

DOI: 10.5846/stxb201703200470

黄菊莹,余海龙,刘吉利,马飞,韩磊.控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤 C、N、P 化学计量特征的影响.生态学报,2018,38(15): - .

Huang J Y, Yu H L, Liu J L, Ma F, Han L. Effects of precipitation levels on the C:N:P stoichiometry in plants, microbes, and soils in a desert steppe in China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(15): - .

控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤 C、N、P 化学计量特征的影响

黄菊莹^{1,2}, 余海龙^{2,3}, 刘吉利^{1,2}, 马 飞^{1,2}, 韩 磊^{1,2,*}

1 宁夏大学环境工程研究院, 银川 750021

2 宁夏(中阿)旱区资源评价与环境调控重点实验室, 银川 750021

3 宁夏大学资源环境学院, 银川 750021

摘要:以宁夏荒漠草原为研究对象,于 2014—2015 年设置了降雨量变化(减雨 50%、减雨 30%、自然降雨、增雨 30%和增雨 50%)的野外模拟试验,测定了植物、微生物和土壤 C、N、P 含量,同时调查了植物群落组成和土壤含水量等指标,研究了各组分 C、N、P 化学计量特征对连续两年降雨量变化的响应,分析了土壤 C:N:P 和含水量分别与植物生长、养分利用以及微生物量积累的相关性。结果表明,控雨改变了植物叶片 C:N:P,且其影响程度随物种不同而异;减雨 50%提高了牛枝子(*Lespedeza potaninill*)绿叶 N 和 P 以及猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)绿叶 P 摄取能力,增雨(30%和 50%)降低了猪毛蒿绿叶 N 摄取能力。增雨提高了猪毛蒿绿叶 C:N,增雨 30%提高了苦豆子(*Sophora alopecuroides*)绿叶 C:N。增雨降低了猪毛蒿绿叶 N:P,增雨 30%降低了白草(*Pennisetum centrasiacicum*)绿叶 N:P。相比之下,控雨条件下枯叶 C:N:P 的变化幅度较小;随降雨量增加微生物量 C、N 以及 C:N 逐渐增加,但增雨 50%使微生物量 C 和 C:N 降低;控雨对土壤 C:N:P 的影响较小,但增雨提高了土壤水分有效性,因此促进了植物和微生物生长;试验期内,相对稳定的土壤 C:N:P 不能很好地指示植物和微生物生长发育的养分受限状况;干旱时提高叶片养分摄取、湿润时增强叶片养分回收,可能解释了牛枝子对降雨量变化的弹性适应能力。

关键词:降水格局改变;生态化学计量学;微生物量;养分保持;植物群落结构

Effects of precipitation levels on the C:N:P stoichiometry in plants, microbes, and soils in a desert steppe in China

HUANG Juying^{1,2}, YU Hailong^{2,3}, LIU Jili^{1,2}, MA Fei^{1,2}, HAN Lei^{1,2,*}

1 Institute of Environmental Engineering, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Ningxia (China-Arab) Key Laboratory of Resource Assessment and Environment Regulation in Arid Region, Yinchuan 750021, China

3 College of Recourses and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: Changes in precipitation are affecting the dynamics of C, N, and P in ecosystems, which are coupled within plants, microbes, and soils. Therefore, studying the responses of C:N:P stoichiometry in plants, microbes, and soils to changing precipitation levels are significant for elucidating how biogeochemical cycling responds to global climate change. Based on a two-year simulated experiment of precipitation change in a desert steppe in the Ningxia region, which was conducted from May 2014 to August 2015 and included five treatments (50% reduction in precipitation, 30% reduction in precipitation, natural precipitation, 30% increase in precipitation, and 50% increase in precipitation), we measured the levels of C, N, and P in plants, microbes, and soils, and explored the C:N:P stoichiometry in these three components of

基金项目:国家自然科学基金项目(31360111, 31460220, 41561060)

收稿日期:2017-03-20; 网络出版日期:2018-00-00

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

plant-soil systems. Meanwhile, plant communities were investigated and soil water contents, pH levels, and temperatures were monitored. Through the correlation analyses between soil indices and plant and microbe indices, the indications of soil C:N:P stoichiometry for the growth and nutrient conservation of plants (uptake and resorption) and the growth of microbes were estimated, respectively. The results showed that 1) two years of precipitation treatments altered the C:N:P stoichiometry in green leaves of plants and the influences were different among species. Generally, a 50% reduction in precipitation increased the N and P uptakes in green leaves of *Lespedeza potaninii* and P uptake in green leaves of *Artemisia scoparia*, whereas both 30% and 50% increases in precipitation decreased the N uptake in green leaves of *A. scoparia*. Both 30% and 50% increases in precipitation increased the C:N in green leaves of *A. scoparia*, whereas only a 30% increase in precipitation increased the C:N in green leaves of *Sophora alopecuroides*. Both 30% and 50% increases in precipitation reduced the N:P in green leaves of *A. scoparia*, whereas only a 30% increase of precipitation decreased the N:P in green leaves of *Pennisetum centasiaticum*. In contrast, two years of precipitation treatments had lesser effects on the C:N:P stoichiometry in senescing leaves of the studied species. 2) Reduced precipitation decreased microbial biomass C, N, and C:N, whereas increased precipitation stimulated an increased microbial biomass accumulation. However, a 50% increase in precipitation inhibited the C accumulation of microbes and thus reduced the C:N. 3) Two years of precipitation treatments had little effect on the soil C:N:P stoichiometry (except soil organic C and C:N). Increased precipitation improved the soil water availability, and thus stimulated the growth of plants and microbes. 4) During 2014—2015, a relatively stable soil C:N:P stoichiometry could not indicate the nutrient limitations for plant growth and microbe reproduction. The self-adjusted nutrient conservation strategy, specifically in increased leaf nutrient uptake when supplied with low precipitation, and enhanced leaf nutrient resorption when supplied with high precipitation, probably explains the high adaptation ability of *L. potaninii* in response to precipitation change.

Key Words: changes in precipitation pattern; ecological stoichiometry; microbial biomass; nutrient conservation; plant community structure

自工业革命以来,由于温室气体和水蒸气等的过量排放,导致全球平均气温在过去的 100 多年内增加了 0.76℃,并将在未来 50—100 年内继续增加 1.1—6.4℃^[1]。全球变暖加速了地球系统的水循环,使全球和区域降水量的时空分布发生变化,从而对水资源、生态系统状况和社会经济发展等产生深刻的影响。据报道,全球总降水量在过去 100 年有增加趋势,但在干旱与半干旱地区减少,酷热、干旱和洪涝等极端气候事件增加^[2]。在过去几十年间,我国平均年降水量的变化呈现显著的区域分异特征^[3]。例如与 1961—1980 年相比,1981—2010 年间我国西北地区的干旱区面积减少,东北地区的半湿润区面积减少^[4]。就整个西北地区而言,其西部年降水量呈增加趋势,但东部呈干旱化趋势^[5]。降水格局改变会影响一些关键生态系统过程,因此有必要在敏感生态系统对其生态效应进行深入研究,尤其是受降水限制的荒漠草原。

降水是土壤水分最主要的来源,它能改变土壤水分有效性,对植物和土壤 C、N、P 都产生了重要影响,且其影响程度与降水量以及土壤水分饱和程度有关。从地理分布来看,随降水量减少叶片养分浓度呈增加趋势^[6]。在干旱生态系统,植物将增加叶片养分浓度以增加单位面积叶片的潜在光合能力,从而实现高水分利用效率的目的^[7]。但也有研究认为降水提高了土壤中 N 的转化和移动,进而促进了植物对 N 的吸收^[8]。土壤中 N 有效性与降水密切相关,同时是研究区域的气候、植被、土壤性质综合作用的结果。一般而言,土壤 N 含量与降水量正相关^[9],但水分过多易引起土壤 N 损失(如淋溶),导致土壤 N 含量降低^[10]。相对而言,植物和土壤 C 和 P 含量与降水量缺乏一致的相关性^[11-12],且短期内水分改变的影响相对难以显现。降水能够直接刺激微生物活性和微生物呼吸,促进微生物量积累^[13],但其影响在不同植被类型间存在差异^[14]。降水量影响着植物、土壤和微生物 C、N、P 的动态,因此会改变植被-土壤系统 C、N、P 化学计量关系。开展降水量改变下生态系统 C:N:P 的研究,可为充分认识气候变化背景下生态系统生物地球化学循环提供新思路。

植被-土壤系统元素循环是在植物和土壤之间相互转换的,微生物作为养分的中间介导者将二者联系了起来。因此,深入理解降水量改变对生态系统 C、N、P 平衡关系的影响,不仅需要考察叶片生理生态过程和土壤性质改变,还需要加强微生物活动的研究。目前,国内相关研究多集中于植物叶片和土壤领域。虽然已有较多研究将微生物考虑到植物-土壤 C:N:P 的研究中,但是关于降水量改变下荒漠草原植物、微生物、土壤 C:N:P 的系统研究还非常缺乏。将植物、微生物和土壤作为一个完整的系统,探讨 C:N:P 在整个系统中的变化格局和相互作用,有助于更好地揭示荒漠草原各组分间元素的传递规律和调节机制^[15]。因此,本文以宁夏荒漠草原为研究对象,研究植物、微生物和土壤 C、N、P 化学计量特征对降水量变化的响应,分析土壤 C:N:P 对植物生长、养分利用和微生物量积累的指示意义,研究结果可为深入理解全球变化背景下荒漠草原的反应和适应提供科学数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样地设在宁夏盐池县柳杨堡乡杨寨子村围栏草地内。该草地自 1998 年开始围封,地理位置为 37.80°N,107.45°E,海拔为 1367 m。属于毛乌素沙地西南边缘,为黄土高原向鄂尔多斯台地过渡地带。年均气温为 7.7℃,一月和七月平均气温分别为-8.9℃和 22.5℃。年均降水量和蒸发量分别为 289.4 mm 和 2131.8 mm,且超过全年降水的 75%集中在 4—9 月。主要土壤类型为灰钙土。主要土壤质地为沙壤土。试验区植物群落结构简单,多为连续片状分布,且具有年际变化大的特征。植被组成以草本为主,如牛枝子(*Lespedeza potaninill*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、中亚白草(*Pennisetum centrasiaticum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、针茅(*Stipa capillata*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)和苦豆子(*Sophora alopecuroides*)等。

1.2 试验设计

2014 年 1 月初开始,在围栏草地内选择保持较好、地势平坦、植被均匀有代表性的地段,开始实施降雨量变化的野外模拟试验。试验设计以近几十年来我国西北地区西部降水量增加而东部减少的趋势为主要依据,同时兼顾了野外试验的可操作性。降雨处理时间考虑了研究区域降水季节分布特征和植物生长规律。降雨量和降雨频度参考了国内同类研究的处理方法。试验包括 5 个处理:年降水量减少 50% (减雨 145 mm, W1)、年降水量减少 30% (减雨 87 mm, W2)、自然降水(对照, W3)、年降水量增加 30% (增雨 87 mm, W4)和年降水量增加 50% (增雨 145 mm, W5),每个处理 5 次重复。小区面积为 8 m×8 m,各小区之间设置 2 m 宽的缓冲带。降雨量减少的处理采用防雨棚遮雨,晴天时敞开保持通风。试验期间采用雨量器收集降雨量,记录每日降雨量、统计生长季总降雨量。依据每次的降雨情况,确定具体的遮雨频率。其中, W1 处理于 2014—2015 年生长季平均每三次降雨中遮雨两次, W2 处理平均每五次降雨中遮雨两次。2014 和 2015 年 W1 处理实际遮雨 149.4 mm 和 153.6 mm, W2 处理实际遮雨 90.4 mm 和 92.6 mm。增雨处理采用流量控制的人工喷灌装置实现:将需要补给的降雨量换算成喷水量,于每年的 5—8 月每周喷水一次。控雨前对试验地土壤进行了本底调查,其 0—20 cm 有机 C、全 N、全 P、碱解 N、速效 P、有效 K 和 pH 分别为 4.45 g/kg、0.39 g/kg、0.39 g/kg、23.92 mg/kg、2.03 mg/kg、72.92 mg/kg 和 8.27。

1.3 样品收集和测定

于 2015 年 8 月下旬在每个小区内选取 1 个 1 m×2 m 的样方进行植被群落调查。物种按牛枝子、草木樨状黄芪、猪毛蒿、苦豆子、白草和其它物种分开,齐平地面剪下地上部分,分装入纸袋带回实验室。针对每个物种选取其健康绿叶,同一个小区同一个物种混合作为一个样品。群落水平的地上生物量为所有物种地上生物量之和。于 2015 年 10 月中旬至下旬,在每个小区内收集每个物种的枯叶。绿叶和枯叶烘干(65℃, 48 h)、粉碎和过筛后测定其全 C、全 N 和全 P。于 2015 年 4 月上旬和 2015 年 8 月下旬,采用直径为 5 cm 的土钻收集 0—20 cm 土壤,每个小区取三钻,混匀过 2 mm 筛后分为两部分:一部分 4℃保存,用于 pH、NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、

速效 P 和微生物量的测定;另一部分风干后用于土壤有机 C、全 N 和全 P 的测定。

植物全 C、全 N 和全 P 分别采用重铬酸钾容量法-外加热法、凯氏定 N 法和钼锑抗比色法。土壤有机 C 和全 N 测定方法同植物,全 P 采用 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 法, pH 采用酸度计法, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^+\text{-N}$ 采用间断流动分析仪,速效 P 采用 NaHCO_3 法^[16]。土壤微生物量 C 和 N 采用改进的氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提法测定:取 10 g 新鲜土样 2 份,一份进行氯仿熏蒸,一份不进行熏蒸。熏蒸与未熏蒸的土壤样品用 K_2SO_4 溶液 (0.5 mol/L) 振荡浸提 30 min,浸提液用中速定量滤纸过滤,并通过 0.45 μm 微孔滤膜,用总有机碳分析仪测定 C 和 N。

1.4 数据分析

图的绘制在 Sigmaplot 12.5 中完成,数据的显著性分析由 SPSS13.0 完成。数据分析前,采用 K-S test 进行正态分布检验。所有数据均符合正态分布,因此采用 One-Way ANOVA 进行单因素方差分析,采用最小显著性差异法 (LSD) 进行多重比较,采用 Pearson 法进行指标间的相关性分析。图表中数据为平均值 $\pm$ 标准误 ($n=5$)。

2 结果与分析

2.1 控雨对植物 C、N、P 化学计量特征的影响

连续两年控雨改变了绿叶 C、N、P 化学计量特征,且其影响随物种不同而异(图 1):与对照相比(W3),控雨对几个物种 C 浓度的影响较小;控雨对草木樨状黄芪、苦豆子和白草 N 和 P 浓度无显著的影响,但减雨 50%提高了牛枝子 N 和 P 浓度以及猪毛蒿 P 浓度、增雨(30%和 50%)显著降低了猪毛蒿 N 浓度;控雨对牛枝子、草木樨状黄芪和白草 C:N 无显著的影响,但增雨提高了猪毛蒿 C:N、增雨 30%提高了苦豆子 C:N;除苦豆子外,控雨对几个物种 C:P 的影响不显著;控雨对牛枝子、草木樨状黄芪和苦豆子 N:P 无明显的影响,但增雨降低了猪毛蒿 N:P、增雨 30%降低了白草 N:P。

连续两年控雨对枯叶 C、N、P 化学计量特征的影响较小(图 2):与对照相比,控雨对牛枝子、猪毛蒿和苦豆子 C 浓度无显著的影响,但减雨 30%和增雨 50%降低了白草 C 浓度;控雨对几个物种 N 浓度、P 浓度、C:P 和 N:P 的影响也不明显,但增雨 50%提高了牛枝子 C:P;控雨对牛枝子 C:N 影响较小,但增雨提高了猪毛蒿 C:N、增雨 50%提高了苦豆子 C:N、减雨 30%降低了白草 C:N。

2.2 控雨对微生物量 C、N 化学计量特征的影响

与对照相比,连续两年减雨(30%和 50%)显著降低了微生物量 C(表 1)。相比之下,增雨 30%显著提高了微生物量 C,但增雨 50%使微生物量 C 降低了 13.62%;总体而言,微生物量 N 随降雨量增加而增加,但减雨和增雨处理对其影响均不显著($P>0.05$)。受微生物量 C 和 N 变化特点的影响,微生物量 C:N 在 W4 处理下表现出最大值,过高或过低降雨量均大幅度降低了 C:N。

表 1 控雨对微生物量 C、N 化学计量特征的影响

Table 1 Effect of precipitation treatment on microbial biomass C:N stoichiometry

微生物指标 Microbe indices/(mg/kg)	W1	W2	W3	W4	W5
微生物量 C Microbial biomass C	96.83 $\pm$ 8.22b	127.56 $\pm$ 13.72bd	174.13 $\pm$ 15.77a	242.75 $\pm$ 12.29c	150.42 $\pm$ 6.21ad
微生物量 N Microbial biomass N	6.378 $\pm$ 1.15a	10.06 $\pm$ 3.56ab	10.37 $\pm$ 2.39ab	11.91 $\pm$ 2.55b	12.22 $\pm$ 3.55b
微生物量 C:N Microbial biomass C:N	15.94 $\pm$ 4.18a	16.30 $\pm$ 8.85a	19.03 $\pm$ 7.09ab	23.34 $\pm$ 8.18b	15.74 $\pm$ 7.56a

W1:减雨 50%, 50% reduction in precipitation; W2:减雨 30%, 30% reduction in precipitation; W3:自然降雨, natural precipitation; W4:增雨 30%, 30% increase in precipitation; W5:增雨 50%, 50% increase in precipitation;小写字母代表降雨处理间指标的差异显著性,字母不同表示差异显著($P<0.05$)

2.3 控雨对土壤 C、N、P 化学计量特征的影响

连续两年控雨对土壤 C、N、P 化学计量特征影响较小(图 3):与对照相比较,除了增雨 30%显著提高了土壤 C:N 外,控雨处理对其它土壤指标的影响未达到显著水平。平均土壤有机 C、全 N、全 P、C:N、C:P 和 N:P 分别为 3.53 g/kg、0.45 g/kg、0.36 g/kg、7.94、10.03 和 1.26。

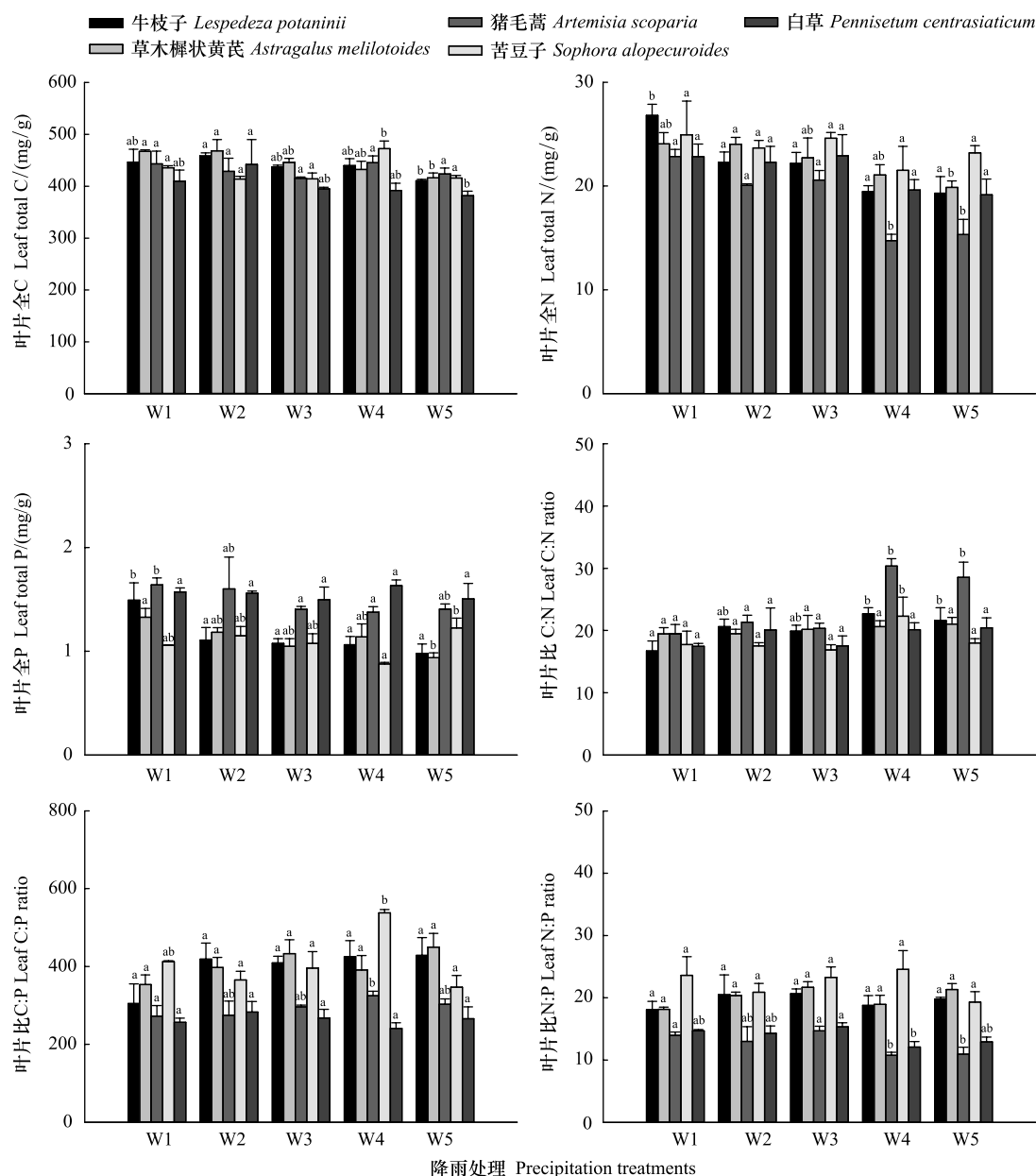


图1 控雨对5个物种绿叶 C、N、P 化学计量特征的影响

Fig.1 Effect of precipitation treatment on C :N :P stoichiometry in green leaves of the five species

小写字母代表降雨处理间每个物种指标的差异显著性,字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$); W1: 减雨 50%, W2: 减雨 30%, W3: 自然降雨, W4: 增雨 30%, W5: 增雨 50%

2.4 控雨对土壤含水量、pH、温度、无机 N 和速效 P 的影响

连续两年控雨显著改变了土壤含水量,但对 pH 和温度影响不明显(表 2)。与对照相比较,减雨和增雨 30%对土壤无机 N 和速效 P 无明显影响,增雨 50%显著减低了土壤无机 N 和速效 P。平均土壤含水量、pH、温度、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效 P 分别为 7.56%、8.58、29.81℃、2.76 mg/kg、2.72 mg/kg 和 2.51 mg/kg。

2.5 土壤 C、N、P 化学计量特征与植物和微生物指标的相关性

如表 3 和表 4 所示,几个物种种群生物量与土壤 C :N 和含水量正相关,而与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效 P 负相关,但白草种群生物量与土壤 C :N、苦豆子种群生物量与土壤速效 N 和速效 P 无显著相关性;几个物种绿叶 N 和 P 浓度与土壤 C :N :P 化学计量特征相关性较弱,仅猪毛蒿绿叶 N 浓度与土壤 C 含量以及 C :N 负相

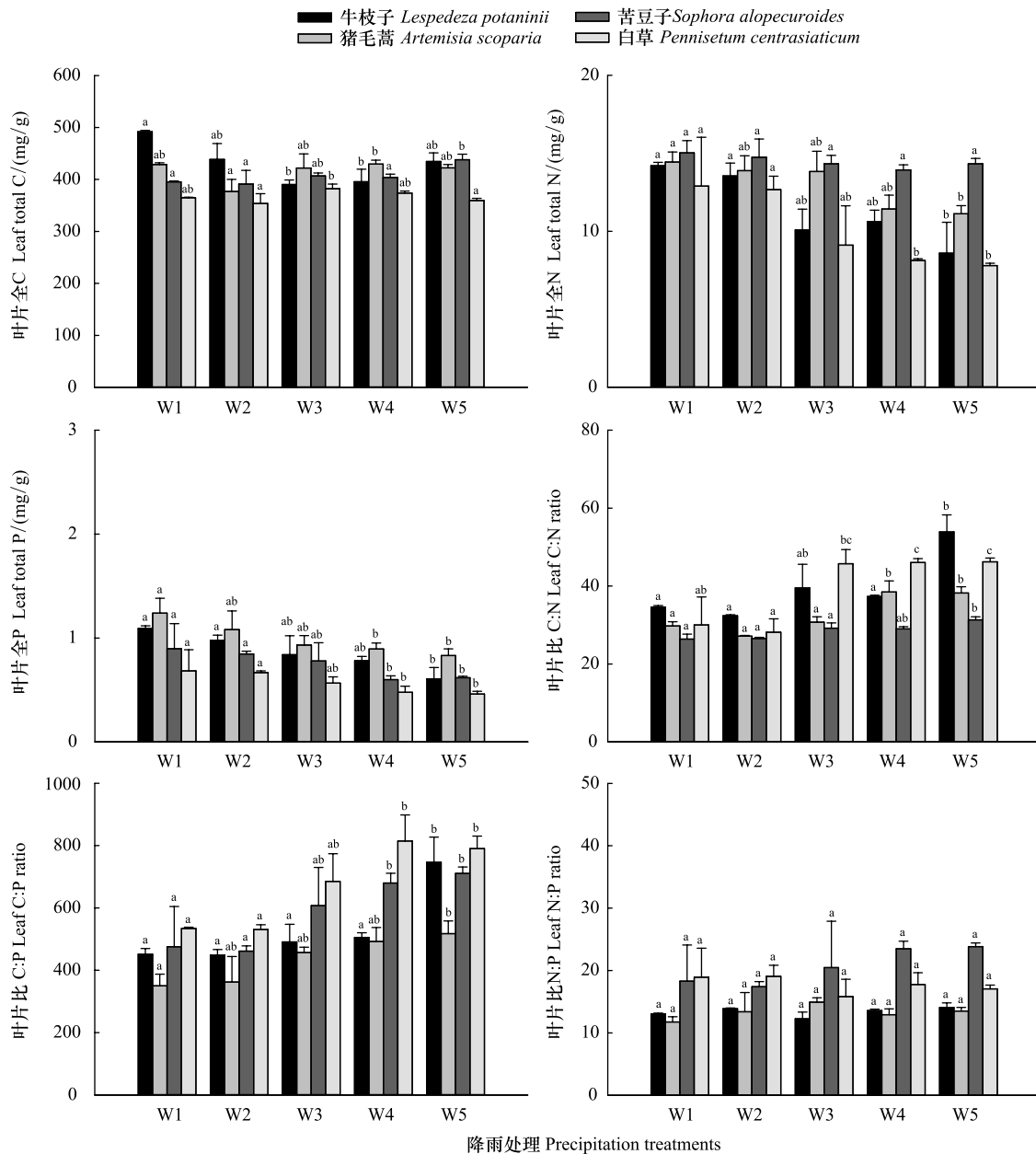


图2 控雨对4个物种枯叶C、N、P化学计量特征的影响

Fig.2 Effect of precipitation treatment on C:N:P stoichiometry in senescent leaves of the four species

小写字母代表降雨处理间每个物种指标的差异显著性,字母不同表示差异显著($P < 0.05$)

关、白草绿叶P浓度与土壤C:N正相关。相比较之下,几个物种绿叶N和P浓度与土壤含水量具有较强的相关性;几个物种枯叶N和P浓度不仅与土壤C:N:P化学计量特征相关性较弱,而且与土壤含水量也不存在一致的相关性,仅猪毛蒿枯叶P浓度和白草枯叶N、P浓度以及土壤含水量负相关;微生物量C、N化学计量特征除了与土壤全P和速效P存在一定程度的相关性外,与其他指标不存在显著的相关性。

3 讨论

3.1 降雨量改变对植物C、N、P化学计量特征的影响

植物绿叶养分浓度是反映植物保持养分策略的重要参数。当土壤比较贫瘠时,较低的绿叶养分浓度有助于延长养分在植物体内的滞留时间,从而降低植物对土壤养分的依赖性,因此是植物适应贫瘠生境的有效策

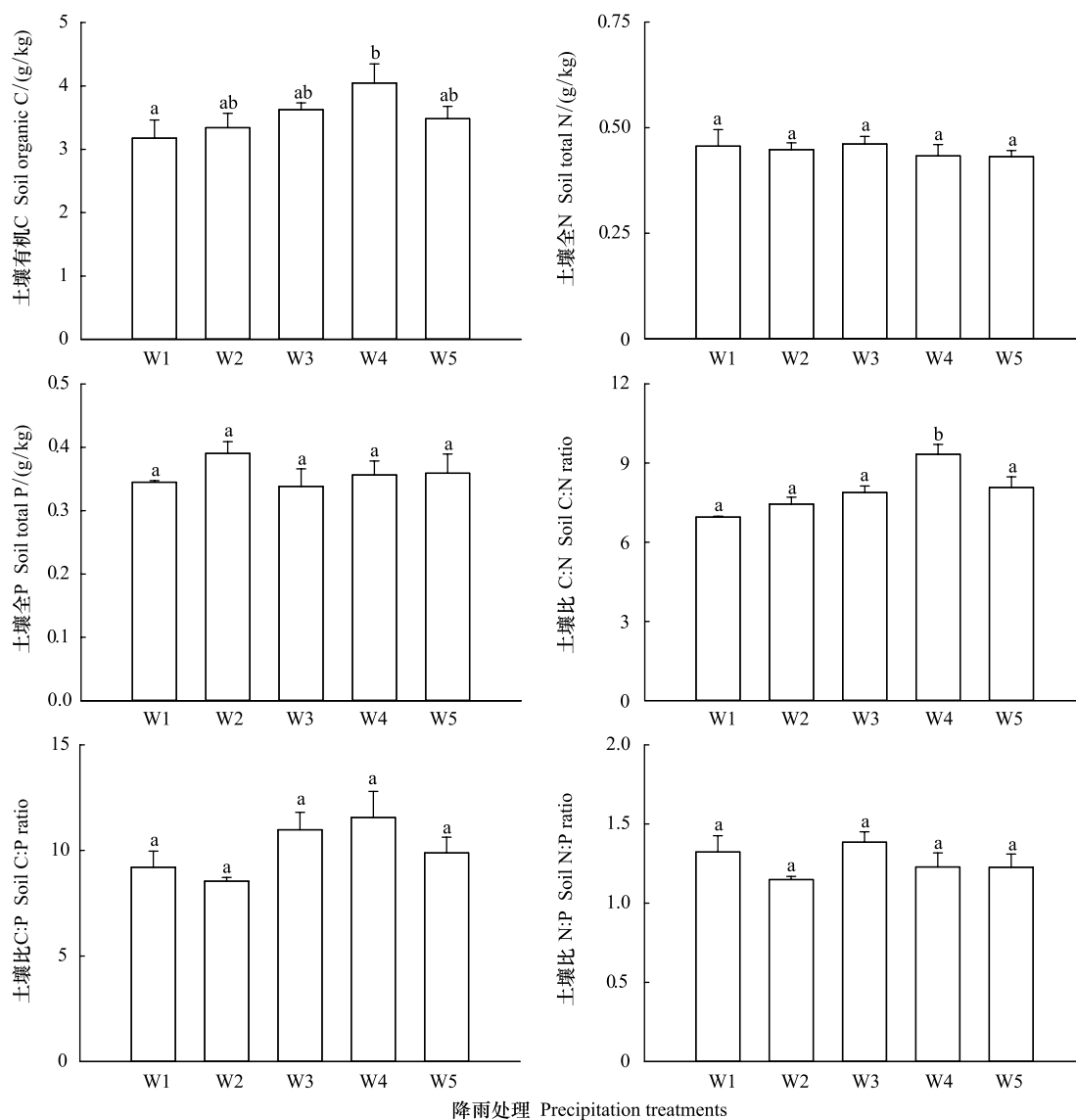


图3 控雨对土壤 C、N、P 化学计量特征的影响

Fig.3 Effect of precipitation treatment on soil C:N:P stoichiometry

小写字母代表降雨处理间指标的差异显著性,字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)

略。本研究中,减雨 50%显著提高了牛枝子绿叶 N 和 P 以及猪毛蒿绿叶 P 摄取能力,与以往研究结果一致^[17-18];增雨(30%和 50%)显著降低了猪毛蒿绿叶 N 浓度,意味着随着降雨对植物生长水分限制的缓解,猪毛蒿不再需要分配给绿叶大量的 N 以提高水分利用效率。植物枯叶养分浓度表征了植物从枯落叶片中回收养分的能力,较低的枯叶养分浓度意味着叶片养分回收较高。大尺度数据分析表明,沿降水梯度植物枯叶 N 浓度呈增加趋势、枯叶 P 浓度则呈降低趋势^[19]。但赵广帅等发现沿降水梯度羌塘高原紫花针茅(*Stipa Purpurea*)枯叶 N 浓度并没有表现出明显的变化趋势^[20]。本研究中,减雨对几个物种枯叶 N 和 P 回收能力影响不明显,但增雨一定程度上提高了牛枝子、苦豆子和白草枯叶 N 和 P 回收度(图 2)。综合来看,控雨条件下牛枝子自我调节养分利用策略的能力较强。因此,从养分保持策略角度考虑,减雨时较高的养分摄取和增雨时较高的养分回收能力,可能决定了牛枝子在群落中的优势种位置。

植物叶片 C:N:P 在一定程度上可指示所在生态系统的 C 积累动态和 N、P 养分限制格局^[21]。叶片 C:N 和 C:P 代表着植物吸收营养元素时所能同化 C 的能力,反映了植物对 N 和 P 的利用效率。叶片 N:P 是决定

表 2 控雨对土壤含水量、pH、温度、无机 N 和速效 P 的影响

Table 2 Effects of precipitation treatment on soil water content, pH, temperature, inorganic N, and available P

土壤指标 Soil indices	W1	W2	W3	W4	W5
土壤含水量 Soil water content/%	4.15±0.33b	6.87±1.14ab	7.76±0.767a	9.15±0.42ac	9.85±0.74c
土壤 pH Soil pH	8.47±0.03a	8.48±0.01a	8.48±0.02a	8.69±0.04a	8.77±0.07a
土壤温度 Soil temperature/(℃)	29.50±0.70a	29.43±0.90a	29.96±0.47a	29.94±0.49a	30.24±0.47a
土壤 NH ₄ ⁺ -N Soil NH ₄ ⁺ -N/(mg/kg)	3.10±0.07a	3.13±0.06a	3.03±0.02a	3.22±0.07a	1.33±0.13b
土壤 NO ₃ ⁻ -N Soil NO ₃ ⁻ -N/(mg/kg)	3.30±0.02a	3.37±0.08a	3.19±0.04a	3.16±0.23a	0.59±0.02b
土壤速效 P Soil available P/(mg/kg)	3.00±0.30ab	3.27±0.09a	3.06±0.10a	2.23±0.45b	1.02±0.04c

小写字母代表降雨处理间指标的差异显著性,字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 土壤 C、N、P 化学计量特征与植物和微生物指标的相关性

Table 3 Correlations between C:N:P stoichiometry in soils and indices in both plants and microbes, respectively

物种 Species	指标 Indices	土壤有机 C Soil organic C/ (g/kg)	土壤全 N Soil total N/ (g/kg)	土壤全 P Soil total P/ (g/kg)	土壤 C:N Soil C:N	土壤 C:P Soil C:P	土壤 N:P Soil N:P
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	生物量/(g/m ²)	ns	ns	ns	0.494 *	ns	ns
	绿叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
草木樨状黄芪 <i>A. melilotoides</i>	生物量/(g/m ²)	ns	ns	ns	0.462 *	ns	ns
	绿叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
猪毛蒿 <i>A. scoparia</i>	生物量/(g/m ²)	ns	ns	ns	0.458 *	ns	ns
	绿叶 N/(mg/g)	-0.483 *	ns	ns	-0.630 *	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	-0.518 *	ns	ns
白草 <i>P. centrasiatum</i>	生物量/(g/m ²)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	绿叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	0.507 *	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
苦豆子 <i>S. alopecuroides</i>	生物量/(g/m ²)	ns	ns	ns	0.613 *	0.625 *	ns
	绿叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	0.597 *	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
微生物 Microbe	微生物量 C/(mg/kg)	0.509 *	ns	ns	0.736 **	0.590 **	ns
	微生物量 N/(mg/kg)	ns	ns	-0.485 *	ns	ns	ns
	微生物量 C:N	ns	ns	ns	ns	ns	ns

* 和 ** 分别代表显著性水平小于 0.05 和 0.001; ns 代表显著性水平大于 0.05

群落结构和功能的关键性指标,并且可以作为对生产力起限制性作用的 N 和 P 的指示剂。本研究中,增雨一定程度上提高了几个物种绿叶 C:N 和 C:P,尤其是猪毛蒿和苦豆子,表明随着降雨量增加物种 N 和 P 利用效率增加^[22];相比之下,减雨对几个物种绿叶 C:N 和 C:P 的影响较小,反映了物种对短期干旱胁迫的生理生态适应性。尽管连续两年控雨对物种枯叶 C:N:P 的影响较小,但受枯叶 N 和 P 浓度变化趋势的影响,C:N 和 C:P 亦呈现出随降雨量增加而逐渐增加的响应特点,尤其是牛枝子、猪毛蒿和苦豆子。由于枯叶 C:N 和 C:P 决定着养分从枯叶中释放的速率,因而以上结果意味着过多降雨降低了物种枯叶分解质量^[23]。此外,本研究发现增雨降低了猪毛蒿绿叶 N:P、增雨 30%降低了白草绿叶 N:P,意味着增雨可能会加剧两个物种 N 受限

性,与 Lü 等研究结果不同^[24]。综合几个物种叶片 C:N:P 的变化特点,以上结果不仅反映了荒漠草原物种对 N 和 P 协调吸收的特点,而且也意味着荒漠草原物种对短期减雨具有一定的适应性,但其绿叶 C、N、P 计量平衡关系易受到增雨的影响。

表 4 土壤含水量、无机 N 及速效 P 与植物和微生物指标的相关性

Table 4 Correlations between water content, inorganic N, and available P in soils and indices in both plants and microbes, respectively

物种 Species	指标 Indices	土壤含水量 Soil water content/%	土壤 NH ₄ ⁺ -N Soil NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	土壤 NO ₃ ⁻ -N Soil NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)	土壤速效 P Soil available P/ (mg/kg)
牛枝子	生物量/(g/m ²)	0.640 **	-0.650 **	-0.690 **	-0.716 **
<i>L. potaninii</i>	绿叶 N/(mg/g)	-0.721 *	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
草木樨状黄芪	生物量/(g/m ²)	0.605 **	-0.636 **	-0.665 **	-0.763 **
<i>A. melilotoides</i>	绿叶 N/(mg/g)	-0.581 *	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	-0.505 *	ns	ns	ns
猪毛蒿	生物量/(g/m ²)	0.538 *	-0.500 *	-0.505 *	-0.568 **
<i>A. scoparia</i>	绿叶 N/(mg/g)	-0.633 **	ns	ns	0.583 *
	绿叶 P/(mg/g)	-0.588 **	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	-0.544 **	ns	ns	ns
白草	生物量/(g/m ²)	0.520 *	ns	-0.463 *	-0.583 **
<i>P. centasiaticum</i>	绿叶 N/(mg/g)	-0.476 *	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	-0.734 *	ns	ns	0.634 *
	枯叶 P/(mg/g)	-0.762 **	ns	ns	0.735 **
苦豆子	生物量/(g/m ²)	0.694 **	ns	ns	ns
<i>S. alopecuroides</i>	绿叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	绿叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 N/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
	枯叶 P/(mg/g)	ns	ns	ns	ns
微生物	微生物量 C/(mg/kg)	ns	ns	ns	ns
Microbe	微生物量 N/(mg/kg)	ns	ns	ns	ns
	微生物量 C:N	ns	ns	ns	ns

* 和 ** 分别代表显著性水平小于 0.05 和 0.001; ns 代表显著性水平大于 0.05

3.2 降雨量改变对微生物量 C、N 化学计量特征的影响

微生物量是土壤有机质的活性组成成分,其大小反映了微生物对土壤养分同化和矿化的能力。降水是影响微生物生存和活性的重要因素,但其影响较为复杂,有关研究结论存在很大的不确定性。通常认为,微生物量 C 和 N 与土壤水分正相关。本研究中,随降雨量增加微生物量 C 和 N 亦呈增加趋势,但增雨 50%使微生物量 C 较正常降雨处理降低了 13.62%。这可能是因为极端干旱时微生物和植物存在 C 和 N 竞争,且极端干旱严重抑制了微生物活性,从而导致微生物量 C 和 N 降低^[25-26]。相比之下,增雨不仅缓解了土壤水分限制,而且提高了土壤 N 矿化速率和 N 有效性,从而刺激了微生物生长繁殖、促进了微生物量 C 和 N 积累,与以往研究结果类似^[13,27]。然而,过高降雨量易导致速效养分淋溶损失增加、微生物呼吸受阻等,进而不利于微生物量 C 积累(表 1)。受微生物量 C 和 N 变化特点的影响,过多减雨和增雨使微生物量 C:N 呈较大幅度降低,与 Chen 等针对我国西藏高寒草原 173 个采样点的综合数据结果相似^[28]。微生物量 C:N 不仅决定着凋落物分解过程中 N 释放与否,而且影响着土壤 C:N。因此,连续两年控雨下微生物量 C:N 的变化势必会对土壤 N

供应和植物 N 需求间的动态平衡产生重要影响。

3.3 降雨量改变对土壤 C、N、P 化学计量特征的影响

本研究中,围栏草地自 1998 年围封,自然降雨下其土壤有机 C、全 N 和全 P 分别为 3.63 g/kg、0.46 g/kg 和 0.34 g/kg,略高于其它类似生态系统的报道值。Li 等调查发现我国科尔沁沙地土壤有机 C、全 N 和全 P 分别为 3.13 g/kg, 0.26 g/kg 和 0.14 g/kg^[29]。Wen 等研究了一个位于我国西北部围封了 4 年的荒漠草原,发现其土壤有机 C 和全 N 的变化范围分别为 1.62—2.01 g/kg 和 0.22—0.26 g/kg^[30]。以上结果证实长期围封有利于减少土壤有机 C 和养分损失^[31],从而使土壤有机 C 和养分维持在一个相对较高的水平。然而与全国乃至全球的平均值相比^[32-33],试验样地有机 C 和养分水平依然很低,从而限制了研究区域植物生长和微生物繁殖。由于土壤是一个相对稳定的土壤 C 和养分库,能在短期环境变化下保持相对的弹性,因而连续两年控雨对土壤 C:N:P 的影响较小(图 3),但增雨 30%显著提高了土壤有机 C 和 C:N,这可能是因为适量增雨促进了微生物活性^[23],从而加速了凋落物分解和土壤有机 C 积累。与对照相比较,减雨对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效 P 的影响不明显,但增雨 50%显著降低了 N 和 P 有效性(表 2)。这一方面可能是由于增雨提高了土壤水分有效性,从而促进了植物生长以及对土壤养分的消耗。另一方面,试验区土壤为沙壤土,具有保水保肥性能差的特点。连续两年增雨下试验地土壤养分的淋溶损失增加,进而导致无机 N 和速效 P 含量降低。

3.4 土壤 C、N、P 化学计量特征对植物和微生物生长的指示意义

基于中国土壤 C:N:P 数据的综合分析结果,研究人员认为表层土壤 C:N:P 可以很好地指示土壤养分供给状况^[33]。因此,土壤 C:N:P 可能与植物生长、养分策略和微生物量积累具有一定的关联。本研究中,除土壤 C:N 与几个物种生物量存在较为一致的正相关外,其它土壤 C:N:P 指标与植物生物量、养分摄取以及养分回收的相关性较弱(表 3 和表 4)。尽管增雨 50%显著降低了土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效 P,但对土壤全 N、全 P、C:P 和 N:P 并无明显的改变。因而,短期控雨条件下相对稳定的土壤 C、N、P 化学计量关系并不能很好地指示植物的养分受限状况。相比之下,土壤含水量分别与五个物种生物量、多数物种绿叶 N 和 P 摄取以及个别物种枯叶 N 和 P 回收显著相关,表明控雨时土壤含水量是调控植物生长和养分利用的主要因素。与植物略有不同,微生物量 C 和 N 与土壤 C:N:P 存在一定程度的相关性,而与土壤含水量不存在显著的关联。这一方面反映了微生物对土壤养分环境较高的依赖性,另一方面则证实了微生物量积累与土壤水分之间的关系并非单纯的直线相关。总而言之,随着土壤水分有效性增加,荒漠草原植物群落中物种数增加、微生物活性增强,植物和微生物间对养分的竞争随之加剧,进而可能使植物-微生物-土壤之间的养分关联性变得更为复杂。

4 结论

综合以上分析,本研究结果表明减雨对植物叶片 C:N:P 影响较小,但增雨改变了植物叶片元素化学计量平衡,且其影响呈现出一定程度的物种差异性。减雨时提高叶片养分摄取、增雨时增强叶片养分回收,可能解释了牛枝子对降雨量变化的弹性适应能力。连续两年控雨对土壤 C:N:P 影响较小,但增雨提高了土壤水分有效性,因而促进了植物生长和微生物量积累、加剧了植物对土壤无机 N 和速效 P 的消耗、提高了速效养分的淋溶风险,导致无机 N 和速效 P 含量降低。试验期内,相对稳定的土壤 C:N:P 不能很好地指示植物生长和微生物量积累的养分受限状况。由于本研究仅是控雨两年后的试验观测结果,而短期控雨效应易受到年际气候变化的影响,因此需要通过长期的定位观测,从较长时间尺度上深入揭示降水量变化对植物-微生物-土壤系统 C、N、P 化学计量关系的影响机理,并系统分析土壤 C、N、P 化学计量平衡关系与物种生长发育间的内在联系。

参考文献(References):

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, New York; Cambridge University Press, 2013.

- [2] IPCC. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Working Group I Contribution of to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [3] 任国玉, 柳艳菊, 孙秀宝, 张莉, 任玉玉, 徐影, 张华, 战云健, 王涛, 郭艳君, 陈峪, 唐国利, 郭军. 中国大陆降水时空变异规律——Ⅲ. 趋势变化原因. 水科学进展, 2016, 27(3): 327-348.
- [4] 高继卿, 杨晓光, 董朝阳, 李克南. 气候变化背景下中国北方干湿区降水资源变化特征分析. 农业工程学报, 2015, 31(12): 99-110.
- [5] 黄小燕, 李耀辉, 冯建英, 王劲松, 王芝兰, 王圣杰, 张宇. 中国西北地区降水量及极端干旱气候变化特征. 生态学报, 2015, 35(5): 1359-1370.
- [6] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [7] Cernusak L A, Aranda J, Marshall J D, Winter K. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. New Phytologist, 2007, 173(2): 294-305.
- [8] Ren H Y, Xu Z W, Huang J H, Clark C, Chen S P, Han X G. Nitrogen and water addition reduce leaf longevity of steppe species. Annals of Botany, 2011, 107(1): 145-155.
- [9] McCulley R L, Burke I C, Lauenroth W K. Conservation of nitrogen increases with precipitation across a major grassland gradient in the central great plains of North America. Oecologia, 2009, 159(3): 571-581.
- [10] Huang J Y, Yu H L, Li L H, Yuan Z Y, Bartels S. Water supply changes N and P conservation in a perennial grass *Leymus chinensis*. Journal of Integrative Plant Biology, 2009, 51(11): 1050-1056.
- [11] Jia J Q, Dong Y S, Qi Y C, Peng Q, Liu X C, Sun L J, Guo S F, He Y L, Cao C C, Yan Z Q. Effects of water and nitrogen addition on vegetation carbon pools in a semi-arid temperate steppe. Journal of Forestry Research, 2016, 27(3): 621-629.
- [12] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 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. 植物生态学报, 2011, 35(6): 587-595.
- [13] Xu Z Z, Hou Y H, Zhang L H, Liu T, Zhou G S. Ecosystem responses to warming and watering in typical and desert steppes. Scientific Reports, 2016, 6: 34801.
- [14] 管海英, 王权, 赵鑫, 靳佳, 张思楠. 两种典型荒漠植被区土壤微生物量碳的季节变化及影响因素分析. 干旱区地理, 2015, 38(1): 67-75.
- [15] 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.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] 丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 李魁, 刘国华. 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. 生态学报, 2012, 32(11): 3467-3476.
- [18] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. 植物生态学报, 2016, 40(8): 760-774.
- [19] Yuan Z Y, Chen H Y H. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(5): 532-542.
- [20] 赵广帅, 熊定鹏, 石培礼, 冯云飞, 武建双, 张宪洲, 曾朝旭. 羌塘高原降水梯度带紫花针茅叶片氮回收特征及影响因素. 生态学报, 2016, 36(11): 3419-3428.
- [21] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. New Phytologist, 2010, 186(3): 593-608.
- [22] Li Z, Bai W M, Zhang L, Li L. Increased water supply promotes photosynthesis, C/N ratio, and plantamajoside accumulation in the medicinal plant *Plantago depressa* Willd. Photosynthetica, 2016, 54(4): 551-558.
- [23] 向元彬, 周世兴, 肖永翔, 胡庭兴, 涂利华, 黄从德, 高保丹. 模拟氮沉降和降雨对华西雨屏区常绿阔叶林凋落物分解的影响. 生态学报, 2017, 37(2): 455-463.
- [24] Lü X T, Kong D L, Pan Q M, Simmons M E, Han X G. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. Oecologia, 2012, 168(2): 301-310.
- [25] Khalili B, Ogunseitan O A, Goulden M L, Allison S D. Interactive effects of precipitation manipulation and nitrogen addition on soil properties in California grassland and shrubland. Applied Soil Ecology, 2016, 107: 144-153.
- [26] 康清, 张小静, 马晓林, 王文颖, 张萍, 王榛, 刘攀, 赵明德. 高寒沼泽湿地土壤碳氮沿水分梯度的分布特征. 兰州大学学报: 自然科学版, 2015, 51(5): 608-612.
- [27] 杨山, 李小彬, 王汝振, 蔡江平, 徐柱文, 张玉革, 李慧, 姜勇. 氨水添加对中国北方草原土壤细菌多样性和群落结构的影响. 应用生态学报, 2015, 26(3): 739-746.

- [28] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, Ding J Z, Li Fei, Yang G B, Kou D, Liu L, Fang K, Zhang B B, Wang J, Yang Y H. Linking microbial C:N:P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(12): 1416-1427.
- [29] Li Y L, Jing C, Mao W, Cui D, Wang X Y, Zhao X Y. N and P resorption in a pioneer shrub (*Artemisia halodendron*) inhabiting severely desertified lands of northern China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 174-185.
- [30] Wen H Y, Niu D C, Fu H, Kang J. Experimental investigation on soil carbon, nitrogen, and their components under grazing and livestock exclusion in steppe and desert steppe grasslands, northwestern China. *Environmental Earth Sciences*, 2013, 70(7): 3131-3141.
- [31] Wang Y, Wesche K. Vegetation and soil responses to livestock grazing in Central Asian grasslands: a review of Chinese literature. *Biodiversity and Conservation*, 2016, 25(12): 2401-2420.
- [32] 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.
- [33] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.