

DOI: 10.20103/j.stxb.202401250236

加沙来提·阿塔吾拉, 鲁艳, 张波, 张志浩, 李利. 塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带 8 种植物 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2024, 44(19): 8605-8616.

Jiashalaiti Atawula, Lu Y, Zhang B, Zhang Z H, Li L. Seasonal variation of C, N, and P ecological stoichiometric characteristics of 8 plant species in the oasis-desert transitional zone on the southern margin of the Tarim Basin. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8605-8616.

塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带 8 种植物 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化

加沙来提·阿塔吾拉^{1,2,3,4}, 鲁艳^{1,2,3,4,*}, 张波^{2,3,4}, 张志浩^{2,3,4}, 李利^{2,3,4}

1 新疆大学 生态与环境学院, 乌鲁木齐 830046

2 中国科学院新疆生态与地理研究所 新疆荒漠植物根系生态与植被修复重点实验室, 乌鲁木齐 830011

3 中国科学院新疆生态与地理研究所 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

4 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300

摘要: 研究荒漠生态系统中乔木、灌木和草本叶片生态化学计量特征及其随季节变化的规律, 旨在阐明不同生活型植物生长发育过程中生态化学计量特征动态平衡及其差异, 为荒漠生态系统的保护与管理提供理论依据。选择塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带内不同生活型 8 种植物, 在生长季的 4—9 月连续进行叶片采集, 分析叶片 C、N、P 含量及其计量比在整个生长季的变化。结果表明: 1) 整体上, 8 种植物叶片 C 含量的季节变化不大, N、P 含量在生长初期最高, 之后逐步下降, 体现了明显的稀释作用, 而植物叶片的 C:N、C:P 和 N:P 在整个生长季内的变化规律不一致; 2) 综合分析 8 种植物叶片 C、N、P 含量及其计量比值在整个生长季节内的变异, 变异系数由大到小排序为: P (32.39%) > C:P (25.67%) > N (20.96%) > N:P (20.42%) > C:N (19.83%) > C (6.49%); 3) 植物叶片 C 含量的变异主要受物种和生活型的影响, N、P 含量及 C:N、C:P 的变异受物种和生长季的影响最大, 而 N:P 的变异受到生长季与物种的交互影响大于生长季的影响; 4) 8 种植物叶片 N、P 含量间存在极显著的正相关关系 ($P < 0.001$); P 含量则与 N:P 间呈现显著负相关 ($P < 0.001$), 而 N 含量与 N:P 间无显著相关性 ($P > 0.05$)。绿洲-沙漠过渡带 8 种植物叶片碳、氮、磷含量及其化学计量比在生长季因物种而不同, 它们在生长季内的变异系数在物种间也存在差异, 植物生长更容易受到 N 元素的限制。

关键词: 荒漠植物; 生态化学计量特征; 季节变化; 生活型; 叶片

Seasonal variation of C, N, and P ecological stoichiometric characteristics of 8 plant species in the oasis-desert transitional zone on the southern margin of the Tarim Basin

JIASHALAITI Atawula^{1,2,3,4}, LU Yan^{1,2,3,4,*}, ZHANG Bo^{2,3,4}, ZHANG Zhihao^{2,3,4}, LI Li^{2,3,4}

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Xinjiang Desert Plant Roots Ecology and Vegetation Restoration Laboratory, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

3 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

4 Cele National Station of Observation and Research for Desert-Grassland Ecosystem, Cele 848300, China

Abstract: The main purpose of this study was to determine leaf ecological stoichiometric characteristics and seasonal

基金项目: 兵团重点领域科技攻关项目 (2023AB017-02); 中国科学院“西部青年学者”项目 (2021-XBQNXZ-018); 第三次新疆综合科学考察项目子课题 (2021xjkk030401)

收稿日期: 2024-01-25; 网络出版日期: 2024-07-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luyanu@126.com; luyan@ms.xjb.ac.cn

variation pattern of trees, shrubs and herbaceous in desert ecosystem. The dynamic balance and differences in ecological stoichiometric characteristics in different life forms during their growth season were elucidated. The results from this study will be helpful in supplying theoretical basis for desert ecosystem protection and management. In this study, 8 species of plants with different life forms were selected from the oasis-desert transition zone in the southern margin of the Tarim Basin, and their leaves were collected continuously from April to September in the growing season to analyze the changes of C, N, and P contents and their econometrical ratios in the leaves during the whole growing season. The results showed that: 1) On the whole, the seasonal variation of C content in leaves of 8 species was not significant. The contents of N and P were the highest in the early growth period and then gradually decreased, which reflected the obvious dilution effect. However, the changes of C:N, C:P and N:P in leaves of the 8 species were inconsistent in the whole growing season. 2) We comprehensively analyzed the variation of C, N, P and their econometric ratios of 8 plant leaves in the whole growing season. The coefficient of variation was ranked from large to small as follows: P (32.39%)>C:P (25.67%)>N (20.96%)>N:P (20.42%)>C:N (19.83%)>C (6.49%). 3) The variation of C content in plant leaves was mainly affected by species and life form, and the variation of N and P content and C:N and C:P were most affected by species and growing season, while the variation of N:P was more affected by the interaction between growing season and species than by growing season. 4) There was a significantly positive correlation between N and P contents in leaves of 8 species ($P < 0.001$). There was a significantly negative correlation between P content and N:P ($P < 0.001$), but no significant correlation between N content and N:P ($P > 0.05$). In the oasis-desert transition zone, the contents of carbon, nitrogen and phosphorus and their stoichiometric ratios in leaves of the 8 plants varied from species to species during the growing season, and their coefficient of variation in the growing season was also different among species, and plant growth was more likely to be restricted by N element.

Key Words: desert plants; ecological stoichiometric characteristics; seasonal variation; life form; leaves

生态化学计量学是结合化学和生态学的原理研究生态系统中多重元素平衡和能量平衡的学科,它主要基于动态平衡理论和生长速率理论研究生态系统中碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素之间的计量关系以及元素质量平衡对生态过程的影响^[1]。C、N、P是细胞结构与功能所需的最为重要的生命元素,在植物体生长发育及各种生理代谢过程中发挥着重要作用,而且各元素之间存在较强的耦合关系^[2]。C是构成植物结构的主要元素,约占植物生物量的1/2,而N和P是植物的主要限制性营养元素。通常植物体内C固定过程需要大量酶(N库)的参与,而酶的装配需要大量核酸的复制(P库)^[3-4]。植物体内C、N、P元素的浓度反映了植物不同生长阶段对养分的吸收、利用效率以及对环境的适应性^[5-6]。一般,植物细胞内贮藏性物质的比例会随着植物的生长而逐渐增加,引起植物体内营养元素的非平衡分配。同时,植物在不同生长阶段的光合能力和营养需求的不同,也引起其体内元素的浓度随植物的生长而变化^[7]。植物生长初期,细胞分裂迅速,植物对N、P的需求增大,在旺盛期,幼嫩部分养分需求旺盛,植物的C同化能力增强,生殖阶段,营养器官基本处于停滞状态,个体代谢减弱,生殖部位养分需求高,储存在叶、茎、根的氮磷等养分元素,优先供给生殖部位的发育,成熟个体生长缓慢,养分需求就会下降^[8-9]。因此,在不同生长和发育阶段植物所具有的生理特征的差异,使其体内C、N、P元素浓度及其化学计量比变得更加复杂。此外,不同生活型植物的环境适应性不一致,对营养元素的吸收和累积程度存在差异^[10],有研究表明草本植物体内营养元素的含量明显高于乔木和灌木型植物^[11],对陕西省森林生态系统化学计量特征研究中发现,乔叶C、N含量最高,草叶P含量最高^[12]。因此,研究分析不同生活型不同种植物的C、N、P含量及其比值的季节性动态,不仅有助于认识植物的生长发育和养分吸收利用等生理生态过程,也有利于认识植物对外界环境的适应策略,为植物的良好生长提供科学参考依据。

国内外诸多研究报道C、N、P等化学元素的吸收和分配伴随着植物的整个生长过程,而在不同发育阶段植物对养分资源的利用策略具有差异性,因此植物叶片C、N、P的计量特征在不同生长阶段也会呈现较大的波动^[3,13],而且同种植物在不同生态系统中表现出不同的变化规律^[14]。这些研究主要集中在森林^[15-17]、草

地^[18]、湿地植物领域^[19-21],而对于荒漠植物化学计量的时变机制研究相对较少,尤其是同一区域不同生活型植物的综合研究相对不足。荒漠植物是荒漠生态系统中最主要的生产者,在其长期适应干旱贫瘠环境的过程中,形成了自身特有的生理和生态化学计量特征,对防止荒漠化、维持荒漠生态系统稳定性具有十分重要的作用。C:N:P 平衡比是分析生态系统的有力工具,阐明荒漠生态系统植物叶片 C:N:P 化学计量学特征的季节变化及其调控机制,对荒漠生态系统的科学管理和保护具有十分重要意义。

塔里木盆地南缘气候极端干旱,水分资源十分匮乏,降水量少且季节分配不均匀,土壤沙化严重,是典型的生态环境脆弱区之一,对全球变化极为敏感。绿洲-沙漠过渡带是遏制沙漠扩张,维系绿洲内部稳定的重要生态屏障。目前该区域植物叶片相关的研究聚焦于形态和生理^[22-24]、水分和光合^[25-27]等方面,但叶片生态化学计量方面的报道较少。有研究表明植物 C、N、P 化学计量的变化会受到环境波动和植物生理过程的影响^[28],而化学计量特征的季节变化动态是植物的整个生长季中各种因子综合作用的结果。基于以上的研究现状和不足,本文以塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带生长的不同生活型 8 种植物作为研究对象,分析和探讨其不同生长季的叶片 C、N、P 含量及其计量比的变化特征,在更精细的时间尺度上揭示该区植物的养分利用和限制状况,以期为荒漠区的养管理理和生态建设提供依据,同时为大尺度的生态化学计量学研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于策勒绿洲(80°03'24"—82°10'34" E; 35°17'55"—39°30'00" N;海拔 1340—1380 m)前沿的绿洲-沙漠过渡带。该区域属于暖温带极端干旱荒漠气候,夏季炎热,干旱少雨,光热充足,日照时间长。年平均气温 11.9℃,其中,极端高温达 41.9℃,极端低温达-23.9℃,植物生长季(4 月—9 月)平均气温为 21.8℃,≥5℃积温为 4640.4℃,≥10℃积温为 4340.0℃,≥15℃积温为 3677.5℃;无霜期 196 d,年均日照时数为 2697.5 h,全年日照率达 61%,年太阳辐射量达 6.05 × 10⁵ J/cm²,为全国高值区。区域内年平均降水量仅为 35.1 mm,多出现在 5、7 月份,而年均蒸发量高达 2595.3 mm,干燥度 20.8,水分亏值较大。过渡带内由流沙前沿至绿洲边缘方向,地表植被依次出现有规律的空间变化,依次出现稀疏高大多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)沙包和骆驼刺群落(*Alhagi sparsifolia*)、较密集的高大怪柳沙包和花花柴群落(*Karelinia caspica*)、稀疏怪柳沙包和花花柴、骆驼刺共生群落,到绿洲边缘主要为骆驼刺群落、河西菊(*Hexinia polydichotoma*)、头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*)和沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)^[29]。自流沙前沿至绿洲方向地表植被盖度由 6.3%增至 67%,地貌类型由流动沙丘过渡至半固定、固定沙丘。研究区土壤主要为风沙土和棕漠土,样方内 0—50 cm 土壤养分含量差异较小(表 1)。过渡带内植被对保护绿洲生态安全有重要意义。

表 1 采样点信息与土壤理化性质

Table 1 Sampling site information and soil physicochemical properties

项目 Item	采样点 1 Site 1	采样点 2 Site 2	采样点 3 Site 3
坐标位置 Coordinate position	37°01'20.95"N 80°43'17.85"E	37°01'18.12"N 80°43'19.34"E	37°03'51.63"N 80°35'23.61"E
采集植物种类 Sampling plant species	骆驼刺、花花柴、多枝怪柳	梭梭、沙枣、头状沙拐枣	胡杨、河西菊
土壤总盐 Soil salinity/(g/kg)	2.63	2.32	6.21
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	1.56	1.79	1.54
土壤全氮 Total nitrogen/(g/kg)	0.15	0.19	0.19
土壤全磷 Total phosphorus/(g/kg)	0.59	0.61	0.55
土壤全钾 Total potassium/(g/kg)	13.42	13.62	12.17
土壤碱解氮 Available nitrogen/(mg/kg)	7.87	6.44	4.88
土壤有效磷 Available phosphorus/(mg/kg)	3.33	3.53	2.23
土壤速效钾 Available potassium/(mg/kg)	213.63	225.71	136.78
土壤酸碱度 Soil acidity pH	8.87	8.70	9.17

1.2 样本采集

于植物生长旺盛的4—9月进行植物样品采集(样品采集时间:4月25日、5月25日、7月5日、8月23日、9月22日)。于塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带选择不同生活型单一群落的8种植物[3种草本:骆驼刺、花花柴、河西菊;3种灌木:头状沙拐枣、多枝怪柳、梭梭(*Haloxylon ammodendron*);2种乔木:沙枣、胡杨(*Populus euphratica*)]作为研究对象,每种植物固定4株中等大小长势及冠幅一致的植株,连续收集植物叶片(或同化枝,以下统称叶片)样品,同时观察植物生长物候期并记录,观察时间为4—9月(表2)。样品的采集参照《陆地生物群落调查观测与分析》^[30]。乔木样品采集:选择长势均匀的树种,根据不同层次(高、中和低)和不同方位(东、西、南和北),用高枝剪采集树冠中部东西南北4个不同方向的小枝共4个,摘取叶片,并将不同方位的叶片样品按比例混合。灌木样品采集:采集灌木中部1/3处成熟叶片约50g。草本则采集成熟叶片约50g。本研究以1株植物为1个重复。植物样品取样后,带回室内,用蒸馏水迅速冲洗干净,经105℃杀青20min,75℃烘干至恒重,粉碎后过100目筛,用于全C、N、P含量测定。

表2 植物采样物候期记录

Table 2 Phenological phase records of plant samples

月份 Month	草本 Herb			灌木 Shrub			乔木 Tree	
	骆驼刺	花花柴	河西菊	头状沙拐枣	梭梭	多枝怪柳	沙枣	胡杨
4	营养期	营养期	营养期	营养期	末花期	初花期	初花期	末花期
5	初花期	初花期	盛花期	盛果期	初果期	营养期	初果期	营养期
7	盛果期	盛花期	初果期	营养期	盛果期	盛花期	盛果期	营养期
8	盛果期	盛果期	盛果期	营养期	营养期	营养期	盛果期	营养期
9	枯黄期	枯黄期	枯黄期	枯黄期	枯黄期	枯黄期	营养期	营养期

1.3 室内测定

植物全C含量采用重铬酸钾容量法测定植物组织有机碳含量^[30];植物全N含量采用凯氏定氮法测定(Kjeldahl)(Kjeltec 2300全自动定氮仪,Sweden);植物P含量采用钼锑抗比色法测定^[31],测定结果以单位质量的养分含量表示(mg/g)。

1.4 数据处理

通过Excel 2010软件进行数据整理并计算植物叶片C、N、P含量及其计量比的平均值、标准差、变异系数。运用R 4.2.1软件,采用重复测定方差分析(Repeated Measures of ANOVA)法分析生活型、植物种类与采样月份对植物叶片C、N、P含量及其计量比的影响;利用Corrplot包通过Pearson相关性分析确定叶片C、N、P含量及计量比间的相关关系(显著性水平设为0.05)。运用Origin 2022软件和R 4.2.1软件绘图。图表中所有数据以“平均值±标准差”(n=4)表示。

2 结果与分析

2.1 植物叶片C、N、P含量及其化学计量比的季节动态变化特征

8种植物的生态化学计量及其比值随季节的变化规律并不一致(图1,图2)。植物叶片C含量,仅头状沙拐枣呈先降低后升高再下降的变化趋势,其余7种植物在整个生长季内基本保持不变。叶片N含量,骆驼刺、头状沙拐枣、梭梭和胡杨随着季节的变化而呈下降趋势,花花柴则5月份达到最高值,之后逐步下降,沙枣先逐步下降,8月份到达最低值后又迅速升高,河西菊在整个生长季的变化趋势为先下降后升高再下降,多枝怪柳在4—8月份基本保持稳定,而9月份迅速降低。叶片P含量,所有植物在4月份的含量较高,之后骆驼刺、梭梭逐渐下降,而多枝怪柳、头状沙拐枣、沙枣和胡杨的变化趋势基本稳定,花花柴和河西菊则是7月份最低,而后逐渐升高。

植物叶片C:N,骆驼刺、花花柴、梭梭在整个生长季呈缓慢升高的趋势,河西菊出现先升高后下降再升高

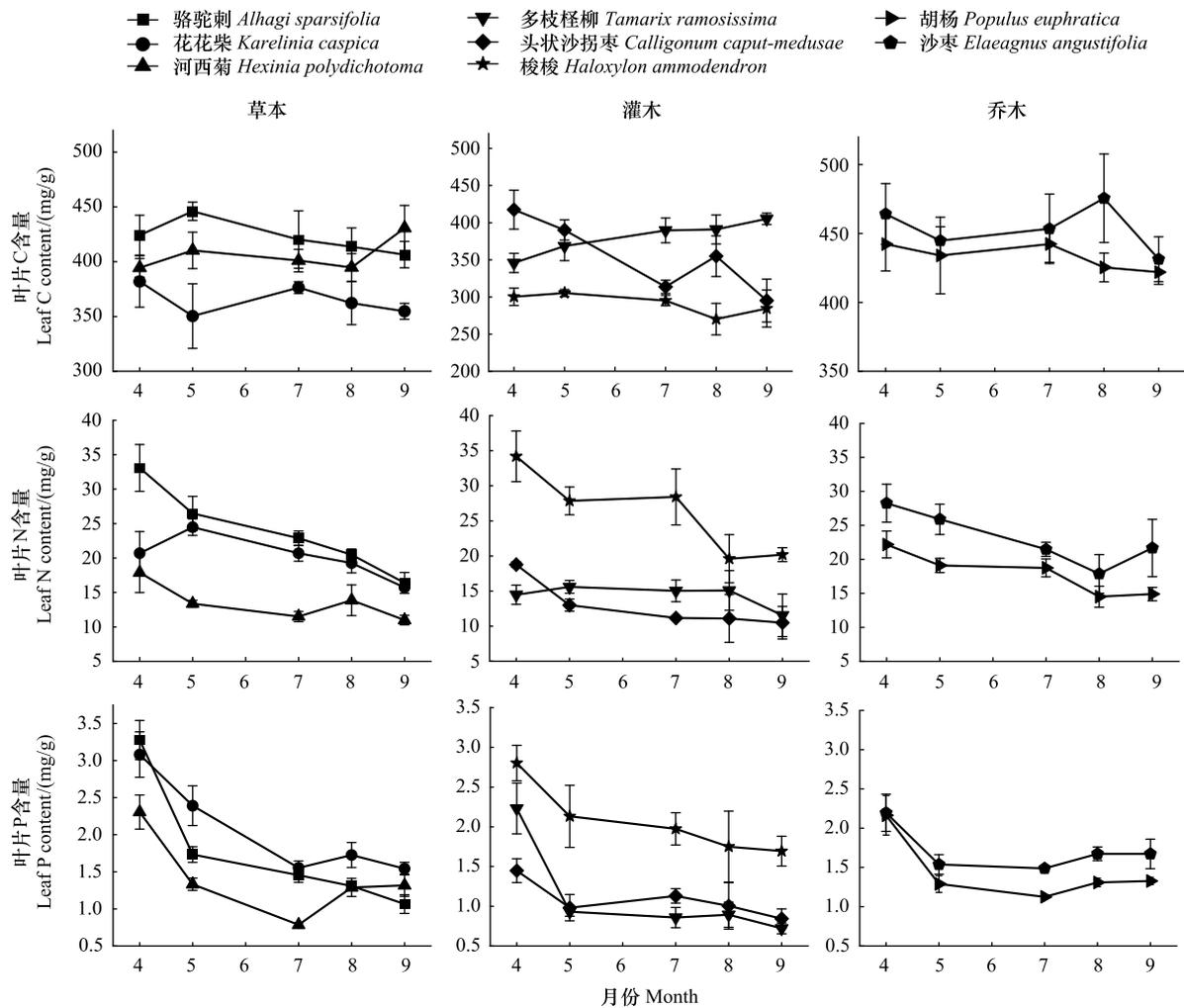


图 1 植物不同生长季叶片 C、N、P 含量的动态

Fig.1 Seasonal dynamics of leaf C, N and P contents in eight plant species

的波动变化,头状沙拐枣、沙枣、胡杨表现为先升高后降低的趋势,多枝柽柳 4—8 月基本稳定,9 月明显升高。植物叶片 C:P,8 种植物 4 月份最低,之后骆驼刺和梭梭缓慢增大,多枝柽柳、河西菊、花花柴呈现先升高后降低再升高的趋势,胡杨和沙枣先升高,7 月达最高值,而之后逐步缓慢下降,头状沙拐枣表现为升高下降再升高下降的波动变化趋势,且在 7 月份最低。植物叶片 N:P,骆驼刺、多枝柽柳先迅速升高后缓慢下降且幅度较小,花花柴、河西菊、梭梭、胡杨 5—7 月明显增高,7 月份达到峰值,之后的 8—9 月迅速下降,而头状沙拐枣 4—5 月变化不明显,之后迅速下降,7 月份达最低值,后两个月逐步升高,沙枣则是 5 月迅速增高至最大,而后迅速下降,8 月达最低,9 月又升高。

2.2 不同植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的季节变异特征

研究区不同生活型 8 种植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的季节变异特征不尽相同(表 3),植物叶片 C 含量的变异程度整体较小,变异系数均在 10% 以下(除头状沙拐枣外)。植物叶片 N 含量的变异系数均大于 15%,头状沙拐枣的变异系数(27.23%)最大。植物叶片 P 含量的变异整体较大,仅沙枣的变异系数(17.77%)小于 20%,骆驼刺和多枝柽柳叶片的变异系数分别达到 46.09%、51.74%。植物叶片 C:N 的变异,8 种植物变异系数均大于 15%,其中骆驼刺的变异系数最大。植物叶片 C:P 的变异,沙枣(14.92%)为最小,其余 7 种植物均大于 15%,其中,骆驼刺、河西菊和多枝柽柳的变异系数超过了 30%。植物叶片 N:P 的变异,多枝柽柳变异系数(29.39%)最大,梭梭(11.44%)最小,其它 6 种植物均在 15%—25% 之间。

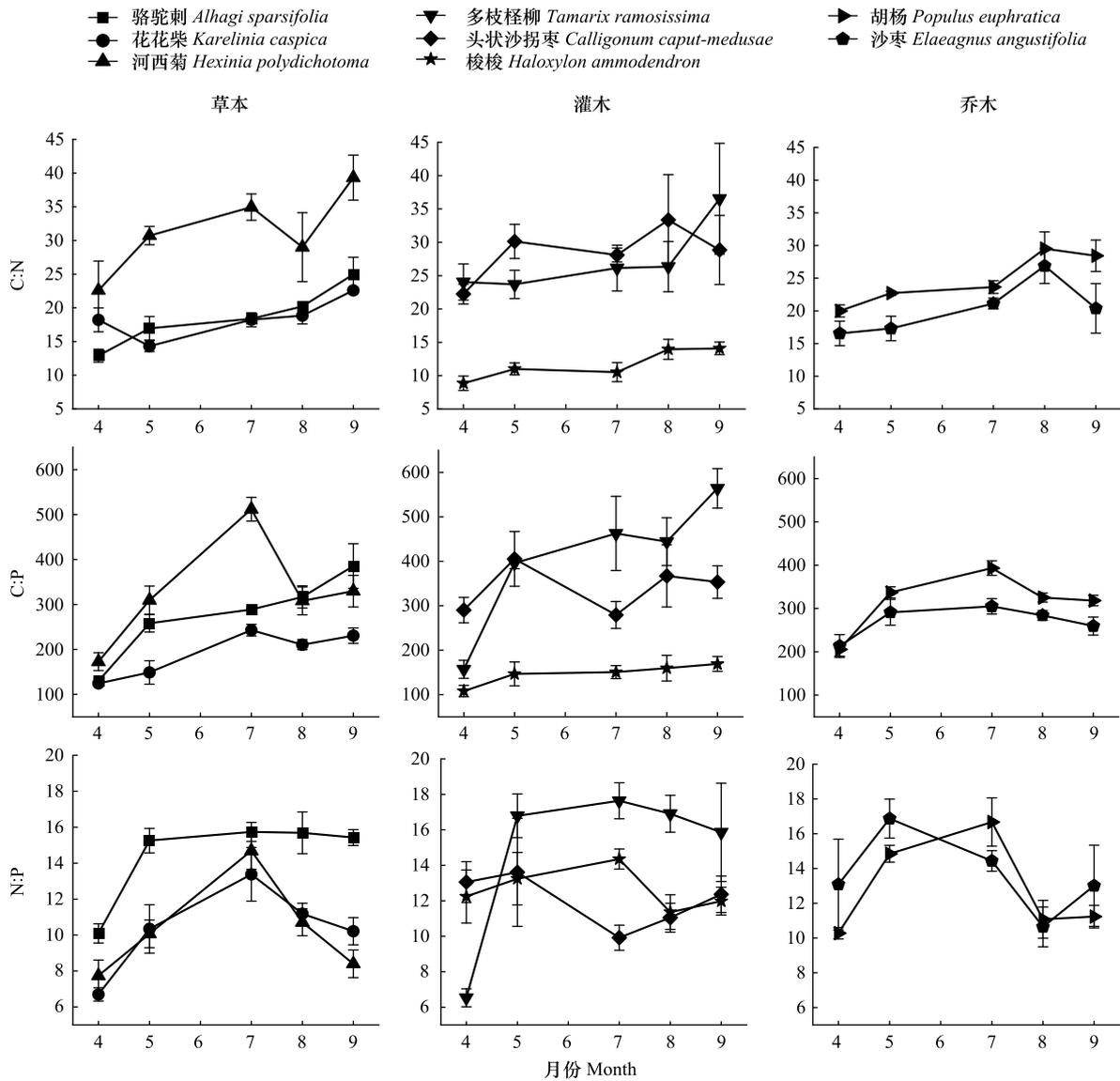


图2 植物不同生长季叶片 C:N、C:P、N:P 的动态

Fig.2 Seasonal dynamics of leaf C:N, C:P, N:P mass ratios in eight plant species

综合分析研究区 8 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量及其化学计量比在整个生长季内的变异特征,植物叶片 P 含量的变异系数(32.39%)最大,变化范围为 0.66—3.50 mg/g,其后依次为 C:P 和 N 含量的变异系数,分别为 25.67%和 20.96%,变化范围分别为 95.50—598.22、8.08—36.27 mg/g,植物叶片 N:P 及 C:N 的变异系数,分别为 20.42%和 19.83%,比值变化范围分别为 6.14—18.86、7.79—43.28,叶片 C 含量的变异系数最小,其值为 6.50%,变异范围为 245.74—512.00 mg/g。

2.3 植物叶片 C、N、P 及其计量比的整体变异分析

植物叶片 C、N、P 含量及其计量比受不同生长季和不同生活型(或不同物种)及两者的交互作用的影响程度各不相同(表 4),植物叶片 C 含量的变异受物种和生活型的影响最大,其次受物种和生长季交互作用的影响,生长季、生活型与生长季的交互作用对叶片 C 含量的变异没有显著影响($P>0.05$)。植物叶片 N 含量的变异依次受到物种、物种和生长季交互作用、生活型以及生长季的显著影响。植物叶片 P 含量的变异受物种的影响最大,其次受生长季的影响,接下来是生长季和物种交互作用及生活型的显著影响。植物叶片 C:N、C:P 的变异主要受物种的影响,其次为生长季的影响,物种和生长季交互作用的影响相对于单因素作用较小,但

三者的影响都达到显著水平。植物叶片 N:P 的变异则受物种的影响最大,次之为物种和生长季交互影响,接下来依次为生长季、生活型和生长季交互影响,而且均达到显著水平。

表 3 不同生活型 8 种植物叶片 C、N、P 含量及 C:N、C:P、N:P 的季节变化

Table 3 Seasonal variation of leaf C, N, P contents and C:N, C:P, N:P mass ratios for 8 species with different life forms

参数 Parameter	生活型 Life form	物种 Species	平均值 Mean	极差 Range	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation/%
C/(mg/g)	草本	骆驼刺	423.65	58.94	394.19	453.13	4.82
		花花柴	364.24	89.51	312.90	402.41	5.96
		河西菊	406.87	78.77	380.49	459.26	4.66
	灌木	头状沙拐枣	360.12	170.99	267.47	438.46	14.21
		梭梭	291.11	66.76	245.74	312.50	6.43
		多枝怪柳	379.31	77.50	332.26	409.76	6.63
	乔木	沙枣	453.90	99.50	412.50	512.00	5.32
		胡杨	433.19	59.10	402.13	461.23	3.95
N/(mg/g)	草本	骆驼刺	24.55	21.54	14.73	36.27	25.44
		花花柴	20.44	10.79	15.46	26.25	16.34
		河西菊	13.50	10.05	10.56	20.61	21.88
	灌木	头状沙拐枣	13.26	11.02	8.08	19.09	27.23
		梭梭	26.05	21.03	16.04	37.07	23.93
		多枝怪柳	14.43	8.87	9.46	18.33	15.84
	乔木	沙枣	23.51	16.14	15.62	31.77	19.13
		胡杨	17.89	11.33	12.77	24.10	17.90
P/(mg/g)	草本	骆驼刺	1.85	2.57	0.92	3.50	46.09
		花花柴	2.08	1.89	1.44	3.34	30.30
		河西菊	1.41	1.86	0.76	2.62	37.91
	灌木	头状沙拐枣	1.10	0.92	0.70	1.63	24.32
		梭梭	2.07	1.67	1.35	3.02	23.60
		多枝怪柳	1.11	1.94	0.66	2.60	51.74
	乔木	沙枣	1.73	1.08	1.37	2.45	17.77
		胡杨	1.44	1.28	1.11	2.39	27.40
C:N	草本	骆驼刺	18.24	15.42	12.04	27.46	23.51
		花花柴	18.25	9.91	13.11	23.03	16.35
		河西菊	31.43	24.02	18.64	42.67	21.06
	灌木	头状沙拐枣	28.26	18.69	20.10	38.79	17.95
		梭梭	11.68	7.53	7.79	15.32	20.00
		多枝怪柳	27.12	22.03	21.25	43.28	22.60
	乔木	沙枣	20.03	15.32	14.32	29.64	21.20
		胡杨	24.85	13.23	19.14	32.37	16.00
C:P	草本	骆驼刺	266.22	314.88	122.67	437.54	34.38
		花花柴	188.72	144.75	112.77	257.52	26.53
		河西菊	327.33	392.95	146.86	539.82	35.76
	灌木	头状沙拐枣	339.96	234.99	253.39	488.39	19.30
		梭梭	146.59	85.90	95.50	181.40	19.08
		多枝怪柳	404.15	464.55	133.68	598.22	35.01
	乔木	沙枣	268.44	145.68	186.47	332.15	14.92
		胡杨	315.88	216.63	193.06	409.69	20.37
N:P	草本	骆驼刺	14.23	7.38	9.31	16.70	17.22
		花花柴	10.36	8.70	6.32	15.02	22.52
		河西菊	10.30	9.73	6.47	16.20	25.94
	灌木	头状沙拐枣	12.15	8.86	9.28	18.14	16.80
		梭梭	12.63	4.65	10.23	14.89	11.44
		多枝怪柳	14.87	12.72	6.14	18.86	29.39
	乔木	沙枣	13.77	8.04	9.82	17.86	19.13
		胡杨	12.82	7.95	10.07	18.02	20.91

表 4 主要植物种叶片 C、N、P 含量及其化学计量比的整体变异来源分析

Table 4 Analysis of the overall source of variation in leaf C, N, P contents and their stoichiometric ratios of major plant species

参数 Parameter	变异来源 Source of variation	df	离差平方和 Sum of deviation square	均方 Mean square	F	P
C	生活型 Life form(Lf)	2	197577	98788	67.85	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	物种 Spices (S)	7	296325	42332	58.38	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	月份 Month (M)	4	7104	1776	0.584	0.675
	生活型×月份 Lf×M	8	6394	799	0.594	0.78140
	物种×月份 S×M	28	40595	1450	4.153	$1.77 \times 10^{-7}^{***}$
N	生活型 Life form(Lf)	2	225	112.51	4.04	0.02 *
	物种 Spices (S)	7	2806.4	400.9	54.73	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	月份 Month (M)	4	296	74.03	2.671	0.0353 *
	生活型×月份 Lf×M	8	87.4	10.92	0.400	0.9187
	物种×月份 S×M	28	434.9	15.5	3.476	$4.68 \times 10^{-6}^{***}$
P	生活型 Life form(Lf)	2	2.766	1.3829	5.923	0.00349 **
	物种 Spices (S)	7	20.58	2.9401	31.42	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	月份 Month (M)	4	6.321	1.5803	7.952	$1.7 \times 10^{-5}^{***}$
	生活型×月份 Lf×M	8	2.198	0.2747	1.698	0.106517
	物种×月份 S×M	28	5.276	0.1884	5.383	$7.06 \times 10^{-10}^{***}$
C:N	生活型 Life form(Lf)	2	2	1.09	0.021	0.979
	物种 Spices (S)	7	4849	692.7	55.05	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	月份 Month (M)	4	977	244.25	5.55	0.000387 ***
	生活型×月份 Lf×M	8	174	21.69	0.473	0.87294
	物种×月份 S×M	28	500	17.9	2.309	0.00167 **
C:P	生活型 Life form(Lf)	2	32900	16450	1.572	0.212
	物种 Spices (S)	7	896665	128095	35.12	$<2 \times 10^{-16}^{***}$
	月份 Month (M)	4	354917	88729	11.09	$1.05 \times 10^{-7}^{***}$
	生活型×月份 Lf×M	8	70146	8768	1.299	0.2514
	物种×月份 S×M	28	238334	8512	9.031	$9.26 \times 10^{-16}^{***}$
N:P	生活型 Life form(Lf)	2	41.1	20.552	2.951	0.056
	物种 Spices (S)	7	386.7	55.24	12.69	$4.39 \times 10^{-12}^{***}$
	月份 Month (M)	4	212.3	53.08	9.352	$1.26 \times 10^{-6}^{***}$
	生活型×月份 Lf×M	8	72.5	9.07	2.106	0.0409 *
	物种×月份 S×M	28	215.3	7.69	4.971	$4.24 \times 10^{-9}^{***}$

*** 表示在 0.001 水平影响显著, ** 表示在 0.01 水平影响显著, * 表示在 0.05 水平影响显著

2.4 植物叶片 C、N、P 含量与 C:N、C:P、N:P 间的关系

8 种植物叶片 C、N、P 含量与 C:N、C:P、N:P 间的相关性结果表明(图 3),在整个生长阶段内,叶片 C 含量与 N、P 含量及 N:P 间无显著相关性($P>0.05$),与 C:P 呈极显著正相关($P<0.001$),与 C:N 呈显著正相关性($P<0.01$)。叶片 N 含量与 P 含量、C:P、C:N 之间呈极显著的相关关系,但与 N:P 之间无显著相关性。叶片 P 含量与 N:P、C:P、C:N 呈极显著的负相关($P<0.001$)。植物叶片 C:P 与 C:N、N:P 呈极显著正相关性。经综合分析 8 种植物叶片 C、N、P 含量及其各计量比值间的相关性,N、P 含量在塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带植物叶片中存在较高的耦合度,且 P 含量与化学计量比值之间的相关性极其显著,表明植物叶片中化学计量比的变化,P 含量起重要作用。

3 讨论

3.1 植物叶片 C、N、P 含量及其计量比随季节的动态变化特征

叶片是植物体吸收和贮存养分的主要器官,其养分和 C、N、P 含量及化学计量比的多少不仅影响植物的生产力,也能够反映植物的养分利用状况和对环境变化的适应能力。在不同生长季对 8 种植物进行采样分析

发现,植物叶片 C、N、P 含量及其比值的变化特征不仅与植物种类有关,而且在不同生长季节所表现出的差异也较明显。植物叶片在整个生长季的 C 含量基本保持不变,这与王飞^[32]及王明明等^[33]学者的研究结果较相似。C 是构成植物体“骨架”的主要元素,几乎不参与植物生产活动^[34],因此其含量受外界环境变化的影响较弱,并且植物体内含量相对较高,但本研究中头状沙拐枣叶片 C 含量在生长初期逐渐降低,8 月份升高,后期又出现降低,这可能是与头状沙拐枣叶片线形,叶面积小等自身结构特点有密切关系。8 种植物在整个生长季内叶片 N、P 含量整体上趋于 4、5 月份含量最高,之后逐渐降低,河西菊、胡杨、沙枣在 8—9 月份的浓度略有增加,这与孙世贤等^[35]学者的研究结果较相似。植物生长初期(4 月份),叶片细胞分裂迅速,需要大量的 N、P 营养元素合成蛋白质和核酸来维持生长速率,导致其他器官中的 N、P 转移到叶片中,从而叶片 N、P 含量较高;生长旺季,与叶片生物量的快速增加相比,植物对养分的吸收却跟不上细胞膨胀的速度,叶片 N、P 含量受到稀释效应;生长季结束时,叶片几乎停止生长,植物根系功能也得到加强,叶片中 N、P 含量会稍有升高,而叶片开始衰老时,其营养元素由枝条等其他器官进行回吸收,从而再次降低 N、P 含量^[36—37]。

C:N、C:P 是可以用来评估植物的生长速率、N 和 P 利用效率以及碳同化能力的重要指标^[38]。本研究中梭梭、花花柴等植物的生长符合生长速率假说,即生长速率高的植物叶片有较低的 C:N 和 C:P 比率^[39]。一般认为,植物叶片 C:N 和 C:P 随生长季推移逐渐升高,而且植物叶片 C:N 和 C:P 变化趋势与植物叶片 N、P 含量的变化趋势相反,这可能是叶片 N、P 的浓度受到叶片快速生长产生的稀释效应^[35]。塔里木盆地南缘的 8 种沙漠植物叶片 N、P 含量的季节性变化并非都能体现出上述规律,因为不同植物的生长策略会有不同,而且植物体的营养元素含量在季节变化过程中容易受到各种因素的综合影响,从而引起一定程度上的种间差异。有关研究表明,早生芦苇(*Phragmites australis*)和苦豆子(*Sophora alopecuroides*)叶片 N、P 含量随季节推移逐步减少,而 C:N、C:P 先升后降^[14,40],也不符合这一规律。N、P 被认为是陆地植物最主要的限制元素,叶片 N:P 通常可以用来确定植物潜在的 N 或 P 限制。本研究中沙枣和头状沙拐枣叶片 N:P 在整个生长季中呈“升-降-升”的变化,而其他 6 种植物呈先升高后降低的趋势,这大致上与叶片 P 含量的变化规律相反,这表明叶片 N:P 主要由 P 含量所决定,该结果与以往学者的报道一致^[32,41]。以往研究表明,N:P<14 表示 N 限制,N:P>16 表示 P 限制^[42],研究发现在生长季初期,8 种植物叶片 N:P 比值<14,植物的生长主要受 N 元素的限制,而之后植物叶片 N:P 的季节性变化差异较大,同一生活型植物之间也存在较大的种间差异,这可能与不同植物对氮、磷的特异性吸收差异有关,与以往研究的结论一致^[18]。C:N:P 能够反映竞争和防御性生活策略之间的平衡^[19]。从生长前期到中期(4—8 月份),叶片 N、P 含量逐渐降低,而 C 含量小幅度增加,说明植物采取了竞争策略。研究区的植物长期经受极端干旱的影响,植物通过增加叶片养分含量,能够快速合成额外的光合储存产物,避免叶片细胞渗透势过度降低,增强叶片渗透调节和吸水保水的能力,维持细胞代谢的正常进行^[43],因此植物采取了防御性的生长策略。

3.2 不同植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的季节变异特征

植物叶片营养元素含量与其自身结构特征和生长节律有关,植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的变异大

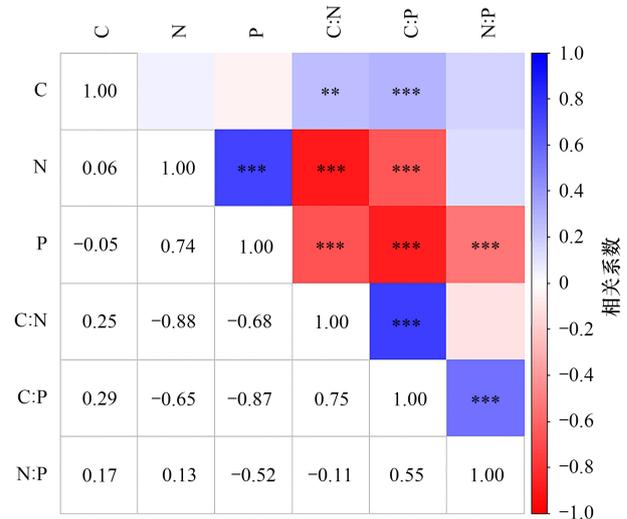


图 3 植物叶片 C、N、P 含量及其比值间的相关性

Fig. 3 Correlation between leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and their ratios

*** 表示在 0.001 水平影响显著, ** 表示在 0.01 水平影响显著, * 表示在 0.05 水平影响显著

小,反映出植物叶片碳、氮、磷含量的内稳性及其对生态环境变化的敏感性^[20]。通过研究不同生活型 8 种植物叶片 C、N、P 化学计量的季节变异特征发现,叶片碳、氮、磷含量及其比值在不同物种以及不同生长阶段间有较大的差异。8 种植物叶片 C、N、P 含量及计量比的变异系数由大到小依次为: P (32.39%)>C:P (25.67%)>N (20.96%)>N:P (20.42%)>C:N (19.83%)>C (6.49%),该排序结果与牛得草等^[41]的报道结果基本一致。叶片中的碳是植物通过光合作用从大气中吸收 CO₂来供给的,而 N 和 P 主要来自土壤,容易受到外界因素影响,并且其含量随植物生长各阶段进行功能性变化,因此植物叶片碳含量变异小,而氮和磷含量的变异较大。这一结果在不同生态系统中也得到了验证,如南方红豆杉(*Taxus chinensis*)人工林^[44]、湖滨湿地^[20]、青海黄土高寒区人工林^[45]等。有研究表明,不同生活型植物对环境的适应能力明显不同,因此在不同生长阶段的资源利用对策也存在较大差异^[46]。多年生草本植物骆驼刺的叶片化学计量指标在生长季内的变异较大(除了 C 含量外),而乔木植物沙枣和胡杨叶片的整体变异较小。

3.3 植物叶片 C、N、P 及其计量比的整体变异分析

研究表明,植物叶片 C、N、P 含量及其计量比主要受物种的影响,生长季节对 P 含量、C:N、C:P 变异的贡献也较大(表 4),但与牛得草^[41]和孙世贤等^[35]的研究结果相比,P 含量、C:P 变异的来源为物种而不是生长季节,这可能与不同物种对元素的特异性吸收有关。C 含量受生活型的影响较大,叶片碳含量是影响植物碳固定速率的重要因子,而不同生活型植物在碳固定过程中对养分利用效率的权衡策略不同,因此碳固定速率也存在差异,这与郁国梁等^[20]的研究结果一致。8 种植物叶片 N、P 含量及 C:N、C:P、N:P 的变异受生活型及生活型与生长季交互作用的影响相对较小甚至没有影响,这表明氮、磷在不同生活型植物之间的利用效率及其限制情况差异较小。所采集的植物叶片均来自相同的生长环境,因此生长区域差异的影响可以不予考虑,这更加凸显了植物种类对叶片元素含量及其计量比变化的影响作用,也表明了植物分化过程中不同植物对元素的吸收利用具有特异性。生长季节对化学计量的变异主要是季节变化引起的水热因子差异以及不同物候期植物本身对元素的吸收不同所致,尤其在土壤极其贫瘠的塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带土壤有效养分的释放和转移与土壤水分含量有较大的关系,因此叶片元素含量及其计量比易产生波动,如降雨较集中的 7 月份之后,叶片 N:P 开始下降,这可能是降雨使土壤淋溶,损失了土壤中有效态 N、P^[47]。此外,与其他研究中植物叶片化学计量特征的差异性,也可以说明无论是大尺度或小尺度,单次采样分析不能够真实的反映出物种的实际情况,尤其是变异较大的 P 而言误差会更大,因此多时段、跨区域的采样更具科学合理性。

3.4 植物叶片 N、P 含量与 N:P 之间的关系

Elser 等学者认为植物体内营养元素之间具有内在的耦合机制,这主要体现在植物组织中 C、N、P 含量及其计量比之间的相关性方面^[48]。8 种植物叶片 N、P 含量间存在极显著的正相关关系($P < 0.001$,图 3),说明研究区植物叶片 N、P 元素在植物生长过程中的变化存在协调作用,这是植物能够稳定健康生长的有力保障,李征等^[12]、王飞等^[32]、Liu R S 等^[49]学者的研究结果也证明了这一规律。N:P 与叶片 P 含量呈现显著负相关,而与 N 含量间无显著相关性,这与 Güsewell^[50]、吴统贵等^[36]的结论相同,可见,植物叶片 N:P 的季节动态变化主要受 P 含量的影响。叶片生态化学计量特征随着植物生长季和物候期的变化而不断变化,通常在生长初期叶片 N:P 较低,生长旺季前期叶片生长加快,其生物量在短期内急剧增加,N、P 含量被稀释,且 P 受影响程度更大,从而导致 N:P 显著升高。7—8 月份植物进入迅速生长期,需要大量的 rRNA(主要 P 库)的参与,以满足生长所需要的蛋白质含量,这在一定程度上提升植物细胞中 P 含量的积累,从而降低 N:P^[51],当叶片成熟稳定时,叶片 rRNA 中 P 需求下降,使得 N:P 再次升高。此外,叶片成熟时的 N:P 接近全年平均值且较稳定,这与赵亚芳等^[52]的结果相同,因此,若考虑实验条件等因素的限制,该时期是植物一次性采样分析研究的最适时期。

4 结论

综上所述,塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带不同生活型 8 种植物叶片 C 含量相对稳定,N、P 含量随着生

长季的变化逐渐减少,而 C:N、C:P、N:P 的变化规律不一致,说明不同生长季植物对养分的需求和利用效率不同,体现了植物的资源竞争性和不利环境的防御性生长策略。在整个生长季内植物叶片 N、P 含量、C:P 的变异较大,但 C 含量、N:P、C:N 的变异相对较小,且植物叶片 N、P 含量间存在极显著的正相关关系 ($P < 0.001$),N 含量与 N:P 间无显著相关性 ($P > 0.05$),而 P 含量则与 N:P 间呈现显著负相关,表明植物叶片 N、P 含量之间存在较强的协调作用。8 种植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的变异主要受物种、生长季及其两者交互作用的影响,但受生活型的影响较小,意味着不同生活型植物之间的养分利用效率及其限制情况差异较小,故物种保护时需要考虑在不同生长季节制定相应的管理措施。研究结果可以为荒漠生态系统不同生长季内的养分管理提供参考依据,但本研究只能反映一个生长季内 8 种荒漠植物的养分调节规律,因此需要进一步持续观测和探讨多个生长季的 C、N、P 生态化学计量特征的动态变化,才更能明确的掌握荒漠植物的生存策略。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 陈军强,张蕊,侯宸亮,马丽娜,丁路明,龙瑞军,尚占环. 亚高山草甸植物群落物种多样性与群落 C、N、P 生态化学计量的关系. 植物生态学报, 2013, 37(11): 979-987.
- [3] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [4] 曾德慧,陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [5] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. Functional Ecology, 2003, 17(1): 10-19.
- [6] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(2): 354-361.
- [7] Wang Z N, Lu J Y, Yang M, Yang H M, Zhang Q P. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaves of differently aged lucerne (*Medicago sativa*) stands. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1062.
- [8] 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.
- [9] Luo Y, Peng Q W, Li K H, Gong Y M, Liu Y Y, Han W X. Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, China. CATENA, 2021, 199: 105100.
- [10] 巴格登,王文栋,许仲林,景云云,白悦莹,李晓雨. 喀纳斯天然林乔灌木叶片及土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2023, 43(21): 8749-8758.
- [11] 朱亮,顾国军,徐振锋,游成铭,牟凌,丁爽,曾欣,吴福忠. 北亚热带常绿阔叶林乔灌木物种的碳氮磷生态化学计量比. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1277-1285.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Dong C G, Qiao Y N, Cao Y, Chen Y M, Wu X, Xue W Y. Seasonal variations in carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of a *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Hilly Region, China. Forests, 2021, 12(2): 214.
- [17] 王浩伊,满秀玲,王军,朱哲圣,尚友贤. 大兴安岭北部 2 种不同生活型针叶树种叶片生态化学计量特征研究. 北京林业大学学报, 2023, 45(10): 36-46.
- [18] 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.
- [19] Rong Q Q, Liu J T, Cai Y P, Lu Z H, Zhao Z Z, Yue W C, Xia J B. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China. Ecological Engineering, 2015, 76: 57-65.
- [20] 郁国梁,王军强,马紫荆,刘彬,尤思学,樊佳辉. 博斯腾湖湖滨湿地优势植物叶片碳、氮、磷化学计量特征的季节动态及其影响因子. 植物资源与环境学报, 2022, 31(5): 9-18.
- [21] 刘京涛,李安琦,孙景宽,宋爱云,夏江宝. 黄河三角洲贝壳堤湿地优势灌木碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(10): 3805-3815.
- [22] 岳泽伟,李成道,李磊,李向义,林丽莎. 骆驼刺叶形态和荧光参数对光照的响应. 干旱区研究, 2020, 37(3): 722-728.
- [23] 王波,曾凡江,张波,高欢欢,张玲,李梅梅,罗瀚林,李世民. 骆驼刺叶片形态和叶绿素荧光特性对不同潜水埋深的响应. 草业科学, 2018, 35(3): 606-613.
- [24] Zhang Y L, Du Y, Guo Z C, Chai X T, Zhang B, Tariq A, Zhang Z H, Zeng F J. Intraspecific trait variation and coordination of leaf economics

- spectrum in *Elaeagnus angustifolia* across three basins in Central Asia. *Plant Ecology*, 2023, 224(4): 325-334.
- [25] 马洋, 王雪芹, 张波, 刘进辉, 韩章勇, 唐钢梁. 风蚀和沙埋对塔克拉玛干沙漠南缘骆驼刺水分和光合作用的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 491-498.
- [26] 鲁建荣, 李向义, 薛伟, 林丽莎, 李磊, 张新林. 两种荒漠植物叶片脱水下水分生理和 PS II 活性特征. *西北植物学报*, 2013, 33(7): 1427-1434.
- [27] 邢鹏, 臧永新, 闵孝君, 巴贺贾依娜尔·铁木尔别克, 马剑英. 塔克拉玛干沙漠南缘防护林和自然群落中多枝怪柳的光合特征及水分利用效率. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 768-776.
- [28] 平川, 王传宽, 全奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响. *生态学报*, 2014, 34(8): 1965-1974.
- [29] 毛东雷, 雷加强, 李生字, 再努拉·热和木吐拉, 王翠, 周杰. 策勒绿洲-沙漠过渡带小气候的空间差异. *中国沙漠*, 2013, 33(5): 1501-1510.
- [30] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1997.
- [31] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [32] 王飞, 郭树江, 张卫星, 王方琳, 韩福贵, 李金辉. 民勤荒漠区主要灌木叶片 C、N、P 化学计量特征的季节变化. *西北植物学报*, 2020, 40(1): 121-129.
- [33] 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.
- [34] 雍艳华, 张霞, 王绍明, 吴玲. 新疆典型盐生植物营养器官盐分积累与生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1267-1275.
- [35] 孙世贤, 运向军, 吴新宏, 卫智军, 姜超, 刘文学. 荒漠草原主要植物种群生态化学计量学特征季节变化. *生态环境学报*, 2018, 27(1): 47-54.
- [36] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 23-28.
- [37] 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.
- [38] Li H L, C. Crabbe M J, 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.
- [39] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 121-130.
- [40] 崔东, 陈亚宁, 李卫红, 朱成刚. 伊犁河谷苦豆子 C、N、P 含量变化及化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(17): 6163-6170.
- [41] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 317-325.
- [42] 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.
- [43] 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.
- [44] 陈黎, 刘成功, 钱莹莹, 唐晓蝶, 王生树, 李志东, 李燕, 崔珺. 南方红豆杉人工林针叶 C、N、P 化学计量特征. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2021, 45(5): 53-61.
- [45] 温文杰, 王冬梅. 青海黄土高寒区 4 种典型人工林树木叶片碳氮磷含量及化学计量特征. *林业科学*, 2022, 58(1): 22-31.
- [46] 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.
- [47] Lin Y M, Chen A M, Yan S W, Rafay L, Du K, Wang D J, Ge Y G, Li J. Available soil nutrients and water content affect leaf nutrient concentrations and stoichiometry at different ages of *Leucaena leucocephala* forests in dry-hot valley. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(2): 511-521.
- [48] 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. *The New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [49] 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.
- [50] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *The New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [51] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 765-771.
- [52] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 王国兴, 孙鹏跃, 白小芳. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化. *植物学报*, 2014, 49(5): 560-568.