

DOI: 10.5846/stxb201508181723

胡培雷, 王克林, 曾昭霞, 张浩, 李莎莎, 宋希娟. 喀斯特石漠化地区不同退耕年限下桂牧 1 号杂交象草植物-土壤-微生物生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(3): - .

Hu P L, Wang K L, Zeng Z X, Zhang H, Li S S, Song X J. Ecological stoichiometric characteristics of plants, soil, and microbes of *Pennisetum purpureum* cv. Guimu-1 pastures at different rehabilitation ages in a karst rocky desertification region. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(3): - .

喀斯特石漠化地区不同退耕年限下桂牧 1 号杂交象草植物-土壤-微生物生态化学计量特征

胡培雷^{1,2,3}, 王克林^{1,2}, 曾昭霞^{1,2,*}, 张浩^{1,2}, 李莎莎^{1,2,3}, 宋希娟^{1,2}

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:耕地农作物种植与退耕地种草养畜是喀斯特主要的农业生产模式。以喀斯特地区农耕玉米地为对照, 研究退耕还草 1、5、7 年(恢复初期、旺盛期、衰退期)3 种年限下桂牧 1 号杂交象草地植物-土壤-微生物 C、N、P 生态化学计量特征及内在关联。结果表明: 1) 牧草地植物地上部分 N、P 含量均为 5 年牧草 < 1 年牧草 < 7 年牧草, C 含量则刚好相反; 3 种退耕年限牧草地植物地上部分 C:N、C:P、N:P 分别为 26.50—33.91、631.70—2254.33、23.89—67.21, 且均表现为 7 年牧草 < 1 年牧草 < 5 年牧草。2) 土壤表层(0—10 cm) C、N、P 含量均以玉米地最低, 3 种退耕年限牧草地中则均为 5 年牧草地最低; 土壤 C:N、C:P、N:P 在玉米及退耕牧草地之间均无显著差异 ($P > 0.05$), 平均值分别为 9.20、27.88、3.38。3) 玉米及牧草地土壤 MB_C 、 MB_N 、 MB_P 含量存在显著差异 ($P < 0.05$); 玉米地 MB_C/SOC 、 MB_N/TN 、 MB_P/TP 均高于牧草地, 3 种退耕年限牧草地中, 则均为 5 年牧草地最高。4) MB_C 、 MB_P 与土壤 C、P 含量分别呈显著线性正相关 ($P < 0.05$); 植物 C、C:N 与土壤 C、N 含量均呈极显著线性负相关 ($P < 0.01$)。分析表明, 退耕还草地中植物与土壤系统 C-N-P 化学计量比表现出不一致的时间变化特征, 且牧草地植物受 P 限制严重, 尤以恢复旺盛期为甚。

关键词:生态化学计量学; 喀斯特; 玉米; 桂牧 1 号; 植物; 土壤; 微生物

Ecological stoichiometric characteristics of plants, soil, and microbes of *Pennisetum purpureum* cv. Guimu-1 pastures at different rehabilitation ages in a karst rocky desertification region

HU Peilei^{1,2,3}, WANG Kelin^{1,2}, ZENG Zhaoxia^{1,2,*}, ZHANG Hao^{1,2}, LI Shasha^{1,2,3}, SONG Xijuan^{1,2}

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystems, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang 547100, China

3 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Ecological stoichiometry has become the focus of research in ecological sciences in recent years and many studies have examined the carbon:nitrogen:phosphorus (C:N:P) stoichiometry of plants, soil, or litter in forest communities. However, few studies have explored the stoichiometric characteristics of herbs at different ages. Elephant grass, *Pennisetum purpureum* cv. Guimu-1, is a tall perennial C4 grass that can withstand repeated cutting and regenerates rapidly, and has

基金项目: 中国科学院科技服务网络计划(STS 计划)(KFJ-EW-ST-092); 国家自然科学基金(41471445)

收稿日期: 2015-08-18; 网络出版日期: 2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zengzhx78@163.com

been widely cultivated in northwest Guangxi, China because of the “grain for green” policy. For enhanced understanding of the nutrient cycling characteristics of artificial forage at different time scales in fragile karst ecosystems, we investigated the C:N:P stoichiometric characteristics of plant-soil-microbe interactions in Guimu-1 pastures of different growth ages. Corn and three different restoration stage pastures (1-, 5-, and 7-year-old Guimu-1 pastures, representing initial restoration, vigorous restoration, and degenerating stages, respectively, after returning farmland to grassland) were chosen in northwest Guangxi, China to determine the C, N, and P contents and the C:N:P stoichiometry. The results showed that: (1) the C, N, P contents and C:N:P ratios in the aerial portion of plants varied with different artificial Guimu-1 pasture ages. The N and P contents of the plant aerial portion in different years all followed the same order: 5-year-old < 1-year-old < 7-year-old pastures, whereas the C content followed the reverse order. Plant C:N, C:P, and N:P ratios, which varied over a large range from 26.50 to 33.91, 631.70 to 2254.33, and 23.89 to 67.21, respectively, were all in the order of 7-year-old < 1-year-old < 5-year-old pastures. (2) Soil C, N, and P in the topsoil layer (0 - 10 cm) all showed the same order: corn field < 5-year-old < 1-year-old < 7-year-old pastures. However, there were no significant differences among the soil C:N, C:P, and N:P ratios for the four herb types ($P > 0.05$), with average values of 9.20, 27.88, 3.38, respectively. (3) Soil microbial C biomass (MB_C), microbial N biomass (MB_N), and microbial P biomass (MB_P) showed significant differences among the different plant types ($P < 0.05$). The corn field had the highest MB_C /soil organic C, MB_N /total N, and MB_P /total P ratios among the four plant types, while the 5-year-old pasture had the highest ratios among the three different aged pastures. (4) Correlation analysis showed that: (a) there were significant positive linear correlations between MB_C and soil C, and MB_P and soil P ($P < 0.05$); (b) there were highly significant negative linear correlations between plant and soil C, plant C and soil N, plant C:N and soil C, and plant C:N and soil N ($P < 0.01$); and (c) there were highly significant positive linear correlations between plant N and soil C, and plant and soil N ($P < 0.01$). Thus, the determination of C, N, and P stoichiometric characteristics of plant-soil-microbe interactions in the present study showed that in karst ecosystems, croplands were more limited by N than by P, whereas artificial pastures in rehabilitated land were mainly limited by P, especially during the vigorous restoration stage. Plant C:N:P stoichiometric characteristics in pastures at different ages showed a higher temporal variability than those of soil.

Key Words: ecological stoichiometry; karst ecosystems; corn; Guimu-1; plant; soil; microbe

氮(N)、磷(P)是植物最基本的营养元素,并且是陆地生态系统的主要限制性元素^[1],在植物生长发育过程中发挥了非常重要的作用,并且会影响植物碳(C)固定,C、N、P相互作用,共同调节植物生长^[2]。土壤是植物生长发育的基础,其养分含量是评价土壤质量的量化指标;微生物是土壤养分循环(C、N、P等)的驱动者,是植物所需养分的“源”和“库”^[3];植物所需养分主要来源于土壤,同时,植物枯枝落叶可将部分养分归还土壤。土壤养分供应量、微生物活动、凋落物归还量以及植物自身养分需求量的差异,使得植物、土壤、微生物的养分含量具有明显的时空变异^[4-5],增加养分与环境之间关系的复杂性。而C、N、P在生物系统能量和物质循环及多重元素平衡中发挥着重要的指示作用^[6],因此,研究“植物-土壤-微生物”系统C、N、P养分的动态平衡,对于理解生物系统物质循环过程与环境耦合关系具有重要意义。

生态化学计量学是研究生物系统能量和化学元素平衡的科学,为研究元素在生物地球化学循环和生态过程中的计量关系和规律提供了一种理论及思维工具^[7]。当前,生态化学计量学在国内外发展迅速,且对植被的研究主要集中在区域和生态系统尺度^[8-9],以森林、草地、湿地生态系统研究成果居多^[10-14],这些研究表明,在不同区域与生境下,植物及土壤C-N-P生态化学计量比存在空间变异性。对于多年生植物而言,其在不同生长阶段C同化能力、养分吸收速率及凋落物归还能力等差异,必然会导致植物及土壤C、N、P含量发生变化,因此,从时间变异角度研究植物生态化学计量学对于明确植物与环境的耦合关系非常必要^[15]。但目前已有研究主要集中在植物季节内或年内的动态变化^[6,11,14],有关单个植物种C-N-P生态化学计量学时间变异特

征的研究还较缺乏^[16]。

喀斯特地区是我国主要生境脆弱带之一,受其独特地质背景的影响及人类活动的干扰,该区域水土流失严重,人地矛盾尖锐,生态重建迫在眉睫^[17]。20世纪80年代中后期开始,该区域开始实行“退耕还林还草”政策,不断减少人为干扰,植被逐渐得到恢复^[18]。目前,对喀斯特区域生态化学计量学的研究主要集中在“退耕还林”下的森林植物、凋落物或土壤之间,这些研究表明喀斯特不同演替阶段森林群落生态化学计量比存在差异,或受N或受P素制约^[10,19]。由于退耕林地与退耕草地植被在恢复年限及对土壤养分消耗、归还等方面的差异,使得其“植物-土壤-微生物”系统内C、N、P养分循环也会发生变化,而当前有关“退耕还草”下的植物、土壤、微生物生态化学计量特征、年际间变化规律及其内在关联的研究尚显不足。本文以喀斯特石漠化地区常见的退耕还草地为对象,以玉米耕地为对照,研究不同退耕还草年限下牧草地(植被恢复初期、旺盛期、衰退期)植物、土壤、微生物C、N、P含量,其目标是:明确退耕牧草地“植物-土壤-微生物”生态化学计量特征及其内在关联性,揭示喀斯特石漠化地区退耕还草不同恢复阶段下养分利用规律及限制因子,以期对喀斯特退化生态系统恢复与重建提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西环江毛南族自治县下南乡古周村(107°56′48.1″—107°57′28.5″E, 24°54′42.6″—24°55′17.8″N),多年平均气温16.5—20.5℃,平均降雨量为1389.1mm,属亚热带季风气候区,雨季主要集中在4—9月,10月至次年3月为旱季。研究区地形起伏较大,最低点海拔374m,最高点海拔816m。土壤主要为碳酸盐岩发育的钙质石灰土,洼地平均土层深度为75.9cm,部分土深仅10cm左右,山地平均土深20—40cm,土壤分布不均匀,岩石广泛裸露,峰丛洼地平均裸岩率32.9%,部分地段裸岩率达80%以上。

研究区于20世纪80年代末开始实行“退耕还林还草”政策,目前,研究区用地类型主要为旱作农耕地、退耕还林还草地等。其中,旱作农耕地主要种植玉米、红薯等;退耕还草的主要目的是牧草刈割利用和生态恢复,退耕前主要耕种玉米、红薯等,退耕后种植桂牧1号杂交象草。桂牧1号杂交象草(*Pennisetum purpureum* cv. Guimu-1)(以下简称牧草)是广西畜牧研究所选育的一种新型C4杂交象草,以其生物量高、适应性强、耐刈割、多年生等特点成为桂西北地区最重要的人工牧草。通过对研究区桂牧1号牧草地长期跟踪研究,发现退耕牧草地经历恢复初期、旺盛期、衰退期等不同阶段,退耕7年牧草开始衰退。

通过前期调查研究,在研究区选取土壤母质、土壤类型、坡度坡向等立地条件及栽培管理措施一致的且分别已退耕恢复1、5年和7年的牧草地作为研究对象,分别对应着退耕还草恢复初期、恢复旺盛期、衰退期,选择玉米耕地为对照(表1),每种类型分别设置3个10m×10m的样地作为监测对象,共12个样地。玉米地作物每年收获后全部移走,牧草地每年刈割3次并移走地上部分生物量,施肥量及时间与当地长期施肥措施保持一致。详细情况见表1。

1.2 研究方法

1.2.1 生物量测定

每个样地分别设置3个2m×2m小样方,在牧草每次刈割前(3次/年),收获小样方内地上部分生物量并称鲜重,在105℃下杀青2h,再在65℃烘干至恒重,计算干物质产量,以3次刈割所得牧草地上部分干物质之和作为牧草地年地上部分生物量,玉米地在成熟期收获,以地上部分干物质产量作为其地上部分生物量。

1.2.2 野外取样

2012年10月在每个小样方内随机选取5株植物样,装入信封袋用于测定植物含水量及养分含量。植株刈割并移走后,每个样地内按“S”型选取10个点取土样(0—10cm),并充分混匀,一部分新鲜土样过2mm筛后置于冰箱中(4℃)用于测定微生物生物量,其余土样风干后过筛,用于测定土壤C、N、P含量。

表 1 样地基本情况

Table 1 Characteristics of experimental plots

土地类型 Land-use types	植物类型 Herb types	年生物量(干物质) Annual biomass	利用历史 Land-use history	管理措施 Management measures	施肥量 Fertilization
农耕地 Cropland	玉米	23.70 t/hm ²	农耕地,均种植玉米,种植历史达 10 年以上。	种植密度 50 cm×50 cm,玉米成熟后全部收割并移走;每年 11 月底翻耕。其中,所施肥料 70% 作基肥,30% 苗期追肥	农家肥(15000 kg hm ⁻² a ⁻¹),无机化肥(尿素、钙镁磷肥和氯化钾,300 kg hm ⁻² a ⁻¹)以及草木灰和人粪尿(约 3000 kg hm ⁻² a ⁻¹)
退耕恢复初期 Initial restoration stage	1 年牧草	19.51 t/hm ²	退耕还草前均种植玉米,退耕后开始种植桂牧 1 号杂交象草	牧草种植密度 60 cm×60 cm,每年均刈割 3 次,刈割留茬高度 10 cm 左右,每次刈割后均施等量肥料;无翻耕	农家肥(15000 kg hm ⁻² a ⁻¹),无机化肥(尿素、钙镁磷肥和氯化钾,300 kg hm ⁻² a ⁻¹);不施草木灰和人粪尿
退耕恢复旺盛期 Vigorous restoration stage	5 年牧草	31.98 t/hm ²			
退耕衰退期 Degenerating stage	7 年牧草	17.75 t/hm ²			

1.2.3 样品测定

植物样品(植物地上部分,包括茎和叶)在 105℃ 下杀青 2 h,再在 65℃ 烘干至恒重,粉碎后过筛,植物 C 含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定,植物 N 含量采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮、流动注射仪法测定,植物 P 含量采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮、钼锑抗比色法测定。土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾容量法,土壤全氮(Soil total nitrogen, TN)采用半微量开氏法,土壤全磷(Soil total phosphorus, TP)采用 NaOH 熔融、钼锑抗比色法。土壤微生物量碳(Microbial biomass carbon, MB_C)采用 CHCl₃ 熏蒸法-K₂SO₄ 测量,微生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MB_N)采用 CHCl₃ 熏蒸-K₂SO₄ 提取-氮自动分析仪法,微生物量磷(Microbial biomass phosphorus, MB_P)采用 CHCl₃ 熏蒸-NaHCO₃ 提取-Pi 测定-外加 Pi 校正法。

1.3 数据分析

采用 Office 2010 Excel 进行数据的计算与初步分析,采用 K-S 进行样本数据正态性检验,结果表明:植物、土壤、微生物 C、N、P 含量及 C:N:P 比均呈正态分布($P>0.05$)。用 SPSS 17.0 对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和回归等统计分析,用 OriginPro 8.5 进行图表绘制。本研究中显著水平为 $\alpha=0.05$,极显著水平为 $\alpha=0.01$ 。表中数据为平均值±标准误差。

2 结果与分析

2.1 植物地上部分 C、N、P 含量及化学计量比

如表 2 所示,3 种退耕年限牧草地中植物地上部分 C 含量表现为 7 年牧草<1 年牧草<5 年牧草地,且 5 年牧草地植物地上部分 C 含量显著高于 7 年牧草地,植物地上部分 N、P 含量均表现为 5 年牧草<1 年牧草<7 年牧草地,但 N 含量差异均不显著,P 含量表现为 7 年牧草地显著高于 1 年和 5 年牧草地。3 种退耕恢复年限下牧草地植物地上部分 C、N、P 平均含量分别为 436.92 g/kg, 14.89 g/kg, 0.38 g/kg。

3 种退耕年限下牧草地植物地上部分 C:N、C:P、N:P 均为 7 年牧草<1 年牧草<5 年牧草地,但 C:N 差异均不显著,C:P 在 3 种年限牧草地中差异均达显著水平,N:P 表现为 7 年牧草地显著低于 1 年和 5 年牧草地,1 年和 5 年牧草地之间差异不显著。3 种退耕恢复年限下牧草地植物地上部分 C:N、C:P、N:P 平均值分别为 29.83、1552.37、50.65。

2.2 壤 C、N、P 含量及化学计量比

由表 3 可以看出,玉米地土壤表层(0—10 cm)C、N、P 含量均低于不同退耕年限下牧草地。其中,玉米地

土壤 C 含量显著低于 1 年和 7 年草地,与 5 年牧草地差异不显著;土壤 N 含量均显著低于 3 种年限牧草地;P 含量显著低于 1 年牧草地,与 5 年和 7 年牧草地差异不显著。3 种退耕恢复年限下牧草地土壤 C、N、P 平均含量分别为 26.60 g/kg, 2.89 g/kg, 0.91 g/kg, 结果表明:退耕 5 年牧草地土壤 C、N、P 含量均最低,其中,5 年牧草地土壤 C、N 含量显著低于 1 年和 7 年牧草地,这与恢复旺盛期牧草对土壤养分消耗大有关,而土壤 P 含量在 3 种年限牧草地中差异均不显著,这可能与土壤 P 本身周转慢有关。

表 2 喀斯特不同退耕恢复年限下牧草地上部分 C、N、P 含量及化学计量比

Table 2 C, N, P contents and stoichiometry of plant aerial portion in different restoration stages of Guimu-1 pastures

植被类型 Herb types	C/ (g/kg)	N/ (g/kg)	P/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
1 年牧草 1-year pasture	443.35±13.72AB	15.36±1.39A	0.26±0.05A	29.07±3.54A	1771.09±309.79B	60.84±7.32B
5 年牧草 5-year pasture	446.69±5.19B	13.38±2.09A	0.20±0.02A	33.91±5.25A	2254.33±204.96C	67.21±8.87B
7 年牧草 7-year pasture	420.71±13.31A	15.93±0.98A	0.67±0.02B	26.50±2.44A	631.70±35.02A	23.89±0.87A

同列不同大写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 喀斯特不同退耕恢复年限下牧草地土壤 C、N、P 含量及化学计量比

Table 3 Soil C, N, P contents and stoichiometry in different restoration stages of Guimu-1 pastures

植被类型 Herb types	C/ (g/kg)	N/ (g/kg)	P/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
玉米 Corn field	14.64±2.02A	1.58±0.13A	0.56±0.02A	9.29±1.42A	25.91±2.74A	2.81±0.20A
1 年牧草 1-year pasture	27.48±3.47B	3.00±0.35C	1.12±0.47B	9.23±1.35A	27.91±12.18A	3.21±1.94A
5 年牧草 5-year pasture	19.17±1.30A	2.24±0.16B	0.81±0.20AB	8.56±0.10A	24.70±5.97A	2.88±0.66A
7 年牧草 7-year pasture	33.14±2.35C	3.42±0.12D	0.81±0.27AB	9.71±0.90A	32.99±0.59A	4.62±1.86A

玉米及不同退耕年限牧草地之间土壤 C:N、C:P、N:P 差异均不显著,且其平均值分别为 9.20、27.88、3.38。其中,3 种退耕年限下牧草地土壤 C:N、C:P、N:P 均表现为种植 5 年牧草 < 1 年牧草 < 7 年牧草,但差异均不显著。

2.3 土壤微生物量 C、N、P

由表 4 结果得出,玉米和牧草地中土壤 MB_C 、 MB_N 、 MB_P 含量存在显著差异。3 种退耕恢复年限下牧草地土壤 MB_C 、 MB_N 、 MB_P 平均值分别为 134.32 mg/kg、41.24 mg/kg、5.80 mg/kg。3 种退耕年限牧草地中, MB_C 含量表现为 1 年牧草 < 5 年牧草 < 7 年牧草地,且 7 年牧草地显著高于 1 年和 5 年牧草地; MB_N 与 MB_P 均表现为 7 年牧草 < 5 年牧草 < 1 年牧草,其中,1 年和 5 年牧草地 MB_N 含量差异不显著,5 年和 7 年牧草地 MB_P 含量差异不显著。

表 4 喀斯特不同退耕恢复年限下牧草地土壤微生物量 C、N、P

Table 4 Soil microbial biomass C, N and P in different restoration stages of Guimu-1 pastures

植被类型 Herbs types	MB_C / (mg/kg)	MB_N / (mg/kg)	MB_P / (mg/kg)	MB_C/SOC	MB_N/TN	MB_P/TP
玉米 Corn field	98.03±8.37A	35.55±0.26A	4.38±0.12A	0.68±0.13B	2.26±0.18D	0.78±0.04A
1 年牧草 1-year pasture	117.40±12.36AB	46.13±2.58B	6.30±0.32C	0.43±0.09A	1.56±0.28B	0.66±0.36A
5 年牧草 5-year pasture	130.13±10.48B	42.45±1.55B	5.72±0.08B	0.68±0.02B	1.90±0.07C	0.74±0.21A
7 年牧草 7-year pasture	155.43±11.60C	35.13±2.78A	5.39±0.17B	0.47±0.05A	1.03±0.10A	0.73±0.28A

MB_C :微生物生物量碳 microbial biomass carbon; MB_N :微生物生物量氮 microbial biomass nitrogen; MB_P :微生物生物量磷 microbial biomass phosphorus; SOC:土壤有机碳 soil organic carbon; TN:全氮 total nitrogen; TP:全磷 total phosphorus

玉米地及不同退耕恢复年限下的牧草地 MB_C/SOC 、 MB_N/TN 、 MB_P/TP 值分别为 0.43%—0.68%、1.03%—2.26%、0.66%—0.78%。玉米地 MB_C/SOC 、 MB_N/TN 、 MB_P/TP 均高于牧草地,其中, MB_C/SOC 显著高于 1 年和 7 年牧草地, MB_N/TN 均显著高于 3 种年限牧草地,而 MB_P/TP 虽略高于牧草地,但差异均不显著。3 种退耕

年限牧草地中,均以 5 年牧草地 MB_C/SOM 、 MB_N/TN 、 MB_P/TP 值最高,且前两个指标在 5 年牧草地中均显著高于 1 年和 7 年牧草地, MB_P/TP 则差异均不显著。

2.4 植物-土壤-微生物化学计量比相关性分析

研究分析了植物、土壤、微生物 C、N、P 及 C:N、C:P、N:P 之间的相关关系,结果表明:植物 C 与 N 呈极显著负相关($P < 0.01$),植物 C:P 与 N:P、土壤 C 与 N、土壤 C:P 与 N:P 均呈极显著正相关($P < 0.01$) (图 1)。植物 C、植物 C:N 与土壤 C、N 均分别呈极显著负相关($P < 0.01$),植物 N 与土壤 C、N 含量分别呈极显著正相关($P < 0.01$) (图 2)。植物和土壤 C:N、N:P、C:P 之间相关关系均不明显($P > 0.05$)。 MB_C 和 MB_P 分别与 SOC 和 TP 呈显著正相关($P < 0.05$) (图 3), MB_N 与 TN 相关性不显著($P > 0.05$)。

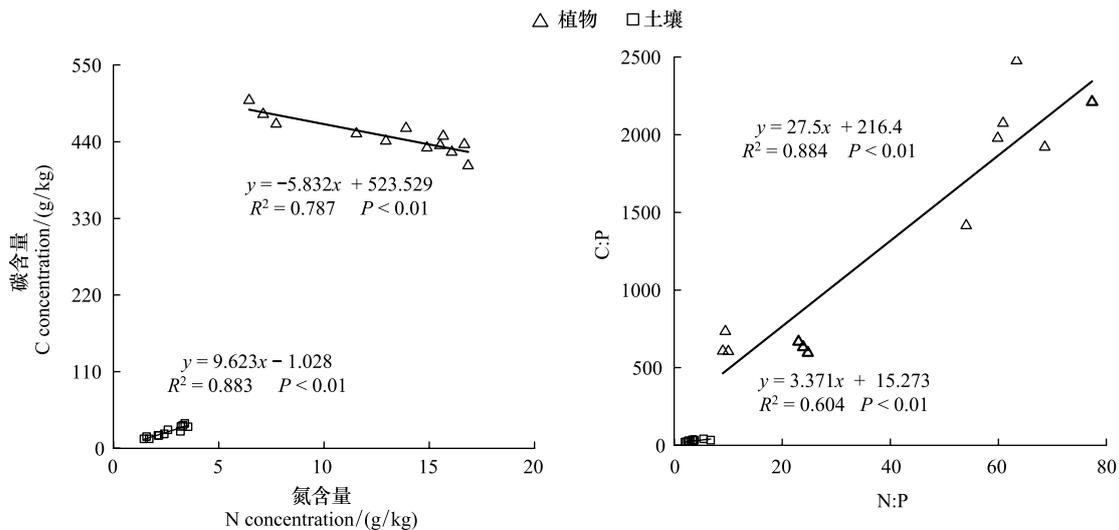


图 1 植物-土壤 C 与 N、C:P 与 N:P 的相关关系

Fig.1 The correlativity between C and N, C:P and N:P in plant-soil

3 讨论

3.1 植物地上部分 C、N、P 含量及其计量比

C 是植物体内最基本的元素组成,N 和 P 在植物生长发育过程中发挥着不可替代的作用^[20],结构性元素 C 与功能性元素 N、P 相互作用,共同调控植物生长。研究表明^[9,21],植物 C、N、P 含量在不同生长阶段常表现出一定的差异。本研究中,牧草地上部分 C 含量在生长旺盛期最高,进入衰退期后含量显著降低,N、P 含量变化趋势刚好相反,表现为生长旺盛期 < 生长初期 < 衰退期。N、P 是植物体内蛋白质、核酸、酶等重要化合物的主要成分,影响植物的生长发育。牧草需要大量蛋白质和核酸以支持植物组织快速生长,而旺盛期牧草生物量迅速增加,营养元素稀释,因而 N、P 含量降低,衰退期牧草生物量下降、组织结构稳定,含量有所上升。而 C 在植物体内主要以有机质的形式存在,在牧草生长过程中,也即植物 C 积累过程,这也是牧草生长旺盛期 C 含量最高而衰退期含量迅速下降的原因^[22]。

在陆地生态系统中,N 和 P 是限制植物生长的主要营养元素,N:P 被广泛用于判断植物个体或生态系统 N、P 养分限制格局^[12,23]。Tessier 等^[23]研究表明,当植物 N:P < 14 时,植物生长受 N 限制,当植物 N:P > 16 时,植物生长受 P 限制;也有研究认为,N:P < 10 时,植被受 N 素的限制,N:P > 20 时,植被受 P 素的限制^[12]。He 等^[24]对全国主要草地植被研究表明,中国草地植被普遍受 P 限制,Han 等^[9]研究中国 753 种高等陆生植物也得出相同结论。本研究中,玉米地上部分 N:P 值(9.54) < 全国草本植物 N:P 平均值(13.5)^[9] < 牧草地上部分 N:P 值(50.65),差异较大,表明玉米耕地 N 匮乏可能性高于退耕牧草地,牧草地 P 匮乏度高于玉米农耕地。这可能与玉米耕地施肥(额外施入有效 P 较高的草木灰和人粪尿)及耕作方式(翻耕加速土壤养分分解,

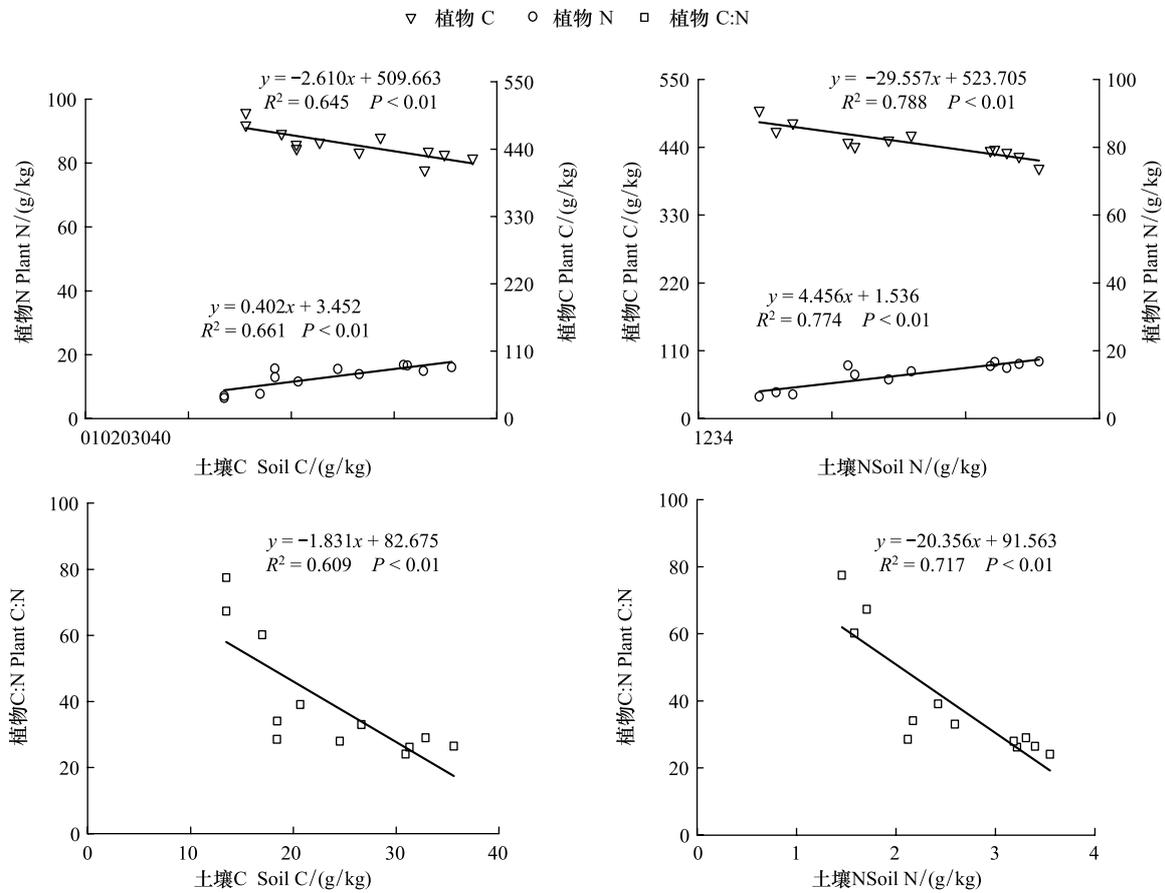


图 2 植物 C、N、C:N 与土壤 C、N 之间的相关关系

Fig.2 The correlativity between plant C, N, C:N and soil C, N

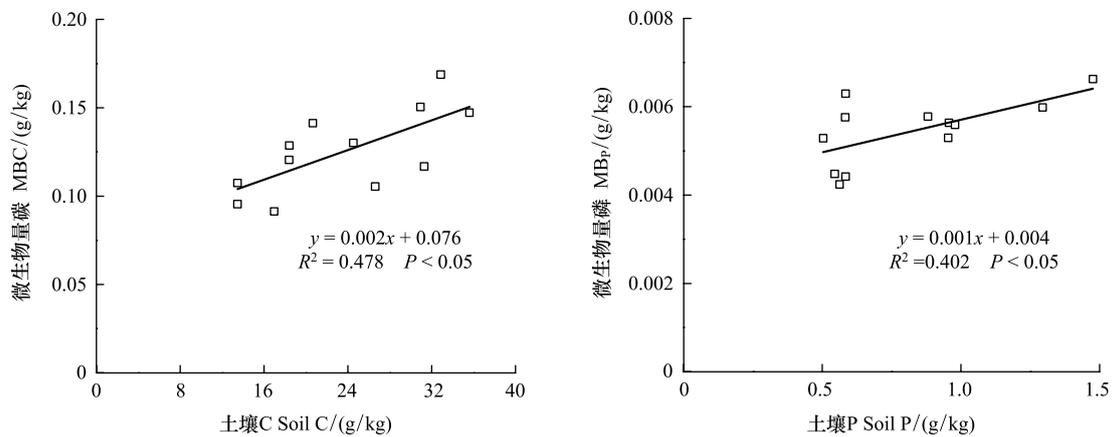


图 3 微生物量 C、P 与土壤 C、P 之间的相关关系

Fig.3 The correlativity between microbial biomass C, P and soil C, P

而土壤 P 素的周转速度低于 N 有关。3 种退耕年限牧草地中,种植 5 年牧草地 N:P 比值最高(67.21),这也表明退耕牧草地在恢复旺盛期受 P 制约尤其严重。当然,影响植物群落养分限制性的因素往往是复杂和综合的,不同区域不同生态系统 N、P 元素限制作用的阈值通常难以固定数值界定^[25],用植物 N:P 比表征 N、P 养分的限制作用,更主要是反映 N、P 元素限制作用的相对大小及相互转化趋势,价值可能更主要在于指示作用,要界定喀斯特区域草地生态系统 NP 元素限制作用的阈值,需要进一步的实验验证。

“生长速率假说”认为生物体必需改变 C:N:P 比值来适应生长速率的改变,即生物体快速生长需要大量核糖体 RNA(rRNA)合成蛋白质,而 rRNA 中 P 含量高,因而生长速率高的生物具有较低的 C:P 和 N:P^[21],但不同研究表明,高等植物是否符合生长速率假说仍存在争议^[26-27]。本研究中牧草地植物地上部分 C:P 和 N:P 也并不符合生长速率假说,相反,与牧草生长速率存在正效应关系,其中,生长速率最高的 5 年牧草地植物 C:P 分别比 1 年和 7 年牧草地提高了 27.28% 和 256.87%,N:P 分别比 1 年和 7 年牧草地提高 10.47% 和 181.33%,这可能是因为相比于牧草 C、N 浓度,P 浓度本身就很低,在牧草生长高峰期,P 元素受生物量稀释明显,因而导致牧草生长旺盛期 C:P 和 N:P 含量高于生长初期和衰退期。以往有关生长速率假说的研究中,植物不同生长阶段生物量差异不如桂牧 1 号杂交象草大,因此,C:N:P 与生长速率的关系是否会受植物生物量的影响,有待进一步研究。

3.2 土壤 C、N、P 含量及其计量比

土壤养分是植物营养的主要来源,植物生长发育、营养代谢等都与土壤养分供应状况密切相关^[28]。根据全国第二次土壤普查养分分级标准^[29],玉米耕地土壤 C 含量为三级水平,N 含量达二级水平,P 含量为四级水平;牧草地土壤 C、N 含量达一级水平,P 含量达二级水平。宋同清等^[30]研究表明,喀斯特地区由于其优越的温湿条件极利于生物繁衍和生长,同时加速岩石的溶蚀、风化和土壤发育进程,峰丛洼地退耕还林还草下土壤养分含量总体高于同纬度红壤地区,本研究中退耕牧草地养分含量也类似。而玉米农耕地由于每年翻耕加速土壤养分分解,以及作物全部收获而带走大量养分,导致土壤养分含量低,这也表明较之耕地,刈割处理的退耕牧草地在维持土壤养分方面具有优势。另一方面,本研究中退耕牧草地土壤表层(0—10 cm)养分含量均低于同一研究区域森林植被土壤养分含量^[31],这与森林植被下生物多样性高,人为干扰少,生物“自肥”作用强烈密切相关^[32]。不同退耕恢复年限牧草地中,土壤 C、N、P 含量均为恢复旺盛期<生长初期<衰退期,且土壤 C、N 在 3 个恢复阶段差异均达显著水平,一方面这与牧草在高速生长阶段需较多养分有关,另一方面,由于生长高峰期牧草生物量极高导致刈割移走大量土壤养分。牧草在不同生长阶段对土壤肥力消耗存在差异,因此,制定相应的恢复策略已适应退耕地不同恢复阶段并提高生态系统生产力具有重要意义。

土壤 CNP 比是土壤中 SOC 与土壤 TN、TP 之间的比值,是土壤有机质和土壤质量的重要指标^[33]。土壤 C:N 与有机质矿化速度成反比,影响土壤中 C 和 N 的循环^[34],本研究中,玉米和牧草地土壤 C:N 平均值为 9.20(玉米 C:N 为 9.29,牧草为 9.17)略低于中国土壤 C:N 平均值(10.1—12.1)^[35],但明显低于曾昭霞等^[31]所研究的喀斯特原生林和次生林土壤 C:N 值(15.3),土壤 C:N 值低意味着土壤 SOC 分解速度较快,说明在维持土壤肥力方面,农耕地和退耕还草地可能比不上次生林和原森林等顶级群落。土壤 N:P 作为养分限制的有效指标,可以判断不同植被类型下是否存在不同养分限制^[33],玉米和牧草地土壤 N:P 值低于同区域森林土壤 N:P 值,这与玉米和牧草地中土壤 N 含量极低于森林植被有关。本研究中,玉米及不同退耕年限下的牧草地土壤 C:N、C:P、N:P 差异均不显著,可能与土壤中 P 含量相对稳定有关,这是因为有机质的形成需要一定量的 N、P 与其相对稳定比率的 C^[36]。

3.3 微生物 C、N、P 含量

土壤微生物通过调整对土壤养分有效性的矿化酶的生产力,影响土壤有机质的分解速率,是衡量土壤质量的理想指标^[37]。与玉米农耕地相比,牧草地明显提高了微生物量 C、N、P,表明植被恢复对土壤微生物量影响显著。不同退耕年限下的牧草地土壤微生物量同样存在差异,这与退耕地植被不同恢复生长阶段对养分需求及土壤养分供应之间密切相关。

因为土壤微生物受植被、土壤等多种因素的影响,因此在评价不同植被类型中土壤微生物质量变异时,还应考虑微生物量 C、N、P 分别在 SOC、TN、TP 中的比例^[38]。鹿士杨等^[39]对该研究区不同退耕还林还草模式下的土壤微生物研究表明,MB_C/SOC、MB_N/TN、MB_P/TP 分别为 0.65%—2.43%,0.74%—3.27%,0.40%—7.15%,本研究结果与其类似,但普遍低于洞庭湖湿地土壤^[40]及亚热带其他区域^[41],这可能与研究区中耕地及退耕地植被均较为单一有关。不同退耕恢复阶段牧草地中,MB_C/SOC、MB_N/TN、MB_P/TP 均以牧草恢复旺盛

期最高,这说明在牧草高峰生长期需要较多的养分满足其高速生长的需求,从而需要高的微生物活性来提高其物质代谢能力。

土壤 C:N 比是判断土壤微生物生长是否受 C 或 N 限制的重要指标,当土壤 C:N \geq 30 和 C:N \leq 20 时,土壤微生物生长分别受到 N 源和 C 源的限制,而 C:N=25 时对土壤微生物生长最有利,有利于土壤微生物在土壤中正常生长^[42]。喀斯特退耕牧草及玉米地中,土壤 C:N 处于 8.56—9.71 之间,说明 C 源供给是喀斯特地区农耕地及退耕牧草地土壤微生物生长的主要限制因子,这也与鹿士杨等^[39]研究结果一致。

3.4 植物-土壤-微生物化学计量相关性分析

植物中化学元素主要来源于土壤,其含量与土壤含量密切相关。本研究中,植物 C、N、C:N 均与土壤 C、N 极显著相关($P<0.01$),但植物及土壤中 P、C:P、N:P 之间均无显著相关性($P>0.05$),说明土壤 P 的供应对植物 P 的吸收影响不大,而 MB_p与土壤 TP 的相关性分析显示 MB_p与土壤 TP 显著正相关($P<0.05$)。对比分析发现,退耕牧草地土壤 P 含量(0.91 g/kg)与研究区其它植被类型下土壤 P 以及其它研究区土壤 P 含量差异不大^[10,43],但植物 P 含量(0.37g/kg)却远低于这些研究中的植物 P 含量,表明研究区牧草对土壤 P 的吸收利用率很低。彭佩钦等^[40]研究表明,土壤 MB_c与 MB_p之间的比值可作为衡量微生物矿化土壤有机质释放 P 或从土壤中吸收固持 P 潜力的一种指标,MB_c:MB_p比值一般在 7—30 之间,MB_c:MB_p比值小说明微生物在矿化土壤有机质中释放 P 的潜力较大,MB_p对土壤有效磷库有补充作用;MB_c:MB_p比值高则说明土壤微生物对土壤有效磷有同化趋势,易出现微生物与作物竞争吸收土壤有效磷的现象,具有较强的固磷潜力。本研究中,牧草地土壤 MB_c:MB_p值在 18.64—28.82 之间,比值较高,表明微生物与牧草竞争土壤有效磷,固磷现象强,导致牧草对土壤 P 利用率低,因而受 P 制约严重。这可能与退耕牧草地目前所实行的氮磷肥配施不均衡有关。这些也体现了“植物-土壤-微生物”系统在养分循环中的复杂性,它们之间的关系还需进一步深入研究。

4 结论

1) 农耕玉米地由于受翻耕及作物收获方式的影响,较之刈割处理的牧草地,不利于土壤养分维持。

2) 不同退耕恢复阶段下牧草地植物 C-N-P 化学计量比波动范围较大,表现出明显的时间变化特征,土壤 C-N-P 化学计量比则差异均不显著,即退耕还草地中植物与土壤系统化学计量比表现出不一致的时间变化特征。

3) 玉米耕地 N 匮乏可能性高于 P,而退耕牧草地则受 P 制约严重,尤以恢复旺盛期(5 年牧草)P 匮乏度最高,这可能与退耕地 NP 肥配施不合理有关,导致牧草地微生物固磷作用强、植株对土壤 P 利用效率低。

因研究所选取的退耕牧草地均为同一施肥措施下,如需明确喀斯特石漠化地区草地生态系统 N、P 养分循环机制,还需设置施肥梯度实验,深入分析不同施肥梯度下人工牧草地植物-土壤-微生物生态化学计量特征及其内在关联性。

参考文献 (References):

- [1] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [2] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439(7075): 457-461.
- [3] 徐阳春, 沈其荣, 冉炜. 长期免耕与施用有机肥对土壤微生物生物量碳、氮、磷的影响. *土壤学报*, 2002, 39(1): 89-96.
- [4] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [5] Frouz J, Kalčík J, Velichová V. Factors causing spatial heterogeneity in soil properties, plant cover, and soil fauna in a non-reclaimed post-mining site. *Ecological Engineering*, 2011, 37(11): 1910-1913.
- [6] 马鑫雨, 方斌, 常艳春, 陈江, 宋博, 谢标, 吴丽萍. 闽海湿地植物叶片和土壤 C、N、P 季节动态及其累积. *水土保持学报*, 2015, 29(3): 136-143.

- [7] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [8] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [9] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [10] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 947-954.
- [11] 王冬梅, 杨惠敏. 4 种牧草不同生长期 C、N 生态化学计量特征. *草业科学*, 2011, 28(6): 921-925.
- [12] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [13] Wang W Q, Sardans J, Wang C, Zeng C S, Tong C, Asensio D, Peñuelas J. Ecological stoichiometry of C, N, and P of invasive *Phragmites australis* and native *Cyperus malaccensis* species in the Minjiang River tidal estuarine wetlands of China. *Plant Ecology*, 2015, 216(6): 809-822.
- [14] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 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. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 23-28.
- [15] 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. *草业科学*, 2013, 30(6): 927-934.
- [16] Fujita Y, de Ruiter P C, Wassen M J, Heil G W. Time-dependent, species-specific effects of N:P stoichiometry on grassland plant growth. *Plant and Soil*, 2010, 334(1/2): 99-112.
- [17] 王克林. 生态脆弱区域农业与环境协调发展策略. *中国生态农业学报*, 2001, 9(3): 86-88.
- [18] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐. 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. *生物多样性*, 2010, 18(4): 355-364.
- [19] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(2): 335-343.
- [20] Bradshaw C, Kautsky U, Kumbalad L. Ecological stoichiometry and multi-element transfer in a coastal ecosystem. *Ecosystems*, 2012, 15(4): 591-603.
- [21] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [22] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 张志钧, 黄小波. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 52-62.
- [23] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [24] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.
- [25] 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 39-47.
- [26] Yu Q, Wu H H, He N P, Lü X T, Wang Z P, Elser J J, Wu J G, Han X G. Testing the growth rate hypothesis in vascular plants with above-and below-ground biomass. *PLoS One*, 2012, 7(3): e32162.
- [27] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 765-771.
- [28] 刘世梁, 傅伯杰, 吕一河, 陈利顶, 马克明. 坡面土地利用方式与景观位置对土壤质量的影响. *生态学报*, 2003, 23(3): 414-420.
- [29] 全国土壤普查办公室. *中国土壤普查技术*. 北京: 中国农业出版社, 1992: 1-243.
- [30] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 刘璐, 鹿士杨, 杜虎. 喀斯特峰丛洼地退耕还林还草的土壤生态效应. *土壤学报*, 2011, 48(6): 1219-1226.
- [31] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682-693.
- [32] 曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 刘孝利, 宋希娟. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放. *生态学报*, 2012, 32(9): 2720-2728.
- [33] 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.
- [34] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(2): 151-163.
- [35] 黄昌勇. *土壤学*. 北京: 中国农业出版社, 2000: 1-311.
- [36] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. 2nd ed. Princeton: Princeton University Press, 2008: 1-464.

- [37] Arunachalam A, Pandey H N. Ecosystem restoration of Jhum fallows in Northeast India; microbial C and N along altitudinal and successional gradients. *Restoration Ecology*, 2003, 11(2): 168-173.
- [38] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [39] 鹿士杨, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 杜虎, 王克林. 喀斯特峰丛洼地不同退耕还林还草模式的土壤微生物特性. *生态学报*, 2012, 32(8): 2390-2399.
- [40] 彭佩钦, 张文菊, 童成立, 仇少君, 张文超. 洞庭湖湿地土壤碳、氮、磷及其与土壤物理性状的关系. *应用生态学报*, 2005, 16(10): 1872-1878.
- [41] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 林仲桂, 宋光桃, 陈志阳, 赵林峰. 衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复阶段土壤特性的演变. *生态学报*, 2014, 34(10): 2693-2701.
- [42] 张利青, 彭晚霞, 宋同清, 邹冬生, 曾馥平, 宋敏, 俞孜, 刘艳. 云贵高原喀斯特坡耕地土壤微生物量 C、N、P 空间分布. *生态学报*, 2012, 32(7): 2056-2065.
- [43] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(23): 7119-7124.