

DOI: 10.5846/stxb202006131540

陈云, 李玉强, 王旭洋, 牛亚毅. 中国典型生态脆弱区生态化学计量学研究进展. 生态学报, 2021, 41(10): 4213-4225.

Chen Y, Li Y Q, Wang X Y, Niu Y Y. Advances in ecological stoichiometry in typically and ecologically vulnerable regions of China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4213-4225.

中国典型生态脆弱区生态化学计量学研究进展

陈云^{1,2}, 李玉强^{1,2,3,*}, 王旭洋^{1,3}, 牛亚毅^{1,2}

1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院西北生态环境资源研究院奈曼沙漠化研究站, 通辽 028300

摘要:在人类活动和自然环境变化的相互作用下,生态脆弱区生态系统随之变迁,荒漠化、盐碱化、水土流失、植被生产力下降等是生态脆弱区面临的重要问题。生态化学计量学作为当前多学科交叉研究的热点领域,强调从生态系统能量与元素平衡角度,揭示元素生物地球化学循环和生态系统对环境变化的调控机制。为了促进对生态脆弱区碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量的深入理解,本文重点总结了近年来有关我国典型生态脆弱区植物、凋落物、土壤和土壤微生物量 C、N、P 生态化学计量及其对环境变化响应的研究成果,并展望未来研究方向,以期促进生态化学计量学的发展和生态脆弱区生态保护与恢复研究。研究表明,植物-凋落物-土壤-土壤微生物系统 C、N、P 化学计量具有较强相关性,并受土壤因子、气候因子、生物因子和人类活动的显著影响。在生态脆弱区,我国北方荒漠及荒漠化地区由于较高的 N:P 比值易受 P 限制,而青藏高原脆弱区、西南岩溶石漠化地区和黄土高原脆弱区等生态脆弱区更易受 N 限制;随着植被恢复,养分限制逐渐由 N 限制向 P 限制转变。生态脆弱区相对较低的养分含量和 C:N:P 比值或许可在一定程度上解释植被生产力较低的原因,而具有较高 N、P 化学计量内稳性的植物在贫瘠环境中具有较强竞争力和更高稳定性。今后可加强多尺度、不同生态系统植物-凋落物-土壤-土壤微生物系统生态化学计量和长期、多因子交互控制实验的研究。

关键词:生态脆弱区;生态化学计量学;环境变化;植物-凋落物-土壤-微生物系统

Advances in ecological stoichiometry in typically and ecologically vulnerable regions of China

CHEN Yun^{1,2}, LI Yuqiang^{1,2,3,*}, WANG Xuyang^{1,3}, NIU Yayi^{1,2}

1 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Naiman Desertification Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Tongliao 028300, China

Abstract: The ecosystem of ecologically vulnerable regions is changed by the interaction of human activities and natural environmental changes. The desertification, salinization, soil erosion and vegetation productivity decline are important problems faced by the ecologically vulnerable regions. As a critical issue of interdisciplinary research, ecological stoichiometry emphasizes to reveal the biogeochemical cycle of elements and the regulation mechanism of ecosystem on environmental change from the perspective of energy and element balance of ecosystem. It is of great ecological significance to carry out the research on ecological stoichiometry of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) elements in the ecosystem: (1) to judge the limitation of N and P on plants to reveal the mechanism of nutrient regulation and biogeochemical cycle in terrestrial ecosystem; (2) to promote the in-depth understanding of biological adaptability to the

基金项目:国家重点研发计划(2017YFA0604803,2016YFC0500901);国家自然科学基金项目(31971466,41807525)

收稿日期:2020-06-13; **修订日期:**2020-11-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyq@lzb.ac.cn

environment; (3) to reveal the mechanism of carbon cycle and response of ecosystem to environmental change. To understand the C, N and P ecological stoichiometry in typically and ecologically vulnerable regions (agro-pastoral ecotone, forest-grassland ecotone, desert-oasis ecotone, the Loess Plateau vulnerable areas, the Qinghai-Tibet Plateau vulnerable areas and southwest karst areas) of China, we mainly summarized the recently researches of C, N, and P ecological stoichiometry in plants, litters, soils and soil microbes, as well as their responses to environmental changes. Then, we proposed the possible direction in the further research. The aim is to promote the development of ecological stoichiometry and ecological protection and restoration in typically and ecologically vulnerable regions. The results show that the C, N, and P ecological stoichiometry of plants, litters, soils, and soil microbes present strong correlations, and is significantly affected by soil, climate and biological factors, and human activities. In the ecologically vulnerable regions, the deserts and desertification areas in north China with higher N:P ratio are more likely to be limited by P, while the ecologically vulnerable regions, such as the Qinghai-Tibet Plateau vulnerable areas, southwest karst areas, and the Loess Plateau vulnerable areas are more likely to be limited by N. With the vegetation restoration, the nutrient limitation gradually changes from N limitation to P limitation. The relatively low nutrient concentration and C:N:P ratio in the ecologically vulnerable regions may explain the reason for lower productivity of vegetation, while the plants with higher N and P stoichiometric homeostasis have stronger competitiveness and higher stability in poor environment. Future research should focus not only on the ecological stoichiometry of plant-litter-soil-microbe system in different scales and ecosystems, but also on the controlled field experiments involving long-term and multi factors interaction.

Key Words: ecologically vulnerable regions; ecological stoichiometry; environmental change; plant-litter-soil-microbe system

生态脆弱区又称生态交错区(Ecotone),主要位于农牧、林草、林牧等不同生态系统交错带^[1-3]。我国生态脆弱区分布广泛、类型多样、表现突出^[4],中度以上生态脆弱区占我国陆地国土面积的55%^[5]。尽管针对生态脆弱区生态保护与恢复的研究成果较为丰富,但是不同研究生态脆弱区范围划分结果不尽一致^[4,6-7],且生态脆弱区生态系统稳定性差、抗干扰能力弱、易退化。在极端气候事件频发、氮(N)沉降、CO₂浓度上升、土地利用变化等全球环境变化和人类活动的影响下,生态脆弱区生态系统日益敏感、脆弱。然而,退化生态系统恢复与控制对应气候危机、粮食安全、供水以及生物多样性等至关重要^[4],生态脆弱区生态系统恢复是实现我国社会经济可持续发展的必由之路^[2],《中华人民共和国环境保护法》也明确规定“国家在重点生态功能区、生态环境敏感区和脆弱区等区域划定生态保护红线,实行严格保护”。本文依据“全球变化及应对”重点专项项目“全球变化对生态脆弱区资源环境承载力的影响研究”^[8]前期研究成果,将我国典型生态脆弱区划分为六类:农牧交错带(包括北方农牧交错带和西南山地农牧交错带)、林草交错带、荒漠-绿洲区、黄土高原脆弱区、青藏高原脆弱区和西南岩溶石漠化区(图1)^[1]。

生态化学计量学(Ecological stoichiometry)连接了生物系统内从基因分子结构到生态系统的各个层次^[9-11],是一门综合生态学、生物学、化学等多学科基本原理,研究生态系统能量、元素平衡(主要为碳(C)、N、磷(P)元素)的学科^[12-13]。开展生态系统C、N、P元素生态化学计量学研究具有重要的生态意义:(1)通过N:P比值关系来判断植物受两大生命元素N、P的限制关系^[14],进而促进对陆地生态系统养分调控和元素生物地球化学循环机制的深入理解;(2)通过生态化学计量学研究生物养分利用效率、策略和生物内稳性机制,促进生物对环境适应性的深入理解^[15-17];(3)C、N、P元素关系对生态系统C循环和生态系统对环境变化的响应具有重要指示作用^[18-19]。为了深入理解我国生态脆弱区对全球环境变化的响应和生物地球化学循环机制,重点针对这六类典型生态脆弱区的植物、凋落物、土壤和土壤微生物C、N、P生态化学计量特征及其对环境变化响应的研究进展进行总结,以促进生态脆弱区生态系统保护与恢复和生态化学计量学研究的发展。

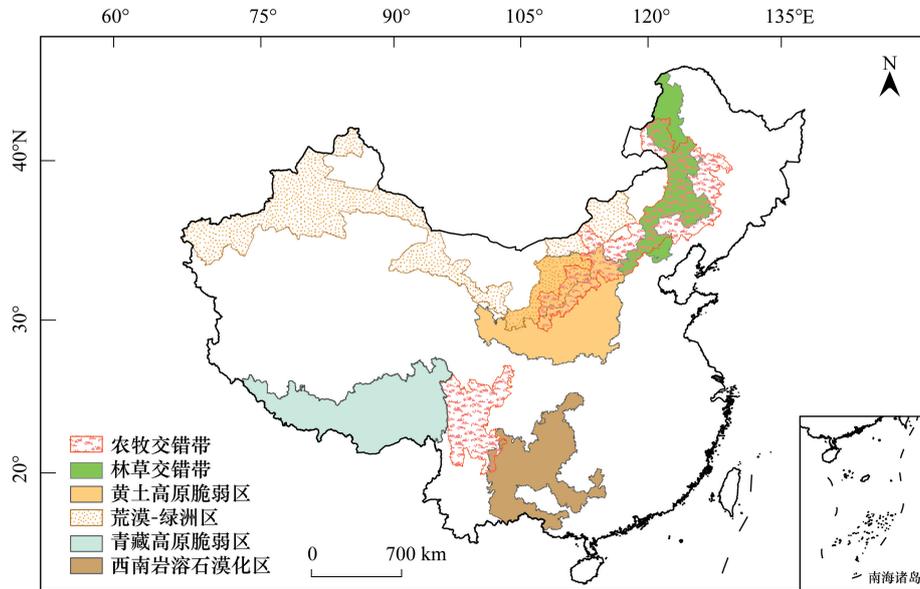


图1 我国典型生态脆弱区分布范围

Fig.1 Distribution of typically and ecologically vulnerable regions in China

1 生态脆弱区 C、N、P 生态化学计量特征

1.1 植物叶片生态化学计量研究

N、P 元素是构成蛋白质、磷酸等的基本元素,对调节植物生长和代谢具有重要作用^[9],在 CO₂ 浓度升高、N 沉降等全球环境变化背景下,植物叶片 C、N、P 元素及其相互关系成为生态化学计量学关注的热点之一。由于区域空间异质性,我国典型生态脆弱区 C、N、P 生态化学计量存在较大差异(表 1)。有研究指出,地理变异和种间变异是造成植物叶片化学计量差异的主要原因^[25];此外,植物功能型亦能较好的解释叶片中元素含量的差异^[56]。与禾本科植物相比,豆科植物 N 含量及 N:P 比值更高,并以 P 限制为主^[57-59]。在荒漠化地区和青藏高原,灌木和草本植物 C 储存能力较低,灌木 N、P 含量和 N:P 比值低于草本和乔木^[27-28,32],而喀斯特地区灌木叶片 C 含量最高,草本植物叶片 N、P 含量最高,各元素化学计量比值表现为乔木>灌木>草本^[33]。在植物发育上,随植物年龄增加,植物叶片 C、N、P 含量增加^[60];成熟叶片 N、P 含量低于幼叶,而 N:P 比值高于幼叶^[33],主要是因为幼叶生长发育对 N、P 元素需求大,特别是 P 元素^[61]。

生长速率假说认为高生长速率对应高 N、P 含量和低 C:N、C:P 与 N:P 比值,N:P 比值高低又被广泛用于营养限制的判断依据。基于 N:P 比值可以反映群落水平营养限制状况的假设,Koerselman 和 Meuleman 对欧洲淡水湿地生态系统施肥实验的回顾研究表明,当 N:P<14,在群落尺度上受 N 限制;当 N:P>16,受 P 限制;当 N:P 比值介于 14—16 时,可能同时受或不受 N、P 元素限制^[14]。但受区域环境、物种组成、植物年龄、组织器官等多因素的共同作用,对于不同的研究对象,营养限制判断阈值存在差异^[62]。Güsewell 对温带和寒带植物群落的研究提出 N:P<10 和 N:P>20 通常是判断植物群落 N、P 限制的临界值,但由于施肥实验的方法差异、时间依赖等诸多原因,营养限制并非总是明确的,施肥的长期效应或对个别物种 N、P 关系的影响具有差异^[62]。再者,多因素的综合作用导致难以就某一地区植物营养限制状况做出准确判断,已有研究表明 N:P 比值关系不能有效预测荒漠及荒漠化地区植物养分限制状况^[26,29,63]。事实上,养分限制状况是复杂的,在群落内,不同物种具有不同的养分利用策略,以占据不同生态位而达到一定的平衡^[15]。总体而言,在我国北方荒漠及荒漠化地区植物叶片似乎具有更高的 N:P 比值而更容易受 P 元素限制^[26,28,31],而在青藏高原、喀斯特地区和黄土高原等生态脆弱区则更容易受 N 元素限制^[30,32-33]。

表 1 不同区域 C、N、P 生态化学计量比值(质量比)特征

Table 1 Ecological stoichiometric ratio (mass ratio) of C, N, and P in different regions

研究对象 Object	区域 Region	样本量 Sampling size	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P	数据来源 Data sources	
植物叶片 Plant leaf	全球陆地	413	30.86	374.71	12.65	Elser 等 ^[20]	
	全球森林	59	37.10	469.16	12.65	McGroddy 等 ^[21]	
	中国陆地	2094	—	—	14.40	Han 等 ^[22]	
	中国陆地	4159	30.89	393.51	12.74	Tang 等 ^[23]	
	中国草地	213 *	17.90	273.90	15.30	He 等 ^[24-25]	
	中国北方荒漠化地区	214 *	—	—	15.77	李玉霖等 ^[26]	
	荒漠-绿洲区(内蒙古)	276	66.70	683.20	11.50	张珂等 ^[27]	
	荒漠-绿洲区(新疆)	67 *	28.00	419.00	18.00	何茂松等 ^[28]	
	农牧交错带沙地	400	16.60	202.00	12.00	宁志英等 ^[29]	
	黄土高原暖温带森林	420	25.70	350.70	13.70	Zhang 等 ^[30]	
	黄土高原荒漠化地区	270	24.42	357.69	14.91	Yang 等 ^[31]	
	青藏高原地区	49	31.20	401.50	13.70	张亚亚 ^[32]	
	西南岩溶石漠化地区	381	26.93	330.93	12.85	吴鹏等 ^[33]	
	凋落物 Litter	全球森林	106	57.27	1164.00	20.32	McGroddy 等 ^[21]
中国森林		159	—	—	21.35	唐仕姍等 ^[34]	
荒漠-绿洲区荒漠草原		16	27.53	347.99	12.64	万芳等 ^[35]	
荒漠-绿洲区森林		270	30.93	455.90	13.16	李路 ^[36]	
黄土高原草地		60	40.71	819.90	20.30	马任甜等 ^[37]	
黄土高原森林		363	32.57	504.80	15.50	姜沛沛等 ^[38]	
青藏高原阔叶林		204	75.00	489.00	6.90	王鑫等 ^[39]	
青藏高原针叶林		516	65.00	659.00	10.50	王鑫等 ^[39]	
西南岩溶石漠化地区峰丛洼地		201	25.00	427.00	18.00	潘复静等 ^[40]	
土壤 Soil		全球(0—10 cm)	186	12.26	72.00	5.92	Cleveland 等 ^[41]
	全球草地(0—10 cm)	75	11.83	64.26	5.55	Cleveland 等 ^[41]	
	全球森林(0—10 cm)	55	12.43	81.95	6.59	Cleveland 等 ^[41]	
	全球荒漠(0—30 cm)	—	9.00	2.55	0.30	Xu 等 ^[42]	
	中国(0—10cm)	2084	12.34	52.65	4.20	Tian 等 ^[43]	
	中国北方荒漠化地区(0—20 cm)	224	10.10	15.70	1.63	孙小东等 ^[44]	
	农牧交错带沙化草地(0—10 cm)	366	7.50	16.91	2.22	宁志英等 ^[45]	
	荒漠-绿洲区云杉林(0—10 cm)	606	138.82	468.42	3.37	李路等 ^[46]	
	黄土高原沟壑区(0—10 cm)	27	9.86	9.66	1.00	朱秋莲等 ^[47]	
	黄土高原暖温带森林(0—20 cm)	420	12.19	29.11	2.39	Zhang 等 ^[30]	
	青藏高原地区(0—20 cm)	363	15.24	40.10	3.02	张亚亚 ^[32]	
	西南岩溶石漠化地区(0—10 cm)	6 **	14.49	61.33	4.23	曾昭霞等 ^[48]	
	西南岩溶石漠化地区(0—15 cm)	270	19.56	65.07	3.54	王霖娇等 ^[49]	
	土壤微生物 Soil microbe	全球(0—10 cm)	157	7.37	23.03	3.12	Cleveland 等 ^[41]
		全球草地(0—10 cm)	75	7.11	18.31	2.21	Cleveland 等 ^[41]
		全球森林(0—10 cm)	55	7.03	28.65	4.02	Cleveland 等 ^[41]
全球荒漠(0—30 cm)		—	6.17	5.29	1.99	Xu 等 ^[42]	
中国(0—20 cm)		404	7.10	25.60	3.60	Xue 等 ^[50]	
荒漠-绿洲区温带草原(0—20 cm)		18 **	6.20	—	—	Zhao 等 ^[51]	
农牧/林草交错带草原(0—10 cm)		216	5.66	25.55	4.52	刘雨晴 ^[52]	
黄土高原丘陵区(0—30 cm)		5 **	9.40	28.70	3.40	吴建平 ^[53]	
青藏高原高寒草原(0—10 cm)		173 **	11.57	31.35	2.71	Chen 等 ^[54]	
青藏高原高山草原(0—20 cm)		10 **	10.90	—	—	Zhao 等 ^[51]	
南岩溶石漠化地区(0—15 cm)		6 **	4.20—8.20	—	—	Song 等 ^[55]	

* 物种数, ** 调查样地数, C:碳 Carbon, N:氮 Nitrogen, P:磷 Phosphorus

此外,内稳性是生态化学计量学的重要内容之一,但不同物种化学计量内稳性特征存在较大差异,如 Yu 等^[64]研究表明内蒙古草原维管植物内稳性指数变化范围为 1.9—14.5。在物种水平上,化学计量内稳性与优

势度和稳定性呈正相关;在群落水平上,内稳性多与生态系统功能和稳定性呈正相关^[65]。这在宁志英等^[17]的研究中得到验证,即在 N 相对贫瘠的沙化草地,拥有更高的 N:N:P 内稳性特征的植物在多变环境中表现出更强的适应性和竞争力。因此,在全球环境变化背景下,植物化学计量所表现出的内稳性特征有助于我们深入了解物种稳定性,以及物种和生态系统对全球环境变化的适应能力^[66-68]。

1.2 凋落物生态化学计量研究

凋落物养分积累与分解是陆地生态系统 C 和养分循环的重要过程,反映了生态系统动态过程与能量平衡过程,联系了植被与土壤^[30,69]。同时,凋落物所含养分也是土壤养分的重要补给来源,并与土壤养分呈显著正相关^[40]。凋落物养分积累与释放过程主要受其初始化学元素控制^[69],其中,有效性 N、P 养分及其比值是影响凋落物分解的重要决定因素^[70]。对内蒙古草地生态系统的研究表明,N 有效性增加,将促进凋落物分解^[71-72],但有研究认为当凋落物具有较高 N 含量和较低 P 含量(即高 N:P 比值),尤其是当 N:P 大于 25,且 P 含量小于 0.22 mg/g 时,会限制凋落物分解速率^[73]。总之,凋落物 C、N、P 含量高低及其比值大小显著影响土壤养分积累的数量和速率,进而影响植被生产力^[74-75]。

潘复静等^[40]对喀斯特地区不同植被演替序列的研究表明,凋落物 C、N、P 含量呈现常绿落叶阔叶林>灌丛>草丛的趋势,N:P 比值随正向演替(演替序列依次为草丛群落、灌丛群落、常绿落叶阔叶林群落)而升高。对于青藏高原不同林型,针叶林凋落物 C、N 含量及 C:P、N:P 高于阔叶林,P 含量低于阔叶林,N:N:P 比值与纬度呈显著负相关^[39];但姜沛沛等^[38]认为黄土高原森林凋落物 N:P 比值与经纬度、海拔的相关性不显著。然而,凋落物化学计量的全球格局研究表明,在低纬度地区 N:P 最高,中纬度地区 N:P 最低,向高纬度地区 N:P 又逐渐增加,因为低纬地区 P 含量相对较低,而高纬地区虽然 P 矿化速率较低但再吸收率较高^[76]。此外,不同尺度研究结果表明,凋落物 N、P、N:C 和 P:C 低于植物叶片,说明养分再吸收是植物活有机体保持养分、提高生产力的重要机制^[35,38],养分再吸收率高低反映了植物在贫瘠、脆弱生态系统中的适应能力^[35]。

1.3 土壤生态化学计量研究

土壤是陆地生态系统重要的 C 库和营养源,土壤 C 库储量是大气 C 库的 3.3 倍,是生物 C 库的 4.5 倍^[77],土壤养分是植物生长的物质基础,土壤 C、N、P 含量及其化学计量比是衡量土壤质量的重要指标,但受成土因素和人类活动的影响而存在较大差异^[18]。在生态脆弱区,土地荒漠化造成土地质量严重退化,土壤养分大量流失,改变了土壤 C、N、P 化学计量特征与平衡,限制了植被生产力^[45,78]。有研究表明,在荒漠-绿洲区、黄土高原、农牧交错带等生态脆弱区表层土壤 C、N、P 元素平均含量低于我国表层土壤平均水平^[43,45-47];同时,生态脆弱区具有相对较低的土壤 C:N:P 化学计量比值,这或许可以在一定程度上解释生态脆弱区植被生产力相对较低的原因。

土壤 C:N:P 化学计量存在明显的空间依赖。研究表明,我国草地生态系统表土 C:N:N:P 比值在青藏高原沿东南向西北、在内蒙古高原沿东北向西南递减,且内蒙古高原温带草原土壤 N:P 比值明显高于青藏高原高寒草原,而新疆北部草原土壤 C、N、P 化学计量空间变异性较小^[79]。在黄土高原,土壤 C、N、P 含量及其比值呈现显著的纬度变化趋势,C、N 和 C:N:P 随纬度升高呈指数下降,P 则先增后减^[80]。喀斯特地区土壤 N、P 含量较低^[81],随纬度增加,土壤 C、N、P 含量下降^[82]。此外,土壤养分具有“表层聚集”效应,即随土壤深度的增加,C、N、P 含量呈减少趋势^[31,83-85],但在喀斯特地区,也有研究认为表层土壤 N 供应能力较强,而深层土壤 P 供应能力更强,因为降水导致 P 元素向下迁移^[81]。在时间演变上,近期一项在内蒙古高原和青藏高原的研究表明,从 20 世纪 80 年代起,N:P 比值呈增加趋势,主要是因为 N、P 元素非耦合变化,即 P 在强风化土壤中易淋溶损失,而 N 通过生物固 N 和大气 N 沉降保持相对稳定,从而可能导致 P 限制^[79]。

凋落物质量、植被类型及覆盖度与土壤养分也呈现较强的相关性^[74,82,85-86]。凋落物养分化学计量影响微生物的分解速率,进而影响养分向土壤归还与释放过程^[31,74]。植被类型对生态脆弱区土壤养分的影响主要表现在乔木、灌木、草本等不同功能型植被下土壤养分的差异。刘秉儒^[87]在荒漠-绿洲区山地的研究认为,土壤 C、N 含量表现为草地>森林>荒漠;朱秋莲等^[47]认为黄土高原丘陵沟壑区土壤养分含量表现为森林>草原>

森林草原区;而喀斯特地区呈现林地>灌丛>草地的趋势^[85]。

1.4 土壤微生物生态化学计量研究

土壤微生物是陆地生态系统植物生产力与多样性的重要调节因子和驱动力^[88],在生态脆弱区,土壤微生物量 C、N、P 和土壤养分关系密切,两者化学计量具有相对一致性^[50,87]。一方面,虽然凋落物质量影响土壤微生物的分解速率,但土壤微生物也可通过调整自身养分利用效率,如提高养分利用效率以适应低养分含量(高 C:养分比值)下凋落物分解,进而促进凋落物养分释放^[69];另一方面,土壤因子(C、N、P 含量及其比值,土壤温度等)是引起微生物群落结构空间变异的主要驱动力,土壤微生物量化学计量主要受土壤养分控制^[89-92]。同时,土壤微生物群落结构和微生物量 C、N、P 化学计量也表现出显著的随土壤深度变化的规律,即随土壤深度增加,土壤微生物量 C、N、P 呈降低趋势^[53,93]。土壤深度引起土壤微生物群落组成变化主要表现在表层土壤微生物以好氧菌为主,深层以厌氧菌为主^[93]。除了土壤因子,气候因子和生物因子(地上生物量、植物丰富度等)也是影响土壤微生物量 C、N、P 的重要因子,如气候因子、土壤因子和植物群落共同解释了内蒙古草原土壤微生物变异^[94],但对高寒草地土壤微生物量变异的解释程度低于土壤因子^[89]。Zhao 等^[51]则认为气候因子对内蒙古至西藏温带草原和高寒草地土壤微生物量 C、N 的影响大于土壤因子,解释了 26% 的变异。刘秉儒^[87]认为气候因子、土壤因子是影响贺兰山土壤微生物量 C、N 沿垂直梯度变化(微生物量 C、N 随海拔增加而增加)的关键因子。

土壤微生物量的全球格局表明,随着纬度增加,微生物量 C、N、P 含量增加,N:P 比值降低^[42,95],在内蒙古高原和青藏高原草地样带上也发现了相同的 N:P 变化规律^[52,54]。在内蒙古草原,土壤微生物量 N:P 比值表现为荒漠草原>典型草原>草甸草原,C:N、C:P 无显著差异^[52];在荒漠-绿洲区山地,土壤微生物量 C、N 表现为高山草甸>林地>灌丛>荒漠化草原,而 C:N 无显著差异^[87];在青藏高原高寒草原和高寒草甸,C:N、C:P 和 N:P 比值表现为高寒草原>高寒草甸,C:N:P 比值显著高于全球平均水平,土壤微生物量 C:N:P 化学计量的变异主要由微生物群落结构变化引起^[54];在喀斯特地区,土壤微生物量 N:P 无显著变化,而 C:N、C:P 草地最高^[55]。总体而言,土壤微生物量 C、N、P 化学计量关系受植被影响显著,与荒漠、灌丛和森林相比,草地土壤微生物可能具有更高的养分利用效率^[55,87]。

有研究指出,土壤微生物量 C、N 存在明显的季节变化,微生物量 C、N 春季最高,而秋季最低,因为春季气温上升,土壤微生物活性提高,促进养分吸收利用,返青期根系分泌也为微生物提供能源,随着植物进入生长旺盛期,养分利用竞争加剧,限制土壤微生物活动,而秋季之后,凋落物增加和根系死亡促进了微生物活动;同时,C:N 比值也存在季节动态,即夏季低,冬季高^[93]。此外,土壤微生物熵也被用来指示生态系统的动态变化,它指土壤微生物量 C、N、P 含量分别与土壤有机 C、总 N、总 P 含量的比值,即单位资源所支持的微生物量,常被用于生态系统养分积累与恢复研究^[96],表征土壤有机质输入、养分转化效率、养分流失等状况^[97],是快速识别环境变化的稳定性指标^[98]。

2 生态化学计量对环境变化的响应

2.1 水热条件

区域水热条件是生态系统重要的环境因子。尽管 C、N、P 化学计量在大尺度上存在沿纬度(温度)变化的规律,但对于不同生态脆弱区而言,这种变化在植物、凋落物、土壤及微生物中具有差异^[38-39,52,80,82,89,99]。在高寒地区,温度是限制植物生产力的主要因子之一。在青藏高原高寒草地,植物 N 含量和 N:P 比值较高,P 含量较低,以 P 限制和 N、P 共同限制为主,这可能是导致高寒地区植物生长速率较低的原因^[100-101]。模拟增温实验表明,增温提高了高寒草甸植物光合作用速率和生长速率,促进植物地上部分生长,但降低了植物对 N 的吸收,提高了 C:N 比值和 N 素利用效率^[102]。但有研究指出,在群落水平上,植物叶片 N、P 含量随海拔升高而增加,植物通过增加 N、P 含量补偿低温下光合速率的降低,即温度-植物生理假说^[99]。同时,气候变暖将加速土壤微生物呼吸作用和代谢活动,促进土壤微生物的分解活动,加速土壤 C 流失^[103-104]。

在我国北方干旱半干旱地区,植物生长更容易受 N 限制,但植物对 N 添加的响应需要较长时间,而水添加可显著提高植物地上净初级生产量^[105],说明水分是北方干旱半干旱地区生态系统初级生产力的重要限制因子^[106-107]。植物叶片和土壤 C、N、P 含量与降水量呈正相关^[54,80,82,99],一是因为降水增加,叶片代谢活动增强;二是降水促进土壤矿化作用,使土壤 N、P 含量增加^[99]。研究表明,随年均降水量减少,植物叶片 N:P 比值增加^[52,108],随干旱程度增加,植物生长受 P 限制作用加强,这种响应取决于功能型^[109]。增雨可增加表土 C 储量,但增温、增雨改变 C、N 含量平衡,可能导致土壤固 C 过程的 N 限制^[103]。在荒漠地区的雨量控制实验表明,干旱处理显著提高土壤微生物量 C、N^[93]。然而,在喀斯特地区,水土流失严重,气温、降水、植被覆盖率和岩石出露率是土壤养分积累和循环的主要驱动因子,高强度降水与岩石作用,加速岩石风化和 N、P 养分释放,使岩石周围斑块 N、P 含量增加;同时,高降水与高温的相互作用,将增强土壤微生物活性和加强有机质分解,加速土壤 C 流失^[82]。

2.2 CO₂浓度升高

人类活动导致大气 CO₂浓度持续上升,CO₂排放增加是全球气候变暖的主要原因之一^[110]。CO₂作为光合作用的底物,其浓度增加将影响植物光合速率和养分利用。对荒漠植物的模拟实验表明,CO₂浓度增加使植物光合速率先增后降,即短期 CO₂浓度增加,植物固 C 速率提高,增加植物生物量,但在长期高 CO₂浓度下植物光合速率将下调,即“光合适应”;同时,气孔导度和蒸腾速率随 CO₂浓度增加而下降^[111]。由于植物对 N 吸收的主要方式是质流,气孔导度和蒸腾速率下降将导致植物 N 吸收和同化速率下降^[112]。Shi 等对内蒙古干旱半干旱草地禾本科植物的研究则发现,CO₂浓度升高导致 N 含量相对下降是“同化抑制”和“稀释效应”共同作用的结果^[113]。这种稀释效应在内蒙古荒漠和西南农牧交错带也有发现,对于荒漠灌木中间锦鸡儿 (*Caragana intermedia*),CO₂浓度升高导致 N 素分配至叶片的比例下降^[114];而对于川西亚高山红桦 (*Betula albosinensis*),尽管 CO₂浓度升高使 N、P 含量升高,但 P 含量增加的幅度更大,且 N 分配至叶片的比例也是下降的^[115]。相反,Xiao 等人在黄土高原的研究认为 CO₂浓度升高增加了植物 N、P 和 N:P,促进了 N 向地上部分分配^[116]。说明植物对 CO₂浓度变化的响应因物种和功能型而异。许多研究都报道了 CO₂浓度升高促进了地下部分发育和养分增加^[114-116],原因可能是 CO₂浓度升高促进了土壤 N 矿化和增加了土壤有效 P 含量,有利于根系吸收^[116-118]。总体而言,CO₂浓度变化对生态脆弱区生态系统 C、N、P 化学计量的影响研究十分匮乏,影响机制也尚不明确,有待深入研究。

2.3 N 沉降

在植被破坏、生物量燃烧、工业扩张等人类活动影响下,我国大气 N 沉降发生了深刻变化,作为生物地球化学循环的重要部分,大气 N 循环和沉降速率变化引起了对人类健康和生态系统可能造成不利影响的担忧^[119]。模拟大气 N 沉降的 N 添加试验,不仅可以探索生态系统对 N 沉降变化的响应,也可以揭示生态系统养分限制情况。在植被水平,N 添加提高地上 C 库和生物量 N 浓度,养分利用效率也随 N 添加水平增加而增加;而在物种水平,豆科植物 N 和 N:P 基本保持稳定,非豆科植物则显著增加^[120]。在受 N 限制的北方半干旱草地,施 N 提高群落 N、P 含量和 N:P 比值,N 添加促进了 N、P 元素耦合和植物对 P 的吸收^[121]。在内蒙古温带草原的实验表明,P 对植物叶片养分和化学计量的影响依赖于 N 供应,在环境 N 含量下,P 添加对叶片 N、P 含量和 N:P 比值没有显著影响,结合 N 添加会显著增加植物叶片 N、P 含量,同时改善土壤性质,但随 N 含量增加,P 限制会增强^[122]。植物对 N 添加的响应并不总是一致,在 P 含量相对较低的荒漠草地、高寒草地,N 添加抑制植物 P 含量^[123-124],因为 P 元素依赖于岩石风化^[25],N 添加不能有效增加土壤有效 P 含量,限制了植物对 P 元素的吸收,植物通过提高对老叶 P 再吸收率来达到新的养分平衡^[124]。而 Zhang 等^[125]认为 N 添加对植物 P 含量和 N:P 无显著影响,P 添加对植物 N 无显著影响,但显著降低了 N:P 比值。总之,物种、叶龄、土壤肥力、N 和 P 添加水平以及水分、养分利用特征不同是导致植物群落对环境变化差异性响应的重要原因^[124-126]。

N 添加处理增加半干旱草地凋落物 N 含量和 N:P 比值,降低 C:N 比值,对 P 含量和 C:P 的影响不显

著^[126-127]。在 N 添加下,凋落物分解的第一年以 P 固定为主,随后为净释放,随分解时限的增加,凋落物分解速率提高^[128]。但随 N 添加水平的提高,凋落物 N、P 的分解能力降低^[72]。在温带草原,N、P 添加对土壤有效 N、P 及其比值无交互作用,即 N 添加显著增加土壤无机 N 含量,对土壤 P 含量无显著影响,提高了 N:P 比值;P 添加对土壤 N 无影响,增加了土壤 P 含量,降低了 N:P^[126]。不同 N 添加水平土壤 C、P 保持稳定,土壤有效 N 在表层增加,在深层减少,但对青藏高原高寒草地 C:N:P 化学计量比值无显著影响^[129]。

2.4 人类活动

人类活动加剧超过生态承载力是生态系统退化的直接诱因,在我国典型生态脆弱区,过度放牧、开垦、乱伐和土地利用变化等活动改变了生态系统的结构与功能。放牧主要通过减少植物产量、改变植被组成引起草地生态系统变化,牲畜排泄物则引起养分输入的增加,践踏增加了土壤微生物丰度,造成植物向地下组织再分配^[130]。在内蒙古地区,放牧使物种丰富度和地上生物量呈先增后减的“单峰”变化,放牧改变草原生态系统化学计量特征,降低了地上组织和凋落物中的 C、N、P 库,并加速 N 循环,降低土壤 N 含量^[131]。在荒漠化地区,过度放牧和人类干扰是导致荒漠化的主要原因,造成土壤 C 库和养分流失,土壤质量下降,单位土壤资源所能支持的微生物量也降低,随荒漠化程度加剧,土壤微生物量 C、N、P 和微生物熵均呈降低趋势,即荒漠草地>固定沙地>半固定沙地>流动沙地^[96]。而放牧增加了土壤微生物量 C:N、C:P 比值,加剧植物和土壤微生物 N、P 竞争,长期放牧增加荒漠草原 N、P 共同限制和草甸草原 N 限制的可能性^[131-132]。同时,开垦直接破坏地表优势植被类型,导致土壤有机 C、总 N、总 P 储量的减少,并影响土壤微生物量^[133-135]。

随着退耕还林还草、禁牧还草、天然林保护工程等一系列生态恢复工程的实施,生态脆弱区生态环境得到显著改善。研究表明,在禁牧和退耕还林过程中,植被恢复普遍提高了植物、土壤和土壤微生物量 C、N 含量,土壤 C:N、N:P 也显著增加^[16,53,55,85,136-137],而 P 含量由于主要来源于岩石风化而保持相对稳定^[55,84,138]。同时,由于天然林 N、P 化学计量内稳性优于人工引种林,更能适应本地的环境^[139]。总体而言,植被恢复对改善土壤结构和土壤肥力具有积极作用^[136,140],并且随着植被恢复,养分逐渐由 N 限制(恢复前期)向 P 限制(恢复后期)转变^[15,84,138]。

3 研究展望

综上所述,生态化学计量学是生物学、化学、生态学、地理学等多学科交叉研究的前沿领域,经过多年的发展,陆地生态系统生态化学计量学得到快速发展。在生态脆弱区,也形成了大量基于样带调查的多尺度生态化学计量格局研究和基于观测台站的生态化学计量环境变化响应研究。尽管成果丰富,但由于受气候、地形、土壤、生物等地理因子和人类活动的复杂交互作用,生态脆弱区 C、N、P 化学计量在全球环境变化响应机制、生物地球化学循环过程等诸多问题上并不明确,在未来研究中有待加强。

(1) 加强植物-凋落物-土壤-土壤微生物系统的研究。生态化学计量研究从水生生态系统向陆地生态系统转移的过程中,陆地植物与土壤受到广泛关注,也形成了相对丰富的成果。但是作为元素生物地球化学循环的关键环节,凋落物和土壤微生物的研究相对较少,特别是土壤微生物。当前对于元素生态化学计量如何影响凋落物分解、元素生态化学计量在营养链上的转移过程和格局、生态化学计量对环境变化响应的内稳性特征等问题尚不明确。而植物、凋落物、土壤及土壤微生物 C、N、P 化学计量存在较强相关性^[31,132]。因此,将各个要素联系起来形成体系链进行研究对深入了解生态系统养分循环与能量流动、生物地球化学循环具有重要意义。

(2) 生态化学计量的尺度依赖。目前,生态化学计量研究主要在物种和种群水平开展,当向群落和生态系统水平拓展时,生态化学计量格局会发生何种变化,在群落内占据不同生态位物种的生态化学计量特征和对环境变化响应的机制,以及生态化学计量和生态系统结构与功能的关系,是未来研究的重要内容。有研究指出,构建生态化学计量生态模型,进行归纳和演绎^[18],不失为未来研究的切入点。

(3) 开展长期、多因子耦合控制实验。当前生态化学计量对环境变化的响应还存在争议^[38,99,102],生态化

学计量是受生物、非生物多因素共同作用的结果,基于单因子短期控制实验的研究具有局限性;同时,生物地球化学循环具有一定周期,环境变化对生态化学计量的影响也是缓慢且持续的过程。因此,结合多因子相互作用,开展长期控制实验,是揭示生态化学计量演变机制的途径之一。此外,当前的控制实验多围绕草地生态系统开展,山水林田湖草是生命共同体,在未来研究中阐明这些系统对环境变化的调控机制和协同效应,可以为生态脆弱区生态恢复提供新思路。

参考文献 (References):

- [1] 孙康慧,曾晓东,李芳. 1980—2014 年中国生态脆弱区气候变化特征分析. 气候与环境研究, 2019, 24(4): 455-468.
- [2] 王晓峰,马雪,冯晓明,周潮伟,傅伯杰. 重点脆弱生态区生态系统服务权衡与协同关系时空特征. 生态学报, 2019, 39(20): 7344-7355.
- [3] 中华人民共和国环境保护部. 全国生态脆弱区保护规划纲要. (2008-09-27) [2020-08-04]. http://www.gov.cn/gongbao/content/2009/content_1250928.htm.
- [4] 王聪,伍星,傅伯杰,韩兴国,陈亚宁,王克林,周华坤,冯晓明,李宗善. 重点脆弱生态区生态恢复模式现状与发展方向. 生态学报, 2019, 39(20): 7333-7343.
- [5] 中华人民共和国国务院. 全国主体功能区规划. (2011-06-08) [2020-05-23]. http://www.gov.cn/zwjk/2011-06/08/content_1879180.htm.
- [6] 冷疏影,刘燕华. 中国脆弱生态区可持续发展指标体系框架设计. 中国人口·资源与环境, 1999, 9(2): 40-45.
- [7] 刘军会,邹长新,高吉喜,马苏,王文杰,吴坤,刘洋. 中国生态环境脆弱区范围界定. 生物多样性, 2015, 23(6): 725-732.
- [8] 于贵瑞,徐兴良,王秋凤,宜树华,虞强,曾晓东. 全球变化对生态脆弱区资源环境承载力的影响研究. 中国基础科学, 2017, 19(6): 19-23, 35-35.
- [9] 曾德慧,陈广生. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [10] 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. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [11] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [12] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. BioScience, 1996, 46(9): 674-684.
- [13] Hessen D O. Stoichiometry in food webs: lotka revisited. Oikos, 1997, 79(1): 195-200.
- [14] Koerselman W, Meuleman A M F. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [15] 银晓瑞,梁存柱,王立新,王炜,刘钟龄,刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 39-47.
- [16] 邓健,张丹,张伟,任成杰,郝雯晖,刘冲,韩新辉,杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. 生态学报, 2019, 39(15): 5527-5535.
- [17] 宁志英,李玉霖,杨红玲,张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片氮磷化学计量内稳性. 植物生态学报, 2019, 43(1): 46-54.
- [18] 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. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [19] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 336-340.
- [20] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408(6812): 578-580.
- [21] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [22] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [23] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. 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, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [24] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D, Flynn D F B, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. Oecologia, 2006, 149: 115-122.
- [25] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. Oecologia, 2008, 155(2): 301-310.
- [26] 李玉霖,毛伟,赵学勇,张铜会. 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. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [27] 张珂,何明珠,李新荣,谭会娟,高艳红,李刚,韩国君,吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [28] 何茂松,罗艳,彭庆文,杨思琪,李凯辉,韩文轩. 新疆 67 种荒漠植物叶碳氮磷计量特征及其与气候的关系. 应用生态学报, 2019, 30

- (7): 2171-2180.
- [29] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 孙殿超, 毕京东. 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1069-1080.
- [30] Zhang G Q, Zhang P, Peng S Z, Chen Y M, Cao Y. The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China. *Scientific Reports*, 2017, 7: 11754.
- [31] Yang Y, Liu B R, An S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China. *CATENA*, 2018, 166: 328-338.
- [32] 张亚亚. 青藏高原植物-土壤碳氮磷化学计量特征及其对环境因子的响应[D]. 天津: 天津师范大学, 2017.
- [33] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 朱军, 丁访军, 杨文斌. 茂兰喀斯特区 68 种典型植物叶片化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(14): 5063-5080.
- [34] 唐仕姍, 杨万勤, 王海鹏, 熊莉, 聂富育, 徐振锋. 中国森林凋落叶氮、磷化学计量特征及控制因素. 应用与环境生物学报, 2015, 21(2): 316-322.
- [35] 万芳, 蒙仲举, 党晓宏. 荒漠草原建群种及其枯落物的 C、N、P 生态化学计量特征. 东北林业大学学报, 2020, 48(2): 29-33.
- [36] 李路. 天山北坡雪岭云杉林叶片-枯落物-土壤生态化学计量特征研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2019.
- [37] 马任甜, 方瑛, 安韶山. 云雾山草地植物地上部分和枯落物的碳、氮、磷生态化学计量特征. 土壤学报, 2016, 53(5): 1170-1180.
- [38] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. 应用生态学报, 2016, 27(2): 365-372.
- [39] 王鑫, 罗雪萍, 字洪标, 杨文高, 胡雷, 王长庭. 青海森林凋落物生态化学计量特征及其影响因子. 草业学报, 2019, 28(8): 1-14.
- [40] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.
- [41] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [42] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 737-749.
- [43] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils; a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [44] 孙小东, 宁志英, 杨红玲, 张子谦, 李玉霖. 中国北方典型风沙区土壤碳氮磷化学计量特征. 中国沙漠, 2018, 38(6): 1209-1218.
- [45] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 张子谦, 张建鹏. 沙化草地土壤碳氮磷化学计量特征及其对植被生产力和多样性的影响. 生态学报, 2019, 39(10): 3537-3546.
- [46] 李路, 常亚鹏, 许仲林. 天山雪岭云杉林土壤 CNP 化学计量特征随水热梯度的变化. 生态学报, 2018, 38(22): 8139-8148.
- [47] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 安韶山. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2013, 33(15): 4674-4682.
- [48] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾骥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [49] 王霖娇, 汪攀, 盛茂银. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素. 生态学报, 2018, 38(18): 6580-6593.
- [50] Xue H L, Lan X, Liang H G, Zhang Q. Characteristics and environmental factors of stoichiometric homeostasis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in China. *Sustainability*, 2019, 11(10): 2804.
- [51] Zhao H, Sun J, Xu X L, Qin X J. Stoichiometry of soil microbial biomass carbon and microbial biomass nitrogen in China's temperate and alpine grasslands. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 83: 1-8.
- [52] 刘雨晴. 内蒙古草原土壤微生物 C:N:P 化学计量比特征及其驱动因子[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.
- [53] 吴建平, 韩新辉, 许亚东, 任成杰, 杨改河, 任广鑫. 黄土丘陵区不同植被类型下土壤与微生物 C, N, P 化学计量特征研究. 草地学报, 2016, 24(4): 783-792.
- [54] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, Ding J Z, Li F, Yang G B, Kou D, Liu L, Fang K, Zhang B B, Wang J, Yang Y H. Linking microbial C:N:P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(12): 1416-1427.
- [55] Song M, Peng W X, Du H, Xu Q G. Responses of soil and microbial C:N:P stoichiometry to vegetation succession in a karst region of southwest China. *Forests*, 2019, 10(9): 755.
- [56] Ma S H, He F, Tian D, Zou D T, Yan Z B, Yang Y L, Zhou T C, Huang K Y, Shen H H, Fang J Y. Variations and determinants of carbon content in plants; a global synthesis. *Biogeosciences*, 2018, 15: 693-702.
- [57] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [58] 徐媛, 鲍雅静, 李政海, 陈佳, 张靖, 刘翀, 叶佳琦, 吕娜, 谭嫣辞. 蒙辽农牧交错区草地植物碳氮化学计量特征. 中国草地学报, 2019, 41(4): 101-109.
- [59] 刘旻霞, 朱柯嘉. 青藏高原东缘高寒草甸不同功能群植物氮磷化学计量特征研究. 中国草地学报, 2013, 35(2): 52-58.
- [60] 何斌, 李青, 冯图, 薛晓辉, 李望军, 刘勇. 黔西北不同林龄马尾松人工林针叶-凋落物-土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态环境学报, 2019, 28(10): 1811-1818.

- 2019, 28(11): 2149-2157.
- [61] 刘超, 王洋, 王楠, 王根轩. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. 植物生态学报, 2012, 36(11): 1205-1216.
- [62] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [63] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N:P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 59-69.
- [64] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166: 1-10.
- [65] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [66] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*//Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 2002.
- [67] Yu Q, Wilcox K, La Pierre K, Knapp A K, Han X G, Smith M D. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology*, 2015, 96(9): 2328-2335.
- [68] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [69] Manzoni S, Jackson R B, Trofymow J A, Porporato A. The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. *Science*, 2008, 321(5889): 684-686.
- [70] Güsewell S, Gessner M O. N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 211-219.
- [71] Liu P, Huang J H, Sun O J, Han X G. Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 2010, 162(3): 771-780.
- [72] Li Y B, Li Q, Yang J J, Lü X T, Liang W J, Han X G, Bezemer T M. Home-field advantages of litter decomposition increase with increasing N deposition rates: a litter and soil perspective. *Functional Ecology*, 2017, 31(9): 1792-1801.
- [73] Güsewell S, Verhoeven J T A. Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. *Plant and Soil*, 2006, 287(1/2): 131-143.
- [74] 田静, 盛茂银, 汪攀, 温培才. 西南喀斯特土地利用变化对植物凋落物-土壤 C、N、P 化学计量特征和土壤酶活性的影响. *环境科学*, 2019, 40(9): 4278-4286.
- [75] Pan F J, Zhang W, Liang Y M, Liu S J, Wang K L. Increased associated effects of topography and litter and soil nutrients on soil enzyme activities and microbial biomass along vegetation successions in karst ecosystem, southwestern China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(17): 16979-16990.
- [76] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(8): 811.
- [77] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304(5677): 1623-1627.
- [78] 刘方, 王世杰, 刘元生, 何腾兵, 罗海波, 龙健. 喀斯特石漠化过程土壤质量变化及生态环境影响评价. *生态学报*, 2005, 25(3): 639-644.
- [79] Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, Datta A, Li P, Ma W H, Mohammad A, Shen H H, Hu H F, Knapp B O, Smith P. Stoichiometric shifts in surface soils over broad geographical scales: evidence from China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(8): 947-955.
- [80] Fang Z, Li D D, Jiao F, Yao J, Du H T. The latitudinal patterns of leaf and soil C:N:P stoichiometry in the Loess Plateau of China. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 85.
- [81] Yu Y H, Chi Y K. Ecological stoichiometric characteristics of soil at different depths in a karst plateau mountain area of China. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2020, 29(1): 969-978.
- [82] Wang L J, Wang P, Sheng M Y, Tian J. Ecological stoichiometry and environmental influencing factors of soil nutrients in the karst rocky desertification ecosystem, southwest China. *Global Ecology and Conservation*, 2018, 16: e00449.
- [83] He M Z, Dijkstra F A, Zhang K, Li X R, Tan H J, Gao Y H, Li G. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability. *Scientific Reports*, 2014, 4: 6932.
- [84] Ma R T, Hu F N, Liu J F, Wang C L, Wang Z L, Liu G, Zhao S W. Shifts in soil nutrient concentrations and C:N:P stoichiometry during long-term natural vegetation restoration. *PeerJ*, 2020, 8: e8382.
- [85] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 舒德远, 侯贻菊, 丁访军, 杨文斌. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征. *北京林业大学学报*, 2019, 41(3): 80-92.
- [86] Zeng Q C, Li X, Dong Y H, An S S, Darboux F. Soil and plant components ecological stoichiometry in four steppe communities in the Loess Plateau of China. *CATENA*, 2016, 147: 481-488.
- [87] 刘秉儒. 贺兰山东坡典型植物群落土壤微生物量碳、氮沿海拔梯度的变化特征. *生态环境学报*, 2010, 19(4): 883-888.
- [88] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [89] Chen Y L, Ding J Z, Peng Y F, Li F, Yang G B, Liu L, Qin S Q, Fang K, Yang Y H. Patterns and drivers of soil microbial communities in

- Tibetan alpine and global terrestrial ecosystems. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(10): 2027-2039.
- [90] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Wu Y H, Yu J L, Shen G T, Jiang M, Wang X, Zhang X C. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 338: 118-127.
- [91] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, Wang X, Zhang Y J, Li P F, Zhang X C. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 11-21.
- [92] Ma W J, Li J, Gao Y, Xing F, Sun S N, Zhang T, Zhu X Z, Chen C, Li Z. Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi-arid grassland ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 134691.
- [93] 许华, 何明珠, 唐亮, 孙岩. 荒漠土壤微生物量碳、氮变化对降水的响应. *生态学报*, 2020, 40(4): 1295-1304.
- [94] Chen D M, Cheng J H, Chu P F, Hu S J, Xie Y C, Tuvshintogtokh I, Bai Y F. Regional - scale patterns of soil microbes and nematodes across grasslands on the Mongolian plateau: relationships with climate, soil, and plants. *Ecography*, 2015, 38(6): 622-631.
- [95] Li P, Yang Y H, Han W X, Fang J Y. Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(9): 979-987.
- [96] 吴秀芝, 刘秉儒, 阎欣, 刘任涛, 安慧. 荒漠草地土壤微生物生物量和微生物熵对沙漠化的响应. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2691-2698.
- [97] Sparling G P. Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter. *Australian Journal of Soil Research*, 1992, 30(2): 195-207.
- [98] Anderson T H. Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, 98(1/3): 285-293.
- [99] Yu H L, Fan J W, Harris W, Li Y Z. Relationships between below-ground biomass and foliar N:P stoichiometry along climatic and altitudinal gradients of the Chinese grassland transect. *Plant Ecology*, 2017, 218(6): 661-671.
- [100] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the Northern Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2014, 9(10): e109052.
- [101] 方玉琢. 青藏高原主要草地群落叶氮磷化学计量特征的环境响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [102] 彭阿辉, 王根绪, 杨阳, 肖瑶, 张莉, 杨燕. 青藏高原高寒草甸两种优势植物的生长及其CNP化学计量特征对模拟增温的响应. *生态学报*, 2017, 37(12): 4118-4127.
- [103] He N P, Chen Q S, Han X G, Yu G R, Li L H. Warming and increased precipitation individually influence soil carbon sequestration of Inner Mongolian grasslands, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2012, 158: 184-191.
- [104] Wang G X, Li Y S, Wang Y B, Wu Q B. Effects of permafrost thawing on vegetation and soil carbon pool losses on the Qinghai - Tibet Plateau, China. *Geoderma*, 2008, 143(1/2): 143-152.
- [105] Lü X T, Kong D L, Pan Q M, Simmons M E, Han X G. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 2012, 168(2): 301-310.
- [106] Wang S, Wang X B, Han X G, Deng Y. Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi - arid grassland soils. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(5): 570-580.
- [107] 李明雨, 黄文广, 杨君珑, 李小伟. 宁夏草原植物叶片氮磷化学计量特征及其驱动因素. *草业学报*, 2019, 28(2): 23-32.
- [108] Zheng S X, Shanguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 21(3): 357-370.
- [109] Wang X G, Lü X T, Dijkstra F A, Zhang H Y, Wang X B, Wuyunna, Wang Z W, Feng J, Han X G. Changes of plant N:P stoichiometry across a 3000-km aridity transect in grasslands of northern China. *Plant and Soil*, 2019, 443(1/2): 107-119.
- [110] IPCC. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva: IPCC, 2014.
- [111] 种培芳, 詹瑾, 贾向阳, 李毅. 模拟CO₂浓度升高及降雨变化对荒漠灌木红砂光合及生长的影响. *林业科学*, 2018, 54(9): 27-37.
- [112] Del Pozo A, Pérez P, Gutiérrez D, Alonso A, Morcuende R, Martínez-Carrasco R. Gas exchange acclimation to elevated CO₂ in upper-sunlit and lower-shaded canopy leaves in relation to nitrogen acquisition and partitioning in wheat grown in field chambers. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(3): 371-380.
- [113] Shi Y H, Zhou G S, Jiang Y L, Wang H, Xu Z Z, Song J. Interactive effects of elevated CO₂ and precipitation change on leaf nitrogen of dominant *Stipa L.* species. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(14): 2956-2965.
- [114] Xu Z Z, Zhou G S, Wang Y H. Combined effects of elevated CO₂ and soil drought on carbon and nitrogen allocation of the desert shrub *Caragana intermedia*. *Plant and Soil*, 2007, 301(1/2): 87-97.
- [115] 侯颖, 王开运, 张超. 大气二氧化碳浓度与温度升高对红桦幼苗养分积累和分配的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 13-19.
- [116] Xiao L, Liu G B, Xue S. Elevated CO₂ concentration and drought stress exert opposite effects on plant biomass, nitrogen, and phosphorus allocation in *Bothriochloa ischaemum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, 35(4): 1088-1097.
- [117] Dijkstra F A, Pendall E, Morgan J A, Blumenthal D M, Carrillo Y, LeCain D R, Follett R F, Williams D G. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 807-815.
- [118] Hofmockel K S, Gallet-Budynek A, McCarthy H R, Currie W S, Jackson R B, Finzi A. Sources of increased N uptake in forest trees growing under elevated CO₂: results of a large-scale ¹⁵N study. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3338-3350.

- [119] Lü C Q, Tian H Q. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2007, 112(D22): D22S05.
- [120] Liu Y W, Ri X, Xu X L, Wei D, Wang Y H, Wang Y S. Plant and soil responses of an alpine steppe on the Tibetan Plateau to multi-level nitrogen addition. *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2): 515-529.
- [121] Hou S L, Lü X T, Yin J X, Yang J J, Hu Y Y, Wei H W, Zhang Z W, Yang G J, Liu Z Y, Han X G. The relative contributions of intra- and inter-specific variation in driving community stoichiometric responses to nitrogen deposition and mowing in a grassland. *Science of the Total Environment*, 2019, 666: 887-893.
- [122] Long M, Wu H H, Smith M D, La Pierre K J, Lü X T, Zhang H Y, Han X G, Yu Q. Nitrogen deposition promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant and Soil*, 2016, 408(1/2): 475-484.
- [123] Li L, Liu B, Gao X P, Li X Y, Li C D. Nitrogen and phosphorus addition differentially affect plant ecological stoichiometry in desert grassland. *Scientific Reports*, 2019, 9: 18673.
- [124] 苏原, 罗艳, 耿凤展, 韩文轩, 朱玉梅, 李凯辉, 刘学军. 天山高寒草原植物叶片氮磷化学计量特征对氮沉降的响应. *干旱区研究*, 2019, 36(2): 430-436.
- [125] Zhang J J, Yan X B, Su F L, Li Z, Wang Y, Wei Y N, Ji Y G, Yang Y, Zhou X H, Guo H, Hu S J. Long-term N and P additions alter the scaling of plant nitrogen to phosphorus in a Tibetan alpine meadow. *Science of the Total Environment*, 2018, 625: 440-448.
- [126] Wang H Y, Wang Z W, Ding R, Hou S L, Yang G J, Lü X T, Han X G. The impacts of nitrogen deposition on community N:P stoichiometry do not depend on phosphorus availability in a temperate meadow steppe. *Environmental Pollution*, 2018, 242: 82-89.
- [127] Hou S L, Yin J X, Yang J J, Wei H W, Yang G J, Hu Y Y, Han X G, Lü X T. Consistent responses of litter stoichiometry to N addition across different biological organization levels in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 2017, 421(1/2): 191-202.
- [128] Gong J R, Zhu C C, Yang L L, Yang B, Wang B, Baoyin T T, Liu M, Zhang Z H, Shi J Y. Effects of nitrogen addition on above-and belowground litter decomposition and nutrient dynamics in the litter-soil continuum in the temperate steppe of Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2020, 172: 104036.
- [129] Han Y H, Dong S K, Zhao Z Z, Sha W, Li S, Shen H, Xiao J N, Zhang J, Wu X Y, Jiang X M, Zhao J B, Liu S L, Dong Q L, Zhou H K, Yeomans J C. Response of soil nutrients and stoichiometry to elevated nitrogen deposition in alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 343: 263-268.
- [130] Liu N, Kan H M, Yang G W, Zhang Y J. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: explaining potential change in soil C. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 269-286.
- [131] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [132] Cao J, Yan R R, Chen X Y, Wang X, Yu Q, Zhang Y L, Ning C, Hou L L, Zhang Y J, Xin X P. Grazing affects the ecological stoichiometry of the plant-soil-microbe system on the Hulunber steppe, China. *Sustainability*, 2019, 11(19): 5226.
- [133] Liu X, Li L H, Wang Q, Mu S Y. Land-use change affects stocks and stoichiometric ratios of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in a typical agro-pastoral region of northwest China. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18(11): 3167-3176.
- [134] He N P, Zhang Y H, Dai J Z, Han X G, Baoyin T, Yu G R. Land-use impact on soil carbon and nitrogen sequestration in typical steppe ecosystems, Inner Mongolia. *Journal of Geographical Sciences*, 2012, 22(5): 859-873.
- [135] Qi L, Zhou P, Yang L S, Gao M. Effects of land reclamation on the physical, chemical, and microbial quantity and enzyme activity properties of degraded agricultural soils. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(2): 973-981.
- [136] Zhang Y, Li P, Liu X J, Xiao L, Shi P, Zhao B H. Effects of farmland conversion on the stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil aggregates on the Loess Plateau of China. *Geoderma*, 2019, 351: 188-196.
- [137] Zeng Q C, Liu Y, Fang Y, Ma R T, Lal R, An S S, Huang Y M. Impact of vegetation restoration on plants and soil C:N:P stoichiometry on the Yunwu Mountain Reserve of China. *Ecological Engineering*, 2017, 109: 92-100.
- [138] Qiao L L, Li Y Z, Song Y H, Zhai J Y, Wu Y, Chen W J, Liu G B, Xue S. Effects of vegetation restoration on the distribution of nutrients, glomalin-related soil protein, and enzyme activity in soil aggregates on the Loess Plateau, China. *Forests*, 2019, 10(9): 796.
- [139] Bai X J, Wang B R, An S S, Zeng Q C, Zhang H X. Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China. *CATENA*, 2019, 183: 104186.
- [140] Liu Y L, Zhu G Y, Hai X Y, Li J W, Shanguan Z P, Peng C H, Deng L. Long-term forest succession improves plant diversity and soil quality but not significantly increase soil microbial diversity: evidence from the Loess Plateau. *Ecological Engineering*, 2020, 142: 105631.