DOI: 10.5846/stxb201806131324

李善家, 苟伟, 王辉, 伍国强, 苏培玺.黑河下游黑果枸杞叶片 C、N、P 特征及对土壤水盐的响应.生态学报,2019,39(19): - . Li S J, Gou W, Wang H, Wu G Q, Su P X. Characteristics of C, N, P, and their response to soil water and salt in leaves of *Lycium ruthenicum* in the lower reaches of the Heihe River. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(19): - .

黑河下游黑果枸杞叶片 C、N、P 特征及对土壤水盐的 响应

李善家^{1,2,*}, 苟 伟¹, 王 辉¹, 伍国强¹, 苏培玺²

1 兰州理工大学生命科学与工程学院,兰州 730050 2 中国科学院西北生态环境资源研究院,兰州 730000

摘要:研究植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)计量特征及其与环境因子相关性将为揭示植物对营养元素需求和环境互馈能力提供 理论基础。本研究以内蒙古额济纳旗黑河下游距主河道由近及远选择的 8 个黑果枸杞(Lycium ruthenicum Murr.)优势种群落为 研究对象,分析其在不同水分、盐分土壤层环境下叶片 C、N、P 含量及比值特征,探讨黑果枸杞群落分布的主要限制元素和土壤 水盐对其化学计量的影响。研究结果显示:黑果枸杞群落 C 含量为(331.56±11.99) mg/g,N 含量为(13.17±2.92) mg/g,P 含量 为(2.48±1.64) mg/g,元素 C 与 N、N 与 P 之间呈正相关关系,C 与 P 呈负相关关系,N 与 C:N、P 与 C:P 及 N:P 之间呈极显著 负相关关系(P<0.01);浅层土壤(0—40 cm)水分与 P 含量呈极显著负相关(P<0.01),与 C:P 呈显著正相关(P<0.05),深层土 壤(40—80 cm)水分、盐分均与 N 含量呈显著负相关(P<0.05),与 C:N 呈极显著正相关(P<0.01)。结果表明:黑果枸杞 C:N 主要由 N 限制,C:P、N:P 主要由 P 限制,N:P 小于限制性养分理论阈值 14,指示其生长主要受到 N 限制;黑果枸杞叶片 N 含量 及 C:N 比值对深层土壤水分和盐分具有协同响应特征,反映了荒漠植物在干旱盐渍环境中的抗逆境策略。 关键词:黑河下游;黑果枸杞;化学计量;土壤水盐

Characteristics of C, N, P, and their response to soil water and salt in leaves of *Lycium ruthenicum* in the lower reaches of the Heihe River

LI Shanjia^{1,2,*}, GOU Wei¹, WANG Hui¹, WU Guoqiang¹, SU Peixi² 1 School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of technology, LanZhou 730050, China 2 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, CAS, Lanzhou 730000, China

Abstract: Studying the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) characteristics of leaves and their correlation with environmental factors provides a theoretical basis for revealing the plant's demand for nutrient elements, and the adaptability and feedback to the environment. Perpendicular to the channel of the Heihe River, eight communities dominated by *Lycium ruthenicum* Murr were selected, from the closest to the farthest, in Ejina Banner, Inner Mongolia. The contents of C, N and P in different water and salt environments were analysed, to explore the main limiting elements of the distribution of communities and the effects of soil water and salinity on their stoichiometry. The results showed that the average C content in the communities was (331.56 ± 11.99) mg/g, the N content was (13.17 ± 2.92) mg/g, and the P content was (2.49 ± 1.64) mg/g. C and N, and P were positively correlated, and C and P were negatively correlated; N and C:N, P and C:P, and N:P showed a significant negative correlation. For shallow soil (0-40 cm), there was a significant negative correlation between water and P contents (P < 0.01), and a significant positive correlation with C:P (P < 0.05). There was a

基金项目:国家自然科学基金项目(41261013);甘肃省重点研发计划(18YF1FA066);兰州市科技计划项目(2017-4-94)

收稿日期:2018-06-13; 网络出版日期:2019-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lishanjia@lut.edu.cn

significant negative correlation between water and soluble total salt and N content in deep soil (40-80 cm) (P<0.05), which was significantly positively correlated with the C:N ratio (P<0.01). Previous studies have shown that: C:N is mainly restricted by N; C:P and N:P are mainly restricted by P; and N:P is smaller than the theoretical limit of 14 for limiting nutrients, indicating that its growth is mainly limited by N. The content of N and C:N have the same response characteristics to deep soil moisture and salinity, reflecting the anti-adversity strategy of desert plants in arid saline environment, which is one of the strategies that the community uses to adapt to drought and saline-alkali stresses.

Key Words: Lower Heihe River; Lycium ruthenicum Murr; Stoichiometry; Soil water and salt content

C、N、P 三种元素是生物体内最重要的化学物质,研究生物体的 C、N、P 生态化学计量特征有助于从不同 的角度理解生物世界的机理^[1]。C 是植物的组成结构元素,N 是最主要的营养元素^[2],是很多陆地生态系统 中的限制性元素^[3]。P 在生物体内含量较低,却发挥着极其重要的作用,它是遗传物质、生物膜、核糖体等的 组成成分,还是能量的载体,是海洋生态系统、大部分淡水生态系统、热带雨林生态系统的限制性元素^[4]。 C:N:P化学元素比率可以影响种群稳定性、群落结构^[5-6]、营养动态^[7-9]、生物地球化学循环等^[10-11],研究 C:N:P是分析生态系统功能和特征的有力工具^[12]。近年来,全球或区域尺度上植物叶片 C、N、P 分布格局及 其与环境因子关系研究得到了普遍关注。Reich 等^[13]在全球尺度上研究了 452 个样点 1280 种植物叶片 N、P 分布格局及其环境关联性,我国学者也在全国或区域尺度上开展了植物叶片 C、N、P 分布格局及其与环境关 系的研究^[14-16];Wang 等^[17]对西北地区 23 个干旱盐渍化样地研究中发现土壤有效养分是荒漠植物叶片 C:N:P化学计量比的潜在驱动因子。尽管这些研究已经在一定程度上阐明了叶片 C、N、P 的分布格局及其与 环境之间的关系,但是仍然不能全面揭示陆地生态系统 C、N、P 平衡关系的化学计量比格局和元素相互作用 与制约的规律^[18]。

黑河下游地处我国西北降雨稀少、蒸发强烈的极端干旱区,这里水源短缺、植被稀疏、风蚀水蚀剧烈。在高含碳酸盐风化壳的基础上,由于自然条件和人为活动的综合影响,形成干旱积盐的土壤环境系统^[19]。黑河下游生态环境脆弱,植被长势和分布与土壤水盐及有机质含量和分布存在相关性^[20]。黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)为茄科(Solanaceae)枸杞属(*Lycium L.*)植物,是黑河下游重要的建群种和优势种典型资源植物,多分布于盐碱土和沙地,具有特殊的外部形态和内部结构特征以及与之相应的抗盐机理^[21]。

荒漠植物通过土壤吸收和利用有限的水分,因此,我们选择土壤水分、盐分含量来研究影响黑河下游荒漠 植物黑果枸杞叶片 C、N、P 分布特征的这些环境因素。我们以黑河下游额济纳荒漠的 8 个典型黑果枸杞优势 种群落为研究区,探讨黑果枸杞叶片生态化学计量分布特征、元素间制约关系及其对土壤水盐的响应,分析荒 漠植物黑果枸杞叶片C:N:P化学计量模式和潜在驱动因子。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

黑河是中国西北干旱区第二大内陆河流,发源于祁连山,自正义峡以下为下游,下游河道长 333 km,总面 积约为 5.99×10⁴km²,南与甘肃省鼎新盆地相邻,西以马鬃山剥蚀山地为限,东接巴丹吉林沙漠,北抵中蒙边 界,地理位置 40°20′—42°41′ N,97°36′—102°08′ E,海拔 900—1100 m。额济纳荒漠区位于黑河流域下游,该 区气候极端干旱,根据额济纳旗气象站 1957—2011 年资料,年均气温为 8.77℃,相对湿度 33.9%,风速 3.7 ms⁻¹,年降水量为 37.40 mm,年蒸发量为 3390.26 mm。研究区植物种类贫乏,植被类型以旱生、耐盐碱的荒漠 植物为主,主要分布在额济纳旗黑河河岸与湖积平原地带。该区土壤类型属地带性灰棕漠土和石膏性灰棕漠 土,天然绿洲内多为草甸土、盐化草甸土和风沙土等,局部有盐化沼泽土和沼泽盐土出现。

1.2 样地设置及样品处理

样地选择额济纳旗黑河河岸盐碱荒漠区内地势开阔、平坦、距离村落较远,以黑果枸杞为主要建群种和优

势种的自然群落,垂直于主河道由近及远设置 8 个不同水分、盐碱样地,样地主要分布区及不同生境类型见(表1)。每个样地设置 3 个大小为5 m×5 m 的灌木样方,样地地理位置用 GPS eXplorist510(Magellan,USA) 记录经纬度和海拔信息,选取样地中没有遮荫、生长良好且长势一致植株 8—12 株,每一植株采集 10—15 片 完全伸展、无病虫害、无机械损伤的成熟叶片,组成混合试样。采样时间为 2017 年 8 月上旬,属高温强光期, 植物具有最大生物量,采样前 1 周内没有降雨,并且天气晴朗。每个样地随机设置 2 个土壤剖面分层(0—40 cm、40—80 cm)采集土壤样品,将同一样地的 3 个同一土层样品组成混合试样,带回实验室测定水分、盐分含 量(表1)。

表1 黑河下游黑果枸杞群落特征及不同水盐环境样地信息

Table 1Distribution of sampling points of different water and salt environments of Lycium ruthenicum communities in the lower reaches of theHeihe River

样地 Plot	群落类型 Community types	优势度 Dominance index	均匀度 Eveness index	经度 E Longitude	纬度 N Latitude	土壤水分 Soil moisture/%	土壤盐分 Soil salt/ (g/kg)
Ι	干旱戈壁	0.70	0.54	101°01′0.6″	42°02′9.4″	1.60±0.37 1.77±0.24	0.90±0.44 0.31±0.15
Ш	轻度盐碱戈壁	0.66	0.55	101°01′42.4″	42°02'7.8″	4.33±1.61 8.00±7.13	3.77±1.69 1.25±0.71
Ш	离河道最近轻度盐碱 荒漠	0.86	0.27	101°02′42.0″	42°03′11.8″	14.60±3.20 14.15±1.97	3.78±2.87 0.65±0.05
IV	中度盐碱荒漠	0.51	0.66	101°03′13.9″	42°01′28.3″	10.21±3.94 4.45±1.35	4.79±1.49 0.86±0.34
V	重度盐碱荒漠	0.66	0.69	101°02′27.5″	42°03′8.0″	16.68±11.4 14.69±4.67	9.01±0.76 2.22±0.11
VI	离河道最远沙漠丘间 低地	0.80	0.51	101°16′59.3″	42°02′17.8″	15.07±3.85 3.49±0.07	1.09±0.35 0.49±0.09
VII	重度盐碱荒漠	0.94	0.16	101°00′52.5″	42°06′56.8″	4.67±2.23 6.46±3.86	8.11±4.41 1.09±0.08
VIII	重度盐碱荒漠	0.63	0.80	101°00'3.7″	42°06′52.0″	7.96±4.26 19.00±0.39	8.95±1.01 3.96±0.08

土壤水分、盐分为(0-40 cm)和(40-80 cm)数据

1.3 植物叶片 C、N、P 测定方法

植物叶片 C 元素采用重铬酸钾容量法测定^[22],N 元素采用凯氏定氮仪(KJELTEC 2300, FOSS TECATOR, Sweden)测定^[23],P 元素采用钼锑抗比色法测定^[24]。

1.4 土壤水分、盐分测定

采用烘干法测定土壤水分含量。将土壤样品风干,研磨过 0.45 mm 筛后准确称取 8 g 风干土样于 250 mL 锥形瓶中,加蒸馏水 40 mL (5:1 水土比),将其放入摇床震荡 5 min,最后将液体过滤于干燥的三角瓶中(得到 清亮的滤液)后吸取过滤后的清亮滤液 30 m L,置于 50 mL 的小烧杯中。测一批样品时,隔 10 min 测 1 次液 体温度。将电机用待测液淋洗 1—2 次,再将电极插入待测液中,石墨探头浸没于液面中央,测定土壤浸出液 的电导率(μS/cm),记录数据。黑河下游盐碱土壤可溶性总盐和电导率之间建立标准曲线为 y = 217.73 x-22.723, R² = 0.994,土壤可溶性总盐单位为 g/kg^[25-27]。

1.5 数据分析

植物叶片 C、N、P 采用质量含量,C:N、C:P、N:P 均采用质量比,通过 SPSS 19.0 和 Excel 2010 对数据进 行统计分析,采用单因素方差分析(one way ANOVA-tukey 法)对植物叶片 C、N、P 含量及其比值的差异显著 性(P<0.05)作多重比较,用 Pearson 相关性分析法对叶片 C、N、P 含量、化学计量比以及与土壤水盐关系进行 分析,用 Graphd prism7 软件作图。

2 结果与分析

2.1 黑果枸杞叶片生态化学计量变异特征

黑河下游黑果枸杞叶片 C 元素的变化范围为 312.37—343.10 mg/g,平均值为 331.56 mg/g;N 元素的变化 范围为 8.23—16.94 mg/g,平均值为 13.17 mg/g;P 元素的变化范围为 0.81—5.40 mg/g,平均值为 2.48 mg/g; 叶片 C:N、C:P、N:P 比值分别为 26.45,221.39,8.78;黑果枸杞群落叶片 P 元素具有较大变异系数,为 66.13%,与其相关的 N:P 计量比值变异较大,为 76.47%(表 2)。

表 2 黑果枸杞群落叶片化学计量变异特征

	Table 2 The chara	cteristics of stoichiome	tric variation in leaves	of Lycium ruthenicum	communities
叶片化学计量	平均值	最大值	最小值	标准差	变异系数/%
Leaf stoichiometry	Means	Most	Min	SD	Coefficient of variation
碳 C/(mg/g)	331.56	343.10	312.37	11.99	3.62
氦 N/(mg/g)	13.17	16.94	8.23	2.92	22.17
磷 P/(mg/g)	2.48	5.40	0.81	1.64	66.13
碳氮比 C:N	26.45	38.54	20.28	6.61	24.98
碳磷比 C:P	221.39	435.75	58.05	154.11	69.61
氮磷比 N:P	8.78	21.81	2.82	6.71	76.42

叶片化学计量均值为8个样地平均值,变异系数为SD/平均值

由表3可见,8个样地黑果枸杞群落叶片C、N、P 生态化学计量特征之间存在显著性差异(P<0.05)。叶片C、P 值在8个不同水盐样地之间的变化比N元素小,叶片化学计量比值C:P和N:P 较C:N 比值变异小。 黑果枸杞群落叶片化学计量在8个不同水盐环境下存在极值,其中叶片C在Ⅳ号样地中最大,在UI、UI号样地 最小;叶片N含量在Ⅳ号样地最大,在V和VII号样地最小;叶片P含量在VII号样地最大,在III—VI号样地最 小;C:N在VII号样地最大在VII号样地最小;C:P在Ⅳ、V样地最大在I、II、VII、VII样地最小;N:P在Ⅳ号样地 最大在I、II、VII、VII样地最小。这表明不同水盐环境对黑河下游黑果枸杞群落叶片生态化学计量存在影响。

表 3 8 个样地黑果枸杞群落叶片 C、N、P 生态化学计量特征(均值±标准差)

Table 3	Ecological stoichiometry	of leaves C, N and P	in the Lycium ruthenicum	communities of 8 plots (mean±SD)
---------	--------------------------	----------------------	--------------------------	------------------------------------

	0		,		· ·	,	_
样地 Plot	碳 C/(mg/g)	氮 N/(mg/g)	磷 P/(mg/g)	碳氮比C:N	碳磷比 C:P	氮磷比 N:P	
Ι	340.6 ± 1.04^{ab}	13.21 ± 0.50^{cd}	$4.01 \pm 0.14^{\rm b}$	$25.79{\pm}0.42^{\rm cd}$	$84.97 \pm 4.05^{\circ}$	3.30±0.21°	
П	336.3 ± 0.32^{ab}	14.43 ± 0.68^{bc}	3.13 ± 0.05^{b}	$23.34{\pm}0.89^{\rm de}$	$107.48 \pm 2.50^{\circ}$	$4.61\pm0.28^{\circ}$	
Ш	$324.6{\pm}0.11^{\rm bc}$	12.47 ± 0.82^{d}	$0.98 \pm 0.12^{\circ}$	$26.16 \pm 1.85^{\circ}$	335.30 ± 39.17^{ab}	12.84 ± 1.51^{ab}	
IV	343.1 ± 0.26^{a}	16.94 ± 0.73^{a}	$1.21\pm0.87^{\circ}$	$20.28 \pm 0.74^{\rm e}$	435.75±210.74 ^a	21.81 ± 10.79^{a}	
V	337.5 ± 0.13^{ab}	$9.83 \pm 0.14^{\rm e}$	$0.82\pm0^{\circ}$	$34.34{\pm}0.48^{\rm b}$	414.11±1.89 ^a	12.06 ± 0.22^{ab}	
VI	$341.3{\pm}0.04^{ab}$	$15.07{\pm}0.27^{\rm abc}$	1.54±0.11°	$22.66 \pm 0.43^{\rm de}$	223.26 ± 16.11^{ab}	$9.87{\pm}0.90^{\rm ab}$	
VII	$312.4 \pm 0.55^{\circ}$	15.19 ± 0.15^{ab}	5.40 ± 0.27^{a}	20.56 ± 0.3^{e}	$58.05 \pm 3.38^{\circ}$	$2.82 \pm 0.17^{\circ}$	
VIII	316.7±0.61°	8.23 ± 0.39^{e}	2.82 ± 0.06^{b}	38.54 ± 1.07^{a}	$112.26 \pm 0.72^{\circ}$	$2.92 \pm 0.08^{\circ}$	

各指标样地间差异用 ANOVA-tukey 法分析,不同字母表示不同样地间差异显著(P<0.05)

2.2 黑果枸杞群落叶片化学计量相关性

黑果枸杞群落叶片 C、N、P 元素及其计量关系之间的相关性分析显示:N 与 C:N 呈极显著负相关,P 与 C:P呈极显著负相关,P 与 N:P 呈显著负相关,C:P 与 N:P 呈极显著正相关(表4)。N 与 C、P 及 C 与 P 相关 性均不显著(P>0.05)。

2.3 黑果枸杞群落叶片化学计量与土壤水分和盐分关系

叶片 P 含量与土壤(0—40 cm)水分极显著负相关(图 1A),C:P 与与土壤(0—40 cm)水分呈显著正相关(图 1B);叶片 N 含量与(0—40 cm)土壤水分负相关但不显著,与土壤(40—80 cm)水分呈显著负相关

(图 1D),C:N 与其呈显著正相关(图 1E)。叶片 C、N 与土壤(0—40 cm)盐分关系变化较小(图 1F;1G);叶 片 N 含量与土壤(40—80 cm)盐分显著负相关(图 1H),C:N 也与其显著正相关(图 1I)。这表明黑果枸杞叶 片 P 含量主要由浅层土壤水分影响,土壤水分越高叶片 P 含量越低;叶片 N 含量响应深层土壤水盐变化,且 随后者增大而减小;本实验叶片 C 含量与土壤水盐之间不存在显著响应(图 1F,部分图未展示)。叶片 C、N 与 0—40 cm 土壤水盐关系不显著(P>0.05),叶片 C、P 与 40—80 cm 土壤水盐之间关系不显著(P>0.05)。

Table 4 Correlation between leaf stoichiometry of Lycium ruthenicum community (r) (n=8)						
叶片化学计量 Leaf stoichiometry	碳 C	氮 N	磷 P	碳氮比 C:N	碳磷比 C:P	
氦 N	0.359					
磷 P	-0.489	0.153				
碳氮比 C:N	-0.263	-0.980 **	-0.229			
碳磷比 C:P	0.451	0.047	-0.881 **	0.034		
氮磷比 N:P	0.504	0.357	-0.772 **	-0.255	0.929 **	
Pearson 相关分 [;]	析,双尾检验; * 表示具有显著	相关性,P<0.05, * *	表示具有极显著相关	性,P<0.01		
日本 A A A A A A A A D O O	y = -0.2494x + 4.831 P = 0.0065 r = -0.8575 5 10 15 20 0 40 cm ±壤水分	$\begin{array}{c} 500 \\ F \\ 200 \\ F \\ 100 \\ 0 \\ 0 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\$	4x ++21.92 0.0228 0.7789 · · · · ·	$ \begin{array}{c} 20 \\ \hline \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ $	14.15 5 16) 15 20 土壤水分	
$ \begin{array}{c} 20\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0$	0—40 cm Soil water/% = $-0.3912x + 16.74$ P = 0.0106 r = -0.8309 5 10 15 20 40—80 cm 土壤水分 40—80 cm 幺壤水分	$ \begin{array}{c} 0 - 40 \\ 0 - 40 \\ 0 - 40 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ $	cm Soil water/% y = 0.8677x + 18.54 P = 0.0141 r = 0.8133 10 15 20 0 cm $\pm \frac{1}{3} \frac{1}{3} \frac{1}{3}$ cm Soil water/%	$ \begin{array}{c} 0 - 40 \text{ cm So} \\ 0 - 4$	· 34.27 · 3 6 8 10 土壤盐分 il salt/(g/kg)	
$\begin{array}{c} 20 \\ G \\ 15 \\ 10 \\ y = \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\$	r = -0.4669x + 15.53 P > 0.05 r = -0.5291 2 4 6 8 10 0—40 cm 土壤盐分 —40 cm Soil salt/(g/kg)	$ \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} 0 \\ \hline \\ 0 \\ \end{array} \end{array} \end{array} \begin{array}{c} 20 \\ 15 \\ \hline \\ 15 \\ \end{array} \begin{array}{c} H \\ \cdot \\ \cdot \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \\ y = -1.91x \\ P = 0.0 \\ r = -0.7 \\ 0 \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \\ 0 \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \\ 40 \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \\ \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \\ \\ \end{array} \end{array} $	+ 15.76 195 9006 2 3 4 5 30 cm 土壤盐分 cm Soil salt/(g/kg)	$ \begin{array}{c} 50\\ V. 40\\ \vdots\\ 20\\ \vdots\\ 10\\ 0\\ 0\\ 0\\ 1 \\ 20\\ 0\\ 0\\ 0\\ 1 \\ 20\\ 0\\ 0\\ 1 \\ 20\\ 0\\ 0\\ 0\\ 1 \\ 20\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0\\ 0$	= $4.651x + 20.16$ P = 0.0076 r = 0.8494 3 4 5 土壤盐分 iil salt/(g/kg)	

表 4 黑果枸杞群落叶片化学计量之间的相关性(r)(n=8)

图 1 黑果枸杞群落叶片化学计量与土壤盐分和水分的关系

Fig.1 Relationship between leaf stoichiometry and soil salinity and water in the community of Lycium ruthenicum

3 讨论

碳元素是结构性物质[28],氮和磷元素作为生态系统的营养元素及限制性元素[29-31]是植物蛋白质与遗传

物质的重要组成部分,对植物的生长发育起着至关重要的作用^[32]。本实验黑果枸杞叶片碳含量低于张珂 等^[33]的阿拉善荒漠 54 种植物叶片碳含量,也低于 Wang 等^[17]在西北干旱盐碱环境中 9 种多汁盐生木本植物 (包括黑果枸杞)碳含量,黑果枸杞叶片碳水平较低可能是由于盐渍化引起的植物生产力下降^[34],盐胁迫通 常通过降低气孔导度^[35]和水势来抑制光合作用,从而减少碳固定^[36]。此外,植物需要消耗额外的能量来应 对盐胁迫^[37-38],这导致代谢成本增加^[39]。黑果枸杞叶片氮、磷及氮磷比与韩文轩等^[15]在中国区域尺度研究 的 753 种陆地植物相比,氮及氮磷比偏低,而磷含量偏高;黑果枸杞叶片氮较中国东部南北样带 168 个采样点 的 654 种植物氮水平低^[40];叶片氮含量也低于西北干旱盐碱环境下多汁盐生木本植物^[17]与北方典型荒漠及 荒漠化地区 214 种植物研究结果^[18],黑果枸杞叶片氮含量较以上研究结果偏低与各研究中选择的植物种类、 数量不同有关。黑果枸杞叶片磷含量高于全国水平原因可能是韩文轩等^[15]在全国陆地植物氮、磷研究中从 南方采集的植物样品比北方地区多,因为南方的土壤磷通常很低^[41];叶片磷含量高于北方典型荒漠地区植物 水平,可能与北方荒漠化地区植物叶片磷含量存在很大的变异性有关,但接近 Wang 等^[17]的研究,说明黑果 枸杞叶片磷比叶片氮具有更高的稳定性。

植物叶片的 C:N 和 C:P 比值意味着植物吸收营养元素时所能同化碳的能力,在一定程度上可反映植物 营养元素的利用效率,并且也代表着不同群落或植物固碳效率的高低,即碳积累速率和存储能力是与限制植 物生长的氮和磷元素供应相联系的^[42]。黑果枸杞叶片 C:N 高于 Wang 等^[17]报道的荒漠植物含量,而 C:P 较 低;C:N 接近且 C:P 显著低于 Elser 等^[12]的研究,N:P 显著低于 Wang 等^[17]以及全国水平^[15]。叶片 C:N 相 对偏高,而 C:P、N:P 低的结果主要是由过高的叶片 P 含量引起的。叶片 P 含量偏高,这可能是中国土壤磷 含量变异幅度较大,从湿润区向干旱半干旱区呈增加趋势所导致^[43],此外也可能与植物在较快的生长速率下 需要更多的磷有关^[12]。

叶片 C 与 N(P)的显著负相关性以及 N 与 P 的正相关性,是高等陆生植物碳、氮、磷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 盐地碱蓬叶片碳、氮、磷化学计量学特征的研究均验证了上述规律。黑果枸杞叶片 C 与 N 正相关,C 与 P 负 相关不同于张珂等^[33]研究结果,说明黑果枸杞在固定碳过程中对养分 N、P 利用效率的权衡策略不同于其他 植物类群^[45-46],N 与 P 的正相关性与以往研究符合,说明黑果枸杞叶片 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。杨阔等^[47]对青藏高原的 47 个草地植物群落叶片的生态化学计 量特征的研究显示:群落叶片 N 与 P 有显著正相关性,而 N :P 与 P 为显著负相关性,且 N :P 主要是由 P 的含 量来决定的。本研究中 N 与 C :N 呈极显著负相关,P 与 C :P 呈极显著负相关,P 与 N :P 呈显著负相关,表明 C :N 主要与 N 相关,C :P 与 N :P 主要和 P 相关。N :P 常用作判断植物对环境的适应能力与养分限制的状 况^[48],Koerselman 等^[49]的研究表明,N :P<14,认为植物是受到 N 限制,而 N :P>16,则认为受到 P 限制。本研 究中平均 N :P 值为 8.78,小于 14,表明黑河下游黑果枸杞群落可能主要受 N 元素限制。

植物生长发育与所处生境密切相关,其体内元素含量及其计量比的改变反映了植物响应及适应环境条件 变化的本质^[50]。在干旱荒漠地区,土壤水分是影响植物正常生长发育的主要限制因素。孙力等^[51]研究表 明,土壤含水量是影响植物叶片化学计量特征最主要的驱动因子;Yuan等^[52]在对自然条件下养分和水分梯 度上两种针茅养分利用效率变化的研究中,发现植物的氮利用效率与土壤水分含量呈线性负相关关系。本研 究发现叶片碳、氮、磷含量与不同剖面土壤水分、盐分关系具有变异性,土壤浅层含水量(0—40 cm)与碳,氮 含量关系不显著,与磷含量呈极显著负相关,随土壤含水量增加而降低,与C:P显著正相关;土壤深层(40— 80 cm)水分及盐分与叶片氮含量均呈显著负相关,均与C:N显著正相关。根据许多学者提出的生长速率假 说(较高的植物生长速率对应C:N和C:P比值越低),这可能是因为在生长旺盛期高温、土壤蒸发和植物呼 吸强度相应增强,为了提高对干旱和盐胁迫的抗性,黑果枸杞提高了叶片C:N和C:P比值,生长速度减慢, 耗水量相应减少^[53]。在干旱区盐碱胁迫下,荒漠植物能通过调节自身组织中某些元素含量从而改变细胞的 渗透调节水平以增强植物对极端环境的适应能力。 土壤盐分是影响植物生长发育的主要环境因子,对植物的养分含量(即氮、磷)影响很大。因此,叶片碳 氮磷化学计量学与土壤盐分之间可能存在一定的关系。相关研究表明,土壤盐分胁迫对植物的磷吸收有显著 影响^[53-54],但本实验结果发现 40—80 cm 土壤盐分对黑果枸杞叶片氮吸收有显著负影响,这可能与沙漠盐渍 化环境中蒸发速率高,盐分主要集中于上部土壤层相关。因此,我们推测深根植物如黑果枸杞可以通过将其 根延伸到低盐度地下区域而存活,从而避免上层土壤的盐分胁迫。本研究有趣的发现是:与氮磷不同,叶片碳 含量与土壤水盐(0—40 cm 和40—80 cm)都无显著性相关关系,这可能与植物碳来源主要与大气光合作用有 关,而与土壤水分盐分联系不紧密。

4 结论

黑河下游黑果枸杞群落叶片 C:N 主要由 N 限制,C:P、N:P 由 P 限制,N:P 比值小于限制性养分理论阈 值 14,指示其生长主要受到氮限制;黑果枸杞叶片 N 含量及 C:N 比值对土壤(40—80 cm)水分和盐分具有相 同响应特征,体现了干旱盐碱环境下黑果枸杞生长对深层土壤水分和盐分的依赖关系。土壤水分和盐分是影 响黑河下游黑果枸杞群落生长的两个重要的生态因子。本研究在一定程度上揭示了黑河下游黑果枸杞群落 对土壤水盐的适用与利用策略,但今后应开展大规模的干旱和半干旱盐渍环境调查和人工模拟控制试验,以 阐明植物C:N:P对土壤水盐的响应和植被性状变化的驱动因素。

参考文献(References):

- [1] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth ratestoichiometry couplings in diverse biota. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936-943.
- [2] Elser J J, Hayakawa K, Urabe J. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: Daphnia response to seston phosphorus enrichment. Ecology, 2001, 82(3): 898-903.
- [3] Daufresne T, Loreau M. Plant-herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation? Ecology Letters, 2001, 4(3): 196-206.
- [4] Westheimer F H. Why nature chose phosphates. Science, 1987, 235(4793): 1173-1178.
- [5] Sterner R W, Hessen D O. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics, 1994, 25 (1): 1-29.
- [6] Andersen T. Pelagic Nutrient Cycles. Berlin, Heidelberg: Springer, 1997, 129.
- [7] Urabe J, Sterner R W. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1996, 93(16): 8465-8469.
- [8] Sterner R W, Elser J J, Fee E J, Guildford S J, Chrzanowski T H. The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. The American Naturalist, 1997, 150(6): 663-684.
- [9] Elser J J, Chrzanowski T H, Sterner R W, Mills K H. Stoichiometric constraints on food-web dynamics: a whole-lake experiment on the Canadian Shield. Ecosystems, 1998, 1(1): 120-136.
- [10] Sterner R W, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. Biogeochemistry, 1992, 17(1): 49-67.
- [11] Urabe J, Nakanishi M, Kawabata K. Contribution of metazoan plankton to the cycling of nitrogen and phosphorus in Lake Biwa. Limnology and Oceanography, 1995, 40(2): 232-241.
- [12] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [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] 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.
- [17] Wang L L, Zhao G X, Li M, Zhang M T, Zhang X F, An L Z, Xu S J. C:N:P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, Northwest China. PLoS One, 2015, 10(3): e0119935.
- [18] 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.
- [19] 祝廷成, 钟章成, 李建东. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 1988.
- [20] 李志建, 倪恒, 汤梦玲, 周爱国. 黑河下游地区土壤水盐及有机质空间分布与植被分布及长势分析. 资源调查与环境, 2003, 24(2):

http://www.ecologica.cn

39卷

143-150.

- [21] 王龙强, 米永伟, 蔺海明. 盐胁迫对枸杞属两种植物幼苗离子吸收和分配的影响. 草业学报, 2011, 20(4): 129-136.
- [22] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京:中国标准出版社, 1996.
- [23] Michałowski T, Asuero A G, Wybraniec S. The titration in the Kjeldahl method of nitrogen determination: base or acid as titrant? Journal of Chemical Education, 2013, 90(2): 191-197.
- [24] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [25] 南京农业大学. 土壤农化分析(第二版). 北京:农业出版社, 1981.
- [26] 刘凤枝, 刘潇威. 土壤和固体废弃物监测分析技术. 北京: 化学工业出版社, 2007.
- [27] 于天仁, 王振权. 土壤分析化学. 北京: 科学出版社, 1988.
- [28] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39 (39): 153-170.
- [29] Foulds W. Nutrient concentrations of foliage and soil in South-western Australia. New Phytologist, 1993, 125(3): 529-546.
- [30] Thompson K, Parkinson J A, Band S R, Spencer R E. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. New Phytologist, 1997, 136(4): 679-689.
- [31] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. Ecological Monographs, 1999, 69(4): 569-588.
- [32] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2008, 32(1): 13-22.
- [33] 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.
- [34] Setia R, Gottschalk P, Smith P, Marschner P, Baldock J, Setia D, Smith J. Soil salinity decreases global soil organic carbon stocks. Science of the Total Environment, 2013, 465: 267-272.
- [35] Rahnama A, James R A, Poustini K, Munns R. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. Functional Plant Biology, 2010, 37(3): 255-263.
- [36] Dodd G L, Donovan L A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. American Journal of Botany, 1999, 86(8): 1146-1153.
- [37] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.
- [38] Yang C W, Wang P, Li C Y, Shi D C, Wang D L. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat. Photosynthetica, 2008, 46(1): 107-114.
- [39] 韩志平,张海霞,周凤.盐胁迫对植物的影响及植物对盐胁迫的适应性.山西大同大学学报:自然科学版, 2015, 31(3): 59-62.
- [40] 任书杰,于贵瑞,陶波,王绍强.中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究.环境科学,2007,28(12): 2665-2673.
- [41] 汪涛,杨元合,马文红.中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素.北京大学学报:自然科学版,2008,44(6):945-952.
- [42] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. Biogeochemistry, 2003, 65(1): 121-150.
- [43] Wang T, Yang Y H, Ma W H. Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2008, 44(6): 945-952.
- [44] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002; 593-608.
- [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] 杨阔,黄建辉,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.
- [48] 李家湘,徐文婷,熊高明,王杨,赵常明,卢志军,李跃林,谢宗强.中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素.植物生态 学报,2017,41(1);31-42.
- [49] 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.
- [50] 王振南,杨惠敏.植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应.草业科学,2013,30(6):927-934.
- [51] 孙力,贡璐,朱美玲,解丽娜,李红林,罗艳. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1208-1214.
- [52] Yuan Z Y, Li L H. Soil water status influences plant nitrogen use: a case study. Plant and Soil, 2007, 301(1/2): 303-313.
- [53] Rong Q Q, Liu J T, Cai Y P, Lu Z H, Zhao Z Z, Yue W C, Xia J B. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China. Ecological Engineering, 2015, 76: 57-65.
- [54] Karadge B A, Chavan P D. Physiological studies in salinity tolerance of Sesbania aculeata POIR. Biologia Plantarum, 1983, 25(6): 412-418.