

DOI: 10.5846/stxb201904220822

刘明辉, 谢婷婷, 李瑞, 李丽娟, 李昌晓. 三峡库区消落带池杉-土壤碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(9): 3072-3084.

Liu M H, Xie T T, Li R, Li L J, Li C X. Carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometric characteristics between *Taxodium ascendens* and soil in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir region. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9): 3072-3084.

三峡库区消落带池杉-土壤碳氮磷生态化学计量特征

刘明辉^{1,2}, 谢婷婷^{1,2}, 李 瑞^{1,3}, 李丽娟^{1,2}, 李昌晓^{1,2,*}

1 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

2 西南山地生态循环农业国家级培育基地, 重庆 400715

3 西北农林科技大学人文社会发展学院, 杨凌 712100

摘要:为探究三峡库区消落带消落期池杉(*Taxodium ascendens* Brongn., 1833)及其实生土壤 C、N、P 生态化学计量特征, 于 2018 年 7 月对忠县消落带植被修复示范基地 3 个水淹处理(DS、MS、SS)池杉幼林不同组分(枝条、叶片、根系和土壤)的 C、N、P 三种元素含量及其化学计量比进行测定分析。结果表明:(1)随着水淹时间和强度的增加, 池杉株高、冠幅、基径和胸径均受到一定的抑制, 但总体生长良好, 与其稳定的化学计量比关系紧密。(2)不同水淹处理组的池杉枝条、叶片中 C、N、P 含量及其比值分别均无显著性差异($P>0.05$)。同一水淹处理组的 N、P 含量表现为叶片>根系>枝条>土壤; 除枝条 P 含量外, 其他器官组分 C、N、P 含量均显著高于土壤组分($P<0.05$)。(3)池杉各器官 N/P 比值均远低于临界比率(<14), 表明池杉的生长可能受 N 元素限制较为严重。(4)池杉与实生土壤的 C、N、P 元素内稳性整体表现为 $P>C>N$, 比值内稳性表现为 $C/N>N/P>C/P$, 地上部分(枝条、叶片)C、N、P 元素及其比值的稳定性较地下部分(根系)强。(5)冗余分析(RDA)结果表明池杉生态化学计量特征及生长指标与土壤性质密切相关。研究表明, 在三峡库区消落带水文多变的环境下, 池杉能够有效维持体内化学计量的平衡以响应不同的水淹强度, 并且生长良好, 是三峡库区消落带植被恢复与重建的优势树种。

关键词:三峡库区; 消落带; 池杉; 土壤; 生态化学计量学; 内稳性

Carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometric characteristics between *Taxodium ascendens* and soil in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir region

LIU Minghui^{1,2}, XIE Tingting^{1,2}, LI Rui^{1,3}, LI Lijuan^{1,2}, LI Changxiao^{1,2,*}

1 School of Life Sciences, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China

2 State Cultivation Base of Eco-agriculture for Southwest Mountainous Land, Chongqing 400715, China

3 College of Humanities and Social Development, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The present study investigated differences in the C, N, and P ecological stoichiometric characteristics of *Taxodium ascendens* Brongn. and soil in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir (TGR) region. The C, N, and P contents and stoichiometry in different parts (branches, leaves, and roots) of *T. ascendens* and in the soil in Zhong County under three submergence treatments (Deep Submergence, DS; Moderate Submergence, MS; and Shallow Submergence, SS) were measured and analyzed in July 2018. (1) The height, canopy, basal diameter, and DBH of *T. ascendens* were all inhibited by increasing flooding time and intensity, whereas growth was maintained, possibly due to

基金项目:重庆市建设科技项目(城科字 2019-1-4-2); 重庆市科技兴林首席专家团队项目(TD2019-2); 中央林业改革发展资金科技推广示范项目(渝林科推 2017-12); 国家国际科技合作专项(2015DFA90900)

收稿日期: 2019-04-22; 网络出版日期: 2020-03-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lichangx@swu.edu.cn

the tree's stable stoichiometric ratio. (2) Submergence treatment had no significant effect on the C, N, or P contents or ratios of the branches or leaves ($P>0.05$), and the N and P contents decreased as follows: leaves>roots>branches>soils, under each submergence treatment. The C, N, and P content of other organs were significantly greater than those in the soils, except for the P content of the branches ($P<0.05$). (3) The N/P ratio of each *T. ascendens* organ was much lower than the threshold (<14), which suggested that the growth of *T. ascendens* is more severely restricted by N. (4) The homeostasis of the C, N, and P contents of *T. ascendens* and soil decreased as follows: $P>C>N$, and the homeostasis ratios decreased as follows: $C/N>N/P>C/P$. The homeostasis of C, N, and P in the aboveground parts (branches and leaves) and their ratios were much higher than that in underground parts (roots). (5) Redundancy analysis (RDA) indicated that the ecological stoichiometry and growth indicators of *T. ascendens* were closely related to soil properties. This work demonstrates that *T. ascendens* is able to grow well and to effectively maintain the stoichiometry balance in response to different flooding strengths that result from hydrological changes in the water-level fluctuation zone of the TGR region. In other words, *T. ascendens* is a potentially promising tree species for vegetation restoration and reconstruction in the water-level fluctuation zone of the TGR region.

Key Words: Three Gorges Reservoir; water-level fluctuation zone; *Taxodium ascendens*; soil; ecological stoichiometry; homeostasis

三峡水库建成完工后,采取“冬蓄夏排”的水库调水方式,形成了垂直落差达 30 m 的大型水库消落带^[1]。在这种特定的水文节律下,由于大部分原有植物不能忍受长时间高强度的反季节淹水胁迫^[2],消落带原有植物大量消失、生物多样性降低、水土流失严重及生态系统退化等问题^[3-5]日益突出。为解决上述问题,进行三峡库区消落带的植被恢复重建是很有必要的^[2]。研究表明池杉(*Taxodium ascendens*)具有耐水淹的特点,适合在高海拔的消落带及河岸带生长,是三峡库区消落带植被重建的优良树种之一^[6-7]。

池杉-土壤生态系统的关键特性是由碳(C)、氮(N)和磷(P)3种元素含量及其比率动态决定。池杉-土壤系统中,实生土壤对于池杉养分的供给,需要所有养分以一个合适的生态化学计量比存在时,生态系统才能健康、稳定的发展^[8-9]。池杉各构件的生态化学计量学在池杉-土壤生态系统尺度上平衡了多种元素^[10]。同时,生态化学计量学已经成为当前生物地球化学循环与生态学研究的前沿热点之一,是生态系统生态学研究领域的新方向,能为池杉及其实生土壤 C、N、P 循环以及池杉-土壤互作的研究提供新思路。因此,在三峡库区这种特定的水文节律下,研究池杉-土壤系统的化学计量学特征是很有必要的。

在三峡库区淹水条件下,缺氧是池杉生存的主要限制因素^[11]。它可能导致池杉的功能紊乱,能量代谢受阻,ATP 合成不足,从而限制池杉对营养元素(尤其是 C、N、P 元素)的主动吸收与运输^[12-13],进而导致实生土壤中各种营养元素含量和有效性的改变。目前关于生态化学计量学的研究多集中在沉水植物^[14-15]和陆生植物^[16],包括从全球、全国及地区尺度上对不同植物的不同器官^[17]、不同林龄^[18-19]的 C、N、P 含量及其化学计量进行了研究。另外,对土壤养分化学计量特征的研究也较多^[20-22]。然而,在三峡库区消落带这种特定的水文节律变化下,将植物不同器官与实生土壤联系起来研究的却相对较少。因为植物-土壤系统作为陆地生态系统的重要组成部分,植物营养依赖土壤养分的供给,而植物又以枯落物的形式将营养元素 C、N、P 等养分逐步补偿给土壤^[23]。此外,植物和土壤中 C、N、P 元素会因两个子系统循环而耦合^[24]。关于土壤和植物 C、N、P 之间的关系,以及这些关系如何影响生态系统的功能和过程,人们知之甚少。为此提出以下科学问题:1) 三峡库区消落带水文节律下,池杉的 C、N、P 生态化学计量特征是否会由于生态内稳性而不受水淹胁迫的显著性影响? 2) 池杉的生长是否受到 N、P 元素限制? 因为生态化学计量学中的内稳性特征主要是指 C、N、P 等元素含量以及比值关系的稳定。当某种元素限制植物的生长时,植物可通过多种生理生化机制改变该元素的可利用性和利用效率,从而维持机体的养分含量以及相关性状的稳定^[25]。因此,本研究选取三峡库区消落带的池杉-土壤系统为研究对象,研究池杉与实生土壤的 C、N、P 化学计量耦联特征,以深入探究池

杉-土壤生态系统物质流动和能量循环及多元素的动态平衡关系。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

本试验样地位于重庆市忠县石宝镇共和村汝溪河(长江一级支流)消落带植被修复示范基地(107°32′—108°14′E, 30°03′—30°35′N), 面积 13.3 hm², 属于亚热带东南季风区山地气候。≥10℃年积温 5787℃, 年均温 18.2℃, 无霜期 341 d, 日照时数 1327.5 h, 日照率 29%, 太阳总辐射能 83.7×4.18 kJ/cm², 年降雨量 1200 mm, 相对湿度 80%, 土壤主要为发育于亚热带地区石灰性紫色砂页岩母质的紫色土。示范基地原为弃耕梯田, 2012 年 3 月按照 1 m×1 m 的行间距, 将 2 年生池杉幼苗种植于 165—175 m 海拔高程之间。池杉树苗栽种完成后立即进行浇水 1 次, 并在同年 6 月中旬进行人工除草。

1.2 样品采集

于 2018 年 7 月在三峡库区消落带试验样地 165—175 m 海拔进行实地数据测定, 并基于三峡库区现行水位调度节律进行 165 m(深度水淹组, Deep Submergence, DS)、170 m(中度水淹组, Moderate Submergence, MS) 和 175 m(浅淹组, 即对照, Shallow Submergence, SS) 3 个海拔的采样, 不同水淹处理组 5 个水淹周期内的水淹深度和水淹持续时间见表 1。取样时, 池杉的生长状况见表 2, 对应的实生土壤性质见表 3。

表 1 不同水淹处理组 5 个水淹周期内的水淹深度和水淹持续时间

Table 1 Submergence depth and duration of the treatments at different submergence treatment during the five water cycles

海拔 Elevation/m	年水淹深度 Submergence depth/m	水淹天数 Submergence duration/(d/a)				
		2013.6—2014.7	2014.6—2015.7	2015.6—2016.7	2016.6—2017.7	2017.6—2018.7
175	0	5	8	5	5	4
170	5	101	141	111	115	108
165	10	158	217	161	177	162

在每个海拔高程内分别随机选取 5 株长势相近且健康的池杉进行取样。叶片的采集是分别设置东、西、南、北 4 个方向采集每株植物中上部位健康成熟全展叶片, 然后将所采下的叶片混匀后装入自封袋; 由于考虑到试验样地的池杉栽种时间较短, 用生长锥采集树干样品会对树木本身造成较大程度的损伤, 因此本试验未采集树干样品; 枝条的选择与叶片同步, 选择生长状况良好的每株植株末端分枝 5 支, 然后将其剪碎混匀装入自封袋; 有研究表明, 植物根系中最具生理活性的根区是细根($d \leq 2$ mm), 其对土壤养分及周围环境的变化比较敏感^[26], 根系的采集是在样方内以 0.25 m 半径等距离挖取池杉的细根, 小心清理根系表面的土壤和杂质, 最后将收集的根系混匀, 四分法取部分装入自封袋; 陆生植物对土壤的反馈作用会更多地被限制在表层土壤中^[27], 土壤的采集是去除表面枯枝落叶等杂物后, 用平板利铲挖取对应植物的表层土壤(0—20 cm), 采集的土样混合均匀, 用四分法取足 0.5 kg 后密封带回。

1.3 指标测定

所有样品冷藏保存并立刻带回实验室, 植物样品用自来水和超纯水清洗干净, 并置于烘箱, 先 105℃杀青 30 min, 然后 65℃烘干至恒重, 将植物样品用莱驰 MM400 型球磨机(Ball Mill, Germany)粉碎, 用于测定 C、N、P 元素含量; 土壤样品自然风干, 碾磨后分别过 1 mm 和 0.25 mm 筛^[28], 用于测定土样含水量、容重、孔隙度、pH 值、C、N、P 元素含量等指标。

用测高杆测量池杉株高, 用卷尺测量冠幅, 用游标卡尺测量基径、胸径。采用土壤氧化还原电位计测定样地土壤温度和氧化还原电位(ORP), 其中当 ORP 值介于+400—+700mV 之间时土壤含氧量高且通气良好; 淹水后 ORP 值变化从+400 到+72mV; 当 ORP 值低于+350mV, 表明土壤氧气匮乏^[13,29]。采用酸度计法(土:水=1:2.5)测定土壤 pH 值; 采用环刀法测定土壤容重; 采用烘干法测定土壤含水量; 土壤孔隙度根据土壤容重按公式 $P = (11 - \gamma / \rho) \times 100\%$ 计算, 其中 γ 为土壤容重, ρ 为土壤密度, 采用“常用密度值”(2.65 g/cm³)^[30]。所

有样品的 C 和 N 元素含量采用元素分析仪 (Elementar Vario EL, Germany) 测定, P 元素含量先用微波消解仪 (SpeedWave MWS-4, Germany) 进行消解, 然后采用电感耦合等离子体发射光谱仪 (ICP-OES, Thermo Fisher iCAP 6300, UK) 测定。

1.4 数据处理

用 Excel 2003 和 SPSS 22.0 软件对测定的原始数据进行处理, 采用单因素方差 (One-way ANOVA) 统计分析水淹处理对植物各组分 C、N、P 含量及化学计量比的影响, 均采用 Duncan 多重比较 (Duncan's multiple range test) 进行显著性检验, 显著性水平设为 $\alpha=0.05$ 。采用回归分析计算植物与土壤之间的内稳定系数。因为 4 个轴中梯度最大值小于 3, 线性模型比较合适, 采用 Canoco 4.5 软件进行冗余分析 (Redundancy Analysis, RDA), 并通过蒙特卡罗置换检验 (Monte-Carlo permutation test) 分析土壤理化性质对植物生态化学计量及生长指标变异解释度的显著性检验。所有图像均用 Origin 9.0 和 CanoDraw for Windows 4.5 软件制图。土壤和植物 C、N、P 元素浓度均以干重计 (g/kg), 所有 C/N/P 比值均以质量比计算。

内稳性指数根据内稳性模型^[9]计算: $y=cx^{1/H}$, y 是植物不同器官的 C、N、P 元素含量及比值; x 是环境中土壤的 C、N、P 元素含量及比值, c 是常数。 H 是内稳性指数。 $1/H$ 作为一种有用的工具, 可以量化植物的化学计量稳态^[31]。为方便统计, 多用 $1/H$ 来衡量内稳性的强弱^[32]。

2 结果

2.1 池杉的生长特征参数

随着水淹时间和强度的增加, 池杉的株高和冠幅均显著降低 ($P<0.05$, 表 2)。基径的趋势为 DS 组<MS 组<SS 组, 其中 DS 组和 SS 组的基径有显著性差异 ($P<0.05$)。胸径的趋势与基径相似, 其中 DS 组和 MS 组差异不显著, 但均显著低于 SS 组 (两组比较的 $P<0.05$)。

表 2 不同水淹处理池杉的生长特征参数

Table 2 Growth characteristic parameters of *T. ascendens* under different submergence treatment

生长指标 Growth index	初始值 Initial value	处理 Treatment		
		DS	MS	SS
株高 Height/m	1.63±0.02	5.04±0.03a	5.27±0.04b	5.82±0.04c
冠幅 Canopy/m ²	0.78±0.08	3.70±0.09a	4.46±0.21b	5.88±0.20c
基径 Basal diameter/mm	17.85±1.27	79.50±2.50a	84.72±2.82ab	91.36±3.31b
胸径 DBH/mm	7.80±0.60	60.57±2.81a	65.05±2.52a	73.41±2.32b

表中的数据为平均值±标准误 ($n=5$); 不同小写字母表示植物在不同水淹处理间差异显著 ($P<0.05$); 初始值为 2012 年 3 月栽种时两年生池杉树苗的平均值 (±标准误); DBH: 胸径 Diameter at breast height; DS: 深度水淹组 Deep Submergence; MS: 中度水淹组 Moderate Submergence; SS: 浅淹组 (对照) Shallow Submergence

2.2 池杉的土壤理化性质

随着水淹时间和强度的增加, 池杉土壤温度均无显著性差异。土壤氧化还原电位趋势为 DS 组<MS 组<SS 组, 其中 DS 组和 MS 组差异不显著, 但均显著低于 SS 组 (两组比较的 $P<0.05$, 表 3)。池杉土壤含水率均无显著性差异, 总体趋势表现为 DS 组>MS 组>SS 组。土壤容重趋势为 DS 组<MS 组<SS 组, 其中 DS 组和 MS 组差异不显著, 但均显著低于 SS 组 (两组比较的 $P<0.05$)。土壤 pH 值均无显著性差异, 三个水淹处理基本相同。土壤孔隙度和容重趋势相反, 其中 DS 组和 MS 组无显著性差异, 但均显著高于 SS 组 (两组比较的 $P<0.05$)。

2.3 池杉各组分 C、N、P 含量及化学计量比的变化特征

单因素方差分析表明, 水淹处理对池杉及实生土壤生态化学计量特征造成的影响不同 (表 4)。其中, 池杉根系中的 N 元素受到水淹处理的显著影响 ($P<0.05$); 土壤中的 C、N、P 元素受到极显著影响 ($P<0.01$), C/P 比值受到显著影响 ($P<0.05$)。

表 3 不同水淹处理池杉的土壤理化性质

Table 3 Soil physiochemical characters of *T. ascendens* under different submergence treatment

土壤指标 Soil index	DS	MS	SS
温度 Temperature/℃	26.92±0.09a	27.34±0.10a	27.06±0.20a
氧化还原电位 ORP/mV	376.40±4.25a	391.60±7.45a	413.20±2.08b
含水率 Moisture content/%	13.17±1.35a	12.51±0.50a	10.69±0.73a
容重 Bulk density/(g/cm ³)	1.48±0.02a	1.56±0.02a	1.69±0.04b
pH 值	6.52±0.09a	6.68±0.05a	6.60±0.09a
孔隙度 Porosity/%	44.00±0.73b	40.98±0.68b	36.22±1.51a

表中的数据为平均值±标准误($n=5$);不同小写字母表示土壤指标在不同水淹处理间差异显著($P<0.05$);ORP:氧化还原电位 Oxidation reduction potential

表 4 水淹处理对池杉及实生土壤生态化学计量特征的影响

Table 4 Effects of submergence treatment on ecological stoichiometry of *T. ascendens* and soil

指标 Index	叶片 Leaf		枝条 Branch		根系 Root		土壤 Soil	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
碳含量 C content	0.116	0.892	2.782	0.102	1.149	0.350	14.832	0.001 ***
氮含量 N content	0.142	0.869	1.095	0.366	4.459	0.036 *	8.598	0.005 ***
磷含量 P content	0.440	0.654	0.934	0.420	3.222	0.076	10.085	0.003 ***
碳氮比 C/N ratio	0.107	0.899	0.704	0.514	3.463	0.065	3.423	0.067
碳磷比 C/P ratio	0.574	0.578	0.678	0.526	3.113	0.081	4.843	0.029 *
氮磷比 N/P ratio	1.071	0.373	2.569	0.118	1.093	0.081	2.543	0.120

*** $P<0.01$; * $P<0.05$

随着水淹时间和强度的增加,池杉各组分的 C、N、P 含量及其化学计量比表现出不同的变化规律及差异显著性(图 1)。不同处理池杉枝条、叶片中的 C、N、P 及其比值无显著性差异,不受水淹的影响。根系组分中,P 含量表现为 DS 组<MS 组<SS 组的趋势;C/N 和 C/P 比值与 P 含量趋势相反,且 DS 组显著高于 SS 组($P<0.05$)。对于池杉实生土壤,DS 组和 SS 组的 C、N、P 含量差异不显著,但均显著高于 MS 组(两组比较的 $P<0.05$);N/P 比值则表现为 DS 组>MS 组>SS 组的趋势。

另外同一水淹处理不同组分间的 C、N、P 含量表现出相似的趋势,总体来看,三个水淹处理组的 N、P 含量均表现为叶片>根系>枝条>土壤。除枝条 P 含量外,其他植物组分 C、N、P 含量均显著高于各自对应的土壤组分($P<0.05$)。C/N 比值和 C/P 比值表现出相似的趋势,均为枝条>根系>叶片>土壤。N/P 比值均为枝条>叶片>根系>土壤,其中根系 N/P 比值显著高于土壤($P<0.05$),但两者均显著低于叶片和枝条 N/P 比值(两组比较的 $P<0.05$)。

2.4 池杉生态化学计量内稳性差异

池杉枝条、叶片、根系分别与实生土壤的内稳性系数不同,不同的器官内稳性存在差异(表 5)。总体来看,池杉的稳定性较强。C 元素稳定性相差不大,表现为叶片≈根系≈枝条;N 元素稳定性表现为叶片>根系>枝条;P 元素稳定性表现为叶片>枝条>根系;C/N 比值的稳定性表现为根系>叶片>枝条;C/P 比值的稳定性表现为枝条>叶片>根系,根系属于弱敏感型;N/P 比值的稳定性表现为叶片>枝条>根系,根系属于弱敏感型。

池杉与实生土壤的 C、N、P 元素内稳性整体表现为 $P>C>N$,比值内稳性表现为 $C/N>N/P>C/P$,地上部分(枝条、叶片)C、N、P 元素及其比值的稳定性较地下部分(根系)强。池杉地上和地下部分的元素间内稳性大小相反,地上部分内稳性为 $P>N$,而地下部分内稳性为 $N>P$ 。

2.5 池杉 C、N、P 含量及生长指标与土壤理化性质间的冗余分析

冗余分析(RDA)表明土壤性质(C、N、P 元素含量、温度、含水量、氧化还原电位、容重、空隙度、pH 值)解释了数据总变异的 74.7%,轴 1 和轴 2 的解释程度分别为 36.1%和 13.4%(图 2)。池杉 C、N、P 含量与环境因子关系的累计解释量已达 49.5%,并且轴 1 和轴 2 的物种与环境因子相关系数分别为 0.945 和 0.763,表明池

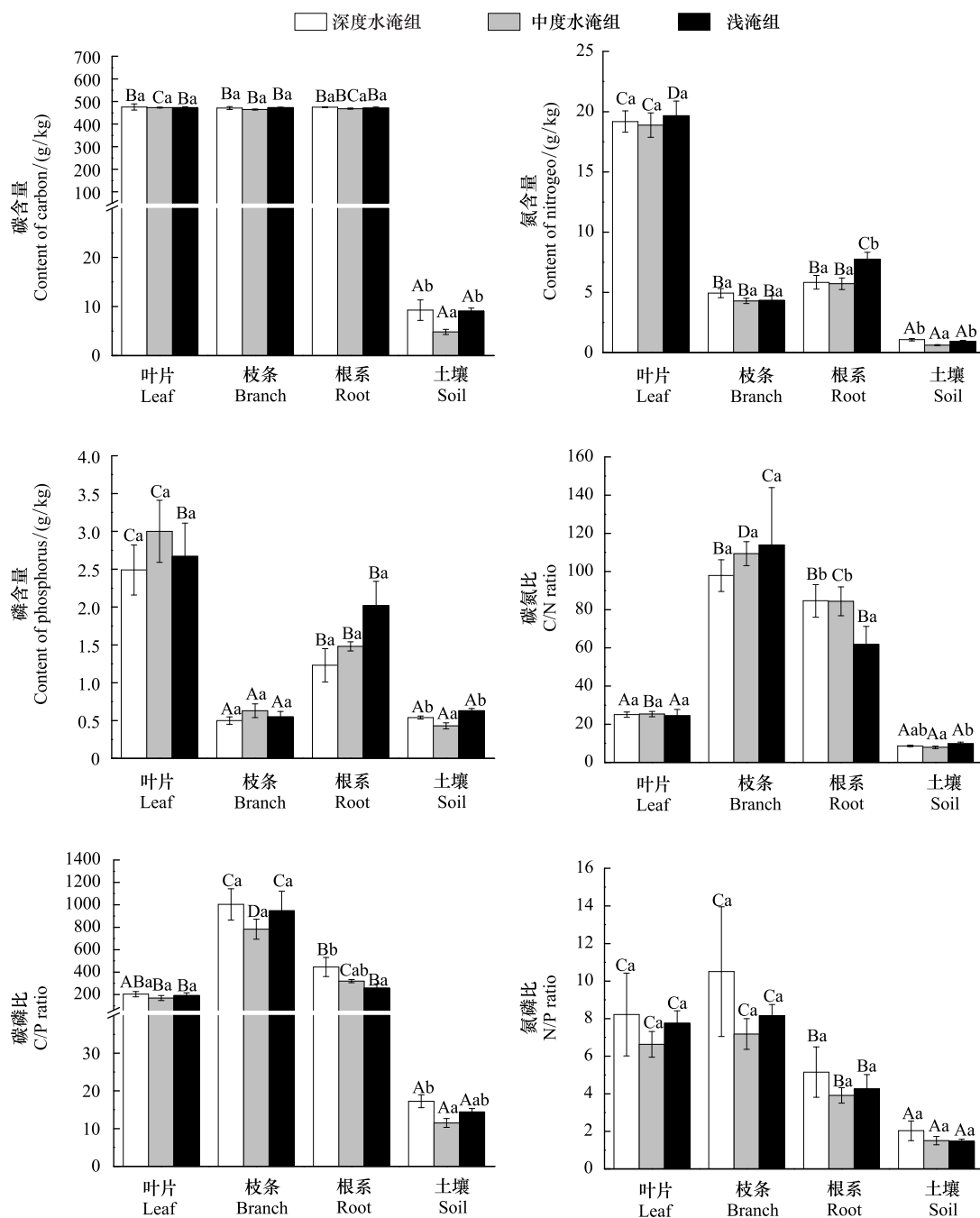


图1 消落带不同水淹处理池杉-土壤系统各组分 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.1 The C, N and P concentrations and C:N:P stoichiometry in different components of *T. ascendens* and soil system under different submergence treatment

图中的数据为平均值±标准误($n=5$);不同大写字母表示同一水淹处理不同组间存在显著差异,不同小写字母表示不同水淹处理同一组间存在显著差异($P<0.05$)

杉 C、N、P 元素含量及生长指标与土壤性质密切相关。RDA 排序结果表明,土壤 N 含量、温度、容重、pH 值与 1 轴均为正相关,土壤 C 含量、氧化还原电位与 1 轴相关性较小,其余土壤理化性质与 1 轴均为负相关;土壤 C 含量、土壤 N 含量、土壤 P 含量、含水率、pH 值与 2 轴均为负相关,温度、氧化还原电位、孔隙度与 2 轴相关性较小。经过蒙特卡罗检验显示容重($F=2.893, P=0.008$)、孔隙度($F=2.892, P=0.017$)、氧化还原电位($F=$

2.694, $P=0.031$)、pH 值 ($F=2.222, P=0.047$) 对池杉 C、N、P 元素含量的影响达到显著水平 ($P<0.05$)。

表 5 池杉与土壤之间的化学计量内稳性系数
Table 5 Stoichiometric homeostasis coefficient between *T. ascendens* and soil

参数 Parameters		化学计量内稳性系数 (1/H) Stoichiometric homeostasis coefficient					
		1/H _C	1/H _N	1/H _P	1/H _{C/N}	1/H _{C/P}	1/H _{N/P}
地上部分 Aboveground	枝条-土壤 Branch-Soil	0.013	0.195	-0.225	0.103	0.253	0.220
	叶片-土壤 Leaf-Soil	0.011	-0.034	-0.590	-0.175	0.302	0.075
地下部分 Underground	根系-土壤 Root-Soil	0.010	0.137	0.483	-0.469	0.661	0.526
植株-土壤 Plant-Soil		0.011	0.099	-0.110	-0.180	0.406	0.273

Persson 等^[31] 和 Makin 等^[33] 将 1/H 划分为五个程度, 分别为 (1) $1/H \leq 0$; 强内稳态; (2) $0 < 1/H \leq 0.25$; 内稳态; (3) $0.25 < 1/H \leq 0.5$; 弱内稳态; (4) $0.5 < 1/H \leq 0.75$; 弱敏感型; (5) $1/H > 0.75$; 敏感型

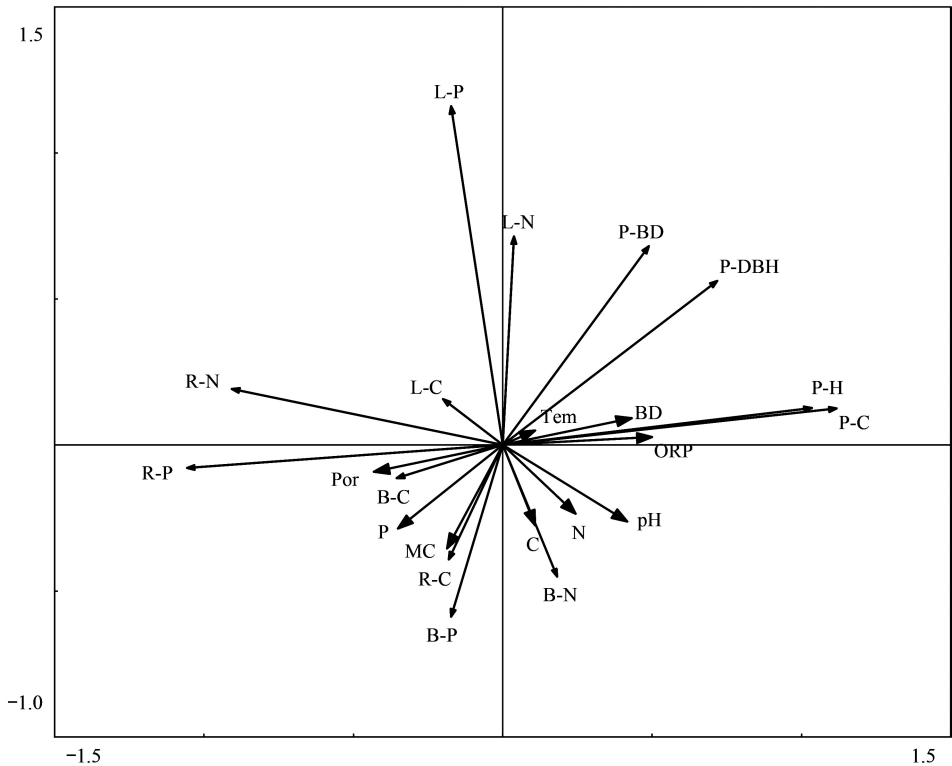


图 2 池杉 C、N、P 含量及生长指标与土壤理化性质间的 RDA 二维排序图

Fig. 2 RDA two-dimensional sequence diagram of the relationship between C, N and P concentrations in different components of *T. ascendens* and growth indexes and soil physicochemical properties
B-C: 枝条碳含量 Branch C; B-N: 枝条氮含量 Branch N; B-P: 枝条磷含量 Branch P; L-C: 叶片碳含量 Leaf C; L-N: 叶片氮含量 Leaf N; L-P: 叶片磷含量 Leaf P; R-C: 根系碳含量 Root C; R-N: 根系氮含量 Root N; R-P: 根系磷含量 Root P; P-H: 株高 Height; P-C: 冠幅 Canopy; P-BD: 基径 Basal diameter; P-DBH: 胸径 Diameter at breast height; C: 土壤碳含量 Soil C; N: 土壤氮含量 Soil N; P: 土壤磷含量 Soil P; Tem: 温度 Temperature; ORP: 氧化还原电位 Oxidation reduction potential; MC: 含水率 Moisture content; BD: 容重 Bulk density; pH: pH 值 pH value; Por: 孔隙度 Porosity

3 讨论

植物-土壤 C、N、P 三种元素之间的化学计量关系,在生态系统能量循环和物质流动及多元素的动态平衡中起着重要作用^[34]。总体来讲,根系是吸收作用,枝条是运输作用,叶片是光合作用,而土壤将植物的不同器官联系起来,在根系等器官吸收土壤提供的养分同时,植物又以枯枝落叶等凋落物和根系分泌物的形式为土

壤提供基质,将养分归还给土壤^[35-38]。因此,对三峡库区消落带池杉-土壤系统的生态化学计量特征研究尤为重要。

3.1 不同水淹处理对池杉生长状况及其实生土壤基本特征的影响

池杉的生长受到了不同水淹时间和强度的影响。随着水淹时间和强度的增加,池杉的株高、冠幅、基径和胸径等生长指标均有降低的趋势,但与栽种时池杉相比长势较明显,表明经历 6 个水淹周期后三个水淹处理组的池杉在恢复期均生长较好,这与其稳定的化学计量比密不可分。

许多关于陆生植物化学计量关系的研究表明,N 和 P 的化学计量关系受到许多因素的影响,如土壤肥力、温度、发育阶段等土壤性质有关^[39-40]。RDA 分析显示容重、孔隙度、氧化还原电位、pH 值对池杉 C、N、P 含量的影响达到显著水平($P<0.05$),其中土壤容重对其影响最大。因此,水淹胁迫越强,土壤中的 O_2 含量就越少,这几项指标都与土壤中的含氧量有关,综合反映了 O_2 含量对土壤中的 C、N、P 含量影响最大。有研究表明,在一定的温度范围内,土壤温度越高,植物的生长发育就越快。本研究中,土壤的表层温度介于 26.92—27.34℃ 之间,处于合适的温度范围且 SS 组及 MS 组略大于 DS 组,适合植物生长。氧化还原电位表现为 DS 组<MS 组<SS 组,说明土壤中的 O_2 含量开始下降,但均大于 350 mV,通气良好,适合植被生长。土壤的含水量为 DS 组>MS 组>SS 组,容重则与含水率和孔隙度趋势相反,与 Liu 和 Shao^[41],可能是由于 DS 组长期淹水且与水体连接较近所致。土壤 pH 值可以间接的反映植物的生长状况,三个水淹处理组的 pH 值相差不大,均为弱酸性,接近中性,与之前的研究相似,这可能与池杉根系分泌物、土壤中的矿质阳离子等有关。以上结果均表明池杉在三个水淹处理生长良好,与其稳定的化学计量比关系紧密。

3.2 不同水淹处理对池杉不同器官 C、N、P 含量及化学计量比变化特征的影响

池杉 C、N、P 含量及其化学计量比的变化是由于植物的器官差异性,其含量及比值在各器官的分布规律证实了植物不同器官具有不同的生理机能与养分吸收和蓄积能力^[42-43],也可能是归因于不同采样时间内植物物种营养元素吸收效率的变化和叶片等植物组分化学含量的变化^[44-45]。本研究中,三个水淹处理组的池杉 N、P 含量表现为叶片>根系>枝条>土壤的趋势,这反映了池杉的不同组分对不同养分需求的相对大小。有研究表明,代谢活跃的组织或生长速率较快的器官含有较高比例的 N 和 P 含量^[46-47],因为蛋白质(富含 N 的化合物)和核酸(富含 P 的化合物)的获得对生长至关重要^[48-49]。总体来看,叶片和根系的 N、P 含量较高。其中叶片中最高,根系次之,枝条最低,说明 7 月为植株生长旺盛期,池杉吸收的 N、P 元素主要分配到叶片内,主要是因为树木叶片需要更多富含 N 和 P 的物质(如酶、转运蛋白和氨基酸)来参与代谢活动(如光合作用和呼吸作用)^[50-51]。

植物叶片和细根是表征生态系统中环境因子和生物因子的代表,对周围环境的变化比较敏感^[52-55],在功能上也联系的非常紧密。三个水淹处理组的池杉叶片 C 元素含量均无显著性差异,且远远大于土壤 C 含量,说明该消落带地区池杉叶片 C 含量及固 C 的能力可能相对较高,以及植物中的 C 元素主要来自大气,土壤 C 元素(含 C 化合物及有机质等)对其影响相对较小。本研究中 DS 组和 MS 组的池杉叶片 N 含量低于 SS 组,这是由于 N 元素含量是决定叶片光合作用强弱的主要因素之一,DS 组池杉的光合作用受阻所致。池杉叶片 P 元素含量无显著性差异,SS 组和 MS 组高于 DS 组,由于 P 元素对细胞分裂等生物生长至关重要,表明 SS 组及 MS 组池杉在消落期(7 月)生长较好,与其生长指标随着海拔的升高相一致。

三个水淹处理组的池杉细根 C 含量与叶片趋势相似。N 含量为 SS 组高于 DS 组和 MS 组,由于细根 N 含量在一定程度上反映了土壤肥力,细根 N 含量的减少可能是土壤 N 供应减少的结果^[56]。DS 组的 P 含量则最低,但是平均 P 元素含量远高于中国植物细根的平均 P 含量(0.954 g/kg)^[57],且有研究表明亚热带东南季风区山地气候的样地普遍存在缺 P 的现象^[58],这也是本研究结果差异存在的原因之一,同时还与土壤和植物 C、N、P 化学计量关系随着池杉种植年龄的增长变化有关。三个水淹处理组的池杉枝条中 N、P 含量无显著性差异且含量低于叶片与细根,与其自身生长节律及其结构特点有关。枝条中的 N 含量呈降低趋势,这是因为 7 月份为池杉生长旺盛期,大量的营养元素需要运输至叶片进行光合作用。

陆地生态系统中的生物经常受 N 和 P 限制^[39], N/P 比率用于表示生态系统的 N 限制或 P 限制。有研究表明, N/P 比率小于 14 时表示受 N 限制, N/P 比率大于 16 时表示受 P 限制^[59-60]。在本实验中, 池杉 N/P 的平均值较低, 枝条为 8.61, 叶片为 7.53, 根系为 4.44。这些值均远远低于 N/P 临界比率(<14), 表明池杉的生长受到 N 元素限制, 原因与池杉淹水-退水过程中, 土壤中 N 元素含量下降比 P 元素含量更为明显有关。SS 组和 MS 组的植物细根和叶片 C/P 比值和 N/P 比值均低于 DS 组, 与 Elser 等^[61]提出的“生长速率假说”一致, 他们认为快速生长的细根和叶片会表现出更低的 C/P 比值和 N/P 比值。整体来看, 池杉枝条中 C/N、C/P 比值无显著性差异但比值较高, N/P 比值较低, 主要是由于枝条中木质素等 C 含量较高的化合物稀释效应导致枝条中 N 含量较低, 这在其他植物物种中也发现了类似的结果^[46-47]。三个水淹处理组的细根 C/N 比值显著高于叶片, N/P 比值显著低于叶片, 主要是因为 N、P 元素较多地运输至叶片, 来进行光合作用所致^[62]。综上, 本研究 MS 组对池杉生态化学计量特征影响较小, 这对我们前面提出的科学问题“三峡库区消落带水文节律下, 池杉的 N、P 生态化学计量特征是否会由于生态内稳性而不受水淹胁迫的显著性影响?”有了较好的解释。

3.3 不同水淹处理对池杉实生土壤 C、N、P 含量及化学计量比变化特征的影响

对于生态系统的可持续性, 土壤养分含量和土壤养分化学计量都很重要^[63], 它可以反映土壤的有机质组成以及质量程度等^[64]。RDA 分析中, 轴 1 和轴 2 的物种与环境因子相关系数分别为 0.945 和 0.763, 表明池杉生态化学计量特征与土壤性质密切相关, 植物体内 C、N、P 含量的变化会影响土壤养分含量和 C:N:P 化学计量比, 因为植物通过凋落物和根际沉积为土壤提供了丰富的基质^[65-66]。大多数植物营养物质受限于其在土壤中的可利用性^[22, 67], 尤其是在热带森林中, 植物 C、N、P 的动态主要受土壤 P 供应的影响^[68]。DS 组和 SS 组的土壤 C、N、P 含量差异不显著, 均显著高于 MS 组, 出现这样的原因可能与 DS 组和 SS 组存储养分的能力较好, 出现富集等现象, 也有可能是因为淹水期 MS 组侵蚀冲刷较大, 导致营养元素流失, 这有待于后续进一步观察研究。有研究表明, 植被恢复年限较短(约 12 年之内)的生态系统通常缺乏大气来源的元素, 特别是 N 元素, 但富含岩石衍生元素, 如 P 元素^[69]。本研究中, C、N 含量远远低于全球及中国陆地土壤平均 C、N 含量, P 含量与我国的土壤平均值相当^[70], 主要原因可能与土壤中 P 的主要来源有关, 因为 P 是岩石衍生元素, 并且不能直接从土壤中大量获得^[71]; 如果 P 不足会阻碍含 P 化合物(即 DNA 和 ATP)的合成, 从而限制植物的生长^[72]。

各水淹处理组的表层土壤元素比值维持相对稳定, 这主要因为植物和土壤 C、N、P 元素之间的强烈耦合关系, 使它们对环境的响应几乎是同步的。有研究表明, 土壤 C/N 比值大于 30 表示硝酸盐淋溶风险较低; 土壤 C/N 比值小于 30 表示硝酸盐淋溶风险较高^[73]。在本研究中, 三个水淹处理组的土壤 C/N 比值均远远小于 30, 可见三峡库区消落带土壤硝酸盐淋溶风险较高。土壤 C/P 比值通常被认为是土壤 P 矿化能力的标志, 也是衡量微生物矿化土壤有机物质释放 P 或从环境中吸收固持 P 潜力的一种指标^[74], 较高的 C/P 比值是 P 有效性低的一个重要指标。P 的浓度和有效性可以抑制含磷化合物(即 DNA, RNA, ATP, NADPH 和 NADP⁺)的合成^[72], 这样的结果会改变光合作用、N 固定和植物的其他生理过程^[75-76], 最终导致植物生长的变化。土壤 C/P 比值为 MS 组<SS 组<DS 组, 表明 SS 组和 MS 组土壤中的有效 P 含量相对较高, 有利于植物的生长^[77], 可能原因是在消落区重建植被之后, 土壤团聚结构得到改善^[78], 以及取样时间 7 月正值土壤温度较高, 导致岩石砂土等风化所致。土壤 N/P 比可用作氮饱和的诊断指标。土壤 N/P 比值为 SS 组<MS 组<DS 组, 介于 1.48—2.03 g/kg, 平均值为 1.67 g/kg, 远低于我国土壤 N/P 比的平均值(3.9 g/kg)^[64], 说明该消落带地区土壤 N 元素比较匮乏, 与前面得出池杉生长可能受 N 元素限制以及土壤硝酸盐淋溶风险较高的结果等一致。由此回答了我们前面的科学问题“池杉的生长是否受到 N、P 元素限制?”。

3.4 池杉生态化学计量内稳性特征

植物在长期水淹胁迫过程中逐渐形成了较强的适应能力, 当外界环境发生变动时, 有机体能保持其化学元素组成的稳定性而适应该水文环境^[79], 生态化学内稳性正是反映了当生物体对其周围环境作出反应时许

多潜在生理和生化调整的结果。生态化学计量学稳定性的大小与植物的适应策略以及对环境适应性的强弱有关,在生态系统中植物群落的生态化学计量学稳定性越高所占的优势就越大。总体来看,池杉的生态化学计量学稳定性较强。这与 Persson 等^[31]研究的一致,他们认为内稳性较强的植物,养分利用方式较为保守,在多变贫瘠的环境中也能维持机体的生长。池杉枝条、叶片、根系与实生土壤的 C 元素稳定性较好,表明池杉体内的 C 元素充足,尽管 C 元素的来源有大气中的 CO₂,但是从生态化学计量学的角度来看,其植物体内的 C 元素仍然遵循生态内稳性理论。在三峡库区淹水的条件下,当 O₂ 的供应受到限制时会发生反硝化作用,反硝化作用使硝酸盐还原成 N₂ 和 N₂O,从而降低了土壤中氮素营养的含量^[80-81]。P 元素稳定性大于 N 元素,这与 Yu 等^[40]和庾强^[82]的研究结果不一致,可能是由于池杉在生长旺盛期利用 N 元素来进行光合作用等活动。

池杉细根是主要与土壤进行接触并进行养分交换的器官^[83],所以植物的细根会很快感应到土壤环境的变化。与粗根相比,细根结构更为复杂,具有较高的生理活性^[84],且在贫瘠多变的土地上,大部分植物细根集中在表层土壤中。本研究中,根系的稳定性较低,C/P 比值和 N/P 比值甚至出现弱敏感型,这可能与细根寿命较短,以及距离同化器官较远等有关。幼嫩细根的生长首先出现于根原基,未成熟的细胞体积增大并分裂,细胞中的酶系统非常活跃,呼吸和代谢作用等活动加强,很快变成成熟的细根,使其处于不断更新的状态。而在细根整个代谢过程中,P 元素对细胞分裂等生物生长至关重要,因此会导致细根部分的 P 元素变动或者移动性比较强,出现敏感型。由此说明,在消落带植被修复重建时应尽可能地减少对池杉细根的损伤,以此来减少元素的损失。此外,三峡水库在退水期间会带走大量的凋落物,从而使该区域土壤营养元素流失,因此应合理利用凋落物的分解来维持该区域的养分平衡。尽管如此,但池杉幼林仍在三峡库区这种特定的水文节律下生长良好,这证明其仍然遵循生态内稳性理论,这种独特的机制使池杉能够适应环境,并加强了我们对三峡库区消落带地区碳氮磷化学计量学的理解。

地上部分 C、N、P 元素及其比值的稳定性整体较地下部分强,与 Garrish 等^[85]、Minden 和 Kleyer^[86]、Schreeg 等^[87]研究灌木植物和乔木幼苗叶片的化学计量内稳性高于根系基本一致,反映出其保持自身体内化学组成相对恒定的能力,这极有可能是池杉适应三峡消落带的一种生长策略,即在养分限制的条件下,池杉对其生长过程中地上与地下部分器官养分分配的平衡,通过内稳性较低的地下部分(根系)对养分的吸收、贮存来维持地上部分(枝条、叶片)较高的内稳性^[40],从而使植物能够稳定、健康生长,以应对接下来的水淹逆境,使其在变化的环境中占有优势,最终成为三峡库区消落带适宜生长的优势树种。

4 结论

本研究通过利用原位实验来评价三峡库区消落带恢复期适生木本植物池杉及其实生土壤 C、N、P 含量及化学计量比的特征,发现在经历了 6 个水文节律周期后,水淹是影响池杉生长的主要因素,对池杉生态化学计量特征影响较小;池杉各组分能够对水位变化做出积极的响应,保持稳定的生态化学计量特征,能够有效权衡池杉各个器官中元素的含量配比。RDA 分析表明池杉生态化学计量特征及生长指标与土壤性质密切相关。总体来看,池杉的生态化学稳定性较强,地上部分 C、N、P 元素及其比值的稳定性较地下部分强。池杉在多变的消落带水文环境中能够维持体内的化学计量平衡以响应水淹,是三峡库区消落带适宜生长的优势树种。此外,本研究区域可能存在 N 元素的限制,可考虑拦截利用凋落物的分解积累土壤养分来改变该区域的生态问题,以维持整个生态系统的稳定和健康。

参考文献(References):

- [1] 苏维词,赵纯勇,杨华. 三峡库区消落带自然条件及其开发利用评价——以重庆库区为例. 地理科学, 2009, 29(2): 268-272.
- [2] 樊大勇,熊高明,张爱英,刘曦,谢宗强,李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. 植物生态学报, 2015, 39(4): 416-432.
- [3] Wu J G, Huang J H, Han X G, Gao X M, He F L, Jiang M X, Jiang Z G, Primack R B, Shen Z H. The Three Gorges Dam: an ecological perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(5): 241-248.

- [4] 谭淑端, 王勇, 张全发. 三峡水库消落带生态环境问题及综合防治. 长江流域资源与环境, 2008, 17(S1): 101-105.
- [5] 何丙辉. 重庆市三峡库区土壤侵蚀分级分类标准的探讨. 水土保持研究, 2003, 10(4): 63-65.
- [6] 李波, 袁兴中, 杜春兰, 肖红艳. 池杉在三峡水库消落带生态修复中的适应性. 环境科学研究, 2015, 28(10): 1578-1585.
- [7] 李昌晓. 三峡库区消落带适生树种在淹水变化条件下的生理生化适应性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2006: 20-29.
- [8] 邓斌. 高寒草地不同演替阶段植被变化和土壤碳氮磷的生态化学计量研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012: 27-31.
- [9] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002: 1183.
- [10] Lü X T, Reed S, Yu Q, He N P, Wang Z W, Han X G. Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2775-2784.
- [11] Geigenberger P. Response of plant metabolism to too little oxygen. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(3): 247-256.
- [12] 金茜, 王瑞, 周向睿, 周志宇, 卢鑫, 赵萍, 李金辉, 周媛媛. 水淹胁迫对紫穗槐生长及营养元素积累的影响. 草业科学, 2013, 30(6): 904-909.
- [13] Pezeshki S R, Delaune R D, Anderson P H. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. Journal of Plant Nutrition, 1999, 22(9): 1481-1494.
- [14] Li W, Cao T, Ni L Y, Zhu G R, Zhang X L, Fu H, Song X, Xie P. Size-dependent C, N and P stoichiometry of three submersed macrophytes along water depth gradients. Environmental Earth Sciences, 2015, 74(5): 3733-3738.
- [15] Li W, Cao T, Ni L Y, Zhang X L, Zhu G R, Xie P. Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an *in situ* experiment. Ecological Engineering, 2013, 61: 358-365.
- [16] Vitousek P M, Hättenschwiler S, Olander L, Allison S. Nitrogen and nature. Ambio, 2002, 31(2): 97-101.
- [17] Li H, Li J, He Y L, Li S J, Liang Z S, Peng C H, Polle A, Luo Z B. Changes in carbon, nutrients and stoichiometric relations under different soil depths, plant tissues and ages in black locust plantations. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(10): 2951-2964.
- [18] Cao Y, Chen Y M. Coupling of plant and soil C:N:P stoichiometry in black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on the Loess Plateau, China. Trees, 2017, 31(5): 1559-1570.
- [19] Jiang P P, Chen Y M, Cao Y. C:N:P stoichiometry and carbon storage in a naturally-regenerated secondary *Quercus variabilis* forest age sequence in the Qinling Mountains, China. Forests, 2017, 8(8): 281.
- [20] 贾国梅, 牛俊涛, 何立. 三峡库区不同植被对土壤碳氮磷生态化学计量学特征的影响. 湖北农业科学, 2016, 55(14): 3566-3568, 3573.
- [21] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252.
- [22] Bui E N, Henderson B L. C:N:P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. Plant and Soil, 2013, 373(1/2): 553-568.
- [23] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [24] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. New Phytologist, 2010, 186(3): 593-608.
- [25] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, Elser J J, De Ruiter P C. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. Ecology, 2004, 85(5): 1179-1192.
- [26] Liu C, Xiang W H, Lei P F, Deng X W, Tian D L, Fang X, Peng C H. Standing fine root mass and production in four Chinese subtropical forests along a succession and species diversity gradient. Plant and Soil, 2014, 376(1/2): 445-459.
- [27] Crawford R M M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(295): 145-159.
- [28] Wang W J, Qiu L, Zu Y G, Su D X, An J, Wang H Y, Zheng G Y, Sun W, Chen X Q. Changes in soil organic carbon, nitrogen, pH and bulk density with the development of larch (*Larix gmelinii*) plantations in China. Global Change Biology, 2011, 17(8): 2657-2676.
- [29] Pezeshki S R. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. Trees, 1991, 5(3): 180-186.
- [30] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [31] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. Oikos, 2010, 119(5): 741-751.
- [32] Xing W, Wu H P, Shi Q, Hao B B, Liu H, Wang Z X, Liu G H. Multielement stoichiometry of submerged macrophytes across Yunnan plateau lakes (China). Scientific Reports, 2015, 5: 10186.
- [33] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. Functional Ecology, 2003, 17(1): 121-130.

- [34] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [35] 胡婵娟, 傅伯杰, 靳甜甜, 刘国华. 黄土丘陵沟壑区植被恢复对土壤微生物生物量碳和氮的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(1): 45-50.
- [36] 马永跃, 王维奇. 闽江河口区稻田土壤和植物的 C、N、P 含量及其生态化学计量比. *亚热带农业研究*, 2011, 7(3): 182-187.
- [37] Lambers H, Mougél C, Jaillard B, Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 83-115.
- [38] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [39] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [40] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [41] Liu B X, Shao M A. Modeling soil-water dynamics and soil-water carrying capacity for vegetation on the Loess Plateau, China. *Agricultural Water Management*, 2015, 159: 176-184.
- [42] 常云妮, 钟全林, 程栋梁, 徐朝斌, 胡波, 张治. 尤溪天然米槠林植物碳氮磷的化学计量特征及其分配格局. *植物资源与环境学报*, 2013, 22(3): 1-10.
- [43] 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 韩文娟. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. *生态学报*, 2014, 34(15): 4223-4233.
- [44] Niinemets Ü, Tamm Ü. Species differences in timing of leaf fall and foliage chemistry modify nutrient resorption efficiency in deciduous temperate forest stands. *Tree Physiology*, 2005, 25(8): 1001-1014.
- [45] Saur E, Nambiar E K S, Fife D N. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 2000, 20(16): 1105-1112.
- [46] Niklas K J, Cobb E D. Biomass partitioning and leaf N, P-stoichiometry: comparisons between tree and herbaceous current-year shoots. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(11): 2030-2042.
- [47] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [48] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 765-771.
- [49] Reef R, Ball M C, Feller I C, Lovelock C E. Relationships among RNA: DNA ratio, growth and elemental stoichiometry in mangrove trees. *Functional Ecology*, 2010, 24(5): 1064-1072.
- [50] Qin J, Xi W M, Rahmlow A, Kong H Y, Zhang Z, Shangguan Z P. Effects of forest plantation types on leaf traits of *Ulmus pumila* and *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2016, 97: 416-425.
- [51] Tian D, Li P, Fang W J, Xu J, Luo Y K, Yan Z B, Zhu B, Wang J J, Xu X N, Fang J Y. Growth responses of trees and understory plants to nitrogen fertilization in a subtropical forest in China. *Biogeosciences*, 2017, 14(14): 3461-3469.
- [52] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 363-392.
- [53] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [54] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 131-139.
- [55] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 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. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.
- [56] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer, 2008: 5-17.
- [57] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159-166.
- [58] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 587-595.
- [59] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [60] Koerselman W, Meuleman F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [61] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J B, Makino W, Markow T A, Watts T, Hobbie S E, Fagan W F, Schade J, Hood J M, Sterner R W.

- Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2010, 6(10): 936-943.
- [62] 王凯博, 上官周平. 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化. *生态学报*, 2011, 31(17): 4985-4991.
- [63] Sardans J, Rivasubach A, Peñuelas J. Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(11): 2024-2034.
- [64] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [65] Peichl M, Leava N A, Kiely G. Above- and belowground ecosystem biomass, carbon and nitrogen allocation in recently afforested grassland and adjacent intensively managed grassland. *Plant and Soil*, 2012, 350(1/2): 281-296.
- [66] Wang G L, Liu G B, Xu M X. Above- and belowground dynamics of plant community succession following abandonment of farmland on the Loess Plateau, China. *Plant and Soil*, 2009, 316(1/2): 227-239.
- [67] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1): 107-118.
- [68] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 10849-10850.
- [69] Zhang W, Zhao J, Pan F J, Li D J, Chen H S, Wang K L. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in southwest China. *Plant and Soil*, 2015, 391(1/2): 77-91.
- [70] 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. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [71] Walker T W, Syers J K. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 1976, 15(1): 1-19.
- [72] Pii Y, Mimmo T, Tomasi N, Terzano R, Cesco S, Crecchio C. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(4): 403-415.
- [73] Gundersen P, Callesen I, de Vries W. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor CN ratios. *Environmental Pollution*, 1998, 102(1 Suppl 1): 403-407.
- [74] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 李娅芸, 程曼, 安韶山. 陕北黄土高原土壤性质及其生态化学计量的纬度变化特征. *自然资源学报*, 2015, 30(5): 870-879.
- [75] Ren C J, Zhao F Z, Kang D, Yang G H, Han X H, Tong X G, Feng Y Z, Ren G X. Linkages of C:N:P stoichiometry and bacterial community in soil following afforestation of former farmland. *Forest Ecology and Management*, 2016, 376: 59-66.
- [76] Xiao G L, Li T X, Zhang X Z, Yu H Y, Huang H G, Gupta D K. Uptake and accumulation of phosphorus by dominant plant species growing in a phosphorus mining area. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, 171(1/3): 542-550.
- [77] 王建林, 钟志明, 王忠红, 陈宝雄, 余成群, 胡兴祥, 沈振西, 大次卓嘎, 张宪洲. 青藏高原高寒草原生态系统土壤碳氮比的分布特征. *生态学报*, 2014, 34(22): 6678-6691.
- [78] Watts C J. The effect of organic matter on sedimentary phosphorus release in an Australian reservoir. *Hydrobiologia*, 2000, 431(1): 13-25.
- [79] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177(2): 139-149.
- [80] Knowles R. Denitrification. *Microbiological reviews*, 1982, 46(1): 43-70.
- [81] Smith K A, Ball T, Conen F, Dobbie K E, Massheder J, Rey A. Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil physical factors and biological processes. *European Journal of Soil Science*, 2003, 54(4): 779-791.
- [82] 庾强. 内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2009: 33-38.
- [83] Block R M A, Van Rees K C J, Knight J D. A review of fine root dynamics in *Populus* plantations. *Agroforestry Systems*, 2006, 67(1): 73-84.
- [84] 王向荣, 谷加存, 梅莉, 韩有志, 于水强, 史建伟, 于立忠. 水曲柳和落叶松细根形态及母根与子根比例关系. *生态学报*, 2006, 26(6): 1686-1692.
- [85] Garrish V, Cernusak L A, Winter K, Turner B L. Nitrogen to phosphorus ratio of plant biomass versus soil solution in a tropical pioneer tree, *Ficus insipida*. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(13): 3735-3748.
- [86] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. *Plant Biology*, 2014, 16(5): 897-907.
- [87] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, Turner B L. Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology*, 2014, 95(8): 2062-2068.