

DOI: 10.5846/stxb201911152464

孔维苇, 王晓锋, 卢虹宇, 刘婷婷, 龚小杰, 刘欢, 袁兴中. 三峡库区消落带 4 种典型草本植物的生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(13): 4493-4506.

Kong W W, Wang X F, Lu H Y, Liu T T, Gong X J, Liu H, Yuan X Z. Ecological stoichiometry of four typical herbaceous species in the Littoral Zone of Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4493-4506.

三峡库区消落带 4 种典型草本植物的生态化学计量特征

孔维苇^{1,2}, 王晓锋^{1,2}, 卢虹宇³, 刘婷婷^{1,2}, 龚小杰^{1,2}, 刘欢^{1,2}, 袁兴中^{1,2,3,*}

1 长江上游湿地科学研究重庆市重点实验室, 重庆 401331

2 重庆师范大学地理与旅游学院, 重庆 401331

3 重庆大学建筑城规学院, 重庆 400030

摘要:为研究三峡水库消落带优势植物的养分利用特征及其对生境的适应策略,选择消落带分布最多的 4 种草本植物为研究对象,分析了植物根、茎、叶的碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)含量和化学计量比特征。结果表明:(1)相比陆地系统和自然湿地系统,消落带植物具有较低的 C 含量和较高的 N、P、K 含量,C/N、C/P、C/K 均较低,表明植物具有低固碳和高养分积累、低养分利用效率和高生长速率的特征;(2)4 种植物的养分含量和计量比存在一定差异,其中狗牙根具有较低的 N、P、K 含量和较高的 C/N、C/P、C/K,且变异系数均低于其他 3 种植物,其低养分需求、高养分利用效率以及较强的内稳性可能是其在库区分布最广的重要机制;(3)4 种植物在不同器官的养分分配策略相似,均表现为叶片 C 含量低于根和茎,而 N、P、K 含量则显著高于根、茎;同时,与根、茎相比,叶片 C/N、C/P、C/K 较低,N/P、N/K 较高,且在不同生境条件下变异系数较小,表现出相对较高的稳定性;(4)消落带植物的养分含量及计量比从全库区上游至下游的空间变异性较强,其中 N、C/N、N/P 变异性较大,而 C、P、K 变异性较小,表明植物 N 含量受生境变化的影响较大,加之消落带不同植物生长均受到严格的 N 限制,因此 N 供给可能是影响消落带生态系统结构的重要因子。三峡库区消落带植物生态化学计量特征具有明显的变异性和特殊性,是植物群落演替及生态系统功能变化的重要驱动因素。

关键词:消落带;草本植物;生态化学计量特征;空间格局;适应机制

Ecological stoichiometry of four typical herbaceous species in the Littoral Zone of Three Gorges Reservoir

KONG Weiwei^{1,2}, WANG Xiaofeng^{1,2}, LU Hongyu³, LIU Tingting^{1,2}, GONG Xiaojie^{1,2}, LIU Huan^{1,2}, YUAN Xingzhong^{1,2,3,*}

1 Chongqing Key Laboratory of Wetland Science Research Center of the Upper Reaches of the Yangtze River, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

2 College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

3 Faculty of Architecture and Urban Planning, Chongqing University, Chongqing 400030, China

Abstract: The littoral zone of the Three Gorges Reservoir (TGR), a water level fluctuation zone with 348.93 km², has gradually formed a special ecosystem with a few dominant species due to the water transfer mechanism of long-term flooding in winter and drought in summer. However little is known about the effect of plant community evolution on ecological function of the littoral zone of TGR. Therefore, this study aims to reveal the characteristics of nutrient utilization and their

基金项目:国家自然科学基金项目(41807321);重庆师范大学博士启动基金项目(17XLB023,17XRC003)

收稿日期:2019-11-15; **修订日期:**2020-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 1072000659@qq.com

adaptation to the ecological environment of dominant species in the water level fluctuation zone of TGR. Based on field investigation, we selected four representative species of plants that widely distributed in littoral zone of TGR, including *Cynodon dactylon*, *Bidens tripartite*, *Abutilon theophrasti* and *Xanthium sibiricum*, and collected their root, stems and leaf respectively in 11 sampling sections along the Yangtze River and three main tributaries. Then, total carbon (C), total nitrogen (N), total phosphorus (P), potassium (K) contents and stoichiometric ratio of all samples were analyzed and calculated to explore the nutrition distribution mechanism of the dominant plants in the littoral zone, and their spatial variation characteristics in different habitats. The results showed that: 1) compared with the plants in the terrestrial ecosystem and the natural wetland ecosystem, the four dominant species in the littoral zone of TGR had the lower C contents, C/N, C/P and C/K ratio, but the higher N, P and K contents. It indicated that the plants were featured with lower carbon sequestration and nutrient utilization efficiency but high nutrient accumulation and growth rate. Meanwhile, such stoichiometric characteristics of the four selected plants were closer to the wetland ecosystem, but deviated from the terrestrial. 2) There were some differences in nutrient contents and stoichiometric characteristics among the four selected plants. Particularly, the contents of N, P and K of *Cynodon dactylon* were much lower than those of the other three species of plants, while its C/N, C/P and C/K were comparatively high, demonstrating that *Cynodon dactylon*, as the most widely distributed plant species in the littoral zone of TGR, had the characteristics of low nutrient demand and high nutrient utilization efficiency. In addition, the variation coefficients of measurement parameters in *Cynodon dactylon* were lower than those in other three plants, represented *Cynodon dactylon* having a strong homeostasis to adapt to habitats change. These adaptive characteristics might result in *Cynodon dactylon* becoming the most widely distributed dominant species around the littoral zone of the TGR. 3) The four dominant species of plant had the similar nutrient allocation strategies for different plant organs, with that the leaves had the comparatively low C contents but the highest contents of N, P and K compared with roots and stems. As a related result, C/N, C/P as well as C/K in leaves were lower, while the N/P and N/K were higher compared with roots and stems. The coefficient of variations of the most stoichiometric parameters in leaves was smaller than that in roots and stems. It revealed that plants under stress environment had the characteristic that priority was given to improving the stability of nutrient content by reducing the sensitivity of leaves to environmental changes. 4) Affected by the N limiting of soil, topography and other geographical factors, the spatial variability of nutrient content and stoichiometric characteristics among different plants was obvious, and the variability of N, C/N as well as N/P were high, while the variability of C, P, and K were weak. Ecological stoichiometric characteristics of the littoral zone plants of the TGR had obvious variability and particularity, would play an important driving force for the succession of plant communities and the evolution of ecosystem functions.

Key Words: littoral zone; herbaceous plants; ecological stoichiometry; spatial pattern; adaptive mechanism

生态化学计量学是利用生态学和化学计量学基本原理研究和分析生态过程要素(碳、氮、磷)平衡及其对生态影响的科学^[1-3],是应用元素动态平衡原理和生长速率理论,探讨植物营养状况、养分需求、养分利用效率、内稳态特征以及养分限制等的重要研究方法和手段^[4],对解释植物适应机制与生境特征的耦合关系具有重要意义。近年来,生态化学计量学被广泛应用于草地^[5]、森林^[6]、荒漠^[7]、湿地^[8]等生态系统中生物养分元素分配、循环、供应、需求等特征及其与生境的关联,重点关注了气候变化^[9]、氮沉降^[10]、生态系统退化^[11]等影响下不同植物的生态化学计量特征。此外,国内外已经从区域^[12-13]、国家^[14-15]、全球尺度^[16-17]上对不同生态系统类型植物的化学计量学特征开展了相关研究,进一步推动了生态化学计量学的发展。目前,植物生态化学计量特征被广泛应用于逆境环境下植物适应机制及营养策略研究^[18],进而揭示环境变化下生态系统结构和功能演变及调控机制^[19],成为生态学研究的重要方向。

三峡水库是世界最大的水利工程,由于采用“蓄清排浑”的运行方式,库区水位每年均在 145—175 m 间

波动,使周围土地周期性淹没和出露,因此河岸两侧形成了垂直落差达 30 m,总面积约 349 km²的反季节水位波动的水库消落带^[20]。受冬季水淹和夏季干旱的双重胁迫,消落带内原有陆生植被逐渐消亡,形成了以少数适生草本植物为优势的新的植物群落^[21-23],包括狗牙根(*Cynodon dactylon*)、狼把草(*Bidens tripartita*)、香附子(*Cyperus rotundus*)、苘麻(*Abutilon theophrasti*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)等群落。随着水淹时间延长,这些适生植物的生长、繁殖、功能性状、生理代谢等方面对水淹胁迫产生了一系列适应性的变化^[21,24-30],种群分布趋于稳定^[24,31]。此外,周期性水淹导致土壤的养分释放和流失严重,土壤养分供应水平与计量特征发生改变^[32]。在此背景下,适生植物的养分吸收和分配策略、养分利用效率及内稳性等也可能发生适应性改变,进而影响消落带植物群落的分布以及整个生态系统物质分配、释放等关键生态过程。然而,当前大部分研究仍主要关注适生植物对水淹胁迫的生理生态响应^[26-27]、群落演变与种群扩大机制^[24,31]以及养分再释放^[28-30]等,而对植物养分含量、分配以及化学计量特征等研究相对薄弱,仅米玮洁等^[33]采用室内培养试验探讨了土壤养分对消落带草本植物的 N、P 计量特征的影响,提出消落带植物具有较强的低 N 适应能力,且植物养分需求性是决定消落带植物适应能力的重要因子。刘明辉等^[34]探讨了消落带人工植被池杉生态化学计量特征对水淹胁迫的响应及其养分适应策略。在三峡水库消落带这一特殊的逆境环境下,基于植物生态化学计量学研究,对揭示反季节水位波动影响下植物生态策略和环境适应性具有重要意义,是消落带湿地生态系统演变机制研究的有益补充。

作为一个特殊的水-陆过渡区,三峡水库消落带与自然水陆界面的湿地具有不同的环境因子和生态过程。当前大部分河岸带^[35]、滨海区^[8]、湖滨区^[36]等自然水陆界面的研究表明,与陆地植被相比,水陆界面区植物碳、氮、磷计量特征具有较大的变异性 and 特殊性^[37],且表现出养分利用效率较低、养分需求较高以及生长速率快等生存机制。那么,作为特殊的水陆界面,消落带植物的生态化学计量特征及养分利用策略如何?与自然水陆界面、自然湿地是否具有相似性?与陆地植物又有何差异?同时,三峡水库消落带范围广,土壤、植被、地形地貌、人类活动等生境要素变异性较大^[20],而植物养分含量及计量比的空间变异性尚不十分清楚,限制了对整个消落带生态系统养分分布规律及其与库区生境的耦合关系的科学认识。基于以上问题,本研究选择三峡库区消落带分布最广的 4 种草本植物为研究对象,通过分析植物器官(根、茎、叶)C、N、P、K 含量及计量比特征,阐释了植物化学计量特征的种间差异以及在全库区尺度的空间变异规律,进一步比较了消落带植物化学计量特征与其他生态系统的异同,以期揭示该区域适生植物的养分策略及适应机制,为消落带生态系统养分结构及其功能演变机制研究提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

三峡水库是三峡大坝建成蓄水后形成的总面积达 1084 km²(175 m 高水位期)的人工湖,坝址位于湖北省宜昌市秭归县境内,范围涉及湖北省和重庆市 21 个县市区。整个库区以峡谷地貌为主,横跨川东岭谷和鄂中山区峡谷,北临大巴山,南依川鄂高原,属亚热带湿润季风气候,年平均气温在 16.5—18.0℃,年降雨量 1000—1800 mm,土壤类型以黄壤、紫色土、石灰土、石灰土、水稻土和潮土等为主。

三峡水库采用“蓄清排浑”的运行策略,每年 10 月中旬蓄水至 175 m,次年 1 月份开始缓慢放水,至 5 月初水位降低至 145 m,在库区周围形成了一个面积约 349 km²的水库消落带。夏季落干期,大量植物生长,冬季水淹后植物逐渐枯亡腐烂,成为水库养分循环的重要环节。受水淹胁迫影响,消落带植物群落结构相对简单,形成了以狗牙根、狼把草、苍耳、苘麻、狗尾草(*Setaria viridis*)、香附子和水蓼(*Polygonum hydropiper*)、稗(*Echinochloa crusgalli*)等为优势植物的草本群落^[21-23]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地布设和样品采集

2018 年 7 月,对三峡库区消落带 4 种优势植物的分布概况进行了调查并确定采样断面。在三峡库区腹

心区域,沿长江干流自上游向下游依次选择涪陵(FL)、忠县(ZX)、万州(WZ)、云阳(YY)、奉节(FJ)、巫山(WS)、香溪(XX)、秭归(ZG)等地设置 8 个调查断面(图 1 所示),同时在澎溪河、大宁河、香溪河设置 3 个支流消落带的调查断面,以保证断面设计的代表性。每个断面选择人为干扰较少、生境特征相似的消落区设置 3 个重复样地,共计 33 个样地。根据植物群落分布情况,在消落带中部(约 155—165 m 范围内)设置长 30 m 的样带进行调查和采样;调查样地范围内主要植物群落状况、蓄水前土地利用类型、坡度、土壤质地等生境特征见表 1。每个样地内选定狗牙根、狼把草、苍耳、苘麻 4 种植物,随机选取 10—30 株/丛长势良好的植株,采集植物根、茎、叶样品,装入信封袋带回。

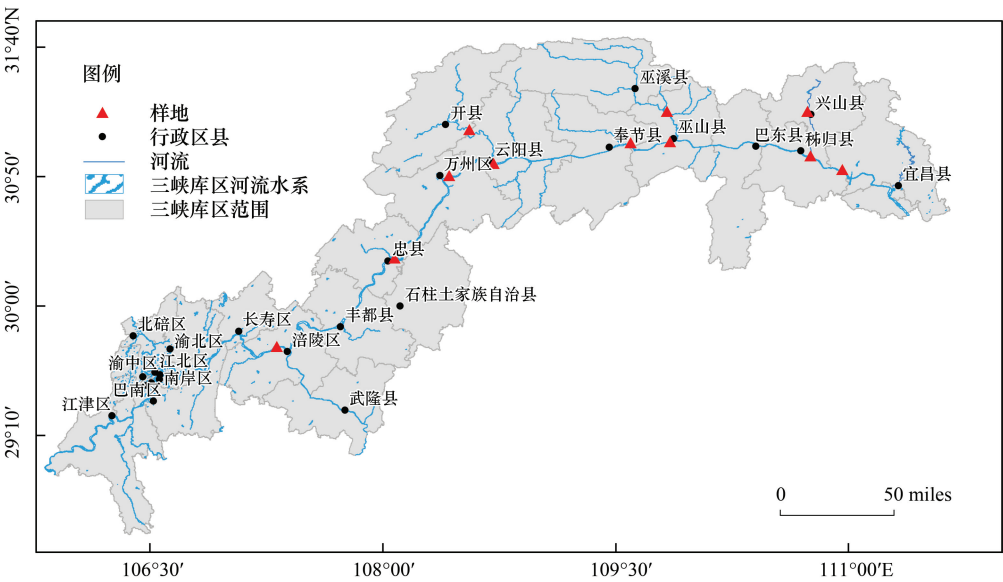


图 1 研究区域样地分布
Fig.1 Distribution of sampling sites in the littoral zone

表 1 11 个样地的基本生境特征
Table 1 Basic habitat characteristics of 11 sampling sites

样地 Sample site	坡度 Gradient	底质类型 Sediment types	蓄水前土地利用类型 Land utilization type before impoundment	群落内优势物种 Dominant species in community
涪陵	25°	黏土、细沙	自然草地、旱地	狗牙根群落、苍耳群落、苘麻群落、狼把草群落、稗群落等
忠县	10°—30°	黏土	农田(水田)	狗牙根群落、狗牙根-苍耳群落、苘麻-狗牙根群落、水蓼群落等
万州	10°—30°	黏土	农田、自然疏林地	狗牙根群落、苘麻群落、稗群落、苍耳群落、草木樨群落等
云阳	15°—30°	黏土	自然疏林地	狗牙根群落、酸模叶蓼群落、苍耳群落、狼把草群落
奉节	25°—40°	粗砂、基岩	自然灌草丛、农田(旱地)	狗牙根群落、苍耳群落、草木樨群落、狼把草群落、苘麻群落
巫山	20°—45°	粗砂、基岩	自然灌草丛	狗牙根群落、苍耳群落、苘麻群落、草木樨群落、稗群落
香溪	25°—45°	黏土	农田(旱地)	狗牙根群落、草木樨群落、苍耳群落、苘麻群落、狼把草群落
秭归	25°—60°	粗砂	自然疏林地、旱地	狗牙根群落、苍耳群落、草木樨群落、苘麻群落
澎溪河白夹溪	5°—15°	黏土	自然灌草丛	狗牙根群落、苍耳群落、香附子群落、狼把草群落等
大宁河大昌镇	20°—35°	黏土	农田(旱地)、自然疏林地	苍耳群落、狗牙根群落、水蓼群落
香溪河昭君镇	25°—45°	细砂	自然林地、农田(旱地)	狗牙根群落、苍耳群落、狼把草群落、苘麻群落等

1.2.2 样品处理与测定

将采集的植物样品清洗后放于烘箱中 105℃ 杀青 2 h, 然后 80℃ 烘干至恒重, 烘干后的样品用粉碎机粉碎过 0.15 mm 筛, 装入密封袋保存待测。

植物有机碳(C)含量测定采用 $K_2Cr_2O_7-H_2SO_4$ 外加热、 $FeSO_4$ 反滴定法测定; 植物样品经浓 $H_2SO_4-H_2O_2$ 法消煮完全后, 消煮液分别利用流动分析仪(吉天 FIA-6000⁺)测定植物全氮(N)含量, 利用钒钼黄显色-分光光度法和火焰光度法测定植物全磷(P)和全钾(K)含量。

1.2.3 数据处理

采用 Excel 2010 对数据进行初步处理, 利用 SPSS 18.0 对数据进行统计分析。不同植物、不同器官之间采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验差异显著性, 采用一般线性模型(GLM)分析样地、物种、器官对植物养分含量及化学计量比的交互影响。用 Canoco 5 对植物不同器官养分化学计量特征进行冗余分析(RDA), 变异系数(Coefficient of Variation, CV) = 标准偏差/平均数 × 100% 计算得出; 利用 GraphPad-8.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同植物各器官 C、N、P、K 含量及化学计量比特征

消落带 4 种植物根、茎、叶养分含量及变化范围如表 2 所示。根、茎 C 含量在不同物种间无显著差异($P>0.05$), 而叶片 C 含量表现为狗牙根与狼把草显著高于苘麻与苍耳($P<0.05$); 根、茎、叶 N 含量变化范围分别为 3.1—14.9、3.1—19.2、10.1—48.3 mg/g, 根、茎的 N 含量在 4 种植物之间也无显著差异($P>0.05$), 但叶片 N 含量差异显著, 呈狗牙根<苘麻<苍耳<狼把草, 狗牙根叶片 N 含量比狼把草低 45%。同时, 无论何种器官, 狗牙根 P、K 含量均显著低于其他 3 种植物($P<0.05$)。不同物种间 C 含量变异性最低, 仅为 4%—8%, 而 N、P、K 含量变异性达 29%—43%, 表明不同物种对营养元素的需求存在较大差异。

从养分分配策略看, 4 种植物根、茎、叶的 C、N、P、K 含量分配基本相似。植物叶片的 C 含量均低于根和茎, 且苍耳和苘麻达到显著水平($P<0.05$); 相反, 叶片的 N、P、K 含量则显著高于根和茎(苍耳的 P 含量和狼把草的 K 含量除外)($P<0.05$), 特别是植物叶片的 N 含量是其根、茎 N 含量的 3—5 倍。根和茎的 C、N 含量无显著差异, 而茎的 P、K 含量略高于根。

如图 2 所示, 不同物种间和器官间的化学计量比特征差异较大。4 种植物根、茎 C/N 的平均值分别为 60.5、65.6, 显著高于叶片($P<0.05$), 是叶片 C/N (17.1) 的 3.5 和 3.8 倍; 物种之间, 狗牙根的根 C/N 略低于其他三种植物, 而茎和叶的 C/N 则均高于其他植物, 特别是叶达到了显著水平($P<0.05$)。同种植物不同器官的 C/P 和 C/K 均表现为根>茎>叶的规律($P<0.05$), 而在不同物种之间均呈狗牙根最高, 狼把草次之, 苍耳和苘麻较低的趋势。消落带 4 种植物根、茎、叶 N/P 的平均值分别为 2.4、2.0 和 5.2, N/K 分别为 0.6、0.4 和 1.1, 均表现为叶片显著高于根、茎($P<0.05$); 根、茎 N/P 和 N/K 在不同物种之间差异不大, 但狗牙根的根 N/P 和 N/K 显著高于其他 3 种植物($P<0.05$); 叶片 N/P 和 N/K 在不同物种间差异明显, 狼把草高于狗牙根, 苍耳和苘麻均较低。K/P 在植物之间、器官之间差异均不大。

2.2 消落带 4 种典型植物化学计量特征的空间分布

植物养分特征及计量比变异性受生境条件综合影响。本研究进一步分析了库区环境变化对植物生态化学计量特征的影响。结果表明(图 3), 沿长江干流自上游至下游, 库区消落带植物根、茎 C 含量呈现先缓慢升高, 后降低的趋势, 在下游巫山(WS)断面出现峰值, 而叶片 C 含量则无明显空间变异; 根、茎、叶 N 含量空间上呈现较为一致的变化规律, 在上游涪陵(FL)和忠县(ZX)较高, 随后迅速降低并保持相对稳定; P 含量空间变化呈波动变化, 仅在中游云阳(YY)出现峰值, 下游巫山(WS)和秭归(ZG)出现低谷, 其他断面保持稳定; 不同器官中 K 含量均呈自上游至下游降低趋势, 在上游的涪陵(FL)和忠县(ZX)及中游的云阳(YY)出现峰值, 其他断面均较低。

表 2 消落带 4 种植物器官 C、N、P 和 K concentrations in different organs of plants in the littoral zone

Table 2 Characteristics of C, N, P and K concentrations in different organs of plants in the littoral zone

物种 Species	C 含量 C concentration/(mg/g)			N 含量 N concentration/(mg/g)			P 含量 P concentration/(mg/g)			K 含量 K concentration/(mg/g)		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
狗牙根	平均值	419.7Aa	408.4Aa	8.9Ba	6.4Ba	18.1Ac	2.6Bc	2.8Bc	3.5Ab	7.6Cb	13.6Bb	17.3Ac
<i>Cynodon dactylon</i>	标准差	20.7	18.6	2.6	2.4	4	0.7	0.5	0.5	3.6	3.3	3.6
	范围	387.5—443.8	382.4—440.0	5.5—13.3	4.3—11.1	14.3—26.3	1.6—4.2	2.5—4.1	3.0—4.6	4.9—17.7	8.8—21.1	12.6—23.9
	平均值	411.6Aa	415.9Aa	7.1Ba	6.9Ba	32.4Aa	3.4Bb	3.9Bb	5.3Aa	16.1Aa	19.7Aab	21.3Ab
狼把草	标准差	19.1	17.6	2.7	2.9	7.9	0.7	0.9	0.9	4	8.8	4.2
<i>Bidens tripartita</i>	范围	377.1—437.7	379.6—444.2	3.5—13.2	3.4—11.7	21.4—43.6	2.4—4.5	2.5—5.3	3.9—6.9	11.7—26	8.9—37.8	14.8—28.8
	平均值	422.8Aa	396.9Ba	8.2Ba	9.1Ba	27.2Ab	4.4Aa	5.4Aa	5.4Aa	19.1Ba	24.4Ba	30.9Aa
	标准差	13.8	33.8	2.1	3.9	9	0.6	1.5	1.8	4.7	8.9	5.4
苍耳	范围	400.9—447.8	324.4—433.0	5.7—11.9	5.5—19.2	15.3—48.2	3.5—5.1	2.2—7.5	2.8—9.9	13.1—26.2	9.5—38.0	18.9—37.7
	平均值	421.9Aa	420.8Aa	7.4Ba	7.3Ba	22.7Abc	4.2Ba	4.5Bab	6.0Aa	19.0Ba	20.1Bab	28.8Aa
	标准差	13.2	17.7	3.7	3.2	7.1	0.7	1	1.1	5.2	8.1	4.4
苘麻	范围	397.7—440.9	386.6—444.2	3.1—14.9	3.1—12.4	10.1—34.9	2.9—5.0	3.2—6.2	4.3—7.4	14.0—32.2	14.1—35.3	23.2—36.9
	平均值	419.0±17.1	413.0±21.0	7.9±2.8	7.4±3.1	25.1±8.8	3.7±1.0	4.1±1.0	5.0±1.6	15.4±6.4	19.5±8.2	24.5±7.1
	变异系数 CV	4%	6%	35%	43%	35%	28%	33%	29%	41%	43%	29%

表中不同小写字母代表不同物种间差异性显著 ($P<0.05$), 不同大写字母表示同一植物不同器官差异显著 ($P<0.05$)

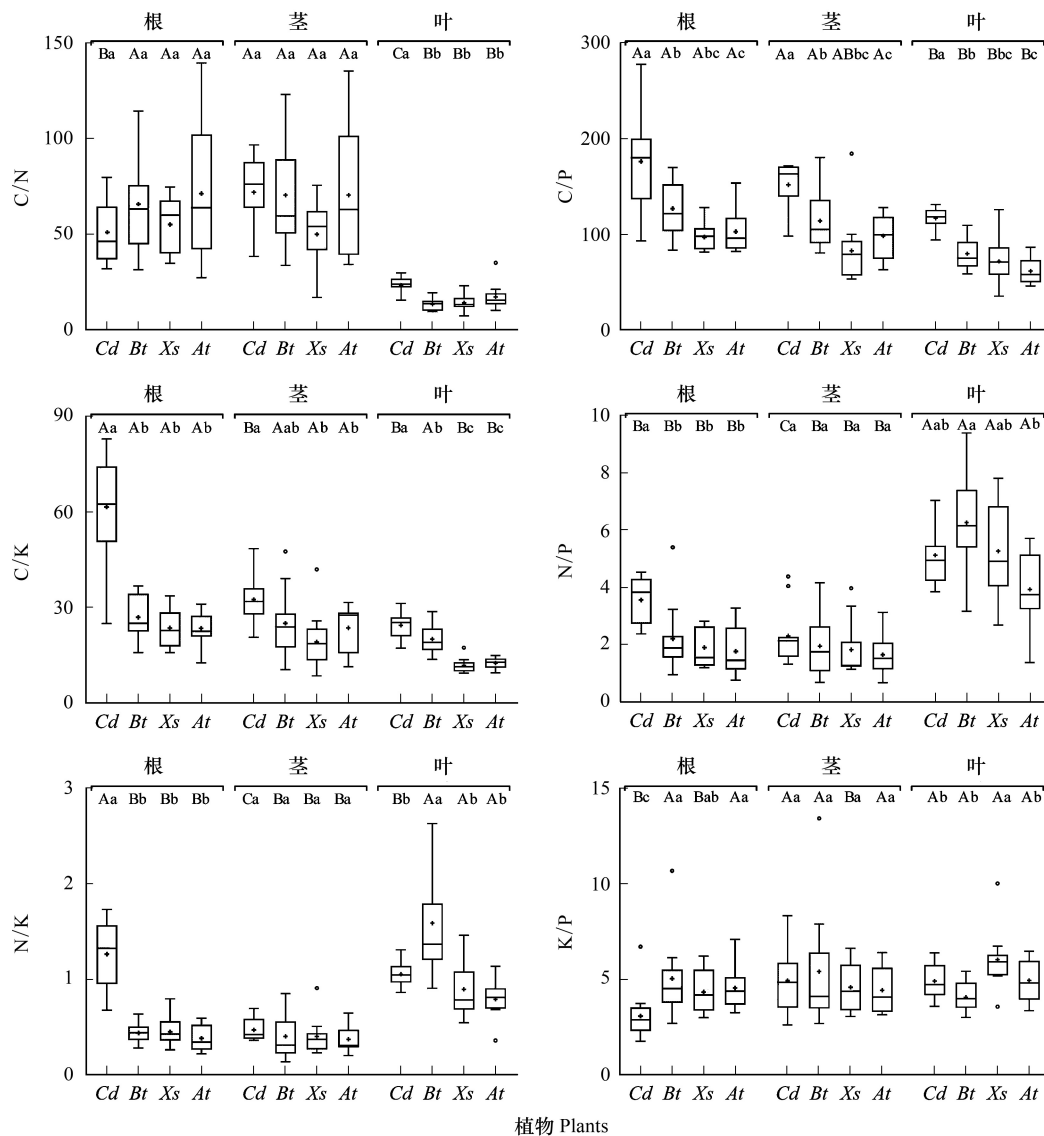


图 2 4 种植物不同器官的化学计量比特征

Fig.2 Characteristics of stoichiometric ratio of different plant organs in the littoral zone

Cd:狗牙根 *Cynodon dactylon*; Bt:狼把草 *Bidens tripartita*; Xs:苍耳 *Xanthium sibiricum*; At:苘麻 *Abutilon theophrasti*; 图中不同小写字母表示不同物种之间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示同一植物不同器官之间差异显著 ($P < 0.05$), + 表示平均值

受养分含量空间变异性的影响,植物根、茎、叶的化学计量比也呈一定的空间分布规律(图 3)。与 N 和 K 含量相反, C/N、C/K 均呈从涪陵 (FL) 至万州 (WZ) 迅速提高, 随后缓慢波动, 空间变异主要出现于库区上游断面。根、茎 C/P 比则沿程呈现缓慢升高的趋势。4 种植物各器官 N/P、K/P 变化波动较大, 库区上游较高, 中游降低, 到下游又上升的趋势; N/K 在空间变化不大, 除涪陵外基本稳定。

变异系数反映了不同生境下植物化学计量特征的变化强度。图 3 所示, 消落带植物不同养分及计量比对生境变化的敏感性不同, 其中 C 含量变异性最小, 低于 5%, 而 N 含量、C/N、N/P 的变异系数较高 (均大于 35%), P 含量和 C/P 的变异系数相对较低 (平均为 20% 和 22%); 不同器官化学计量特征的变异系数大体呈叶片明显低于根、茎。

2.3 消落带植物 C、N、P、K 化学计量特征的变异来源分析

利用多因素方差分析了样地、物种和器官 3 个因子对消落带植物养分含量及计量比的影响, 结果显示: 物

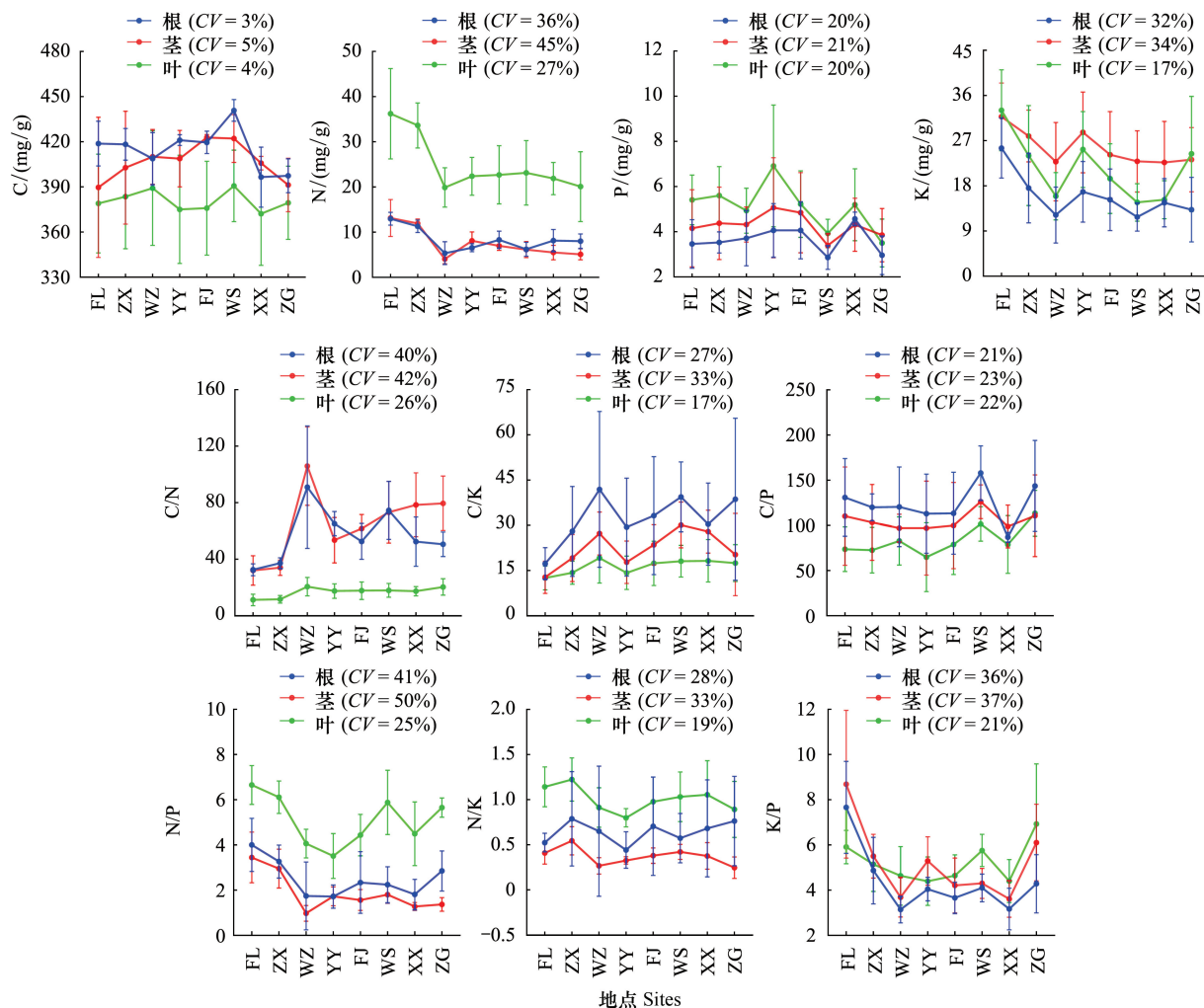


图3 消落带植物各器官 C、N、P、K 化学计量特征的空间变化

Fig.3 Spatial variations in characteristics of C, N, P and K stoichiometry of in different plant organs in the littoral zone

FL: 涪陵; ZX: 忠县; WZ: 万州; YY: 云阳; FJ: 奉节; WS: 巫山; XX: 香溪; ZG: 秭归; CV 表示 4 种植物不同器官化学计量特征的空间变异系数的平均值

种和器官对植物化学计量特征的影响显著大于样地 ($P < 0.001$), 其中器官的影响作用最大 (表 3)。物种和器官对植物 C、N、P、K 含量均具有极显著影响, 且物种对植物 C/P 有极显著影响, 器官对 C/N、N/P 极显著影响 ($P < 0.001$); 而样地只对 N 含量及 C/N 影响达到极显著水平 ($P < 0.001$); 物种和器官的交互作用对植物 C、N 含量影响极显著 ($P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 三峡库区消落带植物的化学计量总体特征分析

植物作为生态系统结构的基础和元素循环的载体, 其养分含量及计量比值是生态系统过程和功能的重要特征。不同类型生态系统的植物 C 同化能力及养分需求具有较大差异^[1], 特别是受水分主导的生态系统的演变, 随水分过程变化, 植物养分策略会从主动型向被动型转变^[37-38]。本研究发现, 受冬季水淹和夏季干旱的双重胁迫, 4 种典型植物叶和茎的 C 含量均明显低于全国陆地植物的平均水平 (436.5)^[38] 和全球陆地植物 C 含量的范围 (450—500 mg/g)^[39], 但 N、P 含量却远高于全国和全球水平 (表 4); 叶片 K 含量也高于全国草本植物叶片的平均水平 (17.9 mg/g) 和全国 660 种植物叶片的平均水平 (15.1 mg/g)^[15] (表 4), 说明消落带植

物的固碳能力较弱,而养分吸收能力较强,可能具有与陆地植物不同的养分吸收和利用策略。其原因可能是:一方面,冬季水淹,夏季出露导致土壤矿化加速,有效养分增加^[40],从而增加了植物对 N、P、K 的吸收;另一方面,夏季消落带成为水陆界面的拦截屏障,积累了大量面源污染物,使植物生长得到一定的养分补给;此外,淹水胁迫和夏季干旱促使植物保护性酶和蛋白质的合成,降低了碳同化能力,增强了养分需求性^[33],进而改变养分策略。与我国主要的自然水陆界面系统相比,消落带植物茎、叶的 N、P 含量也比较高,但仍在中国湿地植物 N、P 变化范围内^[37],表明消落带作为一种特殊的湿地类型,其植被演变过程中逐渐形成了与湿地植被相似的化学计量特征,而与陆地植被产生了明显分异。

表 3 一般线性模型 (GLM) 分析样地、物种和器官对植物 C、N、P、K 化学计量特征的影响

Table 3 General linear model (GLM) analysis of effects of site, species, organ and their interactions on C, N, P and K stoichiometry

化学计量特征 Stoichiometry	样地 Site	物种 Species	器官 Organ	样地×物种 Site×Species	样地×器官 Site×Organ	物种×器官 Species×Organ	样地×物种×器官 Site×Species×Organ
C	6.8	32.6 **	107.7 **	1.6	1.1	24.7 **	1.1
N	42.6 **	67.4 **	1237.7 **	5.5	4.8	44.8 **	3.3
P	7.2	51.3 **	27.2 **	2.2	1.2	3.7	1.0
K	6.2	20.5 **	17.5 **	0.5	0.4	1.3	0.2
C/N	7.7 **	3.9	101.3 **	0.8	1.7	1.7	0.4
C/P	1.2	13.1 **	7.5	0.4	0.3	0.3	0.2
C/K	0.5	2.6	2.6	0.0	0.1	0.2	0.0
N/P	5.4	6.2	92.1 **	0.9	0.4	2.1	0.4
N/K	0.7	2.8	12.1	0.2	0.1	1.2	0.1
K/P	5.7	0.5	2.4	0.7	0.8	2.1	0.4

* * 表示极显著水平 $P < 0.002$

养分的计量比能够较好的表征植物的养分利用效率和生长速率特征^[1]。一般认为,由于植物体内碳固定需要大量蛋白酶和矿物质代谢参与^[4],因此植物 C/N、C/P、C/K 越高,表明对养分的利用效率越高。“生长速率假说”认为,高生长速率的植物具有较低的 C/N、C/P 及 N/P^[4]。本研究中,4 种消落带植物 C/N、C/P、C/K 均远低于全国陆生植物^[38],也低于一些典型湿地植物(表 4),表明消落带植物具有相对较低的养分利用效率和较高的生长速率,这与李小峰等^[41]对百花湖消落带植物的研究结果一致,也与一些自然河岸带植物的适应机制有一定的相似性^[42]。吴统贵等^[43]研究发现潮间带(水-陆界面系统)植物也具有低 C/N、C/P 及 N/P 的特征,其原因可能是河岸带植物受夏季洪水和径流养分补给的季节性差异的影响,选择快速养分吸收和生长的策略^[42]。

植物叶片 N/P、N/K、K/P 能够表征植物营养限制状况,当 $N/P < 14$ 植物生长受氮限制, $N/P > 16$ 则受磷限制^[44],当植物地上部分(茎和叶) $N/K > 2.1$ 和 $K/P < 3.4$ 时,K 就会成为植物生长的主要限制因子^[45]。与全国 753 种陆地植物叶片的 N/P (16.3)^[14] 和全球植物叶片 N/P (13.8)^[17] 相比,消落带植物叶片 N/P 平均为 5.2 (范围为 1.4—9.4),N/K 仅为 1.1(图 2),表明三峡水库消落带植物生长受到明显的氮限制,这与之前三峡水库消落带稀归段草本植物研究结果一致^[33]。对三峡库区消落带土壤氮磷比研究结果也显示,土壤全氮和有效氮较低,而磷含量较高,整个库区土壤均呈现明显的氮限制^[46]。多因素方差分析结果也表明仅样地对植物 N 含量的影响达到极显著性水平(表 3),因此消落带土壤 N 供给可能是影响植物化学计量特征的重要因素。然而,本研究 4 种消落带植物 N 含量高于大部分陆生和湿地植物(表 4),表现出较强的 N 吸收效率和对 N 限制的适应能力,这也可能是消落带植物除淹水适应外的另一个重要的适应机制。

3.2 三峡库区消落带植物化学计量特征的种间差异

不同植物化学计量特征及养分分配策略存在差异,能够在一定程度上反映植物的适应能力^[52]。狗牙根作为消落带分布最广的植物^[26],能够在一定程度表征消落带植物的适应特征。本研究发现狗牙根的化学计量特征表现出与其他 3 种植物有明显不同(表 2)。一方面,狗牙根叶片 C 含量高于苍耳和苘麻,表明其具有

较强的碳同化能力,而且一般认为植物叶片的 C 含量越高,其对外界环境胁迫的防御能力会越强^[53-54]。另一方面,狗牙根 N、P、K 含量显著低于其他 3 种植物(根 N 含量除外),但更接近我国湿地植物平均水平^[37],表现出其对养分的低需求性和水淹环境的高适应性的特征。化学计量比的分析也发现,尽管消落带植物均属低养分利用效率和高生长速率型植物,但狗牙根具有比其他 3 种植物略高的 C/N、C/P、C/K(图 2),属于相对低生长速率和高养分利用效率植物。同时,狗牙根根系的 N/P、N/K 也显著高于其他 3 种植物,在土壤 N 限制条件下^[48],其根系具有更强的 N 吸收能力。进一步通过 RDA 分析,将 4 种植物养分含量及计量比与样地之间进行耦合关联(图 4),结果显示,狗牙根具有与其他三种植物不同的空间聚集模式,且受到样地变化的影响较小,特别是茎和叶片,进一步表明狗牙根养分含量及计量比受到样地变化的影响最弱,生长过程中能保持较强的内稳性。综上,狗牙根高抗逆性、养分的低需求、高利用效率、低生长速率以及较强的内稳性可能是其在消落带广泛分布的重要机制。以狗牙根为代表,水库消落带植物在受多重胁迫影响下,可能通过提高生长速率和固碳效率以实现养分的积累,进而提高生存能力和代谢速率,这与胁迫环境下植物“生存—生长—繁殖”优先级策略一致。

表 4 消落带 4 种典型植物 C、N、P 化学计量特征与其他研究比较
Table 4 Comparison of C, N, and P, stoichiometry of four species in this study to previous researches

		物种数 Number of species	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	C/N	C/P	N/P	数据来源 References
消落带草本植物	根 Root	4	419.0	7.9	3.7	60.5	126.0	2.4	本研究
Typical herbaceous species	茎 Stem		413.0	7.4	4.1	65.6	111.7	1.9	
in the Littoral Zone	叶 Leaf		381.9	25.1	5.0	17.1	82.7	5.2	
中国主要湿地植物	茎 Stem	649	—	7.9	1.7	—	—	4.6	[37]
Major wetland plants in China	叶 Leaf		—	16.07	1.85	—	—	8.67	
中国陆生植物	根 Root	4159	418.2	4.85	0.47	86.2	889.8	10.3	[38]
Terrestrial plants in China	茎 Stem		448.3	3.04	0.31	147.5	1446.1	9.8	
	叶 Leaf		436.8	14.14	1.11	30.9	393.5	12.7	
鄱阳湖湿地植物叶片									
Leaves of dominant plant species in Poyang lake wetland		6	414.30	21.14	1.6	20.80	265.20	13.40	[47]
新疆艾比湖流域植物叶片									
Plant leaves in Aibi Lake Wetland Natural Reserve of Xinjiang		20	428.6	20.5	0.9	22.7	512.93	25.7	[48]
渥洼池湿地芦苇植物叶片									
Phragmites australis leaves in Wowachi wetland		1	363.6	15.8	1.9	23.9	201.4	8.7	[49]
太湖流域河岸带植物叶片									
Herbaceous plant leaf in riparian zone of Taihu Lake basin		—	273.5	17.5	4.3	18.0	69.2	4.2	[42]
中国草地植物叶片									
Leaf in the grassland biomes of China		213	438.0	27.6	1.90	17.9	230.5	15.3	[50-51]
中国陆生植物叶片									
Leaf of terrestrial plant species in China		753	—	20.2	1.5	—	—	16.3	[14]
全球陆生植物叶片									
Leaf of terrestrial plant species in the globe		1280	464.0	20.1	1.8	23.8	300.9	13.8	[16-17]

植物养分在各器官中的不同分配策略能够反映植物在适应环境中的进化趋势^[55]。消落带植物各器官 C 含量差异不大,叶片略低于根、茎(表 2)。4 种植物 N、P、K 含量的分配上具有相似策略,均呈现叶片显著高于茎和根,这与百花湖消落区植物养分在器官的分配策略一致^[41],与封焕英^[56]、赵亚芳^[57]等研究陆生植物

分配策略也具有相似性,表明消落带植物养分分配策略并未出现明显变化。不同植物叶片 C/N、C/P、C/K 均显著低于根、茎,与水生植物^[49]、湿地植物^[41]表现相似,与大部分陆生植物研究结果也相同^[56],这主要因为叶片是代谢和生长速率最快的器官,养分积累有利于光合固碳,符合生态化学计量的“生长速率假说”^[4];同时,消落带植物 N/P、N/K 均呈根、茎<叶,在 N 限制的背景下,植物能够更大限度的减少叶片的 N 限制,提高植物生产代谢,这与一些湿地系统中植物适应策略基本一致^[49,53]。通过 RDA 分析进一步表明(图 4),叶片的生态化学计量特征在不同样地聚集性较好,表明不同样地间差异较小,尤其以狗牙根最显著。叶片作为代谢最活跃的器官,消落带植物优先考虑叶片的稳态,降低叶片对环境的变化的敏感性,保障植物的固碳和生长。总之,消落带 4 种植物的养分分配策略无明显的种间分异,而且与其他生态系统具有相似性,未呈现出特殊性。

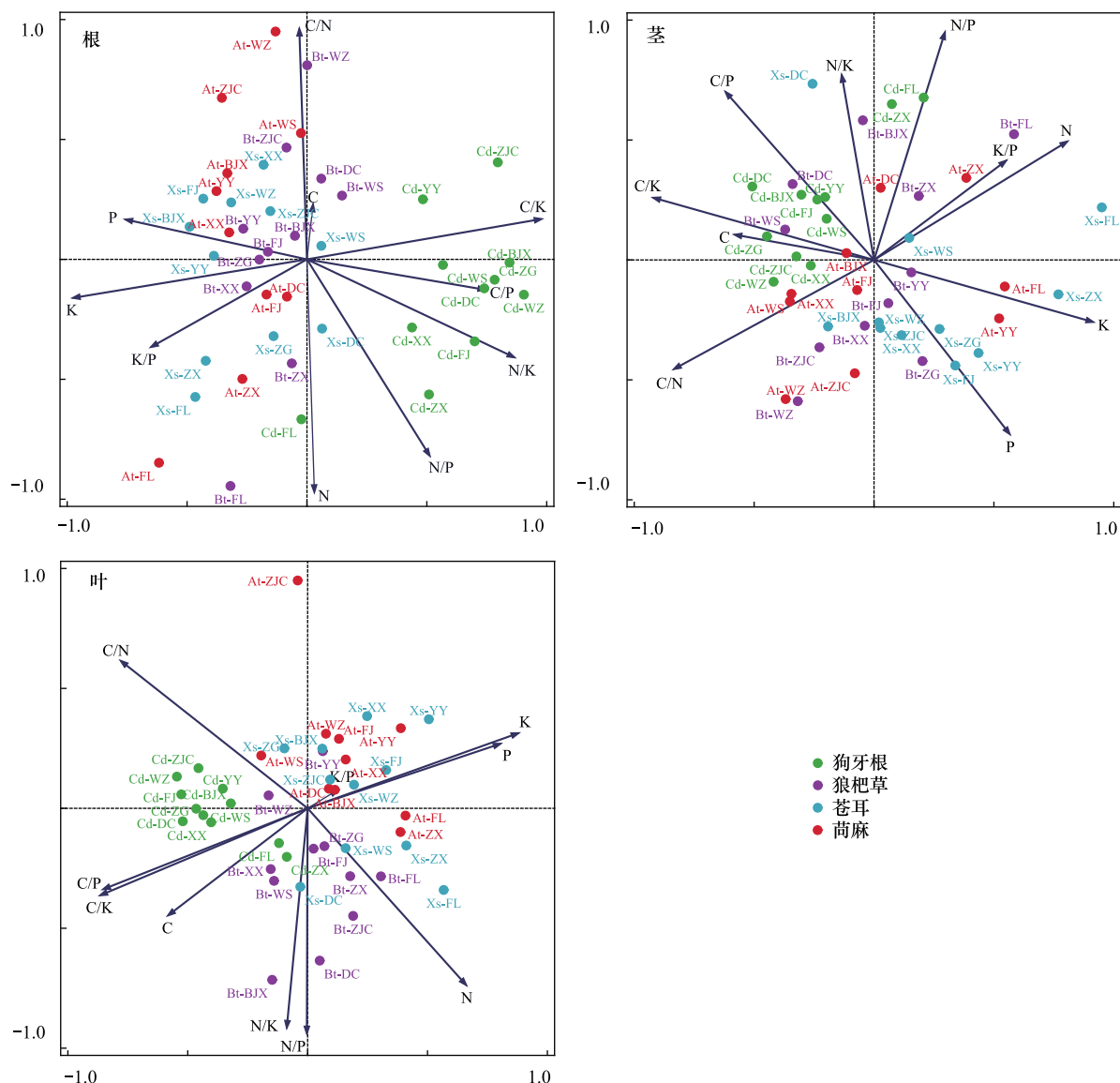


图 4 消落带 11 个样地 4 种植物不同器官化学计量特征 RDA 分析

Fig.4 Redundancy analysis of C, N, P, and K stoichiometry of different organs in four species

BJX:白家溪;DC:大昌;ZJC:昭君村

3.3 消落带植物化学计量特征的空间分布规律

三峡库区消落带涉及范围广,环境变异大,对植物生态化学计量特征具有重要影响。尽管本研究中多因

素方差分析结果表明样地对植物化学计量学的影响小于物种和器官(表 3),但植物养分含量及计量比特征在不同样地间仍存在一定差异(图 3)。首先,4 种植物 C 含量在不同样地间变化不大,平均变异系数仅为 4% (图 3),表明库区消落带植物固碳能力受生境影响较弱。研究认为,植物固碳能力受到太阳辐射、温度、湿度、CO₂浓度、水分及养分供给等多种外部环境因素影响^[58]。本研究三峡库区范围内气候条件空间变异性较小^[59],对光合固碳效率影响有限。尽管库区地形、土壤养分的空间变异较大^[46],但植物能够通过调整养分策略保持其固碳能力的相对稳定^[39]。张彬^[60]等研究指出,三峡库区消落带不同土壤类型中有机质含量并无显著差异,这可能与消落带植物群落均质化^[25]和植物 C 含量相对稳定有关。其次,消落带植物 N、K 含量空间变异性较高,且均呈自上游向下游减小的趋势空间分布规律。库区上游段涪陵和忠县处于库中低山中丘区,土壤侵蚀略弱,土壤发育更成熟,而下游段大巴山区地形坡度大,侵蚀加剧,导致土壤养分流失严重^[46],因此消落带土壤 N、K 含量也呈现自上游向下游降低的特征^[32],成为影响植物 N、K 含量空间分布的主要因素。此外,库区土壤氮限制显著^[33,46],可能促使了同种植物氮吸收水平在不同样地间的分异。最后,植物 P 含量空间变异性明显弱于 N、K,但仍呈现库区下游段(奉节、巫山、秭归)较低的趋势,这也主要与下游段样地坡度较大(表 1),土壤相对贫瘠有关。

消落带植物 C/N、C/P、C/K 空间规律与 N、P、K 完全相反(图 3),表明植物 C/N、C/P、C/K 主要由营养元素决定,而且自上游向下游土壤养分含量降低^[32],导致在万州断面之后植物 C/N、C/K 显著提高。库区消落带植物 N/P 呈现两端高,中间低的空间模式,表明研究区内不同样地 N 限制强度存在差异,特别是在中游的万州、云阳、奉节等断面,植物根、茎 N/P 小于 2,叶片也小于 5,表现出更严格的 N 限制。这些断面土壤属灰岩、紫色砂岩上发育的黄棕壤和紫色土,有机质和氮含量较低,而磷和钾含量丰富^[46]。而向下游至秭归,土壤以黄壤为主,P 限制增强,N 限制减弱^[32],从而使 N/P 比升高。这种氮限制格局在消落带生态系统演变中的作用仍待进一步的研究。当然,地质地貌、地形、土壤以及水淹深度等均可能导致消落带土壤养分供给差异,进而影响植物养分策略的空间分异,未来从植物化学计量学角度对探讨消落带植物群落演替与土壤演化的关系具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [3] Michaels A F. The ratios of life. *Science*, 2003, 300(5621): 906-907.
- [4] 曾德慧, 陈广生. 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.
- [5] Song Z L, Liu H Y, Zhao F J, Xu C Y. Ecological stoichiometry of N: P: Si in China's grasslands. *Plant and Soil*, 2014, 380(1/2): 165-179.
- [6] Heuck C, Spohn M. Carbon, nitrogen and phosphorus net mineralization in organic horizons of temperate forests: stoichiometry and relations to organic matter quality. *Biogeochemistry*, 2016, 131(1/2): 229-242.
- [7] He M Z, Dijkstra F A, Zhang K, Li X R, Tan H J, Gao Y H, Li G. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability. *Scientific Reports*, 2014, 4: 6932.
- [8] Hu M J, Peñuelas J, Sardans J, Sun Z G, Wilson B J, Huang J F, Zhu Q L, Tong C. Stoichiometry patterns of plant organ N and P in coastal herbaceous wetlands along the East China Sea: implications for biogeochemical niche. *Plant and Soil*, 2018, 431(1/2): 273-288.
- [9] Sardans J, Alonso R, Janssens I A, Carnicer J, Vereseglou S, Rillig M C, Fernández-Martínez M, Sanders T G M, Peñuelas J. Foliar and soil concentrations and stoichiometry of nitrogen and phosphorus across European *Pinus sylvestris* forests: relationships with climate, N deposition and tree growth. *Functional Ecology*, 2016, 30(5): 676-689.
- [10] Long M, Wu H H, Smith M D, La Pierre K J, Lü X T, Zhang H Y, Han X G, Yu Q. Nitrogen deposition promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant and Soil*, 2016, 408(1/2): 475-484.
- [11] 聂志刚, 吴江琪, 马维伟, 李广, 闫丽娟. 甘南尕斯湖湿地不同退化程度植物碳、氮、磷的化学计量特征及动态变化. *草地学报*, 2018, 26(2): 386-392.
- [12] 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.
- [13] Kang H Z, Zhuang H L, Wu L L, Liu Q L, Shen G R, Berg B, Man R Z, Liu C J. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Picea abies* across Europe: an analysis based on local observations. *Forest Ecology and Management*, 2011, 261(2): 195-202.
- [14] 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.
- [15] 秦海, 李俊祥, 高三平, 李钺, 李蓉, 沈兴华. 中国 660 种陆生植物叶片 8 种元素含量特征. *生态学报*, 2010, 30(5): 1247-1257.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片氮磷化学计量内稳性. *植物生态学报*, 2019, 43(1): 46-54.
- [19] Tian D S, Reich P B, Chen H Y H, Xiang Y Z, Luo Y Q, Shen Y, Meng C, Han W X, Niu S L. Global changes alter plant multi-element stoichiometric coupling. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 807-817.
- [20] 吕明权, 吴胜军, 陈春娣, 姜毅, 温兆飞, 陈吉龙, 王雨, 王小晓, 黄平. 三峡消落带生态系统研究文献计量分析. *生态学报*, 2015, 35(11): 3504-3518.
- [21] 孙荣, 袁兴中, 丁佳佳. 三峡水库蓄水至 156m 水位后白夹溪消落带植物群落生态学研究. *湿地科学*, 2010, 8(1): 1-7.
- [22] Yang F, Liu W W, Wang J, Liao L, Wang Y. Riparian vegetation's responses to the new hydrological regimes from the Three Gorges Project: clues to revegetation in reservoir water-level-fluctuation zone. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(2): 89-98.
- [23] Zhang Z Y, Wan C Y, Zheng Z W, Hu L, Feng K, Chang J B, Xie P. Plant community characteristics and their responses to environmental factors in the water level fluctuation zone of the three gorges reservoir in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(10): 7080-7091.
- [24] 马文超, 刘媛, 周翠, 王婷, 魏虹. 水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(4): 1128-1136.
- [25] 张爱英, 熊高明, 樊大勇, 谢宗强. 三峡水库运行对淹没区及消落带植物多样性的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2505-2518.
- [26] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 王勇, 张全发. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. *生态学报*, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [27] Wang T, Wei H, Ma W C, Zhou C, Chen H C, Li R, Li S. Response of *Taxodium distichum* to winter submergence in the water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir region. *Journal of Freshwater Ecology*, 2019, 34(1): 1-17.
- [28] 宋虹, 袁中勋, 任庆水, 杨文航, 王朝英, 李昌晓. 三峡消落带落羽杉人工幼林叶片分解及磷释放特征. *生态学报*, 2019, 39(21): 8100-8110.
- [29] 肖丽微, 朱波. 水环境条件对三峡库区消落带狗牙根氮磷养分淹水浸泡释放的影响. *环境科学*, 2017, 38(11): 4580-4588.
- [30] 王建超, 朱波, 汪涛, 易礼军. 三峡库区典型消落带草本植物氮磷养分浸泡释放实验. *环境科学*, 2012, 33(4): 1144-1151.
- [31] 朱妮妮, 郭泉水, 秦爱丽, 裴顺祥, 马凡强, 朱莉, 简尊吉. 三峡水库奉节以东秭归和巫山段消落带植物群落动态特征. *生态学报*, 2015, 35(23): 7852-7867.
- [32] Ye C, Chen C R, Butler O M, Rashti M R, Esfandbod M, Du M, Zhang Q F. Spatial and temporal dynamics of nutrients in riparian soils after nine years of operation of the Three Gorges Reservoir, China. *Science of the Total Environment*, 2019, 664: 841-850.
- [33] 米玮洁, 邹怡, 李明, 陈明秀, 董方勇. 三峡水库消落区典型草本植物氮、磷养分计量特征. *湖泊科学*, 2016, 28(4): 802-811.
- [34] 刘明辉, 谢婷婷, 李瑞, 李丽娟, 李昌晓. 三峡库区消落带池杉-土壤碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2019, 40(9): 3072-3084.
- [35] Mao R, Chen H M, Zhang X H, Shi F X, Song C C. Effects of P addition on plant C: N; P stoichiometry in an N-limited temperate wetland of Northeast China. *Science of the Total Environment*, 2016, 559: 1-6.
- [36] Li F, Hu J Y, Xie Y H, Yang G S, Hu C, Chen X S, Deng Z M. Foliar stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in wetland sedge *Carex brevicuspis* along a small-scale elevation gradient. *Ecological Indicators*, 2018, 92: 322-329.
- [37] 胡伟芳, 章文龙, 张林海, 陈晓艳, 林伟, 曾从盛, 全川. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1041-1052.
- [38] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [39] Ma S H, He F, Tian D, Zou D T, Yan Z B, Yang Y L, Zhou T C, Huang K Y, Shen H H, Fang J Y. Variations and determinants of carbon content in plants: a global synthesis. *Biogeosciences*, 2018, 15(3): 693-702.
- [40] 简尊吉, 裴顺祥, 郭泉水, 秦爱丽, 马凡强, 赵玉娟, 肖文发, 康义. 三峡水库峡谷地貌区消落带土壤氮磷钾、有机质含量和 pH 值的时空动态. *应用生态学报*, 2017, 28(9): 2778-2786.

- [41] 李小峰, 李秋华, 秦好丽, 陈峰峰, 刘送平, 高廷进, 欧腾. 百花湖消落带常见植物氮磷钾营养元素含量分布特征研究. 环境科学学报, 2013, 33(4): 1089-1097.
- [42] 韩琳, 李征, 曾艳, 安树青, 冷欣. 太湖流域河岸带不同土地利用下草本植物叶片和土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学杂志, 2013, 32(12): 3281-3288.
- [43] 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.
- [44] 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.
- [45] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, De Ruiter P C. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. Ecology, 2000, 84(8): 2191-2199.
- [46] 唐将, 李勇, 邓富银, 付绍红. 三峡库区土壤营养元素分布特征研究. 土壤学报, 2005, 42(3): 473-478.
- [47] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [48] 阿布里孜·阿不都热合曼, 吕光辉, 张雪妮, 公延明. 新疆艾比湖流域植物光合器官碳、氮、磷生态化学计量特征. 生态学杂志, 2015, 34(8): 2123-2130.
- [49] 王利平, 张剑, 耿亚军, 葛少青, 孙文, 范双萍. 渥洼池湿地芦苇叶片碳、氮、磷生态化学计量学特征及其影响因素. 湿地科学, 2018, 16(3): 417-423.
- [50] 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.
- [51] 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.
- [52] 鲁静, 周虹霞, 田广宇, 刘贵华. 洱海流域 44 种湿地植物的氮磷含量特征. 生态学报, 2011, 31(3): 709-715.
- [53] 樊月, 潘云龙, 陈志为, 林晗, 徐冉, 吴承祯, 洪滔. 四种红树植物根茎叶的碳氮磷化学计量特征. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1041-1048.
- [54] 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 L, Niinemets Ü, 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.
- [55] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Yu Q, Yu G R. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. Oikos, 2018, 127(10): 1506-1514.
- [56] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2019, 39(5): 1572-1582.
- [57] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 王国兴, 孙鹏跃, 白小芳. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化. 植物学报, 2014, 49(5): 560-568.
- [58] 宋亮平, 楚新正, 杨晶. 艾比湖湿地边缘带典型植物固碳能力研究. 干旱区地理, 2016, 39(1): 136-143.
- [59] 向菲菲, 王伦澈, 姚瑞, 牛自耕. 三峡库区气候变化特征及其植被响应. 地球科学, 2018, 43(S1): 42-52.
- [60] 张彬. 三峡水库消落带土壤有机质、氮、磷分布特征及通量研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2013.