

DOI: 10.5846/stxb202007031730

俞月凤, 何铁光, 曾成城, 宋同清, 彭晚霞, 韦彩会, 苏利荣, 张野, 范适. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征. 生态学报, 2022, 42(3): 935-946.

Yu Y F, He T G, Zeng C C, Song T Q, Peng W X, Wei C H, Su L R, Zhang Y, Fan S. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a karst area of southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(3): 935-946.

喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征

俞月凤¹, 何铁光^{1,*}, 曾成城¹, 宋同清², 彭晚霞², 韦彩会¹, 苏利荣¹, 张野¹, 范适³

1 广西壮族自治区农业科学院农业资源与环境研究所, 南宁 530007

2 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410125

3 湖南环境生物职业技术学院园林学院, 衡阳 421005

摘要:为摸清喀斯特植被退化对群落各组分 C、N、P 生态化学计量特征及内稳态特征的影响, 为喀斯特退化生态系统植被恢复与重建提供科学依据, 以桂西北喀斯特地区 5 种退化程度植被群落为研究对象, 测定了不同退化程度植被群落植物叶片、凋落物、土壤和微生物生物量的 C、N、P 含量, 分析其化学计量比特征、相互关系及植物内稳性特征。结果表明: (1) 随着退化程度加剧, 叶片 C、N、P 含量、N:P 和凋落物 N:P、微生物量 C 显著下降, 而叶片 C:N、C:P 则显著增加, 且植物叶片 N:P<14; 随退化程度加剧, 凋落物 N、P 含量、土壤 C、N、P 含量、微生物量 N、P 呈先略有增后显著降低的趋势, 且不同退化程度群落土壤 N:P 和微生物量 C:N 无显著差异。 (2) 叶片 N、P 含量与土壤 N、P 含量, 叶片 C:P 与土壤 C:N、C:P、N:P, 叶片 N:P 与凋落物 N、N:P, 叶片 C、N、P 含量与微生物量 C 呈显著或极显著正相关关系; 叶片 C:N 与土壤 C、N, 叶片 C:P 与土壤 N、P, 叶片 N:P 与土壤 P 呈显著或极显著负相关关系。 (3) 喀斯特地区植物叶片 N、P 元素的内稳性指数 (H) 平均值分别为 2.74 和 2.31, 属于弱稳态型, 叶片 N:P 的 H 值为 5.14, 为稳态型, 相对于 N、P 元素, 元素计量比 N:P 具有更高的内稳性。喀斯特地区群落退化引起系统 C、N、P 含量、化学计量特征及其相互关系发生明显改变, 植物 N:P 呈现一定的内稳性, 说明其对喀斯特退化生态系统有较好的适应性; 但退化导致叶片 N:P 下降植物生长受 N 限制作用不断增强, 因此在桂西北喀斯特地区植被恢复过程中要注重 N 的供应。
关键词:退化群落; 碳氮磷化学计量比; 养分限制; 喀斯特; 内稳性

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a karst area of southwest China

YU Yuefeng¹, HE Tieguang^{1,*}, ZENG Chengcheng¹, SONG Tongqing², PENG Wanxia², WEI Caihui¹, SU Lirong¹, ZHANG Ye¹, FAN Shi³

1 Agricultural Resources and Environment Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China

2 Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

3 Landscape College, Hunan Polytechnic of Environment and Biology, Hengyang 421005, China

Abstract: Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities were studied to provide a scientific basis for vegetation restoration and reconstruction for the karst area of southwest China. Five degraded vegetation communities in the karst area of northwest Guangxi were selected. C, N, and P contents of plant leaves, litter, soil and microbial biomass were determined. The stoichiometric characteristics of

基金项目:国家自然科学基金项目(31460135); 广西自然科学基金项目(2020GXNSFAA297092); 广西第十八批“十百千人才工程”专项资金

收稿日期:2020-07-03; **网络出版日期:**2021-10-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tghel18@163.com

plant, litter, soil, microbial biomass and their relationships and the homeostasis of plant were analyzed. With the intensified degradation of the vegetation community, the leaf C, N, P content, N:P, litter N:P, and microbial biomass C decreased significantly, while the leaf C:N and C:P increased significantly and N:P of plant leaves was less than 14 in all communities. Litter N, P contents, soil C, N, P contents, microbial biomass N, P contents showed a trend of increase firstly and then significantly decreased with the intensified degradation degrees. There was no significant difference in soil N:P and microbial biomass C:N among communities with different degradation degrees. Leaf N and P were significant or extremely significantly positively correlated with soil N and P. Leaf C:P was significant or extremely significantly positively correlated with soil C:N, C:P, and N:P. The leaf N:P and litter N, N:P, as well as leaf C, N, P contents and microbial biomass C content were significantly positively correlated. The leaf N, P and soil C:P, N:P, leaf C:N and soil C, N, leaf C:P and soil N, P, leaf N:P and soil P showed significantly or extremely significantly negative correlations. The average values of the homeostasis index H of plant leaf N and P in the karst area were 2.74 and 2.31, respectively, which indicated the weak steady state. The H value of leaf N:P was 5.14, implying a steady state. Compared with N and P, the element ratio N:P had higher internal stability. The degradation of karst community caused the change of C, N, P contents and their stoichiometry. Plant N:P ratio showed somewhat homeostasis when soil nutrient changed, indicating that plants had a good adaptability to karst degraded ecosystem. The degradation resulted in increased limitation of plant growth by N. Our results suggest that soil N availability is critical for vegetation restoration in the karst areas of northwest Guangxi.

Key Words: degraded community; carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric ratio; nutrient limitation; karst area; homeostasis

生态化学计量学理论认为有机体能够通过控制自身的养分元素平衡,使其元素组成比值和外界环境的元素供应保持一种相对稳定的状态^[1],这种内稳性是生态化学计量学研究的前提^[2]。有机体 C、N、P 元素含量存在一个相对稳定的比值,其中任何一种元素的较大变化都将使这一比值发生变化;因此,通过有机体 C:N:P 化学计量特征的变化,该理论可以用来判断有机体生长、发育或者繁殖的限制元素种类^[3]。生态化学计量学是生态学研究的前沿领域之一,研究主要集中于生态过程中 C、N、P 元素的计量关系及其生态学意义。当前,国内外学者对陆地生态系统各组分(植物、凋落物、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,尤其在限制性养分元素判别方面形成了植物 N:P 养分限制理论^[4],但有关退化生态系统的生态化学计量特征及养分限制的研究较少,主要集中在退化草地、山地、湿地及竹林地等生态系统^[5-8],且主要关注某一组分(土壤、植物、凋落物或者微生物)或土壤-植物-凋落物的生态化学计量学特征,将“植物-凋落物-土壤-微生物”连续体作为系统研究退化生态系统内部 C、N、P 计量学及其相互关系的研究尚未见报道。在植物-土壤系统中,土壤养分循环与植物营养过程与微生物的分解作用密切相关,微生物生物量 C:N:P 决定了其对养分的矿化、固存作用,进而影响着土壤肥力^[9];土壤有机质及植物凋落物反过来也会对微生物的分解速率产生影响,从而导致土壤养分有效性的改变^[10],而植物养分化学计量比的改变则可以反映出养分有效性的变化;养分有效性的变化则可以通过植物的改变反映出来^[11]。此外,植物养分元素的内稳态可反映各养分元素的平衡状态,是植物对环境变化的响应策略^[12]。植物生态化学计量内稳性研究已经得到学者们的关注,但有关研究还不多^[13]。由于不同的生态系统类型、不同植物群落类型之间存在明显差异,植物生态化学计量内稳性在不同生态系统和群落中的特征亟待阐明。因此,利用生态化学计量学的思路来研究退化生态系统中“植物-凋落物-土壤-微生物”系统 C、N、P 元素的动态平衡及植物内稳性特征具有重要的生态学意义。

喀斯特地区环境由于其形成的碳酸盐岩基质的特殊性而与常态地貌有着极大的差别,过度的人为干扰造成了喀斯特地区植被的退化,水土流失加剧,导致了十分严重的石漠化现象,严重制约了该区域可持续发展。生态化学计量学的理论和方法可为研究喀斯特区域植被退化过程及其机理提供新思路。近年来,有关喀斯特地区生态化学计量学方面的研究发展较快。刘娜等^[14]和刘立斌等^[15]探究了喀斯特高原石漠化区次生林植

物、凋落物和土壤 C、N、P 生态化学计量特征;Song 等^[16]报道了喀斯特地区土壤和微生物碳氮磷化学计量特征对不同演替阶段植物群落的响应;胡培雷等^[17]研究了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。这些研究表明喀斯特不同植被类型群落生态化学计量比存在差异,或受 N 或受 P 素制约,但对群落生态化学计量特征与喀斯特植被退化的关系及退化机理方面的研究尚显不足,研究喀斯特植被退化过程中植物、凋落物、土壤和微生物系统 C、N、P 生态化学计量特征及植物内稳性特征的变化,有助于理解喀斯特生态系统退化机理。本文以桂西北喀斯特地区为研究区域,通过建立不同退化程度植被群落样地,并进行土壤和植被调查,研究植物-凋落物-土壤-微生物系统生态化学计量变化特征、相互关系及植物内稳性特征,旨在揭示:(1)喀斯特生态系统退化是否会引起植被、凋落物、土壤、微生物系统 C、N、P 含量变化,从而改变其化学计量特征及养分限制格局与内稳性?(2)这种变化与喀斯特生态系统退化的关系如何?通过上述问题的探讨,以期对喀斯特退化生态系统植被恢复与重建提供科学依据。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

研究区选择在广西大化瑶族自治县(107°18'45"—108°03'45"E, 23°32'30"—24°22'30"N),位于云贵高原向广西丘陵过渡地带的斜坡上,属于广西最典型的“九山半水半分田”的石山区贫困县。全县总面积 2716 km²,耕地总面积 162 km²,境内峰丛密布,喀斯特面积共 2059 km²,占全县总面积的 73%,喀斯特地貌较为典型。成土母质以碳酸盐岩为主,地带性红壤只是分布在土山,石山、半石山普遍为石灰土。研究区气候温和,属中亚热带季风气候,雨热同季。年平均气温 18.2—21.3 ℃。1 月份气温最低,平均 12.2 ℃,极端最低气温零下 3 ℃,7 月份气温最高,平均 28.2 ℃,极端最高气温 39.7 ℃。年日照时数 1217—1587 h,年积温 6300 ℃。生长期、无霜期年平均分别达 300 d、335 d。多年平均相对湿度 74%—80%。年平均降雨量 1249—1673 mm,蒸发量 1213—1645 mm。桂西北喀斯特地区是西南喀斯特地区代表性区域,其生态环境极其脆弱,该区域一直以来是喀斯特地区生态恢复与重建的重点和难点。自 20 世纪 80 年代中期之后,该区域开始实施以植被恢复为主的宏观生态工程,植被开始得到自然恢复,因此不同退化程度的植被群落共存。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查及取样

本研究在对研究区环境及植被特征全面调查的基础上,结合相关资料,采用空间序列代替时间序列的方法,将植被群落分为 5 个退化程度(表 1):未退化(I)、潜在退化(II)、轻度退化(III)、中度退化(IV)、重度退化(V)。经过全面踏查,2016 年 7 月选择符合 5 个退化程度的典型植被群落设置样地,每个退化程度设置 9 个 20 m × 20 m 样地,共计样地 45 个,样地设置及样地基本情况团队已报道过^[18—19]。在样地内按“S”型随机采取 5—8 个表层土壤样品(0—15 cm),混合后代表该样地表层土样;在每个样地内选择各群落内的优势种采集植物叶片。各乔木按径阶选取平均标准木采集叶片,同种树种不同径阶标准木叶片混合,取冠层东南西北 4 个方位和上中下各部位完整的成熟叶片,每份样品 200—300 g;灌丛和灌草丛中灌木叶片的采集在地面借助剪刀完成,收集方法同上。采集草本植物叶片时直接用剪刀剪取成熟叶片。在样方的 4 个角和中央设置 5 个 1 m × 1 m 的方格收集凋落物,其中部分为枯落物,如凋落叶片、枝条、草本和木炭等,有些是难以分辨的有机物分解碎片。

1.2.2 样品处理及测定

每个土壤样品充分混匀后按四分法分成两份,一份现场密封后入冰柜保存(4 ℃),并尽快分析土壤微生物生物量 C、N、P;一份带回实验室风干,先过 1 mm 筛,得到土壤样品再过 0.149 mm 筛,用于测定土壤有机质、全氮、全磷。收集到的叶片和凋落物带回实验室后,放入烘箱 105℃ 杀青 2 h 后 80℃ 烘干至恒量,然后粉碎、过 0.149 mm 筛、装信封待测定。有机碳(SOC)含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定,全氮(TN)含量采用半微量凯氏法-流动注射仪法测定,全磷(TP)含量采用 NaOH 熔融-钼锑抗显色-紫外分光光度法测定。植

物全 C 含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定, N 含量采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮、流动注射仪法测定, P 含量采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮、钼锑抗比色法测定。土壤微生物量碳采用 CHCl_3 熏蒸法- K_2SO_4 提取-总有机碳自动分析仪法, 微生物量氮采用 CHCl_3 熏蒸- K_2SO_4 提取-氮自动分析仪法, 微生物量磷采用 CHCl_3 熏- NaHCO_3 提取-Pi 测定-外加 Pi 校正法-紫外分光光度法测定; 微生物碳、氮转换系数为 0.45, 微生物磷转换系数为 0.40^[20]。

表 1 植被群落退化等级划分标准

Table 1 Classification standard of vegetation community degradation grade

退化程度 Degradation degree	岩石裸露率/% Rock exposed rate	植被覆盖率/% Vegetation coverage	特征与利用 Characteristics and utilization
未退化(I) Undegraded	≤ 10	≥ 70	乔灌木植被、土层厚且连续, 宜农林牧
潜在退化(II) Potential degradation	(10, 30]	[60, 70)	灌乔木植被、土层较厚但连续, 宜农林牧
轻度退化(III) Light degradation	(30, 50]	[30, 60)	乔草+灌木、土层不连续, 宜农林牧
中度退化(IV) Moderate degradation	(50, 70]	[10, 30)	疏草+疏灌、土层浅薄且散布, 自然恢复
重度退化(V) heavily degradation	> 70	< 10	疏草、土壤零星分布, 难利用

1.3 数据处理

化学计量比根据各优势种在群落内的重要值, 利用加权平均计算。采用 Excel 2010 和 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析。用单因素方差分析(ANOVA) 检验不同退化阶段土壤、植物、凋落物和微生物 C、N、P 浓度及其化学计量比之间的差异性, 然后用最小显著差数法(LSD) 检验差异显著性。

植物内稳态反映植物随着环境变化保持自身化学组成稳定的能力^[21], 内稳性的高低用内稳性指数来表示, 通过内稳性模型计算得出, 该模型公式为:

$$y = cx^{1/H}$$

其中, x 为土壤 N 或 P 含量(g/kg) 或 N:P 值, y 为植物体器官对应的全氮(N) 或全磷(P) 含量(g/kg) 或 N:P 值, c 为常数, H 为植物内稳性指数。

Persson^[22] 认为植物内稳性特征可用内稳性指数 H 进行界定。回归分析显著性检验采用 $\alpha = 0.1$ 进行单侧检验, 若回归关系不显著 ($P > 0.1$), 被定义为“绝对稳态”; 当回归分析显著时 ($P \leq 0.1$), 按内稳性指数可将植物划分为 4 种类型: $H > 4$ 为稳态型; $2 < H < 4$ 为弱稳态型; $4/3 < H < 2$ 为弱敏感型; $H < 4/3$ 为敏感型。

2 结果与分析

2.1 植物叶片 C、N、P 含量及化学计量比

由图 1 可知, 随退化程度加剧, 叶片 C、N、P 含量呈降低变化趋势, 叶片 C:N 和 C:P 逐渐升高, N:P 则呈先升高后降低的趋势。未退化、潜在退化与轻度退化群落叶片的 C 含量及中度退化、重度退化群落叶片的 C 含量间均无显著差异, 但前三者叶片 C 含量均显著高于后二者。未退化群落叶片 N 含量最高, 与潜在退化群落无显著差异; 潜在、轻度与中度退化群落叶片 N 含量间无显著差异; 重度退化群落叶片 N 含量最低, 与中度退化群落无显著差异, 但显著低于轻度退化群落。未退化群落叶片 P 含量显著高于轻度、中度和重度退化群落, 潜在退化群落叶片 P 含量则与其他群落间均无显著性差异。重度退化群落叶片 C:N 和 C:P 显著高于其他群落, 其 N:P 则最低; 其他四个群落叶片的 C:N、C:P 和 N:P 之间无显著性差异。

2.2 凋落物 C、N、P 含量及化学计量比

随着退化程度的加剧, 凋落物 C 含量呈先降低后升高再降低的趋势, N、P 含量表现为先升高后降低的趋势(图 2)。中度退化群落凋落物 C 含量显著高于未退化、潜在退化及重度退化群落, 且未退化、潜在退化及重度退化群落凋落物 C 含量并无显著差异, 但均显著高于轻度退化群落。未退化、潜在退化和轻度退化群落凋落物 N 含量无显著差异, 且均显著高于中度和重度退化群落凋落物 N 含量, 且后两者之间并无显著差异。潜在退化群落凋落物 P 含量显著高于未退化、中度退化和重度退化群落, 而轻度退化群落则与其他群落均无显

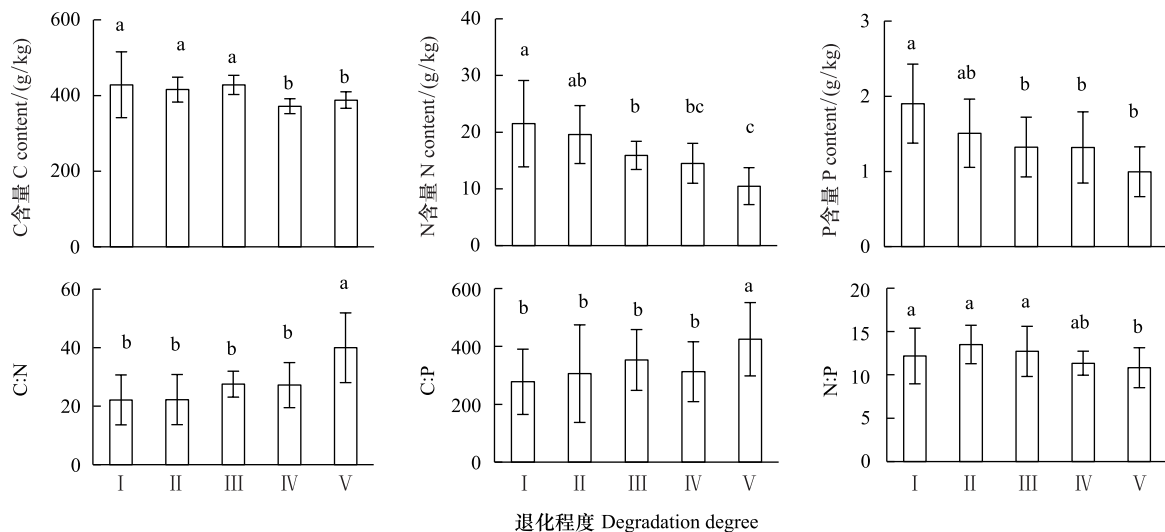


图1 不同退化程度群落植物叶片 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.1 Leaf C、N、P contents and stoichiometric ratio in vegetation communities along degradation

不同小写字母代表不同退化程度之间差异显著 ($P < 0.05$); I、II、III、IV、V 分别表示未退化、潜在退化、轻度退化、中度退化、重度退化

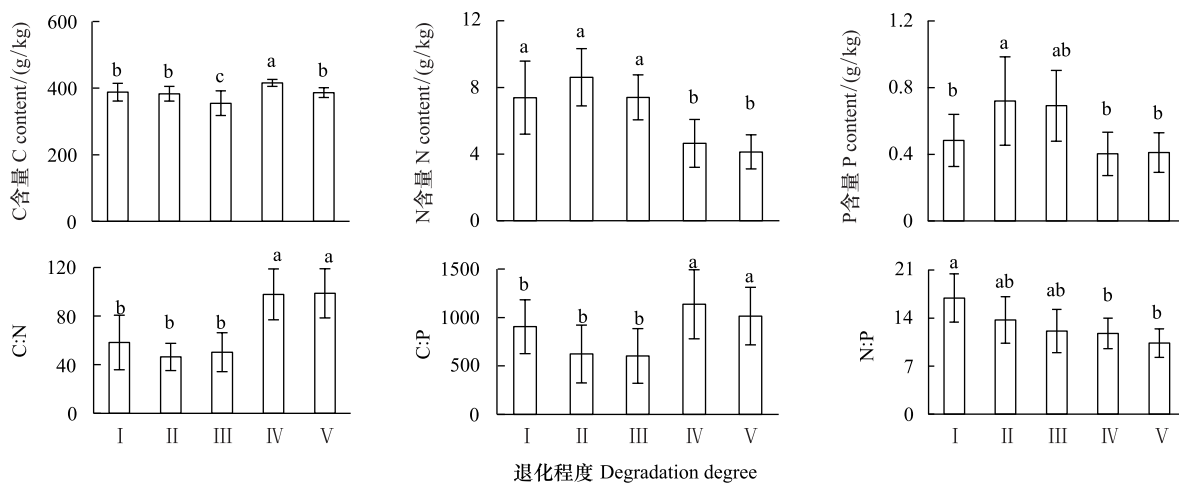


图2 喀斯特不同退化程度群落凋落物 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.2 Litter C、N、P contents and stoichiometric ratio in vegetation communities along degradation in karst area

著性差异。随退化程度加剧,凋落物 C:N 和 C:P 呈先降低后升高的趋势,中度退化和重度退化程度群落凋落物 C:N 和 C:P 并无显著差异,均显著高于未退化、潜在退化和轻度退化群落,且后三者间亦无显著差异。随退化程度加剧,凋落物 N:P 呈下降趋势,未退化群落仅略高于潜退化和轻度退化群落,但显著高于中度和重度退化群落,且潜退化和轻度退化群落及中度和重度退化群落间并无显著差异。

2.3 土壤 C、N、P 含量及化学计量比

随退化程度的加剧,土壤 C、N、P 含量均呈先升高后降低的趋势(图 3)。潜在退化群落的土壤 C 含量显著高于中度和重度退化群落,与未退化和轻度退化群落无显著差异,且后四者差异不显著。潜在退化群落土壤 N、P 含量显著高于重度退化群落,且后者与其他三个群落之间 N、P 含量并无显著差异。随退化程度加剧,土壤 C:N、C:P 均呈先降低后升高变化趋势;未退化和重度退化群落土壤 C:N 差异不显著,但均显著高于其他三种退化程度群落,且后三者间亦无显著差异;重度退化群落土壤 C:P 显著高于未退化群落,而未退化群

落土壤 C:P 亦显著高于潜在退化、轻度退化和中度退化群落,但后三者间土壤 C:P 无显著差异。随退化程度加剧,土壤 N:P 总体呈升高变化趋势,但不同退化程度群落之间土壤 N:P 并无显著差异。

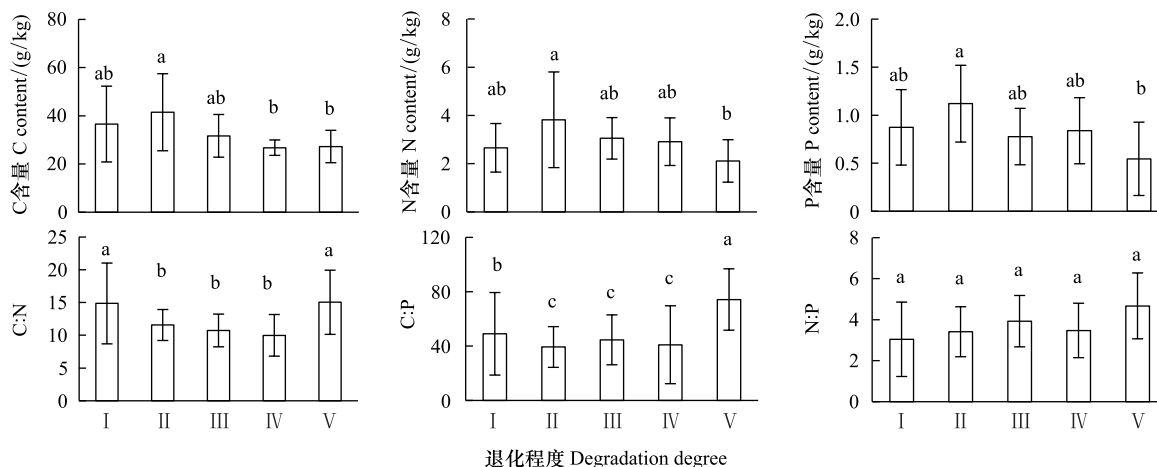


图3 喀斯特不同退化程度群落土壤 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.3 Soil C、N、P contents and stoichiometric ratio in vegetation communities along degradation in karst area

2.4 土壤微生物量 C、N、P 含量

由图 4 分析可知,随退化程度加剧,土壤微生物量 C 呈降低变化趋势,而微生物量 N、P 则呈先升高而后降低变化趋势。未退化群落土壤微生物量 C 显著高于潜在退化和轻度退化群落、中度退化和重度退化群落,且前二者微生物量 C 亦显著高于后二者,但前二者间及后二者间差异均不显著。潜在退化群落土壤微生物量 N、P 与未退化和轻度退化群落差异均不显著,但均显著高于中度和重度退化群落,而后二者微生物量 N 差异不显著,微生物量 P 差异显著。随退化程度加剧,土壤微生物量 C:N 总体呈降低变化趋势,土壤微生物量 C:P 和 N:P 则呈先降低后升高变化趋势。不同退化程度群落土壤微生物量 C:N 无显著性差异;重度退化群落土壤微生物量 C:P 与未退化群落无显著差异,但显著高于其他三种群落,且后四者之间土壤微生物量 C:P 差异并不显著;重度退化群落土壤微生物量 N:P 显著高于其他群落,其他四种群落之间则差异不显著。

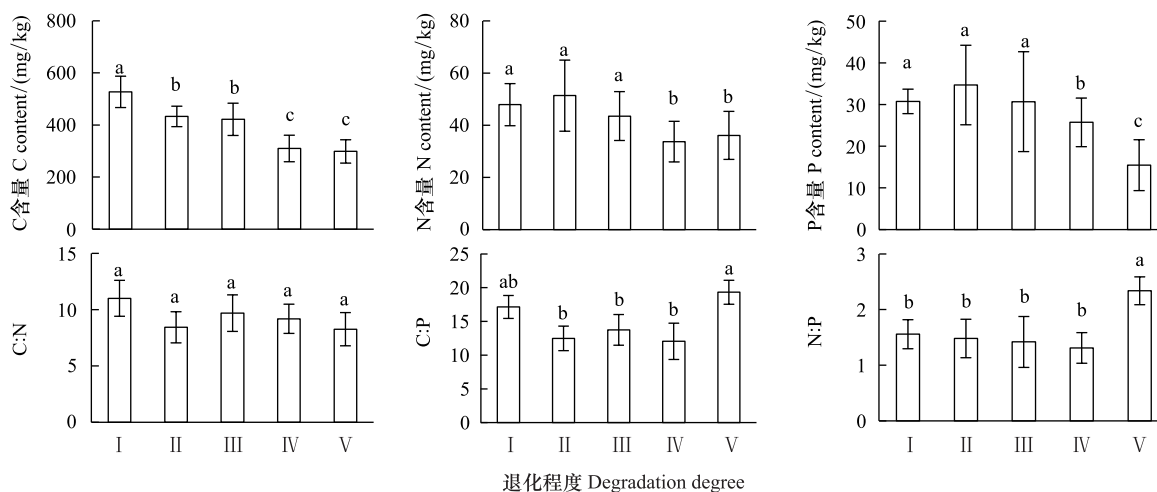


图4 喀斯特不同退化程度群落土壤微生物量 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.4 Soil microbial biomass C、N、P contents and stoichiometric ratio in vegetation communities along degradation in karst area

2.5 植物-凋落物-土壤-微生物 C、N、P 及化学计量比的相关性

如图 5 所示,植物叶片 C 与凋落物 N、微生物量 N 呈极显著正相关,与凋落物 C:N 呈极显著负相关,与微生物量 C 显著正相关;植物叶片 N 与土壤 N、微生物量 N 呈显著正相关,与土壤 C:P、N:P 呈显著负相关;植物叶片 P 与凋落物 C、土壤 N、微生物量 C 呈显著正相关,与土壤 P、微生物量 C:N 呈极显著正相关,与土壤 C:P、N:P 呈极显著负相关;植物叶片 C:N 与土壤 C、N、微生物量 C 呈显著负相关;植物叶片 C:P 与凋落物 C、土壤 N、P、微生物量 C:N 呈显著或极显著负相关,与土壤 C:N、C:P、N:P 呈显著或极显著正相关;植物叶片 N:P 与凋落物 N、N:P 呈显著正相关,与土壤 P 呈显著负相关。土壤 C 与凋落物 N、N:P、微生物量 C、N 呈显著或极显著正相关;土壤 N 与凋落物 N:P、微生物量 P 呈显著正相关。凋落物 N 与微生物量 C、N 呈极显著正相关;凋落物 P 与微生物量 C、凋落物 N:P 与微生物量 N 显著相关;凋落物 C:N 与微生物 C、N 呈显著或极显著负相关。

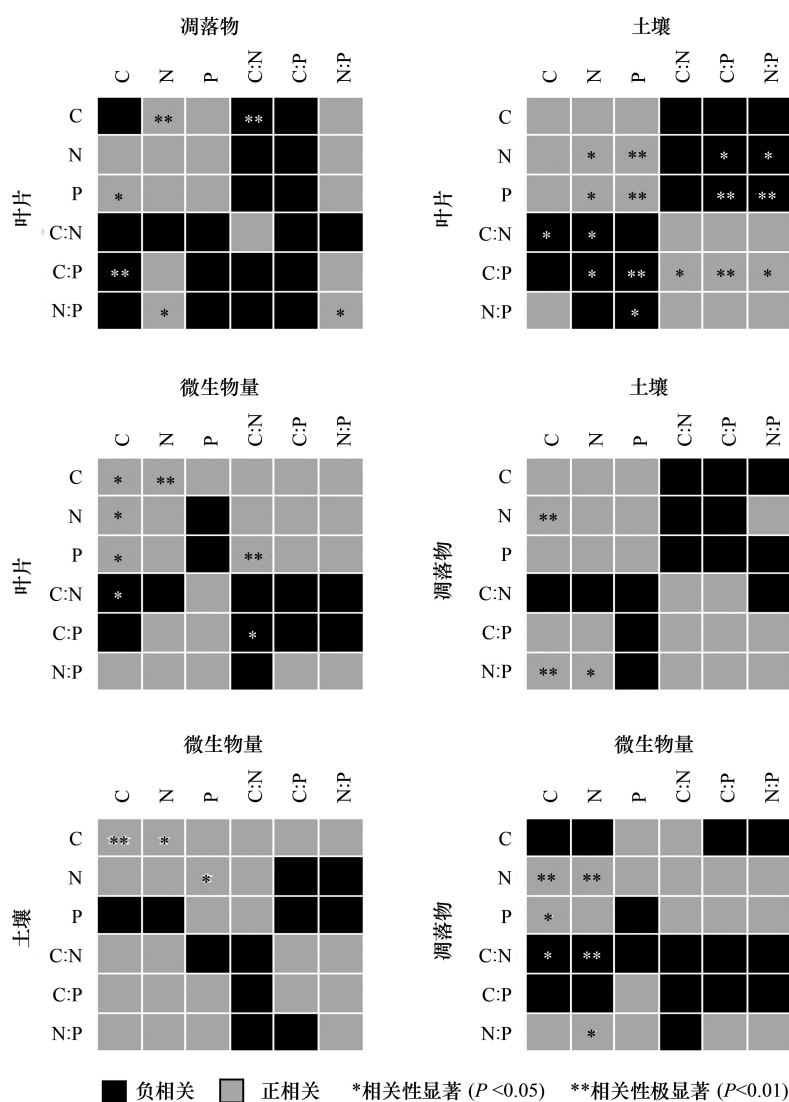


图 5 群落退化过程中植物叶片、凋落物、土壤、微生物量 C、N、P 含量与化学计量比的关系

Fig.5 Relationships of leaf, litter, soil and microbial biomass C, N, P contents and stoichiometry during the degradation process

2.6 叶片 N、P 含量及 N:P 比随土壤养分变化的内稳态分析

喀斯特植被退化过程中,随着土壤 N、P 含量及 N:P 的变化,叶片 N、P 含量及 N:P 利用稳态性模型模拟结果均显著 ($P < 0.1$),呈不同的内稳性特征(图 6)。在土壤 N、P 含量变化下,植物叶片 N 元素的内稳性指数

H 分别为 2.72 和 2.75, 平均值为 2.73, 属于弱稳态型; 植物叶片 P 元素的内稳性指数 H 则分别为 2.39 和 2.23, 平均值为 2.31, 属于弱稳态型。植物叶片 N:P 内稳态指数 H 为 5.14, 属于稳态型。综合分析表明, 植物叶片 N 元素的内稳性略高于 P 元素, 但明显低于 N:P, 也即, 相对于 N、P 元素内稳定性, 元素计量比 N:P 具有更高的内稳性。

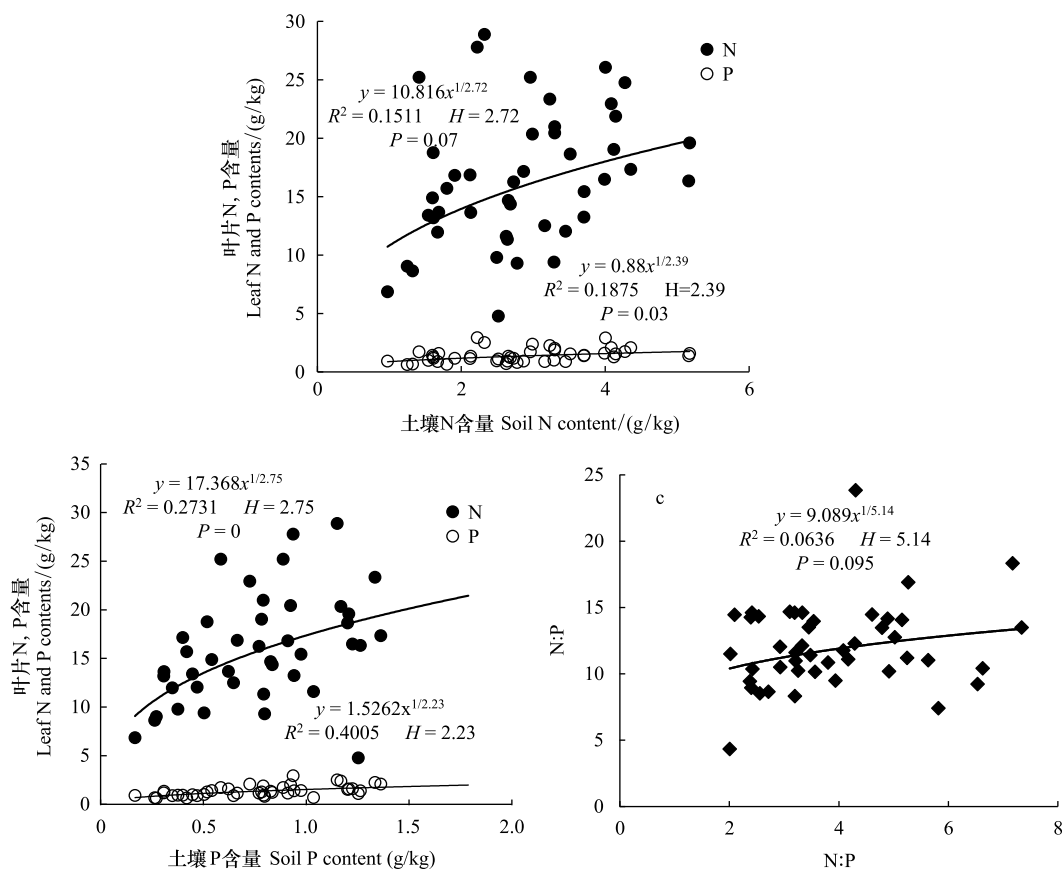


图 6 土壤 N、P 含量、N:P 与植物叶片 N、P 含量、N:P 的关系

Fig.6 Relationship between soil N, P contents and leaf N and P contents

3 讨论

3.1 不同退化程度群落植物叶片 C、N、P 含量及化学计量特征

叶片是植物对环境变化做出反应的最敏感的指示部位^[23]。植物叶片 C 含量越高表明其比叶重越大, 具有较强的防御能力, 叶片 N、P 含量越高, 表明其资源竞争能力越强^[24-25]。随群落退化程度的加剧, 植物叶片的 C、N、P 含量呈下降趋势, 表明喀斯特植被群落退化过程中, 植物叶片养分含量降低, 对环境变化的防御能力和资源竞争能力下降。叶片 N、P 含量与土壤 N、P 含量之间存在显著和极显著正相关关系, 而与土壤 C:P、N:P 则呈显著和极显著负相关关系, 表明植物的营养元素主要来源于土壤, 其含量和土壤中含量密切相关^[26]; 土壤 C:P、N:P 越高, 表明土壤可利用性 N、P 含量越低^[27], 进而影响其叶片含量。

叶片是植物的主要光合器官, 因此叶片的化学计量比能代表植物整株的状况^[28]。叶片 C:N、C:P 比代表着植物吸收 N、P 元素时所能同化 C 的能力及固 C 效率的高低, 可反映植物的生长速率和养分利用率, 较高的 C:N、C:P 对应较低的生长速率和较高的养分利用率^[29-30], 一定程度上也反映了土壤中 N 和 P 的供应状况^[26]。植物在营养元素供应缺乏的情况下往往具有较高的养分利用效率, 反之, 营养元素供应充足, 元素利用效率则较低^[31]。重度退化群落植物叶片 C:N、C:P 显著高于其他群落, 表明当群落发生重度退化后, 植物

同化 C 的能力和固 C 速率显著性下降,植物的生长速率也显著降低,因而养分利用效率提高,可能原因是一方面群落退化后养分归还量减少,另一方面植被减少引起水土流失而导致养分流失,最终引起土壤养分供应不足。植物叶片的 N:P 临界值被认为可以作为判断环境对植物生长的养分供应状况的指标^[41],当植物 N:P<14 时,植物生长表现为受 N 限制;当 N:P>16 时,表现为受 P 限制;当 14<N:P<16 时,则同时受 N、P 限制或两者均不缺少^[32]。本研究中,不同退化程度群落植物叶片 N:P 变化范围为 10.82—13.51,均值为 12.11,均小于 14,且随着退化程度的增加呈下降趋势,说明喀斯特地区植被群落退化过程中,植物主要受 N 限制,退化越严重,N 限制作用越明显。其原因可能是土壤氮素主要来源于动植物残体的归还量及生物固氮过程,且全氮量取决于有机质的积累和分解作用的相对强度^[33],群落退化严重,植被覆盖率低,凋落物归还量越少,从而导致土壤 N 含量降低,植物生长受 N 限制越明显。表明在喀斯特地区植被恢复过程中要注重 N 的供应。叶片 N:P 与土壤 P 含量显著负相关,说明土壤 P 含量充足时,叶片 N:P 值越低,表明植物生长可能受 N 限制越明显。

3.2 不同退化程度群落凋落物 C、N、P 含量及化学计量特征

凋落物是群落中联结土壤和植物的重要组成部分,其养分含量受群落优势植物及凋落物组成的影响^[34]。本研究中,随退化程度的加剧,凋落物 C 含量呈先降低后升高再降低的趋势,N、P 含量则表现为先增后减的变化趋势,这可能与不同退化程度群落中优势种组成不同有关。有关研究表明,当凋落物 N<7 g/kg, P<0.5 g/kg 时,凋落物 N、P 养分被叶片完全吸收;而 N>10 g/kg、P>0.8 g/kg 时,则表明没有完全吸收^[35—36]。本研究中,中度、重度退化群落凋落物 N 含量(4.64 g/kg、4.13 g/kg)低于 7 g/kg, P 含量(0.40 g/kg、0.41 g/kg)均低于 0.5 g/kg,表明植被群落退化达中度以上,会发生凋落物 N、P 的完全吸收,这说明群落退化后植物通过提高养分重吸收效率来适应土壤环境的变化。然而,退化群落凋落物 N、P 含量低的重要原因可能是秉承了植物的特性^[26],即植物的养分含量降低。凋落物 N 含量与叶片 N:P 显著正相关,说明植物叶片 N:P 越高时,植物生长 N 供应充足,凋落物 N 含量越高。

凋落物 C:N 是预测凋落物分解速率最理想的指标^[37],较低的 C:N 对应较高的凋落物分解速率^[38—39]。本研究中,随着退化程度的加剧,凋落物 C:N 总体上呈增加趋势,说明喀斯特地区植被群落退化过程中,凋落物的分解速率降低,养分回归量减少。有研究表明,凋落物 N:P 越高,凋落物的分解受到 P 素的限制越强,尤其是当凋落物的 N:P 大于 25 或其 P 含量低于 0.22 g/kg 时^[40]。本研究中,不同退化程度植被群落凋落物 N:P 均小于 25,且随退化程度加剧而下降,说明喀斯特区植被群落凋落物分解受 P 的限制小,并在群落退化过程中逐渐减小。凋落物 N:P 与叶片 N:P 之间显著正相关,可见凋落物分解与植物生长的养分限制类型有关。

3.3 不同退化程度群落土壤 C、N、P 含量及化学计量特征

植被退化过程中,随植物群落物种组成的改变,土壤的养分特征也发生变化^[41]。土壤 C、N 与凋落物 N、N:P 存在极显著或显著正相关关系,可能原因是凋落物 N、N:P 能够影响其分解速率^[38],从而影响土壤 C、N 含量,进一步说明土壤中 N 含量与凋落物密切相关,而 P 含量则与土壤中 P 含量相关性不显著,可能原因是两者的来源不同,土壤 N 主要来源于凋落物归还,而土壤中的 P 不仅来自于凋落物的输入,还与土壤成土母质中的矿物成分密切相关^[42]。土壤 C 与微生物量 C、N 和土壤 N 与微生物量 P 存在极显著或显著正相关关系,说明微生物量 C、N 是土壤 C、N 动态的敏感指示者^[43]。

土壤的 C:N 可以衡量其 C、N 的营养平衡状况,并能影响其 C、N 养分循环,是反映土壤质量的敏感指标^[34,44],一般而言,土壤较低 C:N 表现为高肥力和较快的 C、N 矿化速率^[45]。本研究中,中度退化群落土壤 C:N 最低,但并不意味着其土壤肥力高,C、N、P 不平衡性增加或降低也会引起土壤 C:N、C:P、N:P 的变化^[46],随着植被退化,土壤 C 含量的降幅高于 N 含量的降幅,从而 C:N 减小;而当植被退化到一定程度,达到重度退化,土壤中的 N 元素显著下降,因此重度退化群落土壤 C:N 显著升高。较低的 C:P 比是磷有效性高的一个指标^[27]。随着退化程度的加剧,土壤 C:P 不断升高,重度退化程度最高,说明重度退化群落 P 有效性显著

降低。土壤 N:P 可以作为养分限制类型的有效预测指标^[27],不同退化程度群落土壤 N:P 之间差异不显著,说明植被群落发生退化,植被群落的养分限制格局没有改变。

3.4 不同退化程度群落土壤微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量特征

土壤微生物是有机质的分解者,微生物量的任何变化,都会影响土壤养分的循环和有效性,能够及时反映土壤的质量状况^[47]。本研究中,土壤微生物量随群落退化而变化的结果表明,植被群落退化后,群落稳定性下降,水热条件、相对湿度和温度等波动较大,尤其是重度退化群落,植被层次极不完整、生物多样性低,群落输入的有机质较少,因而土壤微生物生物量最低^[48]。微生物 C、N 是衡量土壤微生物活性的重要指标,其数值的高低直接说明土壤肥力的好坏^[34]。微生物量 C、N 与凋落物 N 含量呈极显著正相关,与凋落物 C:N 则显著或极显著负相关,这是因为凋落物 C:N 通常用来表示凋落物的质量,其对微生物分解和矿化作用有较大的影响,凋落物 N 含量高时对应较低的 C:N,其矿化和腐化都较易进行,分解快^[25],微生物活性高。

土壤微生物量 C:N 比值是否恒定,不同学者的观点各异。王绍强等^[27]认为土壤微生物生物量的 C:N 比值约为 10:1,本研究中喀斯特地区不同退化程度群落土壤微生物生物量 C:N 分布在 8.27—11.01 之间,平均值为 9.32,与之接近。不同退化程度群落土壤微生物量 C:N 差异不显著,说明土壤微生物具有较高的内稳性。土壤微生物量 C:P 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 潜力的重要指标,比值一般在 7—30 之间^[49]。本研究中重度退化群落土壤微生物量 C:P (19.32) 较高,表明微生物与植物竞争土壤有效磷,出现固磷现象;其他群落土壤微生物量 C:P 偏低,说明微生物在矿化土壤有机质中释放 P 的潜力较大。

3.5 植物叶片 N、P 含量及 N:P 内稳性特征

土壤养分含量的变化可以直接影响植物养分的吸收及其化学计量比,而植物则通过生态化学计量及养分利用策略调节来适应土壤 N、P 含量的变化^[50-51]。内稳态理论认为生命有机体能够维持自身体内化学元素组成不随外部环境的变化而发生剧烈改变,而是将其体内化学元素组成保持在相对狭窄的范围内^[52]。内稳态特征是生态化学计量学研究的基础,内稳性的强弱反映了生物在长期进化过程中对环境变化的生理和生化调节的适应程度^[53]。本研究中植物叶片 N、P 元素均为弱稳态型,N:P 则为稳态型,表现为 $H_{N:P} > H_N > H_P$,表明喀斯特地区植物具有一定的内稳性,可以通过调节自身养分元素的平衡,使元素比值处于相对稳定的状态。同时一定程度上证实了限制性养分元素稳定性假说:由于生理和养分平衡的制约,限制性养分元素在植物体内的含量具有相对稳定性,对环境变化的响应也较为稳定^[1],这表明随着喀斯特地区植被群落退化,在 N 养分限制的环境中,植物叶片 N 具有较强的内稳性。

4 结论

桂西北喀斯特地区植被群落退化过程中,植物叶片、凋落物、土壤、微生物量 C、N、P 含量及其化学计量比发生明显变化,植物对环境变化的防御能力和资源竞争能力下降;植物的生长速率显著降低,而养分利用效率提高;植物生长主要受 N 限制,且退化越严重,N 限制作用越明显;凋落物 C:N 总体上呈增加趋势,说明喀斯特地区植被群落退化过程中,凋落物的分解速率降低,养分回归量减少;重度退化群落土壤 P 有效性显著降低;植被群落发生退化,植被群落的养分限制格局没有改变;重度退化群落土壤微生物量 C:P 偏高,表明微生物与植物竞争土壤有效磷,出现固磷现象,而其他群落土壤微生物在矿化土壤有机质中释放 P 的潜力较大。叶片 N、P 元素均为弱稳态型,N:P 则为稳态型,表明喀斯特地区植物具有一定的内稳性,可以通过控制自身养分元素的平衡,使其元素组成比值保持相对稳定的状态。研究结果对深入理解喀斯特植被退化过程中,生态系统各组分(植物叶片、凋落物、土壤、微生物)养分状况和养分循环具有重要意义。但本研究未考虑不同退化程度植物群落化学计量特征种间差异与种内特征及其指示作用,因此进一步对不同退化群落中相同植物种类间化学计量特征的差异进行研究具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002: 584.
- [2] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [3] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [4] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. The New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [5] 喻岚晖, 王杰, 廖李容, 张超, 刘国彬. 青藏高原退化草甸土壤微生物量、酶化学计量学特征及其影响因素. 草地学报, 2020, 28(6): 1702-1710.
- [6] 何高迅, 王越, 彭淑娴, 郭兆来, 刘嫦娥, 付登高, 段昌群. 滇中退化山地不同植被恢复下土壤碳氮磷储量与生态化学计量特征. 生态学报, 2020, 40(13): 4425-4435.
- [7] 聂志刚, 吴江琪, 马维伟, 李广, 闫丽娟. 甘南尕斯湖湿地不同退化程度植物碳、氮、磷的化学计量特征及动态变化. 草地学报, 2018, 26(2): 386-392.
- [8] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 李迎春. 雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应. 生态学报, 2012, 32(20): 6361-6368.
- [9] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. Plant and Soil, 2015, 392(1/2): 127-138.
- [10] 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.
- [11] Yan Z B, Kim N, Han W X, Guo Y L, Han T S, Du E, Fang J Y. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. Plant and Soil, 2015, 388(1-2): 147-155.
- [12] 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.
- [13] 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉. 植物生态化学计量内稳性特征. 广西植物, 2019, 39(5): 701-712.
- [14] 刘娜, 喻理飞, 赵庆, 武亚楠, 严令斌. 喀斯特高原石漠化区次生林叶片-枯落物-土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 681-688.
- [15] 刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量. 生态学报, 2019, 39(22): 8606-8614.
- [16] Song M, Peng W X, Du H, Xu Q G. Responses of soil and microbial C:N:P stoichiometry to vegetation succession in a karst region of southwest China. Forests, 2019, 10(9): 755.
- [17] 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.
- [18] 何铁光, 俞月凤, 蒙炎成, 苏天明, 胡钧铭, 杜虎, 王瑾, 李忠义, 张野, 韦彩会, 范适. 桂西北喀斯特区不同退化程度石灰土有机碳与养分剖面分布特征. 水土保持研究, 2019, 26(4): 13-18.
- [19] 俞月凤, 何铁光, 杜虎, 韦彩会, 蒙炎成, 李忠义, 张野, 王瑾, 胡钧铭, 苏天明, 范适. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征. 广西植物, 2019, 39(2): 178-188.
- [20] 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
- [21] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics. Journal of Theoretical Biology, 1995, 177(2): 139-149.
- [22] 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.
- [23] 赵培, 王群盈, 刘志鹏. 秦岭山区沟渠植物和土壤 CNP 生态化学计量特征. 山地学报, 2017, 35(5): 753-760.
- [24] 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.
- [25] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. Ecology, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] Sardans J, Alonso R, Carnicer J, Fernández-Martínez M, Vivanco M G, Peñuelas J. Factors influencing the foliar elemental composition and

- stoichiometry in forest trees in Spain. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2016, 18: 52-69.
- [29] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965-973.
- [30] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *生态学报*, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [31] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 785-790.
- [32] 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.
- [33] 郑春雅, 许中旗, 马长明, 底凯, 程月明, 孙守家, 闫腾飞. 冀西北坝上地区退化防护林的土壤性质. *水土保持学报*, 2016, 30(1): 203-207.
- [34] 吴鹏. 茂兰喀斯特森林自然恢复过程中植物叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [35] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [36] Yang Y, Liu B R, An S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China. *Catena*, 2018, 166: 328-338.
- [37] Lee A A, Bukaveckas P A. Surface water nutrient concentrations and litter decomposition rates in wetlands impacted by agriculture and mining activities. *Aquatic Botany*, 2002, 74(4): 273-285.
- [38] Gholz H L, Wedin D A, Smitherman S M, Harmon M E, Parton W J. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 751-765.
- [39] Moretto A S, Distel R A. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3): 503-514.
- [40] Gusewell S, Verhoeven J T A. Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. *Plant and Soil*, 2006, 287(1-2): 131-143.
- [41] 赵其国. 中国东部红壤地区土壤退化的时空变化、机理及调控. 北京: 科学出版社, 2002.
- [42] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [43] 卢虎, 姚拓, 李建宏, 马文彬, 柴晓虹. 高寒地区不同退化草地植被和土壤微生物特性及其相关性研究. *草业学报*, 2015, 24(5): 34-43.
- [44] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [45] 邓成华, 吴龙龙, 张雨婷, 乔航, 刘兴元, 胡亚军, 陈香碧, 苏以荣, 何寻阳. 不同林龄油茶人工林土壤-叶片碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2019, 39(24): 9152-9161.
- [46] Zhao F Z, Sun J, Ren C J, Kang D, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Land use change influences soil C, N and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10195.
- [47] Kuzyakov Y, Subbotina I, Chen H Q, Bogomolova I, Xu X L. Black carbon decomposition and incorporation into soil microbial biomass estimated by ^{14}C labeling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(2): 210-219.
- [48] 魏媛, 喻理飞, 张金池. 退化喀斯特植被恢复过程中土壤微生物学特性. *林业科学*, 2008, 44(7): 6-10.
- [49] 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.
- [50] Chen L L, Deng Q, Yuan Z Y, Mu X M, Kallenbach R L. Age-related C:N:P stoichiometry in two plantation forests in the Loess Plateau of China. *Ecological Engineering*, 2018, 120: 14-22.
- [51] Sun X, Shen Y, Schuster M J, Searle E B, Chen J H, Yang G W, Zhang Y J. Initial responses of grass litter tissue chemistry and N:P stoichiometry to varied N and P input rates and ratios in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 252: 114-125.
- [52] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(1): 33-47.
- [53] 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.