

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2026.01.014 CSTR:32310.14.stbxb.2026.01.014

陈刚刚,郭亮娜,李悦,等.藏东南色季拉山裂毛雪山杜鹃环境适应策略对海拔的响应[J].水土保持学报,2026,40(1):99-109.

CHEN Ganggang, GUO Liangna, LI Yue, et al. Response of environmental adaptation strategies of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* to altitude in sygera mountain, southeastern Xizang[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(1):99-109.

## 藏东南色季拉山裂毛雪山杜鹃环境 适应策略对海拔的响应

陈刚刚<sup>1,2,3</sup>, 郭亮娜<sup>1,2,3</sup>, 李悦<sup>1,2,3</sup>, 李江荣<sup>1,2,3,4</sup>, 张更新<sup>4</sup>, 付芳伟<sup>4</sup>

(1. 西藏农牧大学高原生态研究所, 西藏林芝 860000; 2. 西藏农牧大学青藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏林芝 860000; 3. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏林芝 860000; 4. 中国科学院青藏高原研究所青藏高原地球系统与资源环境国家重点实验室, 北京 100101)

**摘要:** [目的] 探究藏东南色季拉山优势灌木裂毛雪山杜鹃 (*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*) 海拔梯度下的环境适应策略, 为生态脆弱的高寒山地生态保护和生态修复提供理论支撑。[方法] 以裂毛雪山杜鹃为研究对象, 研究叶片物理性状、叶片养分、根系养分和土壤养分质量分数沿海拔梯度的变化规律及其变异特征。[结果] 土壤有机碳(TC, 102.34~251.68 g/kg)、全氮(TN, 2.24~5.92 g/kg)、全磷(TP, 0.60~1.10 g/kg)、全钾质量分数(TK, 12.41~18.12 g/kg) 高于全国平均水平, 但速效养分质量分数较低。极高的海拔造成的低温环境能抑制土壤速效养分的释放。随海拔升高, 1~3 a 生叶片面积、叶长、叶宽和比叶面积呈减小趋势, 叶厚呈增加趋势, 表明高海拔雪山杜鹃采取更为保守的生存策略; 1 a 生叶片 TC(489.65~496.20 g/kg)、TN(9.18~10.00 g/kg)、TP(0.69~1.02 g/kg) 随海拔升高呈降低趋势, 2 a 生、3 a 生叶片 TC(486.44~494.76、485.82~498.73 g/kg) 随海拔升高呈增加趋势, TN(7.36~8.42、5.15~6.62 g/kg)、TP(0.52~0.90、0.48~0.76 g/kg) 则相反, 2 a 生、3 a 生叶片通过增加碳基结构性物质以增强抗逆性。叶性状网络、偏最小二乘法路径模型(PLS-PM)分析表明, 雪山杜鹃叶功能性状具有显著的种内变异。随海拔升高叶片形态向小而厚变异, 叶片 N、P、K 质量分数随叶龄增大而减少, 而 C 质量分数则随叶龄增加而增多, 是叶片对养分的差异化分配, 也是叶片物理性状变异的内在驱动因素。[结论] 叶性状变异、协调不同叶龄叶片养分分配、叶片资源投资侧重转变是裂毛雪山杜鹃海拔梯度上的环境适应策略, 研究结果为深入理解裂毛雪山杜鹃环境适应策略及其植物资源合理开发利用提供新的理论和数据支撑。

**关键词:** 环境适应机制; 叶功能性状; 海拔梯度; 权衡-协同关系; 色季拉山

中图分类号: S154.3 文献标识码: A 文章编号: 1009-2242(2026)01-0099-11

### Response of Environmental Adaptation Strategies of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* to Altitude in Sygera Mountain, Southeastern Xizang

CHEN Ganggang<sup>1,2,3</sup>, GUO Liangna<sup>1,2,3</sup>, LI Yue<sup>1,2,3</sup>, LI Jiangrong<sup>1,2,3,4</sup>, ZHANG Gengxin<sup>4</sup>, FU Fangwei<sup>4</sup>

(1. Institute of Plateau Ecology, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang 860000, China; 2. Key Laboratory of Forest Ecology in Xizang Plateau, Ministry of Education, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang 860000, China; 3. National Forest Ecosystem Observation and Research Station of Nyingchi, Nyingchi, Xizang 860000, China; 4. State Key Laboratory of Tibetan Plateau Earth System, Environment and Resources, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract:** [Objective] This study aims to explore the environmental adaptation strategies of the dominant shrub *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* along altitudinal gradients in Sygera Mountain, southeastern Xizang, thereby providing theoretical support for ecological conservation and restoration in ecologically fragile

收稿日期: 2025-06-11 修回日期: 2025-08-07 录用日期: 2025-08-24 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025-10-10  
资助项目: 西藏农牧学院人才队伍建设项目 (XZNMXYRCDWJS-2024-10); 西藏自治区科技计划项目 (XZ202301JD0001G); 西藏农牧学院林学博士点项目 (一期) (533325001)

第一作者: 陈刚刚 (2001—), 男, 硕士研究生, 主要从事森林生态、高山林线研究。E-mail: C17690577810@163.com

通信作者: 李江荣 (1984—), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态、生态监测、高山林线研究。E-mail: ljrong06@xza.edu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

alpine mountain regions. [**Methods**] Taking *R. aganniphum* var. *schizopeplum* as the research object, the variation patterns and variability characteristics of leaf physical traits, leaf nutrients, root nutrients, and soil nutrient mass fractions along altitudinal gradients were investigated. [**Results**] Soil organic carbon (102.34 – 251.68 g/kg), total nitrogen (2.24 – 5.92 g/kg), total phosphorus (0.60 – 1.10 g/kg), and total potassium (12.41 – 18.12 g/kg) mass fractions were higher than the national average, while available nutrient mass fractions were relatively low. The low-temperature environment caused by extremely high altitudes inhibited the release of soil available nutrients. With increasing altitude, the leaf area, leaf length, leaf width, and specific leaf area of 1-3-year-old leaves showed decreasing trends, while leaf thickness showed an increasing trend, indicating that *R. aganniphum* var. *schizopeplum* at high altitudes adopted a more conservative survival strategy. The total carbon (TC, 489.65 – 496.20 g/kg), total nitrogen (TN, 9.18 – 10.00 g/kg), and total phosphorus (TP, 0.69 – 1.02 g/kg) in 1-year-old leaves exhibited decreasing trends with increasing altitude. In contrast, the TC in 2- and 3-year-old leaves showed increasing trends (486.44 – 494.76 and 485.82 – 498.73 g/kg) with increasing altitude, while their TN (7.36 – 8.42 and 5.15 – 6.62 g/kg) and TP (0.52 – 0.90 and 0.48 – 0.76 g/kg) showed the opposite trend. The 2-year-old and 3-year-old leaves enhanced stress resistance by increasing carbon-based structural substances. Analysis of leaf trait networks and partial least squares path models (PLS-PM) indicated that significant intraspecific variations were observed in the leaf functional traits of *R. aganniphum* var. *schizopeplum*. With increasing altitude, leaf morphology tended to become smaller and thicker, N, P, and K mass fractions decreased with increasing leaf age, while C mass fraction increased with increasing leaf age. This differential allocation of nutrients was the intrinsic driving factor of variations in leaf physical traits. [**Conclusion**] Variations in leaf traits, coordinated nutrient allocation among leaves of different ages, and shifts in the focus of leaf resource investment constitute the environmental adaptation strategies of *R. aganniphum* var. *schizopeplum* along altitudinal gradients. The findings provide new theoretical and data support for a deeper understanding of the environmental adaptation strategies of *Rhododendron* species and the rational development and utilization of their plant resources.

**Keywords:** environmental adaptation mechanisms; leaf functional traits; altitudinal gradient; trade-off and synergy relationships; Sygera Mountain

**Received:** 2025-06-11

**Revised:** 2025-08-07

**Accepted:** 2025-08-24

**Online**(www.cnki.net): 2025-10-10

温度是影响植物生存及其分布的重要因素,探究植物对温度变化的响应一直是植物生态学的研究热点。叶片作为植物获取养分的重要营养器官,其性状表征植物对资源的获取和利用能力及对逆境的抗性,叶性状间的协同或权衡关系反映植物的生态策略<sup>[1]</sup>。对高山地区植物的研究发现,叶片随着温度降低呈更小更厚的变化趋势,亦有学者<sup>[2]</sup>研究海拔梯度下的陇蜀杜鹃(*Rhododendron przewalskii*)叶性状发现,其差异主要是由土壤因子所驱动的。此外,性状间的相互关系也随环境变化而变化。表明植物功能性状及性状间的关系对温度升高的响应与物种和温度变化有关<sup>[3]</sup>。其中,比叶面积(SLA)、叶片氮(LN)、叶片磷(LP)和叶片碳(LC)等易于量化且与植物养分再利用息息相关的指标,是研究植物叶片功能及其与影响因子相关性的关键性状<sup>[4]</sup>。叶片与细根是植物重要的资源获取营养器官,为植物的生长提供养分及水分,直接影响植物体的生长及发育状况。因此,明

确植物叶片、细根及土壤系统中C、N、P、K化学计量特征的动态平衡及其相互作用关系,对于理解树线植物生存策略与环境间的耦合关系、提升植物生长质量具有重要意义<sup>[5]</sup>。

色季拉山因其特殊的气候条件而形成全球较高的树线,是研究植物对全球气候变化响应的理想场所。为适应高山地区特殊气候条件,高山植物进化出体型小、叶厚、生长缓慢但寿命长等耐寒的形态和生理特征,以及发达的根系。在高寒、干旱等极端环境中,叶片形态特征及养分间关系较为复杂,权衡作用与协同作用并存,或随海拔环境梯度变化而由权衡作用转为协同作用<sup>[6]</sup>。裂毛雪山杜鹃(*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*)为中国特有物种,主要产于云南西北部和西藏东南部,多生于海拔3 500~4 600 m的暗针叶林林缘和高山灌丛,同时也是藏东南色季拉山高山树线地区的优势植物,对维持高山森林生态系统的平衡具有重要意义。

其较为高大和密集的冠层结构,对减少高山地区土壤侵蚀发挥积极作用。雪山杜鹃优美的形态极具观赏价值,具有较好的应用前景。目前关于其的研究主要集中在植物地上部分,例如,种实特性、叶片结构等方面,忽视叶片养分差异化分配、植物根系和土壤对海拔梯度下叶性状变异的重要作用,同时其环境适应策略的相关研究还未见报道。本研究通过野外踏查和采样,运用生态化学计量学、构建偏最小二乘法路径模型(PLS-PM)和叶功能性状网络,以期解答裂毛雪山杜鹃在海拔梯度上的环境适应策略。“生长-防御权衡”假说认为,植物在不同程度胁迫环境下的生存策略及环境适应机制存在差异,“生产力-叶片寿命”假说认为,叶片寿命较长的植物倾向于采用资源保守型策略(低生产力),而叶片寿命较短的植物则采取资源获取型策略(高生产力)<sup>[7]</sup>。基于以上假设色季拉山裂毛雪山杜鹃在海拔梯度下的叶片物理性状和叶片养分间存在权衡-协同关系且属于资源保守型植物。

## 1 材料与方 法

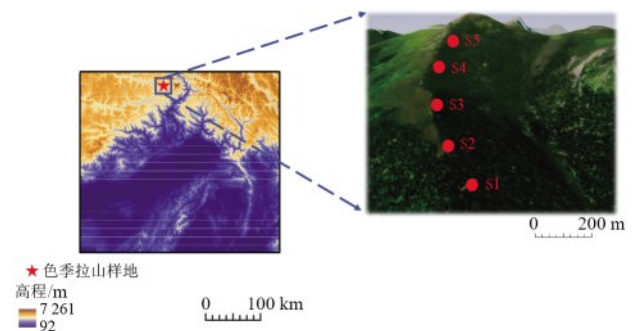
### 1.1 研究区概况

研究样地设置于青藏高原东南部雅鲁藏布江大峡谷的西北侧,西藏林芝市色季拉山高山树线地区(29°21′~29°50′N,94°28′~94°51′E),主峰海拔 5 300 m。研究区属于亚高山寒温带与高山寒带气候,受印度洋季风气候的影响,表现为温和半湿润的气候特征,冬温夏凉,干湿季分明。植被垂直带谱十分明显,人为干扰较少,拥有丰富的灌木林资源及连续分布的天然灌木线,是追踪高寒生态系统对全球气候变化响应与适应的天然实验室。色季拉高山树线地区年降水量为 650~1 134.1 mm,雨热同期,降雨主要集中在 5—10 月,最冷月(1 月)平均气温 -7.8 °C,最热月(7 月)平均气温 9.8 °C,年平均气温 0.55~0.88 °C,以 10 cm 土壤温度定义的生长季均温和生长季长度分别为 6.06~7.01 °C、120~141 d。研究区土壤类型以山地淋溶灰化土和高山草甸土为主<sup>[8]</sup>。

### 1.2 样品采集与处理

本试验于 2024 年 7 月 1—4 日在色季拉山海拔 4 350 m~4 700 m 沿海拔梯度设置样地进行采样,分别为海拔 4 350、4 450、4 550、4 650、4 700 m(图 1)。沿水平方向设置 4 个 10 m×10 m 的小样方,各样方的间距不小于 10 m,每个小样方内选取具有代表性的雪层杜鹃 4 株作为标准木,在标准木树枝基部用扎带做编号标记,每个海拔共计 16 株。通过枝条上芽鳞痕的节环判断叶龄,选择顶芽下叶作为当年的新生叶,位于当年生枝段以外的第 1 段枝条上的叶片为 2 a 生叶片,位于当年生枝段以外的第 2 段枝条上的叶

片为 3 a 生叶片,均选择完整并完全展开的健康成熟绿叶<sup>[9]</sup>。每个小样方分别采集 1 a 生、2 a 生、3 a 生叶片各 80 片,同时测量并记录株高、地径、冠幅等基本信息(表 1)。采集小样方内所选植株的细根(直径<2 mm)混合后作为 1 个重复;每个小样方内使用 5 点取样法采集 0~30 cm 土样。采集到的叶片在进行物理性状测定后与根系样品进行烘干、粉碎处理,土壤样品进行自然风干、研磨处理,之后过 100 目筛。经过筛分的植物叶片、根系、土壤等样品置于信封中,并进行编号,用于随后的理化性质测定<sup>[10]</sup>。



注:S1、S2、S3、S4、S5 分别为海拔 4 350、4 450、4 550、4 650、4 700 m 样点。下同。

图 1 研究区概况

Fig.1 Overview of the study area

表 1 研究样地基本特征

Table 1 Basic characteristics of the study plots

样点	海拔/m	盖度/%	地径/cm	株高/m	南北冠幅/东西冠幅/ m	
					m	m
S1	4 350	90	7.25	3.87	4.24	4.12
S2	4 450	90	7.15	2.89	2.72	2.58
S3	4 550	85	7.03	2.78	3.32	2.23
S4	4 650	60	4.68	1.33	2.66	1.80
S5	4 700	50	3.96	0.95	2.48	1.61

### 1.3 测定方法

测定每个海拔生境中植株的叶片功能性状指标,包括叶重(LM)、叶面积(LA)、叶厚(LT)、比叶面积(SLA)、叶片全碳(LC)、全氮(LN)、全磷(LP)、全钾(LK)、钙(Ca)和镁(Mg)。轻拭叶片表面水分,仅保留叶片和叶柄部分。使用精度为 0.000 1 g 的电子天平称量叶片鲜重,利用叶面积分析仪(LI-3000 C)扫描仪设备对叶片进行数字化处理,并通过 ImageJ 软件对扫描后的图像进行比例尺校准,然后测量叶宽、叶长、叶面积和叶周长。使用精度为 0.01 mm 电子数显卡尺测量叶片厚度,重复 4 次后取平均值。将叶片放入 65 °C 烘箱中,烘干 48 h 后称量叶片干重。比叶面积(specific leaf area, SLA)计算公式为:

$$SLA=LA/DW$$

式中:LA 为叶面积,cm<sup>2</sup>;DW 为叶片干重,g。

土壤 pH 采用玻璃电极法测定,叶片全碳(LC)、细根全碳(RC)和土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾外加热法测定,叶片全氮(LN)、细根全氮(RN)和土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定,细根全磷(RP)、叶片全磷(LP)土壤全磷(TP)采用高氯酸-硫酸消解钼锑抗比色法测定,叶片全钾(LK)、细根全钾(RK)及土壤全钾(TK)采用 HF-HClO<sub>4</sub>-HNO<sub>3</sub> 消解-ICP-OES 法进行测定,叶片钙(LCa)和叶片镁(LMg)采用电感耦合等离子体发射光谱法(ICP-OES)进行测定,土壤速效氮(AN)采用碱解扩散法进行测定,土壤速效磷(AP)采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗分光光度法进行测定,土壤速效钾(AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度法检测<sup>[11]</sup>。

## 1.4 数据处理点分析

1.4.1 数据整理分析及制图 色季拉山裂毛雪山杜鹃研究数据的整理和统计使用 Excel 2016 软件,并通过 SPSS 27 软件对整理完成的数据进行方差分析和多重比较,分析不同海拔梯度叶片功能性状和根系养分含量及其化学计量比的差异性,使用 Origin 2021、R 语言软件和 <https://www.bioinformatics.com> 完成制图。使用 RStudio 中的“PLS-LM”软件包,对 5 个海拔不同叶龄叶片及根系养分、不同叶龄叶片形态特征和海拔梯度进行路径分析。本研究中对平均值的处理均采用算术平均值。

表 2 同年生不同海拔叶片物理性状

Table 2 Physical traits of leaves from same-age plants at different altitudes

植物类型	样点	叶面积/cm <sup>2</sup>	叶柄面积/mm <sup>2</sup>	叶周长/cm	叶长/mm	叶柄长/mm	叶宽/mm	叶柄宽/mm	叶厚/mm	比叶面积/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )
1 a 生	S1	29.93±3.48a	103.93±64.54a	2.52±0.21ab	102.40±7.24a	14.69±2.35a	39.13±2.11a	4.82±0.95a	0.49±0.01c	2.21±0.11a
	S2	27.27±1.70a	41.51±4.01a	2.62±0.09b	103.89±2.56a	12.08±0.98ab	35.83±1.46ab	4.16±0.11a	0.61±0.01b	2.00±0.04ab
	S3	26.59±4.63ab	32.07±3.87a	2.33±0.27ab	94.78±10.45a	9.30±0.92b	39.55±4.40a	3.93±0.15a	0.62±0.02b	1.94±0.21ab
	S4	18.41±0.64bc	25.33±3.29a	2.12±0.09ab	88.27±3.33a	8.72±0.82b	29.82±0.67ab	3.64±0.18a	0.62±0.02b	1.73±0.08b
	S5	17.60±0.85c	31.34±1.91a	2.01±0.03b	85.70±1.97a	9.48±0.51b	28.54±1.81b	3.83±0.10a	0.67±0.01a	1.85±0.03ab
2 a 生	S1	28.84±3.29a	46.40±3.09a	2.48±0.20a	99.40±5.72a	13.14±0.63a	38.92±2.75a	4.33±0.23a	0.50±0.01c	2.09±0.13a
	S2	21.45±0.55b	47.87±13.20a	2.38±0.11a	92.69±1.87a	16.03±5.01a	32.86±1.07ab	4.15±0.11ab	0.61±0.01b	1.58±0.05b
	S3	21.56±2.91b	29.30±4.06a	2.09±0.15ab	85.54±6.08a	9.29±1.19a	34.92±2.47ab	3.96±0.29ab	0.63±0.02b	1.60±0.05b
	S4	16.79±1.27bc	26.19±2.73a	2.20±0.12a	86.69±4.78a	8.90±0.49a	29.21±1.46bc	3.88±0.08ab	0.62±0.02b	1.56±0.05b
	S5	12.59±1.22c	26.99±2.78a	1.69±0.07b	71.09±2.74b	8.46±0.54a	24.57±1.69bc	3.61±0.24b	0.68±0.01a	1.32±0.09c
3 a 生	S1	28.85±1.67a	44.38±2.97a	2.54±0.12a	101.88±2.44a	14.82±2.24a	38.99±1.85ab	4.23±0.17a	0.52±0.01c	2.18±0.19a
	S2	23.71±0.96a	32.59±3.01b	2.46±0.08ab	97.25±2.01ab	9.99±0.29b	34.84±1.02b	4.10±0.22a	0.63±0.01b	1.75±0.07ab
	S3	21.57±1.35a	32.02±3.95b	2.39±0.12ab	95.28±5.03ab	9.81±0.82b	41.67±2.00a	4.18±0.13a	0.62±0.02b	2.16±0.14a
	S4	16.82±1.53b	29.46±1.87b	2.12±0.12b	85.75±5.77b	9.21±0.27b	28.53±1.56c	3.96±0.16a	0.65±0.02b	1.56±0.06b
	S5	12.85±1.31b	26.18±2.35b	1.77±0.07c	72.26±1.97c	8.78±0.72b	24.68±1.75c	3.56±0.29a	0.70±0.01a	1.36±0.16b

注:表中数据均为平均值±标准误;同列不同小写字母表示同一植物类型不同海拔植物叶片物理性状差异显著( $p < 0.05$ )。下同。

## 2.2 不同海拔 1~3 a 生叶片养分及化学计量特征、根系养分

5 个海拔 1 a 生叶片 TC、TN、TP 随海拔升高呈

1.4.2 海拔梯度下雪层杜鹃环境适应机制分析 本研究通过建立偏最小二乘法路径模型(PLS-PM)分析海拔梯度下色季拉山优势灌木裂毛雪山杜鹃环境适应特征。PLS-PM 是一种研究显变量与潜变量的完整多元相关关系模型。分别以 1~3 a 生植物叶片养分特征、叶片物理性状、根系养分特征和海拔梯度作为影响因子,数据进行标准化处理后,建立偏最小二乘法路径模型。首先利用方差膨胀因子(VIF)来消除变量间的共线性( $VIF < 10$ ),然后经过差异比较和共线性检验确定观测变量。建模完成后利用 DG-rho 值来评估观测变量,用代表潜变量能力的拟合优度(GoF)指数来评估模型的预测能力,最后利用 Bootstrapping 法检验路径间的显著性<sup>[12]</sup>。

## 2 结果与分析

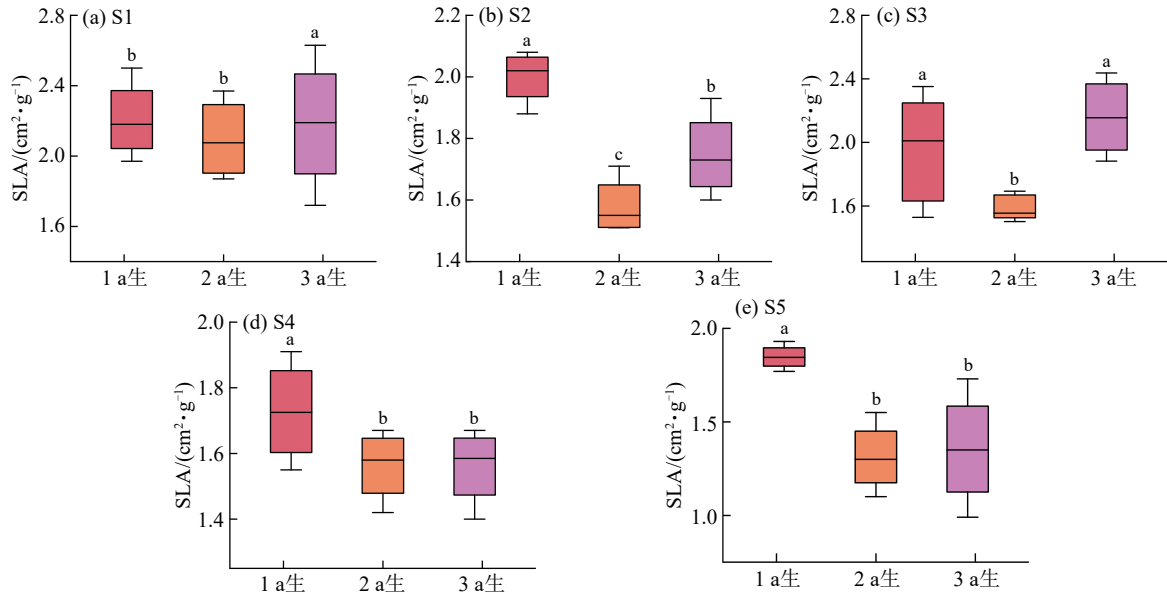
### 2.1 不同海拔 1~3 a 生雪山杜鹃叶片物理性状

1~3 a 生叶片面积、叶柄面积、叶长、叶柄长、比叶面积均随海拔升高呈降低趋势,叶面积、叶柄面积、比叶面积均在 4 350 m 海拔处最大,叶片厚度随海拔升高有增大趋势,2 a 生、3 a 生叶面积随海拔升高呈降低趋势,5 个海拔不同年生叶片 LA 及 SLA 表现为 1 a 生大于 2 a 生、3 a 生,而 2 a 生、3 a 生叶面积差异不大。5 个海拔 1~3 a 生叶厚随叶龄增加呈增厚趋势(表 2)。随着叶龄增加,叶片 SLA 呈抛物线状趋势,即在叶片成熟阶段,叶片 SLA 总体呈下降趋势(图 2)。

降低趋势,2 a 生、3 a 生叶片 TC 随海拔升高呈增加趋势,TN、TP 随海拔升高呈降低趋势。5 个海拔 2 a 生、3 a 生叶片 C 高于 1 a 生,不同年生叶片 N、P、K

养分呈 1 a 生 > 2 a 生 > 3 a 生。5 个海拔梯度植物根系碳含量在海拔 4 650 m 处最高,在海拔 4 450 m 处

最低;TN、TP、Ca、Mg 在海拔 4 350 m 处最高;TN、TP、TK 在海拔 4 650 m 处最低(表 3)。



注:SLA 为比叶面积;箱体表示数据的中间 50% 分布范围(即四分位距,IQR);箱体中间的横线表示数据的中位数(median);箱体延伸出的直线(须线,whiskers)表示排除异常值后的数据范围;不同小写字母表示不同植物类型间差异显著。下同。

图 2 同海拔不同年生叶片比叶面积

Fig. 2 Specific leaf area of leaves of different ages at the same altitude

表 3 海拔梯度下不同年生叶片和根系养分特征

Table 3 Nutrient characteristics of leaves of different ages along an altitudinal gradient

植物类型	样点	养分质量分数/(g·kg <sup>-1</sup> )					
		TC	TN	TP	TK	Ca	Mg
1 a 生叶片	S1	496.12±4.23a	10.00±0.27a	1.02±0.04a	4.56±0.28a	5.36±0.08bc	1.32±0.04a
	S2	496.20±2.76a	9.88±0.19a	0.89±0.02b	3.82±0.20ab	6.65±0.79a	1.23±0.07ab
	S3	495.20±1.48a	9.53±0.32b	0.85±0.06b	3.45±0.38b	4.42±0.15c	1.07±0.04c
	S4	491.55±3.96b	9.45±0.30b	0.74±0.07c	3.96±0.15ab	5.45±0.19bc	1.27±0.01a
	S5	489.65±3.25b	9.18±0.11c	0.69±0.04d	3.94±0.06ab	5.64±0.05ab	1.11±0.04bc
2 a 生叶片	S1	486.44±1.68b	8.42±0.19a	0.90±0.07b	3.77±0.19a	7.14±0.21a	1.37±0.09a
	S2	494.76±1.06a	8.13±0.36b	0.69±0.03c	2.84±0.12b	8.39±0.55a	1.19±0.14a
	S3	491.08±2.16ab	8.07±0.10b	0.59±0.01c	2.35±0.18c	7.66±0.94a	1.28±0.11a
	S4	492.43±1.73ab	7.59±0.10c	0.52±0.06c	3.13±0.08b	7.57±0.23a	1.24±0.06a
	S5	491.36±2.19ab	7.36±0.19c	0.52±0.01c	3.22±0.10b	7.99±0.48a	1.16±0.03a
3 a 生叶片	S1	485.82±1.69b	6.62±0.31a	0.76±0.08a	3.41±0.20a	7.45±0.29a	1.27±0.07a
	S2	496.07±2.61a	6.54±0.38a	0.54±0.04b	2.37±0.12c	8.93±0.37a	1.10±0.14a
	S3	495.68±1.09a	6.45±0.54a	0.52±0.02b	2.36±0.16c	7.99±0.80a	1.24±0.06a
	S4	496.29±2.32a	5.86±0.32b	0.48±0.02b	2.71±0.15b	7.70±0.51a	1.16±0.07a
	S5	498.73±2.18a	5.15±0.12c	0.50±0.03b	2.89±0.14b	8.65±0.50a	1.13±0.03a
根系养分	S1	482.26±1.01c	6.14±0.03a	0.59±0a	1.47±0.01b	3.75±0.09a	0.86±0.01a
	S2	486.01±1.19d	5.39±0.06b	0.46±0.01b	1.59±0.01a	3.63±0.09a	0.82±0.01a
	S3	488.67±0.70c	5.10±0.10b	0.41±0.01b	1.59±0.02a	2.77±0.01c	0.72±0.01b
	S4	500.90±1.63a	5.21±0.05b	0.37±0c	1.17±0.01c	2.87±0.07c	0.51±0.01d
	S5	497.04±0.63b	4.00±0.10c	0.31±0.02d	1.18±0.01c	3.12±0.08b	0.61±0.03c

1 a 生叶片 C/N 在 4 650 m 海拔处最小,根系 C/N 则在 4 650 m 海拔处最大;1 a 生叶片、根系 C/P 均在 4 650 m 海拔处最大,在 4 350 m 海拔处最小;N/P 在海拔 4 650 m 处最大,受到 P 限制;4 350、

4 450、4 550 m 海拔处则受 N 限制且随海拔升高 N/P 呈增大趋势,表明 P 限制作用有所增强。5 个海拔根系 N/P 均 < 14。1 a 生叶片 N/P 随海拔升高呈增大趋势,并且在海拔 4 650 m 处最大,1 a 生叶

片C/N在海拔4 650 m处最低,2 a生、3 a生叶片C/N均在海拔4 550 m处最低。2 a生、3 a生叶片N/P

均在海拔4 550 m处最大,在海拔4 350 m处最小(图3)。

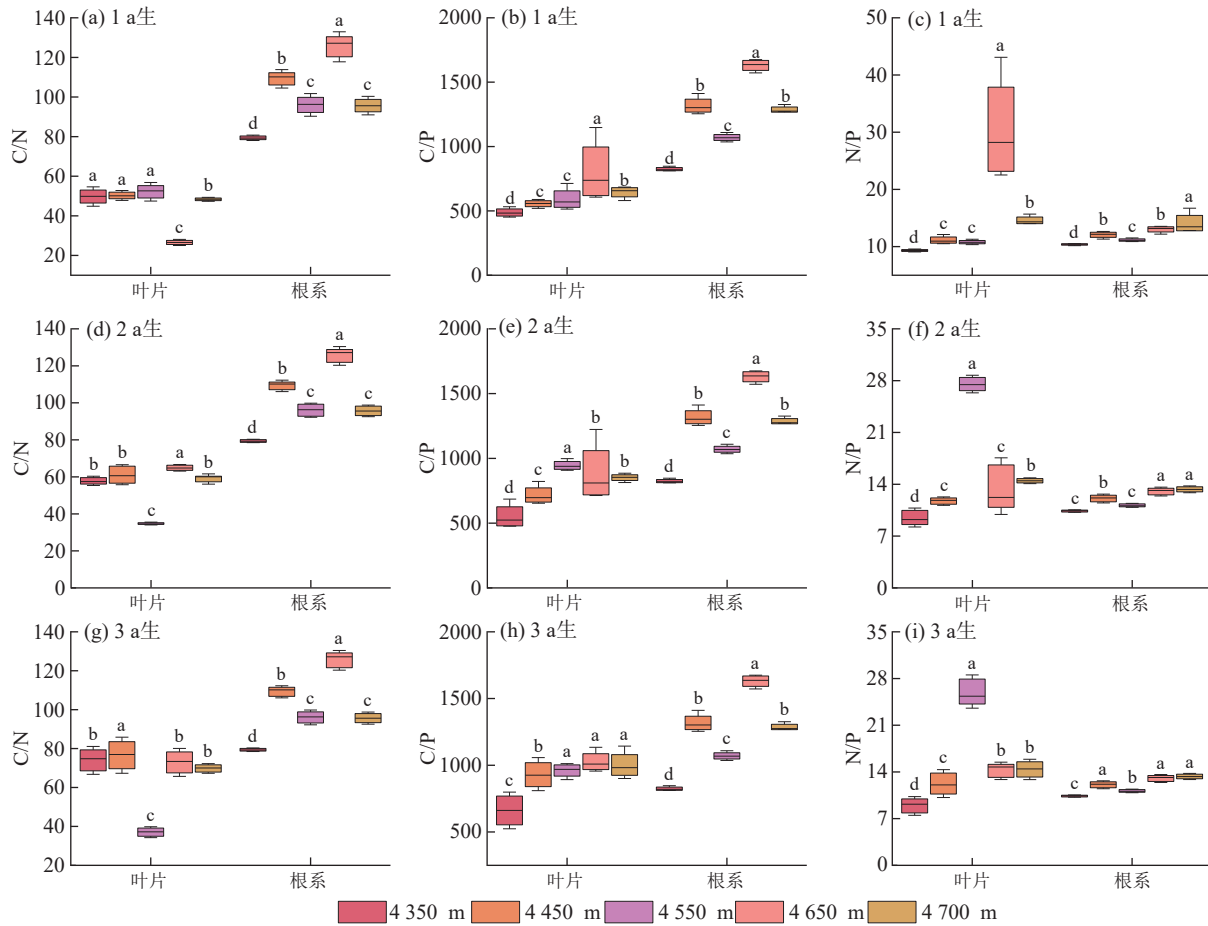


图3 海拔梯度下不同年生叶片和根系化学计量比

Fig.3 Stoichiometric ratios of leaves of different ages and roots along an altitude gradient

### 2.3 土壤理化特征和叶功能性状相关性

5个海拔土壤有机碳随海拔升高而呈下降趋势。土壤全氮随海拔升高而降低,土壤全磷在海拔4 700 m最高,海拔梯度上变化趋势不明显,土壤全钾总体随海拔呈上升趋势,土壤速效氮随海拔呈下降趋势,速效磷在海拔4 700 m最高,速效钾与土壤全钾呈相反规律。研究区土壤呈弱酸性且随海拔升高酸性减弱(图4)。

1 a生叶片叶功能网络中LP、LT、LA、SOC节点较大,表明四者与其他性状的联系紧密,是叶片功能网络的核心。LP与LA呈显著正相关,LT与LA呈显著负相关,SOC与LcA呈显著正相关(图5a)。2 a生叶片叶功能网络中LP、LT、SLA、SOC节点较大,表明四者与其他性状的联系紧密,是叶片功能网络的核心。LP与SLA呈显著正相关,LT与LA呈显著负相关,LN与TN呈显著负相关,LT与LK呈显著负相关(图5b)。3 a生叶片叶功能网络中LP、LT、SLA、LA、TN节点较大,表明其与其他性状的联系紧密,是叶片功能网络的核心。LP与LT呈显著负

相关,LT与LA呈显著负相关,TN与SOC呈显著正相关,LC与LT呈显著正相关(图5c)。叶片LP与LT相关性大小为3 a生>2 a生>1 a生,同时3 a生叶片功能性状和土壤理化间的联系更加紧密。

### 2.4 裂毛雪山杜鹃环境适应策略

PLS-PM模型在5个海拔梯度1 a生叶片、2 a生叶片、3 a生叶片预测的GoF值分别为0.569、0.573、0.620,数值均>0.5且<0.7,表明模型具备预测能力。偏最小二乘法路径模型(PLS-PM)分析(图6)表明,海拔与1~3 a生叶片物理性状均呈极显著负相关,与根系养分呈极显著负相关。海拔与1~3 a生叶片养分均呈负相关,1 a生叶片物理性状与叶片养分呈负相关,2 a生、3 a生叶片物理性状与叶片养分呈显著正相关,1~3 a生叶片养分与根系养分呈极显著正相关,且路径系数为2 a生>3 a生>1 a生。海拔通过负向作用1 a生、3 a生叶片物理性状间接促进根系养分,海拔通过负向作用2 a生叶片物理性状间接抑制根系养分。

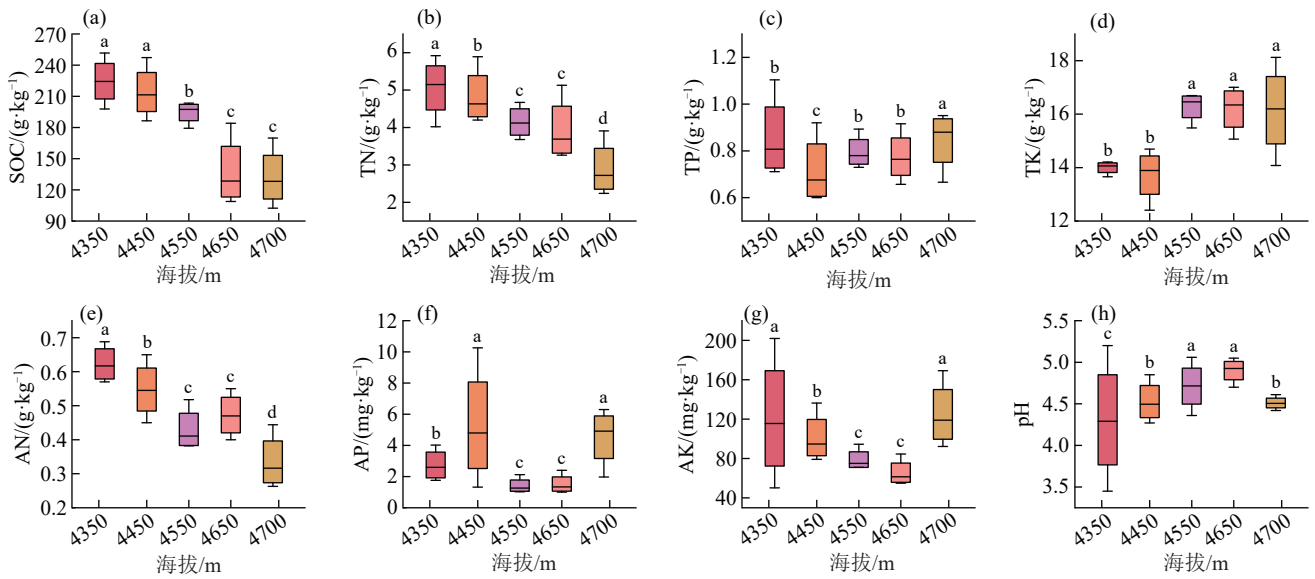
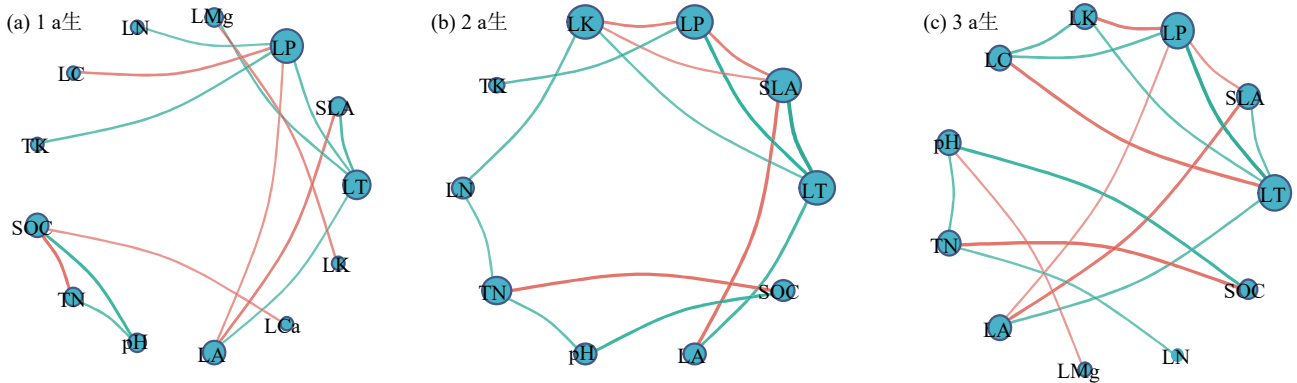


图 4 不同海拔土壤理化特征

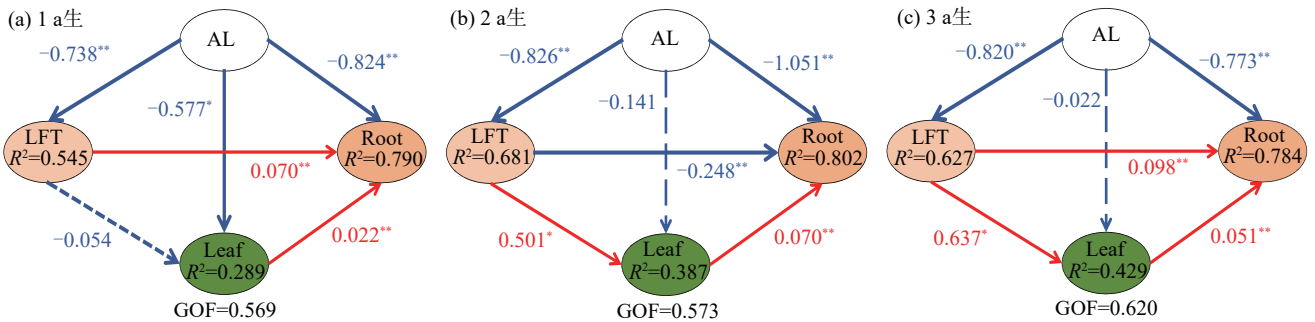
Fig.4 Soil physicochemical characteristics at different altitudes



注:图中节点大小表示该性状的大小,连接2个节点的边代表2个性状间具有显著相关性( $p < 0.05$ ,  $|r| > 0.8$ ; Pearson相关性)。红色和蓝色的边分别表示2个性状间正相关和负相关,边的粗细表示2个性状相关度大小。

图 5 色季拉山不同海拔裂毛雪山杜鹃 1~3 a 生叶片功能性状和土壤理化性质相关性网络

Fig.5 Correlation network of functional traits of 1-3-year-old leaves and soil physicochemical properties of *R. aganiphum* var. *schizopeplum* at different altitudes of Sygera Mountain



注:AL、LFT、Leaf、Root 分别为海拔、叶片形态特征、叶片养分、根系养分; \*表示  $p < 0.05$ , \*\*表示  $p < 0.01$ 。

图 6 裂毛雪山杜鹃叶功能性状、根系养分和海拔梯度路径

Fig.6 Path analysis of leaf functional traits, root nutrients, and altitudinal gradient of *R. aganiphum* var. *schizopeplum*

### 3 讨论

#### 3.1 土壤养分和不同年生叶片物理性状海拔梯度差异

本研究中 5 个海拔土壤有机碳、全氮、全磷和全钾高于全国平均水平(22.28、1.86、0.78、15.8 g/kg),

而速效养分则较低,色季拉山树线地区较低的环境温度减缓速效养分的释放。按照全国土壤普查养分分级标准,5 个海拔土壤有机碳和全氮均属于“极高”水平,土壤全磷属于“中上”水平,土壤全钾属于“中等”水平<sup>[13]</sup>。在高海拔地区由于常年处于低温条件

不利于土壤微生物生存,导致土壤的呼吸代谢作用减弱,因而有利于土壤有机碳的积累。同时有机碳作为能源物质,影响微生物对有机氮的矿化作用,从而增加土壤氮,使得研究区土壤有机碳及全氮含量极高<sup>[14]</sup>。随着海拔的升高环境温度显著降低,同时植物生存环境变得更加恶劣,使得雪山杜鹃矮小化,减少植物对土壤凋落物的输入量,因而,土壤有机碳随海拔升高显著降低,进而影响土壤全氮。同时,研究区极高的海拔会降低微生物活性,因而,虽然土壤中营养物质较高,但植物可直接利用的速效养分却较低,加重了该地区植物所受的养分限制。

本研究中裂毛雪山杜鹃叶片形态特征随海拔升高总体上有变小及变厚趋势,是植物为适应不同海拔气候环境而形成的差异化特征。随海拔的升高1 a生、2 a生、3 a生雪山杜鹃叶面积逐步减小,与张永强等<sup>[15]</sup>研究结果一致。海拔的变化引起水分及温度的变化,本研究位于高山树线地区,水分及温度随海拔的变化更为剧烈。使得植物在高海拔地区所受到的胁迫较低海拔显著增加,而较小的叶面积可以减少水分散失,增强其自身的抗逆性。LI等<sup>[16]</sup>研究结果也表明,植物叶片在温暖湿润的地区叶面积偏大而在寒冷干燥地区则偏小,与本研究结果一致。随海拔升高叶厚呈增加趋势且在海拔4 700 m最厚,与郭文文等<sup>[17]</sup>的研究结果一致。色季拉高山树线地区水分充沛,为叶片增厚提供有利的先决条件,而较厚的叶片则可以有效防止水分散失,同时较厚的叶片具有良好的防风能力,使得植物能够适应高海拔恶劣的自然环境。裂毛雪山杜鹃比叶面积随海拔升高而降低,且1 a生叶片比叶面积大于2 a生、3 a生。表明与叶片成熟阶段相比,叶龄较小的叶片增加叶面积的成本较低。该特征变化与叶片在其发展和生长过程中经历从资源获取到资源保护的转变是一致的。海拔上升使得树线地区的自然环境急剧恶化,植物为抵御环境胁迫从而使得其叶片从“快速投资-收益”向“缓慢投资-收益”转变。通常“快速投资-收益”型的叶片拥有较高的养分浓度,色季拉裂毛雪山杜鹃叶厚随海拔升高总体呈增厚趋势,且叶龄越大的叶片厚度也越厚<sup>[18]</sup>。由于更高海拔的雪山杜鹃受到的胁迫更为严重,使得植物在资源胁迫环境下具有较厚的叶片。同时该类型叶片具有较高的构建投入,因此,必须具备更长的叶片寿命以便在其生命周期内尽可能归还资源,使得叶片在死亡之前达到资源利用的最大化<sup>[19]</sup>。

### 3.2 海拔梯度下植物不同器官养分、化学计量特征

研究表明,色季拉山裂毛雪山杜鹃1~3 a生叶

片受N、P共同限制,并且随海拔升高P限制作用增强,而根系主要受N元素限制。色季拉裂毛雪山杜鹃养分吸收及利用效率远高于全球水平,与高山树线地区极短的生长季有关。全球叶C和全国叶C分别为461.60、455.00 g/kg,色季拉裂毛雪山杜鹃各海拔梯度1~3 a生叶片为485.82~498.72 g/kg,显著高于全球和全国叶C水平<sup>[20]</sup>。全球叶N和叶P分别为16.80、1.41 g/kg,裂毛雪山杜鹃叶片N、P分别为12.50、1.30 g/kg,显著低于全球水平,且1~3 a生叶片N、P随海拔升高呈减少趋势<sup>[21]</sup>。色季拉高山地区土壤浅薄且较为贫瘠,使得该地区植物生长普遍受N、P限制,与此同时,色季拉高山树线地区随海拔升高土壤N、P呈减少趋势,使得植物受到的限制作用增强,因而雪山杜鹃通过调整养分分配策略(根系或其他储存器官)以适应逆境<sup>[22]</sup>。

植物叶片N/P常作为植物生长营养限制的指标,N/P<14时,植物生长受到N限制;N/P>16时,植物生长受到P限制;N/P为14~16时,植物生长受到N、P共同限制<sup>[23]</sup>。5个海拔梯度根系N/P均<14,表明植物根系主要受N元素限制,而随着海拔升高1 a生叶片N/P也呈增大趋势,表明植物受到的P限制增强,海拔4 650 m处N/P最大,是由于叶片拥有极高的氮,而磷则没有显著增多,从而导致N、P元素供给失衡,使其叶片受到严重的磷限制。2 a生、3 a生叶片N/P均在海拔4 550 m处最大,表明该海拔叶片生长受到严重的磷限制。全球陆生植物叶片、根系C/N分别为22.5、65.8,C/P分别为232、1 415,而本研究中植物叶片、根系C/N和C/P显著高于全球平均值,表明色季拉高山树线地区裂毛雪山杜鹃养分利用效率高于全球平均水平,并且有随海拔上升养分利用效率升高趋势<sup>[24]</sup>。是由于色季拉高山树线地区短暂的生长季使得雪山杜鹃通过提高养分吸收及利用效率,以完成基础的生命活动。

### 3.3 裂毛雪山杜鹃在海拔梯度上的环境适应策略

本研究中植物对不同年生叶片养分的差异化投入,是其叶片物理性状变异的内在驱动因素。叶性状分析表明,海拔梯度下叶面积与叶厚呈显著负相关,与SIGDEL等<sup>[25]</sup>研究结果一致。比叶面积较小时植物叶片较厚,抵御外界恶劣环境的能力也较强,研究区地处4 000 m的高寒山地自然环境恶劣,植物通过增加叶片厚度以抵御低温冻害和存储养分<sup>[26]</sup>。1 a生叶片物理性状与叶片养分呈负相关,且1 a生叶面积显著大于2 a生、3 a生,1 a生叶片作为新生器官各种生理机能较为健全,植物将养分更多分配至幼叶以产出更多的营养物质<sup>[27]</sup>。1 a生、2 a生、3 a生叶

片磷与叶厚显著负相关,且1 a生叶片负相关性最小,表明植物通过性状和养分权衡来适应环境变化,植物将磷更多地分配给1 a生叶片以减轻磷限制环境对其生长及繁殖的影响<sup>[28]</sup>。路径分析显示,2 a生、3 a生叶片养分对根系养分的促进作用高于1 a生叶片,高山树线地区土层浅薄贫瘠,植物生长受养分限制严重,植物通过返还衰老叶片养分以节省直接从土壤中获取养分的能量消耗<sup>[29]</sup>。

1 a生叶片在资源分配上倾向于光合功能而牺牲部分物理抗逆性,相比之下,2 a生、3 a生老叶则呈养分积累与物理性状强化的协同优化,符合“叶片经济谱”中逆境下“慢投资-长寿命”的生态策略。5个海拔的1 a生幼叶N、P、K质量分数均显著高于2 a生、3 a生,1 a生叶片承担着大部分的光合任务,较高的养分有助于其快速地进行光合系统的构建。2 a生和3 a生老叶获得更多的C供给,以强化物理防御结构,如增厚角质层、促进细胞壁木质化<sup>[30]</sup>。同时YAN等<sup>[31]</sup>在研究落叶松不同叶龄叶片养分动态时也发现,1 a生叶片N、P显著高于衰老叶片,且随叶龄增加养分逐渐向新生叶片转移,使得成熟叶片养分逐步降低,与本研究野外探查结果一致。3 a生以上的叶片极为少见,意味着3 a生叶片是雪山杜鹃叶片养分投资与其产生效益的平衡点,更多年生的叶片产生负收益植物选择舍弃<sup>[32]</sup>。根系养分与海拔呈极显著负相关,海拔的升高使土壤中速效养分减少,植物获取养分的难度增大。雪山杜鹃的株高、冠幅、地径等随海拔升高呈降低趋势,植株较高使得植物在高寒山地受到更为严重的环境胁迫。与RIXEN等<sup>[33]</sup>的研究结果一致,偏好低海拔的植物在海拔升高时其植株高度倾向于降低。

## 4 结论

1)本研究中随海拔升高裂毛雪山杜鹃通过提高养分吸收利用效率、协调不同叶龄养分分配、转变叶片资源投资策略,以适应高寒山地恶劣的自然环境,其适应策略符合“生长-防御权衡”与“生产力-叶片寿命”假说。

2)研究区土壤有机碳、全氮、全磷和全钾均高于全国平均水平,但速效氮、磷、钾却处于较低水平,极高的海拔造成的低温环境不利于土壤微生物生存,土壤的呼吸代谢作用减弱因而有利于土壤养分的积累,但同时也限制速效养分的释放。

3)叶片和根系的C/N和C/P显著高于全球陆生植物叶片、根系平均水平(C/N分别为22.5、65.8;C/P分别为232、1415),表明裂毛雪山杜鹃养分利用效率高于全球平均水平,研究区短暂的生长季迫使

该区域植物通过提高养分吸收及利用效率,以便完成基本的生命活动。叶片受N、P共同限制且随海拔上升限制作用增强,根系主要受氮限制。

4)随海拔的升高,叶片从“快速投资-收益”向“缓慢投资-收益”策略转变,同时植物对不同叶龄叶片养分进行协调分配和适时返还,以产出更多营养物质,养分的差异化分配是叶物理性状变异的内在驱动因素。本研究揭示色季拉山优势灌木裂毛雪山杜鹃的环境适应策略,结果可为全球气候变暖背景下高寒山地今后的生态保护、生态恢复和雪层杜鹃植物资源的合理开发利用提供理论依据和数据支撑。

## 参考文献:

- [1] WANG Z Q, HUANG H, WANG H, et al. Leaf water content contributes to global leaf trait relationships [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): e5525.
- [2] 何家莉,王金牛,周天阳,等.青藏高原东南缘陇蜀杜鹃当年生小枝茎叶性状对海拔变化的响应[J]. *生态学报*, 2021, 41(6): 2349-2358.  
HE J L, WANG J N, ZHOU T Y, et al. Responses of stem and leaf traits of *Rhododendron przewalskii* to altitude in the southeastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(6): 2349-2358.
- [3] HEILMEIER H. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes [J]. *Flora*, 2019, 254: 1-11.
- [4] YAO L J, XU Y, WU C P, et al. Variation in the functional traits of forest vegetation along compound habitat gradients in different climatic zones in China [J]. *Forests*, 2023, 14(6): e1232.
- [5] 李欣阳,张娟娟,周建云,等.宁南山区人工混交林叶片-凋落物-细根生态化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(11): 2889-2897.  
LI X Y, ZHANG J J, ZHOU J Y, et al. Ecological stoichiometry of leaf-litter-fine roots in mixed plantations in mountainous area of southern Ningxia, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(11): 2889-2897.
- [6] AGÜERO M L, PUNTIERI J, MAZZARINO M J, et al. Seedling response of nothofagus species to N and P: Linking plant architecture to N/P ratio and resorption proficiency [J]. *Trees*, 2014, 28(4): 1185-1195.
- [7] SONG X Y, YANG J, CAO M, et al. Traits mediate a trade-off in seedling growth response to light and conspecific density in a diverse subtropical forest [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(2): 703-713.
- [8] 陈文盛,丁慧慧,李江荣,等.藏东南色季拉两种树线交错带及其不同生境的小气候特征[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(3): 682-693.  
CHEN W S, DING H H, LI J R, et al. Microclimate

- characteristics of two treeline ecotones and their different habitats in Segera, southeast Tibet[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(3): 682-693.
- [9] 陈瑞鑫, 简婷怡, 林勇明, 等. 闽江河口秋茄异龄叶性状及其叶经济谱[J]. 应用生态学报, 2025, 36(5): 1330-1338.  
CHEN R X, JIAN T Y, LIN Y M, et al. Traits and economic spectrum of different-aged leaf of *Kandelia obovata* in Minjiang River estuary, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2025, 36(5): 1330-1338.
- [10] 肖思颖, 付芳伟, 李江荣, 等. 色季拉山6种典型林型土壤生态化学计量特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(11): 120-130.  
XIAO S Y, FU F W, LI J R, et al. Soil ecological stoichiometry characteristics of six typical forest types in the Sejila Mountain[J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2023, 43(11): 120-130.
- [11] 周华坤, 李珊, 孙建, 等. 三江源区高寒草甸植物群落与土壤理化性质沿海拔梯度的变化特征[J]. 草地学报, 2023, 31(6): 1735-1743.  
ZHOU H K, LI S, SUN J, et al. Characteristics of plant community and soil physical and chemical properties in alpine meadow along altitude gradient in the headwaters region of three-river on Tibetan Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(6): 1735-1743.
- [12] 张琦, 冯可, 常智慧, 等. 灌丛化对林草交错带植物和土壤微生物的影响[J]. 植物生态学报, 2023, 47(6): 770-781.  
ZHANG Q, FENG K, CHANG Z H, et al. Effects of shrub encroachment on plant and soil microbial in the forest-grassland ecotone [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(6): 770-781.
- [13] 李江荣, 高郟, 郑维列, 等. 急尖长苞冷杉4种林型土壤养分特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(11): 108-119.  
LI J R, GAO T, ZHENG W L, et al. Soil nutrient characteristics of four forest types of *Abies georgei* var. *smithii* in southeastern Tibet[J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2021, 41(11): 108-119.
- [14] 程欢, 宫渊波, 吴强, 等. 川西亚高山/高山典型土壤类型有机碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征[J]. 自然资源学报, 2018, 33(1): 161-172.  
CHENG H, GONG Y B, WU Q, et al. Content and ecological stoichiometry characteristics of organic carbon, nitrogen and phosphorus of typical soils in sub-alpine/alpine mountain of western Sichuan[J]. Journal of Natural Resources, 2018, 33(1): 161-172.
- [15] 张永强, 李明喜, 曾文汐, 等. 低海拔移植对六种杜鹃花幼树叶片功能性状的影响[J]. 生态学杂志, 2025, 44(3): 713-719.  
ZHANG Y Q, LI M X, ZENG W X, et al. Effect of low-altitude transplantation on functional traits of saplings of six *Rhododendron* species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(3): 713-719.
- [16] LI Y Q, ZOU D T, SHRESTHA N, et al. Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate [J]. Journal of Plant Ecology, 2020, 13(1): 87-96.
- [17] 郭文文, 卓么草, 何竹, 等. 藏东南色季拉山不同海拔川滇高山栎叶解剖结构及环境适应性[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2022, 42(2): 33-38.  
GUO W W, ZHUO M C, HE Z, et al. Anatomical characteristics and environmental adaptability of *Quercus aquifolioides* leaf in Sejila Mountain, southeastern Tibet [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2022, 42(2): 33-38.
- [18] 黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 等. 浙江天童常绿植物当年生与往年生叶片性状的变异与关联[J]. 植物生态学报, 2013, 37(10): 912-921.  
HUANG H X, YANG X D, SUN B W, et al. Variability and association of leaf traits between current-year and former-year leaves in evergreen trees in Tiantong, Zhejiang, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(10): 912-921.
- [19] 王钰雯, 何梅香, 江国东, 等. 乌蒙乡不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状特征及其对环境因子的响应[J]. 生态学报, 2024, 44(16): 7238-7248.  
WANG Y W, HE M X, JIANG G D, et al. Characteristics of leaf functional traits of *Quercus spinosa* and their responses to environmental factors at different altitude gradients in Wumeng township [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(16): 7238-7248.
- [20] 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子[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166.  
MA Y Z, ZHONG Q L, JIN B J, 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.
- [21] ZHANG L J, ZUO Z J, QIAO X J, et al. Global leaf sulfur stoichiometry and the relationships with nitrogen and phosphorus: Phylogeny, growth form and environmental controls [J]. Proceedings Biological Sciences, 2024, 291(2027): e20240206.
- [22] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.  
TIAN D, YAN Z B, FANG J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 682-713.
- [23] 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): e1441.

- [24] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [25] SIGDEL S R, LIANG E Y, ROKAYA M B, et al. Functional traits of a plant species fingerprint ecosystem productivity along broad elevational gradients in the Himalayas[J]. *Functional Ecology*, 2023, 37(2): 383-394.
- [26] 黄增冠, 喻卫武, 罗宏海, 等. 香榧不同叶龄叶片光合能力与氮含量及其分配关系的比较[J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 44-51.
- HUANG Z G, YU W W, LUO H H, et al. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and nitrogen allocation in leaves at different leaf age[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(2): 44-51.
- [27] LIU Y, SUN W, JIA T, et al. Leaf nutrient resorption of vascular epiphytes is regulated by stoichiometry and nutrient limitation control strategies[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2025, 48(6): 4550-4563.
- [28] GIOLAI M, LAINE A L. A trade-off between investment in molecular defense repertoires and growth in plants [J]. *Science*, 2024, 386(6722): 677-680.
- [29] 张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 等. 滇中亚高山森林植物叶-凋落叶-土壤生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(21): 7648-7658.
- ZHANG Y J, WANG K Q, SONG Y L, et al. C, N and P stoichiometric characteristics of leaf, litter and soil for subalpine forests in central Yunnan, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(21): 7648-7658.
- [30] WANG M, LIU G H, JIN T T, et al. Age-related changes of leaf traits and stoichiometry in an alpine shrub (*Rhododendron agglutinatum*) along altitudinal gradient [J]. *Journal of Mountain Science*, 2017, 14(1): 106-118.
- [31] YAN T, LÜX T, YANG K, et al. Leaf nutrient dynamics and nutrient resorption: A comparison between larch plantations and adjacent secondary forests in northeast China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2016, 9(2): 165-173.
- [32] 杨红, 柳文杰, 刘合满, 等. 高寒森林植物叶片-枯落物-土壤养分含量及化学计量特征[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2021, 47(5): 607-618.
- YANG H, LIU W J, LIU H M, et al. Nutrient contents and stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in alpine forest [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2021, 47(5): 607-618.
- [33] RIXEN C, WIPF S, RUMPF S B, et al. Intraspecific trait variation in alpine plants relates to their elevational distribution [J]. *Journal of Ecology*, 2022, 110(4): 860-875.
- (上接第 98 页)
- [26] 高鹏宇, 詹振芝, 蒋芳市, 等. 坡度和流量对崩积体坡面细沟水流输沙能力的影响[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(3): 68-73.
- GAO P Y, ZHAN Z Z, JIANG F S, et al. Effects of slope and flow on sediment transport capacity of the colluvial deposit for rill flow in Benggang [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2018, 32(3): 68-73.
- [27] BEASLEY D B, HUGGINS L F, MONKE E J. Modeling sediment yields from agricultural watersheds [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 1982, 37(2): 113-117.
- [28] 冯君园, 蔡强国, 李朝霞, 等. 高海拔寒区融水侵蚀研究进展[J]. *水土保持研究*, 2015, 22(3): 331-335.
- FENG J Y, CAI Q G, LI Z X, et al. Research progresses of melt water erosion in the high altitude and cold regions of China [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2015, 22(3): 331-335.
- [29] 陈涛. 冻融作用对粗粒土强度特性及矿山排土场边坡稳定性的影响研究[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2019.
- CHEN T. Study on the influence of freezing and thawing on the strength characteristics of coarse-grained soil and the slope stability of mine dump [D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2019.
- [30] WANG G P, ZHANG K L, JIA C Y, et al. Physical property responses of soils subjected to different degrees of erosion and seasonal freeze-thaw cycles in northeast China [J]. *Soil and Tillage Research*, 2024, 244: e106264.
- [31] 洪晨泽, 朱海丽, 张海龙, 等. 冻融循环对不同退化程度高寒草甸土孔隙结构的影响[J]. *水土保持学报*, 2025, 39(4): 215-224.
- HONG C Z, ZHU H L, ZHANG H L, et al. Effects of freeze-thaw cycles on the pore structure of alpine meadow soils with different degrees of degradation [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2025, 39(4): 215-224.
- [32] ZHANG L, REN F P, LI H, et al. The influence mechanism of freeze-thaw on soil erosion: A review [J]. *Water*, 2021, 13(8): e1010.
- [33] 邱德勋, 穆兴民, 赵广举, 等. 渭河流域极端降雨变化趋势及其对水沙情势的影响[J]. *水土保持研究*, 2022, 29(6): 65-72.
- QIU D X, MU X M, ZHAO G J, et al. Effects of precipitation extremes change on streamflow and sediment load in Weihe River basin [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2022, 29(6): 65-72.
- [34] LIU-ZENG J, TAPPONNIER P, GAUDEMER Y, et al. Quantifying landscape differences across the Tibetan Plateau: Implications for topographic relief evolution [J]. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 2008, 113(F4): eF04018.