科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征

宁志英^{1,2} 李玉霖^{1*} 杨红玲^{1,2} 孙殿超^{2,3} 毕京东¹

¹中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101

摘要 弄清半干旱区植物叶片和细根的碳(C)、氮(N)、磷(P)元素的化学计量特征及其关联性对于认识植物C、N、P元素之间的交互作用及平衡制约关系、植物的养分利用策略, 以及对全球变化的响应具有重要的意义。该研究对科尔沁沙地60种主要植物叶片和细根的C含量、N含量、P含量、C:N、C:P、N:P的差异性及其相关性进行了研究。结果表明: 1)科尔沁沙地60种主要植物叶片平均C含量、N含量、P含量和C:N:P分别为424.20 mg·g⁻¹、25.60 mg·g⁻¹、2.10 mg·g⁻¹和202:12:1。细根平均C含量、N含量、P含量和C:N:P分别为434.03 mg·g⁻¹、13.54 mg·g⁻¹、1.13 mg·g⁻¹和384:12:1。细根N、P含量近似等于叶片平均N、P含量的1/2; 叶片与细根的N:P并无显著差异, 具有明显的保守性, 反映了植物地上和地下养分吸收与分配比例的一致性; 2)不同生活型植物间叶片和细根的C、N、P含量及其化学计量比存在显著差异, 杂类草植物具有较高的叶片N、P含量, 禾草类植物具有较高的叶片C:N和C:P, 一年生杂类草和禾草类植物叶片的N:P较低。与非豆科植物相比, 豆科植物具有较高的C、N含量和较低的C:N, 表明不同生活型植物对养分的适应策略不同; 3)相关分析表明, 叶片和细根的N、P含量间显著正相关, 细根C含量与N含量之间以及C含量与P含量之间显著负相关, 表明植物体内这3种元素之间存在相互作用; 4)科尔沁沙地植物叶片和细根间的C、N、P含量及化学计量比均有显著的正相关关系, 说明植物光合产物和养分在地上和地下部分之间分配具有平行的比例关系, 但不同生活型植物叶片和细根之间元素含量的相关性存在一定差异, 这可能与不同生活型植物的养分利用效率有关。

关键词 沙质草地; 生态化学计量学; 生活型; 根系; 养分

引用格式: 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 孙殿超, 毕京东 (2017). 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 41, 1069–1080. doi: 10.17521/cjpe.2017.0048

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of dominant plants in Horqin Sandy Land

NING Zhi-Ying^{1,2}, LI Yu-Lin^{1*}, YANG Hong-Ling^{1,2}, SUN Dian-Chao^{2,3}, and BI Jing-Dong¹

¹Northwest Institute of Eco-Environment and Resource, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract

Aims The stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in plant organism is vital to understand plant adaptation to environment. In particular, the correlations of elemental stoichiometric characteristics between leaf and fine root could provide insights into the interaction and balance among the plant elements, nutrient use strategies and plant response to global change.

Methods We measured C, N, P contents and C:N, C:P, N:P in leaves and fine roots of 60 dominant plants in Horqin sandy land. The 60 plant species were classified into five life forms and two categories such as perennial forb, annual forb, perennial grass, annual grass, shrub, legume, and non-legume. We statistically analyzed the differences and correlations of C, N and P stoichiometry either between fine root and leaf or among five life forms.

Important findings The average C, N and P concentrations in leaves of 60 plant species in Horqin sandy land are 424.20 mg·g⁻¹, 25.60 mg·g⁻¹ and 2.10 mg·g⁻¹, respectively. In fine roots, the corresponding element concentrations are 434.03 mg·g⁻¹, 13.54 mg·g⁻¹, 1.13 mg·g⁻¹. N and P concentrations in leaf are approximately twice as high as averages in fine root. Furthermore, similar N:P between leaf and fine root indicates conservative characteristic of elemental stoichiometry in plant organism, suggesting that nutrients distribution is proportional between

收稿日期Received: 2017-02-28 接受日期Accepted: 2017-08-29

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: E-mail: liyl@lzb.ac.cn)

aboveground and underground of plants. There are significant difference of C, N, P, C:N, C:P and N:P in leaf and root among five life forms. N and P in forb and C:N and C:P in grass are averagely higher than those in other life forms. N:P in annual forb and grass, however, are lower than those in other life forms. C, N in legume are higher than those in non-legume, while C:N in legume is lower than in non-legume. These results imply that nutrient use strategies are significantly different among plant life forms. Correlations analysis showed that N and P in leaf or fine root positively correlated, but C and N, C and P in fine root negatively correlated, suggesting coupling relationship among C, N and P in leaf and fine root. Subsequently, we detected positively significant correlations in C, N, P and their ratios between leaf and fine root, suggesting proportional distribution of photosynthate and nutrient between aboveground and underground during plant growth. Generally, these results supplied fundamental data to understand mass turnover and nutrients cycling of leaves and roots in sand land.

Key words sandy grassland; ecological stoichiometry; life form; roots; nutrient

Citation: Ning ZY, Li YL, Yang HL, Sun DC, Bi JD (2017). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of dominant plants in Horqin Sandy Land. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1069–1080. doi: 10.17521/cjpe.2017.0048

碳(C)、氮(N)、磷(P)作为生态系统最重要的生源元素,对生态系统的结构和功能具有重要的作用(Westheimer, 1987; Daufresne & Loreau, 2001; Elser *et al.*, 2001)。光合作用同化的C是植物各生理生化过程的底物和能量来源(杨惠敏和王冬梅, 2011),而N和P又是植物光合作用所必需的蛋白质、核酸的重要组成元素。一般来讲,活有机体的元素组成相对稳定,这种稳定性是通过它们积极调控细胞组成成分或体内环境来保持的。但是植物对其生物化学环境的选择具有更大的弹性,它们的元素组成变化也比动物和微生物大,这种变化与气候、土壤养分、植被类型以及植物个体遗传特性有关(Aerts & Chapin, 1999)。因此,植物C、N、P化学计量学已经广泛应用于限制性养分元素判断、生物地球化学循环、种群动态等研究中(曾德慧和陈广生, 2005)。

作为植物体地上部分和地下部分的重要营养器官,植物的叶片和细根在很多性状上表现出关联性(Craime & Lee, 2003; Tjoelker *et al.*, 2005; Withington *et al.*, 2006),认识这种关联性有助于我们理解植物体各性状之间相互作用的机制以及植物对营养物质的利用与分配规律(Evimer & Chapin, 2003; Kerkhoff *et al.*, 2006)。Liu等(2010)对干旱半干旱地区草原植物的研究表明:植物地上和地下部分许多性状之间具有一定的关联性,如叶片和根系N含量之间呈显著的正相关关系。此外,研究植物地上部分和地下部分的元素及其计量比的相关性,有助于我们通过地上部分来对地下部分相关性状进行估计,以此加深对植物功能性状的理解。目前,国内关于植物C、N、P化学计量的研究主要集中在植物叶片上(李玉霖等, 2010; 牛得草等, 2011; 戚德辉等, 2016),对

根系及植物叶片与根系化学计量的关联性的研究并不广泛(徐冰等, 2010; 王晓洁等, 2015),而根系C、N、P的分解释放在生态系统水平的C及养分循环中占有重要的地位。

科尔沁沙地作为我国北方半干旱农牧交错带的典型代表区域,由于强烈的风蚀造成土壤中黏粉粒物质大量损失,土壤养分是该地区植物生长的主要限制因素。目前,已经有较多研究关注该地区植物叶片元素含量的变异特征(赵红洋等, 2010)、养分再吸收能力、土壤养分与植物元素含量的关系(Chen *et al.*, 2011; 周欣等, 2015)。但是,关于科尔沁沙地细根C、N、P化学计量特征及其与叶片元素含量的关系研究鲜见报道。本文通过研究科尔沁沙地60种主要植物细根和叶片的C、N、P含量及其化学计量比,旨在揭示科尔沁沙地主要植物细根和叶片的C、N、P化学计量特征,比较不同功能群植物之间细根和叶片C、N、P化学计量比的差异,分析植物细根和叶片之间C、N、P化学计量特征关联性,为进一步认识沙质草地植物的养分利用策略,以及C、N地球化学循环过程提供资料,为全球变化背景下干旱半干旱地区C、N收支平衡的模拟提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古东北部科尔沁沙地中西部的奈曼旗境内,地理位置为42.97° N, 120.73° E,海拔约为360 m。年平均气温6.5 °C,最热月(7月)平均气温23.5 °C,最冷月(1月)平均气温-13.2 °C,全年≥10 °C的有效积温3 200–3 400 °C,无霜期151天,极端最高气温39 °C,极端最低气温-29.3 °C,夏季

无植被覆盖的沙丘表面最高温度可达57.2–60.0 ℃。年太阳辐射总量为5 200–5 400 MJ·m⁻²，多年平均降水量为360 mm，主要集中在6–8月，年蒸发量1 935 mm，属温带大陆型半干旱气候类型(李玉霖等, 2005)。

研究区的地貌类型以固定沙丘、半固定沙丘、流动沙丘和丘间甸子交错分布为主。优势植物以盐蒿(*Artemisia halodendron*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、杠柳(*Periploca sepium*)等灌木和半灌木，以及狗尾草(*Setaria viridis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和花

苜蓿(*Medicago ruthenica*)等一年生和多年生杂草为主。

1.2 取样方法

在内蒙古农田生态系统国家野外观测研究站3块长期围封样地(样地面积分别为30.00 hm²、5.33 hm²和8.00 hm²，样地之间空间距离3–5 km)上进行取样，根据不同植物功能群选择要调查的植物种类，共选取60种植物作为调查对象。根据植物的生活型，将调查植物划分为灌木/半灌木植物(7种)、一年生禾草(5种)、多年生禾草(6种)、一年生杂类草(27种)、多年生杂类草(15种)(表1)。

表1 科尔沁沙地60种植物名录
Table 1 60 kinds of species list in Horqin sandy land

植物种 Species	拉丁名 Latin name	生活型 Life form	类别 Category	植物种 Species	拉丁名 Latin name	生活型 Life form	类别 Category
艾	<i>Artemisia argyi</i>	AF	NL	尖头叶藜	<i>Chenopodium acuminatum</i>	AF	NL
白草	<i>Pennisetum centrasiaticum</i>	PG	NL	苦参	<i>Sophora flavescens</i>	PF	L
火媒草	<i>Olgaea leucophylla</i>	AF	NL	苦苣菜	<i>Sonchus oleraceus</i>	AF	NL
花苜蓿	<i>Medicago ruthenica</i>	PF	L	赖草	<i>Leymus secalinus</i>	PG	NL
苍耳	<i>Xanthium sibiricum</i>	AF	NL	冷蒿	<i>Artemisia frigida</i>	SH	NL
糙隐子草	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	PG	NL	芦苇	<i>Phragmites australis</i>	PG	NL
叉枝蓼	<i>Polygonum tortuosum</i>	SH	NL	草麻黄	<i>Ephedra sinica</i>	PF	NL
盐蒿	<i>Artemisia halodendron</i>	SH	NL	马齿苋	<i>Portulaca oleracea</i>	AF	NL
刺藜	<i>Chenopodium aristatum</i>	AF	NL	牻牛儿苗	<i>Erodium stephanianum</i>	AF	NL
寸草	<i>Carex duriuscula</i>	PF	NL	毛马唐	<i>Digitaria chrysoblephara</i>	AG	NL
胡枝子	<i>Lespedeza bicolor</i>	PF	L	乳浆大戟	<i>Euphorbia esula</i>	AF	NL
大果虫实	<i>Corispermum macrocarpum</i>	AF	NL	三芒草	<i>Aristida adscensionis</i>	AG	NL
飞燕草	<i>Consolida ajacis</i>	AF	NL	蒙古韭	<i>Allium mongolicum</i>	AF	NL
大籽蒿	<i>Artemisia sieversiana</i>	AF	NL	藜子朴	<i>Inula salsoloides</i>	AF	NL
地锦草	<i>Euphorbia humifusa</i>	AF	NL	沙蓬	<i>Agriophyllum squarrosum</i>	AF	NL
地梢瓜	<i>Cynanchum thesioides</i>	AF	NL	沙生冰草	<i>Agropyron desertorum</i>	PG	NL
鹅绒藤	<i>Cynanchum chinense</i>	AF	NL	砂蓝刺头	<i>Echinops gmelini</i>	AF	NL
二裂委陵菜	<i>Potentilla bifurca</i>	PF	NL	砂引草	<i>Messerschmidia sibirica</i>	AF	NL
防风	<i>Saposhnikovia divaricata</i>	PF	NL	少花蒺藜草	<i>Cenchrus pauciflorus</i>	AG	NL
杠柳	<i>Periploca sepium</i>	SH	NL	唐松草	<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	PF	NL
狗尾草	<i>Setaria viridis</i>	AG	NL	碱菀	<i>Tripolium vulgare</i>	PF	NL
鹤虱	<i>Lappula myosotis</i>	AF	NL	雾冰藜	<i>Bassia dasphylla</i>	AF	NL
华北驼绒藜	<i>Ceratoides arborescens</i>	SH	NL	尖叶铁扫帚	<i>Lespedeza hedysaroides</i>	PF	L
画眉草	<i>Eragrostis pilosa</i>	AG	NL	细叶小苦葵	<i>Ixeridium gracile</i>	AF	NL
密毛白莲蒿	<i>Artemisia sacrorum</i>	AF	NL	小叶锦鸡儿	<i>Caragana microphylla</i>	SH	L
草木犀	<i>Melilotus officinalis</i>	PF	L	塔落岩黄耆	<i>Hedysarum fruticosum</i>	PF	L
黄柳	<i>Salix gordejewii</i>	SH	NL	益母草	<i>Leonurus artemisia</i>	AF	NL
似棘豆	<i>Oxytropis ambigua</i>	AF	L	斜茎黄耆	<i>Astragalus adsurgens</i>	PF	L
蒺藜	<i>Tribulus terrester</i>	PF	NL	猪毛菜	<i>Salsola collina</i>	AF	NL
假苇拂子茅	<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	PG	NL	紫苜蓿	<i>Medicago sativa</i>	PF	L

AF, 一年生杂类草; AG, 一年生禾草; PF, 多年生杂类草; PG, 多年生禾草; SH, 灌木。L, 豆科植物; NL, 非豆科植物。
AF, annual forb; AG, annual grass; PF, perennial forb; PG, perennial grass; SH, shrub。L, legume; NL, non-legume.

2014年7–8月在样地内对调查物种进行取样, 每个物种随机选取5–10个植株, 用铁锹尽量完整地将植株挖出, 带回实验室后(一般在2 h内), 用蒸馏水轻轻洗去植株上的泥沙, 然后摘取植株上完全伸展、没有明显病虫害的成熟叶片和直径 $< 2\text{ mm}$ 的根系(对于假苇拂子茅等根茎型禾草, 一般采集生长在根茎节上的须根), 植物叶片和根系样品各400个。将采集的样品在 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干48–72 h至恒质量后粉碎, 分别测定粉碎样品中的总C、总N和总P含量。用C/N元素分析仪(Costech ECS4010, Milan, Italy)测定样品总C和总N含量, 并用磷钼蓝比色法测定总P含量。

1.3 数据分析

植物叶片及细根的C、N、P采用质量含量, C:N、N:P、C:P及C:N:P均采用质量比。对研究区域中所调查植物叶片和细根C、N、P含量的测定值求平均值, 分析调查物种叶片和细根C、N、P含量以及C:N、N:P和N:P的分布范围和变异特征, 并将所调查物种按生活型计算各类植物叶片和细根C、N、P含量的测定值及C:N、N:P及C:P的平均值。

采用SPSS统计分析软件包(SPSS 16.0 for Windows, Chicago, USA)进行数据统计分析。通过ANOVA分析不同生活型植物叶片和细根C、N、P含量及其比值的差异。利用Pearson相关分析分别检验叶片与细根C、N、P含量及其比值的相关关系, 用回归分析拟合不同植物功能群叶片与细根对应C、N、P含量及其比值之间的关系。为了满足正态分布的要求, 首先对数据进行自然对数转换, 然后进行单因素方差分析、相关和回归分析。数据的正态分布采用One-Sample Kolmogorov-Smirnov Text进行检验。

2 结果和分析

2.1 60种植物叶片与细根C、N、P化学计量特征

科尔沁沙地60种植物叶片C、N、P含量的变化范围分别为 $322.7\text{--}492.1\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $11.5\text{--}45.4\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.63\text{--}5.92\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 细根C、N、P含量的变化范围分别为 $345.3\text{--}496.6\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $5.6\text{--}25.0\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.26\text{--}2.83\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。相对于叶片(C: $(424.20 \pm 1.50)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N: $(25.60 \pm 0.35)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, P: $(2.10 \pm 0.04)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 细根(C: $(434.03 \pm 1.2)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N: $(13.54 \pm 0.19)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, P: $(1.13 \pm 0.02)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)具有较低的N、P含量和较高

的C含量($p < 0.001$)(图1)。细根N和P含量分别比叶片下降了89.6%、85.0%, 而C含量仅比叶片高出2.4%。无论是叶片还是细根, 60种植物C含量的变异均较小, 而N、P含量的变异范围均较大。

60种植物叶片C:N和C:P显著低于细根C:N和C:P ($p < 0.001$), 叶片C:N和C:P分别为 17.8 ± 0.3 、 228.6 ± 4.2 , 细根C:N和C:P分别为 34.9 ± 0.6 、 443.9 ± 9.9 , 较叶片分别高出了96.0%和94.2%。尽管叶片和细根的N、P含量存在显著差异, 但叶片和细根N:P比较接近, 分别为 12.9 ± 0.2 和 13.0 ± 0.2 , 二者之间无显著差异($p > 0.05$)(图1)。

2.2 不同生活型植物叶片与细根C、N、P化学计量特征比较

科尔沁沙地多年生杂类草、一年生杂类草、多年生禾草、一年生禾草以及灌木5种生活型植物样品所占比例分别为24.00%、46.75%、10.25%、8.25%和10.75%。5种生活型之间的叶片和细根C含量、N含量、P含量、C:N、C:P以及N:P差异均达到极显著水平($p < 0.01$)(表2)。

本研究结果表明, 叶片与细根的N、P含量在5种生活型植物之间表现出相同的变化趋势, 均是杂类草(多年生杂类草和一年生杂类草)相对较高, 多年生禾草相对较低($p < 0.001$; 表2)。但是, 叶片与细根的C含量在5种生活型植物之间的变化存在一定的差异, 表现为一年生植物(一年生杂类草和一年生禾草)具有相对较低的叶片C含量, 而多年生禾草具有相对较低的细根C含量, 多年生杂类草、灌木的叶片和细根以及多年生禾草的叶片均具有较高的C含量($p < 0.001$; 表2)。

杂类草(多年生杂类草和一年生杂类草)叶片和细根的C:N、C:P值均相对较小。尽管调查植物N:P在叶片和细根之间无显著差异($p > 0.05$; 图1), 但是叶片和细根N:P在不同生活型之间存在显著差异(多年生杂类草和灌木的叶片显著高于一年生杂类草和禾草的叶片, 灌木的细根显著高于一年生杂类草和多年生禾草的细根)。

豆科植物叶片及细根的C、N含量(表3)均极显著大于非豆科植物($p < 0.001$), 而叶片的P含量极显著低于非豆科植物。豆科植物的C:N极显著低于非豆科植物, 而叶片的C:P低于非豆科植物。无论是叶片还是细根, 豆科和非豆科植物间的N:P亦均存在显著差异, 豆科植物极显著高于非豆科植物($p < 0.001$)。

图1 科尔沁沙地植物叶片和细根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征。 $p < 0.001$ 表示叶片和细根的该指标在0.001水平上差异显著。

Fig. 1 Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in leaves and fine roots of plants in Horqin sandy land. $p < 0.001$ represent significant differences between leaves and fine roots ($p < 0.001$).

2.3 植物叶片和细根C、N、P含量间的关系

科尔沁沙地5种生活型植物叶片的C含量和N含量之间无显著相关性, 而一年生杂类草和多年生禾草细根的C、N含量呈显著负相关关系(一年生杂类草相关系数(r_{AF}) = -0.335 , $p < 0.001$; 多年生禾草相关系数(r_{PG}) = -0.495 , $p < 0.01$), 因此60种植物叶片C含量和N含量之间总体上无显著相关性, 但细根C含量和N含量之间总体上呈显著负相关关系(总体相关系数(r_{Total}) = -0.104 , $p < 0.05$)(图2A、2B); 同样, 60种植物叶片C、P含量之间总体上无显著相关性, 但细根的C、P含量总体上呈显著负相关关系(r_{Total} = -0.131 , $p < 0.01$), 其中多年生禾草和多年生杂类草细根的C、P含量呈显著负相关关系, 但是一年生杂

类草的叶片C、P含量呈显著正相关关系(r_{AF} = 0.166 , $p < 0.05$) (图2E)。60种植物叶片和细根的N、P含量之间存在极显著正相关关系(叶片的 r_{Total} = 0.604 , $p < 0.001$; 细根的 r_{Total} = 0.461 , $p < 0.001$), 并且5种生活型叶片、细根的N含量与P含量之间大多亦呈显著正相关关系, 仅灌木叶片N含量与P含量之间无显著相关性(图2C、2D)。

2.4 60种植物叶片与细根之间C、N、P化学计量特征的关联

相关分析表明, 60种植物的C含量、N含量、P含量、C:N、C:P和N:P等指标在叶片和细根之间均存在极显著的正相关关系($p < 0.001$) (图3); 细根和叶片C、N、P含量及其比值表现同增同减的特点, 说

表2 不同生活型植物叶片和细根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征(平均值±标准误差)

Table 2 Plant leaves and fine roots carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry of different life forms (mean ± SE)								
生活型 Life form		样本数 Sample number	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
叶片 Leaves	多年生杂类草 Perennial forb	93	438.4 ± 2.2 ^a	30.3 ± 0.6 ^a	2.2 ± 0.06 ^{ab}	15.1 ± 0.4 ^c	216.4 ± 7.2 ^{cd}	14.5 ± 0.4 ^{ab}
	一年生杂类草 Annual forb	185	411.4 ± 2.4 ^b	26.0 ± 0.5 ^b	2.3 ± 0.06 ^a	16.8 ± 0.3 ^d	200.5 ± 5.3 ^d	11.9 ± 0.2 ^c
	多年生禾草 Perennial grass	41	438.5 ± 2.0 ^a	19.3 ± 0.7 ^d	1.5 ± 0.06 ^c	23.7 ± 0.7 ^a	300.3 ± 10.2 ^a	12.8 ± 0.3 ^{bc}
	一年生禾草 Annual grass	33	423.6 ± 2.7 ^{ab}	20.7 ± 1.0 ^{cd}	1.9 ± 0.09 ^{bc}	21.9 ± 1.0 ^{ab}	248.3 ± 17.3 ^{bc}	11.5 ± 0.6 ^c
	灌木 Shrub	43	435.5 ± 4.3 ^a	23.7 ± 0.9 ^{bc}	1.6 ± 0.08 ^c	19.6 ± 0.8 ^{bc}	292.6 ± 14.3 ^{ab}	15.8 ± 0.9 ^a
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value		22.10	32.06	17.63	38.93	24.23	17.33
	<i>p</i> 值 <i>p</i> -value		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
细根 Fine roots	多年生杂类草 Perennial forb	93	444.1 ± 2.2 ^a	15.2 ± 0.4 ^a	1.2 ± 0.03 ^{ab}	31.8 ± 1.0 ^b	425.3 ± 15.5 ^b	13.9 ± 0.4 ^{ab}
	一年生杂类草 Annual forb	185	433.1 ± 1.4b ^c	13.7 ± 0.2 ^b	1.2 ± 0.03 ^a	33.2 ± 0.6 ^b	416.1 ± 14.5 ^b	12.5 ± 0.3 ^b
	多年生禾草 Perennial grass	41	414.8 ± 5.3 ^d	10.7 ± 0.4 ^d	1.0 ± 0.04 ^b	41.7 ± 2.0 ^a	489.5 ± 36.9 ^{ab}	11.7 ± 0.5 ^b
	一年生禾草 Annual grass	33	423.8 ± 2.7 ^{cd}	11.8 ± 0.5 ^{cd}	0.9 ± 0.05 ^b	39.0 ± 2.2 ^a	482.8 ± 21.3 ^{ab}	12.8 ± 0.5 ^{ab}
	灌木 Shrub	43	442.1 ± 3.7 ^{ab}	13.3 ± 0.8 ^{bc}	1.0 ± 0.07 ^b	38.8 ± 2.5 ^a	530.3 ± 40.2 ^a	14.9 ± 1.0 ^a
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value		16.07	13.08	6.61	10.39	4.15	4.22
	<i>p</i> 值 <i>p</i> -value		0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.002

同一列数值后的不同小写字母代表叶片或细根不同生活型之间0.05水平上差异显著。
Different lowercase letters in same column represent significant differences in different life forms in leaves or fine roots ($p < 0.05$).

表3 豆科与非豆科植物叶片和细根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征(平均值±标准误差)

Table 3 Comparisons of plant leaves and fine roots carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry between legume and non-legume (mean ± SE)								
类别 Category		样本数 Sample number	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
叶片 Leaves	豆科植物 Legume	63	441.5 ± 3.2 ^a	31.2 ± 0.7 ^a	1.8 ± 0.06 ^b	14.6 ± 0.3 ^b	266.8 ± 10.3 ^a	17.9 ± 0.4 ^a
	非豆科植物 Non-legume	332	420.7 ± 1.6 ^b	24.5 ± 0.4 ^b	2.2 ± 0.04 ^a	18.5 ± 0.3 ^a	226.2 ± 4.6 ^b	12.1 ± 0.2 ^b
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value		28.27	55.01	11.00	33.03	12.47	188.76
	<i>P</i> 值 <i>p</i> -value		0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000
细根 Fine roots	豆科植物 Legume	63	446.1 ± 3.0 ^a	18.3 ± 0.5 ^a	1.1 ± 0.04 ^a	25.5 ± 0.8 ^b	441.6 ± 21.8 ^a	17.2 ± 0.6 ^a
	非豆科植物 Non-legume	332	430.4 ± 1.4 ^b	11.3 ± 0.2 ^b	1.1 ± 0.03 ^a	41.8 ± 0.8 ^a	443.2 ± 11.2 ^a	10.8 ± 0.2 ^b
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value		19.98	231.09	0.01	77.27	0.001	152.96
	<i>p</i> 值 <i>p</i> -value		0.000	0.000	0.938	0.000	0.953	0.000

同一列数值后的不同小写字母代表叶片或细根不同生活型之间0.05水平上差异显著。
Different lowercase letters in same column represent significant differences in different life forms in leaves or fine roots ($p < 0.05$).

明植物叶片和细根在元素分配和平衡方面存在密切的关联。从图3可以看出, 60种植物叶片和细根C含量和N:P数据点大多分布在 $y = x$ 直线周围, 而N含量和P含量数据点主要分布在 $y = x$ 直线的下方, C:N和C:P数据点主要分布在 $y = x$ 直线的上方, 植物细根的C:N与C:P均大于叶片, N、P含量小于叶片, 但C含量和N:P与叶片相近。

尽管总体上60种植物的C、N、P化学计量特征在叶片与细根之间密切相关, 但是不同生活型植物

之间这种相关性存在一定的变异。例如禾草的C含量、P含量、N:P、C:P等在叶片和细根之间并不存在显著相关性, 说明不同生活型植物叶片与细根之间元素分配和平衡存在一定的差异。

3 讨论

3.1 植物叶片和细根C、N、P化学计量特征

C、N、P作为植物生长发育所必需的大量元素, 其化学计量特征能反映植物的养分利用状况和元素

图2 科尔沁沙地植物叶片与细根的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量间的相关性。AF, 一年生杂类草; AG, 一年生禾草; PF, 多年生杂类草; PG, 多年生禾草; SH, 灌木。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Correlation of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations in leaf and fine root in Horqin sandy land. AF, annual forb; AG, annual grass; PF, perennial forb; PG, perennial grass; SH, shrub. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

平衡特点。本研究, 60种植物叶片的平均C、N、P含量分别为424.20 mg·g⁻¹、25.60 mg·g⁻¹、2.10 mg·g⁻¹, 细根平均C、N、P含量分别为434.03 mg·g⁻¹、13.54 mg·g⁻¹、1.13 mg·g⁻¹。细根的C含量与叶片差别不大, 而N、P含量近似等于叶片平均N、P含量的1/2, 说明在干旱贫瘠的沙地生态系统中, 植物根系吸收养

分后对养分的分配更侧重于地上部分, 植物在有限的养分供应条件下维持较高的叶片N、P含量, 以完成其正常的生活史(Chapin, 1980)。徐冰等(2010)在内蒙古锡林河流域的研究发现, 根系与叶片的N含量比值近似为1:2, 本研究结果与之相似; 但是徐冰等(2010)的研究中根系与叶片的P含量比值近似

图3 科尔沁沙地植物叶片和细根间的碳(C)、氮(N)、磷(P)及其化学计量比的关系。AF, 一年生杂类草; AG, 一年生禾草; PF, 多年生杂类草; PG, 多年生禾草; SH, 灌木。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Correlation of leaf and fine root in carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and their stoichiometric ratio in Horqin sandy land. AF, annual forb; AG, annual grass; PF, perennial forb; PG, perennial grass; SH, shrub. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

为1:1, 明显高于本研究结果, 说明植物P元素在地上部和地下部之间的分配可能受环境条件变化或植物区系的影响较大。

本研究中, 叶片和细根的平均C含量接近于中国北方草地植物叶片平均C含量($438 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, He *et*

al., 2006)和全球尺度上小于2 mm活根的平均C含量($440 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, Yuan *et al.*, 2011), 说明陆地生态系统植物叶片和小于2 mm细根的C含量相对稳定, 变异幅度较小。全球尺度上植物叶片和小于2 mm活根的平均N含量分别为 $20.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (Elser *et al.*, 2000)

和 $10.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (Yuan *et al.*, 2011), 低于本研究结果, 说明北方干旱半干旱地区植物具有相对较高的叶片和细根N含量, 这一结果也在中国北方典型荒漠地区及内蒙古锡林河流域典型草原的研究中得到证实。本研究中植物叶片和细根平均P含量明显高于全国、全球尺度的P含量(中国735种植物叶片平均P含量 $1.46 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (韩文轩等, 2009), 全球尺度上小于2 mm活根的平均P含量为 $0.85 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (Yuan *et al.*, 2011)。有研究指出中国土壤P含量变异幅度较大, 从湿润区向干旱半干旱区呈增加趋势(汪涛等, 2008), 说明在中国区域内干旱半干旱区土壤具有相对较高的土壤P含量, 这可能是本研究中叶片和细根平均P含量相对较高的原因。但是, 在内蒙古阿拉善干旱荒漠地区, 54种植物叶片平均P含量约为 $1.04 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (张珂等, 2014), 明显低于本研究结果。造成这一差异的原因是在本研究中, 杂类草占取样植物总数的70%以上, 在内蒙古阿拉善干旱荒漠地区灌木半灌木占取样植物总数的60%以上。杂类草植物叶片具有较高的P含量(李玉霖等, 2010), 而灌木叶片P含量较低(张珂等, 2014)。这说明植物区系组成可能是影响区域植物P含量的重要因素。

生物体C:N:P能反映生物在长期进化过程中对环境变化的适应(Hessen *et al.*, 2004)。本研究中科尔沁沙地60种植物叶片的C:N:P的平均质量比为202:12:1, 细根的C:N:P为384:12:1, 植物细根的C:N和C:P均远大于植物叶片, 说明在该地区植物根系在生物量形成过程中较叶片具有更大的养分利用率, 但是叶片与细根的N:P并无显著差异(图1), 具有明显的保守性, 反映了植物地上和地下养分吸收与分配的一致性, 从而适应于干旱贫瘠的环境。庾强(2009)也指出高的内稳性和保守的养分利用策略可能是干旱贫瘠的环境中物种生存的关键。N和P作为陆地生态系统植物生长的主要限制因子, 它们的比值N:P通常被用作描述N和P相对限制的一个指标。当N:P小于14时, 植物生长主要受N限制, 当N:P大于16时, 植物生长主要受P限制(Koerselman & Meuleman, 1996; Niklas *et al.*, 2005)。本研究区域植物叶片平均N:P为12.9; 细根平均N:P为13, 而中国和全球水平上叶片的N:P分别为16.3和12.7 (Elser *et al.*, 2000; 韩文轩等, 2009)。5种生活型植物中大部分植物叶片和细根的N:P小于14 (图3D), 但已有的研究发现, 科尔沁沙地由于其强烈的风蚀导致该地

区植物生长同时受N和P的双重限制, 所以用该阈值判断沙质草地生态系统的养分限制或许存在一定的缺陷(苏永中等, 2004)。

3.2 不同生活型植物对养分吸收利用的差异

在草地生态系统中, 不同生活型的植物发挥着不同的作用, 对环境变化的响应也不同, 如在典型草原生态系统, 多年生禾草和多年生杂类草功能群多样性决定群落初级生产力稳定性(白永飞等, 2001; Reich *et al.*, 2001)。许多研究发现, 不同功能群或分类群植物叶片的某些性状存在显著差异。Wright等(2004)指出, 草本植物与灌木和乔木植物相比, 单位质量叶N含量较高。Aerts (1996)研究发现, 禾本科植物一般具有相对较低的叶片N含量和P含量。这些差异通常被解释为植物遗传特性或适应环境的结果。本研究中多年生杂类草、一年生杂类草、多年生禾草、一年生禾草和灌木5个生活型植物间叶片和细根的C、N、P含量、C:N、C:P和N:P的差异均达到极显著水平($p < 0.01$; 表3), 表明不同生活型植物对养分的适应策略不同。其中, 杂类草叶片和细根具有较高的N、P含量, 这可能是因为杂类草具有较强的养分吸收利用能力, 而禾草类、灌木植物叶片和细根具有相对较高的C:N和C:P, 说明禾草类和灌木植物具有更大的养分利用效率。Han等(2005)也指出植物叶片的N、P元素含量在系统发育组群间具有显著差异, 草本植物叶片的N、P含量高于木本植物, 这是因为短命、快速生长的植物较长命、慢速生长的植物需要更多的N用于其快速生长, 以及更多的P用于其高比例的繁殖分配(Aerts, 1996; Gusewell, 2004)。这些特征可能也是不同生活型植物适应研究区贫瘠环境的养分利用对策。尽管植物叶片和细根对N、P的吸收和分配具有明显的保守性, 不同生活型植物之间叶片和细根N:P仍然存在显著差异($p < 0.001$), 反映了不同生活型植物对N、P资源的利用存在较大的差异。

在干旱贫瘠的环境中, 豆科植物通过根瘤菌固氮使其N吸收较非豆科植物更具优势。本研究发现豆科与非豆科植物间叶片与细根的化学计量特征值除细根P含量及C:P外均达到极显著水平($p < 0.001$)。豆科植物较非豆科植物具有较高的N含量, 而非豆科植物具有较高的C:N, 即较高的N利用效率, 这可能是由于非豆科植物具有高效的资源捕捉及利用能力(朱军涛等, 2010)。豆科植物叶片和细根

的N:P大于16, 而非豆科植物叶片和细根的N:P小于14 (表3), 说明豆科植物在受N限制的荒漠环境中较非豆科植物更具优势, 对沙地生态恢复具有重要的意义。

3.3 叶片与细根C、N、P含量及化学计量比间的关系

植物组织C、N、P含量之间具有显著的相关性是高等陆生植物化学计量的普遍特征, 反映了植物体内这3种元素间的耦合机制(Elser *et al.*, 2010)。这一点在本研究60种植物叶片和细根中得到了印证。

植物在生长过程中需要大量的N、P来合成光合器官、ATP及酶来促进其光合能力, 而细根也需要N、P等养分元素来保证其正常的生理过程(Kerkhoff *et al.*, 2006)。因此, 植物地上和地下部分许多性状之间具有一定的关联性, 如叶片和根系N含量之间呈显著的正相关关系(Liu *et al.*, 2010)。本研究中, 叶片与细根间的C、N、P含量及其比值均具有极显著的正相关关系($p < 0.001$), 反映了植物体在生长代谢过程中的整体性以及光合产物与养分在地上、地下部分之间的分配遵循着一定的规律, 这也是植物能稳定生长的有力保障(吴统贵等, 2010)。但是, 并不是所有生活型植物均表现出这种相关性, 如禾草的C含量、P含量、N:P、C:P等在叶片和细根之间并无显著相关性, 说明不同生活型植物养分利用及代谢过程具有差异性。对阔叶红松林植物的研究发现叶片与细根间N含量的相关性为灌木大于草本, 而P含量为草本大于灌木(王晓洁等, 2015)。Aerts和Chapin (1999)也指出植物的养分含量及分配受植物自身生长型、生理特性及生活史的影响。产生这种差异性的原因可能有两方面: 1)不同生活型植物叶片和根系结构具有差异(Craime & Lee, 2003), 如灌木较草本植物具有更发达的根系; 2)荒漠中菌根植物所占比例较高(田长彦等, 2006), 不同生活型植物根系所结合的共生真菌类型不同, 这些真菌在植物养分吸收过程中发挥着重要的作用, 因此不同生活型植物的养分利用效率也不同(Vandenkoornhuysen *et al.*, 2003), 体现了不同生活型植物对于干旱贫瘠的荒漠环境具有不同的适应策略。

4 结论

本研究发现, 科尔沁沙地60种主要植物细根的N、P含量近似等于叶片平均N、P的1/2, 而叶片与细根的N:P无显著差异; 不同生活型间叶片和细根

的C、N、P含量及其化学计量比存在显著差异, 杂类草植物具有较高的叶片N、P含量, 禾草类植物具有较高的叶片C:N、C:P, 一年生杂类草和禾草类植物叶片的N:P较低, 豆科植物具有较高的C、N含量和较低的C:N; 叶片和细根的N、P含量间显著正相关, 细根C含量与N含量之间以及C含量与P含量之间显著负相关; 叶片和细根间的C、N、P及化学计量比存在显著的正相关关系, 反映了植物体在生长代谢过程中的整体性, 以及光合产物与养分在地上、地下部分之间分配比例的一致性。这对于深入认识沙地植物叶片和细根的物质周转和养分循环具有重要的意义。

基金项目 国家自然科学基金(31270501和41471083)和国家重点研发计划(2016YFC0500907)。

参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Aerts R, Chapin FS III (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Bai YF, Li LH, Huang JH, Cheng ZZ (2001). The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four *Stipa* communities in the Inner Mongolia Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 43, 280–287. [白永飞, 李凌浩, 黄建辉, 陈佐忠 (2001). 内蒙古高原针茅草原植物多样性与植物功能群组成对群落初级生产力稳定性的影响. *植物学报*, 43, 280–287.]
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chen FS, Niklas KJ, Zeng DH (2011). Important foliar traits depend on species-grouping: Analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin Sandy Lands, China. *Plant and Soil*, 340, 337–345.
- Craime JM, Lee WG (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134, 471–478.
- Daufresne T, Loreau M (2001). Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology*, 82, 3069–3082.
- 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.
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010). Biological stoichiometry of plant production:

- Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186, 593–608.
- Elser JJ, Hayakawa K, Urabe J (2001). Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment. *Ecology*, 82, 898–903.
- Eviner VT, Chapin FS III (2003). Functional Matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 455–485.
- Gusewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- 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.
- Han WX, Wu Y, Tang LY, Cheng YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45, 855–860. (in Chinese with English abstract) [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报(自然科学版), 45, 855–860.]
- He JS, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn DF, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- Hessen DO, Agren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC (2004). Carbon, sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168, E103–E122.
- Koerselman W, Meuleman AF (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Li YL, Cui JH, Su YZ (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 304–311. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 崔建垣, 苏永中 (2005). 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, 25, 304–311.]
- Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, north China. *Environmental Sciences*, 31, 1716–1725. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 31, 1716–1725.]
- Liu G, Freschet GT, Pan X, Cornelissen JH, Li Y, Dong M (2010). Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, 188, 543–553.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- Niu DC, Dong XY, Fu H (2011). Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana*. *Pratacultural Science*, 28, 915–920. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 董晓玉, 傅华 (2011). 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 28, 915–920.]
- Qi DH, Wen ZM, Wang HX, Guo R, Yang SS (2016). Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1–10. (in Chinese with English abstract) [戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭 (2016). 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 36, 1–10.]
- Reich PB, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker MG, Knops J, Wedin D, Naeem S, Bahaeddin D, Goth J, Bengtson W, Lee TD (2001). Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150, 435–448.
- Su YZ, Zhao HL, Cui JY (2004). Spatial heterogeneity of soil properties in the desertification process of rainfed farmland in Horqin Sandy Land. *Acta Pedologica Sinica*, 41, 210–217. (in Chinese with English abstract) [苏永中, 赵哈林, 崔建垣 (2004). 农田沙漠化演变中土壤性状特征及其空间变异性分析. 土壤学报, 41, 210–217.]
- Tian CY, Shi ZY, Cheng ZC, Fen G (2006). The study of arbuscular mycorrhizal fungi at Gurbantunggut Desert. *Chinese Science Bulletin*, 51, 115–120. (in Chinese) [田长彦, 石兆勇, 陈志超, 冯固 (2006). 古尔班通古特沙漠丛枝菌根共生体研究. 科学通报, 51, 115–120.]
- Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167, 493–508.
- Vandenkoornhuyse P, Ridgway KP, Watson II, Fitter AH, Young JP (2003). Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Molecular Ecology*, 12, 3085–3095.
- Wang T, Yang YH, Ma WH (2008). Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 44, 945–952. (in Chinese with English abstract) [汪涛, 杨元合, 马文红 (2008). 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素. 北京大学学报(自然科学版), 44, 945–952.]
- Wang XJ, Xiao D, Zhang K, Hou JH (2015). Leaf and root N:P

- stoichiometry for common plants in a natural broadleaved Korean pine forest in Northeast China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 3283–3288. (in Chinese with English abstract) [王晓洁, 肖迪, 张凯, 侯继华 (2015). 凉水天然阔叶红松林植物叶片与细根的N:P化学计量特征. 生态学杂志, 34, 3283–3288.]
- Westheimer FH (1987). Why nature chose phosphates. *Science*, 235, 1173.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- 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 M, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Xu B, Cheng YX, Gan HJ, Zhou WJ, He JS (2010). Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 29–38. (in Chinese with English abstract) [徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生 (2010). 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. 植物生态学报, 34, 29–38.]
- Yang HM, Wang DM (2011). Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 20, 244–252. (in Chinese with English abstract) [杨惠敏, 王冬梅 (2011). 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 20, 244–252.]
- Yu Q (2009). *Ecological Stoichiometric Study on Vascular Plants in the Inner Mongolia Steppe*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [庾强 (2009). 内蒙古草原植物化学计量生态学研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Yuan ZY, Chen HY, Reich PB (2011). Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2, 344.
- Zeng DH, Cheng GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 141–153. (in Chinese with English abstract) [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, 141–153.]
- Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY (2014). Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6538–6547. (in Chinese with English abstract) [张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨 (2014). 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 34, 6538–6547.]
- Zhao HY, Li YL, Wang XY, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010). Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 30, 1292–1298. (in Chinese with English abstract) [赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010). 科尔沁沙地52种植物叶片性状变异特征研究. 中国沙漠, 30, 1292–1298.]
- Zhou X, Zuo XA, Zhao XY, Lui C, Luo YQ, Yue XF, Lü P (2015). Ecological stoichiometry of plant and leaf carbon and nitrogen in different habitats of Horqin Sandy Land. *Arid Land Geograph*, 38, 565–575. (in Chinese with English abstract) [周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 罗永清, 岳祥飞, 吕朋 (2015). 科尔沁沙地不同生境植物及叶片的C、N元素计量特征. 干旱区地理, 38, 565–575.]
- Zhu JT, Li XY, Zhang XM, Lin LS, Yang SG (2010). Nitrogen allocation and partitioning within a leguminous and two non-leguminous plant species growing at the southern fringe of China's Taklamakan Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1025–1032. (in Chinese with English abstract) [朱军涛, 李向义, 张希明, 林丽莎, 杨尚功 (2010). 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配. 植物生态学报, 34, 1025–1032.]

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 王 威

扫码向作者提问