

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2020.06.025

青藏高原退化草甸土壤微生物量、酶化学计量学特征及其影响因素

喻岚晖^{1,2}, 王杰³, 廖李容^{1,2}, 张超^{1,3*}, 刘国彬¹

(1. 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 探明草地退化过程中土壤微生物量和酶的变化趋势及其化学计量学特征, 对理解草地的退化机理有重要意义。本研究以青藏高原高寒草甸4种不同退化程度(未退化、轻度退化、中度退化、重度退化)草甸为研究对象, 分析了土壤微生物量和酶化学计量学特征及其影响因素。结果表明, 随草甸退化程度的加剧, 土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)、全氮(Total nitrogen, TN)、速效钾(Available potassium, AK)、微生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)和微生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)含量显著降低; 未退化草甸 β -1,4-葡萄糖苷酶(β -1,4-Glucosidase, BG)和 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(β -N-Acetylglucosaminidase, NAG)活性显著低于轻度、中度和重度退化; 重度退化草甸土壤氮/磷、MBN/MBP显著低于未退化, $\ln(\text{NAG} + \text{LAP})/\ln\text{ALP}$ 取值范围为0.77~0.83, 高于全球均值0.44, 说明退化引起了该地区的土壤氮限制; 相关分析表明微生物量和酶的化学计量比受有机碳和全氮的影响显著。综上, 微生物量和酶的化学计量学特征对土壤养分变化响应敏感且能反映土壤养分限制情况。

关键词: 高寒草甸; 草地退化; 微生物量; 土壤酶; 生态化学计量学

中图分类号: S154.36

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2020)06-1702-09

Soil Microbial Biomass, Enzyme Activities and Ecological Stoichiometric Characteristics and Influencing Factors along Degraded Meadows on the Qinghai-Tibet Plateau

YU Lan-hui^{1,2}, WANG Jie³, LIAO Li-rong^{1,2}, ZHANG Chao^{1,3*}, LIU Guo-bin¹

(1. Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry Education, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;
3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China)

Abstract: Revealing the changes in soil microbial biomass and enzymes and their stoichiometric characteristics is of great significance to understand the degradation mechanism of degraded grassland. In the present study, we surveyed the soil in Qinghai-Tibetan alpine meadows and classified the extent of degradation as undegraded, lightly degraded, moderately degraded, and severely degraded to evaluate the changes in stoichiometric characteristics of microbial biomass and enzymes activities. Results showed that as the meadow degraded, the contents of soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), available potassium (AK), microbial biomass carbon (MBC) and microbial biomass nitrogen (MBN) decreased significantly. Activities of β -1,4-Glucosidase (BG) and β -N-Acetylglucosaminidase (NAG) of the degraded grasslands were significantly higher than that of the undegraded meadow. The ratios of N/P and MBN/MBP in severely degraded meadow were significantly lower than those in undegraded meadow, and $\ln(\text{NAG} + \text{LAP})/\ln\text{ALP}$ ranged from 0.77 to 0.83, which was higher than the 0.44 (global average value), indicating that the degradation aggravated the soil nitrogen limitation in the studied area. The correlation analysis showed soil microbial biomass, enzyme activities and ecological stoichiometric ratio were positively correlated with SOC and TN. In summary, soil microbial biomass, enzyme activities and ecological stoichiometric ratio were sensitive to

收稿日期: 2020-04-20; 修回日期: 2020-06-11

基金项目: 中科院战略性先导专项(XDA20040200); 陕西省创新人才推进计划-青年科技新星项目(2019KJXX-081); 国家自然科学基金项目(41771554)共同资助

作者简介: 喻岚晖(1996-), 女, 四川南充人, 硕士研究生, 主要从事植被修复与土壤微生态研究, E-mail: 18581722736@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: zhangchaolynn@163.com

soil nutrient change and could reflect soil nutrient limitations.

Key words: Alpine meadow; Grassland degradation; Microbial biomass; Soil enzyme; Ecological stoichiometric

草地作为我国面积最大的陆地生态系统类型,具有保持土壤养分、降低水土流失等极其重要的生态功能。但在自然因素与人为因素的影响下,我国约有90%的天然草地发生了不同程度的退化,其中60%以上为中度和重度退化^[1]。草地退化主要表现为植被退化和土壤生境退化^[2],而土壤承担了提供植物生长的基质和环境、保存物种多样性等重要的生态系统服务功能,是草地退化的核心问题^[3]。目前已有大量学者对于退化土壤进行了相关研究,如杨元武等^[4]认为,不同退化程度土壤理化性质均发生变化,速效养分含量显著减少,而各种养分含量和pH与退化草地演替度的大小无显著相关性;蒋永梅等^[5]的研究表明,高寒草地的退化与土壤微生物和土壤酶活性变化有密切的联系,微生物量及酶活性随退化程度的加重总体呈减小的趋势;蔡晓布等^[6]认为,草地退化对土壤物理、化学和生物学性质具有相对一致的影响,其中生物学性质对土壤肥力的演变具有关键影响。因此对土壤各特性的探究对于深入掌握草地退化情况,帮助恢复草地生态功能有重要意义。

近年来兴起的生态化学计量学是结合了生态学和化学计量学的基本原理,研究多重化学元素(主要是碳、氮和磷)的质量平衡对生态交互作用影响的一种理论,已经成为生态学研究的重要手段^[7]。许多研究表明,生态化学计量学对于养分限制性有一定的指示作用^[8-9]。但由于环境条件对生态化学计量特征影响的差异,目前尚不存在统一的生态化学计量学标准来判断养分限制^[10]。因此,基于生态化学计量学的特定生态系统养分限制及其影响机制仍需深入研究。已有研究表明土壤碳、氮和磷的化学计量比能反映草地退化中的养分限制,而土壤微生物生物量作为养分的“源”和“库”,可反映草地土壤营养状况,其化学计量比可作为表征土壤营养限制的指标,反映草地对养分的需求^[11-13]。同时,胞外酶在有机质分解和养分循环过程中起着重要的催化作用,探究参与碳、氮和磷循环的胞外酶化学计量学特征,可反映微生物代谢和营养需求与环境养分有效性之间的生物地球化学平衡^[14]。综上,探究生态化学计量学特征及其影响因素不仅对草地养分限制的研究有重要意义,也对完善生态化学计量学理论有一定的参考价值。

高寒草甸是在寒冷而湿润的条件下,以耐寒的

多年生中生草本植物为建群种形成的生态系统类型,广泛分布于青藏高原^[15]。近几十年来,人类对草地资源不合理的开发和利用导致青藏高原高寒草甸生态系统受到了严重破坏。本研究以青藏高原高寒草甸为研究对象,探究不同退化程度草地土壤的微生物量和酶的化学计量学特征及其影响因素,以期为该地区的草地退化机理研究和生态修复管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于西藏自治区当雄县(91°05' E, 30°51' N),海拔4 333 m;年平均气温为1.3℃,温度最高月(7月)平均温度为10.7℃,温度最低月(1月)平均温度为-10.4℃。年平均降水量为476.8 mm,主要集中在6—8月之间,全年≥0℃的有效积温为1 800℃左右。春、冬季气候干燥,寒冷多风。该研究区是典型的高寒草甸生态系统,植被以高山嵩草(*Kobresia pygmaea* C. B. Clarke),丝颖针茅(*Stipa capillacea* Keng),二裂叶委陵菜(*Potentilla bifurca* L.),禾叶点地梅(*Androsace graminifolia* C. E. C. Fisch)为主。

1.2 样地设置与样品采集

在水热、地形状况基本一致的高寒草甸上,参照Wen等^[16]基于青藏高原高寒草甸建立的评估系统,通过计算每个样地的草地退化指数(Grassland degradation index, GDI),选取未退化(Non-degraded, ND)、轻度退化(Lightly degraded, LD)、中度退化(Moderately degraded, MD)和重度退化(Severely degraded, SD)的4个退化程度的草甸,于2018年8月进行样本采集(表1)。具体公式为:

$$GDI = (100 - C) \times 28\% + (100 - P) \times 39\% + (70 - E) \times 26\% + (25 - H) \times 7\%$$

其中, C 是盖度; P 是产草量比例; E 是可食牧草比例; H 是可食牧草高度。根据计算得出的GDI指数判定退化程度:GDI指数小于13.9时,为未退化草地;GDI指数为13.9~33.5时,为轻度退化草地;GDI指数为33.5~52.4时,为中度退化草地;GDI指数为52.4~68.4时,为重度退化草地。

表 1 草地退化程度评价指标

Table 1 Evaluation index of grassland degradation

	未退化	轻度退化	中度退化	重度退化
	Non-degraded	Lightly degraded	Moderately degraded	Severely degraded
盖度 Total coverage/%	94.20±1.24	83.00±1.55	74.00±1.05	39.40±1.81
产草量比例 The proportion of the grassland productivity/%	96.70±3.30	69.20±1.88	46.80±1.98	22.80±1.07
可食牧草比例 The proportion of the edible plants/%	65.60±2.84	60.80±3.54	40.20±4.53	26.40±1.03
可食牧草高度 The height of the edible plants/cm	35.20±1.93	24.80±1.71	21.00±1.41	7.00±0.71
草地退化指数 Grassland degradation index	5.97±1.03	23.21±1.41	36.06±0.89	59.67±0.82

每个小区沿 150 m 的样条设置了 5 个等间距的采样点(0.5 m×0.5 m),去除石头和垃圾等杂质后,从每个采样点按“S”型采集深度为 0~15 cm 的土壤样本,充分混合后作为样本保存。每个土壤样本分为两部分,一部分风干进行理化性质的测定分析,另一部分保存在 4℃ 冰箱中进行酶活性和微生物量的测量。

1.3 样品测定

1.3.1 理化性质及微生物量 土壤水分含量(Soil moisture content, SM)用烘干法测定;土壤 pH 值用 pH 电极在 2.5:1 的土水比下测定。有机碳(Soil organic carbon, SOC)含量采用重铬酸盐法测定;全氮(Total nitrogen, TN)含量采用凯氏定氮法测定;全磷(Total phosphorus, TP)含量采用 NaOH 熔融—钼锑抗比色法测定;土壤速效磷(Available phosphorus, AP)含量采用 NaHCO₃ 浸提—钼锑抗比色法测定;速效钾(Available potassium, AK)含量采用醋酸铵浸提火焰光度法^[17]测定。

微生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)和微生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)含量采用氯仿熏蒸浸提法测定;微生物量磷(Microbial biomass phosphorus, MBP)含量采用碳酸氢钠提取—钼锑抗比色法^[18-19]测定。

1.3.2 酶活性 土壤酶活性分析采用微孔板荧光法^[20]。其原理为利用底物与酶水解释放 4-甲基伞形酮酰(4-MUB)进行荧光检测,通过荧光强度的变化反映酶活性。本研究选取了 4 种胞外酶,分别为参与碳循环的 β -1,4-葡萄糖苷酶(β -1,4-Glucosidase, BG)、参与氮循环的 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(β -N-Acetylglucosaminidase, NAG)、亮氨酸氨基肽酶(Leucine Arylamidase, LAP)和参与磷循环的碱性磷酸酶(Alkaline Phosphatase, ALP)。具体步骤参考相关文献^[21-22]。

1.4 数据统计与分析

采用 Excel 2016 和 SPSS 24.0 对数据进行处理和分析。各退化程度间理化性质、微生物量、酶活性等指标采用单因素方差分析(one-way ANOVA)

和 LSD 法进行差异显著性的检验;采用 Pearson 相关系数进行理化性质、微生物量和酶化学计量特征的相关性分析;使用 Canoco 5.0 对理化性质、微生物量和酶化学计量特征进行冗余分析(RDA)。图表数据均采用平均值±标准差表示。参与碳(BG)、氮(NAG+LAP)和磷(ALP)循环的胞外酶比值均为对数转换后的比值,即:

酶(Enzyme) C/N = $\ln BG : \ln(NAG+LAP)$

酶(Enzyme) C/P = $\ln BG : \ln ALP$

酶(Enzyme) N/P = $\ln(NAG+LAP) : \ln ALP$

2 结果与分析

2.1 不同退化程度草甸的土壤理化性质

由表 2 可以看出,随退化程度的加剧:土壤 pH 升高,但土壤总体偏酸性(pH<7);土壤水分含量、SOC, TN 和 AK 含量均降低, TP 和 AP 先升高后降低,在轻度退化为最高;SOC 含量随退化程度的加剧显著降低($P<0.05$)。C/N、C/P 和 N/P 在未退化草地中最高,轻度、中度和重度退化草地无显著差异。碳氮磷元素化学计量比值区间为:C/N 为 10.38~13.72,重度退化与未退化草地相比约下降 20%;C/P 为 36.12~70.84,约下降 43%;N/P 为 3.48~5.12,约下降 29%。

2.2 不同退化程度草甸的微生物量及化学计量比

由表 3 可知,随退化程度的加剧, MBC 含量、MBN 含量和 MBP 含量呈下降趋势。MBC 含量和 MBN 含量在不同退化程度间差异显著($P<0.05$), MBP 含量除重度退化外无显著差异。同一退化程度中,均为 MBC>MBN>MBP。

微生物量化学计量比见图 1,随退化程度的加剧, MBC/MBN 升高,在重度退化达到最大值且差异显著($P<0.05$);MBC/MBP 与 MBN/MBP 总体呈降低趋势,在重度退化达到最小值。微生物量化学计量比区间为:MBC/MBN 为 2.85~4.37, MBC/MBP 为 10.35~15.24, MBN/MBP 为 2.40~5.43。

表 2 不同退化程度草地土壤理化性质特征

Table 2 Physical and chemical properties of grassland soils with different degrees of degradation

指标 Index	未退化 Non-degraded	轻度退化 Lightly degraded	中度退化 Moderately degraded	重度退化 Severely degraded
pH	6.43±0.09 ^c	6.65±0.06 ^b	6.78±0.05 ^{ab}	6.90±0.15 ^a
土壤水分含量 SM content/%	23.35±2.67 ^a	22.88±1.24 ^a	18.37±1.27 ^b	15.50±0.73 ^c
有机碳含量 SOC content/g·kg ⁻¹	33.51±7.81 ^a	19.46±1.37 ^b	13.57±0.91 ^{bc}	10.94±1.98 ^c
全氮含量 TN content/g·kg ⁻¹	2.42±0.43 ^a	1.77±0.12 ^b	1.30±0.04 ^c	1.06±0.21 ^c
全磷含量 TP content/g·kg ⁻¹	0.47±0.02 ^a	0.49±0.05 ^a	0.34±0.02 ^b	0.30±0.06 ^b
速效磷含量 AP content/mg·kg ⁻¹	1.96±0.09 ^a	2.18±0.39 ^a	1.67±0.28 ^b	1.67±0.74 ^b
速效钾含量 AK content/mg·kg ⁻¹	116.96±25.02 ^a	106.23±10.01 ^a	95.52±23.21 ^b	95.98±14.63 ^b
碳氮比 C/N	13.72±1.02 ^a	11.01±0.23 ^b	10.46±0.51 ^b	10.38±0.3 ^b
碳磷比 C/P	70.84±15.74 ^a	40.31±3.85 ^b	40.10±2.3 ^b	36.12±2.85 ^b
氮磷比 N/P	5.12±0.86 ^a	3.66±0.3 ^b	3.83±0.13 ^b	3.48±0.26 ^b

注:不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。下同

Note: Different lowercase letters indicated significant difference among different treatments at the 0.05 level, The same as below

表 3 不同退化程度草地土壤微生物量特征

Table 3 Characteristics of soil microbial biomass in grasslands with different degrees of degradation

指标 Index	未退化 Non-degraded	轻度退化 Lightly degraded	中度退化 Moderately degraded	重度退化 Severely degraded
微生物量碳含量 MBC content/mg·kg ⁻¹	265.06±16.63 ^a	205.34±8.37 ^b	160.82±10.37 ^c	105.32±10.38 ^d
微生物量氮含量 MBN content/mg·kg ⁻¹	93.54±7.96 ^a	71.28±8.00 ^b	49.26±5.26 ^c	24.38±4.17 ^d
微生物量磷含量 MBP content/mg·kg ⁻¹	17.48±2.01 ^a	14.78±3.10 ^a	15.06±1.80 ^a	10.24±1.21 ^b

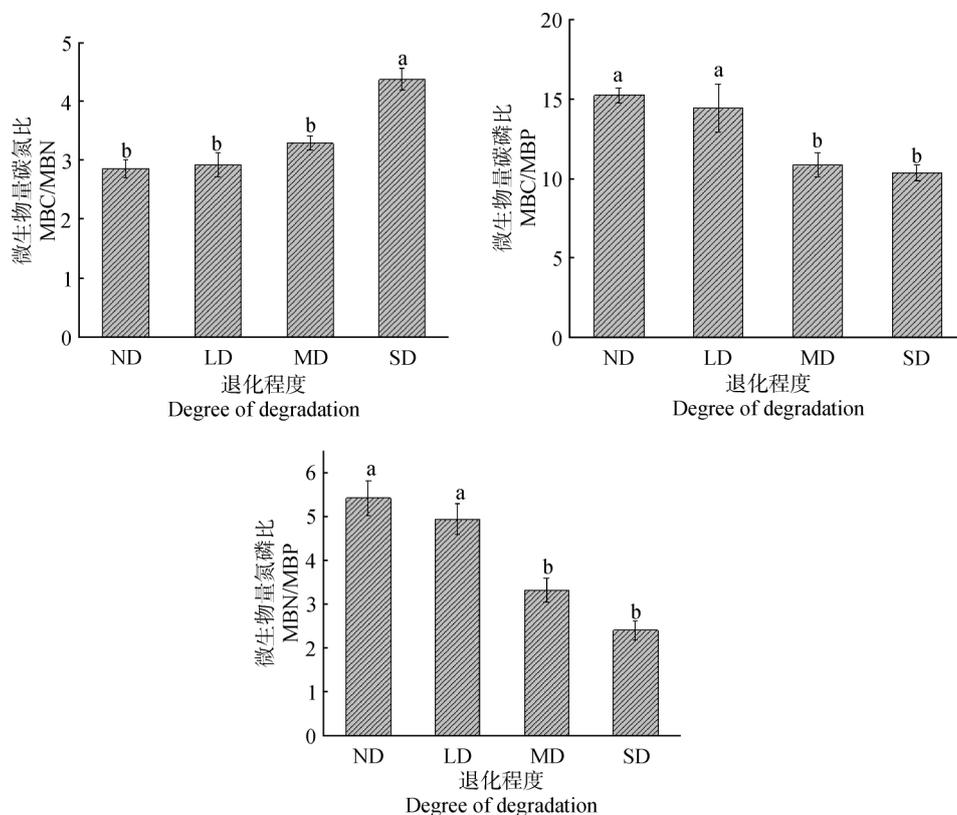


图 1 不同退化程度草地土壤微生物量计量比特征

Fig.1 Characteristics of soil microbial biomass measurement ratio in grasslands with different degrees of degradation

注: ND:未退化;LD:轻度退化;MD:中度退化;SD:重度退化;MBC:微生物量碳;MBN:微生物量氮;MBP:微生物量磷。下同

Note: ND: Non-degraded; LD: Lightly degraded; MD: Moderately degraded; SD: Severely degraded; MBC: microbial biomass carbon; MBN: microbial biomass nitrogen; MBP: microbial biomass phosphorus. The same as below

2.3 不同退化程度草甸的酶活性及化学计量比

由表 4 可知, BG 活性和 NAG 活性先上升后下降, 分别在中度退化和轻度退化达到最大值。LAP 活性先下降后上升, 在轻度退化达到最小值。(NAG+LAP)活性先上升后下降, 在轻度退化土壤中最高。同一退化程度中, 胞外酶活性体现为碳循

环酶(BG) < 氮循环酶(NAG+LAP) < 磷循环酶(ALP)。

酶化学计量比如图 2 所示, 其取值区间为: 酶 C/N 为 0.47~0.78, 酶 C/P 为 0.38~0.64, 酶 N/P 为 0.77~0.83。酶 C/N 和酶 C/P 表现为先上升后下降, 在中度退化达到最大值, 未退化为最小值。

表 4 不同退化程度草地碳氮磷循环酶活性特征

Table 4 Activity of carbon, nitrogen and phosphorus cycling enzymes in grasslands with different degrees of degradation

酶 Enzyme	β -1,4-葡萄糖苷酶活性 BG activity/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性 NAG activity/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	亮氨酸氨基肽酶活性 LAP activity/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	氮循环酶活性 NAG+LAP activity/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	碱性磷酸酶活性 ALP activity/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
未退化 Non-degraded	7.47±0.98 ^c	7.42±0.99 ^b	62.24±8.79 ^a	65.32±12.32 ^b	210.4±36.33 ^a
轻度退化 Lightly degraded	19.05±4.72 ^{bc}	19.13±5.89 ^a	46.2±6.73 ^b	92.49±8.85 ^a	225.89±41.05 ^a
中度退化 Moderately degraded	34.23±3.67 ^a	18.8±3.82 ^a	73.7±7.27 ^a	89.35±15.43 ^a	239.12±19.15 ^a
重度退化 Severely degraded	22.85±17.44 ^{ab}	14.12±5.96 ^{ab}	75.23±11.17 ^a	69.66±9.55 ^b	264.66±79.81 ^a

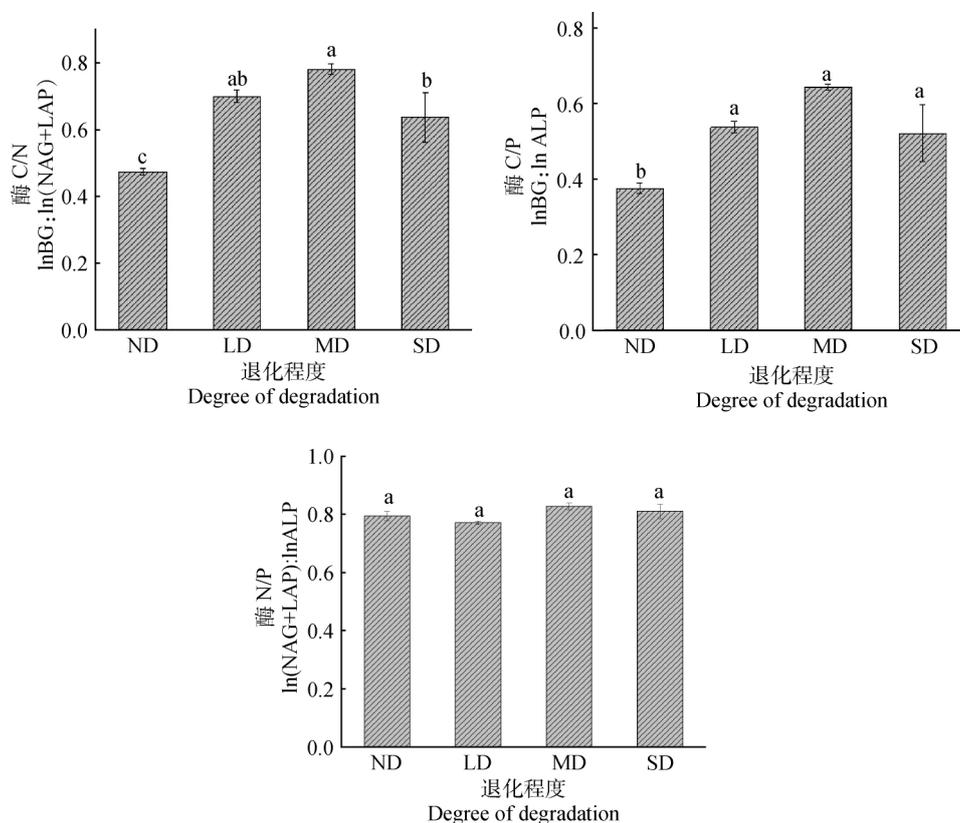


图 2 不同退化程度草地酶化学计量学特征

Fig. 2 Characteristics of enzyme stoichiometry in grasslands with different degrees of degradation

2.4 理化性质与微生物量和酶化学计量比的相关性分析

由于各退化程度间 ALP 和酶 N/P 无显著差异, 故相关分析不考虑上述因子。由表 5 可以看出,

MBC, MBN, MBP, MBC/MBP 和 MBN/MBP 除与 pH 呈负相关外, 与其他指标均呈正相关。MBC/MBN 与理化指标的相关关系则相反。BG, NAG 与 SOC 显著负相关 ($P < 0.05$), LAP 与土壤水分含量

和 TN 也显著负相关($P < 0.05$)。而酶 C/N 和酶 C/P 除和 pH, AP 呈正相关外, 与其他指标均呈负相关。同时, 酶 C/N 和酶 C/P 与 SOC 相关性最大, 相关系数分别为 0.591 和 0.592。

分别以微生物量和酶的化学计量比作为响应变量, 以土壤理化性质作为解释变量进行冗余分析(RDA), 结果如图 3 所示。可以看出理化性质可以解释微生物量及化学计量比的 83.51% 和酶及化学

计量比的 63.99%。pH、土壤水分含量和 SOC 对微生物量及化学计量比的解释率较大, MBC 和 MBN 与 SOC, TN, TP 和土壤水分含量的正相关性较大, 与 pH 的负相关性较大; 其中, 土壤水分含量对 MBC 的影响最大。SOC, TN, TP 和土壤水分含量对酶及化学计量比的解释率较大, 其中 SOC 和 TN 对 BG 和 NAG 的影响最大, TP 对 LAP 的影响最大, 酶 C/N 和酶 C/P 与 SOC 和 TN 呈显著负相关。

表 5 理化性质与微生物量和酶化学计量比的相关分析

Table 5 Correlation analysis of physical and chemical properties with stoichiometry of microbial biomass and stoichiometry of enzymes

	pH	土壤水分含量 SM content	有机碳含量 SOC content	全氮含量 TN content	全磷含量 TP content	速效磷含量 AP content	速效钾含量 AK content
微生物量碳含量 MBC content	-0.881**	0.871**	0.898**	0.920**	0.798**	0.404	0.476*
微生物量氮含量 MBN content	-0.855**	0.881**	0.846**	0.886**	0.816**	0.312	0.426
微生物量磷含量 MBP content	-0.570**	0.595**	0.646**	0.672**	0.576**	0.139	0.140
微生物量碳氮比 MBC/MBN	0.659**	-0.759**	-0.541*	-0.614**	-0.666**	-0.165	-0.186
微生物量碳磷比 MBC/MBP	-0.724**	0.734**	0.640**	0.668**	0.635**	0.504*	0.534*
微生物量氮磷比 MBN/MBP	-0.795**	0.844**	0.704**	0.756**	0.760**	0.388	0.460*
β -1,4-葡萄糖苷酶活性 BG activity	0.532*	-0.439	-0.574**	-0.522*	-0.331	0.134	-0.161
β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性 NAG activity	0.412	-0.222	-0.508*	-0.421	-0.063	0.233	-0.151
亮氨酸氨基肽酶活性 LAP activity	0.513*	-0.626**	-0.406	-0.497*	-0.640**	-0.285	-0.117
酶 C/N Enzyme C/N	0.504*	-0.298	-0.591**	-0.500*	-0.178	0.216	-0.185
酶 C/P Enzyme C/P	0.509*	-0.366	-0.592**	-0.514*	-0.221	0.181	-0.185

注: * 为显著相关($P < 0.05$); ** 为极显著相关($P < 0.01$)

Note: * is significant correlation at the 0.05 level; ** is extremely significant correlation at the 0.01 level

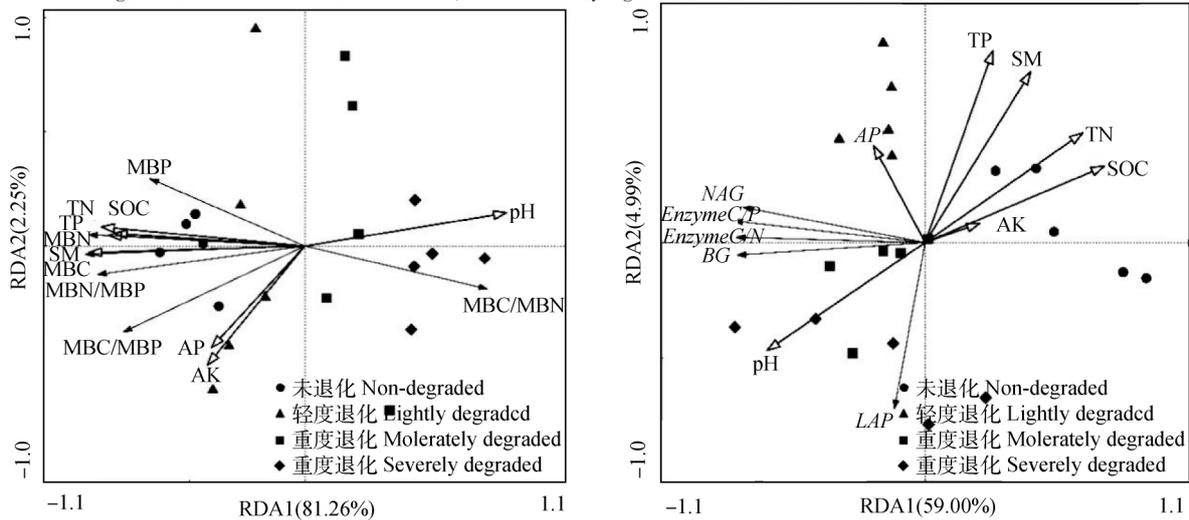


图 3 理化性质与微生物量和酶的化学计量比的冗余分析(RDA)

Fig. 3 Redundancy analysis of physical and chemical properties with microbial stoichiometry and enzyme stoichiometry (RDA)

3 讨论

3.1 不同退化程度草甸的理化性质

土壤是植物生长的基质, 土壤的理化性质能直接影响草地生态功能, 研究理化性质的动态变化对于揭示草地演替进程有重要意义^[23]。本研究结果表明, 土壤理化性质随退化程度的加剧表现出一定

的变化趋势。pH 随退化程度的加剧有小幅度的升高, 土壤水分含量则呈降低趋势, 土壤整体呈现出一定的碱化趋势, 这与王玉琴等^[24]、林璐等^[25]的研究结果相同。这可能是因为草地退化导致地表裸露面积增大和土壤持水能力降低。土壤 SOC, TN, TP 含量在总体上随着退化程度的加剧也有所降低。SOC 含量下降可能是由于土壤退化伴随着草地植

被变化,导致有机碳的输入减少,土壤中养分的富集能力降低,土壤有机质的含量大幅度降低^[26];同时,土壤发生退化时,微生物减少,土壤固氮作用降低,加速了氮素的流失,这导致了全氮的降低^[27]。磷作为一种沉积性矿物,其主要来源为土壤母质,迁移率低,因此在各退化程度之间差异显著性较小^[28]。AP 在轻度退化时含量较高,可能是因为这个阶段植物残体的分解速率升高。

土壤碳氮磷元素化学计量比是反映土壤内的碳、氮、磷的养分循环的主要指标,也是确定土壤有机质和土壤营养平衡状况的重要参数^[29]。C/N, C/P和 N/P 在轻度退化、中度退化及重度退化草地中无显著差异,说明在退化过程中,高寒草甸生态系统的碳氮磷循环联系十分紧密,这对于明确草地退化机理有重要意义;而 3 种退化草甸的碳氮磷化学计量比与未退化草地差异显著,说明化学计量比的失衡对于高寒草甸退化有指示作用,其适用范围与具体阈值仍有待进一步探究。已有研究表明,土壤 C, N 作为结构性成分,在含量变动的过程中有相对固定的比值,且对环境变量的响应具有一致性^[12]。但本研究中, C/N 呈下降趋势,说明草地退化使土壤养分失衡。C/N 的减小是加速有机质分解的指标,表明 C 下降的速率高于 N 下降的速率,其结果是土壤有机质降低,土壤质量受到影响。根据邓斌^[30]对高寒草甸的研究结果,退化土壤养分的阈值为 C/N>10 且 N/P>8。本研究中 C/N 为 10.38~13.72, N/P 为 3.48~5.12,可以看出该地区存在 N 限制。贾宇等^[31]的研究表明,土壤 C/P<200 时,表明土壤磷素含量充足,因此 P 不是本区域的限制元素。由此看来,草地退化伴随着土壤养分的急速消耗和碳氮磷化学计量比失衡,因此密切关注退化草地土壤养分含量及其化学计量学特征,对掌握草地退化程度、制定合理修复措施有重要意义。

3.2 不同退化程度草甸的微生物量及化学计量比

土壤微生物控制着土壤有机质和主要养分循环过程,微生物量是土壤活性的资源库,能灵敏地表征土壤微生物活动和环境因子的变化,反映土壤的质量和性能^[32]。MBC 是土壤有机物分解的动力,MBN 含量能反映土壤供 N 能力,而 MBP 是有效磷的重要来源^[33]。本研究中,草地退化引起微生物生物量的降低,且各退化程度间差异显著,使得土壤肥力和微生物活性下降。Xu 等^[34]指出全球陆地土壤 MBC/MBN, MBC/MBP 和 MBN/MBP 均值分别为

7.6, 42.4 和 5.6, 但本研究中各比值均低于全球均值,可能与高寒草甸生态系统的特殊性有关。有研究表明, MBC/MBN 反映了土壤中真菌和细菌的比例, MBC/MBN 升高说明土壤中真菌数量有所上升,可能是因为草地退化过程中有大量的植物残体和凋落物进入土壤^[35]。MBC/MBP 的高低反映 P 养分的供应能力^[36], 比值较小时说明土壤 P 对植物有效性较高,土壤微生物具有一定的释放磷的潜力,能补充土壤中的有效磷,说明该地区土壤并不受 P 限制。MBN/MBP 则表示植物对 N 和 P 需求的大小^[13]。本研究中 MBN/MBP 呈下降趋势,说明在退化过程中,植物对 N 的需求大于对 P 的需求,因此为改善和修复该地区的草地退化现状,可以考虑人为添加氮肥。综合来看,微生物量及其化学计量比随着退化程度的加剧变化明显,且该地区存在一定的 N 限制。

3.3 不同退化程度草甸的酶活性及化学计量比

在探究各酶的变化特征时发现, BG 活性随着退化程度的加剧而先上升后下降,在中度退化达到最大值。NAG 先升高后降低, LAP 先降低后升高,但其加和值总体呈先升高后降低趋势。资源分配理论^[37]指出,微生物在受到单一元素限制时会增加与该元素对应的胞外酶的合成,以满足自身养分需求。故 C 循环酶和 N 循环酶的增加可能说明本研究区域在退化过程中存在一定的 C 和 N 限制。随着退化程度的进一步加剧,土壤中的胞外酶活性下降可能是由微生物活性大幅降低导致。处于高寒条件下的草甸土壤环境变化对酶活性的影响是特殊而复杂的,本研究中酶活性的变化与正常草地退化有机质减少导致的酶活性减少机理不同,应该综合考虑土壤结构和组成造成的影响。如彭岳林等^[38]认为,长期处于低温寒冻条件下的土壤通透性差,大量有机残体累积难以分解。而退化使土壤结构受损,通透性加强,土壤养分循环速率上升,从而使中度退化草甸的 BG, NAG 和 LAP 活性高于轻度退化草甸。ALP 活性在各退化程度之间无显著差异,与周会程等^[39]研究结果一致,说明在该地区中 P 含量相对富足,微生物对分泌用于摄取磷的 P 循环酶的投资不大。根据已有对退化土壤生态系统的研究可知,土壤酶活性的高低不仅与土壤生态系统的退化有关,而且与土壤类型、土壤生态条件以及酶类本身的性质等有关^[40]。因此,要探明酶活性的变化趋势与原因,还需结合多方面的影响因素考量,仍有待进一步

研究。

根据相关研究,全球尺度上土壤酶活性 C/N, C/P 和 N/P 的平均值分别为 1.41, 0.62 和 0.44^[41]。可以看出本研究区域的酶 C/N 偏低,酶 C/P 相差不大,而酶 N/P 偏高,这与黄海莉等^[42]的研究结果相似,反映出土壤整体的 N 循环酶活性较高,说明了土壤氮的相对缺乏。酶 C/N 与酶 C/P 在中度退化草地达到最大值,可能是因为在这个过程中微生物更多地着重于将功能用于分泌 C 循环酶来获得所需养分,其效率大于 N 循环酶和 P 循环酶。而后期逐渐下降,则可能是因为随着草地退化程度的加剧,土壤的理化性质、植物种类和微生物种类发生了改变,损失了一部分的参与 C 循环的微生物。说明在退化过程中有存在 C 限制的可能。酶 N/P 在各退化程度之间差异不显著说明了在不同退化程度中 N, P 循环酶的活性变化趋势近似,在该研究区域 N, P 循环酶对草地退化的响应具有一致性,即酶 N/P 的变化特征可能不能用于指示退化程度。可以看出,该地区存在一定的 N 限制,有存在 C 限制的可能,但仍需进一步探究。

3.4 理化性质与微生物量和酶化学计量比的相关性

研究结果表明, SOC, TN 和 TP 与 MBC 和 MBN 有显著相关性,这与赵彤等^[43]和吴建平^[44]的研究结果相似,表明 MBC, MBN 可以用于判断土壤肥力状况,也可为提高土壤肥力水平提供依据。由于土壤水分含量和 pH 对于微生物的生长代谢有重要作用, MBC, MBN, MBP 及其化学计量比受这两个因子影响较大。除 MBC/MBN 外, MBC, MBN, MBP 及其化学计量比均与 pH 呈显著负相关,说明当 pH 升高时,微生物会调整自身的生长策略,相对更偏向于选择聚集更多的碳用于自身生长,因此改善当地土壤碱化的趋势可能对于缓解碳限制有一定的作用。本研究中,酶及化学计量比主要受 SOC, TN, TP 和土壤水分含量的影响,可以表示土壤养分是影响生态酶化学计量学的重要因素。土壤水分作为土壤中养分循环流动的载体,会通过调控土壤底物和酶的扩散效率来影响酶及化学计量比^[45]。SOC 和 TN 与酶 C/N 和酶 C/P 呈显著负相关,对 BG 和 NAG 的影响最大; TP 对 LAP 的影响最大,说明酶及化学计量比对土壤养分变化敏感,可作为衡量土壤肥力的生物学指标。

4 结论

随高寒草甸退化程度的加剧,土壤 SOC, TN 和 AK 含量均显著降低,表明退化降低了土壤肥力。MBC 和 MBN 含量随退化程度加剧而显著降低;未退化草甸的土壤 BG 活性和 NAG 显著低于轻度、中度和重度退化草甸。通过对本研究区域各化学计量学特征的分析可以看出,该地存在一定的 N 限制,可能存在 C 限制, P 相对充足。总体看来,微生物量和酶的化学计量比受 SOC 和 TN 的影响最为显著,其中 SOC 对 $\ln BG : \ln(NAG + LAP)$ 和 $\ln BG : \ln ALP$ 影响最大。

参考文献

- [1] 白永飞,潘庆民,邢旗. 草地生产与生态功能合理配置的理论基础与关键技术[J]. 科学通报, 2016, 61(02): 201-212
- [2] 张骞,马丽,张中华,等. 青藏高原区退化草地生态恢复:退化现状、恢复措施、效应与展望[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7441-7451
- [3] 杜雄峰,于皓,王尚,等. 宏基因组方法揭示草地土壤微生物群落响应全球变化[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3516-3526
- [4] Yang Y W, Li X L, Zhou H Q. Analysis for soil characteristics of degraded grassland on alpine meadow[J]. Agricultural Science & Technology, 2011, 12(08): 1221-1225
- [5] 蒋永梅,师尚礼,田永亮,等. 高寒草地不同退化程度下土壤微生物及土壤酶活性变化特征[J]. 水土保持学报, 2017, 31(03): 244-249
- [6] 蔡晓布,张永青,邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征[J]. 生态学报, 2008(03): 1034-1044
- [7] 曾德慧,陈广生. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005(06): 141-153
- [8] Güsewell S, Bollens U. Composition of plant species mixtures grown at various N:P ratios and levels of nutrient supply[J]. Basic and Applied Ecology, 2003, 4(5): 453-466
- [9] 刘旭阳,陈晓旋,陈优阳,等. 福州不同农田土地利用类型土壤碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 水土保持学报, 2019, 33(06): 348-355
- [10] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,等. 生态化学计量学特征及其研究进展[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492
- [11] 张生楹,张德罡,柳小妮,等. 东祁连山不同退化程度高寒草甸土壤养分特征研究[J]. 草业科学, 2012, 29(07): 1028-1032
- [12] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? [J]. Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252
- [13] 季品,木勒德尔·吐尔汗拜,田地,等. 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态[J]. 植物生态学报, 2019, 43(06): 532-542
- [14] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of

- northern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016(98): 74-84
- [15] 罗久富, 周金星, 赵文霞, 等. 围栏措施对青藏高原高寒草甸群落结构和稳定性的影响[J]. *草业科学*, 2017, 34(03): 565-574
- [16] Wen L, Dong S K, Zhu L, *et al.* The construction of Grassland Degradation Index for Alpine Meadow in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Procedia Environmental Sciences*, 2010(2): 1966-1969
- [17] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 第 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 22-106
- [18] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999: 228-235
- [19] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Phosphorus in the soil microbial biomass [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1984, 16(2): 169-175
- [20] Grandy A S, Sinsabaugh R L, Neff J C, *et al.* Nitrogen deposition effects on soil organic matter chemistry are linked to variation in enzymes, ecosystems and size fractions [J]. *Biogeochemistry*, 2008, 91(1): 37-49
- [21] 范森珍, 尹昌, 范分良, 等. 长期不同施肥对红壤碳、氮、磷循环相关酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(03): 833-838
- [22] 乔航, 莫小勤, 罗艳华, 等. 不同林龄油茶人工林土壤酶化学计量及其影响因素[J]. *生态学报*, 2019, 39(06): 1887-1896
- [23] Wang G H. Plant traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the loess plateau[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(8): 990-998
- [24] 王玉琴, 尹亚丽, 李世雄. 不同退化程度高寒草甸土壤理化性质及酶活性分析[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(06): 1108-1116
- [25] 林璐, 乌云娜, 田村宪司, 等. 呼伦贝尔典型退化草原土壤理化与微生物性状[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(12): 3407-3414
- [26] 李海云, 张建贵, 姚拓, 等. 退化高寒草地土壤养分、酶活性及生态化学计量特征[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(05): 287-295
- [27] 袁知洋, 邓邦良, 郭晓敏, 等. 武功山山地草甸土壤全量氮磷钾分布格局及对不同退化程度的响应[J]. *西北林学院学报*, 2015, 30(03): 14-20
- [28] 青焯, 孙飞达, 李勇, 等. 若尔盖高寒退化湿地土壤碳氮磷比及相关性分析[J]. *草业学报*, 2015, 24(03): 38-47
- [29] 刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 等. 中国草原生态化学计量学研究进展[J]. *草地学报*, 2015, 23(05): 914-926
- [30] 邓斌. 高寒草地不同演替阶段植被变化和土壤碳氮磷的生态化学计量研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012: 33-36
- [31] 贾宇, 徐炳成, 李凤民, 等. 半干旱黄土丘陵区苜蓿人工草地土壤磷素有效性及对生产力的响应[J]. *生态学报*, 2007(01): 42-47
- [32] 仲波, 孙庚, 陈冬明, 等. 不同恢复措施对若尔盖沙化退化草地恢复过程中土壤微生物生物量碳氮及土壤酶的影响[J]. *生态环境学报*, 2017, 26(03): 392-399
- [33] 吴晓玲, 张世熔, 蒲玉琳, 等. 川西平原土壤微生物生物量碳氮磷含量特征及其影响因素分析[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2019, 27(10): 1607-1616
- [34] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A Global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 737-749
- [35] Fauci M F, Dick R P. Soil microbial dynamics; Short and long-term effects of inorganic and organic nitrogen[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, 58(3): 801-806
- [36] He Z L, Wu J, O'Donnell A G, *et al.* Seasonal responses in microbial biomass carbon, phosphorus and sulphur in soils under pasture[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1997, 24(4): 421-428
- [37] Steven D. Allison, Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 37(5): 937-944
- [38] 彭岳林, 钱成, 蔡晓布, 等. 西藏不同退化高寒草地土壤酶的活性[J]. *山地学报*, 2007(03): 344-350
- [39] 周会程, 周恒, 肖海龙, 等. 三江源区不同退化梯度高寒草原土壤重金属含量及其与养分和酶活性的变化特征[J]. *草地学报*, 2020, 28(03): 784-792
- [40] 杨万勤, 王开运. 土壤酶研究动态与展望[J]. *应用与环境生物学报*, 2002(05): 564-570
- [41] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F, *et al.* Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009(462): 795-798
- [42] 黄海莉, 宗宁, 何念鹏, 等. 青藏高原高寒草甸不同海拔土壤酶化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3689-3696
- [43] 赵彤, 闫浩, 蒋跃利, 等. 黄土丘陵区植被类型对土壤微生物量碳氮磷的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(18): 5615-5622
- [44] 吴建平, 韩新辉, 许亚东, 等. 黄土丘陵区不同植被类型下土壤与微生物 C, N, P 化学计量特征研究[J]. *草地学报*, 2016, 24(04): 783-792
- [45] 袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 等. 中亚热带不同森林更新方式生态酶化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(18): 6741-6748

(责任编辑 闵芝智)