

DOI: 10.20103/j.stxb.202307071465

陈壹铭, 单立山, 马静, 王红永, 解婷婷, 杨洁, 马丽. 西北干旱区荒漠植物叶片和细根碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2024, 44(9): 3648-3659.
Chen Y M, Shan L S, Ma J, Wang H Y, Xie T T, Yang J, Ma L. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of desert plants in arid region of Northwest China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(9): 3648-3659.

西北干旱区荒漠植物叶片和细根碳、氮、磷化学计量特征

陈壹铭, 单立山*, 马 静, 王红永, 解婷婷, 杨 洁, 马 丽

甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

摘要:植物的叶片和细根是植物地上部分和地下部分最重要的营养器官,其碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征反映了植物的养分限制状况及叶片与细根间的协同作用,开展叶片与细根化学计量关系的研究,对认识植物养分利用策略及元素间平衡关系有重要意义。对西北干旱区 21 种荒漠植物叶片与细根 C、N、P 含量进行了测定,分析了 C、N、P 含量及其计量比在不同生活型及不同器官间的关系。结果表明:1) 西北干旱区荒漠植物叶片与细根 C 含量相对稳定,叶 N、P 含量高于细根,说明在干旱生境中,植物对养分的分配侧重于地上部分,以完成其正常的生命活动;叶片与细根的 N:P 无显著差异,有明显的保守性,表明植物地上与地下部分养分吸收策略与分配规律具有一致性;2) 不同生活型植物叶片和细根的 C、N、P 含量及 C:N、C:P 存在显著差异,灌木与禾草具有较高的 C:N 和 C:P,杂类草具有较高的 N、P 含量,说明灌木与禾草倾向于保守型养分适应策略,杂类草倾向于快速生长的资源竞争策略;3) 21 种荒漠植物叶片与细根 N、P 含量间均存在显著的正相关关系,表明西北干旱区荒漠植物体内 N、P 元素间存在相互作用;4) 植物叶片与细根间 C、N、P 含量及 C:N、C:P 存在等速生长关系,表明植物光合产物和养分在天上与地下部分间的分配具有平行的比例关系,但这种关系受生活型影响。上述结果表明西北干旱区不同生活型植物在恶劣生境中存在不同的养分适应策略,且地上与地下部分的养分利用策略及分配规律存在协同作用,这为进一步认识西北干旱区荒漠植物的养分利用策略提供了试验基础。

关键词:生态化学计量;叶片;细根;生活型;西北干旱区;荒漠植物

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of desert plants in arid region of Northwest China

CHEN Yiming, SHAN Lishan*, MA Jing, WANG Hongyong, XIE Tingting, YANG Jie, MA Li

College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Leaves and fine roots play a crucial role as vegetative organs in both the aboveground and underground parts of plants. The stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in these organs reflect the strategies of nutrient adaptation and the balance of elements. In this study, we examined the C, N, and P content as well as the C:N, C:P, and N:P ratios in leaves and fine roots of 21 desert plants in arid region of Northwest China. The plant species were categorized into three life forms: shrubs, forbs, and grasses. We investigated the correlation and differences in C, N, and P contents and their ratios between leaves and fine roots, as well as among the three life forms. Our findings revealed the following: 1) The C content of leaves and fine roots in desert plants of the northwest arid region remained relatively stable, while the N and P contents of leaves were higher compared to fine roots. This suggests that in arid

基金项目:甘肃农业大学青年导师扶持基金(GAU-QDFC-2022-08);国家自然科学基金(32160253);甘肃省重点研发计划项目(22YF7FA117);甘肃省优秀博士项目(23JRRA1452)

收稿日期:2023-07-07; **网络出版日期:**2024-02-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

habitats, plants allocate nutrients to their aboveground parts to carry out essential life activities. Moreover, there was no significant difference in N:P between leaves and fine roots, indicating a consistent nutrient absorption strategy and distribution pattern between the above-ground and underground parts of plants. 2) The significant differences were observed in the content of C, N, and P, as well as in the ratios of C:N and C:P, among the leaves and fine roots of various life forms. Shrubs and grasses exhibited higher C:N and C:P ratios, suggesting their inclination towards conservative nutrient adaptation strategies. On the other hand, forbs displayed higher N and P content, indicating their preference for fast-growing resource competition strategies. 3) The study revealed a noteworthy positive correlation between the N and P contents in both leaves and fine roots of 21 desert plants. This finding suggests the presence of an interaction between N and P elements in desert plants within the arid region of Northwest China. 4) The C, N, P contents and C:N, C:P ratios between leaves and fine roots exhibited an isometric growth relationship. This suggests that the allocation of plant photosynthetic products and nutrients between aboveground and underground parts is proportionate. However, it is important to note that this relationship is influenced by the life forms of the plants. The results above indicate that plants in arid region of Northwest China have different nutrient adaptation strategies depending on their life forms. These strategies have a synergistic effect between leaves and fine roots, providing an experimental basis for further understanding the nutrient utilization strategies of desert plants in this region.

Key Words: ecological stoichiometry; leaves; fine roots; life form; arid region of northwest China; desert plants

生态化学计量学是研究植物体内元素分配特征及各元素间相互作用机制的一门学科,反映了植物对养分的需求和依赖^[1],同时也反映了植物不同器官对自然资源需求的差异性^[2]。碳(C)、氮(N)、磷(P)作为构成植物体最主要的元素,在植物各项生理活动中起着重要作用^[3]。其中,C是组成植物体的最基本元素^[1],N是组成蛋白质的主要成分^[4],P则是组成遗传物质的主要成分^[5]。作为重要的生理指标,C:N和C:P反映了植物对C的同化能力以及对N、P的利用效率,N:P则反映了植物生长受N或P的限制情况^[6-7],它们在生物地球化学循环中与植物-土壤系统养分循环中起着极重要的作用^[1]。因此,开展植物器官间C、N、P化学计量特征的研究,对了解植物养分的吸收利用特征和平衡有重要意义。

叶片作为绿色植物重要的光合器官,为植物蒸腾作用和光合作用提供场所^[8-9]。目前国内关于植物叶片化学计量特征的研究较为普遍,相关研究主要集中在植物生长受N、P的限制情况:西北干旱区盐生植物生长主要受N的影响^[10],而新疆荒漠植物更易受P限制^[11];还有部分学者研究了生活型对植物叶C、N、P含量的影响,其中,C₃植物较C₄植物具有更高的叶C、N含量、C:P、N:P^[11];一年生植物叶N、P含量高于多年生植物,这是因为一年生植物需要更多的N、P用于快速生长和繁殖分配^[12];不同生活型植物之间的叶片C、N、P含量及计量比差异显著,表明不同生活型植物对养分适应策略不同^[2,13]。细根作为植物从土壤中吸收营养物质和水分的主要地下器官^[14],对植物的资源获取及利用有显著影响,目前的研究主要集中在不同生活型植物细根C、N、P含量及其比值的差异性及资源获取策略上:有研究指出,不同物种及生活型植物细根C、N和P含量及其比值差异显著,且这种差异受细根根序影响^[14-15];在资源获取策略上,落叶植物和草本植物细根更倾向于采取快速的资源获取策略^[2,16];此外,还有学者针对植物细根在大尺度上的分布格局做了研究,发现细根N、P含量与纬度呈正相关关系,P含量与经度呈负相关关系^[1,17]。叶片和细根作为植物体地上部分和地下部分最重要的两个营养器官,在很多性状上都表现出一定的关联性^[18]。有研究发现,C、N含量在植物叶片与细根之间表现出极强的正相关性,即大多数对应的叶片性状与细根性状之间存在很强的协调性^[19],刘旭燕等^[20]与刘颖等^[21]的研究也证实了这一说法。目前,关于植物器官的C、N、P化学计量特征的研究主要集中在叶片与细根单一器官上^[11,15,22-23],对西北干旱区荒漠植物叶片与细根化学计量特征的关联性研究并不广泛。

西北干旱区作为我国典型的干旱荒漠生境类型所在地,自东南向西北形成了明显的光-温-湿的气候梯度和草原化荒漠-典型荒漠-极端荒漠的荒漠梯度分布格局^[24],特殊的气候与生境类型造就了该地区植物独特

的生存策略和养分吸收及分配规律^[25],但是,目前关于西北干旱区植物叶片与细根 C、N、P 化学计量特征以及二者之间的关联性研究相对匮乏。本文通过研究西北干旱区 21 种荒漠植物叶片与细根 C、N、P 含量及其计量比,分析植物叶片与细根之间 C、N、P 化学计量特征的关联性,拟验证两个假设:1) 西北干旱区不同生活型荒漠植物养分适应策略不同,其中,灌木与禾草具有较高的养分利用效率,偏向于保守型养分适应策略,而杂类草具有更高的养分吸收能力,偏向于快速生长的资源竞争策略;2) 西北干旱区荒漠植物的养分分配规律在地上与地下部分存在平行的比例关系。为西北干旱区荒漠植物叶片与细根 C、N、P 化学计量特征的深入研究提供理论借鉴。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究自东向西选取了白银、武威、张掖和酒泉 4 个荒漠植物群落广泛分布区作为研究区域。其中,白银市位于河西走廊东部,属温带大陆性干旱气候,地带性植被有合头草(*Sympegma regelii*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、华北白前(*Vincetoxicum mongolicum*)、芨芨草(*Neotrinia splendens*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、珍珠柴(*Caroxylon passerinum*)、红砂(*Reaumuria songarica*),土壤类型以灰钙土与洪积灰棕荒漠土为主;武威市位于河西走廊东部,属温带大陆性气候,地带性植被有短叶假木贼(*Anabasis brevifolia*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、白刺、珍珠柴、红砂,土壤类型以沙质土和灰棕荒漠土为主;张掖市位于河西走廊中部,属大陆性荒漠草原气候,地带性植被有黄茅(*Heteropogon contortus*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、画眉草(*Eragrostis pilosa*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、珍珠柴、白刺、红砂,土壤类型以灰棕荒漠土和荒漠风沙土为主;酒泉市位于河西走廊中西部,属大陆性干旱气候,地带性植被有紫菀木(*Asterothamnus alyssoides*)、草麻黄(*Ephedra intermedia*)、珍珠柴、红砂,土壤类型以灰棕荒漠土与荒漠土为主。各试验区具体概况见表 1。

表 1 试验区概况

Table 1 General situation of test area

采样点 Sites	经纬度 Longitude and Latitude	无霜期 Frost-free period/d	平均海拔 Average altitude/m	年均降水量 Annual average precipitation/mm	年均蒸发量 Annual average evaporation/mm	年均气温 Annual average temperature/℃	生境类型 Habitat type
白银	36°52'N, 103°42'E	141	1947	225	1550	9.0	荒漠草原
武威	37°63'N, 102°58'E	150	1775	165	2205	7.8	典型荒漠
张掖	39°18'N, 100°21'E	176	1590	131	2003	6.0	典型荒漠
酒泉	39°46'N, 98°23'E	145	1500	86	2038	7.5	极端荒漠

1.2 取样方法

在 4 个研究区域选择地势平坦、远离人类活动干扰的封禁保护区,每个研究区域内设置 3 个 50 m×50 m 的大样地,然后在每个大样地的四个方位和对角线中心位置分别设置 10 m×10 m 的小样地,进行群落学调查,记录样方中草本和灌木的种类、数量以及草本的株高、基径和盖度,灌木的株高、基径、冠幅。将 1%<相对多度<5%的物种定义为常见种^[26],共采集到 21 个常见种,分属 8 科 19 属。将 21 个常见种作为调查对象,根据生活型将其分为灌木(7 种)、杂类草(10 种)和禾草(4 种),所占比例分别为 33.33%、47.62%和 19.05%。其中灌木有珍珠柴、盐爪爪、合头草、短叶假木贼、紫菀木、霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)和中麻黄,杂类草有白茎盐生草(*Halogeton arachnoideus*)、猪毛菜、碱蓬、雾冰藜(*Grubovia dasyphylla*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)、戈壁驼蹄瓣(*Zygophyllum gobicum*)、黄花软紫草(*Arnebia guttata*)、华北白前和蒙古韭(*Allium mongolicum*)),禾草有画眉草、黄茅、狗尾草和芨芨草。

在 2020 年 7—9 月进行植物样品采集,每一个物种随机选择 5—10 株长势良好、没有病虫害的成年植株,叶片和根系样品各 150 个。采集叶片时,选择光照充足的完整叶片,剪下后放入封口塑料袋内密封保存;采集

根系时,使用根系追踪法^[27],取下足量的一级二级根,清除上面的土壤及其他杂质,装入密封袋并放入便携式保温箱,带回实验室测量有机碳含量、全氮和全磷含量。

1.3 指标测定

在实验室中,将所采集的叶片与细根用蒸馏水清洗干净后装入信封,在 75 ℃ 下烘干 48—72 h 至恒重后粉碎、过 100 目筛,之后测定叶片与细根的 C、N、P 含量。其中,有机碳含量测定采用重铬酸钾氧化加热法,全氮含量测定采用凯氏定氮法,全磷含量测定使用钒钼黄比色法^[28]。

1.4 数据分析

首先利用 Microsoft Excel 2019 对数据进行初步的归纳整理。其次,利用 SPSS 26.0 软件对数据进行统计分析,使用单因素方差分析(One-Way ANOVA)确定不同生活型植物叶片与细根 C、N、P 含量及其比值差异的显著性。采用 Pearson 相关分析分别检验叶片与细根 C、N、P 含量以及其比值的相关关系。

不同生活型植物叶片与细根间 C、N、P 化学计量的关系则可以采用异速生长方程 $y = \beta x^\alpha$ 进行描述,首先对方程两侧同时取对数,转换为 $\lg(y) = \lg(\beta) + \alpha \lg(x)$ 。其中 x 和 y 分别为自变量和因变量; β 为异速常数,即线性关系的截距,它并不决定方程的形式; α 为异速指数,即线性关系的斜率,主要用来表征两个性状之间是否为异速生长关系,当 $\alpha = 1$ 时, x 与 y 呈等速生长关系,当 $\alpha > 1$ 或 $\alpha < 1$ 时, x 与 y 呈异速生长关系^[29]。异速指数与异速常数的计算采用标准化主轴分析(Standardized major axis estimation, SMA)方法^[30—31],用 SMATR (V. 2. 0) 软件进行计算。绘图利用 Origin Pro2022 完成,图中数值均为平均值 $\pm$ 标准误差。

2 结果和分析

2.1 21 种植物叶片与细根 C、N、P 化学计量特征

西北干旱区 21 种荒漠植物叶片的 C、N、P 含量的变化范围分别为 303.8—462.0 mg/g、14.2—28.2 mg/g、1.1—2.6 mg/g,细根 C、N、P 含量的变化范围分别为 367.5—486.9 mg/g、7.5—14.0 mg/g、0.6—1.1 mg/g。其中,叶片 C 含量与细根 C 含量之间无显著差异($P > 0.05$),而细根 N、P 含量约为叶片的 1/2,显著低于叶片($P < 0.001$)(图 1),分别显著下降了 49.40% 和 48.54%。

21 种荒漠植物叶片 C:N 和 C:P 显著低于细根($P < 0.001$),其中叶片 C:N 和 C:P 分别为 20.17 ± 0.91 、 249.43 ± 12.09 ,细根 C:N 和 C:P 分别为 41.20 ± 1.64 、 499.08 ± 20.90 。细根 C:N 和 C:P 分别比叶片显著高出 104.26% 和 100.09%。叶片和细根 N:P 分别为 12.34 ± 0.16 、 12.11 ± 0.12 ,两者之间并无显著差异($P > 0.05$)(图 1)。

2.2 不同生活型植物叶片与细根 C、N、P 化学计量特征

3 种生活型荒漠植物之间叶片与细根的 C、N、P 含量和 C:N、C:P 差异显著($P < 0.05$),而 N:P 无显著差异($P > 0.05$)(图 2)。从图 2 可以看出,叶片和细根的 N、P 含量在 3 种生活型之间的变化表现出一致性,均为灌木和杂类草显著高于禾草($P < 0.05$);叶片和细根的 C:N、C:P 则在 3 种生活型之间的变化表现出一致性,均为禾草显著高于灌木和杂类草($P < 0.05$)。

而叶片与细根的 C 含量在 3 种生活型之间的变化则显现出差异,具体表现为灌木与禾草的叶 C 含量显著高于杂类草,灌木根 C 含量显著高于杂类草与禾草($P < 0.05$)(图 2);叶片与细根的 N:P 虽然在 3 种生活型之间无显著差异($P > 0.05$)(图 2),其变化趋势在 3 种生活型之间还是表现出一定的差异,具体为杂类草具有相对较高的根 N:P 和相对较低的叶 N:P,灌木与禾草则分别有相对较高的叶 N:P 与相对较低的根 N:P(图 2)。

2.3 植物叶片和细根 C、N、P 含量间的关系

西北干旱区 21 种植物叶片和细根的 C 含量与 N 含量总体上无显著相关性,3 种生活型植物细根的 C 含量和 N 含量总体上也无显著相关性,但是杂类草叶片的 C 含量与 N 含量呈显著正相关关系(杂类草相关系数 $r_{\text{杂类草}} = 0.759$, $P < 0.05$)(图 3);此外,21 种植物叶片与细根 C 含量和 P 含量之间总体上无显著相关性,但是杂

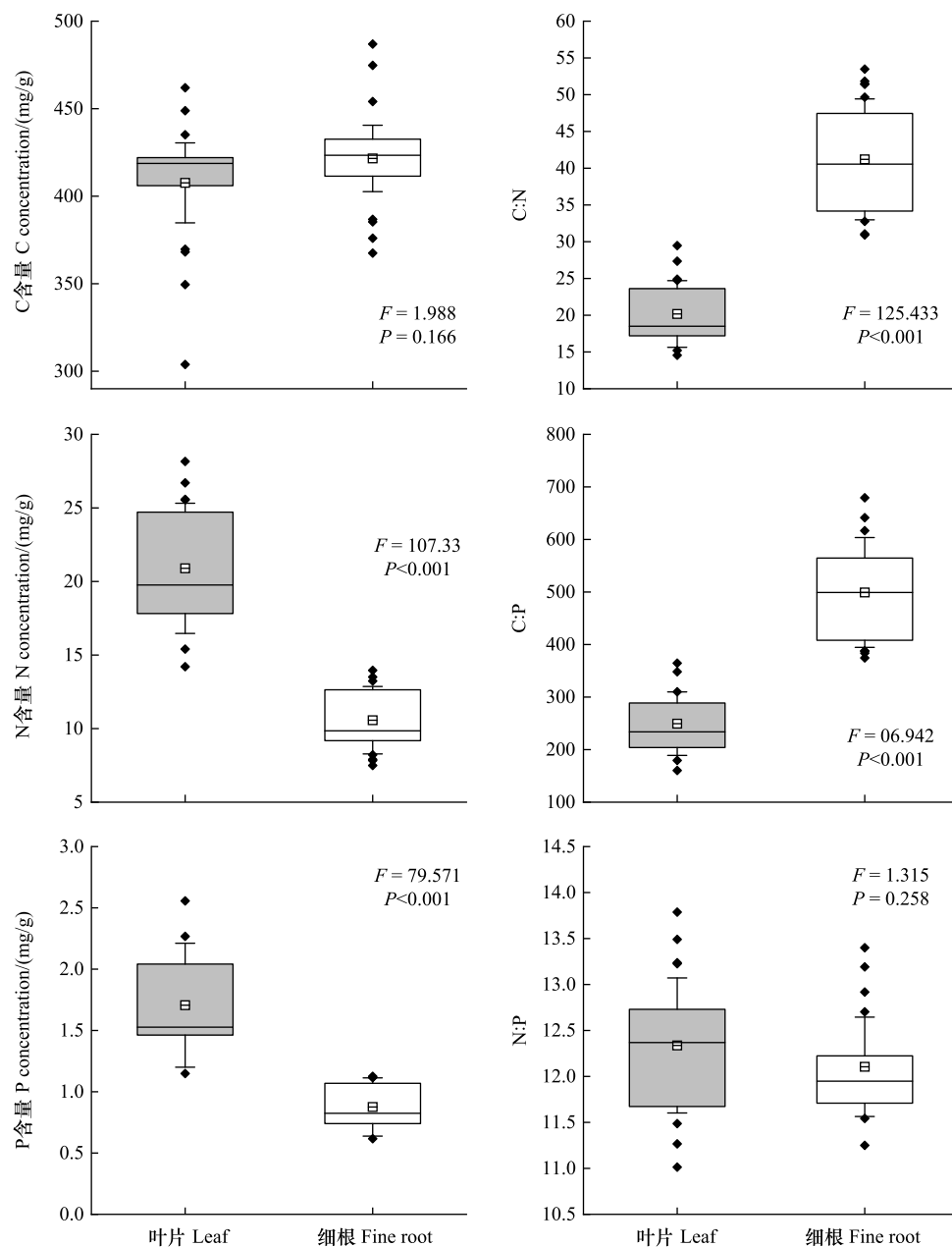


图1 西北干旱区植物叶片和细根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征

Fig.1 Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in leaves and fine roots of plants in arid region of northwest China
 $P < 0.001$ 表示叶片和细根的该指标在 0.001 水平上差异显著

类草叶片 C 含量与 P 含量之间呈显著正相关关系(杂类草相关系数 $r_{\text{杂草类}} = 0.704$, $P < 0.05$), 其余 2 种生活型植物 C 含量、P 含量之间无显著相关性(图 3); 21 种植物叶片与细根 N、P 含量之间呈极显著的正相关关系(叶片总体相关系数 $r_{\text{总}} = 0.962$, $P < 0.01$; 细根总体相关系数 $r_{\text{总}} = 0.980$, $P < 0.01$), 3 种生活型植物叶片与细根 N、P 含量间, 仅禾草叶片与细根的 N、P 含量间没有相关关系(图 3)。

2.4 植物叶片与细根间 C、N、P 含量和比值的关系

从表 2 可以看出, 除禾草外, 其余两种生活型的植物大多数指标之间均表现出显著的线性关系。灌木的叶片的 C 含量、N 含量、C:N 分别与细根的 C 含量、P 含量、C:P 之间存在显著的异速生长关系($P < 0.01$, $P < 0.001$), 且均为大于 1 的异速生长关系, 其异速指数分别为 1.6020 (95% CI, 1.0470—2.4500)、1.2811 (95%

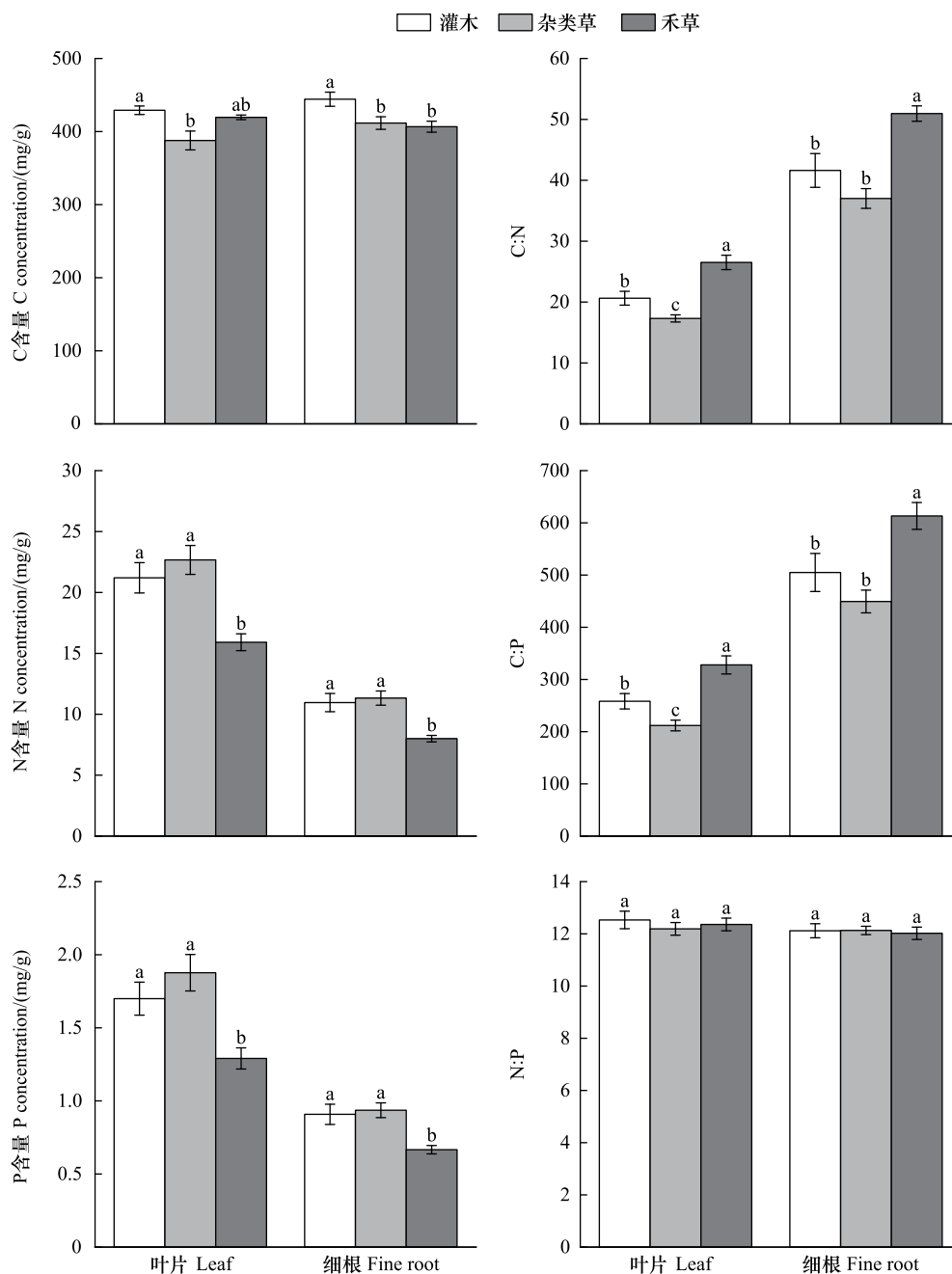


图 2 不同生活型植物叶片和细根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征

Fig.2 Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in leaves and fine roots of different life forms

不同小写字母代表叶片或细根的某一指标在不同生活型间存在显著差异 ($P < 0.05$)

CI , 1.0109—1.6234)、1.3326(95% CI , 1.0831—1.6395), 其余各指标之间表现为等速关系;此外, C、N、P 含量、C:N、C:P 在灌木叶片和细根之间呈显著的正相关关系。

杂类草叶片的 C 含量与细根 C 含量之间存在显著的小于 1 的异速生长关系 ($P < 0.01$), 其异速指数为 0.6088(95% CI , 0.3833—0.9671), 其余各指标之间表现为等速关系, 且 C、N、P 含量、C:N、C:P 在叶片和细根之间呈显著的正相关关系;禾草的叶片与细根之间, 只有 P 含量表现出显著的线性关系, 其余各指标之间线性关系不显著(表 2)。

此外, 虽然 21 种植物 C、N、P 含量、C:N、C:P 在叶片与细根之间均表现出显著的线性关系, 但是 3 种生活

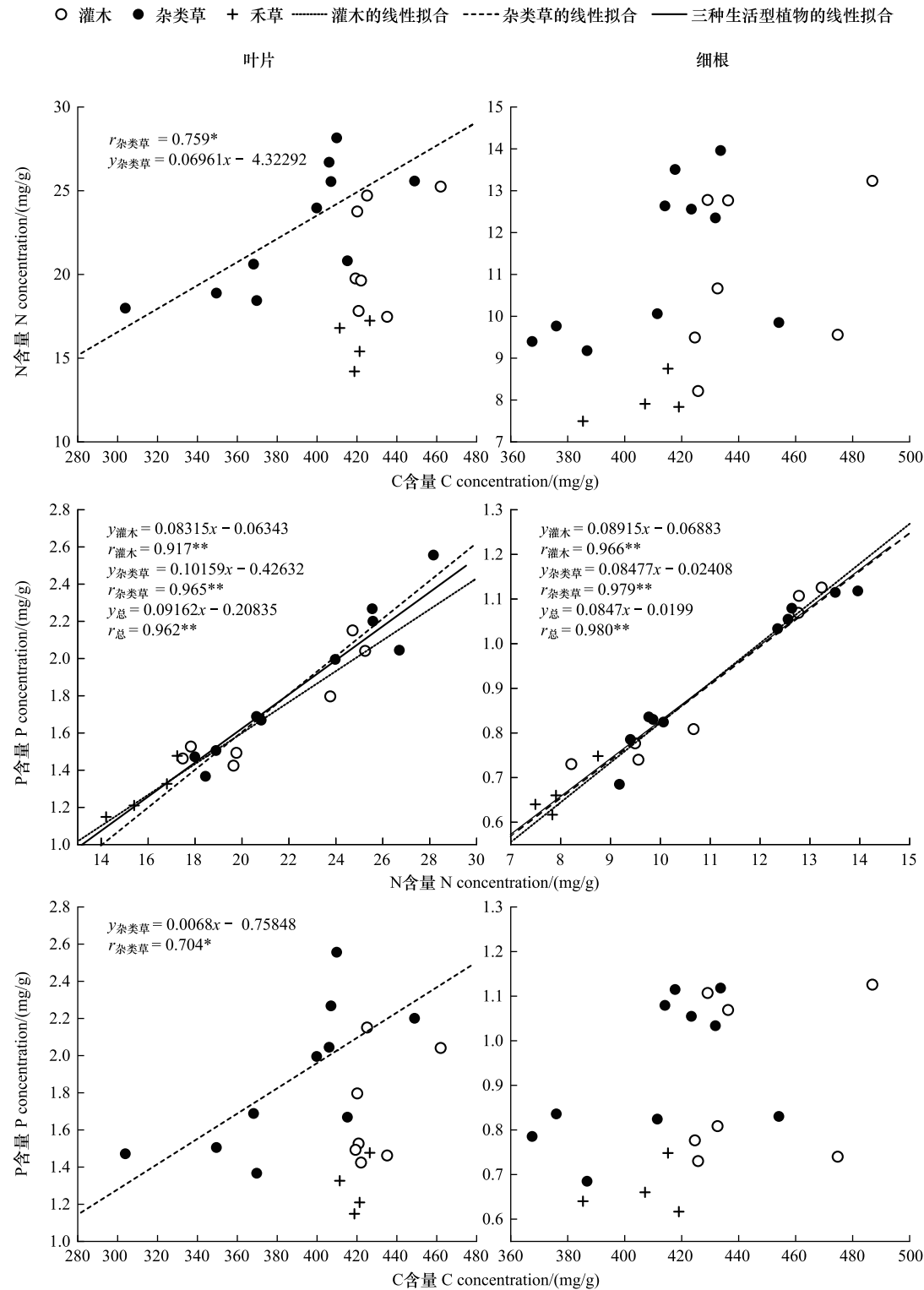


图3 西北干旱区植物叶片与细根的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量间的相关性

Fig.3 Correlation of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations in leaf and fine root in arid region of northwest China
*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

型植物之间的这种相关性存在着一定的变异。例如,禾草叶片与细根大多数指标之间不存在显著线性关系;灌木与杂类草的C含量、N含量、P含量、C:N、C:P存在显著的线性关系,但其异速指数与1的差异在各指标

之间略有不同,表明不同生活型植物叶片和细根之间养分吸收与利用存在一定的差异。另外,从表 2 可以看出,三种生活型的植物叶片 N:P 与细根 N:P 之间均不存在线性关系。

表 2 不同生活型植物叶片、细根之间 C、N、P 化学计量特征的 SMA 分析

Table 2 SMA analysis of C, N and P stoichiometry between leaves and fine roots of different life forms of plants

生活型 Life forms	指标 Index ($y-x$)	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	截距 Intercept	R^2
灌木 Shrub	L_C-R_C	1.6020	1.0470, 2.4500	-1.5700	0.855 **
	L_N-R_N	1.1882	0.8098, 1.7433	-0.5371	0.883 **
	L_N-R_P	1.2811	1.0109, 1.6234	-1.7426	0.957 ***
	$L_N-R_{C/N}$	-1.1284	-1.6798, -0.7579	3.1051	0.874 **
	$L_N-R_{C/P}$	-1.2476	-1.7453, -0.8918	4.3455	0.911 **
	L_P-R_P	1.1709	0.7209, 1.9017	-0.3125	0.808 **
	$L_P-R_{C/N}$	-1.0313	-2.0418, -0.5209	1.8453	0.589 *
	$L_P-R_{C/P}$	-1.1403	-2.0442, -0.6361	2.9526	0.712 *
	$L_{C/N}-R_{C/N}$	1.2052	0.8798, 1.6510	0.0340	0.923 **
	$L_{C/N}-R_{C/P}$	1.3326	1.0831, 1.6395	0.94991	0.967 ***
杂类草 Forb	$L_{C/P}-R_{C/P}$	1.2314	0.7271, 2.0857	-0.2685	0.770 **
	L_C-R_C	0.6088	0.3833, 0.9671	1.0390	0.654 **
	L_C-R_N	1.4741	0.8378, 2.5938	-2.7630	0.466 *
	L_C-R_P	1.5889	0.8895, 2.8380	-4.1440	0.434 *
	L_N-R_N	0.9756	0.8420, 1.1304	-0.2681	0.967 ***
	L_N-R_P	1.0515	0.8235, 1.3427	-1.4542	0.908 ***
	$L_N-R_{C/N}$	-0.8212	-1.2619, -0.5344	2.6734	0.705 **
	$L_N-R_{C/P}$	-0.8949	-1.4078, -0.5689	3.8564	0.669 **
	L_P-R_P	0.8345	0.6397, 1.0885	-0.2555	0.891 ***
	$L_P-R_{C/N}$	-0.6517	-1.0270, -0.4136	1.7372	0.667 **
禾草 Grass	$L_P-R_{C/P}$	-0.7102	-1.1168, -0.4516	2.8362	0.670 **
	$L_{C/N}-R_{C/N}$	1.2806	0.8793, 1.8651	-0.0185	0.777 **
	$L_{C/N}-R_{C/P}$	1.3955	0.9222, 2.1116	0.9230	0.727 **
	$L_{C/P}-R_{C/P}$	0.9803	0.6329, 1.5185	0.3723	0.693 **
	L_P-R_P	0.7592	0.3807, 1.5141	-0.2601	0.940 *
	L_C-R_C	0.7450	0.5418, 1.0245	0.6805	0.545 ***
	L_N-R_N	1.0238	0.9064, 1.1565	-0.3276	0.935 ***
	L_N-R_P	1.0633	0.9422, 1.1999	-1.4618	0.936 ***
	$L_N-R_{C/N}$	-0.9364	-1.1316, -0.7749	2.8367	0.843 ***
	$L_N-R_{C/P}$	-0.9841	-1.1950, -0.8098	3.9819	0.833 ***
21 种植物 21 Species of plants	L_P-R_P	0.9395	0.7990, 1.1046	-0.2750	0.885 ***
	$L_P-R_{C/N}$	-0.8274	-1.0500, -0.6519	1.7915	0.749 ***
	$L_P-R_{C/P}$	-0.8695	-1.0895, -0.6940	2.8834	0.776 ***
	$L_{C/N}-R_{C/N}$	0.9210	0.7757, 1.0934	0.4141	0.871 ***
	$L_{C/N}-R_{C/P}$	0.9679	0.8003, 1.1705	1.4358	0.841 ***
	$L_{C/P}-R_{C/P}$	0.8697	0.7050, 1.0721	0.6147	0.807 ***

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$; L: 叶片 Leaf, R: 细根 Fine root

3 讨论

3.1 叶片与细根 C、N、P 化学计量特征

C、N、P 作为植物各项生理活动所必需的大量元素,其化学计量特征能够反映植物对养分的吸收策略及

分配规律^[32]。本研究中,植物叶片和细根 C 含量之间无显著差异,细根 N、P 含量约为叶片 N、P 含量的 1/2,存在显著差异,这与宁志英等^[2]在科尔沁沙地的研究结果一致,说明在西北干旱区荒漠植物对养分的分配更侧重于地上部分,在干旱生境中,植物需要保证较高的叶片 N、P 含量,以完成其正常的生命活动^[33]。但是徐冰等^[34]与王晓洁等^[35]的研究都发现叶片与细根 P 含量的比值为 1:1,高于本研究得出的结果,这可能是由于 P 元素在叶片与细根之间的分配受生境的影响。

中国北方草地植物叶片平均 C 含量为 438 mg/g^[36]、全球陆生植物细根平均 C 含量分别为 447 mg/g^[37],这与本研究中的植物叶片与细根 C 含量相近,说明植物叶片与细根 C 含量在大尺度上保持相对稳定。中国陆生植物叶片与细根平均 N 含量分别为 20.20 mg/g^[38]和 9.2 mg/g^[1],本研究中植物叶片与细根的 N 含量高于中国陆生植物叶片与细根平均 N 含量,但明显低于科尔沁沙地所代表的我国北方半干旱农牧交错带植物叶片与细根平均 N 含量,说明植物叶片与细根 N 含量可能随纬度的升高呈增加趋势^[39]。本研究中植物叶片与细根 P 含量高于全球植物叶片与细根平均 P 含量(1.10 mg/g、0.85 mg/g)^[37,40],而低于科尔沁沙地植物叶片与细根的平均 P 含量(2.10 mg/g、1.13 mg/g)^[2],这可能是由于中国土壤 P 含量从湿润区向干旱、半干旱地区逐渐增加^[41]所致。

C:N 和 C:P 可以反映植物体的生长速度,还能表明植物体的生长速度与植物 N 和 P 的利用效率的相关性,C:N 与 C:P 越高,证明植物对养分的吸收效率越高^[42]。本研究中西北干旱区 21 种荒漠植物叶片的平均 C:N、C:P 显著低于细根($P < 0.001$)(图 1),说明该区荒漠植物在生长过程中细根较叶片有更高的养分利用效率。而全球陆生植物叶片 C:N 与 C:P 平均值分别为 22.5、232^[43],全球陆生植物细根 C:N 与 C:P 平均值分别为 65.8、1415^[37],本研究中植物叶片与细根 C:N 与 C:P 平均值明显低于全球平均水平,证明西北干旱区荒漠植物对养分的利用效率低于全球平均水平。植物叶片 N:P 比值通常作为群落水平上植被组成、功能和营养限制的指标,N:P 小于 14 通常表示植物生长受 N 限制,N:P 大于 16 则表示受 P 限制,N:P 在 14—16 之间时,受 N、P 双重限制^[44]。本研究中,植物叶片与细根的平均 N:P 均小于 14,表明西北干旱区荒漠植物生长更多受 N 的限制,这与中高纬度地区的植物更易受 N 的限制的研究结果类似^[45]。此外,本研究中植物叶片与细根 N:P 之间无显著差异($P = 0.258$)(图 1),表明西北干旱区植物地上部分与地下部分养分的吸收策略与分配规律具有一致性,这可能是与植物在养分匮乏的干旱生境中通过保守的养分吸收利用策略来维持正常的生命活动有关^[46]。

3.2 不同生活型植物对养分吸收利用的差异比较

不同生活型植物由于其生活史、形态结构以及生理机制等遗传特性方面的差异,导致其在对生态系统功能影响、资源利用效率等方面存在较大差异^[47]。茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征的研究中发现,C 含量表现为灌木最高,草本最低,乔木居中;N、P 含量表现为草本最高,乔木最低,灌木居中;各元素的化学计量比表现为乔木最高,草本最低,灌木居中^[48]。本研究中灌木、杂类草、禾草 3 种生活型植物之间叶片和细根的 C、N、P、C:N、C:P 存在显著差异($P < 0.05$)(图 2),表明在西北干旱区灌木更倾向于保守型养分适应策略,杂类草倾向于快速生长的资源竞争策略。

本研究中不同生活型植物叶片 C 含量表现为灌木与禾草大于杂类草,细根 C 含量表现为灌木大于杂类草与禾草,与吴鹏等^[48]的研究结果一致,可能是因为灌木较草本有更强的 C 储存能力;而不同生活型植物叶片与细根的 N、P 含量均表现为杂类草显著高于灌木和禾草($P < 0.05$)(图 2),表明杂类草具有更强的养分吸收利用能力,倾向于快速生长的资源竞争策略;不同生活型植物叶片和细根的 C:N 与 C:P 均表现为禾草和灌木大于杂类草,说明禾草与灌木具有更高的养分利用效率,倾向于保守型养分适应策略,与宁志英等^[2]的研究结果一致;此外,本研究中叶片与细根 N:P 在不同生活型植物之间无显著差异,与科尔沁沙地所得出的结论不一致,这可能是因为影响植物 N:P 的因素十分复杂,一方面取决于土壤中对植物生长起决定性作用的营养元素的浓度,另一方面,在物种之间和营养物质匮乏的地区其响应过程有所不同^[43]。

3.3 叶片与细根间 C、N、P 含量及化学计量比的关系

植物组织中 C、N、P 含量以及其化学计量比之间存在显著的相关性,这种相关性反映了植物体内营养元

素间内在的耦合机制^[49],这一点在本研究中得到了证实。其中,西北干旱区植物叶片与细根的 N、P 含量表现出极显著的正相关关系($P<0.01$)(图 3),表明植物体不同组织内 N、P 元素表现出极强的耦合性^[50]。本研究中杂类草叶片 C 含量与 N、P 含量之间存在显著的正相关关系($P<0.05$)(图 3),而杂类草、灌木以及禾草细根 C 含量与 N、P 含量之间无相关关系,灌木和禾草的叶片 C 含量与 N、P 含量之间也不存在相关关系,这说明植物体内营养元素间的耦合机制可能因植物组织和生活型的不同而存在差异。

叶片与细根作为植物体地上部分和地下部分最活跃的器官,它们的许多性状存在着密切联系^[51],徐冰等^[34]的研究表明植物叶片与细根间的 N、P 含量具有显著的相关性,而形态性状的相关性较弱。本研究中,西北干旱区 21 种荒漠植物叶片与细根间的 C、N、P 含量及 C:N、C:P 均表现出极显著的正相关关系($P<0.001$)(表 2),这表明植物在完成正常的生命活动时,地上部分与地下部分的养分分配存在协同关系,然而这种协同性在不同生活型的植物之间表现出一定的差异,如禾草的叶片与细根间仅有 P 含量存在显著的正相关关系($P<0.05$)(表 2),其他各项指标均不存在这种关系,这可能因为植物化学计量与温度、气候、土壤养分、光等非生物因素和遗传特征、生物阶段、器官间差异、物种与功能群间差异等生物因素有密切关系^[52],这表明不同生活型植物在恶劣生境中有不同的生存策略^[2]。

植物地上部分与地下部分很多性状之间都存在一定的异速生长关系^[53-54],而不同物种对营养元素的吸收、分配、利用的途径不同,它们之间的异速生长关系可以反映植物体内营养元素的相互作用^[55]。本研究中灌木、杂类草叶片和细根 C 含量之间均有显著的异速生长关系(表 2),但其异速指数差异显著,证明不同植物器官和不同生活型植物对 C 的储存能力存在差异^[56]。灌木叶片的 N 含量与其细根的 P 含量存在显著的异速生长关系,但杂类草叶片的 N 含量与其细根的 P 含量之间呈等速生长关系,说明杂类草叶 N 含量与细根 P 含量之间具有更强的协调性^[57],这反映出与细胞结构组成和功能密切相关的 N、P 限制性元素的利用效率在不同生活型植物间存在差异,且这种关系与植物种本身特性差异有关^[58]。

4 结论

本研究表明,西北干旱区荒漠植物叶片与细根 C 含量相对稳定,叶 N、P 含量显著高于细根,说明在干旱的生境中,植物对养分的分配更侧重于地上部分,且保证较高的叶 N、P 含量,以完成其正常的生命活动,而叶片与细根 N:P 无显著差异,具有明显的保守性;3 种生活型植物间叶片和细根的元素含量及计量比存在显著差异,意味着不同生活型的植物对养分的适应策略存在差异;21 种植物叶片与细根 N、P 含量之间表现出极显著的正相关关系,说明植物体内 N、P 元素间存在相互作用;21 种植物叶片与细根间的 C、N、P 含量及 C:N、C:P 存在显著的等速生长关系,这反映出植物在生长过程中具有整体性,且养分分配时,在地上与地下部分存在一致性。

参考文献(References):

- [1] 马玉珠,钟全林,靳冰洁,卢宏典,郭炳桥,郑媛,李曼,程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166.
- [2] 宁志英,李玉霖,杨红玲,孙殿超,毕京东. 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1069-1080.
- [3] Qin H J, Jiao L, Zhou Y, Wu J J, Che X C. Elevation affects the ecological stoichiometry of Qinghai spruce in the Qilian Mountains of northwest China. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 917755.
- [4] Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, Levin S A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*, 2004, 429(6988): 171-174.
- [5] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [6] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, 119(4): 553-572.
- [7] 邢磊,刘成功,李清河,段娜,李慧卿,孙高洁. 基于白刺个体大小的生态化学计量模型. 应用生态学报, 2020, 31(2): 366-372.

- [8] Smith F A. Plant roots. Growth, activity and interaction with soils. *Annals of Botany*, 2007, 100(1): 151-152.
- [9] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33-41.
- [10] Wang L L, Zhao G X, Li M, Zhang M T, Zhang L F, Zhang X F, An L Z, Xu S J. C:N:P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, northwest China. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0119935.
- [11] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 杨思琪, 李凯辉, 韩文轩. 新疆 67 种荒漠植物叶碳氮磷计量特征及其与气候的关系. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2171-2180.
- [12] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新. 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 222-230.
- [13] 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.
- [14] 周永姣, 王满堂, 王钊颖, 朱国洁, 孙俊, 钟全林, 程栋梁. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征. *生态学报*, 2020, 40(14): 4975-4984.
- [15] 唐仕姗, 杨万勤, 熊莉, 殷睿, 王海鹏, 张艳, 徐振锋. 川西亚高山三种优势树种不同根序碳氮磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 363-369.
- [16] 张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 范爱连, 王雪, 陈廷廷, 陈光水. 亚热带天然常绿阔叶林林下 9 种灌木细根形态和 C、N 化学计量特征. *生态学报*, 2022, 42(9): 3716-3726.
- [17] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- [18] Withington J M, Reich P B, Oleksyn J, Eissenstat D M. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 2006, 76(3): 381-397.
- [19] Liu G F, Freschet G T, Pan X, Cornelissen J H C, Li Y, Dong M. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, 2010, 188(2): 543-553.
- [20] 刘旭艳, 胡宇坤. 大兴安岭典型森林沼泽植物叶片和细根碳氮磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3385-3394.
- [21] 刘颖, 贺静雯, 余杭, 林勇明, 王道杰. 干热河谷优势灌木细根、粗根与叶片养分(C、N、P)含量及化学计量比. *山地学报*, 2020, 38(5): 668-678.
- [22] 蔡琴, 丁俊祥, 张子良, 胡君, 汪其同, 尹明珍, 刘庆, 尹华军. 青藏高原东缘主要针叶树种叶片碳氮磷化学计量分布格局及其驱动因素. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1048-1060.
- [23] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 365-372.
- [24] 陈昌笃. 中国荒漠的主要类型与经济开发. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, 11(2): 81-91.
- [25] Zhang Y, Xie J B, Li Y. Effects of increasing root carbon investment on the mortality and resprouting of *Haloxylon ammodendron* seedlings under drought. *Plant Biology*, 2017, 19(2): 191-200.
- [26] Cheng J H, Chu P F, Chen D M, Bai Y F. Functional correlations between specific leaf area and specific root length along a regional environmental gradient in Inner Mongolia grasslands. *Functional Ecology*, 2016, 30: 985-997.
- [27] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-79.
- [29] 杨克彤. 青藏高原东缘木本植物叶性状间关系随海拔升高的变化[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022.
- [30] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [31] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81: 259-291.
- [32] 翟军团, 李秀, 韩晓莉, 张山河, 陈家力, 李志军. 胡杨茎叶化学计量和异速生长关系特征随发育阶段变化的性别差异. *西北植物学报*, 2022, 42(9): 1570-1582.
- [33] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.
- [34] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 29-38.
- [35] 王晓洁, 肖迪, 张凯, 侯继华. 凉水天然阔叶红松林植物叶片与细根的 N:P 化学计量特征. *生态学杂志*, 2015, 34(12): 3283-3288.
- [36] 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.
- [37] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, 2(1): 344-349.
- [38] 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.

- [39] 李婷, 邓强, 袁志友, 焦峰. 黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征. 环境科学, 2015, 36(8): 2988-2996.
- [40] Tian D, Yan Z B, Niklas K J, Han W X, Kattge J, Reich P B, Luo Y K, Chen Y H, Tang Z Y, Hu H F, Wright I J, Schmid B, Fang J Y. Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. National Science Review, 2018, 5(5): 728-739.
- [41] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素. 北京大学学报: 自然科学版, 2008, 44(6): 945-952.
- [42] 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.
- [43] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408(6812): 578-580.
- [44] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N:P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. Plant and Soil, 2004, 259(1): 59-69.
- [45] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. The Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [46] 庾强. 内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2009.
- [47] 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.
- [48] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 朱军, 丁访军, 杨文斌. 茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(14): 5063-5080.
- [49] 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.
- [50] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯晓娟, 曾辉, 王志恒. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. 植物生态学报, 2020, 44(11): 1138-1153.
- [51] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [52] 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.
- [53] Imada S, Yamanaka N, Tamai S. Contribution of root growth responses to leaf traits and relative growth rate of *Populus alba* under different water-table conditions. Trees, 2010, 24(6): 1163-1172.
- [54] Li F L, Bao W K. New insights into leaf and fine-root trait relationships: implications of resource acquisition among 23 xerophytic woody species. Ecology and Evolution, 2015, 5(22): 5344-5351.
- [55] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. Ecology Letters, 2005, 8(6): 636-642.
- [56] 李瑞, 胡朝臣, 许士麒, 吴迪, 董玉平, 孙新超, 毛谔, 王宪伟, 刘学炎. 大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征. 植物生态学报, 2018, 42(12): 1154-1167.
- [57] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J, Niklas K J, Hedin L, Elser J J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1683): 877-883.
- [58] 杨婷, 钟全林, 李宝银, 程栋梁, 徐朝斌, 余华, 邹宇星. 3 种功能型林木幼苗叶片与细根碳氮磷化学计量特征及其异速关系. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4051-4057.