

# 太白山植物叶片和细根氮含量沿海拔梯度的变异规律

高慧蓉<sup>1</sup>, 王志波<sup>2,3</sup>, 龚浩鑫<sup>1</sup>, 朱 荣<sup>1</sup>, 杨 雪<sup>1</sup>, 陈 爽<sup>1</sup>,  
王小春<sup>1</sup>, 张 明<sup>1</sup>, 王瑞丽<sup>1\*</sup>

(1. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100;  
3. 中国科学院 水利部水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100)

**摘 要:** 氮(N)是植物生长发育的关键性限制元素,其在植物地上、地下器官间的权衡分配是植物重要的适应策略,目前不同器官N含量的变异规律及分配机制仍不清楚。以秦岭太白山北坡为研究地点,沿海拔梯度选取落叶栎林、桦木林、巴山冷杉林、太白红杉林和高山灌丛带的74种木本和草本植物,通过野外取样、室内测定获得叶片和细根的N元素含量,旨在阐明叶片和细根N元素沿海拔梯度的变异规律及N元素在2种器官间的分配策略。结果表明:1)在全部物种和不同生长型中,叶片N含量( $21.51\sim 24.21\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )均显著高于细根( $12.32\sim 13.57\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,  $P<0.05$ )。2)木本植物细根N含量随海拔升高而逐渐呈降低趋势,而草本植物叶片和细根中的N含量则相反。3)叶片N含量与气候和土壤因素显著相关,而细根N含量有更强的系统发育保守性,且较少受到环境因素的影响。这些结果表明,N元素的变异规律及其驱动因素在不同器官和不同生长型中均存在差异,未来在生态化学计量研究中需要综合考虑植物不同器官和不同生长型对环境变化的适应策略。

**关键词:** 氮含量; 叶片; 细根; 海拔梯度; 太白山

**中图分类号:** S718.51

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-7461(2024)01-0162-07

## Changes in Nitrogen Content of Fine Roots and Leaves Along Altitudinal Gradients in the Taibai Mountain

GAO Hui-rong<sup>1</sup>, WANG Zhi-bo<sup>2,3</sup>, GONG Hao-xin<sup>1</sup>, ZHU Rong<sup>1</sup>, YANG Xue<sup>1</sup>, CHEN Shuang<sup>1</sup>,  
WANG Xiao-chun<sup>1</sup>, ZHANG Ming<sup>1</sup>, WANG Rui-li<sup>1\*</sup>

(1. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China)

**Abstract:** Nitrogen (N) is a key limiting element for plant growth and development, and its trade-off distribution between above-and under-ground organs is an important adaptation strategy for plants. However, the variation patterns and allocation mechanisms of N content in different organs are still unclear. Taking the northern slope of the Taibai Mountain in the Qinling Mountains as the research location, 74 species of woody and herbaceous plants from deciduous oak forest, birch forest, *Abies fargesii* forest, *Larix potaninii* var. *chinensis* forest and alpine shrubland were selected along the altitudinal gradients. The N contents in leaves and fine roots were obtained through field sampling and indoor measurements. We aimed to elucidate the variation of N element in leaves and fine roots along the altitudinal gradient and the allocation strategies between two organs. The results showed that 1) N content in leaves was significantly higher than that

收稿日期: 2022-11-11 修回日期: 2023-02-13

基金项目: 国家自然科学基金(32271611); 陕西省高校科协青年人才托举计划项目(20200203)。

第一作者: 高慧蓉。研究方向: 森林生态学。E-mail: ghr\_gao9696@163.com

\* 通信作者: 王瑞丽, 副教授, 博士, 硕士生导师。研究方向: 植物功能性状和群落生态学。E-mail: wangrli@nwafu.edu.cn

in fine roots across all species and different growth types ( $21.51-24.21$  vs.  $12.32-13.57 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,  $P < 0.05$ ). 2) The N content in fine roots of woody plants gradually decreased with the increase of altitude, while that in leaves and fine roots of herbaceous plants showed an opposite trend. 3) Leaf N content was significantly affected by climatic and soil factors, whereas N content of fine roots had strong phylogenetic conservation and was less affected by environmental factors. These results suggest that the variation in N element and its driving factors differ among different plant organs and growth types. In the future, the adaptation strategies of different organs and different growth types of plants to environmental changes need to be comprehensively considered in the ecological chemometric research.

**Key words:** nitrogen content; leaf; fine root; altitudinal gradient; the Taibai Mountain

氮(N)是蛋白质和核酸的主要成分,是维持植物生长和生态功能的必需元素<sup>[1-2]</sup>。N作为植物生长发育过程中的关键性限制元素,与植物器官的结构和生长率、植物生理功能以及养分分配策略密切相关<sup>[3]</sup>,并进一步影响植物与土壤间的养分循环、群落动态、植被生产力和生态系统演替,因而对陆地生态系统的组成、结构和功能起着重要的调节作用<sup>[4]</sup>。

植物器官间的功能差异使其养分元素含量及其分配策略存在差异。叶片和细根作为植物地上、地下部分主要的营养器官,在植物体中发挥作用不同。叶片从大气中获取  $\text{CO}_2$ ,消耗大量的 N 以支持光合作用,影响光合作用速率及植物生产力<sup>[5]</sup>。细根从土壤中吸收无机盐和矿物质,并转运至地上器官,为植物提供营养物和能量合成的物质基础,维持植物生长发育<sup>[6]</sup>。自然群落中植物叶片和细根间的养分协调分配对发挥各自器官功能和完成代谢活动至关重要。目前已发现植物采取多种养分分配策略平衡器官间的 N 元素分配,如植物更倾向于将 N 元素优先分配到生理功能活跃的叶片中,对根的投资相对较少<sup>[7]</sup>。

植物 N 元素在叶片和细根间的含量也反映了植物应对多变环境的重要适应策略,是环境条件和植物进化历史等多种因素共同影响的结果<sup>[8]</sup>。其中,气候和土壤因子是影响自然群落中植物养分吸收的重要因素<sup>[9]</sup>。研究表明,在高温和高降水环境下,大多数植物器官中的 N 含量相对较低,而生长在寒冷地区的植物器官则倾向于储存更多的 N 来应对低温环境<sup>[10]</sup>。除环境因素外,植物类型、物种系统发育历史等也会影响植物器官的 N 含量。如研究发现叶片与细根不同生长型间植物养分含量存在显著差异,草本植物叶片和细根 N 含量通常高于木本植物<sup>[11-12]</sup>;同时物种进化历史对植物生态化学计量特征也有重要影响作用,如植物叶片 N、P 含量存在显著的谱系信号<sup>[8]</sup>,且与叶片相比,根系的许多功能性状(形态、解剖和生理性状)具有更高的系统发育保守性<sup>[12-14]</sup>。然而,目前有关植物养分元素的

研究仍多集中于植物叶片,对于植物细根养分元素特征的认知水平远远落后于植物光合器官,尤其是同时考虑植物地上和地下器官的对比性研究严重缺乏。

秦岭地处我国暖温带和亚热带的生态过渡带,其植被垂直带的分布对于研究我国南北部植被分异具有重要意义<sup>[15]</sup>。秦岭主峰太白山最高海拔 3 767 m,最低海拔 1 060 m,巨大的高差使得太白山地区气候和植被垂直特征明显。太白山北坡由山麓到山顶依次分布着落叶栎林带、桦木林带、针叶林带、高山灌丛和高山草甸带,是在较小范围内研究不同类型植物群落生态策略的理想区域<sup>[16]</sup>。因此,本研究采集了太白山不同海拔垂直带 97 个植物叶片和细根的样品,包括 36 科 66 属 74 个物种,测定叶片和细根的 N 含量,探究不同生长型植物叶片和细根的 N 含量分布特征及其受环境和进化历史调控机制的异同,从而系统揭示植物不同器官养分对变化环境的适应策略,为进化过程中植物地上、地下器官养分调控机制研究提供数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于秦岭主峰太白山自然保护区( $107^{\circ}41'23''-107^{\circ}54'40''\text{E}$ ,  $33^{\circ}49'31''-34^{\circ}08'11''\text{N}$ )北坡,年降水量 694.2 mm,年均温  $13^{\circ}\text{C}$ 。太白山北坡沿海拔梯度呈现出明显的气候、植被垂直分布规律,本研究中样品采集范围海拔 1 300~3 400 m,包括落叶栎林带(1 374 m)、桦木林带(2 460 m)、巴山冷杉林带(2 934 m)、太白红杉林带(3 199 m)及高山灌丛带(3 375 m)5 个主要的植被类型带,代表性植物群落主要有锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)林,红桦(*Betula albosinensis*)林、巴山冷杉(*Abies fargesii*)林、太白红杉(*Larix potaninii* var. *chinensis*)林、头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)灌丛等,土壤类型沿植被带由下至上分别为山地棕壤土、山地暗棕壤、山地灰化暗棕壤和高山草甸土<sup>[17]</sup>。

## 1.2 野外采样与样品测定

1.2.1 野外取样 2016 年 7 月在太白山北坡海拔 1 300~3 400 m 设置 5 个海拔梯度的取样点(表 1),在每个取样点选取地形、地貌等基本一致的区域,设置 3~4 个 20 m×20 m 的乔木调查样方,在乔木样方的对角线设置 2 个 5 m×5 m 的灌木调查样方,并在乔木样方的 4 个角及中心处设置 5 个 1 m×1 m 的草本调查样方。

采集植物样品时,在每个样地选择常见种和优势种进行采集。对于木本植物,选择健康成熟、长势均匀的树木,每个物种选取 3~5 个植株,采集叶片样品时,挑选向阳枝条上的成熟叶片,每株采集 20 片叶子;采集细根样品时,在目标树种树干基部 1~

1.5 m 范围找到与主根相连的侧根,确定所挖根系为目标植物根系后,用铁锹和锄头尽量将根系完整挖出,分拣出直径≤2 mm 的活的细根,装入自封袋中,带回实验室清洗。草本植物则选择全株采集,每种至少取 3 株,分别将采集到的叶片和细根样品装入自封袋中,带回实验室处理并放入冰箱保存。取样共获得 74 个物种的叶片和细根样品,属 36 科 66 属,部分物种分布在多个植被带。

采集土壤样品时,需去除地表杂草和凋落物,用土钻(直径 6 cm)对 0~10 cm 的土层进行取样。每块样地内随机设置 30 个取样点,将采集的土样除去根系和石砾后混合均匀,之后带回实验室测定土壤理化性质。

表 1 太白山北坡取样点的基本概况

Table 1 Summary of sampling sites on the northern slope of the Taibai Mountain

植被带	海拔/m	纬度/(°N)	经度/(°E)	土壤类型	木本植物物种数	草本植物物种数
落叶栎林带	1 374	34.09	107.71	山地棕壤土	22	10
桦木林带	2 460	34.01	107.82	山地暗棕壤	15	11
巴山冷杉林带	2 934	34.00	107.81	山地灰化暗棕壤	9	5
太白红杉林带	3 199	34.00	107.81	山地灰化暗棕壤	10	8
高山灌丛带	3 375	34.00	107.80	高山草甸土	3	4

1.2.2 室内测定 在实验室内去除细根样品上的附着土壤,并用自来水冲洗后吸干水分,将挑选后干净的叶片和细根样品在烘箱中 65 °C 下烘干 48 h 后分别磨粉,过孔径 0.25 mm(60 目)筛备用。叶片和细根 N 含量采用硫酸——高氯酸消煮、靛酚蓝分光光度法测定。

将土壤样品自然风干后过 2 mm 土壤筛,用凯氏定氮法测定土壤有效 N(soil available nitrogen, SAN)含量,用钼锑抗比色法测定土壤速效 P(soil available phosphorus, SAP)含量。

1.2.3 气候数据获取 各海拔梯度的年均温(mean annual temperature, MAT)、年均降水量(mean annual precipitation, MAP)由以下公式推算得出<sup>[17-18]</sup>。

$$M_{AT} = -0.0049A_{LT} + 17.9 (R^2 = 0.99, P < 0.001) \quad (1)$$

$$M_{AP} = P_h + a [(2H - A_{LT})A_{LT} - (2H - h)h] \quad (2)$$

式中: $A_{LT}$  为海拔(m); $H$  为最大降水高度; $h$  为最大降水高度的某一参考高度(m), $P_h$  为  $h$  高度下年均降水量(mm), $P_h$  数据来自陕西省太白县气象局以及中国气象科学数据服务网; $a$  为区域参数,秦岭北坡  $a = 6.10 \times 10^{-5}$ <sup>[18]</sup>。

1.2.4 统计分析 首先,使用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较 N 含量在不同器官和不

同生长型的差异。利用线性回归分别拟合全部物种、木本植物及草本植物的叶片和细根 N 含量海拔梯度的变化规律。其次,采用 Blomberg 等<sup>[19]</sup>提出的  $K$  值法检验细根与叶片 N 含量的系统发育信号强度,验证物种进化历史对植物体不同器官 N 含量的影响程度。当  $K > 1$  时,表明性状比按布朗运动模型(Brownian motion model)方式进化的系统发育信号更强;当  $K < 1$  时,表明性状比按布朗运动模型方式进化的系统发育信号更弱。同时通过实际  $K$  值与零模型的比较判断系统发育信号是否显著,如果实际  $K > 95\%$  的零模型的系统发育信号,说明性状具有显著的系统发育信号( $P < 0.05$ )。相关分析在 R 语言“picante”程序包中完成。最后,采用 Pearson 相关性分析法和方差膨胀系数(variance inflation factor, VIF)检验气候和土壤因子间的共线性程度,剔除对 N 含量影响不显著( $P > 0.05$ )的环境因子及  $VIF > 7$  的环境变量,重新对模型进行拟合和优化。

使用 SPSS22.0 和 R4.2.0 对数据进行分析,并使用 Origin Pro 2022b 绘图。

## 2 结果与分析

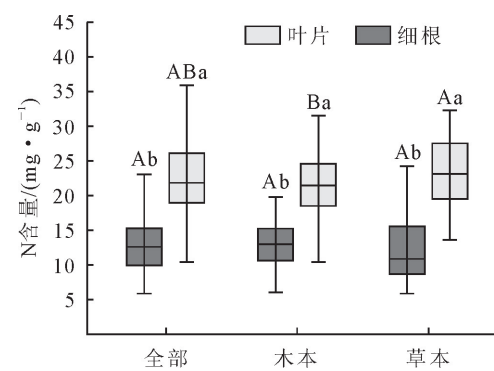
### 2.1 太白山植物叶片和细根 N 含量特征

N 含量在不同器官和不同生长型间存在显著差异( $P < 0.05$ )。全部物种和不同生长型的叶片 N 含

量(21.51~24.21 mg·g<sup>-1</sup>)均显著高于细根(12.32~13.57 mg·g<sup>-1</sup>,  $P<0.05$ ),不同生长型中,草本植物叶片 N 含量(24.21 mg·g<sup>-1</sup>)显著高于木本植物(21.51 mg·g<sup>-1</sup>,  $P<0.05$ ),但细根中木本和草本植物的 N 含量差异不显著(图 1)。全部物种和木本、草本植物叶片 N 含量的变异系数为 0.23~0.31,细根 N 含量的变异系数分别为 0.32~0.39,可知叶片 N 含量的变异系数在全部物种及生长型的分类中均低于细根(图 2)。

**2.2 叶片和细根 N 含量沿海拔梯度的变异规律**

随海拔梯度升高, N 含量在不同器官和不同生长型中均存在差异(图 3)。当考虑全部物种时,叶片 N 含量随海拔升高而增加( $R^2=0.31$ ,  $P<0.05$ ),细根 N 含量随海拔升高呈现下降趋势,但二



箱体上方不同大写字母表示同一器官不同生长型间差异显著( $P<0.05$ ),不同小写字母表示同一类型不同器官间差异显著( $P<0.05$ )。

图 1 太白山不同生长型植物的叶片和细根 N 含量

Fig. 1 N content of leaves and fine roots of different growth types of plants in the Taibai Mountain

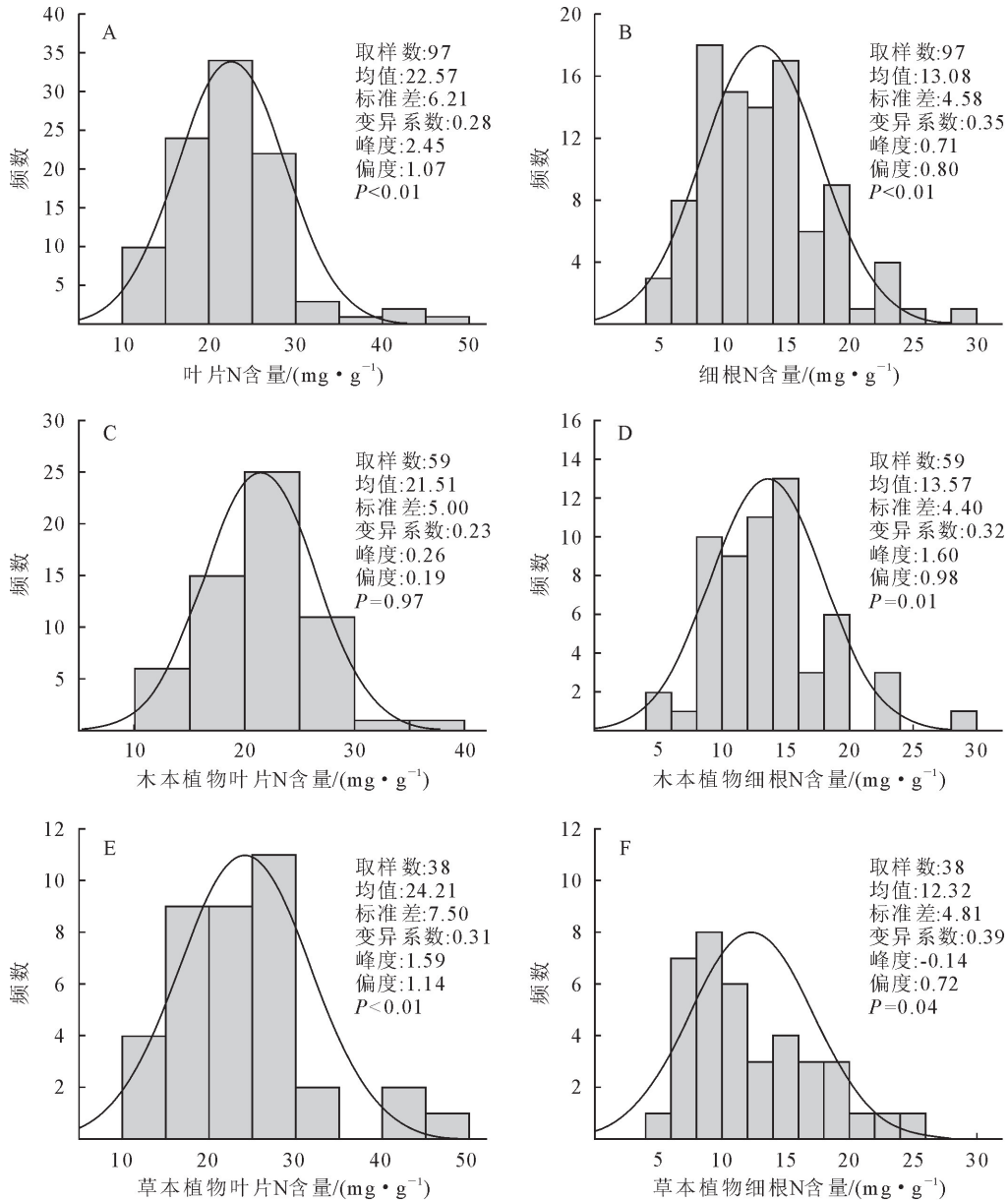


图 2 太白山植物叶片和细根 N 含量频数分布

Fig. 2 Frequency distribution of N content of leaves and fine roots of plants in the Taibai Mountain



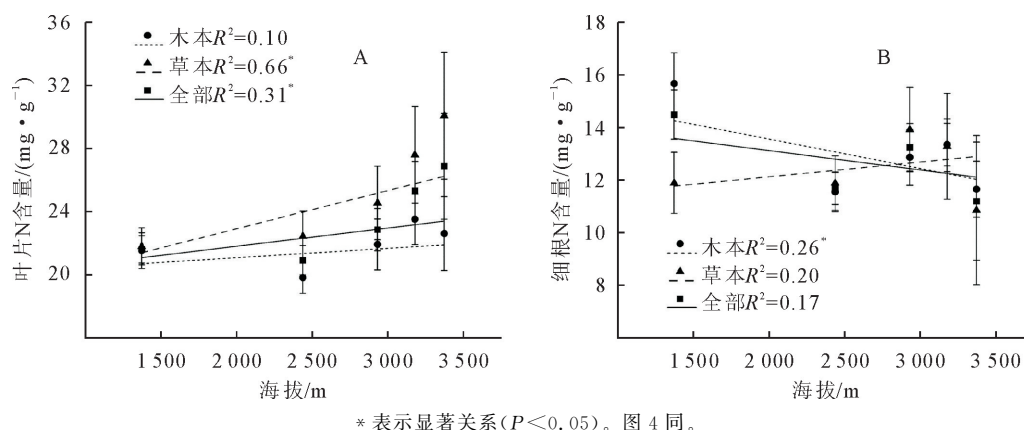


图3 太白山植物叶片和细根 N 含量沿海拔梯度变异

Fig. 3 Variation in leaf and fine root N contents of plants along an altitude gradient in the Taibai Mountain

者之间无显著相关关系( $R^2 = 0.17, P > 0.05$ )。当考虑不同生长型时,木本植物的细根 N 含量同全部物种的变化一致,随海拔升高而降低( $R^2 = 0.26, P < 0.05$ );叶片 N 含量沿海拔升高而增加,但未达到显著水平( $P > 0.05$ )。草本植物中,叶片和细根 N 含量均表现为随海拔升高而升高的趋势,但仅在叶片中表现出显著性( $P < 0.05$ )。

### 2.3 物种系统发育历史对太白山植物叶片和细根 N 含量的影响

K 值法检验结果表明,叶片和细根 N 含量受物种间亲缘关系的影响程度不同(表 2)。在细根中,全部物种和草本植物 N 含量表现出显著系统发育信号( $K = 0.31 \sim 0.45, P < 0.05$ ),而木本植物细根 N 含量却未表现出显著系统发育信号( $P > 0.05$ )。在叶片中,全部物种和不同生长型 N 含量的 K 均较小,物种亲缘关系对其影响均不显著( $P > 0.05$ )。

表 2 太白山植物叶片和细根 N 含量的系统发育信号

Table 2 Phylogenetic signals of leaf and fine root N content of plants in the Taibai Mountain

器官	类型	物种数	K
细根	全部	74	0.31*
	木本	45	0.18
	草本	29	0.45*
叶片	全部	74	0.14
	木本	45	0.18
	草本	29	0.11

注: \* 表示显著关系( $P < 0.05$ )。表 3 同。

### 2.4 太白山植物叶片和细根 N 含量与环境因素的关系

Pearson 相关性分析结果表明,木本植物细根 N 含量与 MAT 间呈显著正相关关系( $P < 0.05$ ),而全部物种和草本植物细根 N 含量与气候和土壤因子的关系均不显著( $P > 0.05$ )。全部物种的叶片 N 含量与 MAT 和 SAP 呈负相关关系( $P < 0.05$ ),草本植物的叶片 N 含量与 MAP 和 SAP 呈负相关

关系( $P < 0.05$ ),而木本植物的叶片与环境因子的关系均未达到显著水平( $P > 0.05$ , 表 3)。

## 3 讨论

### 3.1 太白山植物细根与叶片 N 含量特征

本研究发现太白山植物叶片和细根 N 含量存在显著差异,表现为叶片 N 含量高于细根,这与前人研究一致<sup>[4,20]</sup>。叶片和细根养分差异主要取决于器官间的生长特性和功能属性,叶片在植物体内发挥着光合作用、呼吸作用 and 水分利用等多种生理功能,需要比细根更高的养分含量以支持植物生理代谢活动<sup>[21]</sup>。此外, N 是叶绿素和蛋白质的必需元素,高 N 浓度与高光合作用和呼吸能力呈正相关<sup>[22]</sup>。细根相比叶片对养分含量的需求低<sup>[8]</sup>,因此表现为细根 N 含量低于叶片 N 含量。同时,细根 N 含量在不同生长型中均表现出比叶片更高的变异性,这与 Zhang 等<sup>[7]</sup>研究中提出的元素可塑性假说的结果一致,即细根通过改变养分含量来适应复杂的地下物理环境和生物(菌根和根际微生物定殖)环境,地上器官缺乏养分时细根吸收大量 N 和 P 元素保证供给,不缺乏时则将多余养分储存,因此细根具有更高的元素可塑性。而叶片作为活跃的代谢器官,需要维持稳定的养分含量以保证最佳的生理特性,因此表现出更为稳定的养分特征<sup>[23]</sup>。

在不同的生长型中,草本植物叶片 N 含量显著高于木本植物,这与生长速率假说(growth rate hypothesis, GRH)一致。草本植物生长周期短,需要在短时间内吸收足够养分,使其最大限度地生长、发育和繁殖,因此集聚了更高的养分含量<sup>[24]</sup>。而木本植物生长速度慢,养分因木质化程度高而被稀释,周转速率慢,表现为较低的 N 含量<sup>[8]</sup>。这也表明植物不同生长型因其生理结构差异,对养分吸收的策略有所不同。

表 3 太白山植物叶片和细根 N 含量与环境因子的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis of fine root and leaf N content of plants with environmental factors in the Taibai Mountain

指标	细根			叶片		
	全部	木本	草本	全部	木本	草本
MAT	—	0.30 *	—	−0.21 *	—	—
MAP	0.07	0.13	−0.04	—	−0.19	−0.38 *
SAN	−0.03	−0.11	0.08	−0.18	−0.10	−0.25
SAP	−0.08	—	−0.02	−0.28 * *	−0.22	−0.32 *

注:“—”为去除分类中与其他环境因子存在共线性的因子; \* \* 表示极显著关系( $P < 0.01$ ); MAT, 年均温; MAP, 年降水; SAN, 土壤有效 N; SAP, 土壤速效 P。

3.2 太白山植物叶片和细根 N 含量变异的影响因素

本研究中,细根 N 含量在全部物种中表现出显著的系统发育保守性,而叶片 N 含量的系统发育信号不显著,但与环境因素关系密切。这与其他研究结果类似<sup>[25]</sup>,证实了系统发育对细根性状的作用大于叶片,支持了根性状系统发育保守假说(root trait phylogenetic conservatism, RTPC)<sup>[26]</sup>。此外,本研究表明,细根 N 含量在草本植物表现出显著的系统发育信号,但木本植物中不显著,而 Wang 等<sup>[14]</sup>研究则发现草本植物与木本植物的细根 N 含量都具有显著的系统发育信号,但草本植物系统发育信号更高。这些结果表明生长型对调控细根 N 含量系统发育信号重要性起到了不可忽视的作用。

通过比较不同环境因素与 N 含量关系发现,全部物种中细根 N 含量与气候和土壤因素的关系均不显著,而叶片 N 含量与 MAT 和 SAP 均负相关(表 3),这符合温度-植物生理假说,即低温条件下,植物往往具有更高的养分需求以补偿生理效率的降低<sup>[27]</sup>。温度较低时,植物通常会通过增加叶片 N 含量来增强叶片的羧化能力,进而抵抗低温对酶的抑制作用<sup>[28]</sup>。同 MAT 一致,叶片 N 含量与 SAP 也存在负相关关系。N、P 均作为重要的基础元素参与叶片中光合过程,植物对 N、P 吸收具有协同性<sup>[29]</sup>,低温条件下植物在增加对土壤中 N 元素吸收的同时也会增强对 P 元素的吸收,以满足叶片光合进程中养分需求。太白山地处山区,气候温热多雨加剧了土壤 P 淋溶过程,其 P 含量低于全国平均水平<sup>[30]</sup>,土壤 P 缺乏与叶片 P 需求的矛盾格局导致植物养分吸收对土壤 P 含量变异敏感,因此表现为叶片养分元素与 SAP 强烈的负相关关系。

不同生长型 N 含量沿环境梯度的变化趋势不同。研究发现木本植物细根 N 含量随海拔升高而逐渐呈现降低趋势,且与 MAT 呈正相关关系,而草本植物叶片和细根中的 N 含量沿海拔梯度均呈相反趋势。这可能是由于在太白山低海拔地区,植物群落以落叶阔叶植物为主要优势种,生长季中叶片

养分需求高,因此木本植物需要细根吸收大量 N 以满足地上结构需求。而草本层作为林下植被,可获取光照资源有限<sup>[31]</sup>,且草本植物根系分布在土壤表层,在木本植物的强烈竞争作用下,根系可获取养分少,则呈现出低 N 含量状态。随海拔升高,植物群落优势种转变为常绿针叶树种及灌草,常绿针叶植物采取延长寿命但降低生理活性的策略,对养分需求(如 N 含量)降低。然而,高海拔地区的草本植物寿命变短,在有限的生长季内通过提高叶片和细根 N 含量来快速完成其生活史<sup>[32]</sup>。

4 结论

通过系统考察秦岭太白山北坡不同海拔垂直带内 74 种植物的叶片和细根 N 含量的变异规律,结果发现,与细根相比,叶片具有高的 N 含量和低的 N 含量变异性,表明植物倾向于分配更多 N 素到叶片中以保证充足的养分供应。不同生长型中,草本植物叶片 N 含量显著高于木本植物。叶片 N 含量与环境因素关系密切,与 MAT、MAP 和 SAP 负相关,而细根 N 含量则主要受系统发育因素影响。

参考文献:

[1] VITOUSEK P M, MELILLO J M. Nitrate losses from disturbed forests: patterns and mechanisms[J]. Forest Science, 1979, 25(4): 605-619.

[2] FOWLER D, COYLE M, SKIBA U, et al. The global nitrogen cycle in the twenty-first century[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368(1621): 20130164.

[3] GORDON W S, JACKSON R B. Nutrient concentrations in fine roots[J]. Ecology, 2000, 81(1): 275-280.

[4] ZHAO H, HE N P, XU L, et al. Variation in the nitrogen concentration of the leaf, branch, trunk, and root in vegetation in China[J]. Ecological Indicators, 2019, 96: 496-504.

[5] MANZONI S, TAYLOR P, RICHTER A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils[J]. New Phytologist, 2012, 196(1): 79-91.

[6] SLOVAK R, OGURA T, SATBHAI S B, et al. Genetic control of root growth: from genes to networks[J]. Annals of Botany,

- 2016, 117(1):9-24.
- [7] ZHANG J H, HE N P, LIU C C, *et al.* Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants[J]. *Oikos*, 2018, 127(10):1506-1514.
- [8] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, *et al.* Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. *The American Naturalist*, 2006, 168(4):E103-E122.
- [9] HAN W X, FANG J Y, REICH P B, *et al.* Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(8):788-796.
- [10] XU L, HE N P, YU G R. Nitrogen storage in China's terrestrial ecosystems[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 709:136201.
- [11] LI X, LI M X, XU L, *et al.* Allometry and distribution of nitrogen in natural plant communities of the Tibetan Plateau[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:845813.
- [12] MILLA R, REICH P B. Multi-trait interactions, not phylogeny, fine-tune leaf size reduction with increasing altitude[J]. *Annals of Botany*, 2011, 107(3):455-465.
- [13] LIU B, ZHANG J L, LAU M K, *et al.* Diversification and phylogenetic correlation of functional traits for co-occurring understory species in the Chinese boreal forest[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2022, 61(2):369-382.
- [14] WANG R L, WANG Q F, ZHAO N, *et al.* Complex trait relationships between leaves and absorptive roots: coordination in tissue N concentration but divergence in morphology[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(8):2697-2705.
- [15] 任毅, 刘明时, 田联会. 太白山自然保护区生物多样性研究与管理[M]. 北京: 中国林业出版社, 2006.
- [16] WANG R L, CHEN H X, LIU X R, *et al.* Plant phylogeny and growth form as drivers of the altitudinal variation in woody leaf vein traits[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10:1735.
- [17] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1):115-122.
- TANG Z Y, FANG J Y, ZHANG L. Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains[J]. *Chinese Biodiversity*, 2004, 12(1):115-122. (in Chinese)
- [18] 傅抱璞, 虞静明, 李兆元. 秦岭太白山夏季的小气候特点[J]. *地理学报*, 1982, 37(1):88-97.
- FU B P, YU J M, LI Z Y. Microclimatic characteristics of the Qinling Taibai Mountains in summer[J]. *Acta Geographica Sinica*, 1982, 37(1):88-97. (in Chinese)
- [19] BLOMBERG S P, GARLAND T JR, IVES A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile[J]. *Evolution*, 2003, 57(4):717-745.
- [20] 霍怀成, 曹秀文, 刘锦乾, 等. 甘南白龙江 2 种次生林不同器官 C、N、P、K 计量特征[J]. *西北林学院学报*, 2022, 37(4):64-72.
- HUO H C, CAO X W, LIU J Q, *et al.* Stoichiometric characteristics of C, N, P, and K in different organs of two secondary forests in Bailongjiang, Gannan[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, 37(4):64-72. (in Chinese)
- [21] ZHANG Q, XIONG G M, LI J X, *et al.* Nitrogen and phosphorus concentrations and allocation strategies among shrub organs: the effects of plant growth forms and nitrogen-fixation types[J]. *Plant and Soil*, 2018, 427(1/2):305-319.
- [22] ZHAO M Y, LUO Y K, CHEN Y H, *et al.* Varied nitrogen versus phosphorus scaling exponents among shrub organs across eastern China[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 121:107024.
- [23] WANG J Y, WANG J N, GUO W H, *et al.* Stoichiometric homeostasis, physiology, and growth responses of three tree species to nitrogen and phosphorus addition[J]. *Trees*, 2018, 32(5):1377-1386.
- [24] PANG Y, TIAN J, LIU L X, *et al.* Coupling of different plant functional group, soil, and litter nutrients in a natural secondary mixed forest in the Qinling Mountains, China[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(46):66272-66286.
- [25] VALVERDE-BARRANTES O J, SMEMO K A, BLACKWOOD C B. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees[J]. *Functional Ecology*, 2015, 29(6):796-807.
- [26] VALVERDE-BARRANTES O J, FRESCHE T, ROUMET C, *et al.* A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(4):1562-1573.
- [27] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(7):682-713.
- TIAN D, YAN Z B, FANG J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7):682-713. (in Chinese)
- [28] ASNER G P, MARTIN R E, ANDERSON C B, *et al.* Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(3):973-988.
- [29] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 等. 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(3):222-230.
- SONG Y T, ZHOU D W, LI Q, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in northeast China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(3):222-230. (in Chinese)
- [30] 李丹维, 王紫泉, 田海霞, 等. 太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征[J]. *土壤学报*, 2017, 54(1):160-170.
- LI D W, WANG Z Q, TIAN H X, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus contents in soils on Taibai Mountain and their ecological stoichiometry relative to elevation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(1):160-170. (in Chinese)
- [31] RUNDEL P W, COOLEY A M, GERST K L, *et al.* Functional traits of broad-leaved monocot herbs in the understory and forest edges of a Costa Rican rainforest[J]. *PeerJ*, 2020, 8:9958.
- [32] KÖRNER C. The nutritional status of plants from high altitudes: a worldwide comparison[J]. *Oecologia*, 1989, 81(3):379-391.