

DOI: 10.5846/stxb202007091789

刘京涛, 李安琦, 孙景宽, 宋爱云, 夏江宝. 黄河三角洲贝壳堤湿地优势灌木碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(10): 3805-3815.

Liu J T, Li A Q, Sun J K, Song A Y, Xia J B. Foliar C, N, and P stoichiometry of dominant shrubs in the chenier wetland of the Yellow River Delta, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3805-3815.

黄河三角洲贝壳堤湿地优势灌木碳、氮、磷化学计量特征

刘京涛^{1,*}, 李安琦², 孙景宽¹, 宋爱云¹, 夏江宝¹

1. 滨州学院 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256600

2. 山东农业大学林学院, 泰安 271018

摘要:为探讨黄河三角洲海岸带湿地不同水盐条件下植物叶片化学计量特征的季节动态及植物生长的限制性营养元素,以滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区内的柽柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木为研究对象,于 2017—2018 年的生长季(5—10 月)每月定期采集叶片样品,测定叶片 C、N、P 含量。结果表明,生长季内 3 种灌木叶片 C 含量呈逐渐上升趋势;叶片 N、P 含量呈先下降后上升趋势,说明 3 种灌木采用防御性生活史策略适应盐生和干旱生境。3 种灌木叶片 C 平均含量分别为(399.65±2.66) mg/g、(424.32±1.59) mg/g、(437.47±1.08) mg/g,低于全国(455.1 mg/g)及全球(461.6 mg/g)水平,呈现盐生生境下较低的植物碳储存能力。3 种灌木叶片 N 和 P 平均含量分别为(30.14±0.26) mg/g 和(1.81±0.03) mg/g、(23.18±0.38) mg/g 和(2.06±0.04) mg/g、(27.36±0.49) mg/g 和(2.01±0.03) mg/g,显著高于全国(N:20.2 mg/g, P:1.46 mg/g)及全球(N:19.3—20.1 mg/g, P:1.11—1.42 mg/g)水平。叶片 C:N:P 比呈先上升后下降的趋势,叶片 P 含量对 C:N:P 比变化具有主导作用。3 种灌木叶片 C:N:P 质量比分别为 246:17:1、224:12:1、237:14:1,说明柽柳的水盐胁迫适应能力高于杠柳和酸枣。从叶片 N、P 化学计量特征看,生长季内,柽柳生长一定程度上受土壤 P 限制,杠柳生长受到土壤 N 限制,酸枣生长则受土壤 N、P 共同限制,说明 3 种灌木的生物地球化学生态位发生了分化,避免了对同种资源的竞争,利于物种共生。

关键词:养分限制;生态化学计量学;生长季动态;水盐胁迫;海岸带湿地

Foliar C, N, and P stoichiometry of dominant shrubs in the chenier wetland of the Yellow River Delta, China

LIU Jingtao^{1,*}, LI Anqi², SUN Jingkuan¹, SONG Aiyun¹, XIA Jiangbao¹

1 Shandong Key Laboratory of Eco-Environmental Science for the Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou 256600, China

2 Forestry College of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: During the past decades, the dynamics of water and nutrient availability in soils, induced by rising sea levels under global climate change, have been projected to have profound effects on coastal ecosystems. Stoichiometry is the study of the mass balances of multiple chemical elements in ecosystems, mainly carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P), and it analyzes the constraints and consequences of these mass balances during the ecological interactions. Understanding the stoichiometry of plants would help to assess the nutrient use strategies under the changed soil conditions. Three shrub species, including *Tamarix chinensis*, *Periploca sepium*, and *Ziziphus jujuba*, were selected to study the stoichiometry during the growth season in the Binzhou chenier island and wetland national nature reserve. The three shrubs were dominant species growing in the national nature reserve. The study was conducted from May to October in 2017 and

基金项目:国家自然科学基金项目(41971126, 41871089);国家重点研发计划课题(2017YFC0505904);山东省自然科学基金面上项目(ZR2020MD007)

收稿日期:2020-07-09; 修订日期:2021-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljteco@126.com

2018. We established five 10 m×10 m plots parallel to the coastline for each shrub species. At each plot, ten healthy shrubs were selected from each shrub species to collect the leaf samples. We collected 500g leaves from four compass directions and analyzed the foliar C, N, and P. The results showed a negative correlation between the foliar C concentrations and N, P concentrations. The foliar N concentrations showed a significantly positive correlation with P concentrations. The averages of foliar C concentrations were (399.65±2.66) mg/g for *T. chinensis*, (424.32±1.59) mg/g for *P. sepium*, and (437.47±1.08) mg/g for *Z. jujuba* during the growth season. These were lower than those of the national (455.1 mg/g) and global (461.6 mg/g) levels, and showed a lower carbon storage ability of the shrubs under the water-salt stress habitats. The averages of foliar N, P concentrations were (30.14±0.26) mg/g and (1.81±0.03) mg/g for *T. chinensis*, (23.18±0.38) mg/g and (2.06±0.04) mg/g for *P. sepium*, (27.36±0.49) mg/g and (2.01±0.03) mg/g for *Z. jujuba*. The foliar N and P concentrations of the three shrubs were all higher than the national (N:20.2 mg/g, P:1.46 mg/g) and global (N:19.3—20.1 mg/g, P:1.11—1.42 mg/g) levels. The foliar C:N:P ratios were 246:17:1 for *T. chinensis*, 224:12:1 for *P. sepium*, and 237:14:1 for *Z. jujube*, which demonstrated that *T. chinensis* had higher adaptability to water-salt stress than *P. sepium* and *Z. jujube*. The foliar C:N:P ratio was mainly controlled by the foliar P concentrations. The foliar N and P stoichiometry indicated that the growth of *T. chinensis* was limited by P, *P. sepium* limited by N, and *Z. jujuba* limited by both N and P potentially during the growth season, and that niches shift of the three shrubs may partially avoid direct competition for the same resources, thus improving the possibilities of different species coexistence.

Key Words: nutrient limitation; stoichiometry; seasonal fluctuation; water-salt stress; coastal wetland

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物生长必需的大量元素,是碳水化合物、蛋白质、磷酸合成等代谢过程的物质基础。植物体内的C、N、P组成和分配及其与外界环境因子的关系共同决定着植物的营养水平和生长发育过程^[1]。生态化学计量学则是研究生态过程中多重化学元素(特别是C、N、P)的平衡,揭示有机体对养分的利用和适应策略^[2-3]。生态化学计量学中的生长速率理论认为,生物有机体通过调整自身的C:N:P比值以适应生长速率的变化,生长速率的变化则是对外界环境适应性的直接反映^[4-5]。植物叶片C:N:P比的季节动态反映植物生长速率的季节变化,研究叶片C:N:P比的季节变化有助于揭示植物对外界环境变化的适应策略。

营养元素的可利用性及供应量显著影响有机体生长、种群结构、物种相互作用^[6]。因此,判断供应量不足的营养元素类型对调控有机体生长、调节生产力、维持生态系统稳定等至关重要^[3, 5, 7-8]。通过N:P化学计量比值的变化则可以判断限制有机体生长、发育或繁殖的营养元素^[9-12]。叶片N:P比被广泛应用于判定生态系统的限制性营养元素^[1, 13-15]。全球尺度的植物叶片N:P比分布格局研究表明热带区域的植物生长主要受P限制^[15],但随降水条件变化,热带雨林植物在不同季节受不同营养元素限制^[16]。植物叶片N、P含量和N:P比随生长季节变化而发生改变^[17-20]。

海岸带湿地是受海洋和陆地交互作用的生态敏感区^[21]。研究表明,营养限制和水盐胁迫是影响海岸带湿地植物群落变化的关键因子^[22]。海平面上升及人类活动干扰导致海岸带湿地土壤养分、水盐条件发生显著变化,进而影响植物C、N、P化学计量特征,最终可能会改变生态系统的结构和功能^[7, 23]。然而,海岸带湿地植物生态化学计量特征对环境C、N、P变化的响应并不一致^[24]。同时,以N:P比判定海岸带湿地植物生长的限制性营养元素时,同一区域同一群落内的不同种群间,及不同区域相同种群的N、P限制阈存在较大差异^[25-27]。目前,海岸带湿地植物的化学计量特征研究以淤泥质海滩、潮间带湿地、河口湿地的控制实验研究为主,且湿地类型偏少^[24]。进一步深入开展不同类型海岸带湿地的植物化学计量特征研究,对阐明区域尺度的海岸带湿地生态化学计量学具有重要意义。

黄河三角洲是世界上暖温带保存最完善、最年轻的海岸带湿地生态系统^[28],该区域典型植被群落优势植物C、N、P含量及化学计量特征研究表明,植物各器官之间C、N、P有显著差异,由海岸向陆地延伸,植物C、N、P变化趋势明显^[26]。同一生境中的不同植物叶片N:P判定的限制性营养元素不同^[26, 29],而不同生境中同

种植物叶片 N:P 判定的限制性营养元素也有差异^[26-27,29-30]。

黄河三角洲贝壳堤湿地与天津、河北的贝壳堤相连,是黄河三角洲独特的海岸带湿地类型,和美国圣路易斯安娜州和南美苏里南的贝壳堤并称为世界三大古贝壳堤,对海岸地貌研究具有重要的价值^[31-32]。开展黄河三角洲贝壳堤湿地植物化学计量特征研究,将丰富黄河三角洲海岸带湿地植物化学计量特征的理论成果,有助于揭示水盐胁迫条件下湿地植物生长与环境中养分的关系。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于渤海湾的西南部和山东省无棣县北部交汇处的滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区内,保护区总面积约为 435.4 km²。保护区属于暖温带东亚季风大陆性半湿润气候,干湿季节明显,春秋季节干燥多风,夏季炎热多雨;年平均气温为 12.7℃,年日照时数 2800 h,多年平均降雨量为 560 mm,多年平均年蒸发量约为 2400 mm,蒸降比约为 4:1,淡水资源匮乏^[31]。

研究区地下水水位高,土壤类别主要是贝壳砂土类和滨海盐土类,贝壳砂厚度 1.0—2.5 m,成土母质由风积物和钙质贝壳风化物组成。上层土壤(0—40 cm)容重在 1.26—1.41 g/cm³之间;高潮线附近含盐量较高,地势较高的滩脊含盐量显著下降;土壤 C、N、P 含量总体偏低,土壤养分匮乏(表 1)。

表 1 研究区土壤基本理化性质

Table 1 Soil characteristics in the study plots of the chenier island

样地 Plots	容重 Bulk density /(g/cm ³)	pH	含盐量 Salt content/ (g/kg)	总碳 Total carbon/%	总氮 Total nitrogen/ (mg/kg)	总磷 Total phosphorus/ (mg/kg)
高潮线 Hightidle line	1.38±0.06	7.94±0.07	5.53±0.52	7.12±0.41	97.01±7.52	221.84±10.33
滩脊 Dune crest	1.33±0.04	8.37±0.27	1.29±0.11	7.01±0.27	417.24±48.13	398.39±88.67

1.2 样地设置与植被概况

本研究在滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区内的旺子岛开展(图 1)。在旺子岛的滩脊和高潮线附近建立 2 条平行于海岸线的样带。滩脊样带分别建立 10 m×10 m 的杠柳(*Periploca sepium*)、酸枣(*Ziziphus jujuba*)样地各 5 个;高潮线附近建立 10 m×10 m 的怪柳(*Tamarix chinensis*)样地 5 个。

怪柳群落常见于贝壳堤高潮线附近,零星分布于滩脊;怪柳是唯一建群种,高度 1.3—2.5 m,树龄 10—20 a;灌丛下以耐盐草本为主;群落物种数较少,群落盖度在 15%左右。杠柳群落常见于贝壳堤滩脊向海侧地带;杠柳是唯一建群种,幼苗直立,后多呈匍匐状生长,高度 0.5—1.0 m,树龄 5—8 a;共生种多为耐干旱的草本植物;群落物种数较少,群落盖度在 35%左右。酸枣群落一般位于贝壳堤滩脊之上的地势平坦区域,是滩脊地带最常见的群落类型;酸枣是建群种,常见的共优种为青蒿(*Artemisia carvifolia*)、蒙古蒿(*Artemisia mongolica*)等旱生植物,偶见与怪柳或杠柳共生,高度 0.5—2.0 m,树龄 10—15 a;群落物种数较多,群落盖度在 45%左右(表 2)。

1.3 样品采集

每一个样地内选取生长良好、长势一致的优势灌木 3 株,在每株树冠的东、西、南、北 4 个方向分别采集生长良好且成熟的灌木叶片混合均匀,取约 500 g 作为一个样品。2017 年和 2018 年生长季(5—10 月)的每月中旬采集样品,怪柳、杠柳、酸枣各采集 180 个样品,共计 540 个样品。叶片样品于实验室内用去离子水清洗,避免外来养分的影响。利用烘箱 105℃杀青 30 min 后,85℃烘干至恒重。所有样品冷却干燥后,研磨粉碎过 0.2 mm 土壤筛,储存待测。

1.4 样品测定

所有叶片样品测定 C、N、P 含量。其中,采用元素分析仪(Vario EL III,德国 Elementar 公司)测定所有样

品 C、N 含量,采用钼锑抗比色法测定所有样品 P 含量。

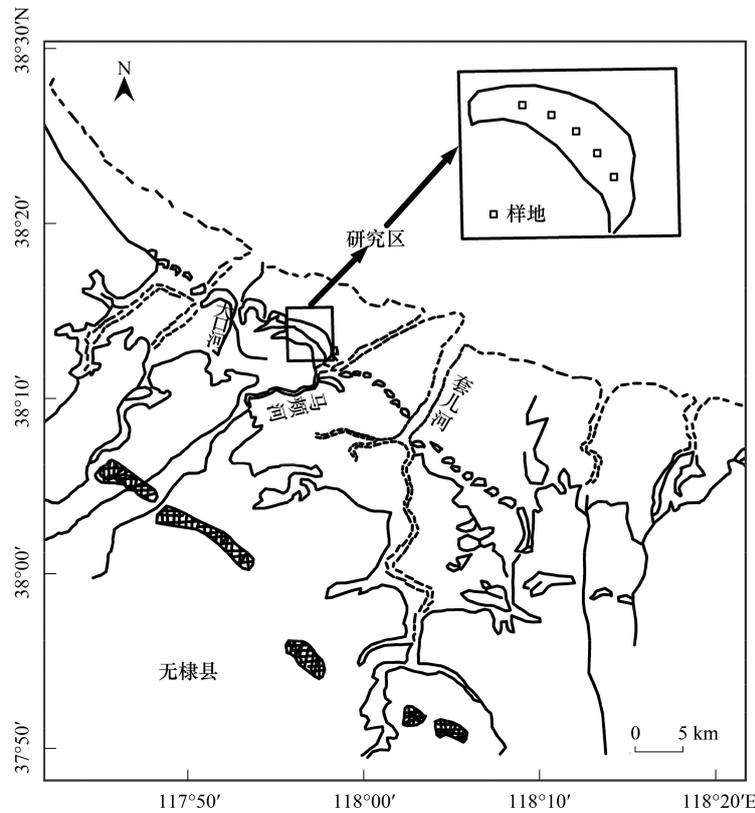


图 1 研究区及采样点地理位置图

Fig.1 Location of the study area and the sampling plots

表 2 研究区样地植物群落特征

Table 2 The community characteristics of the sample plots in the study

特征指标 Characteristics	群落类型 Community classification			
	怪柳群落 <i>Tamarix chinensis</i>	杠柳群落 <i>Periploca sepium</i>	酸枣群落 <i>Ziziphus jujuba</i>	
建群种特征 Constructive species' characteristics	高度/m 冠幅/(m×m) 基径/cm 年龄/a	1.93±0.75 (1.8±0.4)×(2.1±0.3) 5.5±0.5 15.4±2.4	0.75±0.25 (0.9±0.2)×(0.6±0.3) 2.6±0.2 5.6±1.5	1.15±0.55 (1.1±0.8)×(0.9±0.6) 4.7±3.2 14.3±3.6
群落盖度 Coverage/%		15.3±6.5	35.2±3.2	45.3±10.4
常见共生种 Common co-occurring species	大穗结缕草、砂引草、二色补血草、芦苇、盐地碱蓬	芦苇、青蒿、蒙古蒿、乌菖莓、狗尾草、獐毛	蒙古蒿、青蒿、芦苇、沙打旺、鹅绒藤、黄花草木樨、蒙古鸚葱、菟丝子	

怪柳: *Tamarix chinensis*, 杠柳: *Periploca sepium*, 酸枣: *Ziziphus jujuba*, 大穗结缕草: *Zoysia macrostachya*, 砂引草: *Messerschmidia sibirica*, 二色补血草: *Limonium bicolor*, 芦苇: *Phragmites australis*, 盐地碱蓬: *Suaeda salsa*, 青蒿: *Artemisia carvifolia*, 蒙古蒿: *Artemisia mongolica*, 乌菖莓: *Cayratia japonica*, 狗尾草: *Setaria viridis*, 獐毛: *Aeluropus sinensis*, 沙打旺: *Astragalus adsurgens*, 鹅绒藤: *Cynanchum chinense*, 黄花草木樨: *Melilotus officinalis*, 蒙古鸚葱: *Scorzonera mongolica*, 菟丝子: *Cuscuta chinensis*

1.5 数据分析

实验数据利用 SPSS 13.0 进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), LSD 法进行差异显著性检验, 并对 C、N、P 元素及其化学计量比之间进行双侧 Pearson 相关性检验。ANOVA 分析及差异显著性检验表明不同年份

相同月份的叶片 C、N、P 含量之间差异不显著(表 3)。因此,将两年中同一月份的数据合并为一组,计算 C、N、P 含量及化学计量比的算术平均数,以平均值±标准误表示;采用 Origin 8.5 进行制图。

表 3 研究样地灌木叶片 C、N、P 含量年间差异显著性检验

Table 3 ANOVA analysis of foliar C, N, and P between different year in the sample plots

营养元素 Nutrient elements	物种 Species		月份 Month					
			5	6	7	8	9	10
C	怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	F	3.39	1.57	2.16	1.62	2.95	1.75
		P	0.08	0.22	0.15	0.21	0.10	0.20
	杠柳 <i>Periploca sepium</i>	F	1.60	2.96	0.83	0.15	3.54	4.58
		P	0.22	0.11	0.37	0.70	0.07	0.05
	酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	F	1.83	0.28	0.11	0.35	2.45	0.56
		P	0.19	0.60	0.74	0.56	0.13	0.46
N	怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	F	0.00	0.18	0.37	0.17	1.32	0.07
		P	1.00	0.67	0.55	0.68	0.26	0.79
	杠柳 <i>Periploca sepium</i>	F	0.00	0.84	3.36	1.81	0.00	0.00
		P	1.00	0.37	0.08	0.20	0.96	0.95
	酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	F	0.00	3.40	0.56	3.01	0.89	2.14
		P	1.00	0.08	0.46	0.09	0.35	0.16
P	怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	F	0.03	1.02	1.28	0.03	1.66	0.01
		P	0.86	0.32	0.27	0.87	0.21	0.93
	杠柳 <i>Periploca sepium</i>	F	0.22	0.36	2.02	0.04	1.20	0.00
		P	0.65	0.56	0.17	0.84	0.28	0.96
	酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	F	0.02	0.55	1.09	0.10	0.00	0.17
		P	0.88	0.47	0.31	0.75	0.97	0.69

2 结果与分析

2.1 三种灌木叶片 C、N、P 含量及生长季动态

生长季内,怪柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木叶片 C 含量总体呈逐渐上升趋势(图 2)。生长季,C 含量平均值分别为(417.69±2.48) mg/g、(439.16±1.72) mg/g、(452.90±2.46) mg/g。5 月份叶片 C 含量最低,分别为(399.65±2.66) mg/g、(424.32±1.59) mg/g、(437.47±1.08) mg/g;9 月份,叶片 C 含量达到最大值,分别为(434.99±2.40) mg/g、(446.90±1.45) mg/g、(462.22±2.41) mg/g;10 月份,叶片 C 含量都有所下降。

生长季内,怪柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木叶片 N、P 含量总体呈先下降后上升的趋势,并且不同月份之间差异显著(图 2, $P < 0.05$)。3 种灌木叶片 N 含量生长季平均值分别为(30.14±0.26) mg/g、(23.18±0.38) mg/g、(27.36±0.49) mg/g,P 含量平均值分别为(1.81±0.03) mg/g、(2.06±0.04) mg/g、(2.01±0.03) mg/g。5 月份,3 种灌木 N、P 含量最高;之后逐渐下降,在 7—8 月下降至最低值;随后逐渐上升。

叶片 C、N、P 含量之间呈现显著相关性(表 4)。3 种灌木叶片 C 含量与 N、P 含量之间呈一定负相关关系,而叶片 N 与 P 含量之间则都呈显著正相关($P < 0.01$)。叶片 C、N、P 含量在 3 种灌木之间差异显著(图 2, $P < 0.05$)。C 含量表现为酸枣>杠柳>怪柳;N 含量则是怪柳>酸枣>杠柳;P 含量为杠柳、酸枣之间无显著差异,但显著大于怪柳。

2.2 三种灌木叶片 C、N、P 化学计量比

生长季内,怪柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木叶片的 C:P、C:N 质量比呈先上升后下降的趋势(图 3)。5—10 月,怪柳、杠柳、酸枣 C:P 质量比平均值分别为 246.27±6.25、224.21±4.79、236.87±4.26;C:N 质量比平均值分别为 14.03±0.15、19.6±0.37、17.48±0.40。

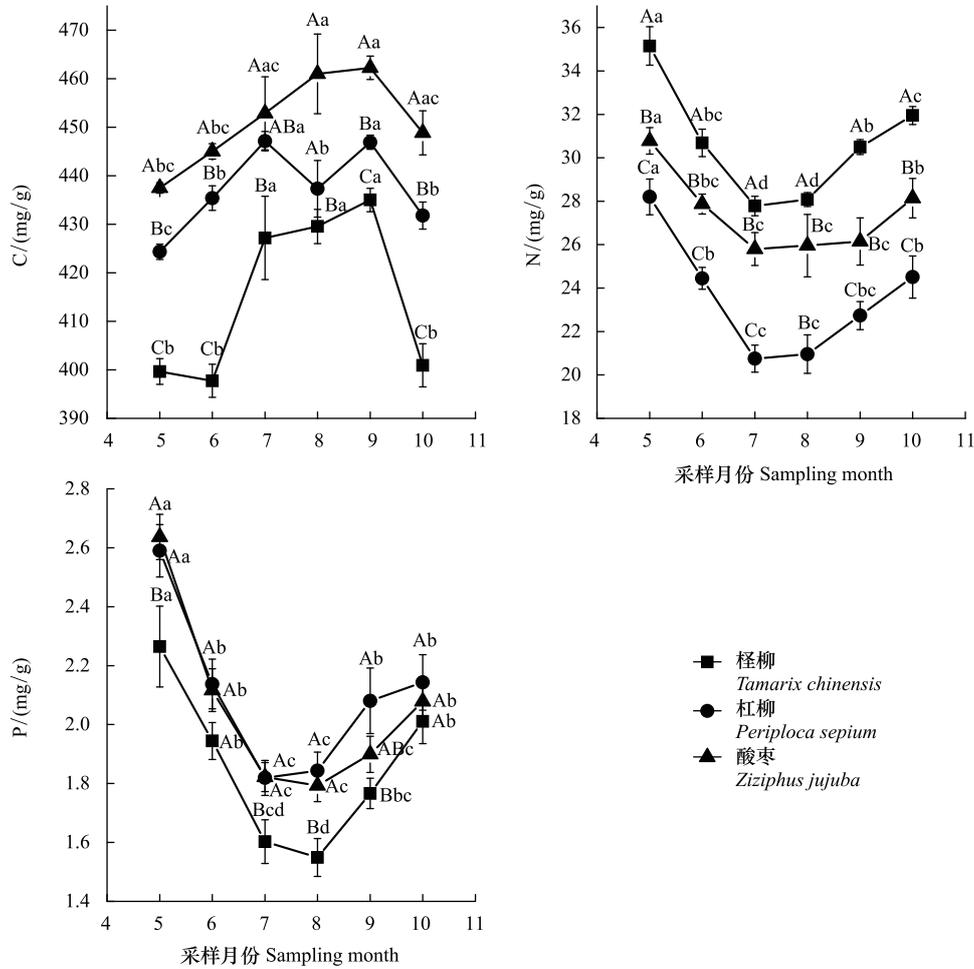


图2 三种优势灌木叶片 C、N、P 含量生长季动态

Fig.2 Foliar C, N, P in leaves of three dominant shrubs during the growth season

不同大写字母表示相同月份不同灌木叶片之间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一种灌木叶片不同月份之间差异显著 ($P < 0.05$)

表4 三种优势灌木叶片 C、N、P 含量之间 Pearson 相关性分析

Table 4 Pearson correlation between foliar C, N, P of three dominant shrubs

物种名称 Species	营养元素 Nutrient elements	C	N	P
怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	C	1		
	N	-0.134	1	
	P	-0.324 **	0.544 **	1
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	C	1		
	N	-0.406 **	1	
	P	-0.352 **	0.421 **	1
酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	C	1		
	N	0.053	1	
	P	-0.140	0.223 **	1

** 表示在 0.01 水平上 Pearson 双侧检验显著相关

在生长季初期(5月)、中期(7—8月)、末期(10月), 3种优势灌木的 C:P 和 C:N 质量比之间差异显著(图3, $P < 0.05$)。5月份, 3种优势灌木的 C:P 和 C:N 质量比最低, 分别为 184.70 ± 10.86 和 11.45 ± 0.29 、 168.83 ± 4.63 和 15.15 ± 0.45 、 165.01 ± 5.21 和 14.27 ± 0.26 。6月份以后, C:P 和 C:N 质量比显著上升, 7—8月达

到最大值,分别为 289.99 ± 14.07 和 15.42 ± 0.28 、 257.48 ± 6.57 和 21.97 ± 0.73 、 267.68 ± 10.58 和 22.13 ± 1.30 。之后,C:P 和 C:N 质量比下降。

怪柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木的叶片 N:P 质量比呈现不同的变化趋势(图 3)。5—10 月,3 种优势灌木 N:P 比平均值分别为 17.39 ± 0.30 、 11.57 ± 0.24 、 13.97 ± 0.32 。怪柳、酸枣叶片 N:P 比在 5 月份最小,到生长旺季的 7—8 月份显著上升,之后下降。杠柳叶片 N:P 比也在 5 月份最小,但不同月份之间差异不显著($P > 0.05$),5—10 月 N:P 比平均值在 10.94—11.80 之间,波动幅度较小。

叶片 C:N:P 比种间差异显著,尤其是在 7—8 月份的生长旺季(图 3)。3 种灌木之间 C:P 比为怪柳>酸枣>杠柳,但种间差异不显著;C:N 比则是杠柳>酸枣>怪柳,N:P 比为怪柳>酸枣>杠柳。

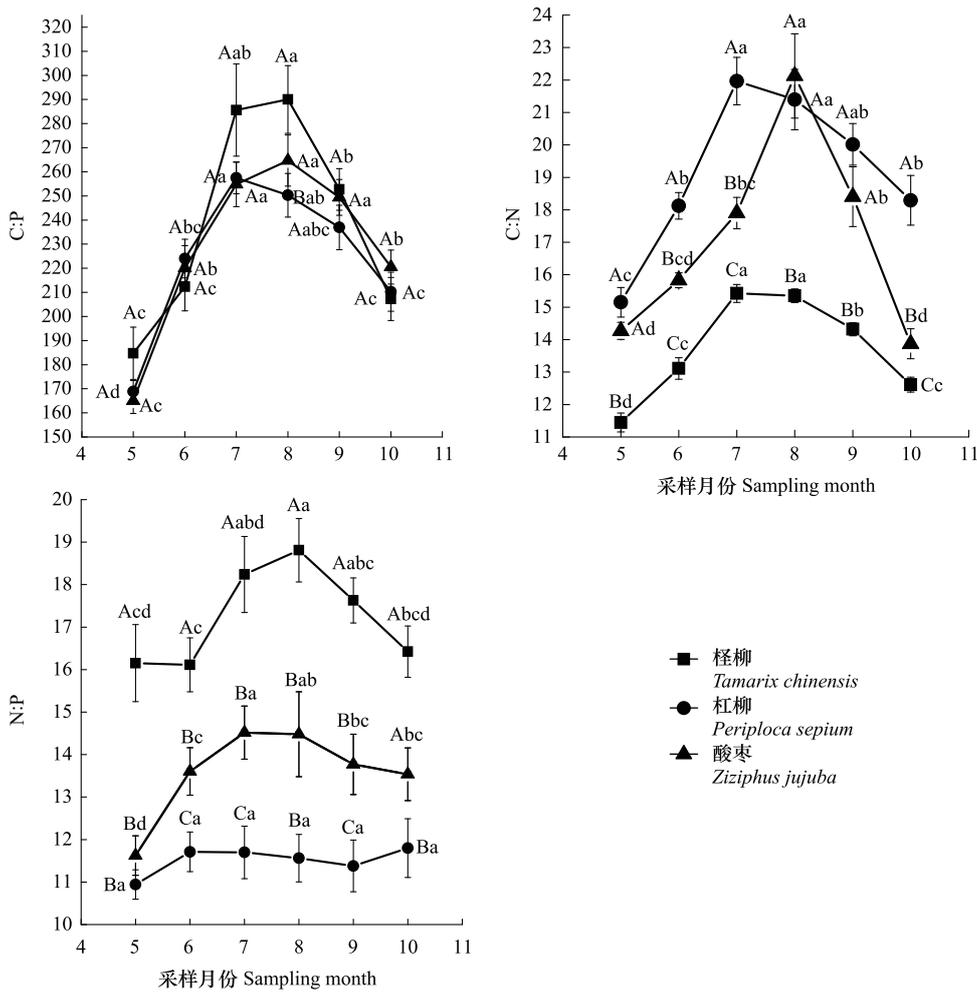


图 3 三种优势灌木叶片 C、N、P 化学计量比生长季动态

Fig.3 The foliar C, N, P stoichiometry of three dominant shrubs during the growth season

不同大写字母表示相同月份不同灌木叶片之间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示同一种灌木叶片不同月份之间差异显著($P < 0.05$)

2.3 三种灌木叶片 C、N、P 含量与 C:N:P 比相关性

怪柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木叶片的 C:N:P 质量比与叶片 C、N、P 含量存在显著相关性,但与不同养分之间的相关程度及相关性不同(表 5)。3 种灌木叶片的 C:N 质量比与 C 含量呈显著正相关,与 N 含量呈显著负相关;C:P 比与 C 含量呈显著正相关,与 P 含量呈显著负相关;N:P 比与 P 含量呈显著负相关,与 N 显著正相关。

表 5 三种优势灌木叶片 C、N、P 含量与 C:N:P 比 Pearson 相关性分析
Table 5 Pearson correlation between the foliar C, N, P and C:N:P of three dominant shrubs

物种名称 Species	营养元素 Nutrient elements	C:N	C:P	N:P
柽柳 <i>Tamarix chinensis</i>	C	0.623 **	0.548 **	—
	N	-0.844 **	—	-0.140
	P	—	-0.887 **	-0.857 **
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	C	0.467 **	0.377 **	—
	N	-0.952 **	—	0.380 **
	P	—	-0.955 **	-0.650 **
酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	C	0.194 *	0.473 **	—
	N	-0.918 **	—	0.678 **
	P	—	-0.897 **	-0.519 **

* * 在 0.01 水平上 Pearson 双侧检验显著相关; * 在 0.05 水平上 Pearson 双侧检验显著相关

3 讨论

3.1 三种灌木叶片 C、N、P 含量动态特征

植物叶片 C、N、P 含量反映了植物的生长状况^[33],黄河三角洲贝壳堤岛柽柳、杠柳、酸枣 3 种优势灌木叶片 C、N、P 含量不同生长阶段呈规律性变化。C 元素在植物体叶片内主要合成有机物质,随着植物的不断生长,叶片维管组织不断增加,光合作用的糖类积累,叶片 C 含量不断升高^[20]。5—9 月份,3 种灌木叶片 C 含量随着生长逐渐累积,这与其他研究的规律一致^[20,34]。植物叶片衰老凋落前,有机物质被分解转移^[35],因此,在 10 月份进入生长季末期后,3 种灌木叶片 C 含量下降。

3 种灌木叶片 C 含量显著低于中国东部南北样带森林生态系统优势种叶片 C 平均含量(480.1 mg/g)^[36],也低于全国森林叶片 C 平均含量(455.1 mg/g)^[37]和全球陆地植物叶片 C 平均含量((461.6±32.1) mg/g)^[13]。3 种灌木相对较低的叶片 C 含量,说明在黄河三角洲贝壳堤岛水盐胁迫生境下,植物 C 储存能力弱于陆地森林生态系统。叶片 C 含量以酸枣最高,杠柳次之,柽柳最低,说明酸枣有机质合成与储存能力高于盐生植物柽柳,这与盐生植物 C 储存能力较低的研究结果一致^[20]。

植物不同生长阶段对体内元素含量影响显著,本研究中 3 种灌木叶片 N、P 含量季节动态与其他海岸带湿地植物研究结果基本一致^[19-20]。在生长初期生长缓慢,生物量小,但细胞分裂能力强,需要大量蛋白质和核酸^[35],因此,3 种灌木叶片 N、P 含量相对较高。生长季中期,叶片代谢旺盛,光合作用产生的碳水化合物的稀释效应以及营养元素转移到生殖器官,降低了叶片中 N、P 的含量^[16, 19-20, 35]。生长季后期,叶片基本不再生长,由于叶片养分的淋溶和再分配^[35],叶片营养元素虽然有所增加,却低于生长季初期水平。生长旺季较高的 C 含量,较低的 N、P 含量,说明 3 种灌木都采用了防御性生活史策略来适应生境,这与其他研究结果一致^[19-20, 38]。

虽然 3 种灌木叶片 N、P 含量生长季变化趋势一致,但种间差异显著。柽柳叶片 N 含量显著高于杠柳、酸枣,P 含量则显著低于杠柳、酸枣。在一定土壤盐分胁迫条件下,随着土壤含盐量增加,植物体中氨基酸、叶绿素 b 含量上升,总 N 含量随之增加^[39-40]。同时,土壤中的 Cl⁻、SO₄²⁻ 等离子与 P 有竞争效应^[41],减少植物对 P 元素的吸收量^[42],而柽柳较高的 N 含量和较低的 P 含量则是对盐分胁迫的响应。杠柳、酸枣主要分布在含盐量、含水量较低的滩脊地带,较高的 P 含量是植物对干旱的响应^[43]。生物地球化学生态位理论认为同一群落中的不同物种有不同的生物地球化学空间^[44-45],本研究结果表明 3 种灌木 N、P 生物地球化学生态位发生了分化,避免了对同种资源的竞争,利于物种共生及生态系统稳定。

5—10 月份,3 种灌木叶片 N、P 均值都显著高于全国陆地植物叶片(N:20.2 mg/g,P:1.46 mg/g)^[14]和全球植物叶片(N:19.3—20.1 mg/g,P:1.11—1.42 mg/g)水平^[15,46]。这是由于黄河三角洲贝壳堤岛为水盐胁迫

生境,植物需要通过增加叶绿素含量、超氧化物歧化酶等酶类蛋白质提高耐旱、耐盐能力^[40,47],而蛋白质合成与 RNA 密切相关, RNA 则是植物的主要 P 库^[10,19]。因此,3 种灌木叶片 N、P 含量高于全国及全球平均水平。

3.2 化学计量比及植物生长限制性营养元素判定

3 种灌木叶片 C:N:P 质量比 5 月份最小,分别为 246:16:1、224:11:1 和 236:12:1,7—8 月份最大,平均值分别为 288:19:1、246:12:1、260:14:1,都显著低于中国东部南北样带森林生态系统优势种叶片的 C:N:P 质量比(313.9:11.5:1)^[36]以及全球森林叶片 C:N:P 质量比(469:13:1)^[48]。5—10 月份,3 种灌木叶片 C:P 和 C:N 质量比都显著低于中国东部南北样带森林生态系统优势种叶片 C:P(313.9:1)和 C:N(29.1:1)质量比^[36]以及全球森林叶片 C:P(469.6:1)和 C:N(37.4:1)质量比^[48],但高于滨海湿地草本植物^[20]。

植物叶片的 C:N 和 C:P 比是植物营养利用效率的反映^[49]。本研究中,3 种灌木较低的 C:N 和 C:P 比,说明其养分利用效率低于陆地森林生态系统,但其高于海岸带湿地草本植物的养分利用效率。3 种灌木间 C:N、C:P 和 N:P 比的差异则是由于其对水盐胁迫的适应性不同所致。由于柽柳将较多的 N 用于耐盐、耐旱蛋白的合成^[40,47],导致柽柳较高的 N:P 比和较低的 C:N,这说明柽柳的耐盐胁迫能力要高于杠柳和酸枣。

植物体内 P 含量动态主导植物 C:N:P 比变化^[50]。RNA 是生物有机体的主要 P 库, RNA 的增加将引起 P 浓度上升, C:P、N:P 比下降^[3, 5]。本研究中,3 种灌木叶片 C 含量与 C:P、C:N 比呈显著正相关,而 N、P 含量与 C:N、C:P、N:P 之间呈显著负相关,但 P 的决定系数一般显著大于 C、N,表明叶片 P 含量对 C:N:P 比具有主导作用(表 5)。

植物相对生长速率高,则 N:P 质量比低;而低生长速率,则对应较高的 N:P 质量比^[3]。在生长季初期,植物生长缓慢,但相对生长速率大,需要大量核酸支配蛋白质合成,因此,3 种灌木叶片 N:P 质量比最低。生长旺季的 7—8 月份,叶片成熟,生物量最大,但相对生长速率最低,导致 N:P 质量比显著上升;生长季末期,叶片生物量下降,叶片 N:P 质量比也下降。3 种灌木叶片 N:P 比先下降后上升的生长季动态,与生长速率假说相吻合。

N:P 比是衡量生物体营养状况和判断植物群落受养分限制情况的重要指标^[2,51],施肥实验则是判定 N、P 限制作用及 N:P 临界值的最准确办法^[52]。植物叶片是最能反映植物生长状况的光合器官,植物叶片 N:P 比对植物群落结构和功能有重要的指示作用,常被用来诊断植物个体、群落以及生态系统 N、P 的养分限制性^[2, 10-11,53]。对湿地植物的研究表明,N:P>16 时,植物生长受 P 限制;N:P<14 时,受 N 限制;14<N:P<16 时,受到 N 或 P 一种元素限制,或两者共同限制^[2]。而对海岸沙丘植物的研究则是 N:P>25 时,植物生长受 P 限制;N:P<16 时,受 N 限制^[51]。本研究中,土壤 N 含量显著低于全国湿地土壤水平,P 含量略高于全国湿地土壤水平^[54],而柽柳、杠柳、酸枣叶片 N:P 比变化范围分别为 16.11—18.81、10.94—11.70、11.62—14.52。综合前期研究的养分限制性标准,黄河三角洲贝壳堤岛柽柳的生长在一定程度上受土壤 P 限制,杠柳的生长受到土壤 N 限制,酸枣的生长则可能受土壤 N、P 共同限制。

植物生长不仅受到 N、P 等营养元素的影响,光照、水分、温度等非生物因素以及生物间相互作用也都影响植物生长。植物叶片 N:P 比在一定程度上能反映植物 N、P 状态,但叶片不能完全准确反映植物整体生长状况,需要结合根、茎等其他器官养分状况综合判断^[53, 55]。N:P 比阈值受到生境、植物生长阶段、植被以及生态系统类型等多种因素的综合影响^[1,55]。养分限制诊断指标的敏感性和适应性,因为生活型、物种对养分需求临界值不同而存在差异^[3, 15,56]。因此,N:P 比作为植物养分限制判定的标准应当谨慎。当环境中 N、P 供给量充足时,N:P 比不能作为判定养分限制性的唯一条件^[44],叶片中 N、P 含量高,而 N:P 比较低,是高生长率物种对环境的适应^[45];当环境中 N、P 供给量不足时,植物较低的 N:P 比表示生长受到 N 限制,较高的 N:P 比反映了生长受到 P 限制^[1,2,10-11, 51]。

4 结论

(1) 生长季不同阶段,植物的生长对养分的需求量不同。因此,柽柳、杠柳、酸枣 3 种灌木叶片 C、N、P 含

量及C:N:P比呈现有规律的季节性波动。3种灌木叶片N、P含量高于全国植物平均水平,是其对海岸带水盐胁迫生境的适应。杠柳、酸枣叶片较高的P含量是对土壤低含水量的适应,而柽柳叶片较高的N含量则是对土壤较高含盐量的响应。

(2)3种灌木植物叶片C、N、P含量之间及其与C:N:P比之间显著相关,但P含量与C:N:P比的相关性显著大于C、N,说明了P是3种灌木叶片C、N、P化学计量特征的主导元素。在相同的土壤养分条件下,3种灌木N、P含量及生长的限制元素不同,说明3种灌木的生物地球化学生态位发生了分化,避免了对同种资源的竞争,利于物种共生。

参考文献 (References):

- [1] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants; variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2):243-266.
- [2] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry; toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 1996, 46(9):674-684.
- [3] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [4] 程滨, 赵永军, 张文广, 安树青. 生态化学计量学研究进展. *生态学报*, 2010, 30(6):1628-1637.
- [5] 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 W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6):540-550.
- [6] Vitousek P M. *Nutrient cycling and limitation: Hawaii as a model system*. Princeton: Princeton University Press, 2004.
- [7] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world; a review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(1):33-47.
- [8] Farrell K J, Rosemond A D, Kominoski J S, Bonjour S M, Rütger J, Koenig L E, Baker C L, Trentman M T, Harms T K, McDowell W H. Variation in detrital resource stoichiometry signals differential carbon to nutrient limitation for stream consumers across biomes. *Ecosystems*, 2018, 21(8):1676-1691.
- [9] Hou E Q, Chen C R, McGroddy M E, Wen D Z. Nutrient limitation on ecosystem productivity and processes of mature and old-growth subtropical forests in China. *PLoS One*, 2012, 7(12):e52071.
- [10] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 2003, 13(2):372-384.
- [11] Elser J J, Andersen T, Baron J S, Bergstrom A K, Jansson M, Kyle M, Nydick K R, Steger L, Hessen D O. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 2009, 326(5954):835-837.
- [12] Jiang Y L, Song M Y, Zhang S, Cai Z Q, Lei Y B. Unravelling community assemblages through multi-element stoichiometry in plant leaves and roots across primary successional stages in a glacier retreat area. *Plant and Soil*, 2018, 428(1/2):291-305.
- [13] 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 foodwebs. *Nature*, 2000, 408(6812):578-580.
- [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] 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.
- [16] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1):107-118.
- [17] Son Y, Lee I K, Rue S R. Nitrogen and phosphorus dynamics in foliage and twig of pitch pine and Japanese larch plantations in relation to fertilization. *Journal of Plant Nutrition*, 2000, 23(5):697-710.
- [18] Migita C, Chiba Y, Tange T. Seasonal and spatial variations in leaf nitrogen content and resorption in a *Quercus serrata* canopy. *Tree Physiology*, 2007, 27(1):63-70.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 张晓龙, 李培英, 李萍, 徐兴永. 中国滨海湿地研究现状与展望. *海洋科学进展*, 2005, 23(1):87-95.
- [22] Antheunisse A M, Loeb R, Miletto M, Lamers L P M, Laanbroek H J, Verhoeven J T A. Response of nitrogen dynamics in semi-natural and agricultural grassland soils to experimental variation in tide and salinity. *Plant and Soil*, 2007, 292(1/2):45-61.
- [23] Van De Waal D B, Verschoor A M, Verspagen J M H, Van Donk E, Huisman J. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2010, 8(3):145-152.
- [24] 郝婧, 李洪远. 氮输入与其他营养因子交互作用对滨海湿地生态系统影响的研究进展. *生态学杂志*, 2019, 38(9):2850-2857.
- [25] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading; a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, 22(2):934-943.
- [26] 刘兴华, 公彦庆, 陈为峰, 黄保华, 朱荣生. 黄河三角洲自然保护区植被与土壤C、N、P化学计量特征. *中国生态农业学报*, 2018, 26

- (11):1720-1729.
- [27] Qu F Z, Yu J B, Du S Y, Li Y Z, Lv X F, Ning K, Wu H F, Meng L. Influences of anthropogenic cultivation on C, N and P stoichiometry of reed-dominated coastal wetlands in the Yellow River Delta. *Geoderma*, 2014, 235-236:227-232.
- [28] Cui B S, Zhang Q J, Zhang K J, Liu X H, Zhang H G. Analyzing trophic transfer of heavy metals for food webs in the newly-formed wetlands of the Yellow River Delta, China. *Environmental Pollution*, 2011, 159(5):1297-1306.
- [29] 张森, 刘福德, 刘庆, 刘玉虹, 李德生. 黄河三角洲不同湿地群落氮磷化学计量特征及其生境适应策略. *生态学杂志*, 2015, 34(11):2983-2989.
- [30] 冉越男, 王光美, 于君宝, 吕梦雪, 刘晓玲, 任蕊. 土壤氮磷供应变化条件下盐碱蓬叶片碳、氮和磷的化学计量特征. *湿地科学*, 2017, 15(1):148-156.
- [31] 田家怡, 夏江宝, 孙景宽. 黄河三角洲贝壳堤岛生态保护与恢复. 北京:化学工业出版社, 2011.
- [32] Chen Y P, Xia J B, Zhao X M, Zhuge Y P. Soil moisture ecological characteristics of typical shrub and grass vegetation on Shell Island in the Yellow River Delta, China. *Geoderma*, 2019, 348:45-53.
- [33] Baldwin D S, Rees G N, Mitchell A M, Watson G, Williams J. The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial community structure in sediment from a freshwater wetland. *Wetlands*, 2006, 26(2):455-464.
- [34] 王凯博, 上官周平. 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化. *生态学报*, 2011, 31(17):4985-4991.
- [35] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. *植物生态学报*, 2001, 25(1):76-82.
- [36] 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学统计特征. *应用生态学报*, 2012, 23(3):581-586.
- [37] Zhao H, Xu L, Wang Q F, Tian J, Tang X L, Tang Z Y, Xie Z Q, He N P, Yu G R. Spatial patterns and environmental factors influencing leaf carbon content in the forests and shrublands of China. *Journal of Geographical Sciences*, 2018, 28(6):791-801.
- [38] 崔东, 陈亚宁, 李卫红, 朱成刚. 伊犁河谷苦豆子 C、N、P 含量变化及化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(17):6163-6170.
- [39] 韩博, 李广, 卓玛草, 邵倩雄, 侯扶江. 燕麦碳氮磷含量及化学计量比对盐胁迫的响应. *草业科学*, 2020, 37(12):2497-2506.
- [40] 朱金方, 夏江宝, 陆兆华, 刘京涛, 孙景宽. 盐旱交叉胁迫对柽柳幼苗生长及生理生化特性的影响. *西北植物学报*, 2012, 32(1):124-130.
- [41] Balba AM. Management of problem soils in arid ecosystems. Boca Raton: CRC Press, 1995.
- [42] 荣钱钱, 刘京涛, 夏江宝, 陆兆华, 郭彩虹. 莱州湾湿地柽柳叶片 N、P 生态化学计量学特征. *生态学杂志*, 2012, 31(12):3032-3037.
- [43] 王凯, 李依杭, 姜涛, 姚宏佳, 詹舒婷. 干旱胁迫对杨树幼苗氮磷化学计量特征及分配格局的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(11):3116-3122.
- [44] 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.
- [45] Sardans J, Janssens I A, Alonso R, Veresoglou S D, Rillig M C, Sanders T G M, Carnicer J, Filella I, Farré-Armengol G, Peñuelas J. Foliar elemental composition of European forest tree species associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(2):240-255.
- [46] 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.
- [47] 朱金方, 刘京涛, 陆兆华, 夏江宝, 柳海宁, 金悦. 盐胁迫对中国柽柳幼苗生理特性的影响. *生态学报*, 2015, 35(15):5140-5146.
- [48] 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.
- [49] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305(5683):509-513.
- [50] Vanni M J, Flecker A S, Hood J M, Headworth J L. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: linking species identity and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2002, 5(2):285-293.
- [51] Koerselman W. The nature of nutrient limitation in Dutch dune slacks//Carter R W G, Curtis T G F, Sheehy-Skeffington M J, eds. *Coastal Dunes: Geomorphology, Ecology and Management for Conservation*. Rotterdam, the Netherlands: A. A. Balkema, 1992:189-199.
- [52] Cui Q, Lü X T, Wang Q B, Han X G. Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 2010, 334(1/2):209-219.
- [53] 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. *生态学杂志*, 2019, 39(5):1572-1582.
- [54] Zhang Z S, Xue Z S, Lyu X G, Tong S Z, Jiang M. Scaling of soil carbon, nitrogen, phosphorus and C:N:P ratio patterns in peatlands of China. *Chinese Geographical Science*, 2017, 27(4):507-515.
- [55] 刘超, 王洋, 王楠, 王根轩. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. *植物生态学报*, 2012, 36(11):1205-1216.
- [56] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 2013, 33(18):5484-5492.