

长期淹水对河竹鞭根养分化学计量特征的影响

刘玉芳, 陈双林*, 李迎春, 陈 珊, 郭子武, 杨清平

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400)

摘 要:以长期淹水环境下能生长更新的河竹为材料, 调查测定了人工喷灌供水(CK)、淹水 6 个月(TR)的河竹一年生竹鞭的根生物量和主要养分元素含量, 分析长期淹水对河竹鞭根养分化学计量特征的影响, 为河竹在水湿地和消落带植被恢复中的应用提供理论依据。结果显示: (1)与 CK 相比, TR 处理下的河竹土中根的 N、P、Mg 和 Ca 含量显著降低, Fe 含量显著升高, 且 N、K 和 Ca 含量显著低于 TR 处理下水中根的含量, 而 Fe 含量显著高于水中根。(2)TR 处理的河竹土中根的 C/N、C/P、C/K 和 P/K 较 CK 显著升高, 且 C/K、N/K 和 P/K 显著高于 TR 处理的水中根。(3)TR 处理的河竹水中根的 C-N、C-P、N-P 均呈极显著正相关关系, 土中根的 C-P、C-K、P-K 均呈极显著正相关关系; CK 河竹土中根的 C-P、C-K 呈极显著正相关关系, 且 N-P 显著相关; 从相关系数看, TR 处理下土中根的 C-N、N-P 和 N-K 相关性减弱, C-P、C-K 和 P-K 相关性增强, 而 C-N、C-P、N-P 和 N-K 相关性较水中根减弱, C-K 和 P-K 相关性较水中根增强。(4)TR 处理下鞭根生物量和 C、N、P、K、Mg、Ca 积累量较 CK 分别显著降低 19.46%、42.04%、36.55%、41.39%、60.06% 和 38.46%, 而 Fe 积累量显著升高, 为 CK 的 5.5 倍; TR 处理下土中根养分积累量显著高于水中根。研究表明, 长期淹水虽阻碍了河竹鞭根的养分平衡吸收, 但能够提高养分利用效率, 并且土中根和水中根具有克隆分工特征, 水中根主要起到氧气吸收应对缺氧环境胁迫的功能, 是河竹适应长期淹水环境的重要生态对策。

关键词:河竹; 淹水; 养分; 生态化学计量

中图分类号: Q945.12

文献标志码: A

Effect of Long-term Flooded Conditions on Nutrient Stoichiometric Characteristics of *Phyllostachys rivalis* Rhizome Roots

LIU Yufang, CHEN Shuanglin*, LI Yingchun, CHEN Shan, GUO Ziwu, YANG Qingping

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang, Zhejiang 311400, China)

Abstract: The study is to provide reference for the application of *Phyllostachys rivalis* in vegetation restoration of wetland and hydro-fluctuation belt taking *P. rivalis* that can survive under long-term flooded conditions as memory materials. Biomass and the contents of main nutrient elements in annual bamboo rhizome roots were investigated in a pot experiment with treatments of artificial irrigation water supply (CK) and flooding six months (TR). The effect of long-term flooded conditions on nutrient stoichiometric characteristics of *P. rivalis* rhizome roots was analyzed. The results showed that: (1) In TR, N, P, Mg and Ca contents of *P. rivalis* rhizome roots in soil decreased significantly and Fe content increased dramatically compared to CK. Meanwhile, N, K and Ca contents of rhizome roots in soil were significantly lower and Fe content was significantly higher than that of rhizome roots in water. (2) In TR, C/N, C/P, C/K and P/K ratios of rhizome roots in soil were significantly higher than that of rhizome roots in CK, and C/K, N/K and P/K ratios were also significantly higher than that of rhizome roots in water. (3) There were very significant positive

收稿日期: 2014-05-19; **修改稿收到日期:** 2014-12-03

基金项目: 浙江省中国林业科学研究院省院合作项目(2012SY05); 浙江省自然科学基金项目(LY13C160001); 中央级公益性科研院所基
本科研业务费专项资金项目(RISF61258)

作者简介: 刘玉芳(1989—), 女, 在读研究生, 主要从事竹林生态与培育研究。E-mail: liuyufang0302@126.com

* 通信作者: 陈双林, 博士, 研究员, 主要从事竹林生态与培育研究。E-mail: cslbamboo@126.com

correlations among C, N and P contents of root in water and soil under TR. In CK, C content of root was significantly positive correlated with P, K and the N-P correlation is also significant. In view of correlation coefficient, the correlations of C-N, N-P and N-K of rhizome roots in soil under TR were weakened. Meanwhile, the correlations of C-P, C-K and P-K were enhanced. In TR, C-N, C-P, N-P and N-K correlations of rhizome roots in soil were weaker than that of rhizome roots in water, C-K and P-K correlations were stronger than that of rhizome roots in water. (4) Biomass and C, N, P, K, Mg, Ca contents of rhizome roots in TR were significantly lower 19.46%, 42.04%, 36.55%, 41.39%, 60.06% and 38.46% than that of rhizome roots in CK, Fe content dramatically increased 5.5 times compared to CK. And in TR, the nutrient accumulation in soil was significantly higher than that in water. The results indicated that the equilibrium absorption of nutrient was hindered by the long-term flooded stress in rhizome roots of *P. rivalis*, but the utilization efficiency of nutrient was enhanced. And the rhizome roots in soil and water had the characteristics of division of cloning. Rhizome roots in water mainly played a role in the absorption of oxygen to response to oxygen-deficient environment. It was an important ecological countermeasure of *P. rivalis* to adapt to long-term flooded environment.

Key words: *Phyllostachys rivalis*; waterlogging; nutrient; ecological stoichiometry

生态化学计量学是联系细胞、个体、群落及生态系统等的有效工具,是当前生态学研究的前沿领域之一,也是研究 C、N、P 等养分元素在森林生态系统过程中耦合关系的一种综合方法^[1]。目前生态化学计量特征研究主要集中在 C:N:P 生态化学计量学格局及其驱动因素方面,包括限制性养分判断、生态化学计量内稳性、生长率与 C:N:P 关系等方面^[2],认为化学计量特征可以把植物器官功能性状与环境很好地联系起来,进而为探索环境作用于植物器官的内在机理和功能调控提供了可能^[3]。环境条件的改变不仅会对植物生长发育造成影响,也会影响植物的养分吸收,导致植物体内 C、N、P 等生态化学计量比的上升或下降,进而对生态化学计量学特征产生影响^[4-5]。为了更好地适应环境的变化,植物会主动地调整养分的需求,通过改变资源分配与利用格局等方式调整体内 C、N、P 等生态化学计量特征,从而维持自身相对较好的生长发育^[6-8]。

水分条件不仅影响着植物对养分的吸收,也影响着养分在植物体内的转运和积累,对植物的养分利用效率和内部循环有着极其重要的作用。有研究表明淹水环境能促进营养元素的释放和枯落物的分解^[9-10]。但淹水条件下,环境中氧气的供应减少,植物从有氧呼吸转变为无氧呼吸,体内营养物质消耗增加,碳水化合物利用效率降低,造成植物生物量降低,体内营养储备减少^[11-12],导致植物根系的大量矿质元素及重要中间产物淋溶丢失,破坏离子间的动态平衡^[13],减弱植物干物质的形成,降低植物体内 C 含量^[14]。淹水也会抑制植物根系对 N 的吸收,加快淋洗和脱氮过程,降低有效 N 的矿化速率,进而

降低植物的 N 含量^[15]。但当前针对淹水环境下的植物生态化学计量特征研究相对较少。而且,对淹水条件下植物营养生理影响的研究多见于落羽杉(*Taxodium distichum*)^[16-17]、秋茄(*Kandelia candel*)^[15]、花生(*Arachis hypogaea*)^[18]、水稻(*Oryza sativa* Linn.)^[19]和小麦(*Triticum aestivum* Linn.)^[20]等植物。虽然中国竹子种类多、分布广,但对竹子的相关研究则未见报道。河竹(*Phyllostachys rivalis* H. R. Zhao)隶属禾本科倭竹族(Shibataeae)刚竹亚族(Subtrib. Phyllostachydinae)刚竹属(*Phyllostachys* Sieb. et Zucc.)水竹组(Sect. Heterocladae Z. P. Wang),在长期淹水环境下能够维持更新生长。耐水湿竹子的选育、湖库消落带引入和促进生长更新技术的研究,对实现湖库消落带植被恢复,减少消落带崩塌、滑坡等地质灾害,降低工业、农业和生活污染所造成的越来越严重的水体富营养化有着重要的实践意义。因此,本研究以河竹容器苗为试材,通过长期淹水处理试验,测定河竹鞭根主要养分元素含量,分析淹水对河竹鞭根养分含量、化学计量比和相关性及养分积累量的影响,探讨河竹的耐水湿机制,为河竹在水湿地和江河湖库消落带植被恢复中的应用提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料与处理

试验在浙江省临安市(30°20'N, 119°37'E)太湖源观赏竹种园中进行。2012 年 2 月在试验地河竹种苗林中挖取生长状况基本一致(2 年生立竹,地径 1.0±0.2 cm,全高 1.03±0.38 m,保留 5~6 盘枝)

的小丛状河竹苗,去除竹蔸部土壤后进行盆栽,每盆栽植 10 株立竹,共栽植试验盆栽苗 80 盆。盆栽容器为加仑盆,下端直径 23 cm、上端直径 32 cm、高度 27 cm。容器苗栽植基质为细沙与红壤土按 1:3 体积比均匀混合而成,基质重量 15 kg/盆左右,基质水解氮 $198.47 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷 $67.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾 $74.16 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 值 5.8。试验盆栽苗通过定期人工喷水保持水分供应,及时清除杂草和竹笋,保持试验容器苗立竹数量和立竹年龄一致。

2013 年 4 月进行河竹试验盆栽苗淹水处理。试验设 2 个处理,分别为水淹超过容器苗上部土面 5 cm 的淹水处理(TR)和实行定期人工喷灌供水的对照(CK),对照采用水分速测仪每隔一天测基质含水量,视基质水分状况按基质重量补充水分,保持基质相对含水率 85%左右。试验盆栽苗置于长 4.3 m、宽 3.3 m、深 0.5 m 的方形水泥池中进行淹水处理,试验期间视试验池中水量情况开水控制阀门补充水至试验要求水平。每个处理试验盆栽苗各 40 盆,即每处理 40 次重复(也用于淹水环境下的生长特征、生物量分配和生理特征等试验)。

1.2 鞭根取样及生物量测定

2013 年 10 月 24 日,即淹水处理 6 个月时,分别随机选取每种处理的河竹盆栽苗各 3 盆,先用剪子剪下各处理每盆盆栽苗一年生竹鞭的土中根和 TR 处理水中根($0.2 \text{ mm} < \text{根径} < 2.0 \text{ mm}$),分别称鲜重,再取每种处理根样品各 50 g 左右,放入冰盒带回实验室。先将冰冻的根系样品在低温下解冻,然后小心清除根上的土壤等物,用于测定河竹鞭根的营养含量。另外,分别称取每种处理根样品 30 g 左右标号装进信封,放入烘箱 105°C 杀青 30 min,再置于 80°C 烘箱中烘至恒重后称取干重,计算盆栽苗土中根和水中根生物量。每个处理重复 3 次。

1.3 鞭根养分含量测定

将烘至恒重的鞭根样品用粉碎机磨碎过 40 目

筛,准确称量 0.3 g 样品后放入凯氏瓶中,用硫酸-高氯酸法消煮。其中,C 含量用重铬酸钾容量法测定,N 含量用凯氏定氮法测定,P 含量用钼锑抗比色法测定,K 含量采用火焰光度法测定^[21],Fe、Mg 和 Ca 含量用原子分光光度法测定^[22]。

TR 处理根系总生物量(g)=土中根生物量(g)+水中根生物量(g);根系养分积累量(mg/盆)=根系生物量(g/盆)×根系养分含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$);TR 处理根系养分积累量(mg/盆)=土中根养分积累量(mg/盆)+水中根养分积累量(mg/盆);化学计量比为质量比。

1.4 数据处理与分析

试验数据用 Excel 2003 软件整理和作图表,用 DPS 软件进行单因素方差分析,在 0.05 水平上进行 LSD 多重比较,相关性分析用 SPSS 19.0 软件分析。试验数据均表示为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 淹水对河竹鞭根养分含量的影响

由表 1 可知,TR 处理的河竹土中根 N、P、Mg 和 Ca 含量较 CK 分别显著下降 30.20%、22.35%、51.47%和 25.91%;C 和 K 含量也低于 CK,但差异不显著;而 Fe 含量显著高于 CK,是 CK 的 7.5 倍。同时,TR 处理的河竹水中根 K 和 Fe 含量分别显著高于 CK 87.85%和 403.53%,C 含量与 CK 无显著差异,而 N、P、Mg 和 Ca 含量显著低于 CK,降幅分别为 15.70%、20.35%、49.56%和 12.5%。另外,TR 处理河竹水中根 N、K 和 Ca 含量分别显著高于其土中根 20.82%、187.36%和 18.10%,C、P 和 Mg 含量与土中根无显著差异,而 Fe 含量显著低于土中根 37.40%。由此可见,长期淹水对河竹鞭根的 N、P、Fe、Mg 和 Ca 含量会产生显著影响,而对 C 和 K 含量总体上影响并不明显。

2.2 淹水对河竹鞭根养分化学计量比的影响

表 2 显示,TR 处理的河竹土中根 C/N、C/P、

表 1 不同水分处理条件下河竹鞭根养分含量

Table 1 The contents of nutrient in rhizome roots of *P. rivalis* at different water treatment

处理 Treatment	C $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	N $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	P $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	K $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	Mg $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	Fe $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	Ca $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$
CK _s	502.31±4.29 a	9.11±0.70 a	1.13±0.03 a	6.30±0.19 b	1.13±0.10 a	0.85±0.06 c	1.84±0.13 a
TR _s	495.87±16.91 a	6.36±0.47 c	0.88±0.06 b	4.12±0.18 b	0.55±0.04 b	6.40±0.60 a	1.36±0.05 c
TR _w	516.39±27.89 a	7.68±0.46 b	0.90±0.05 b	11.83±1.27 a	0.57±0.03 b	4.01±0.17 b	1.61±0.12 b

注:CK_s 为对照土中根;TR_s 和 TR_w 分别为淹水处理下的土中根和水中根;同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note:CK_s stand for roots growing in soil of control, while TR_s and TR_w are roots growing in soil and water of flooded treatments for six months; Different normal letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below.

C/K 和 P/K 显著高于 CK,升幅分别为 41.41%、27.77%、62.77%和 27.18%,而 N/K、N/P 较 CK 略有升高或降低,并无显著差异;TR 处理的河竹水中根 C/N 和 C/P 分别显著高于 CK 土中根22.04%和 28.84%,N/P 与 CK 无显著差异,而 C/K、N/K 和 P/K 分别显著低于 CK 42.68%、52.86%和 52.94%;TR 处理的河竹水中根 C/K、N/K 和 P/K 显著低于其土中根 64.78%、59.12%和 65.33%,C/N 也低于土中根,但差异不显著,C/P、N/P 则高于土中根,也均无显著差异。研究表明,长期淹水对河竹鞭根 C/N、C/P、C/K 和 P/K 会产生显著影响,而对 N/K、N/P 影响并不明显;淹水处理下河竹水中根的养分化学计量比总体上较其土中根有不同程度的降低;长期淹水环境总体上对河竹鞭根的养分平衡会产生不利影响。

2.3 淹水对河竹鞭根主要养分元素相关性的影响

TR 处理的河竹水中根 C-N、C-P、N-P 极显著正相关,土中根 C-P、C-K、P-K 也极显著正相关;CK

的河竹土中根 C-P、C-K 极显著正相关,N-P 显著相关。从相关系数分析,TR 处理河竹土中根的 C-N、N-P 和 N-K 相关性较 CK 减弱,即同步变化速率均降低,协同性减弱,而 C-P、C-K 和 P-K 相关性较 CK 增强,说明同步变化速率均提高,协同性增强;TR 处理下的河竹水中根 C-N、C-P、N-P 和 N-K 相关性较其土中根增强,协同性增强,而 C-K 和 P-K 相关性较其土中根减弱,协同性减弱(表 3)。研究表明,长期淹水会影响河竹鞭根养分元素间的相关性,整体上促进了河竹鞭根 C-P、C-K 和 P-K 的协同关系,有利于 C、P、K 的协同吸收,而 C-N、N-P 和 N-K 则表现出相反规律。

2.4 淹水对河竹鞭根养分元素积累量的影响

长期淹水使河竹鞭根生物量较 CK 显著下降 18.57%;河竹鞭根各养分元素积累量在 CK 和 TR 处理间均差异显著(表 4)。其中,淹水处理 6 个月时,河竹鞭根的 C、N、P、K、Mg 和 Ca 元素积累量均显著低于CK,降幅分别为19.46%、42.04%、36.55%、

表 2 不同水分处理条件下河竹鞭根 C/N/P/K 化学计量比

Table 2 The C,N,P and K stoichiometry in rhizome roots of *P. rivalis* at different water treatments

处理 Treatment	C/N	C/P	C/K	N/P	N/K	P/K
CK _s	55.35±3.93 b	443.33±8.37 b	77.25±5.53 b	8.03±0.44 a	1.40±0.17 a	0.17±0.02 b
TR _s	78.26±5.62 a	566.44±46.13 a	125.73±11.55 a	7.28±1.04 a	1.62±0.24 a	0.22±0.003 a
TR _w	67.55±7.57 a	575.64±1.86 a	44.28±2.86 c	8.59±0.95 a	0.66±0.08 b	0.08±0.005 c

表 3 不同水分处理条件下河竹鞭根养分元素间相关系数

Table 3 Correlation coefficient between nutrient element contents in rhizome roots of *P. rivalis* at different water treatments

处理 Treatment	C-N	C-P	C-K	N-P	N-K	P-K
CK _s	0.688	0.950 **	0.921 **	0.880 *	0.350	0.753
TR _s	0.216	0.985 **	0.995 **	0.380	0.308	0.997 **
TR _w	0.984 **	0.998 **	0.616	0.993 **	0.746	0.660

注: * 和 ** 分别表示相关性达到 0.05 和 0.01 显著水平。

Note: * and ** denote significant correlation at 0.05 and 0.01 level.

表 4 不同水分处理条件下河竹鞭根养分元素积累量

Table 4 The accumulation of nutrient element in rhizome roots of *P. rivalis* at different water treatments/(mg/pot)

项目 Item	处理 Treatment			
	CK _s	TR _s	TR _w	TR _s +TR _w
C	34 138.26±2 652.23 a	24 771.20±1 955.51 b	2 724.81±117.08 c	27 496.01±1 883.41 b
N	618.12±53.05 a	317.48±30.95 b	40.78±6.14 c	358.26±35.09 b
P	76.97±5.04 a	44.10±7.09 b	4.73±0.22 c	48.84±6.92 b
K	445.09±66.21 a	199.07±34.56 b	61.79±6.05 c	260.86±28.71 b
Mg	77.00±9.31 a	27.75±4.78 b	3.01±0.39 c	30.76±4.49 b
Fe	58.42±9.08 b	322.74±67.45 a	21.21±2.14 b	343.95±66.25 a
Ca	124.99±8.98 a	68.35±10.09 b	8.57±1.46 c	76.93±9.84 b
根系生物量 Root biomass	68.00±5.83 a	50.08±5.62 b	5.29±0.49 c	55.37±5.55 b

41.39%、60.06%和38.46%，而Fe元素积累量较CK则显著升高，是CK的5.5倍；TR处理河竹水中根的C、N、P、K、Mg、Ca和Fe元素积累量均显著低于其土中根，降幅分别为89.00%、87.15%、89.27%、68.96%、89.14%、87.46%和93.43%。可见，长期淹水对河竹鞭根养分元素积累量会产生显著影响，总体上不利于养分元素的积累，并受鞭根养分含量和生物量变化的共同影响。

3 讨论

随着环境的改变，植物器官的养分含量、化学计量比等会受到不同程度的影响^[23]。本研究发现，长期淹水对河竹鞭根养分含量和积累量均有较为明显的影响，长期淹水环境下的河竹根生物量和N、P、Mg、Ca含量及积累量均显著低于CK，其土中根的养分积累量降低是由根生物量和养分含量变化的共同影响，而水中根的养分积累量降低主要受根生物量的影响。说明长期淹水整体上抑制了河竹根系的生长，不利于根系对C、N、P、K、Mg和Ca元素的吸收，限制了养分的积累，这一结论与周苏政^[20]、王海锋^[24]和刘飞^[18]等的研究结果一致。淹水对植物根系损伤较大，会导致其对矿质元素吸收效率的下降，尤其是对K的吸收，涝害程度越重，根中K含量下降幅度越大^[19]，但在本研究中淹水条件下的河竹鞭根C、K含量与CK差异并不显著，可见，淹水对植物根系养分含量的影响存在种间差异。长期淹水环境下，河竹根系的Fe含量和积累量明显高于CK，这是植物淹水条件下的一种普遍适应机制，通过在根表面形成铁氧化物保护膜以维持正常的生理代谢^[25-26]。河竹水中根生物量和C、N、P、K、Mg、Ca、Fe养分积累量均显著低于土中根，推测在长期淹水环境下水中根和土中根可能产生了克隆分工，土中根主要起到养分吸收功能，而水中根主要起到氧气吸收功能，以适应根系的缺氧环境，但这需要进一步研究验证。而且河竹水中根的N、K和Ca养分含量较土中根显著升高，一方面说明水中根的养分积累量主要受根生物量的影响，另一方面也说明河竹鞭根有较强的水中养分吸收能力，可能在富营养化

水体的净化上有一定的应用价值。

在特定的环境下，植物种的养分含量具有一定的变异性，而养分化学计量比却是相对稳定的，但这种相对稳定状态容易受到外界环境变化的影响而被破坏^[27]。生态化学计量内稳性是生态系统稳定性、结构和功能维持的重要机制，不同植物生态内稳性指数变动范围很大^[28]，内稳性高的植物具有较高的稳定性和优势度^[29]。本研究发现，淹水条件下河竹土中根的N/K、N/P和水中根的N/P变化并不明显，说明河竹的内稳性较高。并且CK和淹水条件下河竹鞭根N/P均小于14，鉴于N:P在叶片和细根间往往表现出一致的正相关^[30-31]，根据养分限制理论^[32-33]可以认为河竹的生长主要受N限制，也表明河竹适于在N富营养的水体中生长。植物的C/N、C/P和C/K代表着植物吸收养分所同化C的能力，能在一定程度上表示植物的养分利用效率，具有重要的生态学意义^[34-35]。在本研究的长期淹水环境下，河竹鞭根C/N、C/P和C/K均显著高于CK，且C-P、C-K和P-K的相关性和协同性增强，体现了河竹在淹水条件下能通过提高养分利用效率来适应和弥补养分吸收阻碍的不利影响。

综上所述，长期淹水对河竹鞭根养分化学计量特征会产生明显的影响，阻碍了河竹鞭根对养分元素的平衡吸收，但提高了主要养分的利用效率，使主要养分之间的相关性和协同性发生明显改变。在长期淹水环境下，河竹土中根和水中根可能产生了克隆分工，土中根主要起到养分吸收功能，而水中根虽然具有一定的养分吸收功能，使河竹在淹水条件下仍具有相对较高的养分储备能力，但主要起到氧气吸收功能，这是河竹适应长期淹水环境的重要生态对策。本研究初步探讨了河竹的耐水湿机制，为河竹在水湿地和江河湖库消落带植被恢复中的应用提供了参考。但由于本试验是在盆栽条件下开展的，生长环境与自然环境有所不同，盆栽土壤环境的限制一定程度上会影响河竹对养分的吸收和转运，研究结果有待进一步开展水湿地和江河湖库消落带环境中的相关研究验证。

参考文献:

- [1] HE J SH(贺金生), HAN X G(韩兴国). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(1): 2-6 (in Chinese).
- [2] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, **164**(2): 243-266.
- [3] GU D X(顾大彤), CHEN SH L(陈双林), HUANG Y Q(黄玉清). Effects of soil nitrogen and phosphonium on leaf nitrogen and phosphonium stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyum lubricum* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学

- 报), 2011, **35**(12): 1 219—1 225(in Chinese).
- [4] YAN E R(阎恩荣), WANG X H(王希华), GUO M(郭明), *et al.* 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[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(1): 48—57(in Chinese).
 - [5] LIU P(刘鹏), HAO CH Y(郝朝运), CHEN Z L(陈子林), *et al.* Nutrient element distribution in organs of heptacodium miconioides in different communities and its relationship with soil nutrients[J]. *Acta Pedologica Sinica*(土壤学报), 2008, **45**(2): 304—312(in Chinese).
 - [6] ZENG D H(曾德慧), CHEN G SH(陈广生). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2005, **29**(6): 1 007—1 019(in Chinese).
 - [7] WU F ZH(吴福忠), YANG W Q(杨万勤), *et al.* Effects of cadmium stress on growth and nutrient accumulation distribution and utilization in *Osmanthus fragrans* var. *thunbergii*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(10): 1 220—1 226(in Chinese).
 - [8] LIU Y(刘洋), ZHANG J(张健), *et al.* Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on biomass allocation and C : N : P stoichiometric characteristics of *Eucalyptus grandis* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2013, **37**(10): 933—941(in Chinese).
 - [9] SUN ZH G(孙志高), LIU J SH(刘景双), YU J B(于君宝), *et al.* Effects of simulated wetland water change on the decomposition and nitrogen dynamics of *Calamagrostis angustifolia* Litter[J]. *Environmental Science*(环境科学), 2008, **29**(8): 2 081—2 093(in Chinese).
 - [10] YANG J S(杨继松), LIU J SH(刘景双), YU J B(于君宝), *et al.* Decomposition and nutrient dynamics of marsh litter in the Sanjiang Plain, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2006, **26**(5): 1 297—1 302(in Chinese).
 - [11] GIBBS J, GREENWAY H. Review: Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, **30**(3): 1—47.
 - [12] PANDA D, SHARMA S G, SARKAR R K. Chlorophyll fluorescence parameters, CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent re-emergence in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Aquatic Botany*, 2008, **88**(2): 127—133.
 - [13] 利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学[M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2002.
 - [14] XIAO Q(肖强), ZHENG H L(郑海雷), YE W J(叶文景), *et al.* Effects of waterlogging on growth and physiology of *Spartina alterniflora*[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2005, **24**(9): 1 025—1 028(in Chinese).
 - [15] HE Y(何缘), ZHANG Y H(张宜辉), YU J Y(于俊义), *et al.* Effect of waterlogging on the contents of C, N and tannins of *Kandelia candel* seedlings: a test of the carbon-nutrient balance hypothesis[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2008, **28**(10): 4 725—4 731(in Chinese).
 - [16] WANG G B(汪贵斌), CAO F L(曹福亮). Effect of salt stress on growth and uptake of nutrient of *Taxodium distichum* under varying soil water content[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2004, **40**(6): 56—62(in Chinese).
 - [17] PEZESHKI S R, DELAUNE R D, ANDERSON P H. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedling softwood bottom-land tree species[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, **22**(9): 1 481—1 494.
 - [18] LIU F(刘飞), LI L(李林), LIU D W(刘登望), *et al.* Effects of waterlogging on nutrient absorption of peanut and its regulation[J]. *Journal of Peanut Science*(花生科学), 2007, **36**(4): 1—6(in Chinese).
 - [19] LIN W H(蔺万煌), SUN F Z(孙福增), PENG K Q(彭克勤), *et al.* Effects of flooding on phosphorus and potassium nutrition of rice[J]. *Journal of Hunan Agricultural University*(湖南农业大学学报), 1999, **25**(4): 271—274(in Chinese).
 - [20] ZHOU S M(周苏玫), WANG CH Y(王晨阳), ZHANG CH Y(张重义), *et al.* Effect of waterlogging on the growth and nutrient metabolism of the root system of winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 2001, **27**(5): 673—679(in Chinese).
 - [21] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
 - [22] HUNT J. Dilute hydrochloric acid extraction of plant material for routine cation analysis[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1982, **13**(1): 49—55.
 - [23] MCGRODDY, DAUFRESNE T, HEDIN L O, *et al.* Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. *Ecol.*, 2004, **85**(9): 2 390—2 401.
 - [24] WANG H F(王海峰), ZENG B(曾波), QIAO P(乔普), *et al.* Survival and growth response of *Vetiveria zizanioides*, *Acorus calamus* and *Alternanthera philoxeroides* to long-term submergence[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2008, **28**(6): 2 571—2 580(in Chinese).
 - [25] JIANG M(姜明), LÜ X G(吕宪国), YANG Q(杨青), *et al.* Iron biogeochemical cycle and its environmental effect in wetlands[J]. *Acta Pedologica Sinica*(土壤学报), 2006, **43**(3): 493—499(in Chinese).
 - [26] BATTY L C B, AKER A J, WHEELER B D, *et al.* The effect of pH and Plaque on the uptake of Cu and Mn in *Phragmites australis*[J]. *Annals of Botany*, 2000, **86**(3): 647—653.
 - [27] YANG L D(羊留冬), YANG Y(杨燕), *et al.* Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of *Abies fabri* (Mast.) Craib seedling in Gongga Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2011, **31**(13): 3 668—3 676(in Chinese).
 - [28] YU Q, ELSER J J, HE N P, *et al.* Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland[J]. *Oecologia*, 2011, **166**(1): 1—10.
 - [29] YU Q, CHEN Q S, ELSER J J, *et al.* Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. *Ecology Letters*, 2010, **13**(11): 1 390—1 399.
 - [30] ZHOU P(周鹏), GENG Y(耿燕), MA W H(马文红), *et al.* Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(1): 7—16(in Chinese).
 - [31] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, *et al.* Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. *The American Naturalist*, 2006, **168**(4): 103—122.
 - [32] GÜSEWELL S, KOERSELMAN W, VERHOEVEN J T A. Biomass N : P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. *Ecological Monographs*, 2003, **13**(2): 372—384.
 - [33] DRENOVSKY R E, RICHARDS J H. Critical N : P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands[J]. *Plant and Soil*, 2004, **259**(1—2): 59—69.
 - [34] HUANG J J(黄建军), WANG X H(王希华). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species[J]. *Journal of East China Normal University*(Nat. Sci. Ed.) (华东师范大学学报·自然科学版), 2003, (1): 92—97(in Chinese).
 - [35] WARDLE D A, WALKER L R, BARDGETT R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. *Science*, 2004, **305**(5 683): 509—513.