

DOI: 10.5846/stxb201909061861

魏晨, 张小平, 罗子渝, 曹建军, 冯明铭, 赵慧君, 李空明, 李光栋. 兰州市南山和北山 3 种乔木叶片生态化学计量特征的对比研究. 生态学报, 2021, 41(6): 2460-2470.

Wei C., Zhang X.P., Luo Z.Y., Cao J.J., Feng M.M., Zhao H.J., Li K.M., Li G.D. A comparative study on foliar stoichiometry traits of three trees in north and south mountains of Lanzhou City. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2460-2470.

## 兰州市南山和北山 3 种乔木叶片生态化学计量特征的对比研究

魏 晨<sup>1</sup>, 张小平<sup>1,\*</sup>, 罗子渝<sup>2</sup>, 曹建军<sup>1</sup>, 冯明铭<sup>1</sup>, 赵慧君<sup>1</sup>, 李空明<sup>1</sup>, 李光栋<sup>1</sup>

1 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

2 甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所, 兰州 730070

**摘要:**叶片生态化学计量是了解生物地球化学循环的窗口,也是认识植物的生长状况及生态适应性的关键,研究人工林叶片生态化学计量特征对进一步优化生态工程建设具有重要意义。为揭示兰州市南北两山主要绿化树种侧柏、圆柏和云杉环境适应性的异同,对其叶片生态化学计量特征进行了对比研究。结果显示:云杉、圆柏叶片 C 含量 (496.02、497.64 g/kg) 显著高于侧柏叶片 (484.12 g/kg),侧柏叶片 N、P 含量 (17.70、1.66 g/kg) 均显著高于圆柏 (14.04、1.42 g/kg) 和云杉 (15.62、1.40 g/kg)。C、N、P 的变异系数均为圆柏<侧柏<云杉;云杉、圆柏叶片 C:N (33.32、35.42)、C:P (389.57、360.52) 显著高于侧柏叶片 (28.17、306.07),云杉叶片 N:P (11.88) 显著高于圆柏叶片 (10.20) 和侧柏叶片 (10.98)。C:N、C:P、N:P 的变异系数均为圆柏<侧柏<云杉;侧柏和云杉叶片 N 含量与 P 含量正相关、与 C:N、C:P 负相关,而 3 种乔木叶片 P 含量与 C:P、N:P 负相关 (且 C:P 与 N:P 正相关)。圆柏叶片 C 含量与 N 含量正相关,侧柏叶片 C 含量与 N 含量负相关但与叶片 C:N、C:P 正相关,侧柏和云杉叶片 C:N 与 C:P 正相关。冗余分析表明,SOC:STN 是影响 3 种乔木叶片化学计量的主导因子,圆柏叶片 C、侧柏叶片 P 与 SOC 正相关,3 种乔木叶片 N 都与 SOC、SOC:STN 和 SOC:STP 正相关;云杉叶片 N,侧柏、云杉叶片 P 和 STP 负相关,而 STP 与侧柏叶片 C:P、N:P 及云杉叶片 C:N 正相关;3 种乔木叶片 C:N 与 SOC:STN、SOC:STP 负相关。研究结果表明:面对养分贫瘠的土壤环境,3 种乔木叶片生态化学计量的适应策略有所不同,其中云杉和圆柏采取防御策略,而侧柏采取竞争倾向策略。虽然云杉是兰州市较适宜的造林树种,但其生长与其他两种乔木一样,都受 N 元素的限制。

**关键词:**圆柏;侧柏;云杉;叶片化学计量;干旱区

## A comparative study on foliar stoichiometry traits of three trees in north and south mountains of Lanzhou City

WEI Chen<sup>1</sup>, ZHANG Xiaoping<sup>1,\*</sup>, LUO Ziyu<sup>2</sup>, CAO Jianjun<sup>1</sup>, FENG Mingming<sup>1</sup>, ZHAO Huijun<sup>1</sup>, LI Kongming<sup>1</sup>, LI Guangdong<sup>1</sup>

1 College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

2 Bailong river in gansu province forestry science research institute of forestry administration, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Foliar stoichiometry is a window to understand the biogeochemical cycle, as well as understand plant growth and ecological adaptability. Studying the foliar stoichiometry of artificial forests is of great significance for further optimizing ecological projects. In order to reveal the similarities and differences of the main greening species (*Sabina chinensis*, *platycladus orientalis*, *Picea asperata*) to environmental adaptability in the north and south mountains of Lanzhou City, the

**基金项目:**国家自然科学基金项目(41461109);中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室开放基金(KLEIRB-ZS-16-01);甘肃省自然科学基金重点项目(18JR4RA002);寒区旱区陆地表面过程及气候变化重点实验室开放基金(LPCC2018008)

收稿日期:2019-09-06; 网络出版日期:2021-01-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zxp296@163.com

foliar stoichiometry traits of three trees were compared. The results showed that the foliar C contents of *Picea asperata* and *Sabina chinensis* (497.64 g/kg, and 496.02 g/kg, respectively) was significantly higher than that of *platycladus orientalis* (484.12 g/kg). The foliar N content of *platycladus orientalis* (17.70 g/kg) was significantly higher than that of *Sabina chinensis* and *Picea asperata* (14.04 g/kg, 15.62 g/kg, respectively), and this trend was also found for foliar P content, with the former being 1.66 g/kg, and the latter two being 1.42 g/kg and 1.40 g/kg, respectively. The order of variation coefficients of C, N, and P were *Sabina chinensis* < *platycladus orientalis* < *Picea asperata*. The foliar C:N and C:P of *Sabina chinensis* (35.42 and 360.52, respectively) and *Picea asperata* (33.32 and 389.57, respectively) were both significantly higher than the C:N (28.17) and C:P (306.07) of *platycladus orientalis*. The foliar N:P (11.88) of *Picea asperata* was significantly higher than that of *Sabina chinensis* (10.20) and *platycladus orientalis* (10.98). The order of variation coefficients of C:N, C:P, and N:P were *Sabina chinensis* < *platycladus orientalis* < *Picea asperata*. The foliar N contents of *platycladus orientalis* and *Picea asperata* were positively related to the foliar P content, but were negatively related to the foliar C:N and C:P. The foliar P contents of the three trees were negatively related to the foliar C:P and N:P, with being positive correlation with each other. The foliar C content of *Sabina chinensis* was positively related to the foliar N content, yet for *platycladus orientalis* it was negatively related to the foliar N content, but positively related to the foliar C:N and C:P. The redundant analysis showed that foliar stoichiometry traits were mainly influenced by soil organic carbon (SOC): soil total nitrogen (STN), with the foliar C content of *Sabina chinensis* being positively correlated with SOC, SOC:STN, and soil pH; the foliar N content of the three trees were all positively correlated with SOC, SOC:STN, and SOC:STP. The foliar N content of *Picea asperata*, and the foliar P content of *platycladus orientalis* and *Picea asperata* were negatively correlated with soil total phosphorus (STP), while the STP was positively correlated with the foliar C:P and N:P of *platycladus orientalis* and foliar C:N of *Picea asperata*, respectively. The foliar C:N values of the three trees were negatively correlated with SOC:STN and SOC:STP. The results suggest that three major trees have different adaptation strategies under poor nutrient habitat, with a defensive strategy for *Sabina chinensis* and *Picea asperata*, and a competitive strategy for *platycladus orientalis*. Though *Picea asperata* may be the most suitable species that were planted in north and south mountains of Lanzhou City, the growth of the three trees were all limited by STN.

**Key Words:** *Sabina chinensis*; *Platycladus orientalis*; *Picea asperata*; foliar stoichiometry traits; arid regions

甘肃省兰州市位于黄土高原最西端,以半干旱气候为主,生态脆弱,水土流失较为严重。为缓解水土流失,保障兰州市生态安全,20世纪初兰州市在南北两山进行了生态工程建设。侧柏(*Platycladus orientalis*)、圆柏(*Sabina chinensis*)和云杉(*Picea asperata*)以其适应性强、抗严寒、耐干旱的特点成为我国西北黄土高原及中部干旱半干旱地区生态林建设的重要树种,在黄土高原开发和治理中有重要的作用<sup>[1]</sup>。有关这3种乔木的生态适应性与水分利用效率<sup>[2-3]</sup>、固碳释氧量及净化空气<sup>[4-6]</sup>、生理适应性及形态变化<sup>[7-10]</sup>和育种<sup>[11-12]</sup>等已有大量研究。但截至目前,对三者叶片生态化学计量的对比研究仍比较缺乏,以致无法全面了解其环境适应策略,并有效选择适合南北两山生境条件的人工林树种。

生态化学计量学(Ecological stoichiometry)结合了生态学和化学计量学的基本原理,是研究生态系统能量和多重化学元素(主要是C、N、P)平衡的科学<sup>[13-14]</sup>。自1958年Redfield<sup>[15]</sup>提出生态化学计量概念以来,有关生态化学计量特征的研究在国内外迅速开展,内容跨越生态系统各个层次(如种群、群落等)且尺度较大<sup>[16-18]</sup>。叶片作为植物光合作用的主要器官,既是植物生长状况的“敏感器”,也是能量与物质的“交换所”<sup>[19]</sup>。叶片化学计量可构建一个集成养分框架(integrative nutrient framework),这一框架能将从细胞或有机体到全球尺度上的生物地球化学循环联系起来,从而反映植物养分利用效率和其所处特定生长条件等关联的适应性策略<sup>[20]</sup>。然而,由于跨区域或大尺度上研究通常无法有效解释微生境对叶片化学计量产生的影响<sup>[21]</sup>,在区域中观尺度上开展植物叶片生态化学计量特征研究显得尤为重要。

以兰州市人工林(主要树种为圆柏、侧柏和云杉)为例,探讨3种乔木叶片化学计量特征之间的异同,以期揭示不同乔木的环境适应策略,从而为丰富区域性植物叶片化学计量研究,以及该市南北两山人工林的合理经营等提供决策依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

兰州市南北两山是典型造林区,地处黄土高原西部的丘陵沟壑区,干旱草原地带的最北端,海拔1560—171 m<sup>[22]</sup>。属温带半干旱大陆性季风气候,昼夜温差大,年平均气温5—9℃,干燥少雨,年降水量250—360 mm,且主要集中在6—9月<sup>[1]</sup>。土壤为黄土母质上发育起来的灰钙土,土层深厚,有机质含量低,保水保肥能力极差。植被类型属于荒漠与草原的过渡带,主要乔木有侧柏(*Platycladus orientalis*)、国槐(*Sophora japonica*)、云杉(*Picea asperata*)、圆柏(*Sabina chinensis*)、桃树(*Amygdalus persica*)、银杏(*Ginkgo biloba L.*)和榆树(*Ulmus pumila L.*)等,其中主要优势种为圆柏、侧柏和云杉。

### 1.2 实验设计与方法

2018年10月,于兰州市南北两山,对人工林中圆柏、侧柏及云杉的叶片及土壤进行采样。南山选取1个采样点(半阳坡),地理坐标为(36.03°N, 103.81°E),海拔为1754.6 m;北山选取2个采样点(半阳坡和半阴坡各一个),地理坐标分别为(36.08°N, 103.78°E)和(36.07°N, 103.81°E),海拔分别为1674.1 m和1630.7 m。所选采样点的立地条件基本一致(均在兰州市地段内,坡度都为相对平缓的台地),包含3种优势种乔木(以配对取样),且林相较为整齐。

叶片采样:每个样点内选取3个样地(10 m×10 m),选取长势良好的个体,采集每棵植株向阳中上部健康成熟的叶片,装入信封袋。经烘干和磨碎后,装入锡箔纸并标记。

土壤采样:每个样地内,沿对角线设置3个样方(两端和中点),用直径为35 mm的土钻分层(0—10、10—20、20—40 cm)取样,样品装入自封袋,编号后,带回实验室处理。

### 1.3 样品测定

采用酸度计测定土壤pH,烘干法测定土壤含水率,重铬酸钾-硫酸外加热法测定叶片和土壤有机碳(SOC),凯氏法测定叶片和土壤全氮(STN),钼锑抗比色法测定叶片和土壤全磷(STP)<sup>[23]</sup>。土壤基本理化性质及其化学计量特征如表1所示。

表1 土壤基本理化性质及其化学计量特征

Table 1 The physical and chemical properties of the soil and its stoichiometry traits at different soil depth

土层 Soil depth/cm	含水率 Water content/%	pH	SOC/ (g/kg)	STN/ (g/kg)	STP/ (g/kg)	SOC:STN	SOC:STP	STN:STP
0—10	4±1a	8.09±0.09a	8.03±1.8a	0.79±0.1a	0.43±0.2a	10.37±2.4a	20.66±13.2a	2.07±1.35a
10—20	6±1a	8.03±0.19a	9.87±3.0a	0.91±0.2a	0.27±0.1a	8.03±0.19b	55.29±37.9b	5.62±4.46b
20—40	10±1.1a	7.75±0.09b	9.47±3.4a	0.75±0.1a	0.34±0.2a	7.75±0.09b	42.93±38.6ab	3.66±3.21ab
0—40	7±6.7	8.0±0.20	9.12±2.84	0.82±0.18	0.37±0.23	11.19±2.56	39.63±34.2	3.79±3.47

同列不同小写字母代表土壤不同土层的含水率及化学计量存在显著差异( $P<0.05$ );SOC:土壤碳含量, Soil organic carbon; STN:土壤氮含量, Soil total nitrogen; STP:土壤磷含量, Soil total phosphorus

### 1.4 统计与分析

采用SPSS 22.0 (SPSS Inc.Chicago, USA)统计软件进行数据分析。单因素方差分析用于比较不同土层土壤含水率、pH、SOC、STN、STP含量及其化学计量比和不同树种叶片C、N、P含量及其计量比的差异。Pearson相关分析用于分析叶片C、N、P含量及计量比的相关性。冗余分析用于探究影响叶片C、N、P含量及其化学计量比的主要土壤因子,以及它们各自与土壤因子的关系。变异系数为标准差/平均值×100%。数值

用平均值±标准差表示,显著性水平为  $P<0.05$ 。运用 CANOCO 4.5 软件进行冗余分析及作图。

## 2 结果

### 2.1 3 种乔木叶片 C、N、P 含量及其计量比的变异特征

云杉、圆柏叶片 C 含量 (497.64、496.02 g/kg) 显著高于侧柏叶片 (484.12 g/kg) (表 2);侧柏叶片 N、P 含量 (17.70、1.66 g/kg) 显著高于云杉叶片 (15.62、1.40 g/kg) 和圆柏叶片 (14.04、1.42 g/kg) (表 2)。3 种乔木叶片 C 的变异系数分别为 2.07%、2.25%、2.26%,叶片 N 的分别为 5.64%、16.05%、23.04%,叶片 P 的分别为 14.79%、31.33%、35%。叶片 C、N、P 含量的变异系数大小均为圆柏<侧柏<云杉。

云杉、圆柏叶片 C:N (33.32、35.42)、C:P (389.57、360.52) 都显著高于侧柏叶片 (28.17、306.07);云杉叶片 N:P (11.88) 显著高于圆柏叶片 (10.20) 和侧柏叶片 (10.98),且后两者叶片 N:P 无显著差异 (表 2)。3 种乔木叶片 C:N 的变异系数分别为 4.98%、17.68%、20.29%,叶片 C:P 的分别为 3.56%、3.65%、5.84%,叶片 N:P 的变异系数分别为 19.22%、26.96%、33.83%。叶片 C:N、C:P、N:P 变异系数的大小均为圆柏<侧柏<云杉。

表 2 圆柏、侧柏、云杉叶片化学计量特征及变异系数

Table 2 Foliar stoichiometry traits and coefficients of variation of *Sabina przewalskii*, *platycladus orientalis*, *Picea asperata*

叶片化学计量特征 Foliar stoichiometry traits	物种 Species	平均值±标准差 Mean±Standard error	变异系数 Variable coefficient/%
C/(g/kg)	圆柏	496.02±10.29a	2.07
	侧柏	484.12±10.89b	2.25
	云杉	497.64±11.27a	2.26
N/(g/kg)	圆柏	14.04±0.80a	5.64
	侧柏	17.70±2.84b	16.05
	云杉	15.62±3.60c	23.04
P/(g/kg)	圆柏	1.42±0.21a	14.79
	侧柏	1.66±0.52b	31.33
	云杉	1.40±0.49a	35
C:N	圆柏	35.42±1.77a	4.98
	侧柏	28.17±4.98b	17.68
	云杉	33.32±6.76a	20.29
C:P	圆柏	360.52±12.84a	3.56
	侧柏	306.07±11.16b	3.65
	云杉	389.57±22.74a	5.84
N:P	圆柏	10.20±1.96a	19.22
	侧柏	10.98±2.96ab	26.96
	云杉	11.88±4.02b	33.83

同列不同小写字母表示物种之间的叶片化学计量差异显著性 ( $P<0.05$ );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

### 2.2 3 种乔木叶片化学计量的关系

圆柏叶片 C 含量与 N 含量正相关,侧柏叶片 C 含量与 N 含量负相关、与 C:N、C:P 正相关;侧柏、云杉叶片 N 含量与 P 含量正相关与 C:N、C:P 负相关,圆柏叶片 N 含量与 C:N 负相关;3 种乔木叶片 P 含量与 C:P、N:P 负相关(C:P 和 N:P 正相关),侧柏和云杉叶片 C:N 与 C:P 正相关(表 3)。

### 2.3 影响 3 种乔木叶片化学计量的主要土壤因子

DCA 分析结果表明,云杉、侧柏、圆柏叶片化学计量的最大梯度长度分别为 0.328、0.306、0.140(均<3),故采用线性模型 RDA 进行排序分析。云杉叶片 C、N、P 化学计量第 I 轴和第 II 轴的解釋量分别为 32%和 0.6%,前两轴的解釋量之和为 32.6%,对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子关系的累计解釋量高达 98%;侧柏叶片

C、N、P 化学计量第 I 轴和第 II 轴的解释量分别为 41.8% 和 0.3%，前两轴的解释量之和为 42.1%，对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子关系的累计解释量为 99.1%；圆柏叶片 C、N、P 化学计量第 I 轴和第 II 轴的解释量分别为 5.6% 和 3.9%，前两轴的解释量之和为 9.9%，对叶片 C、N、P 化学计量和影响因子关系的累计解释量为 56.3%（表 4）。这说明 3 种乔木叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子的关系可由前两轴解释，但均以第 I 轴为主（表 4）。

表 3 3 种乔木叶片元素含量及其化学计量比的相关系数

Table 3 The correlations of foliar element contents and their stoichiometries of *Sabina chinensis*, *Platycladus orientalis*, *Picea asperata*

物种 Species		C	N	P	C:N	C:P	N:P
圆柏 <i>Sabina chinensis</i>	N	0.457 *	1				
	P	0.026	-0.025	1			
	C:N	-0.098	-0.929 **	0.040	1		
	C:P	-0.027	-0.044	-0.967 **	0.059	1	
	N:P	0.056	0.199	-0.961 **	-0.200	0.966 **	1
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	N	-0.296 *	1				
	P	-0.215	0.440 **	1			
	C:N	0.407 **	-0.987 **	-0.481 **	1		
	C:P	0.329 *	-0.403 **	-0.876 **	0.463 **	1	
	N:P	0.118	-0.107	-0.768 **	0.050	0.848 **	1
云杉 <i>Picea asperata</i>	N	0.221	1				
	P	0.097	0.560 **	1			
	C:N	-0.121	-0.986 **	-0.594 **	1		
	C:P	-0.102	-0.477 **	-0.903 **	0.510 **	1	
	N:P	0.037	-0.084	-0.696 **	-0.057	0.819 **	1

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

表 4 基于 RDA 分析的叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子的关系

Table 4 The relationships between stoichiometry of foliar C、N、P content and soil factors in terms of RDA

物种 Species	排序轴 Axis	特征值 Eigenvalue	叶片化学计量—影响因子相关系数 Correlation efficient of influencing factors of stoichiometry of foliar	叶片累计解释量 Cumulative percentage of the leaf/%	叶片与土壤因子变化的累计解释量 Cumulative percentage of the soil-leaf/%
云杉 <i>Picea asperata</i>	I	0.320	0.577	32.0	98
	II	0.006	0.412	32.6	99.8
	III	0.001	0.526	32.6	100.0
	IV	0.000	0.265	32.6	100.0
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	I	0.418	0.656	41.8	99.1
	II	0.003	0.356	42.1	99.9
	III	0.000	0.572	42.2	100.0
	IV	0.000	0.258	42.2	100.0
圆柏 <i>Sabina chinensis</i>	I	0.056	0.259	5.6	56.3
	II	0.039	0.490	9.5	95.9
	III	0.004	0.648	9.9	100.0
	IV	0.000	0.265	9.9	100.0

3 种乔木 SOC:STN 的连线均最长,说明 SOC:STN 对其叶片化学计量起主导作用。3 种乔木叶片 N 都与 SOC、SOC:STN、SOC:STP 正相关,圆柏叶片 C 与 SOC、SOC:STN、pH 正相关,云杉叶片 N,侧柏、云杉叶片 P 和 STP 负相关但与 SOC:STP、STN:STP 正相关;3 种乔木叶片 C:N 与 SOC:STN、SOC:STP 负相关,侧柏叶片 C:P

和云杉叶片 C:P、N:P 与 STP 正相关(如图 1)。

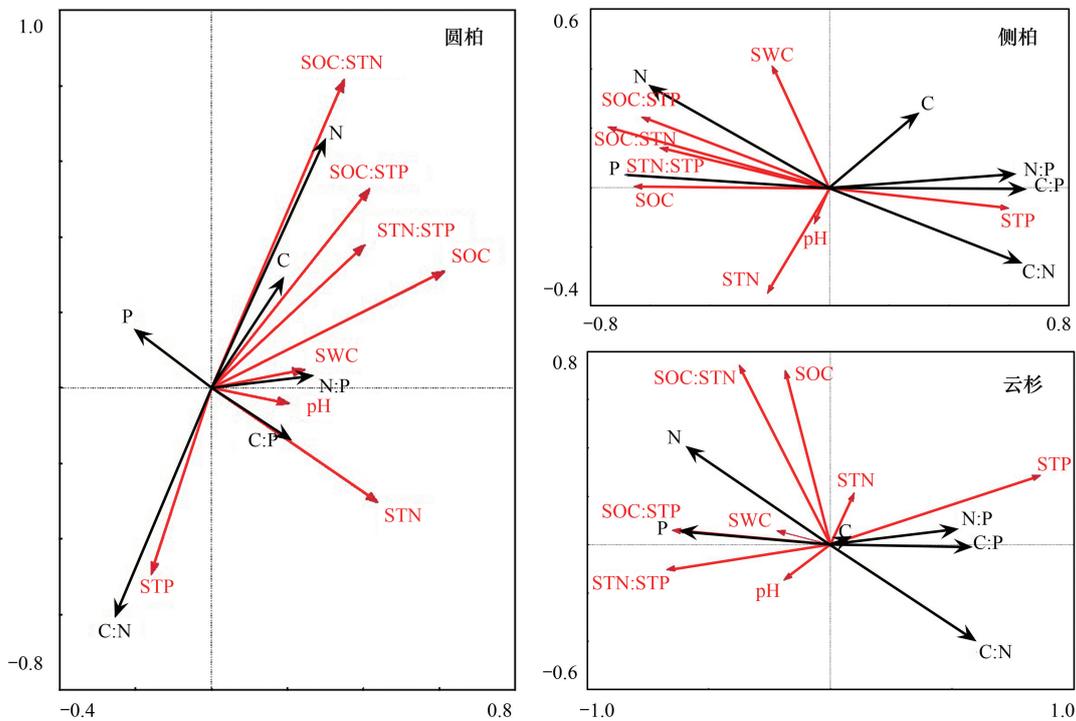


图 1 云杉、侧柏、圆柏叶片 C、N、P 化学计量与土壤因子关系的冗余分析二维排序图

Fig.1 Redundant analysis of the relationships between foliar C, N, P stoichiometry of three major trees and soil factors

SOC:土壤碳含量, Soil organic carbon; STN:土壤氮含量, Soil total nitrogen; STP:土壤磷含量, Soil total phosphorus

### 3 讨论

#### 3.1 3 种乔木叶片 C、N、P 含量异同的原因

C、N、P 是构成植物体最基本的化学元素,其中叶片 C 是组成植物体内干物质最主要的元素, N 是蛋白质、核酸、叶绿素、脂质的组成部分,与光合作用紧密相关,而 P 对核糖体的产生至关重要,也是 RNA、DNA、ATP 的重要组成部分<sup>[20,24]</sup>。研究区内圆柏、侧柏和云杉叶片 C 含量均高于全球和全国陆生植物叶片 C 平均含量<sup>[13,17]</sup>、祁连山排露沟流域云杉叶片 C 含量<sup>[25]</sup>、华北石质山地侧柏人工林叶片的 C 含量<sup>[26]</sup>和云南普洱地区乔木叶片 C 含量<sup>[27]</sup>(表 5)。说明三者叶片的有机化合物含量较高,对外界不利环境的抵御能力较强<sup>[28]</sup>,因为兰州市地处黄土高原西部,光照充足,光合速率较高且营养代谢旺盛,有利于有机物的有效积累<sup>[29]</sup>。云杉、圆柏叶片 C 含量显著高于侧柏叶片(表 2),表明云杉、圆柏碳同化能力优于侧柏,因此在兰州南北山可适当增加云杉、圆柏的种植数量。这与该树种较强的水分获取和光合作用能力有关,与 Yang 等<sup>[30]</sup>的研究结果一致,但与郝鑫杰等<sup>[4]</sup>(呼和浩特市人工林)和张亚民等<sup>[31]</sup>(郑州市常见乔木树种)的研究结果不一致。其中,前者发现圆柏的碳同化能力优于云杉和侧柏,而后者发现圆柏的固碳释氧量较低。因此,生境差异是物种间碳同化能力不同的重要原因之一<sup>[32]</sup>。

3 种乔木叶片 N 含量均低于全球、全国植物叶片 N 含量,这可能与土壤氮难以转化为植物可直接吸收利用的土壤有效氮有关<sup>[33]</sup>,但具体机制还需进一步研究。三者叶片 P 含量低于全球植物叶片 P 含量<sup>[18]</sup>(表 5),与乔木叶片 P 含量较低的特性一致<sup>[34]</sup>,因为全球植物叶片包含草本和灌木植物,而其叶片的 N、P 吸收效率通常较高<sup>[30,35]</sup>。侧柏叶片 N、P 含量分别显著高于云杉、圆柏叶片 N、P 含量(表 2),说明侧柏的资源竞争能力较强。这与马仁义等<sup>[36]</sup>对侧柏和祁连圆柏的研究结果相反,因此他们认为圆柏可替代侧柏作为绿化

树种。造成这一结果差异的可能原因,与物种自身的遗传特性及不同区域养分利用策略的分异有关<sup>[37-38]</sup>。另外,物种不同,地表凋落物、地下根系及其根系分泌物也不同,从而影响叶片 N、P 含量,但其机理有待进一步研究。

3 种乔木叶片 C、N、P 变异系数均为圆柏<侧柏<云杉(表 2),但 C 含量的变异最小(均小于 3%),P 含量的变异均大于 N 含量的变异,这与许雪赟等<sup>[39]</sup>对青藏高原火绒草及贺和亮等<sup>[40]</sup>对青藏高原窄叶鲜卑花的研究结果一致,说明草本、灌木和乔木叶片元素含量的变异基本一致。叶片 C 元素含量变异较小的原因在于:C 主要通过光合作用转化,是构成植物骨架的基本结构物质,为植物生理活动提供能源,需求量较大,且受环境的影响较小<sup>[39-40]</sup>;叶片 P 含量变异大于 N 含量变异的原因在于:与 P 含量相比,植物体内 N 含量的阈值范围一般较小<sup>[41]</sup>。

表 5 叶片 C、N、P 含量及其化学计量比与其他研究地区对比

Table 5 Comparison of concentrations C, N, P and stoichiometric ratios with those in other regions

不同研究区域的叶片化学计量 The foliar stoichiometry of different study area	年均温与年降水量 Annual mean temperature and precipitation	C	N	P	C:N	C:P	N:P	数据来源 Data source
兰州南北两山圆柏 <i>Sabina chinensis</i> of south and north mountains of lanzhou city	5—9°C 250—360 mm	496.02	14.04	1.42	35.42	360.52	10.20	本研究
兰州南北两山侧柏 <i>Platycladus orientalis</i> of south and north mountains of lanzhou city	5—9°C 250—360 mm	484.12	17.7	1.72	28.12	314.99	10.98	本研究
兰州南北两山云杉 <i>Picea asperata</i> of south and north mountains of lanzhou city	5—9°C 250—360 mm	497.64	15.61	1.43	33.37	389.57	11.88	本研究
全球陆生植物 Global land plants		461.6	20.1	1.99	22.5	232		[18]
全国陆生植物 Land plants throughout the country			18.6	1.21				[17]
云南普洱松科 Pu'er Pinaceae of yunnan	17.7°C 1543 mm	480.03	11.51	1.06	41.98	581.59	13.77	[27]
祁连山排露沟流域云杉 <i>Picea asperata</i> of pailugou river basin in qilian mountains	-0.6—2.0°C 430 mm	432.4	14.83	0.67	29.79	655.7	22.48	[25]
华北石质山地侧柏人工林 <i>Artificial Platycladus orientalis</i> of stony hillside in North China	11.8°C 623 mm	446.68	14.28	1.28	31.76	369.93	11.5	[26]

### 3.2 3 种乔木叶片化学计量比异同的原因

植物叶片 C:N、C:P 代表植物吸收 N、P 元素时能同化 C 元素的能力,反映了植物的生长速率和养分利用效率<sup>[14]</sup>。生长速率假说认为叶片 C:N、C:P 越低,植物生长速率越快<sup>[42]</sup>。本研究中,圆柏、侧柏和云杉叶片 C:N 和 C:P 均值均高于全球尺度陆生植物叶片 C:N 和 C:P<sup>[18]</sup>(表 5),说明它们叶片 C 元素同化能力较高, N、P 元素吸收利用效率较低,且生长缓慢,这是植物适应养分贫瘠生境(表 1)的一种选择性适应策略<sup>[43]</sup>。圆柏和云杉叶片 N、P 含量均低于侧柏叶片,导致其叶片 C:N 和 C:P 均高于侧柏叶片(表 2)。该结果与张光德等<sup>[44]</sup>的研究结果不一致:他们发现圆柏叶片 C:N 高于云杉,而云杉叶片 C:P 高于圆柏。这可能因区域差异使物种对养分的选择不同而造成<sup>[45-46]</sup>。圆柏与云杉叶片 C:N、C:P 无显著差异,与杨文高等<sup>[47]</sup>的研究结果一致,说明二者的生长速率差异较小,因为在相同的生境中它们采取了同一营养策略<sup>[27]</sup>。另外,这一无差异的结果也可能与植物化学计量的内稳态有关,即:在长期进化过程中,随着外界环境的变化,植物能保持其化学组成的相对恒定性<sup>[14]</sup>。

研究表明,叶片 C:N、C:P 能有效反映竞争和防御策略之间的平衡。N、P 含量较高,而 C:N、C:P 较低时,植物采取竞争策略;反之,采取强有力的防御策略<sup>[48-49]</sup>。本研究中,圆柏和云杉叶片 C 含量、C:N、C:P 均高于侧柏(表 2),说明在兰州市南北两山人工林系统中,为了维持自身的生长发育,云杉和圆柏采取了防御策略,侧柏采取了竞争倾向策略,以通过营养生态位的分化,实现物种的共存<sup>[50-51]</sup>。植物叶片 N:P 作为判断生境对植物所需养分的供应状况及植物生长速率的重要指标,决定植物在特定环境下的生长策略<sup>[38,52]</sup>。Koerselman<sup>[52]</sup>通过施肥实验对湿地生态系统进行了研究,发现植物叶片 N:P<14 时,生长受 N 限制;叶片 N:P>16 时,受 P 限制;14≤N:P≤16 时,为 N、P 共同限制。本研究中,云杉叶片 N:P 显与侧柏叶片无差异(表 2),在一定程度上反映了同一地区不同物种对养分利用及对外界环境适应与进化方面的趋同性<sup>[51]</sup>。三者叶片 N:P 均小于 14(表 2),说明这 3 种树种生长都受 N 限制,与白雪娟等<sup>[53]</sup>、赵一娉等<sup>[54]</sup>对黄土丘陵区主要的人工林树种(如刺槐、侧柏)的研究结果一致。云杉的叶片计量比的变异系数最小(表 2),说明其养分含量较为稳定,抵抗外界干扰能力强<sup>[16]</sup>,这可能与植物的生长发育和生理代谢有关。叶片为了维持正常的生理功能,其含量及计量比保持恒定,也是植物遗传或适应环境的结果<sup>[13]</sup>。

### 3.3 叶片化学计量自相关的原因分析

圆柏叶片 C 含量与 N 含量正相关(表 3),与 McGroddy 等<sup>[55]</sup>的研究结果一致。因为叶片 C 主要来源于光合作用,而光合作用速率受叶片养分影响,通常高 N 含量会促进光合作用,进而有利于 C 的积累<sup>[49]</sup>。侧柏叶片 C 含量与 N 含量负相关(表 3),符合高等陆生植物 C、N 等计量关系的普遍规律。这一规律把植物体中的 C 比作溶液中的溶剂,把 N 元素比作溶液的溶质,即 C 对 N 有“稀释作用”<sup>[14]</sup>。云杉叶片 C 含量与 N 含量不相关(表 3),这可能与研究区水分缺乏有关(表 1)。水分缺乏使 C 的同化与 N 的吸收过程不同步,即 C 和 N 的呈解耦趋势<sup>[56]</sup>。侧柏、云杉叶片 N 含量与 P 含量正相关,与黄小波等<sup>[27]</sup>的研究结果一致,这是因为叶片在建成过程中对土壤中 N、P 元素的吸收具有一定的比例关系,且通常为同向关系<sup>[27,57]</sup>。

3 种乔木叶片 N 含量与 C:N、C:P 负相关,表明叶片 C 比叶片 N、P 更加稳定<sup>[58]</sup>,而其叶片 P 与 C:N、C:P、N:P 负相关,说明叶片在固 C 过程中对 N、P 利用效率的权衡策略不同<sup>[59]</sup>。三者叶片 C:N、C:P、N:P 两两正相关,说明植物在吸收营养元素时具有一定的比例关系,也体现了叶片属性之间的经济策略<sup>[60]</sup>。

### 3.4 土壤因子对 3 种乔木叶片化学计量的影响

冗余分析表明,SOC:STN 主导 3 种乔木叶片的化学计量变化(图 1),与杨文高等<sup>[47]</sup>的研究结果一致,说明研究区树木的生长主要受 N 调控。圆柏叶片 C 与 SOC 正相关的原因在于叶片将部分通过光合作用固定的 C 以枯落物的形式补偿给土壤<sup>[61]</sup>,而与 pH 正相关的可能原因是:叶片在光合作用过程中所需水分较多,最终导致浅层土壤 pH 增大<sup>[62]</sup>。三者叶片 N 及侧柏叶片 P 与 SOC 正相关,主要是因为 SOC 来源于地表凋落物及根系凋亡分解的积累,而植物 N、P 含量在植物与土壤养分循环过程中较为稳定<sup>[63-64]</sup>。云杉叶片 N、P 和侧柏叶片 P 与 STP 负相关,与章广琦等<sup>[65]</sup>的研究结果一致,表明随着植物从土壤中吸收 N、P 和叶片中单位质量 N、P 含量的增加,滞留在土壤中的 STP 含量会越来越少<sup>[39]</sup>。圆柏叶片 P 与 STP 不相关,可能因圆柏叶片受多种因素(生物、气候、土壤养分浓度)的影响,使 STP 对叶片 P 的影响被其他因子的作用抵消<sup>[66]</sup>。

3 种乔木计量比与土壤因子的关系(图 1)表明,植物体内各器官元素分配时相互协调,且 N、P 吸收效率与土壤养分紧密相关,因为植物通过凋落物和根系凋亡形成土壤有机质,而土壤有机质分解矿化为植物正常代谢活动提供必要的营养元素<sup>[47,67]</sup>。另外,三者叶片计量比与土壤因子关系的不同,说明植物对土壤营养元素的吸收和利用是一个极其复杂的过程,即使在同一地区,不同物种(生物学特性不同)对同一种养分的需求及对环境的适应方式也不同<sup>[68-69]</sup>。

## 4 结论

对兰州市南北两山 3 种乔木(云杉、圆柏、侧柏)叶片生态化学计量特征进行了分析,发现云杉叶片固碳能力及养分稳定性均强于圆柏和侧柏。因此,适当增加其种植数量,从而有利于碳的固持和平衡。

在养分贫瘠的环境中,3种乔木的竞争策略不同,其中云杉和圆柏采取了防御策略,而侧柏采取了竞争倾向策略。土壤营养元素对3种乔木叶片化学计量均有显著的影响,且其生长均受N限制。通过人工添加氮肥,可促进研究区乔木的生长。

叶片化学计量具有区域依赖性特点。本研究取样范围较小,研究结果是否适合于整个南北两山地区,还需进一步的论证。另外,研究区的人工林多为混交林,除了本研究中选取的树种外,其他树种的化学计量也有待研究,以最终找到一个适合大多数乔木树种的管理手段,如优先树种和施肥元素的选择等。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 史元春, 赵成章, 宋清华, 杜晶, 陈静, 王继伟. 兰州北山刺槐枝叶性状的坡向差异性. 植物生态学报, 2015, 39(4): 362-370.
- [ 2 ] 白保勋, 陈东海, 徐婷婷, 沈植国, 陈尚凤, 段淑娟. 基于生态适应性及生态服务价值的绿化树种选择. 生态环境学报, 2018, 27(4): 601-608.
- [ 3 ] 刘自强, 余新晓, 娄源海, 李瀚之, 贾国栋, 路伟伟. 北京山区侧柏水分利用策略. 生态学报, 2017, 37(11): 3697-3705.
- [ 4 ] 郝鑫杰, 李素英, 王继伟, 陈璇, 常英, 吴佳佳, 孙改清. 呼和浩特市13种绿化植物固碳释氧效率的比较研究. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1196-1204.
- [ 5 ] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区4种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [ 6 ] Wu Y N, Ma W M, Liu J K, Zhu L J, Cong L, Zhai J X, Wang Y, Zhang Z M. *Sabina chinensis* and *Liriodendron chinense* improve air quality in Beijing, China. PLoS One, 2018, 13(1): e0189640.
- [ 7 ] Luo J X, Zang R G, Li C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. Forest Ecology and Management, 2006, 221(1/3): 285-290.
- [ 8 ] Duan B L, Lu Y W, Yin C Y, Junntila O, Li C Y. Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. Physiologia Plantarum, 2005, 124(4): 476-484.
- [ 9 ] Yao X Q, Liu Q. Changes in photosynthesis and antioxidant defenses of *Picea asperata* seedlings to enhanced ultraviolet-B and to nitrogen supply. Physiologia Plantarum, 2006, 129(2): 364-374.
- [ 10 ] Zhang L, Zhang G W, Wang Y H, Zhou Z G, Meng Y L, Chen B L. Effect of soil salinity on physiological characteristics of functional leaves of cotton plants. Journal of Plant Research, 2013, 126(2): 293-304.
- [ 11 ] Hu X G, Liu H, Zhang J Q, Sun Y Q, Jin Y Q, Zhao W, El-Kassaby Y A, Wang X R, Mao J F. Global transcriptome analysis of *Sabina chinensis* (*Cupressaceae*), a valuable reforestation conifer. Molecular Breeding, 2016, 36(7): 99.
- [ 12 ] Du F K, Petit R J, Liu J Q. More introgression with less gene flow: chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other Conifers. Molecular Ecology, 2009, 18(7): 1396-1407.
- [ 13 ] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl 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.
- [ 14 ] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 2002: 439.
- [ 15 ] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. Science Progress, 1960, 11: 150-170.
- [ 16 ] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 赵一嫆. 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. 生态学报, 2017, 37(2): 443-454.
- [ 17 ] 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.
- [ 18 ] 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.
- [ 19 ] Traiser C, Klotz S, Uhl D, Mosbrugger V. Environmental signals from leaves: a physiognomic analysis of European vegetation. New Phytologist, 2005, 166(2): 465-484.
- [ 20 ] Watanabe T, Broadley M R, Jansen S, White P J, Takada J, Satake K, Takamatsu T, Tuah S J, Osaki M. Evolutionary control of leaf element composition in plants. New Phytologist, 2007, 174(3): 516-523.
- [ 21 ] 汝海丽, 张海东, 焦峰, 郭美丽, 薛超玉. 黄土丘陵区微地形梯度下草地群落植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征. 自然资源学报, 2016, 31(10): 1752-1763.
- [ 22 ] 钟芳, 赵瑾, 孙荣高, 李正平, 王万鹏. 兰州南北两山五类乔灌木林草地土壤养分与土壤微生物空间分布研究. 草业学报, 2010, 19(3): 94-101.

- [23] 鲍士旦.土壤农化分析(第三版).北京:中国农业出版社,2000.
- [24] Venterink H O, Gusewell S.Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation.Functional Ecology, 2010, 24(4): 877-886.
- [25] 赵维俊,刘贤德,金铭,张学龙,车宗玺,敬文茂,王顺利,牛赟,齐鹏,李雯靖.祁连山青海云杉林叶片—枯落物—土壤的碳氮磷生态化学计量特征.土壤学报,2016, 53(2): 477-489.
- [26] 封焕英,杜满义,辛学兵,高旭,张连金,孔庆云,法蕾,吴迪.华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化.生态学报,2019, 39(5): 1572-1582.
- [27] 黄小波,刘万德,苏建荣,李帅锋,郎学东.云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征.生态学杂志,2016, 35(3): 567-575.
- [28] 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.
- [29] Sun L K, Zhang B G, Wang B, Zhang G S, Zhang W, Zhang B L, Chang S J, Chen T, Liu G X.Leaf elemental stoichiometry of *Tamarix* Lour. species in relation to geographic, climatic, soil, and genetic components in China.Ecological Engineering, 2017, 106: 448-457.
- [30] Yang Y, Liu Q, Han C, Qiao Y Z, Yao X Q, Yin H J.Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings.Photosynthetica, 2007, 45(4): 613-619.
- [31] 张亚民,张根梅,白保勋,焦书道.郑州常见乔木树种生态服务价值分析.中国农学通报,2018, 34(13): 50-56.
- [32] Guiz J, Ebeling A, Eisenhauer N, Hacker N, Hertzog L, Oelmann Y, Roscher C, Wagg C, Hillebrand H.Interspecific competition alters leaf stoichiometry in 20 grassland species.Oikos, 2018, 127(7): 903-914.
- [33] 朱丽,赵明,李广宇,陈文业,康建军,王芳,邴丹琿.祁连山东段青海云杉林 C:N:P 化学计量特征.中国水土保持,2015, (8): 56-59.
- [34] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y.Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. Oecologia, 2008, 155(2): 301-310.
- [35] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, Huang J H, Jiang G M, Wan S Q, Zhang W H, Chen Q S.Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern china.Journal of Arid Environments, 2005, 63(1): 191-202.
- [36] 马仁义,张茜,张强,赵长明.持续干旱对侧柏和祁连圆柏叶片水分状况及光合作用的影响.干旱区研究,2010, 27(1): 88-96.
- [37] Fan J W, Warwick H, Zhong H P.Stoichiometry of leaf nitrogen and phosphorus of grasslands of the inner Mongolian and Qinghai-Tibet plateaus in relation to climatic variables and vegetation organization levels.Ecological Research, 2016, 31(6): 821-829.
- [38] Gusewell S.N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance.New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [39] 许雪贇,秦海燕,曹建军,李梦天,龚毅帆,张小芳.青藏高原火绒草叶片生态化学计量特征随海拔的变化.应用生态学报,2018, 29(12): 3934-3940.
- [40] 贺合亮.青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛植物-土壤生态化学计量特征研究[D].成都:成都理工大学,2016.
- [41] Vitousek P M.Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*.Ecosystems, 1998, 1(4): 401-407.
- [42] 张蕾蕾,钟全林,程栋梁,费玲,李静,吴永宏.刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征.生态学报,36(9): 2607-2013.
- [43] 崔宁洁,刘小兵,张丹桔,张健,刘洋,邓长春.不同林龄马尾松(*Pinus massoniana*)人工林碳氮磷分配格局及化学计量特征.生态环境学报,2014, 23(2): 188-195.
- [44] 张光德.祁连山天涝河流域土壤碳氮磷生态化学计量特征研究[D].兰州:兰州大学,2018.
- [45] 李从娟,雷加强,徐新文,唐清亮,高培,王永东.塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤 CNP 的化学计量特征.生态学报,2013, 33(18): 5760-5767.
- [46] Zheng S X, Shanguan Z P.Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the loess plateau of China.Trees, 2007, 21(3): 357-370.
- [47] 杨文高,字洪标,陈科宇,阿的鲁骥,胡雷,王鑫,王根绪,王长庭.青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征.植物生态学报,2019, 43(4): 352-364.
- [48] Poorter L, Bongers F.Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species.Ecology, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [49] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B.Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum.Ecology, 2006, 87(3): 535-541.
- [50] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论.植物生态学报,2010, 34(1): 2-6.
- [51] 聂兰琴,吴琴,尧波,付姗,胡启武.鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征.生态学报,2016, 36(7): 1898-1906.
- [52] Koerselman W, Meuleman A F M.The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation.Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [53] 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.

- [54] 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.
- [55] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [56] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- [57] 张小芳, 刘贤德, 敬文茂, 曹建军. 祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4012-4020.
- [58] 杨思琪, 赵旭剑, 森道, 沈海花, 韩文轩. 天山中段植物叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征. 干旱区研究, 2017, 34(6): 1371-1379.
- [59] Xia C X, Yu D, Wang Z, Xie D. Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorous in aquatic macrophytes in eastern China. Ecological Engineering, 2014, 70: 406-413.
- [60] 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.
- [61] 牛瑞龙, 高星, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 孙鹏跃, 白小芳. 秦岭中幼林龄华北落叶松针叶与土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(22): 7384-7392.
- [62] Ma W M, Ding K Y, Li Z W. Comparison of soil carbon and nitrogen stocks at grazing-excluded and yak grazed alpine meadow sites in Qinghai-Tibetan plateau, China. Ecological Engineering, 2016, 87: 203-211.
- [63] Delgado-Baquerizo M, García-Palacios P, Milla R, Gallardo A, Maestre F T. Soil characteristics determine soil carbon and nitrogen availability during leaf litter decomposition regardless of litter quality. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 81: 134-142.
- [64] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. Nature, 2010, 462(7274): 795-798.
- [65] 章广琦, 张萍, 陈云明, 彭守璋, 曹扬. 黄土丘陵区刺槐与油松人工林生态系统生态化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(4): 1328-1336.
- [66] 丁凡, 廉培勇, 曾德慧. 松嫩平原草甸 3 种植物叶片 N、P 化学计量特征及其与土壤 N、P 浓度的关系. 生态学杂志, 2011, 30(1): 77-81.
- [67] 谢锦, 常顺利, 张毓涛, 王慧杰, 宋成程, 何平, 孙雪娇. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性. 生态学报, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [68] 孙会婷, 江莎, 刘婧敏, 郭亚娇, 沈广爽, 古松. 青藏高原不同海拔 3 种菊科植物叶片结构变化及其生态适应性. 生态学报, 2016, 36(6): 1559-1570.
- [69] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Differential responses of N : P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei mongol. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(3): 259-270.