

## 三峡库区消落带狗牙根及土壤生态化学 计量特征的空间分异及相关性

许丽雯<sup>1,2,3</sup>, 张跃伟<sup>4</sup>, 蹇陈<sup>1,2</sup>, 张媛媛<sup>1</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.山区生态系统碳循环与碳调控重庆市重点实验室, 重庆 401331;  
3.三峡库区地表生态过程重庆市野外科学观测研究站, 重庆 405400; 4.重庆工业职业技术学院设计学院, 重庆 401120)

**摘要:** [目的]狗牙根(*Cynodon dactylon*)是当前三峡库区消落带植物群落的建群种,为研究狗牙根与土壤生态化学计量特征的空间分异格局及关联关系,认识消落带养分循环及物种适应特征。[方法]通过对三峡消落带(巴南-秭归段)16个断面分布的狗牙根及其覆盖区的土壤进行野外采样,分析植物各器官(根、茎、叶)及土壤中碳、氮、磷质量分数,探究狗牙根及其实生土壤生态化学计量特征的空间分异规律及相互关系。[结果]1)消落带土壤具有明显的“贫氮富磷”特征,且养分质量分数及其计量比具有强烈的空间分异,土壤有机碳、全氮、全磷、碳氮比、碳磷比等自上游向下游呈升高趋势,而氮磷比(N/P)相对稳定;2)从库区上游至下游,狗牙根各器官C质量分数均呈降低趋势,而N、P质量分数自上游至下游则呈明显增加趋势,与下游消落区沉积增强导致的土壤养分供应水平提高有关;其中,叶片N质量分数表现出一定的空间稳定性,土壤贫N条件下狗牙根具有高效的N吸收效率并优先保障其叶片N需求的能力;3)狗牙根各器官化学计量比空间分异总体较弱,但根、茎的C/N、C/P的变异性强于叶片,表明狗牙根形成优先维持叶片生理功能稳定的适生策略;4)狗牙根与土壤的养分质量分数具有显著相关性,土壤N供应水平是制约狗牙根养分质量分数变化的关键因素;然而,二者的化学计量比相关性不显著,表明水淹和植物内稳性共同调节下,狗牙根与实生土壤间并未形成相对一致的化学计量特征;5)内稳性指数表明,消落带狗牙根内稳性总体较好,但上游向下游趋于减弱。[结论]在水淹格局变化背景下,狗牙根及土壤养分质量分数特征均呈明显的空间分异及协同关联,土壤养分的空间演化对狗牙根生态化学计量特征有重要影响;狗牙根化学计量比空间分异相对较弱,能够通过调节自身养分需求策略提高其对变异性的消落带土壤的适生能力;狗牙根与土壤化学计量比间的互馈关系在周期性水淹胁迫下可能尚未稳定。

**关键词:** 三峡库区; 消落带; 狗牙根; 生态化学计量; 空间分异

中图分类号: S714.1

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2025)01-0249-13

### Spatial Differentiation and Correlation of Ecological Stoichiometric Characteristics of *Cynodon dactylon* and Soil in the Water-level Fluctuation Zone of the Three Gorges Reservoir Area

XU Liwen<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Yuewei<sup>4</sup>, JIAN Chen<sup>1,2</sup>, ZHANG Yuanyuan<sup>1</sup>, WANG Xiaofeng<sup>1,2,3</sup>

(1.College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China; 2.Chongqing

Key Laboratory of Carbon Cycle and Carbon Regulation in Mountainous Ecosystems, Chongqing 401331, China;

3.Chongqing Field Observation and Research Station of Earth Surface Ecological Processes in Three Gorges Reservoir Area,

Chongqing 405400, China; 4.Institute of Design, Chongqing Industry Polytechnic College, Chongqing 401120, China)

**Abstract:** [Objective] *Cynodon dactylon* is an important component and the dominant species in the ecosystem of the water-level fluctuation zone (WLFZ) of the Three Gorges Reservoir, the largest

收稿日期: 2024-08-10

修回日期: 2024-09-30

录用日期: 2024-10-16

网络首发日期(www.cnki.net): 2024-12-25

资助项目: 重庆市教委科技项目(KJQN202200536, KJQN202203222); 国家自然科学基金项目(41807321); 重庆市自然科学基金项目(2022NSCQ-MSX2598)

第一作者: 许丽雯(1997—), 女, 硕士研究生, 主要从事陆地生态系统碳循环及碳库稳定性研究。E-mail: 1284645443@qq.com

通信作者: 王晓锋(1987—), 男, 硕士研究生导师, 主要从事内陆淡水湿地生态系统温室气体排放及三峡库区消落带生态系统演变研究。

E-mail: xiaofeng6540@163.com

hydropower project in the word. Investigation on the spatial distribution patterns and correlations of nutrient and stoichiometric characteristics between *C. dactylon* and its periradical soil is of significant importance in comprehending nutrient cycling as well as species adaptation features within the WLFZ. [Methods] A field investigation of *C. dactylon* and its periradical soil across 16 sections in the WLFZ of the Three Gorges Reservoir Area from Banan to Yichang was conducted. The carbon, nitrogen, and phosphorus contents in plant organs (roots, stems and leaves) and soil were analyzed to explore the spatial heterogeneity and interrelationships of the ecological stoichiometric characteristics between *C. dactylon* and soil. [Results] 1) The soil in the WLFZ associated with *C. dactylon* demonstrated a distinct “nitrogen-poor and phosphorus-rich” characteristic with significant spatial variations in nutrient contents and stoichiometric ratios. Specifically, soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus, C/N ratio, and C/P ratio exhibited a consistent increase from the upstream to the downstream sections, while N/P ratio was relatively stable. 2) From the upstream to the downstream of WLFZ, carbon contents in various organs of *C. dactylon* exhibited a decreasing trend, while nitrogen and phosphorus contents showed significant increasing patterns, likely due to intensified sedimentation and the resultant higher soil nutrient supply levels in the downstream WLFZ with the prolonged flooding time. Notably, nitrogen content in the leaves demonstrated a degree of spatial stability, suggesting that *C. dactylon* could absorb nitrogen efficiently and meet its leaf nitrogen requirements preferentially under nitrogen-deficient conditions. 3) Generally low variations in the stoichiometric ratios in organs of *C. dactylon* were found. However, the variability in C/N and C/P ratios in roots and stems were slightly stronger than that in leaves, suggesting that *C. dactylon* has evolved a strategy for maintaining stable physiological functions in leaves. 4) There were significant correlations of the nutrient contents between *C. dactylon* and soil, with the nitrogen supply of soil being the key factor influencing the variation of nutrient contents in *C. dactylon*. The correlations of stoichiometric ratios between *C. dactylon* and soil were relatively weak. 5) *C. dactylon* in the WLFZ generally exhibited strong homeostasis with the homeostasis index decreasing from the upstream to the downstream. [Conclusion] In the context of changing water inundation patterns, the nutrient contents in *C. dactylon* and soil exhibit significant spatial variations and cooperative association, implying that the spatial evolution of soil nutrients has a profound impact on the ecological stoichiometric characteristics of *C. dactylon*. *C. dactylon* exhibits limited spatial differentiation in stoichiometry, indicating its strong adaptability to the heterogeneous soil conditions through adjustments in nutrient demand strategy. The feedback relationships of stoichiometry between *C. dactylon* and soil may exhibit instability under periodic waterlogging stress in WLFZ.

**Keywords:** The Three Gorges Reservoir; water-level fluctuation zone; *Cynodon dactylon*; ecological stoichiometry; spatial differentiation

Received: 2024-08-10

Revised: 2024-09-30

Accepted: 2024-10-16

Online(www.cnki.net): 2024-12-25

碳(C)、氮(N)、磷(P)是构成生物有机体的基本生命物质,元素间的平衡及耦合关系不仅能够调节生物体正常的生理生态过程,而且能够客观反映生物自身的内稳性及对养分的需求性和利用效率等特征<sup>[1]</sup>。生态化学计量学是基于有机体 C、N、P 质量分数的平衡及相对稳定的比率关系,研究不同组织尺度的生物有机体(个体、种群、群落及生态系统等)的内稳性及其对变化环境的响应规律<sup>[2]</sup>,为环境变化下有机体适应机制及生态系统养分限制等研究提供新方法<sup>[3]</sup>。近年来,生态化学计量学已被广泛应用于海洋、河流、

湖泊、森林、湿地、草地等多种生态系统的研究中<sup>[4]</sup>。尤其从区域尺度揭示不同生态系统植物-土壤生态学计量关系,验证异质性环境条件下“内稳性理论”“生长速率假说”“养分限制假说”“温度制约假说”等<sup>[5-6]</sup>,为理解复杂生境下植物-土壤系统协同演化规律及其生态影响等提供关键支撑。因此,生态化学计量学已经成为当前生物地球化学循环与生态系统功能演化研究的前沿热点。

三峡水库是当今世界上最大的水利枢纽工程,自建成以来实施“蓄清排浊”的调蓄方式,形成水位落差

约为 30 m 的消落带,总面积达 348 km<sup>2</sup>,约占水库最大水面面积的 34%,其生态环境的演化对水库生态安全具有重要影响<sup>[7]</sup>。然而,周期性“水淹-落干”胁迫导致消落带原有的陆生植被大量消亡,生物多样性降低,生态系统结构趋于单一化和脆弱化,功能退化严重<sup>[8]</sup>。长期的“水淹-落干”过程逐渐驱使消落带形成全新的生态格局和物质循环过程。一方面,随着淹水时间延长,消落带形成以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、狼把草(*Bidens tripartita*)等少数适生草本为主的草本植物群落<sup>[4]</sup>。目前,狗牙根已经成为库区消落带植物群落中的极优势种(建群种),广泛分布于库区消落带沿线<sup>[9]</sup>,是消落带生态系统结构的主要塑造者,也是植被恢复最重要的先锋物种<sup>[10]</sup>。狗牙根繁殖速度快,对反季节淹水、干旱和泥沙淤积胁迫具有显著的耐受能力<sup>[10-11]</sup>。加之其匍匐茎和根茎发达,具有固土护坡、保持水土的功能,对三峡消落带土壤环境演变具有重要影响。另一方面,消落带土壤环境也通过养分供应水平的差异影响植物的生长及养分适应策略<sup>[12]</sup>。因此,消落带狗牙根与土壤养分及化学计量特征间可能存在一定的协同演变规律,并对消落带生态系统稳定性具有一定的提示意义。

同时,三峡水库消落带延绵 524 km,支流、库湾众多,生境结构复杂多样,加之水位波动造成回水区淹水深度和时长的空间差异。生境的异质性可能进一步影响狗牙根与土壤间的养分循环,导致植物-土壤系统生态化学特征协调关系具有显著的不确定性<sup>[12]</sup>。目前,大部分研究<sup>[11]</sup>主要关注狗牙根对淹水胁迫的生理生态适应机制,而对异质性生境下狗牙根生态化学计量特征的空间分异特征及其与土壤环境演化的协同关系关注较少。张媛媛等<sup>[12]</sup>研究指出,消落带微地形变化能够影响土壤养分供应水平,从而主导狗牙根养分分配策略及内稳性;孔维苇等<sup>[4]</sup>通过对消落带典型植物生态化学计量特征的研究指出,在消落带土壤养分退化的条件下,狗牙根形成低养分需求、高养分利用效率等特征,进而维持其化学计量特征的内稳性。尽管水淹过程及微生境变化造成狗牙根化学计量特征在局域尺度内出现显著变动<sup>[4,12]</sup>,但从库区尺度分析狗牙根及土壤生态化学计量特征的空间分异规律及其是否存在协同演变关系尚未可知,进而制约对消落带养分循环特征的科学认知。在三峡库区消落带环境趋于稳定的情况下,研究狗牙根-土壤生态化学计量特征的空间异质性及关联,对理解消落带生态系统养分过程及生态功能稳定性具有一定的必要性。

本研究以三峡库区回水末端(重庆巴南)至坝前(秭归)段为研究区,选取上游至下游代表性的断面,对狗牙根-土壤系统 C、N、P 质量分数和化学计量比进行采样分析,重点揭示三峡库区消落带狗牙根及土壤生态化学计量特征的空间分异规律、狗牙根各营养器官与土壤生态化学计量特征间的空间协同关系、狗牙根-土壤系统的化学计量学内稳性特征及其对生境分化的响应。本研究为科学认识消落带生态系统植物与土壤间元素循环及协同演变动态提供科学支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

三峡大坝坝址位于湖北省宜昌市秭归县境内,大坝建成运行后,回水至重庆市江津区境内(28°31′38″~31°43′48″N,105°49′16″~111°39′19″E),最大回水达 524 km,形成最大水域面积 1 084 km<sup>2</sup>,消落带面积约 348 km<sup>2</sup>。三峡库区地跨大巴山断褶带、川东褶皱带和川鄂湘黔隆起褶皱带三大构造单元,地貌以山地、丘陵为主,地质类型以石灰岩、泥岩、砂岩为主,地形空间差异大,是典型的生态敏感区和脆弱区。水库中上游(江津-云阳)消落带在淹水前多属地势较平缓的坡耕地,母质类型以泥岩、砂岩占主导,中下游段(云阳-秭归)则以次生人工林覆被,石灰岩与砂岩为主,喀斯特地貌发育,岩体破碎,地势较为陡峭,地质灾害频发。研究区属于亚热带湿润季风气候区,气候温和湿润,水热条件充足,年降水量 1 100~1 800 mm,年平均气温 16.5~18.0 °C,地形东高西低,土壤类型包括黄壤、紫色土、石灰土、水稻土和潮土等。消落带在多年水淹胁迫下,植被以典型、单优势的狗牙根群落为主,伴生有苍耳、狼把草、水蓼(*Persicaria hydropiper* (L.) Spach)等。

### 1.2 研究方案

本研究选取三峡水库干流消落带(重庆巴南至湖北秭归段),以及澎溪河、大宁河、香溪河等支流消落带为研究区(图 1)。于 2018 年 7 月三峡水库低水位运行且消落带植物生长旺盛季节开展狗牙根及其生土壤样品的采集(实生土壤指狗牙根群落覆盖区的表层土壤)。干流消落带沿程设置 13 个调查断面(巴南、长寿、涪陵、丰都、忠县、万州、云阳、汤溪河口、奉节、巫山、巴东、归州、秭归),根据地形特征在每个断面设置 2~3 个平行样地,共计 37 个样地,同时,选择主要支流(澎溪河、大宁河、香溪河)分别设置 3~5 个调查样地,共计 12 个支流样地,开展野外调查与采样。每个样地设置 5 个 1 m×1 m 的样方进行群落调查,每个样方内采集狗牙根的根、茎、叶样品,以及 0~15 cm 表层土壤样品装袋带回。记录各样地的高程、坡度、坡向、土壤温湿度等生境基础信息。根据各



断面地理位置及每年的淹水时长,将库区划分为上游巴南-丰都段、中游忠县-汤溪河口段、下游奉节-秭归段 3 段。为控制水淹深度带来的差异,所有样地尽量设置在消落带中部(约 150~160 m),狗牙根单优势群落的样地。采样位置具体信息见表 1。

### 1.3 样品分析

将采集的狗牙根各器官样品清洗后放于烘箱中 105 °C 杀青 2 h,然后 80 °C 烘干至恒重,烘干后用球磨仪粉碎过 0.15 mm 筛,装袋密封保存,用于测定 C、N、P 质量分数。土壤样品带回实验室后,烘干恒重法测定水分体积分数,用环刀法测定土壤体积质量;另取一部分土壤样品自然阴干,去除土样中的植物残体,混合研磨后分别过 1、0.15 mm 筛,用于测定

土壤 pH 及有机碳(SOC)、全氮(STN)、全磷(STP)、速效氮(SAN)、有效磷(SAP)等养分特征。

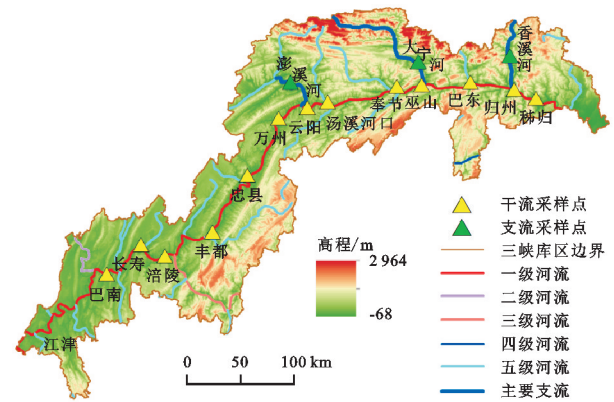


图 1 研究区样地

Fig.1 Distribution of the sampling sites in the WLFZ

表 1 采样点基本信息

Table 1 Basic information of the sampling sites

编号	采样点	纬度(N)	经度(E)	高程/m	土壤湿度/%	pH	体积质量/(g·cm <sup>-3</sup> )	最大淹水时长/d
1	巴南(BN)	29°34'	106°42'	165	27.84	7.18	1.40	96~130
2	长寿(CS)	29°48'	107°02'	160	26.60	7.43	1.38	110~146
3	涪陵(FL)	29°44'	107°15'	158	29.87	8.12	1.35	145~160
4	丰都(FD)	29°53'	107°44'	155	29.35	7.64	1.35	150~170
5	忠县(ZX)	30°19'	108°04'	160	27.33	7.59	1.38	160~185
6	万州(WZ)	30°50'	108°26'	158	25.10	7.70	1.33	180~195
7	云阳(YY)	30°55'	108°43'	155	24.53	7.37	1.23	164~200
8	汤溪河口(TXHK)	30°57'	108°55'	158	33.12	7.39	1.11	170~200
9	奉节(FJ)	31°03'	109°36'	155	24.17	7.59	1.21	190~220
10	巫山(WS)	31°03'	109°51'	155	31.27	7.80	1.24	185~220
11	巴东(BD)	31°03'	110°20'	157	28.27	8.06	1.20	200~220
12	归州(GZ)	30°58'	110°45'	150	23.68	7.27	1.09	194~238
13	秭归(ZG)	30°53'	111°58'	160	24.67	8.16	1.27	200~238
14	彭溪河(PX)	31°08'	108°33'	155	28.96	7.54	1.32	207~210
15	大宁河(DN)	31°15'	109°50'	160	25.22	7.32	1.31	210~225
16	香溪河(XX)	31°15'	110°44'	157	28.68	7.85	1.32	210~230

植物全碳(TC)质量分数采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定;植物全氮(TN)质量分数的测定采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 法消煮,流动注射分析仪(吉天 FIA-6 000+)分析,植物全磷(TP)质量分数采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 法消解,钒钼黄分光光度法测定。利用电位法直接测定土壤 pH(土水比 1:2.5);SOC 测定采用 K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> 容量法,STN 测定采用凯氏定氮法,STP 采用 HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 消煮,钼锑抗比色法测定,SAN 采用碱扩散法测定,SAP 采用碳酸氢钠提取-钼锑抗比色法测定。

### 1.4 数据分析

采用 Excel 2019 软件对数据进行预处理,再运用 ArcGIS 软件对数据进行空间变化分析。利用回归分析探究实生土壤与狗牙根各器官 C、N、P 及化学

计量特征间的联系;利用冗余分析判断狗牙根生态化学计量特征与生境因子间的相关性。对库区狗牙根各营养器官在不同采样断面下的内稳性指数进行计算,内稳性指数根据内稳性模型计算<sup>[2]</sup>,计算公式为:

$$Y = cX^{\frac{1}{H}}$$

式中:Y 分别为植物不同器官的 C、N、P 元素质量分数及比值;c 为常数;X 分别为环境中土壤的 C、N、P 元素质量分数及比值;H 为内稳性指数。通常用 1/H 量化植物的化学计量稳态,根据 PERSSON 等<sup>[13]</sup>内稳性强度分级(1/H ≤ 0 为强内稳态,0 < 1/H ≤ 0.25 为内稳态,0.25 < 1/H ≤ 0.5 为弱内稳态,0.5 < 1/H ≤ 0.75 为弱敏感型,1/H > 0.75 为敏感型)。

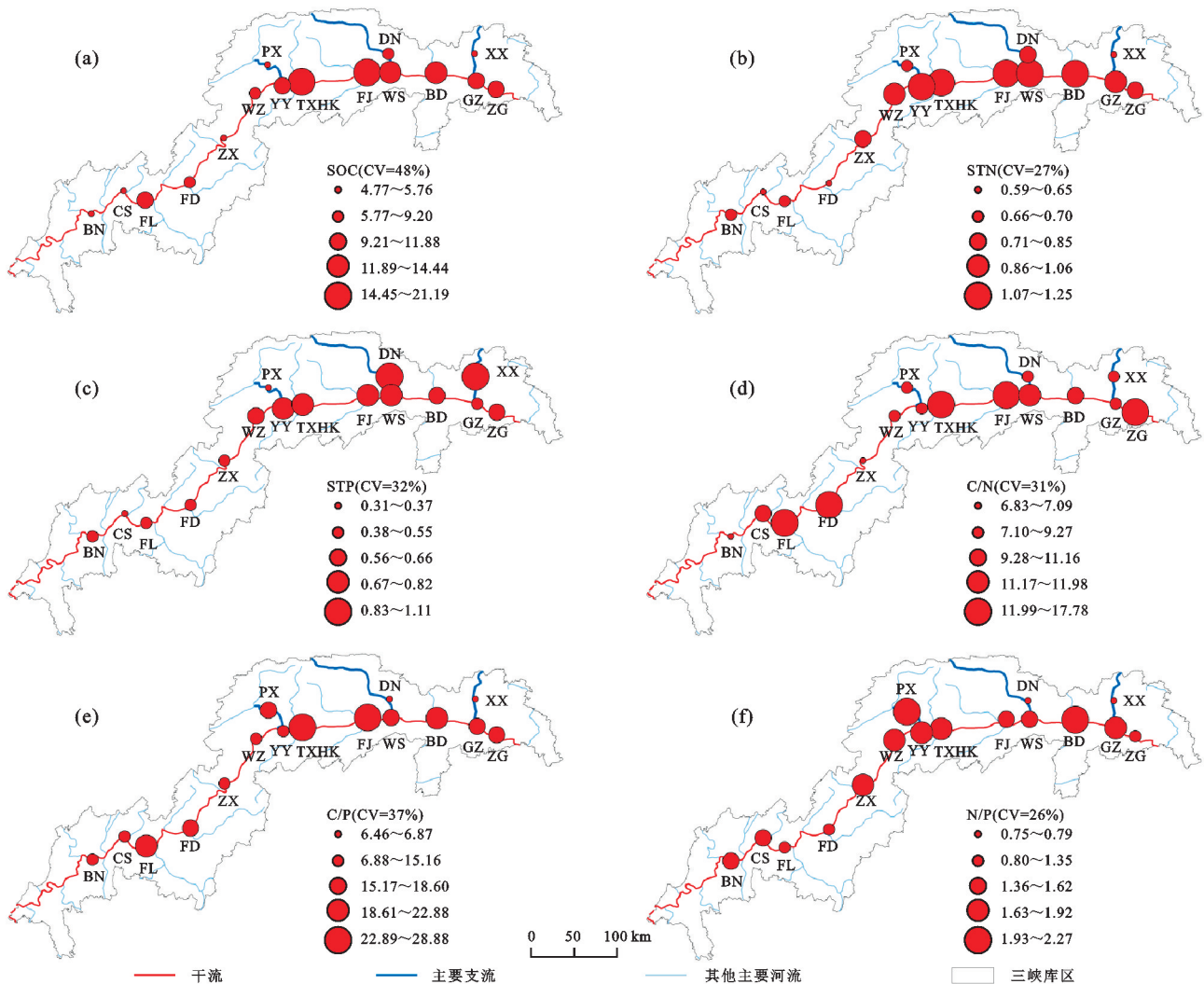
## 2 结果与分析

### 2.1 土壤碳氮磷质量分数及化学计量比的空间分异特征

消落带土壤 C、N、P 及其计量比的特征见图 2, SOC、STN、STP 分别为 3.08~25.70、0.32~1.48、0.23~1.4 g/kg, 平均值分别为(10.16±4.84)、(0.91±0.24)、(0.65±0.21) g/kg, 变异性较大。SOC 的变异系数为 48%, 略高于 STN 与 STP(27% 和 32%)。淹水时间相对较短的上游段(BN-FD)土壤 SOC 普遍低于淹水时间较长的中下游段(ZX-ZG), FJ、TX、WS、BD 等断面明显较高, 支流均较低。STN 与 STP

也均呈现上游段(STN=0.59~0.68 g/kg、STP=0.37~0.55 g/kg) 低于中下游段(STN=0.80~1.25 g/kg、STP=0.47~0.82 g/kg)。总体上, 土壤养分质量分数呈现较为明显的空间分异规律。

分析土壤养分的化学计量比(图 2d、图 2e、图 2f) 可见,C/N、C/P、N/P 分别为 5.4~21.10、3.07~41.23、0.37~2.92, 变异幅度较大。C/N、C/P、N/P 平均值分别为(11.17±3.46)、(16.84±6.17)、(1.56±0.41), 变异系数分别为 31%、37%、26%。土壤 C/P 和 N/P 均表现为沿程升高的趋势, 而 C/N 没有明显的空间分异规律, 但表现出明显的区域差异性。



注:图中土壤 C、N、P 及化学计量比的数据均为各断面平行样地的平均值。

图 2 三峡库区消落带土壤 C、N、P 元素质量分数及其化学计量比空间分异

Fig.2 Spatial variations of C, N and P contents and stoichiometric ratios in the soil of the Three Gorges Reservoir Area

### 2.2 狗牙根各营养器官生态化学计量空间分异特征

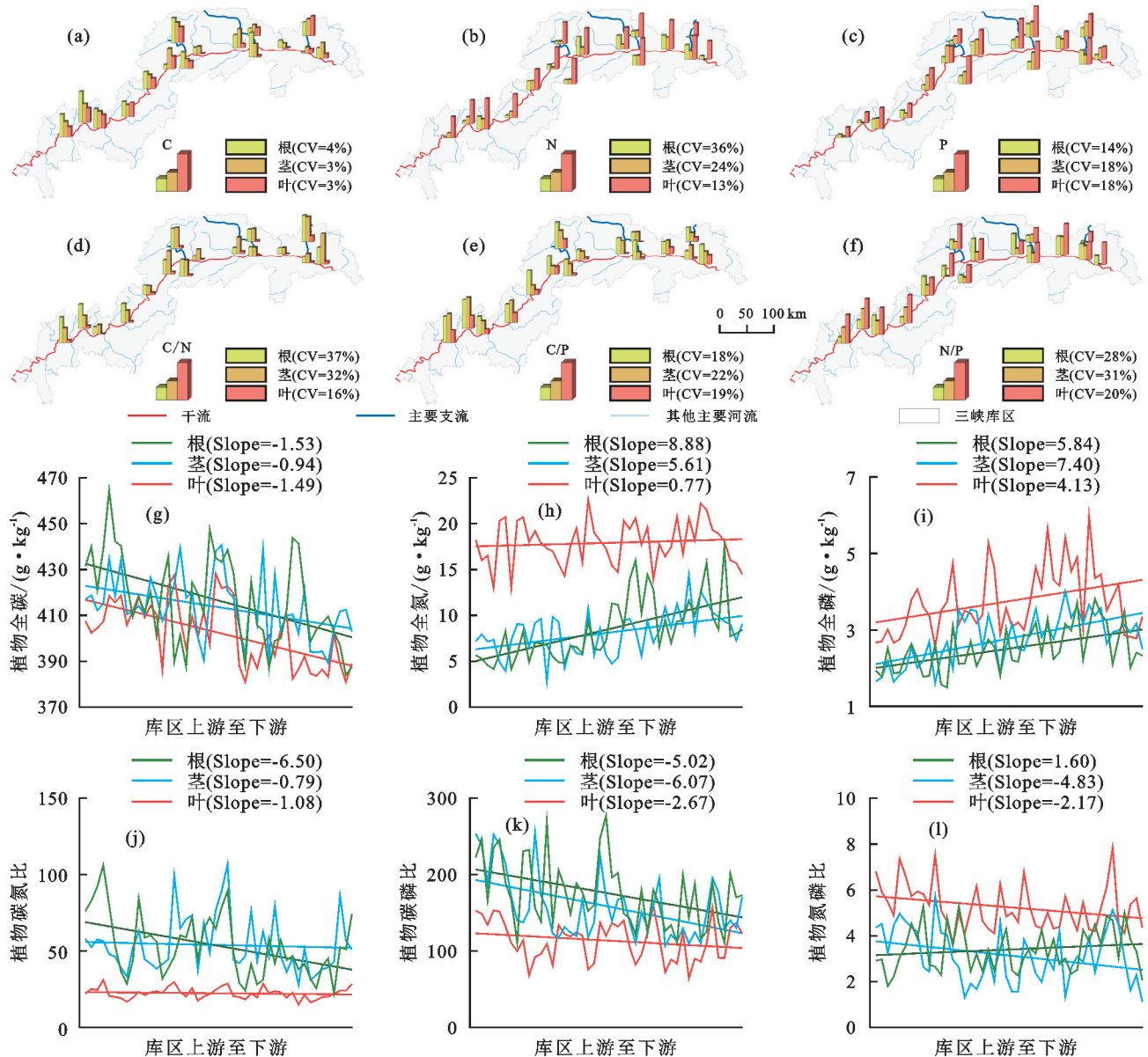
狗牙根的根、茎、叶 C 质量分数分别为 383~464、388~440、380~440 g/kg, 根、茎中平均 C 质量分数[(414±17) g/kg 和 (412±10) g/kg]普遍高于叶[(402±12) g/kg(图 3)]。自上游向下游随淹水时间的增加, 根、茎、叶中 C 质量分数均呈不明显波

动降低, 在上、中游段略高于下游, 总体的沿程变化斜率(Slope)为-0.94~-1.53(图 3g)。狗牙根叶片中的 N 质量分数[(18.1±2.3) g/kg]显著高于根[(9.0±3.2) g/kg]、茎[(8.2±1.9) g/kg]。N 质量分数的变异系数表现为根(36%)>茎(24%)>叶(13%)。从空间规律看, 根、茎中 N 质量分数呈上游向下游明

显升高趋势(图 3b, Slope 达到 8.88,5.61),而叶片中则基本稳定(Slope=0.71)。P 质量分数也表现为叶 [(3.8±0.7) g/kg]普遍高于茎[(2.8±0.5) g/kg]和根 [(2.6±0.4) g/kg],且均从上游到下游逐渐增加(图 3c),沿程变化斜率 Slope 为 4.13~7.40。总体上,各器官 C 质量分数在空间的变异性相对较弱,N、P 质量分数在根茎中呈显著的空间分异,叶片中仍较为稳定。

整个库区狗牙根的根、茎、叶的 C/N 平均值分别为 (54.1±19.8)、(56.7±18.1)、(23.0±3.7),从空间分异看,根、茎中 C/N 从上游至下游呈波动降低趋

势,变异系数分别为 37%和 32%;而叶片中 C/N 基本稳定,变异性(CV=16%)低于根、茎。各营养器官的 C/P 的空间变化呈较弱的降低趋势,上游略高于下游;各器官间的 C/P 表现为根(171.5±30.4)>茎(155.5±35.0)>叶(112.2±21.0)。N/P 则表现为叶(4.98±0.98)大于根(3.51±0.97)和茎(3.08±0.96)。叶片的 N/P 从上游至下游未出现明显的空间规律,根、茎则表现出相对较强的波动,在中游段(ZX-YY)出现明显的低谷。总体上,狗牙根的根、茎化学计量比的空间变异性大于于叶。



注:折线图中沿程变化斜率(Slope)是通过对所有数据进行标准化处理后,利用 slope 方程直接计算获得,反映数据组的空间分异强度;原始数据标准化为各数据点÷该数据中的最大值×1 000。

图 3 三峡库区消落带狗牙根各营养器官 C、N、P 元素质量分数及其化学计量比空间分异

Fig.3 Spatial variations of C, N and P contents and stoichiometric ratios of *C. dactylon* nutritive organs of the Three Gorges Reservoir Area

### 2.3 狗牙根各营养器官与土壤化学计量间的关系

由表 2 可知,狗牙根各营养器官的 C 质量分数与

相应的 N、P 质量分数呈显著负相关,而 N、P 质量分数间呈极显著正相关,表明消落带狗牙根的营养元素质



量分数存在空间上的平衡与耦合关系。虽然,各营养器官 C 质量分数与相应的 C/N、C/P 呈显著正相关,但 N 质量分数与 C/N、N/P 及 C/P 的相关性明显更强,是主导狗牙根化学计量特征变化的关键因素;相似地,

与 C 质量分数对 C/P 的作用相比,各器官 P 质量分数与 C/P 呈极显著相关,相关系数高达  $-0.95$  以上,与茎、叶中 N/P 关系也极为密切,表明 P 元素对调节狗牙根化学计量特征变化也发挥重要作用。

表 2 狗牙根不同器官 C、N、P 及化学计量比的相关性

Table 2 Correlations of C, N, P and stoichiometric ratios of different organs in *C. dactylon*

器官	元素及比值	C	N	P	C/N	C/P	N/P
根	C	1.00**					
	N	-0.26	1.00**				
	P	-0.31*	0.59**	1.00**			
	C/N	0.33*	-0.92**	-0.52**	1.00**		
	C/P	0.48**	-0.53**	-0.95**	0.50**	1.00**	
	N/P	-0.10	0.77**	-0.03	-0.78**	0.07	1.00**
茎	C	1.00**					
	N	-0.50**	1.00**				
	P	-0.22*	0.04	1.00**			
	C/N	0.52**	-0.91**	0.03	1.00**		
	C/P	0.14	-0.06	-0.96**	-0.02	1.00**	
	N/P	-0.34*	0.71**	-0.65**	-0.71**	0.65**	1.00**
叶	C	1.00**					
	N	-0.33*	1.00**				
	P	-0.30*	0.33*	1.00**			
	C/N	0.51**	-0.95**	-0.29*	1.00**		
	C/P	0.38**	-0.31*	-0.97**	0.29*	1.00**	
	N/P	0.01	0.40**	-0.71**	-0.42**	0.73**	1.00**

注: \*、\*\* 分别表示  $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 。

由图 4 可知,狗牙根各器官养分质量分数与土壤养分质量分数(SOC、STN、STP)之间存在一定的线性关系( $p < 0.05$ )。SOC 与叶片养分质量分数的线性关系最好,可解释狗牙根叶片 C、N、P 质量分数变异性的 56%、54%、48%;对狗牙根根的 N、P 质量分数的贡献为 28%~60%;对茎养分质量分数的解释性均较差。STN 与狗牙根各营养器官的养分质量分数的线性关系最好,对狗牙根各营养器官的养分质量分数的贡献率均达到极显著相关( $R^2 = 0.27 \sim 0.81$ 、 $p < 0.01$ ),能够解释狗牙根各器官 N 质量分数变异性的 37%~81%。STP 对狗牙根各器官的 C、N 质量分数影响均不显著,仅对 P 质量分数贡献率较高( $R^2 = 0.40 \sim 0.56$ ),且呈极显著相关( $p < 0.01$ )。冗余分析结果(图 5)显示,土壤养分质量分数在消落带上游至下游出现明显的生境分异,且对狗牙根养分质量分数产生强烈影响。在狗牙根的根中,N、P 质量分数受土壤生境分化的正向驱动,而 C/N、C/P 则与土壤化学计量特征呈反向分布;狗牙根的茎、叶中,均表现为 P 质量分数受土壤生境分化的影响较大,N 质量分数受到生境分化的影响较弱,其化学计量比仅 C/P 受土壤化学计量的影响较强,表明狗牙根生态化学计量特征对土壤生境分化的响应并不敏感。可见,在水淹与植物演化共同控制下,狗牙根与土壤间可能

并未形成相对一致的化学计量特征。

#### 2.4 三峡库区消落带狗牙根各营养器官生态化学计量内稳态空间特征

由图 6 可知,狗牙根各营养器官生态化学计量参数对土壤环境变化的内稳性指数的影响。狗牙根 C 内稳性最好,均为强内稳态和内稳态。自上游至下游狗牙根 C 的内稳性指数明显升高,表明淹水强度在一定程度上导致狗牙根 C 的内稳性减弱。狗牙根各器官 N 的内稳性相对较差,尤其在根、茎中表现为弱敏感性和敏感性,但叶片 N 的内稳性强于根、茎。从空间分布看,根、茎的 N 由上游的弱内稳性转变为下游的敏感性,叶片始终表现为内稳性或弱内稳性。P 总体呈弱内稳性,不同营养器官中也表现为叶片 P 的内稳性最好。同时,狗牙根 P 的内稳性在空间上变化并不明显。从化学计量比的内稳性看,各器官 C/N 除茎在下游属于弱敏感型外,其他均表现为强内稳态和内稳态,尤其叶的 C/N 内稳性最好。各器官的 C/P 均属于强内稳性,叶片略强于根、茎。各器官 N/P 的内稳性变化较大,但仍表现为叶片明显强于根、茎。从空间上看,自上游至下游各器官 N/P 的内稳态均呈降低趋势。综合来看,狗牙根-土壤间养分比例的内稳性总体较好,但存在一定的器官间差异和空间分异。

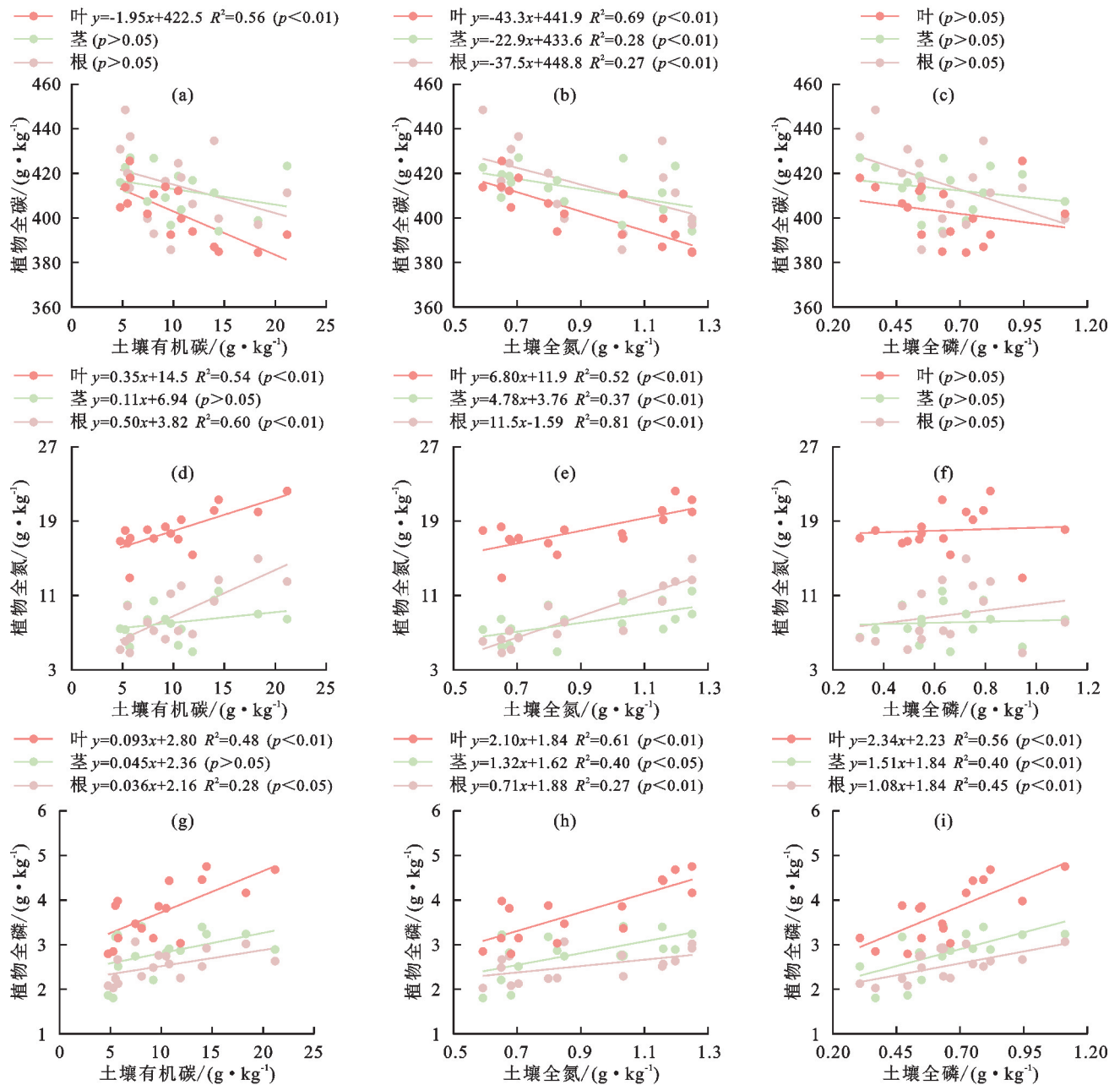


图 4 狗牙根各器官与土壤 C、N、P 质量分数的相关性分析

Fig.4 Correlation analysis of C, N, P contents between *C. dactylon* and soil

### 3 讨论

#### 3.1 三峡库区消落带土壤化学计量空间分异特征

土壤养分质量分数及化学计量特征不仅能够反映土壤生境的变异性,而且是土壤有机质构成、土壤质量状况及养分供给能力等的重要表征<sup>[14]</sup>。本研究中,消落带土壤 SOC 平均值为 10.16 g/kg,与 2008 年和 2016 年报道<sup>[15]</sup>的结果基本一致,表明消落带 SOC 具有时间的稳定性。同时,土壤 STN 则明显低于以往水平(1.33 g/kg)<sup>[15]</sup>,表明随着三峡水库周期性水淹时间延长,土壤氮元素可能持续流失。土壤 STP 主要依靠岩石风化,其质量分数相对稳定,本研究中 STP 平均值为 0.65 g/kg,与 10 a 前<sup>[15]</sup>消落带土壤平均水平相当

(0.63 g/kg),表明消落带土壤磷的流失确实较弱,形成“贫氮富磷”的特征<sup>[12]</sup>。然而,整个狗牙根覆盖区土壤碳、氮平均质量分数远低于中国陆地土壤的平均水平(14.27 g/kg 与 1.88 g/kg)<sup>[14]</sup>,表明消落带土壤质量整体较差。而且,土壤碳、氮、磷质量分数呈明显的空间分异,自上游至下游呈逐渐增加趋势(图 2)。一方面,下游消落带有大量颗粒有机碳的沉积补给一部分 SOC<sup>[16]</sup>;另一方面,冬季淹没造成植物残体的死亡和腐烂,进一步增加土壤的碳、氮输入。而上游淹水时间相对缩短,加之退水过程中岸带侵蚀更加严重,不利于土壤碳、氮的积累<sup>[16]</sup>。与本研究结果相似, YE 等<sup>[17]</sup>研究发现,三峡消落带土壤氮质量分数自上游向下游逐渐增加,并可能进一步促使下游植物快速生长和

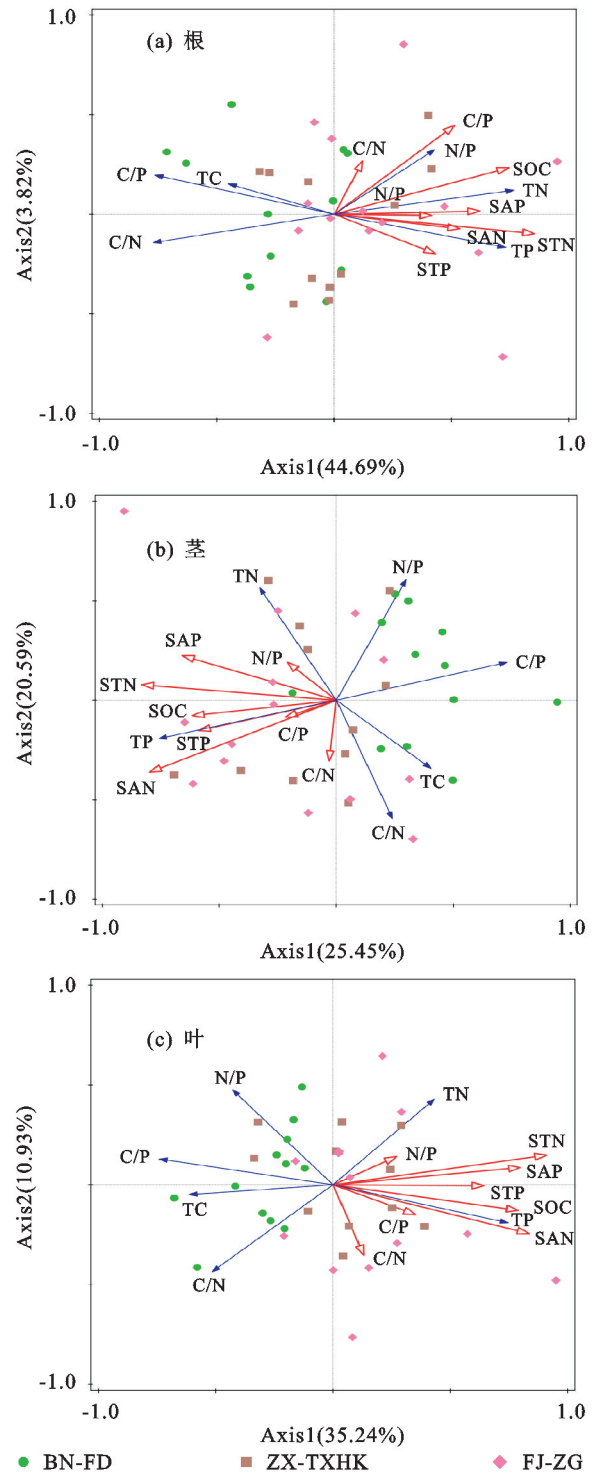


SOC 的形成。在持续水淹背景下,消落带氮大量流失,但河岸侵蚀和下游沉积导致整个库区土壤 N 的空间分异愈加明显。作为植物生长的限制性元素,STN 的分异可能进一步影响 SOC 和 STP 的空间分化。值得注意的是,本研究并未考虑地质地貌带来的潜在影响,因此,对与矿物密切相关的 P 元素空间分异的理解尚待进一步深入研究。

土壤 C/N 可指示土壤有机质分解速率和氮素矿化能力<sup>[12]</sup>。本研究中,土壤 C/N 平均值为 11.2,略低于我国陆地土壤平均水平(11.9)<sup>[14]</sup>。土壤 C/N 与有机质分解速度呈反比关系,当土壤 C/N>25 时,表示有机质的积累速率大于分解速率<sup>[18]</sup>,反之则表明 SOC 的分解速度可能高于积累速率,表现为一定的“碳损失”。同时,氮流失越多,C/N 越高。然而,在消落带环境中,周期性水淹-落干过程加速土壤氮素的淋失,导致消落带土壤总体上处于贫氮状态<sup>[19]</sup>。而整体较低的 C/N 更说明消落带土壤碳库的损失可能强于 N 的流失,也一定程度解释消落带 SOC 明显低于全国平均水平。有研究<sup>[12]</sup>发现,狗牙根是高氮摄取植物,能够快速摄取土壤活性氮,并在淹水情况下腐烂释放到水中,从而加剧土壤氮素的贫瘠化<sup>[20]</sup>,但并未对 SOC 的积累产生有益作用,值得进一步关注。从空间分异看,土壤 C/N 上游略高于下游,表明在淹水时间较长的区域,土壤氮贫瘠化程度更高。空间模式与狗牙根氮质量分数的空间模式相似,间接验证狗牙根氮吸收可能加剧消落带土壤的氮消耗。

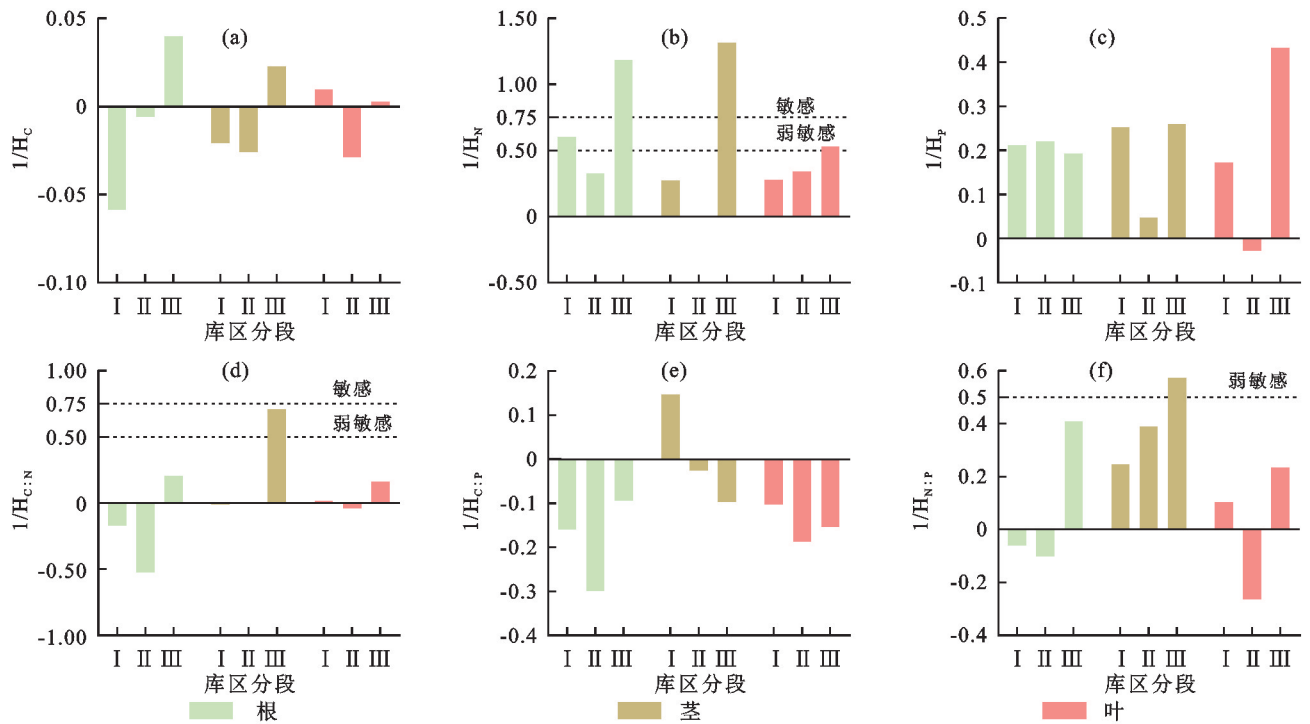
土壤 C/P 的高低与土壤微生物矿化有机物释放磷有关,反映土壤 P 供应的有效性<sup>[18]</sup>。C/P 比值小,表明土壤中磷的有效性高。本研究中,土壤 C/P 平均值(16.8)远低于中国土壤的平均水平(61.0)<sup>[14]</sup>和中国典型草地(39.4~90.6)<sup>[21]</sup>、湿地(245.2)等<sup>[22]</sup>的水平。一方面,消落带土壤碳库损失可能强于磷库,导致 C/P 偏低;另一方面,消落带土壤在周期性氧化还原转变过程中提升矿物矿化和 P 的释放,导致土壤 P 的有效性较高。对比发现,狗牙根覆盖区的土壤的 C/P 也明显低于其他植物<sup>[23]</sup>,表明狗牙根根系生长可能有利于土壤 P 的富集。C/P 空间分异较强,总体上呈沿程波动升高,在奉节、巫山等地最高。郭燕等<sup>[10]</sup>研究发现,库区下游段,水淹深度导致狗牙根在植物群落中的优势明显增强,加速含 P 矿物的风化。土壤 N/P 表示土壤养分的相对平衡,是土壤养分供应限制的重要指标<sup>[18]</sup>。本研究中,土壤中 N/P 平均值仅为 1.56,远低于氮磷平衡状态下的值(14.0),但与 YE 等<sup>[24]</sup>研究结果一致(2.56),表明消落带土壤严格的 N 限制,与以往研究<sup>[12]</sup>结果一致。在上游 N/P 低于下游的长时间淹水区,表现出上游 N 限制更加明显。有研究<sup>[25]</sup>发现,淹水时间短的上游区域物种多

样性高于下游,植物群落中的种间竞争更强,限制狗牙根的生长及对土壤 N 库的影响。总体上,狗牙根覆盖区表层土壤的养分及化学计量特征与其他陆生生态系统存在明显差异,而且水淹过程和植物生长可能促使其形成一定的空间分异规律。



注:图中 BN-FD、ZX-TXHK、FJ-ZG 分别为三峡库区的上游样点(巴南、长寿、涪陵、丰都)、中游样点(忠县、云阳、万州、汤溪河口)、下游样点(奉节、巫山、巴东、归州、秭归)。

图 5 狗牙根各器官与土壤化学计量的冗余分析  
Fig.5 Redundancy analysis of the stoichiometry of *C. dactylon* and soil



注:图中 I、II、III 分别为三峡库区的上游(巴南-丰都)、中游(忠县-汤溪河口)、下游(奉节-秭归); $1/H_c$ 、 $1/H_n$ 、 $1/H_p$  分别为狗牙根各器官对土壤碳、氮、磷质量分数的内稳性系数; $1/H_{c:N}$ 、 $1/H_{c:P}$ 、 $1/H_{n:P}$  分别为狗牙根各器官对土壤碳氮比、碳磷比、氮磷比的内稳性系数。

图 6 狗牙根与土壤间的化学计量内稳性指数

Fig.6 Stoichiometric homeostasis coefficients of the *C. dactylon*-soil system

### 3.2 三峡库区消落带狗牙根生态化学计量空间分异特征

狗牙根作为三峡消落带植物群落的极优势种<sup>[9]</sup>,其养分分配策略对消落带养分循环具有重要影响<sup>[4]</sup>。从分配策略看,狗牙根的根、茎 C 质量分数略高于叶片,是主要的碳储藏器官。从质量分数看,狗牙根各营养器官 C 质量分数均低于我国植物 C 质量分数的平均水平<sup>[26]</sup>,但略高于我国草地植物的平均质量分数<sup>[26]</sup>。与其他生境狗牙根相比<sup>[27]</sup>,碳质量分数也较高,表明消落带环境下狗牙根具有较强的碳固持能力。高碳质量分数有利于其形成更强的抗胁迫能力<sup>[10]</sup>。此外,C 质量分数越高代表具有更强的光合竞争能力。而狗牙根各器官 C 质量分数均沿长江干流自上游至下游略有降低,主要与下游水淹胁迫增强,狗牙根转变为单优势种,其竞争性逐渐减弱有关。但从整体来看,狗牙根各器官 C 质量分数的变异系数较小( $<4\%$ ),与已有研究<sup>[4]</sup>结果相似,表明三峡库区消落带狗牙根的光合固碳效率受生境影响相对较小。

狗牙根叶片 N、P 质量分数均显著高于根、茎,主要因为叶片是活跃的代谢器官,需要形成大量蛋白质和细胞能量物质(ATP)<sup>[28]</sup>,因此,与大部分植物的 N、P 分配策略一致。狗牙根叶片 N 质量分数略高于我国湿地植物的平均水平(16.07 g/kg),P 质量分数远高于我国湿地植物(1.85 g/kg)<sup>[29]</sup>。而在消落带土

壤“贫氮富磷”的条件下,狗牙根较高的 N 质量分数进一步表明,其可能具有较强的 N 利用效率<sup>[12]</sup>。从空间分异来看,狗牙根的根、茎 N、P 质量分数自上游向下游明显升高,与土壤 N、P 的空间分异规律基本一致,受土壤养分供应水平的控制。比较不同器官的 N、P 质量分数空间分异可见,叶片中 N 质量分数空间变异小于根、茎,表明狗牙根能够在 N 供应不足情况下优先保证叶片的 N 需求,从而提升其内稳性,符合叶片养分质量分数稳定假说<sup>[26]</sup>。孔维苇等<sup>[4]</sup>研究也表明,N 限制环境下狗牙根优先保障更为活跃的叶片 N 供应,以满足生长发育的需求。相反,叶片 P 质量分数的空间变化较大,随着下游土壤 P 质量分数的明显升高,狗牙根叶片 P 的积累也迅速增加。狗牙根自身 N、P 质量分数呈极显著正相关,意味着狗牙根的营养元素质量分数存在显著的空间平衡与耦合关系,表明其在长期演化中逐渐形成相对稳定的 N、P 吸收的适应策略。

STERNER 等<sup>[2]</sup>提出的生长速率假说认为,快速生长的细根和叶片表现出更低的 C/N 和 C/P,因此,植物叶片 C/N 和 C/P 常被用作反映植物生长速率和养分利用效率的指标。本研究发现,消落带狗牙根各器官 C/N、C/P 均远低于全国陆生植物及全国草地的平均水平<sup>[26]</sup>,进一步肯定了消落带狗牙根生长速率较快且 N、P 利用效率高的特征。从空间分异

看,狗牙根各器官 C/N、C/P 均表现为上游高于中下游,沿程呈降低趋势。一方面,下游土壤氮、磷供应水平提高,促使植物对 N、P 利用效率大幅提升;另一方面,下游回水区消落带出露时间较短,狗牙根形成生长速率更快、N 利用效率更高的适应性。此外,植物 N/P 能够较好地表征土壤氮、磷供应的限制。KOERSELMAN 等<sup>[30]</sup>提出, N/P < 14 时,植物受 N 的限制, N/P > 16 时,植物受 P 的限制。本研究中,狗牙根各器官 N/P 均远 < 14,表明在三峡库区消落带植物狗牙根主要受到严峻的 N 限制,与其他三峡库区消落带植物研究结果相似<sup>[4]</sup>。狗牙根各器官的 N 质量分数与 C/N 的相关系数均高于 0.9,表明 N 质量分数变化是主导 C/N 变化的主要因素,进一步说明,狗牙根生长受到明显的 N 限制。然而,从空间分异来看,狗牙根各器官 N/P 总体较稳定,表现出较强的养分内稳性。可见,狗牙根在长期水淹胁迫条件下形成化学计量特征的空间分异规律,其能够通过调整养分分配策略保持其自身相对稳定,对消落带土壤生境的异质性产生较强的适应性。

### 3.3 狗牙根各器官养分质量分数及计量比与土壤因子的关系

本研究表明,周期性水淹过程导致消落带土壤贫瘠化加剧,养分流失限制植物的生长。而植物生长与凋落可能进一步影响土壤养分的流失与积累。因此,三峡库区消落带长期演变过程中,植物-土壤化学计量特征存在复杂的协同关联,而此关联性是生态系统稳定的重要标志<sup>[18]</sup>。狗牙根的 C、N、P 质量分数与土壤的养分间存在极显著的线性关系。其中,STN 对狗牙根各器官 N 质量分数变异的解释度为 27%~81%,STP 质量分数能够解释狗牙根 P 质量分数空间变异性的 40%~56%。由此可见,土壤养分供应水平是狗牙根各器官养分质量分数变化的关键驱动。表明狗牙根对消落带土壤养分的空间分异具有良好的适应性。同时,有研究<sup>[31]</sup>表明,草地土壤 SOC 质量分数主要源自植物根系与叶片凋落物,因此,往往与植物养分质量分数存在一定的相关性。本研究中,SOC 质量分数与狗牙根叶片的 C、N、P 质量分数均呈显著相关(拟合系数  $R^2$  达 48%~56%),与根的 N、P 质量分数均有正向关系,表明土壤 C 质量分数的演化可能与狗牙根凋落物的形成有关,但需要进一步分析。因此,三峡库区消落带狗牙根-土壤的养分质量分数在空间上存在明显的空间分异及协同关联,间接表明消落带生态系统功能的趋于稳定。

大部分研究<sup>[4,12]</sup>认为,植物-土壤系统长期演化逐渐形成相似的化学计量比。然而,从化学计量比的

关系来看,狗牙根与土壤的化学计量比间均无显著相关性,表明狗牙根的生长对土壤化学计量比的影响较弱。一方面,消落带土壤演化受到冬季水淹的强烈干扰,淹水期表层土壤养分能够快速释放到水体<sup>[17]</sup>,进而干扰植物-土壤化学计量比关系;另一方面,狗牙根长期适应消落带环境,特别是在极端贫 N 的环境中,化学计量比具有较强的内稳性,进而导致土壤与植物化学计量比的解耦。张媛媛等<sup>[12]</sup>研究表明,消落带植物自身相对稳定的 N/P 也可能在短期内促使土壤化学计量特征的空间均质化,但在冬季淹水期植物分解腐烂,养分释放到水体,因此对土壤的影响减弱。总之,狗牙根与土壤的化学计量比特征在淹水干扰的背景下并未形成稳定的空间关联,在未来仍需进一步关注水淹对植物-土壤养分循环动态的影响。

### 3.4 狗牙根各营养器官养分质量分数及计量比的内稳态特征

土壤是植物生长的重要基础条件,当受到自身或外界环境因子变化导致土壤养分发生改变时,植物能通过自身调节内稳态来保持生长代谢的稳定<sup>[2]</sup>,因此,生物对体内元素的内稳态调节是其适应环境变化的重要表征。内稳性指数的大小与植物的适应策略及对环境适应性的强弱有关,且植物群落中优势种的内稳性较其他物种高<sup>[12]</sup>。本研究中,尽管土壤环境变异性较大,但狗牙根各器官化学计量特征基本属于较好的内稳性。尽管内稳性在空间和器官间存在一定差异,从器官差异来看,狗牙根 C、N、P 的内稳性在叶片中明显优于根茎,基本符合“植物叶片养分稳定假说”<sup>[26]</sup>。从养分稳定性看,狗牙根 C 的内稳性最好,表明在消落带复杂生境下,狗牙根具有维持其稳定固碳的能力。狗牙根各器官 N 的内稳性均弱于 C 和 P,也与张媛媛等<sup>[12]</sup>的研究结果一致,进一步表明狗牙根生长受到 N 素限制最为明显。从空间分异来看,上游淹水时间较短,植物胁迫相对较弱,物种竞争较强<sup>[25]</sup>,因此,狗牙根养分的内稳性优于下游长期淹水回水区。尤其下游水淹胁迫和土壤养分的积累导致狗牙根的根、茎对 N、P 的敏感性增强,表明下游土壤演化对狗牙根的制约更强,系统的稳定性减弱。

从化学计量比来看,狗牙根各营养器官的 C/N、C/P、N/P 内稳性整体上较好,但各器官间仍存在内稳性的差异,主要与植物体营养元素的分配模式有关,不同器官养分分配比例的差异产生不同的内稳性特征<sup>[32]</sup>。但从整体上看,狗牙根叶的化学计量比内稳性最强,茎次之,根最弱,与养分变异性基本一致(图 3)。根系作为植物吸收水分和养分的主要器官,受土壤环境的变化影响最大,因此表现出最敏感的内稳性特征。从



空间分异规律看,狗牙根 C/N、N/P 内稳性在空间上表现为自上游至下游逐渐减弱,主要因为下游水淹胁迫增强导致养分质量分数波动,狗牙根为更好地适应环境,进而调整自身化学计量比以维持养分平衡<sup>[11-12]</sup>。由此可见,狗牙根内稳性受土壤养分供应水平的影响较大,土壤养分变化可能影响狗牙根养分循环及其与土壤养分间的互馈机制,为三峡库区消落带植物-土壤生态系统养分循环提供科学依据。

## 4 结论

三峡库区消落带狗牙根覆盖区土壤具有明显的“贫氮富磷”特征,且养分质量分数及其计量比具有强烈的空间分异;土壤各养分质量分数及 C/N、C/P 自上游至下游均表现为升高趋势,而 N/P 较为稳定,表现出 N、P 质量分数空间变化的同步性。从库区上游至下游,狗牙根各器官 C 质量分数呈降低趋势,而 N、P 质量分数自上游至下游则呈显著增加趋势。狗牙根叶片 N 质量分数表现出明显的空间稳定性,狗牙根在土壤贫氮富磷环境下,形成 N 高效利用并优先保障其叶片 N 需求的适应策略。狗牙根各器官化学计量比空间分异较弱,但根、茎的化学计量比的变异性强于叶片,形成优先维持叶片生理功能稳定的适生策略。狗牙根与土壤的养分质量分数在空间上存在相似的空间分异规律及一定的协同关联,土壤 N 供应水平是制约狗牙根养分质量分数变化的关键因素。狗牙根与土壤养分化学计量比相关性较弱,在水淹和植物内稳性共同调节下,狗牙根与土壤化学计量比的关联关系尚不稳定。狗牙根生态化学计量参数的内稳性较好,但上游向下游减弱,下游淹水胁迫的增强对狗牙根生长及养分策略影响更加显著。总之,狗牙根对消落带土壤环境异质性形成较为稳定的养分适应策略,但植物-土壤化学计量关系仍然受到水淹动态的强烈干扰,需要进一步持续观测。

### 参考文献:

- [1] ZHANG J H, LI M X, XU L, et al. C : N : P stoichiometry in terrestrial ecosystems in China[J]. Science of the Total Environment, 2021, 795: e148849.
- [2] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere [M]. Princeton, Nj: Princeton University Press, 2003.
- [3] REN G Q, CUI M M, YU H C, et al. Global environmental change shifts ecological stoichiometry coupling between plant and soil in early-stage invasions[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2024, 24(2): 2402-2412.
- [4] 孔维苇, 王晓锋, 卢虹宇, 等. 三峡库区消落带 4 种典型草本植物的生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2020, 40(13): 4493-4506.
- [5] HAN W X, FANG J Y, REICH P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.
- [6] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.
- [7] TIAN D, YAN Z B, FANG J Y. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 682-713.
- [8] YUAN X Z, ZHANG Y W, LIU H, et al. The littoral zone in the Three Gorges Reservoir, China: Challenges and opportunities[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2013, 20(10): 7092-7102.
- [9] XIAO Y, XIAO Q, XIONG Q L, et al. Effects of ecological restoration measures on soil erosion risk in the Three Gorges Reservoir area since the 1980s [J]. Geohealth, 2020, 4(12): e2020 GH000274.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] 郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 等. 三峡库区消落带现存草本植物组成与生态位[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3559-3568.
- [13] GUO Y, YANG S, SHEN Y F, et al. Composition and niche of the existing herbaceous plants in the water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir Area, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3559-3568.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 张媛媛, 王晓锋, 王轶浩, 等. 三峡消落带不同坡度狗牙根及实生土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2023, 43(11): 4798-4811.
- [17] ZHANG Y Y, WANG X F, WANG Y H, et al. Ecological stoichiometry and interrelation of *Cynodon dactylon* and soil in the three gorges hydro-fluctuation zone under different slopes[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4798-4811.

- [13] PERSSON J, FINK P, GOTO A, et al. To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs[J]. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [14] 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): 139-151.
- [15] 叶琛,程晓莉,张全发.三峡库区消落区蓄水前土壤养分分布特征[J].*土壤通报*, 2011, 42(6): 1404-1410.  
YE C, CHENG X L, ZHANG Q F. Characteristics of soil nutrient distribution in the water-level-fluctuation zone in the Three Gorges Reservoir, China[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2011, 42(6): 1404-1410.
- [16] 饶洁,唐强,冯韫,等.三峡水库消落带生境特征与植被恢复模式[J].*水土保持学报*, 2024, 38(1): 310-318.  
RAO J, TANG Q, FENG Y, et al. Habitat condition and vegetation restoration patterns in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2024, 38(1): 310-318.
- [17] YE C, LI S Y, YANG Y Y, et al. Advancing analysis of spatio-temporal variations of soil nutrients in the water level fluctuation zone of China's Three Gorges Reservoir using self-organizing map[J]. *Plos One*, 2015, 10(3): e0121210.
- [18] 王绍强,于贵瑞.生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J].*生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.  
WANG S Q, YU G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [19] 唐将,李勇,邓富银,等.三峡库区土壤营养元素分布特征研究[J].*土壤学报*, 2005, 42(3): 473-478.  
TANG J, LI Y, DENG F Y, et al. Distribution characteristics of nutrition elements in the Three Gorges Reservoir district[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2005, 42(3): 473-478.
- [20] XIAO L W, ZHU B, NSENGA KUMWIMBA M, et al. Plant soaking decomposition as well as nitrogen and phosphorus release in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 592: 527-534.
- [21] 姜哲浩,周泽,陈建忠,等.三江源区不同海拔高寒草原土壤养分及化学计量特征[J].*草地学报*, 2019, 27(4): 1029-1036.  
JIANG Z H, ZHOU Z, CHEN J Z, et al. Soil nutrient and stoichiometry of alpine steppe under different altitudes in the Three-River Headwaters region [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(4): 1029-1036.
- [22] 张仲胜,吕宪国,薛振山,等.中国湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征研究[J].*土壤学报*, 2016, 53(5): 1160-1169.  
ZHANG Z S, LÜ X G, XUE Z S, et al. Is there a redifield-type C : N : P ratio in Chinese wetland soils? [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53(5): 1160-1169.
- [23] 王晓锋,刘婷婷,龚小杰,等.三峡库区消落带典型植物根际土壤磷形态特征[J].*生态学报*, 2020, 40(4): 1342-1356.  
WANG X F, LIU T T, GONG X J, et al. Phosphorus forms in rhizosphere soils of four typical plants in the Littoral Zone of the Three Gorges Reservoir [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1342-1356.
- [24] YE C, CHEN C R, BUTLER O M, et al. Spatial and temporal dynamics of nutrients in riparian soils after nine years of operation of the Three Gorges Reservoir, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 664: 841-850.
- [25] ZHENG J, ARIF M, ZHANG S L, et al. The convergence of species composition along the drawdown zone of the Three Gorges Dam Reservoir, China: Implications for restoration [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(31): 42609-42621.
- [26] 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.
- [27] LI M Y, DONG W H, WANG R, et al. Ecological stoichiometric changes and the synergistic restoration of vegetation concrete restoration systems under different precipitation conditions[J]. *Water*, 2022, 14(16): e2558.
- [28] WANG J Y, WANG J N, GUO W H, et al. Stoichiometric homeostasis, physiology, and growth responses of three tree species to nitrogen and phosphorus addition [J]. *Trees*, 2018, 32(5): 1377-1386.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] YU M F, TAO Y X, LIU W Z, et al. C, N, and P stoichiometry and their interaction with different plant communities and soils in subtropical riparian wetlands [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(1): 1024-1034.
- [32] SCHREEG L A, SANTIAGO L S, WRIGHT S J, et al. Stem, root, and older leaf N : P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage [J]. *Ecology*, 2014, 95(8): 2062-2068.