

北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征

韩文轩^{1,2} 吴漪¹ 汤璐瑛¹ 陈雅涵^{1,3} 李利平¹ 贺金生¹ 方精云^{1,*}

11 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 21 中国农业大学资源与环境学院环境科学与工程系, 北京 100193; 31 北京大学深圳研究生院, 深圳 518055;
- 通讯作者, E-mail: jyfang@urban.pku.edu.cn

摘要 通过测量北京及周边地区 358 种植物的叶碳、氮和磷(C, N, P)含量, 系统分析了该区域不同生长型植物的叶 C, N, P 的计量规律。结果显示, 本区植物叶 C, N, P 的几何均值分别是 45.1%、21.61% 和 0.120% (干重), 且叶片中 C, N, P 含量分别是叶柄中相应元素含量的 11.1、21.4 和 11.8 倍, 反映了与器官功能相适应的元素计量分配关系。草本相比于木本植物具有高叶 N(P) 低 C 的特点, 而针叶树的叶 N(C) 显著低于(高于)阔叶树, 但二者 P 含量没有显著差异。叶的 C, N, P 彼此显著相关, 其中 C 和 N(或 P) 负相关, N 和 P 正相关; 叶 CBN, CBP 和 NBP 的几何均值是 171.3, 242 和 131.9。

关键词 叶碳氮磷; 叶柄; 叶片; 元素计量; 北京; 植物生长型

中图分类号 Q141

Leaf Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across Plant Species in Beijing and Its Periphery

HAN Wenxuan^{1,2}, WU Yi¹, TANG Luying¹, CHEN Yahan^{1,3}, LI Liping¹, HE Jinsheng¹, FANG Jingyun^{1,*}

11 Department of Ecology, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871; 21 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193; 31 Shenzhen Graduate School of Peking University, Shenzhen 518055; - Corresponding Author, E-mail: jyfang@urban.pku.edu.cn

Abstract Based on a systematic field sampling and lab measurements of 358 native species, the regional stoichiometric patterns of leaf C, N and P in Beijing and its periphery were investigated. The geometric means of leaf C, N and P are 45.1%, 21.61% and 0.120% (dry weight), respectively. The content ratios of lamina C, N and P to their petiole counterparts are 11.1, 21.4 and 11.8 for C, N and P, respectively, as reflects the stoichiometric relationship between lamina and petiole. Herbs have higher leaf N and P and lower C than woody plants; conifers are significantly lower in leaf N (or higher in leaf C), compared with broadleaves, but there is no significant difference in leaf P between the two growth-forms. Leaf C, N and P are correlated significantly between each other across all species or within growth-forms, with positive relationship between N and P, and negative between C and N (P). The geometric mean mass ratios of leaf CBN, CBP and NBP are 171.3, 242 and 131.9, respectively.

Key words leaf carbon; nitrogen; phosphorus; petiole; lamina; stoichiometry; Beijing; growth-form

作为植物的基本营养元素, C, N, P 在植物生长和各种生理调节机能中发挥着重要作用, 且彼此关系密切^[1-3]。C 是构成植物体内干物质的最主要元素, 而 N 和 P 则分别与植物的光合作用和细胞生长分裂等重要生理活动有关^[4]。作为重要的生理指

标, CBN 和 CBP 比值反映植物生长速度^[5,6]并与植物氮和磷的利用效率有关^[7-8], NBP 则可以反映植物生长受 N 或 P 的限制情况^[9-11]。

近年来, 从元素计量(化学计量, stoichiometry)^[5]的角度分析生物地球化学元素(主要是 C, N, P)的区

域循环规律正成为国内外的研究热点^[12-13], 并出现了许多重要的科学假说。比如, 植物 NBP 比例的营养限制理论^[9,11], 植物叶 NPP 地理分布模式的物种组成假说、土壤母质年龄假说和气候假说^[14-16], 叶属性经济谱理论(leaf economics spectrum)^[17], 等等。这些研究丰富了生态化学(元素)计量学的研究内容, 促进了人们对生态系统内 C, N, P 循环规律的理解。然而, 不同植被区域、不同植物功能群以及不同的时空尺度上, 可能存在特定的植物元素计量模式^[17-23]。我国植物资源丰富, 气候和地理环境复杂, 是研究大尺度植物生态元素计量格局的理想国度^[24-25]。但目前我国植物的 C, N, P 计量研究主要集中在草原地区和黄土高原^[20-21, 26], 且研究对象多以草本和低矮灌木为主; 而位于我国温带半湿润向半干旱气候过渡带、植物种类众多的北京及周边地区尚缺乏有关的系统分析和报道。

本研究利用我们实测的 358 种植物叶元素含量数据(包括木本植物 130 种, 草本植物 228 种), 考察了北京临近地区不同生长型植物叶的 C, N, P 元素计量特征, 以及它们在叶光合部件(叶片)和支撑部件(叶柄)之间的分配规律, 以期为我国植物元素计量的区域性研究与生物地球化学循环的模型整合提供基础科学数据。

1 材料和方法

1.1 地点介绍

采样地点选择在北京市门头沟区的东灵山小龙门林场、海淀区以及河北围场满族蒙古族自治县的塞罕坝机械林场境内(表 1)。这 3 个采样区所在的

区域处于我国暖温带由半湿润向半干旱气候的过渡地带。

1.1.2 样品采集和元素测量

2005 年 7 月上旬到 8 月下旬, 在各采样区代表性植被区域内选取健康成熟的植株, 每个物种选取 3 个植株, 每个植物选取向阳枝条上的 5 片成熟叶。同样方法另外选取 20 片, 把叶片和叶柄分离后分别处理。所有样品密封在塑料封口袋内并置于便携式冷藏箱中, 运回实验室微波炉杀青。在 65e 恒温条件下烘干至恒重后, 全叶(或叶片、叶柄)样品分别在粉碎机(Retsch, Haan, Germany)中粉碎后再次烘干至恒重, 分别测量其碳、氮和磷含量(%干重)。碳和氮含量用 CPN 元素分析仪(2400 0 CHNSPO 元素分析仪, Perkin-Elmer, USA)测量(每个样本称取 5~6 mg 干粉末, 燃烧温度设定在 950 e, 反应温度设为 640 e); 磷的测量需要先将样品粉末采用 H₂O₂-H₂SO₄ 凯氏(Kjedahl)法消解, 然后用钼蓝比色法测量。

1.1.3 数据分析

在进行统计分析前, 所有叶元素值都经过了以 10 为底的对数转换, 以改善数据的正态性。

首先进行所有植物物种的叶 C, N, P 含量及其比值的基本统计分析; 为评价叶内部的养分分配特征, 还分析了叶片和叶柄之间的 C, N, P 及其比值的关系。

不同生长型植物(如草本和木本, 灌木和乔木, 针叶树和阔叶树)之间, 应用单因素 ANOVA 分析和 S-N-K post-hoc 检验分别进行了叶元素及其比值的比较。

表 1 北京及其周边地区 3 个采样区的相关信息
Table 1 Information on the three sample sub-regions of Beijing and its periphery

林场	北京小龙门林场	北京海淀区	河北塞罕坝机械林场
纬度范围	39°57'~ 58°N	39°59' N	42°4'~ 36°N
经度范围	113°25'~ 26° E	116°18' E	116°53'~ 117°38' E
年均温 t_e	617	1215	- 112
年均降水 P (mm)	610	615	450
年均日照 Ph	2600	2660	2370
平均海拔 P_m	1300	50	1400
土壤类型	褐土和山地棕壤	褐潮土	灰色森林与黑土带
气候带	温带季风半湿润	温带半湿润	温带半湿润向半干旱气候过渡带
植被地理类型	山地, 温带落叶阔叶林	平原, 人工林	温带落叶阔叶林向温带草原过渡带

叶 C, N, P 元素两两之间进行了 Pearson 相关分析; 由于本研究涉及的 3 个采样点均位于同一个地理区域, 环境因子梯度变化较小且 3 个地点的气候因子(年均温度、降水量和日照时间)和海拔数值都一一对应, 所以这里对叶元素及其比值与各气候因子、海拔之间进行了 Spearman 秩相关分析。

以上统计分析在软件 SPSS 11.0 (2001, SPSS Inc., USA) 中进行。

2 结果与分析

2.1 北京及周边地区植物叶 C, N, P 的总体特征和叶内部分配

北京及周边地区植物叶 C, N, P 的变化范围分别为 33.13% ~ 61.16%, 0.180% ~ 0.168% 和 0.106% ~ 0.188% (干重), 都在植物生长的正常范围^[11], 几何均值分别是 45.11%, 21.61% 和 0.120% (表 2); 叶 C, N, P 主要集中在叶片中(叶片-叶柄之间的成对 t 检验, p 值均小于 0.105), 叶片中 C, N, P 含量分别是叶柄中相应元素含量的 11.1, 2.14 和 1.18 倍(C_mBC_p , N_mBN_p 和 P_mBP_p 的平均值都显著大于 1; $p < 0.105$; 表 2)。可见, 营养元素 N, P 在叶片和叶柄中的差异明显高于 C 素的差异, 构建叶柄所需的 C, N 和 P 均低于构建叶片所需的比重^[27]。叶片是绿色植物光合和呼吸作用的主要部件, 叶片的高营养(N 和 P) 含量显然与其活跃的同化功能有关, 而叶片的高 C 浓度同样可能与其生理功能相关: 叶片比叶柄含有更高的蛋白质, 而这些蛋白质内的 C 浓度高达 54% 以上^[27]。

植物叶的 C, N, P 彼此显著相关($p < 0.001$), 其中 C 和 N(或 P) 负相关, N 和 P 正相关; 而叶片和叶柄中的 C, N, P 也分别显著相关(表 2; 图 1)。叶 CBN, CBP 和 NBP 质量比值的变化范围是 7~ 57, 57~ 722 和 3~ 53, 几何均值是 17.13, 2.42 和 13.19(表 2)。

全叶中 CBNBP 约为 242B14B1; 其中, 叶片部分的比值 $C_mBN_mBP_m$ 是 276B15B1, 而叶柄的 $C_pBN_pBP_p$ 大约是 388B10B1, 表明营养元素在植物叶的支撑部件(叶柄)和同化器官(叶片)之间具有明显不同的分配规律(元素计量特征)。

本区域植物叶的 CBNBP 比值与中国北方其他地区相比基本一致, 但 P 相对含量略高(表 3)。同国内有关研究类似^[19,21,26], 本区域植物比其他国家和地区^[10,28]的叶 NBP 偏高(表 3)。

表 2 北京及周边地区植物叶碳氮磷组分及其在叶内部分配的统计特征

Table 2 Leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and their allocations between lamina and petiole

变量	n	G.M.	- CI	+ CI	最小值	最大值	r
CP%	252	45.1	44.7	45.6	33.13	61.16	
NP%	253	21.61	21.55	21.76	0.179	0.168	
PP%	315	0.20	0.191	0.216	0.106	0.188	
CBN	252	17.13	16.3	17.8	6.19	57.10	- 0.115*
CBP	211	24.119	22.32	25.914	5.711	72.116	- 0.131*
NBP	211	13.19	12.9	14.17	2.19	53.12	0.144*
$C_mP%$	45	46.3	45.5	47.2	38.19	51.15	
$C_pP%$	38	42.5	41.4	43.6	36.10	49.10	
$N_mP%$	41	21.57	21.33	21.83	11.00	41.99	
$N_pP%$	33	11.08	10.91	11.28	0.139	3.146	
$P_mP%$	44	0.16	0.14	0.19	0.106	0.166	
$P_pP%$	34	0.10	0.08	0.12	0.103	0.156	
C_mBC_p	38	11.1	11.1	11.2	1.10	1.19	0.156*
N_mBN_p	28	2.4	2.1	2.7	1.11	4.12	0.175*
P_mBP_p	29	11.8	11.5	12.2	1.11	5.14	0.170*

说明: G.M. 为几何均值(%干重); ? CI 为几何均值的 95% 置信区间上、下限值; n 为物种数; r 为 Pearson 相关系数; C, N, P 的下角标 m 和 p 分别表示叶片(lamina)和叶柄(petiole); ** $p < 0.001$; * $p < 0.105$ 。

表 3 北京周边地区和其他部分研究区域的植物叶 C, N, P 计量
Table 3 Leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry at different regions

研究区域	植被类型	草本 CBNBP	木本 CBNBP	文献
北京及其周边	森林草原过渡带	202B13B1	287B15B1	本研究
黄土高原	森林草原过渡带	262B13B1	340B16B1	[26]
内蒙、新疆和西藏	草原	265B13B1	305B16B1	[20-21]
全球	陆生植物	160B10B1	398B12B1	[10]
全球	陆生植物	133B7B1	139B11B1	[28]

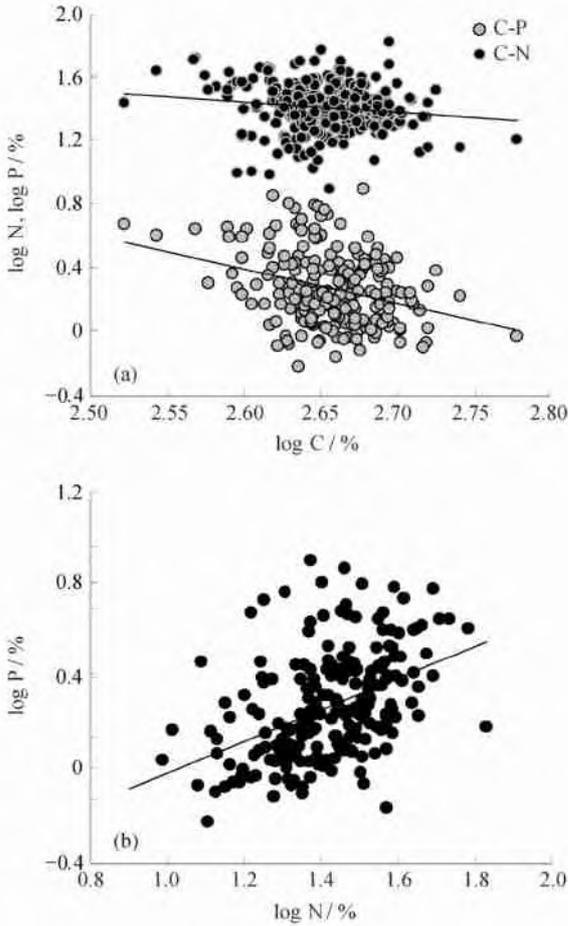


图1 北京及周边地区植物叶 C, N, P 的关系
Fig1 Relationships between leaf carbon, nitrogen, and phosphorus

212 北京及周边地区植物叶 C, N, P 的生长型间差异

北京及周边地区不同生长型植物叶的 C, N, P 含量均彼此显著相关 ($p < 0.001$), 其中 C 和 N (或 P) 负相关, N 和 P 正相关。然而, 各生长型植物叶元素组成差异很大 (表 4): 草本植物的叶 N, P 含量显

著高于木本植物相应元素的含量 ($p < 0.05$), C 含量以及 CBN, CBP 和 NBP 比值则显著低于木本植物 ($p < 0.05$); 针叶树叶的 N 含量显著低于阔叶树, 而 C 含量显著高于后者 ($p < 0.05$), 但二者的 P 含量和 NBP 都没有显著差异 (分别为 $p = 0.122$ 和 0.126), 因此导致针叶树的 CBN 和 CBP 比值都显著高于阔叶树种 ($p < 0.05$)。这些结果和其他研究中得到的中国草本和木本植物的氮磷元素计量模式基本一致^[19,21,26,29-30]。但是本区域的乔木和灌木之间的 C, N, P 含量均没有显著差异 ($p > 0.1$; 表 4)。这可能是因为, 与其他生长型的植物 (如草本植物) 相比, 乔木和灌木在生长型上彼此更接近, 所以它们可能具有相近的叶 C, N, P 元素计量模式。另外值得指出的是, 在北京及周边地区自然生长的大型乔木物种比较少, 而很多小乔木和灌木往往又很难区分, 这种在乔木或灌木生长型划分上的模糊性, 可能也是导致本研究中乔、灌木的叶 C, N, P 计量差异不显著的原因。

从以上结果还可以看出, 相比于低叶 C 含量的植物, 高叶 C 的植物普遍具有较低的叶营养元素 N 和 P (表 4), 即具有更高的 CBP 和 CBN。叶 C 与 N (P) 的显著负相关性以及叶 N 与 P 的正相关性, 是高等陆生植物 C, N, P 元素计量的普遍规律之一^[5], 体现了绿色植物在固 C 过程中养分 (N, P 等) 利用效率的权衡策略^[7,8,17,31]。

另外, 植物叶 C, N, P 和海拔、气候因子 (年均温度、降水量、日照时数) 的 Spearman 秩相关分析结果表明, 叶 P 和 NBP, CBP 与气候因子和海拔关系显著, 即叶 P 含量随着年均温度、降水量、日照时数的增加或者海拔的降低而减少; 而叶 C, N 和 CBN 则与环境因子没有显著关系 (表 5)。气候因子和海拔高度可能通过影响植物的生长期长短以及环境养分的

表 4 北京及周边地区不同生长型植物叶的 C, N, P 计量比较
Table 4 Leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry across different plant growth-forms

生长型	CP%		NP%		PP%		CBN			CBP			NBP		
	G.M.	n	G.M.	n	G.M.	n	G.M.	n	r	G.M.	n	r	G.M.	n	r
草本	4315 ^a	130	2179 ^a	124	0.23 ^a	191	1516 ^a	124	-0.14	202 ^a	102	-0.127 [*]	1218 ^a	98	0.47 [*]
木本	4710 ^b	120	2156 ^b	117	0.17 ^b	115	1814 ^b	117	-0.28 [*]	287 ^b	105	-0.122 [*]	1512 ^b	104	0.29 [*]
灌木	4712	63	2148	62	0.16	63	1910	62	0.01	291	59	-0.110	1512	57	0.23 [*]
乔木	4619	49	2162	47	0.17	46	1810	47	-0.65 [*]	283	40	-0.153 [*]	1510	40	0.44 [*]
阔叶	4610 ^a	43	2181 ^a	41	0.17	38	1614 ^a	41	-0.48 [*]	265 ^a	34	-0.150 [*]	1515	34	0.44 [*]
针叶	5315 ^b	6	1163 ^b	6	0.14	8	3210 ^b	6	-0.12	413 ^b	6	-0.154	1216	6	0.28

说明: 几何均值 (G.M., %干重) 右上标的不同字母 a 和 b 表示该属性值在互相比较的两个生长型中存在显著差异 ($p < 0.05$)。r 是比值对应的两元素的 Pearson 相关系数, * 表示显著相关 ($p < 0.05$)。木本植物包括灌木、乔木 (阔叶树和针叶树) 和木质藤本植物。

表 5 北京及周边地区植物叶 C, N, P 与气候因子和海拔的关系

Table 5 Spearman correlations of plant leaf C, N and P with climatic factors and altitude in Beijing and its periphery

环境因子	C		N		P		CBN		CBP		NBP	
	r_s	n	r_s	n	r_s	n	r_s	n	r_s	n	r_s	n
气候因子	0.1097	252	0.105	253	-0.1232*	315	-0.099	252	0.1239*	211	0.1352*	211
平均海拔	-0.1097	252	-0.105	253	0.1232*	315	0.099	252	-0.1239*	211	-0.1352*	211

说明: * 表示 Spearman 秩相关 r_s 显著 ($p < 0.001$), 其他相关性均不显著 ($p > 0.05$)。

可用性, 来间接调控植物叶元素的计量变化^[15, 32-35]。本研究中没有发现 C 和 N 的环境因子趋势, 猜测与研究涉及的环境梯度相对较小有关(表 1), 也可能表明了叶内含量较低的 P 元素对环境变化更加敏感。

3 结语

叶是绿色陆生植物最重要的生产器官; 植物通过叶的光合作用吸收大气中的 CO₂, 通过叶的蒸腾作用获取土壤中的水分和矿质营养元素, 驱动陆地生态系统中水和碳氮磷(C, N, P) 等元素的生物地化循环^[36-37]。加强植物叶 C, N, P 元素计量特征及其空间格局的研究, 是准确评估区域生态系统初级生产力 and C, N, P 元素生物地球化学循环及其对全球变化响应的基础^[38]。

本研究通过系统采集和测量北京及周边地区 350 多种高等植物叶片的 C, N, P 含量及其比值关系, 初步揭示了本区域不同生长型植物叶的 C, N, P 计量特征; 而关于 C, N, P 在叶内部(叶片和叶柄之间)分配规律的研究, 此前在国内还未见报道。本研究结果将为科学评估本地区植被生长的营养状况, 以及全球环境变化背景下, 大尺度 C, N, P 的生物地化循环与生物地理学的耦合建模提供重要的基础数据。

致谢 北京植物园崔娇鹏、北京林业大学邱晓亮和林威参加了本研究的全部或部分野外采样; 北京大学唐志尧、吉成均老师和刘鸿雁教授在植物物种鉴定方面、郑成洋老师在河北采样期间、刘燕花老师在样品的化学分析过程中给予了宝贵指导, 在此一并表示感谢。

参考文献

[1] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. New York: Academic Press, 1995
 [2] Niklas K J, Owens T, Reich P B, et al. Nitrogen phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant

growth. Ecology Letters, 2005, 8(6): 636-642
 [3] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. Nature, 2006, 439: 457-463
 [4] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag, 1998
 [5] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002
 [6] Agren G I. The CBNBP stoichiometry of autotrophs-theory and observations. Ecology Letters, 2004, 7(3): 185-191
 [7] Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist, 1982, 119(4): 553-572
 [8] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, 2000, 30: 1-67
 [9] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation NBP ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450
 [10] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408: 578-580
 [11] G sewell S. NBP ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266
 [12] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of NBP stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1019
 [13] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019
 [14] Vitousek P M, Farrington H. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. Biogeochemistry, 1997, 37(1): 63-75
 [15] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 2004, 101(30): 11001-11006
 [16] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats.

- Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434
- [17] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827
- [18] Agren G I. The CNP stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191
- [19] 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(2): 377-385
- [20] He J S, Fang J Y, Wang Z H, et al. Stoichiometry and large scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grasslands of China. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122
- [21] He J S, Wang L, Flynn D F B, et al. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310
- [22] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, et al. Controls over foliar NBP ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1): 107-118
- [23] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 等. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N, P 化学计量学特征. *生态学报*, 2007, 27(3): 947-952
- [24] 侯学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分. 北京: 科学出版社, 1982
- [25] Reich P B. Global biogeography of plant chemistry: filling in the blanks. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 263-266
- [26] Zheng S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 19(2): 279-293
- [27] Niinemets U, Kull O. Biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, 1999, 19(6): 349-358
- [28] Nielsen S L, Enrquez S, Duarte C M, et al. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 1996, 10(2): 167-175
- [29] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学研究. *环境科学*, 2007, 28(12): 1-9
- [30] 甘露, 陈伏生, 胡小飞, 等. 南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比. *生态学杂志*, 2008, 27(3): 344-348
- [31] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 1992, 62(3): 365-392
- [32] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 403-416
- [33] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165
- [34] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-937
- [35] Hu Q W, Song M H, Ouyang H, et al. Variations in leaf N, P of *Picea crassifolia* along the altitude gradient in Qilian Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(10): 2072-2079
- [36] Ehleringer J R, Field C B. Scaling physiological processes: leaf to globe. San Diego: Academic Press, 1993
- [37] Chapin F S Ó, Matson P A, Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York: Springer-Verlag, 2002
- [38] 方精云, 庄亚辉. 生物地球化学循环IP 方精云. 全球生态学: 气候变化与生态响应. 北京: 高等教育出版社, 海德堡: 施普林格出版社, 2000: 104-157