

我国陆生生态化学计量学应用研究进展与展望^①

卢同平^{1,2}, 史正涛², 牛洁^{1,2}, 张文翔^{1,2*}

(1 云南师范大学高原湖泊生态与全球变化实验室, 昆明 650500; 2 云南省高原地理过程与环境变化重点实验室, 昆明 650098)

摘要:生态化学计量学是一门集生态学、化学计量学、物理学的交叉学科,是当前生态学研究的热点和前沿领域,为研究植物限制性元素及生态系统物质循环提供了一种新的方法和思路。本文重点从气候变化与氮沉降、生态系统演化、添加实验及人类活动等对生态化学计量特征的影响方面对我国陆生生态化学计量学的应用研究进行了总结与评述,并结合现已开展的工作,对有待进一步拓展的相关生态化学计量研究领域进行了展望,以期在生态系统稳定性、常量元素调控等方面的研究取得新突破。

关键词:生态化学计量学;生物地理;驱动因子;氮沉降;植物生态系统组分

中图分类号:P9351.1;P595;Q148

在全球变化背景下,气候变暖、生物多样性锐减、生态系统失衡等^[1-2]环境问题已严重影响着生态系统的发展。C、N、P是生物生长所必需的营养元素,通过物质循环在植物体内及生态系统间保持着动态平衡。生态化学计量学是研究生态系统中元素平衡的科学^[3-4]。从植物地理学角度来讲,生态因子影响生物的生态化学计量特征,而生态化学计量学特征又反映地理尺度格局下生物的营养利用状况,因此,揭示C、N、P等植物营养元素的大尺度地理格局及其与生态因子的关系,对于理解它们的生物地理化学循环如何响应全球气候和生物多样性变化具有重要意义^[5]。自Elser等^[3]2000年提出生态化学计量以来,其研究对象已涉及到养分和生物地球化学循环等诸多方面。因此,化学计量学已将各个层次有机地联系在一起,并成为研究C、N、P平衡的新方法新思路,其对研究全球变化下的生态系统响应应具有重要的意义^[6-8]。我国开展此研究相对较晚,2003年Zhang等^[9]首次在国内报道相关研究,其后众多学者开展了相关方面的研究并取得了丰硕的成果^[10-17](表1),然而在某些领域的研究仍有待进一步加强。本文通过总结与分析我国陆生生态化学计量学研究取得的重要研究进展与成果,结合目前已开展的相关研究,对我国陆生生态化学计量学研究与发展进

行了展望。

1 气候变化、氮沉降与生态化学计量研究

1.1 温度变化与生态化学计量研究

区域间经纬度及海拔的差异,使得各地域间自然条件存在显著不同,特别是水热条件,进而影响生态化学计量值发生变化。Han等^[17]对我国753种陆生植物叶片、任书杰等^[16,20]对中国东部南北样654种植物及东北温带森林兴安落叶松的研究均表明:纬度和温度对N、P及N/P比的变化具有重要影响,即植物叶片N、P含量随纬度的升高和温度的降低而显著增加;且与全球相比,中国区域植被P含量相对较低。近期Yao等^[21]对12个森林335种树枝C、N、P含量及其化学计量比的研究也证明了此结论。同时,He等^[22]通过对阿拉善荒漠植物叶片的研究也发现了相同的变化规律,即叶片N和P的浓度与年平均气温呈负相关关系,与年平均降水量无相关性,但与土壤P含量呈正相关关系,这与Manuel等^[23]在全球干旱区的研究结果类似。张向茹等^[24]和陈亚南等^[25]对西北黄土高原刺槐林土壤及落叶生态化学计量比值的研究显示,随纬度的升高,刺槐林土壤和叶片的C/P和N/P比降低,而C/N比均无明显变化。对青藏高原和我国北方温带草原区主要草地类型的草地样带研究

基金项目:国家自然科学基金项目(41461015)、云南省中青年学术技术带头人后备人才项目(2015HB029)、云南省水利厅(2014003)和江苏省博士后基金项目(1501060B)资助。

* 通讯作者(wenxiangzhang@gmail.com)

作者简介:卢同平(1988—),男,甘肃定西人,硕士研究生,主要研究方向为环境地球化学。E-mail: tongpinglu2014@sina.com

表 1 中国主要草地、陆生植物及其全球植物 C、N、P 及 N/P 化学计量特征
Table 1 Stoichiometry of C, N, P and N/P in terrestrial plants and main grasslands of China and Global flora

研究对象	物种或样本数	C 含量 (mg/g)	N 含量 (mg/g)	P 含量 (mg/g)	N/P	参考文献
东北草地	123	411.46	21.23	1.56	15.46	[11-12]
内蒙古草原	113	398.16	25.77	1.48	18.54	[13]
青藏高原草地	127	-	26.05	1.90	14.80	[14,15]
中国东部南北样带 陆生植物	654	-	17.5	1.28	13.50	[16]
中国草地	213	-	29	1.90	15.30	[14]
中国陆生植物	753	-	20.2	1.46	16.3	[17]
全球陆生植物	894~1 251	-	20.10	1.77	13.8	[18]
全球陆生植物	395	-	20.60	1.99	12.7	[19]

表明,高寒草地植物的 N、P 含量高于温带草地植物,但 N/P 却低于温带草地。因此,纬度引起的温度变化是制约 N、P 含量及 N/P 比分异的重要因素。

1.2 降水变化与生态化学计量研究

在同一纬度下,经度(即海陆分布)变化导致水分的梯度变化,从而引起降水、土壤特性等自然环境变化,进而影响植物的化学计量特征变化。相对于生态化学计量的纬向分布特征研究,经度梯度上植物生态化学计量特征研究较少,且主要集中在对于草地植被的研究。丁小慧等^[13]发现,呼伦贝尔草原群落叶片在经度梯度与养分供给两个因素上,C 含量与 C/N 比显著增加;N、P 含量下降,但 P 含量下降趋势不显著。同时,有研究发现降水对草地和荒漠区土壤营养有效性及氮的利用性影响显著。例如,通过对兴安落叶松的研究发现,降雨量降低致使兴安落叶松的 C、N 含量和 N/P 比显著降低,叶片 C/N 比和 K 含量显著升高^[20]。而我国北方典型荒漠区植物叶片 P 含量及 N/P 比与降水间显著相关,并且黄土高原植物叶片的 N/P 比随降水减少而显著增加^[26]。因此,降雨通过影响土壤淋溶和有效养分含量,进而达到影响植物生态化学计量特征的变化^[18]。但相对而言,我国热带雨林开展的研究相对较少,且未发现植被生态化学计量特征与降水间存在相关性^[27],这还有待进一步深入研究。而经纬度综合影响体现温度和降水两方面的变化。如 Yuan 等^[28]研究全球衰老叶片发现,从热带到苔原带衰老叶片的 N、P 浓度不同生态类型差异显著,N/P 和 C/P 比随年均温度和年均降水量增加,但是 C/N 比下降。

1.3 氮沉降与生态化学计量研究

在陆生生态系统中,C、N、P 的生物地球化学循环是由植物的初级生产、呼吸作用及微生物的分解作用联系起来的。过量的 N 输入通过酸化和富营养

化威胁生态系统的健康。研究发现 N 沉降已造成欧洲和北美的陆地森林生态系统生物多样性和森林生产力呈下降趋势^[29]。因此,全球变化下 N 沉降会对 C、N、P 生物地球化学循环产生促进或抑制作用,尤其会给森林生态系统、草原生态系统甚至荒漠生态系统的植物造成营养结构的失衡。根据生态化学计量的理论和更多学者的研究证实,植物与土壤的 C、N、P 之间存在着耦联作用,即一种或多种化学元素的变化会导致其他元素的变化,甚至成为植物的限制性元素^[23,30]。例如,王晶苑等^[31]在总结研究文献时得出 N 沉降持续增加会使得森林生态系统的 N、P 循环速度加快,结果导致 P 限制;也有 N 添加试验表明长期 N 沉降增加可能会改变荒漠草原生态系统的结构^[32]。也就是说从长时间耦联分析考虑,N 沉降增加显著降低了土壤和植物的 C/N 比,改变植物群落的物种组成,进而影响群落的 N/P 比^[33]。

2 生态系统演化、添加实验与生态化学计量研究

2.1 生态系统类型与生态化学计量研究

由于不同植被类型的生物群落对养分的利用状况有别,从而使得生态化学计量内稳性存在明显差异。吴统贵等^[34]和阎恩荣等^[35]的研究表明不同的森林类型,其森林叶片与凋落物的 C:N:P 比率存在较大的差异;谭秋锦等^[36]进一步对不同生态系统的土壤养分含量进行研究,得出 6 类生态系统土壤养分总体表现为次生林>人工林>水田>旱地>灌丛>草地。但无论生态系统如何演替,果园和农田土壤系统的 C、N 含量要明显高于森林生态系统,尤其表层土壤的 C、N、P 浓度最高^[37-39]。全球森林生态系统研究上,Yang 等^[40-41]发现,全球森林生态系统 C/N 比表现出针叶林>阔叶林>温带森林>热带森林的特征,以

及 C/N 比在植物组织、落叶层、土壤中存在明显差异^[42]，但 C 含量并无显著变化。朱秋莲等^[43]的研究也证明土壤生态化学计量特征与生态系统类型相一致。同时，Yu 等^[44-45]通过内稳性指数波动研究，发现其生态系统内稳性与物种优势度、稳定性相关^[46]。因此，通过不同生态系统类型与生态化学计量内稳性研究，可以较好地分析该生态系统的物种优势度、系统结构与稳定性^[30]，并可深入探讨生态系统演化等。

2.2 群落演替与生态化学计量研究

目前国内对植物不同演替阶段的研究主要集中在两个方面，即植物器官和植物-土壤耦联研究。在植物器官的生态化学计量学特征研究方面，高三平等^[47]对天童常绿阔叶林研究表明，5 个演替阶段植物叶片的 N、P 含量变异较大，演替前期的叶片 N 含量和 N/P 比低于演替后期，N/P 比的变化趋势能较好地反映不同演替阶段的群落变化特征；阎恩荣等^[48]将 N/P 比作为诊断指标发现，不同的森林类型在各演替阶段受不同的元素限制。

在植物-土壤耦联研究方面，刘兴诏等^[49]通过对南亚热带森林土壤和叶片 C、N、P 化学计量特征的研究显示：土壤中全 N 含量随演替过程而逐渐增加，植物叶片中全 N、全 P 的含量随演替呈减少的趋势，各土层中 N/P 比随演替过程呈现明显增加的趋势，并表明 P 为南亚热带森林生物生长的限制性因子。而 Fan 等^[50]进一步研究发现，亚热带森林土壤 C、P 含量随树龄增大而降低，土壤与植物的 N/P 比显著相关，并且与林下生物量呈正相关关系。但由于退化演替过程中土壤 N/P 比要比植物 N/P 比敏感，导致云南普洱常绿阔叶林植物中的 C 含量与土壤中 C/N 比随系统演替无显著差异，且植物及土壤中 C、N、P 含量均低于演替前期^[51]。同时，欧阳林梅等^[52]以不同年份的茶园土壤养分为研究对象，阐明了影响土壤 C/N、C/P 和 N/P 比的因子随着树龄而改变。因此，随着生态系统的不断演替，生态系统受 P 的限制越来越明显，尤其对南亚热带森林的研究^[53]，上述研究结果与已有结论基本一致^[54]。

2.3 添加实验与生态化学计量研究

施肥试验是检验种群和群落水平养分限制的唯一准确方法^[55]。N 肥添加实验的一方面意义主要在于模拟植物在全球变化背景下对 N 沉降的响应模式和对土壤养分及生产力的影响^[56]，例如，宾振钧等^[57]通过对青藏高原高寒草甸的 N 肥添加得出，6 种群落优势种叶片的 C 和 P 含量具有一定的稳定性，不同物种对 N 的添加反应不同，但荒漠草原土壤与植物短

期内对 N 添肥加的反应程度比较缓慢以及安卓等^[58]发现长芒草叶片的 C、N 和立枯物的 N、P 含量对 N 肥添加的响应模式相同。对于 N 肥添加的另一种试验是农田生态系统土壤及作物的配肥试验，例如，林新坚等^[59]从杂草配肥施肥试验得出，杂草的 C、N、P 计量比一定程度上可反映土壤 C、N、P 计量特征，而且不同施肥方式影响土壤及微生物的 N 含量和组成^[60-61]；袁伟等^[62-63]利用多种配肥模式试验，研究了番茄、菠菜、小青菜等 C、N、P、K 生态化学计量学特征，并得出合理搭配肥料来提高肥料中 C/N 比有利于提高蔬菜体内 C/N 比和土壤对 N 的利用效率^[64-65]，进而提高作物对 N 肥的利用效率。而对 C 添加与土壤 N 素淋失间耦合机制的研究表明，较低的生物炭施用量会促进 N 素的淋失，对有机氮和硝态氮淋失的降低率因土壤类型不同而存在差异^[66]。

3 人类活动与生态化学计量研究

人类活动常常影响着植物生长的生态系统，进而改变植物所需的 C、N 源储蓄库和 C、N、P 的循环过程^[67]，这势必引起植物生态化学计量学特征的变化，特别是森林、草原植被以及农田系统。现有的研究更多的关注放牧对植物 C、N、P 生态化学计量学特征的影响。

放牧影响着植物器官功能的生长和养分的生产与积累，常表现为植物生态化学计量学特征的变化。放牧程度的大小决定着其影响的程度，有研究表明围封和放牧中植物的 N、P 化学计量不同^[68-69]。银晓瑞等^[70]通过实验分析，研究了放牧对植物生态化学计量变化的影响程度，得出植物 C、N、P 及化学计量特征与退化程度和恢复时间相关，表明放牧会严重影响草原 C、N、P 含量及其计量特征，尤其重牧会显著降低微生物量的 C、P，从而影响根系生物量^[71]。但有研究得出其放牧区、对照区和自有放牧区的影响程度不同，原因可能是放牧改变了土壤表层的理化性状和所含根系的元素含量^[72]，但对植物而言，已有研究表明，放牧降低了 N 限制提高了 P 限制^[73]。而受人类干扰下的未利用地开发、已开发的的城市土壤和河口湿地土壤的研究表明：未利用地开发的植物体和土壤中 C/N、C/P、N/P 比均表现出荒地区>过渡区>农耕地^[74]，土壤 C、N、P 含量及化学计量学特征因影响程度不同而改变^[75-76]，并发现南京城市土壤 C、N、P 比例已严重失衡；针对闽江河口湿地土壤的化学计量特征，王维奇等^[77]发现该区土壤 C/N、C/P 和 N/P 比均表现出随着干扰程度的增大而降低。对 N 循

环干扰则是对大气中 NO_x 排放的影响以及对 N 固定的影响,前者通过酸雨导致土壤酸化,后者则通过施肥导致土壤酸化。而目前生态化学计量学的研究得出放牧和人类干扰对土壤 C、P 元素的影响相对最大;而系统发生变化(科属统一性)是影响 N、P 化学计量变化的关键因素^[78]。

4 生态化学计量研究展望

国内生态化学计量学起步较晚,但发展迅速,取得成果也日益增多,且多集中于自然系统的研究,对人工生态系统以及养分胁迫下的生态系统的生态化学计量学特征进行模拟研究相对较少。因此,今后可在以下几个方向进一步加强研究:

1) 全球变化与 C、N、P 生物地球化学循环。全球变化是生态学的热点研究问题之一,而生态化学计量学更是主要以 C、N、P 等生命元素的基本组成和变化特征为研究对象,与全球变化下的 C 循环和 N 循环及 P 的损失直接相关,能够较简便直接地反映生物营养元素的源汇情况,而且可以指示生物营养元素的限制标准和进一步阐释植被对 C、N、P 的释放机制。因此,可以将生态化学计量学作为全球变化研究的桥梁。

2) 植物-凋落物-土壤的耦合与生态化学计量学。已经有许多研究人员对植物的枝叶、凋落物以及土壤 C、N、P 生态化学计量学进行两者之间的耦联研究,但将三者作为一个完整的系统进行研究的还鲜有报道,可能是因为陆生生态系统的异质性高,不利于元素的循环研究,加上土壤的复杂性,生物地球化学循环过程复杂及周转速率慢等特点^[79]。生态系统内部的 C、N、P 在植物、凋落物、土壤之间往复循环,土壤养分直接影响植物的生态化学计量特征,而植物又能反馈对养分的利用状况,微生物作为元素转换的中间介导者将二者联系起来。如 Li 等^[80]最近研究发现,微生物在不同森林类型间的差异很明显,而且微生物的 N、P 及 N/P 比存在大范围的纬度、温度和降水梯度。但与植物-凋落物-土壤的耦联关系尚不清楚。因此,研究它们的耦联性具有重要的意义,同时也面临着巨大挑战。

3) 内稳性与生物地理生态学机制。因为内稳性涉及到生物的系统发育和个体发育,也反映了生物进化过程中对环境的生理和生化适应。比如从幼苗到成熟的生长过程中 C、N、P 与周围物种及环境因子间是否存在某种关系^[81]以及对环境的自适应战略如何,通过植物的哪些器官表现出来^[82](比如植物的根茎叶生态化学计量特征)?而现实环境中,植物不

仅表现出内稳性,也表现出了一定的变异性,例如 Wang 等^[83]研究浙江天目山南亚白发藓(*Leucobryum juniperoideum*)发现,土壤 N 是在限制 *L. juniperoideum* 种群分布的主要决定因素,而且中国的冷杉林和杉树林的土壤 N、P 的浓度均显著高于毛竹林。这可能与生物的系统发育以及诸多地理环境因子有关,而且在不同的生态系统类型中植物内稳性和变异性也存在较大差异。因此,研究内稳性与生物地理生态学机制对认识植被化学和生态系统功能结构的生物地理尺度转化和发展区域的模拟工具具有重要意义。虽然研究相对比较困难,但也是亟待解决的问题。

4) 生态化学计量与常量元素间调控研究。从生态化学计量学的内稳性和生长速率的理论来讲,生物生长发育的全过程受到诸多因素的调控和影响,国内已有通过研究 N、P、K、S、Fe、Ca 间比例关系得出 K、S、Fe、Ca 等生源要素对植物的生长过程中 N、P 的利用吸收产生重要的影响。因此,联系 C、N、P 及其他生源要素的研究对于完善和延伸生态化学计量学的广度和深度具有重要意义,但这方面的研究报道较少,以后也可能是一个需要重点研究的方向。

参考文献:

- [1] Fang J, Chen A, Peng C, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998[J]. *Science*, 2001, 292(5525): 2 320-2 322
- [2] Yu G R, Song X, Wang Q F, et al. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables[J]. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 927-937
- [3] Elser J J, Stemer R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550
- [4] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6
- [5] Han W X, Fang J Y, Reich P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14 (8): 788-796
- [6] Grace J, Rayment M. Respiration in the balance[J]. *Nature*, 2000, 404: 819-820
- [7] Hobbie S E, Nadelhoffer K J, Höglberg P. A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions[J]. *Plant and Soil*, 2002, 242: 163-170
- [8] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 1-42
- [9] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N: P stoichiometry to ecology studies[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(9): 1 009-1 018
- [10] 程滨, 赵永军, 张文广, 等. 生态化学计量学研究进展[J]. *生态学报*, 2010, 30(6): 1 628-1 637

- [11] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 等. 松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2012, 36(3): 222–230
- [12] 李月芬, 王冬艳, Viengsouk L, 等. 基于土壤化学性质与神经网络的羊草碳氮磷含量预测[J]. 农业工程学报, 2014, 30(3): 104–111
- [13] 丁小慧, 罗淑政, 刘金魏, 等. 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量特征沿经度梯度变化[J]. 生态学报, 2012, 32(11): 3 467–3 476
- [14] He J S, Wang L, Lynn Dan F B, et al. Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301–310
- [15] 杨阔, 黄建辉, 董丹, 等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17–22
- [16] 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): 2 665–2 673
- [17] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*[J]. 2005, 168: 377–385
- [18] Huang J Y, Yu H L, Li L H, et al. Water supply changes N and P conservation in a perennial grass *Leymus chinensis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51: 1 050–1 056
- [19] 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
- [20] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 兴安落叶松(*Larix gmelinii Rupr.*)叶片养分的空间分布格局[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1 899–1 906
- [21] Yao F Y, Chen Y H, Yan Z, et al. Biogeographic patterns of structural traits and C : N : P stoichiometry of tree twigs in China's forests[J]. *PLoS One*, 2015; 10(2): 1–9
- [22] He M Z, Dijkstra F A, Zhang K, et al. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability[J]. *Scientific Reports*, 2014, 4: 1–7
- [23] Manuel D B, Maestre F T, Gallardo A, et al. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands[J]. *Nature*, 2013, 502(31): 672–676
- [24] 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 等. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究[J]. 土壤学报, 2013, 50(4): 818–825
- [25] 陈亚南, 马露莎, 张向茹, 等. 陕西黄土高原刺槐林枯落叶态化学计量学特征研究[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4 412–4 422
- [26] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究[J]. 环境科学, 2010, 31(8): 1 716–1 725
- [27] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, et al. Controls over foliar N : P ratios in tropical rain forests[J]. *Ecology*, 2007, 88: 107–118
- [28] Yuan Z Y, Han Y H, Chen. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(5): 532–542
- [29] Zhu X M, Zhang W, Chen H, et al. Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 35–43
- [30] Gifford S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 243–266
- [31] 王晶苑, 张心昱, 温学发, 等. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制[J]. 生态学报, 2013, 33 (5): 1 337–1 346
- [32] 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
- [33] Fujita Y, Rüter P C, Wassen M J, et al. Time-dependent, species-specific effects of N : P stoichiometry on grassland plant growth[J]. *Plant and Soil*, 2010, 334: 99–112
- [34] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲 3 种典型森林类型木叶片生态化学计量学[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 58–63
- [35] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C : N : P 化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17–18
- [36] 谭秋锦, 宋同清, 曾馥平, 等. 峡谷型喀斯特不同生态系统土壤养分及其生态化学计量特征[J]. 农业现代化研究, 2014, 35(2): 225–228
- [37] Gao Y, He N P, Yu G R, 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
- [38] 胡慧蓉, 胡庭兴, 谭九龙, 等. 华西雨屏区不同植被类型对土壤氮磷钾及有机碳含量的影响[J]. 土壤, 2014, 46(4): 630–637
- [39] 张忠启, 于东升, 潘剑君, 等. 红壤典型区不同类型土壤有机碳组分构成及空间分异研究[J]. 土壤, 2015, 47(2): 318–323
- [40] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 354–361
- [41] Yang Y H, Luo Y Q, Adrien C F. Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: A global synthesis[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(4): 977–989
- [42] 郭志英, 贾仲君. 中国典型生态系统土壤硝化强度的整合分析[J]. 土壤学报, 2014, 51(6): 1 317–1 324
- [43] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 等. 黄土丘陵沟壑区不同植被区生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2013, 33(15): 4 674–4 682
- [44] Yu Q, Elser J J, He N P, et al. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland[J]. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1–10
- [45] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1 390–1 399
- [46] Bai Y, Wu J G, Clark C M, et al. Trade-offs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16 (1): 358–372

- [47] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 等. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征[J]. 生态学报, 2007, 27 (3): 947-952
- [48] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2008, 32(1): 13-22
- [49] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤 N、P 化学计量学特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71
- [50] Fan H B, Wu J P, Liu W F, 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
- [51] 刘万德, 苏建荣, 李帅峰, 等. 云南普洱常绿阔叶林演替系列植物和土壤中 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6 581-6 590
- [52] 欧阳林梅, 曾冬萍, 闵庆文, 等. 鼓山茶园土壤碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 水土保持学报, 2014, 28(2): 297-312
- [53] Huang W J, Liu J X, Wang Y P, et al. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China[J]. Plant and Soil, 2013, 36(1): 181-191
- [54] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. Science, 2004, 305: 509-513
- [55] Tanner E V J, Vitousek P M, Cuevas E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains[J]. Ecology, 1998, 79(1): 10-22
- [56] 刘艳丽, 丁方军, 谷端银, 等. 不同活化处理腐植酸-尿素对褐土小麦-玉米产量及有机碳氮矿化的影响[J]. 土壤, 2015, 47(1): 42-48
- [57] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 等. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸 6 个群落优势种生态化学计量学特征的影响[J]. 植物生态学报, 2014, 38 (3): 231-237
- [58] 安卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801-807
- [59] 林新坚, 王飞, 王长方, 等. 长期施肥对南方黄泥田冬季杂草群落及其 C、N、P 化学计量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(5): 573-577
- [60] 姜 珞, 申思雨, 吕贻忠. 华北地区有机种植与常规种植土壤质量比较研究[J]. 土壤, 2015, 47(4): 805-811
- [61] 孙 波, 廖红, 苏彦华, 等. 土壤-根系-微生物系统中影响氮磷利用的一些关键协同机制的研究进展[J]. 土壤, 2015, 47(2): 210-219
- [62] 袁伟, 董元华, 王辉. 氨基酸态氮和硝态氮混合营养下番茄生长及其生态化学计量学特征[J]. 土壤, 2010, 42(4): 664-668
- [63] 袁伟, 董元华, 王辉. 蔬菜与肥料中养分摩尔数比与作物生长及氮素利用的关系[J]. 土壤学报, 2011, 48(2): 445-451
- [64] 邓中华, 明日, 李小坤, 等. 不同密度和氮肥用量对水稻产量、构成因子及氮肥利用率的影响[J]. 土壤, 2015, 47(1): 20-25
- [65] 毛霞丽, 陆扣萍, 何丽芝, 等. 长期施肥对浙江稻田土壤团聚体及其有机碳分布的影响[J]. 土壤学报, 2015, 52(4): 828-838
- [66] 周志华, 肖化云, 刘丛强. 土壤氮素生物地球化学循环的研究现状与进展[J]. 地球与环境, 2004, 32(3): 21-26
- [67] 孔 涛, 张德胜, 寇涌苹, 等. 浑河上游典型植被河岸带土壤有机碳、全氮和全磷分布特征[J]. 土壤, 2014, 46(5): 793-798
- [68] Dong X Y, Fu H, Li X D, et al. Effects on plant biomass and C, N, P contents of plants in grazed and fenced steppe grasslands of the Loess Plateau[J]. Acta Prntaculturae Sinica, 2010, 19: 175-182
- [69] He N P, Han X G, Yu G, et al. Divergent changes in plant community composition under 3-decade grazing exclusion in continental steppe[J]. PLoS One, 2011, 6(11): 6 502-6 506
- [70] 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 等. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 39-47
- [71] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920
- [72] 张婷, 翁月, 姚凤娇, 史印涛, 崔国文, 胡国富. 放牧强度对草甸植物小叶章及土壤化学计量比的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(2): 20-28
- [73] Frank DA. Ungulate and topographic control of nitrogen: Phosphorus stoichiometry in a temperate grassland; soils, plants and mineralization rates[J]. Oikos, 2008, 117: 591-601
- [74] 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
- [75] 袁大刚, 张甘霖. 不同利用方式下南京城市土壤碳、氮、磷的化学计量学特征[J]. 中国土壤与肥料, 2013(3): 19-25
- [76] 张文敏, 姜小三, 吴明, 等. 杭州湾南岸土壤有机碳空间异质性研究[J]. 土壤学报, 2014, 51(5): 1 087-1 095
- [77] 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): 2 411-2 416
- [78] Luo M W, Mao L, Guo Z G. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants from natural and restorable communities at lands used for Qinghai-tibet highway construction, China[J]. Polish Journal of Ecology, 2014, 62(2): 227-238
- [79] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统氮磷元素的化学生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3 937-3 947
- [80] Li P, Yang Y H, Han W X, et al. Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems[J]. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(9): 979-987
- [81] Liu W D, Su J R, Li S F, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry at different growth stages in dominant tree species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province, China[J]. CJPE, 2015, 39(1): 52-62
- [82] Ma Y Z, Zhong Q L, Jin B J, et al. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. CJPE, 2015, 9(2): 159-166
- [83] Wang C, Yin L J, Zhu R L. The role of soil nitrogen and phosphorus in the distribution of *Leucobryum juniperoidum* in the Tianmu Mountain National Nature Reserve, Zhejiang, China[J]. The Bryologist, 2014, 117(1): 54-61

Research Progresses and Prospects of Terrestrial Ecological Stoichiometry in China

LU Tong-ping^{1,2}, SHI Zheng-tao², NIU Jie^{1,2}, ZHANG Wen-xiang^{1,2*}

(1 Key Laboratory of Plateau Lake Ecology and Global Change, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China; 2 Key Laboratory of Plateau Geographical Process and Environmental Change of Yunnan Province, Kunming 650098, China)

Abstract: Ecological stoichiometry is an interdisciplinary based on ecology, chemometrics and physics. It is the hotspot and front of the current ecology and globe change research, and can provides a new approach and ideas for the study of necessar elements and material circulation of ecological system. This paper summarized and reviewed on the application of terrestrial ecological stoichiometry in China, focused on the research of the nitrogen deposition, ecosystem evolution, adding experiment and human activities effects. The further research on the ecosystem homeostasis and element regulation were presented, combing the obtained achievements and the current study.

Key words: Ecological stoichiometry; Biogeography; Driving factors; Nitrogen deposition; Plant ecosystem components