

我国陆地生态系统土壤·植物生态化学计量学研究进展

郭颖^{1,2}, 李军^{1*}, 张亚亚^{1,2}, 牛颖权^{1,2}, 周雯雯^{1,2}, 王艺涵^{1,2}

(1. 天津师范大学天津市水资源与水环境重点实验室, 天津 300387; 2. 天津师范大学城市与环境科学学院, 天津 300387)

摘要 概况了生态化学计量学的概念、基本理论, 重点分析了我国陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学在不同生态系统、不同温度带及不同演替阶段的特征, 并从生物、非生物因素及人类干扰 3 个方面综述了土壤、植物化学计量学特征的驱动因素, 最后总结了我国生态化学计量学的研究现状并展望了未来的研究方向。

关键词 陆地生态系统; 生态化学计量学; C:N:P 比

中图分类号 Q148 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)16-001-06

Research Advances in Soil and Plant Stoichiometry in Terrestrial Ecosystems in China

GUO Ying^{1,2}, LI Jun^{1*}, ZHANG Ya-ya^{1,2} et al (1. Tianjin Key Laboratory of Water Environment and Resources, Tianjin 300387; 2. College of Urban and Environment Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387)

Abstract We reviewed the concepts, research history, principal theory of ecological stoichiometry, and focused on the characteristics of soil and plant stoichiometry in terrestrial ecosystem in China in different ecosystems, temperature zones and successional stages. Meanwhile, driving factors for soil and plant stoichiometry characteristics were mainly analyzed from three aspects of biology, abiotic factor and human disturbance. Finally, research status of ecological stoichiometry in China was summarized briefly, and some prospects for the future research were also proposed.

Key words Terrestrial ecosystem; Ecological stoichiometry; C:N:P ratio

生态化学计量学是指在生态学背景下, 结合化学计量学基本原理, 研究生态交互作用中相对元素组成, 是连接细胞、生态系统及进化过程的重要工具, 是分析多重化学元素质量平衡对生态交互作用影响的理论^[1], 它为研究生态系统 C、N、P 生物地球化学循环提供了新的思路。内稳性理论和生长速率理论是生态化学计量学的 2 个重要理论。内稳性是指有机体中元素组成与周围环境保持一种相对稳定的状态, 是生态化学计量学存在的理论基础^[2]。生长速率理论是指与 RNA 分配、C:N:P 化学计量比和有机体生活史相关的机制, 是生物体生态化学计量控制的基本途径^[1]。研究生态化学计量元素平衡关系有利于认识生态系统碳汇潜力, 揭示生态系统养分循环驱动机制; 有利于定量评估生态系统的限制养分与系统结构的演变趋势, 进而为成土过程分析及修复生态环境提供科学依据^[3]; 有利于明确 C、N、P 等元素大尺度地理格局与生态因子的关系, 揭示生物地球化学循环对全球气候变化的响应机制。随着人类活动对土壤、植物影响的加剧, 元素 C、N、P 循环速度和规模有所改变, 从而引发一系列生态环境问题, 因此, 对土壤、植物生态化学计量学的研究显得尤为重要。

我国地域辽阔、地理环境复杂、植物资源丰富, 为生态化学计量学研究提供了有利条件。虽然我国生态化学计量学研究起步较晚, 但发展较快。闫恩荣等^[4-5]对陆地生态系统不同演替阶段土壤、植物生态化学计量学的特征差异进行了研究; 李征等^[6-7]分析了植物生态化学计量学的季节变化; 王建林等^[8]揭示了同一植物不同器官之间的生态化学计量

特征; 刘兴华等^[9-10]探讨了人类干扰对土壤、植物 C、N、P 的影响等。目前, 我国已将生态化学计量学研究应用于水生和陆生生态系统限制性元素判断、不同生态系统的对比分析、C、N、P 生物地球化学循环、生态系统碳-氮-水耦合循环的理论体系、森林演替与衰退、土壤-植物-凋落物-微生物化学计量关系及相互影响机制等方面, 生态化学计量学理论不断得到验证和发展。笔者综述了近年来我国陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学研究进展, 着重分析了不同生态系统、不同温度带及不同演替阶段的变化特征及影响因素, 以期揭示土壤、植物 C、N、P 大尺度地理格局与生态因子的关系及对气候变化的响应与适应能力, 为分析土壤养分供应潜力与评估陆地生态系统生产力提供参考。

1 土壤、植物 C、N、P 生态化学计量学特征

为了明确生物地球化学循环和植物地理学的联系, 国内外学者对全球及区域尺度土壤、植物 C、N、P 与气候因子、地理要素之间的关系进行了大量研究。我国 2 384 个完整土壤剖面的 C:N、C:P 及 N:P 原子比分别为 11.9、61.0、5.2, C:N:P 为 60:5:1; 富含有机质土层(0~10 cm) C:N、C:P 及 N:P 分别为 14.4、136.0、9.3, C:N:P 为 134:9:1^[11], 低于全球表层土壤 C:N:P(186:13:1)^[12], 说明尽管不同土层 C、N、P 相互制约, 但其生态化学计量学会随环境的改变而变化。McGroddy 等^[13]发现全球森林生态系统中 55 种植物的凋落物 C:N:P 原子比为 3 007:45:1, 叶片 C:N:P 为 1 212:28:1, 凋落物和叶片 C:N:P 存在较大变化, 叶片 N:P 随纬度升高显著降低; Reich 等^[14]分析全球 1 280 种植物叶片与 Kerkhoff 等^[15]分析全球 1 054 种植物叶片生态化学计量元素, 也发现叶片 N:P 随纬度升高而显著降低。然而, Han 等^[16]发现我国 753 种陆生植物叶片 N:P 与纬度的相关性不显著, 可能由于土壤本底元素的异质性较大, 陆地生态系统植物受到多种环境因子的影响, 所以不同区域、不同生态系统土壤、植物生态化学计量

基金项目 国家自然科学基金项目(41172315, 41302285, 41403082); 天津市水资源与水环境重点实验室开放基金。

作者简介 郭颖(1991-), 女, 河北唐山人, 硕士研究生, 研究方向: 环境科学。* 通讯作者, 副研究员, 从事生物地球化学研究。

收稿日期 2016-05-09

学特征有较大差异(表 1)。

表 1 全球与我国 C、N、P 生态化学计量学(质量比)格局特征

Table 1 Pattern characteristics of C,N,P ecological stoichiometry in China and the world					
类型 Type		C: N	C: P	N: P	文献 Literature
全球陆地(0~10 cm)土壤	Continent (0~10 cm) soil in the world	12.3	72.0	5.9	[12]
我国陆地(0~10 cm)土壤	Continent (0~10 cm) soil in China	12.3	52.7	3.9	[11]
全球森林(0~10 cm)土壤	Forest (0~10 cm) soil in the world	12.4	81.9	6.6	[12]
我国森林生态系统土壤	Forest ecosystem soil in China	13.7	44.5	3.2	[17]
全球陆生植物	Terrestrial plant in the world	30.9	374.7	12.7	[18]
我国陆生植物	Terrestrial plant in China	—	—	14.4	[16]
全球森林生态系统植物	Forest ecosystem plant in the world	37.1	469.2	12.6	[13]
我国森林生态系统植物	Forest ecosystem plant in China	103.0	1 184.0	11.5	[17]
全球温带阔叶林	Temperate broad-leaved forest in the world	30.1	357.0	12.7	[13]
我国阔叶林	Broad-leaved forest in China	—	—	15.1	[16]
全球温带针叶林	Temperate coniferous forest in the world	51.0	476.8	9.8	[13]
我国针叶林	Coniferous forest in China	—	—	13.0	[16]

1.1 不同生态系统类型 我国地域广阔,陆地生态系统主要分为森林、草原、荒漠、湿地以及受人工干预的农田生态系统。我国学者已经从森林、草原演替与衰退,种群动态,不同演替阶段土壤、植物生态化学计量学特征等方面对陆地生态系统化学计量学进行了研究。

在我国森林生态系统中,常绿针叶林叶片 C: N 显著高于常绿阔叶林及落叶阔叶林;常绿阔叶林叶片 N: P 最高,落叶阔叶林最低^[19],其中常绿阔叶林中乔木、灌木叶片 N、P 含量和 N: P 存在极大变异^[20]。内蒙古荒漠草原、典型草原和草甸草原叶片 P 含量、N: P 与土壤 P 含量都无显著相关性^[21],与贵州省马尾松、杉木及常见阔叶林叶片 P 与土壤 P

含量呈显著负相关^[22],可能由于植物叶片 N、P 含量受生态系统、植被类型及多种环境因子的影响。闽江河口湿地生态系统中植物 C、N 含量高于土壤,芦苇生长受 P 限制,荻荊生长受 N 限制^[23],与莱州湾湿地生物地球化学过程更易受 N、P 限制^[24]的研究结果一致。而闽江河口农田生态系统中稻田土壤 C、N 含量低于植物,P 含量高于植物,植物主要受 N 限制^[25],这些研究为不同生态系统土壤养分供应及土壤质量管理提供了参考。上述研究表明,影响土壤、植物生态化学计量学因素较复杂,不同生态系统土壤元素含量存在差异,植物对生命营养元素的需求不同,因此,不同功能群植物叶片生态化学计量学特征存在较大差异(表 2)。

表 2 不同功能群植物叶片生态化学计量学(质量比)特征

Table 2 Characteristics of ecological stoichiometry of plant leaves in different functional groups												
类型 Type	N 含量 N content//mg/g				P 含量 P content//mg/g				N: P			
	<i>n</i>	<i>GM</i>	<i>n</i>	<i>GM</i>	<i>n</i>	<i>GM</i>	<i>n</i>	<i>GM</i>	<i>n</i>	<i>GM</i>	<i>n</i>	<i>GM</i>
全球尺度 Global scale	1 251	18.3 ^[14]	398	17.7 ^[18]	923	1.4 ^[14]	406	1.6 ^[18]	894	11.8 ^[14]	325	11.0 ^[18]
我国 China	554	18.6 ^[16]	101	17.3 ^[20]	745	1.2 ^[16]	101	0.9 ^[20]	894	14.4 ^[16]	101	18.5 ^[20]
草本 Herbaceous plant	244	20.9 ^[16]	197	19.7 ^[26]	280	1.6 ^[16]	201	1.5 ^[26]	240	13.5 ^[16]	218	13.0 ^[26]
木本 Woody plant	148	15.7 ^[16]	353	16.4 ^[26]	223	1.0 ^[16]	429	1.2 ^[26]	147	15.0 ^[16]	349	13.8 ^[26]
常绿林 Evergreen forest	149	14.1 ^[16]	197	14.0 ^[26]	229	0.9 ^[16]	247	1.0 ^[26]	149	15.2 ^[16]	245	14.7 ^[26]
落叶林 Deciduous forest	129	22.2 ^[16]	156	21.1 ^[26]	189	1.3 ^[16]	182	1.6 ^[26]	126	14.8 ^[16]	154	12.8 ^[26]
针叶林 Coniferous forest	27	11.7 ^[16]	44	21.1 ^[26]	42	1.1 ^[16]	46	1.1 ^[26]	27	13.0 ^[16]	44	12.0 ^[26]
阔叶林 Broad-leaved forest	258	17.9 ^[16]	309	21.1 ^[26]	390	1.1 ^[16]	383	1.2 ^[26]	255	15.1 ^[16]	305	14.0 ^[26]

注:GM 代表几何平均数;n 代表样本数。
Note:GM indicated geometric mean;n was sample number.

1.2 不同温度带 根据我国气候和土壤母质类型分布的差异,利用 Holdridge 生命地带分类方法将我国陆地分为 5 个地带:高寒带、寒温带、暖温带、温带荒漠带和热带及亚热带^[11]。不同地带的水热条件、土壤类型以及植被类型存在显著差异,因此,不同温度带土壤、植被生态化学计量学特征明显不同。

我国 654 种植物叶片 N、P 含量随纬度升高而增加,且 N、P 含量呈亚热带小于暖温带的变化规律^[26],与 Tian 等^[11]揭示的我国 2 384 个土壤样点 N、P 含量分布规律略有不同:寒温带土壤 N、P 含量最高,分别为 128.0 和 26.3 mmol/kg,

暖温带土壤 N 含量最低为 53.0 mmol/kg,热带及亚热带土壤 P 含量最低,为 19.0 mmol/kg;C: N 最高值(13.6)出现在高寒地区,最低值(10.7)出现在暖温带,C: P(78.0)和 N: P(6.4)最高值都出现在热带及亚热带地区,C: P(32.0)和 N: P(2.6)最低值都出现在温带荒漠带。古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片 N 含量平均值为 36.78 mg/g,P 含量平均值为 2.13 mg/g^[27],高于阿拉善荒漠植物叶片 N 含量(10.90 mg/g)和 P 含量(1.13 mg/g)^[28]。寒温带松嫩平原中部土壤 C 含量(24.53 mg/g)、N 含量(1.45 mg/g)^[29]均低于我国土壤 C 平均含量(31.00 mg/g)、N 平均含量(1.60 mg/g)^[30],与

Tian 等^[11]研究发现的我国寒温带土壤 C、N 含量最高的结论不一致。暖温带黄河三角洲土壤 C、N 含量随土壤剖面深度增加呈递减趋势, P 含量受剖面影响较小^[9], 这与 Tian 等^[11]的研究结果一致。热带和亚热带气候区水热资源丰富, 但由于受雨水淋溶严重, 土壤较为贫瘠, 加之该地区城市化发展较快, 存在高氮沉降, 因此, 需加强对该地区土壤、植物生态化学计量学的研究。

1.3 不同演替阶段 随着植物生长及人类干扰, 陆地生态系统植物生产力逐渐下降, 会出现几个不同的演替阶段, 研究不同演替阶段土壤、植物 C、N、P 生态化学计量学特征, 有利于明确植物群落演替及对土壤、植物养分限制做出判断, 并根据限制养分适当施用肥料进行调节。

闫恩荣等^[4]采用空间代替时间的研究方法, 以顶级群落常绿阔叶林为参照, 选取 4 种不同演替阶段常绿阔叶林代表不同的退化类型, 研究发现植被退化造成土壤 C、N、P 含量显著下降。这说明不仅土壤养分含量会影响植物元素含量, 植被退化也会对土壤养分库造成影响。对长白山森林不同演替阶段的典型群落优势种植物元素含量进行研究, 发现随演替阶段的进展, 植物叶片 N 含量明显增加, 而 P 含量减少, 演替前期群落倾向于受 N 限制, 后期受 N、P 共同限制, P 限制更为强烈^[5]。福建桉树种植园土壤 C、P 含量随植物生长年龄增加而减少, 且土壤越来越受 P 限制^[31]。这些研究表明随陆地生态系统土壤、植物演替的进程, 土壤、植被越来越倾向于受 P 限制。

2 土壤、植物 C、N、P 生态化学计量学的影响因素

2.1 非生物因素

2.1.1 温度 温度是影响土壤、植物 C、N、P 生态化学计量学特征的重要因素, 研究其特征变化有助于揭示植物群落演替趋势、陆地生态系统结构及植物对气候变化的适应对策。

Reich 等^[14]总结了温度影响植物生态化学计量学特征的 3 种假说: 温度-生物地球化学假说、温度-植物生理假说和土壤底物年龄假说。温度-生物地球化学假说认为随气温升高, 植物 C:N 和 C:P 降低; 而温度-植物生理假说和土壤底物年龄假说则认为随气温升高, 植物 C:N 和 C:P 升高, 并发现随纬度降低和年均温度升高, 全球 1 280 种植物叶片 N、P 含量降低, N:P 升高。我国东部南北样带植物叶片 N、P 含量随纬度降低和年均温度升高而降低^[26], 与全球植物叶片 N、P 含量变化趋势一致; 而 N:P 与纬度和年均温度的相关性不显著, 与全球植物叶片 N:P 变化趋势不一致, 但与 Han 等^[16]对我国 753 种陆生植物叶片 N、P 生态化学计量学研究结果一致, 也有研究揭示植物叶片 N:P 与月平均气温呈显著负相关关系, 但叶片 C:P 基本不受月平均气温的影响^[19]。

2.1.2 水分 水资源是生态系统的主要驱动力, 干旱可能会改变生态系统 N、P 循环周期^[32]。我国降水大体呈东南向西北递减的趋势, 极大程度上影响了土壤含水量, 土壤含水量限制土壤营养元素发挥作用, 影响土壤 N 素的可利用性,

进而影响土壤生态化学计量学特征。

大量研究表明土壤含水量减少会影响植物对土壤 N、P 吸收, He 等^[33]揭示短期干旱可以提高 N、P 对植物生长的限制, 但在长期干旱条件下, 植物生长受 N、P 限制较小, 主要受水分供应限制; 随干旱胁迫程度加剧, 植物 N 含量减少 3.73%, P 含量减少 9.18%, N:P 增加 6.98%, 而 Bertiller 等^[34]发现随干旱胁迫程度加剧, 草本植物叶片 N 含量逐渐增加, 而灌木叶片 P 含量减少。我国东部南北样带植物叶片 N 含量较低, 这可能与东部较高的降雨量有关, 因为植物易吸收具有很强移动性的有效态氮, 而相对较高的降雨量, 促使移动性很强的氮发生淋溶, 从而使植物可吸收利用的有效氮减少, 进而导致叶片 N 含量较低^[26]。

2.1.3 土壤养分 土壤养分可以影响植物对养分的吸收和利用, 改变植物生态化学计量学甚至影响植物整体生物量的分配和生态策略^[35]。因此, 可以根据土壤养分判断植物养分含量及养分限制, 也可利用植物叶片元素比定性估计土壤养分状况。

与世界其他地区相比, 我国西南富磷土壤地区的植物叶片 P 含量较高, N:P 较低, 叶片 P 含量随土壤 P 有效性增加而增加^[36], 与屠臣阳等^[37]发现黄顶菊叶片 P 含量和土壤 P 含量呈正相关的研究结果一致; 福建桉树种植园土壤与植物 N:P 呈显著相关性, 说明土壤养分对植物 C、N、P 生态化学计量学有较大影响^[31]。

2.1.4 CO₂ 浓度升高 CO₂ 是植物进行光合作用的底物, 大气 CO₂ 浓度升高加快土壤、植物碳同化速率, 促进植物对 N 的吸收, 导致植物体内 C、N、P 含量及其比值发生改变^[38], 全球大气 CO₂ 浓度升高对陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学的影响已引起广泛关注。随 CO₂ 浓度升高, 陆地生态系统植物枝干和根 C、N 含量分别提高 11.6% 和 10.8%^[39], 而湿地植物生物量未增加^[40], 说明湿地植物和陆生植物对大气 CO₂ 浓度升高的响应有所不同。

2.1.5 综合因素 就陆地生态系统而言, 土壤、植物生态化学计量学除受土壤、植物自身特征影响外, 还受纬度、气温、降水、海拔、坡向、生长季节等因素的影响。

同一种类植物在不同生境下受不同因素影响, 其 C、N、P 含量会有显著差别, 如水边黄顶菊叶片 N、P 含量均显著高于农田和荒地; 水边黄顶菊受 N 限制, 而农田和荒地则受 P 限制^[37]。不同地区草原生态系统植物生长受不同环境因素限制: 蒙古温带草原植物主要受降水限制, 西藏高寒草原植物主要受温度限制, 新疆山地草原植物则受温度和降水的共同限制^[41]。青藏高原不同类型植被 P 含量总体呈东西部高而中部低的水平分布格局, 受多种因素的协同影响, 其中影响最显著的有纬度、6~9 月降水量、最冷月均气温和年均气温^[8]。研究表明同一类型植物受生存环境影响较大, 不同地区植物可能受 1 种或几种因素的综合影响, 因此, 不同地区植物 C、N、P 化学计量比值会有较大差异(表 3)。

表3 我国不同研究区域植物叶片 C、N、P 生态化学计量比(质量比)

Table 3 Ecological stoichiometry of C, N and P ratios of plant leaves in research regions of China

研究区域 Research region	样本数 Sample number	C: N: P	C: N	C: P	N: P	文献 Literature
我国东部南北样带森林 Forest in north south transect in east China	102	313.9: 11.5: 1	29.1	313.9	11.5	[42]
内蒙、新疆和西藏草原 Grassland in Inner Mongolia, Xinjiang and Tibet	213	265: 15: 1	17.7	265.0	15.0	[41, 43]
青藏高原高寒草甸 Alpine meadow in Qinghai-Tibet plateau	45	111.6: 7.45: 1	19.9	152.8	7.9	[44]
黄土高原草本植物 Herbaceous plant in loess plateau	138	323: 19: 1	17.9	332.1	18.7	[45]
北京及其周边植物 Plant in Beijing and its surrounding areas	358	225.5: 13: 1	17.3	242.0	13.9	[46]
吉林省大安姜家店草地 Grassland in Jiangjia Village of Jilin Province	25	342: 14.4: 1	26.1	384.4	15.3	[29]

2.2 生物因素

2.2.1 生长阶段的差异。植物叶片 C、N、P 含量随生长阶段及生长季节的不同而发生改变,根据植物养分重吸收机制可知,植物养分从衰老的叶片迁移、运输、储存到其他组织中,延长养分在植物体内的贮存时间,为新生的存活的植物体提供新的营养和能量。这大大降低了因叶片凋落造成的养分损失,提高了植物的养分利用效率,降低植物对土壤养分的过度依赖。

李征等^[6]分析盐地碱蓬生长期、成熟期和衰退期叶片 C、N、P 生态化学计量学特征,发现叶片 C 含量从生长期到衰退期呈增加趋势,N、P 含量随生长衰退呈减少趋势;叶片 C: N、C: P 在生长期最小,在衰退期最大,N: P 则完全相反。牛得草等^[7]发现灌木植物叶片 C、N、P 含量及 C: N、C: P、N: P 在整个生长季内的变化规律不同,C、N 含量季节变异较小,P 含量季节变化较大,这与李征等^[6]的研究略有不同,可能是不同植物在不同环境背景下养分利用策略有所不同造成的。

2.2.2 器官间的差异。植物不仅受气候因素、地理环境及人为干扰等因素影响,还受自身特征影响,因此,不同植物类型同一器官 C、N、P 含量有所不同。不同植物叶片 N 含量表现为:落叶木本(21.10 mg/kg)显著高于常绿木本(14.00 mg/kg),阔叶木本(17.00 mg/kg)显著高于针叶木本(12.70 mg/kg),草本(19.70 mg/kg)显著高于木本(16.40 mg/kg)^[26],这与草本植物 N、P 含量明显高于木本植物^[47]的研究结果一致。森林生态系统植物叶片生态化学计量比表现为:温带针阔混交林中常绿针叶林 C: N、C: P 高于落叶阔叶林;亚热带人工林 C: N 显著高于亚热带常绿阔叶林与热带季雨林;亚热带湿地松人工林叶片 C: N 与 C: P 最高^[19]。植物根系受多种环境因素的影响,所以不同物种具有不同的根系结构,川西亚高山 3 种优势种细根养分含量存在极大差异,C、C: N、C: P 均表现为粗枝云杉>岷江冷杉>红桦^[48]。

由于养分储存和功能存在显著差异,同一类植物的叶、茎、根及生殖器官 C、N、P 含量有所不同。青藏高原草地型植物叶片和根系 P 含量差异显著,叶片 P 含量>根系 P^[8];红椎和西南桦各器官 N、P 含量为叶片>细根>树枝>树干;C 含量为叶片>树干>树枝>细根^[49]。叶片 C、N、P 含量高,可能因为叶片是植物进行光合作用的器官,是有机物合成的场所,所以养分首先供应植物叶片。

2.2.3 不同功能群及不同物种。陆地生态系统植物 N: P 比值的相对稳定是植物对生境适应的重要机制,其临界值常被

作为环境对植物养分供应状况的指标,由于植物对营养元素的需求及土壤养分供给能力存在差异,因此,陆地生态系统不同功能群、不同物种 N: P 比值临界指标也不尽相同,即植物的限制元素有所不同。Wassen 等^[50-51]对湿地植被施肥试验表明,当 N: P < 14 时生态系统受 N 限制,当 N: P > 16 时受 P 限制。Güsewell^[52]分析所有陆地生态系统发现:草本植物 N: P < 15 时受 N 限制,N: P > 15 时受 P 限制。Braakhekke 等^[53]分析发现,植物 N: P < 10 时受 N 限制,N: P > 14 时受 P 限制。总之,不同生态系统及不同物种生长的限制元素不同,化学计量学标准也存在差异,因此,用统一标准来衡量生态系统限制性养分并不科学,而应结合施肥试验,彻底了解影响养分限制指标适用性的因素及机制^[54]。

2.3 人类干扰 随着人类社会经济的快速发展,人为干扰对陆地生态系统的影响逐年增加,人为施肥、放牧、不同土地利用方式等对生态系统结构功能、种群优势及养分限制有重要的影响,人类活动不仅导致大气氮沉降不断增加,还影响到生态系统碳循环。

2.3.1 施肥。施肥能够改变土壤营养元素含量,影响植物对营养元素的吸收机制,改变植物体内生物量分配及群落的优势物种。施用农家肥和秸秆显著提高土壤 TOC 含量,有利于提高土壤供 P 潜力,增加土壤 P 有效性^[55]。N、P、Si 添加对土壤和叶片 C 含量无显著影响,N、P 添加显著增加了叶片 N、P 含量,且 N、P 含量随肥料浓度升高而增加;中高浓度 Si 添加显著增加了植物叶片 N、P 含量^[56]。短期 N 肥添加对荒漠草原土壤 C、N、P 含量影响较小,一定程度上缓解了荒漠草原 N 限制,表明长期 N 沉降增加可能会改变荒漠草原生态系统的结构^[57]。

2.3.2 放牧。不同强度放牧对生态系统土壤、植物生态化学计量学有不同程度的影响,且草食动物的采食、排泄和践踏等会对生态系统土壤、植物的养分循环造成影响。不同放牧方式对植物群落 C: N: P 影响不同,短期放牧对土壤(15 ~ 30 cm)C: N: P 无显著影响^[58]。然而,董晓玉^[59]发现长芒草 N: P 在无人干扰条件下基本处于稳定状态,而放牧对长芒草内稳性有一定程度扰动。不同放牧方式下那曲高寒草甸土壤总有机碳、全磷和硝态氮表现为休牧>自由放牧>禁牧,研究表明与禁牧方式相比,休牧和轻度自由放牧有利于高寒草甸生态系统健康稳定^[60]。

2.3.3 不同土地利用方式。不同土地利用方式会引起土壤孔隙度、持水能力、抗侵蚀能力及土壤营养元素含量等发生

改变,进而影响土壤、植物生态化学计量学特征。我国退耕还林方案下,土地利用方式的改变极大程度上影响了土壤 C:N、C:P、N:P 比值^[61];黄河三角洲农耕地、未利用地以及二者之间过渡区的土壤、优势物种^[9]及受人类不同程度干扰下的闽江河口湿地土壤^[10] C:N、C:P、N:P 比值随开发程度加强而降低,且 C:P、N:P 变异性相对较大;千烟洲红壤 C、N、P 含量随土地利用方式不同而发生改变,果园和农田土壤 C、N 含量较森林土壤更高^[62]。上述研究表明,土地利用方式和人类干扰程度会影响土壤、植物生态化学计量学特征。

3 结论与讨论

近年来,国内外学者从多角度对我国陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学进行研究,通过综述国内外研究进展,得到以下几点结论:①不同区域、不同生态系统类型土壤、植物生态化学计量学特征存在差异,不同功能群和不同物种生长限制性元素有所不同,与世界其他地区相比,我国陆地生态系统更易受 P 限制。②不同温度带下土壤、植物 C、N、P 含量存在显著差异,C、N、P 含量在寒温带土壤最高,在暖温带、热带及亚热带最低;植物叶片 N、P 含量随纬度升高和年均温度降低而升高,而 N:P 比值降低。③陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学特征在不同演替阶段有所不同,随土壤、植物演替的进展,植被倾向于受 P 限制,同时植被演替也会对土壤养分库造成影响。④陆地生态系统土壤、植物 C、N、P 含量受 1 种或多种环境因子的影响,蒙古温带草原植物主要受降水限制,西藏高寒草原植物主要受温度限制,新疆山地草原植物受温度和降水共同限制;大气氮沉降增加、CO₂ 浓度升高、全球气候变暖等对陆地生态系统 C、N、P 化学计量平衡的影响有待在不同生态系统及生物类型中进一步验证。

虽然我国在陆地生态系统土壤、植物生态化学计量学研究方面取得了一定成就,但对大尺度区域的研究还不充分,今后应加强以下几方面的研究:①其他元素有效性影响陆地生态系统土壤、植物 C、N、P 生态化学计量学特征的机制尚不明确,如 S 元素有效性的增加会降低植物 N:P 比值^[63],今后应加强除 C、N、P 外其他营养元素的研究^[64]。②与水生生态系统相比,陆地生态系统更易受水分限制,今后研究陆地生态系统生态化学计量学时应考虑水的有效性。③植物生长受多种环境因子的影响,今后研究应加强多种环境因子影响下土壤、植物生态化学计量学特征及植物生长与环境因子的耦合机制,以及不同区域、不同生态系统土壤、植物生态化学计量学对全球气候变化的响应。④土壤微生物量的空间分布有利于分析大尺度养分循环,而我国陆地生态系统土壤-微生物-植物之间的关系尚不明确,今后应加强在区域气候背景下研究土壤-微生物-植物生态化学计量学特征^[65-66]。⑤建立数学模型模拟土壤化学性质与植物叶片、凋落物元素含量关系的研究较少,今后应加大数学模型模拟研究,为抑制草地退化和修复生态环境提供依据。⑥在未来几十年,全球气候变暖引起的海平面上升可能会影响海岸湿地生态系统土壤与植物间碳氮循环^[67],今后应加强研究海

平面上升对海岸湿地土壤、植物生态化学计量学特征的影响。⑦Drenovsky 等^[68]揭示植物生长受特定元素的限制,可能由于植物对某种元素的再吸收利用率较低而并非土壤中该养分匮乏,这与之前的研究结果略有不同,我国陆地生态系统 N:P 比值及 N、P 营养元素限制原因值得深入探讨。

参考文献

- [1] ELSER J J, DOBERFUHL D R, MACKAY N A, et al. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: Towards a unified view of cellular and ecosystem processes[J]. *Bio Science*, 1996, 46(9): 674-684.
- [2] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [3] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [4] 闫恩荣, 王希华, 陈小勇. 浙江天童地区常绿阔叶林退化对土壤养分库和碳库的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(4): 1646-1655.
- [5] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 632-638.
- [6] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 等. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [7] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 317-325.
- [8] 王树林, 钟志明, 王忠红, 等. 青藏高原高寒草原生态系统植被磷含量分布特征及其影响因素[J]. *草地学报*, 2014, 22(1): 27-38.
- [9] 刘兴华, 陈为峰, 段存国, 等. 黄河三角洲未利用地开发对植物与土壤碳、氮、磷化学计量特征的影响[J]. *水土保持学报*, 2013, 27(2): 204-208.
- [10] 王维奇, 曾从盛, 钟春棋, 等. 人类干扰对闽江河口湿地土壤碳、氮、磷生态化学计量学特征的影响[J]. *环境科学*, 2010, 31(10): 2411-2416.
- [11] TIAN H, CHEN G, ZHANG C, et al. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data[J]. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/2/3): 139-151.
- [12] CLEVELAND C C, LIPTZIN D. C:N:P stoichiometry in soil: Is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [13] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [14] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [15] KERKHOFF A J, ENQUIST B J, ELSER J J, et al. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity[J]. *Global ecology and biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [16] HAN W, FANG J, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [17] 赵航, 贾彦龙, 王秋凤. 中国地带性森林和农田生态系统 C-N-P 化学计量统计特征[J]. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 803-814.
- [18] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [19] 王晶苑, 王绍强, 李幼兰, 等. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 587-595.
- [20] 林志斌, 严平勇, 杨智杰, 等. 福建万木林 101 种常见木本植物叶片 N、P 化学计量学特征[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2011, 6(1): 32-38.
- [21] 耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 1-8.
- [22] 刘晓玲, 李世杰. 贵州省东南部土壤氮磷对常见森林群落植物叶片的养分化学计量学特征[J]. *中南林业调查规划*, 2013, 32(2): 52-56.
- [23] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [24] CAO L, SONG J, LI X, et al. Geochemical characteristics of soil C, N, P, and their stoichiometrical significance in the coastal wetlands of Laizhou Bay, Bohai Sea[J]. *Clean soil air water*, 2015, 43(2): 260-270.
- [25] 马永跃, 王维奇. 闽江河口区稻田土壤和植物的 C、N、P 含量及其生态化学计量比[J]. *亚热带农业研究*, 2011, 7(3): 182-187.

- [26] 任书杰,于贵瑞,陶波,等.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[J].环境科学,2007,28(12):2665-2673.
- [27] 陶冶,张元明.古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片与土壤的化学计量特征[J].应用生态学报,2015,26(3):659-665.
- [28] HE M,DIJKSTRA F A,ZHANG K,et al. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability [R]. Scientific Reports,2014.
- [29] 孙超.基于生态化学计量学的草地退化研究:以大安市姜家店草场为例[D].长春:吉林大学,2012.
- [30] 中国环境监测总站.中国土壤元素背景值[M].北京:中国环境科学出版社,1990.
- [31] FAN H,WU J,LIU W,et al. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations[J]. Plant and soil,2015,392(1/2):127-138.
- [32] SARDANS J,PENUELAS J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system [J]. Plant physiology,2012,160(4):1741-1761.
- [33] HE M,DIJKSTRA F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: A meta-analysis[J]. New phytologist,2014,204(4):924-931.
- [34] BERTILLER MB,SAIN C L,CARRERA A L,et al. Patterns of nitrogen and phosphorus conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia,Argentina[J]. Journal of arid environments,2005,62(2):209-223.
- [35] HOGAN E J,MINNULLINA G,SMITH R I,et al. Effects of nitrogen enrichment on phosphatase activity and nitrogen:Phosphorus relationships in *Cladonia portentosa*[J]. New phytologist,2010,186(4):911-925.
- [36] YAN K,DUAN C,FU D,et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of plant communities in geochemically phosphorus-enriched soils in a subtropical mountainous region,SW China[J]. Environmental earth sciences,2015,74:3867-3876.
- [37] 屠臣阳,皇甫超河,姜娜,等.不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征[J].中国农学通报,2013,29(17):171-176.
- [38] 洪江涛,吴建波,王小丹.全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响[J].应用生态学报,2013,24(9):2658-2665.
- [39] LUO Y,HUI D,ZHANG D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis [J]. Ecology,2006,87(1):53-63.
- [40] KIM H S,OREN R,HINCKLEY T M. Actual and potential transpiration and carbon assimilation in an irrigated poplar plantation[J]. Tree physiology,2008,28(4):559-577.
- [41] HE J S,WANG L,FLYNN D F B,et al. Leaf nitrogen:Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J]. Oecologia,2008,155(2):301-310.
- [42] 任书杰,于贵瑞,姜春明,等.中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征[J].应用生态学报,2012,23(3):581-586.
- [43] HE J S,FANG J,WANG Z,et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grasslands of China[J]. Oecologia,2006,149(1):115-122.
- [44] 张娟娟,余琴,毋洁,等.青藏高原高寒草甸成熟和凋落叶片 C、N、P 生态化学计量学特征[J/OL].中国科技论文在线(2014-03-07)[2016-04-07].http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201403-260.
- [45] 李婷,邓强,袁志友,等.黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征[J].环境科学,2015,36(8):2988-2996.
- [46] 韩文轩,吴漪,汤璐璐,等.北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征[J].北京大学学报,2009,45(5):855-860.
- [47] KERKHOFF A J,ENQUIST B J. Ecosystem allometry: The scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities[J]. Ecology letters,2006,9(4):419-427.
- [48] 唐仕姗,杨万勤,熊莉,等.川西亚高山三种优势树种不同根序碳氮磷化学计量特征[J].应用生态学报,2015,26(2):363-369.
- [49] 邵梅香.南亚热带红椎与西南桦生态化学计量学特征研究[D].南宁:广西大学,2012.
- [50] WASSEN M J,OLDE VENTERINK H G M,SWART E O A M. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems[J]. Journal of vegetation science,1995,6(1):5-16.
- [51] KOERSELMAN W,MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of applied ecology,1996,33(6):1441-1450.
- [52] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. New phytologist,2004,164(2):243-266.
- [53] BRAAKHEKKE W G,HOOFTMAN D A P. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland[J]. Journal of vegetation science,1999,10(2):187-200.
- [54] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,等.生态化学计量学特征及其应用研究进展[J].生态学报,2013,33(18):5484-5492.
- [55] 高扬,徐亚娟,彭焱,等.紫色土坡耕地 C、P 与微生物生物量 C、P 对不同施肥的响应[J].应用生态学报,2015,26(1):108-112.
- [56] 宾振钧,张仁懿,张文鹏,等.氮磷硅添加对青藏高原高寒草甸垂穗披碱草叶片碳氮磷的影响[J].生态学报,2015,35(14):1-10.
- [57] 黄菊莹,赖荣生,余海龙,等. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响[J].生态学杂志,2013,32(11):2850-2856.
- [58] 张光波.草地不同植物多样性背景下放牧对植物和土壤生态化学计量学特征的影响[D].长春:东北师范大学,2011.
- [59] 董晓玉.放牧与围封对黄土高原典型草原碳、氮、磷生态计量特征及其贮量的影响[D].兰州:兰州大学,2009.
- [60] 牛磊,刘颖慧,李悦,等.西藏那曲地区高寒草甸不同放牧方式下土壤微生物群落结构特征[J].应用生态学报,2015,26(8):2298-2306.
- [61] ZHAO F Z,SUN J,REN C J,et al. Land use change influences soil C,N, and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China[J]. Scientific reports,2015,5:1-10.
- [62] GAO Y,HE N,YU G,et al. Long-term effects of different land use types on C,N, and P stoichiometry and storage in subtropical ecosystems: A case study in China[J]. Ecological engineering,2014,67:171-181.
- [63] ROBROEK B J M,ADEMA E B,VENTERINK H O,et al. How nitrogen and sulphur addition, and a single drought affect root phosphatase activity in *Phalaris arundinacea* [J]. Science of the total environment,2009,407(7):2342-2348.
- [64] SARDANS J,RIVAS-UBACH A,PENUELAS J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: A review and perspectives[J]. Biogeochemistry,2012,111(1):1-39.
- [65] XU X,THORNTON P E,POST W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems [J]. Global ecology and biogeography,2013,22(6):737-749.
- [66] ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S,KEIBLINGER K M,MOOSHAMMER M,et al. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations[J]. Ecological monographs,2015,85(2):133-155.
- [67] WANG W,WANG C,SARDANS J,et al. Flood regime affects soil stoichiometry and the distribution of the invasive plants in subtropical estuarine wetlands in China[J]. Catena,2015,128:144-154.
- [68] DRENOVSKY R E,RICHARDS J H. Low leaf N and P resorption contributes to nutrient limitation in two desert shrubs[J]. Plant ecology,2006,183(2):305-314.