

DOI: 10.20103/j.stxb.202309222051

董林水, 刘京涛, 宋爱云. 滨海湿地不同水盐生境下芦苇生态化学计量特征变化及其环境解释. 生态学报, 2025, 45(1): 147-156.

Dong L S, Liu J T, Song A Y. Variation in ecological stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* under different water-salt environments and associated environmental explanation in coastal wetland. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 147-156.

滨海湿地不同水盐生境下芦苇生态化学计量特征变化及其环境解释

董林水¹, 刘京涛^{1,2}, 宋爱云^{1,*}

1 山东航空学院山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256600

2 山东航空学院生物与环境工程学院, 滨州 256600

摘要: 全球变暖后的冰川融化导致海平面上升, 会进一步影响滨海湿地的地下水位和土壤水盐条件, 明确滨海湿地植物应对土壤水盐环境变化的生态响应策略, 可为滨海湿地植被的保护和恢复提供重要理论依据。因而, 选择黄河三角洲滨海湿地优势植物芦苇为研究对象, 通过调查不同地下水位梯度下芦苇的化学计量特征与土壤理化指标, 探讨芦苇化学计量特征与土壤环境因子的响应关系。结果表明: (1) 生长季内芦苇叶片 N 含量与 N/P 均表现为降低的趋势。生长季中期, 芦苇叶片 $14 < N/P < 16$, 表明该地区芦苇生长受 N 和 P 共同限制。芦苇群落土壤剖面由表层向下 C、N、P 含量及 N/P 均表现为逐渐降低的趋势。芦苇群落土壤 C、N 含量均显著低于全国土壤 C、N 含量的平均值, 但是土壤 P 含量与全国平均值比较接近, 说明本地区土壤 N 含量相对缺乏, 而 P 含量相对丰富。相关分析表明, 叶片 C 含量与土壤 N 含量存在极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 叶片 N 含量与地下水位存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 叶片 P 含量与土壤电导率之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 叶片 P 含量与土壤 C、N、P 均存在显著相关关系, 而叶片 C/P、叶片 N/P 与土壤 C、N、P 也均存在显著相关关系。冗余分析表明, 第一轴的环境因子解释量可达 73.22%。相关分析结合冗余分析结果表明, 土壤 N 含量、土壤 P 含量、土壤电导率及地下水位是影响芦苇生态化学计量特征的重要驱动因素。

关键词: 黄河三角洲; 芦苇; 化学计量; 土壤环境因子; 叶片

Variation in ecological stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* under different water-salt environments and associated environmental explanation in coastal wetland

DONG Linshui¹, LIU Jingtao^{1,2}, SONG Aiyun^{1,*}

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

2 College of Biological and Environmental Engineering, Shandong University of Aeronautics, Binzhou 256600, China

Abstract: The melting of glaciers as a result of continued global warming is raising sea levels and further affecting groundwater levels and soil water and salt conditions in coastal wetlands. In recent years, studies on ecological stoichiometry have increased rapidly. Relationships between ecological stoichiometry indicators of plants and soils have been widely investigated. Understanding the ecological response strategies of plants to soil water and salt environment in coastal wetland could provide important theoretical basis for the protection and restoration of coastal wetland vegetation. Therefore, the dominant plant *Phragmites australis* in coastal wetland was selected as the research object. By investigating the leaf C/N/P stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* and soil under different groundwater levels in the Yellow River Delta,

基金项目: 山东省自然科学基金面上项目 (ZR2020MD007); 国家自然科学基金面上项目 (41971126)

收稿日期: 2023-09-22; **网络出版日期:** 2024-08-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xueshu210@126.com

this study analyzed the coupling relationship between the stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* and soil environmental factors. The results showed that: (1) During the growing season, both the leaf N content and leaf N/P of *Phragmites australis* showed a decreasing trend. In the middle of the growing season, the leaf N/P ratio of *Phragmites australis* was between 14 and 16, indicating that the growth of *Phragmites australis* in this area was jointly limited by N and P. The soil C, N, P content and N/P in the *Phragmites australis* community all showed a decrease trend from the surface to the bottom of soil profile. The soil C and N content in the *Phragmites australis* community was significantly lower than the average soil C and N content within China. However, the soil P content is relatively close to the average soil P content within China, indicating that the soil N content in this region is relatively lacking, while the P content is relatively abundant. Correlation analysis showed that there was a highly significant positive correlation between leaf C content and soil N content ($P < 0.01$), and a significant negative correlation between leaf N content and groundwater level ($P < 0.05$). There was a significant positive correlation between leaf P content and soil conductivity ($P < 0.05$). There were significant or extremely significant correlations between leaf P content and soil element content (C, N or P), and there were also significant correlations between leaf element ratio (C/P or N/P) and soil element content (C, N or P). Redundancy analysis showed that the explanatory power of environmental factors for the first axis could reach 73.22%. Correlation analysis combined with redundancy analysis indicated that soil P content, soil N content, soil conductivity, and groundwater level were important driving factors affecting the ecological stoichiometric characteristics of *Phragmites australis*.

Key Words: Yellow River Delta; *Phragmites australis*; stoichiometry; soil environmental factors; leaf

全球变暖导致大气温度升高和海平面上升,是人类面临最严峻的生态环境问题之一,海平面上升会改变海岸带区域的地下水位和土壤水盐环境,并进一步影响滨海湿地植物的生长过程和“植物—土壤”系统的生物地球化学过程^[1]。与普通土壤生境相比,滨海湿地生态系统由于受海水入侵及地表径流等水文过程的影响,使得地下水位处于动态变化之中,地下水位的动态变化控制着土壤水盐含量的空间分布与变异,这也使得植物的生长及营养循环与土壤生境的相关关系更为复杂^[2-4]。目前,关于植物如何适应滨海湿地的盐渍化生境已经开展了较多的研究工作,但是关于不同水盐生境下植物的内在生理调控机制仍然存在很多不确定性^[5-7],比如,不同水盐梯度下植物的营养循环过程存在怎样的差异等^[5-7]。因此,非常有必要针对不同水盐生境下湿地植物的生理响应机制及其差异性,开展系统的研究工作,以期为滨海湿地植被保护和恢复提供理论依据^[7]。

生态化学计量的主要研究目标是探讨生物体内或生态系统中 C、N、P 等各种元素之间的多重平衡关系^[8-10]。目前,生态化学计量的研究方法已经被广泛应用于生物地球化学循环、生物个体营养动态、限制性元素的判断以及植物—土壤系统元素循环过程等各个方面^[11-13]。生态化学计量学也是用于研究植物应对土壤环境变化生态适应策略的重要方法^[14],其中,在湿地研究领域,生态化学计量方法也被引入用于研究湿地植物的生态适应策略^[15-17],比如,对于不同水盐生境下芦苇生态化学计量特征的研究表明,土壤电导率是影响芦苇生态化学计量特征的关键因子^[3]。关于敦煌阳关湿地芦苇湿地的研究表明,随土壤含水率升高,芦苇叶片 C、N、P 含量降低,叶片 C/N、C/P、N/P 升高^[18]。针对干旱区湿地芦苇群落的研究表明,土壤 P 是影响芦苇根、茎化学计量的主要因素,土壤盐分是影响叶片化学计量的主要因素,芦苇趋向提高各器官 N 含量来应对高盐、低 P 的土壤环境^[19]。相关研究表明,土壤含盐量较高时,芦苇叶片 N 和 P 的含量显著低于中低盐分土壤环境中的含量,土壤盐分是决定芦苇叶片和根系 C:N:P 化学计量的主要因素^[20]。滨海湿地植物的生态化学计量特征与土壤水分、养分及盐分含量存在密切关系,而土壤的水盐特征又与地下水水位的季节性波动存在关联^[21-23]。

综上所述,关于湿地植物生态化学计量特征对土壤水盐生境的生理响应机制,已经开展了较多的研究工

作,但是,不同研究中的相关结论并不一致,取样方法也多以单次取样方法为主,而针对湿地植物不同生长发育阶段化学计量特征开展系统分析的研究工作则相对较少;另外,很多理论问题也有待于进一步的验证,比如,不同水位梯度及水盐生境下植物的养分吸收和利用机制有何不同等。因而,本研究以黄河三角洲滨海湿地优势植物芦苇为研究对象,系统分析不同地下水位梯度下芦苇生态化学计量特征的季节动态及其对土壤环境因子的响应规律,探讨土壤水盐环境对芦苇生长及矿质营养循环过程的调控机制,进而为滨海湿地植被的管理和保护提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于东营市仙河镇北部黄河三角洲滨海湿地内(118°48'59.06"E,38°04'31.17"N),为黄河故道分布区,研究区紧邻渤海,土壤为滨海盐土,年均降水量537.0mm,70%的降水集中在6—9月份,气候为暖温带季风型大陆性气候^[24]。该地区滨海湿地植被类型以芦苇(*Phragmites australis*)、甘蒙怪柳(*Tamarix austromongolica*)和盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)为主要优势种。

1.2 样品采集与测定

根据地下水位的不同,由海岸线向陆地方向,每间隔500—1000m距离,设置平行于海岸线的样线一条,共计布置13条样线;在每条样线内,选择生长良好的芦苇群落随机设置样方3个,每个样方面积为5m×5m,共计设置固定采样样方39个。在每个样方内埋设直径5cm、长度为3m的PVC管作为地下水水位观测和取样的观测井,PVC管底端用0.5mm孔径纱网包裹。在5—10月期间每个月的中旬,定期观测测定各样方地下水位(当水位在地面以下时,以负值表示),并采用重量法测定地下水的矿化度(Total dissolved solid, TDS)的变化^[25]。每条样线内所有样方5—10月期间地下水位及地下水矿化度的平均值如下表1所示。

同样于5—10月各月份的中旬,在各固定样方内随机选择生长良好的芦苇植株,采集芦苇植株中部的叶片样品500g左右用于C、N、P元素的分析测定。生长季的8月份,在上述固定样方内采用土钻采集土样,取样深度为0—5cm、5—10cm、10—20cm、20—40cm,随机采样设置3个重复,各重复相同层次的土样混合均匀后作为1个混合样品。土壤样品测定C、N、P含量以及K、Ca、Mg、S的元素含量,以及土壤电导率。各样线土壤电导率平均值如表1所示。

表1 各调查样线地下水位、矿化度及土壤平均电导率

Table 1 The groundwater level, total dissolved solids and soil conductivity of different transects

样线序号 Transect number	土壤电导率 Soil conductivity/(ms/cm)	地下水位 Groundwater level/cm	地下水矿化度 TDS of groundwater/(g/L)
1	3.03	-84.11	46.67
2	2.86	-80.25	41.07
3	2.02	-86.60	78.71
4	2.76	-72.34	38.42
5	2.58	-47.75	23.60
6	2.04	-47.14	49.43
7	2.28	-56.54	31.36
8	2.75	-93.63	25.89
9	1.95	-72.23	29.28
10	2.56	-75.63	23.05
11	2.40	-51.86	35.54
12	1.66	-73.81	43.00
13	1.70	-92.58	32.25

表中的土壤电导率为8月份0—40cm土壤各土层电导率的平均值,地下水位平均值指的是5—10月地下水位的平均值,地下水矿化度平均值指的是5—10月地下水矿化度平均值;TDS:地下水矿化度 Total dissolved solid

植物及土壤的全 C 和全 N 含量,以及土壤 S 含量采用元素分析仪(Vario EL III, Elementar)测定。植物及土壤样品经浓硫酸—高氯酸消煮后,均采用钼锑抗比色法测定全 P 含量^[26],土壤 K、Ca、Mg 含量采用电感耦合等离子体发射光谱仪(PerkinElmer, Optima 8000)测定。土壤样品按水土比(重量比)5:1 浸提后,采用电导率仪测定土壤电导率^[27]。

1.3 数据分析

数据统计分析采用 SPSS 17.0 及 Excel 软件进行,不同处理间的差异性采用单因素方差分析和多重比较字母标记法进行。选择生长季中期 8 月份芦苇叶片生态化学计量指标,以及 8 月份土壤 C、N、P、K、Ca、Mg、S 含量以及土壤电导率、地下水位、地下水矿化度(TDS)等指标,应用 Pearson 相关分析法探讨土壤理化指标与叶片化学计量特征之间的关联关系。选择生长季中期 8 月份土壤上述理化指标及地下水位、地下水矿化度作为环境因子,通过 CANOCO 5.0 软件,采用冗余分析法(RDA)进行芦苇叶片化学计量特征与环境因子的约束排序分析^[28]。

2 结果与分析

2.1 生长季内芦苇叶片 C、N、P 生态化学计量特征的动态变化

由图 1 可知,芦苇叶片 C 含量在生长季内大体呈现为先增高后降低的趋势,在生长季初期和末期叶片的

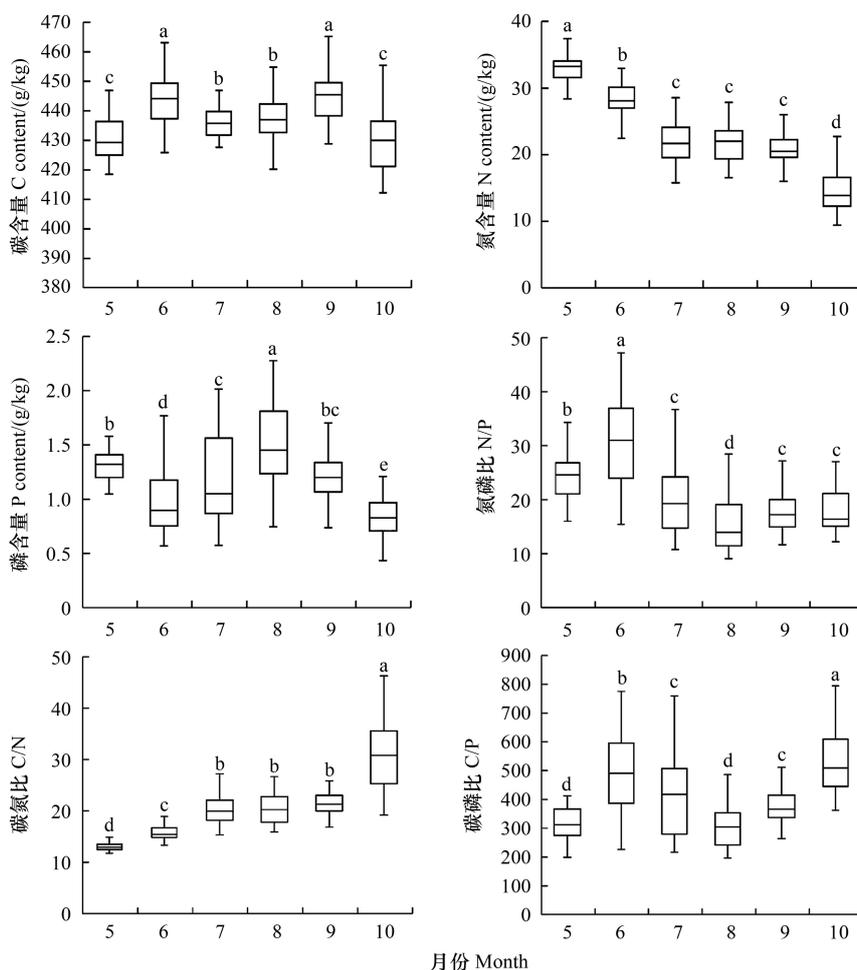


图 1 生长季内芦苇叶片生态化学计量特征的动态变化

Fig.1 Monthly dynamic of the stoichiometric characteristics of *Phragmites australis*

不同小写字母表示各月份间叶片生态化学计量指标差异显著 ($P < 0.05$)

C 含量显著低于生长季中期叶片 C 含量($P<0.05$)。生长季内,芦苇叶片 N 含量表现为逐渐降低的趋势,生长季初期 5 月份,叶片 N 含量显著高于之后的各个月份;生长季末期 10 月份,叶片 N 含量则显著低于之前的各个月份($P<0.05$)。叶片 P 含量在生长季内,表现为降低—增高—降低的波动变化趋势,其中,生长季中期 8 月份叶片 P 含量最高,生长季末期 10 月叶片 P 含量最低。其中,生长中期 8 月份,所有芦苇叶片样品的 C、N、P 平均含量分别为 437.42g/kg、21.84g/kg、1.49g/kg。

生态化学计量比的分析表明(图 1),芦苇叶片 C/N 在生长季内表现为逐渐增高的趋势,生长季不同阶段的芦苇叶片 C/N 存在显著差异性($P<0.05$),生长季内叶片 C/N 的变化规律与叶片 N 含量正好相反。叶片 C/P 在生长季内的变化规律也与叶片 P 含量的变化规律相反。由此可知,芦苇叶片 C/N 及 C/P 在生长季内的动态变化趋势主要分别受叶片 N 和 P 含量变化的影响。生长季初期 5—6 月份,叶片 N/P 值显著高于之后的生长季各阶段($P<0.05$),生长季内,8 月份芦苇叶片 N/P 值最低,并显著低于其他月份($P<0.05$)。其中,生长季中期 8 月份,芦苇叶片的平均 C/N、C/P 和 N/P 分别为 20.41、313.42、15.63。

2.2 芦苇群落土壤 C、N、P 生态化学计量特征

由图 2 可知,芦苇群落土壤剖面(0—40cm)由上至下不同层次土壤 C、N、P 含量均表现为逐渐降低的趋势;其中,不同层次土壤全 C 含量之间的差异均没有达到显著水平,而土壤表层(0—5cm)的全 N 和全 P 含量

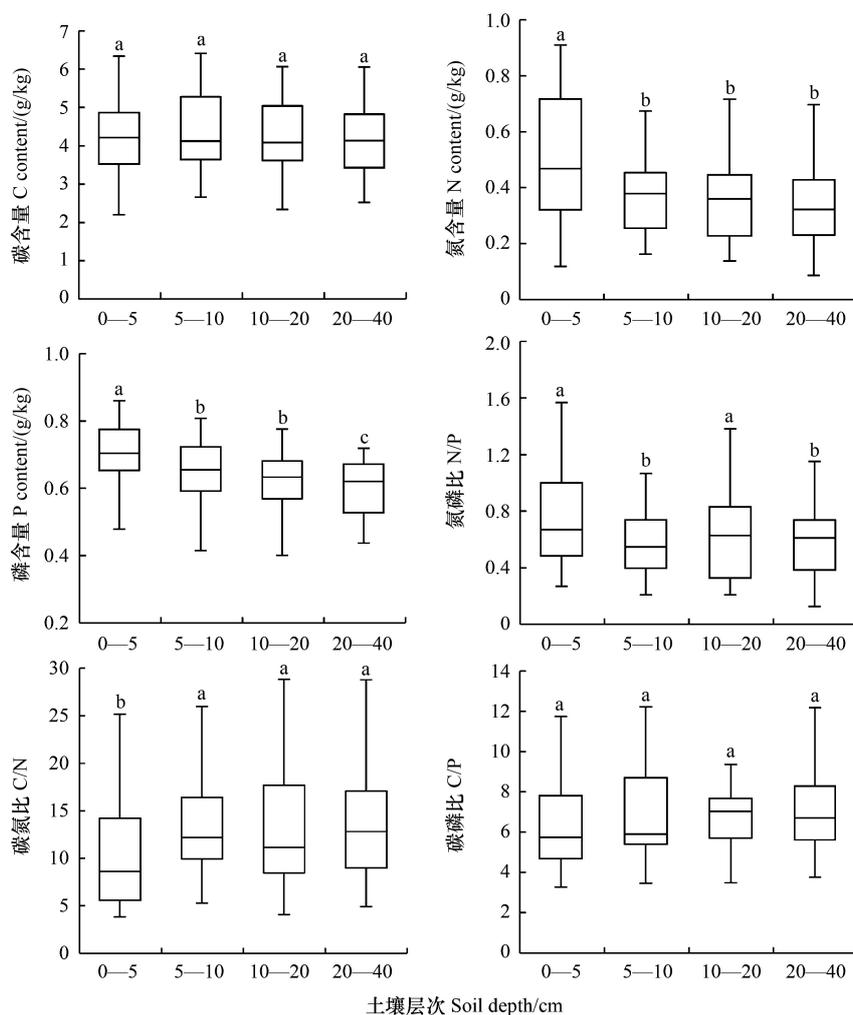


图 2 芦苇群落土壤剖面不同层次土壤生态化学计量特征比较

Fig.2 Stoichiometric characteristics of soil at different depths in soil profile of *Phragmites australis* communities
不同小写字母表示各层次间土壤生态化学计量指标差异显著 ($P<0.05$)

则均显著高于以下各土壤层次($P<0.05$)。土壤剖面各层次 C、N、P 化学计量比的对比表明,不同层次土壤 C/P 之间没有显著差异,而土壤表层 C/N 显著低于其他土壤层次($P<0.05$),土壤表层 N/P 也显著高于 5—10cm 和 20—40cm 土壤层次的 N/P 值($P<0.05$)。其中,芦苇湿地 0—40cm 土层平均的 C、N、P 含量分别为 4.24g/kg、0.40g/kg、0.64g/kg;0—40cm 土层内平均的土壤 C/N、C/P、N/P 分别为 11.14、6.83 和 0.64。

2.3 芦苇叶片化学计量特征与土壤环境因子之间的相关关系

由表 2 可知,土壤 C 含量与芦苇叶片 P 含量之间存在显著负相关关系($P<0.05$),而与叶片 N/P、C/P 之间则分别存在极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$)正相关关系。土壤 N 与叶片 C、叶片 C/P、叶片 N/P 之间均存在极显著或显著正相关关系,而土壤 N 与叶片 P 含量之间则存在显著负相关关系($P<0.05$)。土壤 P 与叶片 P 含量之间存在极显著正相关关系($P<0.01$),而土壤 P 含量与叶片 C/P、叶片 N/P 之间均存在极显著负相关关系($P<0.01$)。土壤 S 与叶片 C 含量之间存在显著负相关关系($P<0.05$)。土壤电导率与叶片 P 含量之间存在显著正相关关系($P<0.05$),土壤电导率与叶片 C/P、叶片 N/P 之间均存在极显著负相关关系($P<0.01$)。地下水位与叶片 N 和叶片 C 之间,分别存在极显著和显著负相关关系;地下水位与叶片 C/N 之间存在极显著正相关关系($P<0.01$)。土壤 K、Ca、Mg 含量以及地下水矿化度与叶片各生态化学计量指标之间均不存在显著相关关系。土壤 S 含量仅与叶片 C 含量存在显著负相关关系,与叶片其他化学计量指标间均不存在显著相关关系。

由表 2 还可以看出,叶片 N、叶片 C/N 都只与地下水位存在显著相关关系,而与其他土壤理化指标之间均不存在显著相关关系;而叶片 P、叶片 C/P、叶片 N/P 均与土壤 C、N、P 以及土壤电导率之间均存在显著相关关系($P<0.05$)。

综上所述,芦苇叶片 C、N、P 化学计量特征指标主要受土壤 C、N、P 含量以及土壤电导率和地下水位的影 响,而受与其他土壤理化指标之间的相关性相对较小。

表 2 芦苇叶片化学计量特征与土壤环境因子的相关关系

Table 2 Correlation between stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* leaves and soil properties

相关系数 Correlation coefficient	叶片碳 leaf C	叶片氮 Leaf N	叶片磷 Leaf P	叶片碳氮比 Leaf C/N	叶片碳磷比 Leaf C/P	叶片氮磷比 Leaf N/P
土壤碳 Soil C	-0.06	0.22	-0.33 *	-0.25	0.31 *	0.42 **
土壤氮 Soil N	0.41 **	0.03	-0.36 *	0.08	0.39 *	0.31 *
土壤磷 Soil P	-0.30	-0.21	0.47 **	0.14	-0.54 **	-0.57 **
土壤钾 Soil K	-0.23	-0.08	-0.02	0.02	-0.07	-0.07
土壤钙 Soil Ca	-0.02	0.11	0.2	-0.13	-0.27	-0.19
土壤镁 Soil Mg	-0.18	0.01	0.24	-0.04	-0.29	-0.25
土壤硫 Soil S	-0.31 *	0.18	0.11	-0.27	-0.09	0.04
土壤电导率 Soil conductivity	-0.24	-0.06	0.38 *	0.02	-0.48 **	-0.45 **
地下水位 Groundwater level	-0.39 *	-0.48 **	-0.08	0.41 **	0.06	-0.12
地下水矿化度 TDS	-0.05	-0.06	0.26	0.04	-0.26	-0.26

** 代表极显著相关($P<0.01$), * 代表显著相关($P<0.05$)

2.4 芦苇叶片化学计量特征与土壤环境因子关系的冗余分析

芦苇 C、N、P 生态化学计量特征与土壤理化指标之间冗余分析表明,芦苇叶片生态化学计量特征在第一轴和第二轴的环境因子解释量分别为 73.22% 和 1.06%,合计的环境因子解释量为 74.28% (图 3);因此,前两个轴能较准确的反映叶片生态化学计量特征与土壤理化性质的关系,并且以第一轴的环境解释量为主。由图 3 可知,土壤 N 与叶片 C 存在明显的正相关关系,而土壤 N 与叶片 P 含量之间为负相关关系;土壤 P 与叶片 P 之间存在正相关关系,而土壤 P 与叶片 C/P 之间存在负相关关系。另外,从图 3 还可以看出,土壤电导率及地下水位与芦苇叶片部分化学计量指标间均存在显著相关关系。

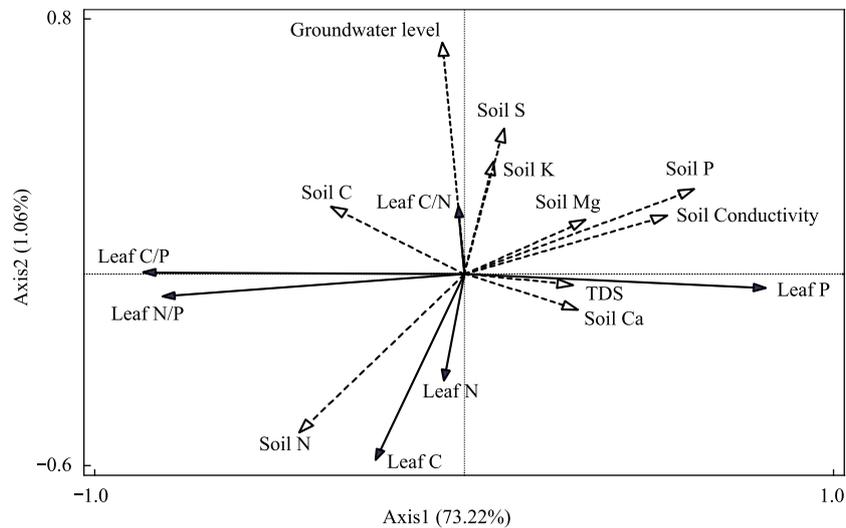


图3 芦苇叶片生态化学计量特征与土壤理化指标的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of stoichiometric characteristics of *Phragmites australis* leaves and soil environmental factors

Soil C: 土壤碳; Soil N: 土壤氮; 土壤磷; Soil P; Soil K: 土壤钾; Soil Ca: 土壤钙; Soil Mg: 土壤镁; Soil S: 土壤硫; Soil Conductivity: 土壤电导率; Groundwater Level: 地下水位; TDS: 地下水矿化度; Leaf C: 叶片碳含量; Leaf N: 叶片氮含量; Leaf P: 叶片磷含量; Leaf N/P: 叶片氮磷比; Leaf C/N: 叶片碳氮比; Leaf C/P: 叶片碳磷比

3 讨论

3.1 芦苇叶片 C、N、P 生态化学计量特征

本研究中生长季中期芦苇叶片 C、N、P 的含量分别为 437.42g/kg、21.84g/kg、1.49g/kg。其中,芦苇叶片 C 含量略低于全球陆生植物叶片的平均 C 含量(464g/kg)^[29],而与全国陆生植物叶片的 C 含量比较接近(436.8g/kg)^[30]。芦苇叶片 N 含量与全球陆生植物叶片 N 含量平均值(20.62g/kg)和中国陆生植物叶片 N 平均含量(20.24g/kg)均比较接近^[29-30]。芦苇叶片 P 含量明显低于全球陆生植物叶片的 P 含量(1.99g/kg)^[29],但是,与中国陆生植物叶片 P 含量的平均水平(1.46g/kg)也比较接近^[30]。另外,与北方典型荒漠地区 214 种植物叶片的平均 N、P 含量(24.45g/kg、1.74g/kg)、黄土高原 126 种植物叶片 N、P 含量(24.10g/kg、1.60g/kg)、科尔沁沙地 52 种植物叶片 N、P 平均含量(24.70g/kg、2.60g/kg)相比^[31-33],本研究中滨海湿地芦苇叶片 N 与 P 含量均相对较低。综上可知,滨海湿地芦苇叶片 N、P 含量与干旱区陆生植物叶片相比含量相对较低,但是,与全国陆生植物叶片 N、P 含量的平均水平比较接近;目前的研究多认为我国西部干旱区植物叶片相比东部样带植物叶片的 N、P 含量要高^[34],本研究结果与这一研究结论相符合。

针对芦苇叶片 C、N、P 含量季节动态的已有研究表明,生长季初期叶片通常具有较高的 N 和 P 含量和相对较低的 C 含量,部分研究表明,芦苇叶片 N、P 含量从生长季初期到末期表现为持续下降的趋势^[35],这与本研究的结果一致。芦苇生长季初期幼嫩组织生长需要大量的 N 和 P 来合成蛋白质和核酸,生长季初期幼嫩叶片的 N、P 营养元素相当一部分由芦苇的根状茎转移而来,因而,这一时期叶片的 N、P 含量相对较高^[36-38]。另一部分研究则表明,芦苇叶片 N、P 含量在生长季中期出现升高的趋势,至生长季末期再表现为下降的趋势,这与生长季中期叶面积增长速度变慢或基本稳定之后,叶片对于 N、P 营养的持续积累有关^[39]。

芦苇生长季中期叶片 C/N、C/P、N/P 的平均值分别为 20.41、313.42、15.63,其中,芦苇叶片 C/N 值略低于全球植物叶片 C/N 平均值(23.8)^[29],明显低于中国东部南北样带森林生态系统 102 种优势种叶片的平均 C/N(29.1)^[40],而与黄土高原 126 种植物的 C/N 平均值(21.2)比较接近^[32]。芦苇叶片 C/P 与全球陆生植物叶片 C/P 的平均值(300.9g/kg)^[29]、中国东部南北样带森林生态系统 102 种优势种叶片 C/P 的平均值

(313.9)^[40]、黄土高原 126 种植物的 C/P 平均值(312)均比较接近^[32]。芦苇叶片 N/P 高于全球陆生植物叶片 N/P 平均值(13.8)^[29,41],略低于全国陆生植物的 N/P 平均水平(16.30)^[30],与中国南北样带 554 种植物的算术平均值(15.39)比较接近^[42]。当 N/P<14 时,植物生长主要受 N 限制;当 N/P>16 时,植物生长主要受 P 限制;当 14<N/P<16,则受 N 和 P 的共同限制^[43];本研究中芦苇叶片生长季中期叶片 N/P 平均值为 15.63,说明在该区域芦苇生长受到 N 和 P 的共同限制。

3.2 芦苇群落土壤生态化学计量特征

土壤是植物营养元素的主要供应来源,土壤理化特性与植物的生态化学计量特征密切相关。土壤剖面不同层次土壤 C、N、P 生态化学计量特征存在一定的变化规律,表层土壤受植被残体养分归还的影响,通常会具有相对较高的养分含量,另外,根系对土壤养分的吸收也使得较深层次土壤的养分含量相对较低^[44-45]。因而,本研究中芦苇群落土壤剖面表层土壤 N 和 P 含量均显著高于较深层次的土壤含量。芦苇群落土壤剖面表层土壤 C/N 明显低于较深层次土壤的 C/N,而 C/P 在各土壤层次之间差异不显著,表层土壤 N/P 则略高于较深层次土壤的平均值;由此可知,与土壤 C、P 含量相比,土壤剖面不同层次的 N 含量差异更为显著。

本研究对滨海湿地芦苇群落土壤剖面生态化学计量特征的研究表明,0—40cm 土壤 C、N、P 平均含量分别为 4.25g/kg、0.40g/kg、0.64g/kg。本研究中芦苇群落土壤 C、N 含量明显低于全国土壤 C、N 含量的平均值(11.12g/kg、1.06g/kg),芦苇群落土壤 P 含量与全国土壤 P 含量平均值则比较接近(0.65g/kg)^[46]。上述研究结果与张友等对黄河三角洲湿地土壤 C、N、P 的平均含量(3.50g/kg、0.40g/kg、0.5g/kg)的研究结果比较相似^[47]。相关研究表明,滨海滩涂湿地区域土壤有机碳明显低于内陆地区,因为土壤盐可能会促进有机质的分解而有利于有机碳的存储,从而导致土壤 C 含量偏低,并使得滨海含盐量较高地区的土壤具有碳源效应,这与本研究的结果是一致的^[48]。

研究区芦苇群落 0—40cm 土壤 C/N、C/P、N/P 平均值分别为 11.14、6.83、0.64,芦苇群落土壤 C/N 与中国陆地土壤 C/N 平均水平(10.2)比较接近,而芦苇群落土壤 C/P 及 N/P 则均低于中国陆地土壤 C/P、N/P (质量比)的平均水平(23.61、2.35)^[46]。本研究与张友等对黄河三角洲湿地土壤 C/N、C/P、N/P 的测定结果(8.77、6.81、0.77)相近^[47]。

针对苏北滨海滩涂的研究表明,高磷低氮是其土壤的主要特征,这与本研究中黄河三角洲滨海湿地土壤养分的含量特点比较相似^[49]。黄河三角洲滨海地区多属于新生湿地,成土时间短,土壤潜育化程度低,因而,土壤有机质含量较低;滨海湿地土壤的形成来自于黄河泥沙淤积,土壤本身含氮量较低;其次,滨海湿地土壤中存在较强的硝化、反硝化 N 去除途径;同时,受地下水位波动的影响,容易产生硝酸盐的淋溶损失,导致土壤含氮量相对较低^[47,49]。滨海湿地土壤 P 以钙结合态的磷为主,黄河三角洲滨海湿地的土壤 P 主要来源于陆源 P 随黄河泥沙的输入,土壤吸附外源磷后形成大量的 Ca—P 积累于土壤中,所以研究区芦苇群落土壤 P 的含量较为丰富^[47,49]。

3.3 芦苇群落叶片生态化学计量特征与土壤理化性质的相关关系

植物体 C、N、P 及其化学计量比的变化反映了植物对土壤环境的响应过程,滨海湿地生境下,土壤水盐环境的变化会对植物叶片生态化学计量特征带来重要影响。土壤水分和含盐量会显著影响植物的生态化学计量特征^[20]。滨海湿地地下水位较浅,受降雨及海水入渗的共同影响,地下水位的季节性波动也比较明显;因而,滨海湿地水盐环境的差异会显著影响植物的生态化学计量特征^[3,20]。

本研究相关分析表明,土壤 C、N、P 含量与植物叶片 P 含量及其对应的化学计量比多数存在显著相关关系,说明研究区芦苇对 P 元素的吸收利用更容易受土壤养分环境的影响。土壤 K、Ca、Mg、S 含量与叶片化学计量指标多数不存在显著相关关系,说明本地区土壤 K、Ca、Mg、S 含量的空间变异相对较小,这种差异也没有显著影响芦苇叶片的 C、N、P 元素循环的生理过程。另外,相关分析表明,地下水位与芦苇叶片 C、N 含量均存在显著负相关关系,说明地下水位波动对叶片 C、N 元素积累存在显著影响,即在地下水位较深,土壤水分含量相对较低的干旱环境下,芦苇叶片的 C、N 含量相对较高。有研究认为水分胁迫不但会影响叶片 C 向淀

粉转化,还能够使叶片中蛋白质和游离氨基酸升高维持细胞渗透平衡^[50]。刘冬等对甘肃阳关湿地芦苇植被的研究也表明,相对干旱的条件下,芦苇叶片会保持较高的 C、N 浓度,这与本研究的结论基本一致^[18]。土壤电导率与叶片 P 含量存在显著正相关关系,说明研究区内土壤盐分含量的变化并没有显著抑制叶片对 P 元素的吸收和利用,这与王利平等人的研究结果并不一致^[51],更大范围的土壤盐分含量差异会对芦苇生态化学计量特征造成怎样的影响有待于进一步的深入研究。周怡等对盐沼生境芦苇的研究表明,土壤 P 和 N 对芦苇全株和构件的化学计量特征起着重要的驱动作用^[52]。本研究冗余分析也表明,芦苇群落土壤 N、P 含量、土壤电导率及地下水位的梯度变化均会显著影响芦苇叶片的生态化学计量特征。地下水位会直接影响土壤水分和盐分的含量动态,因而,也会进一步影响植物叶片的生态化学计量特征。

4 结论

以滨海湿地不同地下水位梯度的芦苇群落为研究对象,探讨芦苇生态化学计量特征对土壤环境因子的响应规律。研究表明,生长季中期芦苇叶片 N/P 介于 14 和 16 之间,表明该地区芦苇生长受 N 和 P 共同限制。芦苇群落土壤生态化学计量的研究表明,土壤剖面由表层向下 C、N、P 含量及 N/P 均表现为降低的趋势。芦苇群落土壤 C、N 含量均显著低于全国土壤 C、N 含量的平均值,但是芦苇群落土壤 P 含量与全国平均值比较接近,说明本地区土壤 N 含量相对缺乏,而 P 含量相对较高。芦苇化学计量特征与土壤理化性质的相关分析及冗余分析表明,土壤 N、P 含量及土壤水盐指标(地下水位、土壤电导率等)均会显著影响芦苇叶片的生态化学计量特征,而土壤 Ca、Mg、S 含量等指标并没有显著影响芦苇叶片的生态化学计量特征。综合上述研究结果可知,由海平面上升引起的土壤水盐环境变化,将会影响芦苇的生态化学计量特征和养分循环过程,并可能进一步影响滨海湿地优势植被芦苇的生长过程和空间分布,本研究结果可为未来滨海湿植被的保护和管理提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] 龚春梅,白娟,梁宗锁.植物功能性状对全球气候变化的指示作用研究进展.西北植物学报,2011,31(11):2355-2363.
- [2] Hu Y K, Liu X Y, He N P, Pan X, Long S Y, Li W, Zhang M Y, Cui L J. Global patterns in leaf stoichiometry across coastal wetlands. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(4): 852-869.
- [3] 卞福花,吴秋堂,吴梦迪,管博,于君宝,韩广轩.不同水盐生境下芦苇湿地植被及土壤碳氮磷生态化学计量特征.应用生态学报,2022,33(2):385-396.
- [4] 荣钱钱,刘京涛,夏江宝,陆兆华,郭彩虹.莱州湾湿地怪柳叶片 N、P 生态化学计量学特征.生态学报,2012,31(12):3032-3037.
- [5] Rogel J A, Ariza F A, Silla R O. Soil salinity and moisture gradients and plant zonation in Mediterranean salt marshes of Southeast Spain. *Wetlands*, 2000, 20(2): 357-372.
- [6] Takahashi R, Nishio T, Ichizen N, Takano T. Salt-tolerant reed plants contain lower Na⁺ and higher K⁺ than salt-sensitive reed plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2007, 29(5): 431-438.
- [7] 王军强,刘彬,常凤,马紫荆,樊佳辉,何想菊,尤思学,阿尔孜古力·阿布都热西提,杨滢可,沈欣艳.博斯腾湖湖滨带水盐梯度下植物功能性状及生态化学计量特征分析.植物生态学报,2022,46(8):961-970.
- [8] 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.
- [9] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [10] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [11] Filipiak M, Filipiak Z M. Application of ionomics and ecological stoichiometry in conservation biology: nutrient demand and supply in a changing environment. *Biological Conservation*, 2022, 272: 109622.
- [12] 王绍强,于贵瑞.生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征.生态学报,2008,28(8):3937-3947.
- [13] Monaci F, Ancora S, Paoli L C, Loppi S, Franzaring J. Differential elemental stoichiometry of two Mediterranean evergreen woody plants over a geochemically heterogeneous area. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2022, 55: 125672.
- [14] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97(2): 155-163.
- [15] Wang W Q, Sardans J, Wang C, Zeng C S, Tong C, Asensio D, Peñuelas J. Ecological stoichiometry of C, N, and P of invasive *Phragmites australis* and native *Cyperus malaccensis* species in the Minjiang River tidal estuarine wetlands of China. *Plant Ecology*, 2015, 216(6): 809-822.
- [16] González-Alcaraz M N, Egea C, Jiménez-Cárceles F J, Párraga I, María-Cervantes A, Delgado M J, Álvarez-Rogel J. Storage of organic carbon, nitrogen and phosphorus in the soil - plant system of *Phragmites australis* stands from a eutrophicated Mediterranean salt marsh. *Geoderma*, 2012,

- 185/186: 61-72.
- [17] Xie W X, Zhu K J, Du H N. A review of ecological stoichiometry characteristics of carbon nitrogen and phosphorus in wetland ecosystems. *Advanced Materials Research*, 2013, 864/865/866/867: 1311-1315.
- [18] 刘冬, 张剑, 包雅兰, 赵海燕, 陈涛. 水分对敦煌阳关湿地芦苇叶片与土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响. *生态学报*, 2020, 40(11): 3804-3812.
- [19] 张剑, 齐璇璇, 刘冬, 赵海燕, 谢欢杰, 曹建军. 干旱区湿地芦苇各器官生态化学计量对土壤因子的响应. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 701-711.
- [20] Zhang J, Xie H J, Biswas A, Shan Y J, Qi X X, Cao J J. Response of different organs' stoichiometry of *Phragmites australis* to soil salinity in arid marshes, China. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 31: e01843.
- [21] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [22] 刘俊含. 黄河三角洲不同盐分梯度下典型盐生植物生态化学计量特征[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021.
- [23] 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.
- [24] Feng L, Xia J B, Liu J T, Song A Y, Chen Y P, Zhao X M. Effects of mosaic biological soil crusts on vascular plant establishment in a coastal saline land of the Yellow River Delta, China. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(5): 781-792.
- [25] 魏复盛主编 国家环境保护总局, 水和废水监测分析方法编委会编. 水和废水监测分析方法. 4 版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [26] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准. LY/T 1210-1275-1999. 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999: 74-108.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [28] 李晓菲, 李路, 常亚鹏, 许仲林. 雪岭云杉林叶片碳氮化学计量特征及其与土壤理化因子的关系. *干旱区地理*, 2019, 42(3): 599-605.
- [29] 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: 578-580.
- [30] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *The New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [31] 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.
- [32] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965-973.
- [33] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [34] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 760-774.
- [35] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [36] Li H L, Xu F L, Wang W L, Ma L H, Niu R L, Gao X, Li X X, Zhang P, Ma X, Chen H K. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C: N: P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0185163.
- [37] Migita C, Chiba Y, Tange T. Seasonal and spatial variations in leaf nitrogen content and resorption in a *Quercus serrata* canopy. *Tree Physiology*, 2007, 27(1): 63-70.
- [38] Kull O, Koppel A, Noormets A. Seasonal changes in leaf nitrogen pools in two *Salix* species. *Tree Physiology*, 1998, 18(1): 45-51.
- [39] 吴统贵, 吴明, 虞木奎, 萧江华. 杭州湾滨海湿地芦苇生物量及 N、P 储量动态变化. *中国环境科学*, 2010, 30(10): 1408-1412.
- [40] 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.
- [41] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [42] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. *环境科学*, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [43] 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.
- [44] 王军静, 白军红, 赵庆庆, 卢琼琼, 贾佳, 温晓君. 哈拉海湿地芦苇沼泽土壤碳、氮和磷含量的剖面特征. *湿地科学*, 2014, 12(6): 690-696.
- [45] Bai J H, Ouyang H, Deng W, Zhu Y M, Zhang X L, Wang Q G. Spatial distribution characteristics of organic matter and total nitrogen of marsh soils in river marginal wetlands. *Geoderma*, 2005, 124(1/2): 181-192.
- [46] 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.
- [47] 张友, 徐刚, 高丽, 刘树花, 吕迎春. 黄河三角洲新生湿地土壤碳氮磷分布及其生态化学计量学意义. *地球与环境*, 2016, 44(6): 647-653.
- [48] 王存龙, 刘华峰, 王红晋, 赵西强, 崔元俊, 王增辉, 战金成. 山东黄河下游流域土壤碳储量及时空变化研究. *地球与环境*, 2014, 42(2): 228-237.
- [49] 潘国浩, 刘洋, 张莹莹, 高军, 付强, 赵永强, 严金龙. 滨海滩涂原生草滩及围垦农田土壤碳、氮、磷化学计量学特征及其随盐度的变化. *江苏农业科学*, 2019, 47(8): 273-278.
- [50] 张建新, 葛淑芳, 吴玉环, 杨云峰, 徐根娣, 刘鹏. 干旱胁迫对紫金牛叶片碳氮代谢的影响. *水土保持学报*, 2015, 29(2): 278-282.
- [51] 王利平, 张剑, 耿亚军, 葛少青, 孙文, 范双萍. 溼洼池湿地芦苇叶片碳、氮、磷生态化学计量学特征及其影响因素. *湿地科学*, 2018, 16(3): 417-423.
- [52] 周怡. 敦煌阳关湿地克隆植物芦苇生态化学计量特征的空间变化研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2022.