

DOI: 10.20103/j.stxb.202401030019

成琳, 郭巧生, 朱再标, 刘一帆, 陈词, 郝佳怡, 李炎枋, 张欣, 刘畅. “根际土-沙氏鹿茸草-寄主植物”连续体碳氮磷生态化学计量特征及其耦合关系. 生态学报, 2024, 44(18): 8326-8337.

Cheng L, Guo Q S, Zhu Z B, Liu Y F, Chen C, Hao J Y, Li Y F, Zhang X, Liu C. Ecological stoichiometric characteristics and the coupling relationship of carbon, nitrogen, and phosphorus in rhizosphere soil-*Monochasma savatieri*-the host continuum. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8326-8337.

“根际土-沙氏鹿茸草-寄主植物”连续体碳氮磷生态化学计量特征及其耦合关系

成琳, 郭巧生, 朱再标*, 刘一帆, 陈词, 郝佳怡, 李炎枋, 张欣, 刘畅

南京农业大学中药材研究所, 南京 210095

摘要:以半寄生药用植物沙氏鹿茸草各器官、寄主白花檉木各器官以及沙氏鹿茸草根际土壤为研究对象, 采用异速生长分析、冗余分析等方法研究“根际土-沙氏鹿茸草-寄主植物”连续体的碳氮磷化学计量特征及耦合关系, 以期揭示连续体中养分流动规律、沙氏鹿茸草及其寄主的养分限制情况及养分利用策略。结果表明: (1) 沙氏鹿茸草根际土壤具有高 C、高 N 而缺 P 的特征, 养分有效性低。根据 N/P 阈值假说, 推测沙氏鹿茸草及其寄主主要受 P 限制。(2) 异速生长分析显示沙氏鹿茸草各器官营养元素累积速度表现为 $C < N < P$, 沙氏鹿茸草繁殖器官及寄主叶比其他器官养分含量和利用率更高, 符合生长速率假说。(3) 与寄主相比, 沙氏鹿茸草具有较高的 N、P 含量和较低的 C/N、C/P, 属于资源获取利用型; 寄主在固 C 上具有优势, 属于资源保守利用型。(4) 连续体碳氮磷化学计量特征耦合关系中, 沙氏鹿茸草与其根际土壤的养分相关性比与寄主更紧密。冗余分析显示沙氏鹿茸草根际土壤全 N 含量及 C/P, 寄生根 N/P 是影响沙氏鹿茸草各器官碳氮磷化学计量特征的重要因子。综上, 沙氏鹿茸草 N 和 P 养分来源主要来自于土壤而非寄主; 在沙氏鹿茸草生产中, 应注意种植土壤中氮磷肥尤其磷肥的合理补施。

关键词:沙氏鹿茸草; 生态化学计量学; 养分限制; 器官; 土壤

Ecological stoichiometric characteristics and the coupling relationship of carbon, nitrogen, and phosphorus in rhizosphere soil-*Monochasma savatieri*-the host continuum

CHENG Lin, GUO Qiaosheng, ZHU Zaibiao*, LIU Yifan, CHEN Ci, HAO Jiayi, LI Yanfang, ZHANG Xin, LIU Chang

Institute of Chinese Medicinal Materials, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: This study focused on the organs of the semi-parasitic medicinal plant *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim., the organs of its host *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv., and the rhizosphere soil of *M. savatieri*. The methods of allometric growth analysis and redundancy analysis were applied to investigate the stoichiometric characteristics and coupling relationships of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in the “rhizosphere soil-*M. savatieri*-host plant” continuum. The aims were to reveal the nutrient flow patterns in the “rhizosphere soil-*M. savatieri*-host plant” continuum, to identify nutrient limitations, and to analyze the nutrient utilization strategies of both *M. savatieri* and its host plant. The results indicated that: (1) the rhizosphere soil of *M. savatieri* was characterized by high levels of C and N but a lack of P content. In addition, the rhizosphere soil of *M. savatieri* showed a low level of efficient utilization of soil nutrients. According to the N/P threshold hypothesis, both *M. savatieri* and its host were primarily limited by P. (2) The allometric growth

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(81773834)

收稿日期: 2024-04-03; 网络出版日期: 2024-07-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuzaibiao@njau.edu.cn

analysis revealed that the accumulation rate of nutrient elements in the organs of *M. savatieri* was $C < N < P$. The growth rate hypothesis was supported by the fact that the reproductive organs of *M. savatieri* and the leaves of the host had a higher nutritional content and a better utilization efficiency compared to the other organs. (3) *M. savatieri* displayed higher N and P content, as well as lower carbon to nitrogen (C/N) and carbon to phosphorus (C/P) ratios compared to the host, indicating that it took a resource-acquisitive strategy. On the other hand, the host exhibited advantages in C fixation, reflecting that it employed a resource-conservative strategy. (4) A stronger correlation was observed between the nutrient levels of *M. savatieri* and its rhizosphere soil than that between *M. savatieri* and its host within the “rhizosphere soil-*M. savatieri*-host plant” continuum’s stoichiometric characteristics coupling relationship of C, N, and P. The redundancy analysis revealed that the total nitrogen content and C/P ratio in the rhizosphere soil of *M. savatieri*, as well as the nitrogen to phosphorus (N/P) ratio of the host root, were the significant factors influencing the chemical stoichiometric characteristics of various organs in *M. savatieri*. In conclusion, the main source of N and P nutrients for *M. savatieri* appears to come from its rhizosphere soil rather than from the host plant. Therefore, it should be beneficial to the artificial cultivation of *M. savatieri* by appropriately supplying N and P fertilizers, particularly P fertilizers, in the soil.

Key Words: *Monochasma savatieri*; ecological stoichiometry; nutrient limitation; organs; soil

生态化学计量学是研究生态系统能量平衡和多种化学元素平衡的科学,主要强调碳氮磷之间的相互关系^[1]。C、N、P等化学元素不仅是植物生长的必需元素,也是衡量土壤养分肥力的关键指标。通过分析生态系统中不同组分的元素计量特征,认识元素耦合关系、共变规律以及驱动机制等问题,有助于探索植物生长繁殖与更新修复过程中对于外界养分供需平衡、适应反馈等方面的生态策略^[2]。此外,植物器官具有不同的功能属性,将植物器官与土壤的生态化学计量特征相结合,有助于阐明植物与土壤之间相互平衡、相互制约的关系,以利科学指导生态系统养分管理^[3]。

沙氏鹿茸草(*Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim.)为玄参科根半寄生草本植物,其干燥全草为药材鹿茸草,常用于治疗急性胃肠炎、菌痢、牙痛、咳嗽、外伤出血以及肺炎发热等症^[4]。近年来,由于生境受到破坏、不合理开采利用以及生态环境自然演替等因素的影响,沙氏鹿茸草野生资源急剧萎缩,亟需对沙氏鹿茸草进行野生抚育和人工栽培研究。由于缺少对沙氏鹿茸草与其寄主之间互作机制的了解,以及对环境-寄主-沙氏鹿茸草之间物质循环和能量传递认识不足,严重阻碍了沙氏鹿茸草施肥管理措施的实施,导致其品质和产量不稳定。

生态化学计量学的相关理论和研究手段在药用植物研究中已有少量报道^[5],但在寄生药用植物中则鲜见^[6-7]。本研究采用生态化学计量学研究方法,探索“根际土-沙氏鹿茸草-寄主”连续体中C、N、P化学计量特征及耦合关系,以确定自然生长条件下沙氏鹿茸草主要养分来源、限制沙氏鹿茸草及其寄主生长发育的主要营养元素、以及两者对于资源获取与分配的不同策略,为实际生产中指导沙氏鹿茸草精准科学施肥,实现沙氏鹿茸草的高产优质栽培提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 研究样地概况

基于前期资源调查结果,于2023年4月(野生沙氏鹿茸草花果期,此时沙氏鹿茸草已与其寄主建立寄生关系)在沙氏鹿茸草主要分布区江西、湖北及湖南等省进行采样。每个样地按照“S”型取样法随机均匀地设置取样点,2个样点间距离至少30 m。样地地理信息见表1。

沙氏鹿茸草及寄主(白花檵木)经南京农业大学中药材研究所朱再标教授鉴定为玄参科鹿茸草属植物沙氏鹿茸草 *Monochasma savatieri* 和金缕梅科檵木属植物白花檵木 *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv.。

表 1 沙氏鹿茸草研究样地概况

Table 1 Information of the sample plots of *M. savatieri*

省份 Province	样地 Sample plot	缩写 Abbreviation	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	土壤 Soil
江西	庐山市观音桥	LS	116.02°	29.51°	176	半阳	红壤
湖北	黄石市阳新县	YX	115.23°	29.71°	102	阳	红壤
江西	上饶市鄱阳县	PY	116.84°	29.40°	24	阳	红壤
江西	九江市修水县	XS	114.52°	29.03°	120	半阳	红壤
江西	吉安市安福县	AF	114.28°	27.31°	267	半阳	红壤
湖南	株洲市茶陵县	CL	113.80°	26.97°	164	半阴	红壤
江西	抚州市乐安县	LA	115.70°	27.36°	136	阳	红壤
江西	赣州市信丰县	XF	114.96°	25.09°	245	半阳	红壤

LS:庐山 Lushan; YX:阳新 Yangxin; PY:鄱阳 Poyang; XS:修水 Xiushui; AF:安福 Anfu; CL:茶陵 Chaling; LA:乐安 Lean; XF:信丰 Xinfeng

1.1.2 样品采集与处理

植物样品:沙氏鹿茸草全株采挖后分别收集根、茎、叶、繁殖器官(花、果实)。通过挖掘法采集寄主白花榿木根系,用高枝剪采集寄主中上部不同方位(东、南、西、北)枝条,每株采集 8 个健康枝,并收获健康成熟叶。将上述所有样品经去杂、洗净后,于 105℃ 杀青,再经 60℃ 烘干至恒重。将各样品干品粉碎,过 100 目筛后备用。

土壤样品:采用抖落法收集沙氏鹿茸草细根上粘附的土壤,充分混合后作为沙氏鹿茸草根际土壤样品。采用多点取样混合法,用土钻采集 0—10 cm 表层土壤,以测定土壤理化性质。土壤经除去动植物残体后进行风干,经木棍碾压,过 100 目筛后备用。

1.2 仪器与试剂

Multi EA 5000 碳氮元素分析仪(耶拿分析仪器有限公司,德国);ICAP 7400 电感耦合等离子体发射光谱仪(赛默飞世尔科技有限公司,美国);MARS 6 微波消解系统(CEM 公司,美国);ZD-2 型自动电位滴定仪、电导率仪(上海仪电科学仪器股份有限公司);UV-1100 紫外可见分光光度计(上海美谱达仪器有限公司);火焰光度计(上海悦丰仪器仪表有限公司)。

浓硫酸(优级纯,南京化学试剂股份有限公司);氢氧化钠、盐酸、乙酸铵、无水乙醇(分析纯,南京化学试剂股份有限公司);氟化铵(分析纯,上海阿拉丁生化科技股份有限公司);硼酸、氨水(分析纯,国药集团化学试剂有限公司);硝酸(优级纯,国药集团化学试剂有限公司);酒石酸氧锶钾、钼酸铵、抗坏血酸(分析纯,上海麦格林生化科技有限公司)。

1.3 方法

1.3.1 表层土壤理化性质测定

土壤酸碱度(pH)和土壤电导率(Electrical conductivity, EC)均采用电极法^[8];土壤有机质(Organic matter)及全 N 采用碳氮元素分析仪测定^[9];土壤有效磷(Available phosphorus, AP)采用氟化铵-盐酸浸提,钼锑抗比色法(NY/T 1121.7—2014);土壤速效钾(Available potassium, AK)采用中性乙酸铵溶液浸提,火焰光度计法(NY/T 889—2004);土壤碱解氮(Alkali hydrolyzed nitrogen, AN)采用碱解扩散法(DB51/T 1875—2014)。

1.3.2 根际土壤及植物样品 C、N、P 含量测定

沙氏鹿茸草根际土壤及植物样品全 C 和全 N 采用碳氮元素分析仪测定^[9];全 P 采用微波消解,等离子体发射光谱法(ICP-OES)^[10]。测定结果以单位质量的养分含量(g/kg)表示,C/N、C/P、N/P 为质量比。

1.3.3 异速生长分析

异速生长分析采用方程 $Y = \beta \times X^\alpha$ 表示,转化为 $\lg Y = \lg \beta + \alpha \lg X$ 。式中, X、Y 为生物属性,在本研究中即为沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 含量, β 为标准化常数, α 为异速生长指数($\alpha = 1$ 为等速生长关系; $\alpha \neq 1$ 为异速生长关系)。采用标准主轴回归分析(SMA)确定异速生长参数,并利用软件包 SMATR 比较各斜率间以及各斜率

与 1.0 之间的差异显著性。

1.4 数据处理

通过 Excel 2010、SPSS 26.0、Origin 2021 等进行统计和作图分析,Canoco 5.0 进行冗余分析,计算结果用 $\bar{x} \pm s$ 表示。检验不同样地土壤理化因子,沙氏鹿茸草根际土壤及植物元素化学计量特征差异均采用单因素方差分析法(one way ANOVA),并采用 Duncan 法进行多重比较。Pearson 相关分析用于分析沙氏鹿茸草根际土壤及植物化学计量特征相关性。

2 结果与分析

2.1 不同样地表层土壤理化因子特征

不同样地表层土壤理化因子特征见表 2。各供试表层土壤样品的土壤电导率介于 18.93—45.40 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (平均 34.11 $\mu\text{S}/\text{cm}$)。土壤 pH 介于 4.65—5.24 (平均 4.92),属于酸性土壤。土壤有机质含量介于 20.87—89.20 g/kg (平均 50.19 g/kg),各样地间差异显著,其中,以信丰样品(XF)最高,阳新(YX)次之,信丰是最低值茶陵(CL)的 4.27 倍。土壤全氮和碱解氮含量分别介于 1.06—2.18 g/kg (平均 1.62 g/kg)、60.95—150.02 mg/kg (平均 110.33 mg/kg),整体以阳新样品的含量较高。土壤有效磷含量介于 1.61—5.57 mg/kg (平均 3.25 mg/kg)。土壤速效钾含量介于 53.08—164.55 mg/kg (平均 90.35 mg/kg)。土壤有效磷和速效钾含量均以信丰样品显著高于其他各样地,分别是茶陵(CL)(有效磷含量最低)和乐安(LA)(速效钾含量最低)的 3.46 及 3.10 倍。

表 2 不同样地土壤理化因子特征

Table 2 Physical and chemical properties of soil samples collected in plots

样地 Sample plot	电导率 EC/ ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	酸碱度 pH	有机质 OM/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	碱解氮 AN/ (mg/kg)	有效磷 AP/ (mg/kg)	速效钾 AK/ (mg/kg)
LS	44.30±3.55a	4.76±0.06d	50.60±1.31d	1.26±0.22d	106.35±2.32e	1.79±0.07e	78.46±3.30d
YX	29.20±2.36c	5.21±0.03a	76.28±1.05b	1.97±0.08ab	150.02±3.72a	2.97±0.08d	79.77±1.01d
PY	42.57±3.82a	4.65±0.04e	43.80±1.96e	1.20±0.06d	90.38±2.18f	3.46±0.13c	98.37±1.99c
XS	34.83±2.66b	5.24±0.02a	55.65±0.50c	1.56±0.10c	145.36±3.40b	3.51±0.08c	106.99±2.68b
AF	27.33±4.04c	4.86±0.01c	41.57±1.04f	1.06±0.08d	117.95±2.43d	3.99±0.13b	84.58±4.63d
CL	30.30±1.95bc	4.90±0.01c	20.87±0.43h	1.77±0.16bc	60.95±0.53h	1.61±0.13e	57.00±6.75e
LA	18.93±1.17d	5.06±0.02b	23.53±0.88g	2.18±0.14a	77.93±1.89g	3.06±0.14d	53.08±0.82e
XF	45.40±2.63a	4.70±0.01e	89.20±0.76a	1.98±0.06ab	133.70±3.17c	5.57±0.13a	164.55±3.79a

EC:电导率 Electrical conductivity;pH:酸碱度;OM:有机质 Organic matter;TN:全氮 Total nitrogen;AN:碱解氮 Alkali hydrolyzed nitrogen;AP:有效磷 Available phosphorus;AK:速效钾 Available potassium;同列不同小写字母代表差异显著, $P<0.05$

2.2 不同样地沙氏鹿茸草根际土壤 C、N、P 化学计量特征

不同样地沙氏鹿茸草根际土壤 C、N、P 化学计量特征见表 3。沙氏鹿茸草根际土壤 C、N、P 平均含量分别为 62.50 g/kg 、4.25 g/kg 及 0.40 g/kg 。C 和 N 含量均以信丰样品(XF)最高,乐安(LA)最低,且与其他样地差异显著。P 含量以安福(AF)样品最高,是庐山(LS)(P 含量最低)的 3.45 倍。C/N、C/P、N/P 均值分别为 14.26、170.73 及 11.82,均以信丰样品最高,分别是乐安(C/N 最低)、茶陵(CL)(C/P 和 N/P 均最低)的 1.67 倍、3.36 倍及 2.80 倍。

2.3 沙氏鹿茸草与其寄主 C、N、P 化学计量特征对比

沙氏鹿茸草与其寄主 C、N、P 化学计量特征见图 1。沙氏鹿茸草不同器官间各元素含量差异表现为:茎、叶、繁殖器官的 C 含量无显著差异,均显著大于根 C 含量。N 及 P 含量以繁殖器官最高,叶次之,根最低,且三者差异显著。沙氏鹿茸草 C、N、P 化学计量比均以根最高,茎次之,但两者差异不显著,繁殖器官最低。寄主白花檫木不同器官间元素含量差异均表现为叶>茎>根;C/N 和 C/P 在寄主器官间差异显著,表现为根>茎

>叶;而 N/P 相对稳定,寄主各器官无显著差异。

表 3 不同样地沙氏鹿茸草根际土壤 C、N、P 化学计量特征
Table 3 C, N, P stoichiometry of *M. savatieri* rhizosphere soil

样地 Sample plot	全碳/(g/kg) TC	全氮/(g/kg) TN	全磷/(g/kg) TP	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P	氮磷比 N/P
LS	42.75±1.03e	2.93±0.07e	0.20±0.01g	14.57±0.17cd	213.75±4.88b	14.67±0.19b
YX	80.88±2.04b	5.38±0.12b	0.49±0.04c	15.04±0.25bc	167.06±10.71c	11.10±0.62c
PY	56.17±2.60d	3.71±0.17d	0.27±0.01f	15.16±0.46abc	210.00±11.57b	13.85±0.43b
XS	67.14±1.56c	4.79±0.15c	0.55±0.04b	14.03±0.16cd	121.78±10.74d	8.68±0.85d
AF	83.08±1.20b	5.25±0.10b	0.69±0.02a	15.83±0.4ab	121.30±3.40d	7.66±0.10d
CL	41.90±1.66e	3.11±0.17e	0.43±0.03d	13.50±1.11d	96.51±8.82e	7.15±0.14d
LA	22.86±0.64f	2.35±0.04f	0.21±0.02g	9.73±0.13e	111.33±10.40de	11.45±1.09c
XF	105.20±2.59a	6.50±0.29a	0.33±0.03e	16.23±1.09a	324.07±23.77a	20.03±1.91a

TC:全碳 Total carbon; TP:全磷 Total phosphorus; C/N:碳氮比 C/N ratio; C/P:碳磷比 C/P ratio; N/P:氮磷比 N/P ratio

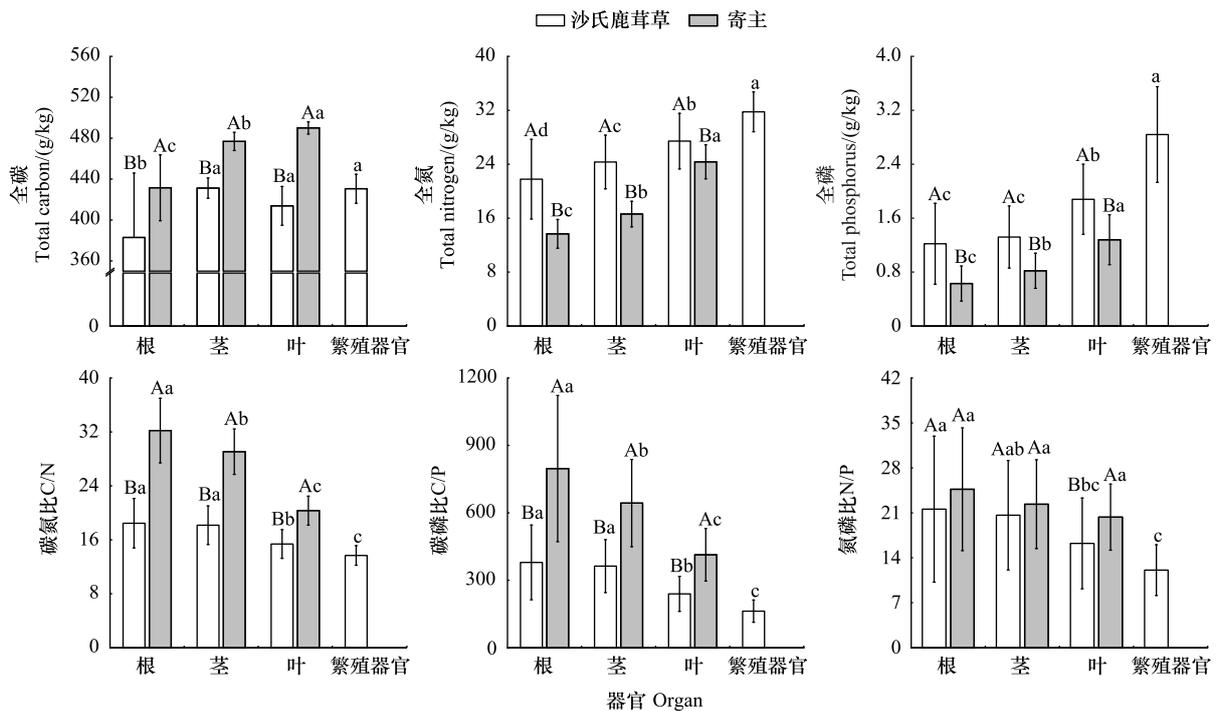


图 1 沙氏鹿茸草与其寄主 C、N、P 化学计量特征 ($\bar{x} \pm s, n = 24$)

Fig. 1 Comparison of C, N, P stoichiometry between *M. savatieri* and its host ($\bar{x} \pm s, n = 24$)

不同小写字母表示沙氏鹿茸草或寄主不同器官间差异显著,不同大写字母表示同一器官沙氏鹿茸草与其寄主间差异显著

沙氏鹿茸草与其寄主相同器官间营养元素含量对比存在显著差异,即根、茎、叶的平均 C 含量均为沙氏鹿茸草显著低于寄主,平均 N、P 含量则相反。化学计量比方面,各器官平均 C/N 和 C/P 以及叶 N/P 均为沙氏鹿茸草显著低于寄主。沙氏鹿茸草与寄主的根 N/P 及茎 N/P 均无显著差异。

2.4 “根际土-沙氏鹿茸草-寄主”连续体中 C、N、P 化学计量特征耦合关系

沙氏鹿茸草 C、N、P 含量与其根际土壤(图 2)及寄主(图 3)的 C、N、P 含量存在显著性相关的占比分别为 52.78% 和 22.22%。在沙氏鹿茸草与其根际土壤的相关性分析中,沙氏鹿茸草根的 C、P,茎 P,叶的 C、P 与其根际土壤的 C、N 均呈极显著正相关;繁殖器官 C 与其根际土壤 N 之间,叶 C 与其根际土壤 P 之间也呈极显著正相关。在沙氏鹿茸草与寄主的相关性分析中,沙氏鹿茸草的根 P、茎 P 及叶 C 均与寄主根 P 呈极显著正

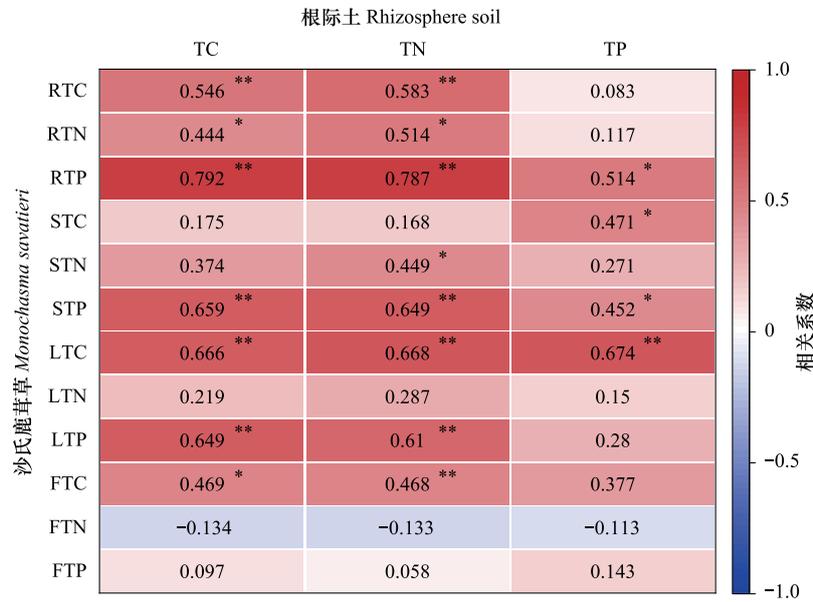


图 2 沙氏鹿茸草各器官与其根际土壤 C、N、P 含量相关性分析

Fig.2 Correlation analysis of concentrations of C, N, P among various organs and rhizosphere soil of *M. savatieri*

RTC: 根碳 Root carbon; RTN: 根氮 Root nitrogen; RTP: 根磷 Root phosphorus; STC: 茎碳 Stem carbon; STN: 茎氮 Stem nitrogen; STP: 茎磷 Stem phosphorus; LTC: 叶碳 Leaf carbon; LTN: 叶氮 Leaf nitrogen; LTP: 叶磷 Leaf phosphorus; FTC: 繁殖器官碳 Reproductive organ carbon; FTN: 繁殖器官氮 Reproductive organ nitrogen; FTP: 繁殖器官磷 Reproductive organ phosphorus; TC: 全碳 Total carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; ** $P < 0.01$ 表示极显著相关, * $P < 0.05$ 表示显著相关

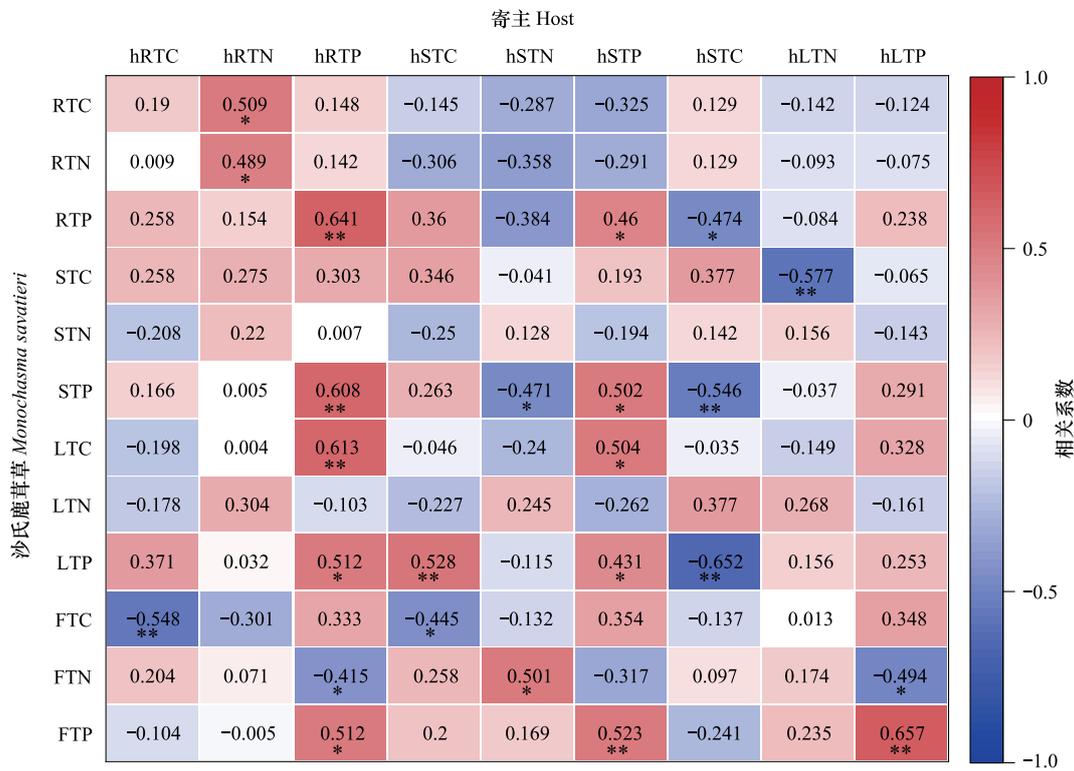


图 3 沙氏鹿茸草各器官与寄主各器官 C、N、P 含量相关性分析

Fig.3 Correlation analysis of concentrations of C, N, P among various organs of *M. savatieri* and its host organs

hRTC: 寄主根碳 Host root carbon; hRTN: 寄主根氮 Host root nitrogen; hRTP: 寄主根磷 Host root phosphorus; hSTC: 寄主茎碳 Host stem carbon; hSTN: 寄主茎氮 Host stem nitrogen; hSTP: 寄主茎磷 Host stem phosphorus; hLTC: 寄主叶碳 Host leaf carbon; hLTN: 寄主叶氮 Host leaf nitrogen; hLTP: 寄主叶磷 Host leaf phosphorus

相关;沙氏鹿茸草叶 P 与寄主茎 C 之间,沙氏鹿茸草繁殖器官 P 与寄主的茎 P、叶 P 之间也呈极显著正相关。沙氏鹿茸草繁殖器官 C 与寄主根 C 之间,沙氏鹿茸草的茎 P、叶 P 与寄主茎 C 之间,沙氏鹿茸草茎 C 与寄主叶 N 之间呈极显著负相关。

在相关性分析的基础上,为进一步确定影响沙氏鹿茸草 C、N、P 化学计量特征的关键因素,以沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 化学计量特征为响应变量,分别以沙氏鹿茸草根际土壤及寄主各器官 C、N、P 化学计量特征为解释变量,进行去趋势对应分析(Detrended correspondence analysis, DCA)。排序轴最长梯度的长度为 0.20,数值远小于 3.00,选择冗余排序(Redundancy analysis, RDA)。

沙氏鹿茸草各器官与其根际土壤的 C、N、P 化学计量特征的冗余分析结果见图 4,轴 1 和轴 2 特征值分别为 0.3297 和 0.2199,前两轴累积解释率为 54.96%。根际土壤 N 含量及 C/N 连线较长,说明其对沙氏鹿茸草 C、N、P 化学计量特征影响较大。沙氏鹿茸草根际土壤化学计量特征的重要性排序如表 4 所示,其中根际土壤 N 含量对沙氏鹿茸草各器官化学计量特征具有显著影响($P < 0.05$),且解释率和贡献率最高,分别为 19%和 28.4%,其次为根际土壤 C/P。依据 RDA 排序结果(图 4),当射线夹角为锐角时,沙氏鹿茸草各器官化学计量特征与土壤因子为正相关;为钝角时,则为负相关。由此可见,养分含量相关性与 Pearson 相关性分析结果一致。在化学计量比方面,沙氏鹿茸草根、茎、叶的 C/P 及茎 C/N 与沙氏鹿茸草根际土壤 N 含量呈负相关。

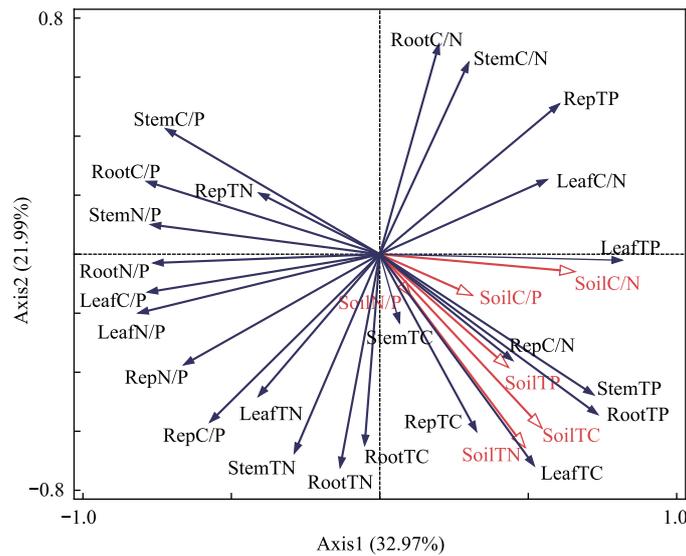


图 4 沙氏鹿茸草各器官与其根际土壤化学计量特征间的冗余分析二维排序图

Fig.4 Two-dimensional sorting diagram of redundancy analysis of the relationship between the stoichiometry of various organs of *M. savatieri* and its rhizosphere soil

Soil; 沙氏鹿茸草根际土壤 *M. savatieri* rhizosphere soil; Root; 沙氏鹿茸草根 *M. savatieri* root; Stem; 沙氏鹿茸草茎 *M. savatieri* stem; Leaf; 沙氏鹿茸草叶 *M. savatieri* leaf; Rep; 沙氏鹿茸草繁殖器官 *M. savatieri* reproductive organ; 红色空心箭头表示沙氏鹿茸草根际土壤化学计量特征,蓝色实心箭头表示沙氏鹿茸草各器官化学计量特征

表 4 沙氏鹿茸草根际土壤化学计量特征对沙氏鹿茸草各器官化学计量特征重要性排序

Table 4 Importance ranking table of stoichiometry of rhizosphere soil of *M. savatieri* to stoichiometry of its organs

根际土壤化学计量特征 Stoichiometric characteristic of the rhizosphere soil	解释率/% Explains	贡献率/% Contribution	pseudo-F	P 值
土壤全氮 Soil TN	19.0	28.4	5.2	0.006
土壤碳磷比 Soil C/P	18.5	27.7	8.5	0.002
土壤碳氮比 Soil C/N	13.8	20.6	4.3	0.018
土壤氮磷比 Soil N/P	6.3	9.4	3.2	0.008
土壤全碳 Soil TC	4.7	7.0	1.5	0.186
土壤全磷 Soil TP	4.6	6.9	1.5	0.206

沙氏鹿茸草与其寄主各器官的 C、N、P 化学计量特征的冗余分析结果见图 5,轴 1 和轴 2 的特征值分别为 0.4221 和 0.2245,前两轴累积解释率为 64.66%。对显著影响沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 化学计量特征的解释变量 ($P < 0.05$) 进一步分析,重要性排序如表 5 所示。其中,寄主根 N/P 解释率和贡献率最高,分别为 27.8% 和 31.1%。依据 RDA 排序结果,沙氏鹿茸草各器官 C/P、N/P 与寄主根 N/P 均呈正相关;沙氏鹿茸草各器官 P 含量,叶和繁殖器官的 C、C/N 与寄主根 N/P 均呈负相关。

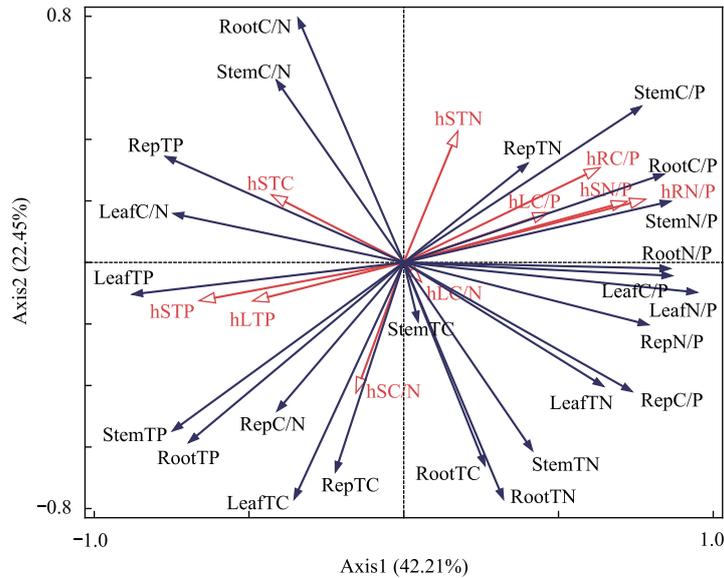


图 5 沙氏鹿茸草与其寄主各器官化学计量特征的冗余分析二维排序图

Fig.5 Two-dimensional sorting diagram of redundancy analysis of the relationship between the stoichiometry of various organs of *M. savatieri* and its host

hR: 寄主根 Host root; hS: 寄主茎 Host stem; hL: 寄主叶 Host leaf。红色空心箭头表示寄主各器官化学计量特征,蓝色实心箭头表示沙氏鹿茸草各器官化学计量特征

表 5 寄主各器官化学计量特征对沙氏鹿茸草各器官化学计量特征重要性排序

Table 5 Importance ranking table of stoichiometric characteristics of the host to stoichiometry of organs of *M. savatieri*

寄主化学计量特征 Stoichiometric characteristic of the host	解释率/% Explains	贡献率/% Contribution	F	P
根氮磷比 Root N/P	27.8	31.1	8.5	0.002
茎全氮 Stem TN	12.1	13.6	4.2	0.008
根碳磷比 Root C/P	9.5	10.6	3.7	0.008
茎全碳 Stem TC	9.5	10.6	4.4	0.004
茎碳氮比 Stem C/N	8.4	9.4	4.6	0.002
叶全磷 Leaf TP	6.7	7.5	4.4	0.004
叶碳氮比 Leaf C/N	4.8	5.4	3.6	0.002
茎全磷 Stem TP	4.8	5.3	4.3	0.004
叶碳磷比 Leaf C/P	3.4	3.8	3.7	0.010
茎氮磷比 Stem N/P	2.5	2.8	3.0	0.018

2.5 沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 含量异速生长关系

沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 含量异速生长分析见表 6。从生长关系角度来看,C-N、C-P 在沙氏鹿茸草各器官均表现为异速生长,且 C-N 在根中异速生长关系达到极显著水平 ($R^2 = 0.900, P < 0.01$)。N-P 除在根中表现为等速生长,在其他器官均为异速生长。从异速生长指数角度来看,C-N、C-P 在器官间存在明显差异 ($P <$

0.05)。C、N、P 两两间异速生长指数均小于 1,表明 C 在沙氏鹿茸草各器官累积速度低于 N 和 P,而 N 在茎、叶、繁殖器官中累积速度低于 P。

表 6 沙氏鹿茸草各器官 C、N、P 含量的异速生长分析

Table 6 Allometric growth analysis of different components C, N and P of *M. savatieri* organs

参数 Y-X Parameter Y-X	器官 Organ	R^2	P	斜率 Slope	斜率置信区间 Confidence interval		截距 Intercept	截距置信区间 Confidence interval		$P_{-1.0}$	类型 Type
					下限 Lower limit	上限 Upper limit		下限 Lower limit	上限 Upper limit		
					lgC 与 lgN	根		0.900	<0.001		
	茎	0.023	0.480	0.141c	0.092	0.215	2.440	2.355	2.525	<0.001	A
	叶	0.012	0.611	0.314b	0.205	0.482	2.166	1.967	2.364	<0.001	A
	繁殖器官	0.129	0.085	-0.365ab	-0.545	-0.244	3.181	2.955	3.406	<0.001	A
lgC 与 lgP	根	0.066	0.225	0.406a	0.268	0.615	2.560	2.518	2.603	<0.001	A
	茎	0.002	0.846	0.067c	0.044	0.103	2.628	2.622	2.635	<0.001	A
	叶	0.140	0.072	0.148b	0.100	0.221	2.578	2.560	2.597	<0.001	A
	繁殖器官	0.001	0.879	-0.122b	-0.188	-0.080	2.688	2.662	2.713	<0.001	A
lgN 与 lgP	根	0.046	0.314	0.744a	0.489	1.132	1.288	1.208	1.368	0.163	I
	茎	0.000	0.927	-0.476a	-0.731	-0.310	1.427	1.380	1.473	0.001	A
	叶	0.131	0.082	-0.472a	-0.705	-0.316	1.555	1.497	1.613	<0.001	A
	繁殖器官	0.102	0.127	-0.336a	-0.505	-0.224	1.648	1.583	1.712	<0.001	A

不同小写字母表示斜率(即异速生长指数)差异显著($P < 0.05$)。 $P_{-1.0}$:斜率与理论值 1.0 比较的差异显著性; R^2 :决定系数;A:异速生长关系;I:等速生长关系

3 讨论

3.1 “根际土-沙氏鹿茸草-寄主”连续体中 C、N、P 化学计量特征

土壤为植物生长、发育及繁殖提供 C、N、P 等必需营养元素,它们在陆地生态系统养分循环和能量流动中相互耦合并动态变化,与微生物、酶和代谢产物等共同维持土壤养分平衡^[11]。参照全国第 2 次土壤普查标准^[12],研究区内土壤类型多为酸性红壤。表层土壤全 N 含量处于中等或较丰富水平;除茶陵和乐安的有机质含量处于中等水平,碱解氮含量处于较缺水平,其余各地达到中等以上标准,但土壤有效磷、速效钾含量均偏低。

根际是植物-土壤进行物质交换的重要场所,与土体土壤的物理、化学及生物学特性不同,根际受根系分泌物影响,是在紧邻植物根面形成的微域^[13]。根际土壤中养分元素化学计量特征是衡量土壤养分有效性的重要参数。沙氏鹿茸草根际土壤的平均 C (62.50 g/kg)、N 含量 (4.25 g/kg) 远高于全国土壤 C 平均值 (10 g/kg) 及 N 平均值 (0.65 g/kg),而根际土壤的平均 P 含量 (0.40 g/kg) 略低于全国土壤 P 平均值 (0.56 g/kg)^[14]。沙氏鹿茸草根际土壤的全 C 及全 N 含量丰富,但处于缺 P 水平。推测是由于野生沙氏鹿茸草多分布于稀疏林下,以小灌木、少量草本及乔木等为其群落主要物种组成^[15],凋落物积存量较多,且研究报道半寄生植物凋落物营养丰富,分解时更强的养分释放可能会提高土壤营养成分^[16],使土壤全 C 和全 N 得以补充。研究区地处亚热带,风化淋溶作用强烈,红壤中 P 常以无机盐形式存在,铝、铁、锰氧化物等矿物对 P 元素吸附和固定能力较强^[17],因此,沙氏鹿茸草根际土壤全 P 较低。土壤 C/N 通常表征土壤有机碳分解状况及土壤氮素矿化能力,土壤 C/P 常用于衡量微生物对 P 素吸收固持及矿化潜力,且土壤有机氮磷矿化速率和养分有效量与 C/N 和 C/P 呈负相关^[18]。本研究中,沙氏鹿茸草根际土壤的 C/N、C/P 及 N/P 均值显著高于我国陆地平均水平 (11.90、61.00、5.20)^[14]。推测是由于酸性土壤会影响土壤氮沉降和聚集,从而使 C/N 较高^[19],土壤有机质分解及矿化速度较慢,有效磷生物固持较强,可能阻碍 N 和 P 素在生态系统内的循环。综上,研究区沙氏鹿茸草根际土壤呈现高 C 和高 N 而缺 P 的趋势,养分有效性低。

植物对营养元素的吸收、运输、分配以及储存等生理生化过程与植物各器官结构功能密切相关^[20]。叶片

对环境变化非常敏感,其功能性状能够指示植物对生长环境的响应。与全球^[21]及全国尺度^[22]相比,本研究中沙氏鹿茸草叶片平均 C 含量低于全球尺度(464 g/kg),寄主叶片 C 含量趋势相反。两者叶片平均 N 含量均高于全球(20.60 g/kg)及全国尺度(18.6 g/kg)。沙氏鹿茸草及其寄主白花檵木分别位于林下草本层和灌木层,前者对资源获取利用的竞争力低于中上层优势植物,因此 C 储存能力较差,为提高光合速率,需要大量 N 素以合成叶绿素等物质^[23]。沙氏鹿茸草及寄主叶片的平均 P 含量介于全球(1.99 g/kg)与全国尺度(1.21 g/kg)之间,推测是由于我国土壤 P 含量较低,植被生长更易受 P 限制^[24]。从化学计量比来看,沙氏鹿茸草及寄主的叶 C/N 均低于全球水平(22.5),叶 C/P 高于全球水平(232),表明沙氏鹿茸草及寄主对 N 利用率较高,对 P 利用率较低。根据 N/P 阈值假说:N/P<14,植物主要受 N 限制,N/P>16,植物主要受 P 限制,而 N/P 介于 14—16 时,植物同时受 N 和 P 限制或两者均不缺少^[25];N/P<10,植被受 N 限制,N/P>20,植被受 P 限制^[26]。本研究中,沙氏鹿茸草和寄主叶的平均 N/P 分别为 16.24 和 20.33,结合沙氏鹿茸草及寄主养分含量及利用率,推测研究区内沙氏鹿茸草及其寄主白花檵木主要受 P 限制,与研究区内土壤缺 P 且 P 有效性较低的特征一致。然而,目前判断养分限制多以叶片为研究对象且标准存在差异,寄生植物养分获取利用方式有别于其他植物,有待后续对其他器官展开研究并通过施肥试验验证。

3.2 “根际土-沙氏鹿茸草-寄主”连续体中 C、N、P 化学计量特征耦合关系

寄生植物养分吸收特征复杂,与生长阶段、寄主种类以及资源环境可用性等密切相关。沙氏鹿茸草在野外群落中常寄生在根系发达且在土壤浅层分布的小型灌木和草本植物上。唐思琪^[15]研究发现江西和湖北地区沙氏鹿茸草的最适寄主为白花檵木。在沙氏鹿茸草营养需求方面,已有文献报道栽培基质 N、P 元素^[27]以及寄主马唐 C、N 含量^[28]对沙氏鹿茸草生长和生理表现有影响。寄生植物与其寄主相比营养浓度更高,且半寄生植物 N、P 含量可达寄主的 2—4 倍^[29—30]。本研究中沙氏鹿茸草根、茎、叶平均 C 含量、C/N 和 C/P 均显著低于寄主,而 N、P 含量显著高于寄主,与前人研究一致。在一般情况下,植物为提高防御能力会增加叶片 C 投入,增大比叶重;为提高资源竞争力会增加叶片 N、P 投入,增强光合及生长速率^[31—32]。半寄生植物为满足正常生长发育,部分营养物质掠夺自寄主,使其生长受抑,严重的会导致寄主死亡。张慧^[28]研究发现寄主马唐的养分含量随沙氏鹿茸草养分吸收量增加而逐渐减少。因此,寄主植物可能面临养分胁迫,为维持叶功能稳定,减弱营养元素供应缺乏时的不利影响,其 C 投入增加;沙氏鹿茸草为林下草本,寿命较短,为满足快速生长和繁殖需增加 N、P 投入以提高种间竞争力,与巴格登等^[33]研究发现一年生和多年生草本植物 P 含量显著高于灌木植物的结论一致。因此,寄主白花檵木在固 C 上具有优势,具有“慢速投资-收益”的特点,属于资源保守利用型;沙氏鹿茸草具有较高的养分含量和较低的 C/N、C/P,“快速投资-收益”能力强,倾向于资源获取利用型^[34],体现了不同生活型植物在长期进化过程中对于环境的适应策略,有利于减小物种间生态位的重叠,保证局域群落物种间的稳定共存^[35]。

沙氏鹿茸草的根部半寄生特性使其一部分营养源于根系吸收的土壤养分,一部分源于吸器吸收的寄主养分。Glatzel & Geils^[36]对槲寄生的研究中发现寄主养分浓度通常是预测半寄生植物元素浓度的最佳因子,门世争等^[7]研究发现这一结论也适用于半寄生植物澜沧江寄生和五蕊寄生。本研究中沙氏鹿茸草与寄主各器官间元素含量均有不同程度相关性,与前人结论一致。此外,沙氏鹿茸草各器官与其根际土壤的 C、N、P 含量存在显著性相关的占比更高,说明沙氏鹿茸草养分含量受根际土壤影响更强。其中,沙氏鹿茸草各器官的 P 与根际土壤的 C、N 呈显著正相关,且相关性多大于根际土壤 P,表明植物地上部分、根系与土壤的营养元素含量及化学计量是一个复杂的耦合状态^[37]。Güsewell^[26]报道植物器官中某种营养元素与土壤中该元素供应能力成正比,植物可能受到该元素的限制。本研究中沙氏鹿茸草根及茎的 P 含量与根际土壤 P 含量呈显著正相关,再次说明沙氏鹿茸草可能受其根际土壤 P 限制。但叶片养分不完全受土壤因子影响,可能是由于土壤的营养元素受植物、凋落物及土壤微生物等多方面影响,且植物叶片养分含量更多由物种自身属性及环境适应性决定,土壤养分限制只是具有潜在影响的因素之一^[38]。

通过冗余分析进一步表明沙氏鹿茸草根际土壤的 N 含量及 C/P,寄主根 N/P 是影响沙氏鹿茸草各器官

C、N、P 化学计量特征的重要因子。沙氏鹿茸草根的 C/P 和 N/P 与寄主根 N/P 呈极显著正相关,沙氏鹿茸草根 P 与寄主根 N/P 呈极显著负相关,根据 N/P 阈值假说和生长速率假说,C/P 和 N/P 可以反映植物生长速率,推测寄主根养分限制情况可能与沙氏鹿茸草生长速率关系密切,可以通过合理增施 P 肥以缓解沙氏鹿茸草和寄主的 P 限制,促进沙氏鹿茸草根 P 积累,降低 C/P 和 N/P,以提高沙氏鹿茸草生长速率。

3.3 沙氏鹿茸草不同器官 C、N、P 含量异速生长分析

生长速率假说认为:一般生长速率较快的植物和新陈代谢速率快的器官需要更多富磷 rRNA 合成蛋白质,其 C/P 和 N/P 较低,而 P 含量增加,且增加速率比 N 快^[1,39]。本研究与蔡年辉等^[40]研究结果相似,沙氏鹿茸草根 N-P 表现为等速生长,表明根系对 N、P 养分利用规律的一致性;其余各器官 C-N、C-P、N-P 均表现为异速生长,且 C-N、C-P 异速生长关系在器官间差异显著,说明沙氏鹿茸草各器官间元素的异速生长轨迹发生显著变化。沙氏鹿茸草各器官营养元素累积速度大致表现为 C<N<P,且繁殖器官及叶相较于其他器官具有更高的养分分配比重和利用效率,与 Zhang 等^[41]研究结果一致。推测是由于在沙氏鹿茸草花果期采样,此时沙氏鹿茸草将 N、P 富集在繁殖器官及叶中更有利于积累营养物质^[3]。此外,根系为满足植物生长发育将吸收的营养元素向上运输,叶片为主的光合器官将营养物质输送到其他器官的过程中存在消耗,因此,沙氏鹿茸草及寄主均呈现根中营养元素最低的趋势,本试验与刘平等^[42]研究结果一致。

本研究中沙氏鹿茸草茎、叶及繁殖器官 N-P 异速生长指数均小于 3/4 和 2/3,不符合 3/4 幂法则^[39]以及 2/3 幂法则^[31,43],与汤丹丹^[30]对寄主枝、吸器与寄生枝的 N、P 计量关系研究结果类似,推测是由于寄生植物的生存策略与一般陆生植物不同,且土壤的相对养分有效性存在差异。综上,沙氏鹿茸草及寄主不同器官 C、N、P 化学计量特征符合生长速率假说。这种优先分配权衡体现了植物合理利用资源、实现自身优化配置的重要生存策略。

4 结论

在江西、湖北及湖南的调查样地,沙氏鹿茸草根际土壤呈现高 C 和高 N 而缺 P 的趋势,土壤有效养分含量偏低。根据 N/P 阈值假说,推测沙氏鹿茸草及其寄主白花檫木总体上受 P 限制。在资源利用策略上,沙氏鹿茸草倾向于资源获取利用型,而寄主倾向于资源保守利用型。在“根际土-沙氏鹿茸草-寄主植物”连续体元素化学计量特征耦合关系中,沙氏鹿茸草的 N 和 P 养分含量受其根际土壤养分含量的影响更强。结合冗余分析,沙氏鹿茸草根际土壤的总 N 含量及 C/P,寄主根 N/P 是影响沙氏鹿茸草各器官元素化学计量特征的重要因素。因此,在沙氏鹿茸草和寄主的人工栽培中,应注意氮磷肥的合理补施,且施肥主要目标是提高沙氏鹿茸草根际养分含量及养分利用率。本文仅对野生状态下的沙氏鹿茸草及其所在连续体的生态化学计量特征的耦合关系进行了分析,结论有待进一步验证。

参考文献(References):

- [1] Michaels A F. Ecological stoichiometry-The biology of elements from molecules to the biosphere. *Science*, 2003, 300(5621): 906-907.
- [2] 王明明,庄伟伟. 荒漠短命植物不同生长期化学计量特征与生境土壤因子关系分析. *植物研究*, 2022, 42(1): 138-150.
- [3] 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.
- [4] Zhang M H, Chen Y L, Ouyang Y, Huang Z G, Teixeira da Silva J A, Ma G H. The biology and haustorial anatomy of semi-parasitic *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(2): 473-481.
- [5] 张霁,金航,张金渝,王元忠. 生态化学计量学在药用植物资源研究中的应用. *中国中药杂志*, 2013, 38(1): 10-13.
- [6] 汤丹丹,吴毅,刘文耀,胡涛,黄俊彪,张婷婷. 云南哀牢山两种常见半寄生植物的生态化学计量特征及其与寄主的关系. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 245-257.
- [7] 门世争,刘文耀,莫雨轩,张婷婷,范晓阳. 云南西双版纳常见寄生植物生态化学计量特征及其与寄主的关系. *亚热带植物科学*, 2020, 49(4): 270-278.
- [8] 鲍士旦. 土壤农业化学分析. 北京:中国农业出版社,2007.
- [9] 毛军,其曼古丽·帕拉提,乔福生,胡雷,刘丹,王长庭. 川西高原高寒草甸植物生态化学计量特征的空间格局及其影响因素. *生态学报*, 2024(9): 1-16. <https://doi.org/10.20103/j.stxb.202305151023>.
- [10] 王长林,郭巧生,程博幸. 明党参及其土壤中矿质元素特征分析. *中国中药杂志*, 2018, 43(8): 1579-1587.

- [11] Wu J Q, Wang H Y, Li G, Ma W W, Wu J H, Gong Y, Xu G R. Vegetation degradation impacts soil nutrients and enzyme activities in wet meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Scientific Reports*, 2020, 10: 21271.
- [12] 许泰, 鄂崇毅. 高寒沼泽草甸土壤养分特征及影响因素分析. *西南农业学报*, 2023, 36(9): 2010-2018.
- [13] 吕柏辰, 孙海, 钱佳奇, 梁浩, 朱家鹏, 张强胜, 邵财, 张亚玉. 药用植物根系分泌物与根际微生物相互作用及其在中药材生态种植中的应用. *中国中药杂志*, 2024, 49(8): 2128-2137.
- [14] 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.
- [15] 唐思琪. 沙氏鹿茸草生长发育特性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [16] Demey A, De Frenne P, Baeten L, Verstraeten G, Hermy M, Boeckx P, Verheyen K. The effects of hemiparasitic plant removal on community structure and seedling establishment in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(3): 409-420.
- [17] 方晰, 陈金磊, 王留芳, 李胜蓝, 项文化, 雷丕锋. 亚热带森林土壤磷有效性及其影响因素的研究进展. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(12): 1-12.
- [18] 原树生. 大兴安岭林区土壤养分及化学计量特征影响因素研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- [19] 王东丽, 于百和, 赵晓亮, 郭莹莹, 谢伟, 郭建军. 风沙黄土区排土场不同植被类型下土壤生态化学计量特征. *水土保持研究*, 2024, 31(1): 61-69.
- [20] 张媛媛, 王晓锋, 王轶浩, 袁兴中, 李阳兵, 王可洪. 三峡消落带不同坡度狗牙根及实生土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2023, 43(11): 4798-4811.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 霍怀成, 曹秀文, 刘锦乾, 王飞, 齐瑞, 赵阳, 张涛, 陈学龙, 王若鉴, 要静. 甘南白龙江2种次生林不同器官C、N、P、K计量特征. *西北林学院学报*, 2022, 37(4): 64-72.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *The New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [27] Chen L L, Zhu Z B, Guo Q S, Tang S Q, Huang Z G, Zhong W H, Wen Z C. Growth response of *Monochasma savatieri* to nitrogen, phosphorus, and potassium in the absence of a host plant: essential demand for nutrients of root hemiparasitic plants. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(3): 444-455.
- [28] 张慧. 沙氏鹿茸草苗期生长和吸器发育关键因子研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
- [29] Cameron D D, Geniez J M, Seel W E, Irving L J. Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany*, 2008, 101(4): 573-578.
- [30] 汤丹丹. 哀牢山常见木本附生、寄生植物生态化学计量特征及其与宿主、寄主的关系[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [31] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [32] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.
- [33] 巴格登, 王文栋, 许仲林, 景云云, 白悦莹, 李晓雨. 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2023, 43(21): 8749-8758.
- [34] Querejeta J I, Prieto I, Torres P, Campoy M, Alguacil M M, Roldán A. Water-spender strategy is linked to higher leaf nutrient concentrations across plant species colonizing a dry and nutrient-poor epiphytic habitat. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 153: 302-310.
- [35] 袁雅妮, 周哲, 陈彬洲, 郭垚鑫, 岳明. 基于功能性状的锐齿槲栎林共存树种生态策略差异. *植物生态学报*, 2023, 47(9): 1270-1277.
- [36] Glatzel G, Geils B W. Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. *Botany*, 2009, 87(1): 10-15.
- [37] Liu R S, Wang D M. C: N: P stoichiometric characteristics and seasonal dynamics of leaf-root-litter-soil in plantations on the loess plateau. *Ecological Indicators*, 2021, 127: 107772.
- [38] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区4种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [39] 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.
- [40] 蔡年辉, 唐军荣, 车风仙, 陈诗, 王军民, 许玉兰, 李根前. 云南松苗木碳氮磷化学计量特征的构件效应. *东北林业大学学报*, 2022, 50(2): 35-42, 48.
- [41] 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.
- [42] 刘平, 杨章旗, 颜培栋, 谢宇瑶, 朱永婷, 黄霖. 马尾松林下植被和凋落物的碳氮磷化学计量特征. *森林与环境学报*, 2023, 43(5): 473-480.
- [43] 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 Biological Sciences*, 2010, 277(1683): 877-883.