

# 生态化学计量学：探索从个体到生态系统的统一化理论

贺金生<sup>1,2</sup> 韩兴国<sup>3</sup>

<sup>1</sup>北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; <sup>2</sup>中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; <sup>3</sup>中国科学院植物研究所, 北京 100093

## Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems

HE Jin-Sheng<sup>1,2</sup> and HAN Xing-Guo<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; <sup>2</sup>Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and <sup>3</sup>Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

从1909年丹麦哥本哈根大学Johannes Warming (1841–1924)出版第一本生态学教科书《植物生态学》到现在, 生态学经历了100年的发展。作为研究生物与生物、生物与环境相互关系的学科, 生态学具有高度的综合性和交叉性, 研究的问题也具有复杂性和多尺度的特点。正因为这样的学科特点, 传统上生态学家多强调研究对象的特殊性、研究问题的局域性, 缺乏统一的理论框架。进入21世纪以后, 生态学在统一化理论方面出现了一些尝试, 代表性的有生态学的代谢理论(metabolic theory of ecology) (Brown *et al.*, 2004)和生态化学计量学(ecological stoichiometry) (Sterner & Elser, 2002)。

生态化学计量学综合生物学、化学和物理学的基本原理, 利用生态过程中多重化学元素的平衡关系, 为研究C、N、P等元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种综合方法。1958年, 哈佛大学的A. Redfield首次证明: (1)海洋浮游生物的C、N、P有特定的组成(摩尔比106:16:1, 该比率后被称为Redfield比率); (2)这一比率受海洋环境和生物相互作用的调节(Redfield, 1958)。这一开创性的研究成为以后生态化学计量学的奠基之作。从Elser和Hassett (1994)以及Elser等(2000)的重要文章, 到以后Sterner和Elser (2002)的专著《*Ecological Stoichiometry*》的出版, 标志着生态化学计量学理论的系统化和逐步成熟。2004年著名生态学杂志《*Ecology*》(85卷1 177页)和2005年《*Oikos*》(109卷3页)分别出版了“Ecological stoichiometry”专辑, 进一步推动了这一领域的发展。本刊也于2005年发表了曾德慧和

陈广生(2005)的综述性文章, 系统介绍了生态化学计量学的理论与进展。

### 1 生态化学计量学为从个体到生态系统统一化理论的构建提供了新思路

生态化学计量学主要研究生态过程中化学元素的比例关系, 因此跨越了个体、种群、群落、生态系统、景观和区域各个层次。生态化学计量学目前主要集中在C、N、P元素的计量关系。这是因为, C、N、P是重要的生命元素, 它们是地球上所有生命化学组成的基础。一般来说, 组成地球上有机体蛋白质的16%是N, 核酸组成的9.5%是P, 这两个比例在不同来源的生物中相对稳定。而有机体干物质的50%左右是C, 这一比例在生物的不同类群中随细胞的结构组成发生变化。生物在长期进化过程中, 形成了一定的内稳态机制(homeostatic mechanism), 即生物在变化的环境(包括食物)中具有保持其自身化学组成相对恒定的能力, 它是生态化学计量学存在的前提(Sterner & Elser, 2002)。现在还不清楚生物组成的其他元素是否存在相对稳定的计量关系, 但从生态化学计量学角度, 对其他化学元素的探索是必要的, 特别是S的作用。

无论是植物个体水平, 还是生态系统水平, C、N、P都是相互作用的。研究其中一个元素在生态学过程中的作用, 必须同时考虑其他元素的影响。生态化学计量学为研究C、N、P等主要元素的生物地球化学循环和生态学过程提供了一种新思路 (Sterner & Elser, 2002; Güsewell, 2004)。在植物的个

体水平上, C、N、P的组成及分配是相互联系、不可分割的一个整体, 它们的相互作用及与外界环境的关系共同决定着植物的营养水平和生长发育过程(Bazzaz & Grace, 1997; Güsewell, 2004)。通常可以把C或N作为植物资源分配的“货币(currency)”来看待, 不同器官和组织之间相互作用的结果就是分配多少C或N到特定部位, 以协调整体的生长发育过程(Grace, 1997)。例如, 植物的光合作用与光合器官(通常是叶片)中的N含量密切相关(Field & Mooney, 1986), 而光合器官中的氮素又依赖于植物根系对N的吸收和向叶片的运输, 这些过程都需要植物的光合作用提供能量。因此, 植物要获得C首先需要投资N到同化器官。同样, 为了获得N, 植物要投资同化的有机物到根系。在个体水平上, 植物的生长速率随叶片N:P比率的降低而增加, 即所谓的生长速率假说(growth rate hypothesis, Sterner & Elser, 2002)。

在生态系统水平上, 生产者、消费者、分解者及土壤等环境的C、N、P组成决定了生态系统的主要过程, 如能量流动和物质循环(Chapin, 1980; Tilman, 1982; Aerts & Chapin, 2000; Moe *et al.*, 2005)。例如, 群落冠层叶片氮素水平在一定程度上代表其光合能力和生态系统的生产力, 凋落物的分解速率也与其C:N比率呈负相关关系, 而土壤的C:N比率与有机质的分解、土壤呼吸等密切相关(Schlesinger & Andrews, 2000; Yuste *et al.*, 2007), 土壤及植物的N和P共同决定着生态系统的生产力(Treseder & Vitousek, 2001; Chapin *et al.*, 2002)。因此, 在生态系统水平上, C、N、P的耦合作用制约了

生态系统的主要过程。

## 2 化学计量学是当前生态学研究的前沿领域之一

化学计量学目前的发展主要集中在以下几个方面:

### 2.1 区域C:N:P化学计量学格局及其驱动因素

区域C:N:P化学计量学格局及其驱动因素主要包括不同生态系统类型之间、植物功能群之间及物种之间的趋同与分异。代表性的研究(表1)包括: Elser等(2000)对全球陆生植物及无脊椎食草动物的研究, 表明尽管陆生环境和淡水湖泊环境有着巨大的差异, 但是陆生植物和无脊椎食草动物具有相近的N:P比率。Reich和Oleksyn (2004)对全球1 280种陆生植物的研究发现, 随着纬度的降低和年平均气温的增加, 叶片的N和P含量降低, 而N:P则升高。McGroddy等(2004)在群落水平上, 研究了全球森林生态系统的C:N:P计量学关系, 发现尽管从全球来看, 植物叶片的C:N:P存在较大变化, 但在生物群区的水平上相对稳定, 并且叶片凋落物的C:N相对稳定。Han等(2005)研究了中国753种陆生植物的N:P比率, 发现和全球相比, 中国植物的P含量相对较低, 这可能导致了叶片N:P高于全球平均水平。He等(2006, 2008)对中国草地213种优势植物的C:N:P计量学进行了研究, 发现中国草地植物的P含量相对较低, 而N:P高于其他地区草地生态系统, 并且在草地生物群区之内, N、P及N:P不随温度和降水发生明显变化。这些研究还发现, 草本植物叶片的N、P含量通常高于木本植物 (He *et al.*, 2006, 2008)。

表1 全球和区域C:N:P化学计量学格局研究的案例

	物种数	N (mg·g <sup>-1</sup> )	P (mg·g <sup>-1</sup> )	N:P质量比	参考文献
全球陆生植物	395	20.6	1.99	12.7	Elser <i>et al.</i> , 2000
全球陆生植物	894–1251	20.1	1.80	13.8	Reich & Oleksyn, 2004
全球森林	55 <sup>1)</sup>	—	—	37.1	McGroddy <i>et al.</i> , 2004
中国陆生植物	753	20.2	1.46	16.3	Han <i>et al.</i> , 2005
中国草地	213	29.0	1.90	15.3	He <i>et al.</i> , 2006, 2008
英国草地	83	27.8	2.72	10.8	Thompson <i>et al.</i> , 1997

1) 生态系统类型数目。

## 2.2 C:N:P计量关系与植物个体生长发育、种群增长、群落动态和生态系统过程的联系

生态化学计量学的基本原理之一,就是种内不同发育阶段之间,以及群落和生态系统不同组成物种之间对C、N、P等多种元素要求的差异,这种差异引起不同层次上资源“供应-需求”之间的错配(mismatch)或矛盾,从而调节生理和生态学过程(Anderson *et al.*, 2004b; Moe *et al.*, 2005)。例如植物和养分之间、食草动物和植物之间、食碎屑者和碎屑之间(detritivore vs. detritus)都可能发生错配现象,因此可以影响到生态学的各个过程,包括个体的生长(Elser *et al.*, 1996; Anderson *et al.*, 2004b; Vrede *et al.*, 2004)、种群的增长(Urabe & Sterner, 1996)、元素循环和物种共存(Urabe *et al.*, 2002; Hessen *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2004)。到目前为止,有关元素错配的生态学效应研究,多集中在个体水平上的生理生态过程,而对于种群和群落学的作用研究很少(Anderson *et al.*, 2004a; Frost *et al.*, 2005)。

## 2.3 不同营养级之间对C:N:P化学计量学的调节

对于生态系统的食物链来说,这个过程包括食物的C:N:P比率如何通过代谢过程,传递(translate)到下一营养级,即在生态系统不同组分中的调节(Sterner & Elser, 2002; Raubenheimer & Simpson, 2004)。具体到植物生态学,相关研究主要集中在C:N:P如何从高C:N和C:P(土壤)到低C:N和C:P(植物叶片和根系)的传递过程及其机理。在C:N:P计量学研究中,一个重要的例子就是可以根据植物叶片的N:P比率来判断土壤养分状况。例如, Koerselman 和 Meuleman (1996)通过对欧洲湿地植物施肥作用的评估发现,当植物N:P < 14时,表现为受N的限制;当N:P > 16时,表现为受P的限制。内蒙古羊草草原的施肥试验表明, N:P > 23时是P限制,而N:P < 21时是N限制(Zhang *et al.*, 2004)。最近通过对内蒙古温带草地、青藏高原高寒草地,以及新疆山地草地199个取样地点213个物种的化学计量学分析发现,植物叶片N:P比率主要受P含量的影响(He *et al.*, 2006, 2008)。

## 2.4 环境要素和生物组成元素之间的计量关系

除了生物组成元素之间的计量关系,目前发现环境要素如光照可能影响植物的C:N:P计量关系。近年来的一些研究表明,“光:养分(light : nutrient)”

可能存在计量关系,特别是在浮游生物中。如 Striebel等(2008)发现,光照可以改变浮游植物的C:P计量关系,随着辐射增强,藻类群落生物量和C:P增长加快,并且不管是贫营养还是富营养的湖泊中,水蚤生物量的增长都是中等光强时最大。Dickman等(2008)把光:养分比率关系应用到鱼类的实验中,发现光、营养和食物链长度都能影响能量传递效率。这些研究表明,除了考虑C:N:P计量关系,光照等环境要素也是一个重要因素。

## 3 本“生态化学计量学专题”旨在促进生态学计量学在国内的发展

生态化学计量学近年来在国内发展较快。这些研究主要集中在区域C:N:P化学计量学格局及其驱动因素方面(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006; 任书杰等, 2007; Zheng & Shangguan, 2007; He *et al.*, 2008),也有施肥对群落N:P比率的影响(Zhang *et al.*, 2004),不同演替阶段优势植物的N:P比率的变化(高三平等, 2007)。另外,曾德慧和陈广胜(2005)综述了生态化学计量学的研究进展,王绍强和于贵瑞(2008)重点介绍了生态化学计量学在土壤学中的应用。

本专题收录了8篇论文,分别对森林、草地和湿地生态系统的植物、土壤C:N:P化学计量特征进行了研究。这些研究不仅包括了不同生态系统类型之间(阎恩荣等, 2010; 吴统贵等, 2010a, 2010b)、不同演替阶段(刘兴诏等, 2010; 银晓瑞等, 2010)植物C:N:P化学计量特征的差异,还包括了植物叶片N、P化学计量学特征的季节变化、植物叶片和细根不同器官之间计量特征的关联(周鹏等, 2010)以及这种关联在物种之间和物种内的差异(徐冰等, 2010)。以往的研究多集中在物种水平,而杨阔等(2010)则探讨了群落水平的化学计量学特征及随环境的变化,这无疑是以后研究的一个重要内容。

显然,这些研究只是国内方兴未艾的生态化学计量学研究的一小部分,仅能部分反映出国内外研究的热点和关键的科学问题。生态化学计量学是一种理论、一种思维,也是一种工具,对立志提高生态学的理论性和预测能力的研究者来说,无疑是一个机遇,但也是挑战。我们相信,随着生态化学计量学渗透到生态学的各个方面,一定会有更新的成

果不断出现。

## 参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Anderson T, Elser JJ, Hessen DO (2004a). Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, 7, 884–900.
- Anderson TR, Boersma M, Raubenheimer D (2004b). Stoichiometry: linking elements to biochemicals. *Ecology*, 85, 1193–1202.
- Bazzaz FA, Grace J (1997). *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chapin FS III, Matson PA, Mooney H (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Dickman EM, Newell JM, González MJ, Vanni MJ (2008). Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 18408–18412.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience*, 46, 674–684.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Elser JJ, Hassett RP (1994). A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature*, 370, 211–213.
- Field C, Mooney HA (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ ed. *On the Economy of Plant form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 25–55.
- Frost PC, Evans-White MA, Finkel ZV, Jensen TC, Matzek V (2005). Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world. *Oikos*, 109, 18–28.
- Gao SP (高三平), Li SX (李俊祥), Xu MC (徐明策), Chen X (陈熙), Dai J (戴洁) (2007). Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 947–952. (in Chinese with English abstract)
- Grace J (1997). Towards models of resource allocation by plants. In: Bazzaz FA, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, CA, USA. 279–291.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han W, Fang JY, Guo D, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo D, Flynn DFB, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang X, Ma W, Fang J (2008). Leaf nitrogen : phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hessen DO, Agren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC (2004). Carbon, sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratios: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Liu XZ (刘兴诏), Zhou GY (周国逸), Zhang DQ (张德强), Liu SZ (刘世忠), Chu GW (褚国伟), Yan JH (闫俊华) (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 64–71. (in Chinese with English abstract)
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Moe SJ, Stelzer RS, Forman MR, Harpole WS, Daufresne T, Yoshida T (2005). Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos*, 109, 29–39.
- Raubenheimer D, Simpson SJ (2004). Organismal stoichiometry: quantifying non-independence among food components. *Ecology*, 85, 1203–1216.
- Redfield AC (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46, 205–221.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Ren SJ (任书杰), Yu GR (于贵瑞), Tao B (陶波), Wang SQ (王绍强) (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Chinese Journal of Environmental Science* (环境科学), 28, 2665–2667.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*.

- Princeton University Press, Princeton.
- Striebel M, Spörl G, Stibor H (2008). Light-induced changes of plankton growth and stoichiometry: experiments with natural phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography*, 53, 513–522.
- Thompson K, Parkinson JA, Band SR, Spencer RE (1997). A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 136, 679–689.
- Tilman D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Treseder KK, Vitousek PM (2001). Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 82, 946–954.
- Urabe J, Elser JJ, Kyle MM, Sekino T, Kawabata Z (2002). Herbivorous animals can mitigate unfavourable ratios of energy and material supplies by enhancing nutrient recycling. *Ecology Letters*, 5, 177–185.
- Urabe J, Sterner RW (1996). Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 8465–8469.
- Vrede T, Dobberfuhl DR, Kooijman S, Elser JJ (2004). Fundamental connections among organism C:N:P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, 85, 1217–1229.
- Wang SQ (王绍强), Yu GR (于贵瑞) (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 3937–3947.
- Wu TG (吴统贵), Chen BF (陈步峰), Xiao YH (肖以华), Pan YJ (潘勇军), Chen Y (陈勇), Xiao JH (萧江华) (2010a). Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 58–63. (in Chinese with English abstract)
- Wu TG (吴统贵), Wu M (吴明), Liu L (刘丽), Xiao JH (萧江华) (2010b). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 23–28. (in Chinese with English abstract)
- Xu B (徐冰), Cheng YX (程雨曦), Gan HJ (甘慧洁), Zhou WJ (周文嘉), He JS (贺金生) (2010). Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 29–38. (in Chinese with English abstract)
- Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华), Guo M (郭明), Zhong Q (仲强), Zhou W (周武) (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 48–57. (in Chinese with English abstract)
- Yang K (杨阔), Huang JH (黄建辉), Dong D (董丹), Ma WH (马文红), He JS (贺金生) (2010). Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 17–22. (in Chinese with English abstract)
- Yin XR (银晓瑞), Liang CZ (梁存柱), Wang LX (王立新), Wang W (王炜), Liu ZL (刘钟龄), Liu XP (刘小平) (2010). Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 39–47. (in Chinese with English abstract)
- Yuste JC, Baldocchi DD, Gershenson A, Goldstein A, Misson L, Wong S (2007). Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology*, 13, 1–8.
- Zeng DH (曾德慧), Chen GS (陈广生) (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270.
- Zheng S, Shangguan Z (2007). Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 21, 357–370.
- Zhou P (周鹏), Geng Y (耿燕), Ma WH (马文红), He JS (贺金生) (2010). Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 7–16. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 王 薇