

引用格式: 高子滢, 王海燕, 张亦凡. 土壤碳氮磷化学计量特征及其驱动因素[J]. 浙江农林大学学报, 2024, 42(X): 1-12.
GAO Ziying, WANG Haiyan, ZHANG Yifan. Soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and driving factors: a review[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2024, 42(X): 1-12.

土壤碳氮磷化学计量特征及其驱动因素

高子滢, 王海燕, 张亦凡

(北京林业大学 林木资源高效生产全国重点实验室/森林培育与保护教育部重点实验室/林学院, 北京 100083)

摘要: 土壤碳氮磷化学计量特征是表征土壤有机质组成和养分有效性的指标, 对认识土壤碳氮磷循环和生态系统平衡具有重要作用。然而, 关于不同驱动因素对土壤化学计量特征具体影响的研究仍有待加强。本研究通过分析 2009—2023 年来国内外在土壤生态化学计量领域的年度发文量和研究热点, 从生物因素(植物、土壤微生物和土壤动物), 自然环境因素(地质灾害、地形和成土母质), 全球气候变化因素(气候变暖、极端天气、氮沉降、酸雨)以及人类活动(土地利用方式)4 个角度, 探讨了土壤碳氮磷化学计量比变化的驱动因素, 以阐明土壤生态化学计量变化规律及其内部机制。植物、微生物和土壤动物的相互作用共同驱动土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)循环。土壤动物取食影响微生物群落结构, 进而影响土壤有机碳周转; 微生物群落的复杂性调控土壤 C、N、P 耦合。地质灾害导致养分流失和微生物活性降低, 从而扰动土壤化学计量平衡。地形因子、气候变暖和极端天气改变了水热条件等因素, 间接影响土壤化学计量比。成土母质的矿物组成和结构可直接调控土壤 C:N:P。氮沉降和酸雨通过土壤酸化、养分淋失等过程影响植物生长和微生物活性, 从而改变土壤 C:N:P。土地利用方式则通过农业管理和植被覆盖直接或间接影响土壤化学计量平衡。环境因素通过生物因素直接或间接地影响土壤碳氮磷化学计量, 但影响方向和程度尚不确定, 未来应重视多因素的协同效应和多途径调控机制, 为全球变化背景下的土壤养分管理和维持生态系统稳定性提供科学参考。图 3 参 70

关键词: 生态化学计量; 土壤 C:N:P; 土壤养分; 环境响应; 驱动因素; Citespace; 综述

中图分类号: S153 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2024)00-0001-12

Soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and driving factors: a review

GAO Ziying, WANG Haiyan, ZHANG Yifan

(State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources/Key Laboratory of Forest Cultivation and Protection, Ministry of Education/College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Soil carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometric characteristics are indicators to characterize the composition of soil organic matter and nutrient availability, which play a key role in understanding the carbon, nitrogen and phosphorus cycle in soil and the balance of ecosystem. However, the current research on the specific effects of each driving factor on soil stoichiometric characteristics needs to be further strengthened. By analyzing the annual publications and research hotspots in the field of soil ecological stoichiometry home and abroad in the past 15 years, we discussed the changes of soil ecological stoichiometric characteristics in 4 parts: biological factors (plant, soil microorganism and soil animal), natural environmental factors (geological hazard, topography and soil parent material), global climate change factors (climate warming, extreme weather, nitrogen deposition, acid rain) and human activity (land use pattern). The driving

收稿日期: 2024-10-10; 修回日期: 2024-11-19

基金项目: 国家科技基础资源调查专项基金资助项目 (2021FY100801)

作者简介: 高子滢 (ORCID: 0009-0001-4511-5480), 从事土壤生态学研究。E-mail: 16601024799@163.com。通信作者: 王海燕 (ORCID: 0000-0002-4029-0837), 教授, 博士, 从事土壤生态学研究。E-mail: haiyanwang72@aliyun.com

factors of the change of soil ecological stoichiometric ratios were discussed, and the law and internal mechanism of the change of soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric ratios were expounded. The results showed that plant, soil microorganism, soil animal and their interactions jointly drive soil carbon, nitrogen and phosphorus cycle. Soil animals affect microbial community structure through feeding and thus influence soil carbon turnover. The complexity of microbial community regulates soil C-N-P coupling. Geological disasters disturb the balance of soil stoichiometry through nutrient loss and decreased microbial activity. Topography, climate warming and extreme climate indirectly affect soil stoichiometry by changing water and heat conditions, whereas the mineral composition and structure of parent material directly regulate soil C:N:P. Nitrogen deposition and acid rain affect plant growth and soil microbial activity through soil acidification and nutrient loss and thus change soil C-N-P stoichiometry. Land use patterns directly or indirectly affect soil stoichiometry through agricultural management and vegetation cover. Environmental factors affect soil C-N-P stoichiometry through biotic factors, directly or indirectly, but with uncertain direction and degree. Further study should pay attention to the synergistic effect of multiple factors and multi-path regulation mechanism so as to provide a reference for soil nutrient management and ecosystem stability in the context of global change. [Ch, 3 fig. 70 ref.]

Key words: ecological stoichiometry; soil C:N:P; soil nutrient; environmental response; driving factor; Citespace; review

生态化学计量学是综合生物学、化学和物理学等基本原理, 研究生态系统能量平衡和多重化学元素 [主要包括碳 (C)、氮 (N)、磷 (P)] 平衡以及元素平衡对生态交互作用影响的一种理论^[1], 可以定量揭示生态系统能量平衡和养分循环过程。其中, 土壤 C、N、P 化学计量比能够反映有机质分解中养分矿化和固持间的平衡关系^[2], 其变化可能会影响生态系统中各组成成分的化学计量, 从而改变生态系统的结构和功能^[3], 对研究植被恢复与演替、微生物活性和群落组成等方面具有重要的理论和实践意义。

1958年, REDFIELD^[4]首次将化学计量学引入到生态学, 用来研究海洋浮游植物 C、N、P 元素循环。2000年, ELSER 等^[1]正式提出了生态化学计量学的概念。目前, 对全球变化 [(如气候变暖、氮沉降、二氧化碳 (CO₂) 浓度升高)] 和单因子 (海拔、降雨、土地利用方式等) 生态化学计量特征的影响研究较多, 且大多集中于对植物、微生物和土壤化学计量的研究^[5-6]。然而, 不同驱动因素如何通过生物或环境途径影响土壤化学计量特征的机制尚不明确, 多数研究缺乏多因素协同作用的系统性研究, 且多为短期研究, 忽视了时空尺度上的长期变化, 导致在全球变化下难以准确预测土壤化学计量的长期演变。本研究以中国知网 (CNKI) 和 Web of Science (WOS) 核心合集为数据库, 采用 Citespace 对 2009—2023 年土壤化学计量特征的研究进行可视化分析, 并归纳生物和非生物驱动因素对土壤 C、N、P 及其化学计量比的影响及其内部机制, 以为研究全球变化背景下的植物-土壤生物-土壤化学计量耦合性提供新视角和新方向。

1 土壤生态化学计量研究概况

1.1 年度发文量分析

本研究基于文献计量手段对土壤生态化学计量学发展趋势进行分析和归纳。以 CNKI 和 WOS 核心数据库为数据源, 以“土壤生态化学计量”或“土壤 C:N:P”或“土壤碳氮磷化学计量”, “soil ecostochiometry”或“soil C:N:P”或“soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry”为主题词, 检索并分析 2009—2023 年全球在此领域发表的论文, 共检索到 929 篇文献, 对检索结果逐条筛选, 剔除不相关论文以及会议摘要、书籍简介等, 最终得到有效文献 882 篇。由图 1 可见: 自 2009 年以来, 年度发文量总体呈递增的趋势, 变化趋势大致可以分为 3 个时期: 2009—2013 年, 为土壤化学计量学研究的初始阶段, 年均发文量为 5 篇; 2014—2018 年为发展阶段, 年均发文量为 44 篇, 关注度不断提高;

2019—2023 年为迅速发展阶段。该阶段文献增长趋势持续上升，研究力度明显增强，年均发文量为 128 篇，总发文量占 2009—2023 年总发文量的 72.3%。

1.2 研究热点

利用 Citespace 软件对关键词进行共现分析，构建可视化网络 (图 2)。由图 2A 可知：2009—2023 年，CNKI 关于土壤生态化学计量群落谱系结构研究领域的高频关键词依次为土壤、土壤养分、化学计量、凋落物、林龄、人工林、环境因子、黄土高原、养分限制、生物量等。其中，土壤养分是土壤生态化学计量研究中重要的研究对象，其主要指标为土壤有机碳 (SOC)、全氮 (TN)、全磷 (TP) 和

微生物生物量碳氮磷 (即 MBC、MBN、MBP)；此外，土壤-凋落物-微生物的耦合也是学者们关注的重点领域之一；近年来，环境因子作为土壤 C、N、P 化学计量比变化的驱动因素受到了越来越多的关注。

由图 2B 可见：基于 WOS 核心数据库的高频关键词包括 nitrogen、carbon、phosphorus、ecological stoichiometry、organic matter、organic carbon、soil stoichiometry 和 nutrient limitation，出现次数分别为 117、82、79、66、53、49、40 和 39 次。这表明国际上对该领域的研究侧重于有机质和养分限制方面，同时也关注土地利用类型与植被状况对土壤化学计量的影响。

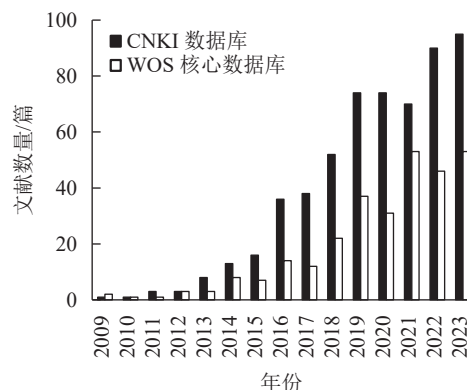


图 1 土壤生态化学计量研究文献发表时间分布
Figure 1 Publication time distribution of soil ecological stoichiometry research

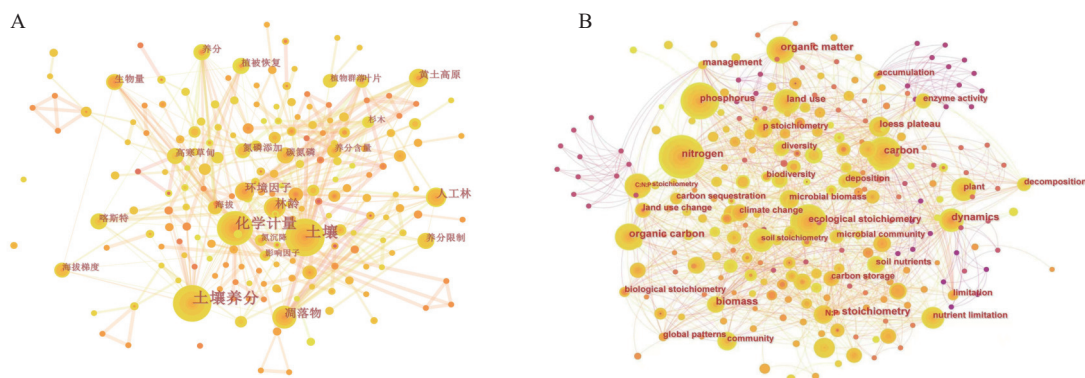


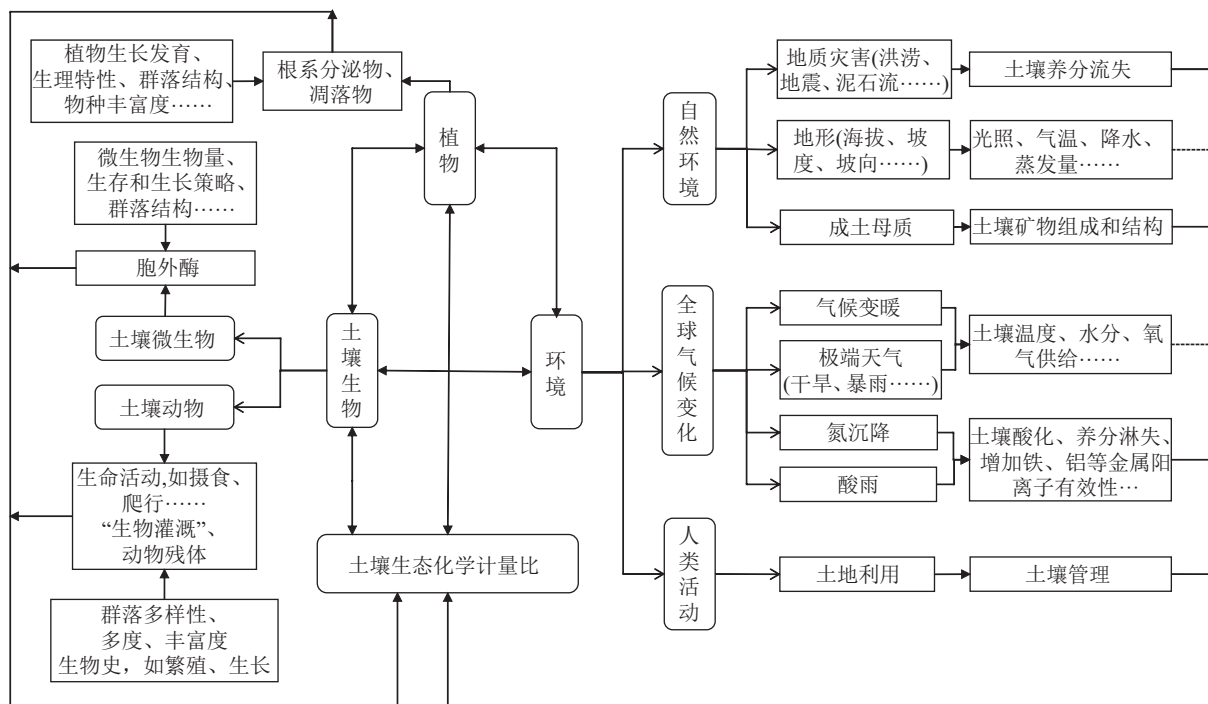
图 2 CNKI 数据库 (A) 和 WOS 核心合集数据库 (B) 中关键词共现图谱
Figure 2 Keyword co-occurrence maps in CNKI database (A) and the WOS core collection database (B)

2 土壤生态化学计量比变化驱动因素

土壤生态化学计量比变化的驱动因素复杂，可大致划分为生物 (植物、土壤微生物和土壤动物) 作用机制，自然环境 (地质灾害、地形、成土母质) 作用机制，全球气候变化 (气候变暖、极端天气、氮沉降和酸雨) 作用机制和人类活动 (土地利用方式) 作用机制 (图 3)。通过分析土壤化学计量比变化的驱动因素，可以揭示 C、N、P 元素之间的相互作用及其平衡关系，对维持区域生态系统的稳定和可持续发展具有重要的现实意义。

2.1 生物作用机制

2.1.1 植物 植物与土壤构成了联系紧密、有机统一的整体，植物凋落物是土壤有机质的重要来源，植物根系通过分泌淀粉酶、核糖酶和磷酸酶等酶类，直接参与有机质分解和释放，同时与根际微生物相互作用，改善土壤养分有效性，促进有机质分解^[7]。研究发现：植树造林在土壤碳固存方面发挥着重要作用，SHI 等^[8]通过 Meta 分析发现：荒地和农田造林后，土壤 C:P 和 N:P 随着造林时间的增加显著上升。植物化学计量比与土壤化学计量比存在相关性^[9]。在中国亚热带区域开展的研究显示：米老排 *Mytilaria laosensis* 人工林土壤 C:N (17.9) 显著地高于杉木 *Cunninghamia lanceolata* 人工林 (16.2)^[10]。



实线箭头表示直接作用,虚线箭头表示间接作用。实心箭头表示影响关系(如环境对植物的直接影响),空心箭头表示分类关系(如土壤动物的划分),双向箭头表示相互作用(如土壤动物与植物的相互作用)。

图3 土壤生态化学计量比的驱动因素

Figure 3 Drivers of soil eco-stoichiometric ratios

LIU 等^[11]研究发现:祁连山地区叶片 N 含量和 N:P 与 TN 和 N:P 呈极显著正相关。较高的植物多样性有助于提高土壤中 N、P 有效性^[12]。CHEN 等^[13]基于 2 049 组数据的 Meta 分析发现:物种丰富度高的地区更趋向于化学计量平衡,土壤 C:N (13.5)、N:P (4.0) 的阈值接近全球平均值(土壤 C:N 和 N:P 分别为 12.2 和 5.9)。陈小雪等^[14]发现:混交林的土壤 C:P、N:P 高于纯林,纯林更易受到土壤养分限制。现有研究多侧重于土壤养分如何影响植物多样性,而较少关注植物多样性对土壤的反馈作用^[12]。研究多在个体或物种层面,群落水平的研究较少。还需讨论环境、演替阶段和植物群落组成对土壤和植物养分再分配的影响^[15]。

2.1.2 土壤微生物 土壤微生物是土壤中最活跃的生物组分,通过矿化有机质和调控代谢等活动推动物质循环。微生物通过分泌胞外酶等介质,将大分子有机物转化为无机物,实现 C、N、P 等元素的循环。研究显示:全球陆地土壤微生物每年可固定大气中 0.5%~4.1% 的 CO₂,并固存 0.3~3.7 Pg 的 C,对土壤 C 循环中的 C 释放和固存具有重要作用^[16]。在氮循环中,微生物主要通过固 N、硝化作用和反硝化作用参与 N 的转化。同时, MBC:MBN 对土壤氮素矿化速率有着直接影响^[17]。此外,土壤微生物可调节土壤中 P 的化学形态,如周丛生物膜(PBs)产生的磷酸酶将有机磷转化为有效磷^[18]。MBP 是有效磷的重要来源,当土壤微生物生物量减小时会释放 P,增加土壤中 P 的有效性^[19]。土壤微生物群落的多样性和复杂性影响了土壤 C:N:P 耦合,这与微生物群落间的竞争有关,如真菌与细菌,寡营养型与富营养型微生物。

研究发现:真菌生物标志物 18:1 ω 9 和 18:2 ω 6,9 与土壤 C:N 呈显著正相关,而细菌脂类生物标志物的丰度与土壤 C:N 呈显著负相关^[10]。这与真菌和细菌的 C:N 差异显著密切相关。土壤微生物可以通过改变周围土壤性质或构建矿物结构来改变环境的多种方式,如改变土壤 pH、金属有效性、矿物成分、团聚体和土壤水文的变化等,显著改变土壤理化性质^[20]。因此,微生物驱动的性质变化具有实际应用价值,如缓解土壤侵蚀、促进碳的整合以及生物修复受污染的土地。未来研究可着眼于如何利用微生物介导的土壤性质变化来应对土壤健康面临的威胁以及其他环境挑战。

2.1.3 土壤动物 土壤动物是陆地生态系统中最为丰富的生物组分,约占全球生物多样性的 23%。土壤动物通过爬行、觅食和“生物灌溉”等活动影响土壤 C、N、P 等循环^[21],主要原因包括:①土壤动物

在活动过程中强烈地破碎和分解土壤有机质，释放养分^[22]；②土壤动物残体经微生物分解后进一步提高土壤养分含量。研究发现：土壤动物的活动促进了凋落物养分的释放和 SOC 的升高，增强了生态系统中养分的流动性^[23]。螃蟹活动显著增加了湿地土壤中 C、N 含量，并提高了土壤 C:N、C:P、N:P^[24]。鼠类通过挖掘活动改变土壤水热条件，显著影响土壤 P 的有效性，并与 C:P 呈显著正相关^[25]。尽管土壤动物在养分循环中的作用已被认可，但关于土壤动物在 C-N-P 耦合中的基础数据仍然不足。未来可探讨不同类群间的交互效应对土壤 C-N-P 耦合的影响。此外，结合生态化学计量学与性状生态学，可深入解析土壤动物应对化学计量失衡的机制，为理解多层次的适应策略提供新视角。

2.1.4 植物-动物-微生物 植物、土壤微生物与土壤动物通过复杂的相互作用共同驱动土壤中 C、N、P 的循环。植物凋落物和土壤动物活动为微生物分解提供了基质，而微生物通过分解将其转化为植物可利用的养分，促进了土壤养分循环^[5]。植物和土壤微生物常表现出互利共生的关系，如植物根系与固氮细菌和丛枝菌根真菌 (AMF) 等互作，在 N 固定和 P 获取方面表现出明显优势^[26]。固氮细菌显著增加植物 N 供应；AMF 可通过菌丝网络有效地吸收并转运 P。此外，AMF 在短期内可活化土壤 C，而长期可能促进土壤 C 的储存^[27]。微生物和土壤动物之间通过相互依赖、捕食和分解等多种方式形成了土壤食物网。以真菌和细菌为食的线虫类动物，通过捕食作用调控微生物群落结构，进而影响土壤 C-N-P 的耦合关系^[28]。土壤生物群落在植物凋落物分解、土壤有机质的周转和养分矿化过程中发挥着关键作用。此外，植物凋落物的数量和质量也对土壤生物群落具有调节作用。高质量凋落物能够显著增加食细菌线虫的生物量，而低质量凋落物则更有利于真菌及食真菌线虫的生长^[29]。凋落物数量的增加不仅提高了土壤动物的密度，还显著影响了其丰富度和群落结构，进一步调节了土壤生态系统的功能。尽管已有研究强调了植物-微生物-土壤耦合关系，但较高营养级土壤动物的功能常被忽视。未来研究应系统分析土壤动物在不同生态系统中的功能角色，并揭示其与微生物构成的土壤食物网对有机物周转和养分循环的驱动作用。

2.2 自然环境作用机制

2.2.1 地质灾害 中国是地质灾害频发的国家之一，地质灾害对当地生态系统造成了严重破坏，影响了土壤中 C、N、P 等元素的循环和平衡。土壤碳氮磷计量比不仅能够反映土壤养分变化趋势，也对生态系统恢复管理具有重要的指导意义。洪涝灾害导致的土壤侵蚀对植物生长、农业生产力和生态系统功能造成了不可逆的损失。研究表明：洪水显著影响了整个生态系统的碳氮磷化学计量，土壤 C:N、C:P 和 N:P 分别增加了 10.6%、30.7% 和 29.2%^[30]，土壤 C 含量的增加可能是由于洪水胁迫下微生物碳矿化减弱或厌氧呼吸减少^[31]。N 含量的升高则与微生物反硝化过程的加速有关。此外，洪涝引发滑坡导致水土流失，导致 SOC、TN 和 TP 大量流失，直接或间接影响了微生物参与的矿化(氨化和硝化)等土壤养分循环过程^[32]。余杭等^[33]以受滑坡影响的森林土壤为研究对象，发现受损森林 C:P 主要受到 SOC 的影响，C:N 和 N:P 主要受到 TN 的影响，受灾森林土壤碳氮磷化学计量比均处于严重失衡状态。

地震、泥石流等地质灾害也会显著影响土壤碳氮磷平衡。地震通过破坏和扰动土壤剖面，导致养分流失，土壤微生物数量减少，从而限制植物生长。泥石流通过剥离或掩埋表层土壤直接导致 C、N、P 的流失，特别是破坏富含有机质的表层土壤，降低土壤 C 含量，同时损伤植物根系，导致植物死亡。

随着全球气候变化和人类活动的加剧，地质灾害的频发性和复杂性日益增加。应聚焦于建立长期监测体系，追踪灾后土壤化学计量变化，并结合微生物群落结构分析，揭示微生物在土壤养分循环中的关键角色，为土壤修复提供科学依据。

2.2.2 地形 地形因子通过影响土壤水热条件、物质迁移和堆积，影响了土壤理化性质及养分的空间分布格局^[34]。海拔、坡度、坡向作为关键地形因子，对土壤养分含量及 C:N:P 具有重要作用。不同海拔梯度下，水热条件、凋落物厚度和养分迁移速率等存在显著差异，土壤化学计量特征与海拔梯度呈显著相关性。研究表明 SOC、TN、C:N、C:P 和 N:P 随着海拔的升高而增加^[35]。李相楹等^[36]研究发现：表层土 SOC、碱解氮含量与海拔高度呈显著正相关，深层土 C:P、N:P 随着海拔的升高而增加，这一现象主要由于高海拔地区较低的气温和湿润的环境条件，增强了 P 的淋溶作用，不利于 P 的积累。较低气温抑制了土壤微生物和酶活性，土壤有机质分解和矿化速率减慢。

坡度作为重要的局部地形因子,影响土壤养分的侵蚀、沉积过程及其强度。地形引起的局部土壤条件的变化,可以调节地上生物量、凋落物输入和SOC分解速率^[37]。孙骞等^[38]研究发现:在黄土丘陵区小流域中,土壤C:N、C:P与坡度显著正相关。

坡向通过改变太阳辐射和风向,调节土壤温度、湿度和植物生长。东坡因较低的阳光辐射和较湿冷的小气候抑制了微生物活动,土壤C、N含量较西坡高^[39],同时,植物与土壤C、N、P存在耦合关系,东坡C、N含量增加使植物吸收更多的P,可能导致土壤P含量减少^[40]。未来应结合高精度地形数据与土壤数据,开展多尺度分析,探讨地形对土壤化学计量比及养分空间变异的影响,并验证地形、土壤类型定量模型,以便更准确地预测区域尺度的土壤养分状况。

2.2.3 成土母质 成土母质是土壤形成和发育的重要物质基础,通过影响土壤团聚体的数量及稳定性、矿物组成、风化及淋溶等生态过程,直接调控土壤C、N、P含量及其化学计量特征。研究表明:不同母质类型间,土壤的C:N、C:P和N:P存在显著差异^[41]。LI等^[42]通过分析4种母质(玄武岩、花岗岩、变质岩和海洋沉积岩)验证了这种差异。LIU等^[43]研究发现:砂泥岩、碳酸盐岩和黄土母质下的土壤SOC、TN含量较高,而砂泥岩和基性-超基性岩石母质下的TP含量则高于其他母质,此外,在北部寒冷高原,土壤养分主要受母质为主的土壤结构因素的控制。母质不仅影响SOC固存和土壤养分有效性,还可调节N、P之间的限制关系^[44-45]。研究表明:镁铁质岩石母质生态系统中P限制较弱,而酸性或钙质岩石母质中,P限制较为严重^[45]。姜冰等^[46]研究表明:奥陶系母质发育的土壤中有较高的有机质含量,但其养分有效性却相对较低。作为影响土壤发育和养分循环的关键因素,不同母质类型对土壤养分的供应能力及化学计量比的调节机制尚需深入研究。未来应结合地理尺度和气候带,揭示母质与环境因素的交互作用对土壤养分循环和化学计量特征的影响。

2.3 全球气候变化作用机制

2.3.1 气候变暖 气候变暖通过影响植物生长、光合作用及养分矿化等过程,间接影响陆地生态系统中的C:N:P。此外,气候变暖还加速了生物地球化学循环,减少了元素之间的相互依赖性,导致C、N、P循环解耦^[47]。气候变暖可能减少土壤C的固存、促进净N矿化和硝化,而对P的影响相对较小^[48-49]。JIAO等^[49]的研究表明:气候变暖和降水减少可能导致土壤C、N、P失衡。WAN等^[47]通过Meta分析发现:增温使土壤C:N增加了5.64%,但土壤C:P、N:P分别降低了16.33%和14.43%。TAN等^[50]发现:土壤C:N:P随温度升高而降低,由于土壤C、N的流失速度快于土壤P,造成土壤C、N、P不平衡。此外,气候变暖还会导致土壤养分在垂直方向上重新分布。XU等^[51]发现:增温过程中,C、N、P含量在0~20 cm土层中呈下降趋势,而在20~30 cm土层呈上升趋势,可见增温促进了养分向深层土壤迁移。总体来看,气候变暖对生态系统的化学平衡具有显著影响,但对土壤C:N:P的具体影响仍存在较大不确定性,特别是气候变暖在空间、时间和强度呈现高度复杂性,使得对生态系统过程的预测充满挑战。今后的研究方向应聚焦于深入了解气候变暖对植物-土壤生物-土壤系统中C、N和P循环的影响,并揭示潜在机制,这将有助于改进对未来气候变暖条件下生态系统C、N、P动态的预测。

2.3.2 极端天气 极端天气如干旱可能会改变土壤中C、N、P含量,以及微生物对有机质的利用效率,进而影响土壤C:N:P。随着干旱的加剧,土壤中的C和N含量逐渐减少,这主要是由于干旱导致的土壤水分有效性和植被覆盖的下降,直接或间接影响了与C和N相关的生物过程,尤其是光合作用、大气固氮、微生物活动以及土壤酶活性^[49]。DENG等^[52]通过Meta分析发现干旱会导致SOC含量下降,土壤C:N增加。姚庭玉等^[53]在对鼎湖山地区开展的模拟干旱试验中,发现干旱抑制了土壤微生物活性,导致P含量增加。C增加的原因可能是由于缺乏降雨,有机质难以以下渗到土壤深层,使其在土壤的表层积累,进而土壤C:P升高、N:P降低,N含量变化明显。JIAO等^[49]研究发现生态系统类型和物种的不同会导致干旱对化学计量比的影响各异,干旱使温带荒地的C:N提高,而使湿润温带C:N降低。目前,虽然有少数研究探讨了土壤C:N,但结论并不一致,尚未形成关于土壤化学计量比在干旱和变暖条件下的明确规律^[54]。因此,仍需通过试验性干旱或田间增温试验系统地测量土壤C:N:P的变化。

暴雨会降低植物生物量,并造成严重的土壤侵蚀,加速了土壤C和N的流失。此外,暴雨可能引

起土壤 pH 升高, 从而抑制微生物活性和改变群落结构, 减少微生物对植物残体的分解能力, 进一步减少碳库的输入^[55]。LI 等^[56]通过 Meta 分析了土壤化学计量比对降水变化的响应, 结果表明: 湿润地区降雨量的减少使土壤 N 含量下降 6.7%, 土壤 N:P 降低。其原因可能是在强降雨条件下, 土壤 pH 升高, 促进土壤氮挥发。许艺馨等^[57]通过降水量控制试验发现: 相比自然降水量, 降水量增加 50% 促进凋落物中的 C、N 释放, 从而显著提高了 SOC、TN 含量和 C:P。当前研究尚未明确由微生物介导的极端天气对生态系统 C、N、P 循环的具体影响, 其在极端天气条件下的具体作用机制仍需进一步研究。

2.3.3 大气氮沉降 大气氮沉降是全球氮素生物化学循环的重要组成部分。作为氮素营养源, 氮沉降的急剧增加将影响陆地生态系统化学计量, 改变生态系统的结构和功能。大量 N 添加试验结果表明: 氮沉降增加了土壤中的碳固存, 固碳效率随着 N 增加量的增加而降低^[58]。SUN 等^[59]基于全球 827 对观测数据的 Meta 分析, 研究了土壤 C、N 和 C:N 对 N 添加的响应, 结果显示: 施氮显著增加了土壤 C、N 含量, 但土壤 C:N 降低了 2.95%, 这可能是由于外部 N 刺激了植物生长, 降低了植物氮利用效率, 最终使植物组织和土壤中 N 相对于 C 含量增加。此外, 氮沉降的输入速率、持续时间、输入形式等决定了不同生态系统中土壤化学计量特征的响应程度。当氮沉降满足植物和微生物的总需求时, 可以缓解土壤微生物的氮限制, 加速有机质的分解和养分的释放, 进而加速土壤 C 的损失, 过量的 N 则以硝酸盐的形式流失, 土壤 C:N 下降^[60]。与此同时, 随着大气氮沉降的持续增加, 由于生态系统中 P 循环相对缓慢, 大气磷沉降并未同步增加, 造成 N、P 输入失衡, 进一步刺激了植物对 P 的需求, 从而使生态系统中 P 限制进一步加剧, 降低了土壤 P 的有效性。杨乃瑞等^[61]通过 Meta 分析发现, 氮沉降极显著增加了土壤 TN (7.1%) 及有效氮含量 (36.3%), 但对土壤 TP、C:N、C:P、N:P 影响不显著。此外, 氮沉降对土壤化学计量特征的影响研究集中在土壤微生物群落和植物 C:N:P 的变化规律, 且对生态系统 C、N 和 P 循环研究较多, 未来需要将土壤生态化学计量特征对氮沉降的响应与微生物、植物和土壤功能动态相结合, 从 N 输入速率、持续时间、生态系统类型等方面, 深入探讨氮沉降对土壤化学计量比变化的作用机制及对陆地生态系统生物地球化学循环的影响。

2.3.4 酸雨 酸雨是酸性沉降物中的一种湿沉降形式。酸雨导致的土壤酸化会使土壤中大量的养分元素淋失, 酶活性降低, 土壤结构改变, 进而影响植物的正常生长发育。尽管土壤对酸雨具有一定的缓冲能力, 但随着酸雨强度的增加, 土壤 pH 下降, 土壤中可溶性有机碳含量会明显减少, 这可能是由于酸性条件改变了土壤结构, 导致土壤贫瘠, 抑制了微生物含量和酶活性, 并削弱了微生物矿化作用。在酸雨初期, 土壤 pH 下降使部分难溶性磷酸盐溶解, 同时少量硫酸根可通过离子交换作用交换出磷酸根, 导致 P 流失增加。然而, 当 pH 进一步下降时, 土壤中的铝 (Al) 会从有机络合态铝中释放出来, 活性 Al 含量增加, P 的活性吸附点位增多, 更多的磷酸根被吸附固定, P 淋溶量也随之下降^[62]。在为期 8 a 的模拟酸雨试验中, 鼎湖山季风林表层土壤 C 含量显著增加 (14.69%), 而 P 含量呈一定程度的下降趋势 (最大降幅达 18.79%), N 含量则没有显著变化, 土壤 N:P、C:P 显著增加, 伴随着土壤 pH 逐渐下降, 土壤化学计量特征也缓慢发生变化, 这表明酸雨对土壤碳氮磷化学计量特征的影响是一个逐步累积的过程^[63]。值得注意的是, 酸雨对土壤化学计量特征的影响会受到土壤条件、气候、群落组成等因素的影响, 表现出一定的差异性。总体而言, 长期酸雨及土壤酸化可能会增加或减少土壤养分含量, 打破 C、N、P 平衡, 降低生态系统结构和功能的稳定性。但目前关于酸雨对土壤碳氮磷化学计量比变化的研究仍相对有限, 控制土壤 C:N:P 变化的机制尚不完全清楚, 对土壤生态化学计量特征的研究亟待进一步深化。

2.4 人类活动作用机制

土地利用方式是影响土壤碳氮磷化学计量特征的关键因素。林地、农田、草地等不同土地利用方式, 以及耕作、灌溉、施肥等农业管理措施, 通过改变植被覆盖度和养分含量, 显著影响了土壤化学计量的平衡。在森林生态系统中, 不同森林类型通过改变凋落物分解、根系活动等改变了土壤 C、N 含量。研究表明: 阔叶林土壤的 C 含量通常高于针叶林^[64], 这可能是因为阔叶凋落物比针叶凋落物更容易被微生物分解, 因此更多的有机碳被矿化到土壤中。在草地生态系统中, 适当放牧使牲畜排泄物增加土壤养分积累, 而过度放牧则可能破坏土壤团聚体结构和微生物活性, 显著降低土壤碳氮磷化学计量

比^[65]。DU等^[66]通过Meta分析发现草地灌丛化显著提高了土壤C:N(5%)、C:P(12%)和N:P(6%)。此外,土地利用方式的变化,尤其是退耕还林、退草还林或退耕植茶等生态恢复措施,有助于提高土壤生态化学计量比^[67-68]。与自然土壤相比,农业土壤因人为干扰和长期耕作,破坏了C:N:P平衡。研究发现:农业土壤(水稻土和旱地土壤)的SOC含量是天然土壤(荒地和林地土壤)的1.74倍,这主要归因于微生物代谢增加和酶活性升高^[69]。而农业土壤中较高的P含量和较低的C:N:P是集约化施肥的结果^[70]。未来研究应聚焦长期集约化管理对土壤养分循环的影响,系统评估对土壤C:N:P化学计量失衡的长期效应,同时,应探索以微生物群落优化和酶活性调控的可持续农业管理策略,如合理施肥、减少耕作强度和引入覆盖作物等,以有效促进土壤养分循环和恢复化学计量平衡。

3 研究展望

生态化学计量学重点研究C、N、P等多重化学元素平衡,已成为揭示生态系统养分循环及限制性因素等生态过程的新兴工具。当前,生态化学计量学的研究集中在以下方面:土壤微生物(如微生物群落结构、土壤胞外酶活性、微生物生物量),植物(如叶片、植被类型、森林演替或退化),植物-微生物-土壤耦合作用。已有研究主要以生态敏感地区(如黄土高原、青藏高原等)为研究区域,以单一生态系统(如森林、草地、湿地等)为研究对象,且从全国、省、市、气候区等中大尺度层面展开研究。为更深入地探讨土壤化学计量特征变化的内部机制及动态过程,未来应加强以下几个方面的研究:①在分析土壤碳氮磷化学计量的影响因素时,除了注重单一环境因素(如海拔、坡向、林龄)的作用外,还应考虑多个因素的协同效应,进一步研究全球变化对土壤生态化学计量累积效应。②在大尺度下,土壤化学计量主要受区域水热条件和成土作用的控制,由于气候、地貌、植被、母岩、年代、土壤动物等自然成土因子以及人类活动的影响,土壤中C、N、P总量变化显著,导致土壤C:N:P具有较大空间异质性。探索各区域生态系统平衡的化学计量比临界值,对于指示群落的生态学动态过程,评估土壤对植物养分供应的状况,预测土壤C、N、P淋溶风险具有重要意义。③当前研究集中在土壤化学计量特征在地理格局下的空间分布和异质性上,然而,气候变化(如气候变暖、酸雨、氮沉降等)对土壤结构和功能的长期影响尚未得到充分探索。因此,应建立连续、系统的定位试验,以全面掌握土壤碳氮磷化学计量的动态变化。同时,气候条件对土壤性质的调节作用,为比较不同尺度的研究和建立转化模型提供了重要基础。开展控制试验,系统地研究气候条件与土壤性质的相互作用,将有助于突破现有研究瓶颈。④生态系统的养分循环离不开土壤、土壤动物、土壤微生物和植物之间的相互作用,但土壤动物在这一体系中的作用研究仍相对匮乏。土壤动物与土壤微生物、植物之间存在复杂的相互作用,三者共同作用于土壤的C、N、P循环,因此,应关注土壤动物对植物-微生物-土壤之间C-N-P耦合关系的影响,深入探讨这些组分的化学计量特征在驱动因素的共同作用下的变化,从而更深入地理解生态系统的养分循环过程,为区域生态系统的可持续发展及植被管理提供科学依据。

4 参考文献

- [1] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2000, **3**(6): 540-550.
- [2] 冯德枫, 包维楷. 土壤碳氮磷化学计量比时空格局及影响因素研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2017, **23**(2): 400-408.
FENG Defeng, BAO Weikai. Review of the temporal and spatial patterns of soil C:N:P stoichiometry and its driving factors [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2017, **23**(2): 400-408.
- [3] SUN Yuan, WANG Cuiting, CHEN Xinli, *et al.* Phosphorus additions imbalance terrestrial ecosystem C:N:P stoichiometry [J]. *Global Change Biology*, 2012, **14**(1): 7353-7365.
- [4] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment [J]. *Science Progress*, 1960, **11**: 150-170.
- [5] MAAROUFI N I, de LONG J R. Global change impacts on forest soils: linkage between soil biota and carbon-nitrogen-phosphorus stoichiometry[J/OL]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2020, **3**: 16[2024-10-01]. DOI: [10.3389/ffgc.2020.00016](https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00016).

- [6] YU Zongkai, ZHANG Chao, LIU Xiaowei, *et al.* Responses of C:N:P stoichiometric correlations among plants, soils and microorganisms to warming: a meta-analysis[J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2024, **912**: 168827[2024-12-17]. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2023.168827](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168827).
- [7] XIAO Lie, LIU Guobin, LI Peng, *et al.* Ecological stoichiometry of plant-soil-enzyme interactions drives secondary plant succession in the abandoned grasslands of Loess Plateau, China[J/OL]. *CATENA*, 2021, **202**: 105302[2024-10-01]. DOI: [10.1016/J.CATENA.2021.105302](https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2021.105302).
- [8] SHI Shengwei, PENG Changhui, WANG Meng, *et al.* A global meta-analysis of changes in soil carbon, nitrogen, phosphorus and sulfur, and stoichiometric shifts after forestation [J]. *Plant and Soil*, 2016, **407**(1/2): 323–340.
- [9] YU Mengfei, TAO Yongxia, LIU Wenzhi, *et al.* C, N, and P stoichiometry and their interaction with different plant communities and soils in subtropical riparian wetlands [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2020, **27**(1): 1024–1034.
- [10] WAN Xiaohua, HUANG Zhiqun, HE Zongming, *et al.* Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations [J]. *Plant and Soil*, 2015, **387**(1/2): 103–116.
- [11] LIU Jianguo, GOU Xiaohua, ZHANG Fen, *et al.* Spatial patterns in the C:N:P stoichiometry in Qinghai spruce and the soil across the Qilian Mountains, China[J/OL]. *CATENA*, 2021, **196**: 104814[2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.catena.2020.104814](https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104814).
- [12] LIU Xujun, TAN Nadan, ZHOU Guoyi, *et al.* Plant diversity and species turnover co-regulate soil nitrogen and phosphorus availability in Dinghushan forests, Southern China [J]. *Plant and Soil*, 2021, **464**(1): 257–272.
- [13] CHEN Xinli, CHEN H Y H. Plant mixture balances terrestrial ecosystem C:N:P stoichiometry[J/OL]. *Nature Communications*, 2021, **12**(1): 4562[2024-10-01]. DOI: [10.1038/s41467-021-24889-w](https://doi.org/10.1038/s41467-021-24889-w).
- [14] 陈小雪, 李红丽, 董智, 等. 滨海盐碱地土壤化学计量特征与群落物种多样性及其相关关系[J]. 水土保持研究, 2020, **27**(6): 37–45, 59.
CHEN Xiaoxue, LI Hongli, DONG Zhi, *et al.* Characteristics of soil stoichiometry and species diversity of community and their coupling relationship in coastal saline-alkali land [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2020, **27**(6): 37–45, 59.
- [15] DING Dongdong, ARIF M, LIU Minghui, *et al.* Plant-soil interactions and C: N: P stoichiometric homeostasis of plant organs in riparian plantation[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 979023[2024-10-01]. DOI: [10.3389/fpls.2022.979023](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.979023).
- [16] WU Haowei, CUI Huiling, FU Chenxi, *et al.* Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: a review[J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2024, **909**: 168627[2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2023.168627](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168627).
- [17] LI Zhaolei, ZENG Zhaoqi, TIAN Dashuan, *et al.* The stoichiometry of soil microbial biomass determines metabolic quotient of nitrogen mineralization[J/OL]. *Environmental Research Letters*, 2020, **15**(3): 034005[2024-10-01]. DOI: [10.1088/1748-9326/ab6a26](https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab6a26).
- [18] CHEN Guanglei, YUAN Jiahui, WANG Shenqiang, *et al.* Soil and microbial C:N:P stoichiometries play vital roles in regulating P transformation in agricultural ecosystems: a review [J]. *Pedosphere*, 2024, **34**(1): 44–51.
- [19] 周正虎, 王传宽. 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应和调节机制[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(6): 620–630.
ZHOU Zhenghu, WANG Chuankuan. Responses and regulation mechanisms of microbial decomposers to substrate carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(6): 620–630.
- [20] PHILIPPOT L, CHENU C, KAPPLER A, *et al.* The interplay between microbial communities and soil properties [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, **22**(4): 226–239.
- [21] DECAËNS T, JIMÉNEZ J J, GIOIA C, *et al.* The values of soil animals for conservation biology [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2006, **42**: S23–S38.
- [22] ŽIFČÁKOVÁ L, VĚTROVSKÝ T, HOWE A, *et al.* Microbial activity in forest soil reflects the changes in ecosystem properties between summer and winter [J]. *Environmental Microbiology*, 2016, **18**(1): 288–301.
- [23] 吉雪茹, 刘任涛, 赵文智, 等. 荒漠草原区土壤动物分解作用对土壤 C、N、P、K 含量分布的影响[J]. 水土保持学报, 2023, **37**(2): 351–360.
JI Xueru, LIU Rentao, ZHAO Wenzhi, *et al.* Effects of soil arthropods decomposition on soil C, N, P, K content in desert steppe [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2023, **37**(2): 351–360.

- [24] 陈晓旋, 陈淑云, 曾从盛, 等. 螃蟹对闽江河口湿地土壤碳氮磷含量及其生态化学计量学特征影响[J]. 环境科学学报, 2018, **38**(3): 1179–1188.
CHEN Xiaoxuan, CHEN Shuyun, ZENG Congsheng, *et al.* Effects of crabs on soil carbon, nitrogen, phosphorus concentration and ecological stoichiometry in Minjiang River estuarine wetlands [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2018, **38**(3): 1179–1188.
- [25] 青焯, 孙飞达, 李勇, 等. 若尔盖高寒退化湿地土壤碳氮磷比及相关性分析[J]. 草业学报, 2015, **24**(3): 38–47.
QING Ye, SUN Feida, LI Yong, *et al.* Analysis of soil carbon, nitrogen and phosphorus in degraded alpine wetland, Zoige, Southwest China [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(3): 38–47.
- [26] CAMENZIND T, HÄTTENSCHWILER S, TRESEDER K K, *et al.* Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests [J]. *Ecological Monographs*, 2018, **88**(1): 4–21.
- [27] 韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 等. 丛枝菌根真菌参与下植物-土壤系统的养分交流及调控[J]. 生态学报, 2016, **36**(14): 4233–4243.
WEI Lili, LU Changyi, DING Jing, *et al.* Functional relationships between arbuscular mycorrhizal symbionts and nutrient dynamics in plant-soil-microbe system [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(14): 4233–4243.
- [28] LIU Zhuxiu, GU Haidong, YAO Qin, *et al.* Soil pH and carbon quality index regulate the biogeochemical cycle couplings of carbon, nitrogen and phosphorus in the profiles of Isohumosols[J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2024, **922**: 171269[2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2024.171269](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171269).
- [29] SAUVADET M, CHAUVAT M, FANIN N, *et al.* Comparing the effects of litter quantity and quality on soil biota structure and functioning: application to a cultivated soil in Northern France [J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, **107**: 261–271.
- [30] CAO Yini, TONG Ran, TAN Qian, *et al.* Flooding influences on the C, N and P stoichiometry in terrestrial ecosystems: a meta-analysis[J/OL]. *CATENA*, 2022, **215**: 106287[2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.catena.2022.106287](https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106287).
- [31] XIAO Ye, HUANG Zhigang, LU Xianguo. Changes of soil labile organic carbon fractions and their relation to soil microbial characteristics in four typical wetlands of Sanjiang Plain, Northeast China [J]. *Ecological Engineering*, 2015, **82**: 381–389.
- [32] ZHANG Ruihuan, RONG Li, ZHANG Lanlan. Soil nutrient variability mediates the effects of erosion on soil microbial communities: results from a modified topsoil removal method in an agricultural field in Yunnan plateau, China [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2022, **29**(3): 3659–3671.
- [33] 余杭, 罗清虎, 李松阳, 等. 灾害干扰受损森林土壤的碳、氮、磷初期恢复特征与变异性[J]. 山地学报, 2020, **38**(4): 532–541.
YU Hang, LUO Qinghu, LI Songyang, *et al.* Initial recovery characteristics and variability of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in the damaged forests under disaster disturbance [J]. *Mountain Research*, 2020, **38**(4): 532–541.
- [34] ZHOU Wenxin, LI Changjia, ZHAO Wenwu, *et al.* Spatial distributions of soil nutrients affected by land use, topography and their interactions, in the Loess Plateau of China [J]. *International Soil and Water Conservation Research*, 2024, **12**(1): 227–239.
- [35] HU Cong, LI Feng, XIE Yonghong, *et al.* Spatial distribution and stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus along an elevation gradient in a wetland in China [J]. *European Journal of Soil Science*, 2019, **70**(6): 1128–1140.
- [36] 李相楹, 张维勇, 刘峰, 等. 不同海拔高度下梵净山土壤碳、氮、磷分布特征[J]. 水土保持研究, 2016, **23**(3): 19–24.
LI Xiangying, ZHANG Weiyong, LIU Feng, *et al.* The distribution characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus at different altitudes in Fanjingshan Mountain [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, **23**(3): 19–24.
- [37] ZHU Hanhua, WU Jinshui, GUO Shengli, *et al.* Land use and topographic position control soil organic C and N accumulation in eroded hilly watershed of the Loess Plateau [J]. *CATENA*, 2014, **120**: 64–72.
- [38] 孙骞, 王兵, 周怀平, 等. 黄土丘陵区小流域土壤碳氮磷生态化学计量特征的空间变异性[J]. 生态学杂志, 2020, **39**(3): 766–774.
SUN Qian, WANG Bing, ZHOU Huaiping, *et al.* Spatial variation of ecological stoichiometry of soil C, N and P in a small catchment of loess hilly area [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(3): 766–774.
- [39] LI Tianyang, ZENG Jiangmin, HE Binghui, *et al.* Changes in soil C, N, and P concentrations and stoichiometry in Karst trough valley area under ecological restoration: the role of slope aspect, land use, and soil depth[J/OL]. *Forests*, 2021, **12**(2): 144[2024-10-01]. DOI: [10.3390/f12020144](https://doi.org/10.3390/f12020144).

- [40] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, GALLARDO A, *et al.* Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands [J]. *Nature*, 2013, **502**(7473): 672–676.
- [41] 张晗, 欧阳真程, 赵小敏. 不同利用方式对江西省农田土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响[J]. 环境科学学报, 2019, **39**(3): 939–951.
ZHANG Han, OUYANG Zhencheng, ZHAO Xiaomin. Effects of different land use types on ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in farmland soils in Jiangxi Province, China [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2019, **39**(3): 939–951.
- [42] LI Yuzhu, ZHAO Yue, BAO Xuelian, *et al.* Soil total and available C: N: P stoichiometry among different parent material soil profiles in rubber plantations of Hainan Island, China [J]. [J/OL]. *Geoderma Regional*, 2024, **36**: e00765 [2024-10-01]. DOI: 10.1016/j.geodrs.2024.e00765
- [43] LIU Futian, WANG Xueqiu, CHI Qinghua, *et al.* Spatial variations in soil organic carbon, nitrogen, phosphorus contents and controlling factors across the “Three Rivers” regions of Southwest China[J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2021, **794**: 148795 [2024-10-01]. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.148795.
- [44] DAVIES J A C, TIPPING E, ROWE E C, *et al.* Long-term P weathering and recent N deposition control contemporary plant-soil C, N, and P [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2016, **30**(2): 231–249.
- [45] AUGUSTO L, ACHAT D L, JONARD M, *et al.* Soil parent material—a major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2017, **23**(9): 3808–3824.
- [46] 姜冰, 王松涛, 孙增兵, 等. 山东省青州市土壤养分元素有效量及其影响因素[J]. 土壤, 2021, **53**(6): 1221–1227.
JIANG Bing, WANG Songtao, SUN Zengbing, *et al.* Available contents of soil nutrient elements and their influencing factors in Qingzhou City, Shandong Province [J]. *Soils*, 2021, **53**(6): 1221–1227.
- [47] WAN Lingfan, LIU Guohua, CHENG Hao, *et al.* Global warming changes biomass and C:N:P stoichiometry of different components in terrestrial ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2023, **29**(24): 7102–7116.
- [48] SUN Yuan, WANG Cuiting, CHEN H Y H, *et al.* A global meta-analysis on the responses of C and N concentrations to warming in terrestrial ecosystems[J/OL]. *CATENA*, 2022, **208**: 105762 [2024-10-01]. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105762.
- [49] JIAO Feng, SHI Xinrong, HAN Fengpeng, *et al.* Increasing aridity, temperature and soil pH induce soil C-N-P imbalance in grasslands[J/OL]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 19601 [2024-10-01]. DOI: 10.1038/srep19601.
- [50] TAN Qiqi, WANG Guoan, SMITH M D, *et al.* Temperature patterns of soil carbon: nitrogen: phosphorus stoichiometry along the 400 mm isohyet in China[J/OL]. *CATENA*, 2021, **203**: 105338 [2024-10-01]. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105338.
- [51] XU Manhou, ZHAO Zitong, ZHOU Huakun, *et al.* Plant allometric growth enhanced by the change in soil stoichiometric characteristics with depth in an alpine meadow under climate warming[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 860980 [2024-10-01]. DOI: 10.3389/fpls.2022.860980.
- [52] DENG Lei, PENG Changhui, KIM D G, *et al.* Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems[J/OL]. *Earth-Science Reviews*, 2021, **214**: 103501 [2024-10-01]. DOI: 10.1016/j.earscirev.2020.103501.
- [53] 姚庭玉, 陈小梅, 何俊杰, 等. 模拟干旱对鼎湖山季风常绿阔叶林土壤碳氮磷化学计量特征的影响[J]. 西南林业大学学报, 2017, **37**(1): 104–109.
YAO Tingyu, CHEN Xiaomei, HE Junjie, *et al.* Effects of drought on the C/N/P stoichiometry in the soil of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest [J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2017, **37**(1): 104–109.
- [54] SARDANS J, RIVAS-UBACH A, PEÑUELAS J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, **14**(1): 33–47.
- [55] QU Qing, XU Hongwei, AI Zemin, *et al.* Impacts of extreme weather events on terrestrial carbon and nitrogen cycling: a global meta-analysis[J/OL]. *Environmental Pollution*, 2023, **319**: 120996 [2024-10-01]. DOI: 12099610.1016/j.envpol.2022.120996.
- [56] LI Jiwei, DENG Lei, PEÑUELAS J, *et al.* C:N:P stoichiometry of plants, soils, and microorganisms: response to altered precipitation [J]. *Global Change Biology*, 2023, **29**(24): 7051–7071.
- [57] 许艺馨, 康扬眉, 韩翠, 等. 降水量对荒漠草原凋落物-土壤碳氮磷生态化学计量学特征的影响[J]. 中国草地学报, 2022, **44**(4): 21–31.

- XU Yixin, KANG Yangmei, HAN Cui, *et al.* Effects of precipitation on ecological stoichiometric characteristics of litter and soil carbon, nitrogen and phosphorus in desert steppe [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, **44**(4): 21–31.
- [58] LI Yong, NIU Shuli, YU Guirui. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis [J]. *Global Change Biology*, 2016, **22**(2): 934–943.
- [59] SUN Yuan, WANG Cuiting, CHEN H Y H, *et al.* Responses of C:N stoichiometry in plants, soil, and microorganisms to nitrogen addition [J]. *Plant and Soil*, 2020, **456**(1/2): 277–287.
- [60] 付伟, 武慧, 赵爱花, 等. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望[J]. *植物生态学报*, 2020, **44**(5): 475–493.
FU Wei, WU Hui, ZHAO Aihua, *et al.* Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems: research progresses and prospects [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(5): 475–493.
- [61] 杨乃瑞, 胡玉福, 舒向阳, 等. 草地土壤 C:N:P 化学计量及微生物呼吸对氮沉降响应的 Meta 分析[J]. *草业学报*, 2020, **29**(5): 1–12.
YANG Nairui, HU Yufu, SHU Xiangyang, *et al.* Meta-analysis of the response to nitrogen deposition of soil nitrogen fractions, grassland soil C:N:P stoichiometry and microbial respiration [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, **29**(5): 1–12.
- [62] 徐华勤, 章家恩, 余家瑜, 等. 模拟酸雨对赤红壤磷素及 Ca^{2+} 、 Al^{3+} 、 Fe^{2+} 淋失特征的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, **17**(5): 1172–1178.
XU Huaqin, ZHANG Jiaen, YU Jiayu, *et al.* Effects of simulated acid rain on leaching of phosphorus, Ca^{2+} , Al^{3+} and Fe^{2+} from lateritic red soils [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2011, **17**(5): 1172–1178.
- [63] 梁国华, 张德强, 卢雨宏, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林土壤 C:N:P 生态化学计量特征对长期模拟酸雨的响应[J]. *生态环境学报*, 2018, **27**(5): 844–851.
LIANG Guohua, ZHANG Deqiang, LU Yuhong, *et al.* Responses of soil C:N:P stoichiometry to long-term simulated acid rain in a monsoon evergreen broad-leaved forest at Dinghushan nature reserve [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, **27**(5): 844–851.
- [64] 王燕, 张全智, 王传宽, 等. 恢复方式对东北东部森林土壤碳氮磷计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2024, **48**(7): 943–954.
WANG Yan, ZHANG Quanzhi, WANG Chuankuan, *et al.* Effects of restoration approaches on forest soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in eastern Northeast China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, **48**(7): 943–954.
- [65] 褚少杰, 王怡璇, 段利民, 等. 不同放牧强度对典型草原区河谷湿地土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响[J]. *中国草地学报*, 2023, **45**(10): 12–21.
CHU Shaojie, WANG Yixuan, DUAN Limin, *et al.* Effects of different grazing intensities on ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in typical grassland valley wetlands [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, **45**(10): 12–21.
- [66] DU Zhong, ZHENG Huan, PENUELAS J, *et al.* Shrub encroachment leads to accumulation of C, N, and P in grassland soils and alters C:N:P stoichiometry: a meta-analysis[J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2024, **951**: 175534 [2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2024.175534](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175534).
- [67] 朱仁欢, 李玮, 郑子成, 等. 退耕植茶地土壤碳氮磷生态化学计量学特征[J]. *浙江农林大学学报*, 2016, **33**(4): 612–619.
ZHU Renhuan, LI Wei, ZHENG Zicheng, *et al.* Ecological stoichiometry of soil C, N, and P for returning farmland to tea plantations [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2016, **33**(4): 612–619.
- [68] KIM D G, KIRSCHBAUM M U F, EICHLER-LÖBERMANN B, *et al.* The effect of land-use change on soil C, N, P, and their stoichiometries: a global synthesis[J/OL]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, **348**: 108402 [2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.agee.2023.108402](https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108402).
- [69] WANG Xiangxiang, ZHANG Hongrui, CAO Dan, *et al.* Microbial carbon and phosphorus metabolism regulated by C:N:P stoichiometry stimulates organic carbon accumulation in agricultural soils[J/OL]. *Soil and Tillage Research*, 2024, **242**: 106152 [2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.still.2024.106152](https://doi.org/10.1016/j.still.2024.106152).
- [70] ZHENG Shengmeng, XIA Yinhang, HU Yajun, *et al.* Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil: effects of agricultural land use and climate at a continental scale[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, **209**: 104903 [2024-10-01]. DOI: [10.1016/j.still.2020.104903](https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104903).