

内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系

耿 燕 吴 漪 贺金生*

北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871

摘 要 植物体内特别是叶片的P含量特征及其与环境的关系一直是植物生理生态学研究的一个热点。已有研究发现, 与全球植物数据相比, 中国植物叶片的P含量相对较低, 导致N/P高于全球平均水平, 并推测这是由于中国土壤全P含量较低引起的。该研究选取内蒙古草地来验证这一假设, 分析了36个样地57种优势植物叶片的P含量与土壤全P和有效P含量的关系。主要结果如下: 内蒙古草地叶片P含量较低而N/P较高, 与之前的研究结论一致; 在种群、样地和物种3个水平上, 叶片P含量、N/P与土壤P含量都没有显著的相关关系, 尽管土壤有效P含量的解释力高于土壤全P; 另一方面, 内蒙古草地土壤的有效P含量与全国土壤普查的结果接近, 高于美国及澳大利亚的平均值, 但低于世界土壤信息库里报道的全球土壤有效P平均值。鉴于内蒙古草地土壤的全P和有效P含量都不能准确反映叶片P含量, 且土壤的有效P含量也并不明显低于世界其他地区, 因此植物叶片P含量低、N/P高是由于土壤P含量低引起的这一假设在内蒙古草地不成立, 而且叶片P含量也与土壤P的可利用性无关。

关键词 内蒙古草地, 叶片N/P, 叶片P含量, 土壤有效P含量, 土壤全P含量

Relationship between leaf phosphorus concentration and soil phosphorus availability across Inner Mongolia grassland

GENG Yan, WU Yi, and HE Jin-Sheng*

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Phosphorus status and N/P stoichiometry in plant leaves have been studied intensively with recent focus on large-scale patterns and driving factors. Studies of Chinese terrestrial plants found that leaf P was considerably lower than the global average, resulting in a higher N/P, probably due to the low soil total P content at the national scale. Inner Mongolia grassland offers a diverse array of taxa and soil conditions to examine the correlation between leaf and soil P concentrations. Our objective was to determine how and to what extent soil total and available P modify leaf P across the study region.

Methods Leaf samples of 57 species were collected at 36 sites across Inner Mongolia grassland during July and August 2007. We determined leaf P concentration, N/P, soil total and available P concentrations and tested pairwise relationships between leaf and soil variables at species-by-site, inter-specific and inter-site levels.

Important findings Findings of relatively low leaf P and high N/P across Inner Mongolia grassland were consistent with previous findings. Neither soil total nor available P appeared to be related with leaf P concentration, although soil available P had a stronger explanatory power than soil total P content. Moreover, Inner Mongolian grassland did not show a great shortage of soil available P compared with USA, Australia and the global average. The hypothesis that low leaf P and high N/P of plants are caused by low soil P content do not hold in Inner Mongolian grassland. Instead, neither soil total nor available P shapes the pattern of leaf P and N/P across this grassland.

Key words Inner Mongolia grassland, leaf N/P, leaf P concentration, soil available P content, soil total P content

磷(P)是构成生命的基本元素之一, 在植物的生理功能中发挥着重要的作用, 同时也是限制陆地生态系统尤其是热带及年龄古老的土壤地带植物

生长最主要的营养元素(Chapin, 1980; Reich *et al.*, 1997)。植物体内特别是叶片的P含量特征及其与环境的关系是植物生理生态学的一个研究热点。已有

的研究在不同尺度上揭示了植物叶片P含量在不同物种、功能群及生态系统类型之间的趋同与分异(Vitousek & Howarth, 1991; Thompson *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2003; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Zheng & Shangguan, 2007; He *et al.*, 2008)。Reich和Oleksyn (2004)通过分析全球1 280种植物叶片的P含量数据,发现了植物P化学计量学的大尺度生物地理分布规律,植物P含量随着纬度的上升或温度的下降而增加, N/P趋势则相反,而且这种格局与植物类群无关。近年来,许多国内学者也通过实地调查或文献收集揭示了中国植物P元素的分布和变化规律。例如, Han等(2005)研究了中国753种陆生植物,发现与Elser (2000)和Reich和Oleksyn (2004)的全球植被数据相比,中国植物叶片P含量相对较低,导致N/P高于全球平均水平。He等(2008)对中国草地213种优势植物的C/N/P计量学进行了研究,同样发现中国草地植物的P含量相对较低,而N/P高于其他地区的草地生态系统。

那么,中国植物叶片P含量较低,而N/P较高的原因是什么? Han等(2005)推测是由中国土壤P含量较低引起,因为相比于N,中国植被更受到P元素的限制。生态系统内植物和土壤的P素含量往往具有一定的相关性(Aerts & Chapin, 2000; Hedin, 2004)。植物体内的P绝大部分由根系从土壤中吸收,因此土壤被认为是影响植物P含量的一个重要环境因子。尽管对植物P化学计量学大尺度上的研究发展迅速,但土壤养分存在巨大的空间异质性(Schlesinger, 1997; Townsend *et al.*, 2007),这些大尺度的格局往往掩盖了小尺度上生境的巨大异质性。已有的文献同时报道植物和土壤P含量关系的很少,对二者的量化研究也没有得出统一的结论,结果有正相关也有负相关,还有很多研究发现二者并不相关(Foulds, 1993; Verhoeven *et al.*, 1996; Gusewell & Koerselman, 2002; Bowman *et al.*, 2003; Parfitt *et al.*, 2005; Frank, 2008)。Ordonez等(2009)收集了全球99个地点474种植物叶片和土壤P含量的数据,发现在全球尺度上土壤全P解释了叶片P变异的48%。目前对于植物和土壤P含量的关系研究的另一个不足是多数研究仅仅考虑了土壤的全P含量,对植物真正可以吸收利用的土壤有效P的关注却很少。实际上,土壤中的P绝大部分不能为植物直接吸收利用,易被植物吸收利用的水溶性P和弱酸溶性P通常含量

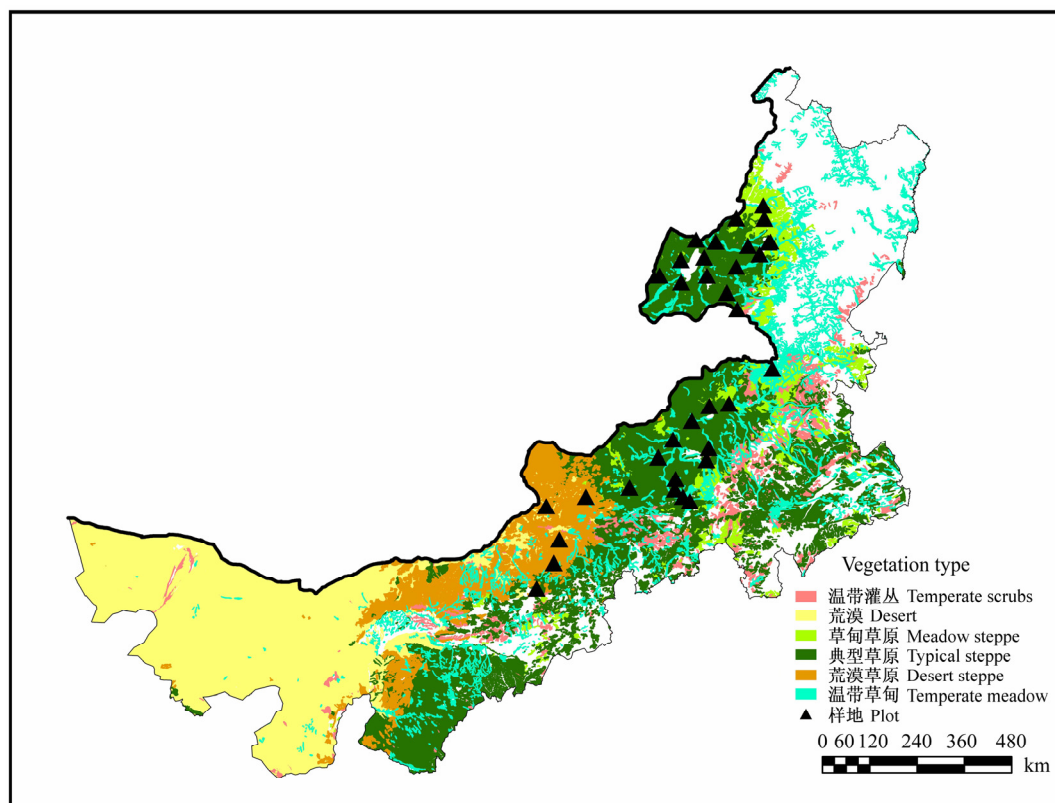
很低(Lajtha & Schlesinger, 1988; Cross & Schlesinger, 1995),在草地生态系统这部分仅占全P的9.5% (Cross & Schlesinger, 2001)。而不能被植物利用的那部分P,不应视作植物的资源。有效P更能反映土壤P的供应状况,它的时空变化特征也不一定与土壤全P一致(Zhang *et al.*, 2005)。

目前定量描述植物和土壤P的相关关系的研究多集中在农田等较小的区域内,大尺度的野外实测数据很少。而且Ordonez等(2009)收集的全球数据的一大缺点在于与木本植物相比,草本植物的信息很少,且草地的数据全部来自新西兰人工草地(Craine *et al.*, 2005)。内蒙古天然草地地处全球最大草原——欧亚草原东部,是目前世界上保存最完整的天然草原之一,也是我国北方温带草原的典型代表,跨越了不同水分、温度梯度和土壤类型,为研究不同功能群植物与土壤营养元素的联系提供了有利条件。本研究沿温度和水分梯度在内蒙古天然草地36个样地采集了57种植物,同时测量了叶片与土壤的P含量。特别是本研究区分了土壤全P和有效P,有助于克服以前研究中只有全P的问题(Cleveland & Liptzin, 2007),旨在通过分析叶片和土壤全P及有效P的关系,在内蒙古草地验证之前提出的假设:植物叶片P含量较低、N/P较高是由土壤缺P引起的;或者,叶片P含量低是由土壤有效P低导致的。

1 数据和方法

1.1 样地概况

研究区域包括内蒙古地区的3种天然草地类型:荒漠草原、典型草原和草甸草原,经度范围为111.83°–120.12° E,纬度范围为41.79°–50.19° N,海拔553–1 422 m,年平均气温为–2.6–4.1 °C,年降水量为147–436 mm (图1)。其中荒漠草原的优势物种主要为小针茅(*Stipa klemenzii*)和沙生针茅(*Stipa glareosa*),并伴生无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、蒙古葱(*Allium mongolicum*)和多根葱(*Allium polyrhizum*)等;典型草原优势物种为大针茅(*Stipa grandis*)、克氏针茅(*Stipa krylovii*)和羊草(*Leymus chinensis*),常伴生米氏冰草(*Agropyron michnoi*)、冷蒿(*Artemisia frigid*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等,局部或放牧退化后可成为优势种;草甸草原优势物种为贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、线叶菊(*Filifolium sibiricum*)和羊草等,



审图号: GS(2010)1438号

图1 研究区域的植被类型图。

Fig. 1 Vegetation map of the studied region.

常伴生日阴菅(*Carex pediformis*)和地榆(*Sanguisorba officinalis*), 局部可成为优势种。

1.2 取样及测定方法

2007年7月20日–8月15日, 沿着温度和水分梯度在研究区选择受人类活动影响较小的36个样地(荒漠草原7个, 典型草原23个, 草甸草原6个)。共调查了57个物种, 隶属17科38属。其中禾草(grass) 16种, 杂类草(forb) 36种, 木本植物(woody) 5种。每个样地选取优势物种, 每个物种选择5–10个植株, 每个植株采集5–10片成熟完整的叶片。将样品在60 °C下烘干后粉碎, 用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O Elemental Analyzer, Perkin-Elmer, Shelton, CT, USA)测定叶片的C、N含量, 并用浓H₂SO₄、H₂O₂和HF将叶片消煮后用磷钼蓝比色法测定叶片的P含量(Kuo, 1996)。

在每处样地设置1个大样方(10 m × 10 m), 在大样方内设置3–5个小样方(1 m × 1 m)。在每个样方用土壤环刀以10 cm为间隔分层取0–10、10–20和20–30 cm的土壤样品。土壤样品风干后过2 mm筛, 用玛瑙研钵研磨后测定P元素含量。土壤全P含量的测定

方法与叶片P含量测定方法相同, 土壤有效P含量用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法(Murphy & Riley, 1962)测定。每个样方表层0–30 cm土壤的全P和有效P含量的平均值作为表层土壤全P和有效P含量, 3个样方的土壤全P和有效P含量的平均值代表该样地的土壤P元素水平。

1.3 数据分析

首先, 用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同功能群和草地类型之间植物叶片以及土壤P含量的差异; 其次, 用Pearson相关分析在种群、样地和物种3个水平上检验叶片和土壤P含量的相关关系。统计分析在R软件(R Development Core Team 2007)下完成。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叶片和土壤P含量的比较

内蒙古天然草地主要植物叶片的P含量及N/P的平均值分别为1.51 mg·g⁻¹、18.5 (表1)。禾草叶片

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00001

表1 内蒙古草地主要植物叶片P含量、N/P及土壤全P和有效P含量

Table 1 Leaf P concentration, N-P ratio, soil total and available P concentrations of dominant species in Inner Mongolia grassland

	叶片P Leaf P (mg·g ⁻¹)	叶片N/P Leaf N/P	土壤全P Soil total P (mg·g ⁻¹)	土壤有效P Soil available P (mg·kg ⁻¹)
全部 Overall	1.51 ± 0.06	18.5 ± 0.44	0.33 ± 0.02	3.53 ± 0.14
标准偏差 SD	0.60	4.51	0.15	1.33
变异系数 CV	0.40	0.24	0.43	0.37
功能群 Functional group				
禾草 Grass	1.25 ± 0.04 ^a	19.2 ± 0.61 ^b	0.34 ± 0.02 ^a	3.46 ± 0.19 ^a
杂类草 Forb	1.90 ± 0.09 ^b	16.3 ± 0.52 ^a	0.37 ± 0.03 ^a	3.56 ± 0.21 ^a
木本植物 Woody	1.51 ± 0.20 ^{ab}	19.0 ± 2.27 ^b	0.31 ± 0.04 ^a	2.72 ± 0.43 ^a
草地类型 Grassland type				
荒漠草原 Desert steppe	1.60 ± 0.16 ^a	17.9 ± 1.00 ^a	0.28 ± 0.02 ^a	2.22 ± 0.17 ^a
典型草原 Typical steppe	1.21 ± 0.07 ^a	17.4 ± 0.55 ^a	0.35 ± 0.02 ^b	3.61 ± 0.15 ^b
草甸草原 Meadow steppe	1.56 ± 0.10 ^a	18.9 ± 1.10 ^a	0.39 ± 0.03 ^b	4.12 ± 0.36 ^b

不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

表2 内蒙古草地主要植物叶片P、N/P与土壤全P及有效P含量的关系

Table 2 Correlations between leaf P, N/P and soil total and available P concentrations of dominant species in Inner Mongolia grassland

	种群水平 Population level			样地水平 Site-mean level			物种水平 Species-mean level		
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>
Leaf P-STP	<0.001	0.99	124	0.036	0.85	33	0.083	0.56	57
Leaf P-SAP	0.094	0.38	121	0.136	0.46	31	0.223	0.12	57
Leaf NP-STP	0.091	0.39	124	0.123	0.50	33	0.085	0.55	57
Leaf NP-SAP	0.247	0.19	121	0.223	0.24	31	0.140	0.33	57

Leaf NP, 叶片N/P; Leaf P, 叶片P含量; SAP, 土壤有效P含量; STP, 土壤全P含量。

Leaf NP, leaf N/P; Leaf P, leaf P concentration; SAP, soil available phosphorus concentration; STP, soil total phosphorus concentration.

的P含量低于杂类草, N/P高于杂类草($p < 0.05$)。木本植物N/P与禾草相近, P含量位于杂类草和禾草之间。植物叶片的P含量及N/P在3种草地类型间没有显著差异($p > 0.05$)。所有研究样地的土壤全P和有效P含量的平均值分别为 $0.33 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $3.53 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。荒漠草原的土壤全P和有效P含量均低于典型草原和草甸草原。比较不同功能群的土壤环境, 禾草、杂类草与木本植物所生长的土壤全P和有效P含量都没有显著差异(表1)。

2.2 叶片P含量、N/P与土壤全P和有效P含量的关系

在种群、样地平均以及物种3个水平上, 内蒙古天然草地植物叶片的P含量与土壤P含量都没有显著的相关关系, 叶片N/P的变化也不受土壤P含量的影响(表2; 图2, 图3), 植物与土壤变量的相关系数不超过0.25(表2)。虽然叶片P含量和N/P与土壤有效P含量的相关性高于与土壤全P的, 但土壤有效P含

量解释叶片P含量变异的能力也十分有限。

2.3 内蒙古天然草地土壤有效P含量与其他地区的比较

总体来说, 内蒙古温带草地土壤的有效P含量与全国土壤普查的结果接近, 都高于美国及澳大利亚的平均值(表3), 但低于世界土壤信息库(Batjes, 1995)里报道的全球土壤平均有效P含量。

3 讨论

Han等(2005)研究了753种高等陆生植物叶片的N、P化学计量学特征及其与气候、土壤等环境因子的关系, 发现中国植物和世界其他地区存在着基本相似的叶N、P化学计量学规律和地理分布格局, 但中国植物的一个重要特征是叶片的P含量($1.46 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)显著低于全球的平均值($1.77 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 从而导致N/P(16.3)显著高于全球平均水平(13.8)。

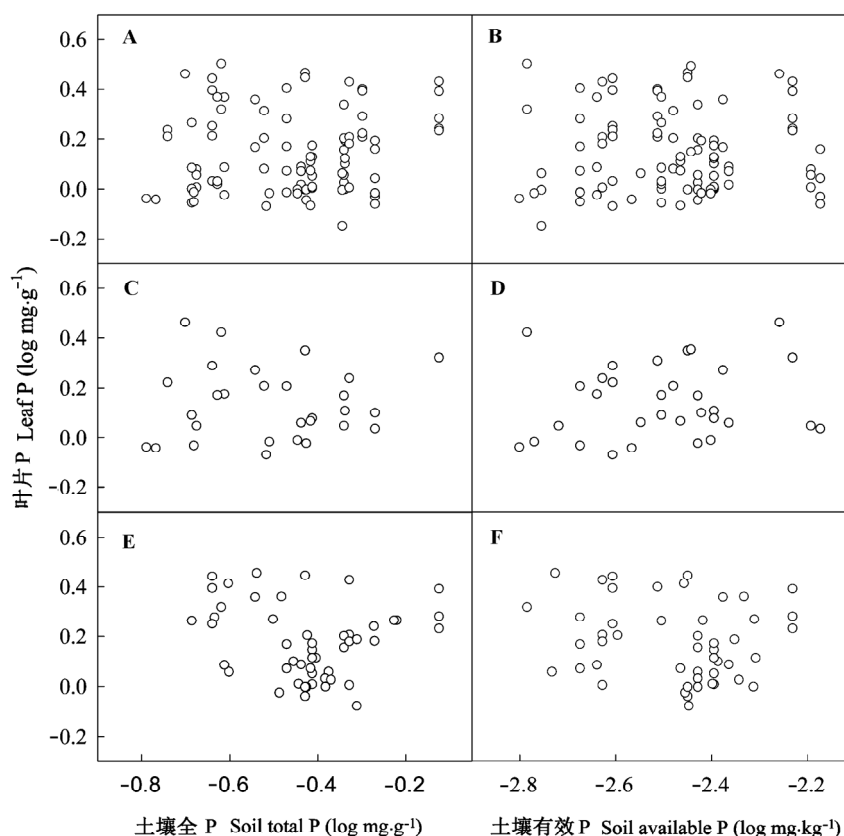


图2 内蒙古草地主要植物叶片P含量与土壤全P和有效P含量在种群(A, B)、样地(C, D)以及物种水平(E, F)的关系。

Fig. 2 Relationship between leaf P concentration and soil total and available P concentrations at three levels: species-by-site (A, B), site-mean (C, D) and species-mean (E, F).

表3 内蒙古草地土壤有效P含量与世界其他地区的比较

Table 3 Comparison of soil available P concentration between Inner Mongolia grassland and other regions

	土壤有效P Soil available P ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (no. of observations)	Reference
内蒙古草地 Inner Mongolia grassland	3.53 (36)	本研究 This study
中国土壤 Chinese soils	3.83 (2 174)	全国土壤普查办公室, 1998 National Soil Survey Office of China, 1998
美国土壤 US soils	3.41 (27 715)	US Geological Survey, 2001
澳大利亚土壤 Australian soils	2.17 (38 895)	Geoscience Australia, 2007
全球土壤 Global soils	7.65 (1 125)	Batjes, 1995

He等(2008)进一步研究了我国草地的213种优势植物, 同样发现我国草地植物的P含量($1.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)与英国草地($2.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)相比较低(Thompson *et al.*, 1997), 而N/P (15.3)高于英国草地生态系统(10.8)。本文内蒙古天然草地57种植物的叶片P含量的平均值为 $1.51 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N/P的平均值为18.5, 与Han等(2005)和He等(2008)的结论一致, 即叶片P含量较

低, 而N/P较高。

中国大陆大部分地区的土壤全P含量通常被认为要低于世界平均水平(全国土壤普查办公室, 1998), 由此推测我国土壤全P含量低可能导致了植物叶片P含量低(高N/P) (Han *et al.*, 2005)。我们的研究表明, 内蒙古草地土壤中与植物吸收利用关系更为密切的有效P含量并不明显低于其他地区,

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00001

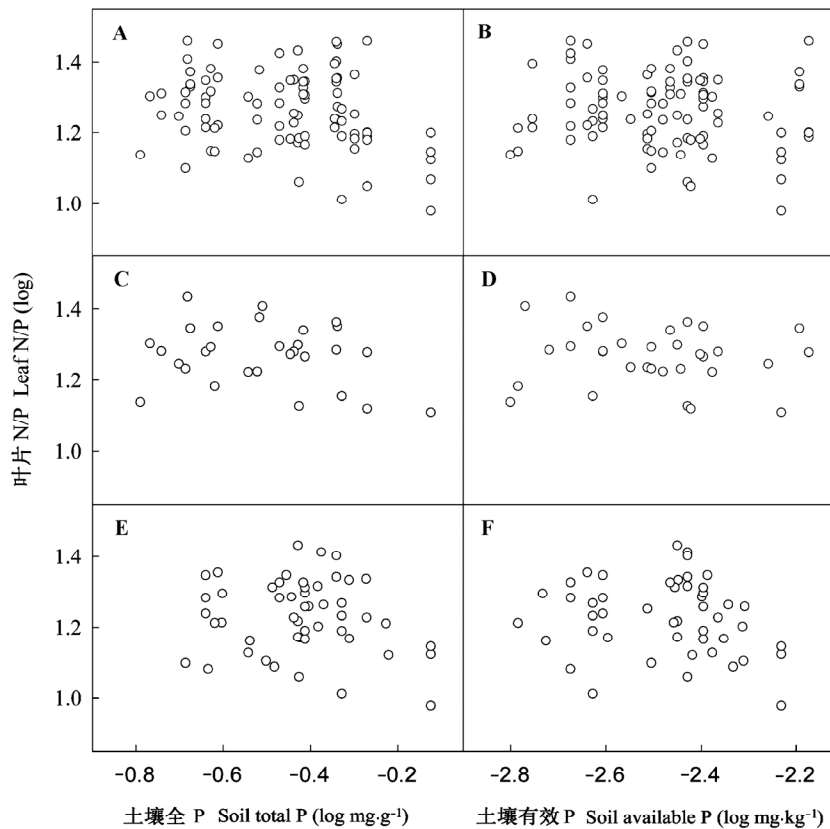


图3 内蒙古草地主要植物叶片N/P与土壤全P和有效P含量在种群(A, B)、样地(C, D)以及物种水平(E, F)上的关系。

Fig. 3 Relationship between leaf N/P and soil total and available P concentrations at three levels: species-by-site (A, B), site-mean (C, D) and species-mean (E, F).

甚至高于美国和澳大利亚。另一方面,植物叶片P含量和土壤的全P及有效P含量都没有直接关系,叶片与土壤P含量的相关系数不超过0.25。土壤有效P与叶片P含量的相关系数虽然高于全P,也只能解释叶片P含量变异的不到10%,同样不能作为有效反映叶片P含量状况的土壤指标。

既然植物的P基本靠根系从土壤中吸收,为什么叶片和土壤的P含量不相关?植物对土壤中矿质元素的吸收及其在体内的运输、储藏、利用是一个复杂而精细的过程,受很多因素的调控:当植物生长的主要限制因子不是P,而是其他营养元素、土壤水分、温度、pH、微生物活性及种内、种间竞争等其他因素时,植物对土壤P含量的响应便不再敏感(Chapin, 1980; Chapin & Pastor, 1995; Shaver & Chapin, 1995; Spink *et al.*, 1998)。相反,即便在一些土壤营养贫瘠的地区,植物也可以通过根系分泌有机酸、改变根系形态、根际磷酸酶活性增加等策略提高根际土壤P的有效性(Foulds, 1993),或者通过

改变生长速率、提高P的重吸收效率保持体内较恒定的元素含量(Aerts, 1996; Richardson *et al.*, 1999);另外,草地生态系统根系生物量大(Ma *et al.*, 2008; Fan *et al.*, 2009),植物分配到地下部分的资源较多(Titlyanova *et al.*, 1999),植物地下部分很有可能充当了营养物质的“储藏库”,只有当地下系统对营养元素的需求“饱和”后,植物地上部分对土壤营养供应水平的响应才能显现出来(Bowman *et al.*, 2003),而且植物根系共生的菌类可以协助利用土壤中的有机P,而实验测得的土壤全P和有效P仅是元素的无机成分,并不完全代表植物实际可以利用的全部P含量(Macklon *et al.*, 1994; Corona *et al.*, 1996; Lipson & Nasholm, 2001; Parfitt *et al.*, 2005);此外土壤的取样和元素测定结果只体现土壤的一个“瞬时”状态,而植物体内P元素的含量是许多内外因素长期调控的结果(Gusewell, 2004);从更大尺度上看,土壤P的可利用性可能更多反映在植被生产力和物种组成方面(Koerselman & Meuleman, 1996;

Bedford *et al.*, 1999; Stevenson, 2004), 而不是植物叶片的P含量。

综上所述, 内蒙古草地土壤的全P和有效P含量都不能准确反映植物叶片的P含量, 同时土壤的有效P含量也并不显著低于世界其他地区, 因此之前提出的土壤P含量低导致草地植物的P含量低、N/P高这一假设在内蒙古草地并不成立, 而且土壤P的可利用性(有效P)对叶片P含量的影响也不大。叶片P含量由植物的系统位置、进化历史、生活史、遗传和外界环境因素共同决定, 已有的全球和区域的研究表明, 气候因子对植物叶片的N、P含量的变异解释力有限(Wright *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008), 由此看来, 土壤不一定就是主导叶片P含量的因子。因此, 之前提出的中国陆生植物叶片P含量低于世界其他区域相对应的植被类型是由中国大陆土壤P含量较低引起的, 这一假设还需进一步验证。

致谢 国家自然科学基金(30870381)和科技部-欧盟合作基金(Sino-EU 0916)资助项目。

参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Aerts R, Chapin FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Batjes NH (1995). *A Homogenized Soil Data File for Global Environmental Research (WISE, version 1.0)*. International Soil Reference and Information Centre. Wageningen, the Netherlands.
- Bedford BL, Walbridge MR, Aldous A (1999). Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology*, 80, 2151–2169.
- Bowman WD, Bahnj L, Damm M (2003). Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 35, 144–149.
- Chapin CT, Pastor J (1995). Nutrient limitations in the northern pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 73, 728–734.
- Chapin FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C : N : P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Corona MEP, vanderKlundert I, Verhoeven JTA (1996). Availability of organic and inorganic phosphorus compounds as phosphorus sources for *Carex* species. *New Phytologist*, 133, 225–231.
- 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.
- Cross AF, Schlesinger WH (1995). A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*, 64, 197–214.
- Cross AF, Schlesinger WH (2001). Biological and geochemical controls on phosphorus fractions in semiarid soils. *Biogeochemistry*, 52, 155–172.
- Elsler 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.
- Fan JW, Wang K, Harris W, Zhong HP, Hu ZM, Han B, Zhang WY, Wang JB (2009). Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 73, 521–528.
- Foulds W (1993). Nutrient concentrations of foliage and soil in Southwestern Australia. *New Phytologist*, 125, 529–546.
- Frank DA (2008). Ungulate and topographic control of nitrogen: phosphorus stoichiometry in a temperate grassland; soils, plants and mineralization rates. *Oikos*, 117, 591–601.
- Geoscience Australia (2007). *OZCHEM National Whole Rock Geochemistry Data*. Canberra, Australia.
- Gusewell S (2004). N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Gusewell S, Koerselman M (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- 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.
- 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.
- Hedin LO (2004). Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10849–10850.
- 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.
- Kuo S (1996). Phosphorus. In: Sparks DL ed. *Methods of Soil Analysis. Part 3, Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Inc., American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA.
- Lajtha K, Schlesinger WH (1988). The biogeochemistry of phosphorus cycling and phosphorus availability along a

- desert soil chronosequence. *Ecology*, 69, 24–39.
- Lipson D, Nasholm T (2001). The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems. *Oecologia*, 128, 305–316.
- Ma WH, Yang Y, He JS, Hui Z, Fang JY (2008). Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Science in China Series C: Life Sciences*, 51, 263–270.
- Macklon AES, Mackiedawson LA, Sim A, Shand CA, Lilly A (1994). Soil P resources, plant growth and rooting characteristics in nutrient poor upland grasslands. *Plant and Soil*, 163, 257–266.
- Murphy J, Riley JP (1962). A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 26, 31–36.
- National Soil Survey Office of China (全国土壤普查办公室) (1998). *Soils of China* (中国土壤). Chinese Agriculture Press, Beijing. (in Chinese)
- Ordóñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Parfitt RL, Ross DJ, Coomes DA, Richardson SJ, Smale MC, Dahlgren RA (2005). N and P in New Zealand soil chronosequences and relationships with foliar N and P. *Biogeochemistry*, 75, 305–328.
- 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, 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.
- Richardson CJ, Ferrell GM, Vaithyanathan P (1999). Nutrient effects on stand structure, resorption efficiency, and secondary compounds in Everglades sawgrass. *Ecology*, 80, 2182–2192.
- Schlesinger WH (1997). Biogeochemistry. *Geotimes*, 42, 44.
- Shaver GR, Chapin FS (1995). Long term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*, 18, 259–275.
- Spink A, Sparks RE, van Oorschot M, Verhoeven JTA (1998). Nutrient dynamics of large river floodplains. *Regulated Rivers: Research and Management*, 14, 203–216.
- Stevenson BA (2004). Changes in phosphorus availability and nutrient status of indigenous forest fragments in Pastoral New Zealand Hill country. *Plant and Soil*, 262, 317–325.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional forbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.
- Titlyanova AA, Romanova IP, Kosykh NP, Mironycheva-Tokareva NP (1999). Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 10, 307–320.
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP, Bustamante MMC (2007). Controls over foliar N : P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88, 107–118.
- US Geological Survey (2001). *National Geochemical Database: Rock*. Reston, VA, USA.
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in forbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 494–497.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 411–421.
- Zhang C, Tian HQ, Liu JY, Wang SQ, Liu ML, Pan SF, Shi XZ (2005). Pools and distributions of soil phosphorus in China. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, GB1020. doi: 10.1029/2004GB002296.
- Zhang LX (张丽霞), Bai YF (白永飞), Han XG (韩兴国) (2003). Application of N : P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 45, 1009–1018 (in Chinese with English abstract).
- Zheng SX, Shanguan Z (2007). Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 21, 357–370.

责任编辑: 黄建辉 实习编辑: 黄祥忠