

张晓龙, 郑元润. 荒漠河岸垂直沿河梯度上胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征及其环境解释[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (5): 1093-1099
Zhang XL, Zheng YR. Variation in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of *Populus euphratica* along a vertical riverbank gradient and associated environmental explanation in a desert riparian area in China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2023, 29 (5): 1093-1099

荒漠河岸垂直沿河梯度上胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征及其环境解释

张晓龙^{1,2} 郑元润²✉

¹山西财经大学资源环境学院 太原 030006

²中国科学院植物研究所 北京 100093

摘要 为科学认识极端干旱区荒漠河岸地带胡杨 (*Populus euphratica*) 对环境变化的响应规律和适应策略, 以黑河下游垂直沿河梯度上自然分布的胡杨林为研究对象, 测定胡杨叶片全碳、全氮和全磷含量以及土壤理化属性, 采用方差分析、相关性分析、去势典范对应分析 (DCCA) 方法, 分析胡杨叶片碳氮磷含量及其化学计量比随沿河梯度的变化特征及其影响因素。结果显示: 黑河下游荒漠河岸地带胡杨叶片全碳 (TC) 含量均值为435.66 mg/g, 范围为360.38-510.60 mg/g, 叶片全氮 (TN) 和全磷 (TP) 含量均值分别为20.35 mg/g和1.09 mg/g, 范围为14.99-27.57 mg/g和0.83-1.37 mg/g。C/N、C/P和N/P均值分别为21.94、407.03和18.66。与全球尺度和区域尺度研究结果相比较, 胡杨叶片TC、TP含量较低, 而TN含量和N/P较高, 相对较高的N/P (N/P均值为18.66, N/P > 16) 表明研究区域胡杨更易受磷元素的限制。在沿河梯度上, 胡杨叶片TC含量、C/N和C/P随着沿河距离增加呈显著上升变化趋势, 在距河1 250 m处达到最大值, 分别为471.81 mg/g、30.49和546.97; 叶片TN和TP含量随着沿河距离增加呈显著下降变化趋势, 在距河1 250 m处达到最小值, 分别为15.52 mg/g和0.87 mg/g, 叶片N/P在距河1 250 m处达到最小值, 为17.96, 但下降趋势不显著。土壤含水量、土壤速效磷含量和土壤电导率对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征影响显著, 共解释了总变化的54.75%, 其中土壤含水量解释了总变化的53.07%, 土壤速效磷含量和土壤电导率解释了总变化的1.68%。上述结果表明, 荒漠河岸胡杨叶片碳氮磷化学计量特征在垂直沿河局地尺度上具有显著性差异 (叶片N/P除外), 土壤含水量较土壤速效磷含量和土壤电导率的影响更为重要。(图4 表2 参41)

关键词 荒漠河岸; 黑河下游; 沿河梯度; 胡杨; 化学计量特征

Variation in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of *Populus euphratica* along a vertical riverbank gradient and associated environmental explanation in a desert riparian area in China

ZHANG Xiaolong^{1,2} & ZHENG Yuanrun²✉

¹School of Resources and Environment, Shanxi University of Finance and Economics, Taiyuan 030006, China

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

Abstract To scientifically understand the response patterns and adaptive strategies of *Populus euphratica* to environmental changes in an extremely arid desert riparian area, a *P. euphratica* forest that is naturally distributed along the vertical gradient in the downstream of the Heihe River was selected as the research site, the leaf total carbon, total nitrogen, and total phosphorus contents of *P. euphratica* and soil physicochemical properties were determined. Variation in leaf total carbon, total nitrogen, and total phosphorus contents and stoichiometric ratios of *P. euphratica* and associated influencing factors were analyzed using ANOVA, correlation analysis, and detrended canonical correspondence analysis methods. The results showed that the average leaf total carbon (TC) content of *P. euphratica* in the lower reaches of the Heihe River was 435.66 mg/g, ranging from 360.38–510.60 mg/g. The average leaf total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) contents were 20.35 mg/g and 1.09 mg/g, ranging from 14.99–27.57 mg/g and 0.83–1.37 mg/g, respectively. The average leaf C/N, C/P, and N/P ratios were 21.94, 407.03, and 18.66, respectively. Compared with the results at the global and regional scales, *P. euphratica* showed lower leaf TC and TP contents but higher leaf TN content and N/P, and the relatively high N/P (mean N/P was 18.66, N/P > 16) indicates that *P. euphratica* is restricted by P to a greater extent. Along the river gradient, the leaf TC content, C/N, and C/P of *P. euphratica* showed a significantly increasing trend with increasing distance from the

收稿日期 Received: 2022-08-25 接受日期 Accepted: 2023-02-13

国家自然科学基金项目 (91425301) 和山西省基础研究计划项目 (202103021223307) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (91425301) and Fundamental Research Program of Shanxi Province (202103021223307)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: zhengyr@ibcas.ac.cn)

river channel, peaking with values of 471.81 mg/g, 30.49, and 546.97, respectively, at a distance of 1 250 m from the river channel. However, the leaf TN and TP contents of *P. euphratica* showed a significantly decreasing trend with increasing distance from the river channel, reaching the lowest values at a distance of 1 250 m from the river channel, which were 15.52 mg/g and 0.87 mg/g, respectively, and leaf N/P reached the minimum value of 17.96 at a distance of 1 250 m from the river channel; however, the downward trend was not significant. Our results indicate that soil water content, soil available P content, and soil electrical conductivity had significant effects on the variation patterns in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of *P. euphratica*, explaining 54.75% of the total variation. Soil water content accounted for 53.07% of the total variation, whereas soil available P content and soil electrical conductivity accounted for 1.68% of the total variation. The above results showed that the leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of *P. euphratica* (except for leaf N/P) significantly differed along the vertical river gradient at the local scale, and soil water content was more important in explaining the variation patterns in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of the *P. euphratica* than soil available P content and soil electrical conductivity.

Keywords desert riparian; lower reaches of Heihe River; river gradient; *Populus euphratica*; stoichiometric characteristics

叶片是植物体感受环境最大、最直接的光合器官,能够客观指示植物对不同环境的适应性,在维持陆地生态系统机能稳定方面起着至关重要的作用^[1-3]。在众多植物功能性状中,叶片碳氮磷含量及其化学计量比作为基本特征参数,不仅能够反映植物生长状况以及对氮、磷等养分元素的利用效率,同时对于判断植物和群落的养分限制状况具有重要指示意义^[4-6]。已有研究表明,生长较慢的植物有机体倾向于具有较高的叶片C/P,而生长较快的植物有机体倾向于具有较低的叶片C/P,且N/P比值大小用于指示植物氮、磷限制状况^[7-9]。在全球或者较大区域尺度上,叶片氮含量和磷含量随纬度、年均温变化显著,受气候因子影响明显^[10-12];而在一些较小区域尺度上,土壤水分、土壤养分等局地环境因子对叶片碳氮磷化学计量特征的影响更大,受气候因子影响不显著^[13-15]。因此,研究植物叶片碳氮磷化学计量特征及其对不同生境的响应规律,有助于揭示植物在面对不同环境时的生态适应策略和养分限制状况^[16-17]。值得注意的是,在全球变化背景下,一些生长在特殊生境下的植物类群对环境变化更为敏感,对这些植物叶片碳氮磷化学计量特征的研究更为重要。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是极端干旱区荒漠河岸林植物保护中的“旗舰”物种,以胡杨为建群种的植物群落在维持荒漠河岸生态系统稳定性方面发挥着关键作用^[18-19]。目前国内外学者对胡杨分子生物学、生态学特性、水分利用、抗盐抗逆性和叶片性状等方面进行了大量的研究^[20-23],而基于生态学计量特征的胡杨叶片-环境关系方面研究仍比较缺乏。胡杨在黑河下游额济纳段分布具有典型性和代表性,受垂直沿河梯度水分条件差异影响,胡杨群落对环境异质性的响应特征明显^[24-25],这为研究极端干旱荒漠区胡杨叶片碳氮磷化学计量特征及其对环境变化的响应提供了有利条件。然而,荒漠河岸垂直沿河梯度上胡杨叶片碳氮磷化学计量特征具有哪些特点?由河岸带距离变化驱动的环境因子对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的影响如何?环境因子相对重要性如何?目前仍不清楚。因此,通过揭示荒漠河岸胡杨叶片碳氮磷化学计量特征及其对环境变化的响应和适应规律,有助于深刻理解不同环境条件下胡杨的适应机制。

我们以黑河下游额济纳段自然分布的胡杨林为研究对象,分析垂直沿河梯度上胡杨叶片碳氮磷化学计量特征变化规律,探讨其与土壤水盐、养分等环境因子的关系,以期阐明荒漠河岸地带胡杨的生态适应策略和养分限制状况。本研究

旨在为大尺度(区域和全球尺度)植物叶片性状分异的生物地理格局研究提供数据支持,同时也将是对干旱区森林生态系统植物与环境关系研究的重要补充。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于黑河下游额济纳段乌兰图格监测断面(101°2.88'E-101°3.48'E, 42°6.06'N-42°6.9'N),海拔高度912-917 m(表1)。年平均气温8.57℃,年均降水量30-40 mm,雨热同期,全年75%以上的降水量集中在7-9月,属于典型温带大陆性干旱气候^[26]。土壤类型以灰褐色沙漠土为主,植被类型为温带落叶阔叶林,植物种类稀少^[24, 27-28]。乔木物种分布有胡杨(*Populus euphratica*),灌木物种分布有多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*),草本物种相对较多,分布有苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、骆驼刺(*Zygophyllum fabago*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)等(表1)。

1.2 野外调查和数据收集

2019年8月中旬,在黑河下游额济纳段乌兰图格胡杨林监测断面,共布设沿河调查样地9个,荒漠河岸地带胡杨调查样地P1-P9距河垂直距离约为50 m、200 m、350 m、500 m、650 m、800 m、950 m、1 100 m和1 250 m(图1a)。每个样地选择3个20 m × 20 m的乔木样方,样地内胡杨样方平行距离约100 m(图1b),主要记录树高、胸径、冠幅等信息,同时记录样地基本状况。在每个样地乔木样方内,选取健康胡杨植株5-10株,优先选择样方四角和中心位置植株(图1b),采集

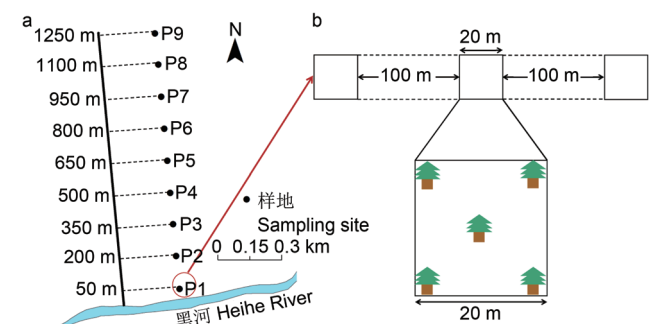


图1 胡杨样地分布(a)和样方布设(b)示意图。

Fig. 1 Distribution of the *Populus euphratica* sampling sites (a) and design of quadrats (b).

表1 胡杨林样地基本特征
Table 1 Characteristics of *Populus euphratica* forest sampling sites

样地 Site	沿河距离 Distance (s/m)	海拔 Altitude (h/m)	群落结构 Structure	优势种 Dominant species	建群种 Constructive species
P1	50	916	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子 <i>P. euphratica</i> , <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>Sophora alopecuroides</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P2	200	917	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子 <i>P. euphratica</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>S. alopecuroides</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P3	350	914	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子, 驼蹄瓣 <i>P. euphratica</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>S. alopecuroides</i> , <i>Zygophyllum fabago</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P4	500	914	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子, 驼蹄瓣, 骆驼蓬 <i>P. euphratica</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>S. alopecuroides</i> , <i>Z. fabago</i> , <i>Peganum harmala</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P5	650	913	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子, 驼蹄瓣 <i>P. euphratica</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>S. alopecuroides</i> , <i>Z. fabago</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P6	800	913	乔-灌-草 Tree-shrub-herb	胡杨, 多枝怪柳, 苦豆子, 骆驼蓬 <i>P. euphratica</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>S. alopecuroides</i> , <i>P. harmala</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P7	950	912	乔-草 Tree-herb	胡杨, 苦豆子 <i>P. euphratica</i> , <i>S. alopecuroides</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P8	1100	916	乔-草 Tree-herb	胡杨, 苦豆子 <i>P. euphratica</i> , <i>S. alopecuroides</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>
P9	1250	915	乔-草 Tree-herb	胡杨, 苦豆子 <i>P. euphratica</i> , <i>S. alopecuroides</i>	胡杨 <i>P. euphratica</i>

完全展开、成熟健康且未被遮光的叶片, 胡杨叶片采集鲜重约 100 g。采样时, 胡杨树种均匀选取树冠外层上部、中部和下部枝条的叶片, 叶片样品混合均匀装入自封袋(所有物种均不带叶柄), 放入保鲜盒后带回实验室。与胡杨样方相对应位置进行土壤采样, 用环刀(100 cm³)采集0-10 cm、10-20 cm、20-30 cm、30-40 cm和40-50 cm土层的土壤样品, 每个样地3个重复, 装入自封袋带回实验室。

植物叶片样品主要测定叶片全碳(total carbon, TC)、全氮(total nitrogen, TN)和全磷(total phosphorus, TP)含量, 土壤样品主要测定土壤含水量、容重、机械组成、有机碳含量、全氮含量、速效磷含量、温度和电导率, 化学性质采用质量百分比表示。在实验室中, 植物叶片样品于65℃下烘干, 粉碎后过0.149 mm筛备用。土壤含水量采用烘干法测定, 土壤容重采用环刀法测定^[15]。用于化学性质分析的土壤样品自然风干后, 粉碎过0.149 mm筛。叶片TC、TN和土壤有机碳、全氮含量采用元素分析仪测定(Vario EL III, Hanau, Germany)。植物叶片TP含量和土壤速效磷含量采用电感耦合等离子体光学发射光谱仪测定(iCAP 6300, Waltham, USA)。土壤机械组成采用激光粒度仪测定(Mastersizer 2000, Malvern, UK)。土壤电导率采用土水比1:5浸提液测定(Multiline F/SET-3, Weilheim, Germany), 文中土壤数据为0-50 cm均值。

1.3 数据分析

在数据满足正态分布和方差齐性的基础上, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较沿河梯度上胡杨叶片TC、TN、TP含量及其计量比的显著差异性, 采用最小显著差异法(LSD法)进行多重比较检验, 其中数据不满足方差齐性, 则采用非参数检验。Pearson相关系数分析胡杨叶片TC、TN、TP量及其计量比与环境因子的关系, 显著性水平 $\alpha = 0.05$, 以上数据分析在SPSS 18.0和Origin 2023软件中完成。为定量解释沿河垂直距离变化驱动的环境因子对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的影响, 采用去势典范对应分析(DCCA)方法确定主要环境驱动因子。由于胡杨叶片TC、TN、TP含量及其计量比之间存在较高的相关性, 其中响应变量为胡杨叶片TC、TN、TP含量, 解释变量为土壤含水量、土壤容重、土壤机械组成、土壤有机碳含量、土壤全氮含量、土壤速效磷含量、土壤温度和土壤电导率。为避免冗余变量的影响, Monte Carlo检验方法(9 999次置换)检验胡杨叶片碳氮磷化学计量特征与环境因子之间的显著相关性, 最终获得显著影响因

子, 显著性水平 $\alpha = 0.05$, 以上统计分析在Canoco 5.0中完成。

2 结果与分析

2.1 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征

在黑河下游荒漠河岸垂直沿河局地尺度上, 胡杨叶片TC含量($F = 2.488$, $P = 0.047$)、TN含量($F = 5.504$, $P < 0.001$)、TP含量($F = 7.555$, $P < 0.001$)、C/N($F = 12.364$, $P < 0.001$)和C/P($F = 9.836$, $P < 0.001$)在不同沿河距离样地间差异性显著, 而胡杨叶片N/P($F = 0.381$, $P = 0.917$)差异性不显著(表2)。胡杨叶片TC含量变化范围为360.38-510.60 mg/g, 均值为435.66 mg/g; 叶片TN含量变化范围为14.99-27.57 mg/g, 均值为20.35 mg/g; 叶片TP含量变化范围为0.83-1.37 mg/g, 均值为1.09 mg/g; 叶片C/N、C/P和N/P比值变化范围分别为16.18-34.05、285.03-616.13和15.94-20.79, 均值分别为21.94、407.03和18.66(表2)。

在垂直沿河梯度上, 胡杨叶片TC含量随离河岸距离增加呈显著上升变化趋势, 在距河1 250 m处达到最大值, 为471.81 mg/g; 叶片TN含量和叶片TP含量随沿河距离增加整体呈显著下降变化趋势, 在距河1 250 m处达到最小值, 分别为15.52 mg/g和0.87 mg/g(图2)。叶片C/N、C/P随沿河距离增加呈显著上升变化趋势, 在距河1 250 m处达到最大值, 分别为30.49和546.97; 而叶片N/P在距河1 250 m处达到最小值, 为17.96, 但下降趋势不显著(图2)。

2.2 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征与环境因子的关系

胡杨叶片TC含量与环境因子均无显著相关性关系(图3)。叶片TN含量与土壤含水量呈显著正相关, 而与土壤容重、土壤速效磷含量和土壤温度呈显著负相关; 叶片TP含量同样与土壤含水量呈显著正相关, 而叶片TP含量与土壤容重、土壤温度和土壤电导率呈显著负相关(图3)。叶片C/N与土壤容重、土壤速效磷含量、土壤温度和土壤电导率呈显著正相关, 而与土壤含水量呈显著负相关; 叶片C/P同样与土壤含水量呈显著负相关, 而与土壤容重、土壤速效磷含量、土壤温度和土壤电导率呈显著正相关; 叶片N/P与环境因子均无显著相关性关系(图3)。

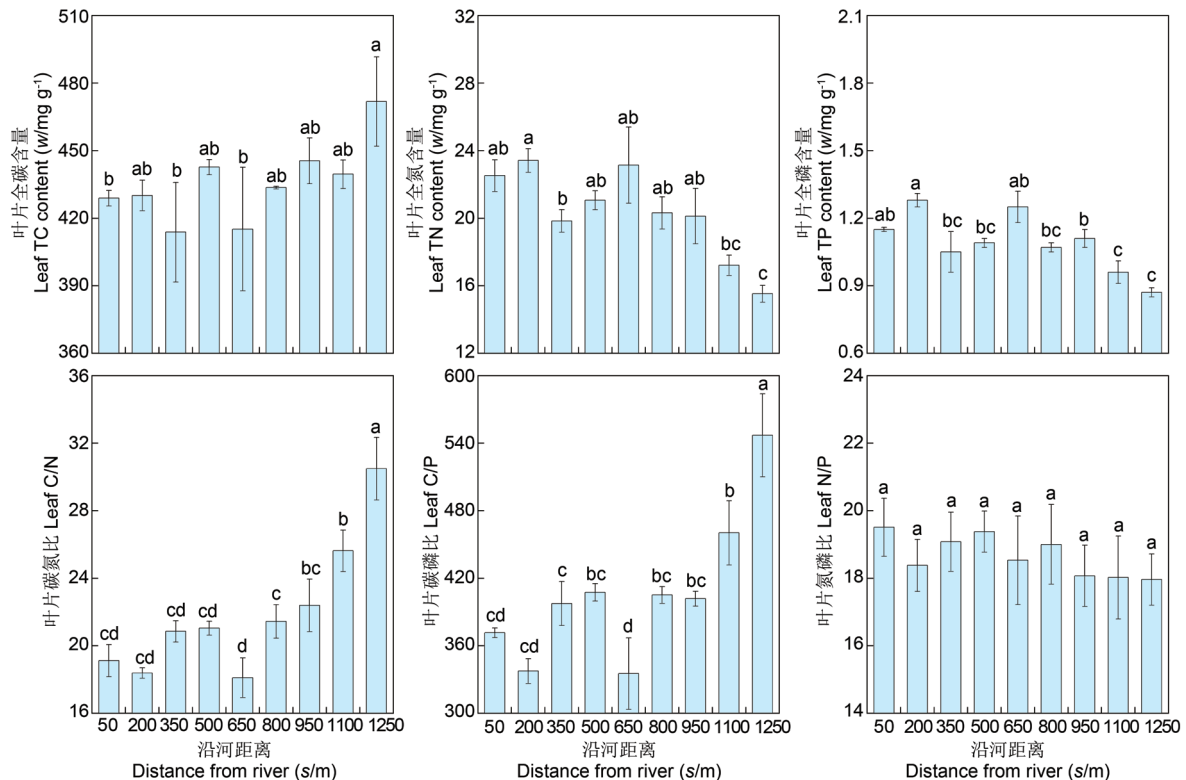
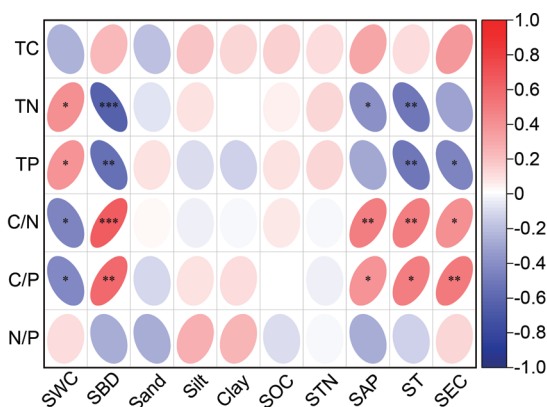
2.3 环境因子对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的影响

从DCCA排序结果来看, 前两轴通过了显著性统计检

表2 不同沿河距离样地胡杨叶片碳氮磷化学计量特征

Table 2 *Populus euphratica* leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics at different distances along the riverbank

属性 Characteristics	均值 Mean value	标准差 SD	变异系数 CV	最小值 Minimum	最大值 Maximum	自由度 D_f	F值 F value	P值 P value
TC (w/mg g^{-1})	435.66	26.65	0.06	360.38	510.60	8	2.488	$P = 0.047$
TN (w/mg g^{-1})	20.35	3.01	0.15	14.99	27.57	8	5.504	$P < 0.001$
TP (w/mg g^{-1})	1.09	0.14	0.13	0.83	1.37	8	7.555	$P < 0.001$
C/N	21.94	4.12	0.19	16.18	34.05	8	12.364	$P < 0.001$
C/P	407.03	69.23	0.17	285.03	616.13	8	9.836	$P < 0.001$
N/P	18.66	1.52	0.08	15.94	20.79	8	0.381	$P = 0.917$

图2 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征随沿河距离的变化。不同小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。Fig. 2 Changes in *Populus euphratica* leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics along the riverbank. Different Lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$)图3 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征与环境因子之间的相关性。SWC: 土壤含水量; SBD: 土壤容重; Sand: 砂粒; Silt: 粉粒; Clay: 黏粒; SOC: 土壤有机碳含量; STN: 土壤全氮含量; SAP: 土壤速效磷含量; ST: 土壤温度; SEC: 土壤电导率。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。Fig. 3 Correlation analysis between *Populus euphratica* leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric traits and environmental factors. SWC: Soil water content; SBD: Soil bulk density; SOC: Soil organic carbon content; STN: Soil total nitrogen content; SAP: Soil available phosphorus content; ST: Soil temperature; SEC: Soil electrical conductivity. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

验, 共解释了荒漠河岸胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的 54.75% (图4)。对荒漠河岸胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征具有显著影响的环境因子为土壤含水量、土壤速效磷含量和土壤电导率, 其中排序轴1解释了土壤含水量对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的影响, 解释了总变异的53.07%; 排序轴2解释了土壤速效磷含量和土壤电导率对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的影响, 解释了总变异的1.68% (图4)。

3 讨论

3.1 荒漠河岸地带胡杨叶片碳氮磷化学计量特征

本研究中, 在垂直沿河梯度上, 胡杨叶片TC含量均值为 435.66 mg/g, 低于全球陆地植物物种水平叶片TC含量均值 (461.6 mg/g) [29], 而与塔里木胡杨林物种水平植物叶片TC含量均值 (437.77 mg/g) [30]相当, 这与该区域干旱和荒漠盐碱的环境关系密切。在极端干旱区, 植物为适应干旱和荒漠盐碱的恶劣环境, 往往会消耗大量的能量以应对外界环境干扰, 这使得荒漠植物自身代谢成本增加, 从而减少碳固定 [31]; 加上盐碱胁迫能够加速植物叶片中叶绿素的分解, 叶绿素含量下降致使植物气孔导度和净光合速率降低, 植物的光合固碳能

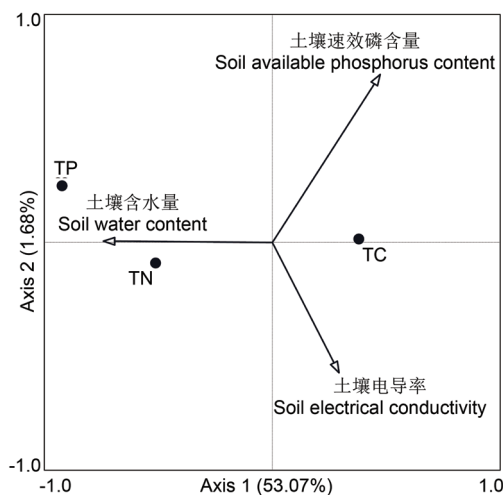


图4 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征与环境因子DCCA排序图。

Fig. 4 DCCA ordination diagram for *Populus euphratica* leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric traits and environmental factors.

力明显受到抑制^[32-33], 这些因素可能是导致该区域胡杨叶片碳含量相对较低的主要原因。该区域胡杨叶片TN含量均值为20.35 mg/g, 明显高于塔里木胡杨林物种水平植物叶片TN含量均值(13.67 mg/g)^[30], 且略高于中国国家尺度物种水平植物叶片TN含量均值(20.2 mg/g)^[11]和全球尺度物种水平植物叶片TN含量均值(20.1 mg/g)^[10]。大量研究表明, 在干旱盐碱环境条件下, 含氮物质(如氨基酸、亚氨基酸等)会在荒漠植物叶片中大量积累, 使得荒漠植物叶片中具有相对较高的TN含量^[14], 该区域胡杨叶片相对较高的TN含量可能是植物对干旱盐碱环境长期适应的结果。

在荒漠河岸带, 胡杨叶片TP含量均值为1.09 mg/g, 明显低于塔里木胡杨林物种水平植物叶片TP含量均值(1.87 mg/g)^[30], 同时低于中国国家尺度物种水平植物叶片TP含量均值(1.46 mg/g)^[11]和全球尺度物种水平植物叶片TP含量均值(1.77 mg/g)^[10]。相对较低的TP含量可能是导致该区域胡杨叶片C/P和N/P相对较高的主要原因。相对较高的叶片C/P和N/P意味着该区域胡杨对环境胁迫的抵御能力较强。已有研究表明, 植物叶片磷含量与土壤中磷含量高低存在一定相关性, 认为植物叶片磷含量相对较低可能与土壤磷含量相对较低有关^[11]。在本研究中, 与植物吸收利用关系更为密切的土壤速效磷含量(5.58 mg/kg)并不低, 甚至高于我国全国平均水平(3.83 mg/kg)以及美国平均水平(3.41 mg/kg)^[34], 这也意味着该区域胡杨叶片磷含量大小可能并不是完全由土壤磷含量决定的。本研究中DCCA分析结果表明, 除土壤速效磷含量以外, 土壤电导率对荒漠河岸胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征影响显著。实际上, 土壤盐胁迫会影响植物对磷元素的吸收, 盐胁迫环境条件下土壤中存在大量硫酸根离子、氯离子等阴离子, 土壤中大量阴离子会与磷元素产生竞争, 从而影响植物对磷元素的吸收^[35-36], 这些结果意味着该区域胡杨叶片磷含量较低可能是植物在长期进化过程中对干旱盐碱环境的一种适应策略。Koerselman和Meuleman提出利用植被的N/P比值表征植物氮磷限制状况, 即 $N/P < 14$, 植物生长倾向于受氮元素限制; $N/P > 16$, 植物生长倾向于受磷元素限制^[7, 37]。本研究中胡杨叶片N/P均值为18.66, 相对较高的N/P比值表明该区域胡杨生长可能更倾向于受磷元素限制, 这一结果与之前该区域多枝怪柳群落(N/P均值为20.04, 倾向于受磷元素限

制)的研究结果^[38]相一致。本研究仅对生长旺季胡杨叶片N/P进行了分析, 不同的季节(生长季初期和生长季末期)可能存在差异, 有待进一步深入探讨。

通过与全球尺度、区域尺度相关研究结果相比较, 该区域荒漠河岸地带局地尺度上胡杨具有叶片TC、TP含量较低, 而TN含量和N/P较高的特征。本研究在局地尺度上探讨了黑河下游荒漠河岸地带胡杨林胡杨叶片碳氮磷化学计量特征, 一定程度上揭示了荒漠河岸地带胡杨对干旱盐碱环境的生态适应策略和养分限制状况。进一步的深入研究将结合一些人工控制实验, 使用长时间序列和多样带胡杨叶片性状数据进行验证和研究, 在解释荒漠河岸地带胡杨生态适应策略和养分限制状况方面可能会获得更加全面的认识。

3.2 胡杨叶片碳氮磷化学计量特征对垂直沿河梯度响应规律

在沿河梯度上, 胡杨叶片TC、TN、TP含量对垂直沿河梯度响应特征明显(图2)。其中胡杨叶片TN和TP含量随沿河距离的增加总体呈显著下降变化趋势, 意味着在土壤水分条件相对较好的近河区域, 胡杨叶片TN和TP含量较高, 而随着沿河距离的增加, 胡杨叶片TN和TP含量降低, 这可能与植物氮磷受土壤有效养分状况好坏影响相关。氮和磷元素是植物生长的主要限制养分, 土壤中氮磷供应影响着植物的生长和分布^[39]。在垂直沿河梯度上, 随着沿河距离的增加, 胡杨群落结构趋于简单, 物种多样性降低, 尤其是草本植物减少, 使得土壤有机质输入减少, 加上土壤水分条件恶化^[24], 胡杨叶片TN和TP含量呈显著下降变化趋势。相关性分析结果显示, 胡杨叶片TP含量与土壤电导率呈显著负相关, 进一步表明该区域植物的磷吸收受到土壤盐分的显著影响。有趣的是, 研究结果显示胡杨叶片TC含量随沿河距离增加呈显著上升变化趋势(图2)。究其原因, 可能是胡杨对垂直沿河生境适应的结果。相较于近河区域, 远河区域水分条件相对较差, 胡杨为适应生长旺季高温、强蒸发的环境, 增加了叶片中碳的分配, 导致远河区域胡杨叶片TC含量显著高于近河区域。为抵抗干旱和盐胁迫, 远河区域胡杨(相对较高的C/P和N/P)可能倾向于缓慢生长, 具有保守性的适应策略, 支持生长速率假说^[6]。此外, 胡杨叶片TC含量与环境因子之间均无显著性关系(图3), 这可能是植物碳来源受大气光合作用影响所致^[40]。

在干旱区, 水分是影响植物生长和分布的主要因素。本研究中DCCA排序结果表明, 土壤含水量是显著影响该区域胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征的最主要环境因子, 表明土壤含水量是制约该区域胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征最主要的限制因子, 这与李蕊希等^[3]、李善家等^[40]、孙力等^[41]的干旱区相关研究结果相一致。研究结果显示, 除土壤水分条件外, 土壤速效磷含量和土壤电导率亦是显著影响因子, 意味着该区域荒漠河岸垂直沿河梯度上胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征受多环境因子共同作用, 而非受单一环境因子影响。实际上, 影响植物叶片碳氮磷化学计量特征的因素包括生物和非生物因素, 本研究仅从土壤环境因子方面来探讨垂直沿河梯度胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征, 在一定程度上解释了局地尺度上胡杨叶片碳氮磷化学计量特征与环境因子之间的关系, 今后还需加强生物因素以及其他环境因子(如地下水埋深、土壤深层理化属性)解释方面的研究。

4 结论

黑河下游荒漠河岸地带胡杨叶片TC、TP含量较低, 而

TN含量和N/P较高, 相对较高的N/P (N/P均值为18.66, N/P>16) 表明该研究区域胡杨在生长旺季更易受磷元素的限制。在垂直沿河梯度上, 叶片TC含量、C/N、C/P随沿河距离增加呈显著上升变化趋势, 叶片TN、TP含量随着沿河距离增加呈显著下降变化趋势, 而叶片N/P变化不显著。土壤含水量、土壤速效磷含量和土壤电导率对胡杨叶片碳氮磷化学计量变化特征影响显著, 共解释总变化的54.75%, 其中土壤水分条件

是影响研究区域胡杨叶碳氮磷化学计量变化特征的最主要因子。本研究通过研究极端干旱荒漠河岸地带胡杨树种叶片磷氮磷含量和化学计量比随沿河梯度的变化特征, 揭示了其生态适应策略和养分限制状况, 对于干旱区森林生态系统胡杨乔木植物资源管理和恢复具有重要意义。然而, 为更加全面认识荒漠河岸地带环境因子变化对胡杨叶片碳氮磷化学计量格局的影响, 多尺度(时间和空间)验证仍需要更加深入的研究。

参考文献 [References]

- 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
- Pan YJ, Cieraad E, Armstrong J, Armstrong W, Clarkson BR, Colmer TD, Pedersen O, Visser EJW, Voeselek LACJ, van Bodegom PM. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands [J]. *Nat Commun*, 2020, **11** (1): 4519
- 李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系[J]. *生态学报*, 2022, **42** (13): 5360-5370 [Li RX, Wu X, Gong L. Leaf characteristics of typical desert plants in the upper reaches of Tarim River and their relationship with soil factors [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (13): 5360-5370]
- Tang ZY, Xu WT, Zhou GY, Bai YF, Li JX, Tang XL, Chen DM, Liu Q, Ma WH, Xiong GM, He HL, He NP, Guo YP, Guo Q, Zhu JL, Han WX, Hu HF, Fang JY, Xie ZQ. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *PNAS*, 2018, **115**: 4033-4038
- Tian D, Yan ZB, Niklas KJ, Han WX, Kattge J, Reich PB, Luo YK, Chen YH, Tang ZY, Hu HF, Wright IJ, Schmid B, Fang JY. Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent [J]. *Natl Sci Rev*, 2018, **5** (5): 728-739
- 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**: 682-713 [Tian D, Yan ZB, Fang JY. Review on the characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, **45**: 682-713]
- Aerts R, Chapin FSI. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns [J]. *Adv Ecol Res*, 2000, **30** (8): 1-67
- Sterner RW, Elser JJ. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. New Jersey: Princeton University Press, 2002
- 张晓龙, 周继华, 来利明, 姜联合, 郑元润, 史利江. 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[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, **25** (6): 1270-1276 [Zhang XL, Zhou JH, Lai LM, Jiang LH, Zheng YR, Shi LJ. Leaf traits and ecological stoichiometry of dominant desert species across oasis-Gobi desert ecotone in the lower reaches of Heihe River, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (6): 1270-1276]
- Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *PNAS*, 2004, **101** (30): 11001-11006
- 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
- Han WX, Fang JY, Reich PB, Woodward FI, Wang ZH. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China [J]. *Ecol Lett*, 2011, **14**: 788-796
- 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
- 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*, **10** (3): e0119935
- Zhang XL, Zhou JH, Guan TY, Cai WT, Jiang LH, Lai LM, Gao NN, Zheng YR. Spatial variation in leaf nutrient traits of dominant desert riparian plant species in an arid inland river basin of China [J]. *Ecol Evol*, 2019, **9** (3): 1523-1531
- 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
- Yang X, Chi XL, Ji CJ, Liu HY, Ma WH, Mohammad A, Shi ZY, Wang XP, Yu SL, Yue M, Tang ZY. Variations of leaf N and P concentrations in shrubland biomes across northern China: phylogeny, climate, and soil [J]. *Biogeosciences*, 2016, **13** (15): 4429-4438
- 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
- Zeng Y, Zhao CY, Kundzewicz ZW, Lü GH. Distribution pattern of tugai forests species diversity and their relationship to environmental factors in an arid area of China [J]. *PLoS ONE*, 2020, **15**: e0232907
- Si JH, Feng Q, Cao SK, Yu TF, Zhao CH. Water use sources of desert riparian *Populus euphratica* forests [J]. *Environ Monit Assess*, 2014, **186**: 5469-5477
- Zhang ZY, Chen Y, Zhang JL, Ma XZ, Li YL, Li MM, Wang DY, Kang MH, Wu HL, Yang YZ, Olson MS, DiFazio SP, Wan DS, Liu JQ, Ma Tao. Improved genome assembly provides new insights into genome evolution in a desert poplar (*Populus euphratica*) [J]. *Mol Ecol Resour*, 2020, **20**: 781-794
- 韩路, 王海珍, 牛建龙, 王家强, 柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应[J]. *生态学报*, 2017, **37** (20): 6836-6846 [Han L, Wang HZ, Niu JL, Wang JQ, Liu WY. Response of *Populus euphratica* communities in a desert riparian forest to the

- groundwater level gradient in the Tarim Basin [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (20): 6836-6846]
- 23 魏圆慧, 梁文召, 韩路, 王海珍. 胡杨叶功能性状特征及其对地下水埋深的响应[J]. 生态学报, 2021, **41** (13): 5368-5376 [Wei YH, Liang WZ, Han L, Wang HZ. Leaf functional traits of *Populus euphratica* and its response to groundwater depths in Tarim extremely arid area [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, **41** (13): 5368-5376]
 - 24 张晓龙, 周继华, 来利明, 郑元润. 黑河下游胡杨群落多样性沿河岸距离的变化特征[J]. 生态环境学报, 2021, **30** (10): 1952-1960 [Zhang XL, Zhou JH, Lai LM, Zheng YR. Variation characteristics of *Populus euphratica* community diversity along the downstream riverbanks of the Heihe River [J]. *Ecol Environ Sci*, 2021, **30** (10): 1952-1960]
 - 25 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 [J]. *Hydrol Earth Syst Sci*, 2017, **21** (5): 2405-2419
 - 26 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
 - 27 刘蔚, 王涛, 苏永红, 冯起, 司建华, 张艳武, 常宗强. 黑河下游土壤和地下水盐分特征分析[J]. 冰川冻土, 2005, **27** (6): 890-898 [Liu W, Wang T, Su YH, Feng Q, Si JH, Zhang YW, Chang ZQ. Analysis of the characteristics of soil and groundwater salinity in the lower reaches of Heihe River [J]. *J Glaciol Geocryol*, 2005, **27** (6): 890-898]
 - 28 李小雁, 郑元润, 王彦辉, 孙阁, 王佩, 高光耀. 黑河流域植被格局与生态水文适应机制[M]. 北京: 科学出版社, 2021 [Li XY, Zheng YR, Wang YH, Sun G, Wang P, Gao GY. Vegetation pattern and eco-hydrological adaptation mechanism in Heihe River Basin[M]. Beijing: Science Press, 2021]
 - 29 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
 - 30 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]
 - 31 McCree K. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress [J]. *Funct Plant Biol*, 1986, **13**: 33-43
 - 32 Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Ann Bot*, 2009, **103** (4): 551-560
 - 33 Rahnema 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
 - 34 耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系[J]. 植物生态学报, 2011, **35** (1): 1-8 [Geng Y, Wu Y, He J S. Relationship between leaf phosphorus concentration and soil phosphorus availability across Inner Mongolia grassland [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35** (1): 1-8]
 - 35 Balba AM. Management of problem soils in arid ecosystems [M]. New Jersey: CRC Press, 1995
 - 36 Zhao CZ, Zhang H, Song CP, Zhu JK, Shabala S. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity [J]. *The Innovation*, 2020, **1** (1): 100017
 - 37 Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, **33**: 1441-1450
 - 38 张晓龙, 周继华, 来利明, 姜联合, 郑元润. 荒漠河岸多枝怪柳灌丛碳氮磷化学计量特征及其影响因素[J]. 环境科学研究, 2021, **34** (3): 698-706 [Zhang XL, Zhou JH, Lai LM, Jiang LH, Zheng YR. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Tamarix ramosissima* Ledeb. shrubland and their influencing factors in a desert riparian area of China [J]. *Res Environ Sci*, 2021, **34** (3): 698-706]
 - 39 Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2007, **10**: 1135-1142
 - 40 李善家, 苟伟, 王辉, 伍国强, 苏培玺. 黑河下游黑果枸杞叶片C、N、P特征及对土壤水盐的响应[J]. 生态学报, 2019, **39** (19): 7189-7196 [Li SJ, Gou W, Wang H, Wu GQ, Su PX. Characteristics of C, N, P, and their response to soil water and salt in leaves of *Lycium ruthenicum* in the lower reaches of the Heihe River [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (19): 7189-7196]
 - 41 孙力, 贡璐, 朱美玲, 解丽娜, 李红林, 罗艳. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系[J]. 生态学杂志, 2017, **36** (5): 1208-1214 [Sun L, Gong L, Zhu ML, Xie LN, Li HL, Luo Y. Leaf stoichiometric characteristics of typical desert plants and their relationships to soil environmental factors in the northern margin of the Tarim Basin [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (5): 1208-1214]