

滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片C、N、P化学计量特征

李 征¹ 韩 琳¹ 刘玉虹² 安树青¹ 冷 欣^{1*}

¹南京大学湿地生态研究所, 南京 210093; ²中国科学院烟台海岸带研究所, 烟台 264003

摘 要 盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)是滨海湿地典型植被之一, 研究其化学计量特征变化对于了解滨海湿地植被健康状况具有重要意义。该文比较了盐地碱蓬生长期、成熟期和衰退期内叶片C、N、P营养元素的化学计量特征, 并做了相关性分析。结果表明, 叶片C含量在不同生长阶段差异性显著, 生长期最低, 衰退期最高; 叶片N含量在衰退期较生长期和成熟期显著降低; 叶片P含量较为稳定, 在不同生长阶段无显著性差异。C:N、C:P在植物整个生长发育期内呈现逐渐增大的趋势, 而N:P表现出逐渐减小的趋势。相关性分析显示, 在盐地碱蓬3个不同的生长阶段, C:N和C:P与相应的N、P含量呈显著负相关, 随着N、P的变化以对数方程的形式减小; N含量与P含量之间呈显著正相关, 体现了植物体内两营养元素含量需求变化的相对一致性。同时发现, N元素已经成为滨海湿地盐地碱蓬生长发育过程中的主要限制性因子。

关键词 滨海, 不同生长阶段, 叶片, 化学计量学, 湿地植被

C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China

LI Zheng¹, HAN Lin¹, LIU Yu-Hong², AN Shu-Qing¹, and LENG Xin^{1*}

¹The Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China; and ²Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

Abstract

Aims *Suaeda salsa* is a typical species in coastal wetlands, and understanding change in its stoichiometric characteristics would help to assess its health status and target conservation efforts. We investigated which nutrient factor restricts its growth and proposed theories for protecting and managing coastal wetland by comparing the C, N and P stoichiometric characteristics of *S. salsa* in different growth periods.

Methods We collected *S. salsa* leaves in different growth phases from June to November 2010 in Yancheng coastal wetlands, Jiangsu Province. The C, N and P contents of the leaves were measured. Data were analyzed by correlation analysis between N content and C:N and P content and C:P. N content and P content were also analyzed.

Important findings Leaf C content of *S. salsa* had significant differences among three different growth phases, with the lowest in the growth phase and the highest in the decline phase. Leaf N content in the decline phase is significantly lower than in the mature and growth phases, and no significant difference of leaf P content was found. C:N and C:P were gradually increasing in the growth period while N:P showed a gradually decreasing trend. Correlation analysis indicated that C:N and C:P were negatively correlated with corresponding N, P content in three different phases. N content was positively linearly correlated with P content, indicating consistent demand of N and P by *S. salsa*. Furthermore, N is a restrictive factor for *S. salsa* in coastal wetlands during its growth and development.

Key words coastal, different growth periods, leaf, stoichiometry, wetland vegetation

生态化学计量学(ecological stoichiometry)综合生物学、化学和物理学的基本原理, 利用生态过程中多种化学元素的平衡关系, 为研究C、N、P等元

素在生态系统过程中的耦合关系提供了技术方法(Elser *et al.*, 1996)。C、N、P是重要的生命元素, 是地球上所有生命化学组成的基础(贺金生和韩兴国,

收稿日期Received: 2012-05-30 接受日期Accepted: 2012-07-12

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: lengx@nju.edu.cn)

2010)。在植物健康生长过程中, C是构成植物体内干物质的最主要元素; N作为关键元素, 在氨基酸、蛋白质、核酸等物质的生物合成、提高植物的光合作用能力等方面起着重要作用; P是机体组织的基本元素, 是核酸和酶的组成部分(Dawson & Curron, 1998)。植物的光合作用与光合器官(通常是叶片)中的N含量密切相关(Field & Mooney, 1986), 而且植物叶片的N:P值能作为判断植物生长对营养供给适应的指标(Wassen *et al.*, 1995; Aerts & Chapin, 2000; Güsewell, 2004)。生态化学计量学最早来源于对海洋浮游生物的研究, 随着研究的不断深入, 逐渐扩展到湖泊、森林、草地等生态系统(Redfield, 1958; Elser *et al.*, 2000; McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008)。国内的生态化学计量学近年发展较快, 在不同的时间、空间尺度及物种、种群、群落等水平上都取得了许多进展(高三平等, 2007; 韩文轩等, 2009; 刘兴诏等, 2010; 吴统贵等, 2010a; 阎恩荣等, 2010; 王晶苑等, 2011)。但这些研究主要基于森林和草原植被, 关于滨海湿地植物群落生态化学计量特征的研究相对缺乏。

滨海湿地位于海陆交互地带, 受海洋和陆地共同作用, 是脆弱的生态敏感区(张晓龙等, 2005)。探究滨海湿地植被不同生长阶段的化学计量特征, 有助于了解它们整个生活史周期中的生长状况以及与环境中的养分的供求关系, 促进滨海湿地的恢复、重建与保护。滨海湿地研究表明, 营养限制和盐度效应是影响湿地植物群落变化的主要因素(Antheunisse *et al.*, 2007)。而国内滨海湿地多集中于盐胁迫的研究(高奔等, 2010; 弋良朋和王祖伟, 2011), 缺乏对植物本身C、N、P等营养元素化学计量特征变化的研究。植物叶片中的化学养分含量、生长特点和生长节律之间具有一定的相关性(Baldwin *et al.*, 2006; 吴统贵等, 2010a), 营养元素的比值不仅表征了有机体的关键特征, 还体现了有机体对资源数量和种类的需求(Schimel, 2003)。

盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)种群是滨海滩涂湿地植被的主要类型之一, 对于海岸带营养物质的迁移、转换和吸收起着重要的调节作用, 并且是一些鸟类和大型无脊椎动物的重要栖息地(张培玉和李桂芝, 2001; 李杨帆等, 2004)。盐地碱蓬可明显降低土壤含盐量, 增加土壤有机质含量, 改善土壤微生物区

系(赵可夫等, 2002; 林学政等, 2006)。本研究以滨海湿地中的盐地碱蓬为对象, 深入分析其在不同生长阶段叶片C、N、P含量的差异及营养元素化学计量比之间的关系, 从不同的生长阶段来探究盐地碱蓬的化学计量特征, 以便更好地了解滨海湿地生态系统中植物种群内部结构与功能的关系, 为滨海湿地植被的保护和开发管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于江苏省盐城滨海湿地(32°34′–34°28′ N, 119°48′–120°56′ E)。该区域地势平坦, 属平原型淤泥质海岸, 位于北亚热带和暖温带交界区, 受海洋气候和陆地气候的双重影响, 气候温暖湿润。海拔0–4 m, 年平均气温13.7–14.6 °C, 1月平均气温0.85 °C, 7月平均气温26.8 °C, 最低气温–9.3 °C, 最高气温39 °C, 无霜期210–224天, 年降水量980–1 070 mm, 其中5–9月降水量最大, 占全年降水量的70%左右, 日光辐射量为486–507 kJ·cm⁻², 海水盐度29.5–32.2。该地区属弱潮区, 平均潮差2.15 m, 平均高潮位1.5 m, 平均低潮位–0.66 m, 平均涨潮历时4 h 50 min, 平均落潮历时7 h 35 min, 受海底地形影响, 潮汐类型为不规则半日潮。潮滩发育比较成熟, 根据潮位和滩面特征, 可分为草滩带、盐蒿滩、米草滩、粉砂细沙滩。滩涂植被主要包括盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、互花米草(*Spartina alterniflora*)、大米草(*Spartina anglica*)、芦苇(*Phragmites australis*)和荻茅(*Acluropus littoralis*)等。盐地碱蓬为一年生草本植物, 高20–80 cm, 叶条形, 半圆柱状, 通常长1–2.5 cm, 宽1–2 mm, 3–6月可出苗生长, 8–10月为花果期, 11月后开始衰败。

1.2 样品采集与处理

植物样品采集: 在研究区内, 从垂直于海岸线方向, 由海滨向陆地随机选取3个盐地碱蓬生长均匀的样地(图1), 在2010年的6月(生长期)、9月(成熟期)、11月(衰退期)分别对3个样地的植物样品进行了采集。在每个样地随机选取5个1 m × 1 m的样方, 分离, 挑选均质叶片于65 °C条件下烘干至恒重, 磨碎后过100目筛, 装袋封存, 待测。

元素测定: 植物叶片全碳(TC)、全氮(TN)用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O Elemental Analyzer, Perkin-Elmer, USA)测定; 植物叶片全磷(TP)采用浓

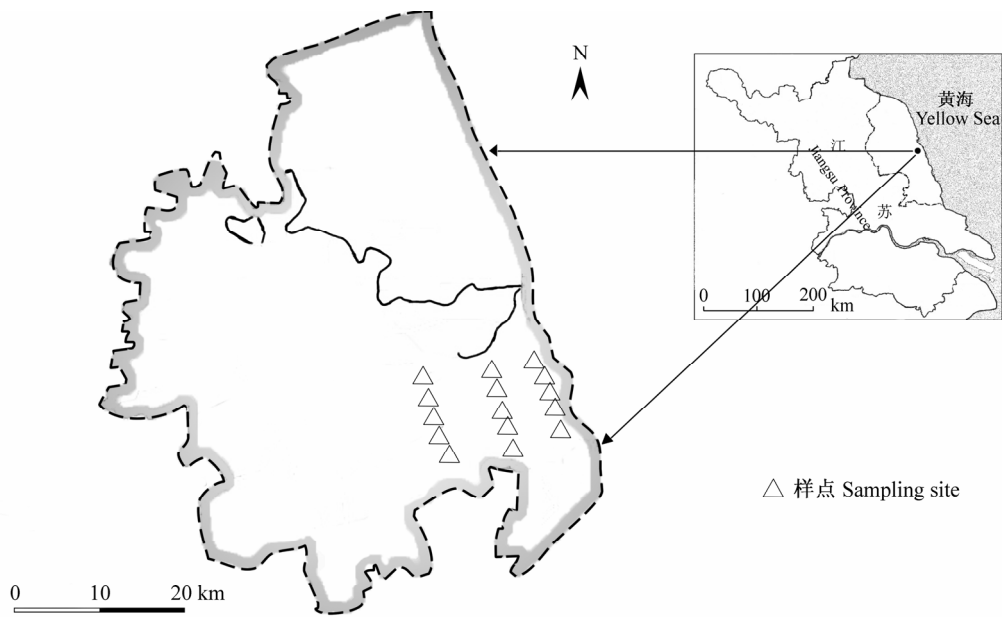


图1 盐城滨海湿地盐地碱蓬种群样点分布图。
Fig. 1 Sampling site distribution of *Suaeda salsa* in Yancheng coastal wetland, China.

硫酸-高氯酸消煮-连续流动分析仪法测定。

1.3 数据处理

计算盐地碱蓬叶片不同生长阶段各化学计量指标的算术平均值。在每组数据均符合正态分布的情况下，对数据应用单因素方差分析(one-way ANOVA)，并用LSD法进行显著性检验，并且对元素含量及计量比之间进行了Pearson相关性检验。数据的前期处理、统计分析及绘图分别在Microsoft Office Excel 2007、统计软件SPSS 18.0和Sigmaplot 12.0中完成。

2 结果

2.1 不同生长阶段叶片C、N、P元素含量

盐地碱蓬叶片中C、N、P养分含量在不同的生

长阶段具有一定的差异(表1)。C含量从生长期到衰退期呈现出显著增加的趋势($p < 0.005$)。N、P含量的变化则与C含量的变化呈现相反的趋势，随着盐地碱蓬的生长衰退，呈现出逐渐减少的变化特征。N含量在盐地碱蓬的整个生长周期中的变化幅度较大($1.31\text{--}24.80 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)，生长期和成熟期含量相对较高，平均值分别为(14.87 ± 3.83)和(12.92 ± 7.14) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，衰退期(6.88 ± 4.81) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 较生长期和成熟期含量显著降低($p < 0.05$)；P含量变化范围为 $0.68\text{--}3.23 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，生长期含量最高，平均值为(1.52 ± 0.40) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，随着生长有降低的趋势，但不同生长阶段差异不显著。

2.2 叶片C、N、P化学计量比值特征

在盐地碱蓬的生长过程中，C:N、N:P和C:P均呈

表1 不同生长阶段盐地碱蓬叶片C、N、P含量及计量比值(平均值±标准偏差)

Table 1 Leaf C, N, P content and ratios of *Suaeda salsa* in different growth phase (mean ± SD)

生长阶段 Growth phase	C ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	N ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	P ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	C:N	N:P	C:P
生长期 Growth period	230.16 ± 25.42^a	14.87 ± 3.83^a	1.52 ± 0.40^a	16.25 ± 0.27^a	10.02 ± 1.99^a	159.62 ± 37.15^a
成熟期 Mature period	256.03 ± 42.58^b	12.92 ± 7.14^a	1.35 ± 0.63^a	25.64 ± 12.93^a	9.47 ± 2.88^a	222.01 ± 87.14^{ab}
衰退期 Decline period	302.63 ± 20.90^c	6.88 ± 4.81^b	1.44 ± 0.91^a	77.28 ± 63.99^b	5.09 ± 2.62^b	277.41 ± 118.58^b
平均值 Average	262.94 ± 42.91	11.56 ± 6.33	1.43 ± 0.67	39.72 ± 45.80	8.19 ± 3.32	219.68 ± 98.47

同列不同字母表示不同生长阶段差异显著($p < 0.05$)。

Different letters in same column represent significant differences in different growth phase ($p < 0.05$).

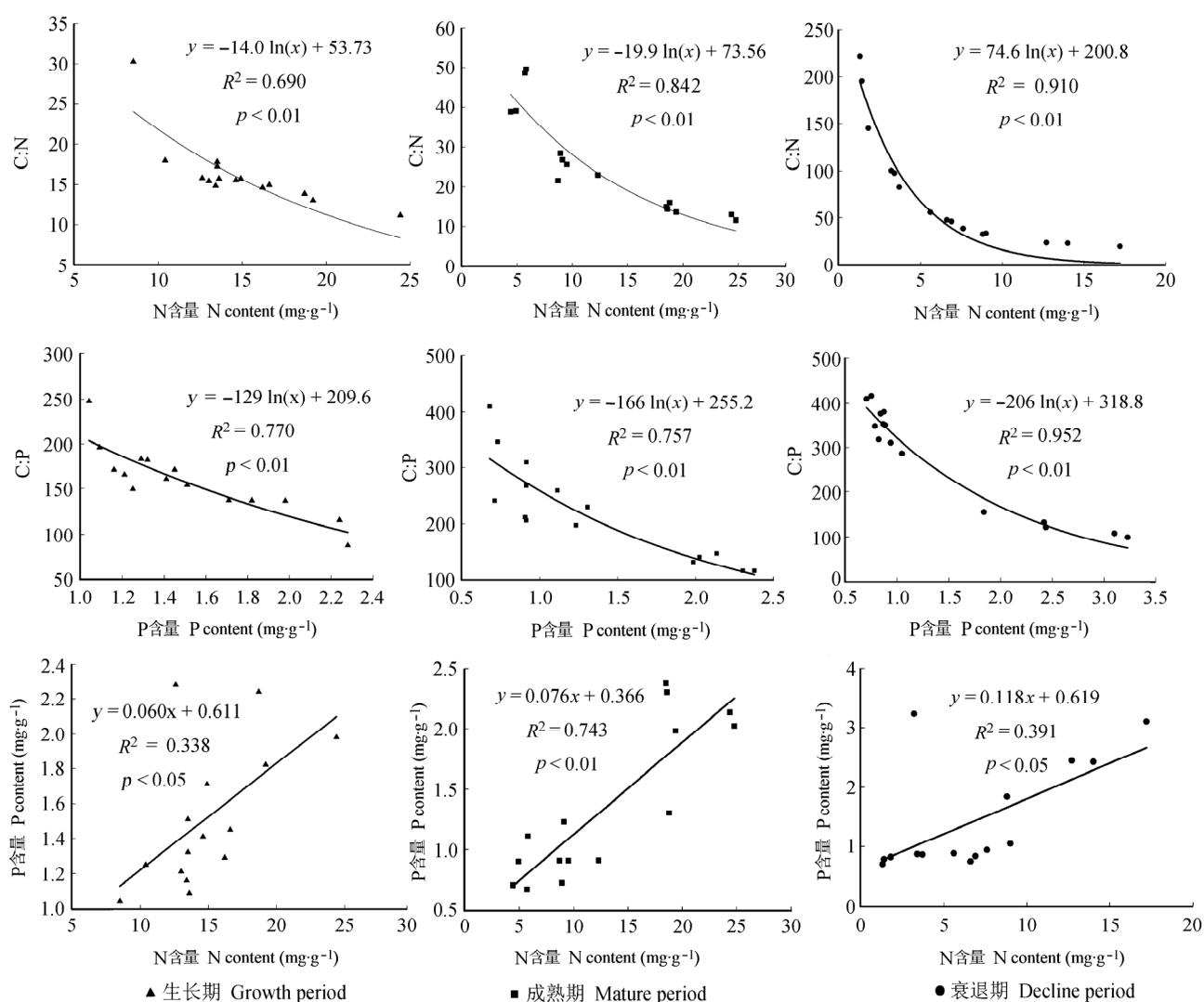


图2 盐地碱蓬不同生长阶段叶片C:N与N、C:P与P及N与P间的关系。

Fig. 2 Relationships between leaf C:N and N content, C:P and P content, N and P content of *Suaeda salsa* in different growth phase.

现出规律性的变化(表1)。统计结果表明, 叶片C:N在生长期最小(16.25 ± 0.27); 成熟期变大(25.64 ± 12.93); 到衰退期最大(77.28 ± 63.99), 且衰退期与生长期、成熟期之间差异极显著($p < 0.001$); 叶片C:P与C:N呈现一致的变化规律; 而N:P变化与C:N、C:P完全相反, 即为生长期(10.02 ± 1.99) > 成熟期(9.47 ± 2.88) > 衰退期(5.09 ± 2.62)。

2.3 叶片营养元素含量及化学计量比间的相关关系

在盐地碱蓬的3个生长阶段, 叶片C:N、C:P都与相应的N、P含量呈现显著负相关性($p < 0.05$), 随着N、P含量的增加而逐渐降低, 对数方程式能够反映两者之间的关系; 而C:N、C:P的变化与C含量变化

相关性不显著($p > 0.05$)。N含量与P含量呈显著性正相关($p < 0.05$), 线性回归方程($y = 0.060x + 0.611$, $R^2 = 0.34$, $p < 0.05$) (生长期)、($y = 0.076x + 0.366$, $R^2 = 0.74$, $p < 0.01$) (成熟期)、($y = 0.118x + 0.619$, $R^2 = 0.39$, $p < 0.05$) (衰退期)能较好地反映两者间的变化趋势(图2)。

3 讨论

3.1 不同生长阶段盐地碱蓬叶片中C、N、P含量分析

研究表明, 滨海盐地碱蓬叶片中的C、N、P含量在不同生长阶段具有特定的分布趋势(表1)。研究区盐地碱蓬叶片中的C含量(262.9 ± 42.91)

$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 与Elser等(2000)对全球492种陆地植物叶片研究所得C含量(464 ± 32.1) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 相比明显偏低,同时也显著低于我国珠江三角洲地区的乔木叶片C含量(481.59 ± 11.5) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和滇池流域植被叶片C含量($441.42 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (吴统贵等, 2010b; 阎凯等, 2011)。高建华等(2007)通过比较苏北潮滩湿地的互花米草、盐地碱蓬和芦苇也发现,盐地碱蓬中的有机质含量是最低的,以上均反映出盐地碱蓬C储存能力较弱。盐地碱蓬叶片中N含量仅为(11.56 ± 6.33) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$,显著低于全球水平20.1 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Reich & Oleksyn, 2004),与吴统贵等(2010b)对杭州湾滨海湿地海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*) (11.69 ± 2.66) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、糙叶藨草(*Carex scabrifolia*) (10.17 ± 1.53) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、芦苇(11.56 ± 3.19) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 3种草本植物研究结果的差别并不明显。水淹会降低植被的养分吸收或者减弱植被汲取养分用于生长的能力(Schat, 1984),研究结果与研究区内降水充沛、植被长时期受海水淹没等水文特征表现出一致性。与全球水平叶片P含量1.99 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Elser *et al.*, 2000)或1.80 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Reich & Oleksyn, 2004)相比,滨海盐地碱蓬叶片P含量(1.43 ± 0.67) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 略低,但是高于吴统贵等(2010b)对海三棱藨草(0.91 ± 0.63) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、糙叶藨草(0.74 ± 0.23) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、芦苇(0.82 ± 0.53) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 3种草本植物P含量的研究结果。

植物叶片的N、P含量在不同的生长阶段往往表现出较大的差异性(Sterner & Elser, 2002; Han *et al.*, 2005; 吴统贵等, 2010a)。盐地碱蓬叶片随着植物的生长、成熟、衰老,C含量在逐渐升高,N含量在逐渐降低,而P含量在3个时期都没有显著差异性。C元素在植物体内主要以有机质的形式存在,随着盐地碱蓬植物体的生长,叶片中的维管组织逐渐增多,同时叶片作为光合作用的主要部位使得糖类得到有效的积累,这都成为导致C含量不断升高的原因。在生长期叶片生长代谢旺盛,需要大量的蛋白质和核酸,满足生长要求,提升了N、P浓度(孙书存和陈灵芝, 2001);到成熟期,植物生长基本停滞,吸收的营养元素主要转移到生殖器官,用于开花及种子的发育,降低了叶片中的含量;到了衰退期,植物自身各方面机能出现下降,细胞含水量减少,酶活性降低,光合作用、蒸腾作用等生理效应减弱,对营养元素的吸收、传导和同化能力都出现降低,从而造成了N、P含量的降低。这与吴统贵等(2010a)

在杭州湾对3种草本植物的研究结果相似。

3.2 化学计量比及相关性分析

生长速率理论认为生物体在生长发育过程中,能够通过改变它们的C:N:P比值来适应自身生长速率的改变(Elser *et al.*, 2003; Makino *et al.*, 2003)。植物叶片的C:N和C:P表征植物吸收营养同化C的能力,一定程度上反映了单位养分供应量所能达到的生产力及植物对营养的利用效率,因此具有重要的生态学意义(Vitousek, 1982; 黄建军和王希华, 2003; Wardle *et al.*, 2004)。本研究表明,在盐地碱蓬的不同生长阶段,C:N与C:P随着生长呈增加趋势(表1)。生长期内的C:N (16.25 ± 0.27)明显低于全球的平均水平22.5 (Elser *et al.*, 2000),成熟期和衰退期则高于全球水平。这种趋势可能是由于随着植物的衰老,体内N的分解速度和释放量相对要大于C,造成了比值的下降。生长期和成熟期的C:P低于全球平均水平232 (Elser *et al.*, 2000),反映出盐地碱蓬在初期快速的生长能力,而在衰退期高于全球水平。

许多研究发现,C、N和P元素对生物的生长、发育以及行为都起着非常重要的作用,植物叶片的N:P临界比对群落结构和功能常起到指示作用,可以作为判断环境对植物生长的养分供应状况的指标(Vitousek, 1982; Wassen *et al.*, 1995; Aerts & Chapin, 2000; Güsewell *et al.*, 2002; Güsewell, 2004)。Wassen等(1995)、Koerselman和Meuleman (1996)通过对湿地植被施肥试验表明,当N:P比大于16时,表明这个生态系统是受P元素限制的;当N:P比小于14时,是受到N元素限制的;而当N:P比在14–16范围内时,表明植物生长受到N或P一种元素的限制,或者两种元素的共同限制。一般植物生长多受P元素的限制,主要是因为环境为植物提供的可直接被吸收利用的P相对于N会更少(Güsewell, 2004)。但是本研究发现,叶片N:P的分布范围为(5.09 ± 2.62) – (10.02 ± 1.99),小于通常认为的临界值14,可认为盐地碱蓬生长受N限制。王界平和田长彦(2010)通过对新疆盐碱地区盐地碱蓬施用氮磷肥发现,施氮肥能有效地增加植物生物量,而施磷肥则对植物生长无显著性影响。本研究与之结论一致,说明N是制约盐地碱蓬生长的限制性因子。可能原因如下:(1)由于研究区的特殊地理位置受到海洋气候和陆地气候双重影响,从5月份开始进入雨季,且降水量

较大,造成土壤中的有效形态的N元素被淋溶损失(吴统贵等, 2010b); (2)根系受到海水长期浸泡,造成固氮菌无法生存,导致盐地碱蓬可吸收利用的N含量降低; (3)凋落物的归还也是N的主要来源(周国逸和闫俊华, 2001; 刘兴诏等, 2010),但由于海水的冲刷,使得滨海湿地内的凋落物不能像其他陆地生态系统那样正常地沉降分解,也造成了N的损失; (4)对比盐地碱蓬叶片N、P含量发现,P含量在整个生长发育期内差异都不显著。这说明植物通过自身调节来维持正常P元素含量以满足正常生理需求的能力较强,或者是因为环境中P含量较高,为植物生长提供了充足的P源。Güsewell (2004)也认为由于研究区域、植物器官及植物种类差异, N:P临界指标也会发生很大变化,这就需要研究者根据所研究区域的特殊性进行分析。环境的元素化学计量比值和有机体的化学计量比值之间就形成了复杂的反馈关系,一旦两者的化学计量比值不匹配,就会引发有机体种群行为和进化的改变(Schimel, 2003; 贺金生和韩兴国, 2010),探讨该地区环境中元素含量与植被的关系将是下一步研究的重要内容。

相关性分析发现,C:N、C:P与相应的N、P含量呈现显著的负相关($p < 0.05$),对数方程式能更好地反映这种变化关系; N含量与P含量之间则表现为显著的正相关($p < 0.05$),直线方程式较好地显示了这种变化趋势(图2)。研究进一步验证了高等陆生植物养分计量的普遍规律之一,即叶片的C与N、P含量之间的负相关关系及叶片养分(N、P)之间的正相关关系(Sterner & Elser, 2002)。而且N、P之间良好的线性关系体现了盐地碱蓬体内两种营养元素变化的相对一致性,这是种群能够稳定生长发育的有力保障,也是植物最基本的特性之一(吴统贵等, 2010b)。

4 结论

滨海湿地盐地碱蓬在不同生长阶段叶片养分元素含量均较低,而且随着生长过程呈现出差异性。C:N、C:P与对应的N、P含量呈显著负相关,而N、P含量之间表现为显著正相关。通过比较分析,N元素是该区域盐地碱蓬正常生长和种群发育的限制因子。因此,在对盐地碱蓬种群进行保护和开发中适量增施N肥,将会促进种群生产力的提高。

致谢 国家自然科学基金(40901029)、山东省自然

科学基金(2008ZRA06061)和教育部留学回国人员科研启动基金项目资助。感谢盐城国家自然保护区提供试验样地,以及姜昊、杨棠武等同学在野外采样中给予的帮助。

参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (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, Lamers LPM, Laanbroek HJ, Verhoeven JTA (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.
- Baldwin DS, Rees GN, Mitchell AM, Watson G, Williams J (2006). The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial community structure in sediment from a freshwater wetland. *Wetlands*, 26, 455–464.
- 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, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience*, 46, 674–684.
- 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.
- Field C, Mooney HA (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 25–55.
- Gao B (高奔), Song J (宋杰), Liu JP (刘金萍), Sui N (隋娜), Fan H (范海), Wang BS (王宝山) (2010). Effects of salt stress on photosynthesis and ion accumulation patterns of *Suaeda salsa* under different habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 671–677. (in Chinese with English abstract)
- Gao JH (高建华), Bai FL (白凤龙), Yang GS (杨桂山), Ou WX (欧维新) (2007). Distribution characteristics of organic carbon, nitrogen, and phosphorus in sediments from different ecologic zones of tidal flats in north Jiangsu Province. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), 27, 756–765. (in Chinese with English abstract)

doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.01054

- Gao SP (高三平), Li SX (李俊祥), Xu MC (徐明策), Chen X (陈熙), Dai J (戴洁) (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* (生态学报), 27, 947–952. (in Chinese with English abstract)
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2002). 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 (韩文轩), Wu Y (吴漪), Tang LY (汤璐瑛), Chen YH (陈雅涵), Li LP (李利平), He JS (贺金生), Fang JY (方精云) (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报(自然科学版)), 45, 855–860. (in Chinese with English abstract)
- He JS (贺金生), Han XG (韩兴国) (2010). Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 2–6. (in Chinese with English abstract)
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, 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, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Huang JJ (黄建军), Wang XH (王希华) (2003). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species. *Journal of East China Normal University (Natural Science Edition)* (华东师范大学学报(自然科学版)), (1), 92–97. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Li YF (李杨帆), Zhu XD (朱晓东), Zou XQ (邹欣庆), Liu QS (刘青松), Gao JH (高建华) (2004). Resource-environmental pressure analysis and ecological cybernetics response: a case study of coastal wetlands in Yancheng, Jiangsu Province. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 19, 754–760. (in Chinese with English abstract)
- Lin XZ (林学政), Chen KS (陈靠山), He PQ (何培青), Shen JH (沈继红), Huang XH (黄晓航) (2006). The effects of *Suaeda salsa* L. planting on the soil microflora in coastal saline soil. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 801–807. (in Chinese with English abstract)
- Liu XZ (刘兴诏), Zhou GY (周国逸), Zhang DQ (张德强), Liu SZ (刘世忠), Chu GW (褚国伟), Yan JH (闫俊华) (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 64–71. (in Chinese with English abstract).
- Makino W, Cotner JB, Sterner RW, Else JJ (2003). Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 17, 121–130.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- 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.
- Schat H (1984). A comparative ecophysiological study on the effects of waterlogging and submergence on dune slack plants: growth, survival and mineral nutrition in sand culture experiments. *Oecologia*, 62, 279–286.
- 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 University Press, Princeton.
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 76–82. (in Chinese with English abstract)
- Vitousek P (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Wang JP (王界平), Tian CH (田长彦) (2010). Effects of nitrogen and phosphorus application on growth, mineral ash absorption and accumulation feature of *Suaeda salsa* L. *Journal of Northwest Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)* (西北农林科技大学学报(自然科学版)), 38, 201–208. (in Chinese with English abstract)
- Wang JY (王晶苑), Wang SQ (王绍强), Li RL (李纫兰), Yan JH (闫俊华), Sha LQ (沙丽清), Han SJ (韩士杰) (2011). C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 587–595. (in Chinese with English abstract)

English abstract)

- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305, 509–513.
- Wassen MJ, Olde Venterink HGM, de Swart EOAM (1995). Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 6, 5–16.
- Wu TG (吴统贵), Chen BF (陈步峰), Xiao YH (肖以华), Pan YJ (潘勇军), Chen Y (陈勇), Xiao JH (萧江华) (2010a). Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 58–63. (in Chinese with English abstract)
- Wu TG (吴统贵), Wu M (吴明), Liu L (刘丽), Xiao JH (萧江华) (2010b). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 23–28. (in Chinese with English abstract)
- Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华), Guo M (郭明), Zhong Q (仲强), Zhou W (周武) (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 48–57. (in Chinese with English abstract)
- Yan K (阎凯), Fu DG (付登高), He F (何峰), Duan CQ (段昌群) (2011). Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 353–361. (in Chinese with English abstract)
- Yi LP (弋良朋), Wang ZW (王祖伟) (2011). Root system characters in growth and distribution among three littoral halophytes. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 31, 1195–1202. (in Chinese with English abstract)
- Zhang PY (张培玉), Li GZ (李桂芝) (2001). Study of red-crowned crane about its winter quarters and measures of protecting. *Journal of Biology* (生态学杂志), 18(2), 9–10. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XL (张晓龙), Li PY (李培英), Li P (李萍), Xu XY (徐兴永) (2005). Present conditions and prospects of study on coastal wetlands in China. *Advances in Marine Science* (海洋科学进展), 23, 87–95. (in Chinese with English abstract)
- Zhao KF (赵可夫), Fan H (范海), Jiang XY (江行语), Song J (宋杰) (2002). Improvement and utilization of saline soil by planting halophytes. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 8, 31–35. (in Chinese with English abstract)
- Zhou GY (周国逸), Yan JH (闫俊华) (2001). The influences of regional atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 2002–2012. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张文浩 责任编辑: 李敏