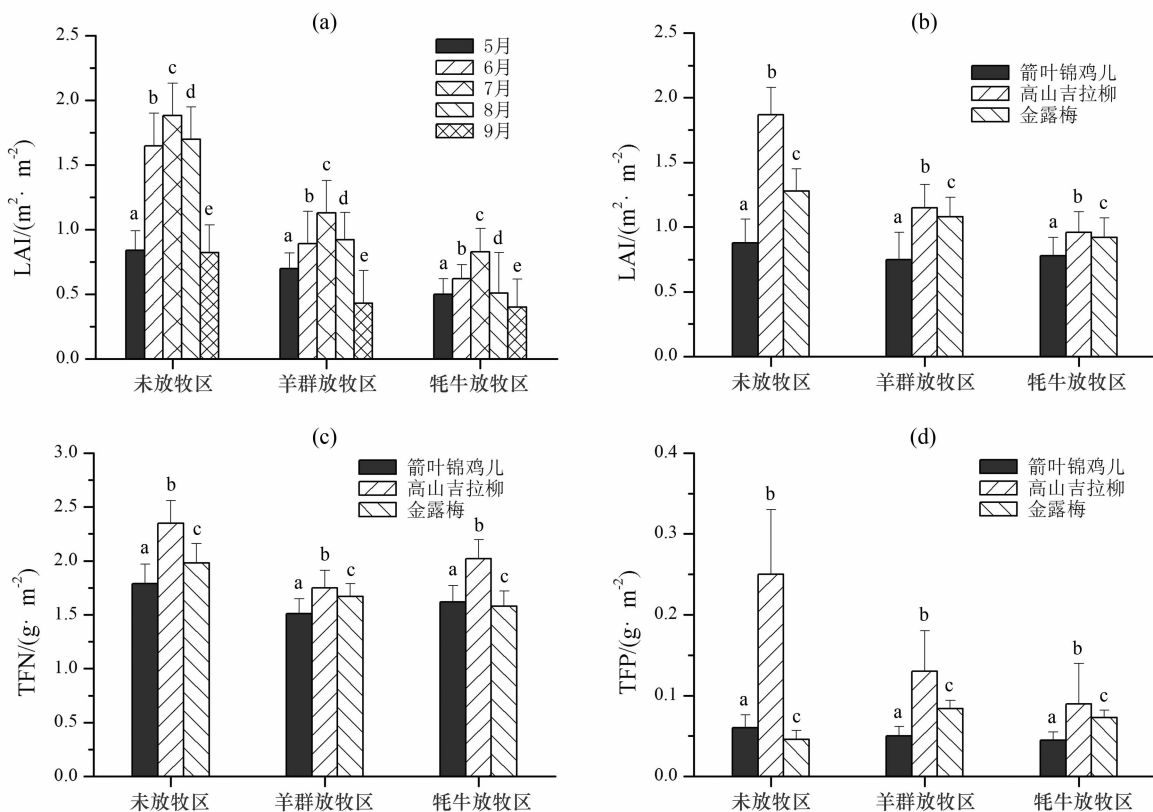


图2 不同放牧处理下祁连山亚高山灌丛林 LAI(a,b)、TFN(c)和 TFP(d)的变化

(图中 a, b, c, d, e 表示通过了 95% 的差异显著性检验)

Fig.2 The change of LAI (a, b), TFN (c) and TFP (d) for grazing treatments in subalpine scrub forest of Qilian Mountains (a, b, c, d and e indicate the significance have passed the 95% level)

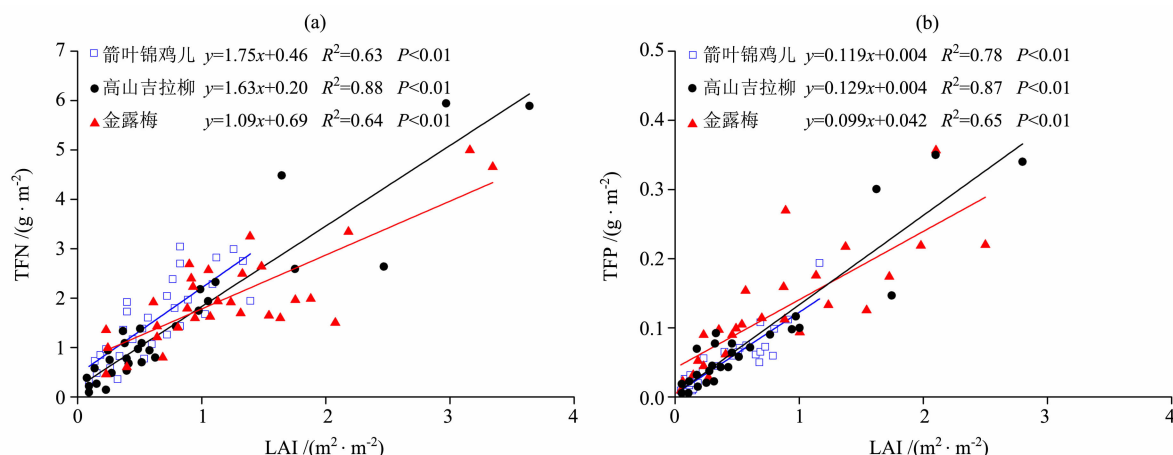


图3 祁连山亚高山灌丛林不同植被类型 LAI 与 TFN(a) 和 TFP(b) 的相关分析

Fig. 3 The correlation between LAI and TFN (a) and LAI and TFP (b) for different plant types in subalpine scrub forest of Qilian Mountains

TFN 及 TFP 呈显著正相关,并且在 LAI 与 TFN 关系的方差和斜率在不同植被类型之间有显著差异 ( $P < 0.001$ ),高山吉拉柳的斜率最大 ( $y = 1.63x + 0.2, R^2 = 0.88$ ) 其次是金露梅 ( $y = 1.09x + 0.69, R^2 = 0.64$ ) 和箭叶锦鸡儿 ( $y = 1.75x + 0.46, R^2 = 0.63$ )。在 LAI 和 TFN 之间,箭叶锦鸡儿的坡度最低,与其他植物类型相比,随着冠层尺寸的增加,叶面 N 的含量更低 (图 3a)。LAI 与 TFP 在不同植被类型上具有相似的坡度,高山吉拉柳的斜率最大 ( $y = 0.129x + 0.004, R^2 = 0.87$ ),其次是箭叶锦鸡儿 ( $y = 0.119x + 0.004, R^2 = 0.78$ ) 和金露梅 ( $y = 0.099x + 0.042, R^2 = 0.65$ ) (图 3b)。

### 2.3 不同放牧类型 LAI 与 TFN、TFP 的关系分析

和不同植被类型中 LAI 与 TFN、TFP 的关系类似, LAI 与 TFN 的关系在不同放牧条件下也表现出不同的变化 (图 4a), 在放牧地中 LAI 与 TFN 的相关系数最大的是牦牛放牧地 ( $R^2 = 0.80$ ), 其次是羊群放牧地 ( $R^2 = 0.78$ ), 未放牧区其相关系数为 0.69, 且不同放牧处理之间的斜率差异较大 (牦牛放牧区 > 羊群放牧地 > 未放牧地), 说明放牧地上随着单位叶面积的增加亚高山灌丛林植被冠层 N 的增加量大于未放牧地灌丛的冠层。LAI 和 TFP 之间的相关关系与 LAI 和 TFN 的关系相似, 不同放牧类型间也存在较强的正相关关系 (图 4b), 且不同放牧处理之间的截留量也存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。

### 2.4 TFN 和 TFP 的相关性分析

祁连山亚高山灌丛林其不同植被类型冠层的 TFN 和 TFP 之间也存在显著相关性 (图 5a), 箭叶锦

鸡儿的 N:P 比 (TFN:TFP) 的平均值为 18.07, 金露梅为 15.69; 高山吉拉柳为 12.35, 说明祁连山亚高山灌丛植物群落主要受氮、磷的共同限制。在不同放牧处理条件下 (图 5b), 牦牛放牧区和羊群放牧区的 TFN 和 TFP 的关系较为相似, 并且单位面积冠层氮磷比 (14.85 和 14.87) 高于未放牧处理 (10.75)。

## 3 讨论

本研究表明在整个研究区域祁连山亚高山灌丛林冠层 LAI 与 TFN 和 TFP 在不同植被类型及不同放牧处理条件下都存在一致的线性关系。LAI 与 TFN 及 LAI 与 TFP 之间的相关分析表明, 随着祁连山亚高山灌丛林植被冠层的增大, 叶片单位面积 N 和 P 含量的分配遵循相似的约束条件。这些关系进一步表明, 冠层氮磷的化学计量特征能够影响生物生产力及物种多样性和植被动态, 因此, 冠层氮磷的化学计量特征也是养分供应的指示剂。

在不同放牧处理条件下, 虽然研究结果显示 N:P 的共同限制在所有三种放牧处理中都较为明显, 但不同处理之间的 N 和 P 的限制可能存在差异。与未放牧处理相比, 在相同 LAI 条件下, 羊群和牦牛放牧的区域 TFN 值更高 (图 3), 此结果也证实了 Johnson 等提出的有蹄类动物总体上增加了氮循环速率, 同时增加了氮有效性的空间异质性的观点<sup>[33]</sup>。并且不同的放牧方式也可以部分地解释 TFN 和 TFP 的相对变化, 在本研究中, 单位面积 LAI 对应的 TFN 的值较高而 TFP 的值较低 (图 2), 说明



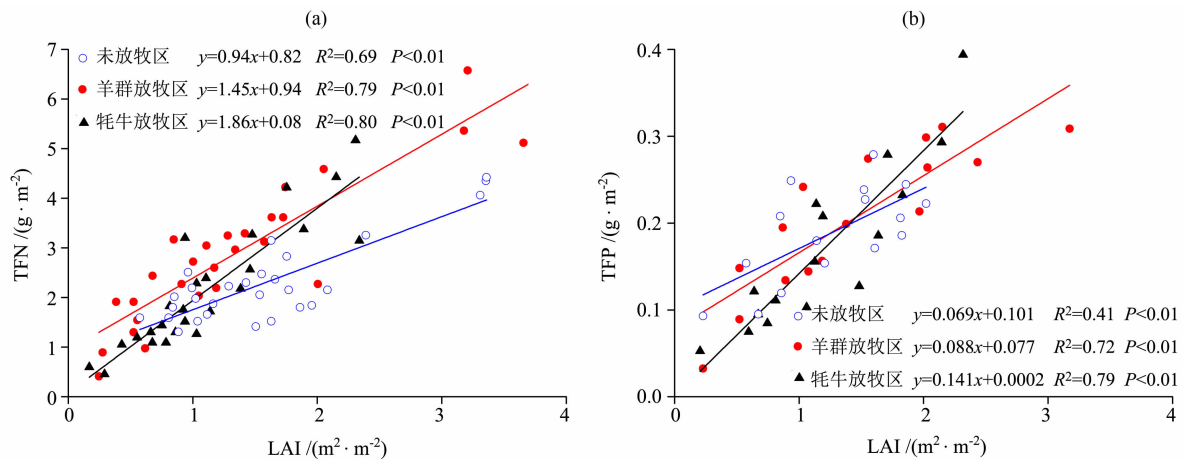


图4 不同放牧处理下祁连山亚高山灌丛林 LAI 与 TFN (a) 和 TFP (b) 的相关分析

Fig. 4 The correlation between LAI and TFN (a) and LAI and TFP (b) for different grazing treatments in subalpine scrub forest of Qilian Mountains

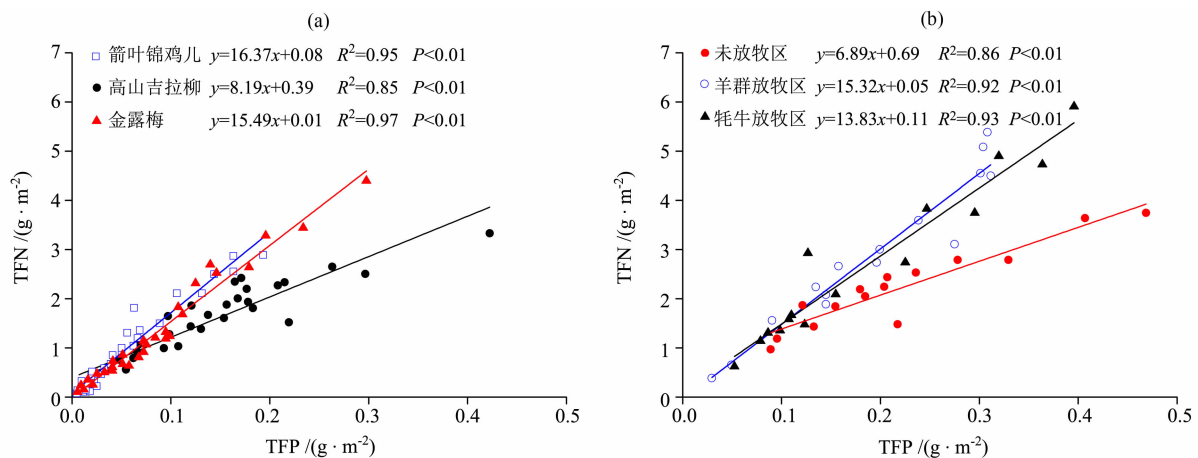


图5 不同植被类型 (a) 和不同放牧处理 (b) 条件下 TFN 和 TFP 的相关分析

Fig. 5 The correlation between TFP and TFN for different plant types (a) and different grazing treatments (b) in subalpine scrub forest of Qilian Mountains

动物通过对植被的啃食消耗可能会改变群落模式,使其在一定程度上限制了磷的摄入,使得氮返回土壤和植物的速度比磷返回的速率要快。

祁连山亚高山灌丛林不同植被类型(箭叶锦鸡儿、高山吉拉柳、金露梅)其 LAI 与 TFN 和 TFP 之间也有很强的统计学关系(图 3),不同植被类型 LAI 与 TFN 和 TFP 关系的描述可以用来解释植物营养需求的变化,这些变化正好也体现在植物生长形态的变化,即 LAI 的变化。Klodd 等曾假设认为植物对氮的要求越低,其冠层单位面积的 TFN 就越低,并且通过实验也验证了这一假设的正确性<sup>[31]</sup>。在本研究中,箭叶锦鸡儿的 LAI 与 TFN 曲线的斜率

最低,也就是说在同等冠层条件下,箭叶锦鸡儿生长需要投入的氮相对较少(图 2a),其次为金露梅,而对氮需求最高的则是高山吉拉柳,这种变化趋势在一定程度上也部分解释了为什么在祁连山亚高山灌丛林产量较高的地区,金露梅和高山吉拉柳占总生物量的比例也比较大,因为与箭叶锦鸡儿相比,金露梅和高山吉拉柳单位面积投入的氮可以保持更大的 LAI。

LAI 与 TFP 之间的关系并没有 LAI 与 TFN 之间的关系那样明显,但是单位面积上叶面 P 含量在祁连山亚高山灌丛林植被的生长中也起着重要的作用,金露梅和箭叶锦鸡儿冠层单位 LAI 中 P 的积累

量和分配较为相似,而高山吉拉柳冠层单位 LAI 中 P 的积累量比其他两种较多(图 2b),表明高山吉拉柳冠层对磷的需求量较大,或者,相对于其他两种植被类型而言,可能会产生磷含量相对较高的冠层。

由于 LAI 与 TFN 和 TFP 的关系在不同植物类型之间保持着较强的相关关系,在不同放牧处理(羊群、牦牛和未放牧处理)条件下他们之间也保持着较强的相关关系(图 3),这是由于放牧的干扰,即通过蹄类动物在这些区域的频繁放牧从而改变了群落冠层的结构,也影响了冠层氮磷含量的分布及变化。

氮磷比(N/P)是反映出植物的生长速率的一个重要指标,然而氮磷比在不同生态系统中的变化阈值至今仍未得到统一的界定。Koerslman 等通过施肥试验认为,当  $N/P < 14$  时,生态系统主要受到氮素的限制,当  $N/P > 16$  时,生态系统主要受到磷素的限制,而当  $14 < N/P < 16$  时,该生态系统则受到氮和磷的共同限制<sup>[34]</sup>;但是,Güsewell 研究认为  $N/P < 10$  时,生态系统主要受到氮素的限制,当  $N/P > 20$  时,生态系统主要受到磷素的限制,而当  $10 < N/P < 20$  时,则受到氮和磷的共同限制<sup>[35]</sup>。有研究认为植被的氮磷比被广泛用来诊断植物个体、群落和生态系统的氮磷养分限制格局,如果把这个区间放宽到  $10 < N/P < 20$ ,就好像失去了对植物生长限制性大小的指示意义<sup>[36]</sup>。但是对全球草原群落的一项分析表明,氮磷的共同限制更为普遍<sup>[3]</sup>,表明在以前的研究中对于 N:P 比值范围的定义可能过于狭窄,从而有可能错误地预测了一些受到氮磷共同限制群落中的单一营养元素的作用。本研究中箭叶锦鸡儿的 N:P 比(TFN:TFP)的平均值为 18.07,金露梅为 15.69;高山吉拉柳为 12.35,如果按照 Güsewell 的研究结果<sup>[35]</sup>,则祁连山亚高山灌丛植被中高山吉拉柳、箭叶锦鸡儿和金露梅则受到氮磷的共同限制(图 4),只是随着 LAI 的增加,高山吉拉柳更多地受到氮素的限制,箭叶锦鸡儿更多地受到磷的限制,并且在高山灌丛生态系统中,高山吉拉柳的产量最高(高 LAI)。因此,在高山灌丛生态系统中,没有证据表明生产力高的群落是通过氮磷共同限制来维持的。然而,在生产力较低(低 LAI)的群落中,代表着营养最有限的地区,群落(冠层)有可能是氮磷共同限制。在养分较低的立地条件下,通过不同 N 或 P 限制的物种组合可以促进物种

共存。这在概念上类似于资源分配,但是还需要通过研究进一步证明这种机制的存在。

综合上述,植物群落的氮磷比能够反映氮磷元素对植物生长限制的转化趋势,祁连山亚高山灌丛林冠层 LAI 与 N、P 之间的这种限制关系表明了 LAI 在不同物种组成和放牧处理方面仍然受到 N 和 P 的约束。有研究也认为由于有蹄类食草动物与植被群落之间有很长的共同进化的历史<sup>[37,38]</sup>,了解食草动物对 TFN、TFP 和 LAI 之间关系的影响将有助于更好地了解营养物质如何限制植被冠层的生长。

当然,N 或 P 的限制不能作为评判初级生产力的唯一准则,因为生物量产量也有可能被 N、P 之外的其他营养元素限制<sup>[6]</sup>。由此可见,在以后的研究工作中,需要深入研究祁连山亚高山灌丛林养分限制类型和群落生产力之间的相互作用,以及营养元素化学计量特征在生态系统中的作用,揭示群落生产力与营养元素化学计量特征之间的相互作用机制,对祁连山水源涵养功能的维持具有重要的现实意义和理论价值,为祁连山生态环境建设及生态系统健康和谐发展提供重要的科学依据。

## 4 结论

以祁连山区亚高山灌丛林为研究对象,采用植物生理生态学方法,开展亚高山灌丛林叶面积指数与冠层氮、磷的关系的研究,得出主要结论如下:

(1)祁连山亚高山灌丛林冠层 LAI 与 TFN 和 TFP 在不同植被类型(箭叶锦鸡儿、高山吉拉柳、金露梅)及不同放牧处理(羊群、牦牛和未放牧处理)条件下都存在一致的线性关系,随着祁连山亚高山灌丛林植被冠层的增大,叶片单位面积 N 和 P 含量的分配遵循相似的约束条件。

(2)祁连山亚高山灌丛林不同植被类型及不同放牧处理条件下冠层 LAI 与 TFN 和 TFP 关系的描述可以用来解释植物营养需求的变化,并且由于放牧的干扰而改变了群落冠层的结构,也影响了冠层氮磷含量的分布及变化。

(3)祁连山亚高山灌丛植被中高山吉拉柳、箭叶锦鸡儿和金露梅则受到氮磷的共同限制,并且随着 LAI 的增加,高山吉拉柳更多地受到氮素的限制,箭叶锦鸡儿更多地受到磷的限制。在不同放牧处理条件下,单位面积 LAI 对应的 TFN 的值较高而 TFP

的值较低,说明动物通过对植被的啃食消耗可能会改变群落的模式,使其在一定程度上限制了磷的摄入。

## 参考文献 (References)

- [1] AERTS R, CHAPIN III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[M]//Advances in Ecological Research. Academic Press, 1999, **30**: 1–67.
- [2] ELSER J J, BRACKEN M E, CLELAND E E, et al. Global analysis of Nitrogen and Phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. Ecology Letters, 2007, **10**(12): 1135–1142.
- [3] FAY P A, PROBER S M, HARPOLE W S, et al. Grassland productivity limited by multiple nutrients[J]. Nature Plants, 2015, **1**(7): 15080–15087.
- [4] REICH P B, OLEKSYN J, WRIGHT I J. Leaf Phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species[J]. Oecologia, 2009, **160**(2): 207–212.
- [5] LIU Chao, WANG Yang, WANG Nan, et al. Advances research in plant Nitrogen, Phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: a review[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, **36**(11): 1205–1216.
- [6] WALKER A P, BECKERMAN A P, GU Lianhong, et al. The relationship of leaf photosynthetic traits –  $V_{\max}$  and  $J(\max)$  – to leaf Nitrogen, leaf Phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study[J]. Ecology and Evolution, 2014, **4**(16): 3218–3235.
- [7] SCHIMEL D S, KITTEL T F, KNAPP A K, et al. Physiological interactions along resource gradients in a tallgrass prairie [J]. Ecology, 1991, **72**(2): 672–684.
- [8] QUESADA C A, PHILLIPS O L, SCHWARZ M, et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate[J]. Biogeosciences, 2012, **9**: 2203–2246.
- [9] STEVENS C J, LIND E M, HAUTIER Y, et al. Anthropogenic Nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide[J]. Ecology, 2015, **96**(6): 1459–1465.
- [10] KOLLER E K, PRESS M C, CALLAGHAN T V. Tight coupling between shoot level foliar N and P, leaf area, and shoot growth in Arctic dwarf shrubs under simulated climate change [J]. Ecosystems, 2016, **19**(2): 326–338.
- [11] 于贵瑞,王秋凤,方华军. 陆地生态系统碳-氮-水耦合循环的基本科学问题、理论框架与研究方法[J]. 第四纪研究, 2014, **34**(4): 683–698, 682. [YU Guirui, WANG Qiufeng, FANG Huajun. Fundamental scientific issues, theoretical framework and relative research method of carbon-nitrogen-water coupling cycles in terrestrial ecosystems [J]. Quaternary Science, 2014, **34**(4): 683–698, 682]
- [12] STEFFEN W, RICHARDSON K, ROCKSTROM J A, et al. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet[J]. Science, 2015, **347**(6223): 1259855.
- [13] TURNER C L, BLAIR J M, SCHARTZ R J, et al. Soil N and plant responses to fire, topography, and supplemental N in tallgrass prairie[J]. Ecology, 1997, **78**(6): 1832–1843.
- [14] SEASTEDT T R. Mass, Nitrogen, and Phosphorus dynamics in foliage and root detritus of tallgrass prairie[J]. Ecology, 1988, **69**(1): 59–65.
- [15] AJWA H A, RICE C W, SOTOMAYOR D. Carbon and Nitrogen mineralization in tallgrass prairie and agricultural soil profiles[J]. Soil Science Society of America Journal, 1998, **62**(4): 942–951.
- [16] RAYNOR E J, JOERN A, BRIGGS J M. Bison foraging responds to fire frequency in nutritionally heterogeneous grassland [J]. Ecology, 2015, **96**(6): 1586–1597.
- [17] KOERNER S E, COLLINS S L. Interactive effects of grazing, drought, and fire on grassland plant communities in North America and South Africa[J]. Ecology, 2014, **95**(1): 98–109.
- [18] OWEN D F, WIEGERT R G. Mutualism between grasses and grazers: an evolutionary hypothesis [J]. Oikos, 1981, **36**(3): 376–378.
- [19] STREET L E, SHAVER G R, RASTETTER E B, et al. Incident radiation and the allocation of Nitrogen within Arctic plant canopies: implications for predicting gross primary productivity [J]. Global Change Biology, 2012, **18**(9): 2838–2852.
- [20] BORER E T, SEABLOOM E W, GRUNER D S, et al. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation [J]. Nature, 2014, **508**(7497): 517–520.
- [21] HAUTIER Y, NIKLAUS P A, HECTOR A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication [J]. Science, 2009, **324**(5927): 636–638.
- [22] WILLIAMS M, RASTETTER E B. Vegetation characteristics and primary productivity along an Arctic transect: implications for scaling - up[J]. Journal of Ecology, 1999, **87**(5): 885–898.
- [23] VAN WIJK M T, WILLIAMS M, SHAVER G R. Tight coupling between leaf area index and foliage N content in Arctic plant communities[J]. Oecologia, 2005, **142**(3): 421–427.
- [24] SHAVER G R, STREET L E, RASTETTER E B, et al. Functional convergence in regulation of net  $\text{CO}_2$  flux in heterogeneous tundra landscapes in Alaska and Sweden [J]. Journal of Ecology, 2007, **95**(4): 802–817.
- [25] 车克钧,傅辉恩,王金叶. 祁连山水源林生态系统结构与功能的研究[J]. 林业科学, 1998, **34**(5): 29–37. [CHE Kejun, FU Huien, WANG Jinshe. The structure and function of the water conservation forest ecosystems in Qilian Mountains [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1998, **34**(5): 29–37]
- [26] 车克钧,傅辉恩. 祁连山森林,冰川和水资源现状调查研究[J]. 北京林业大学学报, 1998, **20**(6): 95–99. [CHE Kejun, FU Huien. Investigation on forest, glacier and water resources in



- the Qilian Mountains[J]. Journal of Beijing Forestry University, 1998, **20**(6): 95–99]
- [27] 王金叶, 王彦辉, 王顺利, 等. 祁连山林草复合流域降水规律的研究[J]. 林业科学研究, 2006, **19**(4): 416–422. [WANG Jinshe, WANG Yanhui, WANG Shunli, et al. A preliminary study on the precipitation variation of complex watershed on forestry and grasses of Qilian Mountains[J]. Forest Research, 2006, **19**(4): 416–422]
- [28] 刘贤德, 李效雄, 张学龙, 等. 干旱半干旱区山地森林类型的土壤水文特征[J]. 干旱区地理, 2009, **32**(5): 691–697. [LIU Xiande, LI Xiaoxiong, ZHANG Xuelong, et al. Hydrological characteristics of different forest types of soil in arid and semi-arid mountain[J]. Arid Land Geography, 2009, **32**(5): 691–697]
- [29] 王金叶. 祁连山水源涵养林生态系统水分传输过程与机理研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2006: 1–189. [Wang Jinye. study of mechanism and process of water transmission on water resource conservation forests ecosystem in Qilian Mountains [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2006: 1–189]
- [30] 王金叶, 王彦辉, 李新, 等. 祁连山排露沟流域水分状况与径流形成[J]. 冰川冻土, 2006, **28**(1): 62–69. [WANG Jinye, WANG Yanhui, LI Xin, et al. Water situation and runoff production in the Pailugou Basin of Qilian Mountains[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2006, **28**(1): 62–69]
- [31] 常宗强, 冯起, 吴雨霞, 等. 祁连山亚高山灌丛林土壤呼吸速率的时空变化及其影响分析[J]. 冰川冻土, 2005, **27**(5): 666–672. [CHANG Zongqiang, FENG Qi, WU Yuxia, et al. Influence of environmental factors on soil CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variations in sub-alpine scrub forest of Qilian Mountains[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2005, **27**(5): 666–672]
- [32] KLODD A E, NIPPERT J B, RATAJCZAK Z, et al. Tight coupling of leaf area index to canopy nitrogen and phosphorus across heterogeneous tallgrass prairie communities[J]. Oecologia, 2016, **182**(3): 889–898.
- [33] JOHNSON L C, MATCHETT J R. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie[J]. Ecology, 2001, **82**(12): 3377–3389.
- [34] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the Nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, **33**(6): 1441–1450.
- [35] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, **164**(2): 243–266.
- [36] 陈凌云. 添加氮磷对亚高寒草甸金露梅群落各功能群化学计量学特征的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2010: 1–44. [Chen Linyun. Effects of N, P addition on N:P stoichiometry of different functional groups in Potentilla fruticosa community in a sub-alpine meadow[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010: 1–44]
- [37] ANDERSON R H, FUHLENDORF S D, ENGLE D M. Soil Nitrogen availability in tallgrass prairie under the fire-grazing interaction [J]. Rangeland Ecology & Management, 2006, **59**(6): 625–631.
- [38] CECHP G, VENTERINK H O, EDWARDS P J. N and P cycling in tanzanian humid savanna: influence of herbivores, fire, and N-2-Fixation[J]. Ecosystems, 2010, **13**(7): 1079–1096.

## Relationship Between Leaf Area Index to Canopy Nitrogen and Phosphorus in Subalpine Scrub Forest of the Qilian Mountains

CHANG Zongqiang<sup>1, 2</sup>, WANG Rongxin<sup>3\*</sup>

(1. Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China;

2. Inner Mongolia Badain Jaran Desert Ecosystem Research Station, Alxa 737300, Inner Mongolia, China;

3. Academy of Water Resource Conservation Forests in Qilian Mountains of Gansu Province, Zhangye 734000, Gansu, China)

**Abstract:** As the important life elements in plants, Nitrogen (N) and Phosphorus (P) play important roles in the growth and development of plant communities. In order to clarify the relationship between the leaf area index of subalpine shrub forests in the Qilian Mountains and the canopy N and P, different vegetation types (*Dasiphora fruticosa*, *Caragana jubata*, *Salix cupularis* S. *oritrephe*) and different grazing treatments were adopted to study. Then the total foliar nitrogen (TFN), total foliar phosphorus (TFP), and the leaf area index (LAI) of subalpine scrub forest communities were compared under different conditions (sheep, yaks, and ungrazed) to find that LAI

was strongly correlated with both TFN and TFP across communities, and also within different plant types (*Dasiphora fruticosa*, *Caragana jubata*, *Salix cupularis* S. *oritrephe*) and grazing treatments (sheep, yaks, and ungrazed). Across almost the entire range of LAI values and contrasting communities, in the TFN:TFP ratios it indicated co-limitation by N and P in almost all communities. However, the increase of LAI, *Salix cupularis* was and *Caragana jubata* mainly limited by N and P, respectively, but *Dasiphora fruticosa* was co-limited by N and P. Under different grazing conditions, the value of TFN corresponding to LAI per unit area was higher and the value of TFP was lower, suggesting that the animal might change the pattern of the community through grazing of vegetation and limit the phosphorus intake to some extent. This relationship between LAI, N and P in subalpine scrub forest suggests where in LAI remains similarly constrained by N and P despite differences in species composition, grazing and canopy density.

**Key words:** subalpine scrub forest; leaf area index (LAI); total foliar nitrogen (TFN); total foliar phosphorus (TFP); co-limitation; Qilian Mountains