

郭浩, 庄伟伟, 李进. 古尔班通古特沙漠四种草本植物不同生长期 C、N、P 化学计量比的动态变化分析[J]. 植物科学学报, 2019, 37(3): 356~366

Guo H, Zhuang WW, Li J. Dynamic analysis of stoichiometric ratios of C, N, and P during different growth periods in four herbaceous plants from Gurbantünggüt Desert[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 356~366

古尔班通古特沙漠四种草本植物不同生长期 C、N、P 化学计量比的动态变化分析

郭浩, 庄伟伟*, 李进

(新疆师范大学生命科学学院, 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 干旱区植物逆境生物学实验室, 乌鲁木齐 830054)

摘要: 以古尔班通古特沙漠地区广泛分布的 4 种荒漠草本植物沙蓬 (*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)、雾冰藜 (*Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze)、角果藜 (*Ceratocarpus arenarius* L.) 和碱蓬 (*Suaeda glauca* (Bge.) Bge.) 为对象, 对他们在不同生长期的 C、N、P 含量及计量比的动态变化进行研究。结果显示: 4 种植物的 C、N、P 含量以及 C:N、C:P、N:P 在整个生长期的变化趋势不同, 不同生长期各个指标的变异系数在物种间存在明显差异; 4 种植物的 C、N、P 含量及计量比的季节性变异分析结果表明, N、P 含量及 C:N、N:P 的季节性变异幅度较大, 相反, C 含量和 C:P 的变异幅度较小; 4 种植物 C 含量和 C:P 由季节变化所引起的变异系数范围分别为 2.43% ~ 15.80% 和 6.77% ~ 18.67%, 而 N、P 含量和 C:N、N:P 的变异系数范围分别为 21.26% ~ 34.38%、11.18% ~ 30.26%、18.52% ~ 27.11%、14.90% ~ 25.91%; 整个生长季内, 4 种植物 C、N、P 含量及计量比的变异系数依次为: N(30.00%) > C:N(22.87%) > N:P(20.12%) > P(17.76%) > C:P(11.72%) > C(9.02%)。研究结果表明 4 种植物在不同生长周期的 C、N、P 含量及计量比的变化规律与他们的生长周期和植物种类存在显著相关性。

关键词: 荒漠植物; 生态化学计量学; 季节变化; 古尔班通古特沙漠

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837 (2019)03-0356-11

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.30356

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Dynamic analysis of stoichiometric ratios of C, N, and P during different growth periods in four herbaceous plants from Gurbantünggüt Desert

Guo Hao, Zhuang Wei-Wei*, Li Jin

(Xinjiang Special Environmental Species Protection and Regulation Biological Laboratory, Plant Stress Biology Laboratory in Arid Area, School of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China)

Abstract: To study the dynamic changes in C, N, and P content and stoichiometric ratios in desert plants during different growing periods, four desert herbaceous plants, (i.e., *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq., *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *Ceratocarpus arenarius* L., and *Suaeda glauca* (Bge.) Bge.), widely distributed in Gurbantünggüt Desert, were selected. Results indicated that: Seasonal dynamics of leaf C,

收稿日期: 2018-11-07, 退修日期: 2018-12-07。

基金项目: 新疆师范大学重点学科-生物学学科招标课题资助项目(18SDKD0203); 新疆维吾尔自治区高校科研计划项目(XJEDU2018Y034); 国家自然科学基金项目(41763009)。

This work was supported by grants from the Project Supported by Key Discipline-Biology Subject Bidding Project of Xinjiang Normal University (18SDKD0203), University Research Program Project of Xinjiang Uygur Autonomous Region (XJEDU2018Y034), and National Natural Science Foundation of China (41763009)。

作者简介: 郭浩(1996-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生态学(E-mail: 675948947@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zww8611@sina.com)。

N, and P content and C : N, C : P, and N : P mass ratios in the four herbaceous plants showed different trends throughout the whole growth period. The variation coefficients of each index during the different growth periods also demonstrated significant differences among species. Seasonal variation analysis of leaf C, N, and P content and their stoichiometric ratios showed that seasonal variations in N and P content and C : N and N : P ratios were larger, whereas variations in C and C : P were smaller. The seasonal variation coefficients of C and C : P in the four herbaceous species ranged from 2.43% to 15.80% and from 6.77% to 18.67%, respectively. Moreover, N and P content as well as the C : N and N : P ratios ranged from 21.26% – 34.38%, 11.18% – 30.26%, 18.52% – 27.11%, and 14.90% – 25.91%, respectively. The variation coefficients of C, N, and P content and stoichiometric ratios in the four herbaceous plants during the entire growth period were sorted as: N (30.00%) > C : N (22.87%) > N : P (20.12%) > P (17.76%) > C : P (11.72%) > C (9.02%). Overall, results showed that changes in C, N, and P content and stoichiometric ratios were significantly correlated with their growth periods and plant species.

Key words: Eremophytes; Ecological stoichiometry; Seasonal variation; Gurbantünggüt Desert

化学计量学是研究多重化学元素平衡的科学^[1]。化学计量学的驱动因素包括生物和非生物因素,植物中 C、N、P 的化学计量学特征可能受多种因素的协同影响,改变了从单因素限制角度分析获得植物化学计量指标的变化规律^[2]。相较于其他常量或微量元素, C、N、P 3 种元素的耦合作用更强^[3],因此目前化学计量学研究多集中于 C、N、P 元素。荒漠生态系统与森林、湿地生态系统相比,植物构成比例在水平和垂直方向均相对薄弱,但植物体内元素的化学计量比均趋于稳定。随着植物的生长发育,植物在不同生长期可能会不断调整体内营养物质的分配^[4],针对植物不同发育阶段体内 C、N、P 元素含量和计量比之间的相关性,已开展了一些化学计量学方面的研究^[5, 6]。

古尔班通古特沙漠中土壤有机质含量较少、降雨量匮乏,植物所需的营养元素难以支撑植物整个生长发育周期。在不同生长期,植物体内各元素间采用非平衡分配的方式使植物在初春至夏末期间迅速完成生活史^[7]。一般情况下,植物随生长周期的变化,细胞内的贮藏性物质比例会逐渐增多^[8, 9],但不同的生长季,植物体内 C、N、P 的计量特征也可能出现明显差异^[10]。短命植物和一年生草本植物是古尔班通古特沙漠草本植物区系的主要构成植物。植物在生长发育的不同阶段具相似性,元素的吸收、分配与生长周期密切相关^[11]。荒漠地区一年生草本植物在不同生长季节 C、N、P 的含量及化学计量比的变化,对植物自身营养循

环分配是否存在影响,整个生长季植物的化学计量特征如何影响群落的生存策略等问题还需开展进一步研究。

本研究在古尔班通古特沙漠地区选择分布广泛、同一生活型的 4 种一年生荒漠草本植物沙蓬 (*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)、雾冰藜 (*Bassisia dasphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze)、角果藜 (*Ceratocarpus arenarius* L.) 和碱蓬 (*Suaeda glauca* (Bge.) Bge.), 对 4 种植物在不同生长期的化学计量特征进行对比分析,以期阐明干旱荒漠生态区优势植物生态化学计量指标的变化规律奠定理论基础,并为荒漠植被的恢复与保护提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠 (44.16° ~ 46.33° N, 84.52° ~ 90.00° E) 位于新疆准噶尔盆地中央,是我国最大的固定和半固定沙漠,年蒸发量大于 2000 mm,年降均水量普遍不超过 150 mm,沙漠腹地的年均降水量仅有 70 ~ 100 mm,且主要集中于冬、春季;空气相对湿度 50% ~ 60%, 5 – 8 月空气相对湿度通常小于 45%^[12]。该沙漠地区草本植物种类十分丰富,其中主要优势植物有沙蓬、雾冰藜、琉苞菊 (*Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch)、角果藜、牻牛儿苗 (*Erodium oxyrrhynchum* M. B.)、假狼紫草 (*Nonea caspica*

(Willd.) G. Don.) 和碱蓬等^[13-15]。

1.2 植物材料的采集

本研究选取的 4 种一年生荒漠草本植物沙蓬、雾冰藜、角果藜和碱蓬, 同属藜科。沙蓬和雾冰藜是该地区的先锋固沙植物, 也是饲用植物; 碱蓬可以有效降低土壤表层的含盐量, 增加土壤的有机质含量, 提高土壤中 N、P 含量, 对重金属也有一定的吸收作用; 角果藜的适应性和抗逆性较强, 可作为荒漠退化的指示植物^[16]。

于 2018 年 4 月初, 在古尔班通古特沙漠南部 (44.37° N, 86.12° E) 选择 1 处 (30 m × 30 m) 大型样方, 将其划分为 4 块 10 m × 10 m 的样方。考虑到沙丘空间异质性较大以及各物种生长期的差异, 在 4 个样方内又划分 15 个 2 m × 2 m 的小样方, 共计 60 个。该地区土壤类型为风沙土^[17]。经前期野外调查, 发现 4 种一年生草本植物在各个地区均有分布。因此, 本研究在沙丘腹地对 4 种植物分别进行取样。首先, 在植物第 2 对真叶出现时开始初次取样, 共取样 4 次。取样时间依次为 5 月 22 日、6 月 3 日、6 月 23 日和 7 月 10 日。每次调查时, 在各个小样方中随机选择 3 ~ 4 株, 采用全株挖掘法获取完整植株, 每个物种每次选取 30 株, 根系尽可能深挖, 保证其完整^[18]。植株冲洗、晾干后, 于 120℃ 杀青 2 h, 再于 70℃ 条件下烘干至恒重^[19], 称重后采用球磨仪将地上、地下部分分别研磨成粉。

1.3 C、N、P 元素的测定

植物 C 含量采用重铬酸钾法测定; N 含量采用凯氏定氮仪测定; P 含量采用钼锑抗比色法测定^[17]。

1.4 数据统计和分析

采用 SPSS 22.0 软件对数据进行方差分析, 显著差异 ($P < 0.05$)、极显著差异 ($P < 0.01$)。采用变异系数 (Coefficient of variation) 法, 比较整个取样时期各物种的 C、N、P 含量及 C : N : P 比值的动态变化^[17, 20]。采用 Excel 2016 和 Origin 9.0 软件完成数据分析和作图。

2 结果与分析

2.1 不同生长期 4 种植物 C、N、P 含量及计量比的动态变化特征

研究结果显示, 随着植物的生长发育, 4 种植

物的 C、N、P 含量及化学计量比存在一定差异 (表 1), 除角果藜和沙蓬的 C 含量外, 不同生长期 (不同采样时间) 植物 C、N、P 含量间的差异均达到极显著水平 ($P < 0.01$); 化学计量比分析结果显示, 不同生长期角果藜的 N : P、C : N、C : P, 碱蓬的 C : P、C : N 以及雾冰藜的 N : P 比值之间差异达到极显著水平 ($P < 0.01$), 同时雾冰藜的 C : N、C : P 和碱蓬的 N : P 比值在不同生长期差异显著 ($P < 0.05$)。

本研究发现, 4 种植物 C、N、P 含量在整个生长季内的变化规律不一致 (图 1)。角果藜 C 含量在整个生长期内基本保持不变 (39.62 ~ 41.03 mg/g); 另外 3 种植物 C 含量呈逐渐下降的趋势, 其中雾冰藜从生长初期到末期下降了 9.94 mg/g, 降幅最大; 4 种植物的 N、P 含量也随生长期的延长呈逐渐降低的趋势。在整个生长季中, 4 种植物 N、P 含量的变化趋势较为相似。碱蓬、雾冰藜、角果藜和沙蓬在生长季内 N : P 分别为 12.84 ~ 17.76、12.13 ~ 19.73、7.69 ~ 13.20、5.68 ~ 6.95 mg/g。其中碱蓬、角果藜和沙蓬 N : P 呈先增加后缓慢降低的趋势, 而雾冰藜 N : P 先增加后降低, 在 7 月 10 日又出现缓慢地增长; 4 种植物中, 除雾冰藜 C : P、C : N 在整个生长季相对稳定外, 其余 3 种植物的 C : N、C : P 比值均呈增长趋势 (图 2)。

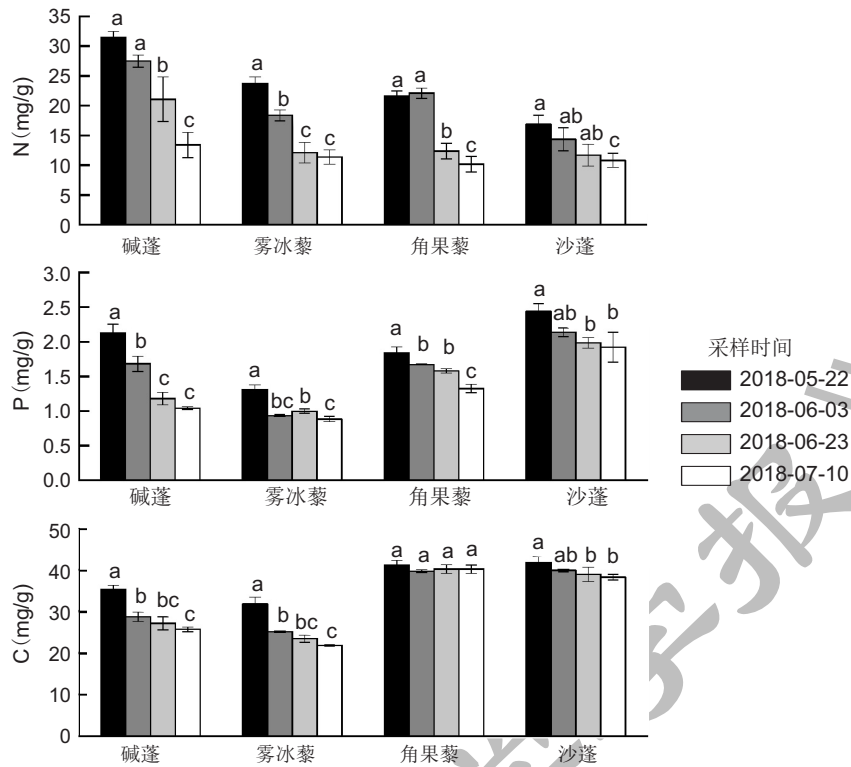
2.2 不同生长期 4 种植物 C、N、P 含量及其计量比的变化特征

研究结果显示, 4 种植物 C、N、P 含量及计量比在植物整个生长季表现出不同的变化特征 (表 2)。4 种植物的 C 含量变化幅度较小、N 含量变化幅度较大。其中沙蓬的 N 含量在 4 种植物中变异系数 (21.26%) 小于 30%, 为中等变异; 其余 3 种植物 N 含量变化幅度大于 30%, 为强变异。角果藜的变异系数最大为 34.28%, N 含量的变化范围为 10.17 ~ 22.09 mg/g。4 种植物 P 含量的整体变异系数均大于 10%, 植物 C : N 的变异系数均大于 15%。C : P 的变化除雾冰藜 (6.77%) 和沙蓬 (8.45%) 低于 10% 外, 碱蓬和角果藜的变异系数均大于 10%, 分别为 18.67% 和 13.00%。N : P 角果藜最大, 为 25.91%; 碱蓬最小为 14.90%; 沙蓬和雾冰藜的 N : P 为 15% ~ 25%。

表 1 4 种草本植物不同生长期 C、N、P 含量及化学计量比的总体差异分析
Table 1 Analysis of overall differences in C, N, and P content and stoichiometric ratios in four herbaceous plants during different growth periods

物种 Species	采样时间 (月-日) Time (Month-Day)	样本量 Sample size	N (mg/g)	P (mg/g)	P (mg/g)	C (mg/g)	P	N : P	P	C : N	P	C : P	P
碱蓬	05-22	30	31.41 ± 1.09a	2.13 ± 0.12a		35.22 ± 1.03a		14.77 ± 0.35bc		1.12 ± 0.02b		16.56 ± 0.62b	
	06-03	30	27.49 ± 1.02a	1.68 ± 0.11b		28.68 ± 1.13b		16.38 ± 1.13ab		1.39 ± 0.21b		17.12 ± 1.78b	
	06-23	30	21.07 ± 3.75b	1.18 ± 0.09c	< 0.001	27.10 ± 1.57bc	< 0.001	17.76 ± 2.06a	= 0.018	1.31 ± 0.17b	= 0.006	22.97 ± 0.43a	< 0.001
	07-10	30	13.40 ± 2.13c	1.04 ± 0.02c		25.64 ± 0.56c		12.84 ± 1.79c		1.94 ± 0.30a		24.61 ± 0.86a	
雾冰藜	05-22	30	23.73 ± 1.09a	1.31 ± 0.07a		31.71 ± 1.68a		18.14 ± 1.00a		1.34 ± 0.04b		24.26 ± 1.94b	
	06-03	30	18.37 ± 0.93b	0.93 ± 0.02bc		25.07 ± 0.25b		19.73 ± 1.36a		2.10 ± 0.30a	= 0.025	26.92 ± 0.35a	= 0.034
	06-23	30	12.08 ± 1.73c	1.00 ± 0.03b	< 0.001	23.40 ± 0.87bc	< 0.001	12.13 ± 2.10b	= 0.001	1.97 ± 0.36a		23.42 ± 0.20b	
	07-10	30	11.38 ± 1.19c	0.88 ± 0.04c		21.77 ± 0.17c		12.93 ± 1.25b		1.93 ± 0.20a		24.77 ± 1.28ab	
角果藜	05-22	30	21.64 ± 0.85a	1.84 ± 0.09a		41.03 ± 1.20a		11.79 ± 0.28a		1.90 ± 0.12c		22.41 ± 1.77c	
	06-03	30	22.09 ± 0.87a	1.67 ± 0.01b		39.62 ± 0.33a		13.21 ± 0.58a		3.23 ± 0.38b	= 0.001	23.70 ± 0.25bc	< 0.001
	06-23	30	12.36 ± 1.32b	1.58 ± 0.03b	< 0.001	40.12 ± 1.06a	= 0.389	7.81 ± 0.85b	< 0.001	3.27 ± 0.33b		25.36 ± 0.25b	
	07-10	30	10.17 ± 1.32c	1.33 ± 0.06c		40.10 ± 1.01a		7.69 ± 1.14b		3.98 ± 0.45a		30.30 ± 1.81a	
沙蓬	05-22	30	16.89 ± 1.50a	2.44 ± 0.11a		41.69 ± 1.46a		6.95 ± 0.95a		2.48 ± 0.13b		17.12 ± 1.37b	
	06-03	30	14.36 ± 1.94ab	2.14 ± 0.06b		39.79 ± 0.33ab		6.74 ± 1.09a		3.45 ± 0.48a	= 0.064	18.63 ± 0.42ab	= 0.098
	06-23	30	11.69 ± 1.85bc	1.98 ± 0.08b	= 0.008	38.83 ± 1.72b	= 0.005	5.92 ± 1.16a	= 0.418	3.39 ± 0.63a		19.57 ± 0.60ab	
	07-10	30	10.82 ± 1.20c	1.92 ± 0.22b		38.15 ± 0.69b		5.68 ± 0.93a		3.56 ± 0.44a		20.00 ± 2.05a	

注：同列不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。
Note: Different letters in the same column indicate significant difference at 0.05.



图中不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。
Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

图 1 4 种植物不同生长期 C、N、P 的含量

Fig. 1 Contents of C, N, and P in four desert herbaceous plants during different growth periods

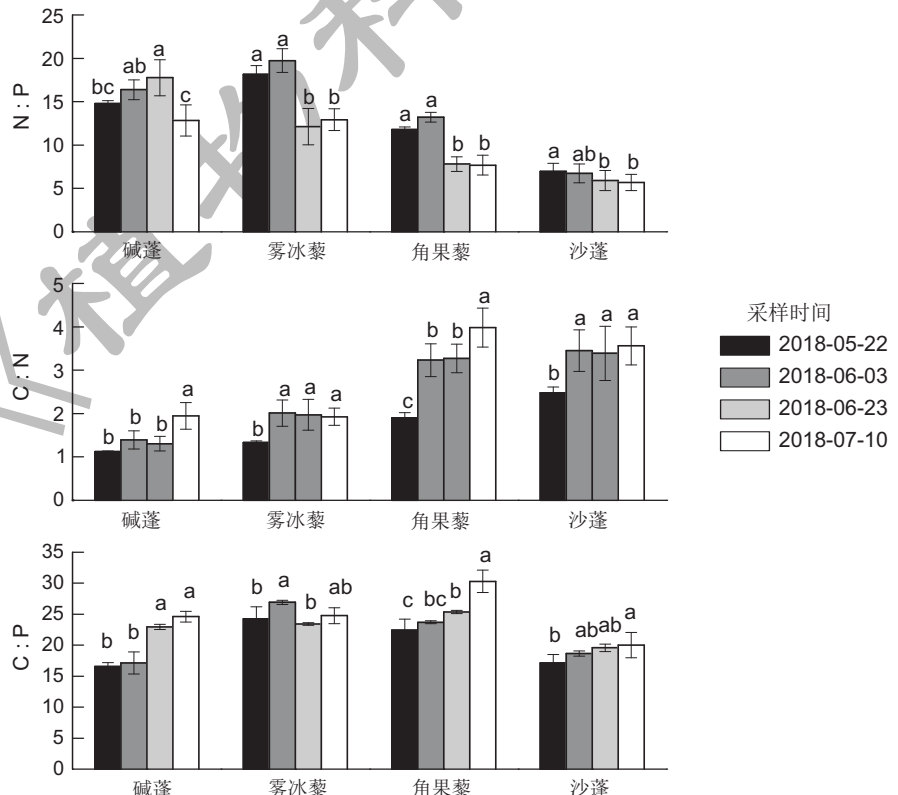


图 2 4 种植物不同生长期的化学计量比

Fig. 2 Stoichiometric ratios in four desert herbaceous plants during different growth stages

表 2 4 种植物不同生长期 C、N、P 含量及化学计量比的统计学参数
Table 2 Statistical parameters of C, N, and P content and stoichiometric ratios of four desert plants during different growth periods

参数 Parameter	物种 Species	平均值 ± 标准差 Mean ± standard deviation	极差 Range	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数(%) Coefficient of variation
N (mg/g)	碱蓬	23.34 ± 7.39a	20.32	11.80	32.13	31.66
	雾冰藜	16.39 ± 5.37b	14.60	10.38	24.99	32.78
	角果藜	16.56 ± 5.68b	14.39	8.65	23.04	34.28
	沙蓬	13.44 ± 2.86b	8.97	9.60	18.57	21.26
P (mg/g)	碱蓬	1.51 ± 0.46a	1.19	1.02	2.21	30.26
	雾冰藜	1.03 ± 0.18b	0.51	0.84	1.35	17.28
	角果藜	1.60 ± 0.02a	0.65	1.26	1.91	12.38
	沙蓬	2.12 ± 0.24c	0.84	1.67	2.51	11.18
C (mg/g)	碱蓬	0.03 ± 3.94a	11.11	25.10	36.21	13.52
	雾冰藜	25.40 ± 4.03b	11.58	21.65	33.23	15.80
	角果藜	40.00 ± 0.98c	3.46	38.95	42.41	2.43
	沙蓬	39.00 ± 1.72c	6.18	36.98	43.16	4.34
N : P	碱蓬	15.44 ± 2.30a	8.52	11.53	20.05	14.90
	雾冰藜	15.74 ± 3.64a	11.20	10.04	21.24	23.12
	角果藜	10.13 ± 2.62b	7.37	6.48	13.85	25.91
	沙蓬	6.32 ± 1.05c	3.36	4.66	8.02	16.55
C : N	碱蓬	1.44 ± 0.36a	1.12	1.10	2.22	25.33
	雾冰藜	1.83 ± 0.38a	1.10	1.30	2.40	20.50
	角果藜	3.10 ± 0.84b	2.72	1.78	4.50	27.11
	沙蓬	3.22 ± 0.60b	1.72	2.32	4.04	18.52
C : P	碱蓬	20.32 ± 3.79a	10.34	15.27	25.61	18.67
	雾冰藜	24.84 ± 1.68b	5.15	22.16	27.31	6.77
	角果藜	25.44 ± 3.31b	11.32	21.06	32.38	13.00
	沙蓬	18.83 ± 1.59a	6.35	16.02	22.37	8.45

通过对 4 种植物 C、N、P 含量及计量比在整个生长季的综合变异分析,发现植物 N 含量的变异系数最大,为 30.00%;其次是 C : N 和 N : P,变异系数分别为 22.87%和 20.12%。植物 C 含量的变异系数为 9.02%,是所有指标中最小的一项。4 种植物的 C、N、P 含量及化学计量比在整个生长季表现出不同的变化规律,这可能是他们在不同生长期对养分的吸收和利用效率不同导致。

2.3 4 种植物 C、N、P 含量及其计量比的整体变异分析

本研究发现,4 种植物 C、N、P 的含量及计

量比受到采样时间、植物种类或两种因素交互作用等的影响(表 3)。因植物种类不同而引起 C、P 含量及 C : N、C : P 和 N : P 的变化中,C 含量的离差平方和最大,为 1985.56;P 含量的离差平方和最小,为 7.19。同时采样时间、植物种类与采样时间的交互作用对植物以上 5 个指标的影响均达到显著水平。相反,植物 N 含量的变化主要受采样时间的影响,离差平方和为 1097.3;其次是植物种类(633.06)及其与采样时间(179.06)交互作用的影响,且 3 个因素对植物 N 含量的影响均达到显著水平。

表 3 4 种植物 C、N、P 含量及化学计量的整体变异来源分析
Table 3 Analysis of overall variation in sources of C, N, and P and stoichiometry in four desert plants

参数 Parameter	变异来源 Source of variation	自由度 df	离差平方和 SS	均方 MS	F 值 F value
N (mg/g)	物种	3	633.06	211.02	62.22 *
	物种间误差	116	27.13	3.39	
	时间	3(1)	1097.30	365.77	148.34 *
	物种 × 时间	9(3)	179.06	19.90	8.07 *
	月份间误差	348(116)	59.18	2.47	
P (mg/g)	物种	3	7.19	2.40	221.33 *
	物种间误差	116	0.09	0.01	
	时间	3(1)	2.69	0.90	132.56 *
	物种 × 时间	9(3)	0.75	0.08	12.29 *
	月份间误差	348(116)	0.16	0.01	
C (mg/g)	物种	3	1985.56	661.85	387.52 *
	物种间误差	116	13.66	1.71	
	时间	3(1)	251.16	83.72	89.32 *
	物种 × 时间	9(3)	105.06	11.67	12.45 *
	月份间误差	348(116)	22.50	0.94	
N : P	物种	3	737.61	245.87	113.01 *
	物种间误差	116	17.41	2.18	
	时间	3(1)	131.83	43.94	33.61 *
	物种 × 时间	9(3)	110.94	12.33	9.43 *
	月份间误差	348(116)	31.38	1.31	
C : N	物种	3	28.79	9.60	40.19 *
	物种间误差	116	1.91	0.24	
	时间	3(1)	8.55	2.85	44.62 *
	物种 × 时间	9(3)	2.69	0.30	4.68 *
	月份间误差	348(116)	1.53	0.06	
C : P	物种	3	387.27	129.09	51.24 *
	物种间误差	116	20.15	2.52	
	时间	3(1)	150.09	50.03	45.83 *
	物种 × 时间	9(3)	141.13	15.68	14.36 *
	月份间误差	348(116)	26.20	1.09	

注：* 表示在 0.05 水平上差异显著。
Note: * indicates significant difference at 0.05.

3 讨论

3.1 化学计量特征在植物不同生长期的变化

本研究发现，4 种荒漠植物的 C、N、P 含量及化学计量比在植物生长期存在较大的差异。4 种植物中，角果藜 C 含量积累量最高，原因可能是其叶片呈针叶状且抱茎生长，形成一种具有高光效的生理机制，不仅增强了光合作用，还提高了叶片合成有机物质的能力^[4, 21]。碱蓬 N 含量在 4 种植物最高，在 6 月 23 日前后碱蓬的 N : P 增长较快，这可能是由天气干旱无雨引起的。干旱会导致植物

相应的保护系统得到增强^[22]，从而促进叶片 N 含量升高，高 N 含量也会使植物体内细胞液浓度增大^[23]，提高叶片水势、促进水分吸收，缓解植物的干旱胁迫^[24]。沙蓬中 P 含量较高且相对稳定，推测 6 月底至 7 月该植物处于花果期，需要更多 P 元素完成其生殖生长。

研究表明，植物的 C : P 与 N : P 呈正相关，而 C : N 与 N : P 呈负相关，体现了植物元素的经济利用策略^[26]。本研究发现，4 种植物 N : P 随植物的生长发育呈降低的趋势，原因可能由植物生物量增大从而使元素含量相对降低导致。这与牛得草

等^[20, 25]和吴统贵等^[5]的研究结果一致。本研究还发现, 4种植物中角果藜的 C : N、C : P 最高, C 含量也相对较高, 而 N、P 含量较低, 表明该物种在沙漠养分贫瘠的环境中具有较高的固 C 优势和独特的生存策略^[26]。

Koerselman 等^[27]的研究发现, N : P 比值 < 14 时为 N 限制, 若 N : P 比值 > 16 则为 P 限制。本研究结果表明, 雾冰藜在生长初期受 P 含量的限制, 生长中后期变为 N 限制, 而沙蓬和角果藜在整个生长季内均为 N 限制。碱蓬在初次取样受 N、P 含量的共同限制。6 月的 2 次取样和末次取样的结果表明, 该植物分别受 P 和 N 的限制。本研究中 4 种植物的 N : P 与荒漠区的非禾本科植物^[28]及所有旱生草本植物^[29]的平均 N : P 值相当, 但植物元素的限制类型尚不明确^[30, 31]。

3.2 不同生长时期计量比的季节变异特征

本研究发现, 4 种植物的 C、P 含量及 C : N、C : P、N : P 比值受到植物种类的影响大于植物种类和采样时间的相互作用, 而 N 含量主要受取样时间的影响。采样时间不同可对植物吸收和利用元素的效率造成差异。荒漠地区土壤贫瘠, 不利于植物的生长^[15], 古尔班通古特沙漠夏季的蒸发量较大, 土壤中的营养成分明显不足, 这是否与植物 N 含量的多少相关, 还需进一步研究。

本研究中, 4 种植物 C、N、P 含量及计量比的变异系数由大到小依次为: $N > C : N > N : P > P > C : P > C$ 。对 N、P 含量及 N : P 比值变异系数的分析结果与牛得草等^[25]和李玉霖等^[28]的研究略有不同。这可能是由于本研究没有进行大尺度的样品采集与数据分析。另外, 4 种植物 N 含量和 N : P 比值与李玉霖等^[28]的研究相似, 但是 P 含量的变化范围(0.88 ~ 2.44 mg/g)却低于其研究结果, 原因可能是由于土壤养分不同所造成的差异。此外, 4 种植物的 C、N、P 含量及计量比的变异分析结果表明, 在不同时期进行取样, 不管是单一物种的变异因素还是多种因素的相互作用, 植物间的化学计量比均能清晰地指示出植物营养的缺失情况。因此, 较少的采样次数不能真实反映植物的生态化学计量特征, 需跨越整个生长期进行采样并结合土壤有效成分分析才能得出更合理的结果。

3.3 化学计量学参数在植物体内的稳定性

植物生态化学计量学特征是由许多因素协同作用和交互影响的体现, 化学计量学指标在植物体内的变化不仅是检验植物与外界环境关系的工具, 也是判断其所在生态系统的结构、功能与稳定性的重要指标^[32, 33]。化学元素含量在植物各器官间的分配是环境和物种系统发育共同作用的结果^[7]。本研究发现, 4 种植物对自身环境条件具有不同的生存策略, 其吸收、利用养分的机制也有所不同^[34], 这些差异在 C、N、P 含量等化学计量学指标上有所体现。荒漠地区土壤较为贫瘠, 即便是同一生活型的植物, 各元素含量也会随植物生长季的不同而产生不同的分配比例, 导致化学计量比产生差异。当某种元素限制植物生长时, 植物可通过多种生理机制改变该元素的利用效率, 从而维持机体的养分含量及相关性状的稳定^[35]。本研究选取的 4 种植物在整个生长季 N 含量呈下降趋势, 原因可能是植物为了器官发育和生殖生长的需要, 提高了 C、P 元素的吸收, 相应 C : N、C : P 比值也呈增长趋势, 这与牛得草等^[20]的研究结果相似。化学计量特征在植物不同阶段呈现一定的稳定性, 植物的生长需要不同类型的元素进行调节^[36]。本研究选取的 4 种植物均为同一生活型, 但他们的化学计量学特征的变化并无一致规律, 这可能与他们具有不同的养分利用策略有关。因此, 后续开展植物 C、N、P 含量及化学计量比响应荒漠干旱环境方面的研究, 可以选择更多不同生活型的物种并结合植物不同发育阶段进行深入探讨。

参考文献:

- [1] González-Alcaraz MN, Egea C, Jiménez-Cárceles FJ, Párraga I, María-Cervantes A, et al. Storage of organic carbon, nitrogen and phosphorus in the soil-plant system of *Phragmites australis* stands from a eutrophicated Mediterranean salt marsh[J]. *Geoderma*, 2012, 185-186: 61-72.
- [2] 刘建国, 刘卫国, 朱媛媛, 霍举颂, 玛丽娅·奴尔兰. 古尔班通古特沙漠某些短命植物叶片 N、P 化学计量特征的季节变化[J]. *植物学报*, 2017, 52(6): 756-763.
Liu JG, Liu WG, Zhu YY, Huo JS, Maria · Nurlan. Seasonal variation of N and P stoichiometric characteristics in leaves of certain ephemeral plants in the Gurbantunggut

- Desert, China[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(6): 756–763.
- [3] 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[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 365–372.
- Jiang PP, Cao Y, Chen YM. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and litter in forest community of Shaanxi Province, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(2): 365–372.
- [4] 周晓兵, 陶冶, 张元明. 塔克拉玛干沙漠南缘荒漠绿洲过渡带不同土地利用影响下优势植物化学计量特征[J]. *草业学报*, 2018, 27(5): 15–26.
- Zhou XB, Tao Y, Zhang YM. The C, N and P stoichiometry of dominant species in different land use types in a desert oasis ecotone of the Southern Taklimakan desert [J]. *Acta Pratacultural Science*, 2008, 27(5): 15–26.
- [5] 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[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 23–28.
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 23–28.
- [6] 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[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937–3947.
- Wang SQ, Yu GR. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3937–3947.
- [7] 唐高溶, 郑伟, 王祥, 朱亚琼. 旅游对喀纳斯景区植被和土壤碳、氮、磷化学计量特征的影响[J]. *草业科学*, 2016, 36(8): 1476–1485.
- Tang GR, Zheng GW, Wang X, Zhu YQ. Effects of tourism disturbance on the ecological stoichiometry characteristics of C, N and P of the vegetation and soil in Kanas scenic area [J]. *Pratacultural Science*, 2016, 36(8): 1476–1485.
- [8] 李玮, 郑子成, 李廷轩. 不同植茶年限土壤团聚体碳氮磷生态化学计量学特征[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(1): 9–16.
- Li W, Zheng ZC, Li TX. Ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus within soil aggregates in tea plantations with different ages [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(1): 9–16.
- [9] 张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 费玲, 李静, 等. 刨花楠相对生长速率下林木叶片氮磷的适应特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(9): 2607–2613.
- Zhang LL, Zhong QL, Cheng DL, Fei L, Li J, et al. Biomass relative growth rate of *Machilus pauhoi* in relation to leaf carbon, nitrogen, and phosphorous stoichiometry properties [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(9): 2607–2613.
- [10] Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2005, 14(6): 585–598.
- [11] Aerts R, Chapin III FS. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. *Adv Ecol Res*, 1999, 30: 1–67.
- [12] 傅思华, 胡顺军, 李浩, 王泽锋. 古尔班通古特沙漠南缘梭梭(*Haloxylon ammodendron*) 群落优势植物水分来源[J]. *中国沙漠*, 2018, 38(5): 1024–1032.
- Fu SH, Hu SJ, Li H, Wang ZF. Water sources of dominant plants in *Haloxylon ammodendron* community at the southern edge of the Gurbantonggu desert [J]. *Journal of Desert Research*, 2018, 38(5): 1024–1032.
- [13] 陶冶, 吴甘霖, 刘耀斌, 张元明. 古尔班通古特沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征及其影响因素[J]. *中国沙漠*, 2017, 37(2): 305–314.
- Tao Y, Wu GL, Liu YB, Zhang YM. Soil stoichiometric and three influencing factors of typical shrub communities in Gubantunggut desert [J]. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(2): 305–314.
- [14] 陶冶, 张元明. 3 种荒漠植物群落物种组成与丰富度的季节变化及地上生物量特征[J]. *草业学报*, 2011, 20(6): 1–11.
- Tao Y, Zhang YM. Seasonal changes in species composition, richness and the aboveground biomass of three community types in Gurbantunggut desert, northwestern China [J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2011, 20(6): 1–11.
- [15] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点[J]. *生态学报*, 2002, 22(11): 1923–1932.
- Zhang LY, Chen CD. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut sandy desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1923–1932.
- [16] 努尔古丽·阿木提. 新疆藜科植物系统分类学研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2013.
- Nuerguli · Amuti. Systematic studay on the taxonomy of Chenopodiaceae from Xinjiang [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2013.
- [17] 肖遥, 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种荒漠草本植物不同生长期的生物量分配与叶片化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 929–940.
- Xiao Y, Tao Y, Zhang YM. Biomass allocation and leaf

- stoichiometric characteristics in four desert herbaceous plants during different growth periods in the Gurbantungut desert, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(9): 929-940.
- [18] 刘珮, 马慧, 智颖颢, 崔艳, 孙安安, 等. 9 种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析[J]. 干旱区研究, 2018, 35(1): 207-216.
- Liu P, Ma H, Zhi YB, Cui Y, Sun AA, et al. Ecological stoichiometric differences of nine typical eremophyte species[J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(1): 207-216.
- [19] 郭洋, 盛建东, 陈波浪, 罗佳, 徐财发. 3 种盐生植物干物质积累与养分吸收特征[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 144-149.
- Guo Y, Sheng JD, Chen BL, Luo J, Xu CF. Study on dry matter accumulation and nutrition absorption of three halophytes under artificial planting condition[J]. *Arid Zone Research*, 2016, 33(1): 144-149.
- [20] 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[J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317-325.
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H. Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(4): 317-325.
- [21] 丁俊祥, 范连连, 李彦, 唐立松. 古尔班通古特沙漠 6 种荒漠草本植物的生物量分配与相关生长关系[J]. 中国沙漠, 2016, 36(5): 1323-1330.
- Ding JX, Fan LL, Li Y, Tang LS. Biomass allocation and allometric relationships of six desert herbaceous plants in the Gurbantungut desert[J]. *Journal of Desert Research*, 2016, 36(5): 1323-1330.
- [22] 张广帅, 邓浩俊, 杜锟, 林勇明, 马瑞丰, 等. 泥石流频发区山地不同海拔土壤化学计量特征: 以云南省小江流域为例[J]. 生态学报, 2016, 36(3): 675-687.
- Zhang GS, Deng HJ, Du K, Lin YM, Ma RF, et al. Soil stoichiometry characteristics at different elevation gradients of a mountain in an area with high frequency debris flow: a case study in Xiaojiang watershed, Yunnan[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(3): 675-687.
- [23] 孙一荣, 朱教君, 康宏樟. 水分处理对沙地樟子松幼苗膜脂过氧化作用及保护酶活性影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(5): 729-734.
- Sun YR, Zhu JJ, Kang HZ. Effects of soil water condition on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activities of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(5): 729-734.
- [24] 孙力, 贡璐, 朱美玲, 解丽娜, 李红林, 等. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系[J]. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1208-1214.
- Sun L, Gong L, Zhu ML, Xie LL, Li HL, et al. Leaf stoichiometric characteristics of typical desert plants and their relationships to soil environmental factors in the northern margin of the Tarin Basin[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(5): 1208-1214.
- [25] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征[J]. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- Niu DC, Dong XY, Fu H. Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana*[J]. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 915-920.
- [26] 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[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- Luo Y, Gong L, Zhu ML, An SQ. Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs in the upper reaches of the Tarim River desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [27] Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *J Appl Ecol*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [28] 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[J]. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
- Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, north China[J]. *Environmental Science*, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [29] Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytol*, 2005, 168(2): 377-385.
- [30] 胥超, 林开森, 刘小飞, 熊德成, 陈仕东, 等. 不同林龄米槠更新林叶和枝碳氮磷含量及其化学计量特征[J]. 亚热带资源与环境学报, 2016, 11(2): 32-38.
- Xu C, Lin KM, Liu XF, Xiong DC, Chen SD, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus concentrations in leaves and branches and their stoichiometry characteristics in naturally regenerated *Castanopsis carlesii* forests at different stand ages[J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2016, 11(2): 32-38.
- [31] 聂志刚, 吴江琪, 马维伟, 李广, 闫丽娟. 甘南尕斯湖湿地不同退化程度植物碳、氮、磷的化学计量特征及动态变化[J]. 草业学报, 2018, 26(2): 386-392.
- Nie ZG, Wu JQ, Ma WW, Li G, Yan LJ. Stoichiometric characteristics and dynamic of plant carbon, nitrogen and phosphorus in differently degraded Gannan Hai Wetland

- [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(2): 386–392.
- [32] 陶韦, 武嘉文, 刘长发, 方蕾, 刘远, 等. 翅碱蓬生态化学计量内稳性对模拟氮磷沉降的响应[J]. 水生态学杂志, 2017, 38(4): 1674–3075.
- Tao W, Wu JW, Liu CF, Fang L, Liu Y, *et al.* Response of stoichiometric homeostasis and allometric scaling in halophyte *Suaeda heteroptera* Kitag. to simulated nitrogen and phosphorus deposition [J]. *Journal of Hydroecology*, 2017, 38(4): 1674–3075.
- [33] 贡璐, 李红林, 刘雨桐, 安申群. N、P 施肥对塔里木河上游绿洲棉花 C、N、P 生态化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(22): 7689–7697.
- Gong L, Li HL, Liu YT, An SQ. Effects of nitrogen and phosphorus fertilizers on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of oasis cotton in the upper reaches of Tarim River, Xinjiang, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(22): 7689–7697.
- [34] 张文彦, 樊江文, 钟华平, 胡中民, 宋璐璐, 等. 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究[J]. 草业学报, 2010, 18(4): 503–509.
- Zhang WY, Fan JW, Zhong HP, Hu ZM, Song LL, *et al.* The nitrogen; phosphorus stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2010, 18(4): 503–509.
- [35] 蒋利玲, 曾从盛, 邵钧炯, 周旭辉. 闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳芏的营养动态及植物化学计量内稳性特征[J]. 植物生态学报, 2017, 41(4): 450–460.
- Jiang LL, Zeng CS, Shao JJ, Zhou XH. Plant nutrient dynamics and stoichiometric homeostasis of invasive species *Spartina alterniflora* and native *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius* in the Minjiang river estuarine wetlands[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(4): 450–460.
- [36] 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[J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6547–6555.
- Li HL, Gong L, Hong Y. Seasonal variations in C, N, and P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Phragmites australis* in the Keriya Oasis, Xinjiang, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(20): 6547–6555.

(责任编辑: 周 媛)