

全球变化背景下陆地植物 N/P 生态化学计量学研究进展

孙连伟^{1,2}, 陈静文^{1,2}, 邓琦^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 生态化学计量学理论最早应用在水生生态系统的研究中, 但最近 20 年来在陆地生态系统中也开展了大量的相关研究, 特别是关于全球变化背景下陆地植物 N/P 生态化学计量学方面的研究得到很大的发展, 极大地丰富和提升了我们对陆地植物包括生态系统生态过程的认识。就全球变化背景下陆地植物生态化学计量学的研究现状进行了综述, 同时以中国科学院华南植物园 90 周年庆为契机, 总结我们关于南亚热带森林植物生态化学计量学的研究工作, 进而分析当前存在的一些问题并提出今后研究的发展重点, 以期促进和推动我国和我国生态化学计量学相关领域的研究。

关键词: 全球变化; 生态化学计量学; 陆地植物; N/P 比

doi: 10.11926/jtsb.4112

Research Progress of Terrestrial Plants N/P Ecological Stoichiometry under Global Change

SUN Lian-wei^{1,2}, CHEN Jing-wen^{1,2}, DENG Qi^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Ecological stoichiometry theory was first used in the research of aquatic ecosystem, but in recent 20 years, a large number of researches associated ecological stoichiometry particularly plant N/P stoichiometry under global change have been carried out in the terrestrial ecosystem, which greatly enriched and enhanced our understanding of the processes of terrestrial plants, including ecosystems ecological processes. The research status of terrestrial plant ecological stoichiometry in the context of global change was reviewed. At the same time, taking the 90th anniversary of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences as an opportunity to summarize our research work on the ecological stoichiometry of subtropical forest plants in South China, and further analyze some existing problems and propose the development focus on future research, with a view to promote and push research in the field of ecological stoichiometry in our garden or China.

Key words: Global change; Ecological stoichiometry; Terrestrial plants; N/P ratio

生态学是一门研究生物与生物、生物与环境相互关系的学科, 具有高度的综合性和交叉性, 其研究问题也具有复杂性和多尺度的特点。因此, 不同

领域的生态学研究随着不断深化发展面临着系统化的困难, 其研究结果也很难统一起来。生态化学计量学主要是研究生物体在生态交互过程中多种

收稿日期: 2019-06-21 接受日期: 2019-07-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(201304309); 中科院华南植物园自筹“百人计划”项目资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31870461), and the “Hundred Talent Program” of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences.

作者简介: 孙连伟(1995~), 男, 汉族, 在读硕士生, 研究方向为生态系统生态学。E-mail: sunlianwei@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: dengqi@scbg.ac.cn

化学元素(主要是 C、N、P)平衡关系^[1]。地球上所有生物体形成都遵循一个基本原则,即生物体是由 C、N、P 和其他元素按照一定的比例组成,而且其生长、发育和繁殖都离不开化学反应。由于元素质量是基本恒定的,因此可以利用质量守恒定律定量研究和量化元素在基因、细胞、组织、个体、种群、群落和生态系统各个层次之间的输移过程,从而为生态学从微观到宏观尺度研究构建一个可以进行尺度推演的统一化理论提供了新思路。

生态化学计量学理论最早可以追溯到 1862 年李比希提出的最小量定律(Liebig's law of the minimum)。20 世纪 90 年代,以 James Elser 为代表的一批科学家开展了大量的相关研究,提出和验证了内稳性假说(homeostatic hypothesis)和生长速率假说(growth rate hypothesis),使得生态化学计量学理论逐步成熟和系统化^[1]。生态化学计量学理论最早应用在水生生态系统的研究中,并得到广泛的认同^[2]。生态化学计量学理论在陆地生态系统中的应用较晚,但在过去的 20 多年也开展了大量的相关研究,特别是关于全球变化

背景下陆地植物生态化学计量学方面的研究得到很大的发展,极大地丰富和提升了我们对陆地植物包括生态系统生态过程的认识。由于陆地植物体内碳的浓度通常维持在 50%左右变化不大,因此陆地植物生态化学计量学研究更侧重于其 N 和 P 的化学计量特征。国内科学家很早就开始关注生态化学计量学,早在 2003 年 Zhang 等^[3]就率先发表了关于生态化学计量学的文章。随后,曾德慧等^[4]重点介绍了生态化学计量学理论以及国际上该领域的研究进展。2010 年,植物生态学报出版了生态化学计量学专辑^[5],进一步推动了该学科在我国的发展。

当今全球变化已成为热点问题。全球变化被认为对陆地生态系统生物地球化学循环造成极大的改变,这势必影响植物的生态化学计量关系。以往的研究常常忽视植物-土壤互作调控各个元素的协同耦合关系,近年来逐渐兴起应用生态化学计量学理论帮助我们理解和探索全球变化背景下生态系统生物地球化学循环复杂的耦合过程以及植物的响应与适应机制^[6](图 1)。然而,目前就全球变化背

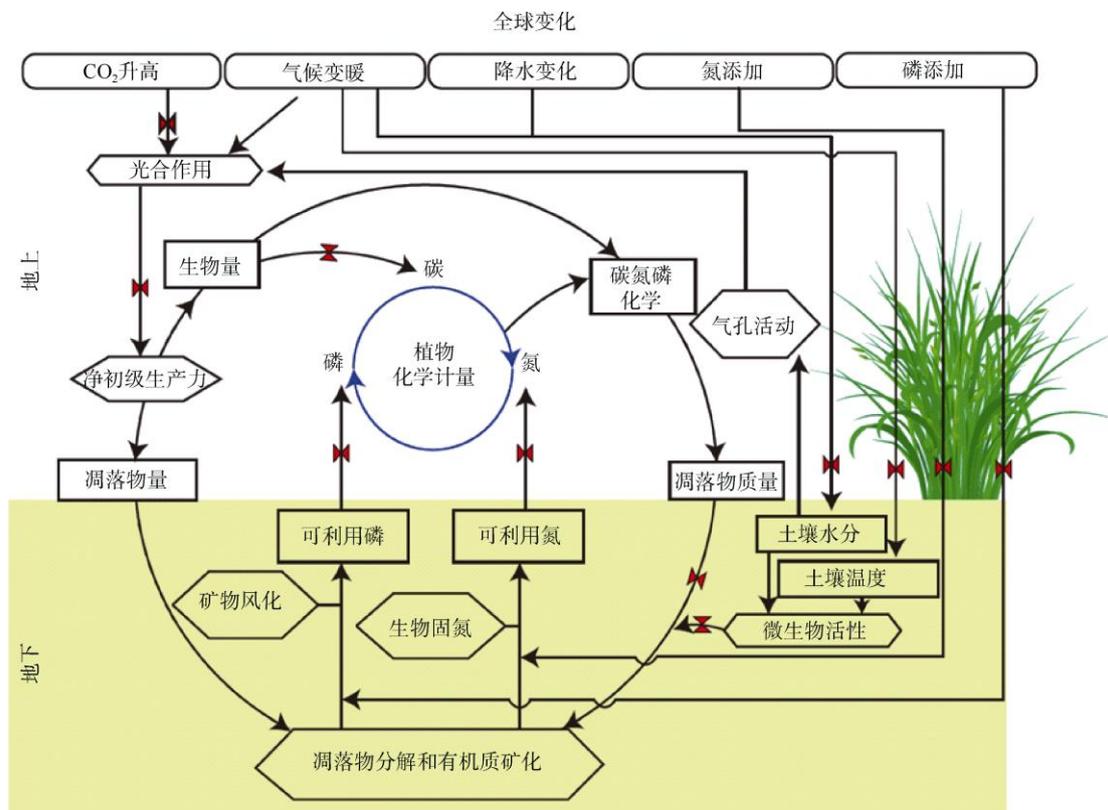


图 1 全球变化影响陆地植物化学计量的概念图(修改自 Yuan 等^[6])。矩形代表营养库,六边形代表生物地球化学过程,阀门(红色符号)代表对植物 C、N 和 P 的控制。

Fig. 1 A conceptual diagram of the influence of global changes on processes controlling the stoichiometry of terrestrial plants (Reversed from Yuan et al^[6]). Rectangles are nutrient pools, hexagons indicate biogeochemical processes and valves (red symbols) are controls on plant C, N and P.

景下陆地植物生态化学计量学的研究进展进行统一系统论述的文章还较少。

鉴于此, 本文将综述全球变化背景下陆地植物生态化学计量学的研究现状, 同时以中国科学院华南植物园 90 周年庆为契机, 总结我们关于南亚热带森林植物生态化学计量学的研究工作, 从而分析当前存在的一些问题并提出今后研究的发展重点, 以期促进和推动我国生态化学计量学相关领域的研究。

1 全球变化背景下陆地植物 N/P 生态化学计量学的研究进展

1.1 氮沉降和磷富集

根据李比希提出的最小量定律, 在组成生物体的元素中, 相对需求而言供应量最少的元素将成为限制该生物生长的主要限制因子。N 和 P 是陆地植物生长代谢过程中所需的两种最大量养分元素, 而土壤中 N 和 P 的供应量通常不能完全满足植物的生长所需, 那么植物生长就会存在一个 N/P 比阈值。施肥试验是验证植物生长元素限制最为有效的方法, 因此可以检验李比希“最小量定律”中的养分限制阈值。Koerselman^[7]首先通过对不同植被进行施肥试验, 当植被叶片 N/P 比小于 14 时表示植物生长很大程度上受 N 的限制; 而当 N/P 比大于 16 时表示植物生长受 P 限制更为强烈; 二者之间则表示植物生长受 N 和 P 共同限制。Güsewell 等^[8]报道湿地植物的限制阈值更宽, N 和 P 的限制阈值分别是 10 和 20。Zhang 等^[9]对我国内蒙古羊草(*Leymus chinensis*)草原进行 N、P 添加试验, 认为 N/P 比大于 23 是 P 限制, 而小于 21 则是 N 限制。

氮沉降和磷富集增加了土壤养分 N 和 P 的有效性, 通常可以快速地促进植物生长, 但随着时间的推移可能会导致土壤养分 N 和 P 有效性的不平衡, 从而改变植物 N 和 P 的化学计量特征。一般来说, N 沉降通常会提高陆地植物 N/P 比, 而 P 富集则降低植物 N/P 比。Jiang 等^[10]总结了全球 133 个施肥添加试验, 认为 N 沉降分别使植物叶片 N 和 P 浓度增加了 18.5% 和 4.3%, 以及叶片 N/P 比提高了 27.1%; P 富集则分别使植物叶片 N 和 P 浓度增加了 2.5% 和 71.7%, 以及叶片 N/P 比降低了 42.1%; 同时进行 N 沉降和 P 富集试验, 则植物叶片 N/P 比降低了 24.3%, 表明陆地植物总体上可能更倾向于受 P

的限制。Sardans 等^[11]报道, N 沉降可以增加植物 N 浓度 22% 左右, 但对叶片 P 浓度则影响不大, 甚至降低其根的 P 浓度, 因此提高了植物 N/P 比; P 富集增加植物 P 浓度的同时也增加 N 浓度, 但 P 浓度增加的幅度通常大于 N, 最终导致更低的植物 N/P 比, 并且根的反应通常大于叶, 表明陆地植物叶的内稳性指数普遍高于根。在湿地生态系统互花米草(*Spartina alterniflora*)和短叶荇叶(*Cyperus malacensis*)中, 蒋利玲等^[12]也报道了相似的结果。然而, Li 等^[13]在东北退化草原的研究表明, 羊草根的内稳性指数普遍高于叶。植物在不同生长阶段的化学计量内稳性也会发生改变。Yu 等^[14]报道 3 种草本植物羊草、灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)的 N/P 比对 N 和 P 施肥的响应均随着生长季节的延长而逐渐变弱。罗艳^[15]在绿洲农田生态系统中发现作物的化学计量内稳性在其不同的株高生长发育阶段存在显著差异。另外, Yu 等^[16]首次通过对内蒙古草原 N 和 P 添加试验证明, 陆地植物的内稳性与其优势度高低呈正相关关系, 他们认为内稳性较高的物种对养分利用方式更加保守, 因此更适应贫瘠的草原环境而成为优势种, 进而维持生态系统的结构以及稳定性。Bai 等^[17]在内蒙古草原的施肥试验中得到相似的结论, 生态系统中内稳性较高的物种生物量始终保持着较高的水平。由此可见, 当土壤养分条件发生改变时, 植物很可能通过不同器官组织间的养分再分配方式或不同物种间的竞争进行适应, 以满足自身生长代谢所需和维持生态系统稳定性。

1.2 大气 CO₂ 浓度升高

大气 CO₂ 浓度升高对陆地植物具有施肥效应, 从而提高其光合速率和加快植物生长, 并增加对养分的需求和固持。研究表明, 提高大气 CO₂ 浓度通常对 N 具有稀释作用, 使植物和土壤具有更高的 C/N 比, 进而导致 N 的渐进性限制^[18]。然而, Sardans 等^[11]报道, 提高大气 CO₂ 浓度仅减少植物根的 N 浓度, 而对叶片 N 浓度并没有显著影响, 表明植物可能通过调整其自身器官组织的再分配来满足植物对 N 的需求。此外, 提高大气 CO₂ 浓度对植物 P 浓度也没有显著影响, 因此常常降低植物 N/P 比, 表明陆地植物在大气 CO₂ 浓度升高背景下对 P 具有较强的内稳性^[11]。Loladze^[19]分析了大气 CO₂ 浓度升高背景下 130 种植物的研究结果, 认为其 N/P 比

总体上下降了约 7%，并且植物生长在野外条件下其 N/P 比下降的幅度通常小于室内条件，而叶片的响应也常常小于植物其他组织。Huang 等^[20]分析 46 个 CO₂ 处理案例，也认为植物 N/P 比有相似程度的下降，并且在热带亚热带地区下降的幅度通常大于温带地区。提高大气 CO₂ 浓度降低木本植物或固氮植物的 N/P 比分别为 13% 和 11%，而对非木本植物和非固氮植物则影响不大，表明不同植物对大气 CO₂ 浓度升高响应的内稳性具有极大的异质性。Deng 等^[21]总结了 112 个 CO₂ 处理案例，认为 CO₂ 驱动的植物 N/P 比下调与植物生长速率成负相关关系，因此在一定程度上支持了陆地植物也遵循生长速率假说。

1.3 气温升高和降水变化

气温升高和降水变化可能刺激或者抑制土壤养分矿化速率和植物生长，因此对植物 N/P 比的影响较为复杂。就全球尺度而言，Reich 等^[22]报道陆地植物叶片 N/P 比通常随纬度减少(年均气温升高)而显著增加，并且 5 个功能群落(针叶林、被子植物树木、灌木、草类和草本)都表现一致的趋势。任书杰等^[23]和 McGroddy 等^[24]也支持陆地植物叶片随纬度升高/气温降低而增加的观点。然而，Kerckhoff 等^[25]认为，虽然叶片 N 和 P 的浓度随纬度升高/气温降低而呈指数增加，但 N/P 比则表现为减小的趋势。Han 等^[26]分析了中国 753 种植物，认为随纬度升高，气温由 25℃ 下降到 -5℃，叶片 N/P 比降低并不明显，但在不同的气候区域内植物 N/P 比变化趋势有所不同。内蒙古温带草原植物化学计量特征主要与年降水量相关，而西藏高寒草原主要与气温相关，新疆山地草原则受气温和降水共同限制。Zheng 等^[27]报道黄土高原植物叶片 N/P 比值随年降水量减少而增加，但在森林生态系统则得到不同的结果，如随年降水量的降低，大兴安岭落叶松叶片 N/P 比限制降低，而热带雨林叶片 N/P 比则与年降水无关。Yuan 等^[6]分析了全球增温和降水控制试验平台数据，认为气温升高和干旱总体上提高植物 N/P 比，而增加降水量则降低植物 N/P 比^[6]。He 等^[28]分析了世界范围内 25 个干旱试验也得出相似的结论，干旱处理分别减少了植物 N 和 P 浓度约 4% 和 9%，以及提高植物 N/P 比约 7%。他们认为，由于 P 在土壤中的可移动性相对于 N 更差，因此变暖及其驱动的土壤变干对 P 有效性的抑制性更强。

另外，他们还发现持续地、延迟或者阶段性干旱均可以提高植物 N/P 比，但干湿交替对植物生态化学计量关系影响不大。

1.4 多因子交互

自然系统中，全球变化的各个因子通常是同时进行，因此他们对陆地植物生态化学计量关系的影响可能存在交互作用。Yuan 等^[6]总结了全球所有多因子(包括大气 CO₂ 浓度升高、增温、干旱、增雨、N 和 P 添加)控制试验，认为多种全球变化因子对陆地植物 N/P 比的影响通常表现为叠加效应。Huang 等^[20]总结了 CO₂、N 和 P 增加试验中的植物 N/P 比变化，也发现相似的叠加效应。他们认为单独提高大气 CO₂ 浓度显著减少植物 N/P 比 20%，但提高大气 CO₂ 浓度同时进行 N 和 P 添加则对植物 N/P 比没有影响。然而，Jiang 等^[10]通过分析全球 133 个施肥添加试验，认为 N 和 P 添加对植物化学计量比具有显著的交互效应，仅在热带森林生态系统存在叠加效应。Deng 等^[21]报道提高大气 CO₂ 浓度驱动植物 N/P 比下调的幅度在高 N 输入的条件下更大，表明植物生态化学计量特征变化并不仅仅受土壤养分有效性状况的直接影响，植物根据自身生长状况可能间接改变土壤养分的有效性调整其生态化学计量关系。根据生长速率假说，提高大气 CO₂ 浓度结合 N 添加可以促进植物更快的生长，相应地也需要更低的 N/P 比。因此，植物可能通过加快植物根的生长或分泌磷酸酶等策略加快了土壤 P 循环从而获得更多的 P。综上所述，全球变化因子对陆地植物 N/P 比的影响是否存在交互效应还有待进一步验证。

2 南亚热带森林植物生态化学计量学的研究进展

当前全球变化对陆地植物生态化学计量影响的研究主要关注温带地区的生态系统，而这些生态系统通常受 N 限制。我国热带亚热带森林占全国森林总面积的 62%，是我国初级生产力的主要贡献者^[29]。由于土壤高度风化，土壤富含铁、铝等矿物质对 P 具有很强的固定作用，极大地降低了土壤中 P 的有效性，因此，我国热带亚热带森林生态系统通常受 P 的限制。另外，这些森林基本都分布在我国南方地区，靠近或被多个大的工业城市群或经济开发区

包围,面临着较为严重的环境问题^[30-31],进而也会对植物生态化学计量关系产生更为严重的影响。中国科学院华南植物园生态及环境科学研究中心长期致力于我国南亚热带森林生态学研究,在过去 10 年里,针对南亚热带森林生态系统植物的化学计量关系及其对全球变化响应方面开展了一些原创性工作。

以鼎湖山不同演替阶段森林生态系统为例,刘兴诏等^[32]首先报道了植物叶片中全 N 和全 P 含量随演替呈减少的趋势,而植物 N/P 比则呈增加的趋势。马尾松林、针阔叶混交林和季风常绿阔叶林叶片中 N/P 比分别为 22.7、25.3 和 29.6。随后, Huang 等^[33]和钟思远等^[34]还分别报道,不同演替阶段的森林类型优势树种植物叶片 N/P 比与根际酸性磷酸酶活性或菌根侵染率均具有显著的正相关关系。这些证据均表明 P 很可能已成为南亚热带森林生态系统的限制因子,并且随着演替 P 限制不断加剧。

应用大型开顶箱技术进行的 C、N 交互试验, Huang 等^[33]报道提高大气 CO₂ 浓度可以降低非固氮植物叶片 N/P 比,而 N 添加则降低了固氮植物的 N/P 比,表明 N 添加可能更有利于固氮植物调整其化学计量特征以适应在大气 CO₂ 浓度升高背景下更快速的生长。Liu 等^[35]认为植物体不同器官组织 N/P 比有相似的变化趋势,并且这种 N/P 比变化在很大程度上是由植物 P 而不是 N 含量所驱动,表明在大气 CO₂ 浓度升高和高 N 沉降背景下,植物可以加快 P 循环过程以减缓植物 P 限制,从而达到化学计量内稳态。

针对南亚热带次生林的 N、P 添加试验,莫其锋等^[36]分析了乡土树种大青(*Clerodendrum cyrtophyllum*)和紫玉盘(*Uvaria microcarpa*),认为叶片 N/P 比分别约 23 和 26,表明 P 很可能也是该次生林的主要限制因子。有趣的是, N 添加处理对两种植物叶片 N 和 P 含量均没有显著影响,甚至降低其 N/P 比; P 添加则可以增加植物 P 含量和降低其 N/P 比。进一步分析发现植物 N/P 比主要与 P 含量呈显著的负相关关系,表明植物 P 含量的变化是驱动其 N/P 比变化的主要因子。值得注意的是,这种响应在植物不同器官组织之间有所差异^[37]。Mo 等^[38]还报道,虽然 P 添加增加了植物叶片全 P 含量以及减少 P 的利用效率,但 P 添加仅对其中一种植物的光合作用有显著的正效应。进一步分析植物叶片 P 组分(如有机代谢磷、无机磷、结构磷、核酸磷和残存

态磷),认为植物为了应对低 P 胁迫很可能把叶片 P 更多的投入在对光合作用最为有效的 P 组分。

3 总结和展望

综上所述,在过去的 10 多年里,我国陆地植物生态化学计量学研究得到很大的发展。生态化学计量学基本理论在陆地植物研究中都得到了应用和发展,全球变化生态学研究领域也在不断加强陆地植物生态化学计量关系方面的研究。然而,当前在该领域方面仍存在一些问題,以期未来研究中能进一步关注。

(1) 陆地植物化学计量关系大多使用植物叶片全 N 和全 P 含量进行计算,但由于陆地植物相对于水生植物或其他低等生物具有较大的植物体和更长的生命周期,其叶片每年吸收的养分元素很大一部分被用于组成叶片结构,而只有小部分具有较高代谢活性的养分组分直接参与植物光合作用过程。因此,我们建议未来研究需要更关注叶片中具有较高代谢活性的养分组分,使用这些元素组分计算化学计量关系可能更能反映植物光合作用过程中的生理生态原理。

(2) 陆地植物化学计量特征主要是 C、N 和 P 的计量关系,而对其他重要养分元素如 S、Ca、K 等的关注较少。未来工作,特别是在一些特殊生境生态系统的研究,需要引入有可能对生态系统造成限制性影响的除 C、N、P 以外的其他养分元素,有助于对元素进行综合考虑,揭示元素之间的相互作用和制约平衡关系。

(3) 陆地植物化学计量学更多的应用与生态系统养分限制判断方面,对于化学计量内稳性和生长速率假设设计较少。这可能是由于土壤中 N 和 P 的供应量不可能达到理想状态,从而影响植物内稳性和生长速率假说在现实中的体现,但这并不代表这两个假设不发挥作用,它们可能潜在地对生态系统地球化学循环造成额外的影响。因此,我们建议未来需要加强化学计量内稳性和生长速率假说方面的研究,特别是在 C-N-P 模型构建中实现应用。

(4) 目前的研究仍更多地侧重分析陆地植物自身的生态化学计量特征或关系,而常常忽略其与生态系统内其他层次如凋落物、微生物和土壤等的元素输移过程。未来需要加强将植被-凋落物-微生物-土壤作为一个复合整体进行研究,才更有助于分析

和量化生态系统生物地球化学循环。

(5) 当前大多数的研究仍只关注单个全球变化因子对陆地植物生态化学计量学的影响, 而针对多因子交互试验进行研究仍比较少, 未来需要加强多种全球变化因子对陆地植物生态化学计量学的交互影响方面的研究。

参考文献

- [1] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2000, 3(6): 540–550. doi: 10.1111/j.1461-0248.2000.00185.x.
- [2] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment [J]. *Amer Sci*, 1958, 46(3): 230A,205–221.
- [3] ZHANG L X, BAI Y F, HAN X G. Application of N : P stoichiometry to ecology studies [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, 45(9): 1009–1018.
- [4] ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.
曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.
- [5] HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(1): 2–6. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.002.
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 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2–6. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.002.
- [6] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes [J]. *Nat Climate Change*, 2015, 5(5): 465–469. doi: 10.1038/nclimate2549.
- [7] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, 33(6): 1441–1450. doi: 10.2307/2404783.
- [8] GÜSEWELL S. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, 164(2): 243–266. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.
- [9] 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 [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46(3): 259–270.
- [10] JIANG J, WANG Y P, YANG Y H, et al. Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type [J]. *Plant Soil*, 2019, 440(1/2): 523–537. doi: 10.1007/s11104-019-04119-5.
- [11] SARDANS J, GRAU O, CHEN H Y H, et al. Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors [J]. *Glob Change Biol*, 2017, 23(9): 3849–3856. doi: 10.1111/gcb.13721.
- [12] JIANG L L, HE S, WU L F, et al. Characteristics of stoichiometric homeostasis of three plant species in wetlands in Minjiang estuary [J]. *Wetland Sci*, 2014, 12(3): 293–298. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2014.03.004.
蒋利玲, 何诗, 吴丽凤, 等. 闽江河口湿地 3 种植物化学计量内稳性特征 [J]. *湿地科学*, 2014, 12(3): 293–298. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2014.03.004.
- [13] LI Y F, LI Q Y, GUO D Y, et al. Ecological stoichiometry homeostasis of *Leymus chinensis* in degraded grassland in western Jilin Province, NE China [J]. *Ecol Eng*, 2016, 90: 387–391. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.079.
- [14] YU Q, ELSER J J, HE N P, et al. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1–10. doi: 10.1007/s00442-010-1902-z.
- [15] LUO Y. Characteristics of ecological stoichiometry of oasis farmland ecosystem in the northern margin of Tarim Basin [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2017.
罗艳. 塔里木盆地北缘绿洲农田生态系统生态化学计量特征 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2017.
- [16] YU Q, CHEN Q S, ELSER J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability [J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(11): 1390–1399. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01532.x.
- [17] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia grasslands [J]. *Glob Change Biol*, 2010, 16(1): 358–372. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01950.x.
- [18] LUO Y Q, SU B, CURRIE W S, et al. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide [J]. *BioScience*, 2004, 54(8): 731–739. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[0731:PNLOER]2.0.CO;2.
- [19] LOLADZE I. Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition [J]. *eLife*, 2014, 3: e02245. doi: 10.7554/eLife.02245.
- [20] HUANG W J, HOULTON B Z, MARKLEIN A R, et al. Plant stoichiometric responses to elevated CO₂ vary with nitrogen and phosphorus inputs: Evidence from a global-scale meta-analysis [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 18225. doi: 10.1038/srep18225.
- [21] DENG Q, HUI D F, LUO Y Q, et al. Down-regulation of tissue N : P ratios in terrestrial plants by elevated CO₂ [J]. *Ecology*, 2015, 96(12): 3354–3362. doi: 10.1890/15-0217.1.
- [22] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in

- relation to temperature and latitude [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 11001–11006. doi: 10.1073/pnas.0403588101.
- [23] REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23(3): 581–586. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0111.
- 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581–586. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0111.
- [24] McGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios [J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390–2401. doi: 10.1890/03-0351.
- [25] KERKHOFF A J, ENQUIST B J, ELSER J J, et al. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity [J]. *Glob Ecol Biologer*, 2005, 14(6): 585–598. doi: 10.1111/j.1466-822x.2005.00187.x.
- [26] 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 Phytol*, 2005, 168(2): 377–385. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x.
- [27] ZHENG S X, SHANGGUAN Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China [J]. *Trees*, 2007, 21(3): 357–370. doi: 10.1007/s00468-007-0129-z.
- [28] HE M Z, DIJKSTRA F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: A meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2014, 204(4): 924–931. doi: 10.1111/nph.12952.
- [29] ZHAO T Q, OUYANG Z Y, ZHENG H, et al. Forest ecosystem services and their valuation in China [J]. *J Nat Resour*, 2004, 19(4): 480–491. doi: 10.3321/j.issn:1000-3037.2004.04.010.
- 赵同谦, 欧阳志云, 郑华, 等. 中国森林生态系统服务功能及其价值评价 [J]. *自然资源学报*, 2004, 19(4): 480–491. doi: 10.3321/j.issn:1000-3037.2004.04.010.
- [30] ZHOU G Y, WEI X H, WU Y P, et al. Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in southern China [J]. *Glob Change Biol*, 2011, 17(12): 3736–3746. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02499.x.
- [31] WANG W X, XU P J. Research progress in precipitation chemistry in China [J]. *Prog Chem*, 2009, 21(2/3): 266–281.
- 王文兴, 许鹏举. 中国大气降水化学研究进展 [J]. *化学进展*, 2009, 21(2/3): 266–281.
- [32] LIU X Z, ZHOU G Y, ZHANG D Q, et al. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(1): 64–71. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.010.
- 刘兴沼, 周国逸, 张德强, 等. 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 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64–71. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.010.
- [33] HUANG W J, ZHOU G Y, LIU J X, et al. Effects of elevated carbon dioxide and nitrogen addition on foliar stoichiometry of nitrogen and phosphorus of five tree species in subtropical model forest ecosystems [J]. *Environ Pollut*, 2012, 168: 113–120. doi: 10.1016/j.envpol.2012.04.027.
- [34] ZHONG S Y, ZHANG J, TONG L, et al. Relationship between nitrogen and phosphorus availability and mycorrhizal infection rates of dominate tree species in southern subtropical forests [J]. *Ecol Environ Sci*, 2016, 25(12): 1929–1936. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.12.006.
- 钟思远, 张静, 童琳, 等. 南亚热带森林优势树种氮、磷可利用性与菌根侵染率的关系 [J]. *生态环境学报*, 2016, 25(12): 1929–1936. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.12.006.
- [35] LIU J X, HUANG W J, ZHOU G Y, et al. Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests [J]. *Glob Change Biol*, 2013, 19(1): 208–216. doi: 10.1111/gcb.12022.
- [36] MO Q F, CHEN Y, WANG F M, et al. Nitrogen to phosphorus ratios of two understory plant species in response to nitrogen and phosphorus addition in tropical forest of southern China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2015, 21(5): 919–925. doi: 10.3724/sp.j.1145.2015.03014.
- 莫其锋, 陈瑶, 王法明, 等. 华南热带森林两种林下植物氮磷比对氮磷添加的响应 [J]. *应用与环境生物学报*, 2015, 21(5): 919–925. doi: 10.3724/sp.j.1145.2015.03014.
- [37] MO Q F, ZOU B, LI Y W, et al. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 14605. doi: 10.1038/srep14605.
- [38] MO Q F, LI Z A, SAYER E J, et al. Foliar phosphorus fractions reveal how tropical plants maintain photosynthetic rates despite low soil phosphorus availability [J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(3): 503–513. doi: 10.1111/1365-2435.13252.