

生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化

周正虎 王传宽*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要 土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征会显著影响微生物的生长、群落结构、生物量C:N:P化学计量及其代谢活动。然而生态系统演替过程中土壤-微生物C:N:P化学计量的时间格局及其协调关系还不明确。为此, 该研究收集了2016年5月以前发表的文献中19个生态系统演替序列(包括13个森林、6个草地生态系统)的土壤-微生物生物量C:N:P研究结果, 整合分析了其中土壤-微生物生态化学计量的时间动态, 结果表明: (1)生态系统演替过程中土壤C:N没有一致的时间格局, 而土壤C:P和N:P均随演替进程显著增加, 其中土壤C:N:P与演替时间之间线性关系的斜率与相应演替序列的初始土壤有机C含量呈负相关关系。(2)演替进程中土壤-微生物生物量C:N:P没有一致的时间格局。(3)微生物生物量C占土壤有机C百分比($qMBC$)、微生物生物量N占土壤全N百分比、微生物生物量P占土壤全P百分比均随着演替进程而显著增加, 即单位资源所能支持的微生物生物量随着演替进程而增加, 这与宏观生态系统演替理论相符。(4) $qMBC$ 随着土壤C:N、C:P和N:P以及C:N、C:P和N:P化学计量不平衡性(即土壤C:N、C:P和N:P分别除以微生物生物量C:N、C:P和N:P)的增加而减小; 其中, C:N、C:P和N:P化学计量不平衡性解释了 $qMBC$ 变异性的37%–57%, 是演替时间解释率的7–17倍, 表明土壤-微生物生态化学计量关系对 $qMBC$ 演替动态有重要影响。该研究强调了生态化学计量学理论和生态系统演替理论在土壤微生物时间动态研究中的重要作用, 表明适当地融合生态学宏观理论于土壤微生物研究可以加深对土壤-微生物生态过程的认识。

关键词 碳; 氮; 磷; 生态化学计量; 土壤微生物; 演替

引用格式: 周正虎, 王传宽 (2016). 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. 植物生态学报, 40, 1257–1266. doi: 10.17521/cjpe.2016.0218

Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession

ZHOU Zheng-Hu and WANG Chuan-Kuan*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims The carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry (C:N:P) of soil profoundly influences the growth, community structure, biomass C:N:P stoichiometry, and metabolism in microbes. However, the relationships between soil and microbes in the C:N:P stoichiometry and their temporal dynamics during ecosystem succession are poorly understood. The aim of this study was to determine the temporal patterns of soil and microbial C:N:P stoichiometry and their relationships during ecosystem succession.

Methods An extensive literature search was conducted and data were compiled for 19 age sequences of successional ecosystems, including 13 forest ecosystems and 6 grassland ecosystems, from 18 studies published up to May 2016. Meta-analyses were performed to examine the sequential changes in 18 variables that were associated with soil and microbial C, N and P contents and the stoichiometry.

Important findings (1) There was no consistent temporal pattern in soil C:N along the successional stages, whereas the soil C:P and N:P increased with succession; the slopes of the linear relationships between soil C:N:P stoichiometry and successional age were negatively correlated with the initial content of the soil organic C within given chronosequence. (2) There was no consistent temporal pattern in microbial C:N:P stoichiometry along the successional stages. (3) The fraction of microbial biomass C in soil organic C ($qMBC$), the fraction of microbial biomass N in soil total N, and the fraction of microbial biomass P in soil total P all increased significantly with

收稿日期Received: 2016-07-04 接受日期Accepted: 2016-11-28

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

succession, in consistency with the theory of succession that ecosystem biomass per unit resource increases with succession. (4) The $qMBC$ decreased with increases in the values of soil C:N, C:P, or N:P, as well as the stoichiometric imbalances in C:N, C:P, and N:P between soil and microbes (i.e., ratios of soil C:N, C:P, and N:P to microbial biomass C:N, C:P, and N:P, respectively). The C:N, C:P, and N:P stoichiometric imbalances explained 37%–57% variations in the $qMBC$, about 7–17 times more than that explainable by the successional age, illustrating the importance of soil-microbial C:N:P stoichiometry in shaping the successional dynamics in $qMBC$. In summary, our study highlights the importance of the theories of ecosystem succession and stoichiometry in soil microbial studies, and suggests that appropriately applying macro-ecological theories in microbial studies may improve our understanding on microbial ecological processes.

Key words carbon; nitrogen; phosphorus; ecological stoichiometry; soil microbes; succession

Citation: Zhou ZH, Wang CK (2016). Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1257–1266. doi: 10.17521/cjpe.2016.0218

生态化学计量学通过研究生物系统能量平衡和多重化学元素的平衡将生物学科不同层次的研究理论有机地统一起来(Sterner & Elser, 2002)。与此同时, 碳(C)、氮(N)、磷(P)元素的耦合循环过程在地球景观和气候形成中扮演着关键角色(Xu *et al.*, 2013)。生态化学计量学认为生物体具有保持其自身C、N、P元素组成相对稳定的能力, 即内稳性。尽管如此, 环境因子的改变仍会影响有机体的元素计量比; 反之, 有机体可通过对环境资源的消耗和自身元素的释放对环境元素的比值产生影响(曾德慧和陈广生, 2005; 石贤萌等, 2015)。尽管土壤微生物生物量C只占土壤有机C的1.92%左右(Zhou & Wang, 2015), 但其对生态系统C、N、P循环的调控作用不容忽视。运用生态化学计量学理论研究土壤微生物可以提升我们对土壤微生物生态过程和机理的认识(周正虎和王传宽, 2016)。

自从Redfield (1958)首次证明了海洋浮游生物具有恒定的C:N:P (106:16:1)组成后, 诸多学者开始在陆地生态系统验证全球以及区域尺度的生态化学计量学特征(曾冬萍等, 2013)。在空间尺度上, 以往研究表明植物叶片、细根、凋落物、粗木质残体、土壤C:N:P在全球和区域尺度上随着气候和生态系统类型的变化而变化(McGroddy *et al.*, 2004; Cleveland & Liptzin, 2007; Weedon *et al.*, 2009; Tian *et al.*, 2010; Yuan *et al.*, 2011; Vergutz *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2013); 在时间尺度上, Yang和Luo (2011)的研究表明森林生态系统演替过程中植物组织C:N显著增加, 而凋落物和土壤C:N在森林生态系统演替过程中基本保持恒定。周正虎等(2015)研究发现森林土壤C、N关系既有大尺度上的普适性, 又有小尺度上对土

地利用方式响应的局域分异性。土壤微生物生物量C:N:P的空间格局已被广泛研究, 以往研究表明微生物生物量C:N:P受到土壤资源、气候因子、土壤pH值、生物区系等环境因子的影响(Cleveland & Liptzin, 2007; Li *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2014; Zhou & Wang, 2015)。Li等(2014)分析发现全球森林土壤微生物生物量N:P的纬度格局与植物叶片、凋落物以及根系N:P的纬度格局相一致, 均随着纬度增加而减小, 表明低纬度地区较高纬度地区更受到P限制。普遍认为生态系统演替初期受N限制, 而后期受P限制(Vitousek *et al.*, 2010)。然而, 生态系统演替过程中土壤微生物生物量C:N:P的时间动态是否可以指示养分限制以及土壤微生物生物量C:N:P是否具有普适性的时间动态格局还不明确。

土壤C:N:P化学计量特征会显著影响微生物生长、群落结构、微生物生物量C:N:P、同化效率和呼吸代谢(Mooshammer *et al.*, 2014; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015; 周正虎和王传宽, 2016, 2017)。例如: Zhou和Wang (2015)发现, 微生物生物量C在土壤总有机C中所占的比例(微生物熵, $qMBC$, Anderson & Domsch, 1990)随土壤C:N的增加而显著减小; Fierer等(2009)在整合分析全球土壤微生物群落格局时发现真菌和细菌比例随着土壤C:N的增加而增加, 而真菌相对于细菌来说具有更高的生物量C:N (15 vs. 5, Fanin *et al.*, 2013), 表明土壤C:N的改变导致微生物群落结构的变化会伴随着微生物生物量C:N:P的变化。因此生态系统演替进程中土壤微生物生物量C:N:P以及 $qMBC$ 的时间动态可能与土壤C:N:P时间动态是耦合变化的。此外,

Odum (1969)的生态系统演替理论指出单位资源所能支持的生物量随着演替进程而增加, 因此若将Odum (1969)的生态系统演替理论应用到微生物研究中, 我们推测 $qMBC$ 会随着次生演替进程而增加。然而, 有大量研究相继报道了生态系统演替过程中 $qMBC$ 的时间格局, 但没有一致的结论(Insam & Domsch, 1988; Banning *et al.*, 2008; An *et al.*, 2009; Xiao *et al.*, 2013)。因此通过整合分析探索 $qMBC$ 演替格局以及不同研究中 $qMBC$ 时间格局的差异性是十分必要的。

本研究通过整合分析来自国内外以往对微生物生物量C:N:P的报道, 以探索土壤微生物生物量C:N:P和 $qMBC$ 在生态系统次生演替进程中的变化情况, 明确土壤微生物生物量C:N:P和 $qMBC$ 的普适性的时间动态; 同时探索土壤-微生物C、N、P化学计量的协调关系。为此, 我们将验证以下两个假设: (1)微生物化学计量可塑性反映生态系统养分限制, 由于生态系统演替初期趋于受N限制, 而后期趋于受P限制, 因此微生物N:P会随着演替进程而增加; (2) $qMBC$ 会随着次生演替进程而增加, 同时 $qMBC$

会受到化学计量比的显著影响。

1 研究方法

1.1 数据收集

本研究基于ISI Web of Science数据库(<http://apps.webofknowledge.com>)和中国知网数据库(CNKI, <http://www.cnki.net/>), 收集整理了目前国内有关次生演替过程中土壤微生物生物量的研究文献, 并根据以下标准对文献进行了筛选: (1)必须至少包括4个演替阶段, 并且每个阶段均有详细的演替时间报道; (2)必须至少报道土壤微生物生物量C、N、P中的两种元素。截至2016年5月, 满足以上两个标准的研究共有18个, 共19个演替系列, 其中森林生态系统13个, 草地生态系统6个(表1)。利用Originpro 7.0数字化(digitize)插件提取原始文章中数据, 或直接提取原始文章中的表格数据。如果原始研究报道了土壤垂直分布格局, 本研究只选择土壤表层数据。

本研究总共报道了次生演替过程中土壤-微生物C、N、P相关的18个变量的时间动态。具体包括:

表1 满足本研究筛选要求的数据介绍

Table 1 Summary of the data sets compiled in this study

参考文献 Reference	生态系统类型 Ecosystem type	年龄阶段数 No. of age stages	演替年龄跨度 Span of successional age (a)	C _{soil}	N _{soil}	P _{soil}	C _{mic}	N _{mic}	P _{mic}
An <i>et al.</i> , 2009	草地 Grassland	8	78	√	√	NA	√	√	NA
Banning <i>et al.</i> , 2008	森林 Forest	7	27	√	√	NA	√	√	NA
	森林 Forest	7	27	√	√	NA	√	√	NA
Cao <i>et al.</i> , 2008	森林 Forest	4	24	√	√	NA	√	√	NA
Hu <i>et al.</i> , 2016	森林 Forest	5	13	√	√	NA	√	√	NA
Jia <i>et al.</i> , 2005	森林 Forest	5	36	√	√	NA	√	√	NA
Jia, 2006	草地 Grassland	9	27	√	√	√	√	√	√
Jiang <i>et al.</i> , 2007	草地 Grassland	6	24	√	√	NA	√	√	NA
Jiang <i>et al.</i> , 2009	草地 Grassland	6	139	√	√	NA	√	√	NA
Liu <i>et al.</i> , 2012	森林 Forest	5	39	√	√	NA	√	NA	√
Liu <i>et al.</i> , 2010	森林 Forest	7	101	√	√	NA	√	√	√
Liu <i>et al.</i> , 2013	森林 Forest	5	56	√	√	√	√	√	NA
Singh <i>et al.</i> , 2001	森林 Forest	5	58	√	√	√	√	√	√
Xiao <i>et al.</i> , 2013	草地 Grassland	8	30	√	√	NA	√	√	NA
Xue <i>et al.</i> , 2008	森林 Forest	6	31	√	√	√	√	√	√
Xue <i>et al.</i> , 2007	森林 Forest	9	51	√	√	√	√	√	√
Xue <i>et al.</i> , 2009	草地 Grassland	11	51	√	√	√	√	√	√
Yang <i>et al.</i> , 2014	森林 Forest	4	49	√	√	√	√	√	√
Zhu <i>et al.</i> , 2012	森林 Forest	4	51	√	√	NA	√	√	NA

C_{soil}, 土壤有机C; N_{soil}, 土壤全N; P_{soil}, 土壤全P; C_{mic}, 微生物生物量C; N_{mic}, 微生物生物量N; P_{mic}, 微生物生物量P。√表示有该变量; NA表示缺失。

C_{soil}, soil organic C; N_{soil}, soil total N; P_{soil}, soil total P; C_{mic}, microbial biomass C; N_{mic}, microbial biomass N; P_{mic}, microbial biomass P. √ and NA indicate that the target variable is available or unavailable, respectively.

土壤有机C (C_{soil})、土壤全N (N_{soil})、土壤全P (P_{soil}); 微生物生物量C (C_{mic})、微生物生物量N (N_{mic})、微生物生物量P (P_{mic}); 土壤C、N比($C:N_{\text{soil}}$)、土壤C、P比($C:P_{\text{soil}}$)、土壤N、P比($N:P_{\text{soil}}$); 微生物生物量C、N比($C:N_{\text{mic}}$)、微生物生物量C、P比($C:P_{\text{mic}}$)、微生物生物量N、P比($N:P_{\text{mic}}$); 土壤与微生物化学计量不平衡性(stoichiometry imbalances), 即 $C:N_{\text{soil}}$ 与 $C:N_{\text{mic}}$ 之比($C:N_{\text{imb}}$)、 $C:P_{\text{soil}}$ 与 $C:P_{\text{mic}}$ 之比($C:P_{\text{imb}}$)、 $N:P_{\text{soil}}$ 与 $N:P_{\text{mic}}$ 之比($N:P_{\text{imb}}$), 用以衡量微生物化学组成与资源化学组成的差异性, 化学计量不平衡性越大表明资源质量越低, 微生物生长效率也越低(Mooshammer *et al.*, 2014); 微生物生物量C占土壤有机C百分比表示为 $q\text{MBC}$; 微生物生物量N占土壤全N百分比表示为 $q\text{MBN}$; 微生物生物量P占土壤全P百分比表示为 $q\text{MBP}$ 。

1.2 数据分析

为了分析土壤-微生物相关参数在次生演替过程中的时间变化, 所有参数均首先进行自然对数转换。由于部分研究演替时间包含0, 演替时间在对数转换过程中采用 $\ln(X + 1)$ (\ln 表示自然对数, X 代表演替时间)进行转换。通过标准化主轴分析(standard major axis; Warton *et al.*, 2006)每个演替序列中土壤-微生物相关参数和演替时间之间线性关系的斜率, 斜率大于0表明该参数随着演替的进行而逐渐增加, 斜率小于0表明该参数随着演替的进行而逐渐减小(Yang *et al.*, 2011)。得到不同演替序列的相应斜率后, 参考meta分析的思路与方法进一步分析这些演替序列斜率的算术平均值和95%置信区间, 若平均值大于0且95%置信区间不包含0, 则表明该参数随着演替进程而显著增加; 若平均值小于0且95%置信区间不包含0, 则表明该参数随着演替进程而显著增加; 若95%置信区间包含0, 则表明该参数没有普适性时间动态格局。为探索微生物生物量C:N:P是否与土壤C:N:P存在正相关关系, 同样建立每个演替序列微生物生物量C:N:P与土壤C:N:P的线性模型以分析斜率的分布格局。采用广义线性模型分析演替时间、C:N:P化学计量不平衡性和个体演替序列对微生物熵变异性的解释率。其中“个体演替序列”是指本研究所包含的每一个演替序列, 即我们的目的是探索不同个体研究的异质性及其对微生物熵变异性的解释程度。所有线性回归分析均由SMATR Version 2.0软件完成, 其他统计分析均由SPSS 19.0

软件完成。

2 结果和分析

2.1 演替过程中土壤-微生物碳氮磷化学计量比的变化

整合来自18篇文献的19个次生演替系列的结果发现土壤C、N含量与演替时间之间线性关系斜率的平均值大于0且95%置信区间不包含0, 表明土壤C、N含量随着演替进程而显著增加(图1A)。与土壤C、N含量不同, 整合所有演替序列的结果显示土壤P含量与演替时间之间线性关系斜率的95%置信区间包含0, 表明土壤P含量随着演替进程并没有普适性的变化趋势(图1A)。

整合所有演替序列的结果显示: 土壤C:N与演替时间之间线性关系斜率的95%置信区间包含0, 而所有演替序列土壤C:P和N:P均随着演替进程而增加(图1B); 次生演替过程中土壤C:N的变化与相应演替系列最初的土壤有机C含量有关, 线性回归分析显示土壤C:N与演替时间之间线性关系斜率随着相应演替系列最初土壤有机C含量的增加而显著降低($p = 0.003$; 图2A); 土壤C:P与演替时间之间线性关系斜率与相应演替系列最初土壤有机C含量显著负相关($p = 0.001$; 图2B)。

整合所有演替序列的结果显示微生物生物量C、N、P与演替时间之间线性关系斜率的平均值均大于0且95%置信区间不包含0, 表明微生物生物量C、N、P随着演替进程而显著增加(图1A)。然而, 整合所有演替序列的结果显示微生物生物量C:N:P与演替时间之间线性关系斜率的95%置信区间均包含0, 表明微生物生物量C:N:P随着演替进程没有普适性时间格局(图1B)。分析土壤C:N:P和微生物生物量C:N:P的相关性发现土壤C:N和微生物C:N线性关系斜率的平均值大于0且95%置信区间不包括0, 表明微生物生物量C:N随着土壤C:N的变化而协调变化(图3); 尽管整合所有演替序列的结果显示微生物生物量C:P、N:P分别和土壤C:P、N:P线性关系斜率的平均值大于0, 但95%置信区间均包含0(图3)。

2.2 演替过程中微生物熵的变化

分别有19、19和6个演替序列同时报道了土壤和微生物生物量C、N、P含量, 其中分别有16、18和6个演替序列中 $q\text{MBC}$ 、 $q\text{MBN}$ 和 $q\text{MBP}$ 随着次生演替进程而增加, 分别占有所有演替系列个数的84%、

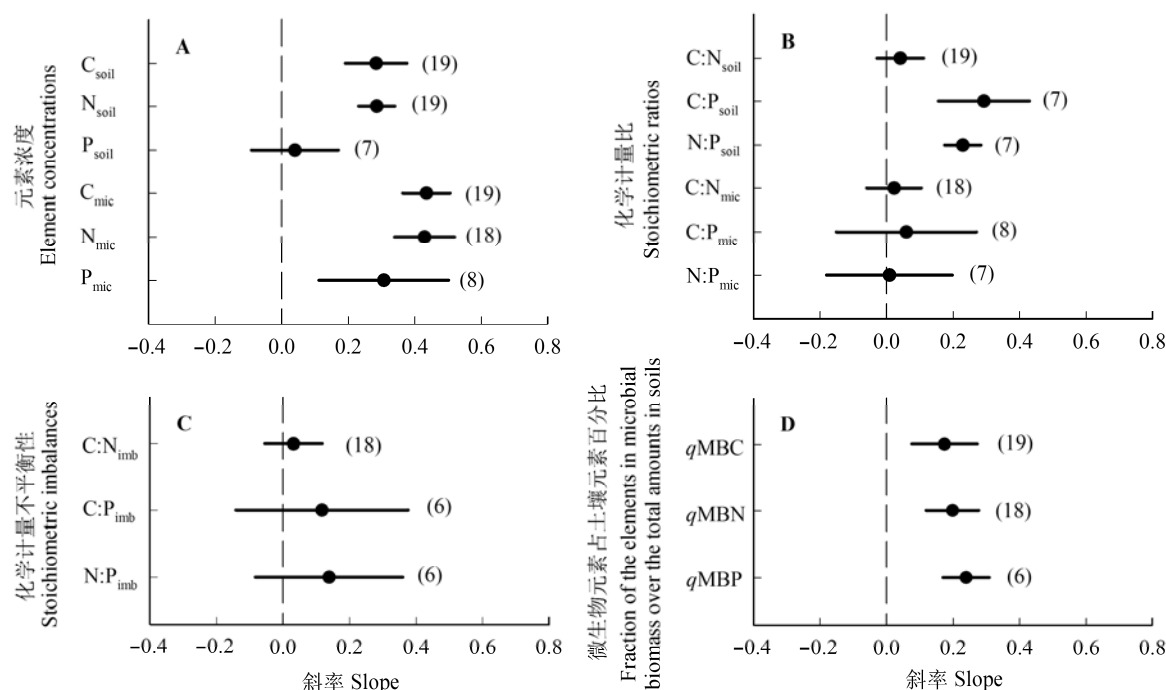


图1 不同演替序列土壤和微生物C、N、P的浓度(A)、化学计量比(B)、化学计量不平衡性(C), 以及微生物生物量元素占土壤元素百分比(D)与演替时间线性关系斜率的平均值和95%置信区间。图中点和误差线分别表示斜率的平均值和95%置信区间。括号内数字表示报道该变量的演替序列个数。 C_{soil} , 土壤有机C; N_{soil} , 土壤全N; P_{soil} , 土壤全P; C_{mic} , 微生物生物量C; N_{mic} , 微生物生物量N; P_{mic} , 微生物生物量P; $C:N_{soil}$, 土壤C:N; $C:P_{soil}$, 土壤C:P; $N:P_{soil}$, 土壤N:P; $C:N_{mic}$, 微生物生物量C:N; $C:P_{mic}$, 微生物生物量C:P; $N:P_{mic}$, 微生物生物量N:P; $C:N_{imb}$, C:N化学计量不平衡性; $C:P_{imb}$, C:P化学计量不平衡性; $N:P_{imb}$, N:P化学计量不平衡性; $qMBC$, 微生物生物量C占土壤有机C百分比; $qMBN$, 微生物生物量N占土壤全N百分比; $qMBP$, 微生物生物量P占土壤全P百分比。

Fig. 1 Means and 95% confidence interval of the slopes of the linear relationships between soil and microbial C, N, P concentrations (A), stoichiometric ratios (B), stoichiometric imbalances (C), fraction of the elements in microbial biomass over the total amounts in soils (D) and the successional age. The dots and error bars represent the means and 95% confidence intervals, respectively; values in brackets are the numbers of age sequences. C_{soil} , soil organic C; N_{soil} , soil total N; P_{soil} , soil total P; C_{mic} , microbial biomass C; N_{mic} , microbial biomass N; P_{mic} , microbial biomass P; $C:N_{soil}$, soil C to N ratio; $C:P_{soil}$, soil C to P ratio; $N:P_{soil}$, soil N to P ratio; $C:N_{mic}$, microbial biomass C to N ratio; $C:P_{mic}$, microbial biomass C to P ratio; $N:P_{mic}$, microbial biomass N to P ratio; $C:N_{imb}$, C:N stoichiometric imbalance; $C:P_{imb}$, C:P stoichiometric imbalance; $N:P_{imb}$, N:P stoichiometric imbalance; $qMBC$, fraction of microbial biomass C in soil C; $qMBN$, fraction of microbial biomass N in soil total N; $qMBP$, fraction of microbial biomass P in soil total P.

94%、100% (图1C)。整合所有演替序列的结果显示 $qMBC$ 、 $qMBN$ 、 $qMBP$ 与演替时间之间线性关系斜率的平均值均大于0且95%置信区间不包含0。一般线性模型分析显示演替时间、化学计量不平衡性和个体演替序列均显著影响 $qMBC$ (表2)。其中, C:N、C:P、N:P化学计量不平衡性解释了 $qMBC$ 变异性的37%–57%, 而演替时间仅解释了 $qMBC$ 变异性的2%–5%, 而个体序列解释了 $qMBC$ 变异性的26%–54% (表2)。

标准化主轴分析整合所有数据结果显示 $qMBC$ 随着土壤C:N、C:P、N:P的增加而减小(图4A, 4B, 4C)。与此同时, $qMBC$ 还随着C:N、C:P、N:P化学计量不平衡性呈现显著负相关关系(图4D, 4E, 4F)。

3 讨论

3.1 土壤碳氮磷化学计量比的时间动态

生态系统次生演替过程中土壤C:N的时间格局因不同演替序列而异。本研究中土壤C:N与演替时间之间线性关系斜率的95%置信区间包含0 (图1B), 表明土壤C:N在次生演替过程中没有普适性变化趋势, 这与Yang和Luo (2011)整合分析全球森林生态系统次生演替过程中的土壤C、N动态变化结果相同, 这些结果说明次生演替过程中土壤C、N是等速变化的。进一步分析发现, 土壤C:N与演替时间之间线性关系的斜率与相应演替序列最初土壤有机C含量显著负相关(图2A)。最近, Spohn等(2016)通过分

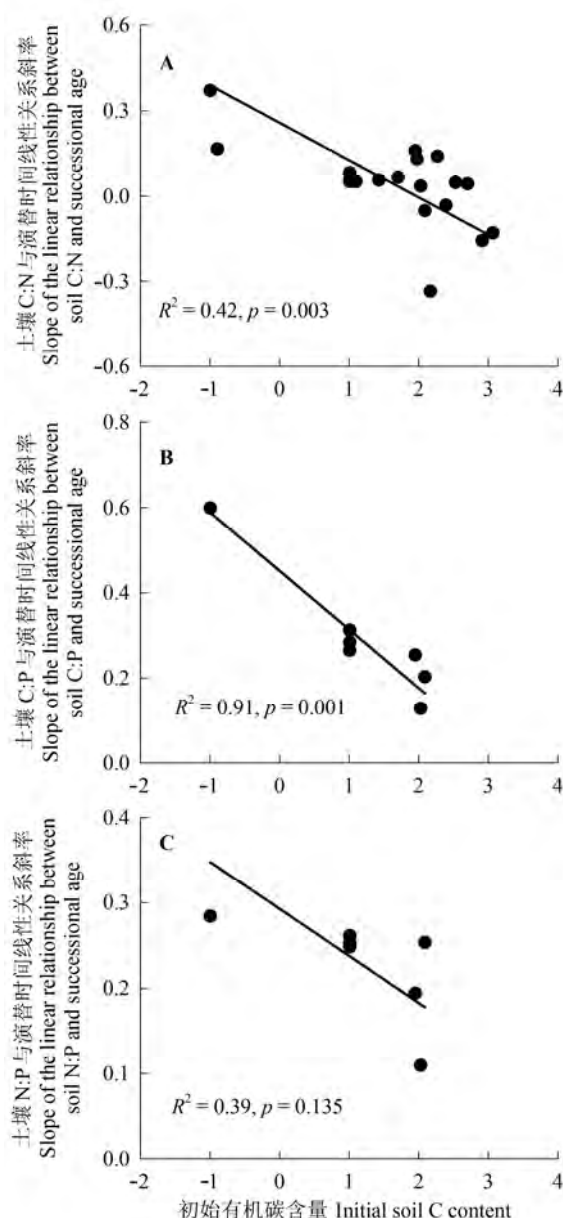


图2 演替初始有机C含量和土壤C:N:P与演替时间线性关系斜率的关系。

Fig. 2 Correlations between the initial contents of soil organic C and the slopes of linear relationships between soil C:N:P and successional age.

析不同坡向的两个200年的演替系列土壤C:N:P化学计量时也指出在演替前40年土壤表层C:N显著增加,而40年以后基本保持恒定。这些结果表明如果演替初始土壤有机C含量很低,那么随着演替的进行土壤C:N会显著增加,在研究土壤C:N的时间动态时,需要考虑初始土壤有机C含量的大小。本文研究结果显示所有演替序列土壤C:P和N:P均增加(图1B),这是因为土壤P不会像C、N那样会随着植物光合作用和微生物固N作用将大气中的C、N不断输入土壤,

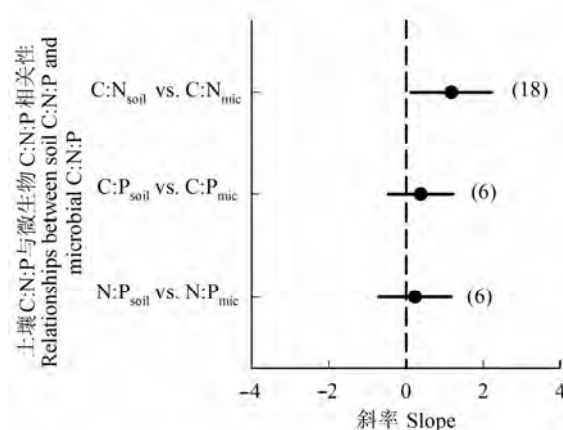


图3 不同演替序列土壤C:N:P和微生物生物量C:N:P线性关系斜率的平均值和95%置信区间。图中点和误差线分别表示斜率的平均值和95%置信区间。纵坐标括号内数字表示报道该变量的演替序列个数。C:N_{soil} vs. C:N_{mic}, 土壤C:N与微生物C:N的线性关系; C:P_{soil} vs. C:P_{mic}, 土壤C:P与微生物C:P的线性关系; N:P_{soil} vs. N:P_{mic}, 土壤N:P与微生物N:P的线性关系。

Fig. 3 Means and 95% confidence interval of the slopes of the linear relationships between soil C:N:P and microbial C:N:P. The dots and error bars represent the means and 95% confidence intervals, respectively; the values in brackets are the numbers of age sequences. C:N_{soil} vs. C:N_{mic}, relationship between soil C:N and microbial C:N; C:P_{soil} vs. C:P_{mic}, relationship between soil C:P and microbial C:P; N:P_{soil} vs. N:P_{mic}, relationship between soil N:P and microbial N:P.

从而导致土壤C:P和N:P的增加(Vitousek *et al.*, 2010)。

3.2 微生物碳氮磷化学计量比的可塑性

面对土壤资源C:N:P的变异性,微生物会通过调整自身生物量C:N:P进行适应,即微生物生物量C:N:P随着土壤资源C:N:P的增加而呈现出一定程度的增加(Mooshammer *et al.*, 2014; 周正虎和王传宽, 2016, 2017)。然而,以往整合分析却未发现微生物生物量C:N:P和土壤C:N:P的正相关关系,而是发现了微生物生物量C:N:P因生物区系和气候因子而异(Cleveland & Liptzin, 2007; Li *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2013; Zhou & Wang, 2015)。本研究通过建立不同演替序列下微生物生物量C:N:P和土壤C:N:P的相关性以排除气候因子的影响,结果显示不同演替序列微生物生物量C:N与相应土壤C:N之间线性关系斜率的平均值大于0且95%置信区间不包含0(图3),表明微生物生物量C:N随着土壤C:N的变化而协调变化。

与本研究假设1相反,尽管本研究结果显示土壤N:P随着次生演替进程显著增加,但是土壤微生物生物量N:P并不随着次生演替进程显著增加(图

表2 广义线性模型分析演替时间、化学计量不平衡性和个体序列对微生物熵影响
Table 2 Summary of the results from a general linear model showing the integrative effects of successional ages, stoichiometric imbalances and individual sequence on microbial quotient

分组 Group	因子 Factor	平方和 Sum of square	df	F	p	方差解释率 Explanatory rate of variance (%)
C:N	演替时间 Successional age	1.8	1	28.1	<0.001	2
	C:N化学计量不平衡性 C:N stoichiometric imbalance	31.9	1	484.8	<0.001	37
	个体序列 Individual sequence	46.5	17	41.6	<0.001	54
	误差 Error	6.2	95			7
C:P	演替时间 Successional age	0.4	1	15.1	<0.001	5
	C:P化学计量不平衡性 C:P stoichiometric imbalance	3.7	1	157.6	<0.001	57
	个体序列 Individual sequence	1.7	5	14.3	<0.001	26
	误差 Error	0.8	34			12
N:P	演替时间 Successional age	0.4	1	9.8	0.004	5
	C:N化学计量不平衡性 C:N stoichiometric imbalance	2.7	1	73.2	<0.001	41
	个体序列 Individual sequence	2.3	5	12.6	<0.001	35
	误差 Error	1.2	34			19

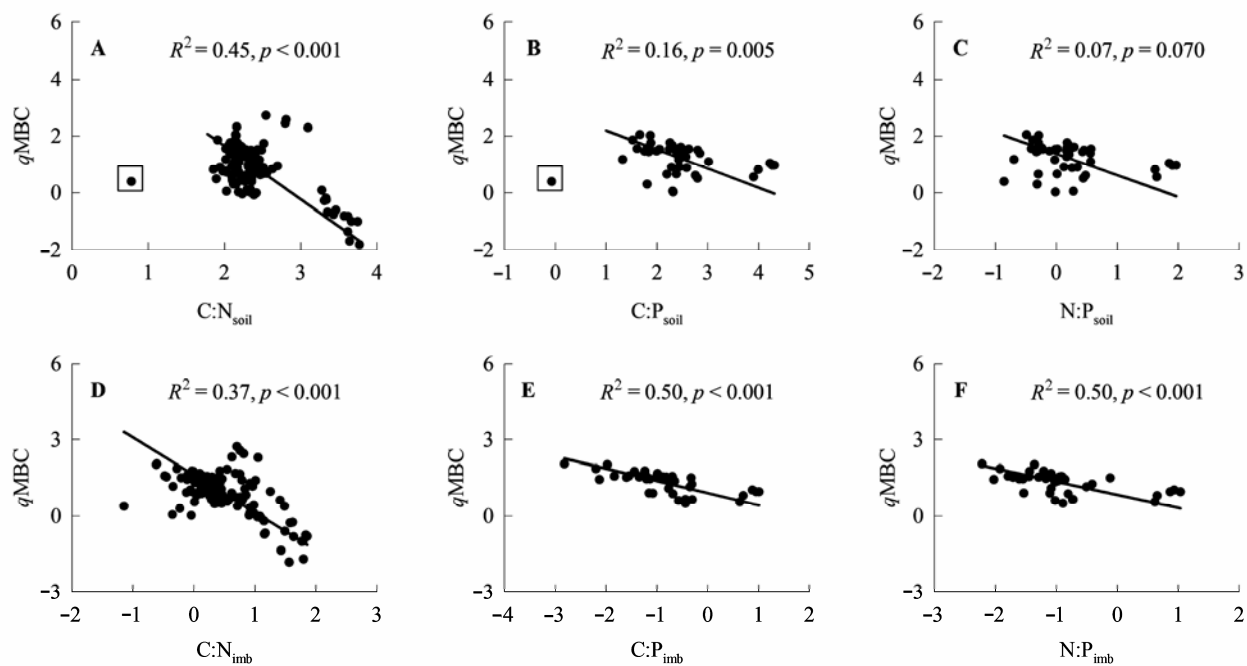


图4 微生物熵($qMBC$)和土壤C:N:P以及C:N:P化学计量不平衡性的关系。C:N_{soil}, 土壤C:N; C:P_{soil}, 土壤C:P; N:P_{soil}, 土壤N:P; C:N_{imb}, C:N化学计量不平衡性; C:P_{imb}, C:P化学计量不平衡性; N:P_{imb}, N:P化学计量不平衡性。方框中数据点为异常值。
Fig. 4 Relationships between microbial quotient ($qMBC$) and soil C:N:P and C:N:P stoichiometric imbalances. C:N_{soil}, soil C to N ratio; C:P_{soil}, soil C to P ratio; N:P_{soil}, soil N to P ratio; C:N_{imb}, C:N stoichiometric imbalance; C:P_{imb}, C:P stoichiometric imbalance; N:P_{imb}, N:P stoichiometric imbalance. The dots in the black box are outliers.

1B)。微生物生物量C:N:P的变异性本质原因其实是群落结构的变化(Mooshammer *et al.*, 2014)。到目前为止国内外学者对微生物群落结构与微生物生物量C:N的相关性比较清晰, 即高的真菌:细菌意味着高的微生物生物量C:N (Fanin *et al.*, 2013)。真菌:细菌随着土壤C:N的增加而显著增加(Fierer *et al.*, 2009), 导致了本研究中不同演替序列内微生物生物量C:N和土壤C:N的协调变化关系。与微生物生物量C:N不

同, 微生物生物量C:P和N:P和微生物群落结构的相关性还不明确(Mooshammer *et al.*, 2014)。另一方面, 所有研究都采取时间代替空间的方法, 不可避免地会引进土壤基质固有异质性, 而微生物生物量C:N:P的变异性可能还会受到土壤基质本身固有的异质性影响; 除此之外, 报道微生物生物量P的研究较少。这些原因可能会共同导致微生物生物量C:P和N:P对次生演替和土壤资源响应的不确定性。

doi: 10.17521/cjpe.2016.0218

3.3 生态化学计量学理论和演替理论解释微生物熵的演替动态

与本研究假设2相符, 整合分析结果显示 $qMBC$ 与演替时间之间线性关系斜率的平均值均大于0且95%置信区间不包含0, 即随着演替的进行 $qMBC$ 逐渐增加(图1C)。表明Odum (1969)的宏观生态系统演替理论可以用来解释微生物的次生演替动态。基于全球数据, Xu等(2014)模型分析显示 $qMBC$ 随着土壤C:N的增加而显著减小; 最近, Zhou和Wang (2015)在整合分析中国森林生态系统微生物生物量C、N格局时也发现 $qMBC$ 和土壤C:N间的显著负相关关系。从化学计量学角度出发, 这种负相关关系的内在机理是由于微生物生长需要土壤C、N、P资源的协调供应, 高土壤C:N和C:P下微生物生长会受到养分(N或P)的限制, 从而导致低的 $qMBC$ (周正虎和王传宽, 2016)。本研究中标准化主轴分析证实 $qMBC$ 随着土壤C:N和C:P的增加而显著降低(图4A, 4B)。标准化主轴分析也显示C:N和C:P化学计量不平衡性均与 $qMBC$ 呈显著负相关关系(图4D, 4E)。因此, 以往研究报道的生态系统演替过程中或者不同土地利用变化过程中 $qMBC$ 时间格局的不一致性可能正是由于土壤C:N和C:P的变异性所致。尽管一般线性模型显示演替时间对 $qMBC$ 具有显著影响, 但其仅仅解释了2%–5%的变异性, 而C:N和C:P化学计量不平衡性分别解释了 $qMBC$ 的37%和57%的变异性(表2)。因此, 在探索生态系统演替过程中 $qMBC$ 的时间格局时需要考虑土壤-微生物生态化学计量学特征。

生长速率理论(growth rate hypothesis)指出: 高生长速率需要增加对富含P的核糖体RNA的投资, 意味着其N:P值的减小(Elser *et al.*, 2003)。本研究发现土壤N:P以及N:P化学计量不平衡性均和 $qMBC$ 呈负相关关系。高的土壤N:P和N:P化学计量不平衡性意味着微生物生长受到P资源供应缺乏的限制, 根据生长速率理论, 我们推测低的 $qMBC$ 正是由于P限制导致的。而生态系统演替过程中将持续增加土壤C:P和N:P, 因此, 随着生态系统演替的进行, 微生物可能将逐渐受到P资源的限制。

4 结论

本研究采用整合分析手段分析了土壤与微生物C、N、P化学计量关系的次生演替动态。结果显示

微生物生物量C:N:P并没有一致的时间动态格局。但微生物熵随着次生演替进程逐渐增加, 表明Odum (1969)的宏观生态系统演替理论可以解释微生物熵的时间动态。与此同时, 土壤-微生物C:N:P化学计量不平衡性解释了微生物熵变异性的37%–57%, 这是演替时间的解释率的7–17倍, 说明土壤-微生物生态化学计量关系对微生物熵的演替动态有重要影响。总之, 本研究强调了生态化学计量学理论和生态系统演替理论在土壤微生物时间动态研究中的重要作用, 表明利用现有的宏观生态学理论研究土壤微生物可以提升我们对土壤微生物生态过程的认识程度。

基金项目 教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)和中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572016AA08)。

参考文献

- An SS, Huang YM, Zheng FL (2009). Evaluation of soil microbial indices along a revegetation chronosequence in grassland soils on the Loess Plateau, Northwest China. *Applied Soil Ecology*, 41, 286–292.
- Anderson TH, Domsch K (1990). Application of eco-physiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. *Soil Biology & Biochemistry*, 22, 251–255.
- Banning NC, Grant CD, Jones DL, Murphy DV (2008). Recovery of soil organic matter, organic matter turnover and nitrogen cycling in a post-mining forest rehabilitation chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2021–2031.
- Cao CY, Jiang DM, Teng XH, Jiang Y, Liang WJ, Cui ZB (2008). Soil chemical and microbiological properties along a chronosequence of *Caragana microphylla* Lam. plantations in the Horqin sandy land of Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 40, 78–85.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, 16, 764–772.
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, Bradford MA, Cleveland CC (2009). Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 12, 1238–1249.

- Hu N, Li H, Tang Z, Li ZF, Li GC, Jiang Y, Hu XM, Lou YL (2016). Community size, activity and C:N stoichiometry of soil microorganisms following reforestation in a karst region. *European Journal of Soil Biology*, 73, 77–83.
- Insam H, Domsch KH (1988). Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation sites. *Microbial Ecology*, 15, 177–188.
- Jia GM (2006). *The Effects of Vegetation Succession and Land Management on Soil Nutrient, Activity and Structure of Microbial Community in Loess Plateau of Northwest China*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [贾国梅 (2006). 黄土高原地区植被演替和土地管理对土壤养分、微生物活性和群落结构的影响. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Jia GM, Cao J, Wang CY, Wang G (2005). Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwulin, Northwest China. *Forest Ecology & Management*, 217, 117–125.
- Jiang JP, Xiong YC, Jia Y, Li FM, Xu JZ, Jiang HM (2007). Soil quality dynamics under successional alfalfa field in the semi-arid Loess Plateau of northwestern China. *Arid Land Research & Management*, 21, 287–303.
- Jiang JP, Xiong YC, Jiang HM, Ye DY, Song YJ, Li FM (2009). Soil microbial activity during secondary vegetation succession in semiarid abandoned lands of Loess Plateau. *Pedosphere*, 19, 735–747.
- Li P, Han WX, Yang YH, Fang JY (2014). Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems. *Global Ecology & Biogeography*, 23, 979–987.
- Li Y, Wu JS, Liu SL, Shen JL, Huang DY, Su YR, Wei WW, Syers JK (2012). Is the C:N:P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? *Global Biogeochemical Cycles*, 26, GB4002. doi: 10.1029/2012GB004399.
- Liu D, Huang YM, An SS (2012). Changes in soil nitrogen and microbial activity during *Robinia pseudoacacia* recovery period in the Loess Hilly-Gully region. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 20, 322–329. (in Chinese with English abstract) [刘栋, 黄懿梅, 安韶山 (2012). 黄土丘陵区人工刺槐林恢复过程中土壤氮素与微生物活性的变化. 中国生态农业学报, 20, 322–329.]
- Liu Y, Zheng FL, An SS, He WX, Guo M, Lü CH (2010). Soil microbial biomass characteristics in response to vegetation restoration on abandoned lands in Yangou Watershed of China. *Plant Nutrition & Fertilizer Science*, 16, 824–832. (in Chinese with English abstract) [刘雨, 郑粉莉, 安韶山, 和文祥, 郭曼, 吕春华 (2010). 燕沟流域土壤微生物学性质对植被恢复过程的响应. 植物营养与肥料学报, 16, 824–832.]
- Liu YM, Li XR, Xing ZS, Zhao X, Pan YX (2013). Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert. *Applied Soil Ecology*, 65, 52–59.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5, 22. doi: 10.3389/fmicb.2014.00022.
- Odum EP (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262–270.
- Redfield AC (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 64, 205–221.
- Shi XM, Qi JH, Song L, Liu WY, Huang JB, Li S, Lu HZ, Chen X (2015). C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 962–970. (in Chinese with English abstract) [石贤萌, 纪金华, 宋亮, 刘文耀, 黄俊彪, 李苏, 卢华正, 陈曦 (2015). 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗C、N、P化学计量特征及其对N沉降增加的响应. 植物生态学报, 39, 962–970.]
- Singh KP, Mandal TN, Tripathi SK (2001). Patterns of restoration of soil physicochemical properties and microbial biomass in different landslide sites in the sal forest ecosystem of Nepal Himalaya. *Ecological Engineering*, 17, 385–401.
- Spohn M, Novak TJ, Incze J, Giani L (2016). Dynamics of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in calcareous soils after land-use abandonment—A chronosequence study. *Plant & Soil*, 401, 185–196.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Tian HQ, Chen GS, Zhang C, Melillo JM, Hall CAS (2010). Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82, 205–220.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms implications and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Weedon JT, Cornwell WK, Cornelissen JHC, Zanne AE, Wirth C, Coomes DA (2009). Global meta-analysis of wood

doi: 10.17521/cjpe.2016.0218

- decomposition rates: A role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, 12, 45–56.
- Xiao L, Liu GB, Xue S, Zhang C (2013). Soil microbial community composition during natural recovery in the Loess Plateau, China. *Journal of Integrative Agriculture*, 12, 1872–1883.
- Xu XF, Schimel JP, Thornton PE, Song X, Yuan FM, Goswami S (2014). Substrate and environmental controls on microbial assimilation of soil organic carbon: A framework for Earth system models. *Ecology Letters*, 17, 547–555.
- Xu XF, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology & Biogeography*, 22, 737–749.
- Xue S, Liu GB, Dai QH, Li XL, Wu RJ (2008). Dynamic changes of soil microbial biomass in the restoration process of shrub plantations in Loess Hilly area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 517–523. (in Chinese with English abstract) [薛蕊, 刘国彬, 戴全厚, 李小利, 吴瑞俊 (2008). 黄土丘陵区人工灌木林恢复过程中的土壤微生物量演变. *应用生态学报*, 19, 517–523.]
- Xue S, Liu GB, Dai QH, Wei W, Hou XL (2007). Evolution of soil microbial biomass in the restoration process of artificial *Robinia pseudoacacia* under erosion environment. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 909–917. (in Chinese with English abstract) [薛蕊, 刘国彬, 戴全厚, 卫伟, 侯喜禄 (2007). 侵蚀环境生态恢复过程中人工刺槐林(*Robinia pseudoacacia*)土壤微生物量演变特征. *生态学报*, 27, 909–917.]
- Xue S, Liu GB, Dai QH, Zhang C, Yu N (2009). Dynamics of soil microbial biomass on the abandoned cropland in Loess Hilly area. *Scientia Agricultura Sinica*, 42, 943–950. (in Chinese with English abstract) [薛蕊, 刘国彬, 戴全厚, 张超, 余娜 (2009). 黄土丘陵区退耕撂荒地土壤微生物量演变过程. *中国农业科学*, 42, 943–950.]
- Yang N, Zou DS, Yang MY, Lin ZG, Song GT, Chen ZY, Zhao LF (2014). Changes of soil properties in re-vegetation stages on sloping-land with purple soils in Hengyang of Hunan Province, South-central China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2693–2701. (in Chinese with English abstract) [杨宁, 邹冬生, 杨满元, 林仲桂, 宋光桃, 陈志阳, 赵林峰 (2014). 衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复阶段土壤特性的演变. *生态学报*, 34, 2693–2701.]
- Yang YH, Luo YQ (2011). Carbon : nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. *Global Ecology & Biogeography*, 20, 354–361.
- Yang YH, Luo YQ, Finzi AC (2011). Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: A global synthesis. *New Phytologist*, 190, 977–989.
- Yuan ZY, Chen HY, Reich PB (2011). Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2, 344.
- Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger KM, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W (2015). The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 85, 133–155.
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 29, 1007–1019.]
- Zeng DP, Jiang LL, Zeng CS, Wang WQ, Wang C (2013). Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5484–5492. (in Chinese with English abstract) [曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯 (2013). 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 33, 5484–5492.]
- Zhou ZH, Wang CK (2015). Reviews and syntheses: Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. *Biogeosciences*, 12, 6751–6760.
- Zhou ZH, Wang CK (2016). Responses and regulation mechanisms of microbial decomposers to substrate carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 620–630. (in Chinese with English abstract) [周正虎, 王传宽 (2016). 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应和调节机制. *植物生态学报*, 40, 620–630.]
- Zhou ZH, Wang CK (2017). Soil-microbe-mineralization carbon and nitrogen stoichiometry under different land-uses in the Maoershan region. *Acta Ecologica Sinica*, 37, in press. doi: 10.5846/stxb201512242569. (in Chinese with English abstract) [周正虎, 王传宽 (2017). 帽儿山地区不同土地利用方式下土壤-微生物-矿化碳氮化学计量特征. *生态学报*, 37, 待发表. doi: 10.5846/stxb201512242569.]
- Zhou ZH, Wang CK, Zhang QZ (2015). The effect of land use change on soil carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometry in temperate sapling stands in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6694–6702. (in Chinese with English abstract) [周正虎, 王传宽, 张全智 (2015). 土地利用变化对东北温带幼龄林土壤碳氮磷含量及其化学计量特征的影响. *生态学报*, 35, 6694–6702.]
- Zhu HH, He XY, Wang KL, Su YR, Wu JS (2012). Interactions of vegetation succession, soil bio-chemical properties and microbial communities in a Karst ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 51, 1–7.

责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 王 薇



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览