

DOI: 10.5846/stxb201902280376

朱晓亚, 李子豪, 林启美, 李贵桐, 赵小蓉. 模拟不同春季降雨量下典型草原土壤微生物磷周转特征. 生态学报, 2020, 40(8): - .
Zhu X Y, Li Z H, Lin Q M, Li G T, Zhao X R. Turnover of soil microbial biomass phosphorus in typical steppe under different simulated rainfalls during spring. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(8): - .

模拟不同春季降雨量下典型草原土壤微生物磷周转特征

朱晓亚, 李子豪, 林启美, 李贵桐, 赵小蓉*

中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

摘要: 春季降雨是内蒙古典型草原生产力最重要的影响因素之一, 土壤湿度与微生物活性密切相关, 但春季降雨对土壤微生物量磷周转的影响目前知之甚少。本研究 2015 年 4 月底在内蒙古锡林浩特毛登牧场, 设立不降雨 (W0)、一次模拟降雨 20 mm (W1) 和两次模拟降雨, 每次 20 mm (W2) 试验, 旨在比较不同模拟降雨量条件下, 典型草原土壤微生物量磷季节变化特征, 了解土壤微生物量磷周转特征及其与植物磷素营养的关系。结果表明: (1) 模拟春季降雨显著地提高了土壤微生物量磷, W1 和 W2 分别从 W0 的 6.91 $\mu\text{g/g}$ 提高到 7.47 $\mu\text{g/g}$ 和 8.29 $\mu\text{g/g}$ (全年平均值), 尤其是模拟 2 次降雨, 土壤微生物量磷周转期缩短至 0.53 年, 周转通量增大至 33.16 $\text{kg hm}^{-2} \text{a}^{-1}$, 而 W0 分别为 0.59 年和 26.82 $\text{kg hm}^{-2} \text{a}^{-1}$; (2) 模拟春季降雨总体上降低了土壤酸性磷酸酶活性, 但提高了碱性磷酸酶活性; (3) 模拟降雨显著地提高了植物生物量和全磷含量, 但是植物生物量和全磷含量与土壤微生物量磷、酸性和碱性磷酸酶活性及土壤有效磷含量之间没有显著的相关性。这可能反映出内蒙古典型草原土壤微生物量磷周转、土壤磷素供给及牧草磷素营养之间存在复杂的关系; 土壤微生物与牧草竞争土壤磷素, 从而影响牧草磷素营养。

关键词: 典型草原; 模拟春季降雨; 土壤微生物量磷; 磷酸酶; 植物

Turnover of soil microbial biomass phosphorus in typical steppe under different simulated rainfalls during spring

ZHU Xiaoya, LI Zihao, LIN Qimei, LI Guitong, ZHAO Xiaorong*

College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Precipitation during spring season greatly influences the productivity of typical steppe in Inner Mongolia. However, little is known whether spring rainfall affects the turnover of soil microbial biomass phosphorus. In this study, a simulated spring rainfall experiment with three treatments of none rainfall (W0), a simulated rainfall of 20 mm (W1) and twice simulated rainfalls of 40 mm (W2) was conducted in April 2015 at Maodeng farm Xilinhot Inner Mongolia. The aim was to compare the characteristics of seasonal changes in soil microbial biomass phosphorus, and understand the impact of the simulated rainfall on soil microbial phosphorus turnover and its relationship with plant P nutrition. The results showed that: (1) the simulated spring rainfall significantly increased soil microbial biomass phosphorus (SMB_p). The annual average values of SMB_p increased from 6.91 $\mu\text{g/g}$ at W0 to 7.47 $\mu\text{g/g}$ at W1 and 8.29 $\mu\text{g/g}$ at W2, respectively. In particular, the turnover time of SMB_p in W2 was shortened to 0.53 year. The turnover flux enhanced to 33.16 $\text{kg hm}^{-2} \text{a}^{-1}$, while W0 was 0.59 year and 26.82 $\text{kg hm}^{-2} \text{a}^{-1}$ respectively. (2) The simulated spring rainfall generally induced a reduction in soil acid phosphatase activity, but an increase in alkaline phosphatase activity. (3) The simulated spring rainfall resulted in obvious increases of both plants above-ground biomass and total phosphorus content. However, weak correlations were

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973)计划(2014CB138801)

收稿日期: 2019-02-28; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoxr@cau.edu.cn

obtained among the plant above-ground biomass or total phosphorus content with soil microbial biomass phosphorus, acid / alkaline phosphatase activity, and soil available phosphorus content as expected. Our results might imply that there was a complex relationship among soil microbial biomass phosphorus, soil available phosphorus, and plant phosphorus nutrient in typical steppe of Inner Mongolia. Soil microbial biomass could compete with grass on soil phosphorus and thereafter influence plant P nutrition.

Key Words: typical steppe; simulated rainfall; microbial biomass phosphorus; phosphatase; plant

全球变暖必然导致气候变化,其中降雨变化尤为突出且非常重要,对生态系统将产生深刻的影响^[1]。草原生态系统对降雨的变化尤为敏感,尤其是降雨格局的变化^[2],直接影响草原生态系统结构、过程及其功能^[3]。内蒙古典型草原是对全球变化最为敏感的草原生态系统之一^[4],水分是草原生态系统最重要的限制因素之一^[5],尤其是春季牧草返青期的降雨,直接影响植物种子发芽^[6],幼苗生长和存活率^[7],以及植物的物候学特征^[8],进而影响牧草生物量和草原生产力^[9-11]。

磷素也是森林、草原等自然生态系统的限制因子之一^[12],内蒙古典型草原土壤有效磷含量比较低,平均约 3.00 mg/kg。施用磷肥在一定程度上可以提高草原土壤有效磷含量^[13],但草原生态系统不可能依赖于施肥,主要依靠微生物的矿化作用,将有机磷转化为无机磷或将无效的无机磷转化为有效磷,从而被植物吸收利用。土壤微生物量磷不仅是植物磷素营养来源,而且也是植物磷素营养库。一些研究结果显示,土壤微生物量磷周转可满足作物大部分甚至全部磷素营养的需求^[14-16],因此,研究了解土壤微生物量磷周转的变化特征,在一定程度上可以调节土壤磷素供给和植物磷素营养。

土壤微生物量磷周转受到包括气候、土壤性质、土壤利用与管理等多种因素影响,其中水分是主要的影响因素之一。大量研究结果显示,降雨改善土壤水分状况,提高土壤微生物活性,甚至改变土壤微生物群落结构^[17],促进磷素转化,提高土壤有效磷含量^[18];干湿交替会造成微生物死亡^[19],促进土壤微生物量磷周转,提高土壤供磷能力^[20-21];温度与水分之间可能存在强烈的相互作用^[22],这就意味着不同季节降水对土壤微生物量磷周转的影响可能有很大的差异。

春季是内蒙古典型草原牧草返青的季节,适量降雨直接影响牧草种子萌发、返青和生长,磷素营养在此过程中起非常重要的作用。显然,土壤微生物量磷周转可能直接影响土壤磷素供给,进而影响牧草返青和生长,但目前还缺乏充分的证据。鉴于此,本研究在内蒙古锡林浩特典型草原,设置模拟春季不同降雨量试验,拟回答的科学问题为:模拟春季不同降雨量条件下,土壤微生物量磷周转是否存在差异?这种差异是否对植物磷素营养产生积极的影响?我们假设:春季适量降雨可促进土壤微生物量磷周转,提高土壤磷素供给能力,改善牧草磷素营养,提高牧草生物量。本研究的目的在于:(1)了解不同模拟降雨量条件下,典型草原土壤微生物量磷季节变化特征及其周转参数的差异;(2)明确土壤微生物量磷周转与土壤有效磷含量及植物磷素营养之间的偶联关系。

1 材料与方法

1.1 模拟降雨试验

试验地点位于锡林郭勒盟锡林浩特市毛登牧场,属于温带半干旱典型草原,44°15'24"—44°15'41"N, 116°32'08"—116°32'28"E,海拔 1111—1121 m,栗钙土,砂质壤土,土壤基础理化性状见表 1。

试验设 3 个处理,分别为:(1)不降雨(W0),(2)模拟降雨 1 次(4 月 24 日,W1),(3)模拟降雨 2 次(4 月 24 日,5 月 14 日,W2),即第一次模拟降雨后,土壤含水量降低至降雨前水平时再模拟降雨 1 次,一般需要约 25 d。降雨量为过去 50 年(1961—2010)4 月 21 日—5 月 21 日平均降雨量,约为 20 mm。用手动喷雾器模拟降雨,水滴大小约 0.02 mm。

表 1 试验开始时土壤基本理化性质

Table 1 Basic physicochemical properties of soil for grazing test plots

处理 Treatment	容重 Bulk density/(g/cm ³)	有机质 Organic matter/(g/kg)	速效磷 Avail-P/(mg/kg)	全磷 Total P/(g/kg)	全氮 Total N/(g/kg)
W0	1.36 a	26.19 a	3.89 a	0.30 a	1.60 a
W1	1.34 a	32.22 a	3.79 a	0.24 b	1.61 a
W2	1.36 a	33.46 a	3.23 a	0.22 b	1.61 a

W0:不降雨;W1:一次模拟降雨 20 mm; W2:两次模拟降雨,每次 20 mm;同一行不同字母表示不同处理间差异显著, $P<0.05$

试验从 2015 年开始,到 2017 年结束,持续 3 年。根据当地牧草生长发育时期,每年 4 月 20 日左右(牧草返青期)实施模拟降雨,5 月中下旬雨季来临前结束。采用帆布遮雨以避免试验期间自然降雨对试验的干扰。每个处理 3 个重复,每个小区 9 m²(3 m×3 m),随机区组排列,小区之间留有 1 m 的缓冲隔离区。

1.2 样品采集

于 2017 年 4 月 24 日前后至 10 月初(分别对应模拟降雨后的第 1、28、56、84、112、140、171 天),每个月用直径 5 cm 的土钻,随机多点从各个试验小区采集 0—15 cm 土层土壤,每个小区取 5 土钻作为混合样品,混合均匀后,取 500 g 于低温保存。返青后约 1 个月左右即 5 月 24 日前后,在采集土壤样品的时候,从每个小区采集植物样品。随机确定 50 cm×50 cm 样方,除去枯枝落叶,用剪刀收集植物地上部,冰袋低温保存。

1.3 测定方法

植物样品用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后,消煮液氮含量用半微量凯氏法测定,磷含量用钒钼黄比色法测定^[23]。土壤容重用环刀法测定^[24],含水量用烘干法测定,有机质含量用重铬酸钾外加热容量法测定,全磷用 HClO₄-H₂SO₄ 消化-钒钼黄比色法测定,全氮用半微量凯氏法测定,速效磷用 Olsen 法测定^[25]。土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶分别用 pH 6.5 和 pH11.0 的 MUB 缓冲液浸提,400 nm 处比色测定^[26]。土壤微生物量磷用氯仿熏蒸提取法测定^[27],土壤微生物生物量磷的周转速率、周转期及周转通量计算为^[28]:

$$\text{周转速率(次/年)} = \text{微生物量磷 1 年内动态减少量之和} / \text{1 年内微生物量磷的平均值}$$

$$\text{周转期(年)} = 1 / \text{周转速率}$$

$$\text{周转通量(kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}\text{)} = \text{微生物量磷平均值} \cdot \text{容重} \cdot \text{深度系数} / \text{周转时间}$$

1.4 统计分析

所有数据应用 Excel 2016 和 SPSS 23.0 软件进行统计分析。单因素方差分析误差,用最小显著性差异(LSD_{0.05})表示不同处理之间 95%置信度的差异。采用 Pearson 相关系数来进行相关性分析。

2 结果分析

2.1 土壤微生物量磷

土壤微生物量磷具有明显的季节变化,且受模拟降雨的影响(图 1)。无降雨处理(W0)土壤微生物量磷 0.83—10.72 μg/g,平均为 6.91 μg/g,变异系数为 44.09%,说明自然条件下,内蒙典型草原土壤微生物量磷存在明显的季节变化。模拟 1 次(W1)和 2 次降雨(W2)的土壤微生物量磷均值分别为 7.47 μg/g 和 8.29 μg/g,均显著高于无降雨处理(W0)($P=0.011$),且随降雨量增加而提高,这说明模拟降雨总体上提高了土壤微生物量磷含量;而变异系数分别为 31.98%和 43.17%,均低于无降雨处理(W0),说明模拟降雨减缓了土壤微生物量磷的季节变化。无论模拟降雨与否,第 84 天(7 月)土壤微生物量磷最低,为 0.83—3.35 μg/g,可能是因为高温干旱导致微生物死亡;但最高值出现时间受模拟降雨的影响,无降雨处理最高值出现在开始模拟降雨后的第 56 天(6 月),而模拟 1 次降雨(W1)出现在开始模拟降雨后的第 140 天(9 月),模拟 2 次降雨出现在开始模拟降雨后的第 1 天(4 月)。

模拟春季降雨对土壤微生物量磷周转也有显著的影响(表 2)。模拟降雨 1 次(W1)土壤微生物量磷周转期比 W0 长 110 d,周转通量下降了 7.17 kg hm⁻² a⁻¹;而模拟降雨 2 次(W2),土壤微生物量磷周转加快,周转

期比较 W0 缩短了约 22d, 周转通量达到 $33.16 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 比 W0 提高了 23.64%。

表 2 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量 2017 年土壤微生物量磷周转

Table 2 Soil microbial biomass phosphorus turnover in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

变量 Variables	W0	W1	W2
周转速率 Turnover rates/(次/年)	1.86b	1.28a	1.92b
周转时间 Turnover time/年	0.59a	0.89b	0.53a
周转通量 Turnover flux/($\text{kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)	26.82ab	19.65a	33.16b

同一行不同字母表示不同处理间差异显著, $P < 0.05$

2.2 土壤有效磷

土壤有效磷含量随季节而变化, 7 月份(模拟降雨后的第 84 天)土壤有效磷含量最高, 秋季比较低, 受模拟降雨的影响比较小(图 2)。土壤有效磷与微生物量磷呈极显著负相关($r = -0.56, P < 0.01$)(表 3), 说明土壤磷素被微生物量固持。

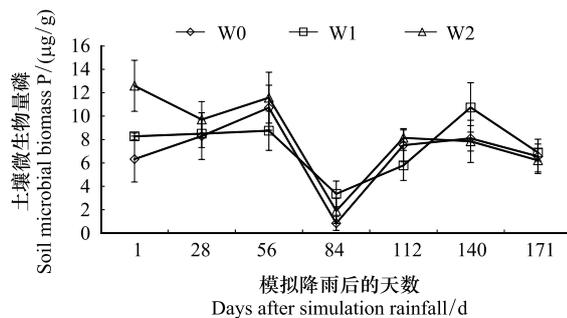


图 1 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量 2017 年土壤微生物量磷的季节变化

Fig.1 Seasonal change of soil microbial biomass phosphorus in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

W0: 不降雨; W1: 一次模拟降雨 20 mm; W2: 两次模拟降雨, 每次 20 mm

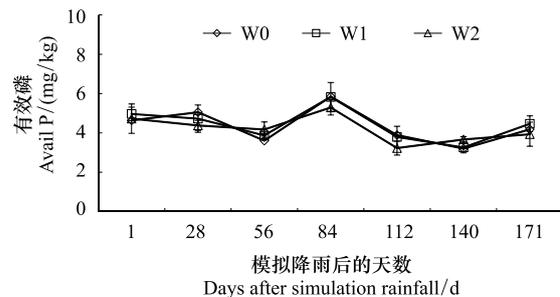


图 2 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量 2017 年土壤有效磷的季节变化

Fig.2 Seasonal changes of soil available phosphorus in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

2.3 磷酸酶

土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性均存在明显的季节变化, 夏季(56—84 d)比较低, 而春季和秋季比较高; 总体上看, 模拟降雨降低了土壤酸性磷酸酶活性(图 3a), 但提高了土壤碱性磷酸酶的活性(图 3b)。土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶与微生物量磷呈显著正相关关系(r 分别为 0.52 和 0.50, $P < 0.05$), 而与土壤有效磷含量呈负相关关系(r 分别为 -0.38 和 -0.41, $P < 0.05$)(表 3)。说明磷酸酶可能主要来自土壤微生物量, 且是一种诱导酶, 受环境中缺磷因素的诱导^[29]。

2.4 植物生物量及磷素营养

典型草原植物地上部生物量 8 月份(模拟降雨第 112 天)接近最高值, 为 $0.17\text{—}0.19 \text{ kg/m}^2$, 模拟降雨 1 次(W1)对生物量影响比较小, 而模拟降雨 2 次(W2)显著地提高了生物量($P = 0.047$)(图 4a), 说明只有一定量的降雨量才能改善牧草生长, 提高生物量。植株全磷含量逐渐降低, 7 月份接近最低水平, 总体来看, 模拟降雨显著地提高了牧草植株全磷含量, 比 W0 提高了 4.55%—9.09%, 平均提高了 6.82%(图 4b)。植物生物量和全磷含量与土壤微生物量磷、酸性和碱性磷酸酶活性没有显著的相关性($P > 0.05$), 但植物生物量与有效磷存在极显著的负相关关系($r = -0.67, P < 0.01$)(表 3), 这可能意味着典型草原土壤磷素供给与牧草生长并不完全同步。

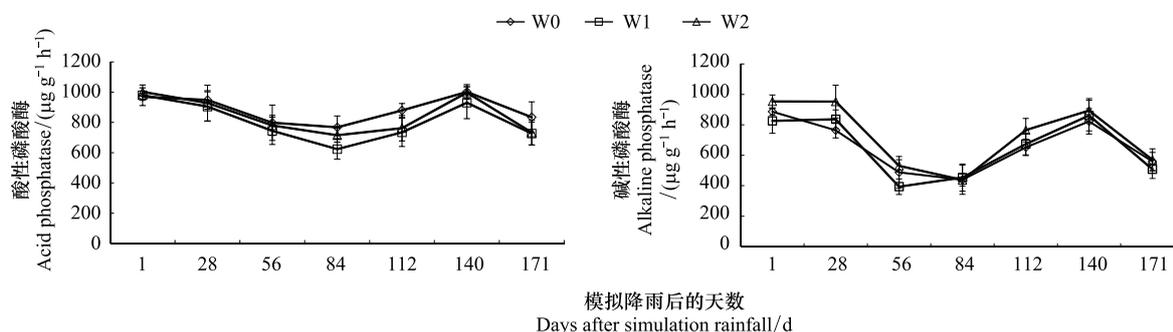


图3 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量 2017 年土壤酸性磷酸酶和碱性磷酸酶的季节变化

Fig.3 Seasonal changes of soil acid and alkaline phosphatases in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

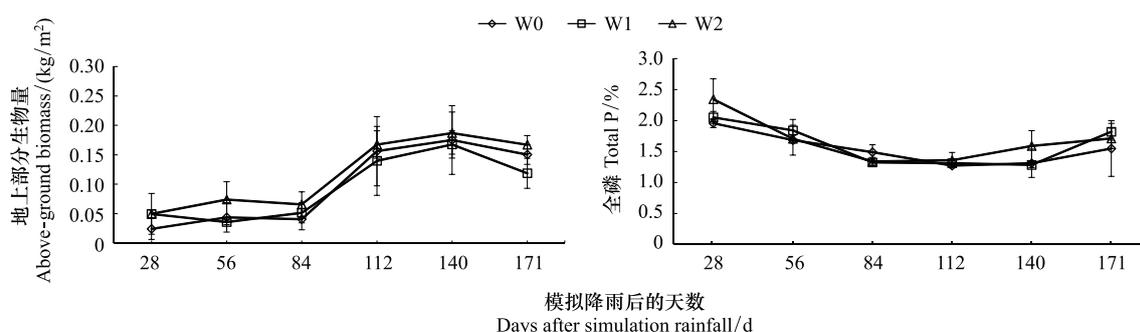


图4 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量 2017 年植物地上部生物量及全磷含量的季节变化

Fig.4 Seasonal variation of plant aboveground biomass and plant total phosphorus in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

表3 内蒙古典典型草原不同模拟降雨量下 2017 年植物生物量及 P 含量与土壤性质的相关性分析

Table 3 Pearson correlation analysis among plant biomass, P content and soil properties in typical steppe of Inner Mongolia under different simulated rainfalls in 2017

变量 Variables	MBP	ACP	ALP	AP	PB
ACP	0.52 *				
ALP	0.50 *	0.81 **			
AP	-0.56 **	-0.38 *	-0.41 *		
PB	0.15	0.27	0.37	-0.67 **	
PTP	0.34	0.22	0.22	0.16	0.52 *

MBP:微生物量磷 Microbial biomass phosphorus; ACP:酸性磷酸酶 Acid phosphatase; ALP:碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase; AP:有效磷 Available phosphorus; PB:植物生物量 Plant biomass; PTP:植物全磷 Plant total phosphorus; *表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$

3 讨论

3.1 模拟降雨对内蒙古典典型草原土壤微生物量磷周转的影响

土壤微生物量是从系统的角度认识土壤微生物及其在物质和能量循环转化过程中的作用,由于碳和氮是微生物细胞的结构物质,而磷是能量载体物质,因此,比起微生物量碳和微生物量氮,土壤微生物量磷对环境变化更为敏感,周转更快^[30]。微生物量碳周转期为 0.2—3.9 年^[31],微生物量氮周转期 0.25—0.52 年^[32],而微生物量磷周转期 0.10—0.11 年^[33]。许多因素影响土壤微生物量周转,如土壤温度、土壤湿度、有机物质、氮

磷含量、重金属、农药等污染物,均影响土壤微生物量周转^[34],其中土壤湿度是最重要的因素之一,土壤水分过多或缺水,均会降低土壤微生物量及其活性,微生物量周转更慢,而适宜的土壤水分含量有利于微生物生长繁殖,土壤微生物量比较高^[35]。但是与恒定的土壤湿度相比,干湿交替可加快土壤微生物量磷周转,一方面是因为干湿交替过程促进微生物细胞死亡和繁殖,另一方面干湿交替过程活化土壤有机物质,为微生物生长繁殖提供基质^[36]。本研究也得到类似的结果,春季模拟降雨提高了土壤微生物量磷,这显然是由于植物生物量增加(图4),输入土壤有机物质增加的缘故^[37];频繁的干湿交替可加速土壤腐殖物质矿化,为微生物生长提供基质^[38]。模拟春季降雨还减缓了土壤微生物量磷的季节变化,这可能与微生物群落结构随土壤湿度变化有关,模拟春季降水改变土壤湿度,进而改变土壤微生物群落结构,甚至可能增强微生物抵抗土壤水分变化的能力^[39],具体原因和机理还有待进一步研究。显然,春季模拟降雨加剧土壤干湿交替过程,尤其是2次模拟降雨,土壤干湿交替过程更为剧烈,微生物更新的速度更快,其周转期更短,周转通量也比较高(表2)。一方面可以减少磷素流失和被矿物胶体吸附固定,另一方面微生物死亡后分解,可作为植物磷素营养来源。

3.2 土壤微生物量磷与磷素转化及植物磷素营养的关系

内蒙古典型草原土壤主要是有机磷,0.05—0.24 g/kg,占全磷20%—80%,主要依靠磷酸酶等将有机磷转化为无机磷酸盐。磷酸酶主要来自土壤微生物^[40],因此,常常与土壤微生物量甚至土壤微生物量磷之间存在正相关关系,如杨佳佳等^[41]对黄土丘陵区土壤微生物量及酶活性的研究表明,土壤微生物量碳、氮、磷与碱性磷酸酶活性之间均有极显著的正相关,本研究也获得类似的结果,土壤微生物量磷与酸性和碱性磷酸酶呈显著正相关关系(表3),说明无论是酸性还是碱性磷酸酶可能主要来自土壤微生物。磷酸酶催化有机磷矿化,所释放的无机磷是植物磷素营养的重要来源,理论上与土壤有效磷含量存在正相关关系,如贝昭贤等^[42]报道:提高土壤磷酸酶活性,有机磷矿化作用增强,土壤有效磷含量提高,植物生物量也提高。但本研究获得相反的结果,2种磷酸酶活性和植物地上部生物量与土壤有效磷含量之间存在显著的负相关关系(表3)。对此没有合适的解释,这可能反映出土壤微生物量磷、磷酸酶、土壤有机磷矿化及有效磷含量之间复杂的关系。即微生物量磷含量越高,磷酸酶活性越高,矿化释放的有机磷越多,但是由于释放的磷被微生物吸收,转化为微生物量磷,土壤有效磷含量并没有增加,反而降低。此外,这可能也反映出典型草原土壤微生物与牧草之间竞争磷素,模拟降雨可能加剧这种竞争现象,从而影响植物磷素营养,具体原因和机理还有待进一步的研究。

4 结论

模拟春季降雨显著地影响内蒙古典型草原土壤微生物量磷,尤其是2次模拟降雨,土壤微生物磷周转期更快,周转通量也比较高;模拟春季降雨显著地提高了牧草地上生物量及全磷含量,但是,植物生物量和全磷含量与土壤微生物量磷、酸性和碱性磷酸酶活性及土壤有效磷含量之间并没有发现显著的相关性。这意味着内蒙古典型草原土壤磷素供给与牧草生长之间存在复杂的关系,同时也反映出土壤微生物与牧草之间竞争磷素。

参考文献(References):

- [1] 张海芳,刘红梅,赵建宁,李刚,赖欣,李洁,王慧,杨殿林. 模拟氮沉降和降雨变化对贝加尔针茅草原土壤细菌群落结构的影响. 生态学报, 2018, 38(1): 244-253.
- [2] Knapp A K, Fay P A, Blair J M, Collins S L, Smith M D, Carlisle J D, Harper C W, Danner B T, Lett M S, McCarron J K. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesicgrassland. *Science*, 2002, 298(5601): 2202-2205.
- [3] Henry H A L. Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 47: 53-59.
- [4] 尹燕亭,侯向阳,运向军. 气候变化对内蒙古草原生态系统影响的研究进展. 草业科学, 2011, 28(6): 1132-1139.
- [5] 何峰,李向林,万里强. 降水量对草原初级生产力影响的研究进展. 中国草地学报, 2008, 30(2): 109-115.
- [6] Quevedo-Robledo L, Pucheta E, Ribas-Fernández Y. Influences of interyear rainfall variability and microhabitat on the germinable seed bank of annual plants in a sandy Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(2): 167-172.
- [7] Padilla F M, Pugnaire F I. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 2007, 21(3): 489-495.

- [8] Mathias A, Chesson P. Coexistence and evolutionary dynamics mediated by seasonal environmental variation in annual plant communities. *Theoretical Population Biology*, 2013, 84: 56-71.
- [9] de Dios Miranda J, Padilla F M, Lázaro R, Pugnaire F I. Do changes in rainfall patterns affect semiarid annual plant communities? *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(2): 269-276.
- [10] Suttle K B, Thomsen M A, Power M E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, 2007, 315(5812): 640-642.
- [11] Bates J D, Svejcar T, Miller R F, Angell R A. The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation. *Journal of Arid Environments*, 2006, 64(4): 670-697.
- [12] 史激光, 锡林郭勒草地土壤主要养分状况及评价. *中国农学通报*, 2013, 29(29): 157-161.
- [13] 黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 马飞, 韩磊. 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*, 2018, 38(15): 5362-5373.
- [14] 黄敏, 吴金水, 黄巧云, 李学垣. 土壤磷素微生物作用的研究进展. *生态环境*, 2003, 12(3): 366-370.
- [15] 陆文龙, 张福锁, 曹一平. 磷土壤化学行为研究进展. *天津农业科学*, 1998, 4(4): 1-7.
- [16] 张成娥, 王栓全. 作物秸秆腐解过程中土壤微生物量的研究. *水土保持学报*, 2000, 14(3): 96-99.
- [17] 陈昊. 水分状况对内蒙古典型草原土壤微生物量及群落结构的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2018: 70-71.
- [18] Rabeharisoa L, Razanakoto O R, Razafimanantsoa M P, Rakotoson T, Amery F, Smolders E. Larger bioavailability of soil phosphorus for irrigated rice compared with rainfed rice in Madagascar: results from a soil and plant survey. *Soil Use and Management*, 2012, 28(4): 448-456.
- [19] Blackwell M S A, Brookes P C, de la Fuente-Martinez N, Murray P J, Snars K E, Williams J K, Haygarth P M. Effects of soil drying and rate of re-wetting on concentrations and forms of phosphorus in leachate. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 45(6): 635-643.
- [20] Blackwell M S A, Brookes P C, de la Fuente-Martinez N, Gordon H, Murray P J, Snars K E, Williams J K, Bol R, Haygarth P M. Phosphorus solubilization and potential transfer to surface waters from the soil microbial biomass following drying-rewetting and freezing-thawing. *Advances in Agronomy*, 2010, 106: 1-35.
- [21] 来璐, 郝明德, 王永功. 黄土高原旱地长期轮作与施肥土壤微生物量磷的变化. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(5): 546-549.
- [22] 王冠钦, 李飞, 彭云峰, 陈永亮, 韩天丰, 杨贵彪, 刘莉, 周国英, 杨元合. 土壤含水量调控高寒草原生态系统 N₂O 排放对增温的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(1): 105-115.
- [23] 刘佳慧, 张韬. 放牧扰动对锡林郭勒典型草原植被特征及土壤养分的影响. *生态环境学报*, 2017, 26(12): 2016-2023.
- [24] 成鹏. 放牧对天山北坡草甸土壤水分和容重的影响. *安徽农业科学*, 2010, 38(10): 5194-5196.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 22-90.
- [26] 吴金水, 林启美, 黄巧云, 肖和艾. 土壤微生物量测定方法及其应用. 北京: 气象出版社, 2006: 127-129.
- [27] 吴金水, 肖和艾, 陈桂秋, 黄敏. 旱地土壤微生物磷测定方法研究. *土壤学报*, 2003, 40(1): 70-78.
- [28] 王晔青. 长期施肥对土壤微生物量碳、氮、磷、硫及其周转的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2007: 322-327.
- [29] 梁霞, 刘爱琴, 马祥庆, 冯丽贞, 陈友力. 磷胁迫对不同杉木无性系酸性磷酸酶活性的影响. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 54-59.
- [30] 张地, 张育新, 曲来叶, 马克明, 戴斯迪. 坡位对东灵山辽东栎林土壤微生物量的影响. *生态学报*, 2012, 32(20): 6412-6421.
- [31] McGill W B, Cannon K R, Robertson J A, Cook F D. Dynamics of soil microbial biomass and water-soluble organic C in Breton I after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science*, 1986, 66(1): 1-19.
- [32] 韩晓日, 郭鹏程, 陈恩凤, 邹德乙. 土壤微生物对施入肥料氮的固持及其动态研究. *土壤学报*, 1998, 35(3): 412-418.
- [33] Kouno K, Wu J, Brookes P C. Turnover of biomass C and P in soil following incorporation of glucose or ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(5): 617-622.
- [34] 崔纪超, 毛艳玲, 杨智杰, 邱敬, 李又芳, 刘留辉. 土壤微生物生物量磷研究进展. *亚热带资源与环境学报*, 2008, 3(4): 80-89.
- [35] 罗慧, 刘水, 李伏生. 不同灌水施肥策略对土壤微生物量碳氮和酶活性的影响. *生态学报*, 2014, 34(18): 5266-5274.
- [36] Benesch M, Glaser B, Dippold M, Zech W. Soil microbial C and N turnover under *Cupressus lusitanica* and natural forests in southern Ethiopia assessed by decomposition of ¹³C- and ¹⁵N-labelled litter under field conditions. *Plant and Soil*, 2015, 388(1/2): 133-146.
- [37] Chen C R, Condon L M, Davis M R, Sherlock R R. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 2003, 177(1/3): 539-557.
- [38] 牛佳, 周小奇, 蒋娜, 王艳芬. 若尔盖高寒湿地干土壤条件下微生物群落结构特征. *生态学报*, 2009, 31(2): 474-482.
- [39] Xiang D, Verbruggen E, Hu Y J, Veresoglou S D, Rillig M C, Zhou W P, Xu T L, Li H, Hao Z P, Chen Y L, Chen B D. Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming-pastoral ecotone of northern China. *New Phytologist*, 2014, 204(4): 968-978.
- [40] 徐晓凤, 牛德奎, 郭晓敏, 邓邦良, 周桂香, 王书丽, 朱丛飞, 罗汉东. 放牧对武功山草甸土壤微生物量及酶活性的影响. *草业科学*, 2018, 35(7): 1634-1640.
- [41] 杨佳佳, 安韶山, 张宏, 陈亚南, 党廷辉, 焦菊英. 黄土丘陵区小流域侵蚀环境对土壤微生物量及酶活性的影响. *生态学报*, 2015, 35(17): 5666-5674.
- [42] 贝昭贤, 张秋芳, 郑蔚, 杨柳明, 陈岳民, 杨玉盛. 模拟增温对中亚热带杉木人工林土壤磷有效性的影响. *生态学报*, 2018, 38(3): 1106-1113.