



## 荒漠草原4种优势植物叶片化学计量内稳性特征

霍新茹 沈艳 马红彬 王国会 陆颖 洪乐乐 张小菊 胡艳 马登宝 李东

### Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis characteristics of four dominant plants in a desert steppe

HUO Xinru, SHEN Yan, MA Hongbin, WANG Guohui, LU Ying, HONG Lele, ZHANG Xiaojun, HU Yan, MA Dengbao, LI Dong

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0356>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 极端干旱区3种荒漠植物叶和根碳氮磷化学计量特征对氮添加的响应

Responses of stoichiometric characteristics of C, N, and P in leaves and roots of three desert plants to nitrogen addition in extreme arid areas

草业科学. 2022, 39(11): 2284 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0759>

#### 长江源区退化高寒草甸植物和土壤化学计量特征

Vegetation and soil stoichiometry characteristics of degraded alpine meadows in the source region of the Yangtze River

草业科学. 2024, 41(5): 1029 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0090>

#### 封育对荒漠草原优势植物根系性状特征的影响

Effects of grazing exclusion on root trait characteristics of dominant plants in the desert steppe

草业科学. 2023, 40(6): 1507 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0443>

#### 不同形式氮添加对草甸草原土壤磷素含量和碳氮磷化学计量特征的影响

Effects of adding different types of nitrogen on soil phosphorus content and stoichiometric carbon, nitrogen, and phosphorus characteristics in meadow grassland

草业科学. 2023, 40(7): 1793 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0427>

#### 荒漠草原植被及土壤生态化学计量对降水的响应

Responses of vegetation and soil ecological stoichiometry to precipitation in desert steppe

草业科学. 2022, 39(5): 864 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0357>

#### 基于Meta分析的围栏封育和人工植被建设对北方风沙区植物土壤碳氮磷化学计量的影响

Effects of fencing enclosure and artificial vegetation construction on the stoichiometry characteristics of plant – soil carbon, nitrogen, and phosphorus in northern sandy areas based on Meta-analysis

草业科学. 2024, 41(4): 856 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0999>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0356

霍新茹, 沈艳, 马红彬, 王国会, 陆颖, 洪乐乐, 张小菊, 胡艳, 马登宝, 李东. 荒漠草原 4 种优势植物叶片化学计量内稳性特征. 草业科学, 2024, 41(9): 2063-2071.

HUO X R, SHEN Y, MA H B, WANG G H, LU Y, HONG L L, ZHANG X J, HU Y, MA D B, LI D. Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis characteristics of four dominant plants in a desert steppe. Pratacultural Science, 2024, 41(9): 2063-2071.

## 荒漠草原 4 种优势植物叶片化学 计量内稳性特征

霍新茹<sup>1</sup>, 沈艳<sup>1,2,3,4</sup>, 马红彬<sup>1,2,3,4</sup>, 王国会<sup>1,2,3,4</sup>, 陆颖<sup>1</sup>,  
洪乐乐<sup>1</sup>, 张小菊<sup>1</sup>, 胡艳<sup>5</sup>, 马登宝<sup>5</sup>, 李东<sup>5</sup>

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏大学农业农村部饲草高效生产模式创新重点实验室, 宁夏 银川 750021;  
3. 宁夏大学宁夏回族自治区草牧业工程技术研究中心, 宁夏 银川 750021; 4. 宁夏大学西北土地退化与生态恢复省部共建  
国家重点实验室培育基地, 宁夏 银川 750021; 5. 宁夏吴忠市红寺堡区林业与草原局, 宁夏 吴忠 751999)

**摘要:** 探讨植物生态化学计量内稳性特征对了解草原植物的生长适应策略具有重要意义。以内蒙古鄂克托前旗荒漠草原牛枝子 (*Lespedeza potaninii*)、苦豆子 (*Sophora alopecuroides*)、短花针茅 (*Stipa breviflora*) 和猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*) 4 种优势植物为研究对象, 研究植物叶片氮、磷内稳性特征及其影响因素。结果表明: 苦豆子叶片 N、N:P 含量显著高于其他 3 种优势植物 ( $P < 0.05$ ), 猪毛蒿叶片 P 含量显著高于其他 3 种优势植物; N 元素内稳性指数 ( $H_N$ ) 以牛枝子最高, 属于稳态型; P 元素内稳性指数 ( $H_P$ ) 以猪毛蒿最高, 属于稳态型; N:P 内稳性指数 ( $H_{N:P}$ ) 以牛枝子最高, 属于弱稳态型。冗余分析结果显示, 土壤全碳和全氮含量对化学计量内稳性变异解释率分别为 56.9% 和 9.9%, 均达到显著水平 ( $P < 0.05$ ), 但其他土壤理化因子对其无显著影响 ( $P > 0.05$ )。综上所述, 在氮含量较低的荒漠草原, 多年生植物 N 内稳性和 N:P 内稳性较高, 采用保守养分策略, 其中 N 内稳性较高的灌木牛枝子适应性更强; 一年生植物 P 内稳性较高, N:P 内稳性比较低, 采用奢侈分配策略; 影响化学计量内稳性主要因子为土壤全碳和全氮含量。

**关键词:** 荒漠草原; 优势植物; 叶片化学计量内稳性; 一年生和多年生植物; 叶片氮磷含量; 土壤理化因子

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2024)09-2063-09

## Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis characteristics of four dominant plants in a desert steppe

HUO Xinru<sup>1</sup>, SHEN Yan<sup>1,2,3,4</sup>, MA Hongbin<sup>1,2,3,4</sup>, WANG Guohui<sup>1,2,3,4</sup>, LU Ying<sup>1</sup>,  
HONG Lele<sup>1</sup>, ZHANG Xiaoju<sup>1</sup>, HU Yan<sup>5</sup>, MA Dengbao<sup>5</sup>, LI Dong<sup>5</sup>

(1. College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 2. Key Laboratory of Forage Efficient Production Mode Innovation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 3. Ningxia Hui Autonomous Region Grass Husbandry Engineering Technology Research Center, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 4. State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 5. Forestry and Grassland Bureau of Hongsibao District, Wuzhong 751999, Ningxia, China)

**Abstract:** Exploring the characteristics of plant stoichiometric homeostasis is important to further understand the growth

收稿日期: 2023-07-04 接受日期: 2023-08-10

基金项目: 中科院“西部之光”青年学者项目 (2021); 宁夏大学红寺堡校地共建项目 (2022); 宁夏高等学校一流学科建设 (草学) 资助项目 (NXYLXK2017A01)

第一作者: 霍新茹 (1998-), 女, 宁夏青铜峡人, 硕士, 研究方向为草地生态. E-mail: 2550507639@qq.com

通信作者: 沈艳 (1984-), 女, 宁夏平罗人, 教授, 博士, 研究方向为草地生态与草地管理. E-mail: nxshenyan@163.com

adaptation strategies of grassland plants. This study selected four dominant plants (*Lespedeza potaninii*, *Sophora alopecuroides*, *Stipa breviflora*, and *Artemisia scoparia*) in the desert steppe of Etuokeqianqi in Inner Mongolia as the research objects. The results indicated that: The contents of N and N : P in leaves of *A. scoparia* were significantly different from those of the other three dominant plants. The content of P in leaves of *A. Artemisia* was also significantly different from those of the other three dominant plants ( $P < 0.05$ ). The N homeostasis index ( $H_N$ ) of *L. potaninii* was the highest among the four dominant plants, belonging to homeostasis. The P homeostasis index ( $H_P$ ) of *A. scoparia* was the highest among the four dominant plants, implying homeostasis. The N : P homeostasis index ( $H_{N:P}$ ) of *L. potaninii* was also the highest among the four dominant plants, belonging to weak homeostasis. The results of RDA analysis showed that the explanation rates of soil total carbon and total nitrogen contents to the stoichiometric homeostasis were 56.9% and 9.9%, respectively, reaching significant levels ( $P < 0.05$ ); the effects of the other soil physical and chemical factors were relatively weak. In conclusion, the endogenous stability of N and N : P of perennial plants were higher in the desert steppe with low nitrogen content, and perennial plants adopted conservative nutrient strategies. The shrub *L. potaninii* showed higher endogenous stability of N and better adaptation. The P internal stability of annual plants was higher but the N : P internal stability was lower, and adopted the luxury allocation strategy. The main factors of stoichiometric homeostasis were soil total carbon and total nitrogen contents.

**Keywords:** desert steppe; dominant plant; leaf stoichiometric homeostasis; annual and perennial plants; leaf nitrogen and phosphorus content; soil physicochemical factors

**Corresponding author:** SHEN Yan E-mail: [nxshenyan@163.com](mailto:nxshenyan@163.com)

内稳性理论是生态化学计量学的核心概念之一,指生物体在面对外界环境中元素可利用性变化的时候保持自身化学计量特征的相对稳定<sup>[1]</sup>。氮、磷是植物生长限制性养分,植物为了应对土壤养分限制的外界环境变化的影响,可以通过生物量分配和向土壤中释放酶等多种生理机制缓冲外部营养供应的不匹配来维持体内养分水平的稳定性和相关功能<sup>[2]</sup>。内稳性指数较高的物种具有更大的资源保守利用潜力,对环境变化的适应能力更强<sup>[3]</sup>。

物种化学计量内稳性的强弱与植物的生态策略和适应性相关,可作为衡量维管植物竞争力和丰度的重要指标<sup>[4]</sup>。互花米草 (*Spartina alterniflora*) 具有很强的入侵性和适应性,从化学计量内稳性角度研究其入侵机制,发现其化学计量内稳性高于本土物种短叶茼蒿 (*Cyperus malaccensis*) 的内稳性<sup>[5]</sup>。在美国中部草原长期研究发现,氮内稳性较高的植物物种比氮内稳性较低的物种更常见,但随着氮素添加,高氮内稳性物种的丰度逐渐减少,而低氮内稳性物种的丰度增加,主要是因为高氮内稳性物种的生长速度缓慢会受到氮沉降的负面影响,而低氮内稳性物种的生长速度快,较高的氮有效性会促进其生长<sup>[6]</sup>。Yu 等<sup>[7]</sup>模拟一系列降水变化预测气候变化

发现,在极端干旱、降水变率增加和降水长期增加,氮内稳性较高的物种对土壤水分有效性变化的生物量响应最小。化学计量平衡和稳定性及其对土壤资源限制变化响应关系表明,内稳性指数可作为预测物种对资源获取和养分利用策略的指标,将植物的化学计量内稳性与土壤环境联系起来,有助于更好地了解干旱生态系统生态适应策略和物种相互作用<sup>[7]</sup>。可见,植物的生态化学计量内稳性特征是植物在长期的进化过程中对环境适应的结果,不同物种或功能群的植物可能具有不同的化学计量内稳性特征。

目前,化学计量内稳态理论在海洋和淡水生态系统中开展了不少研究和验证,在典型草原其与维管植物和生态系统功能、稳定性和物种优势度相关性亦有一些报道<sup>[8-9]</sup>。但总体看,化学计量内稳性仍属于一个新的研究领域,在生态学研究还没有得到应有的重视,并且在陆地生态系统中化学计量内稳性对生物和生态系统过程的调节作用的了解还非常有限。荒漠草原是我国西北主要的草原类型、生境脆弱<sup>[10]</sup>,其植物长期生长在土壤养分贫瘠的干旱生态系统中,已形成独特的生理生态机制<sup>[11]</sup>,探讨荒漠草原植物化学计量内稳性对进一步了解其生态系

统相关机制至关重要<sup>[12]</sup>, 但有关荒漠草原植物生态化学计量调节与适应性策略的相关报道较少, 在物种水平上的研究更为缺乏, 内稳性在荒漠草原生态系统中的特征亟待进一步明确。研究发现, 植物的内稳性与其优势度大小相关, 优势物种的内稳性指数高于其他物种<sup>[6-7]</sup>。短花针茅 (*Stipa breviflora*)、牛 枝 子 (*Lespedeza potaninii*)、苦 豆 子 (*Sophora alopecuroides*) 和猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*) 作为鄂克托前旗荒漠草原的优势种, 分布面积较大, 对于维持当地草原生态系统的结构、功能发挥着至关重要的作用<sup>[13]</sup>。与多年生植物相比, 一年生植物表现出叶片寿命短、比叶面积较高和叶养分浓度高等特点, 与多年生植物内稳性特征和资源分配策略不同<sup>[11]</sup>, 对一年生植物和多年生植物内稳性特征的比较更有助于深入了解干旱区物种变化的机制。因此, 本研究以调查鄂托克前旗荒漠草原 4 种优势植物为对象, 探讨叶片 N、P 化学计量特征、内稳性特征及其影响因素, 为进一步从生态化学计量的角度来认识荒漠草原植物的生长适应策略、深入了解荒漠草原植物的适应性提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古鄂托克前旗 (106°30′~108°30′ E, 37°38′~38°30′ N), 海拔 1 314 m, 年均气温 6.5 ℃, ≥ 10 ℃ 有效积温 2 800~3 000 ℃·d, 无霜期 130~140 d。年均降水量 150~300 mm, 降水

主要集中于 7 月—9 月, 年蒸发量 2 400~2 600 mm。植被类型属于荒漠草原, 主要分布有短花针茅、白刺 (*Nitraria tangutorum*)、盐爪爪 (*Kalidium foliatum*)、牛枝子、猪毛蒿、猪毛菜 (*Salsola collina*)、苦豆子等。

1.2 样地设置

在前期调查的基础上, 考虑植物科属、多年生和一年生等特征, 选择内蒙古自治区鄂托克前旗荒漠草原分布面积较大的牛枝子、苦豆子、短花针茅和猪毛蒿 4 种优势植物为研究对象, 设置调查样地。其中, 牛枝子群落 20 个样地, 苦豆子群落 14 个样地, 短花针茅群落 20 个样地, 猪毛蒿群落 8 个样地, 样地面积为 80 m × 80 m, 样地间间距不少于 2 km, 共计 62 个样地, 在每个样地内按对角线设置 3 个 1 m × 1 m 的草本样方。各群落优势种基本情况如表 1 所列。

1.3 样品采集

于 2019 年 7 月—8 月进行草地调查, 观测样方内植物的高度、密度、频度、盖度及地上生物量。其中高度为自然高度, 密度采用单位面积株数法测定, 样圆法测定频度, 针刺法测定盖度, 以 1 m × 1 m 样方 (草本) 中各物种的烘干重量计算地上生物量。在样方邻近区域采集牛枝子、苦豆子、短花针茅和猪毛蒿成熟叶片 50 g, 每个物种采集 30 株以上, 分别装入信封袋。同时, 在每个样地内按照“S”形用环刀法测定容重, 取 5 钻表层土壤 (0—20 cm) 混合均匀, 去杂风干研磨过筛后备用。

表 1 荒漠草原 4 种优势植物概况  
Table 1 General situation of four dominant plants in desert steppe

| 物种<br>Species                           | 科属<br>Family and<br>genus                   | 生活型<br>Life<br>form             | 海拔<br>Altitude/<br>m | 盖度<br>Cover<br>degree/% | 密度<br>Density/<br>(plant·m <sup>-2</sup> ) | 重要值<br>Importance<br>value | 样地数<br>Number of<br>plots |
|-----------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------|----------------------|-------------------------|--------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|
| 牛枝子<br><i>Lespedeza<br/>potaninii</i>   | 豆科胡枝子属<br>Leguminosae<br><i>Lespedeza</i>   | 多年生半灌木<br>Perennial<br>subshrub | 1 360.94             | 8.80 ± 0.89             | 10.10 ± 1.48                               | 0.37 ± 0.13                | 20                        |
| 苦豆子<br><i>Sophora<br/>alopecuroides</i> | 豆科槐属<br>Leguminosae<br><i>Styphnolobium</i> | 多年生草本<br>Perennial<br>herb      | 1 359.65             | 7.88 ± 1.66             | 2.46 ± 1.38                                | 0.49 ± 0.31                | 14                        |
| 短花针茅<br><i>Stipa<br/>breviflora</i>     | 禾本科针茅属<br>Poaceae<br><i>Stipa</i>           | 多年生草本<br>Perennial<br>herb      | 1 363.71             | 10.54 ± 0.13            | 8.67 ± 1.74                                | 0.38 ± 0.26                | 20                        |
| 猪毛蒿<br><i>Artemisia<br/>scoparia</i>    | 菊科蒿属<br>Asteraceae<br><i>Artemisia</i>      | 一年生草本<br>Annual<br>herb         | 1 345.05             | 22.05 ± 2.22            | 154.94 ± 1.69                              | 0.27 ± 0.28                | 8                         |

### 1.4 测定项目与方法

采集的植物叶片 65 ℃ 下烘干至恒重, 将烘干后的植物叶片磨碎过 0.149 mm 筛, 保存于自封袋中, 用于测定植物叶片养分含量的测定。其中植物和土壤全氮含量采用  $\text{H}_2\text{SO}_4$  消煮、全自动凯氏定氮仪测定<sup>[14]</sup>; 植物全磷含量采用  $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$  消煮、钒钼黄显色比色法测定; 土壤有机质含量测定采用重铬酸钾氧化-外加加热法测定, 土壤碱解氮含量采用碱解-扩散法测定, 全磷含量采用  $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$  消煮、比色法测定, 速效磷含量采用  $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{NaHCO}_3$  浸取-钼锑抗比色法测定, 速效钾含量采用  $\text{NH}_4\text{OAc}$  浸提-火焰光度法测定; 土壤机械组成使用马尔文激光粒度仪测定。

### 1.5 数据分析

物种重要值的计算:

$$IV = (D_r + C_r + B_r)/3。$$

式中:  $IV$  表示重要值,  $D_r$  表示相对多度,  $C_r$  表示相对盖度,  $B_r$  表示相对生物量。

生态化学计量内稳性指数 ( $H$ )<sup>[1]</sup>:

$$H = \frac{\lg(x)}{\lg(y) - \lg(c)}。$$

式中:  $y$  为植物氮、磷含量 (干重 %) 或氮磷比,  $x$  为土壤无机氮、有效磷含量或氮磷比,  $c$  为拟合常数。利用 Origin 2021 软件拟合物种 N、P 及 N:P 的内稳性指数, 当回归分析显著时 ( $P < 0.1$ ), 根据内稳性指数大小可将物种划分为 4 类:  $H > 4$  为稳态型,  $2 < H < 4$  为弱稳态型,  $4/3 < H < 2$  为弱敏感型,  $H < 4/3$  为敏

感型; 回归关系不显著 ( $P > 0.1$ ), 为“绝对稳态”<sup>[15]</sup>。

采用 Excel 2010 软件整理植物和土壤样品数据, 采用 SPSS 23.0 软件进行方差分析, 并利用 Origin 2021 进行绘图, 采用 Canoco 5.0 软件对内稳性与土壤理化因子进行冗余分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 4 种优势植物叶片 N、P 化学计量特征

4 种优势植物叶片 N 含量存在明显差异 (图 1), N 含量的变化范围为  $16.64\sim 38.10\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 苦豆子叶片 N 含量最高, 为  $34.52\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。4 种优势植物叶片 P 含量在  $1.07\sim 4.11\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 猪毛蒿叶片 P 含量显著高于其他 3 种优势植物 ( $P < 0.05$ ), 达到  $2.35\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 其他 3 种优势植物间叶片 P 含量无显著差异 ( $P > 0.05$ )。4 种优势植物叶片 N:P 存在差异, 苦豆子叶片 N:P 最高, 猪毛蒿 N:P 最低, 为 13.41。

### 2.2 4 种植物群落土壤 N、P 化学计量特征

4 种优势植物土壤速效氮含量存在差异 (图 2), 在  $3.09\sim 8.09\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 以牛枝子和苦豆子为优势种的群落土壤具有较高的速效 N 含量, 平均值分别为  $5.09$  和  $5.71\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。4 种优势植物土壤速效磷含量为  $0.90\sim 7.98\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 猪毛蒿的平均值最高, 达到  $3.73\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。除苦豆子以外, 其他 3 种优势植物土壤 N:P 差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 苦豆子群落高于其他 3 个群落。

### 2.3 4 种优势植物叶片化学计量内稳性特征

利用生态化学计量内稳性模型回归拟合, 4 种

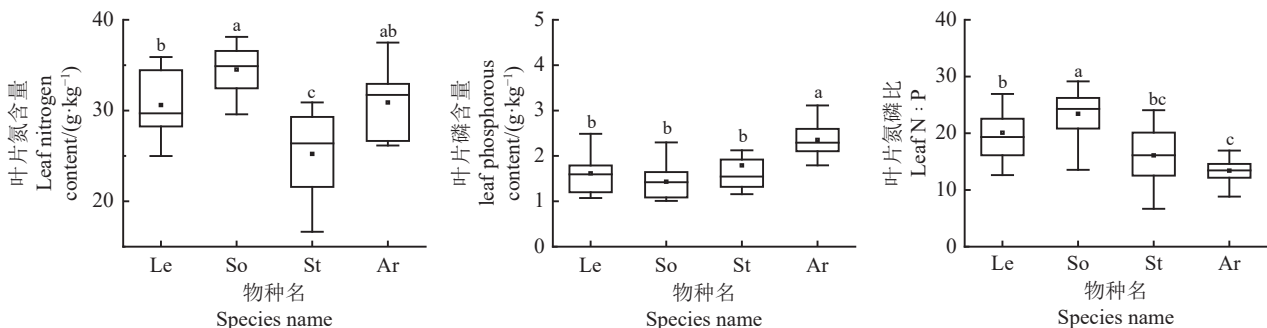


图 1 荒漠草原 4 种优势植物叶片 N、P 化学计量特征

Figure 1 N and P stoichiometry characteristics of four dominant plants in a desert steppe

Le, 牛枝子; So, 苦豆子; St, 短花针茅; Ar, 猪毛蒿; 不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ); 下表同。

Le, *Lespedeza potaninii*; So, *Sophora alopecuroides*; St, *Stipa breviflora*; Ar, *Artemisia scoparia*. Different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level; This is applicable for the following table as well.

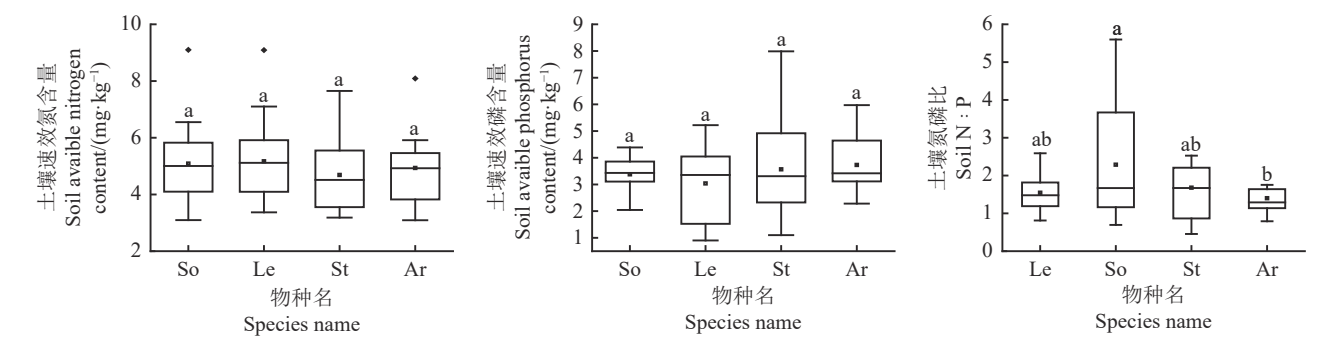


图 2 土壤 N、P 化学计量特征  
Figure 2 N and P stoichiometry characteristics of soil

优势植物叶片 N、P 及 N:P 内稳性指数 (H) 均显著 ( $P < 0.1$ ) 呈现不同的内稳性特征 (表 2)。N 元素, 牛枝子叶片  $H_N$  为 5.88, 为稳态型; 苦豆子和短花针茅  $H_N$  介于 2~4, 为弱稳态型; 猪毛蒿叶片  $H_N$  最低, 为 2.83, 为弱稳态型。P 元素, 猪毛蒿叶片  $H_P$  最高, 为稳态型; 牛枝子、苦豆子和短花针茅叶片  $H_P$  处于 2~4, 为弱稳态型。短花针茅叶片  $H_{N:P}$  处于 2~4, 为弱稳态型; 牛枝子和苦豆子叶片  $H_{N:P}$  处于 2~4, 为弱稳态型; 猪毛蒿叶片  $H_{N:P}$  处于  $4/3 < H < 2$ , 为弱敏感型。

2.4 植物叶片化学计量内稳性与土壤因子的关系

以土壤基本理化因子为环境变量, 植物叶片

N、P 及 N:P 内稳性指数为响应变量进行冗余分析 (RDA)。其中第 1 主成解释释量为 29.65%, 第 2 主成解释释量为 41.49%, 两个排序轴累积解释内稳性与土壤理化因子变化关系的 71.14% (图 3)。N、P 内稳性均与黏粒含量正相关, 与砂粒含量负相关; 土壤有机质和容重对 P 内稳性具有正相关影响。土壤理化因子对化学计量内稳性影响表现为全碳 > 全氮 > 容重 > 速效磷 > 全磷 > 砂粒含量 > 碱解氮 > 有机质 > 速效钾 > 黏粒含量 (表 3), 其中全碳与全氮含量显著影响二者之间的关系 ( $P < 0.05$ )。由此可见, 化学计量内稳性受多种土壤理化因子的复合影响, 土壤全碳与全氮含量是影响两者关系的主要因素。

表 2 荒漠草原 4 优势植物叶片 N、P 内稳性指数  
Table 2 Stoichiometric homeostasis indexes for four dominant plants in a desert steppe

| 物种<br>Species                       | 指标<br>Index | 内稳性指数(H)<br>Homeostasis index | $R^2$ | $P$  | 拟合方程<br>Fitted equation    | 类型<br>Type           |
|-------------------------------------|-------------|-------------------------------|-------|------|----------------------------|----------------------|
| 牛枝子<br><i>Lespedeza potaninii</i>   | N           | 5.88                          | 0.11  | 0.03 | $\lg y = 1.36 + 0.17\lg x$ | 稳态型 Homeostasis      |
|                                     | P           | 3.84                          | 0.15  | 0.02 | $\lg y = 0.05 + 0.26\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | N:P         | 3.33                          | 0.12  | 0.02 | $\lg y = 1.21 + 0.30\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
| 苦豆子<br><i>Sophora alopecuroides</i> | N           | 3.70                          | 0.11  | 0.03 | $\lg y = 1.33 + 0.27\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | P           | 4.00                          | 0.62  | 0.05 | $\lg y = 0.07 + 0.25\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | N:P         | 2.94                          | 0.19  | 0.02 | $\lg y = 1.26 + 0.27\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
| 短花针茅<br><i>Stipa breviflora</i>     | N           | 3.13                          | 0.20  | 0.04 | $\lg y = 0.58 + 0.32\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | P           | 2.84                          | 0.17  | 0.03 | $\lg y = 0.19 + 0.35\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | N:P         | 3.13                          | 0.13  | 0.05 | $\lg y = 0.32 + 0.26\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
| 猪毛蒿<br><i>Artemisia scoparia</i>    | N           | 2.86                          | 0.19  | 0.06 | $\lg y = 1.22 + 0.35\lg x$ | 弱稳态 Weak homeostasis |
|                                     | P           | 5.88                          | 0.10  | 0.04 | $\lg y = 0.30 + 0.17\lg x$ | 稳态型 Homeostasis      |
|                                     | N:P         | 1.52                          | 0.10  | 0.09 | $\lg x = 0.53 + 0.66\lg x$ | 弱敏感型 Plastic         |

表 3 土壤环境变量解释的重要性排序与显著性检验结果  
Table 3 Importance ranking and significance test results of soil environmental variables interpretation

| 土壤理化因子<br>Soil physicochemical factors | 解释量<br>Explains/% | 贡献量<br>Contribution/% | <i>F</i> | <i>P</i> | 重要性排序<br>Important ranking |
|----------------------------------------|-------------------|-----------------------|----------|----------|----------------------------|
| 全碳 Organic carbon                      | 23.7              | 56.9                  | 18.0     | 0.002    | 1                          |
| 全氮 Total nitrogen                      | 4.1               | 9.9                   | 3.2      | 0.012    | 2                          |
| 容重 Bulk density                        | 2.6               | 6.3                   | 2.1      | 0.206    | 3                          |
| 速效磷 Available phosphorous              | 3.1               | 7.4                   | 2.5      | 0.084    | 4                          |
| 全磷 Total phosphorous                   | 1.7               | 3.9                   | 1.4      | 0.248    | 5                          |
| 砂粒含量 Silt content                      | 1.7               | 4.0                   | 1.4      | 0.244    | 6                          |
| 碱解氮 Available nitrogen                 | 1.7               | 4.0                   | 1.4      | 0.258    | 7                          |
| 有机质 Organic matter                     | 1.2               | 2.8                   | 1.0      | 0.356    | 8                          |
| 速效钾 Available potassium                | 0.6               | 1.4                   | 0.5      | 0.576    | 9                          |
| 黏粒含量 Clay content                      | 0.3               | 0.8                   | 0.3      | 0.728    | 10                         |

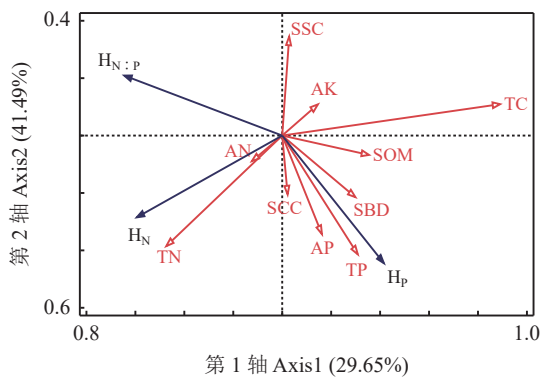


图 3 土壤理化因子对植物叶片化学计量内稳性的影响  
Figure 3 Effects of soil physicochemical factors on the stoichiometric homeostasis of plant leaves

$H_N$ , 物种 N 内稳性;  $H_P$ , 物种 P 内稳性;  $H_N:P$ , N:P 内稳性; SOM, 有机质; AN, 碱解氮; TN, 全氮; SSC, 土壤砂粒含量; SCC, 黏粒含量; AP, 速效磷; AK, 速效钾; TP, 全磷; SBD, 容重。

$H_N$ , N internal stability of species;  $H_P$ , P internal stability of species;  $H_N:P$ , N:P internal stability. SOM, soil organic matter; AN, alkaline hydrolyzable nitrogen; TN, total nitrogen; SSC, soil sandy content; SCC, soil clay content; AP, available phosphorous; AK, available potassium; TP, total phosphorous; SBD, soil bulk density.

3 讨论

3.1 荒漠草原优势植物叶片内稳性特征

内稳性是生物对环境变化所形成的生理生化适应机制的体现,植物的内稳性的高低体现了植物对土壤养分供应变化的内在适应机制。叶片内稳性高的物种比内稳性低的物种更占优势,这表明化学计

量内稳性高的物种优势度高,可能是因为它们控制了生态系统中的大部分资源。Vitousek 等<sup>[16]</sup>的研究也表明,优势物种强烈影响生态系统特性并控制着大部分资源。因此,在寻求保护关键生态系统服务时应该关注那些关键且具有强化学计量内稳性的物种。植物对不同养分供应的利用差异取决于其物种特有的养分储存能力、生理调节能力和相对生长率<sup>[17]</sup>。牛枝子和苦豆子 N 内稳性高于短花针茅和猪毛蒿,主要是由于豆科植物的固氮特性使额外获得一部分 N,因此其叶片 N 含量比较稳定,受土壤养分含量变化的影响相对较小<sup>[18]</sup>。一年生植物猪毛蒿叶片 P 内稳性指数高于其他 3 种优势植物,是因为在荒漠化草原土壤养分含量相对贫瘠,多年生植物采用保守的资源分配策略,将更多的光合物分配到根系,以最大限度地延长根系和资源捕获,降低潜在生长速率<sup>[19]</sup>,而一年生植物猪毛蒿采用奢侈资源分配策略,将更多的光合物分配到繁殖器官,通过较高的 P 内稳性来维持自身需求<sup>[20]</sup>。因此,多年生豆科植物 N 内稳性较高,而一年生植物 P 内稳性较高。 $H_N:P$  受外界环境等因素的影响较小,与  $H_N$  和  $H_P$  比较,与植物本身的生物学特征更为紧密,用  $H_N:P$  判断植物内稳性时更为接近植物维持内稳态的真实能力<sup>[21]</sup>。4 种植物中牛枝子的 N:P 内稳性指数最高,主要是因为灌木通过凋落物和根系周转向土壤中补充的有机质获得额外的养分<sup>[22]</sup>。植物在养分贫瘠的环境中生存的关键是具备较高的内稳态和保

守营养利用策略,牛枝子的内稳态特点可能是一种进化策略或对贫瘠土壤肥力的长期适应,使其在相对低营养和稳定的环境中更占优势<sup>[23]</sup>。本研究中苦豆子和牛枝子  $H_{N:P}$  介于2~4,表现为弱稳态型,而猪毛蒿  $H_{N:P}$  均介于4/3~2,表现为弱敏感型。4种植物  $N:P$  内稳性反映了不同生活型之间生态位互补和营养利用方式差异<sup>[24]</sup>;多年生植物由于保守适应和资源获取策略不同,空间资源利用多样化,逐渐在干旱和半干旱地区的荒漠化草原上与一年生植物共存<sup>[25]</sup>。

### 3.2 荒漠草原植物化学计量内稳性与土壤因子的关系

生物有机体元素含量主要受外界环境中营养成分的影响,但其元素含量及比例变化有一定范围,尚不存在绝对非稳态与稳态的生物<sup>[26]</sup>。植物叶片的化学元素组成及其比例的稳态性主要与养分的吸收、同化、利用等生理调节过程有关<sup>[27]</sup>。植物主要以离子形式吸收环境中的氮磷元素,土壤氮磷的可利用性限制了植物对土壤氮素和磷素的养分利用效率<sup>[28]</sup>,进而影响植物器官元素内稳性。RDA分析发现, $N:P$ 内稳性均与黏粒含量正相关,与粉粒含量负相关。王彦丽等<sup>[29]</sup>研究发现黏粒含量显著影响土壤氮磷供给能力,其是吸持土壤  $N:P$  的主要基质;土壤黏粒含量越高,氮磷的吸附能

力越强,植物可吸收利用养分含量增多<sup>[30]</sup>。本研究土壤中有机质和容重对  $P$  内稳性具有正相关影响,是因为土壤有机质分解过程会产生大量的有机酸,促进土壤氮磷的矿化,提高土壤磷的有效性<sup>[31]</sup>;土壤紧实度可以通过影响土壤微生物的数量和磷酸酶活性,进而影响土壤磷素的有效性。RDA分析表明,土壤全碳与全氮含量是影响化学计量内稳性的主要土壤理化因子。氮素是荒漠化草原草本植物生长的主要养分限制性因子<sup>[32]</sup>。富含碳的土壤利于微生物生长,微生物则通过诱导代谢增强植物从土壤中获取磷的能力;此外,充足的土壤碳含量可以提高土壤酶活性,从而增加土壤有效氮磷的含量<sup>[33]</sup>。

## 4 结论

荒漠草原优势植物化学计量内稳性表明,多年生豆科牛枝子和苦豆子因其特有固氮特性使得其具有较高的  $N$  内稳性;一年生植物需要大量的磷用来高比例的繁殖分配,通过较高的  $P$  内稳性来维持自身繁殖需求。4种优势植物种牛枝子的  $H_{N:P}$  最高,其能够以保守的方式吸收和利用营养元素以适应更为贫瘠的土壤。影响荒漠草原物种化学计量内稳性的主要土壤理化因子为土壤全碳和全氮含量。

## 参考文献 References:

- [1] STERNER R W, ELSER J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements From Molecules to The Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002: 225-226.
- [2] GIORDANO M. Homeostasis: An underestimated focal point of ecology and evolution. *Plant Science*, 2013, 211: 92-101.
- [3] 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉. 植物生态化学计量内稳性特征. *广西植物*, 2019, 39(5): 701-712.  
ZHANG T T, LIU W Y, HUANG J B, HU T, TANG D D, CHEN Q. Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis. *Guihaia*, 2019, 39(5): 701-712.
- [4] GUSEWELL S.  $N:P$  ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164: 243-266.
- [5] 蒋利玲, 曾从盛, 邵钧炯, 周旭辉. 闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳芏的养分动态及植物化学计量内稳性特征. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 450-460.  
JIANG L L, ZENG C S, SHAO J J, ZHOU X H. Plant nutrient dynamics and stoichiometric homeostasis of invasive species *Spartina alterniflora* and native *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius* in the Minjiang River estuarine wetlands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(4): 450-460.
- [6] YU Q, CHEN Q S, ELSER J J, HE N P, WU H H, ZHANG G M, WU J G, BAI Y F, HAN X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning, and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13: 1390.

- [7] YU Q, WILCOX K, PIERRE K L, KNAPP A K, HAN X, SMITH M D. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology*, 2015, 96(9): 2328-2335.
- [8] SU H, WU Y, XIA W, YANG L, CHEN J, HAN W, FANG J, XIE P. Stoichiometric mechanisms of regime shifts in freshwater ecosystem. *Water Research*, 2019, 149: 302-310.
- [9] RAO QY, SU H J, RUAN L W, DENG X W, WANG L T, RAO X, LIU J R, XIA W L, XU P K, SHEN H, CHEN J, XIE P. Stoichiometric and physiological mechanisms that link hub traits of submerged macrophytes with ecosystem structure and functioning. *Water Research*, 2021, 202: 117-392.
- [10] 王萨仁娜. 3S 技术支持下的荒漠草原不同载畜率水平植被变化研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文, 2016.  
WANG S R N. Study on vegetation change and mechanism under different stocking rate in desert steppe based on 3S technology. Master Thesis. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2016.
- [11] HESSEN D O, AGREN G I, ANDERSON T R, ELSER J J, RUTIER P C. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 2004, 85: 1179-1192.
- [12] YU Q, ELSER J J, HE N P, WU H H, CHEN Q S, ZHANG G M, HAN X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [13] GU Q, ZAMIN T J, GROGAN P. Stoichiometric homeostasis: A test to predict tundra vascular plant species and community-level responses to climate change. *Arctic Science*, 2017, 3(2): 320-333.
- [14] 鲍士旦. 土壤农化分析 (第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.  
BAO S D. Soil and Agricultural Chemistry Analysis (Third Edition). Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [15] PERSSON J, FINK P, GOTO A. To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 2010, 119: 741-751.
- [16] VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [17] SISTLA S A, APPLING A P, LEWANDOWSKA A M, TAYLOR B N, WOLF A A. Stoichiometric flexibility in response to fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness. *Oikos*, 2015(124): 949-959.
- [18] PENG H Y, CHEN Y H, YAN Z B, HAN W X. Stage-dependent stoichiometric homeostasis and responses of nutrient resorption in *Amaranthus mangostanus* to nitrogen and phosphorus addition. *Scientific Reports*, 2016, 6: 37219.
- [19] 金晓明, 于良斌, 张颖琪, 王秋红. 群落演替对呼伦贝尔草地两种优势植物繁殖分配及生态化学计量的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(3): 787-793.  
JING X M, YU L B, ZHANG Y Q, WANG Q H. Effects of community succession on plant reproductive allocation and ecological stoichiometry for two dominant species in the Hulunbuir Grassland, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(3): 787-793.
- [20] 赵君, 张仁彭, 李新娥, 陈凌云, 王刚. 甘南亚高寒草甸金露梅叶片氮磷化学计量学动态. *兰州大学学报*, 2011, 47(2): 88-92.  
ZHAO J, ZHANG R P, LI X E, CHEN L Y, WANG G. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Potentilla fruticosa* L. affected by internal and external factors in the subalpine in Gannan. *Journal of Lanzhou University*, 2011, 47(2): 88-92.
- [21] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片氮磷化学计量内稳性. *植物生态学报*, 2019, 43(1): 46-54.  
NING Z Y, LI Y L, YANG H L, ZHANG Z Q. Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in leaves of dominant sand-fixing shrubs in Horqin Sandy Land, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(1): 46-54.
- [22] FRIEDMAN J. The evolution of annual and perennial plant life histories: ecological correlates and genetic mechanisms. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2020, 51: 461-481.
- [23] 瞿王龙, 杨小鹏, 张存涛, 魏冰. 干旱、半干旱地区天然草原灌木及其肥岛效应研究进展. *草业学报*, 2015, 24(4): 201-207.  
QU W L, YANG X P, ZHANG C T, WEI B. Shrub-mediated "fertile island" effects in arid and semi-arid grassland. *Acta Prataculture Sinica*, 2015, 24(4): 201-207.

- [24] LI Y, ZHOU X, ZHANG Y. Shrub modulates the stoichiometry of moss and soil in desert ecosystems, China. *Journal of Arid Land*, 2019, 11(4): 579-594.
- [25] NING Z, LI Y, ZHAO X Y, HAN D, ZHANG J. Comparison of leaf and fine root traits between annuals and perennials, implicating the mechanism of species changes in grassland. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 547-778.
- [26] 苏强. 浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展. *生态学报*, 2012, 32(22): 7213-7219.  
SU Q. The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(22): 7213-7219.
- [27] 严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 551-557.  
YAN Z B, JIN N Y, HAN T S, FANG J Y. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(6): 551-557.
- [28] EREL R, ANNETTE B, CAPOWIEZ L, DOUSSAN C, ARNAL D, SOUCHE G, GAVALAND A, FRITZ C, ERIC J W, SALVI S V, MARIE L C, HUND A, HINSIGER P. Soil type determines how root and rhizosphere traits relate to phosphorus acquisition in field-grown maize genotypes. *Plant and Soil*, 2017, 412(1): 115-132.
- [29] 王彦丽, 范庭, 王旭东, 张育林, 李利敏, 郑洛钧. 长期磷肥不均投入下黄土高原土壤磷素有效性及与土壤性质关系分析. *水土保持学报*, 2019, 33(5): 237-242, 250.  
WANG Y L, FAN T, WANG X D, ZHANG Y L, LI L M, ZHENG M J. Analysis of phosphorus availability and its relationship with soil properties in the Loess Plateau under long-term imbalanced phosphorus input. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(5): 237-242, 250.
- [30] 靖淑慧, 刘加珍, 陈永金, 张天举. 滨海湿地不同群落对土壤磷的有效性影响研究. *土壤通报*, 2018, 49(2): 392-401.  
JING S H, LIU J Z, CHEN Y J, ZHANG T J. Effects of plant communities on soil phosphorus availability in coastal wetlands. *Chinese Journal of Soil Science*, 2018, 49(2): 392-401.
- [31] ZHANG K, SU Y, YANG R. Variation of soil organic carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and biogeographic factors across the desert ecosystem of Hexi Corridor, northwestern China. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(1): 49-57.
- [32] 孙临泉, 陈子学, 张洪立, 刘冰, 刘丽丽. 微生物植酸酶对土壤有机磷组分含量及有效性的影响. *天津师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 31(2): 86-90.  
SUN L Q, CHEN Z X, ZHANG H L, LIU B, LIU L L. Effects of microbial phytase on soil organic phosphorus component and its availability. *Journal of Tianjin Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, 31(2): 86-90.
- [33] RICHARDSON A E, SIMPSON R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989-996.

(责任编辑 苟燕妮)