

DOI: 10.20103/j.stxb.202209282749

董雪, 许德浩, 韩春霞, 海鹭, 刘源, 张景波, 卢琦, 黄雅茹. 天然沙冬青器官生态化学计量特征对异质生境的响应. 生态学报, 2024, 44(2): 858-869.

Dong X, Xu D H, Han C X, Hai L, Liu Y, Zhang J B, Lu Q, Huang Y R. Responses of ecological stoichiometric characteristics in organs of *Ammopiptanthus mongolicus* to heterogeneous habitats. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 858-869.

## 天然沙冬青器官生态化学计量特征对异质生境的响应

董雪<sup>1,2</sup>, 许德浩<sup>3</sup>, 韩春霞<sup>1</sup>, 海鹭<sup>1</sup>, 刘源<sup>1</sup>, 张景波<sup>1</sup>, 卢琦<sup>1,2</sup>, 黄雅茹<sup>1,\*</sup>

1 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心 乌兰布和沙漠综合治理国家长期科研基地 内蒙古磴口荒漠生态系统国家定位观测研究站, 磴口 015200

2 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所荒漠化研究中心, 北京 100091

3 内蒙古自治区黄河三盛公水利枢纽管理中心, 磴口 015200

**摘要:** 以我国重点保护的珍稀濒危植物且是西北荒漠地区唯一常绿阔叶灌木沙冬青 (*Ammopiptanthus mongolicus*) 为研究对象, 分析异质性荒漠生境 (固定沙地、半固定沙地、石质沙地、洪积砾石坡地和盐碱滩地) 对沙冬青叶、茎、根、花和种子生态化学计量学特征的影响, 了解其生长的适应机制和生存策略。结果表明: 沙冬青各器官碳 (C) 含量表现为叶 > 茎 > 根 > 种子 > 花, 而氮 (N)、磷 (P)、钾 (K) 营养元素含量均表现为种子 > 花 > 叶 > 根 > 茎, N、P、K 三大营养元素在繁殖器官中的富集, 可以促进沙冬青由营养生长向生殖生长的转变, 反映了资源分配模式和植物生长策略。沙冬青各器官的碳氮磷钾含量和各元素化学计量比在不同生境条件下变化较复杂, 其中在沙质土壤 (固定和半固定沙地) 具有更高的 C、N、P 储存能力, 而 K 在砾质土壤 (石质沙地和洪积砾石坡地) 含量较高, 且砾质荒漠沙冬青的 C:N、C:P 及 N:P 均显著高于沙质土壤, 表明沙冬青在石质沙地和洪积砾石坡地有更高的养分利用效率。各器官元素含量相关分析表明器官间的养分协同性远高于器官内部。化学计量比 C:N、C:P、C:K 均表现为: 茎 > 根 > 叶 > 花 > 种子, N:P 为根 > 叶 > 茎 > 花 > 种子, N:K 为茎 > 根 > 叶 > 种子 > 花, K:P 为叶 > 根 > 种子 > 茎 > 花, 各器官中的 C:N 和 N:P 比在各生境间相对较稳定, 而 K:P 比变化巨大, N:P 与 P 含量呈显著的负相关 ( $P < 0.05$ ), 与 N 含量的相关性不显著 ( $P > 0.05$ ), 说明 P 作为敏感性元素决定了沙冬青体内 N:P 比值的变化, 且不同生境叶片 N:P 比值均大于 16, 说明沙冬青生长主要受 P 限制。器官与生境对沙冬青化学计量特征都有影响, 生境对 C 含量和 N:K、K:P 的影响较大, 器官对 N、P、K 含量及 C:N、C:P、C:K、N:P 的影响较大。除 P 元素外, 各元素含量及其化学计量比均受器官和生境交互作用影响。了解植物根-茎-叶-花-种子的整体资源权衡和协变策略, 为沙冬青物种资源的保护和开发提供理论依据。

**关键词:** 沙冬青; 生态化学计量学; 器官; 生境异质性; 权衡策略

## Responses of ecological stoichiometric characteristics in organs of *Ammopiptanthus mongolicus* to heterogeneous habitats

DONG Xue<sup>1,2</sup>, XU Dehao<sup>3</sup>, HAN Chunxia<sup>1</sup>, HAI Lu<sup>1</sup>, LIU Yuan<sup>1</sup>, ZHANG Jingbo<sup>1</sup>, LU Qi<sup>1,2</sup>, HUANG Yaru<sup>1,\*</sup>

1 Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy Forestry; National Long-Term Scientific Research Base of Comprehensive Control in Ulan Buh Desert; Inner Mongolia Dengkou Desert Ecosystem National Observation Research Station, Dengkou 015200, China

2 Institute of Ecological Conservation and Restoration, Center of Desertification Studies, Chinese Academy Forestry, Beijing 100091, China

3 Inner Mongolia Huanghe Sanshengong Water Conservancy Hub Management Center, Dengkou 015200, China

**Abstract:** *Ammopiptanthus mongolicus* is a rare and endangered plant in China and is the only evergreen broad-leaved shrub in desert areas. To understand the growth mechanism and survival strategy of *A. mongolicus* and the effects of habitats and organs on its ecological stoichiometric characteristics, we analyzed the ecological stoichiometric characteristics of leaves,

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (32101595); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2021MA006)

**收稿日期:** 2022-09-29; **网络出版日期:** 2023-10-18

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

stems, roots, flowers, and seeds of *A. mongolicus* in five habitats, namely the fixed sand, semi-fixed sand, stony sand, alluvial gravel slope land, and saline-alkali flat land. The results showed that the C content was in the order of leaf>stem>root>seed>flower, while the nutrient contents of N, P, and K were in the order of seed>flower>leaf >root>stem. The enrichment of the N, P, and K in the reproductive organs promoted the transition from vegetative growth to reproductive growth, indicating the resource allocation pattern and plant growth strategy. Additionally, the contents of C, N, P, K and their stoichiometric ratios in different organs varied among different habitat types. The storage capacity of C, N, and P was higher in sandy soil (fixed and semi-fixed sandy land), whereas the content of K was higher in gravelly soil (stony-sandy land and alluvial gravel slope), and the C:N, C:P, and N:P were significantly higher in gravelly soil than those in sandy soil. *A. mongolicus* had higher nutrient use efficiency in stony-sandy land and alluvial gravel slope. Furthermore, the correlation analysis of element content in different organs showed that the nutrient synergy between different organs was much higher than that in the same organ. The stoichiometric ratios of C:N, C:P, and C:K followed the order of stem>root>leaf>flower>seed, N:P followed the order of root>leaf>stem>flower>seed, N:K followed the order of stem>root>leaf>seed>flower, and K:P followed the order of leaf>root>seed>stem>flower. The C:N and N:P ratios in each organ were relatively stable among different habitats, whereas the K:P ratio varied greatly. There was a significantly negative correlation between N:P and P content ( $P<0.05$ ), and the correlation with N content was not significant ( $P>0.05$ ), indicating that the change of N:P ratio in *A. mongolicus* was mainly determined by the change of P content. The N:P ratios of leaves were all greater than 16 in different habitats, indicating that the growth was mainly limited by P. Moreover, both organs and habitats had impacts on the stoichiometric characteristics of *A. mongolicus*, with habitat having a greater impact on C content and organs having a greater influence on N, P, K content and C:N, C:P, C:K and N:P. Except for P element, the content of each element and its stoichiometric ratio were affected by the interaction between organs and habitat. Our study provides a theoretical basis for the protection and development of species resources of *A. mongolicus*, and helps to understand the overall resource trade-off and covariation strategy of plant root-stem-leaf-flower-seed.

**Key Words:** *Ammopiptanthus mongolicus*; ecological stoichiometry; organ; habitat heterogeneity; trade-off strategies

碳(C)、氮(N)、磷(P)和钾(K)是植物生长发育所必需的基本化学营养元素,直接参与植物的光合速率、蒸腾速率以及生长繁殖等重要的生理生态过程<sup>[1-4]</sup>,这些元素在植物体内含量及其生态化学计量特征不仅反映了植物器官的内稳性,还阐明了各元素在不同器官中的分配比例和互作关系<sup>[5]</sup>,也可以判断在植物生长发育过程中的限制性元素和养分利用效率的高低<sup>[6-9]</sup>。植物器官生态化学计量学特征是了解植物生长繁殖与更新恢复过程中养分循环利用情况的重要指标。目前关于植物器官生态化学计量学的研究主要集中在叶片的碳氮磷三大元素含量及其化学计量比的特征,同时有关根系的生态化学计量学特征的研究报道呈现增多的趋势,但相比起有支撑和输导作用的茎以及繁殖器官的化学计量特征研究相对较少。植物各个器官作为组成植物的不同构件应该看作为一个整体,目前对植物不同器官间的化学元素分配比例以及各器官间化学计量比特征的关联性还缺乏足够的认识。周鹏对温带草地主要优势植物不同器官间功能性状进行了研究,结果表明在植物个体水平间叶、茎、根的生态化学计量特征有一定的关联性<sup>[10-11]</sup>。国内外专家学者从不同尺度对植物生态化学计量对环境因子的响应进行了研究,都证实了植物化学元素含量及其生态化学计量比在各器官间存在协同变化的耦合关系<sup>[7-9]</sup>,这对维持植物的稳定代谢和生长发育产生了积极作用,反映出植物对环境变化的响应和适应机制<sup>[7,12]</sup>。因此,探讨植物各器官与异质性生境因子对植物碳、氮、磷、钾生态化学计量学特征的影响,有助于解析植物的生长调节机制和生存策略。

沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)作为第三纪孑遗濒危种是国家首批重点保护的珍稀植物,其分布范围包括内蒙古中西部、宁夏北部和甘肃北部,其中西鄂尔多斯至东阿拉善地区的沙漠边缘和山麓洪积砾质坡地沙冬青的分布最为集中<sup>[13-14]</sup>。沙冬青作为我国西北荒漠干旱区唯一常绿阔叶灌木,抗干旱耐高温性极强,

在极其恶劣贫瘠的荒漠区仍能持续发挥防风固沙的生态作用。石莎等<sup>[15]</sup>对沙冬青化学计量特征在茎、叶、花和种子各器官间的分配格局及其季节动态特征的研究表明,叶片的 C、N、P 含量高于枝条,且不同季节叶片和枝条的元素含量相对稳定,而在花期,N、P 含量在花中最高,种子成熟期,N、P 含量在种子中最高。与 C、N 元素相比,P 元素在不同器官间以及不同季节间均有较大的变异,这与沙冬青生长受 P 元素限制有关。植物器官化学计量特征变化是植物在自然界不断完善其生存、繁衍能力的基本进化适应过程。不同生境沙冬青各器官化学计量特征的差异性与地形、土壤类型、海拔高度、气候等生态因子存在密切的关系,生境的异质性造成了土壤理化性质的异质性,从而引起了植物器官化学计量特征的变化<sup>[16-17]</sup>。鉴于此,本研究分析不同生境条件下沙冬青根、茎、叶、花和种子的 C、N、P、K 元素含量及其计量比特征,采用植物器官生态化学计量学方法对植物的养分分配和利用策略进行分析,进一步解析沙冬青对环境的响应和适应机制,为沙冬青的生长恢复和保护利用提供一定的科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区概况

乌兰布和沙漠(39.28°—40.77°N, 105.40°—107.02°E)位于内蒙古自治区阿拉善盟和巴彦淖尔市境内,西北以狼山为界,东北毗邻河套绿洲,东侧濒临黄河,西部以阿拉善左旗的吉兰泰-图库木公路为界,南近贺兰山北麓。地势中间低、边缘高,南部地区高于北部地区,内部地势平坦。研究区属于典型的中温带大陆性干旱季风气候区,干旱少雨、蒸发强烈、高温高热,年均降水量 141 mm,年均蒸发量 2372 mm,是降水量的 16 倍多,全年降水季节分配不均,降水多集中于 6—9 月,具有雨热同期的特点。年均气温 7.8 °C,年日照时间为 3229.9 h,昼夜温差大,是我国日照时数最多的地区之一。平均风速约 3.7 m/s,多年平均大风日数多于 30 d,风沙季节在 11 月至翌年 5 月之间,主风为西风、西北风和西南风,起沙风次数每年 200—250 次以上。地貌类型主要包括沙漠、戈壁、山地,地貌形态以固定沙丘、半固定沙丘、流动沙丘为主,其次为分布在山前的洪积砾石坡地,土壤类型主要有风沙土、灰漠土、灌淤土、盐土、淡棕钙土。作为干旱区典型的绿洲-荒漠过渡带,植被类型以抗逆性极强的灌木和半灌木为主,伴生有典型荒漠草原沙旱生一年生和多年生草本,以及抗旱耐盐碱的人工乔木林。

### 1.2 样地选择与设置

沙冬青是乌兰布和沙漠主要天然植物物种之一,广泛分布在狼山至乌兰布和沙漠东北缘,具有明显地带性,该区域属于干旱区典型的绿洲-荒漠过渡带,结构模式为阴山-山前砾质戈壁带-沙漠-绿洲,选择固定沙地、半固定沙地、石质沙地、洪积砾石坡地、盐碱滩地 5 种生境类型,在不同生境类型区内各设置 3 个沙冬青群落的典型样地,每个样地内选择 20 株长势良好且无病虫害的沙冬青标准灌丛,测量其株高、地径、冠幅等指标参数,同时记录群落内主要伴生的物种、植被盖度等信息(表 1)。

### 1.3 样品的采集及测定方法

于 2021 年 5 月上旬采集沙冬青的花,6 月中旬采集其它各器官样品包括叶、茎、根和种子。5 种生境类型下各选取 10 株长势健康的沙冬青,按不同器官进行分别采集。根系利用跟踪法进行挖掘采样,首先沿着沙冬青主根生长方向逐渐向下挖掘,然后用枝剪剪下不同径级足够的完整根系的混合样品,将每株沙冬青的根系混合样品装入做好标记的自封袋里。茎的采样在东南西北四个方向上各剪一枝生长良好的标准枝条。叶的采集要遵循发育成熟且无病虫害的原则,用剪刀在茎顶端剪下充足的叶片混合装入纸袋。花和种子从随机选取的 30 株灌丛上进行采摘,并分别装入网袋,将所有采集的植物样品带回实验室置于 105 °C 的烘箱杀青 30 min,然后 65 °C 下烘干 48 h,取大于 1 g 烘干的植物样品用杯式粉碎机进行粗粉碎,然后再用冷冻混合球磨仪对样品进行细粉碎,过 100 目筛,装入袋中并标号,用于实验化学分析。碳含量采用重铬酸钾外加热法测定;全氮含量经 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>法消煮后,采用凯氏定氮法测定;全磷含量采用钼锑抗比色法测定;全钾含量采用火焰光度计法测定。人工挖掘整株沙冬青,地上生物量的获取采用标准株全株收割法,然后测定沙冬青各分枝

的基径、枝长、茎鲜重、叶鲜重、花鲜重和种子鲜重,地下部分采用标准株全根量收获法,通过将全部根系挖出并测定其鲜重,最后使用生物量加权平均值法计算植物整株的元素含量。

表 1 不同生境类型沙冬青群落基本概况

Table 1 Plot basic characteristics of *A. mongolicus* in different habitats

生境 Habitats	株高 Height/cm	地径 Diameter/mm	冠幅面积 Crown area/m <sup>2</sup>	植被总盖度 Vegetation coverage/%	主要伴生物种 Associated species
固定沙地 Fixed sand	118.23±19.65	24.39±2.89	12.51±1.89	25—40	白刺、红砂、泡泡刺、霸王、梭梭、油蒿、驼绒藜、盐爪爪、木本松毛菜、狭叶锦鸡儿
半固定沙地 Semi-fixed sand	89.5±3.7	22.69±2.33	8.23±0.45	10—25	红砂、泡泡刺、白刺、霸王、梭梭、油蒿、沙拐枣、木本松毛菜、珍珠猪毛菜
石质沙地 Stony sand	67.6±5.6	15.72±1.05	5.68±0.56	15—30	刺旋花、柠条锦鸡儿、蒙古扁桃、白刺、灌木亚菊、霸王、松叶猪毛菜、中亚紫菀木、旱蒿、毛刺锦鸡儿
洪积砾石坡地 Alluvial gravel slope	34.5±2.9	7.89±1.03	2.09±0.42	10—25	蒙古扁桃、猫头刺、合头草、短脚锦鸡儿、红砂、荒漠锦鸡儿、松叶猪毛菜、霸王
盐渍化滩地 Saline flat land	78.6±6.6	18.75±1.19	6.48±0.56	20—35	柠条锦鸡儿、旱蒿、油蒿、珍珠猪毛菜、红砂、盐爪爪

白刺 *Nitraria tangutorum* Bobr, 红砂 *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim, 泡泡刺 *Nitraria sphaerocarpa* Maxim, 霸王 *Sarcozygium xanthoxylon* Bunge, 梭梭 *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge, 油蒿 *Artemisia ordosica* Krasch, 驼绒藜 *Ceratoides latens* (J. F. Gmel.) Reveal et Holmgren, 盐爪爪 *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq, 木本猪毛菜 *Salsola arbuscula* pall, 狭叶锦鸡儿 *Caragana stenophylla* Pojark, 沙拐枣 *Calligonum mongolicum* Turcz, 珍珠猪毛菜 *Salsola passerina* Bunge, 刺旋花 *Convolvulus tragacanthoides* Turcz., 柠条锦鸡儿 *Caragana korshinskii* Kom, 蒙古扁桃 *Amygdalus mongolica* (Maxim.) Ricker, 灌木亚菊 *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak., 松叶猪毛菜 *Salsola laricifolia* Turcz. ex Litv., 中亚紫菀木 *Asterothamnus centrali—asiaticus* Novopokr., 旱蒿 *Artemisia xerophytica* Krasch., 毛刺锦鸡儿 *Caragana tibetica* Kom., 猫头刺 *Oxytropis aciphylla* Ledeb., 合头草 *Sympegma regelii* Bunge, 短脚锦鸡儿 *Caragana brachypoda* Pojark, 红砂 *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim, 荒漠锦鸡儿 *Caragana roborovskyi* Kom;  $C = \pi \times C_l \times C_w$  其中  $C$ : 冠幅面积;  $C_l$ : 灌丛最长轴;  $C_w$ : 灌丛最短轴; 表中数据为平均值±标准差

## 1.4 数据处理

首先对沙冬青各器官的元素含量及其化学计量比进行描述性分析,通过单因素方差分析检验沙冬青化学计量特征在器官和生境间是否存在显著差异;然后使用生物量加权平均值法计算沙冬青各器官元素含量及其化学计量比值的权重,得到整株沙冬青灌木 C、N、P、K、C:N、C:P、C:K、N:P、N:K 和 K:P 的加权平均值<sup>[18]</sup>,通过相关分析探讨各指标间的相互关系;最后采用广义线性模型(GLM)分析器官和生境对沙冬青化学计量特征的主因子效应和交互作用。数据的处理利用 Excel 2016,作图和统计分析通过 SPSS 23.0 软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 沙冬青各器官 C、N、P、K 含量变化

不同生境条件下沙冬青各器官 C、N、P、K 含量及其分配比例特征存在一定的差异性(图 1)。沙冬青 C 在各器官中的含量及其分配比例表现为:叶>茎>根>种子>花,且叶的 C 含量显著高于茎( $P<0.05$ ),而茎的 C 含量又显著高于根、种子和花( $P<0.05$ ),但根、种子和花的 C 含量差异不显著( $P>0.05$ )。不同生境条件下元素 N、P、K 含量的分配情况均为:种子>花>叶>根>茎,其中 N、K 元素在不同器官中的含量均差异明显( $P<0.05$ ),P 含量在种子和花、根和茎之间没有显著差异( $P>0.05$ ),但种子和花显著高于叶( $P<0.05$ ),而根和茎显著低于叶( $P<0.05$ )。器官 C、N、P、K 含量在各生境间存在差异,其中叶、茎中的 C 和叶、花、种子中的 P 均表现为:固定沙地>盐碱滩地>半固定沙地>洪积砾石坡地>石质沙地,叶、茎中的 N 表现为:盐碱滩地>固定沙地>半固定沙地>洪积砾石坡地>石质沙地,种子、花中的 N 表现为:固定沙地>半固定沙地>洪积砾石坡地>石质沙地>盐碱滩地,叶、根、种子中的 K 表现为:石质沙地>洪积砾石坡地>固定沙地>半固定沙地>盐碱滩地。植物器官 C 含量在各生境间的变异较小,而 N、P、K 的变异系数相对较大。沙冬青各器官的碳氮磷钾含量在不同生境条件下变化较复杂,无统一的规律。各器官作为植物组成的构件应该视为一个整体,沙冬青 C 含量

表现为:固定沙地>半固定沙地>盐碱滩地>洪积砾石坡地>石质沙地;N 含量表现为固定沙地>半固定沙地>洪积砾石坡地>盐碱滩地>石质沙地,P 含量表现为固定沙地>盐碱滩地>半固定沙地>石质沙地>洪积砾石坡地,K 含量表现为石质沙地>洪积砾石坡地>固定沙地>半固定沙地>盐碱滩地。

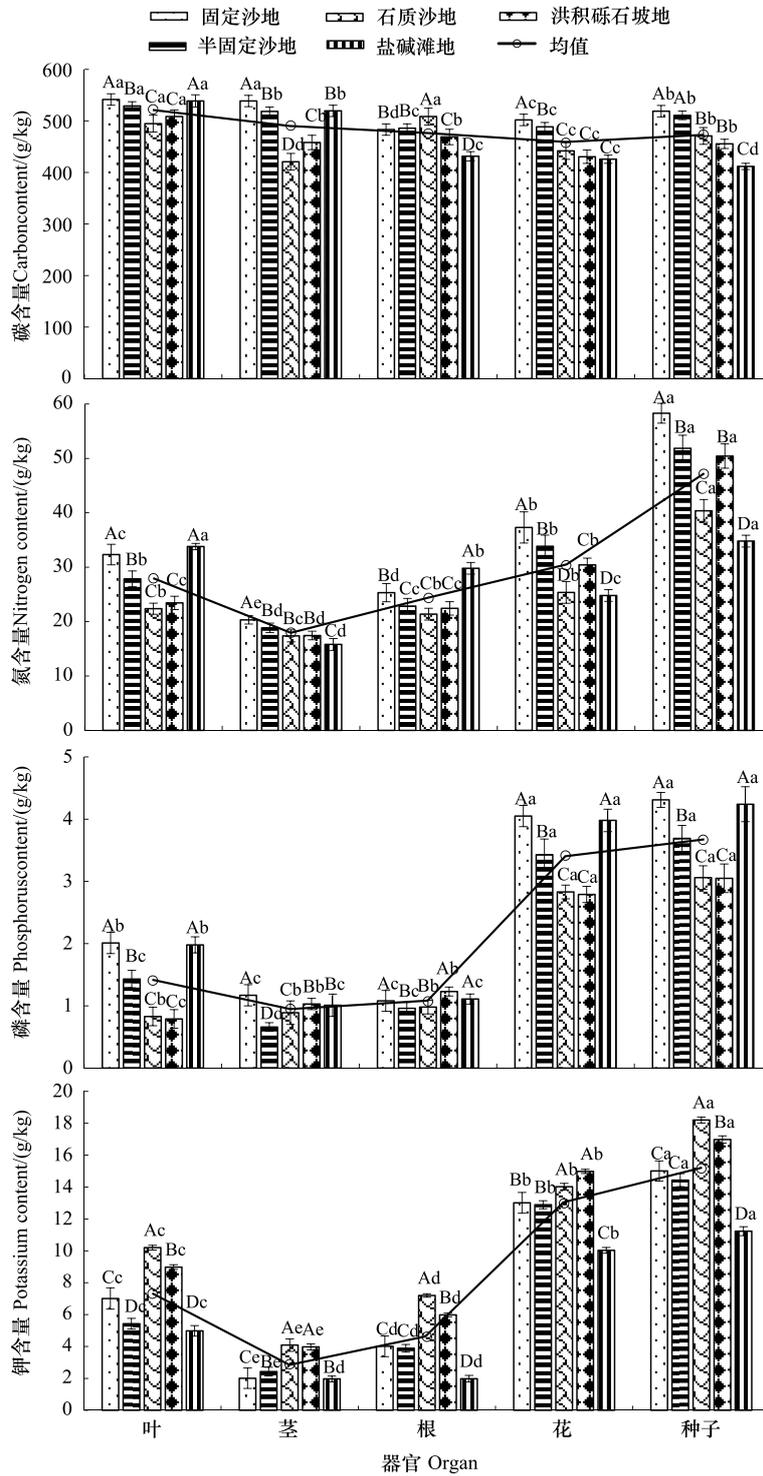


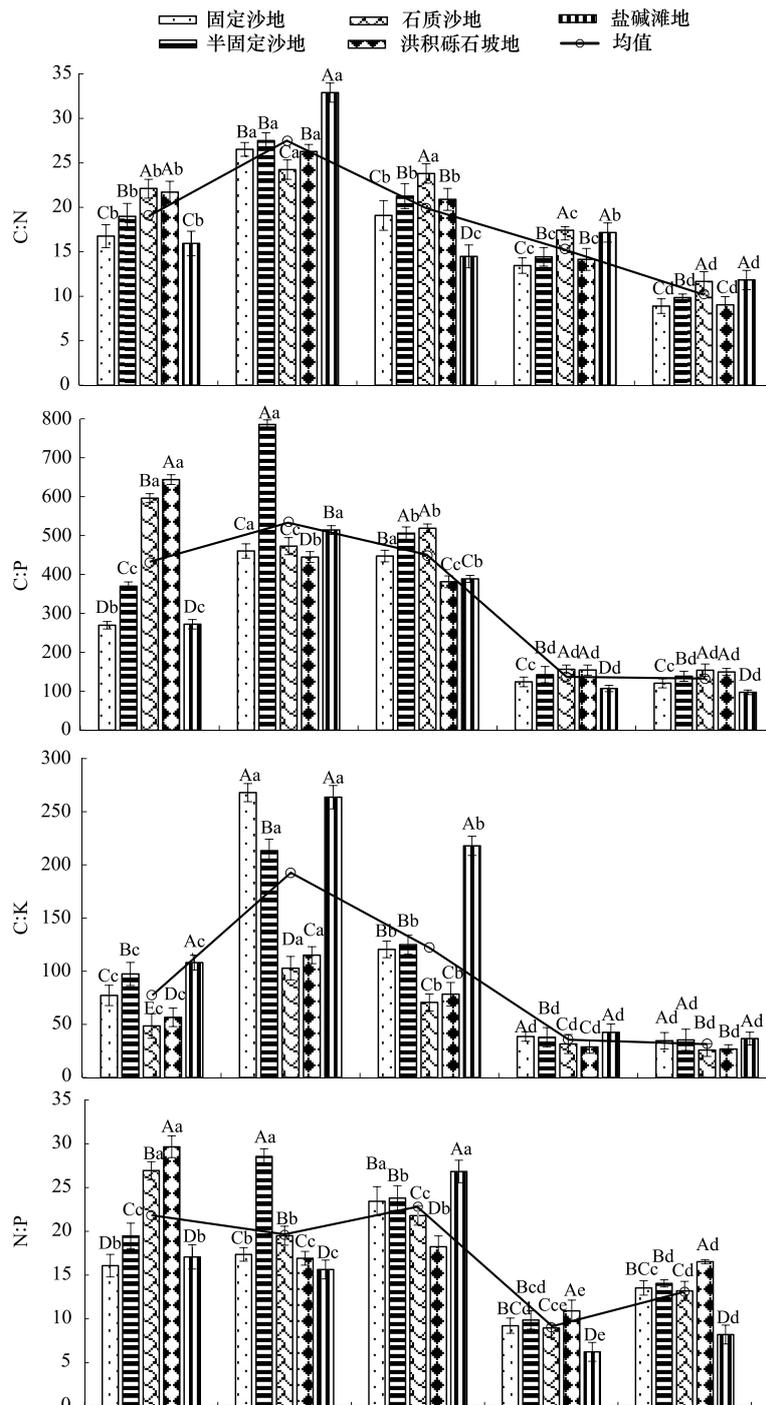
图1 不同生境沙冬青各器官四种元素含量

Fig.1 Four Elements concentrations in the organs of *A. mongolicus* in different habitats

大写字母代表不同生境各器官的显著差异 ( $P < 0.05$ ); 小写字母代表同一生境不同器官的显著特征 ( $P < 0.05$ )

## 2.2 沙冬青各器官化学元素计量比特征

不同生境下沙冬青各器官 C:N、C:P、C:K、N:P、N:K 和 K:P 的数值大小的描述性统计值可见图 2, C:N 在种子中的比值最小、茎中最大,分别为  $10.26 \pm 1.41$ 、 $27.49 \pm 3.25$ , 在叶和根两器官间不存在显著差异 ( $P > 0.05$ ), 但显著高于花 ( $P < 0.05$ ); C:P、C:K 在各器官中的变化规律与 C:N 相同, 比值大小均表现为: 茎>根>叶>花>种子。N:P 的比值在根、叶和茎中较大且差异性不显著 ( $P > 0.05$ ), 其比值分别为  $22.82 \pm 3.14$ 、 $21.84 \pm 6.09$ 、 $19.61 \pm 5.21$ , 花中最小为  $9.04 \pm 1.74$ , 种子中比值居中为  $13.11 \pm 3.03$ 。N:K 的比值在茎和根两器官中较大且差异性不显著 ( $P > 0.05$ ), 叶居中且显著大于种子和花中的比值 ( $P < 0.05$ )。K:P 在各器官中的变化范围为 3.16—6.69, 茎和花两器官中的比值较小且不存在显著差异 ( $P > 0.05$ ), 叶中最大, 根和种子中的比值也比较相



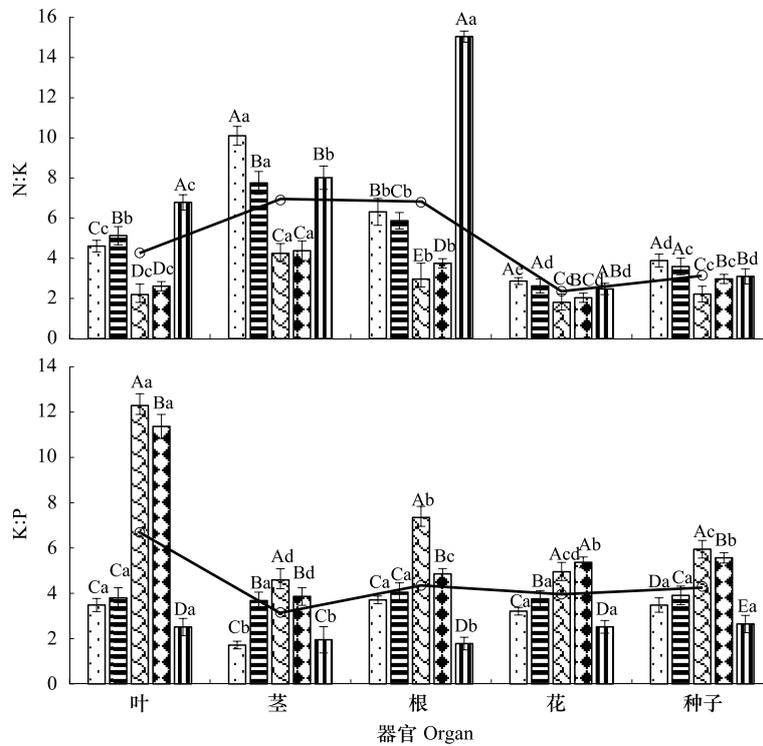


图 2 不同生境沙冬青各器官元素化学计量比

Fig.2 Elemental stoichiometry in the organs of *A. mongolicus* in different habitats

近( $P>0.05$ )。器官 C、N、P、K 的化学计量比值在各生境间存在差异,其中叶、茎中的 C:N 和 K:P 均表现为:石质沙地>洪积砾石坡地>半固定沙地>固定沙地>盐碱滩地,叶中的 C:P 和 N:P 均表现为:洪积砾石坡地>石质沙地>半固定沙地>盐碱滩地>固定沙地,叶、根中的 C:K 和 N:K 均表现为:盐碱滩地>半固定沙地>固定沙地>洪积砾石坡地>石质沙地,各器官中的 C:N 和 N:P 的比值在各生境间相对比较稳定,但 K:P 在各生境间的变化巨大。各器官作为植物组成的构件应该视为一个整体,沙冬青 C:N、C:P、K:P 表现为:石质沙地>洪积砾石坡地>半固定沙地>盐碱滩地>固定沙地,C:K、N:K 表现为:盐碱滩地>固定沙地>半固定沙地>洪积砾石坡地>石质沙地,N:P 表现为:洪积砾石坡地>半固定沙地>石质沙地>固定沙地>盐碱滩地。

### 2.3 沙冬青各器官元素含量及其化学计量比间的相关性分析

各器官元素含量的相关分析结果表明(图 3),沙冬青 4 种化学元素在器官间和器官内的 190 个组对中,有 62 对达到显著水平,占 32.63%,其中,不同器官间有 32 对正相关和 18 对负相关,器官内有 5 对正相关和 7 对负相关,这说明在生境变化的背景下,沙冬青器官间的化学元素的协同性显著高于器官内部。沙冬青各指标相关分析结果表明(图 3),C 含量与 N 含量在灌木中总体上呈极显著的正相关关系( $P<0.01$ ),相关系数为 0.908,除此之外,两者与其它元素含量及化学计量比之间均无显著相关关系( $P>0.05$ ),这在一定程度上反应了 C、N 两元素在沙冬青植物体内的耦合程度极高,且受到其它元素的影响较小。P 含量与 K 含量、各元素的化学计量比均呈显著的相关关系( $P<0.05$ ),而 K 与除 N:P 外的其它化学计量比均呈显著的相关关系( $P<0.05$ )。C:N 与 C:P、K:P 呈显著的正相关关系( $P<0.05$ ),其相关系数分别为 0.877、0.873,C:P 与 N:P、K:P 呈极显著的正相关关系( $P<0.01$ ),其相关系数分别为 0.930、0.911,而与 C:K 呈显著的负相关关系( $P<0.05$ ),其相关系数为-0.864,N:P 与 N:K 呈显著的负相关关系( $P<0.05$ ),C:K 与 N:K 呈极显著的正相关关系( $P<0.01$ ),其相关系数分别为 0.961,K:P 与 C:K 呈极显著的负相关关系( $P<0.01$ ),与 N:K 呈显著的负相关关系( $P<0.05$ )。N:P 与 P 含量呈显著的负相关关系( $P<0.05$ ),而其与 N 含量的相关性不显著( $P>0.05$ ),在一定程度上说明在沙冬青体内 N:P 比值的变化主要由 P 含量变化决定的。

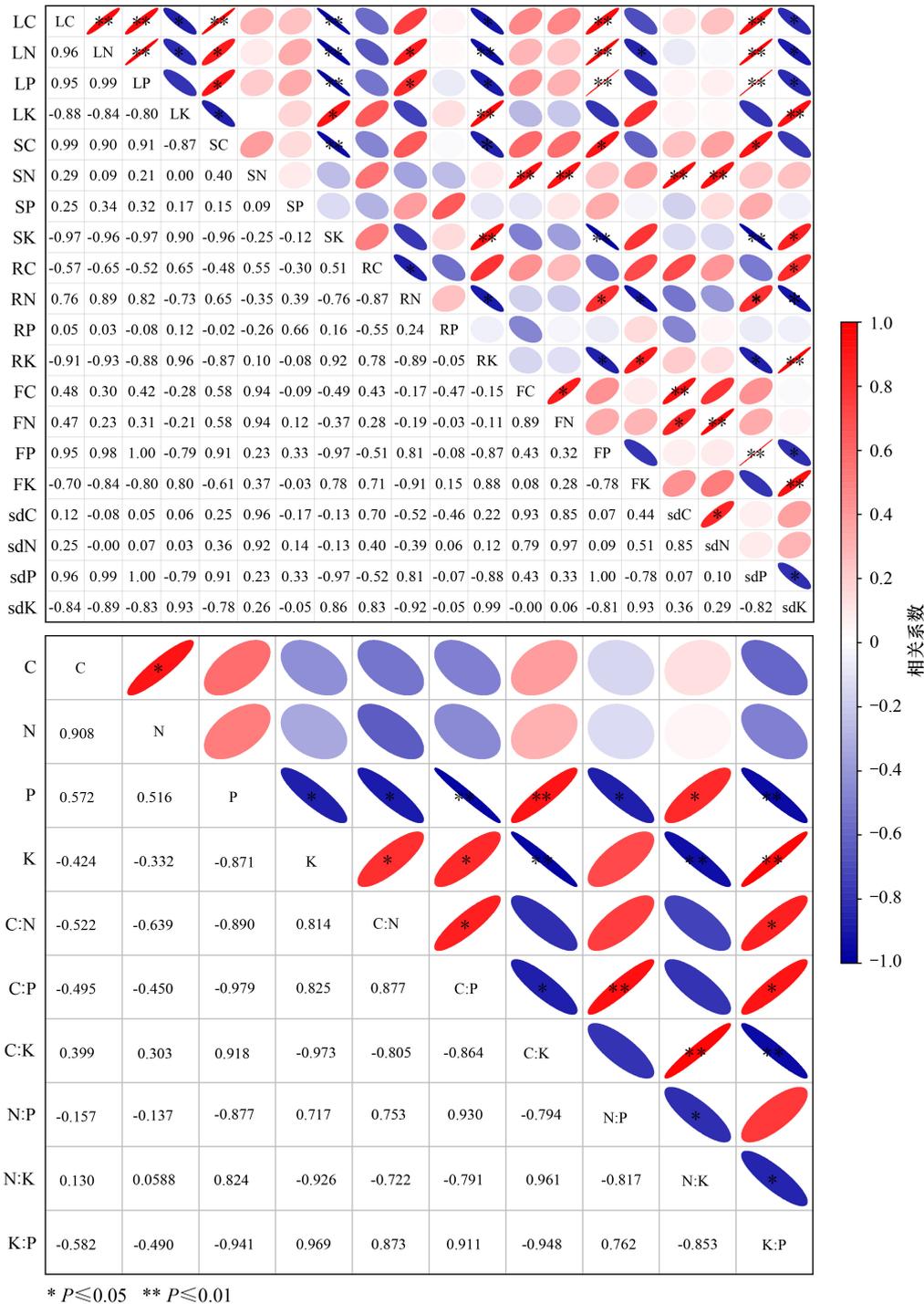


图3 沙冬青各器官元素含量及其化学计量学特征的相关性分析

Fig.3 Correlation analysis of element contents in shrub and organs and stoichiometric characteristics in *A. mongolicus*

LC: 叶碳 Leaf carbon; LN: 叶氮 Leaf nitrogen; LP: 叶磷 Leaf phosphorus; LK: 叶钾 Leaf potassium; SC: 茎碳 Stem carbon; SN: 茎氮 Stem nitrogen; SP: 茎磷 Stem phosphorus; SK: 茎钾 Stem potassium; RC: 根碳 Root carbon; RN: 根氮 Root nitrogen; RP: 根磷 Root phosphorus; RK: 根钾 Root potassium; FC: 花碳 Flower carbon; FN: 花氮 Flower nitrogen; FP: 花磷 Flower phosphorus; FK: 花钾 Flower potassium; sdC: 种子碳 Seed carbon; sdN: 种子氮 Seed nitrogen; sdP: 种子磷 Seed phosphorus; sdK: 种子钾 Seed potassium

### 2.4 器官和生境对沙冬青元素含量及其化学计量比的影响

沙冬青 C、N、P、K 元素含量及其化学计量比受器官和生境单因素及双因素的交互影响程度各不相同

(表2)。器官和生境对 C 含量的影响均达到了显著水平,生境对 C 含量的影响更大。器官对 C:N、C:P、N:P 的影响均达到了极显著水平,生境的影响不显著。器官和生境对 N、P、K 含量以及 C:K、N:K、K:P 的影响均达到了极显著水平,器官对 N、P、K 和 C:K 的影响更大,而 N:K、K:P 主要受生境的影响更大。生境和器官的交互作用对 C、N、K 元素含量以及 C:N、C:K、N:P、N:K、K:P 的影响均达到了极显著水平,对 C:P 的影响达到了显著水平,对 P 的影响不显著。

表2 碳、氮、磷、钾元素含量及其化学计量特征影响的广义线性模型 GLM 分析(F 值)

Table 2 GLM analysis of habitat and organ effects on C, N, P, K contents and their stoichiometric characteristics (F value)

自变量 Variables	器官 Organs	生境 Habitats	交互作用 Interactions	自变量 Variables	器官 Organs	生境 Habitats	交互作用 Interactions
碳含量 C content	3.68 *	4.88 *	10.27 **	碳磷比 C:P	42.14 **	2.59	3.59 *
氮含量 N content	79.81 **	15.26 **	8.91 **	碳钾比 C:K	101.28 **	55.15 **	11.95 **
磷含量 P content	113.01 **	9.98 **	2.18	氮磷比 N:P	37.39 **	3.60	5.24 **
钾含量 K content	399.00 **	147.24 **	4.87 **	氮钾比 N:K	42.11 **	52.29 **	18.63 **
碳氮比 C:N	157.81 **	3.45	14.49 **	钾磷比 K:P	17.51 **	116.37 **	13.43 **

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$

### 3 讨论

#### 3.1 不同生境下沙冬青各器官 C、N、P、K 含量及其化学计量比变化特征

不同生境条件下沙冬青叶片的 C、N 平均含量为 522.46 g/kg、27.95 g/kg, 大于全球陆生植物叶片 C 含量 (464.00 g/kg、20.60 g/kg)<sup>[19]</sup>、中国东部南北样带地区 (480.10 g/kg、18.30 g/kg)<sup>[20]</sup>、中国草地生态系统地区 (438.00 g/kg、27.60 g/kg)<sup>[21]</sup>、阿拉善地区 (379.01 g/kg、10.65 g/kg)<sup>[22]</sup>、黄土高原地区 (438.30 g/kg、24.10 g/kg)<sup>[23]</sup>、东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (435.07 g/kg、23.40 g/kg)<sup>[24]</sup> 等, 且叶片的 N 含量比中国陆地植物 (19.70 g/kg)<sup>[25]</sup>、北方典型荒漠地区 (24.40 g/kg)<sup>[26]</sup> 分别高 41.88%、14.55%。沙冬青茎 C 的含量平均为 491.03 g/kg, 比东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (460.9 g/kg)<sup>[24]</sup> 高 6.54%; 根系 C 含量平均为 475.53 g/kg, 比全球陆生植物 (464.0 g/kg)<sup>[27]</sup>、黄土丘陵地区 (285.16 g/kg)<sup>[28]</sup>、东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (418.96 g/kg)<sup>[24]</sup> 分别高 2.26%、66.76%、13.50%。茎 N 含量平均为 17.95 g/kg, 比东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (12.99 g/kg)<sup>[24]</sup> 高 38.18%, 根系 N 含量平均为 24.35 g/kg, 比中国陆地植物 (7.55 g/kg)<sup>[25]</sup>、黄土丘陵地区 (5.79 g/kg)<sup>[28]</sup>、东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (15.07 g/kg)<sup>[24]</sup> 分别高 222.52%、320.55%、61.58%。沙冬青花 C 含量平均为 457.66 g/kg 高于主要伴生植物霸王<sup>[15]</sup>, 但花的 N、P 含量平均分别为 30.35 g/kg、3.42 g/kg 均低于霸王<sup>[15]</sup>。种子的 C、N、P 平均含量分别为 473.52 g/kg、47.15 g/kg、3.67 g/kg 均高于主要伴生植物霸王<sup>[15]</sup>。沙冬青叶片 P、K 含量平均分别为 1.41 g/kg、7.32 g/kg, 均低于中国陆地植物叶片 P (1.50 g/kg) 和 K (15.09 g/kg) 含量的平均水平<sup>[25]</sup>, 其中叶 P 均值低于全球陆地植物 (1.99 g/kg)<sup>[19]</sup>、中国东部南北样带地区 (2.00 g/kg)<sup>[20]</sup>、黄土高原地区 (1.60 g/kg)<sup>[23]</sup>、北方典型荒漠地区 (1.74 g/kg)<sup>[26]</sup> 等, 分别低 29.15%、29.50%、11.86%、18.97%, 而比阿拉善地区 (1.04 g/kg)<sup>[22]</sup>、东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (1.18 g/kg)<sup>[24]</sup> 高 35.58%、19.49%; 叶片 K 含量平均 7.32 g/kg 低于全国阔叶树 (8.95 g/kg) 和灌丛 (8.38 g/kg) 的平均水平<sup>[29]</sup>。茎、根的 P 含量平均分别为 0.95 g/kg、1.07 g/kg, 比东阿拉善-西鄂尔多斯地区 (1.03 g/kg、1.10 g/kg)<sup>[24]</sup> 低 7.77%、2.73%, 其中根系 P 的平均含量比中国陆地植物 (0.80 g/kg)<sup>[25]</sup> 高 18.75%。种子和花的 K 含量平均为 15.17 g/kg、12.99 g/kg。与上述其它各研究区相比, 沙冬青各器官 C、N 含量相对较高, 而 P、K 含量则偏低。叶片是富集元素 C 的主要器官, 通常叶片 C 的含量越高, 光合速率就越低, 导致生长速率变慢, 但同时增强了对外界恶劣环境的防御能力<sup>[30]</sup>, 沙冬青作为西北荒漠区唯一的常绿阔叶灌木, 其生长发育相对其他灌木较为缓慢, 所以需要通过光合作用为自己制造并储存大量的有机物质来增强对逆境的适应性。沙冬青作为豆科植物, 根系上的根瘤具有固氮作用, 较高的氮含量可能与其生长在干旱恶劣的环境有关。植物在干旱胁迫下, 脯氨酸等物质的增多会增加细胞的

渗透压,从而缓解干旱带来的影响<sup>[31]</sup>,通过 N 含量的增加,可以满足植物的生长发育与更新恢复。

生态化学计量比特征通常用于指示植物生长发育和养分供给状况,叶片 C:N 和 C:P 的比值越大时,植物吸收营养化学元素时所能同化 C 的能力就越强,这种现象反映出植物对营养元素的吸收与利用效率,也证实元素化学计量特征和植物生长速率之间存在很强的相关性<sup>[32]</sup>,生长速率理论通常认为生长速率较快的植物个体和新陈代谢速率快的器官一般具有较低的 C:P 和 N:P,而 P 的含量会呈增加趋势<sup>[31,33-34]</sup>。本研究中沙冬青不同器官,花和种子的 C:N、C:P、C:K 和 N:P 均显著低于其他各器官,而 N、P、K 营养元素含量均显著高于其他各器官,这是因为在种子成熟期对植物的各器官植物样品进行了采集测试分析,沙冬青将体内更多的营养元素分配给繁殖器官,表明了在一定程度上不同器官元素含量及其化学计量比特征符合生长速率假说。N:P 阈值假说<sup>[3,35-37]</sup>通常认为叶片中的 N:P 比值可以指示植物生长过程中受哪种元素的限制,一般植物 N:P 比值小于 14 则主要受氮限制,而 N:P 比值大于 16 则主要受磷限制,介于 14 和 16 之间就会受 N 和 P 的共同限制,沙冬青叶片中 N:P 比值范围为 16.07—29.66,说明其生长倾向于受磷限制。2003 年 Olde 等<sup>[37]</sup>提出当 N:P 小于 14.5、N:K 小于 2.1 时,植物主要受 N 限制,当 N:P 大于 14.5、K:P 大于 3.4 时,植物主要受 P 限制或 P 和 N 共同限制,当 N:K 大于 2.1、K:P 小于 3.4 时,植物主要受 K 限制或 K 和 N 共同限制。在异质性生境条件下,沙冬青叶片的 N:P、N:K、K:P 比值范围分别为 16.07—29.66、2.19—6.79、3.52—12.29,其中 N:P 比值均大于 14.5 阈值,N:K 比值均大于 2.1 阈值,K:P 比值均大于 3.4 阈值,说明沙冬青生长发育过程中倾向于受 P 的限制。植物中碳、氮、磷、钾元素含量的组成及其化学计量比是相互联系的,且外界环境会影响这种关系,从而共同决定着植物的生长发育状况及营养元素水平。

### 3.2 沙冬青各器官 C、N、P、K 元素含量及其化学计量比对生境和器官的响应

植物各个器官的结构功能和生长环境的差异性会导致 C、N、P、K 元素含量及其化学计量比的显著变化<sup>[38-39]</sup>。异质性生境会对植物的生长发育等复杂的生理生化过程产生影响<sup>[31,40]</sup>,进而对植物各器官的化学元素含量产生影响。本研究中,沙冬青各器官间的化学元素含量差异显著,说明异质性生境直接影响植物的生长发育、生理代谢过程以及光合呼吸作用,进而影响植物的生物量积累和养分的吸收与利用<sup>[41-43]</sup>。沙冬青通过叶片光合作用获取足够的碳元素,各生境中水土气生四大生态因子的差异会导致植物的光合速率发生变化,因此生境会对沙冬青的碳含量影响较大,不同生境下沙冬青的生长过程都会受到 P 的限制,在这样的生长环境下,沙冬青要依靠自身遗传特性来调节器官内三大元素 N、P、K 含量及其化学计量比的分配比例,从而适应不同的环境,因此器官对 N、P、K 含量及其 C:N、C:P、C:K、N:P 的影响较大。叶片和根系作为植物地上和地下部分代谢活性较强的器官,对环境的变化尤为敏感<sup>[44]</sup>。为了维持叶片较高的生理生态活性,植物叶片通常要积累和贮存比茎和根更高的养分含量<sup>[26,45]</sup>,所以叶片成为植物同化和储藏养分的主要器官,而茎则主要负责将营养元素和水分从根部运输到叶片,作为运输通道,茎储存养分最少,植物的根主要是负责吸收和转运营养元素,将贮存的养分向上运输用于支持植物的生长发育过程<sup>[46]</sup>,因此在沙冬青的根茎叶中,C、N、P、K 元素含量的顺序均表现为叶>根>茎。作为植物的结构性物质,C 元素在植物体内主要起骨架支撑作用,不直接参与植物的生长和繁殖等生理过程,所以 C 元素在各器官中的含量均较高,这也使得不同生境条件下,沙冬青同一器官间的 C 含量变异程度均较小,从而在植物体内有较好的稳定性。而沙冬青的叶、茎、根、花和种子 N、P、K 含量在不同的生境中差异性显著,其中 N、P、K 含量均在种子中最高,花次之,最后分别是叶、根和茎,说明 N、P、K 等营养元素主要在繁殖器官中富集,种子和花中较高的 N、P、K 含量有利于提高繁殖器官中营养物质的积累<sup>[47]</sup>,可以促进沙冬青由营养生长向生殖生长的转变,为种子的成熟提供充分的物质保障。沙冬青为了适应水分和养分贫瘠的荒漠生态系统,保证其种群的生长与繁衍,对 N、P、K 元素的分配更侧重于繁殖器官。养分在营养生长和生殖生长过程中的差异分配,间接影响植物器官的内部结构以及组织功能的分化,也反映出植物的资源分配模式和生长策略<sup>[1,48]</sup>,而生境的改变会潜在的调节和影响这种分配过程。

## 4 结论

植物器官生态化学计量特征已经成为探索有机体的元素组成差异和器官功能的内在机制的有效研究方

法,揭示了器官响应环境变化的权衡策略。沙冬青各器官元素含量及其化学计量比在异质性荒漠生境中存在复杂的相互作用,植株各器官对 N、P、K 的吸收与利用的比例存在显著差异,旺盛的器官获得更多的营养物质,所以沙冬青各器官的氮、磷、钾元素含量分配情况均表现为:种子>花>叶>根>茎,这种三大营养元素在繁殖器官中的富集,可以促进沙冬青由营养生长向生殖生长的转变,为种子的成熟提供充分的物质保障,说明在荒漠生态环境下,主要依靠种子进行繁殖的沙冬青能够协调营养生长和繁殖生长的养分关系,维持其种群的生长与繁衍。各器官元素含量相关分析表明,达到显著水平的组对占 32.11%,即器官间的养分协同性远高于器官内部。沙冬青的 C:N、C:P 和 N:P 在砾质土壤(石质沙地和洪积砾石坡地)比在沙质土壤(固定和半固定沙地)中高,即沙冬青在石质沙地和洪积砾石坡地有更高的单位养分生产力。沙冬青 C、N 含量较高,而 P、K 含量偏低,且地上部分元素含量高于地下部分,不同生境叶片 N:P 比值均大于 16,说明沙冬青生长倾向于受磷元素的限制,在养分供应不足时,植物自身会转移养分来满足代谢活跃器官的生长需要,这是植物高效合理利用养分来维持自身生长与发育的一种重要权衡机制。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.
- [ 2 ] Marschnert H, Kirkby E A, Engels C. Importance of cycling and recycling of mineral nutrients within plants for growth and development. *Botanica Acta*, 1997, 110(4): 265-273.
- [ 3 ] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [ 4 ] 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.
- [ 5 ] Ingestad T. Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1979, 45(4): 373-380.
- [ 6 ] 王飞, 郭树江, 张卫星, 王方琳, 韩福贵, 李金辉. 民勤荒漠区主要灌木叶片 C、N、P 化学计量特征的季节变化. *西北植物学报*, 2020, 40(1): 121-129.
- [ 7 ] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [ 8 ] 张天霖, 邱治军, 吴仲民, 陈志红, 胡辉, 周光益, 赵厚本, 李兆佳, 蔡章林. 粤北针阔混交林不同器官碳氮磷钾的生态化学计量特征. *林业科学研究*, 2021, 34(2): 149-157.
- [ 9 ] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: A review and perspectives. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1): 1-39.
- [ 10 ] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [ 11 ] 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.
- [ 12 ] 王凯, 高爽, 刘焕彬, 吕林有, 焦向丽. 施氮与增水对杨树幼苗不同器官碳氮磷化学计量的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(12): 3870-3880.
- [ 13 ] 段义忠, 王驰, 王海涛, 杜忠毓, 贺一鸣, 柴乖强. 不同气候条件下沙冬青属植物在我国的潜在分布——基于生态位模型预测. *生态学报*, 2020, 40(21): 7668-7680.
- [ 14 ] 牛若恺, 高润红, 侯艳青, 王旭东, 王彩鑫. 气候变化下沙冬青适宜分布区预测. *西北林学院学报*, 2021, 36(1): 102-107.
- [ 15 ] 石莎, 陈春, 韩航, 李征珍, 单凌飞, 兰玉婷, 冯金朝. 蒙古沙冬青和霸王两种子遗植物化学计量特征与生态适应性. *云南大学学报: 自然科学版*, 2018, 40(5): 1042-1052.
- [ 16 ] 温晨, 杨智姣, 杨磊, 李宗善, 卫伟, 张钦弟. 半干旱黄土小流域不同植被类型植物与土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2021, 41(5): 1824-1834.
- [ 17 ] Wang W, Zhao J M, Xing Z. Spatial patterns of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across southeast to Central Tibet. *Journal of Mountain Science*, 2022, 19(9): 2651-2663.
- [ 18 ] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C:N:P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [ 19 ] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhr 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.
- [ 20 ] 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.
- [ 21 ] 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.

- [22] 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [23] Zheng S X, Shangguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 21(3): 357-370.
- [24] 刘珮, 马慧, 智颖斌, 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.
- [25] 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.
- [26] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [27] Zhao N, Yu G R, Wang Q F, Wang R L, Zhang J H, Liu C C, He N P. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: from species to community. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 267-278.
- [28] 张海东, 汝海丽, 焦峰, 薛超玉, 郭美丽. 黄土丘陵区退耕时间序列梯度上草本植被群落与土壤 C、N、P、K 化学计量学特征. 环境科学, 2016, 37(3): 1128-1138.
- [29] 秦海, 李俊祥, 高三平, 李铖, 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.
- [30] 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.
- [31] 董雪, 海鹭, 韩春霞, 庞嘉诚, 李帅, 王丹阳, 黄雅茹, 卢琦. 干旱区降雨梯度对沙冬青根-茎-叶生态化学计量特征的影响[J]. 林业科学研究, 2023, 36(5): 60-71.
- [32] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs—theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [33] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [34] Niklas K J, Cobb E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 2005, 92(8): 1256-1263.
- [35] Koerselman W, Meuleman A. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*. 1996, 33: 1441-1450.
- [36] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Graine J M, Gurvich D E. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61: 167-234.
- [37] Olde Venterink H, Wassen M J, Verkoost A W M, De Ruiter P C. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191-2199.
- [38] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 邱永志, 李生字, 高培, 钟显彬, 闫健, 王桂芬. 不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤 C、N、P 的化学计量特征. 干旱区地理, 2014, 37(5): 996-1004.
- [39] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [40] Bista D R, Heckathorn S A, Jayawardena D M, Mishra S, Boldt J K. Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient-uptake proteins in roots of drought-sensitive and-tolerant grasses. *Plants*, 2018, 7(2): 28.
- [41] 黄树荣, 谢燕燕, 陈双林, 郭子武. 毛竹林叶片碳氮磷化学计量特征的海拔梯度效应. 竹子学报, 2020, 39(1): 73-78.
- [42] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 王满堂, 李曼, 杨福春, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应. 生态学报, 2018, 38(1): 273-281.
- [43] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 韩威, 曾令兵, 刘超, 王襄平. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1228-1238.
- [44] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, Turner B L. Stem, root, and older leaf N: P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology*, 2014, 95(8): 2062-2068.
- [45] 包菡, 清华, 王立新, 段永祥, 刘东伟, 卓义, 刘华民. 乌梁素海湖滨带植物生态化学计量学研究. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2014, 45(4): 404-409.
- [46] 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002: 96-100.
- [47] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [48] Fortunel C, Fine P V A, Baraloto C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1153-1161.