

翅碱蓬生态化学计量内稳性对模拟氮磷沉降的响应

陶 韦¹, 武嘉文¹, 刘长发¹, 方 蕾¹, 刘 远¹, 苑静涵¹, 李 晋²

(1. 近岸海洋环境科学与技术辽宁省高校重点实验室, 大连海洋大学, 大连 116023;

2. 辽宁省盘锦市海洋与渔业研究所, 盘锦 124010)

摘要:生物有机体元素组成内稳性是生态化学计量学核心概念之一, 研究植物 N、P 生态化学计量内稳性及 N、P 分配可以明确其生态策略和适应性、竞争性。采用室内盆栽方法, 研究了翅碱蓬(*Suaeda heteroptera*) N、P 内稳性与生长对模拟 N、P 沉降增加的响应。结果表明, N 沉降增加情况下, 翅碱蓬吸收积累 N 表现为“绝对”的生态化学计量内稳性; P 沉降增加情况下, 翅碱蓬吸收积累 P 呈现一定的生态化学内稳性, 调节系数 H_P 为 0.754, $H_{N:P}$ 为 0.792。N 沉降增加促进了翅碱蓬积累 P, 翅碱蓬生长可能受 N 限制。N、P 沉降增加情况下, 翅碱蓬株重、P 吸收积累量与株高间均表现为异速生长。N 沉降增加, 翅碱蓬株重生长比株高快, P 积累相对减慢。P 沉降增加, 翅碱蓬株高生长比株重快, P 积累也相对更快。

关键词: N 沉降; P 沉降; 生态化学计量内稳性; 异速生长; 翅碱蓬

中图分类号: X826 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2017)04-0018-09

氮(N)、磷(P)是植物生长的必需和主要限制性养分, 在植物蛋白质、核酸的合成及能量传递等代谢过程中起至关重要作用。过量施用肥料可加剧环境中 N、P 的非点源污染, 陆地 N、P 沉降增加(Liu et al., 2013)。人为增加环境中的 N 沉降在增加生态系统初级生产力的同时, 还可改变生态系统的结构和功能, 导致土壤酸化, 影响植物生长、生物多样性、枯枝落叶分解、温室气体排放、净生态系统碳(C)交换、N 转化过程、营养盐分布等(Liu et al., 2011), 也可改变土壤 N 循环、降低土壤 C 含量(Ochoa-Hueso et al., 2013), 改变营养元素在限制初级生产力方面的相对重要性(Güsewell, 2004), 甚至可加强外来植物对土著植物的竞争性能(Vallano et al., 2012)。研究表明, N 沉降对中国生态系统的影响还包括了自然和半自然生态系统中植物叶片 N 含量明显增加, 同时还增加了长期非施肥农田中作物的 N 吸收(Liu et al., 2013)。过量的 N 排放可能导致植物 P 限制, 反之亦然。尽管严格意义上讲, 施肥实验是确

定植物种群和群落水平养分限制的准确方法, 但对生物体内元素化学计量比的研究认为可以采用植被 N:P 比指示植物 N、P 的限制作用和 N 饱和情况(Güsewell et al., 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003); 并且 N:P 比与植物或植被特性间的关系常被用于描述自然 N 或 P 限制生物群落及其对环境变化和人类管理响应的功能差异(Güsewell, 2004); 可被作为植物群落所需 N、P 相对缺乏的敏感指标(Koerselman & Meuleman, 1996)。植物 N:P 比反映了植物吸收与损失 N、P 间的平衡, 但植物体不同部位的 N:P 比差异则可能依赖于其内部的养分转移, 并且单个物种的 N:P 比对天然或实验 N、P 供应变化可以产生 50 倍的变化响应(Güsewell, 2004)。植物的生长发育依赖于其内部和外部因子, 其体内的 N、P 含量及其化学计量比则反映了植物的营养物质积累和生长情况, 也是植物 CSR 对策的反映(Güsewell, 2004); 并且, 其与土壤中 N、P 含量及其化学计量比之间的关系是植物生态化学计量学中内稳态理论(Theory of Homeostasis)及生长率假说(Growth Rate Hypothesis)的重要研究内容(Sterner & Elser, 2002)。

生物有机体元素组成的内稳性是生态化学计量学的核心概念之一(Persson et al., 2010)。内稳态理论认为生物有机体具有面对外部施加的变化而保持恒定的体内条件, 维持其体内化学组成相对稳定的能力。生态化学计量内稳性与物种优势度、稳定性呈显著的相关关系, 对于生态系统的结构、功能和稳

收稿日期: 2016-06-01

基金项目: 国家自然科学基金(41171389); 国家海洋公益性行业科研专项(201305043); 辽宁省高等学校优秀科技人才支持计划(LR2013035); 国家海洋局近岸海域生态环境重点实验室基金(201305)。

作者简介: 陶韦, 1992年生, 男, 硕士研究生, 主要从事海洋生物学研究。E-mail: 350102920@qq.com

通信作者: 刘长发, 1964年生, 男, 博士, 教授。E-mail: liucf@dlou.edu.cn

定性研究有重要意义,其强弱还与物种的生态策略和适应性有关(曾冬萍等, 2013)。在生态化学计量学中,生态化学计量内稳性是一个可定量的参数,被定义为 $H = (dx/x)/(dy/y)$; H 的期望值位于“无调节”(no regulation, $H = 1$)与“绝对内稳”(‘Strict’ homeostasis)之间(Sterner & Elser, 2002)。“无调节”时,生物体自身的生态化学计量特征随资源的生态化学计量特性变化而按比例“1”变化,“绝对内稳”时,生物体自身的生态化学计量特征不随资源的生态化学计量特性变化而变化。化学计量内稳性调节作用反映了植物有机体对其外部环境响应的生理和生化分配作用(Güsewell, 2004),并通过根对 N、P 元素的吸收与释放完成这种调节作用(Güsewell, 2004; Gojon et al, 2009)。研究显示,植物的生态化学计量内稳性受到养分供应状况和光照强度、施肥、物种、器官生长发育阶段和元素形式等多种因素的影响(Güsewell, 2004; Blouin et al, 2012; 曾冬萍等, 2013);如生长于不同实验系统中 N:P 比为 1~100 的草本植物,内稳性系数在 1.7~4.6(Güsewell, 2004);内蒙古草原 12 种维管束植物的内稳性系数变化于 1.9~14.5(Yu et al, 2011);Giordano(2013)认为内稳性是一个生态学和进化论中被低估的焦点。因此,研究植物 C、N、P 生态化学计量内稳性,尤其是植物 N、P 生态化学计量内稳性对 N、P 沉降增加的响应具有重要意义。自然界中的异速生长关系具有普遍性,并可用于推测生物生长状况发生的变化。研究发现,从微观分子水平到宏观群落水平,生物有机体的诸多生物学特性都可以看作生物个体大小的函数(Huxley & Teissier, 1936; Brown et al, 2004)。在植物个体水平上,对木本植物的研究较多,但也有对草本植物和水生植物的研究(Niklas, 2006a)。

本研究以了解翅碱蓬(*Suaeda heteroptera*) N、P 内稳性和生长对模拟 N、P 沉降的响应为目的,采用 N 沉降不变 P 沉降增加、P 沉降不变 N 沉降增加的人工模拟 N、P 沉降增加的方法,回答如下问题:(1)在 P 沉降不变情况下, N 沉降增加如何影响翅碱蓬 N、P 内稳性与翅碱蓬异速生长关系;(2)在 N 沉降不变情况下, P 沉降增加如何影响翅碱蓬 N、P 内稳性与翅碱蓬异速生长关系。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用翅碱蓬种子和土壤分别于 2011 年 11 月

和 2012 年 5 月采集于双台河口辽宁省盘山县鸳鸯沟旅游度假区景区滨海潮滩湿地。采集的土壤于实验室避光风干待用,测得 pH 7.85,全氮(TN)、全磷(TP)为 3.99 g/kg、0.237 g/kg,铵态氮($\text{NH}_4^+ \text{-N}$)、硝酸盐氮($\text{NO}_3^- \text{-N}$)、速效磷(AP)分别为 27.58 mg/kg、141.68 mg/kg、13.44 mg/kg。

1.2 实验方法

取约 400 g 风干土样置于高 20 cm、直径 6 cm 的塑料容器中,底部垫一层筛绢后垂直放入 8 cm 高的塑料容器中。实验于 2012 年 6-11 月在大连海洋大学近岸海洋环境科学与技术辽宁省高校重点实验室温室进行,自然光照、室温。

实验以 N、P 混合溶液浸没方式模拟湿地 N、P 沉降,溶液浸没高度约 10 cm。实验分为 13 组,每个处理组 3 个重复,设无 N、P 沉降对照组。固定 N 沉降浓度为 5 mg/L,依次增加 P 沉降浓度 0、1、2、3、4、5 mg/L 处理组;固定 P 沉降浓度为 2 mg/L,依次增加 N 沉降浓度 0、4、8、12、16、20 mg/L 处理组。于 2012 年 6 月 1 日将所有 36 个处理容器同时播种约 0.5 g 翅碱蓬种子。播种前用纯水完全润湿土壤,然后将翅碱蓬种子轻压入土壤表层。待种子萌发生长至 5 cm 左右时,每处理容器中保留 5 株长势良好的翅碱蓬幼苗,并开始按照实验浓度于每日早、晚各施加磷酸二氢钠(NaH_2PO_4)、氯化铵(NH_4Cl)配制的混合溶液 20 mL 以模拟湿地 N、P 沉降。施加 N+P 混合溶液前完全排放掉上一次施加的 N+P 混合溶液。

1.3 测定方法

种植后 150 d 将塑料容器剪开,统一采集翅碱蓬和土壤样品。将翅碱蓬根部从土壤中剥离,并用纯水冲洗干净后测量翅碱蓬植株高(地上部分),杀青、烘干(65℃)至恒重并称重(Sartorius BS-224s, Germany)。收集土壤并风干磨碎,过 100 目筛后装袋,用于测定 N、P 含量。凯氏定氮法(BUCHI K-350, Switzerland)测定植物全株及土壤 TN 含量(GB 17378.5-2007); H_2SO_4 消解-分光光度法测定植物及土壤 TP 含量;KCl 浸提蒸馏法测定土壤 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 含量;还原蒸馏法测定土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量; NaHCO_3 提取钼锑抗比色法测定 AP 含量(GB 12297-1990)。

1.4 数据处理

生态化学计量内稳系数(H)可采用公式 $\lg y = \lg a + \frac{1}{H} \lg x$ 计算(Sterner & Elser, 2002)。翅碱蓬 P 积累量、株重(生物量)与株高间的关系采用异速

生长模型 $\lg y = \lg a + b \lg x$ 描述 (Huxley & Teissier 1936), 其异速生长指数 (b_{RMA}) 和异速生长归一化常数 ($\lg a_{RMA}$) 采用简化主轴回归分析 (RMA) 方法计算 (Niklas, 2006b)。

2 结果

2.1 翅碱蓬 N、P 内稳性

2.1.1 翅碱蓬 N 内稳性对模拟 N 沉降的响应 图 1 为翅碱蓬 N 积累量对人工模拟沉降增加的响应。可见在 P 沉降不变模拟 N 沉降增加的情况下, 翅碱蓬 N 积累量随着土壤速效 N 含量增加而保持相对恒定, 可以认为呈“绝对”内稳性。模拟 N 沉降增加处理组的翅碱蓬 N 积累量平均为 $(1.752 \pm 0.038) \times 10^3$ mmol/kg, 显著高于无 N、P 沉降的对照组 $(1.713 \pm 0.046) \times 10^3$ mmol/kg (t -检验, $P < 0.05$)。

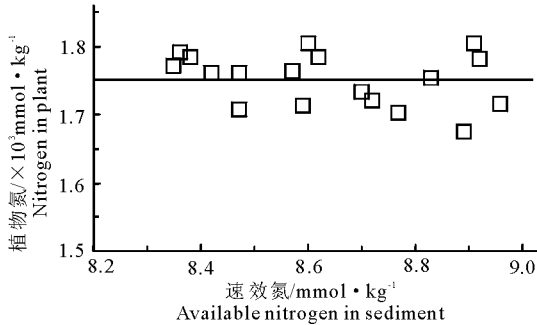


图 1 翅碱蓬 N 含量对模拟 N 沉降增加的响应

Fig. 1 Variation of nitrogen content of *Suaeda heteroptera* responding to simulated nitrogen deposition

2.1.2 翅碱蓬 P 内稳性对模拟 N 沉降的响应 图 2 为翅碱蓬 P 积累量对人工模拟 N 沉降增加的响应。可见在 P 沉降不变模拟 N 沉降增加的情况下, 翅碱蓬 P 积累量 (c_p) 随着土壤速效 N 含量 (c_{AN}) 增加而呈线性增加 ($c_p = 0.0149 c_{AN} - 0.0365$, $r^2 = 0.83$)。模拟 N 沉降增加促进了翅碱蓬体内积累 P。

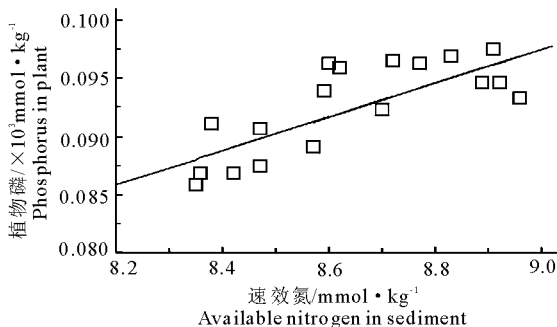


图 2 翅碱蓬 P 积累量对模拟 N 沉降增加的响应

Fig. 2 Variation of phosphorus content of *Suaeda heteroptera* responding to simulated nitrogen deposition

2.1.3 翅碱蓬 N 内稳性对模拟 P 沉降的响应 图 3 为翅碱蓬 N 积累量对人工模拟 P 沉降增加的响应。可见在 N 沉降不变模拟 P 沉降增加的情况下, 翅碱蓬 N 积累量随着土壤速效 P 含量增加而保持相对恒定, 可以认为翅碱蓬吸收积累 N 不受模拟 N 沉降增加的影响, 但模拟 P 沉降增加处理组的翅碱蓬 N 积累量平均为 $(1.738 \pm 0.037) \times 10^3$ mmol/kg, 显著高于无 N、P 沉降的对照组 $(1.713 \pm 0.046) \times 10^3$ mmol/kg ($P < 0.05$)。

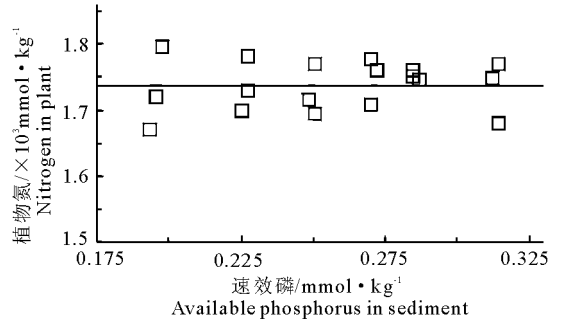


图 3 翅碱蓬 N 积累量对模拟 P 沉降增加的响应

Fig. 3 Variation of nitrogen content of *Suaeda heteroptera* responding to simulated phosphorus deposition

2.1.4 翅碱蓬 P 内稳性对模拟 P 沉降的响应 图 4 为翅碱蓬 P 积累量对人工模拟 P 沉降增加的响应。可见在 N 沉降不变模拟 P 沉降增加的情况下, 翅碱蓬 P 积累量随着土壤速效 P 含量增加而增加。采用化学计量内稳模型 (Sterner & Elser, 2002) 描述的翅碱蓬 P 积累量 (c_p , 10^3 mmol/kg) 与土壤速效 P 沉降量 (c_{AP} , mmol/kg) 之间的关系如下:

$$\lg c_p = -0.242 + \frac{1}{0.754} \lg c_{AP} \quad (r^2 = 0.97)$$

计算可得翅碱蓬吸收积累 P 随土壤速效 P 增加的化学计量内稳系数 $H_p = 0.754$ 。

2.1.5 翅碱蓬 N : P 生态化学计量内稳性对模拟 N、P 沉降的响应 图 5 为人工模拟 N、P 增加情况下, 翅碱蓬 N : P 比与土壤速效 N、P 间的关系。在 N 沉降不变模拟 P 沉降增加的情况下, 翅碱蓬 N : P 比 $R_{N:P}^P$ 随着土壤速效 N、P 含量增加呈线性减小。

$$N \text{ 沉降: } R_{N:P}^P = -3.92 c_{AN} + 52.80 \quad (r^2 = 0.62)$$

$$P \text{ 沉降: } R_{N:P}^P = -93.15 c_{AP} + 43.27 \quad (r^2 = 0.95)$$

图 6 为人工模拟 P 沉降增加情况下翅碱蓬 N : P 比与土壤速效 N : P 比间的内稳性关系。由图 6 可见, 翅碱蓬 N : P 化学计量比 ($R_{N:P}^P$) 随着土壤速效 N : P 化学计量比 ($R_{N:P}^S$) 增大而增大。采用化学计量内稳性模型描述的翅碱蓬 N : P 比与土壤速效 N : P 比间的关系为:

$$\lg R_{N:P}^P = -0.642 + \frac{1}{0.792} \lg R_{N:P}^S$$

($r^2 = 0.92$)

通过计算可以得出翅碱蓬化学计量内稳系数 $H_{N:P}$ 为 0.792。

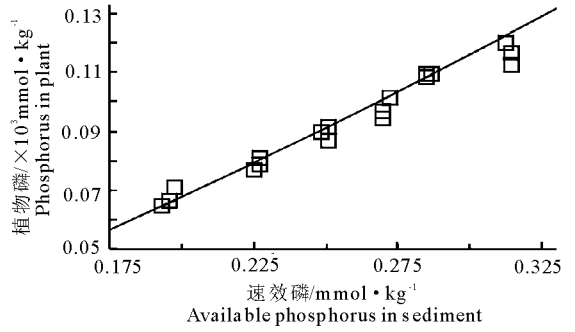
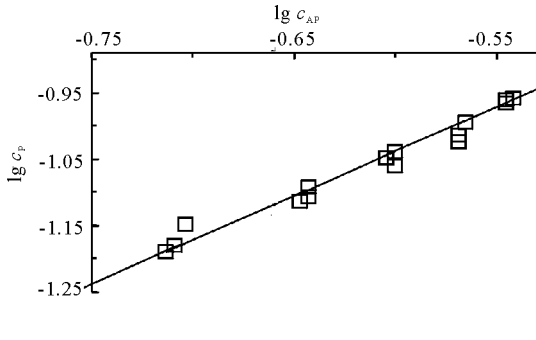


图 4 翅碱蓬 P 积累量对模拟 P 沉降增加的响应

Fig. 4 Variation of phosphorus content of *Suaeda heteroptera* responding to simulated phosphorus deposition

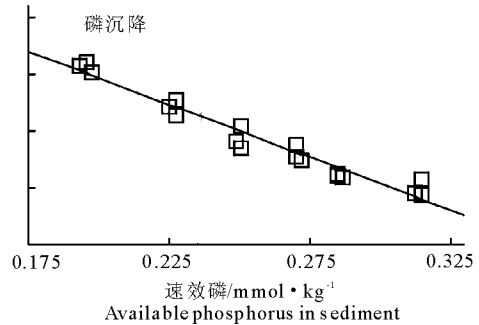
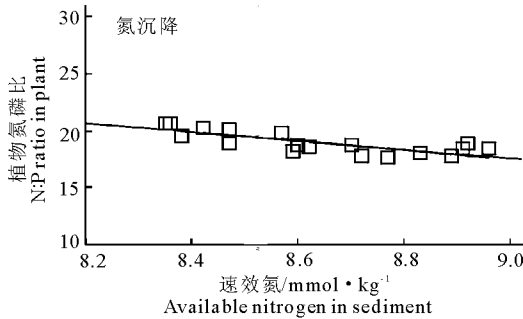


图 5 人工模拟 N、P 沉降增加下翅碱蓬 N : P 比与土壤速效 N、P 含量间的关系

Fig. 5 Relationships of N : P ratio of *Suaeda heteroptera* to available nitrogen and phosphorus under simulated nitrogen and phosphorus deposition

2.2 翅碱蓬异速生长

表 1 为对数变换的翅碱蓬株高、P 积累量与株高间的异速生长参数。图 7 和图 8 为模拟 N、P 沉降下翅碱蓬株重与株高间的异速生长关系。由图 7 可见,在 P 沉降不变模拟 N 沉降增加条件下,翅碱蓬株重(W)与株高(H)间表现为异速生长关系,异速生长指数 $b = 1.144 > 1$, 可以认为正异速生长关系。由图 8 可见,N 沉降不变模拟 P 沉降增加条件下,翅碱蓬株重(W)与株高(H)间则表现为负异

速生长关系,异速生长指数 $b = 0.850 < 1$ 。

图 9 和图 10 为模拟 N、P 沉降增加情况下,翅碱蓬 P 积累量与株高间的异速生长关系。可见在 P 沉降不变模拟 N 沉降增加情况下,翅碱蓬 P 积累量(c_P)与株高(H)间表现为负异速生长关系,异速生长指数 $b = 0.458 < 1$ (图 9)。N 沉降不变模拟 P 沉降增加情况下,翅碱蓬 P 积累含量(c_P)与株高(H)间表现为正异速生长关系,异速生长指数 $b = 2.522 > 1$ (图 10)。

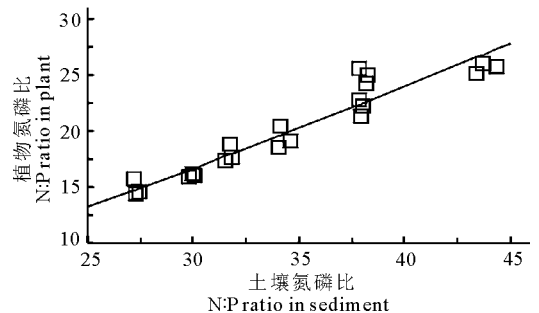
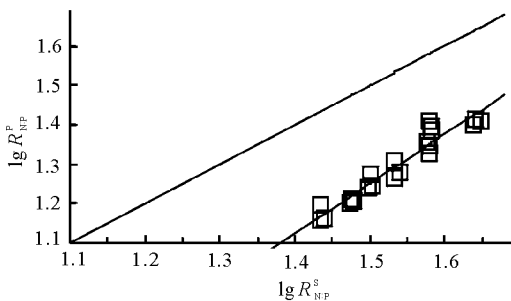


图 6 模拟 P 沉降增加下翅碱蓬 N : P 化学计量内稳性

Fig. 6 Homeostasis of N : P ratio of *Suaeda heteroptera* under simulated phosphorus deposition

表1 对数变换的株重($\lg W$)、P 积累含量($\lg c_p$)与株高间($\lg H$)的异速生长参数Tab.1 Scaling exponents, allometric constants, and 95% confidence intervals for \log_{10} -transformed weight, phosphorus content and height of *Suaeda heteroptera*

项目	模拟 N 沉降		模拟 P 沉降	
	$\lg W - \lg H$	$\lg c_p - \lg H$	$\lg W - \lg H$	$\lg c_p - \lg H$
回归式	$\lg W = 1.144 \lg H - 1.718$	$\lg c_p = 0.458 \lg H - 1.631$	$\lg W = 0.850 \lg H - 1.327$	$\lg c_p = 2.522 \lg H - 4.334$
r^2	0.71	0.64	0.40	0.82
F	39.08 **	29.05 **	10.76 **	70.28 **
b_{RMA} (95% CI)	1.36 (0.97; 1.74)	0.57 (0.39; 0.75)	1.34 (0.79; 1.89)	2.79 (2.16; 3.43)
$\lg a_{\text{RMA}}$ (95% CI)	-2.00 (-2.50; -1.49)	-1.78 (-2.01; -1.54)	-1.97 (-2.69; -1.25)	-4.69 (-5.52; -3.86)

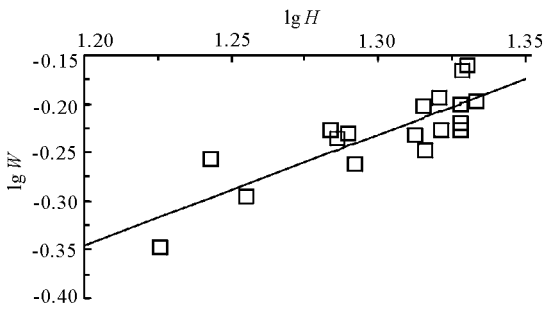
** : $\alpha = 0.01$ 

图7 模拟 N 沉降增加下翅碱蓬植株重 - 株高异速生长关系

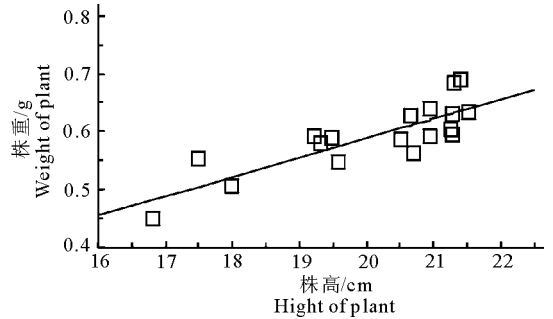
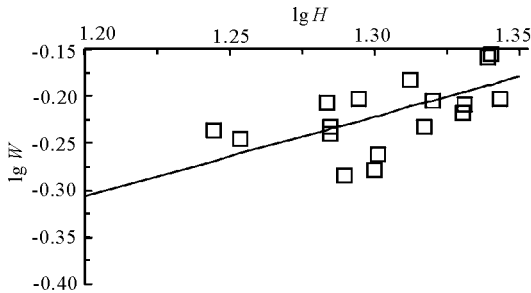
Fig.7 Allometric scaling of weight to height of *Suaeda heteroptera* under simulated nitrogen deposition

图8 模拟 P 沉降增加下翅碱蓬植株重 - 株高异速生长关系

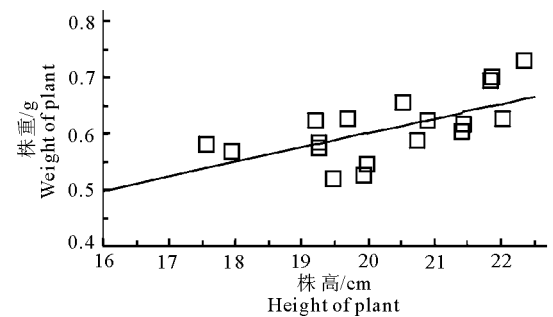
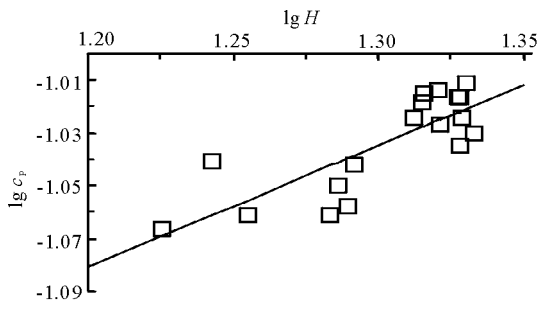
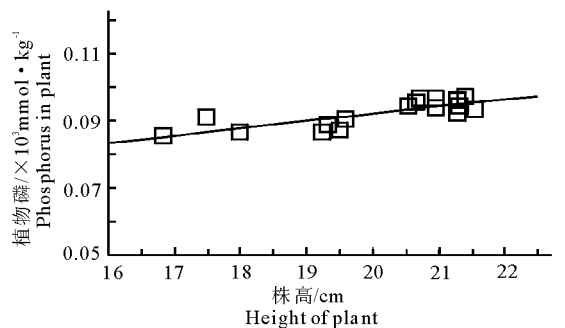
Fig.8 Allometric scaling of weight to content to height of *Suaeda heteroptera* under simulated phosphorus deposition

图9 模拟 N 沉降增加下翅碱蓬 P 积累量 - 株高异速生长关系

Fig.9 Allometric scaling of phosphorus concentration to height of *Suaeda heteroptera* under simulated nitrogen deposition

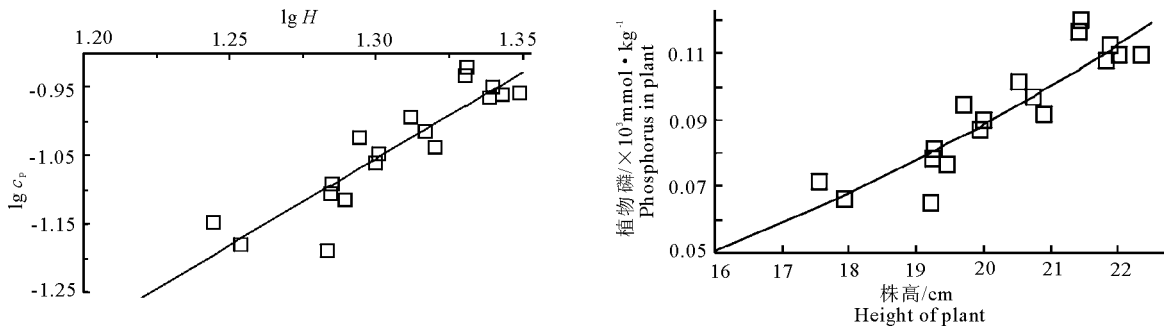


图 10 模拟 P 沉降增加下翅碱蓬 P 积累量 - 株高异速生长关系

Fig. 10 Allometric scaling of phosphorus concentration to height of *Suaeda heteroptera* under simulated phosphorus deposition

3 讨论

3.1 土壤氮、磷的限制作用

相对其它元素而言, N 或 P 沉降增加可提高陆地生态系统中的 N 或 P 的有效性, 从而产生 N 或 P “饱和”, 即 P 或 N 限制现象; 并且这种限制作用的转换可改变植物品质、植被组成和种类多样性 (Korselman & Meuleman, 1996)。生物快速生长时需要丰富的 N 和 P 资源以满足其 RNA、蛋白质合成以及营养富集时对 N、P 的高消耗。土壤中 N、P 的有效性可限制大多数陆地植物的生长及其体内积累 N、P。因此, 常采用植物 N : P 比作为 N 或 P 限制的指标 (Güsewell, 2004)。在人工模拟 N 沉降增加的情况下, 翅碱蓬对土壤中 N 元素的吸收积累呈“绝对”内稳性 (图 1), 而在人工模拟 P 沉降增加的情况下, 翅碱蓬对土壤中 P 元素吸收积累呈生态化学计量内稳性, 内稳系数 $H = 0.754$ (图 4)。本实验结果显示土壤 N 沉降增加可促进翅碱蓬对 P 元素的吸收积累, 翅碱蓬生长可能受到 N 限制, 对滨海湿地生长的盐地碱蓬的观测也得到了相同结果 (李征等, 2012)。已有的研究表明, 在植被水平上, 短期施肥实验显示 $N : P < 22.1$ 或 $N : P > 44.2$, 但施肥对生物个体的长期影响是不同的, 如禾草类的 $N : P$ 比高于杂类草, 即耐胁迫种类具有高 $N : P$ 。在根分配、营养盐吸收、生物量周转和生产量相关的生物 $N : P$ 比变化方面, 植物对 N、P 供应可产生 50 倍的可塑性响应 (Güsewell, 2004)。本研究中, 无论 N 沉降增加, 还是 P 沉降增加, 翅碱蓬 $N : P$ 比均接近 20, N 沉降为 (18.96 ± 0.98) , P 沉降为 (19.33 ± 3.80) , 且 N、P 沉降增加间不具有显著差异 (t -检验, $P = 0.69$)。生长于黄河口湿地的碱蓬 (*Suaeda salsa*) $N : P$ 比为 (15.73 ± 1.77) (Mou et al, 2011); 生长于江苏省盐城滨海湿地的碱蓬 $N : P$ 比为

(8.19 ± 3.32) , 其生长期为 (10.02 ± 1.99) 、成熟期为 (9.47 ± 2.88) 、衰退期为 (5.09 ± 2.62) (李征等, 2012); 碱蓬的 $N : P$ 比低于大多数陆地植物的 26.52 ~ 28.73 (Güsewell, 2004)。

3.2 翅碱蓬的氮、磷内稳性

作为一种负反馈作用, 生态内稳性可以理解为生物面对外部环境变化保持恒定的体内条件的能力 (Sternier & Elser, 2002)。生物对体内元素的调节程度或内稳性是生态化学计量学中的决定性参数。生态化学内稳性反映了营养盐限制期间生物对营养元素的消耗程度以及营养盐丰富期间对营养元素的储存容量。生物对外部条件改变的响应模式一般可分为 3 种: 调节、驯化、适应 (Giordano, 2013); 其中的根吸收调节是植物 N、P、硫 (S) 内稳性的核心过程。这种适应性响应依赖于植物根系统中由营养盐特化的感应和信号途径引导的生理和形态变化 (Gojon et al, 2009)。对于植物的生长发育而言, 在变化环境中保持体内稳定的元素组成对其生存是最有利的, 有助于理解是哪种因素影响植物保持内稳性方面非常重要 (Blouin et al, 2012)。在人工模拟 N 沉降增加的情况下, 翅碱蓬吸收积累 N 呈“绝对”内稳性, 人工模拟 P 沉降增加情况下, 翅碱蓬吸收积累 P 呈一定的内稳性; 内稳系数 (即调节系数 $H_p = 0.754$, $H_{N:P} = 0.792$) 明显低于生长于内蒙古草原的维管束植物 ($H_p = 3.37 \sim 6.77$, $H_{N:P} = 4.49 \sim 9.46$) (Yu et al, 2011)。按照 Persson 等 (2010) 的分类, 翅碱蓬属于可塑型。已有的研究表明, 植物化学计量调节内稳系数依植物种类、地上部分和地下部分、发育阶段和植物营养物质含量及 $N : P$ 比而变化。当内稳系数随着植物发育阶段增大时, 地下部分和植株内稳系数呈倒数关系, 并且具有较高 N 、 P 含量和较小 $N : P$ 比的植物种类是低内稳性的, 暗示越是内稳的植物越是营养盐的保守利用者 (Yu et

al, 2011)。Yu等(2011)的研究结果显示,植物的内稳系数在一定范围内变化。

3.3 翅碱蓬异速生长对模拟氮、磷沉降的响应

异速生长是生物生长发育过程中所呈现出的特性之一,无论是体长、体重、体内物质含量,甚至是新陈代谢过程,均可与生物的其他重要性状呈现异速生长关系。对动物和植物的研究表明,异速生长指数 b 常常呈 $1/4$ 的倍数(如 $1/4, 3/4, 3/8, 7/8, 1/12$) (West et al, 1999; Enquist, 2002);但也不尽然(Niklas, 1995, 2006a; West et al, 1999)。按照异速生长的“幂律规则”(Huxley & Teissier 1936),当 $b = 1, y = ax^b$ 描述了一种等速关系,当 $b \neq 1, y = ax^b$ 则描述了一种异速关系(Niklas, 2006b),即 $b = 1$, 等速; $b > 1$, 正异速; $b < 1$, 负异速(Huxley and Teissier 1936)。在模拟 N、P 沉降增加情况下,翅碱蓬株重和 P 积累量与株高间呈现不同异速生长关系。可见 N 沉降增加,翅碱蓬将积累更多的干物质,株重增加比株高增加更快,而 P 积累则相对减慢;P 沉降增加,翅碱蓬植株则更趋于长高,即株高增加比株重增加更快,且 P 积累也相对更快。由于 N 和 P 是蛋白质和 rRNA 的主要组成元素(Niklas, 2006b),依据生长率假设,快速生长的器官含有相对多的、富 P 的 RNA 以支持蛋白质快速合成(Sterner & Elser, 2002; Matzek & Vitousek, 2009)。资源分配差异是理解生物不同生存策略的基础(Westoby et al, 2002)。在某一特定时空点上,植物从外界环境中获取的资源是有限时,植物必须把有限的资源最优地分配到不同结构和功能中,以确保最大适合度的获得与后代的持续繁衍。植物分配资源是一种权衡(Weiner, 2004)。

4 结论

(1)翅碱蓬 N 积累量表现为“绝对”的生态化学计量内稳性,而 P 积累量则呈现一定的调节作用,呈现可塑型。N 沉降增加促进翅碱蓬吸收积累 P, 其生长受到 N 限制。

(2)无论 N 沉降增加还是 P 沉降增加,翅碱蓬株重、P 含量与株高间均表现为异速生长;N 沉降增加,翅碱蓬积累更多的干物质,株重增加比株高增加更快,而 P 积累则相对减慢;P 沉降增加,翅碱蓬植株则更趋于长高,株高增加比株重增加更快,且 P 积累也相对更快。

(3)快速生长的生物需要相对更多的、富含 P 的 RNA 以支持其快速合成蛋白质。

参考文献

- 李征, 韩琳, 刘玉虹, 等, 2013. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征[J]. 植物生态学报, 36(10):1054-1061.
- 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等, 2013. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. 生态学报, 33(18): 5484-5492.
- Blouin M, Mathieu J, Leadley P W, 2012. Plant homeostasis, growth and development in natural and artificial soils[J]. *Ecological Complexity* 9:10-15.
- Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, et al, 2004. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 85:1771-1789.
- Enquist B J, 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems[J]. *Tree Physiology*, 22:1045-1064.
- Giordano M, 2013. Homeostasis: An underestimated focal point of ecology and evolution[J]. *Plant Science*, 211:92-101.
- Gojon A, Nacry P, Davidian J C, 2009. Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 12:328-338.
- Güsewell S, 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 164:243-266.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A, 2003. Biomass N : P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. *Ecological Applications*, 13: 372-384.
- Huxley J S, Teissier G, 1936. Terminology of Relative Growth [J]. *Nature*, 137:780-781.
- Koerselman W, Meuleman A F M, 1996. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 33:1441-1450.
- Liu X, Duan L, Mo J, et al, 2011. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview[J]. *Environmental Pollution*, 159:2251-2264.
- Liu X, Zhang Y, Han W, et al, 2013. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 494:459-462.
- Matzek V, Vitousek P M, 2009. N : P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis [J]. *Ecology Letters*, 12: 765-771.
- Mou X, Sun Z, Wang L, et al, 2011. Nitrogen cycle of a typical Suaeda salsa marsh ecosystem in the Yellow River estuary[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 23:958-967.
- Niklas K J, 1995. Plant height and the properties of some herbaceous stems[J]. *Annals of Botany*, 75:133-142.

- Niklas K J, 2006a. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories[J]. *New Phytologist*, 171:27–40.
- Niklas K J, 2006b. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates[J]. *Annals of Botany*, 97:155–163.
- Ochoa-Hueso R, Maestre F T, de los Ríos A, 2013. Nitrogen deposition alters nitrogen cycling and reduces soil carbon content in low-productivity semiarid Mediterranean ecosystems[J]. *Environmental Pollution*, 179:185–193.
- Persson J, Fink P, Goto A, 2010. To be or not to be what you eat; regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs[J]. *Oikos*, 119:741–751.
- Sterner R W, Elser J J, 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere* [M]. Princeton: Princeton University Press.
- Tessier J T, Raynal D J, 2003. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 40:523–534.
- Vallano D, Selmants P, Zavaleta E, 2012. Simulated nitrogen deposition enhances the performance of an exotic grass relative to native serpentine grassland competitors[J]. *Plant Ecology*, 213:1015–1026.
- Weiner J, 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6:207–215.
- West G B, Brown J H, Enquist B J, 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems[J]. *Nature*, 400:664–667.
- Westoby M, Falster D S, Moles A T, 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125–159.
- Yu Q, Elser J, He N, et al, 2011. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland[J]. *Oecologia*, 166:1–10.

(责任编辑 万月华)

Response of Stoichiometric Homeostasis and Allometric Scaling in Halophyte *Suaeda heteroptera* Kitag. to Simulated Nitrogen and Phosphorus Deposition

TAO Wei¹, WU Jia-wen¹, LIU Chang-fa¹, FANG Lei¹, LIU Yuan¹, YUAN Jing-han¹, LI Jin²

(1. Key Laboratory of Marine Environmental Research, Dalian Ocean University, Dalian 116023, P. R. China;

2. Institute of Ocean and Fisheries of Panjin, Panjin 124010, P. R. China)

Abstract: Stoichiometric homeostasis is a core concept in ecological stoichiometry, defining the balance of chemical elements (especially carbon, nitrogen and phosphorus) in living organisms. Investigating the maintenance of stoichiometric homeostasis in plants, and the allocation of nitrogen and phosphorus, will increase understanding of ecological strategies for improving adaptability and competitiveness. In this study, stoichiometric homeostasis of nitrogen and phosphorus in the pioneer halophytic plant *Suaeda heteroptera* Kitag. in response to simulated nitrogen and phosphorus deposition were examined using pot culture in a greenhouse. The effect of stoichiometric homeostasis of nitrogen and phosphorus on the allometric growth of *Suaeda heteroptera* was analyzed. A total of 13 N, P deposition treatments were set, including a control with no N or P deposition; six P gradient deposition treatments (0, 1, 2, 3, 4, 5 mg/L) with a fixed N deposition concentration of 5 mg/L and six N gradient deposition treatments (0, 4, 8, 12, 16, 20 mg/L) with a fixed P deposition concentration of 2 mg/L. All treatments were run in triplicate. On June 1, 2012, *Suaeda heteroptera* seeds (0.5 g) were planted in each treatment pot and thinned to five plants per pot after plants reached 5 cm. The experiment lasted 150d, after which the height (above ground) and dry weight of the plants were measured and the N and P concentrations of plants and soil were determined for each group. A strict nitrogen stoichiometric homeostasis was observed in the different nitrogen deposition treatments, while a lower degree of phosphorus stoichiometric homeostasis was observed in phosphorus deposition treatments, with homeostatic regulation coefficients of 0.754 (H_p) and 0.792 ($H_{N:P}$). The phosphorus content of *Suaeda heteroptera* increased with increasing nitrogen deposition, indicating that plant growth was limited by nitrogen supply. Plant weight and phosphorus content exhibited allometric scaling with plant height at all N, P deposition treatments. With increased N concentration, plant weight increased faster than plant height, and the accumulation of phosphorus was relatively slow. With increased P concentration, plant height increased faster than plant weight and phosphorus accumulated more rapidly.

Key words: nitrogen deposition; phosphorus deposition; stoichiometric homeostasis; allometric scaling; *Suaeda heteroptera* Kitag.