

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2022.40492

肖钰鑫, 王明明, 郭惠安, 彭港澳, 庄伟伟. 古尔班通古特沙漠水热梯度变化对短命植物生态化学计量特征的影响[J]. 植物科学学报, 2022, 40(4): 492-504

Xiao YX, Wang MM, Guo HA, Peng GA, Zhuang WW. Changes in ecological stoichiometry of two ephemeral plants with a hydrothermal gradient in the Gurbantünggüt Desert[J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(4): 492-504

古尔班通古特沙漠水热梯度变化对短命植物生态化学计量特征影响

肖钰鑫^{1,2}, 王明明^{1,2}, 郭惠安^{1,2}, 彭港澳^{1,2}, 庄伟伟^{1,2*}

(1. 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054; 2. 中亚区域有害生物联合控制国际研究中心, 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 2 种优势短命植物尖喙牻牛儿苗 (*Erodium oxyrhinchum* M. Bieb.) 和东方旱麦草 (*Eremopyrum orientale* (L.) Jaubert & Spach) 为研究对象, 通过盆栽控制实验, 设定 2 个温度梯度以及 3 个水分梯度, 对它们在不同温、湿度处理下的 C、N、P 含量及其化学计量比的变化特点进行分析。结果显示: (1) 温度显著影响尖喙牻牛儿苗的 N、P、C:P、N:P 以及东方旱麦草的 C、N、P、C:N、N:P; 水分显著影响 2 种短命植物的 N、P、C:N、C:P 以及东方旱麦草的 N:P, 其中 N 含量随温度的变化符合温度-生物地球化学假说, 而 P 含量随温度的变化符合温度-植物生理假说。(2) 温度和水分交互作用对 2 种植物的影响表现为: 在高温处理时, 随着水分梯度的增加, 2 种植物的 N、P 含量先升高再下降, C:N、C:P、N:P 先下降再升高; 在低温处理时, 尖喙牻牛儿苗的 N、P 含量变化与水分梯度呈反比, C:P 变化与水分梯度呈正比, 而东方旱麦草化学计量变化差异不显著。(3) 相关性分析结果表明, 温度和水分显著影响 2 种短命植物各元素之间的相关关系, 植物的生长速率和养分限制情况受营养元素的主导调控也随之变化。

关键词: 温度; 水分; 生态化学计量; 短命植物; 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(2022)04-0492-13

Changes in ecological stoichiometry of two ephemeral plants with a hydrothermal gradient in the Gurbantünggüt Desert

Xiao Yu-Xin^{1,2}, Wang Ming-Ming^{1,2}, Guo Hui-An^{1,2}, Peng Gang-Ao^{1,2}, Zhuang Wei-Wei^{1,2*}

(1. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2. International Research Center for the Collaborative Containment of Cross-Border Pests in Central Asia, Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Key Laboratory of Plant Stress Biology in Arid Land, Urumqi 830054, China)

Abstract: Two dominant ephemeral plants, i.e., *Erodium oxyrhinchum* M. Bieb. and *Eremopyrum orientale* (L.) Jaubert & Spach, from the Gurbantünggüt Desert were used for potted plant experiments under controlled conditions. We set two temperature gradients and three moisture gradients to analyze variation characteristics in carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents and their stoichiometric ratios under different temperature and

收稿日期: 2021-12-09, 修回日期: 2022-02-13。

基金项目: 新疆维吾尔自治区重点实验室开放课题(2021D04003); 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2021D01A123); 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室开放课题(XJTSWZ-2022-02); 国家自然科学基金(42007092)。

This work was supported by grants from the Key Laboratory Opening Project of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2021D04003), Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2021D01A123), Open Project of Key Laboratory of Special Environment Biodiversity Application and Regulation in Xinjiang (XJTSWZ-2022-02), and National Natural Science Foundation of China (42007092).

作者简介: 肖钰鑫(1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为干旱区植物生理生态(E-mail: 1620820306@qq.com)。

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

humidity treatments. Results show that: (1) Temperature significantly affected N, P contents, C : P, and N : P in *Erodium oxyrhinchum*, and C, N, P, C : N, and N : P in *Eremopyrum orientale*. Water significantly affected N, P, C : N, and C : P in both plants and N : P in *Eremopyrum orientale*. The changes in N content with temperature conformed to the temperature-biogeochemical hypothesis, while the changes in P content with temperature conformed to the temperature-plant physiology hypothesis. (2) Interactions between temperature and water also affected the plants. Under high temperature treatment, as the water gradient increased, N and P contents in both plants first increased and then decreased, while C : N, C : P, and N : P first decreased and then increased. Under low temperature treatment, changes in N and P contents in *Erodium oxyrhinchum* were inversely proportional to the water gradient, while changes in C : P were directly proportional to the water gradient. However, the stoichiometric changes in *Eremopyrum orientale* were not significant. (3) Correlation analysis showed that temperature and water significantly affected element correlations in both plants, and the growth rates and nutrient limitations of the plants were also subject to dominant regulation of the nutrient elements.

Key words: Temperature; Water; Ecological stoichiometry; Ephemeral plants; Gurbantünggüt Desert

生态化学计量学是研究生态过程中多重化学元素平衡和能量平衡的一门科学,也是研究元素平衡与其周围环境交互影响的一种理论^[1, 2]。在植物生态学领域中,化学元素的吸收与分配涉及植物细胞、组织营养元素的吸收,个体的生长发育和繁殖,种群和群落的动态变化以及生态系统的稳定性等重要环节^[3, 4]。C、N、P 作为构成植物最基本的3种营养元素,其吸收与分配伴随着植物的整个生活史过程^[5]。3种元素之间相互耦合,在共同作用于植物体的同时也能较好反映植物体内的养分变化特征。植物的C : N和C : P可以代表在N或P积累下光合固碳的能力,能较清楚地体现植物对养分的利用效率,同时也可用来反映植物的生长速率^[6-8]。而N : P通常可以作为一种指标来判断在不同生态系统中植物的营养元素限制特征^[9]。

短命植物是一类利用早春积雪融化以及春夏两季适宜的气候和降水,在3-5月迅速完成短暂生活史的特殊草本植物类群,具有躲避高温的典型特征。在早春时节,短命植物的种子萌发、幼苗生长以及种群数量的变化强烈依赖于当季的温度状况,但当春季气温回升以后,水分又不可避免地成为影响短命植物生长、发育最主要的限制因子^[10]。研究表明,短命植物对水分的依赖状况与温度同等重

要,其对沙丘部位的选择性分布的实质是对土壤水分条件选择性适应的生态表现^[11]。水分条件和温度状况会影响植物的光合效率,进一步影响短命植物自身的碳积累和地上部分生长周期^[12]。由此可以发现,短命植物的生长对水热条件的变化极为敏感,但有关温度和水分梯度对古尔班通古特沙漠短命植物生态化学计量特征的影响还鲜有报道。

针对不同温度和水分对植物生态化学计量的影响,有学者持不同的观点。何茂松等^[13]通过对45种荒漠草本植物粗根的C、N、P含量与环境因子关系的研究发现,随着温度升高,植物体内N含量增加,这一发现符合“温度-地球化学假说”,但智颖颀等^[14]研究发现,随着温度的增加,植物叶片N、P下降。文春燕等^[15]的研究认为,灌水促进了毛白杨(*Populus tomentosa* Carrière)各器官对氮的吸收从而提高各器官N含量,但对C、P的吸收影响不大;Zhou等^[16]和周晓兵等^[17]研究发现干旱胁迫会导致古尔班通古特沙漠一年生植物体内的N含量增加,同时N含量的增加又反过来促进植物吸收水分,从而缓解干旱胁迫。孙羽等^[18]在古尔班通古特沙漠开展降水增加实验中发现,降水增加80 mm的情况下,有些短命植物的N、P吸收量分别增加了317%~516%以及307%~477%;但在降水增加40 mm时,变化不显著。上

述研究表明, 温度和水分对 C、N、P 化学计量的影响存在不确定性。对于不同的生态系统、不同季节、不同物种或生活型的植物, 它们的生态化学计量特征均存在差异。因此本研究提出以下科学问题: 古尔班通古特沙漠作为一个响应气候变化极为敏感的区域, 该地区对温度和水分依赖较强的短命植物, 其营养元素 C、N、P 及化学计量比 C : N、C : P、N : P 随水热梯度的变化特征是怎样的? 在温度、水分及 2 种因子的交互作用下, 2 种短命植物自身的营养元素相关性如何变化? 基于此, 本研究以古尔班通古特沙漠 2 种优势短命植物尖喙牻牛儿苗 (*Erodium oxyrhinchum* M. Bieb.)、东方旱麦草 (*Eremopyrum orientale* (L.) Jaubert & Spach) 为研究对象, 通过盆栽控制实验, 探讨温度和水分变化对其化学计量特征的影响, 研究结果旨在为全球气候变暖及降水量逐年增加的环境下, 沙漠短命植物的种群变化特征及群落演替趋势相关研究提供基础理论参考。

1 材料与方法

1.1 植物材料

选取尖喙牻牛儿苗及东方旱麦草生长状况良好、形态较饱满的种子(采集于 2020 年 6 月)为材料。盆栽土为古尔班通古特沙漠非生物结皮区域的沙土, 土壤田间持水量为 19.8%。土壤有机碳、全氮、总磷分别为 2.79、0.11、0.52 g/kg, pH 值为 8.17。沙土使用 2 mm 漏筛筛去其中掺混的杂质和凋落物; 盆栽统一使用 8 cm × 8 cm 的塑料小花盆, 每盆盛 300 g 沙土; 温湿处理控制实验统一在恒温培养箱中(光强为 800 μmol · m⁻² · s⁻¹, 12 h 光照/12 h 黑暗)进行。

1.2 实验设计

两种植物播种于 2021 年 3 月 10 日, 每盆均匀播种 8 颗种子, 放置于新疆师范大学荒漠藻实验室的组培间培养, 待种子萌发出第 2 对真叶后(植株破土约 10 d 后), 挑选长势良好、株型大小差异不大的 4 株植物, 统一贴好标签移至恒温培养箱中, 开始温度和水分控制实验。水分控制使用称重法定量施水, 每 2 d 浇水 1 次, 浇水时间为 18 : 00。盆栽处理为: 2 种植物 × 2 个温度梯度 × 3 个水分梯度 × 4 次重复 = 48 盆(表 1)。

表 1 温湿处理实验设计
Table 1 Design of temperature and humidity treatments

温度 Temperature	土壤含水量 Soil moisture content		
	W1 (2%)	W2 (8%)	W3 (14%)
T1(白天 25℃, 夜间 15℃)	T1W1	T1W2	T1W3
T2(白天 15℃, 夜间 5℃)	T2W1	T2W2	T2W3

1.3 样品的收集与测定

温湿处理 3 个月后, 于 2021 年 6 月 10 日对每个盆栽进行全株收集, 用蒸馏水冲洗植物根部冲去表面沙土, 擦干水分后, 按照不同编号分别装入牛皮信封中放入 105℃烘箱中杀青 120 s, 再放入 65℃烘箱中烘干至恒重, 称重后用球磨仪进行研磨, 样品过筛后至离心管中用于测植物 C、N、P。植物 C 含量用重铬酸钾法测定; 植物 P 含量用 H₂O₂-H₂SO₄浸提后再用钼锑抗比色法测定; 植物 N 含量用凯氏定氮仪测定^[19]。

1.4 数据处理

采用 Excel 2019 和 SPSS 26 软件对数据进行整理和统计分析; 对 2 种植物的 C、N、P、C : N、C : P、N : P 进行正态检验, 不符合正态分布的数据通过对数转换使之服从正态分布, 利用 Levene’s test 检验方差齐性。不同温度和水分梯度及其交互作用对 2 种植物的 C、N、P、C : N、C : P、N : P 的影响采用双因素方差分析(Two-way ANOVA); 温度和水分梯度下 2 种植物的 C、N、P、C : N、C : P、N : P 之间的差异进行单因素方差分析(One-way ANOVA)(差异显著性水平为 0.05), 在有显著差异时, 用 Duncan 法进行多重比较, 方差不齐时则使用 T2 Tarnhane’S test 进行多重比较。最后对温度和水分影响下 2 种植物的 C、N、P、C : N、C : P、N : P 进行 Pearson 相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同温度和水分梯度对 2 种短命植物 C、N、P 含量的影响

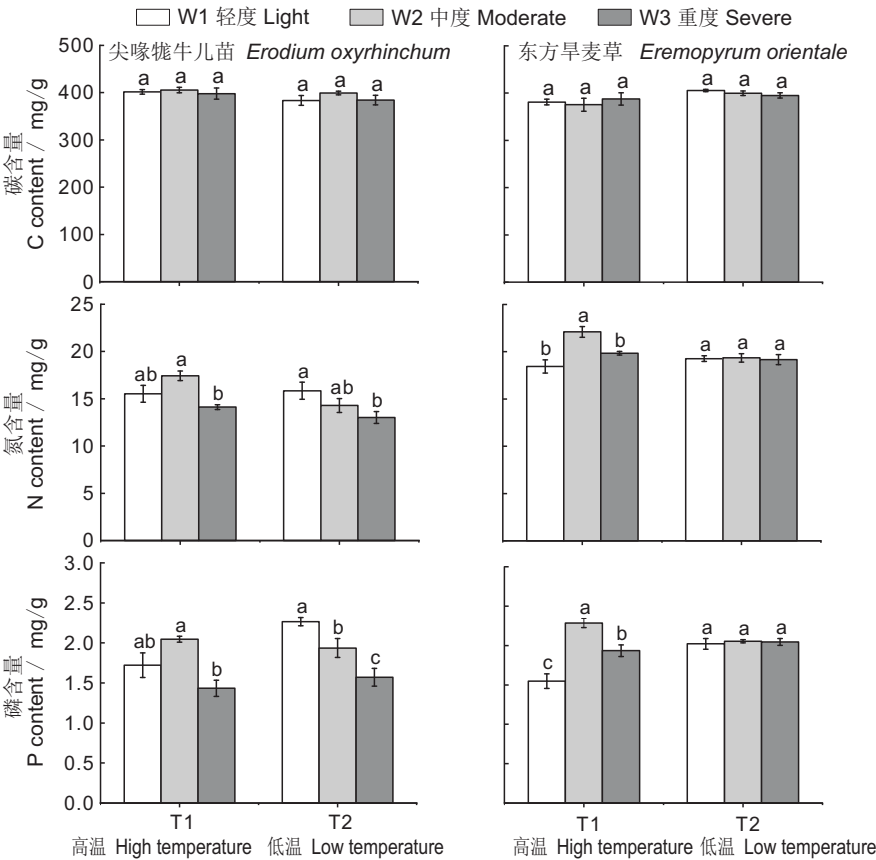
研究结果显示, 温度、水分以及二者的交互作用对尖喙牻牛儿苗的 C 含量影响不显著, 而对东方旱麦草来说, 只有温度对其 C 含量有显著影响(*P* < 0.05), 水分及二者的交互作用对东方旱麦草的影响不显著(表 2)。由图 1 可知, 在 T1 处理

表 2 温度、水分对尖喙牻牛儿苗 和东方旱麦草的 C、N、P 含量及其比值的双因素方差分析 (F 值)

Table 2 Two-way ANOVA on effects of temperature and water gradients on carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their ratios (F -value) in *Erodium oxyrhinchum* and *Eremopyrum orientale*

指标 Variable	物种 Species	温度(T) Temperature		水分(W) Water content		温度 × 水分 (T × W)	
		F	P	F	P	F	P
C	尖喙牻牛儿苗	3.396	0.082	1.047	0.371	0.264	0.771
	东方旱麦草	6.923	0.017	0.212	0.811	0.632	0.543
N	尖喙牻牛儿苗	5.339	0.033	6.803	0.006	3.165	0.066
	东方旱麦草	4.837	0.041	7.681	0.004	6.851	0.006
P	尖喙牻牛儿苗	5.042	0.038	14.927	< 0.001	5.037	0.018
	东方旱麦草	5.148	0.036	18.408	< 0.001	15.436	< 0.001
C : N	尖喙牻牛儿苗	1.706	0.208	3.634	0.047	2.383	0.121
	东方旱麦草	11.417	0.003	5.581	0.013	3.997	0.037
C : P	尖喙牻牛儿苗	6.161	0.023	10.651	0.001	3.529	0.051
	东方旱麦草	1.387	0.254	13.628	< 0.001	9.915	0.001
N : P	尖喙牻牛儿苗	9.027	0.008	2.059	0.157	0.388	0.684
	东方旱麦草	14.125	0.001	5.292	0.016	3.892	0.039

注：效果显著和相互作用 P 值已加粗表示 ($P < 0.05$)。
Note: P -values for significant effects and interactions are shown in bold ($P < 0.05$).



不同小写字母表示同一温度不同水分梯度间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among different water gradients at same temperature. Same below.

图 1 温度和水对 2 种短命植物 C、N、P 含量的影响

Fig. 1 Effects of temperature and moisture on C, N, and P content in two ephemeral plants

时, 东方旱麦草在 3 个水分梯度下的 C 含量分别为 381.03、375.39、387.69 mg/g, 在 T2 时分别为 405.36、399.87、395.11 mg/g, T1 处理时的 C 含量较 T2 减小了 4.68%, 表明东方旱麦草的 C 含量呈现出随温度的增加而减小的特征。

温度和水分对 2 种短命植物的 N 含量均有显著影响 ($P < 0.05$), 但二者的交互作用只对东方旱麦草的 N 含量有显著影响 ($P < 0.05$) (表 2)。2 种短命植物在不同温度处理下, 其 N 含量变化均表现为高温处理 > 低温处理 ($T1 > T2$), 且在 T1 处理时分别是 T2 处理时 1.09 和 1.05 倍。T1 水平下, 2 种短命植物的 N 含量随着水分梯度的增大先升高再下降, 在 W2 处理时最高, 分别为 17.43 和 22.10 mg/g; T2 水平下, 尖喙牻牛儿苗的 N 含量随着水分梯度的增加而减小, W1 处理时的 N 含量分别是 W2、W3 处理时的 1.11 和 1.22 倍, 但东方旱麦草的 N 含量在各水分梯度下变化不大。在温度和水分的交互影响下, 尖喙牻牛儿苗的 N 含量变化特征依次为: 高温中度 > 高温轻度 > 高温重度 ($T1W2 > T1W1 > T1W3$) 以及低温轻度 > 低温中度 > 低温重度 ($T2W1 > T2W2 > T2W3$); 东方旱麦草的 N 含量变化特征依次为: 高温中度 > 高温重度 > 高温轻度 ($T1W2 > T1W3 > T1W1$), 低温时各水分梯度下差异不显著 (图 1)。

温度、水分以及二者交互作用对尖喙牻牛儿苗、东方旱麦草的 P 含量影响显著 ($P < 0.05$), 且水分对这 2 种短命植物的影响, 二者交互作用对东方旱麦草的影响均为极显著 ($P < 0.001$) (表 2)。2 种短命植物在不同温度处理下, 其 P 含量均表现为高温处理 < 低温处理 ($T1 < T2$), 且在 T2 处理时的 P 含量分别是 T1 处理时的 1.11 和 1.06 倍。T1 水平下, 2 种短命植物随着水分梯度的升高, 其体内 P 含量先升高再下降, 在 W2 处理时达到最高, 分别为 2.05 和 2.29 mg/g; T2 水平下, 尖喙牻牛儿苗的 P 含量变化特征与水分梯度呈反比, 在 W1 处理时最高, 分别为 W2、W3 处理时的 1.17 和 1.44 倍, 但东方旱麦草的 P 含量在水分梯度的变化下却很稳定。在温度和水分的交互影响下, 尖喙牻牛儿苗的 P 含量变化特征依次为: 高温中度 > 高温轻度 > 高温重度 ($T1W2 > T1W1 > T1W3$) 以及低温轻度 > 低温中

度 > 低温重度 ($T2W1 > T2W2 > T2W3$); 东方旱麦草的 P 含量变化特征依次为: 高温中度 > 高温重度 > 高温轻度 ($T1W2 > T1W3 > T1W1$), 低温时各水分梯度下差异不显著 (图 1)。

2.2 不同温度和水分梯度对 2 种短命植物 C、N、化学计量比的影响

水分对 2 种短命植物的 C : N 均有显著影响 ($P < 0.05$), 温度、温度与水分的交互作用只对东方旱麦草的 C : N 影响差异显著 ($P < 0.05$) (表 2)。2 种短命植物在不同温度处理下的 C : N 均表现为高温处理 < 低温处理 ($T1 < T2$), 且在 T2 处理时是在 T1 处理时的 1.06 和 1.09 倍。T1 水平下, 2 种短命植物的 C : N 均表现为随着水分梯度的增加先下降再升高, 在 W2 处理时 C : N 最小; T2 水平下, 2 种短命植物的 C : N 随水分梯度变化差异不显著。在温度和水分的交互影响下, 尖喙牻牛儿苗的 C : N 变化特征依次为: 高温重度 > 高温轻度 > 高温中度 ($T1W3 > T1W1 > T1W2$), 低温时各水分梯度下差异不显著; 东方旱麦草的 C : N 变化特征依次为: 高温轻度 > 高温重度 > 高温中度 ($T1W1 > T1W3 > T1W2$), 低温时各水分梯度下差异不显著 (图 2)。

温度和水分对尖喙牻牛儿苗的 C : P 均有显著影响 ($P < 0.05$), 而水分和二者的相互作用对东方旱麦草的 C : P 均有极显著和显著影响 ($P < 0.01$, $P < 0.05$) (表 2)。2 种短命植物在不同温度处理下的 C : P 表现为高温处理 > 低温处理 ($T1 > T2$), 且在 T1 处理时分别是 T2 处理的 1.15 和 1.04 倍。T1 水平下, 这 2 种短命植物的 C : P 随水分梯度的变化特征与 C : N 变化相同; T2 水平下, 尖喙牻牛儿苗的 C : P 随着水分梯度的增加而增大, 在 W3 处理时是 W1、W2 处理时的 1.46 和 1.19 倍, 但东方旱麦草的 C : P 在各水分梯度下变化不大。在温度和水分的交互影响下, 尖喙牻牛儿苗的 C : P 变化特征依次为: 高温重度 > 高温轻度 > 高温中度 ($T1W3 > T1W1 > T1W2$) 以及低温重度 > 低温中度 > 低温轻度 ($T2W3 > T2W2 > T2W1$); 东方旱麦草的 C : P 变化特征依次为: 高温轻度 > 高温重度 > 高温中度 ($T1W1 > T1W3 > T1W2$), 低温时各水分梯度下差异不显著 (图 2)。

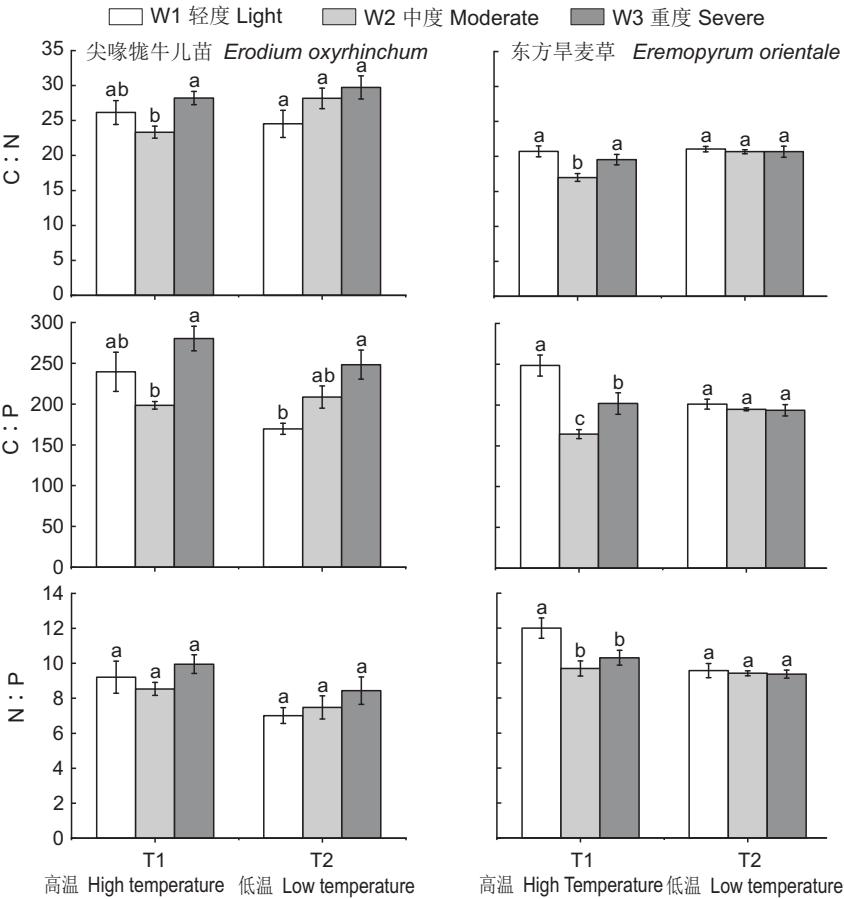


图 2 温度 and 水分对 2 种短命植物 C : N、C : P、N : P 的影响
Fig. 2 Effects of temperature and moisture on C : N, C : P, and N : P in two ephemeral plants

温度、水分及二者交互作用对东方旱麦草的 N : P 均有显著影响 ($P < 0.05$), 而对于尖喙牻牛儿苗来说, 只有温度作用对其 N : P 有显著影响 (表 2)。2 种短命植物在不同温度处理下的 N : P 表现为: 高温处理 > 低温处理 ($T1 > T2$), 且在 $T1$ 处理时分别是 $T2$ 处理的 1.21 和 1.13 倍。 $T1$ 水平下, 尖喙牻牛儿苗的 N : P 在不同水分梯度下差异不显著, 东方旱麦草随着施水的增加, 其体内 N : P 先下降再上升, 且东方旱麦草的 N : P 在 $W1$ 处理时显著大于 $W2$ 、 $W3$ 处理 ($P < 0.05$), 分别是它们的 1.23 和 1.16 倍, 在 $W2$ 处理时的 N : P 最低; $T2$ 水平下, 2 种短命植物的 N : P 随水分变化情况不明显。在温度和水分的交互影响下, 尖喙牻牛儿苗的 N : P 变化特征为: 高温、低温时各水分梯度下差异均不显著; 东方旱麦草的 N : P 变化特征依次为: 高温轻度 > 高温重度 > 高温中度

($T1W1 > T1W3 > T1W2$), 低温时各水分梯度下差异不显著 (图 2)。

2.3 不同温度和水分梯度下 2 种短命植 C、N、P 及其化学计量比的相关性

本研究发现, 尖喙牻牛儿苗在高温轻度 ($T1W1$) 处理时, C 和 P 呈显著负相关, C 和 C : P 呈显著正相关 ($P < 0.05$), N 和 C : N 呈显著负相关, P 和 C : P 呈显著负相关; 在高温中度 ($T1W2$) 处理时, N 和 N : P 呈显著正相关; 在高温重度 ($T1W3$) 处理时, P 和 N : P 呈显著负相关。在低温轻度 ($T2W1$) 处理时, C 和 C : N 呈显著正相关, N 和 C : N 呈显著负相关; 在低温中度 ($T2W2$) 处理时, N 和 C : N 呈显著负相关, P 和 C : P 呈显著负相关; 低温重度 ($T2W3$) 处理时相互间不相关 (表 3)。

东方旱麦草在高温轻度 ($T1W1$) 处理时, P

表 3 尖喙牻牛儿苗在不同水热条件下的 C、N、P 及化学计量比的相关性分析
Table 3 Correlation analysis of C, N, P, and stoichiometric ratios of *Erodium oxyrhinchum* under different hydrothermal conditions

物种 Species	水热条件 Hydrothermal condition	指标 Index	C	N	P	C : N	C : P	N : P
尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrhinchum</i>	T1W1	C	1					
		N	-0.273	1				
		P	-0.951 *	0.162	1			
		C : N	0.450	-0.979 *	-0.360	1		
		C : P	0.978 *	-0.170	-0.993 *	0.364	1	
		N : P	0.720	0.458	-0.793	-0.272	0.797	1
	T1W2	C	1					
		N	-0.239	1				
		P	0.017	-0.813	1			
		C : N	0.592	-0.923	0.699	1		
		C : P	0.623	0.480	-0.771	-0.167	1	
		N : P	-0.141	0.970 *	-0.930	-0.867	0.635	1
	T1W3	C	1					
		N	0.044	1				
		P	0.607	0.743	1			
		C : N	0.843	-0.501	0.124	1		
		C : P	-0.164	-0.871	-0.882	0.329	1	
		N : P	-0.732	-0.534	-0.962 *	-0.345	0.773	1
	T2W1	C	1					
		N	-0.896	1				
		P	-0.181	-0.184	1			
		C : N	0.967 *	-0.979 *	0.041	1		
		C : P	0.828	-0.542	-0.701	0.677	1	
		N : P	-0.734	0.949	-0.485	-0.881	-0.254	1
	T2W2	C	1					
		N	0.297	1				
		P	-0.025	-0.161	1			
		C : N	-0.077	-0.974 *	0.211	1		
		C : P	0.233	0.241	-0.978 *	-0.245	1	
		N : P	0.256	0.689	-0.822	-0.695	0.866	1
	T2W3	C	1					
		N	-0.269	1				
		P	0.412	-0.164	1			
		C : N	0.662	-0.899	0.336	1		
		C : P	-0.049	0.017	-0.929	-0.059	1	
		N : P	-0.440	0.606	-0.884	-0.689	0.764	1

Notes: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Same below.

和 C : P 呈显著负相关 ($P < 0.05$)；在高温中度 (T1W2) 处理时，相互之间不相关；在高温重度 (T1W3) 处理时，C 和 C : N 呈显著正相关；P 和 N : P 呈显著负相关；在低温轻度 (T2W1) 处理时，P 和 C : P 呈极显著负相关 ($P < 0.001$)，P 和 N : P 呈显著负相关；在低温中度 (T2W2) 处理时，N 和 N : P 呈显著正相关；在低温重度 (T2W3) 处理时，C 和 P 呈显著负相关，C 和 C : P 呈极显著正相关，N 和 C : N 呈显著负相关，P 和 C : P 呈极显著负相关 (表 4)。

表 4 东方旱麦草在不同水热条件下的 C、N、P 及化学计量比的相关性分析
Table 4 Correlation analysis of C, N, P, and stoichiometric ratios of *Eremopyrum orientale* under different hydrothermal conditions

物种 Species	水热条件 Hydrothermal condition	指标 Index	C	N	P	C : N	C : P	N : P
东方旱麦草 <i>Eremopyrum orientale</i>	T1W1	C	1					
		N	0.366	1				
		P	0.648	0.655	1			
		C : N	0.089	-0.894	-0.395	1		
		C : P	-0.508	-0.649	-0.985 *	0.457	1	
		N : P	-0.614	-0.330	-0.774	-0.253	0.745	1
	T1W2	C	1					
		N	0.504	1				
		P	0.463	-0.532	1			
		C : N	0.739	-0.209	0.939	1		
		C : P	0.751	0.949	-0.236	0.111	1	
		N : P	0.036	0.881	-0.869	-0.647	0.686	1
	T1W3	C	1					
		N	-0.359	1				
		P	-0.553	-0.035	1			
		C : N	0.974 *	-0.562	-0.490	1		
		C : P	0.852	-0.208	-0.905	0.811	1	
		N : P	0.461	0.215	-0.983 *	0.364	0.840	1
	T2W1	C	1					
		N	-0.345	1				
		P	0.425	-0.573	1			
		C : N	0.627	-0.947	0.622	1		
		C : P	-0.296	0.546	-0.990 **	-0.555	1	
		N : P	-0.479	0.790	-0.954 *	-0.820	0.931	1
	T2W2	C	1					
		N	0.863	1				
		P	0.659	0.889	1			
		C : N	-0.576	-0.910	-0.906	1		
		C : P	0.608	0.185	-0.197	0.208	1	
		N : P	0.901	0.956 *	0.716	-0.803	0.415	1
	T2W3	C	1					
		N	-0.583	1				
		P	-0.984 *	0.524	1			
		C : N	0.802	-0.952 *	-0.759	1		
		C : P	0.995 **	-0.561	-0.997 **	0.787	1	
		N : P	0.189	0.683	-0.264	-0.427	0.221	1

3 讨论

3.1 温度、水分及其交互作用影响下的 2 种短命植物 C、N、P 特征

本研究通过对 2 种短命植物的温度控制实验发现，尖喙牻牛儿苗的 C 含量在温度梯度变化下表

现的很稳定，且含量相较其他元素更高，这主要是因为 C 是构成植物细胞骨架的结构性元素，作为各项生理生化反应的底物和能量来源，约占植物干物质量的一半，一般不易受外界环境的影响^[20-22]。但东方旱麦草 C 含量则表现为在低温处理中显著高于高温处理，高温处理时的 C 含量较低温处理

时减少了 4.68%。我们推测可能是由于高温加剧了东方旱麦草的呼吸作用,致使植物地上部分叶片的蒸腾速率增高,加速失水,导致植物叶片气孔关闭,CO₂ 供应不足,最后导致光合作用减弱、呼吸作用增强^[23]。2 种植物虽为同一生活型,但 C 含量随温度变化的情况不一致,我们认为可能受植物本身遗传因素的影响,尖喙牻牛儿苗在古尔班通古特沙漠分布极为广泛,较东方旱麦草有更强的环境适应能力,因此其体内的 C 含量较东方旱麦草更高且更稳定。

本研究中,2 种短命植物的 N 含量均随着温度的升高而增加,这与何茂松等^[13]对 45 种荒漠草本植物粗根的 C、N、P 含量与环境因子关系的研究结果一致,同样符合温度-地球假说。温度升高致使蒸腾速率增大,植物在此过程中会消耗更多的物质能量,为补偿损耗,植物根部会生成更多的 N 转运蛋白为植物地上部分的各项生理生化反应及新陈代谢提供养分^[24-26]。高温也会加速土壤矿化,有利于土壤无机氮的积累,从而促进植物对氮素的利用^[27, 28]。低温时植物体内细胞膜的渗透性以及水分子的粘滞性会下降,从而间接影响营养元素的运输速率^[29]。本研究与智颖飙等^[14]的结果不一致,原因可能与不同地区、不同生态系统的土壤养分及植物的限制性元素的变异性较大^[30-33]有关。温度对两种短命植物 P 含量的影响表现为,随着温度的升高 P 含量下降,在低温时,植物体内的生理代谢缓慢,酶活性和控制遗传的 RNA 合成速率不高,为达到平衡,植物体内某种温度敏感机制可能被激活从而促进 P 浓度的增加^[29],这与任书杰等^[34]的结果一致,符合温度-植物生理假说。

水分通过影响土壤基质组成和养分含量,从而影响植物的养分吸收和光合生理过程,进一步影响植物的生态化学计量特征^[35, 36]。本研究中,水分变化对 2 种短命植物的 C 含量影响不大,因为 C 结构稳定。在高温时,植物的 N、P 含量均随着水分梯度的增加,先升高再降低,在中度水分处理时, N、P 含量最高。孙羽等^[18]在增加降水对古尔班通古特沙漠短命植物的影响研究中发现,随着供水的增加,3 种短命植物尖喙牻牛儿苗、弯果胡卢巴(*Trigonella arcuata* C. A. Meyer)和角果藜

(*Ceratocarpus arenarius* L.) 体内的 N、P、K 含量显著上升,与本研究结果一致。我们认为,当土壤水分含量增多时,土壤中各元素的流动性增强,加速植物对养分的获取。随着土壤中水分含量的减少,植物会减少对土壤中 N、P 等营养元素的吸收,导致体内 N、P 含量减少^[37, 38]。水分不足会影响植株的发育,但过量的水分输入也会抑制植物自身的生长^[39]。当水分添加超过一个临界点后,在促进植物生物量增加的同时,植物体内的 N、P 元素会被稀释,造成 N、P 含量下降^[40]。因此,结合本研究中度水分处理时 N、P 含量最大,我们认为,在不超过适宜水分梯度时,水分增加会促进植物体内 N、P 含量的增加,当大于适宜水分梯度时,水分对植物营养元素的吸收是不利的。但在低温时,水分变化对 2 种短命植物 N、P 的影响与高温有很大差异,我们发现,随着水分梯度的增加,尖喙牻牛儿苗的 N、P 含量下降,原因可能是在低温时,植物蒸腾速率较小,土壤和植物中的水分散失较慢,在这个过程中,水分继续增加会造成植物体内 N、P 元素的稀释作用,因为 C 在植物体内占比较大,稀释作用对其含量影响不大。因此在低温条件下,少水可使植物保持较高 N、P 含量。但东方旱麦草的 C、N、P 元素在低温时受水分影响不大,可能受自身遗传因素影响,东方旱麦草植株株型较小,水分增加对该植物生物量的影响不大,因此对元素的稀释作用较尖喙牻牛儿苗来说不强。

3.2 温度、水分及其交互作用影响下的 2 种短命植物 C、N、P 化学计量特征

温度直接影响植物对养分的吸收利用,从而影响植物体化学计量特征。C:N 和 C:P 是反映植物生长速率的重要生理指标,一般认为 C:N 和 C:P 与植物生长速率成反比^[41]。本研究中,2 种短命植物的 C:N 均随温度的升高而减小,这是由于随着温度的增加, N 含量增大, C:N 则减小。表明在高温时,这 2 种短命植物生长速率更快,而此时的生长速率主要受 C:N 影响较多。植物体内的 C:P 都随着温度的升高而增加, P 作为影响 C:P 的主要因素,当温度升高时, P 含量下降,植物的 C:P 则升高,表明在低温时,2 种短命植物的生长速率更快,此时的植物生长速率主要受

C:P 影响较多。N:P 常被用来判断植物生长受养分元素限制的指标^[29], 当比值小于 14 时, 认为该植物受 N 限制, 当大于 16 时, 认为该植物受 P 限制, 当居于 14 ~ 16 时, 认为该植物受 N 和 P 的共同限制^[21, 42]。本研究中 2 种短命植物的 N:P 都是在高温处理时大于低温处理, 当温度升高时, 植物体内 N 含量增加, P 含量减小, 会造成 N:P 越来越大, 但 N:P 均小于 14, 随着温度的升高, N 限制会减小, 说明在高温能缓解这 2 种短命植物在古尔班通古特沙漠的氮素缺乏状况。

在本研究中, 高温时随着水分梯度的增加, 2 种植物的 C:N、C:P 均表现为先下降再上升, 因为 N、P 含量变化与水分梯度的变化表现为先升高再下降, 与 C:N、C:P 的变化相反, 说明 2 种植物的生长速率随着水分梯度的增加先升高再下降, 在中度水分处理时, 生长速率最高。因为在高温时 2 种植物 N、P 含量随水分变化趋势相同, 因此植物体内的 N:P 受水分影响, 变化差异不大。但东方旱麦草表现为在低水分梯度时, 其 N:P 显著大于中、高水分梯度, 这是因为该植物的 N 含量随水分梯度变化情况是: 中度水分处理与轻度、重度水分处理差异较大, 而 P 含量在 3 个水分处理中差异均很大, 因此造成了东方旱麦草 N:P 在水分梯度上的差异。在低温时, 2 种植物中只有尖喙牻牛儿苗的 C:P 受水分影响, 其他化学计量比皆很稳定。在低温的水分控制实验中我们发现, 尖喙牻牛儿苗 P 含量受水分梯度的影响大于 N, 从而间接影响 C:P。相比于高温, 低温处理时 2 种植物的生长速率和养分限制情况整体受水分情况影响不大。

3.3 温度、水分及其交互作用影响下的 2 种短命植物生态化学计量的相关性

C、N 和 P 作为植物体不可或缺的元素, 3 种元素相互影响, 具有较强的耦合性^[22, 43]。一般情况下, 高等陆地植物体 C 与 N、P 呈负相关, N 和 P 呈正相关^[22]。但本研究发现, 高温下, 尖喙牻牛儿苗在轻度水分处理时, C 含量和 P 含量呈显著正相关、和 C:P 呈显著负相关, N 含量和 C:N、P 与 C:P 皆呈显著负相关。此时的温度和水分处理对植物的生长速率的影响较大, 随着水分的

增加, 在中度、重度水分处理时, C、N、P 对生长速率的影响不再受温度和水分的的影响, 却表现出 N、P 对养分限制的影响受水分的调控, 水分适宜时 N 含量对养分限制影响较大, 水分为重度处理时, 养分限制由原先的 N 含量主导变为 P 含量主导。由此可以发现随着水分增加, 各元素相互作用对植物的影响由主导生长速率变为主导养分限制。而在低温、轻度水分处理时, 表现为 C、N 分别与 C:N 呈显著正相关和显著负相关, 说明此时的水分处理, C、N 对植物的生长速率影响较大, 随着水分的增加, N、P 对植物生长速率起主导作用, 整个低温水分处理中, 都没有体现出元素对养分限制的影响, 由此发现, 低温可以缓解水分对植物养分限制的影响。而对东方旱麦草来说, 在高温、轻度水分处理时, 只有 P 含量显著影响植物的生长速率, 随着水分的增加, 出现 C 含量显著影响植物的生长速率以及 P 含量影响植物的养分限制; 在低温、轻度水分处理时, P 含量与 C:P、N:P 呈显著负相关, 中度水分处理时, N 含量与 N:P 呈显著正相关, 重度水分处理时, C 含量与 P 含量呈显著负相关, 与 C:P 呈显著正相关, N 含量与 C:N 呈显著负相关, P 含量与 C:P 呈显著负相关。我们发现, 在低温时随着水分的增加, 元素对养分限制的影响逐渐变成对生长速率的影响。

4 结论

温度对 2 种短命植物 N 含量的影响符合温度-生物地球化学假说, 对 P 含量却符合温度-植物生理假说。我们预测, 在全球气候变暖的背景下, 古尔班通古特沙漠短命植物养分限制可能会由 N 限制逐渐变为 P 限制。水分对 2 种植物的 N、P 含量的影响在不同温度处理下差异很大, 因此我们在评估环境因子对植物生态化学计量影响时, 必须考虑多种因子的耦合作用, 同时在温度、水分及其交互作用的影响下, 植物的生长速率、养分限制变化均有差异, 受养分元素的调控也不稳定。但本研究只选择了古尔班通古特沙漠 2 种优势短命植物为研究对象, 未对其他生活型植物、物种的不同器官、植物与土壤的养分循环做分析, 因此在下一步的研究工作中, 将分析以上研究对象对水热条件的响应,

为在全球气候变暖及降水量逐年增加的环境背景下,该沙漠植物的种群变化特征及群落演替趋势的研究提供更加全面的参考。

参考文献:

- [1] Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecol Lett*, 2000, 3(6): 540–550.
- [2] 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 Gurbantunggüt Desert[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 356–366.
- [3] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682–713.
Tian D, Yan ZB, Fang JY. Review on the characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7): 682–713.
- [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 Prataculturae Sinica*, 2018, 27(5): 15–26.
- [5] 韩博, 李广, 卓玛草, 邵倩雄, 侯扶江. 燕麦碳氮磷含量及化学计量比对盐胁迫的响应[J]. 草业科学, 2020, 37(12): 2497–2506.
Han B, Li G, Zhuomacao, Shao QX, Hou FJ. Changes in C, N, P content and stoichiometric ratios in response to salt stress in *Avenasativa* plants[J]. *Pratacultural Science*, 2020, 37(12): 2497–2506.
- [6] Agren GI. The C : N : P stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. *Ecol Lett*, 2004, 7(3): 185–191.
- [7] 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6538–6547.
Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, *et al.* Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6538–6547.
- [8] Danger M, Gessner MO, Barlocher F. Ecological stoichiometry of aquatic fungi: current knowledge and perspectives[J]. *Fungal Ecol*, 2016, 19: 100–111.
- [9] 陈义堂. 不同密度杉木林各组分 C、N 和 P 含量及其化学计量特征[J]. 广西林业科学, 2021, 50(6): 657–664.
Chen YT. Contents of C, N and P and C : N : P stoichiometric characteristic of *cunninghamia lanceolata* stands with different densities[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2021, 50(6): 657–664.
- [10] 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 Gurbantunggüt Desert[J]. *Journal of Desert Research*, 2016, 36(5): 1323–1330.
- [11] 王雪芹, 蒋进, 雷加强, 赵从举. 短命植物分布与沙垄表层土壤水分的关系: 以古尔班通古特沙漠为例[J]. 应用生态学报, 2004, 15(4): 556–560.
Wang XQ, Jiang J, Lei JQ, Zhao CJ. Relationship between ephemeral plants distribution and soil moisture on longitudinal dune surface in Gurbantunggüt Desert[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(4): 556–560.
- [12] Lapointe L. How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals[J]. *Physiol Plantarum*, 2001, 113(2): 151–157.
- [13] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 严正兵, 杨思琪, 等. 新疆 45 种荒漠植物粗根碳、氮、磷计量特征及其与环境的关系[J]. 生态学报, 2019, 38(9): 2603–2614.
He MS, Luo Y, Peng QW, Yan ZB, Yang SQ, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in the coarse roots of 45 desert plant species in relation to environmental factors across the deserts in Xinjiang[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(9): 2603–2614.
- [14] 智颖颢, 刘珮, 马慧, 路战远, 崔艳, 等. 中国荒漠植物生态化学计量学特征与驱动因素[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2017, 48(1): 97–105.
Zhi YB, Liu P, Ma H, Lu ZY, Cui Y, *et al.* The eco-stoichiometric characteristics and driving factors of desert plants in China[J]. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 2017, 48(1): 97–105.
- [15] 文春燕, 朱嘉磊, 薄慧娟, 宋莲君, 聂立水. 不同水氮处理下毛白杨碳氮磷化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(2): 254–261.
Wen CY, Zhu JL, Bo HJ, Song LJ, Nie LS. Effects of irrigation and nitrogen application on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of *Populus tomentosa*[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25(2): 254–261.
- [16] Zhou XB, Zhang YM, Ji XH, Downing A, Serpe M. Com-

- bined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China[J]. *Environ Exp Bot*, 2011, 74: 1–8.
- [17] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌, 张静. 3种荒漠植物幼苗生长和光合生理对氮增加的响应[J]. 中国沙漠, 2011, 31(1): 82–89.
- Zhou XB, Zhang YM, Wang SS, Zhang BC, Zhang J. Effect of nitrogen input on growth and photosynthetic physiology of three desert species seedlings[J]. *Journal of Desert Research*, 2011, 31(1): 82–89.
- [18] 孙羽, 张涛, 田长彦, 李晓林, 冯固. 增加降水对荒漠短命植物当年牧草生长及群落结构的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1859–1868.
- Sun Y, Zhang T, Tian CY, Li XL, Feng G. Response of grass growth and productivity to enhanced water input in ephemeral desert grassland in Gurbantunggut desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1859–1868.
- [19] 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, Nurlan M. Seasonal variation of N and P stoichiometric characteristics in leaves of certain ephemeral plants in the Gurbantunggut Desert, China[J]. *Chin Bull Bot*, 2017, 52(6): 756–763.
- [20] 白柳, 崔媛媛, 刘倬彤, 门欣洋, 侯东杰, 等. 放牧对荒漠草原优势植物叶片养分含量和化学计量特征的影响[J]. 畜牧与饲料科学, 2021, 42(6): 56–62.
- Bai L, Cui YY, Liu ZT, Men XY, Hou DJ, et al. Effects of grazing on leaf nutrient content and stoichiometric characteristics of dominant plants in desert steppe[J]. *Animal Husbandry and Feed Science*, 2021, 42(6): 56–62.
- [21] 陆皎云, 杨惠敏, 田宏, 张鹤山, 熊军波, 等. 水分对不同生育时期紫花苜蓿茎叶碳、氮、磷含量及化学计量特征的影响[J]. 中国草地学报, 2021, 43(6): 25–34.
- Lu JY, Yang HM, Tian H, Zhang HS, Xiong JB, et al. Effect of water addition on carbon, nitrogen and phosphorus concentrations, and stoichiometric characteristics of alfalfa stems and leaves at different growth stage[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(6): 25–34.
- [22] 王凯, 沈潮, 宋立宁, 吕林有, 张大鹏. 持续干旱下沙地樟子松幼苗 C、N、P 化学计量变化规律[J]. 生态学杂志, 2020, 39(7): 2175–2184.
- Wang K, Shen C, Song LN, Lü LY, Zhang DP. Variations in C, N and P stoichiometry of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings under continuous drought[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(7): 2175–2184.
- [23] 杨福春. 不同增温方式对杉木幼林叶片碳代谢的影响研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2018: 1–3.
- [24] Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Ann Bot-London*, 2009, 103(4): 551–560.
- [25] Hendrick RL, Pregitzer KS. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests[J]. *J Ecol*, 1996, 84: 167–176.
- [26] Yan ZB, Li P, Chen YH, Han WX, Fang JY. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves[J]. *Sci Rep-UK*, 2016, 6(1): 20099.
- [27] 宋良翠, 马维伟, 李广, 刘帅楠, 陆刚. 温度变化对尕斯库勒湿地不同退化梯度土壤氮矿化的影响[J]. 草业学报, 2021, 30(9): 27–37.
- Song LC, Ma WW, Li G, Liu SN, Lu G. Effect of temperature changes on nitrogen mineralization in soils with different degradation gradients in Gahai Wetland[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(9): 27–37.
- [28] 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.
- [29] Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 11001–11006.
- [30] Kellogg LE, Bridgham SD. Phosphorus retention and movement across an mbrotrophic-minerotrophic peatland gradient[J]. *Biogeochemistry*, 2003, 63(3): 299–315.
- [31] 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.
- [32] 李茜, 曹扬, 彭守璋, 陈云明. 子午岭林区两种天然次生林叶片 C、N、P 化学计量特征的季节变化[J]. 水土保持学报, 2017, 31(6): 319–325.
- Li X, Cao Y, Peng SZ, Chen YM. Seasonal variations of C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of two natural secondary forests in Ziwuling forest district[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2017, 31(6): 319–325.
- [33] 石莎, 陈春, 韩航, 李征珍, 单凌飞, 等. 蒙古沙冬青和霸王两种子遗植物化学计量特征与生态适应性[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2018, 40(5): 1042–1052.
- Shi S, Chen C, Han H, Li ZZ, Shan LF, et al. The stoichiometry and ecological adaptability of two relict plants

- Ammopiptanthus mongolicus* and *Zygophyllum xanthoxylon* [J]. *Journal of Yunnan University* (Natural Sciences Edition), 2018, 40(5): 1042–1052.
- [34] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581–586.
Ren SJ, Yu GR, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(3): 581–586.
- [35] 王凯, 沈潮, 孙冰, 王潇楠, 魏东, 等. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2286–2294.
Wang K, Shen C, Sun B, Wang XN, Wei D, *et al.* Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(7): 2286–2294.
- [36] 杨明飞. 我国北方干旱至半湿润区分布的植物叶碳氮磷化学计量特征研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017: 8.
- [37] Cramer MD, Hawkins HJ, Verboom GA. The importance of nutritional regulation of plant water flux[J]. *Oecologia*, 2009, 161(1): 15–24.
- [38] Sanaullah M, Rumpel C, Charrier X, Chabbi A. How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem? [J]. *Plant Soil*, 2012, 352(1/2): 277–288.
- [39] 马俊峰. 不同灌溉上限对日光温室甜椒幼苗生长与干物质积累的影响[J]. *北方园艺*, 2020(17): 54–60.
Ma JF. Effects of different irrigation maximum on growth dynamics and dry matter accumulation of sweet pepper seedling in greenhouse [J]. *Northern Horticulture*, 2020(17): 54–60.
- [40] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *Ecology*, 1996, 84(4): 597–608.
- [41] Zhu JL, Bo HJ, Li X, Song LJ, Wang J, *et al.* Effects of soil water and nitrogen on the stand volume of four hybrid *Populus tomentosa* clones[J]. *Forests*, 2017, 8(7): 250.
- [42] 高巧静, 朱文琰, 侯将将, 王娅琳, 赵新全, 等. 放牧强度对高寒草甸植物叶片生态化学计量特征的影响[J]. *中国草地学报*, 2019, 41(3): 45–50.
Gao QJ, Zhu WY, Hou JJ, Wang YL, Zhao XQ, *et al.* Effects of grazing intensity on ecostochiometric characteristics of plant leaves in alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, 41(3): 45–50.
- [43] Knecht MF, Göransson A. Terrestrial plants require nutrients in similar proportions[J]. *Tree Physiol*, 2004, 24(4): 447–460.

(责任编辑: 周 媛)