

黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局*

郑淑霞 上官周平**

中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100

摘要 对黄土高原地区由南向北分布的杨凌、永寿、铜川、富县、安塞、米脂和神木等7个站点126个植物样品的叶片有机碳(C)、全氮(N)、全磷(P)和全钾(K)等化学组分的空间分布及其与气候因子的关系进行研究。结果表明, 黄土高原区植物叶片有机C, N, P和K的变化范围分别为32.6%—54.8%, 0.82%—4.58%, 0.06%—0.35%和0.24%—4.21%, 平均值分别为43.8%, 2.41%, 0.16%和1.67%, 叶片养分含量大小为: $C > N > K > P$ 。叶片C/N、C/P和N/P的变化范围分别为7—62, 93—826和7—29, 平均值分别为21.2, 312和15.4。黄土高原区植物的叶片N含量显著高于我国及全球尺度的植物平均N含量, 而P含量又显著低于全球尺度的植物平均P含量, 以致叶片N/P较高。黄土高原区乔木、灌木和草本植物, 常绿和落叶乔木, C_3 和 C_4 草本植物7种生活型植物之间的叶片C, N, P, K和C/N, C/P差异均达极显著水平, 而N/P差异不显著。黄土高原区126个植物样品的叶片C含量与N, P, K含量均成极显著的负相关, 而N, P, K之间均成极显著的正相关, 其中以N和P之间的相关性最强。黄土高原区叶片N/P与纬度和年日照均呈显著的正相关, 与年降雨量呈显著的负相关, 与年均温度的负相关性不显著。

关键词 植物 叶片养分 生活型 空间格局 气候因子 黄土高原

全球气候变化已对陆地生态系统产生深刻影响, 正在改变着陆地生态系统固有的自然过程, 植被—气候关系研究已成为当前生态学研究的一个重点领域^[1-4]。叶片是陆地生态系统的基本结构和功能单位, 碳、氮、磷、钾作为植物生长发育所必需的营养元素, 在植物体构成和生理代谢方面发挥着重要作用^[5]。由于植物叶片的这些生物化学组分相对稳定, 且各因子间相互关系在各种植物种群和群落中具有相似的格局, 因此, 叶片养分组成已成为尺度转换研究中由叶片水平扩展到整个群落乃至区域或全球生物地理群区的关键指标^[6-12]。

加强植物叶片性状的格局研究, 可为现有的区域生物地球化学循环模型与植被地理模型的耦合提供科学依据, 将有助于从机理上解释区域植被对全球变化的适应与响应机制^[3, 4, 13, 14]。但是, 国际上

至今仍缺乏在生态系统水平上的大量野外观测数据来定量描述这些叶性状与群落特征、气候因子的数量关系^[10, 11], 国内的相关研究基本尚属空白^[3, 11, 15]。Reich等^[9]分析了已发表文献中全球452个样点1280种植物叶片的N, P分布格局, 5087个观测数据中我国植物的数据仅有11个; Wright等^[11, 12, 14]基于全球175个样点2548种植物的叶性分析中, 中国植物的数据甚少; 而Kerckhoff等^[4]基于全球尺度1054种植物的叶片生理生化指标构建的初级生产力模型中, 由于中国的植物数据很少, 而没有被考虑。我国的植物物种丰富, 植被类型多样, 从热带雨林到极地冻原, 拥有全球植物类型的10%^[16], 然而迄今为止, 对于中国植物叶片性状(包括化学组分)的分布格局研究较少。最近, Han等^[15]首次在较大尺度上分析了我国127个样点753

2005-11-14 收稿, 2005-12-28 收修改稿

* 国家自然科学基金(批准号: 30270230, 90502007)、中国科学院西部行动计划和中国科学院西部之光人才培养计划联合学者资助项目

** 通讯作者, E-mail: shangguan@ms.iswc.ac.cn

种陆生植物的 N, P 及 N/P 分布与气候因子的作用关系, 发现我国植物与全球尺度上植物的 N/P 分布规律并不相同, 填补了国际相关研究中中国植被数据的空白^[10], 然而目前就区域尺度上的叶片性状研究仍极为缺乏。

本文通过对黄土高原地区 7 个站点 126 个植物样品的叶片有机碳(C)、全氮(N)、全磷(P)和全钾(K)等化学组分的空间分布及其与气候因子的作用关系进行研究, 明确不同功能型植物的叶片养分差异, 以期综合研究中国陆地生态系统中重要生命元素的生物地球化学循环与全球变化的关系, 发展中国特色的区域植被动态模型提供科学数据, 最终丰富全球尺度的植被—气候关系数据库。

1 材料与方 法

1.1 研究区域确定

本研究在黄土高原地区, 沿不同气候带由南向北确定杨凌、永寿、铜川、富县、安塞、米脂和神木(图 1)等 7 个代表性较强的地区为研究地点, 该研究区域位于中纬度温带, 108°02′—110°21′E, 34°16′—38°47′N, 植被类型由暖温带湿润半湿润森林带向中温带干旱半干旱荒漠草原过渡。用全球定位系统(GPS)确定采样地点经纬度, 采样点选择在远离村落、人为干扰较少的地区, 且植被分布均匀, 乔、灌、草搭配合理, 区域代表性较强。

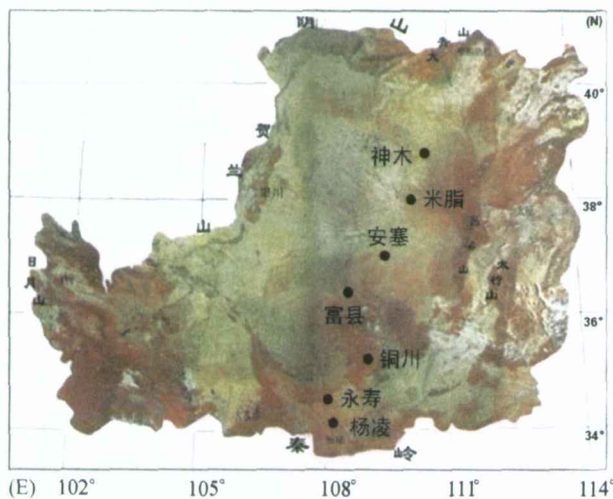


图 1 黄土高原地区 7 个研究地点分布

1.2 植物样品的采集

于 2005 年植物生长季 6 月中旬, 采集各研究区的地带性植物或优势种, 按植物生活型划分为乔木、灌木和草本植物, 将乔木进一步划分为常绿植物和落叶植物, 按植物功能型将草本植物划分为 C₃ 植物和 C₄ 植物。乔木主要在半阴、半阳坡分布, 灌木和草本植物主要在阳坡分布。共采集 126 个植物样品, 包括 41 种不同的植物, 分别属于 18 科, 其中乔木 10 种、灌木 17 种、草本植物 14 种; 常绿乔木 2 种, 主要是油松和侧柏, 落叶乔木 8 种; C₃ 草本植物 9 种, C₄ 草本植物 5 种。所选植物均为黄土高原地区的优势植物。

采集乔木林冠下部(距地面 2—3 m)、灌木冠层中上部、草本冠层顶部成熟叶片, 分别于东、西、南、北 4 个方位采集 3—5 片生长状况良好的典型叶片, 每一样品由 4—5 株不同的植物个体混合而成, 用于叶片养分的测定。

1.3 植物养分的测定

将采集的植物样品于 105℃ 下杀青 10 min, 70℃ 下烘干至恒重, 同一样品的叶片混合粉碎后过 100 目筛制成供试样品。植物有机碳(C)的测定采用外加热、重铬酸钾容量法; 植物样品经浓硫酸—过氧化氢溶液消煮后的消煮液, 用于植物全氮(N)、全磷(P)和全钾(K)的测定, 全 N 用 Kjeldahl 定氮法(2300 全自动定氮仪, Sweden)测定; 全 P 用钼锑钒比色法(6505 紫外分光光度计, UK)测定; 全 K 用火焰光度法(ZL-5100 原子吸收分光光度计, USA)测定。每一样品重复 3 次测定, 测定结果以单位质量的养分含量(%)表示, 具体测定方法参见文献[17]。

1.4 气象资料的收集

从陕西省气象局收集黄土高原地区杨凌、永寿、铜川、富县、安塞、米脂和神木等 7 个研究地点多年来的年均温度、年降水量和年日照等气象资料。

1.5 数据分析

采用 SPSS 统计分析软件包(SPSS 12.0 for Windows, Chicago, USA)对数据进行统计分析,

进行相关分析、回归分析与 One-Way ANOVA 方差分析时, 将各类数据转换为自然对数形式, 以满足正态分布要求和 ANOVA 假设. 多重比较时, 首先进行方差齐性检验, 若方差为齐性, 用 LSD 法进行多重比较; 若方差为非齐性, 则用 Tamhane's T2 法进行多重比较. 正态分布性检验采用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test, 简称 K-S 检验.

2 结果与分析

2.1 黄土高原地区植物叶片的养分分布

黄土高原地区 126 个植物样品叶片有机 C 的变化范围为 32.6%—54.8%, 分布较为集中, 80% 植物的 C 含量在 40% 以上, 平均值为 (43.8 ± 4.3)%; 而叶片 N, P, K 含量的变异较大, N 含量的分布区间为 0.82%—4.58%, 平均值为 (2.41 ± 0.85)%, 且 64% 植物的 N > 2.0%; P 的分布区间

为 0.06%—0.35%, 平均值为 (0.16 ± 0.06)%, 50% 植物的 P > 0.15%; K 的分布区间为 0.24%—4.21%, 平均值为 (1.67 ± 0.83)%, 50% 植物的 K > 1.5% (表 1, 图 2). 叶片养分含量大小比较为: C > N > K > P.

黄土高原地区植物叶片 C/N 和 C/P 比 N/P 变异明显剧烈, 最大值约为最小值的 8 倍. C/N 变化范围为 7.1—61.6, 平均值为 21.2 ± 10.2, 且 45% 植物的 C/N > 20; C/P 变化范围为 93—826, 平均值为 312 ± 135, 且 45% 植物的 C/P > 315; N/P 变化范围为 7.4—29.0, 平均值为 15.4 ± 3.9, 且 50% 植物的 N/P > 15 (表 1, 图 2).

黄土高原地区植物 C, N, P, K, N/P 分布的偏度值均小于 1, 经 K-S 检验, 服从正态分布 (P > 0.05), 而 C/N 和 C/P 的偏度值均大于 1, 经 K-S 检验, 不符合正态分布 (P < 0.05) (表 1).

表 1 黄土高原地区叶片养分组成的描述性统计

养分组成	样本数	平均值	中位数	众数	最小值	最大值	标准偏差	变异系数	偏度	峰度	K-S 检验(P 值)
C/%	126	43.83	43.96	42.37	32.60	54.77	4.29	0.10	-0.83	-0.18	0.922
N/%	126	2.41	2.32	0.92	0.82	4.58	0.85	0.35	0.29	-0.68	0.478
P/%	126	0.16	0.15	0.14	0.06	0.35	0.06	0.34	0.85	1.19	0.328
K/%	126	1.67	1.53	1.03	0.24	4.21	0.83	0.50	0.98	0.90	0.167
C/N	126	21.2	18.6	12.6	7.11	61.6	10.2	0.48	1.75	3.46	0.012
C/P	126	312	286	93	93	826	135	0.43	1.73	3.85	0.048
N/P	126	15.4	14.9	14.2	7.4	29.0	3.9	0.26	0.96	1.71	0.567

2.2 不同生活型植物的叶片养分组成比较

黄土高原地区乔木、灌木和草本植物、常绿和落叶乔木、C₃ 和 C₄ 草本植物 7 种生活型植物之间的叶片 C, N, P, K 含量和 C/N, C/P 差异均达极显著水平 (P < 0.001), 而 N/P 差异不显著 (P > 0.05) (表 2).

乔木、灌木和草本植物之间的叶片 C (P < 0.001), N (P < 0.05), P (P < 0.01), K (P < 0.001) 和 C/N (P < 0.001), C/P (P < 0.001) 差异均达显著水平, 而叶片 N/P 差异不显著 (表 2). 叶片 C, C/N 和 C/P 大小比较为: 乔木 > 灌木 > 草本植物, 而叶片 N, P, K 含量大小比较为: 草本植物 > 灌木 > 乔木, 草本植物的 K 含量约为乔木和

灌木的 2 倍.

常绿和落叶乔木的叶片 C, N, P, K 含量和 C/N, C/P 差异也均达极显著水平 (P < 0.001), 仅 N/P 差异不显著 (表 2). 常绿乔木的叶片 C, C/N, C/P 显著高于落叶乔木, 且前者 C/N, C/P 约为后者的 2 倍. 落叶乔木的叶片 N, P, K, N/P 含量明显高于常绿乔木, 且前者 N, P, K 含量分别约为后者的 2.5 倍, 2 倍和 3 倍.

C₃ 和 C₄ 草本植物的叶片 N, P, C/N, C/P 差异均达极显著水平 (P < 0.01), 而 C, K, N/P 差异不显著 (表 2). 其中 C₃ 植物的 N, P, K 含量较高, 而 C₄ 植物的 C, C/N, C/P, N/P 较高.

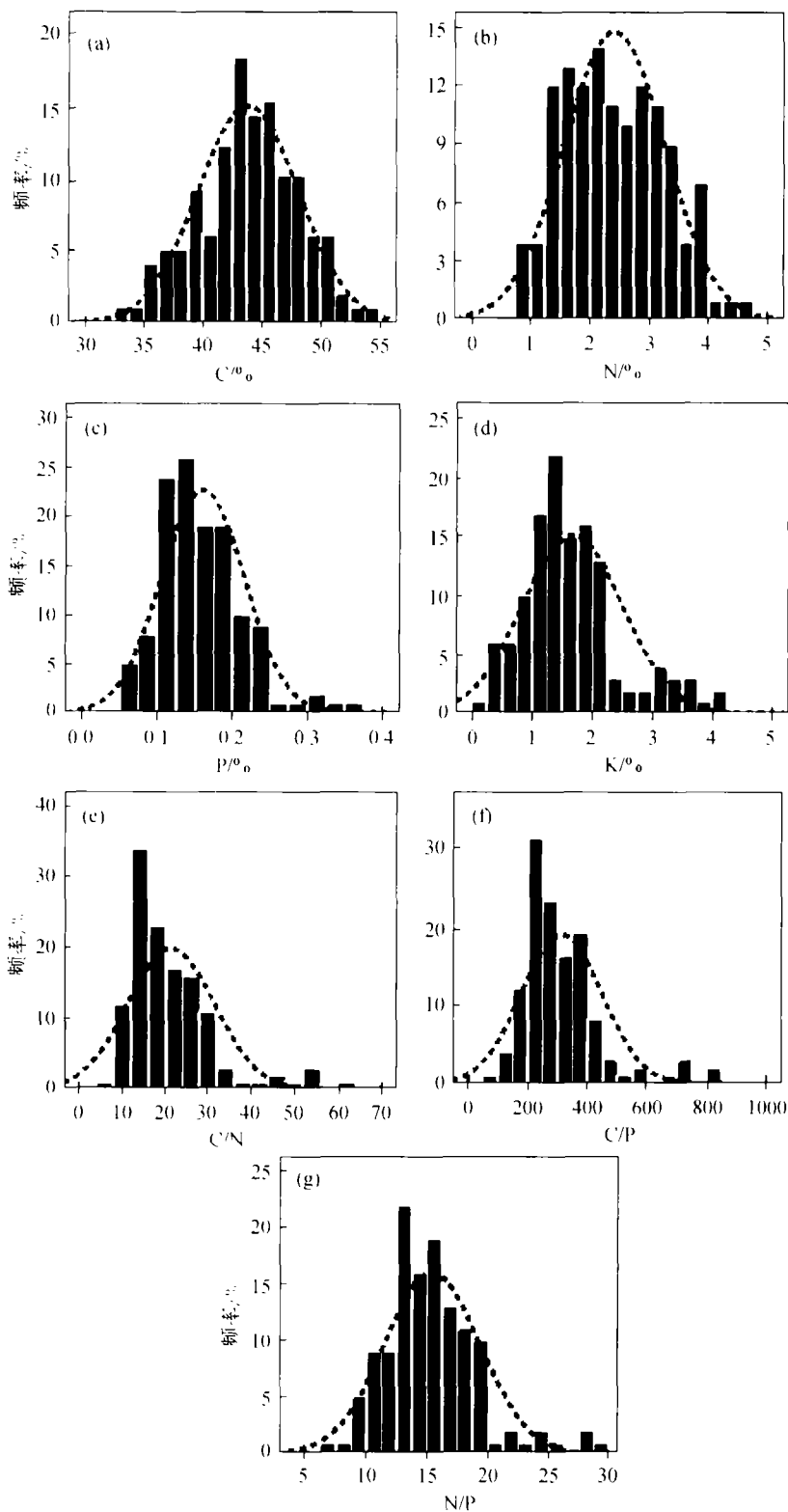


图2 黄土高原地区植物叶片养分组成的频率分布

(a) 有机C; (b) 全N; (c) 全P; (d) 全K; (e) C/N比值; (f) C/P比值; (g) N/P比值

表2 黄土高原地区不同生活型植物的叶片养分组成比较^{a)}

生活型	C/%	N/%	P/%	K/%	C:N	C:P	N:P
乔木 ($n^b=30$)	47.4±3.8a	2.14±1.08b	0.142±0.059b	1.12±0.56c	28.6±15.4a	404±201a	15.0±3.3a
灌木 ($n=51$)	43.7±3.6b	2.47±0.82a	0.155±0.044ab	1.44±0.45b	19.7±6.8b	302±84b	16.1±4.1a
草本植物 ($n=45$)	41.7±3.9c	2.51±0.69a	0.177±0.061a	2.29±0.93a	18.1±6.0b	262±92b	14.9±4.1a
显著性检验(乔、灌、草)	$P<0.001$	$P<0.05$	$P<0.01$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P>0.05$
常绿乔木 ($n=9$)	51.6±1.6	1.06±0.17	0.083±0.024	0.446±0.126	49.6±7.3	660±154	13.4±2.9
落叶乔木 ($n=21$)	45.5±2.9	2.60±0.96	0.168±0.051	1.408±0.388	19.5±6.0	294±82	15.6±3.3
显著性检验(常绿和落叶乔木之间)	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P>0.05$
C ₃ 草本植物 ($n=35$)	41.69±4.06	2.67±0.62	0.190±0.061	2.32±1.02	16.5±4.4	241±76	14.8±4.0
C ₄ 草本植物 ($n=10$)	41.73±3.36	1.96±0.66	0.133±0.034	2.16±0.56	23.5±7.7	338±106	15.3±4.5
显著性检验(C ₃ 和C ₄ 草本植物之间)	$P>0.05$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P>0.05$	$P<0.01$	$P<0.01$	$P>0.05$
显著性检验(7种生活型)	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P<0.001$	$P>0.05$

a) 乔木、灌木和草本植物之间的多重比较中, 同一列数值后的不同小写字母代表同一测定指标在0.05水平上差异显著; b) n 为测定植物样品数

2.3 黄土高原地区植物叶片 C, N, P, K 之间的关系

黄土高原地区126个植物样品的叶片C含量与N, P, K含量均成极显著的负相关($P < 0.01$)(图

3), 其中以C和K的负相关性最强($r = -0.339$, $P < 0.001$). 而叶片N, P, K之间均成极显著的正相关($P < 0.001$), 其中以N和P之间的相关性最强($r = 0.767$).

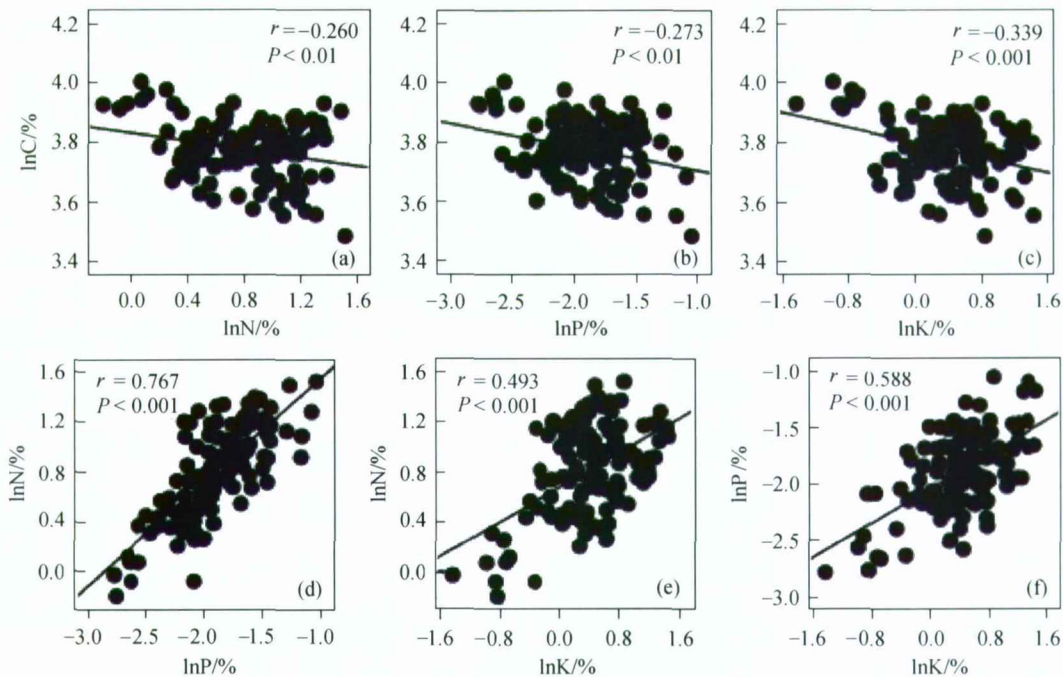


图3 黄土高原地区植物叶片 C, N, P, K 之间的关系 ($n=126$)
(a) C-N; (b) C-P; (c) C-K; (d) N-P; (e) N-K; (f) P-K

2.4 黄土高原地区植物叶片养分与气候因子之间的关系

黄土高原地区植物叶片 C 与年降雨量呈显著的正相关($r = 0.226, P < 0.05$), 与日照时数呈极显著的负相关($r = -0.236, P < 0.01$), 与纬度和温度的相关性不显著($P > 0.05$)(表 3), 随着纬度和日照时数的增加, 温度和降雨量减少, 叶片 C 含量下降. 叶片 N, P, K 及 C/N, C/P 与纬度、

年日照、年均温度和降雨量均无明显的相关性. 与叶片 C 相反, 黄土高原地区叶片 N/P 与纬度($r = 0.209$)和年日照($r = 0.207$)均呈显著的正相关($P < 0.05$), 与年降雨量呈显著的负相关($r = -0.228, P < 0.05$), 与年均温度的负相关性不显著($r = -0.064, P > 0.05$), 即随着纬度和日照时数的增加, 温度和降雨量减少, 叶片 N/P 增加(图 4).

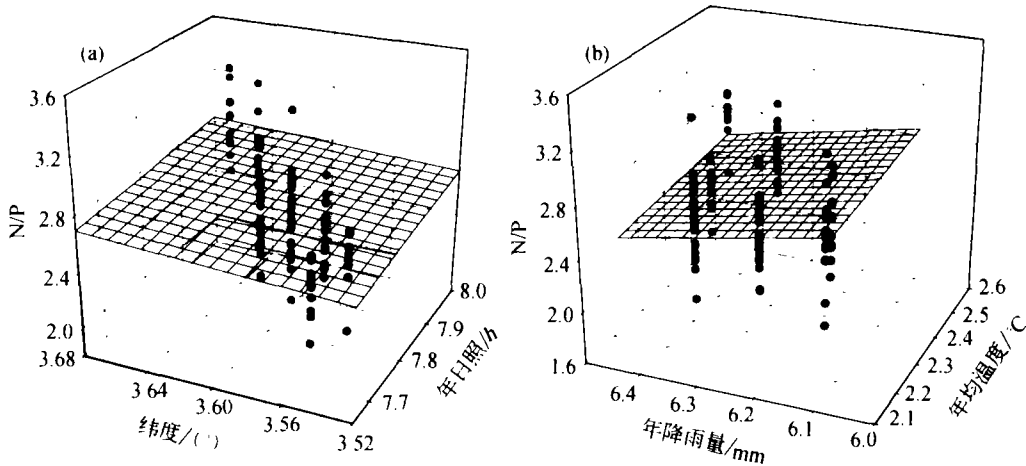


图 4 黄土高原地区植物叶片 N/P 与纬度、年日照(a)及年降雨量、年均温度(b)之间的关系
多元回归模型: (a) $\ln(N/P) = 0.641 \ln(\text{纬度}/^\circ) + 0.385 \ln(\text{年日照}/\text{h}) - 2.605$ ($R^2 = 0.044, n = 126$); (b) $\ln(N/P) = 0.272 \ln(\text{年均温度}/^\circ\text{C}) - 0.747 \ln(\text{年降雨量}/\text{mm}) + 6.775$ ($R^2 = 0.066, n = 126$)

表 3 黄土高原地区植物(n=126)叶片养分组成与地理及气候因子的相关性^{a)}

养分组成	纬度/ $^\circ$	年日照时数/h	年均温度/ $^\circ\text{C}$	年降雨量/mm
C	-0.150	-0.236 **	0.018	0.226 *
N	0.048	0.044	0.015	-0.079
P	-0.097	-0.100	0.062	0.077
K	-0.013	-0.023	-0.039	-0.005
C/N	-0.080	-0.096	-0.009	0.126
C/P	0.049	0.030	-0.051	-0.012
N/P	0.209 *	0.207 *	-0.064	-0.228 *

a) * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

3 讨论

黄土高原地区 126 个植物样品叶片 C 平均为 43.8%, 略低于秦岭以南的宁陕县(44.7%), 显著低于 Elser 等^[18]研究的全球 492 种陆生植物的叶片 C 含量(46.4%)(表 4), 表明黄土高原区植物叶片的有机化合物含量较低; 叶片 N 平均为 2.41%,

显著高于宁陕县(2.28%)和 Han 等^[15]测定的我国 554 种陆生植物的叶片 N(2.02%)以及 Elser 等^[18]和 Reich 等^[9]分别对全球 398 种陆生植物(2.06%)和 1251 种陆生植物(2.01%)的测定结果; 叶片 P 平均为 0.160%, 显著低于宁陕县(0.211%)以及 Elser 等^[18]和 Reich 等^[9]对全球陆生植物叶片 P 的测定值, 分别为 0.199% 和 0.177%, 但高于 Han 等^[15]对我国 745 种陆生植物的测定值(0.146%), 说明黄土高原地区植物体内 N 丰富, 而 P 较为缺乏. 黄土高原区植物的 K 含量与宁陕县相差不大, 说明 K 在不同气候地区间的分布差异不大. Wright 等^[12]发现全球 2548 种植物叶片 K 与光合速率、比叶重、叶寿命等植物生长的关键指标相关性较弱, 因此, 他也认为 K 不是影响植物生长的关键因子. 黄土高原地区植物的 C/N 略低于宁陕县及 Elser 等^[18]对全球 398 种陆生植物的测定结果, 但 C/P 值显著高于宁陕县和 Elser 等^[18]的测定结果, 进一

步说明黄土高原地区植物的 N 含量偏高, 而 P 含量较低。黄土高原区植物的 N/P 值(15.4)低于 Han 等^[15]对我国 547 种陆生植物(16.3%)的测定结果,

但显著高于秦岭以南的宁陕县(13.5)以及 Elser 等^[18]和 Reich 等^[9]对全球陆生植物 N/P 的测定值, 分别为 12.7 和 13.8。

表 4 黄土高原地区叶片养分组成与其他研究区域比较^{a)}

研究区域	C/%	N/%	P/%	K/%	C/N	C/P	N/P	文献
黄土高原	43.8±4.3 (n=126)	2.41±0.85 (n=126)	0.160±0.055 (n=126)	1.67±0.83 (n=126)	21.2±10.2 (n=126)	312±135 (n=126)	15.4±3.9 (n=126)	本文
宁陕县	44.7±4.2 (n=42)	2.28±0.84 * (n=42)	0.211±0.113 * (n=42)	1.74±1.02 (n=42)	22.0±8.5 (n=42)	267±125 * (n=42)	13.5±7.8 * (n=42)	本文
中国	/	2.02±0.84 * (n=554)	0.146±0.099 (n=745)	/	/	/	16.3±9.32 (n=547)	[15]
全球尺度	/	2.01±0.87 * (n=1251)	0.177±0.112 (n=923)	/	/	/	13.8±9.17 * (n=894)	[9]
全球尺度	46.4±3.21 * (n=492)	2.06±1.22 * (n=398)	0.199±0.149 * (n=406)	/	22.5±10.6 (n=398)	232±145 * (n=406)	12.7±6.82 * (n=325)	[18]

a) 表示黄土高原地区叶片养分平均值与其他区域的测定结果差异达极显著水平($P < 0.001$)

矿质养分中, N 和 P 是陆地生态系统中植物生长的主要限制元素, N/P 比率是描述群落水平上植被结构、功能和养分限制的重要指标^[3, 9, 19-23]。研究表明, 当 $N/P < 14$ 时, 群落水平上的植物生长主要受 N 限制; 而 $N/P > 16$ 时, 植物生长主要受 P 限制^[19]。已有研究证实, 陆地生态系统主要受 N 限制, 而水生生态系统主要受 P 限制^[18, 22, 24]。陆地生态系统中, 温带森林和北方森林更易受 N 限制, 而热带雨林中通常 N 丰富, 但 P 极为缺乏^[22, 25-27]。这主要是由于地表土壤对 P 的吸附作用^[28], 以及热带地区高温多雨、强烈的风化作用和淋溶作用使得土壤中可溶性 P 大量损失^[7, 27]。热带雨林中 N 丰富主要是由于大量豆科植物的共生固氮作用, 而温带森林中固 N 植物较少^[29], 加之受人为干扰的影响较大^[30, 31], 以致 N 缺乏。一些研究者认为, 近十年来, 随着大气 N 沉降的增加, 陆地生态系统中有效 N 增加, 以至于一些原本受 N 限制的植被, 出现“N 饱和现象”, 而转变为受 P 或其他养分元素的限制^[3]。“N 饱和”对植被生态功能的负面作用在温带和北方森林中尤其表现明显^[32, 33]。关于这方面的研究, 已引起科学界的广泛关注。

Han 等^[15]对我国 753 种陆生植物的叶片 N, P, N/P 的研究表明, 我国陆生植物的叶片 N 与全球范围的植物 N 较为相近(表 5), 但叶片 P 较 Elser 等^[18]和 Reich 等^[9]对全球陆生植物的测定值分别低 23% 和 15%, 以致我国植物叶片的 N/P 值(16.4)

显著高于全球尺度的植物 N/P 值, 说明我国植物的生长主要受 P 限制, 其原因主要与我国土壤中的 P 含量偏低有关。由于南方土壤中 P 含量比北方土壤明显偏低, Han 等^[15]以 30°N(我国亚热带气候与温带气候的分界线)为界将所分析的植物分类, 发现来自北方植物的数据量明显多于南方, 因此, 排除了由于取样偏南方而导致我国植物 N/P 偏低的可能性。黄土高原位于我国西北部, 属于典型的温带气候区, 该地区植物 N 和 P 分别高出 Han 等^[15]测定的我国陆生植物 N, P 平均值的 19% 和 9%, 而 N/P(15.4 < 16)略低于我国陆生植物的平均值(16.3%), 说明黄土高原区植物的生长更易受 P 限制, 这可能也主要与土壤中 P 含量偏低有关, 另外, 黄土高原地区强烈的水土流失作用可能是导致土壤中 P 损失的主要原因。宁陕县位于秦岭以南, 属于北亚热带气候区, 该区植物的 P 含量显著高于黄土高原和我国^[15]及全球尺度^[9, 18]植物 P 的平均值(表 4), 而 $N/P < 14$, 说明该地区的植物生长更易受 N 限制。

黄土高原地区乔木、灌木和草本植物、常绿和落叶乔木、C₃ 和 C₄ 草本植物等 7 种生活型植物之间的叶片 C, N, P, K 含量和 C/N, C/P 差异均达极显著水平($P < 0.001$), 表明不同生活型植物对同一气候环境的适应能力明显不同, 所表现出的养分适应策略差异较大。其中, 乔木的养分参数变异幅度最大, 说明乔木对环境变化较为敏感, 也间接

表明乔木对气候变化的适应能力可能远不及灌木和草本植物。乔木的 C, C/N 和 C/P 较灌木和草本植物高, 而 N, P, K 显著低于草本植物和灌木, 表明不同生活型植物对养分的分配策略不同, 乔木通过根系从土壤中吸收的矿质养分, 其中很大一部分用于构建保卫构造, 结构物质和贮藏物质较多, 因此, 具有较高的比叶重^[34]; 而草本植物的寿命较短, 更注重将养分用于植物的快速生长, 因此, 其光合能力和养分利用效率较高^[11, 20]。Han 等^[15]和 Wright 等^[12]也认为草本植物的 N, P, K 含量明显高于乔木, 与本文的研究结果较为一致。本研究中, 常绿乔木的叶片 C, C/N, C/P 显著高于落叶乔木, 而 N, P, K, N/P 明显低于落叶乔木, 这与已有的研究结果基本一致^[15, 35, 36]。常绿植物往往分配较多的养分用于构建保卫构造, 如分配较多的氮于非溶性蛋白以增强其细胞壁韧性或者增加叶肉细胞密度以抵御环境胁迫和病虫害的侵蚀, 因此, 其叶寿命和比叶重较高, 但光合能力和养分利用效率较低^[22, 35, 36]。本研究中, C₃ 草本植物的 N, P 含量显著高于 C₄ 草本植物 ($P < 0.01$), 与 Marsch^[5]的观点一致, 但 Han 等^[15]研究表明 C₃ 和 C₄ 草本植物的 N, P 差异不明显 ($P > 0.2$), 但前者的 N, P 仍略高于后者。

黄土高原地区 126 种植物的叶片 C 含量与 N, P, K 含量均成极显著的负相关 ($P < 0.01$), 表明植物叶片养分在用于结构建成与植物快速生长之间的分配较为矛盾, 这与上述分析中不同生活型植物具有不同的养分分配策略基本一致; 叶片 N, P, K 之间均成极显著的正相关 ($P < 0.001$), 其中以 N 和 P 之间的相关性最强 ($r = 0.767$), 这与 Güsewell^[3], McGroddy 等^[22], Wright 等^[11, 12]和 Han 等^[15]就 N, P 关系的研究结果较为一致, 但 Wright 等^[12]认为叶片 K 与 N ($R^2 = 0.19$)、P ($R^2 = 0.27$) 仅呈较弱的正相关, 且 K 与光合速率、比叶重、叶寿命等植物生长的关键指标相关性较弱, 因此, K 不是影响植物生长的关键因子。N 和 P 作为植物生长的最重要的限制元素, 共同参与植物体内的基本生理生化过程, 在自然条件下, 受到外界环境的影响相同^[3], 因而, 表现出较好的一致性, N-P 之间高度的相关性, 使得 N/P 比值较为稳定, 以至于不同生活型之间的 N/P 差异不显著 ($P >$

0.05)。

近年来, 基于建立联系生物地球化学与植物地理学的区域植被动态模型的广泛需求, 国际上就区域及全球尺度上植物化学组成与地理要素及气候因子关系的格局分析进行了大量研究^[4, 8, 9, 14, 22]。Reich 等^[9]分析了已发表文献中全球 452 个样点 1280 种植物叶片的 N, P 及 N/P 分布与纬度和温度的关系, 研究表明, 随着纬度升高 ($43^{\circ}\text{S} - 60^{\circ}\text{N}$)、温度降低 ($-10 - 20^{\circ}\text{C}$), 叶片 N, P 含量显著增加 ($P < 0.0001$), 而 N/P 显著降低 ($P < 0.0001$); Kerkhoff 等^[4]研究认为全球尺度上 1054 种植物的叶片 N, P 含量与纬度变化没有明显的相关性, 而 N/P 随着纬度升高而显著下降 ($P < 0.0001$); McGroddy 等^[22]也认为森林生态系统中 55 种植物的叶片 N/P 随纬度的升高而明显降低 ($P < 0.0001$); Han 等^[15]对我国 753 种陆生植物的研究表明, 叶片 N, P 含量随着纬度升高 ($18^{\circ} - 49^{\circ}\text{N}$)、温度降低 ($-5 - 25^{\circ}\text{C}$) 而显著增加 ($P < 0.001$), 但 N/P 与纬度及温度变化没有明显的相关性 ($P > 0.2$)。本研究中, 黄土高原地区 126 个植物样品的叶片 N, P 含量与纬度、温度和降雨量均无明显的相关性, 而 N/P 比值随着纬度升高、温度和降雨量的减少而明显增加 ($P < 0.05$), 与上述研究结果较为相反, 其原因可能是与我国及全球尺度的空间分布格局比较, 黄土高原地区植物分布的地理纬度相对较窄 ($34^{\circ} - 38^{\circ}\text{N}$), 气候因子的变化范围并不大, 而不同生活型植物的化学组成变异较大, 因而, 空间尺度上叶片的化学组分随地理要素及气候因子变化的规律性并不明显。由于叶片 N/P 相对稳定, 随纬度变化表现出一定的规律性, 但与上述就全球尺度 (涉及中国植物很少) 及 Han 等^[15]对我国陆生植物进行的研究所得结论并不相同, 从而更加说明加强区域尺度上生物地球化学循环研究的重要性。

参 考 文 献

- 1 Brian W, Steffen W, Canadell J, et al. The Terrestrial Biosphere and Global Change- Implication for Natural and Managed Ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 1999
- 2 Fang J Y, Song Y C, Liu H Y, et al. Vegetation-climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China. Acta Botanica Sinica, 2002, 44: 1105-1122
- 3 Güsewell S. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and

- functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164: 243–266
- 4 Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, et al. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14: 585–598
 - 5 Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. London, UK: Academic Press, 1995
 - 6 Reiners W A. Complementary models for ecosystems. *The American Naturalist*, 1986, 127: 59–73
 - 7 Chadwick O A, Derry L A, Vitousek P M, et al. Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. *Nature*, 1999, 397: 491–497
 - 8 Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *PNAS*, 2004, 101: 10849–10850
 - 9 Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS*, 2004, 101: 11001–11006
 - 10 Reich P B. Global biogeography of plant chemistry: Filling in the blanks. *New Phytologist*, 2005, 168: 263–266
 - 11 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
 - 12 Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166: 485–496
 - 13 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844–852
 - 14 Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14: 411–421
 - 15 Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168: 377–385
 - 16 Fang J Y. Re-discussion about the forest vegetation zonation in Eastern China. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43: 522–533
 - 17 Page A L, Miller R H, Keeney D R. *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. 2nd ed. Madison: American Society of Agronomy Press, 1982
 - 18 Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408: 578–580
 - 19 Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441–1450
 - 20 Thompson K, Parkinson J A, Band S R, et al. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 1997, 136: 679–689
 - 21 Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80: 1955–1969
 - 22 McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial red field-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390–2401
 - 23 Niklas K J, Owens T, Reich P B, et al. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 2005, 8: 636–642
 - 24 Schlesinger W H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. San Diego: Academic Press, 1997
 - 25 Vitousek P M, Farrington H. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 1997, 37: 63–75
 - 26 Sollins P. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Ecology*, 1998, 79: 23–30
 - 27 Hedin L O, Vitousek P M, Matson P A. Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology*, 2003, 84: 2231–2255
 - 28 Crews T E, Kitayama K, Fownes J H, et al. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology*, 1995, 76: 1407–1424
 - 29 Cleveland C C, Townsend A R, Schimel D S, et al. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, 13: 623–645
 - 30 Hedin L O, Armesto J J, Johnson A H. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth, temperate forests: Evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 1995, 76: 493–509
 - 31 Perakis S S, Hedin L O. Nitrogen loss from unpolluted South American forests by dissolved organic compounds. *Nature*, 2002, 415: 416–419
 - 32 Emmett B A, Boxman D, Bredemeier M, et al. Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: Evidence from the nitrex ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1998, 1: 352–360
 - 33 Falkengren-Grerup U, Diekmann M. Use of a gradient of N-deposition to calculate effect-related soil and vegetation measures in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 2003, 180: 113–124
 - 34 Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 2004, 18: 419–425
 - 35 Warren C R, Adams M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2004, 9: 270–274
 - 36 Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27: 1047–1054