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

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

蒋馨怡 蔡体久

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

Jiang Xinyi, Cai Tijiu

引用本文:
蒋馨怡, 蔡体久. 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[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(11):77–84. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250207
Jiang Xinyi, Cai Tijiu. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents and ecological stoichiometry characteristics of *Betula platyphylla* forests of different ages in cold and temperate regions[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11):77–84. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250207

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250207

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

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

晋西黄土区油松林土壤碳氮磷计量特征对林龄和密度的响应
Response of soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Pinus tabuliformis* forests to stand age and density in the Loess Plateau region of western Shanxi Province, northern China
北京林业大学学报, 2024, 46(12): 30–40. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240188

黄土丘陵区不同林龄刺槐养分利用特征和林分质量研究
Nutrient utilization characteristics and stand quality of *Robinia pseudoacacia* at different stand ages in the loess hilly region of northwestern China
北京林业大学学报, 2023, 45(12): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230058

大兴安岭北部2种不同生活型针叶树种叶片生态化学计量特征研究
Leaf stoichiometry of two conifer species with different life forms in northern Daxing’an Mountains of northeastern China
北京林业大学学报, 2023, 45(10): 36–46. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220219

兰州市42种园林木本植物叶片碳氮磷化学计量特征
Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in the leaves of 42 woody landscape plants in Lanzhou City of northwestern China
北京林业大学学报, 2023, 45(7): 110–119. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220168

林下植被和凋落物对我国寒温带天然林土壤CO_2通量的短期影响
Short-term effects of understory vegetation and litter on soil CO_2 flux of natural forests in cold temperate zone of China

北京林业大学学报, 2021, 43(3): 55–65. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200249

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250207

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

蒋馨怡　蔡体久
（东北林业大学林学院，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:【目的】研究寒温带不同林龄白桦林叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及生态化学计量特征，揭示白桦林叶片养分含量随林龄增加的变化规律及养分限制程度，为寒温带森林生态系统经营管理及养分循环研究提供参考。**【方法】**选取 3 个林龄白桦林(32、47、68 a)为研究对象，测定 5—9 月叶片 C、N、P 含量及生态化学计量比，利用内稳性指数和 RDA 分析，研究叶片养分含量与环境因子之间的相关性。**【结果】**(1)5—9 月不同林龄白桦林叶片 C 含量变化范围为 440.20 ~ 497.81 mg/g，N 含量变化范围为 8.75 ~ 25.31 mg/g，P 含量变化范围为 2.56 ~ 6.45 mg/g。随着月份变化，叶片 C 含量呈增加趋势，而 N 含量呈递减趋势，P 含量 5—8 月呈降低趋势，9 月小幅度上升。随林龄的增加，叶片 C、N 含量呈上升趋势，P 含量则先减小后增大。(2)5—9 月不同林龄白桦林叶片 C∶N、C∶P 呈递增趋势，N∶P 呈波动性变化趋势。随林龄的增加，叶片 C∶P、N∶P 呈上升趋势，C∶N 表现为下降趋势。(3)土壤含水率与不同林龄白桦林叶片 P 含量均呈正相关，与 C∶P、N∶P 呈负相关；土壤温度与白桦林叶片 C、N∶P 呈正相关；土壤 pH 值与白桦林叶片 C∶N 呈正相关。**【结论】**白桦林在生长过程中均受到氮的限制，建议依据白桦林生长所处的林龄阶段，及时抚育管理，促进凋落物分解，增加氮输入，为白桦林生长提供充足的养分。

关键词：寒温带；林龄；白桦林；叶片；生态化学计量；养分循环
中图分类号：S792.153　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2025)11−0077−08
引文格式：蒋馨怡，蔡体久. 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［J］. 北京林业大学学报，2025，47(11)：77−84. Jiang Xinyi, Cai Tijiu. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents and ecological stoichiometry characteristics of *Betula platyphylla* forests of different ages in cold and temperate regions［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11): 77−84.

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

Jiang Xinyi　Cai Tijiu
(School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract:［**Objective**］This study evaluated the contents and ecological stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in *Betula platyphylla* forest leaves across a chronosequence of stand ages in the cold temperate zone. The research aimed to elucidate the variation patterns of leaf nutrient contents and nutrient limitation status in *B. platyphylla* with increasing stand age, thereby providing a scientific basis for the management of cold temperate forest ecosystems and nutrient cycling research.［**Method**］This study selected three *B. platyphylla* forests of distinct stand ages (32, 47, and 68 years) as research objects, measured the leaf C, N, and P contents alongside their ecological stoichiometric ratios from

收稿日期: 2025−06−10　**修回日期:** 2025−11−13
基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD2200405)。
第一作者: 蒋馨怡。主要研究方向：森林植物资源。Email: 1920226107@qq.com　地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。
责任作者: 蔡体久，教授，博士生导师。主要研究方向：森林生态与森林水文研究。Email: 15045853579@163.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

May to September using homeostasis index and RDA analysis to examine the correlations between leaf nutrient contents and environmental factors. [**Result**] (1) From May to September, the leaf C content in *B. platyphylla* forests varied from 440.20 to 497.81 mg/g, N content from 8.75 to 25.31 mg/g, and P content from 2.56 to 6.45 mg/g across different stand ages. During seasonal progression, leaf C content exhibited a gradual increase, whereas N displayed a progressive decline. The P content decreased from May to August, followed by a slight increase in September. Leaf C and N contents showed an increasing trend with increasing stand age, while P content first decreased and then increased. (2) From May to September, the leaf C∶N and C∶P showed a consistent increasing trend across all stand age, while the N∶P exhibited fluctuations. With increasing stand age, leaf C∶P and N∶P showed an increasing trend, while C∶N showed a decreasing trend. (3) Soil water content exhibited positive correlations with leaf P content, but negative correlations with leaf C∶P and N∶P of *B. platyphylla* of different stand ages. Soil temperature showed positive associations with both leaf C and N∶P. Soil pH was positively correlated with leaf C∶N of *B. platyphylla* forests. [**Conclusion**] *B. platyphylla* forests exhibite persistent N limitation throughout their growth process. It is recommended that timely tending and management is implemented according to the age of *B. platyphylla* forests to accelerate litter decomposition, enhance nitrogen inputs, and thereby ensuring adequate nutrient availability for the growth of *B. platyphylla* forests.

Key words: cold temperature zone; stand age; *Betula platyphylla* forests; leaves; ecological stoichiometry; nutrient cycling

植物碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其生态化学计量比与营养状况和生长发育密切相关，C 是植物叶片干物质的主要组成元素，而 N 和 P 作为常见限制性元素，与植物体的新陈代谢密切相关[1]。生态化学计量为判断植物器官限制性元素提供了有效工具[2]。叶片作为环境变化的敏感器官，其 C、N、P 含量及化学计量特征的变化可有效判断植物对环境的适应性。其中，叶片 C∶N 与 C∶P 用于评估植物的碳同化能力和养分利用效率，而 N∶P 则常用于衡量植物在生长发育过程中的养分限制情况[3]。随林龄增加，叶片 C、N、P 含量呈现不同的变化规律。比如，杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林叶片 N、P 含量随林龄增加呈“V”字形变化趋势[4]，油松(*Pinus tabulaeformis*)叶片 N 含量随林龄增加呈先上升后下降的趋势，而 C、P 含量先下降后上升[5−6]。随林龄增加，植物限制元素也会发生改变。晋西北丘陵风沙区柠条(*Caragana korshinskii*)在生长过程中由受 N 限制转变为 P 限制[7]；江西省泰和县灌溪镇石溪林场湿地松(*Pinus elliottii*)中龄林生长主要受 N 限制，而幼龄林和成熟林受 N、P 共同限制[8]。这些现象表明，植物通过调整养分利用策略以适应环境变化[9]。

已有研究表明，大兴安岭寒温带针叶树种如兴安落叶松(*Larix gmelinii*)和樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)叶片 N、P 含量随龄级的增长而降低，C 含量则呈增加趋势[10]，而主要阔叶树种白桦(*Betula platyphylla*)的化学计量特征尚不明确。作为长期采伐与火灾干扰下形成的次生林，白桦林面积与蓄积量均达区域森林总量的 41% 以上[11−12]，现存林龄普遍超过 30 年且仍在旺盛生长[13]。这种独特的林龄结构在气候寒冷、生长季短的胁迫条件下，养分限制类型与利用策略可能会发生关键转换，进而影响森林生态系统服务功能的可持续性，因此，亟需从生态化学计量角度揭示其内在机制以支撑精准管理。鉴于此，本研究选取 32、47、68 年生 3 个不同林龄阶段的白桦次生林，分析叶片 C、N、P 含量及化学计量特征，解析不同林龄段的养分限制类型与适应策略，为寒温带森林养分循环研究提供理论支撑。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究位于黑龙江漠河森林生态系统国家定位观测研究站(53°17′ ~ 53°30′N，122°06′ ~ 122°27′E)。该区域属典型的寒温带大陆性季风气候，年均气温 −4.9 ℃，冬季严寒漫长(冻结期 > 8 个月)，无霜期 80 ~ 90 d，是多年冻土集中分布区。夏季湿热，降水集中于 7、8 月，年均约 400 mm。地带性土壤为棕色针叶林土，局部分布有草甸土和沼泽土等。植被以兴安落叶松明亮针叶林为主。次生林主要为白桦林，分布面积占大兴安岭森林总面积的 40% 以上，具有重要的生态地位。

1.2 样地设置

在前期踏查的基础上，于 2024 年 5 月选取 3 个龄组白桦次生林为研究对象，平均林龄分别为 32、47 和 68 a。在各龄组内设置 3 个 20 m × 30 m 重复

样地，共 9 个固定样地，样地间坡位、坡向一致且间距大于 200 m。调查样地的基本信息详见表 1。

2024 年 5—9 月，每月中旬在各固定样地内选取 3 株标准木，用高枝剪在树冠四周采集完全伸展、健康无病虫害的叶片。去掉叶柄后，将所有叶片充分混合均匀，采用四分法取大约 300 g 样品，带回实验室后在 105 ℃ 下杀青 30 min，恒温 70 ℃ 烘干至质量恒定，粉碎过筛并密封保存，用于 C、N、P 含量测定。

同时，采用数字式瞬时温度计测定土壤温度。在每个样地内以“S”形设置 5 个土壤采样点，用土钻采集 0 ~ 5 cm、5 ~ 10 cm、10 ~ 20 cm 土层的土样，去除石块、动物残体等杂质，将样品带回实验室后过 2 mm 筛备用。将鲜土分为两部分：一部分自然风干，研磨后过 0.149 mm 土壤筛密封保存，用于测定土壤有机碳（soil organic carbon，SOC）、全氮（total nitrogen，TN）、全磷（total phosphorus，TP）等指标；另一部分置于冰箱−4 ℃ 储存，用于测定速效氮等指标。

1.3　样品测定

植物叶片指标测定：C 含量采用 TOC 元素分析仪（Elemental，Hanau，Germany）测定；N 含量采用浓硫酸−过氧化氢溶液消煮，AA3 型连续流动分析仪（Seal，Germany）测定；P 含量采用浓硫酸−过氧化氢溶液消煮，紫外−可见分光光度计（T6，北京普析）测定。

土壤指标测定：C 含量采用 TOC 元素分析仪（Elemental，Hanau，Germany）测定；土壤全氮采用浓硫酸−混合催化剂消煮，速效氮（NH_4^+-N 和 NO_3^--N）经 1 mol/L 氯化钾溶液浸提（土液比 1∶10，震荡 1 h）后，二者均采用 AA3 型连续流动分析仪（Seal，Germany）测定；土壤全磷采用浓硫酸−高氯酸消煮，速效磷采用氟化铵−盐酸溶液浸提，二者均用紫外−可见分光光度计（T6，北京普析）测定；pH 值采用 PHS-3E 型 pH 计（水土质量比为 5∶1）测定。

1.4　数据计算与处理

采用生态化学计量内稳性模型[14]计算内稳性指数（H）。$|H| \geqslant 4$ 为稳态型，$2 \leqslant |H| < 4$ 为弱稳态型，$4/3 \leqslant |H| < 2$ 为弱敏感型，$|H| < 4/3$ 为敏感型[15]。

数据处理和统计采用 Excel 软件，绘图使用 Origin 2021 软件。使用 SPSS 21.0 软件进行单因素方差分析，并进行差异性检验；采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析。

2　结果与分析

2.1　不同林龄白桦林叶片碳氮磷含量变化特征

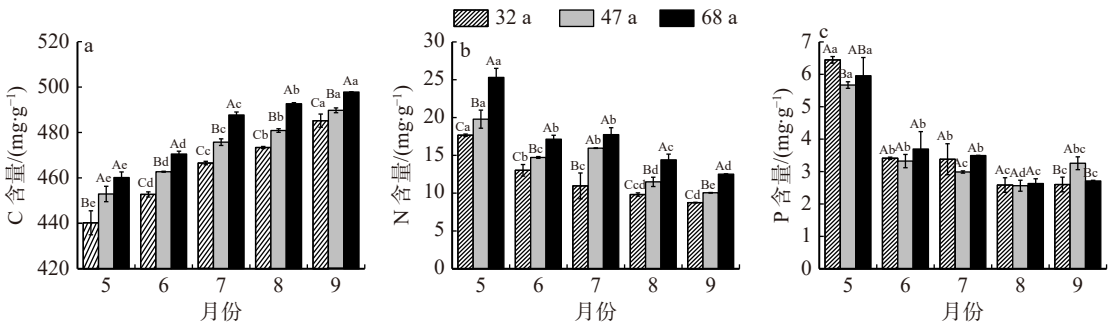
白桦林叶片 C 含量随林龄增加呈上升趋势，5—9 月各林龄叶片 C 含量均呈逐月递增趋势（图 1a）。除 5 月份 47 a 和 68 a 差异不显著外，其余月份各林龄间叶片 C 含量均差异显著（$P < 0.05$）。白桦林叶片 N 含量随林龄增加而上升（图 1b），32 a 显著低于其他林龄（$P < 0.05$）。季节动态上，5—9 月 32 a N 含量呈递减趋势，5 月最高为 17.66 mg/g，9 月最低为 8.75 mg/g；47 a 和 68 a N 含量呈波动下降趋势。除

表 1　样地基本信息

Tab. 1　Basic information of sample plots

林龄/a	密度/（株·hm^{-2}）	坡向	坡度/（°）	坡位	胸径/cm	树高/m	郁闭度	主要林下植被
32 ± 6	2 017 ± 225	东北	3 ± 1	坡中	7.13 ± 1.53	9.01 ± 2.14	0.7 ± 0.1	1、2、3、4
47 ± 4	2 733 ± 300	东北	2 ± 1	坡中	11.35 ± 2.89	12.98 ± 3.12	0.9 ± 0.1	1、3、4、5
68 ± 7	1 827 ± 250	东北	6 ± 1	坡中	14.62 ± 5.63	16.43 ± 4.05	0.8 ± 0.1	1、3、6、7

注：表中数据为平均值 ± 标准差。主要林下植被：1. 越橘*Vaccinium vitis-idaea*；2. 笃斯越橘*Vaccinium uliginosum*；3. 杜香*Ledum palustre*；4. 小叶章*Deyeuxia angustifolia*；5. 二叶舞鹤草*Maianthemum bifolium*；6. 兴安杜鹃*Rhododendron dauricum*；7. 红花鹿蹄草*Pyrola incarnata*。



不同大写字母表示相同月份不同林龄间差异显著（$P < 0.05$），不同小写字母表示同一林龄不同月份间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 1　不同林龄白桦林叶片碳氮磷含量

Fig. 1　Leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents in *Betula platyphylla* forests at different stand ages

7 月外，各林龄间叶片 N 含量差异显著($P < 0.05$)。P 含量随林龄增加呈先降后升的趋势，5—9 月 P 含量平均值表现为 68 a(3.697 mg/g) > 32 a(3.684 mg/g) > 47 a(3.560 mg/g)。各林龄 P 含量均表现为 5 月份显著高于其他月份，8 月份最低(图 1c)。由此可见，随林龄增加，白桦林叶片 C、N 含量呈上升趋势，P 含量先减小后增大。5—9 月不同林龄白桦林叶片 C 含量呈增加趋势，N 含量呈递减趋势，而 P 含量 8 月最低。

2.2 不同林龄白桦林叶片碳氮磷化学计量特征

叶片 C∶N 随林龄增加呈下降趋势(图 2a)。季节动态上，各林龄 C∶N 在 5—9 月均逐月上升。除 7 月 47 a 与 68 a 差异不显著外，其余月份各林龄间差异均显著($P < 0.05$)。C∶P 随林龄增加呈上升趋势(图 2b)。C∶P 季节变化上，32 a 持续递增(9 月最高达 187.37)；47 a 和 68 a 呈“单峰”变化，8 月达峰值(分别为 188.00 和 187.62)后略降。随林龄增加叶片 N∶P 呈上升趋势，变化范围 2.74 ~ 5.48(图 2c)。5 月和 8 月各林龄间叶片 N∶P 差异显著；7 月 32 a 显著低于其他林龄($P < 0.05$)；9 月 68 a 显著高于其他林龄($P < 0.05$)。综上，随林龄增加，白桦林叶片 C∶N 呈下降趋势，C∶P、N∶P 呈上升趋势。5—9 月叶片 C∶N、C∶P 总体上升，N∶P 波动变化。

2.3 叶片碳氮磷计量特征与土壤因子的关系

以叶片碳氮磷含量及其化学计量比为响应变量，土壤有机碳、全氮、全磷、pH、含水率、温度为解释变量进行冗余分析(图 3)。32 a 白桦林前两轴共同解释叶片变异的 91.76%，土壤因子中含水率、全磷、pH、有机碳的贡献达显著水平($P < 0.05$)，贡献率分别为 61.5%、24.9%、6.4%、6.4%。47 a 白桦林前 2 轴解释了 95.68% 的变异，土壤中的主导因子为含水率、pH、全磷、温度($P < 0.05$)，贡献率分别为 64.5%、22.4%、6.8%、6.1%。68 a 白桦林前 2 轴解释了 91.23% 的变异，土壤因子中含水率、全磷、温度、pH 的贡献显著($P < 0.05$)，贡献率分别为 46.6%、30.6%、17.9%、4.1%。土壤含水率与不同林龄白桦林叶片 P 含量均呈正相关，与 C∶P、N∶P 呈负相关；土壤温度与不同林龄白桦林叶片 C 含量、N∶P 呈正相关；土壤 pH 值与不同林龄白桦林叶片 C∶N 呈正相关。

2.4 不同林龄白桦林叶片化学计量内稳性特征

内稳性模型计算结果(表 2)表明，32 a 白桦林叶片 N、P 及 N∶P 内稳性指数(取绝对值后)分别为 1.69、1.22 和 1.55；47 a 白桦林叶片 N、P 及 N∶P 内稳性指数分别为 1.60、7.82 和 14.86；68 a 白桦林叶

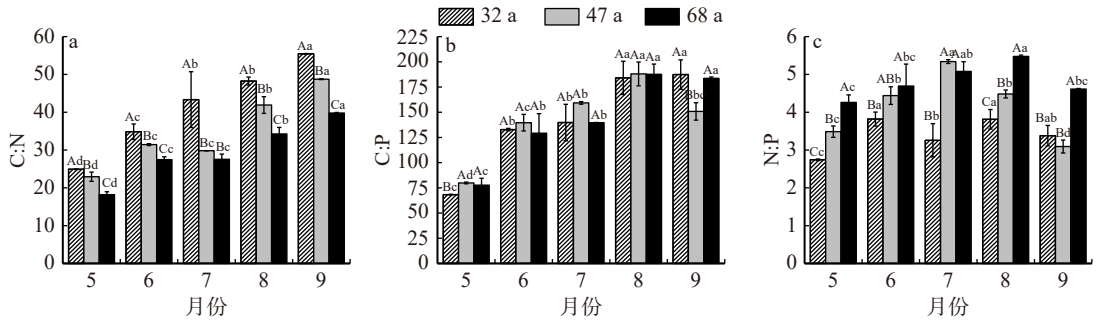
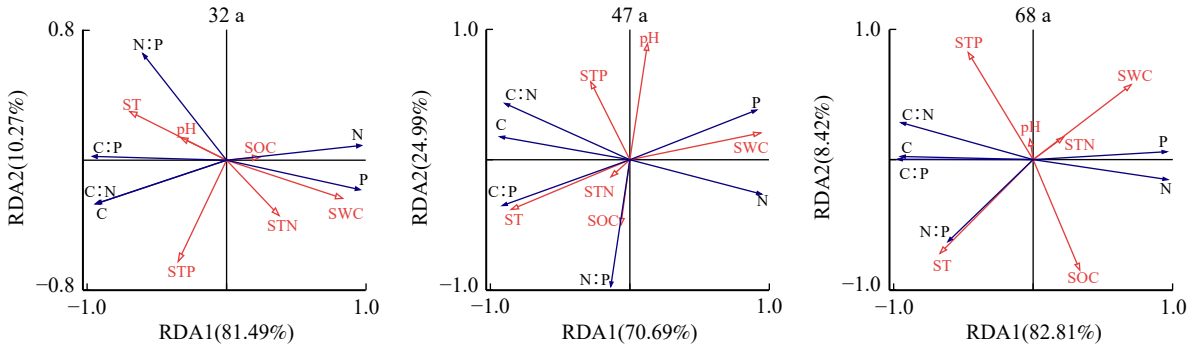


图 2 不同林龄白桦林叶片碳氮磷化学计量比

Fig. 2 Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric ratios in leaves of *Betula platyphylla* forests at different stand ages



SOC. 土壤有机碳；STN. 土壤全氮；STP. 土壤全磷；SWC. 土壤含水率；ST. 土壤温度；pH. 土壤酸碱度；C.叶片碳含量；N. 叶片氮含量；P. 叶片磷含量；C∶N. 叶片碳氮比；C∶P. 叶片碳磷比；N∶P. 叶片氮磷比。红线表示土壤相关指标，蓝线表示叶片相关指标。

图 3 不同林龄白桦林叶片碳氮磷含量及化学计量与土壤因子的冗余分析

Fig. 3 Redundancy analysis of leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents and stoichiometry in *B. platyphylla* forests of different stand ages with soil factors

表 2　不同林龄白桦叶片 N、P 及 N∶P 内稳性特征

Tab. 2　Homeostasis characteristics of leaf N, P and N∶P of *Betula platyphylla* at different stand ages

林龄/a	指标	内稳性指数(H)	R^2	P	等级
32	N	1.69	0.839 3	0.028 8	弱敏感型
	P	1.22	0.747 7	0.058 5	敏感型
	N∶P	1.55	0.183 8	0.471 4	弱敏感型
47	N	1.60	0.729 2	0.065 5	弱敏感型
	P	7.82	0.040 6	0.745 2	稳态型
	N∶P	14.86	0.015 8	0.840 4	稳态型
68	N	2.37	0.801 1	0.040 2	弱稳态型
	P	0.96	0.918 4	0.010 1	敏感型
	N∶P	33.11	0.008 2	0.884 7	稳态型

片 N、P 及 N∶P 内稳性指数分别为 2.37、0.96 和 33.11。47 a 和 68 a 白桦林叶片 N∶P 内稳性均表现为稳态型，32 a 白桦林叶片 N∶P 内稳性表现为弱敏感型。N 含量内稳性强弱依次为 68 a、32 a、47 a；P 含量内稳性强弱依次为 47 a、32 a、68 a；N∶P 内稳性强弱依次为 68 a、47 a、32 a。

3　讨　　论

3.1　白桦林叶片碳氮含量随林龄递增，磷含量先降后升

叶片 C、N、P 含量受自身结构和生长节律的共同影响。本研究中，白桦林叶片 C 含量随林龄增加呈上升趋势，这可能是由于随林龄增大，细胞代谢增强，对蛋白质和核酸的需求显著提高，富含 C 的结构性物质持续积累，驱动 C 含量升高[16]。从 5 月到 9 月份，随着温度升高，叶片光合作用增强，结构性物质如维管组织逐渐增多，糖类有效累积[17]，故不同林龄白桦林叶片 C 含量随月份呈递增趋势。本研究中不同林龄白桦林叶片 N 含量的变化范围为 12.04 ~ 17.42 mg/g，低于我国陆地植物（20.50 mg/g）和全球植物叶片均值（20.60 mg/g）；不同林龄叶片 P 含量平均值为 3.65 mg/g，高于我国陆地植物（1.39 mg/g）和全球植物叶片均值（1.99 mg/g）[18]。这表明研究区白桦林叶片 N、P 含量总体呈现“N 缺乏、P 充足”的养分格局，一方面是由于气候较为寒冷，落叶乔木叶片寿命缩短、生长速率增高[19]，根据生长速率假说，生长速率越高的植物需要更多的 P 合成 RNA [14]；另一方面为了抵抗低温环境，叶片会储存更多的脂质 P，因此植物体内 P 含量相对较高[18]。本研究白桦林叶片 N 含量随林龄增加显著升高，这与刺槐[20]的研究结果一致，林龄越大，N 含量越高，叶片光合速率越高。植物在低磷胁迫下会诱导根系分泌酸性磷酸酶[21]。白桦林土壤酸性磷酸酶活性随林龄先升后降[22]，该过程可能通过调控磷有效性，驱动了叶片磷含量呈现先降后升的动态。

5 月白桦进入生长季，此时叶片输导组织和支持组织尚未完全发育成熟，叶片细胞分裂旺盛，所需 N、P 由土壤和储存器官大量供应[23]。6 月进入速生期，光合产物急剧增加，生物量稀释效应超过根系吸收速率，N、P 浓度显著下降[24]。7 月根系活性达峰值，吸收能力增强，叶片 N、P 含量小幅回升[25]。8—9 月生长末期，植物启动养分重吸收策略，叶片 N、P 以氨基酸等形式向枝干转移，含量持续降低[26]。

3.2　白桦林叶片碳氮比随林龄下降，而碳磷比与氮磷比上升

叶片 C∶N 和 C∶P 作为植物的重要生理指标，既能反映植物碳同化与营养元素吸收之间的平衡关系，又能表征 N、P 利用效率，评估植物的生长速率[27]。本研究白桦林叶片 C∶N 均值为 35.26，显著高于全球平均水平（22.50）；C∶P 均值为 143.18，显著低于全球平均水平（232）[28]。这一“高 C∶N、低 C∶P”格局，实质反映了“低 N、高 P”的元素供应特征所导致的 N 利用效率高、P 利用效率低的生理策略。这符合生长速率假说：快速生长植物需较多 P 合成 rRNA，导致叶片 P 富集、C∶P 降低[29]。Yan 等[30]关于高纬度树种优先向叶片分配 P 的发现也支持此机制。

随林龄增加，叶片 C∶N 呈下降趋势，而 C∶P 呈上升趋势，这与叶片 N 含量上升、P 含量的波动变化直接相关[31]。5 月各林龄白桦叶片 C∶P 最小，这是由于植物处于生长季，用于核糖体快速合成蛋白质的 P 含量较多[23]。叶片 N∶P 可用于判断植物生长过程中外部环境的养分供应状况[3]。本研究白桦叶片平均 N∶P 值为 4.13，远低于我国（14.40）与全球（13.80）平均水平[32]。Koerselman 等[33]研究表明，当叶片 N∶P < 14 时，植物生长主要受 N 元素限制。由此可以得出大兴安岭北部白桦林在生长过程中主要受 N

元素限制，在植被恢复过程中要注重氮肥的合理补充。植物通过提高养分利用效率适应养分胁迫[34]。本研究中，叶片 N 利用效率高于 P，且 N∶P 随林龄上升，表明 N 限制相对减弱。

3.3 土壤水分、温度和 pH 值驱动白桦林叶片碳氮磷化学计量的林龄分异

在生态系统中，植物与土壤是相互联系的有机整体[35]。本研究土壤含水率与不同林龄白桦林叶片 P 含量均呈正相关，与 C∶P、N∶P 呈负相关，表明水分可通过调控微生物群落结构与代谢活动影响 P 可利用性[36]。此外，温度升高会促进微生物代谢和植物根系呼吸，加速土壤中有机物的分解和 CO_2 释放[37]，提升叶片 C 含量的同时，对叶片 N、P 产生稀释作用[38]，而叶片通过沉积产生额外的 N 与养分稀释达到平衡，进而维持 N 含量的稳定[39]。尽管增加 N 输入可以刺激植物产生更多的根系磷酸酶，促进土壤 P 矿化[40]，但是 P 周转速率通常低于 N 的输入[41]，最终导致 N∶P 随温度升高而增大。本研究中，土壤 pH 与不同林龄白桦林叶片 C∶N 呈正相关，这可能由于林龄增加，pH 升高抑制了硝化细菌活性，导致氨氮转化速率降低，削弱植物对 N 的吸收和利用，从而使 C∶N 增加[42]。

3.4 高林龄白桦林叶片化学计量内稳性更强

植物化学计量内稳性反映其养分利用与环境的适应关系[43]。赵君等[44]发现，N∶P 内稳性指数较 N、P 单一元素的内稳性指数更能体现植物对环境变化的缓冲能力。本研究中，32 a 白桦林叶片 N∶P 为弱敏感型，47 a 和 68 a 均为稳态型，且 68 a 白桦林叶片 N∶P 内稳性指数大于其他林龄，说明与其他林龄相比，68 a 白桦林对大兴安岭北部寒温带环境的适应能力相对更强，32 a 白桦林的生长受外界环境因素的影响更为显著。这可能是由于随林龄增加，凋落物分解速率增强[45]，养分增多，促进植物生长，叶片 N∶P 内稳性指数增加，逐渐进入稳定态。另外 Bai 等[15]研究也说明植物的内稳性越强，养分利用方式更为保守，能更好地维持自身运转并适应外界环境。

4 结 论

本研究揭示大兴安岭北部白桦次生林叶片化学计量特征的林龄格局与适应机制。(1)随林龄增长，白桦林叶片 C、N 含量呈上升趋势，P 含量则先减小后增大。5—9 月不同林龄白桦林叶片 C 含量呈增加趋势，N 含量呈递减趋势，而 P 含量 8 月最低。(2)随林龄增长，叶片 C∶P、N∶P 呈上升趋势，C∶N 呈下降趋势。且 5—9 月叶片 C∶N、C∶P 均呈递增趋势，N∶P 则呈波动性变化趋势。(3)不同林龄白桦林叶片 N∶P 内稳性依次为 68 a、47 a、32 a，68 a 白桦林对寒温带环境的适应能力相对更强。(4)土壤含水率与不同林龄白桦林叶片 P 含量均呈正相关，与 C∶P、N∶P 呈负相关；土壤温度与白桦林叶片 C、N∶P 呈正相关；土壤 pH 与白桦林叶片 C∶N 呈正相关。由于不同林龄白桦林在生长过程中均受到 N 元素限制，建议及时采取相应的疏伐抚育管理，增加林内光照，促进凋落物分解，补充养分输入，满足白桦林生长需求。

参 考 文 献

[1] 王丽娜, 吴俊文, 董琼, 等. 抚育间伐对云南松非结构性碳和化学计量特征的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(8): 70−82.
Wang L N, Wu J W, Dong Q, et al. Effects of tending and thinning on non-structural carbon and stoichiometric characteristics of *Pinus yunnanensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(8): 70−82.

[2] 高德新, 张伟, 任成杰, 等. 黄土高原典型植被恢复过程土壤与叶片生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2019, 39(10): 3622−3630.
Gao D X, Zhang W, Ren C J, et al. Ecological stoichiometry characteristics of soil and leaves during the recovery process of typical vegetation on the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): 3622−3630.

[3] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3937−3947.
Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3937−3947.

[4] 陈安娜, 王光军, 陈婵, 等. 亚热带不同林龄杉木林叶−根−土氮磷化学计量特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(11): 4027−4036.
Chen A N, Wang G J, Chen C, et al. Variation in the N and P stoichiometry of leaf-root-soil during stand development in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(11): 4027−4036.

[5] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等. 不同林龄油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林植物、凋落物与土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6188−6197.
Jiang P P, Cao Y, Chen Y M, et al. Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(19): 6188−6197.

[6] 张佳鑫, 李一萱, 曹建生, 等. 太行山区不同林龄油松叶片−枝条−土壤生态化学计量特征 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(11): 2966−2974.
Zhang J X, Li Y X, Cao J S, et al. Ecological stoichiometry in leaves, branches, and soils of *Pinus tabuliformis* at different stand ages in the Taihang Mountains, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(11): 2966−2974.

[7] 王国华, 王佳琪, 刘婧. 晋西北丘陵风沙区柠条锦鸡儿人工林植被和土壤随林龄变化特征 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(1):

62−72.
Wang G H, Wang J Q, Liu J. Characteristics of vegetation and soil in *Caragana korshinskii* plantations in the hilly and sandy areas of northwestern Shanxi Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(1): 62−72.

[8] 贾婷, 谌梦云, 张露, 等. 不同林龄湿地松叶、枝、根与土壤的生态化学计量及稳态性特征 [J]. 核农学报, 2023, 37(2): 397−404.
Jia T, Chen M Y, Zhang L, et al. Ecological stoichiometry and homeostasis index of needles, branches, roots and soil in *Pinus elliottii* plantations of different ages[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2023, 37(2): 397−404.

[9] Zhang J, Li X, Chen M, et al. Response of plant, litter, and soil C∶N∶P stoichiometry to growth stages in *Quercus* secondary forests on the Loess Plateau, China[J]. Journal of Forestry Research, 2023, 34(3): 595−607.

[10] 王浩伊, 满秀玲, 王军, 等. 大兴安岭北部 2 种不同生活型针叶树种叶片生态化学计量特征研究 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(10): 36−46.
Wang H Y, Man X L, Wang J, et al. Leaf stoichiometry of two conifer species with different life forms in northern Daxing'an Mountains of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(10): 36−46.

[11] Girardin M P, Bouriaud O, Hogg E H, et al. No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO_2 fertilization[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(52): E8406−E8414.

[12] Zhou Y, Hartemink A E, Shi Z, et al. Land use and climate change effects on soil organic carbon in North and Northeast China[J]. Science of the Total Environment, 2019, 647: 1230−1238.

[13] 史忠阁, 李存芳, 赵淑英. 大兴安岭南部天然白桦生长规律研究 [J]. 林业资源管理, 2014(1): 62−65, 97.
Shi Z G, Li C F, Zhao S Y. The growth dynamics of natural birch forest in southern part of the Daxing'anling mountains[J]. Forest Resources Management, 2014(1): 62−65, 97.

[14] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M].Princeton: Princeton University Press, 2003.

[15] Bai X, Wang B, An S, et al. Response of forest species to C∶N∶P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China[J]. Catena, 2019, 183: 104186.

[16] 盘金文, 郭其强, 孙学广, 等. 不同林龄马尾松人工林碳、氮、磷、钾养分含量及其生态化学计量特征 [J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(4): 746−756.
Pan J W, Guo Q Q, Sun X G, et al. Contents and stoichiometric characteristics of C, N, P and K under different stand ages of *Pinus massoniana* plantations[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2020, 26(4): 746−756.

[17] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化 [J]. 植物学报, 2014, 49(5): 560−568.
Zhao Y F, Xu F L, Wang W L, et al. Seasonal variation in contents of C, N and P and stoichiometry characteristics in fine roots, stems and needles of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2014, 49(5): 560−568.

[18] Han W X, Fang J Y, Reich P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788−796.

[19] van Ommen K A E E, Douma J C, Ordóñez J C, et al. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions[J]. Global Ecology and Biogeography, 2012, 21(2): 224−235.

[20] 芦东旭, 耿雪琪, 崔子怡, 等. 黄土丘陵区不同林龄刺槐养分利用特征和林分质量研究 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(12): 90−99.
Lu D X, Geng X Q, Cui Z Y, et al. Nutrient utilization characteristics and stand quality of *Robinia pseudoacacia* at different stand ages in the loess hilly region of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(12): 90−99.

[21] 黄宇, 张海伟, 徐芳森. 植物酸性磷酸酶的研究进展 [J]. 华中农业大学学报, 2008, 27(1): 148−154.
Huang Y, Zhang H W, Xu F S. Research progress on plant acid phosphatase[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2008, 27(1): 148−154.

[22] 刘巧娟, 张之松, 满秀玲, 等. 寒温带多年冻土区不同林龄白桦林土壤酶活性动态特征 [J]. 东北林业大学学报, 2024, 52(3): 125−131.
Liu Q J, Zhang Z S, Man X L, et al. Dynamic characteristics of soil enzyme activity in different age *Betula platyphylla* forests in the cold temperate permafrost region[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2024, 52(3): 125−131.

[23] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 等. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23−28.
Wu T G, Wu M, Liu L, et al. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 23−28.

[24] 荣饯饯, 刘京涛, 夏江宝, 等. 莱州湾湿地柽柳叶片 N、P 生态化学计量学特征 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(12): 3032−3037.
Rong Q Q, Liu J T, Xia J B, et al. Leaf N and P stoichiometry of *Tamarix chinensis* L. in Laizhou Bay Wetland, Shandong Province of East China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(12): 3032−3037.

[25] 刘超, 王洋, 王楠, 等. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(11): 1205−1216.
Liu C, Wang Y, Wang N, et al. Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: a review[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(11): 1205−1216.

[26] 王树力, 郝玉琢, 周磊, 等. 水曲柳人工林树木叶片营养元素及

其化学计量特征的季节动态 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(10): 24−33.
Wang S L, Hao Y Z, Zhou L, et al. Seasonal variations of leaf nutrient element concentrations and their stoichiometric characteristics in *Fraxinus mandshurica* plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(10): 24−33.

[27] 杨阔, 黄建辉, 董丹, 等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17−22.
Yang K, Huang J H, Dong D, et al. Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 17−22.

[28] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408: 578−580.

[29] Elser J J. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936−943.

[30] Yan Z, Li P, Chen Y, et al. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 20099.

[31] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 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 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317−325.
Niu D C, Li Q, Jiang S G, et al. Seasonal variations of leaf C∶N∶P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(4): 317−325.

[32] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377−385.

[33] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N∶P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441−1450.

[34] 苏波, 韩兴国, 黄建辉, 等. 植物的养分利用效率 (NUE) 及植物对养分胁迫环境的适应策略 [J]. 生态学报, 2000, 20(2): 335−343.
Su B, Han X G, Huang J H, et al. The nutrient use efficiency (NUE) of plants and it's implications on the strategy of plant adaptation to nutrient stressed environments[J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(2): 335−343.

[35] 冉越男, 王光美, 于君宝, 等. 土壤氮磷供应变化条件下盐地碱蓬叶片碳、氮和磷的化学计量特征 [J]. 湿地科学, 2017, 15(1): 148−156.
Ran Y N, Wang G M, Yu J B, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in leaves of *Suadea salsa* under different supply conditions of nitrogen[J]. Wetland Science, 2017, 15(1): 148−156.

[36] 王泽西, 陈倩妹, 黄尤优, 等. 川西亚高山森林土壤呼吸和微生物生物量碳氮对施氮的响应 [J]. 生态学报, 2019, 39(19): 7197−7207.
Wang Z X, Chen Q M, Huang Y Y, et al. Response of soil respiration and microbial biomass carbon and nitrogen to nitrogen application in subalpine forests of western Sichuan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(19): 7197−7207.

[37] 韩燕云, 吴永红, 李丹, 等. 微生物介导的稻田水土界面温室气体排放及其农事减排措施研究进展 [J]. 环境科学研究, 2023, 36(12): 2369−2381.
Han Y Y, Wu Y H, Li D, et al. Advancements in research on microbe-mediated greenhouse gas emissions at the rice paddy soil-water interface and agricultural mitigation strategies[J]. Research of Environmental Sciences, 2023, 36(12): 2369−2381.

[38] Penuelas J, Fernández-Martínez M, Vallicrosa H, et al. Increasing atmospheric CO_2 concentrations correlate with declining nutritional status of European forests[J]. Communications Biology, 2020, 3(1): 125.

[39] Gilliam F S, Burns D A, Driscoll C T, et al. Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: predicted responses of forest ecosystems[J]. Environmental Pollution, 2019, 244: 560−574.

[40] Yu Z, Wang M, Huang Z, et al. Temporal changes in soil C-N-P stoichiometry over the past 60 years across subtropical China[J]. Global Change Biology, 2017, 24(3): 1308−1320.

[41] 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.

[42] 萨仁其力莫格, 荆佳强, 秦洁, 等. 不同利用方式下贝加尔针茅草原植物和土壤的生态化学计量特征 [J]. 中国草地学报, 2022, 44(1): 20−29.
Sa R Q L M G, Jing J Q, Qin J, et al. Ecological stoichiometric characteristics of plants and soil in *Stipa baicalensis* grassland under different utilization modes[J]. Chinese Journal of Grassland, 2022, 44(1): 20−29.

[43] Yu Q, Chen Q, Elser J J, et al. Linking stoichiometric homoeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. Ecology Letters, 2010, 13(11): 1390−1399.

[44] 赵君, 张仁懿, 李新娥, 等. 甘南亚高寒草甸金露梅叶片氮磷化学计量学动态 [J]. 兰州大学学报 (自然科学版), 2011, 47(2): 88−92.
Zhao J, Zhang R Y, Li X E, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Potentilla fruticosa* L. affected by internal and external factors in the subalpine in Gannan[J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2011, 47(2): 88−92.

[45] 侯玲玲, 孙涛, 毛子军, 等. 小兴安岭不同林龄天然次生白桦林凋落物分解及养分变化 [J]. 植物研究, 2012, 32(4): 492−496.
Hou L L, Sun T, Mao Z J, et al. Litter decomposition and nutrient dynamic of *Betula platyphylla* secondary forest with different stand ages in Xiaoxing'an mountains[J]. Bulletin of Botanical Research, 2012, 32(4): 492−496.

（责任编辑 孟 瑶
责任编委 孟 平）