

民勤荒漠区主要灌木叶片 C、N、P 化学 计量特征的季节变化

王 飞^{1,2}, 郭树江^{1,3*}, 张卫星¹, 王方琳^{1,2}, 韩福贵^{1,2}, 李金辉^{1,2}

(1 甘肃省治沙研究所, 兰州 730070; 2 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室(培育基地), 甘肃武威 733000; 3 甘肃民勤荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 甘肃民勤 733300)

摘 要: 为探究不同灌木叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化规律, 揭示荒漠植物对环境的适应策略, 以民勤荒漠区 4 种主要灌木梭梭、沙拐枣、唐古特白刺、柠条锦鸡儿为研究对象, 分析不同荒漠植物在生长季内叶片的 C、N、P 含量及其计量比变化特征。结果表明: (1) 沙拐枣、柠条锦鸡儿叶片 C 含量显著高于唐古特白刺、梭梭 ($P < 0.05$), 且唐古特白刺显著高于梭梭, 沙拐枣与柠条锦鸡儿差异不显著; 唐古特白刺叶片 N 含量显著高于其他 3 种植物叶片; 唐古特白刺叶片 P 含量最高, 并显著高于柠条锦鸡儿, 但两者均与梭梭和沙拐枣差异不显著。 (2) 4 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量及其计量比各指标在生长季节内的变异系数表现为: $P (28.34\%) > C : P (24.70\%) > N : P (19.07\%) > N (17.49\%) > C : N (16.89\%) > C (2.91\%)$ 。 (3) C 含量与 N、P 含量呈不显著正相关关系; 除沙拐枣, 其他叶片 N 含量与 P 含量呈显著正相关关系, 4 种荒漠植物叶片 N : P 值的变化主要由 P 含量变化决定。 (4) 植物叶片 C、N、C : N、C : P 和 N : P 含量的变异主要受植物种类影响, 植物叶片 P 含量的变异主要受生长季节影响。研究发现, 民勤荒漠 4 种灌木植物叶片 C、N、P 含量及 C : N、C : P 和 N : P 在生长季内因物种而不同, 它们在生长季内变异系数在植物种之间也存在差异。

关键词: 民勤荒漠区; 灌木; 化学计量比; 季节变化

中图分类号: Q945.12; Q946.91⁺5 **文献标志码:** A

Seasonal Variations of C, N and P Stoichiometry Characteristics in Leaves of Main Shrubs in Minqin Arid Desert Area

WANG Fei^{1,2}, GUO Shujiang^{1,3*}, ZHANG Weixing¹, WANG Fanglin^{1,2}, HAN Fugui^{1,2}, LI Jinhui^{1,2}

(1 Gansu Desert Control Reserch Institute, Lanzhou 730070, China; 2 State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Wuwei, Gansu 733000, China; 3 Gansu Minqin National Studies Station for Desert Steppe Ecosystem, Minqin, Gansu 733300, China)

Abstract: To explore the seasonal variation rule of C, N and P stoichiometric characteristics of different shrub plant leaves, and reveal the adaptation strategies of desert plants to environment, with four main shrub plants in Minqin arid desert area (*Haloxylon ammodendron*, *Calligonum arborescens*, *Nitraria tangutorum*, *Caragana korshinskii* Kom.) as the research object, and in the growing season, we analyzed C, N and P contents and their measurement ratios. The results showed that: (1) The content of C in the leaves of *C. arborescens* and *C. korshinskii* Kom. were significantly higher than that of *N. tangutorum* and *H. ammodendron* ($P < 0.05$); *N. tangutorum* were significantly higher than *H. ammodendron* ($P < 0.05$); the difference between *C. arborescens* and *C. korshinskii* Kom. was not significant. The N content

收稿日期: 2019-08-30; 修改稿收到日期: 2019-12-25

基金项目: 国家青年科学基金(31700339); 国家地区基金(31760238, 31860116); 国家面上基金(41671528); 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室

作者简介: 王 飞(1987—), 女, 硕士, 助理研究员, 主要从事荒漠化防治研究。E-mail: zmffei@126.com

* 通信作者: 郭树江, 副研究员, 主要从事荒漠化生态观测研究。E-mail: shujguo@126.com

in the leaves of *N. tangutorum* was significantly higher than that of the other three plants ($P < 0.05$); the P content of *N. tangutorum* was the highest, and was significantly higher than that of *C. korshinskii* Kom., but both of them were not significantly different from *H. ammodendron* and *Calligonum mongolicum*. (2) Based on the total variation (resulting from two factors: season and species) for each parameter in these four shrubs, the rank of CV for each parameter was $P (28.34\%) > C : P (24.70\%) > N : P (19.07\%) > N (17.49\%) > C : N (16.89\%) > C (2.91\%)$. (3) C content was positively correlated with N and P contents but not significantly ($P > 0.05$); except for *C. mongolicum*, the N content in leaves was significantly positively correlated with the P content ($P < 0.05$), the N : P of four desert plants in Minqin was mainly determined by the change of P content. (4) Leaf C and N contents and leaf C : N, C : P and N : P mass ratios were mainly determined by plant species, and leaf P content was mainly affected by growing season. It was thus clear that the contents of C, N, P and C : N, C : P and N : P ratios in the leaves of desert plants in Minqin varied from species to species in the growing season, and their coefficient of variation in the growing season were also different among plant species.

Key words: Minqin arid desert area; shrubs; stoichiometric ratio; seasonal variation

生态化学计量学是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学,其主要研究生态过程中化学元素之间(特别是 C、N、P 元素)的计量关系^[1-3],是当前生态学研究的热点^[4-6]。C 元素是植物体生理生化反应的底物及能量来源,N、P 是植物生长发育过程中必不可少的营养元素,且往往是陆生植物两个关键的限制性因子^[7-8]。植物叶片的 C : N 和 C : P 意味着生物量与养分的比值关系,在一定程度上反映植物的养分利用效率^[9]。而植物叶片 N : P 可以作为判断环境的因子,特别是土壤对植物生长的养分供应状况的指标^[10]。目前,国内外对植物叶片化学计量特征展开了大量研究,但大多集中于森林、湿地和草地植物^[11-15],而对荒漠生态系统的研究相对较少。叶片是植物生理代谢最活跃的部位,可提供植物生长所需的养分,在干旱荒漠区由于受水分条件、营养元素匮乏等环境条件的影响,植物自身形成了独特的生理生态特征,因此研究叶片 C、N、P 化学计量特征对反映林分养分状况以及植物对环境变化的适应具有重要意义^[16]。

李玉霖等^[17]通过比较北方典型荒漠地区 214 种植物叶片 N、P 含量,发现不同生活型植物叶片 N、P 含量存在显著差异,具有不同的养分利用策略。孙世贤^[18]以内蒙古高原荒漠草原上植物为研究对象,发现各物种叶片生长初期 N、P 含量显著高于其他生长期,叶片 C 含量表现为初期低于生长后期。因此,干旱荒漠区不同生长阶段植物叶片的化学计量特征需要进一步研究。

民勤属于干旱荒漠区,生态环境十分脆弱,降水稀少,风大沙多,土壤风蚀现象异常严重,是研究土壤荒漠化现象的热点地区之一。民勤荒漠绿洲过渡

带植被稀疏,类型单一,天然植被和人工植物兼有,对维护该区域生态环境平衡发挥着重要作用,目前有关该区域植物叶片研究主要集中在水分^[19-21]、光合^[22-24]、生理^[25]方面,而叶片生态化学计量特征方面鲜有报道。因此,本研究以民勤荒漠区 4 种主要灌木植物为对象,分析不同灌木植物叶片 C、N、P 含量及其化学计量特征在生长季内(5~10 月)差异,明确研究区内不同灌木树种叶片 C、N、P 含量及其计量比的季节变化规律,揭示该区主要灌木植物叶片养分在生长季内对环境变化的响应特征,以期为民勤荒漠区生态恢复提供可靠依据,同时为大尺度、大范围的生态化学计量学研究提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验研究区设在巴丹吉林沙漠东南缘的民勤治沙综合试验站周边(103°05' E, 38°35' N, 海拔 1 378.5 m),地处河西走廊东端石羊河流域下游民勤荒漠绿洲过渡带。该区属于典型的干旱荒漠气候,降水稀少,蒸发量大,多年平均降水量 115.2 mm,蒸发量 2 419.6 mm;年均气温 7.7 °C,年均相对湿度 50%;光照强、热量资源丰富,日照时间长,昼夜温差大,年均日照时数 2 832.1 h;现有的植被主要包括天然和人工两种类型,主要的灌木植物有:梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)、红柳(*Tamarix ramosissima*)等等;自然土壤类型主要有灰棕漠土、盐土、草甸土和风沙土 4 类。

1.2 试验设置及样品采集

2018年5月份,在民勤治沙综合试验站双墩子附近的该样地内选择梭梭、沙拐枣、唐古特白刺、柠条锦鸡儿4种灌木植物,每个物种选择5株大小、长势及冠幅相对一致的植株,每月(5~10月)中旬收集植物叶片样品,采集植株中上部四周的叶片,充分混合后作为1个重复样品。野外采集的植物叶片样品用去离子纯水清洗,再置于烘箱中70℃烘48h至恒重,用玛瑙研钵进行研磨粉碎,过0.125mm(120目)筛,装入锡箔纸袋,用于C、N、P含量的测定。

1.3 测定方法

采集的植物叶片C、N含量采用Costech ECS4024元素分析仪(意大利NC Technologies)测定,植物叶片P含量采用钼锑抗比色法测定^[26]。

1.4 数据分析

应用Excel 2003软件进行数据整理及作图,用SPSS11.0进行差异显著性及相关性分析。

2 结果与分析

2.1 民勤荒漠植物叶片C、N、P含量的季节动态变化特征

民勤荒漠区4种主要灌木植物叶片C、N、P含量在生长季(5~10月)动态变化不一致(表1)。其中,梭梭叶片C含量在5~8月逐渐升高,之后下降;沙拐枣C含量5~10月呈下降趋势,5月C含量显著($P<0.05$)高于10月;唐古特白刺、柠条锦鸡儿叶片C含量基本保持不变;同期4种植物叶片C含量均以梭梭较低,但差别不大。梭梭叶片N含量在5~8月逐渐下降,9月份略有升高,10月份又降低,并以5月份最高,10月份最低,且均与其他月份有显著差异;沙拐枣叶片N含量基本保持不变;唐古特白刺叶片N含量表现为先降低后升高再降低的趋势,并在9月份达到最高值且与其余月份差异显著;柠条锦鸡儿叶片N含量在5~9月份间差异不显著,而在10月份明显降低,并与7月以外月份差异显著($P<0.05$);同期4种植物叶片N含量始终以唐古特白刺最高。4种植物叶片P含量在生长季5~10月差异均显著,并均在5~8月逐渐降低,9月升高,10月再下降;梭梭和柠条锦鸡儿叶片P含量以5月份最高,唐古特白刺和沙拐枣以9月份最高;同期4种植物叶片P含量以唐古特白刺相对较高。

同时,由表1可知,4种植物叶片C、N、P含量平均值和变异特征不同。在平均含量方面,沙拐枣、柠条锦鸡儿叶片C含量显著高于唐古特白刺、梭

梭,唐古特白刺又显著高于梭梭,沙拐枣与柠条锦鸡儿间差异不显著;唐古特白刺叶片N含量显著高于其他3种植物,梭梭和柠条锦鸡儿叶片N含量相近,唐古特白刺明显较低;唐古特白刺叶片P含量最高,并显著高于柠条锦鸡儿,但两者均与梭梭和沙拐枣差异不显著。在变异系数方面,4种植物叶片C含量在生长季内变异系数以梭梭最大(4.54%),沙拐枣与柠条锦鸡儿居中,唐古特白刺最低(1.55%);叶片N含量在生长季内变异系数仍以梭梭最大(26.97%),唐古特白刺次之(19.68%),沙拐枣和柠条锦鸡儿较低(分别为13.26%和10.05%);叶片P含量在生长季内变异系数仍以梭梭最大(35.78%),沙拐枣和唐古特白刺次之,柠条锦鸡儿最低(21.32%)。另外,4个树种叶片C、N、P含量变异系数均表现为P含量最大(21.32%~35.78%),N含量居中(10.05%~26.97%),C含量变异系数最小(1.55%~4.54%)。

以上结果说明,民勤干旱荒漠区4种主要灌木植物中以梭梭同化枝C、N、P含量随着季节变化相对较大,在生长季内该区主要植物叶片C含量相对比较稳定,而其叶片N、P含量变异较明显。

2.2 民勤荒漠植物叶片C、N、P化学计量比的季节动态变化特征

表2显示,4种植物叶片C:N在生长季内各月份间均有显著性差异($P<0.05$),梭梭、沙拐枣和柠条锦鸡儿均以10月份最高,唐古特白刺则以7月份最高;同期植物间相比,叶片C:N始终以沙拐枣最高且除9月份外均保持在较高水平,而以唐古特白刺最低。沙拐枣、唐古特白刺、柠条锦鸡儿叶片C:P在生长季内均有显著差异,而梭梭则无显著变化;梭梭和柠条锦鸡儿以10月份最高,而唐古特白刺、沙拐枣则以8月份较高;同期植物间相比,叶片C:P始终以沙拐枣和柠条锦鸡儿较高。另外,4种植物叶片C:N和C:P在生长季内的变化趋势分别与其N、P含量的变化相反。4种植物叶片N:P在生长季内呈先升高后降低再升高趋势,但梭梭和唐古特白刺在月份间差异不显著($P>0.05$),而沙拐枣和柠条锦鸡儿均变化显著且在8月份达到最高水平;同期物种间相比,叶片N:P始终以柠条锦鸡儿较高。

同时,由表2可知,4种植物叶片化学计量比C:N、C:P、N:P平均值和变异特征不同。在生长季内C:N、C:P、N:P平均值方面,沙拐枣叶片C:N显著高于其余植物,梭梭和柠条锦鸡儿次之,唐古特白刺最低,并与其他植物差异显著;柠条锦鸡

表 1 4 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量在生长季的动态变化

Table 1 The contents of C, N and P in leaves of four desert plants during growing season

元素含量 Element content	物种 Species	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	10 月 October	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation/%
C/ (mg/g)	Ha	379.51±4.51ab	357.53±8.33ab	376.64±13.51ab	386.89±14.27a	381.18±17.87ab	343.11±11.67b	370.81C	4.54
	Cm	448.91±2.09a	437.84±10.51ab	425.44±11.13ab	428.73±10.10ab	424.82±12.99ab	412.64±3.86b	429.73A	2.89
	Nt	407.56±5.55a	413.40±11.25a	406.89±10.28a	394.99±8.02a	402.69±8.40a	401.67±2.67a	404.53B	1.55
	Ck	435.60±3.46a	425.81±12.85a	410.26±15.14a	426.05±18.66a	437.94±9.09a	441.94±4.32a	429.60A	2.67
N/ (mg/g)	Ha	36.72±1.77a	30.36±2.24b	24.90±2.54bc	22.53±2.24c	27.18±1.79bc	15.87±1.16d	26.26BC	26.97
	Cm	20.57±0.84ab	21.20±1.40ab	23.26±3.17ab	20.25±0.99ab	26.14±1.63a	17.81±0.65b	21.54C	13.26
	Nt	40.78±1.32b	39.66±3.48b	31.20±1.89c	31.04±1.41c	50.30±2.55a	33.53±2.76bc	37.75A	19.68
	Ck	31.00±1.15a	30.54±2.13a	26.01±2.02ab	29.52±1.09a	30.84±0.15a	24.18±1.22b	28.68B	10.05
P/ (mg/g)	Ha	1.98±0.08a	1.48±0.07b	1.24±0.04c	1.13±0.07c	1.28±0.01bc	0.58±0.08d	1.28AB	35.78
	Cm	1.57±0.04ab	1.29±0.01bc	1.15±0.01cd	0.98±0.21cd	1.72±0.09a	0.84±0.06d	1.26AB	26.98
	Nt	1.73±0.12b	1.43±0.09bc	1.17±0.02c	1.18±0.01c	2.43±0.08a	1.62±0.14b	1.60A	29.27
	Ck	1.31±0.07a	1.00±0.03b	0.81±0.05c	0.89±0.05bc	1.18±0.04a	0.78±0.06c	1.00B	21.32

注: Ha, 梭梭; Cm, 沙拐枣; Nt, 唐古特白刺; Ck, 柠条锦鸡儿; 同一物种内不同小写字母表示月份之间在 0.05 水平存在显著性差异, 同列不同大写字母表示物种间在 0.05 水平存在显著性差异 ($P<0.05$); 下同

Note: Ha, *Haloxylon ammodendron*; Cm, *Calligonum mongolicum*; Nt, *Nitraria tangutorum*; Ck, *Caragana korshinskii*; The different normal letters in the same species indicate significant differences among different month at 0.05 level, while the different capital letters within same column indicate significant differences among different species at 0.05 level ($P<0.05$); The same as below

表 2 4 种荒漠植物叶片化学计量比 C:N、C:P、N:P 在生长季的动态变化

Table 2 The ratios of C:N, C:P and N:P in leaves of four desert plants during growing season

化学计量比 Stoichiometric ratio	物种 Species	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	10 月 October	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation/%
C : N	Ha	10.41±0.40d	11.94±0.61cd	16.00±2.30bc	17.81±1.80ab	14.30±1.21bcd	21.90±1.14a	15.39B	27.01
	Cm	21.97±0.91a	20.89±1.07a	19.55±2.34ab	21.28±0.59a	16.38±0.61b	23.30±0.92a	20.56A	11.63
	Nt	10.05±0.46bc	10.75±1.01ab	13.21±0.82a	12.84±0.72a	8.06±0.31c	12.31±1.03ab	11.21C	17.56
	Ck	14.13±0.56b	14.10±0.57b	16.00±0.76b	14.49±0.74b	14.20±0.27b	18.43±0.75a	15.23B	11.34
C : P	Ha	194.21±5.14a	233.59±17.42a	316.06±2.47a	343.17±24.41a	317.07±27.02a	394.15±21.99a	299.71B	24.46
	Cm	286.75±7.44 ab	355.33±3.37abc	362.06±15.8abc	533.79±16.81a	236.35±7.70c	496.66±30.72ab	378.49AB	30.70
	Nt	249.10±5.19 b	301.07±20.55ab	336.82±0.23a	322.37±3.27a	159.42±6.16c	252.36±19.83b	270.19B	24.07
	Ck	336.32±19.49c	409.58±1.52 bc	499.04±31.08ab	478.98±42.52ab	376.02±1.46c	571.81±41.02a	445.29A	19.57
N : P	Ha	19.14±0.39a	17.80±1.42a	19.02±3.49a	18.58±3.71a	19.99±0.43a	30.26±3.57a	20.80BC	22.56
	Cm	12.34±0.29b	17.51±1.74ab	22.89±3.82ab	26.31±3.45a	14.71±1.36ab	21.49±0.88ab	19.21C	27.50
	Nt	25.59±1.02a	26.65±4.32a	28.65±1.02a	27.58±0.82a	19.22±1.94a	22.34±0.63a	25.01AB	14.26
	Ck	24.89±1.62b	27.94±1.35ab	29.66±2.71ab	34.69±2.95a	26.38±0.97b	30.71±1.73b	29.04A	11.98

儿叶片 C : P 最高,显著高于梭梭和唐古特白刺,但与沙拐枣无显著差异,梭梭和唐古特白刺之间差异也不显著;柠条锦鸡儿叶片 N : P 也最高,并显著高于梭梭和沙拐枣,但与唐古特白刺差异不显著,梭梭和沙拐枣之间也无显著差异。在叶片 C : N、C : P、N : P 生长季内变异系数方面,C : N 在生长季内变异系数以梭梭最大(27. 01%),唐古特白刺居中(17. 56%),沙拐枣与柠条锦鸡儿最低;叶片 C : P 在生长季内变异系数以沙拐枣最大(30. 70%),梭梭和唐古特白刺次之,柠条锦鸡儿较低(19. 57%);叶片 N : P 在生长季内变异系数仍以沙拐枣最大(27. 50%),梭梭次之(22. 56%),唐古特白刺和柠条锦鸡儿较低(分别为 14. 26%和 11. 98%)。另外,4 个树种叶片各化学计量比变异系数均表现为 C : P 最大(19. 57%~30. 70%),N : P 居中(11. 98%~27. 50%),C : N 变异系数最小(11. 34%~27. 01%)。

综合分析,4 种荒漠植物叶片 C、N、P 及其计量比各指标在整个生长季节的变异,从大到小依次是 P (28. 34%) > C : P (24. 70%) > N : P (19. 07%) > N (17. 49%) > C : N (16. 89%) > C (2. 91%)。

2.3 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 含量及化学计量比间的相关性

对民勤 4 种荒漠灌木植物叶片 C、N、P 含量及其化学计量比进行 Person 相关分析,结果表明(表 3): C 含量与 N、P 含量呈不显著正相关($P>0. 05$);除沙拐枣外,其他植物叶片 N 含量与 P 含量均呈显著正相关($P<0. 05$),相关性较强,这在一定程度上反映了 N、P 在植物体内的耦合程度较高。进一步表明,民勤荒漠植物叶片 C(N)和 P(N)含量随着叶片 N(C)和 N(P)含量的增加而增大。N 元素与 P 元素之间最小的相关系数为 0. 735,C 元素与 N 元素之间最大的相关系数为 0. 446,表明 N 元素含量随 P 元

表 3 4 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量及其化学计量比之间的相关系数
Table 3 The correlation coefficient among C, N and P contents and their ratios of four desert plants

物种 Species	元素含量 Element content	C	N	P	C : N	C : P	N : P
梭梭 Ha	C	1. 000					
	N	0. 446	1. 000				
	P	0. 524	0. 991**	1. 000			
	C : N	-0. 419	-0. 983**	-0. 961**	1. 000		
	C : P	-0. 272	-0. 972**	-0. 958**	0. 960**	1. 000	
	N : P	-0. 737	-0. 710	-0. 744	0. 765	0. 655	1. 000
沙拐枣 Cm	C	1. 000					
	N	0. 078	1. 000				
	P	0. 559	0. 735	1. 000			
	C : N	0. 048	-0. 984**	-0. 673	1. 000		
	C : P	-0. 465	-0. 739	-0. 943**	0. 654	1. 000	
	N : P	-0. 566	-0. 329	-0. 847*	0. 256	0. 854*	1. 000
唐古特白刺 Nt	C	1. 000					
	N	0. 273	1. 000				
	P	0. 022	0. 924**	1. 000			
	C : N	-0. 256	-0. 993**	-0. 916*	1. 000		
	C : P	0. 061	-0. 872*	-0. 990**	0. 872*	1. 000	
	N : P	0. 167	-0. 737	-0. 921**	0. 723	0. 952**	1. 000
柠条锦鸡儿 Ck	C	1. 000					
	N	0. 109	1. 000				
	P	0. 395	0. 819*	1. 000			
	C : N	0. 164	-0. 962**	-0. 702	1. 000		
	C : P	-0. 139	-0. 918**	-0. 950**	0. 867*	1. 000	
	N : P	-0. 272	-0. 436	-0. 781	0. 339	0. 732	1. 000

注: * 表示在 0. 05 水平显著,而 * * 表示在 0. 01 水平显著;下同
Note: * indicates significance at 0. 05 level, while * * indicate significance at 0. 01 level; The same as below

表 4 4 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量及 C : N、C : P、N : P 的整体变异来源分析

Table 4 Analysis on source of variation of leaf C, N, P contents and C : N, C : P, N : P mass ratios for four desert plants

参数 Parameter	变异来源 Source of variation	自由度 df	离差平方和 Sum of squares	均方 Mean square	F
C/(mg/g)	物种 Species (S)	3	637.80	212.60	36.59**
	月份 Month (M)	5	34.92	6.98	1.20
	物种×月份 S×M	15	104.83	6.99	1.20
N/(mg/g)	物种 Species (S)	3	36.34	12.11	63.58**
	月份 Month (M)	5	15.54	3.11	16.31**
	物种×月份 S×M	15	11.45	0.76	4.01**
P/(mg/g)	物种 Species (S)	3	2.78	0.93	46.78**
	月份 Month (M)	5	5.09	1.02	51.47**
	物种×月份 S×M	15	2.67	0.18	9.01**
C : N	物种 Species (S)	3	1 158.64	386.21	64.11**
	月份 Month (M)	5	391.03	78.21	12.98**
	物种×月份 S×M	15	280.01	18.67	3.10**
C : P	物种 Species (S)	3	287 247.94	95 749.31	8.61**
	月份 Month (M)	5	257 756.61	51 551.32	4.63**
	物种×月份 S×M	15	125 040.40	8 336.03	0.75
N : P	物种 Species (S)	3	909.48	303.16	10.84**
	月份 Month (M)	5	406.96	81.39	2.91*
	物种×月份 S×M	15	506.37	33.76	1.21

素含量增大而增大的趋势比 C 元素含量随着 N 元素含量变化的趋势更明显。同时,由表 3 可知,N : P 与 P 元素相关系数远大于 N : P 与 N 的相关系数。综合以上分析结果发现,民勤 4 种荒漠植物叶片 N : P 值的变化主要由 P 含量变化决定。

2.4 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 及其计量比的整体变异特征

由表 4 可知,民勤 4 种荒漠植物叶片 C 含量受物种影响最大,达到极显著水平($P<0.01$),但其受物种与月份交互作用以及月份的影响不显著($P>0.05$);叶片 N 含量和 C : N 受物种的影响最大、月份次之,物种与月份交互作用影响最小,它们均达到极显著水平;叶片 P 含量受月份的影响最大、物种次之,物种与月份交互作用影响最小,它们均达到极显著水平;叶片 C : P 受物种的影响最大、月份次之,物种与月份交互作用影响最小,其中物种与月份影响均达到极显著水平,月份与物种的交互作用影响不显著;叶片 N : P 受物种的影响最大,物种与月份交互作用次之,月份影响最小,但交互作用对叶片 N : P 影响不显著。

3 讨 论

3.1 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 化学计量值动态变化特征

本研究结果表明,民勤荒漠植物梭梭、沙拐枣、

唐古特白刺、柠条锦鸡儿叶片 C 含量在生长季(5~10 月)范围分别是 343.11~386.89、412.64~448.91、401.37~413.40、410.26~441.94 mg/g,平均值分别是 370.81、429.73、404.53、429.60 mg/g,低于全球 492 种陆地植物研究所得的 C 含量[(464±32.1)mg/g]^[27];4 种植物叶片 N 含量在不同生长季节平均值分别是 26.26、21.54、37.75、28.68 mg/g,高于全球植物 N 含量的平均水平(20.1 mg/g)^[28];4 种植物叶片 P 含量在不同生长季节平均值分别是 1.28、1.26、1.60、1.00 mg/g,低于全球植物 P 含量的平均水平(1.99 mg/g)^[27]。可见,不同植物的生态化学计量值范围存在一定差异。本研究发现,民勤荒漠植物沙拐枣、柠条锦鸡儿叶片 C 含量显著高于唐古特白刺、梭梭,唐古特白刺又显著高于梭梭,沙拐枣与柠条锦鸡儿差异不显著,说明沙拐枣 C 储备能力最高,梭梭最低;唐古特白刺叶片 N 含量显著高于其他 3 种植物叶片;唐古特白刺叶片 P 含量最高,并显著高于柠条锦鸡儿,但两者均与梭梭和沙拐枣差异不显著。

植物叶片元素含量与自身结构特点和生长节律有密切关系^[29],本试验通过对民勤荒漠区 4 种主要灌木植物叶片养分含量的测定,发现叶片 C、N、P 含量的变异特征不仅受到植物物种的影响,且与季节变化差异有关。从季节动态上来看,4 个树种叶

片 C 含量高且相对稳定,变异系数最小(2.91%)。原因可能是 C 为构成植物骨架的基本物质,通过植物光合作用进行转化,为植物生长发育、新陈代谢、繁殖等提供能源,需求量大,因此在植物体内含量较高且相对稳定^[30]。梭梭叶片 C 含量 5 月升高,6 月降低,7~8 月升高,9~10 月降低趋势;沙拐枣叶片 C 含量 5 月最高,之后逐渐降低;这 2 种植物叶片 C 含量都表现为生长初期大于其他生长期,可能是因为梭梭和沙拐枣生长初期(5 月)叶片快速生长需要大量 C 元素提供能量。唐古特白刺、柠条锦鸡儿叶片 C 含量基本保持不变。N、P 元素与植物营养生长、生殖生长密切相关。本研究表明,4 种植物叶片 N、P 含量较低且变异系数均较大,主要表现为:除沙拐枣外的其他 3 树种叶片 N 含量季节变化差异显著,且 4 种植物叶片 P 含量在生长季 5~10 月差异均极显著,叶片 N、P 含量变化均表现为 5~8 月逐渐降低,9 月升高,10 月下降趋势,这与前人的研究结果^[31-33]一致,主要是因为 6~8 是植物生长旺盛期,对 N、P 元素的需求量大造成的。

同时,对于同一植物种来说,植物组织中养分物质含量在生长季受到环境和发育时间的影响^[34]。在本研究中,4 种荒漠植物生长季内叶片 C、N、P 含量都呈现出不同动态变化特征,叶片 C 含量变异系数最小,N 含量次之,P 含量变异系数最大,这与牛得草等^[33]的研究结果一致,这就表明民勤荒漠区主要灌木植物叶片 C 含量比较稳定,而叶片 N、P 含量随着季节变化存在较大变异,尤其是 P 含量变化表现最为明显。

3.2 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 计量比的季节动态变化特征

C : N 和 C : P 不仅表征着植物吸收营养元素所能同化碳的能力,而且能够反映植物的养分利用效率,对植物具有非常重要的生态学意义^[35-36]。本研究中,沙拐枣的 C : N 最高,柠条锦鸡儿的 C : P 最高,相比其他植物它们叶片中 N、P 含量较低,C 含量却相对较高,显示出沙拐枣和柠条锦鸡儿在养分贫瘠的生境中具有较高的固碳优势和养分利用策略。另外,4 种荒漠植物叶片 N : P 之间也存在显著差异,其中柠条锦鸡儿的最大且大于 16,表明其生长受 P 元素的限制作用最大^[37]。

本研究中,4 种荒漠植物叶片 C : N、C : P 及 N : P 随着生长季变化均存在一定变异,且 C : P 变异系数较 C : N、N : P 更大。因植物叶片 C 元素含量相对稳定,因此植物叶 C : N、C : P 可能主要由

叶片 N、P 含量决定,而 P 元素变异系数(28.34%)大于 N 元素(17.49%),所以 C : P 变异较 C : N 的变异更大。植物叶片 C : N 与 C : P 反映了植物营养利用效率^[38]。本研究中,4 个树种叶片 C : N 与 C : P 在 5~8 月显著上升,进一步说明在生长旺盛期植物对养分利用效率升高。同时,本研究中植物叶片 C : N、C : P 的季节变化趋势与叶片 N、P 含量的变化规律相反,植物叶片 N : P 的季节变化趋势与叶片 P 含量的变化规律相反,该研究结果与前人的报道^[33,36,39]一致,说明植物叶片 N、P 含量对 C : N、C : P 的主导作用以及 N : P 由 P 含量决定。植物叶片 N : P 来表征植物生长的限制性养分,尤其是土壤养分^[38],本研究中的梭梭、唐古特白刺、柠条锦鸡儿叶片 N : P 在 5~10 月份均大于 16,主要受 P 含量限制^[37]。

3.3 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 含量及其计量比之间的关系

植物叶片 C 与 N (P) 的显著负相关性,叶片 N 与 P 的正相关性是高等陆生植物 C、N、P 元素计量的普遍规律之一,体现了叶片属性间的经济策略^[40-41]。但本研究中民勤荒漠植物叶片 C 与 P 含量间相关性与上述规律有所不同,这就说明民勤荒漠植物在固 C 过程中对养分(N、P 等)的利用策略与其他植物有所不同,这与 Rong 等^[40]的研究结果不同,但与张珂等^[42]的相关研究结果一致。本研究中叶片 N 与 P 呈正相关关系这与上述规律相符,表明民勤荒漠植物叶片 N、P 元素变化的具有协同性,这是植物适应环境,稳定健康生长的特征,宋彦涛等^[12]和李征等^[41]的研究结果也证明了这一规律。

3.4 民勤荒漠植物叶片 C、N、P 含量及其计量比的变异来源分析

植物体 C、N、P 化学计量特征会受到诸多因素的影响,例如植物本身、气象因子(温度、降水等)、群落演替、土壤环境(水分、肥力等)、人类干扰等^[1],而整个生长季节就是各种环境因子对植物产生综合作用的过程。本研究通过对民勤不同生长季节 4 种荒漠灌木植物叶片 C、N、P 含量以及化学计量比影响的交叉分析表明,民勤荒漠植物叶片 C、N 含量以及 C : N、C : P 和 N : P 的变异主要受植物种类影响,植物叶片 P 含量的变异主要受生长季节影响。造成 C、N、P 元素含量及其计量比变异的主要原因,一是植物本身生物学特征随着生长季节发生了变化,二是植物所处环境要素随着生长季发生了变化。本试验中,不同荒漠植物叶片样品均来自同一采集地

点的相同生长环境条件,因此忽略生长环境的异质性,进一步突出了植物物种的影响作用,环境因素对

植物叶片生态化学计量影响有待进一步研究。

参考文献:

[1] STERNER R W,ELSER J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere[M]. New York:Princeton University Press,2002.

[2] 程 滨,赵永军,张文广,等.生态化学计量学研究进展[J].生态学报,2010,**30**(6): 1 628-1 637.

CHENG B,ZHAO Y J,ZHANG W G,*et al.* The research advances and prospect of ecological stoichiometry[J]. *Acta Ecologica Sinica*,2010,**30**(6): 1 628-1 637.

[3] 曾德慧,陈广生.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J].植物生态学报,2005,**29**(6): 1 007-1 019.

ZENG D H,CHEN G S. Ecological stoichiometry:a science to explore the complexity of living systems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*,2005,**29**(6): 1 007-1 019.

[4] 李月芬,王冬艳,LASOUKANH V,等.基于土壤化学性质与神经网络的羊草碳氮磷含量预测[J].农业工程学报,2014,**30**(3): 104-111.

LI Y F,WANG D Y,LASOUKANH V,*et al.* Prediction of carbon,nitrogen and phosphorus contents of *Leymus chinensis* based on soil chemical properties using artificial neural networks[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*,2014,**30**(3): 104-111.

[5] AGREN G I,WEIH M. Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype[J]. *New Phytologist*,2012,**194**(4): 944-952.

[6] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,等.生态化学计量学特征及其应用研究进展[J].生态学报,2013,**33**(18): 5 484-5 492.

ZENG D P,JIANG L L,ZENG C S,*et al.* Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications[J]. *Acta Ecologica Sinica*,2013,**33**(18): 5 484-5 492.

[7] ELSE J J,BRACKEN M E S,CLELAND E E,*et al.* Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in fresh water,marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*,2007,**10**(12): 1 135-1 142.

[8] VITOUSEK P M,HOWARTH R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? [J]. *Biogeochemistry*,1991,**13**: 87-115.

[9] VITOUSEK P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency [J]. *American Naturalist*,1982,**119**: 553-572.

[10] WASSEN M J, HARRY G M, EVALYNE O A M. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mirecosystems [J]. *Journal of Vegetation Science*,1995,**6**: 5-16.

[11] SARDANS J,PEUELAS J. Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum “biogeochemical niche”[J]. *Plant Ecology*,2015,(4): 441-455.

[12] 宋彦涛,周道玮,李 强,等.松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征[J].植物生态学报,2012,**36**(3): 222-230.

SONG Y T,ZHOU D W,LI Q,*et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen Grassland in Northeast China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*,2012,**36**(3): 222-230.

[13] FUJITA Y,DERUITER P C,WASSEN M J,*et al.* Time-dependent, species-specific effects of N : P stoichiometry on grassland plant growth[J]. *Plant and Soil*,2010,**334**(1/2): 99-112.

[14] 郑艳明,尧 波,吴 琴,等.鄱阳湖湿地两种优势植物叶片 C、N、P 动态特征[J].生态学报,2013,**33**(20): 6 488-6 496.

ZHENG Y M,YAO B,WU Q,*et al.* Dynamics of leaf carbon,nitrogen and phosphorus of two dominant species in a Poyang Lake wetland [J]. *Acta Ecologica Sinica*,2013,**33**(20): 6 488-6 496.

[15] CUASSOLO F,BALSEIRO E,MODENUTTI B. Alien vs. native plants in a Patagonian wetland: elemental ratios and ecosystem stoichiometric impacts [J]. *Biological Invasions*,2012,**14**(1): 179-189.

[16] 侯学煜.中国植被地理及优势植物化学成分[M].北京:科学出版社,1982.

[17] 李玉霖,毛 伟,赵学勇,等.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): 1 716-1 725.

LI Y L,MAO W,ZHAO X Y,*et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China [J]. *Environmental Science*,2010,**31**(8): 1 716-1 725.

[18] 孙世贤,运向军,吴新宏,等.荒漠草原主要植物种群生态化学计量学特征季节变化[J].生态环境学报,2018,**27**(1): 47-54.

LI S X,YUN X J,WU X H,*et al.* Seasonal variations of ecological stoichiometry characteristics of major plant populations in desert steppe [J]. *Ecology and Environmental Sciences*,2018,**27**(1): 47-54.

[19] 张晓艳,褚建民,孟 平,等.民勤绿洲荒漠过渡带梭梭树干液流特征及其对环境因子的响应[J].生态学报,2017,**37**(5): 1 525-1 536.

ZHANG X Y,CHU J M,MENG P,*et al.* The effect of environmental factors on stem sap flow characteristics of *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge in Minqin oasis-desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*,2017,**37**(5): 1 525-1 536.

[20] 魏怀东,陈 芳,张 勃,等.民勤 10 种典型荒漠植物冠层光谱与含水率的特征分析[J].草业科学,2018,**35**(3): 590-596.

WEI H D,CHEN F,ZHANG B,*et al.* Analysis of the canopy spectrum and water content of desert plants [J]. *Pratacutural Science*,2018,**35**(3): 590-596.

[21] 姚增旺,褚建民,吴利禄,等.民勤绿洲荒漠过渡带梭梭树干液流的时滞特征[J].应用生态学报,2018,**29**(7): 2 339-2 346.

YAO Z W,CHU J M,WU L L,*et al.* Time lag characteristics of the stem sap flow of *Haloxylon ammodendron* in the Minqin oasis-desert ectone, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2018,**29**(7): 2 339-2 346.

[22] 张 华,吴 睿,康雅草.民勤绿洲梭梭同化枝光合生理特性与形态[J].草业科学,2018,**35**(2): 371-379.

ZHANG H,WU R,KANG Y R. Photosynthetic,physiologi-

- cal, and morphological characteristics of *Haloxyylon ammooendron* assimilation twigs in Minqin Oasis[J]. *Pratacultural Science*, 2018, **35**(2): 371-379.
- [23] 赵长明,魏小平,尉秋实,等.民勤绿洲荒漠过渡带植物白刺和梭梭光合特性[J].生态学报,2005, **25**(8): 1 908-1 913. ZHAO C M, WEI X P, YU Q S, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxyylon ammooendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, Region, Country [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(8): 1 908-1 913.
- [24] 田新民,赵长明,邓建明,等.沿民勤绿洲荒漠过渡带分布的4种优势植物光合生理响应[J].草业学报,2011, **20**(4): 108-115. TIAN X M, ZHAO C M, DENG J M, *et al.* Photosynthetic responses of four dominant species to environmental gradient along the oasis-desert ecotone of Minqin, China [J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2011, **20**(4): 108-115.
- [25] 王晓武,罗 宁,单华佳,等.民勤4种沙生灌木的干旱胁迫响应特征研究[J].干旱区地理,2016, **39**(5): 1 025-1 035. WANG X W, LUO N, SHAN H J, *et al.* Responses characteristics of 4 desert shrubs in Minqin under drought stress[J]. *Arid Land Geography*, 2016, **39**(5): 1 025-1 035.
- [26] KUO S. Phosphorus[M]// SPARKS D L. Methods of Soil Analysis. Part 3, Chemical Methods. Soil Science Society of America, Inc., American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA. 1996, 869-919.
- [27] BALDWIN D S, REES G N, MITCHELL A M, *et al.* The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial community structure in sediment from a freshwater wetland[J]. *Wetlands*, 2006, **26**(2): 455-464.
- [28] ELSEY J J, FAGAN W F, DENNO R F, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, **408**(6 812): 578-580.
- [29] AERTS R, CH APIN FS III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-68.
- [30] 贺合亮,阳小成,李丹丹,等.青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征[J].植物生态学报,2017, **41**(1): 126-135. HE H L, YANG X C, LI D D, *et al.* Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(1): 126-135.
- [31] 吴统贵,吴 明,刘 丽,等.杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片 N、P 化学计量的季节变化[J].植物生态学报,2010, **34**(1): 23-28. WU T G, WU M, LIU L, *et al.* 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.
- [32] 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): 6 547-6 555. LI H L, 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): 6 547-6 555.
- [33] 牛得草,李 茜,江世高,等.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 D C, LI Q, JIANG S G, *et al.* 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.
- [34] 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 D C, DONG X Y, FU H. Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana* [J]. *Pratacultural Science*, 2011, **28**(6): 915-920.
- [35] 黄建军,王希华.浙江天童32种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征[J].华东师范大学学报(自然科学版),2003, (1): 92-97. HUANG J J, WANG X H. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species [J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2003, (1): 92-97.
- [36] 杨 阔,黄建辉,董 丹,等.青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析[J].植物生态学报,2010, **34**(1): 17-22. YANG K, HUANG J H, DONG D, *et al.* Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(1): 17-22.
- [37] AERTS R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, **50**(330): 29-37.
- [38] H ERBERT D A, W ILLIAM S M, RASTETTER E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment [J]. *Biogeochemistry*, 2003, **65**(1): 121-150.
- [39] 张文彦,樊江文,钟华平.中国典型草原优势植物功能群化学计量学特征研究[J].草地学报,2010, **18**(4): 503-509. ZHANG W Y, FAN J W, ZHONG H P. 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.
- [40] RONG Q Q, LIU J T, CAI Y P, *et al.* Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China [J]. *Ecological Engineering*, 2015, 76: 57-65.
- [41] 李 征,韩 琳,刘玉虹,等.滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征[J].植物生态学报,2012, **36**(10): 1 054-1 061. LI Z, HAN L, LIU Y H, *et al.* C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, **36**(10): 1 054-1 061.
- [42] 张 珂,何明珠,李新荣,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): 6 538-6 547. ZHANG K, HE M Z, LI X R, *et al.* Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(22): 6 538-6 547.