

DOI: 10.20103/j.stxb.202305171045

赖宝朴, 于明含, 王春媛, 张富崇, 张建玲. 降水变化和叶龄对油蒿群落植物-土壤化学计量特征与生产力的调控. 生态学报, 2024, 44(7): 2898-2906.

Lai B P, Yu M H, Wang C Y, Zhang F C, Zhang J L. Regulation of plant-soil stoichiometric characteristics and productivity of *Artemisia oleifera* communities by precipitation variability and leaf age. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 2898-2906.

# 降水变化和叶龄对油蒿群落植物-土壤化学计量特征与生产力的调控

赖宝朴<sup>1,2</sup>, 于明含<sup>1,2,\*</sup>, 王春媛<sup>1,2</sup>, 张富崇<sup>1,2</sup>, 张建玲<sup>1,2</sup>

1 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083

2 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 盐池 751500

**摘要:** 在掌握典型荒漠植物油蒿化学计量学特征沿随降水量变化的响应特征, 并从叶片间的养分协调分配的角度阐明油蒿维持生产力的生物学机制, 为气候变化背景下荒漠植被的演变预测提供依据。通过野外降水控制实验的方法, 设置 6 个降水量梯度 (减雨 70%、减雨 50%、减雨 30%、自然降水、增雨 30% 和增雨 50%), 分别测定不同降水量下油蒿群落生产力及叶片、土壤的化学计量参数。结果表明: 1) 降水量增加的情况下, 油蒿群落土壤 TP 含量由于淋溶作用而显著降低; 降水量减少情况下, 油蒿林地土壤 SOC、TN、TP 含量并未改变。油蒿叶片的 SOC、TN 含量在降水增加时无显著变化、降水减少时含量增加, 降水过多或过少都会降低叶片 TP 含量。2) 不同成熟度的叶片养分元素含量对降水变化具有差异响应。成熟叶片养分含量容易受到环境的影响, 幼叶养分元素含量较为稳定, 在降水减少的情况下, 油蒿优先将 C、P 分配给了幼叶, 选择牺牲成熟叶以维持幼叶的生长。3) 油蒿的生产力随降水量的增加而升高, 油蒿 ANPP 在增雨 30% 处理组达到最大值, 但在增雨 50% 时 ANPP 降低, 这与过量的降水引发土壤养分流失有关。ANPP 与幼叶 TP 含量相关性极显著, 与成熟叶各元素含量相关性均不显著, 由此可以推测, 在降水变化的情境下, 油蒿存在养分内在生物学调节机制以实现植株最优生产效率。

**关键词:** 化学计量特征; 降水量; 土壤养分; 叶片成熟度; 地上净初级生产力

## Regulation of plant-soil stoichiometric characteristics and productivity of *Artemisia oleifera* communities by precipitation variability and leaf age

LAI Baopu<sup>1,2</sup>, YU Minghan<sup>1,2,\*</sup>, WANG Chunyuan<sup>1,2</sup>, ZHANG Fuchong<sup>1,2</sup>, ZHANG Jianling<sup>1,2</sup>

1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Yanchi Ecology Research Station of Mu Us Desert, Yanchi 751500, China

**Abstract:** This study aims to understand the response of the chemometric characteristics of *Artemisia ordosica* along with precipitation changes and to elucidate the biological mechanism of productivity maintenance of *A. ordosica* from the perspective of coordinated nutrient distribution among leaves, so as to provide a basis for predicting the evolution of desert vegetation under the background of climate change. By means of field precipitation control experiments, six precipitation gradients were set, and the productivity of *A. ordosica* populations and the chemometric parameters of leaves and soils were measured under different precipitation levels. The results showed that: 1) Total Phosphorus content of soil in *Artemisia oleifera* communities decreased significantly due to leaching when precipitation increased, while soil organic carbon, total nitrogen and total phosphorus contents of soil in *Artemisia oleifera* woodland did not change when precipitation decreased. The SOC and TN contents of leaves of *Artemisia oleifera* did not change significantly when precipitation increased, but

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31700639); 国家重点研发计划 (2019YFC0507601)

**收稿日期:** 2023-05-17; **网络出版日期:** 2024-01-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymh\_2012tai@163.com

increased when precipitation decreased, and too much or too little precipitation would reduce the TP contents of leaves. 2) Nutrient content of leaves at different maturity levels responded differently to changes in precipitation. The correlation between mature leaves of *Artemisia oleifera* and soil stoichiometry was significant, while the correlation between young leaves and soil stoichiometry was not significant. The nutrient content of mature leaves was easily affected by the environment, while the nutrient content of young leaves was more stable. *Artemisia oleifera* preferentially allocated C and P to the young leaves under the condition of reduced precipitation, choosing to sacrifice mature leaves to maintain the growth of young leaves. 3) The productivity of *Artemisia oleifera* increased with the increase of precipitation, and the aboveground net primary production of *Artemisia oleifera* reached the maximum value in the 30% rainfall increment treatment group, but the ANPP decreased in the 50% rainfall increment group, which was related to the loss of nutrients in the soil triggered by excessive precipitation. The correlation between the ANPP and the content of TP in the young leaves was extremely significant, and the correlation between ANPP and the content of each element in the mature leaves was not significant, which can be speculated that, in the context of the change of precipitation, *Artemisia oleifera* has an intrinsic biological regulation mechanism of nutrients to achieve the growth of young leaves. Thus, it can be inferred that there is an intrinsic biological regulation of nutrients in *Artemisia oleifera* to achieve the optimal plant productivity under rainfall changes.

**Key Words:** chemometric characteristics; precipitation; soil nutrients; leaf maturity; aboveground net primary productivity

降水资源是干旱半干旱气候区最重要的限制因子,故降水变化对区域植被的影响受到广泛关注。IPCC 第六次报告研究表明,2013 年来于干旱半干旱气候区降水量年际变异愈发强烈<sup>[1]</sup>,表现为极端干旱年和湿润年的频繁交替,在这种背景下,探究荒漠典型群落和主要建群种对降水量变化的响应,是预测荒漠植被未来演变的实践基础和理论依据。

降水量在促进荒漠植物生长、稳定生理活动和维持群落生产力方面具有决定性的作用<sup>[2]</sup>。降水量变化通过改变土壤含水率和土壤养分的迁移,驱动植物与土壤间的水养循环<sup>[3]</sup>,进而影响植物的生产力。陆地生态系统生产力的干湿气候带差异就是降水驱动作用的典型案例,降水量的差异导致不同干湿气候带间土壤 C、N、P 等速效养分含量不同<sup>[3]</sup>,间接导致植物叶片的碳固定效率和植被生产力随气候带发生梯度变化。这种降水干预下的土壤养分与植被地上生产力的显著相关关系也已被诸多地面实验加以验证<sup>[4-6]</sup>。

植物叶片作为光合固碳的主要器官,直接决定着植物的生产力。因此,对叶片生理状态的探究是掌握降水变化下植被生产力响应的关键。然而,叶片对环境变化的生理调节响应并非均匀发生,而是受制于叶片年龄和发育状态而产生差异。如已有研究表明,老叶往往会为了幼叶生理活动的维持做出牺牲,如在胁迫条件下,氮元素与镁元素会从老叶转移到幼叶以维持幼叶的光合活性<sup>[7]</sup>;在干旱生境中,植物首先降低老叶的水养分配,直到整株植物死亡<sup>[8]</sup>。然而,也有研究表明,幼叶在应对环境胁迫的响应中敏感度更高,在极端瞬时胁迫下,幼叶往往首先遭受损害<sup>[9]</sup>。由此可见,叶龄会对植物抗逆能力产生影响<sup>[4-6]</sup>,因此从叶龄的角度探究植物生理过程对降水变化的响应,将为理解气候变化下的荒漠地区植被生态系统演变提供新的视角。

油蒿(*Artemisia ordosica*)是我国半干旱沙地重要建群种,其群落占毛乌素固定沙地面积的 90%以上<sup>[10]</sup>,对我国沙区生态系统稳定具有举足轻重的作用。本研究以油蒿群落作为研究对象,通过人为设置不同降水量梯度,对不同降水情境下油蒿群落不同叶龄的叶片、土壤 C、N、P 养分元素,以及油蒿群落的地上净初级生产力进行分析,旨在提出以下科学问题:(1)降雨梯度下,油蒿叶片以及土壤的养分含量会呈现怎样的变化趋势?(2)不同成熟度的叶片养分元素含量对降水变化是否具有差异化响应?(3)降水梯度下,油蒿的生产力会受到哪种叶片养分元素的制约,且成熟叶片与幼龄叶片对生产力的调控作用是否具有差异?

## 1 研究区概况与研究方法

### 1.1 研究区概况

本研究在北京林业大学水土保持学院宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测站进行,该观测站位于

E 106°30'—107°41', N 37°04'—38°10', 蒸发量大, 年均潜在蒸发量约为 2024mm<sup>[11]</sup>; 年日照时数约 2867.3h<sup>[12]</sup>, 日照时间长; 降水量少, 年平均降水量约为 292mm; 降水集中在 7—9 月, 占年全年降水量的 60%—75%, 属于典型的中温带大陆性气候, 研究区实验期间降雨及气温变化如图 1 所示。土壤类型是风成沙土。区内植物以沙生、旱生植物为主, 植被群落多以油蒿为建群种。

### 1.2 研究对象

油蒿是一种抗旱、落叶性的固沙丛生型半灌木。地上高度在 50—100cm, 丛生枝系统由茎、老枝和当年生枝条组成, 当年生枝条包括营养枝和生殖枝两类。枝上具有线形的裂片叶。根系属直根系, 向下可延伸至 1—3m, 在土壤的 30cm 深度左右达到吸收根分布峰值。

### 1.3 实验设计

选取地形平坦、光照充足、无遮挡、植被覆盖度相近且长势良好的油蒿纯灌木林作为研究样地。于 2019 年 8 月生长旺盛期对油蒿群落进行生产力调查。对各个样方油蒿进行了密度和覆盖度调查, 结果表明各个处理小区间油蒿密度和盖度无显著性差异。2020—2021 年连续两年开展野外降水控制实验, 于每年 4—9 月生长季进行降水梯度处理, 实验处理两年间降雨量与温度月变化如图 1 所示。本研究设置了六个不同的降水量水平, 分别为减雨 70%、减雨 50%、减雨 30%、自然降水、增雨 30% 和增雨 50%, 每个梯度 3 个重复, 采用单因素完全随机试验设计, 共设置 18 个 5m×5m 的实验小区。在减雨的 9 个小区内搭建遮雨棚(金属棚体和透明 PVC 棚顶), 通过调节棚顶挡板的遮盖面积来控制到达小区的降水量。在棚体集水槽的四个角连接软管, 再依次连接雨水收集桶。每次降水事件过后, 利用可移动式人工降水器将减雨 30% 和减雨 50% 遮雨棚收集的雨水分别增加到增雨 30% 和增雨 50% 梯度的样地。每个样方的四周埋设 80cm 深的 PVC 隔板, 防止土壤水分的侧渗(图 2)。

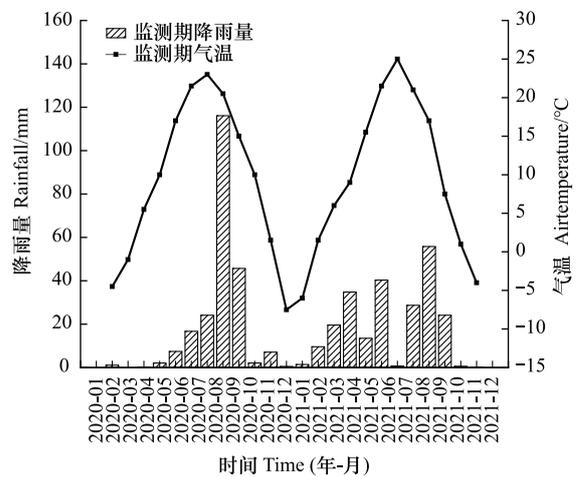


图 1 监测期降雨量与气温月变化

Fig.1 Monthly changes in rainfall and temperature during the monitoring period



图 2 降水控制小区与油蒿群落

Fig.2 Precipitation control plots and *Artemisia oleifera* communities

### 1.4 取样与指标测定

油蒿种群生产力测定: 研究样地各处理下油蒿密度如表 1 所示, 使用油蒿当年生枝条的生物量来估算油蒿的地上净初级生产力 (ANPP), 每个样方油蒿的 ANPP 由下式获得:

$$B = \frac{\sum_{i=1}^n \gamma_i}{A} \quad (1)$$

式中:  $\gamma$  为单株油蒿当年生枝条生物量 (g);  $B$  为样方内油蒿的 ANPP ( $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ),  $n$  为样方内油蒿数量;  $A$  为样方面积 ( $\text{m}^2$ )。这个方法由于没有考虑到老枝的生长, ANPP 可能被轻微低估, 但这种估计方法成功地应用于巴塔哥尼亚草原<sup>[13]</sup>和地中海牧场<sup>[14]</sup>的灌木 ANPP 评估。

单株油蒿的当年生枝条生物量采用一种非破坏性方法获得, 测量每株油蒿的最大冠层宽度  $C_1$  和最小冠

层宽度  $C_2$ , 通过其计算灌油蒿冠幅面积  $CA = \pi \times C_1 / 2 \times C_2 / 2$ , 而单株油蒿的当年生枝条生物量可以使用已有的基于油蒿  $CA$  的生物量估测模型得到<sup>[15]</sup>:

$$\gamma = 83.478 \times CA^{1.063} \quad R^2 = 0.76 \quad (2)$$

式中:  $\gamma$  为单株油蒿当年生枝条生物量(g);  $CA$  为单株油蒿的冠幅面积( $m^2$ )。

植株叶片取样方法: 在每个处理小区内, 随机选取 5 株油蒿进行植物材料取样。根据叶片颜色、大小及生长位置选取不同成熟度的叶片样本, 丛生枝顶部第 4—6 片上部尺寸小且颜色较浅的叶片定义为幼叶, 第 4—6 片以下尺寸大、颜色较深的叶片定义为成熟叶。在每株植物上分别选取 6 片成熟叶和 6 片幼叶带回实验室进行化学元素测定。

土壤取样方法: 按照五点取样法, 每个小区 5 个样点 0—20cm 表层土并进行混合作为 1 个土壤样本, 带回实验室自然风干用于化学元素的检测。

表 1 各降水梯度下的油蒿密度

Table 1 Density of *Artemisia oleifera* at various precipitation gradients

密度 Density/(株/ $m^2$ )	降水梯度 Precipitation gradient					
	-70%	-50%	-30%	CK	30%	50%
	10.13±1.15	16.33±0.58	18.67±4.51	15.67±4.62	20.33±5.51	19.33±4.04

## 1.5 植物与土壤元素含量测定

叶片在 105℃ 下杀青 1h, 在 80℃ 下烘干至恒重。冷却后粉碎, 过 100 目筛, 用于测定叶片有机碳、全氮含量和全磷含量。采用  $K_2Cr_2O_7$  外加热法测定叶片有机碳(SOC)。采用  $H_2SO_4 \cdot H_2O_2$  消煮和全自动定氮仪测定叶片全氮(TN)含量。采用紫外分光光度计法测定叶片全磷(TP)含量。计算得出 C:N、C:P 和 N:P 的值, 用于后续分析。土壤 C、N、P 元素检测方法同植物叶片。

## 1.6 数据分析

对土壤和叶片化学计量参数指标进行 ANOVA 单因素方差分析, Tukey 法检验各降水处理间的差异显著性; 采用成对  $t$  检验方法判断不同叶龄间的差异响应; 对油蒿叶片与土壤生态化学计量参数、油蒿生产力与化学计量参数进行相关性检验。采用 Origin 2021 pro 制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 降水量变化对油蒿群落土壤-植物化学计量特征的影响

降水量变化对油蒿成熟叶和幼叶的化学计量参数均影响显著, 且存在叶片成熟度的差异。幼叶的 SOC 含量在减雨 50%、减雨 70% 的条件下显著高于成熟叶。幼叶的 TN 含量在减雨 30%、自然降水、增雨 30% 和增雨 50% 的条件下显著高于成熟叶。在各降水梯度, 油蒿幼叶的 TP 含量显著高于成熟叶(图 3)。

从元素含量的结果来看, 与自然降水处理相比, 叶片 SOC 含量表现为幼叶在减雨 50%、70% 处理下有显著提升( $P < 0.05$ ), 在增雨处理下无显著变化, 而成熟叶 SOC 含量随降水量改变无显著变化; TN 含量表现为幼叶在减雨 30%、50% 处理下显著升高( $P < 0.05$ ), 在减雨 70% 极端干旱处理和增雨处理下无显著变化, 而成熟叶在减雨 50% 处理下显著升高( $P < 0.05$ ); 对 TP 含量而言, 幼叶在各个降水处理下无显著变化, 而成熟叶 TP 含量在减雨 30%、70% 以及增雨 50% 处理下显著降低( $P < 0.05$ ), 而在其他处理下无显著变化。

从化学计量比的结果来看, 与自然降水处理相比, 成熟叶片 C:N 在减雨 50% 处理下显著降低, 其他处理无显著变化; 成熟叶片 C:P 在减雨 30%、减雨 70% 处理下显著增加, 幼叶 C:P 在减雨 50%、减雨 70% 处理下显著增加, 其他处理无显著变化; 各减雨处理均显著增大了成熟叶与幼叶 N:P, 增雨处理下无显著变化。

油蒿地 0—20cm 土层 SOC 含量、TN 含量、TP 含量在减雨处理下均无显著变化, 而 TP 含量在增雨 50% 处理下有显著下降( $P < 0.05$ )(表 2)。土壤 C:N 与土壤 N:P 均无显著变化, 而土壤 C:P 在增雨 50% 处理下有显著降低( $P < 0.05$ )。

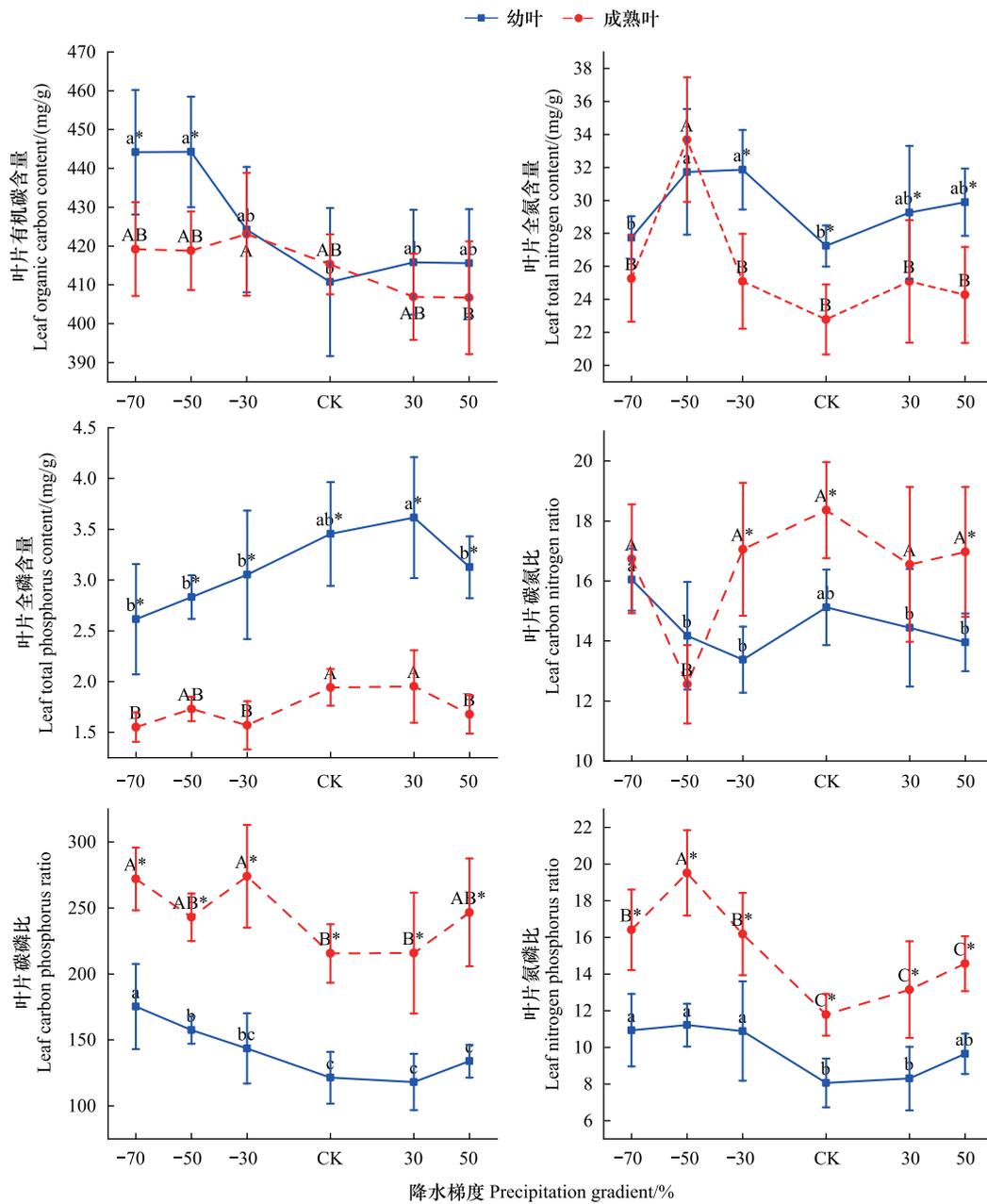


图3 各降水梯度下油蒿幼叶与成熟叶的SOC、TN、TP含量及化学计量比

Fig.3 SOC, TN and TP contents and stoichiometric ratios of young and mature leaves of *Artemisia oleifera* under various precipitation gradients

\*表示成熟叶和幼叶间差异显著,大写字母表示成熟叶各梯度差异显著,小写字母表示幼叶各梯度差异显著

表2 各降水梯度下油蒿灌木林地土壤的SOC、TN、TP含量及化学计量比

Table 2 SOC, TN and TP contents and stoichiometric ratios of soils in the shrubland of *Artemisia oleifera* under various precipitation gradients

土壤化学计量特征 Soil stoichiometry	降水梯度 Precipitation gradient					
	-70%	-50%	-30%	CK	+30%	+50%
有机碳 Organic carbon / (g/kg)	2.73±0.94a	2.50±0.29a	2.34±0.034a	2.14±0.89ab	2.08±0.69ab	1.11±0.60b
全氮 Total nitrogen / (g/kg)	0.36±0.1ab	0.36±0.06a	0.32±0.02ab	0.32±0.04ab	0.33±0.07ab	0.25±0.02b
全磷 Total phosphorus / (g/kg)	0.42±0.02a	0.46±0.01a	0.44±0.03a	0.42±0.08a	0.4±0.02ab	0.35±0.02b
碳氮比 C:N	8.442±4.403a	6.962±0.550a	7.248±1.349a	6.800±2.513a	6.211±1.187a	4.314±2.079a
碳磷比 C:P	6.421±1.974a	5.474±0.510ab	5.340±1.011ab	5.065±1.348ab	5.281±2.049ab	3.284±1.852b
氮磷比 N:P	0.849±0.260a	0.791±0.115a	0.738±0.067a	0.766±0.091a	0.835±0.23a	0.740±0.078a

不同小写字母表示各降水梯度间差异显著 ( $P < 0.05$ )

## 2.2 降水量变化对油蒿群落生产力的影响

降水量变化对油蒿 ANPP 有显著影响(图 4)。与自然降水处理组对比,油蒿 ANPP 在减雨 70%处理下有显著降低,在增雨 30%处理下显著提高。

## 2.3 土壤与植物化学计量特征和生产力的相关性分析

油蒿成熟叶 SOC 含量与土壤 SOC 含量呈显著正相关( $P < 0.05$ ),与土壤 C:N 呈极显著正相关( $P < 0.01$ )。成熟叶 TN 含量与土壤 TN 含量呈显著正相关( $P < 0.05$ )。而幼叶与相应的土壤化学计量特征并不存在显著的相关关系(图 5)。

幼叶 TP 含量与 ANPP 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ),幼叶 C:P 与 ANPP 呈显著负相关( $P < 0.05$ ),成熟叶化学计量参数则与 ANPP 无显著相关。

## 3 讨论

### 3.1 油蒿群落土壤-植物系统的养分特征对降水量变化的响应

土壤养分含量受到土壤基岩、生物循环和环境因子的多重影响<sup>[16]</sup>,降水量的适度增加可以提高土壤的有效养分水平,促进植物的吸收利用<sup>[17]</sup>,加速养分循环过程。但本研究结果表明,增雨 50%处理导致土壤中 TP 含量显著下降,这是由于油蒿群落所处的荒漠地区土壤多为沙壤、粉砂壤,保水能力较差,在 50%的增雨处理下可能导致了土壤养分淋溶损失,导致土壤养分含量下降<sup>[18]</sup>。

植物养分含量同样受到降水的影响,在本研究中,干旱胁迫下的油蒿幼叶 SOC 含量较自然降水有显著增加,这与陈佳瑞<sup>[19]</sup>、张香凝等<sup>[20]</sup>的研究结果一致,这可能由于干旱胁迫下油蒿通过提高比叶重以减少叶片面积,增加叶片厚度,从而降低蒸腾作用,减少水分散失,导致单位质量叶片 C 含量增加<sup>[19,21]</sup>。油蒿叶片 TN 含量在减雨 30%、减雨 50%的处理下呈增加趋势,可能是由于在干旱胁迫下,油蒿可能通过将其他器官,如茎中的 N 分配给叶片来维持叶片的蛋白质和叶绿素含量以及各种酶活性,进而保证植物的正常生长,这在王凯等对杨树幼苗<sup>[22]</sup>、榆树幼苗<sup>[23]</sup>的研究中有所体现。但是,在减雨 70%处理下的油蒿叶片 TN 含量较其他减雨组有显著降低,这可能是由于极度干旱胁迫下,植物的叶绿体会发生膨胀、排列紊乱、类囊体层肿胀或解体的现象,叶 N 的分配及叶绿体中 N 的利用受到干扰<sup>[24]</sup>。在本研究中,油蒿叶片 TP 含量在减雨处理下有明显的下降趋势,这可能是由于干旱导致油蒿产生栓塞现象,使 P 的上行运输通道受阻<sup>[21]</sup>导致的;而在增雨 50%处理下,叶片 TP 含量也有显著减少,结合土壤中 TP 含量情况,可能是由于降水增加导致土壤中 P 淋溶流失,从而减少了油蒿的可吸收 P 元素量。

尽管土壤 TP 含量的变化幅度较大,但是土壤 C:N、C:P、N:P 比例变化并不显著,即降水量的变化并未改变土壤养分含量间的约束比例关系,而土壤 C、N、P 之间的比例是衡量土壤养分状况的一个重要指标<sup>[25]</sup>,故由此可以推断,降水量的年际变异并未显著改变油蒿群落土壤养分环境。通常而言,植物化学计量特征受土壤养分的制约<sup>[26]</sup>,植物 N:P 也可以反映土壤养分限制情况<sup>[27,28]</sup>,然而,在本研究中油蒿叶片的 N:P 在减雨情况下显著提升,说明干旱胁迫增强了对油蒿生长的 P 限制,这一规律与土壤养分比例关系的稳定情况不符,由此我们可以推断,在降水减少的趋势下,植物养分含量不再仅仅受制于土壤养分含量的约束比例,而是存在其他对养分元素的调控机制。

### 3.2 叶龄影响油蒿养分特征并对生产力进行调控

通常而言,降水的增加会促进植物的光合作用,使得植物生产力增加<sup>[29]</sup>,在本研究中,在增雨 50%时油蒿

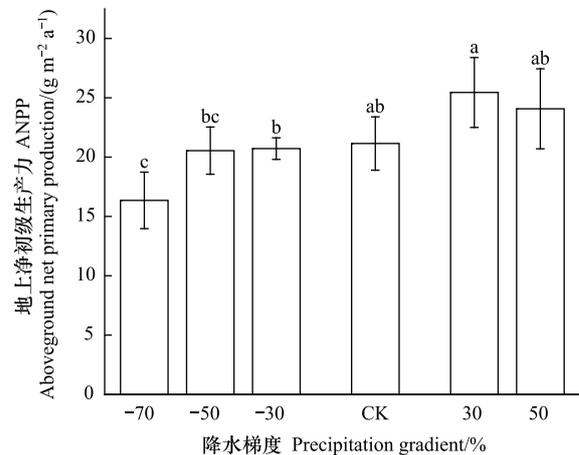


图 4 各降水梯度下油蒿群落的生产力

Fig. 4 Productivity of *Artemisia oleifera* communities across precipitation gradients

不同小写字母表示各降水梯度间差异显著( $P < 0.05$ )

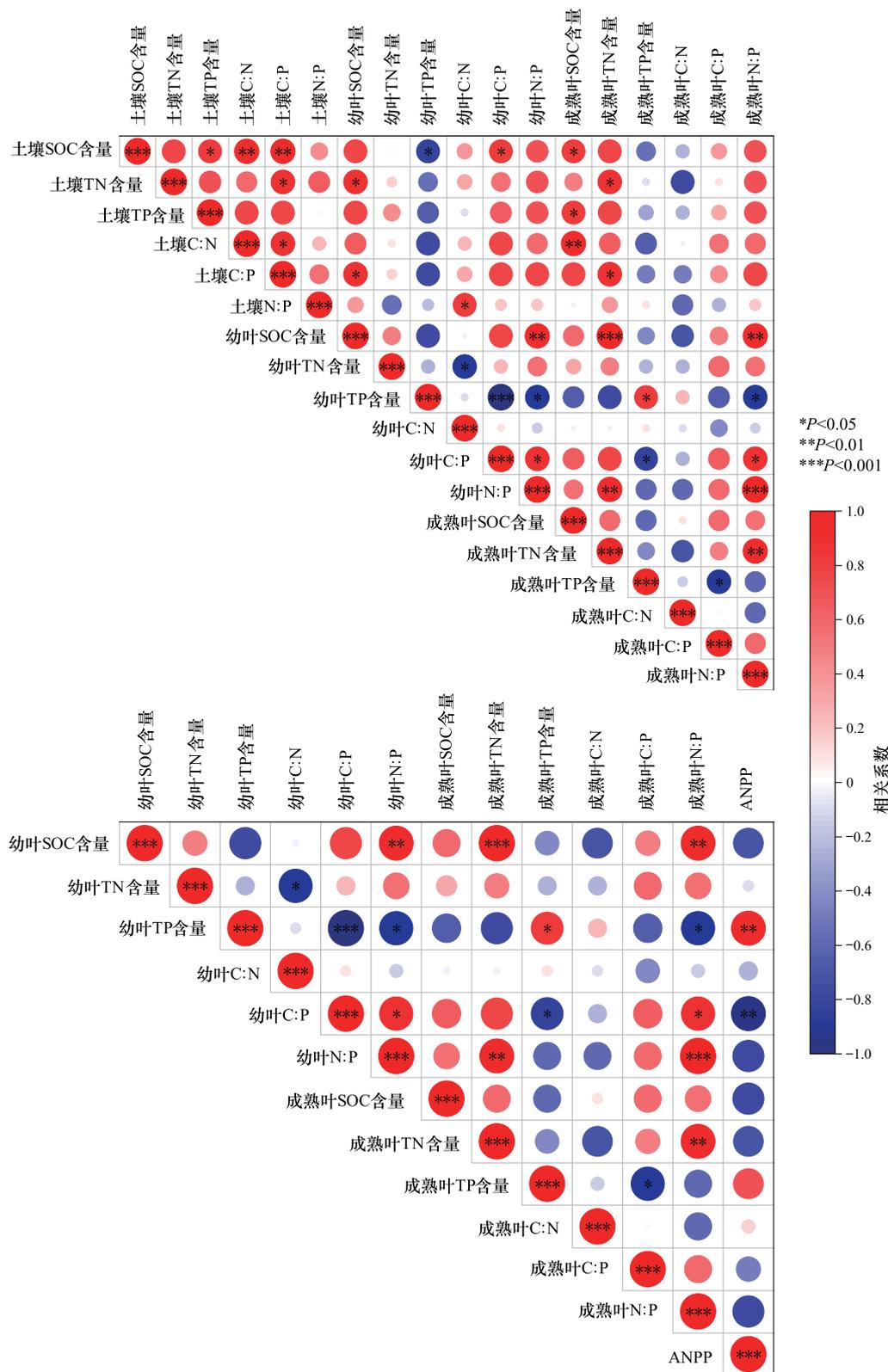


图5 各降水梯度下植物-土壤化学计量比及植物生产力相关性热图

Fig.5 Heat map of plant-soil stoichiometric ratios and plant productivity correlations across precipitation gradients

ANPP 较对照组没有显著增加,这可能是由于过量的降水增加了土壤中 P 含量的流失,进而造成了光合固碳效率降低<sup>[30]</sup>,这一规律也可以从叶片与土壤养分含量之间显著的相关关系中得以体现(图 5),即油蒿的生产

力不仅受限于降水量的多寡,还受到因降水改变引发的土壤养分含量的调控。

然而,植物并非完全受环境的被动影响,而是存在一定的主动调控能力。本研究发现,降水量对油蒿养分含量的影响受到叶龄的制约,在减雨处理下,成熟叶 SOC 含量没有显著变化,而幼叶 SOC 含量有显著升高,并且幼叶 SOC 含量显著高于成熟叶,这可能是在干旱胁迫下,油蒿优先将作为干物质重要组成部分的碳资源<sup>[31]</sup>分配给幼叶以维持个体生长的一种权衡结果。这种规律也同样体现在 P 元素的含量上,幼叶的 TP 含量在任何情况下均始终显著高于成熟叶,且在减雨情况下成熟叶 TP 含量显著降低,而幼叶 TP 含量却维持稳定,这在一定程度上说明油蒿选择牺牲成熟叶以维持幼叶的生长。这些主动性的权衡策略在叶片与土壤养分含量相关性分析中也被佐证(图 5)。本研究表明油蒿成熟叶与土壤化学计量特征的相关性显著,说明成熟叶片养分含量容易受到环境的制约,这在其他研究<sup>[32]</sup>中也曾有证明,然而幼叶与土壤化学计量特征并不存在显著的相关关系,这种油蒿幼叶与土壤养分含量的解耦合现象可以用植物内部养分循环、养分转移等生物机制进行解释<sup>[33]</sup>。化学计量内稳性理论认为在变化的外界环境中生物具有保持体内养分相对稳定的能力<sup>[34]</sup>,而幼叶相比成熟叶具有更强的内稳性<sup>[35]</sup>,这是由于幼叶的生理功能和养分需求较为重要,植物需要通过重吸收过程<sup>[36]</sup>或其他器官的养分转移<sup>[37]</sup>来保持叶片尽量维持相对恒定的养分组成,由此我们可以判断,油蒿通过养分内在生物学调节机制来应对降水变化。

更高的内稳性往往意味着较高的生产力<sup>[38-39]</sup>,油蒿这种内在的养分调节机制也调控着群落生产力。本研究发现,油蒿 ANPP 与幼叶 TP 含量呈极显著正相关,与幼叶 C:P 呈显著负相关,而成熟叶则与油蒿生产力没有显著相关,说明油蒿的生产力更加受制于幼叶 TP 含量。因此,在降水变化的背景下,油蒿通过主动调节有限养分在成熟叶和幼叶间的分配以维持生产力最优化,这为我们理解油蒿对应降水变化的生物学机制打开了新的视角。

#### 4 结论

1) 降水量增加的情况下,油蒿群落土壤 TP 含量由于淋溶作用而显著降低;降水量减少情况下,油蒿林地土壤 SOC、TN、TP 含量并未改变。油蒿叶片的 SOC、TN 含量在降水增加时无显著变化、降水减少时含量增加,降水过多或过少都会降低叶片 TP 含量。

2) 不同成熟度的叶片养分元素含量对降水变化具有差异响应。油蒿成熟叶与土壤的化学计量特征的相关性显著,而幼叶与土壤化学计量特征并不存在显著的相关关系,成熟叶片养分含量容易受到环境的影响,幼叶养分元素含量较为稳定,在降水减少的情况下,油蒿优先将 C、P 分配给了幼叶,选择牺牲成熟叶以维持幼叶的生长。

3) 油蒿的生产力随降水量的增加而升高,油蒿 ANPP 在增雨 30% 处理组达到最大值,但在增雨 50% 时 ANPP 降低,这与过量的降水引发土壤养分流失有关。ANPP 与幼叶 TP 含量相关性极显著,与成熟叶各元素含量相关性均不显著,由此可以推测,在降水变化的情境下,油蒿存在养分内在生物学调节机制以实现植株最优生产效率。

#### 参考文献(References):

- [1] 姜大勝, 王晓欣. 对 IPCC 第六次评估报告中有关干旱变化的解读. 大气科学学报, 2021, 44(5): 650-653.
- [2] 卢建男, 刘凯军, 王瑞雄, 李彦杰, 宁志英, 陈雪萍, 赵思腾, 王少昆, 赵学勇. 中国荒漠植物-土壤系统生态化学计量学研究进展. 中国沙漠, 2022, 42(2): 173-182.
- [3] 宋一凡, 卢亚静, 刘铁军, 刘慧文, 闫泽宇, 王慧琪. 荒漠草原不同雨量带土壤-植物-微生物 C、N、P 及其化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(12): 4011-4023.
- [4] 刘海威, 张少康, 焦峰. 黄土丘陵区不同退耕年限草地群落特征及其土壤水分养分效应. 草业学报, 2016, 25(10): 31-39.
- [5] 薛超玉, 焦峰, 张海东, 汝海丽. 黄土丘陵区弃耕地恢复过程中土壤与植物恢复特征. 草业科学, 2016, 33(3): 368-376.
- [6] 杨丽霞, 陈少锋, 安娟娟, 赵发珠, 韩新辉, 冯永忠, 杨改河, 任广鑫. 陕北黄土丘陵区不同植被类型群落多样性与土壤有机质、全氮关系研究. 草地学报, 2014, 22(2): 291-298.
- [7] 黄丹娟, 毛迎新, 陈勋, 谭荣荣, 王红娟, 王友平, 龚自明. 不同成熟度茶树叶片抗逆性生理指标差异. 中国农学通报, 2018, 34(19):

44-49.

- [ 8 ] 黄建昌, 肖艳, 周厚高. 模拟酸雨对番木瓜不同成熟度叶片膜脂过氧化作用的影响. 广西植物, 2005, (6): 562-565, 575.
- [ 9 ] 郭帅奇, 刘竞择, 张艳霞, 陈祖民, 史晓敏, 王振平. 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄不同叶龄叶片糖含量及相关代谢酶活性的影响. 北方园艺, 2021(12): 17-26.
- [ 10 ] 王继和, 靳虎甲, 马全林, 张德魁, 刘有军, 胥宝一. 干旱区油蒿种群结构和分布格局分析. 中国沙漠, 2010, 30(3): 534-538.
- [ 11 ] 李成, 马景永, 张财, 王奔, 查天山, 贾昕. 油蒿灌木荒漠光能利用效率季节动态研究. 北京林业大学学报, 2019, 41(9): 99-107.
- [ 12 ] 何莹莹, 于明含, 丁国栋, 高广磊, 刘伟, 周子渊. 油蒿(*Artemisia ordosica*)幼苗生长及生物量分配对降雨量和降雨间隔的响应. 中国沙漠, 2021, 41(5): 183-191.
- [ 13 ] Sala O E, Austin A T. Methods of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. Sala O E, Jackson R B, Mooney H A, Howarth R W. Methods in Ecosystem Science. New York: Springer, 2000: 31-43.
- [ 14 ] Castro H, Freitas H. Above-ground biomass and productivity in the Montado: from herbaceous to shrub dominated communities. Journal of Arid Environments, 2009, 73(4): 506-511.
- [ 15 ] She W W, Zhang Y Q, Qin S G, Wu B, Liu Z, Liu J, Zhang W J. Habitat Effect on Allometry of a Xeric Shrub (*Artemisia ordosica* Krasch) in the Mu Us Desert of Northern China. Forests, 2015, 6(12): 4529-4539.
- [ 16 ] 曹小玉, 赵文菲, 李际平, 闫文德, 庞一凡, 孙亚萍, 谢改钫. 中亚热带几种典型森林土壤养分含量分析及综合评价. 生态学报, 2022, 42(9): 3525-3535.
- [ 17 ] 马百兵, 孙建, 朱军涛, 罗广祥. 藏北高寒草地植物群落 C、N 化学计量特征及其影响因素. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1026-1036.
- [ 18 ] 智颖颀, 刘珮, 马慧, 路战远, 崔艳, 孙安安, 姚一萍, 张德健, 刘海英, 红鸽, 刘钟龄, 李雪飞, 张荷亮. 中国荒漠植物生态化学计量学特征与驱动因素. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2017, 48(1): 97-105.
- [ 19 ] 陈佳瑞, 王国梁, 孟敏, 王润超. 干旱胁迫对 3 种灌木不同器官化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2021, 32(1): 73-81.
- [ 20 ] 张香凝, 崔令军, 王保平, 孟伟, 孙向阳, 乔杰. 土壤干旱胁迫对 *Larrea tridentata* 叶片矿质营养元素含量的影响. 生态环境, 2008, 17(6): 2387-2390.
- [ 21 ] 李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民. 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. 植物生态学报, 2016, 40(3): 255-263.
- [ 22 ] 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.
- [ 23 ] 王凯, 沈潮, 孙冰, 王潇楠, 魏东, 吕林有. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2286-2294.
- [ 24 ] 史作民, 唐敬超, 程瑞梅, 罗达, 刘世荣. 植物叶片氮分配及其影响因子研究进展. 生态学报, 2015, 35(18): 5909-5919.
- [ 25 ] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1): 139-151.
- [ 26 ] 向雪梅, 德科加, 张琳, 林伟山, 冯廷旭, 钱诗祎, 魏希杰, 王伟, 徐成体, 耿晓平. 氮素添加下短期内高寒草甸生物量与养分间的关系. 中国草地学报, 2023, 45(1): 53-61.
- [ 27 ] Aerts R, Chapin F S. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns // Fitter A H, Raffaelli D G. Advances in Ecological Research. Volume 30: Academic Press, 1999: 1-67.
- [ 28 ] 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.
- [ 29 ] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4226-4236.
- [ 30 ] 朱湾湾, 王攀, 许艺馨, 李春环, 余海龙, 黄菊莹. 降水量变化与氮添加下荒漠草原土壤酶活性及其影响因素. 植物生态学报, 2021, 45(3): 309-320.
- [ 31 ] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [ 32 ] 苏原, 罗艳, 耿凤展, 韩文轩, 朱玉梅, 李凯辉, 刘学军. 天山高寒草原植物叶片氮磷化学计量特征对氮沉降的响应. 干旱区研究, 2019, 36(2): 430-436.
- [ 33 ] 张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 费玲, 李静, 吴永宏, 张中瑞, 王卫军. 刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征. 生态学报, 2016, 36(9): 2607-2613.
- [ 34 ] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Comparing Plant Physiological Ecology | Lambers, Hans | 9780387783406 | Springer. 2008.
- [ 35 ] 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.
- [ 36 ] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? The Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597.
- [ 37 ] 林宝平, 何宗明, 林思祖, 胡欢甜, 邱岭军, 刘卓明. 不同林龄杉木针叶大量元素转移特征. 森林与环境学报, 2017, 37(1): 34-39.
- [ 38 ] Yu Q A, Wilcox K, La Pierre K, Knapp A K, Han X G, Smith M D. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. Ecology, 2015, 96(9): 2328-2335.
- [ 39 ] Yu Q, Chen Q, Elser J J, He N, Wu H, Zhang G, Wu J, Bai Y, Han X. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. Ecology letters, 2010, 13(11): 1390-1399.