

DOI: 10.5846/stxb201302270310

张珂,何明珠,李新荣,谭会娟,高艳红,李刚,韩国君,吴杨杨.阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征.生态学报,2014,34(22): 6538-6547.

Zhang K, He M Z, Li X R, Tan H J, Gao Y H, Li G, Han G J, Wu Y Y. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6538-6547.

阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征

张 珂¹, 何明珠^{1,*}, 李新荣^{1,2}, 谭会娟^{1,2}, 高艳红¹,
李 刚¹, 韩国君³, 吴杨杨³

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000;

2. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 兰州 730000; 3. 甘肃农业大学, 兰州 730070)

摘要:荒漠植物在水分限制、营养元素相对匮乏的条件下,经过长期的进化适应形成了自身独特的生理生态和生态化学计量特征。在阿拉善荒漠选择 52 个典型群落类型,分析和研究了 54 种荒漠植物叶片的碳、氮和磷的化学计量特征。结果表明:荒漠植物叶片的碳(C mg/g)、氮(N mg/g)和磷(P mg/g)含量变幅较大,分别为(379.01±55.42) mg/g、(10.65±7.91) mg/g 和(1.04±0.81) mg/g,变异系数分别为 0.15、0.74 和 0.78; C/N、C/P、和 N/P 分别为 66.70±60.81、683.16±561.94、11.53±5.06。元素间相关性分析表明,叶片的 C 和 N 不相关($P>0.05$),C 与 P 显著正相关($P<0.05$),N 和 P 极显著正相关($P<0.01$)。从植物功能型的角度分析发现,灌木和 1 年生草本植物对 C 的存储能力较低;占整体 67%的灌木叶片的 N、P 含量最低,导致总体 N、P 含量较低;多年生草本和 1 年生草本植物叶 N 含量与灌木植物叶片和整体 N 含量无差别,而 P 含量明显高于灌木植物叶片和整体 P 含量且 N/P 明显低于灌木植物叶片和总体 N/P,导致总体 N/P 较低。该研究结果与全球和中国尺度的研究相比发现,荒漠植物叶片 C、N、P 含量和 N/P 明显偏低,N/P<14 说明阿拉善荒漠植物在受 N、P 共同作用的同时更易受 N 限制。

关键词:荒漠生态系统;荒漠植物;叶片养分;生态化学计量学

Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert

ZHANG Ke¹, HE Mingzhu^{1,*}, LI Xinrong^{1,2}, TAN Huijuan^{1,2}, GAO Yanhong¹, LI Gang¹, HAN Guojun³,
WU Yangyang³

1 Shapotou Desert Research & Experiment Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 Laboratory of Plant Stress Ecophysiology and Biotechnology, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

3 Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) play an important role in plant growth and regulate various physiological functions. Leaf C, N and P stoichiometry varies with many aspects of plant biology. The ratios of C/N and C/P may reflect the balance between the plant demand and N and P availability and constrain various processes. Previous data from soils in China pointed to a shortage of P. Shortage of N was also reported from the Alashan Desert. We therefore assumed that plant stoichiometry may reflect the low levels of N and P in the Alashan Desert soils. To find the ecological

基金项目:国家自然科学基金项目(41101054);中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050406)

收稿日期:2013-02-27; **网络出版日期:**2014-03-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hzmecology@lzb.ac.cn

stoichiometry characteristics of C, N and P of the plants of the Alashan desert, we examined 54 typical desert species, which included three groups of plants: perennial shrubs (PS), perennial herbs (PH) and annual herbs (AH). A total of 25, 15 and 14 plants were sampled from PS, PH and AH, respectively. Our findings indicate that C, N, P in the plant leaves ranged from 236.48 to 513.54 (with an average of 379.01 ± 55.42) mg/g for C, 1.2 mg/g to 37.37 (with an average of 10.65 ± 7.91) mg/g for N, and 0.11 mg/g to 4.5 (with an average of 1.04 ± 0.81) mg/g for P. Whereas C and P, and N and P were positively correlated in agreement with previous publications, no significant relation was found between C and N, in disagreement with previous publications. As for N and P, these values were substantially lower for PS. The average values for PH and AH were $11.55 (\pm 7.34)$ and $10.88 (\pm 7.17)$, mg/g for N, and $1.47 (\pm 0.94)$, and $1.41 (\pm 0.94)$ mg/g for P. As for PS, they were $10.38 (\pm 8.24)$ and $0.84 (\pm 0.65)$ mg/g for N and P, respectively. The average values found for N and P in the Alashan Desert were substantially lower than the typical values reported from other desert regions in China having on average $24.4 (\pm 8.10)$ and $1.74 (\pm 0.88)$ mg/g of N and P, respectively. Furthermore, out of all plants examined, 71% of the plants had a ratio of $N/P < 14$ which implies that plant growth is primary limited by N. Interestingly, the lowest values were found in leaves at the new shoots and we presume that nutrients are transferred from leaves at the older branches to leaves at the younger shoots. Our data thus imply that the Alashan desert plants are adapted to substantially low values of N, and also, following the low ratio of N/P, to low amounts of P.

Key Words: desert ecosystem; desert plant; leaf nutrient; ecological stoichiometry

氮(N)和磷(P)是植物的基本营养元素,也是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素,而通过光合作用同化的碳(C)则是植物各种生理生化过程的底物和能量来源^[1]。三者在植物生长和各种生理机制调节方面发挥着重要作用^[2-4],相比于其他元素,C、N、P元素的耦合作用更强^[5-6],并且化学计量比特征能够反映植物的生态策略,如C:N和C:P比值反映植物生长速度与植物氮和磷的利用效率有关,研究表明叶片N含量与C含量等速^[7-8]或不等速变化^[9],叶片P含量以C含量的4/3指数增长^[2,8,10];N:P则可以反映植物生长受N或P的限制情况^[11-12],而且叶片N含量以P含量的3/4^[2,8,10]、2/3^[13]或0.73^[14]指数增长。近年来,通过化学计量学方法研究N、P的区域分布规律成为研究热点^[9]且多集中在森林^[7,14-15]、草地^[16]等植被类型。在荒漠生态系统中,N和P是主要的限制性营养元素,West^[17]认为只有在养分利用充足的情况下,植物才能完全受土壤水分的限制并且荒漠植物组织中的N含量高于湿地环境中的植物;而Killingbeck和Whitford^[18]通过广泛收集多年生荒漠灌木叶子氮含量的数据得出荒漠灌木叶片氮含量并不高于湿地环境中植物叶片的氮含量。近年来的研究表明在年降水量小于300 mm的情况下,N和P共同限制植物生长^[19-20];在降水量<200 mm的地区,有限的养分和水

分共同限制植物的生长^[21]。荒漠生态系统在极端的水分、温度和土壤等生态因子的综合作用下,荒漠植物的C、N、P化学计量比具有哪些特点?不同元素之间的内在作用规律如何,以及不同植物功能类群对于C、N、P的吸收的趋同性和差异性如何?对这些问题的研究将丰富我国对于荒漠生态系统化学计量学领域的研究并对干旱区退化生态系统的保护和恢复提供一定理论指导。

本文研究区阿拉善荒漠位于亚非荒漠区最东段,深居内陆,降水较少,地形复杂,长期的历史演化造就以戈壁成分和古地中海成分为主的荒漠植物群系^[22],形成了以草原化荒漠、典型荒漠为优势的地带性植被。在本项研究中,通过对54种荒漠植物(包括灌木和草本植物)叶片C、N、P含量和化学计量性状的研究,旨在揭示该区荒漠植物叶片C、N、P组成特征及分布规律以及N、P化学计量学特征在本区域中的生态指示作用。

1 材料与方法

1.1 研究区域

阿拉善高原地处内蒙古最西部($37^{\circ}24' - 42^{\circ}47' N$, $97^{\circ}10' - 106^{\circ}53' E$),占地面积约为25万 km^2 (除贺兰山外)。由于受到贺兰山的阻挡,从东南吹来的夏季风很难到达,气候干旱,大部分地方是荒漠,流

动沙丘广泛分布,境内分布有腾格里沙漠、巴丹吉林沙漠和乌兰布和沙漠,是我国荒漠化最为严重的地区之一^[23]。年降水量变幅为 40—200 mm,日照时间为 2900—3400 h,年均温 5.8—8.8℃。从地理分布上来说,阿拉善荒漠位于亚洲荒漠植物区最东端中亚荒漠亚区(戈壁荒漠区)的阿拉善荒漠省,该区植被呈现明显的地带性分布规律,主要以草原化荒漠、荒漠化草原以及典型荒漠为主,植被盖度仅为 15%—30%。

1.2 调查设计与采样

1.2.1 植被调查

野外调查于 2012 年 8 月植物生长季内进行,调查样点选择在远离公路的地方进行,以减少交通道路的影响。采用随机取样法,调查沿途出现的典型植被群落。在本次调查中,共设置 52 个样方(图 1)。植被调查灌木样方面积为 10 m×10 m,草本样方 1 m×1 m。对样方进行群落学调查,包括盖度、丰富度、多度、高度以及生物量等信息。



图 1 阿拉善荒漠 52 个典型样地分布图

Fig.1 Distribution of 52 sample sites in Alashan desert

1.2.2 植物样品的采集及预处理

确定每个样方内的优势植物,选取长势良好的灌木 5—10 株,采集叶片,形成混合样品。草本植物选取 10 株以上,采集地上部分,形成混合样品。在本次试验中,共采集到 54 种典型植物,分别属于 12 科,其中灌木 25 种,草本 29 种。

1.3 样品室内处理及元素测定

对采集样品先用自来水冲洗至少 1 次,去掉灰尘及泥沙等杂物,然后用去离子水冲洗 3 次。样品于 105℃ 下杀青 10 min,70℃ 下烘干至恒重。同一样品的叶片混合粉碎后过 100 目筛制成供试样品。使用有机元素分析仪测定(CHNS-O Analyzer, USA)植物体中的碳,使用 FIAstar 5000 测定植物组织中的总氮、磷含量。

1.4 数据分析

在数据处理中,采用 SPSS 16.0 软件进行统计分

析,用 ORIGIN 8.0 做图。C、N 和 P 采用质量含量,C/N、C/P、N/P 均采用质量比。分析植物叶片 C、N、P 以及 C/N、C/P、N/P 的分布范围和变异特征。在与其他区域研究结果的比较中,将本研究结果与其他区域的研究结果进行独立样本的 *t* 检验。数据的相关分析和 One-Way ANOVA 方差分析之前,将非正态分布的数据转换为自然对数形式,以满足正态分布要求和 ANOVA 假设。进行多重比较时,首先进行方差齐次性检验,若方差为齐性,用 LSD 法进行多重比较;若方差为非齐性,则用 Tamhane's *T*₂ 法进行多重比较。正态分布性检验采用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test,简称 K-S 检验。

2 结果与分析

2.1 阿拉善荒漠植物组成及叶片的 C、N、P 含量

在本次调查中共采集 276 个植物样品,包括 54

种不同的植物(表 1),分别属于 12 科 41 属,按植物生活型划分为灌木和草本,将草本植物进一步划分为 1 年生草本和多年生草本。其中灌木和小灌木 25 种,1 年生草本 14 种,多年生草本 15 种。其中,占比重较大的科分别是藜科(16 个种)、禾本科(12 个种)、豆科(7 个种)、蒺藜科(4 个种)和菊科(4 个种),分别占总种数的 29.60%,22.20%,12.96%,7.40%和 7.40%。其中,有些物种具有较为广泛的地理分布范围,如珍珠在 23 个样地中出现,红砂在 21 个样地中出现,霸王在 20 个样地中出现。

表 1 阿拉善荒漠区 54 种典型植物名录
Table 1 54 kinds of typical species list in Alashan desert

植物种 Species	生活型 Life form	科 Family	样地频数 Plot frequency	植物种 Species	生活型 Life form	科 Family	样地频数 Plot frequency
松叶猪毛菜 <i>Salsola laricifolia</i>	灌木	藜科	1	茵陈蒿 <i>Artemisia capillaries</i>	多年生草本	菊科	9
尖叶盐爪爪 <i>Kalidium cuspidatum</i>	灌木	藜科	2	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	多年生草本	旋花科	2
细枝盐爪爪 <i>Kalidium gracile</i>	灌木	藜科	7	沙葱 <i>Allium mongolicum</i>	多年生草本	百合科	1
合头草 <i>Sympegma regelii</i>	灌木	藜科	4	骆驼蒿 <i>Peganum nigellastrum</i>	多年生草本	蒺藜科	4
黄毛头 <i>Kalidium cuspidatum</i> var. <i>sinicum</i>	灌木	藜科	3	多根葱 <i>Allium polyrhizum</i>	多年生草本	百合科	3
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	灌木	豆科	1	细叶鸢尾 <i>Iris tenuifolia</i>	多年生草本	鸢尾科	1
矮脚锦鸡儿 <i>Caragana brachypoda</i>	灌木	豆科	9	芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	多年生草本	禾本科	2
沙冬青 <i>Ammopiptanthus mongolicus</i>	灌木	豆科	5	沙竹 <i>Agropyron mongolicum</i>	多年生草本	禾本科	1
藏锦鸡儿 <i>Caragana tibetica</i>	灌木	豆科	2	柴花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	多年生草本	禾本科	5
霸王 <i>Sarcozygium xanthoxylon</i>	灌木	蒺藜科	20	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	多年生草本	禾本科	1
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	灌木	蒺藜科	13	白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	多年生草本	禾本科	1
泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	灌木	蒺藜科	12	无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	多年生草本	禾本科	4
蒙古扁桃 <i>Amygdalus mongolica</i>	灌木	蔷薇科	1	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	多年生草本	禾本科	5
绵刺 <i>Potania mongolica</i>	灌木	蔷薇科	15	狗尾草 <i>Setaria glauca</i>	1 年生草本	禾本科	1
红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	灌木	怪柳科	21	虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	1 年生草本	禾本科	1
驼绒藜 <i>Ceratoides latens</i>	半灌木	藜科	13	锋芒草 <i>Tragus racemosus</i>	1 年生草本	禾本科	1
珍珠 <i>Salsola passerina</i>	半灌木	藜科	23	小画眉草 <i>Eragrostis minor</i>	1 年生草本	禾本科	2
短叶假木贼 <i>Anabasis brevifolia</i>	半灌木	藜科	2	冠芒草 <i>Enneapogon borealis</i>	1 年生草本	禾本科	8
猫头刺 <i>Oxytropis aciphylla</i>	半灌木	豆科	12	刺蓬 <i>Salsola ruthenica</i>	1 年生草本	苋科	7
油蒿 <i>Artemisia ordosica</i>	半灌木	菊科	1	中亚滨藜 <i>centralasiatica</i>	1 年生草本	藜科	1
蒙古短舌菊 <i>Brachanthemum mongolicum</i>	半灌木	菊科	4	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	1 年生草本	藜科	1
白沙蒿 <i>Artemisia sphaerocephala</i>	半灌木	菊科	3	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	1 年生草本	藜科	1
鹰爪柴 <i>Convolvulus gortschakovii</i>	半灌木	旋花科	4	沙米 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	1 年生草本	藜科	5
牛心草 <i>Cynanchum komarovii</i>	半灌木	萝藦科	2	碱蓬 <i>Suaeda przewalskii</i>	1 年生草本	藜科	6
戈壁天门冬 <i>Asparagus gobicus</i>	半灌木	百合科	4	白茎盐生草 <i>Halogeton arachnoideus</i>	1 年生草本	藜科	4
披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	多年生草本	豆科	1	雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i>	1 年生草本	藜科	4
孔白黄芪 <i>Astragalus galactites</i>	多年生草本	豆科	2	绵蓬 <i>Corispermum arachnoideus</i>	1 年生草本	藜科	8

阿拉善荒漠 54 种典型植物 276 个植物叶片样品中有机 C 的变化范围为 236.48—513.54 mg/g,平均值为 (379.01±55.42) mg/g,分布较为集中。其中,9.40% 的植物叶片 C 含量小于 300 mg/g,89.20% 的 C 含量在 303.31—494.74 mg/g,仅有 1.40% 的叶片 C 含量大于 500.90 mg/g;N 含量的分布区间为 1.20—37.37 mg/g,平均值为 (10.65±

7.91) mg/g,58% 的叶片 N 含量在 1.2—9.91 mg/g,10.01—19.98 mg/g 的占 28.20%,20.02—29.20 mg/g 的占 11.30%,仅 2.50% 的叶片 N 含量大于 30 mg/g;P 含量的分布区间为 0.11—4.50 mg/g,平均值为 (1.04±0.81) mg/g,56.20% 的叶片 P 含量在 0.11—0.98 mg/g,1.00—1.96 mg/g 的占 31.50%,2.10—2.99 mg/g 的占 9.80%,仅 2.50% 的叶片 P 含

量大于 3.00 mg/g(图 2)。

由 C/N、C/P 和 N/P 的变异系数(分别为 0.921、0.823 和 0.439)可以看出,阿拉善荒漠地区植物叶片 C/N 和 C/P 比的 N/P 变异程度明显高。C/N 的变化范围为 9.52—396.99,平均值为 66.70 ± 60.81 ,其中 38.40%的 C/N>60;C/P 的变化范围为 88.03—2685.35,平均值为 683.16 ± 561.94 ,其中

39.50%的 C/P>670;N/P 的变化范围为 2.55—36.88,平均值为 11.53 ± 5.06 ,其中 48.20%的 N/P>11.50(图 2)。

阿拉善荒漠地区植物 C、N/P 的偏度值均小于 1,经 K-S 检验,服从正态分布($P>0.05$),而 N、P、C/N 和 C/P 的偏度值均大于 1,经 K-S 检验,不符合正态分布($P<0.05$)(图 2)。

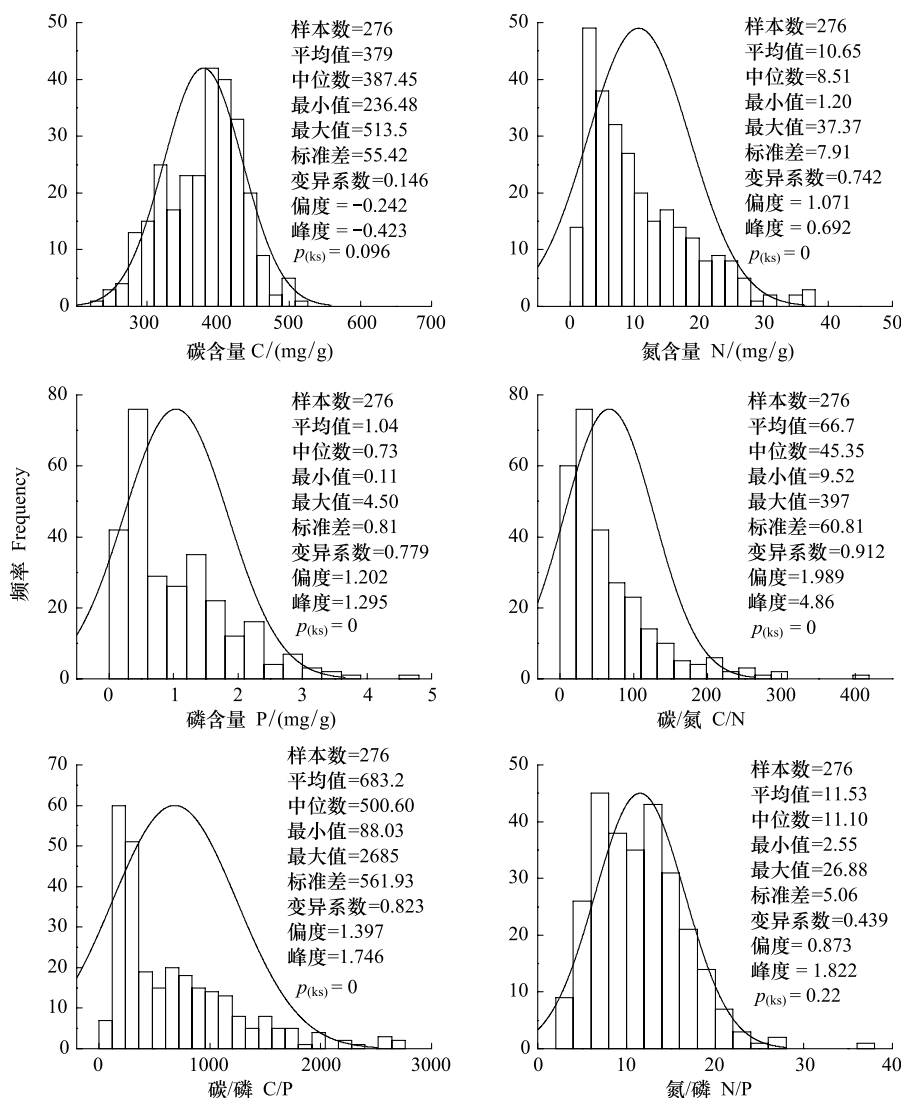


图 2 阿拉善荒漠区植物叶片养分组成的频率分布

Fig.2 Frequency distribution of plant leaf nutrient composition in Alashan desert

2.2 不同生活型植物叶片 C、N、P 含量比较

阿拉善荒漠区灌木、多年生草本和 1 年生草本 3 种生活型植物样品所占比例分别为 67.03%、15.22% 和 17.75%,3 种生活型之间的叶片 C、P、C/P 和 N/P 差异均达极显著水平($P<0.01$),而 N 和 C/N 差异不显著($P>0.05$)(表 2)。

灌木和 1 年生草本植物叶片 C 含量平均值分别

为 (376.16 ± 58.04) mg/g 和 (361.64 ± 40.25) mg/g,显著小于多年生草本植物叶片 C 含量($P<0.01$)。对于叶片 N 含量而言,灌木 (10.38 ± 8.24) mg/g、多年生草本 (11.55 ± 7.34) mg/g 与 1 年生草本 (10.88 ± 7.17) mg/g 三者之间没有显著差别($P>0.05$)。多年生草本和 1 年生草本 P 含量的平均值分别为 (1.47 ± 0.94) mg/g 和 (1.41 ± 0.94) mg/g,显著高于

灌木植物叶片的 P 含量 ($P<0.01$)。与灌木植物叶片 C/P (786.88 ± 584.75) 和 N/P (12.94 ± 5.01) 相比, 多年生草本植物和 1 年生草本植物均具有相对较小的 C/P 和 N/P (表 2)。

表 2 阿拉善荒漠不同生活型植物的叶片养分组成比较

Table 2 Plant leaf nutrient composition comparison of different life forms in Alashan desert

功能型 Functional type	样本数 Sample number	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	C/N	C/P	N/P
灌木 Shrubs	185	376.16±58.04bc	10.38±8.24a	0.84±0.65a	69.92±60.65a	786.88±584.75a	12.94±5.01a
多年生草本 Perennial herbs	42	411.78±45.74a	11.55±7.34a	1.47±0.94a	67.91±71.23a	506.71±529.44c	8.32±3.40c
1 年生草本 Annual herbs	49	361.64±40.25c	10.88±7.17a	1.41±0.94a	53.52±50.34a	442.78±362.30c	9.00±4.15c
整体 Total	276	379.01± 55.42b	10.65±7.91a	1.04± 0.81b	66.70±60.81a	683.16±561.94b	11.53±5.06b
显著性检验 Significance test <i>P</i>		<0.01	>0.05	<0.01	>0.05	<0.05	<0.01

同一列数值后的不同小写字母代表同一测定指标在 0.05 水平上差异显著

2.3 阿拉善荒漠区植物叶片 C、N、P 之间的关系

阿拉善荒漠区 54 种植物叶片的 C 含量与 N 含量不相关 ($P>0.05$), C 含量与 P 含量呈现显著的正

相关 ($P<0.05$), N 含量与 P 含量极显著正相关 ($P<0.01$) (图 3)。

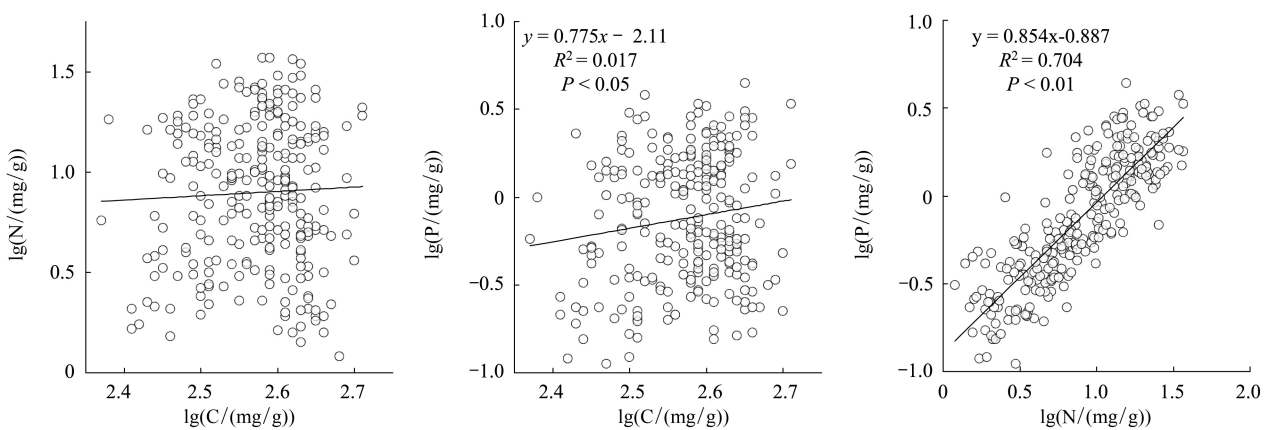


图 3 阿拉善荒漠区植物叶片 C、N、P 之间的关系 ($n=126$)

Fig.3 Relationship between leaf C、N and P of plant in Alashan desert

3 讨论

3.1 植物叶片 C、N、P 的化学计量学特征

本次研究表明,阿拉善荒漠区 52 个植物采样点 54 种典型植物叶片的 C 含量极显著低于全球 492 种陆生植物的叶片 C 含量^[24] (表 3);与一些单个生态系统相比,阿拉善荒漠区植物 C 含量也呈现较低水平,例如,显著低于亚热带的浙江天童 32 种植物的 450 mg/g ($P<0.001$)^[25]、暖温带北京周边地区 358 种植物的几何平均数 451 mg/g^[26] 和中国草地生态系统^[27] 199 个采样点 213 个物种的 438 mg/g ($P<0.001$)。

N、P 营养元素作为植物体内最容易发生短缺的元素,是陆地生态系统的重要限制因子。Han 等^[15]

对我国 753 种陆生植物的叶片 N、P 的研究表明,我国陆生植物的叶片 N 含量与全球范围的植物叶 N 含量较为接近,但叶片中 P 显著低于 Elser 等^[24] 对全球陆地生物的测定值,说明我国植物的生长主要受 P 限制。本次研究中植物叶片 N 显著低于浙江天童^[25]、松嫩草地^[28]、北方荒漠^[29]、青藏高原^[30] 和 Han 等^[15] 测定的陆生植物的叶片 N (表 3);P 含量显著高于浙江天童常绿阔叶树叶片的 P 含量,验证了低纬度地区的植物更易受 P 的限制^[31],而显著低于 Elser^[24] 等对全球和 Han^[15] 等对中国区域陆地植物叶片 P 测定的结果,显著低于松嫩草地^[28]、北方荒漠^[29]、青藏高原^[30] 不同区域的研究结果 (表 3),说明在年降水量少于 200 mm 的阿拉善荒漠地区,植物的生长受到 N 和 P 的共同限制。相关研究

表明,N 和 P 对初级生产力共同限制的现象在陆地生态系统中很普遍^[32-36]。关于阿拉善地区植物受 N 和 P 共同限制的原因可能是:(1)植物的营养含量在一定程度上反映了植物所生长的生境条件^[25],阿拉善荒漠不同生境(流动沙地、固定沙地、砾质沙地)土壤养分总氮、全磷含量的变化范围分别为 0.1—0.2 mg/g 和 0.1—0.3 mg/g^[37],与其他生态系统相比,阿拉善荒漠土壤养分贫瘠,因此,可能导致植物对养分

的吸收和利用减少,造成植物体内养分含量的较少。(2)植物生长所需要的 90% 以上的 N 元素来自于凋落物分解过程中的养分释放^[33-34],并且岩石的风化是主要的 P 的来源^[35],降水量少和相对较低的分解速度使得矿质风化速率降低和土壤存储有机物质的能力较小,会导致养分可利用性相对于其他地区明显的降低^[38-43],进一步影响植物体内的养分含量。

表 3 阿拉善荒漠区 55 种典型植物叶片 C、N、P 含量与其他研究结果的比较

Table 3 Comparisons of leaf C, N and P across 55 kinds typical specie between Alxa desert and other studies

研究区域 Research region	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	参考文献 References
阿拉善 Alashan	379.01±55.42 (n=54)	10.65±7.91 (n=54)	1.04±0.81 (n=54)	本研究
浙江天童	450.00±40.60 ** (n=32)	16.06±3.83 ** (n=32)	0.86±0.39 ** (n=32)	[25]
松嫩草地 Songnen grassland		24.20±0.96 ** (n=80)	2.00±0.10 ** (n=80)	[28]
北方荒漠 Northern desert		24.4±8.10 ** (n=214)	1.74±0.88 ** (n=214)	[29]
青藏高原 Tibetan Plateau		23.50±3.24 ** (n=133)	1.90±0.48 ** (n=133)	[30]
中国 China		20.20±8.40 ** (n=554)	1.46±0.99 ** (n=754)	[15]
全球 World	464.00±32.10 ** (n=492)	20.60±12.20 ** (n=398)	1.99±1.49 ** (n=492)	[24]

* * P<0.01. 下同

叶 C 与 N(P) 的显著负相关性以及叶 N 与 P 的正相关性,是高等陆生植物 C、N、P 元素计量的普遍特征之一,也体现了叶片属性间的经济策略^[44]。阎凯等^[45]对滇池流域植物叶片养分的研究和李征等^[46]对滨海盐地碱蓬叶片 C、N、P 化学计量学特征的研究均验证了上述规律。而阿拉善荒漠植物叶 C 与 N(P) 的关系不同于上述特征,说明阿拉善荒漠植物在固定 C 过程中对养分(N、P 等)利用效率的权衡策略不同于其他用于研究的植物类群^[45-46];N 与 P 的正相关性在上述特征符合,说明阿拉善荒漠特殊的植物体内 N、P 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^[47]。

3.2 叶片 C/N、C/P、N/P 的化学计量学特征

植物叶片的 C/N 和 C/P 意味着植物吸收营养所能同化 C 的能力,在一定程度上反映了植物的营养利用效率,因而具有重要的生态学意义^[25]。与全球尺度的数据相比,本研究区域叶片 C/N 和 C/P 显著高于全球尺度^[24]的 C/N 和 C/P (表 4),主要原因是由于本研究区域显著偏低的 N 含量和 P 含量。与中国范围的数据相比,本研究中的 C/N 比浙江天童^[25]32 种植物的 29.5 高 2.08 倍;比黄土高原^[48]7

个采样点 126 个植物样品的 21.2 和 312 高 3.15 倍和 2.19 倍,这说明在小的区域尺度上 C/N 和 C/P 的变异性较大。

植物叶片或生物量中 N/P 可作为判断环境对植物生长的养分供应状况和植物的生长速率的重要指标^[49]。然而,研究区域、生长阶段及植物种类的差异都会影响 N/P 临界值的变化^[32,50]。Koerselam 和 Meuleman^[51]研究表明,植物生长受 N 和 P 限制的 N/P 阈值为 14 和 16。即 N/P<14 时,群落水平上的植物生长主要受 N 限制;当 N/P>16 时,植物生长主要受 P 限制;当 N/P 在 14—16 时,则受 N 和 P 的共同限制。本研究中 54 种优势植物叶片的 N/P 的平均值 11.53 低于 Han 等^[13]基于中国 753 个物种的数据得到叶片平均 N/P (表 4),而与全球平均水平无明显差异 (表 4),且 71.00% 的植物叶片的 N/P<14。目前,较低的 N/P 指示植物生长主要受氮素限制已基本得到了普遍认可^[29]。因此,综合判断阿拉善荒漠植物较低的 N/P 和 N 含量说明阿拉善荒漠植物在受 N、P 共同作用的同时更易受 N 限制。

3.3 不同生活型 C、N、P 统计特征

许多研究发现,不同功能群或分类群植物叶片的某些性状存在显著差异^[52-55]。阿拉善高原地区灌

木、多年生草本、1 年生草本 3 种生活型植物之间的叶片 C、N、P、C/N、C/P 和 N/P 的差异性也表明不同生活型植物对养分适应策略不同。

表 4 阿拉善荒漠区 55 种典型植物叶片 C/N、C/P、N/P 含量与其他研究结果的比较

Table 4 Comparisons between leaf C/N, C/P and N/P across 55 kinds typical species in Alxa desert and other studies

研究区域 Research region	C/N	C/P	N/P	参考文献 References
阿拉善 Alashan	66.70±60.81 (n=54)	683.16±561.94 (n=54)	11.53±5.06 (n=54)	本研究
中国 China			16.3±9.32 ** (n=547)	[15]
全球 World	22.5±10.6 ** (n=398)	232±145 ** (n=406)	12.7±6.82 ** (n=325)	[24]

Wright^[13]等报道,草本植物与灌木和乔木植物比较,单位质量叶氮含量较高。在本研究,多年生草本植物和 1 年生草本植物叶 N 含量均高于灌木植物叶片 N 含量,说明阿拉善荒漠区草本植物对 N 的吸收利用率较高。本研究中多年生草本和 1 年生草本植物叶片 P 含量明显高于灌木植物叶片 P 含量,这与 Aerts^[56]所证实的禾本科植物具有相对较小的叶片 P 含量不符,说明不同区域、不同生活型植物对资源利用的存在较大差异。本研究中占整体 67% 的灌木植物叶片 N、P 含量低于整体 N、P 含量,由此推断由于灌木植物叶片较低的 N、P 含量使得整体的 N、P 含量较低。多年生草本和 1 年生草本植物叶片的 N 含量与整体 N 含量无显著差异,而 P 含量显著高于整体 P 含量,N/P 显著低于灌木和整体植物叶片 N/P,推测由于多年生和 1 年生草本植物叶片较高的 P 含量导致 N/P 较低,进一步导致整体的 N/P 含量偏低。

本研究在一定程度上揭示了阿拉善荒漠植物对养分的利用策略,但植物对养分的需求是一个复杂的过程,同时受到气象条件和其他因素的影响,因此,探讨植物对养分利用受生物及非生物因素的影响将是今后的研究重点。

References:

[1] Yang H M, Wang D M. Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environment factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(2): 244-252.

[2] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 2005, 8(6): 636-642.

[3] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants.

Nature, 2006, 439(7075): 457-463.

[4] Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 68-78.

[5] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.

[6] Knecht M F, Göransson A. Terrestrial plants require nutrients in similar proportions. *Tree Physiology*, 2004, 24(4): 447-460.

[7] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.

[8] Niklas K J, Cobb E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 2005, 92(8): 1256-1263.

[9] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 354-361.

[10] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.

[11] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Wtts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.

[12] Makino W, Contner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 121-130.

[13] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M, NiinemetsÜ, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.

[14] Reich P B, Oleksyn J. 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, 2004, 101 (30): 11001-11006.
- [15] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [16] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.
- [17] Perry R A, Goodall D W. *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981: 301-324.
- [18] Killingbeck K T, Whitford W G. High foliar nitrogen in desert shrubs: an important ecosystem trait or defective desert doctrine? *Ecology*, 1996, 77(6): 1728-1737.
- [19] James J J, Tiller R L, Richards J H. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology*, 2005, 93(1): 113-126.
- [20] Harpole W S, Potts D L, Suding K N. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 2007, 13(11): 2341-2348.
- [21] Wesche K, Ronnenberg K. Effects of NPK fertilisation in arid southern Mongolian desert steppes. *Plant Ecology*, 2010, 207(1): 93-105.
- [22] Comprehensive Surveying Team for Inner Mongolia and Ningxia Autonomous Regions Organized by the Chinese Academy of Sciences: *Vegetation in Inner Mongolia*. Beijing: Science Press, 1985.
- [23] Zhu Z D, Chen G T. *Sandy desertification in China*. Beijing: Science Press, 1994.
- [24] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [25] Huang J J, Wang X H. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad leaved species. *Journal of East China Normal University: Natural Science*, 2003, (1): 92-97.
- [26] Han W X, Wu Y, Tang L Y, Chen Y H, Li L P, He J S, Fang J Y. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2009, 45(5): 855-860.
- [27] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D L, Flynn D F B, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [28] Song Y T, Zhou D W, Li Q, Wang P, Huang Y X. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(3): 222-230.
- [29] Li Y L, Mao W, Zhao X Y, Zhang T H. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, north China. *Environment Science*, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [30] Yang K, Huang J H, Dong D, Ma W H, He J S. Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 17-22.
- [31] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [32] Güsewell S. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [33] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [34] Craine J M, Morrow C, Stock W D. Nutrient concentration ratios and co-limitation in south African grasslands. *New Phytologist*, 2008, 179(3): 829-836.
- [35] Craine J M, Jackson R D. Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant and Soil*, 2010, 334(1-2): 73-84.
- [36] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, Seabloom E W, Borer E T, Bracken M E B, Elser J J, Gruner D S, Hillebrand H, Shurin J B, Smith J E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 852-862.
- [37] Zheng J G, Wu G X, He M Z, Li X R, Gan H J. Correlation between plant diversity and soil properties in Alax desert. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2009, 23(3): 151-155.
- [38] Zhao H M, Huang G, Ma J, Li Y, Zhou L. Responses of surface litter decomposition to seasonal water addition in desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(6): 471-482.
- [39] Dijkstra F A, Pendall E, Morgan J A, Blumenthal D M, Carrillo Y, LeCain D R, Follett R F, Williams D G. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 807-815.
- [40] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4(1): 25-51.
- [41] Schlesinger W H, Ralkes J A, Hartley A E, Cross A F. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, 77(2): 364-374.
- [42] Fernandez D P, Neff J C, Belnap J, Reynolds R L. Soil respiration in the cold desert environment of the Colorado Plateau (USA): abiotic regulators and thresholds. *Biogeochemistry*, 2006, 78(3): 247-265.
- [43] Neff J C, Reynolds R, Sanford Jr R L, Fernandez D, Lamothe P. Controls of bedrock geochemistry on soil and plant nutrients in

- southeastern Utah. *Ecosystems*, 2006, 9(6): 879-893.
- [44] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 87-104.
- [45] Yan K, Fu D G, He F, Duan C Q. Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(4): 353-361.
- [46] Li Z, Han L, Liu Y H, An S Q, Leng X. C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [47] Wu T G, Wu M, Liu L, Xiao J H. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 23-28.
- [48] Zheng S X, Shang Guan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Progress in Natural Science*, 2006, 16(8): 965-973.
- [49] Wu T G, Chen B F, Xiao Y H, Pan Y J, Chen Y, Xiao J H. Leaf stoichiometry of trees in three forest types in pearl river delta, south China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 58-63.
- [50] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [51] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [52] Sterck F J, Poorter L, Schieving F. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, 2006, 167(5): 758-765.
- [53] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [54] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 2006, 20(2): 207-216.
- [55] Al Haj Khaled R, Duru M, Theau J P, Plantureux S, Cruz P. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(4): 391-398.
- [56] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- 参考文献:**
- [1] 杨惠敏, 王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. *草业学报*, 2011, 20(2): 244-252.
- [22] 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 综合考察专辑: 内蒙古植被. 北京: 科学出版社, 1985.
- [23] 朱震达, 陈广庭. 中国土地沙漠荒漠化. 北京: 科学出版社, 1994.
- [25] 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2003, (1): 92-97.
- [26] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报: 自然科学版*, 2009, 45(5): 855-860.
- [28] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新. 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 222-230.
- [29] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. *环境科学*, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [30] 杨阔, 黄建新, 董丹, 马文红, 贺金生. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 17-22.
- [37] 郑敬刚, 吴国玺, 何明珠, 李新荣, 甘红军. 阿拉善荒漠区植物多样性与土壤理化性质相关性研究. *干旱区资源与环境*, 2009, 23(3): 151-155.
- [38] 赵红梅, 黄刚, 马健, 李彦, 周丽. 荒漠区地表凋落物分解对季节性降水增加的响应. *植物生态学报*, 2012, 36(6): 471-482.
- [45] 阎凯, 付登高, 何峰, 段昌群. 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 353-361.
- [46] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣. 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*, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [47] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 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*, 2010, 34(1): 23-28.
- [48] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965-973.
- [49] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 58-63.
- [50] 曾德慧, 陈广升. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.