

DOI: 10.20103/j.stxb.202307201555

王宏生, 王玉琴, 宋梅玲, 周睿. 黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和微生物碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2024, 44(10): 4297-4307.

Wang H S, Wang Y Q, Song M L, Zhou R. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of plants, soils and microbial biomass in patches with different densities of *Ligularia virgaurea*. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10): 4297-4307.

黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和微生物碳氮磷生态化学计量特征

王宏生, 王玉琴*, 宋梅玲, 周睿

三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 青海大学畜牧兽医科学院, 西宁 810016

摘要: 植物-土壤作为构成生态系统养分循环的连续体, 在某种程度上决定了草地生态系统的养分平衡和系统稳定性。碳(C)、氮(N)和磷(P)是生态系统中三种主要的营养元素, 它们参与了生态系统的养分循环, 在生态系统结构功能维持中起着基础性作用, 且生态系统内部的 C、N、P 循环在植物、土壤和微生物之间相互转换。为了探究黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*) 在扩散过程中对草地生态系统养分循环的影响, 以黄帚橐吾微斑块为研究对象, 根据斑块密度界定 6 个密度梯度, 分别为 D0(0 株/m²)、D1(43 株/m²)、D2(99 株/m²)、D3(163 株/m²)、D4(332 株/m²) 和 D5(621 株/m²), 分析了不同密度斑块的草地植物、土壤和土壤微生物生物量 C、N、P 含量及其生态化学计量的变化情况。结果表明, 随着黄帚橐吾密度的增大, 草地植物群落的 C 含量呈增加趋势, 植物 N 含量略微上升后显著下降, 且当黄帚橐吾密度 ≥ 160 株/m² 时, 植物 N 含量显著降低, 植物 P 含量呈先降低后升高的趋势, C:N 比呈逐渐上升趋势, C:P 比呈先上升后降低趋势, N:P 比呈先上升后降低趋势; 土壤 C、N、P 含量均呈先增加后降低趋势, 其中 C 含量在 D2 达到最大值, N 含量为 D1—D4 高于 D0 和 D5, 但各斑块差异不显著, P 含量为 D3 显著高于其余斑块, C:N 在 D5 达到最大值, C:P 在 D2 达到最大值, 土壤 N:P 呈略微降低后又有所增加, 土壤养分主要受 N 限制; MBC 随着黄帚橐吾密度的增加有降低趋势, 而 MBN 和 MBP 变化均表现为“N”字型, MBN:MBP 呈先增加后降低趋势。通过相关性分析和 RDA 分析得到, 黄帚橐吾密度与植物 C、N、MBN 以及 MBP 显著相关, 植物 C 含量和土壤 C 含量与 MBN 呈显著正相关, 土壤养分与微生物量的关系更为密切。

关键词: 黄帚橐吾; 密度斑块; 养分循环; 化学计量特征

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of plants, soils and microbial biomass in patches with different densities of *Ligularia virgaurea*

WANG Hongsheng, WANG Yuqin*, SONG Meiling, ZHOU Rui

Key Laboratory of the Alpine Grassland Ecology in the Three Rivers Region (Qinghai University), Ministry of Education, Qinghai University Academy of Animal and Veterinary Sciences, Xining 810016, China

Abstract: As a continuum of ecosystem nutrient cycle, plant-soil determines the nutrient balance and system stability of grassland ecosystem to some extent. Carbon, nitrogen and phosphorus are the three main nutrient elements in the ecosystem, they participate in the nutrient cycle of the ecosystem, and play a fundamental role in the maintenance of the ecosystem structure and function, and the C, N, and P cycles within the ecosystem were transformed among plants, soils, and microorganisms. In order to explore the effect of *Ligularia virgaurea* on nutrient cycling in grassland ecosystem during its diffusion process, the micropatches of *L. virgaurea* were taken as the research object. Six density gradients were defined according to the patch density. The changes of C, N and P in grassland plants, soil and soil microbial biomass and their

基金项目: 青海省科技厅应用基础研究项目(2023-ZJ-723); 国家自然科学基金联合基金项目(U21A20186); 青海大学教育部重点实验室自主课题(2023-SJY-ZZ-01); 青海省“高端创新创业人才计划”拔尖人才培养计划项目

收稿日期: 2023-07-20; **网络出版日期:** 2024-02-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gsndwangyuqin@126.com

ecological stoichiometry of 6 different density patches of *L. virgaurea* were analyzed, which were D0 (0 plant/m²), D1 (43 plant/m²), D2 (99 plant/m²), D3 (163 plant/m²), D4 (332 plant/m²) and D5 (621 plant/m²), respectively. The results showed that with the increase of *L. virgaurea* density, the C content of grassland plant community presented an increasing trend, plant N content increased slightly and then decreased significantly, when the density of *L. virgaurea* was equal or greater than 160 plants/m², the plant N content decreased significantly. Plant P content decreased at first and then increased, plant C:N ratio showed a gradual upward trend, C:P ratio increased at first and then decreased, N:P ratio increased at first and then decreased. The contents of C, N and P in soil increased at first and then decreased, in which C content reached the maximum at D2, and the N content of D1—D4 is higher than that of D0 and D5, but there was no significant difference among patches. P content in D3 was significantly higher than that in other patches. Soil nutrients were mainly limited by nitrogen. Soil microbial biomass carbon tended to decrease with the increase of *L. virgaurea* density, while the changes of microbial biomass nitrogen and microbial biomass phosphorus showed “N” shape, and MBN:MBP showed a trend of increasing first and then decreasing. Through correlation analysis and redundancy analysis, the density of *L. virgaurea* was significantly correlated with C, N, MBN and MBP, Plant C content and soil C content were significantly positively correlated with MBN, and soil nutrients were more closely related to microbial biomass.

Key Words: *Ligularia virgaurea*; density patch; nutrient cycle; stoichiometric characteristics

在草地生态系统中,植物-土壤-微生物彼此相互联系与作用,通过系统内物质循环和能量流动将植物地上部分、根系、土壤生物等生物因子与非生物因子统一起来,形成了相互关联的复合有机整体^[1-3]。植被退化是高寒草甸土壤退化的直接原因^[4],土壤作为草地生态系统的重要组分,是供给植物所需养分的“库”,在地上-地下能量交换和物质循环过程中具有特殊的生态学意义^[5]。土壤微生物作为影响土壤养分状况和土壤养分质量的关键因素^[6],对于调节土壤的养分循环具有重要意义。同时,C、N、P元素作为重要的生命元素,三者之间具有很强的耦合作用,对植物个体乃至整个生态系统起到至关重要的作用^[7]。生态系统内部的C、N、P循环在植物、土壤和微生物之间相互转换,而作为研究生物系统能量和元素平衡的“生态化学计量学”为揭示C、N、P等元素在植物、土壤和微生物中的计量关系和规律提供了一种有效手段^[7]。

毒害草的入侵和扩散不仅引起草地植被的逆向演替^[8],还对土壤养分分布格局产生不同程度影响^[9],而土壤养分的变化又直接作用于草地植被种群,间接改变植被的生存环境,进而影响草地生态系统的结构组成和功能,这使得毒害草的扩散与植物-土壤间养分循环的关系相对来说更为密切^[10-12]。黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)属菊科橐吾属多年生草本植物,由于其有毒成分可引起牛羊的误食死亡,是高寒草甸常见的一种毒草^[13],也被认为是指示高寒草甸植被退化的重要物种^[14],在景观水平上表现为不同数量及大小的群落斑块化^[15-16]。目前学者们对黄帚橐吾开展的研究主要集中在种群特征、繁殖对策、种子形态与萌发特性、菌根生态学、化感作用以及根际微生物特征等方面^[17-19],对于黄帚橐吾斑块对高寒草甸植物、土壤和微生物养分及其化学计量的影响研究较少。另外,毒害草和入侵植物一样,可通过根系分泌物以及对养分的利用方式,使土壤环境发生改变,而改变的土壤环境使本地优势种失去对养分的竞争优势,养分的供应更加有利于入侵植物的种群扩张,而阻碍本地优势植物种群的恢复^[20],因此,毒草蔓延与土壤养分循环和利用的关系更为密切,且不同毒害草对草地生态系统土壤养分库的格局的影响各不相同。基于此,本研究以黄帚橐吾不同密度微斑块为研究对象,探讨不同密度斑块植物、土壤和微生物C、N、P含量的变化规律及元素计量关系之间的关系,试图从生态化学计量的角度对不同密度黄帚橐吾斑块的养分利用策略进行初步探讨,为进一步明确黄帚橐吾扩散过程中养分循环的变化规律和营养限制提供理论基础,也为黄帚橐吾危害草地的治理恢复提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

本研究试验样地位于青海省海北藏族自治州海晏县青海湖乡达玉德吉村(37°4′26″N, 100°54′34″E),海

拔 3250 m 左右,气候属高原大陆性气候,春季干旱多风,夏季凉爽短促,冬季寒冷漫长。2016—2021 年年均气温 1.83℃,年均降水量 445.38 mm,其中 80% 以上的降水量集中在 5—9 月,年均日照 2603.7 h,年蒸发量为 1400 mm 左右,无绝对无霜期。采样点草地类型为高寒草甸草原,草地群落优势种为黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*)、线叶嵩草 (*Kobresia capillifolia*)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、高原早熟禾 (*Poa alpigena*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、异针茅 (*Stipa aliena*)、篇蓄豆 (*Melilotoides ruthenica*)、美丽风毛菊 (*Saussurea pulchra*)、秦艽 (*Gentiana macrophylla*)、黑褐苔草 (*Carex atrofusca*)、钝裂银莲花 (*Anemone obtusiloba*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*) 等;土壤为高山草甸土。采样地为全年自由放牧,长期过度放牧导致黄帚橐吾种群密度持续增加。

1.2 样地设置

于 2021 年 8 月选取黄帚橐吾危害严重,且植被分布较为均匀,地势平坦的区域,设置 50 m×50 m 的样地 4 个,在每个样地内根据密度等级随机选定 6 个不同密度黄帚橐吾斑块,编号分别为 D0,D1,D2,D3,D4,D5,具体情况见表 1,每个斑块直径>100 cm,每个密度斑块设置 3 个重复,在 8 月植株生长旺盛季进行植被调查及样品的采集工作。

表 1 不同斑块基本植被概况

Table 1 Overview of basic vegetation in different patches

斑块 Patch	黄帚橐吾密度 <i>Ligularia virgaurea</i> density/(株/m ²)	总物种数 Total number of species	主要优势植物 The main vegetation
D0	0	22.25±0.75a	高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i> 、钝裂银莲花 <i>A. obtusiloba</i>
D1	43±5.00e	24.25±1.25a	高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、黄帚橐吾 <i>L. virgaurea</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>
D2	99±2.52d	23.5±1.50a	高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、黄帚橐吾 <i>L. virgaurea</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>
D3	163±11.70c	24.25±1.25a	黄帚橐吾 <i>L. virgaurea</i> 、高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>
D4	332±10.71b	25.00±0.82a	黄帚橐吾 <i>L. virgaurea</i> 、高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>
D5	621±9.15a	22.25±0.48a	黄帚橐吾 <i>L. virgaurea</i> 、高原早熟禾 <i>P. alpigena</i> 、矮嵩草 <i>K. humilis</i> 、线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>

同列不同字母表示差异显著 ($P<0.05$);每个样地内根据密度等级随机选定 6 个不同密度黄帚橐吾斑块,编号分别为 D0,D1,D2,D3,D4,D5

1.3 样品采集与分析

分别在每个密度斑块中心随机选择 1 个 0.5 m×0.5 m 的样方,统计样方内出现的植物种类,将样方内的所有植物齐地面采集,烘干粉碎后,进行植物有机 C、全 N 和全 P 含量的测定。并在每个样方中以内径为 3.5 cm 的土钻采集 0—20 cm 土样,过筛去杂后,分装为 2 份样品,带回实验室后,将一份土样风干后过 1 mm 和 0.25 mm 的土筛,装袋用于土壤理化性质测定,另一份在-4℃冰箱中保存,用于土壤微生物量分析。采用重铬酸钾-硫酸容量法测定植物 C 含量,采用 H₂SO₄-H₂O₂消化蒸馏法测定植物 N 含量,采用钼钼黄比色法测定植物 P 含量。用 CleverChem Anna 全自动间断化学分析仪(德国)测定土壤全氮,采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷、采用重铬酸钾法测定土壤有机质。采用氯仿熏蒸提取-重铬酸钾容量法测定土壤微生物量碳含量,半微量蒸馏法测定土壤微生物量氮含量,钼锑抗比色法测定土壤微生物量磷含量^[21—22]。每个样品测定重复 3 次,测定出 C、N 和 P 含量后,再计算 C:N、N:P 和 C:P 值。

1.4 数据分析处理

使用 Microsoft Excel 对数据进行整理和初步分析,运用 SPSS 22.0 软件对不同黄帚橐吾密度斑块间的植被、土壤和微生物的 C、N、P 元素含量及化学计量比等进行单因素方差分析,采用 Pearson 相关系数进行植被、土壤和微生物的 C、N、P 元素含量及化学计量的相关性分析,以及采用 CANOCO 4.5 软件进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA),分析不同黄帚橐吾密度斑块植物、土壤和微生物的 C、N、P 含量及化学计量比之

间的关系。显著性区间定义为 95% 水平, 图表数据均采用平均值 $\pm$ 标准误表示。绘图采用 SigmaPlot 14.0 软件。

2 结果与分析

2.1 黄帚橐吾不同密度斑块植物 C、N、P 含量的变化

如图 1 所示, 黄帚橐吾各密度斑块的植物 C、N、P 元素含量存在一定差异, 其中, D5 的植物 C 含量显著高于 D0 ($P<0.05$), 与其余各斑块差异不显著; 随着黄帚橐吾密度的增加, 斑块植物 N 含量呈先增加后降低的趋势, D2 植物的 N 含量最高, D0、D1、D2 的植物 N 含量显著高于 D3、D4、D5, 但 D2 与 D0 和 D1 差异不显著; 植物 P 含量呈先降低后上升的趋势, D2 的植物 P 含量显著低于其余各斑块 ($P<0.05$), P 含量在 D4 斑块达到最大值。对于化学计量比来说, 随着黄帚橐吾密度的增加, 植物 C:N 比呈显著增加趋势, D5 显著高于其余各斑块, 其次为 D4 和 D3 显著高于 D0、D1 和 D2 ($P<0.05$); 植物 C:P 比和 N:P 比均表现为先增加后降低趋势, 在 D2 达到最大值, 且显著高于其余各斑块 ($P<0.05$)。

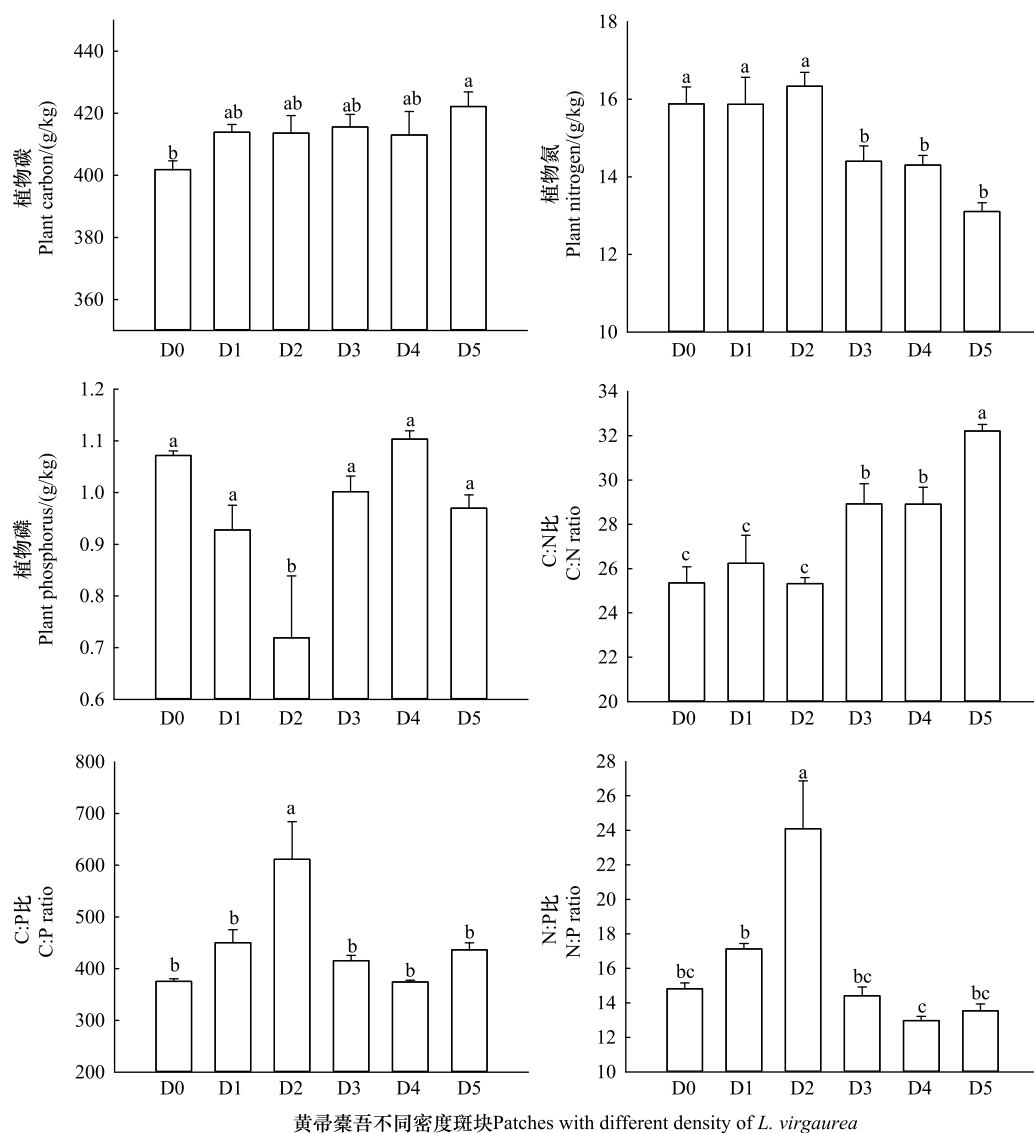


图 1 黄帚橐吾不同密度斑块植物 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.1 Plant C、N、P content and stoichiometric ratio of different *Ligularia virgaurea* density patches

D0—D5 表示 6 个不同密度黄帚橐吾斑块, 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

2.2 黄帚橐吾不同密度斑块土壤 C、N、P 含量的变化

通过比较不同黄帚橐吾密度斑块的土壤 C、N、P 含量(图 2)发现,随着黄帚橐吾密度的增加,土壤 C 含量呈先增加后降低的趋势,在 D2 达到最大值,其次为 D3,且 D2 显著高于 D0、D1 和 D4($P<0.05$);土壤全 N 含量在各密度斑块中差异不显著,但表现为 $D4>D2>D3>D1>D0>D5$;土壤全 P 含量表现为 $D3>D2>D5>D4>D1>D0$,且 D0 显著低于其余各斑块($P<0.05$)。对于化学计量比来说,C:N 比表现为 $D5>D2>D3>D0>D4>D1$,但各斑块间差异不显著;C:P 比为 D2 显著高于其余斑块($P<0.05$),但其余斑块间差异不显著;N:P 比表现为 $D4>D1>D0>D2>D5>D3$,但各斑块间差异不显著。

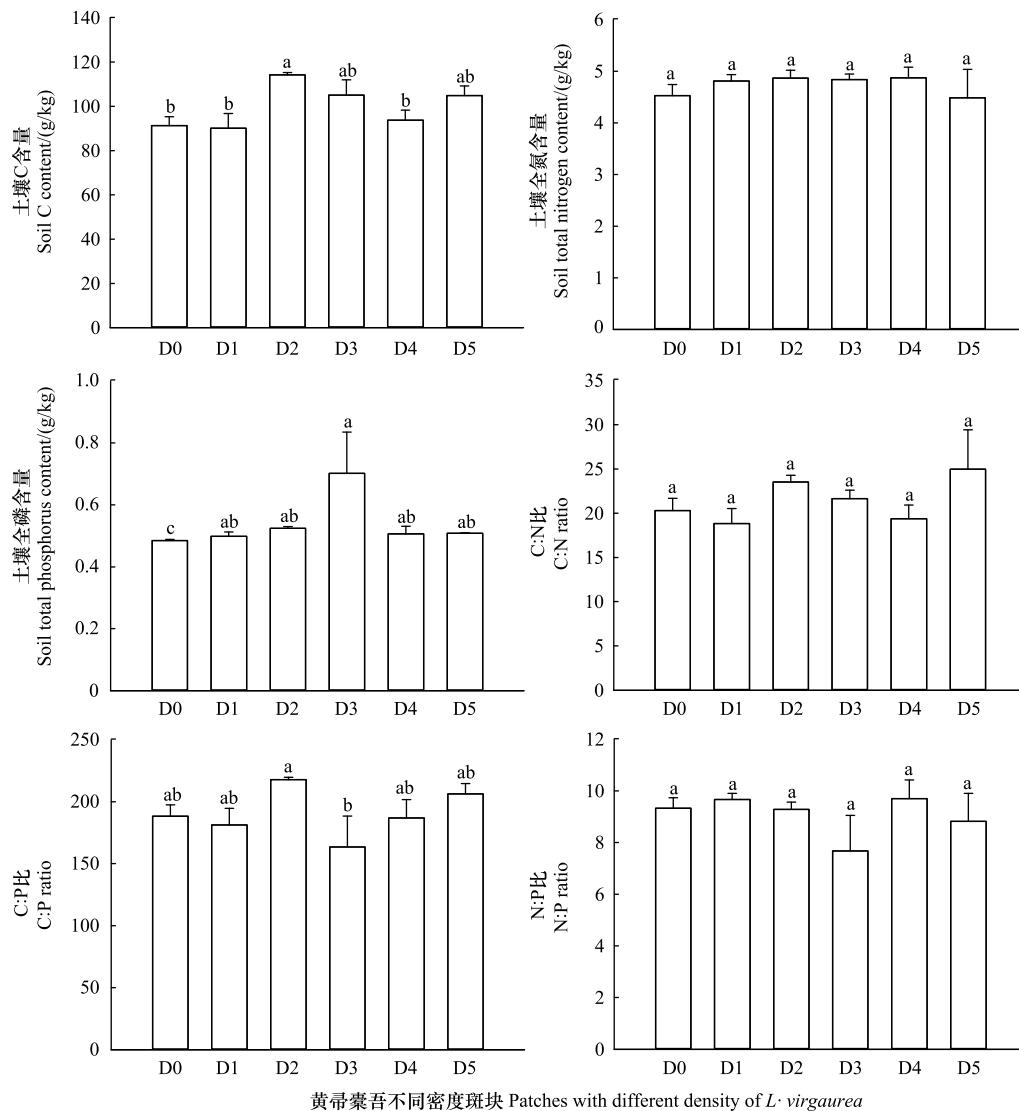


图 2 黄帚橐吾不同密度斑块土壤 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.2 Soil C、N、P content and stoichiometric ratio of different *Ligularia virgaurea* density patches

2.3 黄帚橐吾不同密度斑块土壤微生物生物量 C、N、P 含量的变化

各密度斑块土壤微生物生物量 C、N、P 含量的变化情况如图 3 所示。土壤微生物生物量碳 MBC 在 D1 达到最大值,其次为 D3 和 D4,D2 的微生物生物量碳含量最低,但各斑块间差异不显著;土壤微生物生物量氮 MBN 为 D5 显著高于 D1、D4 和 D0($P<0.05$),与 D2 和 D3 差异不显著,但 D2 和 D3 显著高于 D0($P<0.05$);土壤微生物生物量磷 MBP 为 D5 显著高于其余各斑块,其次为 D2,D2 显著高于 D4($P<0.05$)。MBC:MBN 比表现为 D1 最高,其次为 D0、D4 和 D3,但各斑块间差异不显著;MBC:MBP 比也表现为 D1 最高,其次为 D4 和

D3,在各斑块间差异也不显著;MBC:MBP 比为 D3 显著高于 D0 和 D5,其次为 D4,显著高于 D5 ($P<0.05$)。

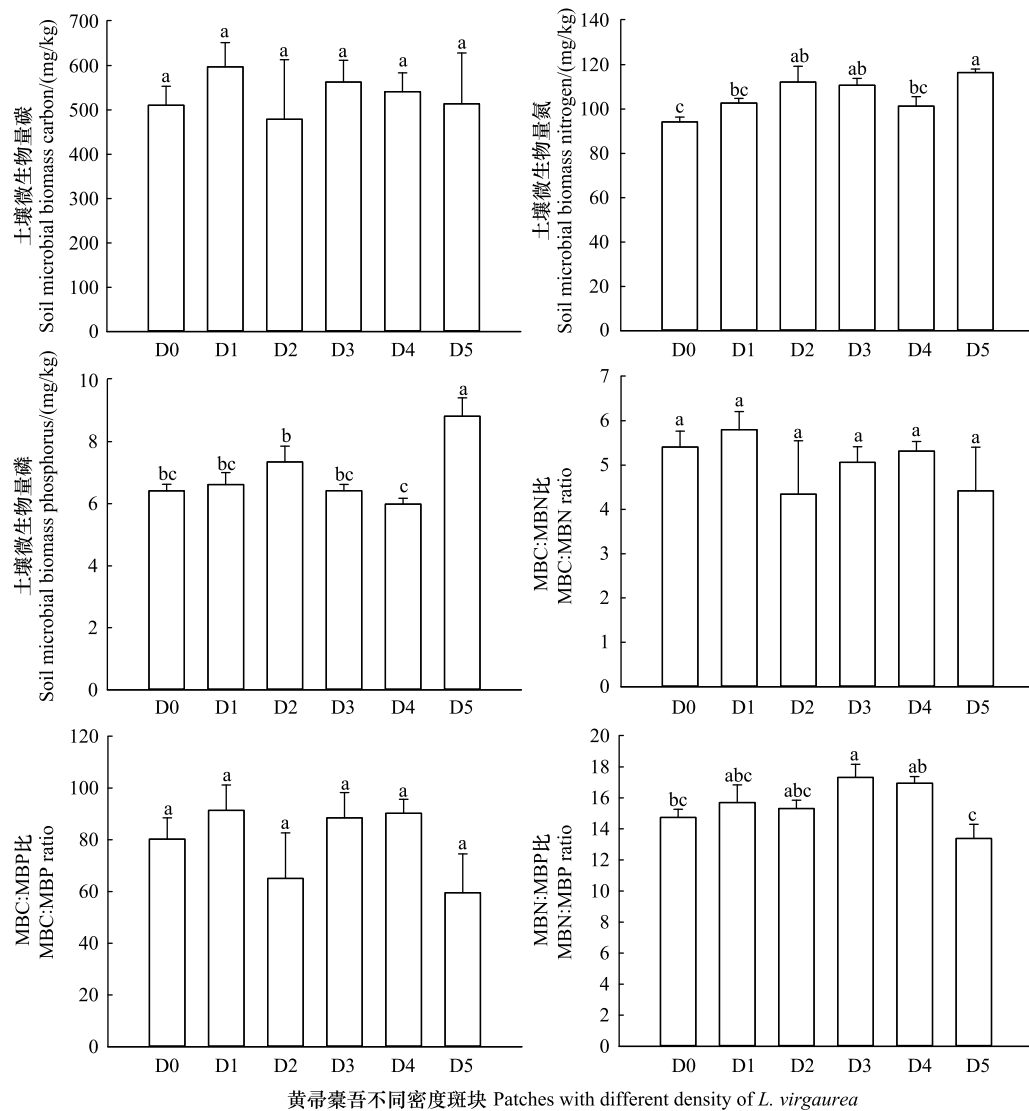


图3 黄帚橐吾不同密度斑块土壤微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量比

Fig.3 Soil microbial biomass C、N、P content and stoichiometric ratio of different *Ligularia virgaurea* density patches

2.4 不同密度斑块植物、土壤和微生物量 C、N、P 含量及化学计量比与黄帚橐吾密度的关系

通过比较不同斑块植物、土壤和土壤微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量比与黄帚橐吾密度的关系发现(图4),植物 C 含量和 PC:PN 与黄帚橐吾密度呈显著正相关关系 ($P<0.05$),植物 N 含量和 PN:PP 与黄帚橐吾密度呈显著负相关关系 ($P<0.05$),而植物 P 含量以及 PC:PP 与黄帚橐吾密度相关性较弱;土壤 C、N、P 含量及化学计量比与黄帚橐吾密度的相关性均较弱;土壤微生物生物量氮和微生物生物量磷与黄帚橐吾密度呈显著正相关关系 ($P<0.05$),而微生物生物量碳以及微生物生物量化学计量比与黄帚橐吾密度的显著性较弱。

2.5 黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和微生物量 C、N、P 含量及化学计量比的相关分析和 RDA 分析

通过相关性分析可知(表2),黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量比之间存在一定的相关性,其中植物 C 含量和土壤 C 含量与微生物生物量氮呈显著正相关,土壤 C 含量与微生物生物量 C:N 比呈显著负相关,土壤 C:N 比与土壤 MBN 和 MBP 呈显著正相关,与 MBC:MBN 和 MBC:MBP 呈极显著负相关 ($P<0.01$),土壤 N 含量与土壤 MBN:MBP 比呈显著正相关,土壤 C:P 比与土壤 MBC:MBP 显著负相关。

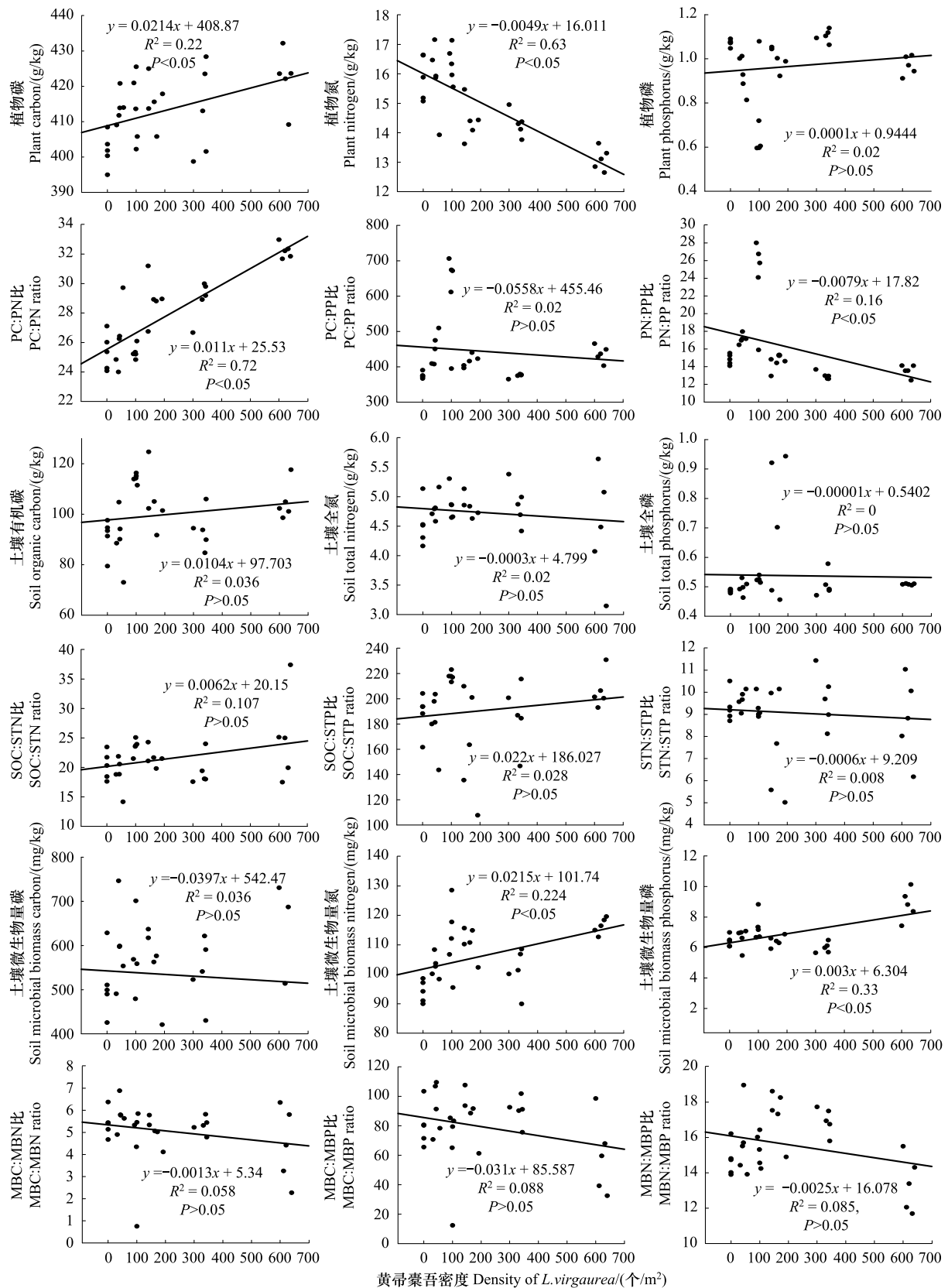


图4 不同密度斑块植物、土壤及土壤微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量比与黄帚橐吾密度的关系

Fig.4 Relationship between C, N, P contents and stoichiometric ratios of plant, soil and soil microbial biomass and the density of *Ligularia virgaurea* for different density patches

PC、PN、PP、PC:PN、PC:PP 以及 PN:PP 代表植物的 C、N、P 含量及化学计量比;SOC、STN、STP、SOC:STN、SOC:STP 以及 STN:STP 代表土壤的 C、N、P 含量及化学计量比;MBC、MBN、MBP、MBC:MBN、MBC:MBP 以及 MBN:MBP 代表土壤微生物生物量的 C、N、P 含量及化学计量比

RDA 分析结果显示,植物、土壤和土壤微生物生物量 C、N、P 含量及化学计量特征在 RDA 第一轴和第二轴解释量分别为 86.9% 和 13.0%, 累积解释量为 99.9% (图 5), 能准确地反映植物养分与环境养分特征的关系。进一步分析植物 C、N、P 含量及化学计量比与土壤和土壤微生物量 C、N、P 含量及化学计量比的关系得到, STN 含量和 SOC:STP 与第 1 排序轴呈正相关, MBC 与第 1 排序轴呈负相关, 说明第 1 排序轴主要反映 STN 和 MBC 等因子的综合变化。STP、MBP 以及 MBN 含量与第 2 排序轴呈正相关, STN:STP 和 MBN:MBP 与第 2 排序轴呈负相关, 说明第 2 排序轴主要反映 STP、MBP、STN:STP 等因子的综合变化, 且 MBN、SOC 和 MBC:MBN 与植物各指标的相关性较大。

表 2 黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和微生物量 C、N、P 含量及化学计量比的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of C, N, P contents and stoichiometric ratio of plants, soil and microbial biomass of different *Ligularia virgaurea* density patches

指标 Index	PC	PN	PP	PC:PN	PC:PP	PN:PP	SOC	STN	STP	SOC:STN	SOC:STP	STN:STP
SOC	0.490	-0.087	-0.714	0.169	0.751	0.567						
STN	0.073	0.345	-0.295	-0.328	0.338	0.392						
STP	0.261	-0.234	0.013	0.220	-0.030	-0.108						
SOC:STN	0.561	-0.390	-0.482	0.468	0.493	0.250						
SOC:STP	0.172	0.127	-0.612	-0.046	0.662	0.574						
STN:STP	-0.326	0.401	-0.022	-0.395	0.055	0.189						
MBC	0.125	-0.088	0.369	0.080	-0.453	-0.417	-0.593	0.304	0.265	-0.655	-0.785	-0.065
MBN	0.884 *	-0.475	-0.542	0.584	0.533	0.237	0.824 *	0.030	0.383	0.827 *	0.353	-0.509
MBP	0.643	-0.435	-0.407	0.537	0.375	0.125	0.528	-0.569	-0.181	0.869 *	0.638	-0.151
MBC:MBN	-0.504	0.286	0.554	-0.357	-0.603	-0.384	-0.911 *	0.169	-0.114	-0.951 **	-0.696	0.321
MBC:MBP	-0.365	0.194	0.521	-0.273	-0.538	-0.357	-0.677	0.513	0.253	-0.919 **	-0.840 *	0.065
MBN:MBP	-0.127	0.128	0.215	-0.187	-0.178	-0.084	-0.116	0.825 *	0.595	-0.575	-0.674	-0.225

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; PC、PN、PP、PC:PN、PC:PP 以及 PN:PP 代表植物的 C、N、P 含量及化学计量比 PC、PN、PP、PC:PN、PC:PP 和 PN:PP represent the C, N, P content and stoichiometry of plants; SOC、STN、STP、SOC:STN、SOC:STP 以及 STN:STP 代表土壤的 C、N、P 含量及化学计量比 SOC、STN、STP、SOC:STN、SOC:STP and STN:STP represents the C, N, P content and stoichiometric ratio of soil; MBC、MBN、MBP、MBC:MBN、MBC:MBP 以及 MBN:MBP 代表土壤微生物生物量的 C、N、P 含量及化学计量比 MBC、MBN、MBP、MBC:MBN、MBC:MBP and MBN:MBP represents the C, N, P content and stoichiometric ratio of soil microbial biomass.

3 讨论

植物 C、N、P 在植物生长发育过程中发挥重要的作用, 研究植物 C、N、P 含量有助于解释植物在生长过程中对养分的分配以及对环境的适应规律^[23-24]。在本研究中得到, 随着黄帚橐吾密度的增大, 草地植物群落的 C 含量呈增加趋势, 这可能是由于随着黄帚橐吾密度的增大, 单位面积的植株叶面积占比增加, 从而增加了叶片内有机物的合成, 同时巴格登等^[25]的研究表明 C 含量高意味着其抵御外界不利环境的能力较强, 这进一步证实了黄帚橐吾对外界环境具有较强的适应能力, 这一结果与 Poorter 等^[26]的结果一致, 植物叶片 C 含量高意味着对外界不利环境的适应能力强^[27], 同时也说明黄帚橐吾体内对有机物的积累能力更强^[28]。N、P 元素是植物体最容易缺乏的元素, 植物 N 含量略微上升后显著下降, 这可能是随着黄帚橐吾密度的增加, 植物种间竞争增加, 同时各斑块的 N 含量显著低于我国平均水平^[29], 这说明高寒草甸氮是相对缺乏的, 随着斑块密度的增加, 氮供应缺乏加剧, 当黄帚橐吾密度 ≥ 160 株/ m^2 时, 植物 N 含量显著降低。而植物 P 含量呈先降低后升高的趋势, 说明随着黄帚橐吾密度的增加, 植物对 P 的利用效率增加, 这有可能是黄帚橐吾利用 P 的能力较强, 但具体的结果有待进一步验证。

植物的 C:N 和 C:P 通常能反映植物 N 和 P 的利用效率^[30]。在本研究中, 随着黄帚橐吾密度的增加, C:N 比呈逐渐上升趋势, C:P 比呈先上升后降低趋势, 这表明黄帚橐吾对 N 的利用效率较高, 而对 P 的利用效率在 D2 达到最大值, 可能是随着黄帚橐吾密度的增加, 土壤 P 含量逐渐不足, 不能满足植株对 P 的需求, 导

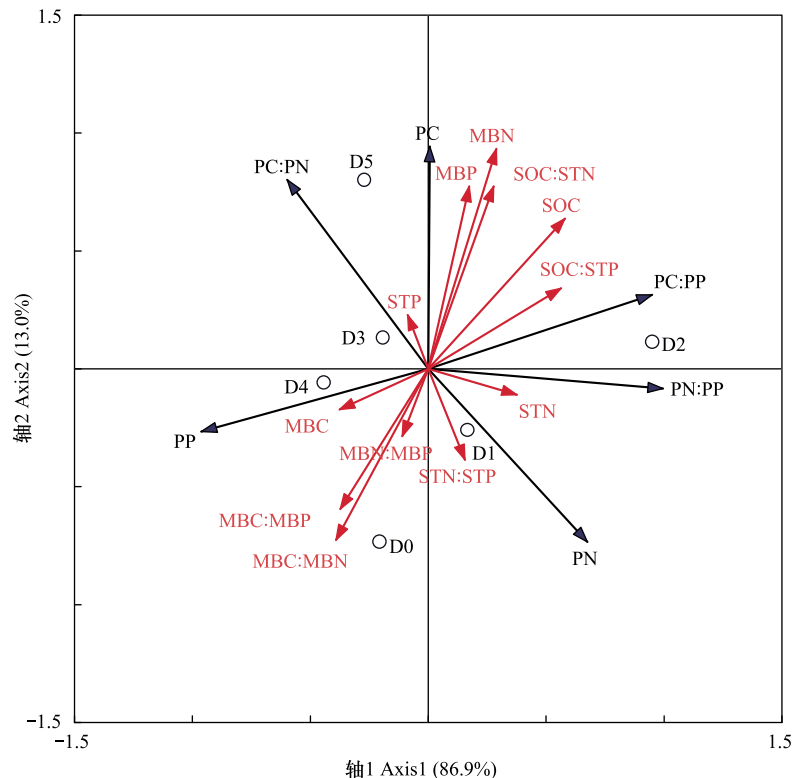


图5 黄帚橐吾不同密度斑块植物、土壤和土壤微生物生物量 C,N,P 含量及化学计量比的 RDA 分析

Fig.5 Redundancy analysis of C, N, P contents and stoichiometric ratio of plants, soil and soil microbial biomass of different *Ligularia virgaurea* density patches

黑线表示植物各含量及化学计量比;红线表示土壤和土壤微生物生物量各含量及化学计量比

致 P 的利用效率降低。也可能是由于土壤中 P 含量充足导致养分利用效率较低^[31]。植物 N:P 能判断在植物生长过程中是哪种养分起到限制作用^[32]。在本研究中随着黄帚橐吾密度的增加,N:P 比呈先上升后降低趋势,当黄帚橐吾密度 ≥ 320 株/ m^2 时,N:P 小于 14,说明斑块主要受 N 限制,当黄帚橐吾密度介于 40 株/ m^2 和 80 株/ m^2 之间时,N:P 大于 16,说明斑块主要受 P 限制。

土壤养分是植被生长的重要物质基础。本研究中随着黄帚橐吾密度的增加,土壤 C、N、P 含量均呈先增加后降低趋势,其中 C 含量在 D2 达到最大值,说明黄帚橐吾密度在 D2 范围内,草地的 C 汇能力最强,随着黄帚橐吾的扩散,可能加剧了土壤有机质的分解,导致 C 储量降低^[33]。N 含量为 D1—D4 高于 D0 和 D5,但各斑块差异不显著,这一结果解释了植物 N 含量的变化趋势,进一步说明在该黄帚橐吾为害草地上,N 元素是相对缺乏的。P 含量为 D3 显著高于其余斑块,这可能是当黄帚橐吾密度为 160 株/ m^2 时,促进了土壤中 P 的沉积,增加了土壤中全磷的含量,随着斑块密度进一步增加,植物对 P 的需求增加,导致土壤中 P 含量下降^[34]。本研究黄帚橐吾对土壤 C、N、P 含量的影响的结果与马建国等^[35]的结果有毒植物能增加土壤碳氮磷养分的结果不一致,这可能与地域和样地选择不同有关以及与毒害草为害程度的选择有关。Shi 等^[36]研究表明黄帚橐吾由于兼备粗壮的须根根系和发达的横走根状茎,造成黄帚橐吾斑块氮素消耗速率高,使土壤氮素处于亏空状态,这与本研究结果一致。土壤化学计量特征是表征土壤内部 C、N、P 元素循环的重要指标^[37—38]。土壤 C:N 反映有机质的数量以及氮素的贫瘠和有效程度^[39],在本研究中,C:N 在 D5 达到最大值,这可能是高密度斑块降低了土壤有机质的分解速率,以及造成土壤中氮素不足,从而导致 C:N 增高^[40]。土壤 C:P 值反映了磷的有效性,比值越低,则磷的有效性越高^[41],本研究中土壤 C:P 在 D2 达到最大值,说明 D2 斑块样地磷的有效性较低,随着黄帚橐吾密度的增加,加速了土壤有机物的分解,从而降低了土壤 C:P。土壤

N 和 P 养分是决定土壤肥力高低的重要指标^[42]。在本研究中土壤 N:P 随着黄帚橐吾密度的增加呈略微降低后又有所增加,且 N:P 值在各斑块均小于 10,说明土壤主要受 N 限制,这一结果更进一步说明样地 N 的缺乏,因此,为改变该地区的草地毒草化现状,可考虑对该草地进行人工氮素添加,以改善养分限制情况。

土壤微生物生物量是土壤养分的“源”和“库”,反映草地土壤营养状况,其化学计量比可作为表征土壤营养限制的指标,反映草地对养分的需求^[43-44]。本研究结果表明 MBC 随着黄帚橐吾密度的增加有降低趋势,而 MBN 和 MBP 变化均表现为“N”字型,这说明黄帚橐吾在一定密度范围内降低了土壤肥力和微生物的活性,但超过一定密度,则可激发微生物活性,来维持土壤肥力的稳定。植物对 N 和 P 需求量的大小能用 MBN:MBP 比来表示^[45],本研究中 MBN:MBP 呈先增加后降低趋势,说明在黄帚橐吾扩散过程中,当密度小于 160 株/m²时,草地植物对 N 的需求小于对 P 的需求,当密度大于 160 株/m²时,草地植物对 N 的需求大于对 P 的需求。通过相关性分析和 RDA 分析得到,植物 C 含量和土壤 C 含量与 MBN 呈显著正相关,这说明土壤微生物活性与植物和土壤中的有机质含量有显著关系,有机质是土壤微生物生活和繁殖所需养分的重要来源,同时也是植物生长发育的物质基础。此外,研究还发现土壤养分与微生物量的关系更为密切,可能是在黄帚橐吾扩散过程中,土壤养分含量以及养分利用发生明显变化,从而影响到土壤微生物活性以及代谢活动。

4 结论

随着黄帚橐吾密度的增加,斑块草地植被和土壤均受到 N 的限制,当黄帚橐吾密度大于 160 株/m²时,草地群落植物对 N 的需求量大于对 P 的需求量,且该样地的 N 值低于全国平均水平,因此,为改善和恢复该地区的草地毒草化现状,可考虑对该草地进行人工氮素添加,以改善养分限制情况。另外,黄帚橐吾密度与植物碳氮含量以及土壤微生物生物量氮磷显著相关,土壤微生物活性与植物和土壤中的有机质含量存在着显著关系,植物生态化学计量特征与土壤和微生物量的生态化学计量特征具有明显的相关性。

参考文献 (References):

- [1] 王珍,金轲,丁勇,Paul C. Struik,张玉娟,李元恒. 植物-土壤微生物反馈在草地演替过程中的作用机制. 中国草地学报, 2022, 44(1): 95-103.
- [2] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 2014, 515: 505-511.
- [3] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [4] 周华坤,赵新全,周立,刘伟,李英年,唐艳鸿. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究. 草业学报, 2005, 14(3): 31-40.
- [5] 史小明. 开垦、黄帚橐吾蔓延和禁牧对高寒草甸土壤碳氮过程的影响. 兰州: 兰州大学, 2011.
- [6] 马源,李林芝,张德罡,杨洁,姚玉娇,陈建纲. 退化高寒草甸优势植物根际与非根际土壤养分及微生物量的分布特征. 草地学报, 2019, 27(4): 797-804.
- [7] 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.
- [8] 马寿福,邓君,刁治民,谢红民. 青海省狼毒研究现状、综合利用及防治. 青海草业, 2007, 16(1): 17-21.
- [9] 鲍根生,王玉琴,宋梅玲,王宏生,尹亚丽,刘生财,杨有武,杨铭. 狼毒斑块对狼毒型退化草地植被和土壤理化性质影响的研究. 草业学报, 2019, 28(3): 51-61.
- [10] 刘小文,周益林,齐成媚,李园,王秋霞,郭美霞,颜冬冬,曹勘程. 入侵植物薇甘菊对土壤养分和酶活性的影响. 生态环境学报, 2012, 21(12): 1960-1965.
- [11] Yang Y S, Li H Q, Zhang L, Zhu J B, He H D, Wei Y X, Li Y N. Characteristics of soil water percolation and dissolved organic carbon leaching and their response to long-term fencing in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. Environmental Earth Sciences, 2016, 75(23): 1471.
- [12] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erismann J W, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, De Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.
- [13] 石国玺,王文颖,蒋胜竞,成岗,姚步青,冯虎元,周华坤. 黄帚橐吾种群扩张对土壤理化特性与微生物功能多样性的影响. 植物生态学报, 2018, 42(1): 126-132.
- [14] Wang M T, Zhao Z G, Du G Z, He Y L. Effects of light on the growth and clonal reproduction of *Ligularia virgaurea*. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(8): 1015-1023.
- [15] 石明明,张永超,张典业,任运涛,宗文杰,傅华,牛得草. 高寒草甸草地微斑块植物特征及其土壤性质的研究. 草业学报, 2015, 24(9): 197-205.

- [16] Liu Z G, Li Z Q. Perspectives on small-scale spatial structure of plant species in plant communities. *Acta Phytocological Sinica*, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [17] 王焱宁, 王柏森, 侯勤正, 苏雪, 张世虎, 孙坤. 青藏高原东缘同域分布的 2 种橐吾属杂草的合子前生殖隔离. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3587-3595.
- [18] 杨建美, 陈学林, 张慕华, 董平, 温发昕. 青藏高原东缘黄帚橐吾种子的形态分化研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2010, 38(1): 60-66.
- [19] Wu G L, Ren G H, Shi Z H. Phytotoxic effects of a dominant weed *Ligularia virgaurea* on seed germination of *Bromus inermis* in an alpine meadow community. *Plant Ecology and Evolution*, 2011, 144(3): 275-280.
- [20] Yang W, An S Q, Zhao H, Xu L Q, Qiao Y J, Cheng X L. Impacts of *Spartina alterniflora* invasion on soil organic carbon and nitrogen pools sizes, stability, and turnover in a coastal salt marsh of Eastern China. *Ecological Engineering*, 2016, 86: 174-182.
- [21] 杨剑虹, 王成林, 代亨林. 土壤农化分析与环境监测. 北京: 中国大地出版社, 2008: 20-72.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [23] 雒明伟, 毛亮, 李倩倩, 赵旭, 肖玉, 贾婷婷, 郭正刚. 青藏高原筑路取土迹地恢复植物群落与土壤的碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2015, 35(23): 7832-7841.
- [24] 冯斌, 杨晓霞, 刘文亨, 董全民, 张春平, 刘玉祯, 孙彩彩, 李彩弟, 时光, 杨增增, 张小芳, 魏琳娜. 不同放牧方式对高寒草地功能群生态化学计量特征的影响. *草地学报*, 2022, 30(5): 1063-1070.
- [25] 巴格登, 王文栋, 许仲林, 景云云, 白悦莹, 李晓雨. 喀纳斯天然林乔灌木叶片及土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2023, 43(21): 8749-8758.
- [26] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [27] 于瑞鑫, 王磊, 杨新国, 田娜, 王兴, 宋乃平. 短花针茅荒漠草原不同斑块优势种植物的 C, N, P 化学计量特征. *水土保持通报*, 2019, 39(4): 36-43.
- [28] 王凯, 齐悦彤, 刘建华, 焦向丽, 刘焕彬. 油松与榆树人工林植物-凋落叶-土壤碳、氮、磷化学计量特征. *生态学杂志*, 2022, 41(3): 427-434.
- [29] 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.
- [30] Fife D N, Nambiar E K S, Saur E. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment. *Tree Physiology*, 2008, 28(2): 187-196.
- [31] Wang K, Zhang R S, Song L N, Yan T, Na E H. Comparison of C: N: P stoichiometry in the plant-litter-soil system between poplar and elm plantations in the Horqin Sandy Land, China. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 655517.
- [32] 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: 1441.
- [33] 游惠明. 氮添加对秋茄植物-土壤-微生物碳氮化学计量学及其稳态特征的影响. *生态学杂志*, 2022, 41(10): 1909-1915.
- [34] Cheng M, An S S. Responses of soil nitrogen, phosphorous and organic matter to vegetation succession on the Loess Plateau of China. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(2): 216-223.
- [35] 马建国, 侯扶江, Saman BOWATTE. 青藏高原高寒草甸有毒植物对土壤理化性质和土壤微生物丰度的影响. *草业科学*, 2019, 36(12): 3033-3040.
- [36] Shi X M, Li X G, Wu R M, Yang Y H, Long R J. Changes in soil biochemical properties associated with *Ligularia virgaurea* spreading in grazed alpine meadows. *Plant and Soil*, 2011, 347(1): 65-78.
- [37] Ning Z Y, Zhao X Y, Li Y L, Wang L L, Lian J, Yang H L, Li Y Q. Plant community C:N:P stoichiometry is mediated by soil nutrients and plant functional groups during grassland desertification. *Ecological Engineering*, 2021, 162: 106179.
- [38] Yang X X, Dong Q M, Chu H, Ding C X, Yu Y, Zhang C P, Zhang Y F, Yang Z Z. Different responses of soil element contents and their stoichiometry (C: N: P) to yak grazing and Tibetan sheep grazing in an alpine grassland on the eastern Qinghai - Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 285: 106628.
- [39] 刘月娇, 倪九派, 张洋, 周川. 三峡库区紫色土旱坡地农桑配置模式对土壤养分的影响. *草业学报*, 2015, 24(12): 38-45.
- [40] 向雪梅, 德科加, 林伟山, 冯廷旭, 魏希杰, 王伟, 徐成体, 钱诗祎. 氮素添加对高寒草甸植物群落多样性和土壤生态化学计量特征的影响. *草地学报*, 2021, 29(12): 2769-2777.
- [41] 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.
- [42] 王玉琴, 宋梅玲, 鲍根生, 尹亚丽, 王宏生. 防除狼毒对狼毒斑块植物-土壤 C、N、P 化学计量特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(15): 6280-6288.
- [43] 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.
- [44] 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.
- [45] 李品, 木勒德尔·吐尔汗拜, 田地, 冯兆忠. 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 532-542.