

DOI: 10.5846/stxb201803120483

封焕英, 杜满义, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2019, 39(5): - .

Feng H Y, Du M Y, Xin X B, Gao X, Zhang L J, Kong Q Y, Fa L, Wu D. Seasonal variation in C, N, and P stoichiometry of *Platycladus orientalis* plantation in the rocky mountainous areas of North China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): - .

## 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化

封焕英, 杜满义\*, 辛学兵, 高旭, 张连金, 孔庆云, 法蕾, 吴迪

中国林业科学研究院华北林业实验中心, 北京 102300

**摘要:**以北京九龙山自然保护区幼龄侧柏人工林为研究对象, 对其不同生长季节叶、枝、根(0—10 cm、10—20 cm 土层)的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其生态化学计量学特征进行了分析, 深入探讨了生长季节与器官以及两因素交互作用对以上特征的影响, 研究有助于理解植物各性状之间的相互作用以及植物生长过程中资源的利用和分配状况。结果表明: 1) 不同器官间 C 含量为 414.97—461.58 g/kg, 枝最大, 根(0—10 cm)最小; N 含量为 6.57—14.28 g/kg, 叶最大, 枝最小; P 含量为 0.39—1.28 g/kg, 叶最大, 根(10—20 cm)最小; C:N 为 31.76—70.98, 枝最大, 叶最小; C:P 为 369.93—1099.20, 根(10—20 cm)最大, 叶最小; N:P 为 9.21—23.81, 根(0—10 cm)最大, 枝最小。整个生长季节中侧柏各器官 C 含量最稳定, 变异系数均小于 7%; P 含量变异性最大, 变异系数均超过 15%, N 含量变异性介于两者之间; 各器官中 C:N 和 N:P 较 C:P 更为稳定, C、N 与 P 具有较好的耦合协同性, C:P 和 N:P 的变化主要取决于 P 的变化。2) 器官对 C、N、P 含量及其化学计量关系均存在显著影响, 生长季节对 N 和 P 含量存在显著影响, 两者交互作用只对 P 含量存在显著影响, 器官对侧柏 C、N、P 含量及其化学计量变异的贡献大于生长季节。3) 侧柏各器官间 C、N、P 含量及其化学计量比相关性多数未达到显著性水平, 仅有叶与枝中的 P 及 C:P 显著相关, 说明侧柏器官分化过程中各器官对元素的吸收利用具有特异性。侧柏叶片  $N:P < 14$ , 说明生长季节里幼龄侧柏人工林更多受到 N 限制。

**关键词:**生态化学计量学; 器官; 季节; 侧柏人工林; 石质山地

## Seasonal variation in C, N, and P stoichiometry of *Platycladus orientalis* plantation in the rocky mountainous areas of North China

FENG Huanying, DU Manyi\*, XIN Xuebing, GAO Xu, ZHANG Lianjin, KONG Qingyun, FA Lei, WU Di

Experimental Center of Forestry in North China, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China

**Abstract:** This study was conducted to analyze the dynamics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P), and their stoichiometric characteristics in different organs (leaves, branches, and roots) and during different seasons, in a young plantation of *Platycladus orientalis* in the Beijing Jiulong nature reserve. Studies on these relationship provide insights into interactions among plant functional traits and plant strategies for resource acquisition and mass partitioning. The results showed that branches contained the highest concentration of C but the lowest concentration of N. Leaves had the highest concentrations of N and P, whereas roots possessed the lowest concentration of C and P. Moreover, leaves had the lowest C:N and C:P ratios, whereas roots had the highest ratios of N:P and C:P, and branches had the highest C:N ratio but the lowest N:P ratio. Furthermore, during the growing season, the concentration of C in each organ was more stable than that of N and P. The C:N and N:P ratios in each organ were more stable than the C:P ratio. Both C and N concentration were

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2018MA002, CAFYBB2014QA036); 国家重点研发计划(2016YFD060020304)

收稿日期: 2018-03-12; 网络出版日期: 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dumanyi198426@126.com

strongly positively correlated with P concentration, with the change in C:P and N:P ratios being mainly determined by P concentration. Plant organs differed significantly in terms of the concentrations of C, N, and P and the ratios C:N, C:P, and N:P, whereas seasonal factors significantly influenced the concentrations of N and P, but their interaction effect only had influence on the concentration of P. Compared with the seasonal variations, the difference between organs made a larger contribution in determining the concentrations of C, N, and P and their stoichiometry in *P. orientalis*. The concentrations of C, N, and P and their stoichiometry showed no significant relationships among plant organs, except for the concentration of P and the C:P ratio between leaves and branches, which indicates that the organs have specific requirements for element absorption and utilization during the process of organ differentiation. The recorded leaf N:P ratio less than 14 indicates that the growth of young *P. orientalis* plants is more restricted by N during the growing seasons.

**Key Words:** ecological stoichiometry; organ; season; *Platyclusus orientalis* plantation; rocky mountainous area

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物的基本营养元素,参与细胞的结构与功能,与植物体生长和各种代谢过程存在密切联系<sup>[1-2]</sup>。生态化学计量学通过分析生物系统多重化学元素和能量的交互作用,为探索C、N、P等元素的生态学过程和生物地球化学循环提供了一种新思路、新手段<sup>[3]</sup>。陆地植物生态化学计量学的研究起步较晚,但近年来取得了较大的进展<sup>[4]</sup>,在开展不同时空尺度下森林<sup>[5]</sup>、草地<sup>[6]</sup>、荒漠<sup>[7]</sup>和湿地<sup>[8]</sup>的生态化学计量学研究发现,植物各器官因养分储存及功能性分化的差异性<sup>[9]</sup>,可能导致同一植物不同器官间<sup>[10-11]</sup>及不同物候期下的化学计量特征存在差异<sup>[12-13]</sup>。

侧柏(*Platyclusus orientalis*)为多年生常绿乔木,具有耐干旱瘠薄,适应性强且寿命长的特性,是华北石质山区主要造林树种之一,广泛存在于我国北方地区,同时也是北京地区中低山的地带性植被类型。目前,关于侧柏人工林的研究多集中于其生物量及碳储量<sup>[14-15]</sup>、水分利用策略与抗旱机理<sup>[16]</sup>、密度效应<sup>[17]</sup>、枯落物水文效应<sup>[18-19]</sup>、养分元素分配及循环特征<sup>[20]</sup>,其生态化学计量学相关研究较少。尽管白雪娟<sup>[21]</sup>等和张海鑫<sup>[22]</sup>等对黄土高原地区侧柏的“叶片—凋落物—土壤”进行了生态化学计量特征和重吸收率的研究,但实验仅是通过单次采集植物体光合器官完成的,研究亟待拓展至其他器官和整个生长季,且目前关于侧柏不同器官养分元素间的相互作用和分配差异尚不明晰。华北石质山地是华北平原的重要生态屏障,属于半干旱区域,然而该地区土层瘠薄、土壤储水能力差、岩石渗漏性强,水土流失严重;且早期山地植被破坏严重,土壤退化显著<sup>[23]</sup>。侧柏是该区域典型造林树种之一,对维持石质山区脆弱生态环境起到重要作用。因此,本文以华北石质山地幼龄侧柏林人工林为研究对象,系统研究不同器官(叶、枝、根(0—10 cm, 10—20 cm))在整个生长季节C、N、P生态化学计量学特征:1)明晰侧柏人工林各器官生态化学计量特征的异同;2)揭示侧柏人工林各器官化学计量特征在生长季节的变化规律及变异性;3)通过各器官化学计量同步、系统的研究,试图找出不同器官间化学计量的关联性。研究旨在解析生长季节内侧柏人工林各器官生态化学计量特征,丰富我国植物种群化学计量学内容,为我国生态化学计量学的区域性研究与生物地球化学循环的模型整合提供基础数据,同时也为指导幼龄侧柏人工林经营提供理论支持。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于北京市门头沟区九龙山自然保护区(39°54'—39°59'N, 115°59'—116°07'E),太行山低山丘陵区,海拔100—997 m;属于暖温带大陆半湿润季风气候,年均气温11.8℃,年均降水量623 mm,主要集中在6—9月;年均蒸发量1870 mm,无霜期216 d左右;土壤类型属于山地褐土,土层普遍较薄,石砾含量高。九龙山有着华北石质山区典型的地形地貌、土壤和气候条件及区域代表性地带植被类型,九龙山进行封山育林始于20世纪60年代,并且营造了大面积的人工林,构成了以人工森林和灌丛为主的植被类型。目前天然植被以次生灌丛和灌草为主,包括荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)、酸枣

(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*) 等灌木和狗尾草 (*Spiraea viridis*)、黄背草 (*Themeda japonica*)、茜草 (*Rubia cordifolia*)、荩草 (*Arthraxon hispidus*) 等草本,乔木以人工林为主,主要包括侧柏、油松 (*Pinus tabulaeformis*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*)、樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、白蜡 (*Fraxinus chinensis*)、紫丁香 (*Syringa oblata* Lindl) 等树种<sup>[24]</sup>。

## 1.2 样地选择与采样分析

2016 年 4 月,在北京九龙山自然保护区共设置 3 个林龄 35 a,面积 20 m×20 m 的干扰程度较小、立地条件一致、具有代表性的幼龄侧柏人工林样地,每个样地间设置大于 5 m 宽的缓冲带,3 个样地共计 3 次重复。样地内侧柏平均胸径 6.59 cm,平均树高 7.30 m,密度 3000 株/hm<sup>2</sup>,郁闭度 0.70,土壤表层(0—10 cm) C、N、P 含量分别为 32.31、2.05、0.65 g/kg,土壤(0—30 cm)中大于 2 mm 的石砾含量约为 40%。依据侧柏各项生长指标的平均值,在样地内确定 5 株中等大小、长势及冠幅较一致的健康标准木,在 2016 年 4 月至 2016 年 12 月,每 2 个月的中旬利用高枝剪或爬树收集植物叶、枝样品,植物样品分别从树冠的上、中、下 3 个层次的 4 个方向进行采集,每株植株采集 12 个健康标准枝,每个样地内共计获得 60 个健康标准枝,收集其上的所有针叶和枝,分别混合后作为 1 个重复样品。使用根钻进行植物根系的采集,每个月中旬用根钻( $\varphi=10$  cm)分别在所确定的各标准木根际约 50 cm 处钻取 0—10、10—20 cm 样木根(粗根与细根的混合样品),每个样地 5 次重复,同一样地内相同层次混合后作为 1 个重复样品。因此,在 4—12 月生长季节内,分别获得侧柏叶、枝和根系样品各 15 份,共计 45 份植物样品。

将采集的新鲜叶、枝和根系样品洗净装入信封,于烘箱中 105℃ 下杀青 0.5 h,然后在 65℃ 恒温烘干 48 h 至恒重,烘干后的样品用粉碎机粉碎(<0.5 mm),装入棕色磨口瓶,用于测定叶片的全 C、全 N 和全 P 含量,其中植物有机碳含量采用重铬酸钾-外加加热法测定、全氮含量采用半微量凯氏定氮法测定、全磷含量采用碱溶-钼锑抗比色法测定<sup>[25]</sup>。

## 1.3 数据处理

数据统计分析在 SPSS 16.0 软件下完成,正态分布性检验采用 K—S 检验(one sample Kolmogorov—Smirnov test)方法。首先对植物叶、枝及根的 C、N、P 含量及其化学计量比数据进行以 10 为底的对数转换,使其符合正态分布,再求算其算术平均值。变异系数(coefficient of variation, CV)用公式  $CV = \text{标准偏差} / \text{平均数} \times 100\%$  计算得出。不同器官,不同月份下数据变量的差异运用 One—Way ANOVA 分析, LSD 进行方差分析。采用 GLM 模型中的双因素方差方法分析不同季节和不同器官对植物 C、N、P 含量及其化学计量比的影响。植物各器官间不同化学计量参数相关性分析采用 Pearson 相关分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 侧柏各器官 C、N、P 含量及其化学计量比

侧柏不同器官间(叶、枝、根) C、N、P 含量(图 1)及其化学计量比存在显著性差异(图 2)。其中,叶、枝、根(0—10 cm)、根(10—20 cm) C 含量平均值分别为(446.68±9.46) g/kg、(461.58±8.00) g/kg、(414.97±25.83) g/kg、(417.89±27.97) g/kg,相同生长季节下各器官间 C 含量差异显著,均表现为枝最大,叶次之,根最小;N 含量平均值分别为(14.28±1.68) g/kg、(6.57±0.63) g/kg、(9.26±1.13) g/kg、(8.05±1.26) g/kg,相同生长季节下各器官间 N 含量差异显著,均表现为叶>根(0—10 cm)>根(10—20 cm)>枝;P 含量平均值分别为(1.28±0.31) g/kg、(0.72±0.11) g/kg、(0.40±0.08) g/kg、(0.39±0.06) g/kg,相同生长季节下各器官间 P 含量差异显著,均表现为叶最大,枝次之,根最小。C:N 平均值分别为 31.76±4.39、70.98±7.91、45.50±6.46、53.19±9.61,相同生长季节下各器官间 C:N 差异显著,均表现为叶>根(10—20 cm)>根(0—10 cm)>叶;C:P 平均值分别为 369.93±97.05、653.78±98.75、1087.80±301.81、1099.20±213.58,相同生长季节下各器官间 C:P 差异显著,均表现为根最大,枝次之,叶最低;N:P 平均值分别为 11.50±1.64、9.21±0.96、23.81±4.81、20.99±4.01,相同生长季节下各器官间 N:P 差异显著,均表现为根最大,叶次之,枝最低。

## 2.2 侧柏各器官 C、N、P 含量及其化学计量比的动态变化

侧柏各器官的 C、N、P 含量(图 1)及其化学计量比在生长季节均呈现出一定程度的动态变化(图 2)。其中,叶 C 含量 436.07—452.55 g/kg, N 含量 12.05—15.73 g/kg, P 含量 0.90—1.51 g/kg。枝 C 含量 459.47—464.74 g/kg, N 含量 5.97—6.94 g/kg, P 含量 0.60—0.83 g/kg。根(0—10 cm) C 含量 392.18—435.02 g/kg, N 含量 8.76—10.04 g/kg, P 含量 0.32—0.47 g/kg。根系(10—20 cm) C 含量 397.67—443.87 g/kg, N 含量 7.85—8.25 g/kg, P 含量 0.37—0.42 g/kg。各器官中 C 元素最稳定(变异系数均小于 7%), P 元素变异性最大(变异系数均超过 15%)。各器官 C 元素含量随生长季节变化均不显著;叶 N 元素含量随生长季节变化显著,表现出先上升,到达峰值后下降,最后趋于平稳的趋势,而其他器官生长季节内 N 元素无显著性变化;叶和枝 P 元素含量随生长季节变化显著,趋势与叶片 N 元素相似。

叶 C:N 比值范围 27.77—37.41, C:P 为 302.32—503.60, N:P 为 10.21—13.49, 变异系数分别为 14%、26%、14%;枝 C:N 比值范围 66.56—77.17, C:P 为 563.19—771.26, N:P 为 8.26—10.01, 变异系数分别为 11%、15%、10%;根(0—10 cm) C:N 比值范围 39.24—48.67, C:P 为 867.21—1421.10, N:P 为 21.09—30.27, 变异系数分别为 14%、28%、20%;根(10—20 cm) C:N 比值范围 50.86—55.99, C:P 为 957.03—1228.91, N:P 为 18.72—21.85, 变异系数分别为 18%、19%、19%。同一器官化学计量比在不同生长季节间均无显著性差异,各器官中 C:N 和 N:P 较 C:P 更为稳定。

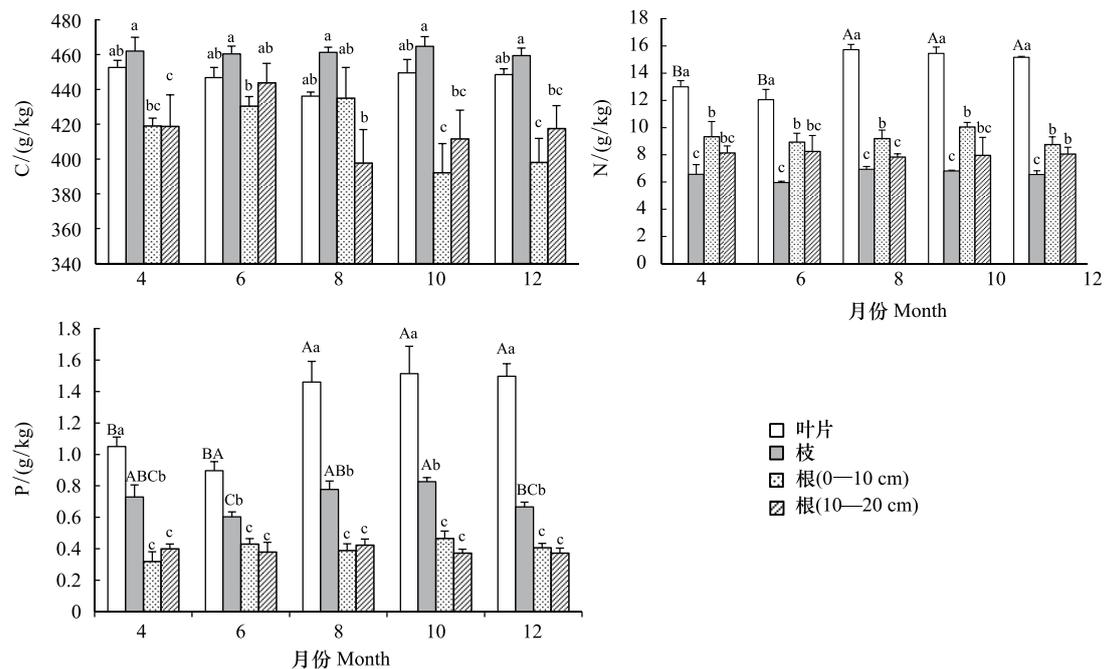


图 1 侧柏各器官 C、N、P 含量及其动态变化(平均值±标准偏差)

Fig.1 Seasonal dynamics of C, N, P concentration in different organs of *Platycladus orientalis* (mean±SD)

不同小写字母表示各器官间差异,不同大写字母表示各生长季节间差异( $P < 0.05$ )

## 2.3 C、N、P 含量及其比值间相关性

通过 SPSS 16.0 统计分析软件对侧柏植株总体 C、N、P 含量及其化学计量比值进行 Person 相关分析,结果表明(表 1):C、N 含量与 P 含量总体上均呈现极显著正相关( $P < 0.01$ ),相关系数分别是 0.402 和 0.762,而 C、N 之间相关系数不明显( $P > 0.05$ ),这在一定程度上反映出 N、P 在植物体内存在较高的耦合度。C:N 与 P 呈现极显著负相关( $P < 0.01$ ),这主要是因为 N 作为 C:N 的分母,N 越大,C:N 越小,而 N 和 P 又正相关,所以 C:N 与 P 呈现显著正相关;C:P 与 N 呈现极显著负相关( $P < 0.01$ ),与 C:N 呈现显著正相关( $P < 0.05$ )。作为 C:P 的分子,C 与 C:P 理论上应为极显著正相关,然而结果表明 C:P 与 C 为极显著负相关,这说明在侧柏中

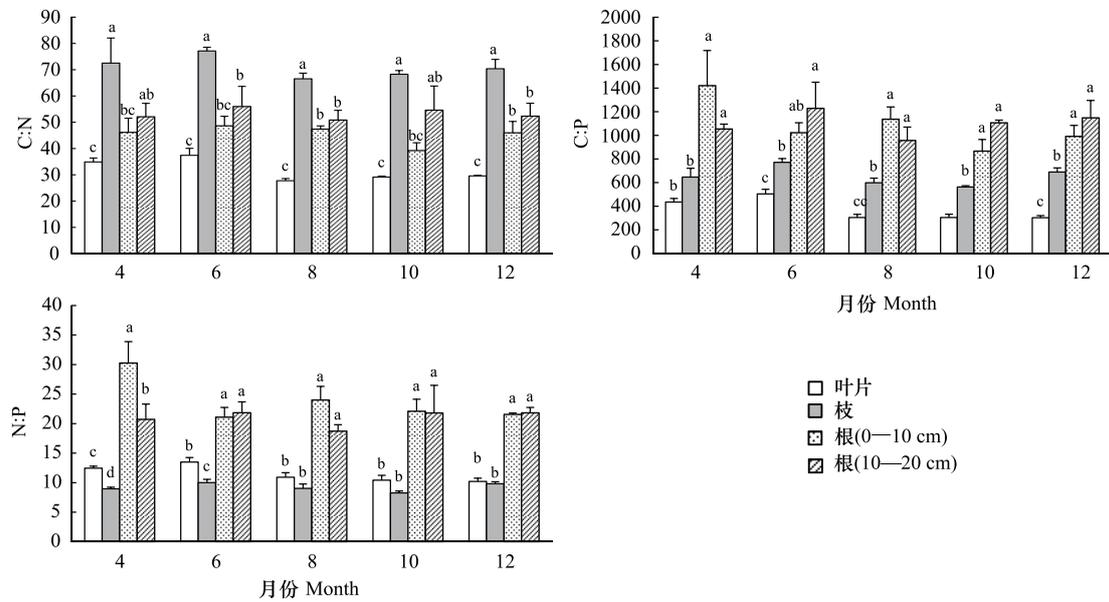


图 2 侧柏各器官 C:N、C:P、N:P 含量及其动态变化(平均值±标准偏差)

Fig.2 Seasonal dynamics of C:N, C:P, N:P ratio in different organs of *Platycladus orientalis* (mean±SD)

的 C:P 变化主要由 P 来决定;N:P 与 C 和 P 均呈现显著负相关( $P < 0.01$ ),与 N 不存在显著相关性( $P > 0.05$ ),这说明在侧柏中 N:P 的变化主要由 P 变化决定。

表 1 C、N、P 含量及其化学计量比之间的相关系数

Table 1 The correlation coefficient among C, N and P concentrations and their ratios

项目 Items	C/(g/kg)	N/(g/kg)	P/(g/kg)	C:N	C:P	N:P
C/(g/kg)	1.000					
N/(g/kg)	-0.049	1.000				
P/(g/kg)	0.402 **	0.762 **	1.000			
C:N	0.395 **	-0.908 **	-0.472 **	1.000		
C:P	-0.337 **	-0.571 **	-0.868 **	0.329 *	1.000	
N:P	-0.624 **	-0.121	-0.687 **	-0.201	0.836 **	1.000

\*, 相关系数显著水平为 5% ( $P < 0.05$ ); \*\*, 相关系数显著水平为 1% ( $P < 0.01$ )

#### 2.4 侧柏各器官间 C、N、P 含量及化学计量比相关性

侧柏各器官 C、N、P 含量相关性多数未达到显著性水平(表 2),仅有叶与枝 P 元素含量显著相关;器官间化学计量比的相关性多数也未达到显著性水平,仅有叶与枝 C:P 比值显著相关。

表 2 侧柏各器官间碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及化学计量比的相关关系

Table 2 Correlations of C, N and P concentrations and their stoichiometry among various organs of *Platycladus orientalis*

项目 Items	器官 Organ	叶 Leaves	枝 Branch	根 Root(0—10 cm)
C/(g/kg)	枝	-0.335		
	根(0—10 cm)	-0.189	-0.155	
	根(10—20 cm)	0.445	-0.375	0.091
N/(g/kg)	枝	0.485		
	根(0—10 cm)	0.022	-0.511	
	根(10—20 cm)	-0.262	-0.329	0.294
P/(g/kg)	枝	0.521 *		
	根(0—10 cm)	0.234	-0.169	

续表

项目 Items	器官 Organ	叶 Leaves	枝 Branch	根 Root(0—10 cm)
C:N	根(10—20 cm)	0.114	0.068	-0.082
	枝	0.421		
	根(0—10 cm)	0.058	-0.381	
C:P	根(10—20 cm)	-0.039	-0.297	0.305
	枝	0.609*		
	根(0—10 cm)	0.296	-0.264	
N:P	根(10—20 cm)	0.368	0.377	-0.081
	枝	0.423		
	根(0—10 cm)	0.326	-0.087	
	根(10—20 cm)	0.155	-0.161	-0.251

## 2.5 侧柏 C、N、P 含量及其化学计量比的整体变异分析

通过生长季节和不同器官对侧柏 C、N、P 含量及其化学计量关系影响的一般线性模型分析 (GLM) 发现: 不同器官对 C、N、P 含量及其化学计量关系的影响均达到极显著水平 ( $P<0.05$ ); 生长季节对侧柏 N 含量存在显著影响 ( $P<0.05$ ), 对 P 含量存在极显著影响 ( $P<0.01$ ), 而对其他化学计量指标影响不显著; 不同器官与生长季节间的交互作用只对 P 含量存在极显著影响 ( $P<0.01$ )。相对于生长季节以及生长季节和不同器官交互作用而言, 器官对侧柏各化学计量的影响更为显著 (表 3)。

表 3 季节与器官对侧柏 C、N、P 含量及其计量比影响的一般线性模型 (GLM) 分析

Table 3 General linear model (GLM) analysis of effects of seasons and organs on C, N and P concentrations and their ratios of *Platycladus orientalis*

自变量 Variable	因变量 Dependent Variable	平方和 Sum of squares	自由度 df	均方 Mean square	统计量 F-test	显著性 P-Value
器官 Organ (O)	C	23049.043	3	7683.014	21.704	0.000**
	N	503.714	3	167.905	140.843	0.000**
	P	7.878	3	2.626	195.974	0.000**
	C:N	12040.744	3	4013.581	66.944	0.000**
	C:P	5679377.080	3	1893125.693	56.301	0.000**
	N:P	2273.519	3	757.840	80.803	0.000**
季节 Season (S)	C	2042.033	4	510.508	1.442	0.238
	N	12.766	4	3.192	2.677	0.045*
	P	0.418	4	0.105	7.801	0.000*
	C:N	394.253	4	98.563	1.644	0.182
	C:P	306511.945	4	76627.986	2.279	0.078
	N:P	52.043	4	13.011	1.387	0.256
器官×季节 (O×S)	C	6245.531	12	520.461	1.470	0.176
	N	24.656	12	2.055	1.724	0.098
	P	0.717	12	0.060	4.460	0.000**
	C:N	229.854	12	19.155	0.319	0.981
	C:P	530818.827	12	44234.902	1.316	0.248
	N:P	171.701	12	14.308	1.526	0.155

\* ,  $P<0.05$ ; \*\* ,  $P<0.01$

## 3 讨论

### 3.1 侧柏各器官化学计量及其整体变异分解

目前森林生态系统化学计量学的研究内容基本上是以植物叶片为研究对象<sup>[26]</sup>。与已有研究成果对比发

现(表 4):

表 4 侧柏叶片 C、N、P 含量及其化学计量比与其他已有研究结果的对比

Table 4 Comparisons C, N and P concentrations and their ratios of *Platycladus orientalis* leaf in this study to previous researches

研究区域 Study area	C	N	P	C:N	C:P	N:P	数据来源 Reference
北京九龙山 Beijing Jiulong mountain	446.68	14.28	1.28	31.76	369.93	11.50	本研究
全球 Global	464.00	20.10	1.99	23.80*	300.90*	13.80	[3, 27]
全国 National		18.60*	1.21*			14.40*	[28]
北京及周边 Beijing and surrounding area	451.00*	26.10*	2.00*	17.30*	242.00*	13.90	[10]
子午岭林区 Ziwuling forest region	483.81	10.55	1.73	46.01	279.89	6.10	[22]
晋西黄土区 Loess region of western Shanxi	438.53	12.73	2.15	34.45	204.22	5.93	[29]

\*, 几何平均值

本研究中侧柏叶片 C 含量为  $446.68 \pm 9.46$  g/kg, 落在国际上公认的植物平均 C 含量 45%—50% 区间内<sup>[30]</sup>, 与晋西黄土区侧柏叶片 C 含量相近, 而略低于子午岭林区侧柏叶片 C 含量。侧柏叶片 N 含量为  $14.28 \pm 1.68$  g/kg, 低于全球、全国及北京周边范围内叶片 N 含量, 而高于两个黄土区域侧柏叶片 N 含量。这一方面因为不同生活型叶片养分含量具有明显差异, 与落叶树种和阔叶树种相比, 常绿树种和针叶树种往往具有较低的 N、P 含量<sup>[31-32]</sup>, 侧柏属于常绿针叶树种, 叶片 N 含量相对其他树种偏低; 另一方面, 在研究对象均为侧柏的情况下, 对比发现侧柏叶片 N 含量在三地年均降雨量基本相近的情况下随研究区域年均气温增大而增大, 即本研究年均气温 ( $11.8^{\circ}\text{C}$ ) 大于晋西黄土区 ( $10.0^{\circ}\text{C}$ ) 和黄土高原子午岭林区 ( $7.4^{\circ}\text{C}$ )。“温度-植物生理假说”(TPPH)认为, 植物在低温下会提升自身元素含量来补偿低温的光合速率<sup>[27]</sup>, 显然本研究并不符合此假设, 这是因为植物体摄取的营养元素来源于土壤, 其体内 N 和 P 元素含量与土壤的 N 和 P 可给性有关<sup>[33]</sup>。本研究中侧柏叶片 P 含量为  $1.28 \pm 0.31$  g/kg, 与全国陆地植被 P 平均含量 ( $1.21$  g/kg) 相近, 而低于全球植被 P 平均值, 这是因为与世界其他地区相比, 我国陆地生态系统缺磷的现象更为明显<sup>[34]</sup>。与黄土高原两个地区的侧柏相比, 本研究中侧柏叶片 P 含量偏低, 这可能是因为叶片 P 含量会随着平均气温的降低极显著的增加, 也会随着经度增大而表现出降低的趋势<sup>[30, 35]</sup>。本研究中侧柏叶片 C:N 和 C:P 均表现出与 N 和 P 含量相反的趋势, 这是因为植被间 C 含量差异性不大, 而 C:N 和 C:P 的相对大小更取决于 N 和 P 含量的高低。本研究区及黄土高原区域的侧柏叶片 N:P 均小于全球、全国及北京周边地区植物叶片 N:P 平均值, 这说明与其他植被相比侧柏更大程度上受到 N 元素的限制; 与黄土高原区域相比本研究中侧柏叶片 N:P 比值较高, 说明本区域内叶片中 N 元素相对充足, 这可能与土壤中 N、P 的含量密切相关。

由于本研究所采集样品均在同一小地点, 取样地点环境的空间异质性可以忽略不计, 这进一步突出了器官和生长季节对植物自身化学计量的影响。对不同器官和生长季节的侧柏 C、N、P 含量及其化学计量比影响的一般线性模型分析显示(表 3), 侧柏化学计量不仅与器官类型有关, 在不同生长季节也表现出较大的差异性。其中, C、C:N、C:P 和 N:P 的变异主要受不同器官的影响; N 的变异主要受不同器官和生长阶段的影响; P 的变异受不同器官、生长阶段以及两者的交互作用的影响; 总体而言, 侧柏 C、N、P 含量及其化学计量比主要受到不同器官的影响, 器官对 C、N、P 含量及其化学计量比均达到了极显著水平 ( $P < 0.01$ ), 这进一步说明侧柏器官分化过程中各器官对元素的吸收利用具有特异性。侧柏 N、P 元素的变异同时受到生长季节的影响, 除了植物自身生物学特性的原因, 还与生长季节中温度、降雨等环境因子变化有关, 夏季高温多雨, 冬季低温干旱, 影响了侧柏对 N 和 P 的吸收利用。本研究发现, 侧柏作为多年生的常绿针叶树种, 其化学计量特征在一定程度上受到了生长季节的影响, 但相较之下侧柏枝条在整个生长季节中 C:N、C:P 和 N:P 化学计量特征变异性均最小, 且植物样品相对容易获取, 可以作为侧柏不受生长季节影响的化学计量特征, 以用于生态系统问题的分析。

### 3.2 侧柏器官间化学计量的差异与关联

本研究中侧柏不同器官(叶、枝、根)C、N、P 含量及其化学计量比存在显著性差异, 这种差异不仅受到植

物基本生理过程需求的影响,还会受到器官间组织结构和功能分化的影响<sup>[9]</sup>。叶片是植物同化和代谢的主要器官,植物在生长阶段会将大量养分集中传送给叶片以满足植物的生长需求<sup>[36]</sup>,而枝和根作为养分的吸收和输送通道,较少储存养分,因此叶片中 N ( $14.28 \pm 1.68$  g/kg)、P ( $1.28 \pm 0.31$  g/kg) 两种营养元素含量最高。枝作为支撑和疏导器官,主要由木质素、纤维素等富含 C 的多糖物质组成,这一结构性质决定其 C 浓度较高,因此在侧柏叶、枝、根中,枝的 C 含量 ( $461.58 \pm 8.00$  g/kg) 最高,与已有研究结论一致<sup>[37-38]</sup>。C:N 和 C:P 分别为枝和根最大,这主要是由于不同器官间 C 元素含量差异不大,影响 C:N、C:P 值的主要因素是 N、P 的含量<sup>[27]</sup>,而枝中 N 元素和根中 P 元素含量均明显小于其他器官;叶和枝的 N:P 比值均小于 14,根(0—10 cm)和根(10—20 cm) N:P 比值均大于 18,即相同发育阶段不同器官的 C:N、C:P 和 N:P 化学计量特征不同,这与器官的选择性吸收和养分元素分配格局密切相关。赵一娉等<sup>[39]</sup>在黄土高陵沟壑区的研究发现森林生态系统乔木层平均 C、N、P 含量显著低于叶片水平,叶片不能全面代表乔木层整体养分含量情况,这是由于叶片与其他器官(枝、干、根)化学计量参数不同而引起的,与本文研究结果一致。N:P 是衡量生物体营养状况和判断植物群落受养分限制情况的重要指标,根据当 N:P>16 表示 P 限制, N:P<14 表示 N 限制的判断标准<sup>[40]</sup>,说明华北石质山区侧柏在生长季节里更多受到 N 元素的限制。目前对植物体限制性元素的判断多采用叶片为研究对象,这是因为叶片是植物的光合器官,也是最能反映植物生长状况的器官,但叶片并非唯一、最全面的判断标准,更多情况下需要拓展至其他器官便于综合性的判断,这在后期研究中需要有所突破。此外, N:P 临界值的阈值受到研究区域、生态系统以及植被类型等众多因素的影响<sup>[41]</sup>,且一般在肥沃的土壤和某种具有较高养分含量的物种中使用 N:P 比值进行养分限制性判断应当谨慎,相关养分限制诊断指标的敏感性和适应性因研究对象不同而存在差异<sup>[34]</sup>,目前施肥实验是确定 N 或 P 存在限制作用及 N:P 临界值的最佳办法<sup>[42]</sup>。

植物各器官由于养分储存及功能差异性导致同一植物不同器官间的 C、N、P 化学计量存在显著差异,但器官间的 C、N、P 浓度密切相关,且不同器官对养分的利用具有一定相关性<sup>[43]</sup>。以往更多基于大尺度的研究表明,植物不同器官间功能性具有一致性,即不同器官间 N、P 含量和 N:P 一致相关,且这种相关不随物种、土壤等因子的变化而变化<sup>[44-45]</sup>。在种群和物种水平上,研究表明温带优势草本植物间 N、P 含量以及 N:P 在各器官之间一致呈显著正相关<sup>[11]</sup>。本研究中叶与枝的 P 元素含量以及 C:P 比值呈现显著正相关,其他器官间化学计量相关性不明显(表 2)。这表明叶与枝之间的养分利用效率是最紧密联系的,这是因为实验所采集到的枝、叶位于同一枝干上,枝作为叶最相邻的养分输送通道,其汲取和吸收的养分是同步的<sup>[46]</sup>。周红艳等<sup>[2]</sup>研究发现单叶蔓荆各器官的化学计量相关性主要集中在地上部分,其中尤以枝条和匍匐茎之间表现明显。叶片和根作为植物地上和地下最重要的营养器官,在功能上联系紧密,颇受关注。Yuan<sup>[47]</sup>等发现陆地植物根与叶 N:P 相似,但叶片 N、P 含量绝对值大于根系 N、P 含量绝对值。本研究中叶与根化学计量未达到显著性相关,一个可能是因为土壤与根系直接接触,植物通过根系从土壤中吸收和利用有效的 N、P,土壤理化特性对根系生态化学计量特征产生重大影响<sup>[48]</sup>,另一个可能的原因是尺度效应,在小尺度上植物生境条件相对一致,种内个体间功能性状因变异幅度较小而关联不明显<sup>[49]</sup>。

### 3.3 侧柏各器官化学计量的季节动态

本研究中侧柏各器官的 C、N、P 含量呈现出一定程度的动态变化,其中 C 在各器官的含量高且相对稳定(变异系数均小于 7%),N、P 含量较低且变异系数均较大。原因可能是 C 的转化主要通过植物光合作用,C 是构成植物骨架的基本结构物质,且为植物新陈代谢、生长发育和繁殖等生理活动提供能源的物质,需求量大,所以在植物体内含量高且变异小<sup>[37]</sup>。叶片中 N 元素以及叶片和枝的 P 元素含量均随生长季节变化显著,表现出先上升,到达峰值后下降,最后趋于平稳的趋势。这是因为叶片作为主要的光合器官能够合成大量的蛋白质和核酸,在生长初期,植物叶片生长速度缓慢,细胞分裂能力一般,所需形成的蛋白质和核酸较少,因此对 N、P 的选择吸收较少;在生长旺季时期,需要大量的蛋白质和核酸来满足植物逐渐增长的生长速率,从而对 N、P 的选择性吸收较多;在生长末期,叶片生长基本停止,对叶片 N、P 营养元素的需求又略有降低并逐

渐趋于平稳。对草本<sup>[50-51]</sup>和灌木<sup>[52]</sup>的相关研究认为,在植物生长最旺盛的时候对 N、P 元素的需求最大,但由于叶片生物量迅速增加,植物对营养的吸收赶不上细胞膨胀的速率,致使各器官元素被“稀释”,最终表现为 N、P 元素含量下降,与本文得出结论部分上不一致,这可能是由于相对于草本和灌木而言,针叶树侧柏属于慢生树种,生长周期长,叶片生长速率相对缓慢,即使在一年中的生长旺季,N 和 P 元素也不会因细胞分裂的“稀释作用”而降低,这一现象在同为针叶树的落叶松研究中也得到了印证<sup>[12]</sup>。

本研究中侧柏各器官 C:N、C:P 及 N:P 化学计量随生长季节变化均存在一定变异性,总体而言,C:N 和 N:P 较 C:P 更为稳定。一方面是因为 C 元素相对稳定,C:N、C:P 的季节变异主要由 N 和 P 元素决定,而 P 元素的变异性大于 N 元素,所以 C:P 变异大于 C:N 的变异;各器官 N:P 比值相对稳定,说明 N 和 P 在植物体具有相对一致性( $r=0.762^{**}$ ),但 N:P 的变化主要取决于 P 的变化,这是因为 N:P 比值与 N 元素相关性不明显,而与 P 元素极显著负相关( $r=-0.687^{**}$ )。叶与枝的 C:N、C:P 比值在温度偏低的月份相对较高,这是因为温度能够影响植物叶片的 N、P 元素含量,低温降低了土壤微生物活性,从而降低土壤中有机的分解和养分释放速度;此外低温还会阻碍养分元素的运输和植物对养分元素的更新<sup>[43,53]</sup>。根系(0—10 cm)C:N、C:P 比值 4 月均较高,这是因为 4 月份温度相对较低,根系生理活动刚刚开始,对土壤中 N、P 等营养元素的吸收处于起步阶段,供应相对不足,因此导致低温环境下植物根系养分含量偏低而 C:N、C:P 较高的结果。研究还认为较高的 C:N 和 C:P 同时代表对 N、P 的利用率较高,以往研究也证实了植物在养分元素比较短缺的情况下,往往具有较高的养分利用效率和再吸收率,是对贫瘠环境状态的一种生存策略<sup>[54-55]</sup>,本研究中侧柏在低温生长季节中更易发生养分元素限制和短缺的情况,因此,无论是地上部分的枝叶、还是地下部分的根系均可能通过提高 N、P 利用效率的方式来满足自身养分的需求<sup>[56]</sup>。器官生态化学计量学特征随季节更替而不断变化,研究认为一次性采样,阶段性的采样不能够将植物的生态化学计量学特征真实的反应出来,全面的、跨时空的采样将更加科学、合理<sup>[50,57]</sup>,这一方面是由于植物自身的生物学特征造成;另一方面是由于植物不同生长阶段所处温度、降雨等环境因素不同,例如:雨水冲刷造成植物叶片 N、P 元素的流失,土壤水分影响土壤有效养分的释放与转移等<sup>[52]</sup>。

植物在漫长的进化过程中,为适应环境的变化形成了多样的生活史对策,当外界环境或者种内关系发生变化时,植物为了适应养分限制情况,从而调节不同器官中的养分含量变化及化学计量比值,其生存策略和方式也将发生相应变化。针对幼龄侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化规律,建议在幼龄侧柏经营管理过程中,理想条件下可以在 N、P 元素需求量达到峰值之前适当添加 N 肥和 P 肥,尤其是限制性元素 N 素的添加,以促进林分快速健康生长。本研究对侧柏不同器官的 C、N、P 生态化学计量生长季节变化进行了较为深入的探讨,但实际上“植物体—凋落物—土壤”连续体构成了一个密不可分的系统,后期研究中需要在此基础上进一步分析凋落物和土壤的化学计量才能够更全面的揭示养分元素的传递与调控机理。此外,全球变化导致陆地植被元素平衡和计量指标发生重新匹配,有序开展侧柏生态化学计量对气候变化(氮沉降、干旱、温度升高等)的响应和适应机制以及持续的定点观测是今后的研究重点。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 郭宝华, 刘广路, 范少辉, 杜满义, 苏文会. 不同生产力水平毛竹林碳氮磷的分布格局和计量特征. 林业科学, 2014, 50(6): 1-9.
- [ 2 ] 周红艳, 吴琴, 陈明月, 匡伟, 常玲玲, 胡启武. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 2017, 41(4): 461-470.
- [ 3 ] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhr D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [ 4 ] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2658-2665.
- [ 5 ] Moore T R, Trofymow J A, Prescott C E, Titus B D, Group C W. Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. *Plant and Soil*, 2011, 339(1/2): 163-175.
- [ 6 ] Zhang G M, Han X G, Elser J J. Rapid top-down regulation of plant C:N:P stoichiometry by grasshoppers in an Inner Mongolia grassland ecosystem. *Oecologia*, 2011, 166(1): 253-264.

- [ 7 ] 黄菊莹, 余海龙. 四种荒漠草原植物的生长对不同氮添加水平的响应. 植物生态学报, 2016, 40(2): 165-176.
- [ 8 ] Wang W Q, Sardans J, Wang C, Zeng C S, Tong C, Asensio D, Peñuelas J. Ecological stoichiometry of C, N, and P of invasive *Phragmites australis* and native *Cyperus malaccensis* species in the Minjiang River tidal estuarine wetlands of China. *Plant Ecology*, 2015, 216(6): 809-822.
- [ 9 ] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. *Plant Biology*, 2014, 16(5): 897-907.
- [ 10 ] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报: 自然科学版, 2009, 45(5): 855-860.
- [ 11 ] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. 植物生态学报, 2010, 34(1): 7-16.
- [ 12 ] Li H L, Crabbe M J C, Xu F L, Wang W L, Ma L H, Niu R L, Gao X, Li X X, Zhang P, Ma X, Chen H K. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C:N:P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0185163.
- [ 13 ] Liu F D, Liu Y H, Wang G M, Song Y, Liu Q, Li D S, Mao P L, Zhang H. Seasonal variations of C:N:P stoichiometry and their trade-offs in different organs of *Suaeda salsa* in coastal wetland of Yellow River Delta, China. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0138169.
- [ 14 ] 李瑞霞, 郝俊鹏, 闵建刚, 陈信力, 卢雯, 关庆伟. 不同密度侧柏人工林碳储量变化及其机理初探. 生态环境学报, 2012, 21(8): 1392-1397.
- [ 15 ] 李瑞霞, 凌云, 郝俊鹏, 闵建刚, 陈信力, 关庆伟. 林龄对侧柏人工林碳储量以及细根形态和生物量的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(2): 21-27.
- [ 16 ] 王进鑫, 黄宝龙, 王明春, 王迪海. 侧柏幼树不同生长阶段对水分的敏感性与其蒸腾效率. 生态学报, 2005, 25(4): 711-718.
- [ 17 ] 段劼, 马履一, 贾黎明, 徐程扬, 贾忠奎, 车文瑞. 北京地区侧柏人工林密度效应. 生态学报, 2010, 30(12): 3206-3214.
- [ 18 ] 张振明, 余新晓, 牛健植, 鲁绍伟, 宋维峰, 刘秀萍, 张颖. 不同林分枯落物层的水文生态功能. 水土保持学报, 2005, 19(3): 139-143.
- [ 19 ] 吴迪, 辛学兵, 赵明扬, 裴顺祥, 孔颖. 北京九龙山不同林分枯落物及土壤水文效应. 林业科学研究, 2014, 27(3): 417-422.
- [ 20 ] 赵勇, 樊巍, 吴明作, 张军, 朱彦峰. 太行山地区侧柏人工林主要养分元素分配及循环特征. 水土保持学报, 2009, 23(2): 143-147, 152-152.
- [ 21 ] 白雪娟, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 王宝荣. 黄土高原不同人工林叶片凋落叶-土壤生态化学计量特征. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3823-3830.
- [ 22 ] 张海鑫, 曾全超, 安韶山, 白雪娟, 王宝荣. 黄土高原子午岭林区主要林分生态化学计量学特征. 自然资源学报, 2017, 32(6): 1043-1052.
- [ 23 ] 田超, 孟平, 张劲松, 孙守家, 黄辉, 贾长荣, 李建中. 降雨对华北石质山地侧柏林土壤温湿度及水分运移的影响. 林业科学研究, 2015, 28(3): 365-373.
- [ 24 ] 张连金, 胡艳波, 赵中华, 孙长忠. 北京九龙山侧柏人工林空间结构多样性. 生态学杂志, 2015, 34(1): 60-69.
- [ 25 ] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农学科学出版社, 2000: 106-185.
- [ 26 ] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征. 植物生态学报, 2011, 35(6): 587-595.
- [ 27 ] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [ 28 ] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [ 29 ] 李慧, 王百田, 刘涛. 晋西黄土区不同森林树种及其林地土壤养分含量的变化. 林业科学研究, 2016, 29(4): 587-595.
- [ 30 ] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量学特征. 植物生态学报, 2016, 40(8): 760-774.
- [ 31 ] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58-63.
- [ 32 ] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量学特征. 植物生态学报, 2010, 34(1): 48-57.
- [ 33 ] 于海玲, 樊江文, 钟华平, 李愈哲. 青藏高原区域不同功能群植物氮磷生态化学计量学特征. 生态学报, 2017, 37(11): 3755-3764.
- [ 34 ] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [ 35 ] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 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. 环境科学, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [ 36 ] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793-801.
- [ 37 ] 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 尹春英, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量学特征. 植物生态学报,

- 2017, 41(1): 126-135.
- [38] 郑德祥, 蔡杨新, 杨玉洁, 钟兆全, 缪三华, 吴文斌. 闽北闽粤栲天然林主要树种幼树器官碳氮磷化学计量特征分析. 林业科学研究, 2017, 30(1): 154-159.
- [39] 赵一娉, 曹扬, 陈云明, 彭守璋. 黄土丘陵沟壑区森林生态系统生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(16): 5451-5460.
- [40] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [41] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [42] Cui Q, Lü X T, Wang Q B, Han X G. Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 2010, 334(1/2): 209-219.
- [43] 平川, 王传宽, 全奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 2014, 34(8): 1965-1974.
- [44] Craine J M, Lee W G, Bond W J, Williams R J, Johnson L C. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 2005, 86(1): 12-19.
- [45] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [46] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. 生态学报, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [47] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, 2: 344.
- [48] 安申群, 贡璐, 朱美玲, 李红林, 解丽娜, 罗艳. 塔里木盆地北缘典型荒漠植物根系化学计量特征及其与土壤理化因子的关系. 生态学报, 2017, 37(16): 5444-5450.
- [49] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. 植物生态学报, 2010, 34(1): 29-38.
- [50] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23-28.
- [51] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化. 生态学报, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [52] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317-325.
- [53] Oleksyn J, Reich P B, Zytowski R, Karolewski P, Tjoelker M G. Nutrient conservation increases with latitude of origin in european *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia*, 2003, 136(2): 220-235.
- [54] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [55] Han W X, Tang L Y, Chen Y H, Fang J Y. Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83366.
- [56] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 王国兴, 孙鹏跃, 白小芳. 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. 植物学报, 2014, 49(5): 560-568.
- [57] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1): 107-118.