

黑河下游绿洲—过渡带—戈壁荒漠群落优势种叶片性状和生态化学计量特征*

张晓龙^{1,2} 周继华² 来利明² 姜联合² 郑元润^{2**} 史利江¹

¹山西财经大学资源环境学院, 地表过程与生态环境研究所 太原 030006

²中国科学院植物研究所 北京 100093

摘要 植物性状是植物与环境共同作用的结果, 研究不同生境条件下植物叶片性状和生态化学计量特征, 有助于揭示植物对环境变化的响应及生态适应策略。以黑河下游河岸绿洲、绿洲—戈壁过渡带和戈壁荒漠群落优势种为研究对象, 分析荒漠优势种在生长旺季叶片干物质含量、比叶面积以及碳(C)、氮(N)和磷(P)的生态化学计量特征。结果显示: 不同生境条件下叶片干物质含量和比叶面积均值分别为 0.30 ± 0.01 和 $31.19 \pm 1.75 \text{ cm}^2/\text{g}$; 叶片C、N、P、C:N、C:P和N:P均值分别为 $316.51 \pm 20.04 \text{ mg/g}$ 、 $16.63 \pm 1.00 \text{ mg/g}$ 、 $1.10 \pm 0.18 \text{ mg/g}$ 、 19.77 ± 1.31 、 434.64 ± 45.88 和 22.07 ± 2.06 ; 与区域、全国以及全球尺度相比, 黑河下游荒漠优势种总体表现出较低的叶片C含量和比叶面积, 较高的C:P和N:P。在不同生境条件下, 叶片性状和化学计量特征存在显著差异性, 河岸绿洲和绿洲—戈壁过渡带荒漠优势种叶片N:P大于16, 表明河岸绿洲和过渡带荒漠优势种可能倾向于受P元素控制, 具有保守性特点; 而戈壁荒漠优势种叶片N:P小于14, 表明戈壁荒漠优势种可能倾向于受N元素控制, 具有较强的适应能力。上述研究表明, 在生长旺季, N和P元素是黑河下游荒漠植物生长的限制性营养元素, 与戈壁荒漠地区相比, 河岸绿洲和过渡带可能受到P限制作用更为强烈, 结果可为荒漠绿洲和戈壁荒漠植被恢复和管理提供科学依据。(图1 表3 参44)

关键词 生境; 叶片性状; 生态化学计量特征; 适应策略; 黑河下游
CLC Q948.1

Leaf traits and ecological stoichiometry of dominant desert species across oasis–Gobi desert ecotone in the lower reaches of Heihe River, China*

ZHANG Xiaolong^{1,2}, ZHOU Jihua², LAI Liming², JIANG Lianhe², ZHENG Yuanrun^{2**} & SHI Lijiang¹

¹ Institute of Surface Processes and Ecological Environment, School of Resources and Environment, Shanxi University of Finance and Economics, Taiyuan 030006, China

² Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Plant traits are influenced by the interaction between plants and environment, and the study of leaf traits and ecological stoichiometry of plants in different habitats can reveal how plants respond and adapt to environmental changes. In the lower reaches of Heihe River, dominant desert community species distributed in riparian oasis, Gobi desert–oasis ecotone, and Gobi desert, were selected, and leaf dry matter content, specific leaf area, and stoichiometry of leaf C, N, and P of these species in different habitats were investigated during the growing season. The results showed that the average leaf dry matter content and specific leaf area of desert dominant species were 0.30 ± 0.01 and $31.19 \pm 1.75 \text{ cm}^2/\text{g}$, respectively. The average leaf C, leaf N, leaf P, leaf C/N, leaf N/P, and leaf C/P were $316.25 \pm 20.04 \text{ mg/g}$, $16.63 \pm 1.00 \text{ mg/g}$, $1.10 \pm 0.18 \text{ mg/g}$, 19.77 ± 1.31 , 434.64 ± 45.88 , and 22.07 ± 2.06 , respectively. Compared to the regional, national, and global scales, the dominant desert species in the lower reaches of Heihe River were characterized by lower leaf C and SLA but higher C:P and N:P. There were significant differences in leaf traits and leaf stoichiometric traits among different habitats. Leaf N:P of dominant desert species in riparian oasis and Gobi desert–oasis ecotone was greater than 16, indicating that these plants might be more limited by P than by N and that they are more conservative, but the leaf N:P of these plants in the Gobi desert was less than 14, indicating that these plants might be more limited by N than by P and have a high level of adaptability. Our observations indicated that N and P were the limiting nutrients for desert plants in the growing season, and compared with the Gobi desert area in the lower reaches of Heihe River, the dominant desert species of riparian oasis and Gobi desert–oasis ecotone may be more strongly

收稿日期 Received: 2019-04-07 接受日期 Accepted: 2019-04-22

*国家自然科学基金项目(91425301)和山西省自然科学基金项目(2016011085)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (91425301) and the Natural Science Foundation of Shanxi Province (2016011085)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zhengyr@ibcas.ac.cn)

affected by P limitation. These results provide a scientific basis for vegetation restoration and sustainable management in desert oasis and Gobi Desert area.

Keywords habitat; leaf trait; ecological stoichiometry; adaptation strategy; lower reaches of Heihe River

植物性状是植物在不同生境条件下长期适应和进化的产物,反映着植物的生长策略和资源利用能力^[1]。植物在同化碳(C)元素、吸收氮(N)磷(P)等营养元素过程中往往表现出“经济型”资源权衡策略,即在资源有限的环境中,保证植物群落或生态系统的可持续^[2-3]。叶片作为植物与外界环境接触面积最大、最直接的光合器官,叶性状不仅对植物生长发育和产量形成起着至关重要的作用,且化学性状与生态系统结构和功能密切相关^[3-4]。比叶面积(SLA)被证实能够反映植物资源获取能力,与植物相对生长率、净光合速率以及叶片寿命等密切相关^[5-6]。大量研究表明,植物叶片C:N和C:P值反映植物生长速度以及对N、P等矿物元素的利用效率,同时叶片的N:P值能够反映植物生长受养分限制的情况^[7-8]。因此,研究植物叶片性状及其对环境变化的响应和适应策略,有助于揭示植物在面对不同环境时的权衡策略^[9-10]。

荒漠植被作为干旱生态系统的重要组成部分,对维持植物群落多样性、结构和功能稳定以及抑制荒漠化方面起着至关重要的作用^[11-12]。有研究表明,水盐条件是限制和调控荒漠植物生存和分布最重要的环境因子,土壤中水分的缺失和盐分的积累对植物施加了生理约束,包括渗透胁迫、离子失衡、氧化胁迫和光合作用的干扰,从而影响植物的生长^[4, 13-14]。在干旱区,尤其是极端干旱区,荒漠植物群落以单种或寡种群落为主,群落优势种通常对植物群落的组成结构和生态环境的形成具有明显的控制作用,对不同生境的适应形成典型的叶片性状以及养分利用策略^[15]。因此,开展不同生境条件下荒漠植物群落优势种叶片性状和化学计量特征研究,探寻不同生境下荒漠植物的生态适应策略,将对干旱地区的植被管理和生态恢复具有重要的参考意义。

黑河流域是我国第二大干旱区内陆河流域,下游荒漠地区极端干旱,受极端干旱气候和河流的综合作用,水分条件差异使其成为研究植被对不同生境梯度(河岸绿洲—绿洲、戈壁过渡带—戈壁荒漠)响应的理想场所。目前,关于黑河下游荒漠植被的研究多集中于植物群落生态学特性及其与环境因子关系的研究,如物种多样性或植物群落结构对土壤水分变化、地下水变化以及生态输水的响应^[14, 16-17],但有关植物性状对多样生境适应方式的研究仍存在很大的不足。在干旱地区,有研究表明,植物生长主要受N元素的限制^[4, 18],但也有研究表明植物生长受P元素的限制^[19-20],可能意味着在不同研究区域或生境条件下植物生长营养限制存在差异^[21]。黑河流域下游荒漠群落优势种叶片性状和生态化学计量特征具有哪些特点?在绿洲—过渡带—荒漠梯度上差异性和趋同性如何?这些问题还未得到很好阐释。因此,本研究以黑河下游河岸绿洲、绿洲—戈壁过渡带和戈壁荒漠群落优势种为研究对象,分析群落优势种叶片性状和生态化学计量特征,为认识极端干旱地区不同生境条件下荒漠植物养分限制状况和生态适应策略提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

黑河流域是我国第二大内陆河流域,干流发源于祁连山北麓中段(青藏高原北部),途径青海、甘肃和内蒙古3个省(区),止于尾间东、西居延海,全长821 km^[13]。上游山区冰川冻土发育、植被覆盖度高,为区域径流的主要来源区;中下游地区,尤其是下游地区,气候干旱,荒漠广布,为区域径流的主要消耗区^[13]。近几十年,由于中上游地区过度开发利用水资源,导致下游地区部分河段地表径流断流,湖泊干涸,地下水水位急剧下降,进而导致河岸胡杨林显著退化^[22]。2000年以来,固定生态输水工程实施,下游沿河地区地下水水位上升,河岸植被得到了相应的恢复^[23]。

本研究区位于黑河下游额济纳盆地,属于典型的温带大陆性干旱气候特征,受季风影响较小。年降雨量约37.4 mm,年平均蒸发量约3 467.56 mm;生长季节(7至9月)降雨量超过75%,年气温为8.57℃;海拔起伏较小,900-1 100 m^[13]。地带性土壤为灰褐色沙漠土,随着沿河距离增加,土壤类型由壤质土壤向砂质土壤过渡。植被按沿河梯度分布的层次较为明显,主要由以胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)为主的河岸林向以红砂[*Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim.]、西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica* Pall.)等为主的戈壁荒漠灌丛过渡^[13, 23]。

1.2 实验设计和数据收集

野外调查于2015年8月初植物生长旺季进行,以黑河下游绿洲为核心,选择未受人为干扰的地段,分别在河岸绿洲地带、绿洲—戈壁过渡地带和戈壁荒漠地带布设样地,调查样地共9个。在每一个采样点处,记录样地经纬度、地貌、坡度、坡向、生境以及基本群落属性。每个样地随机设置3个重复样方,样方大小为5 m × 5 m,共布设样方27个,同时对样方四角1 m × 1 m的草本样方进行调查。群落优势种由物种重要值决定,在每个样方,选取重要值最大的优势种,群落优势植物依次为多枝怪柳(S1、S2、S3、S4)、红砂(S5、S6)、西伯利亚白刺(S7)、毛瓣白刺(*Nitraria praevisa* Bobr., S8)、沙蒿(*Artemisia desertorum* Spreng., S9),物种重要值等于1的群落为单优势种群落(表1)。选取健康植株3-5株,采取完全展开的成熟健康叶片(或同化枝),每种植物叶片采集鲜重大于100 g。在与植物群落相对应的样地内,采集土壤样品,取样深度为50 cm,分别对0-10、10-20、20-30、30-40和40-50 cm 5个层次取样,均为3个重复。土壤含水量数据使用0-10 cm、10-30 cm和30-50 cm 3个层次的数据,其他理化性质使用0-50 cm均值。

1.3 叶片和土壤理化属性分析

采样时,选取10片完整健康的叶片,用毛刷刷净新鲜叶片表面的尘土等杂质,装入保鲜盒后立即带回实验室,称重获得叶片鲜重,然后利用LI-3100C叶面积仪测定叶片面积。在实验室无光条件下将叶片完全浸入去离子水中直到饱和,取

出后去除表面水分,称重获得叶片饱和鲜重;将叶片放入信封中,75℃恒温烘干至恒重,称重获得叶片干重。叶片干物质含量(LDMC, g/g)=叶片干重/叶片饱和鲜重;叶片比叶面积(SLA, cm²/g)=叶面积/叶片干重。此外,剩余叶片烘干、粉碎后过0.149 mm筛,用于叶片化学性质分析,以质量百分比表示。植物叶片、土壤C和N使用元素分析仪测定(Vario EL III, Hanau, Germany)。叶片和土壤P使用电感耦合等离子体光学发射光谱仪测定(iCAP 6300, Waltham, USA)。土壤含水量和土壤容重采用环刀法、烘干法测定;土壤pH和土壤电导率分别采用酸度计法和电导仪法测定(Multiline F/SET-3, Weilheim, Germany)。

1.4 数据分析

在样方调查的基础上,计算样方内植物物种重要值,公式^[24]如下:

IV = (RC + RD + RF) / 3

式中,IV为重要值,RC为相对盖度,RD为相对密度,RF为相对频度。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同生境条件样地间叶片性状和化学计量特征进行差异显著性检验,多重比较由LSD检验完成;利用Pearson相关系数分析叶片性状和化学计量特征和土壤理化属性的关系,显著性水平 $P < 0.05$,统计分析在SPSS 18.0 (SPSS, Chicago, USA)中完成。

2 结果与分析

2.1 荒漠优势种叶片性状和化学计量总体特征

黑河下游荒漠地区随着沿河距离增加,植物群落优势种

由典型河岸植物向戈壁荒漠植物过渡,植物群落盖度在河岸地带达到最大(表1)。不同生境条件下叶片干物质含量变化范围为0.22-0.36,均值为0.3;比叶面积变化范围为17.52-52.41 cm²/g,均值为31.19 cm²/g(表2)。叶片C含量变化范围为102.60-468.85 mg/g,均值为316.51 mg/g;叶片N含量变化范围为11.02-28.29 mg/g,均值为16.63 mg/g;叶片P含量变化范围为0.3-2.87 mg/g,均值为1.10 mg/g;叶片C:N、C:P、N:P变化范围分别为6.76-31.81、123.13-760.97、7.95-39.86。在不同生境条件下,叶片干物质含量、比叶面积、C、N、P、C:N、C:P、N:P在不同生境样地间均具有显著性差异,其中植物叶片P含量变异系数最大(CV = 0.83)(表2)。

2.2 荒漠优势种植物叶片性状和化学计量属性比较

黑河下游荒漠地区不同生境条件下优势种叶片C含量表现为河岸绿洲>戈壁荒漠>绿洲—荒漠过渡带,河岸绿洲和戈壁荒漠优势种叶片C含量显著高于绿洲—荒漠过渡带优势种(图1)。叶片N、P含量表现为戈壁荒漠>河岸绿洲>绿洲—荒漠过渡带,戈壁荒漠优势种叶片N含量、P含量显著高于河岸绿洲和绿洲—荒漠过渡带优势种。河岸绿洲、绿洲—荒漠过渡带荒漠优势种叶片C:N、C:P、N:P显著高于戈壁荒漠优势种,绿洲—荒漠过渡带优势种叶片干物质含量显著高于戈壁荒漠优势种,而比叶面积显著低于戈壁荒漠优势种(图1)。

2.3 荒漠优势种叶性状和化学计量特征与土壤因子的关系

叶片C、叶片C:P与土壤含水量均呈显著正相关($P < 0.05$),但是叶片N、叶片P、叶片C:N和叶片N:P与土壤含水量没有显著的相关性($P > 0.05$)。叶片干物质含量与土壤含水量呈显著负相关,而叶片比叶面积与土壤含水量没有显著的相

表1 样地基本信息
Table 1 Information of the sampling sites

样地 Site	地理位置 Geographic position	生境 Habitat	离河距离 Distance	年均降水 Annual rainfall	群落盖度 Coverage	优势种 Dominant species	重要值 Important value
S1	42°6'9.78"N, 101°2'22.86"E	河岸绿洲 Riparian oasis	0.3 km	29 mm	77.6%	多枝怪柳 TR	0.7
S2	42°6'17.94"N, 101°2'13.92"E	河岸绿洲 Riparian oasis	0.8 km	29 mm	78.0%	多枝怪柳 TR	0.7
S3	42°6'28.62"N, 101°1'57.18"E	河岸绿洲 Riparian oasis	1.3 km	29 mm	82.9%	多枝怪柳 TR	0.51
S4	42°6'49.62"N, 100°59'39.96"E	绿洲—戈壁过渡带 Oasis-Gobi ecotone	3.7 km	29 mm	25.4%	多枝怪柳 TR	0.68
S5	42°6'45.06"N, 100°59'37.38"E	绿洲—戈壁过渡带 Oasis-Gobi ecotone	4.0 km	29 mm	5.4%	红砂 RS	0.87
S6	42°6'52.74"N, 100°59'14.82"E	绿洲—戈壁过渡带 Oasis-Gobi ecotone	4.5 km	29 mm	3.2%	红砂 RS	1
S7	42°30'52.74"N, 101°15'3.36"E	戈壁荒漠 Gobi desert	> 10 km	39 mm	7.3%	西伯利亚白刺 NS	1
S8	40°16'54.24"N, 98°41'18.24"E	戈壁荒漠 Gobi desert	> 10 km	69 mm	16.0%	毛瓣白刺 NP	0.76
S9	39°56'31.80"N, 98°59'54.60"E	戈壁荒漠 Gobi desert	> 10 km	82 mm	17.6%	沙蒿 AD	0.72

TR: *Tamarix ramosissima* Ledeb.; RS: *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim.; NS: *Nitraria sibirica* Pall.; NP: *Nitraria praevis* Bobr; AD: *Artemisia desertorum* Spreng.

表2 不同生境条件下优势种叶片性状和化学计量特征
Table 2 Leaf traits and leaf stoichiometric traits of the dominant species in different habitats

性状 Trait	均值 Mean value	标准误 SE	变异系数 CV	最大值 Maximum	最小值 Minimum	F	自由度 d_f	P
LDMC	0.30	0.01	0.13	0.36	0.22	3.46	8	$P = 0.014$
SLA	31.19	1.75	0.29	52.41	17.52	9.11	8	$P < 0.001$
C	316.51	20.04	0.33	468.85	102.60	44.84	8	$P < 0.001$
N	16.63	1.00	0.31	28.29	11.02	43.96	8	$P < 0.001$
P	1.10	0.18	0.83	2.87	0.30	734.84	8	$P < 0.001$
C:N	19.77	1.31	0.35	31.81	6.76	15.88	8	$P < 0.001$
C:P	434.64	45.88	0.40	760.97	123.13	19.37	8	$P < 0.001$
N:P	22.07	2.06	0.48	39.86	7.95	27.60	8	$P < 0.001$

LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积。

LDMC: Leaf dry matter content; SLA: Specific leaf area.

关性(表3)。叶片C、叶片N和叶片比叶面积均与土壤容重呈显著负相关。叶片C和叶片N与土壤总C和土壤总N呈显著正相关,而叶片P与土壤有效磷没有显著相关性。叶片比叶面积与土壤总C呈显著正相关,而叶片干物质含量与土壤总C呈显著负相关。叶片C和叶片N与土壤电导率呈显著正相关,叶片比叶面积、叶片干物质含量与土壤pH和电导率没有显著相关性(表3)。

3 讨论与结论

本研究聚焦于干旱区内陆河流域不同生境条件下(绿洲—过渡带—戈壁)荒漠优势种叶片性状和生态化学计量特征。将该区域荒漠优势种叶片C含量均值与我国西北干旱区^[4]、黄土高原^[19]以及全球陆地植物^[25]叶片C含量相比较,黑河下游荒漠优势种叶片C含量明显较低(316.51 mg/g),这可能是由于极端干旱生境条件下土壤水盐胁迫会抑制植物生长,也会降低土壤水势和叶片气孔导度,抑制植物的光合作用,从而降低植物叶片的固碳能力^[26-27];水盐胁迫会降低植物体内葡萄糖、蔗糖和果糖等的含量^[28-29],导致植物代谢成本增加,使叶片中碳的固定减少^[30]。该研究结果符合本实验中叶片碳含量与土壤含水量呈正相关的分析结果,在一定程度上说明了水

分条件可能制约着荒漠植物叶片C元素的含量。另外,绿洲—戈壁过渡带优势种叶片C含量显著低于河岸绿洲和戈壁荒漠优势种叶片C含量,这可能是由于绿洲—戈壁过渡带地下水埋深较深(2.94-3.26 m)^[13],且降水量极少(表1),在生长季更易遭受水分胁迫^[23],从而导致叶片C含量低。

在干旱区,盐胁迫环境土壤中较高的Cl⁻影响植物对NO³⁻的吸收,降低叶片硝酸还原酶(NRA)活性,导致荒漠植物叶片N含量较低^[31]。但在盐碱环境下,荒漠植物的叶片可积累大量含N物质,如氨基酸、亚氨基酸等^[32],导致荒漠植物叶片具有相对较高的N含量,这与本实验中叶片氮含量与土壤电导率呈正相关的结果相一致。本研究中荒漠优势种叶片N含量均值(16.63 mg/g)和叶片P含量均值(1.10 mg/g)明显低于其他干旱地区的植物^[4, 33-34],这可能是受优势种多枝柽柳的影响,该区域多枝柽柳在7-9月处于生长季,叶片N含量和P含量受其自身稀释效应影响而降低。此外,多枝柽柳在5-10月属于花期和果期,期间会不断开花和结果,遗传和储藏物质向生殖器官转移,导致多枝柽柳在7-9月叶片N含量和P含量处于相对较低水平^[35]。研究结果表明,戈壁荒漠优势种叶片N含量(21.02 mg/g)、P含量(2.24 mg/g)显著高于河岸绿洲和绿洲—荒漠过渡带优势种叶片N含量和P含量(图1),这与其他干旱区的研究结果^[4, 33-34]相类似,也从侧面反映了该区域荒漠优势种整体相

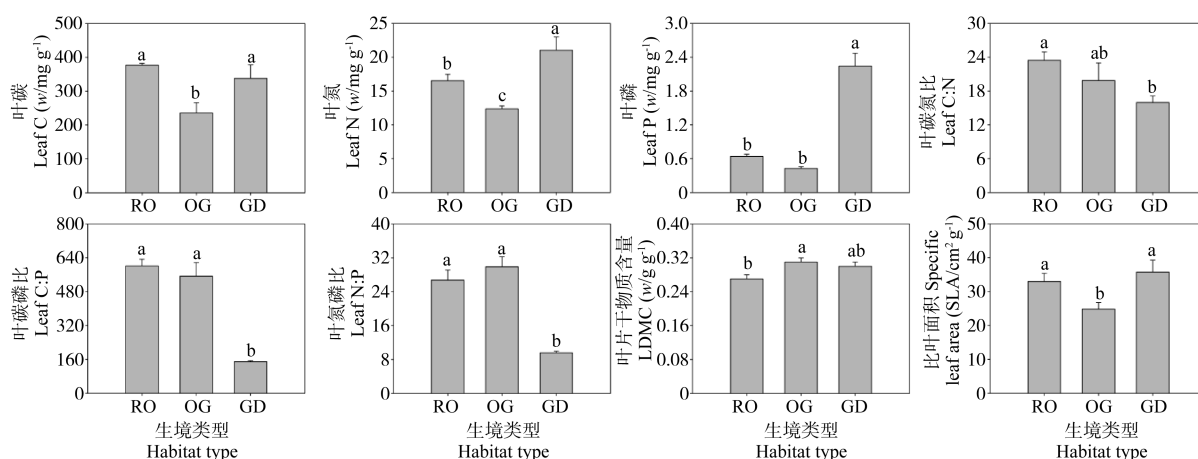


图1 不同生境条件下植物叶片性状和C、N、P含量及化学计量比比比较。不同小写字母分别表示不同生境间显著差异性($P < 0.05$), RO、OG、GD分别为河岸绿洲、绿洲—戈壁过渡带、戈壁荒漠。

Fig. 1 Comparison of leaf traits and leaf stoichiometric traits among different habitats. Different small letters indicate significant differences among different habitats at 0.05 level. RO, OG and GD indicate riparian oasis, oasis-Gobi ecotone and Gobi desert, respectively. LDMC: Leaf dry matter content.

表3 叶性状、叶化学计量特征和土壤属性的相关性

Table 3 Correlation analysis of leaf traits, stoichiometric characteristics and soil properties

形状 Trait	SWC10	SWC30	SWC50	SBD	STC	STN	SAP	pH	SEC
LDMC	-0.423*	-0.450*	-0.486*	0.263	-0.437*	-0.315	-0.160	-0.198	-0.137
SLA	0.209	0.274	0.301	-0.408*	0.452*	0.303	0.054	0.051	0.262
C	0.399*	0.442*	0.468*	-0.495**	0.685**	0.479*	0.263	-0.136	0.433*
N	0.044	0.094	0.085	-0.463*	0.510**	0.480*	0.271	-0.061	0.430*
P	-0.361	-0.285	-0.288	-0.181	0.108	0.290	0.184	-0.229	0.326
C:N	0.312	0.331	0.380	-0.225	0.235	0.114	0.146	-0.221	0.228
C:P	0.521**	0.450*	0.476*	-0.143	0.252	-0.127	-0.129	0.164	-0.093
N:P	0.378	0.279	0.269	0.057	0.073	-0.339	-0.282	0.384*	-0.345

SWC10: 0-10 cm土壤含水量; SWC30: 10-30 cm土壤含水量; SWC50: 30-50 cm土壤含水量; SBD: 土壤容重; STC: 土壤总碳; STN: 土壤总氮; SAP: 土壤有效磷; SEC: 土壤电导率; LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

SWC10: Soil water content (0-10 cm); SWC30: Soil water content (10-30 cm); SWC50: Soil water content (30-50 cm); SBD: Soil bulk density; STC: Soil total carbon; STN: Soil total nitrogen; SAP: Soil available phosphorus; SEC: Soil electrical conductivity; LDMC: Leaf dry matter content; SLA: Specific leaf area.

对较低的叶片N含量和P含量主要与优势种多枝柽柳有关。有研究表明,全国土壤P含量变化较大,土壤P含量从湿润区到干旱区呈上升趋势^[36],植物叶片P含量和土壤P含量往往具有一定相关性^[37],戈壁荒漠优势种叶片P含量较高可能是由于土壤P含量较高所致。

叶片C:N:P化学计量比受环境和植物的共同作用,在一定程度上反映了植物所处生境C积累动态以及N和P养分限制格局^[8, 25]。植物叶片C:N和C:P可表示植物在吸收营养元素时同化C的能力。该区域荒漠优势种叶片C:P (434.64)显著高于我国西北干旱区^[4]、黄土高原^[19]以及全球陆地植物^[25],这可能与优势种和极端干旱气候有关,优势种多枝柽柳为深根性植物,在抵抗高温和极端干旱的极端环境(年降水量30-40 mm)过程中,增加了叶片中C的分配,此时植物光合速率较低,生长较慢,对环境胁迫的抵御能力较强,导致叶片C:P较高。而戈壁荒漠植物叶片C:P显著低于河岸绿洲和绿洲—荒漠过渡带(图1),这可能是由于西伯利亚白刺、毛瓣白刺、沙蒿等戈壁荒漠灌木为适应干旱盐碱环境,在生长季生长过程中,充分利用有限水分资源,保持体内较高P含量,快速生长,提高自身对极端多变环境的适应能力。可见,叶片不同的C:P化学计量比体现出河岸绿洲、绿洲—戈壁过渡带荒漠优势种和戈壁荒漠优势种对生境的不同适应策略。

植物N:P是反映环境中养分制约的重要指标。研究结果表明,叶片N:P < 14时,植物生长受N限制; 14 < N:P < 16时,植物生长受N或P的限制,或受N和P共同限制; N:P > 16时,植物生长受P限制^[7-8]。在干旱区,由于降水稀少,土壤淋溶作用较弱,土壤中来自风化作用的P不会大量流失^[4, 38],且干旱环境下生物多样性低,植被覆盖率低,土壤中缺乏N元素以及相对充足的P元素,会导致N元素相对于P元素而言更易成为限制性元素^[39-40]。本研究荒漠优势种N:P均值22.07,较高水平的N:P可能是由于多枝柽柳和盐碱环境所导致。群落优势种多枝柽柳是一种典型的内生固N菌属灌木,导致植物固N量相对增加,土壤盐分胁迫影响多枝柽柳对P元素的吸收,由于土壤中存在大量的Cl⁻、SO₄²⁻等阴离子,会与P元素产生竞争效应^[35],导致植株对P元素的吸收量减少,叶片中P含量相对较低,形成较高的N:P。此外,为了在极端干旱和高温胁迫环境下生存,多枝柽柳可能更倾向于较低的生长速率,这也可能导致较高的N:P。此外,戈壁荒漠优势种叶片N:P显著低于河岸绿洲和绿洲—荒漠过渡带(图1),这意味着戈壁荒漠优势种更倾向于受N元素限制,这一结果与之前在其他荒漠生态系统中的研究^[4, 40]一致。实际上,影响植物化学计量比的因素非常复杂,可能与植物自身的遗传特性和适应策略相关,也可能受生境中复杂的环境因子影响。Güsewell和Koerselman认为在群落水平上N:P更能准确判断植物生长的养分限制^[41]。该地区群落组成以单种或寡种为主^[13],选取优势种叶片一定程度上可以反映植物群落养分限制状况,但将来应加强群落水平或者不同功能群植物叶片N:P的研究。

有研究表明,叶片干物质含量反映着植物叶片对不同环境的适应策略,在资源相对丰富地区,植物叶片更倾向于保持相对较低的干物质含量,而在资源相对匮乏的地区,植物叶片更倾向于保持相对较高的干物质含量^[5, 42-43]。本研究中,叶片干物质含量和比叶面积均值分别为0.30和31.19 cm²/g,这与西

北干旱盐碱地区研究结果^[4]相类似。绿洲—戈壁荒漠优势种叶片干物质含量显著高于河岸绿洲和戈壁荒漠优势种,而比叶面积显著低于河岸绿洲和戈壁荒漠优势种(图1),这可能在一定程度上表明了该区域不同生境条件下荒漠优势种的适应策略存在差异。绿洲—戈壁过渡带水分和养分条件相对较差,植物叶片更倾向于保持较高的干物质含量,叶片比叶面积往往较低,符合实验中叶片干物质含量与土壤含水量、土壤总C呈显著负相关的分析结果。在干旱盐碱环境条件下,高的叶片干物质含量和低的叶片比叶面积可能是荒漠植物对贫瘠生境长期适应而形成的生存策略^[44]。

综上所述,本研究中黑河下游荒漠优势种在生长旺季总体表现出较低的叶片C含量和比叶面积,较高的C:P和N:P。N和P元素是黑河下游荒漠植物生长的限制性营养元素,河岸绿洲和过渡带优势种可能受到P限制作用更为强烈,倾向于采用低光合速率的强大防御生命策略;而戈壁荒漠地区优势种可能受到N限制作用更为强烈,倾向于采取高光合速率的竞争策略。总体来说,本研究在一定程度上揭示了黑河下游荒漠优势植物养分限制状况和生态适应策略,对干旱区不同生境条件下荒漠植被恢复和管理具有重要意义,也有助于完善荒漠生态系统生态化学计量学理论。然而本研究实验数据仅取自生长季一次野外调查,实际上植物性状对环境的适应是一个复杂的过程,可能在不同季节发生变化,同时受到生物和非生物的影响,有待进一步深入研究。

参考文献 [References]

- 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落[J]. 生态学报, 2018, **38** (19): 6787-6796 [He NP, Liu CC, Zhang JH, Xu L, Yu GR. Perspectives and challenges in plant traits: From organs to communities [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (19): 6787-6796]
- He NP, Liu CC, Piao SL, Sack L, Xu L, Luo YQ, He JS, Han XG, Zhou GS, Zhou XH, Lin Y, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, Li SG, Zhang JH, Yu GR. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 2019, **34** (3): 200-210
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M, Niinemets B, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **428** (6985): 821-827
- Wang LL, Zhao GX, Li M, Zhang MT, Zhang LF, Zhang XF, An LZ, Xu SJ. C:N:P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, Northwest China [J]. *PLoS ONE*, 2015, **10** (3): e0119935
- Shipley B, Vile D, Garnier E, Wright I, Poorter H. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models [J]. *Funct Ecol*, 2005, **19** (4): 602-615
- 武燕, 尹建军, 李善家. 黑河下游荒漠植物黑果枸杞叶片性状特征及其盐分响应[J]. 生态学报, 2017, **36** (5): 1277-1284 [Wu Y, Yin JJ, Li SJ. Leaf traits of desert plant *Lycium ruthenicum* Murr. in the lower reaches of Heihe river in response to salinity [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (5): 1277-

- 1284]
- 7 Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, **164** (2): 243-266
 - 8 Aerts R, Chapin FSI. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. *Adv Ecol Res*, 2000, **30** (8): 1-67
 - 9 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, **39** (2): 206-216 [Wang CS, Wang SP. A review of research on responses of leaf traits to climate change [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39** (2): 206-216]
 - 10 耿倩倩, 杨九艳, 李奉时, 杨欢, 张亚杰. 内蒙古高原锦鸡儿属地理替代种植物叶表皮微形态对不同气候环境的适应特征[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (2): 281-290 [Geng QQ, Yang JY, Yang FS, Zhang YJ. Adaptation characteristics of leaf epidermis micromorphology of *Caragana* in different climate and environment in Inner Mongolia Plateau [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (2): 281-290]
 - 11 Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers [J]. *Annu Rev Ecol Evol S*, 1973, **4**: 25-51
 - 12 杨本漫, 王若水, 肖辉杰, 曹琪琪, 刘涛. 黄河上游半干旱盐渍区柽柳群落土壤水盐空间变化[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24** (2): 230-238 [Yang BM, Wang RS, Xiao HJ, Cao QQ, Liu T. Spatial variability in soil water and salinity in *Tamarix* community in a semiarid saline region of the upper Yellow River [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24** (2): 230-238]
 - 13 张晓龙, 周继华, 蔡文涛, 管天玉, 高楠楠, 杜会, 姜联合, 来利明, 杨大文, 丛振涛, 郑元润. 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征[J]. 生态学报, 2017, **37** (14): 4627-4635 [Zhang XL, Zhou JH, Cai WT, Guan TY, Gan NN, Du H, Jiang LH, Lai LM, Yang DW, Cong ZT, Zheng YR. Diversity characteristics of plant communities in the arid desert of the Heihe basin under different moisture gradients [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (14): 4627-4635]
 - 14 Zhang XL, Guan TY, Zhou JH, Cai WT, Gao NN, Du H, Jiang LH, Lai LM, Zheng YR. Groundwater depth and soil properties are associated with variation in vegetation of a desert riparian ecosystem in an arid area of China [J]. *Forests*, 2018, **9** (1): 34
 - 15 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2014, **34** (22): 6538-6547 [Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (22): 6538-6547]
 - 16 Ding JY, Zhao WW, Daryanto S, Wang LX, Fan H, Feng Q, Wang YP. The spatial distribution and temporal variation of desert riparian forests and their influencing factors in the downstream Heihe River basin, China. *Hydrol Earth Syst Sc*, 2017, **21** (5): 2405-2419
 - 17 Zhu JT, Yu JJ, Wang P, Yu Q, Eamus D. Variability in groundwater depth and composition and their impacts on vegetation succession in the lower Heihe River Basin, north-western China [J]. *Mar Freshwater Res*, 2014, **65** (3): 206-217
 - 18 史军辉, 王新英, 刘茂秀, 马学喜. 不同林龄胡杨林叶片与土壤的化学计量特征[J]. 干旱区研究, 2017, **34** (4): 815-822 [Shi JH, Wang XY, Liu MX, Ma XX. Stoichiometric characteristics of leaves of *Populus euphratica* with different stand ages and soil [J]. *Arid Zone Res*, 2017, **34** (4): 815-822]
 - 19 Zheng SX, Shangguan ZP. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China [J]. *Trees*, 2007, **21** (3): 357-370
 - 20 智颖颢, 刘珮, 马慧, 路战远, 崔艳, 孙安安, 姚一萍, 张德健, 刘海英, 红鸽, 刘钟龄, 李雪飞, 张荷亮. 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, Sun AA, Yao YP, Zhang JD, Liu HY, Hong G, Liu ZL, Li XF, Zhang HL. The eco-stoichiometric characteristics and driving factors of desert plants in China [J]. *J Inner Mongolia Univ (Nat Sci Edn)*, 2017, **48** (1): 97-105]
 - 21 Zhao N, He NP, Wang QF, Zhang XY, Wang RL, Xu ZW, Yu GR. The altitudinal patterns of leaf C:N:P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai mountain, China [J]. *PLoS ONE*, 2014, **9** (4): e95196
 - 22 Zhu YH, Chen YN, Ren LL, Lü HS, Zhao WZ, Yuan F, Xu M. Ecosystem restoration and conservation in the arid inland river basins of Northwest China: problems and strategies [J]. *Ecol Eng*, 2016, **94**: 629-637
 - 23 Fu AH, Chen YN, Li WH. Water use strategies of the desert riparian forest plant community in the lower reaches of Heihe River Basin, China [J]. *Sci China Earth Sci*, 2014, **57** (6): 1293-1305
 - 24 张瑞红, 蔡文涛, 来利明, 周继华, 姜联合, 杜会, 王永吉, 郑元润. 鄂尔多斯高原本氏针茅与油蒿群落过渡过程中的植被动态[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24** (2): 200-206 [Zhang RH, Cai WT, Lai LM, Zhou JH, Jiang LH, Du H, Wang YJ, Zheng YR. Vegetation dynamics in succession process from *Stipa bungeana* to *Artemisia ordosica* in the Ordos Plateau [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24** (2): 200-206]
 - 25 Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, **408** (6812): 578-580
 - 26 Dodd GL, Donovan LA. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs [J]. *Am J Bot*, 1999, **86** (8): 1146-1153
 - 27 Rahnama A, James RA, Poustini K, Munns R. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil [J]. *Funct Plant Biol*, 2010, **37** (3): 255-263
 - 28 Kerepesi I, Galiba G. Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings [J]. *Crop Sci*, 2000, **40** (2): 482-487
 - 29 Zhu JK. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, **6** (5): 441-445
 - 30 McCree K. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress [J]. *Funct Plant Biol*, 1986, **13** (1): 33-43
 - 31 Baki GK, Siefritz F, Man HM, Weiner H, Kaldenhoff R, Kaiser WM. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity [J]. *Plant Cell Environ*, 2000, **23** (5): 515-521
 - 32 Mansour MMF. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress [J]. *Biol Plantarum*, 2000, **43** (4): 491-500
 - 33 杨思琪, 赵旭剑, 森道, 沈海花, 韩文轩. 天山中段植物叶片碳氮磷

- 化学计量及其海拔变化特征[J]. 干旱区研究, 2017, **34** (6): 1371-1379 [Yang SQ, Zhao XJ, Sen D, Shen HH, Han WX. Leaf C, N and P chemometries and their altitudinal variations in the central Tianshan mountains [J]. *Arid Zone Res*, 2017, **34** (6): 1371-1379]
- 34 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究[J]. 环境科学, 2010, **31** (8): 1716-1725 [Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China [J]. *Environ Sci*, 2010, **31** (8): 1716-1725]
- 35 Rong QQ, Liu JT, Cai YP, Lu ZH, Zhao ZZ, Yue WC, Xia JB. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China [J]. *Ecol Eng*, 2015, **76**: 57-65
- 36 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2008, **44** (6): 945-952 [Wang T, Yang YH, Ma WH. Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China [J]. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis*, 2008, **44** (6): 945-952]
- 37 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
- 38 Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions [J]. *Ecol Appl*, 2010, **20** (1): 5-15
- 39 王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, **38** (15): 5393-5403 [Wang L, Yu YH, Xing RR, Qin SY. Ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium of different economic tree species in the karst frigid and arid area [J]. *Acta Ecol Sinica*, 2018, **38** (15): 5393-5403]
- 40 Vitousek PM, Howarth RW. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? [J]. *Biogeochemistry*, 1991, **13** (2): 87-115
- 41 Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants [J]. *Perspect Plant Evol*, 2002, **5** (1): 37-61
- 42 Wright IJ, Westoby M. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species [J]. *Funct Ecol*, 2000, **14** (1): 97-107
- 43 Suter M, Edwards PJ. Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits [J]. *Pers Plant Ecol*, 2013, **15** (4): 217-225
- 44 Eallonardo AS, Leopold DJ, Fridley JD, Stella JC. Salinity tolerance and the decoupling of resource axis plant traits [J]. *J Veg Sci*, 2013, **24** (2): 365-374