



胡杨茎叶化学计量和异速生长关系特征随发育阶段变化的性别差异

翟军团, 李 秀, 韩晓莉, 张山河, 陈家力, 李志军*

(塔里木大学 生命科学与技术学院, 新疆阿拉尔 843300)

摘 要: 胡杨(*Populus euphratica* Oliv.) 是荒漠河岸林防风固沙和水土保持的雌雄异株树种。该研究以不同径阶(8、12、16、20 cm)的胡杨雌雄株为研究对象, 通过当年生茎、叶化学计量元素(C、N、P、K)含量及生长关系分析, 探讨不同器官化学计量随发育阶段的变化及异速生长关系的性别差异。结果表明: (1) 胡杨雌雄株叶片 C 含量表现为大径阶(20 cm)显著高于小径阶(8 cm), 而其叶片 N 含量随着径阶的增加显著增加; 雌雄株茎、叶化学计量随着径阶的增加总体上呈增加趋势, 且 C、N 含量均与径阶呈显著正相关关系; 随着径阶的增加, 雌株叶片 P 含量呈下降趋势, 与径阶呈显著负相关关系, 而雌雄株茎的 P、K 含量呈上升趋势, 且与径阶呈显著正相关关系。 (2) 雌株各径阶叶片的 N 含量及 8、12、20 cm 径阶的叶片 P 含量均显著大于相应雄株, 8、16、20 cm 径阶当年生茎 C 含量以及 20 cm 径阶茎 N、P 含量均显著高于相应雄株。 (3) 雌株叶片 C 与 N 在 20 cm 径阶的斜率指数最大, 而雄株在 12 cm 径阶斜率指数最大, 雌雄株在各发育阶段 N 与 P 的变化较稳定; 在相同 C 含量时, 雄株茎能获得更多的 N 含量, 雌株茎在相同 N 的情况下能获得更多 P 元素。研究发现, 胡杨雌雄株间茎、叶化学计量元素含量和异速生长关系特征在不同发育阶段存在着明显性别差异, 成熟雌株叶片需要更多的化学计量特征含量来满足生殖需求, 总体反映了自身生长及环境适应的养分分配策略。

关键词: 胡杨; 性别差异; 发育阶段; 化学计量特征; 异速生长

中图分类号: Q945.4; S792.11 **文献标志码:** A

Sex Dimorphism in Allometric Growth Relationships of Stoichiometric Characteristics on *Populus euphratica* with Different Developmental Stages

ZHAI Juntao, LI Xiu, HAN Xiaoli, ZHANG Shanhe, CHEN Jiali, LI Zhijun*

(College of Life Science and Technology, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China)

Abstract: *Populus euphratica* Oliv. is a dioecious tree species for windbreak, sand fixation and soil and water conservation in desert riparian forest. In this study, male and female *Populus euphratica* plants with different diameter classes (8, 12, 16, 20 cm) were used as the research objects. Through analysis the contents and growth relationship of stoichiometric elements (C, N, P, K) in stems and leaves of the current year, the stoichiometric changes of different classes with developmental stages and the sex differences in allometric growth relationships were discussed. The results showed that: (1) the C content in the leaves of male and female plants of *P. euphratica* showed that the large-diameter class (20 cm) was significantly higher than that of the small diameter class (8 cm), and the N content of leaves increased significantly

收稿日期: 2022-04-14; **修改稿收到日期:** 2022-08-16

基金项目: 国家自然科学基金(U1803231, 31860198); 新疆生产建设兵团重点领域创新团队建设计划(2018CB003); 中央引导地方科技发展资金资助项目

作者简介: 翟军团(1994—), 男, 在读博士研究生, 研究方向为植物学。E-mail: zhajuntuan2022@163.com

* 通信作者: 李志军, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事干旱区生物多样性保育研究。E-mail: lizhijun0202@126.com

with the increase of diameter class; Stem and leaf stoichiometry of male and female plants generally increased with the increase of diameter class, and C and N contents were significantly positively correlated with diameter class; With the increase of diameter class, the P content in leaves of female plants showed a downward trend, which was significantly negatively correlated with diameter class, while the P and K contents in stems of male and female plants showed an upward trend, and there was a significant positive correlation with diameter class. (2) The N content of the leaves of each diameter class and the P content of the 8, 12, and 20 cm diameter classes of the female plants were significantly higher than those of the male plants, and the C content of the current year stems of the 8, 16 and 20 diameter classes and the N and P contents of the stems of the 20 cm diameter classes were significantly higher than that of the corresponding male plants. (3) The slope indexes of C and N in the leaves of female plants are the largest in the 20 cm diameters class, while the slope indexes of male plants are the largest in the 12 cm diameters class. The changes of N and P in male and female plants are relatively stable in each development stage. At the same C content, the male stem can obtain more N content, and the female stem can obtain more P element under the same N. The research found that there are significant gender differences in the stoichiometric content and allometric growth relationship characteristics of stems and leaves between male and female *Populus euphratica* at different development stages. The mature female leaves need more stoichiometric characteristic content to meet the reproductive needs, which generally reflects the nutrient distribution strategy of their own growth and environmental adaptation.

Key words: *Populus euphratica*; sex dimorphism; developmental stage; stoichiometric characteristics; allometric growth

生态化学计量学主要研究植物内元素的分配特征及其相互作用机制,反映了植物对自然资源的依赖和需求^[1],同时也反映了植物器官的内稳性及其相互关系^[2]。C、N、P、K 是植物生长所需的最基本营养元素^[1],其含量的变化会影响植物的生长及发育^[3-4]。C 作为植物的结构基础,构成相对稳定的 50% 干植物生物量^[5-6]; N 是蛋白质的重要组成成分,在植物生产、光合作用和凋落物分解中起着至关重要的作用^[7-8],与光合速率、呼吸速率和生产力之间存在正相关关系^[9-11]; P 通常被认为是限制元素,并且负责 DNA 和 RNA 的细胞结构和组成^[12],调控植物生理过程和叶片 N-生产力之间的关系^[11,13]。

叶是绿色植物最重要的光合器官,主要进行光合作用和蒸腾作用^[14-15],茎将根吸收的水、无机盐,以及叶制造的有机物进行输导,送到植物体的各部分,同时具有强大的支撑力,是连接植物叶与根的重要结构,对叶主要生理过程具有重要影响^[16-17]。而不同器官功能的差异,将直接导致植物对各个器官化学计量分配的差异^[18-19]。例如,叶通常被认为是最活跃的器官,植物中元素分配的策略之一是活跃度较高的器官具有较高的 N、P 含量^[20],而由于叶片的养分含量因其功能的重要性需要优先维持相对稳定,茎为保证叶片中养分含量的相对稳定而对植物体内的养分含量起到调节作用,使得叶片养分含量相比茎养分含量更稳定,对外界环境条件的响应

程度更低^[21]。同时,植物各器官间的 C、N、P 含量及其异速关系反映了植物对元素的吸收、运输和利用特征^[22]。异速生长指生物体某两个性状的相对生长速率出现差异的现象,不仅受物种遗传特性决定,还受周围环境因子的影响^[23-25]。一些研究表明,植物体内 C、N、P 含量之间的异速生长关系表现出显著相关性^[13,23]。因此,深入研究植物叶、茎的养分含量,开展对植物器官间 C、N、P、K 化学计量特征及其异速关系研究,是揭示植物对环境适应及资源分配策略的最重要途径,对了解植物器官养分吸收、运输特征及其利用效率等具有重要意义^[2,26]。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)隶属于杨柳科杨属,具有异形叶性,是干旱地区重要模式树种,在生态系统功能、固沙等方面发挥着关键作用^[27]。性别差异是影响植物种群组成、结构和分布的重要因素^[28],胡杨是先花后叶、雌雄异株植物,前人已对胡杨养分进行广泛研究^[29-31],但针对胡杨不同器官化学计量特征随发育阶段的变化及其异速生长关系研究未见报道。因此,本研究拟通过胡杨雌雄株茎、叶化学计量特征随发育阶段的变化及生长关系的分析,以期阐明不同器官营养含量及分配的性别差异。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

研究区位于新疆塔里木盆地西北缘胡杨林(E

81°17′56.52″, N 40°32′36.90″, 980 m), 气候炎热干燥, 年平均降雨量约 50 mm, 年均气温 10.8 °C, 潜在蒸发量超过 1 900 mm, 年均日照时数为 2 900 h, 属于典型的温带大陆性极干旱荒漠气候区。研究区具体位置在塔里木大学东门的人工胡杨林, 管护条件较好, 水分充足, 面积 180.6 hm², 林内包含 355 株胡杨个体, 灰杨个体 330 棵, 生长状态良好, 树龄范围 3~19 年, 胸径(diameter at breast height, DBH)范围在 2.44~40 cm。

1.2 试验设计

胡杨雌雄株各径阶的平均胸径(*D*)和平均年龄(*A*)适合关系式: $A = 13.679/[1 + 3.3476 \times \exp(-0.2099D)]^{[32]}$ 。以 4 cm 为阶距整化, 通过对胡杨林的调查, 选择长势良好且健康的 8、12、16、20 cm 径阶的胡杨雌株和雄株各 3 棵(表 1)。沿树基部向顶部的方向以 2 m 为间隔设置采样点(2、4、6、8、10 和 12 m 处, 即采样点的冠层高度), 于 2021 年 7 月 25 日~7 月 31 日完成采样。同时, 考虑到光照等因子对不同方位枝叶生长的影响, 在每个采样点(相应高度)从东、南、西、北四个方向各采集 3 枝当年生茎和茎上所有的叶片进行养分含量的测定。

1.3 测定指标及方法

各采样高度当年生枝摘下后, 立即在实验室中将当年生茎和叶片分开, 分别混合同一性别、同一径阶相同冠层上各方向的所有茎和同一冠层上各方向叶片为测试样品。将混合样品用自来水冲洗干净, 再用去离子水冲洗 2 遍, 阴干后置于烘箱中, 在 105 °C 条件下杀酶 10 min 后, 再在 65 °C 条件下烘至恒重。烘干后的样品取出后迅速用植物粉碎机粉碎过 100 目筛, 分别测定全氮、全磷、全钾和有机碳含量。

表 1 胡杨雌雄株样本的基本信息

Table 1 Basic information of female and male samples of *P. euphratica*

性别 Sex	径阶 Diameter class/cm	平均 Average		
		胸径 Diameter/cm	树高 Height/m	树龄 Age/a
雌株 Female	8	8.33	7.53	8.10
	12	14.30	9.47	9.30
	16	17.67	11.27	10.37
	20	23.23	12.87	11.17
雄株 Male	8	9.33	7.97	8.37
	12	14.37	10.00	9.70
	16	17.33	10.93	10.13
	20	24.83	12.70	11.10

该部分测试工作委托中国科学院新疆生态与地理研究所完成。

1.3.1 全氮含量 采用凯氏定氮法测定。用减量法称取烘干后制备样品 0.2 g, 用纸槽送入到消解管底部, 然后加 1.0 g 混合加速剂, 摇匀, 再加入 5 mL 浓硫酸, 混匀。将消解管放在石墨消解槽中, 调温后待消解管冷却后取出, 将各试剂分别装入凯氏定氮仪中相应的试剂桶中进行测定^[33-34]。

1.3.2 全磷含量 采用钼锑抗比色法测定。将消解液加入适量活性炭脱色, 离心后吸取上清液 2~10 mL(含 5~25 μg 磷)于 50 mL 容量瓶中, 用水稀释至 20 mL, 加 2,6-一二硝基酚指示剂 2 滴, 用 10 mol/L 氢氧化钠或稀硫酸溶液调节 pH 至溶液刚呈微黄色, 然后加入钼锑抗显色剂 5 mL 并摇匀, 定容至刻度。在分光光度计上用波长 680~700 nm 比色, 通过绘制工作曲线, 计算全磷含量^[33-34]。

1.3.3 全钾含量 采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定。吸取定容后的消解液 5.00~10.00 mL 放入 50 mL 容量瓶中, 用水定容, 直接在火焰光度计上测定, 读取检流计读数。校准曲线获得标准系列溶液。以浓度最高的标准溶液定火焰光度计检流计的满度, 然后从稀到浓依次进行测定, 记录检流计读数, 以检流计读数为纵坐标, 钾浓度为横坐标绘制校准曲线或求直线回归方程, 计算全钾含量^[33-34]。

1.3.4 全碳含量 采用低温外热重铬酸钾氧化法测定。称取磨碎烘干筛过的叶样 20~30 mg 倒入干的硬质试管中, 用移液管缓缓准确加入 0.4 mol/L 重铬酸钾溶液 10 mL, 用定量加液器加浓硫酸 10 mL, 然后在试管口加一小漏斗。将试管成批地插入铁丝笼中, 每批带 1 支空白试管, 之后升温。稍冷后, 将试管中的液体全部转入 150 mL 三角瓶, 保持其中硫酸浓度为 1~1.5 mol/L, 此时溶液的颜色应为橙黄色或淡黄色。然后加邻啡罗啉指示剂 3~4 滴, 用 0.2 mol/L 的标准硫酸亚铁(FeSO₄)溶液滴定, 溶液由黄色经过绿色、灰蓝突变为棕红色即为终点, 记下硫酸亚铁用量, 煮沸滴定, 计算全碳含量。

1.4 数据处理

采用 Excel 2019 和 SPSS 19.0 对数据进行统计与分析, 利用 Duncan 检验雌雄株不同径阶间的差异显著性(平均值±标准差)($P < 0.05$); 应用 Origin 2018 绘制 C、N、P、K 含量随发育阶段的变化图, 使用 Pearson 分析不同径阶雌雄株叶和茎化学计量特征的相关性; 将各性状值进行对数转换, 使其满足正态分布后进行雌雄株化学计量特征性状间

异速生长关系的分析。异速生长方程为 $y = \alpha x^\beta$, 经对数转换后表达为 $\lg y = \lg \alpha + \beta \lg x$ 。其中 x 和 y 代表不同的性状值, β 为方程的斜率, 即异速生长指数。采用标准主轴回归 (standardized major axis, SMA)^[35] 计算异速生长方程的斜率 β , 根据 Pitman 的方法计算斜率的置信区间^[36], 并检验斜率的异质性^[37]。若斜率存在异质性则进行斜率间的多重比较; 若斜率间无显著差异, 则给出共同斜率。

2 结果与分析

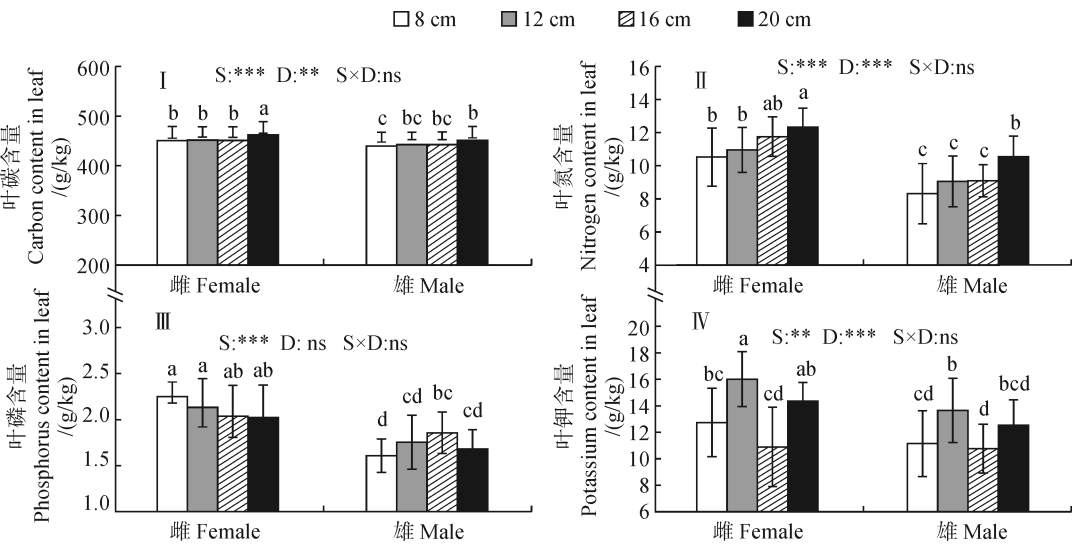
2.1 胡杨雌雄株叶片化学计量元素含量随发育阶段的变化特征及其相关性

胡杨雌株叶片 C 含量表现为 20 径阶显著高于其余 8、12、16 径阶, 而其余径阶间无显著差异; 雄株叶片 C 含量在 12、16、20 径阶间无显著差异, 但 20 径阶显著高于 8 径阶; 在相同径阶下, 雌株叶片 C 含量均不同程度地高于相应雄株, 但仅 8、20 径阶雌雄株间差异达显著水平 (图 1, I)。胡杨雌雄株叶片的 N 含量均随着径阶的增加显著增加, 其中雌株的 20 径阶显著高于 8 和 12 径阶, 雄株的 20 径阶显著高于其余径阶; 在相同径阶下, 雌株叶片 N 含量均显著地高于相应雄株 (图 1, II)。胡杨叶片 P 含量在雌株各径阶间无显著变化, 在雄株间以 16 径阶

最高, 并与 8 径阶差异显著; 在相同径阶下, 雌株 8、12、20 径阶的 P 含量显著高于相应雄株 (图 1, III)。同时, 胡杨雌雄株叶片的 K 含量均以 12 径阶最高, 并均与 8、16 径阶差异显著, 而稍高于 20 径阶; 在相同径阶下, 雌株叶片的 K 含量均不同程度高于相应雄株, 但仅在 16 径阶差异达到显著水平 (图 1, IV)。可见, 胡杨雌株叶片的 C、N、P、K 含量均不同程度高于相同径阶的雄株, 且在 N、P 含量上表现得尤为明显。同时, 随着径阶的增加, 胡杨叶片的 C、N 含量有逐渐增加的趋势, 相关分析也表明, 雌雄株叶片 C、N 含量均与径阶呈显著正相关, P 含量均与径阶呈显著负相关, 雄株叶片 K 含量与径阶呈显著负相关; 雌雄株叶片各元素含量之间均呈显著相关性 (表 2)。

2.2 胡杨当年生茎化学计量元素含量随发育阶段的变化特征及其相关性

胡杨雌雄株当年生茎化学计量元素含量随着径阶的增加总体上呈增加趋势 (图 2)。其中, 雌株茎 C 含量以 20 径阶最高, 并显著高于 8 和 12 径阶, 稍高于 16 径阶, 雄株茎 C 含量仍以 20 径阶最高, 并与 8 径阶显著差异, 而与 12、16 径阶无显著差异; 同径阶雌雄株相比较, 雌株 8、16、20 径阶 C 含量显著高于相应雄株 (图 2, I)。雌株茎 N 含量表现为 20 和 16 径阶均显著高于 8、12 径阶, 20 径阶又显著高于 16



S 代表性别, D 代表径阶, S×D 代表两者交互作用影响, *** 为极显著差异 ($P < 0.001$), ** 代表极显著差异 ($P < 0.01$), * 代表显著差异 ($P < 0.05$), ns 代表无显著差异显著; 不同小写字母代表雌雄株不同径阶之间的差异显著性 ($P < 0.05$); 下同

图 1 叶片化学计量特征随径阶增加的变化

S in the figure represents gender, D represents diameter class, S×D represents the interaction effect between the two, *** , ** and * represent significant difference at 0.001, 0.01 and 0.05 level, respectively, ns represents no significant difference; Different normal letters represent the significant difference between different diameter classes of male and female plants ($P < 0.05$). The same as below

Fig. 1 Changes of leaf stoichiometry with developmental stages

径阶;雄株茎 N 含量表现为 20 径阶显著高于 8、12 径阶,但 20 径阶与 16 径阶无显著差异;同径阶的雌雄株比较,仅雌株 20 径阶茎 N 含量显著高于相应雄株(图 2,Ⅱ)。雌雄株茎 P 含量分别以 20 径阶和 16 径阶最高,且均显著高于 8、12 径阶,雌雄株内其他径阶间均无显著差异;同阶雌雄株比较,仅 20 径阶雌株显著高于相应雄株(图 2,Ⅲ)。雌雄株 K 含量均以 20 径阶最高,且均显著高于 8 径阶,在雌株中还显著高于 16 径阶;相同径阶雌雄株间茎 K 含量均无显著差异(图 2,Ⅳ)。同时,相关分析表明,雌雄株 C、N、P、K 化学计量元素含量均与径阶呈显著正相关,且雌雄株各化学计量元素含量之间均呈现显著正相关(表 3)。

表 2 雌和雄株叶片化学计量特征间的关系分析
Table 2 Correlation analysis of stoichiometric characteristics of female and male plant leaves

植株 Plant	叶养分含量 Nutrient content in leaf	径阶 DBH	叶 Leaf		
			C	N	P
雌株 Female	C	0.31 [*]	1		
	N	0.36 ^{**}	0.85 ^{**}	1	
	P	-0.28 [*]	0.62 ^{**}	0.60 ^{**}	1
	K	-0.01	-0.42 ^{**}	-0.48 ^{**}	-0.41 ^{**}
雄株 Male	C	0.78 ^{**}	1		
	N	0.55 ^{**}	0.43 ^{**}	1	
	P	-0.58 ^{**}	-0.47 ^{**}	-0.58 ^{**}	1
	K	-0.38 ^{**}	-0.30 [*]	-0.54 ^{**}	0.82 ^{**}

注:*. $P<0.05$; **. $P<0.01$;表 3 同
Note: *. $P<0.05$; **. $P<0.01$; The same as Table 3

2.3 胡杨雌雄株叶片化学计量元素含量的增长关系
2.3.1 雌株 胡杨雌株叶片 C、N、P、K 化学计量特征间在各径阶均表现出了显著的相关性。其中,雌株叶片的 C 与 N、C 与 P、N 与 P 斜率在各径阶间均无显著差异(表 4;图 3,a、b、d),共同斜率分别为 5.39(95% $CI=4.63\sim6.33$)、4.89(95% $CI=4.09\sim5.91$)和 0.95(95% $CI=0.81\sim1.11$, CI 为斜率 95% 的置信区间,下同);其 C 与 N、C 与 P 斜率均与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系,其 N 与 P 斜率和 1.0 差异不显著,为等速生长关系。雌株叶片 C 与 K 斜率在 8、12 径阶间差异不显著(图 3,c),共同斜率为 -5.11(95% $CI=-4.15\sim-7.02$);N 与 K 斜率在 8、12、16 径阶间存在共同斜率(图 3,e),为 -1.29(95% $CI=-1.01\sim-1.71$);P 与 K 斜率在 12、16 径阶间存在共同斜率

表 3 胡杨雌和雄株当年生茎化学计量特征间的关系分析
Table 3 Correlation analysis of stoichiometric characteristics of female and male plant stem

植株 Plant	茎化学 计量元素 Stoichiometric element in stem	径阶 DBH	茎 Stem		
			C	N	P
雌株 Female	C	0.52 ^{**}	1		
	N	0.73 ^{**}	0.83 ^{**}	1	
	P	0.47 ^{**}	0.80 ^{**}	0.84 ^{**}	1
	K	0.32 [*]	0.65 ^{**}	0.63 ^{**}	0.74 ^{**}
雄株 Male	C	0.50 ^{**}	1		
	N	0.57 ^{**}	0.72 ^{**}	1	
	P	0.27 [*]	0.66 ^{**}	0.73 ^{**}	1
	K	0.31 [*]	0.64 ^{**}	0.67 ^{**}	0.65 ^{**}

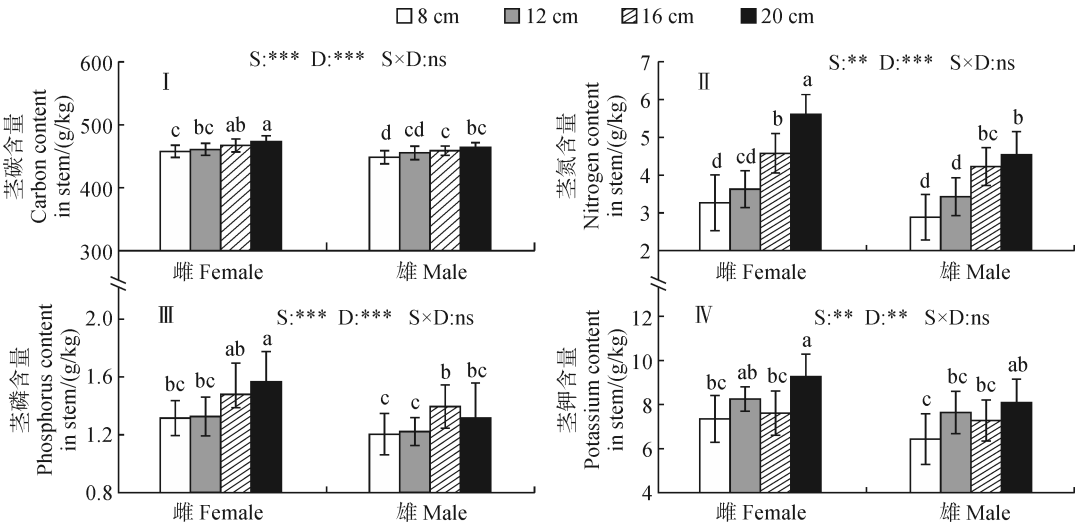


图 2 当年生茎化学计量特征随径阶增加的变化
Fig. 2 Changes of stem stoichiometry with developmental stages

表 4 不同发育阶段雌株叶片化学计量特征的标准主轴(SMA)回归分析

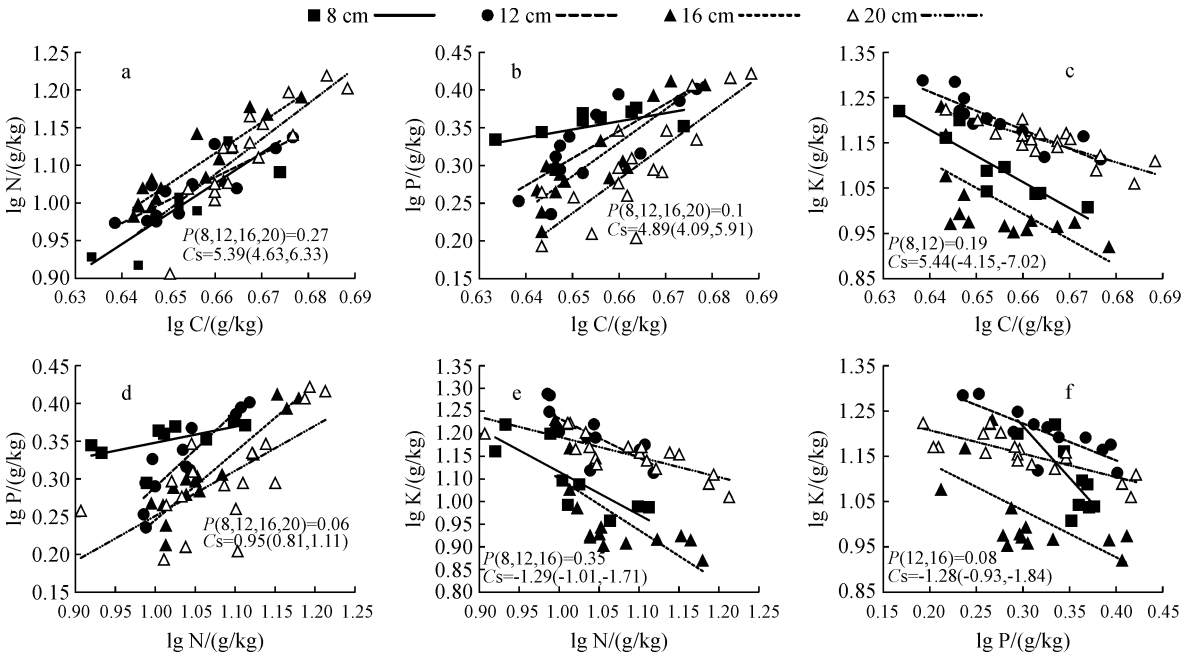
Table 4 Parameters of the Standard Main Axis (SMA) regression for leaves of Stoichiometric characteristics of female plant at different developmental stages								
指标 Index	径阶 DBH	样本数 n	R^2	P	斜率 Slope	95%置信区间 95%CI	截距 Intercept	95%置信区间 95%CI
C-N	8	9	0.727	0.003	5.513	3.511, 8.657	-13.610	-20.440, -6.790
	12	12	0.722	0.000	4.177	2.905, 6.007	-10.050	-14.170, -5.930
	16	15	0.826	0.000	5.284	4.126, 6.766	-12.960	-16.460, -9.460
	20	18	0.750	0.000	6.323	4.864, 8.218	-15.760	-20.230, -11.290
C-P	8	9	0.267	0.154	2.096	1.035, 4.242	-5.210	-9.465, -0.955
	12	12	0.611	0.003	4.605	3.007, 7.052	-11.898	-17.268, -6.528
	16	15	0.758	0.000	5.097	3.810, 6.818	-13.224	-17.216, -9.232
	20	18	0.659	0.000	5.557	4.098, 7.536	-14.506	-19.086, -9.926
C-K	8	9	0.813	0.001	-6.390bc	-9.321, -4.380	18.060	11.500, 24.610
	12	12	0.777	0.000	-4.752ac	-6.588, -3.427	13.810	9.620, 18.010
	16	15	0.414	0.010	-8.823b	-13.753, -5.660	24.440	13.70, 35.190
	20	18	0.765	0.000	-3.520a	-4.538, -2.730	10.530	8.120, 12.940
N-P	8	9	0.316	0.115	0.380	0.191, 0.753	-0.035	-0.321, 0.251
	12	12	0.807	0.000	1.102	0.813, 1.494	-0.817	-1.171, -0.463
	16	15	0.876	0.000	0.965	0.782, 1.189	-0.723	-0.941, -0.505
	20	18	0.461	0.002	0.879	0.601, 1.285	-0.652	-1.024, -0.280
N-K	8	9	0.673	0.007	-1.159a	-1.893, -0.709	2.278	1.674, 2.882
	12	12	0.585	0.004	-1.138a	-1.765, -0.733	2.381	1.845, 2.917
	16	15	0.464	0.005	-1.670a	-2.556, -1.091	2.806	2.023, 3.588
	20	18	0.633	0.000	-0.557b	-0.763, -0.406	1.759	1.565, 1.953
P-K	8	9	0.561	0.020	-3.049a	-5.348, -1.738	2.171	1.535, 2.808
	12	12	0.624	0.002	-1.032bc	-1.569, -0.678	1.538	1.391, 1.685
	16	15	0.358	0.018	-1.731ab	-2.751, -1.089	1.553	1.295, 1.812
	20	18	0.668	0.000	-0.633c	-0.855, -0.468	1.346	1.286, 1.406

(图 3,f),为-1.28(95% CI=-0.93~-1.84);以上共同斜率均与 1.0 差异显著($P<0.05$),即雌株叶片 C、N、P 与 K 均为异速生长关系。

2.3.2 雄株 胡杨雄株叶片 C、N、P、K 化学计量间在各径阶也表现出了显著的相关性。其中,雄株叶片的 C 与 N、N 与 P、N 与 K、P 与 K 斜率在各径阶间均无显著差异(表 5;图 4,a,d-f),共同斜率分别为 8.19(95% CI=6.49~9.77)、0.91(95% CI=0.71~1.19)、-1.03(95% CI=-0.85~-1.27)、-1.21(95% CI=-0.96~-1.51),其中 C 与 N、N 与 K、P 与 K 共斜率与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系,N 与 P 共同斜率与 1.0 无显著差异,为等速生长关系。雄株叶片 C 与 P、C 与 K 斜率在 8、12、16 径阶间均存在共同斜率(图 4,b,c),分别为 7.51(95% CI=5.51~10.47)和 9.18(95% CI=-7.68~-10.88),且均与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系。

2.4 胡杨雌雄株当年生茎化学计量元素含量间的生长关系

2.4.1 雌株 胡杨雌株当年生茎 C、N、P、K 化学计量间在各径阶均表现出了显著的相关性。其中,雌株当年生茎的 C 与 N、C 与 P 斜率在各径阶间均无显著差异(表 6;图 5,a,b),共同斜率分别为 8.40(95% CI=6.96~10.18)和 5.60(95% CI=4.63~6.98),且均与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系;雄株茎 C 与 K、P 与 K 在 8、16 径阶存在共同斜率(图 5,c,f),分别为 6.27(95% CI=5.18~7.43)和 0.49(95% CI=0.94~1.48),其中 C 与 K 共同斜率与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系,而 P 与 K 共同斜率与 1.0 无显著差异,为等速生长;而雌株茎 N 与 P、N 与 K 在 8、12、16 径阶均存在共同斜率(图 5,d,e),分别为 0.60(95% CI=0.47~0.76)和 0.61(95% CI=0.48~0.76),且均与 1.0 差异显著($P<0.05$),为异速生长关系。



P 代表斜率异质性,括号内的为存在共同斜率的径阶;Cs 代表共同斜率,括号内为 95%置信区间;下同

图 3 胡杨雌株叶片化学计量元素含量在不同径阶的增长关系

P stands for the heterogeneity of the slope, the diameter classes with a common slope in the brackets; Cs stands for the common slope, and the 95% confidence interval in the brackets, the same as below

Fig. 3 Growth relationship of female plant leaf stoichiometry at different diameters

2.4.2 雄株 胡杨雄株当年生茎 C、N、P、K 化学计量间在各径阶也表现出了显著的相关性。其中,雄株当年生茎的 C 与 K、N 与 P、N 与 K、P 与 K 斜率在各径阶均无显著差异(表 7;图 6,c-e),共同斜率分别为 8.31(95% CI = 6.78 ~ 10.44)、0.56(95% CI = 0.45 ~ 0.71)、0.74(95% CI = 0.58 ~ 0.94)和 1.20(95% CI = 1.06 ~ 1.37),且均与 1.0 差异显著($P < 0.05$),为异速生长关系;雄株茎 C 与 N、C 与 P 在 8、16、20 径阶存在共同斜率(图 6,a、b),分别为 12.96(95% CI = 10.13 ~ 16.91)和 7.73(95% CI = 6.12 ~ 10.11),且均与 1.0 差异显著($P < 0.05$),为异速生长关系。

3 讨论

3.1 胡杨雌雄株茎叶化学计量元素含量随发育阶段的变化及差异

不同的环境背景下的许多研究都发现植物雄株和雌株的生长策略存在差异^[38-40]。C、N、P 及 K 化学计量特征与植物的养分利用情况、生长速率有关,其差异能反映其对外界环境变化的适应策略^[41]。叶片是光合作用的主要器官,器官中含有较多非结构性的粗脂肪和蛋白质等高能有机化合物,而高能有机化合物一般都是高碳有机化合物^[42]。有研究

发现植株叶片的 P、K 含量几乎不随植株生长发育阶段而变化^[43]。国外研究人员通过对假山毛榉、松树叶片营养元素的研究得到叶片中全 K 含量随树龄的增长而降低的结论,他们认为这个现象是养分的稀释效应,即随着树龄的增长,干物质积累增加,养分浓度降低^[44-47];同时,叶片中全 K 含量较高时,可能会对其他元素的吸收产生较强的拮抗,例如 Mg^[40]。本研究结果表明,胡杨雌雄株叶片有机 C、N 含量表现为大径阶显著高于小径阶,且叶片 C、N 含量均与径阶呈显著正相关,叶片 P 含量与径阶呈显著负相关。有机 C、全 N 含量的增加,缘于树龄的增加,光合能力变强,有机物含量增多^[47],而光合能力的增强需要更多的 C、N 含量做支撑,C、N 之间具有强烈的耦合关系^[48-49]。同时大径阶的雌株需要满足生殖需求,而雄株更多是为了增强抗逆性^[50]。P 通常被认为是限制元素^[12],P 含量与径阶呈显著负相关表明,随着发育阶段的推进,可能由于 P 的获得途经或化学计量比的变化而受到了限制;而 K 含量在大径阶减少的原因可能是养分的稀释效应,即随着树龄的增长,干物质积累增加,养分浓度降低^[40-42];同时,叶片中全 K 含量较高时,可能会对其他元素的吸收产生较强的拮抗^[43]。另外,本研究胡杨雌雄株同径阶比较发现,雌株 8、20 径阶的碳

表 5 不同发育阶段雄株叶片化学计量特征的标准主轴(SMA)回归分析

指标 Index	径阶 DBH	样本数 n	R^2	P	斜率 Slope	95%置信区间 95%CI	截距 Intercept	95%置信区间 95%CI
C-N	8	9	0.776	0.002	9.477	6.282, 14.298	-24.140	-34.730, -13.550
	12	12	0.840	0.000	9.507	7.200, 12.552	-24.210	-31.290, -17.120
	16	15	0.341	0.022	6.416	4.014, 10.256	-16.020	-24.280, -7.770
	20	18	0.417	0.004	5.641	3.803, 8.369	-13.950	-20.010, -7.890
C-P	8	9	0.478	0.039	5.835ab	3.178, 10.715	-15.220	-25.180, -5.260
	12	12	0.366	0.037	11.128a	6.516, 19.004	-29.210	-45.730, -12.690
	16	15	0.433	0.008	6.770ab	4.373, 10.481	-17.650	-25.730, -9.570
	20	18	0.788	0.000	4.789b	3.760, 6.098	-12.490	-15.590, -9.390
C-K	8	9	0.861	0.000	-9.810a	-13.606, -7.073	26.970	18.330, 35.600
	12	12	0.862	0.000	-8.915a	-11.548, -6.883	24.720	18.550, 30.890
	16	15	0.512	0.003	-8.708ab	-13.087, -5.794	24.070	14.420, 33.720
	20	18	0.684	0.000	-5.691b	-7.634, -4.243	16.200	11.700, 20.700
N-P	8	9	0.362	0.087	0.616	0.316, 1.196	-0.358	-0.760, 0.044
	12	12	0.283	0.075	1.171	0.664, 2.061	-0.878	-1.544, -0.211
	16	15	0.302	0.034	1.055	0.651, 1.708	-0.744	-1.249, -0.237
	20	18	0.314	0.016	0.849	0.554, 1.299	-0.643	-1.023, -0.262
N-K	8	9	0.709	0.004	-1.035	-1.648, -0.650	1.980	1.523, 2.437
	12	12	0.748	0.000	-0.938	-1.326, -0.663	2.021	1.704, 2.337
	16	15	0.310	0.031	-1.357	-2.191, -0.840	2.324	1.677, 2.971
	20	18	0.432	0.003	-1.009	-1.489, -0.683	2.121	1.709, 2.532
P-K	8	9	0.343	0.097	-1.681	-3.293, -0.858	1.379	1.122, 1.636
	12	12	0.235	0.110	-0.801	-1.434, -0.447	1.317	1.191, 1.443
	16	15	0.623	0.000	-1.286	-1.843, -0.897	1.367	1.239, 1.496
	20	18	0.436	0.003	-1.188	-1.752, -0.806	1.357	1.248, 1.465

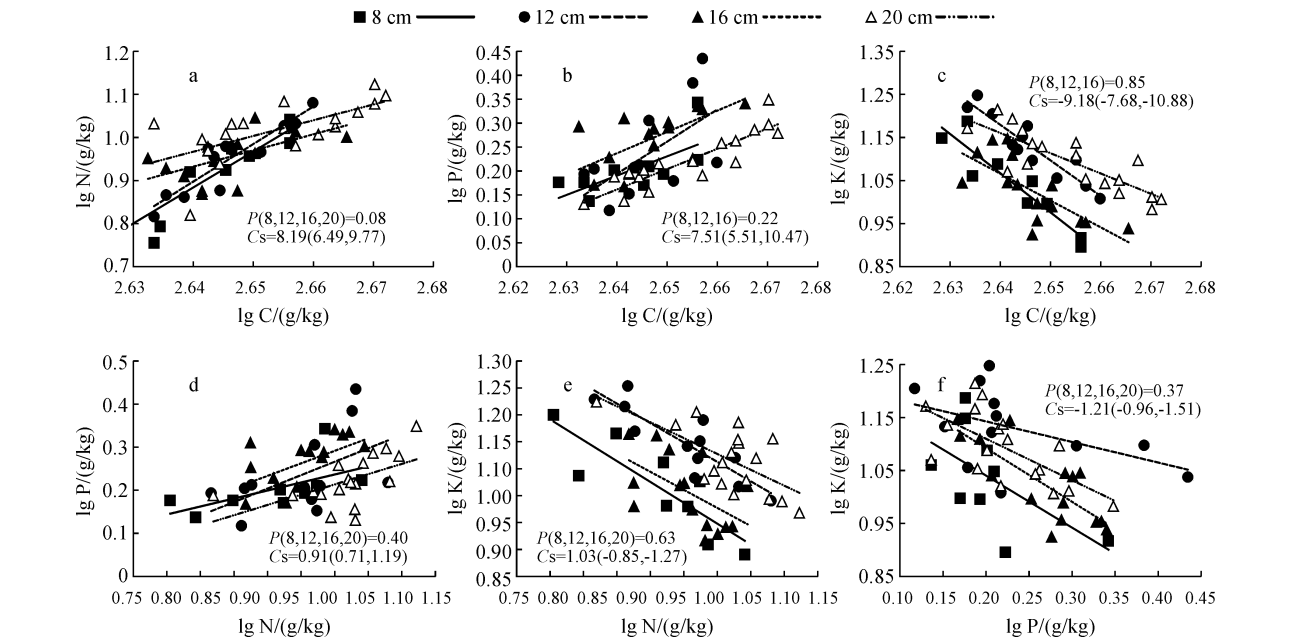


图 4 胡杨雄株叶片化学计量元素含量在不同径阶的增长关系

Fig. 4 Growth relationship of male plant leaf stoichiometry at different diameters

表 6 不同发育阶段雌株茎化学计量特征的标准主轴(SMA)回归分析

Table 6 Parameters of the Standard Main Axis (SMA) regression for stem of Stoichiometric characteristics of female plant at different developmental stages

指标 Index	径阶 DBH	样本数 n	R^2	P	斜率 Slope	95%置信区间 95%CI	截距 Intercept	95%置信区间 95%CI
C-N	8	9	0.576	0.018	9.767	5.616, 16.986	-25.480	-40.600, -10.350
	12	12	0.729	0.000	6.427	4.489, 9.203	-16.560	-22.840, -10.290
	16	15	0.702	0.000	8.984	6.513, 12.393	-23.330	-31.180, -15.480
	20	18	0.587	0.000	9.111	6.521, 12.729	-23.630	-31.930, -15.320
C-P	8	9	0.565	0.020	4.516	2.580, 7.904	-11.900	-18.980, -4.810
	12	12	0.676	0.001	4.965	3.358, 7.339	-13.100	-18.410, -7.800
	16	15	0.685	0.000	5.058	3.636, 7.037	-13.340	-17.870, -8.800
	20	18	0.590	0.000	8.113	5.815, 11.319	-21.510	-28.870, -14.150
C-K	8	9	0.935	0.000	6.470a	5.164, 8.106	-16.352	-20.266, -12.437
	12	12	0.471	0.014	3.136b	1.916, 5.131	-7.437	-11.719, -3.155
	16	15	0.715	0.000	5.792a	4.228, 7.934	-14.583	-19.531, -9.635
	20	18	0.490	0.001	13.549c	9.360, 19.613	-35.290	-49.003, -21.577
N-P	8	9	0.461	0.044	0.462a	0.249, 0.856	-0.116	-0.272, 0.039
	12	12	0.668	0.001	0.773ab	0.520, 1.147	-0.309	-0.484, -0.133
	16	15	0.742	0.000	0.563a	0.417, 0.759	-0.200	-0.312, -0.087
	20	18	0.749	0.000	0.891b	0.684, 1.158	-0.471	-0.647, -0.294
N-K	8	9	0.597	0.015	0.662a	0.385, 1.137	0.527	0.334, 0.720
	12	12	0.426	0.021	0.488a	0.292, 0.813	0.644	0.498, 0.789
	16	15	0.760	0.000	0.645a	0.482, 0.861	0.457	0.332, 0.581
	20	18	0.419	0.004	1.487b	1.003, 2.204	-0.152	-0.601, 0.296
P-K	8	9	0.376	0.079	1.433bc	0.742, 2.764	0.694	0.568, 0.819
	12	12	0.541	0.006	0.632a	0.398, 1.001	0.839	0.801, 0.878
	16	15	0.829	0.000	1.145b	0.895, 1.463	0.686	0.637, 0.735
	20	18	0.678	0.000	1.670c	1.241, 2.246	0.635	0.533, 0.736

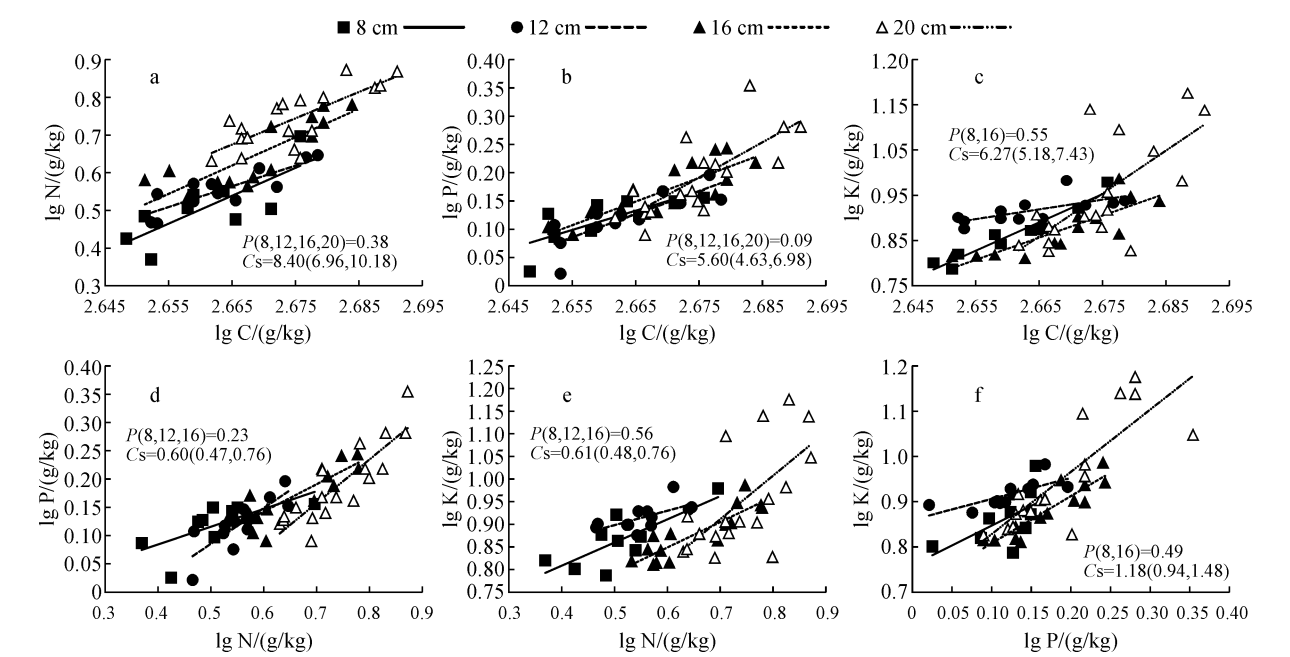


图 5 胡杨雌株当年生茎化学计量元素含量在不同径阶的增长关系

Fig. 5 Growth relationship of female plant stem stoichiometry at different diameters

表 7 不同发育阶段雄株茎化学计量特征的标准主轴(SMA)回归分析

Table 7 Parameters of the Standard Main Axis (SMA) regression for stem of Stoichiometric characteristics of male plant at different developmental stages								
指标 Index	径阶 DBH	样本数 n	R^2	P	斜率 Slope	95%置信区间 95%CI	截距 Intercept	95%置信区间 95%CI
C-N	8	9	0.618	0.012	9.345ab	5.515, 15.836	-24.330	-38.010, -10.640
	12	12	0.716	0.001	5.989a	4.149, 8.645	-15.390	-21.360, -9.410
	16	15	0.616	0.001	14.987b	10.423, 21.551	-39.280	-54.090, -24.470
	20	18	0.292	0.020	13.466b	8.74, 20.746	-35.250	-51.260, -19.250
C-P	8	9	0.268	0.154	5.245ab	2.592, 10.615	-13.830	-24.467, -3.192
	12	12	0.727	0.000	3.401a	2.372, 4.877	-8.955	-12.284, -5.626
	16	15	0.695	0.000	6.651b	4.806, 9.206	-17.561	-23.417, -11.705
	20	18	0.557	0.000	10.700b	7.573, 15.119	-28.413	-38.472, -18.353
C-K	8	9	0.624	0.011	7.746	4.589, 13.077	-19.740	-30.990, -8.480
	12	12	0.247	0.100	5.209	2.921, 9.291	-12.970	-21.430, -4.500
	16	15	0.732	0.000	7.834	5.771, 10.635	-19.990	-26.470, -13.520
	20	18	0.435	0.003	12.781	8.667, 18.848	-33.180	-46.750, -19.610
N-P	8	9	0.457	0.046	0.561	0.302, 1.041	-0.175	-0.345, -0.005
	12	12	0.451	0.017	0.568	0.344, 0.937	-0.216	-0.374, -0.056
	16	15	0.718	0.000	0.444	0.324, 0.607	-0.130	-0.218, -0.042
	20	18	0.500	0.001	0.795	0.551, 1.146	-0.401	-0.595, -0.205
N-K	8	9	0.501	0.033	0.829	0.456, 1.503	0.428	0.187, 0.669
	12	12	0.245	0.102	0.870	0.487, 1.552	0.418	0.132, 0.702
	16	15	0.685	0.000	0.523	0.375, 0.727	0.538	0.428, 0.647
	20	18	0.557	0.000	0.949	0.671, 1.341	0.284	0.064, 0.502
P-K	8	9	0.187	0.245	1.477	0.707, 3.087	0.687	0.573, 0.801
	12	12	0.381	0.032	1.532	0.902, 2.600	0.748	0.668, 0.826
	16	15	0.943	0.000	1.178	1.022, 1.358	0.691	0.666, 0.716
	20	18	0.542	0.000	1.195	0.841, 1.697	0.762	0.702, 0.822

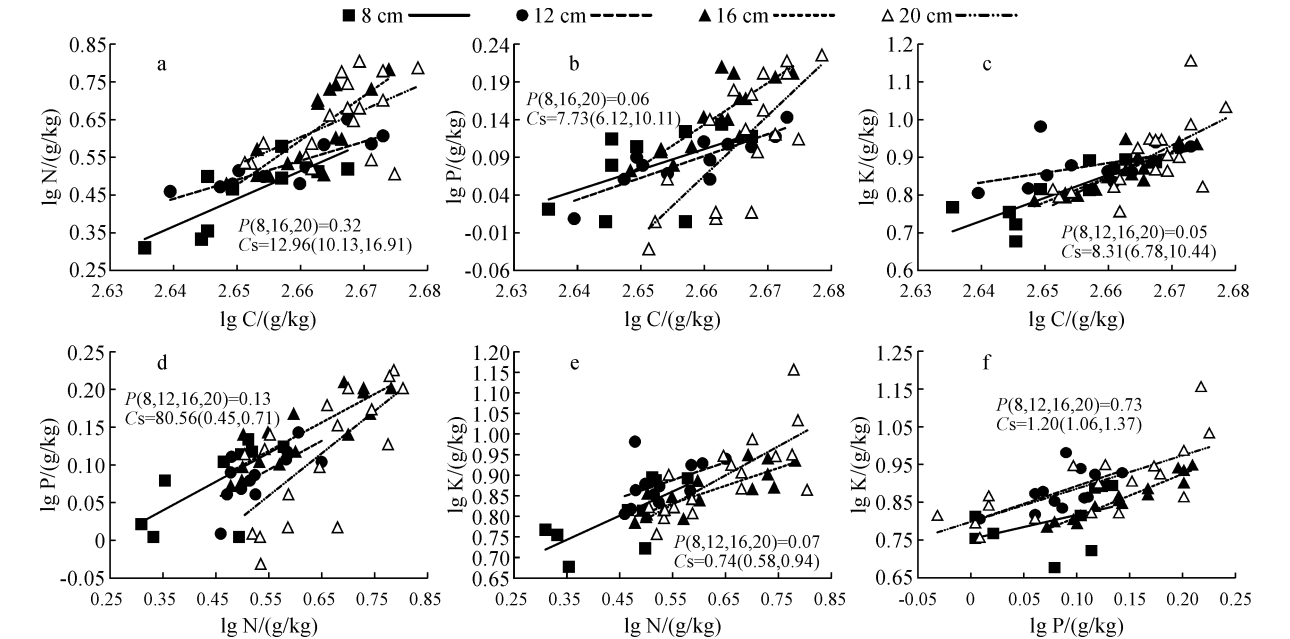


图 6 胡杨雄株当年生茎化学计量元素含量在不同径阶的增长关系

Fig. 6 Growth relationship of male plant stem stoichiometry at different diameters

含量显著高于雄株,各径阶的氮含量均显著大于雄株,而雌株 8、12、20 径阶的磷含量、12 径阶的 K 含量均显著高于雄株,这可能是因为雌株为满足生殖需求所导致^[44]。同时雌雄株叶片化学计量之间均呈显著相关性,说明他们之间的协同变化是应对自身生长及环境适应的策略之一。

茎将根吸收的水、无机盐,以及叶制造的有机物输送到植物体的各部分,同时具有强大的支撑力,对叶主要生理过程具有重要影响^[16-17]。本研究中胡杨雌雄株茎化学计量 C、N 含量随着径阶的增加总体上呈增加趋势,与叶片不同的是茎的 P、K 含量同样随着径阶的增加而增加,且均与径阶呈显著正相关。我们认为,随着发育阶段的增加,茎必须保证满足自身生长需求,而 P、K 的变化可能是由于自身对有机物的输导及支撑作用^[16-17],使其对结构方面的投资增加,这与叶片对化学计量的分配策略有所不同。雌雄同径阶比较发现,雌株 8、16、20 径阶 C 含量以及 20 径阶 N、P 含量均显著高于相应雄株。这是因为雌株相对雄株需要更多的 C、N、P 的含量来满足其生殖需求。

3.2 胡杨雌雄株茎叶化学计量元素含量随发育阶段的异速生长关系及其差异

胡杨雌雄株叶片化学计量元素 C、N、P、K 含量间在各径阶表现出了显著的相关性。其中,雌雄株叶片 C 与 N 均在各径阶有共同斜率,均表现为异速生长关系,雌株 20 径阶的斜率指数最大,而雄株 12 径阶斜率指数最大,这可能是由于 20 径阶的雌株已经成熟,因为繁殖需要更多的 N 分配^[50],雄株共同斜率指数大于雌株,即雄株叶片获取 N 元素的能力强于雌株。同时,胡杨雌雄株叶片 N 与 P 均为等速生长关系,说明雌雄株在各发育阶段 N 与 P 的变化较稳定。另外,在一定 C 含量下,胡杨雄株叶片相对雌株有较强获取 K 元素的能力。雌株 N 与 K 在 8、12、16 径阶存在共同斜率,雄株各径阶均存在共同斜率,雌株 8 径阶斜率指数最大,且雌株的共同斜率指数大于雄株,养分浓度随着树龄的增长降低,同

时可能会对其他元素的吸收产生较强的拮抗^[43-46],这说明随着径阶的增加,胡杨雌株 P 与 K 含量受到的影响大于雄株。可见,胡杨雌雄株叶片化学计量随发育阶段的生长关系存在差异,这可能是它们适应自身生长发育及环境的策略不同。

胡杨雌雄株当年生茎 C、N、P、K 化学计量间在各径阶均表现出了显著的相关性。其中,雌株当年生茎 C 与 N、C 与 P 在各径阶均有共同斜率,而雄株除 C 与 N、C 与 P 外,其余化学计量之间在各径阶均存在共同斜率,且均为异速生长关系。雄株茎在一定 C 含量的情况下获取 N 元素的能力强于雌株。同时,雌株当年生茎 N 与 P 在 8、12、16 径阶存在共同斜率,并大于雄株的共同斜率,说明雌株当年生茎 N 与 P 随发育阶段变化受到的影响大于雄株。这符合雌株因生殖繁殖需求,需要更多的 P 元素;而与叶片的等速生长不同,可能因为 P 的限制,使得 P 元素更多地分配到具有生产力的叶片当中。另外,胡杨雌株当年生茎 N 与 K 在 8、12、16 径阶存在共同斜率且小于雄株,说明雄株当年生茎获取 K 元素的能力强于雌株。可见,胡杨雌雄株当年生茎化学计量随发育阶段的生长关系也存在差异。

4 结 论

胡杨雌株相对雄株需要更多的 C、N、P 的含量来满足生殖需求,雌株叶片 C 与 N 的斜率指数在 20 径阶最大,雄株相应的斜率指数在 12 径阶最大,因为 20 径阶的雌株已经成熟,其繁殖需求需要更多的 N 分配;雄株当年生茎 C 与 N 在 8、16、20 径阶的斜率指数均大于雌株,在相同 C 含量时,雄株能获得更多的 N 含量,雌株在相同 N 的情况下能获得更多 P 元素,使得 P 元素更多地分配到具有生产力的叶片当中。雄株在相同 N 的情况下能获得更多 K 元素,说明雄株当年生茎获取 K 元素的能力强于雌株。综上所述,胡杨雌雄株茎、叶 C、N、P、K 化学计量特征在不同发育阶段的异速生长关系上存在着明显性别差异,反映出它们自身生长及环境适应养分适应策略差异。

参考文献:

[1] HU Y F, SHU X Y, HE J, *et al.* Storage of C, N, and P affected by afforestation with *Salix cupularis* in an alpine semiarid desert ecosystem[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, **29** (1): 188-198.

[2] 杨 婷, 钟全林, 李宝银, 等. 3 种功能型林木幼苗叶片与细根碳氮磷化学计量特征及其异速关系[J]. 应用生态学报, 2020, **31**(12): 4 051-4 057.

[3] YANG T, ZHONG Q L, LI B Y, *et al.* Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus and their allometric relationship between leaves and fine roots of three functional tree seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(12): 4 051-4 057.

[3] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, **164**(2): 243-266.

- [4] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest[J]. *Oecologia*, 2004, **140**(3): 450-457.
- [5] SCHADE J D, KYLE M, HOBBIE S E, *et al.* Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore[J]. *Ecology Letters*, 2003, **6**(2): 96-101.
- [6] LIU R T, ZHAO H L, ZHAO X Y, *et al.* Facilitative effects of shrubs in shifting sand on soil macro-faunal community in Horqin Sand Land of Inner Mongolia, Northern China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, **47**(5): 316-321.
- [7] KLAUSMEIER C A, LITCHMAN E, DAUFRESNE T, *et al.* Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton[J]. *Nature*, 2004, **429**(6 988): 171-174.
- [8] CHEN Y L, PENG Y F, DING J Z, *et al.* Linking microbial C : N : P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, **25**(12): 1 416-1 427.
- [9] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989, **78**(1): 9-19.
- [10] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 821-827.
- [11] REICH P B, OLEKSYN J, WRIGHT I J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species[J]. *Oecologia*, 2009, **160**(2): 207-212.
- [12] BAI Y F, WU J C, CLARK C M, *et al.* Grazing alters ecosystem functioning and C : N : P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2012, **49**(6): 1 204-1 215.
- [13] NILKAS K J. Plant allometry, leaf nitrogen and Phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates [J]. *Annals of Botany*, 2005, **97**(2): 155-163.
- [14] ZOBEL R. Plant roots: Growth, activity and interaction with soils[J]. *Crop Science*, 2006, **46**(6): 2 699-2 700.
- [15] 毛 伟, 李玉霖, 张铜会, 等. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(1): 33-41.
MAO W, LI Y L, ZHANG T H, *et al.* Research advances of plant leaf traits at different ecology scales[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(1): 33-41.
- [16] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤维率对展叶效率的影响[J]. 植物生态学报, 2017, **41** (6): 650-660.
LI J H, PENG G Q, YANG D M. Effect of stem length to stem slender ratio of current-year twigs on the leaf display efficiency in evergreen and deciduous broadleaved trees [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(6): 650-660.
- [17] CHAVE J, COOMERS D, JANSEN S, *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum[J]. *Ecology Letters*, 2009, **12** (4): 351-366.
- [18] SHEN Y, TIAN D S, JIANG L C, *et al.* Different responses and links of N : P ratio among ecosystem components under nutrient addition in a temperate forest[J]. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 2019, **124**(10): 3 158-3 167.
- [19] 刘 璐, 葛结林, 舒化伟, 等. 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(6): 482-489.
LIU L, GE J L, SHU H W, *et al.* C, N and P stoichiometric ratios in mixed evergreen and deciduous broadleaved forests in Shennongjia, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(6): 482-489.
- [20] ZHANG J H, ZHAO N, LIU C C, *et al.* C : N : P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems[J]. *Functional Ecology*, 2018, **32**(1): 50-60.
- [21] TANG Z Y, XU W T, ZHOU G Y, *et al.* Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **115**(16): 4 033-4 038.
- [22] 周永姣, 王满堂, 王钊颖, 等. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征[J]. 生态学报, 2020, **40** (14): 4 975-4 984.
ZHOU Y J, WANG M T, WANG Z Y, *et al.* Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(14): 4 975-4 984.
- [23] NILKAS K J. Plant allometry: Is there a grand unifying theory? [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2004, **79**(4): 871-889.
- [24] 姚 婧, 李 颖, 魏丽萍, 等. 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化[J]. 生态学报, 2013, **33** (13): 3 907-3 915.
YAO J, LI Y, WEI L P, *et al.* Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(13): 3 907-3 915.
- [25] 李亚男, 杨冬梅, 孙书存, 等. 杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响: 异速生长分析[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(5): 1 175-1 183.
LI Y N, YANG D M, SUN S C, *et al.* Effects of twig size on biomass Al-location within twigs and on lamina area supporting efficiency in rhododendron: allometric scaling analyses[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(5): 1 175-1 183.
- [26] ZHANG J H, HE N P, LIU C C, *et al.* Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants[J]. *Oikos*, 2018, **127**(10): 1 506-1 514.
- [27] KEYIMU M, HALIK Ü, BETZ F, *et al.* Vitality variation and population structure of a riparian forest in the lower reaches of the Tarim River, NW China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2018, **29**(3): 749-760.
- [28] LI L, BARRETT S, S C H, SONG Z P, *et al.* Sex-specific plasticity of reproductive allocation in response to water depth in a clonal, dioecious macrophyte[J]. *American Journal of Botany*, 2019, **106**(1): 42-50.
- [29] 焦培培, 井 然, 黄文娟. 胡杨不同发育期异形叶矿质养分日内动态特征研究[J]. 黑龙江生态工程职业学院学报, 2016, **29**(1): 12-16.

JIAO P P, JING R, HUANG W J. Study on diurnal dynamic characteristics of mineral nutrients in heteromorphic leaves of *Populus euphratica* at different developmental stages[J]. *Journal of Heilongjiang Vocational Institute of Ecological Engineering*, 2016,**29**(1): 12-16.

[30] 张 肖, 吕瑞恒, 梁继业, 等. 胡杨生殖构件空间分布特征及其养分动态分析[J]. 干旱区研究, 2017,**34**(1): 95-103.

ZHANG X, LÜ R H, *et al.* Spatial distribution of reproductive shoots and dynamic change of nutrient contents of *Populus euphratica*[J]. *Arid Zone Research*, 2017,**34**(1): 95-103.

[31] 冯 梅, 黄文娟, 李志军, 胡杨叶形变化与叶片养分间的关系[J]. 生态学杂志, 2014,**33**(6): 1 467-1 473.

FENG M, HUANG W J, LI Z J. Relationship of leaf shape change and leaf nutrient contents in *Populus euphratica*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014,**33**(6): 1 467-1 473.

[32] 顾亚亚, 张世卿, 李先勇, 等. 濒危物种胡杨胸径与树龄关系研究[J]. 塔里木大学学报, 2013,**25**(2): 66-69.

GU Y Y, ZHANG S Q, *et al.* Relationship between diameter at breast height and age of endangered species *Populus euphratica* Oliv. [J]. *Journal of Tarim University*, 2013,**25**(2): 66-69.

[33] 刘佳庆, 王晓雨, 郭 焱, 等. 长白山林线主要木本植物叶片养分的季节动态及回收效率[J]. 生态学报, 2015,**35**(1): 165-171.

LIU J Q, WANG X Y, GUO Y, *et al.* Seasonal dynamics and resorption efficiencies of foliar nutrients in three dominant woody plants that grow at the treeline on Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015,**35**(1): 165-171.

[34] 李 瑞, 胡朝臣, 许士麒, 等. 大兴安岭泥炭地植物叶片碳氮磷含量及其化学计量学特征[J]. 植物生态学报, 2018,**42**(12): 1 154-1 167.

LI R, HU C C, XU S Q, *et al.* Leaf C, N, and P concentrations and their stoichiometry in peatland plants of Da Hinggan Ling, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018,**42**(12): 1 154-1 167.

[35] WARTON D I, WRIGHT I, FALSTER D S, *et al.* Bivariate line-fitting methods for allometry[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2006,**81**(2): 259-291.

[36] PITMAN E J G. A note on normal correlation[J]. *Biometrika*, 1939,**31**(1-2): 9-12.

[37] WARTON D I, WEBER N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models[J]. *Biometrical Journal*, 2002,**44**(2): 161-174.

[38] JUVANY M, MUNNE-BOSCH S. Sex-related differences in stress tolerance in dioecious plants: A critical appraisal in a physiological context[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015,**66**(20): 6 083-6 092.

[39] LEI Y B, JIANG Y L, CHEN K, *et al.* Reproductive investments driven by sex and altitude in sympatric *Populus* and *Salix* trees[J]. *Tree Physiology*, 2017,**37**(11): 1 503-1 514.

[40] 陈美玲, 崔君滕, 邓 蕾, 等. 黄土高原两种针叶树种不同器官水碳氮磷分配格局及其生态化学计量特征[J]. 地球环境学报, 2018,**9**(1): 54-63.

CHEN M L, CUI J T, DENG L, *et al.* Distribution patterns and ecological stoichiometry of water, carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of two conifer species on the Loess Plateau[J]. *Journal of Earth Environment*, 2018,**9**(1): 54-63.

[41] 江丽媛, 彭祚登, 何宝华, 等. 6 个树龄栓皮栎热值与碳含量的分析[J]. 黑龙江农业科学, 2010, (11): 85-89.

JIANG L Y, PENG Z D, HE B H, *et al.* Caloric value and carbon content of *Quercus variabilis* of six ages[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2010, (11): 85-89.

[42] 曹 均, 吴 姬, 赵小蓉, 等. 京东板栗叶片主要矿质营养元素含量及其变化特征[J]. 华北农学报, 2009,**24**(S1): 205-207.

CAO J, WU J, ZHAO X R, *et al.* The concentrations and changes of major mineral nutrition elements in the leaves of Jingdong chestnut [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009,**24**(S1): 205-207.

[43] ALIFRAGIS D D, SMIRIS D P, MARIS F, *et al.* The effect of stand age on the accumulation of nutrients in the aboveground components of an Aleppo pine ecosystem[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 141: 259-269.

[44] LODHIYAL N, LODHIYAL L S. Aspects of nutrient cycling and nutrient use pattern of Bhabar Shisham forests in central Himalaya, India[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003,**176**(1-3): 237-252.

[45] PERI P L, GARGAGLIONE V, PASTUR G M. Dynamics of above and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006,**233**(1): 85-99.

[46] 孙志高, 刘景双, 于君宝, 等. 三江平原小叶章钾、钙、镁含量与累积的季节变化[J]. 应用生态学报, 2009,**20**(5): 1 051-1 059.

SUN Z G, LIU J S, YU J B, *et al.* Seasonal changes of potassium, calcium and magnesium contents and accumulation in *Calamagrostis angustifolia* in Sanjiang Plain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009,**20**(5): 1 051-1 059.

[47] ZHAI J T, LI Y L, HAN Z J, *et al.* Morphological, structural and physiological differences in heteromorphic leaves of Euphrates poplar during development stages and at crown scales[J]. *Plant Biology* (Stuttgart, Germany), 2020,**22**(3): 366-375.

[48] THOMPSON K, PARKINSON J A, BAND S R, *et al.* A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora[J]. *New Phytologist*, 1997,**136**(4): 679-689.

[49] REICH P B, OLEKSYN J, WRIGHT I J, *et al.* Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2010,**277**(1 683): 877-883.

[50] 黄雪梅, 马永红, 董廷发. 连香树雌雄植株叶片碳氮磷化学计量特征. 西华师范大学学报(自然科学版), 2019,**40**(4): 332-338.

HUANG X M, MA Y H, DONG T F. Stoichiometric characteristics of C, N and P in the leaf of dioecious plant *Cercidiphyllum japonicum* [J]. *Journal of China West Normal University* (Natural Sciences), 2019,**40**(4): 332-338.

(编辑:裴阿卫)