

大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征

李 瑞¹ 胡朝臣¹ 许士麒¹ 吴 迪¹ 董玉平¹ 孙新超¹ 毛 蓉^{2,3} 王宪伟^{2*}
刘学炎^{1*}

¹天津大学表层地球系统科学研究院, 天津 300072; ²中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102; ³江西农业大学林学院, 南昌 330045

摘 要 叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量特征为植物养分状况和元素限制性提供依据。为了解不同生活型植物叶片C、N、P化学计量特征的变化, 该研究测定、分析了大兴安岭地区18个泥炭地常见的3种草本植物——白茅羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)、玉簪薹草(*Carex globularis*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*), 5种落叶灌木——柴桦(*Betula fruticosa*)、越桔柳(*Salix myrtilloides*)、细叶沼柳(*Salix rosmarinifolia*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)和3种常绿灌木——杜香(*Ledum palustre*)、地桂(*Chamaedaphne calyculata*)、头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)的叶片C、N、P含量。结果表明: (1)落叶和常绿灌木叶片C、N、P含量总体高于草本植物而C:N、C:P、N:P低于草本植物, 说明不同生活型植物具有不同的养分利用策略, 灌木叶片C、N、P储存高于草本植物而N、P利用效率低于草本植物; (2)小叶章和头花杜鹃叶片N:P小于10, 同时其N含量小于全球植物叶片平均N含量, 相比其他植物来说更易受N限制; (3)采样地点解释了叶片C、N、P指标变异的12.8%–40.8%, 植物种类对叶片C、N、P指标变异的解释量占9.3%–25.5%; (4)草本植物C、N、P指标的地点间变异系数高于落叶和常绿灌木, 草本植物C、N、P指标对地点因素变化的响应较灌木敏感; (5)草本植物N含量种间变异系数高于落叶和常绿灌木, 落叶灌木P含量种间变异系数高于草本植物和常绿灌木, 草本植物和落叶灌木N、P吸收的种间生理分化较常绿灌木高。

关键词 大兴安岭; 北方泥炭地; 植物营养; 化学计量学

李瑞, 胡朝臣, 许士麒, 吴迪, 董玉平, 孙新超, 毛蓉, 王宪伟, 刘学炎 (2018). 大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征. 植物生态学报, 42, 1154–1167. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0214

Leaf C, N, and P concentrations and their stoichiometry in peatland plants of Da Hinggan Ling, China

LI Rui¹, HU Chao-Chen¹, XU Shi-Qi¹, WU Di¹, DONG Yu-Ping¹, SUN Xin-Chao¹, MAO Rong^{2,3}, WANG Xian-Wei^{2*}, and LIU Xue-Yan^{1*}

¹Institute of Surface-Earth System Science, Tianjin University, Tianjin 300072, China; ²Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China; and ³College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Abstract

Aims Leaf carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) concentrations and their stoichiometry can provide a basis for plant nutrient status and element limitation. Our objective was to explore variations of leaf C:N:P stoichiometry in plants of different growth forms.

Methods We analyzed leaf C, N, and P concentrations in three graminoids (*Eriophorum vaginatum*, *Carex globularis*, *Deyeuxia angustifolia*), five deciduous shrubs (*Betula fruticosa*, *Salix myrtilloides*, *Salix rosmarinifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*), and three evergreen shrubs (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Rhododendron capitatum*) across 18 peatland sites in the Da Hinggan Ling, northeastern China.

Important findings (1) Leaf C, N, and P concentrations were higher, and the leaf C:N, C:P, and N:P values were lower, in deciduous and evergreen shrubs than in graminoids, indicating that plants of different growth forms had different nutrient utilization strategies. Shrubs had higher C, N and P storage and lower N and P use efficiency

收稿日期Received: 2018-08-27 接受日期Accepted: 2018-12-03

基金项目: 国家自然科学基金(41471056、41522301和41730855)和国家重点研发计划(2016YFA0600802)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41471056, 41522301 and 41730855), and the National Key R&D Program of China (2016YFA0600802).

* 通信作者Corresponding author (Wang XW: wangxianwei@iga.ac.cn; Liu XY: liuxueyan@tju.edu.cn)

than graminoids. (2) Leaf N:P values in *Deyeuxia angustifolia* and *R. capitatum* were less than 10, and their leaf N concentrations were lower than the global mean leaf N concentration, indicating that those species were limited by N more than other plants. (3) The sampling sites explained 12.8%–40.8% of the variations in leaf C, N, and P stoichiometry, and plant species explained 9.3%–25.5%. (4) Graminoids had greater inter-site coefficient of variance (*CV*) values in leaf C, N, and P variables than deciduous and evergreen shrubs, indicating greater sensitive to site factors. (4) The inter-species *CV* values in leaf N were greater in graminoids than in deciduous and evergreen shrubs, and the inter-species *CV* values in leaf P were greater in deciduous shrubs than in graminoids and evergreen shrubs, indicating greater physiological differentiation in N and P use strategies in graminoids and deciduous shrubs than in evergreen shrubs.

Key words Da Hinggan Ling; northern peatland; plant nutrition; stoichiometry

Li R, Hu CC, Xu SQ, Wu D, Dong YP, Sun XC, Mao R, Wang XW, Liu XY (2018). Leaf C, N, and P concentrations and their stoichiometry in peatland plants of Da Hinggan Ling, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1154–1167. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0214

氮(N)和磷(P)是陆生植物生长最重要的限制性营养元素(Vitousek, 1982)。植物N、P的吸收利用影响植物功能性状、物种组成、生产力 and 固碳(C)能力(Xu *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2018; Tang *et al.*, 2018)。研究表明, 植物叶片C、N、P含量及其计量值不仅能够指示生态系统整体的N、P状态(Han *et al.*, 2005; Wieder *et al.*, 2015), 也能够解释植物的群落结构、生态位、共存和竞争关系(Elser *et al.*, 2000b; Hu *et al.*, 2018), 还能够反映植物生长速率或生物量与N、P吸收能力、利用效率之间的关系并诊断植物受N、P限制的状况(Koerselman & Meuleman, 1996; Ågren, 2004; 胡朝臣等, 2016)。

环境气候条件影响土壤N、P有效性, 属于影响植物N、P含量的重要外因(Chapin III *et al.*, 1986; Kerkhoff & Enquist, 2006)。Reich和Oleksyn (2004)通过叶片N、P含量和N:P证据揭示了植物N、P吸收和有效性随纬度升高和年平均气温降低而显著降低。Fisher等(2013)发现叶片N:P随海拔升高而降低, 认为高海拔地区植物生长受到N限制。此外, N沉降增加在一定程度上减缓植物N限制, 引起在P相对缺乏的生态系统中植物受P限制或N、P共同限制(Aerts *et al.*, 1992)。在相同的土壤N、P状态下, 降水量较高则可能增加土壤有效态N、P淋溶丢失, 使植物N、P含量随降水量增加而降低(Reich & Oleksyn, 2004)。植物N、P指标随地点要素和环境因子的变化会因为空间尺度大小、生态系统类型和物种等不同而不同(Norby *et al.*, 2010; Ågren *et al.*, 2012; Tian *et al.*, 2017)。在区域尺度内特定生态系统类型植物的N、P含量水平和变异机制及其对地点环境的适应性值得进一步探讨。

生理特征和功能性状是决定植物叶片C、N、P

含量及其计量值特征和变异大小的重要内因(Reich *et al.*, 1999; Hall *et al.*, 2010)。研究表明, 草本植物生长迅速, 尤其一年生草本, 生长和发育周期比木本植物短, 其N、P吸收速率和竞争能力较高, 从而表现出叶片N、P含量较高, 而C:N、C:P较低(Güsewell & Koerselman, 2002)。常绿植物可能因为营养代谢的时间和物种变异较小, 其叶片N、P含量总体较低(Aerts, 1995), 而C:N、C:P偏高; 相对而言, 落叶植物新叶生长和落叶频繁存在季节变化, 这些使得落叶和常绿植物的叶片N、P吸收、再吸收和利用效率存在差异(Aerts & Chapin III, 2000)。同科或同属的植物生理学差异和遗传变异小, 植物N、P含量的种间变异小(He *et al.*, 2008)。总体而言, 不同生活型和不同植物种在特定土壤N、P条件下存在吸收和竞争能力、利用效率上的差异, 因此, 叶片C、N、P含量及其计量值变化特征可以详细区分其吸收状况和利用机制(张文彦等, 2010; Zhang *et al.*, 2018)。目前, 相关的研究更多针对森林和草地生态系统(Zhang *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2011; 任书杰等, 2012), 而北方泥炭地是我国陆地重要的储C生态系统, 也是气候变化敏感区(Mao *et al.*, 2018)。泥炭地植被类型丰富且生活型和功能性状差异大, 植被吸收大气CO₂以泥炭形式的沉积有效减缓了气候变暖, 植物叶片C、N、P含量及其计量值变化特征对评价其植被动态和固碳能力具有重要意义(Bragazza *et al.*, 2013)。但是, 泥炭地植物叶片C、N、P含量的详细分析并不多, 阻碍了对其N、P吸收利用、限制性及其环境敏感性等的理解(Wang *et al.*, 2015)。

本研究对中国东北大兴安岭18个泥炭地的3种草本、5种落叶灌木、3种常绿灌木植物叶片进行采集, 通过分析叶片C、N、P含量及其计量值, 明确该

地区泥炭地植物: (1)叶片C、N、P指标的生活型之间和生活型内部的差异; (2)叶片C、N、P指标受采样地点和植物种的影响; (3)叶片C、N、P指标的地点间、种间(相同生活型内)变异大小。本研究旨在丰富植物叶片C、N、P含量和化学计量学在我国北方泥炭生态系统植物C、N、P状态和限制性评价中的应用, 为理解泥炭地种群结构和植被保护提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区地处大兴安岭地区(50.42°–53.42° N, 121.20°–126.00° E)(图1), 属于寒温带大陆性季风气候, 年降水量约403 mm, 约80%集中在6–9月, 年平均气温–4.9 °C, 最低气温达–52.3 °C。同时, 该地位于欧亚大陆冻土区南缘(徐文铎, 1986), 属于多年冻土带, 年冻结期长达8个月, 是我国主要的泥炭分布区(郭东信等, 1981; 周以良, 1997)。由于气候环境变化, 该区域泥炭地植物群落结构相对于以泥炭藓为主的泥炭地已经发生明显变化, 目前已经有多种草本植物和矮灌木(Mao *et al.*, 2018), 尽管物种组成

和北方苔原(如阿拉斯加北部)相似(Shaver *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2018), 但优势度明显不同。草本植物主要有禾本科小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)、莎草科白毛羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)和玉簪薹草(*Carex globularis*)。灌木主要有桦木科柴桦(*Betula fruticosa*), 杨柳科越桔柳(*Salix myrtilloides*)、细叶沼柳(*Salix rosmarinifolia*), 杜鹃花科杜香(*Ledum palustre*)、头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)、地桂(*Chamaedaphne calyculata*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、越桔(*Vaccinium vitis-idaea*), 其中杜香、地桂和头花杜鹃为常绿灌木, 其余为落叶灌木(Song *et al.*, 2014)。这些喜湿耐酸的草本和灌木成为泥炭地植被群落中的优势种, 总盖度超过80% (陈慧敏等, 2017)。

1.2 采样与分析

2014年7–8月, 对研究区18个泥炭地研究点(图1; 表1)的3种草本、5种落叶灌木、3种常绿灌木植物(表1)叶片进行采集。研究点均较偏远, 无人为直接干扰。每个研究点设置3个10 m × 10 m样方, 对每个样方若干株同种植物成熟、向阳、无病虫害的叶片进行采集并混合为一个样品, 不同物种的重复数

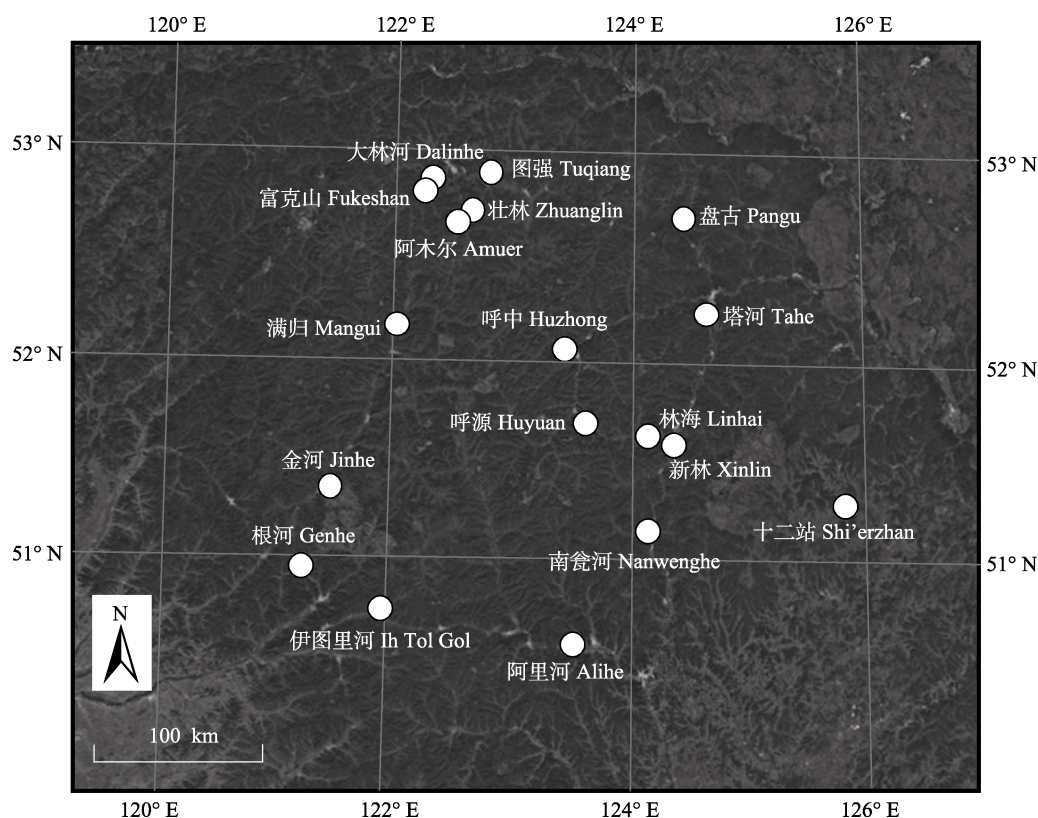


图1 大兴安岭泥炭地研究点地理位置示意图。

Fig. 1 Locations of the peatlands investigated in the Da Hinggan Ling.

表1 大兴安岭地区泥炭地研究点的气候和采集植物种信息
Table 1 Information on climate and plant species studied in the peatland sites in the Da Hinggan Ling

地点 Site	年平均气温MAT (°C)	年降水量 MAP (mm)	海拔 Elevation (m)	调查植物种(重复数) Plant species studied (replicates)
阿里河 Alihe	-5.57	481	490	A(2), C(3), D(3), E(3)
阿木尔 Amuer	-4.48	459	533	A(3), C(2), D(3), E(2), G(3), H(1), I(3)
大林河 Dalinhe	-4.20	443	466	A(3), D(3), E(3), G(3), I(3), J(3)
富克山 Fukeshan	-4.21	444	468	A(3), D(3), E(2), G(1), H(1), I(3), K(1)
根河 Genhe	-5.22	464	839	A(3), C(3), D(3), E(4), I(2), K(3)
呼源 Huyuan	-4.48	501	665	A(3), B(1), D(3), E(1), G(2), I(3), K(2)
呼中 Huzhong	-4.06	479	534	A(3), D(3), G(3), I(3), J(1)
金河 Jinhe	-5.41	477	862	A(3), C(2), D(3), G(1)
林海 Linhai	-5.51	520	571	A(3), C(3), D(3), F(2), G(3), I(1), K(3)
满归 Mangui	-4.78	464	620	A(3), D(3), E(2), G(3), J(3), K(3)
南瓮河 Nanwenghe	-2.71	498	485	A(3), B(3), C(3), D(3), E(3), F(3), G(3)
盘古 Pangu	-3.62	477	406	A(3), D(3), E(3), G(1), H(2), I(3), J(3)
十二站 Shi'erzhan	-2.40	495	394	A(3), C(2), D(3), E(3), G(2), J(1)
塔河 Tahe	-3.56	487	440	A(3), C(2), D(3), E(3), F(1)
图强 Tuqiang	-4.29	452	477	A(3), D(3), E(1), F(2), G(1), I(3), J(2), K(2)
新林 Xinlin	-3.63	498	526	A(3), D(3), E(3), G(3), I(3), J(3), K(2)
伊图里河 Ih Tol Gol	-5.13	475	822	A(3), C(2), D(3), G(2)
壮林 Zhuanglin	-4.48	459	528	A(3), D(3), G(3), I(3), J(2), K(1)

A, 白毛羊胡子草; B, 玉簪藁草; C, 小叶章; D, 柴桦; E, 越桔柳; F, 细叶沼柳; G, 笃斯越桔; H, 越桔; I, 杜香; J, 地桂; K, 头花杜鹃。
MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation. A, *Eriophorum vaginatum*; B, *Carex globularis*; C, *Deyeuxia angustifolia*; D, *Betula fruticosa*; E, *Salix myrtilloides*; F, *Salix rosmarinifolia*; G, *Vaccinium uliginosum*; H, *Vaccinium vitis-idaea*; I, *Ledum palustre*; J, *Chamaedaphne calyculata*; K, *Rhododendron capitatum*.

详见表1。叶片样品装纸质信封运回实验室,先后用去离子水和超纯水冲洗若干次,然后在75℃烘干至恒质量。烘干的植物样品用球磨仪(MM200, Retsch, Haan, Germany)磨细并过100目筛,放干燥皿保存。叶片C、N含量用元素分析仪(Flash EA 1112, Thermo Scientific, West Palm Beach, USA)燃烧法测定,分析误差为±0.1%。叶片P含量采用钼锑抗比色法(GB7888-87)测定,叶片C、N、P含量以干物质质量单位计(%、干质量),C:N、C:P、N:P为质量比。

1.3 数据分析

用SPSS 18.0对数据进行统计分析,用Origin 8.0作图。先对植物叶片的C、N、P指标的正态分布进行Kolmogorov-Smirnov检验,再进行方差齐次性检验,若方差为齐性,则在方差分析中使用最小显著性差数(LSD)法进行多重比较;若方差为非齐性,则使用Tamhane's Ta法进行多重比较。

生活型之间和生活型内部植物叶片C、N、P指标差异采用单因素方差分析。叶片C、N、P含量,C:N、C:P、N:P之间的相关关系采用Pearson相关性分析。采样地点和植物种类对叶片C、N、P指标的综合影响采用一般线性模型(GLM)评价。相关性和

差异性的显著水平(*p*值)设为0.05。

为了分析相同生活型和同种植物的叶片C、N、P指标的地点间变异,以及相同生活型内不同植物种叶片C、N、P指标的种间变异,我们计算了对应的数据变异系数(CV,以%比表示),计算方法为:标准偏差除以算术平均值乘以100%。按照反映离散程度的大小可以将CV进行粗略分级:CV<10%为弱变异性;10%≤CV≤100%为中等变异性;CV>100%为强变异性(赵秀芳等,2010)。对仅有一个样品重复的数据,没有计算其地点变异和种间变异。

2 结果和分析

2.1 叶片C、N、P指标的统计特征

大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量的变化范围和算数平均值为32.7%–50.5% (42.2%±2.9%)、0.7%–2.8% (1.9%±0.4%)、0.05%–0.41% (0.18%±0.07%), C:N、C:P、N:P分别为15.1–61.5 (23.6±6.2)、97.6–805.7 (268.5±109.9)、2.7–28.4 (11.6±4.6)。相关性分析表明,叶片C、N含量,N、P含量之间呈正相关关系(*p*<0.01),N含量与C:P、P含量与C:N之间呈负相关关系(*p*<0.01,表2)。

表2 大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P指标之间的相关性

Table 2 The correlations among leaf C, N, and P variables in peatland plants of Da Hinggan Ling

	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	C:P
C (%)	1				
N (%)	0.294**	1			
P (%)	0.069	0.287**	1		
C:N	-0.002	-0.886**	-0.258**	1	
C:P	0.005	-0.292**	-0.854**	0.318**	1
N:P	-0.007	0.238**	-0.750**	-0.242**	0.812**

Pearson相关系数正、负值分别表示正、负相关。**, $p < 0.01$ 。The positive and negative values of Pearson correlation coefficients indicate positive and negative correlations, respectively. **, $p < 0.01$.

在生活型之间比较, 草本植物叶片C、N、P含量总体低于落叶灌木和常绿灌木, C含量高低顺序为: 常绿灌木($45.1\% \pm 2.5\%$) > 落叶灌木($41.6\% \pm 2.3\%$) \approx 草本($41.0\% \pm 2.7\%$)(图2A); N含量高低顺序为: 落叶灌木($2.0\% \pm 0.3\%$) = 常绿灌木($2.0\% \pm 0.3\%$) > 草本($1.6\% \pm 0.4\%$)(图2B); P含量高低顺序为: 落叶灌木($0.21\% \pm 0.08\%$) > 常绿灌木($0.18\% \pm 0.05\%$) > 草本($0.15\% \pm 0.05\%$)(图2C)。草本植物叶片C:N、C:P、N:P总体高于灌木。C:N大小顺序为: 草

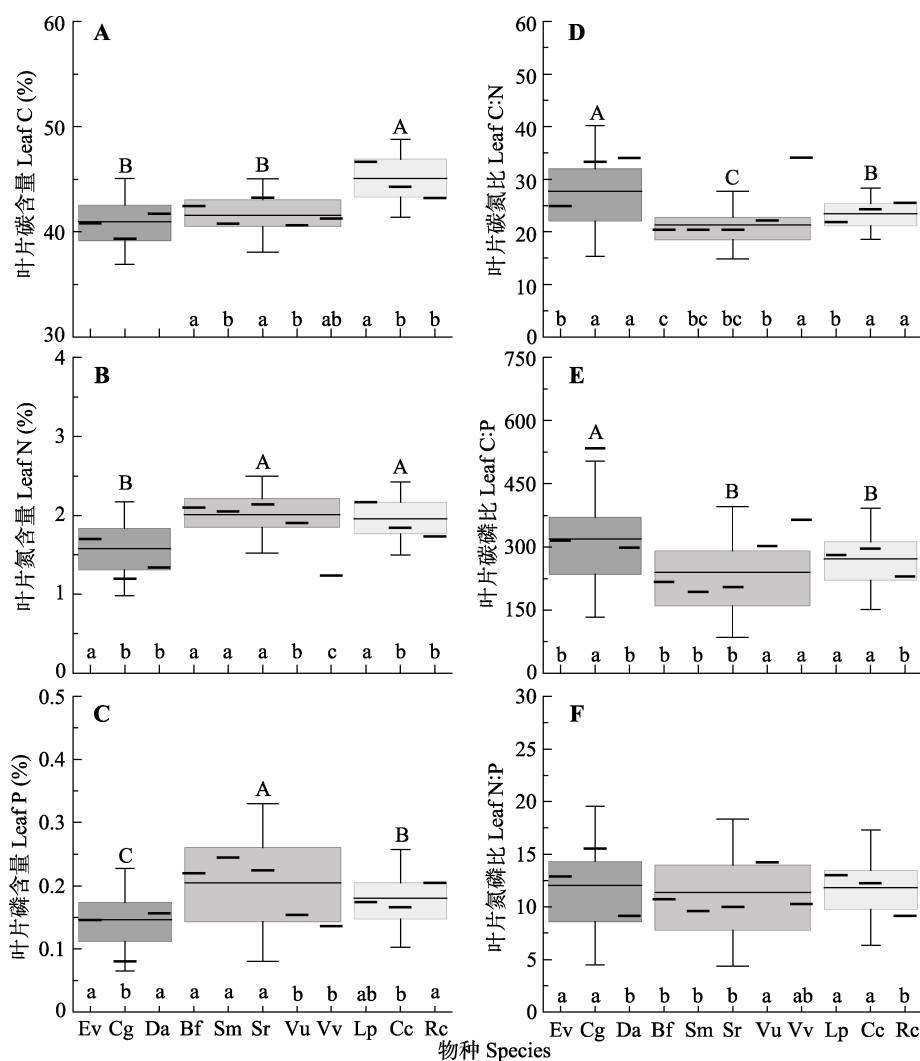


图2 大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量(A、B、C)及其计量值(D、E、F)。黑色的短横线分别为每个植物种C、N、P指标的平均值。深灰、灰色和浅灰的箱子分别为草本、落叶灌木和常绿灌木植物, 箱子高度为25%–75%数值分布, 箱子中的横线为平均值, 箱须为标准偏差, 箱须上方不同的大写字母和下方不同的小写字母分别表示生活型之间和生活型内部物种之间的差异显著($p < 0.05$)。Bf, 柴桦; Cc, 地桂; Cg, 玉簪藁草; Da, 小叶章; Ev, 白毛羊胡子草; Lp, 杜香; Rc, 头花杜鹃; Sm, 越桔柳; Sr, 细叶沼柳; Vu, 笃斯越桔; Vv, 越桔。

Fig. 2 Leaf C, N, and P concentrations (A, B, C) and their stoichiometric ratios (D, E, F) in peatland plants of the Da Hinggan Ling. The black and short horizontal lines are the average values for leaf C, N, and P variables for each species. Boxes in dark grey, grey, and light grey mark graminoids, deciduous shrub, and evergreen shrub plants, respectively. The box encompasses the 25th to 75th percentiles; lines in boxes mark the mean values, and whiskers are the standard deviation value. Different capital letters above boxes and lowercase letters below boxes mark significant differences among growth forms and species ($p < 0.05$). Bf, *Betula fruticosa*; Cc, *Chamaedaphne calyculata*; Cg, *Carex globularis*; Da, *Deyeuxia angustifolia*; Ev, *Eriophorum vaginatum*; Lp, *Ledum palustre*; Rc, *Rhododendron capitatum*; Sm, *Salix myrtilloides*; Sr, *Salix rosmarinifolia*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Vv, *Vaccinium vitis-idaea*.

本(27.8 ± 8.3) > 常绿灌木(23.5 ± 3.2) > 落叶灌木(21.3 ± 4.3)(图2D); C:P顺序为: 草本(318.9 ± 123.7) > 常绿灌木(271.0 ± 80.3) \approx 落叶灌木(238.8 ± 103.5)(图2E); N:P顺序为: 草本(12.0 ± 5.0) \approx 常绿灌木(11.8 ± 3.7) \approx 落叶灌木(11.4 ± 4.7)(图2F)。

在生活型内部比较, 叶片C含量在草本植物之间无显著差异, 落叶灌木中柴桦、细叶沼柳高于越桔柳、笃斯越桔, 常绿灌木中杜香高于地桂和头花杜鹃(图2A); 叶片N含量在草本植物中白毛羊胡子草高于玉簪蓼草、小叶章, 落叶灌木中柴桦、越桔柳、细叶沼柳高于笃斯越桔、越桔, 常绿灌木中杜香高于地桂、头花杜鹃(图2B); 叶片P含量在草本植物中白毛羊胡子草、小叶章高于玉簪蓼草, 落叶灌木中柴桦、越桔柳、细叶沼柳高于笃斯越桔、越桔。常绿灌木中头花杜鹃高于地桂(图2C)。叶片C:N在草本植物中玉簪蓼草和小叶章高于白毛羊胡子草; 落叶灌木中笃斯越桔和越桔高于柴桦; 常绿灌木中地桂和头花杜鹃高于杜香(图2D); 叶片C:P在草本植物中玉簪蓼草高于白毛羊胡子草和小叶章; 落叶灌木中笃斯越桔和越桔高于柴桦、越桔柳以及细叶沼柳; 常绿灌木中杜香和地桂高于头花杜鹃(图2E); 叶片N:P在草本植物小叶章、落叶灌木越桔柳、细叶沼柳、常绿灌木头花杜鹃中分别为9.2、9.6、10.0、9.1, 草本植物白毛羊胡子草、落叶灌木柴桦、越桔、常绿灌木杜香、地桂分别为12.9、10.7、10.3、13.0、12.2, 而草本植物玉簪蓼草和落叶灌木笃斯越桔分别为15.5和14.2(图2F)。

2.2 叶片C、N、P指标的变异

GLM分析结果表明, 采样地点和植物种以及两者的交互作用对叶片C、N、P指标的影响程度各不相同(表3)。采样地点对叶片C、N、P指标的解释量占12.8%–40.8%, 植物种的解释量占9.3%–25.5%, 交互作用影响占20.6%–27.5%。除叶片N:P外, 其他指标的变异来源均表现为采样地点影响最大, 采样

地点和植物种的交互作用影响次之, 植物种的影响最小。N:P的变异主要来源于植物种, 其次为采样地点, 交互作用对N:P的影响最小。除交互作用对叶片C:P的影响外, 变异来源对各指标的影响均达到显著水平(表3)。

植物生活型之间C、N、P指标的地点间变异系数(KCV)分析表明, C、P含量地点间KCV顺序为: 草本>落叶灌木>常绿灌木(图3A、3C); N含量的顺序为: 草本>常绿灌木>落叶灌木(图3B); C:N的顺序为: 草本>常绿灌木>落叶灌木(图3D); C:P和N:P的顺序为: 草本>落叶灌木>常绿灌木(图3E、3F)。在生活型内部, C含量地点间KCV总体小于10%(图3A), 呈现弱变异性。对于N含量, 草本植物玉簪蓼草、白毛羊胡子草、小叶章KCV分别为9.2%、18.1%、29.4%, 落叶灌木中柴桦、越桔柳、细叶沼柳小于10%, 笃斯越桔、越桔为16.6%、13.4%, 常绿灌木中杜香、地桂、头花杜鹃分别为9.1%、12.2%、14.5%(图3B), 呈弱、中等变异性。对于P含量, 草本植物中小叶章、落叶灌木中柴桦、越桔柳、常绿灌木中头花杜鹃的KCV超过30%, 其他植物在10%–30%(图3C), 呈中等变异性。对于C:N, 草本植物中玉簪蓼草、落叶灌木中柴桦、越桔柳、细叶沼柳、常绿灌木中杜香、地桂地点间KCV小于10%, 其余植物在11.8%–23.8%(图3D), 对于C:P, 落叶灌木越桔地点间KCV小于10%, 其余植物在15.1%–37.4%(图3E), 呈弱、中等变异性。N:P的地点间KCV均大于10%, 白毛羊胡子草最高达43.4%(图3F), 呈现中等变异性。

同一生活型不同种植物的C、N、P指标的种间变异系数(ZCV)分析表明, C含量种间ZCV总体较小(平均 $4.7\% \pm 0.7\%$)(图4A); N含量的顺序为草本(22.1%) > 常绿灌木(13.6%) > 落叶灌木(9.8%)(图4B); P含量的顺序为落叶灌木(22.6%) > 常绿灌木(10.9%) > 草本(10.8%)(图4C)。C:N种间ZCV顺序为草本(22.3%) > 落叶灌木(9.7%) > 常绿灌木(8.7%)

表3 采样地点(D)和植物种类(S)对大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量和计量值影响的一般线性模型(GLM)结果

Table 3 Summary of General Linear Model (GLM) statistics, showing the effects of sampling site (D) and plant species (S) on leaf C, N, and P concentrations and stoichiometry in peatland plants of Da Hinggan Ling

变异来源 Source	C			N			P			C:N			C:P			N:P		
	MS	SS (%)	F	MS	SS (%)	F	MS	SS (%)	F	MS	SS (%)	F	MS	SS (%)	F	MS	SS (%)	F
D	84.3	38.7	24.016*	1.7	40.8	29.415*	0.04	25.8	13.031*	378.2	38.3	23.732*	74 004.0	23.9	9.548*	67.2	12.8	5.883*
S	17.9	14.0	5.094*	0.2	9.7	4.131*	0.01	16.9	5.022*	53.4	9.3	3.353*	29 120.8	16.0	3.757*	78.5	25.5	6.872*
D \times S	5.5	20.6	1.580*	0.1	26.4	2.349*	0.01	26.2	1.699*	31.3	25.7	1.967*	8 315.6	21.0	1.073	18.4	27.5	1.614*

MS, 均方; SS, 变异来源对指标的解释量。*, $p < 0.05$ 。

MS, mean squares; SS, proportion of variance explained by the variable. *, $p < 0.05$ 。

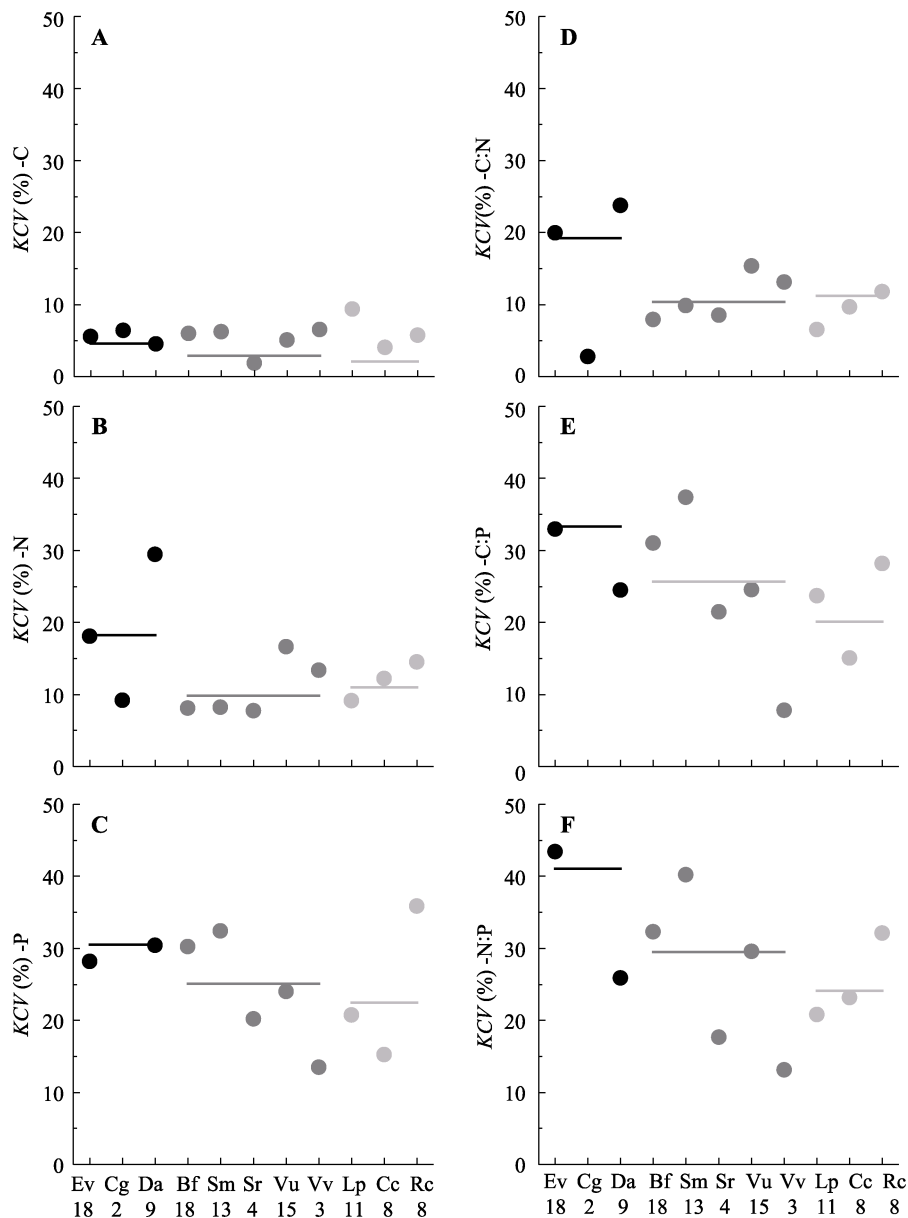


图3 大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量(A、B、C)及其计量值(D、E、F)的地点间变异系数(KCV)。黑、灰、浅灰色直线分别为草本、落叶灌木和常绿灌木植物KCV的平均值,植物名称缩写下面的数字为出现的地点数。Bf, 柴桦; Cc, 地桂; Cg, 玉簪藁草; Da, 小叶章; Ev, 白毛羊胡子草; Lp, 杜香; Rc, 头花杜鹃; Sm, 越桔柳; Sr, 细叶沼柳; Vu, 笃斯越桔; Vv, 越桔。

Fig. 3 Inter-site coefficient of variation (*KCV*) in leaf C, N, and P concentrations (A, B, C) and their stoichiometric ratios (D, E, F) in peatland plants of Da Hinggan Ling. Lines in black, grey, and light grey mark the mean *KCV* values of graminoids, deciduous shrubs and evergreen shrubs, respectively. The number below each species indicates the number of occurring locations. Bf, *Betula fruticosa*; Cc, *Chamaedaphne calyculata*; Cg, *Carex globularis*; Da, *Deyeuxia angustifolia*; Ev, *Eriophorum vaginatum*; Lp, *Ledum palustre*; Rc, *Rhododendron capitatum*; Sm, *Salix myrtilloides*; Sr, *Salix rosmarinifolia*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Vv, *Vaccinium vitis-idaea*.

(图4D); C:P的顺序为落叶灌木(20.3%) >常绿灌木(13.6%) >草本(9.5%)(图4E); N:P的顺序为草本(20.8%) >常绿灌木(19.5%) >落叶灌木(17.5%)(图4F)。

3 讨论

3.1 叶片C、N、P含量的生活型之间和生活型内部的差异

叶片C含量主要受植物光合生理特性影响,而

叶片N、P含量与其吸收同化能力有关(Ågren, 2004)。植物叶片C和N、N和P呈极显著正相关关系($p < 0.01$), N含量与C:P、P含量与C:N呈极显著负相关关系($p < 0.01$, 表2),体现了泥炭地植物群落光合固C、N和P吸收同化之间存在耦合和相互促进的关系,植物的光合固C功能、硝酸还原酶代谢N和分配给RNA以P等生理过程相互依赖(Sterner & Elser, 2002)。与全国和全球尺度的研究(Elser *et al.*, 2000a;

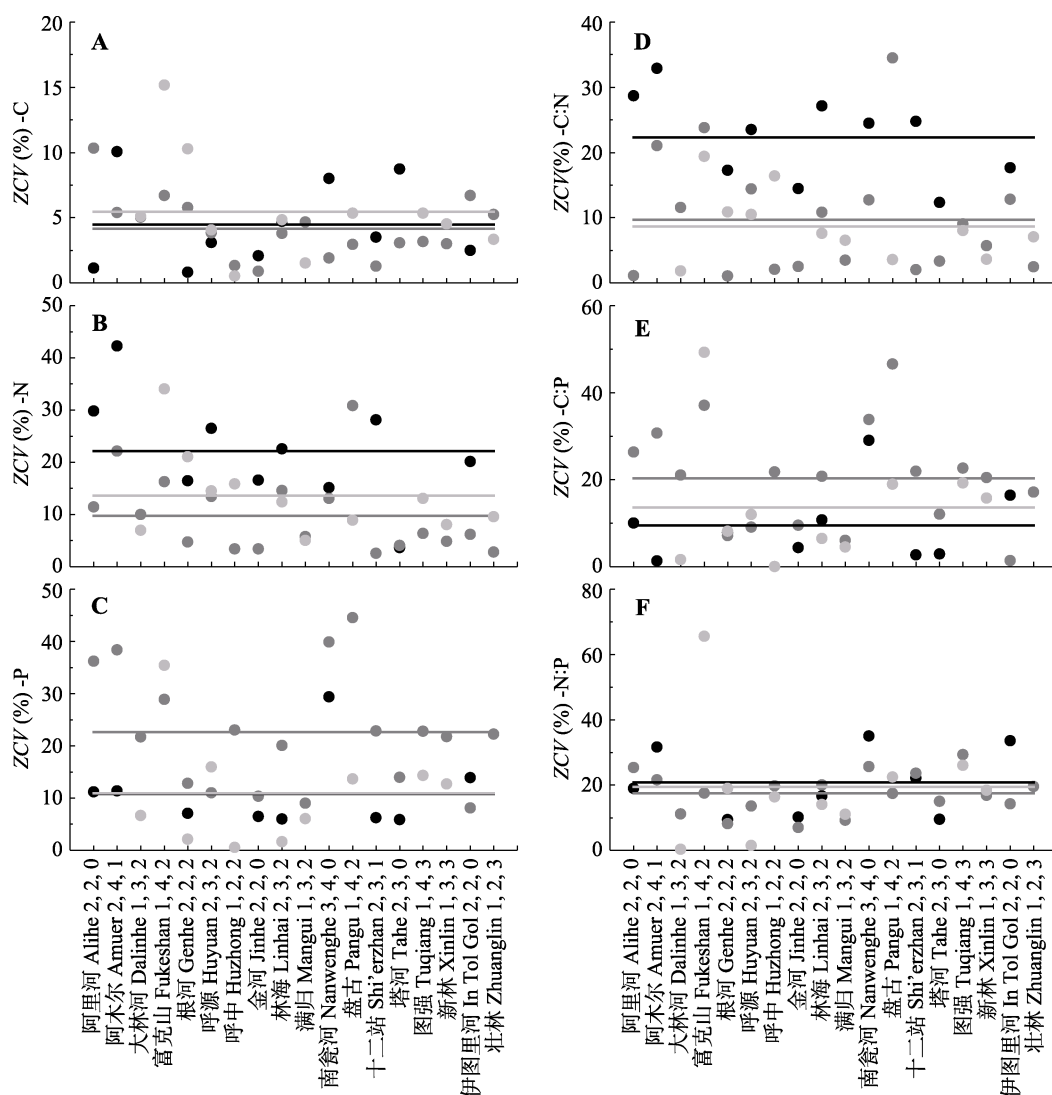


图4 大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量(A、B、C)及其计量值(D、E、F)的种间变异系数(ZCV)。黑、灰、浅灰色直线分别为草本、落叶灌木和常绿灌木植物ZCV的平均值,地点名称后的数字分别为该地点草本、落叶灌木和常绿灌木植物种数。
Fig. 4 Inter-species coefficient of variation (ZCV) in leaf C, N, and P concentrations (A, B, C) and their stoichiometric ratios (D, E, F) in peatland plants of Da Hinggan Ling. Lines in black, grey, and light grey mark mean ZCV values for graminoids, deciduous shrubs and evergreen shrubs, respectively. The numbers after site names indicate the number of species for graminoids, deciduous and evergreen shrubs, respectively.

Reich & Oleksyn 2004; Han *et al.*, 2005)相比, 大兴安岭泥炭地植物叶片C含量平均值(42.2%)小于全球尺度观测水平(46.2%), 这表明其叶片有机化合物含量不是很高, C储存能力比全球植物弱。叶片N含量(1.9%)小于全国(全球)平均值(2.0%), 差异并不大。叶片P含量(0.18%)大于全国植物平均值(0.15%), 接近全球植物平均值(0.18%)(表4), 在中国区域土壤全P数据库中, 东北地区土壤P含量较高(>0.10%), 叶片P含量与土壤P含量密切相关(Aerts & Chapin III, 2000), 这可能是大兴安岭泥炭地植物叶片P含量较高的原因。与中国森林、荒漠和草原生态系统(He *et al.*, 2006, 2008; 任书杰等, 2012; 张珂等,

2014)相比, 大兴安岭泥炭地植物叶片C含量比森林和草原生态系统低(表4)。叶片N含量比荒漠植物高, 比草原植物低。叶片P含量只高于荒漠植物(表4)。这表明, 泥炭地植物的生长环境比荒漠典型植物富集营养元素, 但是与森林和草地生态系统相比, C储存能力不高, 植物生长易受N、P养分限制。

在生活型之间, 灌木叶片C、N、P含量高于草本(图2A–2C), 这与前人研究的结果不同, 在阿拉善荒漠以及北京周边温带地区, 研究者发现草本植物叶片N、P含量均显著高于灌木(韩文轩等, 2009; 张珂等, 2014), 认为符合植物相对生长速率的假说(Elser *et al.*, 2000b)。具体而言, 短命或生长较快的

草本植物在生长期N、P需求较高、吸收能力较强,因此其叶片N、P含量高于生长较慢的灌木(Thompson *et al.*, 1997; Reich & Oleksyn, 2004)。本研究中的草本植物均为多年生,不包括短命或相对快速生长的一年生植物种,本研究的灌木植物多有菌根,柴桦、越桔柳、细叶沼柳为外生菌根,杜香、地桂等为杜鹃花科菌根(表5),其根际微生物群落数量和活性通常高于草本。有些灌木如杜香和柴桦被认为是以泥炭藓和草本植物为主的泥炭地的入侵植物(杜晓明等, 2002; Bragazza *et al.*, 2004),其N、P有效性和吸收能力比草本植物高(Hobbie & Hobbie, 2006)。因此,本研究中灌木叶片N、P含量高于草本植物,反映了在气候更寒冷, N、P限制性更强的大兴安岭泥炭地生态系统,植物生长速率与N、P利用能力之间的调控机制可能与较低纬度的其他生态系统不同。此外,在落叶灌木中,外生菌根植物(柴桦、越桔柳) N、P含量也比杜鹃花科菌根植物(笃斯越桔、越桔)高(图2B、2C),尽管有研究表明杜鹃花科

菌根植物对菌根获取有机N的依赖性较强,但这种获取有机N的吸收方式对植物总N吸收的贡献不大(Michelsen *et al.*, 1998),外生菌根植物依然具有较强的N、P吸收能力。常绿灌木叶片C含量显著高于落叶灌木(图2A), N、P含量低于落叶灌木(图2B、2C),这可能是由于常绿灌木分布的海拔相对较高,在寒冷环境下,叶片为维持渗透压而储存较多的非结构性碳(于丽敏等, 2011),而落叶植物对N、P的需求和吸收比常绿灌木高,因为落叶灌木在一个生长季内重新合成叶的生物物质,其N、P需求更高(Small, 1972)。这些结果详细展示了东北泥炭地不同生活型植物存在明显的N、P生态位分化和吸收利用差异。

在生活型内部,草本植物白毛羊胡子草、落叶灌木柴桦、常绿灌木杜香的叶片C、N、P含量显著高于相同生活型的其他物种(图2A–2C),反映了这几种植物在其功能群中具有较高的N、P竞争和利用。在俄罗斯北部季克西和中部雅库茨克, Kudo (1995)发现苔原杜香叶片N含量分别为(1.8 ± 0.2)%

表4 大兴安岭泥炭地植物叶片C、N、P含量及其计量值与其他研究结果的比较

研究区域		C (%)			N (%)			P (%)			C:N			C:P			N:P			数据来源
Study region		Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Data source
泥炭地	Peatlands	42.2	2.9	275	1.9	0.4	276	0.18	0.07	263	23.6	6.2	275	269	110	262	11.6	4.6	263	本研究 This Study
森林	Forests	48.0	5.3	102	1.8	0.5	102	0.20	0.12	102	29.1	9.5	102	314	152	102	11.5	5.0	102	Ren <i>et al.</i> , 2012
荒漠	Deserts				1.1	0.8	276	0.10	0.08	276							11.5	5.1	276	Zhang <i>et al.</i> , 2014
草原	Grasslands	43.8	3.0	213	2.8	0.9	213	0.19	0.84	525	17.9	5.7	213				15.3	5.2	525	He <i>et al.</i> , 2006, 2008
中国	China				2.0	0.8	554	0.15	0.10	745							16.3	9.3	547	Han <i>et al.</i> , 2005
全球	Globe	46.2	7.2	76	2.0	0.9	1 251	0.18	0.11	923	23.8	17.3	62	301	237	43	13.8	9.5	894	Elser <i>et al.</i> , 2000a; Reich & Oleksyn, 2004

表5 大兴安岭泥炭地植物菌根类型、叶形和植物高度概况

Table 5 Plant mycorrhizal types, leaf shapes and plant height in the Da Hinggan Ling peatlands

生活型	植物种	菌根类型	植株高度	叶形	参考文献
Growth form	Species	Mycorrhizal type	Plant height (cm)	Leaf shape	Reference
草本植物	Graminoids				
	白毛羊胡子草 <i>Eriophorum vaginatum</i>	无菌根 Non-mycorrhizae	40–80	线形 Linear leaf	Hobbie & Hobbie, 2006; Wu & Hong, 2010
	玉簪藓草 <i>Carex globularis</i>	无菌根 Non-mycorrhizae	30–60	线形 Linear leaf	
	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	丛枝菌根 Arbuscular mycorrhizae	30–100	线形 Linear leaf	
落叶灌木	Deciduous shrubs				
	柴桦 <i>Betula fruticosa</i>	外生菌根 Ecto-mycorrhizae	50–150	卵形 Ovate leaf	
	越桔柳 <i>Salix myrtilloides</i>	外生菌根 Ecto-mycorrhizae	30–80	椭圆形 Oblong leaf	
	细叶沼柳 <i>Salix rosmarinifolia</i>	外生菌根 Ecto-mycorrhizae	50–100	披针形 Lanceolate leaf	
	笃斯越桔 <i>Vaccinium uliginosum</i>	杜鹃花科菌根 Ericoid mycorrhizae	50–80	倒卵形 Obovate leaf	
	越桔 <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	杜鹃花科菌根 Ericoid mycorrhizae	10–30	倒卵形 Obovate leaf	
常绿灌木	Evergreen shrubs				
	杜香 <i>Ledum palustre</i>	杜鹃花科菌根 Ericoid mycorrhizae	40–50	线形 Linear leaf	
	地桂 <i>Chamaedaphne calyculata</i>	杜鹃花科菌根 Ericoid mycorrhizae	30–150	椭圆形 Oblong leaf	
	头花杜鹃 <i>Rhododendron capitatum</i>	杜鹃花科菌根 Ericoid mycorrhizae	40–100	椭圆形 Oblong leaf	

和(1.6 ± 0.2)%。在阿拉斯加南部的泥炭地, 桦木(*Betula glandulosa*)叶片N、P含量分别为(1.5 ± 0.3)%和(0.18 ± 0.04)%, 白毛羊胡子草叶片N、P含量分别为(1.0 ± 0.1)%和(0.11 ± 0.04)% (Finger *et al.*, 2016)。和这些较高纬度地区泥炭地的同类或同种植物比较, 大兴安岭泥炭地植物总体上具有较高的N、P含量, 反映了在相对低纬度较高气温和人为N沉降下, 泥炭地N、P可利用性增加。

3.2 叶片C:N、C:P、N:P的生活型之间和生活型内部的差异

叶片C:N、C:P越高反映植物N、P利用效率越高(黄建军和王希华, 2003; Ågren, 2004)。大兴安岭泥炭地植物叶片的C:N, C:P平均值小于全球水平(表4), 说明其N、P利用效率较全球植物低。本研究虽然草本N、P含量比灌木低, 但其C:N、C:P高于灌木, 此外, 常绿灌木C:N高于落叶灌木(图2D), 表明草本植物的N、P利用效率比灌木高, 常绿灌木N利用效率高于落叶灌木。这些结果揭示了研究区泥炭地不同生活型植物在维持固C功能方面存在N、P利用效率的差异或生存策略(Hessen *et al.*, 2004)。大兴安岭多年生草本植物具有更高的根系比例, 其地下组织可以作为N、P贮存库来支持叶片的生长(Poorter *et al.*, 2011), 对N、P的利用效率高。常绿灌木生长过程中的N成本较低且N再吸收较高, 其合成结构性物质(如纤维素等)所用的N较少, N利用效率较高(白坤栋等, 2013)。常绿灌木通过提高N、P利用效率, 增加C固定以维持其功能性状(Jonasson, 1989), 也常成为贫营养生态系统的优势植物(Aerts, 1995)。草本植物中玉簪藁草和小叶章、落叶灌木中笃斯越桔和越桔、常绿灌木中地桂和头花杜鹃叶片C:N较高(图2D), 其N利用效率较高。草本植物中玉簪藁草、落叶灌木中笃斯越桔和越桔、常绿灌木中杜香和地桂叶片C:P较高(图2E), 其P利用效率较高。这些结果反映了相同生活型的不同植物也具有明显的N、P利用效率差异或利用方式的分化。

叶片N:P是评价植物N、P限制特征的信息(Elser *et al.*, 1996)。在瑞典沼泽地, Aerts等(1992)提出受N限制的植物叶片N:P均低于10, 受P限制的植物叶片N:P均高于14。在欧洲湿地系统, Koerselman和Meuleman (1996)通过施肥实验发现N:P < 14时为N限制, N:P > 16时为P限制。短期施肥实验表明, 湿地植物N:P < 10或N:P > 20分别对应N限制或P限制

(Güsewell, 2004)。由此可见, 叶片N:P评估植物N、P限制类型存在不确定性。使用N:P阈值为14和16(或10和20)来评估N和P限制时可能产生32.5% (或16.2%)的误差。与此同时, 叶片N、P含量越高, 误差风险越低, 10和20的阈值比14和16的误差风险低(Yan *et al.*, 2017)。本研究中, 泥炭地植物叶片N:P小于10同时其N含量低于全球植物叶片N含量平均值(1.9%)的植物占28.5%, 以小叶章和头花杜鹃为主(图5)。叶片N:P大于20同时其P含量低于全球植物叶片P含量平均值(0.12%)的植物占9% (图5)。这些结果说明大兴安岭泥炭地小叶章和头花杜鹃相比多数其他植物来说更易受N限制, 而多数其他植物可能更易受N、P共同限制, 这也与较高纬度地区多数泥炭地植物受N限制不同。对于相对较低纬度的北方泥炭地, 人为因素进行的大气N沉降输入可能一定程度已经减缓了植物受N的限制(曾竞等, 2013), 使大兴安岭地区泥炭地植物更多出现N、P共同限制的状态。

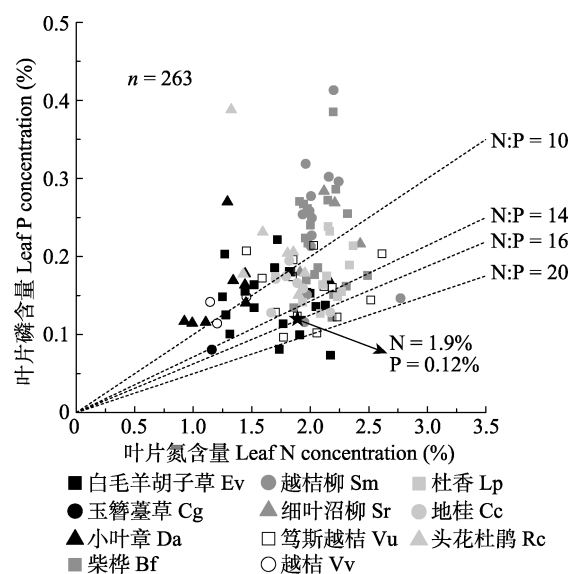


图5 大兴安岭泥炭地植物叶片N、P含量与N:P阈值。虚线分别表示N:P阈值为10, 14, 16和20。星星表示全球植物叶片N含量平均值(1.9%)和P含量平均值(0.12%)(Yan *et al.*, 2017)。

Fig. 5 Leaf N and P concentrations and N:P threshold in peatland plants of Da Hinggan Ling. Dash lines represent the N:P ratios of 10, 14, 16 and 20, respectively. Star-shaped symbol represents the global mean leaf N concentration (1.9%) and P concentration (0.12%) (Yan *et al.*, 2017). Bf, *Betula fruticosa*; Cc, *Chamaedaphne calyculata*; Cg, *Carex globularis*; Da, *Deyeuxia angustifolia*; Ev, *Eriophorum vaginatum*; Lp, *Ledum palustre*; Rc, *Rhododendron capitatum*; Sm, *Salix myrtilloides*; Sr, *Salix rosmarinifolia*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Vv, *Vaccinium vitis-idaea*.

3.3 叶片C、N、P指标的地点间和种间变异

叶片C、N、P、C:N以及C:P的变异来源均表现为采样地点影响最大, 采样地点和植物种类交互作用次之, 植物种类最小(表3)。研究表明, 环境和物种分类对中国陆生植物叶片N的解释量分别为41.7%和4.9%, 对叶片P的解释量分别为33.3%和5.8% (Zhang *et al.*, 2011)。大兴安岭区域尺度泥炭地11种植物水平上, 地点对叶片C、N、P指标的影响大于物种, 与上述研究结果一致。采样地点对叶片C、N、P指标的影响可能来自于土壤的空间异质性和环境因子的变化(Reich & Oleksyn, 2004)。植物种类对叶片C、N、P指标的影响主要来源于不同种植物自身的生物学特征和功能性状的差别(He *et al.*, 2008)。地点和环境因子在解释叶片C、N、P指标变异方面比植物种类更重要, 或许能更强烈地影响叶片C、N、P含量的空间格局。

叶片C、N、P含量的地点间、种间CV分析能够进一步探讨植物C、N、P利用异质性的环境敏感性和生物学机制(任书杰等, 2012)。研究区叶片P含量地点间变异最大(>10%), 叶片N含量次之, 叶片C含量的地点间变异最小(<10%)。说明叶片C含量稳定性最高, 主要原因是C在植物生物质合成中主要起骨架作用, 是结构性物质的主要构建元素, 受外部环境条件变化影响较小(Bradshaw *et al.*, 2012)。叶片N含量出现中地点间变异(图3B), 反映其受土壤N可利用性影响较大(Sterner & Elser, 2002)。叶片P含量的地点间变异大于叶片N含量, 符合限制性元素稳定性假说(Han *et al.*, 2011), 该假说指出植物P含量比植物N含量更容易被环境变化所改变, 反映了植物对不同元素稳态控制的程度。草本植物叶片C、N、P含量的地点间CV高于灌木(图3A–3C), 说明草本植物N、P吸收对环境变化较敏感, 生活型是影响植物N、P吸收环境响应和敏感性的一个因素(Güsewell, 2004)。对物种来说, 白毛羊胡子草、小叶章、笃斯越桔、越桔、地桂、头花杜鹃叶片N含量, 以及所有物种叶片P含量的地点变异呈中等变异性(图3C), 只有少数物种N含量地点变异弱(图3B), 表明该地区泥炭地多数植物种N、P吸收和固持存在环境异质性。因为叶片C含量变异较小而P含量变异较大(图3A、3C), 叶片C:N地点变异也较小而C:P和N:P变异较大(图3D–3F)。草本植物N、P利用效率的地点变异高于灌木, 多数物种N、P利用效率

的地点变异呈中等变异性, 少数呈弱变异性(图3D、3E), 这些结果说明大兴安岭泥炭地多数植物种N、P利用效率具有较高的空间异质性, 这些不同种、不同程度N、P吸收和利用效率的地点变异性差异体现了植物N、P利用对环境N、P变异的响应能力和生物适应性(Yang *et al.*, 2015)。

相同生活型不同植物C、N、P指标种间变异能够反映植物种系分化过程中元素吸收、同化的特异性(张文彦等, 2010)。总体上, 叶片C含量的种间变异较小(平均为4.7%; 图4A), N、P含量及C:N、C:P、N:P种间变异较大, 常绿灌木叶片N、P含量和C:N、C:P的种间变异小于草本和落叶灌木(图4B–4F)。这些结果说明在相同的环境条件下, 草本和落叶灌木N、P吸收和同化的种间变异性较高, 常绿灌木种间产生较相似的叶片N、P吸收策略。生活型内部遗传多样性高、叶性状和根系特征的差异是决定植物N、P吸收和利用效率种间变异的重要因素(Zhang *et al.*, 2013)。本研究草本和落叶灌木植物种间分化差异大, 其中草本植物中白毛羊胡子草和玉簪草为无菌根植物, 小叶章为丛枝菌根植物; 落叶灌木中柴桦、越桔柳、细叶沼柳为外生菌根植物, 其叶片分别为卵形、椭圆形和披针形, 笃斯越桔和越桔为杜鹃花科菌根植物, 越桔地上部分植株高约20 cm, 远低于其他落叶灌木; 常绿灌木均是杜鹃花科植物, 其植物高度、叶片大小等形态特征更相似(吴征镒和洪德元, 2010, 表5)。这些形态特征、生理性状以及生态位的种间特异性均会对植物光合固C和N、P吸收能力、利用效率产生影响。大兴安岭常绿灌木的N、P储存能力低, 利用效率高, 地点间、种间变异性较小, 或许成为泥炭地群落面对环境变化较为稳定的种群, 能够为评价或预测该地区泥炭地植被物种组成的改变提供有效信息。

4 结论

本研究探讨了大兴安岭泥炭地不同生活型之间和生活型内部植物的N、P吸收和利用差异及其地点间和物种间变异特征和可能的机制。总体上, 草本植物C、N、P含量低于落叶灌木和常绿灌木, C:N、C:P高于灌木, 草本植物叶片C、N、P储存含量较低, N、P利用效率较高。小叶章和头花杜鹃相比其他植物来说表现为易受N限制。采样地点对叶片C、N、P指标的影响高于植物种。草本植物叶片C、N、P

的吸收同化对地点变化的响应较为敏感, 落叶灌木和常绿灌木也存在明显的N、P利用功能特征差异。

致谢 感谢天津大学宋韦、陈崇娟、中科院地理科学与资源研究所徐兴良、沈阳应用生态研究所方运霆以及Keisuke Koba, Yakov Kuzyakov, James Elser等老师在数据解释和撰文过程中给予的指导和建议。

参考文献

- Aerts R (1995). The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 402–407.
- Aerts R, Chapin III FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Aerts R, Wallen B, Malmer N (1992). Growth-limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of Ecology*, 80, 131–140.
- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs—Theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- Ågren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth—Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194, 953–960.
- Bai KD, Jiang DB, Wan XC (2013). Photosynthesis-nitrogen relationship in evergreen and deciduous tree species at different altitudes on Mao'er Mountain, Guangxi. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 4930–4938. [白坤栋, 蒋得斌, 万贤崇 (2013). 广西猫儿山不同海拔常绿树种和落叶树种光合速率与氮的关系. *生态学报*, 33, 4930–4938.]
- Bradshaw C, Kautsky U, Kumbiad L (2012). Ecological stoichiometry and multi-element transfer in a coastal ecosystem. *Ecosystems*, 15, 591–603.
- Bragazza L, Parisod J, Buttler A, Bardgett RD (2013). Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nature Climate Change*, 3, 273–277.
- Bragazza L, Tahvanainen T, Kutnar L, Rydin H, Limpens J, Hájek M, Grosvernier P, Hájek T, Hajkova P, Hansen I, Iacumin P, Gerdol R (2004). Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric nitrogen deposition in Europe. *New Phytologist*, 163, 609–616.
- Chapin III FS, Shaver GR, Kedrowski RA (1986). Environmental controls over carbon, nitrogen and phosphorus fractions in *Eriophorum vaginatum* in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 74, 167–195.
- Chen HM, Song CC, Shi FX, Zhang XH, Mao R (2017). Effects of alder expansion on plant community composition and biomass in the peatland in the Da'xingan Mountain. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 23, 778–784. [陈慧敏, 宋长春, 石福习, 张新厚, 毛瑢 (2017). 辽东柽木扩张对大兴安岭泥炭地植物群落组成和生物量的影响. *应用与环境生物学报*, 23, 778–784.]
- Du XM, Zhou ZQ, Zhang Y, Zhou L (2002). Discussion about rules of vegetation's succession in north of Great Xingan mountains. *Territory & Natural Resources Study*, (2), 67–68. [杜晓明, 周志强, 张悦, 周琳 (2002). 大兴安岭北部植被演替规律探讨. *国土与自然资源研究*, (2), 67–68.]
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience*, 46, 674–684.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000a). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Finger RA, Turetsky MR, Kielland K, Ruess RW, Mack MC, Euskirchen ES (2016). Effects of permafrost thaw on nitrogen availability and plant-soil interactions in a boreal Alaskan lowland. *Journal of Ecology*, 104, 1542–1554.
- Fisher JB, Malhi Y, Torres IC, Metcalfe DB, van de Weg MJ, Meir P, Silva-Espejo JE, Huasco WH (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 172, 889–902.
- Guo DX, Wang SL, Lu GW, Dai JB, Li EY (1981). Division of permafrost regions in Daxiao Hinggan Ling northeast China. *Journal of Glaciology & Geocryology*, 3(3), 1–9. [郭东信, 王绍令, 鲁国威, 戴竞波, 李恩英 (1981). 东北大小兴安岭多年冻土分区. *冰川冻土*, 3(3), 1–9.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Koerselman W (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspective in Ecology, Evolution & Systematics*, 5, 37–61.
- Hall EK, Maixner F, Franklin O, Daims H, Richter A, Battin T (2010). Linking microbial and ecosystem ecology using ecological stoichiometry: A synthesis of conceptual and empirical approaches. *Ecosystems*, 14, 261–273.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Han WX, Fang JY, Reich PB, Woodward FI, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788–796.

- Han WX, Wu Y, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis (Natural Science Edition)*, 45, 855–860. [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报(自然科学版), 45, 855–860.]
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland Biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC (2004). Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Hobbie JE, Hobbie EA (2006). $\delta^{15}\text{N}$ in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in arctic tundra. *Ecology*, 87, 816–822.
- Hu CC, Liu XY, Lei YB, Tan YH, Zhang P, Dong YP, Liu CQ (2016). Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of alien invasive plants and co-occurring natives in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1145–1153. [胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 谭运洪, 张鹏, 董玉平, 刘丛强 (2016). 西双版纳外来入侵植物及其共存种叶片氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 40, 1145–1153.]
- Hu CC, Lei YB, Tan YH, Sun XC, Xu H, Liu CQ, Liu XY (2018). Plant nitrogen and phosphorus utilization under invasive pressure in a montane ecosystem of tropical China. *Journal of Ecology*, 107. DOI: 10.1111/1365-2745.13008.
- Huang JJ, Wang XH (2003). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species. *Journal of East China Normal University (Natural Science Edition)*, (1), 92–97. [黄建军, 王希华 (2003). 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), (1), 92–97.]
- Jonasson S (1989). Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos*, 56, 121–131.
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2006). Ecosystem allometry: The scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. *Ecology Letters*, 9, 419–427.
- Kudo G (1995). Leaf traits and shoot performance of an evergreen shrub, *Ledum palustre* spp. *decumbens*, in accordance with latitudinal change. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1451–1456.
- Koerselman W, Meuleman AF (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Liu XY, Koba K, Koyama LA, Hobbie SE, Weiss MS, Inagaki Y, Shaver GR, Giblin AE, Hobara S, Nadelhoffer KJ, Sommerkorn M, Rastetter EB, Kling GW, Laundre JA, Yano Y, Makabe A, Yano M, Liu CQ (2018). Nitrate is an important nitrogen source for arctic tundra plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 3398–3403.
- Mao R, Zhang XH, Song CC, Wang XW, Finnegan PM (2018). Plant functional group controls litter decomposition rate and its temperature sensitivity: An incubation experiment on litters from a boreal peatland in northeast China. *Science of the Total Environment*, 626, 678–683.
- Michelsen A, Quarmby C, Sleep D, Jonasson S (1998). Vascular plant ^{15}N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots. *Oecologia*, 115, 406–418.
- Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, Medlyn BE, McMurtrie RE (2010). CO_2 enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 19368–19373.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2011). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Ren SJ, Yu GR, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM (2012). Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the north-south transect of east China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 581–586. [任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏 (2012). 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, 23, 581–586.]
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). 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*, 101, 11001–11006.
- Shaver GR, Bret-Harte MS, Jones MH, Johnstone J, Gough L, Laundre J, Chapin III FS (2001). Species composition interacts with fertilizer to control longterm change in tundra productivity. *Ecology*, 82, 3163–3181.
- Small E (1972). Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Canadian Journal of Botany*, 50, 2227–2233.
- Song CC, Wang XW, Miao YP, Wang JY, Mao R, Song YY (2014). Effects of permafrost thaw on carbon emissions under aerobic and anaerobic environments in the Great Hing'an Mountains, China. *Science of the Total Environment*,

- 487, 604–610.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Tang ZY, Xu WT, Zhou GY, Bai YF, Li JX, Tang XL, Chen DM, Liu Q, Ma WH, Xiong GM, He HL, He NP, Guo YP, Guo Q, Zhu JL, Han WX, Hu HF, Fang JY, Xie ZQ (2018). Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 4033–4038.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.
- Tian D, Yan ZB, Niklas KJ, Han WX, Kattge J, Reich PB, Luo YK, Chen YH, Tang ZY, Hu HF, Wright IJ, Schmid B, Fang JY (2017). Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. *National Science Review*, 5, 728–739.
- Vitousek P (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Wang M, Moore TR, Talbot J, Riley JL (2015). The stoichiometry of carbon and nutrients in peat formation. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, 113–121.
- Wieder WR, Cleveland CC, Smith WK, Todd-Brown K (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. *Nature Geoscience*, 8, 441–447.
- Wu ZY, Hong DY (2010). *Flora of China*. Science Press, Beijing. [吴征镒, 洪德元 (2010). 中国植物志. 科学出版社, 北京.]
- Xu WD (1986). The relation between the zonal distribution of types vegetation and the climate in northeast China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 10, 254–263. [徐文铎 (1986). 中国东北主要植被类型的分布与气候的关系. 植物生态学与地植物学学报, 10, 254–263.]
- Xu XL, Wanek W, Zhou CP, Richter A, Song MH, Cao GM, Ouyang H, Kuzyakov Y (2014). Nutrient limitation of alpine plants: Implications from leaf N:P stoichiometry and leaf $\delta^{15}\text{N}$. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 177, 378–387.
- Yan ZB, Tian D, Han WX, Tang ZY, Fang JY (2017). An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants. *Annals of Botany*, 120, 1–6.
- Yang X, Chi XL, Ji CJ, Liu HY, Ma WH, Mohhammat A, Shi ZY, Wang XP, Yu SL, Yue M, Tang ZY (2015). Variations of leaf N, P concentrations in shrubland biomes across northern China: Phylogeny, climate and soil. *Biogeosciences*, 12, 18973–18998.
- Yu LM, Wang CK, Wang XC (2011). Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1245–1255. [于丽敏, 王传宽, 王兴昌 (2011). 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. 植物生态学报, 35, 1245–1255.]
- Zeng J, Bu ZJ, Wang M, Ma JZ, Zhao HY, Li HK, Wang SZ (2013). Effects of nitrogen deposition on peatland: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 473–481. [曾竞, 卜兆君, 王猛, 马进泽, 赵红艳, 李鸿凯, 王升忠 (2013). 氮沉降对泥炭地影响的研究进展. 生态学杂志, 32, 473–481.]
- Zhang HY, Wu HG, Yu Q, Wang ZW, Wei CZ, Long M, Kattge J, Smith M, Han XG (2013). Sampling date, leaf age and root size: Implications for the study of plant C:N:P stoichiometry. *PLOS ONE*, 8, e60360. DOI: 10.1371/journal.pone.0060360.
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270.
- Zhang JH, Zhao N, Liu CC, Yang H, Li ML, Yu GR, Wilcox K, Yu Q, He NP (2018). C:N:P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 32, 50–60.
- Zhang K, Chen YL, Gao YH, Hui R, He MZ (2014). Stoichiometry characteristics of leaf nitrogen and phosphorus of different plant functional groups in Alashan desert region. *Journal of Desert Research*, 34, 1261–1267. [张珂, 陈永乐, 高艳红, 回嵘, 何明珠 (2014). 阿拉善荒漠典型植物功能群氮、磷化学计量特征. 中国沙漠, 34, 1261–1267.]
- Zhang SB, Zhang JK, Slik JWF, Gao KF (2011). Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment. *Global Ecology & Biogeography*, 21, 809–818.
- Zhang WY, Fan JW, Zhong HP, Hu ZM, Song LL, Wang N (2010). The nitrogen: phosphorus stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China. *Acta Agrestia Sinica*, 18, 503–509. [张文彦, 樊江文, 钟华平, 胡中民, 宋璐璐, 王宁 (2010). 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究. 草业学报, 18, 503–509.]
- Zhao, XF, Yang JS, Yao RJ (2010). Characteristics of soil salinization in mudflat of north Jiangsu province based on canonical correspondence analysis. *Acta Pedologica Sinica*, 47, 422–428. [赵秀芳, 杨劲松, 姚荣江 (2010). 基于典范对应分析的苏北滩涂土壤春季盐渍化特征研究. 土壤学报, 47, 422–428.]
- Zhou YL (1997). *Vegetation Geography of Northeastern China*. Science Press, Beijing. [周以良 (1997). 中国东北植被地理. 科学出版社, 北京.]

责任编辑: 程晓莉 责任编辑: 李 敏

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0214

扫码加入读者圈
听语音, 看问答