

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201511004

引文格式: 姬明飞, 姚航航, 张晓玮. 宝天曼自然保护区两种优势藓类植物 C、N、P 生态化学计量特征研究 [J]. 广西植物, 2017, 37(2):204-210
JI MF, YAO HH, ZHANG XW. C, N and P ecological stoichiometry of two bryophyte plants in Baotianman Nature Reserve [J]. Guihaia, 2017, 37(2):
204-210

宝天曼自然保护区两种优势藓类植物 C、N、P 生态化学计量特征研究

姬明飞^{1,2}, 姚航航¹, 张晓玮^{2*}

(1. 南阳师范学院 生命科学与技术学院, 河南 南阳 473061; 2. 兰州大学 生命
科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 该研究以宝天曼自然保护区两种优势藓类物种大羽藓 (*Thuidium cymbifolium*) 和无边提灯藓 (*Mnium immarginatum*) 为对象, 测定和分析了不同海拔生境条件下苔藓植物绿色组织和土壤的 C、N、P 含量及其比值。结果表明: 该区域内两种藓类植物绿色组织的 C、N、P 含量范围是 46.81%~49.09%、0.21%~0.25%、0.02%~0.08%; 不同元素在海拔间存在较大差异, 具体表现为大羽藓的 C、N 含量在不同海拔间差异显著, 无边提灯藓的 N、P 含量在不同海拔梯度间差异显著, 但总体仅 N 元素随海拔的上升表现出显著下降的趋势; 土壤的 C、N、N:P 和 C:P 比值总体上表现出随海拔升高而增加的变化趋势, 而土壤 P 含量以及 C:N 比值随海拔梯度的变化并未表现出一致的变化趋势; 同时, 随着土壤 C 含量增加, 大羽藓 C 含量呈现上升趋势, 无边提灯藓呈现下降趋势; 随着土壤 N 元素含量的增加, 两种藓类物种表现的趋势仍然与前者一致; 随着土壤 P 元素含量的升高, 大羽藓的 N:P 显著下降, 而无边提灯藓的 N:P 则显著上升; 此外, 叶片 N:P 均值为 8.51, 介于 14 和 16 之间, 说明植物生长受 N 元素的限制。以上结果说明: 两种藓类植物对土壤 P 元素利用上存在差异, 导致两种藓类化学计量学特征的变化, 且与全球尺度相比, 该区域的藓类植物的生长共同受到了土壤 N 含量的限制作用。该研究结果为预测藓类植物营养元素的限制情况和生态适应机制提供了参考。

关键词: 藓类植物, 土壤养分, 化学计量学, 宝天曼自然保护区, 海拔梯度

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)02-0204-07

C, N and P ecological stoichiometry of two bryophyte plants in Baotianman Nature Reserve

Ji Ming-Fei^{1,2}, Yao Hang-Hang¹, Zhang Xiao-Wei^{2*}

(1. School of Life Sciences and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, Henan, China; 2. State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: In order to explore adaptation mechanism on the bryophyte plants in Baotianman Nature Reserve, our research determined the ecological stoichiometry characteristics of *Thuidium cymbifolium* and *Mnium immarginatum* and revealed the relationships of these nutrient contents with soil nutrients along altitudinal gradients. Our results suggested that the contents of C, N and P in both species were ranged from 46.81% to 49.09% for C, 0.21%–0.25% for N, 0.02%–0.08% for P, re-

收稿日期: 2016-02-04 修回日期: 2016-04-16

基金项目: 南阳师范学院科研项目 (zx2012015); 河南省科学技术研究重点项目 (13A180817); 河南省基础与前沿技术研究计划项目 (142300410453) [Supported by Scientific Research Foundation of Nanyang Normal University (zx2012015); Foundation of Henan Educational Committee (13A180817); Foundation and Advanced Technology Research Program of Henan Province (142300410453)].

作者简介: 姬明飞 (1984-), 男, 河南南阳人, 副教授, 主要从事植物生理生态学和森林生态学研究, (E-mail) jimfy@gmail.com。

*通信作者: 张晓玮, 博士, 主要研究方向为植物生理生态学, (E-mail) zhangxw10@lzu.edu.cn。

spectively. There existed higher variability among different altitude gradients, *Thuidium cymbifolium* differed significantly for C and N contents, and *Mnium immarginatum* differed significantly in N and P, while only N exhibited a significant decreasing trend with increasing altitude. The C, N, N : P and C : P of soil exhibited an increasing trends with increasing elevation, which were different from soil P and C : N. The content of C in *Thuidium cymbifolium* increased with the increase of soil C, while *Mnium immarginatum* decreased; the content of N in both species exhibited the same phenomenon with former; the N : P showed different trends between two species, the N : P significantly decreased with soil P in *Thuidium cymbifolium*, while *Mnium immarginatum* was opposite. Moreover, the mean of leaf N : P was 8.51, which indicated that both of two species were limited by soil N content. These results suggested that two bryophyte species had different utilization ways on soil P element, and the growth of the bryophyte plants in Baotianman Nature Reserve were suffered from N limitation along the altitudinal gradients.

Key words: bryophyte plants, soil nutrient, stoichiometry, Baotianman Nature Reserve, altitude gradient

生态化学计量学(ecological stoichiometry)就是在生态学和化学计量学基本原理的基础上研究和分析生态过程中多种化学元素(主要是 C、N、P)平衡以及其对生态过程相互影响的科学(贺金生和韩兴国, 2010; Michaels, 2003; Aerts & Chapin, 2000; Elser et al, 2000; Tilman, 1982; Reiners, 1986)。此理论的诞生,对于揭示植物的营养状况和区域生境的养分供给能力,对深入研究植物生态化学计量学的适应机制具有重要指导意义,为理解生态系统过程中土壤-植物-环境三者之间的关系提供了新的研究思路 and 手段(Elser et al, 2000)。

苔藓是一类由水生向陆生过度的植物类群,其常常作为初生演替的先锋植物,在生物多样性维持和生态系统功能的发挥起到至关重要的作用(吴虹玥等, 2005)。目前,已有的研究涉及苔藓的形态、繁殖特征、生理适应等方面的研究(Robinson et al, 2000; 玄雪梅等, 2004; Gilme, 2007),涉及化学计量学适应机制的研究较少(田维莉和孙守琴, 2011)。利用化学计量学的方法探究土壤养分与苔藓植物元素含量的关系研究,可探明苔藓植物作为先锋植物其独特的适应机制,为苔藓植物的保护和利用提供理论数据支持(孙守琴等, 2009; Waite & Sack, 2011; Sun et al, 2013)。

为了解苔藓植物化学计量学的适应机制,同时验证生态化学计量学的系列假说,本研究在宝天曼自然保护区选择了两种常见的优势藓类植物(大羽藓和无边提灯藓)作为研究对象(李孝伟等, 2005)。比较了不同海拔梯度下藓类植物的碳、氮、磷含量以及比值的差异性,并结合土壤养分进行了分析,为揭示苔藓植物生态适应与环境改良的化学计量学机制提供了参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

宝天曼自然保护区位于河南省西南部内乡县境内,地处秦岭东段,伏牛山南坡,地理坐标为 $33^{\circ}25' \sim 33^{\circ}33' N$, $111^{\circ}53' \sim 112^{\circ} E$ 。宝天曼自然保护区属北亚热带向南暖温带过渡区域,森林植被覆盖率95.4%,群落垂直分布明显,区内海拔相对高度差1 330 m。年均气温 15.1 $^{\circ}C$, 年均降水量 885.6 mm,多集中在6-8月,年均蒸发量 991.6 mm,年均相对湿度为 68%。宝天曼自然保护区内藓类植物资源丰富,是进行本研究的理想场地(李孝伟等, 2005)。

1.2 样地设置与样品采集

于2014年当地植物生长旺季(8月份)进行野外采集,以宝天曼自然保护区自葛条爬(海拔 600 m)到宝天曼顶(海拔 1 830 m)为研究区域,途经大石窑(海拔 820 m)、山门(海拔 1 030 m)、秋林飞瀑(海拔 990~1 340 m)、蛮子庄(海拔 1 450 m)、扫帚场(海拔 1 650 m)等地,设置 6 个海拔梯度。每个海拔梯度下设置 3 个 100 m \times 2 m 样带,每个样带间隔在 50 m 以上。在每一个样地之中,随机设置 8 个 50 cm \times 50 cm 的样方,采集每一样方内所有藓类植物种类。然后采集样品分别装入单独的塑料保鲜袋中,在带回实验室的过程中采用冰袋进行保鲜,回到实验室之后立即放入冰箱内保存(Sun et al, 2013)。同时,每个样方内分别用 5 个直径为 5 cm 的土钻进行表层(0~10 cm)土壤样品采集。根据野外调查,土壤类型垂直分布变化较为明显:海拔 1 300 m 以上为山地棕壤,海拔 800~1 300 m 为山地黄棕壤,海拔 600~800 m 为山地褐土。采集每个样点区的藓

类植物生长基质样品,以便测定其养分含量等指标。

1.3 样品处理

将收集的藓类植物个体,在 60 ℃ 的条件下,烘干 48 h 到恒重。在分析之前将样品内的假根以及棕色的死亡部分剔除,将剩余的干燥样品磨碎至粉末后测定 C、N、P 含量。C、N 含量用碳氮分析仪 (Vario MAX CN, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany) 测定; P 含量采用电感耦合等离子体原子发射光谱仪测定 (iCAP6300, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)。另外,土壤样品风干后,去除根、石头等杂物,使用研磨仪粉碎,过 0.15 mm 筛,装入塑料袋中备用。土壤有机碳、全磷和全氮分别采用重铬酸钾外加热法、 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 法及凯氏定氮法测定。

1.4 数据处理

计算两种藓类物种地上组织元素在不同海拔的全 C 浓度、全 N 浓度、全 P 含量及化学计量比,并进行单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和 LSD 法进行显著性检验。然后使用线性回归分析土壤元素含量与藓类植物地上组织元素含量之间的相关性。以上统计分析利用 SPSS 16.0 和 Origin 7.0 软件进行。

2 结果与分析

2.1 两种藓类地上组织 C、N、P 及其比率随海拔的变化模式

大羽藓地上组织的 C、N、P 含量分别在 46.81%~48.81%、0.21%~0.25% 和 0.03%~0.06% 之间变化,平均值分别为 47.81%、0.23%、0.045%,且 C、N、P 分别在海拔 585、1 001 和 1 205 m 处时含量最低。除 P 元素在海拔间无显著差异外,C、N 含量在不同海拔梯度间存在显著差异,但三种元素沿海拔梯度变化均未表现出明显的变化规律 (表 1)。同时,不同海拔梯度下大羽藓叶片的 C : N、N : P 和 C : P 值分别在 192.15~223.10、4.01~12.38 和 858.56~2675.76 之间,其值分别在海拔 585、1 001 m 处发现最低值,但其数值随海拔变化均未呈现出显著的变化趋势 (表 1)。

无边提灯藓地上组织中的 C 含量在 47.13%~49.09% 之间,N 含量在 0.21%~0.25% 之间,P 含量在 0.02%~0.07% 之间分布,平均值分别为 48.11%、0.23%、0.045%,且分别在 1 465、1 205 m 处发现最小值。除 C 含量在海拔梯度间无显著差异外,N、P

含量在不同海拔梯度间差异显著。同时,无边提灯藓的 C : N、N : P 和 C : P 分别在 190.15~229.57、3.64~11.40 和 780.33~2 144.93 范围波动,最小值分别出现在 585、799 m; 总体看,无边提灯藓地上组织的 C、N、P 及其比率沿海拔升高也未表现出明显的变化趋势 (表 2)。

2.2 不同海拔表层土壤 C、N、P 含量及化学计量比

不同海拔下表层土壤的 C 含量在 1.08%~6.72% 之间,N 含量在 0.07%~0.35% 之间,P 含量在 0.03%~0.08% 之间分布,分别在 585、1 465 m 处发现最小值;其 C : N、N : P 和 C : P 分别在 14.22~19.20、1.40~10.33 和 21.33~168.00 范围分布 (表 3),分别在 799、585 m 处发现最小值。土壤 C、N、N : P 和 C : P 值总体上表现出随海拔升高而增加的变化趋势,而土壤 P 含量以及 C : N 随海拔梯度的变化并未表现出某一变化趋势 (表 3)。

2.3 藓类植物地上组织化学计量学特征变异的影响因素

2.3.1 两种藓类植物地上组织 C、N、P 以及 N : P 与土壤养分的关系 分别对大羽藓和无边提灯藓叶片 C、N、P 元素含量以及 N : P 与土壤中养分含量进行线性回归分析,结果显示:土壤中三种元素的含量仅仅只有 N 元素与大羽藓叶片中的 N 含量呈极显著的相关性 ($P < 0.05$),其余均不显著;大羽藓和无边提灯藓叶片 C 含量表现出随土壤 C 含量上升而呈现微弱的上升趋势;在 P 元素的利用上,两种藓类物种截然相反,随着土壤 P 含量的增加,大羽藓叶片中的 P 含量表现出上升的趋势,而无边提灯藓叶片 P 含量呈现下降的趋势 (图 1:a-c)。土壤中的三种元素含量与叶片 N : P 的关系研究发现,大羽藓和无边提灯藓表现出相反的两种趋势。随着土壤 C 含量增加,大羽藓叶片 C 含量呈现上升趋势,无边提灯藓在下降;随着土壤 N 元素含量的增加,两种藓类物种表现的 trend 仍然与前者一致;随着土壤 P 元素含量的升高,大羽藓的 N : P 显著下降,而无边提灯藓的 N : P 则显著上升 (图 1:d-f)。这些结果说明两种藓类植物对养分的利用方式存在种间差异,尤其是大羽藓对土壤 P 的利用效率较高。

2.3.2 两种藓类植物地上组织的 C、N、P 含量及其比率特征的种间差异 从表 4 分析中可以发现,种间差异和海拔对藓类植物地上组织的 C、N、P 及其比率的影响不同;海拔差异主要影响宝天曼自然保护区藓类植物 N 的储存和 C : N 的比率,而对其余指

表 1 大羽藓地上组织的碳、氮、磷含量与化学计量比

Table 1 Nutrient contents and ratio of aboveground of *Thuidium cymbifolium*

海拔 Altitude (m)	碳 C (%)	氮 N (%)	磷 P (%)	碳:氮 C:N	氮:磷 N:P	碳:磷 C:P
585	46.81 ± 0.47a	0.25 ± 0.03bc	0.04 ± 0.02a	192.15 ± 19.65a	10.06 ± 8.62a	1 854.92 ± 1 489.80a
799	48.81 ± 0.61b	0.25 ± 0.04c	0.06 ± 0.02a	200.97 ± 31.82ab	4.26 ± 0.82a	858.56 ± 221.23a
1 001	47.44 ± 1.16a	0.21 ± 0.01a	0.06 ± 0.03a	223.10 ± 15.51b	4.01 ± 1.61a	891.69 ± 359.86a
1 205	47.94 ± 1.26ab	0.23 ± 0.01abc	0.03 ± 0.01a	208.16 ± 13.51ab	8.03 ± 3.35a	1 665.50 ± 697.59a
1 465	47.95 ± 0.37ab	0.22 ± 0.02abc	0.04 ± 0.03a	220.48 ± 18.94b	11.46 ± 9.46a	2 531.24 ± 2 202.90a
1 650	47.47 ± 0.86a	0.22 ± 0.02ab	0.04 ± 0.05a	220.20 ± 17.03b	12.38 ± 10.23a	2 675.76 ± 2 226.64a

注: 数值 = 平均值 ± 标准差。同列不同字母表示叶片在不同海拔高度的差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Value = $\bar{x} \pm s$. Different letters in the same column meant significant differences while leaves along the different elevations. The same below.

表 2 无边提灯藓地上组织的碳、氮、磷含量与化学计量比

Table 2 Nutrient contents and ratio of aboveground of *Mnium immarginatum*

海拔 Altitude (m)	碳 C (%)	氮 N (%)	磷 P (%)	碳:氮 C:N	氮:磷 N:P	碳:磷 C:P
585	48.33 ± 1.56a	0.25 ± 0.01b	0.05 ± 0.03abc	190.15 ± 15.14a	6.56 ± 4.18a	1 263.12 ± 825.17a
780.33 ± 256.85a	799	47.89 ± 1.21a	0.22 ± 0.03a	0.07 ± 0.02bc	216.77 ± 22.23ab	3.64 ± 1.24a
2 310.11 ± 3 845.86a	1 001	47.79 ± 2.48a	0.23 ± 0.03ab	0.05 ± 0.02ab	211.80 ± 22.90ab	11.40 ± 20.13b
2 144.93 ± 585.43a	1 205	48.32 ± 1.40a	0.21 ± 0.02a	0.02 ± 0.01a	228.97 ± 31.47b	9.36 ± 2.13ab
1 769.59 ± 656.04a	1 465	47.13 ± 1.21a	0.23 ± 0.02ab	0.03 ± 0.01ab	206.48 ± 11.80ab	8.65 ± 3.45ab
1 316.53 ± 1 300.59a	1 650	49.09 ± 1.50a	0.22 ± 0.02a	0.06 ± 0.03bc	229.57 ± 23.98b	5.93 ± 6.01a

标则无显著影响。从物种水平分析可知, 只有 P 含量和 N:P 在两种藓类植物间存在显著差异, 说明两种藓类植物的种间对 P 的利用机制存在差异。

3 结论与建议

植物叶片对环境变化敏感且可塑性较大, 其营养元素的组成反映植物相应的生存策略(冯秋红等, 2010)。本研究中, 藓类植物地上组织含 C 率都在 47.8% 左右, 含碳量并不比其他阔叶树低, 而 C:N 明显高于全球的平均水平 22.5 (Elser et al, 2000), C:P 明显大于全球平均水平的 232。这样的结果也从一个方面反映出藓类植物在最大限度获取 C 积累上存在独特方式。此外, 本研究中, 藓类植物地上组织 C、N、P 三种元素中只有 N 元素表现出了显著的海拔差异, 进一步说明海拔升高主要限制宝天曼自然保护区藓类植物 N 的储存。Elser et al(2010)提出的生长速率假说指出, 植物对于元素

的吸收和运输伴随着质量和能量的变化, 而 N、P 元素分别作为生物体活性密切相关的酶(eg. RuBP 羧化酶)以及蛋白合成相关 RNA 的主要成分(Elser et al, 2003), 势必会与生长速率和能量的代谢存在紧密的关系, 也就是说植物叶片的 C:N 和 C:P 代表植物吸收营养元素时同化 C 的能力, 反映植物的养分利用效率(Herbert et al, 2003)。然而, 叶片的化学计量学特征随着季节的更替和生长阶段而不断变化, 仅仅一次性的采样分析结果不可能完全反应出藓类植物的化学计量学的动态变化, 更加全面、科学和合理的研究有待于继续深入。

土壤理化性质的差异, 可能是影响植物化学计量学特征变化的重要原因(Vitousek et al, 1995; Thompson et al, 1997; Reich & Oleksyn, 2004; Han et al, 2005; 刘万德等, 2010)。以往的研究发现, 在较低海拔处, 高温湿润的环境使得土壤有机质积累相对容易; 随着海拔的升高, 水热条件逐渐降低, 凋落物养分循环减弱, 使得土壤养分含量呈现下降

表 3 不同海拔土壤碳氮磷含量及化学计量比
Table 3 Nutrient contents and ratio in soil from different sites

海拔 Altitude (m)	碳 C (%)	氮 N (%)	磷 P (%)	碳:氮 C:N	氮:磷 N:P	碳:磷 C:P
585	1.08 ± 0.07a	0.07 ± 0.07a	0.05 ± 0.01ab	15.42 ± 0.21a	1.40 ± 0.13a	21.60 ± 4.15a
799	1.28 ± 1.41b	0.09 ± 0.04a	0.06 ± 0.01b	14.22 ± 0.32a	1.50 ± 0.05a	21.33 ± 6.14a
1 001	2.21 ± 0.28b	0.13 ± 0.01bc	0.08 ± 0.00c	17.00 ± 0.50b	1.63 ± 0.42a	27.63 ± 6.30b
1 205	2.62 ± 0.50bc	0.16 ± 0.03c	0.06 ± 0.01b	16.38 ± 0.41b	2.67 ± 0.31b	43.67 ± 2.67c
1 465	4.81 ± 0.61c	0.31 ± 0.04d	0.03 ± 0.01a	15.52 ± 0.20a	10.33 ± 0.21d	160.33 ± 1.34d
1 650	6.72 ± 0.70d	0.35 ± 0.02d	0.04 ± 0.00a	19.20 ± 0.64c	8.75 ± 0.36c	168.00 ± 3.51d

表 4 两种藓类物种叶组织元素含量及化学计量比的双因素方差分析
Table 4 Comparisons of the stoichiometric characteristics and stoichiometric ratio of leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) among different habitats

项目 Item	海拔 Altitude (m)		物种 Species		海拔 × 物种 Altitude × Species	
	F	P	F	P	F	P
碳 C	1.614	ns	1.870	ns	3.331	ns
氮 N	0.002	0.002	0.003	ns	0.001	ns
磷 P	0.002	ns	0.003	0.03	0.0001	ns
碳:氮 C:N	1 774.57	0.003	84.328	ns	622.16	ns
氮:磷 N:P	57.618	ns	4.291	0.04	155.515	ns
碳:磷 C:P	2 721.501	ns	1 829.884	ns	6 229.674	ns

的趋势(丁小慧等, 2012)。本研究的结果与以往研究结果不一致,究其原因,可能是样地内物种组成、丰富度以及地形等其他因素产生一定的影响(Zheng & Shanguan, 2007; Yu et al, 2011)。此外,土壤 P 元素随海拔没有明显的变化趋势,这主要是因为 P 元素来自于岩石的风化,且风化程度在 0~60 cm 的土层内差异不大,造成了 P 元素较为稳定的表现(刘兴诏等, 2010; Zhang et al, 2011)。研究土壤元素含量与植物化学计量学特征之间的关系,可以准确地反映出植物自身对于元素选择性利用的策略,在本研究中,两种藓类植物对养分的利用方式存在明显的种间差异,尤其是对土壤 P 的利用上差别更加明显;究其原因,藓类植物这类群体在特殊环境下存在独特的养分利用策略:藓类植物多生长在光照、养分和水分受到一定限制的环境条件下,这些因素造就了藓类植物通过改变表型(如:CMA,

及单位面积冠层质量),以及生态多样性从而使自身积累更多的碳元素(Sack et al, 2003; Waite & Sack, 2011; Swanson & Flanagan, 2001);或是在从土壤中吸收营养成分和水分较为困难的情况下,改为直接从雨水和大气中吸收营养物质(Pott & Turpin, 1996)。结合本研究,无边提灯藓个体体纤细,直立丛生,而大羽藓体型相对较大,与环境的接触面积较大,其从空气和雨水中吸取养分的能力更强,直接造成 N:P 变化的不同趋势。

与此同时,植物叶片的 N:P 可以作为判断环境对植物生长养分供应情况的指标,具体表现如下:当植物 N:P>16 时,说明植物受到 P 元素缺乏限制;而当<14 时,则说明 N 元素缺乏而抑制植物生长(Koerselman & Meuleman, 1996),而在 14~16 时,植物生长受 N、P 的共同影响。本研究中,两种藓类植物地上组织的 N:P 均小于 14(平均值为 8.51),

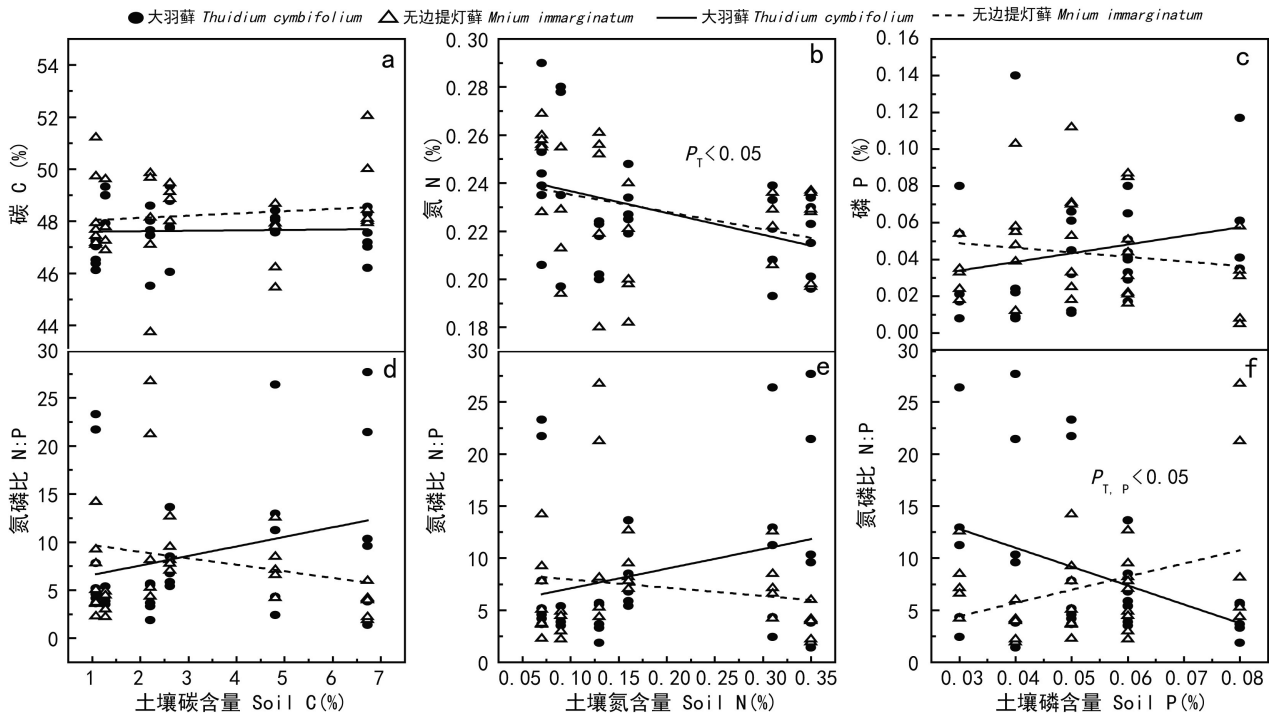


图 1 两种藓类植物叶片与土壤养分的关系

Fig. 1 Relationship between the leaves and soil nutrients in two species

说明两种藓类植物虽然在养分利用上的策略存在差异,但其生长总体上受到了 N 的限制。产生这样的原因,可能是因为本研究选取的两种藓类物种对于 N 元素的吸收利用效率不高,或是对于不同形态的 N 源利用效率存在差异 (Forsum et al, 2004); 除此之外, N : P 比值这个判断养分限制的工具在藓类植物上的精确度也有待商榷。

综上所述,因为在宝天曼自然保护区藓类植物独特的养分利用策略,从而形成了藓类植物地上组织元素含量以及比率的一定变化规律,但是藓类植物养分含量是否还受到与其环境因子的影响? 实验室内养分控制模拟实验结果如何? 这些问题都有待进一步研究。

参考文献:

AERTS R, CHAPIN FS, 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited; are-evaluation of processes and patterns [J]. *Adv Ecol Res*, 30: 1-67.
 CHAPIN FS, 1980. The mineral nutrition of wild plants [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 11: 233-260.
 DING XH, LUO SZ, LIU JW, et al, 2012. Longitude gradient changes on plant community and soil stoichiometry characteristics of grassland in Hulunbeir [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(11) : 3467-

3476. [丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 等, 2012. 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化[J]. *生态学报*, 32(11) : 3467-3476.]
 ELSER JJ, FAGAN WF, DENNO RF, et al, 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 408: 578-580.
 ELSER JJ, NAGY J, KUANG Y, 2003. Biological stoichiometry: an ecological perspective on tumor dynamics [J]. *BioScience* 53: 1112-1120.
 ELSER J, PEACE AL, KYLE M, et al, 2010. Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton [J]. *Ecol Lett*, 13:1256-1261.
 FANG JY, WANG XP, SHEN ZH, et al, 2009. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodivers Sci*, 17(6) : 533-548. [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等, 2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范 [J]. *生物多样性*, 17(6) : 533-548.]
 FENG QH, SHI ZM, DONG LL, et al, 2010. Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(6) : 619-627. [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等, 2010. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应 [J]. *植物生态学报*, 34(6) : 619-627.]
 FORSUM Å, DAHLMAN L, NÄSHOLM T, et al, 2006. Nitrogen utilization by *Hylocomium splendens* in a boreal forest fertilization experiment [J]. *Fun Ecol*, 20: 412-426.
 FRIEND AD, WOODWARD FI, 1990. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season envi-

- ronment [J]. *Adv Ecol Res*, 20: 59–124.
- GEDAN KB, BERTNESS MD, 2009. Experimental warming causes rapid loss of plant diversity in New England salt marshes [J]. *Ecol Lett*, 12: 842–848.
- GLIME JM, 2007. Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology [M]. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. .
- GASTON KJ, 2000. Global patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 405: 220–226.
- HAN W, FANG J, GUO D, et al, 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phyt*, 168: 377–385.
- HE JS, HAN XG, 2010. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(1): 2–6. [贺金生, 韩兴国. 2010. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. *植物生态学报*, 34(1): 2–6.]
- HERBERT DA, WILLIAMS M, RASTETTER EB, 2003. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment [J]. *Biogeochemistry*, 65: 121–150.
- HOBBIE SE, CHAPIN, FS III, 1996. Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics [J]. *Biogeochemistry*, 35: 327–338.
- HOBBIE SE, SCHIMEL JP, TRUMBORE SE, et al, 2000. A mechanistic understanding of carbon storage and turnover in highlatitude soils [J]. *Global Chang Biol*, 6: 196–210.
- KAO WY, CHANG KW, 2001. Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscan thus* populations from central Taiwan [J]. *Aus J Bot*, 49: 509–514.
- KÖRNER CH, 1999. Alpine plants: stressed or adapted? [M]// PRESS MC, SCHOLLES JD, BARKER MG (eds). *Physiological plant ecology*. Oxford: British Ecol Soc, Blackwell Science Ltd: 297–311.
- KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N : P ratio; a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 33: 1441–1450.
- LAMBERS H, CHAPIN FS, PONS TL, 2008. *Plant physiological ecology* [M]. New York: Springer.
- LI XW, YE YZ, MENG L, et al, 2005. A preliminary study on bryophyte of Baotianman Natural Reserve [J]. *J Henan Institute Sci Technol*, 25(3): 50–52. [李孝伟, 叶永忠, 孟丽, 等. 2005. 宝天曼自然保护区藓类植物初步研究 [J]. *河南科技学院学报(自然科学版)*: 25(3): 50–52]
- LIU WD, SU JR, LI SF, et al, 2010. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 30 (23) : 6581–6590. [刘万德, 苏建荣, 李帅峰, 等. 2010. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、P、N 化学计量学特征 [J]. *生态学报*, 30 (23) : 6581–6590.]
- MICHAELS AF, 2003. The ratios of life [J]. *Science*, 300: 906–907.
- POTT U, TURPIN D, 1996. Changes in atmospheric trace element deposition in the Fraser Valley, B.C., Canada from 1960 TO 1993 measured by moss monitoring with *Isoetecium stoloniferum* [J]. *Can J Bot*, 74: 1 345–2 353.
- REICH PB, OLEKSYN J, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 101: 11001–11006.
- REINERS WA, 1986. Complementary models for ecosystems [J]. *Am Nat*, 127: 59–73.
- ROBINSON SA, WASLEY J, POPP M, et al, 2000. Desiccation tolerance of three moss species from continental Antarctica [J]. *Aus Plant Phy*, 27 (5) : 379–388.
- SWANSON RV, FLANAGAN LB, 2001. Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem [J]. *Agr For Meteorol*, 108: 165–181.
- SACK L, COWAN PD, JAIKUMAR N, et al, 2003. The “hydrology” of leaves; co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. *Plant Cell Environ*, 26: 1343–1356.
- SUN SQ, WANG GX, LUO J, et al, 2009. Response and adaption of Bryophytes to the changes of environmental factors [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin (西北植物学报)*, 29(11) : 2360–2365. [孙守琴, 王根绪, 罗辑, 等. 2009. 苔藓植物对环境变化的响应和适应性 [J]. *西北植物学报*, 29(11) : 2360–2365.]
- SUN SQ, WU YH, WANG GX, et al, 2013. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China [J]. *PLoS ONE*, DOI: 10.1371/journal.pone.0058131.
- THOMPSON K, PARKINSON JA, BAND S, et al, 1997. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora [J]. *New Phyt*, 136: 679–689.
- TIAN WL, SUN SQ, 2011. Ecological functions of bryophyte: recent research progress [J]. *Chin J Ecol*, 30(6) : 1265–1269. [田维莉, 孙守琴. 2011. 苔藓植物生态功能研究新进展 [J]. *生态学杂志*, 30(6) : 1265–1269.]
- TILMAN D, 1982. *Resource competition and community structure* [M]. New Jersey: Princeton University Press.
- VITOUSEK PM, MOONEY HA, LUBCHENCO J, et al, 1997. Human domination of earth's ecosystems [J]. *Science*, 277: 494–499.
- WAITE M, SACK L, 2011. Does global stoichiometric theory apply to bryophytes? Tests across an elevation × soil age ecosystem matrix on Mauna Loa, Hawaii [J]. *J Ecol*, 99: 122–134.
- WANG XP, FANG JY, ZHU B, 2008. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China [J]. *For Ecol Mang*, 255 (12) : 4 007–4 020.
- WILLIS SG, 2009. Dynamic distribution modelling: predicting the present from the past [J]. *Echography*, 32:5–12.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428: 821–827.
- WU HY, BAO WK, WANG A, 2005. Concentrations and characteristics of chemical elements in bryophytes [J]. *Chin J Ecol*, 24(1) : 58–64. [吴虹玥, 包维楷, 王安. 2005. 苔藓植物的化学元素含量及其特点 [J]. *生态学杂志*, 24(1) : 58–64.]
- XUAN XM, WANG Y, CAO T, et al, 2004. Environmental physiological characteristics of some mosses in Shanghai: A preliminary study [J]. *Chin J Appl Ecol*, 15(11) : 2117–2121. [玄雪梅, 王艳, 曹同, 等. 2004. 上海地区藓类环境生理学特性的初步研究 [J]. *应用生态学报*, 15(11) : 2117–2121.]
- YU Q, ELSER JJ, HE NP, et al, 2011. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. *Oecologia*, 1: 1–10.
- ZHANG G, HAN X, ELSER JJ, 2011. Rapid top-down regulation of plant C : N : P stoichiometry by grasshoppers in an Inner Mongolia grassland ecosystem [J]. *Oecologia*, 1: 253–64.
- ZHENG S, SHANGGUAN Z, 2007. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China [J]. *Trees-Struct Funct*, 21: 357–370.