

青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析

杨阔^{1,2} 黄建辉^{1*} 董丹^{1,2} 马文红^{3,4} 贺金生⁴

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; ⁴北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871

摘要 叶片氮(N)和磷(P)的化学计量学研究涉及到植物生态学的众多领域与多个尺度, 然而各个尺度上的化学计量学研究并未同步展开。通过对青藏高原47个草地样地连续3年的调查, 分析了当地群落水平上的植物叶片N、P含量及其化学计量学特征, 并结合温度和降水气候数据研究了N、P含量及N:P比值与这两个气候因子的相关关系。研究结果显示: 青藏高原草地群落水平的叶片N含量变化范围为14.8–36.7 mg·g⁻¹, 平均为23.2 mg·g⁻¹; P含量变化范围为0.8–2.8 mg·g⁻¹, 平均为1.7 mg·g⁻¹; N:P比值变化范围为6.8–25.6, 平均为13.5。群落叶片N含量与P含量呈显著正相关关系, 叶片的N:P比值与P含量呈显著负相关关系, N:P比值的变化主要由P含量变化决定。另外发现: 群落水平叶片N、P含量及N:P比值存在着显著的年际变化, 叶片的N、P含量及N:P比值与年平均气温之间存在着极显著的相关关系。通过该研究结果推测: P含量较高的变异系数及其与环境因子表现出的显著相关性, 在一定程度上体现了植物群落对当地气候条件的一种适应。

关键词 草原群落, 叶片N、P含量, N:P比, 青藏高原

Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China

YANG Kuo^{1,2}, HUANG Jian-Hui^{1*}, DONG Dan^{1,2}, MA Wen-Hong^{3,4}, and HE Jin-Sheng⁴

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; and ⁴Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Leaf N and P stoichiometry has been widely studied at the species level in both aquatic and terrestrial ecosystems, however, it lacks research at the community level. Since the ecological stoichiometric characteristics could play important roles in connecting different levels of ecological studies and former studies mainly focused on the individual level, in this study, we try to figure out the pattern of foliar N and P at the community level of grassland ecosystems in Qinghai-Tibetan Plateau. Additionally, we also try to find out the relationships between community level leaf N, P and site climate factors.

Methods Leaf samples were collected from 47 research sites in Qinghai-Tibetan Plateau at the end of the growing season yearly from 2006 to 2008. We measured the leaf N concentrations by using an elemental analyzer and the leaf P concentration based on a molybdate/stannous chloride method. Climate data of annual mean temperature and annual mean precipitation (65 national standard stations) between 2006 and 2008 were used to interpolate into gridded data with a resolution of 1 km × 1 km through the tchebycheffian spline function.

Important findings Leaf N, P concentrations and N:P ratios at the community level over the southern part of Qinghai-Tibetan Plateau were 23.2 mg·g⁻¹, 1.7 mg·g⁻¹ and 13.5, respectively. Significant inter-annual differences were presented in leaf N, P concentrations and N:P ratios. Mean annual temperature was strongly correlated with leaf N, P and N:P ratios. Besides, the correlations between climate factors and leaf N, P, N:P ratios were generally consistent with the previous results found at the global scale. Our results suggest that the high variation in leaf P concentration and its strong correlation with environmental factors reveal that, to some extent, stoichiometric traits at the community level are adaptive to local environmental conditions.

Key words grassland community, leaf N and P concentrations, N:P ratios, Qinghai-Tibetan Plateau

氮(N)和磷(P)是植物的基本营养元素, 它们的循环限制着生态系统中的大多数过程(Chapin, 1980; Aerts & Chapin, 2000)。N和P也是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素。由于自然界中N和P元素供应往往受限, 成为生态系统生产力的主要限制因素(Vitousek & Howarth, 1991; Elser *et al.*, 2007)。因此, 研究N、P在植物群落中的含量和分布格局十分必要。由于N、P元素在陆地生态系统中有着紧密的交互作用(Vitousek, 1982; Chapin *et al.*, 2002), 群体水平的N、P含量及其分布特征可能对我们了解整个生态系统对N、P的需求更加重要。

生态化学计量学的发展为解决上述问题提供了有力的工具, 通过化学计量学方法研究N、P的区域分布规律成为近年来的研究热点(Zhang *et al.*, 2003)。植物叶片中的N、P含量与N:P比值的化学计量学特征, 以及这些因子如何限制植物的生长已经被广泛研究(Thompson *et al.*, 1997; Braakhekke & Hooftman, 1999; Reich *et al.*, 1999; Elser *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006)。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(Körner, 1989; Reich & Oleksyn, 2004; Reich *et al.*, 2006; He *et al.*, 2008)。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(Han *et al.*, 2005)。然而, 这些陆地生态系统的生态计量学研究, 主要是针对植物个体水平的调查以及物种水平的研究, 基于群落水平的研究报道非常少(McGroddy *et al.*, 2004; Kerkhoff & Enquist, 2006)。而植物在群落水平上是否存在和植物个体类似的生态计量关系, 目前尚不清楚(Güsewell & Koerselman, 2002)。这一问题关系到能否将不同植物个体的特征和生理生态功能与群落以及生态系统的结构、动态相连接, 统一各个尺度的相关问题, 综合理解群落乃至生态系统水平的化学计量学特征以及相关功能。

本文通过对青藏高原47个样地连续3年的调查, 分析了群落水平植物叶片N、P含量及N:P比值的统计特征、分布格局, 并研究了其与气候因子的关系, 揭示了青藏高原草原群落水平上叶片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群落尺度上特征的了解提供基础数据。

1 材料和方法

本研究在青藏高原选择了受人类活动影响较少的47个草原群落样地(图1), 2006年至2008年连续3年进行了样品采集。由于交通原因, 2007年和2008年只对其中43个样地进行了重复调查采样。样地主要植被类型为高寒草原与高寒草甸, 其中, 高寒草原建群植物以针茅属(*Stipa*)植物为主, 高寒草甸建群植物以嵩草属(*Kobresia*)、薹草属(*Carex*)植物为主。样品采集工作在每年的7–8月当地植被生长季末期进行。为了进行群落水平叶片N、P含量的计量学测定, 我们在样地中选取了3个1 m × 1 m的小样方, 齐地面刈割地上绿色植物, 将小样方中样品各自混匀后, 分别挑选植物叶片约10 g, 并在野外进行简单的烘干处理, 之后, 在实验室65 °C温度条件下烘干至恒重。

使用粉碎机(NM200, Retsch, Haan, Germany)将叶片粉碎后, 利用C/N元素分析仪(2400 II CHNS/O Element Analyzer, Perkin-Elmer, Boston, MA, USA)进行N含量的测定。P含量的测量采用磷钼蓝比色法。采用H₂O₂-H₂SO₄开氏(Kjedahl)消煮法对叶片粉碎样品进行消解, 利用钼蓝比色法测量并计算P含量。

根据研究区内65个气象站逐月的平均气温和降水量数据, 通过薄盘光滑样条函数插值方法(Kimeldorf & Wahba, 1971)计算得到每个样地每年的平均气温、降水量, 以及每年生长季(5–8月)的平均气温和降水量。

由于测得的N、P数据均呈对数正态分布, 进行统计分析时对数据进行了以10为底的对数转换(Reich & Oleksyn, 2004; Wright *et al.*, 2004)。利用*t*检验与单因素方差分析*F*检验对比了不同年份间的N、P含量, 并对N、P与气候因子之间进行Pearson相关分析。以上统计分析均通过软件SPSS statistics 17.0 (2008, v. 17.0; SPSS Inc., Chicago, USA)完成。

2 结果和分析

2.1 群落水平叶片N、P含量及N:P比值的统计特征

青藏高原草地群落水平的叶片N、P含量及N:P的算术平均值分别为23.5 mg·g⁻¹、1.9 mg·g⁻¹和13.9 (表1); 几何平均值分别为23.2 mg·g⁻¹、1.7 mg·g⁻¹和

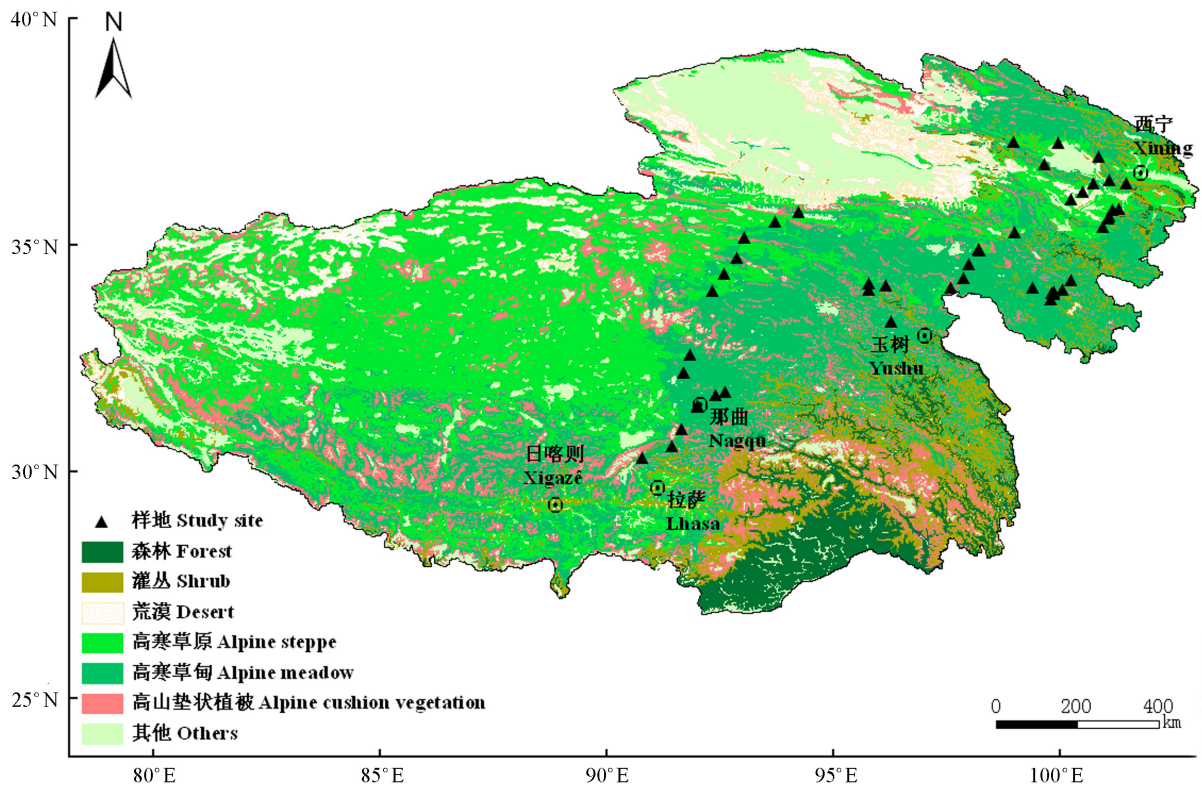


图1 研究区植被类型及样地分布。
Fig. 1 Vegetation types of the study area and distribution of field sites.

表1 青藏高原草地群落水平叶片氮(N)、磷(P)含量及氮磷比值(N:P)化学计量学特征(2006–2008年)
Table 1 Statistical characteristics of leaf N, P concentrations and N:P ratios at the community level in the grassland of Qinghai-Tibetan Plateau (2006–2008)

年 Year	n	N (mg·g ⁻¹)			P (mg·g ⁻¹)			N:P		
		AM/GM	SD	CV	AM/GM	SD	CV	AM/GM	SD	CV
2006	47	21.5/21.2	3.08	0.14	1.5/1.5	0.50	0.33	15.2/14.6	4.11	0.27
2007	43	26.2/25.7	4.85	0.18	1.5/1.7	0.37	0.21	15.4/15.2	2.46	0.16
2008	43	23.2/22.9	3.24	0.14	2.1/2.1	0.33	0.16	11.0/10.9	1.58	0.14
总计 Total	133	23.5/23.2	3.24	0.18	1.9/1.7	0.48	0.28	13.9/13.5	3.55	0.26

AM, 算术平均数; CV, 变异系数; GM, 几何平均数; SD, 标准偏差。
AM, arithmetic mean; CV, coefficient of variation; GM, geometric mean; SD, standard deviation.

13.5。总体上讲, 叶片P含量与N:P的变异系数较近似, 分别为0.28与0.26, 均高于N含量的变异系数0.18。群落叶片N、P含量在同一年内以及总体上均呈显著的正相关关系(图2, $R^2 = 0.13-0.45$; $p < 0.01$)。另外, 叶片的N:P比率与P含量呈显著的负相关关系, 且相关性较强(图3, $R^2 = 0.61$; $p < 0.01$), 而其与N含量虽有显著相关, 但决定系数较低($R^2 = 0.04$; $p < 0.05$), 说明N:P比值的变化主要由P含量变化决定。

2.2 群落水平叶片N、P含量及N:P比值的年际变化

单因素方差分析的结果表明, 2006–2008年的叶片N、P含量及N:P比值均存在显著差异, 由于以往的研究通常只关注植物叶片化学计量学特征的空间变异性, 因此这一现象非常值得我们关注。通过t检验我们发现, 2006年与2008年的叶片N含量基本一致, 没有显著差异, 而2007年的叶片N含量显著高于其他两年。2007年与2008年的叶片P含量显著高于2006年, 2008年叶片P含量与2007年相比

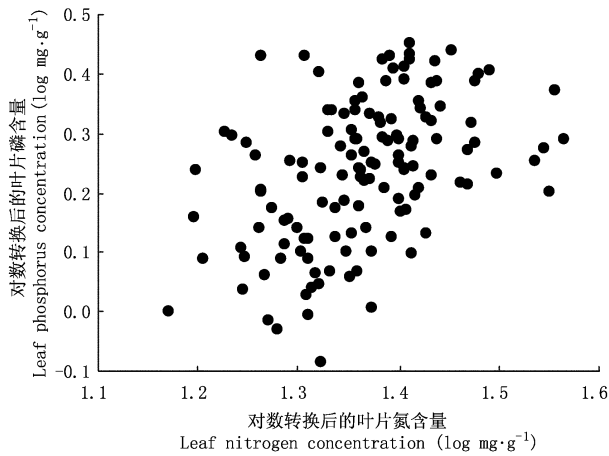


图2 叶片氮含量与磷含量相关关系图。
Fig. 2 Scatter plots showing the relationship between leaf N and leaf P concentrations.

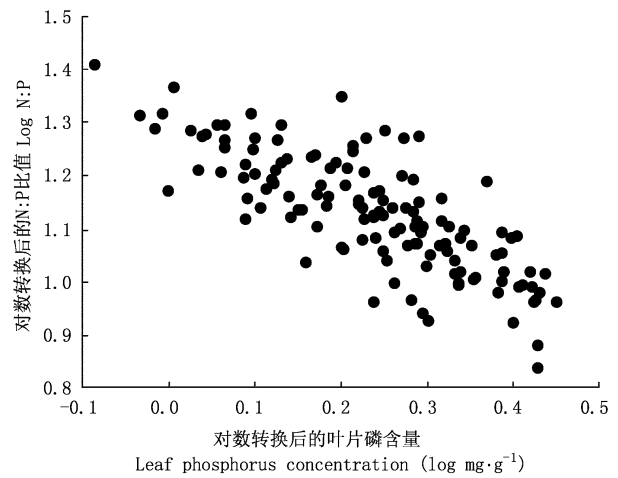


图3 叶片磷含量与N:P比值相关关系图。
Fig. 3 Scatter plots showing the relationship between leaf N:P ratios and leaf P concentrations.

表2 叶片氮(N)、磷(P)含量和氮磷比值(N:P)之间及其与气候因子的相关性(Pearson检验)

Table 2 Correlations between leaf N, P concentrations, N:P ratios and climate factors (Pearson test)

	P	N:P	MAT	AP	GST	GSP
N	0.446**	0.210*	-0.265**	0.205*	-0.249**	0.243**
P		-0.782**	-0.420**	0.374**	-0.449**	0.300**
N:P			0.274**	-0.266**	0.317**	-0.159

AP, 年降水量; GSP, 生长季降水量; GST, 生长季平均气温; MAT, 年平均气温。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

AP, annual precipitation; GSP, growing season precipitation; GST, growing season temperature; MAT, mean annual temperature. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

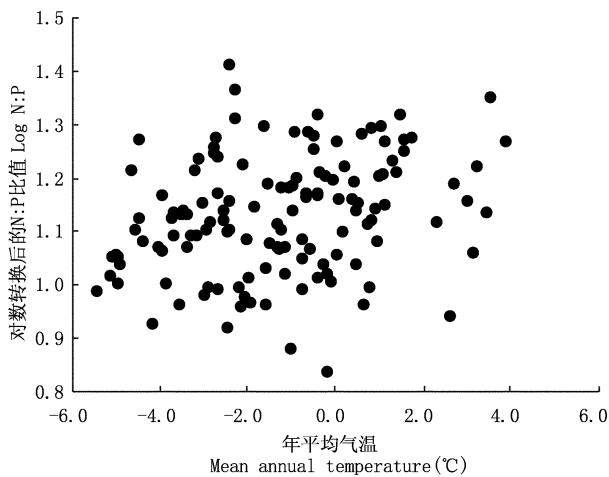


图4 叶片N:P比值与年平均气温相关关系图。
Fig. 4 Scatter plots showing the relationship between leaf N:P ratios and mean annual temperature.

平均值略有升高但不显著。N:P比值同样是2006年与其他两年有显著差异, 2007年与2008年间则差异不显著, 这也体现了N:P比值主要由P含量变化决定。

2.3 气候因子对叶片N、P含量及N:P的影响

群落水平上叶片N、P含量及N:P与气候因子显示了较显著的相关性(表2)。其中, 叶片N含量与年平均气温及生长季平均气温呈显著的负相关关系($R^2 = 0.07, 0.06; p < 0.01$), 与年降水量及生长季降水量呈显著的正相关关系($R^2 = 0.04, p < 0.05; R^2 = 0.06, p < 0.01$)。叶片P含量与年平均气温及生长季平均气温呈显著的负相关关系($R^2 = 0.18, 0.20; p < 0.01$), 与年降水量及生长季降水量呈显著的正相关关系($R^2 = 0.14, 0.09; p < 0.01$)。叶片N:P比值则与年平均气温及生长季平均气温呈显著的正相关关系(图4, $R^2 = 0.07, 0.10; p < 0.01$), 与年降水量呈显著的负相关关系($R^2 = 0.07; p < 0.01$), 而与生长季降水量不相关。

3 讨论

3.1 青藏高原草地群落水平多年N和P的化学计量学特征

作为在群落水平上进行的多年N和P含量研究,

我们对计算术平均值,发现青藏高原N含量($23.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)均高于Reich和Oleksyn (2004)在全球尺度上的研究($20.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),而P含量($1.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)和N:P比值(13.9)则与全球水平结果较为一致(分别为 $1.8 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和13.8)。本研究P含量与He等(2008)在西藏地区个体水平的研究相一致,而N含量低于He等(2008)研究中的 $28.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,这也导致了本研究的N:P比值(13.9)要低于He等(2008)的研究(15.7)。由于本研究数据是基于群落水平的,所以,也许能更真实地反映一个地区植被光合器官的元素化学计量学特征。

通常我们认为,大尺度上叶片的N和P的化学计量学特征是植物对环境条件长期适应的结果。而值得注意的是,本研究发现群落水平上的N含量和P含量及N:P比值在不同年份间有着显著差异,这说明了植物群落的N、P含量可以被迅速调节以适应环境因子的变动,而并没有形成较为稳定的元素化学计量关系。这一点或许也可以解释为什么本研究得出的一些结果与He等(2008)在本地区的研究结果不符。我们推测这种年际变化来自于气候条件、土壤养分的影响和群落物种组成的变化,并在接下来分析了气候因子与群落化学计量学特征的相关关系。同时这也提出了一系列的问题,即:仅做一次测量是否可以明确真实地反映一个地区植被的元素化学计量学特征?而当这些因素在逐年变化的时候,如何准确地描述一个地区或一种植被群落水平的N和P的化学计量学特征?这些都是需要我们做进一步研究与分析的。

3.2 青藏高原草地N、P含量及N:P比值与气候因子的相关性

虽然有研究表明,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(Thompson *et al.*, 1997; Güsewell, 2004),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。例如,由海拔引起的温度变化可以解释植物叶片N含量的种内差异(Körner, 1989)。有假说认为:土壤P在土壤发育时间较长的、温暖地区被高度淋溶的土壤中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(the soil substrate age N/P hypothesis) (Reich & Oleksyn, 2004)。本研究结果部分支持该假说,即叶片N:P比值与温度呈显著的正相关关系,在较温暖地区生长

的植物相对更加地受到P的限制。而研究结果中的叶片N:P比值与降水量呈显著负相关关系(研究区域内降水量与气温未表现出相关性),似乎与该假说不符。我们认为这一结果与本研究集中于高海拔较寒冷区域,土壤发育、淋溶与降水量关系不明确有关。

Reich和Oleksyn (2004)研究了大尺度上叶片的N、P含量和N:P比值与气候的相关性,将植物在较低温度下的高N、P含量解释为植物为抵消低温对代谢反应抑制的一种适应机制。我们在研究中发现,年平均气温及生长季平均气温均与青藏高原草地群落水平上叶片N含量呈显著的负相关关系,与叶片P含量有着相对较强的显著负相关关系,而N:P比值则随着温度的升高而增加,这一结果与Reich和Oleksyn (2004)在全球尺度上的研究结果完全一致。说明在群落尺度上,植物叶片的化学计量学特征有着与个体水平相类似的与环境因子的相关性。

另外,对比各气候因子与N含量和P含量的相关性,我们发现,P含量与环境因子的相关关系显著性水平更高、决定系数更大。这可能是由于P含量的变异系数高于N含量的变异系数造成的。而根据生长速率假说,自养生物加大生物量的积累速率需要提高其P含量、降低其N:P比值来加速蛋白质的合成,加强同化作用(Elser *et al.*, 2003; Niklas *et al.*, 2005)。我们推测,P含量较高的变异系数及其与环境因子表现出的这种相关性,在一定程度上验证了生长速率假说,体现了植物群落对当地气候条件的一种适应。

4 结语

本研究首次进行了植物叶片N、P含量化学计量学的多年群落水平的调查分析,结果显示:青藏高原草地群落水平叶片的N、P含量及N:P比值分别为 $23.2 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $1.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和13.5;叶片N、P含量及N:P比值均存在着显著的年际差异;温度因子与N、P含量及N:P比值的相关关系与全球尺度的研究一致。而植物叶片N、P含量的年际变动是否存在着某种规律,或是某种一致性、周期性?这是需要我们进一步研究和思考的问题。

致谢 国家自然科学基金(30870381和30670322)资助项目。项目野外考察中得到了内蒙古大学梁存柱老师、北京大学周文嘉、石岳等同学的支持,在此

表示感谢。

参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Braakhekke WG, Hooftman DAP (1999). The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *Journal of Vegetation Science*, 10, 187–200.
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chapin FS III, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York. 298.
- 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.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Koerselman M (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- 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.
- 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.
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2006). Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. *Ecology Letters*, 9, 419–427.
- Kimeldorf G, Wahba G (1971). Some results on tchebycheffian spline functions. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 33, 82–95.
- Körner C (1989). The nutritional-status of plants from high-altitudes—a worldwide comparison. *Oecologia*, 81, 379–391.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- 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, Hungate BA, Luo YQ (2006). Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 611–636.
- 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.
- 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.
- Vitousek PM (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- 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 worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009–1018.

责任编辑: 白永飞 责任编辑: 王 葳