

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

刘万德^{1,2} 苏建荣^{1,2*} 李帅锋^{1,2} 郎学东^{1,2} 张志钧^{1,2} 黄小波^{1,2}

¹中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224; ²国家林业局云南普洱森林生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650224

摘要 为探索植物叶片氮(N)、磷(P)、碳(C)生态化学计量特征随植物生长发育的变化规律, 在普洱季风常绿阔叶林中, 选取6种优势植物种(红锥(*Castanopsis hystrix*)、短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)、泥柯(*Lithocarpus fenestratus*)、截果柯(*Lithocarpus truncatus*)、西南木荷(*Schima wallichii*)、茶梨(*Anneslea fragrans*))采集叶片, 分析其N、P、C含量及化学计量比随植物生长发育的变化。结果显示: 6种植物在不同生长阶段的N含量变化范围为7.90–17.72 mg·g⁻¹, P为0.34–1.39 mg·g⁻¹, C为458.48–516.87 mg·g⁻¹, C:N为28.04–65.70, N:P为11.41–63.50, C:P为355.23–1 878.17, 且不同生长阶段6种植物及总体叶片N、P、C含量及其化学计量比变化趋势各异。在变异系数上, N:P比整体变异最大, 为36.46% (变化范围19.19%–91.65%), 其次为C:P, 为34.80% (变化范围15.99%–91.60%), C的整体变异最小, 为3.12% (变化范围1.61%–5.89%)。变异来源分析结果显示, N含量、C含量、C:N、N:P及C:P均主要受植物生长阶段的影响, 而P含量主要受物种与生长阶段的交互作用影响。

关键词 化学计量学, 优势物种, 季风常绿阔叶林, 交互作用, 变异系数

引用格式: 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 张志钧, 黄小波 (2015). 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. 植物生态学报, 39, 52–62. doi: 10.17521/cjpe.2015.0006

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

LIU Wan-De^{1,2}, SU Jian-Rong^{1,2*}, LI Shuai-Feng^{1,2}, LANG Xue-Dong^{1,2}, ZHANG Zhi-Jun^{1,2}, and HUANG Xiao-Bo^{1,2}

¹Research Institute of Resources Insect, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; and ²Pu'er Forest Ecosystem National Research Station, State Forestry Administration, Kunming 650224, China

Abstract

Aims Our objective was to explore the effect of growth stage on leaf C:N:P stoichiometry in dominant species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province.

Methods We collected leaves from six dominant species (i.e. *Castanopsis hystrix*, *C. echidnocarpa*, *Lithocarpus fenestratus*, *L. truncatus*, *Schima wallichii* and *Anneslea fragrans*) at different growth stages from seedlings to mature trees. The leaf N, P and C contents were measured. The effects of species, growth stage and their interaction on leaf C, N and P contents and stoichiometry were analyzed by Repeated-Measure ANOVA in SPSS 19.0.

Important findings The ranges of leaf N, P and C contents and mass ratios of C:N, N:P and C:P in the six species across different growth stages were 7.90–17.72 mg·g⁻¹, 0.34–1.39 mg·g⁻¹, 458.48–516.87 mg·g⁻¹, 28.04–65.70, 11.41–63.50 and 355.23–1 878.17, respectively. The coefficient of variation (CV) for N:P mass ratio ranged between 19.19%–91.65%, with an average of 36.46%; CV for C:P varied between 15.99%–91.60%, with an average of 34.80%; whilst CV for C varied between 1.61%–5.89%, with an average of 3.12%. Factorial analysis of the variation for each variable, with growth stage and species as independent factors, showed that leaf N and C contents and the mass ratios of leaf C:N, N:P and C:P were mainly determined by growth stage, while leaf P content was mainly determined by an interaction between growth stage and species.

Key word stoichiometry, dominant species, monsoon broad-leaved evergreen forest, interaction, coefficient of variation

Citation: Liu WD, Su JR, Li SF, Lang XD, Zhang ZJ, Huang XB (2015). 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. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 52–62. doi: 10.17521/cjpe.2015.0006

收稿日期Received: 2014-08-25 接受日期Accepted: 2014-11-06

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: jianrongsu@vip.sina.com)

生态化学计量学(ecological stoichiometry)结合了生物学、化学和物理学等多学科的基本原理,是研究生物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学。作为植物的基本化学元素(Michaels, 2003; 刘万德等, 2010), 氮(N)、磷(P)、碳(C)是细胞结构与功能最为重要的生命元素(牛得草等, 2013), 且各元素间存在较强的耦合关系(陈军强等, 2013; 张珂等, 2014)。N和P是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素(李征等, 2012), 同时也是生态系统生产力的主要限制因素(Elser *et al.*, 2007; 刘万德等, 2010)。C是植物各种生理生化过程的底物和能量来源(杨惠敏和王冬梅, 2011; 张珂等, 2014)。N、P、C三种元素间的比值则与植物养分利用效率(Ågren, 2004; 王冬梅和杨惠敏, 2011)及受限情况(Elser *et al.*, 2003; Makino *et al.*, 2003)、植物生长速率(Ågren, 2004)有关, 是决定群落结构和功能的关键性指标(Elser *et al.*, 2000)。因此, 探索N、P、C在植物中的含量及其比值十分重要。

近年来, 我国生态化学计量学发展较快, 主要集中于森林(阎恩荣等, 2008; 韩文轩等, 2009; 刘兴诏等, 2010; 吴统贵等, 2010a; 王晶苑等, 2011; 胡耀升等, 2014; 俞月凤等, 2014)与草原生态系统(杨阔等, 2010; 杨惠敏和王冬梅, 2011; 宋彦涛等, 2012; 刘雯霞和朱柯嘉, 2013), 研究内容涉及区域C:N:P化学计量学格局及其驱动因素(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006, 2008; 王晶苑等, 2011; 王凯博和上官周平, 2011)、施肥对群落N:P的影响(Zhang *et al.*, 2004; 安卓等, 2011)等方面, 而在植物生长发育方面, 多以群落为整体进行研究, 即群落演替或恢复生态学研究(高三平等, 2007; 阎恩荣等, 2008), 而极少关注种群(王冬梅和杨惠敏, 2011; 李征等, 2012), 特别是极少关注有关地区顶级物种不同生长阶段的化学计量特征。

季风常绿阔叶林是我国最复杂、生产力最高、生物多样性最丰富的一种地带性植被类型, 对保护环境和维持全球碳平衡等都具有极重要的作用, 尤其是在我国亚热带地区的生态环境建设, 乃至全国的可持续发展中占据举足轻重的地位(刘万德等, 2011)。本文通过对云南普洱季风常绿阔叶林中6种主要优势物种不同生长阶段C、N、P的测定, 分析不同生长阶段物种C、N、P化学计量比特征, 探讨物种与生长阶段对C、N、P含量及其化学计量比的

影响, 为森林经营管理提供科学依据。

1 研究地区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于云南省中南部的普洱市, 地理位置为22.03°–24.83° N, 99.15°–102.32° E, 海拔317–3 370 m。该区地处热带北缘向亚热带过渡的地区, 气候主要受印度洋及太平洋季风控制, 形成夏秋季多雨、冬春季干旱、年温差小、日温差大、干湿季明显的气候特征。该地区年平均气温17.7 °C, 年降水量1 547.6 mm, 降水主要集中在5–10月, 占全年降水量的87.3%, 年蒸发量1 590 mm, 相对湿度82%。土壤以赤红壤为主。

季风常绿阔叶林是该地区主要的森林植被类型之一。由于森林距离人类活动区域较近, 季风常绿阔叶林常被砍伐作为薪炭、改造成茶园及农地等, 只有在极偏远地区和保护区保存有部分原始林。季风常绿阔叶林中, 乔木主要以短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、西南木荷(*Schima wallichii*)等为优势树种; 灌木则以珍珠伞(*Ardisia maculosa*)、小叶干花豆(*Fordia microphylla*)等为主; 草本植物多为毛果珍珠茅(*Scleria herbercarpa*)及蕨类等; 同时群落中乔木的树干和林冠上附生有蕨类和兰科植物, 此外, 板根现象和层间植物是该地区季风常绿阔叶林的一个重要特征。

1.2 野外取样

在云南普洱地区进行野外调查。在对季风常绿阔叶林原始林样地调查的基础上, 通过整理数据, 选取6种重要值最大的物种(表1)进行取样和测定。

根据物种胸径(DBH)与树龄的正相关关系, 本文按照树木DBH大小划分为4个生长阶段: 幼苗幼树阶段($DBH < 2.5$ cm)、小树阶段($2.5 \text{ cm} \leq DBH < 7.5$ cm)、中树阶段($7.5 \text{ cm} \leq DBH < 22.5$ cm)、大

表1 所选物种信息

Table 1 The information on species studied

物种 Species	科 Family	属 Genus
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>
短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>
泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>
截果柯 <i>L. truncatus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	山茶科 Theaceae	木荷属 <i>Schima</i>
茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	山茶科 Theaceae	茶梨属 <i>Anneslea</i>

树阶段($DBH \geq 22.5$ cm)。在每个生长阶段分别选取5株个体,每株树木采集20枚叶片。叶片采集时,按照树冠外部和内部、坡上和坡下分别进行采集。其中,树冠最外层阳生叶片坡上和坡下各采5枚叶片,树冠内部阴生叶片坡上和坡下各采5枚叶片。所采叶片放入信封内,带回实验室测定N、P、C含量。由于树木高度及数量原因,样品采集中,大树阶段叶片仅采集到茶梨(2株)、红锥(1株)和短刺锥(5株)3个物种,西南木荷、泥柯和截果柯大树没有采集到样品。

1.3 样品处理及测定

叶片在信封内自然风干后磨碎,过筛后装瓶待用。植物叶片全氮采用 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮法(半微量凯氏法GB 7173-87)测定,全磷用NaOH熔融-钼锑抗比色法(GB 9837-88)测定,碳采用重铬酸钾氧化-外加热法(GB 9834-88)测定。

1.4 数据分析

N、P、C含量及其化学计量比用算术平均值表示。变异系数(coefficient of variation, CV)用公式 $CV = \text{标准误差} / \text{平均值} \times 100\%$ 计算得出。不同物种和生长阶段对植物叶片N、P、C含量及其化学计量特征的影响结果采用Repeated-Measure ANOVA分析。文中所有数据均采用SPSS 19.0统计软件进行处理与分析,显著度水平设为0.05。文中图形采用SigmaPlot 10.0软件进行绘制。

2 结果和分析

2.1 不同生长阶段植物叶片N、P、C含量及化学计量比

6种植物不同生长阶段N含量变化范围在 $7.90-17.72 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,平均值为 $(13.24 \pm 3.21) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。6个物种不同生长阶段的N含量变化趋势各异(图1A),茶梨与红锥的变化趋势相同,均为先降后升,短刺锥、西南木荷及泥柯则是先升后降,而截果柯叶片N含量随着植物生长而逐渐升高。

6种植物不同生长阶段的P含量变化范围在 $0.34-1.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,平均值为 $(0.59 \pm 0.24) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在P含量中,泥柯变化最显著,随着树木生长P含量显著升高,而短刺锥仅在大树阶段P含量突然升高,其余物种则无明显变化(图1B)。

6种植物不同生长阶段C含量变化范围在 $458.48-516.87 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,平均值为 $(486.88 \pm$

$22.53) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。C含量中,有一半的物种(红锥、泥柯、截果柯)C含量随树木生长呈现先降后升的趋势,另有2个物种(茶梨及西南木荷)呈现先升后降的趋势,而短刺锥C含量随树木生长而逐渐升高(图1C)。

6种植物不同生长阶段C:N变化范围在28.04–65.70之间,平均值为 39.30 ± 11.69 。C:N中,茶梨与红锥呈现先升后降,而西南木荷与泥柯相反,为先降后升,短刺锥与截果柯则是逐渐降低(图1D)。

6种植物不同生长阶段N:P变化范围在11.41–63.50之间,平均值为 27.98 ± 13.31 。N:P中,茶梨为先降后升,红锥为中树阶段最高,小树阶段最低,短刺锥在大树阶段最低,其他生长阶段相对平缓,西南木荷和泥柯则呈现逐渐降低的趋势,截果柯为先升后降的趋势(图1E)。

6种植物不同生长阶段C:P变化范围在355.23–1 878.17之间,平均值为 $1 046.62 \pm 412.27$ 。C:P中,茶梨在大树阶段较高,其他生长阶段相对平缓,红锥及截果柯为先升后降,短刺锥在大树阶段最低,其他生长阶段相对平缓,西南木荷在各生长阶段变化不明显,泥柯则随树木生长而逐渐降低(图1F)。

综合6种植物分析,不同生长阶段植物叶片N、P、C含量及其化学计量比变化趋势不同。植物叶片N含量在中树阶段以前逐渐升高,而在大树阶段突然降低(图2A)。植物叶片P及C含量则随树木的生长而不断增加(图2B, 2C)。C:N则在中树阶段最低,小树阶段最高(图2D)。N:P及C:P值则随树木的生长不断降低(图2E, 2F)。

2.2 植物叶片N、P、C含量及化学计量比变异特征

6种植物叶片N、P、C含量及化学计量比变异特征不同(表2)。仅泥柯的变异系数(7.49%)小于10%,其余5种植物均高于10%,西南木荷高达27.64%。而在P含量中,整体变异较大,茶梨、红锥、西南木荷及截果柯的变异系数在18%–20%之间,而短刺锥和泥柯的变异系数分别高达65.97%和63.63%。植物叶片C含量总体变异较小,仅西南木荷超过5% (为5.89%),其余5个物种均低于5%。植物叶片C:N中,仅泥柯变异系数低于10% (为6.82%),其余均在12%–21%之间。植物叶片N:P中,所有物种变异系数均较高,泥柯高达91.65%,最低的红锥也高达19.19%。同样,所有物种的C:P变异系数也均较高,最高的为泥柯(91.60%),最低为红锥(15.99%)。

不同生长阶段叶片N、P、C含量及化学计量比

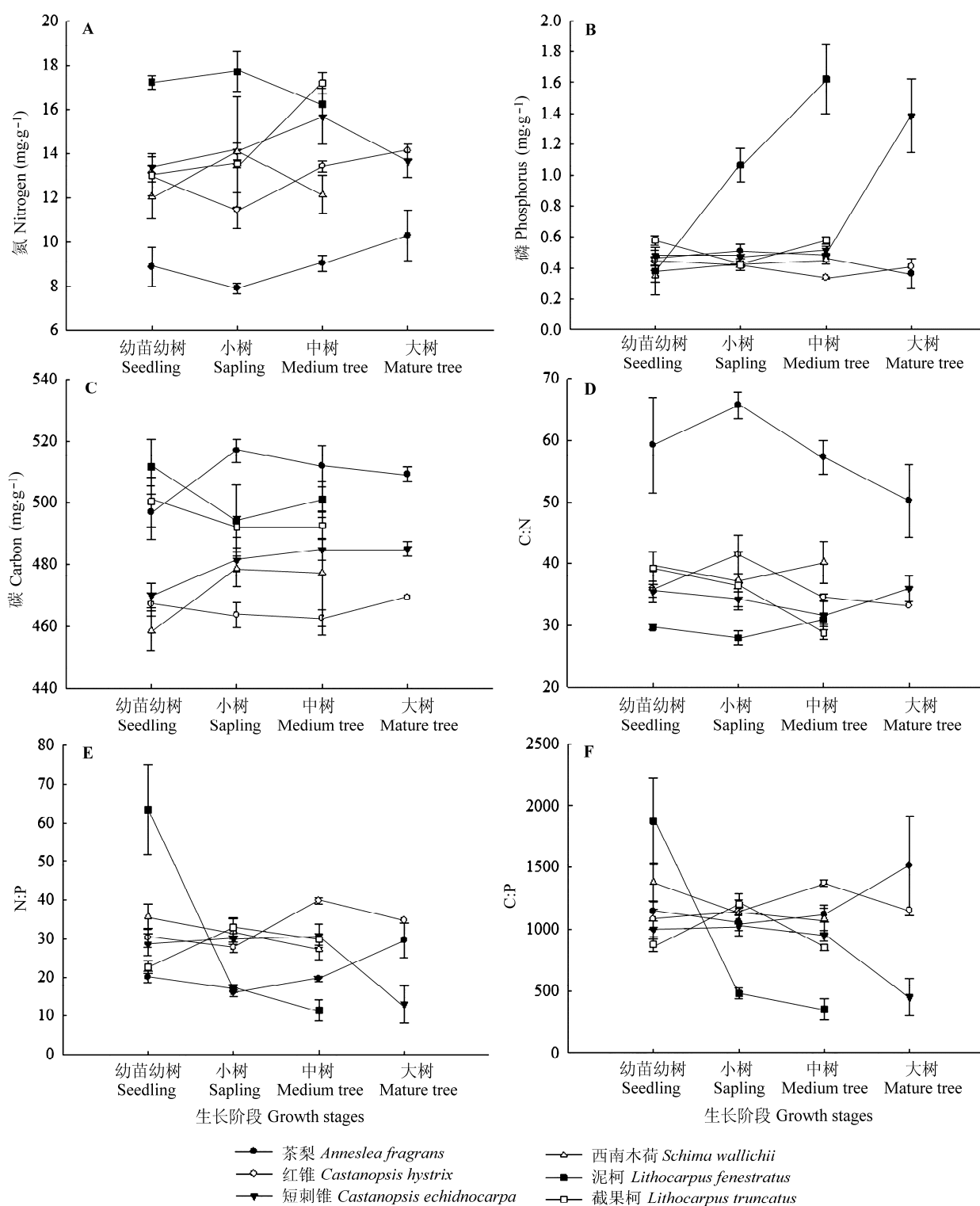


图1 不同生长阶段6种植物叶片氮(A)、磷(B)、碳(C)含量及C:N(D)、N:P(E)及C:P(F)(平均值±标准误差)。

Fig. 1 Leaf N (A), P (B) and C (C) contents and mass ratios of C:N (D), N:P (E) and C:P (F) at different growth stages in six plant species (mean ± SE).

变异特征也存在较大差异(表3)。植物叶片N含量中, 仅大树变异系数小于20%, 其余3个生长阶段均大于20% (表3)。而在P含量中, 整体变异均较大, 中树

阶段变异系数高达72.98% (表3)。植物叶片C含量总体变异较小, 均低于6%。植物叶片C:N、N:P及C:P中, 不同生长阶段间变异系数均高于20%, N:P在大

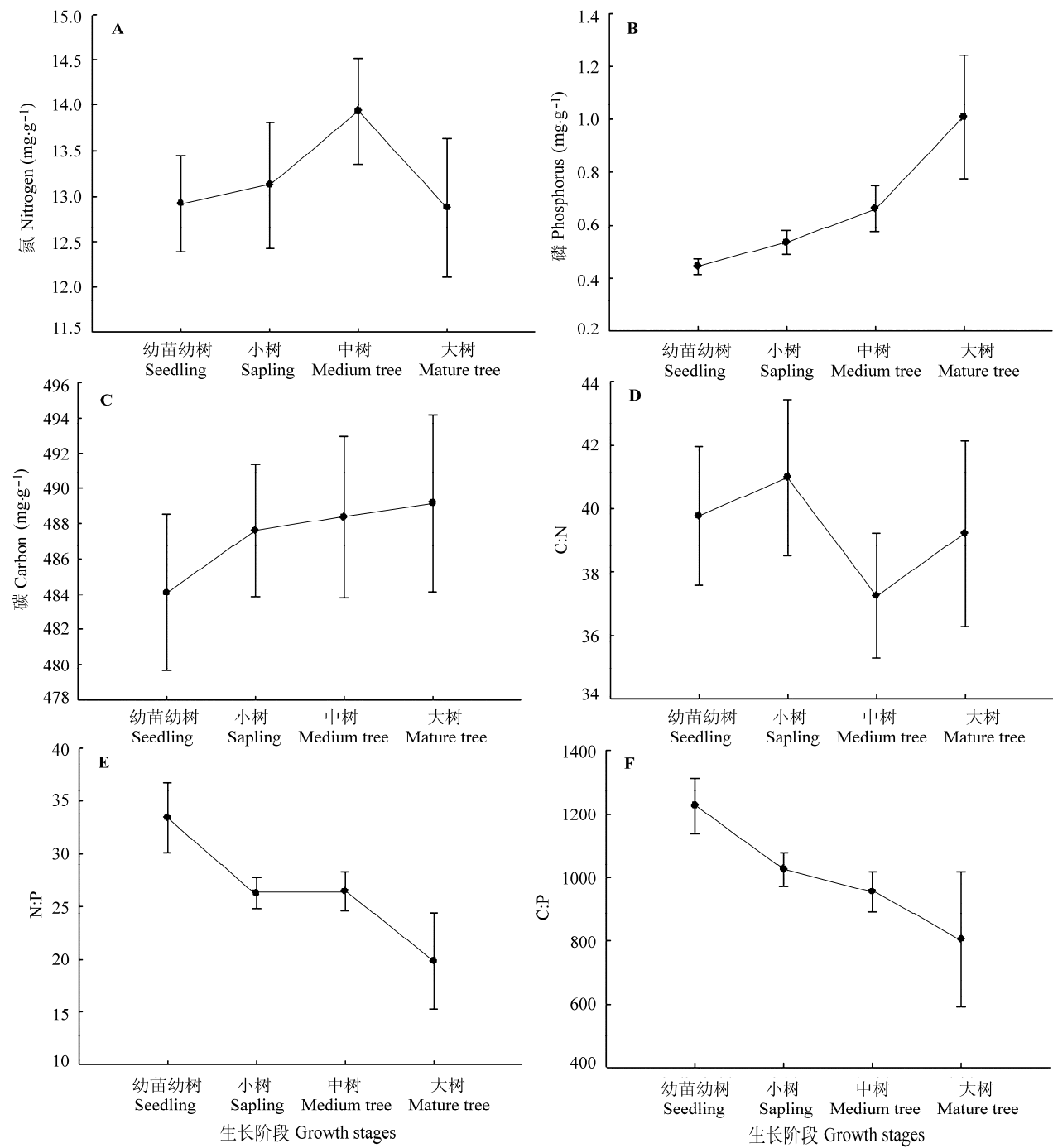


图2 不同生长阶段植物叶片N、P、C含量及化学计量比(平均值±标准误差)。A, N含量。B, P含量。C, C含量。D, C:N。E, N:P。F, C:P。

Fig. 2 Leaf N, P and C contents and mass ratios of C:N, N:P and C:P at different growth stages (mean ± SE). A, N content. B, P contents. C, C contents. D, C:N. E, N:P. F, C:P.

树阶段变异系数高达64.21% (表3)。

综合来看, 6种植物除叶片C含量变异系数仅为3.12%外, 其余所有元素含量及化学计量比变异系数均较高, 变化范围在14.65%–36.46%之间, 其中

N:P变异系数最高为36.46%, C:N变异系数为14.65% (表2)。

2.3 植物叶片N、P、C含量及化学计量比变异分解
物种、生长阶段及其交互作用对叶片N、P、C

表2 6种植物叶片N、P、C含量及化学计量比的变化
Table 2 Variations of leaf N, P and C contents and mass ratios of C:N, N:P, C:P in six plant species

参数 Para- meter	物种 Species	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation (%)	极差 Range
N	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	8.78	15.72	5.40
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	12.73	11.23	4.54
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	14.20	13.66	8.65
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	12.75	27.61	14.17
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	17.01	7.47	5.72
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	14.55	15.60	7.19
	合计 Total	13.24	24.24	17.85
P	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	0.46	17.39	0.35
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	0.40	17.50	0.22
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	0.71	66.20	1.41
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	0.41	19.51	0.28
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	1.02	63.73	1.71
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	0.53	18.87	0.33
	合计 Total	0.59	40.68	1.71
C	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	508.62	3.00	53.34
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	464.75	1.61	20.73
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	480.35	1.97	41.36
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	471.38	5.89	107.37
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	502.91	3.75	57.73
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	495.10	2.49	47.95
	合计 Total	487.18	3.12	107.37
C:N	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	59.49	18.34	43.33
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	37.05	13.77	16.21
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	34.36	12.17	17.70
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	38.84	20.29	32.10
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	29.68	6.84	8.99
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	34.83	16.48	19.27
	合计 Total	39.30	15.19	66.81
N:P	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	19.80	24.80	20.96
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	32.71	19.20	19.23
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	25.56	38.93	33.09
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	31.58	23.21	24.57
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	31.60	91.65	71.06
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	28.46	20.98	21.45
	合计 Total	28.28	37.38	71.77
C:P	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	1 153.75	22.23	1100.84
	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	1 195.89	15.99	622.73
	短刺锥 <i>C. echidnocarpa</i>	855.62	35.06	942.17
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	1 195.06	22.49	911.85
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	934.20	91.60	2075.46
	截果柯 <i>L. truncatus</i>	977.11	21.45	729.09
	合计 Total	1 051.94	32.98	2075.46

含量及化学计量比的影响程度不同(表4)。植物叶片N含量主要受生长阶段影响,其离差平方和达到

表3 不同生长阶段植物叶片N、P、C含量及化学计量比的变化
Table 3 Variations of leaf N, P and C contents and mass ratios of C:N, N:P, C:P at different growth stages

参数 Parameter	生长阶段 Growth stages	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation (%)	极差 Range
N	幼苗幼树 Seedling	12.92	22.45	12.27
	小树 Sapling	12.96	29.08	16.89
	中树 Medium tree	13.94	22.83	12.29
	大树 Mature tree	12.87	16.72	6.96
P	幼苗幼树 Seedling	0.45	35.22	0.76
	小树 Sapling	0.53	44.66	1.01
	中树 Medium tree	0.66	72.98	1.61
	大树 Mature tree	1.01	65.71	1.53
C	幼苗幼树 Seedling	484.09	5.06	77.23
	小树 Sapling	487.59	4.15	74.98
	中树 Medium tree	488.38	5.11	107.37
	大树 Mature tree	489.16	2.88	42.31
C:N	幼苗幼树 Seedling	39.77	30.18	58.16
	小树 Sapling	40.97	32.30	53.72
	中树 Medium tree	37.24	28.78	41.14
	大树 Mature tree	39.19	21.22	26.09
N:P	幼苗幼树 Seedling	33.39	54.41	63.98
	小树 Sapling	26.22	30.26	31.49
	中树 Medium tree	26.44	38.23	34.00
	大树 Mature tree	19.86	64.21	26.90
C:P	幼苗幼树 Seedling	1 225.22	38.58	1 808.29
	小树 Sapling	1 023.82	27.24	1 094.90
	中树 Medium tree	954.83	36.11	1 209.56
	大树 Mature tree	803.67	74.58	1 647.69

2 147.38, 但物种、物种与生长阶段的交互作用对植物叶片N含量影响也达到显著性水平。植物叶片P含量主要受物种与生长阶段交互作用的影响,其次为物种,但生长阶段对叶片P含量的影响也达到显著性水平。与植物叶片N含量相似,植物叶片C含量主要受生长阶段影响,其离差平方和达到2 773 966.81,其次为物种与生长阶段的交互作用,但物种对其影响也达到了显著性水平。植物叶片C:N则主要受生长阶段的影响,其次为物种,受物种与生长阶段交互作用的影响最小。植物叶片N:P则主要受生长阶段的影响,其次为物种与生长阶段的交互作用,但物种对其影响不显著。植物叶片C:P则主要受生长阶段的影响,其次为物种与生长阶段的交互作用,受物种的影响最小,但物种对其影响也达到了显著性水平。

表4 6种植物叶片N、P、C含量及化学计量比的变异来源分析
Table 4 Sources of variations in leaf N, P and C contents and mass ratios of C:N, N:P and C:P in six plant species

参数 Parameter	变异来源 Source of variation	离差平方和 Sum of squares of deviations (SS)	df	均方 Mean square (MS)	F	p
N (mg·g ⁻¹)	物种 Species	515.68	5	103.14	11.38	0.00
	物种间误差 Error among species	217.49	24	9.06		
	生长阶段 Growth stage	2 147.38	3	715.79	84.31	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	611.32	72	8.49		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	757.75	15	50.52	5.95	0.00
P (mg·g ⁻¹)	物种 Species	3.60	5	0.72	21.32	0.00
	物种间误差 Error among species	0.81	24	0.03		
	生长阶段 Growth stage	2.40	3	0.80	16.89	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	3.41	72	0.05		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	10.57	15	0.71	14.90	0.00
C (mg·g ⁻¹)	物种 Species	266 602.48	5	53 320.50	7.13	0.00
	物种间误差 Error among species	179 485.43	24	7 478.56		
	生长阶段 Growth stage	2 773 966.81	3	924 655.60	127.31	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	522 960.01	72	7 263.33		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	712 916.28	15	47 527.75	6.54	0.00
C:N	物种 Species	10 483.35	5	2 096.67	32.81	0.00
	物种间误差 Error among species	1 533.77	24	63.91		
	生长阶段 Growth stage	18 289.86	3	6 096.62	72.08	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	6 089.92	72	84.58		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	5 421.81	15	361.45	4.27	0.00
N:P	物种 Species	1 155.88	5	231.18	2.24	0.08
	物种间误差 Error among species	2 472.71	24	103.03		
	生长阶段 Growth stage	13 145.00	3	4 381.67	68.61	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	4 598.38	72	63.87		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	10 189.61	15	679.31	10.64	0.00
C:P	物种 Species	1 654 291.72	5	330 858.35	2.87	0.04
	物种间误差 Error among species	2 766 919.49	24	115 288.31		
	生长阶段 Growth stage	17 259 909.97	3	5 753 303.30	64.52	0.00
	生长阶段间误差 Error among growth stages	6 420 001.91	72	89 166.69		
	物种×生长阶段 Species × Growth stage	8 581 371.25	15	572 091.42	6.42	0.00

3 讨论

3.1 植物叶片N、P、C含量随生长阶段的变化

研究结果表明, 云南普洱季风常绿阔叶林6种优势植物在不同生长阶段的平均N含量为(13.24 ± 3.21) mg·g⁻¹, 显著低于全球水平20.1 mg·g⁻¹ (Reich & Oleksyn, 2004)、普洱地区季风常绿阔叶林群落水平23.3 mg·g⁻¹ (刘万德等, 2010)及滇池流域富磷区植物叶片含量16.17 mg·g⁻¹ (阎凯等, 2011), 而高于盐地碱蓬在不同生长阶段的平均N含量((11.56 ± 6.33) mg·g⁻¹)(李征等, 2012)和杭州湾3种草本植物在不同生长阶段的平均N含量(最大为(11.69 ± 2.66)

mg·g⁻¹) (吴统贵等, 2010b)。6种优势植物在不同生长阶段的平均叶片P含量(0.59 ± 0.24) mg·g⁻¹, 低于全球水平叶片P含量1.99 mg·g⁻¹ (Elser *et al.*, 2000)、普洱地区季风常绿阔叶林群落水平叶片P含量1.3 mg·g⁻¹ (刘万德等, 2010)、滇池流域富磷区植物叶片P含量1.92 mg·g⁻¹ (阎凯等, 2011)、盐地碱蓬P含量(1.43 ± 0.67) mg·g⁻¹ (李征等, 2012)及杭州湾3种草本植物叶片P含量(最小为(0.74 ± 0.23) mg·g⁻¹) (吴统贵等, 2010b)。与全球492种陆地植物叶片研究所得C含量((464 ± 32.1) mg·g⁻¹)(Elser *et al.*, 2000)及普洱地区季风常绿阔叶林群落水平C含量((469.3 ± 6.2) mg·g⁻¹)(刘万德等, 2010)相比, 6种优势植物不

同生长阶段平均C含量(486.88 ± 22.53 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)略有偏高, 而与我国珠江三角洲地区的乔木叶片C含量(481.59 ± 11.5 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (吴统贵等, 2010a)接近, 明显高于滇池流域植被叶片C含量 441.42 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (阎凯等, 2011)及盐地碱蓬C含量(262.9 ± 42.91) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (李征等, 2012)。

植物叶片N、P、C含量在不同生长阶段往往表现出较大的差异(Sterner & Elser, 2002; Han *et al.*, 2005; 吴统贵等, 2010a; 李征等, 2012)。本研究中, 植物叶片N、P、C含量均随植物的生长而不断增加, 但N含量在大树阶段突然降低。这与以往的研究结果既有相同之处, 又有差异。N的变化规律与王冬梅和杨惠敏(2011)的研究结果一致, 而C的变化规律与李征等(2012)的研究结果相一致, 但N、P的变化规律与李征等(2012)的研究结果相反。作为植物体中许多重要化合物(如蛋白质、核酸、叶绿素、酶等)的主要成分, N和P含量的高低直接影响着植物的生长发育。随着树木从幼苗幼树到小树、中树、大树的不断生长发育, 树木生长速率不断增大, 需要大量叶片, 并在叶片中含有较多的叶绿素、蛋白质和核酸(叶绿素用于提高植物光合速率, 而蛋白质和核酸用于合成新的细胞), 满足植物生长需要。因此, 不断提高的生长速率可能是导致N、P含量不断升高的重要原因。而N含量在大树阶段突然降低可能与样品采集有关。由于大树叶片采集极其困难, 本研究中仅采到3个物种(茶梨、红锥、短刺锥)共8株树木的大树叶片, 另外3个物种(西南木荷、泥柯、截果柯)没有采集到大树叶片。不同物种间N含量差异较大(图1)。在所研究的6个物种中, 茶梨平均N含量(前三个生长阶段)最低(8.58), 而泥柯平均N含量(前三个生长阶段)最高(17.06)。作为植物体内含量最高的元素, C在植物体内主要以有机质的形式存在, 树木生长的过程, 也是植物体C积累的过程。随着植物体的生长, 叶片中的维管组织逐渐增多, 同时叶片作为光合作用的主要部位使得糖类得到有效的积累(李征等, 2012), 这是导致C含量不断升高的原因。

此外, N、P、C含量随生长阶段的变化规律在不同物种间大相径庭, 趋势各异。尽管6个物种分属于2个科, 并且红锥和短刺锥同属于壳斗科锥属, 泥柯和截果柯属于壳斗科柯属, 但没有任何2个物种之间N、P、C含量随树木生长阶段的变化规律完全相同, 这说明了植物物种在进化分系过程中, 物种对元素的

吸收利用具有特异性, 即使在同一科或同一属物种之间, 这种特异性也明显, 这与以往的研究(牛得草等, 2013)结论一致。

3.2 植物叶片N、P、C化学计量比随生长阶段的变化

与N、P、C含量相似, C:N、N:P、C:P也受植物生长阶段的影响。C:N随树木的生长呈现先升后降再升的趋势, 而N:P及C:P值随树木的生长不断降低。植物C:N代表其吸收N时同化C的能力, 反映了在一定土壤条件下C积累的能力和水平(王冬梅和杨惠敏, 2011)。随着植物的生长, 叶片中C、N含量在不断增加(图2), 但二者的增加速度却发生着变化。C含量在小树阶段之前增速较大, 而在小树阶段之后增速降低; N含量则在小树阶段之前增速较低, 而在小树阶段到中树阶段增速大幅提高, 中树阶段到大树阶段突然降低, 因此, C:N呈现初期升高、中期降低、末期再次升高的变化趋势。这种C、N、P含量在不同生长阶段间的增幅差异同样解释了N:P、C:P值的变化规律。

生态化学计量学的基础是内稳态理论和生长速率假说(Sterner & Elser, 2002)。生长速率假说认为生物个体的生长速率与体内的N:P、C:P具有负相关关系, 与体内的P含量呈显著的正相关关系(Elser *et al.*, 1996; Sterner & Schulz, 1998; 严正兵等, 2013)。由于本研究根据树木胸径大小将树木划分为4个生长阶段, 而大树阶段树木胸径大于22.5 cm, 实际采样过程中, 8株大树最大胸径为30.1 cm (短刺锥), 整体采样树木胸径偏小。结合所选物种的生物学特性, 多数物种仍处于速生期或速生期刚刚结束, 本文所研究的树木生长阶段缺少衰老阶段。也正是因为这一点, 本研究中N、P、C含量随植物的生长不断增加而N:P及C:P值随树木的生长不断降低、C:N随树木的生长呈现先升后降再升高的变化规律。

3.3 植物叶片N、P、C含量及其化学计量比变异分析

N、P、C是细胞结构与功能最为重要的生命元素, 各元素含量及元素间的化学计量比往往随植物的生长而发生变化(Kerkhoff *et al.*, 2005)。本研究中, N、C、C:N、N:P、C:P均主要受生长阶段的影响, 其次为物种与生长阶段的交互作用的影响, 受物种的影响最小; P则主要受物种与生长阶段的交互作用影响, 但物种和生长阶段对叶片P含量的影响也达到了显著性水平(表4)。这与牛得草等(2013)的研究

结果恰好相反,而物种在2个因素及其交互作用中的影响大小顺序与He等(2010)相同。本研究中,所选物种均为本地区地带性植被——季风常绿阔叶林的优势物种,由于本研究所取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,这进一步突出了生长阶段和物种的影响。同时,由于物种的生物学特性,不同的生长阶段树木生长所需元素差异较大,这也导致了N、P、C含量及其化学计量比在不同生长阶段间存在一定波动。然而,生长阶段对N、P、C含量及其化学计量比的影响并没有抹杀物种效应,除N:P外,物种对N、P、C、C:N、C:P的影响均达到了显著性水平(表4),这进一步说明了植物种系分化过程中物种对元素的吸收利用具有特异性。

本研究结果表明,在生境条件一致的条件下,N、P、C含量及其化学计量比主要受生长阶段影响,同时,物种对N、P、C含量及其化学计量比的影响也达到了显著性水平。这说明,在今后的N、P、C含量及其化学计量比研究中,要充分考虑植物的发育阶段和物种信息,样品采集应包含物种的不同发育阶段,减少发育阶段对研究结果的影响;而在群落及生态系统水平上,则应尽可能包含多的物种,以减少物种间差异对研究结果的影响。全物种及其不同发育阶段样品采集是今后科学分析群落及生态系统水平化学计量学的可靠方法。

基金项目 国家自然科学基金(31200461和3137-0592)和林业公益性行业科研专项经费(201404211)资助。

参考文献

- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- An Z, Niu DC, Wen HY, Yang Y, Zhang HR, Fu H (2011). Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 801–807. (in Chinese with English abstract) [安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华 (2011). 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响. 植物生态学报, 35, 801–807.]
- Chen JQ, Zhang R, Hou YC, Ma LN, Ding LM, Long RJ, Shang ZH (2013). Relationships between species diversity and C, N and P ecological stoichiometry in plant communities of sub-alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 979–987. (in Chinese with English abstract) [陈军强, 张蕊, 侯尧宸, 马丽娜, 丁路明, 龙瑞军, 尚占环 (2013). 亚高山草甸植物群落物种多样性与群落C、N、P生态化学计量的关系. 植物生态学报, 37, 979–987.]
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Elser JJ, Doberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *Bio-science*, 46, 674–684.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Gao SP, Li JX, Xu MC, Chen X, Dai J (2007). Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 947–952. (in Chinese with English abstract) [高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁 (2007). 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片N、P化学计量学特征. 生态学报, 27, 947–952.]
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Yan Z (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Han WX, Wu Y, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45, 855–860. (in Chinese with English abstract) [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 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, 45, 855–860.]
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Zhi G (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- He JS, Wang XP, Schmid B, Flynn DFB, Li XF, Reich PB, Fang JY (2010). Taxonomic identity, phylogeny, climate

- and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *Journal of Plant Research*, 123, 551–561.
- Hu YS, Yao XY, Liu YH (2014). N and P stoichiometric traits of plant and soil in different forest succession stages in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 632–638. (in Chinese with English abstract) [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2014). 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征. 应用生态学报, 25, 632–638.]
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585–598.
- Li Z, Han L, Liu YH, An SQ, Leng X (2012). C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1054–1061. (in Chinese with English abstract) [李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣 (2012). 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征. 植物生态学报, 36, 1054–1061.]
- Liu WD, Su JR, Li SF, Zhang ZJ, Lang XD (2011). Species-area relationship at different succession stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in south subtropical area of Yunnan Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 317–322. (in Chinese with English abstract) [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 郎学东 (2011). 南亚热带季风常绿阔叶林不同演替阶段物种-面积关系. 应用生态学报, 22, 317–322.]
- Liu WD, Su JR, Li SF, Zhang ZJ, Li ZW (2010). Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6581–6590. (in Chinese with English abstract) [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文 (2010). 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 30, 6581–6590.]
- Liu WX, Zhu KJ (2013). Characteristics of nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in different functional groups on alpine meadow in the eastern edge of Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Grassland*, 35(2), 52–58. (in Chinese with English abstract) [刘雯霞, 朱柯嘉 (2013). 青藏高原东缘高寒草甸不同功能群植物氮磷化学计量特征研究. 中国草地学报, 35(2), 52–58.]
- Liu XZ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Chu GW, Yan JH (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 64–71. (in Chinese with English abstract) [刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华 (2010). 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. 植物生态学报, 34, 64–71.]
- Makino W, Cotner JB, Sterner RW, Elser JJ (2003). Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 17, 121–130.
- Michaels AF (2003). The ratios of life. *Science*, 300, 906–907.
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H (2013). Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 317–325. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华 (2013). 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, 37, 317–325.]
- Reich PB, Oleksyn J (2004). 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*, 101, 11001–11006.
- Song YT, Zhou DW, Li Q, Wang P, Huang YX (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 222–230. (in Chinese with English abstract) [宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新 (2012). 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征. 植物生态学报, 36, 222–230.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Sterner RW, Schulz KL (1998). Zooplankton nutrition: Recent progress and a reality check. *Aquatic Ecology*, 32, 261–279.
- Wang DM, Yang HM (2011). Carbon and nitrogen stoichiometry at different growth stages in legumes and grasses. *Pratacultural Science*, 28, 921–925. (in Chinese with English abstract) [王冬梅, 杨惠敏 (2011). 4 种牧草不同生长期 C、N 生态化学计量特征. 草业科学, 28, 921–925.]
- Wang JY, Wang SQ, Li RL, Yan JH, Sha LQ, Han SJ (2011). C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 587–595. (in Chinese with English abstract) [王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰 (2011). 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, 35, 587–595.]
- Wang KB, Shangguan ZP (2011). Seasonal variations in leaf C, N, and P stoichiometry of typical plants in the Yangou watershed in the loess hilly gully region. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4985–4991. (in Chinese with English abstract) [王凯博, 上官周平 (2011). 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化. 生态学报, 31, 4985–4991.]
- Wu TG, Chen BF, Xiao YH, Pan YJ, Chen Y, Xiao JH (2010a).

- Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 58–63. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇, 萧江华 (2010a). 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, 34, 58–63.]
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010b). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010b). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008). N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 13–22. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008). 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征. 植物生态学报, 32, 13–22.]
- Yan K, Fu DG, He F, Duan CQ (2011). Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 353–361. (in Chinese with English abstract) [阎凯, 付登高, 何峰, 段昌群 (2011). 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. 植物生态学报, 35, 353–361.]
- Yan ZB, Kim NY, Han TS, Fang JY, Han WX (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 551–557. (in Chinese with English abstract) [严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩 (2013). 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. 植物生态学报, 37, 551–557.]
- Yang HM, Wang DM (2011). Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 20, 244–252. (in Chinese with English abstract) [杨惠敏, 王冬梅 (2011). 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 20, 244–252.]
- Yang K, Huang JH, Dong D, Ma WH, He JS (2010). Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 17–22. (in Chinese with English abstract) [杨阔, 黄建辉, 董丹, 马文红, 贺金生 (2010). 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析. 植物生态学报, 34, 17–22.]
- Yu YF, Peng WX, Song TQ, Zeng FP, Wang KL, Du H, Lu SY, Fan FJ (2014). Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 947–954. (in Chinese with English abstract) [俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 杜虎, 鹿士杨, 范夫静 (2014). 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤C、N、P 化学计量特征. 应用生态学报, 25, 947–954.]
- Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY (2014). Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6538–6547. (in Chinese with English abstract) [张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨 (2014). 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征研究. 生态学报, 34, 6538–6547.]
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). 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*, 46, 259–270.

责任编辑: 周国逸 责任编辑: 王 葳