云雾山草地植物-土壤-微生物碳氮磷及其化学计量特征

廖娇娇[1,2], 张丽倩[1,3], 杨 阳[4], 安韶山[2]

〔1.陕西国际商贸学院, 陕西 西安 712046; 2.西北农林科技大学 水土保持科学与工程学院(水土保持研究所), 陕西 杨凌 712100; 3.长安大学 地球科学与资源学院, 陕西 西安 710054; 4.中国科学院 地球环境研究所 黄土科学全国重点实验室, 陕西 西安 710061〕

摘 要: [目的]研究云雾山草地恢复阶段中植被、土壤与微生物生物量C,N,P含量及其化学计量的协同演变规律,为提升黄土高原草地生产力和碳汇功能提供数据支撑和理论依据。[方法]选取云雾山恢复年限分别为1,5,10,15,25和30 a的草地生态系统,系统分析植被、土壤和微生物C,N,P含量及其比值的动态特征、内在关联及环境驱动机制。[结果]①草地恢复显著提升了土壤养分含量,与恢复1 a的草地相比,恢复30 a的草地土壤有机碳和全氮含量分别增加了44%和25%,群落生产力提高了67%。②叶片、根系、土壤及微生物生物量中C,N含量变化与生产力变化趋势一致。然而,土壤和微生物P含量在不同恢复年份之间没有显著差异($p>0.05$)。③植被、土壤与微生物的化学计量特征表现出内稳性,在植被恢复序列上呈协同演变趋势。其中,微生物生物量的C:N:P比与叶片、根系、土壤的C:N:P比及植物群落生产力均呈显著相关($p<0.05$)。[结论]微生物化学计量对植物群落生产力具有显著调控作用,是驱动生产力变化的关键因素。

关键词: 草地恢复; 有机碳; 微生物; 生态化学计量; 云雾山

文献标识码: A **文章编号:** 1000-288X(2026)05-0215-08 **中图分类号:** S151

文献参数: 廖娇娇, 张丽倩, 杨阳, 等.云雾山草地植物-土壤-微生物碳氮磷及其化学计量特征[J].水土保持通报, 2026, 46(5): 215-222. Liao Jiaojiao, Zhang Liqian, Yang Yang, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus contents and stoichiometric characteristics of plants, soil and microorganisms in grassland on Yunwu Mountains [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2026, 46(5): 215-222.

DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2026.05.027 **CSTR:** 32312.14.stbctb.2026.05.027

Carbon, nitrogen and phosphorus contents and stoichiometric characteristics of plants, soil and microorganisms in grassland on Yunwu Mountains

Liao Jiaojiao[1,2], Zhang Liqian[1,3], Yang Yang[4], An Shaoshan[2]

〔1.*Shaanxi University of International Trade & Commerce, Xi'an, Shaanxi* 712046, *China*; 2.*College of Soil and Water Conservation Science and Engineering (Institute of Soil and Water Conservation), Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*; 3.*School of Earth Science and Resources, Chang'an University, Xi'an, Shaanxi* 710054, *China*; 4.*State Key Laboratory of Loess Science, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an, Shaanxi* 710061, *China*〕

Abstract: [Objective] The synergistic evolution patterns of C, N and P contents in Yunwu Mountains area and their stoichiometry in plants, soil and microbial biomass during grassland restoration were revealed in order to provide data support and a theoretical basis for improving grassland productivity and carbon sink function in Loess Plateau region. [Methods] Grassland ecosystems with restoration years of 1, 5, 10, 15, 25, and 30 on Yunwu Mountains were selected to systematically analyze the dynamic characteristics, internal correlations, and environmental driving mechanisms of C, N and P contents and their ratios in plants, soil and microorganisms.

收稿日期: 2026-03-07 **修回日期:** 2026-04-21 **采用日期:** 2026-04-30

资助项目: 中国科学院先导B项目"土壤改良与植被增绿协同的韧性提升技术"(XDB1660402); 国家自然科学基金项目"黄土高原深层土壤微生物残体碳累积的能量调控机制"(42377241); 中国科学院国际伙伴计划未来伙伴网络专项; 中国科学院特别交流计划项目"中亚半干旱区草地土壤有机碳储量评估"; 中国科学院"青促会"会员项目(2023430)

第一作者: 廖娇娇(1988—),女(汉族),湖北省襄阳市人,博士,讲师,主要从事土壤矿物学研究。Email:Jiaojiao_liao@163.com。

通信作者: 杨阳(1988—),男(汉族),湖北省襄阳市人,博士,研究员,主要从事土壤生态和全球变化研究。Email:yangyang@ieecas.cn。

[Results] ① Grassland restoration significantly increased soil nutrient content. Compared with grassland restored for one year, the soil organic carbon and total nitrogen contents in grassland restored for 30 years increased by 44% and 25%, respectively, and community productivity increased by 67%. ② The changes in C and N contents in leaves, roots, soil and microbial biomass were consistent with the trend in productivity. However, soil and microbial P contents showed no significant differences across different restoration years ($p>0.05$). ③ The stoichiometric characteristics of plants, soil and microorganisms exhibited homeostatic properties and demonstrated a synergistic evolutionary trend along the vegetation restoration sequence. Among these, the C∶N∶P ratio of microbial biomass was significantly correlated with the C∶N∶P ratios of leaves, roots and soil, as well as with plant community productivity ($p<0.05$). [Conclusion] Microbial stoichiometry plays a significant regulatory role in plant community productivity and is a key factor driving changes in productivity.

Keywords: grassland restoration; organic carbon; microorganisms; ecological stoichiometry; Yunwu Mountains

工业革命以来,工厂排放、农业开垦等人类活动加剧了全球气候变化,导致生态环境持续退化[1-2]。在气候变化和人类活动的双重影响下,黄土高原气候干燥、降水稀少,加之长期过度开垦与放牧,使得该区生态环境脆弱,水土流失严重[3]。为改善这一状况,1999年中国实施了退耕还林/草工程,有效促进了植被恢复和生态环境改善。作为该工程的重点区域和典型的生态脆弱区,黄土高原植被与土壤状况得到明显改善,生态恢复成效直接关系到区域可持续发展与黄河的长治久安[4-5]。长期以来,退耕还林/草生态工程显著提升了植被覆盖度,减缓了土地退化趋势。然而,生态恢复并非简单的植被重建,而是土壤肥力、生物群落结构与生态系统功能协同演变的复杂系统工程。传统研究多聚焦于植被动态或土壤理化性质的单一变化,难以揭示植被恢复阶段性变化及其内在机制[6-7]。近年来,生态化学计量学为解决该问题提供了整合性理论框架。该理论通过解析碳(C)、氮(N)、磷(P)等关键生命元素的化学计量关系,揭示植物生长、土壤养分循环与微生物代谢活动之间的耦合与平衡,构成理解生态系统过程与养分限制规律的理论核心。

在草地生态系统中,植被、土壤与微生物通过养分流动形成动态的反馈作用关系。植被作为初级生产者,其组织化学计量特征(如叶片C,N,P)不仅反映了养分的利用策略,还通过凋落物的输入驱动土壤养分变化[8-9]。土壤作为养分储存与转化的核心场所,C∶N∶P比值是调控有机质分解与养分有效性的关键参数。土壤微生物作为分解者,其生物量C,N,P比值及代谢活性直接调控养分矿化与固定过程,并对资源变化敏感[3-4]。已有研究分别观测到草地恢复阶段中植被生产力的提升、土壤有机碳的积累以及微生物群落的演变趋势,然而关于三者化学计量关系如何随植被恢复进程协同演变,该演变如何指示生态系统养分限制状态的转变,以及微生物在其中扮演何种调控角色等关键科学问题,仍缺乏系统性认识[10]。厘清植被-土壤-微生物化学计量耦合关系,对于优化草地恢复与管理策略具有至关重要的理论和现实意义。鉴于此,本研究以黄土高原云雾山不同恢复年限的草地生态系统为研究对象,通过分析植物、土壤和微生物生物量的C,N,P含量及其比值,揭示草地恢复阶段中植被、土壤和微生物化学计量特征的变化规律,并探究土壤性质对植被恢复的响应及其与微生物群落特征的关联,为深入理解黄土高原生态系统恢复中的养分循环机制提供科学依据,也为该区域草地恢复实践提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区固原市东北部宁夏云雾山自然保护区(106°21′—106°27′E,36°10′—36°17′N),总面积为80.2 km²。区域地貌为典型的梁峁状黄土丘陵,地形破碎度高,沟壑密度大,梁脊起伏明显。上覆平均厚度超过50 m的深厚黄土层;地势整体呈北高南低,北坡坡度多大于25°,南坡则多小于15°。该区气候类型为暖温带半干旱季风气候,海拔1 010~1 431 m。多年平均气温为8.8±0.5 ℃,月际变化明显,1月最冷(平均-5.2 ℃),7月最热(平均22.0 ℃)。年均降水量425±85 mm,季节分配不均,7—9月降水量占全年的60%以上;年蒸发量1 479~1 580 mm。年日照时数为2 415 h,年辐射总量490~495 kJ/cm²,无霜期约137 d,土壤类型属于黑垆土。

1.2 植物和土壤样品采集

2022年8月,选取恢复年限分别为1,5,10,15,25和30 a的6个典型草地样地作为研究对象,保持各样地海拔、坡位和坡向基本一致。在每个样地(40 m×60 m)内随机设置3个5 m×5 m的样地,并于每个

样地内随机布设 3 个 1 m^2 的样方进行采样。使用直径为 5 cm 的土钻,在每个样方内采集 3 个 0—10 cm 深的表层土壤样品,混合为一个样品。共采集土壤样品 54 个(6 个样地×3 个重复×3 个样方)(图 1)。所有土壤样品均过 2 mm 筛,去除根系和石砾。然后将土壤样品分为两部分:一部分新鲜土样在 4 ℃冷藏环境中保存,用于测定有效养分和微生物生物量;另一部分风干,用于测定土壤有机碳和土壤理化性质。此外,另取新鲜土壤样品置于 50 ml 离心管中,经液氮冷冻后置于含干冰的保温箱中运回实验室备用。

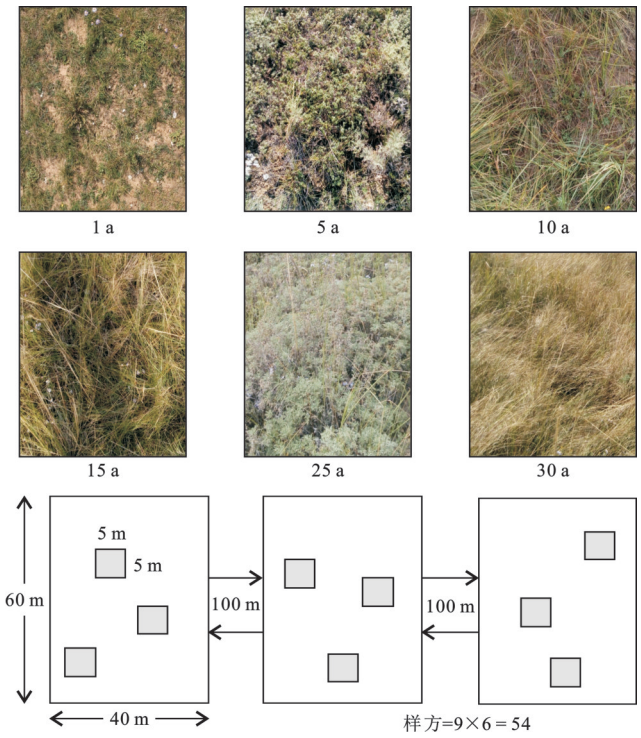


图 1　样地布设概况

Fig.1　Overview of sample plot arrangement

对选取草地开展系统植被调查,设置 1 m×1 m 的样方。调查指标包括:群落总盖度(目测法)、各物种分盖度(百分比估计)、物种最大高度(直尺测量)及物种多度(个体计数)。地上生物量测定方法如下:用枝剪剪取 1 m×1 m 样方内的地上植物部分,收集的植物样品于 65 ℃条件下烘干 12 h,采用精度为 0.01 g 的电子天平称量并记录干重。地下生物量的测定采用土柱挖掘法,采样规格为 25 cm×25 cm×20 cm(长×宽×深)。将挖掘出的根系装入尼龙网袋,用流水冲洗至洁净,人工剔除石砾及杂质后,于 65 ℃恒温烘干 12 h 称重,同时收集样方内枯落物并称重。群落生产力为地上生物量与地下生物量之和。

1.3　土壤样品测定

(1) 土壤微生物量碳、氮、磷的测定。①微生物量碳(MBC)采用氯仿熏蒸-浸提法测定。称取 12.5 g 新鲜土壤样品置于灭菌培养皿中,放入真空干燥器内,以 50 ml 无乙醇氯仿在 25 ℃黑暗条件下熏蒸 24 h。熏蒸与未熏蒸样品均用 0.5 mol/L K_2SO_4 溶液在 200 r/min 条件下振荡浸提 30 min,浸提液经 0.45 μm 滤膜过滤后,使用 Phoenix 8000TOC 分析仪测定有机碳含量,转换系数为 0.45。②微生物量氮(MBN)。浸提液中加入碱性过硫酸钾氧化剂($K_2S_2O_8$+NaOH),于 120 ℃高压灭菌锅中氧化 30 min,然后使用紫外分光光度计在双波长(220 nm 和 275 nm)下比色测定,转换系数为 0.45。③微生物量磷(MBP)。采用 0.5 mol/L $NaHCO_3$ 溶液(pH 8.5)振荡浸提,以 4 000 r/min 离心 15 min 后取上清液,加入钼锑抗显色剂显色,使用紫外分光光度计在 880 nm 波长下比色测定,转换系数为 0.54。

(2) 土壤有机碳含量。采用重铬酸钾氧化法测定土壤有机质(SOM)含量,然后转换为土壤有机碳(SOC)含量,转换系数为 0.58。

(3) 其他基本理化性质的测定。植物全碳、全氮、全磷,土壤全氮、全磷,pH 值采用常规分析方法进行测定[11]。

1.4　数据处理

采用 Excel 2010 和 SPSS 21.0 处理数据,并开展单因素方差分析和线性回归分析。使用 Origin 9.0 绘制图表,冗余分析基于 CANOCO 5.0 进行。

2　结果与分析

2.1　草地恢复阶段植物群落结构与组成

采用非度量多维尺度(NMDS)对草地恢复阶段中植物群落进行排序(图 2),NMDS 显示两个轴(第一轴/维度=46.78, R^2=0.579, p<0.05;第二轴/维度=31.45, R^2=0.507, p<0.05)具有较高的解释度。植物群落在不同恢复年限产生明显的分离。具体而言,植物群落在恢复 25 a 和 30 a 的草地中聚集在一起,而在恢复 1,5,10 和 15 a 的草地中相互分离。

草地地上生物量变化范围为 47～295 g/m^2,随着草地恢复年限的增加,总体上地上生物量呈增加趋势,草地恢复 15 a 有所降低,在草地恢复 25 a 时达到最大,恢复年限在 25～30 a 差异不显著(p>0.05),恢复 10～15 a 差异不显著(表 1)。草地地下生物量呈逐渐增加趋势,变化范围为 120～580 g/m^2,草地恢复年限在 15～25 a 差异不显著(p>0.05)。凋落物量大致呈增加趋势,变化范围为 15～98 g/m^2,草地恢复年限在 25～30 a 差异不显著(p>0.05)。植被盖度呈逐渐增加趋势,变化范围为 18%～95%,草地恢复在 15～25 a 差异不显著(p>0.05)。

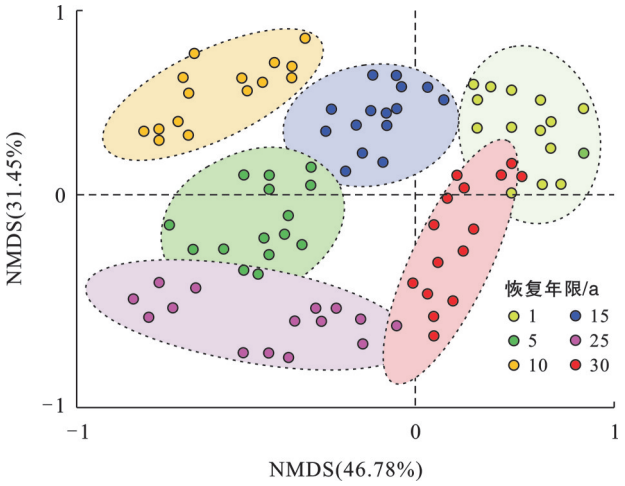


图 2 草地恢复阶段植物群落非度量多维尺度排序

Fig.2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of plant communities during grassland restoration stage

2.2 黄土高原草地恢复阶段土壤养分特性

由表 2 可知,草地恢复阶段中土壤全氮变化范围为 1.3～1.6 g/kg,总体上随着恢复年限的增加而逐渐增加;土壤全磷变化范围为 1.1～1.2 g/kg,不同恢复年限差异均不显著($p>0.05$);土壤微生物量碳变化范围为 341.4～421.5 mg/kg,随着恢复年限的增加而逐渐增加;土壤微生物量氮变化范围为 87.1～115.2 mg/kg,随着恢复年限的增加而逐渐增加;土壤微生物量磷变化范围为 17.3～19.2 mg/kg,不同恢复年限差异均不显著($p>0.05$)。

2.3 草地恢复阶段植被-土壤-微生物生态化学计量比

叶片、根系、土壤、微生物的 C 和 N 含量总体上随着恢复年限的增加而逐渐增加,叶片、根系、土壤、微生物 P 含量不同恢复年限差异均不显著($p>0.05$)(表 3)。

表 1 草地恢复阶段群落生产力变化特征

Table 1 Variation characteristics of community productivity during grassland restoration stage

项 目	恢复年限/a					
	1	5	10	15	25	30
地上生物量/(g·m^{-2})	47±6^{d}	96±7^{c}	189±16^{b}	176±12^{b}	295±26^{a}	288±22^{a}
地下生物量/(g·m^{-2})	120±15^{d}	190±23^{c}	240±24^{c}	380±21^{b}	420±35^{b}	580±53^{a}
凋落物量/(g·m^{-2})	15±3^{c}	14±2^{c}	80±9^{b}	84±8^{b}	98±6^{a}	96±9^{a}
植被盖度/%	18±4^{d}	29±6^{c}	34±5^{c}	67±5^{b}	69±6^{b}	95±8^{a}

注:不同小写字母表示差异显著($p<0.05$)。下同。

表 2 草地恢复阶段土壤养分特性

Table 2 Soil nutrient characteristics during grassland restoration stage

恢复年限/a	全氮/(g·kg^{-1})	全磷/(g·kg^{-1})	微生物量碳/(mg·kg^{-1})	微生物量氮/(mg·kg^{-1})	微生物量磷/(mg·kg^{-1})
1	1.3±0.2^{c}	1.2±0.2^{a}	341.4±36.3^{e}	87.1±8.6^{e}	19.2±3.1^{a}
5	1.3±0.4^{c}	1.2±0.2^{a}	355.3±38.9^{d}	92.1±9.6^{d}	18.8±5.2^{a}
10	1.5±0.3^{b}	1.1±0.2^{a}	362.2±25.7^{c}	98.0±11.2^{c}	18.2±2.1^{a}
15	1.5±0.2^{b}	1.2±0.1^{a}	389.3±42.2^{b}	101.1±7.9^{c}	17.9±3.1^{a}
25	1.5±0.4^{b}	1.1±0.1^{a}	402.6±49.1^{a}	109.0±9.2^{b}	17.6±2.5^{a}
30	1.6±0.2^{a}	1.1±0.1^{a}	421.5±36.8^{a}	115.2±15.1^{a}	17.3±3.8^{a}

表 3 草地恢复阶段叶片、根系、土壤和微生物生物量碳氮磷含量

Table 3 Carbon, nitrogen and phosphorus contents in leaves, roots, soil and microbial biomass during grassland restoration stage

恢复年限/a	叶片/(g·kg^{-1})			根系/(g·kg^{-1})			土壤/(g·kg^{-1})			微生物/(g·kg^{-1})		
	C	N	P	C	N	P	C	N	P	C	N	P
1	439.1±23.2^{d}	16.2±1.7^{d}	1.5±0.3^{a}	287.9±23.4^{f}	9.5±0.7^{d}	0.7±0.2^{a}	9.1±1.1^{d}	1.2±0.3^{c}	0.5±0.1^{a}	341.4±24.3^{e}	87.0±9.4^{e}	19.2±2.5^{a}
5	446.5±32.1^{c}	17.3±2.2^{d}	1.5±0.2^{a}	324.1±34.2^{e}	10.8±1.4^{d}	0.7±0.1^{a}	10.6±2.2^{c}	1.3±0.2^{b}	0.4±0.1^{a}	355.3±23.1^{d}	92.1±10.2^{d}	18.7±3.5^{a}
10	458.3±25.4^{b}	18.5±3.1^{c}	1.5±0.2^{a}	335.8±35.6^{d}	13.1±2.3^{c}	0.7±0.2^{a}	12.2±3.5^{c}	1.4±0.2^{ab}	0.3±0.0^{a}	362.1±29.7^{c}	98.0±7.9^{c}	18.1±2.6^{a}
15	461.4±26.5^{b}	22.1±2.9^{b}	1.5±0.4^{a}	356.7±28.7^{c}	15.7±3.2^{b}	0.7±0.2^{a}	13.1±2.3^{b}	1.4±0.3^{a}	0.5±0.1^{a}	389.3±32.2^{b}	101.1±8.8^{c}	17.8±2.9^{a}
25	467.2±23.4^{a}	25.6±3.5^{a}	1.4±0.3^{a}	384.1±20.9^{b}	16.4±2.7^{b}	0.7±0.1^{a}	15.8±1.1^{a}	1.5±0.1^{a}	0.6±0.1^{a}	402.5±25.4^{b}	109.0±11.3^{b}	17.5±3.4^{a}
30	472.2±21.2^{a}	26.2±2.8^{a}	1.4±0.2^{a}	397.8±31.2^{a}	18.2±1.8^{a}	0.6±0.1^{a}	16.7±3.2^{a}	1.5±0.3^{a}	0.4±0.1^{a}	421.4±34.1^{a}	115.1±8.6^{a}	17.3±2.1^{a}

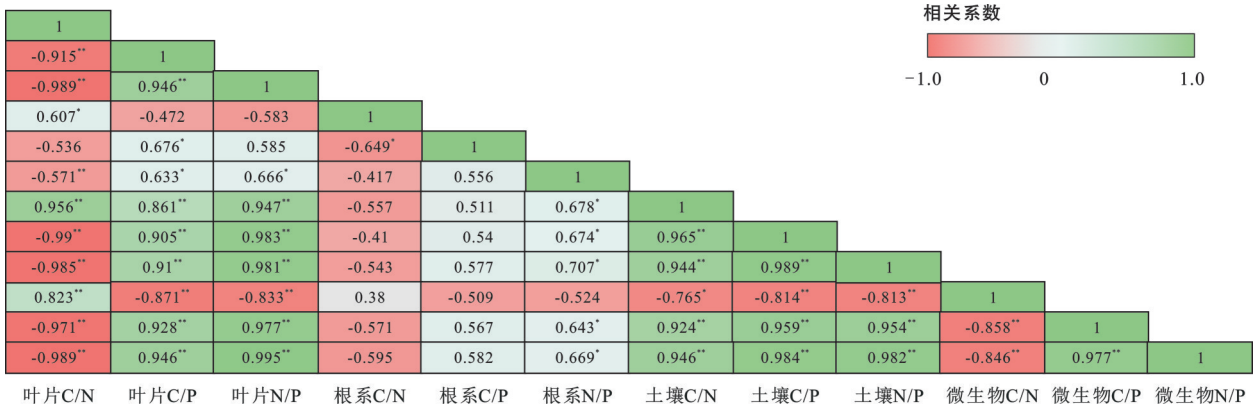
叶片、根系、微生物生物量的C:N在草地恢复1 a时最大,分别为27.0,30.2和3.9,而C:P和N:P在草地恢复30 a时达到最大(表4)。叶片的N:P变化范围为10.8～18.3,根系的N:P变化范围为12.5～29.2,土壤的N:P变化范围为2.0～2.5,微生物生物量的N:P变化范围为4.5～6.6。

表4　草地恢复阶段叶片、根系、土壤和微生物生物量化学计量特征

Table 4　Ecological stoichiometric characteristics of leaves, roots, soil and microbial biomass during grassland restoration stages

恢复年限/a	叶片			根系			土壤			微生物		
	C:N	C:P	N:P	C:N	C:P	N:P	C:N	C:P	N:P	C:N	C:P	N:P
1	27.0±1.6^{a}	277.9±23.4^{d}	10.8±0.5^{c}	30.2±3.4^{a}	378.8±21.5^{e}	12.5±1.5^{d}	7.1±0.5^{b}	7.7±0.8^{c}	2.0±0.2^{a}	3.9±0.4^{a}	17.7±1.4^{d}	4.5±0.4^{c}
5	25.8±2.4^{b}	284.4±32.1^{d}	11.3±0.8^{c}	30.0±3.2^{a}	438.0±34.3^{d}	14.5±2.1^{d}	7.8±0.9^{b}	9.0±1.1^{b}	2.1±0.3^{a}	3.8±0.2^{a}	18.9±2.2^{c}	4.9±0.6^{b}
10	24.7±2.1^{b}	297.6±29.3^{c}	12.4±1.1^{c}	25.6±2.5^{b}	453.8±39.8^{c}	17.7±1.6^{c}	8.5±1.1^{ab}	11.8±0.6^{b}	2.3±0.2^{a}	3.6±0.6^{a}	19.9±1.6^{bc}	5.4±0.3^{ab}
15	20.8±1.9^{c}	297.7±23.4^{c}	14.8±2.1^{b}	22.7±2.1^{c}	475.6±28.7^{c}	20.8±1.7^{b}	9.1±0.8^{a}	12.9±0.9^{ab}	2.3±0.1^{a}	3.8±0.5^{a}	21.7±2.5^{b}	5.6±0.6^{a}
25	18.2±2.5^{d}	315.4±30.0^{b}	17.4±1.9^{a}	23.2±3.6^{c}	526.2±43.2^{b}	22.6±1.9^{b}	10.5±0.7^{a}	14.5±0.7^{a}	2.4±0.2^{a}	3.6±0.4^{a}	22.9±3.1^{b}	6.2±0.5^{a}
30	17.9±2.1^{d}	325.6±31.3^{a}	18.3±2.4^{a}	21.9±1.8^{c}	641.6±38.6^{a}	29.2±3.2^{a}	10.7±0.8^{a}	15.4±1.4^{a}	2.5±0.2^{a}	3.6±0.5^{a}	24.3±2.3^{a}	6.6±0.6^{a}

叶片和微生物生物量的C:N与C:P,N:P之间呈负相关关系。土壤C:N,C:P,N:P两两之间呈正相关,而根系的C:N与C:P呈负相关关系($p<0.05$),C:N与N:P,C:P与N:P无显著相关性($p>0.05$)(图3)。



注:*表示在$p<0.05$水平显著相关;**表示在$p<0.01$水平显著相关。

图3　植被叶片、根系、土壤和微生物生物量的生态化学计量相关性

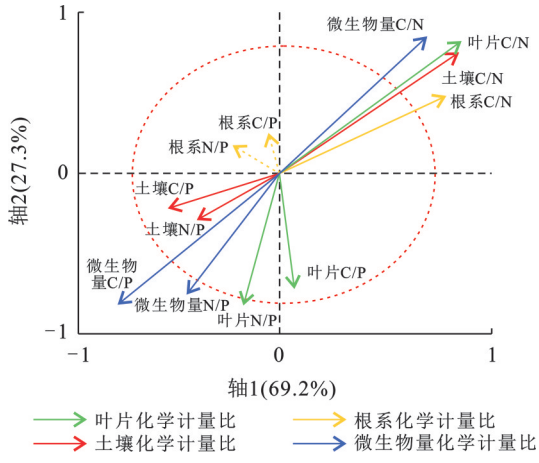
Fig.3　Ecological stoichiometric correlations among plant leaves, roots, soil and microbial biomass

2.4　生态化学计量与植物群落生产力之间的联系

冗余分析(RDA)显示,生态化学计量解释了植物群落生产力总变异的96.5%(轴1和轴2分别解释了69.2%和27.3%)(图4)。这两个轴的总解释变异大于80%,表明生态化学计量能够很好地解 释植物群落生产力的变化。叶片、根系、土壤、微生物生物量的C:N的箭头比N:P长,表明C:N(尤其是叶片的C:N)对植物群落生产力的变异解释得更多。

通过线性回归模型研究了多个生态化学计量比与植物群落生产力之间的关系(图5)。

土壤碳、氮、C:N与植物群落生产力呈显著正相关($p<0.05$)。叶片和根系的碳、氮、C:P和N:P与植物群落生产力呈显著正相关($p<0.05$),而叶片和根系的磷和C:N与植物群落生产力呈负相关($p<0.05$)。微生物生物量C:N:P与植物群落生产力呈显著正相关($p<0.05$)。



注:①轴1占总方差的69.2%,轴2占总方差的27.3%。②在双序图中,生态化学计量以向量表示。这些向量的长度和位置表示它们之间的相互作用。③指向相同方向的向量表示正相关,指向相反方向的向量表示负相关。它们的影响与箭头线的长度成正比(箭头越长,关系越强)。

图4　生态化学计量冗余分析结果

Fig.4　Redundancy analysis among ecological stoichiometry

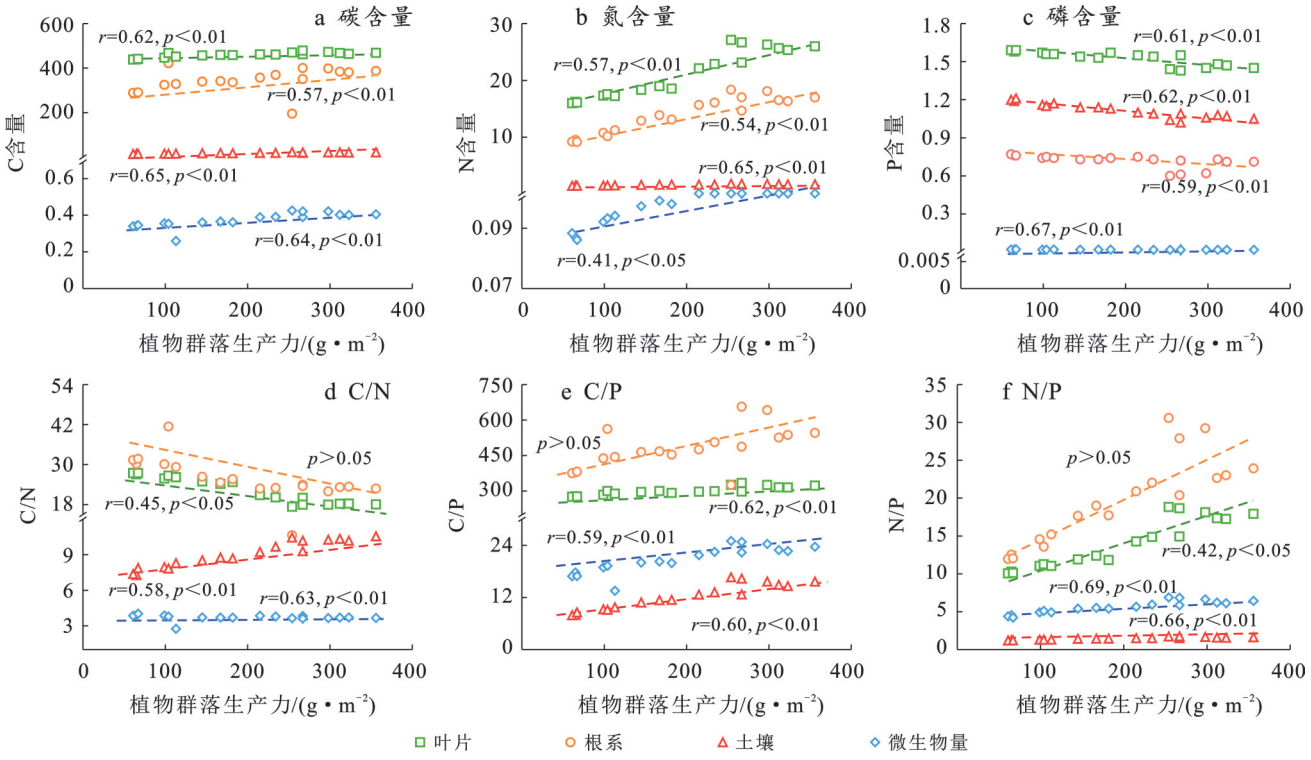


图 5 生态化学计量与植物群落生产力的线性回归

Fig. 5 Linear regression of ecological stoichiometry and plant community productivity

3 讨 论

3.1 黄土高原恢复草地碳、氮、磷含量

与恢复 1 a的草地相比，恢复 30 a的草地叶片、根系、土壤及微生物生物量中的碳和氮含量均显著增加，与植物群落生产力的提升呈现同步增长趋势，这与前人的研究结果一致[12-13]。主要原因在于草地恢复促进了凋落物在根际区域的养分积累，增加了土壤中的养分来源，最终促进植物生产力的提高[13]。同时，丰富的养分条件增强了微生物的代谢活动与繁殖能力，尤其是参与有机质分解及养分转化的功能微生物群。这些微生物通过加速凋落物和土壤有机物的分解过程，有效促进了碳、氮元素的释放与固持，从而进一步提升了土壤中碳和氮的含量。相比之下，土壤磷含量呈现与碳、氮相反的变化趋势。磷作为一种典型的沉积性元素，在土壤中的迁移能力较弱，难以被大量迁移或提取[14-15]。在养分有限的条件下，其他养分元素的供应受限，反而使得植物对磷的吸收能力相对增强，磷的供给状况因此成为制约植物生长的关键因素，这与多数前人研究一致[14]。此外，根系的氮、磷含量普遍低于叶片，这与国内其他学者的研究结果一致。

可能是由于叶片作为光合作用的主要器官，需要充足的氮、磷合成多种酶以驱动生化反应。随后，部分养分向根系转运，以支持植物的整体生长和发育[16-17]。根系在满足自身代谢需求后，将多余的氮、磷回流至叶片，这种动态调控机制有助于植物适应不断变化的环境条件。

3.2 草地恢复阶段中的生态化学计量比

植物叶片氮磷比是判别植物生长养分限制类型的常用指标[15]。当叶片氮磷比＜14时，表明植物生长主要受氮限制；当叶片氮磷比＞16时，则主要受磷限制；若比值位于 14～16，则表现为氮和磷的共同限制。该判别标准已在全球多个陆地生态系统得到广泛验证[14-15]。在本研究中，随着恢复年限的增加，叶片氮磷比逐渐上升，变化范围为 10.8～18.3。其中，恢复 1，5 和 10 a的草地叶片氮磷比小于 14，表现为氮限制；恢复 15 和 25 a的草地氮磷比分别为 14 和 16，表现为氮和磷共同限制；恢复 30 a的草地氮磷比大于 16，表现为磷限制。本研究中土壤有机质积累促进了碳和氮的同步增加，但碳的积累速率高于氮，因此随着草地恢复，土壤碳氮比呈上升趋势。此外，土壤碳氮比、碳磷比和氮磷比均高于中国表层土壤的平均水平（分别为 14.4，136.0，9.0），但低于全球平均水平（分别为 14.5，211.7，14.6），这一特征主要与研究区域土壤磷含量（全国和全球表层土壤磷平均含量为 0.50，0.57 g/kg）偏低有关[16-17]。在低磷条件下，植物通过增强对土壤磷的吸收或从衰老组织中重吸收

磷来维持元素平衡,从而调节生化过程[18]。土壤微生物生物量的碳氮磷比介于17.8∶4.5∶1～24.3∶6.6∶1,低于全球平均水平(60∶7∶1)[19]。这一结果可能与研究区年均降水量较少,年平均温度较低有关。不利的气候条件限制了植物生长,减少了土壤有机物的输入,进而影响了微生物生物量[20]。有研究[21-22]表明,稳态生物的元素组成相对恒定,不受资源化学计量波动的影响,而非稳态生物的元素组成则随环境变化而调整。本研究中,土壤微生物量碳氮磷化学计量与叶片、根系和土壤的相应比值密切相关,表明该地区土壤微生物具有较强的内稳性。总体而言,植被、土壤与微生物的化学计量特征表现出一定的内稳性,在恢复演替过程中呈现出协同演变与权衡关系。

3.3　生态化学计量驱动植物群落生产力

植物叶片、根系、土壤及微生物生物量的生态化学计量特征均与植物群落生产力呈显著相关关系,其中微生物生物量的碳氮磷比被认为是驱动生产力变化的关键因素[23-25]。根据生长速率假说,植物生长速率与核糖体RNA合成对磷的需求密切相关,这是因为磷是RNA和ATP(三磷酸腺苷)的基本组分,在代谢供能中起核心作用[26-28]。快速生长需要大量合成核糖体RNA,进而需要较高的磷供应来支持蛋白质合成与能量代谢。本研究中植物生产力与碳磷比、氮磷比表现出强相关性,表明生产力对这些比值的变化高度敏感。这可能是由于较低的碳氮比、碳磷比及氮磷比往往对应较高的资源质量,为植物生长提供更丰富的养分供应,通过强化生态位分化促进群落生产力的提升。单独考虑生态化学计量比或养分含量均难以预测草地生产力的空间格局与年际波动,未来在预测全球变化背景下草地生产力演变趋势时,需将植被-土壤-微生物生态化学 计量特征纳入统一框架,尤其关注C,N,P等多因子交互作用对关键生态过程的非线性影响。针对不同草地类型(如高寒草地、温性草原、荒漠草原),其主导限制因子可能存在差异,因此在草地管理中需因地制宜,避免采用单一的养分比例调控策略。

4　结 论

在云雾山草地生态系统中,恢复1 a的草地植物群落生产力较低,随恢复年限增加,植被生产力逐渐提升,恢复30 a时达到最高水平。在不同恢复阶段,生态化学计量特征,尤其是微生物生物量化学计量,对植物群落生产力起着关键调控作用。恢复30 a的草地生产力显著提高,与叶片、根系、土壤及微生物生物量中C,N含量呈同步增加趋势,它们之间均呈显著相关关系($p<0.01$),这表明植被、土壤与微生物的化学计量特征表现出内稳性,在恢复阶段中呈现出协同演变趋势,为中国草地生产力和碳汇功能提升提供了重要数据支撑。

参考文献(References)

[1] 胡斯乐,董立国,白晓雄,等.黄土丘陵区典型土地利用类型土壤-微生物量及其生态化学计量特征[J].水土保持学报,2024,38(3):298-305.
Hu Sile, Dong Liguo, Bai Xiaoxiong, et al. Soil microbial biomass and ecological stoichiometric characteristics of typical land use types in loess hilly region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024,38(3):298-305.

[2] 朱婧,刘鼎,王珊,等.土壤养分及其化学计量特征对微生物碳利用效率的影响机制[J].广西师范大学学报(自然科学版),2022,40(5):376-387.
Zhu Jing, Liu Ding, Wang Shan, et al. Impacts of soil nutrients and stoichiometry on microbial carbon use efficiency [J]. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition),2022,40(5):376-387.

[3] 俞月凤,何铁光,曾成城,等.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[J].生态学报,2022,42(3):935-946.
Yu Yuefeng, He Tieguang, Zeng Chengcheng, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a Karst area of southwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022,42(3):935-946.

[4] 程琪,毛霞丽,孙涛,等.长期化肥与不同有机物料配施对土壤微生物生态化学计量特征和群落结构的影响[J].植物营养与肥料学报,2024,30(2):209-220.
Cheng Qi, Mao Xiali, Sun Tao, et al. Effects of long-term combined application of chemical fertilizers with different organic materials on soil microbial ecological stoichiometry and community structure [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers,2024,30(2):209-220.

[5] 岳祥飞,李衍青,刘鹏.广西岩溶区灌木林地凋落物-土壤碳、氮、磷化学计量特征[J].中国岩溶,2023,42(5):1106-1116.
Yue Xiangfei, Li Yanqing, Liu Peng. Stoichiometric characteristics of C, N and P in soil and litter of shrublands in Karst areas of Guangxi [J]. Carsologica Sinica, 2023,42(5):1106-1116.

[6] Heuck C, Weig A, Spohn M.Soil microbial biomass C∶N∶P stoichiometry and microbial use of organic phosphorus [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 85:119-129.

[7] Buchkowski R W, Schmitz O J, Bradford M A. Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil

carbon and nitrogen cycling [J]. Ecology, 2015,96(4):1139-1149.

[8] Griffiths B S, Spilles A, Bonkowski M. C:N:P stoichiometry and nutrient limitation of the soil microbial biomass in a grazed grassland site under experimental P limitation or excess [J]. Ecological Processes, 2012,1(1):1-11.

[9] Li Zhaolei, Zeng Zhaoqi, Tian Dashuan, et al. The stoichiometry of soil microbial biomass determines metabolic quotient of nitrogen mineralization [J]. Environmental Research Letters, 2020,15(3):034005.

[10] Fang Zhao, Yu Hailong, Li Chunhuan, et al. Soil microbial biomass C:N:P stoichiometry is driven more by climate, soil properties and plant traits than by N enrichment in a desert steppe [J]. Catena, 2022,216:106402.

[11] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. Nature, 2009,462(7274):795-798.

[12] Bai Xuejuan, Dippold M A, An Shaoshan, et al. Extracellular enzyme activity and stoichiometry: The effect of soil microbial element limitation during leaf litter decomposition [J]. Ecological Indicators, 2021,121:107200.

[13] Meng Yongxia, Li Peng, Xiao Lie, et al. Differences in the home-field effects of litter decomposition modulate changes in soil microbial nutrient limitations: Insights from eco-enzyme stoichiometry [J]. Catena, 2025,258:109289.

[14] Wang Xuelian, Li Xiangyu, Wang Zhengyu, et al. Straw return increased maize phosphorus uptake and grain yield by alleviating rhizosphere soil microbial metabolism limitation: Insights from ecoenzymatic stoichiometry [J]. Plant and Soil, 2025,515(2):1781-1799.

[15] Deng Piaoyun, Zhou Yunchao, Chen Wensha, et al. Mixing of *Pinus massoniana* and broadleaved tree species alters stoichiometric imbalances between plants and soil microbes and their resources in subtropical plantations [J]. Applied Soil Ecology, 2025,209:106028.

[16] 高子滢,王海燕,张亦凡.土壤碳氮磷化学计量特征及其驱动因素[J].浙江农林大学学报,2025,42(3):645-656.
Gao Ziying, Wang Haiyan, Zhang Yifan. Soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and driving factors: A review [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025,42(3):645-656.

[17] He Xianjin, Augusto L, Goll D S, et al. Global patterns and drivers of soil total phosphorus concentration [J]. Earth System Science Data, 2021,13(12):5831-5846.

[18] Khan K S, Naveed M, Ditta A, et al. Soil C/P stoichiometry mediated microbially driven phosphorus mobilization: New insight in soil P management [J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2025,25(3):7691-7709.

[19] Li Yan, Shen Yan, Ma Hongbin, et al. Adaptation strategies of the soil microbial community to stoichiometric imbalances induced by grassland management measures in the desert steppe of northwest China [J]. Journal of Environmental Management, 2025, 386:125616.

[20] Dou Xu, Wang Jianyu, Köster K, et al. The role of pyrogenic carbon addition after wildfires in the boreal forest of China: Impact on plant-soil-microbial ecological stoichiometry [J]. Geoderma, 2025,455:117237.

[21] Cao Wenjie, Chen Yun, Li Yuqiang, et al. Soil microbial C: N: P stoichiometry across environmental transects in China's typical ecologically fragile regions [J]. Geoderma, 2025,460:117454.

[22] Ding Shuai, Yin Junhui, Lin Qimei, et al. Partial substitution of rice straw with biochar alters soil microbial biomass phosphorus and turnover by regulating carbon: Phosphorus stoichiometry [J]. Journal of Environmental Management, 2025,383:125528.

[23] Chen Shengxian, Huang Jian, Guo Ruijia, et al. Soil net carbon balance depends on soil C: N: P stoichiometry [J]. Soil and Tillage Research, 2025,245:106298.

[24] Wang Bingxue, Bi Ruiyu, Xu Xintong, et al. General patterns of soil nutrient stoichiometry, microbial Metabolic limitation and carbon use efficiency in paddy and vegetable fields along a climatic transect of eastern China [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2025,378:109322.

[25] Luo Lei, Sun Tianran, Pan Zhizhi, et al. Rethinking organic carbon sequestration in agricultural soils from the elemental stoichiometry perspective [J]. Global Change Biology, 2025,31(7):e70319.

[26] Chen Xue, Zuo Hejun, Chen Shichao, et al. Soil-microbial biomass ecological stoichiometric characteristics of coal mining reclamation areas are driven by reclamation chronosequences [J]. Land Degradation & Development,2026,37(11):6295-6305.

[27] Wang Xuyang, Yao Bo, Yang Hongling, et al. Microbial drivers of soil C:N:P stoichiometry dynamics during ecological restoration in sandy ecosystems [J]. Applied Soil Ecology, 2025,213:106321.

[28] Ashraf M N, Sarwar M A, Farooqi Z U R, et al. Legume inclusion in wheat rotations increases long-term soil carbon storage via carbon management indices and microbial stoichiometry [J]. Soil Use and Management, 2025,41(3):e70126.