

贡嘎山常绿落叶阔叶混交林主要树种叶功能性状

彭阿辉^{1,2} 王根绪¹ 罗辑¹ 杨阳¹ 冉飞¹ 杨燕^{1*}

(¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 以贡嘎山常绿落叶阔叶混交林 5 种主要树种为研究对象, 分析其叶片比叶面积 (SLA)、叶干重 (LDW)、碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 含量、同位素丰度 ($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$) 等叶属性特征, 阐明常绿落叶阔叶混交林主要物种叶片性状的差异以及各种性状之间的相关关系, 揭示主要树种叶片的水分和养分利用效率之间的关系以及这种关系对该群落中主要树种共存的影响机制。结果表明: 贡嘎山常绿落叶阔叶混交林常绿树种与落叶树种比叶面积存在显著差异, 叶片 C 含量与 N、P 含量呈显著负相关, N 含量和 P 含量呈显著正相关; SLA 与 N 含量、N:P 呈显著正相关关系, 与 $\delta^{13}\text{C}$ 、C 含量、C:N 呈显著负相关关系, 而与 P 相关性不显著; 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C:N 相关性不显著; SLA 较高的叶片具有较高的叶片 N 含量, 较低的叶 C 含量、氮素利用效率 (NUE) 和水分利用效率 (WUE); 叶片的 WUE 和 NUE 之间不存在权衡关系, 未采用水氮耦合的权衡机制以适应潮湿多雨的环境; 孑遗植物康定木兰 (*Indigofera souliei*) 和连香树 (*Cercidiphyllum japonicum*) 均采用异于非孑遗物种的养分利用策略, 形成生态位的分化而共存于群落。

关键词 叶功能性状; 比叶面积; 水分利用效率; 常绿落叶阔叶混交林

Leaf functional traits of main plants in a mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Mt. Gongga. PENG A-hui^{1,2}, WANG Gen-xu¹, LUO Ji¹, YANG Yang¹, RAN Fei¹, YANG Yan^{1*} (¹ *Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China*; ² *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*).

Abstract: Five main species of a mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Mt. Gongga were employed to investigate their plant functional traits including specific leaf area (SLA), leaf dry weight (LDW), leaf carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations, and leaf isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$). Our aims were to explore the difference of the leaf functional traits of the main species and their interrelations, and reveal the relationship between nutrient use efficiency and water use efficiency of these species and how such relationship may affect the growth and nutrient cycles of these species. The results showed that a significant difference in SLA was found between evergreen and deciduous species. Leaf C concentration was negatively related with leaf N and P concentrations. Significant positive relationships between leaf N and P concentrations and between C:N and C:P were observed. In addition, leaf SLA increased with increasing leaf N concentration and N:P ratio, but decreased with increasing C concentration, $\delta^{13}\text{C}$, and C:N ratio. No relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and C:N ratio was detected in the study. Moreover, our results showed that plants with the higher SLA exhibited the higher leaf N, but the lower leaf C concentration, nitrogen use efficiency and water use efficiency. There was no trade-off between WUE and NUE for the main species in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, indicating that the water and nitrogen coupling mechanism was not employed in the humid environment. The relict plants (*Indigofera souliei* and *Cercidiphyllum japonicum*) took a different nutrient use strategy compared with other non-relict tree species, and formed niche dif-

国家自然科学基金项目 (31100323)、中国科学院重点部署项目-创新团队国际合作伙伴计划项目 (KZZD-EW-TZ-06) 和中国科学院成都山地灾害与环境研究所“一三五”方向性专题项目 (SDS-135-1201) 资助。

收稿日期: 2016-01-13 接受日期: 2016-07-14

* 通讯作者 E-mail: yyang@imde.ac.cn

ferentiation thus co-existing in the community.

Key words: leaf functional traits; specific leaf area; water use efficiency; mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest.

叶片是植物光合作用和物质生产的主要器官,在植物碳同化、水分关系和能量平衡方面有重要作用(Wright *et al.*, 2004),植物叶片功能性状是植物对生境异质以及环境变化所采取的适应性进化的结果(Reich *et al.*, 1998; Vendramini *et al.*, 2002; Ackerly, 2003),与植株资源的利用效率能力和生长策略密切相关,反映了植物对环境变化的适应对策(Westoby, 1998; Vendramini *et al.*, 2002; 冯秋红等, 2008)。某一典型生境的植物叶片功能性状可以反映该地区植物生理生态过程的特殊性,是指示生态系统结构与功能的有效指标(冯秋红等, 2008)。

比叶面积(SLA)、叶片干重(LDW)、叶片碳氮稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$)、叶片碳氮磷含量(C、N、P)是叶片的主要功能性状指标(Burns, 2004; 宝乐等, 2009; 罗璐等, 2011)。SLA反映了植物对生境资源的利用效率,常被用作植物碳收获策略的关键性状(罗璐等, 2011)。碳氮磷元素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(Niklas *et al.*, 2005)。C:N和C:P作为重要的生理指标,不仅反映植物生长速度,而且与植物对氮和磷的利用效率显著相关(Vitousek, 1982)。 $\delta^{13}\text{C}$ 值反映了叶片气孔导度与光合能力之间的平衡,与植物的长期水分利用效率(WUE)呈正相关关系(Warren *et al.*, 2001; 任书杰等, 2011; 展小云等, 2012)。

植物叶片功能性状间存在着各种各样的联系,而其中以权衡关系(trade-off)比较普遍(Patterson *et al.*, 1997; Chen *et al.*, 2005; Santiago, 2007)。Wright等(2004)等提出全球植物叶片经济型谱概念:叶片氮含量、光合及呼吸速率较高的物种叶寿命较短、比叶面积较高,这是因为植物采用相对较低的养分循环速率来适应环境;反之,叶片经济型谱另一端的植物则通过快速养分循环求得生存与发展。植物在水分利用效率和氮素利用效率之间也存在权衡关系,在自然生态系统中,植物并不能同时最优化利用水分和氮素(Gong *et al.*, 2011; 展小云等, 2012),其利用策略为对一种资源的高效利用是以另一种资源的浪费为代价(Chen *et al.*, 2005),且这种平衡过程受到气候和土壤养分的干扰(Sheng *et al.*, 2011)。张鹏等(2010)发现,祁连圆柏叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与碳氮比呈

显著的正相关,而青海云杉叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与碳氮比无显著相关。由此可见,不同生境下植物叶片的水分和养分利用效率之间的关系存在着诸多差异,深入研究植物性状间的关系不仅能够了解植物在不同环境内和环境间的生态策略差异,更可以深入探索生态位分化和物种共存的内在机理(Wesuls *et al.*, 2011),也可以为全球尺度上不同生境下木本植物对资源利用效率以及生存策略的模型研究提供基础数据。

常绿阔叶混交林是指一种常绿阔叶物种与落叶阔叶物种混生的群落(吴征镒 1980),是青藏高原东缘山地垂直带谱中山地常绿阔叶类型之一,但长期的人类干扰不仅使该植被群落组成和空间结构发生变化,而且导致覆盖面积大幅度下降,威胁到山区社会经济发展和生态屏障的安全,是山地生态系统响应未来全球变化研究的重点植被类型之一。然而,大量有关该区域的森林研究都集中在其他森林类型(Luo *et al.*, 2005; Song *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2014)。本文选取了贡嘎山常绿与落叶阔叶混交林中常绿树种包槲柯(*Lithocarpus cleistocarpus*)及落叶树种五裂槭(*Acer oliverianum*)、五脉毛叶槭(*Acer stachyophyllum*)、康定木兰(*Indigofera souliei*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*) 5个主要树种为研究对象,分析碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)值、氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)、比叶面积(SLA)、碳(C)、氮(N)和磷(P)含量等叶属性特征,旨在阐明山地常绿阔叶混交林物种间的资源利用策略,从化学计量学的角度探讨群落中植物共存的机理及孑遗植物存活机制,为全球变化背景下高山森林管理及其生态恢复提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

贡嘎山地区位于青藏高原东南缘,地理位置处于 $29^{\circ}20' \text{N}$ — $30^{\circ}00' \text{N}$, $101^{\circ}30' \text{E}$ — $102^{\circ}10' \text{E}$,地处中国东部湿润季风区与青藏高原寒冷气候的过渡带,其东坡表现出明显的气候、土壤、植被垂直分异特征。常绿阔叶混交林主要分布于贡嘎山东坡和东南坡海拔2200~2400 m的向阳山地,群落明显

分为乔木、灌木、草本和苔藓地被层,年均温 10 ℃ 左右,≥10 ℃ 的平均年积温为 2500 ℃,年平均降水量为 1600 mm,全年湿度均在 80%以上。土壤为山地黄棕壤,pH 值为 5.0~6.0,为重壤到轻粘土,团粒结构。

1.2 样品的采集和分析

以贡嘎山东坡海拔 2200~2400 m 的常绿与落叶阔叶混交林为研究样地,2013 年 7 月在样地内采集 5 种主要树种,每个物种选择 10 株植物个体采集不同方位的健康成熟且充分伸展、接受充足阳光的叶片。样品采集后用被蒸馏水浸湿的滤纸包裹,并迅速放于自封袋中储藏于采样专用的冷藏箱中,带回实验室迅速分析。新鲜叶片放入扫描仪 (LIDE110, Hewlett-Packard Development Company, USA) 中成像,然后采用 ImageJ 软件 (National Institutes of Health, USA) 测得其叶面积。测试后的样品在 65 ℃ 下烘至质量恒定,冷却后称得干重。称量后的样品研磨过 0.2 mm 孔筛,用于测定 C、N、P 含量和稳定碳同位素。植物叶片的 C、N 含量采用元素分析仪法 (Elementar, Vario Macro cube, Germany), P 含量测定采用酸溶-钼锑抗比色法,于 700 nm 处自外分光比色。稳定碳同位素采用稳定同位素质谱仪 (Thermo Fisher Delta V Advantage, USA) 测试。

1.3 数据处理

本实验数据使用 R 3.2.2 vegan 包对叶片功能性状指标进行主成份分析 (PCA); 利用单因素方差分析检验叶片性状之间的差异显著性; 采用 Origin 9.2 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同树种叶片功能性状的差异

由表 1 可以看出常绿树种包槲柯 C 含量显著高于其他 4 种落叶阔叶树种,且 N 含量显著低于其他 4 种落叶树种; 而 P 含量在 5 种树种中却差异不显著。在养分利用方面,常绿树种包槲柯对 N、P 元

素的利用效率上均高于落叶树种。在落叶树种中康定木兰的 C 含量最低,五脉毛叶槭 C 含量最高; 五裂槭的 N 含量最高,五脉毛叶槭的最低; 五脉毛叶槭的 C : N 和 C : P 均显著高于其他 3 种落叶植物。

2.2 叶片性状之间的关系

主成分分析结果显示: 第一主成了解释了 85.28% 的变异, 与 SLA、N、P 呈正相关关系, 与 C、C : N、C : P、 $\delta^{13}C$ 成负相关关系; 第二轴解释了 11.84% 的变异, 与 $\delta^{15}N$ 、LDW 呈负相关关系。根据不同树种间功能特征的差异, 5 种树种在多元功能性状空间中划分成不同的类别。孑遗植物康定木兰和连香树位于第一主成分轴的右侧, 具有较高的 SLA 和 N 含量, 体现了落叶树种快速生长、快速获取的特征。常绿植物包槲柯位于第一主成分轴的左侧, 具有较高的 C 含量、C : N 和 LDW, 较低的 SLA 和 N 含量, 体现了常绿树种缓慢生长, 保守的养分利用策略。

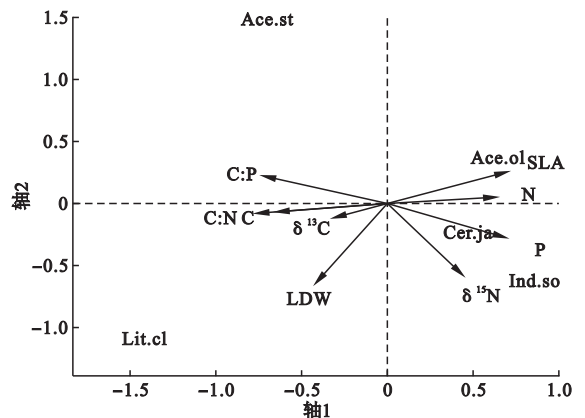


图 1 贡嘎山常绿落叶阔叶混交林主要树种功能性状的主成份分析

Fig.1 Principal component analysis of leaf traits among five main plants in the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in the Mt. Gongga

SLA. 比叶面积, LDW. 叶干重, Chl. 叶绿素含量, C. 叶碳含量, N. 叶氮含量, P. 叶磷含量, C : N. 碳氮比, C : P. 碳磷比, $\delta^{13}C$. 叶碳同位素, $\delta^{15}N$. 叶氮同位素。

表 1 贡嘎山常绿落叶阔叶林 5 种主要树种功能性状差异

Table 1 Comparison of functional traits among five main plants in the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in the Mt. Gongga

物种	C (g · kg ⁻¹)	N (g · kg ⁻¹)	P (g · kg ⁻¹)	C : N	C : P
包槲柯 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	488.96±2.76 a	13.98±0.57 d	1.28±0.13 a	35.02±1.39 a	385.91±40.73 a
康定木兰 <i>Indigofera souliei</i>	432.39±5.16 c	27.42±3.75 c	1.41±0.21 a	16.04±2.17 c	311.96±44.16 b
连香树 <i>Cercidiphyllum japonicum</i>	463.80±2.20 b	33.71±6.01 b	1.42±0.10 a	14.16±2.52 cd	328.99±23.80 b
五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	460.05±31.03 b	43.50±12.13 a	1.38±0.28 a	11.26±2.79 d	345.52±76.03 ab
五脉毛叶槭 <i>Acer stachyophyllum</i>	465.77±6.27 b	17.58±4.11 d	1.26±0.25 a	28.13±7.93 b	383.45±73.97 a

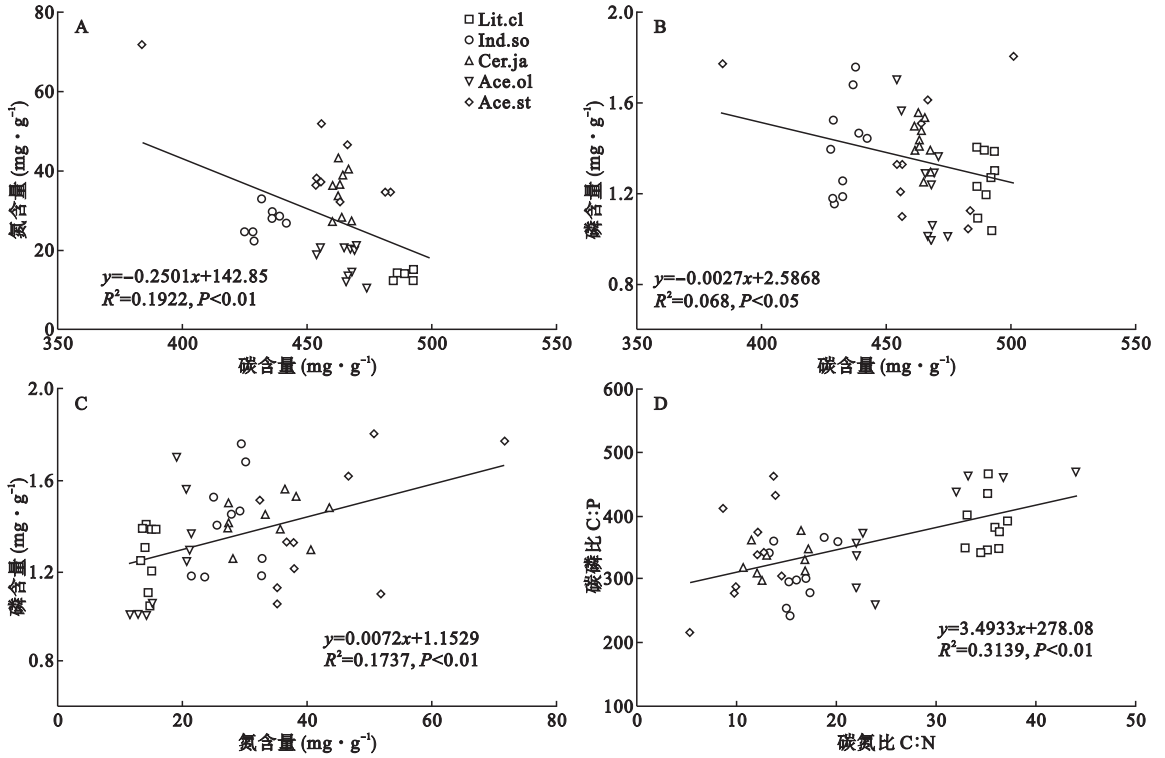


图2 叶片 C、N、P 含量之间及 C : N、C : P 的相互关系

Fig.2 Relationships between leaf C and N concentration (A), between leaf C and P concentration (B), between leaf N and P concentration (C), and between C : N and C : P (D)

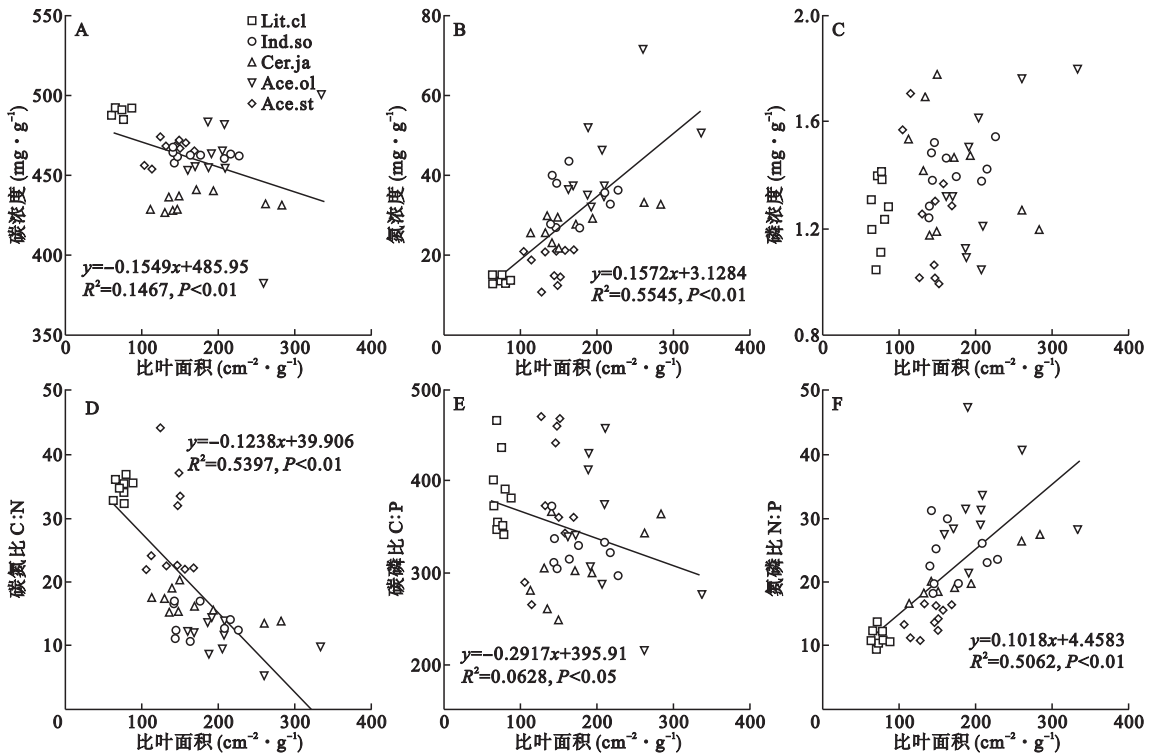
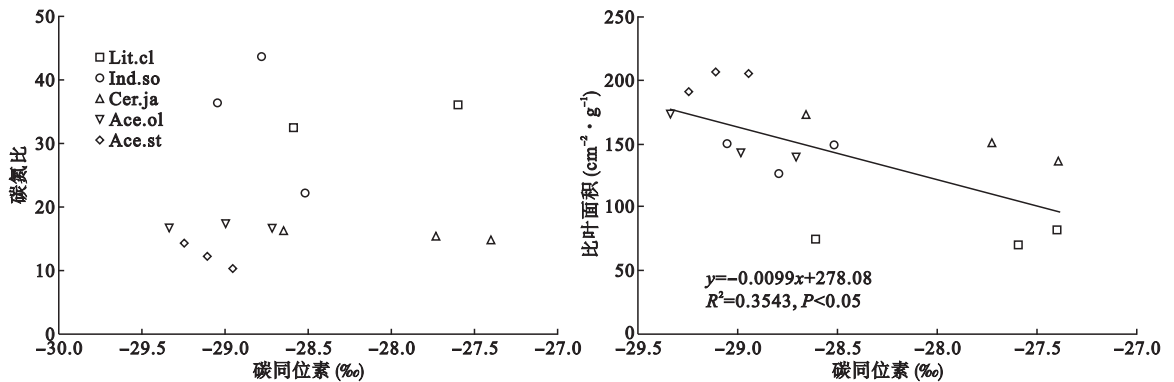


图3 叶片 C、N、P 含量及比值与比叶面积的关系

Fig.3 Relationships among specific leaf area (SLA) and leaf C, N, P contents and their ratio

A为 SLA vs. 叶 C, B为 SLA vs. 叶 N, C为 SLA vs. 叶 P, D为 SLA vs. C : N, E为 SLA vs. C : P, F为 SLA vs. N : P。

图4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 SLA 和 C : N 的关系Fig.4 Relationships between carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and C : N and between $\delta^{13}\text{C}$ and leaf SLA

2.3 叶片 C、N、P 含量之间及 C : N、C : P 的相互关系

叶片功能性状的相关分析表明:叶 C 含量与叶 N 含量呈极显著负相关($P < 0.01$),与 P 含量呈显著负相关($P < 0.05$)。叶 N 含量和叶 P 含量呈极显著正相关($P < 0.01$),C : N 与 C : P 呈极显著正相关($P < 0.01$)。表明叶片对 N 素和 P 素的吸收及利用效率上具有相互促进作用。

2.4 SLA 与 C、N、P、C : N、C : P、N : P 的关系

由图 4 可看出,叶片 SLA 和叶 C 含量呈现极显著负相关。在养分含量及其之间比值与 SLA 的相关关系中,除叶 SLA 与叶 P 含量的相关性不显著外,叶片 SLA 与叶 N、N : P 呈现极显著的正相关性,与 C : N、C : P 呈现显著或极显著负相关。可见,叶片比叶面积越大的树种,其 C 含量越低,N 含量越高,对 N、P 元素的利用效率越低。

2.5 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 SLA、C : N 的关系

由图 4 可以看出,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C : N 没有显著的相关关系,与 SLA 之间存在显著的负相关关系。由此可见 SLA 越大的树种其水分利用效率越低;常绿落叶阔叶混交林主要树种叶片水分利用效率与氮素利用效率之间不存在制约关系,没有产生耦合效应。

3 讨论

本研究结果表明,除 P 含量外,SLA、C、N 含量在常绿和落叶树种之间均存在显著差异,表明同一生境下不同生活型物种的适应策略差异较大,这种差异反映了不同树种形态和养分利用方式的内在区别(Tomlinson *et al.*, 2014)。研究表明,落叶树种叶片的 N 含量高于常绿树种,C 含量低于常绿树种(Aerts *et al.*, 2000),这与本文的研究结果一致,这

主要因为落叶树种叶片更新代谢较频繁,植物叶片中的碳元素不能有效的保存,而常绿树种叶片更新换代比较慢,碳元素被吸收后被保存在叶片内,因此常绿物种叶片中的碳含量相对高于落叶物种。而氮是再利用程度很强的元素,在落叶林生长的过程中,氮素从即将衰老脱落的叶片转移到新叶,故落叶物种叶片氮含量比常绿物种氮含量高(Aerts *et al.*, 2000)。常绿植物包榔柯以较长的叶寿命减少养分损失,提高养分转移率和养分利用效率,以一种节俭保守的方式消费氮素,相对于其他落叶树种具有绝对的氮素利用优势。不同树种之间功能性状的差异显示树种在生态策略上的差异,表明树种采用不同的生态策略适应环境,在生态位上形成分化。而且主成分分析也进一步证实了此结果,而且生态位的分化直接减少了生境下不同物种的竞争强度,最终形成常绿落叶阔叶混交林的复杂群落。

C、N、P 三者之间的化学计量比能够反映植物的 C 积累状态和 N、P 养分限制格局,并成为植物生长、生理过程发生变化的内在驱动因素之一(羊留冬等, 2011)。本研究发现,叶 C 与 N、P 呈显著负相关,叶 N 与 P 呈显著正相关,这与前人的研究结果一致(Sterner *et al.*, 2002; Han *et al.*, 2005),是高等陆生植物 C、N、P 元素计量的普遍规律,体现了绿色植物在固 C 过程中养分效率的权衡策略(Wright *et al.*, 2004)。本研究中 N 和 P、C : N 与 C : P 呈极显著正相关,说明作为植物生长的重要养分因子, N、P 元素之间具有协同作用。

植物对生源要素具有稳定的生理代谢需求,植物吸收利用各种必需元素,并在体内相互耦合保持相对平衡,与叶片性状形成叶片稳态机制(曾德慧等, 2005)。理论上讲,低 SLA 的植物叶片的细胞壁

组分和碳含量较高,而其叶片水分含量、叶片氮含量较低,因此大部分研究认为 SLA 与 N 含量呈正相关关系 (Reich *et al.*, 1991; Wright *et al.*, 2004)。本研究中,叶片 SLA 与 N 含量整体上呈极显著的正相关,支持上述观点。然而,比叶面积与叶片中 P 并未呈现相关性,且不同树种间叶片 P 含量差异不显著,推测这种关系可能与土壤特性和区域植物系统发育有关 (Niinemets *et al.*, 2003)。

水分利用效率和氮素利用效率代表了不同物种的竞争策略,由于植物本身在水分、氮素消耗和生物量形成上有所差异,导致水分利用效率和氮素利用效率的差异 (Gong *et al.*, 2011)。我们将水分利用效率 $\delta^{13}\text{C}$ 与氮素利用效率 C:N 拟合,并未发现其中任何相关性。这与之前 Patterson 等 (1997)、李明财等 (2007)、展小云等 (2012) 得出的结论:在自然生态系统中植物不能同时最优化利用水分和氮素,植物对一种资源的高效利用往往伴随着另一种资源的浪费的研究结果不同。导致该现象的原因可能是,该地区年降雨量达到 1600 mm,空气和土壤湿度较高,植物并不需要为水分竞争而生存,而氮素是影响该地区植物生长的重要限制因子 (羊留冬等, 2011)。因此,贡嘎山常绿落叶阔叶混交林群落在水分和氮素利用上并没有采取权衡策略,未采用水氮耦合机制来适应潮湿多雨的环境。

子遗植物 (relict plant) 指起源久远、在新生代第三纪或更早时期曾广泛分布于北半球、后因地质和气候的变化使其分布区逐渐缩小 (Denk *et al.*, 2001)、在生物避难所保留下来的物种 (Tzedakis *et al.*, 2002)。子遗物种在不断环境变化下通过植物性状的变化,形成了对不同环境的适应策略而得已生存至今 (Denk *et al.*, 2001; Hampe *et al.*, 2002)。Liao 等 (2012) 从植物功能性状探讨了子遗树种对环境的响应,得出子遗树种与非子遗树种通过形成不同生长策略而共存。本研究结果与其结论一致,即子遗植物形成了不同于非子遗植物的生长策略,采用生态位的分化因而才得已共存于该群落中。

贡嘎山东坡常绿落叶阔叶混交林的主要树种通过改变各自叶片功能性状以适应环境,共同反映了群落内不同树种间的共生策略,是植物和环境综合作用的结果。但本研究从植物功能性状角度,仅仅初步探讨了贡嘎山常绿落叶阔叶混交林几种主要树种的养分和水分利用策略。未来的研究可利用植物群落结构功能性状相对稳定的特征,辅之以非生物

因子的介导,阐明植物个体到种群、群落乃至整个生态系统的养分和水分利用策略,进而揭示其内在的生理生态机制以及驱动该变化的主要非生物因子。我们的研究可为山地生态系统应对全球变化的生态系统服务功能评价和区域可持续发展的政策制定提供理论依据和数据支撑,并为区域和全球尺度下木本植物功能多样性的模型研究提供基础数据。

参考文献

- 宝乐,刘艳红. 2009. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, **29**(7): 3692-3703.
- 冯秋红,史作民,董莉莉. 2008. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, **44**(4): 125-131.
- 李明财,刘洪艳,宋大伟,等. 2007. 青藏高原东部高山植物的水分利用效率与氮素利用效率研究. *西北植物学报*, **27**(6): 1216-1224.
- 罗璐,申国珍,谢宗强,等. 2011. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征. *生态学报*, **31**(21): 6420-6428.
- 任书杰,于贵瑞. 2011. 中国区域 478 种 C_3 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. *植物生态学报*, **35**(3): 119-124.
- 谭淑文,王毅,王崇德,等. 2013. 烤烟叶片稳定碳同位素组成的品种分异与超微结构的关系. *中国农学通报*, **29**(31): 83-90.
- 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社.
- 羊留冬,杨燕,王根绪,等. 2011. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响. *生态学报*, **31**(13): 3668-3676.
- 曾德慧,陈广生. 2005. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, **29**(6): 1007-1019.
- 展小云,于贵瑞,盛文萍,等. 2012. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率. *应用生态学报*, **23**(3): 587-594.
- 张鹏,王刚,张涛,等. 2010. 祁连山两种优势乔木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应及其机理. *植物生态学报*, **34**(2): 125-133.
- Ackerly D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: S165-S184.
- 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.
- Burns KC. 2004. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions*, **10**: 105-112.
- Chen S, Bai Y, Zhang L, *et al.* 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, **53**: 65-75.
- Denk T, Frotzler N, Davitashvili N. 2001. Vegetational patterns

- and distribution of relict taxa in humid temperate forests and wetlands of Georgia (Transcaucasia). *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**: 287–332.
- Gong X, Chen Q, Lin S, *et al.* 2011. Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, **340**: 227–238.
- Hampe A, Arroyo J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**: 263–271.
- Han W, Fang J, Guo D, *et al.* 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, **168**: 377–385.
- Liao JX, Chen J, Jiang MX, *et al.* 2012. Leaf traits and persistence of relict and endangered tree species in a rare plant community. *Functional Plant Biology*, **39**: 512–518.
- Luo T, Li MJ, Luo J. 2011. Seasonal variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ and nitrogen associated with foliage turnover and carbon gain for a wet subalpine fir forest in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Ecological Research*, **26**: 253–263.
- Luo T, Luo J, Pan Y. 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, **142**: 261–273.
- Niinemets Ü, Kull K. 2003. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecologica*, **24**: 209–219.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB. 2005. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, **8**: 636–642.
- Patterson TB, Guy RD, Dang QL. 1997. Whole-plant nitrogen- and water-relations traits, and their associated trade-offs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species. *Oecologia*, **110**: 160–168.
- Reich P, Walters MB, Ellsworth DS. 1998. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**: 13730–13734.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, *et al.* 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, **86**: 16–24.
- Santiago L, Wright S. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, **21**: 19–27.
- Sheng W, Ren S, Yu GR, *et al.* 2011. Patterns and driving factors of WUE and NUE in natural forest ecosystems along the North-South Transect of Eastern China. *Journal of Geographical Sciences*, **21**: 651–665.
- Song M, Duan D, Chen H, *et al.* 2008. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ reflects ecosystem patterns and responses of alpine plants to the environments on the Tibetan Plateau. *Ecography*, **31**: 499–508.
- Sterner RW, Elser JJ. 2002. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. *Science*, **423**: 225–226.
- Tzedakis PC, Lawson IT, Frogley MR, *et al.* 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: Evolutionary implications. *Science*, **297**: 2044–2047.
- Vendramini F, Díaz S, Gurvich DE, *et al.* 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, **154**: 147–157.
- Vitousek P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, **119**: 553–573.
- Warren CR, McGrath JF, Adams MA. 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia*, **127**: 476–486.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**: 213–227.
- Wesuls D, Oldeland J, Dray S. 2011. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: The partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, **23**: 98–113.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821–827.
- Yang Y, Wang G, Shen H, *et al.* 2014. Dynamics of carbon and nitrogen accumulation and C : N stoichiometry in a deciduous broadleaf forest of deglaciated terrain in the eastern Tibetan Plateau. *Forest Ecology and Management*, **312**: 10–18.

作者简介 彭阿辉,男,1990,硕士研究生,主要从事植被生态学 Research。E-mail: pengahui@yahoo.com
责任编辑 张敏
