

温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联

周 鹏¹ 耿 燕¹ 马文红² 贺金生^{1*}

¹北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; ²北京大学深圳研究生院环境与城市学院, 深圳 518055

摘 要 理解植物各器官间功能性状的关联, 有助于确定控制功能性状的内在机制以及性状间的比例关系。基于内蒙古温带草地19个地点、42种优势草本植物的野外观测, 分析了叶片、茎、生殖器官、细根和粗根间功能性状(N、P含量、N:P、比叶面积、比根长以及叶片和细根的组织密度)的关联。主要结果如下: 在种群和物种水平上, 各器官的N和P含量都显著正相关, 比叶面积与叶片N、P含量和组织密度在种群水平上显著负相关, 而在物种水平上没有显著的相关关系; 而比根长仅在种群水平上与细根的组织密度显著负相关。N、P含量以及N:P在各器官之间一致呈显著正相关, 而比叶面积和比根长没有显著的相关关系。叶片和细根的组织密度在种群水平上显著负相关, 而在物种水平上没有显著的相关关系。非禾草比禾草相应器官(除茎外)的N、P含量高, 但二者茎的N、P含量没有显著的差异; 豆科植物比非豆科植物相应器官的N含量高, 而P含量没有显著的差异。
关键词 生态计量学, 植物器官, 比叶面积, 比根长, 温带草地, 组织密度

Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland, China

ZHOU Peng¹, GENG Yan¹, MA Wen-Hong², and HE Jin-Sheng^{1*}

¹Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; and ²School of Environment & Urban Study, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055, China

Abstract

Aims The temperate grasslands in Inner Mongolia, representing a great diversity in vegetation types (desert steppe, typical steppe and meadow steppe) and function groups (grass/herb, legume/non-legume), are ideal places to test the hypothesized functional trait relationships among plant organs. Our main objective in this study was to test whether plant functional traits vary in a coordinated fashion both within and across organs.

Methods Based on the field observation during July and August in both 2006 and 2007, we measured suites of ecophysiological traits of 42 grassland species from 19 sites in Inner Mongolia. The longitude of the study region ranges from 112.82° to 120.12° (E), and the latitude ranges from 41.76° to 49.89° (N). N and P concentrations, N:P ratios of leaves, stems, reproductive structures, fine roots (diameter < 1 mm) and coarse roots (diameter > 1 mm) as well as tissue density of leaf and fine root and specific leaf area/specific root length were determined.

Important findings At both population and interspecific level, N and P concentrations were positively correlated within each organ. Specific leaf area was negatively correlated with leaf N and P concentrations and tissue density at the population level but not at the interspecific level. Specific root length was negatively related to fine root tissue density at population level. Plants with low leaf or fine root tissue density had leaves or fine roots with high N concentrations and large specific leaf area or specific root length. N and P concentrations as well as N:P ratios were also consistently correlated across all organs, but no correlation between specific leaf area and specific root length was observed. At the population level there existed a weak negative correlation between leaf and fine root tissue density while at interspecific level this relationship disappeared. Grasses had lower N and P concentrations than herbs in leaves, reproductive structures and roots, but not in stems. Legumes had higher N concentrations than non-legumes in all organs, but they showed no significant differences in P concentrations.

Key words ecological stoichiometry, plant organ, specific leaf area, specific root length, temperate grassland, tissue density

阐明不同器官结构和功能属性的关系是理解物种性状演化的关键(Eviner & Chapin, 2003), 这有

助于确定控制功能性状的内在机制以及性状间的比例关系(Tjoelker *et al.*, 2005), 并将在很大程度上

收稿日期Received: 2008-05-05 接受日期Accepted: 2008-07-23

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

© 2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

改进全球生态系统机理模型(Norby & Jackson, 2000; Reich *et al.*, 2001; Westoby *et al.*, 2002)。植物功能性状的变化通常被描述为主要器官(叶片、茎、根和生殖结构)间营养元素分配及形态结构的差异(Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004)。不同器官的功能、生长和周转速率以及植物生活史对策与养分含量密切相关(Jackson *et al.*, 1997)。同时, 单个器官并不是严格地独立于其他器官(Ackerly & Donoghue, 1998), 其功能性状可能受到器官间生理作用和系统发育的共同影响(Kerkhoff *et al.*, 2006)。

近年来研究表明, 植物不同器官内功能性状表现趋同。例如, 植物叶片(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008)、根(Kerkhoff *et al.*, 2006)的N和P含量都正相关; 叶片N含量与比叶面积(单位质量的叶面积, SLA)正相关(Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004; Wright & Westoby, 2004; He *et al.*, 2006a), 而与叶片的组织密度负相关(Craine *et al.*, 2005); 根N含量与比根长(单位质量的根长, SRL)正相关(Pregitzer *et al.*, 1998; Reich *et al.*, 1998), 而与根的组织密度负相关(Craine *et al.*, 2005)。同样, 植物不同器官间功能性状表现出一致的联系。例如, 叶和根的N含量(Craine & Lee, 2003; Craine *et al.*, 2005; Tjoelker *et al.*, 2005)、P含量(Kerkhoff *et al.*, 2006)以及组织密度(Craine & Lee, 2003)都正相关。并且, 有研究表明上述关系不随物种(Kerkhoff *et al.*, 2006)、土壤(Craine *et al.*, 2001)以及气候(Ryan, 1991; Wright *et al.*, 2004)的变化而变化。

目前, 有关植物功能性状的研究大多集中在光合器官(Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004; Wright & Westoby, 2004; He *et al.*, 2006a, 2006b), 近年来逐渐深入到地下部分(Pregitzer *et al.*, 1998, 2002; Eissenstat *et al.*, 2000; Gordon & Jackson, 2000; Wahl & Ryser, 2000), 但很少有人考虑到植物不同器官间功能性状的联系。Kerkhoff等(2006)研究了152科1 287种草本和木本植物, 发现N、P含量和N:P在不同器官(叶片、茎、生殖结构和根)内、之间一致相关。然而, 国际上至今仍缺乏在生态系统水平上的大量野外观测数据(张林和罗天祥, 2004)来定量描述植物不同器官间功能性状的相关关系。目前国内有关植物功能属性在不同器官间的关联的研究基本尚属空白。

内蒙古温带草原跨越了多种草地类型(荒漠草

原、典型草原和草甸草原), 为研究不同功能群(如多年生禾草/非禾草, 豆科/非豆科)植物结构和功能的联系提供了丰富的资源。我们将植物器官具体划分如下: 叶片、茎、生殖结构、细根(直径 < 1 mm)和粗根(直径 > 1 mm)。通过分析上述器官间功能性状(N、P含量, N:P以及叶片和细根的组织密度, 比叶面积/比根长)的数量关系, 试图揭示: 1)温带草地草本植物各功能性状在不同器官内是否具有一致的关系; 2)这些性状在不同器官间是否存在一致的相关关系。

1 数据和方法

1.1 样地概况

2006-2007年7-8月, 在内蒙古草原沿着气候梯度从西向东进行野外采样, 研究区的范围为112.82°-120.12° E, 41.76°-49.89° N, 年平均气温为-2.5-4.2 °C, 年降水量为141-429 mm (表1)。研究区自西向东分布着3种草地类型: 荒漠草原、典型草原和草甸草原。其中, 荒漠草原优势物种为小针茅(*Stipa klemenzii*)和沙生针茅(*S. glareosa*), 并生长有葱属(*Allium*)植物, 如蒙古葱(*A. mongolicum*)和多根葱(*A. polyrhizum*); 典型草原优势物种为大针茅(*S. grandis*)和羊草(*Leymus chinensis*); 草甸草原优势物种为贝加尔针茅(*S. baicalensis*)和线叶菊(*Filifolium sibiricum*), 并生长有多年生杂草, 如柴胡(*Bupleurum chinense*)、扁蓿豆(*Melilotoides ruthemica*)和地榆(*Sanguisorba officinalis*)。

1.2 取样方法

沿着温度和水分梯度在研究区选择人类活动影响较小的19个样地: 荒漠草原6个样地, 典型草原7个样地, 草甸草原6个样地。一共调查了42个物种, 隶属于13科27属。每个样地选取优势物种, 每种植物取5-10株。在每株植物的茎基部10-20 cm范围内用铁铲挖取20-30 cm深的土块, 取出包括根在内的完整植株, 小心清理掉根表面的土壤和杂质。取样过程中尽量避免末端根的损失, 以保证根系构型的完整性。将取出的完整植株放入装有冰块的冷藏箱内(<5 °C), 临时保存并迅速运回实验室。

从每种植物摘取5-10片成熟完整的叶片, 用电子游标卡尺测量叶厚度, 并用便携式叶面积仪(AM200, ADC Bioscientific Limited, Herts, UK)测定

表1 研究区概况
Table 1 Study site descriptions

地点 Site	经度 Longitude (° E)	纬度 Latitude (° N)	海拔 Altitude (m)	草地类型 Grassland type
1	120.20	49.35	669	草甸草原 Meadow steppe
2	119.99	49.89	730	草甸草原 Meadow steppe
3	119.56	46.58	1 213	草甸草原 Meadow steppe
4	118.66	46.53	997	草甸草原 Meadow steppe
5	118.66	45.75	879	典型草原 Typical steppe
6	118.18	46.15	970	典型草原 Typical steppe
7	118.11	44.36	1 136	草甸草原 Meadow steppe
8	117.36	44.51	1 062	典型草原 Typical steppe
9	117.13	45.32	865	典型草原 Typical steppe
10	116.82	43.51	1 433	草甸草原 Meadow steppe
11	116.74	43.60	1 213	典型草原 Typical steppe
12	116.74	43.60	1 217	典型草原 Typical steppe
13	116.28	44.07	1 075	典型草原 Typical steppe
14	113.40	43.81	1 003	荒漠草原 Desert steppe
15	112.73	42.95	1 037	荒漠草原 Desert steppe
16	112.59	42.84	1 087	荒漠草原 Desert steppe
17	112.23	43.31	1 018	荒漠草原 Desert steppe
18	111.99	43.61	943	荒漠草原 Desert steppe
19	111.82	41.76	1 435	荒漠草原 Desert steppe

叶面积后, 将叶片在60 °C下烘干48–72 h后称重, 得到比叶面积(叶面积/质量, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)和组织密度(质量/总体积, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)。然后, 将叶片、茎和生殖器官从每株植物分离出来, 在60 °C下烘干48–72 h后称重。

根系样品在实验室冷冻(< -15 °C)保存。将植物根上附着的土用水冲洗干净并分离出细根(直径 < 1 mm)和粗根(直径 > 1 mm)。选取其中25个优势物种(每种植物5株)的细根, 用数字图像分析系统(WinRhizo, Régent Instruments, Inc. Quebec City, Quebec, Canada)扫描, 获得细根的总长度和总体积。然后, 将细根在60 °C下烘干48–72 h后称重, 得到比根长(总长度/质量, $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$)和组织密度(质量/总体积, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)。

烘干的各器官样品粉碎后, 用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O Elemental Analyzer, Perkin-Elmer, USA)测定总N含量, 并用磷钼蓝比色法测定总P含量(Kuo, 1996)。

1.3 数据分析

首先, 基于单因素方差分析(One-Way ANOVA), 比较了不同草地类型和功能群之间植物各器

官的功能性状的差异; 其次, 用Pearson相关分析在种群($n = 106$)和物种($n = 42$)水平上检验各器官内、之间功能性状的相关关系。上述统计分析在统计软件SPSS 13.0 (2001, v. 13.0; SPSS Inc., USA)下完成。最后, 应用统计软件SMATR 2.0 (Standardized Major Axis Tests & Routines Version 2.0)在上述两个水平上对叶片和细根的功能性状进行了II类线性回归分析。原始数据经对数变换以符合标准化正态分布。

2 结果

2.1 不同功能群和草地类型植物各器官功能性状的比较

内蒙古温带草地植物各器官的N、P含量和N:P在不同功能群以及草地类型之间基本上呈一致的格局(图1)。非禾草比禾草相应器官(叶片、生殖结构、细根和粗根)具有更高的N、P含量($p < 0.05$), 而茎的N、P含量在禾草和非禾草之间没有显著的差异($p > 0.05$)。豆科比非豆科相应器官具有更高的N含量($p < 0.05$), 而P含量没有显著的差异($p > 0.05$)。与典型草原和草甸草原相比, 荒漠草原植物叶片和生

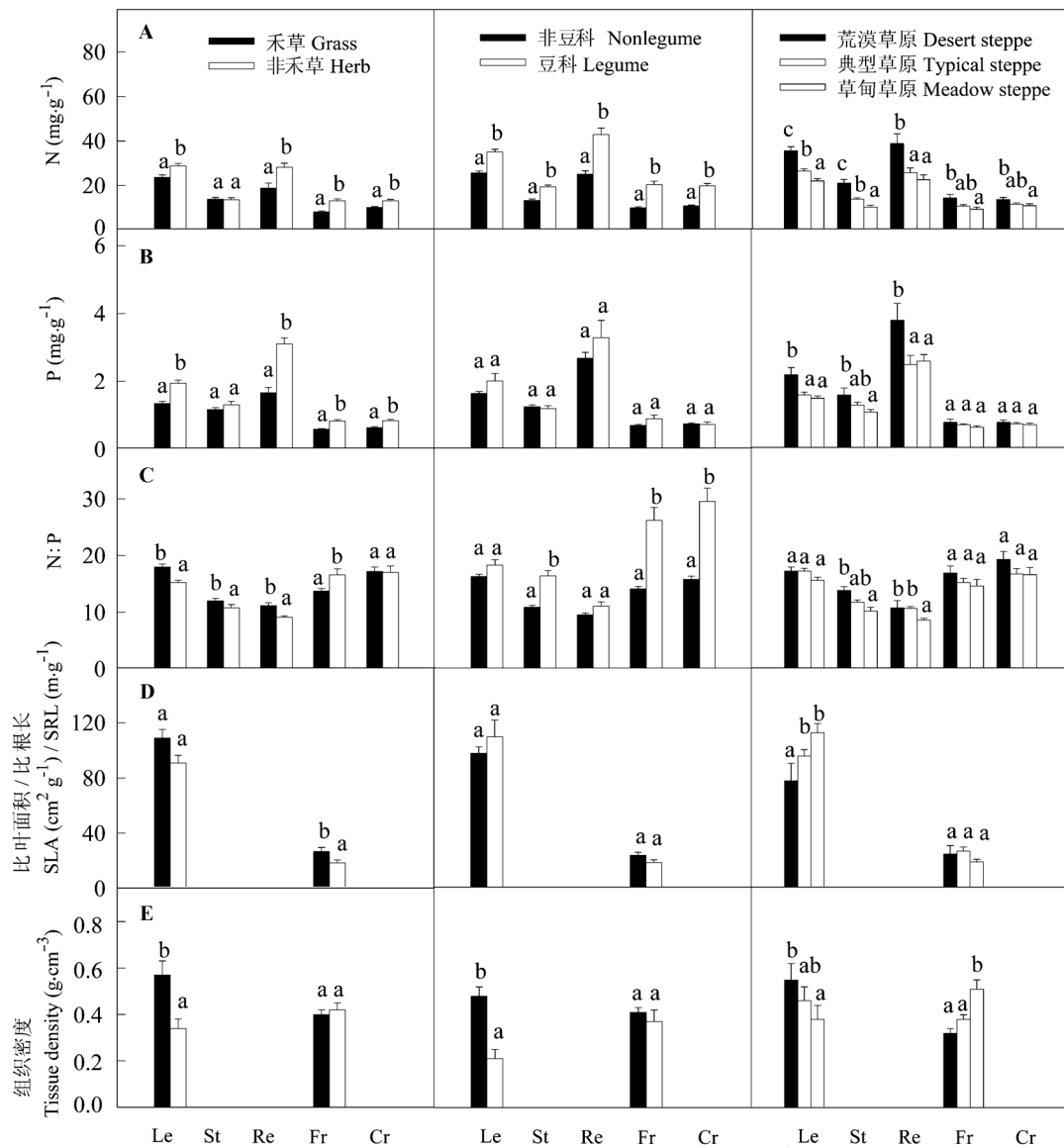


图1 内蒙古温带草地不同功能群和草地类型植物叶片(Le)、茎(St)、生殖器官(Re)、细根(Fr)和粗根(Cr)平均N含量(A)、P含量(B)、N:P(C)、比叶面积和比根长(D)以及叶片和细根的组织密度(E)的比较。用单因素双差分析(Tukey post hoc)检验不同功能群和草地类型之间的差异; 显著性差异($p < 0.05$)用不同字母标记。误差棒为标准误差。

Fig. 1 Comparisons of leaf (Le), stem (St), reproductive structure (Re), fine root (Fr) and coarse root (Cr), mean N concentrations (A), P concentrations (B), N: P ratios (C), specific leaf area, specific root length (D) and tissue density of leaves and fine roots (E) among different function groups and vegetation types in Inner Mongolia grassland. Differences between each group were tested using a One-Way ANOVA with a Tukey post hoc test of significance; significant differences at $p < 0.05$ are indicated by different letters. Errors bars are standard errors. SLA, specific leaf area; SRL, specific root length.

殖结构的N、P含量更高, 而叶片、细根和粗根的N:P在3种草地类型间没有表现出明显的变化格局($p > 0.05$)。荒漠草原的比叶面积更低($p < 0.05$), 不同植被类型的比根长没有差异($p > 0.05$)。

2.2 不同器官功能性状的关联

在种群和物种水平上, 所有植物不同器官(叶

片、茎、生殖结构、细根和粗根)的N和P含量都显著正相关(表2)。比叶面积与叶片N、P含量和组织密度在种群水平上显著负相关, 而在物种水平上没有显著的相关关系; 在种群和物种水平上, 比叶面积与叶片的N:P都没有显著的相关关系(图2)。除了在种群水平上比根长与细根的组织密度显著负相

表2 内蒙古温带草地不同器官内功能性状的相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients for functional traits within different organs in Inner Mongolia grassland

		种群水平 Population level				物种水平 Interspecific level			
		N	P	N: P	SLA/SRL	N	P	N: P	SLA/SRL
叶片	P	0.79				P	0.81		
Leaf	N: P	0.19	-0.46			N: P	0.31	-0.30	
	SLA	-0.21	-0.30	0.19		SLA	-0.22	-0.26	0.07
	TD	-0.21	-0.24	0.08	-0.37	TD	-0.08	-0.23	0.26
茎	P	0.73				P	0.77		
Stem	N: P	0.50	-0.23			N: P	0.59	-0.06	
生殖器官	P	0.87				P	0.83		
Reproductive structure	N: P	0.24	-0.27			N: P	0.43	-0.15	
细根	P	0.69				P	0.69		
Fine root	N: P	0.60	-0.14			N: P	0.65	-0.01	
	SRL	-0.03	-0.07	-0.04		SRL	-0.14	-0.04	-0.20
	TD	-0.35	-0.13	-0.41	-0.29	TD	-0.41	-0.18	-0.42
粗根	P	0.46				P	0.49		
Coarse root	N: P	0.58	-0.43			N: P	0.64	-0.35	

SLA, 比叶面积; SRL, 比根长; TD, 组织密度; Re: 生殖器官。黑体为显著相关($p < 0.05$)。

SLA, specific leaf area; SRL, specific root length; TD, tissue density. Bold coefficients denote statistical significance ($p < 0.05$).

关外, 比根长与细根的N、P含量、N:P和组织密度都没有显著的相关关系(图3)。

在种群和物种水平上, 除了细根和茎的P含量在物种水平上没有显著的相关关系外, N、P含量以及N:P在所有植物不同器官间都显著正相关(表3)。此外, 叶片和细根的组织密度在种群水平上显著负相关(图4B), 而在物种水平上没有显著的相关关系(图4D); 比叶面积和比根长在两个水平上都没有显著的相关关系(图4A、C)。

3 讨论

基于内蒙古温带草地19个地点、42种优势草本植物的野外观测, 我们发现各器官的N和P含量正相关, N、P含量以及N:P在不同器官间也一致正相关, 这与Kerkhoff等(2006)的结果一致。而叶片和细根的组织形态(比叶面积/比根长、组织密度)与化学组成(N、P含量和N:P)之间并没有一致的关系。

本研究中, 叶片的平均N、P含量分别为26.4和1.7 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 与He等(2006b, 2008)对中国草地的研究结果(分别为27.6、1.9 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)接近。而Thompson等(1997)研究得出英国草地的N、P含量分别为27.8和2.7 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 可见中国草地叶片的P含量普遍较低(He *et al.*, 2006b), 导致研究区内N:P (16.5)高于全

球植被叶片的平均水平(13.8) (Reich & Oleksyn, 2004)。与地上器官相比, 关于植物根系功能性状(尤其是化学组成)的研究较少, 从而限制了我们对植物整体适应环境策略的内在机制的认识。我们得出细根的N、P含量分别为10.9和0.7 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 与全球植被细根的平均N、P水平(分别为11.7和1.1 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (Jackson *et al.*, 1997)相比, N含量相近而P含量低。同时, 细根、粗根、茎的N、P含量低于叶片和生殖结构, 细根N、P含量还不到叶片和生殖器官(分别为23.5和2.38 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)的1/2。对于不同的功能群, 除茎的N、P含量在禾草和非禾草之间没有显著的差异, 其他各器官(叶片、生殖结构、细根和粗根)的N、P含量都表现为: 非禾草>禾草; 与非豆科相比, 豆科植物相应器官具有更高的N含量, 而P含量没有显著的差异。植物功能性状的变异反映了组织结构和功能的关键平衡(Tilman *et al.*, 1997), 从而在组织水平上, 禾草比非禾草、非豆科植物比豆科植物具有更高的养分利用效率(Tjoelker *et al.*, 2005)。

在不同器官内, N、P含量之间均正相关。这一方面因为有机体合成蛋白质用于生长, 需要消耗大量的三磷酸腺苷(ATP) (Chapin, 1980), 另一方面也反映了环境供应的养分元素的共变性(Güsewell & Koerselman, 2002; Sterner & Elser, 2002)。此外, 细

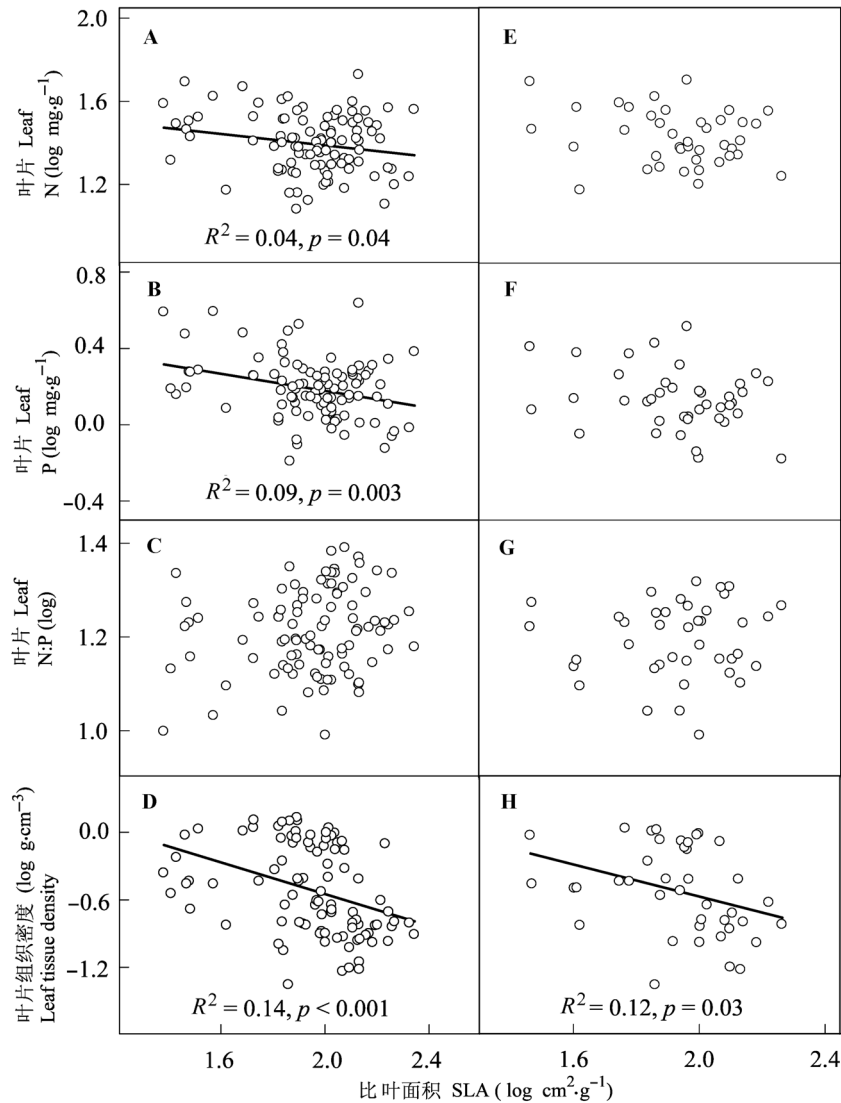


图2 内蒙古温带草地所有植物比叶面积(SLA)和叶片的N含量(A, E)、P含量(B, F)、N:P(C, G)、组织密度(D, H)在两个水平上的相关关系(II类线性回归)。A-D, 种群水平; E-H, 物种水平, 用物种平均值。

Fig. 2 Relationships between specific leaf area (SLA) and leaf N concentrations (A, E), P concentrations (B, F), N: P ratios (C, G), tissue density (D, H) at two levels across all species in Inner Mongolia grassland (type II linear regression). A-D, population level; E-H, interspecific level, using species means.

根的N:P受N限制, 这与叶片的N:P受P限制的格局相反。一般而言, 植物的N:P受P限制, 主要是因为环境供应的可供植物直接吸收和利用的活性P比N更少(Güsewell, 2004)。与叶片相比, 根系大多与真菌或其他有机体共生(Gordon & Jackson, 2000), 这些微生物为了自身的繁殖和生长, 通常会保留大部分从分解基质中获得的N, 而N从有机物转化为生物可利用状态的过程落后于植物凋落物的分解过程(曾德慧和陈广生, 2005)。因此, 根系往往容易受

到N不足的限制。在不同器官间, N、P含量以及N:P也一致正相关。在植物生长发育过程中, 尽管结构型(粗根和茎)和新陈代谢型(叶片、生殖结构和细根)器官具有不同的功能, 养分含量在不同功能群植物主要器官间却表现出一致的关系。

叶片和细根的组织形态(比叶面积/比根长、组织密度)与化学组成(N、P含量和N:P)之间并没有一致的关系。Reich等(1997)和He等(2006a)发现植物随比叶面积增大, 叶片N含量增多。而本研究中比叶

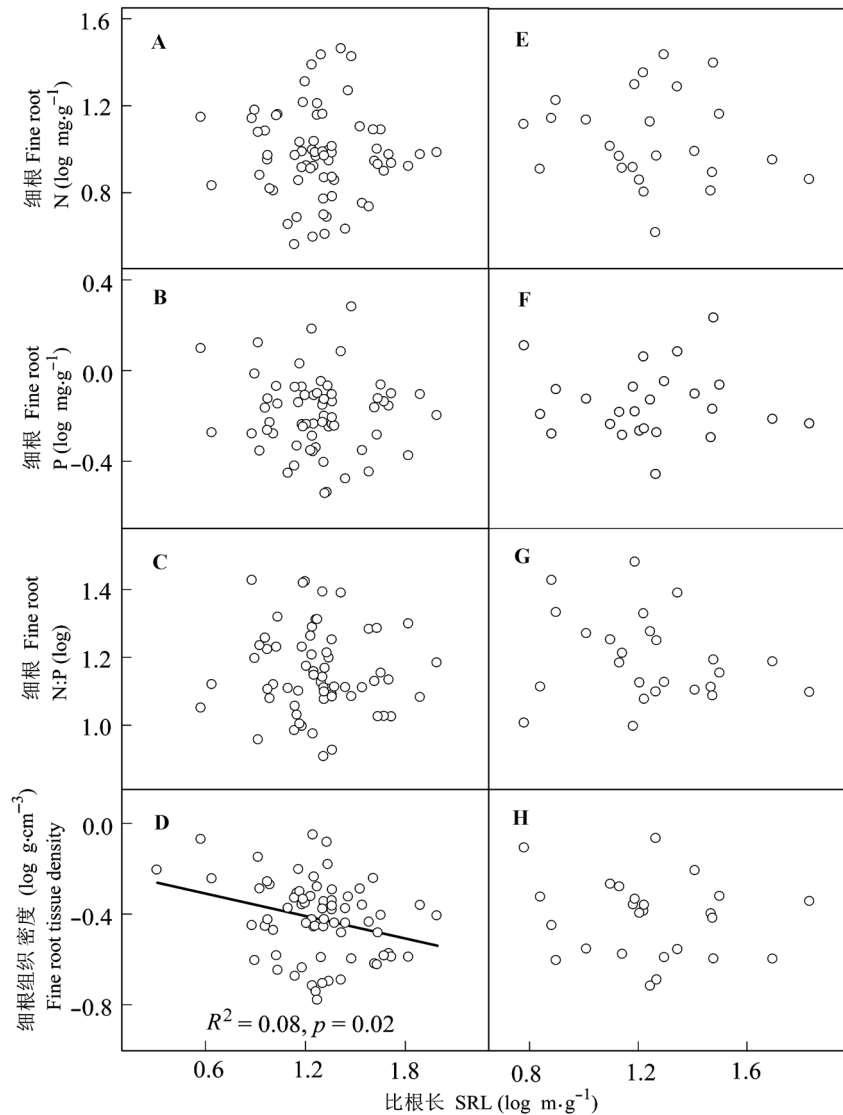


图3 内蒙古温带草地所有植物比根长(SRL)和细根的N含量(A, E)、P含量(B, F)、N:P(C, G)、组织密度(D, H)在两个水平上的相关关系(II类线性回归)。A-H同图2。

Fig. 3 Relationships between specific root length (SRL) and fine root N concentrations (A, E), P concentrations (B, F), N: P ratios (C, G), tissue density (D, H) at two levels across all species in Inner Mongolia grassland (type II linear regression). A-H see Fig. 2.

面积与叶片N含量没有一致的关系, 这可能是由于适应极端环境(如干旱)的物种往往表现出储存更多N、P等养分的能力(Chapin *et al.*, 1990), 从而与典型草原和草甸草原相比, 荒漠草原植物虽然比叶面积更小, 但叶片的N、P含量却更高。同时, 我们发现细根N含量和比根长并不相关。Tjoelker等(2005)对草本植物细根N含量与比根长的研究也得出相同的结论。而以往的研究大多认为, 比根长与根系养分吸收以及根的使用寿命有关(Eissenstat *et al.*, 2000), 如Pregitzer等(1998)和Reich等(1998)的研究表明木本

植物比根长越大, 细根N含量越多。另一方面, 叶片和细根的组织形态之间也没有一致的相关关系。比叶面积与比根长不相关, 这与Craine等(2001)和Tjoelker等(2005)的结果一致。叶片和细根的组织密度也没有一致性。Craine和Lee(2003)发现新西兰30个地点、24种草地植物叶片组织密度的变化只解释了细根组织密度变化的9%, 而Craine等(2005)的研究表明, 全球4个草地区域植物叶片和细根的组织密度没有显著的相关关系。植物根系具有很多分支结构, 不同级别的根在结构和功能上差异较大(Guo

表3 内蒙古温带草地N、P含量和N:P在不同器官间的相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficients for N and P concentrations and N:P ratios among different organs in Inner Mongolia grassland

	种群水平 Population level				物种水平 Interspecific level			
	叶片 Leaf	茎 Stem	生殖器官 Re	细根 Fine root	叶片 Leaf	茎 Stem	生殖器官 Re	细根 Fine root
N								
茎 Stem	0.75				0.82			
生殖器官 Re	0.80	0.62			0.81	0.62		
细根 Fine root	0.65	0.41	0.53		0.72	0.49	0.55	
粗根 Coarse root	0.58	0.54	0.38	0.70	0.58	0.51	0.35	0.72
P								
茎 Stem	0.67				0.73			
生殖器官 Re	0.80	0.57			0.66	0.40		
细根 Fine root	0.58	0.32	0.47		0.50	0.24	0.36	
粗根 Coarse root	0.58	0.45	0.55	0.75	0.51	0.31	0.36	0.69
N:P								
茎 Stem	0.69				0.74			
生殖器官 Re	0.75	0.73			0.82	0.70		
细根 Fine root	0.42	0.55	0.53		0.48	0.54	0.60	
粗根 Coarse root	0.46	0.71	0.54	0.64	0.54	0.70	0.52	0.74

黑体为显著相关($p < 0.05$)。

Bold coefficients denote statistical significance. Re, reproductive structure.

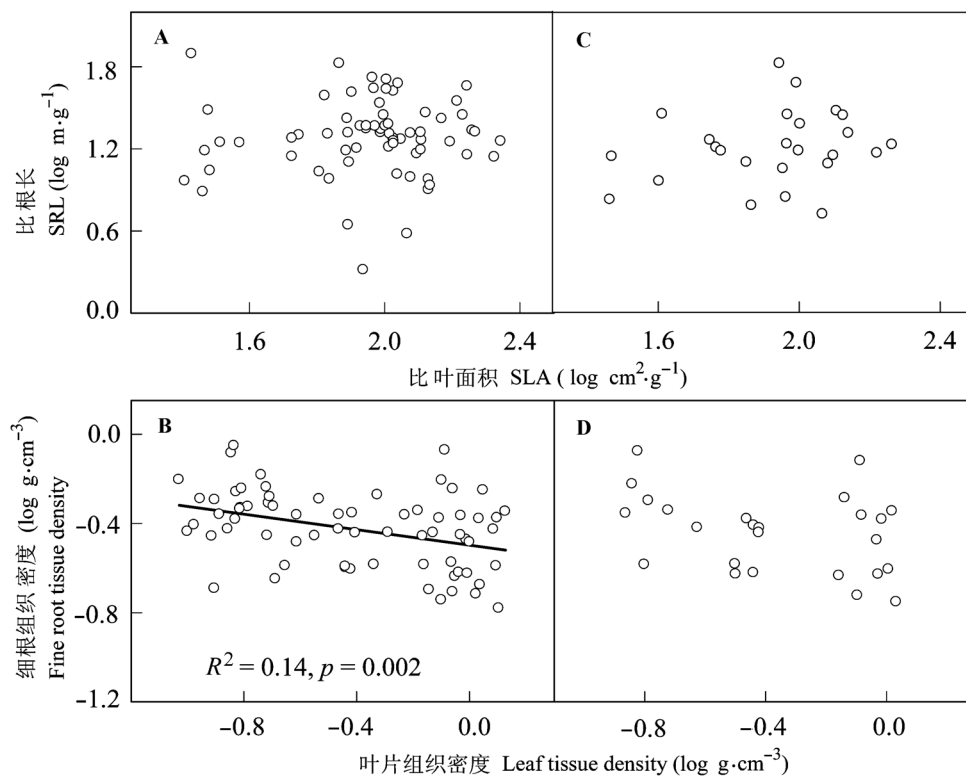


图4 内蒙古温带草地所有植物比叶面积和比根长(SRL) (A, C)、叶片和细根的组织密度(B, D)在两个水平上的相关关系(II类线性回归)。A, B, 种群水平; C, D, 物种水平。

Fig. 4 Relationships between specific leaf area and specific root length (SRL) (A, C), tissue density (B, D) of leaves and fine roots, at two levels across all species in Inner Mongolia grassland (type II linear regression). A, B, Population level; C, D, Interspecific level, using species means.

et al., 2004), 从而可能导致根系与叶片的结构特征不平行。尽管草本植物没有木本植物的根系分支多、结构复杂, 但并不排除上述原因可能引起草本植物根系与叶片性状产生差异。

植物养分含量及在各个器官间的分配既受生长地点养分有效性的制约, 同时也受植物自身生长型、生理特征和生活史的影响, 是环境和物种系统发育共同作用的结果(Aerts & Chapin, 2000)。生态和进化的动态过程决定了物质和能量在植物体内的流通和转化形式(Kerkhoff et al., 2006)。我们的结果表明尽管不同的功能群(如禾草/非禾草, 豆科/非豆科)在器官元素含量上存在差异, 但功能性状的关联, 特别是N和P呈现出一致的格局。特定的环境选择了植物特定的生长策略。植物为了适应环境中养分的限制状况而调整不同器官的养分含量及其化学计量比值, 如Reich和Oleksyn (2004)发现在较广的纬度梯度上, 叶片的N:P可以反映土壤养分有效性。这种适应在不同功能群属性的植物中表现出一致性; 另一方面, 植物养分含量的变异在很大程度上可以通过系统发育来解释(Broadley et al., 2004; He et al., 2008), 也是物种水平上的重要性状。植物不同器官间养分分配形式及相应功能性状的关联特征将植物及其生存环境从生态和进化的角度联系起来(Kay et al., 2005), 为进一步研究植物功能多样性、养分收支以及建立生态机理模型提供依据。

4 结论

本研究得出在种群和物种水平上, N、P含量以及N:P在各器官内、之间一致正相关。叶片和细根的组织形态(比叶面积/比根长、组织密度)与化学组成(N、P含量和N:P)之间并没有一致的关系; 叶片和细根的组织形态之间也没有表现出一致性。究竟这些规律和结论在其他生态系统类型及更大的尺度上是否成立, 植物器官的养分含量及其化学计量比值、功能性状间的关系与土壤的性质联系如何, 以及物种对全球变化如何响应都将是今后研究的重要方面。

致谢 国家自然科学基金(90411004和30670322)资助项目。

参考文献

Ackerly DD, Donoghue MJ (1998). Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolu-

- tion in maples (*Acer*). *American Naturalist*, 152, 767–791.
- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Broadley MR, Bowen HC, Cotterill HL, Hammond JP, Meacham MC, Mead A, White PJ (2004). Phylogenetic variation in the shoot mineral concentration of angiosperms. *Journal of Experimental Botany*, 55, 321–336.
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chapin FS III, Schulze ED, Mooney HA (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423–447.
- Craine JM, Froehle J, Tilman DG, Wedin DA, Chapin FS III (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274–285.
- Craine JM, Lee WG (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134, 471–478.
- Craine JM, Lee WG, Bond WJ, Williams RJ, Johnson LC (2005). Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 86, 12–19.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.
- Eviner VT, Chapin FS III (2003). Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 455–485.
- Gordon WS, Jackson RB (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81, 275–280.
- Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ (2004). Fine root branch orders respond differentially to carbon source sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 140, 450–457.
- Güsewell S, Koerselman W (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han WY, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006a). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835–848.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Geng Z (2006b). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grasslands 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.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). A global budget for fine root biomass, surface area and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94, 7362–7366.
- Kay AD, Ashton IW, Gorokhova E, Kerkhoff AJ, Liess A, Litchman E (2005). Toward a stoichiometric framework for evolutionary biology. *Oikos*, 109, 6–17.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *American Naturalist*, 168, E103–E122.
- Kuo S (1996). Phosphorus. In: Bigham JM ed. *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, Madison, Wis. 869–919.
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3–12.
- Pregitzer KS, Laskowski MJ, Burton AJ, Lessard VC, Zak DR (1998). Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, 18, 665–670.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.
- Reich PB, Walters MB, Tjoelker MG, Vanderklein D, Buschena C (1998). Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12, 395–405.
- Reich PB, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker MG, Knops J, Wedin D, Naeem S, Bahauddin D, Goth J, Bengston W, Lee TD (2001). Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150, 435–448.
- 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.
- Ryan MG (1991). Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1, 157–167.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman D, Knops J, Wedin D (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167, 493–508.
- 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.
- Wahl S, Ryser P (2000). Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 148, 459–471.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee WJ, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright IJ, Westoby M (2004). The economics of leaves: plants build leaves as investments that vary in cost, revenue and lifespan. *Australasian Science*, 25, 34–37.
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), 28, 844–852. (in Chinese with English abstract)
- Zeng DH (曾德慧), Chen GS (陈广生) (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 马克平 责任编辑: 姜联合