

# 阴坡 – 阳坡梯度上的植物叶片 N:P 化学计量学特征研究

刘旻霞<sup>1,2</sup>, 马建祖<sup>3</sup>

(1. 西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃 兰州 730070;  
2. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 甘肃 兰州 730000;  
3. 甘肃省农业科学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 通过对甘南亚高山草甸不同生境的 18 个植物样地的调查, 研究了物种叶片 N、P 含量及其化学计量学特征, 并结合分析土壤养分, 探讨了它们与土壤 N、P 含量、有机质、水分及 N:P 比值之间的关系。研究结果显示: 甘南亚高山草甸植物叶片 N 含量在不同坡向之间的变化范围为 4.46 ~ 26.59 mg·g<sup>-1</sup>, 平均为 16.24 mg·g<sup>-1</sup>; P 含量变化范围为 0.71 ~ 1.98 mg·g<sup>-1</sup>, 平均为 1.37 mg·g<sup>-1</sup>; N:P 比值变化范围为 6.43 ~ 17.75, 平均为 11.60。叶片 N 含量及 N:P 在不同坡向梯度上没有显著差异 ( $P > 0.05$ ); 叶片 P 含量在不同生境下差异显著。物种之间叶片 N、P 含量及 N:P 均有显著差异 ( $P < 0.05$ ), 而物种与生境的交互作用对叶片 N、P 含量及 N:P 之间差异不显著。根据限制性因子的 N:P 阈值判断, 该地区植物生长受 N 限制, 这也体现了该地区植物对其生境的一种适应。

**关键词:** 植物叶片; N:P; 化学计量; 阴坡; 阳坡; 亚高山草甸

**中图分类号:** Q948.12 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2013)03-0139-06

## Study on plant leaf N:P stoichiometry features from shady slope to sunny slope gradient

LIU Min-xia<sup>1,2</sup>, MA Jian-zu<sup>3</sup>

(1. Department of Geography, Northwest Normal University, Lanzhou, Gansu 730070, China;  
2. Education Ministry Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu 730000, China;  
3. Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

**Abstract:** Through the investigation of 18 plant plots at south Gansu Province sub-alpine meadow habitats, this paper aims to study plant leaves N, P content and their stoichiometry characteristics, and combined with the analysis of soil nutrients, to understand relationship between plant leaves N, P content and their stoichiometry characteristics and soil N:P content, soil organic carbon, soil water content and soil N:P ratio. The results showed that plant leaf N content at different slopes varied between 4.46 mg·g<sup>-1</sup> and 26.59 mg·g<sup>-1</sup>, with an average of 16.24 mg·g<sup>-1</sup>; P content was in the range of 0.71 ~ 1.98 mg·g<sup>-1</sup>, with an average of 1.37 mg·g<sup>-1</sup>; N:P ratio changed between 6.43 and 17.75, and average was 11.60. The leaf N content and N:P ratio on a different slope gradient had no significant difference ( $P > 0.05$ ), while the leaf P content was significantly different in different habitats. The inter-species differences of leaf N, P content and N:P ratios were significant ( $P < 0.05$ ), while interaction effect between species and habitats on leaf N and P content and N:P ratio was not significant. Based on the evaluation of N:P ratio threshold of limiting factor, plant growth in this area was affected by N, which also indicates adaptation of plants in that region to their habitat.

**Keywords:** plant leaf; N:P; stoichiometry; shady slope; sunny slope; sub-alpine meadow

养分是影响生态系统结构和功能的重要因素, 生态系统稳定性的重要因素<sup>[1]</sup>。氮素和磷素是生物其供应量是否充足是影响有机体生长、种群结构和体的重要组成成分, 是生命活动过程所必需的大量

收稿日期: 2012-12-17

基金项目: 国家自然科学基金(30970465); 甘肃省教育厅研究生导师项目(0901-07); 甘肃省自然科学基金项目(1107RJZA174)

作者简介: 刘旻霞(1972—), 女, 甘肃镇原人, 在读博士, 副教授, 主要从事植物与环境生态方面的教学科研工作。E-mail: xiamial@163.com。

营养元素,也是土壤生产力的重要限制性因素。在大多数的陆地生态系统中,氮和磷是限制生物生长的重要限制因子<sup>[2]</sup>。因此,研究 N、P 在植物叶片中的含量和分布以及和生境的关系十分必要。

生态化学计量学(ecological stoichiometry)结合了生态学和化学计量学的基本原理,是研究生物系统能量平衡和多重化学元素(主要是 C、N、P)平衡的科学,它是分析多重化学元素的质量平衡对生态过程相互影响的一种理论<sup>[3-4]</sup>,也是研究植物营养元素分配的重要方法。有机体对元素的需求特性会影响有机体之间以及有机体与非生物环境之间的相互作用,并把化学元素的平衡呈现给它们以及所处的环境<sup>[5]</sup>。Hobbie 和 Gough<sup>[6]</sup>发现,美国阿拉斯加高山冻原植物叶片养分浓度是由土壤养分和物种共同决定的;Bowman 等<sup>[7]</sup>在对高山植物的研究发现,植物叶片氮、磷浓度与土壤有效氮、有效磷相关性不显著;Townsend 等<sup>[8-9]</sup>发现,在南美热带雨林,影响叶片氮磷比的主要因素是物种。另外,一些研究着眼于揭示种质、气候因子对叶片 N、P 含量及 N:P 比值的影响。我国对中国植物叶片 N、P 含量及 N:P 比值的研究则显示了一些不同于全球格局的分布特征<sup>[10]</sup>。然而,在亚高山草甸地区,对阴阳坡微生境气候的植物叶片氮、磷浓度及其氮磷比驱动因素的研究鲜见报道。

本文通过对甘南亚高山草甸不同生境的 18 个样地的调查,分析了阴阳坡水平植物叶片 N、P 含量及 N:P 比值的变化格局,并研究了其与土壤因子的关系,揭示了亚高山草甸植物叶片 N、P 的化学计量学特征,以期为我国植物元素计量学研究以及对其区域性大尺度上特征的了解提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区自然概况

试验在兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站(合作)进行。其地理位置为 34°55'N,102°53'E,海拔 2 900~3 000 m。年均气温 2℃,年均降水量 557.8 mm。最冷的 12、1、2 三个月平均气温 -8.9℃,最热的 6、7、8 三个月平均气温为 11.5℃,≥0℃的年积温为 1 730℃左右,植被类型为亚高山草甸。

### 1.2 研究方法

1.2.1 植物和土壤样品的采集 野外采样于 2010 年 8 月进行。在 2 900 m 同一海拔的两个山地不同

坡向梯度共选取了 18 个采样地,每两个采样地距离为 20 m。在每个采样地,设置一个面积为 50 cm × 50 cm 的样方,在样方内按照不同坡向采集植物叶片(表 1)。由于有的植物种类在一些样方内未出现,因此,每个样方内采集的植物种类不等。每种植物选择植株顶部健康、完整叶片进行采摘,分别放入信封里,带回实验室处理。同时,在每个样方内按照对角线法用土钻(直径 5 cm)取 5 钻表层(0~30 cm)土壤,混合作为一个土壤样品,装入自封袋后带回实验室,在室温下自然风干。

1.2.2 样品处理 土壤样品风干后,去除根、石头等杂物,研磨,过 0.15 mm 筛孔备用,以供土壤因子的分析。土壤全氮采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:CuSO<sub>4</sub>:Se 催化法消煮。消煮后的溶液经定容、沉淀和稀释后用仪器 SmartChem 200 化学分析仪进行测定。土壤全磷经过 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-HClO<sub>4</sub> 法消煮后,采用钼蓝比色法测定。重铬酸钾热容量法测定土壤有机 C 的含量。

植物样品带回实验室烘干至恒重(70℃烘 48 h),经研磨后过筛,采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-HClO<sub>4</sub> 消煮法消煮。用 SmartChem 200 化学分析仪对消煮液进行分析测定;而采用钼蓝比色法(同土壤)测定样品的 P 含量。

1.2.3 数据分析 不同坡向下、不同植物种间的化学计量学特征差异,以及土壤因子的变化采用方差分析(ANOVA)和多重比较的方法。为了分析植物样点对化学计量学特征的影响,一般线性模型(general linear model, GLM)多因素方差分析。以上所用的统计分析都是使用 SPSS 15.0,用 sigmaplot 10.0 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 阴坡-阳坡梯度上土壤养分的变化

从图 1 分析表明:甘南亚高山草甸土壤(0~30 cm)中全氮含量的变化为阴坡>阳坡>偏阴坡,偏阳坡与阴、阳坡之间均存在显著差异( $P < 0.05$ )。土壤中全磷含量的变化为阴坡>偏阳坡>阳坡,因此不同坡向之间均存在显著差异( $P < 0.05$ )。土壤中 N:P 是偏阳坡较低,其与阴坡和阳坡之间均存在显著差异( $P < 0.05$ )。土壤有机质含量的变化为阴坡>阳坡>偏阳坡,偏阳坡与阴阳坡两坡之间均存在显著差异( $P < 0.05$ )。土壤含水量从阳坡到阴坡不断增大,各坡向之间均有显著差异( $P < 0.05$ )。土壤的 pH 值在从阴坡、偏阳坡到阳坡的不同生境下,其值不断增大,速效氮和速效磷在不同坡向均无显著差异。

表 1 不同坡向的主要优势植物物种

Table 1 Dominant plant species at different slope aspects

坡向 Slope aspect	物种 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form
阳坡 Sunny slope	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i> (willd.) Beauv	菊科 <i>Cyperaceae</i>	火绒草属 <i>Leontopodium</i>	多年生草本 Perennial herb
	矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	莎草科 <i>Cyperaceae</i>	蒿草属 <i>Kobresia</i>	多年生草本 Perennial herb
	矮蔗草 <i>Scirpus pumilus</i>	莎草科 <i>Cyperaceae</i>	蔗草属 <i>Scirpus</i>	多年生草本 Perennial herb
	三刺草 <i>Aristida trisetata</i> Keng	禾本科 <i>Gramineae</i>	三芒草属 <i>Aristida</i>	多年生草本 Perennial herb
偏阳坡 Partial sunny slope	米口袋 <i>Gueldenstaedtia multiflora</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	米口袋属 <i>Gueldenstaedtia</i>	多年生草本 Perennial herb
	黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	黄芪属 <i>Astragalus</i>	多年生草本 Perennial herb
	棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	棘豆属 <i>Oxytropis</i> DC.	多年生草本 Perennial herb
	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	瑞香科 <i>Thymelaeaceae</i>	狼毒属 <i>Stellera</i>	多年生草本 Perennial herb
	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	禾本科 <i>Gramineae</i>	披碱草属 <i>Elymus</i>	多年生草本 Perennial herb
阴坡 Shady slope	秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	龙胆科 <i>Gentianaceae</i>	龙胆属 <i>Gentiana</i>	多年生草本 Perennial herb
	针茅 <i>Stipa capillata</i> Linn	禾本科 <i>Gramineae</i>	针茅属 <i>Stipa</i>	多年生草本 Perennial herb
	草莓 <i>Rosaceae fradaria vesca</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	草莓属 <i>Fragaria</i>	多年生草本 Perennial herb
	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserine</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	多年生草本 Perennial herb
	长毛风毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	菊科 <i>Compositae</i>	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	多年生草本 Perennial herb
	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	蓼科 <i>Polygonaceae</i>	蓼属 <i>Polygonum</i>	多年生草本 Perennial herb
	线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	龙胆科 <i>Gentianaceae</i>	龙胆属 <i>Gentiana</i>	多年生草本 Perennial herb
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	灌木 Shrub	

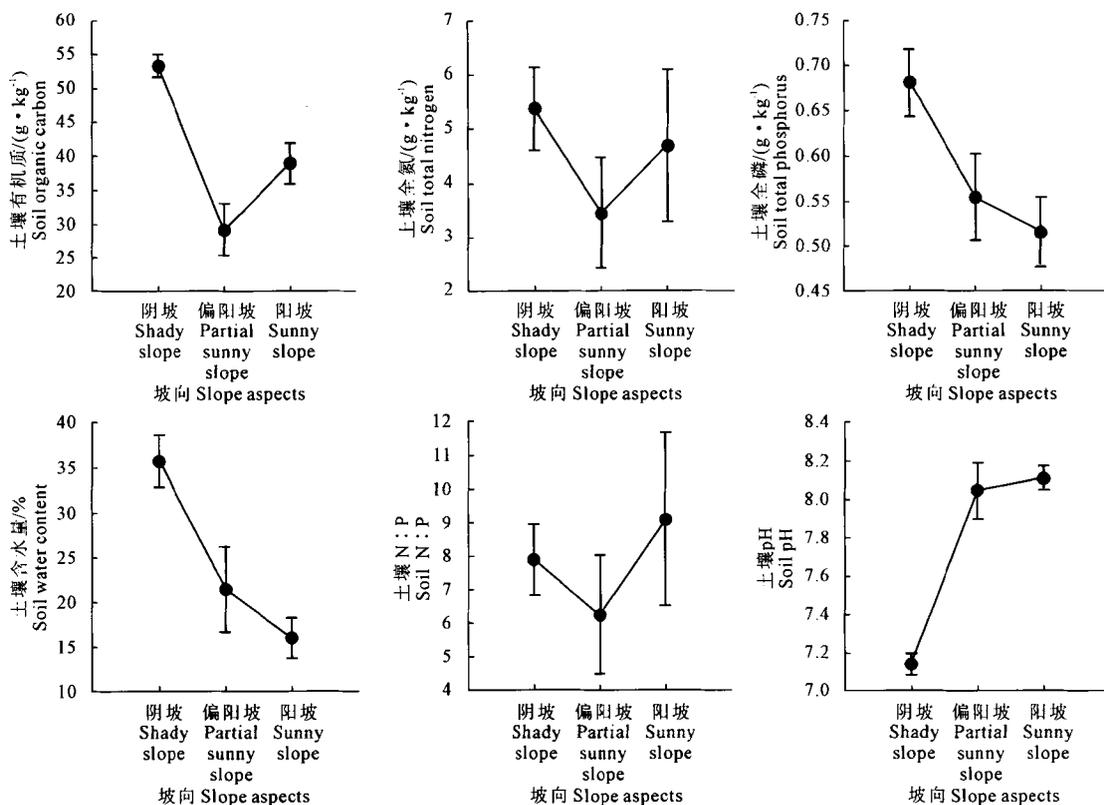


图 1 不同坡向土壤养分的变化

Fig.1 The soil nutrient condition of different slope aspects

2.2 植物叶片中的 N、P 含量及 N:P

除针茅 (*Stipa capillata*) 外 (见表 2), 所有物种叶

片 N 含量和 N:P 在阴坡、半阴半阳坡以及阳坡之间的不同坡向梯度上均无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 而

矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、狼毒 (*Stellera chamaejasme*)、米口袋 (*Gueldenstaedtia*)、针茅 (*Stipa capillata*) 等的叶片 P 含量在阴坡、半阴半阳坡以及阳坡之间的不同坡向梯度上均有显著差异 ( $P < 0.05$ )。

表 2 物种在不同坡向梯度上各养分含量及其差异的显著性检验

Table 2 The test of significance of every nutrient index distribution different of species in different slope direction grads

物种 Species	生境 Habitats	样本数 Sample numbers	叶片全氮 TN/(mg·g <sup>-1</sup> )	叶片全磷 TP/(mg·g <sup>-1</sup> )	叶片 N:P
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	A	8	13.60(2.27)a	1.18(0.074)b	11.54(1.59)a
	B	7	13.00(4.71)a	0.99(0.097)a	13.31(5.49)a
	C	5	11.15(2.33)a	1.06(0.037)a	10.59(2.47)a
矮蔗草 <i>Scirpus pumilus</i>	A	8	5.96(2.07)a	0.83(0.052)a	7.24(2.54)a
	B	4	4.46(1.28)a	0.71(0.103)a	6.43(1.91)a
	C	—	—	—	—
长毛风毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	A	8	12.03(2.06)a	1.29(0.056)a	9.34(1.81)a
	B	5	12.81(0.94)a	1.21(0.053)a	10.55(0.49)a
	C	—	—	—	—
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserine</i>	A	8	15.45(3.37)a	1.55(0.16)a	10.06(2.47)a
	B	4	15.22(2.06)a	1.49(0.16)a	10.26(1.11)a
	C	—	—	—	—
黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>	A	8	23.11(5.47)a	1.57(0.077)a	14.80(3.72)a
	B	2	22.52(5.23)a	1.79(0.014)a	12.57(2.81)a
	C	—	—	—	—
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	A	8	15.35(3.18)a	1.57(0.102)a	9.83(2.35)a
	B	2	17.66(1.73)a	1.64(0.191)a	10.95(2.33)a
	C	—	—	—	—
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	A	6	24.34(3.47)a	1.98(0.21)a	12.35(1.96)a
	B	7	26.59(6.05)a	1.76(0.21)a	15.03(2.63)a
	C	5	24.22(6.11)a	1.70(0.12)b	14.14(2.98)a
米口袋 <i>Gueldenstaedtia multiflora</i>	A	6	24.77(4.48)a	1.46(0.084)a	17.01(3.12)a
	B	7	23.15(1.83)a	1.32(0.144)b	17.75(2.74)a
	C	5	21.45(6.48)a	1.23(0.070)b	17.44(5.37)a
披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	A	8	17.69(5.31)a	1.42(0.144)a	12.53(3.82)a
	B	5	17.05(3.69)a	1.34(0.094)a	12.70(2.54)a
	C	—	—	—	—
秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	A	—	—	—	—
	B	4	12.72(2.75)a	1.20(0.083)a	10.73(2.53)a
	C	5	12.47(3.35)a	1.21(0.045)a	10.33(2.98)a
针茅 <i>Stipa capillata</i>	A	8	10.91(1.57)a	1.27(0.105)a	8.63(1.42)a
	B	7	11.69(2.03)ab	1.14(0.104)ab	10.28(1.58)ab
	C	3	14.31(2.59)b	1.22(0.181)a	12.13(4.13)b
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	A	8	20.21(4.94)a	1.94(0.212)a	10.50(2.57)a
	B	7	20.57(2.37)a	1.68(0.175)a	12.46(2.84)a
	C	—	—	—	—

注: A, 阴坡; B, 半阴半阳坡; C, 阳坡; 在  $P < 0.05$  水平上物种差异显著的用 a, b, c 不同字母标出, 无显著性差异字母相同。

Note: A, shady slope; B, half shady and half sunny slope; C, sunny slope. Same letter indicate not significant difference, different letter indicate significant difference at  $P < 0.05$ .

### 2.3 生境和物种对植物叶片 N、P 化学计量特征的影响

通过分析计算发现(表 3),所有物种的叶片 N

含量、P 含量以及 N:P 在不同的生境下均没有显著差异,也就是说生境对它们几乎没有影响;而物种之间的叶片 N 含量、P 含量以及 N:P 均存在显著差异。

表 3 生境和物种对植物叶片 N、P 和 N:P 的影响

Table 3 Tests of between habitat and species effects

偏差来源 Source	因变量 Dependent variable	偏差平方和 Type III Sum of squares	自由度 Degree of freedom	方差 Mean square	F 值 F value	Sig.
修正模型 Corrected model	叶片 N	5896.858a	29	203.340	14.246	0.000
	叶片 P	16.402b	29	0.566	34.102	0.000
	叶片 N:P	1409.569c	29	48.606	5.768	0.000
截距 Intercept	叶片 N	22808.516	1	22808.516	1598.007	0.000
	叶片 P	161.666	1	161.666	9748.030	0.000
	叶片 N:P	11649.871	1	11649.871	1382.490	0.000
生境 Habitat	叶片 N	17.558	2	8.779	0.615	0.542
	叶片 P	0.513	2	0.257	15.471	0.000
	叶片 N:P	15.964	2	7.982	0.947	0.390
物种 Species	叶片 N	5452.600	13	419.431	29.386	0.000
	叶片 P	14.954	13	1.150	69.361	0.000
	叶片 N:P	1185.749	13	91.211	10.824	0.000
生境 × 物种 Habitat × species	叶片 N	96.296	14	6.878	0.482	0.940
	叶片 P	0.383	14	0.027	1.650	0.072
	叶片 N:P	76.125	14	5.438	0.645	0.823
误差 Error	叶片 N	2098.146	147	14.273		
	叶片 P	2.438	147	0.017		
	叶片 N:P	1238.729	147	8.427		

Note: R squared = 0.738 (adjusted R squared = 0.686); squared = 0.871 (adjusted R squared = 0.845); squared = 0.532 (adjusted R squared = 0.440)

## 3 讨论

### 3.1 土壤 N、P 及其它养分特征

从阴坡到阳坡,土壤含水量从阴坡的 35.79% 显著降低到阳坡的 16.05%,全 P 含量也有显著降低,土壤中全 N 含量和有机质在不同坡向阴坡 > 阳坡 > 偏阳坡,而 pH 值则从 7.25 升高到了 8.18。土壤含水量变化可能是由于阴阳坡温度的差异所造成的。pH 值的差异可能与土壤含水量差异有关,以前的研究表明了降水量高的地区与干旱地区的土壤相比呈较强的酸性<sup>[11-12]</sup>,与环境因子的变化相一致的是群落构成。在研究区域内,阴坡坡度较缓且分布着良好的金露梅灌丛草甸,其优势功能群是杂草类物种;而阳坡较为陡峭,且多为退化草地,其保水性和土壤的水文性质存在较大差异,阳坡的优势功能群是禾草类。阴、阳坡不仅水分表现出了分布差异,而且,气象因子差异也比较大,阳坡光照强,温度高,而且水分蒸发量大,从而导致土壤含水量低。对于阴坡和阳坡来说,阳坡光照强、土壤含水量小、土

壤矿化严重,而且阳坡的坡度大于阴坡的,阳坡的土壤养分比阴坡的低。偏阳坡处于家畜通道,受踩踏等干扰造成一些养分流失严重。

### 3.2 植物叶片 N 和 P 的化学计量学特征

一些不同功能群的植物叶片氮、磷浓度差异较大<sup>[13]</sup>。Han 等<sup>[14]</sup>收集了中国 109 种单子叶植物和 426 种双子叶植物,发现双子叶植物叶片氮浓度、氮磷比显著高于单子叶植物,而这两种功能群植物叶片磷浓度之间没有显著差异。He 等<sup>[15]</sup>研究表明,豆科植物和非豆科植物叶片磷浓度没有差异,而豆科植物叶片氮磷比显著高于非豆科植物。本研究中(表 2),米口袋和黄芪(豆科植物)叶片氮浓度显著高于矮蒿草和矮蔗草(莎草)、针茅和披碱草(禾草)以及其它杂类草和灌木(金露梅),与 Han 等<sup>[14]</sup>、He 等<sup>[15]</sup>研究一致。豆科植物叶片氮浓度较高可能是因为与豆科植物共生的根瘤菌有固氮作用。

叶片氮、磷浓度能否反映土壤养分含量,或者它们是否仅是一种物种本身的性状,而与土壤养分无关? 本研究中,11 种植物叶片氮浓度种间差异显著

(表 2), 而叶片各指标与对应的土壤养分浓度进行 Pearson 相关性分析, 表明它们与土壤全氮浓度相关性均不显著 ( $P > 0.05$ ), 说明叶片氮浓度可能更倾向于是一种物种性状。Gsewell 和 Koerse l man<sup>[16]</sup> 研究表明, 植物叶片氮浓度在物种间的差异大于不同生境之间的差异。本研究中 11 种植物叶片磷浓度有显著差异(表 2), 而通过 Pearson 相关性分析, 植物叶片磷浓度与土壤全磷浓度显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 说明土壤全磷在一定程度上影响着叶片磷浓度。然而, 本研究采集的植物种类只有 11 种, 物种间氮、磷浓度的差异不能代表整个群落水平, 因此, 该研究结论可能有一定的片面性。

本研究中植物叶片氮磷比与土壤全氮浓度没有显著性关系, 原因可能是植物叶片氮磷比受多种因子(生物、气候因子、土壤养分浓度等)共同影响, 或者是我们所选的研究区域尺度太小的原因, 土壤全氮浓度对植物叶片氮磷比的影响被其它因子的作用抵消。

### 3.3 植物叶片 N、P 含量及 N:P 比值与生境的关系

植物养分含量及在各个器官间的分配既受生长地点养分有效性的制约, 同时也受植物自身生长型、生理特征和生活史的影响, 是环境和物种系统发育共同作用的结果<sup>[3]</sup>。虽然叶片的 N、P 含量和 N:P 比值反映了植物对当地土壤条件的适应<sup>[2]</sup>, 但也有研究发现, 温度也是植物叶片 N、P 含量的影响因子之一<sup>[17]</sup>。例如, 由海拔或者纬度引起的温度变化可以解释植物叶片 N 含量的种内差异<sup>[18-19]</sup>。许多学者认为: 在土壤发育时间较长的、温暖地区被高度淋溶的土壤中 P 是植物生长更主要的限制因子; 而在土壤发育时间较短的、中高纬度的土壤中, N 则是主要的限制因子<sup>[17]</sup>。实际上, 岩石中 N 的风化过程是一个温度敏感的生物过程, 而 P 的风化属于化学过程, 其温度敏感性远低于生物的 Q10 定律。因此, 高海拔和高纬度地区的 N 可利用性比 P 可利用性更容易受到低温的影响。全球尺度的研究表明, 温带和北方森林生产力受 N 限制, 而热带雨林和亚热带常绿林生产力普遍受到 P 的限制<sup>[2]</sup>。Reich 和 Oleksyn<sup>[17]</sup> 分析了全球 452 个地区 1280 种植物 5087 个叶片 N 和 P 含量的观察数据后, 发现植物叶片中 N 和 P 的含量与温度指数相关, 论证了植物的生物地理分布格局。针对植物叶片 N:P 化学计量学特征在全球尺度上的变化模式, Reich 和 Oleksyn 提出了两种假说来解释植物叶片中 N 和 P 的含量沿纬

度的分布格局: 温度 - 植物生理假说和生物地球化学假说。本研究结果部分支持该假说, 一方面该地区位于高海拔高纬度区, 气候寒冷, 生长季短; 另一方面我们的研究结果植物叶片 N:P 比值推测: 当植物 N:P < 14 时, 植物生长表现为受 N 的限制; 当 N:P > 16 时, 表现为受 P 的限制, 14 < N:P < 16 时则同时受 N、P 限制或两者均不缺少<sup>[20-21]</sup>。该地区植物叶片 N:P 平均值均小于 14, 说明在该地区, 植物的生长受 N 限制, 这与其它相关研究高寒草甸的结果一致。另外由表 3 可以看出, 不同的坡向梯度对植物的叶片 N 含量、P 含量以及 N:P 比值均没有影响, 而不同物种之间的叶片 N 含量、P 含量及 N:P 比值有极显著差异 ( $P < 0.01$ ), 生境和物种的交互作用对叶片 N、P 含量以及 N:P 均没有显著差异 ( $P > 0.05$ ), 这可能是由于取样地的尺度太小, 生境差异不大造成的。

### 参考文献:

- [1] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [2] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 243-266.
- [3] Elser J J, Dobberfuhl D, Mackay N A, et al. Organism size, life history, and N:P cycle. *Biogeochemistry*, 1996, 37: 237-252.
- [4] Hessen D O. Stoichiometry in food webs—Latka revisited. *Oikos*, 1997, 79: 195-200.
- [5] 朴河春, 刘丛强, 朱书法, 等. 贵州石灰岩和砂岩地区 C4 和 C3 植物营养元素的化学计量对 N/P 比值波动的影响 [J]. 第四纪研究, 2005, 25(5): 552-560.
- [6] Hobbie S E, Gough L. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska [J]. *Oecologia*, 2002, 131: 453-462.
- [7] Bowman W D, Bahn L, Damm M. Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability [J]. *Arctic, Ant Arctic, and Alpine Research*, 2003, 35: 144-149.
- [8] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, et al. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests [J]. *Ecology*, 2008, 88: 107-188.
- [9] 丁凡, 廉培勇, 曾德慧. 松嫩平原草甸三种植物叶片 N、P 化学计量特征及其与土壤 N、P 浓度的关系 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(1): 77-81.
- [10] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytologist*, 2005, 168: 377-380.
- [11] Gong X, Brueck H, Giese K M, et al. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China [J]. *Journal of Arid Environments*. 2008, 72(4): 483-493.

(下转第 177 页)

- [3] Antoni R, Rodriguez L, Gonzalez - Guzman M, et al. News on ABA transport, protein degradation, and ABFs/WRKYs in ABA signaling [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14:547-553.
- [4] Pitzschke A, Forzani C, Hirt H. Reactive oxygen species signaling in plants[J]. *Antioxid Redox Sign*, 2006, 8:1757-1764.
- [5] Liao W B, Huang G B, Yu J H, et al. Nitric oxide and hydrogen peroxide are involved in indole - 3 - butyric acid-induced adventitious root development in marigold[J]. *J Hort Sci Biotech*, 2011, 86:159-165.
- [6] Chen Z, Silva H, Klessig D F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid[J]. *Science*, 1993, 262:1883-1886.
- [7] Delledonne M, Zeier J, Marocco A, et al. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98:13454-13459.
- [8] Pei Z M, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells[J]. *Nature*, 2000, 406:731-734.
- [9] Bright Jo, Desikan R, Hancock J T, et al. ABA - induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis[J]. *Plant J*, 2006, 45:113-122.
- [10] 李长宁, Srivastava M K, 农倩, 等. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制[J]. *作物学报*, 2010, 36(5):863-870.
- [11] 汪月霞, 索标, 赵鹏飞, 等. 外源 ABA 对于旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(8):1372-1377.
- [12] 廖咏梅, 母容, 罗松青. 外源脱落酸(ABA)对白术幼苗生长的影响[J]. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 32(3):221-226.
- [13] 于洋, 王晶英, 肖云鹏. 干旱与外源 ABA 交互作用对水曲柳苗木光合参数的影响[J]. *东北林业的大学学报*, 2009, 37(3):41-43.
- [14] Arora A, Sairam R K, Srivastava G C. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. *Cur Sci*, 2002, 82(10):1227-1238.
- [15] Neill S J, Desikan R, Clarke A, et al. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants[J]. *J Exp Bot*, 2002, 53:1237-1242.
- [16] Liao Weibiao, Xiao Honglang, Zhang Meiling. Effect of nitric oxide and hydrogen peroxide on adventitious root development from cuttings of ground-cover chrysanthemum and associated biochemical changes [J]. *J Plant Growth Regul*, 2010, 29:338-348.
- [17] Feng Hanqin, Duan Jiangong, Li Hongyu, et al. Alternative respiratory pathway under drought is partially mediated by hydrogen peroxide and contributes to antioxidant protection in wheat leaves[J]. *Plant Prod Sci*, 2008, 11:59-66.
- [18] Ishibashi Y, Yamaguchi H, Yuasa T, et al. Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants[J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168:1562-1567.
- [19] 苗雨晨, 宋纯鹏, 董发才, 等. ABA 诱导蚕豆气孔保卫细胞 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的产生[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2000, 26(1):53-58.
- [20] Kehler B, Hills S, Blatt M R. Control of guard cell ion channels by hydrogen peroxide and abscisic acid indicates their action through alternate signaling pathways[J]. *Plant Physiol*, 2003, 131:385-388.
- [21] Zhang Xiao, Dong Facai, Cao Junfeng, et al. Hydrogen peroxide induced changes in intracellular pH of guard cells precede stomatal closure[J]. *Cell Res*, 2001, 11:37-43.

(上接第 144 页)

- [12] Badano E I, Cavieres L A, Molina - Montenegro M A, et al. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 62(1):93-108.
- [13] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes[J]. *Ecology*, 1999, 80:1955-1969.
- [14] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168:377-38.
- [15] He J S, Wang L, Flynn D, et al. Leaf nitrogen : phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 2008, 155:301-310.
- [16] Gusewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5:37-61.
- [17] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101:11001-11006.
- [18] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(2):1-68.
- [19] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E F, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12):1135-1142.
- [20] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3):523-534.
- [21] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. *生态学报*, 2010, 30(23):6581-659.