滇南喀斯特地区不同季节土壤和灌木叶片化学计量特征及对水分添加的响应

敬洪霞¹ 孙宁晓² Muhammad UMAIR² 刘春江² 杜红梅^{1*}

¹上海交通大学设计学院, 上海 200240; ²上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240

摘要 干旱是影响南方喀斯特地区植物生长的重要限制因子, 气候变化会影响该地区的降水量和分布格局。研究该地区土壤和植物化学计量特征及其水分响应格局, 具有重要意义。自2017年4月开始, 在云南建水喀斯特植物群落进行加水试验, 2018年4月(旱季)和8月(雨季)分别采集土壤和优势灌木鞍叶羊蹄甲(*Bauhinia brachycarpa*)和假虎刺(*Carissa spinarum*)叶片样品, 测定碳、氢、氮、磷、硫、钾、钙、镁、铝、钠、铁、锰、锌、铜14种元素含量。结果表明, 水分添加影响了表层土壤中碳、氮、钠的含量, 相比于旱季, 雨季土壤中钠和硫含量明显减少, 其余土壤元素在水分添加和季节变化下并未表现出明显差异。土壤水分含量的增加使得鞍叶羊蹄甲和假虎刺叶片中钾含量下降, 钙含量上升。在水分条件变化下, 两种植物叶元素含量的稳定性与植物中元素的含量有关, 含量越接近极大值(基本元素碳、氢、氮等)或极小值(微量元素铜、锌等)的元素其变异系数越小(越稳定), 两种植物中含量接近于 $1\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 的元素磷、硫、镁的变异系数最高。在土壤水分条件变化下, 假虎刺中碳、氮、磷等大量元素含量的稳定性显著高于鞍叶羊蹄甲。降水变化和水分添加导致的土壤水分变化, 对滇南喀斯特地区土壤和植物中不同元素含量的影响不同, 这些结果将为该地区的土壤、植被修复和管理提供科学参考。

关键词 喀斯特地貌; 水分添加; 化学计量学; 叶片; 灌木; 土壤

敬洪霞, 孙宁晓, Umair M, 刘春江, 杜红梅 (2020). 滇南喀斯特地区不同季节土壤和灌木叶片化学计量特征及对水分添加的响应. 植物生态学报, 44, 56–69. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0230

Stoichiometric characteristics of soils and dominant shrub leaves and their responses to water addition in different seasons in degraded karst areas in Southern Yunnan of China

JING Hong-Xia¹, SUN Ning-Xiao², Muhammad UMAIR², LIU Chun-Jiang², and DU Hong-Mei^{1*}

¹School of Design, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China; and ²School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China

Abstract

Aims Drought is a limiting factor for plant growth in southern karst areas. Climate change may affect the amount and distribution pattern of precipitation in these areas. It is important to understand the stoichiometric characteristics of soil and plants and how they respond to increasing precipitation in karst areas.

Methods In Jianshui karst areas in southern Yunnan, a water addition experiment was conducted since April 2017 and the concentrations of carbon (C), hydrogen (H), nitrogen (N), phosphorus (P), sulfur (S), potassium (K), calcium (Ca), magnesium (Mg), aluminum (Al), sodium (Na), iron (Fe), manganese (Mn), zinc (Zn), copper (Cu) in the soils and leaves of two dominant shrubs (*Bauhinia brachycarpa* and *Carissa spinarum*) were measured in the dry season (April) and rainy season (August) in 2018.

Important findings Water addition affected the content of C, N and Na in the soil. Compared with the dry season, the concentrations of Na and S in the soil significantly decreased in the rainy season. The remaining soil elements did not show any significant differences between treatments and seasons. With the increase of soil moisture content, the concentrations of K decreased while Ca in both plant species increased. These results also indicated that soil moisture changes could significantly affect plant ecological traits. With soil moisture changes, the stabilities of leaf elements were related to their contents. The closer the leaf element contents are to the corresponding maximum or minimum values, the smaller are the coefficients of variation. And the variation coefficients of P, S and Mg with the concentrations close to $1\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ were the highest. Under the changes of soil moisture conditions,

收稿日期Received: 2019-09-02 接受日期Accepted: 2020-01-08

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0502501)。Supported by the National Key R&D Programme of China (2016YFC0502501).

* 通信作者Corresponding author (hmd@sjtu.edu.cn)

the stability of C, N, P and other major elements in *C. spinarum* was significantly higher than that *B. brachycarpa*. Changes in soil water content, which was caused by both rainfall changes and water addition, had different effects on different the contents of different elements in both soil and plants. These results may shed light on the restoration of soil and plants in karst regions.

Key words karst landform; water addition; stoichiometry; leaf; shrub; soil

Jing HX, Sun NX, Umair M, Liu CJ, Du HM (2020). Stoichiometric characteristics of soils and dominant shrub leaves and their responses to water addition in different seasons in degraded karst areas in Southern Yunnan of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 56–69. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0230

喀斯特地貌又称岩溶地貌,是指地下水和地表水对可溶性岩石(主要为碳酸盐岩)产生溶蚀和改造等作用后形成的地表形态和地下形态的二元结构(Yu, 2003)。世界上喀斯特区域总面积约为2 200万 km²,约是全球陆地总面积的12%,我国喀斯特区域总面积约为344万 km²,约占世界喀斯特总面积的15.6%,约占我国国土总面积的36%,我国西南喀斯特地区(包括贵州、云南、广西的喀斯特区域)是东亚喀斯特片区(全球三大喀斯特集中分布区之一)的中心(王钧和蒙古军, 2007; Yue *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2014)。石灰土是广泛分布于喀斯特山区的一种非典型地带性土壤,碳酸盐岩基岩以钙(Ca)、镁(Mg)为主,风化成土过程中有机质累积,氮(N)、磷(P)、钾(K)含量丰富,但成土速度慢,多为浅层薄土(郑永春和王世杰, 2002)。我国西南大部分喀斯特地区位于季风气候区,冬春季干旱少雨,夏季常有强降雨,由于石灰土层较薄无矿质层,表层浅土直接与基岩相接,使得土壤储水能力低,水分蒸发快,且岩溶地区地下暗河分布广泛,致使大部分降水直接渗入地下暗河流走,形成了有别于其他地区的喀斯特地貌特有的干旱现象(李阳兵等, 2003; 黄金, 2009; 程燕芳等, 2015)。同时,夏季强降雨和水分的严重下渗也导致表层土壤中活动性强的元素离子淋失严重,进一步限制了该地区植物的生长(朱立军和李景阳, 2004)。

逆境对植物生长的影响,部分原因是在逆境环境下植物对元素的吸收利用受到影响,导致植物体内原有的离子平衡遭到破坏,进而影响植物的正常生长(白艳波等, 2013)。逆境胁迫下元素含量的研究正在受到广泛关注。研究发现水分变化对植物叶片碳(C)、N、P含量有显著的影响:在科尔沁沙地干旱胁迫下,榆树(*Ulmus pumila*)幼苗中的C、N含量及C:P、N:P增加, P含量和C:N下降(王凯等, 2018);土壤水分增加使得黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)叶片中N、P含量减少, C:P、C:N增加(李善家等, 2019)。

在荒漠草原中,控雨对土壤C:N:P无显著影响,雨量减少使得牛枝子(*Lespedeza potaninii*)叶片N、P含量增加、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)叶片P含量增加,而雨量增加使猪毛蒿叶片N含量降低, C:N增加(黄菊莹等, 2018)。

除了C、N、P外,其他多种营养元素在植物生长中也发挥着极为重要的作用(Townsend *et al.*, 2011): K和Ca两种元素作为植物生长所必需的元素,在植物水分调节中占据着极为重要的作用,其含量与抗逆性有着紧密的联系(Maathuis, 2009)。在水分胁迫下, *Erica multiflora*叶片和茎的P和K含量均发生显著变化(Sardans *et al.*, 2008);在土壤水分胁迫下,银杏(*Ginkgo biloba*)幼苗叶片Ca、K、Mg、锰(Mn)、铜(Cu)等元素含量发生了显著的变化(汪贵斌等, 2005)。水稻(*Oryza sativa*)的不同种植模式也会导致籽粒中的元素含量发生显著的变化, K、钠(Na)、Ca、镉(Cd)、镍(Ni)等元素含量的变化尤为显著(沙之敏等, 2016)。

采用元素化学计量方法研究喀斯特地区植物和土壤元素含量特点也取得了较大进展。杨慧等(2018)发现,在云南喀斯特不同石漠化程度表层土壤中K、Ca、Mg等元素流失严重。该地区植物生长主要受N、P限制, Liu等(2014)的研究发现多种喀斯特典型植物生长受P含量限制,而皮发剑等(2017)和王璐等(2018)发现喀斯特地区部分植物N:P小于14,生长主要受N限制。但现有的研究多为探讨该地区植物和土壤元素的含量特点(静态),关于元素含量对水分动态响应方面的研究较少。

近年来全球范围内极端气候频发(Jiménez *et al.*, 2011),而未来的气候预测中也包含更大的降水变异性 and 温度变异性,因而研究生态系统对未来气候变化加剧的敏感性,对未来生态系统的演替发展等具有极为重要的作用(Li & Geng, 2013; Pei *et al.*, 2019)。此外气候变异性发生的时间不同,对生态系统的影响也存在差异:在温带草地生态系统中,干

旱和强降水仅使4月草产量降低,对7、8月草产量没有明显影响(Craigne *et al.*, 2012)。随着气候变化,我国南方地区未来降水量呈现增加趋势(Piao *et al.*, 2010)。区域性降水量增加,会影响到这些处于干旱条件下的喀斯特生态系统过程和功能。另外,近年来喀斯特地区石漠化治理、植被修复工程正在大规模进行,也需要了解土壤和植物对水分变化的响应。在本次研究中,选择云南省建水县典型的退化喀斯特植物群落,进行人工加水实验,研究在不同季节下,土壤和植物元素含量和化学计量性状对水分变化的响应特点和机制,其主要目的是为该地区喀斯特地区植被修复和治理提供依据和参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域位于云南省红河哈尼族彝族自治州建水县,地理位置是23.98° N, 103.55° E。该地区处于低纬度带,属于南亚热带高原型季风气候,其显著特点是四季温差小,干湿季分明。中国气象数据网站1981–2010年的数据显示,该地区累计月平均气温在13.8–25.1 °C之间,平均月降水量在16.1–155.1 mm之间,其中5–8月的降水量均大于100 mm,约占全年总降水量的60%。

建水县有1 848.62 km²的面积在泸江流域内,其中岩溶石山和石漠化的面积分别为856.13和376.67 km²,是泸江流域中石漠化绝对面积和占比面积最大的区域(路遥, 2007)。21世纪初,建水地区开始进行石漠化治理并取得了显著的成效,除了在演替过程中自然恢复的草本植物如黄茅(*Heteropogon contortus*)外,人工修复的木本植物如假虎刺(*Carissa spinarum*)、车桑子(*Dodonaea viscosa*)、鞍叶羊蹄甲(*Bauhinia brachycarpa*)等也在该地区生长较好(李坤等, 2017)。

1.2 实验设计与样品采集

加水实验样地于2017年4月初建立,样地设置采用随机区组方式。在本次实验中,设置4个水分处理水平(1个对照和3个水平水分添加处理),每个处理设置5个重复。每个处理样方为3 m × 3 m,样方之间间隔3 m。在每个样方的四角用PVC管标记,并用塑料绳围住。4个水分处理标记为CK、T1、T2、T3,其中CK作为对照(为该地的自然降水量),T1、T2、T3是在该地自然降水的基础上,每月分别添加

1971–2000年间的平均月降水量(数据来源于该地的气候观测站)的20%、40%、60%。水分添加于每月的10、20、30日上午进行,在具有标记的样方内人工均匀浇灌。

同时每块样地中均设置有检测土壤表层体积含水量(VWC)和温度的监控系统(HOBO Micro Station, S-TMB*M006, S-SMD-M005, Onset, USA),系统设定为每隔15 min监测一次。水分处理在一个区组内仅出现一次且顺序随机,共计20块3 m × 3 m的样地。每块样地中均包含鞍叶羊蹄甲、假虎刺这2种植物。

于2017年4月初开始进行水分添加处理,植物叶片和土壤样品分别于2018年4月底和8月底采集。在样方内,选取3–5株生长正常的鞍叶羊蹄甲和假虎刺,在每个植株中部选取5个小枝条,在小枝条中部选取叶片(避免不同季节生长的叶片)。叶片采集后立即装入盛有干冰的冰盒,运回实验室。同时,在每个样中,采用“五点取样法”收集0–10 cm处土壤样品,并去除凋落物,混匀土壤,装入密封袋中带回实验室。

1.3 样品处理与测定

土壤(初步风干后)和植物叶片样品(杀青后)放入80 °C烘箱中彻底烘干水分(刘雷等, 2008; 黄亮辉, 2018),研磨粉碎并过60目的网筛,样品粉末密封保存,进行下一步的元素含量分析。采用元素分析仪(Vario ELIII, Elementar, Frankfurt am Main, Germany)测定土壤和植物叶片样品中的C、氢(H)、N含量,分析时所用的样品质量为2.5–3.0 mg。采用电感耦合等离子体发射光谱仪(Iris Advantage 1000, Thermo Jarrell Ash, Franklin, USA)测定土壤和植物叶片中P、硫(S)、K、Ca、Mg、Na、铝(Al)、铁(Fe)、Mn、锌(Zn)、Cu等11种元素的含量。样品前处理采用微波消解:土壤样品中加入氢氟酸、硝酸和双氧水消解;植物叶片样品加入硝酸和盐酸消解。待样品消解完全后,定容上机测定。土壤pH值采用国标土壤pH的测定方法(NY/T 1377-2007),以1 mol·L⁻¹的KCl溶液作为浸提剂。

1.4 数据处理

首先采用Excel 2016进行数据的初步整理汇总,使用SPSS 21.0进行相关的数据统计分析:土壤体积含水量为取样前的15天的均值;采用双因素方差分析比较土壤和植物叶片中的各元素在不同水分处理

和不同季节间的差异;不同元素的相关性采用Pearson相关分析;元素含量经对数转换后与元素含量变异系数进行函数拟合分析。为了分析水分处理对植物叶片元素含量和计量特征的影响,将植物不同元素含量和比值与土壤体积含水量(SVWC)进行线性回归拟合,比较线性回归的标准化系数,选取其中 $p < 0.01$, $R^2 > 0.5$ 的回归拟合做图。在本次研究中,采用SigmaPlot 14.0进行指数拟合及绘图。

2 结果

2.1 水分添加对土壤pH和温度的影响

该地区土壤pH保持在6.13–6.38之间,偏弱酸性;土壤表层温度在18–22 °C之间。不同水分处理之间土壤pH无明显变化(表1)。4月(旱季)表层土壤体积含水量显著低于8月(雨季),对照组土壤体积含水量显著低于加水处理组(表1)。

2.2 水分添加对土壤元素化学计量性状的影响

双因素分析表明,不同水分处理土壤C、N含量差异显著(表1)。在旱季和雨季,随着水分添加量增加,土壤C、N含量显著增加;同时,季节变化和水分添加对土壤C含量具有交互效应(表1)。与旱季相

比,在同样水分处理条件下,雨季土壤S含量显著降低。

对于金属元素,在旱季和雨季,水分添加显著降低了土壤Na含量,而对Fe、Al、K、Ca、Mn、Mg、Zn和Cu含量无显著影响(表1)。与旱季相比,在相同水分处理条件下,雨季土壤Na含量降低。此外,季节和水分添加对土壤Na和Ca含量变化具有交互效应(表1)。

2.3 土壤金属元素含量变异性特点

在本次调查中,土壤金属元素含量由小到大依次为Cu < Zn < Mg < Mn < Na < Ca < K < Al < Fe,其中Na、K、Ca、Mg和Zn含量变异系数(CV)大于0.15。土壤Cu平均含量最低,变异系数最小,在季节之间和水分处理之间均表现出极高的稳定性(图1)。

2.4 水分添加对叶片化学计量性状的影响

在旱季,随水分添加,鞍叶羊蹄甲叶片N、P含量先增后降,而假虎刺仅叶片C含量显著降低;在雨季,随水分添加,鞍叶羊蹄甲叶片N、P、S含量显著下降;而假虎刺仅雨季时叶片Fe含量显著增加。在旱季和雨季,鞍叶羊蹄甲T3处理叶片Na含量均显著低于其余水分处理组。与旱季相比,雨季鞍叶

表1 滇南喀斯特地区不同水分处理组旱季(4月)和雨季(8月)的土壤相关指标(平均值±标准误差)

Table 1 Soil variables under different water treatments and in different months in degraded karst areas in Southern Yunnan of China (mean ± SE)

指标 Index	4月 April				8月 August				Pr		
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3	f1	f2	f1 × f2
pH	6.25 ± 0.07	6.38 ± 0.13	6.26 ± 0.07	6.32 ± 0.12	6.13 ± 0.12	6.27 ± 0.11	6.23 ± 0.06	6.31 ± 0.06			
VWC (%)	3.11 ± 0.39	5.79 ± 0.40	8.09 ± 0.21	6.59 ± 0.72	10.33 ± 0.19	19.72 ± 0.25	26.81 ± 0.32	26.19 ± 0.32			
Temperature(°C)	18.96 ± 0.17	18.64 ± 0.16	19.49 ± 0.19	18.82 ± 0.15	21.91 ± 0.07	21.89 ± 0.07	22.11 ± 0.08	22.15 ± 0.07			
C (mg·g ⁻¹)	86.76 ± 6.03	98.75 ± 2.47	114.86 ± 6.47	98.85 ± 5.24	99.04 ± 4.31	89.68 ± 2.88	101.40 ± 4.73	113.68 ± 8.00	0.01	0.76	0.02
H (mg·g ⁻¹)	24.32 ± 0.32	24.28 ± 0.88	24.52 ± 0.66	23.94 ± 1.30	25.56 ± 0.46	23.60 ± 0.51	24.98 ± 0.44	25.90 ± 0.86	0.50	0.17	0.34
N (mg·g ⁻¹)	7.52 ± 0.18	7.38 ± 0.16	8.60 ± 0.37	9.60 ± 0.41	7.66 ± 0.36	7.15 ± 0.10	7.96 ± 0.35	8.98 ± 0.31	0.00	0.12	0.52
S (mg·g ⁻¹)	2.62 ± 0.15	2.51 ± 0.14	2.55 ± 0.15	2.37 ± 0.09	2.17 ± 0.08	2.09 ± 0.06	2.20 ± 0.07	2.01 ± 0.19	0.35	0.00	0.98
P (mg·g ⁻¹)	0.89 ± 0.06	0.94 ± 0.03	0.97 ± 0.02	1.02 ± 0.06	0.91 ± 0.06	0.91 ± 0.04	0.97 ± 0.02	0.92 ± 0.07	0.33	0.48	0.65
Fe (mg·g ⁻¹)	58.82 ± 3.31	58.59 ± 1.67	61.63 ± 2.85	58.97 ± 3.49	55.56 ± 3.40	62.35 ± 3.00	61.25 ± 2.44	56.77 ± 0.85	0.27	0.60	0.81
Al (mg·g ⁻¹)	54.76 ± 2.62	54.05 ± 1.85	53.40 ± 3.25	54.25 ± 2.23	55.78 ± 0.88	53.54 ± 2.50	53.36 ± 2.18	51.18 ± 1.95	0.70	0.58	0.82
K (mg·g ⁻¹)	6.07 ± 0.15	6.87 ± 0.38	6.42 ± 0.36	7.03 ± 0.69	7.15 ± 0.50	6.60 ± 0.34	6.38 ± 0.40	5.99 ± 0.70	0.91	0.84	0.18
Ca (mg·g ⁻¹)	5.84 ± 0.62	7.83 ± 0.43	6.87 ± 0.66	6.02 ± 0.67	6.01 ± 0.68	5.28 ± 0.46	6.28 ± 0.20	7.36 ± 0.90	0.59	0.35	0.02
Na (mg·g ⁻¹)	2.62 ± 0.05	2.18 ± 0.08	2.19 ± 0.05	2.02 ± 0.09	1.95 ± 0.07	1.89 ± 0.08	1.90 ± 0.03	1.59 ± 0.08	0.00	0.00	0.03
Mn (mg·g ⁻¹)	1.52 ± 0.09	1.63 ± 0.01	1.64 ± 0.07	1.68 ± 0.10	1.55 ± 0.12	1.52 ± 0.12	1.61 ± 0.04	1.56 ± 0.10	0.71	0.37	0.78
Mg (mg·g ⁻¹)	1.01 ± 0.04	1.56 ± 0.13	1.24 ± 0.08	1.36 ± 0.14	1.24 ± 0.12	1.21 ± 0.08	1.30 ± 0.14	1.39 ± 0.21	0.16	0.92	0.16
Zn (mg·g ⁻¹)	0.35 ± 0.03	0.39 ± 0.04	0.43 ± 0.03	0.46 ± 0.03	0.42 ± 0.04	0.42 ± 0.02	0.44 ± 0.03	0.43 ± 0.05	0.34	0.36	0.63
Cu (mg·g ⁻¹)	0.108 ± 0.002	0.111 ± 0.004	0.105 ± 0.004	0.105 ± 0.002	0.107 ± 0.003	0.107 ± 0.003	0.106 ± 0.004	0.095 ± 0.004	0.09	0.20	0.50

Pr为双因素方差分析的结果; f1表示水分处理因素的p值; f2为时期因素的p值; f1 × f2为两因素交互的p值; VWC, 体积含水量。

Pr, the result of two-way analysis of variance; f1, the p-value for different water treatment; f2, the p-value for different periods; f1 × f2, the p-value of the interaction of two factors; VWC, volumetric water content.

图1 滇南喀斯特地区土壤元素含量变异系数与 $\log_2FC$ 的关系。FC = “样地内土壤元素含量均值”/“全国土壤元素含量均值”，若 $\log_2FC > 0$ ，表示样地内土壤该元素含量大于全国土壤平均值。

Fig. 1 Relationship between coefficients of variation and $\log_2FC$ of soil element concentrations in degraded karst areas in Southern Yunnan of China. FC = “mean value of soil elemental concentration in the plot”/“mean value of national soil elemental concentration”, if $\log_2FC > 0$, it means that the elemental concentration in the plot is higher than the national average.

羊蹄甲叶片K、C、H、N、P含量均显著下降，Ca、Al含量显著增加；假虎刺叶片仅K、Fe含量显著下降，Ca、C、Mn、Zn含量显著增加。此外，水分添加和季节变化对鞍叶羊蹄甲N、P、K含量具有交互效应，但仅对假虎刺叶片Fe含量有交互效应(表3，表4)。

有4对元素含量在鞍叶羊蹄甲和假虎刺中均显著相关，其中有3对元素(N和P；C和H；Ca和Mn)含量显著正相关，1对元素(K和Ca)含量显著负相关；此外，鞍叶羊蹄甲叶片中2对元素(C和K；Fe和Ca)含量显著正相关，假虎刺叶片中2对元素(C和K；Fe和Ca)含量显著负相关(表2)。

基于相关性分析的结果，进一步比较相关性较强的两种元素含量比值的变化情况。在旱季，随水分添加，鞍叶羊蹄甲叶片C:P和C:N先降后增；在雨季，随着水分添加，鞍叶羊蹄甲叶片C:P、C:N和N:P显著增加；无论在旱季还是雨季，水分添加对假虎刺叶片元素含量的比值没有显著影响(表3，表4)。与旱季相比，雨季鞍叶羊蹄甲叶片C:P、C:K、C:N、

C:H、N:K均显著增加，K:P、K:Ca、Fe:Ca、Mn:Ca均显著下降，而N:P无显著变化；假虎刺叶片C:K、N:P、N:K显著增加，K:P、K:Ca、Fe:Ca显著下降。此外，季节和水分添加对鞍叶羊蹄甲叶片C:P、C:K、C:N、N:P具有交互效应(表3，表4)。

2.5 叶片元素含量的变异性

对含量大于 $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 的元素，变异系数随着元素含量的增加而降低，C含量最高，其变异系数(约2%)也最低。对于含量小于 $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 的元素，变异系数随着元素含量的增加而增加。分析两种植物的叶元素随水分变化的变异系数，发现变异系数较大的3种元素P、S、Mg，其含量均在 $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 左右(图2)。

2.6 土壤水分含量与植物叶片元素含量的相关性

根据线性回归的标准化系数，两种植物叶片Ca含量和C:K与土壤水分含量呈正相关关系，K含量、Fe:Ca和K:Ca与土壤水分含量呈负相关关系(图3)。此外，鞍叶羊蹄甲叶片N、P含量与土壤水分含量呈负相关关系，C:N、C:P呈显著正相关关系($p < 0.001$)(图4)；假虎刺叶片Mn、Zn和Cu含量与土壤水分含量呈显著正相关关系($p < 0.05$)。

3 讨论

3.1 滇南喀斯特退化区土壤元素含量及变异特点

在本研究区域内，土壤全C、全N、全P含量以及C:N、C:P、N:P均高于全国平均值(Tian *et al.*, 2010)；土壤Fe、Mn、Zn、Cu含量是全国土壤平均值(魏复盛等, 1991)的2倍以上；土壤K、Ca、Mg和Na含量均低于全国土壤平均值的1/2 (图1)。实验中风干后的土壤进一步烘干以除去可能剩余的水分，在烘干过程中可能会导致C、H、N元素含量减少，但各金属元素总量无明显变化，对比较结果无影响。

研究表明，在本次测定的元素中，K、Ca、Mg、Na 4种元素含量的变异系数均大于0.15，表明这些元素在季节和土壤水分变化过程中含量波动较大。在喀斯特地区母岩风化成土过程中，碳酸盐岩

表2 滇南喀斯特地区两种植物叶片中元素间的相关系数

Table 2 Correlation indices between element concentrations in leaves of the two plant species in degraded karst areas in Southern Yunnan of China

物种 Species	Pearson相关系数 Pearson correlation coefficient									
	N-P	C-H	K-Ca	Mn-Ca	C-K	P-K	Ca-Fe	C-P	N-K	C-N
鞍叶羊蹄甲 <i>Bauhinia brachycarpa</i>	0.646**	0.638**	-0.747**	0.508**	0.477**	0.689**	0.369*	0.417**	0.667**	0.368*
假虎刺 <i>Carissa spinarum</i>	0.408**	0.467**	-0.463**	0.627**	-0.355*	0.374*	-0.640**	-0.074	-0.179	0.024

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

表3 不同水分处理条件下羊蹄甲旱季(4月)和雨季(8月)叶片元素含量和化学计量比(平均值±标准误差)
Table 3 Leaf elemental concentrations and stoichiometric ratios in *Bauhinia brachycarpa* under different water treatments and in different months (mean ± SE)

指标 Index	4月 April				8月 August				Pr	
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3	f1	f2
大量元素 Major element (mg·g ⁻¹)										
C	482.54 ± 1.95	480.70 ± 2.53	487.90 ± 3.35	481.02 ± 1.61	475.42 ± 2.03	480.86 ± 3.60	475.04 ± 3.31	473.48 ± 3.16	0.44	0.00
H	60.08 ± 0.70	60.92 ± 0.56	62.10 ± 0.53	60.96 ± 0.56	59.20 ± 0.81	59.50 ± 0.62	59.18 ± 0.52	58.84 ± 0.53	0.41	0.00
N	16.52 ± 0.39	18.48 ± 0.43	17.14 ± 0.31	16.24 ± 0.41	15.54 ± 0.69	15.62 ± 1.01	11.56 ± 0.41	14.32 ± 0.45	0.00	0.00
Ca	21.82 ± 1.08	20.00 ± 1.23	19.50 ± 1.45	19.10 ± 1.04	31.88 ± 1.47	25.66 ± 2.24	30.06 ± 1.94	28.30 ± 1.87	0.09	0.00
K	7.96 ± 0.48	8.53 ± 0.56	8.97 ± 0.78	9.21 ± 0.19	6.32 ± 0.51	6.54 ± 0.63	4.62 ± 0.34	5.17 ± 0.67	0.62	0.00
Mg	1.64 ± 0.13	1.76 ± 0.14	1.70 ± 0.09	1.69 ± 0.10	1.81 ± 0.15	1.52 ± 0.06	1.81 ± 0.11	1.71 ± 0.11	0.81	0.88
S	1.38 ± 0.08	1.52 ± 0.08	1.42 ± 0.13	1.41 ± 0.05	1.56 ± 0.07	1.41 ± 0.05	1.25 ± 0.06	1.25 ± 0.07	0.12	0.25
P	0.92 ± 0.04	1.06 ± 0.04	0.95 ± 0.02	0.98 ± 0.02	0.91 ± 0.04	0.91 ± 0.03	0.80 ± 0.03	0.70 ± 0.03	0.00	0.00
非必需元素 Not essential elements (mg·kg ⁻¹)										
Al	27.84 ± 2.41	23.36 ± 3.25	26.04 ± 3.70	22.44 ± 1.72	28.82 ± 2.61	33.38 ± 3.58	37.76 ± 2.91	40.26 ± 2.33	0.47	0.00
Na	51.94 ± 5.08	60.32 ± 7.60	54.86 ± 6.23	47.72 ± 3.49	52.48 ± 4.60	66.06 ± 4.50	63.80 ± 3.40	45.80 ± 6.09	0.02	0.38
微量元素 Micro element (mg·kg ⁻¹)										
Fe	44.60 ± 3.23	46.60 ± 3.86	44.00 ± 3.30	40.40 ± 2.04	53.80 ± 7.21	44.20 ± 3.07	47.20 ± 1.88	49.00 ± 3.46	0.66	0.10
Mn	36.92 ± 1.21	39.08 ± 2.24	39.36 ± 2.58	37.14 ± 3.04	47.42 ± 3.72	38.88 ± 4.43	40.04 ± 2.14	35.90 ± 0.32	0.25	0.22
Zn	14.14 ± 0.98	15.40 ± 1.50	13.50 ± 0.76	13.64 ± 0.77	16.28 ± 1.01	14.76 ± 1.11	15.54 ± 1.03	14.38 ± 0.91	0.64	0.15
Cu	4.34 ± 0.19	5.42 ± 0.48	4.88 ± 0.45	5.30 ± 0.13	5.32 ± 0.38	5.04 ± 0.46	4.28 ± 0.33	4.44 ± 0.28	0.36	0.40
化学计量比 Stoichiometric ratios										
C:P	529.04 ± 21.59	454.40 ± 17.83	514.95 ± 8.43	492.71 ± 10.70	523.75 ± 19.32	528.81 ± 16.63	594.38 ± 16.65	681.66 ± 24.63	0.00	0.00
C:K	61.59 ± 3.86	57.42 ± 4.00	55.98 ± 4.55	52.30 ± 0.96	77.21 ± 6.02	76.39 ± 7.42	105.73 ± 9.51	98.45 ± 13.52	0.23	0.00
C:N	29.28 ± 0.75	26.08 ± 0.64	28.50 ± 0.48	29.68 ± 0.64	30.80 ± 1.15	31.25 ± 1.91	41.36 ± 1.66	33.16 ± 1.03	0.00	0.00
N:P	18.14 ± 0.99	17.49 ± 0.91	18.07 ± 0.21	16.66 ± 0.74	17.04 ± 0.46	17.11 ± 0.87	14.47 ± 0.77	20.57 ± 0.63	0.03	0.58
C:H	8.03 ± 0.07	7.89 ± 0.10	7.86 ± 0.05	7.89 ± 0.06	8.04 ± 0.09	8.08 ± 0.07	8.03 ± 0.06	8.05 ± 0.08	0.64	0.02
K:P	8.71 ± 0.63	7.98 ± 0.25	9.44 ± 0.74	9.44 ± 0.35	6.92 ± 0.51	7.15 ± 0.65	5.80 ± 0.54	7.39 ± 0.93	0.49	0.00
N:K	2.11 ± 0.13	2.21 ± 0.19	1.96 ± 0.15	1.76 ± 0.03	2.52 ± 0.20	2.48 ± 0.28	2.55 ± 0.18	2.95 ± 0.36	0.96	0.00
K:Ca	0.37 ± 0.04	0.44 ± 0.05	0.48 ± 0.07	0.49 ± 0.03	0.20 ± 0.02	0.27 ± 0.04	0.15 ± 0.01	0.19 ± 0.03	0.34	0.00
Fe:Ca	0.002 1 ± 0.000 2	0.002 4 ± 0.000 2	0.002 3 ± 0.000 2	0.0021 ± 0.0002	0.001 7 ± 0.000 1	0.001 8 ± 0.000 2	0.001 6 ± 0.000 1	0.001 8 ± 0.000 2	0.73	0.00
Mn:Ca	0.001 7 ± 0.000 1	0.002 0 ± 0.000 1	0.002 0 ± 0.000 1	0.0019 ± 0.0001	0.001 5 ± 0.000 1	0.001 5 ± 0.000 2	0.001 3 ± 0.000 1	0.001 3 ± 0.000 1	0.42	0.00

Pr为双因素方差分析的结果; f1表示水分处理因素的p值; f2为时期因素的p值; f1 × f2为两因素交互的p值。
Pr, the results of two-way analysis of variance; f1, the p values for the effects of water treatment; f2, the p values for the effects of seasons; f1 × f2, the p values of the interaction of the two factors.

表4 不同水分处理假虎刺叶片旱季(4月)和雨季(8月)元素含量和化学计量比(平均值±标准误差)

指标 Index	4月 April				8月 August				Pr	
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3	f1	f2
大量元素 Major element (mg·g ⁻¹)										
C	529.46 ± 3.11	529.58 ± 1.41	522.06 ± 1.68	522.92 ± 0.86	530.90 ± 1.86	536.02 ± 1.34	527.78 ± 2.95	529.12 ± 0.69	0.00	0.00
H	64.24 ± 0.69	65.60 ± 0.25	64.76 ± 0.40	64.58 ± 0.18	65.46 ± 0.48	65.74 ± 0.67	64.24 ± 0.27	64.54 ± 0.38	0.05	0.54
N	9.50 ± 0.67	10.00 ± 0.26	9.40 ± 0.35	9.36 ± 0.35	10.26 ± 0.63	10.18 ± 0.40	10.18 ± 0.47	9.50 ± 0.19	0.52	0.15
Ca	7.12 ± 0.50	6.50 ± 0.34	7.98 ± 0.54	8.44 ± 0.81	11.66 ± 0.47	10.06 ± 0.30	10.94 ± 0.98	10.78 ± 0.51	0.12	0.00
K	10.96 ± 0.23	11.24 ± 0.46	11.52 ± 0.34	11.78 ± 0.41	8.41 ± 0.49	9.00 ± 0.88	9.54 ± 0.37	9.64 ± 0.47	0.18	0.00
Mg	1.26 ± 0.13	1.09 ± 0.07	1.29 ± 0.10	1.32 ± 0.14	1.25 ± 0.08	1.25 ± 0.09	1.45 ± 0.05	1.34 ± 0.10	0.19	0.22
S	1.08 ± 0.11	1.10 ± 0.07	1.13 ± 0.07	1.20 ± 0.15	1.08 ± 0.05	1.26 ± 0.07	1.28 ± 0.09	1.37 ± 0.13	0.25	0.09
P	0.59 ± 0.03	0.59 ± 0.04	0.55 ± 0.02	0.58 ± 0.03	0.55 ± 0.02	0.57 ± 0.03	0.55 ± 0.02	0.54 ± 0.02	0.65	0.21
非必需元素 Not essential elements (mg·kg ⁻¹)										
Al	34.10 ± 2.54	35.92 ± 2.12	32.18 ± 1.96	29.66 ± 3.21	30.18 ± 3.16	30.82 ± 1.60	33.40 ± 4.04	31.10 ± 2.15	0.71	0.41
Na	47.54 ± 5.97	38.98 ± 3.52	40.76 ± 6.45	36.18 ± 2.54	30.32 ± 4.38	37.88 ± 2.63	41.72 ± 2.12	38.18 ± 3.65	0.80	0.20
微量元素 Micro element (mg·kg ⁻¹)										
Fe	51.40 ± 1.72	54.00 ± 1.05	49.40 ± 0.68	52.20 ± 2.06	39.80 ± 2.42	45.40 ± 1.50	47.80 ± 1.74	49.60 ± 1.97	0.03	0.00
Mn	66.90 ± 2.11	76.30 ± 10.02	83.48 ± 6.57	87.20 ± 9.88	101.50 ± 12.95	109.40 ± 8.65	105.42 ± 10.48	105.14 ± 11.05	0.60	0.00
Zn	21.50 ± 2.81	21.68 ± 3.29	21.88 ± 2.16	24.28 ± 2.32	22.92 ± 1.17	27.04 ± 3.42	26.16 ± 3.58	29.34 ± 1.72	0.41	0.04
Cu	3.70 ± 0.38	3.58 ± 0.12	3.82 ± 0.22	4.06 ± 0.21	3.84 ± 0.40	3.80 ± 0.32	4.26 ± 0.20	4.68 ± 0.27	0.09	0.08
元素化学计量比 Stoichiometric ratios										
C:P	907.07 ± 49.85	912.33 ± 58.69	956.40 ± 42.16	915.17 ± 49.34	974.45 ± 43.16	942.41 ± 41.89	967.73 ± 35.42	984.31 ± 29.13	0.89	0.17
C:K	48.40 ± 1.27	47.47 ± 2.07	45.49 ± 1.33	44.61 ± 1.57	64.10 ± 4.17	61.81 ± 5.83	55.62 ± 1.77	55.37 ± 2.63	0.12	0.00
C:N	56.89 ± 4.10	53.09 ± 1.27	55.86 ± 2.21	56.17 ± 2.03	52.57 ± 3.38	52.95 ± 1.88	52.32 ± 2.57	55.79 ± 1.11	0.69	0.25
N:P	16.04 ± 0.44	17.27 ± 1.34	17.19 ± 0.83	16.29 ± 0.61	18.75 ± 1.12	17.82 ± 0.63	18.60 ± 0.76	17.64 ± 0.34	0.73	0.01
C:H	8.24 ± 0.07	8.07 ± 0.04	8.06 ± 0.05	8.10 ± 0.03	8.11 ± 0.03	8.16 ± 0.09	8.22 ± 0.02	8.20 ± 0.05	0.68	0.17
K:P	18.75 ± 1.01	19.24 ± 1.10	21.04 ± 0.84	20.54 ± 0.99	15.27 ± 0.31	15.67 ± 1.33	17.49 ± 1.01	17.96 ± 1.12	0.06	0.00
N:K	0.87 ± 0.06	0.90 ± 0.06	0.82 ± 0.03	0.80 ± 0.02	1.23 ± 0.09	1.17 ± 0.11	1.08 ± 0.07	0.99 ± 0.05	0.09	0.00
K:Ca	1.56 ± 0.10	1.73 ± 0.03	1.46 ± 0.07	1.46 ± 0.16	0.72 ± 0.03	0.89 ± 0.07	0.90 ± 0.08	0.90 ± 0.07	0.24	0.00
Fe:Ca	0.007 4 ± 0.000 7	0.008 4 ± 0.000 5	0.006 3 ± 0.000 4	0.006 5 ± 0.000 8	0.003 4 ± 0.000 3	0.004 5 ± 0.000 0	0.004 5 ± 0.000 5	0.004 7 ± 0.000 4	0.13	0.00
Mn:Ca	0.009 5 ± 0.000 3	0.011 8 ± 0.001 7	0.010 7 ± 0.001 4	0.010 4 ± 0.000 9	0.008 6 ± 0.000 8	0.010 9 ± 0.000 9	0.009 8 ± 0.001 1	0.009 7 ± 0.000 9	0.21	0.27

Pr为双因素方差分析的结果; f1表示水分处理因素的p值; f2为时期因素的p值; f1 × f2为两因素交互的p值。
Pr, the results of two-way analysis of variance; f1, the p values for the effects of water treatment; f2, the p values for the effects of seasons; f1 × f2, the p values of the interaction of the two factors.

图2 滇南喀斯特地区鞍叶羊蹄甲(A1、A2)、假虎刺(B1、B2)中叶片平均元素含量与其变异系数之间的关系。

Fig. 2 Relationship between coefficients of variation and mean values of leaf element concentrations in degraded karst areas in Southern Yunnan of China. A1, A2, *Bauhinia brachycarpa*. B1, B2, *Carissa spinarum*.

图3 滇南喀斯特地区两种植物叶片元素浓度(化学计量比)对土壤体积含水量的简单线性回归标准化系数。A, 叶片元素。

B, 化学计量比。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 3 Standardization regression slopes of the simple linear regressions between leaf elemental concentration (or stoichiometric ratios) of the two plant species and soil volumetric water content in degraded karst areas in Southern Yunnan of China. A, Leaf elements. B, Stoichiometric ratio. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

Ca、Mg、K含量丰富,但在风化成土的过程中,这些活动性强的金属容易发生迁移,同时该地区夏季的强降雨加重了表层土壤元素的淋溶,进而导致表层土壤中Ca、Mg、K、Na等元素流失严重,而Fe、Mn、Zn等迁移性弱的元素则相对母岩富集(朱立军和李景阳,2004)。这一特点也导致Ca、K、Mg、Na等元素随外界水分环境变化的变异系数较大,而Fe、Mn等元素变异系数较小;Na⁺、K⁺可溶盐淋溶

效果最为显著,尤其是Na⁺不易被土壤吸附。喀斯特地区基岩的元素组成以及活动性强的元素随水分的迁移,也使得喀斯特地区河流内Ca²⁺、Mg²⁺和HCO₃⁻含量丰富,且三者间有显著的相关性(Lyu *et al.*, 2018),河流内K⁺、Na⁺含量随夏季降水量的增加而增加(Wang *et al.*, 2016)。与云南境内中度、重度石漠化区域内土壤元素含量(杨慧等, 2018)相比,本研究区内土壤Ca、Na、K含量明显较高。这些结果表

图4 滇南喀斯特地区两种植物叶片元素含量(化学计量比)与土壤体积含水量的关系。

Fig. 4 Relationships between the leaf elemental concentrations (or stoichiometric ratios) of the two plant species and soil volumetric water content in degraded karst areas in Southern Yunnan of China.

明,在喀斯特不同区域内,这些易淋溶元素也呈现较高的变异性。

独特的岩溶地貌和气候特点(夏季强降雨,土壤淋溶严重)导致云南喀斯特地区土壤中C、N含量丰富, K、Mg、Ca等活性强的金属元素含量相对较低,在风化成土后流失严重, Fe、Mn等活性弱的元素在表层土壤中富集,形成了喀斯特土壤典型特点(胡忠良等, 2009; 曾昭霞等, 2015; 杨慧等, 2018)。

3.2 水分添加对喀斯特土壤元素含量的影响

在季节变化和水分添加两种因素的影响下,土壤中的14种元素中除C、N、S、Na外,其余元素含量均没有显著的变化; C、N含量随水分的添加呈波动状态,没有明显的变化趋势,且旱季和雨季间也没有显著差异,这可能与水分变化对表层土壤中微生物对C的矿化、腐殖化和N的矿化、硝化反硝化有影响(秦海兰等, 2018)。雨季土壤中S含量显著低于旱季,且在相同季节下,土壤表层S含量有随水分增加而下降的明显趋势,这可能与喀斯特表层土壤中S易以 SO_4^{2-} 、 FeS_2 等形式随土壤水分的迁移有关(张伟等, 2010)。土壤中Na含量不仅表现出季节差异,在不同水分处理间也表现出了显著的差异,这与土壤中 Na^+ 的活动性强有关(朱立军和李景阳, 2004),同时发现旱季时少量的水分添加即使得Na含量显

著降低,雨季时仅T3处理的水分添加才使得Na含量显著下降。即旱季小幅度的水分变异即可引起土壤中Na含量的明显变化,而雨季时期水分波动需到达一定程度后才能对土壤中的Na含量有显著影响。

3.3 滇南喀斯特植被退化区灌木叶片元素含量及其特征

本次研究的鞍叶羊蹄甲和假虎刺是该区域退化植物群落优势灌木,具有较强的抗旱性特征。本研究结果揭示了这两种灌木元素含量特点、元素相关性及其潜在生态生理功能。通过相关性分析发现,两种灌木叶片N和P、C和H、Mn和Ca、K和Ca 4组元素含量都显著相关($p < 0.01$),而这一结果与相关元素参与的植物体各项生理活动有关。叶片中N和P含量呈显著的正相关关系,植物体生长发育过程中的重要遗传物质——核酸中的磷酸基团和含氮碱基,以及细胞膜上磷脂酸双分子(P)和糖蛋白(N)等决定了两种元素在植物叶片中具有显著的正相关关系,两种元素在植物生长发育过程中发挥着重要作用(Koerselman & Meuleman, 1996)。C和H两种元素的正相关关系可能与植物体内有机物构成的碳链结构有关。Mn和Ca在两种植物中也呈显著的正相关关系,Mn元素与植物光合作用、调节酶活性以及氧化还原电位等有关, Ca与植物细胞膜的稳定性、酶活性调节以及信号传导等有关,除了两者均是植物细胞内

不可转移、无法再利用的元素外, 未发现两者关联关系的报道。此外, 两种植物种K和Ca含量呈显著负相关关系, 可能与两种离子在植物体内的运输途径以及电位调节有关。

根据多种植物统计分析发现, 植物生长对N、K、Ca、Mg、P、S、Fe、Mn、Zn、Cu的生理浓度要求分别为15、10、5、2、2、1、0.1、0.05、0.02、0.006 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Marschner, 1995; Han *et al.*, 2011)。与此结果对比可知, 本次研究的两种灌木叶片Ca含量(24.54和9.19 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)显著偏高, P含量显著偏低。同时, 本实验中鞍叶羊蹄甲叶片N、K、Ca等元素含量与Liu等(2014)的贵州喀斯特地区常绿灌木叶片元素含量平均值接近, 但P含量低于平均值, 假虎刺中N、Ca、P含量也均低于平均值。这可能与两种灌木的钙生特性有关, 基于植物叶片Ca、Mg两种元素含量, 喀斯特地区植物的钙生特性被分为嗜钙型、喜钙型、随遇型和厌钙型(周运超, 1997), 鞍叶羊蹄甲以及常绿灌木叶片元素含量均介于喜钙型和随遇型之间(Ca + Mg约为26 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 而假虎刺(Ca + Mg约为10 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)属于厌钙型。Koerselman和Meuleman (1996)提出, 植物体内N:P可用于确定限制植物生长

的主要元素, 当比值小于14时, 植物生长受N限制, 大于16则受P限制, 本研究中两种灌木叶片P含量均低于喀斯特地区灌木P含量的平均值, 且N:P均大于14, 表明研究区域内植物生长主要受P限制(Liu *et al.*, 2014)。

3.4 水分添加对两种灌木叶片元素化学计量特征的影响

我们的研究表明, 水分添加对鞍叶羊蹄甲叶片中N、P含量有显著影响($p < 0.01$)(表3), 鞍叶羊蹄甲叶片中N、P含量随土壤水分增加而下降, N含量对土壤水分变化更敏感(图5)。杜满义等(2016)和Han等(2011)也发现随着经度变化(从东部沿海至西北内陆, 降水逐渐减少), 植物叶片中N、P含量逐渐增加。在水分胁迫下, 豆科植物通过ABA依赖和ABA独立途径调控N的代谢, 使得细胞内N含量增加, 细胞渗透势升高, 提高水分利用效率(Planchet *et al.*, 2011)。在夹竹桃科的假虎刺中, 未发现N、P元素随土壤水分变化的明显变化趋势。水分添加致使假虎刺叶片中Fe含量显著增加, 在柑橘中有发现相似的现象: 随着年降水量的增加, 红橘(*Citrus tangerine*)、甜橙(*Citrus sinensis*)和柚(*Citrus grandis*)中Fe含量显著

图5 滇南喀斯特地区鞍叶羊蹄甲叶片元素含量与土壤体积含水量的关系。

Fig. 5 Relationships between leaf elemental concentrations of *Bauhinia brachycarpa* and soil volumetric water content in degraded karst areas in Southern Yunnan of China.

增加(马文涛和樊卫国, 2007)。

在本研究中, 同旱季相比, 雨季两种灌木叶片K含量显著降低。我们知道, K是细胞渗透调节的主要成分, 能提高叶片气孔运动能力以及调控蒸腾作用, 同时增强水分胁迫下相关保护酶系统的活性, 即K能提高植物的抗旱性, 因而植物在水分匮乏时期K含量较高。例如, *Erica multiflora*叶片在水分胁迫下K含量显著增加(Rivas-Ubach *et al.*, 2012)。干旱条件下番木瓜(*Carica papaya*)幼苗恢复灌溉后, 叶片和根系中K含量均显著下降(Mahouachi *et al.*, 2006)。

3.5 基于水分条件变化的限制元素稳定性假说

Han等(2011)在大区域尺度上研究多种植物体内的11种元素含量变化, 发现相比于温度, 这些元素含量对降水变化更敏感, 同时叶片中含量越高的元素, 其变异系数越低, 并根据这一结果提出限制元素稳定性假说。我们的研究表明, 在温度和土壤pH无显著变化的前提下, 水分变化对两种植物元素含量变化具有显著影响, 但是, 其变异性与元素含量关系呈现二元性, 即元素含量大于 $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 的元素(包括C、H), 其变异系数的变化规律仍满足限制元素稳定性假说——除了N、P、K 3种限制元素外, 植物体中C、H这些大量元素含量也比较稳定; 但对于含量 $< 1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 的微量元素而言, 其变异系数的变化规律相反, 含量越低的元素其变异系数越小。Mn、Cu、Zn等微量元素是植物生长中不可或缺的元素, 是酶、生长激素、维生素等物质的重要组成部分, 其含量主要与植物的生长阶段(幼叶中可能存在微量元素的缺乏)和植物种类有关(如藜科植物对Na的需求、蕨类植物对Al的需求等)(沈惠国, 2010), 而在个体植物的成熟叶片中, 其含量基本维持在稳定的状态, 因而外界水分变化条件下, 植物个体中微量元素基本维持稳定。而在考虑多种植物种类时, 由于不同植物对微量元素的需求有较大差异, 其变异系数相对较大。因而, 在喀斯特地貌区域内, 将研究范围从植物群落降低为单个植物种类时, 随着外界水分的变化, 植物体内含量越接近极大或极小值的元素变异系数越小(越稳定), 而含量中等($1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 附近)的元素变异系数较高。

3.6 C:N:P比率与植物元素稳态调节

生长速率假说提出, 由于生物体生长需要大量的RNA指导蛋白质的合成, 因而RNA中的重要元素

P的含量对初级消费者的生长速率有重要影响, 具有高生长速率的初级消费者其食物中C:P、C:N较低, 同时N:P含量也较低(Elser *et al.*, 2000), 而在陆地上的植物中却并未发现相似的规律(Matzek & Vitousek, 2009)。有研究发现, 空气中CO₂增加会使C₃植物叶片中C:N、C:P含量显著升高, 而C₄植物无显著变化(Sardans *et al.*, 2012), 这可能与两种植物对CO₂的固定方式有关, CO₂对C₄植物光合作用的限制远小于C₃植物。而在本研究中, 鞍叶羊蹄甲叶片中C:N、C:P值以及N、P含量在不同水分处理组以及干湿季间均表现出显著的差异, 这可能与豆科植物在水分胁迫下对N代谢的调控有关(Planchet *et al.*, 2011)。而假虎刺作为我国干旱地区的优势植物, 具有极强的抗旱能力(Zhang *et al.*, 2010), 在季节和水分添加影响下, 其叶片中C:N、C:P以及N、P含量均未表现出显著差异。在外界水分变化下, 相比于鞍叶羊蹄甲, 假虎刺能更好地维持叶片中C、N、P含量及化学计量比的稳定。

4 结论

本项研究中, 我们用人工水分添加的方法, 研究了滇南典型退化喀斯特区域土壤和两种灌木叶片化学计量性状特点以及在旱季和雨季两个时期对水分添加的响应。在云南喀斯特植被修复地区表层土壤特点为: 有机质含量丰富, 金属元素中活动性强的元素(如K、Ca、Mg等)由于长时期的气候条件作用淋溶迁移严重, 含量相对匮乏; 活动性弱的元素(Cu、Mn、Zn等)在表层土壤富集。鞍叶羊蹄甲和假虎刺是该地区植物群落的优势植物, 其叶片元素含量也表现了明显的抗旱特征, 鞍叶羊蹄甲叶片Ca、Mg相对富集, 与假虎刺相比, 其具有更典型的喀斯特地区灌木叶片元素含量特征, 两种植物的生长主要受P限制。土壤水分变化对两种植物叶片K、Ca元素含量有显著的影响, 随着土壤含水量的增加, 叶片K含量减少, Ca含量增加; 在水分变化条件下, 假虎刺叶片中C、N、P含量及其化学计量比有更强的稳定性。此外, 分析研究区域内两种植物元素含量在水分条件变化下的变异性发现, 单一物种内元素含量越接近极大(基本元素C、H、N等)或极小值(微量元素Cu、Zn等)的元素其变异系数越小(越稳定)。这些结果表明, 在未来降水变异性增加的形势下, 滇南喀斯特地区退化植物生态系统土壤和植物

中不同元素会有不同响应特点, 而这些差异会影响到生态系统过程和功能。

参考文献

- Bai YB, Li J, Zhang BL, Xin SG, Bu N, Ma LJ, Li XM (2013). Research advance on effect of drought stress on mineral elements of plant. *Biotechnology Bulletin*, (3), 15–18. [白艳波, 李娇, 张宝龙, 辛世刚, 卜宁, 马莲菊, 李雪梅 (2013). 干旱胁迫对植物矿质元素影响的研究进展. 生物技术通报, (3), 15–18.]
- Cheng YF, Wang JX, Xu LY, Wang JW, Zhang L (2015). Surface soil moisture variation in the degradation of primary red soil in karst hills of the Yunnan Plateau. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 43(11), 433–437. [程燕芳, 王嘉学, 许路艳, 王家文, 张磊 (2015). 云南高原喀斯特山原红壤退化中的表层土壤水分变异. 江苏农业科学, 43(11), 433–437.]
- Craine JM, Nippert JB, Elmore AJ, Skibbe AM, Hutchinson SL, Brunsell NA (2012). Timing of climate variability and grassland productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 3401–3405.
- Du MY, Fan SH, Liu GL, Feng HY, Guo BH, Tang XL (2016). Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Phyllostachys edulis* forests of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 760–774. [杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿 (2016). 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. 植物生态学报, 40, 760–774.]
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Han WX, Fang JY, Reich PB, Ian Woodward F, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788–796.
- Hu ZL, Pan GX, Li LQ, Du YX, Wang XZ (2009). Changes in pools and heterogeneity of soil organic carbon, nitrogen and phosphorus under different vegetation types in Karst mountainous area of central Guizhou Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 4187–4195. [胡忠良, 潘根兴, 李恋卿, 杜有新, 王新洲 (2009). 贵州喀斯特山区不同植被下土壤C、N、P含量和空间异质性. 生态学报, 29, 4187–4195.]
- Huang J (2009). *Studies on Characteristics of Degradation of Vegetation and Soil from Stone-forest Limestone Region in Yunnan Province*. Master degree dissertation, Nanjing Forestry University, Nanjing. 25–32. [黄金 (2009). 云南石林喀斯特山地植被和土壤退化特征的研究. 硕士学位论文, 南京林业大学, 南京. 25–32.]
- Huang JY, Yu HL, Liu JL, Ma F, Han L (2018). Effects of precipitation levels on the C:N:P stoichiometry in plants, microbes, and soils in a desert steppe in China. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 5362–5373. [黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 马飞, 韩磊 (2018). 控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤C、N、P化学计量特征的影响. 生态学报, 38, 5362–5373.]
- Huang LH (2018). Discussion the result calculation of testing items in soil analysis. *Analytical Instrumentation*, (4), 211–214. [黄亮辉 (2018). 浅谈土壤检测项目结果计算. 分析仪器, (4), 211–214.]
- Jiang ZC, Lian YQ, Qin XQ (2014). Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration. *Earth-Science Reviews*, 132, 1–12.
- Jiménez MA, Jaksic FM, Armesto JJ, Gaxiola A, Meserve PL, Kelt DA, Gutiérrez JR (2011). Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid annual plant communities. *Ecology Letters*, 14, 1227–1235.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Li K, Dong L, Chen Q, Chen DS (2017). Communities characteristics of vegetation ecological restoration in rocky desertification area in Yunnan. *Chinese Landscape Architecture*, 33, 41–46. [李坤, 董丽, 陈强, 陈德生 (2017). 云南石漠化地区植被生态修复群落特征研究. 中国园林, 33, 41–46.]
- Li RL, Geng S (2013). Impacts of climate change on agriculture and adaptive strategies in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 12, 1402–1408.
- Li SJ, Gou W, Wang H, Wu GQ, Su PX (2019). Characteristics of C, N, P, and their response to soil water and salt in leaves of *Lycium ruthenicum* in the lower reaches of the Heihe River. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 7189–7196. [李善家, 苟伟, 王辉, 伍国强, 苏培玺 (2019). 黑河下游黑果枸杞叶片C、N、P特征及对土壤水盐的响应. 生态学报, 39, 7189–7196.]
- Li YB, Wang SJ, Xiong KN (2003). On the research for eco-hydrological effects in southwest China karst mountain area. *Carsologica Sinica*, 22, 24–27. [李阳兵, 王世杰, 熊康宁 (2003). 浅议西南岩溶山地的水文生态效应研究. 中国岩溶, 22, 24–27.]
- Liu CC, Liu YG, Guo K, Wang SJ, Yang Y (2014). Concentrations and resorption patterns of 13 nutrients in different plant functional types in the karst region of southwestern China. *Annals of Botany*, 113, 873–885.
- Liu L, Yang F, Liu ZG, Huang DG, Huang JM, Fang HY, Yang GH (2008). Determination of heavy metals in soils and plants with microwave digestion and ICP-AES. *Environmental Chemistry*, 27, 511–514. [刘雷, 杨帆, 刘足根, 黄

- 冬根, 黄精明, 方红亚, 杨国华 (2008). 微波消解 ICP-AES法测定土壤及植物中的重金属. *环境化学*, 27, 511–514.]
- Lu Y (2007). *Investigation and Research of Remote Sensing to the Desertification in Lujiang Catchment, Yunnan Province*. Master degree dissertation, China University of Geosciences, Beijing. 41–47. [路遥 (2007). 云南泸江流域土地石漠化遥感调查与研究. 硕士学位论文, 中国地质大学, 北京. 41–47.]
- Lyu X, Tao Z, Gao Q, Peng H, Zhou M (2018). Chemical weathering and riverine carbonate system driven by human activities in a subtropical karst basin, South China. *Water*, 10, 1524.
- Ma WT, Fan WG (2007). Effect of drought stress on mineral nutrient contents in leaves of seedling plant of *C. tan-gerina* Hort., *C. sinensis* Osbeck and *C. grandis* Osbeck. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 20, 630–633. [马文涛, 樊卫国 (2007). 干旱胁迫对实生红橘、甜橙和柚叶中营养元素含量的影响. *西南农业学报*, 20, 630–633.]
- Maathuis FJ (2009). Physiological functions of mineral macro-nutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 12, 250–258.
- Mahouachi J, Socorro AR, Talon M (2006). Responses of pa-paya seedlings (*Carica papaya* L.) to water stress and re-hydration: Growth, photosynthesis and mineral nutrient imbalance. *Plant and Soil*, 281, 137–146.
- Marschner H (1995). *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- Matzek V, Vitousek PM (2009). N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: An evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 12, 765–771.
- Pei J, Wang L, Wang XY, Niu Z, Kelly M, Song XP, Huang N, Geng J, Tian HF, Yu Y, Xu SG, Wang L, Ying Q, Cao JH (2019). Time series of landsat imagery shows vegetation recovery in two fragile karst watersheds in southwest China from 1988 to 2016. *Remote Sensing*, 11, 2044.
- Piao SL, Ciais P, Huang Y, Shen ZH, Peng SS, Li JS, Zhou LP, Liu HY, Ma YC, Ding YH, Friedlingstein P, Liu CZ, Tan K, Yu YQ, Zhang TY, Fang JY (2010). The impacts of climate change on water resources and agriculture in China. *Nature*, 467, 43–51.
- Planchet E, Rannou O, Ricoult C, Boutet-Mercey S, Maia-Grondard A, Limami AM (2011). Nitrogen metabolism responses to water deficit act through both abscisic acid (ABA)-dependent and independent pathways in *Medicago truncatula* during post-germination. *Journal of Experimental Botany*, 62, 605–615.
- Pi FJ, Shu LX, Yu LF, Yan LB, Zhou C, Wu ZH, Yuan CJ (2017). Study on ecological stoichiometry characteristics and correlation of plants within different organs of 10 dominant tree species in Karst Region of Central Guizhou. *Ecology and Environmental Sciences*, 26, 628–634. [皮发剑, 舒利贤, 喻理飞, 严令斌, 周晨, 吴正花, 袁丛军 (2017). 黔中喀斯特10种优势树种根茎叶化学计量特征及其关联性. *生态环境学报*, 26, 628–634.]
- Qin HL, Zhu JS, Luo YJ, Zhang JL, Cao SX, Zhang H (2018). Research progress on cyclic process of soil C and N under dry-wet alternation. *Hubei Agricultural Sciences*, 57, 11–14. [秦海兰, 朱金山, 罗友进, 张家乐, 曹诗萱, 张慧 (2018). 干湿交替条件下的土壤C、N循环过程研究进展. *湖北农业科学*, 57, 11–14.]
- Rivas-Ubach A, Sardans J, Pérez-Trujillo M, Estiarte M, Peñuelas J (2012). Strong relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 4181–4186.
- Sardans J, Peñuelas J, Prieto P, Estiarte M (2008). Drought and warming induced changes in P and K concentration and accumulation in plant biomass and soil in a Mediterranean shrubland. *Plant and Soil*, 306, 261–271.
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012). The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 33–47.
- Sha ZM, Yuan J, Zhao Z, Yue YB, Yao J, Cao LK (2016). Ionome of rice seed response to rice cultivation patterns. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 24, 600–607. [沙之敏, 袁婧, 赵峥, 岳玉波, 姚健, 曹林奎 (2016). 水稻种植模式对水稻籽粒离子组的影响. *中国生态农业学报*, 24, 600–607.]
- Shen HG (2010). Influence of soil microelement on plant. *Forestry Science and Technology Information*, 42, 12–14. [沈惠国 (2010). 土壤微量元素对植物的影响. *林业科技情报*, 42, 12–14.]
- Tian HQ, Chen G, Zhang CS, 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.
- Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, Alden CB, White JW (2011). Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 9–17.
- Wang GB, Yuan AQ, Cao FL, Jing M, Pan JX (2005). The effects of water stress on nutrient element contents in root, stem and leaf of Ginkgo. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 29(6), 15–18. [汪贵斌, 袁安全, 曹福亮, 景茂, 潘静霞 (2005). 土壤水分胁迫对银杏无机营养元素含量的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 29(6), 15–18.]
- Wang J, Meng JJ (2007). Characteristics and tendencies of climate change in the southwestern karst region of China in the recent 45 years. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 43, 223–229. [王钧, 蒙吉军 (2007). 西南喀斯特地区近45年来气候变化特征及趋势. 北京

- 大学学报(自然科学版), 43, 223–229.]
- Wang K, Shen C, Sun B, Wang XN, Wei D, Lyu LY (2018). Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 2286–2294. [王凯, 沈潮, 孙冰, 王潇楠, 魏东, 吕林有 (2018). 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗C、N、P化学计量特征的影响. *应用生态学报*, 29, 2286–2294.]
- Wang L, Yu YH, Xing RR, Qin SY (2018). Ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium of different economic tree species in the karst frigid and arid area. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 5393–5403. [王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆 (2018). 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征. *生态学报*, 38, 5393–5403.]
- Wang LC, Zeng CF, Meng HH, Chang WN (2016). Water geochemistry and dissolution rates of the karst-dominated Houzhai River basin, China. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 98, 648–657.
- Wei FS, Chen JS, Wu YY, Zheng CJ (1991). Study on the background contents on 61 elements of soils in China. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 12, 12–19, 94. [魏复盛, 陈静生, 吴燕玉, 郑春江 (1991). 中国土壤环境背景值研究. *环境科学*, 12, 12–19, 94.]
- Yang H, Zhu TB, Wang XH, Pu JB, Li JH, Zhang T, Cao JH (2018). Soil element contents of typical small watershed in the plateau area of karst fault basin, Yunnan. *Ecology and Environmental Sciences*, 27, 859–865. [杨慧, 朱同彬, 王修华, 蒲俊兵, 李建鸿, 张陶, 曹建华 (2018). 云南断陷盆地高原面典型小流域土壤元素含量特征. *生态环境学报*, 27, 859–865.]
- Yang YX, Liu DL, Han JG, Zhao GQ, Han J, Wang XS (2010). Effects of ABA on the content of mineral element and proline of two alfalfa varieties under NaCl stress condition. *Pratacultural Science*, 27, 57–61. [杨跃霞, 刘大林, 韩建国, 赵国琦, 韩娟, 王小山 (2010). 外源ABA对NaCl胁迫下紫花苜蓿矿质元素和脯氨酸含量的影响. *草业科学*, 27, 57–61.]
- Yu ZD (2003). The origin and evolution of the karst landscape. *Yunnan Geology*, 22, 1–15.
- Yue YM, Wang KL, Zhang B, Jiao QJ, Liu B, Zhang MY (2012). Remote sensing of fractional cover of vegetation and exposed bedrock for karst rocky desertification assessment. *Procedia Environmental Sciences*, 13, 847–853.
- Zeng ZX, Wang KL, Liu XL, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Zhang H, Du H (2015). Stoichiometric characteristics of plants, litter and soils in karst plant communities of Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 682–693. [曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎 (2015). 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 39, 682–693.]
- Zhang MH, Li GW, Huang W, Bi T, Chen GY, Tang ZC, Su WA, Sun WN (2010). Proteomic study of *Carissa spinarum* in response to combined heat and drought stress. *Proteomics*, 10, 3117–3129.
- Zhang W, Liu CQ, Liu TZ, Li XD, Zhang LL (2010). Sulfur species and isotopic compositions in limestone soils on slopes of karst regions. *Geochimica*, 39, 251–257. [张伟, 刘丛强, 刘涛泽, 李晓东, 张丽丽 (2010). 喀斯特坡地石灰土硫形态分布及其同位素组成特征. *地球化学*, 39, 251–257.]
- Zheng YC, Wang SJ (2002). Geological cause of calcareous soil erosion and land rocky desertification in karst area, Guizhou province. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 11, 461–465. [郑永春, 王世杰 (2002). 贵州山区石灰土侵蚀及石漠化的地质原因分析. *长江流域资源与环境*, 11, 461–465.]
- Zhou YC (1997). A study on the part plants' main nutrient elements content of Guizhou Karst region. *Journal of Guizhou Agricultural College*, 16(1), 11–16. [周运超 (1997). 贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析. *贵州农学院学报*, 16(1), 11–16.]
- Zhu LJ, Li JY (2004). *Weathering and Carbonate Formation of Carbonate Rock and Its Environmental Effects*. Geological Publishing House, Beijing, 7–10. [朱立军, 李景阳 (2004). 碳酸盐岩风化成土作用及其环境效应. 地质出版社, 北京. 7–10.]

责任编辑: 韩文轩 编辑: 赵航