

干旱胁迫对 3 种灌木不同器官化学计量特征的影响

陈佳瑞¹ 王国梁^{1,2*} 孟 敏¹ 王润超¹

(¹西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ²中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘 要 采用盆栽控水试验,研究了 3 个水分处理,即田间持水量(FC)的(75±5)%、(55±5)%和(35±5)%对丁香、黄刺梅、连翘的叶、茎、极细根(0~1 mm)、细根(1~2 mm)和粗根(>2 mm)化学计量特征的影响。结果表明:3 种灌木相同器官间氮(N)和磷(P)含量以及 C:N、C:P、N:P 均存在显著差异。随着干旱胁迫的加剧,3 种灌木各器官 C 含量总体上无显著变化;叶片 N 含量呈增加趋势,茎 N 含量逐渐下降,极细根和细根 N 含量均呈先上升后下降的趋势;叶片、茎 P 含量呈降低趋势,极细根和细根 P 含量呈先增加后下降的趋势。3 种灌木在干旱胁迫下叶 C:N 呈降低趋势,叶和茎 C:P、N:P 均呈增加趋势。干旱胁迫对极细根 C:N 和叶 C:P、N:P 影响最大,而对粗根 C:N、N:P 以及极细根 C:P 的影响最小。土壤 C、N 含量与灌木各器官中 C、N、P 含量无显著相关性,但土壤 P 含量与叶和根系 C、N、P 含量均显著相关。土壤中相对缺乏的 P 是影响灌木器官化学计量特征的最重要因素。干旱对不同灌木不同器官化学计量的影响不同,叶和极细根的化学计量较其他器官对干旱胁迫更加敏感。干旱可能主要通过影响灌木对土壤中养分 P 的吸收和在不同器官中的分配,进而影响灌木不同器官的化学计量特征,尤其是与 P 相关的化学计量特征。

关键词 干旱胁迫; 器官; 化学计量特征

Effects of drought stress on the stoichiometric characteristics in different organs of three shrub species. CHEN Jia-rui¹, WANG Guo-liang^{1,2*}, MENG Min¹, WANG Run-chao¹ (¹*Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shannxi, China;* ²*Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resource, Yangling 712100, Shannxi, China*).

Abstract: In order to explore how water stress affects the stoichiometric characteristics in leaves, stems, very fine roots (0–1 mm), fine roots (1–2 mm) and thick roots (>2 mm) of three shrub species, we studied the effects of three water treatments [(75±5)%, (55±5)% and (35±5)% of field water capacity (FC)] on the stoichiometric characteristics of different organs of *Syringa oblata*, *Rosa xanthina* and *Forsythia suspensa* in a pot experiment. The results showed that there were significant differences in nitrogen (N) and phosphorus (P) contents, C:N, C:P and N:P of the same organ among the three species. With the intensification of drought stress, there was no significant change of C content in all organs of the three species. The N content increased in leaves, but decreased gradually in stems. The N content in very fine roots and fine roots increased first and then decreased. The P content decreased in leaves and stems, while increased first and then decreased in very fine roots and fine roots. Under drought stress, leaf C:N decreased, C:P and N:P of leaf and stem increased. There was the strongest effect of drought stress on the C:N of very fine roots and C:P and N:P of leaves. There was the least effect of drought stress on C:N, N:P of thick roots and C:P of very fine roots. There was no significant correlation between the contents of C, N in soil and the contents of C, N and P in shrub organs, but soil P content was significantly correlated with the contents of C, N and P in leaves and roots. It was concluded that the relative P limitation in soil was the most important factor affecting the stoichiometric characteristics of shrub organs. Drought

本文由国家重点研发计划项目(2017YFC0504601)和国家科技支撑计划项目(2015BAC01B03)资助 This work was supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0504601) and the National Science and Technology Support Project of China (2015BAC01B03).

2020-06-30 Received, 2020-10-15 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: glwang@nwsuaf.edu.cn

had different effects on the stoichiometry of different organs in different shrub species. The stoichiometry of leaves and very fine roots was more sensitive to drought stress than that of other organs. Drought might affect the stoichiometric characteristics especially related to P in different organs of shrubs, mainly by affecting plant absorption of soil P and its distribution in different organs.

Key words: drought stress; organ; stoichiometric characteristics.

生态化学计量学是研究生物系统中能量和多种化学元素(主要是 C、N、P)平衡关系的一门科学,为研究元素在生物地球化学循环和生态过程中的计量关系和规律提供了一种综合研究方法^[1]。而植物化学计量学揭示了种群^[2]、群落^[3]、生态系统^[4]以及全球尺度上^[5-6]的植物养分限制状态,同时也是研究植物养分分配的重要方法。

植物不同器官中 C、N、P 等元素含量及其比值反映了植物应对环境改变的生态策略和适应性^[7]。有研究表明,不同种植物各器官中 C、N、P 含量及其比值存在较大差异^[8-9]。此外,即使同一植物的不同径级根系之间化学计量特征也有明显差异^[10-11]。而由于全球气候变暖加剧,降水量减少,土壤干旱可能会通过改变植物体内化学元素含量而影响植物生长。有研究表明,随着干旱胁迫的加剧,刺槐(*Robinia pseudoacacia*) 叶片 C 含量逐渐升高,茎 C 含量无显著差异,根 C 含量显著减少^[12]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*) 叶片 C、N 含量显著降低^[13];榆树(*Ulmus pumila*) 细根和粗根 C 含量在逐渐增加,细根 P 含量也有所增加,但粗根 P 含量却逐渐减少^[14]。而王凯等^[11]对小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*) 在干旱胁迫下的研究却表明,细根和粗根 C 含量逐渐升高,细根 P 含量呈先升高后下降的趋势。这表明,灌木各器官包括不同径级根系的化学计量特征对干旱胁迫的响应不同,而这种不同可能与灌木种类有关。目前,在相同干旱胁迫下,对不同灌木器官进行化学计量特征响应的比较研究较少。此外,由于灌木根系为吸收水分的主要器官,径级不同的根系在形态、解剖结构和水分吸收功能等方面也有显著差异。在干旱胁迫下,不同径级根系的化学计量特征对干旱的响应有何差异,目前尚缺乏系统研究。

本研究以丁香(*Syringa oblata*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)和连翘(*Forsythia suspensa*)为对象,通过盆栽控水试验设置不同梯度的水分条件,分析 3 种灌木在干旱胁迫下叶、茎、极细根、细根和粗根化学计量特征的变化,阐明不同种灌木的不同器官对干旱环境的适应性和响应机理,为黄土高原灌木树种的

生长发育前景及其生态功能维护提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用黄土丘陵区多年生乡土灌木丁香、黄刺玫和连翘^[15],于 2017 年 5 月在杨凌苗圃基地中选取 2 年生、高约 30 cm 的灌木幼苗,栽植于中国科学院水利部水土保持研究所实验田的旱棚(8.2 m×3.4 m×2.7 m)内。盆栽土为陕北安塞县的黄绵土,土壤有机碳、全 N、全 P 含量分别为 3.67、0.26、0.98 g·kg⁻¹,C:N、C:P、N:P 分别为 14.12、3.74、0.27,田间持水量 18.4%,pH 8.76。植物统一种植在桶身密闭,上口径、下口径、高分别为 32、27、35 cm 的塑料桶中。每个塑料桶提前沿桶壁竖直插入一根长 40 cm、直径 2 cm 的 PVC 管,并用白色 A4 纸将其与装入的土隔开,最后加入 15 kg 土壤。每个塑料桶中植入两株生长一致的同种幼苗,并把栽植好的苗木盆栽置于干旱大棚中。旱棚四周通风透光,只起遮雨的作用。栽植之日起至 2018 年 5 月浇灌正常水量,即田间持水量的(75±5)% (CK) 为标准给幼苗提供适宜水分条件。控水时间为 2018 年 6—10 月。

1.2 试验设计

设置 3 种植模式,分别为丁香、黄刺玫和连翘单种。每种植模式设置 3 组水分梯度:1) 土壤含水率为 13.8%,即(75±5)%田间最大持水量(FC);2) 土壤含水率为 10.1%,即(55±5)%FC;3) 土壤含水率为 6.4%,即(35±5)%FC。共 9 个处理,每处理设 10 个重复,共计 3 个物种×3 个水分处理×10 个重复=90 桶。随机放入干旱棚中。棚内各点温湿度基本没有差异。灌木苗上部距离干旱棚顶 2 m 以上,有很好的空气对流。用称重法每 2 d 对各盆栽控水一次,每次控水时间为 18:00,在试验期间定期更换盆栽位置。2018 年 8 月,从每种处理中随机选取 3 个盆栽。对每个盆栽中叶、茎、根系(0~1、1~2、>2 mm) 分别取样,并将同一盆栽中种植的 2 株灌木的同一器官的样品混合,作为该器官的混合样品。

1.3 测定项目与方法

将采集到的植物样品进行清洗, 擦干残留水分。将各器官分别装入信封放入 105 °C 烘箱内杀青 90 s^[16], 再将其放入 65 °C 烘箱, 烘至恒重称重, 最后将样品用球磨仪粉碎后过 0.25 mm 筛, 用于 C、N、P 含量测定。植物有机 C、土壤 C 含量采用重铬酸钾硫酸氧化法测定, 氮含量采用半微量凯氏法测定, 磷含量采用钼锑抗比色法测定。

1.4 数据处理

采用 Excel 2010 和 SPSS 23 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA) 比较干旱胁迫下不同种灌木各器官中 C、N、P 含量及比值的差异, 三因素方差分析(three-way ANOVA) 检验干旱胁迫水平、灌木种类、器官及其交互作用对灌木幼苗 C、N、P 及其比值的影响。用 Pearson 法对土壤和 3 种灌木器官 C、N、P 含量进行相关性分析。利用 Origin 8.0 软件作图。图表中数据为平均值 ± 标准差。

2 结果与分析

2.1 灌木叶、茎和根的 C、N、P 含量及其化学计量比

由图 1 可以看出, 各灌木不同器官中 C、N、P 含量不同。3 种灌木各器官中 C、N、P 含量的变化范

围为 392.52 ~ 485.75、0.45 ~ 7.45、0.43 ~ 2.37 g · kg⁻¹。灌木种类显著影响了各器官中养分含量的大小。3 种灌木中, C 含量在连翘中相对较高, 但无显著差异, 全 N、P 含量均在黄刺玫中最高, 丁香次之, 连翘最低。在 3 种灌木不同器官水平上, 平均 C 含量在叶片中最高, 为 455.03 g · kg⁻¹, 在极细根中最低, 为 403.99 g · kg⁻¹; 平均 N、P 含量均在极细根中最高, 分别为 4.84 和 1.80 g · kg⁻¹, 在茎中最低, 分别为 2.33 和 0.75 g · kg⁻¹。

各器官养分的化学计量比在不同灌木间差异显著。总体上, 各器官平均 C : N 在连翘中最大, 丁香和黄刺玫中最小, 存在显著差异; 另外, C : N 在茎中最高, 为 423.40, 叶中最低, 为 214.41。各器官平均 C : P 在连翘中最大, 丁香中最小, 存在显著差异; 另外, C : P 在茎中最大, 为 705.18, 极细根中最小, 为 231.57。各器官平均 N : P 在丁香中最大, 连翘中最小, 存在显著差异; 另外, N : P 在粗根中最大, 为 3.07, 叶中最小, 为 2.34。

2.2 干旱胁迫下灌木器官的 C、N、P 含量

由表 1 可以看出, 植物种类、器官及其交互作用显著影响了灌木幼苗 C、N、P 含量。如图 2 所示, 3 种灌木器官 C、N、P 含量在干旱胁迫下的变化范围分别为 380.93 ~ 503.68、0.45 ~ 7.56、0.43 ~ 2.37 g · kg⁻¹。随着干旱胁迫的加剧, 3 种灌木各器官 C

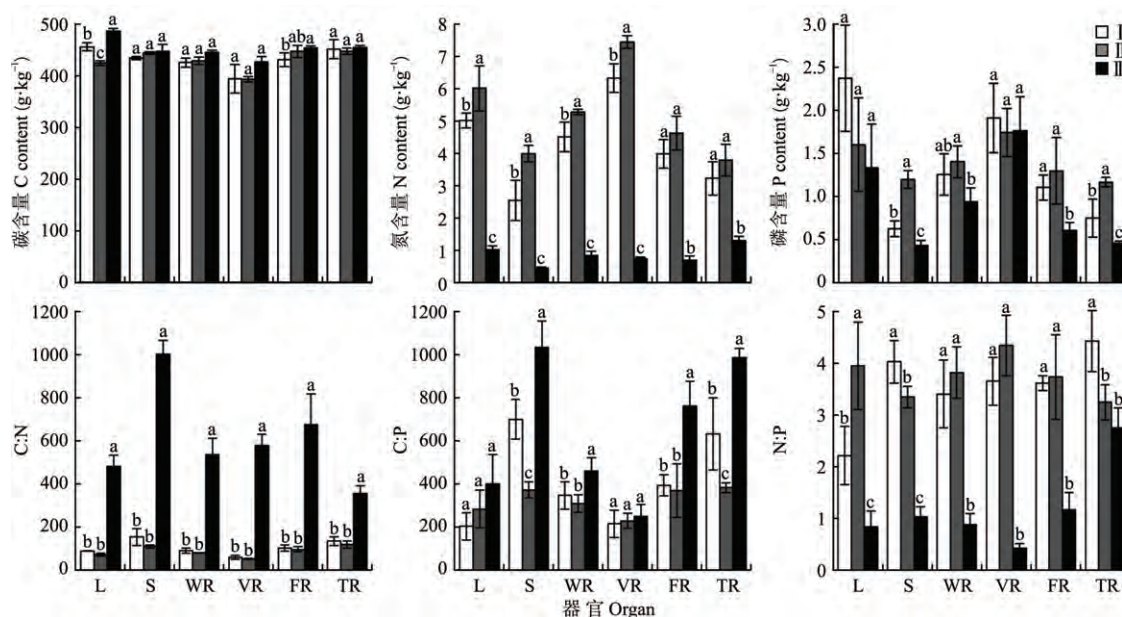


图 1 3 种灌木各器官中 C、N、P 含量及其化学计量比

Fig.1 C, N and P contents and stoichiometric ratio in different organs of three shrubs.

I: 丁香 *Syringa oblata*; II: 黄刺玫 *Rosa xanthina*; III: 连翘 *Forsythia suspensa*. L: 叶 Leaf; S: 茎 Stem; WR: 总根 Whole root; VR: 极细根 Very fine root; FR: 细根 Fine root; TR: 粗根 Thick root. 不同字母表示物种间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters meant significant difference among different species at 0.05 level. 下同 The same below.

表 1 干旱胁迫水平、植物种类和器官对灌木 C、N、P 含量及其化学计量比的 3 因素方差分析 (F 值)Table 1 Three-way ANOVA on the effects of drought stress level, plant species and organ on C, N, P contents and stoichiometric ratio of shrubs (F value)

	C	N	P	C : N	C : P	N : P
T	76.17**	1791.77**	41.91**	814.32**	159.69**	364.01**
D	0.85	1.66	4.09*	7.51**	0.57	12.03**
O	132.99**	281.24**	127.24**	28.99**	209.39**	20.83**
O×D	3.47**	6.13**	3.74**	3.00**	4.43**	8.26**
D×T	0.67	1.96	2.35	8.95**	5.98**	3.84**
O×T	18.36**	60.92**	6.11**	40.39**	17.88**	12.55**
O×D×T	1.18	4.56**	1.19	3.18**	3.23**	1.86*

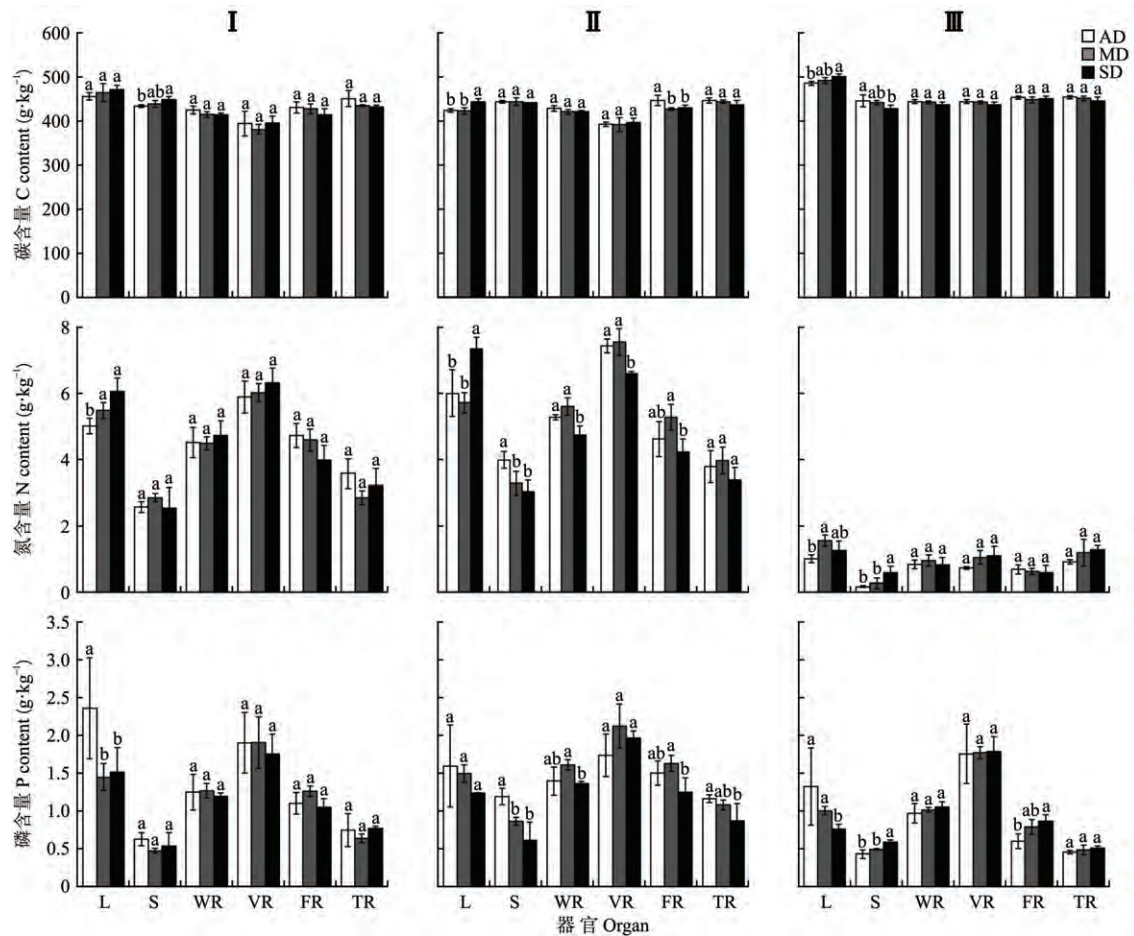
* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below. T: 植物种类 Plant type; D: 干旱胁迫水平 Drought stress level; O: 器官 Organ.

图 2 不同程度干旱胁迫下 3 种灌木各器官 C、N、P 含量

Fig.2 C, N and P contents in different organs of three shrubs under different drought stress levels.

AD: 正常水分 (75 ± 5) % FC Normal water of (75 ± 5) % FC; MD: 轻度干旱胁迫 (55 ± 5) % FC Mild drought stress of (55 ± 5) % FC; SD: 重度干旱胁迫 (35 ± 5) % FC Severe drought stress of (35 ± 5) % FC. 下同 The same below.

含量无显著变化,但叶 C 含量逐渐增加,总根、细根和粗根 C 含量逐渐下降;叶 N 含量显著增加,黄刺玫茎 N 含量显著下降,但连翘茎 N 含量显著上升,黄刺玫极细根和细根 N 含量呈先上升后下降的趋势;叶 P 含量显著下降,黄刺玫的茎 P 含量也显著下降,但连翘茎 P 含量逐渐上升,黄刺玫极细根、细根 P 含量呈先上升后下降的趋势。在干旱胁迫下,

3 种灌木平均 C 含量大小为连翘>丁香>黄刺玫;平均 N 含量大小为黄刺玫>丁香>连翘;平均 P 含量大小为丁香>黄刺玫>连翘。

2.3 干旱胁迫下灌木器官中化学计量比

由表 2 可以看出,植物种类、器官及其交互作用显著影响了 3 种灌木的化学计量比。如图 3 所示,3 种灌木各器官 C : N、C : P、N : P 在干旱胁迫下

表 2 3 种灌木叶、茎、根与土壤间化学计量的相关系数
Table 2 Correlation coefficients of stoichiometry between leaf , stem , root of three shrubs and soil

植物 Plant		土壤 Soil					
		C	N	P	C : N	C : P	N : P
C	叶 Leaf	0.087	0.146	-0.769 **	-0.073	0.603 **	0.709 **
	茎 Stem	0.504 **	-0.117	0.095	0.489 **	0.197	-0.187
	根 Root	0.441 *	-0.010	-0.807 **	0.290	0.783 **	0.641 **
N	叶 Leaf	-0.317	-0.125	0.901 **	-0.138	-0.794 **	-0.784 **
	茎 Stem	-0.297	-0.129	0.845 **	-0.117	-0.761 **	-0.737 **
	根 Root	-0.294	-0.232	0.919 **	-0.041	-0.801 **	-0.850 **
P	叶 Leaf	-0.122	-0.169	0.596 **	-0.002	-0.495 **	-0.572 **
	茎 Stem	-0.007	-0.067	0.322	0.021	-0.264	-0.285
	根 Root	-0.314	-0.159	0.701 **	-0.113	-0.676 **	-0.628 **

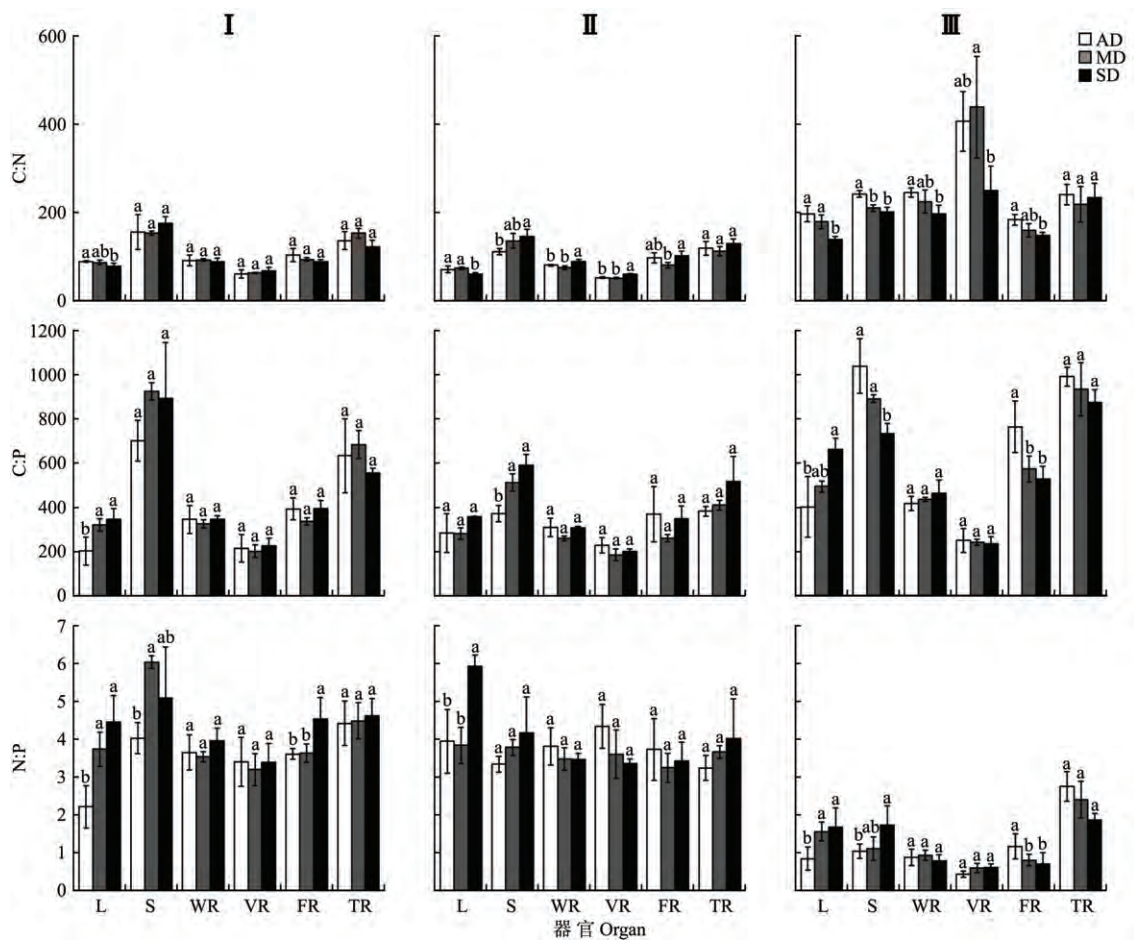


图 3 不同程度干旱胁迫下 3 种灌木各器官 C : N、C : P、N : P
Fig.3 C : N , C : P and N : P in different organs of three shrubs under different drought stress levels.

的变化范围分别为 51.76 ~ 1003.89、186.44 ~ 1039.49、0.43 ~ 6.05。随着干旱胁迫的加剧 3 种灌木的叶、细根 C : N 显著降低,丁香和黄刺玫的茎 C : N 逐渐增加,黄刺玫的细根和粗根 C : N 也呈逐渐增加的趋势;叶、茎 C : P 逐渐增加,而丁香和黄刺玫的极细根、细根 C : P 呈先下降后上升的趋势;叶、茎 N : P 逐渐增加,丁香的极细根、细根和粗根 N : P 逐渐增加,黄刺玫的粗根 N : P 也有所增加。

在干旱胁迫下,C : N 在极细根中变化幅度最大,为 24.0%,在粗根中最小,为 9.6%;C : P 在叶中变化幅度最大,为 53.8%,在极细根中最小,为 4.3%;N : P 在叶中变化幅度最大,为 72.3%,在粗根中最小,为 0.9%。

2.4 灌木与土壤 C、N、P 含量之间的关系

由表 2 可以看出,土壤 C 含量仅与茎和根 C 含量呈显著正相关,而土壤 N 含量与灌木各器官化学

计量均无显著相关关系。土壤 P 含量与叶和根系 C、N、P 含量以及茎 N 含量呈显著相关。此外,土壤 C:P 和 N:P 也是影响叶和根系中 C、N、P 含量的主要因子,但多数呈显著负相关。这可能与土壤中主要限制因子 P 含量较低有关。

3 讨 论

3.1 不同灌木器官间 C、N、P 含量及其化学计量比的差异

本研究发现,不同灌木器官间 C 含量无显著差异,主要因为 C 为植物的结构、生长和繁殖提供糖类物质,在植物体内有较好的稳定性。而灌木的叶、茎和不同径级根系 N、P 含量差异显著,其中 N、P 含量均在极细根中最高,分别为 4.84 和 $1.80 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,茎中最低,分别为 2.33 和 $0.75 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。本研究与黄石竹^[17]和 Yuan 等^[18]对水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和兴安落叶松乃至全球尺度的植物细根养分的研究结果类似,原因可能是极细根中含有较多的初级细胞,其表皮细胞具有较高的养分含量和生物活性,导致养分含量随根系直径的增加而降低^[19]。茎是植物的支撑器官,主要负责将水分和养分从根部运输到叶片,所以 N、P 含量较低^[20]。在植物生长过程中, $N:P < 14$ 表现为 N 限制, $N:P > 16$ 为 P 限制, $14 < N:P < 16$ 为 N、P 同时限制。本研究中 3 种灌木平均 N:P 为 3.07,远低于我国平均水平 16.3^[21],这表明 3 种灌木在生长过程中受 N 限制。这可能因为本试验盆栽土是取自安塞的黄绵土,经过一年的种植, N 含量降至 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 左右,远低于黄土高原平均全 N 含量 $0.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。本研究中, N、P 含量及 N:P 在黄刺玫各器官中最高,在连翘中最低,且存在显著差异。C:N、C:P 在连翘各器官中最大,在黄刺玫各器官中最小,且存在显著差异。其原因可能是 3 种灌木不属于同一属,其不同的养分利用策略导致灌木器官化学成分发生变化,最终使得 3 种树种相同器官间化学计量特征差异显著。

3.2 干旱胁迫对 3 种灌木不同器官 C、N、P 含量的影响

干旱胁迫会对植物 C、N、P 的吸收、运输、分配及储存等过程产生影响^[22],进而对不同植物器官化学元素含量产生影响。随着干旱胁迫的加剧, C 含量的变化范围较小,而 P 含量较大。主要由于 C 是植物结构构建的主要元素之一,干旱对其的影响较弱。但是,干旱对土壤 P 含量的影响较大,进而对

植物器官 P 也产生较大影响^[23]。随着干旱胁迫的加剧, 3 种灌木各器官间 C 含量无显著差异,而叶 C 含量却在干旱胁迫下呈增加趋势,此结果与王凯等^[14]对榆树幼苗的研究结果一致。幼苗在抵御干旱过程中需要通过减少叶片面积、增加叶片厚度来降低水分蒸发,导致叶片单位面积 C 含量增加。3 种灌木总根、细根和粗根 C 含量在干旱胁迫下呈下降趋势,原因可能是土壤含水量减少导致根系活力下降,根系 C 含量也因此下降。

随着干旱胁迫的加剧, 3 种灌木叶 N 含量显著增加,这与张香凝等^[24]的研究结果相同。因为在干旱环境下,植物通过增加 N 含量来维持叶片的蛋白质和叶绿素含量以及各种酶活性,进而保证植物的正常生长。但 3 种灌木叶 P 含量却逐渐下降,这种现象可能与无机磷的吸附与溶解力和土壤含水量紧密相关有关^[25],也可能与干旱导致植物产生栓塞现象^[26],使 P 的运输通道受阻有关。随着干旱胁迫的加剧,黄刺玫茎 N、P 含量显著下降,总根、极细根和细根 N、P 含量均呈先上升后下降的趋势;但连翘茎 N、P 含量却显著上升,总根和 3 级根系 P 含量呈逐渐上升的趋势。本研究中,灌木器官 N、P 含量变化的同步性与平川^[20]对兴安落叶松的研究结果一致,因为植物生长过程中需要蛋白质来产生 3 磷酸腺苷(ATP)^[27],而这种物质的产生需要大量 N、P 的共同参与。另外,干旱胁迫下各器官 N、P 含量的变化因灌木种类不同而差异显著,这与唐仕嫻等^[28]的研究结果一致,可能是因为不同种灌木具有不同的根系结构,其养分特征与土壤、剖面分布等特征有关。

此外,有研究表明,适应干旱环境的植物通常具有更加有效的水分利用,这一措施可以使植物在进行光合作用时减少水分的流失,而干旱地区植物叶片含有较多的 N 能帮助这些植物在更小的气孔导度下达到最大的光合溶剂,比在湿润环境下生长的植物达到这一光合溶剂消耗更少的水分,叶片 P 含量增加也起到了相同的作用^[29]。本研究中, 3 种灌木平均 N 含量在黄刺玫中最高,在连翘中最低,而 P 含量在丁香中最高,在连翘中最低,由此表明丁香和黄刺玫对干旱环境具有较高的适应能力,而连翘的适应能力较弱。

3.3 干旱胁迫对 3 种灌木不同器官化学计量比的影响

干旱胁迫对灌木各器官 C、N、P 含量的影响会导致 C:N、C:P、N:P 发生变化,本研究中, 3 种灌木各器官平均 C:N、C:P 和 N:P 均无显著变

化,但不同灌木器官间差异显著。 $N:P$ 在干旱胁迫下的变化范围最大,这可能与土壤中 P 的相对缺乏对植物 P 的影响大于对 C 和 N 的影响有关。 $C:N$ 和 $C:P$ 的大小反映了植物生长速度的快慢^[30],并与 $N、P$ 利用效率的高低有关^[31]。随着干旱胁迫的加剧,3 种灌木叶和细根 $C:N$ 逐渐下降,表明植物在干旱环境中会以提高叶和细根 N 的利用效率的方法,来维持基本代谢活动。3 种灌木叶、茎 $C:P$ 在干旱胁迫下逐渐增加与王晶苑等^[32] 的研究结果一致,表明植物在干旱胁迫下生长速率逐渐减缓。丁香和黄刺玫总根、极细根和细根 $C:P$ 呈先下降后上升的趋势,表明轻度干旱胁迫能加快灌木的根系生长速率,但在重度干旱胁迫下根系生长速率逐渐减慢。 $N:P$ 作为对生产力起限制性作用的营养元素指示剂,是群落结构和功能的关键性指标^[33]。随着干旱胁迫的加剧,3 种灌木叶、茎、细根和极细根 $N:P$ 逐渐增加,表明灌木在干旱胁迫下受 N 限制作用逐渐减弱,这可能与黄土高原土壤缺乏 N 有关。在干旱胁迫下,3 种灌木相同器官间化学计量特征变化趋势各不相同,说明灌木种类可能是导致相同器官化学计量比对干旱胁迫形成不同响应的关键因素。同时,在器官水平上,干旱胁迫对极细根 $C:N$ 和叶 $C:P、N:P$ 影响最大,而对粗根 $C:N、N:P$ 以及极细根 $C:P$ 的影响最小。由此可以看出,叶和极细根对干旱胁迫更敏感,而粗根大部分已木质化,因此在干旱胁迫下的变幅小于细根和极细根。

3.4 在干旱胁迫下灌木与土壤 $C、N、P$ 含量之间的关系

植物中 $N、P$ 主要由根系吸收土壤中的 $N、P$ 提供,因此土壤养分含量决定了植物体中化学计量的大小^[34]。但本研究发现,土壤 $C、N$ 含量和灌木各器官化学计量之间无显著相关性。俞月凤等^[35] 对喀斯特不同森林类型植物的研究也表明,土壤 $C、N$ 含量与植物叶片 $C、N、P$ 含量无显著相关性,这主要是因为植物的生长发育期、种类以及土壤性质等都会直接或间接地影响植物的化学计量,尤其处在土壤养分贫乏的黄土高原,导致植物的营养元素含量产生较大的差异。而土壤 P 含量与叶、根 C 含量之间呈显著负相关,与各器官 N 含量以及叶、根 P 含量之间均呈显著正相关。表明在本研究中,灌木在干旱胁迫下的生长主要受土壤 P 限制,而不受 N 限制,二者之间协同能力较差。土壤化学计量与灌木不同器官间关系各不相同,可能是由于不同器官的

生理需求和功能结构不同,尤其叶片和根系与土壤化学元素的相关性较显著,由于叶片和根系的新陈代谢较快,所以结构建成和生长的矛盾也较明显^[20]。3 种灌木在干旱胁迫下平均 $N:P$ 都小于 14,因此其生产力可能受 N 抑制。但在与植物和土壤化学计量分析中得出的植物生长受土壤 P 的限制相矛盾,所以 $N:P$ 并不能作为判断灌木养分限制情况的唯一条件,当它和土壤环境一起作为评价标准时,植物的养分限制因子可能会发生变化。

参考文献

- [1] 杨惠敏,王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 2011, **20**(2): 244–252 [Yang H-M, Wang D-M. Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environmental factors. *Journal of Prataculture*, 2011, **20**(2): 244–252]
- [2] Gallardo A, Covelo F. Spatial pattern and scale of leaf N and P concentration in a *Quercus robur* population. *Plant & Soil*, 2005, **273**: 269–277
- [3] 银晓瑞,梁存柱,王立新,等. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 2010, **34**(1): 39–47 [Yin X-R, Liang C-Z, Wang L-X, et al. Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(1): 39–47]
- [4] Tessier JT, Rayna DJ. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, **40**: 523–534
- [5] Hobbie SE, Gough L. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia*, 2002, **131**: 453–462
- [6] Reich PB, Oleksyn J, Tilman GD. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**: 11001–11006
- [7] 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. 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. *Journal of Earth Environment*, 2018, **9**(1): 54–63]
- [8] 陈婵,王光军,赵月,等. 会同杉木器官间 $C、N、P$ 化学计量比的季节动态与异速生长关系. 生态学报, 2016, **36**(23): 7614–7623 [Chen C, Wang G-J, Zhao Y, et al. Seasonal dynamics and allometric growth relationships of C, N , and P stoichiometry in the organs of *Cunninghamia lanceolata* from Huitong. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(23): 7614–7623]

- [9] 刘珮, 马慧, 智颖飙, 等. 9 种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析. 干旱区研究, 2018, **35**(1): 210–219 [Liu P, Ma H, Zhi Y-B, *et al.* Ecological stoichiometric differences of nine typical eremophyte species. *Arid Zone Research*, 2018, **35**(1): 210–219]
- [10] 王娜, 程瑞梅, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松根和叶片的生态化学计量特征. 林业科学研究, 2016, **29**(4): 536–544 [Wang N, Cheng R-M, Xiao W-F, *et al.* Ecological stoichiometric characteristics of root and leaf of *Pinus massoniana* in the three gorges reservoir area. *Forest Research*, 2016, **29**(4): 536–544]
- [11] 王凯, 雷虹, 王宗琰, 等. 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 分配规律及化学计量特征. 林业科学研究, 2019, **32**(4): 47–56 [Wang K, Lei H, Wang Z-Y, *et al.* C, N and P distribution and stoichiometry characteristics of *Caragana microphylla* seedlings to drought stress. *Forest Research*, 2019, **32**(4): 47–56]
- [12] 陆媛. 干旱胁迫对刺槐幼苗碳氮磷化学计量特征的影响. 硕士论文. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015 [Lu Y. Effects of Drought Stress on Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry of *Robinia pseudoacacia* Seedlings. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2015]
- [13] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.) 叶片养分的空间分布格局. 生态学报, 2009, **29**(4): 1899–1906 [Ren S-J, Yu G-R, Tao B, *et al.* Spatial patterns for variations in leaf nutrient contents of Dahurian larch. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(4): 1899–1906]
- [14] 王凯, 沈潮, 孙冰, 等. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2018, **29**(7): 2286–2294 [Wang K, Shen C, Sun B, *et al.* Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2286–2294]
- [15] 赵子文, 王国梁, 吴阳, 等. 黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤氮磷转化酶动力学参数及其温度敏感性. 应用生态学报, 2020, **31**(8): 2515–2522 [Zhao Z-W, Wang G-L, Wu Y, *et al.* Kinetic parameters and temperature sensitivity of soil nitrogen and phosphorus transforming enzymes in *Robinia pseudoacacia* plantations under different vegetation zones on the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(8): 2515–2522]
- [16] Hoch G, Popp M, Korner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 2002, **98**: 361–374
- [17] 黄石竹. 水曲柳和落叶松细根养分内循环的研究. 硕士论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006 [Huang S-Z. The Internal Cycling of Nutrients in Fine Roots of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*. Master Thesis. Haerbin: Northeast Forestry University, 2006]
- [18] Yuan ZY, Chen HYH, Reich PB. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, **2**: 344
- [19] 常文静, 郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1248–1257 [Chang W-J, Guo D-L. Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(6): 1248–1257]
- [20] 李丽, 胡君, 于倩楠, 等. 横断山区高山栎组灌木型植物 C、N、P 生态化学计量特征. 山地学报, 2018, **36**(6): 878–888 [Li L, Hu J, Yu Q-N, *et al.* Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Quercus* sect. *Heterobalanus* shrubs in the Hengduan Mountain. *Journal of Mountain Science*, 2018, **36**(6): 878–888]
- [21] Han WX, Fang JY, Guo DL, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, **168**: 377–385
- [22] Bista DR, Heckathorn SA, Jayawardena DM. Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient-uptake proteins in roots of drought-sensitive and -tolerant grasses. *Plants*, 2018, **7**: 28
- [23] 王凯, 李依杭, 姜涛, 等. 干旱胁迫对杨树幼苗氮磷化学计量特征及分配格局的影响. 生态学杂志, 2017, **36**(11): 124–130 [Wang K, Li Y-H, Jiang T, *et al.* Effects of drought stress on N and P stoichiometry and allocation of poplar seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(11): 124–130]
- [24] 张香凝, 崔令军, 王保平, 等. 土壤干旱胁迫对 *Larrea tridentata* 叶片矿质营养元素含量的影响. 环境学报, 2008, **17**(6): 2387–2390 [Zhang X-N, Cui L-J, Wang B-P, *et al.* Effect of soil drought stress on mineral nutrient contents in *Larrea tridentata*. *Ecology and Environmental Sciences*, 2008, **17**(6): 2387–2390]
- [25] Belnap J. Biological Phosphorus Cycling in Dryland Regions. Berlin: Springer, 2011
- [26] 李荣, 党维, 蔡靖, 等. 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. 2016, **40**(3): 255–263 [Li R, Dang W, Cai J, *et al.* Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(3): 255–263]
- [27] Chapin FS. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, **11**: 233–260
- [28] 唐仕姍, 杨万勤, 熊莉, 等. 川西亚高山三种优势树种不同根序碳氮磷化学计量特征. 应用生态学报, 2015, **26**(2): 363–369 [Tang S-S, Yang W-Q, Xiong L, *et al.* C, N and P stoichiometric characteristics of different root orders for three dominant tree species in subalpine forests of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(2): 363–369]
- [29] Wright IJ, Reich PB, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology structure and life span nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**: 423–434
- [30] Sterner RW, Elser JJ. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton, USA: Princeton University Press, 2002: 439

- [31] Aerts R, Chapin FS. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, **30**: 1–67
- [32] 王晶苑, 王绍强, 李幼兰, 等. 中国四种森林类型主要优势植物的 C : N : P 化学计量学特征. 植物生态学报, 2011, **35**(6): 587–595 [Wang J-Y, Wang S-Q, Li R-L, *et al.* C: N: P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(6): 587–595]
- [33] 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. 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. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(1): 126–135]
- [34] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. 自然科学进展, 2006, **16**(8): 965–973 [Zheng S-X, Shangguan Z-P. Spatial distribution pattern of nutrient composition of plant leaves in the Loess Plateau. *Progress in Natural Science*, 2006, **16**(8): 965–973]
- [35] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 应用生态报, 2014, **25**(4): 947–954 [Yu Y-F, Peng W-X, Song T-Q, *et al.* Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(4): 947–954]

作者简介 陈佳瑞, 女, 1995 年生, 硕士研究生。主要从事干旱胁迫下植物化学计量研究。E-mail: 1421273821. @ qq. com

责任编辑 孙 菊

陈佳瑞, 王国梁, 孟敏, 等. 干旱胁迫对 3 种灌木不同器官化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2021, **32**(1): 73–81
Chen J-R, Wang G-L, Meng M, *et al.* Effects of drought stress on the stoichiometric characteristics in different organs of three shrub species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(1): 73–81