

DOI: 10.5846/stxb202203270754

陈时鑫, 张伟, 马丹炜, 杨世辉, 彭文甫, 张红, 聂申明. 高寒条件下根际环境对极小种群大理白前竞争能力的影响. 生态学报, 2023, 43(6): 2555-2567.

Chen S X, Zhang W, Ma D W, Yang S H, Peng W F, Zhang H, Nie S M. Effects of rhizosphere environment on the competitive ability of extremely small population of *Cynanchum forrestii* Schltr under alpine conditions. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2555-2567.

高寒条件下根际环境对极小种群大理白前竞争能力的影响

陈时鑫¹, 张 伟², 马丹炜^{1,*}, 杨世辉³, 彭文甫², 张 红¹, 聂申明⁴

1 四川师范大学生命科学学院, 成都 610101

2 四川师范大学地理与资源科学学院, 成都 610101

3 四川省九龙县民族医院, 九龙 626200

4 四川省九龙县润德中药材科技有限公司, 九龙 626200

摘要:大理白前(*Cynanchum forrestii* Schltr)是中国无危极小种群野生植物,研究高寒环境下大理白前-根际土壤系统的化学计量特征及其元素吸收,有助于解析极小种群的生存策略及其对环境的适应能力。以川西九龙县高寒草甸中的大理白前为对象,研究了其种群特征、光合色素特性、植物体和土壤的化学元素、根际土/非根际土的养分和细菌多样性。结果表明:与非根际土相比,根际土 P、C/P 和 N/P 较高而 C/N 较低,有机质(SOM)、全磷(TP)、全氮(TN)、速效氮(AN)、速效磷(AP)、速效钾(AK)增加;大理白前根际土 P 与茎的 N、C/P、N/P 呈正相关,而与 P、C/N 呈负相关。高通量测序表明,根际土/非根际土的优势细菌包括 6 个类群。根际土的变形菌门、芽单胞菌门相对丰度较高,而酸杆菌门、拟杆菌门、放线菌门、厚壁菌门的相对丰度较低,拟杆菌门相对丰度降低了 45.53%,变形菌门相对丰度增加了 32.89%。RDA 分析结果显示,变形菌门相对丰度与土壤 C、N、P 呈正相关。在高寒草甸中,大理白前株丛呈均匀分布,平均株高(27 cm)高于群落其他植物的平均水平,地上生物量占比高达 41.24%,种群密度和生态位宽度较大;随着株高增加,叶面积增大,光合色素含量和 Chla/Chlb 先增加后下降,但比叶质量变化不大;根茎叶对土壤元素均具有富集作用,其中对 Ca、Mn、Na、K、P 富集能力和对 P、Ca、K 转移能力较强。叶的 C/N、C/P 和 N/P 高于根、茎,各器官的 N/P 均小于 14,表明养分主要分配到根、茎且受 N 限制。上述结果表明,大理白前富集有益的土壤微生物以改善根际土壤养分状况,提高植物体对 Ca、Mn、Na、K、P 等元素的吸收和转移能力,增强抗冻和抗辐射能力,并借助株高和叶面积的优势,弥补了光合色素含量较低的缺陷,从而提高了大理白前在高寒环境中的种间竞争能力和适合度,但却加剧种内竞争,导致其株丛呈均匀分布。推测种内竞争激烈是大理白前局限分布的原因之一。

关键词:大理白前(*Cynanchum forrestii* Schltr);种群适合度;土壤环境;养分吸收;高寒环境

Effects of rhizosphere environment on the competitive ability of extremely small population of *Cynanchum forrestii* Schltr under alpine conditions

CHEN Shixin¹, ZHANG Wei², MA Danwei^{1,*}, YANG Shihui³, PENG Wenfu², ZHANG Hong¹, NIE Shenming⁴

1 College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

2 The Faculty Geography Resource Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

3 Nationality Hospital of Jiulong Country, Sichuan Province, Jiulong 626200, China

4 Jiulong County Runde Chinese Herbal Medicine Technology Co., Ltd., Sichuan Province, Jiulong 626200, China

Abstract: *Cynanchum forrestii* Schltr, an erect perennial herb of Asclepiadaceae, is a wild plant with extremely small

基金项目:第四次全国中药资源普查(2019PC001)

收稿日期:2022-03-27; 网络出版日期:2022-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: danwei10ma@163.com

population (WPESP) in China. This unique plant grows in a variety of habitats such as plateau and mountain at altitudes of 1000—3500 m. The root of *C. forrestii* is often used as a substitute for the traditional Chinese medicine “Baiwei”. In Jiulong County, Ganzi Tibetan Autonomous Prefecture, western Sichuan Province, China, this plant is confined to alpine meadows in valleys at the altitude of 3100—3500 m. The rhizosphere is a part of the soil ecosystem where plant roots, soil and the soil microorganisms interact with each other. Soil microorganisms actively participate in soil material transformation and play a leading role in nutrient cycling by influencing the transformation of mineral elements. Most of the nutrients needed of plants come from soil and enter plants through rhizosphere interaction. The chemical element characteristics of plants can reflect the supply of nutrients to the soil. The study of plant and soil stoichiometric characteristics helps to understand the growth strategies of plants and their adaptability to the environment. Investigating the stoichiometric characteristics and element enrichment of the *C. forrestii*-rhizosphere soil system under the alpine environment will help to analyze the survival strategies of the extremely small populations and their adaptability to the environment. In this study, we investigated the effects of rhizosphere soil nutrients and bacterial community on population characteristics and photosynthetic characteristics of *C. forrestii* in the alpine meadow of Jiulong County by using plot and line transect sampling methods, physiological and biochemical analysis and Illumina-MiSeq high-throughput sequencing technology. The results showed that compared with the non-rhizosphere soil, the rhizosphere soil had higher P, C/P and N/P and lower C/N, and increased soil organic matter (SOM), total phosphorus (TP), total nitrogen (TN), available nitrogen (AN), available phosphorus (AP), and available potassium (AK). The Pearson correlation analysis showed that the value of N, C/P, N/P in *C. forrestii* stem were significantly positively correlated with the rhizosphere soil P, while the value of P and C/N were significantly negatively correlated with the rhizosphere P. High-throughput sequencing showed that the dominant bacteria in rhizosphere soil/non-rhizosphere soil included 6 groups. Compared with non-rhizosphere soil, the relative abundance of Proteobacteria and Gemmatimonadetes in rhizosphere soil was higher, while the relative abundance of Acidobacteria, Bacteroidetes, Actinobacteria and Firmicutes was lower. The relative abundance of Bacteroidetes decreased by 45.53%, and the relative abundance of Proteobacteria increased by 32.89%. Redundancy analysis (RDA) results showed that the relative abundance of Proteobacteria was positively correlated with soil C, N and P contents. The average plant height of *C. forrestii* was 27 cm, which was higher than the average height of other plants in the community. The proportion of above ground biomass reached 41.24%, and the population density and niche width also were larger than those of other plants. With the increase of plant height and leaf area, the photosynthetic pigment contents and Chla/Chlb raised first and then decreased, but leaf mass per area (LMA) had little change. Plants had enrichment effect on soil elements, the relatively high enrichment capacity for Ca, Mn, Na, K and P, and high transfer capacity for P, Ca, and K. Analysis of C, N, P stoichiometry showed that the C/N, C/P and N/P in *C. forrestii* leaves were higher than those of roots and stems, and the N/P of each organ was less than 14, indicating that N was the limit factor. In general, *C. forrestii* enriched beneficial soil microorganisms to improve the nutrient status of the rhizosphere soil, enhanced the absorption and transfer of elements such as Ca, Mn, Na, K, and P in plants, and promoted the ability to resist freezing and radiation. With the advantages of plant height and leaf area, it made up for the defect of low photosynthetic pigment content, thereby improving the interspecific competition ability and fitness of *C. forrestii* in the alpine environment, but intraspecific competition was intensified, which resulted in uniform distribution of plant clusters. It was speculated that the intense intraspecific competition was one of the reasons for the limited distribution of *C. forrestii*.

Key Words: *Cynanchum forrestii* Schltr; population fitness; soil environment; nutrient uptake; alpine environment

根际是植物根系与土壤的直接接触区,是植物-土壤-微生物相互作用的场所^[1]。植物根系和根际土壤通过栖息在根际、多样化的微生物交换养分资源^[2],根系分泌活性物质吸引微生物聚集根际并改变根际微生物的种类和数量^[3],而根系微生物利用根系分泌物作为碳源和氮源维持自身的生长和繁殖^[4],并分泌多种胞外酶分解、矿化土壤有机物质,增加土壤有效养分含量,提高植物对养分的吸收^[3],促进幼苗定植、调节开花节律等发育过程^[1]。植物所需养分大多来源于土壤并通过根际进入植物体。根际土壤微生物代谢过程加速养分的有效化,从而提高土壤养分的利用率^[5]。在植物生长过程中,当外界环境改变时,植物能够调整自身对养分的需求,改变体内各种元素的相对含量^[6]。植物体的化学元素特征能够反映出土壤供给养分情况,研究

植物和土壤的化学计量特征,有助于了解植物的生长策略及其对环境的适应能力^[7]。极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP)特指分布地域狭窄,长期受到外界因素干扰胁迫而呈现出种群退化和个体数量持续减少,以致种群和个体数量都极少,已经低于稳定存活界限的最小可存活种群而随时面临灭绝风险的野生植物,大多数为中国特有种^[8],极小种群野生植物的主要受威胁因素包括环境变化、过度干扰、生物相互作用以及自身遗传限制等方面^[9]。蔡开朗等^[10]研究表明,极小种群海南假韶子(*Paranephelium hainanensis*)所在群落其土壤肥力、微生物群落随群落类型而异。大理白前(*Cynanchum forrestii* Schltr)为萝藦科(Asclepiadaceae)鹅绒藤属(*Cynanchum*)的多年生直立草本^[11],属于中国特有种,被列入《中国生物多样性红色名录-高等植物卷》的无危(Least Concern, LC)极小种群^[12],主要分布在我国西藏、甘肃、四川、贵州和云南等地,生长于海拔 1000—3500 m 的高原或山地等多种生境中^[11],其根常作为中药“白薇”的代用品^[13]。目前,大理白前的研究主要集中在药理^[14]、化学成分^[15–17]、叶绿体基因组^[14]和形态结构^[18]等方面。青藏高原生态环境独具特色,近年来,青藏高原土壤微生物群落结构及其多样性的研究已逐渐成为热点^[19],但很少有研究关注青藏高原根际土壤特性对极小种群野生植物影响,极小种群-土壤系统中的计量化学特征也鲜有报道。九龙县位于四川省西部,甘孜藏族自治州东南部,地理坐标为 E101°00′—102°00′, N28°40′—29°20′,属于攀西平原与青藏高原的过渡地带,地势北高南低,海拔高差悬殊,大陆性高原山地季风气候明显,生物资源十分丰富^[20]。在开展第四次全国中药资源普查期间,本课题组在九龙县呷尔镇发现了 2 个大理白前种群,局限分布于海拔 3000 m 以上沟谷地带的高寒草甸中,种群数量相对丰富,所在群落建群种主要是禾草类、头花蓼(*Polygonum capitatum*)以及橐吾(*Ligularia* spp.)。在高寒草甸这一特殊生境下,大理白前的生态生理适应与土壤环境有何内在联系?在种群数量相对丰富的情况下为什么呈局限分布?解决这些科学问题对正确评估大理白前的生存潜力、制定大理白前保育措施和资源利用规划至关重要。基于此,本研究在调查分析九龙县高寒草甸大理白前种群特征的基础上,进一步应用生理生化分析技术结合 Illumina Miseq 高通量测序技术,研究了大理白前的光合色素含量、比叶质量、不同器官元素含量以及大理白前根际土和非根际土的化学性质和细菌多样性的差异。

1 材料与方法

1.1 采样地环境概况

样品采集地位于九龙县呷尔镇尼乃沟和热枯沟,分别距离县城 5 km 左右(图 1),其周围主要植被类型为针叶林、栎林、灌丛以及高寒草甸。采样地海拔 3100—3500 m。于 2021 年 7 月,设置 4 个 1 m×100 m 的样带,在每个样带的中心测定经纬度、海拔高度、坡度、坡向、坡位等环境因子(表 1),样带涵盖九龙县大理白前所有分布区域。

表 1 九龙县大理白前所在群落的环境特征

Table 1 Environmental characteristics of *Cynanchum forrestii* in Jiulong country

样地所在地 Sampling location	样带编号 Transect code	纬度 Latitude/N	经度 Longitude/E	海拔 Altitude/m	坡度 Slope gradient/(°)	坡向 Slope aspect/(°)	坡位 Slope position
尼乃沟	1	29°0′26″	101°34′12″	3316	15	S161	中坡位
	2	29°0′18″	101°33′59″	3299	3	E117	中坡位
	3	28°59′58″	101°33′49″	3274	13	E104	中坡位
热枯沟	4	29°0′33″	101°33′11″	3161	28	ES139	下坡位

1.2 样带调查和种群参数测定

将每个样带分为 100 个 1 m×1 m 的小样方。记录每个小样方中大理白前的丛数和每丛的株数、高度;在每个样带中随机选择 5 个小样方,记录小样方编号、每个种的植物名称、株高、株(丛)数和盖度,测定种群参数:

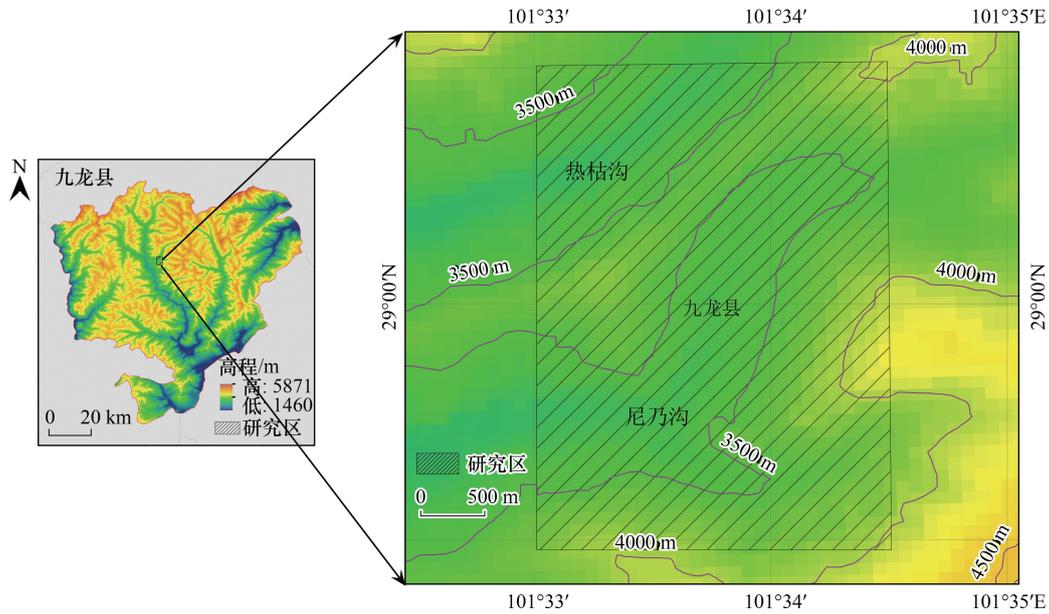


图 1 大理白前在九龙县分布的地理位置

Fig.1 Geographical distribution location of *Cynanchum forrestii* in Jiulong country

生物量比重:分别剪取小样方中大理白前和其他植物的地上部分,装入自封袋带回实验室。105℃杀青,75℃烘干至恒重,称量(g)。大理白前生物量占比% = 小样方大理白前地上部分干重(g)/小样方中所有植物地上部分的干重和(g)×100%。

空间分布格局:根据 4 个样带 400 个小样方中记录的大理白前株丛数,采用扩散系数(C)即方差均值比(S^2/\bar{x})^[21]分析大理白前株丛的空间分布格局,当 $C > 1$ 时,为集群分布,当 $C = 1$ 时,为随机分布,当 $C < 1$ 时,为均匀分布。

生态位宽度:采用 Levins 生态位宽度 $B_L = 1/(n \times \sum_{j=1}^n P_{ij}^2)$ ^[22]测定。式中, P_{ij} 为 i 物种在 j 样方中的重要值占所有样方重要值的比例; n 为样方数量。 B_L 的阈值为 $[0, 1]$, 阈值越趋向 1, 说明物种的生态位宽度越宽。

1.3 光合色素和比叶质量测定

在尼乃沟样地中,随机采集 20 株生长状态良好的大理白前植株,按照高度分为 5 组,即 21—25 cm、26—30 cm、31—35 cm、36—40 cm 和 41—45 cm,每组 4 株。将整个植株装入自封袋带回驻地,从每一植株 4 个方向随机各取 1 叶片 AM300 叶面积仪测定叶面积后装入自封袋做好标记(记为 A 组),取下植株上剩余叶片装入另一个自封袋(记为 B 组),均冷藏带回实验室。

比叶质量测定(Leaf mass per area, LMA):将 A 组叶片 105℃杀青,75℃烘至恒重,称重(g),计算比叶质量(叶片干物质量和/叶面积和)^[23]。

叶片光合色素含量的测定:采用 Alsaadawi^[24]的乙醇提取法测定。将 B 组叶片用去离子水冲洗并擦干,剪成约 0.5 cm 的碎片,并准确称取 0.2 g 放入离心管中,加入 10 ml 的 95%乙醇,在黑暗中放置 24 h,当碎片全部变白后,用 SpectraMax M2 酶标仪(Molecular Devices, 美国)在 665 nm、649 nm、470 nm 波长下测定提取液吸光值,分别计算叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、类胡萝卜素(Car),以及总叶绿素(Chl a+b)的含量。

$$\text{Chla} = 13.70A_{665} - 5.76A_{649}$$

$$\text{Chlb} = 25.8A_{649} - 7.6A_{665}$$

$$\text{Car} = (1000A_{470} - 2.05\text{Chla} - 114.8\text{Chlb})/248$$

$$\text{Chl}_{a+b} = ((\text{Chla} + \text{Chlb}) \times \text{提取液体积})/0.2$$

1.4 植物和土壤的样品采集、元素含量测定和土壤细菌高通量测序

1.4.1 样品采集

在尼乃沟样地中,随机选择长势一致的大理白前 10 株,小心挖出,用抖落法^[25]采集紧附在根系表面的根际土。然后将植株洗净并擦干,将根、茎、叶分开,分别装入自封袋置于保鲜盒;在每株大理白前的 0.5—1 m 的范围内采集非根际土,采样深度为 15—20 cm。植物样品和土壤样品均冷藏带回实验室,植物样品在 105℃ 杀青,75℃ 烘至恒重,磨成粉末备用;土壤样品捡出杂物,过 2 mm 土壤筛后分为 2 份,1 份自然干燥后在室温下保存备用,1 份置于-80℃ 冰箱用于 DNA 提取。

1.4.2 土壤 pH 测定

取干燥土样,按照土壤:水 1:2.5(w/v)加入蒸馏水,搅拌均匀后静置 30 min,使用酸度计(PHS-3C,中国)测定土壤 pH。

1.4.3 土壤成分和植物元素含量的测定

土壤速效磷(Available phosphorus, AP)的含量测定采用双酸浸提法,882 nm 波长下测定吸光值^[26];速效钾(Available potassium, AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度计法测定^[27];用全自动凯氏定氮仪(FOSS, KJELTECTM 2300)碱解蒸馏电位滴定法测定速效氮(Available nitrogen, AN)的含量^[28];土壤有机质(Soil organic matter, SOM)含量测定采用重铬酸钾容量法,585 nm 波长下测定吸光值^[29]。

分别称取 0.5 g 干燥的土样和 0.3 g 植物样,用高氯酸-硫酸消解法消解,定容 100 mL,用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定 P 含量,700 nm 波长下测定吸光值^[26]。用电感耦合等离子体发射光谱仪(PlasmaQuant PQ9000,德国)测定 K、Na、Ca、Mg、B、Mn、Zn、Al、Fe、Cu 含量;采用元素分析仪(vario MACRO cube,德国)测定 C、N 含量。

根据大理白前根际土和植物体元素含量,计算生物吸收系数和生物转移系数^[30]:

生物吸收系数 = 根茎叶元素含量和 / 根际土元素含量

生物转移系数 = 茎叶元素含量和 / 根元素含量

1.4.4 土壤细菌多样性的测定

新鲜土样送上海欧易生物科技有限公司,利用 Illumina 平台 Miseq 高通量测序技术进行土壤细菌 16S rDNA 高通量测序分析,根际土和非根际土各 10 个样品。

采用 DNA 抽提试剂盒(DNeasy PowerSoil Kit, QIAGEN, Germany)提取新鲜土样的基因组 DNA;分光光度计(NanoDrop2000, Thermo Fisher, USA)检测提取 DNA 质量和浓度;以基因组 DNA 为模板扩增细菌 16S rDNA 的 V3-V4 区,引物 343F(5'-TACGGRAGGCAGCAG -3')和 798R(5'-AGGGTATCTAATCCT -3'),反应体系(30 μL):2×Gflex PCR Buffer 15 μL、上下游引物(5 pmol/μL)各 1 μL、模板 DNA 50 ng、Tks Gflex DNA Polymerase (1.25U/μL) 0.6 μL、无菌双蒸水补足 30 μL。PCR 扩增程序如下:94℃ 预变性 5 min、26 个循环(94℃ 30 s, 56℃ 30 s, 72℃ 20 s)、72℃ 终延伸 5 min。PCR 产物用 1.5% 琼脂糖凝胶电泳检测,磁珠纯化,纯化后产物进行二轮 PCR 扩增。对第二轮 PCR 产物再次电泳检测并用磁珠纯化后进行 Qubit 定量。根据 PCR 产物浓度进行等量混样,并利用 Illumina 平台 Miseq 高通量测序技术进行土壤细菌 16S rDNA 高通量测序分析。

1.5 数据统计与分析

用 SPSS(v.25.0)进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)、多重比较(LSD)和 Pearson 相关性分析;利用冗余分析(RDA)(Canoco 5)分析优势细菌门与土壤化学性质之间的关系。

2 结果与分析

2.1 大理白前的种群特性

调查表明,在群落中大理白前具有明显优势,其地上部分生物量是群落地上部分生物量的 41.24%(表 2),平均株高(27 cm)明显大于群落中其他植物的平均株高(10—16 cm);大理白前的生态位宽度高达

0.96。这些结果表明九龙县大理白前在群落中维持着较高的种群适合度;野外观察发现大理白前具有丛生特性,不同株丛间间距相对均匀。统计分析表明,每丛株数在 5—12 株不等,4 个样带中大理白前种群的扩散系数均小于 1(表 2),表明株丛的空间分布格局为均匀分布。

表 2 九龙县高寒草甸大理白前的种群数量特征和空间分布格局

Table 2 Quantitative character and spatial distribution pattern of *Cynanchum forrestii* population in alpine meadow of Jiulong country

样带编号 Transect code	群落类型 Types of communities	生物量占比 Biomass percentage/%	平均丛数/丛 Number of plants	密度/株 Plant density/m ²	丛平均株数/株 Branch numbers per plant	扩散系数 C Coefficient C
1	禾草群落 Form. Grass	47.21±31.69 a	2.0±0.63 a	23.6±7.41 a	12±1 a	0.51
2	禾草群落 Form. Grass	29.34±13.31 a	2.4±0.51 a	10.4±2.01 a	8±1 bc	0.68
3	头花蓼群落 Form. <i>Polygonum capitatum</i>	52.73±17.85 a	1.6±0.40 a	15.8±3.07 a	8±1 b	0.47
4	橐吾群落 Form. <i>Ligularia</i>	35.67±12.06 a	1.2±0.20 a	11.4±4.13 a	5±1 c	0.27

不同小写字母代表在 0.05 水平上的显著差异性

2.2 不同株高叶面积、比叶质量、光合色素含量的差异

由图 2 可见,随着株高增加,大理白前的叶面积显著增大($P<0.05$),但比叶质量变化不显著($P>0.05$);叶片光合色素含量随株高而异,株高 31—35 cm 时叶绿素和类胡萝卜素的含量均为最高,株高小于 31—35 cm 时,不同株高植株叶片的光合色素含量差异显著($P<0.05$),株高大于 31—35 cm 时,不同株高植株的叶片光合色素含量变化幅度较小。Chla/Chlb 值的变化能反映叶片光合活性的强弱,Chla/Chlb 值越大,光合活性越强;而 Car/Chl 值的高低与植物忍受逆境的能力有关,值越大其抗逆性越强。株高 31—35 cm 时,Chla/Chlb 最高,Car/Chl 最低,分别为 1.86 和 11.50,表明株高 31—35 cm 时,大理白前具有最高的光合效率和最低的抗逆性。

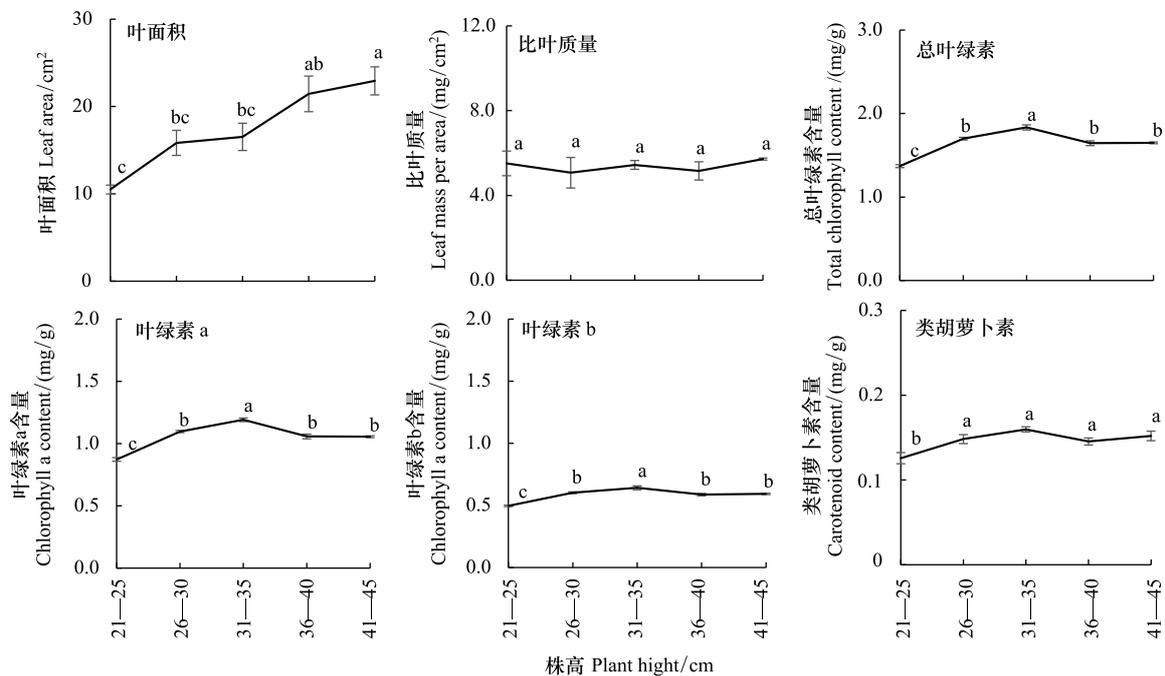


图 2 九龙县高寒草甸不同高度大理白前植株叶面积、比叶质量和光合色素含量

Fig.2 Leaf area, leaf mass per area and photosynthetic pigment content of *Cynanchum forrestii* at different heights in alpine meadow of Jiulong County

不同小写字母代表在 0.05 水平上的显著差异性

2.3 大理白前植株元素含量和土壤养分特征

非根际土和根际土的 pH 分别为 5.58 和 5.64,均属于为酸性土壤。

从图 3 可见,大理白前植物的 C、N、P 的含量均为叶最高,根最低;根、茎和叶的 C/N 分别为 49.29、46.52和 15.78,C/P 分别为 236.97、243.02 和 93.49,N/P 分别为 4.81、5.22 和 5.92,C/N、C/P 和 N/P 均表明大

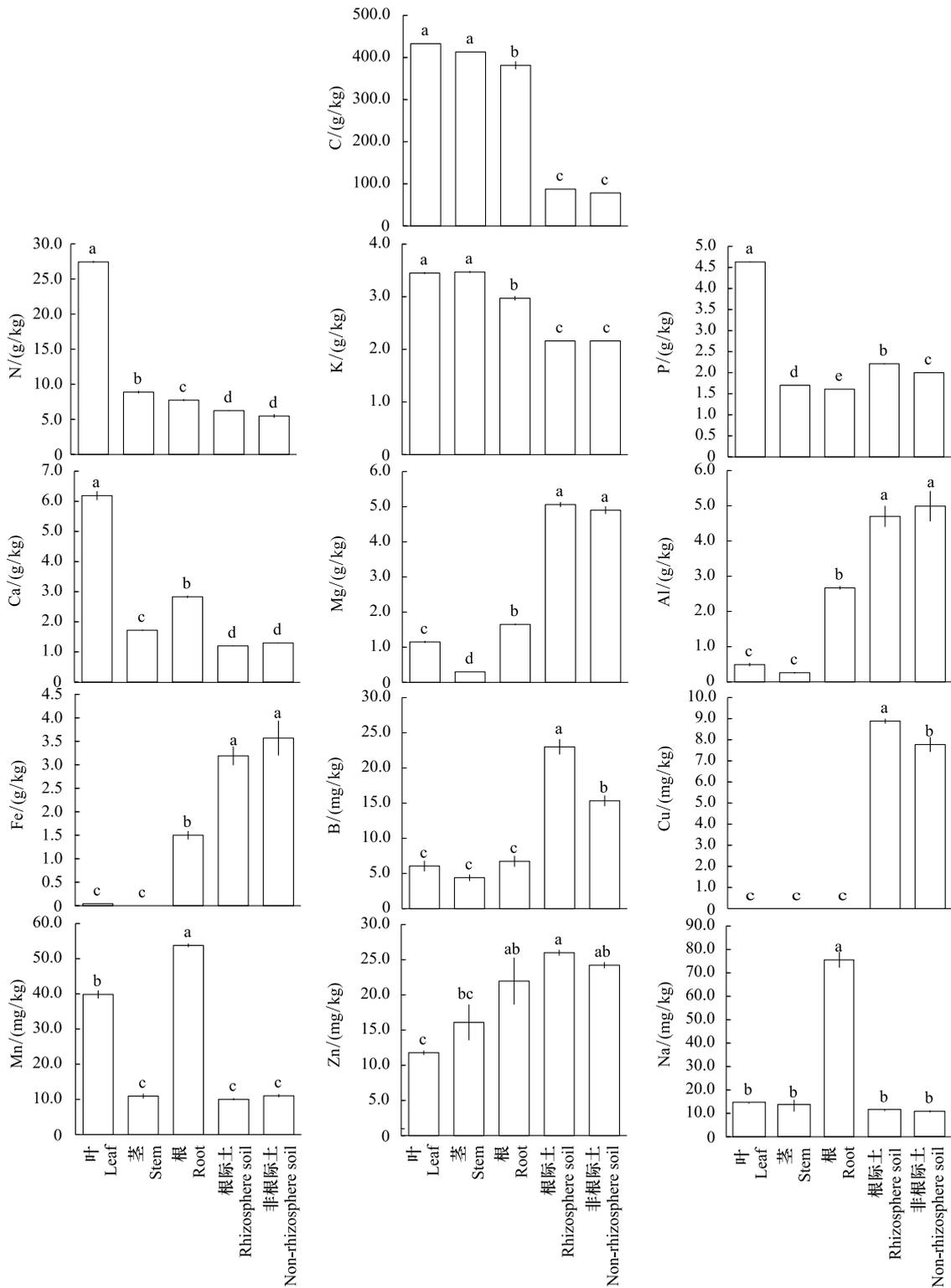


图 3 九龙县高寒草甸大理白前植物体、根际土、非根际土元素含量的变化

Fig.3 Variation of element contents in plant, rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of *Cynanchum forrestii* in alpine meadow in Jiulong County

不同小写字母代表在 0.05 水平上的显著差异性

理白前的根和茎养分利用效率高于叶;与非根际土相比,根际土 C、N 含量无显著差异,P 含量显著增加 ($P < 0.05$);非根际土和根际土的 C/N 分别为 14.26 和 14.03,C/P 分别为 39.07 和 39.61,N/P 分别为 2.74 和 2.82,根际土的 C/N 较低而 C/P 较高,表明其氮化速率较小,而微生物增加有效磷速率较大。Pearson 相关性分析表明,茎与根际土养分关系密切,其 N、C/P、N/P 与根际土的 P 呈显著正相关 ($P < 0.05$),而 P、C/N 则与根际土 P 呈显著负相关 ($P < 0.05$),表明土壤 P 对大理白前营养器官尤其是茎生长的影响较大。

从图 3 可见,不同器官中,K 含量表现为茎>叶>根,Ca 的含量表现为叶>根>茎,Mg、Al、B、Mn、Na 的含量表现为根>叶>茎,Zn 的含量为根>茎>叶,叶和茎中未检出 Fe,所有器官均未检测出 Cu;Ca 含量在叶中最高 (6.2 g/kg);根际土的 B、Cu、Zn 的含量显著高于非根际土 ($P < 0.05$),根际土和非根际土的 K、Ca、Mg、Al、Fe、Mn、Na 的含量无显著差异 ($P > 0.05$)。与土壤相比,植物体 K、Ca、Mn、Na 的含量较高,Mg、Al、Fe、B、Cu、Zn 的含量较低,根际土的这种变化最为显著。大理白前对不同元素的吸收和转移不同,生物吸收系数排序为 Ca (23.83) > Mn (13.40) > Na (12.13) > K (7.61) > P (6.42) > Zn (4.81) > Mg (3.48) > B (3.48) > Al (3.33) > Fe (2.69),生物转移系数排序为 P (3.92) > Ca (2.80) > K (2.33) > B (1.55) > Zn (1.27) > Mn (0.94) > Mg (0.88) > Na (0.37) > Al (0.28) > Fe (0.03)。

根际土和根际土的养分存在明显差异(表 3)。除了 TK 外,根际土养分均显著高于非根际土 ($P < 0.05$),表明土壤养分向大理白前根际富集,改善了根际土壤养分状况。

表 3 九龙县高寒草甸大理白前根际/非根际土的养分含量/(g/kg)

土壤样品 Soil samples	有机质 (SOM)	全氮 (TN)	全磷 (TP)	全钾 (TK)	速效氮 (AN)	速效磷 (AP)	速效钾 (AK)
非根际土 Non-rhizosphere soil	154.63±0.42 b	5.48±0.03 b	2.00±0.01 b	2.16±0.01 b	0.36±0.00 b	0.007±0.00 b	0.04±0.00 b
根际土 Rhizosphere soil	167.65±0.18 a	6.24±0.04 a	2.21±0.01 a	2.15±0.01 b	0.42±0.00 a	0.009±0.00 a	0.09±0.00 a

有机质: Soil organic matter (SOM); 全氮: Total nitrogen (TN); 全磷: Total phosphorus (TP); 全钾: Total potassium (TK); 速效氮: Available nitrogen (AN); 速效磷: Available phosphorus (AP); 速效钾: Available potassium (AK); 不同小写字母代表在 0.05 水平上的显著差异性

2.4 土壤细菌群落多样性特征

对大理白前根际土和非根际土共 20 个土壤样本进行细菌 16S rRNA 高通量测序,质控拼接后得到的平均 clean tags 为 58210 条(分布在 40027—73290 之间),经过去除嵌合体后得到的平均 valid tags 为 49382 条(分布在 33313—67544 之间),valid tags 平均长度分布在 391.08—416.01 bp,各样本 OTUs 覆盖率为 95.8% 以上,各样本 OTU 个数分布在 2489—4567 之间。

20 个土壤样本共检出细菌 35 门 92 纲 225 目 385 科 822 属 398 种。其中,变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、放线菌门(Actinobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes) 占总序列的 97% 以上(图 4)。变形菌门最为丰富,其在根际土和非根际土中的相对丰度分别为 49.61% 和 37.48%,根际土与非根际土差异显著 ($P < 0.05$);与非根际土相比,根际土的变形菌门、芽单胞菌门相对丰度较高,而酸杆菌门、拟杆菌门、放线菌门、厚壁菌门相对丰度较低;其中拟杆菌门相对丰度根际土比非根际土显著降低了 45.53%,变形菌门相对丰度根际土比非根际土显著增加了 32.89%,表明大理白前的生长显著改变了根际周围的细菌群落。

多样性分析表明(表 4),供试土样细菌群落的 Simpson 指数和 Chao1 指数无显著差异,根际土的可观测物种数和 Shannon 指数显著高于非根际土 ($P < 0.05$)。非度量多维尺度(Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS)分析表明(图 5),根际土与非根际土的细菌群落具有差异。

RDA 冗余性分析(图 6)显示,变形菌门 C、N、P 呈正相关,厚壁菌门和拟杆菌门与所有土壤养分呈负相关。表明变形菌门对土壤 C、N、P 有正面影响,厚壁菌门和拟杆菌门对土壤养分具有很大的负面影响。

表 4 九龙县高寒草甸大理白前根际/非根际土细菌群落 α 多样性指数Table 4 Alpha diversity index of soil bacterial community in the rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of *Cynanchum forrestii* in the alpine meadow of Jiulong County

土样 Soil sample	观测到的物种数 Observed species	Simpson 指数 Simpson index	Shannon 指数 Shannon index	Chao1 指数 Chao1 index
非根际土 Non-rhizosphere soil	3145.89±224.52b	0.981±0.005a	8.90±0.29b	4176.47±272.68a
根际土 Rhizosphere soil	3896.23±58.76a	0.997±0.000a	10.11±0.07a	5030.29±56.72a

不同小写字母代表在 0.05 水平上的显著差异性

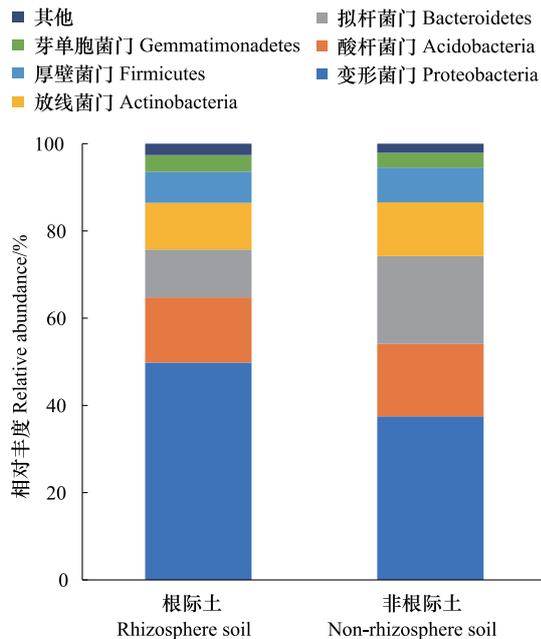


图 4 九龙县高寒草甸大理白前根际/非根际土细菌在门水平上的相对丰度

Fig.4 The relative abundance of microbial communities at bacterial phylum level in rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of *Cynanchum forrestii* in the alpine meadow of Jiulong County

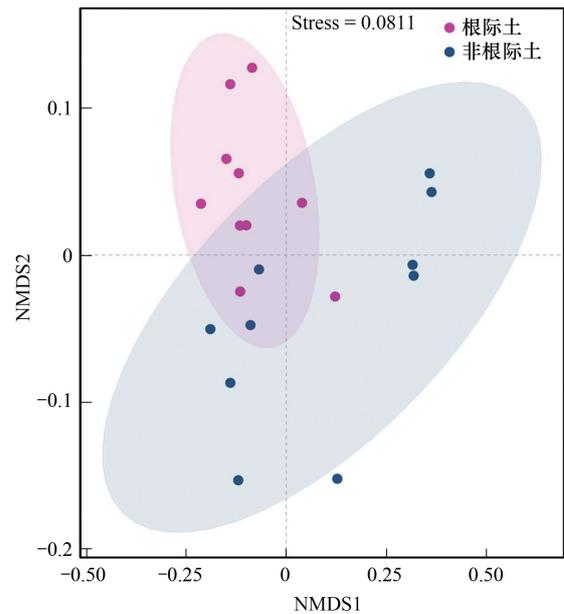


图 5 九龙县高寒草甸大理白前根际/非根际土细菌群落 NMDS 分析

Fig.5 NMDS analysis of bacterial communities from rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of *Cynanchum forrestii* in the alpine meadow of Jiulong County

3 讨论

3.1 大理白前生理生态特性对高寒环境的响应

植物通过改变其性状如株高、生物量、比叶质量和光合色素含量等来响应气候等环境变化^[31]。植株高度和叶面积是影响其竞争阳光的两个重要功能性状,植物对高度的投资增加有利于竞争光照^[32],植株高度是获取更高竞争力的决定性因素^[33]。本研究结果表明,大理白前所在群落植物平均株高与高寒草甸植物高度相似^[34],但大理白前株高明显高于群落其他植物的平均高度,表现出对光照的竞争优势;随着株高增加,大理白前叶面积增大,叶绿素和类胡萝卜素含量、Chla/Chlb 先增加后下降,在株高 31—35 cm 达到最大值,不同株高的植株其比叶质量变化不大。光照强度对植物光合色素含量和比例有直接影响^[35],强光下光能过剩导致光合机构接收的光能超过其利用的能量,从而出现光抑制现象^[36]。Chla/Chlb 是植物对环境光强适应性的一种指标,Chlb 含量增加可提高植物在弱光下的捕光能力^[37]。吴兵等^[38]研究表明,高寒草甸植物叶绿素含量在 2.0—2.4 mg/g 之间,本研究结果表明大理白前叶绿素含量偏低(最大值仅 1.65 mg/g)。大理白前植株高于 31—35 cm 时光合色素含量和 Chla/Chlb 降低,可能是株高越高,受高原强光照影响越大,植物体出现光抑制所致;根据株高和叶面积的关系,光合色素减少的缺陷通过增加叶面积而得到补偿,导致不同株高的比叶质量

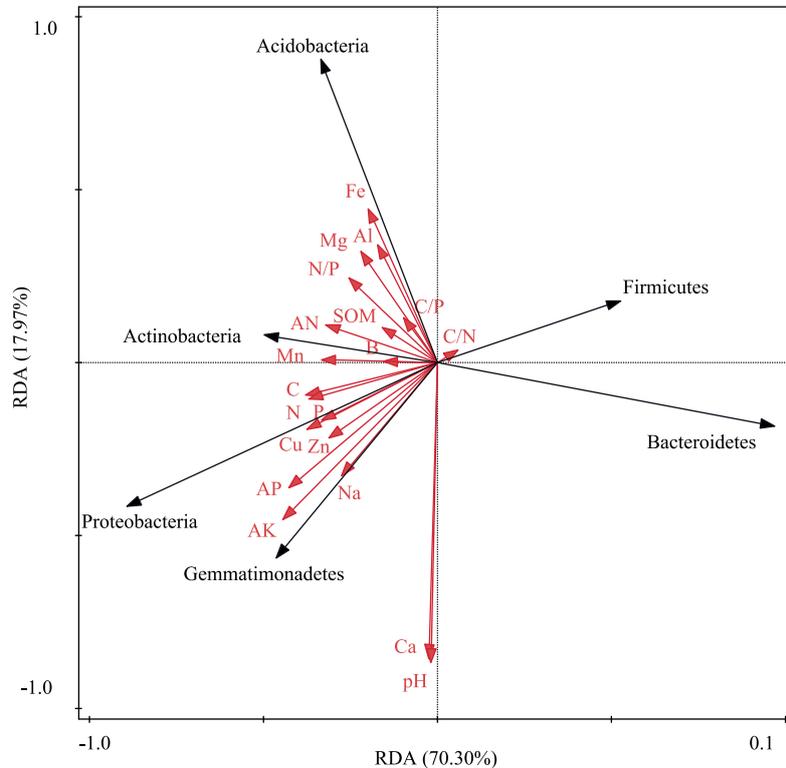


图 6 九龙县高寒草甸大理白前根际/非根际土壤细菌群落与土壤养分 RDA 分析

Fig.6 RDA of bacterial community and soil nutrients in rhizosphere soil and non-rhizosphere soil of *Cynanchum forrestii* in the alpine meadow of Jiulong County

变化不大。

生态位是反映物种在群落中地位和作用的重要指标^[39],而空间分布格局表现出种群对环境变化的应对机制^[40]。大理白前株高大于群落中其余植物平均水平,生态位宽度较大,表明对环境资源利用较充分,在种间竞争中占有绝对优势;大理白前株丛呈现均匀分布格局,推测其原因是由于种间竞争强度减弱而导致种内竞争加剧,在高寒草甸这一相对恶劣的生境中,大理白前为了争取更多的生存空间,可能通过分泌自毒物质,抑制其他株丛的生长,导致株丛呈现均匀分布,这一推断尚待课题组下一步研究确证。

3.2 根际环境对大理白前的影响

P 是植物和土壤中流动性最小的营养元素,有机形式的 P 来自腐烂的植被和微生物残留物^[41]。土壤微生物能够溶解不溶性磷以促进植物利用,变形菌是主要的溶磷微生物,具有固氮、促进有机物分解和植物生长的作用^[42],可改变土壤的 C/N^[43],对 C 和 N 循环具有重要意义^[44]。拟杆菌适合生存在贫养环境中,对有机物质分解具有重要作用^[45]。土壤 C/P 和 N/P 主要受土壤 C、N 含量的影响^[46]。植物体的 C/N 和 C/P 代表植物吸收营养元素和同化 C 的能力,可以反映植物对养分元素的利用效率^[47],在营养缺乏的环境中,植物生长缓慢,营养元素的利用效率高,C/N 和 C/P 也相对较高^[48]。N/P 化学计量比可作为植物限制性养分判断的指标之一^[7],当 N/P<14 时,植物生长主要受 N 元素限制;当 N/P>16 时,植物生长主要受 P 元素限制;当 14<N/P<16 时,植物生长受 N 元素和 P 元素共同限制^[49]。此外,植物的 N、P 含量受土壤 P 含量影响^[50],土壤 P 丰富而 N 有限时,植物 N/P 比例较低^[51],快速生长的植物需要更多富含 P 的 RNA 以合成更多的蛋白质^[52]。本研究结果表明,与非根际土相比,大理白前根际土的变形菌门相对丰度、P、N、AP、AN、C/P、N/P 较高,而拟杆菌门、C/N 较低。表明非根际土中可利用的营养物质有限,拟杆菌门相对丰度相对较高。大理白前通过根系活动富集变形菌,改善了根际土壤 P 养分状况,而低 C/N 可以加快微生物对土壤中有有机态氮素的

分解和氮矿化速率,从而提高土壤的供氮潜力和供氮能力^[53]。大理白前根茎叶的 N/P 均小于 14,表明其生长受 N 限制;植物一般将更多营养物质分配给代谢活性更好的器官^[54],大理白前叶的 C/N、C/P 均低于根和茎,且叶的 C/N、C/P 显著低于全球植物平均水平(16.88 和 364.67)^[47]以及中国草原植物平均水平(17.9 和 231)^[55],表明大理白前将更多的营养物质分配到根和茎。Pearson 相关性分析结果显示大理白前根际土 P 与大理白前茎具有显著相关性,但与根和叶的相关性却不显著,这一结果表明大理白前根际土主要促进茎的生长,以增加植株的高度优势。

植物体内的元素与其生活土壤的元素种类密切相关^[56],生物吸收系数可反映出植物体对土壤相应元素的选择性吸收能力^[57]。本研究结果表明,除了 Cu 外,大理白前对其他元素的生物吸收系数均大于 1,说明大理白前对这些元素具有富集作用^[30],其中对 Ca、Mn、Na、K、P 富集能力最强,同时对 P、Ca、K 转移能力较高。Ca、Mn、K 是植物的必需元素,Ca 具有维持膜结构稳定性的功能,是代谢调节重要的信号分子,是生物膜联系磷脂磷酸根和蛋白质羧基的桥梁。K 与植物的光合作用和呼吸作用密切相关,而 Mn 是细胞中许多酶的活化剂^[58]。在高寒环境下,大理白前增加体内 Ca、Mn、K、P 等元素的含量,有助于缓解由紫外线辐射和低温等逆境胁迫引起氧化损伤,保护生物膜系统,增强代谢活性,从而提高其抗冻和抗辐射的能力;Mg 作为叶绿素的组成元素,在大理白前体内的含量低于土壤中的含量,这可能是影响了大理白前叶绿素合成造成叶绿素含量偏低的因素之一。但通过与土壤微生物互作,提高了对有效养分的利用效率,增加了有机物质产量,促进了植物的伸长生长,增加株高从而具有优先捕捉光照的能力,弥补了因叶绿素含量导致光合效率低的缺陷,使其生物量在群落中占有较高的比例。

4 结论

大理白前富集变形菌等土壤有益微生物并通过二者之间的互作,改善根际养分状况,提高植物体对 Ca、Mn、Na、K、P 等元素的吸收和转移能力,增强抗冻和抗辐射能力,促进植物伸长生长,借助株高和叶面积的优势,弥补了光合色素含量较低的缺陷,从而提高了大理白前在高寒环境中的种间竞争能力和适合度,反过来加剧种内竞争导致其株丛呈均匀分布。推测种内竞争激烈是大理白前局限分布的原因之一。

参考文献(References):

- [1] Tong X X, Wang K Y, Chen Z H, Wang L L, Xiang T H. Endangerment of *Ostrya rehderiana* Chun and its relationship with rhizosphere soil microflora. *Agronomy Journal*, 2021, 113(2): 746-759.
- [2] Wu A L, Jiao X Y, Wang J S, Dong E W, Guo J, Wang L G, Sun A Q, Hu H W. Sorghum rhizosphere effects reduced soil bacterial diversity by recruiting specific bacterial species under low nitrogen stress. *Science of The Total Environment*, 2021, 770: 144742.
- [3] 李明源,王继莲,周茜,张甜,美合热阿依·木台力甫. 南疆四种盐生植物根际土壤真菌群落结构特征. *生态学报*, 2021, 41(21): 8484-8495.
- [4] Feng H C, Fu R X, Hou X Q, Lv Y, Zhang N, Liu Y P, Xu Z H, Miao Y Z, Krell T, Shen Q R, Zhang R F. Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: the first step towards root - microbe rhizosphere interactions. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(13): 6655.
- [5] Canbolat M Y, Bilen S, Çakmakçı R, Şahin F, Aydın A. Effect of plant growth-promoting bacteria and soil compaction on barley seedling growth, nutrient uptake, soil properties and rhizosphere microflora. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 42(4): 350-357.
- [6] Roivainen P, Makkonen S, Holopainen T, Juutilainen J. Element interactions and soil properties affecting the soil-to-plant transfer of six elements relevant to radioactive waste in boreal forest. *Radiation and Environmental Biophysics*, 2012, 51(1): 69-78.
- [7] 王玉琴,宋梅玲,鲍根生,尹亚丽,王宏生. 防除狼毒对狼毒斑块植物-土壤 C、N、P 化学计量特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(15): 6280-6288.
- [8] 臧润国. 中国极小种群野生植物保护研究进展. *生物多样性*, 2020, 28(3): 263-268.
- [9] 路兴慧,臧润国,丁易,黄继红,许玥. 极小种群野生植物坡垒的生境特征及其对幼苗多度的影响. *生物多样性*, 2020, 28(3): 289-295.
- [10] 蔡开朗,麦志通,曾德华,陈伟玉,刘俊,洪文君. 极小种群野生植物海南假韶子群落土壤特性研究. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(6): 102-108.

- [11] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第六十三卷. 北京: 科学出版社, 1977: 335-335.
- [12] 中华人民共和国环境保护部. 关于发布《中国生物多样性红色名录-高等植物卷》的公告. (2013-09-02) [2022-03-26]. https://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/lbgg/201309/t20130912_260061.htm
- [13] 陈纪军, 张壮鑫, 周俊. 大理白前的化学成分. 云南植物研究, 1989, 11(4): 471-475.
- [14] Zhang J, Zhang D Q. The complete chloroplast genome sequence of *Cynanchum forrestii* Schltr. (Asclepiadaceae) and its phylogenetic analysis. Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3675-3676.
- [15] Liu Y, Qu J, Yu S S, Hu Y C, Huang X Z. Seven new steroidal glycosides from the roots of *Cynanchum forrestii*. Steroids, 2007, 72(4): 313-322.
- [16] Liu Y, Hu Y C, Yu S S, Fu G M, Huang X Z, Fan L H. Steroidal glycosides from *Cynanchum forrestii* Schlechter. Steroids, 2006, 71(1): 67-76.
- [17] Liu Y, Li J B, Yu S S, Abliz Z, Liu Y B, Qu J, Liu J, Hu Y C. Rapid structural determination of modified pregnane glycosides from *Cynanchum forrestii* by liquid chromatography - diode-array detection/electrospray ionization multi-stage tandem mass spectrometry. Analytica Chimica Acta, 2008, 611(2): 187-196.
- [18] 秦新生. 中国鹅绒藤属(萝藦科)植物叶表皮微形态扫描电镜研究. 华南农业大学学报, 2010, 31(3): 47-51.
- [19] 陈海生, 刘守平, 杨万勤, 梁国钱. 雅鲁藏布江下游沿岸湿地建群种植物根际土壤细菌群落结构和多样性特征. 生态学报, 2022, 42(4): 1527-1537.
- [20] 李锡强, 王敏, 冉王群, 陈政道, 牟杰, 阿的鲁骥. 四川省九龙县暴雨诱发泥石流的时空特征及其阈值确定. 四川师范大学学报: 自然科学版, 2020, 43(3): 411-416.
- [21] Liu J J, Wu D Y, Peng X Y, Zhou S R, Bradshaw C J A. Exogenous and endogenous determinants of spatial aggregation patterns in Tibetan Plateau meadow vegetation. Journal of Plant Ecology, 2013, 6(4): 277-285.
- [22] 俞响, 白小军, 王志一. 大兴安岭次生林区不同龄级落叶松(*Larix gmelinii*)生态位特征和竞争关系. 生态学报, 2022, 42(12). (2022-02-11). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?dbcode=CJFQ&dbname=CAPJLAST&filename=STXB20220211003>.
- [23] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytologist, 2009, 182(3): 565-588.
- [24] Wan Y L, Zhang Y X, Zhang M, Hong A Y, Yang H Y, Liu Y. Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of three *Paeonia* species. PeerJ, 2020, 8: e9316.
- [25] Wang X L, Wang Z K, Jiang P, He Y L, Mu Y D, Lv X H, Zhuang L. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of four *Ferula* species. Scientific Reports, 2018, 8: 5345.
- [26] 中华人民共和国林业行业标准. LY/T 1232-2015 森林土壤磷的测定. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- [27] 中华人民共和国林业行业标准. LY/T 1234-2015 森林土壤钾的测定. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- [28] 中华人民共和国林业行业标准. LY/T 1228-2015 森林土壤氮的测定. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- [29] 辜忠春, 李光荣, 李军章, 杜业云, 王宵. 正交试验优化分光光度法测定森林土壤有机质. 浙江农林大学学报, 2017, 34(02): 239-243.
- [30] 钱佳奇, 孙海, 阮音音, 吴虎平, 张亚玉. 供镁水平对西洋参生长、营养元素吸收分配及品质的影响. 中国中药杂志, 2022, 47(5): 1205-1214.
- [31] Ahrens, C W, Andrew M E, Mazanec R A, Ruthrof K X, Challis A, Hardy G, Byrne M, Tissue D T, Rymer P D. Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change. Ecology and Evolution, 2020, 10(1): 232-248.
- [32] Falster D S, Westoby M. Plant height and evolutionary games. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(7): 337-343.
- [33] Wang C Y, Cheng H Y, Wei M, Wang S, Wu B D, Du D L. Plant height and leaf size: Which one is more important in affecting the successful invasion of *Solidago canadensis* and *Conyza canadensis* in urban ecosystems?. Urban Forestry & Urban Greening, 2021, 59: 127033.
- [34] 罗方林, 张法伟, 王春雨, 张光茹, 李英年. 青藏高原高寒草甸群落特征和代表性植物生存状态对草地退化的响应. 生态学杂志, 2022, 41(1): 18-24.
- [35] 陈斌, 刘筱玮, 贾琳, 杨扬, 何森. 光强对4种鸭跖草科植物生长和光合特性的影响. 生态学报, 2022, 42(4): 1450-1461.
- [36] Fan Y G, Zhao X X, Wang H Y, Tian Y Y, Xiang Q Z, Zhang L X. Effects of light intensity on metabolism of light-harvesting pigment and photosynthetic system in *Camellia sinensis* L. cultivar 'Huangjinya'. Environmental and Experimental Botany, 2019, 166: 103796.
- [37] 刘鹏, 康华靖, 张志详, 徐根娣, 张争艳, 陈子林, 廖承川, 陈卫新. 香果树(*Emmenopterys henryi*)幼苗生长特性和叶绿素荧光对不同光强的响应. 生态学报, 2008, 28(11): 5656-5664.
- [38] 吴兵, 韩发, 岳相国, 师生波, 王学英. 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光合速率和抗氧化系统的影响. 西北植物学报, 2005, 25(10): 2010-2016.
- [39] 张亚芬, 郑子洪, 陈旭波, 骆争荣. 入侵植物藿香蓟与常见伴生杂草的生态位特征. 生态学报, 2022, 42(9): 3727-3737.

- [40] 任毅华, 周尧治, 侯磊, 方江平, 罗大庆. 色季拉山急尖长苞冷杉种群不同龄级立木的空间分布格局. 生态学报, 2021, 41(13): 5417-5424.
- [41] Kour D, Rana K L, Kaur T, Yadav N, Yadav A N, Kumar M, Kumar V, Dhaliwal H S, Saxena A K. Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of phosphorus-solubilizing and-mobilizing microbes; A review. *Pedosphere*, 2021, 31(1): 43-75.
- [42] Lin Y T, Whitman W B, Coleman D C, Jien S H, Chiu C Y. Cedar and bamboo plantations alter structure and diversity of the soil bacterial community from a hardwood forest in subtropical mountain. *Applied Soil Ecology*, 2017, 112: 28-33.
- [43] Mo C Y, Jiang Z H, Chen P F, Cui H, Yang J P. Microbial metabolic efficiency functions as a mediator to regulate rhizosphere priming effects. *Science of The Total Environment*, 2021, 759: 143488.
- [44] Chaudhary P, Sharma A, Chaudhary A, Khatri P, Gangola S, Maithani D. Illumina based high throughput analysis of microbial diversity of maize rhizosphere treated with nanocompounds and *Bacillus* sp. *Applied Soil Ecology*, 2021, 159: 103836.
- [45] Zuo J J, Zu M T, Liu L, Song X M, Yuan Y D. Composition and diversity of bacterial communities in the rhizosphere of the Chinese medicinal herb *Dendrobium*. *BMC Plant Biology*, 2021, 21: 127.
- [46] 曹全恒, 胡健, 陈雪玲, 孙梅玲, 刘小龙, 杨丽雪, 周青平. 川西北沙地植被恢复对土壤碳氮磷及生态化学计量特征的影响. 草地学报, 2022, 30(3): 523-531.
- [47] Zhang Y L, Cui D, Yang Y H, Liu H J, Yang H J, Zhao Y. Ecological stoichiometric characteristics and influencing factors of carbon, nitrogen, and phosphorus in the leaves of *Sophora alopecuroides* L. in the Yili River Valley, Xinjiang. *PeerJ*, 2021, 9: e11701.
- [48] Ng E L, Patti A F, Rose M T, Schefe C R, Wilkinson K, Cavagnaro T R. Functional stoichiometry of soil microbial communities after amendment with stabilised organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 170-178.
- [49] 张婷婷, 刘文耀, 胡涛. 哀牢山常绿阔叶林兼性附生植物长叶粗筒苣苔的化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(15). (2022-04-07). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?dbcode=CJFQ&dbname=CAPJLAST&filename=STXB2022040600A>.
- [50] 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.
- [51] 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.
- [52] Matzek V, Vitousek P M. N: P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 765-771.
- [53] 王建林, 钟志明, 王忠红, 陈宝雄, 余成群, 胡兴祥, 沈振西, 大次卓嘎, 张宪洲. 青藏高原高寒草原生态系统土壤碳氮比的分布特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6678-6691.
- [54] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Chen H Y H, Reich P B. Variation and evolution of C: N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2534-2543.
- [55] He M Z, Zhang K, Tan H J, Hu R, Su J Q, Wang J, Huang L, Zhang Y F, Li, X R. Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(7): 1494-1503.
- [56] Bonanno G. Trace element accumulation and distribution in the organs of *Phragmites australis* (common reed) and biomonitoring applications. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(4): 1057-1064.
- [57] 罗建川, 张浩, 王宗礼, 张英俊. 呼伦贝尔草原土壤和植物矿物元素分布特征. 草业科学, 2018, 35(6): 1332-1342.
- [58] 王小菁. 植物生理学(第八版). 北京: 高等教育出版社, 2019: 33-38.