北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

树种混交对油松人工林化学计量特征及养分再吸收效率的影响

杨浩 姜俊

Effects of tree species mixing on stoichiometric characteristics and nutrient resorption efficiency of *Pinus tabuliformis* plantations

Yang Hao, Jiang Jun

引用本文:
杨浩, 姜俊. 树种混交对油松人工林化学计量特征及养分再吸收效率的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):132–140. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250345
Yang Hao, Jiang Jun. Effects of tree species mixing on stoichiometric characteristics and nutrient resorption efficiency of *Pinus tabuliformis* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):132–140. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250345

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250345

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

北京平原地区主要造林树种叶片氮磷再吸收及生态化学计量特征

Leaf N and P resorption and stoichiometry characteristics of main tree species in the plain afforestation area of Beijing

北京林业大学学报, 2022, 44(7): 8–15. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210055

林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响

Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing

北京林业大学学报, 2024, 46(10): 33–41. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240011

寒温带不同林龄白桦林叶片碳氮磷含量及生态化学计量特征

Leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents and ecological stoichiometry characteristics of *Betula platyphylla* forests of different ages in cold and temperate regions

北京林业大学学报, 2025, 47(11): 77–84. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250207

黄河兰州段湿地土壤与甘蒙柽柳叶片碳氮磷生态化学计量特征

Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in the soil and leaves of *Tamarix austromongolica* of the wetland in Lanzhou section of the Yellow River

北京林业大学学报, 2023, 45(6): 43–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220379

黄土高原高寒区不同人工林土壤养分及生态化学计量特征

Soil nutrients and ecostoichiometric characteristics of different plantations in the alpine region of the Loess Plateau

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 88–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200149

滇南不同类型森林优势种幼树枝生态化学计量特征

Ecological stoichiometric characteristics of sapling branches of dominant species in different forest types in southern Yunnan Province of southwestern China

北京林业大学学报, 2024, 46(5): 46–54. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220295

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250345

树种混交对油松人工林化学计量特征及养分再吸收效率的影响

杨 浩[1] 姜 俊[2]
（1. 北京市公园管理中心，北京 100044；2. 北京林业大学林学院，北京 100083）

摘要:【目的】探讨不同树种混交对北京山区油松人工林叶片、凋落物和土壤化学计量特征、养分再吸收效率及内稳态的影响，为油松人工林可持续经营提供科学依据。**【方法】**以油松纯林为对照，选取油松−糠椴混交林、油松−蒙古栎混交林以及油松−山桃和山杏混交林作为研究对象，系统测定叶片、凋落物和土壤中 C、N、P 的含量及化学计量比，并基于异速生长关系和养分再吸收效率，深入分析植物养分内稳态机制及养分利用策略。**【结果】**油松−蒙古栎混交林表现出最优的养分状况，其叶片 N 含量、N∶P 以及土壤 C、N 含量和 C∶P、N∶P 均显著高于其他林分。油松−糠椴混交林叶片 C∶N 和 C∶P 最高，表现出保守型养分利用策略。混交林凋落物的 C、N 含量及 N∶P 均高于纯林，表明具有更快的养分循环速率。在再吸收效率方面，油松−蒙古栎混交林对 N 的再吸收效率最高，油松−糠椴混交林对 P 的再吸收效率最高，且均高于纯林。4 种林分叶片 P 含量均不受土壤 P 含量变化的影响，表现出较高的内稳态。**【结论】**与纯林相比，树种混交尤其是油松−蒙古栎混交能显著改善林分的养分状况，提高土壤肥力和养分再吸收效率，是北京山区油松低效人工林改造的适宜模式。在森林经营实践中，建议优先选择生态位互补的树种进行混交配置，以增强系统养分循环效率并提升生态稳定性。

关键词：树种混交；化学计量；再吸收效率；油松
中图分类号：S718.5　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)02−0132−09
引文格式：杨浩，姜俊. 树种混交对油松人工林化学计量特征及养分再吸收效率的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：132−140. Yang Hao, Jiang Jun. Effects of tree species mixing on stoichiometric characteristics and nutrient resorption efficiency of *Pinus tabuliformis* plantations［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 132−140.

Effects of tree species mixing on stoichiometric characteristics and nutrient resorption efficiency of *Pinus tabuliformis* plantations

Yang Hao[1] Jiang Jun[2]
(1. Beijing Municipal Administration Center of Parks, Beijing 100044, China;
2. School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］This study aimed to explore the effects of tree species mixing on stoichiometric characteristics, nutrient resorption efficiency, and homeostasis of leaves, litter, and soil in *Pinus tabuliformis* plantations in mountainous areas of Beijing, northern China to provide a scientific basis for sustainable management of *P. tabuliformis* plantations.［**Method**］Pure *P. tabuliformis* plantation, *P. tabuliformis* + *Tilia mandshurica* mixed plantation (PT), *P. tabuliformis* + *Quercus mongolica* mixed plantation (PQ), and *P. tabuliformis* + *Prunus davidiana* + *Prunus sibirica* mixed plantation (PR) were measured for C, N, and P contents and stoichiometry in leaves, litter and soil. Nutrient resorption efficiency and homeostasis were assessed using allometric growth and resorption efficiency models.［**Result**］The PQ plantation showed

收稿日期: 2025−09−07　**修回日期:** 2025−10−20
基金项目: 2025 年推进北京园林绿化高质量发展科技创新系列专项（20250730）。
第一作者: 杨浩，高级工程师。主要研究方向：森林经营、造林绿化及公园管理。Email: yanghaof249@163.com　地址：100044 北京市西城区西直门外大街 143 号北京市公园管理中心。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

optimal nutrient status, with significantly higher leaf N content and N∶P, as well as elevated soil C, N, C∶P and N∶P. The PT plantation had the highest leaf C∶N and C∶P, indicating a conservative nutrient strategy. Tree species mixing generally had higher litter C, N and N∶P than pure stands, suggesting enhanced decomposition and nutrient release potential. PQ and PT exhibited the highest N and P resorption efficiency, respectively, both exceeding pure *P. tabuliformis* stand. All four stands maintained strong P homeostasis, with leaf P content unaffected by soil P variation. [**Conclusion**] Compared with pure stand, tree species mixing, particularly the PQ plantations significantly enhance nutrient status, soil fertility and resorption efficiency, providing an optimal model for transforming low-efficiency plantations in Beijing mountainous areas. Prioritizing ecologically complementary species in mixing is recommended to improve nutrient cycling and ecosystem stability.

Key words: tree species mixing; stoichiometry; resorption efficiency; *Pinus tabuliformis*

混交林通过提升生物多样性、优化生态位互补性，显著改善生态系统功能，增强林下植物多样性并促进土壤健康，为可持续森林经营提供了关键策略[1−4]。与纯林相比，混交林可通过调整树种配置、改变凋落物的数量和质量[5−6]以及土壤理化性质等途径对人工林生态系统的养分循环产生影响[5−8]。近年来，相关研究[9−11]开始从碳（C）、氮（N）、磷（P）化学计量学角度出发，探讨混交林对“植物–凋落物–土壤”连续体养分循环过程的作用机制。已有研究[12]证实，混交林能通过提高树木养分利用效率，即积累相同生物量时消耗更少养分，改变叶片元素浓度，这一结果表明，树种混交可改善林分的养分状况[13]。树种混交后，会产生协同效应（加速分解）与拮抗效应（减缓分解），其中，协同效应具体表现为高养分凋落物在分解过程中释放的 C、P 可被微生物利用，以分解 C∶N 较高的凋落物，进而加快整体凋落物分解速率与养分释放进程[14−15]。因此，针阔混交林通常能有效优化凋落物整体的化学计量质量，降低其平均 C∶N 与 C∶P，从而促进凋落物分解[16]。植物的内稳态特性决定了其养分利用策略，具有强内稳态的植物在贫瘠环境中更具生存优势，能维持高效功能；而内稳态较弱的植物则可快速响应资源波动，在环境适应中抢占先机[17]。研究[2]表明，混交林能构建出更连续、更均衡的养分供应环境，这种稳定的养分环境意味着植物无需频繁调整自身的养分吸收与分配策略以应对剧烈的外部环境变化，从而降低了对高内稳态的维持需求[18]。此外，混交林中存在种间促进作用，如部分树种提供氮源以缓解伴生树种的养分限制[19]，这种作用可能使植物对该元素的内稳态约束得以“松弛”，进而将原本用于维持内稳态的资源分配至生长过程，最终表现出更高的生产力[20]。因此，研究树种混交对人工林 C、N、P 化学计量和再吸收效率的影响十分必要，有助于明确森林经营过程中树种选择、养分利用机制及其环境适应策略。

油松（*Pinus tabuliformis*）是北京地区典型的乡土针叶树种，凭借其耐寒、耐旱、耐贫瘠且适应性强的生态特性，长期以来在北京山区广泛种植，为保障首都城市生态安全发挥了重要的支撑作用[21]。然而，长期连栽导致油松人工林生态系统功能弱化，具体表现为林木生长速率降低、凋落物生物量减少且分解进程迟滞、土壤肥力显著衰退[22]。为促进油松人工林稳定恢复，近年来，北京市陆续实施森林健康经营等工程，通过引入阔叶树种与油松混交，形成异龄复层混交林，这已成为提升油松人工林生态系统功能的有效措施[23−24]。目前，关于油松人工林经营的研究多集中在树种关系、林分结构、碳汇能力和土壤等方面[25−28]，但将叶片、凋落物和土壤作为一个完整系统，探讨树种混交对化学计量影响的研究尚较为缺乏，且不同树种混交如何影响植物内稳态及养分利用策略的机制仍不明确。为此，本研究选取北京山区不同树种混交配置的油松人工林为研究对象，分析叶片、凋落物、土壤 C、N、P 化学计量比差异以及对内稳态的影响，为油松人工林经营的树种选择、结构优化和养分管理等提供重要的科学依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于北京市延庆区山区（40°28′ ~ 40°32′N、116°14′ ~ 116°21′E），地处燕山中山区典型区域，属暖温带大陆性季风气候，海拔 740~755 m。土壤以山地褐土为主。受历史上不合理利用等影响，区域原生植被状况一度被严重破坏。自 20 世纪 60 年代起，区域内开始实施荒山造林工程，通过大规模人工造林，逐步改善植被退化现状，形成了油松、侧柏（*Platycladus orientalis*）、刺槐（*Robinia pseudoacacia*）等多种人工林和次生林群落。其中，油松人工林的分布面积最广。为进一步提升森林生态系统功能与稳定性，自 20 世纪 90 年代起，研究区依托森林健康

经营工程，针对油松人工林调整林分密度，优化群落结构，并补植阔叶树种如蒙古栎(*Quercus mongolica*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)以及自然恢复的山桃(*Prunus davidiana*)和山杏(*Prunus sibirica*)，逐步构建针阔混交林。研究区林下灌草层植被发育良好，主要为酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)、荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)等，形成了结构相对完整的森林群落体系。

1.2 样地设置和调查

基于北京山区森林群落特征，结合森林经营情况、样地实地调查及群落树种组成结构，在地域相邻且立地条件(海拔、坡度、坡向、土壤类型)一致的区域，选取 4 种不同的油松人工林林分类型，具体如下。(1)油松−糠椴混交林。起源为 1965 年营造的油松人工林。历史上通过近自然经营措施(如优化林分空间结构、促进自然更新等)，逐步向针阔混交林演替；当前，主林层油松已出现明显分化，林下更新有糠椴等阔叶树，林分密度为 895 株/hm^2, 灌木层发育良好，无施肥历史。(2)油松−蒙古栎混交林。起源为 1966 年营造的油松人工林, 无施肥历史，通过对乔木层实施抚育经营(调整林分密度、补植蒙古栎幼苗等)，结合自然恢复过程，逐步形成油松与蒙古栎的混交群落，林分密度为 984 株/hm^2，林下灌草生长良好。(3)油松−山桃和山杏混交林。起源为 1965 年营造的油松人工林，仅通过抚育经营调整过林分密度，补植补造措施实施较少。林分自然更新山杏、山桃等乡土树种(以小乔木或灌木形态为主)，林分密度为 1 064 株/hm^2。(4)油松纯林。1965 年营造的油松人工林，实地调查显示，其历史经营强度低，至今仍保持纯林结构，林分密度为 1 182 株/hm^2，林下灌草植物稀少。2024 年 8 月，针对上述 4 种林分类型，各设置 5 个 20 m × 20 m 的重复样地，样地间设置宽度≥ 5 m 的缓冲带以避免相互干扰。调查过程中，记录并测定样地的地形要素和林分情况(表 1)。

1.3 样品采集

2024 年 9—10 月, 共采集 4 种不同林分的植物叶片、凋落物和土壤(0 ~ 10 cm)分析样品。9 月中旬，依据前期样地调查数据，在每个林分的 5 个重复样地内，对该固定样地的每种优势树种分别选取 5 株长势良好的样木(胸径与树高接近均值)，分别在样木树冠的上、中、下 3 个垂直层次及东、南、西、北 4 个水平方位的外侧枝条上，采集完全成熟、形态健康的新鲜叶片；随后按样方为单位，根据叶片采集量折算比例，将同一样地内所有叶片样品混合均匀，称取约 300 g 作为该样地的叶片检测样品。在每个 20 m × 20 m 乔木样地内，按“S”型布点法随机设置 5 个土壤采样点，采用土钻法采集 0 ~ 10 cm 深度的土壤。将同一个样地的 5 个土样混匀后，去除石块等后，将土壤样品带回实验室进行风干处理。10 月中旬，在每个样地内，按对角线法设置 5 个 1 m × 1 m 的凋落物临时采集样方，收集凋落物样方内的完全干枯发黄、未分解的凋落叶样品[29]，每个样方内采集的样品混合成约 300 g，拿回实验室测定备用。

1.4 样品处理与测定

采集的样品带回实验室后，将叶片用蒸馏水冲洗干净，沥干水分后，置于 90 ℃ 条件下杀青 15 min；随后，将叶片与凋落物样品一同转入 65 ℃ 烘箱，烘干至恒质量，经研磨并过 0.25 mm 筛后，保存备用。将混匀的土壤样品平铺自然风干，磨碎过 0.25 mm 筛后，保存备用，装入密封袋中备测。用重铬酸钾−外加热法测定有机碳，用半微量凯氏定氮法检测全氮含量，以及用碱溶−钼锑抗比色法测定全磷含量[30]。

1.5 数据处理

采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)对比不同林分类型下叶片、凋落物及土壤的 C、N、P 含量与化学计量比差异，显著性水平为 $P < 0.05$。叶片 N、P 养分再吸收效率(NuRE)依据公式(1)[31]计算。

$$\mathrm{NuRE} = (w_1 - w_2)/w_1 \times 100\% \quad (1)$$

式中：w_1 代表叶片中 N 或 P 的养分含量(g/kg)；w_2 为凋落物中对应养分的含量(g/kg)。植物养分内稳态采用线性拟合方程(公式(2))量化[32]。

$$y = kx + c \quad (2)$$

式中：x 为土壤 C、N、P 含量(g/kg)，y 为植物对应 C、N、P 养分含量(g/kg)，k 为斜率，c 为常数。当 $k \neq 0$

表 1 样地基本概况

Tab. 1 Basic information of sample plots

林分类型	树种组成	海拔/m	坡度/(°)	坡向	土壤质地	平均胸径/cm	平均树高/m	林分密度 /(株·hm^{-2})
油松纯林	10油松	750	20	半阳坡	褐土	17.1 ± 1.8	9.4 ± 4.4	1 182 ± 45
油松−糠椴混交林	6油松4糠椴	745	23	半阳坡	褐土	20.1 ± 2.9	10.3 ± 3.5	895 ± 38
油松−蒙古栎混交林	6油松4蒙古栎	740	22	半阳坡	褐土	18.3 ± 1.7	10.4 ± 2.6	984 ± 42
油松−山桃和山杏混交林	7油松、3山桃和山杏	755	25	半阳坡	褐土	16.9 ± 3.8	8.9 ± 2.3	1 064 ± 39

时，说明植物该养分的内稳态能力较弱，叶片养分含量会随土壤养分水平波动；当 $k = 0$ 时，表明植物该养分具有绝对内稳态，叶片养分含量不受土壤养分环境变化的影响[33−37]。数据统计计算、公式运算及图表绘制用 Excel 2013 和 R 4.2.1 软件完成。

2　结果与分析

2.1　不同林分类型叶片−凋落物−土壤 C、N、P 含量

C、N、P 含量在不同林分类型的叶片−凋落物−土壤间差异显著，在叶片养分含量方面(表 2)，油松−糠椴、油松−蒙古栎 2 种混交林的叶片 C 含量均显著高于油松纯林及油松−山桃和山杏混交林，其中，油松−糠椴混交林叶片 的 C 含量最高，达 503.35 g/kg；油松−蒙古栎混交林叶片 的 N 含量最高(13.95 g/kg)，显著高于其他 3 种林分；而叶片 P 含量则呈相反规律，油松纯林叶片 P 含量最高(1.89 g/kg)，且显著高于其他各混交林分($P < 0.05$)。在凋落物养分含量上(表 3)，油松−糠椴混交林凋落物 C、N 含量均为最高，分别达 395.57 和 12.16 g/kg，显著高于油松纯林；油松纯林凋落物 P 含量最高(1.64 g/kg)，显著高于各混交林分($P < 0.05$)。土壤养分含量(表 4)表现为油松−蒙古栎混交林的土壤 C、N 含量显著高于其他林分($P < 0.05$)，分别为 68.72 和 1.92 g/kg，而油松纯林土壤 C、N 含量最低，仅为 27.43 和 0.79 g/kg；土壤 P 含量以油松纯林最高(0.58 g/kg)，油松−糠椴混交林最低(0.36 g/kg)。

2.2　不同林分类型叶片−凋落物−土壤 C、N、P 计量比

不同林分类型叶片−凋落物−土壤 C、N、P 计量比差异显著($P<0.05$)。在叶片化学计量比方面(表 2)，油松−糠椴林的叶片 C∶N 与 C∶P 显著高于其他林分；油松−蒙古栎混交林的叶片 N∶P 最高，而油松纯林的叶片 C∶N、C∶P、N∶P 均处于较低水平，其中，叶片 N∶P 仅为 6.32，显著低于其他各混交林分。凋落物化学计量比分析表明(表 3)，油松−糠椴混交林的凋落物 C∶N 与 C∶P 最高；油松−蒙古栎混交林与油松−糠椴混交林的凋落物 N∶P 分别为 8.91 和 8.62，均高于油松纯林；油松−山桃和山杏混交林各化学计量比处于中间水平，无显著特征。土壤化学计量比方面(表 4)，油松纯林土壤 C∶N 最高，而 N∶P 最低，油松−蒙古栎混交林土壤 C∶P(167.61)和 N∶P(4.68)最高，

表 2　不同林分类型叶片 C、N、P 含量和化学计量比

Tab. 2　Contents of C, N and P and stoichiometry in leaves of different stand types

林分类型	C /(g·kg^{-1})	N/(g·kg^{-1})	P /(g·kg^{-1})	C∶N	C∶P	N∶P
油松纯林	411.21 ± 12.3c	11.94 ± 0.45b	1.89 ± 0.08a	34.41 ± 1.15b	217.57 ± 8.45b	6.32 ± 0.25c
油松−糠椴混交林	503.35 ± 15.6a	12.88 ± 0.51b	1.76 ± 0.07b	41.81 ± 1.45a	294.36 ± 10.23a	7.04 ± 0.32b
油松−蒙古栎混交林	500.14 ± 14.8a	13.95 ± 0.62a	1.66 ± 0.06c	33.45 ± 1.12b	301.29 ± 11.56a	9.01 ± 0.41a
油松−山桃和山杏混交林	463.74 ± 13.7b	12.78 ± 0.49b	1.67 ± 0.07c	36.29 ± 1.21b	277.69 ± 9.87a	7.65 ± 0.35b

注：同列不同小写字母表示不同树种间差异显著($P < 0.05$)。下同。

表 3　不同林分类型凋落物 C、N、P 含量和化学计量比

Tab. 3　Contents of C, N and P and stoichiometry in litter of different stand types

林分类型	C /(g·kg^{-1})	N/(g·kg^{-1})	P /(g·kg^{-1})	C∶N	C∶P	N∶P
油松纯林	357.4 ± 11.2c	11.33 ± 0.56c	1.64 ± 0.07a	31.54 ± 1.05b	217.93 ± 8.12b	6.91 ± 0.38c
油松−糠椴混交林	395.57 ± 12.8a	12.16 ± 0.47a	1.38 ± 0.06b	34.52 ± 1.23a	297.42 ± 10.45a	8.62 ± 0.41a
油松−蒙古栎混交林	368.2 ± 11.5b	12.03 ± 0.49b	1.45 ± 0.06b	30.61 ± 1.05b	272.74 ± 9.87a	8.91 ± 0.42a
油松−山桃和山杏混交林	377.2 ± 12.1b	11.15 ± 0.52c	1.46 ± 0.07c	31.04 ± 1.08b	258.36 ± 9.23a	7.32 ± 0.39b

表 4　不同林分类型土壤 C、N、P 含量和化学计量比

Tab. 4　Contents of C, N and P and stoichiometry in soil of different stand types

林分类型	C /(g·kg^{-1})	N/(g·kg^{-1})	P /(g·kg^{-1})	C∶N	C∶P	N∶P
油松纯林	27.43 ± 0.89c	0.79 ± 0.05c	0.58 ± 0.03a	34.72 ± 1.23a	47.29 ± 2.15c	1.36 ± 0.08c
油松−糠椴混交林	40.89 ± 1.23b	1.56 ± 0.08b	0.36 ± 0.02b	26.21 ± 0.87b	113.58 ± 4.56b	4.33 ± 0.21b
油松−蒙古栎混交林	68.72 ± 2.15a	1.92 ± 0.10a	0.41 ± 0.03b	35.79 ± 1.45a	167.61 ± 6.89a	4.68 ± 0.25a
油松−山桃和山杏混交林	31.22 ± 1.05b	1.47 ± 0.07b	0.51 ± 0.04a	21.24 ± 0.78b	61.22 ± 2.45c	2.88 ± 0.15b

油松−山桃和山杏混交林土壤 C∶N 最低。

2.3 不同林分类型土壤 N、P 含量与植物生长的关系

不同林分类型中，土壤 N、P 含量变化对植物叶片 N、P 含量内稳态的影响存在显著差异(图 1)。油松−糠椴混交林与油松−蒙古栎混交林呈现一致的响应规律，当土壤 N 含量增加时，叶片 N 含量随之升高，但叶片 P 含量呈下降趋势；而当土壤 P 含量增加时，叶片 N 与 P 含量均表现出增加的趋势，这一特征表明，这 2 种混交林叶片 P 含量具有较高的内稳态，对土壤 N 含量变化的响应更敏感，对土壤 P 含量变化则呈协同提升响应。油松纯林的响应规律有所不同，土壤 N、P 含量升高时，叶片 N 含量会相应增加，但叶片 P 含量未呈现明显变动；结合线性回归分析结果(斜率与 R^2 均趋近于 0)可知，油松纯林叶片 P 含量的内稳态较强，受土壤 N、P 含量波动的影响极小。对于油松−山桃和山杏混交林，土壤 N 含量增加会推动叶片 N、P 含量同步上升，而线性回归斜率与 R^2 均趋近于 0，表明其叶片 P 含量内稳态较高；当土壤 P 含量增加时，叶片 N 含量上升但 P 含量下降，且线性回归斜率与 R^2 同样趋近于 0，进一步印证了该林分叶片 P 含量内稳态较强，未随土壤 P 含量变化而发生显著波动。

2.4 不同林分类型叶片 N、P 的再吸收效率

不同林分类型叶片对 N、P 的再吸收效率存在显著差异(图 2)。总体而言，所有林分类型对 N 的再吸收效率显著低于对 P 的再吸收效率。在叶片 N 再吸收效率方面，油松−蒙古栎混交林最高(13.76%)，油松−山桃和山杏混交林最低(4.53%)，表现为油松−蒙古栎混交林 > 油松−糠椴混交林 > 油松纯林 > 油松−山桃和山杏混交林。在叶片 P 再吸收效率方面，油松−糠椴混交林最高(21.59%)，油松−山桃和山杏混交林最低(11.57%)，表现为油松−糠椴混交林 > 油松−蒙古栎混交林 > 油松纯林 > 油松−山桃和山杏混交林。

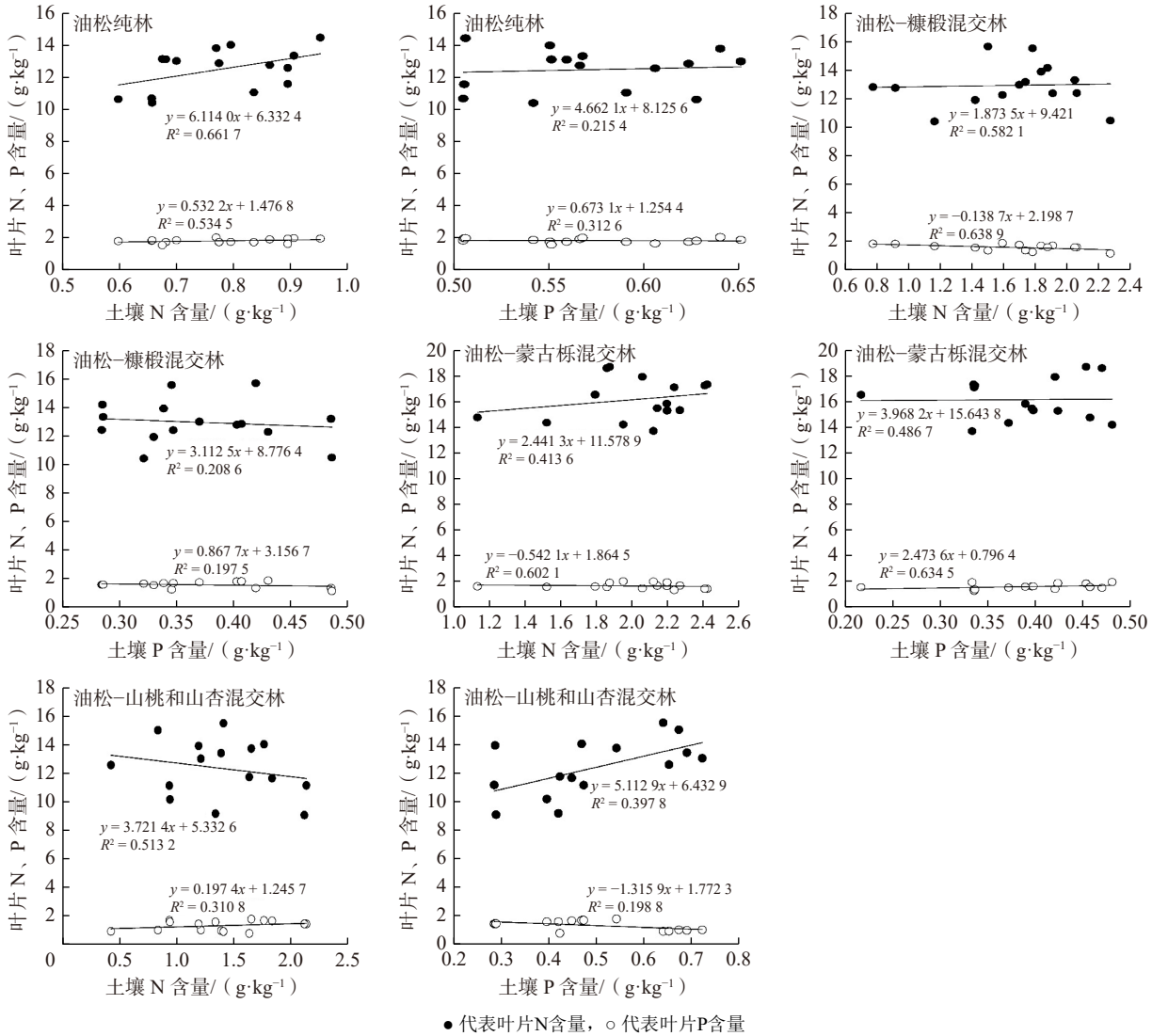
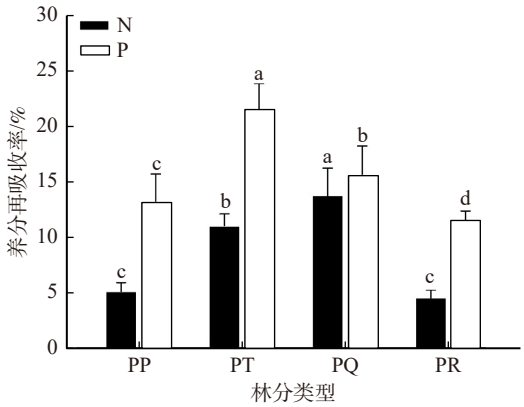


图 1 不同林分类型土壤 N、P 含量与叶片 N、P 含量的关系

Fig. 1 Relationship between soil N and P contents as well as leaf N and P contents of different stand types



同一林分类型不同小写字母表示不同树种间存在显著差异（$P < 0.05$）。PP. 油松纯林；PT. 油松–糠椴混交林；PQ. 油松–蒙古栎混交林；PR. 油松–山桃和山杏混交林。

图 2　不同林分类型叶片 N 和 P 再吸收效率

Fig. 2　Resorption efficiency of N and P for leaves of different stand types

3　讨　　论

混交林在养分循环效率和生态稳定性方面普遍优于纯林，这是基于叶片、凋落物和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比的综合表现得出的核心结论。

3.1　不同林分类型叶片、凋落物、土壤 C、N、P 含量及计量比的差异

不同林分类型在叶片、凋落物和土壤的 C、N、P 含量及其化学计量比方面存在显著差异，这种差异反映了各林分类型在养分利用策略和循环特征上的不同。叶片是植物进行光合作用和养分储存的主要器官，其化学计量特征反映了植物的养分利用策略和内部平衡[38–42]。叶片养分特征显示，油松–蒙古栎混交林具有最高的 N 含量和 N∶P，表明该林分类型的植物具有较高的氮素利用效率和更平衡的氮磷营养状态，阔叶树种的引入能够改善针叶林分的养分状况。蒙古栎作为落叶阔叶树，叶片生物量快速累积需大量 N 素，随着针阔混交林的形成，生物量增加促使植物需要更多富含 N 的物质参与代谢活动，加大叶片对 N 的吸收，使得叶片 N 含量增加。另有研究表明[37]，针阔混交时更易提升林分光合表现，促进 C、N 的提升与稳定，叶片 P 含量在油松纯林中最高，而在混交林中普遍较低，这可能是因为纯林竞争相对单一，养分循环效率低，凋落物分解慢，P 被固定在生物量和凋落物中，未能有效进入土壤库进行循环，而混交林中，阔叶树对 P 的需求和吸收更强，稀释了整体含量。油松–糠椴混交林表现出最高的 C∶N 和 C∶P，说明提升生物量中碳的相对占比、降低 N、P 等关键养分的投入，形成对资源限制环境的适应与生长平衡，这与植物养分利用策略理论相符。凋落物作为连接植物与土壤的纽带，其化学计量比是控制分解速率和养分释放的关键因子。凋落物化学计量特征表明，混交林分具有较高的 C、N 含量，而 P 含量在油松纯林凋落物中最高，在混交林中显著降低。这可能因为其将较多的 P 分配至叶片，从而在凋落时产生较高 P 含量的凋落物，混交林分特别是油松–蒙古栎混交林具有更高的 N∶P，表明其具有更快的养分循环速率，更有利于养分释放。

本研究中，油松–蒙古栎混交林在土壤 C、N 含量和 C∶P、N∶P 方面均表现出最优值，蒙古栎的引入显著改善了土壤肥力状况，增强了土壤的养分保持能力。油松纯林在所有组分中都表现出最低的土壤 N 含量和 N∶P，特别是在土壤中，N∶P 仅为 1.36，表明其受到严重的 N 限制，这一结果与 Vitousek 等[42]关于单一树种经营导致土壤退化的研究结论一致。蒙古栎作为阔叶树种，其凋落物质量较高，分解速率较快，有利于养分的快速循环，而油松作为针叶树种，其凋落物含有较多的难分解物质，分解速率较慢，容易导致养分的积累和循环缓慢。与单一林分相比，混交林对养分的竞争可以被更高的养分保留和更快的养分循环缓解。本研究中，油松–蒙古栎林在维持养分平衡、提高养分利用效率上优势显著，这为北京山区油松人工林生态系统管理提供了重要的科学依据。

3.2　不同林分类型养分再吸收效率差异

植物从土壤中吸收养分，将其分配至不同器官进行积累或供生命活动利用；在叶片衰老脱落前，植物还会对 N、P 等养分进行再吸收，以此延长养分在植株体内的留存周期[39,43–45]。本研究表明，北京山区油松混交人工林群落中，油松–蒙古栎混交林和油松–糠椴混交林比油松纯林具有较高 N、P 再吸收效率，表明混交林具有更高的养分利用效率。其中，油松–蒙古栎混交林 N 的再吸收效率最高，油松–糠椴混交林 P 再吸收效率最高。本研究中，不同混交林的立地生长条件与林龄基本一致，但其 N、P 再吸收能力却表现出显著差异，这一现象或由混交树种自身特性决定，进而影响了林分整体的养分再吸收水平。研究发现，在叶片脱落前，常绿树种通过养分转移机制，将 P 输送到其他器官，导致其叶片中的 P 含量显著低于落叶树种，从而使常绿树种更适应低 P 环境。因此，养分的再吸收不仅是植物保存养分的重要策略，也是调控叶片养分组成的关键因素。本研究中，蒙古栎的凋落物通常比针叶更易分解，能形成更丰富的有机质，这和蒙古栎叶片结构、面积和凋落物木质素含量低有关，我们推测，油松–蒙古栎混交林和油松–糠椴混交林群落更高的养分再吸收能力可能有助于在后期一定时期里形成稳定的森林群落，但仍需深入研究。

3.3 不同林分类型的叶片内稳态和养分利用策略

植物内稳态是植物在变化环境中维持体内元素浓度相对稳定的能力，是衡量生态系统稳定性和植物环境适应能力的关键指标[34, 46–50]。本研究中，无论 4 种林分类型土壤 N、P 含量如何变化，叶片 P 始终未出现明显波动，其线性回归斜率和决定系数(R^2)均趋近于 0，表现出对 P 元素极强的内稳态调控能力。P 作为植物生长发育不可或缺的必需元素，在多数陆地生态系统中，常属于限制性养分。由于 P 在土壤中移动性差、有效态含量低，植物在长期进化过程中，逐渐形成了高效的 P 保守策略，而通过提升 P 再吸收效率和内稳态调控是植物应对 P 匮乏环境的关键适应机制。相比之下，叶片 N 含量对土壤氮素增加的响应更为敏感，这表明植物对氮素的调控策略更具灵活性，这可能与 N 在生态系统中更复杂的循环过程(如固氮作用、硝化/反硝化作用)，以及 N 作为大量酶和叶绿素主要成分的功能有关。

本研究通过分析叶片 N、P 含量对土壤 N、P 含量变化的响应关系，揭示了油松纯林及其混交林在养分利用策略上的显著差异，这些差异反映了不同林分类型对土壤养分异质性的适应机制。油松−糠椴混交林与油松−蒙古栎混交林的土壤 P 增加时，叶片 N、P 含量协同增加，表明在 P 限制缓解后，树木能够同时增加对 2 种养分的吸收，以支持更快的生长。然而，当土壤 N 增加时，出现了叶片 N 增加而 P 减少，这符合“生长稀释”的经典理论，即充足的 N 增加刺激生长，生物量快速累积时，导致 P 浓度被稀释，表明混交林的种间养分生态位分化与互补能为生物量增长提供更充足的养分支撑，减少“生长稀释”引发的养分匮乏，以实现“生物量增长”与“养分平衡”的协同，这是混交林相较纯林在生产力、稳定性和可持续性上的核心优势所在。油松纯林对土壤 N、P 含量增加的响应最为有限。尽管叶片 N、P 含量随土壤养分提升略有上升，但变化幅度极小，其中，P 含量的稳定性尤为突出，呈现出极强的内稳态特征。这一现象表明，油松纯林通过维持自身固有的生理代谢格局，以应对外界环境的变化。本研究结果进一步印证植物养分内稳态并非恒定不变的固有属性，而是植物与生长环境、与群落中其他物种相互作用后形成的综合生存策略。纯林的养分内稳态完全依赖林木个体自身的生理调节机制，通过内在代谢调控维持养分浓度稳定；而混交林则通过不同树种的功能差异与种间互作关系，在群落层面实现了养分的“动态平衡”，内稳态不再是单一物种的调控结果，而是整个群落内物种间协同互补或竞争制衡共同作用的综合体现。本研究结果对人工林经营实践具有重要指导价值，可针对油松纯林与混交林的不同养分响应特征制定差异化经营策略。对于油松纯林，应聚焦精准养分调控与土壤改良，油松纯林对土壤 N、P 变化的响应有限，尤其对 P 表现出极强的内稳态，需注重 P 肥的精准施用与凋落物管理；混交林的养分优势依赖树种功能差异与种间互作，以“需求互补、减少竞争”为核心，强化树种搭配优化与养分循环维持。一是优先推广油松−蒙古栎混交林模式，合理比例配置蒙古栎(如油松∶蒙古栎 = 7∶3 或 6∶4)，通过凋落物快速分解改善土壤肥力、提升养分循环效率；二是优化混交林树种搭配，优先选择生态位互补的阔叶树种，充分发挥针叶与阔叶跨功能型混交的协同优势；三是加强凋落物管理。对油松纯林，可通过人工辅助凋落物分解(如喷施微生物分解菌剂)和抚育剩余物粉碎还林，加速养分释放，可根据优势树种养分需求特征，在凋落物分解关键期(如春季萌芽前)适量补充 N 以提升养分利用效率；四是对混交林保留自然凋落物层，避免过度清理，维持“凋落物分解、养分归还、植物吸收”养分循环的完整，巩固混交林的养分优势。

4 结　论

在区域生态建设中，混交林通过树种间的协同作用，显著优化了养分利用效率与土壤功能。本研究系统探讨了树种混交对北京山区油松人工林的叶片、凋落物及土壤化学计量特征的影响，并分析了其对养分再吸收效率及生态系统内稳态的作用，研究结论如下。

(1)油松−蒙古栎混交林在提升土壤肥力、促进养分循环上优势显著，其叶片 N 含量、N∶P 及土壤 C、N 含量等指标均高于其他林分，有效改善针叶林养分状况，是当地营建混交林的最优模式；油松−糠椴混交林以叶片高 C∶N、C∶P 来实现保守型养分利用，且所有混交林凋落物 C、N 含量及 N∶P 更高，利于养分释放。而油松纯林各组分 N 含量、N∶P 最低，存在 N 限制，凋落物分解慢，养分循环受阻。

(2)研究区域内，植物生长普遍受 N 限制，不同林分的养分再吸收效率呈现显著差异，油松−蒙古栎混交林的 N 再吸收效率最高，油松−糠椴混交林的 P 再吸收效率最高，且这 2 种混交林的 N、P 再吸收效率均高于油松纯林。蒙古栎凋落物具有易分解的特性，既能改善土壤物理结构，又可加速土壤 N 循环进程，为混交林后期构建结构稳定、功能协调的群落提供了重要基础。

(3)在养分内稳态与利用策略上，4 种林分对 P 均具备极强内稳态调控能力。油松−蒙古栎、油松−

糠椴混交林在 P 限制缓解时，叶片 N、P 含量均增加，土壤 N 增加，则叶片 P 减少；油松−山桃和山杏混交林对土壤 P 增加响应相反；油松纯林对土壤 N、P 变化响应有限，调控策略单一。建议以油松−蒙古栎混交林为北京山区营建混交林的最优模式，未来需加强树种混交对养分资源利用“需求互补”效应的综合分析，为更科学的混交林经营提供理论支撑。

参 考 文 献

[1] Forrester D I, Plaga B N E, Jürgen B. The effects of tree size, stand density, and tree-species mixing on stand level and tree level light absorption and light-use efficiency: a review[J]. Current Forestry Reports, 2025(1): 11.

[2] Guo J, Kneeshaw D, Peng C, et al. Positive effects of species mixing on biodiversity of understory plant communities and soil health in forest plantations [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2025, 122(11): e2418090122.

[3] Bnisch E, Blagodatskaya E, Dirzo R, et al. Mycorrhizal type and tree diversity affect foliar elemental pools and stoichiometry [J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 16.

[4] Gong C, Tan Q, Liu G, et al. Impacts of tree mixtures on understory plant diversity in China[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 498: 119545.

[5] Li Q, Liu Z, Jin G. Mixed forests provide higher levels of growth and yield than monocultures across a broad range of conditions [J]. Forest Ecology and Management, 2024, 566: 122083.

[6] de González A E, Blanco J A, Imbert J, et al. ENSO and NAO affect long-term leaf litter dynamics and stoichiometry of Scots pine and European beech mixedwoods [J]. Global Change Biology, 2019, 25(9): 3070−3090.

[7] 高畅, 付若仙, 沐炜杰, 等. 杉阔混交和林下套种对土壤氮矿化的影响 [J]. 林业科学研究, 2024, 37(5): 23−32.
Gao C, Fu R X, Mu W J, et al. Effects of mixed forests of Chinese fir and broad-leaved trees and understory planting on soil nitrogen mineralization [J]. Forest Research, 2024, 37(5): 23−32.

[8] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的化学计量学特征 [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.

[9] 姜俊, 陈长启, 陈贝贝, 等. 林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10): 33−41.
Jiang J, Chen C Q, Chen B B, et al. Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption of *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous area of Beijing [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 33−41.

[10] 喻阳华, 李一彤, 王俊贤, 等. 贵州白云岩地区植物群落叶片−凋落物−土壤化学计量与碳氮同位素特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(8): 3356−3365.
Yu Y H, Li Y T, Wang J X, et al. Leaf-litter-soil stoichiometry and carbon and nitrogen isotopes of plant communities in dolomite district in Guizhou Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3356−3365.

[11] 冯莉绚, 黄志群, 王振宇, 等. 恢复年限对亚热带次生林土壤化学计量比的影响 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(8): 2091−2098.
Feng L X, Huang Z Q, Wang Z Y, et al. Effects of restoration years on soil stoichiometric ratios in subtropical secondary forests [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(8): 2091−2098.

[12] 赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 等. 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响 [J]. 林业科学, 2010, 46(5): 14−19.
Zhao Q, Liu X Y, Hu Y L, et al. Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(5): 14−19.

[13] Cardon G Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter [J]. Oikos, 2004, 104(2): 230−246.

[14] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems [J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2005, 36(1): 191−218.

[15] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, et al. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources [J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5(22): 22.

[16] Herve J, Jurgen B, Johanna B, et al. Tree diversity drives forest stand resistance to atural disturbances [J]. Current Forestry Reports, 2017, 3(3): 223−243.

[17] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities [J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2008, 39: 153−170.

[18] 白昱欣, 刘润洪, 苏洁桦, 等. 树种混交对马尾松和红锥根际与非根际土壤微生物资源限制的影响 [J]. 生态学报, 2024, 44(23): 10770−10781.
Bai Y X, Liu R H, Su J H, et al. Effects of tree species mixing on bulk and rhizosphere soil microbial resource limitation in stands of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10770−10781.

[19] Forrester D I, Jürgen B, Cowie A L, et al. Mixed-species plantations of eucalyptus with nitrogen-fixing trees: a review[J]. Forest Ecology & Management, 2006, 233: 211−230.

[20] Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(46): 18123−18128.

[21] 《北京森林》编纂委员会. 北京森林 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2024.
Editorial Committee of *Forests in Beijing*. Forests in Beijing[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2024.

[22] 王浩, 胡东阳, 张咏, 等. 关于实施侧柏、油松人工林多功能经营促进森林质量精准提升的探索 [J]. 国土绿化, 2022(4): 58−60.
Wang H, Hu D Y, Zhang Y, et al. Exploring the implementation of multi-functional management of *Platycladus orientalis* and *Pinus tabuliformis* artificial forests to promote precise improvement of forest quality [J]. Land Greening, 2022(4): 58−60.

[23] 宁金魁, 陆元昌, 赵浩彦, 等. 北京西山地区油松人工林近自然化改造效果评价 [J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(7): 42−44.
Ning J K, Lu Y C, Zhao H Y, et al. Assessment of close-to-nature transformation of *Pinus tabuliformis* plantations in the Xishan Region [J]. Journal of Northeast Foresrty University, 2009, 37(7): 42−44.

[24] 陆元昌, 张守攻, 雷相东, 等. 人工林近自然化改造的理论基础

和实施技术 [J]. 世界林业研究, 2009, 22(1): 20−27.
Lu Y C, Zhang S G, Lei X D, et al. Theoretical basis and implementation techniques on close-to-nature transformation of plantations [J]. World Forestry Research, 2009, 22(1): 20−27.
[25] 吴海平, 孙清琳, 张彦君, 等. 不同密度油松人工林群落特征与物种多样性耦合关系 [J]. 西北林学院学报, 2022, 37(5): 1−8.
Wu H P, Sun Q L, Zhang Y J, et al. Coupling relationship between community characteristics and species diversity of *Pinus tabuliformis* plantations with different densities[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(5): 1−8.
[26] 高军, 杨建英, 史常青, 等. 密云水库上游油松人工水源涵养林林下植物多样性与土壤理化特性 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(9): 2305−2313.
Gao J, Yang J Y, Shi C Q, et al. Understory plant diversity and soil physicochemical properties of *Pinus tabuliformis* artificial water conservation forests in the upper reaches of Miyun Reservoir, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(9): 2305−2313.
[27] 肖军, 雷蕾, 曾立雄, 等. 不同经营模式对华北油松人工林碳储量的影响 [J]. 生态环境学报, 2022, 31(11): 2134−2142.
Xiao J, Lei L, Zeng L X, et al. Effects of different management regimes on carbon stock of *Pinus tabuliformis* plantations in northern China [J]. Ecology and Environment, 2022, 31(11): 2134−2142.
[28] 兰道云, 毕华兴, 赵丹阳, 等. 晋西黄土区不同密度油松人工林保育土壤功能评价 [J]. 水土保持学报, 2022, 36(2): 189−196.
Lan D Y, Bi H X, Zhao D Y, et al. Evaluation on soil conservation function of *Pinus tabuliformis* plantation with different densities in the loess area of western Shanxi Province [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(2): 189−196.
[29] Norby R J, Long T M, Hartz-Rubin J S, et al. Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO2-enriched atmosphere [J]. Plant and Soil, 2000, 224: 15−29.
[30] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1978.
Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. The analysis of soil physical-chemical properties[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1978.
[31] Milla R, Castro-Díez P, Maestro-Martínez M, et al. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants?[J]. Plant and Soil, 2005, 278: 303−313.
[32] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics [J]. Journal of Theoretical Biology, 1995, 177(2): 139−149.
[33] Yu Q, Wilcox K, Pierre K L. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change [J]. Ecology, 2015, 96(2): 2328−2335.
[34] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540−550.
[35] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.
[36] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997, 94(25): 13730−13734.
[37] 吴旭, 牛耀彬, 陈云明, 等. 黄土丘陵区沙棘混交林叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征 [J]. 水土保持学报, 2021, 35(4): 8.
Wu X, Niu Y B, Chen Y M, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics in leaf, litter and soil at mixed forests of *Hippophae rhamnoides* in the loess hilly region of China [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(4): 8.
[38] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns [J]. Advances in Ecological Research, 2000, 30: 1−67.
[39] 申奥, 朱教君, 闫涛, 等. 辽东山区主要阔叶树种叶片养分含量和再吸收对落叶时间的影响 [J]. 植物生态学报, 2018, 42(5): 573−584.
Shen A, Zhu J J, Yan T, et al. Effects of leaf nutrient concentration and resorption on leaf falling time of dominant broadleaved species in a montane region of eastern Liaoning Province, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(5): 573−584.
[40] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205−220.
[41] Berg B , Mcclaugherty C . Plant litter, decomposition, humus formation, carbon sequestration[M]. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2008.
[42] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5−15.
[43] Hedin L O. Global organization of terrestrial plant nutrient interactions [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101: 10849−10850.
[44] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 等. 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 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 9.
Wang J Y, Wang S Q, Li R L, et al. C∶N∶P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(6): 9.
[45] Prescott C E, Grayston S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 309: 110−119.
[46] Yu Q, Elser J J, He N, et al. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. Oecologia, 2011, 166(1): 1−10.
[47] 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.
[48] Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, et al. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants [J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 306−320.
[49] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, et al. Nutrient co-limitation of primary producer communities [J]. Ecology Letters, 2011, 14(9): 852−862.
[50] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428: 821.

（责任编辑 范 娟 李 契
责任编委 臧润国）