



内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态

熊星烁^{1,2} 蔡宏宇² 李耀琪² 马文红³ 牛克昌⁴ 陈迪马⁵ 刘娜娜² 苏香燕²
景鹤影² 冯晓娟⁶ 曾辉^{1,2*} 王志恒^{2*}

¹北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 广东深圳 518055; ²北京大学生态研究中心, 北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; ³内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; ⁴南京大学生命科学学院, 南京 210023; ⁵三峡大学生物与制药学院, 湖北宜昌 443002; ⁶中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 分析植物叶片(C)、氮(N)、磷(P)含量及其比值的季节动态, 不仅有助于认识植物生长发育和养分吸收利用等生理生态过程, 也有利于认识植物化学计量的动态平衡关系。该文选择内蒙古典型温带草原18种常见植物, 在生长季的6–9月, 每半月一次进行连续采样, 在此基础上分析了叶片C、N、P含量及其比值在生长季内的变化。主要结果: 1)植物叶片C、N、P含量及其比值的季节性变化在不同功能类群间不同步, 其中叶片N、P含量的季节变化体现了明显的稀释作用。2)叶片C、N、P含量及其比值在不同功能类群间差异显著, 单子叶、多年生禾草类的叶片N、P含量显著低于双子叶和多年生杂类草植物, 而其叶片C:N、C:P则高于双子叶和多年生杂类草植物。3)叶片N、P含量显著正相关, 叶片C:N和C:P分别与N和P含量显著负相关, 可能体现了植物体内营养元素间的内在耦合机制。4)叶片N含量与C:N, 叶片P含量与C:P以及叶片N含量与P含量均呈现等速生长关系, 且等速生长关系在生长季保持稳定。

关键词 季节动态; 生态化学计量学; 异速生长; 叶片; 典型草原

熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯晓娟, 曾辉, 王志恒 (2020). 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. 植物生态学报, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

Seasonal dynamics of leaf C, N and P stoichiometry in plants of typical steppe in Nei Mongol, China

XIONG Xing-Shuo^{1,2}, CAI Hong-Yu², LI Yao-Qi², MA Wen-Hong³, NIU Ke-Chang⁴, CHEN Di-Ma⁵, LIU Na-Na², SU Xiang-Yan², JING He-Ying², FENG Xiao-Juan⁶, ZENG Hui^{1,2*}, and WANG Zhi-Heng^{2*}

¹School of Urban Planning and Design, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen, Guangdong 518055, China; ²Institute of Ecology, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ³School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; ⁴School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China; ⁵College of Biology and Pharmacy, China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China; and ⁶State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Exploring the seasonal dynamics in leaf carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations and their ecological stoichiometric characteristics will enhance our understanding about physiological and ecological processes such as plant growth and development and nutrient uptake and utilization as well as dynamic equilibrium relationship among plant stoichiometry.

Methods Here, we collected leaf samples of 18 dominant plant species semimonthly through growing season (i.e. from June 2nd to Sept. 2nd) from a long-term fenced site in a typical steppe in Xilinhot of Nei Mongol, China. Leaf C, N and P concentrations were measured. Seasonal changes in leaf C, N and P concentrations and their ratios were explored and their differences between different species groups were analyzed using one-way ANOVA. The relationships between leaf C, N and P concentrations and their ratios were analyzed using correlation analysis. Lastly, the allometric relationships between the concentrations of different elements were analyzed using Standardized Major Axis.

收稿日期Received: 2020-04-15 接受日期Accepted: 2020-07-16

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFA0606104)和国家自然科学基金(31988102)。Supported by the National Key R&D Program of China (2018YFA0606104), and the National Natural Science Foundation of China (31988102)

* 通信作者Corresponding author (Zeng H: zengh@pkusz.edu.cn; Wang ZH: zhiheng.wang@pku.edu.cn)

Important findings Seasonal trends in leaf C, N and P concentrations and their ratios were not consistent with each other and also differed between different functional groups. Specifically, the variation of leaf N and P concentrations for all functional groups showed obvious dilution effect. Monocotyledons and perennial grasses had lower leaf N and P concentrations but much higher leaf C:N and C:P mass ratio than dicotyledons and perennial forbs, respectively. Leaf N concentration was positively correlated with leaf P concentration while leaf C:N and C:P mass ratios were negatively correlated with leaf N and P concentrations respectively, indicating the internal coupling mechanism between nutrient elements in plants. Allometric analyses showed that leaf N concentration and C:N mass ratio, leaf P concentration and C:P mass ratio as well as leaf N and P concentrations all maintained the same growth rate respectively among species through most time of growing season.

Key words seasonal dynamic; stoichiometry; allometry; leaf; typical steppe

Xiong XS, Cai HY, Li YQ, Ma WH, Niu KC, Chen DM, Liu NN, Su XY, Jing HY, Feng XJ, Zeng H, Wang ZH (2020). Seasonal dynamics of leaf C, N and P stoichiometry in plants of typical steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

碳(C)、氮(N)、磷(P)是所有植物的重要组成元素(贺金生和韩兴国, 2010), 对植物个体的生长、发育乃至整个生态系统的结构和功能都起着重要作用(Westheimer, 1987; Elser *et al.*, 2001; Han *et al.*, 2005; 曾德慧和陈广生, 2005)。作为植物生长所必需的大量元素, C、N、P参与植物的各项生理、生化过程, 而且三者之间密切相关(Niklas *et al.*, 2005; Reich *et al.*, 2006; 张珂等, 2014)。C是植物干物质的最主要元素, 约占植物生物量的一半, 对植物生长起决定性作用(王冬梅和杨慧敏, 2011; 张珂等, 2014; 刘万德等, 2015)。而N和P是植物生长所必需的限制性营养元素(Vitousek, 1982; Elser *et al.*, 2010)。其中, N是植物细胞蛋白质、核酸的组成元素, 并参与叶绿体中叶绿素的合成, 因而与植物光合作用的能力紧密相关(Field & Mooney, 1986); P则是植物细胞核酸和酶的重要组成成分, 在细胞分裂增殖和遗传变异等生命活动中起关键性作用(Dawson & Curron, 1998; Lambers *et al.*, 1998)。植物的元素组成会受自身遗传特性、所处的环境(气候、土壤养分)以及生长发育阶段的影响, 因而具有较大的变异性(Aerts & Chapin III, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Kerkhoff *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008)。

作为重要的生理指标, C、N、P三种元素的计量比值具有重要的指示功能。C:N和C:P常被用于表征植物利用单位养分(N、P)同化碳的能力, 即养分利用效率(韩文轩等, 2009; 吴统贵等, 2010a), 而N:P则可以反映植物生长所需养分受外界环境限制的情况。一般认为, 当叶片N:P小于10 (或14)时, 植物生长主要受N限制, N:P大于20 (或16)时则主要受P限制(Aerts & Chapin III, 2000; Elser *et al.*, 2000a;

Güsewell *et al.*, 2003; Niklas *et al.*, 2005)。此外, 研究表明, 植物C、N、P及其比值还可以用来反映生态系统整体的固碳能力及养分利用状态(Han *et al.*, 2005; Wieder *et al.*, 2015; 李瑞等, 2018), 以及解释群落内植物种间竞争与共存的关系(Elser *et al.*, 2000b; Hu *et al.*, 2019)。因此, 探索植物体内的C、N、P含量及其比值有助于认识整个生态系统的结构和功能以及资源限制状况。叶片作为植物的重要营养器官, 元素含量易于测定, 成为了近年来生态研究的热点。

生态化学计量学是生态系统生态学的重要研究内容(Reiners, 1986), 其优势是以生态化学计量特征分析为手段, 通过探索生态系统中能流与多种化学元素(如C、N、P)间的平衡关系, 将生态系统过程在个体、种群、群落和生态系统等层次统一起来(程滨等, 2010)。生态化学计量学最早主要关注海洋生态系统(Redfield, 1958), 对陆地生态系统的研究起步较晚。近十几年来, 关于陆地生态系统的生态化学计量学研究也取得了丰硕的成果(Reich & Oleksyn, 2004; Moe *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008; 任书杰等, 2007, 2012; 韩文轩等, 2009)。在我国, 生态化学计量学发展迅速, 在不同植被类型、不同时空尺度和生态系统的各个层次都取得了很大进展(Han *et al.*, 2005; 高三平等, 2007; He *et al.*, 2008; 刘万德等, 2010; 刘兴诏等, 2010; 李征等, 2012; 牛得草等, 2013; 宁志英等, 2017), 研究内容主要涉及区域尺度植物叶片C、N、P含量的分布格局及其环境驱动因子(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008), 植物群落不同演替阶段的植物营养元素计量分析(高三平等, 2007; 阎恩荣等, 2008; 刘万德等, 2010; 银晓瑞

等, 2010; 胡耀升等, 2014; 周正虎和王传宽, 2016), 养分添加对植物养分计量关系的影响(黄菊莹等, 2013; 严正兵等, 2013)以及元素化学计量特征在不同功能类群植物间的差异(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008; 张文彦等, 2010; 张珂等, 2014)等。近期研究发现, 在不同发育阶段, 植物对资源的利用策略存在差异, 因而叶片C、N、P的计量特征在不同生长期之间也可能出现较大波动(李征等, 2012; 牛得草等, 2013; 刘万德等, 2015)。然而, 现有研究大多关注植物叶片C、N、P化学计量特征的年际变化或多年平均情况, 忽视了植物叶片元素计量特征的季节动态, 而叶片C、N、P计量特征的季节波动可能增加分析结果的不确定性。同时, 相同功能群的植物在结构和功能及其对环境的适应性上具有相似性(张文彦等, 2010), 因而, 叶片元素含量及其比值的季节变化趋势在同一功能群植物间倾向于一致, 而在不同功能群植物间则可能不同(Han *et al.*, 2005)。然而, 关于叶片元素含量及其计量特征的季节变化趋势在不同功能类群之间的差异仍有待研究。

随着生态学的快速发展, 其各个分支学科在日益细化的同时也在相互渗透和整合, 使得生态学研究方法不断发展。在此背景之下, 由生态化学计量学与生态学代谢理论(MTE)结合而衍生的异速生长理论, 尝试将生态学各层次的格局和过程联系起来, 对从个体水平到生态系统间的物质和能量循环进行了整合(Vanni *et al.*, 2002; Elser *et al.*, 2010), 推动了植物元素含量及其比值的研究。植物异速生长研究始于生物量在不同器官之间的分配研究, 通常指不同器官相对生长速率不同的现象(Bertalanfy, 1999)。目前植物异速生长研究已扩展到从微观的基因水平到宏观的生态系统水平(West & Brown, 2005), 其中, 植物叶片性状的异速生长关系成为近年来的研究热点(Niinemets *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008)。植物叶片C、N、P含量及其比值是重要的叶片性状, 其中叶片N、P含量作为叶经济谱所涵盖的功能性状而被广泛关注(Wright *et al.*, 2004)。但目前有关叶片元素含量异速生长的研究多集中于较大空间尺度的格局分析(Wright *et al.*, 2004; 祝介东等, 2011), 小尺度异速生长关系的季节动态研究则关注较少。

位于干旱-半干旱地区的内蒙古典型温带草原是欧亚草原重要的组成部分, 对全球变化极为敏感。本研究以锡林浩特典型草原为研究对象, 采集

了草原围封样地(自1979年起围封)常见物种植物的叶片样品, 研究了该地区植物叶片C、N、P含量及其比值的季节动态, 探讨了其对内蒙古典型草原生态系统植物群落结构与功能的影响, 为生态化学计量学和异速生长研究在时间尺度上的拓展提供借鉴。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究选择内蒙古锡林浩特典型温带草原为研究区。植物叶片样品均采集自距离中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(以下简称内蒙古草原站) 1 km处长期围封的温带典型草原样地, 地理坐标为43.63° N, 116.7° E, 海拔1 187 m。该样地地势平坦(坡度小于5°), 面积为25 hm² (500 m × 500 m), 自1979年起开始围封至今。该地区是中国温带典型草原最具代表性的地区之一, 属于半干旱气候, 冬季寒冷干燥, 夏季温暖湿润, 年平均气温(MAT)为0.9 °C, 年降水量(MAP)为333 mm; 最冷月为1月份, 平均气温为-21.4 °C, 最热月为7月份, 平均气温为19.5 °C; 降水主要集中在夏季(6–8月), 约占全年降水的63% (图1)。典型植被为C₃植物主导的温带草原, 群落优势种是当地广泛分布的多年生禾草, 例如羊草(*Leymus chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)、羽茅(*Achnatherum sibiricum*)等。

1.2 样品采集与元素测量

在2019年生长季的6–9月, 每隔15天进行一次样方调查(具体调查日期为6月2日、6月17日、7月2日、7月17日、8月2日、8月17日和9月2日)。每次调查时随机选取5个1 m × 1 m的小样方, 针对样方内

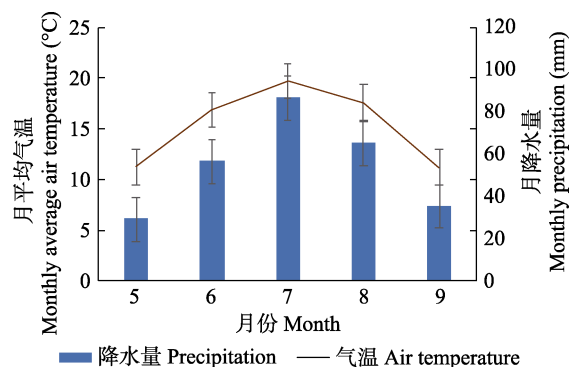


图1 内蒙古典型草原研究区生长季的月平均气温和月降水量(平均值±标准偏差)。

Fig. 1 Monthly average temperature and precipitation during the growing season in the study area in typical steppe in Nei Mongol (mean ± SD).

共有的植物, 选取长势良好、向阳、无病害植株(每种5–10株), 每株采集5–15枚包含完整叶脉、基部以及顶端的整个叶片(不含叶柄、叶鞘)并混合为一个样品(Cornelissen *et al.*, 2003)。具体采样物种的名称和物候期记录详见表1。将采集到的植物叶片以纸质信封保存并迅速运回实验室, 在65 °C条件下烘干至恒质量。烘干后的植物样品用球磨仪研磨, 个别样品辅以手动研磨, 将磨细的样品过100目筛, 放在干燥离心管中加以标号保存。叶片C、N含量用元素分析仪(vario EL cube CHNOS Elemental Analyzer, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定(江伟等, 2006); 叶片P含量采用HNO₃消解-ICP-OES法(张金丽等, 2017)测定, 采用的仪器为电感耦合等离子体发射光谱仪(iCAP 6300 ICP-OES Spectrometer, Thermo Fisher, Waltham, USA)。所有测试均由中国科学院植物研究所分析测试中心完成。

1.3 数据分析

估算每种植物的叶片C、N、P含量及其比值的平均值(叶片C、N、P含量采用质量含量, 各计量比值采用质量比)、标准偏差和变化范围。在此基础上, 将所调查的物种按系统发育类型分为单子叶和双子

叶两类; 按生活型分为多年生禾草和多年生杂类草两类(具体划分结果参见表1)。然后, 分别计算每组两类植物叶片C、N、P含量及其比值的平均值并给出描述性统计值, 由于一、二年生草本和灌木/半灌木的生活型分别仅包含1个物种, 因此未包含在不同物种组比较分析中。

为探讨叶片C、N、P含量及其比值间的耦合关系, 我们采用Person相关分析, 分析了叶片C、N、P含量之间及其与计量比值之间的关系。异速生长方程的表达式为 $y = ax^b$, 方程两边经过对数转化后得到 $\log y = \log a + b \log x$ 。其中 x 和 y 代表不同的计量指标, b 即异速生长指数。若 b 与1之间具有显著差异, 则计量指标间为异速生长关系。故对叶片元素含量及其比值进行以10为底的对数转换, 使其满足正态分布后进行指标间异速生长分析。异速生长方程的拟合采用标准主轴回归(SMA)的方法, 在此基础上检验斜率 b 与1的差异性(Warton *et al.*, 2006)并估算异速生长方程斜率的置信区间(Pitman, 1939), 最后利用似然比检验方法, 检验斜率在生长季各个时期之间的异质性(Warton & Weber, 2002)。

为分析各功能类群植物的叶片化学计量指标随季节变化的趋势, 我们采用了普通最小二乘法(OLS)

表1 内蒙古典型草原采样物种(名称、功能类群、物候期)与采样时间

Table 1 Sampling species (species names, functional group and phenology) and sampling time in typical steppe in Nei Mongol

物种 Species	发育类群 Phylogenetic group	生活型 Life form	6月 June	7月 July	8月 Aug.	9月 Sept.
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	A	A	B, C	D
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A	A, B	B	B, C
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	A	B, C	D	D, E
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A, B	C	D	D
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A, B	C	D	D
山韭 <i>Allium senescens</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A, B	C	D	D
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A, B	C	D	D
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	双子叶 Dicotyledons	—	B	C	C	D
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	A	A	B, C, D	D, E
狗娃花 <i>Aster hispidus</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	B, C	C	C, D	D, E
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	双子叶 Dicotyledons	—	A	B, C	C, D	D, E
[+/洽]草 <i>Koeleria macrantha</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	B, C	D	D	D, E
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	A	B, C	C, D	D, E
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A	B, C	C	D
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A, B	B, C	C, D	D, E
麻花头 <i>Klasea centauroides</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	B, C	C	C, D	D
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	单子叶 Monocotyledons	多年生禾草 Perennial grasses	A	A	B, C	C, D
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosus</i>	双子叶 Dicotyledons	多年生杂类草 Perennial forbs	A	B, C	C	D

A, 营养期; B, 现蕾期; C, 花期; D, 果期; E, 枯黄期。

A, vegetative stage; B, unopened buds stage; C, flowers stage; D, fruit stages; E, senescence stage.

进行回归分析,以各化学计量指标作为因变量,而取样时间(以儒略日表示)为自变量。为反映各化学计量指标随季节的非线性变化趋势,我们采用了一元二次方程进行拟合。为分析同一类群的某一计量指标在生长季不同时期的差异,我们使用了单因素方差分析,并采用多重比较方法(Tukey's HSD)进行显著性检验。为比较功能类群、取样时间及二者交互作用对植物叶片化学计量指标变异的贡献率,我们采用了协方差分析(ANCOVA),以各化学计量指标作为因变量,以功能类群、取样时间(以儒略日表

示)以及二者的交互作用作为自变量;为反映各化学计量指标随季节的非线性变化趋势,协方差分析中包含了取样时间的一次项和二次项。

所有分析和绘图均在Rstudio 3.6.1中完成。

2 结果

2.1 叶片C、N、P含量及其计量比值的总体特征

内蒙古典型草原植物叶片C、N、P含量及各元素的比值在不同物种及生长季不同时期存在较大变异(表2;附录I)。其中,叶片N、P含量、C:N和C:P

表2 内蒙古典型草原不同功能类群植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及计量比值
Table 2 Leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and ratios among different functional groups of typical steppe in Nei Mongol

		功能类群 Functional group	样本数 Sample number	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	标准偏差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
碳含量 C concentration (mg·g ⁻¹)	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	431.87 ^a	391.36	468.83	18.2	0.04
		双子叶 Dicotyledons	56	435.43 ^a	369.88	474.75	21.03	0.05
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	443.66 ^a	413.25	468.83	11.36	0.03
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	429.13 ^b	390.53	474.75	19.89	0.05
	全部 All		126	433.45	369.88	474.75	19.51	0.05
氮含量 N concentration (mg·g ⁻¹)	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	24.69 ^b	15.30	48.14	6.35	0.26
		双子叶 Dicotyledons	56	32.33 ^a	20.90	53.79	8.29	0.26
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	23.50 ^b	15.30	35.25	5.13	0.22
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	29.85 ^a	17.00	53.79	8.42	0.28
	全部 All		126	28.08	15.30	53.79	8.19	0.29
磷含量 P concentration (mg·g ⁻¹)	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	1.41 ^b	0.80	3.09	0.44	0.31
		双子叶 Dicotyledons	56	1.75 ^a	1.04	3.60	0.49	0.28
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	1.22 ^b	0.80	1.99	0.25	0.20
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	1.75 ^a	1.08	3.60	0.51	0.29
	全部 All		126	1.56	0.80	3.60	0.49	0.31
C:N	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	18.55 ^a	8.48	30.23	4.43	0.24
		双子叶 Dicotyledons	56	14.32 ^b	8.33	21.85	3.59	0.25
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	19.76 ^a	12.36	30.23	4.28	0.22
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	15.44 ^b	8.33	23.09	3.99	0.26
	全部 All		126	16.67	8.33	30.23	4.58	0.27
C:P	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	330.93 ^a	130.66	573.06	91.16	0.28
		双子叶 Dicotyledons	56	267.19 ^b	118.13	423.14	70.72	0.26
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	378.07 ^a	218.89	573.06	74.78	0.20
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	262.79 ^b	118.13	423.14	68.44	0.26
	全部 All		126	302.60	118.13	573.06	88.31	0.29
N:P	发育类群 Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	70	17.95 ^a	12.81	29.33	3.52	0.20
		双子叶 Dicotyledons	56	18.78 ^a	13.76	26.99	2.80	0.15
	生活型 Life form	多年生禾草 Perennial grasses	42	19.50 ^a	14.26	29.33	3.59	0.18
		多年生杂类草 Perennial forbs	70	17.16 ^b	12.81	23.62	2.34	0.14
	全部 All		126	18.32	12.81	29.33	3.24	0.18

平均值后的不同小写字母代表不同功能类群之间叶片C、N、P含量及计量比值在0.05水平上差异显著。
Different lowercase letters following mean values represent significant differences among leaf C, N, P contents and ratios of different functional groups ($p < 0.05$).

的变异最大, 其最大值和最小值相差3倍以上; 其次是N:P, 其最大值和最小值之间相差1倍; 而叶片C含量的变异最小。具体而言, 126个植物样本的叶片C含量分布范围为369.88–474.75 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为433.45 (± 19.51) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 叶片N含量的分布范围为15.30–53.79 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为28.08 (± 8.19) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 叶片P含量的分布范围为0.80–3.60 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为1.56 (± 0.49) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 叶片C:N的分布范围为8.33–30.23, 平均值为16.67 (± 4.58); 叶片C:P的分布范围为118.13–573.06, 平均值为302.60 (± 88.31); 叶片N:P的分布区间为12.81–29.33, 平均值为18.32 (± 3.24)(表2)。

2.2 叶片C、N、P含量及其计量比值间的关系

叶片C含量与P含量、C:N及C:P之间存在显著但较弱的相关性($|r| < 0.45$, $p < 0.05$), 而N含量与C:N、C:P, P含量与C:P、C:N, C:N与C:P以及N含量与P含量之间均呈显著且较强的负相关关系($|r| > 0.75$, $p < 0.05$)(图2, 图3)。因为N含量与C:P、P含量与C:N及C:N与C:P之间的关系是N与P含量关系的间接体现, 故接下来的异速生长分析主要关注N含量与C:N、P含量与C:P以及N与P含量之间的关系。结果表明, 物种间叶片N含量与C:N、叶片P含量与C:P以及叶片N与P含量间关系的斜率在生长季不同时期均无显著差异(表3)。其中叶片N含量与C:N的共同斜率为-0.99 (95%置信区间: $CI = -1.03 - -0.95$), 叶片P含量与C:P的共同斜率为-1.04 (95%置信区间: $CI = -1.07 - -1.01$), 叶片N含量与P含量的共同斜率为1.11 (95%置信区间: $CI = 0.97 - 1.26$); 这三组关系斜率的绝对值均与1.0无显著差异($p > 0.05$), 说明这三组关系均为等速生长关系。

2.3 不同类群叶片C、N、P含量及计量比值的季节变化

将所调查的物种按系统发育类型分为单子叶和双子叶两类; 按生活型分为多年生禾草和多年生杂类草两类(表1)。结果显示, 叶片C含量在单、双子叶类群间无显著差异($p > 0.05$), 而N、P含量在两类群间则均具有显著差异($p < 0.05$)(表2), 其中, 单子叶植物的N、P含量显著低于双子叶植物($p < 0.05$)。叶片C:N、C:P在单、双子叶植物间也存在显著差异, 其中单子叶植物的C:N和C:P显著高于双子叶植物($p < 0.05$); 相反, 叶片N:P在这两类植物间无显著性差异(表2)。

在生长季内, 双子叶植物的叶片C含量随生长季的推移呈先上升后下降趋势, 峰值出现在7月底

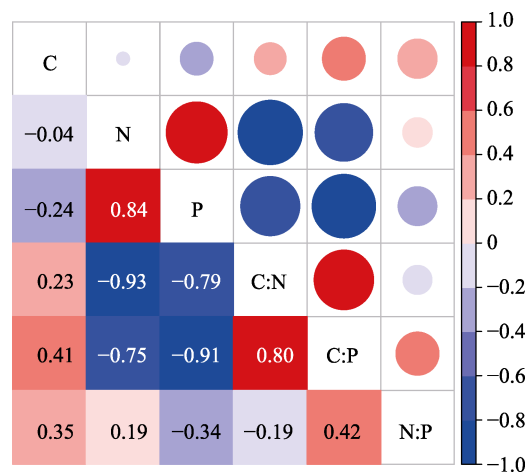


图2 内蒙古典型草原植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及计量比值间的相关性。

Fig. 2 Correlation between leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and their ratios in a typical steppe in Nei Mongol.

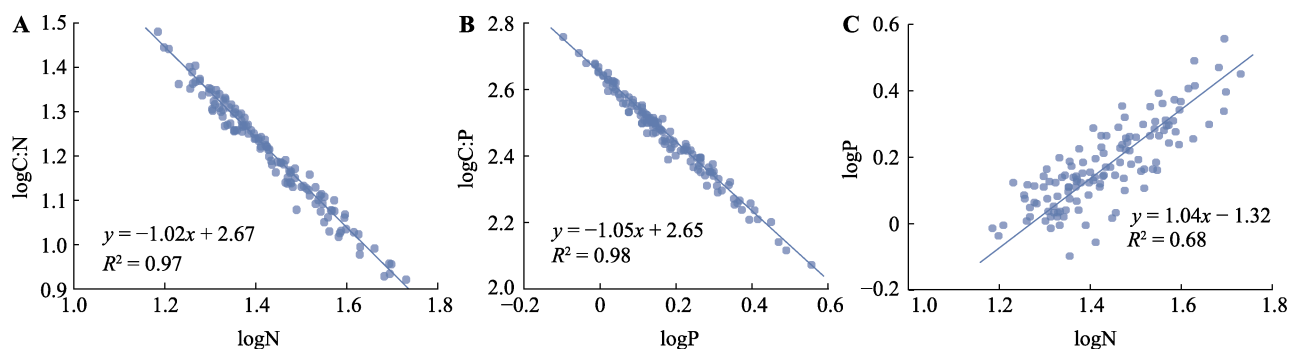


图3 内蒙古典型草原植物叶片碳氮比(C:N)与氮(N)含量(A)、碳磷比(C:P)与磷(P)含量(B)及N含量与P含量(C)间的关系。

Fig. 3 Relationships between leaf C:N and nitrogen (N) concentration (A), C:P and phosphorus (P) concentration (B), and N and P concentration (C) among species in a typical steppe in Nei Mongol.

表3 内蒙古典型草原植物叶片碳氮比(C:N)与氮(N)含量、碳磷比(C:P)与磷(P)含量及氮(N)含量与磷(P)含量的标准主轴(SMA)回归参数在不同季节间的差异

Table 3 Parameters for leaf C:N and nitrogen (N) concentration, C:P and phosphorus (P) concentration, N and P concentrations in different developmental stage of typical steppe in Nei Mongol analyzed by Standard Main Axis (SMA) regression

组别 Group	C:N-N			C:P-P			P-N		
	斜率 Slope	R^2	p	斜率 Slope	R^2	p	斜率 Slope	R^2	p
06-02	-1.04 (-1.16, -0.93)	0.96	<0.001	-1.04 (-1.11, -0.97)	0.99	<0.001	1.68 (1.26, 2.23)	0.70	<0.001
06-17	-1.00 (-1.10, -0.90)	0.96	<0.001	-1.03 (-1.12, -0.95)	0.97	<0.001	1.16 (0.87, 1.53)	0.71	<0.001
07-02	-0.95 (-1.03, -0.88)	0.98	<0.001	-0.98 (-1.06, -0.90)	0.97	<0.001	0.98 (0.72, 1.32)	0.67	<0.001
07-17	-0.97 (-1.07, -0.87)	0.96	<0.001	-1.05 (-1.15, -0.96)	0.97	<0.001	0.97 (0.68, 1.38)	0.54	<0.001
08-02	-0.97 (-1.05, -0.89)	0.98	<0.001	-1.02 (-1.12, -0.93)	0.97	<0.001	0.90 (0.65, 1.24)	0.62	<0.001
08-17	-1.03 (-1.17, -0.90)	0.94	<0.001	-1.10 (-1.23, -0.98)	0.95	<0.001	1.08 (0.76, 1.54)	0.54	<0.001
09-02	-1.03 (-1.13, -0.93)	0.97	<0.001	-1.08 (-1.16, -1.01)	0.98	<0.001	1.13 (0.80, 1.60)	0.55	<0.001
	共同斜率 Common slope	斜率异质性 Heterogeneity of slopes		共同斜率 Common slope	斜率异质性 Heterogeneity of slopes		共同斜率 Common slope	斜率异质性 Heterogeneity of slopes	
全部 All	-0.99 (-1.03, -0.95)	$p = 0.77$		-1.04 (-1.07, -1.01)	$p = 0.58$		1.11 (0.97, 1.26)	$p = 0.10$	

括号内数值为斜率95%的置信区间。
Data in brackets is 95% confidence interval for the slope.

8月初;而单子叶植物的叶片C含量无显著的季节性变化趋势(图4;附录II)。单、双子叶植物的叶片N、P含量均有显著的季节性变化趋势,但在两个类群间并不完全同步(图4;附录II)。单、双子叶植物叶片N、P含量在整个生长季均呈下降趋势,但单子叶植物叶片N、P含量均在7月底8月初达到最低,而8月中旬之后又有所上升;双子叶植物叶片N、P含量则随季节持续下降,在9月初达到最低。

单、双子叶植物叶片C:N、C:P在生长季前期均表现为上升趋势,但单子叶植物叶片C:N、C:P均在7月底8月初达到最高,而在之后又有所下降;双子叶植物叶片C:N、C:P则持续上升,在9月初达到最高(图4;附录II)。双子叶植物的N:P无显著的季节性变化趋势;单子叶植物的N:P随生长季的推移呈单调下降趋势(图4;附录II)。

叶片C、N、P含量和叶片C:N、C:P、N:P在多年生禾草、多年生杂类草两种生活型间均差异显著($p < 0.05$)(表2)。其中,多年生禾草叶片N、P含量显著低于多年生杂类草($p < 0.05$),而叶片C含量和C:N、C:P、N:P显著高于多年生杂类草($p < 0.05$)(表2)。

叶片C、P含量的季节变化趋势在多年生禾草与多年生杂类草之间并不同步(图5;附录II)。多年生禾草叶片C、P含量均无显著的季节性变化趋势;而随生长季的推移,多年生杂类草叶片C含量呈先上升后下降的趋势,峰值出现在7月底8月初,P含量呈先下降后上升的趋势,在7月底8月初达到最低。叶

片N含量的季节变化在多年生禾草与多年生杂类草植物间大致同步,具体表现为叶片N含量在生长季前期逐渐下降,在7月底至8月初达到最低,而在之后又有所上升(图5;附录II)。

植物叶片C:N的季节变化在多年生禾草与多年生杂类草间大致同步,具体表现为叶片C:N在生长季前期逐渐上升,在7月底至8月初达到最高,而在之后又略有下降(图5;附录II)。相反,叶片C:P、N:P随季节的变化在多年生禾草与多年生杂类草间并不同步。随生长季推移,多年生禾草叶片C:P无显著变化趋势,N:P呈下降趋势,而多年生杂类草叶片C:P、N:P呈先上升后下降的趋势,峰值分别出现在7月底8月初和7月中旬(图5;附录II)。

2.4 叶片C、N、P含量及计量比值的整体变异分解

叶片C、N、P含量及计量比值受采样时间和功能类群影响的程度不同(表4)。在单子叶和双子叶两个类群间,采样时间是叶片C、N、P含量变异的极大来源($p < 0.05$);叶片N、P含量也受发育类群以及采样时间和发育类群交互作用的显著影响。叶片C:N、C:P的变异主要受采样时间的影响,其次为发育类群及二者的交互作用。叶片N:P的变异主要来自采样时间,其次为采样时间和发育类群的交互作用(表4A)。

在多年生禾草、多年生杂类草两个类群间,叶片C、P含量和C:P、N:P的变异主要来自生活型,其次为采样时间;其中,叶片P含量和N:P的变异还受生活型和采样时间的交互作用的影响(表4B)。叶片

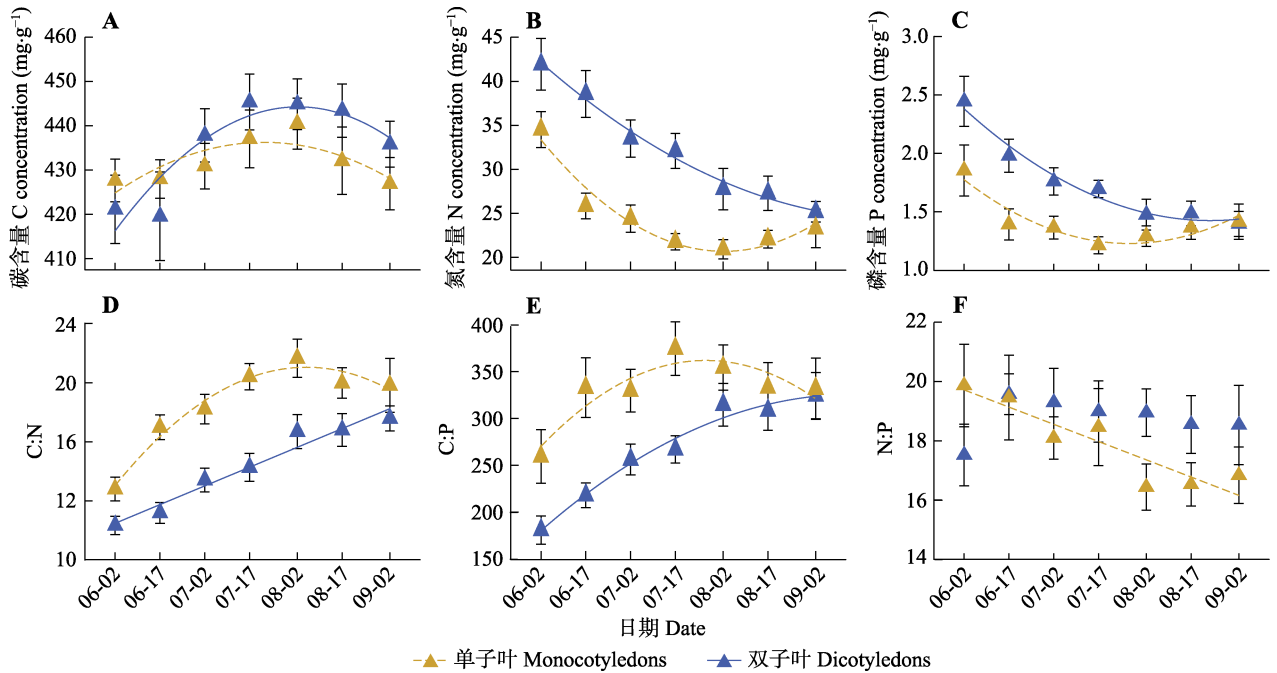


图4 内蒙古典型草原单子叶和双子叶植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量(A、B、C)及计量比值(D、E、F)的季节动态(平均值±标准偏差)。回归图中的实线表示特定功能类群的特定计量指标随生长季的推移有显著变化($p < 0.05$), 虚线表示特定功能类群的特定计量指标随生长季的推移有边缘显著变化趋势($0.05 < p < 0.1$)。

Fig. 4 Seasonal dynamics of leaf carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations (A, B, C) and their ratios (D, E, F) in monocotyledons and dicotyledons in a typical steppe in Nei Mongol (mean \pm SD). The solid line in the regression diagram indicates that the specific index of certain group has a significant change trend with growing season ($p < 0.05$). The dashed line indicates that the specific index of certain group has a marginal significant change trend with growing season ($0.05 < p < 0.1$).

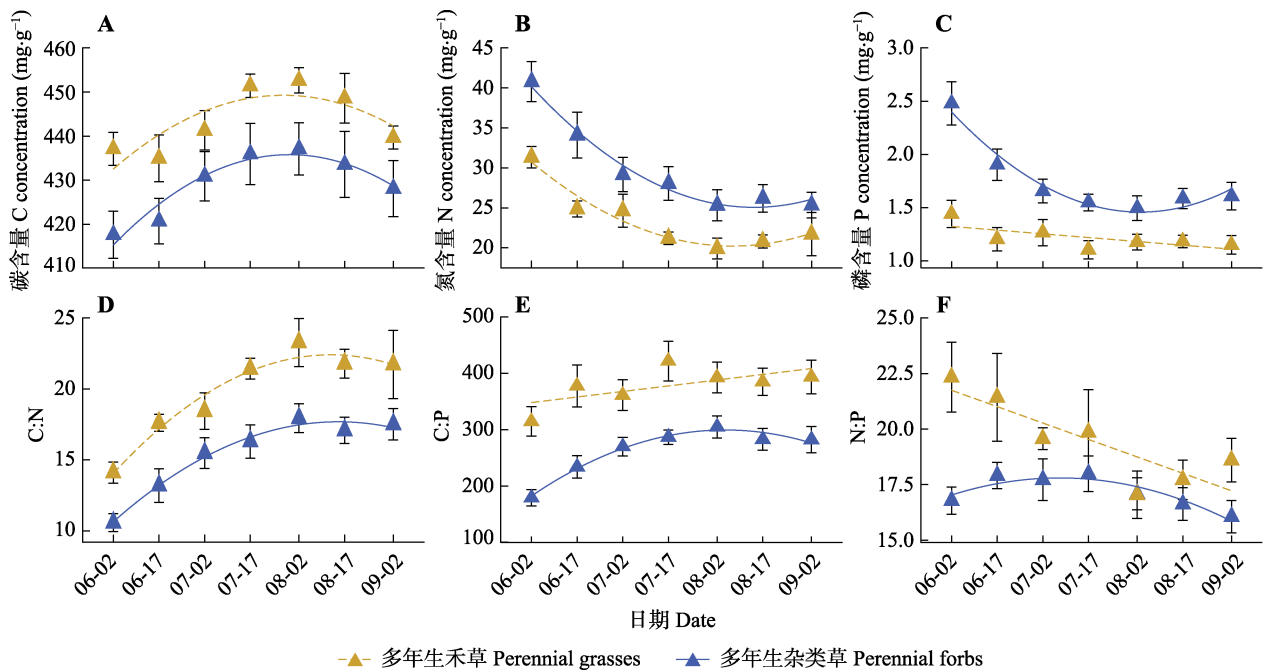


图5 内蒙古典型草原多年生禾草和多年生杂类草叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量(A、B、C)及计量比值(D、E、F)的季节动态(平均值±标准偏差)。回归图中的实线表示特定功能类群的特定计量指标随生长季的推移有显著变化趋势($p < 0.05$), 虚线表示特定功能类群的特定计量指标随生长季的推移有边缘显著变化趋势($0.05 < p < 0.1$)。

Fig. 5 Seasonal dynamics of leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations (A, B, C) and their ratios (D, E, F) in perennial grasses and perennial forbs of typical steppe in Nei Mongol (mean \pm SD). The solid line in the regression diagram indicates that the specific index of certain group has a significant change trend with growing season ($p < 0.05$). The dashed line indicates that the specific index of certain group has a marginal significant change trend with growing season ($0.05 < p < 0.1$).

N含量和C:N的变异主要来自采样时间, 其次为生活型(表4B)。

3 讨论

3.1 叶片C、N、P含量及计量比值的总体特征

C、N和P是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平衡特征。本研究以内蒙古典型草原18种优势植物为研究对象, 分析了叶片C、N、P含量及其计量比值的季节性变化。结果发现, 全部物种的叶片平均C、N、P含量分别为433.45 (± 19.51)、28.08 (± 8.19)

和1.56 (± 0.49) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。内蒙古典型温带草原植物叶片C含量与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)基本一致, 低于全球陆生植物叶片平均C含量((464 \pm 32.1) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, Elser *et al.*, 2000a; $p < 0.05$)。这表明我国北方草地生态系统叶片C含量显著低于全球陆地生态系统的平均水平, 碳储存能力较弱。而内蒙古典型温带草原植物叶片N含量显著高于我国平均水平((20.2 \pm 8.4) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, Han *et al.*, 2005; $p < 0.05$), 也高于全球平均水平((20.6 \pm 12.2) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, Elser *et al.*, 2000b; $p < 0.05$)。这可能是因为内蒙古典型温带草原处在干旱-半干

表4 内蒙古典型草原不同发育类群和生活型植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其比值的协方差分析(ANCOVA)参数
Table 4 Parameters for leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and ratios among different phylogenetic groups and life forms of typical steppe in Nei Mongol analyzed by Analysis of Covariance (ANCOVA)

参数 Parameter	发育类群 Phylogenetic group	离差平方和 SS	均方 MS	F
	变异来源 Source of variation			
碳含量 C concentration ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	发育类群 Phylogenetic group	396	395.9	1.15
	采样日期 ² Sampling date ²	2 867	2 867.2	8.33**
	采样日期 Sampling date	1 741	1 740.6	5.06*
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	169	168.6	0.49
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	1 088	1 088.4	3.16†
氮含量 N concentration ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	发育类群 Phylogenetic group	1 815	1 815.2	61.89***
	采样日期 ² Sampling date ²	491	490.7	16.73***
	采样日期 Sampling date	2 280	2 279.7	77.73***
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	93	93.1	3.17†
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	184	183.7	6.26*
磷含量 P concentration ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	发育类群 Phylogenetic group	3.48	3.48	22.78***
	采样日期 ² Sampling date ²	2.18	2.18	14.25***
	采样日期 Sampling date	4.86	4.86	31.82***
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	0.03	0.03	0.20
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	1.40	1.40	9.18**
C:N	发育类群 Phylogenetic group	554.8	554.8	56.52***
	采样日期 ² Sampling date ²	135.2	135.2	13.78***
	采样日期 Sampling date	696.9	696.9	70.80***
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	47.8	47.8	4.87*
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	5.5	5.5	0.56
C:P	发育类群 Phylogenetic group	126 456	126 456	23.29***
	采样日期 ² Sampling date ²	42 934	42 934	7.91**
	采样日期 Sampling date	118 984	118 984	21.92***
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	5 798	5 798	1.07
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	29 439	29 439	5.42*
N:P	发育类群 Phylogenetic group	20.9	20.9	2.13
	采样日期 ² Sampling date ²	0.2	0.22	0.02
	采样日期 Sampling date	51.5	51.5	5.26*
	发育类群 \times 采样日期 ² Phylogenetic group \times Sampling date ²	14.7	14.75	1.51
	发育类群 \times 采样日期 Phylogenetic group \times Sampling date	46.9	46.9	4.80*

表4(续) Table 4 (continued)

参数 Parameter	生活型 Life form	变异来源 Source of variation	离差平方和 SS	均方 MS	F
碳含量 C concentration (mg·g ⁻¹)	生活型 Life form		5 542	5 542	20.83***
	采样日期 ² Sampling date ²		2 512	2 512	9.44**
	采样日期 Sampling date		1 810	1 810	6.80*
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		10	10	0.04
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		38	38	0.14
氮含量 N concentration (mg·g ⁻¹)	生活型 Life form		1 060	1 059.6	31.75***
	采样日期 ² Sampling date ²		526	525.5	15.75***
	采样日期 Sampling date		1 833	1 832.8	54.92***
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		3	3.1	0.09
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		78	78.1	2.34
磷含量 P concentration (mg·g ⁻¹)	生活型 Life form		7.54	7.54	59.98***
	采样日期 ² Sampling date ²		2.28	2.28	18.17***
	采样日期 Sampling date		3.53	3.53	28.10***
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		0.58	0.58	4.58*
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		0.76	0.76	6.07*
C:N	生活型 Life form		490.9	490.9	48.07***
	采样日期 ² Sampling date ²		149.0	149.0	14.58***
	采样日期 Sampling date		614.6	614.6	60.17***
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		2.1	2.1	0.21
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		3.3	3.3	0.32
C:P	生活型 Life form		348 869	348 869	88.98***
	采样日期 ² Sampling date ²		49 510	49 510	12.63***
	采样日期 Sampling date		82 881	82 881	21.14***
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		1 157	1 157	0.30
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		3 377	3 377	0.86
N:P	生活型 Life form		143.7	143.74	19.92***
	采样日期 ² Sampling date ²		0.5	0.46	0.06
	采样日期 Sampling date		73.3	73.3	10.16**
	生活型×采样日期 ² Life form × Sampling date ²		34.8	34.82	4.83*
	生活型×采样日期 Life form × Sampling date		32.8	32.80	4.55*

分析中所用回归模型为: $y \sim$ 发育类群+采样日期²+采样日期+发育类群×采样日期²+发育类群×采样日期; 或 $y \sim$ 生活型+采样日期²+采样日期+生活型×采样日期²+生活型×采样日期。SS, 离差平方和; MS, 均方。F值右上角的不同符号代表不同变异来源对特定计量指标影响的显著程度: ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; †, $p > 0.05$ 。

Regression models used are: $y \sim$ Phylogenetic group + Sampling date² + Sampling date + Phylogenetic group × Sampling date² + Phylogenetic group × Sampling date; or $y \sim$ Life form + Sampling date² + Sampling date + Life form × Sampling date² + Life form × Sampling date. SS, sum of squares; MS, mean squares. Different symbols in the upper right corner of F value represent the significance of the influence of different sources of variation on a particular index: ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; †, $p > 0.05$.

旱地区, 降水量相对较少, 从而减少了移动性较强的有效氮的淋溶, 为植物生长发育提供了相对充足的氮。这与以往研究的结果相一致, 即在全国乃至全球尺度上高纬度地区植物叶片的N含量较高(Elser *et al.*, 2000a; Han *et al.*, 2005)。本研究中内蒙古典型温带草原植物叶片P含量略高于全国平均水平((1.46 ± 0.99) mg·g⁻¹, 韩文轩等, 2009), 但二者差异不显著($p > 0.05$); 二者均显著低于全球平均水平

((1.99 ± 1.49) mg·g⁻¹, Elser *et al.*, 2000a; $p < 0.05$)。有研究(Aerts & Chapin III, 2000; Han *et al.*, 2005)认为, 植物叶片P含量主要受土壤P含量主导, 而我国大部分地区土壤P含量处在全球平均水平之下, 这可能是我国植物叶片P含量整体偏低的原因之一(Han *et al.*, 2005; 任书杰等, 2007)。

植物叶片C:N和C:P表征植物吸收营养元素用来同化C的能力, 因而常被用作反映植物养分利用

效率的指标(Sterner & Elser, 2002; 韩文轩等, 2009; 吴统贵等, 2010a)。本研究发现, 内蒙古典型草原植物叶片平均C:N显著低于全球平均水平(16.67 ± 4.58 vs. 22.5 ± 10.6 ; Elser *et al.*, 2000a; $p < 0.05$), 而C:P则显著高于全球平均水平(302.60 ± 88.31 vs. 232 ± 145 ; Elser *et al.*, 2000a; $p < 0.05$), 说明我国典型草原区植物N利用效率较全球植物偏低, 而P利用效率较全球植物偏高。植物叶片的N、P营养元素主要来自土壤, 其中土壤N的来源较为广泛, 而土壤P的获得途径则比较单一(阎恩荣等, 2008), 主要源于岩石母质的风化和淋溶。内蒙古典型草原地处高纬度干旱-半干旱区, 降水量较低, 在保存土壤有效氮的同时减缓了土壤P的释放(He *et al.*, 2008; 宋彦涛等, 2012)。因此, 该地区植物生长发育所需的N较为充足而P相对匮乏, 这可能是该地区植物P利用效率较高而N利用效率较低的原因之一。

N和P一般被认为是陆地生态系统植物生长发育的限制因子, 因此植物叶片N:P常被用来评价植物受N或P相对限制的情况, 但不同研究采用不同的N:P阈值来判定植物营养元素限制情况。例如, Koerselman和Meuleman (1996)指出, N:P小于14的植物受N的限制, N:P大于16的植物受P的限制。而Güsewell (2004)则通过短期施肥实验发现, N:P小于10时, 植物生长受N限制, N:P大于20时则主要受P限制。这些研究说明, 用来表征植物N、P限制特征的N:P临界比存在不确定性。近期研究表明, 使用临界比为10和20比使用14和16的误差风险低(Yan *et al.*, 2017)。在本研究中, 内蒙古典型草原的18种常见植物中不存在叶片N:P低于10的物种, 也不存在叶片N:P低于14且叶片N含量低于全球平均水平的植物(附录I); 同时, 叶片N:P大于16且叶片P含量低于全球平均值的植物为12种, 占所研究物种的72%, 叶片N:P大于20且叶片P含量低于全球平均水平的植物为3种, 占所研究物种的17%(附录I)。这些结果进一步说明, 相比其他地区的植物来说, 内蒙古典型草原植物可能更易受P限制。

以往有研究指出, 虽然植物叶片N、P含量随生长季推移存在较大变异, 但N:P则表现出较强的保守性, 支持了利用N:P临界比反映植物营养元素限制情况的可靠性(Santa *et al.*, 1997; Ågren, 2008)。但我们的结果显示, 叶片N:P的季节性变化趋势在不同类群间具有显著差异。其中, 双子叶植物和多年

生杂类草的叶片N:P随季节的变化不显著, 与以往研究的结论一致, 说明其营养元素限制情况未随季节发生显著变化。但单子叶植物和多年生禾草的叶片N:P则随季节呈显著下降趋势, 这与以往的研究结论不同。其中, 单子叶植物的N:P由生长季早期的约20下降至生长季后期的约16; 而多年生禾草的N:P由生长季早期的22.5下降至生长季后期的约17。单子叶植物和多年生禾草叶片N:P的季节性趋势说明, 虽然这两类植物的限制性营养元素在生长季不同时期未发生转变(均为P限制), 但营养元素限制程度则随生长季推移而显著减弱。这些结果说明, 当采用N:P判断植物营养元素限制情况时, 应注意研究的类群及数据采集的季节。

以往研究发现, 植物组织中C、N、P含量及其计量比值间具有显著相关性, 这种相关性反映了植物体内营养元素间内在的耦合机制(Elser *et al.*, 2010), 本文结果进一步印证了这一观点。其中, 叶片N含量与C:N、叶片P含量与C:P以及叶片N含量与P含量都呈显著的强相关关系, 说明植物叶片N、P元素本身表现出很强的耦合关系, 而植物叶片C含量与N、P含量之间并未表现出直接的关系, 而是通过C:N、C:P计量比值来体现C-N、C-P的耦合关系, 而且这种耦合关系由叶片N、P含量主导。这一结果与牛得草等(2013)、杨阔等(2010)和张文彦等(2010)的发现一致。尽管叶片N、P含量和C:N、C:P均随季节而变化, 在不同功能类群间也有显著差异, 但叶片N含量与C:N、叶片P含量与C:P以及叶片N含量与P含量都呈现出等速生长关系, 且在生长季的不同时期呈现出较高的稳定性。这一结果进一步印证了植物叶片C-N、C-P、N-P之间的内在耦合关系。

3.2 不同类群植物叶片C、N、P含量及其计量比值的季节变化

内蒙古典型草原植物叶片C、N、P含量及其计量比值不仅随生长季节而变化, 在不同功能类群间也存在很大差异。在单子叶和双子叶两个类群间, 叶片C、N、P含量及C:N、C:P、N:P的变异均主要来自采样时间的不同, 而在多年生禾草和多年生杂类草间, 除叶片N含量和C:N的变异主要受采样时间的影响之外, 叶片C、P含量和C:P、N:P的变异则主要来自生活型的不同。由于采样时间的不同而导致的叶片化学计量指标的差异主要反映了植物自身在不同物候期的生物学特征, 而功能类群对叶片化

学计量指标的影响则主要体现了功能类群对营养元素吸收利用的特异性表现。我们的结果显示, 多年生禾草和多年生杂类草两种生活型类群间具有较为不同的营养元素吸收利用特性。

糖类等有机物是C在植物体内的主要存在形式, 在生长季前期叶片光合作用强, 叶片作为光合作用的主要场所, 糖类有机物大量积累, 单子叶和双子叶植物以及多年生禾草和杂类草叶片C含量在生长季前期均呈上升趋势; 而在生长季后期, 叶片光合作用减弱, 从而使叶片积累的有机物得到一定程度的消耗, 因而不同类群叶片C含量均有所下降。虽然叶片C含量在生长季不同时期具有一定的变化, 但与叶片N、P含量相比, 叶片C含量的季节变异最小。这一结果印证了在其他生态系统类型中的发现。例如: 牛得草等(2013)对阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片元素含量的研究发现, 叶片C含量的季节变异显著小于N、P含量; 而刘万德等(2015)研究了普洱季风常绿阔叶林中6种优势植物种叶片C、N、P含量及化学计量比随植物生长发育的变化, 也发现C含量的整体变异最小。这些结果均表明了C作为植物体生长发育最主要的结构性物质, 其季节变异相对于作为功能性元素的N、P较小。

作为功能性元素, 叶片N、P含量会随植物生长各个阶段所进行的主要生理功能而发生变化, 因而在生长季的不同时期有较大差异。以往基于一次性采样得到的大尺度化学计量学结果, 通常忽略了化学计量特征的季节性差异, 这可能增加以往研究中的不确定性。在生长季前期, 单子叶和双子叶植物以及多年生禾草和杂类草叶片N、P含量均较高, 随着生长季节的推移呈下降趋势。吴统贵等(2010b)研究了杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化, 发现叶片N、P含量均在生长初期显著大于其他生长季节; 而李征等(2012)发现滨海盐地碱蓬叶片N含量随生长季节的推移呈显著减小的趋势, 本研究结果与之类似。

在生长季前期, 植物叶片细胞具有快速分裂能力, 通过大量吸收N、P物质合成蛋白质和核酸来实现细胞快速增殖, 所以生长季前期植物叶片N、P含量最高(孙书存和陈灵芝, 2001; 吴统贵等, 2010b)。随着植物的生长, 叶片细胞在不断生长的过程中快速积累有机物, 导致叶片N、P浓度被逐渐稀释, 叶片N、P含量快速降低(吴统贵等, 2010b; 牛得草等,

2013)。在生长季中后期, 单子叶植物叶片N、P含量又略有回升, 这一现象在多年生杂类草类群中同样存在, 但在双子叶植物中不明显。不同功能类群在生长季中后期所表现出来的营养元素的差异性变化可能是因为不同功能类群物候期的异步性, 也可能是不同功能类群植物间吸收根系自身的功能差异。比如, 单子叶和多年生杂类草两个功能类群共有的百合科葱属(*Allium*)植物根系在8、9月份会对营养元素进行奢侈吸收(吴统贵等, 2010b), 这可能使得这两类物种叶片N、P含量在生长季后期有所升高。植物对营养元素的重吸收作用是指植物在落叶前将养分转移到其他活性组织中从而有效保存养分的现象, 从而造成叶片营养元素浓度会在落叶期出现明显的下降, 因而是影响植物叶片化学计量指标季节动态的重要过程。但本研究发现, 植物叶片N、P含量并没有表现出这一现象。对单子叶植物和多年生杂类草, 其叶片N、P含量均在生长季后期有升高现象。这种现象可能说明养分重吸收现象在温带草原植物中不显著, 或者是因为采样时养分重吸收过程尚未发生。在锡林浩特地区, 大部分研究物种在9月初仍处在花果期, 9月末10月初才进入枯黄、落叶期, 因而本文的研究时间可能未涵盖植物养分重吸收的阶段, 因而在今后的研究中有待进一步完善评估养分重吸收对叶片营养元素季节动态的影响。此外, 本研究发现单子叶和双子叶植物以及多年生禾草和杂类草叶片C:N、C:P在生长季前期均较低, 随着生长季节的推移呈上升趋势, 与叶片N、P含量的变化趋势相反, 这与以往研究的结果(Santa *et al.*, 1997; Ågren, 2008; 牛得草等, 2013)一致, 进一步表明植物叶片C:N、C:P的季节变化主要由叶片N、P含量主导。叶片N:P随生长季的变化在不同功能类群间表现出不同的变化趋势, 其中单子叶植物和多年生禾草的叶片N:P随生长季推移呈现明显的下降趋势, 说明对于这两类植物而言, 由于叶片细胞伸长扩大所造成的N的稀释效应强于P, 这可能和不同植物类群对N、P的特异性吸收有关。

本研究显示, 单子叶植物的叶片N、P含量低于双子叶植物, 而叶片C:N、C:P则高于双子叶植物; 多年生禾草的叶片N、P含量低于多年生杂类草, 而叶片C含量和C:N、C:P、N:P则高于多年生杂类草, 这些结果与以往的研究一致。例如, Thompson等(1997)指出, 与单子叶植物相比, 双子叶植物叶片

养分含量更高。Aerts (1996)研究发现, 禾本科植物叶片N、P含量一般较低。李玉霖等(2010)的研究表明, 非禾本科草本植物叶片N、P含量显著高于禾本科植物。以上结果均说明, 不同功能类群植物因养分适应策略的不同存在着明显的营养生态位分化。Tilman (1982)在竞争资源比例模型里指出营养元素含量较低的物种容易在养分匮乏的环境中长期生存。在本研究中, 叶片营养元素含量较低的单子叶、多年生禾草类植物有较强的养分利用效率, 能高效利用N、P营养元素同化更多的C, 具有较低的光合速率和生长速率, 在受贫瘠养分环境胁迫时的抵抗能力较强; 而营养元素含量较高的双子叶、多年生杂类草植物的养分吸收能力强, 具有较高的光合速率和生长速率, 对外界环境养分的竞争能力较强 (Poorter & Bongers, 2006; Shipley *et al.*, 2006)。综上所述, N、P含量较低的植物会倾向于在N限制或P限制的环境中成为优势种 (Tilman, 1997)。在我国内蒙古典型草原, 占单子叶植物主体的多年生禾草类植物, 例如大针茅、羊草等, 因其较低的叶片N、P含量, 从而成为草地的主要优势种。

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 III FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 153–170.
- Bertalanfy LV (1999). *Problems of Life: An Evaluation of Modern Biological Thought*. The Commercial Press, Beijing. 141–168.
- Cheng B, Zhao YJ, Zhang WG, An SQ (2010). The research advances and prospect of ecological stoichiometry. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1628–1637. [程滨, 赵永军, 张文广, 安树青 (2010). 生态化学计量学研究进展. *生态学报*, 30, 1628–1637.]
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Dawson TP, Curran PJ (1998). A new technique for interpolating the reflectance red edge position. *International Journal of Remote Sensing*, 19, 2133–2139.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000a). 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.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Field C, Mooney HA (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish TJ. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 25–55.
- Gao SP, Li JX, Xu MC, Chen X, Dai J (2007). Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 947–952. [高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁 (2007). 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片N、P化学计量学特征. *生态学报*, 27, 947–952.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2003). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 13, 372–384.
- 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, Chen 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. [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 DFB, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 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. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hu CC, Lei YB, Tan YH, Sun XC, Xu H, Liu CQ, Liu XY (2019). Plant nitrogen and phosphorus utilization under invasive pressure in a montane ecosystem of tropical China. *Journal of Ecology*, 107, 372–386.
- Hu YS, Yao XY, Liu YH (2014). N and P stoichiometric traits of plant and soil in different forest succession stages in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 632–638. [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2014). 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征. 应用生态学报, 25, 632–638.]
- Huang JY, Lai RS, Yu HL, Chen WM (2013). Responses of plant and soil C:N:P stoichiometry to N addition in a desert steppe of Ningxia, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2850–2856. [黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 陈卫民 (2013). N添加对宁夏荒漠草原植物和土壤C: N: P生态化学计量特征的影响. 生态学杂志, 32, 2850–2856.]
- Jiang W, Li XQ, Jiang Q, Huang DK, Cheng HG (2006). Kjeldahl method and the elemental analyzer method in measurement of total nitrogen in sediments: comparison and its significance. *Geochimica*, 35, 319–324. [江伟, 李心清, 蒋倩, 黄代宽, 程红光 (2006). 凯氏蒸馏法和元素分析法测定沉积物中全氮含量的异同及其意义. 地球化学, 35, 319–324.]
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585–598.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Li GY, Yang DM, Sun SC (2008). Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557–564.
- Li R, Hu CC, Xu SQ, Wu D, Dong YP, Sun XC, Mao R, Wang XW, Liu XY (2018). Leaf C, N, and P concentrations and their stoichiometry in peatland plants of Da Hinggan Ling. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1154–1167. [李瑞, 胡朝臣, 许士麒, 吴迪, 董玉平, 孙新超, 毛璐, 王宪伟, 刘学炎 (2018). 大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征. 植物生态学报, 42, 1154–1167.]
- 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. [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.]
- Li Z, Han L, Liu YH, An SQ, Leng X (2012). C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1054–1061. [李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣 (2012). 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片C、N、P化学计量特征. 植物生态学报, 36, 1054–1061.]
- Liu WD, Su JR, Li SF, Lang XD, Zhang ZJ, Huang XB (2015). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry at different growth stages in dominant tree species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 52–62. [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 张志钧, 黄小波 (2015). 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 39, 52–62.]
- Liu WD, Su JR, Li SF, Zhang ZJ, Li ZW (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. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6581–6590. [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文 (2010). 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤C、N、P化学计量特征. 生态学报, 30, 6581–6590.]
- Liu XZ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Chu GW, Yan JH (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 64–71. [刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华 (2010). 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N、P的化学计量特征. 植物生态学报, 34, 64–71.]
- Moe SJ, Stelzer RS, Forman MR, Harpole WS, Daufresne T, Yoshida T (2005). Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos*, 109, 29–39.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F (2007). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 100, 283–303.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- 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. [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.]
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H (2013). Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 317–325. [牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华 (2013). 阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片C:N:P化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 37, 317–325.]
- Pitman EJG (1939). A note on normal correlation. *Biometrika*, 31, 9–12.
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Redfield AC (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46, 205–221.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, Oleksyn J (2006). Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439, 457–461.
- Reiners WA (1986). Complementary models for ecosystems. *The American Naturalist*, 127, 59–73.
- Ren SJ, Yu GR, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM (2012). Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 581–586. [任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏 (2012). 中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. 应用生态学报, 23, 581–586.]
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665–2673. [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, 28, 2665–2673.]
- Santa RI, Rico M, Rapp M, Gallego HA (1997). Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*. *Journal of Vegetation Science*, 8, 651–654.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Song YT, Zhou DW, Li Q, Wang P, Huang YX (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 222–230. [宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新 (2012). 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征. 植物生态学报, 36, 222–230.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Sun SC, Chen LZ (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling mountain region. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 76–82. [孙书存, 陈灵芝 (2001). 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 25, 76–82.]
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.
- Tilman D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, USA. 139–177.
- Tilman D (1997). Mechanisms of plant competition//Crawley MJ. *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford. 239–261.
- Vanni MJ, Flecker AS, Hood JM, Headworth JL (2002). Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: linking species identity biodiversity and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 5, 285–293.
- Vitousek P (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Wang DM, Yang HM (2011). Carbon and nitrogen stoichiometry at different growth stages in legumes and grasses. *Pratacultural Science*, 28, 921–925. [王冬梅, 杨惠敏 (2011). 4种牧草不同生长期C、N生态化学计量特征. 草业科学, 28, 921–925.]
- Warton DI, Weber NC (2002). Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161–174.
- Warton DI, Wright I, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- West GB, Brown JH (2005). The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1575–1592.
- Westheimer FH (1987). Why nature chose phosphates. *Science*, 235, 1173–1178.
- Wieder WR, Cleveland CC, Smith WK, Todd-Brown K (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. *Nature Geoscience*, 8, 441–444.
- 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, et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu TG, Chen BF, Xiao YH, Pan YJ, Chen Y, Xiao JH (2010a). Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl

- River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 58–63. [吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华 (2010a). 珠江三角洲3种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. 植物生态学报, 34, 58–63.]
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010b). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010b). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量学的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008). N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 13–22. [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008). 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征. 植物生态学报, 32, 13–22.]
- Yan ZB, Kim NY, Han TS, Fang JY, Han WX (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 551–557. [严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩 (2013). 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. 植物生态学报, 37, 551–557.]
- Yan ZB, Tian D, Han WX, Tang ZY, Fang JY (2017). An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants. *Annals of Botany*, 120, 937–942.
- Yang K, Huang JH, Dong D, Ma WH, He JS (2010). Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 17–22. [杨阔, 黄建辉, 董丹, 马文红, 贺金生 (2010). 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析. 植物生态学报, 34, 17–22.]
- Yin XR, Liang CZ, Wang LX, Wang W, Liu ZL, Liu XP (2010). Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 39–47. [银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王伟, 刘钟龄, 刘小平 (2010). 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 34, 39–47.]
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 1007–1019. [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, 1007–1019.]
- Zhang JL, Li XN, Zhou ZF, Mang CL (2017). Determination of mineral elements by ICP-OES in different parts of *Gordonia longicarpa*. *Botanical Research*, 6, 1–5. [张金丽, 李向楠, 周稚凡, 马长乐 (2017). ICP-OES法测定长果大头茶不同部位的矿质元素. 植物学研究, 6, 1–5.]
- 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. [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.]
- Zhang WY, Fan JW, Zhong HP, Hu ZM, Song LL, Wang N (2010). The nitrogen:phosphorus stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China. *Acta Agrestia Sinica*, 18, 503–509. [张文彦, 樊江文, 钟华平, 胡中民, 宋璐璐, 王宁 (2010). 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究. 草业学报, 18, 503–509.]
- Zhou ZH, Wang CK (2016). Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1257–1266. [周正虎, 王传宽 (2016). 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. 植物生态学报, 40, 1257–1266.]
- Zhu JD, Meng TT, Ni J, Su HX, Xie ZQ, Zhang SR, Zheng YR, Xiao CW (2011). Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 687–698. [祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺 (2011). 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. 植物生态学报, 35, 687–698.]

责任编辑: 邓建明 编辑: 赵航

附录I 内蒙古典型草原18种常见植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的季节变化

Supplement I Seasonal variation of leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations in 18 common plants of typical steppe in Nei Mongol, China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2020.0105-S1.pdf>

附录II 内蒙古典型草原植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其比值季节变化趋势的普通最小二乘回归(OLS)分析参数

Supplement II Parameters of seasonal trends for leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and ratios of typical steppe in Nei Mongol, China, analyzed by Ordinary Least Square (OLS) regression

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2020.0105-S2.pdf>

熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯晓娟, 曾辉, 王志恒 (2020). 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. 植物生态学报, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

Xiong XS, Cai HY, Li YQ, Ma WH, Niu KC, Chen DM, Liu NN, Su XY, Jing HY, Feng XJ, Zeng H, Wang ZH (2020). Seasonal dynamics of leaf C, N and P stoichiometry in plants of typical steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0105>

附录 I 内蒙古典型草原 18 种常见植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的季节变化

Supplement I Seasonal variation of leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations in 18 common plants of typical steppe in Nei Mongol, China

物种 Species	取样日期 Sampling date	碳含量 C concentration (mg g ⁻¹)	氮含量 N concentration (mg g ⁻¹)	磷含量 P concentration (mg g ⁻¹)
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-06-02	397.90	38.22	2.04
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-06-02	403.74	42.53	3.09
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-06-02	437.45	28.58	1.08
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-06-02	435.60	32.82	1.99
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-06-02	439.92	41.27	2.55
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-06-02	414.37	34.90	2.03
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-06-02	403.08	29.20	1.53
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-06-02	408.13	38.46	2.36
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-06-02	398.96	35.52	2.47
[卅/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-06-02	435.75	35.25	1.45
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-06-02	427.39	31.67	1.82
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-06-02	408.19	48.14	2.95
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-06-02	447.62	49.40	2.18
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-06-02	434.32	32.03	1.56
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-06-02	425.68	33.00	1.28
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosom</i>	2019-06-02	448.27	53.79	2.82
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-06-02	425.28	49.52	3.60
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-06-02	453.76	26.33	1.29
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-06-17	415.01	38.68	1.89
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-06-17	417.03	36.21	2.30
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-06-17	443.94	24.54	0.99
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-06-17	429.54	25.78	1.57
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-06-17	440.64	36.95	1.97
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-06-17	409.62	22.62	1.54
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-06-17	419.40	27.15	1.48
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-06-17	390.53	36.47	1.91
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-06-17	369.88	30.87	1.51
[卅/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-06-17	413.25	21.24	1.05
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-06-17	425.10	20.87	1.13
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-06-17	418.28	29.53	1.73
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-06-17	449.28	45.84	1.99
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-06-17	436.00	28.46	1.40
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-06-17	436.21	23.44	1.34
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosom</i>	2019-06-17	450.46	49.91	2.49
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-06-17	421.18	42.63	2.60
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-06-17	450.92	25.81	0.88
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-07-02	437.53	29.76	1.37
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-07-02	413.75	30.07	1.81

附录 I (续表) Supplement I (Continued)

物种 Species	取样日期 Sampling date	碳含量 C concentration (mg g ⁻¹)	氮含量 N concentration (mg g ⁻¹)	磷含量 P concentration (mg g ⁻¹)
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-07-02	438.63	23.67	1.10
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-07-02	442.96	24.89	1.22
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-07-02	439.23	28.96	1.95
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-07-02	406.94	20.14	1.46
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-07-02	435.72	25.10	1.43
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-07-02	434.69	34.48	1.46
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-07-02	408.94	30.30	1.76
[卅/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-07-02	427.35	20.30	1.09
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-07-02	415.88	19.15	1.15
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-07-02	424.67	26.87	1.63
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-07-02	445.95	42.28	1.80
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-07-02	432.63	24.96	1.33
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-07-02	457.66	33.98	1.84
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosus</i>	2019-07-02	470.34	37.37	1.98
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-07-02	430.19	39.70	2.33
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-07-02	448.56	20.01	1.02
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-07-17	445.00	37.40	1.75
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-07-17	404.24	27.79	1.48
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-07-17	447.53	21.95	1.05
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-07-17	446.83	19.82	1.39
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-07-17	452.81	29.20	1.69
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-07-17	405.07	20.20	1.19
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-07-17	452.04	23.05	1.38
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-07-17	433.33	30.64	1.66
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-07-17	413.13	27.25	1.84
[卅/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-07-17	445.85	18.20	1.02
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-07-17	421.82	18.27	1.31
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-07-17	431.05	24.20	1.53
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-07-17	452.60	39.36	1.73
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-07-17	448.94	21.32	1.08
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-07-17	460.79	23.32	1.29
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosus</i>	2019-07-17	474.75	33.00	1.46
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-07-17	439.20	36.77	2.05
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-07-17	458.45	22.63	0.80
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-08-02	443.80	23.95	1.33
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-08-02	423.49	25.70	1.38
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-08-02	458.89	20.56	0.97
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-08-02	452.11	17.96	1.22
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-08-02	419.97	21.05	1.33
黄花葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-08-02	405.32	18.02	1.19
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-08-02	459.28	22.18	1.10
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-08-02	442.79	26.41	1.32
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-08-02	421.89	23.43	1.17
[卅/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-08-02	443.10	18.92	1.30
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-08-02	423.29	20.43	1.34
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-08-02	437.05	25.49	1.94
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-08-02	455.25	35.03	1.53
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-08-02	449.98	24.14	1.42

附录 I (续表) Supplement I (Continued)

物种 Species	取样日期 Sampling date	碳含量 C concentration (mg g ⁻¹)	氮含量 N concentration (mg g ⁻¹)	磷含量 P concentration (mg g ⁻¹)
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-08-02	449.11	22.61	1.19
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosum</i>	2019-08-02	461.40	39.47	2.20
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-08-02	454.54	30.64	1.83
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-08-02	462.51	15.30	0.97
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-08-17	441.11	26.90	1.40
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-08-17	413.20	29.90	2.09
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-08-17	437.57	19.84	1.29
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-08-17	447.37	18.93	1.16
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-08-17	458.56	23.74	1.68
黄洋葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-08-17	397.51	21.47	1.58
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-08-17	457.94	21.54	1.09
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-08-17	444.54	23.36	1.39
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-08-17	407.10	22.50	1.29
[+/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-08-17	433.15	23.49	1.36
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-08-17	405.23	21.76	1.38
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-08-17	413.53	22.83	1.49
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-08-17	434.36	29.89	1.26
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-08-17	443.65	22.46	1.25
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-08-17	460.86	21.51	0.99
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosum</i>	2019-08-17	448.05	34.76	1.93
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-08-17	455.91	35.56	1.84
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-08-17	468.83	18.50	1.05
狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2019-09-02	442.20	25.48	1.35
矮韭 <i>Allium anisopodium</i>	2019-09-02	405.14	29.50	2.26
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	2019-09-02	431.50	18.50	1.12
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	2019-09-02	439.69	15.78	0.92
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2019-09-02	442.25	26.57	1.70
黄洋葱 <i>Allium condensatum</i>	2019-09-02	391.36	17.00	1.33
裂叶荆芥 <i>Nepeta tenuifolia</i>	2019-09-02	456.60	20.90	1.08
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	2019-09-02	429.13	21.27	1.21
木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	2019-09-02	405.78	22.51	1.29
[+/洽]草 <i>Koeleria cristata</i>	2019-09-02	438.13	26.77	1.39
山韭 <i>Allium senescens</i>	2019-09-02	414.26	22.09	1.40
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	2019-09-02	420.21	34.01	2.25
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	2019-09-02	430.91	28.05	1.04
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	2019-09-02	447.12	20.55	1.05
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	2019-09-02	446.86	16.17	0.99
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosum</i>	2019-09-02	438.91	30.05	1.67
长柱沙参 <i>Adenophora stenanthina</i>	2019-09-02	440.95	26.54	1.84
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	2019-09-02	434.80	32.48	1.44

熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯晓娟, 曾辉, 王志恒 (2020). 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. 植物生态学报, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

Xiong XS, Cai HY, Li YQ, Ma WH, Niu KC, Chen DM, Liu NN, Su XY, Jing HY, Feng XJ, Zeng H, Wang ZH (2020). Seasonal dynamics of leaf C, N and P stoichiometry in plants of typical steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1138–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0105

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0105>

附录 II 内蒙古典型草原植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其比值季节变化趋势的普通最小二乘回归(OLS)分析参数

Supplement II Parameters of seasonal trends for leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) concentrations and ratios of typical steppe in Nei Mongol, China, analyzed by Ordinary Least Square (OLS) regression

因变量 y Dependent variable	分类标准 Classification standard	功能类群 Functional group	a	b	c	R ²	p
碳含量的季节变化趋势 Seasonal trend of C	发育类群	单子叶 Monocotyledons	-9.88 [†]	2.88	431.87 ^{***}	0.49	0.11
	Phylogenetic group	双子叶 Dicotyledons	-16.04 [*]	18.53 [*]	435.43 ^{***}	0.76	0.03
	生活型	多年生禾草 Perennial grasses	-11.51 [†]	8.64	443.66 ^{***}	0.52	0.10
氮含量的季节变化趋势 Seasonal trend of N	发育类群	多年生杂类草 Perennial forbs	-13.14 ^{**}	11.84 ^{**}	429.13 ^{***}	0.89	0.00
	Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	7.26 ^{**}	-8.40 ^{**}	24.69 ^{***}	0.92	0.00
	生活型	双子叶 Dicotyledons	2.68 [*]	-14.83 ^{***}	32.33 ^{***}	0.98	0.00
磷含量的季节变化趋势 Seasonal trend of P	发育类群	多年生禾草 Perennial grasses	5.17 ^{**}	-7.85 ^{**}	23.50 ^{***}	0.92	0.00
	Phylogenetic group	多年生杂类草 Perennial forbs	6.07 ^{**}	-12.41 ^{***}	29.85 ^{***}	0.97	0.00
	生活型	单子叶 Monocotyledons	0.38 [*]	-0.27 [*]	1.41 ^{***}	0.80	0.02
碳氮比的季节变化趋势 Seasonal trend of C:N	发育类群	双子叶 Dicotyledons	0.30 [*]	-0.83 ^{***}	1.75 ^{***}	0.96	0.00
	Phylogenetic group	多年生禾草 Perennial grasses	0.13	-0.19 [†]	1.22 ^{***}	0.60	0.07
	生活型	多年生杂类草 Perennial forbs	0.52 ^{**}	-0.64 ^{**}	1.75 ^{***}	0.93	0.00
碳磷比的季节变化趋势 Seasonal trend of C:P	发育类群	单子叶 Monocotyledons	-4.20 ^{**}	5.73 ^{**}	18.55 ^{***}	0.95	0.00
	Phylogenetic group	双子叶 Dicotyledons	-0.92	6.84 ^{***}	14.32 ^{***}	0.96	0.00
	生活型	多年生禾草 Perennial grasses	-3.52 [*]	6.78 ^{**}	19.76 ^{***}	0.93	0.00
氮磷比的季节变化趋势 Seasonal trend of N:P	发育类群	多年生杂类草 Perennial forbs	-2.77 ^{**}	5.85 ^{***}	15.44 ^{***}	0.97	0.00
	Phylogenetic group	单子叶 Monocotyledons	-64.89 [*]	45.13 [†]	330.93 ^{***}	0.74	0.03
	生活型	双子叶 Dicotyledons	-28.77 [*]	126.52 ^{***}	267.18 ^{***}	0.97	0.00
氮磷比的季节变化趋势 Seasonal trend of N:P	发育类群	多年生禾草 Perennial grasses	-44.65	53.22 [†]	378.07 ^{***}	0.57	0.08
	Phylogenetic group	多年生杂类草 Perennial forbs	-62.21 ^{**}	83.23 ^{***}	262.79 ^{***}	0.97	0.00
	生活型	单子叶 Monocotyledons	0.70	-3.14 ^{**}	17.95 ^{***}	0.82	0.02
氮磷比的季节变化趋势 Seasonal trend of N:P	发育类群	双子叶 Dicotyledons	-1.12	0.11	18.77 ^{***}	0.22	0.27
	Phylogenetic group	多年生禾草 Perennial grasses	1.73	-3.99 [*]	19.51 ^{***}	0.79	0.02
	生活型	多年生杂类草 Perennial forbs	-1.31 [*]	-1.03 [*]	17.17 ^{***}	0.80	0.02

二次项系数(a), 一次项系数(b)和常数项(c)右上角的不同符号代表不同变异来源对特定计量指标影响的显著程度: ***, $0 < p < 0.001$; **, $0.001 < p < 0.01$; *, $0.01 < p < 0.05$; †, $0.05 < p < 0.1$ 。

Different symbols in the upper right corner of the quadratic term coefficient (a), the primary term coefficient (b) and the constant term (c) represent the significance of the influence of different sources of variation on a particular index: ***, $0 < p < 0.001$; **, $0.001 < p < 0.01$; *, $0.01 < p < 0.05$; †, $0.05 < p < 0.1$.