

白音敖包国家级自然保护区典型乔、灌木叶、枝及 细根生态化学计量特征

杨昕瑜¹ 张 硕¹ 张曦文¹ 郑青山² 苏日力格³ 谷加存^{1*}

(1. 东北林业大学林学院, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 内蒙古白音敖包国家级自然保护区管理局, 赤峰 025350; 3. 内蒙古浑善达克林场克什克腾旗分场, 赤峰 025350)

摘要 为揭示半干旱地区木本植物的养分限制因子与养分利用策略, 研究了内蒙古白音敖包国家级自然保护区6种典型木本植物(乔木和灌木各3种)叶、枝、吸收根和运输根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征的差异和相关性。结果表明:6种木本植物叶平均C/N(质量比)和C/P(质量比)显著低于枝、吸收根和运输根, 而吸收根平均N/P(质量比)则显著高于叶、枝和运输根($P<0.05$)。乔木叶和枝平均C含量显著高于灌木, 而吸收根和运输根C含量显著低于灌木($P<0.05$)。乔木叶平均C/N(22.45)、C/P(291.04)分别高于灌木叶C/N(16.16)、C/P(153.70), 乔木枝、吸收根和运输根平均C/N(43.84、24.56和43.56)与C/P(369.27、555.20和800.79)则分别低于灌木(C/N为61.97、32.31和52.69; C/P为542.75、725.56和813.76)。乔木仅叶平均N/P(14.12)显著高于灌木(9.53)($P<0.05$)。叶C含量与枝C、P含量极显著正相关($P<0.01$), 吸收根与运输根N、P、C/N和C/P间显著正相关($P<0.05$), 而地上与地下器官间的相关性相对较弱。综上, 乔木叶表现出较高的养分利用效率, 而灌木地下器官则具有更高的养分利用效率, 叶和枝在C分配上、吸收根和运输根在N、P分配及利用上均表现出协同关系。

关键词 生态化学计量学; 器官; 生活型; 沙地云杉; 半干旱森林生态系统

中图分类号: S718.5 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.013

Ecological Stoichiometric Characteristics of Leaves, Branches, and Fine Roots of Typical Trees and Shrubs in Baiyinaobao National Nature Reserve

YANG Xinyu¹ ZHANG Shuo¹ ZHANG Xiwen¹ ZHENG Qingshan² SU Rilige³ GU Jiacun^{1*}

(1. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 2. Baiyinaobao National Nature Reserve Administration, Inner Mongolia, Chifeng 025350; 3. Keshiketeng Banner Branch of Hunshandake Forest Farm, Inner Mongolia, Chifeng 025350)

Abstract To reveal nutrient limitation factors and nutrient utilization strategies of woody plants in semi-arid regions, the differences and correlations in the stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in leaves, branches, absorptive roots, and transport roots of three typical trees and three typical shrubs were examined in Baiyinaobao National Nature Reserve, Inner Mongolia. The results indicated that the mean C/N and C/P ratios in leaves of the six woody species were significantly lower than those in branches, absorptive roots, and transport roots, while the mean N/P ratio in absorptive roots was significantly higher than those in leaves, branches, and transport roots ($P<0.05$). The mean C content in tree leaves and branches was significantly higher than that in shrubs, while the C content in absorptive roots and transport roots was significantly lower in trees compared to shrubs ($P<0.05$). The mean C/N (22.45) and C/P ratios (291.04) in tree leaves were higher than those (16.16 and 153.70, respectively) in shrub leaves, while the mean C/N (43.84, 24.56, and 43.56) and C/P ratios (369.27, 555.20, and 800.79) in tree branches, absorptive roots, and transport roots were lower than those (the C/N ratios were 61.97, 32.31, and 52.69; the C/P ratios were

基金项目:“十四五”国家重点研发计划课题(2022YFD2200303)。

第一作者简介:杨昕瑜(2000—),女,硕士研究生,主要从事根系生理生态学研究。

* 通信作者: E-mail: gjcnfu@163.com。

收稿日期:2025年3月4日。

542.75, 725.56, and 813.76) in shrubs. Among all organs, only the mean N/P ratio in tree leaves (14.12) was significantly higher than that in shrubs (9.53) ($P < 0.05$). Leaf C content showed a highly significant positive correlation with the C and P contents in branches ($P < 0.01$), while N, P, C/N, and C/P in absorptive roots were significantly positively correlated with those in transport roots ($P < 0.05$). In contrast, correlations between aboveground and underground organs were relatively weak. In summary, the leaves of trees exhibited higher nutrient use efficiency, whereas the underground organs of shrubs demonstrated higher nutrient use efficiency. The distribution of C in leaves and branches and the distribution and utilization of N and P in absorptive roots and transport roots exhibited coordination.

Key words ecological stoichiometry; organ; life form; *Picea mongolica*; semi-arid forest ecosystem

生态化学计量学是研究生态系统中多种元素之间平衡关系及其对生态过程影响的一门科学^[1-2]。碳(C)、氮(N)、磷(P)是调控植物生长和调节生理代谢的重要元素,其中,C是构成植物体组织结构的主要组成元素,而N和P是植物生长发育的主要限制性元素^[3-4]。C/N(质量比)、C/P(质量比)与植物N、P利用效率有关,能够反映植物的生长速率及养分分配策略;N/P(质量比)是指示植物N、P限制的重要指标。C、N、P在不同器官间的变化及分配反映了其对环境的适应策略^[5-6]。通过探索植物器官化学计量特征的影响因素及相互关系,能够更好地理解植物不同器官对养分的需求差异,从而揭示植物器官养分分配策略及适应机制^[7-8]。

植物的生活型多种多样,不同生活型的植物往往适应了各自的环境,其化学计量特征表现出明显差异^[9-10]。例如,朱亮等^[9]在四川盆地典型北亚热带常绿阔叶林中发现,乔木植物的C/N、C/P和N/P均高于灌木和草本植物,表明乔木物种相较于灌木和草本物种具有更高效的养分利用效率。同时,植物不同器官在结构和功能上存在差异,养分分配利用也可能不同^[8]。例如,Luo等^[11]对中国新疆30种荒漠植物叶、茎和根(直径 > 2 mm)N、P化学计量特征的研究表明,乔木、灌木和草本植物叶N、P含量均高于茎和根,表明荒漠植物将更多的N、P分配给叶,而不是茎和根。以往涉及根系的研究多以直径 < 2 mm作为细根的划分标准,然而这种划分方式将所有细根归为一个研究单元,忽略了其分支结构及对应生理生态功能的差异^[12-13]。McCormack等^[14]依据不同根序(即根系着生位置,根尖为1级根,其母根为2级根,以此类推)的解剖构造,依据主要功能区将细根分为吸收根和运输根,在降低了研究工作量的同时能够准确地评估细根的功能。然而,目前对不同功能类型细根的生态化学计量特征研究相对较少^[15],阻碍了对植

物不同功能组分资源利用和养分适应策略的准确评价。因此,系统开展植物地上和地下不同器官间的C、N、P化学计量特征研究,将有助于揭示植物整株的养分利用策略和环境适应性机制。

沙地云杉(*Picea mongolica*)是我国沙地特有树种,是防风固沙和防治土地荒漠化的珍贵树种资源,仅存于浑善达克沙地,以白音敖包国家级自然保护区为核心分布区^[16]。位于浑善达克沙地东缘的沙地云杉天然林是该地区重要的生态屏障,在防风固沙、水源涵养方面发挥着重要作用^[17]。为此,本研究以白音敖包国家级自然保护区内沙地云杉等6种典型木本植物(乔木和灌木各3种)为研究对象,比较叶、枝、吸收根和运输根之间C、N、P含量及其化学计量比间的差异,分析植物各器官间C、N、P化学计量特征的关联性,旨在明确白音敖包自然保护区典型木本植物的养分限制因子及养分利用策略。研究结果可为深入理解半干旱地区森林生态系统养分循环机制提供理论参考,助力提升浑善达克沙地退化生态系统修复与生态功能。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究区位于内蒙古自治区赤峰市克什克腾旗白音敖包国家级自然保护区($43^{\circ} 3' \sim 43^{\circ} 36' N$, $117^{\circ} 6' \sim 117^{\circ} 16' E$),总面积为13 862 hm^2 ,主要保护对象为沙地云杉天然林。保护区地处浑善达克沙地东部边缘,地势南高北低,海拔1 000~1 500 m。该地区属于大陆性寒温带半干旱森林草原气候,年均气温 $-1.4^{\circ} C$,1月均温 $-23.4^{\circ} C$,7月均温 $17.4^{\circ} C$,全年无霜期平均为78 d,年降水量300~440 mm,年蒸发量1 526 mm左右。地貌属于沙丘高地平原地貌,主要为流动、半固定或固定沙地,土壤为灰色森林土,厚度为10~100 cm。沙地云杉林分平均林龄80~120 a,平均树高10~14 m,平

均胸径 22~36 cm,郁闭度 0.6~0.8。在植物种类组成上以沙地云杉为主,伴有白桦(*Betula platyphyl-
la*)、沙地榆(*Ulmus pumila* var. *sabulosa*)等乔木,林
下灌木以黑果栒子(*Cotoneaster melanocarpus*)、金
露梅(*Dasiphora fruticosa*)、山刺玫(*Rosa davurica*)
等为主,草本主要以旱生草本植物为主,如大披针
藁草(*Carex lanceolata*)、北柴胡(*Bupleurum chi-
nense*)等,苔藓以垂枝藓(*Rhytidium rugosum*)等
为主^[18]。

1.2 样地设置

结合前人^[19]研究和课题组野外调查结果发现,保护区内存在沙丘阳坡、沙丘阴坡和丘间洼平地 3 种典型的地形(表 1)。为保证样品采集的代

表性,于 2023 年 7 月,分别在每种地形设置 3 块直
径为 20 m 的样圆,以确保所选设样地能够涵盖保
护区内所有地形。利用 GPS 和坡度测量仪测定每
块样圆的经纬度、海拔、坡向和坡度等基本信息,
并对样圆内的乔木进行调查,记录种类、胸径和树
高,同时调查林下灌木种类和盖度。调查结果显
示,在保护区的 3 种地形条件下,共同分布的典型
乔木种为沙地云杉、白桦和沙地榆,共同分布的典
型灌木种为黑果栒子、金露梅和山刺玫。根据样
圆内各植物种的平均胸径和平均树高,在每个样
圆内选择 2 株(丛)长势良好且年龄较为一致的乔
木/灌木个体,即每种地形选取 6 株(丛)样木,总计
108 株样木。

表 1 白音敖包国家级自然保护区 3 种地形样地基本概况

Table 1 Characteristics of sampling plots in three terrain types of the Baiyinaobao National Nature Reserve

| 地形 Terrain | 纬度 Latitude /(°) | 经度 Longitude /(°) | 海拔 Elevation /m | 坡度 Gradient /(°) | 土壤含水率 Soil water content/% | 土壤 pH Soil pH | ω | | |
|-------------------|------------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------|----------------------------------|------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| | | | | | | | 土壤全碳 Soil total carbon /(mg·g ⁻¹) | 土壤全氮 Soil total nitrogen /(mg·g ⁻¹) | 土壤全磷 Soil total phosphorus /(mg·g ⁻¹) |
| 阳坡 Sunny slope | 43.53 | 117.19 | 1 363.00 | 24.67 | 10.14±0.85 ^b | 6.57±0.20 ^a | 46.29±7.54 ^b | 3.77±0.38 ^b | 0.38±0.04 ^a |
| 阴坡 Shade slope | 43.53 | 117.20 | 1 352.00 | 19.50 | 24.24±3.82 ^b | 6.51±0.25 ^a | 68.23±7.44 ^{ab} | 5.52±0.60 ^{ab} | 0.50±0.05 ^a |
| 平地 Flat | 43.52 | 117.21 | 1 331.00 | 0 | 49.17±10.40 ^a | 6.02±0.23 ^a | 90.56±18.04 ^a | 6.97±1.22 ^a | 0.45±0.07 ^a |

注:不同小写字母表示不同地形间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicated significant differences among terrains ($P<0.05$).

1.3 植物和土壤样品采集

2023 年 7 月中旬,针对乔木和灌木分别采取不同的采样方法:乔木每株标准木采集当年生叶和枝条,灌木则采用全株收获法采集整丛样品。乔木在树冠向阳面中上部采集 6~8 个长势良好的当年生枝条(根据枝条上的节环和颜色确定当年生枝条),灌木则从收获的枝条中剪取所有当年生枝条,确保枝条上着生的叶片健康完整、无明显病虫害。从采集的枝条上挑选出当年生成熟叶,分别放入封口袋后带回实验室,样木的当年生叶和枝条样品质量约为 20 g·株⁻¹。

在采集叶片的同时,于每株乔木样木下,根据树干四周基部根系的延伸方向,使用铁锹、螺丝刀等工具进行人工挖掘,鉴定可追溯到母树主干的粗根(直径>2 mm),然后采集土壤表层(0~20 cm)着生在粗根上的细根(直径≤2 mm),要求所采集的细

根包含依据河流分支法^[12]定义的完整分支细根(具有 1~5 级完整根序的细根);对于灌木样木,采用铁锹等工具将整株根系完全挖出,并从中剪取所有包含完整分支的细根样品。采集的细根分别装入封口袋,并置于装有冰袋的保温箱中,带回实验室用于后续细根化学指标的测定。在采集根系的同时,采集每株标准木根系附近的表层土壤(0~20 cm),剔除可见的植物残体和石块后带回实验室,然后放入冰箱中-20 °C 冷藏,用于后续土壤各项指标的测定。

1.4 植物养分含量测定

将叶、枝样品放入烘箱内 65 °C 烘干 48 h 以上至恒质量,用研磨仪(Scientz-48L 冷冻型高通量组织研磨器,中国)粉碎后过 150 μm 筛;在实验室内,将封口袋内的根系样品取出,用去离子水和毛刷清洗掉根系表面附着的土壤颗粒和菌丝。细根

样品按 McCormack 等^[14]的根系功能划分方法分成吸收根(1~3级,其中根尖为1级根)和运输根(4~5级),将分好的根系样品在烘箱中65℃烘干至恒质量,用研磨仪粉碎后过150 μm筛。采用元素分析仪(vario MACRO, Elementar Analysensysteme, 德国)测定叶、枝、根系样品的全C、全N含量;经H₂SO₄-HClO₄消煮后,采用全自动连续流动分析仪(Auto Analyzer 3, SEAL, 德国)测定叶、枝、根系样品的全P含量。

1.5 土壤理化性质测定

所有土壤样品过2 mm筛,挑出土壤中的根系和木质残体,取出一部分新鲜土壤,烘干后测定土壤含水率,剩余土壤放置于通风阴凉处自然风干,制成风干土。取部分过2 mm筛的风干土壤,采用1 mol·L⁻¹ KCl溶液浸提,用酸度计(MT-500, 中国)测定土壤pH。剩余风干土研磨粉碎后过150 μm筛,采用元素分析仪测定土壤样品的全C、全N含量;经H₂SO₄-HClO₄消煮后,采用全自动连续流动分析仪测定土壤全P含量。

1.6 数据处理

在对数据预处理分析时,首先采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验了地形对植物C、N、P含量及化学计量比的影响,证实地形变化未对植物C、N、P含量及其计量比产生显著影响(表2)。因此,地形在本研究中将不再作为影响因子进行分析。本研究以树种为研究单元,采用单因素方差分析结合最小显著差异法(least significant difference, LSD)进行多重比较,系统比较植物叶、枝、吸收根和运输根C、N、P含量及其化学计量比的差异性。进一步通过双因素方差分析(Two-way ANOVA)解析生活型和器官类型对植物C、N、P含

表2 地形对植物C、N、P化学计量特征影响的单因素方差分析

Table 2 One-way ANOVA of the effects of terrain on plant C, N, P stoichiometric characteristics

| 指标 Index | 平方和 Sum of squares | 自由度 <i>d_f</i> | 均方 Mean square | <i>F</i> | <i>P</i> |
|-------------|-----------------------|-----------------------------|-------------------|----------|----------|
| C | 212.62 | 2 | 106.31 | 0.04 | 0.96 |
| N | 23.77 | 2 | 11.88 | 0.43 | 0.65 |
| P | 0.17 | 2 | 0.08 | 0.21 | 0.81 |
| C/N | 277.23 | 2 | 138.62 | 0.49 | 0.62 |
| C/P | 59 189.60 | 2 | 29 594.80 | 0.42 | 0.66 |
| N/P | 4.26 | 2 | 2.13 | 0.06 | 0.95 |

量及其化学计量比的交互影响。同时运用Pearson相关分析检验植物叶、枝、吸收根和运输根C、N、P含量及计量比间的联系。利用SPSS 27.0软件处理数据,采用Origin 2024绘制图形,图表中出现的均为平均值±标准误(SE)。

2 结果与分析

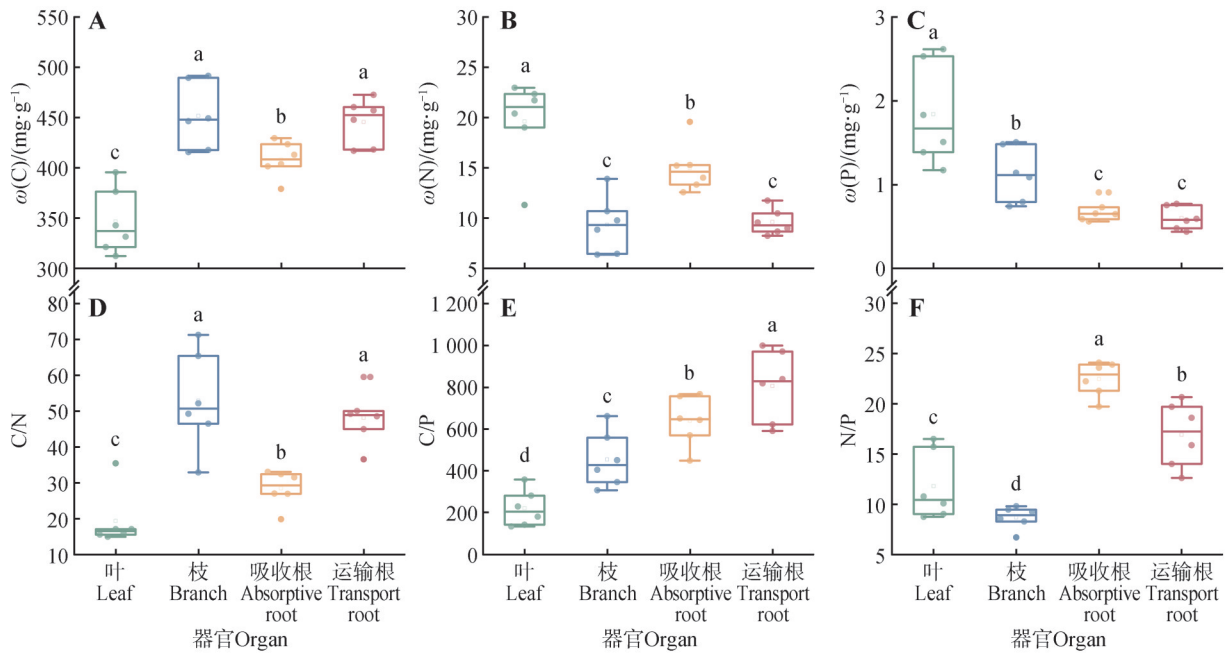
2.1 6种木本植物叶、枝、细根C、N、P化学计量特征

白音敖包国家级自然保护区6种木本植物叶和吸收根的C质量分数显著低于枝和运输根(图1A),表现为枝(451.59 mg·g⁻¹)>运输根(445.43 mg·g⁻¹)>吸收根(408.38 mg·g⁻¹)>叶(346.81 mg·g⁻¹);叶和吸收根的N质量分数显著高于枝和运输根(图1B),表现为叶(19.64 mg·g⁻¹)>吸收根(15.01 mg·g⁻¹)>运输根(9.62 mg·g⁻¹)>枝(9.34 mg·g⁻¹);叶和枝的P质量分数显著高于吸收根和运输根(图1C),表现为叶(1.84 mg·g⁻¹)>枝(1.13 mg·g⁻¹)>吸收根(0.68 mg·g⁻¹)>运输根(0.60 mg·g⁻¹)。

6种木本植物叶的C/N和C/P显著低于枝、吸收根和运输根,整体上各器官C/N表现为枝>运输根>吸收根>叶(图1D),C/P表现为运输根>吸收根>枝>叶(图1E)。其中,叶C/N和C/P平均值分别为19.31、222.37,枝C/N和C/P平均值分别为52.91、456.01,吸收根C/N和C/P平均值分别为28.43、640.38,运输根C/N和C/P平均值分别为48.13、807.27。吸收根的N/P显著高于叶、枝和运输根,各器官N/P表现为吸收根>运输根>叶>枝(图1F),平均值分别为22.49、16.93、11.82、8.69。

2.2 不同生活型植物各器官C、N、P含量及化学计量比变化特征

由双因素方差分析结果可知,生活型仅对N含量、C/N、N/P存在显著影响,器官及其与生活型交互作用对C、N、P含量及C/N、C/P和N/P均存在显著影响(表3)。乔木叶(367.93 mg·g⁻¹)和枝(476.60 mg·g⁻¹)的C质量分数显著高于灌木(叶为325.69 mg·g⁻¹,枝为426.57 mg·g⁻¹),而乔木吸收根(394.81 mg·g⁻¹)和运输根(430.72 mg·g⁻¹)的C质量分数显著低于灌木(吸收根为421.96 mg·g⁻¹,运输根为460.15 mg·g⁻¹)(图2A)。乔、灌木各器官间N、P含量的变化趋势一致,即除乔木叶N、P含量和运输根P含量低于灌木外,其余器官均呈现乔木N、P含量高于灌木(图2B、2C)。其中,乔木枝



不同小写字母表示不同器官间差异显著($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicated significant differences among organs ($P < 0.05$).

图1 白音敖包国家级自然保护区6种木本植物叶、枝、吸收根和运输根C、N、P质量分数(A~C)及化学计量比(D~F)
Fig.1 Mass fraction of C, N, and P (A~C) and stoichiometric ratios (D~F) in leaves, branches, absorptive roots and transport roots of six woody plant species in Baiyinaobao National Nature Reserve

和吸收根的N含量显著高于灌木,其余器官间差异不显著;乔木叶的P质量分数($1.36 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)显著低于灌木($2.33 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),而乔木枝的P质量分数($1.38 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于灌木($0.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),地下器官的P含量间则无显著差异。乔、灌木各器官间C/N和C/P的变化趋势一致(图2D、2E),但显著性有所不同,表现为乔木叶的C/N(22.45)和C/P(291.04)高于灌木(C/N为16.16,C/P为153.70),但C/N差异不显著;乔木枝和吸收根的C/N和C/P显著低于灌木;乔木运输根C/N(43.56)和C/P

(800.79)低于灌木(C/N为52.69,C/P为813.76),其中,C/P差异不显著。乔木叶的N/P(14.12)显著高于灌木(9.53)(图2F),而其余器官的N/P无显著差异。乔木和灌木各器官间养分含量和化学计量比的差异与6种木本植物整体上各器官间的差异所呈现出的趋势基本一致。其中,叶C含量均显著低于枝、吸收根和运输根,叶和吸收根N含量显著高于枝和运输根,叶和枝P含量显著高于吸收根和运输根,叶和吸收根C/N显著低于枝和运输根,吸收根和运输根C/P、N/P显著高于叶和枝。

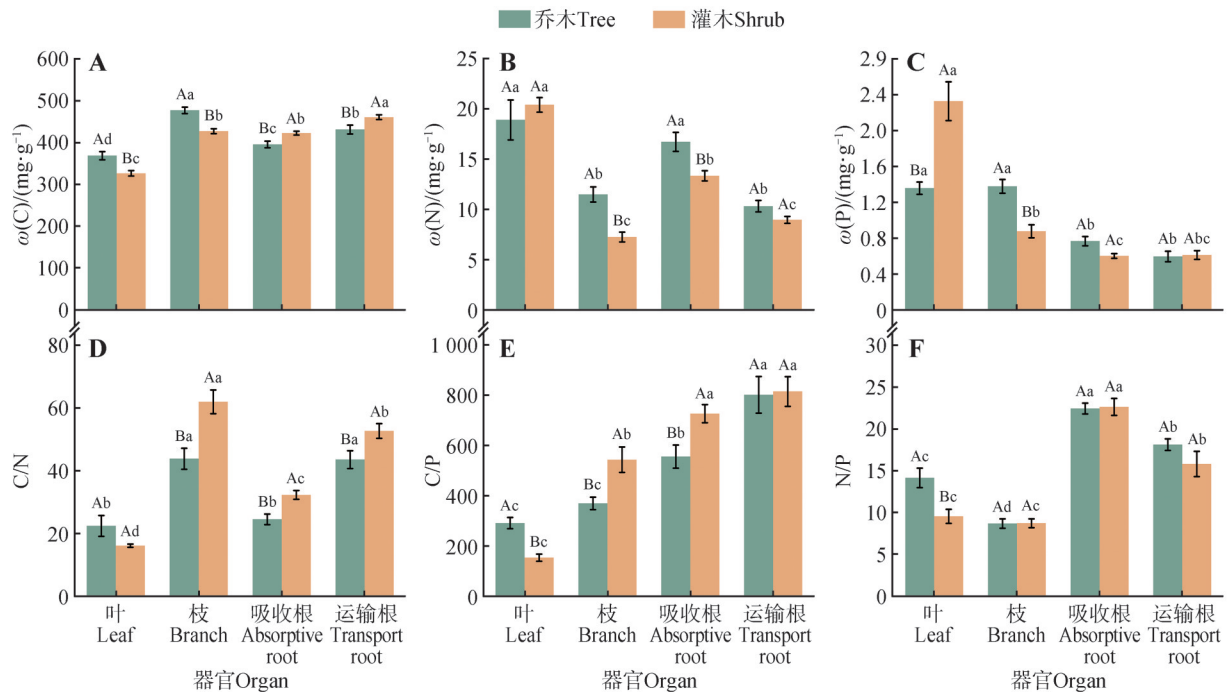
表3 生活型与器官对植物C、N、P化学计量特征影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA of the effects of life form and organ on plant C, N, and P stoichiometric characteristics

| 指标 Index | 生活型 Life form | | | 器官 Organ | | | 生活型×器官 Life form×Organ | | |
|-------------|------------------|-------|------------------|-------------|-------|------------------|---------------------------|-------|------------------|
| | d_f | F | P | d_f | F | P | d_f | F | P |
| C | 1 | 2.74 | 0.100 | 3 | 79.60 | <0.001 | 3 | 15.97 | <0.001 |
| N | 1 | 8.15 | 0.006 | 3 | 56.05 | <0.001 | 3 | 3.79 | 0.010 |
| P | 1 | 1.41 | 0.240 | 3 | 71.74 | <0.001 | 3 | 22.16 | <0.001 |
| C/N | 1 | 14.97 | <0.001 | 3 | 73.88 | <0.001 | 3 | 7.40 | <0.001 |
| C/P | 1 | 3.01 | 0.090 | 3 | 62.97 | <0.001 | 3 | 5.50 | 0.002 |
| N/P | 1 | 6.51 | 0.010 | 3 | 86.11 | <0.001 | 3 | 3.01 | 0.040 |

注:加粗P值表示因子对因变量的影响显著($P < 0.05$)。

Note: Bolded P values indicated a significant effect of the factor on the dependent variable ($P < 0.05$).



不同大写字母表示不同生活型间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示不同器官间差异显著($P < 0.05$)。

Different capital letters indicated significant differences between life forms ($P < 0.05$), different lowercase letters indicated significant differences among organs ($P < 0.05$).

图2 白音敖包国家级自然保护区乔木和灌木叶、枝、吸收根和运输根C、N、P质量分数(A~C)及化学计量比(D~F)

Fig.2 Mass fraction of C, N, and P (A~C) and stoichiometric characteristic ratios (D~F) in leaves, branches, absorptive roots and transport roots of trees and shrubs in Baiyinaobao National Nature Reserve

2.3 植物叶、枝和细根间C、N、P及化学计量特征之间的相关关系

植物各器官内养分含量之间的相关分析结果显示(图3),叶C含量与N、P含量呈显著负相关,而枝C、N含量与P含量显著正相关,吸收根C含量与N、P含量显著负相关,吸收根N含量与P含量显著正相关。植物各器官间养分含量的相关分析结果显示(图3),叶C含量与枝C、P含量呈极显著正相关关系,叶P含量与枝C含量以及枝、吸收根和运输根N含量均显著负相关;枝N、P含量与细根养分含量具有相关性,表现为枝N、P含量与吸收根C含量显著负相关,与吸收根和运输根N含量显著正相关,与吸收根P含量显著正相关;吸收根C含量与运输根N含量显著负相关,吸收根N、P含量与运输根N含量呈极显著正相关关系,吸收根和运输根的P含量显著正相关。

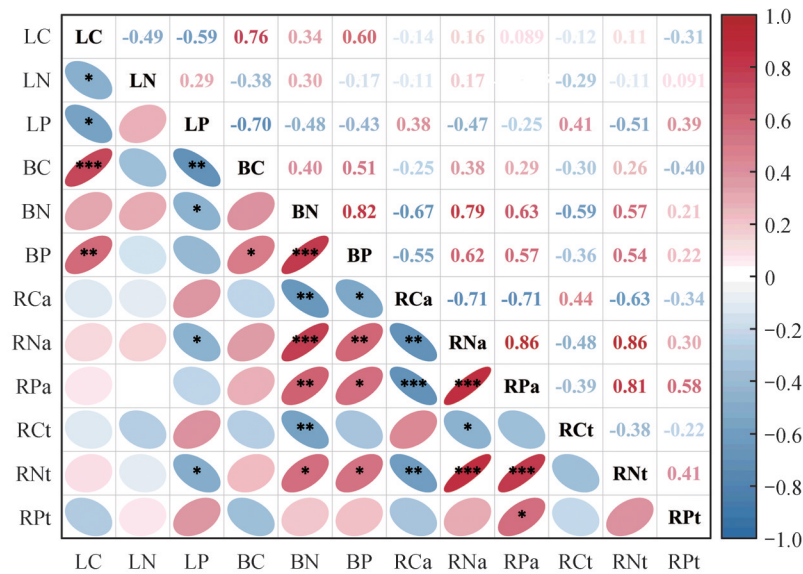
植物各器官内养分化学计量比之间的相关分析结果表明(图4),除运输根外,其余器官C/N和C/P均呈极显著正相关关系;所有器官C/P和N/P均显著正相关。植物各器官间养分计量比的相关分析结果显示(图4),叶N/P与其余器官C/N均显

著负相关,与其余器官N/P均显著正相关;枝C/N与吸收根C/N、C/P显著正相关,与运输根C/N显著正相关;吸收根C/N与运输根C/N极显著正相关,吸收根C/P与运输根C/N、C/P显著正相关,吸收根N/P与运输根C/P、N/P显著正相关。

3 讨论

3.1 植物不同器官C、N、P化学计量特征

本研究地区6种典型木本植物的叶C质量分数平均值为 $346.81 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,低于中国陆地植物($436.50 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[20]、阿拉善荒漠($379.01 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[21]和科尔沁沙地植物($424.20 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[7]叶C质量分数的平均值。这一差异可能反映了半干旱环境下植物C积累的限制,半干旱地区水分和养分供应不足可能限制光合作用效率,导致叶片C固定能力下降^[22-23]。中国陆地植物叶N、P质量分数平均值分别为 $14.16 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $1.11 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[20],低于本研究结果,说明中国北方干旱半干旱地区植物具有相对较高的叶N、P含量,这一结果也在中国西北干旱区^[8]、新疆荒漠地区^[11]和内蒙古科尔沁沙地植物^[7]的研究中得到证实。本研究地区植物枝N质

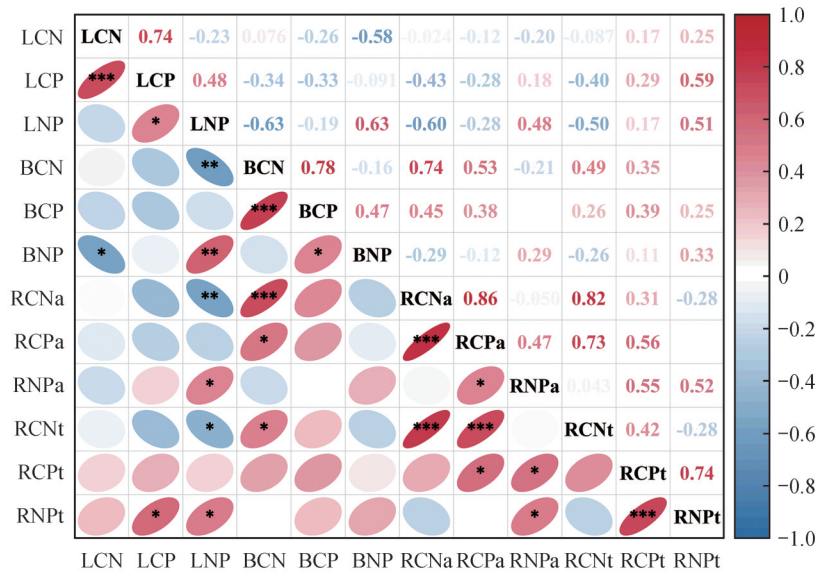


LC. 叶 C 含量; LN. 叶 N 含量; LP. 叶 P 含量; BC. 枝 C 含量; BN. 枝 N 含量; BP. 枝 P 含量; RCa. 吸收根 C 含量; RNa. 吸收根 N 含量; RPa. 吸收根 P 含量; RCt. 运输根 C 含量; RNt. 运输根 N 含量; RPt. 运输根 P 含量。*. $P<0.05$; **. $P<0.01$; ***. $P<0.001$ 。

LC. Leaf C content; LN. Leaf N content; LP. Leaf P content; BC. Branch C content; BN. Branch N content; BP. Branch P content; RCa. Absorptive root C content; RNa. Absorptive root N content; RPa. Absorptive root P content; RCt. Transport root C content; RNt. Transport root N content; RPt. Transport root P content. *. $P<0.05$; **. $P<0.01$; ***. $P<0.001$ 。

图3 叶、枝、吸收根和运输根 C、N、P 含量间的相关关系

Fig.3 Correlations among C, N, and P contents in the leaves, branches, absorptive roots and transport roots



LCN. 叶 C/N; LCP. 叶 C/P; LNP. 叶 N/P; BCN. 枝 C/N; BCP. 枝 C/P; BNP. 枝 N/P; RCNa. 吸收根 C/N; RCPa. 吸收根 C/P; RNPa. 吸收根 N/P; RCNt. 运输根 C/N; RCPt. 运输根 C/P; RNPt. 运输根 N/P。*. $P<0.05$; **. $P<0.01$; ***. $P<0.001$ 。

LCN. Leaf C/N ratio; LCP. Leaf C/P ratio; LNP. Leaf N/P ratio; BCN. Branch C/N ratio; BCP. Branch C/P ratio; BNP. Branch N/P ratio; RCNa. Absorptive root C/N ratio; RCPa. Absorptive root C/P ratio; RNPa. Absorptive root N/P ratio; RCNt. Transport root C/N ratio; RCPt. Transport root C/P ratio; RNPt. Transport root N/P ratio. *. $P<0.05$; **. $P<0.01$; ***. $P<0.001$ 。

图4 叶、枝、吸收根和运输根 C、N、P 化学计量比间的相关关系

Fig.4 Correlations among C, N, and P stoichiometric ratios of the leaves, branches, absorptive roots and transport roots

量分数($9.34 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)远低于新疆荒漠地区植物的 $17.50 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[11],但要高于山西太岳山地区植物的 $7.21 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[24],枝P质量分数平均值($1.13 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)则要高于新疆荒漠地区植物的 $1.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[11]和山西太岳山地区植物的 $0.86 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ^[24]。新疆荒漠地区植物可能因极端干旱和高辐射环境,将更多N分配到枝以促进其快速生长或增强水分运输能力(如强化木质部功能),而本研究地区干旱程度可能较缓和,植物无需将过多N分配到枝条^[11,23]。本研究中,吸收根N、P质量分数平均值为 15.01 、 $0.68 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,高于全球植物吸收根N质量分数平均值($13.54 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)而低于全球植物吸收根P质量分数平均值($1.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[25];运输根N、P质量分数平均值为 9.62 、 $0.60 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,均低于全球植物运输根N、P质量分数平均值(10.99 、 $0.68 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)^[25]。吸收根更高的N含量意味着更强的养分吸收能力^[26],植物可能通过增加根系N含量来获取稀缺养分,以应对半干旱地区水分和养分双重限制。运输根N、P含量较全球尺度更低可能反映了植物在资源受限环境中的潜在分配优化,植物可能优先将N、P保留在吸收根以提高吸收效率,而非大量转移至运输根^[15]。

植物不同器官对营养元素有不同的需求,同时,植物各器官的元素含量与器官功能密切相关^[24]。本研究中,植物各器官的C含量整体表现为枝、运输根显著高于叶、吸收根(图1A)。枝和运输根等结构组织主要承担机械支撑和资源运输功能,其细胞壁中含有较高比例的木质素和纤维素,且木质化组织通常储存更多的C^[27]。因此,相较于这些结构器官,作为资源获取器官的叶与吸收根含有更多的水分和较少的木质化成分,其C含量相对较低^[28-29]。N作为蛋白质、酶和叶绿素等的主要组成元素,与植物代谢活动和光合作用密切相关^[4]。本研究结果显示,叶和吸收根的N含量显著高于枝和运输根(图1B),这与Luo等^[11]、周永姣等^[30]的研究结果一致。叶片的N含量是影响植物光合作用效率的关键因素^[31],而吸收根的N含量则与植物从土壤中摄取水分和养分的能力紧密相关^[26]。枝和运输根的N含量相对较低,可能反映了它们作为主要的支持与输导组织,代谢需求较低^[25,32]。此外,叶和枝的P含量显著高于吸收根和运输根(图1C),表明植物倾向将P分配给地上而不是地下部分。P是能量代谢的关键元素,主要

参与ATP的合成和核酸代谢,地上器官较高的P含量有利于叶的光资源获取,代表了一种优化的资源分配权衡策略,优先将P分配给叶片以满足植物光合作用需求^[33-34]。相比之下,吸收根和运输根的P含量较低,则可能与植物从土壤中获取P相关。植物细根通过降低组织P的含量,调节细胞内外的养分浓度梯度来实现对养分的吸收和运输^[35]。综上,不同器官中C、N、P含量及其分配与该器官所行使的功能和养分需求密切相关。

C/N、C/P反映了植物对营养元素的吸收和利用效率,C/N、C/P越大意味着植物N、P利用效率越高^[5,34]。在本研究中,6种植物叶的C/N、C/P显著低于枝、吸收根、运输根(图1D、1E),表明6种植物在生长过程中枝和细根较叶片有着更高的养分利用效率,这与陈佳瑞等^[36]的结果一致。同时,6种植物叶C/N、C/P显著低于枝,吸收根C/N、C/P显著低于运输根,符合生长速率假说^[37],即代谢速率快的器官具有低的C/N和C/P。N/P在一定程度上可以反映植物生长的养分限制状况^[6,38]。本研究各器官N/P表现为吸收根>运输根>叶>枝(图1F),这与原雅楠等^[39]的研究结果一致。具体而言,本研究地区植物叶和枝的平均N/P分别为 11.82 和 8.69 ,均小于新疆荒漠地区植物叶和枝的平均N/P^[11],且低于全国水平叶的平均N/P^[20]。吸收根和运输根的平均N/P分别为 22.49 和 16.93 ,吸收根N/P明显高于全球水平(12.60),而运输根N/P与全球水平(17.85)接近^[25],表明本地区植物相较于全球水平更容易受到P元素限制。此外,本研究地区植物叶和枝N/P<14,说明植物地上部分的生长主要受N元素限制;而吸收根和运输根的N/P>16,则说明植物细根的生长主要受P元素限制^[38]。该结果表明,本研究区植物地上和地下器官的养分限制情况存在差异,这反映了植物不同器官对养分需求的异质性,以及植物为适应环境变化而采取的不同养分利用策略^[39]。总的来看,本研究地区植物运输器官(枝和运输根)有着更高的N利用效率,而地下器官(吸收根和运输根)对P元素的利用效率更高。

3.2 不同生活型植物养分利用策略比较

本研究发现,乔木和灌木C、N、P的养分分配在地上与地下器官间展现了不同的分配倾向性。乔木叶和枝的平均C含量显著高于灌木,而乔木吸收根和运输根的C含量显著低于灌木(图2A),

表明乔、灌木树种采取了不同的C分配策略,即乔木倾向于将C投入地上器官,而灌木则更倾向于将C投入地下器官。相较于灌木,乔木具有更大的地上生物量,将更多的C储存在叶和枝中,符合其对光合作用和结构支撑需求的依赖^[40]。灌木的地下器官具有更高的C含量,可能与其较高的根系生长和更新能力相关,这有助于增强灌木在沙质土壤中的养分获取能力^[41]。灌木叶平均N、P含量高于乔木,而枝和吸收根则呈现相反趋势(图2B、2C),这表明灌木可能将更多N、P分配至叶片以支持地上较高的光合作用效率,而乔木则倾向于将N、P分配至吸收根以提高地下养分吸收效率。乔木占据着地上绝大部分的光环境,其可能采用更为有效的资源分配策略,即以较低的资源投入维持光合作用效率,从而节约捕获光成本^[42]。相比之下,光可用性较低的林下灌木往往会向叶片投入更多的N、P,以提高弱光环境中的光合作用效率,在弱光条件下最大限度地捕获能量^[43-44]。值得注意的是,乔木枝平均C、N、P含量均显著高于灌木,说明乔木的枝相比于灌木的枝有着更高的养分储存能力^[45]。乔木吸收根中高N、P含量则与其高效的养分吸收能力相关,较高的根N含量通常意味着较高的根系呼吸,可为根系养分吸收提供更多的能量,从而适应较低养分供应的环境^[26]。

C/N和C/P是衡量植物器官养分利用效率的重要指标^[5,34]。本研究中,乔木叶平均C/N和C/P高于灌木(图2D、2E),这与吴鹏等^[46]的研究结果一致,表明乔木叶对N、P利用效率较高,这可能与乔木叶较大的生物量和长期适应策略的稳定性相关^[11,40]。乔木枝条和细根平均C/N和C/P低于灌木,表明乔木在这些器官中具有更强的养分储存能力和更高的代谢活性,这与上述乔木在枝和细根的N、P分配策略一致(图2B、2C)。研究结果显示,乔木叶平均N/P显著高于灌木,且灌木叶平均N/P(9.53)小于14(图2F),意味着灌木的叶相较于乔木的叶更易受到N的限制^[6,38]。综合来看,乔木和灌木在不同器官中表现出截然不同的养分分配与利用策略。乔木的C分配更倾向于地上部分,同时叶具有更高的N、P养分利用效率,以支持长期的生长与结构稳定性;而灌木则在地下器官中投入更多C,同时细根有着更高的N、P养分利用效率,以增强灌木的地下竞争力和生存适应性。以

上结果表明,本地区乔木和灌木的地上与地下器官采取了截然不同的养分分配与利用策略,以应对各自潜在的资源限制。由于本研究地区的乔、灌木树种有限,当前的结果还需在其他生态系统中进一步验证。

3.3 植物不同器官生态化学计量特征间的关系

本研究发现,植物叶和吸收根的C含量与N、P含量呈显著负相关关系(图3),这与贺合亮等^[32]的研究结果一致。C含量与N、P含量负相关是陆生高等植物C、N、P化学计量特征的普遍现象^[5],这一现象源于植物体内C对N、P的“稀释效应”^[32],即随着植物体内C的积累,单位质量内的N、P含量相对降低。另一方面,植物同一器官中N与P含量之间存在正相关关系,这是因为植物中N和P是协同元素,植物体内丰富的N元素可以有效促进植物对P元素的吸收^[47]。此外,该地区植物地上和地下器官内同种元素含量往往具有较好的相关性,尤其是叶和枝之间的C含量,吸收根和运输根之间N、P含量均呈现显著正相关关系(图3)。这可能与器官之间执行的功能有关,枝是叶光合产物装载和输出的主要器官,而运输根在吸收根获取土壤N、P后的运输过程中发挥重要作用^[14,48]。

本研究中,植物叶、枝和吸收根C/N与C/P之间呈显著正相关关系,运输根虽不显著,但也呈正相关趋势(图4),这表明N、P元素在各器官的分布具有高度的关联性,反映了植物不同器官中N、P分配和利用的协同性^[5,47]。进一步分析发现,植物各器官中N/P与C/P显著正相关,而与C/N无显著相关性,表明植物各器官P利用效率对N/P影响更强,这可能是由于植物从沙质土壤中获取P相较于N更加困难,植物对P元素的利用策略更容易成为调控植物各器官N/P的主导因素^[49]。相较于地上器官,吸收根和运输根之间C/N、C/P的相关性更强,表明地下器官间N、P利用效率具有高度的协同性,可能来源于细根对环境养分可利用性的共同响应,有利于地下细根对土壤N、P资源的获取^[25],地下器官间的协同关系可能是该地区植物在资源分配与功能调控上适应沙质土壤养分限制的重要特征之一。此外,不同器官间N/P均呈正相关关系(图4),进一步表明了植物不同器官N、P元素之间有高度复杂的协同关系,这种协同关系可能与植物适应环境变化的生长策略密切相关,是保障植物能够稳定生长的最基本的特征之一^[39]。

综上,不同器官间在同一元素的分配和利用策略的协同关系是该地区植物响应养分供应格局变化的重要适应策略,植物不同器官间C、N、P含量及其计量比的相关关系反映了该地区植物在资源分配与利用上的协同策略。

4 结 论

白音敖包国家级自然保护区6种木本植物不同器官在C、N、P含量上存在显著差异,枝和运输根C含量较高以便于维持机械支撑,叶和吸收根N含量较高与其代谢活性强有关。不同器官C/N、C/P的差异反映了枝、吸收根和运输根比叶具有更高的养分利用效率,器官间N/P的差异则表明地上器官(N/P<14)受N限制,地下器官(N/P>16)受P限制。乔木叶平均C/N和C/P高于灌木,而吸收根和运输根C/N和C/P则低于灌木,表明乔木的地上器官具有较高的养分利用效率,而灌木的地下器官具有较高的养分利用效率,反映出乔木和灌木截然不同的养分适应策略。此外,该地区植物地上与地下器官之间同种元素含量具有显著相关性,反映了该地区植物通过养分利用的协同性适应半干旱的环境条件。本研究为深入理解该地区木本植物养分利用策略和养分循环机制提供了理论参考。未来可根据乔木与灌木不同养分需求开展植被恢复与管理,通过合理配置乔木和灌木,构建多层次植被结构,提高养分利用效率,提升森林生态系统稳定性。同时,针对现有森林,可通过优化土壤养分供给(如施用P肥),提高土壤养分的可利用性,促进森林生态系统健康发展。

参 考 文 献

- [1] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [2] 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.
- [3] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [4] ELSER J J, BRACKEN M E S, CLELAND E E, *et al.* Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [5] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [6] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [7] 李志英, 李玉霖, 杨红玲, 等. 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(10): 1069-1080.
NING Z Y, LI Y L, YANG H L, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of dominant plants in Horqin Sandy Land[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(10): 1069-1080.
- [8] 陈壹铭, 单立山, 马静, 等. 西北干旱区荒漠植物叶片和细根碳、氮、磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2024, 44(9): 3648-3659.
CHEN Y M, SHAN L S, MA J, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of desert plants in arid region of northwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(9): 3648-3659.
- [9] 朱亮, 顾国军, 徐振锋, 等. 北亚热带常绿阔叶林乔灌草物种的碳氮磷生态化学计量比[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(6): 1277-1285.
ZHU L, GU G J, XU Z F, *et al.* Ecological stoichiometric ratio of carbon, nitrogen, and phosphorus in tree, shrub, and herb species in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25(6): 1277-1285.
- [10] 俞月凤, 韦建华, 胡钧铭, 等. 桂西北喀斯特地区退化群落灌草不同器官N、P生态化学计量内稳性特征[J]. *生态学报*, 2024, 44(12): 5367-5376.
YU Y F, WEI J H, HU J M, *et al.* Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in different organs of shrubs and herbs in degraded vegetation communities in the karst area of northwestern Guangxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(12): 5367-5376.
- [11] LUO Y, PENG Q W, LI K H, *et al.* Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, China[J]. *Catena*, 2021, 199: 105100.
- [12] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees[J]. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [13] LI A, GUO D L, WANG Z Q, *et al.* Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hi-

- erarchical pattern[J]. *Functional Ecology*, 2010, 24(1): 224-232.
- [14] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, *et al.* Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes[J]. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [15] 刘逸潇, 王传宽, 上官虹玉, 等. 兴安落叶松不同径级根碳氮磷钾化学计量特征的种源差异[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1797-1805.
- LIU Y X, WANG C K, SHANGGUAN H Y, *et al.* Provenance variation of root C, N, P, and K stoichiometric characteristics under different diameter classes of *Larix gmelinii* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(7): 1797-1805.
- [16] 高润宏, 丛林, 周效明, 等. 中国沙地云杉[M]. 北京: 中国林业出版社, 2016.
- GAO R H, CONG L, ZHOU X M, *et al.* *Picea mongolica* in China[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2016.
- [17] 刘鑫, 宋立宁, 张金鑫, 等. 沙地云杉液流周向和径向变异及其对蒸腾耗水估算的影响[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(9): 2483-2491.
- LIU X, SONG L N, ZHANG J X, *et al.* Azimuthal and radial variations in sap flow and its effects on the estimation of transpiration for *Picea mongolica* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(9): 2483-2491.
- [18] 陈塔娜. 不同群落类型的沙地云杉林天然更新特征[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2020.
- CHEN T N. Natural regeneration characteristics of *Picea mongolica* forest with different community types[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020.
- [19] 黄三祥, 罗菊春, 赵秀海. 沙地云杉林天然更新格局及其影响因子的灰关联分析[J]. *林业资源管理*, 2009(5): 64-68.
- HUANG S X, LUO J C, ZHAO X H. Natural regeneration pattern and grey relevancy analysis of influencing factors of *Picea mongolica* forest in Inner Mongolia [J]. *Forest Resources Management*, 2009(5): 64-68.
- [20] 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.
- [21] 张珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(22): 6538-6547.
- ZHANG K, HE M Z, LI X R, *et al.* Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [22] 王飞, 刘世增, 康才周, 等. 干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(1): 142-147.
- WANG F, LIU S Z, KANG C Z, *et al.* Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Picea mongolica* [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, 31(1): 142-147.
- [23] DING L, LU Z F, GAO L M, *et al.* Is nitrogen a key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress? [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1143.
- [24] XING S P, CHENG X Q, KANG F F, *et al.* The patterns of N/P/K stoichiometry in the *Quercus wutaishanica* community among different life forms and organs and their responses to environmental factors in northern China[J]. *Ecological Indicators*, 2022, 137: 108783.
- [25] WANG Z Q, HUANG H, YAO B Q, *et al.* Divergent scaling of fine-root nitrogen and phosphorus in different root diameters, orders and functional categories: a meta-analysis [J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 495: 119384.
- [26] DING J X, GE W J, LIU Q, *et al.* Temperature drives the coordination between above-ground nutrient conservation and below-ground nutrient acquisition in alpine coniferous forests [J]. *Functional Ecology*, 2023, 37(6): 1674-1687.
- [27] CHAVE J, COOMES D, JANSEN S, *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum [J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(4): 351-366.
- [28] FORTUNEL C, FINE P V A, BARALOTO C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 neotropical tree species[J]. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1153-1161.
- [29] XING K X, ZHAO M F, NIINEMETS Ü, *et al.* Relationships between leaf carbon and macronutrients across woody species and forest ecosystems highlight how carbon is allocated to leaf structural function [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 674932.
- [30] 周永姣, 王满堂, 王钊颖, 等. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(14): 4975-4984.
- ZHOU Y J, WANG M T, WANG Z Y, *et al.* Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(14): 4975-4984.

- [31] GUO Y P, YAN Z B, GHEYRET G, *et al.* The community-level scaling relationship between leaf nitrogen and phosphorus changes with plant growth, climate and nutrient limitation [J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108 (4) : 1276-1286.
- [32] 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 等. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(1):126-135.
HE H L, YANG X C, LI D D, *et al.* Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(1) : 126-135.
- [33] VANCE C P, UHDE-STONE C, ALLAN D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource [J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3):423-447.
- [34] LI H L, CRABBE M J C, XU F L, *et al.* Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C:N:P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China [J]. *PLoS One*, 2017, 12 (9) : e0185163.
- [35] HASAN M M, HASAN M M, DA SILVA J A T, *et al.* Regulation of phosphorus uptake and utilization: transitioning from current knowledge to practical strategies [J]. *Cellular & Molecular Biology Letters*, 2016, 21: 7.
- [36] 陈佳瑞, 王国梁, 孟敏, 等. 干旱胁迫对3种灌木不同器官化学计量特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2021, 32(1):73-81.
CHEN J R, WANG G L, MENG M, *et al.* Effects of drought stress on the stoichiometric characteristics in different organs of three shrub species [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(1):73-81.
- [37] MAKINO W, COTNER J B, STERNER R W, *et al.* Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry [J]. *Functional Ecology*, 2003, 17(1) : 121-130.
- [38] 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.
- [39] 原雅楠, 李正才, 王斌, 等. 不同林龄榿树根、枝、叶的C、N、P化学计量及内稳性特征 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2021, 45(6):135-142.
YUAN Y N, LI Z C, WANG B, *et al.* Ecological stoichiometry in leaves, branches and roots of *Torreya grandis* with different forest ages and its stoichiometric homeostasis [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2021, 45(6) : 135-142.
- [40] VERMA A, NAOREM A, KEERTHIKA A, *et al.* Biomass and carbon partitioning across different components of agroforestry systems in the arid zones of India [J]. *Agroforestry Systems*, 2024, 98:3089-3108.
- [41] TIAN S H, LIU X, JIN B C, *et al.* Contribution of fine roots to soil organic carbon accumulation in different desert communities in the Sangong River Basin [J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2022, 19(17) : 10936.
- [42] COBLE A P, CAVALERI M A. Light acclimation optimizes leaf functional traits despite height-related constraints in a canopy shading experiment [J]. *Oecologia*, 2015, 177:1131-1143.
- [43] RÜGER N, WIRTH C, WRIGHT S J, *et al.* Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species [J]. *Ecology*, 2012, 93 (12) : 2626-2636.
- [44] MATHUR S, JAIN L, JAJOO A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants [J]. *Photosynthetica*, 2018, 56:354-365.
- [45] PANG Y, TIAN J, ZHAO X, *et al.* The linkages of plant, litter and soil C:N:P stoichiometry and nutrient stock in different secondary mixed forest types in the Qinling Mountains, China [J]. *PeerJ*, 2020, 8: e9274.
- [46] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等. 茂兰喀斯特区68种典型植物叶片化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2020, 40(14) : 5063-5080.
WU P, CUI Y C, ZHAO W J, *et al.* Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(14) : 5063-5080.
- [47] HOULTON B Z, WANG Y P, VITOUSEK P M, *et al.* A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere [J]. *Nature*, 2008, 454:327-330.
- [48] 王瑞祺, 罗丽莹, 孙嘉伟, 等. 会同成熟杉木器官C:N:P生态化学计量的动态特征 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4) : 64-71.
WANG R Z, LUO L Y, SUN J W, *et al.* Seasonal dynamics of leaf, branch and root C:N:P ecological stoichiometry of mature *Cunninghamia lanceolata* in Huitong [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, 40(4) : 64-71.
- [49] DING D D, ARIF M, LIU M H, *et al.* Plant-soil interactions and C:N:P stoichiometric homeostasis of plant organs in riparian plantation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:979023.