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

天然油松叶枝根氮磷含量随降水和温度的变化规律

周航宇 付琪瑶 梁婉婷 宋沼鹏 侯继华

Changing patterns of nitrogen and phosphorus contents in leaf-branch-root of natural *Pinus tabuliformis* with precipitation and temperature

Zhou Hangyu, Fu Qiyao, Liang Wanting, Song Zhaopeng, Hou Jihua

引用本文:
周航宇, 付琪瑶, 梁婉婷, 宋沼鹏, 侯继华. 天然油松叶枝根氮磷含量随降水和温度的变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):44–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20210275
Zhou Hangyu, Fu Qiyao, Liang Wanting, Song Zhaopeng, Hou Jihua. Changing patterns of nitrogen and phosphorus contents in leaf–branch–root of natural *Pinus tabuliformis* with precipitation and temperature[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):44–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20210275

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210275

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释

Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabuliformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 47–55. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200292

晋西黄土区油松和刺槐人工林土壤养分及其化学计量比对林分密度的响应

Response of soil nutrients and their stoichiometric ratios to stand density in *Pinus tabuliformis* and *Robinia pseudoacacia* plantations in the loess region of western Shanxi Province, northern China

北京林业大学学报, 2020, 42(8): 81–93. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190287

干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状变异与产地地理气候因子的关系

Relationship between leaf functional trait variation of *Cotinus coggygria* seedling and location geographical–climatic factors under drought stress

北京林业大学学报, 2020, 42(2): 68–78. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190079

林火对北京平谷区油松林土壤化学性质的影响

Effects of forest fire on soil chemical properties of *Pinus tabuliformis* forest in Pinggu District of Beijing

北京林业大学学报, 2019, 41(2): 29–40. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180339

氮磷添加和干旱对高寒草甸优势植物叶片化学计量的影响

Effects of nitrogen, phosphorus addition and drought on leaf stoichiometry in dominant species of alpine meadow

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 115–123. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190469

胡杨繁殖根系分枝特征及其与土壤因子的关联性

Branching patterns of clonal root of *Populus euphratica* and its associations with soil factors

北京林业大学学报, 2018, 40(2): 31–39. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170426

DOI:10.12171/j.1000−1522.20210275

天然油松叶−枝−根氮磷含量随降水和温度的变化规律

周航宇　付琪瑶　梁婉婷　宋沼鹏　侯继华
（北京林业大学生态与自然保护学院，北京 100083）

摘要:【目的】对油松叶、枝、根的氮、磷含量随水热变化的响应规律进行研究，有助于加深对我国暖温带地区森林植物应对气候变化策略的认识。**【方法】**本文基于生态化学计量学理论，在我国天然油松林主要分布区选择 7 个代表性样点，对优势种油松叶、枝、根的氮、磷含量进行定量分析。**【结果】**(1)油松叶、枝、根器官间氮、磷含量存在显著差异，叶的氮、磷含量均高于枝和根的氮、磷含量，其中当年生叶、当年生枝的氮、磷含量高于多年生叶、多年生枝的氮、磷含量。吸收根氮、磷含量高于次生根氮、磷含量。当年生叶、当年生枝的氮磷比低于多年生叶、多年生枝的氮磷比，次生根氮磷比高于吸收根氮磷比。(2)油松叶、枝、根的氮、磷含量的变异程度存在差异，整体变异系数范围为 12.3%～44.4%，其中吸收根磷含量的变异系数最大，多年生叶氮含量的变异系数最小。(3)油松不同器官的氮磷化学计量特征随环境变化的响应存在差异，油松多年生叶氮含量、多年生及当年生枝氮、磷含量随降水量的增加呈显著下降的趋势。多年生及当年生叶磷含量、枝磷含量均随温度的升高呈显著上升的趋势。多年生及当年生叶氮磷比、枝氮磷比随温度的升高呈显著下降的趋势。次生根磷含量随温度的升高呈显著上升的趋势，次生根氮磷比随温度升高呈显著下降的趋势。**【结论】**降水、温度对我国天然油松林优势物种油松叶、枝、根的氮磷化学计量特征有显著影响，不同器官应对这两个环境因子的响应趋势及适应机制不同。

关键词：油松；叶−枝−根；氮、磷化学计量；气候因子；土壤因子
中图分类号：S791.254　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2024)01−0044−11
引文格式：周航宇，付琪瑶，梁婉婷，等. 天然油松叶−枝−根氮磷含量随降水和温度的变化规律［J］. 北京林业大学学报，2024，46(1)：44−54. Zhou Hangyu, Fu Qiyao, Liang Wanting, et al. Changing patterns of nitrogen and phosphorus contents in leaf-branch-root of natural *Pinus tabuliformis* with precipitation and temperature［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 44−54.

Changing patterns of nitrogen and phosphorus contents in leaf-branch-root of natural *Pinus tabuliformis* with precipitation and temperature

Zhou Hangyu　Fu Qiyao　Liang Wanting　Song Zhaopeng　Hou Jihua
(School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］Studying the response of nitrogen and phosphorus contents in leaf-root of *Pinus tabuliformis* to hydrothermal changes can enhance our understanding of the strategies for forest community plants in warm temperate regions of China to confront the challenges posed by climatic shifts.［**Method**］Seven representative sample locations were selected in the main distribution areas of natural *P. tabuliformis* forests in China, and the nitrogen (N) and phosphorus (P) contents in the leaves, branches, and roots of *P. tabuliformis* were meticulously assessed according to the theory of ecological stoichiometry.［**Result**］(1) Differences in nitrogen (N) and phosphorus (P) contents among various plant organs of leaves, branches, and roots were evident. Notably, concentrations of N and P in leaves surpassed those in branches

收稿日期: 2021−07−23　**修回日期:** 2023−10−18
基金项目: 国家自然基金面上项目(31872683)。
第一作者: 周航宇。主要研究方向：森林生态。Email: zhouhangyusyau@163.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
责任作者: 侯继华，教授。主要研究方向：生物多样性。Email: houjihua@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

and roots. Additionally, both current leaves and branches exhibited higher N and P levels compared with their perennial counterparts, while absorbed roots displayed elevated N and P contents compared with secondary roots. The N∶P ratios in current leaves and branches were lower than those in perennial leaves and in perennial branches, whereas secondary roots demonstrated a higher N∶P ratio than absorbed roots. (2) Variability in nitrogen (N) and phosphorus (P) content differed among leaves, branches, and roots, as indicated by the overall coefficient of variation ranging from 12.3% to 44.4%. Notably, the highest variability was observed in absorbed roots, contrasting with the lowest variability observed in perennial leaves. (3) The adaptive responses of nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry within distinct organs of *P. tabuliformis* to environmental shifts exhibited notable variations. Specifically, the N content in perennial leaves, perennial branches, and current branches, along with the P content in perennial branches and both current branches and leaves, experienced significant decreases with escalating precipitation. Conversely, a significant uptrend in P content was observed in perennial leaves, perennial branches, current leaves, and current branches as the temperature increased. Simultaneously, the N∶P ratio in perennial leaves, perennial branches, and both current leaves and branches demonstrated substantial declines with rising temperatures. Notably, the P content in secondary roots displayed a marked increase with elevated temperature, whereas the N∶P ratio in secondary roots exhibited a notable decrease. [**Conclusion**] Both precipitation and temperature exert significant impacts on the nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in the leaves, branches, and roots of *P. tabuliformis*. The diverse response trends and adaptation mechanisms of distinct organs to these two environmental factors exhibite marked variations.

Key words: *Pinus tabuliformis*; leaf-branch-root; nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry; climatic factor; soil factor

氮和磷是植物生长所需的必要营养元素[1]。氮元素与植物光合作用等生理过程息息相关，而磷元素是植物体内能量储存及细胞结构构建的重要元素。植物叶、枝、根的氮、磷含量变化能够反映不同器官之间的相互关系及其对环境变化的响应[2]，进而阐明植物养分限制状况和植物适应策略[3−4]。对不同地理区域的植物叶片和根系相关性状的研究，是理解植物对气候变化以及其他干扰响应策略的关键[5]。

目前植物叶片氮、磷化学计量特征及影响因素受到了广泛的关注[6−7]。温度是推动陆地生态系统养分循环以及影响植物性状的主要环境因素之一[8]。Reich 等[9]对全球范围内 452 个样点 1 280 种植物叶片氮、磷含量的研究发现，叶片氮、磷含量随着温度的增加呈现降低趋势，氮磷比呈现上升趋势。“温度–生理特征假说”认为，植物可以通过提高自身氮、磷含量的方式去抵消低温对植物生物化学反应速率的负面效应，这是植物适应自然环境变化的一种方式[10−11]。水分也是影响植物性状变异的主要环境因子之一，植物叶片性状应对降水变化的适应策略存在差异[12]。Chen 等[13]对我国东部 386 种木本植物的叶片氮磷含量研究发现，虽然叶片氮磷含量均与年降水量呈负相关关系，但不同性状的主控因子不同。叶片氮含量主要由植物生长形态沿着纬度梯度的变化所决定，叶片磷含量由温度、降水以及植物生长形态共同决定。枝是植物重要的木质器官，不仅起到机械支撑作用，还具有水分、养分的运输和存贮功能[14]，其性状对环境变化的响应直接影响植物的稳定性以及竞争能力[15]。小枝的化学计量特征随环境的变化存在一定空间格局。Yao 等[16]发现小枝的氮含量随气候、纬度、土壤梯度变化不显著，但磷含量随纬度、气候梯度的变化存在显著变化趋势。根系是植物获取土壤资源和水分的重要器官，不同根序级的根在植物生长过程中承担的功能不同[17]。低根序级根以吸收根为主，为初生结构，主要承担吸收水分和养分的功能，而高根序级根以次生根为主，为次生结构，主要承担养分的运输和储藏[18]。气候、土壤、植物功能类型是植物细根性状空间变异的驱动因素，其中气候和植物功能类型对于植物细根性状的预测性最为显著[19]。与年降水量相比，年均温与细根养分含量相关性更高[20]。由此可见，植物叶、枝、根对环境变化具有不同的响应策略。但目前大部分研究主要关注叶片性状对气候变化的适应策略，根、枝性状对气候变化响应的研究较为薄弱，且缺乏植物不同器官协同响应环境变化的对比研究。

油松（*Pinus tabuliformis*）作为我国特有树种，具有抗贫瘠、抗风、对土壤环境适配性强等特性，在我国暖温带地区广泛分布 [21]。人工林中油松的叶片功能性状或生态化学计量特征对气候、海拔、纬度等因

素的响应受到较多的关注[22−24]。研究结果表明在小尺度上地形和土壤因子是油松种内变异的重要驱动因子[25−26]。但也有研究发现天然油松林中油松具有更高的资源利用效率以及环境适应力[27]。张凯等[28]对大尺度范围内天然油松林内优势种油松及其他主要树种叶片功能性状随纬度、经度的变化进行了研究。但仅对植物单一器官的化学计量特征进行研究，很难全面揭示植物应对环境变化的适应策略，所以有必要开展植物不同器官氮、磷含量对环境变化的适应机制的研究。本研究以天然油松林内的油松为主要研究对象，在系统的、全覆盖的群落调查基础上，对油松叶、枝、根的氮磷化学计量特征进行研究，主要探讨以下科学问题：(1)在天然分布区内油松叶、枝、根的氮磷含量是否存在空间格局?(2)油松不同器官氮磷化学计量特征的变异趋势是否一致?(3)油松当年生叶与多年生叶、当年生枝与多年生枝、吸收根和次生根的氮磷化学计量特征随环境变化的趋势是否存在差异?对上述问题的研究可以揭示我国特有物种油松叶、枝、根的氮、磷含量对水热变化的响应规律，其结果有助于加深对我国暖温带地区森林植物应对气候变化的响应策略的认识。

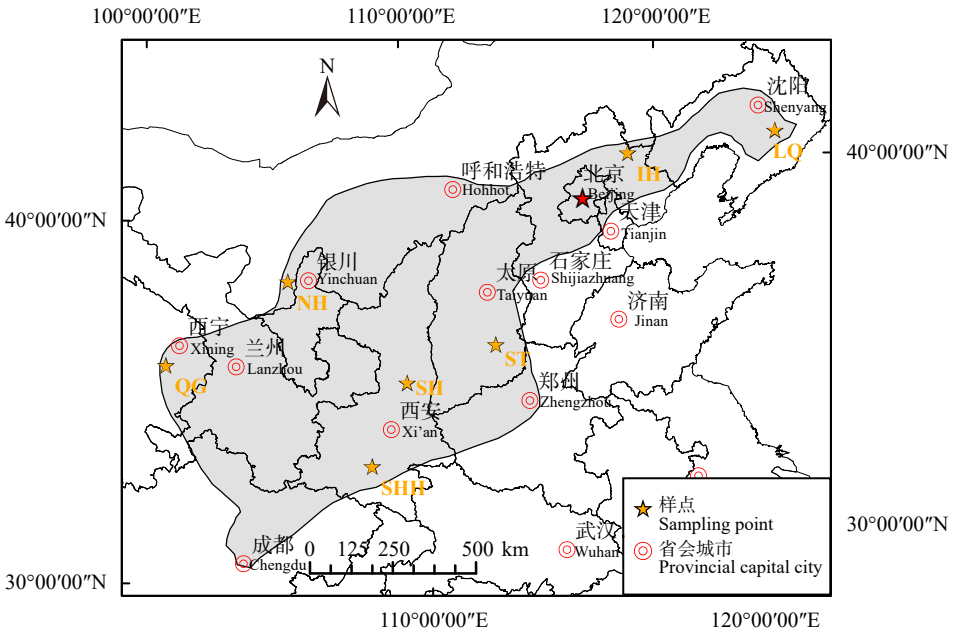
1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

在我国天然油松林主要分布区域选择 7 个代表性样点(图 1)，分别位于内蒙古黑里河国家自然保护区、辽宁省千山自然保护区、山西省太岳山灵空山自然保护区、陕西省宁陕县火地塘林场、陕西省黄龙县蔡家川林场、青海省海南藏族自治区贵德县、宁夏银川市贺兰山自然保护区。这些调查样点位于 101°～124°E，33° ～ 40°N 之间，海拔变化范围在 260 ～ 2 804 m 之间。通过 Worldclim 网站(https://www.worldclim.org/)获取全国近 40 年气候数据的栅格图像以及 2013 年气候数据的栅格图像。利用 ArcGis10.7 提取各取样点近 40 年温度、降水数据求平均值作为年降水量和年均温度，同时提取 2013 年的温度、降水数据作为采样前一年的年降水量、年均温度。取样点年均温 6.40 ～ 10.48 ℃，年降水 184 ～ 872 mm，2013 年年均温 6.50 ～ 12.45 ℃，2013 年年降水量 142 ～ 1 092 mm(表 1)。土壤以棕壤土和褐土为主。

1.2 样地设置与样品采集

本研究的调查工作于 2014 年 7—9 月份进行。在每个调查样点选择坡度较为平缓的阳坡或半阳坡的天然油松林随机设置 3 个 30 m × 20 m 样方进行系统的群落结构调查。在 3 个样地内分别选择 3 株中等径级，长势良好且无病虫害的油松，采集当年生叶、多年生叶、当年枝、多年枝及不同根序级的根样品，因此每个调查样点每一类样品有 9 个重复。样品采集时，每株个体根据不同层次和方位，用高枝剪或人工爬树的方法采集树冠中上部东南西北 4 个方向的小枝 4 个，在每个枝条上选取无病虫害的多年生松针 50 束，当年生松针 30 束，把不同方位的叶片



LQ.辽宁千山；IH.内蒙古黑里河；SH.陕西黄龙；ST.山西太岳山；SHH.陕西火地塘；QG.青海贵德；NH.宁夏贺兰山。下同。LQ, Liaoning Qianshan; IH, Inner Mongolia Heili Rever; SH, Shaanxi Huanglong; ST, Shanxi Taiyue Mountains; SHH, Shaanxi Huoditang; QG, Qinghai Guide; NH, Ningxia Helan Mountains. The same below.

图 1 天然油松林的分布区及样点空间分布

Fig. 1 Distribution area and spatial distribution of natural *P. tabulIformis* forests

表 1　研究地区自然状况

Tab. 1　Natural situation of study region

研究地点 Study site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	年降水量 Annual precipitation/mm	年均温度 Annual mean temperature/℃	前一年年降水量 Annual precipitation of the previous year/mm	前一年年均温度 Annual mean temperature of the previous year/℃	土壤氮含量 Soil nitrogen content/(mg·g^{-1})	土壤磷含量 Soil phosphorus content/(mg·g^{-1})
LQ	123°08′E	40°00′N	260	872	6.45	1 092	6.50	11.05	4.50
IH	118°28′E	41°21′N	1 138	479	7.40	464	7.53	18.98	3.34
SH	109°57′E	35°52′N	1 190	552	10.48	609	11.77	19.84	6.04
ST	112°07′E	36°39′N	1 496	583	9.50	656	10.33	22.98	5.80
SHH	108°28′E	33°26′N	1 643	825	11.09	783	12.45	22.54	5.09
QG	101°36′E	36°05′N	2 804	407	6.40	391	6.72	48.84	2.08
NH	105°55′E	38°44′N	2 131	184	8.81	142	9.82	24.54	4.59

样品按比例均匀混合，得到叶片的混合样品，置于两片湿润的滤纸之间，连同采集完叶片的枝条分别放置在自封袋中并做好标记。采集叶片和枝样品之后，利用根系跟踪法采集该株油松的细根样品。首先找到一条主根，然后顺着主根的方向逐渐向下挖掘，挖掘过程中尽量避免对油松主要根系的破坏，在靠近根系末端时用手去除泥沙避免末端细根的损失，直至这一主根上的细根完全暴露或出现大量细根为止；根据 Pregitzer 等[17]的根序分级法对细根进行分级，即最末端的具有根尖的细根定义为 1 级根，两个 1 级根相交形成 2 级根，两个 2 级根相交形成 3 级以此类推，本研究采集了油松 1 ~ 5 级的细根，剪下包含前 5 级的完整根段。每株油松根系样品重复取样 3 次，混合装入自封袋内做好标记。所有叶、枝、根样品放入便携式保温箱（8 ~ 10 ℃）中保存。样品采集完毕后将挖出的油松根系用泥土掩埋好。采集土样时去除土表凋落物，在每个样地用环刀取 3 份 0 ~ 10 cm 土层的土壤样品装入铝盒中并做好标记。

1.3　样品测定

对于所采集的叶、枝、根进行全氮含量、全磷含量的测定。将采集的油松叶样品在 105 ℃ 下杀青 15 min，在 85 ℃ 下烘干至恒质量；将采集的油松枝条样品，放入 85 ℃ 烘箱内烘干至恒质量。本研究将 5 个根序级的细根样品分为 1 ~ 3 级根和大于 3 级根，分别定义为吸收根和次生根[4]。将采集的根系样品放入 85 ℃ 烘箱内烘干至恒质量。烘干的叶、枝、根样品经过粉碎、研磨之后过 0.15 mm 细筛。采用 H_2SO_4-H_2O_2 法消煮后，用凯氏定氮法测定各样品的全氮含量，采用钼锑抗比色法测定各样品的全磷含量。土壤样品放置在塑料薄膜上自然风干，去除草根、石块后利用球磨仪进行研磨，过 0.25 mm 筛，经 H_2SO_4-H_2O_2 法消煮后，用凯氏定氮法测定全氮含量，钼锑抗比色法测定土壤全磷含量[24,29]。

1.4　数据处理

在数据的预处理过程中我们综合考虑了生长季均温、生长季降水、月均温、月降水等多种气候指标，这些气候指标与年均温、年降水的相关性很强（$R^2 > 0.9$）。年均温和年降水与油松多年生的叶、枝和根各个性状的相关性要高于其他气候指标，而采样前一年的年均温和年降水与油松当年生的叶、枝各个性状的相关性要高于其他气候指标，所以为了方便进行研究比较，在最终的分析中，针对油松多年生叶、枝以及根采用年均温、年降水进行统计分析[30]，针对油松当年生叶、枝采用采样前一年的年均温、年降水进行统计分析。采用单因素方差分析检验油松叶、枝、根的氮、磷含量在不同地区之间的差异。对叶、枝、根的氮、磷含量求算术平均值和标准偏差，利用变异系数（CV = 标准偏差/平均值 × 100%）指示叶、枝、根的氮、磷含量的变异程度。为了探究土壤因子（指标包含土壤全氮含量和全磷含量）与气候因子（指标包含温度和降水）是如何共同作用于油松叶、枝、根的氮磷元素含量变异，我们采用变异分离的方法，将氮磷元素的变异划分为 3 个部分：（1）a、c 分别表示气候、土壤因子单独的解释力；（2）b 表示气候和土壤的协同作用；（3）其他未解释的变异（没有在本研究中涉及到的因素所产生的变异）[31]。采用 F 检验对 a、c 解释力的显著性进行检验。以上所有统计分析在 SPSS 22.0 和 R 4.1.1 中完成。利用 Sigmplot 14.0 软件进行绘图。

2　结果与分析

2.1　油松叶、枝、根氮磷化学计量特征差异

从整体上看，油松叶、枝、根器官间氮含量和磷含量均存在显著差异（表 2）。叶片氮、磷含量普遍高于枝、吸收根及次生根的氮、磷含量。吸收根氮含量高于枝氮含量，次生根氮含量最低。枝磷含量高于根磷含量，吸收根磷含量显著高于次生根磷含量。

多年生叶氮磷比高于根氮磷比，根氮磷比高于枝氮磷比，其中次生根氮磷比高于吸收根氮磷比。从当年生和多年生的植物器官角度来看，油松当年生叶、当年生枝的氮、磷含量均高于多年生叶、多年生枝的氮、磷含量，但当年生叶、当年生枝的氮磷比均小于多年生叶、多年生枝的氮磷比。

不同地区油松叶、枝、根的氮磷化学计量特征呈显著差异，而且不同器官性状的变异程度亦存在显著差异(表 2)，所有性状的变异系数的范围为 12.3%～44.4%。就当年生、多年生的器官而言，油松当年生叶、当年生枝的氮、磷含量的变异程度要显著高于多年生叶和多年生枝。就元素而言，油松叶和枝的磷含量的变异程度显著高于氮含量的变异程度。就器官而言，吸收根的磷含量的变异系数最大，多年生叶氮含量的变异系数最小。

2.2 气候、土壤对油松叶、枝、根的氮、磷含量及氮磷比的影响

气候和土壤因子是当年生叶氮、多年生叶氮、多年生叶磷、多年生枝氮、多年生枝磷、吸收根氮、次生根磷变异的主要影响因素(图 2)。气候因子对多年生叶氮、多年生枝氮、多年生枝磷、次生根磷变异的解释率更大。土壤因子对当年生叶氮、多年生叶磷、吸收根氮变异的解释率更大。

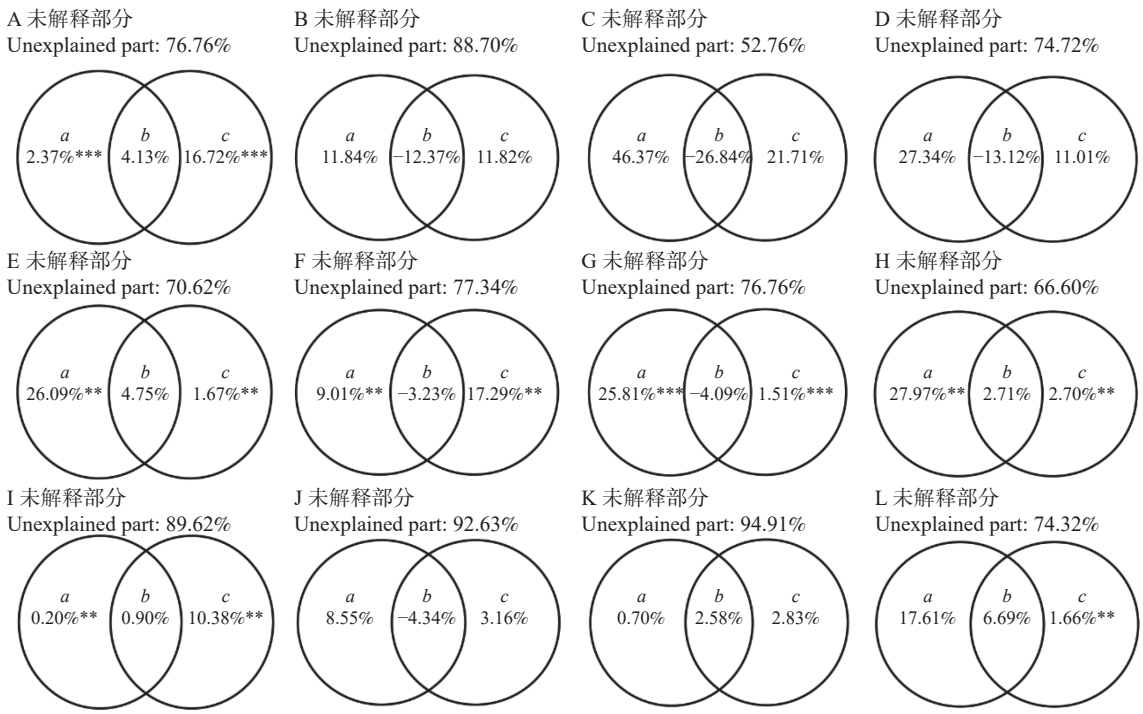
气候和土壤因子是当年生枝氮磷比、多年生叶氮磷比、多年生枝氮磷比 、吸收根氮磷比变异的主要影响因素(图 3)。气候因子对当年生枝氮磷比变

表 2 不同地区油松叶、枝、根氮磷化学计量特征比较

Tab. 2 Comparison of stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in leaves, branches and roots of *P. tabuliformis* from different regions

性状 Trait	器官 Organ	类型 Type	NH/ (mg·g^{-1})	IH/ (mg·g^{-1})	QG/ (mg·g^{-1})	SH/ (mg·g^{-1})	ST/ (mg·g^{-1})	SHH/ (mg·g^{-1})	LQ/ (mg·g^{-1})	平均 Mean/ (mg·g^{-1})	变异率 Mutation rate/%	F	最小值 Min. value/ (mg·g^{-1})	最大值 Max. value/ (mg·g^{-1})
氮含量 Nitrogen content	叶 Leaf	多年生 Perennial	13.38 ± 0.94a	11.34 ± 1.45b	11.81 ± 0.89b	10.90 ± 0.94ab	10.72 ± 0.84ab	11.49 ± 1.27b	10.11 ± 0.95a	11.39 ± 1.40	12.29	8.52**	8.14	14.93
		当年生 Annual	13.06 ± 0.86cd	12.43 ± 1.31bcd	11.16 ± 0.83ab	11.63 ± 1.24ab	12.00 ± 0.98abc	10.71 ± 1.87a	13.53 ± 1.48	12.08 ± 1.53	12.72	5.62**	8.39	15.74
	枝 Branch	多年生 Perennial	7.41 ± 0.82a	5.75 ± 0.73b	5.04 ± 0.88ab	5.78 ± 1.23b	4.54 ± 0.58a	5.72 ± 0.77b	4.81 ± 1.55ab	5.58 ± 1.29	23.17	8.24**	3.21	8.13
		当年生 Annual	14.98 ± 2.07c	9.17 ± 1.04b	7.06 ± 1.53a	7.63 ± 2.10ab	7.69 ± 1.09ab	7.61 ± 1.02ab	8.92 ± 2.15b	9.01 ± 3.00	33.29	24.82**	5.18	17.94
	根 Root	吸收根 Absorbing root	8.70 ± 0.74d	5.95 ± 0.44b	5.35 ± 0.93b	4.05 ± 0.79a	6.03 ± 0.53b	7.50 ± 0.99c	8.01 ± 1.21cd	6.51 ± 1.72	26.43	33.44**	2.68	9.93
		次生根 Secondary root	5.89 ± 0.57b	4.52 ± 0.30a	5.58 ± 0.76b	5.90 ± 1.19b	4.16 ± 0.34a	5.48 ± 0.68b	5.82 ± 1.19b	5.34 ± 1.00	18.76	7.02**	3.55	8.02
磷含量 Phosphorus content	叶 Leaf	多年生 Perennial	0.98 ± 0.06a	0.73 ± 0.14ab	0.59 ± 0.09a	0.82 ± 0.17b	0.71 ± 0.05ab	0.79 ± 0.23b	0.80 ± 0.10b	0.77 ± 0.172	22.19	6.60**	0.35	1.12
		当年生 annual	1.46 ± 0.21b	1.44 ± 0.20b	1.00 ± 0.19a	1.03 ± 0.24a	1.45 ± 0.20b	1.39 ± 0.40b	1.21 ± 0.23ab	1.28 ± 0.30	23.85	5.73**	0.66	2.21
	枝 Branch	多年生 Perennial	0.88 ± 0.15d	0.63 ± 0.10ab	0.55 ± 0.14a	0.83 ± 0.15cd	0.62 ± 0.12ab	0.73 ± 0.09bc	0.58 ± 0.09a	0.69 ± 0.17	24.54	9.01**	0.38	1.14
		当年生 Annual	1.74 ± 0.38c	1.25 ± 0.22b	0.76 ± 0.10a	1.16 ± 0.42b	1.11 ± 0.36b	1.26 ± 0.49b	1.00 ± 0.19ab	1.18 ± 0.42	36.00	7.017**	0.56	2.57
	根 Root	吸收根 Absorbing root	0.87 ± 0.14d	0.47 ± 0.07bc	0.38 ± 0.06b	0.24 ± 0.07a	0.52 ± 0.05c	0.84 ± 0.18d	0.57 ± 0.20c	0.55 ± 0.24	44.37	29.35**	0.12	1.08
		次生根 Secondary root	0.52 ± 0.08bc	0.42 ± 0.08b	0.23 ± 0.03a	0.47 ± 0.11b	0.48 ± 0.12b	0.61 ± 0.20c	0.41 ± 0.14b	0.45 ± 0.15	35.23	7.96**	0.19	0.91
氮磷比 N:P	叶 Leaf	多年生 Perennial	13.64 ± 1.21a	16.17 ± 4.23a	20.49 ± 4.47b	13.81 ± 3.19a	14.98 ± 1.52a	16.03 ± 6.77a	12.77 ± 2.41a	15.41 ± 4.37	28.38	4.01**	9.89	32.67
		当年生 Annual	9.02 ± 1.10a	8.70 ± 1.29a	11.37 ± 1.56b	11.76 ± 2.93b	8.35 ± 0.98a	8.07 ± 2.05a	11.77 ± 3.57b	9.86 ± 2.56	26.03	5.61**	5.97	18.18
	枝 Branch	多年生 Perennial	8.50 ± 1.24ab	9.17 ± 1.17b	9.30 ± 1.12b	6.93 ± 1.16a	7.45 ± 1.58ab	7.90 ± 1.51ab	8.71 ± 4.03ab	8.28 ± 2.02	24.49	1.85	4.84	15.48
		当年生 Annual	8.93 ± 2.10bc	7.46 ± 1.42abc	9.17 ± 1.26b	6.98 ± 2.17ab	7.63 ± 2.80abc	6.44 ± 1.41a	8.93 ± 1.46bc	7.93 ± 2.05	25.85	2.94*	3.13	13.46
	根 Root	吸收根 Absorbing root	10.23 ± 2.07ab	12.65 ± 1.45abc	14.06 ± 1.99bcd	18.20 ± 5.92d	11.63 ± 1.57ab	9.26 ± 2.41a	16.70 ± 9.51cd	13.25 ± 5.29	39.99	4.73**	6.92	36.75
		次生根 Secondary root	11.50 ± 1.85ab	11.27 ± 2.96ab	23.64 ± 3.46d	12.73 ± 3.06bc	9.02 ± 2.16a	9.79 ± 3.02ab	15.59 ± 6.07c	13.36 ± 5.72	42.80	18.70**	5.85	27.95

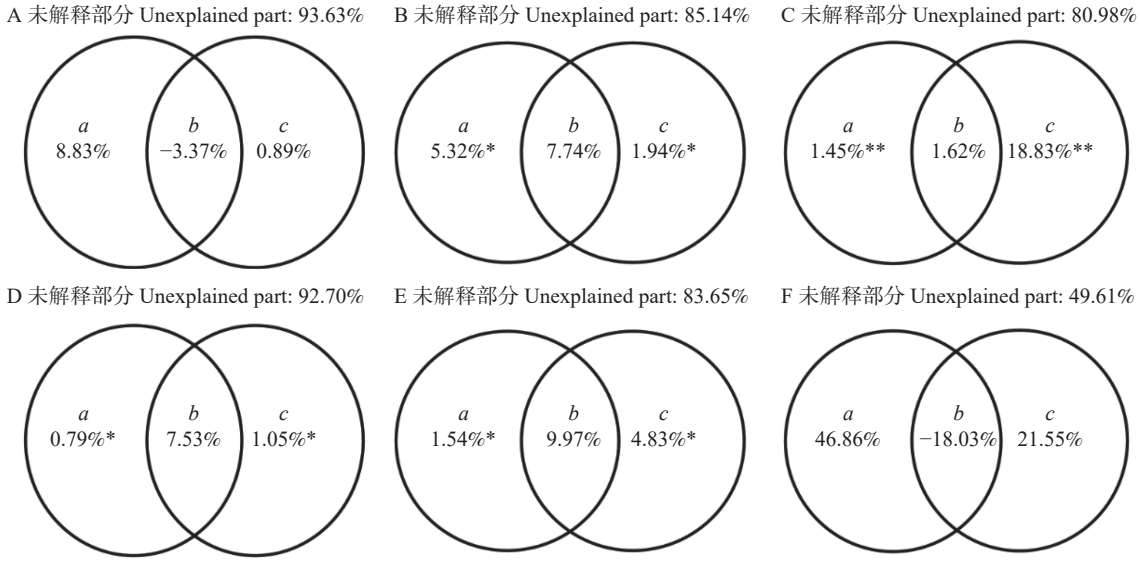
注：同行不同小写字母表示不同地区之间差异显著($P < 0.05$)。*表示在$P < 0.05$水平上显著相关；**表示在$P < 0.01$水平上显著相关。Notes: different lowercase letters in the same line indicate significant differences among different regions ($P < 0.05$). * means significant correlation at $P < 0.05$ level; ** means significant correlation at $P < 0.01$ level.



A.当年生叶氮; B.当年生叶磷; C.当年生枝氮; D.当年生枝磷; E.多年生叶氮; F.多年生叶磷; G.多年生枝氮; H.多年生枝磷; I.吸收根氮; J.吸收根磷; K.次生根氮; L.次生根磷。*a* 和 *c* 分别为气候和土壤的单独解释力，*b* 为两者的协同作用。采用 *F* 检验对 *a*、*c* 的显著性进行检验。***表示 $P < 0.001$; **表示 $P < 0.01$; *表示 $P < 0.05$。下同。A, annual leaf N; B, annual leaf P; C, annual branch N; D, annual branch P; E, perennial leaf N; F, perennial leaf P; G, perennial branch N; H, perennial branch P; I, absorbing root N; J, absorbing root P; K, secondary root N; L, secondary root P. *a* and *c* are the pure effects of climate and soil, respectively; *b* is their synergistic effects. The significances of *a* and *c* are evaluated with *F* test. *** means $P < 0.001$; ** means $P < 0.01$; * means $P < 0.05$. The same below.

图 2　气候和土壤因子对油松叶、枝、根的氮、磷含量影响的方差分解图

Fig. 2　Variation partitioning analysis of the effects of climate and soil factors on nitrogen and phosphorus content in leaves, branches, and roots of *P. tabuliformis*



A.当年生叶; B.当年生枝; C.多年生叶; D.多年生枝; E.吸收根; F.次生根。A, annual leaf; B, annual branch; C, perennial leaf ; D, perennial branch; E, absorbing root; F, secondary root.

图 3　气候和土壤因子对油松叶、枝、根氮磷比的影响的方差分解图

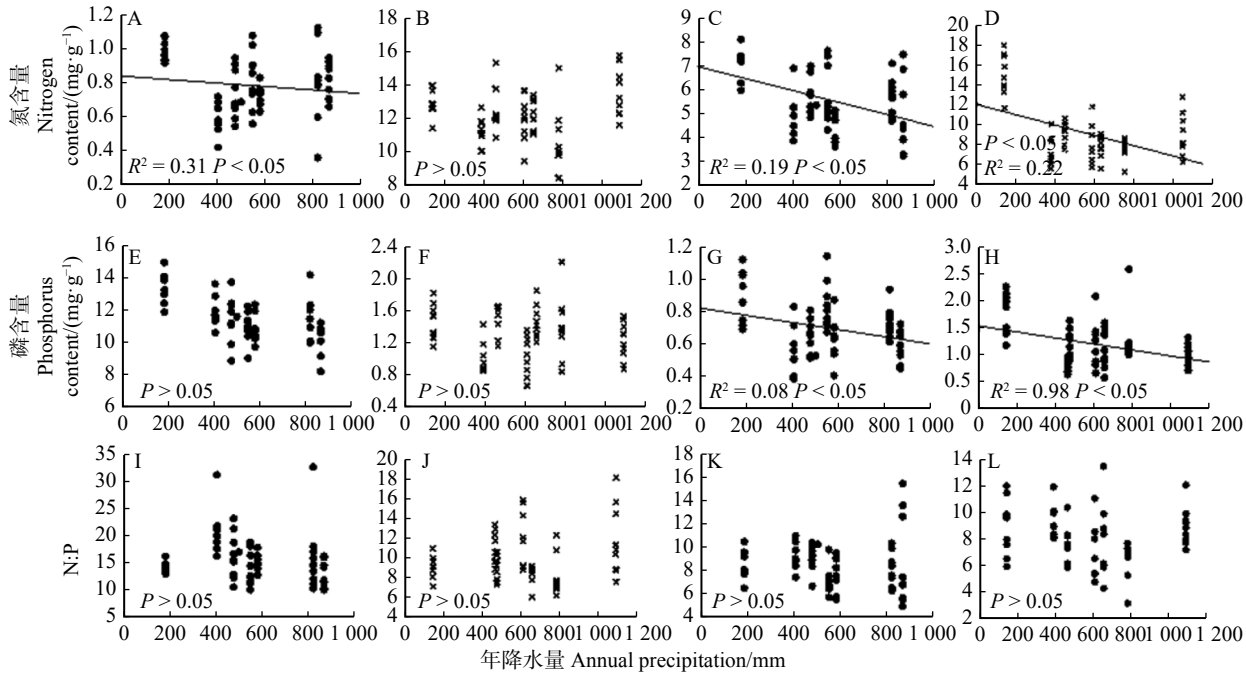
Fig. 3　Variation partitioning analysis of the effects of climate and soil factors on the ratio of nitrogen and phosphorus in leaves, branches, and roots of *P. tabuliformis*

异的解释率高于土壤因子。土壤因子对多年生叶氮磷比、多年生枝氮磷比 、吸收根氮磷比变异的解释力较气候因子高。

2.3　油松叶、枝、根氮、磷化学计量特征随降水和温度的变化

油松叶、枝、根的氮磷化学计量特征随降水和温

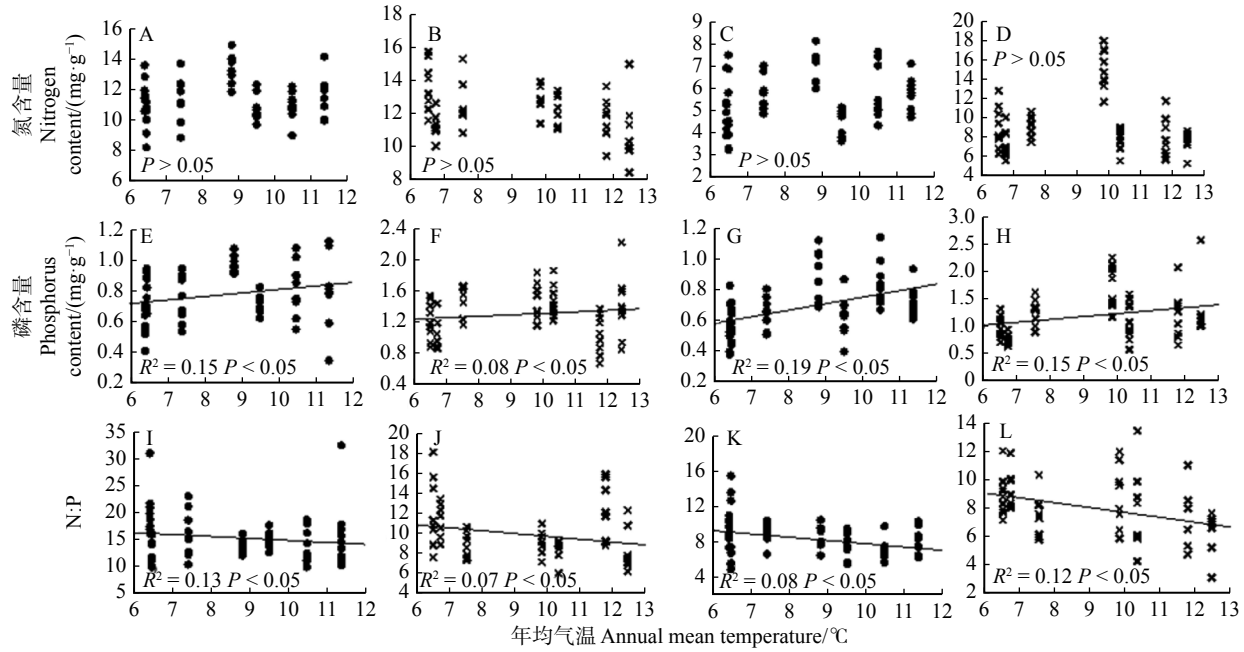
度的变化存在差异。多年生叶、当年生枝、多年生枝氮含量与当年生枝、多年生枝磷含量随降水量的增加呈显著降低趋势(图 4)。当年生叶、多年生叶、当年生枝、多年生枝磷含量均随温度的升高呈现显著上升的趋势。当年生叶、多年生叶、当年生枝、多年生枝氮磷比均随温度的升高呈显著下降的趋势(图 5)。油松根的氮磷计量特征随降水、温度的变化存在一定差异。次生根磷含量与温度呈现显著正相关关系，次生根氮磷比与温度呈显著负相关关系(表 3)。其余性状随环境的变化无显著变化趋势。



A、E、I.多年生叶；B、F、J.当年生叶；C、G、K.多年生枝；D、H、L.当年生枝。A, E and I, perennial leaves; B, F and J, annual leaves; C, G and K, perennial branches; D, H and L, annual branches.

图 4 油松叶、枝氮、磷含量随降水的变化

Fig. 4 Changes of nitrogen and phosphorus contents in leaves and branches of *P. tabuliformis* with precipitation



A、E、I.多年生叶；B、F、J.当年生叶；C、G、K.多年生枝；D、H、L.当年生枝。A, E and I, perennial leaves; B, F and J, annual leaves; C, G and K, perennial branches; D, H and L, annual branches.

图 5 油松叶和枝氮、磷含量随温度的变化

Fig. 5 Changes of nitrogen and phosphorus contents in leaves and branches of *P. tabuliformis* with temperature

表 3　油松根系氮、磷化学计量特征与降水和温度的相关性分析

Tab. 3　Correlation analysis of nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics of *P. tabuliformis* root system with precipitation and temperature

气候因子 Climatic factor	吸收根氮 Absorbing root N	吸收根磷 Absorbing root P	次生根氮 Secondary root N	次生根磷 Secondary root P	吸收根氮比 Absorb root N∶P	次生根氮磷比 Absorb root N∶P
年降水量 Annual precipitation/mm	0.052	−0.008	−0.013	0.166	0.124	−0.120
年均温度 Annual mean temperature/℃	−0.086	0.220	−0.006	0.565**	−0.184	−0.559**

注：**表示在$P < 0.01$水平上显著相关。Note: ** means significant correlation at $P < 0.01$ level.

3　讨　　论

3.1　油松氮、磷化学计量特征在不同区以及不同器官间的变异规律

本研究对我国天然油松林的分布区内 7 个样点油松叶、枝、根的氮、磷含量进行定量分析，发现油松不同器官的氮磷含量存在一定的分布格局。从器官的角度上看，油松叶氮、磷含量显著高于枝和根的氮、磷含量，这与 Yuan 等[32]的研究结果较为一致，造成这种差异的原因可能与不同植物器官所承担的生理功能有关[33]。叶片作为植物同化和代谢的主要器官，需要通过保持相对较高的养分含量来维持旺盛的生理活动[34]。枝作为植物支撑和储藏器官，生理功能较为单一，其氮、磷含量较叶片相对低[35]。不同根序级油松根系的养分含量也存在差异。吸收根的氮、磷含量要高于次生根的氮、磷含量，吸收根的氮磷比要低于次生根氮磷比，这与吸收根和次生根在形态、结构、生理上的差异有关[36]。在根系中最远端的吸收根具有相对更高的氮、磷含量[37−38]，主要用于养分以及水分的吸收。次生根的主要功能是运输和储蓄养分，一般具有较低的生理活性，需要较少氮元素的投资[39−40]，所以养分含量较低。从不同年龄器官角度来看，当年生叶、当年生枝的氮、磷含量均高于多年生叶、多年生枝的氮、磷含量，这可能是由于在生长初期，植物需要通过大量的氮、磷来合成光合器官、ATP 及酶来提高其光合能力并促进自身快速生长，所以氮、磷等养分含量通常较高，而多年生叶片代谢活动减慢，结构已经形成固化，对养分含量的需求有所降低[41−42]，所以氮、磷含量低于当年生叶。从不同器官变异程度来看，油松当年生叶、当年生枝氮、磷含量的变异系数均高于多年生叶、多年生枝，我们推测这主要由于不同年龄的器官对环境变化的响应程度不同，当年生叶片对环境的变化能够表现出较强的可塑性[43]，但多年生叶片结构发育较为充分，随着部分元素的含量（氮、磷）的减少以及光合作用速率的降低，其对环境的变化响应的灵敏度较当年生叶片也会降低[44−45]，因而其叶片氮、磷含量的变异系数较当年生叶低。从元素变异的角度来看，不同器官磷含量的变异系数均高于氮含量的变异系数，这与刘万德等[46]的研究结果相一致，这可能是由于陆地生态系统中磷元素主要通过岩石风化进入到土壤当中，而我国不同地区土壤磷含量的差异较大，植物生长所需的磷元素主要通过植物根系吸收并转运到各个器官[47−49]，因而使得油松叶磷、枝磷、根磷含量的变异系数较大。

3.2　气候和土壤因子对油松叶、枝、根氮磷化学计量特征的影响

土壤是植物养分供给的主要来源，也是承载植物生长的载体。植物通过光合作用将大气中的碳固定，转化成有机物后，通过凋落物的形式将养分归还到土壤当中，植物再通过根系吸收土壤中的养分和水分[50]，所以植物和土壤之间有密切的联系。本研究发现气候因子和土壤因子是当年生叶氮、多年生叶氮、多年生叶磷、多年生枝氮、多年生枝磷、吸收根氮、次生根磷含量变异的主要影响因素。表明除气候因子外，土壤中的氮、磷含量也是影响植物各器官氮磷含量变异的重要环境因子[51]。气候因子对多年生叶氮、多年生枝氮、多年生枝磷、次生根磷变异的解释率比土壤因子大，土壤因子对当年生叶氮、多年生叶磷、吸收根氮含量变异的解释率比气候因子大，说明气候和土壤因子对油松不同器官氮磷化学计量特征变异的影响力存在一定差异。He 等[52]通过对中国草原群落的研究发现，气候因子主要以改变物种组成的方式来影响叶片氮含量的变异，但是本研究结果与上述存在明显差异。本研究证明气候因子和土壤因子的变化对叶片的氮含量存在显著的协同作用，出现这种差异的原因还有待于进一步研究。有研究发现除气候、土壤因子外，种源、谱系、海拔等因素对植物氮、磷含量的变异也会产生强烈影响[31,53]。本研究中，各个研究区域内除降水和温度外，其他环境因子均存在一定的差异，这可能是油松叶、枝、根氮磷含量存在未被解释变异的重要原因。

3.3　油松叶、枝、根氮磷化学计量特征随降水和温度的变化

植物生长所需氮元素主要来自凋落物的分解，温度和降水能够显著影响土壤含水率以及氧气含

量，对参与凋落物分解过程的微生物活动产生直接及间接影响，进而影响植物对于氮素的吸收[54−55]，所以温度和水分是影响植物性状变异的主要环境因子。本研究发现，油松叶、枝、根氮磷化学计量特征随环境变化的趋势存在差异。油松当年生叶氮含量、多年生叶氮含量、当年生枝氮含量、当年生枝磷含量随降水量的增加呈显著降低的趋势。赵珊宇等[12]在大尺度上对中国樟子松叶、枝、根氮磷化学特征随降水变化的研究也等到了相似的结论。水分的增加导致胞外酶活性增强，促进呼吸作用并增加底物的利用效率[8]，叶片的光合作用增强，叶、枝中的氮、磷元素被快速消耗，因此叶、枝的氮、磷含量有所降低。 本研究发现，多年生叶磷含量、当年生叶磷含量、多年生枝磷含量、当年生枝磷含量均随温度上升呈显著增加趋势，而叶氮、枝氮含量无显著变化趋势。“温度−植物生理假说”认为，植物在应对低温胁迫的情况下，叶片氮含量会随温度的降低而增加，以此来应对光合速率下降所带来的效应[10,56]。本研究结果与上述假说存在差异，这可能是由于增温可以有效的提高土壤中微生物的活动从而提高养分的释放，但是土壤中的微生物也会与植物进行土壤中有效氮的竞争，所以温度增加对于植物器官氮含量的影响存在一定的不确定性[17]。Lovelock 等[57]的研究也发现与氮含量相比，磷元素在纬度梯度上随温度、土壤等因子的变化更为活跃，但任书杰[58]、Han 等[11]的研究发现植物叶片氮、磷含量随海拔、温度的变化具有一致的变化规律，即叶片的氮、磷含量随纬度的升高而升高，随温度的升高而下降。形成这种差异的原因可能是由于不同物种、不同研究尺度以及不同生活型的植物氮磷化学计量特征随环境变化的响应存在差异[10−11,30]。本研究发现油松叶、枝的磷含量随着温度的升高呈上升趋势，吸收根磷、次生根磷含量也呈上升趋势，这说明了植物叶、枝、根的磷含量之间存在一定的相关关系[52]，油松不同器官可以通过协同变化来适应环境的改变。

4 结　　论

本研究在我国天然油松林的主要分布区域选择了 7 个代表性样点，对优势种油松叶、枝、根的氮、磷含量进行定量分析。研究发现：(1)不同区域内油松叶、枝、根的氮磷化学计量特征存在显著差异，所有性状的变异系数的范围为 12.3% ~ 44.4%，其中吸收根磷含量的变异系数最大，多年生叶氮含量的变异系数最小。(2)油松不同器官间的氮、磷含量存在差异。叶片的氮、磷含量高于枝、根的氮、磷含量。当年生叶、当年生枝的氮、磷含量要高于多年生叶、多年生枝的氮、磷含量。当年生叶、当年生枝的氮磷比要低于多年生叶、多年生枝的氮磷比。吸收根氮、磷含量均高于次生根氮、磷含量，但次生根氮磷比要高于吸收根氮磷比。(3)油松不同器官的氮磷化学计量特征受环境因子的影响存在差异。当年生枝氮、当年生枝磷、多年生叶氮、多年生枝氮、多年生枝磷含量随降水量的增加呈显著降低趋势。当年生叶与多年生叶磷含量随温度的升高呈显著上升趋势。当年生叶与多年生叶氮磷比、当年生枝与多年生枝氮磷比随温度的升高呈显著下降趋势。当年生枝与多年生枝磷含量均随温度的升高呈显著上趋势。次生根磷含量与温度呈现显著正相关关系，次生根氮磷比与温度呈显著负相关关系。本研究揭示了我国特有物种油松不同器官的氮、磷含量随降水和温度变化的响应规律，其结果有助于加深对我国暖温带地区森林植物应对气候变化的响应策略的认识。

参 考 文 献

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

[2] Song Z L, Liu H Y, Zhao F J, et al. Ecological stoichiometry of N∶P: Si in China's grasslands[J]. Plant and Soil, 2014, 380(1/2): 165−179.

[3] Roscher C, Thein S, Schmid B, et al. Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(3): 477−488.

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

[5] 杨明飞. 我国北方干旱至半湿润区分布的植物叶碳氮磷化学计量特征研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
Yang M F. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in the arid to semi-humid regions, North China[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2017.

[6] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策 [J]. 生态学报, 2020, 40(1): 295−309.
Zhao G S, Liu M, Shi P L, et al. Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies along a precipitation gradient on Changtang Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 295−309.

[7] 宗宁, 石培礼, 赵广帅, 等. 降水量变化对藏北高寒草地养分限制的影响 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(5): 444−455.
Zong N, Shi P L, Zhao G S, et al. Variations of nitrogen and phosphorus limitation along the environmental gradient in alpine grasslands on the Northern Xizang Plateau[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(5): 444−455.

[8] Lü X T, Kong D L, Pan Q M, et al. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland[J]. Oecologia, 2012, 168(2): 301−310.

[9] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101(30): 11001−11006.

[10] Tjoelker M G, Reich P B, Oleksyn J. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO_2 acclimation of dark respiration in five boreal tree species[J]. Plant, Cell & Environment, 1999, 22(7): 767−778.

[11] 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.

[12] 赵姗宇, 黎锦涛, 孙学凯, 等. 樟子松人工林原产地与不同自然降水梯度引种地土壤和植物叶片生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(20): 7189−7197.
Zhao S Y, Li J T, Sun X K, et al. Responses of soil and plant stoichiometric characteristics along rainfall gradients in Mongolian pine plantations in native and introduced regions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20): 7189−7197.

[13] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form[J]. Ecography, 2013, 36(2): 178−184.

[14] 王凯, 张大鹏, 宋立宁, 等. 氮沉降和降水增加对榆树幼苗不同器官碳氮磷分配格局的影响 [J]. 林业科学, 2020, 56(3): 172−183.
Wang K, Zang D P, Song L N, et al. Effects of icreasing nitrogen peposition and precipitation on carbon, nitrogen, and phosphorus allocation in different organs of *Ulmus pumila* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(3): 172−183.

[15] 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细率对展叶效率的影响 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(6): 650−660.
Li J H, Peng G Q, Yang D M. Effect of stem length to stem slender ratio of current-year twigs on the leaf display efficiency in evergreen and deciduous broadleaved trees[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(6): 650−660.

[16] Yao F Y, Chen Y H, Yan Z B, et al. Biogeographic patterns of structural traits and C∶N∶P stoichiometry of tree twigs in China's forests[J/OL]. PLoS One, 2015, 10(2): e0116391. https://orcid.org/0000-0001-8678-7147.

[17] 邹丽梅. 亚热带 6 个树种细根形态比较与根序分级构型研究 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
Zou L M. Root identification and varitation in architecture of fine roots of subtropical tree species in southern China[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2015.

[18] Guo D L, Xia M X, Wei X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. New Phytologist, 2008, 180(3): 673−683.

[19] Freschet G T, Valverde-Barrantes O J, Tucker C M, et al. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation[J]. Journal of Ecology, 2017, 105(5): 1182−1196.

[20] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the Northern Tibetan Plateau[J]. PLoS One, 2018, 9(10): e109052.

[21] 张赟, 赵亚洲, 张春雨, 等. 北京松山油松种群结构及空间分布格局 [J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15(2): 175−179.
Zhang Y, Zhao Y Z, Zhang C Y, et al. Structure and spatial distribution of *Pinus tabulaeformis* population in the Songshan Nature Reserve, Beijing, China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2009, 15(2): 175−179.

[22] 刘思文, 艾也博, 刘艳红. 北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(4): 47−55.
Liu S W, Ai Y B, Liu Y H. Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabuliformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(4): 47−55.

[23] 田岳梨, 杨航, 王芳玲, 等. 秦岭中段山脊油松叶功能性状差异及其对海拔梯度的响应 [J]. 西北植物学报, 2021, 41(2): 300−309.
Tian Y L, Yang H, Wang F L, et al. Difference of leaf functional traits of *Pinus tabuliformis* and its response to altitude gradient in the middle of Qinling mountains[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(2): 300−309.

[24] 张凯, 侯继华, 梁冬. 降水梯度对油松天然林内主要植物叶功能性状的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(7): 48−54.
Zhang K, Hou J H, Liang D. Effect of precipitation gradients on leaf functional traits of main plant in *Pinus tabulaeformis* forest[J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2016, 36(7): 48−54.

[25] 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): 6188−6196.

[26] 黄萍, 刘艳红. 北京松山油松林林分结构和地形对幼苗更新的影响 [J]. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1003−1009.
Huang P, Liu Y H. Effects of stand structure and terrain factors on seedling regeneration of *Pinus tabuliformis* forest in the Songshan National Nature Reserve, Beijing[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(4): 1003−1009.

[27] 欧晓岚, 刘艳红. 不同坡向及径级油松异龄叶的功能性状 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2017, 41(4): 80−88.
Ou X L, Liu Y H. Effect of age, slope aspects and diameter classes on leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2017, 41(4): 80−88.

[28] 张凯. 油松各器官功能性状及其对环境因子响应的研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
Zhang K. The functional traits of different organs of *Pinus tabulaeformis* and their response to the environment[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.

[29] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao S D. Soil agrochemical analysis[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.

[30] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 等. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1228−1238.
Yang L, Sun H, Fan Y W, et al. Changes in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(12): 1228−1238.

[31] He J S, Wang X P, Flynn D F B, et al. Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and

persistence[J]. Ecology, 2009, 90(10): 2779−2791.

[32] Yuan Z Y, Chen H Y, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus[J]. Nature Communications, 2011, 2: 344.

[33] Wang Z Q, Gong H Y, Sardans J, et al. Divergent nitrogen and phosphorus allocation strategies in terrestrial plant leaves and fine roots: a global meta-analysis[J]. Journal of Ecology, 2022, 110: 2745−2758.

[34] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, et al. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants[J]. Ecology Letters, 2008, 11(8): 793−801.

[35] 周红艳, 吴琴, 陈明月, 等. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(4): 461−470.
Zhou H Y, Wu Q, Chen M Y, et al. C, N and P stoichiometry in different organs of *Vitex rotundifolia* in a Poyang Lake desertification hill[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(4): 461−470.

[36] Pregitzer K S, de Forest J L, Burton A J, et al. Fine root architecture of nine north American trees[J]. Ecological Monographs, 2002, 72(2): 293−309.

[37] Li A, Guo D L, Wang Z Q, et al. Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern[J]. Functional Ecology, 2010, 24(1): 224−232.

[38] Bo H J, Wen C Y, Song L J, et al. Fine-root responses of *Populus tomentosa* forests to stand density[J]. Forests, 2018, 9(9): 562.

[39] Hishi T. Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: causal links between physiological and ecosystem functions[J]. Journal of Forest Research, 2007, 12(2): 126−133.

[40] Zadworny M, Eissenstat D M. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots[J]. New Phytologist, 2011, 190(1): 213−221.

[41] Williams K, Percival F, Merino J, et al. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content[J]. Plant, Cell & Environment, 1987, 10(9): 725−734.

[42] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. The American Naturalist, 2006, 168(4): E103−E122.

[43] Sims D A, Pearcy R W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light[J]. American Journal of Botany, 1992, 79(4): 449−455.

[44] Bleecker A B. The evolutionary basis of leaf senescence: method to the madness?[J]. Current Opinion in Plant Biology, 1998, 1(1): 73−78.

[45] Field C, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub[J]. Oecologia, 1983, 56(2-3): 348−355.

[46] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(1): 52−62.
Liu W D, Su J R, Li S F, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry at different growth stages in dominant tree species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province, China[J]. Chinese Journal of Plant ecology, 2015, 39(1): 52−62.

[47] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素 [J]. 北京大学学报 (自然科学版), 2008, 44(6): 945−952.
Wang T, Yang Y H, Ma W H. The size, distribution and influencing factors of soil phosphorus pools in China storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitae Pekinensis (Natural Sciences Edition), 2008, 44(6): 945−952.

[48] Smeck N E. Phosphorus dynamics in soils and landscapes[J]. Geoderma, 1985, 36(3−4): 185−199.

[49] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 等. 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1069−1080.
Ning Z Y, Li Y L, Yang H L, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves and fine roots of dominant plants in Horqin Sandy Land[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(10): 1069−1080.

[50] 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.

[51] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等. 陕西省 3 种主要树种叶片、凋落物和土壤 N、P 化学计量特征 [J]. 生态学报, 2017, 37(2): 443−454.
Jiang P P, Cao Y, Chen Y M, et al. N and P stoichiometric characteristics of leaves, litter, and soil for three dominant tree species in the Shaanxi Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(2): 443−454.

[52] He J S, Fang J Y, Wang Z H, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. Oecologia, 2006, 149(1): 115−122.

[53] 张慧, 郭卫红, 杨秀清, 等. 麻栎种源林叶片碳、氮、磷化学计量特征的变异 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2225−2230.
Zhang H, Guo W H, Yang X Q, et al. Variations in leaf C, N, P stoichiometry of *Quercus acutissima* provenance forests[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(7): 2225−2230.

[54] Dijkstra F A, Blumenthal D, Morgan J A, et al. Contrasting effects of elevated CO_2 and warming on nitrogen cycling in a semiarid grassland[J]. New Phytologist, 2010, 187(2): 426−437.

[55] Liu G F, Freschet G T, Pan X, et al. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semiarid and arid ecosystems[J]. New Phytologist, 2010, 188(2): 543−553.

[56] Mcgroddy M, Daufresne T, Hedin L. Scaling of C∶N∶P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield type rations[J]. Ecology, 2004, 85(9): 2390−2401.

[57] Lovelock C E, Feller I C, Ball M C, et al. Testing the growth rate vs. geochemical hypothesis for latitudinal variation in plant nutrients[J]. Ecology Letters, 2007, 10(12): 1154−1163.

[58] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究 [J]. 环境科学, 2007, (12): 2665−2673.
Ren S J, Yu G R, Tao B, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environmental Science, 2007, (12): 2665−2673.

（责任编辑 范 娟
责任编委 臧润国）