

云南元谋不同海拔土壤微生物对车桑子碳、氮、磷化学计量特征及土壤特性的影响

王雪梅^{1,2} 闫帮国^{1,2,3} 赵 广^{1,2} 史亮涛³ 刘刚才¹ 方海东^{3*}

¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 中国科学院山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049;

³云南省农业科学院热区生态农业研究所, 云南元谋 651300

摘 要 了解不同气候下土壤微生物对植物生态化学计量特征的影响有利于理解未来温度变化下植物与土壤的相互关系。该文以车桑子(*Dodonaea viscosa*)为研究对象, 从云南省元谋县两个海拔区采集车桑子根际土壤样品, 并设定相应的两个温度处理, 通过微生物灭菌和接种处理, 测定了车桑子叶片养分及其所在的土壤特性, 研究了温度、微生物及温度与微生物的交互作用对车桑子的碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征的影响, 分析其N、P养分特征与土壤特性间的关系。研究结果表明: 相比于灭菌处理, 两个海拔区的土壤微生物对车桑子养分吸收都有促进作用, 对P的促进作用极为显著。温度对车桑子C、N、P化学计量特征无显著影响, 但温度与微生物的交互作用对车桑子的C、N、P化学计量特征有显著影响。这种交互作用主要体现在: 在接种高海拔区土壤微生物的处理中, 温度没有显著影响车桑子的C、N、P化学计量特征, 而在接种低海拔区土壤微生物的处理中, 相比于高温条件, 低温显著抑制了车桑子对N、P的养分吸收。土壤微生物对养分吸收的促进作用可能源于其中有益微生物(如丛枝菌根真菌)的直接促进作用, 而并非是通过土壤微生物的养分循环过程。由于接种微生物处理使车桑子从土壤中吸收了更多的N、P, 从而使该处理的土壤有效N、P显著低于灭菌处理。在元谋干热河谷未来气温变凉的情况下, 由于土壤微生物对植物的反馈作用, 该区车桑子的生长可能会受到一定的抑制。

关键词 生态化学计量; 土壤微生物; 植物-土壤反馈; 气候变化; 车桑子

引用格式: 王雪梅, 闫帮国, 赵广, 史亮涛, 刘刚才, 方海东 (2017). 云南元谋不同海拔土壤微生物对车桑子碳、氮、磷化学计量特征及土壤特性的影响. 植物生态学报, 41, 311–324. doi: 10.17521/cjpe.2016.0267

Effects of microorganism on carbon, nitrogen and phosphorus of *Dodonaea viscosa* and the soils from different elevations in Yuanmou, Yunnan, China

WANG Xue-Mei^{1,2}, YAN Bang-Guo^{1,2,3}, ZHAO Guang^{1,2}, SHI Liang-Tao³, LIU Gang-Cai¹, and FANG Hai-Dong^{3*}

¹Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Chinese Academy of Sciences, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Conservancy, Chengdu 610041, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Institute of Tropical Eco-Agriculture, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou, Yunnan 651300, China

Abstract

Aims Understanding the effects of soil microorganism at different elevations on plant C:N:P stoichiometry can help us to understand the plant-soil interactions in the context of climate change. Our aim was to quantify the independent and interactive effects of soil microbial communities and temperatures on the C, N, and P in the leaves of *Dodonaea viscosa*—a global widespread species.

Methods Rhizosphere soils of *D. viscosa* were collected from two elevation zones in Yuanmou County, Yunnan Province. A 2 × 3 factorial experiment with six replications was conducted using climate chambers. The leaf C, N and P contents and the soil properties were measured after three months of the treatments.

Important findings Compared with the autoclaved treatment, inoculated rhizosphere soils from both high and low elevations had higher nutrient absorption, especially P uptake. Temperature produced no significant effect on leaf C:N:P stoichiometry, but the interactive effect of temperature and microbial treatment appeared significant. For inoculated rhizosphere soils from high elevation, temperature had no significant effect on leaf C:N:P stoichiometry. For inoculated rhizosphere soils from low elevation, leaf N and P contents under low temperature were significantly lower than those with warmer soils. The promoting effect of soil microorganisms on nutrient uptake may be due to the direct effect of beneficial microorganisms (e.g., mycorrhizal fungi), but not

收稿日期Received: 2016-08-22 接受日期Accepted: 2017-01-03

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: rqsfdh@163.com)

through the alteration of nutrient cycling process. Because *D. viscosa* in the inoculated rhizosphere soils absorbed more N and P from the soil than those in autoclaved soil, the available N and P in inoculated rhizosphere soils were lower than those in autoclaved soils. As predicted future temperature will be lower in the studied region, the growth of *D. viscosa* may be negatively affected through plant-microbe feedbacks.

Key words ecological stoichiometry; soil microorganisms; plant-soil feedback; climate change; *Dodonaea viscosa*

Citation: Wang XM, Yan BG, Zhao G, Shi LT, Liu GC, Fang HD (2017). Effects of microorganism on carbon, nitrogen and phosphorus of *Dodonaea viscosa* and the soils from different elevations in Yuanmou, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 311–324. doi: 10.17521/cjpe.2016.0267

植物生长需要多种生命元素, 碳(C)、氮(N)、磷(P)是构成有机体的主要元素, 其含量及比例特征是生态化学计量学研究的主要内容。C是组成生物结构的最基本元素, 构成了约50%的植物干质量, 而N和P是多数植物生长过程中主要的限制性元素(Ågren, 2008; Vitousek *et al.*, 2010)。植物C、N、P化学计量特征调节着植物生长(Fan *et al.*, 2015), 其中, C:N和C:P在一定程度上反映了植物对N、P营养的利用效率, C:P和N:P可反映植物器官的生长速率, 并且N:P还是判断植物养分限制的重要指标(Elser *et al.*, 2000; Tessier & Raynal, 2003; Güsewell, 2004; Zhang *et al.*, 2015)。

植物的生态化学计量动态受到自身和外界环境因素的共同控制。一方面, 其生态化学计量特征具有内稳性(曾德慧和陈广生, 2005; 牛得草等, 2011)和物种特异性(石贤萌等, 2015); 另一方面, 植物的生态化学计量特征又随环境条件(如纬度、温度、降水、土壤肥力、群落演替等)的改变而发生改变(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Sardans *et al.*, 2012; 王振南和杨惠敏, 2013)。大多数研究表明, 植物N、P养分特征与土壤养分具有很强的相关性, 其化学计量特征受土壤肥力的影响很大(阎凯等, 2011; 宾振钧等, 2015; Fan *et al.*, 2015)。但这些研究基本上都是基于野外采样的数据, 植物养分是在长时间不同条件下形成的, 短期的控制试验能否造成物种水平上化学计量特征的改变还不得而知。但室内条件下化学计量特征对环境变化的响应更有利于研究单个物种的化学计量规律, 为野外研究不同物种、群落或生态系统的化学计量特征提供参考(严正兵等, 2013; 刘玉芳等, 2015)。

土壤微生物是土壤活有机体的重要组成部分, 与植物养分密切相关(Miransari, 2011)。一方面, 微生物(如共生固氮菌、丛枝菌根真菌、植物根际促生菌)对植物养分获得具有直接的促进作用; 另一方

面, 微生物通过土壤养分循环特别是N、P循环间接地影响植物营养(沈仁芳和赵学强, 2015)。土壤微生物对植物存在着反馈效应(Brinkman *et al.*, 2010; van der Putten *et al.*, 2013), 但在不同气候条件下土壤微生物的群落结构和生物多样性是不同的(Liang *et al.*, 2015), 土壤微生物在面对不同环境变化尤其是温度变化时会有不同的响应(Wu *et al.*, 2010), 并且, 土壤微生物对植物的反馈效应存在着海拔差异(Defosse *et al.*, 2011)。土壤微生物对植物的反馈效应研究目前主要集中于植物生物量、植物性状等方面。由于植物营养与土壤微生物间的紧密关系, 不同气候下的土壤微生物也会影响植物化学计量特征, 但关于土壤微生物对植物生态化学计量特征影响的研究还少见报道。

车桑子(*Dodonaea viscosa*)是无患子科分布最广的一种植物, 除南极洲以外的所有大陆都能找到它的踪迹(Harrington & Gadek, 2009)。在我国, 车桑子主要分布于南方, 是干热河谷区最为典型的灌木。为了明确不同气候背景下土壤微生物群落对植物C、N、P化学计量特征可能造成的影响, 我们以车桑子为研究对象, 从两个不同海拔(分别属于南亚热带和北亚热带)的车桑子生长区采集根际土壤微生物, 并设定相应的两个温度梯度, 通过双因素交互试验, 研究了温度、土壤微生物及二者的交互作用对车桑子C、N、P计量特征和土壤特性的影响。我们假设: (1)接种微生物有利于土壤养分转化、增加土壤有效养分的含量, 从而提高车桑子的C、N、P含量, 并改变其C、N、P生态化学计量特征; (2)车桑子的N、P养分特征和土壤养分特征有一定的正相关关系, 但由于微生物对不同气候条件的长期适应, 温度会改变不同海拔区土壤微生物对车桑子和土壤的影响, 不同温度条件下车桑子和土壤的关系有所不同。我们希望通过本研究明确不同海拔地区土壤微生物在温度变化条件下对车桑子C、N、P化学计

量特征的影响,并揭示车桑子N、P养分特征与土壤特性的关系,从而为未来气候变化下植物与土壤的关系提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

元谋县位于云贵高原北缘的金沙江一级支流——龙川江下游的河谷地带(101.58°–102.08° E, 25.42°–26.12° N),海拔898–2 836 m,该地区相对高差约2 000 m,生态环境垂直分异明显。从河谷到山顶依次为河谷亚热带、山地中亚热带、山地北亚热带及山地温带-中温带4个垂直气候带(李坤, 1993)。通过野外考察,选择元谋县高海拔区凉山乡和低海拔区苴林乡两个地点进行土壤样品采集。高海拔区的地理位置为101.94° E, 25.74° N,海拔1 835 m,年平均气温为14.6–15.9 °C,年降水量为829 mm,无霜期305–314天,属北亚热带气候类型,土壤类型为紫色土,主要植被有车桑子、栎树(*Quercus*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)等乔灌木;

低海拔区的地理位置为101.83° E, 25.85° N,海拔1 124 m,年平均气温为21.9 °C,年降水量为621 mm,无霜期363天,属南亚热带气候类型(李坤, 1993),土壤类型为燥红土,主要植被为车桑子和黄茅(*Heteropogon contortus*)。

1.2 土壤采集与处理

参照Bell等(2014)的文献,轻轻抖动植株后依然保留在根部的土壤即为根际土。分别在低海拔区苴林乡和高海拔区凉山乡采用抖土法采集车桑子根际土壤样品,每个地点挖取5–10株车桑子植株,并将同一地点的根际土混合为一个样品。将两地根际土分别过筛(2 mm)、混匀,用冰盒运回实验室后保存于4 °C的冰箱中,用作接种微生物用土,测定其基本理化性质,并用磷脂脂肪酸法初步测定两种土壤微生物群落结构的差异。两种根际土样的磷脂脂肪酸含量和理化性质分别见表1和表2。高海拔区和低海拔区根际土样磷脂脂肪酸种类分别为32种和21种,总含量分别为11.995和7.667 nmol·g⁻¹ dry soil。

此外,采用多点混合法分别在上述高海拔紫色

表1 高海拔区和低海拔区车桑子根际土样的磷脂脂肪酸含量(nmol·g⁻¹)
Table 1 Abundant of main microbial communities varieties phospholipid fatty acid (PLFA) in the rhizosphere soils of *Dodonaea viscosa* at two elevation zones (nmol·g⁻¹)

序号 No.	微生物标记 Sign of microorganism	高海拔区 High elevation	低海拔区 Low elevation	序号 No.	微生物标记 Sign of microorganism	高海拔区 High elevation	低海拔区 Low elevation
1	13:0	0	0.144 3	20	16:0 iso	0.725 0	0.601 9
2	14:0	0.176 6	0.193 1	21	16:1 2OH	0.237 6	0.247 6
3	16:0	1.990 0	1.078 4	22	16:1 iso G	0.079 4	0
4	17:0	0.133 7	0	23	16:1 w5c	0.349 2	0.099 7
5	18:0	0.506 1	0.276 7	24	16:1 w9c	0.074 1	0
6	19:0	1.250 0	1.250 0	25	17:0 10-methyl	0.235 5	0.249 9
7	20:0	0.065 0	0	26	17:0 anteiso	0.353 3	0.281 5
8	10:0 2OH	0.098 0	0	27	17:0 cyclo	0.299 3	0.127 2
9	11:0 iso	0.101 3	0	28	17:0 iso	0.299 1	0.230 2
10	11:0 iso 3OH	0	0.508 3	29	17:1 w8c	0.141 5	0
11	12:0 iso 3OH	0	0.148 5	30	17:1 w9c	0	0.115 3
12	13:0 iso	0.139 4	0	31	18:0 10-methyl, TBSA	0.470 5	0.302 5
13	14:0 iso	0.038 8	0	32	18:0 iso	0	0.118 3
14	14:1 w5c	0.085 5	0	33	18:1 w5c	0.289 0	0
15	15:0 3OH	0.114 8	0	34	18:1 w7c 11-methyl	0.143 1	0
16	15:0 anteiso	0.482 6	0.250 1	35	18:1 w9c	1.157 0	0.648 0
17	15:0 iso	1.107 4	0.531 1	36	18:3 w6c (6,9,12)	0.096 0	0
18	15:1 iso G	0.060 3	0	37	19:0 cyclo w8c	0.636 1	0.264 8
19	16:0 2OH	0.060 2	0				

表中14:0 iso, 15:0 iso, 15:0 anteiso, 16:0 iso, 17:0 iso, 17:0 anteiso和18:0 iso代表革兰氏阳性菌; 16:1w9c和17:0 cyclo代表革兰氏阴性菌; 18:0表示嗜热解氢杆菌; 16:1 w5c表示丛枝菌根真菌(Qu *et al.*, 2015)。14:0 iso, 15:0 iso, 15:0 anteiso, 16:0 iso, 17:0 iso, 17:0 anteiso and 18:0 iso in the table represent Gram-positive bacteria; 16:1w9c and 17:0 cyclo represent Gram-negative bacteria; 18:0 indicates hydrogenobacter; 16:1 w5c indicates arbuscular mycorrhizal fungi (Qu *et al.*, 2015)。

表2 高海拔区和低海拔区车桑子根际土以及盆栽基土的基本理化性质

Table 2 Physical and chemical properties of the two inoculated rhizosphere soils and the potting medium of *Dodonaea viscosa* from high elevation and low elevation

测定土壤 Measured soil	pH	碱解氮 Available nitrogen (mg·kg ⁻¹)	有效磷 Available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available potas- sium (mg·kg ⁻¹)	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	总氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	总磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)	总钾 Total potassium (g·kg ⁻¹)
低海拔根际土 Rhizosphere soil from low elevation	7.26	46.603	21.909	86.731	9.352	0.198	0.268	22.961
高海拔根际土 Rhizosphere soil from high elevation	6.69	97.184	24.309	123.600	17.580	0.517	0.287	20.934
盆栽基土 Potting medium	6.22	84.112	20.085	130.483	15.805	0.384	0.251	21.234

土区和低海拔燥红土区采集车桑子植株附近的表层土壤。将两地土样运回实验室过筛后,用高压灭菌锅灭菌,具体操作方法如下:121 °C, 103.5 kPa条件下,用高压灭菌锅湿热灭菌1 h,反复灭菌3次,灭菌时间间隔为24 h,以完全消除土壤微生物孢子。高压灭菌是土壤灭菌的有效方法,并且对土壤理化性质的影响较小(Alphei & Scheu, 1993; Berns *et al.*, 2008)。为了使所有处理的土壤理化性质具有一致性,取等体积的灭菌紫色土和灭菌燥红土,装入灭菌的盆钵中(121.1 °C, 20 min),用作盆栽基土,每盆(用量筒)装基土1 400 mL (700 mL灭菌燥红土+ 700 mL灭菌紫色土),充分混匀后,取样测定基土的土壤理化性质(表2)。从表2来看,接种的根际土P含量高于基土,这可能是根际效应的缘故。本文所用基土为低海拔和高海拔车桑子生长区土壤的混合土,能够代表车桑子生长环境的土壤性质。

1.3 试验方法

采用双因素交互试验,整个试验包括3个土壤微生物处理(接种低海拔根际土微生物(M_L)、接种高海拔根际土微生物(M_H)、灭菌微生物(M₀)和两个温度处理(高温和低温)。

接种低海拔根际土微生物和高海拔根际土微生物时,在上述基土中分别加入170 mL低海拔根际土和170 mL高海拔根际土。为了保持盆钵土壤理化性质的一致性,再在M_L和M_H处理中分别加入170 mL灭菌的高海拔根际土和170 mL灭菌的低海拔根际土,灭菌方法同基土。而M₀则加入170 mL灭菌的高海拔根际土和170 mL灭菌的低海拔根际土。由于紫色土和燥红土两种土壤的容重不一样,相同质量的土壤差别很大,我们认为以相同体积取土比相同质量取土更为合适,并且其他同类型的实验(Defossez *et al.*, 2011; Lau & Lennon, 2011)中也是

做类似处理。因此,在试验处理过程中均以一定的体积量进行取土混合。将加入的土壤混匀到先前的基土中,用无菌水浇透。因为接种的土壤微生物群落能够重新在灭菌土上迅速繁殖,灭菌土重新接种本土微生物可作为一种非灭菌处理(Shaw *et al.*, 1999)。相比于灭菌处理,非灭菌处理的土壤细菌和真菌群落多样性更高(Lau & Lennon, 2011),并且,接种密度在1%–15%时能造成植物生物量的差异(Pernilla Brinkman *et al.*, 2010)。在我们的研究中,土壤接种量大约为盆钵中土壤总体积的10%。由于土壤微生物的快速繁殖和盆钵基土的一致性,这3种试验处理的差异可归因于土壤微生物的差异。

结合低海拔区和高海拔区生长季温度的不同情况以及两地的海拔差异(711 m),设定高温和低温2个昼/夜(16 h/8 h)温度处理,即低海拔区温度为35/25 °C (高温),高海拔区温度为30/20 °C (低温)。因为20 °C以上适合车桑子萌发(张琼瑛等, 2013),设定夜间最低温度为20 °C。30/20 °C的低温条件接近于高海拔区生长季的空气温度,而35/25 °C的高温条件接近于低海拔区生长季的空气温度。

试验共计2个温度、3个土壤微生物处理、6次重复共36盆。由于干热河谷区的车桑子种子被发现具有物理休眠作用(王雪梅等, 2016),在所有盆钵中,播种经过休眠破除(98%浓H₂SO₄, 10 min)的车桑子种子,每盆播15粒。将所有盆钵放于同一规格的两个气候箱内培养。试验期间根据车桑子的生长情况,光照、湿度等条件一致,定期施灭菌水,保持土壤表面湿润,不受干旱影响,并定期移动气候箱中盆钵的位置。大部分种子在播种后第10–16天萌发,一个月内所有处理的种子萌发率都达到了90%以上。随后留苗至每盆5株,继续培养2个月,试验时间共计

为3个月。

1.4 测试指标和方法

试验结束后收获植物和土壤样品。将同一盆钵中的车桑子叶片混合成一个样品装入信封中,于65℃下烘干至恒质量。将烘干叶片称量后粉碎,测定其C、N、P含量。有机碳含量采用重铬酸钾容量法-外加热法测定,全N含量采用H₂SO₄-H₂O₂消煮-凯氏蒸馏法测定,全P含量采用H₂SO₄-H₂O₂消煮-钒钼黄比色法测定。此外,收获车桑子茎部和根部,于65℃烘干至恒质量后称量,计算各处理下车桑子的总生物量。土壤样品收集后,一部分放于实验室4℃保存,并及时测定土壤微生物生物量C、N。土壤微生物生物量C采用氯仿熏蒸-重铬酸钾容量法-外加热法测定;土壤微生物生物量N采用氯仿熏蒸-奈氏比色法测定。另一部分土壤样品放于室内,用于测定土壤pH值和土壤有效养分。土壤pH值采用玻璃电极法测定(土水比1:2.5),土壤铵态N采用靛酚蓝比色法测定,硝态N采用NaCl浸提-紫外分光光度计比色法测定,土壤有效P采用NaHCO₃浸提-钼锑抗比色法测定,土壤速效钾采用NH₄Ac浸提-火焰光度法测定。以上样品测量主要参照鲁如坤(2000)《土壤农业化学分析方法》。

1.5 统计分析

采用Excel 2010和SPSS 16.0软件对数据进行统计分析。叶片C:N、N:P及C:P化学计量比用质量比表示。采用双因素方差分析法对不同微生物、不同温度处理下叶片的C、N、P,叶片C、N、P化学计量比,生物量,土壤pH值,土壤微生物生物量C、N及土壤养分特征进行差异性检验。若微生物与温度的交互作用显著,则通过MANOVA语句分别检验微生物处理或温度处理在另一因素不同水平上的简单效应,并用最小显著差异法(LSD)对同一温度下不同微生物处理的指标进行多重比较。用Pearson相关性分析方法判断叶片N、P含量和土壤特性之间的关系。

2 结果

2.1 不同处理下车桑子的C、N、P化学计量特征及生物量特征

2.1.1 不同处理下车桑子的C、N、P化学计量特征

土壤微生物对车桑子的C、N、P含量及其化学

计量比有显著影响。除有机碳外,温度对车桑子的N、P含量及其化学计量比均无显著影响,但温度与微生物的交互作用对C、N、P含量及化学计量比有显著或极显著影响(表3)。

表3 温度和土壤微生物处理对车桑子叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及化学计量比的双因素方差分析

Table 3 Statistical results of a two-way analysis of variance (ANOVA) with temperature and soil microbial treatments on carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents

变量 Variables	微生物 Microorganism		温度 Temperature		微生物×温度 Microorganism × temperature	
	F	p	F	p	F	p
C	3.611	0.039	4.620	0.040	7.789	0.002
N	4.396	0.021	0.673	0.418	5.557	0.009
P	9.353	0.001	0.065	0.801	46.909	<0.001
C:N	5.610	0.009	0.428	0.518	6.123	0.006
C:P	15.642	<0.001	2.168	0.151	47.482	<0.001
N:P	8.354	0.001	3.194	0.084	27.180	<0.001

升温显著增加了M₀处理的C含量,显著降低其P含量,从而显著增加了C:P和N:P ($p < 0.001$)。升温显著增加了M_L处理的N含量($p < 0.05$),并极显著增加了其P含量($p < 0.001$),高温条件下,N、P含量分别比低温时增加0.24倍和2.13倍。由于N、P含量的增加,其C:N、C:P、N:P均显著降低($p < 0.05$)。但温度对M_H处理的C、N、P含量及其化学计量比均无显著影响($p > 0.05$)。

高温条件下,不同微生物处理下车桑子叶片C、N含量没有显著性差异($p > 0.05$)。C含量变化范围从531.77到594.37 mg·g⁻¹,平均值为573.52 mg·g⁻¹;N含量变化范围从10.13到15.68 mg·g⁻¹,平均值为12.37 mg·g⁻¹。但M₀处理显著降低了叶片P含量($p < 0.001$),M₀处理的叶片P分别比M_L和M_H低72.06%和60.75%。由于P含量的显著降低,M₀处理的叶片C:P和N:P显著增加($p < 0.001$),分别达到了1 974.6和40.63(表4)。

在低温条件下,M_L处理的C含量显著增加($p < 0.01$),分别比M₀和M_H处理增加了7.67%和5.99%。低温条件下M_L处理的P含量显著降低($p < 0.001$),分别比M₀和M_H处理降低了59.8%和65.1%。因此,由于M_L处理显著增加的C含量和显著降低的P含量,其C:N、C:P、N:P显著更高($p < 0.05$)(表4)。

2.1.2 不同处理下车桑子的生物量特征

双因素方差分析表明,微生物($p < 0.001$)、温度($p < 0.001$)、温度×微生物($p < 0.01$)对车桑子的生物

表4 不同温度和土壤微生物处理下车桑子叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及化学计量比(平均值±标准误差, $n = 6$)
Table 4 The carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) contents and their stoichiometry under different treatments (mean ± SE, $n = 6$)

温度 Temperature	微生物 Microorganism	C (mg·g ⁻¹)	N (mg·g ⁻¹)	P (mg·g ⁻¹)	C:N	C:P	N:P
高温 High temperature	M ₀	589.39 ± 2.01	11.96 ± 0.84	0.33 ± 0.05	50.38 ± 3.198	1 974.60 ± 260.02	40.63 ± 6.84
	M _L	569.98 ± 8.14	12.82 ± 0.72	1.19 ± 0.09	45.26 ± 2.90	497.93 ± 46.54	11.00 ± 0.64
	M _H	561.17 ± 8.61	12.33 ± 0.51	0.85 ± 0.08	45.97 ± 2.30	691.80 ± 59.56	15.14 ± 1.35
低温 Low temperature	M ₀	543.07 ± 5.22	11.18 ± 0.61	0.95 ± 0.12	49.22 ± 2.53	617.88 ± 72.96	12.55 ± 1.42
	M _L	584.75 ± 8.96	10.31 ± 0.58	0.38 ± 0.03	57.69 ± 3.52	1 579.20 ± 118.97	27.62 ± 2.01
	M _H	551.70 ± 10.60	14.26 ± 0.72	1.09 ± 0.06	39.22 ± 2.24	516.02 ± 33.55	13.26 ± 0.77

M₀, 土壤灭菌处理; M_L, 接种低海拔根际土处理; M_H, 接种高海拔根际土处理。加粗数值表示同一温度条件下, 该微生物处理与其他两个微生物处理差异显著($p < 0.05$, LSD检验)。

M₀, autoclaved treatment; M_L, inoculated rhizosphere soil from low elevation; M_H, inoculated rhizosphere soil from high elevation. Bold values indicate the significant differences in the microbial treatment compared with the other two treatments under the same temperature ($p < 0.05$, LSD test).

量都有显著影响。高温条件下, M_L和M_H处理的车桑子生物量显著高于M₀处理, M_L和M_H处理的车桑子生物量分别比M₀处理高出1.02倍和1.45倍, 但M_L和M_H处理的生物量没有显著差异($p > 0.05$, LSD检验)。而在低温条件下, 各微生物处理间车桑子生物量均没有显著差异(图1)。

2.2 不同处理下的土壤特性

2.2.1 土壤pH值

温度对土壤pH值无显著影响($p > 0.05$), 微生物($p < 0.001$)及温度与微生物的交互作用对土壤pH值影响显著($p < 0.05$) (表5)。在两个温度条件下, 不同微生物处理的土壤pH值均为M_H < M_L < M₀ ($p < 0.001$), 但无论何种微生物条件, 温度对土壤pH值均无显著影响($p > 0.05$) (图2)。

2.2.2 土壤微生物生物量C、N

双因素方差分析表明, 温度对土壤微生物生物

表5 温度和土壤微生物接种处理对土壤特性双因素方差分析
Table 5 Statistical results of a two-way analysis of variance (ANOVA) with temperature and soil microbial treatments on soil properties

变量 Variables	微生物 Microorganism		温度 Temperature		微生物×温度 Microorganism × temperature	
	F	p	F	p	F	p
pH值 pH value	103.493	<0.001	0.688	0.413	4.071	0.027
微生物生物量 Microbial biomass C	68.654	<0.001	2.326	0.138	15.937	<0.001
微生物生物量 Microbial biomass N	449.038	<0.001	0.323	0.574	31.891	<0.001
铵态氮 Ammonium N	213.066	<0.001	29.048	<0.001	30.128	<0.001
硝态氮 Nitrate N	106.857	<0.001	0.182	0.673	6.240	0.005
有效磷 Available P	170.607	<0.001	5.110	0.031	57.256	0.001
有效钾 Available K	26.448	<0.001	68.391	<0.001	6.154	0.006

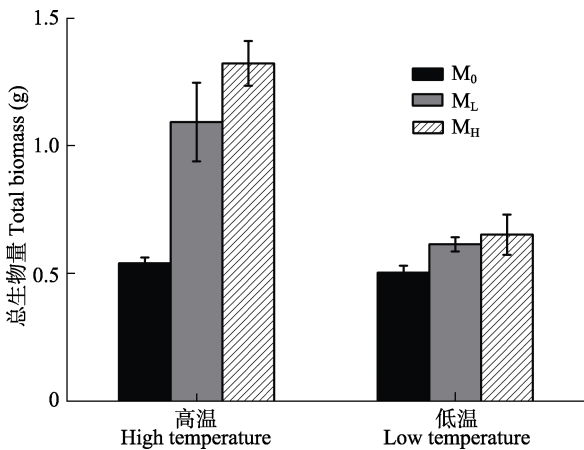


图1 不同温度和微生物处理下车桑子总生物量(平均值±标准误差, $n = 6$)。M₀, 土壤灭菌处理; M_L, 接种低海拔根际土处理; M_H, 接种高海拔根际土处理。

Fig. 1 Total biomass of *Dodonaea viscosa* under different treatments (mean ± SE, $n = 6$). M₀, autoclaved treatment; M_L, inoculated rhizosphere soil from low elevation; M_H, inoculated rhizosphere soil from high elevation.

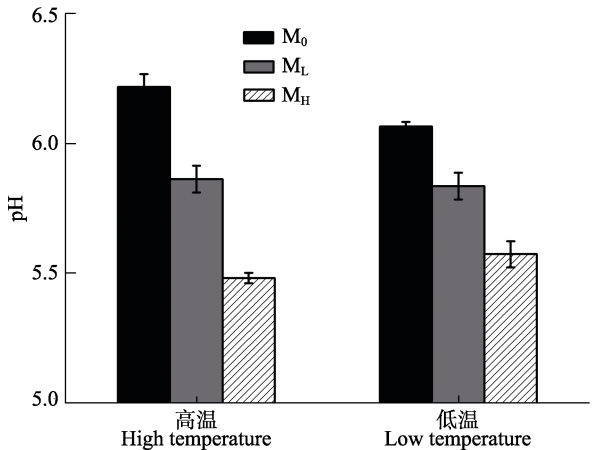


图2 不同温度和微生物处理下车桑子土壤pH值特征(平均值±标准误差, $n = 6$)。M₀, 土壤灭菌处理; M_L, 接种低海拔根际土处理; M_H, 接种高海拔根际土处理。

Fig. 2 Changes in soil pH value in different treatments (mean ± SE, $n = 6$). M₀, autoclaved treatment; M_L, inoculated rhizosphere soil from low elevation; M_H, inoculated rhizosphere soil from high elevation.

量C、N无显著影响($p > 0.05$), 微生物及温度与微生物的交互作用对土壤微生物生物量C、N作用显著(表5)。除高温条件下 M_H 处理的土壤微生物生物量C与 M_0 处理的土壤微生物生物量C没有显著差异外, 其余条件下, 接种微生物处理(M_L 和 M_H)的土壤微生物生物量C、N都极显著低于灭菌处理(M_0) ($p < 0.001$), 不论何种微生物条件, 温度对土壤微生物生物量C、N均没有显著影响($p > 0.05$) (图3A、3B)。

2.2.3 土壤有效养分特征

不同处理下, 土壤有效氮与有效磷的变化规律相似, 即在两种温度处理下, 接种微生物均极显著降低了土壤铵态N、硝态N和有效P的含量($p < 0.001$) (图4A–4C), 但极显著增加了土壤有效K的含量($p < 0.001$), 尤以高温条件增加效果明显(图4D)。在各种微生物条件下, 温度对土壤养分指标基本无显著影响。

2.3 车桑子叶片N、P与土壤特性的相关分析

不考虑温度因素, 车桑子N、P含量和土壤有效N、P、K养分之间均无显著相关性($p > 0.05$)。但叶片N和土壤pH值有一定负相关关系($r = -0.32$, $p = 0.057$), 叶片P与土壤pH值也显著负相关($r = -0.406$, $p = 0.014$), 并且叶片P和土壤K有一定的正相关关系

($r = 0.317$, $p = 0.059$)。

但是, 我们发现温度会改变这种相关性。高温条件下, 叶片P和土壤pH值、微生物生物量C、微生物生物量N、铵态N、硝态N、有效P呈负相关关系, 而与土壤有效K呈极显著正相关关系; 叶片N与土壤各指标均无显著相关关系。而在低温条件下, 叶片N与土壤pH值显著负相关, 与土壤养分无显著相关性; 叶片P与土壤各指标均无显著相关关系(表6)。

3 讨论

3.1 土壤微生物对车桑子C、N、P化学计量特征及土壤的影响

本试验结果与我们的假设(1)有所不同, 我们假设微生物会增加土壤养分含量, 从而增加车桑子叶片养分。我们的试验结果中, 除 M_L 处理外, 微生物会增加车桑子叶片N、P养分, 尤其在高温条件下, P含量极显著增加, 这点与我们的假设是比较一致的。与我们假设相反的是, 无论温度条件如何, 相比于 M_0 处理, 接种土壤微生物的处理 M_L 和 M_H , 其土壤有效养分及微生物生物量C、N不但没有增加, 反而显著降低了。

接种土壤微生物对土壤养分和微生物生物量

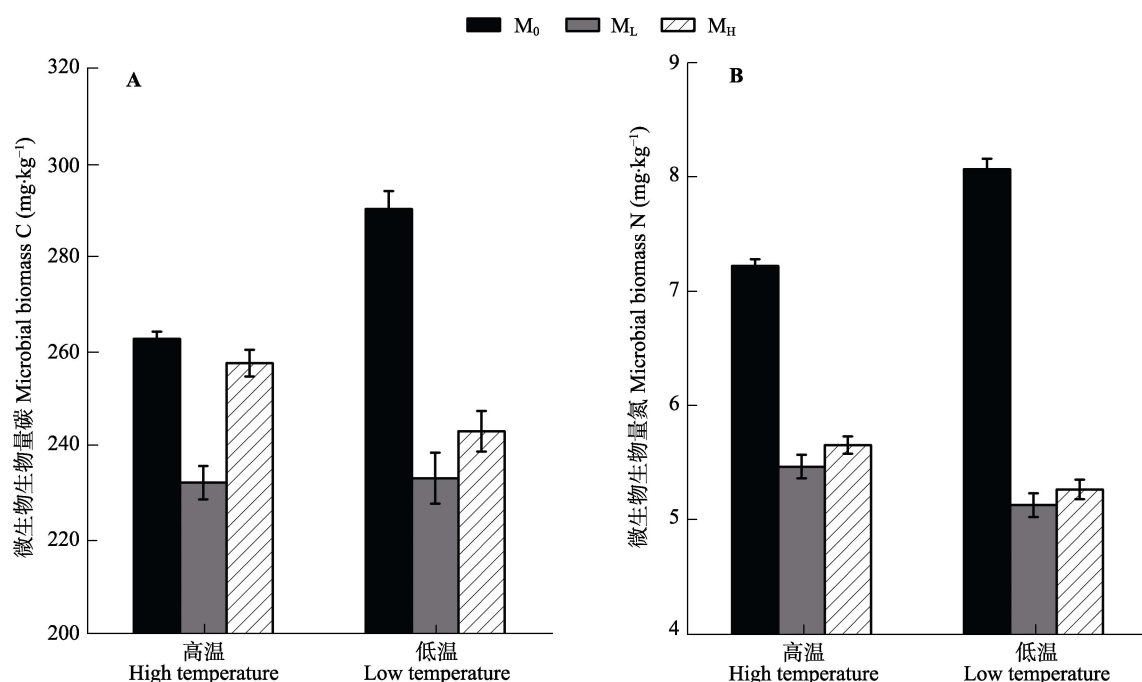


图3 不同温度和微生物处理下土壤微生物生物量(平均值±标准误差, $n = 6$)。A, 微生物生物量碳。B, 微生物生物量氮。 M_0 , 土壤灭菌处理; M_L , 接种低海拔根际土处理; M_H , 接种高海拔根际土处理。

Fig. 3 Characteristics of soil microbial biomass by treatments (mean ± SE, $n = 6$). A, Microbial biomass carbon. B, Microbial biomass nitrogen. M_0 , autoclaved treatment; M_L , inoculated rhizosphere soil from low elevation; M_H , inoculated rhizosphere soil from high elevation.

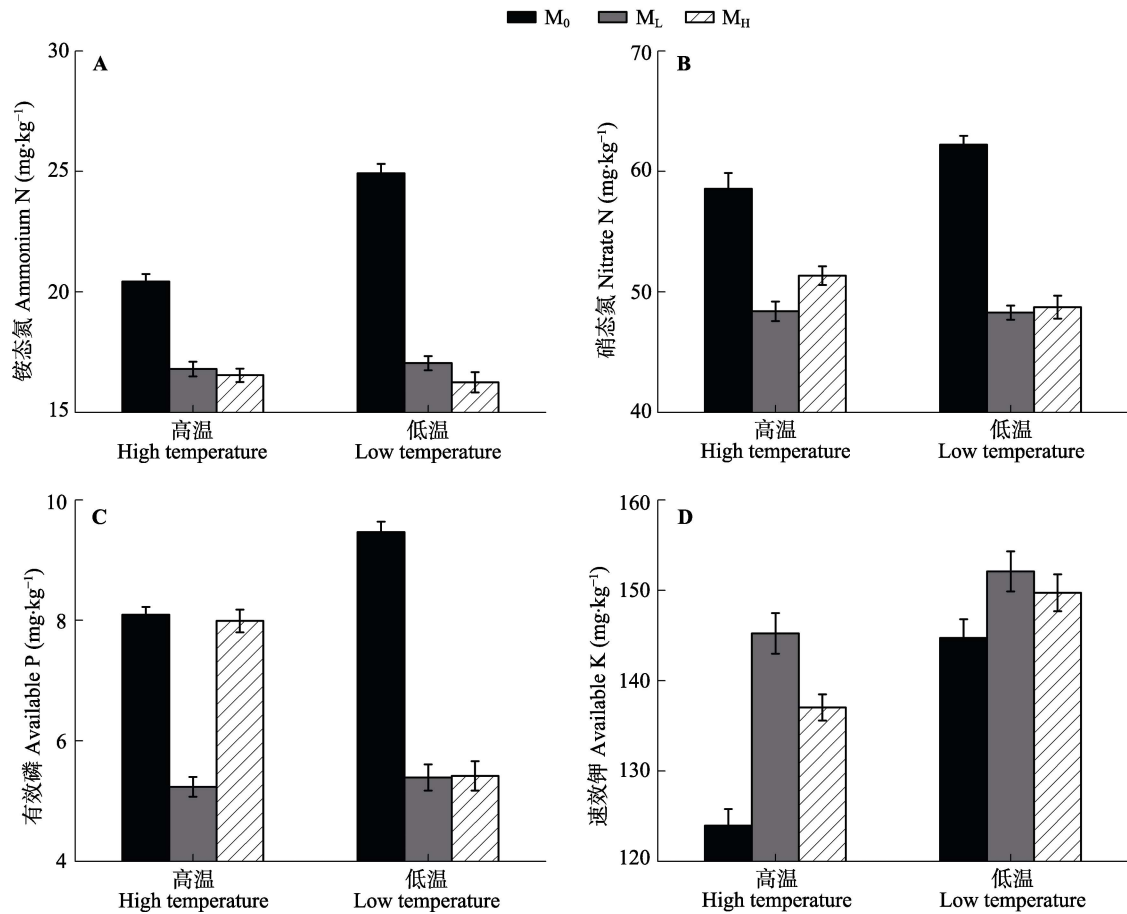


图4 不同温度和微生物处理下土壤有效养分含量(平均值±标准误差, $n = 6$)。A, 铵态氮。B, 硝态氮。C, 有效磷。D, 有效钾。M₀, 土壤灭菌处理; M_L, 接种低海拔根际土处理; M_H, 接种高海拔根际土处理。
Fig. 4 Amount of available nutrient in soils under different treatments (mean ± SE, $n = 6$). A, Ammonium nitrogen. B, Nitrate nitrogen. C, Available phosphorus. D, Available potassium. M₀, autoclaved treatment; M_L, inoculated rhizosphere soil from low elevation; M_H, inoculated rhizosphere soil from high elevation.

表6 不同温度条件下车桑子叶片氮(N)、磷(P)与土壤特性之间的相关系数($n = 18$)
Table 6 Correlation coefficients between leaf nitrogen (N), phosphorus (P) concentration and soil properties under two temperatures ($n = 18$)

温度 Temperature	叶片养分 Leaf nutrient	pH	微生物生物量C Microbial biomass C	微生物生物量N Microbial biomass N	铵态氮 Ammonium N	硝态氮 Nitrate N	有效磷 Available P	速效钾 Available K
高温 High temperature	叶片N Leaf N	-0.065	-0.182	-0.184	-0.061	-0.077	-0.217	0.289
	叶片P Leaf P	-0.555*	-0.730**	-0.825***	-0.735**	-0.725**	-0.734**	0.870***
低温 Low temperature	叶片N Leaf N	-0.638**	-0.196	-0.221	-0.320	-0.186	-0.235	-0.165
	叶片P Leaf P	-0.176	0.367	0.319	0.199	0.304	0.288	-0.366

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

的影响可能是通过以下方式: 1)土壤微生物中含有的丛枝菌根真菌对植物养分吸收的促进作用; 2)植物和土壤微生物的养分竞争关系。已有研究表明, 丛枝菌根是干热河谷生态系统的重要组成成分, 干热河谷自然植被的建群种大多有典型的丛枝菌根(赵之伟等, 2003)。车桑子根际土壤中丛枝菌根的孢子密度和物种丰度远远高于很多物种(李建平等, 2003)。根据以往的研究, 土壤PLFA分析中16:1 w5c代表丛枝菌根真菌(Qu *et al.*, 2015)。从表1来看, 高

海拔区土壤和低海拔区土壤都含有丛枝菌根真菌, 因此, 接种的土壤微生物含有大量的丛枝菌根真菌, 它们可以增加植物对土壤养分的吸收能力(Farzaneh *et al.*, 2011; 沈仁芳和赵学强, 2015), 从而提高植物中的养分含量, 增加植物的生长能力和生物量(图1), 降低土壤养分含量。因此, 丛枝菌根真菌这类微生物可能通过帮助植物吸收养分, 促进植物与土壤微生物之间竞争, 从而抑制土壤微生物特别是腐生微生物的生物量, 这与Averill和Hawkes (2016)的研究

结果相似, 因而接种处理中微生物生物量C、N较低。相反, 灭菌处理中的土壤微生物可能来源于空气传播(Pernilla Brinkman *et al.*, 2010), 缺乏特有的共生微生物, 导致植物吸收养分的能力下降, 从而降低了植物生物量, 反过来增加了土壤中的养分含量, 促进了土壤微生物生长和微生物生物量的增加。Chapman等(2006)认为在存在养分限制的环境中, 植物能与微生物共生形成菌根吸收有机N, 通过根瘤固N等策略控制养分资源的循环利用, 从而削弱土壤微生物的养分循环途径。本研究表明, 土壤养分循环受到土壤微生物和植物的共同影响。

植物和土壤微生物共同影响土壤养分水平, 这主要是因为: 在养分需求上, 植物和土壤微生物有着竞争关系, 尤其是N和P的竞争(蒋婧和宋明华, 2010)。很多研究发现, 植物和土壤微生物的养分竞争, 并不主要是微生物占优势, 植物在生长季早期比生长季后期吸收更多的N, 而微生物只在植物生长季后期当植物发生衰老后固持N, 其在秋季固持的N比在春季多(Jaeger *et al.*, 1999; Bardgett *et al.*, 2002)。植物和土壤微生物之间确实存在着无机N的竞争, 但是这种竞争关系主要取决于植物根密度。在8、9月份, 在土壤表层, 由于根密度很大, 高山植物能有效地与土壤微生物竞争养分, 而在7月份及下层土壤, 土壤微生物竞争优势更大(Xu *et al.*, 2011)。只有在植物N、P吸收强度下降的情况下, 土壤微生物才吸收额外的营养物质。土壤无机N、P由植物养分吸收调节(Jonasson *et al.*, 1999)。本文研究中由于车桑子处于幼苗快速生长期, 植物的养分吸收量大于微生物固持量, 吸收量越大, 微生物固持的养分越少, 并且土壤有机质含量少, 又无新的凋落物等输入, 加上后期植物的吸收利用, 因此, 微生物生物量C、N减少。黄靖宇等(2008)也提到, 植物在生长旺季, 根系对土壤中N的吸收与微生物对N的需求是一种竞争的关系, 植物对土壤中的N需求越大, 土壤中固N微生物的活性越低, 微生物生物量N越小。可利用C、N资源的限制是调节土壤微生物生物量增长的主要驱动力(王国兵等, 2009)。在我们的研究中, M_L 和 M_H 处理的叶片养分含量高, 生物量大, 土壤养分资源有限, 因此, 其微生物生物量C、N反而比 M_0 处理更少。

毕银丽等(2014)也发现, 接种微生物使植物从土壤中吸收N、P、K元素的强度比对照高, 接菌植

物根际土壤养分浓度低于对照, 并且, 接菌植物地上及地下生物量均显著高于对照。根据生长速率理论, 由于核糖体合成蛋白质需要大量的P以支持有机体的快速生长, 生长快速的有机体通常具有较低的C:P和N:P, 因此, 生长速率高的植物N、P含量也相对较高(Elser *et al.*, 2000, 2003)。由于 M_L 和 M_H 处理的N、P含量更高, C:P和N:P更低, 因此, 其生长速率更快, 在其他条件相同的情况下, 其生物量也更高(图1), 更高的生物量需要吸收更多养分, 进一步降低土壤养分含量。同时, 由于对P的需求较大, 不论高温还是低温条件, 不同处理下均以叶片P的变化差异大(表4), 并引起了C:P和N:P的显著改变。这与其他研究结果吻合, N:P的变化主要受控于叶片P的变化(吴统贵等, 2010; 宋彦涛等, 2012)。值得注意的是, 在我们的研究中, 土壤有效K与有效N、P相反, M_L 和 M_H 处理的有效K比 M_0 处理更多(图4), 这可能来源于土壤微生物中含有的解K菌等对土壤有效K的活化作用。微生物能活化土壤中的K, 从而增加速效K含量(张爱民等, 2015)。由此可见, 两个气候区土壤微生物的解K效果不但能满足植物的生长需求, 而且能够在土壤中有一定的积累。

此外, 土壤微生物, 特别是根际微生物可产生多种促生物质, 如维生素、核酸、有机酸、植物激素类物质等, 从而促进植物生长和养分吸收(占新华和蒋延惠, 1999)。某些土壤微生物在进入自身生命周期的后期时, 能分泌出一些微量的次生代谢产物, 其中含有的植物激素可以刺激植物根系的发育, 提高植物对营养元素的吸收(Brown, 2003)。在本研究中, 微生物接种处理极显著降低了土壤pH值(图2), 这说明土壤微生物分泌了酸性物质, 其中某些物质可能会促进车桑子养分的吸收。灭菌处理中的土壤微生物只是来自大气传播, 根际微生物缺乏, 对植物生长和养分吸收能力的促进作用较小。因此, 与我们的假设相反, 接种微生物处理的车桑子养分含量提高, 并非源于土壤微生物的有机质分解能力和养分矿化能力, 而可能源于其中的共生微生物对植物的直接促进作用。

3.2 温度对车桑子-土壤关系的影响

本文部分研究结果与我们的假设(2)相反, 车桑子C、N、P养分特征与土壤养分特征没有显著相关性, 同时, 温度对 M_L 和 M_H 处理下的土壤指标基本无显著影响(图2-4)。但是, 温度对 M_L 处理的车桑子

的化学计量特征有影响, 对 M_H 处理的化学计量特征无影响(表4)。与假设(2)一致的是, 由于土壤和车桑子不一致的响应, 温度确实改变了植物-土壤的关系, 这一点从不同温度下植物和土壤的相关分析结果也得到了印证(表6)。

Steinauer等(2015)发现温度对土壤微生物生物量和微生物生长没有显著影响, 土壤微生物群落的基本温度范围足以缓冲温度变化(1–5 °C)对它们功能的改变。van Grunsven等(2010)也发现温度(5 °C增温)没有影响植物-土壤间的关系, 温度变化不会改变植物-土壤反馈效应的方向和强度。因此, 温度对各微生物处理下的土壤指标几乎无显著影响。但在我们的研究中, 温度改变了 M_L 处理下车桑子的化学计量特征, 相比于高温条件, 低温条件下 M_L 处理的车桑子P含量显著降低。Lau和Lennon (2012)认为, 当环境和微生物所处的历史环境相符时, 植物的适应性最好。由此看来, 若当前温度与之前的温度相同, 植物生长更好, 养分吸收自然也更有利。这也就解释了 M_L 处理后出现的现象, 土壤微生物长期生长在较高温环境, 已适应了较高的温度, 但在低温下土壤微生物尤其是上述菌根真菌等受到抑制, 因此抑制了它对植物养分吸收的促进作用。但是 M_H 处理却没有这种效应, 温度对其化学计量特征无显著影响(表4)。这可能是因为, 我们在整个实验过程中始终保持土壤湿润, 土壤微生物和植物的生长并没有受到水分的限制。当水分适宜时, 高温条件下, 微生物活性更高(Sardans *et al.*, 2008), 这些有益微生物, 如上述菌根真菌, 在高温条件下便会发生更大的作用。因此, 高温条件下, M_H 处理的车桑子养分吸收并未受到影响。另一方面, 从PLFA分析来看, 高海拔区的车桑子根际土样里同样含有嗜热解氢杆菌(18:0), 因此, 它能够耐受5 °C增温对它的影响。从另一个方面来说, 两个地方的土壤微生物都适合高温条件。值得注意的是, 虽然低温条件下, M_L 处理的车桑子叶片P含量显著低于其他两个微生物处理, 但其生物量和其他两个处理却没有显著性差异(图1)。这主要是因为, M_L 处理的车桑子在降低叶片P含量的同时, 也显著增加了叶片C含量, 从而显著增加了其C:P和C:N (表4)。 M_L 处理显著增加C:P和C:N表明其养分利用效率的提高, 因而通过提高养分利用效率同样达到了与其他两个处理相同的生物量。

在未来全球变暖的趋势下, 植物可能向更高海

拔处迁移, 从而使得生物间失去原本的耦合关系(Lenoir *et al.*, 2008)。植物迁移后, 由于植物和土壤微生物的不一致性响应, 之前的相互作用被破坏, 植物-土壤微生物便会失去耦合关系, 这对于迁移性广泛的物种是更有可能发生的(Bardgett *et al.*, 2013)。车桑子是一种世界广布种(Harrington & Gadek, 2009), 在未来全球变暖的趋势下, 高温对土壤微生物的刺激作用有益于车桑子养分吸收, 并会导致车桑子向更高海拔迁移。但是, 越来越多的研究表明, 元谋干热河谷与全球变暖相反, 存在着转凉变湿的趋势(起树华和王建彬, 2007; 丁文荣等, 2011)。由于不同的微生物群落占据着不同的水分和温度生态位, 如果干热河谷继续保持着转凉变湿的变化趋势, 占据较低温度和高水分生态位的土壤微生物群落多样性将会增加(彭思利, 2014)。在这种条件下, 微生物活性降低, 原有的已适应干热环境的丛枝菌根可能会受到抑制, 尤其是低海拔区的土壤微生物, 从而影响到车桑子的养分吸收和生长。同时, 车桑子也不会往更高海拔处迁移, 这可能也是目前凉山山顶上没有车桑子生长的一个原因。

一方面, 大多数植物营养受土壤有效养分限制, 尤其是受P的限制; 另一方面, 植物和土壤间的养分转移特征也更加表明其相关性, 植物和土壤N:P紧密相关, 存在着较强的耦合关系(Fan *et al.*, 2015)。虽然大部分研究都表明, 植物N、P化学计量特征与土壤养分特征显著正相关(阎凯等, 2011; 宾振钧等, 2015), 但是也有研究表明它们之间无相关性(Bowman & Damm, 2015)。在我们的研究中, 若忽略温度和微生物因素, 车桑子N、P养分和土壤有效养分则无相关性。但把温度考虑进去后, 高温下由于车桑子养分的大量吸收, 叶片P和土壤N、P呈负相关关系, 和土壤有效K呈正相关关系, 而低温下叶片N、P与土壤养分无显著相关性(表6)。这说明, 温度变化后, 植物和土壤微生物发生了不一致的响应。低温条件下的土壤微生物已受到影响, 植物和微生物尚处于一个失去耦合并努力耦合的阶段。但是在土壤养分发生稀缺时, 土壤微生物会分泌更多的相关土壤酶, 从而改善养分状况。如N稀缺时, 土壤中的N转化酶活性相对较高; 而P稀缺时, 土壤则会分泌更多的磷酸酶(Olander & Vitousek, 2000; Treseder & Vitousek, 2001), 因而植物和土壤微生物的关系是一个动态的、持续耦合的过程。

本研究结果表明, 土壤中的共生微生物可能与植物共同影响土壤的养分循环。微生物类群对干热河谷植物生长具有重要的作用, 根际微生物在植物生长中的促进作用尤为重要。土壤微生物和本地植物在长期的演化过程中已形成了一个十分紧密的耦合关系, 但在未来气候变化的情势下, 这种耦合状态会发生改变。同时, 在干热河谷植被恢复过程中, 应考虑对地下生物系统尤其是与植物密切相关的共生真菌进行恢复。

基金项目 国家自然科学基金(41471232 和 31460127)。

致谢 感谢云南省农业科学院热区生态农业研究所樊博、何光熊、李建查在实验过程中的无私帮助。

参考文献

- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 39, 153–170.
- Alpei J, Scheu S (1993). Effects of biocidal treatments on biological and nutritional properties of a mull-structured woodland soil. *Geoderma*, 56, 435–448.
- Averill C, Hawkes CV (2016). Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 19, 937.
- Bardgett RD, Manning P, Morriën E, Vries FTD (2013). Hierarchical responses of plant-soil interactions to climate change: Consequences for the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 101, 334–343.
- Bardgett RD, Streeter TC, Cole L, Hartley IR (2002). Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology*, 19, 121–134.
- Bell C, Carrillo Y, Boot CM, Rocca JD, Pendall E, Wallenstein MD (2014). Rhizosphere stoichiometry: Are C: N: P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species-level? *New Phytologist*, 201, 505–517.
- Berns AE, Philipp H, Narres HD, Burauel P, Vereecken H, Tappe W (2008). Effect of gamma-sterilization and autoclaving on soil organic matter structure as studied by solid state NMR, UV and fluorescence spectroscopy. *European Journal of Soil Science*, 59, 540–550.
- Bi YL, Chen SL, Kong WP, Feng YB (2014). Effects of micro-organism inoculation on growth of soybean and its rhizosphere soil. *Ecological Science*, 33, 121–126. (in Chinese with English abstract) [毕银丽, 陈书琳, 孔维平, 冯颜博 (2014). 接种微生物对大豆生长及其根际土壤的影响. 生态科学, 33, 121–126.]
- Bin ZJ, Zhang RY, Zhang WP, Xu DH (2015). Effects of nitrogen, phosphorus and silicon addition on leaf carbon, nitrogen, and phosphorus concentration of *Elymus nutans* of alpine meadow on Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4699–4706. (in Chinese with English abstract) [宾振钧, 张仁懿, 张文鹏, 徐当会 (2015). 氮磷硅添加对青藏高原高寒草甸垂穗披碱草叶片碳氮磷的影响. 生态学报, 35, 4699–4706.]
- Bowman WD, Damm M (2015). Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35, 144–149.
- Brinkman EP, Putten WHVD, Bakker EJ, Verhoeven KJF (2010). Plant-soil feedback: Experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, 98, 1063–1073.
- Brown ME (2003). Seed and root bacterization. *Annual Review of Phytopathology*, 12, 181–197.
- Chapman SK, Langley JA, Hart SC, Koch GW (2006). Plants actively control nitrogen cycling: Uncorking the microbial bottleneck. *New Phytologist*, 169, 27–34.
- Defossez E, Courbaud B, Marcais B, Thuiller W, Granda E, Kunstler G (2011). Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A study on *Fagus sylvatica*. *Biology Letters*, 7, 699–701.
- Ding WR, Lü XX, Ming QZ (2011). Hydrothermal analysis of environment of Yuanmou dry-hot river valley in Jinsha River, upper Yangtze River, China. *China Rural Water and Hydropower*, (2), 39–42. (in Chinese with English abstract) [丁文荣, 吕喜玺, 明庆忠 (2011). 变化环境下的元谋干热河谷区水热响应分析. 中国农村水利水电, (2), 39–42.]
- 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.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Fan H, Wu J, Liu W, Yuan Y, Hu L, Cai Q (2015). Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. *Plant and Soil*, 392, 127–138.
- Farzaneh M, Vierheilig H, Lössl A, Kaul HP (2011). Arbuscular mycorrhiza enhances nutrient uptake in chickpea. *Plant, Soil & Environment*, 57, 465–470.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y (2005). Leaf N and P stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Harrington MG, Gadek PA (2009). A species well travelled —

- The *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) complex based on phylogenetic analyses of nuclear ribosomal ITS and ETSf sequences. *Journal of Biogeography*, 36, 2313–2323.
- Huang JY, Song CC, Song YY, Liu DY, Wan ZM, Liao YJ (2008). Influence of freshwater marsh tillage on microbial biomass and dissolved organic carbon and nitrogen. *Environmental Science*, 29, 1380–1387. (in Chinese with English abstract) [黄靖宇, 宋长春, 宋艳宇, 刘德燕, 万忠梅, 廖玉静 (2008). 湿地垦殖对土壤微生物量及土壤溶解有机碳、氮的影响. *环境科学*, 29, 1380–1387.]
- Jaeger CH, Monson RK, Fisk MC, Schmidt SK (1999). Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80, 1883–1891.
- Jiang J, Song MH (2010). Review of the roles of plants and soil microorganisms in regulating ecosystem nutrient cycling. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 979–988. (in Chinese with English abstract) [蒋婧, 宋明华 (2010). 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用. *植物生态学报*, 34, 979–988.]
- Jonasson S, Michelsen A, Schmidt IK, Nielsen EV (1999). Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the Arctic. *Ecology*, 80, 1828–1843.
- Lau JA, Lennon JT (2011). Evolutionary ecology of plant-microbe interactions: Soil microbial structure alters selection on plant traits. *New Phytologist*, 192, 215–224.
- Lau JA, Lennon JT (2012). Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 14058–14062.
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 32, 1768–1771.
- Li JP, Li T, Zhao ZW (2003). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of Jinsha River. *Mycosystema*, 22, 604–612. (in Chinese with English abstract) [李建平, 李涛, 赵之伟 (2003). 金沙江干热河谷(元谋段)丛枝菌根真菌多样性研究. *菌物学报*, 22, 604–612.]
- Li K (1993). *Yuanmou County Annals*. The Peoples Press of Yunnan, Kunming. (in Chinese) [李坤 (1993). 元谋县志. 云南人民出版社, 昆明.]
- Liang Y, Jiang Y, Wang F, Wen C, Deng Y, Xue K, Qin Y, Yang Y, Wu L, Zhou J, Sun B (2015). Long-term soil transplant simulating climate change with latitude significantly alters microbial temporal turnover. *The ISME Journal*, 9, 2561–2572.
- Liu YF, Chen SL, Li YC, Chen S, Guo ZW, Yang QP (2015). Effect of long-term flooded conditions on nutrient stoichiometric characteristics of *Phyllostachys rivalis* rhizome roots. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 35, 350–355. (in Chinese with English abstract) [刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 陈珊, 郭子武, 杨清平 (2015). 长期淹水对河竹鞭根养分化学计量特征的影响. *西北植物学报*, 35, 350–355.]
- Lu RK (2000). *Analysis Methods of Soil Agricultural Chemistry*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing, (in Chinese) [鲁如坤 (2000). 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Miransari M (2011). Soil microbes and plant fertilization. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 92, 875–885.
- Niu DC, Dong XY, Fu H (2011). Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana*. *Pratacultural Science*, 28, 915–920. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 董晓玉, 傅华 (2011). 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. *草业科学*, 28, 915–920.]
- Olander L, Vitousek P (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49, 175–191.
- Peng SL (2014). *Responses of Soil Microbial Communities to Water and Temperature Changes in Yuanmou Dry-Hot Valley*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 111–113. (in Chinese with English abstract) [彭思利 (2014). 元谋干热河谷土壤微生物群落对水热变化的响应. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京. 111–113.]
- Pernilla Brinkman E, van der Putten WH, Bakker EJ, Verhoeven KJ (2010). Plant-soil feedback: Experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, 98, 1063–1073.
- Qi SH, Wang JB (2007). The primary analysis of climate change in dry-hot valley of Yuanmou, China. *Journal of Meteorological Research and Application*, 28, 125–127. (in Chinese with English abstract) [起树华, 王建彬 (2007). 元谋干热河谷气候生态环境变化的初步分析. *气象研究与应用*, 28, 125–127.]
- Qu L, Huang Y, Ma K, Zhang Y, Bierec A (2015). Effects of plant cover on properties of rhizosphere and inter-plant soil in a semiarid valley, SW China. *Soil Biology & Biochemistry*, 94, 1–9.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M (2008). Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology*, 39, 223–235.
- Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012). Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 262, 2024–2034.

- Shaw LJ, Beatonb Y, Glover LA, Killham K, Meharg AA (1999). Re-inoculation of autoclaved soil as a non-sterile treatment for xenobiotic sorption and biodegradation studies. *Applied Soil Ecology*, 11, 217–226.
- Shen RF, Zhao XQ (2015). Role of soil microbes in the acquisition of nutrients by plants. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6584–6591. (in Chinese with English abstract) [沈仁芳, 赵学强 (2015). 土壤微生物在植物获得养分中的作用. 生态学报, 35, 6584–6591.]
- 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, 杞金华, 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.]
- Song YT, Zhou DW, Li Q, Wang P, Huang YX (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 222–230. (in Chinese with English abstract) [宋彦涛, 周道玮, 李强, 王平, 黄迎新 (2012). 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征. 植物生态学报, 36, 222–230.]
- Steinauer K, Tilman D, Wragg PD, Cesarz S, Cowles JM, Pritsch K, Reich PB, Weisser WW, Eisenhauer N (2015). Plant diversity effects on soil microbial functions and enzymes are stronger than warming in a grassland experiment. *Ecology*, 96, 99–112.
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523–534.
- Treseder KK, Vitousek PM (2001). Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 82, 946–954.
- Van der Putten WH, Bardgett RD, Bever JD, Bezemer TM, Casper BB, Fukami T, Kardol P, Klironomos JN, Kulmatiski A, Schweitzer JA, Suding KN, Van de Voorde TFJ, Wardle DA (2013). Plant-soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101, 265–276.
- van Grunsven RHA, van der Putten WH, Bezemer TM, Berendse F, Veenendaal EM (2010). Plant-soil interactions in the expansion and native range of a poleward shifting plant species. *Global Change Biology*, 16, 380–385.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wang GB, Ruan HH, Tang YF, He R (2009). A review on the dynamics of soil microbial biomass in forest ecosystems. *Journal of Anhui Agricultural University*, 36, 100–104. (in Chinese with English abstract) [王国兵, 阮宏华, 唐燕飞, 何容 (2009). 森林土壤微生物生物量动态变化研究进展. 安徽农业大学学报, 36, 100–104.]
- Wang XM, Yan BG, Liu GC, Fang HD (2016). Spatial variation in seed dormancy and germination of *Dodonaea viscosa* in Yuanmou dry-hot valley, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 24, 375–380. (in Chinese with English abstract) [王雪梅, 闫帮国, 刘刚才, 方海东 (2016). 元谋干热河谷车桑子种子休眠与萌芽的空间变异特征研究. 热带亚热带植物学报, 24, 375–380.]
- Wang ZN, Yang HM (2013). Responses of ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in plants to abiotic environmental factors. *Pratacultural Science*, 30, 927–934. (in Chinese with English abstract) [王振南, 杨惠敏 (2013). 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应. 草业科学, 30, 927–934.]
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Wu Y, Yu X, Wang H, Ding N, Xu J (2010). Does history matter? Temperature effects on soil microbial biomass and community structure based on the phospholipid fatty acid (PLFA) analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 10, 223–230.
- Xu X, Ouyang H, Richter A, Wanek W, Cao G, Kuzyakov Y (2011). Spatio-temporal variations determine plant-microbe competition for inorganic nitrogen in an alpine meadow. *Journal of Ecology*, 99, 563–571.
- Yan K, Fu DG, He F, Duan CQ (2011). Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 353–361. (in Chinese with English abstract) [阎凯, 付登高, 何峰, 段昌群 (2011). 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. 植物生态学报, 35, 353–361.]
- Yan ZB, Kim NY, Han TS, Fang JY, Han WX (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 551–557. (in Chinese with English abstract) [严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩 (2013). 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. 植物生态学报, 37, 551–557.]
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta*

- Phytoecologica 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.]
- Zhan XH, Jiang YH (1999). Advances in researches on mechanism of microbial inoculants on promoting plant growth. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 5, 97–105. (in Chinese with English abstract) [占新华, 蒋延惠 (1999). 微生物制剂促进植物生长机理的研究进展. 植物营养与肥料学报, 5, 97–105.]
- Zhang AM, Li NK, Zhao GY, Zhang SF (2015). Research progress on the phosphate-solubilizing and potassium-solubilizing microorganisms. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 35, 442–448. (in Chinese with English abstract) [张爱民, 李乃康, 赵钢勇, 张双凤 (2015). 土壤中解磷、解钾微生物研究进展. 河北大学学报(自然科学版), 35, 442–448.]
- Zhang QY, Sun HL, Li SC, Hu X, Pang L (2013). Different environmental conditions on germination characteristics of *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. *Seed*, 32, 12–14. (in Chinese with English abstract) [张琼瑛, 孙海龙, 李绍才, 胡兴, 庞亮 (2013). 不同环境条件对车桑子萌发的影响. 种子, 32, 12–14.]
- Zhang W, Zhao J, Pan F, Li D, Chen H, Wang K (2015). Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in southwest China. *Plant and Soil*, 391, 77–91.
- Zhao ZW, Ren LC, Li T, Li JP (2003). Arbuscular mycorrhizas in the dry-hot valley of Jinsha River. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 199–204. (in Chinese with English abstract) [赵之伟, 任立成, 李涛, 李建平 (2003). 金沙江干热河谷(元谋段)的丛枝菌根. 云南植物研究, 25, 199–204.]
- 责任编辑: 阎恩荣 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问