

DOI: 10.20103/j.stxb.202504160904

吴旭,余文炜,马宝红,姜如梦,魏晓兰,栾新龙,牛耀彬.黄土丘陵区典型人工混交林共存植物生态化学计量特征及其异速增长关系.生态学报, 2025, 45(24): 12183-12195.

Wu X, Yu W W, Ma B H, Jiang R M, Wei X L, Luan X L, Niu Y B. Ecological stoichiometric characteristics and allometric relationships of coexisting plants in the typical artificial mixed plantations in loess hilly region. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(24): 12183-12195.

# 黄土丘陵区典型人工混交林共存植物生态化学计量特征及其异速增长关系

吴 旭<sup>1,2</sup>, 余文炜<sup>1</sup>, 马宝红<sup>1</sup>, 姜如梦<sup>1</sup>, 魏晓兰<sup>1</sup>, 栾新龙<sup>1</sup>, 牛耀彬<sup>1,2,\*</sup>

1 山西农业大学资源环境学院, 太谷 030801

2 山西农业大学土壤健康山西省实验室, 太原 030031

**摘要:**解析人工混交林共存植物器官与种间碳(C)、氮(N)、磷(P)及其计量特征,不仅有助于阐明植物养分分配策略及其环境响应机制,而且对区域人工林生态系统稳定群落的构建具有重要意义。以黄土丘陵区典型人工沙棘(*Hippophae rhamnoides*) + 油松(*Pinus tabulaeformis*)( $H_rP_t$ )、沙棘+刺槐(*Robinia pseudoacacia*)混交林( $H_rR_p$ )及沙棘( $H_r$ )、油松( $P_t$ )、刺槐( $R_p$ )纯林为对象,采用生态化学计量学方法,分析叶、枝、细根C、N、P计量特征,采用变异系数(CV)量化器官间和种间的差异,并结合异速增长方程和斜率检验探究C-N、C-P、N-P间异速增长关系。结果表明:(1)相比 $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$ 叶N与P含量分别增加8.42%和19.65%, C:P降低14.58%( $P<0.05$ );相比 $R_p$ ,  $H_rR_p(R_p)$ 叶、枝和细根的C含量分别降低8.94%、4.60%和6.64%( $P<0.05$ );相比 $H_r$ ,  $H_rP_t(H_r)$ 和 $H_rR_p(H_r)$ 细根N含量分别降低9.81%和11.52%( $P<0.05$ ),表明沙棘油松混交通过“N共享”提升油松N、P获取能力,而沙棘刺槐混交形成“N冗余”,刺槐C分配由储存向共生倾斜。(2)相比 $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$ 叶C含量CV降低( $P<0.05$ );相比 $R_p$ ,  $H_rR_p(R_p)$ 叶、枝、细根C含量CV增加( $P<0.05$ );与 $H_r$ 相比,  $H_rP_t(H_r)$ 叶C含量CV降低,  $H_rR_p(H_r)$ 枝P含量与细根C:P、N:P的CV降低( $P<0.05$ ),表明沙棘油松混交有利于提高生态系统C内稳性,而沙棘刺槐混交虽有助于提高沙棘的C内稳性,但刺槐C内稳性却下降。(3) $P_t$ 与 $H_rP_t(P_t)$ 的枝和细根C-N呈负异速增长( $P<0.05$ ); $R_p$ 与 $H_rR_p(R_p)$ 的叶C-N-P及细根C-N呈正异速增长,  $R_p$ 枝N-P呈负异速增长( $P<0.05$ ),  $H_rR_p(R_p)$ 呈等速增长;  $H_r$ 叶C-N呈负异速增长, C-P呈等速增长, N-P呈正异速增长( $P<0.05$ ),而 $H_rP_t(H_r)$ 叶C-N呈等速增长,叶C-P和枝N-P呈正异速增长( $P<0.05$ ),  $H_rR_p(H_r)$ 叶C-N、枝N-P呈等速增长,表明沙棘油松混交有利于协调油松枝和细根C、N分配并增强沙棘P协同性,而沙棘刺槐混交仅缓解刺槐枝N、P负异速矛盾;综上,沙棘油松混交林通过养分协同表现出更稳定、高效的种间资源互补机制。研究结果可为区域人工林养分调控管理措施的制定与优化提供科学依据。

**关键词:**黄土丘陵区;人工混交林;共存植物;生态化学计量;异速增长;分配策略

## Ecological stoichiometric characteristics and allometric relationships of coexisting plants in the typical artificial mixed plantations in loess hilly region

WU Xu<sup>1,2</sup>, YU Wenwei<sup>1</sup>, MA Baohong<sup>1</sup>, JIANG Rumeng<sup>1</sup>, WEI Xiaolan<sup>1</sup>, LUAN Xinlong<sup>1</sup>, NIU Yaobin<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Resources and Environment, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China

2 Soil Health Laboratory in Shanxi Province, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, China

**Abstract:** Analyzing carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), and their stoichiometric characteristics among coexisting plant organs and between species in artificial mixed plantations not only elucidated plant nutrient allocation

**基金项目:**山西省基础研究计划项目(20210302124373, 20210302124074);国家自然科学基金项目(42207397);山西农业大学教学改革项目(JG-202214)

收稿日期:2025-04-16; 网络出版日期:2025-09-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 15529021275@163.com

strategies and environmental response mechanisms but also played a crucial role in constructing stable communities within regional artificial plantation ecosystems. This study focused on typical artificial mixed plantations in the Loess Hilly Region, including mixed plantations of *Hippophae rhamnoides* and *Pinus tabulaeformis* ( $H_rP_t$ ), *H. rhamnoides* and *Robinia pseudoacacia* ( $H_rR_p$ ), as well as pure plantations of *H. rhamnoides* ( $H_r$ ), *P. tabulaeformis* ( $P_t$ ), and *R. pseudoacacia* ( $R_p$ ). Utilizing ecological stoichiometry methods, we analyzed the stoichiometric traits of C, N, and P in leaves, branches, and fine roots. We quantified intra-organ and interspecific differences using the coefficient of variation (CV) and examined allometric relationships (C-N, C-P, N-P) through allometric equations and slope tests. The results showed that: (1) Compared with  $P_t$ , the contents of N and P in  $H_rP_t(P_t)$  leaves increased by 8.42% and 19.65% respectively, and C:P decreased by 14.58% ( $P<0.05$ ); Compared with  $R_p$ , the C contents of leaves, branches and fine roots of  $H_rR_p(R_p)$  decreased by 8.94%, 4.60%, and 6.64% respectively ( $P<0.05$ ); Compared with  $H_r$ , the N content of fine roots in  $H_rP_t(H_r)$  and  $H_rR_p(H_r)$  decreased by 9.81% and 11.52% respectively ( $P<0.05$ ), indicating that the mixed plantation of *H. rhamnoides* and *P. tabulaeformis* enhanced the N and P acquisition capabilities of *P. tabulaeformis* through N sharing, while the mixed plantation of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia* formed N redundancy, and the C distribution of *R. pseudoacacia* shifted from storage to symbiosis. (2) Compared with  $P_t$ , the CV of C content in  $H_rP_t(P_t)$  leaves decreased; compared with  $R_p$ , the C content CV in the leaves, branches and fine roots of  $H_rR_p(R_p)$  increased ( $P<0.05$ ). Compared with  $H_r$ , the CV of C content in  $H_rP_t(H_r)$  leaves decreased, and the CV of P content in  $H_rR_p(H_r)$  branches and C:P, N:P in fine roots decreased ( $P<0.05$ ). This indicated that mixed plantation of *H. rhamnoides* and *P. tabulaeformis* was beneficial to improving the internal stability of C in the ecosystem, while mixed plantation of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia* helped improve the internal stability of C in *H. rhamnoides*, but reduced the internal stability of C in *R. pseudoacacia*. (3) The C-N of branches and fine roots of  $P_t$  and  $H_rP_t(P_t)$  showed negative allometric growth ( $P<0.05$ ); The leaf C-N-P and fine root C-N of  $R_p$  and  $H_rR_p(R_p)$  showed positive allometric growth, the branch N-P of  $R_p$  showed negative allometric growth ( $P<0.05$ ), and  $H_rR_p(R_p)$  showed isometric growth. The C-N of  $H_r$  leaves showed negative allometric growth, C-P showed isometric growth, and N-P showed positive allometric growth ( $P<0.05$ ), while the C-N of  $H_rP_t(H_r)$  leaves showed isometric growth, leaf C-P and branch N-P showed positive allometric growth ( $P<0.05$ ), and the C-N and branch N-P of  $H_rR_p(H_r)$  leaves showed isometric growth. This indicated that the mixed plantation of *H. rhamnoides* and *P. tabulaeformis* was conducive to coordinating the distribution of C and N in the branches and fine roots of *P. tabulaeformis* and enhanced the synergy of P in *H. rhamnoides*, while the mixed plantation of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia* only alleviated the negative heterocyst contradiction of N and P in *R. pseudoacacia* branches. In conclusion, the mixed plantation of *H. rhamnoides* and *P. tabulaeformis* exhibited a more stable and efficient interspecific resource complementarity mechanism through nutrient synergy. The research results could provide a scientific basis for formulating and optimizing nutrient regulation strategies in regional plantation ecosystems.

**Key Words:** loess hilly region; artificial mixed plantation; coexisting plants; ecological stoichiometry; allometric growth; allocation strategy

植被措施是黄土丘陵区生态恢复和水土流失治理的重要举措<sup>[1]</sup>。经过几十年的生态治理,尤其在退耕还林还草工程的持续推进下,该区域不仅实现了人工植被的大幅增加,更有效控制了水土流失,使得生态环境质量得到显著提升<sup>[2]</sup>。然而,近年来,区域人工林生态系统出现林木生产力降低、局部功能衰退、自我更新能力下降等问题,使得人工林可持续性面临新的挑战,难以满足经济社会日益增长和新时期人们对美好生活向往的多方面需求。究其原因,与造林初期可供选择树种较少,形成高密度单一树种的纯林息息相关。营造混交林是克服人工纯林诸多弊端现阶段最有效办法,作为改善人工林生态退化,提高人工林稳定性和可持续性的重要手段,已成为现代人工林发展的必然趋势<sup>[3]</sup>。经过长期造林实践,非豆科固氮树种沙棘(*Hippophae*

*rhammoides*) 因具有抗旱性强、耐土壤瘠薄、固氮肥土等优势,多与其它树种进行混交造林在黄土高原被广泛应用<sup>[4]</sup>。目前,有关沙棘混交林的研究大多集中在光合生理特性以及林地水文效应等,而在固氮树种纯林或非固氮树种纯林中,沙棘的引入如何影响人工混交林植物器官间养分分配格局和利用策略仍不清楚<sup>[5-6]</sup>。

氮(N)、磷(P)等营养元素是维持植物生存和生长的重要元素,与结构性元素碳(C)相互作用,在植物生长过程中协同变化,发挥着重要的调控功能<sup>[7]</sup>。植物叶、枝和细根等器官的专一化功能需求,导致 N、P 资源分配产生分异特征和权衡效应<sup>[8]</sup>。叶通过光合 C 同化驱动养分合成,枝构建物质传输通道并协调源—库分配,根特别是细根介导土壤水分、养分等资源高效吸收,三者通过协同互作实现植物资源获取—运输—利用的全链条优化<sup>[9-10]</sup>。C、N、P 生态化学计量特征可反映器官内稳性及其相互关系,对揭示植物生长速率差异、评估养分利用效能、判别关键限制性元素具有重要意义<sup>[11]</sup>。研究表明,相比叶和细根,枝具有更高的 C 含量<sup>[12]</sup>,但也有研究发现,叶作为固 C 的重要器官,C 含量高于其他器官<sup>[13]</sup>。此外,Yan 等<sup>[14]</sup>研究表明常绿阔叶植物通过枝储存养分以延长叶寿命,其 N、P 投资高于叶和细根,但也有研究结果发现叶的 N、P、N:P 在器官水平上均居最高<sup>[15]</sup>。综上,现有研究中对于 C、N、P 在植物器官间的分配机制尚不完全清晰,且已有研究多集中于纯林。此外,由于混交林种间对光能、养分等资源分配和利用不同,且相互影响,从而形成种间多层次、多方面复杂关系<sup>[16]</sup>。因此,对人工混交林共存植物器官间养分分配策略还需要进一步深入研究。

通过异速增长理论模型可量化植物器官间养分分配规律<sup>[17]</sup>。即用同一器官的元素含量对数值间的相关关系,衡量树种间不同元素利用的趋同和趋异程度<sup>[18]</sup>。研究表明,不同演替阶段灌木器官 N、P 的异速增长关系普遍存在,呈显著正相关关系,采取保守分配策略适应环境和满足自身生长发育的需要<sup>[19]</sup>。但有关乔木 C、N、P 异速增长关系的研究较少,混交林共存植物如何适应外界环境等研究仍缺乏数据。此外,黄土丘陵区气候干旱,土壤贫瘠,生态环境脆弱等不利因素必然致使该区域混交林种间养分关系更具特殊性,因此,亟需开展黄土丘陵区人工混交林共存植物 C、N、P 器官间分配特征及其环境适应策略的研究,以期为区域植被恢复与重建提供理论基础。

鉴于此,本研究以黄土丘陵区广泛种植沙棘+油松(*Pinus tabulaeformis*)混交林( $H_rP_t$ )、沙棘+刺槐(*Robinia pseudoacacia*)混交林( $H_rR_p$ )为研究对象,以沙棘纯林( $H_r$ )、油松纯林( $P_t$ )、刺槐纯林( $R_p$ )为对照,结合生态化学计量学、变异系数和异速增长方程等理论与方法,对植物不同器官(叶、枝、细根)的 C、N、P 含量进行测定与分析,旨在:(1)阐明混交林种间、器官间的 C、N、P 含量及其计量比的差异和变异格局;(2)量化 C-N-P 异速增长关系,揭示混交林共存植物养分分配特征和生长策略。研究结果有利于深入认识混交植物对生长环境变化的适应性策略,为黄土丘陵区人工混交林营造和可持续经营管理提供重要的科学依据。

## 1 研究区概况

试验地选在陕西省安塞区境内的安塞国家生态实验站(36°51'30" N,109°19'23" E),海拔 1068—1309 m,属典型黄土丘陵沟壑区。该地区具有典型的暖温带半干旱气候,年均气温为 8.8℃,年平均降水量为(458±172.5)mm。其主要土壤类型为风积母质发育而成的黄绵土,土壤容重 1.15—1.35 g/cm<sup>3</sup>,pH 8.4—8.6。研究区内主要木本植物有沙棘、油松、刺槐、侧柏(*Platycladus orientalis*)等;草本植物主要有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)等。

基于实验站山地试验场野外长期固定监测林地,选取沙棘+油松( $H_rP_t$ )、沙棘+刺槐( $H_rR_p$ )混交林及沙棘( $H_r$ )、油松( $P_t$ )、刺槐( $R_p$ )纯林为研究对象。各样地均为 2000 年左右栽植的人工林,样地调查于生长季前进行(4 月),其基本特征见表 1。

## 2 研究方法

### 2.1 样品采集与处理

根据每个样地内每木检尺的结果,按照平均胸径/地径—平均树高-平均冠幅分别选取标准木 3 株,于生

长季(5—10月)每月月末采集各标准木的叶、枝、细根样品。用高枝剪在选取的标准木东西南北四个方向上采集两年生部分,将叶、枝分离后分别装袋;此外,以每株标准木为中心,按四分之一圆划分取样区,分别在0.5 m、1.0 m、1.5 m、2.0 m的弧线上等距布设3个取样点,采用内径9 cm的根钻按10 cm土层间隔钻取土样,挑选细根样品(根据前期调查,取样深度为2 m)。同一株标准木不同器官分别混合均匀取样,每个样品约取300 g。在室内,将分析样品置于85℃恒温下烘干至恒重,经粉碎机粉碎、过0.25 mm筛,用于C、N、P含量的测定。

表 1 样地基本特征  
Table 1 The basic characteristics of the sample plots

| 样地类型<br>Sample plots | 树种<br>Tree species            | 树高<br>Tree height/m | 胸径/地径<br>DBH/DGH/cm | 冠幅<br>Crown width/m <sup>2</sup> | 林分密度<br>Stand density/(株/hm <sup>2</sup> ) |
|----------------------|-------------------------------|---------------------|---------------------|----------------------------------|--|
| $H_r$                | 沙棘( <i>H. rhamnoides</i> )    | 3.46±0.12           | 5.96±0.33           | (2.40±0.12)×(2.29±0.11)          | 1733                                       |
| $P_t$                | 油松( <i>P. tabulaeformis</i> ) | 3.69±0.09           | 7.43±0.27           | (2.96±0.12)×(3.36±0.11)          | 1200                                       |
| $R_p$                | 刺槐( <i>R. pseudoacacia</i> )  | 7.59±0.65           | 9.40±1.50           | (4.36±0.39)×(4.24±0.32)          | 500  |
| $H_rP_t$             | 沙棘( <i>H. rhamnoides</i> )    | 3.08±0.14           | 5.43±0.33           | (2.01±0.09)×(2.04±0.11)          | 2650                                       |
|                      | 油松( <i>P. tabulaeformis</i> ) | 4.01±0.17           | 7.11±0.48           | (2.62±0.12)×(2.60±0.14)          |  |
| $H_rR_p$             | 沙棘( <i>H. rhamnoides</i> )    | 2.69±0.10           | 4.63±0.32           | (1.79±0.10)×(1.80±0.09)          | 1960                                       |
|                      | 刺槐( <i>R. pseudoacacia</i> )  | 5.92±0.52           | 7.80±1.02           | (3.36±0.35)×(3.25±0.34)          |  |

$H_r$ :沙棘纯林 Pure plantations of *H. rhamnoides*;  $P_t$ :油松纯林 Pure plantations of *P. tabulaeformis*;  $R_p$ :刺槐纯林 Pure plantations of *R. pseudoacacia*;  $H_rP_t$ :沙棘+油松混交林 Mixed plantations of *H. rhamnoides* and *P. tabulaeformis*;  $H_rR_p$ :沙棘+刺槐混交林 Mixed plantations of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia*; DBH:胸径 Diameter at breast height; DGH:地径, Diameter at ground height; 表中数据为平均值±标准差

分别采用重铬酸钾-外加热法(GB7857-7)、凯氏定氮法(KDY-9830, KETUO)和硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法(UV-2450 紫外分光光度计)测定植物器官C、N、P含量<sup>[16]</sup>。

2.2 数据处理与统计分析

纯林和混交林C、N、P、C:N、C:P、N:P的器官间变异用变异系数(CV)表达。CV越大,代表变量变异程度越大,计算公式如下:

$$CV(\%) = \frac{SD}{\bar{X}} \times 100 \tag{1}$$

式中,SD、 $\bar{X}$ 分别为某指标的标准差、平均值,CV≤20.0%属弱变异,20.0%<CV<50.0%属中等变异,CV≥50.0%属强变异。

纯林和混交林C、N、P间的异速增长关系采用异速增长方程计算,如公式(2)所示,将等式两边取对数转化后,即为公式(3):

$$y = ax^b \tag{2}$$

$$\log y = \log a + b \log x \tag{3}$$

式中,y和x分别代表纯林与混交林不同器官C、N或P含量,loga为标准主轴(SMA)回归常数,b为回归斜率。当b的95%置信区间(95% CI)包含1时,表明两种元素呈等速增长;反之为异速增长。当b>1时,表示y相对于x的线性增长速度更快;而当b<1时,则表示y相对于x的线性增长速度更慢。

采用SPSS 26.0软件对数据进行分析,用Origin 2022软件进行绘图。在对数据进行正态分布和方差齐性检验的基础上,采用单因素方差分析(ANOVA)对纯林与混交林中叶、枝、细根C、N、P含量及其计量比差异性进行检验。采用SMATR 2.0进行SMA回归分析。

3 结果

3.1 纯林和混交林不同器官C、N、P含量及其计量比

纯林和混交林叶、枝、细根C、N、P化学计量特征(图1)。叶C、N、P含量分别为(439.33—538.34 g/kg)、



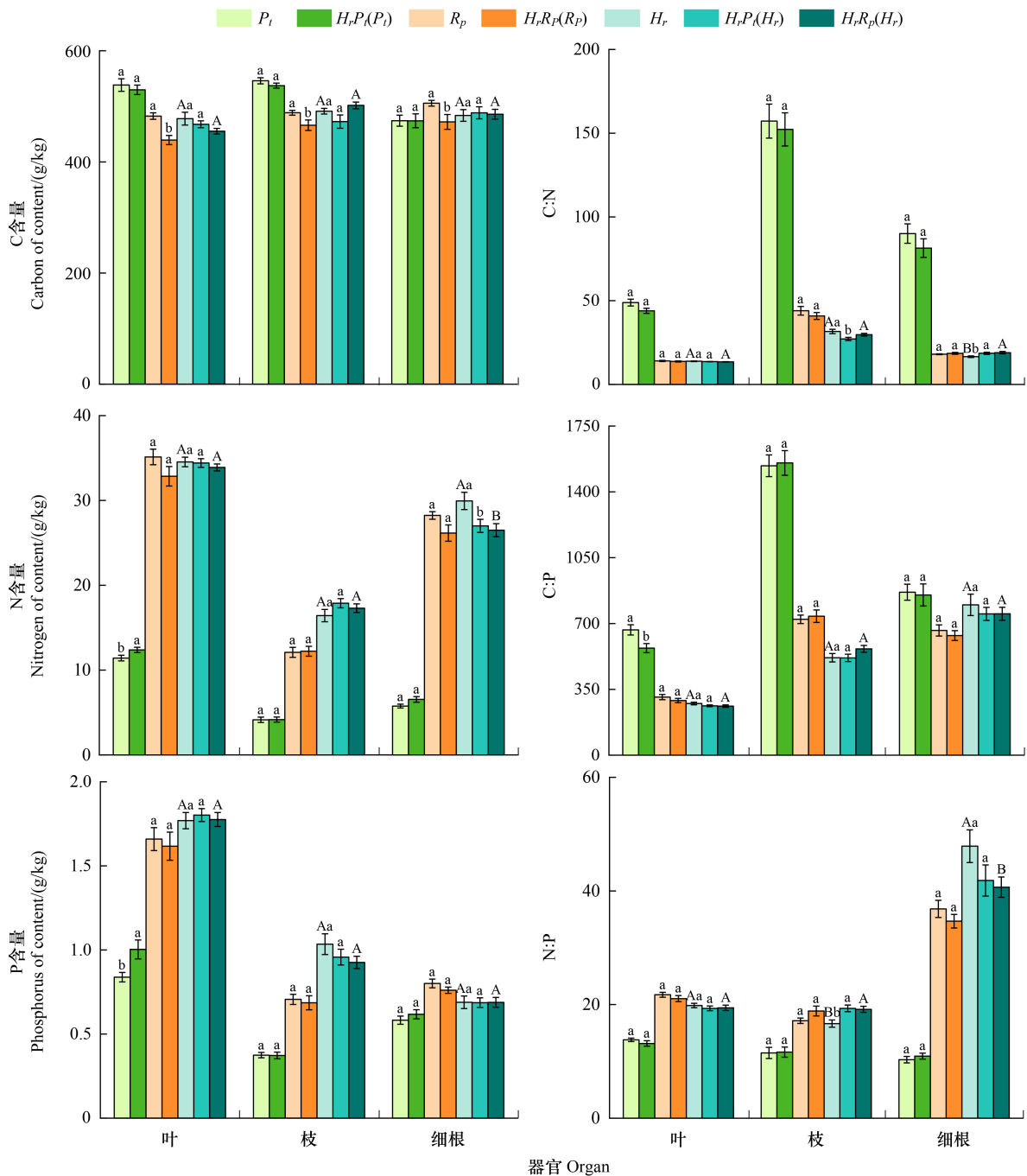


图1 纯林和混交林不同器官 C、N、P 含量及其计量比

Fig.1 C, N and P contents and their stoichiometric ratios in different organs of pure and mixed plantations

$P_t$ : 油松纯林;  $H_rP_t(P_t)$ : 沙棘+油松混交林中的油松;  $R_p$ : 刺槐纯林;  $H_rR_p(R_p)$ : 沙棘+刺槐混交林中的刺槐;  $H_r$ : 沙棘纯林;  $H_rP_t(H_r)$ : 沙棘+油松混交林中的沙棘;  $H_rR_p(H_r)$ : 沙棘+刺槐混交林中的沙棘; 不同小写字母表示同一器官纯林和混交林间差异显著, 不同大写字母表示同一器官  $H_r$  和  $H_rR_p(H_r)$  间差异显著 ( $P < 0.05$ )

(11.42—35.13 g/kg) 和 (0.84—1.80 g/kg), 枝 C、N、P 含量分别为 (466.01—545.97 g/kg)、(4.14—17.88 g/kg) 和 (0.37—1.03 g/kg), 细根 C、N、P 含量分别为 (472.04—505.60 g/kg)、(5.76—29.94 g/kg) 和 (0.58—0.80 g/kg)。相比  $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$  叶 N、P 含量分别增加 8.42% 和 19.65% ( $P < 0.05$ ); 相比  $R_p$ ,  $H_rR_p(R_p)$  叶、枝、细根的 C 含量分别降低 8.94%、4.60% 和 6.64% ( $P < 0.05$ )。相比  $H_r$ ,  $H_rP_t(H_r)$  和  $H_rR_p(H_r)$  细根 N 含量分别降低

9.81%和 11.52% ( $P < 0.05$ )。

叶 C:N、C:P、N:P 分别为 (13.46—48.87)、(260.93—666.28) 和 (13.16—21.74), 枝 C:N、C:P、N:P 分别为 (27.15—157.23)、(517.31—1553.93) 和 (11.49—19.33), 细根 C:N、C:P、N:P 分别为 (16.57—90.05)、(635.89—866.77) 和 (10.31—47.88)。相比  $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$  叶 C:P 降低 14.58% ( $P < 0.05$ )。相比  $H_r$ ,  $H_rP_t(H_r)$  枝 C:N 降低 14.13%, 细根 C:N 增加 12.15% ( $P < 0.05$ );  $H_rR_p(H_r)$  的枝 N:P 和细根 C:N 增加 15.06% 与 14.41%, 而细根 N:P 降低 17.74% ( $P < 0.05$ )。

混交林叶、枝、细根的 C:N:P 值(图 2 和图 3)。混交林中  $H_rP_t(H_r)$  不同器官的 C:N:P 分别为 260:19:1、493:19:1 和 711:39:1,  $H_rP_t(P_t)$  为 528:12:1、1442:11:1 和 767:11:1,  $H_rR_p(H_r)$  为 256:19:1、542:19:1 和 705:38:1;  $H_rR_p(R_p)$  为 272:20:1、679:18:1 和 620:34:1。

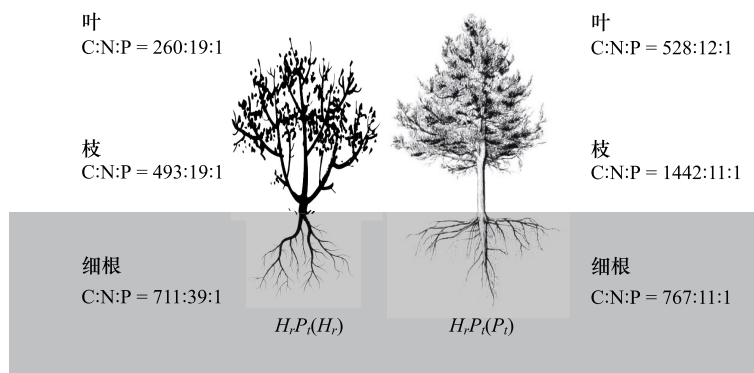


图 2  $H_rP_t$  不同器官 C:N:P 值

Fig.2 The C:N:P ratios in different organs of  $H_rP_t$

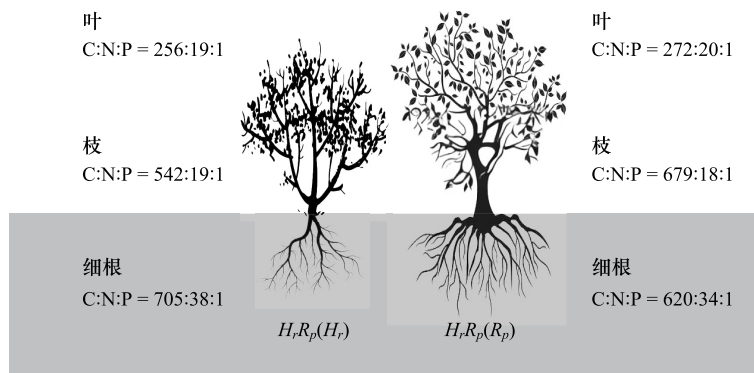


图 3  $H_rR_p$  不同器官 C:N:P 值

Fig.3 The C:N:P ratios in different organs of  $H_rR_p$

### 3.2 纯林和混交林不同器官 C、N、P 含量及其计量比的变异系数

叶、枝、细根 C、N、P 含量及其计量比的变异系数 CV 统计结果(表 2)。叶 C、N、P 含量 CV 分别为 (6.71%—14.44%)、(7.20%—21.00%) 和 (12.85%—33.55%); 枝 C、N、P 含量 CV 分别为 (4.98%—15.22%)、(17.70%—46.12%) 和 (23.83%—35.66%); 细根 C、N、P 含量 CV 分别为 (6.09%—16.95%)、(9.58%—30.23%) 和 (14.77%—32.57%)。与  $P_t$  相比,  $H_rP_t(P_t)$  叶 C 含量 CV 降低, 而 P 含量 CV 增加 ( $P < 0.05$ ); 与  $R_p$  相比,  $H_rR_p(R_p)$  叶、枝、细根的 C 含量和叶、细根的 N 含量以及枝 P 含量的 CV 增加 ( $P < 0.05$ ); 与  $H_r$  相比,  $H_rP_t(H_r)$  叶 C 含量 CV 降低, 枝 C 含量 CV 增加 ( $P < 0.05$ );  $H_rR_p(H_r)$  叶 C 含量和枝 P 含量 CV 降低 ( $P < 0.05$ )。

叶 C:N、C:P、N:P 变异系数分别为 (3.70%—24.99%)、(11.04%—27.03%) 和 (11.89%—22.03%); 枝 C:N、C:P、N:P 变异系数分别为 (15.79%—39.02%)、(18.81%—26.95%) 和 (16.74%—51.20%), 细根 C:N、C:P、N:P 变异系数分别为 (8.45%—40.97%)、(24.74%—42.70%) 和 (20.61%—35.98%)。与  $P_t$  相比,  $H_rP_t(P_t)$  细根 C:P 的 CV 增加 ( $P<0.05$ ); 与  $R_p$  相比,  $H_rR_p(R_p)$  枝 C:P 和 N:P 的 CV 增加 ( $P<0.05$ ); 与  $H_r$  相比,  $H_rP_t(H_r)$  细根 C:P 降低,  $H_rR_p(H_r)$  细根 C:P 和 N:P 均降低 ( $P<0.05$ )。

表 2 纯林和混交林不同器官 C、N、P 含量及其计量比的变异系数

Table 2 Coefficient of variation of C, N, P content and stoichiometric ratio in different organs of pure and mixed plantations

| 树种<br>Tree<br>species | C 含量变异系数<br>Coefficient of variation of C content/% |         |           | N 含量变异系数<br>Coefficient of variation of N content/% |         |           | P 含量变异系数<br>Coefficient of variation of P content/% |         |           |
|-----------------------|---|---------|-----------|---|---------|-----------|---|---------|-----------|
|                       | 叶   | 枝       | 细根        | 叶   | 枝       | 细根        | 叶   | 枝       | 细根        |
|                       | Leaf  | Branch  | Fine root | Leaf  | Branch  | Fine root | Leaf  | Branch  | Fine root |
| $P_t$                 | 12.58a  | 6.11a   | 12.51a    | 17.65a  | 46.12a  | 23.94a    | 20.32b  | 25.91a  | 24.80a    |
| $H_rP_t(P_t)$         | 9.61b   | 4.98a   | 15.78a    | 15.11a  | 42.91a  | 30.23a    | 33.55a  | 31.90a  | 26.28a    |
| $R_p$                 | 7.24b   | 5.33b   | 6.09b     | 15.65b  | 29.04a  | 9.58b     | 24.58a  | 25.58b  | 19.66a    |
| $H_rR_p(R_p)$         | 11.22a  | 12.06a  | 16.95a    | 21.00a  | 28.66a  | 21.95a    | 31.03a  | 36.72a  | 14.77a    |
| $H_r$                 | 14.44Aa   | 6.22Ab  | 13.09Aa   | 9.84Aa  | 26.36Aa | 20.47Aa   | 16.39Aa   | 35.66Aa | 32.57Aa   |
| $H_rP_t(H_r)$         | 7.92b   | 15.22a  | 13.38a    | 8.88a   | 18.18a  | 17.08a    | 12.85a  | 29.54a  | 24.83a    |
| $H_rR_p(H_r)$         | 6.71B   | 7.19A   | 10.86A    | 7.20A   | 17.70A  | 17.52A    | 14.04A  | 23.83B  | 25.56A    |
| 树种<br>Tree<br>species | C:N 变异系数<br>Coefficient of variation of C:N/%       |         |           | C:P 变异系数<br>Coefficient of variation of C:P/%       |         |           | N:P 变异系数<br>Coefficient of variation of N:P/%       |         |           |
|                       | 叶   | 枝       | 细根        | 叶   | 枝       | 细根        | 叶   | 枝       | 细根        |
|                       | Leaf  | Branch  | Fine root | Leaf  | Branch  | Fine root | Leaf  | Branch  | Fine root |
| $P_t$                 | 24.99a  | 38.75a  | 38.63a    | 24.43a  | 22.53a  | 29.44b    | 13.43a  | 51.20a  | 32.66a    |
| $H_rP_t(P_t)$         | 21.06a  | 39.02a  | 40.97a    | 25.50a  | 25.33a  | 41.23a    | 22.03a  | 45.67a  | 28.67a    |
| $R_p$                 | 15.68a  | 35.26a  | 8.45a     | 27.03a  | 18.81b  | 27.00a    | 11.97a  | 16.79b  | 24.70a    |
| $H_rR_p(R_p)$         | 13.97a  | 30.14a  | 18.69a    | 23.60a  | 26.95a  | 24.74a    | 15.08a  | 27.40a  | 20.61a    |
| $H_r$                 | 9.14Aa  | 24.33Aa | 17.48Aa   | 15.22Aa   | 25.55Aa | 42.70Aa   | 11.89Aa   | 22.93Aa | 35.98Aa   |
| $H_rP_t(H_r)$         | 3.70a   | 21.60a  | 21.52a    | 11.04a  | 22.79a  | 27.61b    | 12.89a  | 18.15a  | 29.75a    |
| $H_rR_p(H_r)$         | 5.70A   | 15.79A  | 22.40A    | 14.05A  | 19.57A  | 27.47B    | 14.78A  | 16.74A  | 26.41B    |

$H_rP_t(P_t)$ : 沙棘+油松混交林中的油松 *P. tabuliformis* in mixed plantations of *H. rhamnoides* and *P. tabuliformis*;  $H_rR_p(R_p)$ : 沙棘+刺槐混交林中的刺槐 *R. pseudoacacia* in mixed plantations of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia*;  $H_rP_t(H_r)$ : 沙棘+油松混交林中的沙棘 *H. rhamnoides* in mixed plantations of *H. rhamnoides* and *P. tabuliformis*;  $H_rR_p(H_r)$ : 沙棘+刺槐混交林中的沙棘 *H. rhamnoides* in mixed plantations of *H. rhamnoides* and *R. pseudoacacia*; 不同小写字母表示同一器官纯林和混交林间差异显著, 不同大写字母表示同一器官  $H_r$  和  $H_rR_p(H_r)$  间差异显著 ( $P<0.05$ )

### 3.3 纯林和混交林不同器官 C、N、P 含量异速增长关系

纯林和混交林叶、枝、细根 C、N、P 含量间异速增长关系 (表 3)。 $P_t$  与  $H_rP_t(P_t)$  枝和细根 C-N 均呈负异速增长 ( $P<0.05$ )。 $R_p$  与  $H_rR_p(R_p)$  叶 C-N、C-P、N-P 以及细根 C-N 均呈正异速增长且斜率差异显著 ( $P<0.05$ )。 $R_p$  枝 N-P 呈负异速增长 ( $P<0.05$ ),  $H_rR_p(R_p)$  呈等速增长。 $H_r$  叶 C-N 呈负异速增长 ( $P<0.05$ ), C-P 呈等速增长, N-P 呈正异速增长 ( $P<0.05$ ), 而  $H_rP_t(H_r)$  叶 C-N 呈等速增长, 叶 C-P 和枝 N-P 均呈正异速增长 ( $P<0.05$ );  $H_rR_p(H_r)$  叶 C-N、枝 N-P 呈等速增长。

## 4 讨论

### 4.1 混交林 C、N、P 含量及其计量比在器官间、种间的差异及其分配策略

混交林中沙棘和油松、沙棘和刺槐通过种间互作显著调控器官间 C、N、P 含量及其计量比 (图 1)。相比  $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$  叶 N 和 P 含量增加 8.42% 和 19.65% ( $P<0.05$ ), 这与达安等<sup>[20]</sup> 关于柠条锦鸡儿 (*Caragana korshinskii*) 与油松混交提高了叶 N、P 质量分数的研究结果一致, 表明油松沙棘混交林中固 N 植物和非固 N 植物间存在 N 共享<sup>[21]</sup>; 且沙棘可通过根瘤菌结瘤固定大气 N, 其根系分泌物可促进有机酸的分泌, 使根际土

表 3 纯林和混交林各器官 C、N、P 含量的异速增长关系

Table 3 The allometric relationship of C, N and P contents in different organs of pure and mixed plantations

| <i>x</i> , <i>y</i>              | 器官<br>Organs | 树种<br>Tree species                               | <i>n</i> | 斜率<br>Slope | 95%置信区间<br>95% Confidence interval | 截距<br>Intercept | <i>R</i> <sup>2</sup> | <i>P</i> |
|----------------------------------|--------------|--|----------|-------------|------------------------------------|-----------------|-----------------------|----------|
| <i>x</i> =log C, <i>y</i> =log N | 叶            | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | -1.414      | (-1.944, -1.029)                   | 4.909           | 0.140                 | 0.025    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | -1.731      | (-2.433, -1.232)                   | 5.800           | 0.010                 | 0.560    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | 2.214a      | (1.617, 3.031)                     | -4.398          | 0.160                 | 0.016    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | 1.978b      | (1.617, 2.420)                     | -3.716          | 0.661                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | 0.745Aa     | (0.587, 0.946)                     | -0.458          | 0.523                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 1.121b      | (0.965, 1.302)                     | -1.456          | 0.814                 | 0.000    |
|                                  | 枝            | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 1.103B      | (0.850, 1.432)                     | -1.403          | 0.426                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | -6.597a     | (-8.838, -4.924)                   | 18.629          | 0.275                 | 0.001    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | -8.103a     | (-10.880, -6.035)                  | 22.703          | 0.264                 | 0.001    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | 5.718       | (4.117, 7.940)                     | -14.305         | 0.080                 | 0.095    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | -1.942      | (-2.733, -1.380)                   | 6.248           | 0.002                 | 0.792    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | -3.787      | (-5.320, -2.696)                   | 11.392          | 0.013                 | 0.515    |
|                                  | 细根           | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | -0.852      | (-1.197, -0.607)                   | 3.520           | 0.011                 | 0.535    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 2.292       | (1.665, 3.156)                     | -4.956          | 0.130                 | 0.031    |
|                                  |              | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | -2.230      | (-3.081, -1.614)                   | 6.704           | 0.109                 | 0.049    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | -1.848      | (-2.398, -1.425)                   | 5.732           | 0.429                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | 1.446       | (1.051, 1.990)                     | -2.460          | 0.132                 | 0.029    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | 1.329       | (1.011, 1.748)                     | -2.140          | 0.367                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | 1.478       | (1.087, 2.010)                     | -2.495          | 0.199                 | 0.006    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | -5.309      | (-7.458, -3.779)                   | 15.594          | 0.011                 | 0.538    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | -1.681      | (-2.366, -1.195)                   | 5.929           | 0.000                 | 0.944    |
|                                  | 叶            | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | 1.590       | (1.129, 2.238)                     | -4.421          | 0.000                 | 0.953    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | 3.002       | (2.133, 4.225)                     | -8.189          | 0.000                 | 0.941    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | 3.614a      | (2.646, 4.936)                     | -9.488          | 0.174                 | 0.011    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | 2.844b      | (2.270, 3.563)                     | -7.320          | 0.575                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | 1.276b      | (0.941, 1.732)                     | -3.173          | 0.210                 | 0.005    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 1.695a      | (1.272, 2.257)                     | -4.270          | 0.305                 | 0.000    |
| <i>x</i> =log C, <i>y</i> =log P | 枝            | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 2.219       | (1.594, 3.090)                     | -5.653          | 0.065                 | 0.132    |
|                                  |              | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | 3.951       | (2.890, 5.401)                     | -11.251         | 0.169                 | 0.013    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | -5.465      | (-7.685, -3.887)                   | 14.472          | 0.006                 | 0.661    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | 4.247       | (3.153, 5.722)                     | -11.580         | 0.247                 | 0.002    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | 2.310       | (1.670, 3.196)                     | -6.343          | 0.102                 | 0.058    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | 4.924       | (3.507, 6.915)                     | -13.255         | 0.014                 | 0.491    |
|                                  | 细根           | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 1.260       | (0.903, 1.757)                     | -3.393          | 0.055                 | 0.171    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 2.997       | (2.175, 4.129)                     | -8.134          | 0.125                 | 0.035    |
|                                  |              | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | -1.898      | (-2.652, -1.359)                   | 4.827           | 0.046                 | 0.210    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | -1.771      | (-2.372, -1.323)                   | 4.504           | 0.277                 | 0.001    |
|                                  |              | <i>R<sub>p</sub></i>                             | 54       | -3.440      | (-4.715, -2.509)                   | 9.192           | 0.154                 | 0.018    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(R<sub>p</sub>)</i> | 54       | -0.842      | (-1.181, -0.600)                   | 2.122           | 0.018                 | 0.434    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub></i>                             | 54       | -2.690      | (-3.742, -1.935)                   | 7.026           | 0.072                 | 0.115    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | 1.851       | (1.321, 2.593)                     | -5.146          | 0.028                 | 0.326    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>R<sub>p</sub>(H<sub>r</sub>)</i> | 54       | -2.355      | (-3.315, -1.673)                   | 6.145           | 0.000                 | 0.998    |
|                                  | 叶            | <i>P<sub>t</sub></i>                             | 54       | 1.124       | (0.887, 1.424)                     | -1.266          | 0.531                 | 0.000    |
|                                  |              | <i>H<sub>r</sub>P<sub>t</sub>(P<sub>t</sub>)</i> | 54       | 1.734       | (1.240, 2.424)                     | -1.903          | 0.041                 | 0.238    |



续表

| $x, y$ | 器官<br>Organs | 树种<br>Tree species | $n$ | 斜率<br>Slope | 95%置信区间<br>95% Confidence interval | 截距<br>Intercept | $R^2$ | $P$   |
|--------|--------------|--------------------|-----|-------------|------------------------------------|-----------------|-------|-------|
|        | 枝            | $R_p$              | 54  | 1.633a      | (1.501, 1.775)                     | -2.309          | 0.942 | 0.000 |
|        |              | $H_r R_p(R_p)$     | 54  | 1.438b      | (1.224, 1.689)                     | -1.978          | 0.785 | 0.000 |
|        |              | $H_r$              | 54  | 1.712a      | (1.339, 2.190)                     | -2.389          | 0.491 | 0.000 |
|        |              | $H_r P_i(H_r)$     | 54  | 1.512b      | (1.107, 2.064)                     | -2.068          | 0.176 | 0.011 |
|        |              | $H_r R_p(H_r)$     | 54  | 2.012       | (1.443, 2.805)                     | -2.831          | 0.057 | 0.160 |
|        |              | $P_i$              | 54  | 0.599       | (0.431, 0.832)                     | -0.786          | 0.080 | 0.094 |
|        |              | $H_r P_i(P_i)$     | 54  | 0.675       | (0.493, 0.924)                     | -0.840          | 0.159 | 0.016 |
|        |              | $R_p$              | 54  | 0.743b      | (0.590, 0.936)                     | -0.953          | 0.552 | 0.000 |
|        |              | $H_r R_p(R_p)$     | 54  | 1.190a      | (0.882, 1.605)                     | -1.462          | 0.241 | 0.002 |
|        |              | $H_r$              | 54  | 1.300       | (0.998, 1.693)                     | -1.571          | 0.412 | 0.000 |
|        |              | $H_r P_i(H_r)$     | 54  | 1.479       | (1.129, 1.937)                     | -1.876          | 0.385 | 0.000 |
|        |              | $H_r R_p(H_r)$     | 54  | 1.307       | (0.996, 1.717)                     | 1.655           | 0.374 | 0.000 |
|        | 细根           | $P_i$              | 54  | 0.851       | (0.615, 1.179)                     | -0.882          | 0.099 | 0.062 |
|        |              | $H_r P_i(P_i)$     | 54  | 0.958       | (0.724, 1.269)                     | -0.989          | 0.333 | 0.000 |
|        |              | $R_p$              | 54  | -2.379      | (-3.346, -1.691)                   | 3.341           | 0.004 | 0.698 |
|        |              | $H_r R_p(R_p)$     | 54  | 0.633       | (0.460, 0.872)                     | -1.014          | 0.129 | 0.032 |
|        |              | $H_r$              | 54  | 1.820       | (1.314, 2.520)                     | -2.858          | 0.096 | 0.066 |
|        |              | $H_r P_i(H_r)$     | 54  | 0.349       | (0.248, 0.491)                     | -0.644          | 0.001 | 0.897 |
|        |              | $H_r R_p(H_r)$     | 54  | 1.401       | (0.998, 1.967)                     | -2.160          | 0.014 | 0.490 |

$n$ :样本数 the number of samples;  $R^2$ :决定系数 Determination coefficient;  $P<0.05$ :异速增长关系达到显著水平;不同小写字母表示同一器官不同树种异速增长关系斜率差异显著,不同大写字母表示同一器官  $H_r$  和  $H_r R_p(H_r)$  间异速增长关系斜率差异显著 ( $P<0.05$ )

壤酸化,活化土壤中的难溶态 P,从而促进植物从土壤中吸收更多的 P<sup>[22]</sup>。此外,叶 C:N 和 C:P 作为重要生理指标,可反映植物生长速率,且成反比关系<sup>[23]</sup>。本研究中,相比  $P_i$ ,  $H_r P_i(P_i)$  叶 C:P 降低 ( $P<0.05$ ),这与李宜霖等<sup>[24]</sup>的研究结果一致,表明油松与沙棘混交造林有利于加快油松生长<sup>[25]</sup>。相比  $H_r$ ,  $H_r P_i(H_r)$  细根 N 含量降低 9.81%,其 C:N 增加 12.15% ( $P<0.05$ ),沙棘可能将 N 资源优先分配给地上部分以维持生长,而非储存于细根中<sup>[26]</sup>,这种“沙棘供 N-P,油松供 C”的互补策略,显著优化了沙棘油松混交林中 C、N、P 资源的整合效率<sup>[27]</sup>。相比  $R_p$ ,  $H_r R_p(R_p)$  叶、枝、细根 C 含量分别降低 8.94%、4.60% 和 6.64% ( $P<0.05$ ),这主要是因为沙棘和刺槐都是固 N 植物,可能存在 N 冗余,刺槐通过减少 C 储存而增加向生长或防御的分配,应对种间竞争<sup>[5]</sup>;此外,菌根网络的形成可能促进 C 共享或转移,进一步降低混交林中刺槐各器官 C 含量<sup>[28]</sup>。研究表明,植物生长过程中,当 N:P<14 时,植物受 N 元素限制生长;当 14<N:P<16 时,植物同时受 N、P 两种元素共同限制;当 N:P>16 时,表示植物主要受 P 元素限制<sup>[29]</sup>。本研究中,  $H_r$  与  $H_r R_p(H_r)$  枝和细根 N:P 均高于 16,这与 Liu 等<sup>[30]</sup>研究结果类似,说明纯林、沙棘刺槐混交林中沙棘均受 P 限制。相比  $H_r$ ,  $H_r R_p(H_r)$  枝的 N:P 增加,而细根 N 含量、N:P 分别降低 11.52% 和 17.74% ( $P<0.05$ ),表明沙棘与刺槐混交缓解了沙棘细根的 P 限制。沙棘在 N 充足的条件下减少固 N 投入,优先将 N 分配给叶、枝生长以提高适应性<sup>[31]</sup>;同时混合凋落物富含 N,促进微生物活动,加速 N 矿化,但 P 释放可能滞后,从而导致细根 N:P 下降<sup>[32]</sup>。

不同器官 C:N:P 值差异可以进一步深入揭示混交林养分限制与分配策略的复杂性<sup>[33]</sup>。  $H_r P_i$  中,  $H_r P_i(H_r)$  各器官 N:P 相对较高,细根 N:P 达到了 39:1,而  $H_r P_i(P_i)$  叶和细根 N:P 相对较低(12:1 和 11:1),这与焦秋燕等<sup>[34]</sup>的研究结果一致,表明沙棘为固 N 植物,在混交林中贡献了更多的 N,而油松则可能更依赖沙棘提供的 N 源,从而调整自身养分分配,减少在根部的 N 储存,转而用于生长或其他部分<sup>[35]</sup>。即沙棘侧重 N、P 代谢支持系统养分循环,油松则强化 C 固定与结构生长,二者协同降低养分竞争,实现混交林 C、N、P 资源的高效整合。相比之下,沙棘与刺槐混交,同为固 N 植物可能因 N 冗余导致竞争<sup>[36]</sup>。此外,沙棘细根 C:N:P 值高

达 705:38:1, 而刺槐细根 C:N:P 为 620:34:1, 这与 Wang 等<sup>[37]</sup>的研究结果类似, 表明沙棘可能在混交中通过高 C 细根来维持生长, 而刺槐则通过细根更活跃地吸收养分, 支持地上部分生长<sup>[38]</sup>。即  $H_rR_p$  通过相似的 N、P 分配和差异化 C 积累, 形成 N 冗余下的竞争性共存, 但因养分策略趋同导致互补性较弱, 需依赖不同器官对 C 的调控缓解竞争压力。

#### 4.2 混交林各器官、各树种 C、N、P 含量及其计量比变异和适应机制

植物通过调整器官间元素分配以应对环境异质性, 其含量及其计量比的变异系数 (CV) 反映了植物对生长环境变化生理和生化响应<sup>[39]</sup>。本研究中, 叶、枝、细根 C 含量 CV 低于 20% (表 2), 属于弱变异, 这与封焕英等<sup>[40]</sup>的研究结果一致, 表明植物 C 分配具有较强的内稳性, 这与植物器官功能分工, 如叶固定 C、枝干运输 C、细根消耗 C 形成的稳定代谢模式密切相关。而 N、P 受混交林种间互作与土壤养分异质性的双重驱动, 其变异程度更大, 这与牛得草等<sup>[41]</sup>的研究结果类似。与  $P_t$  相比,  $H_rP_t(P_t)$  叶 C 含量 CV 降低, 而 P 含量 CV 增加 ( $P < 0.05$ ), 沙棘与油松混交形成垂直分层结构, 沙棘可能通过改善微气候, 并提供光合所需的 N, 稳定了油松的光合作用效率, 从而导致叶 C 变异系数降低; 但黄土丘陵区土壤本底缺 P, 混交后沙棘根系分泌的有机酸虽可酸化土壤, 释放难溶态 P, 但 P 的分布受土壤微域环境 (如 pH、菌根网络) 等影响, 导致油松个体间 P 吸收效率差异增大, 导致 P 的 CV 增加<sup>[42]</sup>; 与  $R_p$  相比,  $H_rR_p(R_p)$  叶、细根 C 和 N 含量、枝 C 和 P 含量以及 C:P、N:P 的 CV 均增加 ( $P < 0.05$ ), 这与刘璐等<sup>[15]</sup>的研究结果类似, 两固 N 树种共存虽通过凋落物输入与根系分泌物协同提升土壤 N、P 总量, 但根系网络的 N 富集区重叠加剧了种间竞争, 导致刺槐个体间养分吸收效率分化<sup>[43]</sup>; 部分刺槐可能通过菌根网络快速吸收 N、P 以支持地上部分的生长, 而另一些个体则因竞争压力将 C 优先分配至细根合成抗逆物质, 形成“生长-防御”权衡策略, 导致 C、N、P 的变异幅度增加<sup>[44]</sup>。相比  $H_r$ ,  $H_rP_t(H_r)$  增加枝 C 含量 CV ( $P < 0.05$ ), 沙棘与油松混交, 油松可能通过化感物质或养分竞争诱导沙棘产生胁迫响应, 部分个体优先分配 C 用于防御抗逆代谢, 另一部分维持生长, 从而使得枝 C 含量 CV 增加<sup>[45]</sup>; 而  $H_rR_p(H_r)$  细根 C:P 与 N:P 的 CV 降低 ( $P < 0.05$ ), 表明沙棘与刺槐混交后, 细根 N:P 受外界环境等因素影响较小, 与植物本身的相关性更强, 说明沙棘对其自身内稳性的调节主要体现在 N:P 值上<sup>[46]</sup>。

#### 4.3 混交林器官间、树种间的 C-N-P 异速增长关系

不同器官异速增长关系可以反映植物器官间养分分配模式, 植物器官可分为结构性器官 (枝、茎和粗根) 以及代谢性器官 (叶和细根)<sup>[47]</sup>。此外, 不同生活型树种的生活史策略具有快慢投资差别, 可能造成混交林植物对养分分配和利用上的差异<sup>[7]</sup>。因此, 研究同一树种在纯林与混交林条件下叶、枝、细根 C、N、P 含量异速增长关系有助于揭示混交林共生植物养分分配策略及其环境适应机制<sup>[48]</sup>。本研究中,  $P_t$  与  $H_rP_t(P_t)$  枝、细根 C-N 均呈负异速增长 ( $P < 0.05$ ), 即当 C 增加, N 的增加速度较慢或减少, 这与赵瑞等<sup>[49]</sup>的研究结果一致, 表明 N 限制条件下, 油松优先将有限的 N 投入防御性代谢, 而非结构性生长, 导致 C 积累速率高于 N<sup>[50]</sup>; 混交林中, 沙棘改善 N 供给可能促进油松光合作用, 而细根因 N 充足减少吸收<sup>[51]</sup>。 $R_p$  与  $H_rR_p(R_p)$  叶 C-N、C-P、N-P 及细根 C-N 均呈正异速增长, 但斜率差异显著 ( $P < 0.05$ )。可能是因为沙棘根系分泌的有机酸与刺槐菌根网络协同活化土壤难溶态 P, 降低了 P 获取的不确定性, 两者互作优化了刺槐的养分整合效率; 而纯林和混交林斜率差异显著, 刺槐沙棘通过固 N、P 活化等作用, 稳定刺槐叶养分供给, 同时提高刺槐细根 P 的吸收效率, 间接缓解 P 对 C-N 增长的限制, 促进 C 与 N 同步积累<sup>[52]</sup>。 $R_p$  枝 N-P 呈负异速增长 ( $P < 0.05$ ), 这与陈婵等<sup>[53]</sup>的研究一致, 而  $H_rR_p(R_p)$  呈等速增长, 可能是由于纯林中 P 在土壤中移动性差, 易被固定, 导致 P 吸收效率下降, 而 N 因为矿化作用相对充足, 导致 N 积累速率高于 P; 而混交林中, 沙棘与刺槐根系的分布差异减少了对 P 的直接竞争, 同时两个固 N 树种混交有利于提高土壤 P 的有效性, 使刺槐 P 吸收速率提高至与 N 同步<sup>[54]</sup>。 $H_r$  叶 C-N、C-P、N-P 分别呈负异速增长、等速增长和正异速增长 ( $P < 0.05$ ), 叶 N-P 异速增长关系与 Zhang 等<sup>[55]</sup>研究结果类似, 植物生长和代谢活动主要受细胞生化反应机制控制<sup>[56]</sup>。而  $H_rP_t(H_r)$  叶 C-N 呈等速增长, 叶 C-P 与枝 N-P 为正异速增长 ( $P < 0.05$ ),  $H_rR_p(H_r)$  叶 C-N、枝 N-P 呈等速增长。可能是因为在纯林中沙棘需要平衡叶 C 以维持结构和 N、P 吸收利用, 而在混交林中养分分配更为协调, 尤其是 P 的利用<sup>[57]</sup>。

综上  $H_rP_t$  通过将油松枝、细根的 C-N 负异速增长转为等速或正异速增长,并强化沙棘的 C-P 协同性,显著提升养分整合效率与种间互补;而  $H_rR_p$  虽缓解刺槐枝的 N-P 负异速增长,但叶与细根的正异速增长仍表明养分分配的不平衡,整体互补性弱于  $H_rP_t$ 。

在 N、P 缺乏的半干旱地区,固 N 植物常作为施肥树种与非固 N 植物混交种植。探讨混交林条件下植物器官间养分分配策略,对揭示物种共存机制具有重要作用。因此,本研究主要以纯林为对照,着重分析了区域典型人工混交林共存植物叶、枝、细根化学计量特征及其异速关系。而黄土丘陵区属于季节性干旱事件多发地,土壤水有效性也会影响植物 C、N、P 的获取、运输和分配等生理生态过程,从而导致各器官元素含量发生变化,后续研究还需要基于生长季土壤水分的连续观测或者结合降水事件,才能深入理解混交林共存植物器官间养分分配策略及其环境适应机制。

## 5 结论

(1) 相比  $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$  叶 N、P 含量分别增加 8.42% 和 19.65%, C:P 降低 14.58% ( $P < 0.05$ ); 相比  $R_p$ ,  $H_rR_p(R_p)$  叶、枝和细根 C 含量分别降低 8.94%、4.60% 和 6.64% ( $P < 0.05$ ); 相比  $H_r$ ,  $H_rP_t(H_r)$ 、 $H_rR_p(H_r)$  细根 N 含量分别降低 9.81% 和 11.52% ( $P < 0.05$ )。

(2) 相比  $P_t$ ,  $H_rP_t(P_t)$  叶 C 含量 CV 降低 ( $P < 0.05$ ); 相比  $R_p$ ,  $H_rR_p(R_p)$  叶、枝、细根 C 含量 CV 增加 ( $P < 0.05$ ); 与  $H_r$  相比,  $H_rP_t(H_r)$  叶 C 含量 CV 降低,  $H_rR_p(H_r)$  枝 P 含量和细根 C:P、N:P 的 CV 降低 ( $P < 0.05$ )。

(3)  $P_t$  和  $H_rP_t(P_t)$  枝、细根 C-N 均呈负异速增长 ( $P < 0.05$ );  $R_p$  和  $H_rR_p(R_p)$  叶 C-N-P 及细根 C-N 均呈正异速增长,  $R_p$  枝 N-P 呈负异速增长 ( $P < 0.05$ ),  $H_rR_p(R_p)$  呈等速增长;  $H_r$  叶 C-N 呈负异速增长 ( $P < 0.05$ ), C-P 呈等速增长, N-P 呈正异速增长 ( $P < 0.05$ ), 而  $H_rP_t(H_r)$  叶 C-N 呈等速增长, 叶 C-P 和枝 N-P 呈正异速增长 ( $P < 0.05$ ),  $H_rR_p(H_r)$  叶 C-N、枝 N-P 呈等速增长。

## 参考文献 (References):

- [1] 吴旭, 牛耀彬, 苟梦瑶, 金俊逸, 李娜艳, 唐亚坤, 陈云明. 黄土丘陵区优势造林树种水分来源对季节性干旱的响应. 生态学报, 2022, 42(10): 4101-4112.
- [2] 王聪, 张守红, 杜自强, 张超, 刘广全, 吕一河. 黄土高原小流域生态系统综合治理与生态系统服务的协同提升. 生态学报, 2025, 45(8): 4072-4077.
- [3] 吴旭, 牛耀彬, 陈云明, 董从国, 乔雨宁. 黄土丘陵区沙棘混交林叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征. 水土保持学报, 2021, 35(4): 369-376.
- [4] Wu X, Niu Y B, Xun M Y, Jin J Y, Tang Y K, Chen Y M. Soil carbon, nitrogen, and phosphorus storages and their stoichiometry due to mixed afforestation with *Hippophae rhamnoides* in the Loess Hilly Region, China. Forests, 2021, 12(12): 1718.
- [5] 吴旭, 唐亚坤, 陈晨, 贾畅, 陈云明. 黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性. 生态学报, 2019, 39(21): 8111-8125.
- [6] Cheng D, Jiao L, Gao G Y, Liu J B, Chen W L, Li Z S, Bai Y F, Wang H, Zhang L W. Effects of species mixtures on soil water storage in the semiarid hilly Gully Region. Science of The Total Environment, 2023, 897: 165409.
- [7] 梁婷婷, 方晰, 孙龙, 孙百慧, 李毅, 卢巧露. 亚热带 4 个树种不同器官 C、N、P 化学计量比及其异速关系. 生态学报, 2025, 45(5): 2449-2463.
- [8] 骆金初, 杨诗敏, 罗焱毓, 李旭, 李保铨, 郭微, 王龙远. 南亚热带常绿阔叶林 5 种壳斗科植物碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2024, 44(12): 5318-5327.
- [9] 邢磊, 刘成功, 李清河, 段娜, 李慧卿, 孙高洁. 基于白刺个体大小的生态化学计量模型. 应用生态学报, 2020, 31(2): 366-372.
- [10] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤维率对展叶效率的影响. 植物生态学报, 2017, 41(6): 650-660.
- [11] Dong X, Zhang J B, Xin Z M, Huang Y R, Han C X, Li Y H, Lu Q. Ecological stoichiometric characteristics in organs of *Ammopiptanthus mongolicus* in different habitats. Plants, 2023, 12(2): 414.
- [12] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P, Niu S L. C: N: P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. Functional Ecology, 2018, 32(1): 50-60.
- [13] 温晨, 杨智姣, 杨磊, 李宗善, 卫伟, 张钦弟. 半干旱黄土小流域不同植被类型植物与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(5): 12193-12203.

1824-1834.

- [14] Yan Z B, Li P, Chen Y H, Han W X, Fang J Y. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20099.
- [15] 刘璐, 葛结林, 舒化伟, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 482-489.
- [16] Lu S B, Chen Y M, Sardans J, Peñuelas J. Ecological stoichiometric comparison of plant-litter-soil system in mixed-species and monoculture plantations of *Robinia pseudoacacia*, *Amygdalus davidiana*, and *Armeniaca sibirica* in the Loess Hilly Region of China. *Forest Ecosystems*, 2023, 10: 100123.
- [17] Zhang Y, Cao J J, Yang Q P, Wu M Z, Zhao Y, Kong D L. The worldwide allometric relationship in anatomical structures for plant roots. *Plant Diversity*, 2023, 45(6): 621-629.
- [18] Zhao N, Yu G R, Wang Q F, Wang R L, Zhang J H, Liu C C, He N P. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 267-278.
- [19] 吴一博, 金光泽. 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官的 N/P 分配特征. *生态学报*, 2021, 41(24): 9796-9804.
- [20] 达安, 韩海荣, 李华一, 吴会峰, 程小琴. 黄土丘陵沟壑区典型人工林植物-凋落物-土壤化学计量特征及互作关系. *中国水土保持科学: 中英文*, 2024, 22(4): 119-128.
- [21] Wei L L, Lockington D A, Yu S, Lovelock C E. Nitrogen sharing and water source partitioning co-occur in estuarine wetlands. *Functional Plant Biology*, 2015, 42(4): 410-417.
- [22] Li X W, Sun K, Li F Y. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in the nitrogen-fixing Chinese sea-buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) across northern China. *Ecological Research*, 2014, 29(4): 723-731.
- [23] Zhang K, Li M M, Su Y Z, Yang R. Stoichiometry of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus along a geographic, climatic, and soil gradients in temperate desert of Hexi Corridor, northwest China. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(1): 114-121.
- [24] 李宜霖, 张藤子, 李亚楠, 宋紫怡, 董立军, 马云波, 张淦著. 半干旱区杨树-沙棘混交林杨树的养分特征. *沈阳农业大学学报*, 2021, 52(4): 487-492.
- [25] 李欣阳, 张娟娟, 周建云, 陈萌, 李明, 张旭, 赵妍, 曹扬. 宁南山区人工混交林叶片-凋落物-细根生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2023, 34(11): 2889-2897.
- [26] 吕渡, 杨亚辉, 赵文慧, 雷斯越, 张晓萍. 不同恢复类型植被细根分布及与土壤理化性质的耦合关系. *生态学报*, 2018, 38(11): 3979-3987.
- [27] 杨丹, 余旋, 刘旭, 刘金良, 张顺祥, 于泽群. 栽培模式对沙棘人工林土壤微生物群落结构和参与氮循环功能基因的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(12): 3634-3640.
- [28] 杜佳团, 李广, 马维伟, 杨传杰, 刘帅楠, 徐万恒, 谢明君. 黄土丘陵区 4 种典型植被土壤可溶性氮组分特征. *水土保持学报*, 2021, 35(6): 251-257.
- [29] Wang G, Xiao H J, Xin Z M, Luo F M, Jin Y X, Liu M M, Li J R. Changes in plant-soil-microbe C-N-P contents and stoichiometry during poplar shelterbelt degradation. *Catena*, 2024, 243: 108227.
- [30] Liu Y, Fang Y, An S S. How C: N: P stoichiometry in soils and plants responds to succession in *Robinia pseudoacacia* forests on the Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 2020, 475: 118394.
- [31] 艾泽民, 陈云明, 曹扬. 黄土丘陵区不同林龄刺槐人工林碳、氮储量及分配格局. *应用生态学报*, 2014, 25(2): 333-341.
- [32] Zhang X X, Liu Z W, Zhu B C, Bing Y H, Luc N T, Du L Z, Zhu Z H. Impacts of mixed litter decomposition from *Robinia pseudoacacia* and other tree species on C loss and nutrient release in the Loess Plateau of China. *Journal of Forestry Research*, 2016, 27(3): 525-532.
- [33] Qi D D, Feng F J, Lu C, Fu Y M. C: N: P stoichiometry of different soil components after the transition of temperate primary coniferous and broad-leaved mixed forests to secondary forests. *Soil and Tillage Research*, 2022, 216: 105260.
- [34] 焦秋燕, 黄林嘉, 张娟娟, 张旭, 黄宁, 郭珍, 曹扬. 黄土丘陵沟壑区刺槐混交林生态化学计量特征与碳储量. *水土保持学报*, 2022, 36(2): 238-246.
- [35] Wang M, Murphy M T, Moore T R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. *Oecologia*, 2014, 174(2): 365-377.
- [36] Chen M, Zhang X, Li M, Cao Y. Species mixing enhances the resistance of *Robinia pseudoacacia* L. to drought events in semi-arid regions: Evidence from China's Loess Plateau. *Science of The Total Environment*, 2023, 869: 161796.
- [37] Wang L L, Zhang G H, Zhu P Z, Wang Z G. Correlations between plant and soil for their C, N, P contents and stoichiometry on the steep gully slopes. *Ecological Indicators*, 2023, 154: 110545.
- [38] 芦东旭, 耿雪琪, 崔子怡, 王诗语, 王丽娜, 于永强, 唐亚坤. 黄土丘陵区不同林龄刺槐养分利用特征和林分质量研究. *北京林业大学学报*



报, 2023, 45(12): 90-99.

- [39] 杨婷, 钟全林, 李宝银, 程栋梁, 徐朝斌, 余华, 邹宇星. 3 种功能型林木幼苗叶片与细根碳氮磷化学计量特征及其异速关系. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4051-4057.
- [40] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2019, 39(5): 1572-1582.
- [41] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- [42] 刘巧红, 高宝嘉, 陈晨. 不同林分类型油松针叶内生化物质的变化. 西北农业学报, 2012, 21(10): 132-136.
- [43] 张晓曦, 胡嘉伟, 王丽洁, 米皓皓, 回虹燕, 李利平. 不同林龄刺槐林地凋落物分解及养分释放对氮沉降的响应差异. 植物资源与环境学报, 2021, 30(6): 10-18.
- [44] 段文艳, 李鑫, 李晴, 景若楠, 盛敏. 黄土高原草地和刺槐根际 AM 真菌对刺槐和侧柏生长、土壤性质及叶片光合特性的影响. 西北农业学报, 2023, 32(9): 1422-1436.
- [45] 辛贺, 马风云, 张钟心, 姚秀粉, 彭一丹, 韩跃, 秦光华. 黄河三角洲盐碱地混交林不同树种光合特性研究. 石河子大学学报: 自然科学版, 2013, 31(3): 288-293.
- [46] 谭春霞, 刘广芳, 王梦瑶, 庞元湘, 郭龙梅, 刘炜, 曹帮华, 郝木征, 王甜甜, 毛培利, 卢小军. 黄河三角洲不同林龄刺槐细根形态的时空动态. 东北林业大学学报, 2023, 51(7): 51-60, 67.
- [47] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C: N: P 化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317-325.
- [48] 蔡妙莹, 张非凡, 李雪琴, 钟全林, 胡丹丹, 程栋梁. 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系. 生态学报, 2025, 45(9): 4380-4390.
- [49] 赵瑞, 王传宽, 全先奎, 王兴昌. 黑龙江省帽儿山温带阔叶树种不同器官的生态化学计量特征. 林业科学, 2021, 57(2): 1-11.
- [50] Kim C, Yoo B O, Jung S Y, Lee K S. Allometric equations to assess biomass, carbon and nitrogen content of black pine and red pine trees in southern Korea. IForest-Biogeoosciences and Forestry, 2017, 10(2): 483-490.
- [51] Shi J C, Wang X L, Wang E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems. Annual Review of Plant Biology, 2023, 74: 569-607.
- [52] Wang Z Q, Gong H Y, Sardans J, Zhou Q P, Deng J M, Niklas K J, Hu H F, Li Y L, Ma Z Q, Mipam T D, Peñuelas J. Divergent nitrogen and phosphorus allocation strategies in terrestrial plant leaves and fine roots: a global meta-analysis. Journal of Ecology, 2022, 110(11): 2745-2758.
- [53] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. 生态学报, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [54] 赖明玥, 何樟儒, 朱鹏, 杨玉莲, 李婧, 李济宏, 贾世冰, 李晗, 张丽, 谭波, 徐振锋, 游成铭. 亚热带同质园不同树种枝、叶氮磷含量及其重吸收特征. 长江流域资源与环境, 2024, 33(5): 993-1003.
- [55] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Yu Q, Yu G R. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. Oikos, 2018, 127(10): 1506-1514.
- [56] 陈秋平, 李云驹, 李悦, 薛瑞娟, 李爱荣. 蒜头果幼苗衰退过程中组织养分含量变化特征. 广西植物, 2024, 44(1): 137-146.
- [57] Ren B Z, Cui H Y, Camberato J J, Dong S T, Liu P, Zhao B, Zhang J W. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and mesophyll cell ultrastructure of summer maize. The Science of Nature, 2016, 103(7): 67.