

中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系

董莉莉, 刘世荣*, 史作民, 冯秋红

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要: 以南北样带上 9 种主要栲属树种为研究对象, 分析了栲属树种的主要功能性状与环境因子的关系。结果表明: 样带上栲属树种的单位面积最大净光合速率与年平均气温成显著负相关 ($r = -0.413, P < 0.05$), 与年光合有效辐射呈显著正相关 ($r = 0.457, P < 0.05$), 与年均降水量相关性不显著。比叶面积与年平均气温和年降水量均成显著的正相关 ($r = 0.418, P < 0.05$; $r = 0.334, P < 0.05$)。在叶片养分含量方面, 栲属树种的叶氮含量、叶磷含量与年平均气温、纬度均无明显的相关性。

关键词: 样带; 叶功能性状; 环境因子; 栲属

中图分类号: S718.5 文献标识码: A

Relationships between Leaf Traits of *Castanopsis* Species and the Environmental Factors in the North-South Transect of Eastern China

DONG Li-li, LIU Shi-rong*, SHI Zuomin, FENG Qiu-hong

(Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF Beijing 100091, China)

Abstract Quantifying correlations between leaf traits and environmental factors not only gives insight into selective pressures that have shaped vegetation evolution, but also plays a crucial role in predicting vegetation productivity shift with climate and land use change. The authors measured specific leaf area (SLA), leaf nitrogen per unit mass, leaf phosphorus per unit mass, leaf potassium per unit mass and leaf photosynthetic capacity per unit area for 9 *Castanopsis* species in North-South Transect of China, then analyzed the relationships between the leaf traits and environmental factors. The results showed that leaf photosynthetic capacity per unit area was negatively correlated with mean annual temperature (MAT) ($r = -0.413, P < 0.05$), but positively correlated with photosynthetic available radiation ($r = 0.457, P < 0.05$), while no correlation with mean annual rainfall ($r = -0.072, P > 0.05$). SLA was positively correlated with MAT and mean annual rainfall ($r = 0.418, P < 0.05$; $r = 0.334, P < 0.05$). There are no correlation with between leaf N content, leaf P content of *Castanopsis* species and latitude, mean annual temperature.

Key words terrestrial transect; leaf traits; environmental factors; *Castanopsis* species

植物功能性状反映了植物对生长环境的响应和适应, 能够将环境、植物个体和生态系统结构、过程与功能联系起来^[1]。目前, 大多数植物生态学家认为, 在众多的植物性状中, 植物叶片性状与植物的生

收稿日期: 2008-03-05

基金项目: 国家自然科学基金项目“中国陆地样带生态系统植被分布格局变化的环境驱动机制”(No. 30590383)

作者简介: 董莉莉 (1982-), 女, 辽宁本溪人, 硕士研究生, 研究方向植被恢复. E-mail: uuu231d@163.com

* 通讯作者: Lils@caf.ac.cn

长对策及植物利用资源的能力紧密联系,能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策^[2-3],因此,对植物叶性状的研究越来越受到国内外研究者的重视^[4-6]。国内外生态学家主要通过叶寿命、比叶面积、比叶质量、叶氮含量、叶磷含量、干物质含量、叶片的光合能力、暗呼吸速率、叶片光合氮的利用效率、叶的建成消耗、叶片的组织密度、叶厚度、叶候等叶性状的研究,探讨植物对环境的响应与适应。有研究表明:墨西哥海湾中心红树(*Avicennia germinans* L.)林的比叶面积和叶碳含量与温度呈负相关,而树高和胸径与温度呈正相关^[7]。常绿针叶树种的叶寿命随着纬度和海拔的增加呈增加趋势,如黑松(*Pinus thunbergii* Parl.)、云杉(*Picea asperata* Mast)和冷杉(*Abies fabriciana* Craib)等^[8]。

陆地样带是国际地圈-生物圈计划(IGBP)的全球变化研究中最引人重视的创新之一,它由沿着一个全球变化主要驱动因素(如温度、降水、土地利用强度等)的梯度上的一系列研究站点所构成,它可作为分散站点与一定空间区域之间的桥梁以及不同尺度时空模型之间耦合与转换的媒介^[9],使有限的科研数据得到最大限度的开发利用。为理解全球变化引起生态系统和植被分布格局变化的驱动因子提供了一个有效的平台。通过分析样带上关键种的叶功能性状与环境因子之间的关系,对揭示不同生物气候对植物功能性状分布特征的影响机理具有重要意义。

目前,国内对植物功能性状的研究主要集中在

植物功能性状之间关系及不同功能群功能性状之间的差别上,很难反映在环境影响下,植物功能性状对环境变化所采取的适应对策。本文以中国南北样带为依托,沿样带测定了9种主要栲属树种(包括苦槠(*Castanopsis sclerophylla* (Lindl. et Paxton) Schottky)、甜槠(*C. eyrei* (Champ. ex Benth.) Tutch.)、罗浮栲(*C. fabriciana* Hance)、丝栗栲(*C. fargesii* Franch.)、红椎(*C. hystrix* J. D. Hooker et Thomson ex A. De Candolle)、钩栲(*C. tibetana* Hance)、鹿角栲(*C. lamontii* Hance)、藜蒴栲(*C. fissa* (Champ. ex Benth.) Rehder et E. H. Wilson)、米槠(*C. carelesii* (Hemsl.) Hayata)叶片的比叶面积(SLA)、最大净光合速率(A_{max})、叶氮含量(N_{mass})、叶磷含量(P_{mass})及叶钾含量(K_{mass}),并分析了其与环境因子(降水和温度)之间的关系,探讨植物功能性状随环境因子的变化规律,揭示植被与环境之间的响应关系,为国内外相关研究奠定基础。

1 研究地区概况

本文根据9个栲属树种的地理分布,沿纬度梯度在9个树种分布的核心区并以生态定位站和自然保护区为依托设置了10个采样地点,基本沿每个纬度设置1个样地,样地分别位于海南省的昌江县、乐东县,广东省的博罗、韶关、信宜,江西省的吉安、分宜、龙南、宜春及安徽省的祁门辖区境内。各样地的详细情况见表1。

表 1 样地的基本情况

采样地点	经度 (E)	纬度 (N)	海拔 / m	年均气温 / °C	年降水量 / mm	植被类型	采集的栲属树种
尖峰岭	108° 50' ~ 109° 05'	18° 23' ~ 18° 50'	870	19.7	2 030	热带雨林 季雨林带	尖峰栲、藜蒴栲、红椎、小叶白椎、越南椎、台湾椎
霸王岭	109° 05' ~ 109° 25'	18° 50' ~ 19° 05'	450	23.6	1 751	热带雨林 季雨林带	海南椎、红椎、小叶白椎、越南椎、台湾椎
罗浮山	113° 57' ~ 114° 4'	23° 15' ~ 23° 22'	1 334	21.5	1 850	亚热带季风 常绿阔叶林	罗浮栲、中华椎、红椎
大雾岭	111° 8' ~ 111° 15'	22° 14' ~ 22° 17'	650	17.5	2 500	亚热带季风 常绿阔叶林	红椎、罗浮栲
罗坑	113° 11' ~ 113° 25'	24° 29' ~ 24° 32'	600	20.4	2 115	中亚热带常 绿阔叶林	藜蒴栲、罗浮栲、红椎、鹿角栲
九连山	114° 22' ~ 114° 31'	24° 29' ~ 24° 38'	650	16.4	2 155	中亚热带常 绿阔叶林	米槠、罗浮栲、钩栲、丝栗栲、鹿角栲
井冈山	113° 39' ~ 114° 23'	26° 27' ~ 26° 40'	670	14.3	1 856	中亚热带常 绿阔叶林	鹿角栲、丝栗栲、苦槠、钩栲、甜槠
大岗山	114° 30' ~ 114° 45'	27° 30' ~ 27° 50'	300	16.8	1 590	中亚热带 常绿阔叶林	苦槠、丝栗栲
官山	114° 29' ~ 114° 45'	28° 30' ~ 28° 40'	500	16.2	1 975	中亚热带 常绿阔叶林	丝栗栲、甜槠、苦槠、钩栲
牯牛降	117° 15' ~ 117° 34'	29° 59' ~ 30° 06'	550	15.6	1 781	亚热带落叶阔叶 常绿阔叶混交林	甜槠、米槠

2 研究方法

2.1 叶片采集

2007年 4—7月,在天然常绿阔叶林样地内选取栲属树种的标准木,在林冠东南方向向阳枝条上选择当年生且成熟的健康叶片。每个树种(各样地采集叶片的树种见表 1)选取 10株标准木,每株标准木上选取 2片叶,共计 20片叶。

2.2 比叶面积(SLA)测定

比叶面积(SLA)的计算公式:

$$SLA = \text{叶面积} (\text{cm}^2) / \text{叶干质量} (\text{g})$$

叶面积:采用 Li3000A 型便携式叶面积仪(LiCOR USA)测定。叶干质量的测定方法:将叶片放入 70℃的烘箱,烘干至恒质量,用精度为 0.0001 的电子天平称其质量。

2.3 叶片光合速率的测定

根据林分内目的树种的平均胸径、平均树高,选取目的树种的标准木并选择林冠东南方向向阳枝条的“功能叶”,利用 Li6400 便携式光合测定仪进行测定。

测定时间:在晴天上午 9:00 到下午 16:00 并在中午 12:00 左右停止测量,避免其“光合午睡”现象。

测定方法:用 LI-6400 便携式光合仪(LICOR Inc USA),使用开放气路,空气流速为 0.5 L·m⁻¹·s⁻¹,温度设定在 25℃,空气相对湿度为 50%,依次记录在光饱和点下 CO₂ 浓度为 400, 350, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600, 1800, 2000 μmol·mol⁻¹ 的净光合速率值;然后利用 signapbt9.0 对 A-C 曲线进行拟合,并计算在光饱和点时植物的最大净光合速率(A_{max}^a)。

2.4 植物叶片 N、P、K 含量的测定

将采集的叶样放入烘箱,在 105℃下杀青 30 min 后,将温度调至 70℃烘干至恒质量,然后将烘干的样品研磨并过 1 mm 筛制成供试样品;利用全自动凯氏定氮仪(UDK152)测定单位质量叶氮含量(N_{mass}),利用等离子体发射光谱仪(IRIS Intrepid II XSP)测定单位质量叶磷(P_{mass})、叶钾(K_{mass})含量。

2.5 环境因子的测定

主要环境因子资料取自国家气象局气象台站 1972—2003 年的记录,利用采样地点附近气象台站数据平均的方法获取气象指标。所记录的气象台站的指标为:经度、纬度、海拔、年及各月平均温度、降水量、光合有效辐射等。

2.6 数据处理

为了使所有叶性状数据服从正态分布,对所有叶性状数据取以 10 为底的对数^[10]。采用 Spss11.0 统计分析软件对数据进行相关分析,并采用 Signapbt9.0 统计软件进行回归分析。

3 结果与分析

3.1 栲属树种叶功能性状的特征

由表 2 可知:栲属树种的叶单位面积的最大净光合速率为 9.73~22.17 μmol·m⁻²·s⁻¹,叶单位质量的最大净光合速率为 117.94~223.66 nmol·g⁻¹·s⁻¹,比叶质量的分布范围为 51.58~127.19 g·m⁻²,叶氮、叶磷、叶钾含量分别为 12.07~21.74, 0.88~3.05, 5.45~12.26 mg·g⁻¹,叶氮含量/叶磷含量的比值为 8~16,叶厚度为 103~648 μm。

表 2 栲属植物叶功能性状的数据特征

叶功能性状	分布范围
单位面积最大净光合速率/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	9.73~22.17
单位质量的最大净光合速率/(nmol·g ⁻¹ ·s ⁻¹)	117.94~223.66
比叶质量/(g·m ⁻²)	51.58~127.19
叶氮含量/(mg·g ⁻¹)	12.07~21.74
叶磷含量/(mg·g ⁻¹)	0.88~3.05
叶钾含量/(mg·g ⁻¹)	5.45~12.26
叶氮含量/叶磷含量	8~16
叶厚度/μm	103~648

3.2 样带上栲属树种叶功能性状与环境因子之间的关系

3.2.1 叶片最大净光合速率(A_{max}^a)与年均气温及年光合有效辐射之间的关系 由表 3 可知:栲属树种叶片的 A_{max}^a与年均气温呈显著的负相关(r = -0.413, P < 0.05),与年光合有效辐射呈显著正相关(r = 0.457, P < 0.05),与年降水量和纬度相关性不大,即栲属树种叶片的 A_{max}^a随年均气温的增加而降低,随年光合有效辐射的增加而增加(图 1)。

3.2.2 比叶面积(SLA)与年均气温及年降水量的关系 由表 3 可知:栲属树种的 SLA 与年均气温和年降水量均呈显著的正相关,其相关系数分别为 r = 0.418 (P < 0.05)、r = 0.334 (P < 0.05),即栲属树种的 SLA 随着年均气温、年降水量的增加而呈增加趋势(图 2),而与年光合有效辐射的相关性不大。

3.2.3 叶片养分含量与年均温及降水量的关系 由表 3 和图 3 可知:南北样带上栲属树种叶片的养分含量(N_{mass}、P_{mass}、K_{mass}及 N:P)与年均气温和纬度均无明显的相关性。

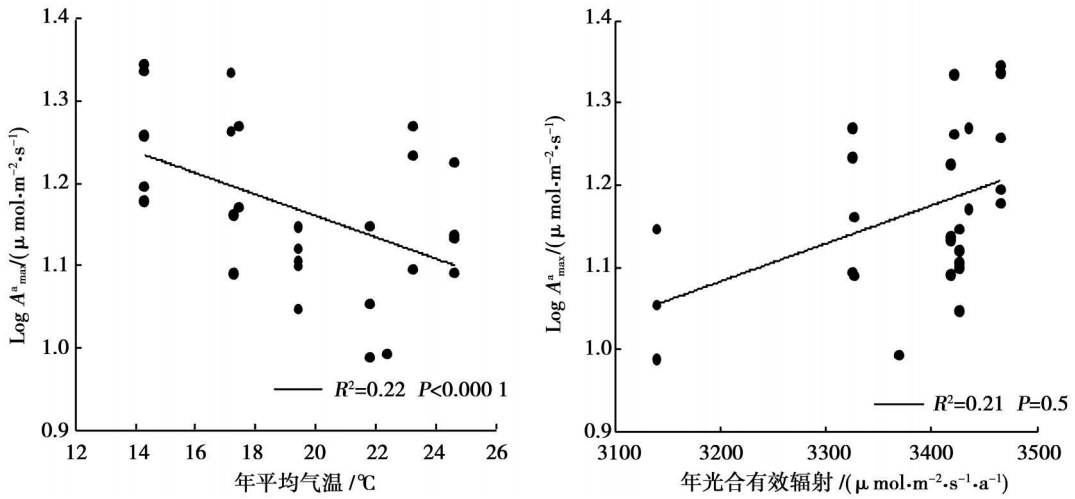
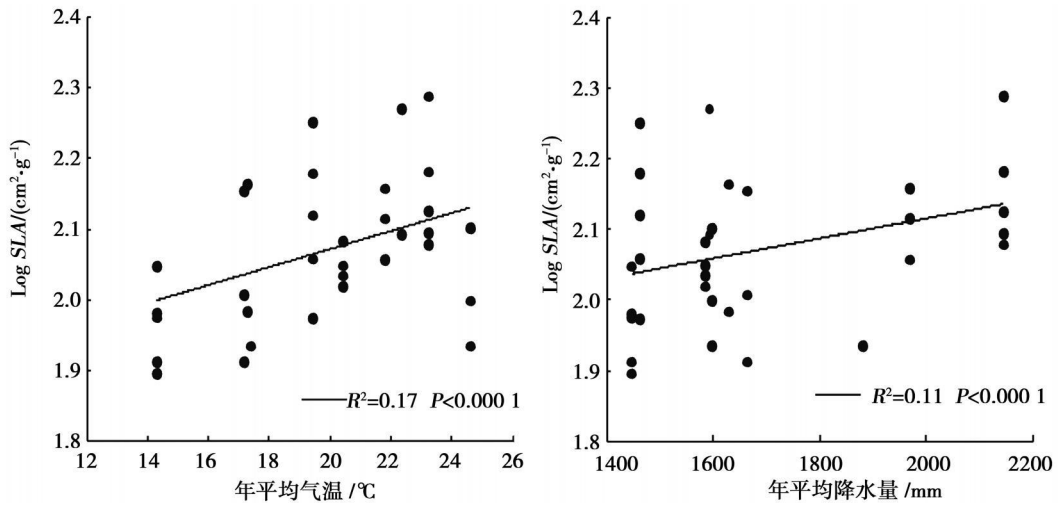
图 1 栲属树种最大净光合速率 (A_{\max}^a) 与环境因子的相关性图 2 栲属植物比叶面积 (SLA) 与环境因子之间的关系

表 3 栲属树种主要叶性状与环境因子的相关分析

项目	相关系数临界	A_{\max}^a	SLA	N_{mass}	P_{mass}	K_{mass}	N/P
年均气温	r	-0.413 ^c	0.418 ^c	0.118	0.048	0.182	0.113
	P	0.013	0.013	0.493	0.786	0.303	0.525
年降水量	r	-0.072	0.334 ^d	-0.035	0.186	-0.049	-0.179
	P	0.721	0.050	0.839	0.292	0.783	0.310
年光合有效辐射	r	0.457	-0.316	-0.056	0.253	0.392 ^e	0.234
	P	0.016	0.064	0.746	0.149	0.022	0.183
纬度	r	0.318	-0.333	-0.040	-0.072	-0.391 ^e	-0.049
	P	0.106	0.051	0.815	0.684	0.022	0.782

注: ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$ A_{\max}^a 为叶单位面积最大净光合速率; SLA 为比叶面积; N_{mass} 为单位质量叶氮含量; P_{mass} 为单位质量叶磷含量; K_{mass} 为单位质量叶钾含量; N/P 代表叶片的氮磷比率。

3.3 栲属树种的叶氮含量 (N_{mass})、叶磷含量 (P_{mass}) 及 $N:P$ 与全国水平的比较

将栲属树种的 N_{mass} (12.07~21.74)、 P_{mass} (0.88~3.05) 及 N/P (8~16) 与 Han^[11] 对我国 753 种植物叶片的 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 进行比较, 发现栲属

植物叶片的 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 全部在其范围之内, 而 P_{mass} 比全国的高 (表 4)。另外, 由表 4 可知: 常绿栲属植物叶片的 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 比率均低于落叶栎属树种, 但 K_{mass} 比落叶栎属树种稍高。

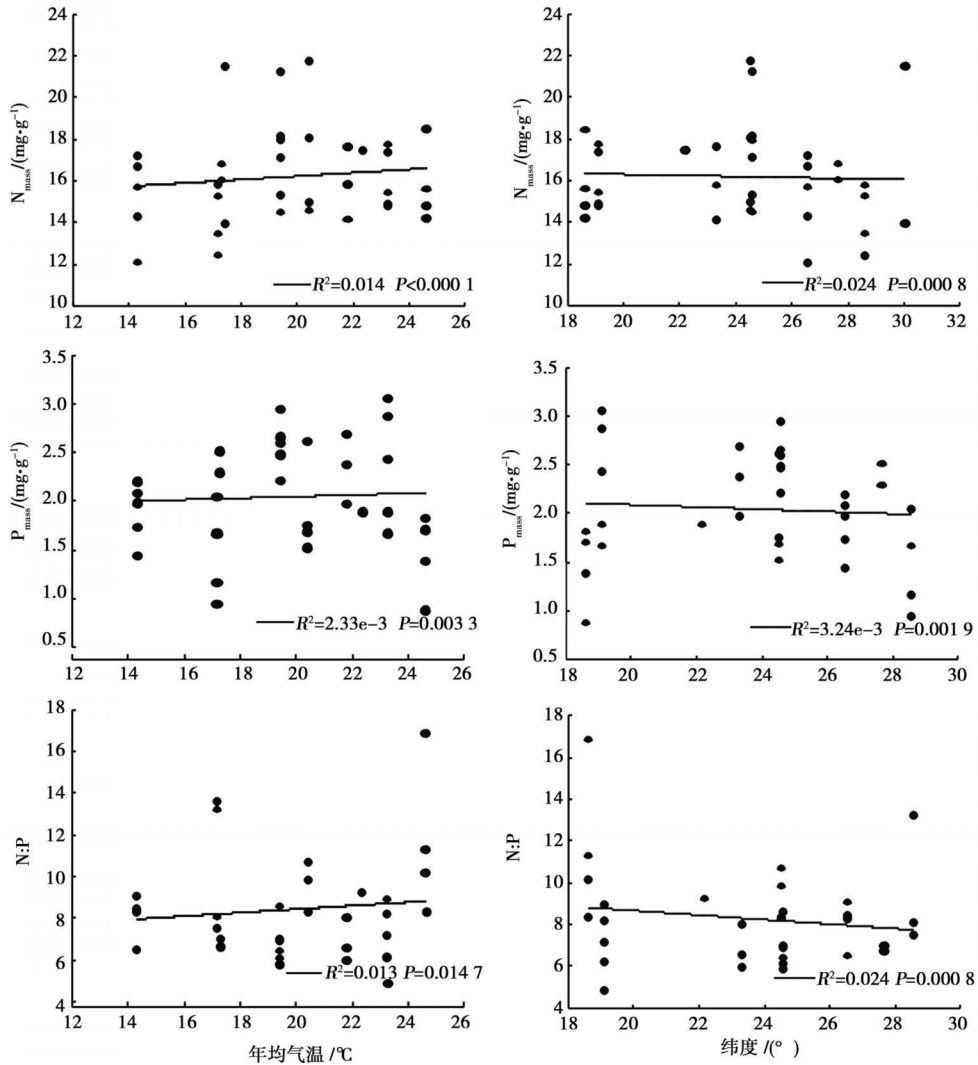


图 3 栲属树种叶片的叶氮含量 (N_{mass})、叶磷含量 (P_{mass}) 和 N:P 与环境因子的相关分析

表 4 栲属植物叶片的 N_{mass} 、 P_{mass} 、 K_{mass} 及 N/P 与全国研究数据的比较

数据来源	N_{mass} / (mg·g ⁻¹)	P_{mass} / (mg·g ⁻¹)	K_{mass} / (mg·g ⁻¹)	N/P
样带上栲属	16.0 (16.2)	1.96 (2.04)	8.9 (9.1)	8.1 (8.4)
样带上栎属 ^[12]	22.1 (22.5)	2.2 (2.3)	8.1 (8.2)	10.0 (10.3)
全国 ^[11]	18.6 (20.2)	1.21 (1.46)	—	14.4 (16.3)

注: 括号内为算术平均数。

4 结论与讨论

4.1 比叶面积 (SLA) 与年平均气温及年降水量的关系

SLA 是描述植物叶片形状结构的基本参数之一, 它可以反映植物获取资源的能力; 同时, SLA 也是连接植被功能的一个关键性状^[6, 10, 13]。SLA 越大 (单位面积的 C 投资越小), 叶片的光捕获面积越大, 越有利于 C 的同化^[14]; SLA 越小, 则有利于增加

叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力, 降低植物内部水分散失^[15]。SLA 也易受环境条件的影响, 本研究中栲属树种的 SLA 主要受年平均气温和年降水量两个环境因子的影响, 随着年平均气温、年降水量的增加, SLA 呈增加趋势。这与 Wright^[4]对常绿植物的 IMA (SLA 的倒数) 随年平均气温和年降水量变化趋势的研究结论相一致。另外, SLA 与温度的相关斜率比降水更大, 说明 SLA 对温度敏感性比降水更大。

长在干旱和半干旱地区的植物, 叶片通常表现为革质且 SLA 较小, 这是植物为了在干旱条件下维持自身的新陈代谢所采取的适应策略^[4]。SLA 减小有利于降低植物内部水分散失, 提高水分利用效率, 因此低的 SLA 常常与植物叶片的抗旱能力联系在一起。在本研究中, 栲属树种 SLA 在年平均气温较低, 年降水量较少的条件下较小, 说明栲属树种具有适

应于干旱条件的调节能力^[16]。同时,有研究表明,*SLA*较小的植物叶片有较多的细胞或是单个细胞有较大的生物量,且*SLA*较小的植物其支持和抵御环境胁迫的能力较强,在资源缺乏的环境中表现尤为突出^[17],进一步证明了植物通过调节*SLA*的大小来适应环境。

4.2 栲属树种养分含量与年平均气温及纬度的关系

氮素是叶绿素的主要成分,叶氮含量与光合器官中的氮含量成正相关,能反映植被光合作用的驱动机制^[18]。磷是核酸、细胞结构和生物分子能源的重要组成部分^[19]。植物叶片中的氮、磷含量极易受环境条件的影响,如土壤的养分含量,生长季的温度和长度及年降水量都会影响到植物叶片的氮和磷含量^[20];但在大尺度的研究中,叶片 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 与年均温、纬度均表现出一定的规律性。如 Reich 等对全球 452 个样点的 1280 种植物叶片 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 与纬度和温度的关系研究得出:随着纬度升高、温度降低,叶片 N_{mass} 、 P_{mass} 增加, N/P 值降低。Han 等^[11]对我国 753 种陆地植物的研究也表明,叶片 N_{mass} 、 P_{mass} 随纬度升高、温度降低而增加,但 N/P 值与纬度及温度变化没有明显的相关性。本研究中,南北样带中栲属树种叶片的 N_{mass} 、 P_{mass} 及叶片 N/P 值随气候因子和纬度变化趋势均不明显(图 3),这可能是由于本研究所设置的样点分布范围较狭窄,气候因子变化不大所致。

4.3 不同功能群的叶氮含量 (N_{mass}) 和叶磷含量 (P_{mass}) 不同

植物叶片 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^[21]。大量的研究表明,植被中的氮、磷含量与许多生物和非生物因子相互联系,如生境^[11, 22-23]、植物的生长阶段^[11, 24-25]及植被的功能群^[11, 25-26]。有研究表明,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^[27]。Güsewell^[28]的研究结果也表明: $N/P < 10$ 时,增加氮肥可以增加植被的生物量; $N/P > 20$ 增加磷肥可以增加植被的生物量;在二者之间时,施肥对生物量的效果与 N/P 关系不明显。本研究中,栲属树种的 N/P 在 8~16 说明栲属树种的生长更易受到 N 的限制。另外,常绿栲属树种叶片 N_{mass} 、 P_{mass} 及 N/P 比率均低于落叶栎属树种,但 K_{mass} 比落叶栎属的稍高。这与不同功能类型的植物 N_{mass} 、 P_{mass} 不同的说法相一致。许多研

究发现,草本植物的 N_{mass} 、 P_{mass} 比乔木高,落叶种群的 N_{mass} 、 P_{mass} 较常绿种群的高,短期快速生长的植物种群较长期慢速生长的植物种群的 N_{mass} 、 P_{mass} 含量高^[22, 28]。

参考文献:

- [1] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165
- [2] Wesoby M. A leaf height seed (LHS) plant ecology strategy scheme [J]. Plant and Soil 1998, 199: 213-227
- [3] 李玉霖,崔建垣,苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和干物质含量的比较[J]. 生态学报, 2005, 25(2): 304-311
- [4] Wright IJ, Reich P B, Cornelissen H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate [J]. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14: 411-421
- [5] ÜB N. Global scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs [J]. Ecology, 2001, 82(2): 453-469
- [6] Gamier E, Shipley B, Roument C, et al. Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. Functional Ecology, 2001, 15: 688-695
- [7] Rodrigo Méndez A lonza, Jorge López Portillo Víctor H, et al. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove avicennia genus (avicenniaceae) in the central region of the gulf of Mexico [J]. Biotropica, 2008, 40: 449-466
- [8] Reich P B, Koike T, Gower S T, et al. Causes and consequences of variation in conifer leaf life span [M] // Smith W K, Hinckley T M. Ecophysiology of coniferous forest. San Diego: Academic Press, 1995: 225-254
- [9] Koch G W. GBP Terrestrial transect Science plan [M]. GBP Global Change Report, 1996: 36
- [10] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life span in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems [J]. Ecological Monographs, 1992, 62(3): 365-392
- [11] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168: 377-385
- [12] 冯秋红. 南北样带温带区栎属树种功能性状及其与环境因子的关系 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008
- [13] Wilson R J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. New Phytologist, 1999, 143: 155-162
- [14] 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 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 884-852
- [15] 李永华, 罗天祥, 卢琦. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子比较 [J]. 生态学报, 2005, 25(5): 995-999
- [16] Tumer I M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types [J]. Journal of Biogeography, 1994, 21: 413-419
- [17] Castro D P, Puyravaud J P, Cornelissen J H C. Leaf structure and

- anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and type[J]. *Oecologia* 2000, 124: 476–486
- [18] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia* 1989, 78: 9–19
- [19] Kyparissis A, Manetas Y. Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrub: ecophysiological comparisons between winter and summer leaves[J]. *Acta Oecol* 1993, 14: 23–32
- [20] 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* 2004, 101(30): 11001–11006
- [21] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist* 2004, 164(2): 234–246
- [22] Thompson K, Parkinson J A, Band S *et al*. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora[J]. *New Phytologist* 1997, 136: 679–689
- [23] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry: comparing rainfall and soil nutrient gradients[J]. *Ecological Monographs* 1999, 69: 569–588
- [24] Elser J J, Stemer R W, Gorokhova E, *et al*. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecology Letters* 2000, 3: 540–550
- [25] Stemer R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of elements from molecules to the Biosphere*[M]. USA: Princeton University Press Princeton, 2002
- [26] 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
- [27] Koersehn W, Meulen A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Ecology* 1996, 3(6): 1441–1450
- [28] Güsewell S, Koersehn W, Verhoeven J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetland[J]. *Ecological Applications* 2002, 13(2): 372–384