

沙冬青不同叶期碳氮磷化学计量及其 抗逆生理特性对气候因子的响应

杨谨源,李芳玉,李晨,陈圆圆,王佳玮,邓晓娟,刘建利

(北方民族大学生物科学与工程学院,国家民委黄河流域农牧交错区生态保护重点实验室,
宁夏特殊生境微生物资源开发与利用重点实验室,宁夏银川750021)

摘要:测定沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)幼叶期、盛叶期、老叶期 I 和老叶期 II 等 4 个叶生长期的叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征,膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶活性,渗透调节物质可溶性糖(SC)、脯氨酸(Pro)含量等抗逆生理指标,并分析其变化规律及其对月平均温度(MMT)、月降水量(MP)、月光照时间(MIT)、月平均相对湿度(MMRH)等气候因子的响应。结果表明:叶片 C、N、P 含量均值分别为 591.50、25.61、1.32 g·kg⁻¹,SC、Pro 含量,SOD、CAT、POD 活性和 MDA 含量均值分别为 7.21 mg·g⁻¹、236.99 μg·g⁻¹、619.22 U·g⁻¹、21.17 μmol·min⁻¹·g⁻¹、8 018 U·g⁻¹、18.38 nmol·g⁻¹。C 含量随叶期变化无显著差异(P>0.05);N 含量先无显著变化至老叶期 II 显著增高达 2.86 g·kg⁻¹;P 含量先升高后降低,在盛叶期达最大值 1.44 g·kg⁻¹;C:N 先无显著变化至老叶期 II 显著降低达 20.92;N:P 先无显著变化至老叶期 II 显著增高达 23.95;C:P 先降低后升高,在盛叶期达最小值 413.64,老叶期 II 达最高值 500.27。SC、Pro 含量和 SOD 活性均先降低后增高,且最低值都在盛叶期,分别为 3.76 mg·g⁻¹、191.14 μg·g⁻¹、237.57 U·g⁻¹,最高值在老叶期 II 分别为 11.69 mg·g⁻¹、303.54 μg·g⁻¹、892.03 U·g⁻¹。CAT 活性先降低后升高再降低,盛叶期最低,达 11.35 μmol·min⁻¹·g⁻¹;老叶期 I 最高,达 31.39 μmol·min⁻¹·g⁻¹。POD 活性一直升高至老叶期 II,最高值达 9 572 U·g⁻¹。MDA 含量呈先升高后降低趋势,最高值于盛叶期为 30.908 nmol·g⁻¹,最低值于老叶期 II 为 7.69 nmol·g⁻¹。变异分析显示,沙冬青叶片 C、N、P 含量及其计量比随叶期变化较为稳定,而抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物和渗透调节物质含量随生长变化较大。相关性分析显示,化学计量指标和膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量指标之间无显著相关性(P>0.05)。线性回归分析显示,MMT、MP、MIT 对所有化学计量指标均影响不显著(P>0.05),膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量中,MMT 只对 Pro 含量影响不显著,MP 只对 SC、MDA 含量,SOD、CAT 活性影响显著,MIT 只对 CAT、POD 活性和 MDA 含量影响显著;MMRH 对膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量均影响不显著(P>0.05),化学计量指标中只对 P、C:P、N:P 影响显著。

关键词:沙冬青;叶期;化学计量生态学;抗逆生理特性;气候因子

中图分类号:S58;Q948.78 **文献标志码:**A

Response of carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and stress-resistance physiological characteristics of *ammopiptanthus mongolicus* at different leaf stages to climatic factors

YANG Jinyuan, LI Fangyu, LI Chen, CHEN Yuanyuan, WANG Jiawei, DENG Xiaojuan, LIU Jianli

(College of Biological Science and Engineering, North Minzu University, Key Laboratory of Ecological Protection of Agro-pastoral Ecotones in the Yellow River Basin, National Ethnic Affairs Commission of the People's Republic of China, Ningxia Key Laboratory of Microbial Resources Development and Applications in Special Environment, Yinchuan, Ningxia 750021, China)

Abstract: The stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P), along with the physiological stress resistance traits—including membrane lipid peroxidation products such as malondialdehyde

收稿日期:2024-06-13

修回日期:2024-09-05

基金项目:宁夏回族自治区大学生创新创业训练计划项目(S202411407008);国家自然科学基金(32360350);宁夏自然科学基金(2021AAC03202)

作者简介:杨谨源(2002-),女,云南玉溪人,学士,研究方向为植物生态学。E-mail:13108773215@163.com

通信作者:刘建利(1973-),男,陕西西安人,教授,硕士生导师,主要从事微生物生态学研究。E-mail:lj17523@163.com

(MDA), antioxidant enzyme activities (superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and peroxidase (POD)), and osmolyte contents (soluble sugar (SC) and proline (Pro))—were analyzed in the leaves of *Ammopiptanthus mongolicus* collected at four growth stages: young leaf stage, flourishing leaf stage, old leaf stage I, and old leaf stage II. The changes rule among different leaf growth stages and response to climate factors: monthly mean temperature (*MMT*), monthly precipitation (*MP*), monthly illumination time (*MIT*), and monthly mean relative humidity (*MMRH*) were analyzed. The results showed that the average contents of C, N, and P in leaves of *A. mongolicus* were $591.50 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, $25.61 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, and $1.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, respectively. The average values of SC, Pro content, SOD, CAT, POD content and MDA content were $7.21 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $236.99 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, $619.22 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$, $21.17 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$, $8\ 018 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$, and $18.38 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively. The content of C among different leaf growth stages were no significant differences ($P > 0.05$). The content of N was no significant differences until the old leaf stage II, when it significantly increased to $2.86 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$. The content of P was first increasing and then decreasing and was the highest ($1.44 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) in the flourishing leaf stage. C : N showed no significant change until the old leaf stage II, with a significant decrease of 20.92, and N : P showed no significant change until the old leaf stage II, with a significant increase of 23.95. C : P first decreased and then increased, reaching a minimum value of 413.64 during the peak leaf stage and a maximum value of 500.27 during the old leaf stage II. The content of SC and Pro, as well as the activity of SOD, first decreased and then increased, with the lowest values being $3.76 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $191.14 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, and $237.57 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ during the peak leaf stage, and the highest values being $11.69 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $303.54 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, and $892.03 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ during the old leaf stage II, respectively. CAT activity first decreased, then increased, and then decreased again, with the lowest reaching $11.35 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ during the peak leaf stage and the highest reaching $31.39 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ during the old leaf stage I. POD continued to increase until reaching a maximum of $9\ 572 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ during the old leaf stage II. MDA showed a trend of first increasing and then decreasing, with the highest peak leaf stage being $30.908 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ and the lowest old leaf stage II being $7.69 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$. The Variation analysis showed that the contents and stoichiometric ratios of C, N, and P were relatively stable with leaves growth, but the antioxidant enzyme system changed significantly. The correlation analysis revealed that there was no significant correlation between leaf stoichiometric indexes and antioxidant enzyme indexes ($P > 0.05$). Linear regression analysis showed that *MMT*, *MP* and *MIT* had no significant effects on all stoichiometric indexes ($P > 0.05$). For membrane lipid peroxidation products, antioxidant enzyme and osmolyte, *MMT* had significant effects on else antioxidant enzymes indexes except Pro, *MP* had significant effects only on SC, SOD, CAT and MDA, and *MIT* had significant effects on only CAT, POD and MDA. *MMRH* had no significant effect on all membrane lipid peroxidation products, antioxidant enzyme and osmolyte indexes ($P > 0.05$) and had significant effect on only P, C : P, and N : P in stoichiometric indexes.

Keywords: *Ammopiptanthus mongolicus*; leaf stages; stoichiometry ecology; physiological characteristics of stress resistance; climatic factors

植物生态化学计量学是生态化学计量学的重要分支,主要研究植物器官元素含量的计量特征以及它们与环境因子、生态系统功能之间的关系^[1],生态化学计量学可以从元素层面揭示物种对环境的适应性^[2-3]。近年来,植物生态化学计量学研究主要聚焦森林^[4-5]、草地^[6-9]等生态系统,或全球尺度陆生植物^[10-13]。荒漠生态系统由于土壤的长期匮乏,植被通过吸收储存养分元素来适应环境,进而具有特殊适应性。因此,利用生态化学计量学方法,以养分元素吸收利用特征为视角,研究荒漠植物响应环境的机制成为了当前荒漠生态研究的重要内容。

西鄂尔多斯地处亚非荒漠东部边缘,自然景观以草原化荒漠和荒漠化草原为主,由于边缘效应和古地理等原因,植被中的建群种和优势种大部分是古地中海子遗种,如四合木(*Tetraena mongolica Maxim*)、绵刺(*Potaninia mongolica*)、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)、半日花(*Helianthemum son-garicum*)、革苞菊(*Tugarinovia mongolica*)、裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)等,因此该地区被誉为古地中海子遗植物“避难所”,对研究第三纪气候特征、地理环境变迁、亚洲中部荒漠植被的起源和形成具有重要科学价值^[14]。沙冬青是豆科(Legu-

minosae)沙冬青属(*Ammopiptanthus*)植物,是第三纪古老植物区系孑遗物种,被列为二级保护野生植物^[14-15]。揭示沙冬青尤其是其常绿阔叶的生态化学计量特征如何?是否有特殊性?小尺度时间一年内如何变化?对于从生态化学计量学角度解释蒙古沙冬青的适应性,以及维护西鄂尔多斯脆弱的荒漠生态系统有独特意义。

活性氧清除主要依靠植物细胞内的抗氧化酶系统,由超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、硫氧还蛋白过氧化物酶(TPX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)等组成^[16]。从抗逆生理特性角度揭示沙冬青逆境适应性的研究鲜有报道,在植物逆境适应性中抗逆生理特性和生态化学计量学特征之间的关系,是耦合还是独立?都有待研究。

因此,本试验拟采集不同生长时期沙冬青叶片,分析不同叶期沙冬青叶片C、N、P化学计量特征及抗氧化酶活性,旨在从更精细的时间尺度上分析沙冬青的营养利用和限制状况,从化学计量生态学和抗逆生理特性角度揭示蒙古沙冬青叶片的生存策略,为科学保护蒙古沙冬青提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

西鄂尔多斯自然保护区伊克布拉格核心保护区内(106°53'5"~106°53'31"E,40°4'34"~40°4'28"N,海拔1100~1200m),为典型的草原化荒漠,气候为温带大陆性气候,年平均气温6~7℃,年均日照时数约2800h,年均降水量约200mm,多集中于7—9月,年平均蒸发量2500~2700mm,以5—7月份最大,土质类型以棕钙土和灰漠土为主^[17]。

选取5个10m×10m沙冬青为优势种的群落作为样方,样方间距为100m,霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobrov)、红砂(*Reaumuria songarica*)、沙葱(*Allium mongolicum*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、虫实(*Corispermum hysopifolium*)为主要伴生种。

1.2 样品采集

在每个样方内(共有6~10株沙冬青)随机选取5株长势一致的沙冬青植株,每株按其东、南、西、北4个方向各取一枝生长良好的枝条,从每个枝条顶端起采集6~8片健康叶片,混合作为该样方样品,放入低温保鲜盒中带回实验室,采样覆盖一个完整沙冬青叶生长发育周期,分别于2021年6月14日

(幼叶期)、2021年9月18日(盛叶期)、2021年12月23日(老叶期I)和2022年3月17日(老叶期II),共采集20个样品。

1.3 C、N、P化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化物产物、渗透调节物质含量的测定

采用植物可溶性糖含量试剂盒(可见分光光度法)测定可溶性糖(SC)含量,脯氨酸(Pro)含量测定试剂盒(可见分光光度法)测定Pro含量,过氧化氢酶(CAT)试剂盒(钼酸铵比色法)测定CAT活性,超氧化物歧化酶(SOD)试剂盒(WST-8法)测定SOD活性,过氧化物酶(POD)测试盒(可见分光光度法)测定POD活性和丙二醛(MDA)测试盒(可见分光光度法)测定MDA含量,试剂盒均购自苏州科铭生物技术有限公司。

将采集的叶片置于烘箱内70℃烘干至恒重。使用球磨仪将叶片研磨成粉末,用于测定叶片的化学计量特征。叶片C含量采用重铬酸钾-外加加热法测定,P含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定,N含量采用凯氏定氮法测定,测定方法步骤参考文献^[18]。

1.4 气候数据的获取

气候数据采用月统计值,来自内蒙古自治区统计年鉴,见表1。

表1 不同叶期气候因子表

Table 1 Climatic factors in different leaf stages

叶期 Leaf period	月平均温度 MMT/℃	月平均相对湿度 MMRH/%	月降水量 MP/mm	月光照时间 MIT/h
幼叶期 Young leaf stage	28.0	42	10.7	330.7
盛叶期 Flourishing leaf stage	20.3	50	16.9	218.6
老叶期I Old leaf stage I	-7.9	57	0.0	212.1
老叶期II Old leaf stage II	11.7	44	10.5	219.7

1.5 数据处理与分析

所有数据用Microsoft Office 2019软件包中Excel软件进行归纳整理。首先对叶片C、N、P含量及碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)、氮磷比(N:P)进行正态性检验(S-W法),不符合正态分布的数据通过适当方法进行转化,使之符合正态分布,利用Levene检验方差齐性。随后采用SPSS 20.0软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA),采用Tukey's HSD法事后检验多重比较进行显著性检验,以

Origin 2019 软件绘图。采用变异系数 (CV) 比较整个取样时期沙冬青叶片化学计量指标及膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量的稳定性(或变异性)^[19]: $0 \leq CV < 0.15$ 为弱变异; $0.15 \leq CV < 0.35$ 为中等变异; $CV \geq 0.35$ 为强变异。

采用 SPSS 20.0 软件对沙冬青叶片功能性状进行 Pearson 相关性分析。通过深圳微科盟科技集团有限公司微科盟生科云平台 (<https://www.bioincloud.tech/#/>) 进行沙冬青叶片化学计量指标、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量与气候因子关系 RDA 分析。将化学计量、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量数据进行 ln 函数转换后,采用 Excel 2019 软件对化学计量、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量数据与气候因子数据进行线性回归分析,求出回归方程及 R^2 和 P 值,再以气候因子为横坐标,ln 函数转换后的化学计量、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量为纵坐标作图,用武汉百奥维凡生物科技有限公司的图图云平台在线软件 (<http://cloudtutu.com.cn/>) 进行线性回归分析与作图。

2 结果与分析

2.1 不同叶期沙冬青叶片化学计量学特征

沙冬青叶片 C、N、P 含量在不同叶片生长期变化如表 2 所示,叶片 C 含量随叶期变化无显著差异 ($P > 0.05$); N 含量在幼叶期、盛叶期、老叶期 I 无显

著差异 ($P > 0.05$), 在老叶期 II 显著增高, 达到 $28.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; P 含量变化范围在 $1.21 \sim 1.44 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 呈先升高后降低的趋势, 在盛叶期最高 ($1.44 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)。C : N 和 N : P 均在幼叶期、盛叶期、老叶期 I 无显著差异 ($P > 0.05$), 但 C : N 在老叶期 II 降低, 而 N : P 在老叶期 II 增高, C : P 先降低后升高, 在盛叶期最低 (413.64), 老叶期 II 最高 (500.27), 老叶期 II 比值约为幼叶期的 1.21 倍。综上所述, 随叶生长发育, C 积累无波动, N 积累增高, P 积累降低。

对不同生长时期沙冬青叶片 C、N、P 含量及其计量比变异性进行分析, 所有指标变异系数均相对较低, C 变异系数最小为 0.52%, N : P 变异系数最大为 15.12% (表 2)。在所有指标中, 只有 N : P 变异系数大于 0.15 为中等变异, 其余指标均为弱变异。因此, 沙冬青叶片 C、N、P 含量及其计量比随生长相对稳定。

2.2 不同叶期沙冬青叶片抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量

沙冬青叶片中渗透调节物质叶片 SC、Pro 含量, CAT、SOD、POD 等抗氧化酶活性和膜脂过氧化产物 MDA 含量在不同叶期间均表现极显著差异 (表 3)。

渗透调节物质 SC 和 Pro 含量均先降低后增高, 且都在盛叶期最低, 老叶期 II 最高。老叶期 II 的 SC 含量 ($11.69 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 约为盛叶期 ($3.78 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 的 3.1 倍, 老叶期 II 的 Pro 含量 ($303.34 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) 比盛叶期 ($191.14 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) 升高约 58.7%。

表 2 不同叶期沙冬青叶化学计量特征

Table 2 Stoichiometric characteristics of *A. mongolicus* leaves in different leaf stages

叶期 Leaf stage	C/(g · kg ⁻¹)	N/(g · kg ⁻¹)	P/(g · kg ⁻¹)	C : N	C : P	N : P
幼叶期 Young leaf stage	590.83±14.33a	24.10±0.22b	1.24±0.08ab	24.51±0.48a	485.09±31.84ab	19.81±1.34b
盛叶期 Flourishing leaf stage	589.78±12.02a	25.14±0.95b	1.44±0.07a	23.57±0.86a	413.64±19.46b	17.61±0.89b
老叶期 I Old leaf stage I	589.32±9.84a	24.63±0.57b	1.40±0.03ab	24.01±0.95a	420.89±8.64ab	17.62±0.68b
老叶期 II Old leaf stage II	596.05±4.91a	28.59±0.83a	1.21±0.08b	20.92±0.56b	500.27±32.95a	23.95±1.63a
平均值 Average value	591.50	25.61	1.32	23.25	454.97	19.75
极差 Range	6.73	4.49	0.23	3.59	86.63	6.34
变异系数/% Coefficient of variation	0.52	7.92	8.65	6.89	9.698	15.12

注: 同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Note: Different lowercases letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same below.

3 种抗氧化酶活性变化规律不同。SOD 活性先降低后增高,在盛叶期最低,老叶期 II 最高,老叶期 II 的 SOD 活性($892.03 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$)约为盛叶期($237.57 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$)的 3.75 倍。CAT 活性先降低后升高再降低,从幼叶期($13.65 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$)开始降低至盛叶期的最小值($11.35 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$),之后开始升高到老叶期 I 达到最高($31.39 \mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$),老叶期 I 含量约为盛叶期的 2.77 倍。POD 活性呈逐渐升高趋势,最高的老叶期 II ($9572 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$)约为最低的幼叶期($6116 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$)1.57 倍。

膜脂过氧化产物 MDA 含量呈先升高后降低趋势,在盛叶期达到最高($30.908 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$),老叶期 II 时最低($7.69 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$),盛叶期含量约为老叶期 II 的 4 倍,盛叶期到老叶期 I 急剧降低,老叶期 I 含量($9.03 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$)到盛叶期降幅约 242.28%。膜脂过氧化产物 MDA 变化规律显示,盛叶期沙冬青叶片受逆境损害程度最严重,抗逆性最弱,随后损害逐渐降低,抗逆性增强。

对沙冬青叶片抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量各指标进行变异性分析,Pro 含量和 POD 活性值变异系数在测定抗氧化酶系里最低,介于 0.15 和 0.35 之间,属中等变异;SC、MDA 含量和 SOD、CAT 活性值变异系数均大于 35%,为强变异,其中 MDA 变异系数最大,为 64%(表 3)。因此,沙冬青叶片抗氧化酶活性均属中等变异或强变异。

2.3 不同叶期沙冬青叶片化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量相关性分析

12 个指标相关性分析结果表明,化学计量指标、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量指标之间无显著相关($P>0.05$),但部分化学计

量指标之间具有显著相关性,如 C 含量和 N:P 之间呈显著正相关关系,MDA 含量与 CAT、SOD 活性,SC 含量之间呈显著负相关,Pro 和 SC 含量之间呈显著正相关(图 1)。说明叶片的化学元素和抗氧化酶活性、渗透调节物质含量在沙冬青逆境适应中相对独立,互不影响。

2.4 沙冬青叶片化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量与气候因子关联分析

将各项指标与气候因子进行 RDA 分析,图 2 结果显示,2 个排序轴 RDA1 和 RDA2 对变量的解释量分别为 76.29%和 15.8%,累积解释量为 92.09%,信息解释量较高,表明这 4 种气候因子对沙冬青叶片膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和化学计量参数影响较大。

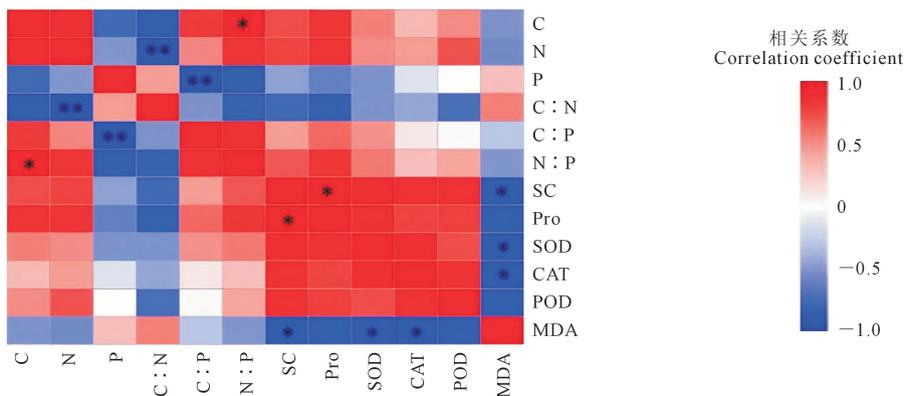
第一轴将沙冬青叶片抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量分为两部分:第一部分 MDA 含量和 SC、Pro 含量,第二部分 CAT、SOD、POD 活性。第二轴将沙冬青叶片化学计量指标分为两部分:P 含量、C:N 和其他计量值。4 个气候因子中,月平均相对湿度(MMRH)与月降水量(MP)、月平均温度(MMT)和月光照时间(MIT)负相关,对冬青叶片化学计量、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量中各指标影响作用也相反。MMRH 与 P 含量、C:N 正相关,与 C 含量、N 含量、C:P、N:P 等呈负相关;MP、MMT、MIT 与 MDA 含量正相关,与 SC、Pro 含量,CAT、SOD、POD 活性呈负相关。

利用线性回归分析气候因子对化学计量、膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量中的影响,如表 4,MMT、MP、MIT 对所有化学计量指标均影响不显著($P>0.05$),膜脂过氧化产物、抗氧

表 3 不同叶期沙冬青叶片抗逆生理特性

Table 3 Physiological characteristics of stress resistance of leaves of *A. mongolicus* in different leaf stages

叶期 Leaf stage	SC $/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	Pro $/(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	SOD $/(\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$	CAT $/(\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1})$	POD $/(\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$	MDA $/(\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1})$
幼叶期 Young leaf stage	4.7±0.12c	212.37±3.57c	534.49±11.2c	13.65±0.19c	6116±33.11d	25.90±0.24b
盛叶期 Flourishing leaf stage	3.76±0.07d	191.14±3.03d	237.57±2.17d	11.35±0.16d	7396±32.50c	30.91±0.28a
老叶期 I Old leaf stage I	8.66±0.07b	241.09±2.76b	812.78±6.82b	31.39±0.18a	8988±58.86b	9.03±0.18c
老叶期 II Old leaf stage II	11.69±0.07a	303.34±5.43a	892.03±10.09a	28.29±0.22b	9572±45.87a	7.69±0.17d
平均值 Average value	7.21	236.99	619.22	21.17	8018.00	18.38
极差 Range	7.93	112.20	654.46	20.04	3456	23.22
变异系数/% Coefficient of variation	50.93	20.57	47.97	47.87	19.54	64.00

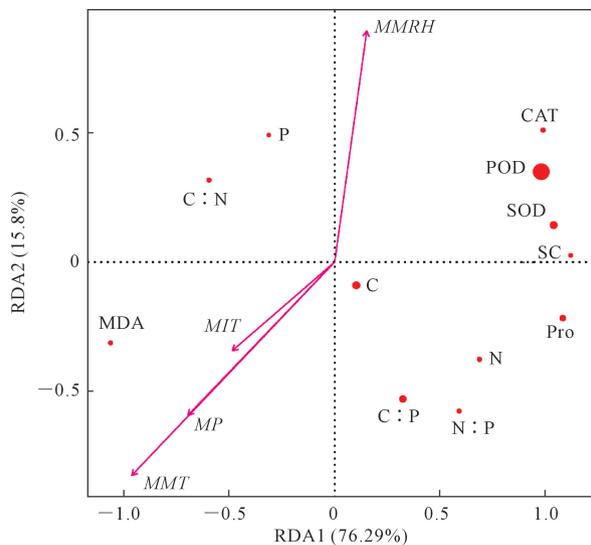


注: * *、* 分别代表显著性差异为 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 。

Note: * *, * indicate significant differences at levels $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

图 1 沙冬青叶片化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量相关性分析

Fig.1 Correlation analysis of stoichiometry, antioxidant enzymes, membrane lipid peroxidation products and osmolyte content in leaves of *A. mongolicus*



注:图中圆点的大小与指标数值成正比。

Note: The size of the dots in the figure is directly proportional to the size of the indicator values.

图 2 沙冬青叶片化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量与气候因子 RDA 分析

Fig.2 RDA analysis of stoichiometry, antioxidant enzymes, membrane lipid peroxidation products and osmolyte content of *A. mongolicus* leaves and climatic factors

化酶活性、渗透调节物质含量中, *MMT* 对除 Pro 含量外的其他指标均影响显著, *MP* 对 SC、MDA 含量, SOD、CAT 活性影响显著, *MIT* 对 CAT、POD 活性和 MDA 含量影响显著。 *MMRH* 对膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量均影响不显著 ($P > 0.05$), 化学计量指标中只有 P、C : P、N : P 影响显著。综上所述, 沙冬青叶片化学计量特征受气候因子影响较小, 膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透

调节物质含量受气候因子影响相对较大。

3 讨论

在长期的自然选择中, 植物会通过改变其对养分的吸收来适应环境的变化和胁迫, 从而形成植物化学计量特征, 即植物各器官的元素含量受到所处的生境(气候、土壤、生态系统类型)影响^[20]。本试验结果显示荒漠超旱生常绿阔叶小灌木沙冬青叶片 C 平均含量为 $591.50 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 高于全球陆生植物叶片 ($464.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[21]、中国草地生态系统 ($438.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[6]、中国东部南北森林样带 ($480.10 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[22]、黄土高原植物 ($438.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[23], 也高于同处荒漠生境的阿拉善典型荒漠植物均值 ($379.01 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24]、东阿拉善-西鄂尔多斯 9 种典型荒漠植物均值 ($435.07 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[17], 可能由于沙冬青生境为西北荒漠, 年降水量低、日照强度大、昼夜温差大、土壤相对贫瘠, 供其进行光合作用水分缺乏, 因此生长相对较缓慢, 光合作用制造的有机物质能够被大量储存; 同时, 作为常绿阔叶植物, 沙冬青光合作用能力和时间均较落叶植物长, 从而造成叶片中 C 含量较高, 进而增强逆境适应性。

本试验结果显示沙冬青叶片 N 平均含量 $25.61 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 高于全球陆生植物叶片 ($20.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[21]、中国东部南北森林样带 ($18.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[22]、中国陆地植物 ($19.70 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[25]、黄土高原植物 ($24.10 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) N 含量^[23], 也高于同为荒漠生境的北方典型荒漠植物 ($24.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[26]、阿拉善典型荒漠植物 ($10.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24]、东阿拉善-西鄂尔多斯 9 种典型荒漠植物 N 含量均值 ($23.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[17], 但低于中国草地生态系统 N 含量均值 ($27.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[6],

表 4 沙冬青叶片化学计量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量与气候因子线性回归分析

Table 4 Linear regression analysis equation of stoichiometry, antioxidant enzymes, membrane lipid peroxidation products and osmolyte content of *A. mongolicus* leaves and climatic factors

指标 Index	月平均温度 <i>MMT</i>			月平均相对湿度 <i>MMRH</i>		
	回归方程 Regression equation	R^2	P	回归方程 Regression equation	R^2	P
C	$y=0.00002x+6.3817$	0.0001	>0.05	$y=-0.0447x+6.4036$	0.005	>0.05
N	$y=-0.0005x+3.2461$	0.0068	>0.05	$y=-0.3411x+3.404$	0.0558	>0.05
P	$y=-0.0023x+0.3004$	0.0528	>0.05	$y=1.1058x-0.2626$	0.2414	<0.05
C : N	$y=0.0005x+3.1355$	0.0068	>0.05	$y=0.2964x+2.9996$	0.0389	>0.05
C : P	$y=0.0023x+6.0812$	0.0514	>0.05	$y=-1.1505x+6.6661$	0.2494	<0.05
N : P	$y=0.0017x+2.9457$	0.0192	>0.05	$y=-1.447x+3.6665$	0.2538	<0.05
SC	$y=-0.0216x+2.1562$	0.4049	<0.01	$y=0.7706x+1.5026$	0.0098	>0.05
Pro	$y=-0.0054x+5.5232$	0.1733	>0.05	$y=-0.429x+5.6593$	0.0206	>0.05
SOD	$y=-0.0214x+6.5902$	0.3006	<0.05	$y=0.0561x+6.284$	0.0000	>0.05
CAT	$y=-0.0275x+3.3164$	0.6909	<0.01	$y=2.8287x+1.5929$	0.1391	>0.05
POD	$y=-0.0101x+9.1064$	0.5949	<0.01	$y=1.3142x+8.3402$	0.1908	>0.05
MDA	$y=0.0348x+2.2773$	0.5684	<0.01	$y=-2.7434x+4.0546$	0.0673	>0.05
指标 Index	月降水量 <i>MP</i>			月光照时间 <i>MIT</i>		
	回归方程 Regression equation	R^2	P	回归方程 Regression equation	R^2	P
C	$y=0.0001x+6.3808$	0.0004	>0.05	$y=-0.00002x+6.3857$	0.0004	>0.05
N	$y=0.0018x+3.2226$	0.0160	>0.05	$y=-0.0006x+3.3922$	0.1329	>0.05
P	$y=-0.001x+0.2805$	0.0021	>0.05	$y=-0.0008x+0.4703$	0.0931	>0.05
C : N	$y=-0.0016x+3.1582$	0.0128	>0.05	$y=0.0006x+2.9935$	0.1167	>0.05
C : P	$y=0.0011x+6.1004$	0.0025	>0.05	$y=0.0008x+5.9154$	0.0855	>0.05
N : P	$y=0.0028x+2.9421$	0.0099	>0.05	$y=0.0002x+2.9219$	0.0031	>0.05
SC	$y=-0.0444x+2.2975$	0.3511	<0.01	$y=-0.0038x+2.8087$	0.1710	>0.05
Pro	$y=-0.0111x+5.5583$	0.1490	>0.05	$y=-0.0011x+5.7168$	0.0927	>0.05
SOD	$y=-0.0643x+6.9231$	0.5561	<0.01	$y=-0.0006x+6.4476$	0.0028	>0.05
CAT	$y=-0.0582x+3.5122$	0.635	<0.01	$y=-0.0042x+3.997$	0.2228	<0.05
POD	$y=-0.0124x+9.0925$	0.1831	>0.05	$y=-0.003x+9.7103$	0.7100	<0.01
MDA	$y=0.0689x+2.0744$	0.4579	<0.01	$y=0.0063x+1.1896$	0.2521	<0.05

沙冬青叶片高 N 含量可能与其作为豆科植物,具备固氮能力有关。另外,沙冬青常年处于干旱胁迫下,需要积累脯氨酸、可溶性蛋白等含 N 物质,增加细胞的渗透压,从而缓解干旱带来的影响。

沙冬青叶片 P 平均含量分别为 $1.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 低于全球陆地植物 ($1.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[21]、中国东部南北森林样带 ($2.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[22]、中国陆生植物叶片 ($1.50 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[25]、中国草地生态系统 ($1.9 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[6]、黄土高原 ($1.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[23] 等地区,也低于北方典型荒漠 ($1.74 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[26],但高于阿拉善典型荒漠植物均值 ($1.04 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[24] 和东阿拉善-西鄂尔多斯 9 种典型荒漠植物均值 ($1.18 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[17],综上所述,沙冬青叶片 C、N 含量较高,而 P 含量偏低。

元素 C 主要在叶片中富集,通常叶片 C 含量越高,光合速率越低,生长速率越慢,对外界恶劣环境的防御能力越强,沙冬青作为荒漠区常绿阔叶植物,其生长相对缓慢,需要通过光合作用为自己制造足够的有机物质,生产并储存大量的有机物质,

增强逆境适应性^[27]。作为豆科植物,沙冬青根系具有固氮能力,较高的 N 含量可能与其生长的干旱环境有关。而沙冬青叶片中的 P 含量普遍偏低,可能因为采样分布区风蚀作用强烈,致使土壤中 P 大量流失,根系可以吸收和利用的 P 养分不足造成。

生态化学计量比特征对植物生长发育和养分供给状况具有指示作用,其中叶片 C : N 和 C : P 的比值越大,意味着植物吸收营养元素时所能同化 C 的能力越强,反映了植物对营养元素的吸收与利用效率^[28]。本试验结果 C : N 均值为 23.25,低于中国东部森林南北样带 (29.10)^[22],但高于黄土高原植物 (21.2)^[23]、中国草地生态系统 (17.9)^[6]、东阿拉善-西鄂尔多斯 9 种典型荒漠植物均值 (19.43)^[17],与全球陆生植物叶片 (23.80)^[21] 相近,表明沙冬青在养分贫瘠生境中有较高的固碳优势和养分利用策略。生长速率理论认为元素化学计量特征与植物生长速率有很强的相关性,生长速率较快的植物和新陈代谢速率快的器官具有低的 C : P 和 N : P,而 P 的含量呈增加趋势^[29]。董雪等^[30]

研究表明沿降雨梯度的增加,沙冬青整株灌木和各器官的 C : N、C : P、N : P 均呈下降趋势。N : P 阈值假说认为叶片中的 N : P 比值可以指示植物生长活动受限制的元素,植物 N : P 比值小于 14 倾向于受 N 限制,而 N : P 比值大于 16 则倾向于受 P 限制,介于 14 和 16 之间受 N 和 P 的共同限制^[31]。张珂等^[24]研究表明阿拉善荒漠 52 个典型群落类型的 54 种荒漠植物叶片 C、N、P 含量和 N : P 明显偏低, N : P < 14,说明阿拉善荒漠植物在受 N、P 共同作用的同时更易受 N 限制。李玉霖等^[26]研究发现北方典型荒漠及荒漠化地区科尔沁沙地和毛乌素沙地植物叶片 P 含量较高,塔里木盆地、准噶尔盆地以及阿拉善高原的大部分植物叶片 N : P > 16,科尔沁沙地的大部分植物叶片 N : P < 14。马琴等^[32]研究表明沙冬青叶片 N : P 平均值为 13.3,生长主要受 N 元素限制。但本试验结果显示沙冬青叶片中 N : P 比值范围为 15.55~29.25,均值为 19.75,与董雪等^[30]研究报道沙冬青叶片的 N : P 比值范围为 16.07~29.66 结果一致,但高于全球尺度(13.80)^[21]、中国东部南北样带(11.50)^[22]和中国陆地植物(18.00)^[25],与阿拉善-西鄂尔多斯(19.94)^[17]相近,根据 N : P 阈值假说,表明沙冬青生长主要受 P 限制,P 限制是否和不同季节土壤有效 P 的供应能力有关,还有待结合土壤养分状况做进一步研究。

逆境胁迫能造成植物体内活性氧大量积累和细胞失水。MDA 含量可以通过反映膜脂过氧化损伤的程度来表现干旱胁迫对植物的影响,CAT、SOD、POD 都是细胞抗氧化酶系统的重要成员,能清除活性氧(ROS),Pro 和 SC 是植物体内主要的渗透调节物质,减少细胞失水,二者的积累能够减少逆境对植物的损害,帮助植物更好地适应逆境^[33]。赵峰侠等^[34]研究了新疆沙冬青(*A. nanus*)叶片中可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸的季节变化与主要环境因子(月平均气温、空气相对湿度)和光合有效辐射的关系,结果表明可溶性糖与气温、光照呈极显著负相关,与空气相对湿度呈极显著正相关,游离脯氨酸与空气相对湿度呈显著正相关,可溶性蛋白与空气相对湿度呈显著正相关。本试验通过线性回归分析表明,膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量受气候因子影响相对较大,MMRH 对膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量影响均不显著($P > 0.05$),MMT 对除 Pro 外的其他膜脂过氧化产物、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量均影响显著,MP 只对 SC、SOD、CAT 和 MDA 影响显著,MIT 对 CAT、POD 和 MDA 影响显

著。相对于化学计量特征,抗氧化酶活性对环境变化更敏感,取样前数天或者当月的气候波动也会引起它们的变化。本试验用气候数据月平均值和取样时间点的样品测定指标做了分析,后续研究中建议增加针对取样时间点的实时气候数据与抗氧化酶活性的分析。

4 结 论

通过对沙冬青幼叶期、盛叶期、老叶期 I 和老叶期 II 等 4 个叶生长期的 C、N、P 化学计量特征与抗逆生理特性变化研究发现,叶片 C 含量随叶期变化无显著差异,N 含量先平稳后显著增高,P 含量先升高后降低。SC、Pro 含量和 SOD 活性先降低后升高,CAT 活性呈降-升-降波动变化,POD 活性一直升高,MDA 含量呈先升高后降低趋势。沙冬青通过保持持续较高的叶片 C、N 含量、N : P、C : P 等化学计量特征,改变抗逆生理特性适应逆境,其中化学计量特征受气候因子影响较小,抗逆生理特性受气候因子影响相对较大。

参 考 文 献:

- [1] 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(7):682-713.
TIAN D, YAN Z B, FANG J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 682-713.
- [2] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报,2010,34(1):2-6.
HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 2-6.
- [3] 程瑞梅,王娜,肖文发,等.陆地生态系统生态化学计量学研究进展[J].林业科学,2018,54(7):130-136.
CHENG R M, WANG N, XIAO W F, et al. Advances in studies of ecological stoichiometry of terrestrial ecosystems[J]. Scientia Silvae-Sinicae, 2018, 54(7): 130-136.
- [4] 任书杰,于贵瑞,陶波,等.中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J].环境科学,2007,28(12):2665-2673.
REN S J, YU G R, TAO B, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environmental Science, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [5] 何念鹏,张佳慧,刘聪聪,等.森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析[J].生态学报,2018,38(18):6359-6382.
HE N P, ZHANG J H, LIU C C, et al. Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north-east transect of eastern China (NETEC)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6359-6382.
- [6] HE J S, FANG J Y, WANG Z H, et al. Stoichiometry and large-scale

- patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China [J]. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [7] YU Q, CHEN Q S, ELSER J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [8] GENG Y, MA WH, WANG L, et al. Linking above-and belowground traits to soil and climate variables: an integrated database on China's grassland species [J]. *Ecology*, 2017, 98(5): 1471.
- [9] 张义, 程杰, 苏纪帅, 等. 长期封育演替下典型草原植物群落生产力与多样性关系 [J]. *植物生态学报*, 2022, 46(2): 176-187.
- ZHANG Y, CHENG J, SU J S, et al. Diversity-productivity relationship of plant communities in typical grassland during the long-term grazing exclusion succession [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(2): 176-187.
- [10] HAN W X, FANG J Y, REICH P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China [J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [11] TANG ZY, XU WT, ZHOU G Y, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [12] TIAN D, KATTGE J, CHEN Y H, et al. A global database of paired leaf nitrogen and phosphorus concentrations of terrestrial plants [J]. *Ecology*, 2019, 100(9): e02812.
- [13] XIE Y J, LI F, XIE Y H. Contrasting global patterns and trait controls of major mineral elements in leaf [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(8): 1452-1461.
- [14] 马惠成, 李小伟, 杨君珑, 等. 蒙古沙冬青群落区系组成及分类研究 [J]. *西北植物学报*, 2020, 40(4): 706-716.
- MA H C, LI X W, YANG J L, et al. Study on the community classification and floristic composition of *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(4): 706-716.
- [15] 李晓燕, 廖里平, 高永, 等. 沙冬青属植物研究进展 [J]. *草地学报*, 2017, 25(5): 921-926.
- LI X Y, LIAO L P, GAO Y, et al. Research progress on *Ammopiptanthus* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(5): 921-926.
- [16] 杨舒怡, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2016, 45(5): 481-489.
- YANG S Y, CHEN X Y, HUI W K, et al. Progress in responses of antioxidant enzyme systems in plant to environmental stresses [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2016, 45(5): 481-489.
- [17] 刘珮, 马慧, 智颖颀, 等. 9 种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析 [J]. *干旱区研究*, 2018, 35(1): 207-216.
- LIU P, MA H, ZHI Y B, et al. Ecological stoichiometric differences of nine typical eremophytes species [J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(1): 207-216.
- [18] 魏亚伟, 张彤, 刘静, 等. 红松叶片与土壤有机碳、氮、磷、钙的空间分布及其化学计量学特征 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2021, 52(4): 419-427.
- WEI Y W, ZHANG T, LIU J, et al. Spatial distribution and stoichiometry characteristics of leaves and soil organic carbon, nitrogen, phosphorus and calcium of the main needle tree species — *Pinus koraiensis* [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2021, 52(4): 419-427.
- [19] 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 化学计量学的季节变化 [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.
- [20] 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 [J]. *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 [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(1): 73-81.
- [21] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [22] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581-586.
- REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the north-south transect of east China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(3): 581-586.
- [23] ZHENG SX, SHANGGUAN Z. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China [J]. *Trees*, 2007, 21: 357-370.
- [24] 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): 6538-6547.
- 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): 6538-6547.
- [25] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [26] 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): 1716-1725.
- 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): 1716-1725.
- [27] 王凯博, 上官周平. 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化 [J]. *生态学报*, 2011, 31(17): 4985-4991.
- WANG K B, SHANG GUAN Z P. Seasonal variations in leaf C, N, and P stoichiometry of typical plants in the Yangou watershed in the loess hilly gully region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(17): 4985-4991.
- [28] 石莎, 陈春, 韩航, 等. 蒙古沙冬青和霸王两种子遗植物化学计量特征与生态适应性 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2018, 40(5): 1042-1052.
- SHI S, CHEN C, HAN H, et al. The stoichiometry and ecological a-

- daptability of two relict plants *Ammopiptanthus mongolicus* and *Zygo-phyllyllum xanthoxylon*[J]. Journal of Yunnan University(Natural Sciences Edition), 2018, 40(5): 1042-1052.
- [29] ÅGREN G I. The C: N: P stoichiometry of autotrophs - theory and observations[J]. Ecology Letters, 2004, 7(3): 185-191.
- [30] 董雪, 海鹭, 韩春霞, 等. 干旱区降雨梯度对沙冬青根-茎-叶生态化学计量特征的影响[J]. 林业科学研究, 2023, 36(5): 60-71.
- DONG X, HAI L, HAN C X, et al. Effects of precipitation gradient on ecological stoichiometric characteristics in root-stem-leaf of *ammopiptanthusmongolicus* in arid region[J]. Forest research, 2023, 36(5): 60-71.
- [31] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. The New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [32] 马琴, 梁咏亮, 余殿, 等. 沙冬青叶片化学计量特征及其驱动因素[J]. 应用生态学报, 2024, 35(4): 909-916.
- MA Q, LIANG Y L, YU D, et al. Characteristics of leaf stoichiometry and the driving factors of *Ammopiptanthus mongolicus*, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(4): 909-916.
- [33] 孙天国, 张梅娟, 马天意, 等. 亚精胺对渗透胁迫下甜瓜幼苗膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2024, 42(1): 177-184.
- SUN T G, ZHANG M J, MA T Y, et al. Effects of spermidine on membrane lipid peroxidation and antioxidative system of melon seedling under osmotic stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2024, 42(1): 177-184.
- [34] 赵峰侠, 尹林克, 牟书勇. 新疆沙冬青(*Ammopiptanthus nanus*)渗透调节物质的季节变化与环境因子的关系[J]. 干旱区地理, 2008, 31(5): 665-672.
- ZHAO F X, YIN L K, MU S Y. Relationship between seasonal variations in osmolytes of *Ammopiptanthus nanus* and environmental factors [J]. Arid Land Geography, 2008, 31(5): 665-672.
-
- (上接第 232 页)
- [15] 王瑜, 魏琛琛, 杨培岭, 等. 保水剂与氮磷肥配施对雨养玉米生长的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2018, 36(9): 903-908.
- WANG Y, WEI C C, YANG P L, et al. Effects of super absorbent polymer and nitrogen-phosphorus fertilizers on growth of rain-fed maize[J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2018, 36(9): 903-908.
- [16] 孟婷婷, 魏静. 保水剂(PAM)施用量对尿素氮挥发的影响[J]. 绿色科技, 2022, 24(2): 123-125.
- MENG T T, WEI J. Effects of water-retaining agent (PAM) on ammonia volatilization under different moisture conditions[J]. Journal of Green Science and Technology, 2022, 24(2): 123-125.
- [17] 侯贤清, 汤京, 余龙龙, 等. 秋耕覆盖对马铃薯生长及水分利用效率的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2016, 34(2): 165-172.
- HOU X Q, TANG J, YU L L, et al. Effect of autumn mulching tillage on growth and water use efficiency of potato [J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2016, 34(2): 165-172.
- [18] 魏蓉, 田晓飞, 翟胜, 等. 包膜尿素与保水剂配施对冬小麦生长和氮素利用的影响[J]. 土壤通报, 2020, 51(4): 936-942.
- WEI R, TIAN X F, ZHAI S, et al. Effects of polymer coated Urea combined with super absorbed polymer on yield and nitrogen use efficiencies of winter wheat [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2020, 51(4): 936-942.
- [19] 荣俊冬, 凡莉莉, 陈礼光, 等. 不同用量保水剂对沿海沙地麻竹生理特征的影响[J]. 南方农业学报, 2019, 50(2): 323-329.
- RONG J D, FAN L L, CHEN L G, et al. Effects of different dosages of super absorbent polymers (SAP) on physiological indexes of *Dendrocalamus latiflorus* in coastal sand [J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(2): 323-329.
- [20] 李荣, 夏雷, 王艳丽, 等. 滴灌下施用保水剂对土壤水肥及玉米收益的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2018, 36(12): 1337-1344.
- LI R, XIA L, WANG Y L, et al. Effects of water-retaining agent dose on soil water and nutrient contents, maize yield and economic benefit under drip irrigation [J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2018, 36(12): 1337-1344.
- [21] 田露, 刘景辉, 米俊珍, 等. 缩行带状种植和保水剂对滴灌燕麦根系和叶片衰老特性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2023, 42(7): 1-9.
- TIAN L, LIU J H, MI J Z, et al. Impact of planting spacing and soil amendment with water absorbent on root and leave senescence traits of drip irrigated oat [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2023, 42(7): 1-9.
- [22] 张力, 周成城, 徐文达, 等. 保水剂与氮肥对鼓竹竹光合特性和叶绿素荧光特性的影响[J]. 热带作物学报, 2020, 41(1): 83-88.
- ZHANG L, ZHOU C C, XU W D, et al. Effects of water-retaining agent and nitrogen fertilizer on photo-synthetic characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics of *Bambusa tuldooides cv. swolleninternode* [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(1): 83-88.
- [23] 王春芳, 李喜凤, 张晓莲, 等. 保水剂在农业生产应用上的研究进展[J]. 现代农业科技, 2019, (12): 199.
- WANG C F, LI X F, ZHANG X L, et al. Research progress of water retention agents in agricultural production application [J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2019, (12): 199.
- [24] 魏全全, 苟久兰, 张萌, 等. 保水剂和脲酶抑制剂对贵州高山甘蓝生长的影响[J]. 节水灌溉, 2022, (8): 114-120.
- WEI Q Q, GOU J L, ZHANG M, et al. Effects of water retention agent and urease inhibitor on the growth of Guizhou alpine cabbage [J]. Water Saving Irrigation, 2022, (8): 114-120.