

黄土丘陵区油松人工林植物器官—凋落物—土壤 化学计量特征的季节变化

王亚娟¹, 陈云明^{1,2}, 孙亚荣¹, 赵敏¹, 薛文艳¹, 刘乐²

(1.西北农林科技大学水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,
陕西 杨陵 712100;2.中国科学院水利部水土保持研究所,陕西 杨陵 712100)

摘要: 为了解黄土丘陵区油松人工林植物器官—凋落物—土壤的化学计量特征随季节的变化规律,通过时空替代法、野外调查取样与室内试验的手段,以陕西省延安市安塞区纸坊沟流域中林龄油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林为对象,分析了4—10月油松不同器官—凋落物—土壤的碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量学特征。结果表明:(1)从4—10月,叶片C、P含量逐渐上升,在10月最高,叶片的N含量和N:P及枝的N、P含量均先减小后增大,且均在8月最低,而枝的C:N及C:P和细根的C:P、N:P均先增大后减小,且均在8月最高。土壤C、N含量、C:P、N:P先增大后减小,在8月最高。凋落物N含量、C:P和N:P均呈先降后升的趋势,在6月最低,P含量变化不显著;(2)除叶片4—6月、细根4—8月N:P>14外,其他各器官4—10月均N:P<14,该区域油松生长主要受N限制;(3)叶片与凋落物的C、N含量及C:N之间均呈显著正相关,C:N、C:P与N:P之间均呈显著正相关($p<0.05$)。叶片N:P与土壤C:N呈极显著负相关($p<0.01$),其他化学计量特征之间均无显著相关性。凋落物C含量与土壤P含量呈显著正相关($p<0.05$)。研究结果使人工林生态化学计量学的研究更加系统性,为黄土丘陵区植被良好生长提供参考依据。

关键词: 生态化学计量; 油松人工林; 植物器官—凋落物—土壤; 季节变化; 黄土丘陵区

中图分类号:S791.254

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2022)04-0350-07

DOI:10.13870/j.cnki.stbcbx.2022.04.043

Seasonal Variation of Plant Organ—Litter—Soil Stoichiometry in *Pinus Tabulaeformis* Plantation in Loess Hilly Region

WANG Yajuan¹, CHEN Yunming^{1,2}, SUN Yarong¹, ZHAO Min¹, XUE Wenyan¹, LIU Le²

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau,
Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100;

2.Institute of Soil and Water Conservation, CAS&MWR, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: To understand the seasonal variation of plant organs—litter—soil stoichiometry in *Pinus tabulaeformis* plantation in Loess Hilly region, the field investigation and laboratory experiments were used by means of spatio-temporal substitution method in Zhifanggou Watershed, Ansai District, Yan'an City, Shaanxi Province, China. The ecological stoichiometry characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in different organs-litter-soil of *Pinus tabulaeformis* from April to October were analyzed. The results showed that: (1) From April to October, the contents of C and P in leaves increased gradually, and reached the highest in October. The contents of N and N:P in leaves and branches decreased first and then increased, and reached the lowest in August. While the contents of C:N and C:P in branches and C:P and N:P in fine roots increased first and then decreased, and reached the highest in August. Soil C and N contents, C:P and N:P increased first and then decreased, and reached the highest value in August. Litter N content, C:P and N:P all showed a trend of decreasing first and then increasing, and reached the lowest in June, while P content had no significant change. (2) Except for N:P>14 in leaves from April to June and fine roots from April to August, N:P<14 in other organs from April to October, the growth of *Pinus*

收稿日期:2021-11-16

资助项目:国家自然科学基金项目“抚育间伐调控黄土丘陵区刺槐人工林水分养分机理研究”(41771556)

第一作者:王亚娟(1995—),女,汉族,甘肃会宁人,硕士研究生,主要从事流域管理研究。E-mail: 3259225914@qq.com

通信作者:陈云明(1967—),男,汉族,博士,陕西渭南人,研究员,博士生导师,主要从事植被生态与水土保持研究。E-mail: ymchen@ms.iswc.ac.cn

tabulaeformis in this region was mainly restricted by N. (3) There were significant positive correlations between C and N contents and C : N of leaf and litter, and there were significant positive correlations between C : N, C : P and N : P ($p<0.05$). There was a significant negative correlation between leaf N : P and soil C : N ($p<0.01$), but no significant correlation between other stoichiometric characteristics. There was a significant positive correlation between litter C content and soil P content ($p<0.05$). The results make the study of ecological stoichiometry of plantation more systematic and provide reference for vegetation growth in loess hilly region.

Keywords: ecological stoichiometry; *Pinus tabulaeformis* plantation; plant organs-litter-soil; seasonal variation; loess hilly region

生态化学计量学已成为生物学研究中连接不同层次和尺度的重要科学理论,反映多种化学元素与能量之间的动态平衡和相互作用,能够揭示生态系统中营养元素获得及限制状况^[1]。它强调生态过程中化学元素之间的比例关系,特别是碳、氮、磷之间的比例关系^[2-3]。C、N、P 元素在植物中是强耦合的,了解它们的化学计量特征对探索植物生长、凋落物分解、生物地球化学循环具有重要作用^[4]。

有研究^[5]发现,植物体内营养元素浓度和元素化学计量学特征不仅受环境条件(温度、海拔和干旱)、植物年龄的影响,而且生长季节(采样时间)也是影响生态化学计量的因子。通常在植物的生长周期内,植物不同器官的大小并非固定不变,植物器官大小的改变势必引起其不同器官组织中各种营养元素浓度和元素化学计量比率的改变。因此,植物体内 C、N、P 元素浓度和 C : N、C : P、N : P 化学计量比率也因植物不同生长阶段所具有的生理特征的不同而变得更加复杂。人工林生态系统的物质循环和能量流动经历明显的时空变化,增加植物、凋落物和土壤之间养分关系的复杂性^[6]。同时,关于人工林生态系统化学计量学的时变机制研究较少^[7],植物通过调节自身的营养特性和生理活动,与外界环境保持相对平衡,它们的新陈代谢随生长季节的变化而变化,生长季节不仅影响植物体的化学计量特征,甚至影响生态系统的化学计量特征。赵亚芳等^[8]研究发现,秦岭 20 年生华北落叶松人工林针叶 N 含量 5 月是 10 月的 4 倍;封焕英等^[9]研究发现,生长季节对华北石质山地侧柏人工林叶片和枝的 N 和 P 含量存在显著影响。因此,仅仅分析人工林生态系统某一生长阶段的化学计量特征,可能会放大或削弱对其养分平衡机制的理解^[10]。由此可见,探究油松人工林植物器官—凋落物—土壤的生态化学计量特征的季节变化规律,对明确植物器官、凋落物与土壤之间养分供应、分配规律以及协同变化关系具有重要作用。

黄土丘陵区土壤侵蚀严重,生态环境脆弱。油松(*Pinus tabuliformis*)作为主要的水土保持树种,种

植面积广泛,可以有效防治水土流失,发挥着重要的生态功能^[11]。20 世纪 90 年代以来在该地区得到广泛的种植。尽管截至目前,众多学者基于不同林龄、不同植被带、不同树种、不同管理措施等方面探究了油松人工林植物器官、凋落物及土壤生态化学计量特征,但这些研究主要集中在生长旺盛期进行采样,而忽视了其他季节油松人工林植物器官、凋落物及土壤的生态化学计量特征,并且较少涉及将油松人工林生态系统 3 个组分耦合为“植物器官—凋落物—土壤”作为连续体综合研究各组分之间的 C、N、P 化学计量特征随季节变化的差异^[12-15]。因此,本研究以陕西省延安市安塞区纸坊沟流域中林龄油松人工林为对象,分析油松人工林不同器官、凋落物、土壤的化学计量特征的季节变化规律以及油松叶片、凋落物和土壤之间 C、N、P 含量、C : N、C : P、N : P 的相关性,以期丰富人工林生态系统生态化学计量学的研究,为黄土丘陵区植被良好生长提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市安塞区纸坊沟流域(36°46′25″—36°46′40″N,109°13′03″—109°16′41″E),属于半干旱季风气候,平均海拔 1 200 m,年平均降水量 510 mm,且年内分配不均,超过 1/2 的降水发生在夏季,年平均气温为 8.8 ℃,年日照时间 2 300~2 400 h。该区土壤类型以黄绵土为主,易受侵蚀,植被在夏季覆盖度较高,以人工林和草地为主,主要物种为油松(*Pinus tabulaeformis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等,主要农作物为玉米、谷子、马铃薯等。

1.2 样地布设

于 2019 年 3 月中旬利用“空间代替时间”的方法,在研究区设置 3 个中林龄油松人工林样地(20 m×20 m),尽量选取干扰程度较小、立地条件一致的样地。在每个样地内,对油松进行每木检尺,选取 3 株标准木,并且记录树高、林分密度、树冠大小等数据。用手持

GPS、坡度仪、罗盘仪测定海拔、坡度等地形因子。样地基本信息见表 1。

表 1 样地基本情况							
样地	坡度/ (°)	坡向/ (°)	坡位	海拔/ m	树高/ m	胸径/ cm	林分密度/ (株·hm ⁻²)
1	31	NW40	上坡	1131	8.03	10.25	1175
2	29	NW34	上坡	1126	8.54	13.66	1100
3	30	NE35	上坡	1136	8.59	12.83	1100

1.3 样品采集与处理

于 2019 年 4、6、8、10 月底,在各样地对先前选取的 3 株标准木用高枝剪在树冠高、中、低 3 层采集东、南、西、北 4 个方位枝条,每株采集 12 个健康枝,3 株共采集 36 个,并收获枝条当年生叶片,用根钻法距标准木根际约 50 cm 处取 0—20 cm 土层细根。将获取的叶片、枝、细根等同器官混合成 1 份样品,每份约 350 g;在各样地,按对角线布设 3 个小样方(1 m×1 m),收集地表凋落物,并用土钻法钻取 1 个 0—20 cm 的土芯,将样品混匀装入牛皮纸袋带回实验室。每个样品 3 次重复。因此,共获得叶片、枝、细根、凋落物和土壤样品各 12 份。

将采集的植物样品放入烘箱内进行 105 ℃下杀青 0.5 h 后,将温度调至 65 ℃烘至恒定重量,然后用粉碎机粉碎,过 100 目筛;土壤样品除去石粒等杂物,自然风干之后磨碎,过 100 目筛。所有样品用于测定碳(C)、全(N)、磷含量(P)。植物器官、凋落物和土壤样品采用外加热—重铬酸钾氧化法测定碳含量、凯氏定氮法测定氮含量、HClO₄—H₂SO₄ 消煮—钼锑抗比色分光光度计法测定磷含量^[16]。

1.4 数据分析与处理

数据经过 Excel 2019 整理后,采用 SPSS.25 软件进行统计学分析。采用 K—S 检验进行正态分布检验;采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和多重比较的方法(LSD, $p<0.05$)分析不同季节油松器官、凋落物和土壤的 C、N、P 含量及 C : N、C : P、N : P 的差异;采用 Pearson 相关法定量分析油松器官、凋落物和土壤 C、N、P 含量及 C : N、C : P、N : P 间的相关性,采用 Origin 2018 软件制图。

2 结果与分析

2.1 油松不同器官 C、N、P 含量及其化学计量比的季节变化

由图 1 可见,从 4—10 月,油松叶片有机碳含量逐渐升高,10 月和 8 月显著高于 4 月和 6 月,枝有机碳含量在 6 月最低,细根有机碳含量在 10 月最高,6 月最低($p<0.05$)。叶片 N 含量呈先升后降再升的趋势,而枝 N 含量呈先降后升的趋势,细根 N 含量呈下降趋势,叶片和枝的 N 含量在 10 月均显著高于 4

月和 6 月,而细根 N 含量 10 月显著低于 4 月和 6 月($p<0.05$)。叶片 P 含量呈上升趋势,10 月叶片 P 含量显著高于 4 月和 6 月,而枝及细根 P 含量均呈先降后升的趋势,且 8 月枝和细根的 P 含量显著低于 4 月和 6 月($p<0.05$)。

从 4—10 月,叶片 C : N 在 8 月显著高于 6 月和 10 月,枝和细根 C : N 在 8 月显著高于 4 月和 6 月($p<0.05$)。叶片 C : P 无显著性变化,枝 C : P 在 8 月和 10 月显著高于 4 月和 6 月,细根 C : P 在 6 月和 10 月显著高于 4 月,8 月最高($p<0.05$)。叶片 N : P 在 8 月显著低于其他月份,而枝 N : P 在 10 月显著高于其他月份,细根 N : P 在 4、6 月无显著变化,而 8 月显著高于 10 月($p<0.05$)。

2.2 凋落物和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比的季节变化

由图 2 可见,从 4—10 月,凋落物有机碳含量逐渐上升,8 月和 10 月显著高于 4 月和 6 月,N 含量 4 月和 10 月显著高于 6 月和 8 月($p<0.05$),P 含量无显著性变化。凋落物 C : N 呈先升后降的趋势,在 8 月达到最高,8 月 C : P 显著高于 6 月($p<0.05$),N : P 在 6 月最低,其他月份无显著性变化。

从 4—10 月,土壤有机碳含量、N 含量 8 月显著高于其他月份,4 月 P 含量显著高于 10 月($p<0.05$)。土壤 C : N 在 6 月显著高于其他月份,C : P、N : P 均在 8 月显著高于其他月份。

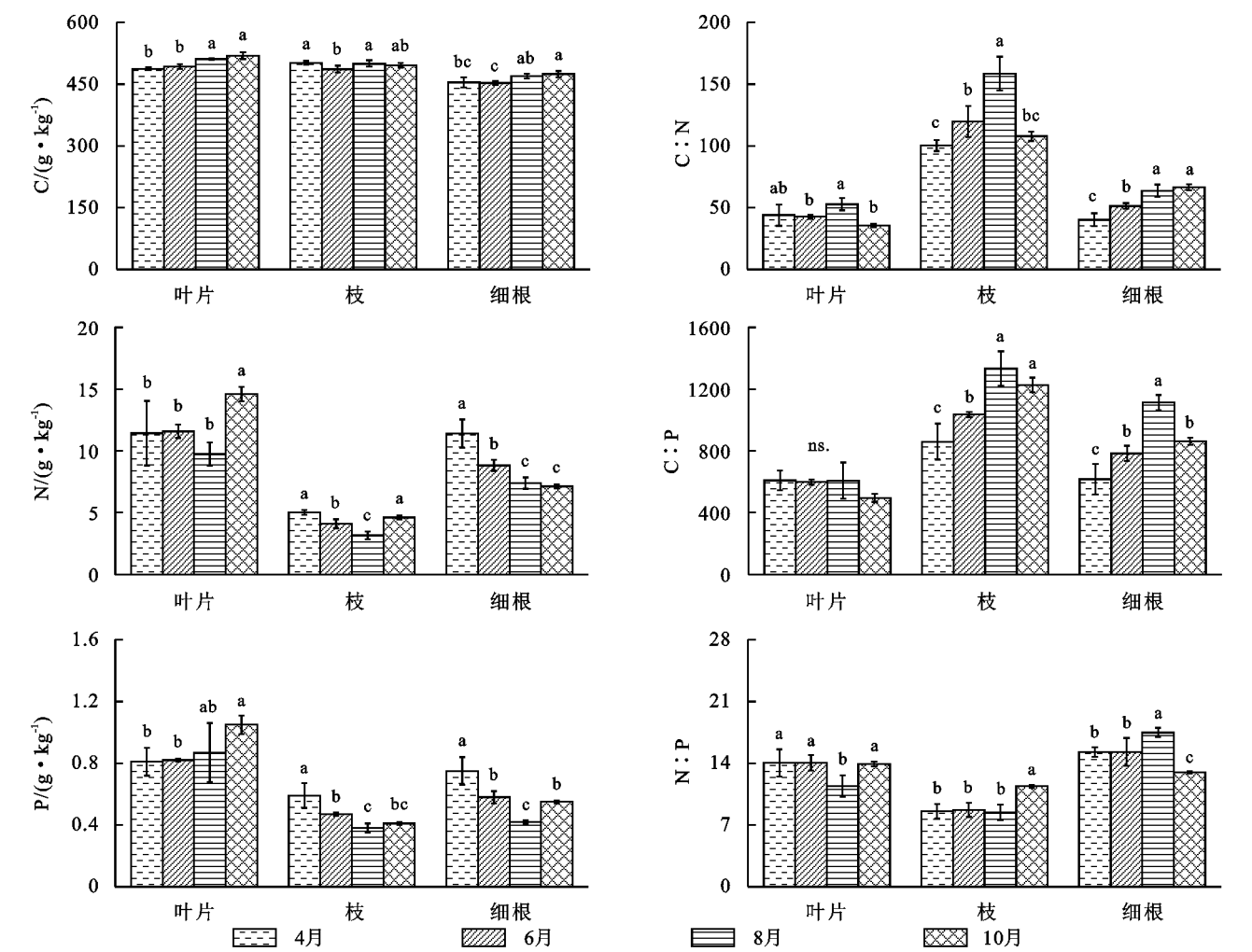
2.3 油松叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比的相关性分析

由表 2 可知,叶片 C、P 含量呈显著正相关($p<0.05$),叶片 N、P 含量呈极显著正相关($p<0.01$);凋落物 C、P 含量呈极显著负相关($p<0.01$);土壤 C、N 含量呈极显著正相关($p<0.01$)。

叶片 C、N 与凋落物 C、N 含量呈显著正相关($p<0.05$),叶片 P 含量与凋落物各元素均不存在显著相关性;叶片与土壤各元素均不存在显著相关性。土壤 C、N 含量与凋落物各元素均不存在显著相关性,土壤 P 含量与凋落物 N、P 含量均不存在显著相关性;土壤 N 含量与凋落物 C 含量呈显著正相关($p<0.05$)。

由表 3 可见,叶片 C : P 与 C : N 呈极显著正相关($p<0.01$),叶片 N : P 和 C : N 呈显著负相关($p<0.05$);凋落物 C : N 和 C : P 呈极显著正相关($p<0.01$),凋落物 C : P 和 N : P 呈极显著正相关($p<0.01$);土壤 C : P 和 N : P 呈极显著正相关($p<0.01$)。

叶片 C : N 与凋落物 C : N 呈显著正相关($p<0.05$),叶片 N : P 与凋落物 C : N、C : P 均呈显著负相关($p<0.05$),叶片 N : P 与土壤 C : N 呈极显著负相关($p<0.01$)。



注:不同小写字母表示同一器官不同季节间差异显著($p < 0.05$);ns,表示同一器官不同季节无差异($p > 0.05$)。下同。

图1 油松人工林各器官不同季节碳、氮、磷含量及其化学计量比

3 讨论

3.1 植物器官 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化

本研究中,油松叶片有机碳含量 8 月显著高于 6 月,这与李征等^[17]和牛得草等^[18]的研究相似,主要是因为夏季温度较高,叶片光合作用加强,营养代谢旺盛,导致叶片中糖类碳水化合物积累。8 月和 10 月叶片有机碳含量变化不显著,可能是由于植物体内 P 含量的增加使得有机碳含量被限制,以致有机碳含量积累速率并无明显变化^[19]。10 月油松叶片 N、P 含量最高,可能是因为一年生和成熟的当年生叶片由于多年生叶片的脱落,占据优势地位,提高合成蛋白质的能力^[20],导致 N、P 含量升高。4—10 月,油松细根 N、P 含量呈降低趋势,因为新根萌发、生长和地上部分植株快速生长释放出大量养分;细根 C、P 含量 10 月高于 8 月,可能是由于油松 10 月生长速度减缓,根系持续吸收使养分贮存,这与赵亚芳等^[8]的研究结果相似。

植物吸收营养、同化碳的能力可以用 C : N 和 C : P 来反映,一定程度上,C : N 和 C : P 也可反映植物对养

分的利用效率^[21],一般认为,C : N 和 C : P 较高,植物对氮、磷元素的利用效率较高^[22]。本研究中,油松叶片 C : N、C : P 呈先升后降趋势,在 8 月最高,可见 8 月油松叶片的养分利用效率最高。植物的养分限制状况可以用 N : P 来反映^[19]。相关研究^[23]显示,植物生长过程中,N 限制占主要地位时,N : P < 14;P 限制占主要地位时,N : P > 16;当 14 < N : P < 16 时,植物受 N、P 元素共同限制。此研究中,除油松叶片 4—6 月,细根 4—8 月 N : P 大于 14 外,其他各器官 4—10 月 N : P 均小于 14,表明该区域油松生长主要受 N 限制。细根 N : P 呈先升后降趋势,表明随季节变化,油松人工林生长受 N 限制的情况有所缓解。油松各器官 C : N、C : P、N : P 的季节变化趋势与其 N、P 含量的季节变化趋势相反,进一步说明 C : N、C : P 和 N : P 受其 N、P 含量的影响比较大,这与张文彦等^[24]和杨阔等^[25]的研究结果相同。

3.2 凋落物和土壤 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化

本研究中,凋落物 C : N 呈先升后降趋势,C : P 呈先降后升再降的趋势,均在 8 月最高。一定程度

上,凋落物 C : N、C : P 决定其分解速率和养分归还速率,较低的 C : N 和 C : P 表明凋落物更易分

解^[26]。这说明与 8 月相比,其他月份凋落物更易分解,有更多的 N 素和 P 素归还到土壤。

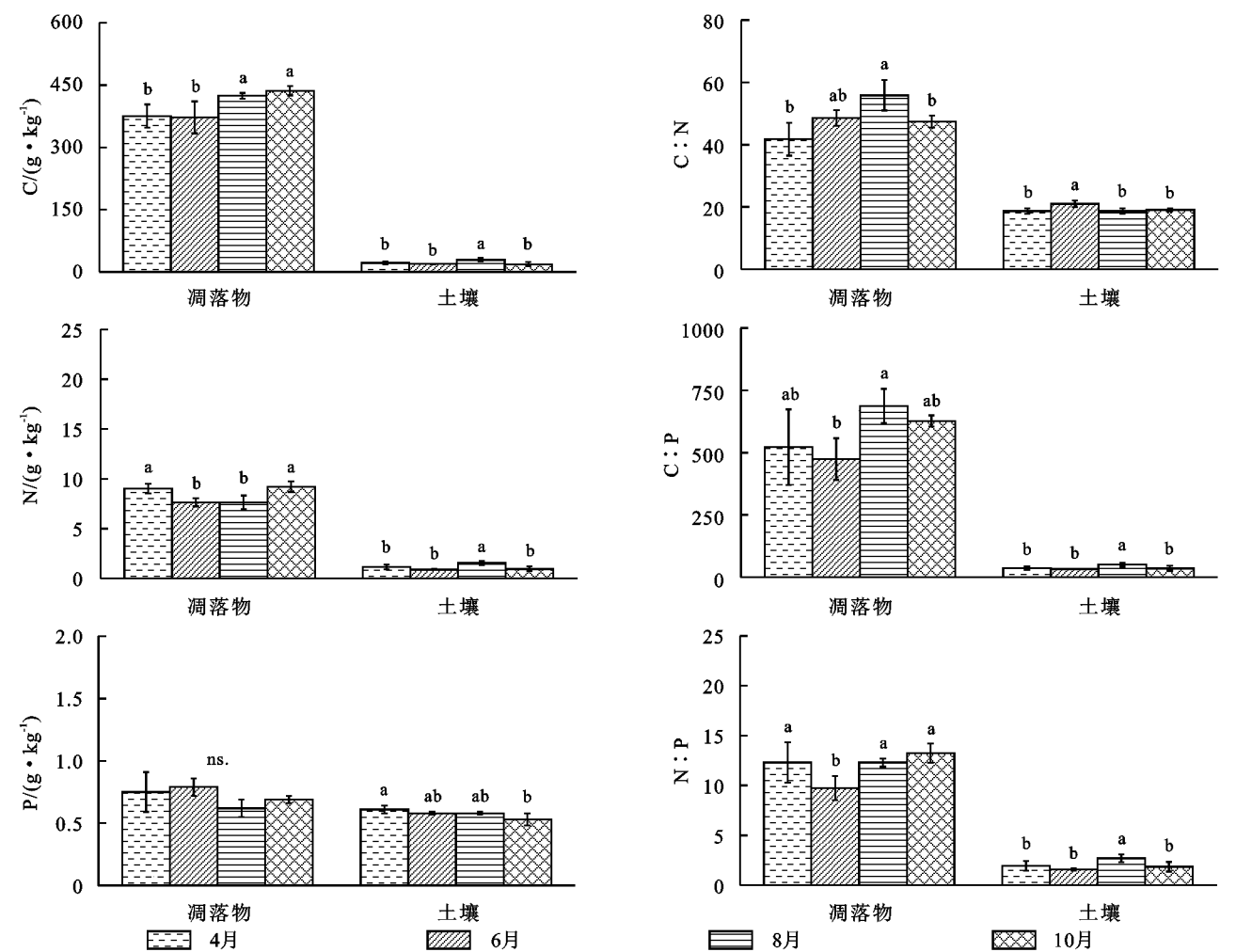


图 2 凋落物和土壤不同季节碳、氮、磷含量及其化学计量比

表 2 油松人工林叶片、凋落物和土壤碳、氮、磷含量的相关性分析

组分	化学 计量	叶片			凋落物			土壤		
		C	N	P	C	N	P	C	N	P
叶片	C	1								
	N	0.412	1							
	P	0.633 *	0.759 * *	1						
凋落物	C	0.629 *	0.069	0.449	1					
	N	0.048	0.624 *	0.504	0.188	1				
	P	-0.346	0.439	0.110	-0.728 * *	0.242	1			
土壤	C	-0.132	0.114	-0.018	-0.364	-0.476	0.241	1		
	N	-0.122	0.214	-0.007	-0.394	-0.377	0.280	0.980 * *	1	
	P	0.544	-0.012	0.213	0.622 *	-0.159	-0.374	0.084	0.066	1

注: * 表示 $p<0.05$; * * 表示 $p<0.01$ 。下同。

有机质以植物、微生物残体、根系分泌物等形式进入土壤,在一定程度上影响土壤表层碳含量。此研究中,土壤碳含量在 4 月较低,8 月最高,这与白小芳等^[27]的研究结果相反,可能是由于树种、研究区不一致所导致的。本研究中土壤 N 含量在 6 月相对较低,这是由于随着植物生长进入旺盛期,氮素需求增

加,土壤全氮质量分数减少,后期植物需求减少,氮素开始累积。土壤 P 主要来源于岩石的风化和淋溶,且以沉积的形式存在和贮存^[28]。此研究中,4—10 月,土壤表层 P 含量变化范围较小(0.53~0.61 g/kg),显著低于全球陆地平均 P 含量(2.8 g/kg)^[29],6 月和 8 月土壤 P 无显著差异,说明土壤对 P 的吸附

作用较强,油松生长未受 P 限制。土壤微生物对 P 元素的作用形式多样,既可以从环境中吸收,也可以通过土壤有机质释放 P 元素,而 C : P 比值可以判断土壤中微生物对 P 元素的吸收和释放能力^[30]。本研究中,随季节变化,表层土壤 C : P 先增大后减小,8 月最大(50.27),但仍小于中国陆地土壤 C : P 平均值(61.00)。C : P 较低时,土壤有机质更容易被土壤

微生物矿化,释放更多 P 素,补充土壤有效 P 库。说明本研究区土壤有机物质被土壤微生物矿化,并且释放 P 元素的能力相对较强。作为判断生境中 N 元素或 P 元素不足的依据,在植物生长过程中,土壤 N : P 可判别土壤养分的供给状态。4—10 月,油松人工林土壤 N : P 最大比值为 1.56,最小比值为 2.69,相对稳定,与全国平均水平(5.2)相比,则较小^[31]。

表 3 油松人工林叶片、凋落物和土壤 C : N、C : P、N : P 的相关性分析

组分	化学计量	叶片			凋落物			土壤		
		C : N	C : P	N : P	C : N	C : P	N : P	C : N	C : P	N : P
叶片	C : N	1								
	C : P	0.769 * *	1							
	N : P	-0.663 *	-0.038	1						
凋落物	C : N	0.613 *	0.273	-0.634 *	1					
	C : P	0.456	0.091	-0.606 *	0.734 * *	1				
	N : P	0.106	-0.121	-0.317	0.172	0.794 * *	1			
土壤	C : N	0.535	-0.011	-0.805 * *	0.520	0.399	0.094	1		
	C : P	-0.231	-0.035	0.290	-0.060	-0.407	-0.531	-0.342	1	
	N : P	-0.326	-0.048	0.418	-0.148	-0.445	-0.502	-0.514	0.981 * *	1

3.3 植物叶片、凋落物与土壤 C、N、P 生态化学计量特征的相关性分析

本研究中,由表 2、表 3 可知,油松叶片与凋落物的 C、N 含量及 C : N 呈显著正相关,C : N、C : P 分别与 N : P 呈显著正相关($p<0.05$),因为叶片是凋落物的直接来源,二者之间存在养分转移,这与以往研究^[15]结果相似。叶片和土壤的碳、氮、磷含量不相关,表明油松叶片碳、氮、磷含量受土壤供给的碳、氮、磷含量影响不大。这可能与该地区特殊的土壤环境以及油松人工林受到的人为干扰强度不同有关,生长阶段、遗传特性、群落组成和结构等直接或间接地影响着植物化学元素含量^[32]。植物在光合作用下通过叶片固定碳,一部分转移给土壤,凋落物作为中间介质,逐步补偿碳和养分给土壤^[33]。除凋落物碳含量与土壤磷含量呈显著正相关外($p<0.05$),它们之间其他元素及化学计量比相关性不显著,说明二者关系不太紧密。这是因为油松针叶含有较多的木质素和纤维素,通常较难分解,导致油松林中返回到土壤的养分极少^[34]。

4 结论

(1)黄土丘陵区油松人工林植物器官—凋落物—土壤化学计量特征具有不同的季节变化格局。油松叶片与土壤的 C、N、P 不相关,叶片 C、N、P 含量受土壤供给的 C、N、P 含量影响不大;叶片与凋落物的化学计量特征之间呈显著正相关($p<0.05$),二者关系紧密;除凋落物 C 含量与土壤 P 含量呈显著正相关外($p<0.05$),它们之间其他元素及化学计量比相关

性不显著,二者关系不太紧密。

(2)除油松叶片 4—6 月,细根 4—8 月 $N : P>14$ 外,其他各器官、凋落物和土壤 4—10 月 $N : P<14$,该区域油松生长主要受 N 限制,可适当增施氮肥以促进其生长,同时也可引入豆科固氮植物,以提高地力。6 月凋落物 C : P、N : P 较低,凋落物分解的主要时期是夏季。

(3)季节变化对油松各器官化学计量特征的影响,尤其对叶片 C、N、P 含量的影响大于凋落物和土壤,利用 C、N、P 化学计量学反映植物功能性状时应充分考虑时间因素。因此,在今后的研究中,应加强观测时间,探索油松人工林的生存和适应策略。

参考文献:

[1] Elser J J, Hamilton A. Stoichiometry and the new biology: The future is now[J].PLoS Biology,2007,5(7):e181.

[2] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J].New Phytologist,2005,168(2):377-385.

[3] Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, et al. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton[J].Nature,2004,429(6988):171-174.

[4] Mcgroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios[J].Ecology, 2004, 85 (9): 2390-2401.

[5] Sardans J, Peñuelas J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiomet-

- ry in the Plant-Soil System[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1741-1761.
- [6] Zhao Q Q, Bai J H, Liu Q, et al. Spatial and seasonal variations of soil carbon and nitrogen content and stock in a Tidal Salt Marsh with *Tamarix chinensis*, China [J]. Wetlands, 2015, 36(S1): 145-152.
- [7] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 153-170.
- [8] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化[J]. 植物学报, 2014, 49(5): 560-568.
- [9] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 等. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化[J]. 生态学报, 2019, 39(5): 1572-1582.
- [10] Liu F D, Liu Y H, Wang G M, et al. Seasonal variations of C : N : P stoichiometry and their trade-offs in different organs of *Suaeda salsa* in Coastal Wetland of Yellow River Delta, China[J]. PLoS One, 2015, 10(9): e138169.
- [11] 霍晓英, 彭守璋, 任婧宇, 等. 陕西省油松林生产力动态及对未来气候变化的响应[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 412-420.
- [12] 董从国, 乔雨宁, 曹扬, 等. 黄土高原不同植被带油松人工林生态化学计量特征及其影响因素[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(3): 1-8.
- [13] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等. 不同林龄油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林植物、凋落物与土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6188-6197.
- [14] 杨霞, 陈丽华, 郑学良. 不同林龄油松人工林土壤碳、氮和磷生态化学计量特征[J]. 中国水土保持科学, 2021, 19(2): 108-116.
- [15] 章广琦, 张萍, 陈云明, 等. 黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1328-1336.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 等. 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, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [18] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C : N : P 化学计量比的季节变化[J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317-325.
- [19] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment [J]. Biogeochemistry, 2003, 65(1): 121-150.
- [20] 衣宁, 赵文倩, 刘倩, 等. 油松新生叶与老叶光合功能的比较[J]. 林业科技, 2014, 39(6): 10-14.
- [21] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [22] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. Science, 2004, 305(5683): 509-513.
- [23] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- [24] 张文彦, 樊江文, 钟华平, 等. 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究[J]. 草地学报, 2010, 18(4): 503-509.
- [25] 杨阔, 黄建辉, 董丹, 等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17-22.
- [26] 吴旭, 牛耀彬, 陈云明, 董从国, 乔雨宁. 黄土丘陵区沙棘混交林叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 水土保持学报, 2021, 35(4): 369-376.
- [27] 白小芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. 中国水土保持科学, 2015, 13(6): 68-75.
- [28] Deng J, Wang S, Ren C, et al. Nitrogen and phosphorus resorption in relation to nutrition limitation along the chronosequence of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantation[J]. Forests, 2019, 10(3): e261.
- [29] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. 环境科学, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [30] 汪宗飞, 郑粉莉. 黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6870-6880.
- [31] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, et al. Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: A synthesis of observational data[J]. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [32] 朱潮, 武利玉, 张崇庆, 等. 兰州市北山典型侧柏人工林分叶片与土壤生态化学计量特征[J]. 水土保持学报, 2021, 35(4): 361-368.
- [33] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等. 河口湿地植物活体一枯落物一土壤的碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2011, 31(23): 134-139.
- [34] Wang K, Wang G G, Song L N, et al. Linkages between nutrient resorption and ecological stoichiometry and homeostasis along a chronosequence of Mongolian pine plantations[J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2021: 1605. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.692683>.