

## 三峡库区澎溪河消落带典型草本植物养分及生态化学计量特征<sup>\*</sup>

孔维苇<sup>1,2,3</sup>, 袁兴中<sup>1,2,3</sup>, 卢虹宇<sup>4</sup>, 陈 稀<sup>1</sup>, 刘婷婷<sup>1,2,3</sup>, 龚小杰<sup>1,2,3</sup>, 王晓锋<sup>1,2,3</sup>

(1. 重庆师范大学 地理与旅游学院, 重庆 401331; 2. 长江上游湿地科学研究重庆市重点实验室, 重庆 401331;

3. 三峡库区地表生态过程野外科学观测研究站, 重庆 开州 405400; 4. 上海市环境学校, 上海 200135)

**摘要:**【目的】探究消落带植物的养分利用、养分分配特征以及水位梯度下不同植物的适应策略,为水库消落带植被恢复和生态重建提供科学依据。【方法】以三峡库区澎溪河白家溪消落带不同水位梯度的狗牙根(*Cynodon dactylon*)、狼把草(*Bidens tripartita*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、苘麻(*Abutilon theophrasti*)等4种典型草本植物为研究对象,测定植物根、茎、叶中C、N、P和K的含量,并计算化学计量比,比较不同植物养分利用及分配策略,探讨不同水位梯度下植物生态化学计量特征的响应规律。【结果】4种植物根、茎的C含量、C和N的含量比(C/N)、C和P的含量比(C/P)、C和K的含量比(C/K)均比在叶片中更高;4种植物叶片的N、P、K的含量及N和P的含量比(N/P)、N和K的含量比(N/K)均比在根、茎中更高。狗牙根和狼把草在叶片C含量方面明显高于苍耳、苘麻;狗牙根各器官具有略低的N、P、K含量以及较高的C/N、C/P、C/K;狼把草茎、叶具有较高的N含量和N/P、N/K;苍耳、苘麻叶片具有较高的K含量和K和P的含量比(K/P)。4种植物叶片的C、N、P、K含量随水位的增加均呈现先增加后降低的趋势,而C/N、C/K均呈相反的规律,N/P、N/K、K/P则相对稳定且变异均较小。【结论】4种植物各养分分配策略相似,均优先保障叶片的N、P、K含量以维持自身生长代谢;4种植物间养分含量和计量比特征存在明显差异,形成了各自独特的养分适应机制;水淹胁迫对植物叶片养分含量有明显影响,消落带中部植物养分含量略高于下部和上部,更有利于植物养分积累,下部极端水淹和上部夏季极端干旱可能导致植物养分利用效率提高、生长速率减慢;除C/N以外,消落带草本植物的养分计量比特征对水淹胁迫具有一定的稳定性,表现出较好的内稳性。水淹胁迫能够促使物种养分策略的分化,进而影响消落带生态系统养分的分布格局,同时不同物种形成了对水淹环境独特的养分适应对策,是消落带植物群落演变和稳定的重要驱动机制。

**关键词:**三峡库区;澎溪河;消落带;植物器官;水位梯度;生态化学计量学

**中图分类号:**Q948.118

**文献标志码:**A

**文章编号:**1672-6693(2020)05-0073-10

三峡水库是世界上最大的人工水利工程,自建成运行以来,该水库及它周边的生态环境问题一直受到世人的广泛关注<sup>[1]</sup>。由于三峡水库在5—10月低水位(145 m)运行而在11月—次年4月高水位(175 m)运行,因此在水库两岸形成了一个反季节且水位涨落幅度高达30 m的消落带<sup>[2]</sup>。受周期性水淹影响,消落带植物群落结构发生了重大变化,原来河岸带植被大量衰退,甚至消失,少数适生植物逐渐形成了优势植物群落<sup>[3]</sup>,对消落带生态系统演变具有重要影响。研究表明,随着水淹时间延长,消落带已经基本形成了以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、雀稗(*Paspalum thunbergii*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、香附子(*Cyperus rotundus*)、狼把草(*Bidens tripartita*)、水蓼(*Polygonum hydropiper*)、苘麻(*Abutilon theophrasti*)等物种为主的相对稳定的植物群落<sup>[4-5]</sup>。这些适生的草本植物对消落带环境的适应对策研究成为探讨消落带生态系统演变机制和生态恢复的关键。

自三峡水库消落带形成以来,大量关于消落带植物适应机制的研究和报道不断涌现,它们从水淹胁迫下植物通气组织的形成与发育、生理代谢响应、种群扩散机制、繁殖对策等方面揭示了狗牙根<sup>[6]</sup>、苍耳<sup>[7]</sup>、水蓼<sup>[8]</sup>等耐反季节水淹胁迫的机理。同时,研究发现,随着水库运行时间的延长,这些适生植物在生长<sup>[9]</sup>、繁殖<sup>[7]</sup>、功能性状<sup>[10]</sup>、生理代谢<sup>[11]</sup>等方面也发生了一系列的适应性变化,例如:水淹胁迫促使狗牙根具有很强的耐淹、拓殖和生长恢复能力的适应<sup>[9]</sup>;消落带植物具有高净光合速率、叶片气孔导度和较低的比叶重,具有典型速生种的特

<sup>\*</sup> 收稿日期:2020-05-15 修回日期:2020-06-10 网络出版时间:2020-10-12 10:46

资助项目:国家自然科学基金(No. 41807321);重庆市基础研究与前沿探索项目(No. cstc2018jcyjAX0672);重庆市教育委员会科学技术研究项目(No. KJQN201800530);重庆师范大学博士科研启动项目(No. 17XLB023)

第一作者简介:孔维苇,女,研究方向为环境演变与灾害管理,E-mail:1255060219@qq.com;通信作者:王晓锋,男,副教授,博士,E-mail:xiaofeng6540@163.com

网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20201011.1229.016.html

征<sup>[10]</sup>,反映了它们对水淹环境的独特适应。植物细胞基本组成元素如 C,N,P,K 等在蛋白质、核酸的合成和转化<sup>[12]</sup>和植物光合作用中发挥重要作用,而这些元素之间的耦合关系影响着植物的生长发育、生产力以及植物群落结构的演变<sup>[13-14]</sup>。植物体内的 C,N,P,K 的计量比特征有助于解决植物与生态系统中养分供需平衡问题、理解养分元素循环过程和研究植物适应环境变化所形成的生存策略<sup>[15]</sup>。近些年来,不少研究者均在积极地探究环境变化对植物养分化学计量特征的影响<sup>[16-17]</sup>,例如:在干旱胁迫环境下,植物会将更多的 N,K 分配给根系以提高对水分的吸收能力,进而影响植物化学计量特征<sup>[16]</sup>;水淹胁迫对植物化学计量特征具有明显影响,植物叶片 C,P 含量在深度水淹梯度下明显提高<sup>[17]</sup>;樊大勇等人<sup>[10]</sup>发现三峡消落带植物叶片受淹水胁迫后,其中的 N,P,K 含量均较高。因此,通过对植物生态化学计量学的研究能够有效了解胁迫环境下植物的养分适应策略。

受周期性水位波动的影响,三峡库区消落带内植物生长-死亡周期缩短;为了更好地生存,植物加快了 rRNA、蛋白质的合成,从而使植物的养分利用、养分分配以及生长速率也受到影响<sup>[18]</sup>。已有研究表明,池杉(*Taxodium ascendens*)能够适应消落带环境,这与它稳定的化学计量比有关<sup>[19]</sup>;李瑞等人<sup>[17]</sup>的研究表明落羽杉(*Taxodium distichum*)能保持器官之间合理的元素分配来保障自身生长所需,对消落带水淹胁迫具有良好的适应性。然而,在三峡水库消落带特殊的水淹环境中,消落带典型草本植物如何进行养分利用和养分分配、不同植物之间具有怎样的差异、不同水淹深度对植物生态化学计量特征有何种影响仍需进一步深入研究。为此,本研究选择三峡库区腹心地带的澎溪河支流白家溪消落带作为研究区域,通过对消落带不同水位梯度分布的 4 种典型草本植物的不同器官中 C,N,P 和 K 的含量及化学计量特征进行分析,从而明确消落带植物不同器官的养分分配策略以及植物之间不同的适应机制,阐明不同水位梯度对植物生态化学计量特征的影响,并进一步了解消落带草本植物应对水淹胁迫的响应,揭示反季节水位波动影响下消落带植物生态策略和环境适应性,最终期望为消落带湿地生态系统演变机制研究提供科学支撑。

## 1 研究区域概况

白家溪消落带位于北纬  $31^{\circ}8'4''\sim 31^{\circ}9'5''$ 、东经  $108^{\circ}33'25''\sim 108^{\circ}33'51''$ 。白家溪作为澎溪河左岸的一级支流,发源于重庆开州区金峰乡,于蒲溪镇上马村汇入澎溪河,全长 16 km;白家溪消落带面积为  $3.19\text{ km}^2$ ,占三峡水库消落带总面积的  $0.91\%$ <sup>[20]</sup>。研究区域的气候类型为亚热带湿润季风气候,雨热同季,年平均降水量为 1 385 mm,年平均气温为  $18.5^{\circ}\text{C}$ 。根据前期调查,白家溪消落带受“冬水夏陆”的影响,植物群落极为简单,以狗牙根-苍耳群落占绝对优势,在缓坡生境分布有狼把草群落、苘麻群落、雀稗群落等,与三峡库区消落带植物群落分布格局相似<sup>[4-5]</sup>。研究区域的土壤类型主要为紫色土、棕壤、水稻土以及由于水位变动残留下的冲积土。

## 2 研究方法

### 2.1 样品采集

采样区域位于重庆师范大学三峡库区地表生态过程野外科学观测研究站内固定植物样地内,于 2018 年 7 月沿白家溪下游至河口段设置 3 个采样断面(图 1),每个断面沿水位梯度设置 3 条重复样带,每条样带上按 150,160,170,175 m 共 4 个水位高程进行植物群落调查,每个水位高程设置 3 个  $1\text{ m}\times 1\text{ m}$  的草本植物样方,记录样方内主要植物种类、高度、盖度,并采集样方内狗牙根、狼把草、苍耳、苘麻 10 株(丛)以上的新鲜植株。由于研究区狼把草、苘麻分布较少,故在样带两侧二者种群相对集中的区域进行采样。现场剪下每种植物的根、茎、叶,并将同一水位高程的同一物种样品混合后分别装入样品袋。为消除取样误差,研究中采集的所有植物样品均为成熟健康植株。

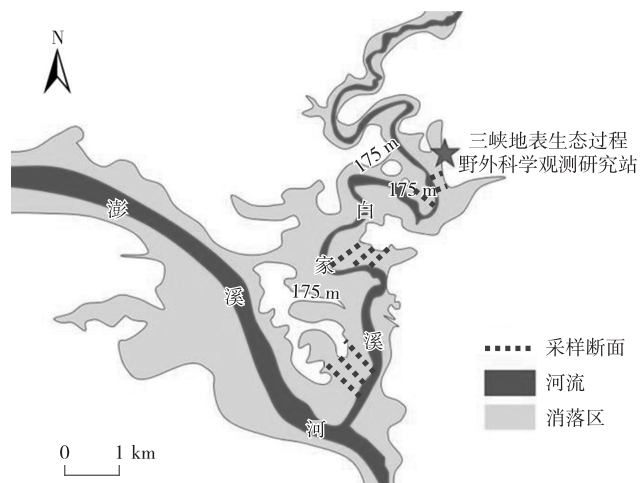


图 1 研究区域及样带位置

Fig. 1 Location of the study area and transects

2.2 植物养分测定

将带回实验室的植物样品置于恒温干燥箱中在 105 ℃下杀青 0.5 h,然后在 80℃下烘干到质量恒定,再粉碎并过 100 目(孔径为 0.15 mm)筛,最后保存用于养分测定。采用 K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 外加热法对样品进行 C 含量测定;采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消解后,使用流动注射分析仪(吉天 FIA-6000+型,北京吉天仪器有限公司)测定样品的 N 含量,使用钼酸盐显色法测定样品的 P 含量,用火焰光度计(棱光 FP6410 型,上海佑科仪器仪表有限公司)测定样品的 K 含量。

2.3 数据处理

采用 Excel 2010 对数据进行初步处理,所得数据以“ $\bar{x}\pm s$ ”表示,并计算变异系数(Coefficient of variation)。利用 SPSS 18.0 中的单因素方差分析(One-way ANOVA)对数据进行统计学分析,当  $p<0.05$  时,分析结果具有统计学意义。使用 GraphPad-8.0 对数据进行作图。

3 结果与分析

3.1 典型草本植物不同器官的 C,N,P 和 K 的含量特征

如表 1 所示,研究中 4 种植物各器官的 C 含量平均值变化范围为 359.4~441.3 g·kg<sup>-1</sup>,且 4 种植物的叶片 C 含量均明显低于各自根、茎的 C 含量。不同植物的根和茎中 C 含量的变异系数均较小,均为 2%,且无统计学意义上的差异;4 种植物叶片 C 含量的变异系数为 9%,且狗牙根与狼把草的叶片 C 含量比苍耳与苘麻的叶片 C 含量更高,差异具有统计学意义( $p<0.05$ )。4 种植物叶片 N 含量数倍于各自根、茎的 N 含量,且变异系数较大,而狼把草各器官的 N 含量均比其他 3 种植物各器官的 N 含量更高,差异具有统计学意义( $p<0.05$ )。除苍耳外,其余 3 种植物的各器官 P 含量均表现为在叶片中最高而在根和茎中略低,且 4 种植物根、茎的 P 含量差异明显,苍耳与苘麻的根、茎 P 含量高于狗牙根和狼把草的根、茎 P 含量,差异具有统计学意义( $p<0.05$ )。4 种植物的 K 含量平均值为 18.6 g·kg<sup>-1</sup>,其中根和叶的 K 含量变异系数远比茎的更高,除狼把草外,其他 3 种植物 K 含量均为在叶片中高于在根、茎中,且狗牙根和狼把草叶片、根的 K 含量低于苍耳和苘麻叶片、根的 K 含量,差异具有统计学意义( $p<0.05$ )。

表 1 研究中 4 种典型植物各器官 C,N,P 和 K 的含量  
Tab.1 C, N, P, and K contents in different organs of four typical plants in the study

植物	C 含量/(g·kg <sup>-1</sup> )			N 含量/(g·kg <sup>-1</sup> )		
	根	茎	叶	根	茎	叶
狗牙根( <i>C. dactylon</i> )	435.0±7.2	439.4±9.1	414.0±27.8	6.7±0.3	5.7±0.3	21.0±2.9
狼把草( <i>B. tripartita</i> )	436.5±12.8	441.3±7.6	415.2±25.8	8.8±2.0	8.4±0.8	35.6±11.6
苍耳( <i>X. sibiricum</i> )	433.6±5.4	434.5±11.7	368.4±23.5	6.7±0.7	6.7±0.7	21.7±2.8
苘麻( <i>A. theophrasti</i> )	433.7±2.9	432.1±10.6	359.4±27.9	5.8±0.8	7.0±0.8	24.0±3.2
平均值	434.7±7.2	436.8±9.6	389.2±35.4	7.0±1.6	7.0±1.2	25.6±8.3
变异系数	2%	2%	9%	22%	17%	32%
<i>p</i>	0.95	0.55	0.02	0.02	0.00	0.02
<i>F</i>	0.1	0.7	5.0	4.9	11.7	4.6

植物	P 含量/(g·kg <sup>-1</sup> )			K 含量/(g·kg <sup>-1</sup> )		
	根	茎	叶	根	茎	叶
狗牙根( <i>C. dactylon</i> )	1.6±0.3	2.7±0.3	5.0±0.7	6.1±0.7	12.9±0.7	16.5±1.9
狼把草( <i>B. tripartita</i> )	2.7±0.3	2.5±0.2	4.4±0.4	16.2±1.3	16.2±1.8	15.7±2.4
苍耳( <i>X. sibiricum</i> )	4.6±0.3	5.8±0.6	5.1±0.5	25.2±1.1	17.3±0.8	31.0±3.1
苘麻( <i>A. theophrasti</i> )	4.5±0.3	3.9±0.2	4.8±0.6	20.5±2.2	15.4±1.1	30.4±3.4
平均值	3.4±1.3	3.7±1.4	4.8±0.6	17.0±7.4	16.4±2.0	23.4±7.9
变异系数	39%	38%	12%	44%	13%	34%
<i>p</i>	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00
<i>F</i>	110.0	82.2	1.2	127.6	10.4	37.0

### 3.2 典型草本植物各器官 C,N,P 和 K 的化学计量比特征

研究中 4 种植物化学计量比特征在不同器官分配策略基本一致(图 2):C 和 N 的含量比(C/N)、C 和 P 的含量比(C/P)、C 和 K 的含量比(C/K)变化范围分别为 9.5~82.8,65.8~308.1,11.1~79.5,三者均表现为在根、茎中高于在叶中;N 和 P 的含量比(N/P)、N 和 K 的含量比(N/K)变化范围分别为 1.0~9.4,0.2~2.8,且两者在叶片中高于在根、茎中;K 和 P 的含量比(K/P)在不同器官中的差异受到物种的影响,且该指标在各器官中的差异不明显。此外,不同植物的化学计量比特征差异较为明显,特别是狗牙根的根部 C/P,C/K,N/P 和 N/K 均高于其余 3 种植物根部的对应指标;同时狗牙根和狼把草茎、叶在 C/P,C/K,N/P 和 N/K 方面均高于苍耳和苘麻茎、叶,表明狗牙根和狼把草具有更强的 N 利用效率和光合固 C 能力;而狗牙根和狼把草叶片的 K/P 比苍耳和苘麻叶片的更低,表明前两者的 K 吸收效率相对较低。

### 3.3 水位梯度对不同植物叶片养分含量的影响

水位梯度对植物生长和养分吸收具有重要影响<sup>[17]</sup>。叶片是植物代谢最活跃的器官,它的养分特征对环境响应的敏感性较高(表 1)。如图 3 所示,研究中 4 种消落带植物叶片中 C,N,P 和 K 的含量随水位高程的梯度变化规律基本一致,均表现为从消落带下部(150 m)向上部(175 m)先增加后降低。4 种植物叶片 C 含量在 175 m 水位区最低,而 N,P 和 K 的含量在 150 m 处和 175 m 处基本相似。这主要是因为 175 m 处夏季高度干旱,导致植物长势较差,养分吸收和初级生产速率均较低。消落带植物养分含量种间差异和不同水位梯度形成的种内差异共同塑造了消落带生态系统地上部分的养分格局。

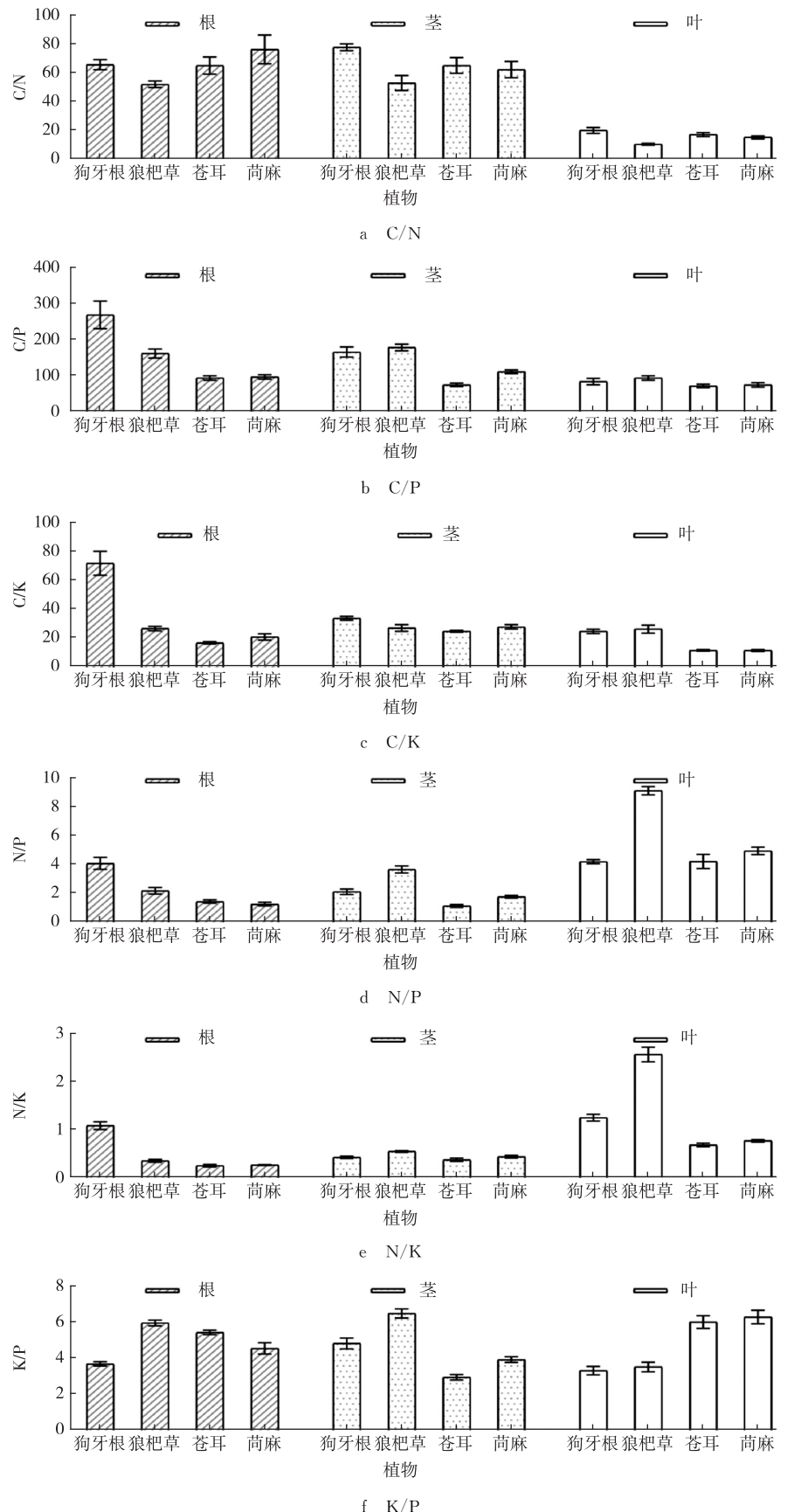


图 2 4 种典型草本植物生态化学计量比特征

Fig. 2 Characteristics of stoichiometric ratio of four typical herbaceous plants



### 3.4 水位梯度对植物叶片养分计量比特征的影响

研究中4种植物叶片养分计量比特征对水位梯度的响应规律如图4所示。不同植物叶片养分计量比特征对水位梯度的响应规律较相似,其中C/N和C/K变化较为明显,均为在消落带中部水位较低,而在上部水位和下部水位较高,呈与养分含量相反的“V”型变化。而C/P,N/P和N/K则呈基本稳定的特征,无明显变化,表现出随水淹变化而植物养分组成具有较好的内稳性。叶片养分计量比的种间差异并不受水位梯度的影响,但狼把草和狗牙根的叶片养分计量比特征与苍耳、苘麻存在明显分异。

### 3.5 消落带典型植物养分计量特征的相关性分析

如表2所示,研究中4种植物叶片养分含量之间相关性较弱,仅C含量与N含量呈统计学意义上的正相关关系( $p < 0.05$ ),而与K含量呈统计学意义上的负相关关系( $p < 0.05$ ),表明消落带植物的光合固C受N供应的调控,同时水淹胁迫可能导致植物叶片K含量增加而光合效率降低;植物叶片N含量与C/N,N/P,N/K等呈统计学意义上相关关系( $p < 0.01$ ),表明消落带植物生长受到N的明显影响;植物叶片K含量与C/P,C/K,K/P,N/K等均有统计学意义上相关关系( $p < 0.01$ ),表明胁迫环境下植物叶片K含量对与之有关的化学计量比的影响增强。最后,各养分含量的比值之间存在统计学意义上相关关系( $p < 0.05$ ),表明植物在受到水淹胁迫时叶片中的养分计量比可能存在一致性的改变,间接反映了植物在适应不同水淹胁迫时所表现出的较好内稳性。

## 4 讨论与结论

### 4.1 不同植物的养分分配和适应机制

本研究中,消落带4种植物叶片的C含量平均值为 $389.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (表3),这低于全球陆生植物、中国草地植物和中国森林植物叶片的C含量平均值。相对于其他生态系统,消落带水淹胁迫环境下会造成植物缺氧,使植物的生长和代谢受到限制,从而抑制光合效率,导致C固定减少<sup>[21]</sup>。消落带植物叶片N含量与He等人<sup>[22]</sup>估算的中国草地植物平均值相近,但高于其他生态系统植物N含量,表现出典型草地生态系统特征。同时,消落带作为特殊的湿地生态系统,它的N含量远高于中国湿地生态系统的平均水平<sup>[15]</sup>,因此并未呈现湿地植物的N养分策略。此外,消落带植物的P含量远高于草地<sup>[34]</sup>、湿地<sup>[33]</sup>、森林<sup>[32]</sup>植物的P含量平均水平,表现出独特的P富集的特征,可能是因为消落带植物在水淹胁迫下合成大量的酶,需要更多的ATP(三磷酸腺苷)的消耗<sup>[34]</sup>。总体上消落带植物叶片具有较高的N,P含量,而C含量较低。一方面,周期性水淹加速了消落带土壤养分的矿化,同时冬季淹水大量颗粒物沉积,夏季陆源污染在消落带富集,有利于有效养分的供给<sup>[23]</sup>;另一方面,植物在周期性水淹过程中可能形成了适应性的生理生态响应和独特的养分策略。

植物生长速率假说认为:生长越快的植物,因需要更多的N,P完成细胞增殖,故具有较低的C/N,C/P和N/P<sup>[24]</sup>。本研究中,消落带4种植物的C/N,C/P和N/P均较低(表3),表明消落带草本植物高生长速率和低养分利用效率的特征,但不同物种间这种适应性特征存在差异。此外,植物叶片N/P可以作为表征植物限制性营养元素的标准:一般地,N/P小于14表明植物生长受到N限制,而N/P大于16则表明植物生长受到P限制<sup>[25]</sup>。本研究中消落带4种植物叶片N/P范围为4.23~9.16,平均值为5.65,远小于14,表明植物生长主要受到严格的N限制,这与以前的研究结果一致<sup>[19,26]</sup>。相关分析结果也进一步表明,消落带草本植物养分计量比主要受N含量主导。沈雅飞等人<sup>[27]</sup>研究表明,由于季节性水淹导致三峡库区消落带土壤N矿化加速,大量N流失,因此出现N限制<sup>[19]</sup>。然而,4种植物的N含量较高,表明植物仍具有较强的N吸收能力,对消落带土壤环境

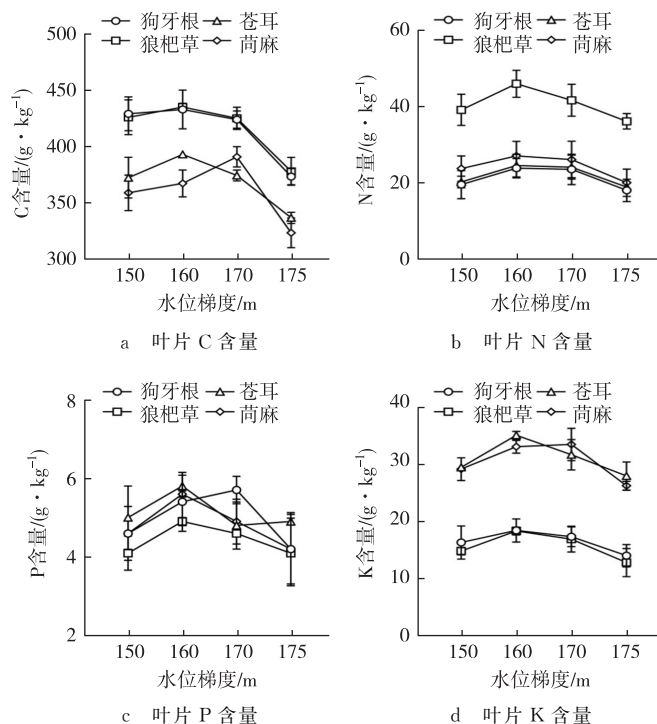


图3 水位梯度下不同植物叶片养分含量特征

Fig. 3 Nutrient content characteristics of different plant leaves at water level gradient

演变形成了一定适应。

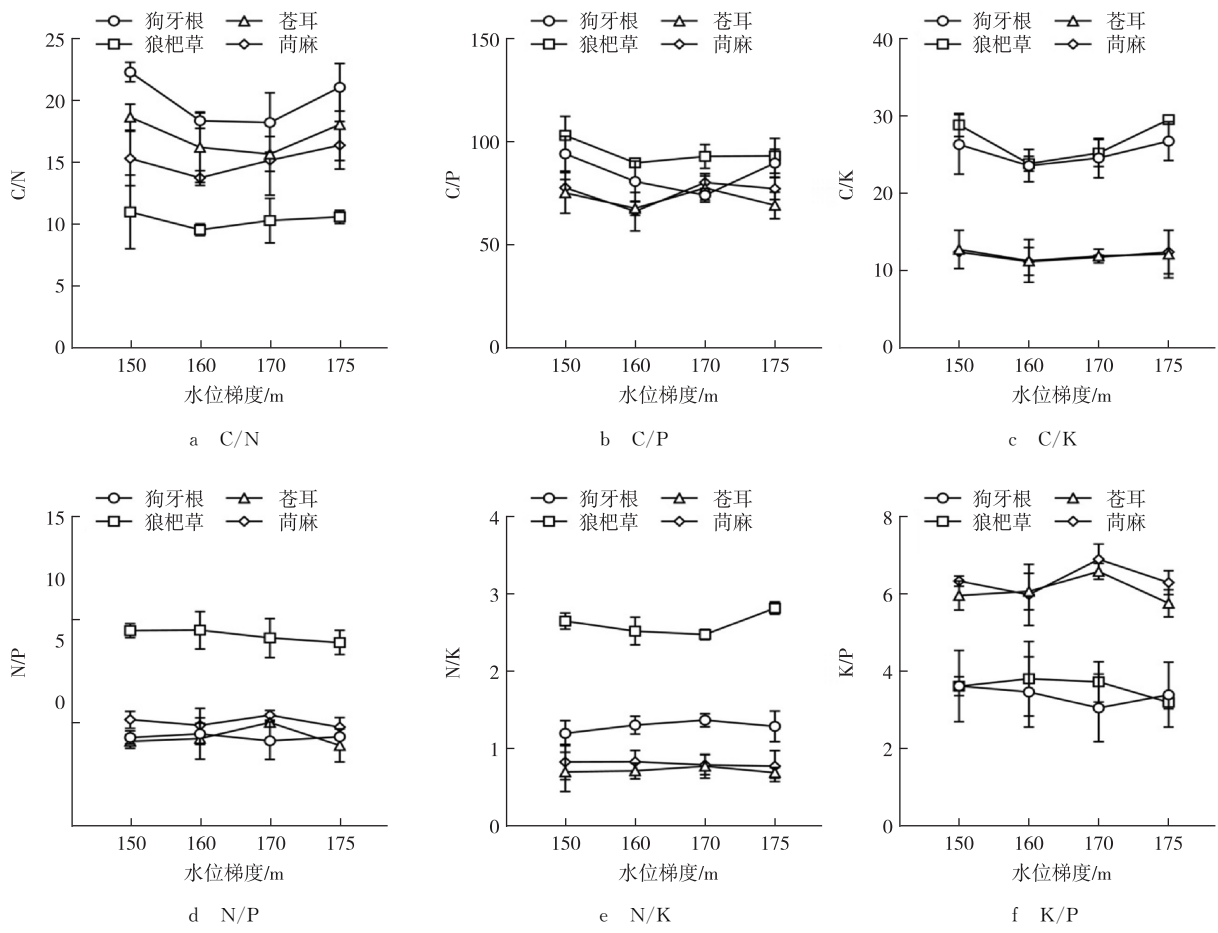


图 4 水位梯度下不同植物叶片生态化学计量特征

Fig. 4 Characteristics of stoichiometric ratio of different plant leaves at water level gradient

表 2 适生植物叶片养分含量及计量比的相关性

Tab. 2 Correlation of nutrient content and stoichiometric ratio in leaves of plants

指标	指标								
	C 含量	N 含量	P 含量	K 含量	C/N	C/P	C/K	N/P	N/K
N 含量	0.530*								
P 含量	0.207	-0.190							
K 含量	-0.520*	-0.378	0.486						
C/N	-0.182	-0.910**	0.186	0.098					
C/P	0.530*	0.550*	-0.720**	-0.790**	-0.310				
C/K	0.650**	0.461	-0.400	-0.970**	-0.160	0.830**			
N/P	0.419	0.960**	-0.460	-0.495	-0.880**	0.710**	0.550*		
N/K	0.560*	0.860**	-0.435	-0.770**	-0.680**	0.800**	0.820**	0.920**	
K/P	-0.660**	-0.382	0.194	0.950**	0.068	-0.650**	-0.960**	-0.420	-0.740**

注：\*，\*\* 分别表示相关系数在  $p < 0.05$  和  $p < 0.01$  水平上具有统计学意义

植物能够通过调整养分吸收和分配及维持养分计量比稳定来适应环境变化<sup>[28]</sup>。首先,消落带不同物种养分分配策略基本一致,C 含量表现为在茎、根中高于在叶片中,N,P 和 K 的含量表现为在叶片中高于在根、茎中(表 1),这与植物各组织器官的功能密切相关<sup>[26,29-30]</sup>。狗牙根和狼把草叶片 C 含量高于苍耳、苘麻叶片 C 含量且差

异具有统计学意义( $p<0.05$ ),这有利于它们对外界胁迫环境的抵御能力<sup>[24]</sup>;同时,狗牙根各器官具有较低的 N, P, K 含量以及较高的 C/N, C/P, C/K(表 1, 图 2),表明该物种的生长对养分的需求低,且养分利用效率较高、净生长速率相对较低,是它在三峡库区消落带广泛分布的潜在机制,这与有关百花湖消落带植物的研究一致<sup>[31]</sup>。狼把草茎、叶具有较高的 N 含量和较高的 N/P, N/K,表明狼把草对 N 有较强竞争能力,可能成为未来消落带 N 限制环境的重要物种。

表 3 4 种植物叶片 C, N, P 和 K 的化学计量特征与其他研究的比较  
Tab. 3 The stoichiometric characteristics of C, N, P, and K of four typical herbs compared with other studies

研究区域	C 含量/(g · kg <sup>-1</sup> )	N 含量/(g · kg <sup>-1</sup> )	P 含量/(g · kg <sup>-1</sup> )	C/N	C/P	N/P	数据来源
中国湿地植物		16.1	1.9			8.7	文献[15]
中国森林植物	485.5	18.2	1.1	26.7	443.5	16.7	文献[32]
中国陆生植物	436.8	14.1	1.1	30.9	393.5	12.7	文献[13]
中国草地植物	438.0	27.6	1.9	17.9	273.9	15.3	文献[22,33]
消落带植物	389.2	25.6	3.7	15.6	81.3	5.7	本研究

4.2 水位梯度对不同植物叶片养分含量及化学计量特征的影响

水淹胁迫是决定消落带植物群落结构的关键因子,对植物生长和土壤养分供给均有重要影响。在不同的水位梯度下,4 种消落带植物叶片 C, N, P 和 K 的含量均随水位梯度增加先升高后降低(图 3),与消落带植物生物量、盖度、高度等随水位梯度变化规律一致<sup>[34]</sup>,表明消落带中部更有利于植物养分的吸收和生长。一方面,消落带下部受夏季洪水干扰,土壤养分流失严重,且植物光合效率降低,导致植物养分含量较低<sup>[35]</sup>;另一方面,消落带上部夏季干旱胁迫严重,植株生长较差<sup>[35]</sup>,不利于养分的积累,因此光合固 C 和养分吸收均受到限制。李强等人<sup>[36]</sup>指出:消落带上部狗牙根叶片中 N, P 和 K 的含量降低与夏季极端干旱胁迫和水-陆界面物种竞争增强有关。同时,消落带中部植被密度大,利用水分保持养分的拦截,因此更有利于植物生长。此外,研究表明,消落带土壤养分也随水位梯度呈中部高、上下部低的“Λ”型变化<sup>[35]</sup>,与本研究植物叶片养分含量变化规律一致。因此,消落带植物养分特征受水淹胁迫和夏季干旱的双重影响,决定了消落带生态系统养分分布格局。

环境胁迫下植物养分计量比变异能够表征植物生长的内稳性特征<sup>[19]</sup>。从图 4 可见,除 C/N 外,不同水位梯度下植物叶片养分计量比没有统计学意义上的差异,表明尽管植物养分含量随水位梯度变化较大,但它能够通过调节不同养分吸收维持化学计量比的相对稳定,进而提高自身环境适应能力<sup>[19,26]</sup>。相关分析结果进一步表明,水淹胁迫下消落带植物叶片 N, P 和 K 的含量相关性较弱,说明植物对不同养分吸收存在选择性适应,导致 N, P 和 K 的含量不同的变化规律,这与王凯等人<sup>[37]</sup>研究结果一致。

4.3 结论

三峡库区澎溪河消落带 4 种草本植物具有相似的养分分配策略,即相对于叶片而言根、茎中 C 含量更高而 N, P 含量较低;不同植物间养分含量呈明显差异,狗牙根和狼把草根、茎中 P, K 含量较苍耳和苘麻根、茎中 P, K 含量更低,但前两者叶片中 C 含量明显较后两者叶片中 C 含量更高,表现出对胁迫环境的高抵御能力。4 种植物叶片养分含量均随水位梯度增加呈“Λ”型变化,而养分计量比特征则相对稳定;水淹胁迫和夏季干旱双重影响导致植物养分吸收发生种内分异,但消落带植物能够通过调节不同养分的吸收,来维持养分计量比的稳定,表现出对消落带胁迫环境的良好适应。

参考文献:

[1] 任朝霞,杨达源,任福文,等. 三峡库区生态环境与可持续发展[J]. 水土保持通报,2003,23(1):66-69.  
REN C X, YANG D Y, REN F W, et al. Eco-environment and sustainable development of Three Gorges reservoir area [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2003, 23(1): 66-69.

[2] 吕明权,吴胜军,陈春娣,等. 三峡消落带生态系统研究文献计量分析[J]. 生态学报,2015,35(11):3504-3518.  
LÜ M Q, WU S J, CHEN C D, et al. A review of studies on water level fluctuating zone (WLFZ) of the Three Gorges reservoir (TGR) based on bibliometric perspective [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(11): 3504-3518.

[3] 李姗泽,邓玥,施凤宁,等. 水库消落带研究进展[J]. 湿地科学,2019,17(6):689-696.

- LI S Z, DENG Y, SHI F N, et al. Research progress on water-level-fluctuation zones of reservoirs: a review[J]. *Wetland Science*, 2019, 17(6): 689-696.
- [4] 刘维曄, 杨帆, 王杰, 等. 三峡水库干流和库湾消落区植被物种动态分布研究[J]. *植物科学学报*, 2011, 29(3): 296-306.
- LIU W W, YANG F, WANG J, et al. Plant species dynamic distribution in the water-level-fluctuating zone of the main stream and bay of the Three Gorges reservoir[J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(3): 296-306.
- [5] YANG F, LIU W W, WANG J, et al. Riparian vegetation's responses to the new hydrological regimes from the Three Gorges project: clues to revegetation in reservoir water-level-fluctuation zone[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(2): 89-98.
- [6] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 等. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3685-3691.
- TAN S D, ZHU M Y, DANG H S, et al. Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) to deep submergence stress in the Three Gorges reservoir area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [7] 陈忠礼, 袁兴中, 刘红, 等. 消落带湿地土壤苍耳种子库研究[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 36(2): 147-152.
- CHEN Z L, YUAN X Z, LIU H, et al. Soil seed bank of *Xanthum sibiricum* in newly created wetlands in water-level fluctuation zone of Three Gorges reservoir[J]. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, 36(2): 147-152.
- [8] 魏冠文. 三峡库区消落带不同水蓼种群对水淹的生理生态适应性差异[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- WEI G W. Variations in eco-physiological adaptability of populations of *Polygonum hydropiper* to flooding in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges reservoir[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.
- [9] 李强, 丁武泉, 王书敏, 等. 三峡库区多年高水位运行对消落带狗牙根生长恢复的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(3): 985-992.
- LI Q, DING W Q, WANG S M, et al. Influence of multi-year high water level running on growth recovery of *Cynodon dactylon* population in water-level-fluctuating zone of the Three Gorges reservoir[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3): 985-992.
- [10] 揭胜麟, 樊大勇, 谢宗强, 等. 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征[J]. *生态学报*, 2012, 32(6): 1723-1733.
- JIE S L, FAN D Y, XIE Z Q, et al. Features of leaf photosynthesis and leaf nutrient traits in reservoir riparian region of Three Gorges reservoir, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(6): 1723-1733.
- [11] 张志永, 程丽, 李春辉, 等. 三峡水库淹没水深对消落带植物牛鞭草和狗牙根生长及抗氧化酶活性的影响[J]. *水生生态学杂志*, 2016, 37(3): 49-55.
- ZHANG Z Y, CHENG L, LI C H, et al. Growth and antioxidant enzyme activity in *Hemarthria altissima* and *Cynodon dactylon* in response to water depth in the water level fluctuation zone of Three Gorges reservoir[J]. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(3): 49-55.
- [12] 程滨, 赵永军, 张文广, 等. 生态化学计量学研究进展[J]. *生态学报*, 2010, 30(6): 1628-1637.
- CHENG B, ZHAO Y J, ZHANG W G, et al. The research advances and prospect of ecological stoichiometry[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1628-1637.
- [13] TANG Z Y, XU W T, 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 of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [14] FUJITA Y, De RUTTER P C, WASSEN M J, et al. Time-dependent, species-specific effects of N : P stoichiometry on grassland plant growth[J]. *Plant and Soil*, 2010, 334(1): 99-112.
- [15] 胡伟芳, 章文龙, 张林海, 等. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1041-1052.
- HU W F, ZHANG W L, ZHANG L H, et al. Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in major wetland vegetation of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(10): 1041-1052.
- [16] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(9): 2658-2665.
- HONG J T, WU J B, WANG X D. Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(9): 2658-2665.
- [17] 李瑞, 马文超, 吴科君, 等. 三峡库区消落带水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(3): 976-984.
- LI R, MA W C, WU K J, et al. Effects of water-level changes in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges reservoir on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Taxodium distichum*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3): 976-984.
- [18] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.
- [19] 刘明辉, 谢婷婷, 李瑞, 等. 三峡库区消落带池杉-土壤碳氮



- 磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2020, 40(9): 3072-3084.
- LIU M H, XIE T T, LI R, et al. Carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometric characteristics between *Taxodium ascendens* and soil in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges reservoir region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9): 3072-3084.
- [20] 孙荣, 袁兴中, 丁佳佳. 三峡水库蓄水至 156 m 水位后白夹溪消落带植物群落生态学研究[J]. 湿地科学, 2010, 8(1): 1-7.
- SHUN R, YUAN X Z, DING J J. Plant communities in water-level-fluctuating-zone of Baijia stream in Three Gorges reservoir after its initiate impounding to 156 m height[J]. Wetland Science, 2010, 8(1): 1-7.
- [21] 贺燕燕, 王朝英, 袁中勋, 等. 三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性[J]. 生态学报, 2018, 38(8): 2722-2731.
- HUO Y Y, WANG C Y, YUAN Z X, et al. Photosynthetic characteristics of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* under different submergence in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges reservoir[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(8): 2722-2731.
- [22] 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.
- [23] 许川, 舒为群, 曹家, 等. 三峡库区消落带富营养化及其危害预测和防治[J]. 长江流域资源与环境, 2005, 14(4): 440-444.
- XU C, SHU W Q, CAO J, et al. Forecast of aquatic eutrophication and its harms and the prevention countermeasures in water-level-fluctuating zone of the Three Gorges reservoir[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2005, 14(4): 440-444.
- [24] 樊月, 潘云龙, 陈志为, 等. 四种红树植物根茎叶的碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1041-1048.
- FAN Y, PAN Y L, CHEN Z W, et al. C : N : P stoichiometry in roots, stems, and leaves of four mangrove species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(4): 1041-1048.
- [25] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [26] 米玮洁, 邹怡, 李明, 等. 三峡水库消落区典型草本植物氮、磷养分计量特征[J]. 湖泊科学, 2016, 28(4): 802-811.
- MI W J, ZOU Y, LI M, et al. Nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics of typical herb plants in the water fluctuation-zone of Three Gorges reservoir[J]. Journal of Lake Sciences, 2016, 28(4): 802-811.
- [27] 沈雅飞, 王娜, 刘泽彬, 等. 三峡库区消落带土壤化学性质变化[J]. 水土保持学报, 2016, 30(3): 190-195.
- SHEN Y F, WANG N, LIU Z B, et al. Changes of the soil chemical properties in hydro-fluctuation belt of Three Gorges reservoir[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2016, 30(3): 190-195.
- [28] MARSCHNER H. Marschner's mineral nutrition of higher plants[M]. 2nd ed. London: Academic Press, 1995.
- [29] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Pubmed, 2000, 408(6812): 578-580.
- [30] 朱秋丽. 闽浙沪滨海湿地草本植物碳氮磷生态化学计量特征[D]. 福州: 福建师范大学, 2017.
- ZHU Q L. Carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry characteristics of herbs in the coastal wetland of Fujian, Zhejiang and Shanghai[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2017.
- [31] 李小峰, 李秋华, 秦好丽, 等. 百花湖消落带常见植物氮磷钾营养元素含量分布特征研究[J]. 环境科学学报, 2013, 33(4): 1089-1097.
- LI X F, LI Q H, QING H L, et al. Distribution characteristics of N, P and K contents in 30 common plants from the hydro-fluctuation belt of Baihua reservoir[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2013, 33(4): 1089-1097.
- [32] 王品苑, 王绍强, 李纫兰, 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[J]. 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[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(6): 587-595.
- [33] HE J S, WANG L, FLYNN D F B, et al. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. Oecologia, 2008, 155(2): 301-310.
- [34] 王建超, 朱波, 汪涛. 三峡库区典型消落带淹水后草本植被的自然恢复特征[J]. 长江流域资源与环境, 2011, 20(5): 603-610.
- WANG J Q, ZHU B, WANG T. Characteristics of restoration of natural herbaceous vegetation of typical water-level fluctuation zone after flooding in the Three Gorges reservoir area[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2011, 20(5): 603-610.
- [35] 王娅微, 陈芳清, 张森, 等. 不同植被恢复模式下三峡库区万州段消落带土壤养分及其空间分布特征[J]. 农业资源与环境学报, 2016, 33(2): 127-133.
- WANG Y J, CHEN F Q, ZHANG M, et al. Characteristics of soil nutrient and spatial distribution on riparian zone restored by different vegetation restoration methods at

- Wanzhou section in the Three Gorges reservoir area, China [J]. Journal of Agricultural Resources and Environment, 2016, 33(2): 127-133.
- [36] 李强, 宋力, 王书敏, 等. 水位变化对三峡库区消落带狗牙根种群营养特征的影响[J]. 生态科学, 2015, 34(4): 15-20.
- LI Q, SONG L, WANG S M, et al. Influence of water level on nutritional characteristics of *Cynodon dactylon* population in water-level-fluctuating zone of the Three Gorges reservoir[J]. Ecological Science, 2015, 34(4): 15-20.
- [37] 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.
- WANG K, LI Y H, JIANG T, et al. Effects of drought stress on N and P stoichiometry and allocation of poplar seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(11): 3116-3122.

## Resources, Environment and Ecology in Three Gorges Area

### Ecological Stoichiometry of the Representative Herbaceous Plants in the Littoral Zone of Pengxi River in Three Gorges Reservoir

KONG Weiwei<sup>1,2,3</sup>, YUAN Xingzhong<sup>1,2,3</sup>, LU Hongyu<sup>4</sup>, CHEN Xi<sup>1</sup>,  
LIU Tingting<sup>1,2,3</sup>, GONG Xiaojie<sup>1,2,3</sup>, WANG Xiaofeng<sup>1,2,3</sup>

(1. College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331;

2. Chongqing Key Laboratory of Wetland Science Research of the Upper Reaches of the Yangtze River, Chongqing 401331;

3. Observation and Research Station for the Earth Surface Ecological Processes of Three Gorges Reservoir Area,

Kaizhou Chongqing 405400; 4. Shanghai Environmental School, Shanghai 200135, China)

**Abstract:** [Purposes] In order to explore the characteristics of nutrient utilization and nutrient distribution of plants in the littoral zone, as well as the adaptive strategies of different plants in the littoral zone, it provides a scientific basis for vegetation restoration and ecological reconstruction in the littoral zone of reservoirs. [Methods] It selected four representative species of plants that widely distributed in the pengxi river littoral Zone of Three Gorges, including *Cynodon dactylon*, *Bidens tripartita*, *Abutilon theophrasti*, and *Xanthium sibiricum*. The contents of C, N, P, and K in roots, stems and leaves of plants were determined, and the stoichiometric ratio was calculated. The responses of plant ecological stoichiometric characteristics under different water level gradients were studied by comparing different plant nutrient utilization and distribution strategies. [Findings] The C, C/N, C/P, and C/K of the roots and stems of the four plants were all higher than the leaves. The content of N, P, K and N/P, N/K in leaves were higher than roots and stems. The content of C in leaves of *C. dactylon*, *B. tripartita* is significantly higher than that of *A. theophrasti* and *X. sibiricum*. Different organs of *C. dactylon* has slightly lower content of N, P, and K and higher content of C/N, C/P, and C/K. The N content, N/P, N/K in stem and leaf of *B. tripartite* was higher. The K content and K/P of the leaves of *A. theophrasti* and *X. sibiricum* was higher. The contents of C, N, P and K in the leaves of four plants increased first and then decreased with the increase of water level, but C/N and C/K show opposite rules, N/P, N/K, and K/P are relatively stable, and the coefficient of variation is small. [Conclusions] The nutrient allocation strategies of different plants were similar, and the N, P, and K contents of leaves were given priority to maintain their growth and metabolism. There were significant differences in nutrient content and stoichiometric ratio between different plants, which from their own unique nutrient adaptation mechanisms. Water flooding stress has a significant effect on the nutrient content of plant leaves. The nutrient content of plants in the middle of the littoral zone is slightly higher than that in the lower part and the upper part, which is more conducive to the accumulation of plant nutrients. Extreme flooding in the lower part and extreme drought in the upper part of summer may lead to the improvement of plant nutrient utilization efficiency and the decrease of growth rate. The nutrient stoichiometric ratio of herbaceous plants in the littoral zone has a certain stability (except C/N) to the water flooding stress, showing a good internal stability. Water flooding stress can promote the differentiation of nutrient strategies of species and then affect the distribution pattern of nutrient in the littoral zone ecosystem. At the same time, different species formed unique nutrient adaptation strategies to the flooded environment, which was an important driving mechanism for the evolution and stability of plant communities in the littoral zone.

**Keywords:** Three Gorges reservoir; Pengxi river; littoral zone; plant organ; water level gradient; ecological stoichiometry

(责任编辑 方 兴)