

长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子

杨 蕾 孙 晗 樊艳文 韩 威 曾令兵 刘 超 王襄平*

北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京林业大学林学院, 北京 100083

摘 要 叶片是植物进行光合作用的器官, 研究叶片氮(N)、磷(P)含量和氮磷比(N:P)在地理和气候梯度上的变异规律有着重要的意义。该研究沿着长白山海拔梯度设置了14块样地, 测定了48种木本植物431份叶片样品的N、P含量和N:P, 以研究气候、植物功能型、谱系对叶片N、P含量以及N:P的相对影响大小, 探讨叶N、P化学计量特征在海拔梯度上的变化机制。结果表明, 叶片N含量、N:P随海拔的升高而降低, 与气温正相关, 与降水量负相关, 叶片P含量与海拔没有显著相关性。植物功能型是叶片N、P含量变异的重要影响因子, 灌木物种的叶N含量显著高于乔木, 两者的叶片P含量、N:P差异不显著; 阔叶、落叶物种的N、P含量和N:P分别显著高于针叶、常绿物种。气候对叶片N、P含量和N:P的作用显著, 但解释力不高(1.50%–2.98%)。系统发育关系是叶片N、P含量和N:P海拔格局形成的最主要因素, 解释了30.36%–54.38%的变异, 远大于气候的解释力。海拔梯度上的气候和物种组成变化对叶性状没有明显的协同作用。

关键词 叶片化学计量特征; 海拔梯度; 气候; 植物功能型; 谱系; 木本植物

引用格式: 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 韩威, 曾令兵, 刘超, 王襄平 (2017). 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子. 植物生态学报, 41, 1228–1238. doi: 10.17521/cjpe.2017.0115

Changes in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China

YANG Lei, SUN Han, FAN Yan-Wen, HAN Wei, ZENG Ling-Bing, LIU Chao, and WANG Xiang-Ping*

Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China.

Abstract

Aims Leaf is the organ of plant photosynthesis, and it is important to understand the drivers for the variations of leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry along geographical and climatic gradients. Here we aimed to explore: 1) the changes in leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, and 2) the relative contribution of climate, plant characteristics, and phylogeny to the changes in leaf N, P concentration and N:P.

Methods We measured leaf N and P concentration, and N:P of 48 woody species in 14 plots along an altitudinal gradient in Changbai Mountain. General linear models (GLMs) and variation partitioning analyses were used to explain leaf N and P stoichiometry with parameters related to plant functional groups, climate and phylogenetic groups.

Important findings Leaf N concentration and N:P decreased with altitude, and were positively correlated with mean annual temperature (MAT) but negatively correlated with mean annual precipitation (MAP). Leaf P concentration had no significant relationship with altitude. Leaf N, P concentration and N:P were significantly different among different plant functional groups. Leaf N concentration of shrubs was higher than that of trees, but leaf P concentration and N:P did not differ significantly between shrubs and trees. Leaf N, P concentration and N:P of broad-leaved plants were significantly higher than those of coniferous plants. Similarly, leaf N, P concentration and N:P of deciduous plants were significantly higher than those of evergreen plants. The effects of climate on leaf N, P concentration and N:P were significant but very weak, with MAT and MAP together explaining 1.50%–2.98% of the variations. Phylogenetic groups explained 30.36%–54.38% of the variations, suggesting the critical effect of phylogeny. Our study also showed that the synergistic effect of climate and species composition

收稿日期Received: 2017-05-07 接受日期Accepted: 2017-12-02

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangxiangping@bjfu.edu.cn)

(phylogeny) on leaf N and P stoichiometry was neglectable, at least along the altitude gradient of Changbai Mountain. More comparative studies between altitudinal and latitudinal gradients are needed to better understand the drivers of the changes in leaf stoichiometry along an environmental gradient.

Key words leaf stoichiometry; altitude gradient; climate; plant functional groups; phylogeny; woody plants

Citation: Yang L, Sun H, Fan YW, Han W, Zeng LB, Liu C, Wang XP (2017). Changes in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1228–1238. doi: 10.17521/cjpe.2017.0115

氮(N)和磷(P)是植物生长所必需的营养元素,对植物个体的生长发育起着关键性的作用。由于N和P的养分获得和利用效率往往受到自然环境的限制, N、P成为陆地生态系统中的限制营养元素(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell, 2004)。叶片是植物进行光合作用的主要器官,也是植物N、P周转利用的活跃部位,研究叶片N、P含量和N:P在地理和环境梯度上的变异规律有着重要意义。

海拔梯度上气候、土壤以及植被物种组成急剧变化,能够综合反映气温、降水、土壤、植被等环境因子的作用,使海拔梯度成为研究叶片N、P化学计量特征的理想场所。目前关于叶片N、P含量在海拔梯度上的空间格局尚未得出一致的结论。有的研究表明乔木、灌木、草本三种生活型的植物叶片N含量均随海拔的上升而增加,并认为高海拔地区的低N供应不影响成熟叶片的代谢活性(Körner, 1989)。而在热带山地雨林生态系统的研究中发现,由于高海拔地区的低温和低N矿化率,单位质量的叶片N含量随海拔的上升显著下降;P含量、N:P则没有表现出明显的垂直变异(van de Weg *et al.*, 2009)。有研究发现在同样的生态系统中叶片N:P随海拔的上升而下降,认为高海拔地区植物生长受到N限制(Fisher *et al.*, 2013);有的研究则发现叶片N、P含量随海拔的升高先增加后降低(Shi *et al.*, 2012; Fisher *et al.*, 2013)。这些研究之间的差异表明,关于植物叶片N、P含量和N:P在海拔梯度上的变化格局及其驱动因子的研究还有待深入。

以往研究对叶片性状空间格局及其机制进行了深入的探讨。一般认为,在大尺度上气候是影响叶N、P含量的一个因素。如Reich和Oleksyn (2004)在全球尺度上的研究表明,植物叶片的N、P含量随年平均气温的升高而降低,而N:P增加。其他研究也证实了气候对叶N、P化学计量特征有显著影响,但发现气候的解释力往往不高(He *et al.*, 2010),说明还有其他因素起重要作用。不同植物功能类群的叶片

N、P含量具有显著差异。例如草本植物的N、P含量显著高于木本植物,落叶树种高于常绿树种,阔叶树种高于针叶树种(Han *et al.*, 2005; 吴统贵等, 2010)。具有长寿命叶片的植物具有较低的N、P含量(Reich & Oleksyn, 2004),因此常绿植物能适应低营养状况的生存环境。同低海拔地区植物相比,高海拔地区的植物常绿树种所占的比例较大,因此N、P含量较低。一些研究认为,气候改变群落的物种组成是导致叶片N、P含量地理变异的一个重要因素(He *et al.*, 2008, 2010)。在系统发育关系上,亲缘关系越远的植物叶片N和P含量差异往往越大(如蕨类植物和种子植物),亲缘关系越近的植物叶片N和P含量差异较小(如双子叶和单子叶植物)(任书杰等, 2007)。关于气候和物种(谱系关系)的相对作用大小,近年来多数研究表明,对叶性状变异起主导作用的是系统发育关系,其解释力明显高于气候等环境因子(He *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013)。

叶片N、P含量受气候、植物功能型、系统发育关系等多种因素的影响(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005, 2011; He *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013; 樊江文等, 2014)。而且以上因子之间可能存在相互影响,共同作用于植物叶片N、P含量。例如气候可能导致植物功能型、物种组成改变,从而影响叶N、P含量(He *et al.*, 2008, 2010)。本文研究长白山海拔梯度上叶片N、P化学计量特征,主要探究以下两个问题: 1)海拔梯度上木本植物叶片N、P含量和N:P的空间格局; 2)气候、植物功能型、谱系对叶片N、P含量以及N:P的作用大小,以进一步揭示叶片N、P元素在海拔梯度上的变化机制。

1 研究方法

1.1 研究地点

长白山(41.38°–42.60° N, 126.92°–129.00° E),位于我国吉林省东南部,与朝鲜相邻,是欧亚大陆东岸的最高山,也是东北植物区系唯一拥有明显植

被垂直带谱的山脉(赵淑清等, 2004)。

长白山地区属温带大陆性山地气候, 随着海拔的升高(海拔500–2 744 m), 年降水量逐渐增加(720–1 400 mm), 而年平均气温从3.5 °C下降到–7.4 °C。长白山海拔梯度上气候条件的巨大差异, 使长白山地区的植被具有典型的垂直结构, 由下至上依次形成了阔叶红松混交林(*Pinus koraiensis* and broadleaf mixed forest, 海拔500–1 100 m)、云冷杉林(*Picea* and *Abies* forest, 海拔1 100–1 800 m)、亚高山岳桦林带(*Betula ermanii* forest, 海拔1 800–2 000 m)和高山苔原带(alpine tundra, 海拔2 000 m以上) 4个植被垂直带(Zhu *et al.*, 2010)。土壤类型也有着明显的垂直分异, 其中, 海拔1 000 m以下为暗棕色森林土, 海拔1 000–1 800 m为棕色针叶林土, 海拔1 800–2 000 m为石灰性钙化土, 海拔2 000 m以上为苔原土(王战等, 1980)。

1.2 叶片采集及性状测定

2013年的7、8月, 我们在长白山沿海拔梯度从阔叶红松林带至岳桦林带(海拔530–1 940 m), 选择典型林分设置了14块20 m × 50 m的样地进行群落调查, 具体操作方法见方精云等(2009)制定的植物群落调查方法和技术规范。同时利用GPS、海拔表记录样地的经纬度、海拔等地理信息。样地基本情况见附录I。

对每块样地中乔木、灌木层的优势种, 选择健康成熟、长势均匀的5株个体, 在树冠外层向阳面的枝条上, 每个植株摘取5–10片充分展开、成熟向阳、无病虫害的叶片。叶片在80 °C烘箱中烘干至恒质量, 将烘干的叶片粉碎、过筛、装袋, 以备化学分析。采用C/N元素分析仪(2400 II CHNS/O Element Analyzer, Perkin-Elmer, Boston, USA)测定样品全N含量(g·kg⁻¹), 采用钼蓝比色法测定样品全P含量(g·kg⁻¹), 叶片N:P=叶片全N含量/叶片全P含量。

1.3 气候数据的计算

我们采用以下公式来推算各样地的气温和降水量:

$$T(P) = a + b \times Lat + c \times Long + d \times Alt$$

其中, T 和 P 分别为1–12月的月平均气温和月降水量, a 、 b 、 c 、 d 为回归常数, Lat 、 $Long$ 和 Alt 分别为纬度、经度和海拔(方精云, 1992)。采用Wang等(2008)利用国家气象台站数据建立的模型估算各样地的月气候指标, 在此基础上计算年平均气温(MAT)和年降水

量(MAP)。对这些模型的验证结果表明, 年平均气温的预测精度为96%, 年降水量的预测精度为79%, 足以满足本研究的需要。在数据的预分析中, 我们还考虑了生长季平均气温、生长季降水量、最冷月平均气温和温暖指数等多种气候指标。这些气候指标和MAT、MAP的相关性很强($R^2 > 0.9$), 对叶N、P含量的解释力也与MAT、MAP接近。由于以往多数大尺度上的研究使用的是MAT和MAP (Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005, 2011), 为了便于和这些研究结果进行比较, 以及减少变量间的共线性, 在最终分析中我们采用了MAT和MAP进行统计分析。

1.4 植物功能型和谱系组划分

本研究共采集了431份植物样品, 共获得19科30属48个物种的叶功能性状数据。

通过查阅《东北植物志》, 将长白山木本植物划分为以下3种植物功能型: 生活型(分为乔木、灌木植物)、叶型(分为针叶、阔叶植物)、叶片习性(分为常绿、落叶植物)。

为了检验谱系关系对叶片N、P化学计量特征的影响, 我们基于Zanne等(2014)的进化树, 利用R软件中的phylocom函数, 建立了所采样物种的系统发育树(附录II)。为了比较气候和谱系关系的解释力的大小, 我们采用He等(2009)建立的方法, 在系统发育树的90 Mya (million years ago)和60 Mya两个进化时间节点处将物种划分为入不同的谱系组。选择这两个时间节点是因为它们所划分成的谱系组数目(90 Mya 谱系组包括19类, 60 Mya谱系组包括30类), 与传统分类学上的分类数目(19科30属)一致, 便于两种分类方式结果的比较(He *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2017)。

1.5 数据分析

本研究中将影响叶片N、P元素变异的因子分为3类: 一是气候因子, 包括MAT、MAP; 二是植物功能型, 包括生活型、叶型、叶片习性; 三是谱系组, 包括90 Mya、60 Mya谱系组和物种。叶片N、P含量和N:P数据在分析前均经log10对数转换, 以提高解释模型残差的正态性(He *et al.*, 2009)。对解释模型残差的Q-Q图检验表明, 残差基本呈正态分布, 因此解释模型是可接受的(Crawley, 2007)。

我们使用独立样本 t 检验比较不同植物功能型(乔木与灌木、针叶与阔叶、常绿与落叶)之间各性

状的差异; 采用一般线性模型(GLMs)和混合模型的方差分析检验不同因子对叶片N、P含量和N:P的解释力大小(Balvanera *et al.*, 2006; He *et al.*, 2009)。为了探究气候和谱系是如何共同作用于叶片N、P元素变异的, 我们采用变异分离的方法, 将N、P元素变异划分为3部分: (1) *a*, *b*分别表示气候、谱系的单独解释力; (2) *c*表示气候和谱系的协同作用; (3)未被解释的变异: 除了气候和谱系外, 其他未在本研究中涉及的因素(He *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2013)。采用*F*检验对*a*、*b*解释力的显著性进行检验。

所有的数据分析均在R 3.3.2中完成。

2 结果

2.1 长白山叶片N、P含量和N:P沿海拔梯度的变化

由表1可以看出, 长白山地区叶片N含量的范围是5.10–37.90 g·kg⁻¹, 叶片P含量0.66–6.75 g·kg⁻¹, 叶片N:P值为2.47–33.70。不同植物功能型的叶片N、P含量具有显著差异。灌木的叶片N含量(22.37 g·kg⁻¹)显著高于乔木(20.74 g·kg⁻¹), 两者的P含量、

N:P差异不显著; 阔叶植物的叶片N、P含量和N:P(分别为23.02 g·kg⁻¹、2.32 g·kg⁻¹、11.19)均显著高于针叶植物(分别为15.50 g·kg⁻¹、1.91 g·kg⁻¹、9.35); 落叶植物叶片N、P含量和N:P显著高于常绿植物。

由图1、图2可以看出, 叶片N含量随海拔升高而下降($R^2 = 0.012$, $p < 0.05$), 随气温的升高而增加($R^2 = 0.012$, $p < 0.05$), 随降水量的增加而下降($R^2 = 0.011$, $p < 0.05$); 叶片P含量与海拔关系不显著, 并且与气温、降水量均无显著关系; 叶片N:P随海拔的升高而下降($R^2 = 0.016$, $p < 0.01$), 与气温正相关($R^2 = 0.016$, $p < 0.01$), 与降水量负相关($R^2 = 0.016$, $p < 0.01$)。

2.2 气候、植物功能型、谱系对叶片N、P含量和N:P的影响

由表2可以看出, 对于叶片N含量, 气候(MAT、MAP)、3种植物功能型(生活型、叶型、叶片习性)和谱系(90 Mya谱系组、60 Mya谱系组、物种)均具有显著的解释力; 对于叶片P含量, 仅叶型、叶片习性和谱系对其有显著作用, 而气候、生活型不影响

表1 长白山木本植物叶片氮、磷含量和氮磷比统计特征

Table 1 Statistics of leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and N:P of the examined plant species in Changbai Mountain

叶性状 Leaf trait	功能群 Functional group	样本量 <i>n</i>	平均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	标准偏差 <i>SD</i>	标准误差 <i>SE</i>	变异系数 <i>CV</i>
氮含量 N concentration (g·kg ⁻¹)	全部样品 All samples	431	21.46	37.90	5.10	6.75	0.33	0.31
	生活型 Life form							
	乔木 Tree	240	20.74 ^b	37.90	5.10	6.80	0.44	0.33
	灌木 Shrub	191	22.37 ^a	37.40	6.80	6.59	0.48	0.29
	叶型 Leaf shape							
	针叶 Coniferous	89	15.50 ^b	36.80	8.50	4.91	0.52	0.32
磷含量 P concentration (g·kg ⁻¹)	阔叶 Broad-leaved	342	23.02 ^a	37.90	5.10	6.29	0.34	0.27
	叶片习性 Leaf habit							
	常绿 Evergreen	87	14.49 ^b	35.00	8.44	4.42	0.47	0.31
	落叶 Deciduous	344	23.23 ^a	37.90	5.10	6.06	0.33	0.26
	全部样品 All samples	431	2.23	6.75	0.66	0.87	0.04	0.39
	生活型 Life form							
N:P	乔木 Tree	240	2.22	6.75	0.66	0.93	0.06	0.42
	灌木 Shrub	191	2.25	5.29	0.77	0.80	0.06	0.35
	叶型 Leaf shape							
	针叶 Coniferous	89	1.91 ^b	4.13	0.66	0.77	0.08	0.40
	阔叶 Broad-leaved	342	2.32 ^a	6.75	0.77	0.88	0.05	0.38
	叶片习性 Leaf habit							
N:P	常绿 Evergreen	87	1.74 ^b	3.30	0.66	0.66	0.07	0.38
	落叶 Deciduous	344	2.36 ^a	6.75	0.99	0.87	0.05	0.37
	全部样品 All samples	431	10.81	33.70	2.47	4.77	0.23	0.44
	生活型 Life form							
	乔木 Tree	240	10.60	33.70	2.47	4.89	0.32	0.46
	灌木 Shrub	191	11.07	26.34	3.12	4.62	0.33	0.42
N:P	叶型 Leaf shape							
	针叶 Coniferous	89	9.35 ^b	25.92	3.90	4.68	0.50	0.50
	阔叶 Broad-leaved	342	11.19 ^a	33.70	2.47	4.72	0.26	0.42
	叶片习性 Leaf habit							
	常绿 Evergreen	87	9.75 ^b	25.92	3.28	4.93	0.53	0.51
	落叶 Deciduous	344	11.08 ^a	33.70	2.47	4.70	0.25	0.42

同一植物功能型的不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different letters indicate significant differences at the confidence level of $p < 0.05$ in the same plant group. CV, coefficient of variation; SD, standard deviation; SE, standard error.

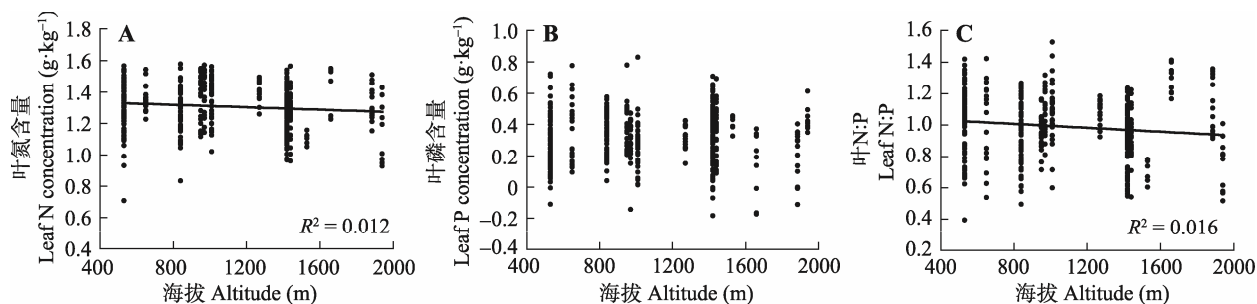


图1 叶片氮(N) (A)、磷(P) (B)含量和氮磷比(N:P) (C)与海拔的关系。

Fig. 1 Leaf nitrogen (N) (A), phosphorus (P) (B) concentrations and N:P (C) in relation to altitude.

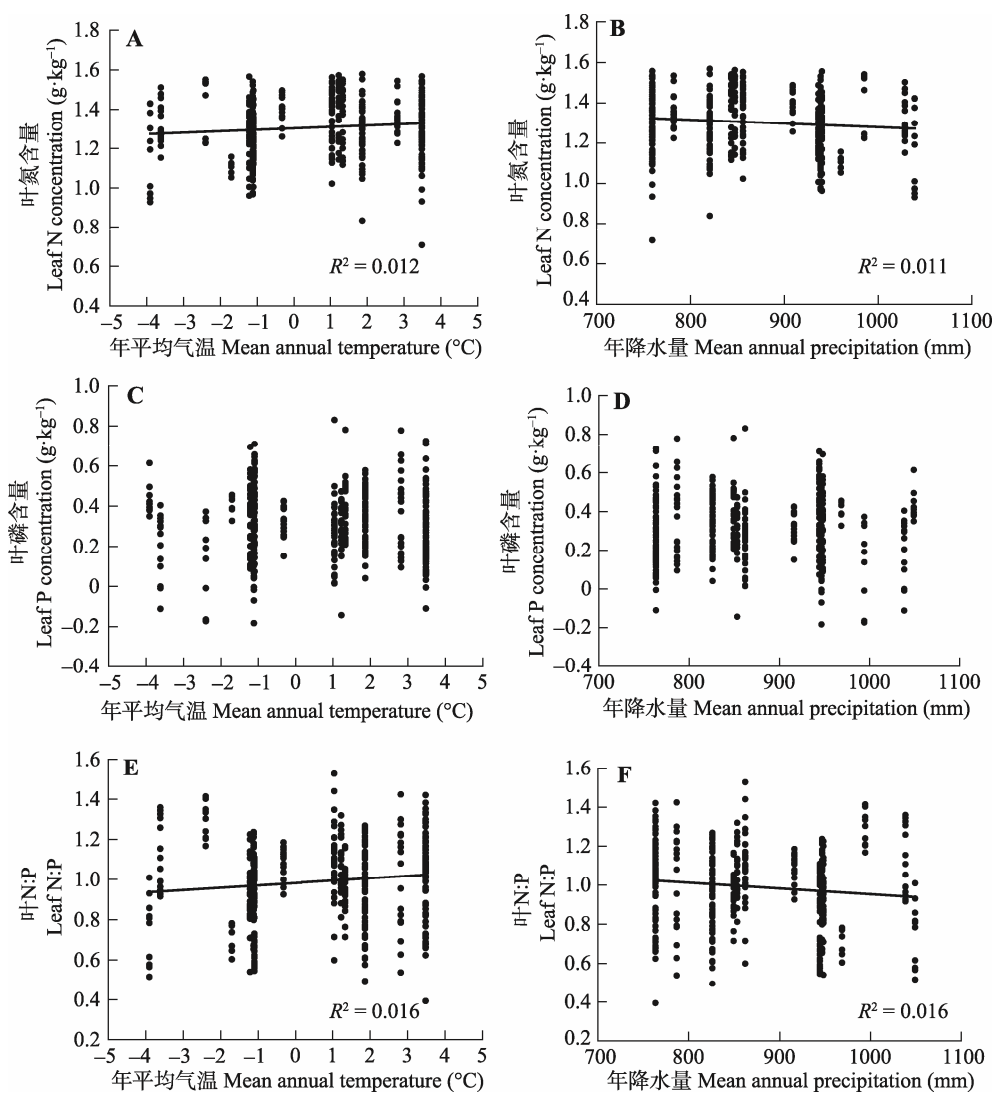


图2 叶片氮(N)、磷(P)含量和氮磷比(N:P)与年平均气温和年降水量的关系。

Fig. 2 Leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and N:P in relation to mean annual temperature and mean annual precipitation.

叶片P含量; 叶片N:P不受生活型的影响, 其他因子作用均显著。“种”水平的解释力均最大。

表3的结果显示, 气候(MAT、MAP)对叶片N含量和N:P均有显著影响。所有的植物功能型对N含量

有显著作用, 叶型对N含量的解释力最大(22.60%); 仅叶型和叶片习性对P含量有显著作用, 解释力分别为5.70%和6.46%; 仅有叶型对N:P有显著作用, 解释力为2.24%。谱系对叶片N、P含量和N:P均有

表2 各变量对氮(N)、磷(P)含量和氮磷比(N:P)的单因子解释力

Table 2 Contributions of each factor to the variations of leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and N:P

叶性状 Leaf traits		年平均气温 Mean annual temperature	年降水量 Mean annual precipitation	生活型 Life form	叶型 Leaf shape	叶片习性 Leaf habit	90 Mya谱系组 90 Mya division	60 Mya谱系组 60 Mya division	物种 Species
氮含量 N concentration	R^2	0.012	0.012	0.016	0.229	0.324	0.415	0.459	0.536
	p	0.023*	0.025*	0.008**	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***
磷含量 P concentration	R^2	0.003	0.003	0.002	0.049	0.115	0.216	0.306	0.391
	p	0.233	0.247	0.342	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***	0.000***
N:P	R^2	0.016	0.016	0.003	0.028	0.018	0.152	0.215	0.303
	p	0.008**	0.009**	0.257	0.000***	0.005**	0.000***	0.000***	0.000***

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$. Mya, 百万年以前。

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$. Mya, million years ago.

表3 气候、植物功能型、谱系对叶片氮(N)、磷(P)含量和氮磷比(N:P)影响的一般线性模型

Table 3 Summary of results of general linear model analysis for the effects of environmental factors, plant functional groups and phylogeny (90 and 60 Mya phylogenetic group, species) on leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and N:P

		N			P			N:P		
		df	%SS	p	df	%SS	p	df	%SS	p
气候 Climate										
年平均气温	Mean annual temperature	1	1.21	0.001**	1	0.33	0.146	1	1.65	0.002**
年降水量	Mean annual precipitation	1	0.61	0.022*	1	0.45	0.089	1	1.28	0.007**
植物功能型 Plant functional groups										
生活型	Life form	1	1.54	0.000***	1	0.22	0.237	1	0.27	0.214
叶型	Leaf shape	1	22.60	0.000***	1	5.70	0.000***	1	2.24	0.000***
叶片习性	Leaf habit	1	9.34	0.000***	1	6.46	0.000***	1	0.02	0.767
谱系 Phylogeny										
90 Mya谱系组	90 Mya division	18	12.06	0.000***	18	13.03	0.000***	18	13.18	0.000***
60 Mya谱系组	60 Mya division	10	3.82	0.000***	10	8.10	0.000***	10	7.34	0.000***
物种	Species	17	5.01	0.000***	17	6.33	0.002**	17	7.32	0.001**
残差 Residuals		380	43.81		380	59.36		380	66.72	

df, 自由度; %SS, 解释平方和占总变异的百分比; ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$. Mya, 百万年以前。

df, degree of freedom; %SS, percentage of explained sum of squares; ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$. Mya, million years ago.

较强的解释力, 其中90 Mya谱系组的解释力最大, 为12.06%–13.18%, 60 Mya谱系组的解释力为3.82%–8.10%, “种”的解释力为5.01%–7.32%。这和采用科属种分类的分析结果(附录III)相似: “科”的解释力为9.81%–11.50%, “属”的解释力为3.11%–8.79%, “种”的解释力为6.29%–11.73%。90 Mya谱系组和60 Mya谱系组对叶片N、P含量和N:P变异的解释力和科属的解释力基本上是相同的(He *et al.*, 2010)。

从方差分解的结果(图3)可以看出, 气候和谱系均对叶片N、P含量和N:P具有显著作用。气候的独立作用显著但解释力不高, 仅占1.50%–2.98%; 谱系的独立解释力高达30.36%–54.38%, 而气候和谱系的协同作用不显著。另外, 未被解释的变异占43.81%–66.72%。

3 讨论

3.1 叶片N、P含量与海拔、气候因子的关系

长白山地区木本植物叶片N含量的平均值为21.46 g·kg⁻¹、叶片P含量为2.23 g·kg⁻¹, 叶片N:P为10.81 (表1)。对全球1 280种陆生植物的研究发现, 它们叶片N含量的平均值为20.1 g·kg⁻¹, 叶片P含量的平均值为1.80 g·kg⁻¹, N:P平均为13.8 (贺金生和韩兴国, 2010)。Han等(2005)研究中国753种陆生植物得出, 叶片N、P含量和N:P的平均值分别为18.6 g·kg⁻¹、1.21 g·kg⁻¹和14.4。Zhao等(2014)对长白山地区175种植物的研究发现, 该地区植物的叶片N、P含量(分别为24.13 g·kg⁻¹和2.22 g·kg⁻¹)高于中国植物的叶片N、P含量, N:P (11.54)则低于全国尺度。本研究结果与之一致。Zhao等(2014)通过对长白山地

doi: 10.17521/cjpe.2017.0115

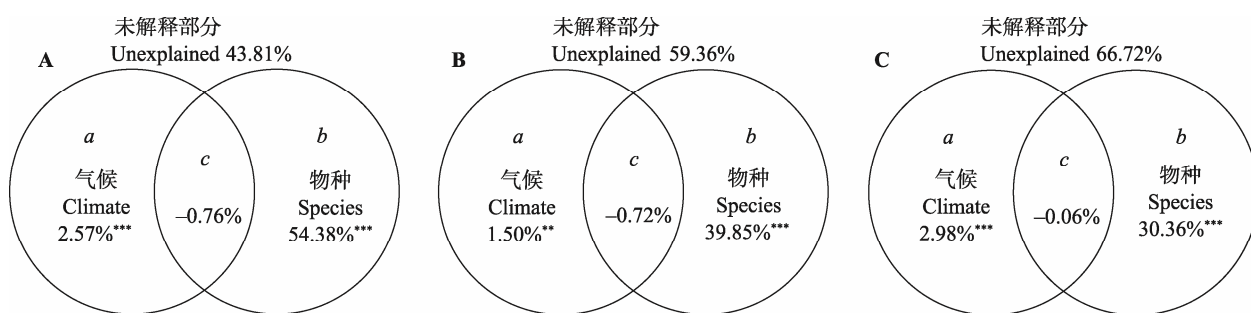


图3 气候和物种(即谱系的总解释力, 见He *et al.*, 2010)对叶片氮(N)、磷(P)元素影响的方差分解图。**A**, 叶片N含量。**B**, 叶片P含量。**C**, 叶片N:P。a和b分别为气候和谱系的单独解释力,c为两者的协同作用。采用F检验对a、b的显著性进行检验。***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 3 Variation partitioning analysis for leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and N:P by three types of factors: Climate (mean annual temperature and mean annual precipitation), species (phylogenetic differences among species, He *et al.*, 2010), and unexplained variations. **A**, leaf N concentration. **B**, leaf P concentration. **C**, N:P. a and b are the pure effects of climate and species, respectively; c is their synergistic effects. The significances of a and b were evaluated with F test. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$.

区土壤养分含量的分析认为, 长白山地区叶片N、P含量高于全国水平的原因是长白山地区的土壤养分含量高于全国水平。

本文结果表明, 长白山地区的木本植物叶片N含量、N:P均在海拔梯度上呈现出显著变化, 并且受气温、降水的显著影响, N含量、N:P高的植物出现在气温高、降水量少、环境较为适宜的低海拔地区; 而叶片P含量与海拔和气候因子的关系均不显著(图1, 图2)。已有的大尺度上的研究发现, 纬度梯度上的从北向南, 经度梯度上的从西到东, 热量和水分均呈现出逐渐增加的趋势, 叶片N、P含量的变化趋势在这两个梯度上呈现出一致性, 均从北到南、从西向东下降(Han *et al.*, 2011)。但是在长白山海拔梯度上, 叶片P含量并未呈现出显著的变化。

本研究中叶片N含量随海拔的增加而降低, 与气温正相关, 与降水负相关, 这与部分海拔梯度上的研究结果(van de Weg *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2014)一致。但是在水平(纬度、经度)梯度上, 全球以及全国尺度上的大部分研究表明, 叶片N含量与气温呈负相关关系(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005, 2011; Chen *et al.*, 2013)。本文的结果表明叶N含量在海拔梯度上的变化机制与水平梯度上可能存在差异。高海拔地区的低温和多降水带来的淋溶作用导致N的矿化率较低(Reich & Oleksyn, 2004; Zhao *et al.*, 2014), 抑制了植物根系对N的吸收利用效率, 因此叶N含量随海拔的升高而降低。而且高海拔地区气候寒冷、条件恶劣、植物生长慢, 相比低海拔地区的植物不需要进行大量的代谢活动(Elser

et al., 2003), 也会导致叶N含量随海拔的升高而降低。

本研究中叶片P含量与海拔没有显著的相关关系。陆地生态系统中的P元素不会通过微生物活动进入生态系统, 几乎所有的活性P都来源于岩石风化(Smeck, 1985), 然后通过与其他元素结合形成难以分解的化合物进入土壤中。相比N元素, P在土壤溶液中的扩散更不易(Aerts & Champion, 1999)。本研究中, 叶片P含量与气温、降水的关系均不显著。N、P均为植物生长的限制性元素, 但是同叶片N含量相比, 叶P含量在海拔梯度上更稳定。这个结果与水平梯度上的结论相反, 有研究认为, 纬度梯度上叶片P含量更为活跃, 与气候、土壤等环境因子的关系更为密切(Lovelock *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2013)。

长白山地区叶片N:P随海拔的升高而降低。叶片N:P的驱动因子更为复杂。有研究认为物种由于其特有的营养平衡机制会选择其最适N:P (Kay *et al.*, 2005), 环境的筛选作用在一定的地理区域内形成物种库, 从而导致群落尺度上的N:P差异(He *et al.*, 2008)。在不考虑物种组成的情况下, 土壤可能直接控制植物N:P。在极端环境中, 植物倾向于积累过量的营养元素(Chapin *et al.*, 1990), 有研究证实施肥后植物会积累过量的P而不是过量的N (Cordell *et al.*, 2001)。这种存储过程可能导致了低的N:P (He *et al.*, 2008)。

3.2 气候、功能型、谱系对叶片N、P含量和N:P的作用

除了气候等环境因子, 叶片N、P含量和N:P还

受植物功能型、物种组成的强烈影响(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2011)。在本文中, 气候、植物功能型和谱系的一般线性模型表明这三者能够解释大部分的叶片N、P含量在海拔梯度上的变异(表3)。

我们的结果表明: 不同功能型植物叶片的N、P含量和N:P差异显著, 灌木物种的叶N含量显著高于乔木, 两者的叶片P含量差异不显著; 阔叶、落叶物种的N、P含量分别显著高于针叶、常绿树种(表1), 与以往的研究结果(Han *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 2013)一致。可见植物功能型是叶片N、P含量变异的重要影响因子。在不考虑谱系的研究中, 植物功能型的解释力所占比例最大(Han *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2013)。本研究也显示植物功能型对叶片N、P含量和N:P的解释力远大于气候(表3)。植物功能型对叶片N含量的解释力为33.48%, 而对于叶P含量、N:P仅为12.38%、2.53% (表3)。Chen等(2013)研究我国东部的386种木本植物发现, 叶片N含量主要取决于植物功能型(常绿阔叶、落叶阔叶、针叶植物)沿纬度梯度的变化, 而叶片P含量、N:P与气候、植物功能型和它们之间的相互作用有关。叶片N含量在不同的功能型之间差异较大, 而P含量、N:P更多地受谱系关系影响。我们的结果还表明叶型对叶片N、P含量和N:P均有显著的解释力, 对叶片N含量的解释力高达22.60%, 叶型(针叶、阔叶)可能是比植物生活型(乔、灌木)对叶片N、P含量影响更大的因子。

关于谱系和气候的相对作用大小, 本文结果表明谱系(90 Mya 谱系组、60 Mya 谱系组、物种)对叶片N、P含量和N:P的作用是最显著的(表2, 表3), “物种”的单独解释力为30.36%–54.38% (图3), 远大于气候的解释力, 与已有的研究结果一致, 系统发育关系是叶片N、P元素格局形成的最主要的因素(He *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013)。

气候对叶N、P含量和N:P的作用均显著($p < 0.05$), 但解释力不高(1.50%–2.98%)(图3)。海拔梯度上的研究结果与以往水平梯度上的研究结论一致: 气候对叶片N、P含量的影响是“适中”(modest), 而不是如预想的那样强烈(Wright *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008)。在本文中, 气候和“物种”对叶片N、P含量和N:P的共同作用均不显著。以往的研究认为气候对陆地生态系统的结构和功能的地理格局(例如植物功能型、物种分布、生物多样性、植被初级生产力、

植物生态学特性等)具有重要作用(Hedin, 2004; Wright *et al.*, 2004), 并认为气候导致的物种组成和生活型变化是叶性状地理变化的重要驱动力(He *et al.*, 2008)。比如, He等(2006)研究中国草原群落发现, 气温对叶片N含量的作用主要是通过改变物种组成, 而不是直接作用于叶性状。本研究结果和上述结果有明显差异: 海拔梯度上的气候和物种组成变化对叶片N、P含量和N:P没有显著的协同作用(图3)。为什么会有这种差异还有待于进一步研究。但本文在海拔梯度上的研究结果, 与以往水平梯度上的结果表现出诸多差异。这可能说明在纬度梯度上得到的结果并不能直接推广到海拔梯度上。今后需要系统开展海拔和纬度梯度上的比较研究, 以深入理解叶片化学计量特征地理格局的影响机制。

基金项目 国家自然科学基金(31370620)和国家重点研发计划课题(2017YFC0503901)。

参考文献

- Aerts R, Champion FS (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA (1990). The ecology and economics of plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 21, 423–447.
- Chen YH, Han WX, Tang LY, Tang ZY, Fang JY (2013). Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 36, 178–184.
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, Vitousek PM (2001). Morphological and physiological adjustment to N and P fertilization in nutrient-limited *Metrosideros polymorpha* canopy trees in Hawaii. *Tree Physiology*, 21, 43–50.
- Crawley MJ (2007). *The R Book*. Wiley Publishing. London.
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Fan JW, Zhang LX, Zhang WY, Zhong HP (2014). The spatial pattern of plant nitrogen and phosphorus in relation to climate factors in Chinese grassland transect. *Acta Agrestia Sinica*, 22, 1–6. (in Chinese with English abstract) [樊江

- 文, 张良侠, 张文彦, 钟华平 (2014). 中国草地样带植物氮磷元素空间格局及其与气候因子的关系. *草地学报*, 22, 1–6.]
- Fang JY (1992). Study on the geographic elements affecting temperature distribution in China. *Acta Ecologica Sinica*, 12, 97–104. (in Chinese with English abstract) [方精云 (1992). 地理要素对我国气温分布影响的数量评价. *生态学报*, 12, 97–104.]
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009). Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009). 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 17, 533–548.]
- 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.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- 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.
- 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, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystem. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 34, 2–6.]
- 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.
- He JS, Wang XP, Schmid B, Flynn DFB, Li XF, Reich PB, Fang JY (2010). Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *Journal of Plant Research*, 123, 551–561.
- He JS, Wang XP, Flynn DFB, Wang L, Schmid B, Fang JY (2009). Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90, 2779–2791.
- Hedin LO (2004). Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10849–10850.
- Kay AD, Ashton IW, Gorokhova E, Kerkhoff AJ, Liess A, Litchman E (2005). Toward a stoichiometric framework for evolutionary biology. *Oikos*, 109, 6–17.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Körner C (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81, 379–391.
- Liu C, Wang XP, Wu X, Dai S, He JS, Yin WL (2013). Relative effects of phylogeny, biological characters and environments on leaf traits in shrub biomes across central Inner Mongolia, China. *Journal of Plant Ecology*, 5, 220–231.
- Lovelock CE, Feller IC, Ball MC, Ellis J, Sorrell B (2007). Testing the growth rate vs. geochemical hypothesis for latitudinal variation in plant nutrients. *Ecology Letters*, 10, 1154–1163.
- 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.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Chinese Journal of Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. *环境科学*, 28, 2665–2673.]
- Shi WQ, Wang GA, Han WX (2012). Altitudinal variation in leaf nitrogen concentration on the eastern slope of Mount Gongga on the Tibetan Plateau, China. *PLOS ONE*, 7, e44628. doi: 10.1371/journal.pone.0044628.
- Smeck NE (1985). Phosphorus dynamics in soils and landscapes. *Geoderma*, 36, 185–199.
- Sun H, Wang XP, Fan YW, Liu C, Wu P, Li QY, Yin WL (2017). Effects of biophysical constraints, climate and phylogeny on forest shrub allometries along an altitudinal gradient in Northeast China. *Scientific Reports*, 7, 43769. doi: 10.1038/srep43769.
- van de Weg MJ, Meir P, Grace J, Atkin OK (2009). Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content

- along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity*, 2, 243–254.
- Wang XP, Fang JY, Zhu B (2008). Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 255, 4007–4020.
- Wang Z, Xu ZB, Li X, Peng DS, Tan ZX (1980). The main forest types and their features of community structure in northern slope of Changbai Mountain. *Research of Forest Ecosystem*, 1, 1–8. (in Chinese with English abstract) [王战, 徐振邦, 李昕, 彭定山, 谭征详 (1980). 长白山北坡主要森林类型及其群落结构特点. 森林生态系统研究, 1, 1–8.]
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology & Biogeography*, 14, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu TG, Chen BF, Xiao YH, Pan YJ, Chen Y, Xiao JH (2010). Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 58–63. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华 (2010). 珠江三角洲3种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. 植物生态学报, 34, 58–63.]
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhao N, He NP, Wang QF, Zhang XY, Wang RL, Xu ZW, Yu GR (2014). The altitudinal patterns of leaf C:N:P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai Mountain, China. *PLOS ONE*, 9, e95196. doi: 10.1371/journal.pone.0095196.
- Zhao SQ, Fang JY, Zong ZJ, Zhu B, Shen HH (2004). Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China. *Biodiversity Science*, 12, 164–173. (in Chinese with English abstract) [赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花 (2004). 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 12, 164–173.]
- Zhu B, Wang XP, Fang JY, Piao SL, Shen HH, Zhao SQ, Peng CH (2010). Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt. Changbai, Northeast China. *Journal of Plant Research*, 123, 439–452.

责任编辑: 沈国春 责任编辑: 王 葳

附录I 长白山样地信息表

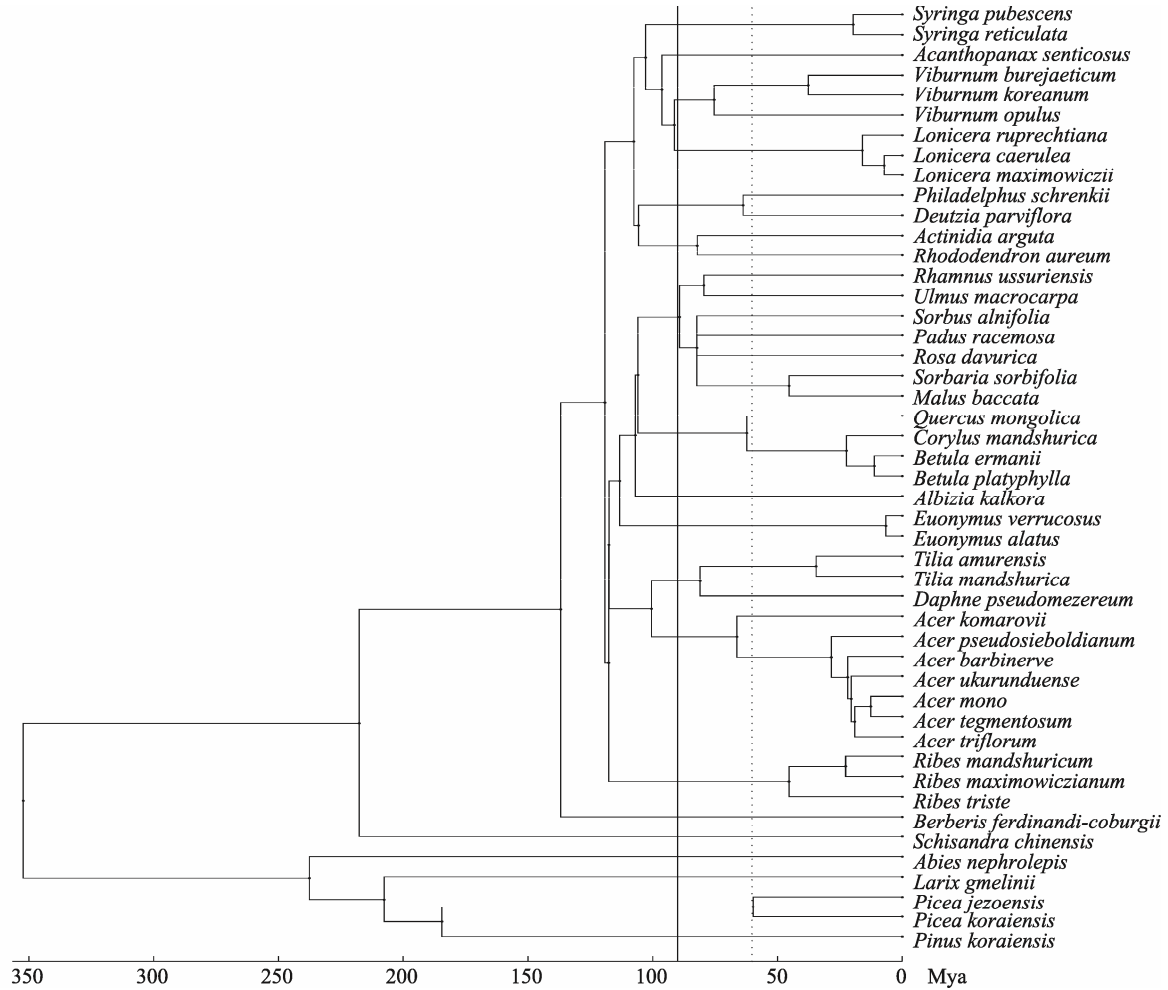
Appendix I General information of the plots on Changbai Mountain

样地 Plot	经度 Longitude (°E)	纬度 Latitude (°N)	海拔 Altitude (m)	林型 Forest type
CB01	128.11	42.39	530	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest
CB02	128.08	42.41	650	阔叶红松林 <i>Pinus koraiensis</i> and broadleaf mixed forest
CB03	128.12	42.32	840	阔叶红松林 <i>Pinus koraiensis</i> and broadleaf mixed forest
CB04	128.17	42.23	950	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest
CB05	128.17	42.23	970	阔叶红松林 <i>Pinus koraiensis</i> and broadleaf mixed forest
CB06	128.17	42.19	1 010	云冷杉林 <i>Picea</i> and <i>Abies</i> forest
CB07	128.11	42.12	1 270	阔叶红松林 <i>Pinus koraiensis</i> and broadleaf mixed forest
CB08	128.26	42.07	1 420	云冷杉林 <i>Picea</i> and <i>Abies</i> forest
CB09	128.09	42.10	1 420	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB10	128.24	42.08	1 440	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB11	128.08	42.09	1 530	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB12	128.07	42.07	1 660	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB13	128.07	42.06	1 885	岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest
CB14	128.07	42.06	1 940	岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest

doi: 10.17521/cjpe.2017.0115

附录II 长白山地区47物种谱系树, 基于Zanne等(2014)系统树作图。黑色实线进行的是90百万年以前(Mya)谱系组的划分($n = 19$), 黑色虚线进行的是60 Mya谱系组的划分($n = 30$)

Appendix II Phylogenetic tree for 47 species in this study, based on the phylogenetic tree of Zanne *et al.* (2014). Showing the phylogenetic divisions at the 90 and 60 million years ago (Mya)



附录III 气候、植物功能型、分类群科属种对叶性状影响的一般线性模型

Appendix III Summary of general linear models for the effects of environmental variation (mean annual temperature and mean annual precipitation), plant functional groups and taxonomic variation (family, genus, and species) on individual leaf traits

	氮 Nitrogen			磷 Phosphorus			N:P		
	df	%SS	p	df	%SS	p	df	%SS	p
气候 Climate									
年平均气温 Mean annual temperature	1	1.21	0.001**	1	0.33	0.146	1	1.65	0.002**
年降水量 Mean annual precipitation	1	0.61	0.022*	1	0.45	0.089	1	1.28	0.007**
植物功能型 Plant functional groups									
生活型 Life form	1	1.54	0.000***	1	0.22	0.237	1	0.27	0.214
叶型 Leaf shape	1	22.60	0.000***	1	5.70	0.000***	1	2.24	0.000***
叶片习性 Leaf habit	1	9.34	0.000***	1	6.46	0.000***	1	0.02	0.767
系统发育关系 Taxonomy									
科 Family	17	11.50	0.000***	17	9.85	0.000***	17	9.81	0.000***
属 Genus	10	3.11	0.003**	10	8.79	0.000***	10	6.30	0.000***
种 Species	18	6.29	0.000***	18	8.83	0.000***	18	11.73	0.000***
残差 Residuals	380	43.81		380	59.36		380	66.72	

df, 自由度; %SS, 解释平方和占总变异的百分比; ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$ 。

df, degree of freedom; %SS, percentage of sum of squares explained; ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$.



扫码向作者提问