

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

王凯^{1*}, 雷虹¹, 王宗琰¹, 吕林有², 宋立宁³

(1. 辽宁工程技术大学环境科学与工程学院, 辽宁 阜新 123000; 2. 辽宁省沙地治理与利用研究所, 辽宁 阜新 123000;
3. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016)

摘要: [目的] 探究干旱胁迫对小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 分配及化学计量的影响, 为小叶锦鸡儿幼苗水分管理提供理论依据。 [方法] 采用盆栽控水法, 设置适宜水分、轻度、中度和重度胁迫处理, 测定干旱胁迫下 2 年生小叶锦鸡儿幼苗叶片、茎、粗根和细根 C、N、P 含量及比值, 分析 C、N、P 化学计量分布格局和变异特征。 [结果] 与适宜水分处理相比, 干旱胁迫导致小叶锦鸡儿幼苗 C 含量在叶片中减少, 在粗根和细根中增加; N 含量在粗根中减少, 在细根中增加; P 含量在叶片中先降低再升高, 在细根中先升高再降低, 最后均保持稳定。 C:N 和 C:P 在粗根和细根中增加, C:P 在茎中降低; N:P 在叶片中先降低后保持稳定, 在茎、粗根和细根中降低。 各元素含量的变异系数为 $P > N > C$, C 含量变异系数在细根中最大, 在茎中最小; N 和 P 含量以及 C:N、C:P 和 N:P 变异系数在粗根中最大, 在叶片中最小。 [结论] 小叶锦鸡儿生长受 P 限制, 而干旱胁迫导致受 N 限制作用增强, 增加了细根 C、N 分配, 提高了 N、P 利用效率; 叶片保持 N、P 稳定性较强, 而茎和根系反应更敏感。

关键词: 小叶锦鸡儿; 干旱胁迫; 化学计量特征

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2019)04-0047-10

干旱作为全球性自然灾害, 具有发生频率高、持续时间长、影响范围广等特点, 并且未来将越来越严重^[1]。大气及土壤干旱影响植物对水分的吸收、运输、蒸腾等生态过程, 进而改变植物体内多种生理活动^[2]。生态化学计量学是研究生态过程中能量平衡和多重化学元素平衡的科学, 能够量化研究活有机体重要组成元素碳、氮、磷之间的关系, 为解决生态系统养分供求与循环问题提供了新思路^[3]。植物在长期适应环境过程中形成了特有的化学计量特征, 不仅能够揭示物种特性, 还能体现植物与环境之间的相互关系^[4]。干旱胁迫通常会降低植物光合速率, 限制养分吸收、运输及储存^[5], 改变物质及养分分配比率^[6], 进而影响 C、N、P 计量比特征。研究发现, 受研究地区、树种特性及具体立地条件等因素影响, 植物 C、N、P 含量对干旱响应存在差异, 同时也使其化学计量比呈现不同的变化^[7]。

C、N、P 在叶片、茎和根系中的分配模式体现了

植物获取、运输及储存养分的能力^[8]。植物 C、N、P 化学计量特征在反映植物适应环境变化的研究中应用广泛, 如 CO₂ 升高^[9]、氮沉降^[10]、降水变化^[11]等。然而, 由于采样困难及劳动力成本, 关于植物 C、N、P 含量及计量比特征对环境变化研究主要集中于叶片^[12], 而对于同样具有养分吸收、运输、积累和储存功能的茎及根系器官研究较少^[13]。木本植物中储存于根系及茎中的蛋白质约 25%~30% 为可移动性蛋白质, 在干旱环境下对维持叶片生长及养分吸收具有重要作用^[8]。因此, 开展干旱胁迫下植物不同器官 C、N、P 化学计量特征变化研究, 有助于进一步阐明植物养分循环规律及适应机理。

小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla* Lam.) 是深根性豆科固氮灌木, 具有耐旱、耐沙埋、耐瘠薄的特性, 广泛用于风沙地土壤改良及防风固沙林的建设^[14]。水分作为风沙地植物存活、生长的主要限制因子^[15], 关于小叶锦鸡儿对干旱胁迫的适应性在生

收稿日期: 2019-01-08 修回日期: 2019-02-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(31400613, 31770757); 辽宁省教育厅服务地方项目(LJ2017FBL005); 辽宁省“兴辽英才计划”项目(XLYC1807017)

* 通讯作者: 王凯, 博士. 主要研究方向: 水土保持与生态恢复. E-mail: wangkai_2005@ hotmail. com.

物量分配^[16]、叶片微形态及水分参数^[17]、光合作用特征^[18]、渗透调节物质及保护酶活性^[19]、非结构性碳水化合物^[20]等方面已有研究,而关于生态化学计量研究相对薄弱;干旱胁迫下小叶锦鸡儿 C、N、P 分配及利用机制尚不清楚。因而,研究干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗各器官 C、N、P 含量及计量比的变化规律,分析各元素的分布格局和变异特征,为小叶锦鸡儿养分循环研究及水分管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究地点位于科尔沁沙地南部半干旱区,辽宁省沙地治理与利用研究所章古台试验基地(122°32'E,42°42'N)。该区海拔 226 m,年均气温 6.82 °C,极端最低温 -33.4 °C,极端最高温 43.2 °C;多年平均降水量 478 mm,多年平均蒸发量 1 700 mm,降水主要集中在 6—8 月。土壤主要为风沙土,植被属内蒙古植物区系,以抗旱性较强的沙生植物为主,主要植物有小叶锦鸡儿、马唐(*Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel.)、狗尾(*Setaria viridis* (Linn.) Beauv.)、地锦(*Euphorbia humifusa* Willd.)、苦苣菜(*Ixetis denticulate* (Thunb.) Tzvel.)、地梢瓜(*Cynanchum thesioides* (Freyen) K. Schum.)等^[21]。

1.2 试验材料与处理方法

试验材料为小叶锦鸡儿 2 a 生播种苗,2015 年 5 月播种于章古台苗圃地,于 2016 年 5 月选取大小相对一致的幼苗(株高 23.82 ± 4.59 cm,基径 0.25 ± 0.02 mm)移栽至花盆中,每盆栽植 1 株幼苗,盆上径 21 cm,下径 15.5 cm,高 24 cm,每盆装土 8 kg。试验土壤采用章古台站疏林草地风沙土,土壤 pH 值 6.7,有机碳 7.79 g · kg⁻¹,全氮 0.31 g · kg⁻¹,碱解氮 6.01 mg · kg⁻¹,全磷 0.11 g · kg⁻¹,速效磷 3.58 mg · kg⁻¹,全钾 87.19 g · kg⁻¹,速效钾 59.33 mg · kg⁻¹。待幼苗正常生长后,于 2016 年 7 月初开始不同程度干旱胁迫处理。根据以往研究^[20],设置适宜水分(W0)、轻度(W1)、中度(W2)和重度(W3)胁迫 4 个处理,分别为田间持水量(17.52%)的 80%、60%、40% 和 20%,土壤含水量分别为 14.02%、10.51%、7.00% 和 3.50%。每处理 10 盆,共计 40 盆植株。将幼苗全部转移至可移动遮雨棚内,防止天然降水的影响(晴天打开,雨天关闭)。利用称重法^[20],每天 18:00 对花盆称质量,补浇土壤蒸发和幼苗蒸腾损失的水分,使各处理土壤含水量符合设置要求。

1.3 测定方法

干旱胁迫处理后第 15 d 和 60 d 进行取样,每次不同处理分别取样 3 盆幼苗,即 3 个重复。将幼苗整株从花盆中取出,保证根系完整,后用保鲜膜将根系包好防止失水,迅速带至实验室。将幼苗分为叶片、茎、粗根(直径 > 2 mm)和细根(直径 ≤ 2 mm)4 部分,立即置于烘箱 120 °C 杀青 30 min,后调至 80 °C 烘干至恒质量。对样品进行粉碎及过筛后,测定各器官 C、N、P 含量。C 含量测定采用重铬酸钾容量法,N 含量采用凯氏定氮法,P 含量采用钒钼黄吸光度法^[22]。

1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件进行统计分析,双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验不同干旱胁迫天数、胁迫程度及其耦合效应对小叶锦鸡儿幼苗叶片、茎、粗根及细根 C、N、P 含量及比值的影响;单因素方差分析(One-way ANOVA)分析不同干旱胁迫天数、不同胁迫程度以及不同器官间 C、N、P 含量及比值的差异,运用 Duncan 检验法进行多重比较。对各器官 C、N、P 含量及比值进行描述统计分析,变异系数(CV) = 标准偏差/平均值 × 100%。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量的影响

干旱胁迫天数和胁迫程度对小叶锦鸡儿幼苗叶片、粗根和细根 C 含量存在显著交互作用,茎 C 含量受胁迫程度影响显著(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片 C 含量在 W1 与 W0 处理无显著差异,茎 C 含量表现为 W1 < W0、W2 和 W3 处理,粗根 C 含量在不同处理间无显著差异,细根 C 含量为 W2 < W0、W1 和 W3 处理。胁迫 60 d 时,叶片 C 含量表现为 W1 < W0 处理,茎 C 含量在不同处理间无显著差异,粗根和细根 C 含量为 W0 < W1、W2 和 W3 处理(图 1)。

干旱胁迫程度对小叶锦鸡儿幼苗各器官 N 含量均具有显著影响,干旱胁迫天数对茎、粗根和细根 N 含量影响差异显著(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片和茎 N 含量表现为 W3 < W0 和 W1 处理,粗根 N 含量为 W0、W1 和 W3 < W2 处理,细根 N 含量在不同处理间无显著差异。胁迫 60 d 时,叶片 N 含量在不同处理间无显著差异,茎 N 含量表现为 W3 < W0 和 W2 处理,粗根 N 含量为 W3 < W1 < W0 和 W2 处理,细根 N 含量为 W0 和 W3 < W1 和 W2 处理(图 1)。

干旱胁迫天数与胁迫程度间交互作用对小叶锦鸡儿幼苗茎、粗根和细根 P 含量具有显著影响,而胁

迫天数和胁迫程度对叶片 P 含量影响不显著(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片 P 含量在 W0 处理与其他处理无显著差异,茎 P 含量表现为 W1 和 W3 < W0 和 W2 处理,粗根和细根 P 含量为 W3 < W0 < W1 处

理。胁迫 60 d 时,叶片 P 含量在不同处理间无显著差异,茎 P 含量表现为 W0 < W1 和 W2 处理,粗根和细根 P 含量在 W1 和 W3 处理与 W0 处理无显著差异(图 1)。

表 1 干旱胁迫天数与程度对小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量及比值的双因素方差分析(F 值)

Table 1 Two-way ANOVA on the effects of drought stress days and degrees on carbon, nitrogen and phosphorus contents and their ratios of *Caragana microphylla* seedlings (F value)

器官 Organs		干旱胁迫天数 Drought stress days	干旱胁迫程度 Drought stress degrees	干旱胁迫天数 × 干旱胁迫程度 Drought stress days × Drought stress degrees
C	叶片 Leaf	3.536	3.320 *	4.520 *
	茎 Stem	0.128	3.515 *	0.247
	粗根 Coarse root	17.128 **	2.970	5.429 **
	细根 Fine root	16.222 **	6.008 **	17.190 **
N	叶片 Leaf	1.255	3.609 *	1.651
	茎 Stem	5.374 *	7.549 **	1.478
	粗根 Coarse root	7.503 *	34.457 **	6.457 **
	细根 Fine root	4.967 *	11.850 **	1.918
P	叶片 Leaf	0.261	0.273	2.608
	茎 Stem	0.140	19.972 **	28.030 **
	粗根 Coarse root	14.714 **	24.843 **	11.732 **
	细根 Fine root	13.515 **	6.056 **	7.411 **
C:N	叶片 Leaf	0.070	6.635 **	1.203
	茎 Stem	5.467 *	14.690 **	1.193
	粗根 Coarse root	1.308	34.714 **	15.613 **
	细根 Fine root	0.005	8.064 **	2.381
C:P	叶片 Leaf	1.009	1.134	3.566 *
	茎 Stem	0.411	8.579 **	14.818 **
	粗根 Coarse root	15.386 **	22.935 **	12.839 **
	细根 Fine root	11.089 **	5.048 *	5.566 **
N:P	叶片 Leaf	0.665	0.959	2.588
	茎 Stem	0.508	9.870 **	26.695 **
	粗根 Coarse root	13.623 **	23.717 **	22.355 **
	细根 Fine root	17.870 **	1.753	6.836 **

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

Note: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

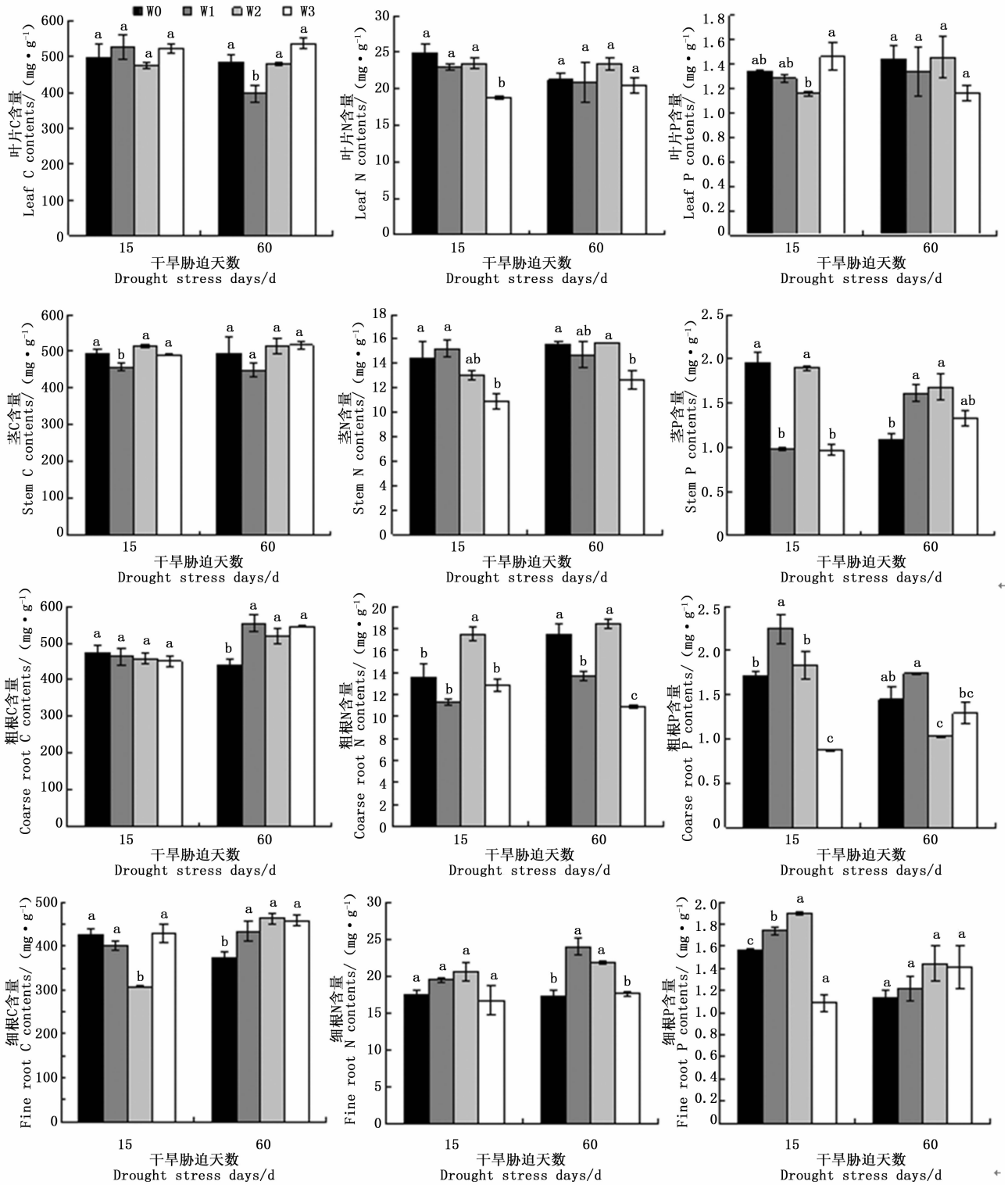
2.2 干旱胁迫对小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 化学计量比的影响

干旱胁迫程度对小叶锦鸡儿幼苗各器官 C:N 均具有显著影响,干旱胁迫天数对茎 C:N 影响差异显著(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片 C:N 表现为 W0、W1 和 W2 < W3 处理,茎 C:N 为 W0 和 W1 < W3 处理,粗根 C:N 为 W2 < W0、W1 和 W3 处理,细根 C:N 为 W2 < W0 和 W3 处理。胁迫 60 d 时,叶片 C:N 在不同处理间无显著差异,茎 C:N 表现为 W0、W1 和 W2 < W3 处理,粗根 C:N 为 W0 < W2 < W1 < W3 处理,细根 C:N 为 W1 < W0 < W3 处理(图 2)。

干旱胁迫天数与胁迫程度间交互作用对小叶锦鸡儿幼苗各器官 C:P 均具有显著影响(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片 C:P 在不同处理间无显著差异,茎 C:P 表现为 W0 和 W2 < W1 和 W3 处理,粗根 C:P 为

W0、W1 和 W2 < W3 处理,细根 C:P 为 W2 < W0 < W3 处理。胁迫 60 d 时,叶片 C:P 在 W0 处理与其他处理无显著差异,茎 C:P 表现为 W1 和 W2 < W0 处理,粗根 C:P 为 W0 和 W1 < W2 和 W3 处理,细根 C:P 在不同处理间无显著差异(图 2)。

干旱胁迫天数与胁迫程度对小叶锦鸡儿幼苗茎、粗根和细根 N:P 存在显著交互作用,而胁迫天数和胁迫程度对叶片 N:P 无显著影响(表 1)。胁迫 15 d 时,叶片 N:P 表现为 W3 < W0、W1 和 W2 处理,茎 N:P 为 W0 和 W2 < W3 < W1 处理,粗根 N:P 为 W1 < W0 和 W2 < W3 处理,细根 N:P 为 W0、W1 和 W2 < W3 处理。胁迫 60 d 时,叶片 N:P 在不同处理间无显著差异,茎 N:P 表现为 W1、W2 和 W3 < W0 处理,粗根 N:P 为 W1 和 W3 < W0 < W2 处理,细根 N:P 在 W1、W2 和 W3 与 W0 处理无显著差异(图 2)。



注: W0, 适宜水分; W1, 轻度胁迫; W2, 中度胁迫; W3, 重度胁迫。不同字母表示相同干旱胁迫天数不同胁迫程度间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: W0, Suitable water level; W1, Mild water stress treatment; W2, Moderate water stress treatment; W3, Serious water stress treatment. Different letters in the same drought stress days indicated significant difference in different stress degrees ($P < 0.05$). The same below.

图1 不同干旱胁迫处理下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量

Fig.1 Carbon, nitrogen and phosphorus contents of *Caragana microphylla* seedlings in different drought stress treatments

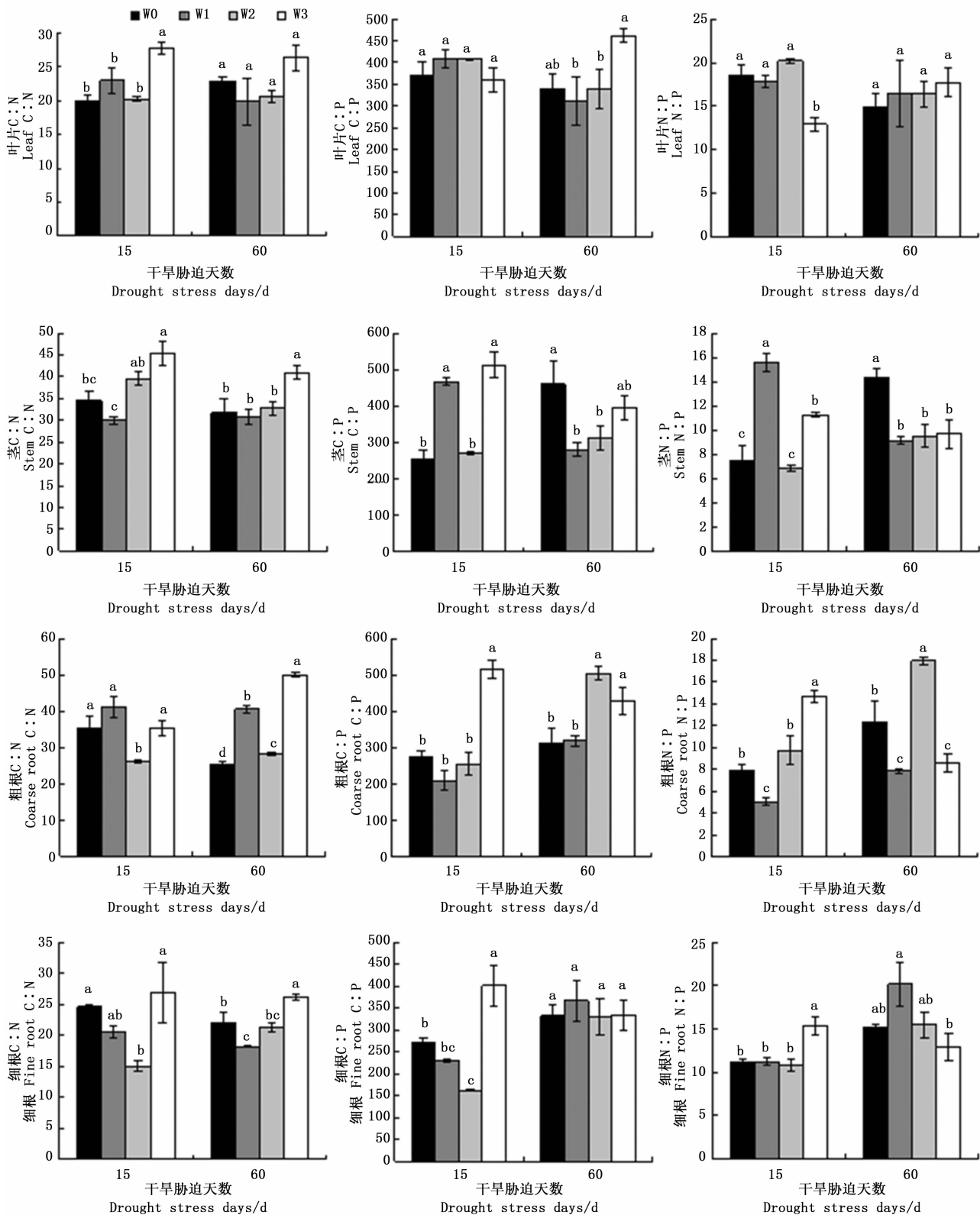


图2 不同干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 化学计量比

Fig. 2 The stoichiometric ratios of carbon, nitrogen and phosphorus of *Caragana microphylla* seedlings in different drought stress treatments

2.3 小叶锦鸡儿幼苗不同器官 C、N、P 化学计量变异特征

小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量及比值在不同器官的分布格局不同(表 2)。各器官 C 含量变化范围为 304.72 ~ 588.92 mg · g⁻¹, 大小顺序为叶片、茎和粗根 > 细根; N 含量变化范围为 9.94 ~ 26.69 mg · g⁻¹, 顺序为叶片 > 细根 > 茎和粗根; P 含量变化范围为 0.86 ~ 2.41 mg · g⁻¹, 顺序为粗根 > 茎和细根 > 叶片。C: N 大小顺序为茎和粗根 > 叶片和细根, C: P 顺序为叶片、茎和粗根 > 细根, N: P 顺序为

叶片 > 细根 > 茎和粗根。

小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量及比值在不同器官中变异性存在差异(表 2)。各器官 C 含量的变异系数为 7.78% ~ 12.90%, 排序为细根 > 叶片 > 粗根 > 茎; N 含量变异系数为 11.99% ~ 20.47%, 排序为粗根 > 细根 > 茎 > 叶片; P 含量变异系数为 15.04% ~ 30.26%, 排序为粗根 > 茎 > 细根 > 叶片。C: N 变异系数在各器官的大小顺序为粗根 > 细根 > 茎 > 叶片, C: P 和 N: P 变异系数排序为粗根 > 茎 > 细根 > 叶片。

表 2 小叶锦鸡儿幼苗不同器官 C、N、P 含量及比值的变异特征

Table 2 Variation of carbon, nitrogen and phosphorus contents and their ratios in different organs of *Caragana microphylla* seedlings

器官 Organs		MIN/(mg · g ⁻¹)	MAX/(mg · g ⁻¹)	M/(mg · g ⁻¹)	SD/(mg · g ⁻¹)	CV/ %
C	叶片 Leaf	352.00	588.25	489.38a	53.07	10.84
	茎 Stem	406.15	551.85	491.04a	38.21	7.78
	粗根 Coarse root	415.16	588.92	487.83a	50.07	10.26
	细根 Fine root	304.72	480.62	411.39b	53.08	12.90
N	叶片 Leaf	16.43	26.69	22.01a	2.64	11.99
	茎 Stem	9.94	17.27	14.03c	1.98	14.11
	粗根 Coarse root	10.69	19.13	14.46c	2.96	20.47
	细根 Fine root	12.88	25.74	19.33b	2.88	14.90
P	叶片 Leaf	1.08	1.74	1.33c	0.20	15.04
	茎 Stem	0.89	2.16	1.44b	0.40	27.78
	粗根 Coarse root	0.86	2.41	1.52a	0.46	30.26
	细根 Fine root	0.97	1.91	1.44b	0.31	21.53
C: N	叶片 Leaf	15.18	30.11	22.56b	3.77	16.71
	茎 Stem	25.45	49.58	35.74a	6.11	17.10
	粗根 Coarse root	24.62	50.99	35.20a	8.53	24.23
	细根 Fine root	13.41	36.21	21.79b	4.71	21.62
C: P	叶片 Leaf	202.47	484.64	374.80a	66.36	17.71
	茎 Stem	219.50	567.29	368.87a	107.64	29.18
	粗根 Coarse root	179.61	562.02	352.94a	117.67	33.34
	细根 Fine root	159.31	481.52	303.39b	87.05	28.69
N: P	叶片 Leaf	11.38	24.08	16.87a	3.34	19.80
	茎 Stem	5.92	16.36	10.50c	3.16	30.10
	粗根 Coarse root	4.76	18.50	10.53c	4.22	40.08
	细根 Fine root	9.72	23.03	14.01b	3.54	25.27

注: MIN, 最小值; MAX, 最大值; M, 平均值; SD, 标准偏差; CV, 变异系数. 不同字母表示不同器官间差异显著 ($P < 0.05$).

Note: MIN, Minimum; MAX, Maximum; M, Mean value; SD, Standard deviation; CV, Coefficient of variation. Different letters indicated significant difference among different organs ($P < 0.05$).

3 讨论

3.1 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 含量变化规律

植物主要通过叶片光合作用进行 C 固定, 合成糖类分配到其他器官; N、P 吸收主要通过根系向上运输, 合成蛋白质提供能量物质。C、N、P 吸收及利

用途径不同导致干旱胁迫下植物体形成特有的 C、N、P 分布格局^[7]。本研究发现, 小叶锦鸡儿幼苗叶片、粗根和细根 C 含量受干旱胁迫天数与程度交互影响显著(表 1)。与适宜水分处理相比, 随胁迫天数增加, 轻度胁迫处理下叶片 C 含量降低, 而粗根和细根 C 含量升高(图 1)。这可能由于轻度胁迫下, 叶片 C 向根系转移, 从而有利于萌发新根, 提高根系

活力,与刺槐(*Robinia pseudoacacia*)幼苗在干旱胁迫下增加根系干物质分配比率的研究结果相似^[23]。研究还发现,中度和重度胁迫处理下叶片 C 含量与适宜水分处理无显著差异(图 1)。这可能由于随着干旱胁迫加剧,限制幼苗吸收养分,影响幼苗生长,降低了碳消耗;同时干旱胁迫下幼苗为减少水分蒸腾关闭了大部分气孔,限制了 C 固定,叶片 C 在吸收和支出间形成新的稳态^[24],导致叶片 C 含量无显著变化。

小叶锦鸡儿幼苗 N 含量受干旱胁迫程度影响显著(表 1),在重度胁迫初期,与适宜水分处理相比,叶片和茎 N 含量减少,而粗根和细根 N 含量变化不显著(图 1)。这可能由于重度胁迫下,幼苗茎中形成栓塞^[25],影响了养分运输过程,导致叶片和茎 N 含量下降,N 在根系中形成积累;同时土壤干旱降低了土壤中 N 素的有效性及矿化速率^[26],限制了幼苗根系对 N 的吸收,从而导致根系中 N 含量在减少吸收和运输后与适宜水分处理无显著差异。干旱胁迫 60 d 时,与适宜水分处理相比,轻度和中度胁迫处理下粗根 N 含量降低,细根 N 含量升高(图 1)。这可能由于轻度和中度胁迫影响幼苗吸收养分,导致 N 供应不足;N 由粗根向细根转移,减少粗根中 N 储存以维持细根生长及代谢活动,促进水分和养分吸收。这可能是小叶锦鸡儿幼苗在逆境条件下的 N 利用策略,以提高自身胁迫耐受性^[27],在豆科固氮灌木小马鞍羊蹄甲(*Bauhinia faberi* var. *microphylla* Oliv.) 幼苗也有相似的发现^[28]。

小叶锦鸡儿幼苗根系 P 含量受干旱胁迫天数、胁迫程度及其交互作用影响显著(表 1),干旱胁迫 15 d 时,与适宜水分处理相比,粗根和细根 P 含量在轻度胁迫处理升高,在重度胁迫处理降低(图 1)。这说明胁迫初期,不同胁迫程度下根系 P 含量变化规律存在差异。这可能由于轻度胁迫初期,幼苗降低了部分细胞分裂速度,减缓了分生组织发育过程^[29],将更多的 P 储存于根系中,提高幼苗存活率并做好抵御更严重胁迫的准备。然而,随着胁迫程度加剧,土壤中养分扩散能力下降^[27],幼苗从土壤中吸收的 P 减少,导致根系中 P 含量下降。干旱胁迫 60 d 时,轻度和重度胁迫处理下粗根和细根 P 含量与适宜水分处理无显著差异(图 1)。这可能由于科尔沁沙地土壤 P 含量匮乏,土壤中 P 含量随着植物生长逐渐降低,最终限制了植物生长^[16];同时,P 在土壤中的扩散能力对土壤湿度非常敏感^[8],干旱

胁迫下幼苗对 P 的吸收减少,从而抑制了植物生长。因此,长期来看 P 可能成为小叶锦鸡儿生长的限制因子,根系对 P 的吸收和利用达到平衡。

3.2 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 化学计量比特征

植物生态化学计量特征能够反映植物对外界环境变化的适应策略^[30]。C:N 和 C:P 代表植物吸收营养物质进行碳同化的能力,是判断植物养分利用效率的关键指标^[5]。本研究发现,与适宜水分处理相比,随干旱胁迫加剧,小叶锦鸡儿幼苗叶片 C:N 和 C:P 变化不显著(图 2),说明干旱胁迫下叶片 C:N 和 C:P 具有较强的稳定性。随着干旱胁迫天数增加,茎 C:N 增加,而 C:P 降低(图 2);可能由于干旱胁迫下受 N 限制作用增强,影响 N 吸收及运输,茎 N 含量下降,幼苗通过提高茎中 N 利用效率,维持水分及养分在地上和地下器官间的正常运输^[25]。同时,干旱限制茎生长,减少 P 消耗,导致 P 在茎中积累,C:P 下降。粗根和细根 C:N 和 C:P 增加(图 2),说明根系 N、P 利用效率提高以增强水分吸收能力,与油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.) 幼苗研究结果相似^[31]。

植物 N:P 能够反映植物的生物学特性,是判断植物生产力受元素限制的关键指标。通常认为,N:P < 14,植物生长主要受 N 限制;N:P > 16,生长主要受 P 限制;N:P 在 14 ~ 16 之间,生长受 N 和 P 共同限制^[32]。本研究发现,适宜水分处理初期,小叶锦鸡儿幼苗叶片 N:P > 16(图 2),说明幼苗生长主要受 P 元素限制。这可能由于科尔沁沙地强烈的风蚀作用导致土壤 P 损失严重^[21],同时小叶锦鸡儿具有生物固氮功能,缓解了土壤中 N 缺乏状况。研究还发现,与适宜水分处理相比,重度胁迫处理初期,叶片 N:P 降低(图 2),说明随着干旱胁迫程度加剧,小叶锦鸡儿幼苗生长受 N 限制作用增强。随胁迫天数增加,重度胁迫处理下茎、粗根和细根 N:P 降低(图 2);可能由于根瘤固 N 能力受土壤水分抑制,影响了 N 的吸收及运输^[27]。

3.3 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 化学计量变异特征

植物不同器官的结构与功能不同,其 C、N、P 含量及比值也存在差异^[30];干旱胁迫下植物体 C、N、P 分配格局会发生适应性变化^[33]。本研究发现,干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 N 含量在叶片和细根高于茎和粗根,说明叶片和细根作为幼苗光合同化器官及

水分养分吸收器官在干旱胁迫下仍具有较高的 N 含量;而茎和粗根木质化程度较高,是幼苗输导和支撑器官,N 储存较少^[34]。然而,P 含量在粗根中最高,在叶片中最低(表 2),与以往研究结果不同^[4],可能由于干旱胁迫抑制幼苗光合作用及地上器官生长,减少了叶片 P 消耗,同时土壤水分缺失影响幼苗对养分的吸收、运输及分配,幼苗减少叶片 P 分配,将 P 主要储存于粗根中用于受损组织的修复及再生,反映了植物应对干旱胁迫的适应机制^[35]。C:N 在茎和粗根高于叶片和细根,C:P 在叶片、茎和粗根高于细根(表 2),说明干旱胁迫下茎和粗根 N 素利用率高于叶片和细根,而叶片、茎和粗根 P 素利用率高于细根。N:P 在叶片中最高,在茎和粗根中较低(表 2),说明茎和粗根在干旱胁迫下生长的 N 限制作用强于叶片。

本研究还发现,干旱胁迫下,小叶锦鸡儿幼苗各器官元素含量变异性大小顺序表现为 $P > N > C$ 。这由于 C 是植物体主要结构性物质,变异程度较小;土壤中 P 比 N 对干旱胁迫反应更敏感^[33],因而植物体内 P 的变异程度更大。C:N 在各器官变异大小顺序与 N 一致,C:P 和 N:P 变异顺序与 P 一致(表 2);说明干旱胁迫下幼苗 C:N 变化主要受 N 影响,C:P 和 N:P 变化主要受 P 影响。小叶锦鸡儿幼苗 C 含量在细根中变异性最大,在茎中变异性最小;N 和 P 含量在粗根中变异性最大,在叶片中变异性最小(表 2)。这可能与不同器官的结构组成及生理功能有关,根系最先感知土壤水分缺失状况^[26],首先做出生理响应以应对干旱胁迫,之后再传递到其他器官以维持生理代谢活动,导致细根和粗根 C、N 和 P 含量变化更剧烈。C 是构成茎的主要结构性元素^[8],在干旱胁迫下茎 C 含量变化相对较小。N、P 含量在叶片中稳定性较强,可能由于叶片养分含量更易受地理位置等大环境影响,代表植物养分需求;而茎和根系 N、P 含量则更依赖于土壤和气候条件,反映环境变化的综合作用^[5]。因此,叶片化学计量在适应环境变化过程中较稳定,而茎和根系反应更敏感^[9]。

4 结论

(1)随干旱胁迫加剧,小叶锦鸡儿幼苗 C 含量在叶片中减少,在粗根和细根中增加;N 含量在叶、茎和粗根中减少,在细根中增加;细根增加了 C、N 分配以促进水分吸收。P 含量在叶片中先降低再升高,在细根中先升高再降低,最后均保持稳定。C:N

和 C:P 在粗根和细根中增加,C:P 在茎中降低;根系 N、P 利用效率提高。N:P 在叶片中先降低后保持稳定,在茎、粗根和细根中降低;说明干旱胁迫导致幼苗生长受 N 限制作用增强。

(2)干旱胁迫下,小叶锦鸡儿幼苗 N 含量在叶片和细根中高于茎和粗根,而 P 含量在粗根中最高,在叶片中最低。C:N 和 C:P 在茎和粗根中高于细根,N:P 在叶片中高于茎和粗根。各元素在不同器官中的变异性顺序为 $P > N > C$ 。C 含量变异性在细根中最大,在茎中最小;N 和 P 含量以及 C:N、C:P 和 N:P 变异性在粗根中最大,在叶片中最小。

参考文献:

- [1] 李开封,高文华,赵延粉,等. 中世纪暖期豫北地区水灾灾害研究[J]. 自然灾害学报, 2017, 26(2): 81-89.
- [2] Wang W H, Chen J, Liu T W, *et al.* Regulation of the calcium-sensing receptor in both stomatal movement and photosynthetic electron transport is crucial for water use efficiency and drought tolerance in *Arabidopsis*[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(1): 223-234.
- [3] Elser J J, Andersen T, Baron J S, *et al.* Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition[J]. Science, 2009, 326: 835-837.
- [4] 郑德祥,蔡杨新,杨玉洁,等. 闽北闽粤栲天然林主要树种幼树器官碳氮磷化学计量特征分析[J]. 林业科学研究, 2017, 30(1): 154-159.
- [5] He M, Dijkstra F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis[J]. New Phytologist, 2014, 204: 924-931.
- [6] Sainju U M, Lenssen A W, Ghimire R P. Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates[J]. Field Crops Research, 2017, 210: 183-191.
- [7] 王振南,杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应[J]. 草业科学, 2013, 30(6): 927-934.
- [8] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology [M]. New York: Springer, 1998.
- [9] Liu J X, Huang W J, Zhou G Y, *et al.* Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests[J]. Global Change Biology, 2013, 19(1): 208-216.
- [10] 高宗宝,王洪义,吕晓涛,等. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原 4 种优势植物根系和叶片 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(1): 80-88.
- [11] Schuster M J, Smith N G, Dukes J S. Responses of aboveground C and N pools to rainfall variability and nitrogen deposition are mediated by seasonal precipitation and plant community dynamics[J]. Biogeochemistry, 2016, 129(3): 389-400.
- [12] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, *et al.* Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests[J]. Ecology, 2007, 88(1): 107-118.

- [13] He M, Ke Z, Tan H, *et al.* Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(7): 1494–1503.
- [14] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化对水分再分配和利用的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(9): 2256–2265.
- [15] 李小雁. 干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制[J]. *中国科学: 地球科学*, 2011, 41(12): 1721–1730.
- [16] 牛存洋, 阿拉木萨, 宗 芹, 等. 科尔沁沙地小叶锦鸡儿地上-地下生物量分配格局[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(8): 1980–1986.
- [17] 闫子娟, 赵 鑫, 郝 蕾, 等. 利用 PV 曲线水分参数评价 16 种植物抗旱性[J]. *西部林业科学*, 2017(1): 112–116.
- [18] 吕 扬, 刘廷玺, 闫 雪, 等. 科尔沁沙丘-草甸相间地区黄柳和小叶锦鸡儿光合速率对光照强度和 CO₂ 浓度的响应[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(12): 3157–3164.
- [19] 姜雪昊, 穆立蕾, 王晓春, 等. 3 种护坡灌木对干旱胁迫的生理响应[J]. *草业科学*, 2013, 30(5): 678–686.
- [20] 雷 虹, 王 凯, 田 浩, 等. 小叶锦鸡儿幼苗非结构性碳水化合物积累及分配对干旱胁迫的响应[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3168–3175.
- [21] Song L N, Zhu J J, Li M C, *et al.* Water use patterns of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees of different ages in a semiarid sandy lands of Northeast China[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 129: 94–107.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [23] 高小锋, 王进鑫, 张 波, 等. 不同生长期干旱胁迫对刺槐幼树干物质分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(6): 1103–1108.
- [24] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段策略[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2907–2915.
- [25] 陈文妃, 杜长霞, 金佩颖, 等. 模拟干旱胁迫对黄瓜幼苗组织结构的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2017, 34(6): 1149–1154.
- [26] 马富举, 李丹丹, 蔡 剑, 等. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 724–730.
- [27] Roupheal Y, Cardarelli M, Schwarz D, *et al.* Effects of drought on nutrient uptake and assimilation in vegetable crops[M]//Aroca R *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features*. New York, NY: Springer, 2012, 171–195.
- [28] 张亚敏, 马克明, 李芳兰, 等. 干旱胁迫条件下 AMF 促进小羊蹄甲幼苗生长的机理研究[J]. *生态学报*, 2016, 36(11): 3329–3337.
- [29] Razzaq M, Akram N A, Ashraf M, *et al.* Interactive effect of drought and nitrogen on growth, some key physiological attributes and oxidative defense system in carrot (*Daucus carota*, L.) plants[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 225: 373–379.
- [30] Sardans J, Grau O, Chen H Y H, *et al.* Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23: 3849–3856.
- [31] 马 飞, 姬明飞, 陈立同, 等. 油松幼苗对干旱胁迫的生理生态响应[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(3): 548–554.
- [32] 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[J]. *林业科学研究*, 2016, 29(4): 536–544.
- [33] 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[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3116–3122.
- [34] 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[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(1): 126–135.
- [35] 周红艳, 吴 琴, 陈明月, 等. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 461–470.

C, N and P Distribution and Stoichiometry Characteristics of *Caragana microphylla* Seedlings to Drought Stress

WANG Kai¹, LEI Hong¹, WANG Zong-yan¹, LYU Lin-you², SONG Li-ning³

(1. College of Environmental Sciences and Engineering, Liaoning Technical University, Fuxin 123000, Liaoning, China;

2. Liaoning Institute of Sandy Land Management and Utilization, Fuxin 123000, Liaoning, China;

3. Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China)

Abstract: [**Objective**] To study the effects of drought stress on C, N and P distribution and stoichiometry of *C. microphylla* seedlings in order to provide theoretical basis for water management of *Caragana microphylla* seedlings. [**Method**] The two-year-old *C. microphylla* seedlings were grown under suitable water level, mild, moderate and serious water stress treatment by using water controllable pot planting method. The C, N, and P concentrations and their ratios in leaves, stems, coarse and fine roots of *C. microphylla* seedlings were measured to analyze the C, N, and P stoichiometric distribution patterns and variation characteristics. [**Result**] Compared with the suitable water level treatment, the C concentration decreased in leaves but increased in coarse roots and fine roots, meanwhile, the N concentration declined in coarse roots whereas increased in fine roots. However, the P concentration declined at first and then promoted in leaves, and it increased initially and then decreased in fine roots. At last, they both maintained constant in the drought stress treatments. In addition, C: N and C: P increased in coarse roots and fine roots in the drought stress treatments, whereas C: P declined in stems, and N: P declined at first and then maintained unchanged in leaves and declined in stems, coarse roots and fine roots. The variation coefficients of nutrient concentration followed the order: $P > N > C$. The variation coefficient of C concentration was the highest in fine roots and the lowest in stems. Meanwhile, the variations coefficients of N concentration, P concentration, C: N, C: P, and N: P were the greatest in coarse roots and the lowest in leaves. [**Conclusion**] P is the main element limiting the growth of *C. microphylla* seedlings, but N limitation is enhanced by drought stress. Drought stress increases the C and N allocation in fine roots, and improves the utilization efficiency of N and P. Meanwhile, the stability of N and P is stronger in leaves than in stems and roots under drought stress.

Keywords: *Caragana microphylla*, drought stress, stoichiometry characteristic

(责任编辑:崔贝)