

DOI: 10.5846/stxb201901170140

夏大娟, 刘秋蓉, Liliann Zou, 葛之葳, 薛建辉, 彭思利. 滨海盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与主要养分元素化学计量的关系. 生态学报, 2020, 40(7): 2215-2224.

Xia D J, Liu Q R, Zou L L, Ge Z W, Xue J H, Peng S L. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ correlates with elemental stoichiometry in halophytes of coastal wetlands. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2215-2224.

滨海盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与主要养分元素化学计量的关系

夏大娟¹, 刘秋蓉¹, Liliann Zou², 葛之葳^{1,*}, 薛建辉^{1,3}, 彭思利¹

1 南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037

2 Saint John's School, San Juan 00907, USA

3 江苏省中国科学院植物研究所, 南京 210014

摘要: 高盐环境与土壤贫瘠成为限制滨海湿地植被生长的主要因素, 盐分稀释 (salt-dilution) 与盐分抵御 (salt-exclusion) 为盐生植物普遍的两种适应策略, 这些策略影响植物水分与养分利用效率的权衡过程。以江苏盐城滨海湿地常见稀盐盐生植物、拒盐盐生植物为研究对象, 通过探讨滨海湿地不同盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ (水分利用效率的直接反映参数), 与主要养分元素 (N、P、K) 及化学计量特征的关系, 以揭示不同盐生植物养分利用策略及养分利用效率与水分利用效率之间的权衡关系。研究表明: 滨海湿地盐生植物叶片 N/P 为 15.3, 较全球陆生植物平均值低, 表现出 N、P 共同限制特征。两种盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 N、P 含量显著正相关, 表明盐生植物采取 N、P 光合相关型策略适应不良环境。拒盐盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 K^+ 正相关, 采取 K^+ 渗透调节相关型策略, 以减小细胞渗透势, 增加水分吸收, 减轻植物体内盐分毒害。两种不同耐盐型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N 成反比, 表明植物采取扩大水分利用效率以代偿减小的 N 利用率策略。稀盐盐生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/P 成反比, 且叶片 P 含量较高, 表明植物可以提高 P 利用率以增大低水分利用率环境下的 C 合成和生物量。研究可为滨海湿地生态系统恢复与重建提供理论依据。

关键词: 碳稳定同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$); 叶片养分元素; 水分利用效率; 稀盐盐生植物; 拒盐盐生植物

Foliar $\delta^{13}\text{C}$ correlates with elemental stoichiometry in halophytes of coastal wetlands

XIA Dajuan¹, LIU Qiurong¹, ZOU Liliann², GE Zhiwei^{1,*}, XUE Jianhui^{1,3}, PENG Sili¹

1 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Biology and the Environment Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Saint John's School, San Juan 00907, USA

3 Institute of Botany Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: Plant growth is often limited by high salt concentration and nutrient deficiency in soil of coastal wetlands. Salt-dilution and salt-exclusion are two common strategies by which halophytes adapt to salty environment, and both strategies can affect plant trade-off of water and nutrient use efficiency. In order to understand plant nutrient strategies and trade-offs between water and nutrient use efficiency in different halophytes, we investigated two common halophytes including salt-dilution and salt-exclusion halophyte in Yancheng, Jiangsu, China. We also analyzed the relationship between foliar $\delta^{13}\text{C}$, which is a direct measure for water use efficiency (WUE), and main nutrition elements stoichiometry such as nitrogen

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金项目 (CX(18)2026); 国家自然科学基金项目 (41601254); 江苏省高校优势学科建设工程资助项目 (PAPD)

收稿日期: 2019-01-17; 网络出版日期: 2019-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gezhiwei@njfu.edu.cn

(N), phosphorus (P), potassium (K) in different halophytes. The results showed that the foliar N/P ratio of halophytes was 15.3, which was lower than the average value of the global terrestrial plants, indicating a co-limitation by N and P for halophyte growth in coastal wetlands. For two types of halophytes, $\delta^{13}\text{C}$ showed significantly positive correlations with foliar N and P. These correlations indicated that plants in poor environment may be profit N-related and P-related photosynthetic capacity strategies. In addition, salt-exclusion halophyte showed the positive correlations between $\delta^{13}\text{C}$ and K^+ , suggesting a K^+ -related osmotic adjustment strategy for taking up sufficient water while containing salt toxicity in plants. Furthermore, both types of halophytes showed a negative correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and C/N. These results suggested that both salt-dilution and salt-exclusion halophytes were adapted to salty soil through a high WUE at the expense of decreased nitrogen use efficiency in the coastal wetlands of eastern China. A negative correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and C/P and the enhanced foliar phosphorus concentration were observed in salt-dilution halophyte, which suggested that these plants could improve C sequestration and biomass production by increasing P use efficiency in the habitat with low water availability. Our study can contribute to providing a baseline information for the restoration and conservation of coastal wetlands.

Key Words: foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$); foliar nutrient elements; water use efficiency; salt-dilution halophyte; salt-exclusion halophyte

滨海湿地高盐环境与土壤贫瘠限制植被生长,盐生植物遗传多样性对环境产生特殊适应性^[1-5]。依据盐生植物耐盐特性,将盐生植物分为稀盐盐生植物(salt-dilution halophyte)、拒盐盐生植物(salt-exclusion halophyte)、泌盐盐生植物(salt-secretion halophyte)^[5]。稀盐盐生植物叶片或茎肉质化发育,增加水分储存,缓解生理干旱^[1, 5];拒盐盐生植物,对 K^+ 选择性吸收,或将 Na^+ 贮藏于根等特殊部位,保持体内 K^+/Na^+ 平衡,以维持体内渗透压,缓解 Na 盐毒害^[3, 5-6];泌盐盐生植物特殊泌盐结构能将盐分排除出体外^[1, 5],这些特征是研究植物遗传适生性的基础。

植物碳稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 反映细胞间与环境 CO_2 浓度比(Ci/Ca),由叶片光合能力(A)与气孔导度(g_s)之间平衡决定^[7-8]。 $\delta^{13}\text{C}$ 因与水分利用效率(Water use efficiency: WUE)正相关成为研究植物长期 WUE 的有效替代^[9]。滨海湿地高盐环境与养分胁迫严重阻碍植被生长^[10-11],多数学者关注盐分因子,认为盐生环境植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与土壤盐度^[12-13]或自身耐盐性有关^[13]。盐生环境养分胁迫继渗透胁迫和离子毒害后成为限制植物生长的因素^[14-16],但不同盐生植物叶片养分元素与植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)的关系及植物养分利用策略与 WUE 之间的权衡模式仍然未知。

叶片 N、P、K 养分元素对植物生长、发育有着重要作用,通过影响植物生理过程,如氨基酸、蛋白质、核酸等物质合成(N)^[17]、卡尔文循环酶活性与合成蛋白相关酶活性(P)^[17-18]、细胞渗透压调节与 Na 盐毒害缓解(K)^[2-3, 19],直接或间接影响 $\delta^{13}\text{C}$ ^[18, 20-22]。叶片 C/N、C/P 表示植物固定单位 C 消耗的 N 和 P 量,反映了植物的 N 利用效率(Nitrogen use efficiency: NUE)和 P 利用效率(Phosphorus use efficiency: PUE)^[23]。N/P 常用来表征植物养分亏缺状况,植物 $\text{N/P} < 14$,表明植物生长受 N 限制;植物 $\text{N/P} > 16$,表明植物生长受 P 限制^[11, 24-25]。植物 C/N、C/P、N/P 与蒸腾相关, $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE 正相关成为研究碳-水-养分循环的有力工具^[21-22, 25]。

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与养分元素化学计量特征的关系,因研究区域环境差异与物种差异而不同^[18, 20-22, 26]。众多研究表明,叶片 N 含量与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关^[18, 22, 26];叶片 P 通过影响光合相关酶活性与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关^[26],或通过质流效应与 $\delta^{13}\text{C}$ 负相关^[21-22]。 K^+ 在渗透压调节中起重要作用,被证明与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关^[19],而部分研究也表明 K^+ 还可以通过气孔导度调节与 $\delta^{13}\text{C}$ 负相关^[22]。植物在低 N 环境通过高效水分利用代偿减少的 N 利用率,揭示 $\delta^{13}\text{C}$ (WUE)与 NUE 负相关^[20, 22-23]。Dijkstras 等^[23]认为由于微生物对土壤 P 具有很强的固定作用,导致 WUE 与 PUE 之间没有相关关系。Zhou 等^[21-22]研究得出,由于质流效应,P 吸收受蒸腾压控制,WUE 与 PUE 正相关,即 $\delta^{13}\text{C}$ 与 PUE 正相关。Cernusak 等^[25]研究热带树种叶片 N/P 与 WUE 关系,发现 WUE 与 N/P 正相

关。而在滨海特殊生境(高盐环境、土壤贫瘠)下 WUE 与 NUE 之间的关系尚未见直接报道,这对于解释不同生理生态策略的盐生植物应对环境压力的生理机制具有重要意义。

目前 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片养分元素化学计量特征之间的关系被成功应用于干旱和半干旱区研究^[18-19, 22, 26-27],关于滨海湿地研究较少。本研究在对江苏盐城滨海湿地草本植物群落进行调查的基础上,以常见的稀盐盐生、拒盐盐生植物为研究对象,分析两种耐盐型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与养分元素化学计量特征的关系,揭示不同耐盐型植物遗传适生性,为滨海湿地生态系统恢复、重建与保护提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于江苏省盐城滨海淤泥质海岸带湿地($32^{\circ}52'16.30''$ — $33^{\circ}38'21.62''\text{N}$, $120^{\circ}34'33.85''$ — $120^{\circ}55'1.44''\text{E}$),濒临黄海,为射阳县、大丰区、东台市近海滩涂湿地。该地位于北亚热带和暖温带交界处,气候具有明显过渡性,属北亚热带季风气候,雨热同季、雨量集中在 6—8 月,四季分明,年均气温 13.7 — 14.4°C ,冬季较冷,夏季较热,无霜期为 209—218 d,年降水量 1025 mm,年均日照时数 2169.6 h,白天日照充足。土壤质地为砂质壤土, pH 在 7.89—8.50 之间^[28-29]。植被类型为滩涂湿地植被,主要优势科为禾本科(Poaceae)、藜科(Chenopodiaceae)、菊科(Compositae),原生植物包括盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、盐角草(*Salicornia europaea*)、芦苇(*Phragmites australis*)等^[30]。

1.2 样品的采集

1.2.1 样品采集与预处理

样品采集:沿海岸线自北向南设置间隔大于 18 km 的 3 个样点(图 1),运用样线结合样方调查法^[30],在植物生长季(2018 年 6 月),对滩涂湿地草本植物进行实地踏查。每个样点调查 10 个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 样方,每个样方间隔 20 m 以上,共 30 个样方,记录群落特征。依据赵可夫^[5]盐生植物分类系统对调查结果进行分类汇总(表 1)。

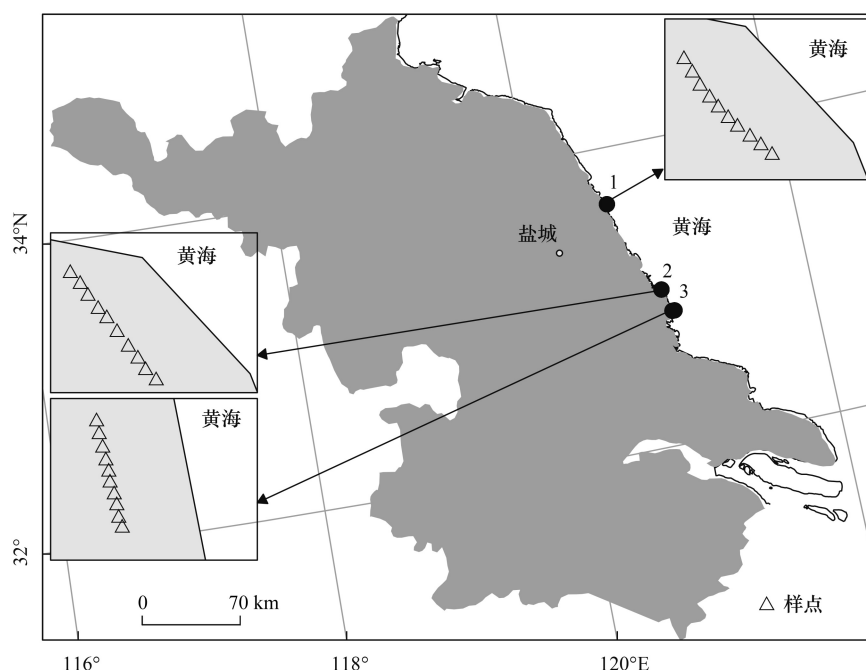


图 1 研究区与采样点

Fig.1 Study area and sampling site

表 1 盐生植物样本列表

Table 1 List of halophytes sampled

耐盐类型 Halophyte types	科 Family	属 Genus	种 Species
稀盐盐生植物 Salt-dilution halophyte	藜科 (Chenopodiaceae)	碱蓬属 (<i>Suaeda</i>)	碱蓬 (<i>Suaeda glauca</i>)
		碱蓬属 (<i>Suaeda</i>)	盐地碱蓬 (<i>Suaeda salsa</i>)
		盐角草属 (<i>Salicornia</i>)	盐角草 (<i>Salicornia europaea</i>)
拒盐盐生植物 Salt-exclusion halophyte	菊科 (Compositae)	苦苣菜属 (<i>Sonchus</i>)	苣荬菜 (<i>Sonchus arvensis</i>)
	禾本科 (Poaceae)	芦苇属 (<i>Phragmites</i>)	芦苇 (<i>Phragmites australis</i>)
		拂子茅属 (<i>Calamagrostis</i>)	密花拂子茅 (<i>Calamagrostis epigeios</i>)
	菊科 (Compositae)	碱菀属 (<i>Tripolium</i>)	碱菀 (<i>Tripolium vulgare</i>)
	夹竹桃科 (Apocynaceae)	罗布麻属 (<i>Apocynum</i>)	罗布麻 (<i>Apocynum venetum</i>)

预处理:对样方植物进行采集,整株带回,分离出根、茎、叶,用去离子水洗净各部分,105℃杀青 30 min,并于 55—65℃烘干至恒重,用药用粉碎机或全自动粉碎仪研磨,过 100 目筛,待测。根际土壤样品剔除枯枝落叶及碎渣,于阴暗处风干 15 d,采用玛瑙研钵进行研磨,过 100 目筛,装袋封存,待测。

1.2.2 指标测定

元素测定:叶片全碳、全氮浓度(%)采用元素分析仪(Elemental Analyzer, Perkin-Elmer 2400 II, USA)测定;叶片全磷、全钾含量采用王水-微波辅助消解-ICP-AES 法测定。

稳定碳同位素自然丰度测定:采用稳定同位素比例质谱仪(DELTA V Advantage, USA)测定,叶片碳稳定性同位素组成($\delta^{13}\text{C}$, ‰)表达式如下:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \right] \times 1000 \quad (1)$$

式中, R_{sample} 、 R_{standard} 分别为叶片、标准样品中 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; R_{standard} 采用国际标准物质 VPDB。

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b-a) C_i / C_a \quad (2)$$

式中, C_a : 大气中 CO_2 浓度, 根据网站 <http://www.esrl.noaa.gov> 查阅可得; $\delta^{13}\text{C}_p$: 植物组织碳同位素比率, 可通过(1)式计算而得; $\delta^{13}\text{C}_a$: 大气 CO_2 碳稳定性同位素比率, 计算方法依据 Feng^[31] 提供的计算式:

$$\delta^{13}\text{C}_a = -6.429 - 0.0060 \exp[0.0217(t-1740)] \quad (3)$$

式中, t 为研究年份 2018, $\delta^{13}\text{C}_a = -8.93\text{‰}$; a 、 b : CO_2 扩散、羧化反应产生的分馏效应(4.4%、27%)。

$$\text{WUE} = A/\text{gs} = (C_i - C_a) / 1.6 = C_a / 1.6 \times (\delta^{13}\text{C}_p - \delta^{13}\text{C}_a + b) / (b-a) \quad (4)$$

式中, A : 光合速率; gs : 气孔导度; C_a 、 $\delta^{13}\text{C}_p$ 、 $\delta^{13}\text{C}_a$ 、 a 、 b 含义同上。

1.3 数据处理与分析

研究采用 Microsoft Excel 2016 软件对数据进行整理、SPSS 22.0 统计分析软件进行统计分析(ver.22.0; SPSS Inc., 美国)、利用 Origin 8.5 制图。线性回归分析应用于研究物种 $\delta^{13}\text{C}$ 与养分元素化学计量特征关系分析, 相关性分析采用 Pearson 相关, 显著性水平 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 滨海湿地盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与元素含量化学计量学特征

稳定性同位素自然丰度($\delta^{13}\text{C}$)在不同植物间存在显著差异($P < 0.05$) (表 2), 不同耐盐植物遗传适生性不同, 叶片对养分富集程度不同(表 2)。拒盐盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、C 含量均显著大于稀盐盐生植物($P < 0.05$), 叶片 N 含量(30.8 ± 9.6 g/kg) 大于稀盐盐生植物(23.4 ± 10.2 g/kg), 但未达到显著性水平($P > 0.05$)。稀盐盐生植物叶片 P 含量比拒盐盐生植物高 0.4 g/kg, 但差异性不显著($P > 0.05$)。拒盐盐生植物叶片 K^+ 含量较稀盐盐生植物高 2.6 g/kg, 但未达到显著水平($P > 0.05$)。C/N、C/P、N/P 化学计量学统计结果见表 2, 结果表明, 叶片 C/N、C/P 元素比在两种盐生植物之间差异性不明显, 但 N/P 在两种盐生植物之间存在显著性差异

($P<0.05$),稀盐盐生植物 $\text{N/P}<14$,拒盐盐生植物 $\text{N/P}>16$ 。

滨海湿地盐生植物叶片元素含量及化学计量学特征与其他研究区差异比较见表 3,盐生植物 C 含量较其他区域都低,但 N、P 较其他区域高。因叶片 C 含量较小,C/N 与 C/P 表现出比其他区域小的特征。研究区 N/P 平均值为 15.3,大于全球范围、中国东部南北带森林生态系统 102 个优势种植物及中国东黄海海岛植物,但小于荒漠地区植物。

2.2 盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与元素 N、P、K 关系

叶片养分元素通过影响植物生理过程与 $\delta^{13}\text{C}$ 相关(图 2)。无论是盐生植物总体样本结果,还是两种不同耐盐类别的盐生植物, $\delta^{13}\text{C}$ 与 N 均呈显著正相关性($P<0.05$);但由于不同盐生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 丰度分布差异明显(表 2),其与 P 的相关性关系只在两种耐盐类型中被发现,两种植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P 均呈显著正相关性($P<0.05$),而盐生植物总样本相关性不明显。除稀盐盐生植物外,拒盐盐生植物、总样本 $\delta^{13}\text{C}$ 与 K^+ 浓度显著正相关($P<0.05$)。

表 2 不同盐生类型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与元素含量及化学计量特征(平均值 $\pm$ 标准偏差)
Table 2 Foliar $\delta^{13}\text{C}$,elements concentration and stoichiometry characterize in different halophytes(mean $\pm$ SD)

耐盐类型 Halophyte types	叶片碳稳定性 同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ Foliar carbon isotope composition $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	叶片碳含量 Foliar carbon concentration/ (g/kg)	叶片氮含量 Foliar nitrogen concentration/ (g/kg)	叶片磷含量 Foliar phosphorus concentration/ (g/kg)	叶片钾含量 Foliar potassium concentration/ (g/kg)	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P	氮磷比 N/P
总样本 All species	-28.4 $\pm$ 1.9	322.9 $\pm$ 83.7	27.2 $\pm$ 10.5	2.1 $\pm$ 1.3	16.8 $\pm$ 6.3	12.8 $\pm$ 3.3	194.9 $\pm$ 93.6	15.3 $\pm$ 6.5
稀盐盐生植物 The salt-dilution halophyte	-30.2 $\pm$ 0.7b	271.3 $\pm$ 66.7b	23.4 $\pm$ 10.2a	2.3 $\pm$ 1.7a	15.5 $\pm$ 7.6a	12.7 $\pm$ 3.6a	173.9 $\pm$ 98.9a	13.4 $\pm$ 6.0b
拒盐盐生植物 The salt-exclusion halophyte	-26.7 $\pm$ 1.0a	372.8 $\pm$ 66.9a	30.8 $\pm$ 9.6a	1.9 $\pm$ 0.6a	18.1 $\pm$ 4.3a	12.9 $\pm$ 3.2a	215.3 $\pm$ 84.7a	17.2 $\pm$ 6.5a

同列不同小写字母 a、b 表示数据间差异达到显著水平($P<0.05$),稀盐盐生植物 $n=29$,拒盐盐生植物 $n=30$

表 3 本研究结果与其他区域研究结果列表
Table 3 List of the results in this study and other regional researches

研究区域 Study area	叶片元素含量 Foliar elements concentration			元素化学计量比值 Elements stoichiometry ratio			数据采集 Data sampling	参考文献 References
	C/(g/kg)	N/(g/kg)	P/(g/kg)	C/N	C/P	N/P		
全球范围 Global scale	461.6	20.1	1.8	23.8	300.9	13.8	叶片	[32-33]
中国东部南北样带森林生态系统 Forest ecosystems along the North-South Transect of East China	480.1	18.3	2.0	29.1	313.9	11.5	叶片	[34]
9 种典型荒漠植物 Nine typical eremophyte species	435.1	23.4	1.2	19.4	383.0	19.9	叶片	[35]
中国东黄海海岛草本植物 Herbaceous species across islands in the Yellow Sea and the East China Sea	427.3	18.7	1.5	24.6	360.1	14.5	地上部分	[36]
盐城滨海湿地盐生植物 Halophytes in coastal wetlands of Yancheng	322.9	27.2	2.1	12.8	194.9	15.3	叶片	实测值

2.3 盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N、C/P、N/P 关系

盐生植物总体分析结果表明(图 3), $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N、C/P 与 N/P 不存在相关性关系($P>0.05$)。但在稀盐盐生植物中, $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N 和 C/P 比均呈现显著负相关关系($P<0.05$),与 N/P 之间没有相关性($P>0.05$)。但对稀盐盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 N/P 关系进行分类回归分析,发现当 $\text{N/P}<16$ 时, $\delta^{13}\text{C}$ 与 N/P 呈现显著负相关性

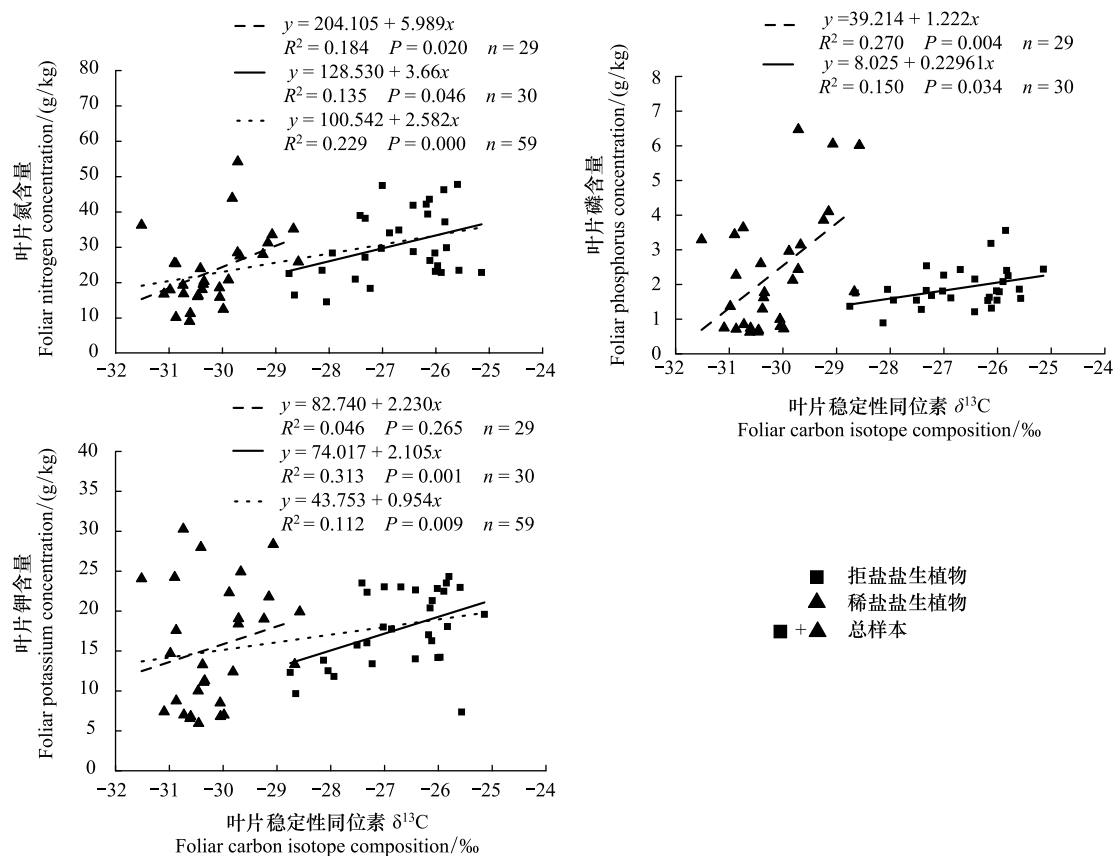


图2 不同盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片养分元素之间的关系

Fig.2 Correlation between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and foliar nutrient elements in different halophytes

($P < 0.05$)。拒盐盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N 存在显著负相关关系 ($P < 0.05$),但这种关系在 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/P 和 $\delta^{13}\text{C}$ 与 N/P 分析中不显著 ($P > 0.05$)。

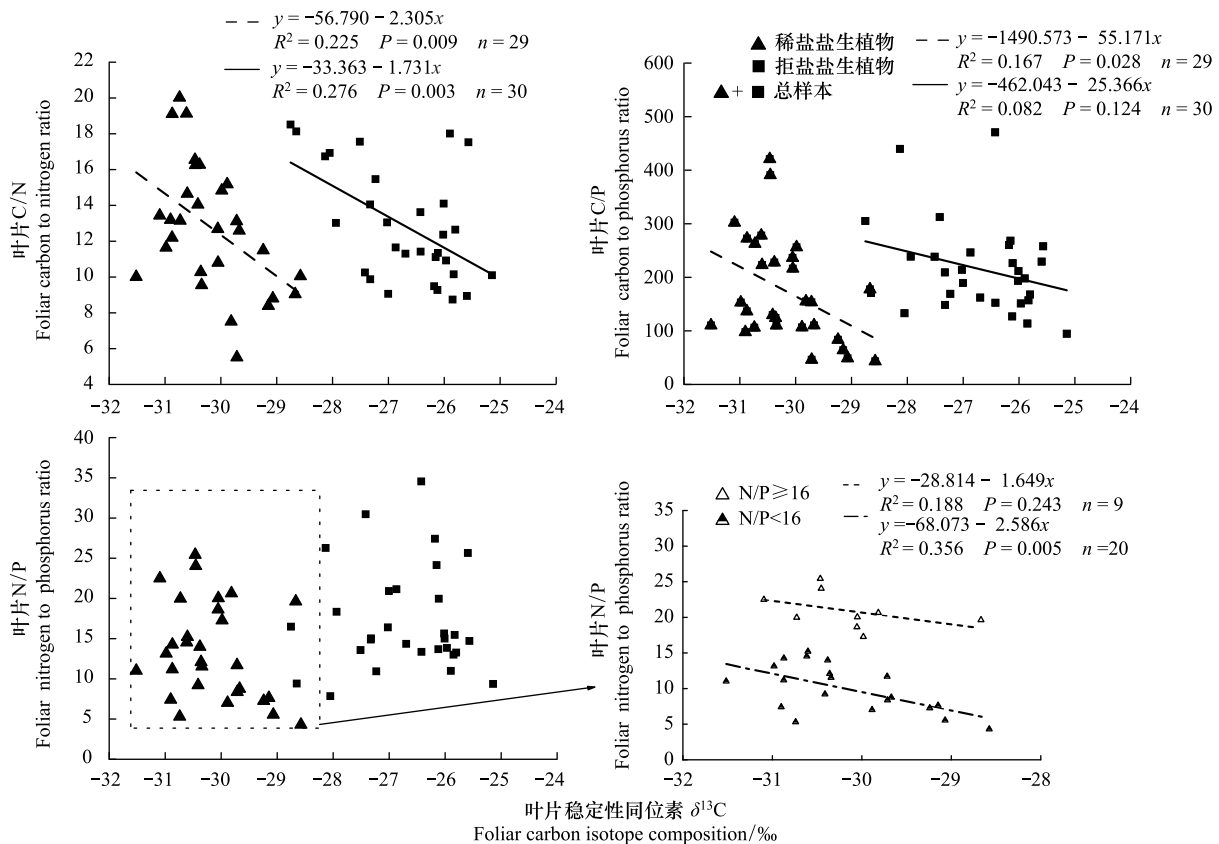
3 讨论

3.1 滨海湿地盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、元素含量及化学计量学特征

本研究得出拒盐盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著大于稀盐盐生植物,因 WUE 与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关,见式(4)^[9],结果揭示拒盐盐生植物叶片 WUE 大于稀盐盐生植物。原因可能与植物耐盐特性有关,稀盐盐生植物叶片肉质化发育,能稀释体内过多盐分以缓解生理缺水现象,拒盐盐生植物缺乏这种结构,必须采取高效水分利用手段,才能维持在盐生环境中的生存^[1, 5]。

本研究结果得出盐生植物 C 含量 (322.9 ± 83.7) g/kg,均低于各陆生研究区^[32-34]。与前人对滨海湿地生态系统研究相比,研究结果低于中国东黄海海岛植物地上部分含量^[36]。这一结果说明该区域盐生植物 C 储存能力较弱(表 3),这与滨海湿地盐生环境压力大、植物生物量累积困难有关^[10, 36]。本研究区叶片 N、P 含量均高于其他区域(表 3),可能与盐生植物对资源特殊获取与分配策略有关,盐生植物通过叶片富集大量养分来适应养分亏缺环境,因而会将大量养分储存^[16, 36-37]。Talbi-Zribi 等^[37]对盐生生境 3 种禾本科饲用植物 P 利用率进行研究发现,在 P 亏缺环境,3 种草本植物能保持较高 P 获取能力。郭超等^[36]研究认为东黄海海岛 5 种植物 N、P 高于杭州湾,与该地区土壤养分亏缺有关,植物通过富集大量养分来适应土壤贫瘠环境。

观测结果显示盐生植物叶片 C/N、C/P 平均值低于全球尺度及中国其他研究区域(表 3)^[32-36],表明滨海湿地生态系统植物单位养分供应的生产潜力较低,与其特殊生境有关,因滨海湿地土壤盐分含量高、长期受养

图3 不同盐生植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片元素率之间的关系Fig.3 Correlation between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and foliar elements ratio in different halophytes

分限制^[10-11],植被养分可利用性差,造成植被生产力低下。植物 N/P 可用于表示养分供给状况, N/P < 14 表明植物受 N 限制, N/P > 16, 表明植物 P 相对匮乏^[11, 24-25]。本研究中,盐生植物 N/P 平均值为 15.3 (表 3), 较全球陆生植物、中国东部南北样带 102 个优势种及中国东黄海海岛 5 种常见植物都要高^[32-34, 36], 但比典型荒漠植物低^[35]。其中稀盐盐生植物 N/P < 14 受 N 限制、拒盐盐生植物 N/P > 16 受 P 限制 (表 2), 因生境条件特殊性 (高盐环境、土壤贫瘠), 江苏滨海盐生植物表现出 N、P 共同限制的特征。

3.2 不同耐盐型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 N、P、K 关系

叶片养分元素对植物生长、发育有着重要作用,能通过植物生理过程,如气孔导度 (g_s) 或光合速率 (A), 直接或间接影响 $\delta^{13}\text{C}$ ^[18, 20-22, 26]。因此,探讨盐生植物叶片养分化学计量特征与 $\delta^{13}\text{C}$ (WUE) 之间的关系,对于揭示滨海湿地盐生植物适生理与生长评价指标筛选具有重要意义。本研究得出,植株 $\delta^{13}\text{C}$ 随叶片 N、P、K 含量增加而升高的规律。

研究表明叶片元素 N 与 $\delta^{13}\text{C}$ 在所有盐生植物样本、稀盐盐生植物及拒盐盐生植物中都存在正相关关系 (图 2), 结果与大多数研究结果一致,即 $\delta^{13}\text{C}$ 随叶片 N 浓度的增加而增加,原因是植物光合能力随叶片 N 浓度的增加而增加,因 $\delta^{13}\text{C}$ 与光合能力呈正比,所以叶片 N 与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关^[18, 22, 26]。马剑英等^[26]对荒漠生态系统红砂 (*Reaumuria songarica*) 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 N 浓度关系进行研究,发现两者之间存在正相关关系,野外观察还发现在养分限制地点,植株生长稀疏、生物量相对较低,生境条件较好的地点,植物生长较好,说明养分是限制红砂光合生长的因子,进而引起 $\delta^{13}\text{C}$ 变化。但 Zhou 等^[21]研究表明,因叶片 N 合成用于抵御高压、高寒环境,在高海拔地区植物光合能力并未随叶片 N 浓度的增加而增加,因此在青藏高原低温及低气压环境没有发现叶片 N 与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间存在相关关系。

关于叶片 P 含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间关系的研究存在不一致的结论。马剑英等^[26]研究表明红砂植物叶片 P 与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关,因 P 与光合过程和能量转化过程相关,叶片 P 含量越多光合能力越强, $\delta^{13}\text{C}$ 随植物光合能力的增强而增大。然而,Zhou 等^[22]研究锡林郭勒草原植被养分元素与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间关系时发现, $\delta^{13}\text{C}$ 与 P 在所有植物样中存在负相关关系,但对物种分类分析时没有发现负相关关系,他们认为 P 吸收与质流效应有关,其中蒸腾作为 P 吸收动力,驱使土壤可溶 P 向根表面移动,蒸腾作用越大 WUE 越低, $\delta^{13}\text{C}$ 值越小,所以 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P 呈反比关系。本研究表明 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 P 元素在两种耐盐型植物中呈正相关关系,说明在盐生环境下,P 通过影响光合产物合成过程影响 $\delta^{13}\text{C}$,高盐环境导致土壤可溶 P 低,植物无法通过加大蒸腾作用来富集 P。但对所有盐生植物样本进行分析,却没有发现相关性关系,结果与 Ma 等^[18]研究结果一致。表明 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P 的关系与植物耐盐类型有关,不同耐盐特性 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P 相关性不同,需要对盐生植物类型进行分类分析。

对于盐生植物而言, K^+ 在调节细胞渗透压、缓解 Na 盐毒害及 ROS 氧化应激伤害中起着重要作用^[3]。Si 等^[19]认为 K^+ 作为渗透调节产物之一,在干旱胁迫中大量积累,以减少细胞渗透势,增大水分利用率,因此 K^+ 在干旱区与 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关。Zhou 等^[22]发现 K^+ 通过蒸腾流被动吸收进入植物组织,被证明与 $\delta^{13}\text{C}$ 负相关。本研究得出, $\delta^{13}\text{C}$ 与 K^+ 在盐生植物总样本及拒盐盐生植物中均存在极显著正相关关系($P<0.01$),这主要与植物叶片积累大量 K^+ ,在高盐环境下利于减少细胞渗透势、缓解 Na 盐毒害及 ROS 氧化应激伤害有关^[2-3, 5, 14, 19]。但在稀盐盐生植物中,这种正相关关系未被发现,原因可能是稀盐盐生植物叶片肉质化发育,叶片内水分会对内部盐溶液进行稀释,依赖 K^+ 调节需求比拒盐盐生植物小^[1, 5]。

3.3 不同耐盐型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N、C/P、N/P 关系

研究发现不同耐盐型盐生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N 呈现负相关关系(图 3),表明在滨海湿地高盐胁迫与养分亏缺环境,固定单位 C 需要获取更多 N,即 NUE 较低,植物必须扩大 WUE 以代偿减少的 N 利用率^[20, 22-23]。本研究中发现稀盐盐生植物叶片中 C/P 与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间存在显著负相关关系,但拒盐盐生植物未发现(图 3)。可能与稀盐盐生植物叶未受 P 限制有关(表 2),植物可以增大 P 利用率以实现低 WUE 时对 C 的合成。而拒盐盐生植物种中, $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/P 未发现相关性存在,这可能与微生物对 P 的固定作用大于对植物 P 供应有关^[23],研究缺乏微生物相关研究证据证明。

研究并未发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 N/P 之间存在相关性,Zhou 等对青藏高原和锡林郭勒草原研究也并未发现^[21-22]。但以 $\text{N/P}=16$ 为分界线,对稀盐盐生植物进行分段分析,发现当 N/P 小于 16 时, N/P 与 $\delta^{13}\text{C}$ 显著负相关。因植物 $\text{N/P}<14$,植物生长主要受 N 素限制, $14<\text{N/P}<16$ 时,受 N、P 共同限制^[11, 24-25],本研究结果说明 N 或 N、P 养分共同限制成为影响稀盐盐生植物的生长的主要因素。

4 结论

滨海湿地盐生植物受 N、P 共同限制,盐生植物为适应 N、P 限制环境,采取 N、P 光合相关型策略,通过叶片高效吸收与利用 N、P 元素增加自身光合生产潜力。在盐生环境, K^+ 依赖型渗透调节策略在拒盐植物中更为重要,通过采取 K^+ 渗透调节相关型策略,以减小细胞渗透势、增加水分吸收、减轻植物体内盐分毒害。研究结果得出 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/N 成反比,表明盐生植物采取提高 WUE 以代偿减小的 NUE 策略。稀盐盐生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C/P 成反比,且叶片具有较高 P 含量,表明稀盐盐生植物可以提高 PUE 以增大低 WUE 环境的 C 合成和生物产量。滨海湿地高盐环境与养分亏缺成为植被恢复的限制因子,本研究结果可为滨海湿地生态系统恢复与重建提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Breckle S W. Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems//Läuchli A, Lüttge U, eds. Salinity: Environment-Plants-Molecules. Dordrecht: Springer, 2002: 53-77.
- [2] Flowers T J, Colmer T D. Salinity tolerance in halophytes. New Phytologist, 2008, 179(4): 945-963.
- [3] Shabala S, Pottosin I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance.

- Physiologia Plantarum, 2014, 151(3): 257-279.
- [4] Perri S, Suweis S, Entekhabi D, Molini A. Vegetation controls on dryland salinity. Geophysical Research Letters, 2018, 45(21): 11669-11682.
- [5] 赵可夫, 李法曾, 张福锁. 中国盐生植物(第二版). 北京: 科学出版社, 2013: 23-111.
- [6] Meng X Q, Zhou J, Sui N. Mechanisms of salt tolerance in halophytes: current understanding and recent advances. Open Life Sciences, 2018, 13(1): 149-154.
- [7] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, 9(2): 121-137.
- [8] Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, Farquhar G D. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. Crop Science, 2002, 42(1): 122-131.
- [9] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
- [10] 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.
- [11] Jia J, Bai J H, Wang W, Zhang G L, Wang X, Zhao Q Q, Zhang S. Changes of biogenic elements in *Phragmites australis* and *Suaeda salsa* from salt marshes in Yellow River Delta, China. Chinese Geographical Science, 2018, 28(3): 411-419.
- [12] 王文文, 刘贤赵. 黄河三角洲 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对盐度变化的响应. 鲁东大学学报: 自然科学版, 2012, 28(2): 174-179, 186-186.
- [13] 韦莉莉, 严重玲, 叶彬彬, 郭晓音. C_3 植物稳定碳同位素组成与盐分的关系. 生态学报, 2008, 28(3): 1270-1278.
- [14] Flowers T J, Munns R, Colmer T D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. Annals of Botany, 2015, 115(3): 419-431.
- [15] Wang L L, Wang L, He W L, An L Z, Xu S J. Nutrient resorption or accumulation of desert plants with contrasting sodium regulation strategies. Scientific Reports, 2017, 7(1): 17035.
- [16] Wang L L, Zhao G X, Li M, Zhang M T, Zhang L F, 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.
- [17] Walker A P, Beckerman A P, Gu L H, Kattge J, Cernusak L A, Domingues T F, Scales J C, Wohlfahrt G, Wullschlegel S D, Woodward F I. The relationship of leaf photosynthetic traits - V_{cmax} and J_{max} - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. Ecology and Evolution, 2014, 4(16): 3218-3235.
- [18] Ma F, Liang W Y, Zhou Z N, Xiao G J, Liu J L, He J, Jiao B Z, Xu T T. Spatial variation in leaf stable carbon isotope composition of three *Caragana* species in northern China. Forests, 2018, 9(6): 297.
- [19] Si J H, Feng Q, Yu T F, Zhao C Y, Li W. Variation in *Populus euphratica* foliar carbon isotope composition and osmotic solute for different groundwater depths in an arid region of China. Environmental Monitoring and Assessment, 2015, 187(11): 705.
- [20] Li C Y, Wu C C, Duan B L, Korpelainen H, Luukkanen O. Age-related nutrient content and carbon isotope composition in the leaves and branches of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. Trees, 2009, 23(5): 1109-1121.
- [21] Zhou Y C, Fan J W, Harris W, Zhong H P, Zhang W Y, Cheng X L. Relationships between C_3 plant foliar carbon isotope composition and element contents of grassland species at high altitudes on the Qinghai-Tibet Plateau, China. PLoS One, 2013, 8(4): e60794.
- [22] Zhou Y C, Cheng X L, Fan J W, Harris W. Relationships between foliar carbon isotope composition and elements of C_3 species in grasslands of Inner Mongolia, China. Plant Ecology, 2016, 217(7): 883-897.
- [23] Dijkstra F A, Carrillo Y, Aspinwall M J, Maier C, Canarini A, Tahaei H, Choat B, Tissue D T. Water, nitrogen and phosphorus use efficiencies of four tree species in response to variable water and nutrient supply. Plant and Soil, 2016, 406(1-2): 187-199.
- [24] 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.
- [25] Cernusak L A, Winter K, Turner B L. Leaf nitrogen to phosphorus ratios of tropical trees: experimental assessment of physiological and environmental controls. New Phytologist, 2010, 185(3): 770-779.
- [26] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 孙惠玲, 段争虎, 王刚. 荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1166-1171.

- [27] Li J Z, Wang G A, Zhang R N, Li L. A negative relationship between foliar carbon isotope composition and mass-based nitrogen concentration on the eastern slope of mount Gongga, China. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0166958.
- [28] 王磊, 丁晶晶, 任义军, 丁玉华, 季永华, 梁珍海. 江苏盐城淤泥质海岸带湿地生态系统健康评价. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(4): 13-17.
- [29] 葛之葳, 张玲, 卜丹蓉, 赵倩, 阮宏华, 曹国华. 杨树人工林沼液和生物炭混施对表层土壤活性有机碳的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2016, 40(6): 9-14.
- [30] 朱莹. 盐城滩涂湿地维管植物群落类型及植物资源调查与分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [31] Feng X H. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1999, 63(13/14): 1891-1903.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- [35] 刘珮, 马慧, 智颖飙, 崔艳, 孙安安, 郭洋楠, 李强, 高天云, 张荷亮, 刘海英. 9 种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析. *干旱区研究*, 2018, 35(1): 207-216.
- [36] 郭超, 妥彬, 苏田, 郑丽婷, 刘翔宇, 尹芳, 何东, 阎恩荣. 中国东黄海海岛 5 种常见草本的碳氮磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 380-388.
- [37] Talbi-Zribi O, Slama I, Mbarki S, Hamdi A, Abdely C. Differential responses to phosphorus availability in the halophytes *Aeluropus Littoralis*, *Catapodium rigidum*, and *Hordeum maritimum*. *Arid Land Research and Management*, 2017, 31(3): 301-315.