

黄河三角洲不同湿地群落氮磷化学计量特征及其生境适应策略*

张 森¹ 刘福德^{1**} 刘 庆^{2,3} 刘玉虹⁴ 李德生¹

(¹天津理工大学环境科学与安全工程学院, 天津 300384; ²青岛农业大学资源与环境学院, 山东青岛 266109; ³山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东滨州 256600; ⁴中国科学院烟台海岸带研究所, 山东烟台 264003)

摘 要 选取黄河三角洲滨海湿地盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、芦苇(*Phragmites australis*)和柽柳(*Tamarix chinensis*) 3种典型植物群落为研究对象,研究了土壤-植物 N、P 元素的空间分布格局及 N/P 化学计量学特征。结果表明:盐地碱蓬地上部分 N 含量,地下部分 N、P 含量均小于芦苇和柽柳群落,柽柳地上部分 P 含量、N/P 值均大于芦苇和盐地碱蓬群落。3种典型湿地群落 N 含量均呈现出地上部分大于地下部分的规律,说明植物会将有限的氮资源优先分配给地上部分光合器官;盐地碱蓬与柽柳地上和地下部分磷含量变化趋势相反,这种差异说明处在不同群落演替阶段的植物生活史策略不同。与木本植物柽柳不同,草本植物芦苇和盐地碱蓬 N/P 均表现出地上部分大于地下部分的特征,这与草本植物地上部分相对生长速率较大有关。土壤中 N 含量、N/P 垂直变化趋势一致,均随着土层深度的增加而显著降低,但土壤磷的垂直变化特征不明显。相关分析显示,土壤(源)-植物(库)之间 N、P 相关性较弱,说明除了土壤条件,滨海湿地氮磷化学计量格局还与植物自身的生理调节有关。

关键词 滨海湿地; 化学计量学; 植物 N/P; 土壤 N/P; 适应策略

中图分类号 S963 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)11-2983-07

Characteristics of N : P stoichiometry and the adaptation strategies for different coastal wetland communities in the Yellow River Delta. ZHANG Sen¹, LIU Fu-de^{1**}, LIU Qing^{2,3}, LIU Yu-hong⁴, LI De-sheng¹ (¹College of Environmental Science and Safety Engineering, Tianjin University of Technology, Tianjin 300384, China; ²College of Resources and Environment, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong, China; ³Shandong Province Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou 256600, Shandong, China; ⁴Yantai Institute of Coastal Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(11): 2983-2989.

Abstract: In order to study the spatial distribution patterns of nitrogen (N) and phosphorus (P) and the stoichiometric characteristics of three typical plant communities (*Suaeda salsa*, *Phragmites australis* and *Tamarix chinensis*) of coastal wetlands in the Yellow River Delta, soil and plant samples were collected. The results showed that the contents of aboveground N and underground N and P of *S. salsa* were lower than those of *P. australis* and *T. chinensis*, while the aboveground P content and N/P ratio of *T. chinensis* were higher than those of *P. australis* and *S. salsa*. For the three wetland communities, the N content of aboveground biomass was significantly higher than that of underground biomass, indicating that N tended to be allocated to the aboveground photosynthetic organ in the N-limited habitat. However, an opposite trend existed for the P contents of above- and underground biomass of *T. chinensis* and *S. salsa*, which revealed that species in different successional status would adopt different strategies to adapt to various environments. Unlike the woody species *T. chinensis*, the aboveground biomass of *P. australis* and

* 国家自然科学基金项目(41303057 40901029)和山东省黄河三角洲生态环境重点实验室开放基金项目(2010KFJJ04)资助。

** 通讯作者 E-mail: lfdy@tjut.edu.cn

收稿日期: 2015-02-15 接受日期: 2015-06-19

S. salsa had higher N/P ratios than the underground biomass, and this was possibly related to the high relative growth rate of the aboveground organs of herbaceous species. The soil N content and N/P ratio decreased with the soil depth increasing, while no obvious changes of soil P were found along the vertical soil profile. The weak correlations between the top soil (source) and the plant organs (pool) suggested that physiological accommodation of coastal wetland plants played some roles in N/P stoichiometric regulation besides soil conditions.

Key words: coastal wetland; stoichiometry; plant N/P; soil N/P; adaptation strategy.

生态化学计量学是研究有机体主要组成元素之间关系的科学,由于其能表征有机体的关键性状,且能反映有机体资源需求的种类和数量(Schimel, 2003),成为目前生态学家研究的热点领域之一。在大部分生态系统中,氮和磷是植物生长的主要限制因子,并且这种限制作用可以通过植物氮磷的比值反映出来(Aerts *et al.*, 2000; Reich *et al.*, 2004),所以氮磷化学计量学是诠释生物对环境的反馈和调节机制的纽带,是生态化学计量学研究的重要内容。

氮磷化学计量学最初来源于 Redfield 对海洋浮游生物氮磷比值的研究(Redfield, 1958),后来成为研究浮游植物生理生态、海洋光环境、养分限制对浮游植物生长影响、海洋-大气 CO₂ 交换和养分循环等的有效手段(Sterner *et al.*, 2002; Hall *et al.*, 2007; Liess *et al.*, 2009)。受海洋生态系统氮磷化学计量学的启发,这项研究又逐渐扩展到了森林、草地等陆地生态系统(Reich *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Kerkhoff *et al.*, 2005; Elser *et al.*, 2010) 和湖泊、溪流等淡水生态系统(Dickman *et al.*, 2006; Qin *et al.*, 2007; Vrede *et al.*, 2009)。尽管越来越多的氮磷化学计量学研究使我们能很好地了解整个地球的养分限制格局,但在 2005 年之前,我国在氮磷化学计量学方面的研究仍然是世界上少有的几个空白地区之一(Reich *et al.*, 2004)。Han 等(2005)对中国主要植被类型的氮磷化学计量格局作了报道,研究了从热带森林到青藏高原 753 种植物的氮磷分布,表明氮含量从 8~50 mg·g⁻¹, 磷含量从 0.1~5 mg·g⁻¹, 氮磷比平均值为 16.3,这也让世界上首次对该区域的氮磷化学计量格局有所了解。该项研究引起了国内同行的重视并有力推动了我国在该领域的快速发展。近几年来,生态化学计量的研究在国内迅速开展,研究涉及了森林、草原等陆地生态系统(He *et al.*, 2006, 2008; 任书杰等, 2007; 阎恩荣等, 2010; Peng *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2011, 2012; Zhang *et al.*, 2013), 湖泊、河流等淡水生态系统(Wang *et al.*, 2008; Xia *et al.*, 2014), 也包括了部分河口及海岸湿

地植物和湿地土壤碳氮磷化学计量学特征(吴统贵等, 2010; 王维奇等, 2011; 李征等, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。

滨海湿地介于陆地生态系统和海洋生态系统之间,水盐交互作用明显,造就了其独特的生物地球化学循环模式。但与陆地和海洋生态系统比较,我们对滨海湿地的 N/P 化学计量格局了解较少。李征等(2012)对滨海湿地盐地碱蓬叶片中 C:N:P 化学计量学的季节性动态进行过报道,但不同器官、不同植物群落之间氮磷化学计量学特征差异与生活史策略关系的研究尚不多见。

本文以黄河三角洲滨海湿地典型植被芦苇、盐地碱蓬和柽柳群落为研究对象,目的在于:(1)揭示黄河三角洲滨海湿地土壤与植物氮磷化学计量格局;(2)分析氮、磷“土壤源”、“植物库”之间氮磷化学计量学的相关性;(3)探索不同植物群落基于氮磷化学计量学的生活史策略。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区域与采样点概况

本研究选择位于东营市的黄河三角洲大汶流国家级湿地自然保护区作为研究区域。黄河三角洲大汶流国家级湿地自然保护区处于我国山东省东营市黄河入海口处(37°40' N—38°10' N, 118°41' E—119°16' E), 总面积是 1530 km², 是以保护黄河口新生湿地生态系统和珍稀濒危鸟类为主体的自然保护区。保护区内四季分明,地势平坦,研究区年平均气温为 12.1 °C, 无霜期为 196 d, 年平均降水量为 551.6 mm, 年平均蒸发量为 1962 mm。保护区内自然资源非常丰富,主要有湿生植被和盐生植被两种类型,包括 10 余种群落,其中以芦苇群落、柽柳群落及盐地碱蓬群落分布最为广泛(Mou *et al.*, 2010)。

东营市土壤划分为 5 个土类,分别是褐土,约占土壤总面积的 3.44%; 潮土,约占土壤总面积的 44.46%; 盐土,占土壤总面积的 50.88%; 水稻土,占土壤总面积的 0.47%; 砂姜黑土,占土壤总面积的

0.75%。其中滨海湿地土壤主要包括潮土和盐土两种类型,潮土分布在山麓平原至海拔 3~4 m 的滨海平原上,而盐土分布比较广泛,东营大部分地区均有盐土分布。

1.2 样品的采集与实验方法

本研究所需样品均采集于 2011 年 7 月,其中芦苇和盐地碱蓬等草本群落植物样品的采集是在群落内按对角线分别选取 5 个 1 m×1 m 的小样方,采集样方中所有植物样品;柽柳群落中样品的采集则是在群落内按对角线选择生长均匀的 5 株个体,以当年新生枝条作为地上部分样品,选择当年新生根系作为地下部分样品。在植物样品采集完毕后,再分别采集每个样方内或植株下 0~10、10~20、20~30、30~40、40~50 cm 5 个深度层次的土壤,采集的植物样品洗净泥土,并将地上部分和地下部分分开在 100 °C 下杀青 30 min,在烘箱中经过 75 °C 烘干至恒重,土壤样品装入自封袋中带回实验室风干,土壤和植物样品经研磨并过 100 目筛,进一步分析样品的总氮、总磷及土壤等指标。各指标的测定方法如下:

总氮(N)的测定:所有样品均采用浓硝酸-双氧水消化,然后再采用连续流动注射分析仪(德国,布朗卢比 AA3)测定植物和土壤中总氮含量。

总磷(P)的测定:所有样品均采用浓硝酸-双氧水消化,然后植物磷采用钒钼黄比色法测定,而土壤磷采用钼锑抗比色法测定。

1.3 数据处理

数据取多次重复结果的算术平均值,如各组的数据均为正态分布,则对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)的 LSD 法对植物和土壤的 N、P、N/P 进行显著性检验,并用多重比较(Duncan's multiple comparison)检验其相关性,本研究中所有植物和土壤数据的前期处理、统计分析及绘图均在 Excel 2007 和 SPSS 19.0 统计软件中完成。

2 结果与分析

2.1 滨海湿地典型植被的氮磷化学计量特征

3 种植物相比较,芦苇和柽柳地上部分氮含量显著大于盐地碱蓬地上部分氮含量。而就地下部分而言,芦苇和盐地碱蓬地下部分氮含量差异不显著,但均低于柽柳地下部分氮含量。从植物不同部位氮含量比较可以看出,一般呈现出地上部分>地下部分的规律(图 1a)。

与氮的变化规律不同,磷在不同植物地上部分

与地下部分之间差异不一致,例如,盐地碱蓬地下部分磷含量大于地上部分,而柽柳则表现为地上部分大于地下部分。3 种植物比较而言,柽柳地上部分的磷含量高于芦苇和盐地碱蓬,地下部分磷含量最高的是盐地碱蓬,芦苇和柽柳之间没有显著性差异(图 1b)。

氮磷比在芦苇和盐地碱蓬体内均表现为地上部分大于地下部分,但柽柳地上部分和地下部分氮磷比值差异不显著。3 种植物地上部分氮磷比值没有显著性差异。就地下部分氮磷比而言,柽柳显著大于芦苇和盐地碱蓬(图 1c)。

物种和植物器官均对植物 N 含量有显著性影响,但不影响植物中 P 的分布;把物种和植物器官放在一起考虑,即二者的交互作用对植物 N 含量影响不显著,但却显著影响了植物中 P 的分布;植物 N/P 在物种水平、植物器官水平以及二者的交互作用条件下均有显著性差异(表 1)。

2.2 滨海湿地土壤氮磷化学计量特征

在芦苇、盐地碱蓬和柽柳 3 种不同的湿地群落

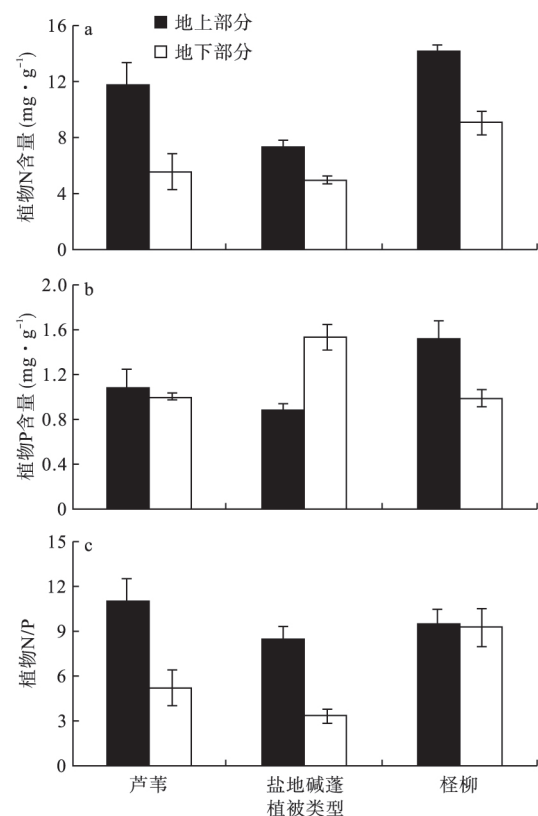


图 1 黄河三角洲滨海湿地典型植被的 N、P、N/P 分布特征
Fig.1 Distributions of plant N, P and N/P ratios within the typical vegetation communities of coastal wetland, Yellow River Delta

表1 不同物种、植物器官及其交互作用对植物 N、P 和 N/P 的影响

Table 1 Effects of species, plant organs and their interaction on plant N, P and N/P ratio

功能性状	物种	植物器官	物种×植物器官
N	15.65***	33.61***	2.07ns
P	1.88 ns	0.01 ns	13.28**
N/P	6.79*	20.68**	4.62*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

内,土壤中氮含量随着土层深度的增加迅速减少,以盐地碱蓬湿地为例,土壤中0~10 cm 深度范围内的氮含量为 $608 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,而到了40~50 cm 深度范围内,氮含量迅速降低为 $168.33 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,并且盐地碱蓬与芦苇、柽柳都没有显著差异 ($P > 0.05$),而柽柳和芦苇之间差异显著 ($P < 0.05$) (图2a)。

不同于土壤中氮的变化规律,土壤中总磷含量随着土层深度的增加变化幅度不大,以盐地碱蓬为例,土壤中0~10 cm 深度范围内的磷含量为 $716 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,到了40~50 cm 深度范围内,磷含量为 $656.67 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,并且芦苇和盐地碱蓬、柽柳之间显著性差异不大 ($P > 0.05$),而柽柳盐地碱蓬之间差异显著 ($P < 0.05$) (图2b)。土壤氮磷比的垂直分布特征与土壤氮的垂直分布特征一致,而与土壤中的磷关系不大,并且3种典型湿地类型的土壤 N/P 值均 < 1 ,可以看出芦苇、盐地碱蓬、柽柳之间差异性显著 ($P < 0.05$) (图2c)。

2.3 滨海湿地土壤含盐量分布特征

通过对采集的土壤样品盐含量进行实验分析发现,植被群落内0~30 cm 土壤含盐量关系为:柽柳群落>盐地碱蓬群落>芦苇群落,这可能是与植物根系在土层中的分布有关。在30~40 cm 盐地碱蓬群落接近柽柳群落含盐量,并且两者明显高于芦苇群落;在40~50 cm,土壤含盐量为盐地碱蓬>柽柳>芦苇(图3)。方差分析表明,0~10 cm 柽柳群落和盐地碱蓬群落土壤含盐量与芦苇群落之间存在显著性差异 ($P < 0.05$),而10~40 cm 盐地碱蓬群落和芦苇群落、柽柳群落含盐量之间不存在显著差异 ($P > 0.05$),而芦苇群落和柽柳群落之间存在显著差异 ($P < 0.05$);在40~50 cm,3种群落盐含量之间不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。

2.4 滨海湿地植物和土壤 N、P、N/P 之间的相关性

N、P 是植物和土壤内重要组成成分,通过相关性分析,可以清楚地知道营养元素之间化学计量学

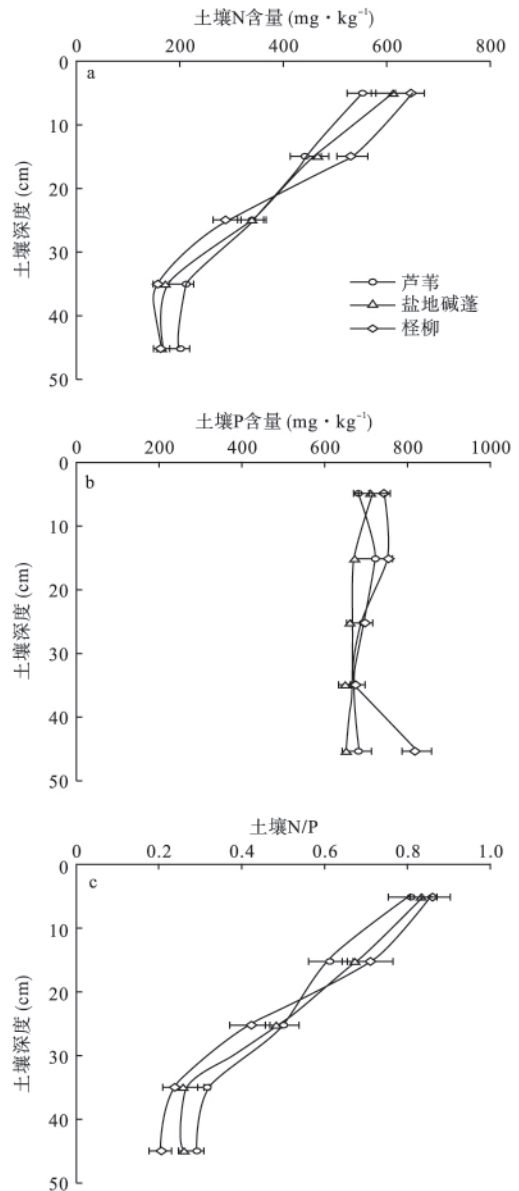


图2 黄河三角洲滨海湿地典型植被群落内土壤 N、P、N/P 分布特征

Fig.2 Distributions of soil N, P and N/P ratios within the typical vegetation communities of coastal wetland, Yellow River Delta

的相关关系。土壤盐度和土壤中磷含量存在显著正相关,相关系数为0.717;土壤中氮和土壤中 N/P 显著正相关,相关系数为0.733;植物中的氮和土壤盐度显著正相关,相关系数为0.717,对植物地上部分而言,植物中的氮含量与磷含量呈极其显著正相关,相关系数为0.833;而对于地下部分而言,植物中的磷和氮呈显著负相关,相关系数为-0.695;植物中 N/P 分别与植物中氮磷含量呈显著正相关和显著负相关,相关系数分别为0.929和-0.822,而其他均呈现出相关性不显著(表2)。

表 2 黄河三角洲滨海湿地表层土壤与植物性状的相关性分析

Table 2 Correlations between soil and plant traits in coastal wetland, Yellow River Delta

	盐度	土壤 N	土壤 P	土壤 N/P	植物 N	植物 P	植物 N/P
盐度		0.567	0.717*	0.050	0.283	0.417	-0.400
土壤 N	0.567		0.617	0.733*	0.067	0.133	-0.133
土壤 P	0.717*	0.617		-0.067	0.383	0.267	-0.350
土壤 N/P	0.050	0.733*	-0.067		-0.333	-0.150	0.067
植物 N	0.717*	0.350	0.617	-0.133		0.833**	0.333
植物 P	-0.259	0.059	-0.126	0.301	-0.695*		-0.050
植物 N/P	0.544	0.209	0.368	-0.134	0.929**	-0.882**	

数据为湿地表层土壤(0~10 cm)和植物性状的 Pearson 相关系数,上三角代表地上部分,下三角代表地下部分。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

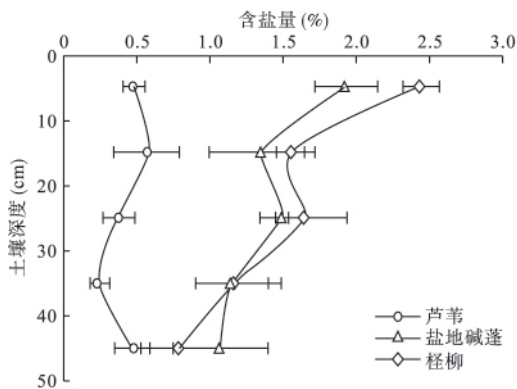


图 3 黄河三角洲滨海湿地典型植被群落内土壤盐度分布特征

Fig.3 Distributions of soil salinity within the typical vegetation communities of coastal wetland, Yellow River Delta

3 讨论

生态系统 N/P 化学计量特征及养分限制格局与群落的植被类型有关,但植被类型的更替离不开环境因素的驱动作用,特别是滨海湿地生态系统,水盐的耦合作用曾被认为是群落自然演替的主要控制因子(Antheunisse *et al.*, 2007)。黄河三角洲滨海湿地水盐耦合作用明显,在这种条件下,湿地生态系统内 N、P 等生源元素的生物地球化学循环过程必定随着群落的演替进行着动态演变。黄河三角洲滨海湿地植被的演替规律一般是盐地碱蓬→柽柳→芦苇或是盐地碱蓬→柽柳+芦苇(房用等, 2008),本研究中,地上部分氮含量呈现出柽柳=芦苇>盐地碱蓬的趋势(图 1a),与湿地植被演替规律一致。与植物地上部分氮含量的变化不同,随着群落的演替,湿地土壤表层(0~10 cm)总氮含量无明显变化(图 2a)。因为植物体内养分含量不仅反映其所处的环境条件,还反映植物新陈代谢、叶片养分的分配和重吸收等生理生态过程的养分需求量(Sterner *et al.*, 2002; Elser *et al.*, 2010)。本研究中,土壤 N 与植物 N 含

量相关性不显著,而物种和植物器官则能显著影响植物地上部分氮含量分布(表 1,表 2),表明湿地植物生理生态活动(如生长、光合作用、呼吸作用等)决定着群落 N 元素的分布。

作为细胞内氨基酸、核酸、辅酶以及其他一些固碳化合物的主要成分,植物组织中氮的水平可以为蛋白质合成以维持植物平衡生长提供一种衡量的标准(Niklas *et al.*, 2005)。本研究中,从植物不同部位氮含量比较可以看出,一般呈现出地上部分>地下部分的规律,这可能与植物地上部分光合器官进行光合作用对氮的需求有关,植物可能会将有限的氮资源优先分配给地上部分光合器官(地上部分氮磷比值<14,且对盐地碱蓬的野外施肥试验表明氮是该区域主要的限制性因子)。同样,这可能也是湿地植物适应海岸带氮限制环境以维持自身平衡生长的一种生活史策略。

尽管土壤氮在不同湿地群落间没有明显的差异,但在湿地群落内垂直分布上,土壤总氮含量随着土层深度的增加而降低(图 2a),我们猜测主要是因为表层枯落物较多,枯落物的分解增加了表层土壤的氮元素(罗先香等, 2010; 王维奇等, 2011)。另外,表层土壤的微生物数量也明显高于深层次土壤,并且随着土层的加深,微生物数量大幅减少(张成霞等, 2010),也是氮元素随土层加深而减少的重要原因。

磷是植物细胞内核糖体、三磷酸腺苷(ATP)、磷酸糖、磷脂等的重要成分,因此,植物组织中的磷与植物生长密切相关(Niklas *et al.*, 2005)。本研究从地上和地下部分比较来看,芦苇两部分含磷量差异不大,盐地碱蓬磷含量地上部分<地下部分,而柽柳磷含量则是地上部分>地下部分。这种趋势说明在磷含量一定的情况下,处于演替前期的盐地碱蓬由于受潮汐、高盐、低温等环境压力的影响,优先将磷

分配到地下部分,提高地下部分对土壤盐分和水淹的耐受能力和刺激根系吸收更多的矿物质营养。而在处于演替中后期的柽柳群落,由于本身所处的环境比较稳定,或由于多年生木本植物应对环境压力的能力比较强,便倾向于将更多的磷分配给地上部分,促进地上部分生长,这也是处在不同演替阶段湿地植物适应各自生境的一种生活史策略。柽柳群落表层土壤(0~10 cm)中磷含量大于芦苇群落,而柽柳群落次表层土壤(10~20 cm)中磷含量显著大于盐地碱蓬群落,主要是由于群落间土壤含盐量的变化引起的(图3),而表层土壤磷含量与土壤含盐量显著正相关(表2)则进一步印证了该结论。与土壤氮的垂直分布规律不同,土壤磷含量随着土层深度的增加变化幅度不大,这可能是由于自然界中磷的循环属于沉积型循环,不同于土壤中氮的来源(生物固氮、大气固氮等),土壤中的磷一部分来自于沉积岩中磷的释放(Walker *et al.*, 1976; Raich *et al.*, 1996),一部分来自于枯枝落叶的分解。所以,相对于土壤氮,滨海湿地土壤中磷的垂直分布比较稳定。

植物氮磷含量的比值影响到生态系统中诸如捕食、寄生和分解等生态学过程(Sterner *et al.*, 2002; Güsewell 2004)。因此,滨海湿地氮磷化学计量学特征的研究可以让我们充分了解黄河三角洲滨海湿地演替序列中的生态学过程,为湿地的自然恢复提供理论基础和技术支持。有关氮磷化学计量学的“生长速率假说”认为,快速生长的植物组织往往具有较低的氮磷比值(Elser *et al.*, 2000; Kerkhoff *et al.*, 2005)。本研究中,芦苇和盐地碱蓬氮磷比均表现出地上部分>地下部分的特征,似乎表明这两种湿地植物地下部分根系的相对生长速率大于地上部分,但事实并非如此,芦苇和盐地碱蓬地上部分相对生长速率大于地下部分(芦苇和盐地碱蓬地上部分茎叶生物量显著高于地下部分根的生物量),这与以往在内蒙古草原1年生草本植物研究结果相反(Yu *et al.*, 2012)。研究指出,并不是所有的研究都支持生长速率假说,特别是在磷元素不是限制性因素的情况下该假说并不适用(Elser *et al.*, 2010)。若以地上部分的氮磷比值作为土壤氮磷限制作用的指示因子,芦苇群落和盐地碱蓬群落平均氮磷比均<14,根据以往的研究表明,氮磷比<14属于氮限制(Koerselman *et al.*, 1996; Güsewell *et al.*, 2003),这说明该区域盐地碱蓬的生长很可能主要受氮元素限制,这与最近针对黄河三角洲滨海湿地芦苇群落是

磷限制的研究结果不同(Qu *et al.*, 2014)。

一般来讲,植物会通过地上和地下部分分配的差异调节生长和耐受力的平衡(Yu *et al.*, 2012),对于内蒙古草原上的草本植物,水分和养分往往是其主要胁迫因子,植物通常会通过提高根冠比来适应贫瘠的草原生境(Bai *et al.*, 2004; Yu *et al.*, 2012),该策略也使该研究区域地下部分相对生长速率大于地上部分。与生长在干旱草原上的植物不同,滨海湿地土壤含盐量是植物主要的胁迫因子,且盐分主要分布在土壤表层,该生境条件下增加根冠比并不能使植物收获最大利益,且根系的快速生长不利于其对土壤盐分的耐受能力,这也可能是本研究中草本植物(盐地碱蓬和芦苇)地下部分氮磷比小于地上部分的原因。作为多年生木本植物柽柳,其地上和地下部分氮磷比的差异并不明显,这可能与本研究样品采集方法有关。为避免多年生植物组织带来分析误差,本研究采集当年生枝叶作为地上部分,采集当年新生根系作为地下部分,这种情况下地上与地下部分相对生长速率差异并不大,则其氮磷比值变化就不明显。

参考文献

- 房用,王淑军,刘月良,等. 2008. 现代黄河三角洲的植被群落演替阶段. 东北林业大学学报, 36(9): 89-93.
- 李征,韩琳,刘玉虹,等. 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(10): 1054-1061.
- 罗先香,闫琴,杨建强,等. 2010. 黄河口典型湿地土壤氮素的季节动态及转化过程研究. 水土保持学报, 24(6): 88-93.
- 任书杰,于贵瑞,陶波,等. 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(12): 2665-2673.
- 王维奇,徐玲琳,曾从盛,等. 2011. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 31(23): 7119-7124.
- 吴统贵,吴明,刘丽,等. 2010. 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(1): 23-28.
- 阎恩荣,王希华,郭明,等. 2010. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 34(1): 48-57.
- 张成霞,南志标. 2010. 土壤微生物生物量的研究进展. 草业科学, 27(6): 50-57.
- 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.
- Antheunisse AM, Loeb R, Miletto M, *et al.* 2007. Response of nitrogen dynamics in semi-natural and agricultural grassland soils to experimental variation in tide and salinity. *Plant*

- and Soil , **292**: 45–61.
- Bai YF , Han XG , Wu JG , et al. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature* , **431**: 181–184.
- Dickman EM , Vanni MJ , Horgan MJ. 2006. Interactive effects of light and nutrients on phytoplankton stoichiometry. *Oecologia* , **149**: 676–689.
- Elser JJ , Fagan WF , Kerkhoff AJ , et al. 2010. Biological stoichiometry of plant production: Metabolism , scaling and ecological response to global change. *New Phytologist* , **186**: 593–608.
- Elser JJ , Sterner RW , Gorokhova E , et al. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* , **3**: 540–550.
- 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 Monographs* , **13**: 372–384.
- Hall SR , Leibold MA , Lytle DA , et al. 2007. Grazers , producers stoichiometry , and the light: Nutrient hypothesis revised. *Ecology* , **88**: 1142–1152.
- Han WX , Fang JY , Guo DL , et al. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist* , **168**: 377–385.
- He JS , Wang L , Flynn DFB , et al. 2008. Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia* , **155**: 301–310.
- He JS , Wang ZH , Wang XP , et al. 2006. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist* , **170**: 835–848.
- Kerkhoff AJ , Enquist BJ , Elser JJ , et al. 2005. Plant allometry , stoichiometry and the temperature-dependence of primary production. *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.
- Liess A , Lange K , Schulz F , et al. 2009. Light nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity , nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology* , **97**: 326–336.
- Mou XJ , Sun ZG , Wang LL , et al. 2010. Characteristics of nitrogen accumulation and allocation of *Suaeda salsa* in different growth conditions of intertidal zone in Yellow River estuary. *Wetland Science* , **8**: 57–66.
- Niklas KJ , Cobb ED. 2005. N , P , and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany* , **92**: 1256–1263.
- Peng YH , Niklas KJ , Sun SC. 2011. The relationship between relative growth rate and whole-plant C : N : P stoichiometry in plant seedlings grown under nutrient-enriched conditions. *Journal of Plant Ecology* , **4**: 147–156.
- Qin P , Mayer CM , Schulz KL , et al. 2007. Ecological stoichiometry in benthic food webs: Effect of light and nutrients on periphyton food quantity and quality in lakes. *Limnology and Oceanography* , **52**: 1728–1734.
- Qu FZ , Yu JB , Du SY , et al. 2014. Influences of anthropogenic cultivation on C , N and P stoichiometry of reed-dominated coastal wetlands in the Yellow River Delta. *Geoderma* , **235–236**: 227–232.
- Raich JW , Russell AE , Crews TE , et al. 1996. Both nitrogen and phosphorus limit plant production on young Hawaiian lava flows. *Biogeochemistry* , **32**: 1–14.
- 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.
- Schimel DS. 2003. All life is chemical. *BioScience* , **53**: 521–524.
- Sterner RW , Elser JJ. 2002. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press.
- Vrede T , Ballantyne A , Mille-Lindblom C , et al. 2009. Effects of N : P loading ratios on phytoplankton community composition , primary production and N fixation in a eutrophic lake. *Fresh Water Biology* , **54**: 331–344.
- Walker T , Syers J. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* , **15**: 1–19.
- Wang HJ , Liang XM , Jiang PH , et al. 2008. TN : TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lakes. *Freshwater Biology* , **53**: 935–944.
- Wright IJ , Reich PB , Westoby M , et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* , **428**: 821–827.
- Xia CX , Yu D , Wang Z , et al. 2014. Stoichiometry patterns of leaf carbon , nitrogen and phosphorus in aquatic macrophytes in eastern China. *Ecological Engineering* , **70**: 406–413.
- Yu Q , Elser JJ , He NP , et al. 2011. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia* , **166**: 1–10.
- Yu Q , Wu HH , He NP , et al. 2012. Testing the growth rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass. *PLoS ONE* , **7**: e32162.
- Zhang HY , Wu HH , Yu Q , et al. 2013. Sampling date , DNE leaf age and root size: Implications for the study of plant C : N : P stoichiometry. *PLoS ONE* , **8**: e60360.
- Zhang ZS , Lu XG , Song XL , et al. 2012. Soil C , N and P stoichiometry of *Deyeuxia angustifolia* and *Carex lasiocarpa* wetlands in Sanjiang Plain , Northeast China. *Journal of Soils and Sediments* , **12**: 1309–1315.

作者简介 张 森 男 ,1989 年生 硕士研究生 ,主要从事湿地生态学研究。E-mail: 1163259411@qq.com
责任编辑 魏中青
