#### DOI: 10.5846/stxb201904010624

宋一凡,卢亚静,刘铁军,刘慧文,闫泽宇,王慧琪.荒漠草原不同雨量带土壤-植物-微生物 C、N、P 及其化学计量特征.生态学报,2020,40(12): 4011-4023.

Song Y F, Lu Y J, Liu T J, Liu H W, Yan Z Y, Wang H Q.Soil-plant-microbial C, N, P and their stoichiometric characteristics in different rainfall zones of desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12):4011-4023.

# 荒漠草原不同雨量带土壤-植物-微生物 C、N、P 及其化 学计量特征

宋一凡<sup>1,2</sup>,卢亚静<sup>3,\*</sup>,刘铁军<sup>2</sup>,刘慧文<sup>4</sup>,闫泽宇<sup>5</sup>,王慧琪<sup>6</sup>

1 黄河勘测规划设计研究院有限公司博士后科研工作站,郑州 450003

2 水利部牧区水利科学研究所,呼和浩特 010020

3 北京市水科学技术研究院,北京 100048

4 中国电建集团北京勘测设计研究院有限公司,北京 100024

5 内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院,呼和浩特 010020

6天津大学建筑工程学院,天津 300072

摘要:降水作为关键性驱动因子深刻影响着荒漠草原生态系统养分循环过程。采用生态化学计量学方法,调查了荒漠草原不同 雨量带土壤-植物-微生物 C、N、P 及其生态化学计量特征对降水格局的适应性规律。研究区不同雨量带土壤 C、N、P 随降水梯 度的递减亦呈现递减趋势。平均土壤 C:N:P 比例为 28.9:2.7:1,主要受到 P 元素控制。不同雨量带平均土壤 MBC:MBN:MBP 比例为 108.6:5.6:1,表现出明显的 C 富集现象。不同雨量带平均植物 C:N:P 比例为 117.4:6.7:1,表现为明显的 C、N 缺乏或 P 富集。降水为主的气候原因造成了研究区环境中 P 含量相对较高,并直接反映在了植物化学计量特征上。研究区土壤 C 和 N 之间具有极显著的正相关关系(P<0.01),相关系数高达 0.98。植物 N 和 P 之间具有显著的正相关关系(P<0.05),相关系数为 0.90。土壤 N 与植物 C、P 分别呈显著正相关和显著负相关(P<0.05),相关系数分别为 0.84 和-0.82。降水在塑造荒漠草原生 态格局以及驱动生态系统养分循环过程中发挥了关键性作用。

关键词:土壤-植物-微生物;化学计量比;降水;荒漠草原

# Soil-plant-microbial C, N, P and their stoichiometric characteristics in different rainfall zones of desert steppe

SONG Yifan<sup>1,2</sup>, LU Yajing<sup>3,\*</sup>, LIU Tiejun<sup>2</sup>, LIU Huiwen<sup>4</sup>, YAN Zeyu<sup>5</sup>, WANG Huiqi<sup>6</sup>

1 Postdoctoral Program, Yellow River Engineering Consulting Co., Ltd., Zhengzhou 450003, China

2 Institute of Water Resources Science of Pasturing Area of the Ministry of Water Resources, Huhhot 010020, China

3 Beijing Water Science and Technology Institute, Beijing 100048, China

4 Power China Beijing Engineering Corporation Limited, Beijing 100024, China

5 Water Conservancy and Civil Engineering College, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010020, China

6 School of Civil Engineering, Tianjin University, Tianjin 300072, China

**Abstract**: As a critical driving factor of ecosystem, precipitation plays a key role in shaping ecological landscape pattern in desert steppe. However, the response and adaptation mechanism of ecosystem nutrient cycle on precipitation remain unclear due to the complexity of spatio-temporal precipitation variation. In this study, soil-plant-1 microbial C, N, P and their

基金项目:国家自然科学基金项目(51579157,51779156);中国水利水电科学研究院科研专项项目(MK2019J01)

收稿日期:2019-04-01; 网络出版日期:2020-03-27

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

stoichiometric characteristics in different rainfall zones in the Darhan Muminggan Joint Banner were analyzed to investigate the nutrient utilization strategy of desert ecosystem driven by precipitation. The results show that, the mean TOC, TN, and TP contents of soil in different rainfall zones are 13.39 g/kg, 1.27 g/kg, and 0.46 g/kg, respectively. The mean soil C:N: P ratio is 28.9:2.7:1 in the study area, which is mainly controlled by P. The soil C, N and P contents in different rainfall zones in the study area shows a decreasing trend with the decrease of precipitation gradient. The C:N, C:P, and N:P ratios also indicate a decreasing trend with the decrease of precipitation gradient, which mainly reflects the difference of organic matter accumulation and mineralization ability in different rainfall zones. The mean microbial biomass C, N, and P contents in different rainfall zones are 0.37 g/kg, 0.022 g/kg, and 0.0039 g/kg, respectively. The mean C:N:P ratio of soil microbial biomass is 108.6:5.6:1 in different rainfall zones, which shows a C enrichment. The soil microbial biomass N:P ratio declines with the decreasing of precipitation. The mean C, N, and P contents of plants in different rainfall zones are 39.15%, 2.24%, and 0.33%, respectively. The mean plant C:N:P ratio is 117.4:6.7:1, which presents a limitation of C and N or a enrichment of P. The climatic reasons caused a relatively high P content in the environment of the study area. The P content of plants increases gradually with the decrease of precipitation. The plant C:N, C:P and C:N:P ratios in different rainfall zones show a decreasing trend with the decrease of precipitation. The N:P ratio of plants is more narrower than C:N and C:P ratios. The C:N and C:P ratios of Stipa breviflora are apparently higher than those of Stipa krylovii, which exists in the enclosed area. Under the same hydrothermal and nutrient conditions, Stipa breviflora shows a higher nutrient use efficiency (CUE), and therefore, is more suitable to survive in the harsh desertification environment. Compared with microorganism, the C:N, C:P and C:N:P ratios of plants are more narrower, and thus are more suitable as predictors of nutrient limitation. A significantly positive correlation at P < 0.01 is found between C and N contents in soil. which has a correlation coefficient of 0.98. The plant N and P show a significantly positive correlation (P < 0.05) with their correlation coefficient of 0.90. Among soil, plant, and microbial biomass in the study area, soil N has a significantly positive correlation (P < 0.05) and a significantly negative correlation (P < 0.05) with plant C (correlation coefficient 0.84) and P (correlation coefficient -0.82), respectively. The rest do not reach the significant level.

Key Words: soil-plant-microbial; stoichiometric ratio; precipitation; desert steppe

生物世界是由元素组成的,C、N、P 是构成有机体的主要元素。结构性元素 C 构成了植物干物质量的约50%<sup>[1]</sup>,而功能性元素 N、P 则是蛋白质、核酸的主要成分,C、N、P 相互作用,共同调节着有机体的生长。生态化学计量学(Ecological Stoichiometry)是一门研究有机体元素组成的综合性学科,它将纷繁复杂的生物世界化繁为简,为我们审视自然界个体物种、种群、群落以及生态系统中营养元素的动态变化、生物地球化学循环以及生物多样性提供了新的视角<sup>[2]</sup>。

荒漠草原地区地带性植被以浅根植物为主,这里长期以来形成的生态系统高度依赖水源,水是植物生长的主要限制条件。具体来说,降水通过影响荒漠植被的生长和分布,控制着进入土壤的有机质(凋落物)含量<sup>[3-5]</sup>。降水又是大气中氮进入土壤的重要形式,同时,土壤中的氮、磷也在降水作用下发生淋溶和径流损失<sup>[6-7]</sup>。此外,降水还能通过激发微生物的活动,影响土壤营养元素的迁移和转化<sup>[8]</sup>。降水驱动的土壤水分、微生物、营养元素动态变化直接或间接影响着生态系统中物种间竞争、多样性和初级生产力,进而影响生态系统的稳定。而这些变化通常能够直观地反映在土壤、植物、微生物的化学计量特征中。王凯等在对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量比的研究中发现水分变化能够改变土壤养分供应情况,并影响植物养分吸收,例如,当土壤含水量增加时,细根 C:N 下降,这有助于细根对养分的吸收<sup>[9]</sup>。黄菊莹等在宁夏荒漠草原地区通过控雨实验发现,随着雨量的增加,微生物 C:N 比例先增加后降低,而控雨对土壤 C:N:P 比例的影响不明显<sup>[10]</sup>。通过对 45 种荒漠植物化学计量特征的分析,何茂松等认为荒漠植物生长主要受水分条件限制,在高温少水时,植物根 C:N、C:P 比例降低以提高对土壤水分、养分的吸收<sup>[11]</sup>。目前对于荒漠草原土壤-植物-微

生物之间 C、N、P 动态变化关系与调控机制的研究成果仍是零散和少量的,对土壤-植物-微生物养分循环过 程中水分所发挥的作用尚缺乏足够的认识。荒漠草原地区降水事件具有极强的时空变异性,降水分异是否影 响生态系统养分含量及其化学计量特征还有待进一步调查。本研究通过对典型荒漠草原地区不同雨量带土 壤、代表性植物、微生物野外调查采样与测试化验,采用生态化学计量学方法,研究揭示荒漠草原生态系统 C、 N、P 营养元素及其化学计量特征对降水格局的适应性规律。

# 1 材料与方法

#### 1.1 研究区概况

研究区为位于内蒙古自治区中西部的达尔罕茂明安联合旗(以下简称"达茂旗"),隶属于包头市,全旗总面积 18177 km<sup>2</sup>,坐标范围为 109°16′—111°25′E,41°20′—42°40′N。研究区地形南高北低,平均海拔 1400 m (图 1)。受地形和大气环流共同影响,研究区自南向北形成了明显的降水梯度差异<sup>[12]</sup>,降水量由最南部的 300 mm 左右下降到最北部的 150 mm 左右,多年平均降水量 253.45 mm。多年平均气温 4.12℃,多年平均蒸 发量 2480.57 mm (E601)。研究区土壤以栗钙土为主,典型植物有小针茅(Stipa klemenzii)、短花针茅(Stipa breviflora)、木地肤(Kochia prostrata)、无芒隐子草(Cleistogenes songorica)、野韭(Allium ramosum)等,根系深度 多在 40 cm 以内,平均植被盖度 30%—45%。



Fig.1 Topographic overview of the study area

# 1.2 样方设置与样品采集方法

在前期调查研究成果的基础上,自南向北选取达茂旗境内3个气象站所在位置附近天然草地作为取样区域(样点编号:#1、#2、#3),采样时间为2018年7、8月。采样点土壤类型为栗钙土,3个样点土壤机械组成见表1。

本次采样分别在不同雨量带选取优势种进行采样。根据野外调查,在每个取样区域内,选取具有区域代 表性的样地设置采样点。其中希拉穆仁地区选取短花针茅(Stipa breviflora),并在水利部牧区水利科学研究 所希拉穆仁荒漠草原综合试验基地(自 2003 年开始围封,以下简称"试验基地")采集克氏针茅(Stipa krylovii)进行对比;百灵庙地区选取小半灌木木地肤(Kochia prostrata);满都拉地区选取野韭(Allium ramosum) 进行采样。试验基地 2003 年围封以来,生态逐渐恢复,优势种群已由围封前的短花针茅演替为短花针茅+克 氏针茅。3 个样点多年平均降水量、土壤有机质含量、建群种见表 2。

	Table 1 Soil mechanical component in each sampling site							
	机械组成 Mechanical component							
样点编号	砂粒 Sand	粉粒 Silt	粘粒 Clay	胶粒 Colloid				
Sampling site	(>0.05 mm)	(0.01 - 0.05  mm)	(0.001 - 0.01  mm)	(<0.001 mm)				
	所占比例 Proportion/%	所占比例 Proportion/%	所占比例 Proportion/%	所占比例 Proportion/%				
1	67.37	3.09	25.39	4.15				
2	76.03	7.07	13.19	3.72				
3	76.27	11.07	6.11	6.55				

表1 采样点土壤机械组成

表 2	采样点降水量、	土壤有机质含量。	、建群种情况
-----	---------	----------	--------

Table 2 Precipitation, organic matter contents, and constructive species							
样点编号 Sampling site	雨量站 Rain station	多年平均降水量 Mean annual precipitation/mm	土壤有机质含量 Organic matter contents/(g/kg)	建群种 Constructive species			
1	希拉穆仁	282.9	35.9±2.2a	短花针茅			
2	百灵庙	244.0	$20.3 \pm 1.3 \text{b}$	木地肤			
3	满都拉	160.4	13.3±1.1c	野韭			

降水量数据为1960—2013年多年平均值;土壤有机质数据为平均值±标准误(n=6);同列中不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

在每个采样点布设1条50m长样线,沿样线每间隔15m设置1m×1m样方。土壤样品采集方法为采用 10 cm环刀在1m×1m样方内4个对角外加中心共5个点取表层0—15 cm土样混合,用于测试土壤C、N、P 营养元素。土壤微生物与土壤样品采样方法相同,采集到的新鲜土壤样品立即去除植物残体、根系和可见的 土壤动物等,装袋后置入低温保温箱内冷藏保存(2—4℃),采样完成后迅速转移至实验室。植物样品采集方 法为剪取样方内优势种健康植株地上部分去除凋落物后装袋标记,带回实验室进行测试化验。

#### 1.3 样品测试与分析方法

(1) 土壤 C、N、P 测试方法

每个采样点的土壤样品在实验室经过充分震荡摇匀预处理后,采用四分法测试得到该样点的土壤 C、N、 P 均值。在加热条件下,用过量的重铬酸钾-硫酸溶液氧化土壤有机碳(TOC),多余的重铬酸钾用硫酸亚铁铵 标准溶液滴定<sup>[13]</sup>,以样品和空白消耗重铬酸钾的差值计算出 TOC。土壤全氮(TN)参照《HJ 717—2014 土壤 质量 全氮的测定 凯氏法》采用凯式法测定。土壤全磷(TP)参照《GB/T 9738—2008 化学试剂水不溶物测定 通用方法》采用高氯酸-硫酸法测定。

(2) 微生物生物量 C、N、P 测试方法

每个采样点的土壤样品在实验室经过充分震荡摇匀预处理后,采用四分法测试得到该样点的土壤微生物 C、N、P均值。新鲜土样过筛后调节到田间持水量的50%左右,在室温下于密闭装置中预培养1周,土壤微生 物生物量碳(MBC)、土壤微生物生物量氮(MBN)和土壤微生物生物量磷(MBP)采用氯仿熏蒸浸提法进行提 取测定<sup>[14]</sup>。

(3) 植物 C、N、P 测试方法

每个采样点的植物样品在烘箱中65℃烘干杀青48h,粉碎后过筛,采用四分法测试得到该样点植物C、N、 P均值。植物C采用重铬酸钾氧化-外加热法测定<sup>[15]</sup>,植物N和植物P参照《NY/T 2017—2011 植物中氮、 磷、钾的测定》采用扩散法和酸溶—钼锑抗比色法测定。

1.4 数据处理与分析方法

采用 Excel 2013 和 SPSS Statistics 19 对数据进行预处理和分析。不同雨量带营养元素采用单因素方差分 析(one-way ANOVA)进行差异分析,多重比较采用 LSD 法。土壤、植物、微生物生物量 C、N、P 单位为 g/kg。相关分析采用 Pearson 法。本研究中显著水平为  $\alpha$  =0.05,极显著水平为  $\alpha$  =0.01。

#### 2 结果与分析

2.1 不同雨量带土壤 C、N、P 及其化学计量比

研究区土壤 C、N、P 含量随降水梯度变化见图 2,不同雨量带土壤 TOC 平均含量为 13.39 g/kg,不同雨量 带土壤 TOC 含量介于 7.53—20.90 g/kg。土壤 TN 平均含量为 1.27 g/kg,不同雨量带土壤 TN 含量介于 0.67— 1.93 g/kg。研究区土壤 TP 平均含量为 0.46 g/kg,不同雨量带土壤 TP 含量介于 0.31—0.66 g/kg。研究区不 同雨量带土壤 C:N、C:P、N:P、C:N:P 化学计量比见表 3,不同雨量带平均土壤 C:N 比例为 10.5,土壤 C:P 比例为 28.9,土壤 N:P 比例为 2.7,土壤 C:N:P 比例为 28.9:2.7:1。







TOC, 土壤总有机碳 Total organic carbon of soil; TN, 土壤全氮 Total nitrogen of soil; TP, 土壤全磷 Total phosphorus of soil.采用字母标记法表示显著性差异(*n*=6),小写字母置信水平为0.05,大写字母置信水平为0.01

Table 3 Soil C, N, P stoichiometry in the different precipitation zones							
雨量带 Precipitation zones	多年平均降水量/mm Mean annual precipitation	C :N	С : Р	N : P	C :N :P		
希拉穆仁	282.9	11.0±0.2a	34.3±2.0A	3.1±0.1a	34.3:3.1:1		
百灵庙	244	10.5±0.1a	$25.5 \pm 0.7 B$	$2.4 \pm 0.1 \mathrm{b}$	25.5:2.4:1		
满都拉	160.4	9.5±0.9a	23.6±0.9B	2.5±0.3ab	23.6:2.5:1		
(	CV/%	7.5	20.5	14.3	—		

表 3 不同雨量带土壤 C、N、P 化学计	量比
-----------------------	----

C:N,C:P,N:P化学计量比数据为平均值±标准误(n=6);同列中不同小写字母表示差异显著(P<0.05),同列中不同大写字母表示差异极 显著(P<0.01);CV,变异系数 Coefficient of variation

从不同雨量带土壤 C、N、P 含量变化来看,研究区土壤 C、N、P 含量随降水量递减均呈显著递减趋势,其 中土壤 C、N 含量下降达到极显著水平(P<0.01)。总体来看,研究区土壤 C、N、P 含量变化受降水影响明显。 研究区 C:N、C:P、N:P 以及 C:N:P 比例随降水量减少亦呈现出下降趋势。从不同雨量带土壤 C:N、C:P、 N:P比例变异程度来看,土壤 C:N 比例最为稳定,受降水量变化的影响最小。 2.2 不同雨量带土壤微生物生物量 C、N、P 及其化学计量比

研究区土壤微生物生物量 C、N、P 含量随降水梯度变化见图 3,不同雨量带 MBC 平均含量为 0.37 g/kg, 不同雨量带 MBC 含量介于 0.23—0.50 g/kg。MBN 平均含量为 0.022 g/kg,不同雨量带 MBN 含量介于 0.014—0.030 g/kg。研究区不同雨量带 MBP 平均含量为0.0039 g/kg,不同雨量带 MBP 含量介于 0.0027— 0.0046 g/kg。研究区不同雨量带 MBC :MBN、MBC :MBP、MBN :MBP (MBN :MBP 化学计量比见表 4,不 同降水梯度平均 MBC :MBN 比例为 19.9, MBC :MBP 比例为 108.6, MBN :MBP 比例为 5.6, MBC :MBN :MBP 比 例为 108.6:5.6:1。





Fig.3 Variations of microbial biomass C, N, P contents with precipitation gradient

MBC, 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN, 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MBP, 微生物生物量磷, MBP Microbial biomass phosphorus

Table 4 Microbial biomass C, N, P stoichiometry in the different precipitation zones								
雨量带 Precipitation zones	多年平均降水量 Mean annual precipitation/mm	MBC: MBN	MBC : MBP	MBN: MBP	MBC: MBN: MBP			
希拉穆仁	282.9	13.0±0.9a	90.7±28.6ab	7.0±2.8a	90.7 :7.0 :1			
百灵庙	244.0	35.7±12.1a	185.2±40.4a	5.2±0.5a	185.2 : 5.2 : 1			
满都拉	160.4	11.0±5.2a	$50.0 \pm 17.6 \mathrm{b}$	4.6±0.4a	50.0:4.6:1			
	CV/%	69.1	63.8	22.5	—			

MBC, 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN, 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MBP, 微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus

与土壤 C、N、P 受降水影响显著不同,研究区土壤微生物生物量 C、N、P 并未随降水梯度变化呈现出明显的规律性变化。研究区土壤微生物生物量化学计量比具有较大的变异性,从不同雨量带的变化情况来看, MBC:MBN 比例和 MBC:MBP 比例较 MBN:MBP 比例显然具有更大的波动。

2.3 不同雨量带植物 C、N、P 及其化学计量比

研究区植物 C、N、P 含量随降水梯度变化特征见图 4,不同雨量带植物 C 平均含量为 391.5 g/kg,不同雨

量特征

4017

量带植物 C 含量介于 356.2—436.0 g/kg。植物 N 平均含量为 22.4 g/kg,不同雨量带植物 N 含量介于 16.3— 33.1 g/kg。研究区不同雨量带植物 P 平均含量为 3.3 g/kg,不同雨量带植物 P 含量介于 2.5—4.2 g/kg。研究 区不同雨量带植物 C:N、C:P、N:P、C:N:P 化学计量比见表 5,不同雨量带平均植物 C:N 比例为 17.5,植物 C :P 比例为 117.4,植物 N:P 比例为 6.7,植物 C:N:P 比例为 117.4:6.7:1。





Fig.4 Variations of plant C, N, P contents with precipitation gradient

Table 5	Plant C,	Ν,	Р	stoichiometry	in	the	different	precipitation	zone
								F F	

植物 Plants	多年平均降水量/mm Mean annual precipitation	C:N	С : Р	N:P	C : N : P
短花针茅 Stipa breviflora	282.9	22.1±2.3a	151.2±12.0a	6.8±0.2a	151.2:6.8:1
克氏针茅 Stipa krylovii	282.9	20.1±1.6a	138.7±0.6a	6.9±0.6a	138.7 :6.9 :1
木地肤 Kochia prostrata	244.0	19.4±0.1a	$109.8{\pm}1.2{\rm b}$	$5.7 \pm 0.1 \mathrm{b}$	109.8 :5.7 :1
野韭 Allium ramosum	160.4	$13.1 \pm 1.4 \mathrm{b}$	$98.8 \pm 7.6 \mathrm{b}$	7.5±0.2a	98.8:7.5:1
CV/	1%	20.7	19.6	11.6	_

植物体内化学元素含量受到植物养分利用策略、土壤特性以及生存环境的共同影响。本研究不同雨量带 植物因植物种类、生长型以及光合途径不同,养分含量不便于直接进行比较。从不同雨量带植物 C:N、C:P 和 C:N:P 化学计量比来看,随着降水量下降,植物 C:N、C:P 和 C:N:P 化学计量比呈下降趋势。同时还可 看出,植物 N:P 比例较 C:N 和 C:P 比例更为约束。

# 2.4 土壤-植物-微生物 C、N、P 关系

研究区土壤、植物、微生物生物量 C、N、P 相关关系见表 6。在土壤 C、N、P 之间,土壤 C 和 N 间具有极显 著的正相关关系(P<0.01),相关系数高达 0.98;其余未达到显著水平。研究区土壤微生物生物量 C、N、P 之 间的相关性均未达到显著性水平。研究区植物 N 和 P 之间具有显著的正相关关系(P<0.05),相关系数为 0.90;其余未达到显著性水平。

Table 6 Correlation between C, N, and P of soil, plants, and microbial biomass							
类别	C、N 相关性	C、P 相关性	N、P 相关性				
Туре	Correlation between C and N	Correlation between C and P	Correlation between N and P				
土壤 Soil	0.98 **	0.64	0.61				
微生物生物量 Microbial biomass	0.67	0.10	-0.25				
植物 Plants	-0.30	-0.67	0.90*				

表 6	土壤-植物-微生物生物量 C、N、P 相关关系	
-----	-------------------------	--

表中"-"表示负相关,未加"-"则表示正相关;\*表示相关关系达到显著水平(P<0.05),\*\*表示相关关系达到极显著水平(P<0.01)

研究区土壤、植物、微生物生物量之间 C、N、P 相互关系见表 7。土壤与微生物之间的 C、N、P 相关关系未 达到显著性水平。在土壤与植物 C、N、P 的相关关系中,土壤 N 与植物 C、P 分别呈显著正相关和显著负相关 (*P*<0.05),相关系数分别为 0.84 和-0.82。研究区微生物与植物 C、N、P 之间的相关关系均未达到显著性 水平。

表7 土壤、植物、微生物生物量之间 C、N、P 相关关系

Table 7	Correlation of C,	N, and P	between soil,	plants	and microbial	biomass
---------	-------------------	----------	---------------	--------	---------------	---------

类别	营养元素 Nutrient element	微生物 Microbial biomass			植物 Plants		
Туре		MBC	MBN	MBP	С	Ν	Р
土壤 Soil	SOC	0.67	0.61	0.01	0.59	-0.59	-0.51
	TN	0.53	0.58	0.04	0.84 *	-0.61	-0.82*
	TP	0.60	0.55	0.25	0.58	-0.54	-0.65
微生物	MBC	_	—	_	0.52	-0.26	-0.34
Microbial biomass	MBN	—	—	—	0.59	-0.01	-0.36
	MBP	—	_	_	-0.31	-0.28	-0.05

SOC,土壤有机碳 Soil organic carbon; TN,土壤全氮 Total nitrogen; TP,土壤全磷 Total phosphorus

#### 3 讨论

# 3.1 不同雨量带土壤化学计量特征

全球、中国不同气候带 C、N、P 化学计量比见表 8。Cleveland 和 Liptzin 研究发现,从全球尺度来看,土壤 C:N:P 存在一个较为约束的比例 186:13:1<sup>[16]</sup>。Tian 等<sup>[17]</sup>采用全国第二次土壤调查数据汇总了中国 2384 个 土壤剖面,进一步分析了全国不同地区以及不同气候带 C、N、P 变化模式及其化学计量比。从全国范围来看, 土壤 C:N:P 比例为 60.0:5.2:1。本研究区位于荒漠草原地区,C:N:P 比例为 28.9:2.7:1,接近 Tian 等温带沙 漠地区 32.0:2.6:1 的 C:N:P 比例。与全球及中国不同地区相比,研究区具有较低的 C:N:P 比例。通过分 析,研究区土壤 C:N:P 比例。与全球及中国不同地区相比,研究区具有较低的 C:N:P 比例。通过分 析,研究区土壤 C:N:P 表现出明显的 P 富集特征。土壤 P 含量主要受成土母质风化阶段控制<sup>[17]</sup>,而成土母 质风化阶段又受到不同地区气候(降水、温度、风速等)、地形、植被、微生物、人类活动等一系列因素影响,因 此我国不同地区 C:P、N:P 比例差别很大。研究区荒漠草原地广人稀,全年降水稀少,且风大、日照强烈,这 种气候条件一方面加剧了成土母质风化,另一方面亦减少了 P 元素的径流和淋滤损失,因而在全国不同气候 带中具有相对较小的 C:P、N:P 比例。

土壤有机碳是土壤中有机质在微生物参与下矿化与腐殖化综合作用的结果<sup>[18-21]</sup>,而降水是影响植被生产力和微生物活动的重要因素<sup>[22]</sup>。研究区多年平均降水量自南向北由 300 mm 逐渐下降到 150 mm,降水梯

度直接影响不同雨量带的植被生物量,进而影响土壤中的有机质含量。土壤中的N主要来源于微生物参与下的生物固氮、矿化作用,以及随降水进入土壤中的氮素。从图2可以看出,降水对研究区土壤C、N含量的影响极为显著(P<0.01)。从变异系数来看,二者随降水量变化的波动性也更强。土壤P与土壤C、N的来源不同,成土母质的风化作用时间跨度更长,P素释放过程也更趋缓慢且稳定,随降水量变化的波动程度也较小。从研究区不同雨量带土壤C、N、P化学计量比来看(表3),尽管土壤中C、N含量变幅很大,但相对于土壤C:P和N:P比例,土壤C:N比例具有更加约束的比例关系,这反映了土壤生物(植物、微生物)对土壤化学组成的反馈调节作用<sup>[17]</sup>。一些研究表明,生态系统演替过程中,土壤C:N比例受气候等因素影响最小,是等速变化的<sup>[19,23]</sup>。此外,土壤C:N比例也被认为是反映土壤氮素矿化能力的标志,可反映微生物群落水平,亦可在一定程度上指示调落物与根系残荏对土壤C、N的积累<sup>[24-25]</sup>。总体来看,研究区C:N:P化学计量比受降水影响明显,随降水量下降呈现出逐渐减小的趋势。其原因主要有两方面,一方面,降水梯度造成了研究区不同 地区有机物积累及矿化能力差异,主要反映在土壤C、N含量的差异上;另一方面,降水又通过对成土母质的风化和淋滤作用影响进入土壤中的P含量。

Table 8 Soil C, N, P sto	oichiometry of global a	nd different climatic	regions in China	
区域 Regions	C:N	C : P	N:P	C : N : P
全球(平均) Global average	14.3	186.0	13.1	186.0:13.1:1
中国(平均) China average	11.9	60.0	5.2	60.0:5.2:1
高寒地区 Alpine region	13.6	62	5.9	62.0:5.9:1
温带沙漠地区 Temperate desert region	12.2	32	2.6	32.0:2.6:1
热带亚热带地区 Tropical and subtropical region	12.1	78	6.4	78.0 :6.4 :1
研究区 The research area	10.5	28.9	2.7	28.9:2.7:1

表 8 全球与中国不同气候地区土壤 C、N、P 化学计量比对比<sup>[16-17]</sup>

3.2 不同雨量带微生物生物量化学计量特征

全球、中国不同地区土壤微生物生物量 C、N、P 化学计量比见表 9。与全球不同地区相比,研究区 MBN: MBP 比例与全球草地系统 MBN:MBP 比例并没有显著的差别,但具有较高的 MBC:MBN 和 MBC:MBP 比例,表现出明显的 C 富集现象,即具有较高的 C 利用效率(CUE, Carbon use efficiency)。土壤微生物个体虽小却 分布广泛,是陆地生态系统中最活跃的组分,深刻影响着土壤有机质的转化、物质循环以及能量流通<sup>[19,27-28]</sup>。研究区土壤微生物生物量 C 占土壤 TOC 的比例为 1.89%—4.27%,平均值为 3.04%,微生物生物量 N 占土壤 TN 的比例为 1.26%—2.94%,平均值为 1.68%,微生物生物量 P 占土壤 TP 的比例为 0.56%—1.48%,平均值为 0.90%。与全国不同地区相比,具有近似的土壤微生物生物量 C 比例,但偏小的土壤微生物生物量 N、P 比例<sup>[29-31]</sup>。

表 9 全球与中国不同地区土壤微生物生物量 C、N、P 化学计量比对比<sup>[16,26]</sup>

Table 9	Microbial biomass C, N, P s	stolchlometry of global and d	interent climatic regions i	n China
区域 Regions	MBC : MBN	MBC : MBP	MBN : MBP	MBC : MBN : MBP
全球 Global	8.6	59.5	6.9	59.5 :6.9 :1
全球草地 Global grassland	8.3	47.3	4.9	47.3 :4.9 :1
全球森林 Global forest	8.2	74	8.9	74.0 :8.9 :1
黄土丘陵区草原 The Loess hilly grassland	2.8	27.5	12	27.5 :12.0 :1
研究区 The research area	19.9	108.6	5.6	108.6:5.6:1

不同研究表明,土壤微生物也具有类似于"Redfield 比率"的特征,或被称之为内稳性(homeostasis),但土 壤微生物的这种内稳性相比于海洋浮游生物变化幅度更大。在陆地生态系统中,由于植物类型和土壤有机物 含量的差异,土壤 C:N:P 具有很大的变异性<sup>[32]</sup>,土壤微生物会随着环境 C:N:P 的变异进行一定程度的自我

40 卷

调节<sup>[33]</sup>。这种自我调节机制是相当复杂的,因而土壤微生物又表现出一定的非内稳性(non-homeostasis), Sterner 和 Elser<sup>[34]</sup>对此形象地描述为"You are what you eat"。正是由于微生物营养吸收、代谢以及内部种群 竞争机制的复杂性,即同时表现出一定程度的内稳性和非内稳性,土壤微生物生物量 C、N、P 对包括降水在内 的环境因素并没有土壤营养元素那样敏感。

目前,关于微生物自我调节机制的研究仍不充分<sup>[35]</sup>,即便在一些控制条件下的观测实验中,对 MBC: MBN:MBP 与环境 C:N:P 之间的关系还不能很好地解释。在较为明确的研究结论中,除了环境 C:N:P 以 外,微生物群落组成是微生物生物量 C:N:P 差异的另一主要原因<sup>[27]</sup>。关于 MBC:MBN 比例认识比较清晰的 是其与微生物群落组成的关系。已有研究大多认为真菌具有比细菌更高的 C:N 比例<sup>[29,36]</sup>,因此,高的真菌: 细菌比例通常具有高的 MBC:MBN 比例<sup>[32]</sup>。就本研究区而言,不同雨量带 MBC:MBN 比例与相应区域真菌: 细菌比例同样表现出类似的规律,即真菌:细菌比例较高的地区也具有较高的 MBC:MBN 比例,如图 5 所示。



Fig.5 Fungi : bacteria ratio with precipitation gradient

# 3.3 不同雨量带植物化学计量特征

全球、中国不同地区植物 C、N、P 化学计量比见表 10。与全球和中国不同地区相比,研究区植物 C、N、P 表现为明显的 C、N 缺乏(或 P 富集)现象。植物 C:N 和 C:P 可以表征植物对环境 C 的吸收同化能力,在一 定程度上反映了植物养分利用效率(CUE)<sup>[41]</sup>。研究区植物 C:N 和 C:P 在全球及中国不同地区均处于偏低 水平。植物叶片 N:P 比例常被用来作为判断土壤营养元素限制情况的指示性指标<sup>[42]</sup>。Koerselman 和 Meuleman 提出,N:P比例<14时,植物地上生物量表现为N限制,N:P比例>16则表现为P限制,N:P比例 介于两者之间则表现为受 N、P 共同限制<sup>[43]</sup>; van den Driessche 和 Aerts 等认为,当 N:P 比例<10 时,植物生长 即受到 N 的限制,当 N:P 比例>14 时,植物生长则开始受到 P 的限制<sup>[44]</sup>;Zhang 等认为,对于不同类型的生态 系统来说,植物生长受 N、P 限制的 N:P 比例也有差异,并提出,对于内蒙古草原的两种植物,当 N:P 比例<21 时,植物生长即受到 N 的限制,当 N : P 比例>23 时,植物生长则开始受到 P 的限制<sup>[45]</sup>。对于本研究区来说, 植物 N:P 比例仅为 6.8, 远低于全球及中国不同地区植物 N:P 比例, 植物生长明显受到 N 限制。从研究区植 物 N、P 含量来看,研究区植物 N 平均含量为 2.24%,与全球陆地生态系统 2.01%的 N 平均含量<sup>[46]</sup>和中国草 地生态系统 2.02%的 N 平均含量<sup>[37]</sup>相比差别不大;与此同时,研究区植物 P 平均含量为 0.33%,明显高于全 球陆地生态系统 0.18% 的平均 P 含量<sup>[46]</sup>, 以及中国草地生态系统 0.15% 的平均 P 含量<sup>[38]</sup>。可见, 研究区植物 N:P比例所表现出的N限制主要是由于植物P含量偏高导致的。荒漠草原独特的气候条件造成了研究区环 境中 P 本底值偏高,植物所表现出的 C、N 缺乏或 P 富集以及 N:P 比例偏低现象与土壤化学计量特征一致, 这体现了地带性植物在长期进化过程中对环境的适应性机制[16]。在荒漠草原贫瘠的养分条件下,植物为适 应环境调整了养分吸收策略,并真实地反映在了植物 C、N、P 含量及化学计量比的差异上<sup>[47]</sup>。

表 10 全球与中国	国不同地区植物 C、	N、P 化学计量比对比 <sup>[</sup>	37-40]	
Table 10 Plant C, N, P stoid	chiometry of global	and different climatic	regions in China	
区域 Regions	C :N	С :Р	N :P	C : N : P
全球陆生植物 Global terrestrial plants	23.1	257.8	11.2	257.8 :11.2 :1
中国草地生态系统植物 Grassland plants in China	21.7	292.0	13.5	292.0:13.5:1
中国东部森林生态系统植物 Forest plants in Eastern China	26.2	240.0	9.2	240.0:9.2:1

新疆草原植物 Grassland plants in Xinjiang Province 228.4 13.6 228.4:13.6:1 16.8

17.5

从两种针茅的化学计量特征来看,二者 N:P比例差异并不大,但短花针茅较围封区域内的克氏针茅表现 出更强的 C 同化能力。在相同的水热及土壤养分条件下,短花针茅较克氏针茅体现出更高的养分利用效率, 因而更适合在恶劣的荒漠化环境中生存。随着降水量从南到北下降,研究区植物可利用的土壤养分含量也随 之减少,这也体现在了不同植物的化学计量特征上,即不同植物 C:N:P 比例以及表征养分利用水平的 C:N、 C:P比例随着降水量下降均呈下降趋势。此外,相较于微生物 MBC:MBN、MBC:MBP、MBN:MBP比例,研究 区不同植物 C:N、C:P、N:P 比例具有更小的变幅,体现出更强的内稳性。

118.6

# 3.4 土壤-植物-微生物 C、N、P 关系

本研究区 The research area

从土壤 C 和 N 的来源来看,其主要来源为土壤有机质的矿化,相同的来源加之植物、微生物的反馈调节 使不同雨量带土壤 C:N 具有了稳定而约束的化学计量比,并呈现出极强的相关关系(P<0.01)。具有显著相 关关系的还包括植物 N、P。功能性元素 N、P 是植物合成蛋白质、核酸的主要成分,因此二者关系更为密切, 其化学计量比也更为约束,而常被作为判断土壤营养元素限制条件的指示性指标。

#### 4 结论

为了识别荒漠草原土壤、植物、微生物对不同干湿环境的适应性变化规律,本研究在荒漠草原地区达茂旗 不同雨量带选取典型植物群落,进行了野外土壤、植物、微生物调查与采样。对土壤-植物-微生物 C、N、P 营 养元素及其生态化学计量特征进行了分析。降水差异对研究区荒漠草原土壤养分的影响是显著的,降水梯度 导致了研究区不同地区有机物积累及矿化能力差异,又通过对成土母质的风化和淋滤作用影响进入土壤中的 P 含量。环境养分差异也直接反映在了地带性植物化学计量特征上。受到环境中偏高的 P 本底值影响,研究 区植物表现出明显的 P 富集现象,体现出地带性植物对环境的适应性机制。另一方面,与微生物相比,研究 区植物具有更为约束的化学计量比,表现出更强的内稳性。总而言之,降水在塑造荒漠草原生态格局以及驱 动生态系统养分循环过程中发挥了关键性作用。

#### 参考文献(References):

- [1] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5-15.
- [2] 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, 2010, 3(6): 540-550.
- [3] Zhou X H, Talley M, Luo Y Q. Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern great plains, USA. Ecosystems, 2009, 12(8): 1369-1380.
- [4] Joly F X, Kurupas K L, Throop H L. Pulse frequency and soil-litter mixing alter the control of cumulative precipitation over litter decomposition. Ecology, 2017, 98(9): 2255-2260.
- [5] Yan Z Q, Qi Y C, Dong Y S, Peng Q, Guo S F, He Y L, Li Z L. Precipitation and nitrogen deposition alter litter decomposition dynamics in semiarid temperate steppe in Inner Mongolia, China. Rangeland Ecology & Management, 2018, 71(2): 220-227.
- [6] Yahdjian L, Sala O E. Size of precipitation pulses controls nitrogen transformation and losses in an arid Patagonian ecosystems, 2010, 13(4): 575-585.

6.8

4021

118.6:6.8:1

[7]	Li G Y, Han H Y, Du Y, Hui D F, Xia J Y, Niu S L, Li X N, Wan S Q. Effects of warming and increased precipitation on net ecosystem
	productivity: a long-term manipulative experiment in a semiarid grassland. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 232: 359-366.
[8]	Engelhardt I C, Welty A, Blazewicz S J, Bru D, Rouard N, Breuil M C, Gessler A, Galiano L, Miranda J C, Spor A, Barnard R L. Depth matters: effects of precipitation regime on soil microbial activity upon rewetting of a plant-soil system. The ISME Journal, 2018, 12(4): 1061-1071.
[9]	王凯, 沈潮, 孙冰, 王潇楠, 魏东, 吕林有. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2286-2294.
[10]	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): 5362-5373.
[11]	何茂松,罗艳,彭庆文,严正兵,杨思琪,李凯辉,韩文轩.新疆 45 种荒漠植物粗根碳、氮、磷计量特征及其与环境的关系.生态学杂志,2019, 38(09):2603-2614.
[12]	宋一凡, 卢亚静, 郭中小, 徐晓民, 郝伟罡, 刘慧文, 韩振华. 荒漠草原脉动性降水格局及其时空变化特征——以达尔罕茂明安联合旗 为例. 生态学报, 2019, 39(11): 3952-3966.
[13]	全国农业技术推广服务中心. 土壤分析技术规范(第二版). 北京: 中国农业出版社, 2006.
[14]	吴金水,林启美,黄巧云,肖和艾.土壤微生物生物量测定方法及其应用.北京:气象出版社,2006.
[15]	鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2002.
[16]	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.
[17]	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.
[18]	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.
[19]	周正虎, 王传宽. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1257-1266.
[20]	潘军,宋乃平,吴旭东,杨新国,陈林,曲文杰,翟德苹.荒漠草原不同种植年限人工柠条林土壤碳氮磷化学计量特征.浙江大学学报: 农业与生命科学版,2015,41(2):160-168.
[21]	Hao C, Zhao X R, Chen X J, Lin Q M, Li G T. Seasonal changes of soil microbial C, N, P and associated nutrient dynamics in a semiarid grassland of north China. Applied Soil Ecology, 2018, 128: 89-97.
[22]	Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, Leffler A J, Ogle K, Pockman W T, Sandquist D R, Potts D L, Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. Oecologia, 2004, 141(2): 254-268.
[23]	Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20 (2): 354-361.
[24]	王振,王子煜,韩清芳,李文静,韩丽娜,丁瑞霞,贾志宽,杨宝平.黄土高原苜蓿草地土壤碳、氮变化特征研究.草地学报,2013,21 (6):1073-1079.
[25]	张良侠,樊江文,张文彦,唐风沛.京津风沙源治理工程对草地土壤有机碳库的影响——以内蒙古锡林郭勒盟为例.应用生态学报, 2014,25(2):374-380.
[26]	王宝荣,杨佳佳,安韶山,张海鑫,白雪娟.黄土丘陵区植被与地形特征对土壤和土壤微生物生物量生态化学计量特征的影响.应用生
	态学报, 2018, 29(1): 247-259.
[27]	Li Y, Wu J S, Liu S L, Shen J L, Huang D Y, Su Y R, Wei W X, Syers J K. Is the C:N:P stoichiometry in soil and soil microbial biomass
	related to the landscape and land use in southern subtropical China? Global Biogeochemical Cycles, 2012, 26(4); GB4002.
[28]	Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. Global

- Ecology and Biogeography, 2013, 22(6); 737-749.
- [29] Zhou Z H, Wang C K. Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. Biogeosciences Discussions, 2015, 12(14): 11191-11216.
- [30] 彭佩钦,吴金水,黄道友,汪汉林,唐国勇,黄伟生,朱奇宏.洞庭湖区不同利用方式对土壤微生物生物量碳氮磷的影响.生态学报, 2006,26(7):2261-2267.
- [31] 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.
- [32] Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant littermicrobe system. Ecology Letters, 2013, 16(6): 764-772.

- [33] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 22.
- [34] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [35] 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.
- [36] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils Methods, controls, and ecosystem implications. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [37] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D L, Flynn D F B, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. Oecologia, 2006, 149(1): 115-122.
- [38] 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.
- [39] 谢锦, 常顺利, 张毓涛, 王慧杰, 宋成程, 何平, 孙雪娇. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性. 生态学报, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [40] 任书杰,于贵瑞,姜春明,方华军,孙晓敏.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.应用生态 学报, 2012, 23(3):581-586.
- [41] 郭子武,陈双林,杨清平,李迎春.密度对四季竹叶片 C、N、P 化学计量和养分重吸收特征的影响.应用生态学报,2013,24(4): 893-899.
- [42] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. Ecological Applications, 2003, 13(2): 372-384.
- [43] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P Ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [44] van den Driessche R. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. The Botanical Review, 1974, 40(3): 347-394.
- [45] 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. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(3): 259-270.
- [46] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [47] 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.草业学报,2011,20(2):244-252.