

DOI: 10.5846/stxb202110293043

刘姝萱, 安慧, 张馨文, 杜忠毓, 刘小平. 氮磷添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤生态化学计量特征的影响. 生态学报, 2022, 42(21): 8773-8783.

Liu S X, An H, Zhang X W, Du Z Y, Liu X P. Effects of nitrogen and phosphorus addition on the ecological stoichiometry of plant-litter-soil in desert grassland. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8773-8783.

氮磷添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤生态化学计量特征的影响

刘姝萱¹, 安慧^{1,*}, 张馨文¹, 杜忠毓¹, 刘小平²

¹ 宁夏大学生态环境学院, 西北土地退化与生态恢复省部共建国家重点实验室培育基地, 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021

² 盐池县草原实验站, 盐池 751506

摘要: 为明确植物、凋落物和土壤养分含量及化学计量比对土壤中添加多种限制性养分的响应, 阐明“植物-凋落物-土壤”连续体化学计量动态及各组分之间的协同作用, 以宁夏荒漠草原为研究对象, 于 2018 年开始进行氮(N)、磷(P)养分添加控制试验。试验处理包括对照(CK)、N 添加、P 添加、NP 共同添加 4 个处理。结果表明: (1) NP 共同添加显著增加了荒漠草原植物 N 和 P 含量、以及凋落物和土壤 P 含量, 显著降低了荒漠草原植物 C:N 和 C:P、以及土壤和凋落物 C:P 和 N:P。P 添加显著增加了荒漠草原植物、凋落物和土壤 P 含量, 显著降低了植物、凋落物、土壤 C:P 和 N:P。N 添加分别增加了植物、凋落物 N 含量和 N:P, 但对植物 N 含量影响未达到显著水平。(2) C、N、P 含量和 N:P 大小均表现为植物>凋落物>土壤, C:N 和 C:P 均表现为凋落物>植物。(3) N 添加提高了荒漠草原植物对 P 再吸收效率, 降低了荒漠草原植物对 N 利用效率; P 添加提高荒漠草原植物对 N 再吸收效率, 降低荒漠草原对 P 的利用效率; NP 共同添加提高了荒漠草原植物对 N 和 P 再吸收效率, 降低了荒漠草原植物对 N 和 P 利用效率。(4) 植物-凋落物-土壤的 N、P 含量和化学计量比之间显著相关, 其中植物 N、P、N:P 与凋落物和土壤 N、P、N:P 显著正相关, 凋落物 P、C:N 与植物和土壤 C:P、N:P 显著负相关。(5) 荒漠草原植物和凋落物 N 较稳定 ($1/H=0.45$ 和 $1/H=0.48$), 而植物和凋落物 P、N:P 较敏感 ($1/H=0.80$ 、 0.73 和 $1/H=0.81$ 、 0.78)。荒漠草原植物生长受 N 限制, N 添加缓解荒漠草原植物 N 限制, P 添加和 NP 添加加剧荒漠草原植物 N 限制, 荒漠草原植物通过改变养分利用策略和再吸收利用效率适应土壤中 N、P 含量的变化。

关键词: 荒漠草原; 氮添加; 磷添加; 生态化学计量特征; 养分利用效率

Effects of nitrogen and phosphorus addition on the ecological stoichiometry of plant-litter-soil in desert grassland

LIU Shuxuan¹, AN Hui^{1,*}, ZHANG Xinwen¹, DU Zhongyu¹, LIU Xiaoping²

¹ Breeding Base for State Key Lab. of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwestern China; Key Lab. for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwestern China of Ministry of Education, School of Ecology and Environments, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

² Grassland Experiment Station of Yanchi, Yanchi 751506, China

Abstract: In order to discuss the response of plant, litter, and soil nutrient content and stoichiometric ratio to the addition of multiple restrictive nutrients in the soil, clarify the stoichiometric dynamics of the plant-litter-soil continuum and the synergistic effects between components, Ningxia desert grassland was used as the research object to carry out nitrogen (N) and phosphorus (P) addition experiments. The experimental treatment includes four treatments: control (CK), N addition

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31960244); 宁夏自然科学基金项目 (2020AAC03292); 宁夏回族自治区西部一流学科项目 (NXYLXK2017B06)

收稿日期: 2021-10-29; **网络出版日期:** 2022-06-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: anhui08@163.com

(10 g/m²/a), P addition (10 g/m²/a), and co-addition of N and P (10 g/m²/a N+10 g/m²/a P). The results showed that: (1) The co-addition of N and P significantly increased the N and P content of plant, litter and soil, while significantly reduced plant C:N and C:P ratio as well as C:P and N:P ratio of soil and litter. P addition significantly increased plant, litter, and soil P content, while significantly reduced C:P and N:P ratio of plant, litter, and soil. The N content and N:P ratio of plant and litter were increased by N addition, but no significant change of plant N content was observed from N addition. (2) The content of C, N, P and N:P ratio showed the order as plant> litter> soil, C:N and C:P ratio showed the order as litter> plant. (3) N addition increased plant phosphorus reabsorption efficiency and reduced plant nitrogen utilization efficiency. P addition increased plant nitrogen reabsorption efficiency and reduced plant phosphorus utilization efficiency. The co-addition of N and P improved the plant nitrogen reabsorption efficiency and phosphorus reabsorption efficiency, and reduced plant nitrogen utilization efficiency and phosphorus utilization efficiency. (4) The N, P content and the stoichiometric ratio of plant, litter and soil were significantly correlated. Among them, N, P, N:P ratio of plant were significantly positively correlated with N, P, N:P ratio of litter and soil. Litter P and C:N ratio were significantly negatively correlated with C:P and N:P ratio of plants and soil. (5) The plant and litter N had strong homeostasis ($1/H=0.45$ and 0.48), and P and N:P ratio of plant and litter had weak homeostasis ($1/H=0.80$, 0.73 and 0.81 , 0.78) to maintain N balance under N limited in soil. The plant growth was limited by N in desert grassland. The N limitation of desert grassland was alleviated by N addition, while was aggravated by P addition and co-addition of N and P. Desert grassland plant could adapt to the change of soil N and P supply mainly by changing the nutrient utilization strategies and reabsorption efficiency.

Key Words: desert grassland; nitrogen addition; phosphorus addition; ecological stoichiometric characteristics; nutrient utilization efficiency

碳(C)、氮(N)、磷(P)作为构成生物体的基本元素,参与植物生长和凋落物分解等过程^[1]。植物为了支持自身生长与发展从土壤中吸收 N、P^[2],通过光合作用固定 C,在完成自身生活史后凋落在地表形成凋落物,凋落物经分解后可将部分 C、N、P 逐步归还给土壤^[2]。因此,N、P 在生态系统各组分间(植物、凋落物、土壤)相互转换并形成植物-凋落物-土壤连续体^[3]。然而,由于植物养分需求以及自我调节,凋落物的返还量与土壤养分的供给之间各有变化又相互影响,导致对植物-凋落物-土壤这一连续体的研究存在复杂性^[4]。而作为研究多种元素均衡的生态化学计量学为研究植物-凋落物-土壤连续体养分关系、营养限制诊断以及养分动态平衡提供了有效手段^[5]。C、N、P 化学计量比可以反映生态系统植物-凋落物-土壤 C、N、P 交换过程^[6]。黄土高原人工林和沙地樟子松植物-凋落物-土壤之间的 N、P 及 N:P 之间具有很强的耦合关系,N、P 在植物、凋落物和土壤间相互转换,连续体之间存在 N、P 的相互运输与转移^[7-8]。人工杉木林和黄土高原延河流域植物-凋落物-土壤之间存在 C、N、P 养分循环和流动,其 C、N、P 及化学计量的相互关联,是生态系统中养分循环的内在调控机制^[9-10]。因此研究荒漠草原植物-凋落物-土壤连续体的化学计量特征可以阐明生态系统各组分间的养分流动循环,明确荒漠草原植物的适应策略和养分限制,对荒漠草原植被保护和恢复有着重要意义。

N、P 养分添加是维持草地生态系统养分平衡的有效措施,对草地恢复、提高草地生态系统稳定性具有积极作用^[11]。研究发现 N、P 养分添加对植物-凋落物-土壤连续体的 C、N、P 含量和化学计量有显著影响^[12-14]。N 添加显著提高土壤 N 含量和 N:P 而降低 C 含量和 C:N,缓解植物生长 N 限制^[15-16];P 添加显著降低土壤 C:P,提高 P 含量,进而转变植物对 N、P 的再吸收和养分利用策略^[17]。N 添加提高植物对 P 的利用效率并降低对凋落物 N 的再吸收效率,从而影响凋落物 C、N、P 含量及其化学计量比,导致植物和凋落物 N 含量和 N:P 显著升高而 P 含量显著降低^[18-20]。同时,凋落物化学计量比影响着凋落物养分释放的速率,进而影响土壤养分含量及养分有效性^[21]。植物 N、P 的内稳性可反映植物对环境变化的响应策略。N、P 养分添加改变土壤养分含量从而导致植物养分表现出内稳态^[22],在干旱半干旱地区草地生态系统植物 N 存在绝

对稳态, P 属于敏感态, 植物 N 含量比 P 含量更稳定^[23-24]。目前, 在草地生态系统养分添加方面, 研究主要集中在生态系统各组分的化学计量特征变化, 涉及 N、P 添加对植物-凋落物-土壤化学计量特征协同作用影响的研究较少。限制了人们对草地生态系统养分元素地球化学循环的理解^[25]。因此, 研究生态系统中不同组分 C、N、P 含量及化学计量比随 N、P 养分添加的变化对理解各组分之间养分关系有着重要意义。

荒漠草原作为草原向荒漠过渡的生态交错带, 是对全球变化反应较为敏感的生态系统地带^[11]。荒漠植被对干旱、半干旱地区生态系统的稳定起着至关重要的作用。养分是干旱、半干旱地区草地生态系统的重要限制因子^[26], 养分添加是维持草地生态系统养分平衡的有效措施^[27-28]。土壤中添加多种限制性养分(N、P)如何改变植物、凋落物和土壤 C、N、P 含量, 对“植物-凋落物-土壤”连续体 C:N:P 化学计量关系有何影响? 为此, 本研究以宁夏荒漠草原为研究对象, 研究 N、P 添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤 C、N、P 含量、化学计量变异特征, 以及不同生态组分(植物、凋落物和土壤)间关联性的影响, 探讨植物、凋落物对土壤养分变化的响应及其养分利用策略, 剖析养分添加对生态系统各组分之间养分动态平衡关系的影响, 有助于深入理解荒漠草原生态系统养分循环特征, 为荒漠草原恢复和保护提供理论依据。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究依托宁夏农牧交错带温性草原生态系统定位观测研究站, 研究区位于宁夏回族自治区盐池县荒漠草原(37°31'N, 106°93'E, 海拔 1523 m)。该地区位于鄂尔多斯台地向黄土高原过渡带, 是荒漠向典型草原的过渡区域, 研究区详细信息参考杜忠毓等^[29]。

1.2 试验设计

本试验依托 2017 年建立的草地生态系统(典型草原、草甸草原、荒漠草原)全球变化联网试验(氮磷钾养分添加和降水变化)的荒漠草原试验样地, 选取全球变化试验中对照(CK)、N 添加(N)、P 添加(P)和 NP 添加(N×P)4 个处理。每个处理 6 次重复, 共计 24 个小区, 每个小区面积为 6 m×6 m, 样方间均设置有 2 m 宽的缓冲带。氮磷添加采用草地生态系统营养物研究网络^[13]的试验设计: N 添加[缓释型(NH₂)₂CO, 10 g m⁻² a⁻¹]、P 添加[Ca(H₂PO₄)₂·H₂O, 10 g m⁻² a⁻¹]、NP 添加[10 g m⁻² a⁻¹(NH₂)₂CO+10 g m⁻² a⁻¹Ca(H₂PO₄)₂·H₂O]。自 2018 年开始进行 N、P 养分添加处理, 每年 5 月初将缓释型尿素和磷肥于降雨前撒施。

1.3 植物、凋落物和土壤样品采集

于 2020 年 8 月中下旬, 在每个小区内设置 2 个 0.5 m×1 m 小样方用于植物、凋落物样品采集。将 0.5 m×1 m 小样方内所有植物、凋落物收集后置于 60℃ 烘箱烘干 48 h 至恒重。植物和凋落物样品采集后, 在每个小区内采用五点取样法采集 0—10 cm 土壤样品, 每个小区内土壤样品混匀后带回实验室。土壤样品风干并去除残留根系、石块及其他杂质, 之后过 2 mm 土壤筛。将植物、凋落物和土壤样品研磨后用于测定 C、N、P 含量。

1.4 测定方法

植物和凋落物的 C、N 含量采用元素分析仪测定, 土壤 C、N 含量分别采用重铬酸钾外加热法和 H₂SO₄-H₂O₂消煮-凯氏定氮法测定, 植物、凋落物和土壤 P 含量采用 HClO₄-H₂SO₄消煮-钼锑抗比色法测定。

1.5 数据处理

C、N、P 含量用单位质量的含量(g/kg)表示, C:N、C:P、N:P 为质量比。采用 SPSS 25.0 分析软件对数据进行统计分析, 对植物-凋落物-土壤化学计量特征、养分利用效率(NUE)、养分再吸收效率(NRE)以及内稳性系数(H)数据进行单因素方差分析以及多重比较(LSD)($\alpha=0.05$), 利用 Sigmaplot 12.5 制图。利用 R4.0.3 中 corrplot 包计算植物-凋落物-土壤的 C、N、P 含量及其化学计量的 Pearson 相关性。

1.6 数据计算

(1) 养分利用效率反映植物的潜在限制养分(N、P), 被用于描述养分不同途径的分配。养分利用效率高

表明植物能够更好的利用亏缺养分,增强自身竞争力,是植物适应养分亏缺土壤环境的一种重要竞争性策略^[18]。本研究运用 Chapin 指数计算,公式为:

$$\text{NUE} = \frac{M}{A_i} = \frac{M}{M \times C_i} = \frac{1}{C_i} \quad (1)$$

式中,NUE 为养分利用效率, M 为植物生物量 (kg/hm^2), A_i 为植物养分贮量 (kg/hm^2), C_i 为植物养分含量 (g/kg)。

(2) 养分再吸收效率主要是指养分被植物新生组织再次利用的效率,植物养分(N、P)再吸收效率公式^[20]如下:

$$\text{NRE} = \frac{(C_p - C_l)}{C_p} \times 100\% \quad (2)$$

式中,NRE 为养分再吸收效率(%), C_p 为植物养分含量 (g/kg), C_l 为凋落物养分含量 (g/kg)。

(3) 生物体的内稳性特征是平衡系数(H),内稳性模型计算公式^[30]如下:

$$H = \frac{\log_{10} x}{\log_{10} y - \log_{10} c} \quad (3)$$

式中, H 为内稳性特征平衡系数, x 为土壤 N、P 含量 (g/kg) 及 N:P, y 为植物和凋落物 N、P 含量 (g/kg) 及 N:P, $\log_{10} c$ 为常数。 H 的类型可根据 $0 < 1/H < 0.25$ 为稳态型; $0.25 < 1/H < 0.5$ 为弱稳态型; $0.5 < 1/H < 0.75$ 为弱敏感型; $1/H > 0.75$ 为敏感型来界定^[30]。

2 结果与分析

2.1 氮磷添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤 C、N、P 含量的影响

N、P 添加增加了荒漠草原植物和凋落物 N、P 含量(图 1, $P < 0.05$),而对荒漠草原植物和凋落物 C 含量无显著影响。NP 共同添加显著增加了植物 N 和 P 含量,分别增加了 41.5% 和 95.2%;P 添加显著增加了植物和凋落物 P 含量,分别增加了 103.4% 和 81.1%;N 添加分别增加了植物和凋落物 N 含量,但对植物 N 含量影响未达到显著水平。N、P 养分添加对荒漠草原土壤 C、N 含量没有显著影响,而对土壤 P 含量影响显著(图 1, $P < 0.05$)。N 添加、P 添加和 NP 共同添加后土壤 C、N 含量呈增加趋势,但是差异不显著。P 添加和 NP 共同添加显著增加了土壤 P 含量,分别增加了 67.8% 和 52.8%。植物的 C、N、P 含量均高于凋落物 C、N、P 含量,且凋落物 C、N、P 含量也均高于土壤 C、N、P 含量。

2.2 氮磷添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤 C:N:P 化学计量特征的影响

除凋落物 C:N 外,N、P 添加对荒漠草原植物和凋落物的生态化学计量特征影响显著(图 2, $P < 0.05$)。N 添加和 NP 共同添加显著降低了植物 C:N;P 添加和 NP 共同添加显著降低了植物和凋落物 C:P。N 添加显著增加了植物和凋落物 N:P(24.9% 和 23.2%);而 P 添加显著降低了植物和凋落物 N:P(48.3% 和 50.4%);NP 共同添加显著降低了凋落物 N:P。N、P 养分添加显著影响土壤 C:P 和 N:P,而对土壤 C:N 无显著影响(图 2, $P < 0.05$)。P 添加和 NP 共同添加显著降低了土壤 C:P 和 N:P,分别降低了 32.2%、28.6% 和 34.5%、28.0%。N 添加增加了土壤 C:P 和 N:P,但未达到显著水平。植物 C:N 和 C:P 均低于凋落物 C:N 和 C:P,而植物 N:P 高于凋落物 N:P,植物和凋落物 C:N、C:P 和 N:P 均高于土壤 C:N、C:P 和 N:P。

2.3 N、P 添加对植物 N、P 的利用效率和再吸收效率的影响

N、P 添加对植物 N、P 再吸收效率的影响具有一定差异性(图 3)。NP 共同添加显著提高植物对 N 和 P 的再吸收效率($P < 0.05$),植物对 N 的再吸收效率由 55.4% 增长至 68.2%,植物对 P 的再吸收效率由 44.7% 增长至 60.7%。N 添加显著提高植物对 P 的再吸收效率,P 添加显著提高植物对 N 的再吸收效率($P < 0.05$)。荒漠草原植物对 N 的再吸收效率显著高于对 P 的再吸收效率。

N、P 添加对植物 N、P 的利用效率具有显著影响(图 3)。P 添加和 NP 共同添加显著降低了植物 P 的利

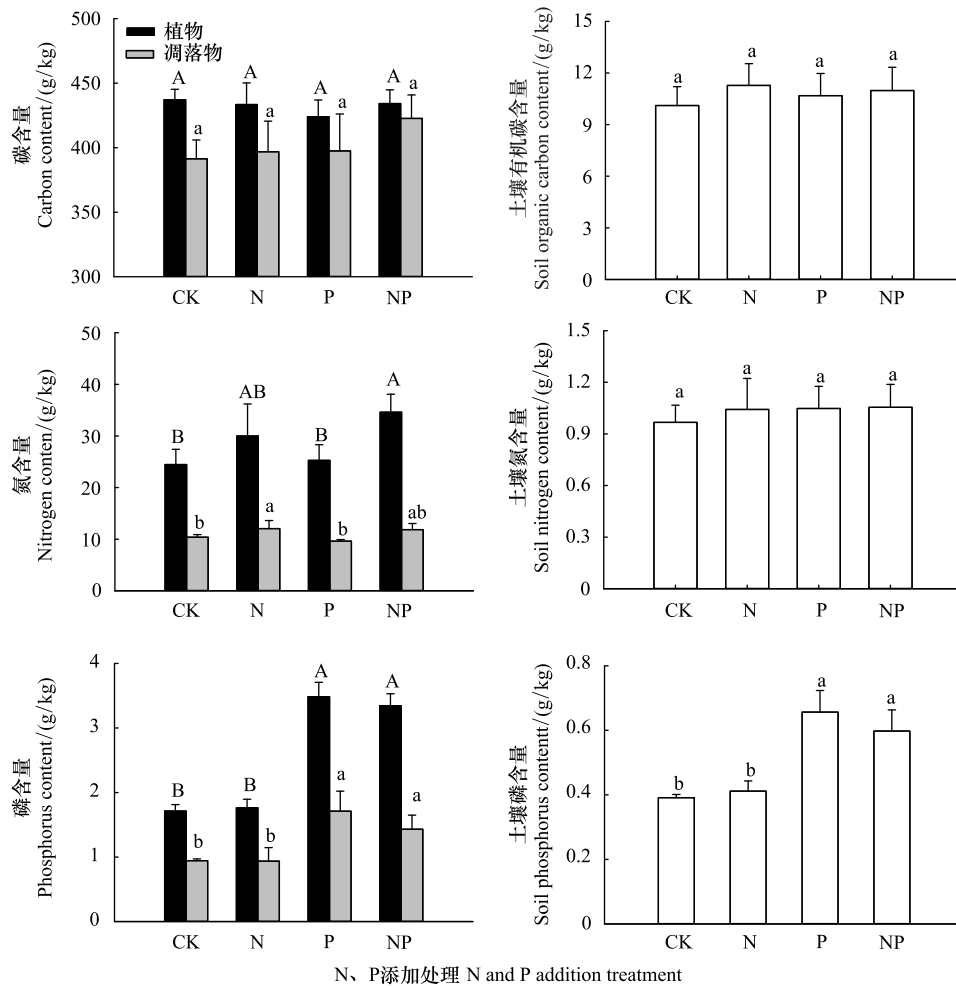


图1 氮(N)和磷(P)添加对荒漠草原植物、凋落物和土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的影响

Fig.1 Effects of N and P additions on C, N, P content of plant, litter and soil in desert grassland

不同字母表示差异显著($P < 0.05$); CK: 对照处理; N: 氮添加; P: 磷添加; NP: 氮磷共同添加

用效率,分别降低了49.9%和49.8%。N添加和NP共同添加降低了植物N的利用效率,分别降低了18.0%和30.4%。荒漠草原植物对P的利用效率高于对N的利用效率。

2.4 植物群落、凋落物、土壤C、N、P含量及化学计量特征关系

植物-凋落物-土壤的C、N、P含量和化学计量特征之间存在显著相关关系(表1, $P < 0.05$)。从表1可以看出,植物N、P分别与土壤N、P呈显著正相关,植物C:P、N:P与土壤计量比之间呈显著正相关。凋落物C:N与土壤计量比呈显著负相关,而凋落物C:P、N:P与土壤计量比呈显著正相关。植物N与凋落物N,植物P与凋落物P之间呈显著正相关,植物C:P、N:P与凋落物C:P、N:P呈显著正相关,与凋落物C:N显著负相关。

植物和凋落物的相同元素、计量比具有相同内稳性特征,但植物和凋落物元素与计量比之间呈现不同的内稳态(图4)。荒漠草原植物、凋落物P含量及N:P随土壤P含量和N:P增加显著变化($P < 0.05$),而植物、凋落物N含量随土壤N含量增加未出现显著变化,即荒漠草原植物和凋落物N较稳定,荒漠草原植物和凋落物P、N:P的较敏感。根据内稳性平衡系数界定,荒漠草原植物和凋落物N($1/H = 0.45, 0.48$)为弱稳态型,荒漠草原植物P($1/H = 0.82$)和荒漠草原凋落物P、N:P($1/H = 0.80, 0.78$)为敏感型,荒漠草原植物N:P($1/H = 0.73$)为弱敏感型。

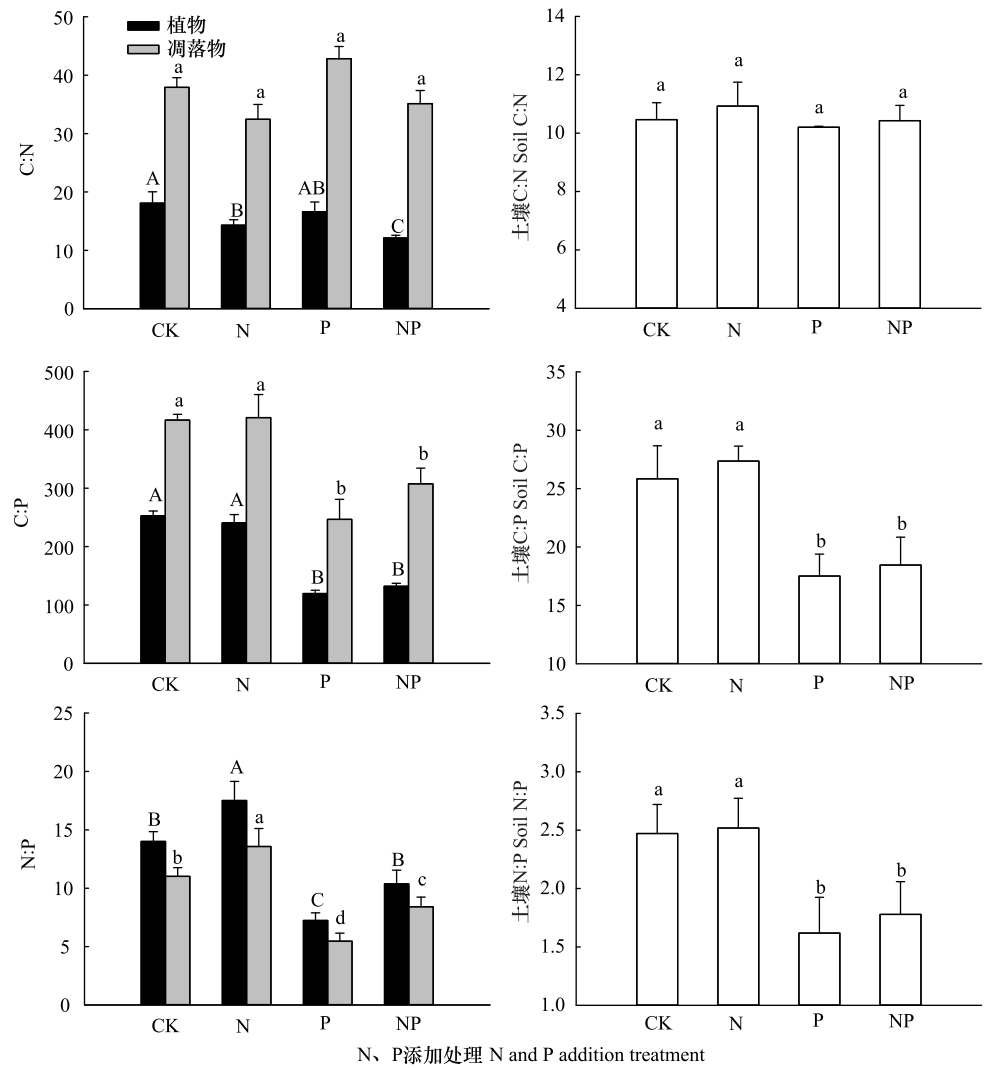


图 2 N 和 P 添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤化学计量特征的影响
Fig.2 Effects of N and P additions on the stoichiometric characteristics of plant, litter and soil in desert grassland

表 1 荒漠草原植物-凋落物-土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及化学计量相关系数

Table 1 Correlation coefficients among C, N, P content and stoichiometric of plant, litter, soil in the desert grassland

		植物 Plant						凋落物 Litter					
		N	C	P	C:N	C:P	N:P	N	C	P	C:N	C:P	N:P
土壤 Soil	N	0.637 **	-0.562 **	0.666 **	-0.756 **	-0.701 **	-0.331 *	0.338	0.602 **	0.599 **	-0.102	-0.593 **	-0.333 *
	C	0.712 **	-0.180	0.169	-0.799 **	-0.212	0.229	0.708 *	0.437 *	0.076	-0.571	-0.067	0.226
	P	0.210	-0.767 **	0.992 **	-0.306	-0.994 **	-0.917 **	-0.335 *	0.525 **	0.990 **	0.583 **	-0.990 **	-0.916 **
	C:N	0.307	0.508 **	-0.722 **	-0.290	0.693 **	0.937 **	0.770 **	-0.153	-0.782 **	-0.885 **	0.783 **	0.932 **
	C:P	-0.207	0.647 **	-0.989 **	0.273	0.981 **	0.954 **	0.365 *	-0.577 **	-0.968 **	-0.606 **	0.971 **	0.943 **
	N:P	-0.194	0.715 **	-0.995 **	0.276	0.991 **	0.956 **	0.367 *	-0.543 **	-0.986 **	-0.610 **	0.988 **	0.940 **
凋落物 Litter	N	0.833 **	0.561 **	-0.269	-0.793 *	0.249	0.623 *	—	—	—	—	—	—
	C	0.891 **	0.078	0.618 *	-0.874 **	-0.614 *	-0.334	—	—	—	—	—	—
	P	0.070	-0.818 **	0.969 *	-0.170	-0.970 **	-0.949 **	—	—	—	—	—	—
	C:N	-0.652	-0.696 **	0.525 *	0.593	-0.508 *	-0.812 **	—	—	—	—	—	—
	C:P	-0.073	0.810 **	-0.971 **	0.170	0.971 **	0.953 **	—	—	—	—	—	—
	N:P	0.130	0.734 **	-0.901 **	-0.061	0.888 **	0.998 **	—	—	—	—	—	—

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

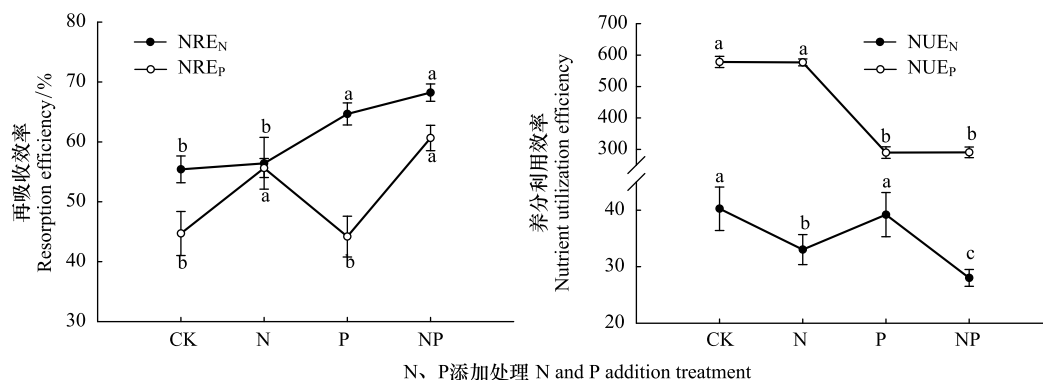


图3 N和P添加对植物N、P的再吸收效率和利用效率的影响

Fig.3 Effects of N and P additions on the utilization efficiency and reabsorption efficiency of plant N and P

NUE_N: N 的利用效率 Utilization efficiency of nitrogen; NUE_P: P 的利用效率 Utilization efficiency of phosphorus; NRE_N: N 的再吸收效率 Reabsorption efficiency of nitrogen; NRE_P: P 的再吸收效率 Reabsorption efficiency of phosphorus

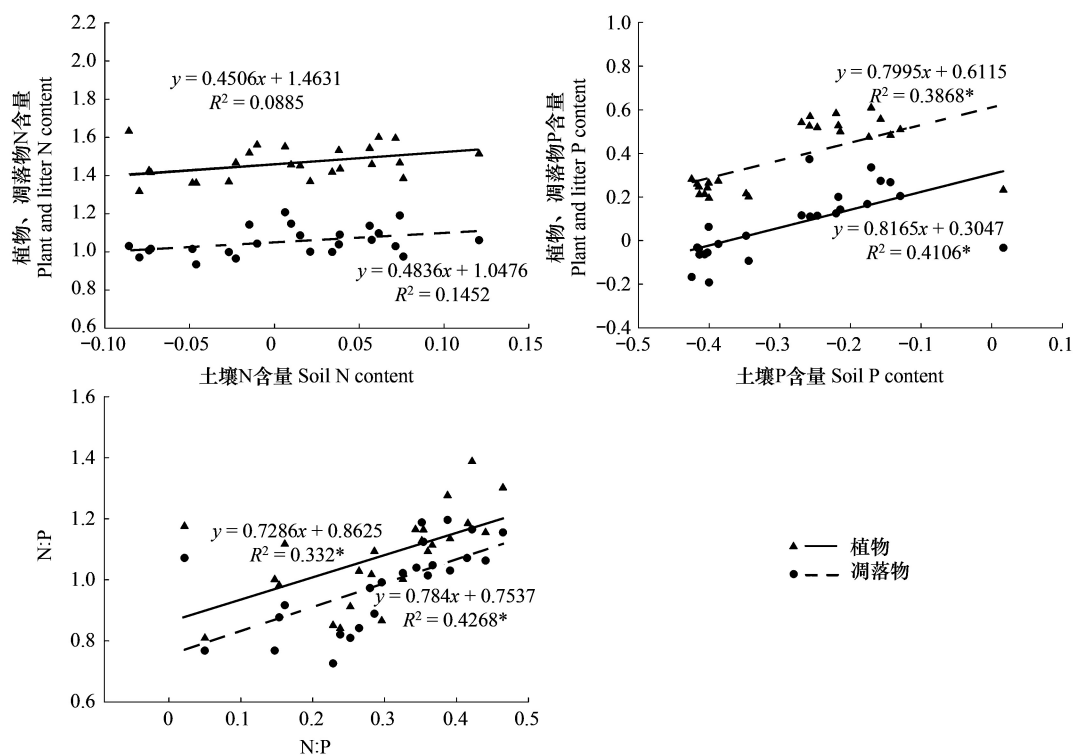


图4 土壤N、P、N:P与植物和凋落物N、P、N:P的关系(lg转换后)

Fig.4 Relationship between soil N, P, N:P and plant, litter N, P, N:P (lg transformed)

* $P < 0.05$

3 讨论

3.1 N、P添加对植物、凋落物C、N、P含量及化学计量特征的影响

本研究中, N、P添加显著影响荒漠草原植物和凋落物的N、P含量, 而对植物和凋落物C含量没有显著影响, 这与呼伦贝尔草甸草原以及亚热带常绿阔叶林的研究一致^[31-32]。C是结构性元素, N、P是功能性元素,

功能性元素对环境变化较为敏感,而结构性元素对环境变化不敏感^[31]。N、P 养分添加降低了植物对 N、P 的养分利用效率,即植物对 N、P 存留量增高,导致植物的 N、P 含量增加。植物与凋落物 N、P 含量显著正相关,因此荒漠草原凋落物与植物 N、P 含量变化趋势一致。此外,凋落物 N<7 和 N>10 分别表示凋落物 N 被完全吸收和没有完全吸收,凋落物 P<0.5 和 P>0.8 分别表示凋落物 P 被完全吸收和没有完全吸收^[33]。荒漠草原凋落物 N 含量(9—11 g/kg)和 P 含量(0.9—1.4 g/kg)分别高于 7 g/kg 和 0.8 g/kg,荒漠草原凋落物 N 和 P 均未被植物完全吸收。

N、P 养分添加显著影响荒漠草原植物和凋落物 C:N、C:P,这是由于植物和凋落物 C:N、C:P 主要受植物和凋落物 N、P 含量的影响。植物和凋落物 N、P 含量在养分添加下显著增加,使得植物和凋落物 C:N、C:P 下降。凋落物 C:N、C:P 越低,凋落物分解越快^[34],因此 N、P 养分添加提高了荒漠草原凋落物的分解速率,有利于荒漠草原凋落物转化为土壤养分,这也解释了土壤 N 含量在 N 和 NP 添加下有所提高。植物 N:P 被应用于植物 N、P 相对限制性的诊断^[35]。当植物 N:P 小于 14 时群落水平上存在 N 限制;而 N:P 大于 16 时则存在 P 限制;N:P 在 14—16 之间时,受到 N、P 共同限制^[35]。N 添加处理荒漠草原植物 N:P(17.79 g/kg)大于 16,而 P 添加和 NP 共同添加处理植物 N:P(10.37 g/kg 和 8.42 g/kg)小于 14。表明 N 添加有效缓解了荒漠草原植物的 N 限制,而 P 添加和 NP 共同添加加剧了荒漠草原植物的 N 限制。内稳性作为衡量物种竞争力的指标,其高低受光照以及施肥、养分供应等多种因子的影响,使得不同研究中不同元素的内稳性对环境的响应不一致^[22]。荒漠草原植物 P 和 N:P 分别为敏感型和弱敏感型,受土壤 N、P 含量和 N:P 变化的影响,对 N、P 养分添加的反应更敏感,可以更好的指示荒漠草原植物生长的限制因素。

3.2 N、P 添加对土壤 C、N、P 含量及化学计量特征的影响

N、P 养分添加对荒漠草原土壤 C、N、P 含量的影响与内蒙古温带典型草原的研究结果相同^[36]。N、P 养分添加促进了植物的刺激性生长以及微生物活性,从而加快土壤 N 分解,增加土壤 N 的消耗^[12],而外源 P 的输入直接增加土壤有效 P 的含量^[17]。因此,N、P 养分添加对荒漠草原土壤 C 和 N 的积累没有影响,而 P 添加显著增加荒漠草原土壤有效 P 含量。已有研究表明 N 添加对土壤 C 含量影响与添加年份有关,短期 N 添加对土壤 C 含量无显著影响,而长期 N 添加可以增加土壤中 C 含量^[37],养分添加年份对荒漠草原土壤 C 含量的影响还需进一步探究。P 和 NP 共同添加显著降低荒漠草原土壤 C:P,与松嫩平原土壤的研究结果一致^[13]。土壤 C:N 和 C:P 被用于指示土壤 N、P 的有效性及其矿化能力。较高的比值表明土壤 N、P 有效性低且倾向于有机质的固持;较低的比值表明土壤 N、P 有效性较高且倾向于矿化分解有机质^[19,26]。因此,P 和 NP 共同添加提高土壤 P 可利用性,利于土壤有机质的分解以及荒漠草原植物的生长^[38]。土壤 N:P 通过影响植物 N:P 进而影响植物生长发育,低的土壤 N:P 表示植物生长受 N 限制^[39]。本研究中,P 添加和 NP 共同添加降低了荒漠草原土壤 N:P。荒漠草原地区 N 缺乏且土壤中大部分 N 因植物生长而被吸收利用,但提高了 P 与土壤有机物的结合、加速了土壤有机物分解和养分释放,导致土壤中 N 含量的增加量低于 P 含量^[14]。P 添加和 NP 共同添加加剧了荒漠草原植物生长的 N 限制。荒漠草原 N、P 养分添加后植物和土壤 N:P 变化均表明 N 添加有效缓解了荒漠草原植物生长的 N 限制,而 P 添加和 NP 共同添加加剧了荒漠草原植物生长的 N 限制。

植物、凋落物、土壤养分含量和化学计量比大小差异是分析生态系统结构的重要方法^[10]。在本研究中 C、N、P 含量大小差异为植物>凋落物>土壤,这与 Zhang 等的研究结果一致^[40]。这是由于植物在完成自身生活史形成凋落物时会进行养分的再吸收,而土壤的养分主要来源于凋落物的分解^[40]。荒漠草原植物 C:N 和 C:P 均小于荒漠草原凋落物,而植物 N:P 大于凋落物,这与 McGroddy 等的研究结果一致^[41]。荒漠草原凋落物和植物 C:N:P 的差异反映了荒漠草原植物在凋落期间养分的再吸收效率,这是植物为适应养分供应有限的环境而进化出来的保持养分的机制^[42]。另外,荒漠草原植物和凋落物的生态化学计量均高于土壤化学计量,这与黄土高原的刺槐林地植物、凋落物和土壤生态化学计量特征变化规律一致^[43]。凋落物在转化进入土壤的过程中经历了微生物分解过程,在这个过程中大量的 C、N、P 被矿化分解^[44],充分说明了土壤的养分主

要来自凋落物和植物。

3.3 植物-凋落物-土壤 C、N、P 含量及化学计量特征的相关性

研究发现,N、P 养分添加下植物、凋落物、土壤的养分含量和化学计量之间均存在一定的相关性,因此,N、P 养分添加通过影响植物、凋落物和土壤的化学计量特征,进而影响荒漠草原生态系统的养分循环过程^[13,35]。本研究中土壤 N 含量与植物 N 含量呈显著正相关关系,土壤化学计量比与植物 P 含量呈显著负相关,与植物 C:P、N:P 呈显著正相关,这与对中亚热带雨林的研究结果不同^[25]。一方面由于两个研究区域限制性养分不同,中亚热带雨林主要受 P 限制,而干旱半干旱荒漠草原地区主要受 N 限制;另一方面由于中亚热带雨林与荒漠草原植物对 N、P 的利用效率和再吸收效率不同。在中亚热带雨林植物通过提高对 P 的吸收量(降低 P 的利用效率)和再吸收效率来维持正常生理活动,而荒漠草原植物通过降低对 P 的利用效率,提高对 N 的再吸收效率来维持正常生理活动。因此植物生长受土壤养分的限制状况、植物对 N、P 的利用效率和再吸收效率可能是影响荒漠草原植物和土壤化学计量之间的关系的主要因素^[42,45]。凋落物的 C:N:P 与土壤的 N、P 和 C:N:P 之间显著相关,凋落物的分解促进 N、P 向土壤的释放,从而改变土壤的 N、P 和 C:N:P^[21],而土壤则通过改变植物的再吸收效率和养分的利用策略,进而影响凋落物养分含量及其化学计量比。荒漠草原凋落物 C、N 含量与土壤和植物 C、N 含量显著正相关,其主要原因是 N、P 养分添加导致荒漠草原土壤 N 含量增加,缓解荒漠草原植物 N 限制和转变植物养分再吸收效率,从而影响凋落物的养分含量。因此,植物和土壤 N、P 含量显著影响凋落物的养分含量。荒漠草原凋落物 C:N 与土壤生态化学计量呈显著负相关,凋落物 C:P 与土壤生态化学计量、凋落物 P 含量与土壤 P 含量均呈显著正相关,与黄土丘陵区不同森林类型和中亚热带凋落物与土壤生态化学计量相关性结果不同^[25,46]。一是研究区域和植被类型不同导致凋落物和土壤 C、P 含量不同,二是植物对养分的归还受到土壤养分含量和限制元素的共同影响^[47],不同研究区域植物生长的限制元素不同,中亚热带植物生长受到 P 的限制,而荒漠草原植物生长受 N 的限制。

3.4 荒漠草原植物养分利用策略对 N、P 添加的响应

养分利用效率可以反映植物对环境变化的适应策略,而植物提高养分利用效率的主要方式是养分再吸收^[1]。荒漠草原凋落物 C、N、P 含量分别是植物的 93.0%、38.4%和 48.7%,这体现了植物对养分的再吸收,即从即将凋落的部位转移到植物的其他部位,使得植物中 N、P 在以凋落物的形式进入土壤之前被重新利用,提高了养分利用效率^[24]。较为贫瘠的鄱阳湖沙化土地^[48]和喀斯特地区^[42]凋落物 C、N、P 含量低于植物 C、N、P 含量,但在较为富饶的湿地^[44]和森林^[49]凋落物 C、N、P 平均含量接近植物 C、N、P 平均含量。当植物养分越缺乏时,植物对凋落物的再吸收效率就越高。

荒漠草原植物 P 的再吸收效率低于 N 的再吸收效率,P 的养分利用效率高于 N 的养分利用效率。荒漠草原植物生长需要大量的 N、P,但因其生长期短,土壤 P 能满足其生长不需要从凋落物再吸收 P,但荒漠草原地区 N 缺乏,土壤 N 不能满足植物生长,所以需要增加 N 的再吸收效率,以适应土壤 N 的缺乏^[20,38]。在 N 限制条件下,荒漠草原植物通过加强对土壤 N 的吸收或再吸收,形成自我调节机制。N 添加下荒漠草原植物生长受 P 限制,植物对 N 的养分利用效率下降,对 P 的再吸收效率提高,从而提高植物对 P 的吸收能力;在 P 添加下荒漠草原植物生长受 N 限制,植物对 P 的养分利用效率下降,对 N 的再吸收效率提高,从而提高植物对 N 的吸收能力。其中 N 添加对荒漠草原植物再吸收的影响与 N 添加对黄土高原典型草原长芒草的影响结果一致^[20],表明当环境中某种养分供应短缺时,植物通过提高此养分再吸收率适应环境,当土壤某种养分供应富足时,植物主要通过降低该养分的利用效率的方式适应环境形成自我调节机制。因此,荒漠草原植物通过调节植物对 N、P 的再吸收和养分利用效率来适应土壤 N、P 含量在养分添加下的变化。

4 结论

干旱半干旱荒漠草原地区植物生长受 N 元素限制。N、P 养分添加显著影响荒漠草原植物-凋落物-土壤连续体养分含量和生态化学计量比,其中荒漠草原植物和凋落物 N 较稳定,而 P、N:P 较敏感,随土壤 P 含量

和 N:P 的变化显著变化。荒漠草原植物通过改变养分利用策略和再吸收效率适应土壤中 N、P 含量的变化。N 添加降低植物对 N 的利用效率而提高对 P 的再吸收效率;P 添加降低植物对 P 的利用效率而提高对 N 的再吸收效率。即当环境中某种养分供应短缺时,荒漠草原植物通过提高该养分再吸收效率来适应养分短缺的环境,缓解养分的限制。相反,在土壤养分供应充足的情况下,荒漠草原植物主要以降低养分利用效率的方式适应环境。因此,N 添加缓解了荒漠草原植物 N 限制,而 P 添加以及 NP 共同添加加剧了荒漠草原植物 N 限制。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] Hobbie S E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(6): 357-363.
- [3] Hu Q J, Sheng M Y, Bai Y X, Jie Y, Xiao H L. Response of C, N, and P stoichiometry characteristics of *Broussonetia papyrifera* to altitude gradients and soil nutrients in the Karst rocky ecosystem, SW China. *Plant and Soil*, 2020: 1-14.
- [4] Reeder J D. Theoretical ecosystem ecology: understanding element cycles. *Soil Science*, 1998, 163(5): 421-423.
- [5] Cleveland C C, Liptzin D. N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [6] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(23): 134-139.
- [7] Liu R S, Wang D M. N:P stoichiometric characteristics and seasonal dynamics of leaf-root-litter-soil in plantations on the loess plateau. *Ecological Indicators*, 2021, 127: 107772.
- [8] 任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 郭米山, 曹红雨, 苏敏. 沙地樟子松人工林叶片-枯落物-土壤氮磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 743-750.
- [9] 李明军, 喻理飞, 杜明凤, 黄宗胜, 石建华. 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 化学计量特征及互作关系. *生态学报*, 2018, 38(21): 7772-7781.
- [10] 向云, 程曼, 安韶山, 曾全超. 延河流域不同立地条件下植物-枯落物-土壤生态化学计量学特征. *自然资源学报*, 2015, 30(10): 1642-1652.
- [11] 吕桂芬, 吴永胜, 李浩, 马万里, 卢萍. 荒漠草原不同退化阶段土壤微生物、土壤养分及酶活性的研究. *中国沙漠*, 2010, 30(1): 104-109.
- [12] 文旻, 胡启武, 阳文静, 吴琴, 尧波. 氮、磷添加对鄱阳湖典型苔草湿地土壤养分和植物生物量的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(6): 1669-1676.
- [13] 牛玉斌, 余海龙, 王攀, 樊瑾, 王艳红, 黄菊莹. 氮磷添加对荒漠草原植物群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响. *生态学报*, 2019, 39(22): 8462-8471.
- [14] 白玉婷, 卫智军, 代景忠, 闫瑞瑞, 刘文亭, 王天乐. 施肥对羊草割草地植物群落和土壤 N:P 生态化学计量学特征的影响. *生态环境学报*, 2017, 26(4): 620-627.
- [15] Zhan S X, Wang Y, Zhu Z C, Li W H, Bai Y F. Nitrogen enrichment alters plant N:P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 134: 21-32.
- [16] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, Janssens I A. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 3-6.
- [17] 马顺容, 林永静, 卢同平, 武梦娟, 刘甜甜, 张文翔. 外源磷添加对西双版纳热带雨林土壤生态化学计量特征的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3194-3202.
- [18] 马英, 许志豪, 曾巧红, 孟建龙, 胡亚虎, 苏洁琼. 氮素添加对荒漠化草原草本植物养分化学计量特征的影响. *草业学报*, 2021, 30(6): 64-72.
- [19] 刘红梅, 李洁, 王丽丽, 赵建宁, 王慧, 杨殿林. 氮添加对贝加尔针茅草原植物和土壤化学计量特征的影响. *草业学报*, 2018, 27(7): 25-35.
- [20] 安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 N:P 化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 801-807.
- [21] Zhang G Q, Zhang P, Peng S Z, Chen Y M, Cao Y. The coupling of leaf, litter, and soil nutrients in warm temperate forests in northwestern China. *Scientific Reports*, 2017, 7: 11754.
- [22] 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.
- [23] 海旭莹, 董凌勃, 汪晓珍, 邓蕾, 李继伟, 刘玉林, 李妙宇, 潘英杰, 吕文文, 上官周平. 黄土高原退耕还草地 C、N、P 生态化学计量特征对植物多样性的影响. *生态学报*, 2020, 40(23): 8570-8581.

- [24] Yu Q, Chen Q S, Elser 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.
- [25] 陈焯, 张仕吉, 李雷达, 刘兆丹, 陈金磊, 辜翔, 王留芳, 方晰. 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2019, 43(8): 658-671.
- [26] Tapia-Torres Y, Elser J J, Souza V, García-Oliva F. Ecoenzymatic stoichiometry at the extremes: how microbes cope in an ultra-oligotrophic desert soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 87: 34-42.
- [27] Gough L, Osenberg C W, Gross K L, Collins S L. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 2000, 89(3): 428-439.
- [28] Borer E T, Harpole W S, Adler P B, Lind E M, Orrock J L, Seabloom E W, Smith M D. Finding generality in ecology: a model for globally distributed experiments. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(1): 65-73.
- [29] 杜忠毓, 安慧, 文志林, 王波, 张馨文. 荒漠草原植物群落结构及其稳定性对增水和增氮的响应. *生态学报*, 2021, 41(6): 2359-2371.
- [30] 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.
- [31] 高宗宝, 王洪义, 吕晓涛, 王正文. 氮磷添加对呼伦贝尔草原 4 种优势植物根系和叶片 C:N:P 化学计量特征的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(1): 80-88.
- [32] 赵晓雅. 氮磷添加对不同林龄亚热带常绿阔叶林凋落物生产量、养分归还及化学计量的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2019.
- [33] 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.
- [34] 王书丽, 黄立君, 袁希, 王建伟, 刘少敏, 方向民, 胡小飞, 郭晓敏, 张令. 氮添加和升温对杉木林凋落物分解及碳氮磷化学计量特征的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(9): 2842-2850.
- [35] Koerselman W, Meuleman A M F. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441.
- [36] 杨雪栋, 孙卫国, 宝音陶格涛. 内蒙古荒漠草原小针茅群落土壤养分的化学计量学特征. *中国草地学报*, 2012, 34(5): 30-34.
- [37] Xu C H, Xu X, Ju C H, Chen H Y H, Wilsey B J, Luo Y Q, Fan W. Long-term, amplified responses of soil organic carbon to nitrogen addition worldwide. *Global Change Biology*, 2021, 27(6): 1170-1180.
- [38] Chapin F S III, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*[M]. New York, NY: Springer New York, 2002.
- [39] 黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 陈卫民. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 N:P 生态化学计量特征的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2850-2856.
- [40] Zhang W, Liu W C, Xu M P, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Response of forest growth to N:P stoichiometry in plants and soils during *Robinia pseudoacacia* afforestation on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 337: 280-289.
- [41] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [42] 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.
- [43] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党廷辉, 安韶山. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. *土壤学报*, 2014, 51(1): 133-142.
- [44] 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.
- [45] An H, Tang Z S, Keesstra S, Shangguan Z P. Impact of desertification on soil and plant nutrient stoichiometry in a desert grassland. *Scientific Reports*, 2019, 9: 9422.
- [46] 张萍, 章广琦, 赵一娉, 彭守璋, 陈云明, 曹扬. 黄土丘陵区不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(14): 5087-5098.
- [47] Güsewell 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.
- [48] 陆远鸿, 曹昀, 许令明, 张英, 郑林, 胡启武. 鄱阳湖沙化土地植物-凋落物-土壤化学计量特征. *生态学杂志*, 2019, 38(2): 329-335.
- [49] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 48-57.