

DOI: 10.20103/j.stxb.202503100526

艾孜买提·艾尔西丁, 孙杰, 李敏, 穆耶赛尔·阿西木, 阿曼古丽·吾夏热, 孙倩. 艾比湖荒漠植物叶片与土壤生态化学计量特征及驱动因素. 生态学报, 2026, 46(6): - .

Aizimaiti · Aierxiding, Sun J, Li M, Muyaier · Aximu, Amanguli · Wugare, Sun Q. Stoichiometric coupling between foliar and edaphic nutrients in the Ebinur Lake desert ecosystem, Northwest China. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(6): - .

艾比湖荒漠植物叶片与土壤生态化学计量特征及驱动因素

艾孜买提·艾尔西丁^{1,2,3}, 孙杰^{1,2,3,*}, 李敏^{1,2,3}, 穆耶赛尔·阿西木^{1,2,3}, 阿曼古丽·吾夏热^{1,2,3}, 孙倩⁴

1 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830017

2 新疆大学绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830017

3 新疆大学新疆精河温带荒漠生态系统教育部野外科学观测站, 乌鲁木齐 830017

4 新疆农业大学林学与风景园林学院, 乌鲁木齐 830052

摘要:本研究于艾比湖自然保护区采集梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)等 9 种典型荒漠植物的叶片与土壤,测定碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比,结合地统计学分析与结构方程模型(Structural equation modeling, SEM)揭示植物-土壤元素互作机制。结果表明:(1)研究区植物叶片 C、N、P 含量为(456.71±168) g/kg、(16.80±4.23) g/kg、(1.36±0.5) g/kg,低于全球植物平均水平,叶片 N:P<14,表明艾比湖典型荒漠植物主要受 N 限制。(2)不同生活型植物叶片 C、N、P 含量也有所差异,C 在三种生活型植物中差异不显著,N 含量关系为灌木(17.92±3.71) g/kg>草本(17.54±4.91) g/kg>乔木(15.14±3.31) g/kg,并且灌木与乔木 N 含量存在显著分异($P<0.05$)。叶片 P 在草本与灌木之间存在极显著差异($P<0.01$),而草本与乔木之间具有显著差异($P<0.05$)。(3)土壤 C、N、P 平均值为 1.93 g/kg、0.58 g/kg、0.33 g/kg,显著低于全国平均水平,其贫瘠化与植被稀疏导致的有机质缺乏及盐渍化相关。(4)植物叶片 N-P 异速指数(allometric exponent, α)呈现生活型特异性,草本、灌木的 $\alpha<1$ 反映快速 P 周转策略,而乔木 $\alpha=1.214$ 表明保守型 N 利用。(5)由冗余分析(RDA)得到,土壤 N:P 为叶片计量分异的主控因子(解释量 12.6%, $P<0.05$)。总体来说,艾比湖荒漠土壤 N 匮乏,土壤 P 有效性低,土壤 N、P 矿化能力受高 pH 的盐渍化环境与有机质输入不足的抑制。土壤环境因子的异质性驱动植物形成生活型依赖性适应策略,草本通过加速 P 周转维持快速生长,灌木需优化 P 获取效率,而乔木则依赖保守型养分驻留以应对慢性 N 胁迫。本研究结果将为深入解析荒漠植物叶片-土壤系统的养分耦合机制提供关键证据,并为退化荒漠生态系统的植被恢复与可持续管理实践提供科学依据。

关键词:艾比湖;化学计量特征;植物叶片;土壤环境因子;异速指数

Stoichiometric coupling between foliar and edaphic nutrients in the Ebinur Lake desert ecosystem, Northwest China

AIZIMAITI · Aierxiding^{1,2,3}, SUN Jie^{1,2,3,*}, LI Min^{1,2,3}, MUYESAIER · Aximu^{1,2,3}, AMANGULI · Wugare^{1,2,3}, SUN Qian⁴

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education; Xinjiang University, Urumqi 830017, China

3 Jinghe Temperate Desert Ecosystem Field Scientific Observation Station, Ministry of Education; Xinjiang University, Urumqi 830017, China

4 College of Forestry and Landscape Architecture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金(2022D01C679);国家自然科学基金(42467012);新疆大学博士科研启动基金项目(BS180242)

收稿日期:2025-03-10; **网络出版日期:**2025-00-00

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

Abstract: This study collected leaves and soil from nine typical desert plant species, including *Haloxylon ammodendron* and *Artemisia desertorum* in the Ebinur Lake Nature Reserve, measuring carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents and their stoichiometric ratios. Geostatistical analysis and structural equation modeling (SEM) were employed to reveal the plant-soil interaction mechanisms. The results indicate that: (1) The average leaf C, N, and P contents in the study area were (456.71 ± 168) g/kg, (16.80 ± 4.23) g/kg, and (1.36 ± 0.5) g/kg, respectively, which are lower than the global averages for plants; with leaf N:P < 14, indicating that typical desert plants in Ebinur Lake are primarily N-limited. (2) Leaf C, N, and P contents also varied among different plant life forms: C did not differ significantly among the three life forms; N content ranked as shrubs (17.92 ± 3.71) g/kg > herbs (17.54 ± 4.91) g/kg > trees (15.14 ± 3.31) g/kg, with a significant difference between shrubs and trees ($P < 0.05$). Leaf P showed extremely significant differences between herbs and shrubs ($P < 0.01$), and significant differences between herbs and trees ($P < 0.05$). (3) Soil C, N, and P averages were 1.93 g/kg, 0.58 g/kg, and 0.33 g/kg, significantly lower than the national averages, with impoverishment related to insufficient organic matter input due to sparse vegetation and salinization. (4) The allometric exponent (α) of plant leaf N-P exhibited life-form specificity: herbs and shrubs with $\alpha < 1$ reflect a rapid P turnover strategy, while trees with $\alpha = 1.214$ indicate a conservative N use strategy. (5) Redundancy analysis (RDA) identified soil N:P as the main controlling factor for leaf stoichiometric divergence (explaining 12.6% of the variance, $P < 0.05$). Overall, the desert soil in Ebinur Lake is characterized by N deficiency and low P availability, with soil N and P mineralization capacities inhibited by high-pH saline conditions and insufficient organic matter input. The heterogeneity of soil environmental factors drives plants to form life-form-dependent adaptation strategies: herbs maintain rapid growth by accelerating P turnover, shrubs optimize P acquisition efficiency, while trees rely on conservative nutrient retention to cope with chronic N stress. These findings provide critical evidence for elucidating nutrient coupling mechanisms in the leaf-soil system of desert plants and offer a scientific basis for vegetation restoration and sustainable management practices in degraded desert ecosystems.

Key Words: Ebinur Lake; stoichiometric characteristics; plant leaves; soil environmental factors; allometric exponent

生态化学计量学的研究涵盖了从个体到种群再到区域的多个层次,通过解析生物体元素组成与环境资源的动态平衡关系,为揭示植物-土壤元素计量关系及其对养分循环的调控机制提供理论框架^[1]。植物作为生态系统的核心组分,通过“源-汇”功能驱动生物地球化学循环,地上部叶片的光合固碳(C)与地下根系的养分吸收协同调控生态系统能-质通量的变化^[2]。植物叶片作为荒漠绿色植物进行蒸腾作用和光合转化的重要场所,其对土壤环境因子的反馈作用较为强烈^[3],其化学计量特征对荒漠生态系统平衡机制有一定的指示作用^[4]。干旱条件下植物将更多的氮(N)分配到植物叶片以提高植物抗干旱的能力^[5],中国西北地区荒漠植物红砂(*Reaumuria soongarica*)的茎和根的N含量低于叶片,但是磷(P)含量和N:P值在器官间差异并不显著^[6]。因此,植物不同功能器官化学计量,在不同气候环境条件下会做出相适应的元素分配方式来应对来自环境胁迫的作用。叶片C:N、N:P、C:P等化学计量比能揭示植物生长、养分利用策略以及生态系统功能^[7],C:N值低的植物具有较高的生长速率,N:P值还可以反映植物对不同养分的相对需求等,是植物元素循环的重要指标^[8]。通过对叶片化学计量N、P的分析可以探讨叶片N-P异速指数(allometric exponent, α)^[9],描述了叶片N、P含量变化速率的快慢^[10]。田地等^[11]对全球温带及热带植物叶片N-P异速指数的研究得出其平均值在2/3左右,在我国对黑河流域^[12]针叶林叶片N-P异速指数研究其值为0.71,说明不同生态系统植物叶片异速指数存在差异。然而,干旱区植物如何通过异速生长协调N-P平衡以应对水盐双重胁迫,仍是当前研究的薄弱环节。通过对异速指数与土壤-植物化学计量的动态平衡以及环境因子的相关性研究,揭示荒漠生态系统影响植物叶片N-P异速指数的因子及其相关性的显著程度,可为极端胁迫下植物养分协同适应策略及荒漠生态系统元素循环的内在机制研究提供关键科学证据。

C、N、P作为构成土壤物质的基本化学元素,在土壤质地、有机质以及健康度等检测当中起着关键的作用

用^[13]。植物物质循环由叶片光合作用与植物根系的吸收转化为主导^[14],植物叶片与土壤化学计量特征关系的研究有助于理解植物-土壤物质化学循环的动态过程^[15]。根据李比希最小因子理论可知,土壤中缺乏植物所需的化学营养元素对植物生长起限制作用^[16]。艾比湖荒漠生态系统中土壤贫瘠,水分稀少^[17],水盐双重胁迫对当地植物的生存策略和环境适应能力是一种考验^[18]。通过对艾比湖荒漠生态系统生态化学计量特征的研究,揭示植物-土壤 C、N、P 元素的交互作用和平衡机制,有助于解释在水盐胁迫下植物叶片和土壤化学计量的耦合关系、吸收矿物质的转化过程^[19]。

艾比湖降水稀少且蒸发量大,土壤盐碱化成为影响当地植物生长的主要环境胁迫因素之一^[20],导致该地区植被简单、群落结构单一^[21]。先前对艾比湖荒漠植物特征的研究主要关注植被水分来源^[22]、叶功能变异^[23]、植物功能性状对水盐变化的响应等^[24]。在艾比湖 N、P 缺乏的荒漠生态系统中,土壤化学计量对植物的限制作用以及在胁迫环境中植物叶片 N-P 异速指数的驱动机制和影响因素尚不清楚。本研究选定艾比湖国家级自然保护区内阿其克苏河北侧至木特塔尔沙漠南缘的荒漠生态系统为研究区域,以该区域内的典型植物物种和土壤为研究对象,聚焦荒漠植物叶片与土壤 C、N、P 生态化学计量特征、植物叶片 N-P 异速指数,剖析叶片和土壤生态化学计量之间的关联性,探讨土壤环境因子对植物叶片-土壤生态化学计量的影响。通过该研究,能够更深入的了解荒漠生态系统的养分循环机制^[25],为保护艾比湖荒漠植物生物多样性和区域生态平衡发挥积极作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

新疆艾比湖湿地国家级自然保护区位于新疆维吾尔自治区西北部、准噶尔盆地西南缘,在博尔塔拉蒙古自治州精河县境内。保护区总面积 2670.95 km²,北纬 44°30′—45°09′,东经 82°36′—83°50′,是该地区最低洼的区域和水盐汇集的重要中心。该区域属于典型的内陆湿地与荒漠植被复合生态系统^[26]。年平均气温为 7.9℃,年积温范围在 3000—3400℃之间。蒸发量高达 1662 mm,全年日照时数约为 2722.6 h,年降水量低于 100 mm,加之湖床盐渍化严重,盐尘暴灾害频发,伴随区域性沙尘天气,对气候变化和人类活动较为敏感^[27],土壤盐分含量较高,碱性较强,土壤质地相对较差。梭梭(*Haloxylon ammodendron*),芦苇(*Phragmites australis*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)等是该区域的典型荒漠植物种类。阿其克苏河作为艾比湖不可或缺的水源之一,坐落于保护区东侧,对周边土壤水盐含量产生了显著影响,使保护区内植被的分布也呈现出与河岸距离对应的梯度变化特点^[28]。

1.2 样地设置

在艾比湖湿地国家级自然保护区东大桥保护站内,沿着阿其克苏河北侧至木特塔尔沙漠的方向,设置了 1 条样带,每隔 500 m 的间距设置了样地,共计 14 个样地,在样地内布设样方(图 1)。由于 10 m×10 m 的样方已涵盖绝大多数植物种,且在样方外未发现或仅发现了 1 种植物,因此乔木和灌木样方均采用 10 m×10 m 的调查规格。在每个乔木和灌木样方内,设置 1 个 1 m×1 m 的小样方用于草本植物的观察与记录。通过样方调查选取典型荒漠植物物种作为研究对象。

1.3 样品与测定

选取典型荒漠植物(表 1),梭梭、沙蒿(*Artemisia desertorum*)、碱蓬、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)、罗布麻、胡杨(*Populus euphratica*)、刺沙蓬(*Salsola tragus*) 9 种植物为研究对象。在新疆艾比湖荒漠区域的每个样地中,采集典型植物的叶片样本,选取 5 个健康无病虫害、完全成熟且充分暴露在阳光下的个体进行叶片采集。在实验室中,将叶片样品在 70℃ 下烘干至恒重,并通过研磨和过筛等步骤,为后续的化学实验测定做好准备。叶片化学实验测定中,植物叶片 C 的测定,使用重铬酸钾容量法;叶片 N 的测定,采用了凯氏定氮法;P 的测定,则采用 HClO₄-H₂SO₄ 消解-钼锑抗比浊法。

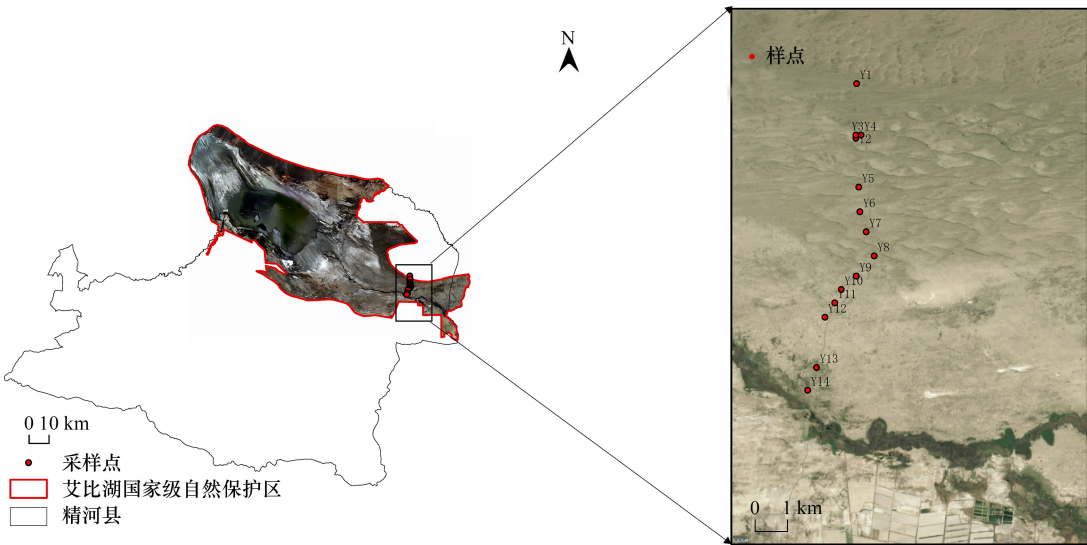


图 1 样地分布图

Fig.1 Sample Plot Distribution Map

表 1 样地采集信息表

Table 1 Sample plots to collect information

样地号 Plot number	荒漠典型植物物种名称 Scientific Names of Representative Desert Plant Species
Y1	梭梭、沙蒿、刺沙蓬 <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Salsola tragus</i>
Y2	梭梭、沙蒿、沙拐枣 <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Calligonum mongolicum</i> Turcz
Y3	沙蒿、刺沙蓬、膜果麻黄、碱蓬、梭梭 <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Salsola tragus</i> , <i>Ephedra przewalskii</i> , <i>Suaeda glauca</i> , <i>Haloxylon ammodendron</i>
Y4	梭梭、骆驼刺、刺沙蓬、碱蓬 <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Alhagi sparsifolia</i> , <i>Salsola tragus</i> , <i>Suaeda glauca</i>
Y5	梭梭、刺沙蓬、沙蒿、骆驼刺 <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Salsola tragus</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Alhagi sparsifolia</i>
Y6	胡杨、沙蒿、刺沙蓬 <i>Populus euphratica</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Salsola tragus</i>
Y7	胡杨、琵琶柴、沙蒿、骆驼刺 <i>Populus euphratica</i> , <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Alhagi sparsifolia</i>
Y8	胡杨、琵琶柴、梭梭 <i>Populus euphratica</i> , <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Haloxylon ammodendron</i>
Y9	梭梭、琵琶柴、骆驼刺、罗布麻、胡杨 <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Alhagi sparsifolia</i> , <i>Apocynum venetum</i> , <i>Populus euphratica</i>
Y10	琵琶柴、沙蒿、胡杨、骆驼刺 <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Artemisia desertorum</i> , <i>Populus euphratica</i> , <i>Alhagi camelorum</i>
Y11	胡杨、琵琶柴、刺沙蓬、碱蓬 <i>Populus euphratica</i> , <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Salsola tragus</i> , <i>Suaeda glauca</i>
Y12	胡杨、琵琶柴、碱蓬、梭梭、骆驼刺 <i>Populus euphratica</i> , <i>Reaumuria soongorica</i> , <i>Suaeda glauca</i> , <i>Haloxylon ammodendron</i> , <i>Alhagi sparsifolia</i>
Y13	胡杨、碱蓬、琵琶柴 <i>Populus euphratica</i> , <i>Suaeda glauca</i> , <i>Reaumuria soongorica</i>
Y14	胡杨、罗布麻 <i>Populus euphratica</i> , <i>Apocynum venetum</i>

在 14 个样地中,针对选取的 9 种典型的荒漠植物,通过 5 点取样法采集 0—20 cm 土壤,并保存在封口袋中带回实验室进行化学指标测量。在测定土壤 pH 值时,将水和土样以 2.5:1 的比例混合,并使用 pH 计进行测量。使用电导率测试仪测定土壤电导率(EC),用烘干法测定土壤含水量(SWC)。土壤有机质的测定采用

了重铬酸钾容量法,全 N 的测定则采用了半微量凯氏法,全 P 含量采用氢氧化钠碱熔法处理土壤样品,使其溶融并提取出待测液,运用钼蓝比色法准确测定待测液中的 P 含量。

1.4 数据分析

使用 Excel 和 SPSS25.0 对 14 个样地及选取的 9 种典型植物的植物叶片和土壤 C、N、P 以及环境因子进行归类统计分析,并且将典型荒漠植物划分为草本、灌木、乔木 3 种生活型植物,其中沙蒿、碱蓬、刺沙蓬划分为草本植物,骆驼刺、罗布麻、琵琶柴、膜果麻黄划分为灌木植物,梭梭和胡杨划分为乔木植物。采用 R 语言的“ggplot2”与“ggpubr”包制作箱线图,分析各植物功能群的化学计量特征与差异。

使用 SPSS 25.0 分析计算 3 种功能群植物的植物叶片 N-P 异速指数,其计算公式如下:

$$N = \beta P^\alpha \quad (1)$$

式中, N 与 P 为植物叶片 N、P 的含量, α 和 β 分别表示叶片 N 浓度和 P 浓度的对数线性回归曲线的斜率(异速指数)和截距(归一化常数),对植物叶片 N 和 P 含量数据进行 \log_{10} 变换。

使用 R 语言中的“ggcor”、“dplyr”、“ggplot2”、“vegan”包对植物叶片和土壤化学计量进行 Pearson 相关性分析以及 Mantel test 分析影响异速指数的因子。采用结构方程模型(Structural equation modeling, SEM)分析土壤环境因子土壤含水量(SWC)、土壤电导率(EC)与土壤化学计量对植物叶片化学计量比的影响,SEM 通过 R 语言中的“lavaan”、“Hmisc”、“semPlot”包实现路径分析。

2 结果与分析

2.1 不同生长型植物叶片化学计量特征

由(图 2)可知,植物叶片元素含量在 3 种生活型植物间存在差异。研究区植物叶片 C、N、P 的平均值为 (456.71 ± 168) g/kg、 (16.80 ± 4.23) g/kg、 (1.36 ± 0.50) g/kg,草本 C 含量均小于木本植物,C 在三种生活型植物中的含量为乔木 (506.01 ± 205.77) g/kg > 灌木 (438.84 ± 124.72) g/kg > 草本 (432.15 ± 172.89) g/kg。其次叶片 N 含量关系为灌木 (17.92 ± 3.71) g/kg > 草本 (17.54 ± 4.91) g/kg > 乔木 (15.14 ± 3.31) g/kg。最后叶片 P 在草本与灌木之间存在极显著差异($P < 0.01$),而草本与乔木之间是显著差异($P < 0.05$)。其含量关系为草本 (1.68 ± 0.47) g/kg > 乔木 (1.26 ± 0.51) g/kg > 灌木 (1.07 ± 0.30) g/kg。叶片化学计量 N:P 关系为灌木 (17.25 ± 3.66) > 乔木 (13.43 ± 4.49) > 草本 (11.23 ± 3.75) ,灌木与草本存在极显著差异($P < 0.01$),而叶片 C:P 均值的大小也呈现相同规律。其次,植物叶片 C:N 在 3 种生活型方面无显著差异。

2.2 土壤环境的化学计量特征

经方差分析可知,3 种不同生活型植物的土壤化学计量特征存在显著差异。其中,研究区植物土壤 C 平均值为 (1.93 ± 0.92) g/kg,含量顺序依次为:灌木 (2.5 ± 1.42) g/kg > 乔木 (2.31 ± 1.67) g/kg > 草本 (1.31 ± 1.16) g/kg。其中灌木与草本植物土壤 C 含量存在显著差异($P < 0.05$)。土壤 N 含量范围为 0.36—1.01 g/kg,平均值为 (0.58 ± 0.20) g/kg,含量平均值的关系为:灌木 (0.65 ± 0.19) g/kg > 乔木 (0.61 ± 0.20) g/kg > 草本 (0.50 ± 0.19) g/kg。土壤 P 含量范围为 0.22—0.52 g/kg,平均值为 (0.33 ± 0.07) g/kg,含量平均值的关系为:乔木 (0.34 ± 0.09) g/kg > 灌木 (0.32 ± 0.09) g/kg > 草本 (0.31 ± 0.05) g/kg,并且 3 种不同生活型植物土壤 P 含量无显著差异(图 3)。

2.3 叶片与土壤化学计量 Mantel test 相关性分析

对植物进行 Pearson 相关性分析表明,土壤 C、C:P、SWC 与叶片 N 显著正相关($P < 0.05$)。其次土壤 C:N 与叶片 N 极显著正相关($P < 0.01$),土壤 N:P 与叶片 N:P 显著正相关($P < 0.05$)(图 4)。而土壤化学计量之间,土壤 C 与土壤 N、P 分别存在极显著正相关($P < 0.01$)与显著正相关($P < 0.05$)关系。其次环境因子之间 SWC 与 pH、EC 分别显著正相关($P < 0.05$)和极显著正相关($P < 0.01$)。研究区不同生活型植物叶片 N-P 异速指数(α)有所不同,草本、灌木、乔木异速指数分别为 0.35、0.43、1.21。Mantel test 相关性分析表明,植物叶片 N-P 异速指数与植物叶片 C、N:P 存在极显著相关关系($P < 0.001$),其次与土壤 C、C:P、SWC 显著相关($P < 0.05$)。

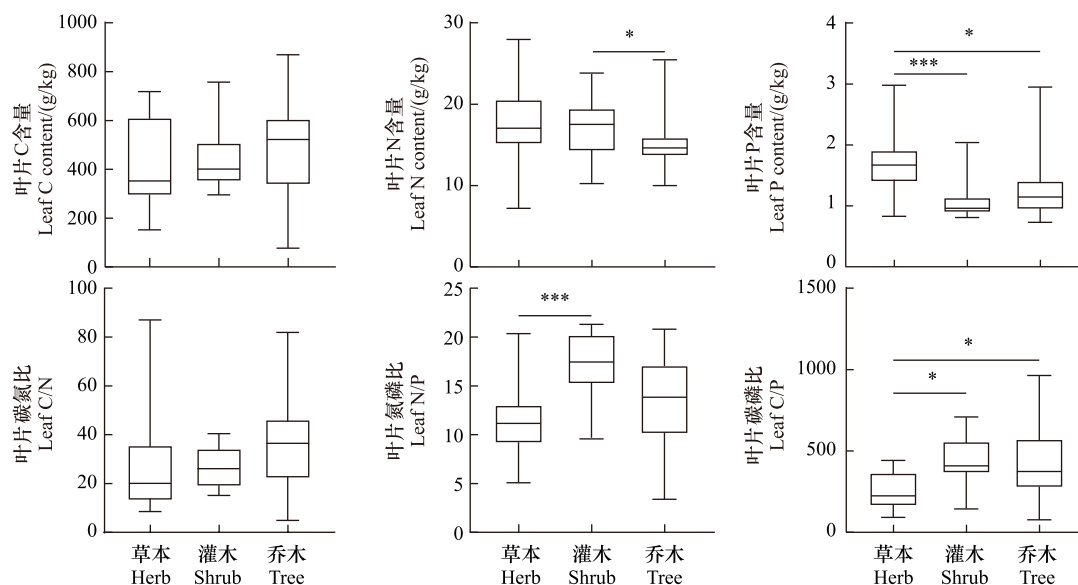


图2 植物叶片化学计量特征

Fig.2 Graphical of stoichiometric characteristics of plant leaves

* 表示在 0.05 水平显著; ** 表示在 0.01 水平显著; Herb(草本)、Shrub(灌木)、Tree(乔木)

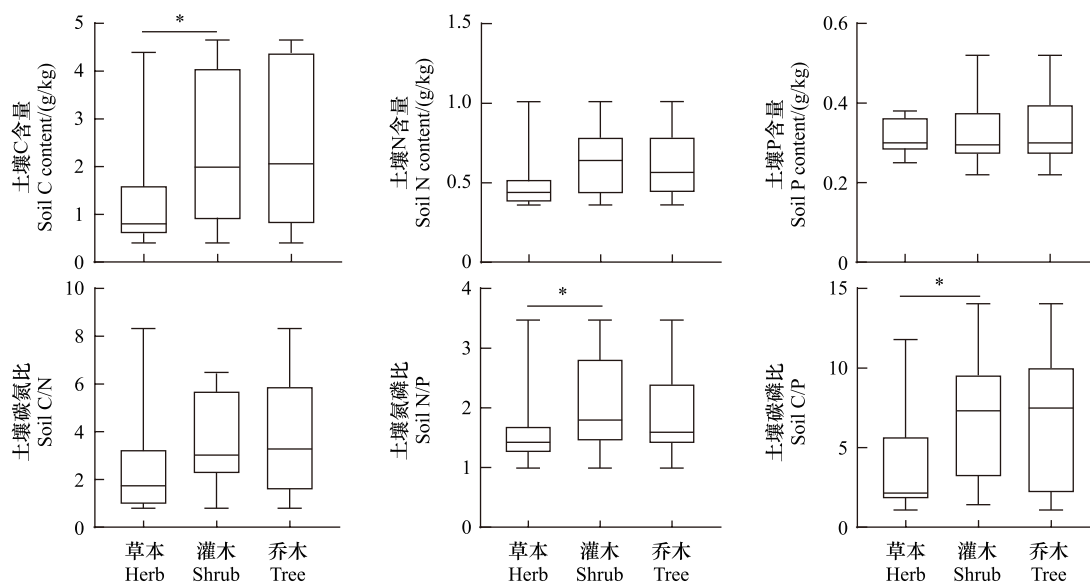


图3 土壤生态化学计量特征分析图

Fig.3 Graphical representation of soil ecological stoichiometric characterization

* 表示在 0.05 水平显著; ** 表示在 0.01 水平显著, Herb(草本)、Shrub(灌木)、Tree(乔木)

2.4 环境因子-土壤元素级联效应对叶片化学计量的调控路径

基于结构方程模型解析土壤环境因子(SWC、EC)、土壤化学计量(C、N、P)与植物叶片化学计量比(C:N、C:P、N:P)的级联效应(图5)。结果显示:环境因子对土壤元素具有直接驱动效应:SWC与土壤C、N、P均呈极显著正相关路径系数($\mu=0.65$ ($P<0.01$), 0.45 ($P<0.01$), 0.19 ($P<0.05$)),而EC仅显著促进土壤C、P积累($\mu=0.41, 0.43, P<0.01$),对N无显著调控作用。土壤与植物叶片化学计量之间,土壤C与叶片C:N、C:P负

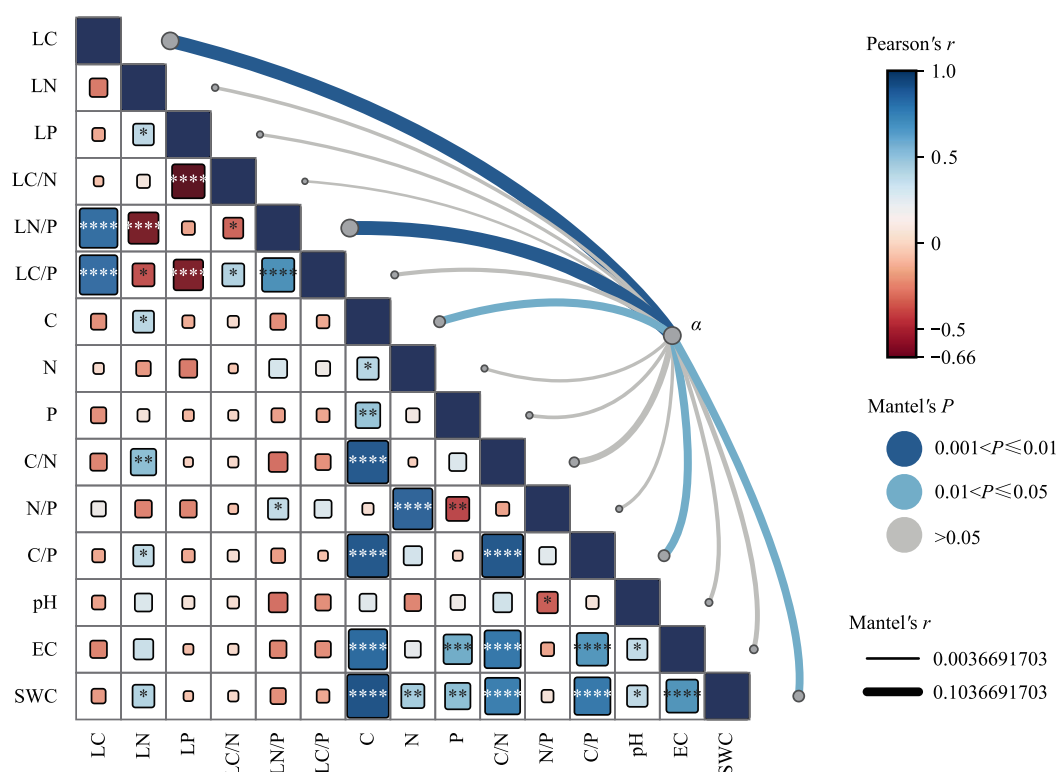


图4 异速指数与植物叶片、土壤化学计量的相关性分析

Fig.4 Coupling Correlation Analysis between Allometric Scaling Indices and Leaf-Soil Stoichiometric Traits in Arid Desert Ecosystems

*表示在0.05水平显著,**表示在0.01水平显著;图中,正方形点面积的大小反映了相关系数的绝对值大小,面积越大,绝对值也越大。 α 为异速指数, α 与相关性热图因子的连线的粗细表示相关性的强弱;LC/LN/LP/LN/P/LC/N/LC/P表示叶片C、叶片N、叶片P、叶片N:P、叶片C:N、叶片C:P;C/N/P/C/N/N/P/C/P表示土壤C、土壤N、土壤P、土壤C:N、土壤N:P、土壤C:P

相关,和N:P呈正相关。其次,土壤N与植物叶片化学计量比正相关,而P与植物叶片化学计量比负相关。上述结果表明,荒漠植物叶片的化学计量响应并非环境胁迫的直接结果,而是通过土壤元素库的“过滤效应”实现层级调控,这为理解干旱区植物养分限制机制提供了系统视角。由冗余分析(RDA)可以看出,土壤N:P、土壤C:N、土壤pH的箭头连线最长,而其他土壤环境因子连线长度则近乎一致(图6)。由蒙特卡洛检验分析得知,对叶片化学计量解释程度最高的环境因子为土壤N:P(12.6%),并且存在显著性($P < 0.05$),其次是土壤C:N(8.2%)。土壤N:P是影响该研究区植物叶片化学计量特征的关键因子,其他环境因子作用未达到显著影响效果。

3 讨论

3.1 植物生活型调控的叶片化学计量环境适应分异

植物叶片是参与光合作用的重要植物器官^[29],并且植物叶片化学计量特征能够反映植物对不同胁迫环境如:干旱、贫瘠、风沙等的适应策略和防御机制^[30]。本研究区植物叶片C、N、P含量与全球陆生植物相比总体偏低^[31],但与韩文轩等^[32]研究发现我国陆地生态系统中植物叶片N、P含量低于全球平均值的观点相一致。艾比湖荒漠植物叶片N、P含量与中国华东地区灌木丛^[33]以及阿拉善沙漠植物相比较^[34]。这也符合Reich和Oleksyn^[35]提出的温度-植物生理学假说和生物地球化学假说,艾比湖地处中纬度干旱区,年均温显著低于华东地区,低温导致土壤有机质矿化速率降低。王军强等对博斯腾湖湖滨植物叶片功能性状随水盐梯度变化驱动的研究结论与本文相一致^[36],荒漠地区较高的叶片N含量可以提升植物的耐荒漠盐碱环境,缓解土壤水盐胁迫对植物功能的破坏。

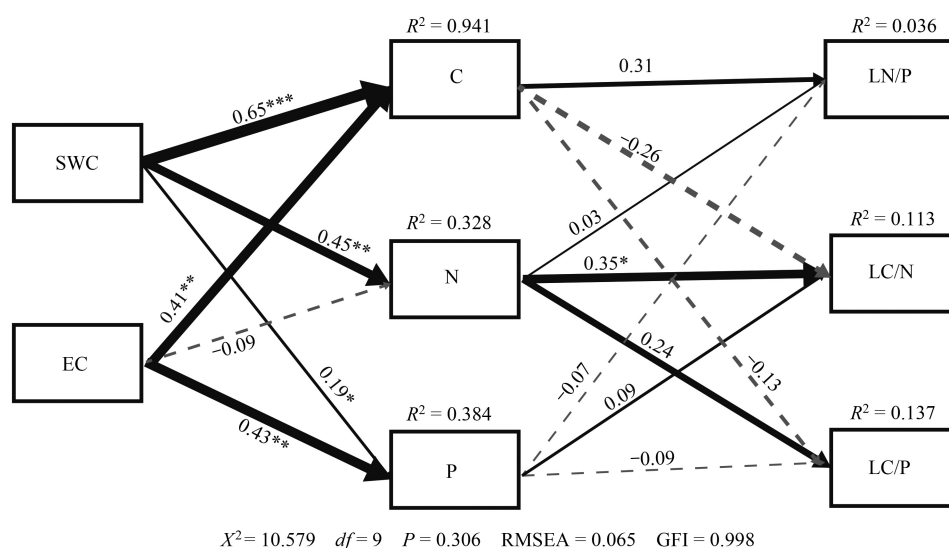


图5 土壤环境因子与植物叶片之间预测关联的路径模型

Fig.5 Structural equation modeling (SEM) for predictive interactions between soil physicochemical variables and leaf functional characteristics

* 表示在 0.05 水平显著, ** 表示在 0.01 水平显著; LN/P、LC/N、LC/P 表示叶片 N:P、叶片 C:N、叶片 C:P; C、N、P 表示土壤 C、土壤 N、土壤 P; 黑色实线为正相关路径, 灰色虚线为负相关; 路径线的粗细表征相关性的强度, μ 表示路径系数

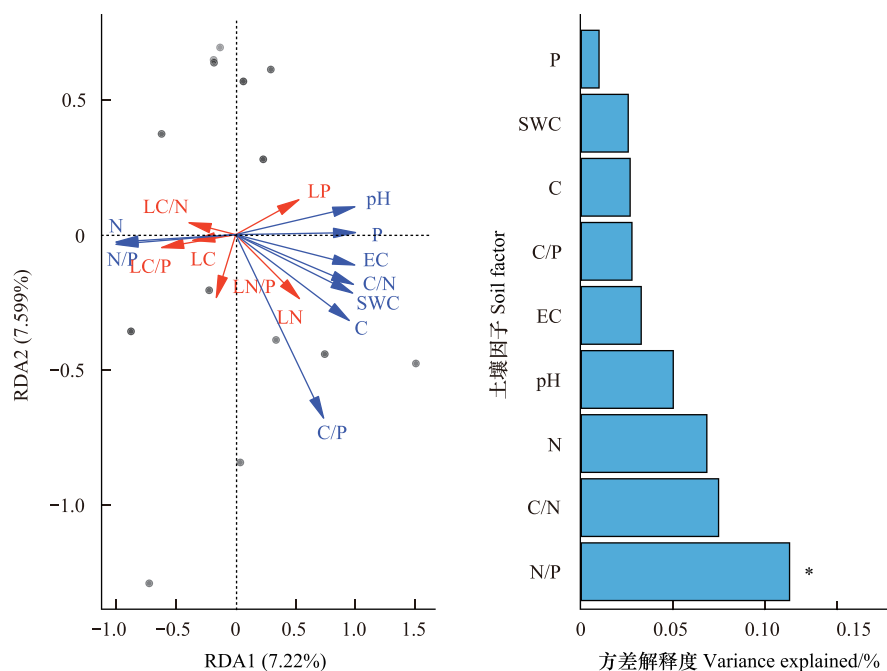


图6 植物叶片生态化学计量特征与土壤环境因子关系的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis of plant leaf ecological stoichiometric characteristics in relation to soil environmental factors

LC、LN、LP、LN/P、LC/N、LC/P 表示叶片 C、叶片 N、叶片 P、叶片 N:P、叶片 C:N、叶片 C:P; C、N、P、C/N、N/P、C/P 表示土壤 C、土壤 N、土壤 P、土壤 C:N、土壤 N:P、土壤 C:P

由(图2)可知,植物叶片 C 含量乔木较灌木与草本相比相对较高而无显著差异。N、P 作为植物体内重要的限制性营养元素,不同生长型植物对营养元素利用机制间存在差异^[37]。N 含量灌木与乔木存在显著差异 ($P < 0.05$) 并且草本与灌木的值近似,草本>灌木>乔木,与魏亚娟等西北干旱区荒漠交错带植物化学计量内稳

态的研究结果相一致^[38]。本研究草本叶片 N:P、C:P 与灌木 ($P<0.01$) 和乔木 ($P<0.05$) 相比存在显著差异,并且草本叶片 P 含量最高。这与“生长速率假说”^[39]生长较快的植物叶片 P 含量较高,N:P、C:P 呈现降低的趋势的结果趋同。根据 Koerselman^[40]提出的“N:P 阈值假说”,当叶片的 N:P <14 时,植物生长主要受到 N 的限制;而当叶片 N:P >16 时,说明植物生长主要受 P 的限制。由此可以得知,不同生活型植物化学计量限制作用有所差异,本研究区草本与乔木叶片 N:P <14 ,而灌木 N:P >16 。这可能是乔木胡杨等通过菌根共生关系缓解了 P 限制,但由于干旱、贫瘠和自身的光合作用的强度,N 限制依然突出,这与李媛媛对塔里木河下游胡杨根际微生物群落结构与土壤理化性质的相关性研究相一致^[41]。刺沙蓬、碱蓬为一年生草本通过高生长速率适应荒漠短暂雨季,其叶片合成大量蛋白质和叶绿素需消耗大量 N,因此表现出 N 匮乏,而 P 限制并不突出。其次盐渍化土壤表层土壤有效 P 匮乏,也可能加剧了灌木对 P 的吸收转化^[42],因此草本与乔木主要受 N 限制而灌木受 P 限制。

3.2 干旱土壤养分与叶片化学计量特征的耦合关系

土壤作为植物-微生物-土壤动物互作的关键界面,其养分库容量直接决定生态系统初级生产力与元素循环效率,对植物营养元素及叶片化学计量特征有着重要影响^[43]。本研究中土壤 C、N、P 含量,显著低于全国平均水平^[44],与宁夏盐池县荒漠土壤化学计量研究结果类似^[45]。这是由于该研究区的荒漠植被相对稀少,土壤的 pH 值通常较高,从而使土壤中的 C 含量相对较低,高 pH 值会降低土壤中磷的溶解度,使其变得难以被植物吸收^[46]。本研究得知,草本植物土壤 C:N、C:P 与灌木与乔木相比相对较低,这与荒漠草本植物通常具有快速养分周转策略相符,其浅根系优先利用表层养分,并通过根际沉积作用刺激微生物活性,从而缓解土壤 P 固定效应。有研究者表明^[47]土壤 C:N、C:P 与氮素矿化能力以及 P 有效性成反比,因此可知草本植物在适应环境方面要明显优于另外两种生活型植物。

N、P 作为生态系统的常见限制元素,植物叶片 N、P 变化之间的异速生长关系可以反应植物体内元素分配模式和环境资源获取策略^[48]。草本、灌木、乔木的 α 指数分别为 0.35、0.43、1.214。由先前的研究植物叶片 N-P 幂指数法则可知 $\alpha<1$ 则表明植物叶片中 P 的变化速率较快^[49],而 $\alpha>1$ 表示 N 比 P 的变化速率略快。根据“生长速率假说”^[50]具有较高生长速率的植物对 P 的需求比 N 高,并且植物叶片 N:P 比值较低。由此得出研究区草本和灌木与乔木相比生长速率较快,可能一年生植物或小灌木在生长季节需要大量的 N、P 来维持体内蛋白质与 rRNA 的合成。因此可以证实本研究草本、灌木,异速指数 $\alpha<1$ 这研结果这与田迪等研究发现结果相似,但与全球物种水平植物叶片 N-P 异速指数 (3/4) 相比略低^[51]。乔木异速指数为 (1.214) 与熊俊兰等^[52]研究结果相似,乔木生长速率较低其叶片 P 含量变化速率以及吸收养分速率比草本和灌木相比较低,因为生长速率较快的植物需要更多的 N 和 P 来支持体内蛋白质以及核糖核苷酸的合成。

由 Mantel test 分析结果表明植物叶片 N-P 异速指数会随着植物叶片 C、N:P 的变化而变化,从中可以发现该指数与叶片 C、P 的相关性较强,有研究表明在荒漠生态系统 P 限制的环境中植物生长速率与 P 的吸收和转化有显著的关联性^[53]。其次该指数与土壤 C、SWC、C:P 显著相关 ($P<0.05$),可得知土壤养分的变化可驱动植物对 C、P 的吸收速率从而间接作用 N-P 异速性指数。严正兵等^[54]研究表明土壤 N 添加会提高植物叶片 N 含量并且是异速指数显著降低,这与我们研究结果 N、P 等土壤营养元素的变化与叶片异速指数存在显著关系相吻合,说明土壤有机物的增加使该区域植物对 N、P 的吸收与转化有积极的作用。

3.3 干旱土壤环境因子对叶片化学计量特征的驱动机制

荒漠生态系统中土壤环境因子作为植物赖以生存的条件是生态系统的基质,可间接影响植物体内化学计量之间的耦合作用^[55]。由 Pearson 相关性热图与 SEM 分析可知,土壤 EC 与土壤 SWC 正相关 ($P<0.01$),随着土壤水分的增加盐分也随之上升。并且土壤 EC 和土壤 C、P 正相关 ($P<0.01$),与土壤 N 负相关且无显著性,而土壤 SWC 与土壤 C、N、P 显著正相关 ($P<0.01$) 说明土壤有机物质与水分耦合正相关。土壤 N 与 EC 呈负相关,这与西北干旱荒漠区土壤盐渍化区域^[56]研究结论一致,随着土壤盐分含量的增加会抑制微生物分解作用和矿化作用,间接导致土壤 N 含量下降。

结构方程模型揭示,土壤碳(C)库对叶片化学计量比具有双向调控效应,其与叶片 N:P 呈正相关($\mu = 0.31, P > 0.05$),而与 C:P($\mu = -0.13, P > 0.05$)、C:N($\mu = -0.26, P > 0.05$)呈负相关。这一现象可能源于土壤有机质累积对微生物介导的养分循环的正反馈,有机质输入通过“激发效应”提升氮磷矿化速率,进而促进植物对 N、P 的协同获取效率。土壤有机质的增加,可能加速植物对 N、P 的吸收^[57]。土壤 N、P 对叶片化学计量的调控呈现拮抗特性,土壤 N 与叶片 N:P($\mu = 0.03, P > 0.05$)、C:P($\mu = 0.24, P > 0.05$)、C:N($\mu = 0.35, P < 0.05$)均呈正相关,而土壤 P 则与叶片化学计量比呈负相反。这表明,在 N 受限的荒漠生态系统中,土壤 N 增加优先促进植物对土壤 C 同化资源的分配(如 Rubisco 酶合成),而非直接增强磷吸收效能^[58];土壤 P 有效性提升虽能提高叶片 P 含量,但受叶片 N:P 稳态调控约束,其增量被 N 相对匮乏所稀释,导致 N:P、C:P 比值下降^[59]。

通过 RDA 分析(图 6)表明,土壤 N:P 是驱动艾比湖荒漠植物叶片化学计量特征分异的主导因子,其次是 C:N、SWC 这一格局与刘森等^[60]研究中的养分限制稳态响应假说相契合,当生态系统长期受特定元素限制时,植物将通过内稳态调控使叶片元素浓度与土壤有效态含量形成协同进化关系。本研究进一步揭示,艾比湖荒漠的 N-P-SWC 联合限制模式促使植物叶片 C:N:P 与土壤 C:N:P 库呈现显著耦合。上述互作格局证实,荒漠植物通过化学计量内稳性的弹性调节,实现了对多重环境胁迫的跨尺度适应,这为干旱区生态恢复的“土壤-植物协同调控”范式提供了理论支持。

4 结论

本研究通过分析艾比湖荒漠 9 种典型植物叶片与土壤的 C、N、P 化学计量特征,揭示了干旱盐渍环境下植物-土壤化学计量特征的养分限制格局与驱动因素。植物叶片 N:P < 14,表明生态系统受 N 限制主导,这一特征与荒漠盐渍化土壤高 pH 引起的 P 固定效应及有机质输入受阻直接相关。并且由冗余分析可知,土壤 N:P 是驱动植物叶片化学计量特征的主导因子,印证了植物对土壤 N、P 的相对可利用性高度敏感。草本和灌木($\alpha < 1$)通过加速 P 周转适应快速生长需求,而乔木($\alpha > 1$)采取保守策略延长养分驻留时间。Mantel test 检验显示, α 与叶片 P 及土壤 C、N、P 显著相关,表明土壤养分有效性通过调控元素吸收速率驱动生活型特异性适应。草本植物通过高 P 含量和低 N:P 展现出更强的 P 获取能力,而灌木和乔木则分别受 P、N 限制,印证了不同生活型植物对养分分配策略的调控作用分异。艾比湖荒漠植物通过生活型特异的化学计量策略协调养分限制与环境胁迫,建议生态修复过程中,依据不同生活型植物的限制因子差异配置灌木-草本群落,优化系统养分周转效率。

参考文献(References):

- [1] Khodaparast E, Eshaghi F, Darabi H, Azadi H. Bridging social and ecological dynamics: a comprehensive scientometric analysis of social-ecological systems research. *International Journal of Environmental Research*, 2025, 19(4): 130.
- [2] Peng Y, Yang J X, Seabloom E W, Sardans J, Peñuelas J, Zhang H Y, Wei C Z, Han X G. Multiple nutrient additions homogenize multidimensional plant stoichiometry in a meadow steppe. *Global Change Biology*, 2025, 31(3): e70123.
- [3] 郝英惠,韩玮,罗招磊,沈跃,申明骏,刘昕雨,王建城.不同天气条件叶片边界层湿度对土壤水分的响应及其影响因素. *生态学报*, 2025, 45(10): 4828-4841.
- [4] Gao Y J, Tariq A, Zeng F J, Li X Y, Sardans J, Liu C G, Peñuelas J. Fine-root traits are devoted to the allocation of foliar phosphorus fractions of desert species under water and phosphorus-poor environments. *Physiologia Plantarum*, 2023, 175(6): e14105.
- [5] Liu S N, Yan Z B, Chen Y H, Zhang M X, Chen J, Han W X. Foliar pH, an emerging plant functional trait: Biogeography and variability across northern China. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(3): 386-397.
- [6] He M Z, Zhang K, Tan H J, Hu R, Su J Q, Wang J, Huang L, Zhang Y F, Li X R. Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(7): 1494-1503.
- [7] Ozdemir S, Ozer H, Ozdemir S, Dede O H. Sustainable biodiesel production from oil crops: The impact of bio-nutrient recycling on yield and farmer technology acceptance. *Industrial Crops and Products*, 2025, 225: 120541.
- [8] Tang Zhiyao, Xu, Wenting, ZhouGuoyi, Bai Yongfei, Li Jiaxiang, Tang Xuli, Xie Zongqiang. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

- America, 115(16): 4033-4038.
- [9] Chen Y, Li Y Q, Wang L L, Duan Y L, Cao W J, Wang X Y, Li Y L. Heterogeneity of leaf stoichiometry of different life forms along environmental transects in typical ecologically fragile areas of China. *Science of the Total Environment*, 2024, 910: 168495.
- [10] Chen Y S, Zhang S H, Wang Y D, Abzhanov T, Sarsekova D, Zhumabekova Z. The spatial distribution of soil nitrogen storage and the factors that influence it in central Asia's typical arid and semiarid grasslands. *Diversity*, 2022, 14(6): 459.
- [11] 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.
- [12] 王晓琳. 黑河下游植物碳氮磷化学计量特征及其对关键环境因子的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2022.
- [13] Su Y, Ma X F, Gong Y M, Li K H, Han W X, Liu X J. Responses and drivers of leaf nutrients and resorption to nitrogen enrichment across northern China's grasslands: a meta-analysis. *Catena*, 2021, 199: 105110.
- [14] Ding D D, Arif M, Liu M H, Li J J, Hu X, Geng Q W, Yin F, Li C X. Plant-soil interactions and C: N: P stoichiometric homeostasis of plant organs in riparian plantation. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 979023.
- [15] Frouz J, Kalčík J, Velichová V. Factors causing spatial heterogeneity in soil properties, plant cover, and soil fauna in a non-reclaimed post-mining site. *Ecological Engineering*, 2011, 37(11): 1910-1913.
- [16] Li J W, Xie J B, Zhang Y, Dong L B, Shanguan Z P, Deng L. Interactive effects of nitrogen and water addition on soil microbial resource limitation in a temperate desert shrubland. *Plant and Soil*, 2022, 475(1): 361-378.
- [17] Zhang H, Zeng Z X, Zou Z G, Zeng F P. Climate, life form and family jointly control variation of leaf traits. *Plants*, 2019, 8(8): 286.
- [18] 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.
- [19] Gao Y J, Tariq A, Zeng F J, Li X Y, Sardans J, Al-Bakre D A, Peñuelas J. Metagenomics reveals divergent functional profiles of soil carbon and nitrogen cycles in an experimental drought and phosphorus-poor desert ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 2025, 207: 105946.
- [20] 徐莉, 李艳红, 海米提·依米提, 李磊. 艾比湖湿地不同植物群落下土壤水盐空间变异性. *水土保持通报*, 2013, 33(6): 279-284.
- [21] 袁婕. 土壤水盐对典型盐生植物冠层光谱反射特征影响研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2019.
- [22] 赵龙. 艾比湖胡杨叶功能性状的变异[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2020.
- [23] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 杨晓东, 吕光辉. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应. *生态学报*, 2019, 39(5): 1541-1550.
- [24] 李晓航. 新疆艾比湖流域土壤盐渍化时空多尺度遥感建模[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2022.
- [25] Skikne S, McLaughlin B, Fisher M, Ackerly D, Zavaleta E. Contrasting demographic processes underlie uphill shifts in a desert ecosystem. *Ecology*, 2025, 106(1): e4494.
- [26] Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, Porporato A. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, 2010, 80(1): 89-106.
- [27] 罗健梅, 阿布都热合曼·哈力克, 段越帆, 姚凯旋, 姚磊, 唐华, 布威阿依谢姆·吐合提. 艾比湖流域植被 NPP 时空演变特征及其驱动因素. *生态学报*, 2025, 45(1): 182-196.
- [28] 张洁, 吕光辉, 王恒方, 蒋腊梅, 蔡艳. 艾比湖流域不同水盐环境植物多样性对生态系统多功能性的影响. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(4): 22-30.
- [29] 邹佳何, 王海燕, 李成铭, 崔雪, 赵晗, 陈悦, 董齐琪, 侯文宁. 长白山北坡不同林分类型细根-土壤 C、N、P 化学计量特征. *生态学杂志*, 2024, 43(1): 170-177.
- [30] 张城伟, 王兴, 安可, 吴子昊, 张静宜, 钟泽坤. 黄土丘陵区退耕植被叶片-土壤生态化学计量特征与植物内稳态差异. *林业科学*, 2025, 61(6): 61-74.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] Guo Y P, Yan Z B, Gheyret G, Zhou G Y, Xie Z Q, Tang Z Y. The community-level scaling relationship between leaf nitrogen and phosphorus changes with plant growth, climate and nutrient limitation. *Journal of Ecology*, 2020, 108(4): 1276-1286.
- [34] 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.
- [35] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [36] 王军强, 刘彬, 常凤, 马紫荆, 樊佳辉, 何想菊, 沈欣艳, 尤思学, 阿尔孜古力·阿布都热西提, 杨滢可. 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.
- [37] 许雪晴, 李文君, 周雪雯, 吕仕洪, 白坤栋. 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征. *热带亚热带植物学报*, 2024, 32(6): 725-736.

- [38] Wei Y J, Dang X H, Wang J, Gao J L, Gao Y. Response of C: N: P in the plant-soil system and stoichiometric homeostasis of *Nitraria tangutorum* leaves in the oasis-desert ecotone, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 2021, 13(9): 934-946.
- [39] Wang Y, Fan Z H, Tian T, Deng Y, Zhao H. Leaf-soil carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometry and adaptation in karst plant communities. *Sustainability*, 2025, 17(13): 5790.
- [40] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [41] 李媛媛. 塔里木河下游胡杨根际微生物群落结构与土壤理化性质的相关性分析[D]. 石河子: 石河子大学, 2022.
- [42] 郭伟, 董正武, 李光莹, 许延琴. 新疆柴窝堡湖滨荒漠区 4 种灌木生理生化特性的季节变化. *应用生态学报*, 2025, 36(5): 1350-1360.
- [43] 王卓敏, 刘小川, 薛立, 邵怡若, 张越, 李银. 广州南沙园林植物叶片与土壤养分及化学计量特征研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2017, 37(2): 95-102.
- [44] 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.
- [45] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 王科鑫, 张小菊. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征. *草地学报*, 2021: 29(1): 131-140.
- [46] 叶丽克·吐斯甫江, 张雪妮, 贡璐. 不同水盐环境下荒漠植物群落抗逆性化学性状的种间、种内变异. *生态学报*, 2021, 41(14): 5737-5746.
- [47] 梁昊, 吴会峰, 温馨, 苏孟白, 韩海荣, 程小琴, 唐远航. 七老图山华北落叶松人工林土壤化学计量特征及其与林木生长的关系. *应用与环境生物学报*, 2025, 31(3): 383-393.
- [48] Yang K T, Chen G P, Xian J R, Chang H L. Divergent adaptations of leaf functional traits to light intensity across common urban plant species in Lanzhou, northwestern China. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1000647.
- [49] Duan X G. Stoichiometric characteristics of woody plant leaves and responses to climate and soil factors in China. *PLoS One*, 2023, 18(9): e0291957.
- [50] Hu C, Li F, Yang N, Xie Y H, Chen X S, Deng Z M. Testing the growth rate hypothesis in two wetland macrophytes under different water level and sediment type conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1191.
- [51] 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.
- [52] Xiong J L, Dong L W, Lu J L, Hu W G, Gong H Y, Xie S B, Zhao D M, Zhang Y H, Wang X T, Deng Y, Ran J Z, Niklas K J, Degen A, Deng J M. Variation in plant carbon, nitrogen and phosphorus contents across the drylands of China. *Functional Ecology*, 2022, 36(1): 174-186.
- [53] Huang M T, Zhai P M. Impacts of extreme droughts on ecosystem water use efficiency diverge between forest and grassland. *Journal of Meteorological Research*, 2023, 37(5): 710-721.
- [54] Yan Z B, Li X P, Tian D, Han W X, Hou X H, Shen H H, Guo Y L, Fang J Y. Nutrient addition affects scaling relationship of leaf nitrogen to phosphorus in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Ecology*, 2018, 32(12): 2689-2698.
- [55] Lu J N, Zhao X Y, Wang S K, Feng S, Ning Z Y, Wang R X, Chen X P, Zhao H S, Chen M. Untangling the influence of abiotic and biotic factors on leaf C, N, and P stoichiometry along a desert-grassland transition zone in northern China. *Science of the Total Environment*, 2023, 884: 163902.
- [56] 李志刚. 1990-2020 年塔里木河流域生态系统服务供需演变及生态保护分区[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2025.
- [57] Feng L X, Cao B. Plant-root-litter-soil C, N, P stoichiometry and plant phosphorus accumulation and utilization response to warming and phosphorus input in desert steppe. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 56: e03266.
- [58] Wang X G, Lü X T, Zhang H Y, Dijkstra F A, Jiang Y G, Wang X B, Lu J Y, Wang Z W, Han X G. Changes in soil C: N: P stoichiometry along an aridity gradient in drylands of northern China. *Geoderma*, 2020, 361: 114087.
- [59] Feng W L, Yang J L, Xu L G, Zhang G L. The spatial variations and driving factors of C, N, P stoichiometric characteristics of plant and soil in the terrestrial ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2024, 951: 175543.
- [60] Liu M, Zhou T C, Fu Q S. Leaf nitrogen and phosphorus are more sensitive to environmental factors in dicots than in monocots, globally. *Plant Diversity*, 2024, 46(6): 804-811.