矿物岩石地球化学通报
Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry
Vol.45, 2026

全球海洋C∶N∶P偏离趋势的驱动机制与生物地球化学意义

唐皓[1,2,3]

1. 四川师范大学 地理与资源科学学院,成都 610101; 2. 莱茵兰-普法尔茨凯泽斯劳滕-兰道工业大学 自然与环境科学学院,德国 兰道 76829; 3. 明斯特大学 景观生态学研究所,德国 明斯特 48149

摘　要: 在全球变化背景下,海洋碳(C)、氮(N)、磷(P)养分循环呈现出显著的时空重组特征,传统Redfield比值(C∶N∶P=106∶16∶1)的普适性因此受到挑战,并逐渐成为近年研究的热点问题。中国科学院地球环境研究所研究团队基于1971—2020年间全球约5万个浮游生物颗粒样品和约38万个溶解态海水观测数据的综合分析表明,海洋生态化学计量比在时间和空间维度上均系统性偏离传统Redfield比值,其中浮游生物颗粒物和溶解态物质的C∶P和N∶P比值普遍偏高,且这一特征在不同洋盆中普遍存在。相比之下,C∶N比过去近五十年中保持相对稳定,表明元素代谢的内稳态机制仍然发挥作用。此外,C∶P和N∶P比值自2007年起出现年代际尺度的下降,与陆源营养盐输入变化及群落结构调整相一致,暗示其在海洋营养限制格局重塑中的潜在作用。综上,海洋生态化学计量比正由传统意义上的“平衡态”向“新平衡态”转变。未来亟需进一步理清生物、化学及物理过程在可变计量比形成与维持中的相互作用,并将相关机制纳入地球系统模型框架,以提升对海洋碳汇演变及其气候反馈的预测能力。

关　键　词: Redfield比;营养限制格局;生物地球化学循环;深层矿化;浮游生物群落;海洋碳汇效应

中图分类号: P593　　**doi:** 10.3724/j.issn.1007-2802.20250145

Drivers and biogeochemical implications of global C∶N∶P stoichiometric deviations in marine ecosystems

TANG Hao[1,2,3]

1. *College of Geography and Resources Science, Sichuan Normal University, Chengdu* 610101, *China;*
2. *Rheinland-Pfälzische Technische Universität Kaiserslautern-Landau, Fachbereich Natur- und Umweltwissenschaften, Landau* 76829, *Germany;*
3. *Universität Münster, Institut für Landschaftsökologie, Münster* 48149, *Germany*

Abstract: The cycling patterns of marine carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) nutrients are changing in the context of global change, raising the question of whether the classical Redfield ratio (C∶N∶P = 106∶16∶1) is still universally applicable. Liu et al.(2025) compiled nearly 50 years (1971—2020) of global data, including approximately 50,000 planktonic particulate samples and about 380,000 observations of dissolved constituents in seawater, and conducted a systematic analysis of marine ecological stoichiometry. The results show that marine stoichiometric ratios deviate markedly from the traditional Redfield ratio on both spatial and temporal scales, while showing a consistent global pattern. For example, in different ocean basins, the C∶P and N∶P ratios in both planktonic particulate matter and dissolved pools are generally higher than the Redfield ratio. In contrast, the C∶N ratio has remained relatively stable, indicating a highly stable coupling relationship between carbon and nitrogen metabolism in the plankton. However, the global C∶P and N∶P ratios have exhibited a clear interdecadal decline since 2007, which further indicates that changes in terrestrial nutrient inputs and adjustments in community structure are reshaping marine nutrient limitation

收稿编号:2025-0307,2025-12-15 收到,2025-12-28 改回

引用此文:

唐皓. 2026. 全球海洋C∶N∶P偏离趋势的驱动机制与生物地球化学意义. 矿物岩石地球化学通报,doi: 10.3724/j.issn.1007-2802.20250145

Tang H. 2026. Drivers and biogeochemical implications of global C∶N∶P stoichiometric deviations in marine ecosystems. Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry,doi: 10.3724/j.issn.1007-2802.20250145

patterns. In conclusion, these findings suggest that marine ecological stoichiometry is undergoing a transition, shifting from a steady state to a new dynamic equilibrium. Therefore, further research should focus on biological, biogeochemical, and physical processes that govern stoichiometry and integrate these processes into Earth system models to improve predictions of carbon sinks and climate feedback in marine ecosystems.

Key words: Redfield ratio; nutrient limitation; biogeochemical cycling; mesopelagic remineralization; phytoplankton community; marine carbon sequestration

0 引言

在海洋生态学中，Redfield比值（C∶N∶P=106∶16∶1）长期被用于揭示海洋有机物元素组成及营养盐利用特征的经典参照，对理解海洋生物地球化学循环具有重要意义（Redfield，1958）。然而，在全球气候变化持续加剧、海洋二氧化碳浓度升高、陆源营养盐输入格局改变以及海洋物理结构调整的背景下，这一比值是否仍能在全球尺度和年代际尺度上保持相对恒定，已成为亟需重新审视的关键科学问题（Gruber和Deutsch，2014）。Liu等（2025）整合了1971—2020年间约5.6万份浮游生物颗粒样品和38万份海水中溶解态样品，构建了一个覆盖至1000 m水深的全球海洋C、N、P数据库，并系统分析了近五十年来海洋生态化学计量比的时空变化特征。结果表明，无论颗粒相还是溶解相，样品的C∶N∶P比值均普遍偏离传统Redfield比值，且这种偏离在不同洋盆和海洋深度范围内均存在。

1 全球海洋C∶N∶P偏离的直接证据

Liu等（2025）在整合0~1000 m水层观测数据的基础上指出，浮游生物颗粒中C∶P摩尔比的中位数约为141∶1，N∶P比约为21∶1，均高于Redfield所提出的106∶1和16∶1。相比之下，海水溶解相的元素比例偏离幅度更为显著，其中C∶P比的中位数达到1919∶1，C∶N比为165∶1，分别约为传统比值的1.89倍和2.43倍。总体来看，这些结果显示当代全球海洋在元素配比上并未严格遵循经典的Redfield比值，而是呈现出以碳相对富集、氮和磷相对受限为特征的整体格局。

从空间尺度看，太平洋、大西洋、印度洋及南大洋的采样点在C、N、P元素配比上整体呈现出向较高C∶P和N∶P比值偏移的特征，且这一趋势在不同水深范围内具有较好的一致性。基于这一广泛而稳定的空间格局，该偏离现象已难以仅用局地扰动或短期事件加以解释（Martiny等，2013），更可能归结于近几十年全球变化背景下海洋生态化学计量结构的持续性和系统性重塑。这种系统性偏移在生态与生物地球化学层面具有重要影响。一方面，浮游植物C∶P和N∶P比值的升高意味着在单位磷或氮投入下可形成更多的有机碳，从而可能改变颗粒有机物的组成特征、降解过程及其向深海输出的效率；另一方面，当浮游植物体内氮、磷相对含量降低时，这些关键营养元素对高营养级生物的可利用性也可能受到限制，进而影响海洋食物网中的能量传递效率。就碳循环而言，富碳有机物既可能有利于深海中长期碳封存的增强，也可能因其化学性质而更易发生再矿化，因此其对海洋碳汇的净效应仍存在较大的不确定性。

在模型应用层面，当前多数海洋-气候耦合模型仍将Redfield比值视为常数，用以约束初级生产过程、营养盐消耗以及海洋碳汇的估算。然而，如果真实海洋中的生态化学计量比已在区域和年代际尺度上发现显著变化，而模型仍假设其在大尺度上保持不变，则相关模拟结果难以避免地出现系统性偏差，进而影响对海洋碳汇能力及营养盐限制状态的评估。特别是在高CO_2浓度背景下，浮游生物可通过调节胞内元素组成与代谢过程，与大气之间进行碳、氮交换，从而维持相对稳定的C∶N比。与此同时，C∶P和N∶P比值的升高则可能加剧磷限制。因此，在这种情况下，如果仍然依据固定C∶N∶P比值来推算“单位氮或磷消耗所对应的碳固定量”，相关结果估计显然难以准确反映真实过程。未来模型发展迫切需要引入可变的生态化学计量比，并进一步考虑群落尺度的代谢调节机制。

2 纵向过程对海洋生态化学计量结构的调控作用

Liu等（2025）的研究表明，海洋生态化学计量比在水平方向上具有显著空间差异，同时沿纵向剖面也呈现出明显的梯度变化特征。沿水深由表层向1000 m过渡，海水中C∶N与C∶P比值随深度增加呈指数式下降，而N∶P则表现出相反的变化趋势（图1）。在200~1000 m水层范围内，溶解态氮和磷的累积幅度明显高于碳，其增量幅可达碳的数十倍。这一现象指向中层水体中有机颗粒的强烈再矿化过程，即沉降颗粒

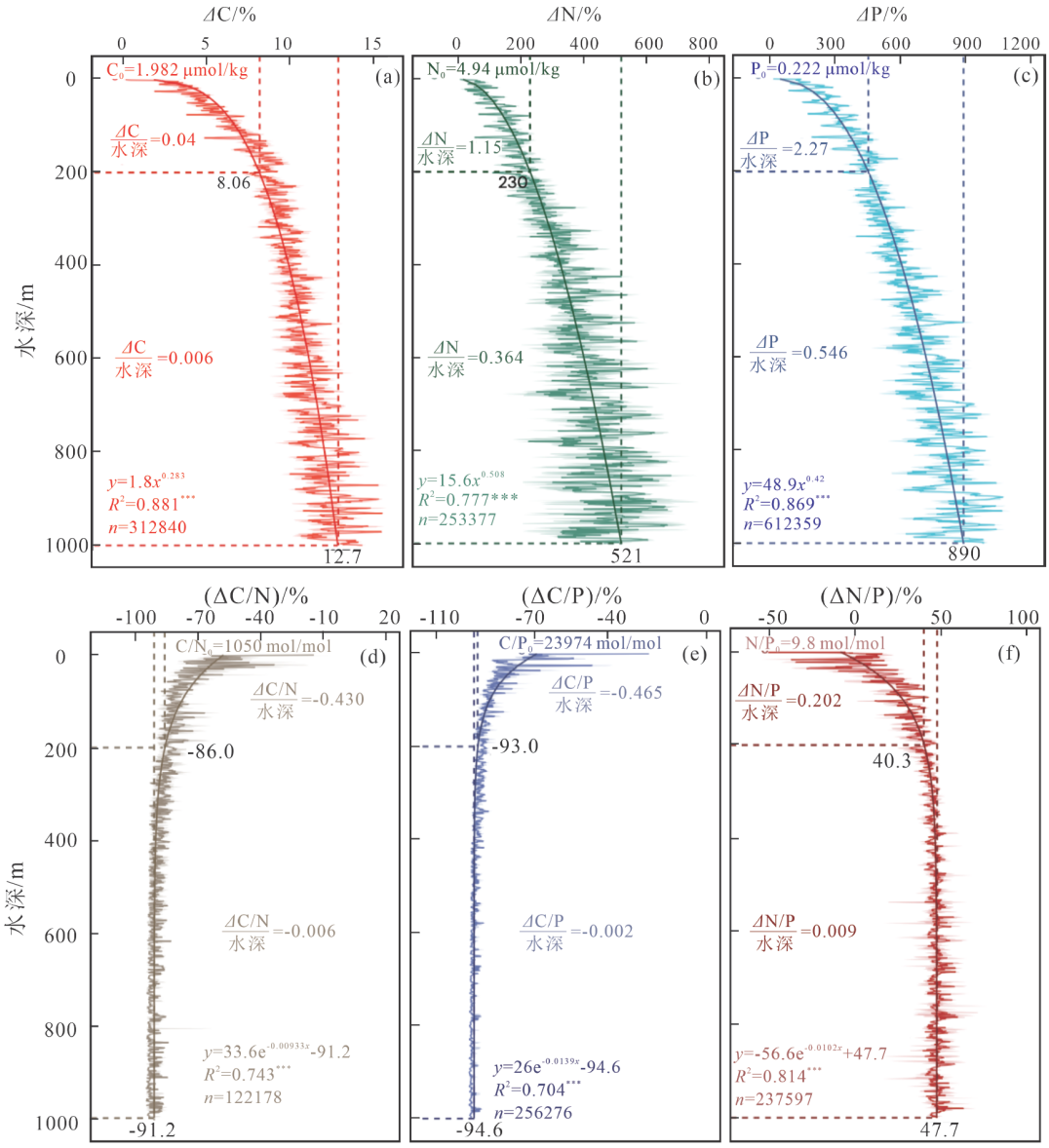


图1　不同水深条件下海洋碳、氮、磷浓度及其生态化学计量比的变化特征(据Liu et al.,2025修改)

Fig.1　Depth-dependent variations in marine carbon, nitrogen, and phosphorus concentrations and associated ecological stoichiometric ratios (modified after Liu et al., 2025)

在分解过程中,氮和磷主要以无机形态保留于水体,而碳则更多以 CO_2 形式释放并向外扩散,使得中深层海水逐渐呈现出富氮、富磷而相对贫碳的化学特征。

进一步来看,计量比随深度的系统性变化反映了表层光合生产与中层微生物分解过程之间的紧密联系。浮游植物在透光层合成并输出有机颗粒,其中一部分下沉至中层后被异养细菌等微生物分解,伴随着碳的释放和氮、磷向无机形态的转化并在水体中累积。因此,水深不仅代表单一的物理尺度,还综合体现了光照、温度、溶解氧以及有机质供给等环境因子的协同梯度,从而共同调控再矿化速率与元素形态的转换效率。

全球多洋区的统计结果表明,海洋C∶N∶P比在纵向剖面上的变化具有较高的一致性,无论从中低纬到高纬海域,其随深度变化的总体趋势基本相同。这种跨洋盆、跨纬度的共性特征表明,控制元素纵向分布的过程并非主要受区域性因素驱动,而更可能与海洋内部普遍存在的生物地球化学过程有关。具体而言,有机物在水体中的再矿化及其伴随的微生物活动在元素的纵向再分配中占据主导地位,而不同区域的营养盐输入条件或水团结构差异,则更多起到次要调节作用。因此,该纵向一致性对于理解深层水体在全球碳、氮和磷循环中的功能具有重要启示意义。尤其在全球变暖持续推进、海洋层化不断增强的背景下,这种以深

度为特征的元素分布格局及其调控机制，可能在未来进一步被放大，从而影响海洋内部物质循环的整体格局。

此外，表层水体密度层化的增强往往削弱深层营养盐的向上输送，使表层水体对外源氮、磷补给的依赖进一步加大。在这一背景下，表层海水对大气CO_2的持续吸收容易加剧氮、磷相对匮乏的状况，进而使新生成有机物的C∶P和N∶P比值呈现升高趋势。相对地，中层水体则持续接收有机物再矿化过程中释放的无机氮和磷，并在一定程度上造成累积，从而加剧不同水层之间在营养盐浓度与化学计量关系上的差异。

长期以来，大部分模型往往将深层水体简化为变化缓慢且相对稳定的“背景底库”。然而，Liu等(2025)的研究结果揭示，中层再矿化并非被动响应，而其结构和强度的变化可能通过影响有机碳的降解路径及营养盐的再分配方式，对全球碳循环产生放大效应。基于这一认识，未来的海洋观测与模型构建有必要更加关注中层水体的动态过程，以及这些过程在塑造和调控海洋生态化学计量格局中的作用。

3 C∶N∶P比的年代际变化及其潜在驱动因素

在揭示海洋生态化学计量比空间差异的同时，Liu等(2025)还对1970—2020年间其年代际变化进行了系统梳理。结果表明，浮游生物颗粒物中的C∶P和N∶P比值在较长时间尺度上总体呈上升趋势，并在2007年前后达到相对高值，随后出现下降(图2)。这一变化并非单调演化，而更像是对近几十年全球变化背景下海洋营养限制状态调整的阶段性响应。

在高CO_2条件下，浮游植物光合固碳能力的增强已被多数研究所证实，但与之相对的氮、磷供给并未同步增加。氮元素可通过大气沉降或生物固氮过程获得一定补充，而磷的主要来源仍局限于河流输入和沉积物再悬浮，其供给途径和强度均相对受限。在这种不对称供给条件下，磷逐渐成为更为突出的限制因子，从而推动浮游生物C∶P和N∶P比值向较高水平偏移。

进入21世纪以来，随着土地利用方式的持续变化，土壤侵蚀程度在多地呈加剧趋势，与此同时农业扩张规模不断扩大，多重因素叠加使陆源磷向海洋的输出量显著增加。已有研究表明，亚马逊河向大西洋输送的磷通量在近几十年中持续上升，并被认为与西大西洋Sargassum的异常暴发存在密切联系(Lapointe等，2021)。在这一背景下，增强的陆源磷输入可能在一定程度上缓解全球尺度上海洋对磷的限制，从而为C∶P和N∶P比在2007年之后出现回落提供了一种可能解释。

相比之下，近五十年的观测结果显示，海洋体系中的C∶N比始终维持在Redfield提出的6.6左右，变化幅度相对有限。这表明碳与氮之间的耦合关系可能受到生物体内部代谢调控机制的强烈约束。比如，浮游植物可通过调节蛋白质和核酸的相对比例、改变碳储存形式以及调节固氮过程，将C∶N比控制在较为狭窄的范围内。与此不同的是，C∶P和N∶P比值对外界磷供给、温度变化以及群落结构演替等环境因子的响应更为敏感，因此在年代际尺度上更容易表现出明显波动。

此外，从年代际变化的角度出发，有助于理解观测结果与全球生物地球化学模型预测之间长期存在的偏差。目前，多数模型普遍预测21世纪海洋磷限制将持续增强，但近十年的观测资料却显示，C∶P和N∶P比值并未延续此前的上升趋势，反而出现一定程度的下降。这种不一致性表明，陆源磷输入的变化、沉积通量的调整以及浮游植物在计量分配上的适应性调节等过程，可能在现有模型框架中被简化处理，甚至未被显式纳入。

另一方面，不同浮游植物类群在磷需求、储存能力、资源分配方式以及生长季节性等方面本身就存在显著差异。在营养盐背景条件变化并不剧烈的情况下，仅群落组成的调整，也可能对整体C∶P和N∶P比产生明显影响。因此，若要提高对海洋营养盐限制状态及未来碳汇变化的预测可靠性，模型构建中有必要更加系统地考虑生态化学计量比的可变性，以及与之相关的生理调控和群落生态过程。

4 海洋C∶N∶P计量研究的进展与未来方向

基于全球观测网数据，Liu等(2025)对过去五十年海洋C∶N∶P计量结构的变化进行了系统分析，揭示其在长期尺度上的显著动态特征。研究结果表明，Redfield比值更接近于特定历史阶段和环境背景下形成的统计特征，而并非在不同区域和不同时期均保持不变的普适常数。随着大气CO_2浓度持续升高、陆源营养盐输入格局调整、海洋层化程度增强以及浮游生物群落结构不断演替，海洋中C、N、P的相对配比在空间与时间尺度上均出现明显偏移。

从机制层面来看，这些变化揭示海洋生态系统的相对稳定状态并非建立在固定的元素比例之上，而是由生物代谢调节、群落动态过程与物理运输共同作用的结果。这一认识有助于重新审视海洋生物地球化学循环的调控方式，同时也对地球系统模型中相关过程的参数化提出了新的挑战。值得注意的是，在跨生态

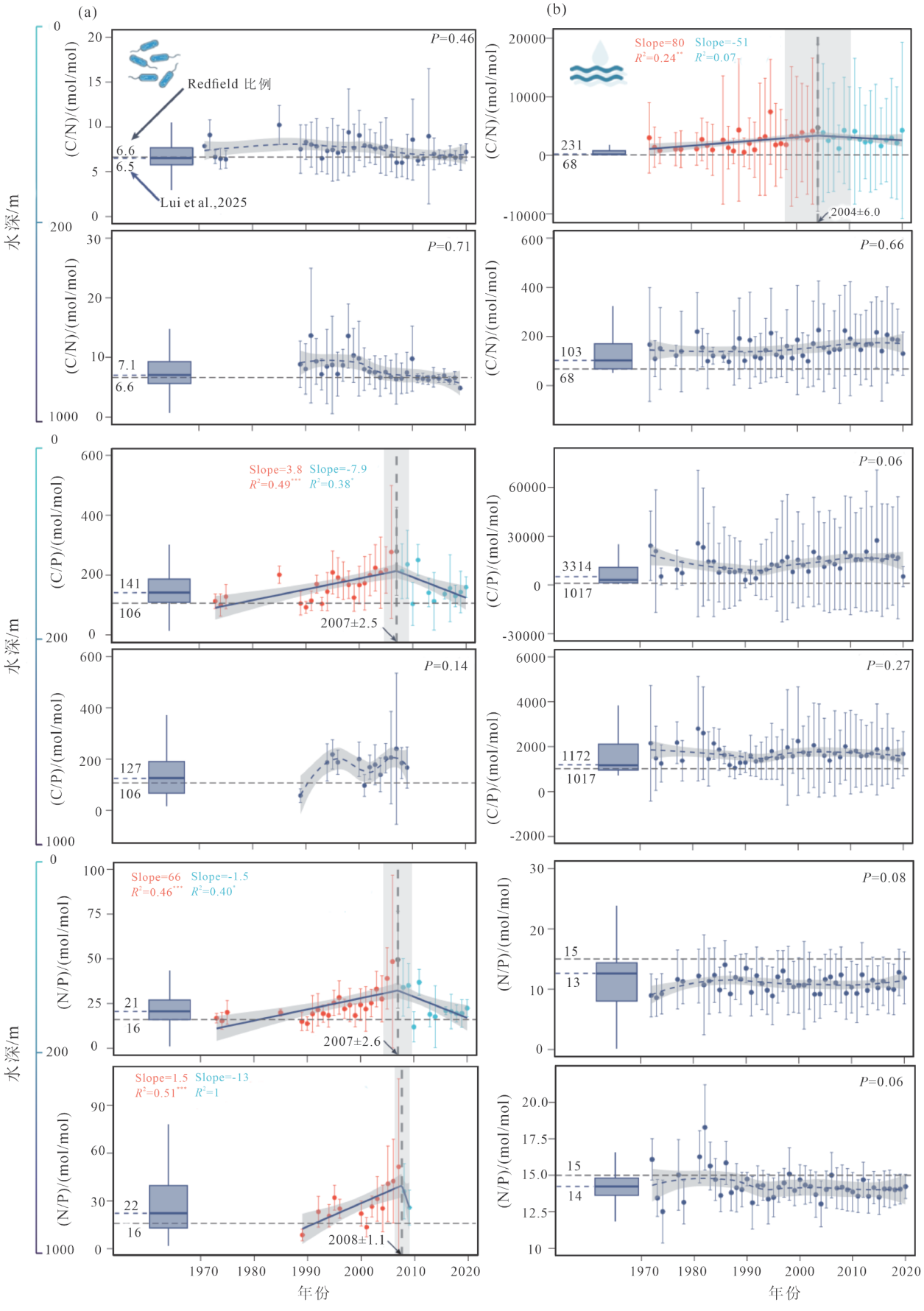


图2　1971—2020年间海洋生态化学计量比的年代际变化特征(据Liu et al.,2025修改)

Fig.2　Decadal variations in marine ecological stoichiometric ratios from 1971—2020 (modified after Liu et al.,2025)

系统比较研究中，河口、湿地以及湖泊等环境中的微生物在元素计量调控方面与海洋体系表现出一定相似性，这暗示在资源受限条件下，不同生态系统可能遵循某些共通的计量调节规律。

面向未来的相关研究，有必要从多个层面进一步深化对海洋C∶N∶P动态性的认识。(1)需要在更精细的空间尺度上，系统理清不同海域、不同水深以及不同生物类群之间生态化学计量比的变异特征，并结合环境因子与生理过程，探讨其潜在调控机制。(2)陆源营养盐输送格局的变化、海洋分层的增强、生物泵过程的调整以及浮游生物群落计量策略的差异，均可能在重塑海洋营养限制状态中发挥重要作用，这些过程的相对贡献仍有待进一步厘清。(3)将可变的生态化学计量过程及其生物调控机制更合理地纳入地球系统模型框架，将有助于改进对海洋碳汇强度及其气候反馈的模拟与预测。总体而言，围绕海洋C∶N∶P计量关系的动态变化开展研究，不仅能够加深对全球变化背景下生物地球化学循环过程的理解，也为相关模型改进和管理决策提供了重要的科学依据。

参考文献 (References):

Redfield A C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. American Scientist, 46(3): 205–221

Gruber N, Deutsch C A. 2014. Redfield's evolving legacy. Nature Geoscience, 7(12): 853–855

Liu J, Wang H, Mou J, Penuelas J, Delgado-Baquerizo M, Martiny A C, Zhou G Y, Hutchins D A, Inomura K, Lomas M W, Fakhraee M, Pellegrini A, Kohler T J, Deutsch C A, Planavsky N, Lapointe B, Zhang Y, Li Y Y, Zhou J C, Zhang Y X, Sun S Y, Li Y, Zhang W, Cao J J, Chen J. 2025. Global-scale shifts in marine ecological stoichiometry over the past 50 years. Nature Geoscience, 18(8): 769–778

Martiny A C, Pham C T A, Primeau F W, Vrugt J A, Moore J K, Levin S A, Lomas M W. 2013. Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter. Nature Geoscience, 6(4): 279–283

Lapointe B E, Brewton R A, Herren L W, Wang M, Hu C, McGillicuddy D J, Lindell S, Hernandez F J, Morton P L. 2021. Nutrient content and stoichiometry of pelagic Sargassum reflects increasing nitrogen availability in the Atlantic Basin. Nature Communications, 12: 3060

（本文责任编辑：刘莹；英文审校：肖保华）



本文作者简介：唐皓，1990年生，四川师范大学副研究员、硕士生导师。主要从事陆地生态系统生物地球化学过程与调控机制研究，聚焦气候变化背景下高寒湿地与草地生态系统碳循环与稳定机制。综合运用稳定同位素示踪等技术手段，系统开展湿地土壤碳固定、转化与长期稳定关键过程及其驱动机制研究。主持国家自然科学基金、四川省自然科学基金等多个科研项目，相关成果发表于*Catena*、*Ecological Indicators*、*Biogeosciences*等国际期刊上。获德国洪堡学者荣誉称号，担任*Nature Communications*、*Communications Earth & Environment*等国际期刊审稿人，并兼任成都市科学技术协会专家服务团成员、四川省第三次全国土壤普查技术专家。

作者邮箱：hao.tang@sicnu.edu.cn