

DOI: 10.5846/stxb202202240429

张媛媛, 王晓锋, 王轶浩, 袁兴中, 李阳兵, 王可洪. 三峡消落带不同坡度狗牙根及实生土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2023, 43(11): 4798-4811.

Zhang Y Y, Wang X F, Wang Y H, Yuan X Z, Li Y B, Wang K H. Ecological stoichiometry and interrelation of *Cynodon dactylon* and soil in the three Gorges hydro-fluctuation zone under different slopes. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4798-4811.

三峡消落带不同坡度狗牙根及实生土壤生态化学计量特征

张媛媛^{1,3}, 王晓锋^{1,2,3,*}, 王轶浩^{1,2,3}, 袁兴中^{1,2,4}, 李阳兵^{1,2,3}, 王可洪⁵

1 长江上游湿地科学研究重庆市重点实验室, 重庆 401331

2 三峡库区地表生态过程野外科学观测研究站, 重庆 405400

3 重庆师范大学地理与旅游学院, 重庆 401331

4 重庆大学建筑城规学院, 重庆 400030

5 重庆三峡学院, 重庆 404199

摘要:三峡库区消落带反季节水位波动驱使下植物的养分适应策略和内稳态特征研究对消落带植被恢复及生态功能调控有重要意义。然而,三峡消落带范围广、地形复杂,不同生境下植物适应特征仍存在不确定性。本研究以三峡消落带广泛分布的优势植物狗牙根为研究对象,选取 28 个地形差异较大的样地进行采样分析,重点探讨不同坡度(0—5°、5—10°、10—15°、15—20°、>20°)狗牙根及其实生土壤生态化学计量特征的变异关系,揭示坡度对狗牙根养分适应及内稳态的影响机制。结果表明:(1)坡度对狗牙根实生土壤的养分及化学计量特征具有显著影响,土壤有机碳(SOC)、全氮(STN)、速效氮(SAN)、全磷(STP)、速效磷(SAP)含量均随坡度增加而降低,<10°的缓坡消落带土壤养分显著高于 10°以上的样地;土壤碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)均随坡度增加而降低,而氮磷比(N:P)比相对稳定,表明坡度增大,土壤营养物的流失具有同步性,且流失速度较有机碳慢;(2)随坡度增加,狗牙根各营养器官 C 含量呈增加趋势,而氮(N)、磷(P)则呈降低趋势,且坡度变化改变了狗牙根各营养器官间的养分配;植物根、茎 C:N、C:P 随坡度增加而增加,N:P 随坡度增加而降低,而叶片均没有明显变化,表明在坡度改变了土壤养分供应水平的情况下,狗牙根优先稳定其叶片化学计量比以提高适应能力;(3)坡度与土壤中 SOC、STN、SAN 含量呈现显著负相关,而土壤 STN 与狗牙根植物养分及化学计量特征均有显著相关关系,由此可见,坡度变化导致土壤氮素流失增加是影响狗牙根生态化学计量特征分异的主要机制;(4)狗牙根与实生土壤的碳氮磷元素内稳性整体表现为 C>P>N,化学计量比内稳性表现为 C:P>C:N>N:P,随着坡度增加,狗牙根 N、P 的内稳性呈增强趋势,而 C:N、N:P 呈显著降低,表明坡度变化导致狗牙根形成了不同的适生策略。研究表明,在三峡库区复杂的地形条件下,狗牙根能有效维持体内化学计量平衡以响应不同的坡度条件,并且内稳性较好,是三峡库区消落带植被恢复与保护的优势植物物种。

关键词:消落带;坡度;狗牙根;生态化学计量;土壤因子;内稳态

Ecological stoichiometry and interrelation of *Cynodon dactylon* and soil in the three Gorges hydro-fluctuation zone under different slopes

ZHANG Yuanyuan^{1,3}, WANG Xiaofeng^{1,2,3,*}, WANG Yihao^{1,2,3}, YUAN Xingzhong^{1,2,4}, LI Yangbing^{1,2,3}, WANG Kehong⁵

1 Chongqing Key Laboratory of Wetland Science Research of the Upper Reaches of the Yangtze River, Chongqing 401331, China

2 Three Gorges Reservoir Area Earth Surface Ecological Processes of Chongqing Observation and Research Station, Chongqing 405400, China

基金项目:国家自然科学基金项目(41807321);重庆市教委科技重点项目(KJZDF-K202000502);重庆市自然科学基金面上项目(cstc2021jcyj-msxmX0439)

收稿日期:2022-02-24; **网络出版日期:**2023-02-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaofeng6540@163.com

3 College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

4 Faculty of Architecture and Urban Planning, Chongqing University, Chongqing 400030, China

5 Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404199, China

Abstract: The Three Gorges Reservoir (TGR) is the largest man-made reservoir ever built in the world with enormous hydro-fluctuation zone. Operation mode of the Three Gorges dam totally reversed the natural seasonality of flooding in hydro-fluctuation zone, and increased its submergence depth and duration. Therefore, the evolution of hydro-fluctuation zone ecosystem, especially the nutrient adaptation strategies and homeostasis characteristics of plants, referring to the ecological security of the Three Gorges Reservoir, have been widely concerned. However, due to the wide distribution and complex topography of the hydro-fluctuation zone in TGR, the adaptation characteristics of plants in different habitats are still not well understood. In this study, 28 sampling plots from upstream to downstream in TGR were selected for investigation of nutrient and ecological stoichiometry characteristics of *Cynodon dactylon* (most widely distributed species in hydro-fluctuation zone of TGR) and its native soil. The 28 sampling sections were divided into five groups with the topographic differences ($0-5^\circ$, $5-10^\circ$, $10-15^\circ$, $15-20^\circ$, $>20^\circ$) for exploring the effect of slope on ecological stoichiometry and homeostasis of *C. dactylon*-soil system. The results showed as follows: (1) the slope had significant effects on soil nutrients and stoichiometric characteristics. The contents of organic carbon (SOC), total nitrogen (STN), total phosphorus (STP), and available nitrogen and phosphorus (SAN and SAP) in soil all decreased with the increase in slope. Particularly the carbon, nitrogen and phosphorus in soil sampled in surveyed plots with slope below 10° were significantly higher than those in the surveyed plots above 10° . C:N and C:P ratios in soil samples showed slightly decrease with slope increasing, while N:P had no response to slope changing, indicating that the loss of soil nutrients were sensitive to slope in the hydro-fluctuation zone and more unstable than organic carbon. (2) With the increase of slope, carbon (C) contents of *C. dactylon* showed a marked increase either in leaf, or in roots and stems. While nitrogen (N) and phosphorus (P) contents of *C. dactylon* decreased with the increase of slope observably. Lower C:N and C:P ratios in roots and stems of *C. dactylon* were found in the surveyed plots with low slope, while lower N:P ratio was found in those plots with higher slope. It highlighted that C:N and N:P ratios in leaves of *C. dactylon* were insensitive to slope changing, suggesting that *C. dactylon* could stabilize preferentially the ecological stoichiometry of leaves in stressful environments relating to slope. (3) The slope had a significant negative correlation with SOC, STN and SAN contents. Meanwhile, STN had significant correlations with plant stoichiometric characteristics of *C. dactylon*, signifying the soil nitrogen loss caused by slope change was the main mechanism of slope influencing stoichiometric characteristics of *C. dactylon*. (4) The nutrient homeostasis in *C. dactylon*-soil system showed a tendency of $C > P > N$. And the homeostasis of stoichiometric ratio showed $C:P > C:N > N:P$. Slope changing in hydro-fluctuation zone of TGR significantly influenced the stoichiometric ratio homeostasis for *C. dactylon*-soil system, showing higher slope with low homeostasis. Our study suggested that topographic complexity for hydro-fluctuation zone of TGR was important for the nutrient strategy of *C. dactylon*, while *C. dactylon* could effectively maintain the stoichiometric balance and had better homeostasis, being a dominant species for vegetation restoration and conservation in hydro-fluctuation zone of TGR.

Key Words: littoral zone; slopes; *Cynodon dactylon*; ecological stoichiometry; soil factors; homeostasis

三峡水库建成运行以来,由于采取“蓄清排浑”的调度方式,因此在长江干流及支流两岸形成了水位垂直落差达 30 m,总面积约 349 km²的水库消落带^[1-2]。三峡消落带的反季节性水淹胁迫,一方面导致原有植物无法忍受水淹胁迫而消失,生物多样性减少,水土流失加剧等^[3];另一方面夏季短暂初露为新生植被的形成和适生植物自然选择提供机遇^[4]。随着水淹时间延长,库区消落带生态系统结构和功能退化日益突出。自然植被的恢复与重建是降低消落带生态威胁,提升其生态系统服务功能的重要途径^[5]。经过多年研究发现,消

落带目前已经形成了以狗牙根 (*Cynodon dactylon*)、狼把草 (*Bidens tripartita*)、香附子 (*Chrysopogon zizanioides*)、空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* Griseb.)、和水蓼 (*Persicaria hydropiper*) 等为优势的草本植物群落^[6]。尽管新生植物群落结构简单,但在岸带稳定、保持水土方面的功能极为重要^[7]。其中,狗牙根由于极强的抗逆性和两栖适应性,在库区消落带 145—165 m 高程范围内广泛分布^[7];加之其根系发达、固土能力强^[8],成为消落带植被重建与恢复中的首选对象^[9]。考虑到狗牙根在消落带生态系统结构与功能塑造中的关键作用,开展其对长期水淹胁迫的生理生态响应及适应策略调查,对解析消落带生态功能演化与调控具有重要意义。

碳(C)、氮(N)、磷(P)是生态系统中的基本生命元素^[10]。对植物而言,C 是植物体的结构性元素,N、P 是细胞生长、代谢过程中蛋白质及遗传物质合成的主要元素。因此,非胁迫环境下植物个体及其种群的 C、N、P 比率具有相对稳定性^[11]。这种养分比率的内稳性特征进一步影响植物-土壤系统的元素周转与平衡。由此,生态学者提出了生态化学计量学,试图从不同组织尺度探讨植物-土壤养分元素平衡过程及其与生态功能的关系^[12]。随后生态化学计量学被广泛应用于森林^[13]、草地^[14]、湿地^[15]、河口^[16-17]、湖泊^[18]等生态系统中的养分循环、分配、稳定及转移等领域^[19],成为近年来生态学研究的前沿热点之一。同时,生态化学计量学为胁迫环境下植物、土壤间养分循环稳定及相互驱动演化研究提供了新的路径。消落带作为一种特殊的胁迫环境,其自然植被与土壤的生态化学计量稳定是生态系统功能演变的重要表征,但目前关注较少。仅刘明辉等^[20]对消落带上人工构建的落羽杉 (*Taxodium distichum*)、池杉 (*Taxodium ascendens*)-土壤系统中植物生态化学计量特征进行了相关研究,并提出水淹胁迫下土壤性质与植物养分内稳性密切相关。经过多年节律性水淹胁迫,三峡水库消落带自然植物-土壤系统仍呈现脆弱性和变动性^[21-22],其化学计量学特征及演化关系也具有不确定性。

狗牙根已经被证明是消落带适应性最佳的植物种,研究者从生理生态响应^[23]、种群生态位及扩展^[24]、繁殖策略^[24]甚至转录组特征^[25]等方面阐释了其适应机制。研究表明,受到三峡水库水淹-落干胁迫,狗牙根的生长、繁殖、功能性状以及生理代谢功能等产生了一系列适应性变化,细胞蛋白及三磷酸腺苷(ATP)合成受阻,进而改变了其养分需求和生态化学计量特征^[26]。韩文娇等^[26]研究表明,水淹胁迫下狗牙根会通过提高 N、P 营养的吸收以提高光合固碳,进而维持 C:N、C:P 比的内稳性。然而,过渡胁迫与生境变化仍然会显著影响狗牙根的养分策略及化学计量比稳定^[27],并进一步干扰消落带植物-土壤系统的协同演化。与此同时,消落带土壤化学计量特征既受水淹节律及出露期地表侵蚀的强烈影响^[28],也与消落带植物覆被、地形地貌等密切相关^[29],因此土壤-植物之间的化学计量比关系与陆地系统明显不同。经过多年的水淹交替胁迫与演化,狗牙根-土壤系统在一定程度上影响着整个消落带生态系统的养分分配与转化。因此开展狗牙根及其实生土壤化学计量特征关系研究对探讨消落带生态系统功能演变及其驱动机制具有重要意义。

三峡消落带面积广,两岸地形(特别是坡度)的复杂变化强烈影响植物-土壤系统的形成、发育及协同关系^[4]。Yuan 等^[1]提出,三峡库区消落带的地形格局是导致新生消落带湿地生态系统结构与功能差异的关键因素。一方面,地形影响水淹深度和时间,另一方面,消落带出露期地形直接影响降雨、重力以及涌浪侵蚀等强度^[30],进而导致消落带土壤-植被养分循环模式的分异。然而,目前关于消落带地形变化对狗牙根-土壤系统生态化学计量特征的影响研究未见报道。因此,本研究选取三峡库区 28 处坡度变化较大的断面进行狗牙根-土壤系统的生态化学计量特征分析,并以坡度为主要因子,重点探讨以下科学问题:(1)三峡库区消落带不同坡度狗牙根及其实生土壤生态化学计量特征的分异规律;(2)坡度的改变如何影响狗牙根-土壤化学计量特征的内稳态,是否存在狗牙根内稳性的地形阈值;(3)不同坡度狗牙根的养分内稳性对实生土壤化学计量特征的调控作用。探讨狗牙根与土壤的 C、N、P 化学计量的耦连关系,为揭示狗牙根覆被对消落带生态系统物质循环及功能演化的潜在作用提供支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

三峡库区总面积约 8.0 万 km²,涉及湖北省和重庆市的 25 个区县,淹没陆地面积 632.0 km²,消落带面积

约 348.9 km²[1]。本研究选取三峡水库涪陵至秭归段,以及澎溪河、大宁河、香溪河等支流消落带为研究区。研究区属于亚热带湿润季风气候,温和湿润,水热条件充足,年降雨量 1100—1800 mm,年平均气温 16.5—18.0℃,土壤类型包括黄壤、紫色土、石灰土、水稻土和潮土等[6, 31]。样地植被以典型、单优势的狗牙根群落为主。区域内地形复杂,0—15°坡度消落带占 60%,15—35°消落带占 30%,35°以上消落带约占 10%[32]。

1.2 研究方案

于 2018 年 7 月三峡水库低水位运行且植物生长旺盛季开展狗牙根及其实生土壤样品采集。共选择库区 28 个样地开展调查与采样(涉及涪陵、丰都、忠县、万州、云阳、奉节、巫山、巫溪、开州、兴山、秭归等区/县/市),每个样地采用标准水准仪测定高程差,用皮尺测定消落区坡面长,记录样地坡度。随后对选取的调查样地按照地形变化分为 5 种坡度类型(0—5°、5—10°、10—15°、15—20°、>20°)。从库区尺度上看,不同坡度的样地分布相对均匀,同一坡度样地未出现明显的空间集中分布的情况,因此具有一定的代表性。特别说明的是,10—15°的样地主要集中在库区中游,上游和下游的断面涉及较少。为控制水淹深度带来的差异,所有样地均设置在消落带中部(约 150—160 m 范围内),确保狗牙根为样地内单优势群落。每个样地设置 5 个 1 m×1 m 的样方进行群落调查;每个样方内采集狗牙根的根、茎、叶样品,以及 0—10 cm 深的表层土壤样品装袋带回。叶片采集避免采集顶端嫩叶与下部老叶。现场测定土壤湿度、温度。取样地具体信息见表 1。

表 1 取样点基础信息

Table 1 Basic information of sampling sites

坡度类型 Slope types	编号 Number	采样点 Sampling sites	具体位置 Latitude and longitude	坡度 Gradient	高程/m Elevation	土壤湿度/% Humidity	pH	容重/(g/cm ³) Volume-weight
0—5°(I)	1	忠县(干流)	30°19'N 108°4'E	2.1	160	33.7	7.21	1.41
	2	云阳(干流)	30°55'N 108°43'E	2.2	160	23.0	7.26	1.2
	3	丰都(干流)	29°51'N 108°41'E	1.4	150	24.8	7.53	1.28
	4	奉节(干流)	31°3'N 109°36'E	0.2	155	25.3	7.94	1.23
	5	秭归(香溪河河口)	30°58'N 110°45'E	1.0	150	24.8	7.03	0.83
5—10°(II)	6	奉节(干流)	31°3'N 109°36'E	5.5	150	24.9	7.61	1.1
	7	丰都(干流)	29°51'N 108°41'E	6.8	160	22.3	7.21	1.3
	8	巫山(大宁河)	31°15'N 109°50'E	6.6	160	27.4	7.36	1.3
	9	巫山(干流)	31°3'N 109°51'E	7.0	155	27.6	7.66	0.93
	10	涪陵(干流)	29°44'N 107°15'E	6.4	160	27.9	8.62	1.46
	11	万州(干流)	30°50'N 108°26'E	7.5	155	25.1	7.72	1.29
	12	秭归(干流)	30°53'N 111°58'E	7.6	160	26.1	8.38	1.01
10—15°(III)	13	忠县(干流)	30°19'N 108°4'E	12.5	160	24.0	8.01	1.35
	14	万州(干流)	30°50'N 108°26'E	13.5	160	26.0	7.98	1.33
	15	万州(干流)	30°50'N 108°26'E	13.4	155	24.2	7.41	1.37
	16	云阳(干流)	30°55'N 108°43'E	12.1	150	25.8	7.3	1.2
	17	巫山(干流)	31°3'N 109°51'E	11.7	155	26.2	8.05	1.46
15—20°(IV)	18	忠县(干流)	30°19'N 108°4'E	16.9	160	24.3	7.54	1.38
	19	巫山(干流)	31°3'N 109°51'E	17.7	155	40.0	7.7	1.34
	20	秭归(干流)	30°53'N 111°58'E	15.7	160	23.7	8.08	1.59
	21	开州(澎溪河)	31°8'N 108°33'E	17.5	150	30.5	6.95	1.33
	22	兴山(香溪河)	31°15'N 110°44'E	18.2	155	27.3	8.25	1.31
	23	涪陵(干流)	29°44'N 107°15'E	16.4	155	24.1	7.52	1.12
	24	秭归(干流)	30°53'N 111°58'E	18.8	160	24.2	8.02	1.21
>20°(V)	25	开州(澎溪河)	31°8'N 108°33'E	26.8	150	31.4	8.31	1.44
	26	兴山(香溪河)	31°15'N 110°44'E	33.0	155	31.47	7.83	1.49
	27	涪陵(干流)	29°44'N 107°15'E	22.7	160	27.6	8.2	1.46
	28	万州(干流)	30°50'N 108°26'E	24.8	155	24.9	7.96	1.49

1.3 样品分析

将采集的狗牙根样品清洗后放于烘箱中 105℃ 杀青 2 h, 然后 80℃ 烘干至恒重, 烘干后用球磨仪粉碎过 0.15 mm 筛, 装袋密封保存, 用于测定植物全碳 (TC)、全氮 (TN)、全磷 (TP) 含量。土壤样品带回实验室后, 烘干恒重法测定含水量, 用环刀法测定土壤容重; 另取一部分土壤样品自然阴干, 去除土样中的植物残体, 混合研磨后分别过 1 mm 和 0.15 mm 筛, 用于测定土壤 pH 值及有机碳 (SOC)、全氮 (STN)、全磷 (STP)、速效氮 (SAN)、有效磷 (SAP) 等养分特征。

植物 TC 含量采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定, TN 含量的测定采用 H₂SO₄-H₂O₂ 法消煮, 流动注射分析仪分析 (吉天 FIA-6000+), TP 含量采用 H₂SO₄-H₂O₂ 法消解, 钒钼黄分光光度法测定。利用电位法直接测定土壤 pH (土水比 1:2.5); 土壤 SOC 测定采用 K₂Cr₂O₇ 容量法, STN 测定采用凯氏定氮法, STP 采用 HClO₄-H₂SO₄ 消煮, 钼锑抗比色法测定, SAP 采用碳酸氢钠提取-钼锑抗比色法测定, SAN 采用碱解扩散法测定。

1.4 数据计算与分析

采用回归分析得出植物与土壤之间的内稳定系数。内稳性指数根据内稳性模型计算^[33]:

$$Y = c X^{\frac{1}{H}}$$

X 表示环境中土壤的 C、N、P 元素含量及比值, Y 表示植物不同器官的 C、N、P 元素含量及比值, c 是常数。 H 为内稳性指数。通常用 $1/H$ 量化植物的化学计量稳态^[33]。

采用 Excel 2019 对数据进行初步处理, 再运用 SPSS 22.0 对数据进行统计分析, 用 GraphPad-8.0 作图。利用单因素方差分析不同坡度间植物、土壤化学计量特征的差异显著性; 考虑到本研究不同坡度分布的样地存在一定差异, 利用一般线性模型 (GLM) 分析样地与坡度对土壤、狗牙根生态化学计量特征的主体效应及交互效应, 再以坡度为自变量, 样地为协变量, 进行协方差分析, 判断在样地干扰情况下坡度对土壤、狗牙根生态化学计量特征影响的显著性; 利用 Pearson 相关分析判断坡度与土壤养分和狗牙根各营养器官生态化学计量之间的关系。所有统计分析的显著性水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 不同坡度消落带土壤理化性质及生态化学计量特征变化

研究区不同坡度土壤环境因子变化如图 1, 不同坡度土壤湿度的变化范围在 23%—40% 之间, pH 变化范围在 6.9—8.6 之间, 土壤整体偏弱碱性, 容重变化范围为 0.8—1.6 g/cm³。随着坡度变化土壤 pH 呈增加趋势, 坡度 >20° 的样地显著大于坡度 <5° 的样地; 土壤湿度随坡度变化相对较弱, 受采样期间降水的影响较大;

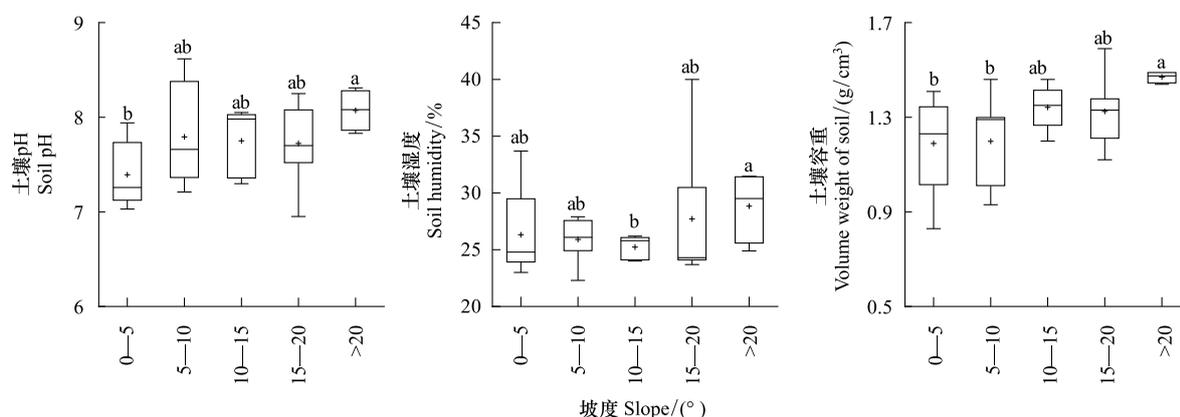


图 1 不同坡度的土壤 pH、湿度、容重的变化

Fig.1 Changes of soil pH, humidity and volume weight under different slopes

图中小写字母表示 0.05 水平的差异显著性

土壤容重随坡度增加而显著增加,表明坡度影响土壤结构及孔隙度。

土壤有机碳 SOC 含量为 5.3—44.3 g/kg,平均为 (16.5 ± 11.9) g/kg,随坡度增加,SOC 显著降低,坡度 $>10^\circ$ 的土壤有机碳仅为 0—5°坡度的约 1/3;STN、SAN 含量变化范围分别为 0.36—1.57 g/kg、18.1—81.9 mg/kg,平均分别为 (0.89 ± 0.32) g/kg、 (46.2 ± 15.8) mg/kg,坡度越大二者含量均明显减小,当坡度 $>15^\circ$,STN 出现显著差异(坡度 $>20^\circ$ 的样地土壤 STN、SAN 较 10°以内样地降低约 56%和 51%)。STP、SAP 含量变化分别为 0.22—1.40 g/kg、6.3—26.5 mg/kg,均随坡度增加呈降低趋势,但坡度 $>20^\circ$ 时反而略有增加。土壤化学计量比变化相对较小,仅 C:P 出现了不同坡度间的显著差异,C:N、N:P 则随坡度变化保持相对稳定无显著差异(坡度在 10—15°的样地除外, $P>0.05$)。

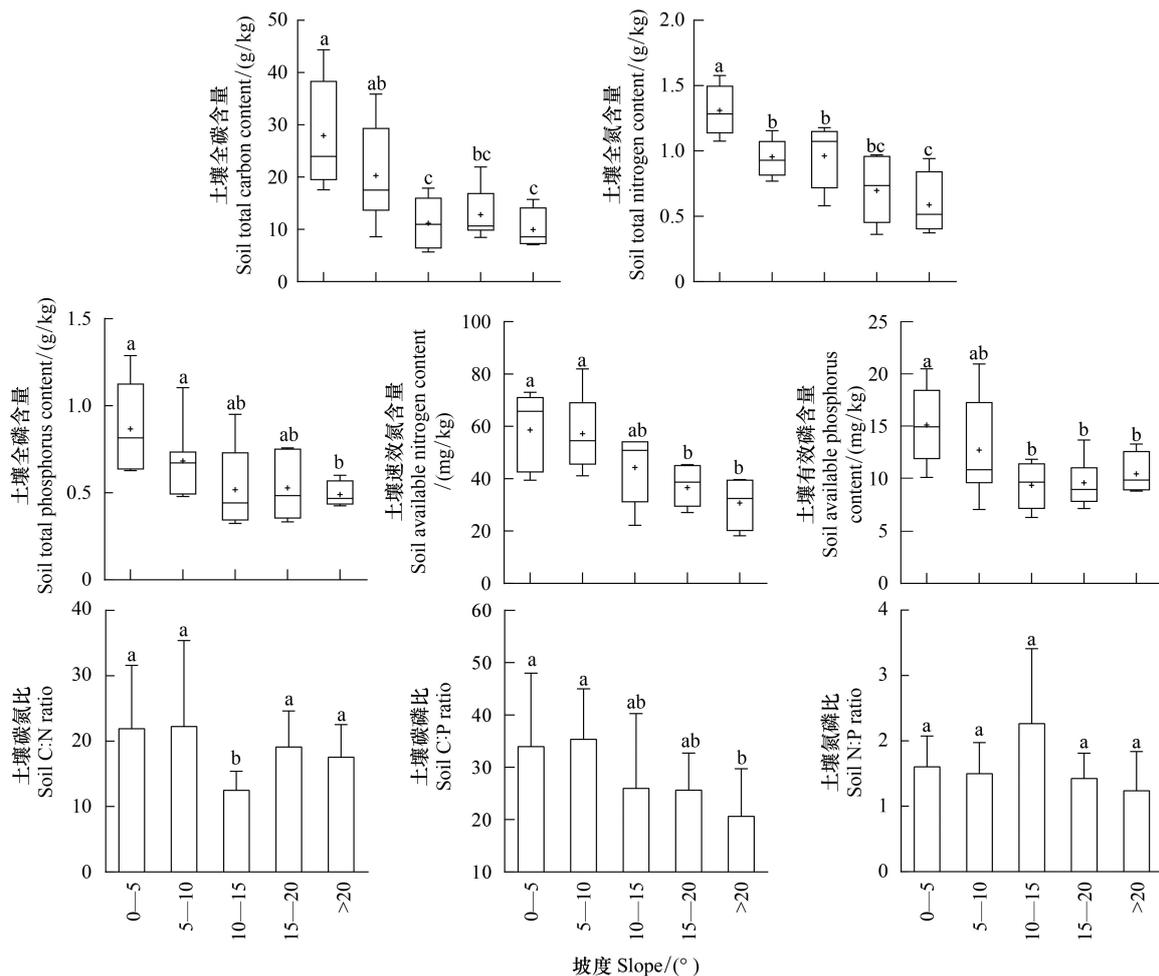


图 2 不同坡度的土壤养分及化学计量特征

Fig.2 Soil nutrients and stoichiometric characteristics under different slopes

基于一般线性模型与协方差分析(表 2),揭示了样地与坡度对土壤生态化学计量特征影响的主体间效应及交互效应。结果显示(表 2),样地对 SOC、STN、STP 以及化学计量比的影响作用不显著,除对土壤 C:N、N:P 的主体效应强于坡度外,对其他因变量的主体效应均小于坡度;坡度则对 SOC、STN、STP、SAN、SAP、C:P 影响显著;样地与坡度对土壤化学计量特征的交互作用不显著(SAN 和 C:P 除外),表明样地对坡度的主体效应的影响较小。进一步的协方差分析结果显示,考虑样地干扰下,坡度对土壤化学计量特征单因素检验结果是可靠的。

表 2 基于一般线性模型 (GLM) 分析样地与坡度对狗牙根及其原生土壤生态化学计量特征影响的主体间效应及交互效应

Table 2 General linear model (GLM) analyses of the intersubjective and interaction effects of sampling site and slope on stoichiometric characteristics of *C. dactylon* and its native soil

对象 Subjects	因子 Factors	SOC	STN	STP	SAN	SAP	SC:N	SC:P	SN:P
土壤 Soil	样地	72.80	0.060	0.046	189.2*	23.60	67.70	116.5	0.120
	坡度	201.1*	0.709**	0.114*	302.7*	76.70*	29.00	569.7**	0.090
	样地×坡度	103.30	0.037	0.080	188.2*	18.70	82.00	321.1*	0.170
	单变量显著性	0.037	0.005	0.041	0.017	0.049	0.484	0.007	0.631
对象 Subjects	因子 Factors	C	N	P	C:N	C:P	N:P		
根 Root	样地	393.6	14.0	0.169	351.4*	560.9	1.165*		
	坡度	686.1*	33.0	1.193*	739.8**	3685.8**	0.397		
	样地×坡度	111.0	9.1	0.206	234.0	819.0	1.484*		
	单变量显著性	0.050	0.099	0.040	0.092	0.039	0.683		
茎 Stem	样地	129.5	14.3*	0.322	480.4*	498.4	1.293*		
	坡度	244.3*	8.2	0.752*	861.5**	626.6	0.729		
	样地×坡度	149.4	2.9	0.145	269.5	395.8	0.229		
	单变量显著性	0.033	0.291	0.046	0.005	0.285	0.299		
叶 Leaf	样地	240.4	25.0*	0.417	20.1	448.2	0.601		
	坡度	602.8*	7.9	1.636**	25.8	662.1*	0.539		
	样地×坡度	206.2	6.8	0.912	22.7	484.1	0.754		
	单变量显著性	0.024	0.585	0.009	0.316	0.050	0.389		

表中*与**号分别表示协方差分析中坡度对各因变量影响在0.05和0.01水平上的显著性;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;STN:土壤全氮 Soil total nitrogen;STP:土壤全磷 Soil total phosphorus;SAN:土壤速效氮 Soil available nitrogen;SAP:土壤速效磷 Soil available phosphorus;SC:N:土壤碳氮比 Soil C:N ration;SC:P:土壤碳磷比 Soil C:P ration;SN:P:土壤氮磷比 Soil N:P ration;C、N、P分别表示狗牙根各器官碳、氮、磷含量,C:N、C:P、N:P分别为狗牙根各器官碳氮比、碳磷比和氮磷比

2.2 不同坡度狗牙根各器官生态化学计量特征

狗牙根的根、茎、叶 C 含量变化范围分别为 387—443、383—440、381—440 g/kg, 均值分别为 (416±17)、(417±14)、(404±17) g/kg。随着坡度增加, 各营养器官 C 含量呈增加趋势, 坡度>15°的样地中显著高于坡度<10°缓坡生境; 狗牙根叶片 TN 含量 ((17.3±3.9) g/kg) 显著高于根 ((8.7±3.4) g/kg)、茎 ((6.9±2.9) g/kg)。叶片 TN 含量受坡度变化的影响较弱, 而根、茎 TN 含量随坡度增加显著降低。0—5°生境下根、茎、叶的 TN 含量较 20°以上生境分别高 52%、45% 和 11%; TP 含量也表现为叶片 ((3.9±0.9) g/kg) 高于根、茎 ((2.6±0.5)、(3.1±0.5) g/kg), 随着坡度的增大, 各营养器官 TP 元素含量略有降低, 根、叶达到显著水平 ($P < 0.05$)。协方差分析结果显示, 坡度对狗牙根各营养器官的 C、P 含量影响显著, 其主体效应均强于样地 (表 2), 而样地对 N 含量的主体效应更强。

化学计量比特征看, 狗牙根各营养器官 C:N 均呈现茎>根>叶, 随着坡度的增大, 根、茎中 C:N 均明显增加, 但叶片则较为稳定。C:P 呈现根>茎>叶, 其中茎、叶 C:P 对坡度变化不敏感, 根 C:P 随坡度增加而显著升高。N:P 呈现为叶>根>茎, 且随坡度变化均不明显, 根、茎 N:P 随坡度略呈下降趋势, 叶片则表现出较好的稳定性。显著性分析结果与协方差分析结果相似, 坡度对狗牙根生态化学计量学特征的主体效应明显强于样地, 在考虑样地差异的情况下, 对狗牙根各营养器官化学计量特征影响作用显著 (N:P 除外)。狗牙根叶片的化学计量比受样地和坡度的影响均不显著, 表现出较强的稳定性特征 (表 2)。

2.3 土壤与狗牙根各营养器官 C、N、P 和化学计量比的关系

相关分析表明, 坡度与土壤 SOC、STN、SAN 含量呈显著负相关, 而与土壤 STP 及 SAP 含量的相关性较弱。同时, 坡度与土壤化学计量比的相关性均不显著 ($P > 0.05$)。狗牙根不同营养器官的养分含量及化学计量比特征对坡度变化的响应不同; 根系 TN、TP 与坡度呈显著负相关关系, C:N、C:P 与坡度呈显著的正相关; 茎、叶 TC 含量与坡度呈显著正相关, TP 含量与坡度呈显著负相关, 其他因素均与坡度无显著相关关系。狗牙根叶片的化学计量比特征与坡度均无显著相关关系 ($P > 0.05$)。

狗牙根养分含量与土壤养分的相关性分析可见, 土壤 SOC 含量与狗牙根养分含量关系较弱, 仅与植物根

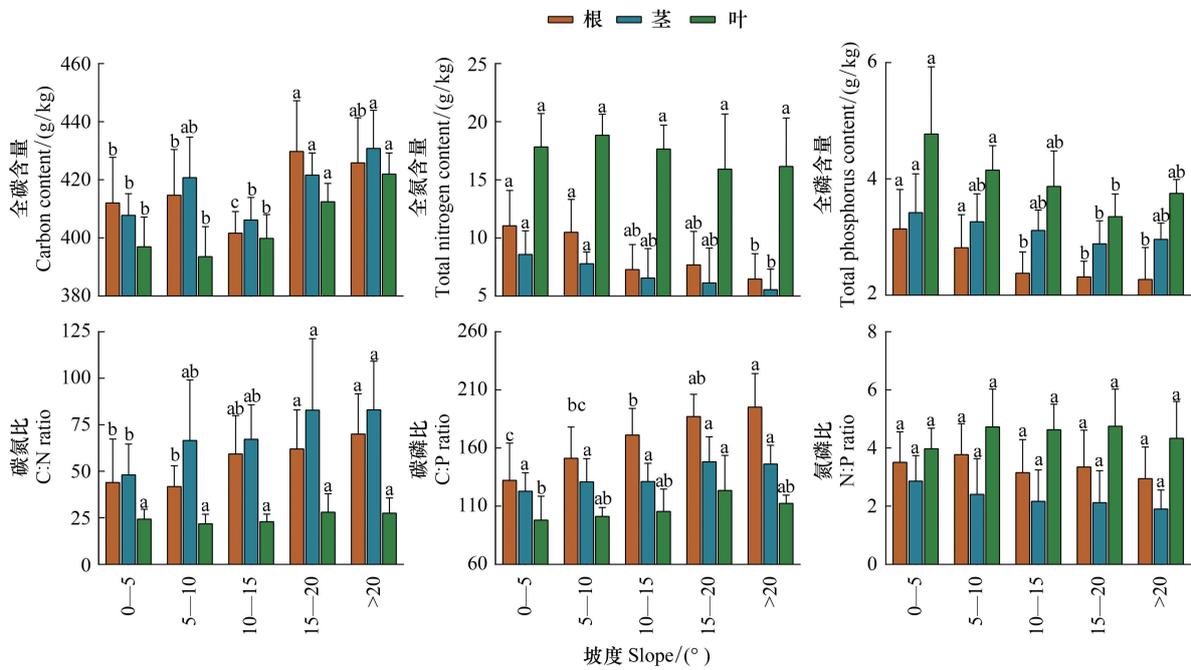


图 3 不同坡度狗牙根各营养器官碳(C)、氮(N)、磷(P)元素含量及其化学计量比

Fig.3 Contents of C,N and P and stoichiometric ratios of *C. dactylon* nutritive organs under different slopes

系的 N 含量相关性较强;土壤 STN 与植物各营养器官的 N、P 含量均有显著的正相关,同时与叶片的 C 含量也有极显著的正相关关系;STP 与 SAP 主要与植物 P 含量密切相关,与 C、N 关系较弱。植物各营养器官的 C:N 主要与土壤 STN 极显著相关,而 C:P 在根系中受土壤 STP 和 SAP 影响显著,茎、叶中则与 STN 相关性更强;植物各营养器官的 N:P 均与土壤养分水平无显著相关关系。最后,植物与土壤的生态化学计量比特征之间均无显著的相关关系,仅植物叶片的 N 含量、N:P 及 C:N 与土壤 N:P 比之间呈现极显著的相关关系,表明狗牙根叶片的 N 含量及 N:P 的相对稳态与土壤 N:P 的演化有一定的协同关系。

表 3 坡度与土壤、狗牙根各营养器官 C、N、P 含量以及计量比之间的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis among C,N,P contents and stoichiometric ratios of *C. dactylon* and its native soil

		坡度 Slope	SOC	STN	SAN	STP	SAP	SC:N	SC:P	SN:P
根 Root	坡度 Slope	1	-0.427*	-0.627**	-0.584**	-0.310	-0.370	-0.189	-0.265	-0.100
	C	0.261	-0.080	-0.198	0.104	-0.362	-0.199	0.028	0.161	0.118
	N	-0.431*	0.540**	0.537**	0.219	0.339	0.591**	0.306	0.251	-0.086
	P	-0.501**	0.307	0.458*	0.115	0.636**	0.745**	0.077	-0.070	-0.286
	C/N	0.435*	-0.473*	-0.540**	-0.245	-0.269	-0.415*	-0.222	-0.240	0.010
	C/P	0.555**	-0.305	-0.447*	-0.153	-0.641**	-0.601**	-0.086	0.077	0.287
茎 Stem	N/P	-0.171	0.408*	0.314	0.224	-0.036	0.137	0.288	0.332	0.086
	C	0.434*	-0.113	-0.420*	-0.246	-0.030	0.016	0.141	0.024	-0.152
	N	-0.314	0.227	0.548**	0.250	0.141	0.256	-0.067	0.107	0.134
	P	-0.418*	-0.016	0.524**	0.584**	0.509**	0.492**	-0.343	-0.312	-0.080
	C/N	0.363	-0.305	-0.617**	-0.274	-0.094	-0.209	0.055	-0.230	-0.256
	C/P	0.401*	-0.053	-0.558**	-0.534**	-0.385*	-0.371	0.304	0.224	-0.023
叶 Leaf	N/P	-0.229	0.178	0.356	0.093	0.051	0.151	-0.016	0.135	0.103
	C	0.564**	-0.438*	-0.582**	-0.502**	-0.059	-0.130	-0.197	-0.335	-0.250
	N	-0.196	0.114	0.617**	0.163	-0.186	0.095	-0.237	0.209	0.528**
	P	-0.395*	0.164	0.568**	0.333	0.529**	0.551**	-0.133	-0.112	-0.074
	C/N	0.267	-0.210	-0.637**	-0.176	0.225	-0.076	0.180	-0.324	-0.584**
	C/P	0.318	-0.283	-0.528**	-0.563**	-0.391*	-0.432*	-0.009	-0.064	-0.030
N/P	0.093	-0.058	0.141	-0.091	-0.187	-0.297	-0.163	0.244	0.545**	

* 在 0.05 水平上显著相关, ** 在 0.01 水平上显著相关

2.4 不同坡度狗牙根生态化学计量内稳态特征

图 4 所示为狗牙根各营养器官在不同坡度下对其实生土壤的化学计量内稳性系数。根据 Persson 等^[34]内稳性强度分级($1/H \leq 0$ 表示强内稳态, $0 < 1/H \leq 0.25$ 为内稳态, $0.25 < 1/H \leq 0.5$ 为弱内稳态, $0.5 < 1/H \leq 0.75$ 为弱敏感型, $1/H > 0.75$ 为敏感型), 狗牙根各养分的内稳性强度差异较大。其中, 狗牙根各营养器官 C 属强内稳态至内稳态, 且受坡度影响较弱。N 的内稳性较差, 不同坡度狗牙根的根、茎中 N 均属于敏感型, 叶片属中弱敏感和弱内稳态, 随坡度增加, 叶片 N 内稳性减弱; 狗牙根各营养器官中 P 的内稳性较强, 且受坡度影响较大, 坡度越大 P 的内稳性越强。

消落带逆境环境中狗牙根生态化学计量比的内稳态特征对坡度变化响应强烈, 且 C:P 与 C:N、N:P 的响应明显不同(图 4)。C:P 总体属内稳态, 叶片强于根、茎, 且随坡度增加, 根、茎 C:P 的内稳性略有增强, 而叶片则较弱; C:N、N:P 在低坡度生境中, 内稳性较好, 可以达到强内稳态水平, 而随着坡度增加, C:N、N:P 的内稳态明显降低, 在坡度 $>15^\circ$ 以上的生境中呈弱内稳态甚至敏感性。坡度增加显著改变了狗牙根 C:N、N:P 的内稳性特征。

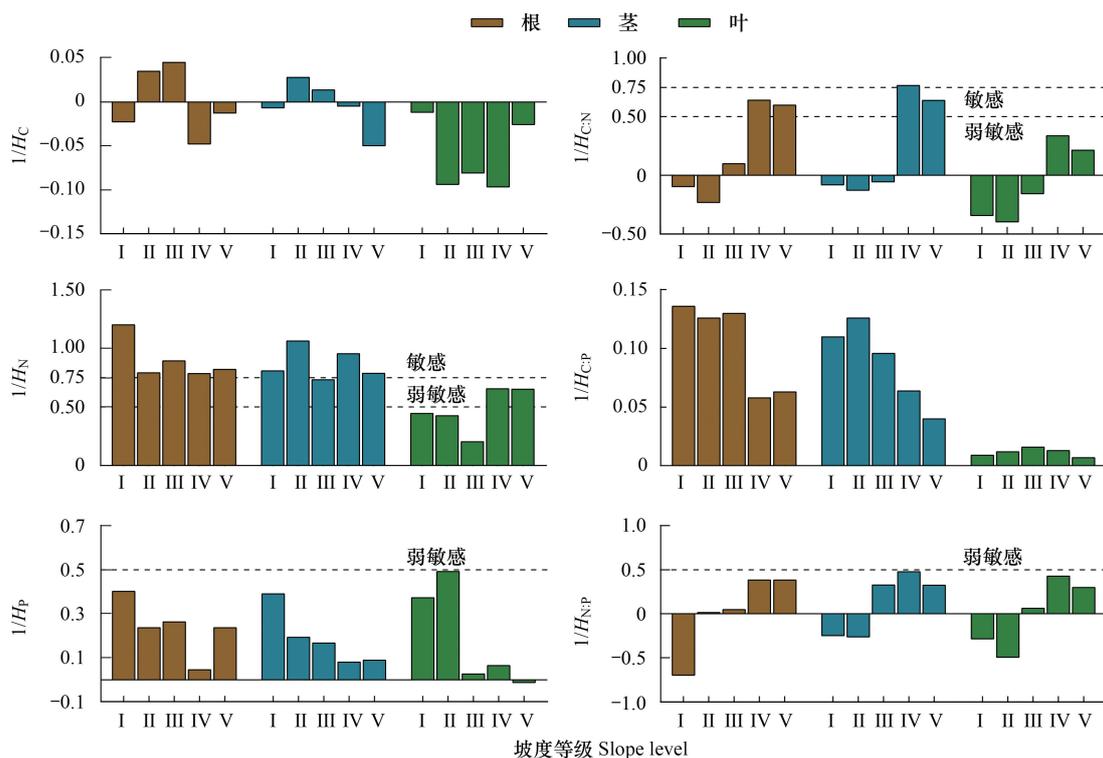


图 4 狗牙根与土壤之间的化学计量内稳性系数

Fig. 4 Stoichiometric homeostasis coefficients between *C. dactylon*-soil system

图中 I、II、III、IV、V 分别表示坡度为 $0-5^\circ$ 、 $5-10^\circ$ 、 $10-15^\circ$ 、 $15-20^\circ$ 、 $>20^\circ$; $1/H_C$ 、 $1/H_N$ 、 $1/H_P$ 分别表示狗牙根各器官对土壤碳、氮、磷含量的内稳性系数; $1/H_C:N$ 、 $1/H_C:P$ 、 $1/H_N:P$ 分别表示狗牙根各器官对实生土壤碳氮比、碳磷比、氮磷比的内稳性系数

3 讨论

3.1 消落带不同坡度狗牙根实生土壤化学计量特征

三峡水库消落带土壤受冬季水淹的浸提-释放、夏季初露后降雨侵蚀、以及季节性水位波动过程中的植物吸收-淹没-再释放过程影响, 大量养分流失进入水体^[35]; 同时, 植物生长减缓了侵蚀, 植物凋落物及根系分泌物补给土壤养分, 形成了独特的植物-土壤化学计量演化模式。已有研究均认为, 消落带夏季土壤侵蚀及冬季水淹后浸提-释放是影响土壤养分变化的主要因素^[36-37]。因此, 地形特征可能通过影响降雨侵蚀、植物生长

及养分流失等,驱使局域范围内土壤养分及其化学计量特征的分异。本研究中,消落带土壤 C、N 含量远低于我国陆地土壤的平均水平(24.6 g/kg 与 1.88 g/kg)^[38] 和我国草地土壤的平均水平^[39],证明节律性水淹导致消落带土壤更加贫瘠^[40];然而,土壤 P 含量则相对较高,接近我国陆地土壤的平均水平(0.78 g/kg)^[38] 及草地平均水平^[39]。这也与任庆水等^[41]的研究结论一致,C、N、P 元素在水淹浸提及降雨侵蚀双重作用下的稳定性差异导致了消落带土壤养分结构的特殊化。此外,本研究发现消落带土壤 C、N、P 对坡度变化表现出明显的敏感性(图 2,表 3),均随坡度增加而减小,与预期结果一致。尤其在坡度>20°的情况下,土壤 SOC、STN、STP 含量比坡度<5°时降低了近 180%、116%和 64%,土壤有效氮、磷也随坡度增加呈线性降低,这与其它研究结果相似^[30]。同时,土壤容重、含水量及 pH 等受坡度影响,特别是容重随坡度增加而显著增加,表明坡度增加促使消落带土壤的结构恶化,保水保肥能力降低。土壤养分及水分供给水平降低,加之夏季干旱胁迫愈严峻,地表植被长势变差,进一步加剧了土壤养分的流失。

土壤化学计量比可以很好的反映土壤发育过程中的养分结构与质量^[38]。消落带土壤 C:N 高于全球陆地(12.3)^[42] 及中国陆地的平均水平(11.9)^[38],但 0—5°坡度下土壤 C:N 与我国湿地土壤 C:N(18.9)相当。土壤 C:N 越高,表明硝酸盐淋溶风险越小,反之风险越大,C:N 低于 30 表明土壤硝酸盐淋溶风险较高^[20]。而且,水淹-落干交替条件下,厌氧-好氧环境交替促使反硝化-硝化作用交替增强,有利于土壤氮素的矿化和硝酸盐还原,进而使得土壤 N 素的气态流失^[37],继而导致土壤 C:N 升高。由此可见,消落带土壤具有较高的 N 损失风险,这与刘明辉等^[20]的研究结论一致。消落带土壤 C:P、N:P 均低于中国陆地土壤平均水平(61 和 5.2)^[38],远低于中国湿地土壤(245.2 和 13.6)^[43],这与消落带土壤 C、N 含量低,而 P 含量较高直接相关。土壤 C:P 被认为是土壤 P 矿化能力的标志,也是衡量土壤固持 P 的重要指标^[42]。研究认为,水淹过程加速了岩石衍生元素(P、硅(Si)等)的矿化^[37],进而表现出土壤 P 含量较高。消落带土壤 N:P 普遍偏低(1.4—2.3),表明消落带狗牙根实生土壤环境为严格的 N 限制。与陆地及传统湿地相比,狗牙根实生土壤具有特殊的养分计量特征。

尽管土壤 C、N、P 含量对坡度变化敏感,但 C:N、C:P、N:P 与坡度相关性均不显著(表 3),仅 C:P 随坡度增加略有降低趋势,表现出化学计量比对坡度变化的低敏感性(图 2),这与陆域坡地系统土壤化学计量比对坡度的响应规律不同^[44]。主要原因是消落带季节性水淹过程及植被恢复的缓冲作用导致土壤 C、N、P 生物地化过程的同步性。一般而言,土壤较低的 C:N、C:P 表示高肥力和较快的 N、P 矿化速率^[45]。但本研究中坡度较大的条件下,C:N、C:P 相对较低并非反映土壤肥力的提高,而是与大坡度生境中植物生长较差,对土壤有机碳补给较少有关。另一方面,坡度较小的消落带,C、N、P 同步富集,但冬季水淹抑制碳的分解,而加速了 N、P 的释放,进而导致 C:N、C:P 略有偏高。而且,土壤 C:N、C:P 与狗牙根养分计量特征关系均不显著,与其他植物-土壤系统中结果相悖^[20, 45],进一步说明土壤 C:N、C:P 变化可能更多与水淹过程中侵蚀、浸提等过程有关。然而,土壤 N:P 则与狗牙根叶片 N 含量、C:N 以及 N:P 呈极显著正相关关系。说明尽管土壤 N、P 来源及过程不同,但狗牙根生长及覆盖对不同坡度土壤 N:P 的相对稳定可能具有一定的维持作用。

3.2 不同坡度狗牙根各营养器官生态化学计量特征分析

C、N 和 P 作为植物生长发育所必需的最主要营养元素,对植物生长和各种生理机制调节都发挥着重要作用^[46—47]。本研究结果表明,不同坡度下狗牙根各营养器官 C 含量表现为根≈茎>叶,且均低于全球陆地植物 C 含量的范围(450—500 mg/g)^[27] 及我国植物根茎叶 C 含量的平均水平^[39],但与我国草地植物 C 含量相当^[39]。逆境胁迫下植物优先保持自身光合固碳能力的稳定。虽然狗牙根在消落带长期受水淹环境胁迫,生长和代谢受到一定的限制,但仍具有稳定的光合固碳能力。而且,植物叶片 C 含量越高通常表明抵御外界胁迫的能力越强^[48]。因此,坡度增大导致的胁迫增强和 C 含量提高可能促使狗牙根表现出更强的抗逆能力。与 C 含量不同,植物 N、P 含量容易受到外界环境养分供给水平的影响。然而,虽然消落带土壤贫氮富磷^[49],但狗牙根叶片 N 含量与我国湿地植物(16.07 mg/g)^[50] 及草地植物的平均水平(16.09 mg/g)^[39] 相当,且 P 含量远高于我国和全球陆生草本植物的平均水平(1.1 和 1.8 mg/g)^[6],以及我国湿地植物的 P 含量水平

(1.85 mg/g)^[50],表明狗牙根具有较好的 N、P 吸收效率,特别是表现出明显的低 N 的适应。随坡度的增加,狗牙根的各营养器官 N、P 含量均有所降低,且分别与土壤 STN、STP 含量呈显著正相关关系,表明狗牙根 N、P 含量随坡度的变化主要与土壤氮磷供给水平及有效性的改变有关。

从养分分配策略看,狗牙根根、茎的 N、P 含量显著低于叶片,这与大部分陆地植物的规律一致^[39]。研究表明,胁迫环境下植物优先分配更多的 N、P 营养至生长最旺盛的器官,以缓解外部营养供给不足带来的生长限制^[39];另一方面,植物生长过程中养分的分配策略存在生物量稀释现象,即生物量增大,养分含量降低^[26]。水淹胁迫与夏季干旱胁迫共同作用下狗牙根的根、茎生物量积累^[26],进而导致根、茎 N、P 相对较低,而 C 含量较高。狗牙根 N、P 含量在器官间的分配受坡度影响较大。坡度增大,根、茎的 N 含量降低幅度较叶片更大,导致高坡度生境中狗牙根 N 含量的器官间差异增大;相反,P 含量则在叶片中随坡度降低幅度更大,高坡度生境中器官间差异减小。前期研究表明,水淹胁迫结束后,狗牙根细胞代谢水平,特别是叶片中谷胱甘肽、谷胱甘肽还原酶、 γ -谷氨酰半胱氨酸合成酶活性、可溶性糖和淀粉含量等需要恢复到正常水平,这一过程使得狗牙根叶片中 N 素的大量积累^[51]。尽管随着坡度增大,土壤 N 素供给显著降低,但狗牙根可以保持叶片 N 积累以维持其正常生长代谢。总体上,消落带坡度差异在一定程度上影响了狗牙根生长过程中的养分分配策略。

C、N、P 化学计量比能够反映植物对环境变化过程的长期适应特征^[33]。植物生长速率假说认为:植物生长过程中需要持续的 N、P 吸收以维持细胞增殖,因此 C:N 和 C:P 能够反映植物 N、P 利用效率及其本身的生长速率^[33,52]。通常较低的 C:N、C:P 值表示植物具有较快的生长速率和较高的养分利用效率^[6]。本研究中,不同坡度狗牙根各营养器官 C:N、C:P 均远低于全国陆生植物及全国草地的平均水平^[39],说明狗牙根在消落带具有比其他陆生植物更快的生长速率。孔维苇等^[6]研究也发现,三峡水库节律性水淹-落干过程促使消落带适生植物具有较快的生长速率,进而有利于短期内实现生理代谢的恢复。随着坡度增大,狗牙根的根、茎的 C:N、C:P 增加较快,而叶片显著低于根茎且对坡度变化敏感性较低(图 3),表明坡度增加带来的胁迫增强导致狗牙根的根、茎生长速率降低,但其能够通过生理调整,维持叶片生长速率的相对稳定。张婷婷等^[53]研究也认为,植物在胁迫环境下优先保持叶片养分比例的内稳性。

此外,植物叶片 N:P 比值也可以作为判断环境对植物生长养分供应状况的指标^[17]。叶片 N:P<14 时,植物生长主要受 N 限制;N:P>16 时,植物生长主要受 P 限制^[52]。本研究中狗牙根叶片 N:P 在不同坡度均远低于 14,说明狗牙根生长主要受 N 限制,这与土壤的贫氮富磷特征一致(图 2)。然而,狗牙根在低 N 供给的环境下仍然保持较快的生长速度,且叶片 N:P 在坡度增加以及土壤 N 含量降低的情况下却略有升高,进一步表明狗牙根具有较强的 N、P 吸收效率和养分计量比稳定协调能力,是其成为消落带优势物种的重要因素。

3.3 狗牙根各营养器官生态化学特征与土壤因子的关系

植物-土壤化学计量关系是生态系统物质循环过程的重要环节^[20,54]。土壤养分的供给水平直接影响植物营养状况,而植物通过调节养分摄取比例以维持自身生理代谢内稳性^[17]。同时,植物残体分解补给土壤养分,对土壤养分计量比调节具有缓冲作用^[17]。消落带水淹干扰改变了植物生长-凋落过程及土壤养分积累过程,进而影响植物-土壤系统的养分循环。相关分析可见,狗牙根各营养器官的养分含量变化与实生土壤养分供给水平密不可分。土壤 N、P 供给能够直接影响植物生长发育过程中养分的吸收、利用及分配状况^[16]。本研究土壤与狗牙根养分相关关系基本符合土壤-植物营养关联性的预期,表明坡度变化能够通过影响土壤养分供应影响狗牙根的化学计量比,也反映出狗牙根能够通过光合固碳能力的调整以适应不同生境下的养分胁迫。同时,在消落带“低氮富磷”的条件下,N 的供给水平对狗牙根 P 的吸收具有明显耦合影响,决定植物的正常生长代谢。

进一步分析发现,土壤与狗牙根化学计量比间的相关性不显著,仅狗牙根叶片的 N 含量及 N:P 与土壤 N:P 之间存在极显著的正相关关系(表 3)。表明狗牙根叶片的 N 富集特征及其相对稳定的 N:P 对维持消落带不同坡度土壤 N:P 的稳定具有重要作用。刘明辉等^[20]研究中,池杉叶片 N:P 与土壤 N:P 呈显著正相关

关系。Fan 等^[55]也认为,植物能够改变土壤的养分计量特征,维持更有利于自身生长的土壤养分供给比例。狗牙根作为消落带植被恢复的优势物种,广泛的恢复可能对消落带土壤的演化产生重要影响。进一步分析表明,坡度变化与土壤、植物养分含量之间存在密切关联(表 3)。坡度能够显著影响土壤的 STN 与 SAN(与 STP 关系不显著),同时影响狗牙根的根、茎的养分特征,但坡度对土壤 N 含量的影响并未对土壤及狗牙根叶片的化学计量比产生显著影响,进一步表明狗牙根-土壤系统化学计量比随生境改变具有相对稳定性。

3.4 狗牙根内稳态特征及其生态适应性分析

内稳态特征是生态化学计量学研究的基础,反映了生物对周围环境变化的生理和生化调节的综合适应程度^[56]。通常植物生态化学计量特征的内稳性大小能够反映其对环境变化适应能力的强弱,内稳性越强的物种养分利用效率较高,即使在多变贫瘠的环境中也能够维持机体的正常生长,因此在生态系统中的功能优势越强^[53,57]。狗牙根对实生土壤的内稳性分析发现,除 N 含量外,狗牙根其他养分及化学计量比的内稳性较强。狗牙根不同营养器官与实生土壤的 C 元素内稳性最好,表明狗牙根 C 固定效率稳定,这与消落带池杉、水杉等^[20,58]特征相似。由于消落带土壤相对贫 N^[37],因此狗牙根与实生土壤 N 含量的内稳性最差,成为狗牙根稳定生长的主要限制。狗牙根各营养器官 P 的内稳性大于 N,这与刘明辉等^[20]、孔维苇等^[6]对消落带其他植物养分内稳性研究结果一致。庾强^[59]研究指出,植物在恶劣的环境中生存的关键是具有保守的养分利用策略和高内稳性。本研究还发现,坡度增加导致外界胁迫增强,对狗牙根 C、N、P 的内稳性具有显著影响。坡度增大,植物根茎叶与实生土壤的 C、N、P 的内稳性均呈增强趋势(除叶片 N 素外),尤其 P 的内稳性随坡度增加由弱内稳态转变为内稳态,可能是由于坡度增加形成的多重胁迫促使植物-土壤系统间 P 素的相互耦合关系更密切。因此,本研究中狗牙根对养分的内稳性普遍较好,即使坡度导致土壤环境发生明显改变,狗牙根仍能保持较好的生长状态。

同时,植物与实生土壤 C:N、C:P 及 N:P 的内稳性总体较好,且各营养器官之间无明显差异(C:P 除外)。狗牙根稳定的光合效率及土壤较高的供 P 水平是使得 C:P 均属于内稳态。坡度变化显著影响了土壤 P 供给水平(图 2),但植物 C:P 稳定性趋于增强,表明狗牙根在调整自身光合效率与 P 吸收水平方面具有独特的机制。P 素的迁移能力弱于 N 素,狗牙根的恢复在消落带 P 素保持方面可能具有较好的潜力。狗牙根在坡度较低的生境中,C:N 与 N:P 比属于强内稳型,而坡度增加导致 C:N 与 N:P 内稳性迅速减弱,甚至转变为弱敏感型,这可能与高坡度生境中夏季干旱胁迫和养分降低导致狗牙根生长受限,N 素供给水平及利用效率不稳定有关^[37]。三峡库区复杂地形是影响消落带生态系统演化的关键因素,未来消落带恢复和功能演化评估需要充分开展不同地形格局带来的养分分配和养分循环的影响。

总体上,狗牙根叶片的养分及化学计量比的内稳性均高于根、茎,这与绝大部分研究结果一致^[20,39,50,53],表明消落带胁迫环境并未改变狗牙根优先保障其叶片化学计量稳定的生存策略。即使养分供给限制的情况下,狗牙根可能选择内稳性较低的根系吸收转移养分,维持地上部分养分稳定的策略,以提高其适应性和竞争力,也是狗牙根在消落带形成稳定种群的重要前提。

4 结论

三峡库区消落带坡度变化对狗牙根实生土壤的养分特征影响显著,各养分含量均随着坡度增加而降低,且坡度在 10°以内的土壤养分显著高于 10°以上的样地;坡度变化对土壤 C:P 影响较大,而土壤 C:N、N:P 保持稳定;同时,随着土壤养分供给水平的改变,坡度差异在一定程度上影响了狗牙根各器官生长过程中的养分分配策略及其计量比;狗牙根生长受到严格的土壤 N 限制,但其养分含量与陆地植物相似,甚至更高,表现出较强的养分稳定性;土壤养分供应水平对狗牙根养分及化学计量比特征影响显著。坡度变化明显改变了狗牙根及其实生土壤养分内稳性,随坡度增加,N、P、C:P 的内稳性增强,而 C:N、N:P 比的内稳性明显减弱;但总体内稳性较好,表明当土壤环境随坡度发生改变时,狗牙根仍能保持较好的生长状态。三峡消落带微地形的变化显著影响土壤养分的演化,而植物恢复则能够有效缓解地形变化带来的负面效应,水淹胁迫下可能弱化

植物-土壤协同演化特征,未来应给予更多关注。

参考文献(References):

- [1] Yuan X Z, Zhang Y W, Liu H, Xiong S, Li B, Deng W. The littoral zone in the Three Gorges Reservoir, China: challenges and opportunities. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(10): 7092-7102.
- [2] Zhang M, Chen F Q, Wu Y, Ma Y R, Guan S P, Huang Y W. Characteristics of the soil seed bank of planted and natural restored draw-down zones in the Three Gorges Reservoir Region. *Ecological Engineering*, 2017, 103: 127-133.
- [3] 樊大勇,熊高明,张爱英,刘曦,谢宗强,李兆佳.三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 416-432.
- [4] 张虹.三峡库区消落带土地资源特征分析. *水土保持通报*, 2008, 28(1): 46-49.
- [5] Wang T, Wei H, Ma W C, Zhou C, Chen H C, Li R, Li S. Response of *Taxodium distichum* to winter submergence in the water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir region. *Journal of Freshwater Ecology*, 2019, 34(1): 1-17.
- [6] 孔维苇,王晓锋,卢虹宇,刘婷婷,龚小杰,刘欢,袁兴中.三峡库区消落带4种典型草本植物的生态化学计量特征. *生态学报*, 2020, 40(13): 4493-4506.
- [7] Yang F, Liu W W, Wang J, Liao L, Wang Y. Riparian vegetation's responses to the new hydrological regimes from the Three Gorges Project: clues to revegetation in reservoir water-level-fluctuation zone. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(2): 89-98.
- [8] 谭淑端,朱明勇,党海山,王勇,张全发.三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. *生态学报*, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [9] 刘云峰,刘正学.三峡水库消落区极限条件下狗牙根适生性试验. *西南农业大学学报:自然科学版*, 2005, 27(5): 661-663.
- [10] Zhang J H, Li M X, Xu L, Zhu J X, Dai G H, He N P. C:N:P stoichiometry in terrestrial ecosystems in China. *Science of the Total Environment*, 2021, 795: 148849.
- [11] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [12] 田地,严正兵,方精云.植物生态化学计量特征及其主要假说. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- [13] Heuck C, Spohn M. Carbon, nitrogen and phosphorus net mineralization in organic horizons of temperate forests: stoichiometry and relations to organic matter quality. *Biogeochemistry*, 2016, 131(1/2): 229-242.
- [14] Song Z L, Liu H Y, Zhao F J, Xu C Y. Ecological stoichiometry of N:P:Si in China's grasslands. *Plant and Soil*, 2014, 380(1/2): 165-179.
- [15] Hu M J, Peñuelas J, Sardans J, Sun Z G, Wilson B J, Huang J F, Zhu Q L, Tong C. Stoichiometry patterns of plant organ N and P in coastal herbaceous wetlands along the East China Sea: implications for biogeochemical niche. *Plant and Soil*, 2018, 431(1/2): 273-288.
- [16] Zhang Z S, Song X L, Lu X G, Xue Z S. Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in estuarine wetland soils: influences of vegetation coverage, plant communities, geomorphology, and seawalls. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, 13(6): 1043-1051.
- [17] 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): 7119-7124.
- [18] Xing W, Wu H P, Hao B B, Liu G H. Stoichiometric characteristics and responses of submerged macrophytes to eutrophication in lakes along the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Ecological Engineering*, 2013, 54: 16-21.
- [19] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [20] 刘明辉,谢婷婷,李瑞,李丽娟,李昌晓.三峡库区消落带池杉-土壤碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2020, 40(9): 3072-3084.
- [21] 周永娟,仇江啸,王姣,王效科,吴庆标.三峡库区消落带生态环境脆弱性评价. *生态学报*, 2010, 30(24): 6726-6733.
- [22] 徐建霞,王建柱.三峡库区香溪河消落带植被群落特征与土壤环境相关性. *生态学杂志*, 2018, 37(12): 3661-3669.
- [23] 裴顺祥,洪明,郭泉水,秦爱丽,朱莉,朱妮妮.三峡库区消落带水淹结束后狗牙根的光合生理生态特性. *生态学杂志*, 2014, 33(12): 3222-3229.
- [24] 李强,丁武泉,王书敏,朱启红,杨俊,柯胜钱,秦露,杨林静,郑捷月,孟懿雯.三峡库区多年高水位运行对消落带狗牙根生长恢复的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 985-992.
- [25] 李彦杰,刘仁华,周大祥,杨俊年,蒋梦芸,吴巍,郭世浩,高鑫.三峡库区消落带野生狗牙根对水淹适生性的转录组分析. *生态学报*, 2018, 38(23): 8434-8441.
- [26] 韩文娇,白林利,李昌晓.水淹胁迫对狗牙根光合、生长及营养元素含量的影响. *草业学报*, 2016, 25(5): 49-59.
- [27] Ma S H, He F, Tian D, Zou D T, Yan Z B, Yang Y L, Zhou T C, Huang K Y, Shen H H, Fang J Y. Variations and determinants of carbon content in plants: a global synthesis. *Biogeosciences*, 2018, 15(3): 693-702.
- [28] 王业春,雷波,张晟.三峡库区消落带不同水位高程植被和土壤特征差异. *湖泊科学*, 2012, 24(2): 206-212.
- [29] Gordon E, Meentemeyer R K. Effects of dam operation and land use on stream channel morphology and riparian vegetation. *Geomorphology*, 2006, 82(3/4): 412-429.

- [30] 翟朝阳, 邱娟, 司洪章, 杨新峰, 刘立强. 微地形对大西沟新疆野杏萌发层土壤因子的影响. 生态学报, 2019, 39(6): 2168-2179.
- [31] 李晓玲, 温浩然, 王雪松, 杨进, 黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3581-3591.
- [32] 唐敏, 杨春华, 雷波. 基于 GIS 的三峡水库不同坡度消落带分布特征. 三峡环境与生态, 2013, 35(3): 8-10, 20-20.
- [33] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [34] 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.
- [35] 张虹. 三峡重庆库区消落区基本特征与生态功能分析. 长江流域资源与环境, 2008, 17(3): 374-378.
- [36] Su X L, Nilsson C, Pilotto F, Liu S P, Shi S H, Zeng B. Soil erosion and deposition in the new shorelines of the Three Gorges Reservoir. Science of the Total Environment, 2017, 599-600: 1485-1492.
- [37] 常超, 谢宗强, 熊高明, 储立民. 三峡水库蓄水对消落带土壤理化性质的影响. 自然资源学报, 2011, 26(7): 1236-1244.
- [38] 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.
- [39] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [40] 沈雅飞, 王娜, 刘泽彬, 王晓荣, 肖文发, 程瑞梅. 三峡库区消落带土壤化学性质变化. 水土保持学报, 2016, 30(3): 190-195.
- [41] 任庆水, 马朋, 李昌晓, 杨予静, 马骏. 三峡库区消落带落羽杉(*Taxodium distichum*)与柳树(*Salix matsudana*)人工植被对土壤营养元素含量的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6431-6444.
- [42] 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.
- [43] 张仲胜, 吕宪国, 薛振山, 刘晓辉. 中国湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征研究. 土壤学报, 2016, 53(5): 1160-1169.
- [44] 杨文, 周脚根, 王美慧, 韩增, 张满意, 李裕元, 吕殿青, 吴金水. 亚热带丘陵小流域土壤碳氮磷生态计量特征的空间分异性. 土壤学报, 2015, 52(6): 1336-1344.
- [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] 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] Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. New Phytologist, 2012, 196(1): 68-78.
- [48] 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.
- [49] 唐将, 李勇, 邓富银, 付绍红. 三峡库区土壤营养元素分布特征研究. 土壤学报, 2005, 42(3): 473-478.
- [50] 胡伟芳, 章文龙, 张林海, 陈晓艳, 林伟, 曾从盛, 仝川. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1041-1052.
- [51] 李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 谢宗强, 樊大勇. 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力. 生态学报, 2013, 33(11): 3362-3369.
- [52] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1-67.
- [53] 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(05): 701-712.
- [54] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, Mccauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408(6812): 578-580.
- [55] 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.
- [56] 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.
- [57] 王振南, 杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应. 草业科学, 2013, 30(6): 927-934.
- [58] 马朋, 李昌晓, 任庆水, 杨予静, 马骏. 模拟水淹-干旱胁迫对水杉幼树实生土壤营养元素含量的影响. 生态学报, 2015, 35(23): 7763-7773.
- [59] 庾强. 内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2009.