

中国湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征研究*

张仲胜 吕宪国 薛振山 刘晓辉

(中国科学院湿地生态与环境重点实验室, 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102)

摘要 明确区域及全球湿地土壤中是否存在类似“Redfield比值 (Redfield ratio)”的碳氮磷 (C:N:P) 比例, 是认识湿地生态系统中元素循环, 构建湿地物质循环模型的基础。本文基于《中国沼泽志》中有详细土壤理化性质记录的119块沼泽湿地数据, 利用数理统计方法, 分析了区域尺度上湿地土壤中C:N:P生态化学计量学特征及分布格局, 并探讨了其可能的影响因素。结果表明, 中国湿地土壤中C:N、C:P和N:P (摩尔比) 平均为18.22、245.22和13.60, 高于中国及世界土壤中C:N、C:P和N:P的平均值, C:N:P比例平均值为245:13.6:1。碳、氮、磷三者之间并不具备显著的两两相关性, 说明中国湿地土壤中不存在类似于“Redfield比值”的C:N:P比例。相比于N元素, 湿地生态系统更多受到P供应的限制。不同湿地类型或不同盐度情况下湿地土壤中C:N、C:P和N:P存在显著性差异, 而植被类型对土壤中C:N、C:P和N:P影响不大。相关性分析表明, 海拔高度、温度 (年平均气温、1月平均气温、7月平均气温、活动积温) 及pH是决定湿地土壤中C:N、C:P和N:P的主要因素。考虑到海拔与C:P及N:P之间极显著的相关关系, 海拔这一非地带性因子是决定湿地土壤C:N:P计量学特征的主要因素。

关键词 湿地; 土壤; C:N:P; 生态化学计量学

中图分类号 Q143 **文献标识码** A

元素的生物地球化学循环过程如何耦合生态系统的服务功能, 一直是生态学研究中的核心问题之一^[1-2]。在经典的李比希定律中, 低于某种生物需要的最小值的任何特定因子, 是决定该种生物生存和分布的根本因素^[3]。这种因子除了元素之外, 其内涵还包括了光照、水分、温度等一系列环境因素^[4-6]。1958年Redfield发现海洋浮游植物生物量中C:N:P的比例为106:16:1, 接近于海水中C:N:P比值^[6], 这说明海洋中C、N、P的生物地球化学循环过程可能以一个固定的比例进行, 任何元素的剩余或者不足均将影响其他元素的循环过程^[7-9], 此后这个比值被越来越多的研究所证实并被称之为“Redfield比值 (Redfield ratio)”, 成为众多揭示海洋碳及氮磷营养元素生

物地球化学循环模型的构建基础之一, 为研究海洋生态系统中物质循环过程及认识限制性元素对生态系统影响开辟了新的视角^[10-14]。2002年出版的*Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*, 正式标志生态化学计量学理论的建立, 表明其成为联系分子水平化学过程与生态系统水平生态过程的有效工具^[15-18]。

水生生态系统中C:N:P的计量学特征研究已经取得了重要的进步^[19-21]。而对于陆地生态系统而言, 作为生态系统的基质的土壤中是否存在类似于“Redfield比值”的碳氮磷C:N:P比值目前尚未存在无统一的定论。近来的一些研究表明, 在全球尺度上, 土壤中可能存在一个类似的比值^[22-24]。例如, 全球土壤及土壤微生物中具有相对稳定的

* 国家自然科学基金项目 (41471081, 41171092) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 41471081 and 41171092)

作者简介: 张仲胜 (1982—), 男, 山东莱阳人, 博士, 副研究员, 主要从事湿地生物地球化学循环研究。E-mail: zzslycn@neigae.ac.cn

收稿日期: 2016-02-22; 收到修改稿日期: 2016-05-16; 优先数字出版日期 (www.cnki.net): 2016-06-13

C : N : P 比例, 分别为 186 : 13 : 1 和 60 : 7 : 1^[22]。在区域尺度上, 土壤中的 C : N 比例也通常在一个较窄的范围内波动。例如中国土壤中 C : N、C : P 和 N : P 比例平均为 11.9, 61 和 5.2, C : N : P 比例稳定在 60 : 5 : 1^[24]。然而, 相比于水生生态系统, 土壤具有更高的空间异质性, 影响土壤发育及地理分布的各种环境因素, 将通过直接或者间接的作用影响土壤中碳氮磷的物质循环过程^[25-27]。植被、气候带、地貌特征、水文情势、生物活动等均将对土壤中碳氮磷的计量学特征造成影响。而反之, 土壤中营养元素的供应水平将通过限制某些关键生态过程, 如土壤中微生物的群落结构、生长速率、枯落物的分解过程等因素, 通过“由下而上”或者“由上而下”等途径影响并控制调控生态系统尺度上的物种组成及生态功能^[28-29]。全球许多陆地生态系统受到氮的限制, 尤其反映在土壤 C : N : P 计量学特征对陆地生态系统中碳固定过程具有极强的调控作用^[30-31]。例如 N、P 等营养元素的计量学特征主要通过影响生物量在植被中的分配、枯落物中营养元素的转移、土壤微生物群落的限制元素等途径影响生态系统的碳固定过程^[32-33]。如土壤中 C : N 比例增加时, 微生物将受到 N 素的限值, 枯落物分解过程将放缓, 并将可能导致土壤中碳储量增加。

对于某种特定的陆地生态系统而言, 如森林、草地等, 其生态化学计量学特征已经取得了广泛研究^[34-35]。而对于湿地生态系统, 湿地土壤中碳氮磷计量学特征研究相对较少, 虽然已有部分针对湿地植被中 N、P 计量特征的分布格局^[36]、影响因素^[37]及可能的生态效应等相关研究^[38-39], 然而在较大的地理空间尺度上, 湿地土壤中 C : N : P 的计量学特征依然缺乏认知^[40]。湿地位于水陆生态系统的过渡地带, 水陆交互作用强烈, 是生物地球化学过程作用的热点地区。在全球变暖背景下, 湿地作为碳汇或碳源的功能日益受到重视^[41-42]。而湿地生态系统中的营养元素的计量学特征的波动, 在耦合气温升高、水位波动的情况下, 对湿地中碳的生物地球化学循环过程具有重要的控制作用, 然而目前其机制及效应尚不清楚。对于湿地生态系统中氮磷营养元素计量学特征、限制元素、影响因素及其在区域物质循环中的作用尚不明确。相比于森林及草地生态系统, 湿地生态系统中的碳氮磷计量学特征可能更受到 P 的限制^[40]。基于此, 本论文

在搜集、综合有关中国地区湿地土壤碳氮磷含量数据的基础上, 试图回答 3 个科学问题: (1) 中国湿地土壤中碳氮磷计量学特征是否存在一个类似于“Redfield 比值”的比值? (2) 湿地土壤 C : N : P 计量学特征是否存在地带性规律及非地带性规律? (3) 湿地土壤中碳氮磷计量学特征受到哪些因素影响? 研究结果希望能够为深入理解湿地生态系统中碳氮磷生物地球化学循环过程提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据搜集

本论文的数据主要来源于《中国沼泽志》中关于中国沼泽湿地土壤中的相关数据^[43]。《中国沼泽志》中依次按照东北、华北、华东、中南、西北和西南 6 个地区, 以每片沼泽为单元分别叙述, 共记录了 396 片沼泽, 以反映沼泽客观现状为核心, 记叙了沼泽的位置、类型、面积、地质地貌、气候特征、水文、土壤、生物资源及利用保护现状等。书中所用的资料与数据大多数是中国科学院东北地理与农业生态研究所(原中国科学院长春地理研究所)科研工作野外考察、收集、实验分析的第一手资料。本文所用的土壤理化性质资料即来源于此书, 根据书中记载的湿地土壤中碳、氮、磷资料的有无, 共筛选了 119 块沼泽(图 1), 记录每块沼泽的类型、经纬度、海拔(m)、年平均气温(M-T, °C)、1月(January-T, °C)和 7 月平均气温(July-T, °C)、年平均降雨量(precipitation, mm)、年活动积温(A-T > 10°C, °C)、年日照时数(h)、土壤 pH、土壤有机碳含量、全氮、全磷含量, 植被类型。

1.2 数据处理

根据土壤有机碳(SOC)含量高低, 将此 119 块湿地划分为有机土(SOC ≥ 300 g kg⁻¹, n=38)与矿质土(SOC < 300 g kg⁻¹, n=81)两种类型; 根据植被类型将其划分为草本沼泽(n=106)、泥炭藓沼泽(n=7)和森林沼泽(n=6)三种类型; 根据所处位置及盐碱度将其划分为内陆淡水沼泽(n=77)、内陆盐沼(n=27)和河口/潮汐沼泽(n=15)三种类型; 根据湿地所处的气候带区划分为六个气候带, 包括北亚热带、暖温带、中温带、热带、中亚热带, 考虑到青藏高原独特的地理位置及气候特征, 将其单独划为青藏高原气候区。

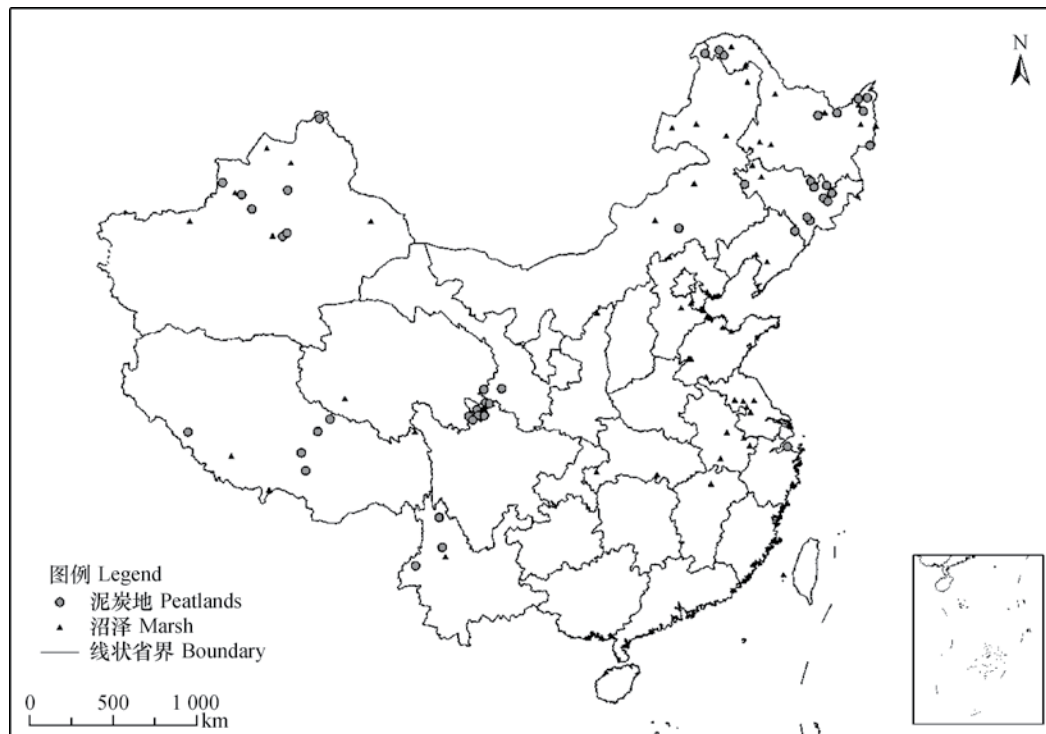


图1 本研究中的沼泽分布图(所采用的数据在《中国沼泽志》中编号后三位为1-5, 6, 8, 13, 15-18, 20-24, 26-27, 35, 37, 42-49, 51, 57, 60-63, 65, 67-68, 71, 81-89, 91-93, 95-97, 99-103, 105-108, 110, 113-116, 118-121, 146, 148, 180, 182-185, 188, 192, 212, 218, 223-225, 232, 234, 244, 248-250, 267, 269, 271-273, 275, 277, 294, 300, 326, 329, 344, 346-347, 356, 358, 366, 369)

Fig. 1 Distribution of the wetlands involved in this study (the last three digits of the codes of the data cited from the "Journal of Marshes of China" are listed in the parentheses)

《中国沼泽志》中涉及的湿地土壤剖面深度不同,最深的土壤剖面深度超过2 m,为了进行统一比较,每个剖面选择的深度均为40 cm左右,剖面深度的波动范围控制在10 cm范围以内。由于原始记录中土壤容重的数据大部分缺失,为了统一化,在计算摩尔比例的时候,未采用容重进行加权计算。在计算C:N、C:P和N:P时,其表达方式均为摩尔比例。

数据分析软件主要采用SPSS13.0。方差分析采用单因素方差分析中的最小二乘法(LSD),相关性分析采用Pearson分析。在 $p < 0.05$ 的水平进行显著性检验。彩样点绘图采用ArcGIS 9.3,统计绘图采用Origin7.5软件。

2 结果

2.1 中国湿地土壤C:N、C:P、N:P概述

中国沼泽湿地土壤中C:N范围为6.58 ~

41.43,平均值为 18.22 ± 7.51 ,基本上呈正态分布(Skewness=0.718; Kurtosis=-0.140);C:P范围为7.68 ~ 970.18,平均值为 245.22 ± 227.52 ,呈偏正态分布($S=1.049$, $K=0.540$);N:P范围为0.33 ~ 129.54,平均值为 13.60 ± 16.81 ,呈偏正态分布($S=4.098$, $K=23.383$)。

C:N的分布主要集中在0 ~ 27.5之间,约占所有样本数的92%;C:P主要集中在0 ~ 450之间,约占所有样本数的89%;N:P主要集中在0 ~ 30的范围之内,约占所有样本数的95%(图2)。

2.2 不同分组中C:N、C:P、N:P的比例比较

泥炭地与沼泽湿地土壤中C:N、C:P、N:P如图3所示。从图中可以看出,矿质土中C:N、C:P及N:P比要显著低于有机土。内陆淡水沼泽、内陆盐沼及河口/潮汐沼泽土壤中,C:P和N:P之间存在显著性差异,而C:N之间无显著性差异(图3)。

不同植被类型情况下,C:N、C:P、N:P均

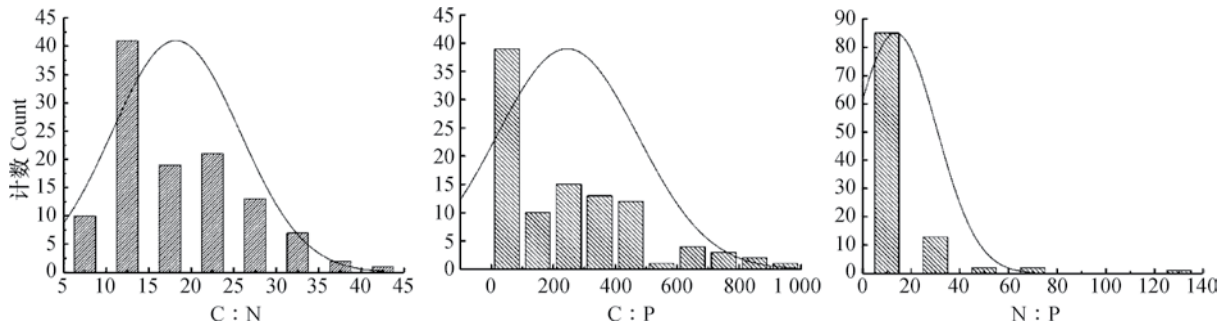


图2 中国湿地土壤C : N、C : P和N : P频数分布

Fig. 2 Frequency distribution of C : N, C : P and N : P of the wetland soils in China

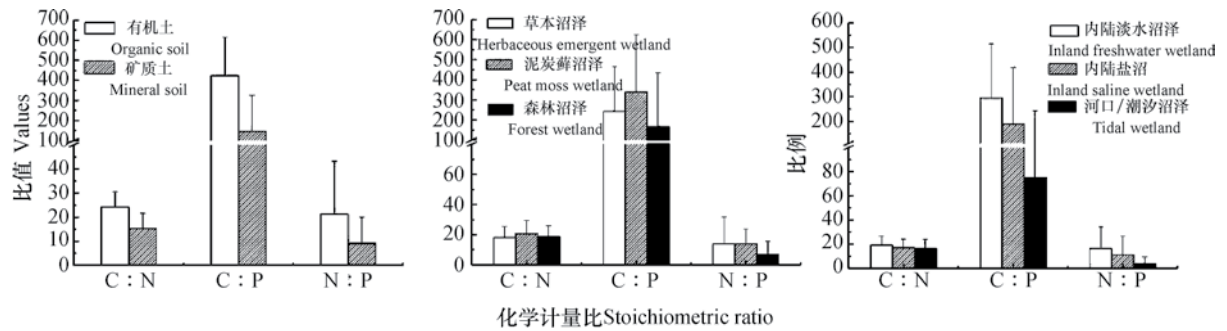


图3 不同分组中湿地土壤C : N、C : P和N : P

Fig. 3 C : N, C : P and N : P ratios in different groups of wetlands

表现出泥炭藓沼泽 > 草本沼泽 > 森林沼泽的规律。而方差分析表明，三种类型湿地之间，C : N、C : P和N : P之间无明显差异。

不同盐碱程度湿地中，C : N、C : P、N : P均表现出内陆淡水沼泽 > 内陆盐沼 > 河口/潮汐沼泽的规律。三种类型湿地C : P和N : P之间存在显著性差异，而C : N之间差异不显著。

2.3 不同气候带湿地土壤中碳氮磷计量学特征

不同气候带湿地土壤中，C : N呈现出热带 > 中温带 > 青藏高原气候区 > 暖温带 > 中亚热带 > 北亚热带的规律；C : P呈现出青藏高原气候区 > 中温带 > 中亚热带 > 热带 > 暖温带 > 北亚热带的规律；N : P呈现出青藏高原气候区 > 中亚热带 > 中温带 > 暖温带 > 热带 > 北亚热带的规律。其中不同气候区湿地土壤中C : N之间差异不显著，而C : P、N : P差异极显著（图4）。

相关性分析表明，中国湿地土壤中C、N、P三者之间不存在显著的两两相关性；C : N与年平均气温、1月平均气温和土壤pH呈显著或极显著的负相关关系；C : P和N : P与海拔呈极显著正相关关系，而与年平均气温、7月平均气温、年活动积温

和土壤pH呈极显著负相关关系（表1）。C : N、C : P和N : P均与经度和纬度之间无显著相关性。

3 讨论

3.1 湿地土壤中限制性元素及是否存在稳定的“Redfield比值”

与世界土壤及中国土壤中C : N、C : P和N : P相比，湿地土壤中C : N、C : P和N : P要高于世界和中国土壤中的平均值，表明湿地土壤环境具有富碳而少氮、磷的特点。与世界草地及森林生态系统土壤中C : N和C : P相比，中国湿地土壤中C : N和C : P也比较高，表明湿地生态系统是典型的碳累积系统（表2），且可能主要受到P的限制^[44]。

然而，湿地生态系统中，C : N、C : P和N : P的变异系数处于非常高的水平，分别为41.22%、92.78%和123.7%。这可能是两种原因造成的：一方面可能是由于数据的分布状况造成的，本文中的沼泽湿地数据为119块沼泽湿地，由于未采用湿地面积进行权重矫正，空间上的分布差异可能造成了数据的离散程度更高；另一方面，C : N、C : P和

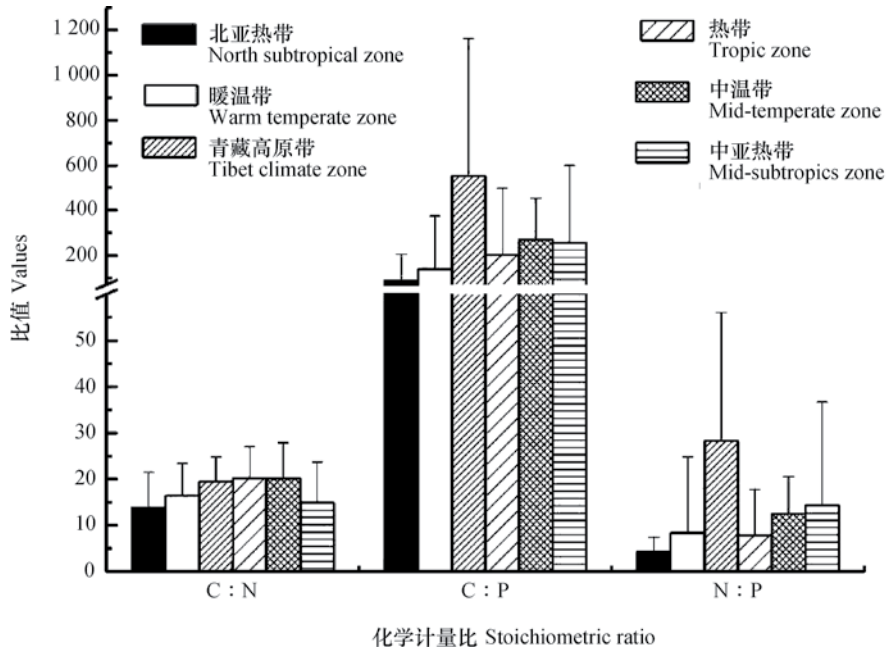


图4 不同气候带湿地土壤中C : N、C : P和N : P比较
 Fig. 4 C : N, C : P and N : P in wetland soils relative to climate zone

表1 土壤碳氮磷化学计量比与气候及环境因子的相关性

Table 1 Correlation analysis of stoichiometric ratio of soil C, N and P with climate and environmental factors

	海拔 ^①	年平均气温 ^②	1月平均气温 ^③	7月平均气温 ^④	年活动积温 ^⑤	土壤pH ^⑥
C : N		-0.238*	-0.261**	—	—	-0.310**
C : P	0.410**	-0.267**	—	-0.417**	-0.345**	-0.333**
N : P	0.415**	-0.255*	—	-0.431**	-0.373**	-0.242*

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$. ①Elevation, ②Annual mean temperature, ③Mean temperature in January, ④Mean temperature in July, ⑤Annual active accumulated temperature, ⑥Soil pH

表2 中国湿地土壤C : N : P计量学特征与世界及中国土壤比较

Table 2 Comparison of the wetland soil of China with the soils of China and the globe in C : N : P ratio

空间尺度 Spatial scale	不同土壤 Soils	C : N	C : P	N : P	文献 Reference
全球 Global	全球土壤 Soil of the global	14.3 ± 0.5	186.0 ± 12.9	13.1 ± 0.8	[22]
	草地土壤 Grassland soil	13.8 ± 0.4	166.0 ± 12.2	12.3 ± 0.7	
	森林土壤 Forest soil	14.5 ± 1.2	211.7 ± 28.4	14.6 ± 1.8	
中国 China	中国土壤 Soil of China	11.9 ± 0.1	61.0 ± 0.9	5.2 ± 0.1	[24]
中国 China	湿地土壤 Wetland soil	18.22 ± 7.51	245.22 ± 227.52	13.60 ± 16.81	本研究 The present work

N : P如此高的离散系数,可能是由于湿地土壤中元素的分布具有更高的空间异质性,水文波动、植物组成及土壤生物组成的差异,均对土壤中C、N、P元素的含量及分布具有显著影响^[45]。

统计分析表明,中国湿地土壤中C : N : P变化范围为7.08 ~ 41.44,平均值为 18.67 ± 7.64 。大多数湿地土壤中C : N : P处于12.5 ~ 27.5的范围之内,约占所有样本数的90%。这表明,湿地土壤中C : N : P主要在12.5 ~ 27.5之间变化,其平均值约为245 : 13.6 : 1。然而考虑到土壤中C、N及P含量之间不存在两两显著相关性,这说明湿地土壤中不存在稳定的C : N : P的比例。

3.2 泥炭地与沼泽湿地C : N : P计量学特征比较

泥炭地与沼泽湿地的主要区别为是否存在泥炭层的发育。对比泥炭地与沼泽湿地土壤中的C : N、C : P和N : P可以发现,相比于沼泽湿地,泥炭地中的C : P和N : P要高得多,表明相比于土壤中的碳含量而言,泥炭地沼泽中营养元素氮磷的供应更为匮乏,土壤中的物质循环过程表现出碳富余而氮磷不足的情况。在判定生态系统中的限制性元素时,Cleveland 和Liptzin^[22]认为可以依据土壤中的微生物生物量的N : P进行判定。虽然本研究中没有微生物生物量中的N : P,然而沼泽湿地中的N : P高于泥炭地,这可能表明沼泽湿地生态系统更易受到P的限制,这可能与P的循环机制有关^[40]。沼泽湿地中,土壤剖面中约30cm以下即为黏土层,P的释放主要依赖于成土母质的风化,且主要以无机磷的形式^[46]。而在泥炭地中,由于具有很厚的泥炭层,植物残体虽然分解缓慢,然而分解过程中释放出来的有机磷可能对于植物而言具有更高的利用率,P的循环速度更快^[47],这导致泥炭地土壤中的N : P处于较低的水平。

3.3 中国湿地土壤C : N : P计量学格局影响因素

虽然对植物的计量学研究表明,全球尺度上植物具有稳定的计量学比例,如森林叶片中的C : N : P比例为1 212 : 28 : 1,枯落物中的C : N : P比例为3 007 : 45 : 1^[48]。然而本研究中发现,不同植被类型条件下,湿地土壤中的C : N、C : P和N : P之间差异不明显,这表明,湿地植被类型对土壤中的碳氮磷计量学特征影响不大。湿地土壤中的碳氮含量与植物密切相关,植物生物量的输入是湿地土壤中的主要碳氮来源^[49-51],然而不同植被类型情况下,土壤C : N之间无明显

差异,这表明除了植物残体输入,存在更为重要的原因控制着土壤中的C : N比例。对于湿地生态系统而言,由于土壤处于长期过湿或者季节性淹水的状态,土壤微生物对枯落物的分解过程主要在厌氧条件下进行,微生物的生命活动主要以厌氧呼吸为主^[52],这一过程可能主要受到P的可利用性的调控。P作为主要能量物质三磷酸腺苷(ATP)的核心组分,微生物无氧呼吸加大了对P的需求,可能是决定湿地中C : N、C : P和N : P的决定因素^[53]。

盐度对于湿地土壤中的碳氮磷计量学特征影响的机理目前尚不清楚。内陆淡水沼泽土壤与潮汐湿地中的C : P和N : P之间差异显著,而内陆盐碱湿地与潮汐湿地中的C : P和N : P之间差异不显著,这表明盐度对湿地土壤中碳氮磷计量学比例具有某种影响,但是尚不清楚。可能是盐度影响了土壤中的微生物种群结构,进而影响湿地土壤的碳氮磷生物地球化学循环过程。植被群落往往随着盐度梯度的变化呈现出规律性分布特征,这点在河口区尤为明显。如在辽河双台子河口地区,植被在河口方向表现出淡水生境水生生境的芦苇群落→中生生境的碱茅群落→盐生生境的碱蓬群落的分布特征,而C : N、C : P及N : P比例也同时随之降低^[54],这与本研究中大尺度上淡水湿地C : N、C : P及N : P高于盐碱湿地及河口/潮汐沼泽土壤对应比例相一致(图3)。这表明盐度增加将削弱土壤中氮磷等营养元素对碳累积过程的限制,引起碳损失。

气候带在大的地理尺度上决定了土壤的发育过程、植被的演替序列等诸多的生态过程^[55]。气候的划分反映了水热特征在纬度及经度上的分配状况。不同气候带中,土壤中的C : N之间无明显差异,而C : P和N : P差异显著,这与本研究的结论相一致^[24]。然而在相同的气候带中,湿地土壤中的C : N、C : P和N : P均高于中国土壤中的相应值。如在高原寒温带中,湿地土壤中C : N、C : P和N : P分别为19.46、552.38和28.27,而在温带气候带中,湿地土壤中C : N、C : P和N : P分别为16.40、139.13和8.37,均呈现出碳富集而氮磷不足的趋势,尤其是P的供应十分匮乏。

相关性分析表明,湿地土壤C : N、C : P和N : P均与经度和纬度之间无显著相关性,而C : P和N : P与海拔高度呈现极显著的正相关关系,这表明湿地中C : N : P计量学特征并无纬向或经向地

带性特征,然而具有垂直地带性特点^[24]。随着高度的升高,C:P和N:P不断升高,表明在高原湿地中的P对生态系统的限制性在增强,海拔高度升高伴随着温度的降低,降雨量减少,成土母质风化作用及枯落物的分解过程变缓,P的释放减弱,土壤中可利用性P含量降低,导致C:P与N:P不断升高,这与C:P、N:P与年平均温度、1月平均温度、7月平均温度及活动积温呈显著的负相关关系相一致。

此外,湿地土壤中的C:N、C:P及N:P均与土壤pH呈极显著的负相关关系。湿地土壤中的有机质含量与土壤pH一般具有显著的负相关关系,pH的降低,反映了土壤中碳的累积,对应于C:N比值升高,并且在淹水情况下,微生物的呼吸将消耗大量的P,导致土壤中C:P及N:P升高。

4 结论

湿地作为一种非地带性分布的生态系统,其土壤中的C:N:P生态化学计量特征对于湿地生态系统的关键结构、过程及功能具有重要影响。中国湿地土壤中C:N:P比例表现出较大的异质性。中国湿地土壤中C:N、C:P和N:P(摩尔比)平均为18.22、245.22和13.60,高于中国及世界土壤中C:N、C:P和N:P的平均值,C:N:P比例平均值为245:13.6:1。然而中国湿地土壤中不存在类似于“Redfield ratio”的碳氮磷比例。环境因素,尤其是水热分布状况的差异对C:N:P比例的影响巨大,而植被类型的差异影响并不大。

参考文献

- [1] Armsworth P R, Chan K M A, Daily G C, et al. Ecosystem-service science and the way forward for conservation. *Conservation Biology*, 2007, 21 (6) : 1383—1384
- [2] Schroter D, Cramer W, Leemans R, et al. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in europe. *Science*, 2005, 310 (5752) : 1333—1337
- [3] Lindeman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 1942, 23 (4) : 399—418
- [4] Burns T P. Lindeman contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*, 1989, 70 (5) : 1355—1362
- [5] Cook R E. Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology. *Science*, 1977, 198 (4312) : 22—26
- [6] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, 46 (3) : 205—221
- [7] Arrigo K R. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 2005, 437 (7057) : 349—355
- [8] Krom M D, Kress N, Brenner S, et al. Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36 (3) : 424—432
- [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
Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems (In Chinese). *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (6) : 1007—1019
- [10] Corredor J E, Howarth R W, Twilley R R, et al. Nitrogen cycling and anthropogenic impact in the tropical interamerican seas. *Biogeochemistry*, 1999, 46 (1/3) : 163—178
- [11] Lenton T M, Watson A J. Redfield revisited I. Regulation of nitrate, phosphate, and oxygen in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14 (1) : 225—248
- [12] Michaels A F, Karl D M, Capone D G. Element stoichiometry, new production and nitrogen fixation. *Oceanography*, 2001, 14 (4) : 68—77
- [13] Omta A W, Bruggeman J, Kooijman S A L M, et al. Biological carbon pump revisited: Feedback mechanisms between climate and the Redfield ratio. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33 (14) : L14613
- [14] Pahlow M, Riebesell U. Temporal trends in deep ocean redfield ratios. *Science*, 2000, 287 (5454) : 831—833
- [15] Anderson T R, Boersma M, Raubenheimer D. Stoichiometry: Linking elements to biochemicals. *Ecology*, 2004, 85 (5) : 1193—1202
- [16] Elser J J. Ecological stoichiometry: From sea to lake to land. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15 (10) : 393—394
- [17] 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
He J S, Han X G. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles for individuals to ecosystems (In Chinese). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34 (1) : 2—6
- [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
- Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (8): 3937—3947
- [19] Frigstad H, Andersen T, Hessen D O, et al. Seasonal variation in marine C : N : P stoichiometry: Can the composition of seston explain stable Redfield ratios? *Biogeosciences*, 2011, 8 (10): 2917—2933
- [20] Frost P C, Cross W F, Benstead J P. Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: An introduction. *Freshwater Biology*, 2005, 50 (11): 1781—1785
- [21] Giani M, Savelli F, Boldrin A. Temporal variability of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus in the Northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 2003, 494 (1/3): 319—325
- [22] 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
- [23] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11 (11): 1252—1264
- [24] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, et al. Pattern and variation of C : N : P ratios in China’s soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98 (1/3): 139—151
- [25] Blodau C. Carbon cycling in peatlands-A review of processes and controls. *Environmental Reviews*, 2002, 10 (2): 111—134
- [26] Lovett G M, Weathers K C, Arthur M A. Control of nitrogen loss from forested watersheds by soil carbon: nitrogen ratio and tree species composition. *Ecosystems*, 2002, 5 (7): 712—718
- [27] Wardle D A. A comparative-assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1992, 67 (3): 321—358
- [28] Kirkby C A, Kirkegaard J A, Richardson A E, et al. Stable soil organic matter: A comparison of C : N : P : S ratios in Australian and other world soils. *Geoderma*, 2011, 163 (3/4): 197—208
- [29] Mulder C, Elser J J. Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology*, 2009, 15 (11): 2730—2738
- [30] Hessen D O, Agren G I, Anderson T R, et al. Carbon, sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 2004, 85 (5): 1179—1192
- [31] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea-How can it occur. *Biogeochemistry*, 1991, 13 (2): 87—115
- [32] Manzoni S, Jackson R B, Trofymow J A, et al. The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. *Science*, 2008, 321 (5889): 684—686
- [33] Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, et al. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, 2010, 80 (1): 89—106
- [34] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168 (2): 377—385
- [35] He J S, Wang L, Flynn D F B, et al. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155 (2): 301—310
- [36] 王维奇, 王纯, 曾从盛, 等. 闽江河口不同河段芦苇湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征. 生态学报, 2012, 32 (13): 4087—4093
- Wang W Q, Wang C, Zeng C S, et al. Soil carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry of *Phragmites australis* wetlands in different reaches in Minjiang River estuary (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (13): 4087—4093
- [37] Tanner D K, Brazner J C, Brady V J. Factors influencing carbon, nitrogen, and phosphorus content of fish from a lake superior coastal wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, 57 (6): 1243—1251
- [38] Cross W F, Benstead J P, Frost P C, et al. Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: Recent progress and perspectives. *Freshwater Biology*, 2005, 50 (11): 1895—1912
- [39] Gusewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N : P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 2003, 13 (2): 372—384
- [40] Zhang Z S, Lu X G, Song X L, et al. Soil C, N and P stoichiometry of *Deyeuxia angustifolia* and *Carex lasiocarpa* wetlands in Sanjiang Plain, Northeast China. *Journal of Soils and Sediments*, 2012, 12 (9): 1309—1315
- [41] Loomis M J, Craft C B. Carbon sequestration and nutrient (nitrogen, phosphorus) accumulation in river-dominated tidal marshes, Georgia, USA. *Soil Science Society of America Journal*, 2010, 74 (3): 1028—1036
- [42] 周文昌, 崔丽娟. 泥炭湿地碳储量核算与其影响因素分

- 析. 土壤学报, 2014, 51 (2): 226—237
- Zhou W C, Cui L J. Budgeting of carbon storage in peat wetlands and its affecting factors (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 51 (2): 226—237
- [43] 赵魁义. 中国沼泽志. 北京: 科学出版社, 1999
- Zhao K Y. Chinese swamp (In Chinese). Beijing: Science Press, 1999
- [44] Gusewell S, Koerselman M. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2002, 5 (1): 37—61
- [45] 刘吉平, 吕宪国, 杨青, 等. 三江平原环型湿地土壤养分的空间分布规律. 土壤学报, 2006, 43 (2): 247—255
- Liu J P, Lü X G, Yang Q, et al. Soil nutrient distribution of annular wetlands in Sanjiang Plain (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2006, 43 (2): 247—255
- [46] Qin S, Liu J, Wang G, et al. Seasonal changes of soil phosphorus fractions under *Calamagrostis angustifolia* wetlands in Sanjiang Plain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (9): 3844—3851
- [47] Richardson C J. Mechanisms controlling phosphorus retention capacity in freshwater wetlands. *Science*, 1985, 228 (4706): 1424—1426
- [48] 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
- [49] Bridgman S D, Updegraff K, Pastor J. Carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization in northern wetlands. *Ecology*, 1998, 79 (5): 1545—1561
- [50] Gorham E. Northern peatlands: Role in the carbon-cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1991, 1 (2): 182—195
- [51] Updegraff K, Pastor J, Bridgman S D, et al. Environmental and substrate controls over carbon and nitrogen mineralization in northern wetlands. *Ecological Applications*, 1995, 5 (1): 151—163
- [52] Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H_2 , CO, CH_4 , OCS, N_2O , and NO). *Microbiological Reviews*, 1996, 60 (4): 609—640
- [53] Amador J A, Jones R D. Nutrient limitations on microbial respiration in peat soils with different total phosphorus content. *Soil Biology & Biochemistry*, 1993, 25 (9): 793—801
- [54] Zhang Z S, Song X L, Lu X G, et al. Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in estuarine wetland soils: Influences of vegetation coverage, plant communities, geomorphology, and seawalls. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, 13 (6): 1043—1051
- [55] Walter H, Box E. Global classification of natural terrestrial ecosystems. *Vegetatio*, 1976, 32 (2): 75—81

Is There a Redfield-Type C : N : P Ratio in Chinese Wetland Soils?

ZHANG Zhongsheng LÜ Xianguo XUE Zhenshan LIU Xiaohui

(Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Institute of Northeast Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China)

Abstract 【Objective】How matter recycling matches ecosystem services is always one of the central concerns of the research on ecology, and C : N : P ecological stoichiometry has been an effective tool to link chemical processes on the molecular level with ecological processes in ecosystems. The knowledge about how carbon, N and P is distributed in wetland soils and whether there is a “Redfield-type” C : N : P ratio in regional or global wetland soils is the basis for understanding fate of carbon, nitrogen and phosphorus and modeling matter circulation in wetland ecosystems. Objectives of this study are to examine whether there is a consistent C : N : P ratio in wetland soils of China and to find its potential influencing factors. 【Method】Based on the data of carbon, nutrient contents, soil properties, vegetation, meteorology and C : N : P ratios of wetland soils of 119 marshes or wetlands published in the “Journal of Marshes of China”, ecological stoichiometric characteristics of C : N : P ratios on a regional scale and their potential affecting factors were

analyzed with the mathematical statistics. **【Result】** Results show that the average C, N and P content in the wetlands of China was 22.93%, 0.76% and 0.16%, respectively; the average C : N, C : P and N : P ratio (mole ratio) was 18.22, 245.22 and 13.60, respectively, all higher than their respective ones in the soils of the country and the globe; and the average C : N : P ratio was 245 : 13.6 : 1. The C : N, C : P and N : P ratio in organic soils was higher than their respective ones in mineral soils. No significant difference was found in soil C : N : P between meadow, peat moss and forest wetlands; However, significant differences were found between inland freshwater, inland saline and tidal wetlands, with the inland freshwater wetlands being the highest and the tidal wetlands the lowest in C : P and N : P ratios, but, no difference in C : N was between the two. Overall, C : N, C : P and N : P ratios were the highest in inland freshwater wetlands and the lowest in tidal wetlands. Pearson analysis shows no significant pairwise relationship was found between the three elements, which implies that there is no “Redfield” -type ratios in the wetland soils of China. Wetland ecosystems were more affected by P than the other soil nutrients. No significant difference in C : N ratio was found between climate zones, but a decreasing order of Tropical Zone > Temperate Zone > Plateau Temperate Zone > Warm Temperate Zone > Mid-subtropical Zone > Northern Subtropical Zone was, while C : P and N : P ratios differed significantly between climate zones, which followed an order of Plateau Temperate Zone > Temperate Zone > Mid-subtropical Zone > Tropical Zone > Warm Temperate Zone > Northern Subtropical Zone in C : P ratio and an order of Plateau Temperate Zone > Mid-subtropical Zone > Temperate Zone > Warm Temperate Zone > Tropical Zone > Northern Subtropical Zone in N : P ratio. Correlation analysis shows that altitude, temperatures (annual mean temperature, mean temperatures in January and July, and active accumulated temperature) and pH are the three main factors determining C : N : P ratios in the wetlands of China. **【Conclusion】** In conclusion, C : N : P in the wetland soils of China are highly affected by soil types and climate conditions, and little by plant vegetation. Taking into account the extremely significant correlations of altitude with C : P and N : P, altitude is deemed to be the decisive factor of C : N : P ecological stoichiometry of wetland soils.

Key words Wetland; Soil; C : N : P; Ecological stoichiometry

(责任编辑：陈德明)