· 侯学煜评述 ·

植物生态化学计量特征及其主要假说

田地^{1*} 严正兵² 方精云^{3**}

¹森林培育与保护教育部重点实验室, 北京林业大学林学院, 北京 100083; ²香港大学生物科学学院, 香港; ³北京大学生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 城市与环境学院, 北京 100871

摘要 植物生态化学计量学是生态化学计量学的重要分支, 主要研究植物器官元素含量的计量特征, 以及它们与环境因子、生态系统功能之间的关系。19世纪, 化学家们通过室内实验, 分析了植物器官的元素含量, 开始了对植物化学元素之间关系的探索。如今, 生态学家通过野外采样和控制实验, 探索植物化学元素计量特征的变化规律、对全球变化的响应以及与植物功能属性之间的关系, 促进了植物生态化学计量学的快速发展。该文在概述植物生态化学计量学发展简史的基础上, 综述了19世纪以来该领域的研究进展。首先, 该文将植物生态化学计量学的发展历程概括为思想萌芽期、假说奠基期和理论构建期3个时期, 对各个时期的主要研究进行了简要回顾和梳理。第二, 概述了植物主要器官的化学计量特征, 尤其是陆生植物叶片氮(N)和磷(P)的计量特征。总体上, 全球陆生植物叶片N、P含量和N:P (质量比)的几何平均值分别为 $18.74 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $1.21 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和15.55 (与16:1的Redfield比一致); 在物种或群落水平上, 叶片N和P含量一般呈现随温度升高、降水增加而降低的趋势。不同生活型植物叶片N和P计量特征差异明显, 尤其是草本植物叶片N和P含量高于木本植物, 落叶阔叶木本植物叶片N和P含量高于常绿木本植物。与叶片相比, 细根和其他器官化学计量特征研究较少。第三, 总结了养分添加实验对植物化学元素计量特征的影响。总体上, N添加一般会提高土壤N的可利用性, 使植物器官中N含量和N:P升高, 在一定程度上提高植物生产力; P添加可能会缓解过量N输入导致的N-P失衡问题, 提高植物器官P含量。但是, 长期过量施肥会打破植物器官原有的元素间计量关系, 导致元素计量关系失衡和生产力下降。第四, 梳理总结了植物生态化学计量学的重要理论、观点和假说, 主要包括刻画化学计量特征与植物生长功能关系的功能关联假说、刻画化学计量特征与环境因子关系的环境关联假说或理论以及刻画化学计量特征与植物进化历史关系的进化关联假说。最后, 指出了植物生态化学计量学研究中存在的主要问题, 展望了10个未来需要重点关注的研究方向。

关键词 化学计量; 氮; 磷; 生态; 植物; 假说; 简史

田地, 严正兵, 方精云 (2021). 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, 45, 682-713. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0331

田地, 北京林业大学青年研究员, 硕士研究生导师, 主要从事植物生态化学计量学和全球变化生态学等方面的研究, 研究兴趣在于探索陆生植物不同器官间的化学计量关系、植物功能属性的生物地理格局及成因、陆地生态系统结构与功能对环境变化的响应及预测。在*National Science Review*、*Ecology*、*Environmental Pollution*等刊物发表论文35篇, 获专利2项, 出版译著1部。主持国家级和省部级科研项目共6项。

严正兵, 香港大学博士后, 主要从事植物生态化学计量学、植物功能性状、植物光谱学等方面的研究。在*Ecology Letters*、*New Phytologist*、*Functional Ecology*等刊物发表论文40余篇, 被引用950余次。主持国家级和香港地区科研项目共4项。现任《草业科学》期刊青年编委, 并任*Diversity*专刊编辑。

方精云, 北京大学教授、云南大学校长、中国科学院院士。主要从事全球变化生态学、植被生态与生物多样性、生态遥感、生态草牧业等方面的研究。发表论文350余篇, 被引用4万余次。曾获国家自然科学奖二等奖、长江学者成就奖、教育部及北京市自然科学一等奖以及惠泰克杰出生态学家奖等奖项。

收稿日期Received: 2020-10-10 接受日期Accepted: 2021-01-07

基金项目: 国家自然科学基金(31800397、31901086和31988102)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31800397, 31901086 and 31988102).

* E-mail: tiandi@bjfu.edu.cn

** 通信作者Corresponding author (jyfang@urban.pku.edu.cn)

Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry

TIAN Di^{1*}, YAN Zheng-Bing², and FANG Jing-Yun^{3**}

¹The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

²School of Biological Sciences, The University of Hong Kong, Hong Kong, China; and ³Institute of Ecology, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, and College of Urban and Environmental Science, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Plant ecological stoichiometry, as a branch of ecological stoichiometry, focuses on the study of elemental content, ratios and relationships within and across plant organs, and the underlying biotic and abiotic drivers. In the 19th century, chemists detected the elemental contents in plant organs via laboratory experiments, sprouting the exploration of plant stoichiometric characteristics. Nowadays, ecologists have explored plant ecological stoichiometric characteristics and their responses to global changes and relationships with plant functional traits, using both field investigation and manipulative experiments. These sustained efforts have largely enriched the knowledge and understanding of plant ecological stoichiometry. In this paper, we briefly introduced the history and reviewed the research progresses of plant stoichiometry since the 19th century. Firstly, we proposed the developmental history of plant ecological stoichiometry as three main periods: sprouting, hypothesis foundation, and theoretical construction periods, and introduced some representative works for each period. Secondly, we overviewed plant ecological stoichiometric characteristics across organs, life forms and environmental gradients. The geometric mean values of leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and N:P mass ratios in global terrestrial plants are 18.74 mg·g⁻¹, 1.21 mg·g⁻¹ and 15.55 (i.e. similar to the Redfield ratio of 16:1), respectively. Leaf N and P contents at either species or community level generally show a decreasing trend with increasing temperature and precipitation, and have large variations among life forms, with higher values in herbaceous than woody plants, and deciduous broad-leaved than evergreen broad-leaved and coniferous woody plants. Compared with leaves, the stoichiometric characteristics of fine roots and other organs in plants remain poorly documented. Thirdly, we reviewed the effects of nutrient addition on plant ecological stoichiometric characteristics. In general, N addition increases soil N availability, then the N content and N:P in plants, thus leading to an increase in plant productivity to some extents. P addition might alleviate the N and P imbalance induced by excessive N inputs, and then increase plant P content. However, long-term nutrient fertilization could perturb the intrinsic stoichiometric characteristics in plants, resulting in the deteriorated nutrient imbalance in tissues and then the subsequent decline in plant productivity. Fourthly, we introduced the main hypotheses of plant ecological stoichiometry. These hypotheses include function-associated hypotheses, environment-associated hypotheses and evolution-associated hypotheses, which delineate the relationships of stoichiometric characteristics with plant growth functions, environmental factors and plant evolutionary history, respectively. Finally, we made an outlook on future research in the area of plant ecological stoichiometry, and highlighted ten potential and important research themes.

Key words stoichiometry; nitrogen; phosphorus; ecology; plant; hypothesis; brief history

Tian D, Yan ZB, Fang JY (2021). Review on the characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 682-713. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0331

作为植物学、化学、物理学的交叉学科, 植物生态化学计量学主要研究植物器官内化学元素的含量及比值等计量特征, 以及它们沿环境梯度变化的规律, 与环境因子、植物个体生长发育、群落动态和生态系统功能等之间的关系(Sterner & Elser, 2002)。植物生态化学计量学研究涵盖了分子、细胞、器官、个体(物种)、群落、生态系统、区域和全球等不同尺度(程滨等, 2010; 田地等, 2018), 是联系微观—宏观生态学研究的重要桥梁(Elser, 2006)。它为植物个体到生态系统统一理论的构建提供了新的视角(贺金生和韩兴国, 2010), 对于理解植物生理生

态过程、生物地球化学循环过程、生态系统功能等具有重要的理论意义, 同时对于判断植物体和群落的养分限制状况、指导生态系统养分管理、预测全球养分变化背景下的植被动态等, 也具有的现实意义。

近30年来植物生态化学计量学研究蓬勃发展, 尤其在我国, 研究人员通过大量的采样和分析, 获得了一大批植物器官元素含量数据, 产出了一系列重要成果。但同时也存在一些问题。比如, 部分研究有“扎堆”现象; 受采样方法的限制, 较多的研究都关注叶片, 特别是幼苗或林下植物叶片的碳(C)、

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0331

氮(N)、磷(P)计量特征,对较难获取的乔木冠层叶片、细根的元素计量特征关注较少;一些研究停留在对植物生态化学计量特征的描述上,缺乏机理的探讨。本文将在回顾植物生态化学计量学发展简史的基础上,梳理并总结近些年来植物生态化学计量领域重要的成果和假说,并探讨植物生态化学计量学发展中存在的问题及未来的发展方向,以期为深化植物生态化学计量学研究和理论发展、促进植物生态化学计量理论与应用相结合,提供一些参考和建议。

1 植物生态化学计量学发展简史

植物生态化学计量学是生态化学计量学的重要内容,根据其发展过程与阶段性成果,可将其发展历史大致划分为3个时期:思想萌芽期、假说奠基期和理论构建期。

1.1 思想萌芽期

1792–1794年,德国化学家Jeremias Benjamin Richter首次采用“stoichiometry”概念,并阐述了其含义,即研究构成化合物最基本的物质或元素量之间存在比例关系的数学原理(Szabadváry, 1962)。因此,化学计量学也被称之为“元素测量科学”,在对化学反应过程中物质生成与转化的定量分析中得到了发展(Sherman & Kuselman, 1999; 曾德慧和陈广生, 2005; 田地等, 2018)。

生态化学计量学朴素思想的萌芽可以追溯到19世纪40年代。例如,德国化学家Justus von Liebig (1803–1873)在其研究中发现,供应量最低的元素决定着植物的生长,即著名的“李比希最小因子定律”(Liebig, 1843)。之后,这种限制性元素含量和植物生长密切联系的思想促进了植物营养学和农学的发展,并延伸至植物生理学、生物种群和生态系统模型等领域的研究中。

19世纪末20世纪初,欧美国家农化领域的研究人员,通过化学实验,分析了草本植物、农作物、果树、森林群落中植物不同器官的元素组成,尤其关注了植物在不同生长阶段的元素组成变化和元素的潜在功能,并从经验的角度推测土壤养分供给与植物元素组成之间的可能关系(Serex, 1916; McHargue & Roy, 1932; Leyton, 1957)。总体而言,这些研究多集中在农林和化学领域,主要是从解释现实生产、生活中一些现象的角度出发,关注陆生植物器官

(尤其是农作物的叶片)内不同元素含量、元素在器官间的转移、植物生长随个体发育和外界环境的变化规律,以及养分亏缺对植物生理及表型的影响(Williams, 1955; Bradshaw *et al.*, 1960),为近现代农林领域测土配方施肥奠定了基础。

相较于陆生生态系统,这一时期水生生态系统的生物化学循环、生物元素组成及其含量等内容在湖沼学和海洋生态学的发展中逐渐受到关注,水生植物对元素“奢侈吸收”的现象也较早地被发现(Harper & Daniel, 1934; Cooper, 1937)。20世纪初,欧洲生态学家认识到湖泊N、P、钙(Ca)等元素的供应与浮游植物数量及其组成之间的关系(Kalff & Downing, 2016)。特别是,英国植物生态学家William Harold Pearsall在1928–1932年探讨了英国主要湖泊浮游生物的周期性分布与湖水营养物质含量之间的关系,提出利用水体中可溶性硝酸盐含量和可溶性磷酸盐含量的比值(nitrate:phosphate)作为指示湖泊N或P限制和浮游植物类群周期性分布的指标(Pearsall, 1932)。到20世纪30–50年代,美国海洋学家Alfred Redfield通过对大西洋、太平洋和印度洋表层海水的多次采样分析,发现海洋浮游生物的C:N:P平均值约为106:16:1 (摩尔比),且该值与海洋表层水体中溶解的有机质、N、P的比值存在一致性(Redfield, 1960),即著名的Redfield比。这从真正意义上拉开了生态化学计量学研究的帷幕,促进了植物生态化学计量学研究的兴起。

1.2 假说奠基期

20世纪后半叶,以欧美国家的研究人员为主,开展了对植物营养元素调查与分析的大量案例研究。这一时期的植物生态化学计量学研究受土壤农化分析思路的影响依然较大,在分析不同物种的元素组成与含量、诊断生态系统中植物生长的限制性元素、研究贫瘠营养环境中植物的适应性表型特征与生理性策略、通过施肥措施提高植物的生产力等研究中,提出了“相对生长速率”、“氮磷限制”、“养分重吸收”等概念,为生态化学计量学理论构建奠定了基础。该时期植物生态化学计量学研究的科学问题大致概括为以下3个方面:

(1) 植物器官内元素组成和含量与环境条件之间的关系。研究对象几乎涵盖了海洋、湖泊、湿地、森林、草地和农田等多种生态系统中的大部分常见物种,而且这些研究主要是针对某些特定地区而开

展的本底性工作。得益于该时期湖沼学和海洋生态学等相关学科在欧洲和美国的迅速发展, 欧美学者对内陆湖泊、入海口、近海、远洋等不同水生生态系统中的浮游植物和大型水生植物进行了大量采样分析, 尤其对常见的眼子菜(*Potamogeton* sp.)、狐尾藻(*Myriophyllum* sp.)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)、萍蓬草(*Nuphar lutea*)、芦苇(*Phragmites communis*)、睡莲(*Nymphaea tuberosa*)、藨草(*Phalaris arundinacea*)等物种的器官元素组成与含量的调查已经比较清楚(如: Allen & Pearsall, 1963; Riemer & Toth, 1969; Boyd & Vickers, 1971; Ho, 1979a; Smart, 1980)。水生植物器官元素含量的比值与环境元素含量(如水生植物/底泥/水体)之间的关系(如: Gerloff & Krombholz, 1966; Ho, 1979b; Jackson *et al.*, 1991; Fong *et al.*, 1998), 及其对植物个体生长速率、生态系统中生产者-消费者之间的相互作用、生态系统生产力、水环境质量(富营养化)的影响(Smith, 1982; Tett *et al.*, 1985; Horrocks *et al.*, 1995; Hassett *et al.*, 1997), 是探讨较多的问题; 而且许多研究检验了水生植物C:N:P计量比与Redfield比值的异同(Elser *et al.*, 2000; Sterner & Elser, 2002; Yan *et al.*, 2016c)。

陆生生态系统中植物生态化学计量特征的研究对象包括实验室/温室栽培的幼苗和自然环境中的野生植物(如: Ingestad, 1962; Woodwell *et al.*, 1975; Chapin III, 1980a, 1980b; Thompson *et al.*, 1997), 其中自然环境中的野生物种较多地集中在温带落叶木本植物、针叶树种、地中海常绿硬叶树种以及多种草本植物(如北极苔原带的多年生草本植物)等。这些物种通常是地域性的优势物种, 或者代表着本地区独特的群落组成, 对其元素组成及含量的分析多与该地区典型的生态过程或生态现象联系起来。例如, 在阿拉斯加苔原带, 常见由白毛羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)构成的草丛。相较于草丛外部, 草丛内融雪较快, 土壤温度回升使得其生长季相对较长, 加上土壤可利用养分含量较高, 白毛羊胡子草浅层根系繁茂, 较强的营养吸收能力促进生物量的快速累积, 发展成其独特的形态和生理特征, 并形成了独特的地域性景观(Chapin III *et al.*, 1979)。常绿物种通常被认为是植物对贫瘠环境的适应(Chapin III, 1980a)。在荷兰欧石南(*Erica tetralix*)湿性荒原, 通过对常绿矮小灌木*Erica tetralix*和多年生草本植物天蓝麦氏草(*Molinia caerulea*)器官元素含量

和地上部分生物量进行对比分析, 发现当环境养分可利用性升高时, 该地区原先由*E. tetralix*占优势的湿性常绿灌丛群落转变为由天蓝麦氏草占优势的落叶草本群落(Aerts & Berendse, 1989)。

(2) 不同功能群植物器官元素计量特征的差异及可能机制。水生生态系统中的研究大多关注水体营养元素变化(富营养化、施肥、排污等)与藻类N和P计量特征及其生物量间的关系(如: Ryther & Dunstan, 1971; Goldman *et al.*, 1979; Rhee & Gotham, 1980; Fong *et al.*, 1998)。陆生植物的研究多与植物生理密切联系。较早的研究多集中在个体或物种水平, 采用幼苗营养液培养实验或温室幼苗施肥控制实验, 探讨养分供应—植物器官元素含量—植物生长发育之间的关系, 明确不同元素对植物生理过程的调控作用(Chapin III, 1980b; Ågren, 1988; Marschner *et al.*, 1997), 以期找到有利于植物生长的最佳养分分配比(如: Ingestad, 1962, 1970, 1971, 1979; van den Driessche, 1974; Aronsson & Elowson, 1980)。随着自然生态系统中大范围野外群落调查和施肥实验的开展, 研究人员开始在群落和生态系统水平上, 分析不同生活型植物的化学计量特征, 及其与环境养分可利用性、植物其他生理生态属性间的关系(如: van Andel & Vera, 1977; Chapin III & Kedrowski, 1983; Körner, 1989; Aerts & Chapin III, 1999), 尤其是土壤养分供应与植物养分吸收、养分重吸收对植物生态化学计量特征的影响成为该时期的重要研究领域(Chapin III, 1980a; Shaver & Melillo, 1984; Killingbeck, 1986)。

(3) 生长速率与氮磷限制问题。有机体的生活史特征(尤其是生长速率)与其生化组分和N-P计量特征密切相关。从生化的角度分析, 主导细胞与有机体N-P计量特征的分子是蛋白质和核酸, 因为蛋白质含N量高且对生物量贡献大, 而核酸的N和P含量均较高且相对丰度较高, 所以有机体的细胞结构和整个有机体N-P计量特征本质上的决定因素是蛋白质和核酸相对丰度的比值。理论上来说, 有机体较高的生长速率需要大量核糖体和蛋白质合成来维持, 因此其细胞具有较多的核糖体核糖核酸(rRNA), 也相应地具有较高的P含量和较低的N:P; 反之, 生长较慢的有机体, 其P含量相对较低, N:P较高(Sterner & Elser, 2002)。这便是基于N-P计量比的“相对生长速率”假说的核心内容(Elser *et al.*, 1996), 该

假说在这一研究时期得到了初步的验证。例如,对英格兰中部常见草本植物和矮灌木的叶片养分含量进行检测发现,59种植物叶片的P含量与其最大潜在相对生长速率显著正相关(Thompson *et al.*, 1997)。植物生长速率与生境中的养分可利用性密切相关(Aerts & Chapin III, 1999)。当植物在其最佳条件下生长时,来自土壤肥沃生境的植物物种比来自贫瘠环境的物种具有更高的相对生长速率(Lambers & Poorter, 1992)。因此,在具体的生态系统中,植物生长是否存在养分限制,或者说环境营养元素是否可以充分支持植物实现最大速率生长,成为这一研究时期探讨较多的问题。由于养分限制的问题最初来自农业,传统上判定养分限制的方法是开展施肥试验。Koerselman和Meuleman (1996)较早地提出利用植被的N:P作为指示群落水平上N限制或P限制的方法(截至目前,该文在Web of Science上的被引用次数达1 574次)。在此之后,判断生态系统养分限制的研究成为水生植物和陆生植物化学计量学研究中的一种“潮流”,也成为很多研究的主体思路。

1.3 理论构建期

20世纪末期以来,生态化学计量学与生态学、生物学、地理学的交叉日益深入。自Elser等(1996)提出元素计量关系可以作为“联系细胞、生态系统和进化过程的新工具”以来,植物生态化学计量学与进化科学、细胞生物学、生态系统生态学等多个学科建立起了联系,在解释生态、进化、演替、捕食关系等现象和过程的内在机制中发挥着重要作用(Sterner & Elser, 2002),其理论体系也逐渐成熟。

2000年挪威科学院就生态化学计量学召开了会议,来自林学、海洋学、昆虫生物学、生态学和土壤生物学等领域的20多位科学家参会,提出了一个合作研究计划,即检验在水生生态系统中得到的关于生态化学计量学的经验性和理论性成果在陆地生态系统中是否也存在普遍性(Elser, 2000)。之后,全球范围内的植物生态化学计量研究蓬勃发展,尤其是陆生植物N:P计量特征研究积累了大量数据,使得大尺度上植物生态化学计量特征随环境梯度的变化格局、全球变化因子对植物生态化学计量特征的影响、植物生态化学计量特征与其他功能属性及生态系统过程、结构和功能的关系,成为植物生态化学计量学研究的主要内容。

该时期,“生长速率假说”、“N:P阈值假说”、“相

对重吸收假说”得到更多研究的验证与发展。同时,用于解释大尺度上植物N:P计量特征变化格局的“温度-植物生理假说”、“生物地球化学生态位假说”、“物种组成假说”、“土壤基质年龄假说”、“限制元素稳定性假说”、“化学计量内稳性理论”等不断完善(Sterner & Elser, 2002; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005, 2011; Sistla & Schimel, 2012),构成了植物生态化学计量特征驱动机制的理论体系。另外,在应用层面,植物生态化学计量特征与个体生长速率、个体大小、能量代谢等功能属性之间关系的理论和模型不断发展(Ågren, 2004; Niklas *et al.*, 2005; Elser *et al.*, 2010; Sardans *et al.*, 2012),对阐明生态系统结构、功能和过程产生较大贡献;“叶经济谱属性”理论在植物生态化学计量特征与叶片的结构-生理特性之间构建了关联(Wright *et al.*, 2004),为大尺度养分循环和植被动态预测提供了重要工具。

这一时期另一个突出的特点是:我国植物生态化学计量学研究突飞猛进,成为国际上生态化学计量学研究的重要力量。1995年,方精云等在北极科考时发现北极冰、雪和冻土的元素含量之间存在极好的相关性(方精云和刘少创, 1999; 殷兴军和方精云, 1999; 方精云, 2000),启发了其研究团队对陆生植物生态化学计量特征的研究,提出了多个观点或假说。例如,其团队定量分析了11种陆生植物化学元素的计量特征、大尺度地理格局及其生态成因,提出“限制元素稳定性假说”(Han *et al.*, 2005, 2011);将植物养分的大尺度化学计量特征研究由个体以及单个器官扩展到群落层次,并探索了群落水平植物不同器官C、N、P化学计量特征及其与生态系统初级生产力的关系(Tang *et al.*, 2018);构建了全球最大的植物叶片N和P含量匹配数据库(Tian *et al.*, 2019a),并从多个尺度上证明陆生植物叶片N和P含量的幂指数关系并非恒定的观点(Tian *et al.*, 2018b, 2019b);通过野外N和P添加实验和室内实验搭建养分添加对植物生态化学计量特征影响的研究平台,提出“养分含量-个体变异”等假说(如: Yan *et al.*, 2015, 2016a, 2018, 2019)。另外,于贵瑞的研究团队以中国东部森林生态系统为对象,测定了群落内所有植物种类(约1 176种)的叶-枝-干-根中多元素的含量(任书杰等, 2007; 何念鹏等, 2018)。通过这种大规模的采样与分析,研究人员尝试建立植物个体和群落水平上的化学计量特征与宏观尺度上生态系统功

能性状间的定量关系, 发展了生态系统功能性状理论(Zhao *et al.*, 2016, 2020; Zhang JH *et al.*, 2018; He NP *et al.*, 2019, 2020)。

在草地生态系统中, 韩兴国团队较早地对我国草原植物的C、N含量及N的重吸收效率开展了研究(苏波等, 2000; 袁志友等, 2004; Yuan *et al.*, 2005), 综述了植物N:P计量比在生态学应用中的前景及缺陷(Zhang *et al.*, 2003), 并关注了N、P添加对草地植物生态化学计量特征的影响及其可能产生的生态效应。例如, 研究人员将内蒙古锡林郭勒草原进行的N和P添加实验与长期监测相结合, 从时间和空间尺度证明, 植物生态化学计量内稳性是草地生态系统结构、功能和稳定性维持的重要机制(Yu *et al.*, 2010)。贺金生团队在植物生态化学计量特征与群落动态、生产力、生物地球化学循环等关系的研究方面也积累了大量数据(He *et al.*, 2010; Geng *et al.*, 2017), 探索了我国主要草原植物叶片C、N、P计量特征的大尺度格局, 检验了草原植物叶片化学计量特征与其他叶属性间的关系是否符合陆生植物的一般规律等科学问题(He *et al.*, 2006a, 2006b, 2008)。

除此之外, 一些局部地区或针对特定类群的调查研究, 在探讨植物生态化学计量特征与生物因子和非生物因子之间的关系, 尤其是对全球变化的响应方面, 也获得了一些重要的数据和结论(如: Wu *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2016; Tao *et al.*, 2016; 蔡琴等, 2019; Luo *et al.*, 2020)。例如, 何明珠团队(He *et al.*, 2015, 2016a, 2016b)和Luo等(2021)对于干旱半干旱区荒漠植物不同器官的C、N、P计量特征及其与气候、土壤养分可利用性、植物生活型之间的关系进行了较为细致的研究, 尤其关注干旱对

植物生态化学计量关系的影响(He & Dijkstra, 2014; He *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2019)。

2 植物主要器官的化学计量特征及其环境影响

2.1 叶片氮磷计量特征

叶片是植物光合作用的重要器官。以往研究发现, 叶片N含量与光合速率、呼吸速率和生产力之间存在正相关关系(Evans, 1989; Wright *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2009), 叶片N、P含量之间存在强烈的耦合关系(Thompson *et al.*, 1997; Reich *et al.*, 2010), 叶片P含量调控植物生理过程(尤其是生长速率)和叶片N-生产力之间的关系(Niklas, 2006; Reich *et al.*, 2009); 而且, 叶片N和P计量特征也被广泛用于评估植物/生态系统养分限制(Güsewell, 2004)和大尺度植被生产力的模型估算(Smith *et al.*, 2002)。因此, 植物叶片N、P含量及其计量特征备受关注。

经统计发现, 全球陆生植物叶片N、P含量和N:P质量比的几何平均值分别为18.74 mg·g⁻¹、1.21 mg·g⁻¹和15.55, N和P计量特征在不同个体、物种、生活型、生境、温度带等分类水平上存在较大的差异(表1), 其中个体间叶片N含量可相差30倍, P含量的差异可达到100倍以上, N:P变动范围约在1–100之间(Tian *et al.*, 2018b)。在物种或群落水平上, 植物叶片N和P含量的分布格局一般呈现随年平均气温和降水量的增加而降低的趋势(Reich & Oleksyn, 2004; Tang *et al.*, 2018; 图1)。在不同生活型间, 快速生长、生活史较短的草本植物叶片N和P含量较高, 生长速率缓慢、生活史较长的常绿植物叶片N和P含量较低, 落叶物种居于中间(Han *et al.*, 2005; Chen

表1 全球陆生植物叶片氮(N)和磷(P)含量和N:P在不同生活型间的差异

Table 1 Leaf nitrogen (N), phosphorus (P) content and N:P mass ratio across different lifeforms of global terrestrial plants

功能群 Functional group	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	N:P (g·g ⁻¹)	n
所有生活型 All functional groups	18.74 (±8.33)	1.21 (±0.94)	15.55 (±9.95)	12 721
所有木本 All woody species	18.22 (±7.77)	1.10 (±0.81)	16.53 (±9.30)	9 098
常绿针叶 Evergreen conifers	12.79 (±4.25)	1.06 (±0.81)	12.07 (±8.39)	480
常绿阔叶 Evergreen broadleaved	15.29 (±6.66)	0.79 (±0.56)	19.29 (±10.60)	3 476
落叶阔叶 Deciduous broadleaved	21.29 (±7.53)	1.40 (±0.86)	15.24 (±7.66)	4 981
其他木本 Other woody species	18.63 (±8.32)	1.23 (±0.64)	16.58 (±8.77)	101
草本 Herbaceous species	20.56 (±9.33)	1.56 (±1.12)	13.17 (±11.03)	3 489
蕨 Ferns	11.46 (±4.75)	0.65 (±0.62)	17.75 (±13.06)	134

数据来自Tian等(2018b, 2019a)。表中数据为几何平均值(±标准差), n代表样本量。

Data were cited from Tian *et al.* (2018b, 2019a). Geometric means (±SD) were showed here and n represents sample size.

图1 中国陆生植物群落水平的叶、茎和根碳氮磷计量特征随年平均气温的变化趋势(引自Tang等(2018))。

Fig. 1 Changes of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) content in leaves, stems, and roots of terrestrial plants in China with mean annual air temperature (cited from Tang *et al.* (2018)).

et al., 2013; Tian *et al.*, 2019b)。但是, 前人的研究结果存在差异。例如, 中国植物叶片P含量低于全球平均水平(Han *et al.*, 2005; 任书杰等, 2007), 原因可能在于中国土壤P含量较低; 某些科属植物, 如蒿属(*Artemisia*), N-P计量特征受温度和降水的影响较弱, 未呈现明显的纬度变异格局, 但却呈现出沿海海拔梯度变化的格局(Yang *et al.*, 2015), 这可能是局部地区采样中温度和降水梯度不明显导致的结果。

植物叶片N、P含量和N:P计量比为什么会呈现出明显的环境梯度变化规律? 什么因素决定了或者说如何塑造了这样的变化规律? 研究人员对此提出了多种推测。例如, 不同物种的养分吸收能力决定了其叶片养分含量(Osone & Tateno, 2005); 植物生

理特征及过程调控着叶片N、P计量特征(如奢侈吸收、重吸收、稀释效应、叶寿命变化、个体大小等)(Eckstein *et al.*, 1999; Ågren, 2008; Sardans & Peñuelas, 2014); 气候条件和土壤发育阶段影响植物叶片N、P计量特征(Parfitt *et al.*, 2005; Sardans *et al.*, 2011)。总结起来, 以往研究中对叶片N、P计量特征的归因可以概括为两方面: (1)与物种特性相关的系统发育/遗传因素; (2)环境因素, 包括气候和土壤条件等。但是, 如何区分自然选择/系统发育/遗传因素和环境因素对叶片N和P计量特征的影响? 有研究指出, 植物养分含量可能存在系统发育信号(Thompson *et al.*, 1997; Peñuelas *et al.*, 2010; Hao *et al.*, 2015; Sardans *et al.*, 2015); 但也有研究表明, 在

系统发育上亲缘关系较近的物种, 其化学计量特征也常常存在较大变化, 而温度和降水等环境条件可能比系统发育更直接地或在更大程度上影响叶片化学计量特征的空间格局(Ågren & Weih, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2015)。总之, 理解叶片N和P计量特征环境格局形成的机制, 十分关键但也比较困难, 是未来值得探索的重要问题。

除了N、P含量和N:P外, 叶片N和P计量特征也可以量化地表示为 $N = \beta P^\alpha$ (简称为N-P幂函数关系), 其中 α 和 β 分别指对数变换后叶片N含量相对于P含量做主轴回归的斜率和截距(McGrodody *et al.*, 2004; Niklas *et al.*, 2005; Kerkhoff *et al.*, 2006)。下文将详细阐述叶片N-P计量关系的幂函数是否守恒的问题(Reich *et al.*, 2010; Tian *et al.*, 2018b)。目前来看, 虽然全球陆生植物叶片N-P幂函数关系的总体格局已经清楚, 叶片N-P计量幂指数存在较大差异, 但其变化的驱动机制是什么? 而且, 叶片N-P幂函数关系是基于种群、群落或生态系统水平上多样本混合统计分析得出的, 从本质上而言, 样本量大小和样本来源/组成如何影响N-P幂函数关系? 这些问题目前都尚无答案。

2.2 细根氮磷计量特征

细根是陆地生态系统生物地球化学循环中重要的养分来源和库。从20世纪90年代开始, 研究人员开始关注地下部分根系的养分含量。Jackson等(1997)首次阐述了全球细根(直径 ≤ 2 mm)生物量、长度和表面积随土壤深度的分布格局, 以及细根养分库和计量比的全球估算。结果显示, 活细根的平均C:N:P质量比为450:11:1, 全球细根C库的总量是大气C库的5%以上; 与地上部分树木生物量相比, 细根的直径较小, 寿命相对较短, C:N较低, 导致它们的周转和分解速度较快, 这使其在估算年净初级生产力、养分循环和C分配中尤为重要。Gordon和Jackson(2000)综合前人的数据, 发现细根养分含量与细根直径负相关, 直径 ≤ 2 mm的存活细根平均N和P含量为11.0和0.9 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 直径在2–5 mm的根系平均N和P含量为6.5和0.6 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$; 而且, 存活细根和死亡细根中平均N含量相同, 说明细根在死亡过程中养分转移量很低。利用北方森林研究中可用的根系养分数据, Yuan和Chen(2010)分析了根系N、P计量特征与环境因子的关系: 当所有数据混合在一起时, 根系N含量随着纬度升高而降低, 但是P含量保持

稳定; 根系N和P含量均随年平均气温和降水量的升高而降低。之后, Yuan等(2011)通过对不同径级植物细根的分析, 得出全球植物细根平均N和P含量为10.2和0.83 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 根系N和P含量随着根系径级的增大而降低, N:P升高。相较于存活根系, 死亡根系的C和P含量较低, N含量变化不大。所有径级的存活根系和死根的N:P随纬度升高呈现指数型下降, 而且不同温度带的细根N、P含量和N:P存在显著差异。马玉珠等(2015)对中国植物根系C、N和P数据的分析发现, 中国植物细根C、N、P含量的平均值为473.9、9.2和1.0 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N:P、C:N和C:P质量比分别为14.27、59.15和522.10; 粗根(直径 >2 mm)的C、N、P含量平均值为456.5、5.9和0.6 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, N:P、C:N和C:P质量比分别为11.67、121.98和957.27; 对于细根和粗根, C含量及N:P和C:N随纬度升高而降低, 而P含量随纬度升高而升高; 总体上土壤养分情况在很大程度上影响着根系的N和P含量。

必须指出, 上述研究是基于前人有限数据的整合分析, 而且不同研究中采样方法、根系分级、样本量等差异对结果的影响很难量化, 使得这些结果具有一定的不确定性。Li等(2010)利用从中国和俄罗斯西伯利亚地区按统一方法采集到的49个物种不同分级根系的元素含量实测数据, 证明了树木根系N和P含量与根系级别之间存在负相关关系, 即细根中养分含量高于主根, 而且毛细根的根尖部位N和P含量及N:P与叶片一致, 同时也发现根系N含量在不同温度带、P含量在不同分类群中均存在明显差异。

另外, 我国陆生植物在群落水平上, 细根N和P含量呈现随年平均气温和年降水量升高而下降的趋势(图1; Tang *et al.*, 2018)。近年来, 局部地区的研究结果在数值上存在较大的差异(表2), 说明研究区位置、物种、取样方法、研究区环境条件(温度、水分、养分)等均是影响根系N-P计量特征的因素。未来研究中, 根系采样方法的改进和提升, 可能会进一步明确全球植物根系N-P计量特征的格局。

2.3 其他器官氮磷计量特征

相较于叶片和根系, 关于植物其他器官N-P计量特征的研究相对较少, 仅限于一定的区域或某些植物类群。例如, de Frenne等(2011)对欧洲森林广泛分布的草本植物*Anemone nemorosa*种子养分计量特征的研究发现, 种子N含量和N:P随纬度(北纬)升高

表2 关于根系氮磷计量特征研究的文献及主要结果*
Table 2 Root nitrogen (N), phosphorus (P) concentration and N:P ratios from previous published researches*

研究区 Research area	物种/生态系统 Species/Ecosystem	根系类型 ¹⁾ Type of root ¹⁾	根系氮含量 (mg·g ⁻¹) Root N content	根系磷含量 (mg·g ⁻¹) Root P content	根系氮磷比 Root N:P ratio	数据来源 Data source	文献 Reference
全球 Global	多物种 Several species	$D \leq 2$ mm	11.7	1.1	10.6	前人253处采样 253 sampling sites from previous studies	Jackson <i>et al.</i> , 1997
		$D < 1$ mm, LR	11.1	0.77	18.4		
		$D < 1$ mm, DR	11.1	0.55	21.5		
全球 Global	多物种 Several species	$1 \leq D < 2$ mm, LR	9.9	0.85	14.3	前人527处采样 527 sampling sites from previous studies	Yuan <i>et al.</i> , 2011
		$1 \leq D < 2$ mm, DR	11.2	0.65	16.7		
		$2 \leq D < 5$ mm, LR	8.8	0.69	16.4		
		$2 \leq D < 5$ mm, DR	4.9	0.44	—		
		$D \geq 5$ mm, LR	5.7	0.34	23.6		
		$D \geq 5$ mm, DR	5.0	—	—		
		所有活根混合 All LR pooled	9.8	0.78	16.0		
		所有死根混合 All DR pooled	10.6	0.57	19.5		
青藏高原北部 Northern Qingzang Plateau	紫花针茅高山草甸 <i>Stipa purpurea</i> dominated dry alpine steppe	草本植物的根系 Root of herbaceous species	13.05	0.6	23.4	32个地点实测 32 sampling sites	Hong <i>et al.</i> , 2014
高加索山西北 Northwestern Caucasus Mountain	92种高山和亚高山植物种群 92 species growing in plant communities of the alpine and subalpine belts	草本植物的根系 Root of herbaceous species	13.0 (4.3–37.5)	—	—	1个地点实测 1 sampling site	Salpagarova <i>et al.</i> , 2014
中国西北河西走廊 Hexi Corridor, Northwest China	白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	主根和粗根混合 Taproot and coarse roots pooled	12.0 (6.5–16.7)	0.36 (0.5–0.16)	34.98 (19.97–58.26)	6个地点实测(4月) 6 sampling sites in April	Wang <i>et al.</i> , 2014
中国西北阿拉善荒漠 Alxa Desert of northwestern China	26种荒漠优势草本 26 dominant desert herb species	一年生草本的根系 Root of annual herbs	5.05	0.91	5.55	45个地点实测 45 sampling sites	He <i>et al.</i> , 2016a
		多年生草本的根系 Root of perennial herbs	6.07	0.94	6.46		
中国 China	森林、草地、湿地 Forest, grassland and wetland	$D \leq 2$ mm	0.92 (0.24–2.97)	0.10 (0.01–0.47)	9.2	前人68处采样 68 sampling sites from previous studies	Ma <i>et al.</i> , 2015
		$D > 2$ mm	0.59 (0.07–2.18)	0.06 (0.01–0.54)	9.83		
中国长白山 Changbai Mountain, China	森林 Forest	$D \leq 2$ mm	13.1	1.3	11.2	6个地点988实测数据 988 records from 6 sampling sites	Zhao <i>et al.</i> , 2016

表2 (续) Table 2 (Continued)

研究区 Research area	物种/生态系统 Species/Ecosystem	根系类型 ¹⁾ Type of root ¹⁾	根系氮含量 (mg·g ⁻¹) Root N content	根系磷含量 (mg·g ⁻¹) Root P content	根系氮磷比 Root N:P ratio	数据来源 Data source	文献 Reference
中国江西阳际峰国家级自然保护区 Yangjifeng Nature Reserve in Jiangxi, China	亚热带森林59种木本植物 Evergreen tree species	1级根(根尖部分-Pregitzer根序法) 1st order root (root tip according to Pregitzer's root order system)	13.97	0.82	17.5	1个地点实测数据 1 sampling site	Zhou <i>et al.</i> , 2020
	落叶 Deciduous	2级根(生长在1级根上的细根) 2nd order root (fine root the 1st order root)	17.14	1.12	17.99		
	常绿 Evergreen	3级根(生长在2级根上的细根) 3rd order root (fine root the 2nd order root)	12.01	0.73	16.8		
	落叶 Deciduous	4级根(生长在3级根上的细根) 4th order root (fine root the 3rd order root)	15.12	1.01	17.98		
	常绿 Evergreen	主根和侧根($D > 2$ mm) Coarse roots ($D > 2$ mm)	10.21	0.63	16.7		
	落叶 Deciduous		12.85	0.91	16.86		
	常绿 Evergreen		8.45	0.55	15.75		
	落叶 Deciduous		11.52	0.85	18.08		
	45种荒漠植物 45 desert species		8.44	0.47	18.03	44个样地实测数据 44 sampling plots	He MS <i>et al.</i> , 2019
	乔木 Tree		10.47	0.71	14.78		
中国内蒙古-青藏高原草地样带 Chinese grassland transect from Nei Mongol to the Qingzang Plateau, China	灌木 Shrub		7.99	0.85	9.38		
	草本 Herb		9.86	0.82	15.17		
	所有物种平均 All species averaged		16.72	0.76	23.47	中国草地样带132个样地实测数据 132 sampling plots in Chinese grassland transect	Fan <i>et al.</i> , 2014
	温带草原 Temperate steppe	全部根(未区分径级) All root (not distinguished D)	15.26	0.87	19.81		
	温带荒漠 Temperate desert		13.53	0.6	23.58		
	高寒草原 Alpine steppe		12.83	0.84	19.14		
	高寒草甸 Alpine meadow						

*括号中的数字表示波动范围(最小值-最大值)。1) D , 直径; DR, 死根; LR, 活根。
 * Numbers in the brackets indicate the ranges of the data (minimum-maximum). 1) D represents diameter of roots; DR, dead root; LR, live root.

而下降,这与叶片N和P计量特征的纬度格局一致(Reich & Oleksyn, 2004),但是种子的收获期影响其N和P计量特征。在木本植物中,树皮N和P含量比木质部高出5倍以上(Harmon *et al.*, 1986);心材的N和P含量低于边材,而且裸子植物边材和心材的N和P含量低于被子植物(Meerts, 2002)。中国西部地区荒漠植物红砂(*Reaumuria soongarica*)的茎和根的N含量低于叶片,但是P含量和N:P在不同器官间差异并不显著(He *et al.*, 2015)。在中国东部森林,木本植物茎干的N和P含量随着海拔的升高而降低,N:P升高,但是N:P幂函数关系没有发生变化(Zhao *et al.*, 2016)。Yan等(2016b)对中国东部12处森林335个木本植物物种当年生小枝(末端10–20 cm处的枝条)的叶片N:P幂函数关系进行研究,发现随着植物养分含量的增加,低纬度地区植物的小枝N和P含量增加速度比叶片快,而高纬度地区植物小枝N和P含量增加速度比叶片慢,这种从低纬度到高纬度的养分分配策略变化可以通过温度来控制。Tang等(2018)发现在群落水平上,我国陆生植物茎干N和P含量随年平均气温/年降水量升高呈现下降的趋势(图1)。尽管近些年来,在全球植物功能属性数据(TRY)库中已经有研究人员贡献了植物不同器官元素含量的数据(Kattge *et al.*, 2011),也有文献报道了相关的数据(Vayreda *et al.*, 2016),但总体上关于植物叶片和根系以外其他器官化学计量特征的研究依然很少,这也在很大程度上限制了我们对于植物根叶以外的器官化学计量的认识及其在生态模型中的应用(Chave *et al.*, 2009)。

3 施肥对植物生态化学计量特征的影响

通过施肥提高植物生产力是人类一直以来努力的目标,尤其是农业生态系统中施肥的成功经验,也促进了施肥在森林等生态系统中的应用。N和P是陆地和水生生态系统普遍存在的限制元素(Elser *et al.*, 1990, 2007)。通常认为温带地区生态系统(如北方森林、苔原带、温带落叶林、山区草地或灌木林等)N相对缺乏;而热带和亚热带地区,以及温带针阔叶混交林、针叶林、荒漠地区、地中海地区、萨瓦纳草原与灌丛等P相对缺乏(Vitousek *et al.*, 2010; Du *et al.*, 2020)。尽管传统观点认为由于固氮藻类等微生物的广泛存在,水生生态系统通常受到P的限制(Sterner & Elser, 2002),但基于不同生态系统N和

P添加实验的结果证实水生生态系统与陆生生态系统面临类似的N和P限制(Elser *et al.*, 2007)。人类活动导致大量氮氧化物进入大气,之后通过干沉降和湿沉降的形式,再次进入陆地和水生生态系统,可能会改变这些生态系统固有的N和P的循环规律和过程,进而影响植物生长及生态系统的结构与功能(Galloway *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2012)。N沉降的生态效应是近几十年来全球变化生态学关注的热点问题(Vitousek *et al.*, 1997; Liu *et al.*, 2011)。研究人员常常通过施肥实验来模拟N沉降及其可能产生的生态系统N饱和或P限制问题(Wright & van Breemen, 1995; Du *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2019)。

全球N沉降模拟实验平台包括欧洲N饱和实验平台(NITREX)(Wright & van Breemen, 1995),美国哈佛森林实验(Harvard Forest)(Aber *et al.*, 1993),鼎湖山亚热带常绿阔叶林N添加实验(Mo *et al.*, 2008),中国森林养分添加实验(Nutrient Enrichment Experiments in China's Forests, NEECF)(Du *et al.*, 2013),鸡公山落叶阔叶混交林林冠模拟N沉降大型实验平台(Zhang *et al.*, 2017),以及其他养分添加实验(田地, 2017),关注了N添加对植物N和P计量特征的影响。综合这些实验的结果,可以发现N添加一般会提高土壤N的可利用性,尤其是在N相对受限的温带森林中,N添加使得植物器官中N含量升高,在一定范围内促使生产力提高(图2; Aerts & Chapin III, 1999; Chen *et al.*, 2016; Yue *et al.*, 2017);但也有可能打破植物器官原有的元素间的计量比,导致元素关系失衡,不利于植物生长,这种情况多出现在长期施N实验或N元素相对充足的热带森林(Mohren *et al.*, 1986; Högberg *et al.*, 2006; Peñuelas *et al.*, 2013; Carnicer *et al.*, 2015)。P添加相应地会提高P的可利用性,使得植物P含量升高,N:P下降(图2; Yuan & Chen, 2015)。

由于不同研究地点的特殊性,以及不同实验处理之间的差异性,对这些实验结果的分析常常不具可比性。Sardans等(2012)整合分析了N沉降和N施肥对植物C、N和P计量特征的影响,发现陆生生态系统中植物和土壤的C:N多呈现下降趋势,而N:P升高,尤其是新鲜叶片和凋落物叶片的C:N和N:P呈更显著趋势。Sistla等(2015)对81篇文献中的397项研究进行综述发现:施N降低了海洋和淡水生态系统中植物的C:N和C:P,以及水生生态系统中的N:P,在陆生

图2 植物叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)计量特征对N和P添加的响应(改自Yuan和Chen (2015))。圆圈表示自然环境中的样本, 灰色和绿色分别表示ln(响应比)与0差异不显著($p > 0.05$)和差异显著($p \leq 0.05$); 三角形表示控制环境中的样本, 灰色和红色分别表示ln(响应比)与0差异不显著($p > 0.05$)和差异显著($p \leq 0.05$)。误差线显示的是平均值的95%置信区间。括号外和括号内的数字分别代表自然环境和控制环境中的样本量。

Fig. 2 Natural log response ratios of plant carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and their stoichiometric ratios to N and P additions, respectively (replotted based on Yuan & Chen (2015)). Circles are for results in natural environments with grey and green representing insignificant ($p > 0.05$) and significant ($p \leq 0.05$) difference between the log response ratio and zero, respectively. Triangles are for results in controlled environments with grey and red representing insignificant ($p > 0.05$) and significant ($p \leq 0.05$) difference between the log response ratio and zero, respectively. Error bars are the 95% confidence intervals for the mean. The numbers out- and inside parentheses represent the numbers of observations for experiments in natural and controlled environments, respectively.

生态系统中也呈现类似的变化趋势(即N:P呈现下降趋势但不显著), 这些结果与Sardans等(2012)的结论存在部分差异。Tian等(2018a)整合分析了中国施N实验对森林植物器官N和P计量特征的影响, 包括 $0-480 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 不同剂量的N添加。这些实验中绝大部分N添加水平超过了实际N沉降水平, 而且多关注幼苗或林下植物叶片的N和P计量特征, 结果显示不同生活型植物和植物不同器官的N和P计量特征(包括N和P含量、N:P及N-P幂函数关系)呈现差异较大的变化趋势。类似地, 全球其他区域森林生态系统和草地生态系统多个植物器官N和P计量特征对施N的响应结果也存在差异(Ostertag, 2010; Mayor *et al.*, 2014; Sardans *et al.*, 2017)。总体上, 施N对草本植物和林下植物N和P计量特征的影响更加显著(Tian *et al.*, 2017; Zhan *et al.*, 2017); 衰老叶片、茎、根系N和P含量对施N的响应很可能比新鲜叶片更敏感(Schreeg *et al.*, 2014)。

结合外在环境条件和内在生理机制进行综合分析, 可以概括为如下结论: 自然生态系统中植物器官N和P计量特征对施N的差异性响应与生态系统原本的养分可利用性、N和P限制状况以及物种的化学计量内稳性有关(Sistla & Schimel, 2012; Yu *et al.*, 2015; Yue *et al.*, 2017)。例如, 在热带低地森林, 施N没有改变叶片N含量, 但是施P会提高叶片P含量,

降低N:P (Mayor *et al.*, 2014), 这很可能与热带森林生态系统普遍受P限制的特点有关(Deng *et al.*, 2017)。对比不同生活型植物, 在养分相对贫瘠的生境中生长的常绿物种对施肥的响应可能较低(Aerts & Chapin III, 1999), 这可能与常绿植物生态化学计量内稳性, 即在环境条件变化的情况下植物维持其内在元素含量及化学计量关系的能力(Sistla *et al.*, 2015)较高有关。但是, 目前我们对不同物种或不同生活型植物的化学计量内稳性及其如何调控化学计量特征的认识还十分不足。而且, 与叶片相比较, 我们对植物其他器官化学计量特征对N添加响应的关注相对较少。

在室内实验平台上通过调控营养液供给水平, 研究模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)器官N和P计量特征对施N的响应, 可以避免自然生态系统中N和P限制以及物种间化学计量内稳性差异很难判断和量化的问题。北京大学方精云团队在NEECF平台的基础上(Du *et al.*, 2013), 搭建了在不同N和P添加水平下连续种植多代拟南芥的室内实验平台。种植13代的拟南芥的结果显示: 随着N添加水平的升高, 拟南芥器官内N含量呈现先增加后趋于稳定的趋势, P含量呈现先下降后趋于稳定不变的趋势, 且这种交互影响在拟南芥不同生育期和不同器官间存在明显差异(Yan *et al.*, 2015, 2016a, 2018, 2019;

严正兵, 2017)。对拟南芥化学计量特征的研究结果验证了自然生态系统中的一些结论, 但是长期施N是否会影响植物生态化学计量特征的遗传发育信号, 使植物带有化学计量方面的“记忆特征”, 还有待进一步的验证。

4 植物生态化学计量学的主要理论和假说

植物生态化学计量学主要研究植物体内元素含量和组成及其随生物和非生物因子变化而变化的规律, 目前已有多个理论、观点和假说被提出用来刻画植物生态化学计量学特征。概括而言, 这些理论、观点和假说主要可以分为以下几个方面: (1)功能关联假说, 即刻画化学计量特征与植物生长功能关系的假说, 包含生长速率假说(Sterner & Elser, 2002), N:P阈值假说(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell, 2004), N-P计量关系的幂指数法则(Niklas *et al.*, 2005; Reich *et al.*, 2010), 生产力-养分分配假说和生产力-叶片寿命假说(Tang *et al.*, 2018); (2)环境关联假说或理论, 即刻画化学计量特征与环境因子之间关系的多种假说, 包含化学计量内稳性理论(Sterner & Elser, 2002), 限制元素稳定性假说(Han *et al.*, 2011), 叶片养分含量稳定假说(Tang *et al.*, 2018), 温度-生物地球化学假说(Reich & Oleksyn, 2004)和

温度-植物生理假说(Reich & Oleksyn, 2004), 土壤基质年龄假说(Reich & Oleksyn, 2004)和相对重吸收假说(Han *et al.*, 2013); (3)进化关联假说, 即刻画化学计量特征与植物进化历史关系的假说, 包含物种组成假说(Reich & Oleksyn, 2004), 常绿-落叶假说(Reich & Oleksyn, 2004), 生物地球化学生态位假说(Peñuelas *et al.*, 2008, 2019)(图3; 框1)。下面将围绕这些观点、假说或理论进行阐述。

4.1 功能关联假说

4.1.1 生长速率假说

生长速率假说认为生物体的生长速率与C、N、P计量特征密切相关: 随着生长速率的增加, 植物体内的N:P和C:P呈现降低的趋势, 而P含量呈现增加的趋势(Sterner & Elser, 2002; Niklas & Cobb, 2005; 图4A、4B)。该假说的核心基础在于生物体的生长速率的快慢取决于核酸类物质的含量, 而P是核酸类物质的重要组成部分(Sterner & Elser, 2002)。生长速率假说早期在浮游动物、节肢动物和细菌研究中得到了广泛验证(Elser, 2000, 2006; Hessen *et al.*, 2007), 但后来在高等植物中的应用并没有一致的结论。部分研究证明了生长速率假说在高等植物中的适用性(Niklas & Cobb, 2005; Elser *et al.*, 2010), 但也有研究认为生长速率假说的适用性需要考虑养

图3 植物生态化学计量学的主要理论和假说。这些理论和假说主要包含3类: (1)功能关联假说(蓝色标注), (2)环境关联理论和假说(棕色标注), (3)进化关联假说(绿色标注)。图中卡通图和谱系树图于2020年12月10日引自Google图片网站。

Fig. 3 Main theories and hypotheses in plant stoichiometry. Three categories are included: (1) function-associated hypotheses (annotated in blue), (2) environment-associated hypotheses (annotated in brown), and (3) evolution-associated hypotheses (annotated in green). The cartoon graphs and phylogenetic tree graph are cited from the google image website (<https://www.google.com/imghp?hl=en>) in December 10, 2020.

框1 植物生态化学计量主要理论和假说概述

1 功能关联假说

描述化学计量特征与植物生长功能的关联, 主要包括:

- (1) **生长速率假说(Growth Rate Hypothesis)** (Sterner & Elser, 2002): 随生长速率增加, 植物N:P和C:P呈降低趋势, 而P含量呈增加趋势。该假说有助于理解植物生长速率的调控机制, 但受其他因素调控的影响, 在高等植物中并不完全适用。
- (2) **N:P阈值假说(N:P Threshold Hypothesis)** (Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell, 2004): 存在特定N:P阈值来判定植物养分限制状况。该假说为判定植物养分限制类型提供了简易的手段, 但存在很大的不确定性。
- (3) **N-P计量关系的幂指数法则(Power Law of Leaf N-P Scaling)** (Niklas *et al.*, 2005; Reich *et al.*, 2010): N、P含量存在幂函数计量关系, 该法则有助于了解植物N、P含量的耦合关系, 但其幂指数随生物和非生物因子的变化而变化。
- (4) **生产力-养分分配假说(Productivity-Nutrient Allocation Hypothesis)** (Tang *et al.*, 2018): 群落水平的植被生产力和叶片养分含量间的关系受器官间养分含量的调控, 且在不同生活型间存在差异。
- (5) **生产力-叶片寿命假说(Productivity-Leaf Lifespan Hypothesis)** (Tang *et al.*, 2018): 群落水平的植被生产力和叶片养分含量关系受叶片寿命的调控, 在落叶植物和常绿植物间存在差异。假说(4)和(5)有助于理解植被生产力的调控机制和群落组成的维持机制。

2 环境关联理论和假说

刻画植物生态化学计量特征与环境因子的关系, 主要包括:

- (1) **化学计量内稳性理论(Stoichiometric Homeostasis Theory)** (Sterner & Elser, 2002): 植物在变化的环境中具有保持体内养分组成相对稳定的能力。该假说有助于理解植物对外界环境的适应能力。
  - (2) **限制元素稳定性假说(Stability of Limiting Elements Hypothesis)** (Han *et al.*, 2011): 由于生理和养分平衡的制约, 限制性更大的元素在植物体内的含量具有较高的稳定性, 其对环境变化的响应也较为平稳。
  - (3) **叶片养分含量稳定假说(Stable Leaf Nutrient Content Hypothesis)** (Tang *et al.*, 2018): 叶片养分含量相比根、茎养分含量更稳定, 对外界环境条件的响应程度更低; 说明叶片以外的其他器官也许能更准确地用于判定植物养分限制状况。
  - (4) **温度-生物地球化学假说(Temperature-Biogeochemistry Hypothesis)** (Reich & Oleksyn, 2004): 温度影响着土壤微生物的活性, 从而影响着土壤N和P的可利用性, 改变植物叶片N、P计量特征。
  - (5) **温度-植物生理假说(Temperature-Plant Physiology Hypothesis)** (Reich & Oleksyn, 2004): 植物生长代谢速率受温度调控, 低温条件下植物需要更高的N和P含量, 以补偿生理效率的降低。
  - (6) **土壤基质年龄假说(Soil Substrate Age Hypothesis)** (Reich & Oleksyn, 2004): 土壤发育年龄影响土壤母质的养分供给能力, 进而影响植物养分计量特征。
- 假说(4)、(5)和(6)在解释植物化学计量的纬度格局的调控机制中适用, 但也存在不确定性。
- (7) **相对重吸收假说(Relative Resorption Hypothesis)** (Han *et al.*, 2013): 植物在落叶前倾向于吸收更多比例的限制性元素, N、P的相对重吸收效率与养分限制类型密切相关, 当N重吸收效率大于P重吸收效率时, 指示该植物可能为N限制, 反之亦然。该假说有助于理解植物的养分利用和循环过程, 判定养分限制类型。

3 进化关联假说

描述化学计量特征与植物进化历史的关系, 主要包括:

- (1) **物种组成假说(Species Composition Hypothesis)** (Reich & Oleksyn, 2004): 物种或生活型组成的差异影响植物叶片化学计量特征的生物地理格局。
  - (2) **常绿-落叶假说(Evergreen-Deciduous Hypothesis)** (Reich & Oleksyn, 2004): 常绿植物和落叶植物因叶片寿命的差异, 导致其养分含量存在差异, 使得常绿植物分布广泛的热带和高纬度高海拔地区, 植物叶片养分含量较低。
  - (3) **生物地球化学生态位假说(Biogeochemical Niche Hypothesis)** (Peñuelas *et al.*, 2008, 2019): 植物需要特定元素组成来维持自身的生长, 不同物种在多种元素含量的高维空间里占据不同的位置和大小, 即化学计量特征的生态位不同。
- 上述三类假说广泛适用于植物生态化学计量特征的大尺度格局研究中, 有助于理解群落构建和维持机制。

图4 菟葵和拟南芥的叶片磷含量和氮磷质量比与生长速率的关系。A, B, 改自Niklas和Cobb (2005)。C, D, 数据来自严正兵 (2017)拟南芥控制实验数据。

Fig. 4 Bivariate plots of lg-transformed data for growth rates vs leaf phosphorus (P) content and N:P, respectively, of *Eranthis hyemalis* and *Arabidopsis thaliana*. A and B are replotted based on Niklas & Cobb (2005). C and D are plotted based on data from Yan's nutrient enrichment manipulation experiment on *A. thaliana* (Yan, 2017).

分限制类型(Ågren, 2004, 2008; Yu *et al.*, 2012; Yan *et al.*, 2015)。也就是说, 在N限制的条件下, 生长速率和N:P呈现正相关关系, 不符合生长速率假说; 而在P限制的条件下, 生长速率和N:P呈现负相关关系, 符合生长速率假说(Ågren, 2004, 2008)。这可能是因为养分限制条件下, N和P在植物组织中存在奢侈吸收的情形, 并不完全被用于生长代谢活动, 使得N:P与生长速率的关系变得模糊。

基于模式植物拟南芥的室内施肥实验的结果表明, 生长速率假说在拟南芥中的适用性与养分限制类型有关(Yan *et al.*, 2015)。随着叶片N:P的增加, 拟南芥的生长速率呈现先增加后降低的单峰趋势, 说明当植物受N限制时, 生长速率和N:P呈现正相关关系; 当植物受P限制时, 生长速率和N:P呈现负相关关系(Yan *et al.*, 2015; 图4C、4D)。此外, 也有研究表明, 植物生长速率与蛋白质:RNA含量比值、DNA:RNA含量比值密切相关, 而与N:P的关系较弱(Matzek & Vitousek, 2009; Reef *et al.*, 2010; Loladze & Elser, 2011)。

4.1.2 N:P阈值假说

N:P阈值假说认为存在特定的N:P阈值来判定植物生长的养分限制状况。Koerselman和Meuleman (1996)提出植物N:P < 14时, 植物生长倾向于受到N

限制; 植物N:P > 16时, 植物生长倾向于受到P限制; 植物N:P处于14和16之间时, 植物生长可能受到N和P的共同限制, 或不受它们的限制(图5A)。后来, Güsewell (2004)通过综合更多的施肥实验数据, 提出N:P < 10和N:P > 20更适用于判定N和P的养分限制类型。这两种阈值判定标准在提出时, 认为只适用于判定群落水平的养分限制类型, 但后来的研究将该阈值广泛用于判定包含群落和物种水平的植物养分限制类型(Elser *et al.*, 2010; Sardans *et al.*, 2012)。

同时, 越来越多的研究正在质疑N:P阈值在判定养分限制的普适性(Aerts & Chapin III, 1999; Drenovsky & Richards, 2004; Craine *et al.*, 2008)。例如, Han等(2013)认为不同的功能群植物N或P限制的临界N:P值可能不同; 对于常绿针叶林、豆科植物和草本植物, 该临界值分别为10、8-9和12。总体而言, 在植物养分含量充足时, 植物N:P阈值很可能错误地指示植物生长受到养分限制; 当植物养分含量贫瘠时, N:P阈值很可能错误地指示植物生长不受养分限制。例如, 假设植物N和P含量分别为30和4 mg·g⁻¹, 且该N含量已经高于植物N含量充足的阈值, 而根据N:P阈值假说却得出该植物受到N限制(N:P = 7.5 < 14或10)。同样地, 假定植物N和P含量

图5 植物N:P阈值假说的提出和再评估。**A**, Koerselman和Meuleman (1996)提出N:P的14和16阈值可以作为养分限制类型的判断标准, 改自Koerselman和Meuleman (1996)。**B**, Yan等(2017)参照Koerselman和Meuleman (1996)的数据分析方法, 并扩充样本量来评估N:P阈值适用性的情形, 改自Yan等(2017)。**A**和**B**中养分限制类型是基于野外施肥实验结果判断的, 每个点为单个野外控制实验站点数据。

Fig. 5 Original proposition and re-evaluation of the N:P Threshold Hypothesis. **A**, The N:P threshold values of 14 and 16 as the judgement standard for N and P limitations proposed by Koerselman & Meuleman (1996), redrawn from Koerselman & Meuleman (1996). **B**, Re-evaluation of the N:P Threshold Hypothesis by Yan *et al.* (2017) with a larger dataset following the same statistic method as Koerselman & Meuleman (1996), redrawn from Yan *et al.* (2017). Nutrient limitation here is judged by results of field nutrient fertilization experiments. Each point indicates a field experiment site.

分别为15和 $0.60 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 且该N含量显著低于植物N含量贫瘠的阈值, 而根据N:P阈值假说却得出该植物不受N限制($\text{N:P} > 16$ 或 20)。通过重新整合野外施肥实验数据以及随机数抽样模拟方法, Yan等(2017)证实了N:P阈值假说在判定养分限制类型时存在失真风险, 且14/16阈值假说的失真风险显著高于10/20阈值假说的失真风险(图5B)。

4.1.3 N-P计量关系的幂指数法则

N和P作为植物体内最重要的两种矿质营养元素, 因其功能上的紧密联系, 它们的含量通常存在幂函数的计量关系($N = \beta P^\alpha$, α 和 β 为常数)(Niklas *et al.*, 2005; Reich *et al.*, 2010)。通常情况下, $\alpha < 1$, 表明P含量的变化速率快于N含量的变化速率。关于 α 是否恒定是研究该幂指数法则的核心问题。零星的研究结果显示 α 存在波动, 例如1.0 (McGroddy *et al.*, 2004), $2/3$ (Wright *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2005), 0.70 (Reich & Oleksyn, 2004)和0.78 (Zhao *et al.*, 2016)。后来, Niklas等发现木本植物和草本植物叶片N-P计量关系的 α 分别趋于 $2/3$ 和 $3/4$ (Niklas & Cobb, 2005; Niklas, 2006)。基于中国东部13处森林木本植物的叶片N和P含量数据分析, 发现 α 存在较大的波动, 其范围为0.57–1.42 (Chen *et al.*, 2013)。尽管如此, 通过整合TRY中叶片N和P含量数据, Reich等(2010)得出 α 在全球总体程度和不同的功能群间均接近 $2/3$, 由此提出: 植物N和P含量服从相对恒定的幂指数法则; 以往研究得出的 α 存在变异, 可能是因为样

本量不足而导致的。

然而, 最近N-P幂函数关系的大尺度格局分析和控制实验研究表明 α 存在显著变化。基于更为庞大的全球叶片N和P含量数据量(12 055条记录), Tian等(2018b)对 $2/3$ 幂指数法则提出了质疑, 并揭示 α 在不同站点、纬度带、区域和功能群间均存在较大变异(图6A); 该变异可能受植物生长速率、土壤N或P的可利用性、叶片寿命、气候等因素的调控。基于拟南芥的N和P施肥实验也表明N-P幂函数关系受到N和P养分供应状况的调控(Yan *et al.*, 2018)。就同一施肥类型不同施肥水平而言, 随着N (或P)添加水平的升高, 叶片N-P幂函数关系指数明显降低(或上升)(Yan *et al.*, 2018; 图6B、6C); 就不同施肥类型而言, N添加处理下的 α 显著高于P添加处理(Yan *et al.*, 2018)。这些结果得到了来自青藏高原针对草甸植物长期N和P添加实验结果的验证(Zhang JJ *et al.*, 2018)。

4.1.4 生产力-养分分配假说和生产力-叶片寿命假说

植物的物质生产是生态系统固C的主要途径, 而根、茎和叶是植物物质生产的主要器官, 它们的养分含量和分配与植被生产力的关系是生态学研究的重要问题(Chapin III *et al.*, 2011)。基于中国群落水平各器官的养分含量和生物量数据, Tang等(2018)探究了中国生态系统尺度植被生产力与植物生态化学计量之间的关系, 发现生态系统总初级生产力与

叶片N和P含量均呈正相关关系(图7),但在不同生态系统类型中,总初级生产力与叶片N和P含量之间的关系取决于器官间养分分配策略及优势树种的叶片寿命,并由此提出了生产力-养分分配假说和生产力-叶片寿命假说。

生产力-养分分配假说认为植被初级生产力和叶片养分含量的关系在森林生态系统中较弱,其次是灌丛生态系统,而在草地生态系统中最强(Tang *et al.*, 2018),因为植物的光合作用主要取决于叶片养分含量,而森林和灌丛的根、茎生物量分配比例较高,因而影响了植被生产力和叶片养分含量的关系(Sardans & Peñuelas, 2013)。

生产力-叶片寿命假说认为植被生产力和叶片养分含量的关系在落叶植物中较高,而在常绿植物中较弱(Tang *et al.*, 2018)。这是因为常绿植物叶片寿

命较长,能够利用相对少量的叶片养分进行较长时间的光合作用,而落叶植物叶片寿命较短,叶片养分含量在短生长季内决定了植被生产力的大小(Reich *et al.*, 1994, 1995)。目前关于生产力-养分分配假说、生产力-叶片寿命假说是否在全球尺度上适用仍需要进一步研究。

4.2 环境关联理论和假说

4.2.1 化学计量内稳性理论

化学计量内稳性理论认为生物在变化的养分环境中具有保持体内养分组成相对稳定的能力(图8; Sterner & Elser, 2002)。内稳性的大小一般用 $Y = aX^{1/H}$ 方程中的 H 表征,其中 X 指环境中的元素计量比, Y 为生物体内的元素计量比, H 越大表征内稳性越强。化学计量内稳性理论的早期研究多集中在浮游藻类、真菌、动物和细菌等类群(Koojiman, 1995;

图6 叶片N-P幂函数关系在全球尺度、站点尺度和施肥控制实验的规律。A, 改自Tian等(2018b), 说明叶片N-P幂函数关系在站点尺度存在很大变异。B, C, 改自Yan等(2018), 说明拟南芥叶片N-P幂函数关系受到N或P添加的影响。

Fig. 6 Leaf N-P scaling relationship at global level, site level and nutrient fertilization experimental level. A, Replotted based on Tian *et al.* (2018b), showing the significant variation of leaf N-P scaling relationship at site levels. B, C, Replotted based on Yan *et al.* (2018), indicating the effects of N and P fertilizations on leaf N-P scaling relationship of *Arabidopsis thaliana*.

图7 生态系统总初级生产力(GPP)与叶片氮和磷含量的关系。数据来自Tang等(2018)。

Fig. 7 Relationship between ecosystem gross primary productivity (GPP) and leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) content, respectively. This figure is replotted using data from Tang *et al.* (2018).

图8 化学计量内稳性理论的示意图。A, 生物体中的元素比率随环境中元素比率的变化呈现协同变化, 无内稳性。B, 生物体中的元素比率随环境中元素比率的变化而不变, 呈现出严格的内稳性。图引自Stern和Elser (2002)。

Fig. 8 Schematic diagram of Stoichiometric Homeostasis Theory. A shows the coordinated variation of organism vs environment nutrient ratios (i.e. no stoichiometric homeostasis). B shows that organism nutrient ratios keep stable with the changing environment nutrient ratios (i.e. strict stoichiometric homeostasis). This figure is replotted from Sterner & Elser (2002).

Makino *et al.*, 2003; Karimi & Folt, 2006), 而高等植物化学计量内稳性的研究在近些年才开始兴起。

植物化学计量内稳性的高低受到植物物种、器官、生育时期及植物总体养分含量状况等因素的影响。在物种水平, N和P含量较高、N:P较低的物种内稳性通常较低, 反之内稳性较高(Yu *et al.*, 2011); 内稳性高的物种一般在群落中具有较高的优势度和稳定性, 且内稳性高的生态系统具有较高的生产力和稳定性(Yu *et al.*, 2010, 2015)。在植物器官水平, 幼嫩叶片相比茎、根和衰老叶片, 具有更强的内稳性。这是因为幼嫩叶片的生理功能和养分需求较为重要, 植物需要通过重吸收过程或其他器官的养分转移来保持叶片尽量维持相对恒定的养分组成(Lambers *et al.*, 2008; Schreeg *et al.*, 2014)。同时, 基于拟南芥的施肥实验发现, 同一生育期的繁殖器官相比其他器官具有较强的内稳性(Yan *et al.*, 2016a), 这可能是因为繁殖器官作为代谢活跃的生长中心需要更高的养分含量和更稳定的养分组成, 以促进幼苗生长和植物繁殖(Güsewell, 2004)。在植物的不同生育期, 幼嫩组织和衰老组织的内稳性差异通常与元素的类型有关, 对于在植物组织体内移动性较强的元素(如C、N、P、K), 幼嫩组织具有较强的内稳性(Han *et al.*, 2013; Schreeg *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2016a)。在不同的生长发育阶段, 不同元素的内稳性可能反映了相应阶段的营养元素限制情况, 如在莧(*Amaranthus mangostanus*)的苗期, N的内稳性高于P, 而开花期则相反, 表明该植物在营养生长阶段更容易受N限制, 而在繁殖生长阶段则相对受P的

限制(Peng *et al.*, 2016); 对于在植物组织体内移动性较弱的元素(如Ca), 衰老组织具有较强的内稳性(Güsewell, 2004; Yan *et al.*, 2018)。上述结果说明营养器官和衰老组织的养分组成对移动性较强的营养元素在环境中的变异具有较强的指示作用, 而对移动性较弱的营养元素具有较弱的环境指示作用(Vergutz *et al.*, 2012; Schreeg *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2016a, 2018)。

4.2.2 限制元素稳定性假说

限制元素稳定性假说认为, 由于生理和养分平衡的制约, 限制元素在植物体内的含量具有相对稳定性, 其对环境变化的响应较为稳定(Han *et al.*, 2011)。通过整合分析中国植物11种矿质元素(N、P、K、Ca、Mg、S、Fe、Mn、Al、Si、Na)含量的变异, Han等(2011)提出了该假说, 发现那些植物需求高但经常受限制的营养元素, 通常具有较低的变异系数和较高的稳定性(图9)。土壤肥力和全球化肥使用量等数据印证了该假说。这也符合化学计量内稳性理论: 植物为了维持自身功能的平衡, 对于自身的养分组成做出选择性的调整, 尽量减少重要且相对受限的元素含量的波动, 维持重要器官的养分组成相对稳定(Schreeg *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2016a)。该假说系统地解释了大尺度环境梯度中植物所受的基本生态化学计量(养分平衡)的限制, 为植物营养生态学研究提供了一种新方法。

限制元素稳定性假说已经在物种、种群和群落尺度都得到了广泛验证。基于拟南芥的施肥实验, Yan等(2018)发现该假说在拟南芥中也同样适用, 叶

图9 限制性元素假说提出的数据分析图。改自Han等(2011)。

Fig. 9 Re-analysis of the original data of the Stability of Limiting Elements Hypothesis. This figure is replotted based on Han *et al.* (2011).

片C、N、P、K、Ca和Mg含量与它们的变异系数呈负相关关系。对巴西季雨林叶片化学元素计量特征进行研究发现, N和P含量相比其他元素(Mn、Cu、Zn、Fe、B等)含量在不同土壤条件、物种和植被类型中的变异较小, 符合该假说(Miatto & Batalha, 2016)。针对中国主要森林类型叶片和根系16种元素计量关系的研究发现, 叶片和根系中含量较高的元素变异较低, 证实了限制元素稳定性假说, 并发现多种元素的变异性主要受到植物类群, 而不是外界环境条件的影响(Zhao *et al.*, 2016)。

4.2.3 叶片养分含量稳定假说

叶片养分含量稳定假说认为, 叶片养分含量相比根和茎养分含量更稳定, 对外界环境条件的响应程度更低, 原因在于: 叶片的养分含量因其功能的重要性需要优先维持相对稳定, 根和茎为保证叶片中养分含量的相对稳定而对植物体内的养分含量起到调节作用, 故对外界环境的响应更为敏感(图10; Tang *et al.*, 2018)。

基于中国4 149个样地常见物种不同器官养分含量和生物量的野外调查取样, Tang等(2018)将不同器官(根、茎、叶)间的C、N、P含量通过生物量加权的方法, 研究了群落水平不同器官间养分含量的幂函数计量关系, 提出了该假说。个体和单个尺度上的内稳性研究也发现, 叶片作为植物生长较活跃的组织, 其生长代谢功能依赖于较稳定的养分组成, 因此在响应外界养分环境变化时, 相比根和茎而言表现出较高的内稳性(Schreeg *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2016a)。这些研究表明叶片养分含量假说在个体、物种和群落水平均得到了验证, 指示根和茎化

学计量特征能更加准确地反映植物养分组成对外界环境的响应, 具有更高的可塑性和敏感性, 而以往研究通过测定叶片养分含量来表征植物的养分限制可能存在较大的不确定性(Yan *et al.*, 2017)。需要注意的是, 虽然叶片养分含量稳定假说在分析中国所有样地水平的数据时是成立的, 但在分析局域尺度的小枝和叶片养分含量的幂函数关系时发现, 该关系的幂指数存在明显的纬度梯度: 中低纬度地区幂指数大于1, 说明小枝比叶片养分含量变化更为敏感, 而高纬度地区幂指数小于1, 说明叶片养分含量变化更为敏感(Yan *et al.*, 2016b)。因而, 大尺度的叶片养分含量稳定假说在站点和局域尺度的适用性仍需要进一步检验。

4.2.4 温度-生物地球化学假说和温度-植物生理假说

关于温度对植物生态化学计量特征的影响, 目前有两个对应的假说: (1)温度-生物地球化学假说, 认为温度影响着土壤微生物的活性, 从而影响着土壤N和P的矿化速率, 因此在低温条件下, 土壤N和P的可利用性较低, 导致植物叶片N和P含量偏低(Aerts & Chapin III, 1999; Reich & Oleksyn, 2004); (2)温度-植物生理假说, 认为植物的生长代谢速率受温度的调控, 在低温条件下, 植物的生理过程受到抑制, 为了补偿植物较低的生长代谢速率过程, 植物可能会启动相应的温度敏感调控机制, 来提高植物的N和P含量, 弥补酶效率和RNA合成效率降低的影响, 这也解释了高寒和高纬度生境的植物叶片具有较高N和P含量的现象(Weih & Karlsson, 2001; Reich & Oleksyn, 2004)。

图10 中国不同生物群区植物器官间氮(N)磷(P)含量的关系图。叶片氮磷含量相比茎和根氮磷含量的斜率均小于1, 说明叶片养分含量相比根、茎养分含量更稳定, 对外界环境条件的响应程度更低。该结果支持“叶片养分含量稳定假说”。改自Tang等(2018)。

Fig. 10 Scaling relationships of nitrogen (N) and phosphorus (P) content among different organs from different biomes in China. The scaling exponents from leaf vs stem and leaf nutrient vs root nutrient relationships are all below 1, suggesting that nutrient content in leaves relative to stems and roots is more stable and less sensitive to environmental changes. These results support the Stable Leaf Nutrient Content Hypothesis. This figure is replotted based on Tang *et al.* (2018).

对全球陆生植物N和P含量随温度的变化进行研究发现, 随着温度的增加, 叶片N和P含量呈现先增加后降低的趋势, 且拐点大概在5 °C左右, 推测5 °C以下主要是温度-生物地球化学假说占主导, 5 °C以上主要是温度-植物生理假说占主导(Reich & Oleksyn, 2004)。如果将青藏高原的植物叶片N含量数据加入Reich和Oleksyn (2004)的数据库中, 在5 °C以下, 叶片N含量随年平均气温升高而升高的趋势消失了, 间接否定了温度-生物地球化学假说(He *et al.*, 2006a)。他们认为, Reich和Oleksyn (2004)观察到的低温趋势可能是由于5 °C以下的的数据太少, 或搜集来的数据的采样方法和标准不统一所造成的。对中国北方温带灌丛C、N和P化学计量特征的

研究表明, 随着年平均气温的增加, 植物P含量呈降低趋势, 可能与P含量用来补偿低温导致的代谢速率降低有关, 符合温度-植物生理假说(Yang *et al.*, 2016)。

4.2.5 土壤基质年龄假说

土壤基质年龄假说认为土壤N和P含量在较年轻和老龄土壤中较低, 在年轻土壤中含量较高, 因此, 土壤年龄较老的热带地区, 淋溶较为严重, 肥力较低, 植物N和P含量在低纬度地区较低(Reich & Oleksyn, 2004)。此外, 高纬度地区的土壤较为年轻, 从母岩中释放P的能力较强, 而母岩中N含量较低; 热带地区土壤较为古老, 表面母质淋溶和风化较为严重, P从母岩中被释放出来的能力较弱, 土壤中P

含量较为缺乏(Walker & Syers, 1976; Vitousek *et al.*, 2010)。因此, 该假说认为, 高纬度地区土壤较为年轻, N:P较低, 通常为N限制; 而低纬度地区的土壤发育较为古老, N:P较高, 通常为P限制(Reich & Oleksyn, 2004; Elser *et al.*, 2007; Sardans *et al.*, 2012)。

4.2.6 相对重吸收假说

基于全球植物叶片N和P养分重吸收数据的整合分析, Han等(2013)提出了相对重吸收假说, 认为N重吸收效率(NRE)和P重吸收效率(PRE)的差值与成熟叶片的N:P存在负相关关系, 且存在 $NRE = PRE$ 的N:P临界值; 当N:P小于该临界值, $NRE > PRE$, 指示植物可能受到N限制; 当N:P大于该临界值, $NRE < PRE$, 指示植物可能受到P限制(图11)。分析该数据库中的所有物种发现, N:P的临界值大约为15; 尽管常绿落叶、落叶阔叶、针叶和固氮植物在 $NRE = PRE$ 时的N:P临界值不尽相同, 但都较好地符合了相对重吸收假说的规律(Han *et al.*, 2013)。针对苋和拟南芥的养分添加实验也都证明了相对重吸收假说的合理性, 但N:P临界值在这两种物种间存在差异(Yan *et al.*, 2015; Peng *et al.*, 2016)。

类似地, NRE:PRE也可以用来表征相对重吸收

图11 相对重吸收假说提出的数据分析图, 改自Han等(2013)。纵坐标为氮重吸收效率(NRE)与磷重吸收效率(PRE)的差值。①沙漠; ②热带雨林; ③亚热带森林; ④湿地; ⑤中国温带森林; ⑥温带森林; ⑦中国北方森林; ⑧草甸; ⑨北方森林; ⑩欧石南灌丛; ⑪高草草原。

Fig. 11 Diagram of Relative Resorption Hypothesis, replotted based on Han *et al.* (2013). The y-axis shows the relative resorption efficiency of nitrogen (N) and phosphorus (P) ($NRE - PRE$). ① desert; ② tropical forest; ③ subtropical forest; ④ wetland; ⑤ China temperate forest; ⑥ temperate forest; ⑦ China boreal forest; ⑧ meadow; ⑨ boreal forest; ⑩ heathland; ⑪ tallgrass prairie.

www.plant-ecology.com

效率。Reed等(2012)提出NRE:PRE随着纬度的升高而增加, 随着年平均气温升高和年降水量增加而降低, 预示着高纬度地区的植物倾向于N限制, 而低纬度地区的植物倾向于P限制。最近一项研究基于相对重吸收的思想, 用优势树种的NRE:PRE探究了生态系统尺度的养分限制(Du *et al.*, 2020)。当优势树种的 $NRE:PRE > 1$ (或 $\ln(NRE:PRE) > 0$)时, 指示生态系统处于N限制, 反之处于P限制; 基于NRE:PRE判定的养分限制类型和施肥实验得到的结论是一致的(Du *et al.*, 2020)。同时, 基于NRE:PRE的分析发现全球18%的自然生态系统受到N的限制, 43%的地区受到P的限制, 剩下39%受到N和P的共同限制或微弱限制。

4.3 进化关联假说

4.3.1 物种组成假说和常绿-落叶假说

物种组成假说认为物种或生活型组成差异影响植物叶片化学计量特征的生物地理格局(Reich & Oleksyn, 2004)。如果特定地区的优势物种或生活型本身具有较高的叶片养分含量, 那么该地区的植物叶片养分含量较高, 反之亦然。对中国草地植物C、N和P化学计量特征变异及其驱动因素的研究发现, 物种组成是最主要的驱动因素, 温度主要通过改变物种组成而间接影响化学计量特征的变异, 即支持物种组成假说(He *et al.*, 2006a)。分析中国陆生植物11种营养元素含量的生物地理格局, 发现这些元素含量的经纬度格局主要是由气候、土壤和植物功能群类型驱动的, 其中植物功能群类型起着最主要的作用, 间接证明了物种组成假说的合理性(Han *et al.*, 2011)。类似地, 研究中国主要森林群区植物叶片和根系16种营养元素含量的空间变异, 发现大部分变异主要归因于植物类群, 符合物种组成假说; 同时, 相比微量元素而言, 大量元素含量的变化范围较窄, 更容易受到植物类群的调控(Zhao *et al.*, 2016)。

在物种组成假说基础上, Reich和Oleksyn (2004)提出了常绿-落叶假说。该假说认为, 常绿植物的叶片寿命通常比落叶植物长, 而叶片寿命和叶片养分含量密切相关, 寿命较长的叶片通常含有较低的养分含量, 因此, 在常绿植物分布广泛的热带和高纬度高海拔地区, 植物叶片养分含量较低。常绿-落叶植物的组成比例不同进而驱动形成叶片N和P含量的生物地理格局, 常绿植物通常分布在热带地区和

高纬度的寒冷地区, 而落叶植物通常分布在中纬度地区, 这种地理分布差异使得全球尺度叶片N和P含量在最高温和最低温地区较低(Reich & Oleksyn, 2004)。研究中国东部地区叶片和小枝的养分计量关系发现, 叶片和小枝P含量的计量关系的纬度格局在很大程度上是由物种组成驱动的: 从低纬度地区的常绿阔叶植物到高纬度地区的落叶阔叶植物, 计量关系斜率的变化说明低纬度地区的常绿阔叶植物分配更多的P给小枝, 而高纬度地区的落叶阔叶植物分配更多的P给叶片, 这也间接支持了常绿-落叶假说(Yan *et al.*, 2016b)。

4.3.2 生物地球化学生态位假说

生物体需要特定数量和比例的营养元素来维持自身的生长, 不同物种因其功能和生活策略的差异, 具有不同的生化结构和特定的生理代谢过程, 因而具有不同的营养元素需求, 在多种元素含量的 n 维空间里占据不同的位置和大小, 即生物地球化学生态位假说(图12; Peñuelas *et al.*, 2008, 2019)。该假说的成立基于以下认知: (1)不同的物种应该具有不同的生物地球化学生态位, 并且这种生态位差异随着谱系距离和进化时间的增加而扩大; (2)同一地点共存的物种应该具有差异较大的生物地球化学生态位来减小竞争的压力; (3)生物地球化学生态位会随着环境的波动而适当改变, 以满足物种适应新环境的

竞争压力(Peñuelas *et al.*, 2019)。因此, 生物地球化学生态位的特征受到功能群、谱系距离、竞争强度和内稳性大小等综合因素的影响, 这些因素对生态系统功能具有一定的反馈作用, 最终成为生命和环境演化的驱动力。

已有研究已经证实了生物地球化学生态位假说的适用性(Sardans *et al.*, 2021)。例如, 对西班牙加泰罗尼亚地区森林植物元素组成和计量特征进行研究, 发现气候条件和分类群差异导致地中海炎热干旱地区的物种相比非地中海地区的物种具有较低的叶片N、P和K含量, 并表明生物地球化学生态位是物种长期适应生物和非生物因子的结果(Sardans & Peñuelas, 2014)。分析入侵物种和本地物种的生物地球化学生态位差异, 发现入侵物种对大量和微量元素具有更强的获取能力, 因而解释了外来物种成功入侵的原因(Peñuelas *et al.*, 2010)。探究不同群落组成(单作和混作)条件下的矮灌木和禾草的多元素特征, 发现不同的植物群落组成会影响物种的生物地球化学生态位(Urbina *et al.*, 2017)。对中国森林根系元素组成的分析也进一步证实了生物地球化学生态位假说: 群落水平的根系化学元素组成沿着环境梯度呈现系统性的变化, 受到大尺度环境条件的过滤, 尤其是土壤和气候因子的影响(Zhao *et al.*, 2018)。对中国东北地区樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)

图12 生物地球化学生态位假说示意图, 改自Peñuelas等(2019)。**A**, 共生植物在多种元素化学计量特征的双主成分上所呈现的生物地球化学生态位。**B**, 干旱实验处理下共生植物的生物地球化学生态位的偏移。图中不同颜色组成的单个椭圆形表示某个特定的生物地球化学生态位。

Fig. 12 Diagram of Biogeochemical Niche Hypothesis, modified from Peñuelas *et al.* (2019). **A** shows biogeochemical niche segregation of multi-nutrients among coexisting plant species based on the principal component analysis. **B** shows the shift in biogeochemical niche among coexisting plant species in a drought experiment. Ellipses in different colours show specific biogeochemical niches.

沿环境梯度变化的化学计量特征进行研究,发现同一物种的化学计量特征变异随着干旱程度的增加、土壤养分可利用性的减少而降低,说明樟子松的生物地球化学生态位随着环境胁迫的增加而改变(He P *et al.*, 2019)。尽管如此,生物地球化学生态位假说如何与群落结构、生物多样性以及生态系统功能相联系仍需在今后开展深入研究。

5 结论与展望

近30年来,植物生态化学计量学已成为生态学研究热点之一,尤其在中国得到了迅速发展。由于篇幅所限,本文在介绍植物生态化学计量发展简史的基础上,仅重点综述了当前化学计量学在以下3个方面的研究进展:(1)植物主要器官的化学计量特征及其驱动因素;(2)施肥对植物生态化学计量特征的影响;(3)植物生态化学计量的主要假说和理论。可以概括总结为如下结论:(1)植物生态化学计量学研究经历了思想萌芽期、假说奠基期和理论构建期3个发展阶段;(2)植物主要器官的化学计量特征呈现出显著的生物地理格局,这种格局是气候、土壤和植物功能群类型共同作用的结果;(3)养分变化显著改变了植物生态化学计量特征的平衡状态;(4)为解释植物生态化学计量特征及其变化的机制问题,一些学者相继提出与植物生长功能、环境因子和植物进化历史相关联的多种理论或假说。

尽管国内外已有大量关于植物生态化学计量特征及其驱动因素的研究,但仍然有一些重要的科学问题和方向需要进一步去探究。为加强植物生态化学计量特征及其相关内容的研究,我们提出以下10个未来应该重点关注的方面。

(1)就元素类型而言,当前植物生态化学计量学研究主要聚焦于C、N、P等元素,对于其他重要的营养元素(如K、Ca、Mg、Si、Fe、Na、Zn等)的化学计量特征的研究还十分缺乏。虽然已有少量研究报道了它们的大尺度格局,但关于它们变异的形成和驱动机制尚不明确。

(2)就器官类型而言,当前植物生态化学计量学研究仍聚焦在叶片,对于根系化学计量特征的研究虽陆续有较多报道,但对于茎和繁殖器官化学计量特征的规律知之甚少;并且,将植物视为一个整体,不同器官间化学计量之间的关联如何更缺乏认知。回答这些问题将有助于理解植物的养分分配

和利用策略,进一步了解植物对环境的响应和适应机制。

(3)从生态系统地上-地下关系的角度分析,土壤微生物-土壤养分-植物生态化学计量特征间的耦合关系是植物生态学和全球变化生态学中的一个热点问题,但不同土壤微生物在土壤-植物互作中发挥的功能尚不清晰。借助高通量测序等技术,探明土壤微生物关键种和群落的化学计量特征及其功能,对于理解土壤-植物生态化学计量特征变化规律和陆地生态系统C、N、P循环过程具有重要意义。

(4)光照条件如何影响植物叶片化学计量特征的大尺度格局尚不清楚。以往研究多采集生长季节的向阳叶片,分析其化学计量特征。事实上,对于高大乔木,我们很难采集到树冠顶层的叶片,只有依赖森林塔吊装置方能实现这一目标。这意味着,许多研究只能采集到冠层中部或下部的叶片,其生长状况受到了遮阴的影响。因而,今后研究需要更多地结合塔吊等装置,通过采集林冠间和林冠内部垂直结构的样品来分析光照条件对化学计量特征的影响。

(5)季节变化和叶片年龄如何塑造植物生态化学计量特征。以往研究多采集生长季节的成熟叶片来分析其化学计量特征,而对于叶片化学计量特征的季节动态研究甚少,同时叶片的发育阶段,即叶片年龄对化学计量特征的影响在不同物种间的差异亦不清楚。探究这些问题,有助于我们在更精细的时间尺度上分析植物的养分利用和限制状况,为回答植物动态生产力提供相关机制解释。

(6)关于个体-种群-群落-生态系统间化学计量特征的尺度推移的研究十分缺乏。从群落构建和维持、生态系统功能和动态等角度,我们需要分析更大空间尺度的植物生态化学计量特征规律以帮助了解植物养分循环过程对大尺度生态系统功能的调控作用。然而,当前绝大多数研究只停留在叶片尺度上,大多只是通过简单的生物量加权方法进行群落尺度的分析。今后,如何结合新型遥感技术手段和稳健的过程模型来帮助回答该问题是一个重要的研究方向。

(7)植物生态化学计量研究应该从描述性向机制性研究转变。当前许多化学计量研究仍是聚焦在不同器官化学计量特征及其影响因素方面。植物生态化学计量特征的本质是回答植物的养分吸收、利

用和循环过程以及植物的养分限制状况,这与许多生态系统功能密切相关。今后的研究应聚焦到化学计量特征与生态系统过程和功能的关联,回答养分状况对后者的调控作用。

(8)在全球变化背景下,仍需加强未来植物生态化学计量特征如何响应并调控陆地生态系统碳循环过程的研究。许多全球变化因子(如温度升高、CO₂浓度上升、氮沉降等)均会改变植物生态化学计量特征,影响植物的养分平衡状态,进而调节植物光合作用驱动陆地碳汇能力的动态变化。因此,在今后的地球系统模型中,如何定量刻画化学计量特征的动态变化对碳吸收利用过程的调控作用,需从机制厘清和模型优化的角度深入研究。

(9)化学计量在植物-动物间的耦合关系以及随食物网的级联效应中的应用属于前沿方向,研究尚处于起步阶段。研究该问题有助于理解养分元素在不同营养级间的循环过程,为从植物生态化学计量角度评估和预测更高营养级的养分吸收、利用和限制状况提供了新思路和新视角,有利于促进植物生态化学计量学在指导动植物生产中的应用,例如,“植物工厂”中的无土栽培,“草牧业”中牧草培育和牲畜的科学喂养等。

(10)验证和拓展植物生态化学计量学的现有假说和理论对于解释一系列生态学现象和过程具有重要意义。今后,除关注植物生态化学计量特征的实际应用研究外,还应加强其理论研究,促进植物生态化学计量学与生命科学(如生物化学、细胞生物学等)和地理学的交叉与融合。

参考文献

- Aber JD, Magill A, Boone R, Melillo JM, Steudler P (1993). Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the Harvard Forest, Massachusetts. *Ecological Applications*, 3, 156-166.
- Aerts R, Berendse F (1989). Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 77, 343-356.
- Aerts R, Chapin III FS (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.
- Ågren GI (1988). Ideal nutrient productivities and nutrient proportions in plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 11, 613-620.
- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs—Theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185-191.
- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 153-170.
- Ågren GI, Weih M (2012). Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 194, 944-952.
- Allen SE, Pearsall WH (1963). Leaf analysis and shoot production in *Phragmites*. *Oikos*, 14, 176-189.
- Aronsson A, Elowson S (1980). Effects of irrigation and fertilization on mineral nutrients in Scots pine needles. *Ecological Bulletins*, 32, 219-228.
- Boyd CE, Vickers DH (1971). Variation in the elemental content of *Eichhornia crassipes*. *Hydrobiologia*, 38, 409-414.
- Bradshaw AD, Chadwick MJ, Jowett D, Lodge RW, Snaydon RW (1960). Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species: Part III. Phosphate level. *Journal of Ecology*, 48, 631-637.
- Cai Q, Ding JX, Zhang ZL, Hu J, Wang QT, Yin MZ, Liu Q, Yin HJ (2019). Distribution patterns and driving factors of leaf C, N and P stoichiometry of coniferous species on the eastern Qinghai-Xizang Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 1048-1060. [蔡琴, 丁俊祥, 张子良, 胡君, 汪其同, 尹明珍, 刘庆, 尹华军 (2019). 青藏高原东缘主要针叶树种叶片碳氮磷化学计量分布格局及其驱动因素. 植物生态学报, 43, 1048-1060.]
- Carnicer J, Sardans J, Stefanescu C, Ubach A, Bartrons M, Asensio D, Peñuelas J (2015). Global biodiversity, stoichiometry and ecosystem function responses to human-induced C-N-P imbalances. *Journal of Plant Physiology*, 172, 82-91.
- Chapin III FS (1980a). Nutrient allocation and responses to defoliation in tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, 12, 553-563.
- Chapin III FS (1980b). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260.
- Chapin III FS, Kedrowski RA (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64, 376-391.
- Chapin III FS, Matson PA, Vitousek PM (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Chapin III FS, van Cleve K, Chapin MC (1979). Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of *Eriophorum vaginatum*. *Journal of Ecology*, 67, 169-189.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351-366.
- Chen H, Gurmessa GA, Zhang W, Zhu XM, Zheng MH, Mao QG, Zhang T, Mo JM (2016). Nitrogen saturation in humid tropical forests after 6 years of nitrogen and phosphorus addition: hypothesis testing. *Functional Ecology*, 30, 305-313.

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0331

- Chen YH, Han WX, Tang LY, Tang ZY, Fang JY (2013). Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 36, 178-184.
- Cheng B, Zhao YJ, Zhang WG, An SQ (2010). The research advances and prospect of ecological stoichiometry. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1628-1637. [程滨, 赵永军, 张文广, 安树青 (2010). 生态化学计量学研究进展. 生态学报, 30, 1628-1637.]
- Cooper LHN (1937). On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 22, 177-182.
- Craine JM, Morrow C, Stock WD (2008). Nutrient concentration ratios and co-limitation in South African grasslands. *New Phytologist*, 179, 829-836.
- de Frenne P, Kolb A, Graae BJ, Decocq G, Baltora S, de Schrijver A, Brunet J, Chabrierie O, Cousins SAO, Dhondt R, Diekmann M, Gruwez R, Heinken T, Hermy M, Liira J, Saguez R, Shevtsova A, Baskin CC, Verheyen K (2011). A latitudinal gradient in seed nutrients of the forest herb *Anemone nemorosa*. *Plant Biology*, 13, 493-501.
- Deng Q, Hui DF, Dennis S, Reddy KC (2017). Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 713-728.
- Drenovsky RE, Richards JH (2004). Critical N:P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 259, 59-69.
- Du EZ, Terrer C, Pellegrini AFA, Ahlström A, van Lissa CJ, Zhao X, Xia N, Wu XH, Jackson RB (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13, 221-226.
- Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013). NEECF: a project of nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428-435.
- Eckstein RL, Karlsson PS, Weih M (1999). Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, 143, 177-189.
- Elser J (2006). Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology. *The American Naturalist*, 168, S25-S35.
- Elser JJ (2000). Ecological stoichiometry: from sea to lake to land. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 393-394.
- 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.
- 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, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46, 674-684.
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010). Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186, 593-608.
- Elser JJ, Marzolf ER, Goldman CR (1990). Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 1468-1477.
- Evans JR (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 78, 9-19.
- Fan JW, Zhang LX, Zhang WY, Zhong HP (2014). Plant root N and P levels and their relationship to geographical and climate factors in a Chinese grassland transect. *Acta Prataculturae Sinica*, 23(5), 69-76. [樊江文, 张良侠, 张文彦, 钟华平 (2014). 中国草地样带植物根系N、P元素特征及其与地理气候因子的关系. 草业学报, 23(5), 69-76.]
- Fang JY (2000). Chemical element background and its distribution in arctic soils. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 20, 69-75. [方精云 (2000). 北极冻土的化学元素背景及其分布特征. 环境科学学报, 20, 69-75.]
- Fang JY, Liu SC (1999). Contents and distribution of chemical elements in arctic ice. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 19, 677-681. [方精云, 刘少创 (1999). 北极冰化学元素含量及其分布. 环境科学学报, 19, 677-681.]
- Fong P, Boyer KE, Zedler JB (1998). Developing an indicator of nutrient enrichment in coastal estuaries and lagoons using tissue nitrogen content of the opportunistic alga, *Enteromorpha intestinalis* (L. Link). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 231, 63-79.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vöosmarty CJ (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153-226.
- Geng Y, Ma WH, Wang L, Baumann F, Kühn P, Scholten T, He JS (2017). Linking above- and belowground traits to soil and climate variables: an integrated database on China's grassland species. *Ecology*, 98, 1471. DOI: 10.1002/ecy.1780.
- Gerloff GC, Krombholz PH (1966). Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnology and Oceanography*, 11, 529-537.
- Goldman JC, McCarthy JJ, Peavey DG (1979). Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279, 210-215.

- Gordon WS, Jackson RB (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81, 275-280.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243-266.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377-385.
- Han WX, Fang JY, Reich PB, Woodward FI, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788-796.
- Han WX, Tang LY, Chen YH, Fang JY (2013). Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLOS ONE*, 8, e83366. DOI: 10.1371/journal.pone.0083366.
- Hao Z, Kuang YW, Kang M (2015). Untangling the influence of phylogeny, soil and climate on leaf element concentrations in a biodiversity hotspot. *Functional Ecology*, 29, 165-176.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack Jr K, Cummins KW (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 133-302.
- Harper HJ, Daniel HA (1934). Chemical composition of certain aquatic plants. *Botanical Gazette*, 96, 186-189.
- Hassett RP, Cardinale B, Stabler LB, Elser JJ (1997). Ecological stoichiometry of N and P in pelagic ecosystems: comparison of lakes and oceans with emphasis on the zooplankton-phytoplankton interaction. *Limnology and Oceanography*, 42, 648-662.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Geng Z (2006a). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115-122.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2-6. [贺金生, 韩兴国 (2010). 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, 34, 2-6.]
- 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.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006b). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835-848.
- He MS, Luo Y, Peng QW, Yan ZB, Yang SQ, Li KH, Han WX (2019). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in the coarse roots of 45 desert plant species in relation to environmental factors across the deserts in Xinjiang. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 2603-2614. [何茂松, 罗艳, 彭庆文, 严正兵, 杨思琪, 李凯辉, 韩文轩 (2019). 新疆45种荒漠植物粗根碳、氮、磷计量特征及其与环境的关系. 生态学杂志, 38, 2603-2614.]
- He MZ, Dijkstra FA (2014). Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis. *New Phytologist*, 204, 924-931.
- He MZ, Dijkstra FA, Zhang K, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G (2014). Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability. *Scientific Reports*, 4, 6932. DOI: 10.1038/srep06932.
- He MZ, Dijkstra FA, Zhang K, Tan HJ, Zhao Y, Li X (2016a). Influence of life form, taxonomy, climate, and soil properties on shoot and root concentrations of 11 elements in herbaceous plants in a temperate desert. *Plant and Soil*, 398, 339-350.
- He MZ, Song X, Tian FP, Zhang K, Zhang ZS, Chen N, Li XR (2016b). Divergent variations in concentrations of chemical elements among shrub organs in a temperate desert. *Scientific Reports*, 6, 20124. DOI: 10.1038/srep20124.
- He MZ, Zhang K, Tan HJ, Hu R, Su JQ, Wang J, Huang L, Zhang YF, Li XR (2015). Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 5, 1494-1503.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, Li SG, Sack L, Yu GR (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.
- He NP, Liu CC, Piao SL, Sack L, Xu L, Luo YQ, He JS, Han XG, Zhou GS, Zhou XH, Lin Y, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, Li SG, Zhang JH, Yu GR (2019). Ecosystem traits linking functional traits to macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 200-210.
- He NP, Zhang JH, Liu CC, Xu L, Chen Z, Liu Y, Wang RL, Zhao N, Xu ZW, Tian J, Wang Q, Zhu JX, Li Y, Hou JH, Yu GR (2018). Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north-east transect of eastern China (NETEC). *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6359-6382. [何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 徐丽, 陈智, 刘远, 王瑞丽, 赵宁, 徐志伟, 田静, 王倩, 朱剑兴, 李颖, 侯继华, 于贵瑞 (2018). 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析. 生态学报, 38, 6359-6382.]
- He P, Fontana S, Sardans J, Peñuelas J, Gessler A, Schaub M, Rigling A, Li H, Jiang Y, Li MH (2019). The biogeochemical niche shifts of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* along an environmental gradient. *Environmental and*

- Experimental Botany*, 167, 103825. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2019.103825.
- Hessen DO, Jensen TC, Kyle M, Elser JJ (2007). RNA responses to N- and P-limitation: reciprocal regulation of stoichiometry and growth rate in *Brachionus*. *Functional Ecology*, 21, 956-962.
- Ho YB (1979a). Growth, chlorophyll and mineral nutrient studies on *Phalaris arundinacea* L. in three Scottish lochs. *Hydrobiologia*, 63, 33-43.
- Ho YB (1979b). Inorganic mineral nutrient level studies on *Potamogeton pectinatus* L. and *Enteromorpha prolifera* in Forfar Loch, Scotland. *Hydrobiologia*, 62, 7-15.
- Högberg P, Fan HB, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489-499.
- Hong JT, Wang XD, Wu JB (2014). Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the Northern Tibetan Plateau. *PLOS ONE*, 9, e109052. DOI: 10.1371/journal.pone.0109052.
- Horrocks JL, Stewart GR, Dennison WC (1995). Tissue nutrient content of *Gracilaria* spp. (Rhodophyta) and water quality along an estuarine gradient. *Marine and Freshwater Research*, 46, 975-983.
- Ingestad T (1962). Macro element nutrition of pine, spruce, and birch seedlings in nutrient solutions. *Meddelanden Från Statens Skogsforskningsinstitut*, 51, 16-21.
- Ingestad T (1970). A definition of optimum nutrient requirements in birch seedlings. I. *Physiologia Plantarum*, 23, 1127-1138.
- Ingestad T (1971). A definition of optimum nutrient requirements in birch seedlings. II. *Physiologia Plantarum*, 24, 118-125.
- Ingestad T (1979). Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 45, 373-380.
- Jackson LJ, Rasmussen JB, Peters RH, Kalff J (1991). Empirical relationships between the element composition of aquatic macrophytes and their underlying sediments. *Biogeochemistry*, 12, 71-86.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 7362-7366.
- Kalff J, Downing J (2016). *Limnology: Inland Water Ecosystems*. 2nd ed. Bibliogenica LLC, Minnesota.
- Karimi R, Folt CL (2006). Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates. *Ecology Letters*, 9, 1273-1283.
- Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, van Bodegom PM, Reichstein M, Enquist BJ, Soudzilovskaia NA, Ackerly DD, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker TR, Baldocchi D, Bekker R, Blanco CC, Blonder B, Bond WJ, Bradstock R, Bunker DE, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers JQ, Chapin III FS, Chave J, Coomes D, Cornwell WK, Craine JM, Dobrin BH, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan WF, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet GT, Fyllas NM, Gallagher RV, Green WA, Gutierrez AG, Hickler T, Higgins SI, Hodgson JG, Jalili A, Jansen S, Joly CA, Kerkhoff AJ, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops JMH, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee TD, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis SL, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha MD, Manning P, Massad T, Medlyn BE, Messier J, Moles AT, Müller SC, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko VG, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga WA, Patiño S, Paula S, Pausas JG, Peñuelas J, Phillips OL, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana JF, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright SJ, Yguel B, Zaehle S, Zanne AE, Wirth C (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905-2935.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168, E103-E122.
- Killingbeck KT (1986). The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 46, 263-264.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441-1450.
- Koojiman SALM (1995). The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 177, 139-149.
- Körner C (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81, 379-391.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (2008). *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. Springer, New York.
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.
- Leyton L (1957). The mineral nutrient requirements of forest trees. *The Ohio Journal of Science*, 57, 337-345.
- Li A, Guo DL, Wang ZQ, Liu HY (2010). Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Functional Ecology*, 24, 224-232.
- Liebig JF (1843). *Organic Chemistry in Its Application to*

- Agriculture and Physiology*. J. Owen, Cambridge, USA.
- Liu XJ, Duan L, Mo JM, Du EZ, Shen JL, Lu XK, Zhang Y, Zhou XB, He CE, Zhang FS (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251-2264.
- Loladze I, Elser JJ (2011). The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homeostatic protein-to-rRNA ratio. *Ecology Letters*, 14, 244-250.
- Luo Y, Peng QW, He MS, Zhang MX, Liu YY, Gong YM, Eziz A, Li KH, Han WX (2020). N, P and K stoichiometry and resorption efficiency of nine dominant shrub species in the deserts of Xinjiang, China. *Ecological Research*, 35, 625-637.
- Luo Y, Peng QW, Li KH, Gong YM, Liu YY, Han WX (2021). Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, China. *Catena*, 199, 105105. DOI: 10.1016/j.catena.2020.105100.
- Ma YZ, Zhong QL, Jin BJ, Lu HD, Guo BQ, Zheng Y, Li M, Cheng DL (2015). Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 159-166. [马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁 (2015). 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. 植物生态学报, 39, 159-166.]
- 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.
- Marschner H, Kirkby EA, Engels C (1997). Importance of cycling and recycling of mineral nutrients within plants for growth and development. *Botanica Acta*, 110, 265-273.
- Matzek V, Vitousek PM (2009). N:P stoichiometry and protein:RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 12, 765-771.
- Mayor JR, Wright SJ, Turner BL (2014). Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, 102, 36-44.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390-2401.
- McHargue JS, Roy WR (1932). Mineral and nitrogen content of the leaves of some forest trees at different times in the growing season. *Botanical Gazette*, 94, 381-393.
- Meerts P (2002). Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review. *Annals of Forest Science*, 59, 713-722.
- Miatto RC, Batalha MA (2016). Leaf chemistry of woody species in the Brazilian cerrado and seasonal forest: response to soil and taxonomy and effects on decomposition rates. *Plant Ecology*, 217, 1467-1479.
- Mo JM, Zhang W, Zhu WX, Gundersen P, Fang YT, Li DJ, Wang H (2008). Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 14, 403-412.
- Mohren GMJ, van den Burg J, Burger FW (1986). Phosphorus deficiency induced by nitrogen input in Douglas fir in the Netherlands. *Plant and Soil*, 95, 191-200.
- Niklas KJ (2006). Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 97, 155-163.
- Niklas KJ, Cobb ED (2005). N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 92, 1256-1263.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636-642.
- Osone Y, Tateno M (2005). Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology*, 19, 460-470.
- Ostertag R (2010). Foliar nitrogen and phosphorus accumulation responses after fertilization: an example from nutrient-limited Hawaiian forests. *Plant and Soil*, 334, 85-98.
- Parfitt RL, Ross DJ, Coomes DA, Richardson SJ, Smale MC, Dahlgren RA (2005). N and P in New Zealand soil chronosequences and relationships with foliar N and P. *Biogeochemistry*, 75, 305-328.
- Pearsall WH (1932). Phytoplankton in the English lakes: II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. *Journal of Ecology*, 20, 241-262.
- Peng HY, Chen YH, Yan ZB, Han WX (2016). Stage-dependent stoichiometric homeostasis and responses of nutrient resorption in *Amaranthus mangostanus* to nitrogen and phosphorus addition. *Scientific Reports*, 6, 37219. DOI: 10.1038/srep37219.
- Peñuelas J, Fernández-Martínez M, Ciais P, Jou D, Piao SL, Obersteiner M, Vicca S, Janssens IA, Sardans J (2019). The bioelements, the elementome, and the biogeochemical niche. *Ecology*, 100, e02652. DOI: 10.1002/ecy.2652.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA (2013). Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 4, 2934. DOI: 10.1038/ncomms3934.
- Peñuelas J, Sardans J, Llusia J, Owen SM, Carnicer J, Giambelluca TW, Rezende EL, Waite M, Niinemets Ü (2010). Faster returns on "leaf economics" and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species. *Global Change Biology*, 16, 2171-2185.
- Peñuelas J, Sardans J, Ogaya R, Estiarte M (2008). Nutrient

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0331

- stoichiometric relations and biogeochemical niche in co-existing plant species: effect of simulated climate change. *Polish Journal of Ecology*, 56, 613-622.
- Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, Janssens IA (2012). The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 18, 3-6.
- Redfield AC (1960). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46, 205-221.
- Reed SC, Townsend AR, Davidson EA, Cleveland CC (2012). Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist*, 196, 173-180.
- Reef R, Ball MC, Feller IC, Lovelock CE (2010). Relationships among RNA:DNA ratio, growth and elemental stoichiometry in mangrove trees. *Functional Ecology*, 24, 1064-1072.
- 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.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ (2009). Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160, 207-212.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ, Niklas KJ, Hedin L, Elser JJ (2010). Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 877-883.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Uhl C (1994). Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species I. Patterns among species and communities. *Oecologia*, 97, 62-72.
- Reich PB, Walters MB, Kloeppel BD, Ellsworth DS (1995). Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 104, 24-30.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665-2673. [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 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, 28, 2665-2673.]
- Rhee GY, Gotham IJ (1980). Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *Journal of Phycology*, 16, 486-489.
- Richter JB (1792-1794). Der Stochiometrie oder Messkunst chemischer Elemente. [2020-12-05]. https://en.wikipedia.org/wiki/Jeremias_Benjamin_Richter.
- Riener DN, Toth SJ (1969). A survey of the chemical composition of *Potamogeton* and *Myriophyllum* in New Jersey. *Weed Science*, 17, 219-223.
- Ryther JH, Dunstan WM (1971). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171, 1008-1013.
- Salpagarova FS, van Logtestijn RSP, Onipchenko VG, Akhmetzhanova AA, Agafonov VA (2014). Nitrogen content in fine roots and the structural and functional adaptations of alpine plants. *Biology Bulletin Reviews*, 4, 243-251.
- Sardans J, Grau O, Chen HYH, Janssens IA, Ciais P, Piao SL, Peñuelas J (2017). Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors. *Global Change Biology*, 23, 3849-3856.
- Sardans J, Janssens IA, Alonso R, Veresoglou SD, Rillig MC, Sanders TGM, Carnicer J, Filella I, Farré-Armengol G, Peñuelas J (2015). Foliar elemental composition of European forest tree species associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 240-255.
- Sardans J, Peñuelas J (2013). Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 494-507.
- Sardans J, Peñuelas J (2014). Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum "biogeochemical niche". *Plant Ecology*, 215, 441-455.
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2011). Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 262, 2024-2034.
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012). The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 33-47.
- Sardans J, Vallicrosa H, Zuccarini P, Farré-Armengol G, Fernández-Martínez M, Peguero G, Gargallo-Garriga A, Ciais P, Janssens IA, Obersteiner M, Richter A, Peñuelas J (2021). Empirical support for the biogeochemical niche hypothesis in forest trees. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 184-194.
- Schreeg LA, Santiago LS, Wright SJ, Turner BL (2014). Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology*, 95, 2062-2068.
- Serex P (1916). *The Plant Food Materials in the Leaves of Forest Trees*. PhD dissertation, University of Massachusetts Amherst, Massachusetts.
- Shaver GR, Melillo JM (1984). Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65, 1491-1510.
- Sherman F, Kuselman I (1999). Stoichiometry and chemical metrology: Karl Fischer reaction. *Accreditation and Quality Assurance*, 4, 230-234.
- Sistla SA, Appling AP, Lewandowska AM, Taylor BN, Wolf AA (2015). Stoichiometric flexibility in response to

- fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness. *Oikos*, 124, 949-959.
- Sistla SA, Schimel JP (2012). Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New Phytologist*, 196, 68-78.
- Smart MM (1980). Annual changes of nitrogen and phosphorus in two aquatic macrophytes (*Nymphaea tuberosa* and *Ceratophyllum demersum*). *Hydrobiologia*, 70, 31-35.
- Smith ML, Ollinger SV, Martin ME, Aber JD, Hallett RA, Goodale CL (2002). Direct estimation of aboveground forest productivity through hyperspectral remote sensing of canopy nitrogen. *Ecological Applications*, 12, 1286-1302.
- Smith VH (1982). The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnology and Oceanography*, 27, 1101-1111.
- Song J, Wan SQ, Piao SL, Knapp AK, Classen AT, Vicca S, Ciais P, Hovenden MJ, Leuzinger S, Beier C, Kardol P, Xia JY, Liu Q, Ru JY, Zhou ZX, Luo YQ, Guo DL, Langley JA, Zscheischler J, Dukes JS, Tang JW, Chen JQ, Hofmockel KS, Kueppers LM, Rustad L, Liu LL, Smith MD, Templer PH, Thomas RQ, Norby RJ, Phillips RP, Niu SL, Fatichi S, Wang YP, Shao PS, Han HY, Wang DD, Lei LJ, Wang JL, Li XN, Zhang Q, Li XM, Su FL, Liu B, Yang F, Ma GG, Li GY, Liu YC, Liu YZ, Yang ZL, Zhang KS, Miao Y, Hu MJ, Yan C, Zhang A, Zhong MM, Hui Y, Li Y, Zheng MM (2019). A meta-analysis of 1,119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1309-1320.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Press Princeton University Press, Princeton.
- Su B, Han XG, Li LH, Huang JH, Bai YF, Qu CM (2000). Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of northeast China transect. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 648-655. [苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 白永飞, 渠春梅 (2000). 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, 24, 648-655.]
- Sun X, Kang H, Chen HYH, Björn B, Samuel BF, Liu C (2016). Biogeographic patterns of nutrient resorption from *Quercus variabilis* Blume leaves across China. *Plant Biology*, 18, 505-513.
- Szabadváry F [translated by Oesper RE] (1962). The birth of stoichiometry. *Journal of Chemical Education*, 39, 267-270.
- Tang ZY, Xu WT, Zhou GY, Bai YF, Li JX, Tang XL, Chen DM, Liu Q, Ma WH, Xiong GM, He HL, He NP, Guo YP, Guo Q, Zhu JL, Han WX, Hu HF, Fang JY, Xie ZQ (2018). Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 4033-4038.
- Tao Y, Wu GL, Zhang YM, Zhou XB (2016). Leaf N and P stoichiometry of 57 plant species in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China. *Journal of Arid Land*, 8, 935-947.
- Tett P, Droop MR, Heaney SI (1985). The Redfield ratio and phytoplankton growth rate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65, 487-504.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679-689.
- Tian D (2017). Effects of nutrient fertilization on the the main processed of carbon cycling in subtropical forests. PhD dissertation, Peking University, Beijing. [田地 (2017). 养分添加对亚热带常绿阔叶林碳循环主要过程的影响. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Tian D, Du EZ, Jiang L, Ma SH, Zeng WJ, Zou AL, Feng CY, Xu LC, Xing AJ, Wang W, Zheng CY, Ji CJ, Shen HH, Fang JY (2018a). Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: a critical review. *Environmental Pollution*, 243, 75-86.
- Tian D, Kattge J, Chen YH, Han WX, Luo YK, He JS, Hu HF, Tang ZY, Ma SH, Yan ZB, Lin QH, Schmid B, Fang JY (2019a). A global database of paired leaf nitrogen and phosphorus concentrations of terrestrial plants. *Ecology*, 100, e02812. DOI: 10.1002/ecy.2812.
- Tian D, Li P, Fang WJ, Xu J, Luo YK, Yan ZB, Zhu B, Wang JJ, Xu XN, Fang JY (2017). Growth responses of trees and understory plants to nitrogen fertilization in a subtropical forest in China. *Biogeosciences*, 14, 3461-3469.
- Tian D, Yan ZB, Fang JY (2018). Plant stoichiometry: a research frontier in ecology. *Chinese Journal of Nature*, 40, 235-241. [田地, 严正兵, 方精云 (2018). 植物化学计量学: 一个方兴未艾的生态学研究方向. 自然杂志, 40, 235-241.]
- Tian D, Yan ZB, Ma SH, Ding YH, Luo YK, Chen YH, Du EZ, Han WX, Kovacs ED, Shen HH, Hu HF, Kattge J, Schmid B, Fang JY (2019b). Family-level leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of global terrestrial plants. *Science China Life Sciences*, 62, 1047-1057.
- Tian D, Yan ZB, Niklas KJ, Han WX, Kattge J, Reich PB, Luo YK, Chen YH, Tang ZY, Hu HF, Wright IJ, Schmid B, Fang JY (2018b). Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. *National Science Review*, 5, 723-739.
- Urbina I, Sardans J, Grau O, Beierkuhnlein C, Jentsch A, Kreyling J, Peñuelas J (2017). Plant community composition affects the species biogeochemical niche. *Ecosphere*, 8, e01801. DOI: 10.1002/ecs2.1801.
- van Andel J, Vera F (1977). Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *Journal of Ecology*, 65, 747-758.

- van den Driessche R (1974). Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *The Botanical Review*, 40, 347-394.
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Vilà-Cabrera A (2016). El inventario ecológico y forestal de Cataluña: una herramienta para la ecología funcional (The ecological forest inventory of Catalonia: a tool for functional ecology). *Ecosistemas*, 25, 70-79.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82, 205-220.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737-750.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5-15.
- Walker TW, Syers JK (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15, 1-19.
- Wang N, Gao J, Zhang SQ, Wang GX (2014). Variations in leaf and root stoichiometry of *Nitraria tangutorum* along aridity gradients in the Hexi Corridor, northwest China. *Contemporary Problems of Ecology*, 7, 308-314.
- Weih M, Karlsson PS (2001). Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: Is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytologist*, 150, 147-155.
- Williams RF (1955). Redistribution of mineral elements during development. *Annual Review of Plant Physiology*, 6, 25-42.
- Woodwell GM, Whittaker RH, Houghton RA (1975). Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak-pine forest. *Ecology*, 56, 318-332.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Wright RF, van Breemen N (1995). The NITREX project: an introduction. *Forest Ecology and Management*, 71, 1-5.
- Wu TG, Dong Y, Yu MK, Wang GG, Zeng DH (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Quercus* species across China. *Forest Ecology and Management*, 284, 116-123.
- Yan ZB (2017). *Effects of Nitrogen and Phosphorus Addition on the Transgenerational Growth and Stoichiometry of Arabidopsis thaliana*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. [严正兵 (2017). 氮磷添加对不同世代拟南芥生长和化学计量的影响. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Yan ZB, Guan HY, Han WX, Han TS, Guo YL, Fang JY (2016a). Reproductive organ and young tissues show constrained elemental composition in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 117, 431-439.
- Yan ZB, Hou XH, Han WX, Ma SH, Shen HH, Guo YL, Fang JY (2019). Effects of nitrogen and phosphorus supply on stoichiometry of six elements in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 123, 441-450.
- Yan ZB, Kim N, Han WX, Guo YL, Han TS, Du EZ, Fang JY (2015). Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*, 388, 147-155.
- Yan ZB, Li P, Chen YH, Han WX, Fang JY (2016b). Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Scientific Reports*, 6, 20099. DOI: 10.1038/srep20099.
- Yan ZB, Han WX, Peñuelas J, Sardans J, Elser JJ, Du EZ, Reich PB, Fang JY (2016c). Phosphorus accumulates faster than nitrogen globally in freshwater ecosystems under anthropogenic impacts. *Ecology Letters*, 19, 1237-1246.
- Yan ZB, Li XP, Tian D, Han WX, Hou XH, Shen HH, Guo YL, Fang JY (2018). Nutrient addition affects scaling relationship of leaf nitrogen to phosphorus in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Ecology*, 32, 2689-2698.
- Yan ZB, Tian D, Han WX, Tang ZY, Fang JY (2017). An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants. *Annals of Botany*, 120, 937-942.
- Yang X, Chi X, Ji C, Liu H, Ma W, Mohhammat A, Shi Z, Wang X, Yu S, Yue M, Tang Z (2016). Variations of leaf N and P concentrations in shrubland biomes across northern China: phylogeny, climate, and soil. *Biogeosciences*, 13, 4429-4438.
- Yang XJ, Huang ZY, Zhang KL, Cornelissen JHC (2015). C:N:P stoichiometry of *Artemisia* species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy. *Journal of Ecology*, 103, 1020-1031.
- Yin XJ, Fang JY (1999). A preliminary study on chemical constituents in Arctic snow. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 19, 682-686. [殷兴军, 方精云 (1999). 加拿大北极地区雪化学成分的研究. 环境科学学报, 19, 682-686.]
- Yu Q, Chen QS, Elser JJ, He NP, Wu HH, Zhang GM, Wu JG, Bai YF, Han XG (2010). Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 13, 1390-1399.
- Yu Q, Elser JJ, He NP, Wu HH, Chen QS, Zhang GM, Han XG (2011). Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 166, 1-10.
- Yu Q, Wilcox K, Pierre KL, Knapp AK, Han XG, Smith MD (2015). Stoichiometric homeostasis predicts plant species

- dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology*, 96, 2328-2335.
- Yu Q, Wu HH, He NP, Lü XT, Wang ZP, Elser JJ, Wu JG, Han XG (2012). Testing the growth-rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass. *PLOS ONE*, 7, e32162. DOI: 10.1371/journal.pone.0032162.
- Yuan ZY, Chen HYH (2010). Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29, 204-221.
- Yuan ZY, Chen HYH, Reich PB (2011). Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2, 344. DOI: 10.1038/ncomms1346.
- Yuan ZY, Chen HYH (2015). Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes. *Nature Climate Change*, 5, 465-469.
- Yuan ZY, Li LH, Han XG (2004). Nitrogen use efficiency of competing individuals in a dense stand of an annual herb, *Chenopodium album*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 294-299. [袁志友, 李凌浩, 韩兴国 (2004). 藜个体在高密度种群中的氮素利用效率. 植物生态学报, 28, 294-299.]
- Yuan ZY, Li LH, Han XG, Huang JH, Jiang GM, Wan SQ, Zhang WH, Chen QS (2005). Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63, 191-202.
- Yue K, Fornara DA, Yang WQ, Peng Y, Li ZJ, Wu FZ, Peng CH (2017). Effects of three global change drivers on terrestrial C:N:P stoichiometry: a global synthesis. *Global Change Biology*, 23, 2450-2463.
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 1007-1019. [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29, 1007-1019.]
- Zhan SX, Wang Y, Zhu ZC, Li WH, Bai YF (2017). Nitrogen enrichment alters plant N:P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem. *Environmental and Experimental Botany*, 134, 21-32.
- Zhang JH, Zhao N, Liu CC, Yang H, Li ML, Yu GR, Wilcox K, Yu Q, He NP (2018). C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 32, 50-60.
- Zhang JJ, Yan XB, Su FL, Li Z, Wang Y, Wei YN, Ji YG, Yang Y, Zhou XH, Guo H, Hu SJ (2018). Long-term N and P additions alter the scaling of plant nitrogen to phosphorus in a Tibetan alpine meadow. *Science of the Total Environment*, 625, 440-448.
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009-1018.
- Zhang MX, Luo Y, Yan ZB, Chen J, Eziz A, Li KH, Han WX (2019). Resorptions of 10 mineral elements in leaves of desert shrubs and their contrasting responses to aridity. *Journal of Plant Ecology*, 12, 358-366.
- Zhang SB, Zhang JL, Slik JWF, Cao KF (2012). Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 809-818.
- Zhang SK, Huang JG, Rossi S, Ma QQ, Yu BY, Zhai LH, Luo DW, Guo XL, Fu SL, Zhang W (2017). Intra-annual dynamics of xylem growth in *Pinus massoniana* submitted to an experimental nitrogen addition in Central China. *Tree Physiology*, 37, 1546-1553.
- Zhao N, Liu HM, Wang QF, Wang RL, Xu ZW, Jiao CC, Zhu JX, Yu GR, He NP (2018). Root elemental composition in Chinese forests: implications for biogeochemical niche differentiation. *Functional Ecology*, 32, 40-49.
- Zhao N, Yu GR, He NP, Xia FC, Wang QF, Wang RL, Xu ZW, Jia YL (2016). Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, 129, 647-657.
- Zhao N, Yu GR, Wang QF, Wang RL, Zhang JH, Liu CC, He NP (2020). Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: from species to community. *Journal of Ecology*, 108, 267-278.
- Zhou YJ, Wang MT, Wang ZY, Zhu GJ, Sun J, Zhong QL, Cheng DL (2020). Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 4975-4984. [周永皎, 王满堂, 王钊颖, 朱国洁, 孙俊, 钟全林, 程栋梁 (2020). 亚热带59个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征. 生态学报, 40, 4975-4984.]

责任编辑: 刘玲莉 责任编辑: 谢 巍