

DOI: 10.5846/stxb201808281845

邓健, 张丹, 张伟, 任成杰, 郝雯晖, 刘冲, 韩新辉, 杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. 生态学报, 2019, 39(15): - .

Deng J, Zhang D, Zhang W, Ren C J, Hao W H, Liu C, Han X H, Yang G H. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and homeostasis characteristics of leaves, soil, and microbial biomass of *Robinia pseudoacacia* forests in the Loess Hilly Region of China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): - .

黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征

邓 健¹, 张 丹¹, 张 伟², 任成杰², 郝雯晖¹, 刘 冲¹, 韩新辉^{2,*}, 杨改河²

¹ 延安大学生命科学学院, 延安 716000

² 西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100

摘要:明确植物和微生物在植被恢复过程中的内稳态特性,对反映生物随恢复环境变化的适应性和阐明生态系统养分循环规律有重要意义。以黄土丘陵区恢复 5 年、10 年、20 年、30 年和 45 年的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)人工林为研究对象,测定刺槐叶片、土壤和微生物生物量 C、N、P 含量及其化学计量学指标,重点揭示了叶片和微生物生物量养分在恢复过程中随土壤养分变化的稳态性特征。结果表明:(1)随着恢复年限的增加,土壤、叶片和微生物生物量 C、N、P 含量表现为增加趋势;(2)不同恢复年限叶片、土壤、微生物生物量 C:N 分别为 17.03—26.03、9.55—16.94、5.57—10.76、C:P 分别为 465.04—634.48、19.89—65.81 和 39.64—110.53、N:P 分别为 17.89—37.03、1.24—4.68 和 7.15—10.26,除叶片 C:N 随恢复年限增加而降低外,其他指标均表现为随恢复年限增加而增加或先增加后降低;刺槐林生长后期可能面临 P 限制;(3)叶片和微生物生物量 C、N、P 及其计量比大部分指标与土壤指标的关系能够被内稳态模型很好地模拟($P < 0.01$);其中叶片 N:P、微生物 C、N 对土壤养分变化较为敏感;其他指标比较稳定。研究表明植物和微生物在面对土壤养分变化时均会通过自我调节呈现内稳态性,说明刺槐在黄土丘陵区有较好的适应性;微生物对土壤养分的变化比植物更加敏感,其养分和计量比指标能较好地指示土壤恢复状况。

关键词:微生物;生态化学计量学;内稳态;植被恢复;刺槐

Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and homeostasis characteristics of leaves, soil, and microbial biomass of *Robinia pseudoacacia* forests in the Loess Hilly Region of China

DENG Jian¹, ZHANG Dan¹, ZHANG Wei², REN Chengjie², HAO Wenhui¹, LIU Chong¹, HAN Xinhui^{2,*}, YANG Gaihe²

¹ College of life sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China

² College of agronomy, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The homeostasis characteristics of plants and microbes during vegetation restoration are important indicators of the ability of organisms to adapt to environmental changes and also provide insights into ecosystem nutrient cycling. The aim of the present study was to investigate the C, N, and P contents and ecological stoichiometric ratios (leaves, soil, and soil microbial biomass) of five *Robinia pseudoacacia* forests in the Loess Hilly Region of China, selected based on their restoration ages (i.e., 5, 10, 20, 30, and 45 years). The homeostasis characteristics of leaves and soil microbial biomass

基金项目:陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2018JQ3041);陕西省教育厅科研计划项目(18JK0871);延安大学大学生创新创业训练计划项目(D2017091)

收稿日期:2018-08-28; 网络出版日期:2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanxinhui@nwsuaf.edu.cn

along with stand ages were emphatically revealed. Each of the forest included three replicate lands. Each replicate land included three sample plots ($20\text{ m} \times 20\text{ m}$), and soil samples were collected from five points in each plot by using a soil auger (4 cm diameter), before being homogenized and analyzed. Leaves samples were collected from 10 individual trees in each sample plot. Vegetation surveys included five randomly selected plots ($1\text{ m} \times 1\text{ m}$) at each site. The results showed that: (1) The C and N contents of the leaves, soil, and soil microbial biomass all increased with recovery duration ($P < 0.01$), and the P contents increased, although not significantly. (2) The C:N ratios of the leaves, soil, and microbial biomass were 17.03—26.03, 9.55—16.94, and 5.57—10.76, respectively, whereas the C:P ratios were 465.04—634.48, 19.89—65.81, and 39.64—110.53, and the N:P ratios were 17.89—37.03, 1.24—4.68, and 7.15—10.26, respectively. All stoichiometric characteristic ratios showed mostly increase trends with the increase of the recovery age, except for the leaf C:N was decreased ($P < 0.01$). (3) The relationships between C, N, and P contents and their ratios in the leaves and microbial biomass with corresponding soil parameters can be adequately simulated using an internal homeostasis model ($P < 0.01$). Only leaf N:P and microbe C and N contents were sensitive to changes in the soil nutrient contents. These results indicate that plants and microbes reach homeostasis by self-regulation, regardless of soil nutrient changes, thereby suggesting that *R. pseudoacacia* forests in the Loess Hilly Region are well adapted to environmental change. However, compared to plants, soil microbes were more sensitive to environmental changes, indicating that soil microbial biomass nutrient content can be used as an indicator of soil restoration status in *R. pseudoacacia* forests.

Key Words: microorganism; ecological chemometrics; internal homeostasis; vegetation restoration; *Robinia pseudoacacia*

C、N、P 是植物生长的必须元素,其循环和耦合关系对维持植物个体良好生长和生态系统可持续性具有重要意义^[1]。生态化学计量学为研究从个体到生态系统不同层次的能量平衡和多重化学元素平衡提供了新思路,并成为生物稳态性和养分元素限制研究的新方法^[2-4]。植物、微生物等生物体为了应对土壤养分限制等外界条件变化对自身生长的影响,通过对体内的化学元素浓度及不同化学元素间的计量比例进行调节,从而维持内部化学组成相对稳定,即内稳态调节^[5]。生物的内稳态性是生态化学计量学理论的基础和核心,能够综合反映物种对生存环境变化的适应性^[2]。阐明生态系统土壤—植物—微生物生态化学计量学特征及其内稳态性对于了解生态系统结构、功能和稳定性具有重要意义^[6]。

目前,国内外学者对陆地生态系统植物、土壤和微生物 C、N、P 生态化学计量学特征进行了大量研究,尤其是生态化学计量学在限制性养分元素判别方面的应用形成了“限制元素稳定性假说”^[7]、植物 N:P 养分限制理论等一系列成果^[8];土壤微生物生物量 C:N:P 计量比也被广泛用于指示植被恢复过程中土壤质量和养分平衡特征^[9]。然而,由于生物生存环境、养分供应状况、生长发育阶段等外界变化均会对植物和微生物养分元素计量比产生影响^[10-12],更多学者开始关注陆地生态系统生物体的内稳态调节。相关研究主要集中在草原植物内稳态特征、氮磷添加和盐胁迫等处理对特定植物内稳性的影响、土壤微生物内稳态性与土壤中 C、P 元素的关系等方面^[13-16]。这些研究对丰富生态化学计量学和内稳态调节理论有重要意义,但大多数研究主要关注某一组分(土壤、植物或者微生物)的生态化学计量学特征,将“植物—土壤—微生物”连续体作为系统研究内部 C、N、P 计量学和内稳态特征及其相互关系的研究还比较少。土壤为植物和微生物生长提供了基本环境和营养来源,而植物生长和微生物活动为土壤提供了养分来源和转换驱动力,而且随植被生长年限的变化,植物、微生物与土壤之间的养分循环关系也会发生改变^[17]。因此,运用生态化学计量学方法,将植物—土壤—微生物作为连续体,弄清生态系统植物和微生物元素计量比在植被生长过程中随土壤 C、N、P 含量及其化学计量比变化的稳态性特征,对于阐明森林生态系统元素循环和制约变化规律,丰富陆地生态系统生态化学计量学理论具有重要意义^[2]。

黄土高原地区是我国生态环境最为脆弱的地区之一,开展植被恢复是该区域减少水土流失、改善生态环境的重要手段^[18]。植被恢复在增加植被覆盖的同时也影响了该区域生态系统养分循环过程及其平衡特征,

如随着恢复年限增加土壤 C 库不断积累,但也可能导致植物受 N 或 P 元素限制等问题^[19]。由于不同的植被恢复方式和恢复阶段的生态系统养分平衡存在较大差异^[4,20],导致目前黄土高原典型人工林植物—土壤—微生物系统养分循环耦合关系及其稳定机制尚不明确。刺槐(*Robinia pseudoacacia*)是黄土高原地区主要的人工造林树种,不同阶段栽植的刺槐林发挥着巨大的水土保持、土壤改良等生态效益。因此,本研究选取黄土丘陵沟壑区栽植 5 年、10 年、20 年、30 年和 45 年的人工刺槐林为对象,在分析刺槐林叶片—土壤—微生物化学计量学特征的基础上,重点分析不同恢复年限叶片和微生物随土壤养分变化的内稳态特征,研究有助于更深入认识脆弱生境地区恢复植被系统养分循环规律和系统稳定性机制,为黄土高原植被恢复和经营管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市安塞区五里湾流域内(109°19′—109°22′ E,36°51′—36°52′ N),海拔 1010—1400 m。属于典型的黄土丘陵沟壑区,土壤为黄土母质发育形成的黄绵土,抗侵蚀能力差,水土流失严重;气候类型为暖温带半干旱气候,年平均降水量 535 mm,降水主要集中在 6—9 月,年平均气温 8.8℃,无霜期 159 d。该流域自 20 世纪 70 年代开始进行人工造林,形成了不同恢复年限的人工植被群落。主要的造林树种有刺槐、柠条(*Caragana korshinskii*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)等,主要草本植物有铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、草木犀(*Melilotus officinalis*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus* (Willd) Novopokr)、狗尾草(*Setaria viridis*)等。

1.2 试验设计和采样

试验于 2016 年 8 月中旬开展,试验选取立地条件相似、干扰程度较低、分别种植 5 年、10 年、20 年、30 年和 45 年的刺槐林(编号为 RP5、RP10、RP20、RP30 和 RP45,林龄通过当地林业部门造林记录和走访农户确定)进行研究(表 1),各年限刺槐林在造林前均为耕地,主要种植作物为谷子(*Setaria italica*)、糜子(*Panicum miliaceum*)等。每个年限刺槐林选择 3 块立地条件相近的重复样地,每个样地内设置大小为 20 m×20 m 的标准样方,每个样方内随机选择 5 个 1 m×1 m 的小样方调查草本植被。每个 20 m×20 m 的样方内用梅花采样法选取 5 个采样点,去除表面枯落物和植物残体后,用土钻(直径为 4 cm)采集距离树干 80 cm 以外的 0—

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of the sample lands					
样地 Sample land	RP05	RP10	RP20	RP30	RP45
坐标 Location	36°52'05"N	36°52'00"N	36°52'08"N	36°51'36"N	36°52'16"N
	109°20'41"E	109°21'38"E	109°21'06"E	109°21'06"E	109°20'54"E
海拔 Elevation /m	1239.12	1332.31	1245.2	1283.6	1121.34
坡度 Slope/(°)	35	37	30	35	28
坡向 Aspect/(°)	EN30	ES38	ES20	EN16	ES10
坡位 Slope position	上坡位	上坡位	上坡位	上坡位	上坡位
容重 Bulk density /(g/cm ³)	1.04	1.09	1.29	1.05	0.98
刺槐郁闭度 Canopy density/%	30	48	55	64	60
刺槐密度 Stand density/(株/hm ²)	1660	1540	1535	1350	1240
林下草本盖度 Herb Cover Degree/%	56.07	46.83	59.13	83.87	73.40
物种丰富度 Species richness index	18	13	24	21	23
林下主要植物 Mainly vegetation type	狗尾草	草地老鹳草	铁杆蒿	铁杆蒿	铁杆蒿
	<i>Setaria viridis</i> 、	<i>Geranium pratense</i> 、	<i>Artemisia gmelinii</i> 、	铁杆蒿	<i>Artemisia gmelinii</i> 、
	长芒草	翻白委陵草	达乌里胡枝子	<i>Artemisia gmelinii</i>	悬钩子
	<i>Stipa bungeana</i>	<i>Potentilla discolor</i>	<i>Lespedeza davurica</i>		<i>Rubus corchorifolius</i>

RP, 刺槐, *Robinia pseudoacacia*; 数字表示林龄 Figure indicates the stand age; EN, 东偏北, East to north; ES, 东偏南, East to south

10 cm 土壤。将同一样方内 5 个样点的土样混匀后分成两份,一份过 2 mm 土筛后在 4°C 冷藏保存用于测定微生物生物量养分;一份在阴凉处风干保存用于测定土壤养分。每个 20 m×20 m 的样方内随机选择 10 株刺槐作为采样树,分别在四个方向的树冠不同部位采集叶片,将同一样方内的叶片混合后用四分法取部分装入牛皮纸袋,带回实验室用水洗去灰尘,表面风干后置 60°C 烘干,用粉碎机粉碎后测定叶片养分。

1.3 样品分析

土壤和植物叶片有机碳含量均采用重铬酸钾—外加热容量法测定;土壤和植物叶片全氮分别采用浓硫酸—高氯酸和浓硫酸—H₂O₂ 消煮后用全自动凯氏定氮仪(KDY—9830)测定,全磷经上述消煮后用钼酸铵比色法测定;采样时用环刀法测定土壤容重^[21]。土壤微生物生物量 C 采用氯仿熏蒸—K₂SO₄ 溶液浸提后用总有机碳分析仪(TOC,日本岛津)测定,微生物量 N 采用氯仿熏蒸—K₂SO₄ 溶液浸提后用全自动凯氏定氮仪测定;微生物生物量 P 采用氯仿熏蒸—NaHCO₃ 溶液浸提后用钼锑抗显色法测定^[22-23]。

1.4 数据处理和统计分析

内稳态指数(Homeostasis index, H)采用如下公式进行计算^[5]:

$$\lg(y) = \lg(c) + \frac{\lg(x)}{H}$$

式中, H 为内稳态指数,因变量 y 为叶片或微生物生物量 C、N、P 含量或计量比,自变量 x 为对应的土壤 C、N、P 含量或计量比, c 为积分常数。按照 Persson 等的分类,当方程拟合显著时,将 $H>4$ 、 $2<H<4$ 、 $1.33<H<2$ 、 $H<1.33$ 分别划为稳态、弱稳态、弱敏感态和敏感态;但当方程拟合不显著时认为是绝对稳态^[5]。

物种丰富度指数(R)= S , S 为样方内物种数量^[24]。

生态化学计量比用摩尔比表示;采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验各指标不同处理间的差异,用 Duncan 法进行多重比较,显著性水平为 $P<0.05$ 。采用 Pearson 相关性分析土壤养分指标与叶片、微生物生物量 C、N、P 化学计量学指标间的相关性。数据整理和计算采用 Microsoft Excel 2010,使用 SAS 9.0 进行统计分析,使用 Origin 2016 作图。

2 结果

2.1 不同年限刺槐林叶片—土壤—微生物 C、N、P 含量变化特征

植物叶片 C、N、P 含量总体表现为随恢复年限的增加先增加后减小的趋势,且均在恢复 30 年时达到最高($P<0.05$)(表 2),其中 C、N、P 含量分别比恢复 5 年高 28.99%、96.59%和 7.66%;但 30 年到 45 年间 C、N、P 含量分别下降了 9.80%、10.33%和 20.95%($P<0.05$)。土壤 C、N 含量均表现出随恢复年限显著增加的趋势($P<0.05$,表 2),从恢复 5 年到 45 年 C、N 分别增加了 260.57%和 302.41%;土壤 P 含量变化不显著($P>0.05$)。土壤微生物生物量 C、N 和 P 含量均随恢复年限的增加显著增加($P<0.05$,表 2),其中微生物 C 从恢复 5 年到 30 年增加了 355.68%,但从 30 年到 45 年下降了 6.00%;微生物 N 和 P 从恢复 5 年到 45 年分别增加了 175.24%和 249.40%。

2.2 不同年限刺槐林叶片、土壤、微生物生物量 C:N:P 计量比变化特征

不同恢复年限叶片、土壤、微生物生物量 C:N 分别为 17.03—26.03、9.55—16.94、5.57—10.76,总体表现为叶片 C:N>土壤 C:N>微生物生物量 C:N(图 1)。其中叶片 C:N 随恢复年限的增加先降低后稳定,恢复 30 年最低,比恢复 5 年下降了 34.58%。土壤 C:N 随恢复年限增加先降低后增加,从恢复 5 年到 20 年降低了 43.61%,从恢复 20 年到 45 年增加了 47.81%。微生物生物量 C:N 从恢复 5 年到 30 年之间显著增加了 84.01%($P<0.05$),在 30 年到 45 年之间下降了 15.84%($P<0.05$)。不同年限 C:N 变异系数表现为微生物生物量(24.90%)>土壤(21.36%)>叶片(16.29%)。

不同恢复年限叶片、土壤、微生物生物量 C:P 分别为 465.04—634.48、19.89—65.81 和 39.64—110.53,各恢复年限均表现为叶片 C:P>微生物生物量 C:P>土壤 C:P(图 1)。叶片和土壤中 C:P 均随恢复年限增加而

增加,从恢复 5 年到 45 年分别增加了 36.43%和 230.84% ($P<0.05$)。微生物生物量 C:P 随恢复年限的增加呈现波动变化,从恢复 10 年到 30 年逐渐增加($P<0.05$),但随后出现下降。不同年限 C:P 变异系数表现为土壤(49.30%)>微生物生物量(33.01%)>叶片(11.51%)。

表 2 不同恢复年限叶片—土壤—微生物 C、N、P 含量
Table 2 C, N and P contents of leaves—soil—microbe in different restoration years

样品 Samples	样地 Sample land	碳含量 C content	氮含量 N content	磷含量 P content
叶片 Leaf /(g/kg)	RP05	362.28±7.46c	16.29±1.00e	2.02±0.14a
	RP10	380.81±12.89c	22.38±0.94d	2.07±0.06a
	RP20	439.85±13.32b	25.05±0.54c	2.15±0.04a
	RP30	467.31±8.51a	32.02±0.75a	2.17±0.11a
	RP45	421.53±12.06b	28.71±0.8b	1.72±0.06b
土壤 Soil /(g/kg)	RP05	4.00±0.05c	0.30±0.09d	0.52±0.04a
	RP10	4.65±0.27c	0.50±0.03c	0.55±0.07a
	RP20	4.97±0.09c	0.61±0.05c	0.49±0.04a
	RP30	8.26±0.71b	0.87±0.07b	0.60±0.04a
	RP45	14.41±0.91a	1.20±0.13a	0.57±0.03a
微生物 Microbes /(mg/kg)	RP05	98.54±2.63d	19.75±1.67d	4.28±0.09d
	RP10	102.36±9.42d	21.48±2.16d	6.70±0.57cd
	RP20	216.97±10.35c	29.09±1.24c	8.41±0.87bc
	RP30	449.02±9.41b	48.78±2.83b	10.56±0.89b
	RP45	422.06±13.67a	54.36±1.61a	14.95±2.26a

同列数据后具有不同字母表示不同年限数据间差异显著 ($P<0.05$) ; 数据格式为平均值±标准误

不同恢复年限叶片、土壤、微生物生物量 N:P 分别为 17.89—37.03、1.24—4.68 和 7.15—10.26,总体表现为叶片 N:P>微生物生物量 N:P>土壤 N:P(图 1)。叶片中 N:P 和土壤 N:P 均随恢复年限增加而增加,从恢复 5 年到 45 年分别增加了 106.92%和 275.98% ($P<0.05$)。微生物生物量 N:P 随着恢复年限的增加呈现波动变化,从恢复 10 年到 30 年显著增加了 43.43% ($P<0.05$),但随后出现下降。不同年限 N:P 变异系数表现为土壤(41.27%)>叶片(24.41%)>微生物生物量(14.61%)。

2.3 土壤养分与叶片、微生物生物量 C:N:P 化学计量学的关系

土壤 C、N、P 含量和计量学特征与叶片、微生物生物量 C:N:P 化学计量学特征的关系分析结果(表 3)显示,土壤 C、N 含量与除微生物 N:P 外的其他计量学指标均具有显著的相关关系 ($P<0.05$),除与叶片 C:N 为负相关关系外,与其他指标均为正相关关系;土壤 P 与叶片和微生物 C:N:P 计量学特征相关性不显著。土壤 C:N 仅与叶片 C:N 正相关,与其他指标关系不显著;土壤 C:P、N:P 与除微生物 C:P 和 N:P 外的其他指标均显著相关 ($P<0.05$)。

表 3 土壤养分与叶片、微生物生物量 C:N:P 化学计量学特征的关系

Table 3 The relationship between the C:N:P stoichiometry properties of leaf and microbe and soil nutrients

指标 Indicator	叶片 Leaf			微生物 Microbe		
	C:N _{leaf}	C:P _{leaf}	N:P _{leaf}	C:N _{microbe}	C:P _{microbe}	N:P _{microbe}
C _{soil}	-0.672 **	0.902 **	0.899 **	0.559 *	0.404	0.008
N _{soil}	-0.832 **	0.895 **	0.960 **	0.692 **	0.526 *	0.017
P _{soil}	-0.472	0.255	0.425	0.245	0.353	0.299
C:N _{soil}	0.556 *	0.004	-0.220	-0.264	-0.127	0.225
C:P _{soil}	-0.637 *	0.904 **	0.877 **	0.545 *	0.353	-0.062
N:P _{soil}	-0.813 **	0.902 **	0.942 **	0.693 **	0.474	-0.081

* $P<0.05$; ** $P<0.01$

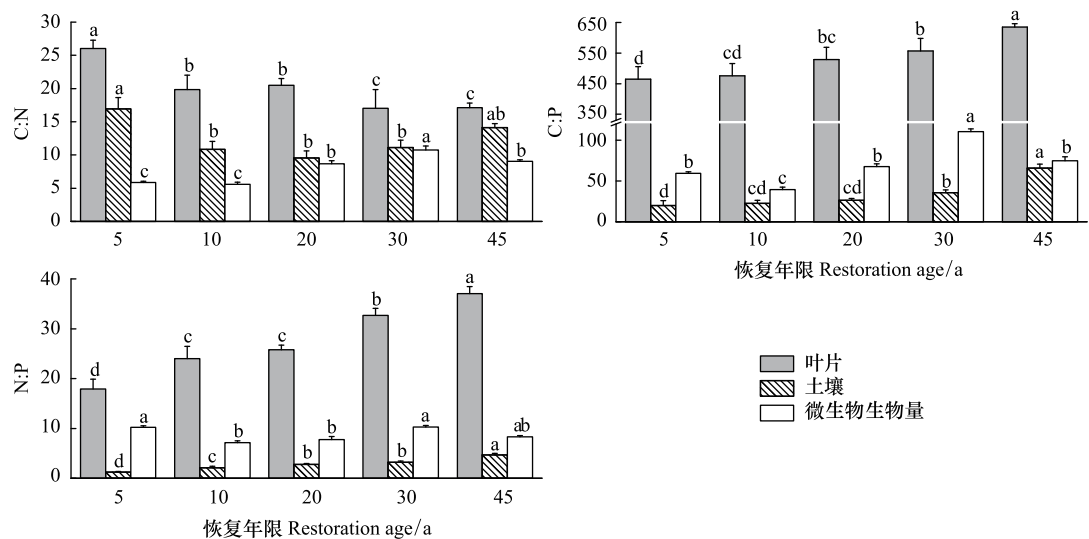


图 1 不同恢复阶段叶片、土壤、微生物 C:N:P 化学计量比

Fig.1 C:N:P stoichiometry of leaf, soil and microbe in different restoration years

不同的小写字母表示不同恢复年限之间差异显著 ($P<0.05$)

2.4 叶片和微生物生物量随土壤养分变化的内稳态分析

对恢复过程中叶片和微生物生物量 C、N、P 养分和化学计量学比随土壤变化的内稳态特征分析结果表明 (表 4), 叶片 P/C:N 和微生物生物量 P/C:N、N:P 利用稳态性模型模拟结果不显著, 属于绝对稳态型; 其他指标中, 叶片 C 内稳态指数为 9.001 (>4), 属于稳态型指标; 叶片 C:P 和 N 内稳态指数较低, 属于弱稳态型指标, 而 N:P 内稳态指数最低 (1.949), 属于弱敏感型指标。微生物生物量 C (0.835) 和 N (1.317) 内稳态指数都小于 1.33, 属于敏感型指标; 微生物生物量 C:P 稳态性指数为 2.585, 属于弱稳态类型。综合来看, 叶片的养分和计量学指标的内稳态性高于微生物。

表 4 叶片和微生物生物量养分和计量比内稳态指数

Table 4 Stoichiometry homeostasis ratios of leaf and microorganism nutrients and stoichiometry ratio						
类别 Type	变量 Variable		<i>H</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	等级 Grade
	<i>x</i>	<i>y</i>				
叶片 Leaf	<i>C</i> _{soil}	<i>C</i> _{leaf}	9.001	0.295	<0.100	稳态
	<i>N</i> _{soil}	<i>N</i> _{leaf}	2.329	0.849	<0.100	弱稳态
	<i>P</i> _{soil}	<i>P</i> _{leaf}	8.123	0.019	0.622	绝对稳态
	<i>C</i> : <i>N</i> _{soil}	<i>C</i> : <i>N</i> _{leaf}	3.542	0.180	0.115	绝对稳态
	<i>C</i> : <i>P</i> _{soil}	<i>C</i> : <i>P</i> _{leaf}	3.920	0.839	<0.100	弱稳态
	<i>N</i> : <i>P</i> _{soil}	<i>N</i> : <i>P</i> _{leaf}	1.949	0.880	<0.100	弱敏感
	<i>C</i> _{soil}	<i>C</i> _{microbe}	0.835	0.742	<0.100	敏感
微生物生物量 Microbe biomass	<i>N</i> _{soil}	<i>N</i> _{microbe}	1.317	0.838	<0.100	敏感
	<i>P</i> _{soil}	<i>P</i> _{microbe}	0.796	0.100	0.252	绝对稳态
	<i>C</i> : <i>N</i> _{soil}	<i>C</i> : <i>N</i> _{microbe}	3.975	0.051	0.417	绝对稳态
	<i>C</i> : <i>P</i> _{soil}	<i>C</i> : <i>P</i> _{microbe}	2.585	0.234	<0.100	弱稳态
	<i>N</i> : <i>P</i> _{soil}	<i>N</i> : <i>P</i> _{microbe}	17.241	0.020	0.618	绝对稳态

H, 内稳态指数, Homeostasis index

3 讨论

3.1 植被恢复过程中叶片—土壤—微生物养分含量及其生态化学计量学特征

植物—土壤—微生物系统中 C、N、P 的积累和转化是陆地生态系统元素循环的基础和核心环节^[25]。植

被恢复会通过增加有机物归还、改变土壤理化环境等途径影响土壤养分^[26-27]。本研究中土壤 C、N 含量和微生物生物量 C、N、P 含量均随着刺槐恢复年限的增加而增加,这与现有研究结果一致^[28],说明植被恢复促进了土壤养分积累和微生物养分转化;但土壤 P 含量没有发生显著变化。随着恢复年限和土壤条件的变化,植物叶片中的 C、N、P 含量及其平衡状态也会发生改变,结果显示不同年限刺槐叶片 C、N、P 含量平均值分别为 414.36 g/kg、24.89 g/kg 和 2.03 g/kg,其中叶片 C 含量低于全球陆生植物叶片碳平均含量 464 g/kg^[29];变化趋势随恢复年限增加先增加后降低,这与马任甜等发现的黄土高原刺槐林不同林龄间 C 含量表现为中龄林>成熟林>幼龄林的趋势基本一致^[30],主要可能是生长中后期叶片富含 C 的结构物质积累导致 C 含量上升^[30-31]。各恢复阶段叶片 N 含量均明显高于我国植物叶片平均 N 含量(18.60 g/kg)^[32]和黄土高原刺槐叶片平均 N 含量(21.61 g/kg)^[33],而叶片 P 含量接近甚至低于全球叶片 P 含量(2.00 g/kg)^[29]和黄土高原刺槐叶片平均 P 含量(2.09 g/kg)^[33],总体表现为氮含量丰富,而磷相对缺乏,尤其是生长 30 年以后更加明显,这与此前的相关研究结果一致^[34-35]。

植物、土壤、微生物中的 C:N:P 计量学特征能够更好地反应恢复生态系统的养分限制和平衡状态^[36]。土壤养分库是植物和微生物吸收养分的主要来源,本研究中土壤 C:N 随恢复年限增加先下降后上升,主要可能是恢复前期刺槐根系固氮促使土壤氮素含量快速增加,而后期凋落物增加引起有机碳大量输入^[37];C:P 和 N:P 均随恢复年限不断增加,主要是由于土壤 C、N 的持续增加而 P 没有显著变化导致^[30]。土壤微生物生物量 C:N、C:P 和 N:P 均随着恢复年限的增加呈波动变化,主要是由于植被恢复过程中微生物群落可通过自身结构和代谢进行 C:N:P 计量学特征的调节^[38]。叶片 C:N:P 计量学特征变化能够反映植物体从土壤中获取养分和利用养分的能力,本研究中刺槐叶片 C:N 平均为 20.11,明显高于黄土高原刺槐叶片 C:N 平均水平(16.27)^[30],但低于全球叶片 C:N 平均值(22.5)^[29]。C:N 随恢复年限增加而不断降低,说明叶片中 N 的吸收和积累速率要快于 C。叶片 C:P 和 N:P 均随着恢复年限的增加而增加,表明刺槐林地生长过程对 P 元素的吸收利用效率不断增加;恢复 45 年的刺槐叶片 C:P 和 N:P 分别为 634.48 和 37.03,明显高于全球叶片 C:P(595)^[31]和全国植物叶片平均 N:P(32)^[32];而现有研究表明植物叶片 N:P>35(转换质量比为 16)可能导致植物生长受到 P 限制^[8]。植物和微生物吸收的 P 元素主要来自于土壤,受土壤中 P 元素含量和有效性限制较大^[19,33];而土壤中可供植物和微生物吸收的有效 P 元素主要来自磷酸盐分解,植物根系分泌物(如有机酸)和微生物胞外酶(如碱性磷酸酶)会促进土壤 P 元素向活性态无机磷转化以利于吸收利用^[39]。随植被恢复年限的增加,植物生物量增加储存了大量从土壤吸收的 P 元素抵消了外界向土壤输入的 P 元素(如磷沉降),从而导致土壤 P 含量的变化不显著。同时,随生长年限的增加植物很容易从大气和土壤吸收固定 C、N,但土壤可供植物吸收的有效 P 元素相对不足,从而造成了植物叶片 C:P 和 N:P 的升高,这在此前多项黄土高原地区的研究中均被提出^[30,35],结合土壤养分的不协调变化,说明该区域植被恢复可能面临着生态系统养分失衡的问题,P 元素可能成为黄土丘陵区刺槐生长后期的限制养分。

3.2 植物和微生物生物量对土壤养分变化的响应及其稳态性

土壤是植物生长和微生物活动的重要基础条件,植物和微生物吸收的养分及其生态化学计量特征受到土壤养分条件的强烈影响^[36]。通过分析土壤养分指标与刺槐叶片和土壤微生物生物量 C:N:P 化学计量学特征的关系发现,土壤 C、N 含量与除微生物 N:P 外的其他计量学指标显著相关($P<0.05$),而土壤 C:P、N:P 也与除微生物 C:P 和 N:P 外的其他指标显著相关($P<0.05$),说明在植被恢复过程中土壤养分与植物和微生物养分计量学特征存在较强的耦合关系,其中又以植物与土壤的关系更加紧密。

在面对土壤养分改变等外界环境因子变化时,植物和微生物通过内稳态调节来保持体内化学构成的稳定^[2,16],生物对体内元素的内稳态调节是生态化学计量学中的重要参数。本研究中刺槐叶片的 N:P 内稳态指数仅为 1.949,属于弱敏感型指标,远低于羊草及其他草原维管束植物地上部分的内稳态指数(分别为 4.61—5.61 和 3.08—14.09)^[14,16],表明刺槐叶片 N:P 容易受到土壤养分条件的影响而发生变化,进一步支持了植物叶片 N:P 可以作为判定植物养分平衡状态的重要指标^[8],说明植物 N 和 P 的综合管理对生态系统过

程具有重要意义^[6]。刺槐叶片 C、N 和 C:P 相对于 N:P 的稳态性指数高,属于稳态或弱稳态指标,其中 C 主要通过光和作用合成调节,而 N 主要通过根瘤菌固氮和根系吸收 N 素进行调节,在面对土壤养分变化时植物能够调节这些指标在体内保持相对稳定状态,说明刺槐在研究区域具有较好的适应能力。土壤微生物在应对代谢底物养分条件变化时会通过自身化学计量学比、胞外酶、群落结构和代谢过程等多种途径进行调节,因此能够维持微生物生物量 C:N:P 计量学特征的基本稳定^[38],本研究结果也证实了微生物生物量 C:N、C:P 和 N:P 均具有相对较高的内稳态性。随植被恢复年限的增加,土壤微生物生物量和多样性均会伴随着代谢底物中 C 和 N 积累而显著增加^[40],而 C 和 N 作为微生物体的基本结构性元素,也会随微生物群落的变化而变化,由此导致了微生物生物量 C、N 稳态性指数均较低(0.835 和 1.317),属于敏感型指标。

本研究中叶片 P、C:N 和微生物生物量 P、C:N、N:P 利用内稳态模型模拟结果不显著,拟合优度都比较低($R^2 \in [0.019, 0.180]$),且这些指标的内稳态指数差异大($H \in [0.796, 17.241]$),这在相关研究中也曾遇到^[5],庾强等认为由于其检验不显著说明这些指标伴随着土壤养分变化的趋势不显著,说明这些指标具有绝对稳定性^[6,16]。如由于土壤 P 相对 C、N 处于缺乏状态,植物和微生物通过分泌磷酸酶等途径获取自身所需的 P 元素^[38],由此导致随着恢复年限增加,土壤 P 变化不显著但植物和微生物 P 不断积累,因而二者的关系不能被内稳态模型很好地解释;而植物 C 和 N 可以从大气固定,因而对土壤养分的依赖程度也较低,造成 C:N 随土壤 C:N 变化不显著。然而需要注意的是,理想情况下分析误差是模型中指标变异的唯一来源,可以将回归模拟不显著($P>0.05$)的指标归为绝对稳定^[41],但这种归类忽略了微生物或植物某一指标本身在环境中是高度可变的情形,或者其与土壤指标之间不具有事实上的必然联系,这种情况下就无法期望通过内稳态模型验证指标的内稳态性。因此,也有研究认为拟合优度较低的指标内稳态指数不具有统计学意义,需要结合长期观测和控制实验才能进一步揭示其稳态性特征^[5,14]。

4 结论

(1)除土壤 P 含量外,叶片、土壤和微生物生物量 C、N、P 含量及其计量学特征其他指标均随着恢复年限增加而发生显著变化,总体表现为增加趋势;人工刺槐林生长后期可能面临 P 限制。

(2)土壤 C、N、C:P、N:P 与大部分叶片和微生物生物量计量学指标关系紧密,说明在植被恢复过程中其对植物和微生物生长具有重要作用。

(3)叶片和微生物生物量 C、N、P 及其计量学特征中大部分指标与土壤的关系能够被内稳态模型很好地模拟($P<0.01$);其中叶片 N:P、微生物 C、N 对土壤养分变化较为敏感;其他指标比较稳定,说明植物和微生物均会通过内稳态调节来改变自身元素构成以适应土壤养分变化,刺槐在黄土丘陵区具有较好的适应性;微生物的内稳态指数低于刺槐,对土壤养分的变化更加敏感。

致谢:中科院水利部水土保持研究所安塞水土保持综合试验站为本研究野外采样提供了帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Hessen D O, Elser J J. Elements of ecology and evolution. *Oikos*, 2005, 109(1): 3-5.
- [2] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2002.
- [3] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155.
- [4] 李鑫, 曾全超, 安韶山, 董扬红, 李娅芸. 黄土高原纸坊沟流域不同植物叶片及枯落物的生态化学计量学特征研究. *环境科学*, 2015, 36(3): 1084-1091.
- [5] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [6] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.

- [7] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Woodward F I, 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.
- [8] 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.
- [9] 吴建平, 韩新辉, 许亚东, 任成杰, 杨改河, 任广鑫. 黄土丘陵区不同植被类型下土壤与微生物 C,N,P 化学计量特征研究. *草地学报*, 2016, 24(4): 783-792.
- [10] Spohn M. Element cycling as driven by stoichiometric homeostasis of soil microorganisms. *Basic and Applied Ecology*, 2016, 17(6): 471-478.
- [11] Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, 2013, 16(6): 764-772.
- [12] 许森平, 任成杰, 张伟, 陈正兴, 付淑月, 刘伟超, 杨改河, 韩新辉. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2445-2454.
- [13] Wang H, Li H Y, Zhang Z J, Muehlbauer J D, He Q, Xu X H, Yue C L, Jiang D Q. Linking stoichiometric homeostasis of microorganisms with soil phosphorus dynamics in wetlands subjected to microcosm warming. *PLoS One*, 2014, 9(1): e85575.
- [14] 李晴宇. 盐碱胁迫条件下羊草的生态化学计量内稳性研究[D]. 长春: 吉林大学, 2017.
- [15] 陶韦, 武嘉文, 刘长发, 方蕾, 刘远, 苑静涵, 李晋. 翅碱蓬生态化学计量内稳性对模拟氮磷沉降的响应. *水生态学杂志*, 2017, 38(4): 18-26.
- [16] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [17] 汪宗飞, 郑粉莉. 黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(19): 6870-6880.
- [18] 刘国彬, 上官周平, 姚文艺, 杨勤科, 赵敏娟, 党小虎, 郭明航, 王国梁, 王兵. 黄土高原生态工程的生态成效. *中国科学院院刊*, 2017, 32(1): 11-19.
- [19] Deng J, Sun P S, Zhao F Z, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Soil C, N, P and its stratification ratio affected by artificial vegetation in subsoil, loess Plateau China. *PLoS One*, 2016, 11(3): e0151446.
- [20] 葛晓改, 曾立雄, 肖文发, 黄志霖, 周本智. 模拟 N 沉降下不同林龄马尾松林凋落叶分解-土壤 C、N 化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(4): 1147-1158.
- [21] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22] Wu J, Joergensen R G, Pommerening B, Chaussod R, Brookes P C. Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction-an automated procedure. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22(8): 1167-1169.
- [23] 冉宜凡, 许明祥, 李彬彬, 马露洋, 张圣民. 黄土丘陵区不同土壤-微生物-植物系统生态化学计量特征对肥力梯度的响应. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2017, 45(10): 77-84, 93-93.
- [24] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. *生态学报*, 2018, 38(7): 2425-2433.
- [25] 贺纪正, 陆雅海, 傅伯杰. 土壤生物学前沿. 北京: 科学出版社, 2015.
- [26] 刘玉林, 朱广宇, 邓蕾, 陈磊, 上官周平. 黄土高原植被自然恢复和人工造林对土壤碳氮储量的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2163-2172.
- [27] 邓强, 李婷, 袁志友, 焦峰. 黄土高原 4 种植被类型的细根生物量和年生产量. *应用生态学报*, 2014, 25(11): 3091-3098.
- [28] 蒋跃利, 赵彤, 闫浩, 黄懿梅, 安韶山. 黄土丘陵区不同土地利用方式对土壤微生物量碳氮磷的影响. *水土保持通报*, 2013, 33(6): 62-68.
- [29] 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.
- [30] 马任甜, 安韶山, 黄懿梅. 黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2017, 28(9): 2787-2793.
- [31] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [32] 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.
- [33] 马露莎, 陈亚南, 张向茹, 杨佳佳, 安韶山. 黄土高原刺槐叶片生态化学计量学特征. *水土保持研究*, 2014, 21(3): 57-61, 67-67.
- [34] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 安韶山. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2013, 33(15): 4674-4682.
- [35] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 安韶山. 黄土高原延河流域不同植被类型下土壤生态化学计量学特征. *自然资源学报*, 2016, 31(11): 1881-1891.
- [36] 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): 896-905.
- [37] Kou M, Garcia-Fayos P, Hu S, Jiao J Y. The effect of *Robinia pseudoacacia* afforestation on soil and vegetation properties in the Loess Plateau (China): a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 2016, 375: 146-158.
- [38] 周正虎, 王传宽. 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应和调节机制. *植物生态学报*, 2016, 40(6): 620-630.
- [39] 田中民. 根系分泌物在植物磷营养中的作用. *咸阳师范学院学报*, 2001, 16(6): 60-63, 69-69.
- [40] Zhou Z H, Wang C K, Jiang L F, Luo Y Q. Trends in soil microbial communities during secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 92-99.
- [41] Yu Q, Wilcox K, La Pierre K, Knapp A K, Han X G, Smith M D. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology*, 2015, 96(9): 2328-2335.