

华北落叶松人工林碳氮磷生态化学计量学特征研究展望

赵亚芳^{1,2}, 徐福利^{1,3}, 王渭玲³

(1. 中国科学院 水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100)

摘要:生态化学计量学是近年来新兴的一个生态学研究领域,探讨碳、氮、磷生态化学计量学特征,可以更好地揭示生态系统内植物-土壤养分元素相互关系。该文概述了国际上生态化学计量学在植物营养学以及森林生态系统方面的研究;重点综述了国内生态化学计量学在林木营养方面研究现状以及落叶松人工林的主要研究成果;在此基础上,提出了华北落叶松需要进一步研究的科学问题,并对秦岭不同林龄华北落叶松人工林碳、氮、磷生态化学计量学特征研究进行了展望,进而提出华北落叶松人工林碳、氮、磷生态化学计量学进一步研究采取的措施和方法,以期引起国内同行的重视并推动该领域的进一步发展。

关键词:华北落叶松;人工林;CNP 含量;生态化学计量学

中图分类号:S 718.5 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)17-0197-07

化学元素是生物体最重要的组成成分,它能有序调节有机体的许多代谢过程^[1]。碳(C)、氮(N)、磷(P)对植物生长和各种生理机能的调节起着重要作用^[2]。因此,研究 C、N、P 在植物体内和土壤中的含量变化和动态分布对调控植物生长十分重要。而生态化学计量学研究通过 C、N、P 等元素之间的计量比值把不同尺度、不同生物群系和不同研究领域的生态生物学特征有机地统一起来,成为新世纪生态学研究的一个功能强大的工具^[1,3-7]。

森林生态系统养分循环是生态学研究的一个重要领域,C、N、P 作为森林中植物生长发育所必需的营养元素,三者关系密切,共同参与生物地球化学循环^[8]。对于处于动态发展和变化之中的森林生态系统 C、N、P 养分循环过程的进一步跟踪研究,仍然是生态学需要进一步解决的重要科学问题。人工林作为全球森林资源重要的组成部分,在生态恢复和重建以及经济发展中发挥了重要作用^[9]。

华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr.)是

人工造林的主要树种,在木材生产、水土保持、生态环境调节等占据着重要地位^[10]。该文分析了国内外生态化学计量学在植物营养学以及森林生态系统方面的研究成果以及需要进一步研究的科学问题,提出不同林龄华北落叶松人工林 C、N、P 生态化学计量学特征研究这一科学问题,并进一步提出了研究不同林龄华北落叶松人工林 C、N、P 生态化学计量学采取的措施和方法,为丰富和完善林木 C、N、P 养分调控,林木 N、P 吸收、利用与归还对土壤养分平衡的调节提供理论依据以及技术支撑。

1 国际生态化学计量学的研究现状

1.1 生态化学计量学在植物营养学方面的研究

植物作为生产者生物圈的组成部分,对生态系统来说是非常重要的。土壤养分供应和植被养分需求间的动态平衡决定了植被根、茎和叶中的养分含量,因此植物的不同部位养分比例通常会趋向一固定比率,该模式首次是 Redfield^[11] 在海洋中观察到的,后来发现在陆地生态系统也是这样^[4,12]。生态化学计量学通过元素之间的这种比值变化能够更深入的揭示植物和土壤等养分比例的调节机制,认识养分比例在土壤养分供应和植物养分需求的过程和功能中的作用。C、N、P 作为植物的三大营养元素,在植物和土壤的含量和分布格局中处于十分重要的地位。

土壤养分供应强度和容量影响植物不同部位各器官 C、N、P 含量及其生态化学计量学特征。Sardans 等^[13]通过分析加泰罗尼亚森林 3 530 个点的植物叶片

第一作者简介:赵亚芳(1989-),女,硕士研究生,研究方向为森林生态与植物营养学。E-mail:zhaoyafang.834@163.com.

责任作者:徐福利(1958-),男,博士,研究员,现主要从事植物营养与环境生态等研究工作。E-mail:xfl@nwsuaf.edu.cn.

基金项目:国家重点基础研究发展计划("973"计划)资助项目(2012CB416902)。

收稿日期:2014-05-19

N、P 含量发现,叶片 N:P 值在最年轻土壤中生长的植物中最低,其与年轻土壤有较低的 N 含量有关。植物 N、P 元素相对限制性的判断通常依据植物叶片的 N:P 值^[14]。在自然群落中,当植物叶片的 N:P<14 时,植物生长受 N 限制;N:P>16 时,受 P 限制;当植物叶片 14<N:P<16 时,植物生长受 N 和 P 共同限制^[15]。水分、温度、光照变化等非生物因素对植物 C、N、P 含量及其生态化学计量学特征也有一定的影响^[16]。

植物 C、N、P 生态化学计量学在空间和时间尺度上也存在一定的变异规律。在空间尺度上,不同纬度和海拔会导致温度、降水和光照等环境因素的变化,植物 C、N、P 含量及其生态化学计量比也因此而存在差异^[16]。Sardans 等^[13]发现,随着纬度和降水量增加、气温降低,植物叶片 C 的比例减少,而叶片 N:P 增加。这一结果与 Zheng 等^[17]的研究结果类似。此外,相关研究表明温带和北方森林明显受到 N 的限制^[18-20],而热带和亚热带森林处于有效 N 富集状态,而存在 P 限制^[18,21]。高海拔(如中国青藏高原)可能通过对环境温度的影响改变植物对纬度变化相应的格局^[16]。

植物和土壤微生物作为陆地生态系统中的组成部分,二者之间的相互作用将生态系统地上、地下部分结合起来。植物通过其凋落物与分泌物为土壤微生物提供营养,土壤微生物作为分解者提供植物可吸收的营养元素^[22]。经微生物分解的有机质还可被植物再次吸收利用,提供给植物生长所必需的养分,在 C、N 循环过程中具有重要意义^[23]。植物共生体菌根真菌能增加限制性 N、P 的利用率,对植物生产力有正反馈作用^[24]。土壤有机质和凋落物的 C:N:P 化学计量比存在明显差异,而土壤有机质库具有较高的 N、P 养分含量,供应 N、P 养分的速率高^[25-26]。凋落物和土壤碳库的增长受到微生物为维持它们自身碳/养分平衡需要的限制,土壤微生物和植物需求之间可以通过动态交换达到并维持一个平衡的元素比^[27],这表明碳积累速率和存储能力与限制植物生长的 N 和 P 的供应密切相关^[28]。因此,迫切需要将植物、植物凋落物、土壤和土壤微生物联系起来,建立地上、地下生态过程。

1.2 生态化学计量学在森林生态系统方面的研究

Redfield^[11]在很大程度上促进了对海洋生物过程特征的研究^[4,29-31]。相对于水生生态系统,全球陆地生态系统植物养分变异性很大。最近几年在陆地生态系统中进行的类似于“Redfield 比例”的研究结果表明,陆地生态系统中土壤、微生物、凋落物、叶片、植被细根等的 C、N 和 P 也存在一定的比例关系。Cleveland 等^[32]研究发现,全球尺度的土壤中和微生物体的 C:N:P 摩尔比存在很强的保守性,分别为 186:13:1 和 60:7:1; McGroddy 等^[33]通过总结世界范围内森林生态系统的研

究发现,不同的生物群(温带阔叶林、温带针叶林和热带森林)具有不同的 C:N:P 比值,对于全球森林生态系统来说,树木叶片的 C、N、P 原子比率为 1 212:28:1,森林凋落物的 C、N、P 原子比率为 3 007:45:1; Jackson 等^[34]研究也发现,全球植被细根的 C:N:P 比值为 1 158:24:1,与树木叶片的 C:N:P 比值相近。Ladanai 等^[35]对瑞典云杉和樟子松林植物和土壤特性的关系进行了研究,探讨植物和土壤之间(C、N、P、S、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Al)等元素关系后发现,元素组成受针叶影响比腐殖质大,共价结合的元素更容易受到控制,大量元素与微量元素之间没有明显的差异,除了 N:C 外,惊讶地发现,针叶和腐殖质中的元素之间存在着一定的关系。

大量研究表明,环境因子的变化能够显著地影响陆地植物 C、N、P 生态化学计量学特征^[36-40]。近年来,全球气候变化,尤其是 CO₂ 浓度升高和 N 沉降加剧已经成为学者们研究的热点^[41]。CO₂ 作为植物进行光合作用的底物,大气 CO₂ 浓度的增加必然会引起植物碳同化速率的积累以及其它营养元素的变化,从而导致植物体内 C、N、P 含量及其比值发生变化^[42]。Luo 等^[43]通过对前人研究数据的分析发现,CO₂ 浓度的升高导致植物枝干和根的平均 C:N 分别提高了 11.6% 和 10.8%。Sardans 等^[44]发现,在高 CO₂ 浓度下,C3 植物的叶片 C:N 提高了 22%,C4 植物 C:N 对 CO₂ 浓度升高的响应并不明显。此外,随 CO₂ 浓度的升高,植物的 C:P 有所提高^[36,45-46],但是对 C4 植物的影响有限。一些学者采用同位素¹⁵N 示踪技术研究发现,在大气 CO₂ 升高情况下,土壤深层 N 矿化速率大幅度升高,深层(55 cm)土壤无机 N 含量与浅层(15 cm)土壤相当,甚至更高,植物根系可以从深层土壤中获得有效 N。这为今后研究 C-N 耦合机制提供了一个新思路^[38,47-48]。虽然学者们陆续开展了一系列控制试验,但关于植物体内 N:P 对 CO₂ 浓度升高响应状况的认知还很有限,研究未来 CO₂ 浓度升高情境下植物体内 C、N、P 的含量及生态化学计量学特征十分必要^[42]。

N 沉降持续增加也会造成森林生态系统 C、N、P 生态化学计量特征的变化。研究表明,N 沉降增加加速了土壤 P 循环并导致 P 限制,改变了土壤 C、N、P 化学计量比和 pH 环境,从而导致土壤微生物组成与酶活性发生变化^[49]。同时,N 沉降增加了土壤有机质和凋落物分解过程中的 N 含量,改变了有机质和凋落物的 C、N、P 化学计量比并降低土壤 pH 值^[50,44]。随着大气 CO₂ 浓度和 N 沉降增加,全球森林生长和碳库并没有显著增加或降低^[51],这可能由于 P 限制掩盖了 CO₂ 浓度和 N 沉降增加的潜在效应,随着 N 沉降持续增加,P 限制性会逐渐增强^[52]。N 沉降有增加热带森林土壤碳库的趋势,但是增加的碳库是否能长期稳定可能取决于将来的温

度变化^[53],热带森林由于受 P 限制而导致其 N 沉降效应没有其它生态系统效果明显^[54]。综上所述,全球气候变化,尤其是 CO₂ 浓度升高和 N 沉降加剧对陆地植物生态化学计量学特征影响较大,目前开展的工作都比较局限,今后还需要更深入地、多方位地研究陆地植物生态化学计量学特征如何响应气候变化的机理。

2 国内生态化学计量学研究进展

2.1 C、N、P 生态化学计量学研究进展

生态化学计量学近年来在国内发展较快。Zhang 等^[55]最早对生态化学计量学做了综述,随后曾德慧等^[3]、王绍强等^[56]、贺金生等^[57]、程滨等^[58]、杨慧敏等^[59]、姚红艳等^[60]、曾冬萍等^[61]分别从不同侧面对生态化学计量学的研究进展进行了综述。关于生态化学计量学试验研究,主要集中在区域 C:N:P 生态化学计量学特征及其驱动因素方面,以森林和草原生态系统的研究成果居多^[62-67],以及根据生态化学计量学特征判断草原生态系统限制性养分的研^[68]。

近年来,学者分别对农田^[8]、草地^[69]、荒漠^[70]、湿地^[71]等生态系统的植物、土壤 C:N:P 化学计量特征均有了研究报道。与农田、草原、荒漠和湿地等相比,森林生态系统更复杂,森林生态系统植物和土壤的 C、N、P 生态化学计量规律的研究过去主要集中在不同演替阶段和系列^[65,72]植物和土壤的 C、N、P 生态化学计量特征的差异,还包括不同森林类型之间^[73]以及不同优势种^[74]的植物 C、N、P 生态化学计量学特征,以及不同纬度下土壤 C、N、P 生态化学计量特征的分析^[75]。刘超等^[76]对陆地生态系统植被 N、P 化学计量关系的研究表明,温度、水分、光照、土壤养分、CO₂ 浓度等非生物因素,以及由不同物种和功能群,不同器官和不同生长阶段等构成的生物因素对植物 N、P 化学计量存在着不同程度的影响。

21 世纪初,研究者注意到 N:P 化学计量比在判断植物生长的元素限制性中的应用^[68,77]。可以通过有机体元素组成的变化来判断环境中养分元素的供应能力,从而确定制约有机体正常生长、发育和繁殖的养分元素类型^[78-80]。目前根据植物 N、P 化学计量特征判断土壤 N、P 养分限制主要有 2 种方法:1 种是根据植物器官(主要是光合器官)实际 N:P 与正常生长植物器官 N:P 的比较来判断,若实际 N:P 大于正常 N:P,则土壤中 P 是限制元素;若实际 N:P 小于正常 N:P,则 N 是限制元素^[81-82]。但是,由于研究区域、植物器官及植物种类的差异,N:P 的临界值也会发生很大变化,并且在自然界中植物 N:P 临界值通常难以界定,因此根据这种方法判断个体或种群水平的限制元素会导致一定的误差^[79,83-84]。另 1 种方法是如果植物器官内某种元素与土壤中该元素的供应能力成正比,则说明这种植物生长受

该种元素的限制^[85]。

2.2 落叶松 C、N、P 生态化学计量学研究现状

我国对落叶松的研究最早可以追溯到 20 世纪 50 年代,侯治溥^[86]调查了华北落叶松的生物学特性与环境条件关系,了解和掌握树种的发生、生长、发育各个阶段的规律,为选用造林树种和决定造林方法及抚育提供了参考。20 世纪 60—70 年代,主要进行的是落叶松引种、育苗、造林试验;80—90 年代初期,主要进行落叶松人工林抚育和生长规律的探究;到了 90 年代中后期,研究热点转向人工林生物量的估算和营养元素分布的研究;近 20 年来,关于落叶松研究较多的是营养元素的积累、循环、对土壤的影响、林分密度、以及养分元素随季节变化所呈现的规律研究等。表 1 为 20 年来关于落叶松 N、P 等养分变化与养分循环等方面的研究进展。

表 1 近 20 年落叶松 N、P 等养分变化与养分循环研究进展

Table 1 Progress in the research of N、P nutrients and nutrient cycling of Larch during the last 20 years

研究内容	主要结论	引用文献
营养元素积累	氮素供应水平的提高或少量减低磷素的供应水平可以提高幼苗的氮素转运和积累	[87]
营养元素循环	华北落叶松人工林不会过度消耗土壤营养元素而使土壤肥力下降	[88]
	种植落叶松人工林对土壤理化性质没有负面影响	[89]
对土壤影响	落叶松人工林会增加土壤表层土壤有机碳和降低表层土壤的容重,退耕还林后 N 的消耗明显减小, N 的损失速率明显降低	[90]
	针叶营养元素与土壤关系	林木的营养状况反映了土壤水肥状况
落叶松林分密度	建议林分密度 1 500 株/hm ² 左右,并不要超过 2 000 株/hm ²	[92]
	20 年生华北落叶松人工林最优密度为 1 550 株/hm ²	[93]
	落叶松养分元素季节变化,各元素在树体内的分布状况随着生长季节有所变化	[94]
	长白落叶松氮素营养及与生长存在一定的关系	[95]
	华北落叶松人工林叶内营养元素含量随冠向、冠层和生长季节的变化	[96]
	日本落叶松人工林针叶中 N、P、K 等 9 种矿质营养元素含量在生长期内的变化规律	[97]
	华北落叶松不同器官生物量不同,不同器官铜铝元素含量不同	[98]
落叶松林分密度	华北落叶松主要营养元素的质量分数大小排序为: K>Ca>N>Mg>P	[99]
	日本落叶松人工林生态系统植物层各组分的营养元素含量随器官、年龄及分布层次而异,土壤层 N、P 营养元素含量随深度增加而递减,而 K 和 Mg 则随深度增加而增大	[100]
	研究区域土壤微生物生物量碳、氮的季节波动与土壤养分状况密切相关,幼龄林土壤养分状况优于成熟林	[101]
	长白落叶松单株生物量随林龄增加而增大	[102]

3 落叶松人工林生态化学计量学研究采取的措施和方法

我国主要造林树种有马尾松、落叶松、华山松、油松、杉木、桉树、杨树、刺槐、泡桐等,其中针叶树占 68%,阔叶树占 32%^[103]。由于国家对林业和环境保护的重视,人工林的比重在逐年增大,在国家实施的林业六大工程中,其中有四大工程均需营造人工林,可见,我国人工林的面积和比重将呈增加趋势。长期以来,在人工林生态系统的研究中,地上部分的生态过程、机制一直是生态学者关注的重点。而生态学领域发展的趋势是把地上和地下作为一个有机整体研究。同时,由于人工林生态系统结构、功能对经营管理措施和全球变化的响应依赖于地上和地下过程的紧密联系,因此,地上和地下的整合被认为是人工林生态系统研究的最有效途径。随着我国人工林由以木材开发为主向兼顾木材生产与生态服务功能为重点的转变,一系列重大科学问题亟待解决,如人工林生物多样性与生产力维持,地上和地下固碳功能、潜力等,均需要把人工林和土壤(环境)作为一个完整的系统加以深入研究。

秦岭是我国南北气候的天然分界线,森林植被在水平地带具有独特的过渡性特征。华北落叶松人工林引种到陕西已有 50 多年的历史,造林面积很大,主要分布于秦岭地带。目前有关华北落叶松多集中于对华北落叶松人工林林分密度^[104-106]和生物量^[107-108]的研究,而且将华北落叶松人工林各器官(根、茎、叶)和土壤的生态化学计量学特征结合起来研究的甚少,进一步研究需要采用生态化学计量学方法。由于华北落叶松地处不同土壤和生态环境,其不同器官的各种营养元素会有差异,在生长期各种营养元素的含量、分布不同,对华北落叶松林地土壤环境变化和华北落叶松生长有重要影响,特别是对林龄华北落叶松叶片 C、N、P 含量及其计量比的季节变化特征需要研究。张潘^[109]研究了施肥对秦岭华北落叶松人工林根茎叶氮磷含量及生态化学计量规律的影响,由于试验时间短,有些结论有局限性,在此基础上倘若进一步对秦岭北麓和南坡地带主要森林类型-华北落叶松人工林,尤其是对不同生长年龄、在全年的不同生长阶段华北落叶松人工林根茎叶 C、N、P 含量以及生态化学计量规律,林地土壤 N、P 养分有效性变化,土壤微生物学组成和土壤酶活性进行研究,进而揭示华北落叶松生长期 C、N、P 生态化学计量规律,以及其与土壤养分元素的相互作用,探明秦岭生态区域华北落叶松营养限制因子和判别方法,揭示林木体内 N、P 的耦合特征及其时空变化规律。并通过野外试验,分析土壤 N、P 亏缺和人工施肥(N、P)等养分处理对林木根茎叶中 N、P 含量及其比率的作用,评估人工 N、P 养分调控措施对林

木体内 N、P 生态化学计量的效应,从而为人工林抚育调控提供理论依据,促进华北落叶松人工林健康可持续发展,并为指导国家人工林发展决策提供理论依据。

参考文献

- [1] Michaels A F. The Ratios of Life[J]. Science, 2003, 300(5621): 906-907.
- [2] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants[J]. Nature, 2006, 439(7075): 457-461.
- [3] 曾德慧,陈广生. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [4] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton University Press, 2002.
- [5] 曲浩,赵学勇,赵哈林,等. 陆地生态系统凋落物分解研究进展[J]. 草业科学, 2010, 27(8): 44-51.
- [6] 阎恩荣,王希华,郭明,等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 48-57.
- [7] 杨阔,黄建辉,董丹,等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17-22.
- [8] 马永跃,王维奇. 闽江河口区稻田土壤和植物的 C、N、P 含量及其生态化学计量比[J]. 亚热带农业研究, 2011, 7(3): 182-187.
- [9] 王俊波,马安平,王得祥,等. 我国人工林经营现状与健康经营途径探讨[J]. 世界林业研究, 2008(21): 102-105.
- [10] 张田田,马履一,贾忠奎,等. 华北落叶松幼中龄林的生物量与碳汇功能[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(12): 32-35, 39.
- [11] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment[J]. American Scientist, 1958, 46(3): 205-221.
- [12] Chapin S F III, Matson P, Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]. New York: Springer-Verlag, Inc, 2002.
- [13] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain)[J]. Forest Ecology and Management, 2011, 262(11): 2024-2034.
- [14] Zhao Q, Zeng D. Diagnosis methods of N and P limitation to tree growth: A review[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009(1): 19.
- [15] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [16] 王振南,杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应[J]. 草业科学, 2013(6): 927-934.
- [17] Zheng S X, Shang Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China[J]. Trees, 2007, 21(3): 357-370.
- [18] Galloway J N, Townsend A R, Erismann J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions[J]. Science, 2008, 320(5878): 889-892.
- [19] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. Ecology, 2008, 89(2): 371-379.
- [20] Li S G, Tsujimura M, Sugimoto A, et al. Temporal variation of delta C-13 of larch leaves from a montane boreal forest in Mongolia[J]. Trees-Structure and Function, 2007, 21(4): 479-490.
- [21] Fang H, Yu G, Cheng S, et al. Nitrogen-15 signals of leaf-litter-soil continuum as a possible indicator of ecosystem nitrogen saturation by forest succession and N loads[J]. Biogeochemistry, 2011, 102(1-3): 251-263.
- [22] 蒋婧,宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用

- 用[J]. 植物生态学报, 2010(8):979-988.
- [23] Porazinska D L, Bardgett R D, Blaauw M B, et al. Relationship at the aboveground-belowground interface: plants, soil biota, and soil processes[J]. *Ecological Monographs*, 2003, 73, 377-395.
- [24] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, 23: 95-103.
- [25] Lindahl B D, Ihrmark K, Boberg J, et al. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest[J]. *New Phytologist*, 2007, 173(3):611-620.
- [26] Tateno R, Takeda H. Nitrogen uptake and nitrogen use efficiency above and below ground along a topographic gradient of soil nitrogen availability[J]. *Oecologia*, 2010, 163(3):793-804.
- [27] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, et al. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry[J]. *Ecology*, 2004, 85(5):1179-1192.
- [28] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment[J]. *Biogeochemistry*, 2003, 65(1):121-150.
- [29] Codispoti L A. Biogeochemical Cycles-Is the Ocean Losing Nitrate[J]. *Nature*, 1995, 376(6543):724-724.
- [30] Sarmiento J L, Hughes T M C, Stouffer R J, et al. Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming[J]. *Nature*, 1998, 393(6682):245-249.
- [31] Lenton T M, Watson A J. Redfield revisited: 1. Regulation of nitrate, phosphate, and oxygen in the ocean[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(1):225-248.
- [32] Cleveland C C, Liptzin D. C : N : P stoichiometry in soil; is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3):235-252.
- [33] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C : N : P stoichiometry in forests worldwide; implications of terrestrial Redfield-type ratios [J]. *Ecology*, 2004, 85(9):2390-2401.
- [34] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(14):7362-7366.
- [35] Ladanai S, Ågren G I, Olsson B A. Relationships between tree and soil properties in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in Sweden[J]. *Ecosystems*, 2010, 13(2):302-316.
- [36] Ferreira V, Goncalves A L, Godbold D L, et al. Effect of increased atmospheric CO₂ on the performance of an aquatic detritivore through changes in water temperature and litter quality[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(12):3284-3296.
- [37] González E, Muller E, Comín F A, et al. Leaf nutrient concentration as an indicator of populus and tamarix response to flooding[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2010, 12(4):257-266.
- [38] Hofmockel K S, Gallet-Budynek A, McCarthy H R, et al. Sources of increased N uptake in forest trees growing under elevated CO₂: results of a large-scale 15N study[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(11):3338-3350.
- [39] Stevens C J, Duprè C, Dorland E, et al. The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe[J]. *Environmental pollution*, 2011, 159(10):2243-2250.
- [40] Zhang S B, Zhang J L, Slik J W, et al. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(8):809-818.
- [41] *Climate Change 2007; Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change* [M]. Cambridge University Press, 2007.
- [42] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(9):2658-2665.
- [43] Luo Y, Hui D, Zhang D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems; a meta-analysis[J]. *Ecology*, 2006, 87(1):53-63.
- [44] 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.
- [45] Milla R, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, et al. Vascular plant responses to elevated CO₂ in a temperate lowland Sphagnum peatland[J]. *Plant Ecology*, 2006, 182(1-2):13-24.
- [46] Novotny A M, Schade J D, Hobbie S E, et al. Stoichiometric response of nitrogen-fixing and non-fixing dicots to manipulations of CO₂, nitrogen, and diversity[J]. *Oecologia*, 2007, 151(4):687-696.
- [47] Polley H W, Fay P A, Jin V L, et al. CO₂ enrichment increases element concentrations in grass mixtures by changing species abundances[J]. *Plant Ecology*, 2011, 212(6):945-957.
- [48] Iversen C M, Hooker T D, Classen A T, et al. Net mineralization of N at deeper soil depths as a potential mechanism for sustained forest production under elevated CO₂ [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(2):1130-1139.
- [49] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(3):696-704.
- [50] 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[J]. *Geoderma*, 2011, 163(3):197-208.
- [51] Peñuelas J, Sardans J, Llusia J, et al. Lower P contents and more widespread terpene presence in old Bornean than in young Hawaiian tropical plant species guilds[J]. *Ecosphere*, 2011, 2(4):45.
- [52] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-ubach A, et al. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(1):3-6.
- [53] Cusack D F, Torn M S, McDowell W H, et al. The response of heterotrophic activity and carbon cycling to nitrogen additions and warming in two tropical soils[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(9):2555-2572.
- [54] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation; mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(1):5-15.
- [55] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N : P stoichiometry to ecology studies[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(9):1009-1018.
- [56] 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[J]. *生态学报*, 2008, 28(8):3937-3947.
- [57] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):2-6.
- [58] 程滨, 赵永军, 张文广, 等. 生态化学计量学研究进展[J]. *生态学报*, 2010, 30(6):1628-1637.
- [59] 杨惠敏, 王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展[J]. *草业学报*, 2011, 20(2):244.
- [60] 姚红艳, 陈琴, 肖冰雪. 植物生态化学计量学综述[J]. *草业与畜牧*, 2013(2):48-50.
- [61] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33(18):5484-5492.

- [62] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2):377-385.
- [63] He J S, Fang J, Wang Z, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. *Oecologia*, 2006, 149(1):115-122.
- [64] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. *环境科学*, 2007, 28(12):2665-2673.
- [65] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N, P 的化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):64-71.
- [66] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 等. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N, P 化学计量学的季节变化[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):23-28.
- [67] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):58-63.
- [68] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(3):259-270.
- [69] 丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 等. 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化[J]. *生态学报*, 2012, 32(11):3467-3476.
- [70] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(4):317-325.
- [71] 荣钱钱, 刘京涛, 夏江宝, 等. 莱州湾湿地怪柳叶片 N, P 生态化学计量学特征[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(12):3032-3037.
- [72] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C, N, P 化学计量特征[J]. *生态学报*, 2010, 30(23):6581-6590.
- [73] 王晶苑, 王绍强, 李勿兰, 等. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6):587-595.
- [74] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3):581-586.
- [75] 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 等. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究[J]. *土壤学报*, 2013, 50(4):818-825.
- [76] 刘超, 王洋, 王楠, 等. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(11):1205-1216.
- [77] Chen G S, Zeng D H, Chen F S. Concentrations of foliar and surface soil in nutrients Pinus spp. Plantations in relation to species and stand age in Zhangguta sandy land, northeast China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2004, 15(1):11-18.
- [78] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(3):185-191.
- [79] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(1):13-22.
- [80] 丁凡, 廉培勇, 曾德慧. 松嫩平原草甸三种植物叶片 N, P 化学计量特征及其与土壤 N, P 浓度的关系[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(1):77-81.
- [81] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. *Ecological Applications*, 2003, 13(2):372-384.
- [82] Braakhekke W G, Hooftman D A P. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(2):187-200.
- [83] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2):243-266.
- [84] 陈伏生, 胡小飞, 葛刚. 城市地被植物麦冬叶片氮磷化学计量比和养分再吸收效率[J]. *草业学报*, 2007, 16(4):47-54.
- [85] Garnier E. Interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply. In: Cheplick G P ed. *Population Biology of Grasses*[M]. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1998:155-181.
- [86] 侯治溥. 长白山林区森林立地条件及落叶松的更新[J]. *林业科学*, 1959(4):3-20.
- [87] 那守海, 郭盛磊, 阎秀峰. 氮, 磷处理对落叶松幼苗氮素积累和转运的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2007, 35(12):1-3.
- [88] 谢会成, 杨茂生. 华北落叶松人工林营养元素的生物循环[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2002, 26(5):49-52.
- [89] 杨茂生, 谢会成. 引种的华北落叶松人工林对土壤影响的研究[J]. *西北林学院学报*, 2002, 17(3):35-37.
- [90] Wang W J, Qi L, Zu Y G, et al. Changes in soil organic carbon, nitrogen, pH and bulk density with the development of larch (*Larix gmelinii*) plantations in China[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(8):2657-2676.
- [91] 周振英, 宋恭诚. 落叶松针叶营养元素含量和土壤条件的关系[J]. *林业科技*, 1990(4):4.
- [92] 孙嘉, 王海燕, 丁国栋, 等. 不同密度华北落叶松人工林土壤理化性质研究[J]. *林业资源管理*, 2011, 2(1):62-66.
- [93] 李国雷, 刘勇, 吕瑞恒, 等. 华北落叶松人工林密度调控对林下植被发育的作用过程[J]. *北京林业大学学报*, 2009, 31(1):19-24.
- [94] 王文新, 郭景唐, 陈峻崎. 华北落叶松各器官营养元素分布及季节变化[J]. *北京林业大学学报*, 1992, 14(增刊 1):124-129.
- [95] 冯玉龙, 敖红. 长白落叶松氮素营养及与生长的关系[J]. *植物研究*, 1999, 19(4):428-434.
- [96] 谢会成, 葛云, 孙居文, 等. 华北落叶松人工林叶内营养元素含量的变异[J]. *福建林学院学报*, 2005, 25(2):163-166.
- [97] 李培芝. 日本落叶松人工林针叶中矿质营养元素的季节吸收特点及其相互关系[J]. *应用生态学报*, 1991, 2(3):207-213.
- [98] 张淑改, 齐力旺. 华北落叶松生物量及铜铝营养元素分布的研究[J]. *林业科技通讯*, 1999(4):19-21.
- [99] 刘广全, 土小宁, 史玲芳. 华北落叶松树干主要营养元素的空间分布[J]. *生态科学*, 2000, 19(4):16-22.
- [100] 宿以明, 刘兴良, 何飞, 等. 日本落叶松人工林营养元素含量, 贮量与分配的研究[J]. *四川林业科技*, 2003, 24(3):35-39.
- [101] 杨凯, 朱教君, 张鑫鑫, 等. 不同林龄落叶松人工林土壤微生物生物量碳氮的季节变化[J]. *生态学报*, 2009, 29(10):5500-5507.
- [102] 马炜, 孙玉军, 郭孝玉, 等. 不同林龄长白落叶松人工林碳储量[J]. *生态学报*, 2010, 30(17):4659-4666.
- [103] 罗小荷. 人工林与中国林业可持续发展[J]. *福建林业科技*, 2002, 29(2):69-71.
- [104] 李伟伟, 谷建才, 陈瑜, 等. 林分密度对华北落叶松人工林林下植被多样性影响的研究[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(6):84-88.
- [105] 刘澄. 林分密度对华北落叶松人工林林木生长及林下植物多样性影响的研究[D]. 保定:河北农业大学, 2008.
- [106] 金虎范. 林分密度对华北落叶松人工林凋落物分解影响的研究[D]. 北京:北京林业大学, 2010.
- [107] 杨秀云, 韩有志, 张芸香. 距树干不同距离处华北落叶松人工林细根生物量分布特征及季节变化[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6):1277-1284.
- [108] 罗云建, 王效科, 张小全, 等. 华北落叶松人工林的生物量估算参数[J]. *林业科学*, 2010, 46(2):6-11.
- [109] 张潘. 施肥对华北落叶松人工林根基叶氮磷含量及生态化学计量规律的影响[D]. 北京:中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2013.

基于生产力优先原则的农业休闲景观规划设计

付 晨, 赵梦思, 金晓雯

(南京林业大学 艺术设计学院, 江苏 南京 210037)

摘 要:近年来,农业休闲旅游渐渐成为人们喜欢的旅游方式之一。如何使乡村旅游景观在吸引游客的同时又能发挥生产作用,成为众多设计者研究的热门。该文以镇江新民洲生态家园规划设计的实际项目为例,从生产力优先的角度出发设计园区规划,着重分析了生产力与农业休闲旅游相结合所带来的经济效益和生态效益,以期为人们展现新型农业休闲观光园所带来的优势和必然性。

关键词:生产力;休闲生态旅游;农业休闲景观;新民洲

中图分类号:F 304.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)17-0203-05

随着我国政治与经济的飞速发展,改革的不断深入,社会结构也随之逐步变化与转型,我国的农业发展更是产生了天翻地覆的变化。由传统单一的生产模式向现代化生产性与参与互动性兼并的休闲模式转变,而

且这种模式也越来越受到现代都市人的认可和青睐。在这种形式的旅游资源开发过程中,人们逐渐发现,现代农业不仅具有生产性功能,还具有改善生态环境质量,为人们提供观光、休闲、度假的生活性功能,这为农业景观的进一步开发利用提供了更大的契机^[1]。由此,农业休闲旅游开始展现出新鲜的活力,并逐步发展成为一项有新兴生命力的产业,把生产力发展、生态景观规划和农业休闲旅游三者结合在一起,创建“生产力+旅游”二合一的开发模式,二者统筹兼顾,做农业产业园里旅游开发的佼佼者,旅游产业中生产力发展的先进者,在生产力效益中展开休闲娱乐,在休闲娱乐中发展生产力,使旅游业和生产力齐头并进才是“乡村旅游”的一种“双赢”。

第一作者简介:付晨(1989-),女,安徽巢湖人,硕士,研究方向为城市景观艺术设计。E-mail:chaneltu@sina.cn.

责任作者:金晓雯(1975-),女,江苏南京人,硕士,副教授,现主要从事城市规划及观光农业规划设计等工作。E-mail:jinxw@sina.com.

基金项目:江苏省工程技术研究中心建设资助项目(BM2013478);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

收稿日期:2014-05-17

Research Prospects in Ecological Stoichiometry Characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in *Larix principis-rupprechtii* Plantation of Qinling Mountains

ZHAO Ya-fang^{1,2}, XU Fu-li^{1,3}, WANG Wei-ling³

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Ecological Stoichiometry is an emerging ecological research field in recent years. The relationship between soil nutrient element and plant interactions through discussions on the characteristics of C, N, P ecological stoichiometry can be better revealed. The study on ecological stoichiometry of plant nutrition and forest ecosystems internationally were introduced in this paper firstly. Secondly, current situation of ecological stoichiometry in tree nutrient and the main research results of *Larix gmelinii* in China were emphatically reviewed. Meanwhile, several scientific problems in *Larix principis-rupprechtii* plantation were advanced, and the research on ecological stoichiometry characteristics of C, N and P in *Larix principis-rupprechtii* plantation of Qinling Mountains was look ahead. Then the measures and methods to be further taken on the study of ecological stoichiometry characteristics of C, N and P in *Larix principis-rupprechtii* plantation of Qinling Mountains with an aim to promote this discipline of research in China was put forward.

Keywords: *Larix principis-rupprechtii*; plantation; CNP content; Ecological Stoichiometry