

DOI: 10.20103/j.stxb.202301310158

许延琴, 周冰倩, 刘隋赞昊, 董正武, 秦艳, 殷梓琪. 模拟氮沉降对土壤酶活性和微生物组成的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8417-8429.

Xu Y Q, Zhou B Q, Liu S Y H, Dong Z W, Qin Y, Yin Z Q. Effects of simulated nitrogen deposition on soil enzyme activity, microbial community composition and stoichiometric characteristics of short-term enclosed grassland around Urumqi. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(20): 8417-8429.

模拟氮沉降对土壤酶活性和微生物组成的影响

许延琴^{1, 2}, 周冰倩^{1, 2}, 刘隋赞昊¹, 董正武^{1, 2, *}, 秦艳¹, 殷梓琪¹

1 新疆师范大学 生命科学学院, 乌鲁木齐 830054

2 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 乌鲁木齐 830054

摘要: 氮沉降改变了草地生态系统的氮(N)素循环过程, 由此带来的生态学效应已成为当前研究的热点。以乌鲁木齐周边短期围封草地为研究对象, 通过模拟氮沉降实验, 分析了自由放牧地和围封草地土壤酶活性和微生物组成, 结合土壤养分及化学计量特征, 探讨了氮沉降对短期围封草地土壤微生物组成及酶活性的影响, 为该地区放牧草地的保护、恢复及管理提供理论依据。结果表明: (1) 土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)含量随围封年限的增加总体呈升高趋势, 表明围封有利于提高土壤养分含量。与中国草地平均值相比, 该草地土壤碳氮比(C/N)相对较高, 碳磷比(C/P)、氮磷比(N/P)相对较低, 表明该草地土壤有机质分解良好, 有利于土壤碳(C)、磷(P)的释放, 而土壤N素较为缺乏。(2) 就不同围封年限而言, 围封3年草地5—20cm层土壤真菌数量高于其它样地; 围封3年草地表层土壤蔗糖酶与过氧化氢酶活性最高; 围封7年草地放线菌数量最多, 说明围封能够促进土壤微生物生长及酶活性的提高。(3) 氮素添加对土壤真菌具有抑制作用, N5(4.6gN m⁻² a⁻¹)、N10(9.8gN m⁻² a⁻¹)处理显著增加了各样地土壤细菌数量, 氮素添加对围封7年草地0—10cm层土壤放线菌无显著影响, 而氮沉降显著增加了其它样地5—20cm层土壤放线菌数量, 其中N5、N10处理下促进作用最明显; 氮素添加对该草地土壤脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶均具有促进作用, N5、N10处理促进作用最明显。综合分析表明, 氮沉降可直接或间接影响土壤微生物及酶活性, 短期围封作为一种草地管理手段, 对退化草地生态系统的修复具有一定作用, 并可通过改善土壤理化性质、调节养分含量及其化学计量比来加速退化草地的恢复。

关键词: 氮沉降; 短期围封; 土壤化学计量; 土壤微生物; 土壤酶活性

Effects of simulated nitrogen deposition on soil enzyme activity, microbial community composition and stoichiometric characteristics of short-term enclosed grassland around Urumqi

XU Yanqin^{1, 2}, ZHOU Bingqian^{1, 2}, LIU Suiyunhao¹, DONG Zhengwu^{1, 2, *}, QIN Yan¹, YIN Ziqi¹

1 College of Life Science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China

2 Xinjiang Special Environment Species Protection and Regulation Biology Laboratory, Urumqi 830054, China

Abstract: The increase of global nitrogen deposition has changed the nitrogen (N) cycle process of grassland ecosystems, and the resulting ecological effects have become the focus of current research. In this paper, the grassland with short-term enclosure years around Urumqi was taken as the research object. The soil enzyme activity and microbial composition of free grazing land and the enclosed grassland were analyzed by simulated nitrogen deposition experiment. Combined with soil nutrient and stoichiometric characteristics, the effects of nitrogen deposition on soil microbial composition and soil enzyme activity of short-term enclosed grassland were discussed, which provided theoretical basis for the protection, restoration and

基金项目: 中央引导地方科技发展专项资金项目(ZYYD2023A11); 新疆师范大学博士科研启动基金项目(XJNUBS2211); 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室开放课题项目(XJDX1414-2021-01)

收稿日期: 2023-01-31; **采用日期:** 2023-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongzw2018@sina.com

management of grazing grassland in this area. The results showed that: (1) the contents of soil organic carbon (SOC), soil total nitrogen (TN) and soil total phosphorus (TP) were generally increased with the increase of enclosure years, indicating that enclosure was beneficial to the improvement of soil nutrient content. Compared with the average value of grassland in China, the soil carbon/nitrogen (C/N) in this grassland was relatively high, and the soil carbon/phosphorus (C/P) and soil nitrogen/phosphorus (N/P) were relatively low, indicating that the decomposition of soil organic matter in this grassland was good, and was conducive to the release of soil carbon and phosphorus, while the soil nitrogen was relatively short. (2) The number of fungi in 5—20cm soil layer of the 3-year enclosed grassland was higher than that in other plots. The activities of sucrase and catalase were the highest in the surface soil of the enclosed grassland for 3 years; The number of actinomyces was the highest in the 7 years after enclosure, which indicated that enclosure could promote the growth of soil microorganisms and the improvement of soil enzyme activities. (3) Nitrogen addition inhibited soil fungi, and N5 and N10 treatments significantly increased the number of soil bacteria in various plots. Nitrogen addition had no significant effect on actinomyces in 0—10cm layer of grassland enclosed for 7 years, while nitrogen deposition significantly increased the number of actinomyces in 5—20cm layer of other plots, among which N5 and N10 treatments had the most obvious promoting effect; nitrogen addition could promote the activities of urease, sucrase and catalase in the soil of the grassland, and N5 and N10 treatments had the most obvious effect. Comprehensive analysis showed that nitrogen deposition could directly or indirectly affect soil microorganisms and enzyme activities. As a means of grassland management, the short-term enclosure had a certain effect on the restoration of the degraded grassland ecosystem, and could accelerate the restoration of the degraded grassland by improving soil physical and chemical properties, adjusting nutrient content and stoichiometric ratio.

Key Words: nitrogen deposition; short-term enclosure; soil stoichiometry; soil microorganism; soil enzyme activity

由于受人类活动产生的氮素排放及大气迁移过程的影响,氮沉降已成为全球变化过程中重要的现象^[1]。在长期工业化过程中,化石燃料大量燃烧、农业施加氮肥及人类对资源的开发利用使氮素在空气中的排放与地表的汇集大量增加,这些氮含量远远超出了自然生态循环中产生的氮。自 20 世纪以来,大气氮沉降使陆地生态系统氮素增加了 3—5 倍,且在未来几十年将继续增加,据预测到 2050 年全球氮沉降水平将达到 195TgN/a^[2]。目前我国已成为全球第三大氮素沉降区,适量的氮增加,能够促进植被生长,肥沃土壤,提高生产力,而氮沉降的大量增加将会造成土壤酸化、系统养分平衡失调等一系列严重的生态问题^[3-6]。在全球气候变化的背景下,近 50 年随着干旱区气候的变暖,氮沉降量明显增加,使得干旱区草地氮含量呈增加趋势,这不仅对草地植被生长产生重要影响,也会通过影响土壤微生物活性等对草地生态系统碳氮循环产生影响^[7]。因此,研究氮沉降对草地生态系统的影响具有非常重要的价值。

草地是陆地上面积最大的生态系统之一,约占地球陆地面积的 40%,是主要的畜牧业生产基地,在涵养水源、调节气候、固碳增汇等方面发挥着重要作用^[8]。近年来,在全球气候变化、人类放牧及开垦等活动的强烈干扰下,我国约 90%的草地已出现了不同程度的退化^[9-10]。放牧是造成草地退化的主要驱动因素,为了遏制草地的进一步退化,国家及各级政府对过度放牧的草场实施围栏禁牧工程,以期实现草地生态的良性循环及畜牧业的可持续发展^[11]。围栏封育是一种有效的退化草地恢复措施,通过降低或阻断家畜对草地生态系统的影响,使其得以自然恢复,且以投资少、见效快、简单易行而被广泛应用^[12-13]。围封措施可有效提高草地植物群落地上总生物量,明显增加草地植被盖度和牧草产量,逐步缓解草地沙化程度,有效控制土壤养分流失^[14],改善草地土壤结构和营养资源状况,促进优质牧草生长^[15]。因此,围封对退化草地的恢复具有重要意义。

土壤微生物和土壤酶是反映土壤质量变化的重要指标^[5]。土壤微生物是生态系统物质循环和能量流动的重要参与者,在土壤氮循环中发挥着不可替代的作用。土壤酶主要来自土壤微生物及动植物的分泌物^[16],

是生态系统中碳、氮循环过程的重要组成部分,能够指示土壤环境的细微变化,促进土壤有机质转化、加速土壤生物能量传递^[17]。氮沉降对土壤微生物群落组成及酶活性有显著影响,且施氮对土壤微生物及酶活性的影响差异较大^[18]。研究表明中氮处理对放线菌有促进作用,中氮水平以上处理则抑制放线菌的生长,而氮沉降对真菌数量始终表现为抑制作用^[19];也有研究认为施氮增加了草地细菌数量,对真菌数量没有显著影响^[20]。氮沉降可提高荒漠草地土壤脲酶、蔗糖酶及过氧化物酶的活性^[21-23],而在内加尔针茅草原,施氮抑制了土壤脲酶、蔗糖酶及过氧化物酶活性^[24]。在草地生态修复过程中,施氮是管理和恢复草地的重要途径之一^[25]。目前,关于氮沉降对退化草地恢复过程中微生物及酶活性的研究甚少,因此,开展氮沉降对围封草地土壤微生物及酶活性影响的研究具有重要意义。

生态化学计量学是结合生态学和化学计量学研究生态过程中能量平衡和多重化学元素平衡的科学,并通过生态耦合来解决生态系统养分供求与循环及生态演替方向等问题^[26]。土壤生态化学计量学是生态化学计量学的重要组成部分,可通过土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)的比值表征土壤质量程度和有机质组成^[27]。其中,N和P是陆地生态系统中重要的养分,控制着生物地球化学循环过程,当土壤N、P元素缺乏或者过量时,可根据N/P判断植物受N或P相对限制的情况^[28-30]。因此,研究放牧与围封草地土壤养分含量及其化学计量特征之间的关系,有助于从养分供给的角度剖析植物对环境的适应性,并可诊断放牧与围封草地正向演替时的养分限制元素^[31]。

乌鲁木齐周边哈熊沟草地属天山北坡草地的重要组成部分。近年来,由于受全球气候变暖及人类放牧、旅游等的影响,乌鲁木齐哈熊沟草场大面积衰退,为了阻遏该区域草地的退化,政府部门自2010年起对退化的草场实施了围封禁牧措施。然而围封对该草地土壤特性有何影响,尤其在氮沉降增加的背景下,围封对草地土壤微生物及土壤酶活性有何影响,尚不明确。基于此,本文拟以乌鲁木齐周边哈熊沟地区不同围封年限的天然草地为研究区域,选择自由放牧草地和围封1、3、7年的草地为研究对象,通过氮素添加实验,探究该地区土壤微生物组成及酶活性对氮沉降的响应,以期为该地区退化草地的保护、恢复与管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于中国新疆维吾尔自治区天山北坡乌鲁木齐哈熊沟风景区(87.98°E,43.81°N,海拔1783m)(图1),该区域属温带大陆性气候,昼夜温差大,寒暑变化剧烈,日照时数长,热量充足。年平均气温2—7℃,7月极端最高气温约为42℃,1月极端最低气温约为-41.5℃,年均降水量208.4mm,年均蒸发量2616.9mm,年均无霜期179d,年均日照时数2813.5h。已有研究表明乌鲁木齐周边氮沉降量约为3.85—6.82kg hm⁻² a⁻¹,平均达5.33kg hm⁻² a⁻¹^[5]。研究区从2010年开始实施了围封禁牧措施,截止2021年已有围封1年、3年、7年及10年的草场。草地类型为山前草甸,主要优势种有假梯牧草(*Phleum phleoides*)、细柄茅(*Ptilagrostis mongholica*)、草原糙苏(*Phlomis pratensis*)、千叶蓍(*Achillea millefolium*)、中亚苦蒿(*Artemisia absinthium*)等。

1.2 样地设置与样品采集

在乌鲁木齐周边哈熊沟地区选择围封1年、3年和7年的草地为研究样地,以自由放牧地作为对照样地,共设置4个研究样地,在每个样地选择3个试验小区,试验小区面积约为100m²。根据干旱区草地氮沉降情况,在每个试验小区设置4个氮素添加梯度,分别是对照(CK,0gN m⁻² a⁻¹)、N5(4.6gN m⁻² a⁻¹)、N10(9.8gN m⁻² a⁻¹)、N20(13.8gN m⁻² a⁻¹),氮素添加样方面积为1m×1m;氮肥施用形式为尿素(N的质量分数为46%),每个氮添加梯度3个重复。于2021年8月进行土壤样品的采集,并对每个样区进行氮添加实验,将尿素溶解于1L自来水中,用洒水壶均匀地洒在实验小区内,CK处理喷洒等量的自来水;于2021年10月在已添加氮素的样区再次进行采集土壤样品。

土壤样品采集:在每个处理的样方内,随机选择3个样点用内径为5cm的土钻进行取样,分别采集0—5cm、5—10cm、10—20cm、20—40cm层的土壤样品,将钻取的土壤样品分成两份,一份装入自封袋贴上标签后

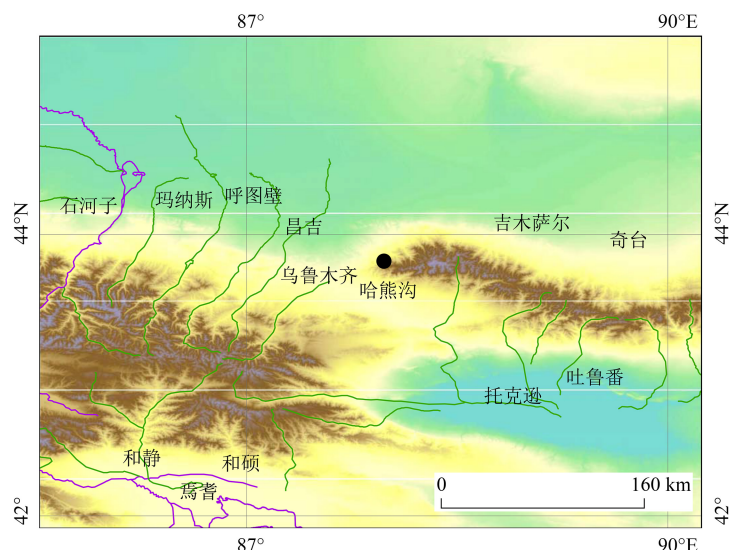


图1 研究区样点图

Fig.1 Sampling site of the study area

带回实验室用于土壤水分含量的测定,剩余部分去除可见的石块、植物残体等非土壤部分后过 2mm 筛,风干用于土壤酶活性的测定与土壤理化性质的分析;另一份装入自封袋立即放入有冰袋的便携式保温箱带回实验室,4℃冷藏保存用于土壤微生物数量的测定。

1.3 测定方法

1) 土壤理化性质的测定: 土壤有机碳 (SOC) 含量 (g/kg) 采用重铬酸钾外加热法测定; 全氮 (TN) 含量 (g/kg) 采用凯氏定氮法测定; 全磷 (TP) 含量 (g/kg) 采用钼锑抗比色法测定; 土壤铵态氮采用氯化钙浸提法和流动分析仪测定; 具体分析方法参见《土壤农化分析》^[32]。

2) 土壤微生物的测定: 土壤细菌采用牛肉膏蛋白胨培养基进行培养, 真菌测定采用马丁培养基, 放线菌测定采用高氏一号培养基, 土壤微生物数量均采用稀释涂布平板法进行计数^[33]。

3) 土壤酶活性的测定: 土壤脲酶采用 (S-UE) 活性检测试剂盒测定, 土壤蔗糖酶采用 (S-SU) 活性检测试剂盒测定, 土壤过氧化氢酶采用 (S-CAT) 活性检测试剂盒测定, 具体参照说明书。脲酶以 0.05g 干土 37℃ 条件下培养 24h 后生成的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的质量数 (μg) 表示, 过氧化氢酶与蔗糖酶分别以 0.03g 干土 37℃ 条件下培养 24h 后所消耗 0.1mol/L 高锰酸钾的体积数 (mL)、释放葡萄糖的质量数 (mg) 表示。

1.4 数据分析

采用 SPSS 22.0 进行数据分析, 各指标与氮素处理、围封年限的差异显著性采用单因素方差分析检验, 并用 Duncan 法进行多重比较, 显著性检验水平为 0.05; 土壤理化性质、土壤微生物及酶活性的相关分析使用 R-corrplot 软件包进行分析; 采用 Origin 2021 对土壤理化性质、微生物数量和酶活性进行柱状图的绘制。

2 结果与分析

2.1 土壤养分及化学计量特征

随着土层深度的增加, 各样地土壤有机碳 (SOC) 和全氮 (TN) 含量总体呈降低趋势, 表现为 0—5cm 和 5—10cm 层 SOC 及 TN 含量明显高于其它各层 ($P < 0.05$); 全磷 (TP) 含量随土层深度的增加没有明显的规律性, 总体表现为 0—20cm 层明显高于 20—40cm 层 ($P < 0.05$) (图 2)。

就不同围封年限而言, SOC 含量总体表现为: 围封 3 年草地 > 围封 7 年草地 > 围封 1 年草地 > 自由放牧地。0—5cm 及 10—20cm 层 SOC 含量随着围封年限的增加呈增加趋势 ($P < 0.05$)。TN 含量总体为: 围封 7 年草地

>围封3年草地>围封1年草地>自由放牧地;5—10cm及20—40cm层TN含量随着围封年限的增加呈增加趋势($P<0.05$)。TP含量在自由放牧地最低,其次为围封1年和围封7年草地,围封3年草地最高;0—10cm层TP含量在围封7年草地明显高于其它样地,10—40cm层TP含量在围封3年草地明显高于其它样地($P<0.05$)。0—5cm及10—40cm层土壤铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)含量在自由放牧地高于其它样地,5—10cm层 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量在围封3年草地高于其它各样地($P<0.05$)。0—5cm及20—40cm层土壤速效磷(AP)含量在围封3年草地明显高于其它样地,10—20cm层AP含量在围封7年草地高于其它样地($P<0.05$)。5—40cm层土壤C/N在自由放牧地和围封1年草地显著高于围封3年和围封7年草地($P<0.05$);5—40cm层土壤C/P随着围封年限的增加呈先升高后降低再升高的变化,表现为围封7年草地明显高于其它各样地($P<0.05$);0—5cm层土壤N/P在自由放牧地和围封1年草地显著高于围封3年和7年草地,5—40cm层土壤N/P在围封7年草地明显高于其它各样地($P<0.05$)(图2)。

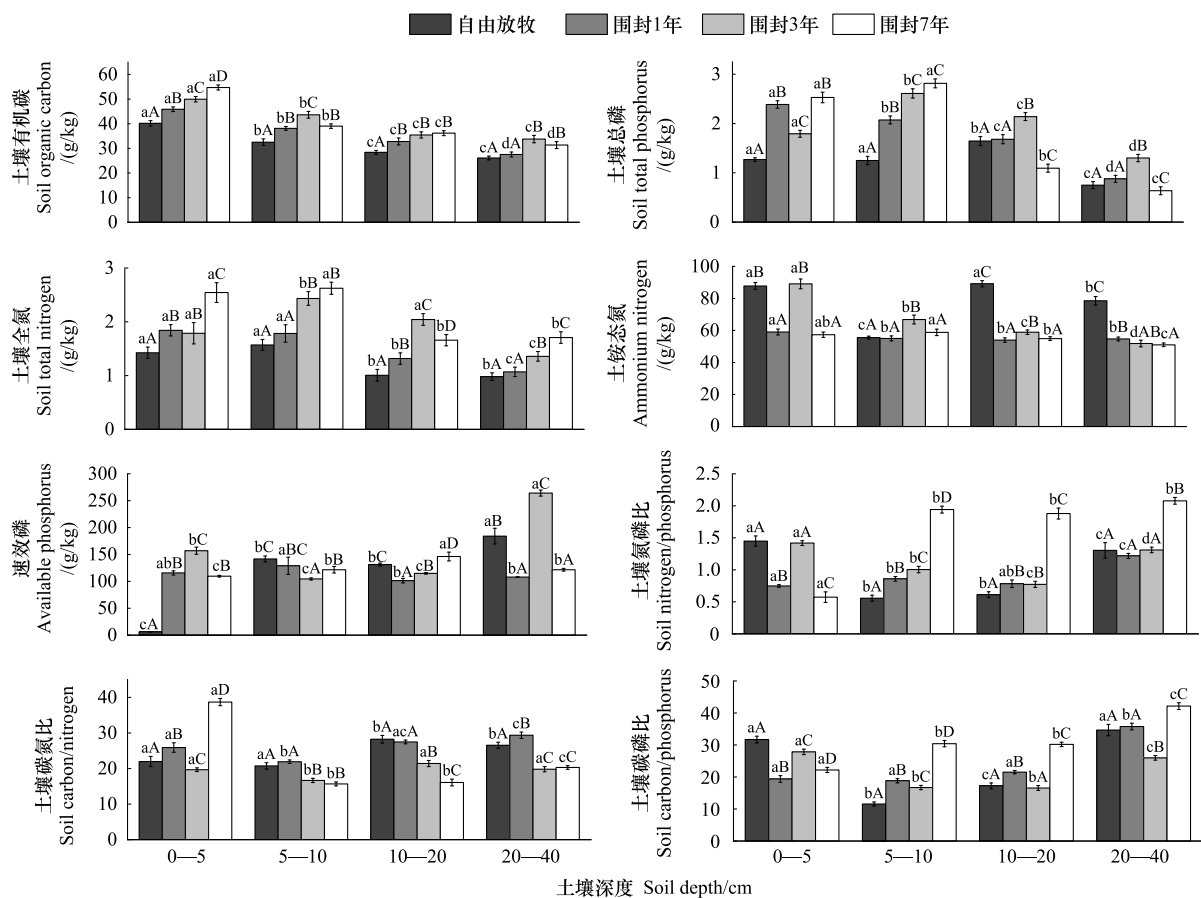


图2 不同围封年限草地土壤养分变化及化学计量特征

Fig.2 Soil nutrient and stoichiometric characteristic in grazing and enclosure grassland

小写字母表示同一样地不同土层之间存在显著差异($P<0.05$);大写字母表示同一深度不同样地之间存在显著差异($P<0.05$)

变异系数(CV)可反映样点的离散程度, $CV<0.1$ 为弱变异性; $0.1\leq CV\leq 1$ 为中等变异性; $CV>1$ 为强变异性^[34]。由表1可知,不同深度土壤C、N、P含量的变异程度存在一定的差异。土壤C在自由放牧地和围封1年草地呈中等变异,围封3年草地0—5cm和20—40cm层呈弱变异,5—20cm层呈中等变异;土壤C在围封7年草地为弱变异。土壤N、P在各样地总体呈中等变异,围封1年草地土壤N、P在0—5cm层呈弱变异,围封7年草地土壤N在20—40cm层呈弱变异,而土壤P在20—40cm层呈强变异。

表 1 不同围封年限草地土壤养分变异程度

Table 1 Soil nutrient variability in grazing and enclosure grassland

样地 Plots	土壤深度 Soil depth/cm	变异系数 Variable coefficient/%			碳氮磷比 C/N/P
		有机碳 Soil organic carbon	全氮 Total nitrogen	总磷 Total phosphorus	
自由放牧地 Free grazing	0—5	0.693	0.365	0.837	22/1.5/1
	5—10	0.984	0.564	0.418	21/0.5/1
	10—20	0.902	0.895	0.761	28/0.6/1
	20—40	0.302	0.585	0.391	26/1.3/1
围封 1 年 Fenced 1 year	0—5	0.109	0.080	0.060	26/0.7/1
	5—10	0.712	0.477	0.241	22/0.9/1
	10—20	0.797	0.456	0.367	27/0.8/1
	20—40	0.205	0.573	0.311	29/1.2/1
围封 3 年 Fenced 3 year	0—5	0.020	0.303	0.056	20/1.4/1
	5—10	0.119	0.457	0.153	17/1/1
	10—20	0.135	0.241	0.047	21/0.8/1
	20—40	0.025	0.423	0.307	20/1.3/1
围封 7 年 Fenced 7 year	0—5	0.020	0.190	0.338	39/0.6/1
	5—10	0.010	0.109	0.809	15/1.9/1
	10—20	0.015	0.392	0.695	16/1.9/1
	20—40	0.020	0.074	1.054	20/2/1

2.2 土壤微生物组成的变化

氮素处理对土壤细菌和真菌具有极显著影响,围封对土壤细菌、真菌及放线菌数量有极显著影响,氮素处理与围封交互作用对土壤细菌、真菌及放线菌有极显著影响($P<0.05$) (表 2)。

表 2 氮素、围封年限对土壤微生物数量的双因素方差分析

Table 2 Two-factor variance analysis of nitrogen and enclosure years on soil microbial population

指标 Index	氮素处理 Nitrogen treatment	围封年限 Fenced year	氮素×围封年限 Nitrogen treatment×Fenced year
细菌 Bacteria	47.591 **	50.646 **	17.269 **
真菌 Fungus	73.296 **	26.607 **	14.816 **
放线菌 Actinomycetes	4.192	52.567 **	12.889 **

** $P<0.01$

土壤微生物在不同施氮梯度、不同围封年限、不同土层的变化均存在一定差异(图 3)。与 CK 相比,N5 处理显著提高了自由放牧地 5—10cm 层、围封 1 年草地 5—20cm 层与围封 3 年草地 0—5cm 层细菌数量;N10 处理显著提高了自由放牧草地、围封 1 年草地 0—5cm 层、围封 3 年草地 5—20cm 层、围封 7 年草地 0—5cm 与 10—20cm 层细菌数量($P<0.05$)。除围封 1 年草地 0—5cm 层外,施氮处理均降低了其它各样地土壤真菌数量,其中 N5、N10 处理抑制作用较为明显。氮沉降降低了围封 7 年草地放线菌数量,但差异不显著($P>0.05$),而 N5、N10 处理显著提高了其它各样地 5—20cm 层放线菌数量($P<0.05$)。

未经氮素处理时,不同围封年限草地土壤细菌数量由高到低的顺序为:自由放牧地>围封 3 年草地>围封 7 年草地>围封 1 年草地;0—5cm 层土壤真菌数量在自由放牧地最高,5—20cm 层土壤真菌数量在围封 1 年和围封 3 年草地高于其它样地;放线菌数量由高到低的顺序为:围封 7 年草地>围封 3 年草地>围封 1 年草地>自由放牧地。就不同深度而言,各围封年限草地土壤细菌、真菌数量总体呈逐渐减少的趋势,围封 7 年草地放线菌数量随土层深度的增加呈升高趋势(图 3)。

2.3 土壤酶活性的变化

氮沉降、围封年限以及氮沉降与围封交互作用均对土壤脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性具有极显著影响($P<0.01$) (表 3)。

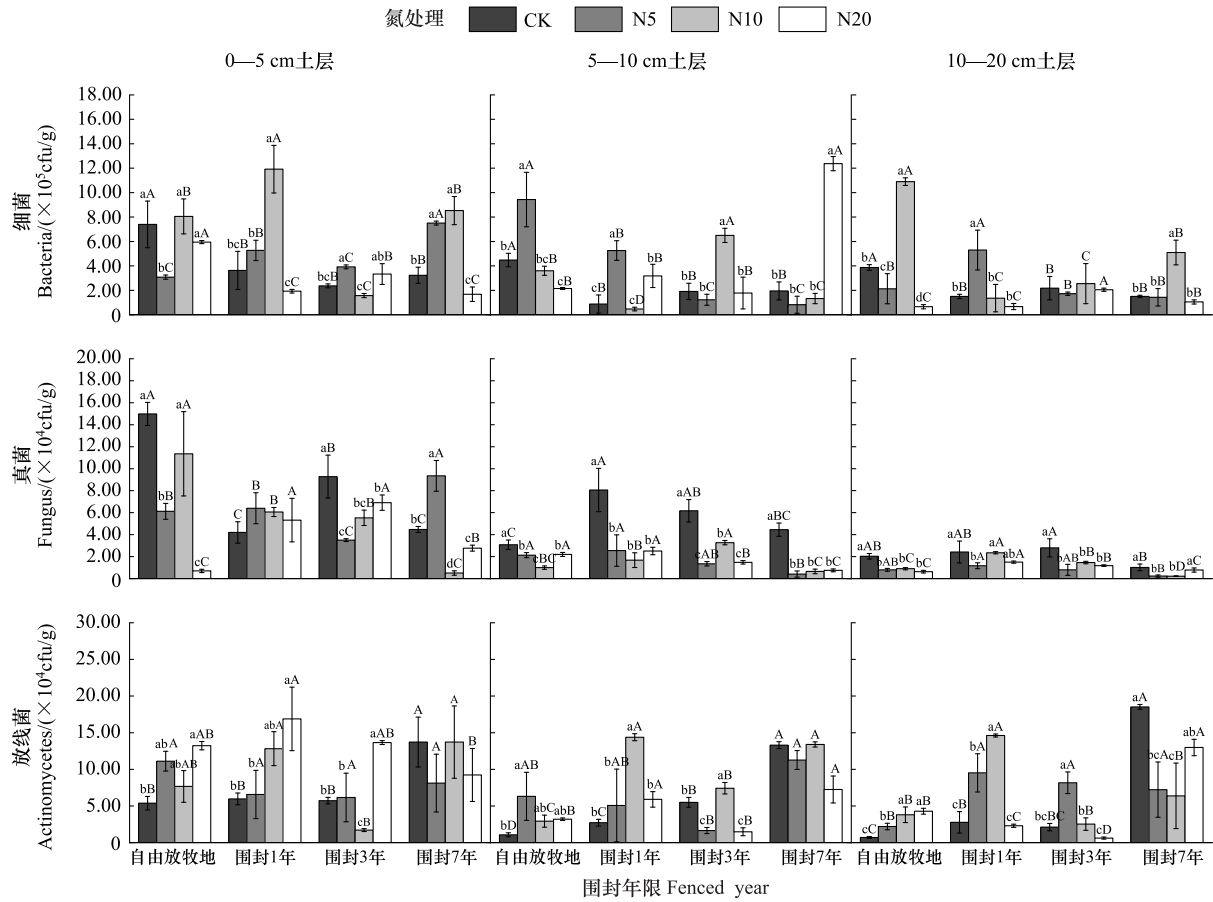


图 3 氮沉降对短期围封年限草地土壤微生物数量的影响

Fig.3 Effect of nitrogen deposition on soil microbial quantity in short-term enclosed grassland

小写字母表示同一样地不同氮素处理之间存在显著差异 ($P<0.05$), 大写字母表示同一氮素处理不同样地之间存在显著差异 ($P<0.05$); CK: $0\text{gN m}^{-2} \text{a}^{-1}$, N5: $4.6\text{gN m}^{-2} \text{a}^{-1}$, N10: $9.8\text{gN m}^{-2} \text{a}^{-1}$, N20: $13.8\text{gN m}^{-2} \text{a}^{-1}$

表 3 氮素、围封年限对土壤酶活性的双因素方差分析

Table 3 Two-factor variance analysis of nitrogen and enclosure years on soil enzyme activity

指标 Index	氮素处理 Nitrogen treatment	围封年限 Fenced year	氮素×围封年限 Nitrogen treatment×Fenced year
脲酶 Urease	18.41 **	83.24 **	74.39 **
蔗糖酶 Sucrase	9.7 **	7.98 **	16.54 **
过氧化氢酶 Catalase	44.626 **	72.00 **	84.71 **

氮沉降对脲酶活性的影响呈现非线性变化,与 CK 相比,N5 处理显著提高了自由放牧地 0—10cm 层及围封 1 年草地 0—5cm 层脲酶活性;N10 处理显著提高了围封 1 年草地 10—20cm 层与围封 3 年草地脲酶活性 ($P<0.05$),N20 处理下抑制脲酶活性。自由放牧地与围封 1 年草地蔗糖酶活性随氮素浓度增加呈先升高后降低趋势,其中 N5 与 N10 处理促进作用最明显,N10 处理显著提高了围封 3 年草地土壤蔗糖酶活性。N5 处理显著提高了各样地 10—20cm 层土壤过氧化氢酶活性、自由放牧地 0—5cm 层及围封 3 年草地 5—10cm 层过氧化氢酶活性;N10 处理显著提高了围封 1 年草地 0—10cm 层过氧化氢酶活性(图 4)。

就不同围封年限而言,脲酶活性在自由放牧地表层土壤最高,蔗糖酶活性和过氧化氢酶活性在围封 3 年草地表层土壤最高。就不同深度而言,脲酶与蔗糖酶活性在各围封年限草地随土层深度的增加呈逐渐降低的趋势,过氧化氢酶活性在自由放牧地随土层深度增加而逐渐降低,在围封 1 年与围封 3 年草地呈先降低后升

高的趋势(图4)。

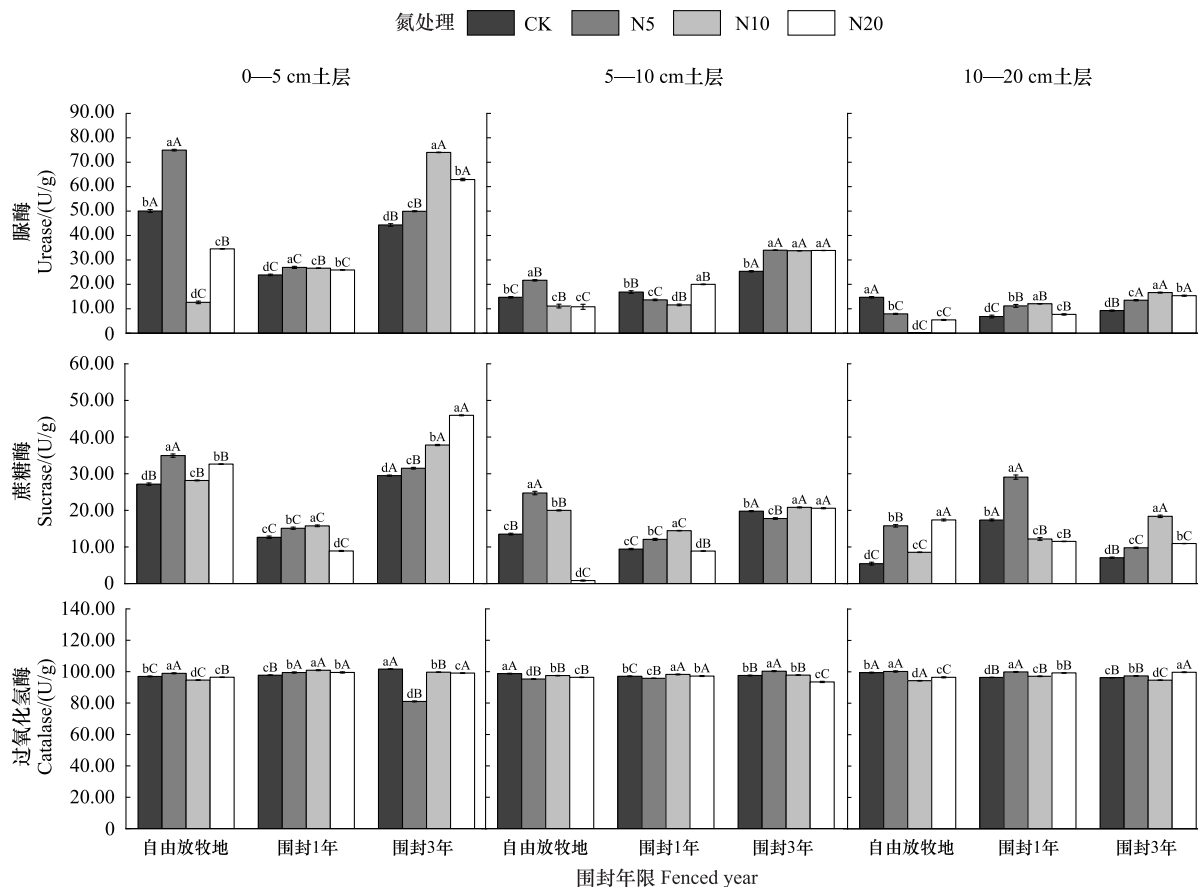


图4 氮沉降对短期围封年限草地土壤脲酶活性的影响

Fig.4 Effect of nitrogen deposition on soil enzyme activity of grassland in short-term enclosure years

2.4 土壤微生物数量、酶活性与土壤化学计量特征的相关性

自由放牧地 SOC 与 TN 呈极显著正相关; C/N 与 TN 呈极显著负相关; C/P 与 TP 呈极显著负相关, 与 SOC 呈极显著正相关; N/P 与 SOC、C/P 呈极显著正相关; 细菌与 SOC、C/P 呈极显著正相关; 真菌与 SOC、C/P、N/P、细菌呈极显著正相关; 放线菌与 SOC、C/P、N/P、细菌、真菌呈极显著正相关; 脲酶与 SOC、TN、C/P、N/P、细菌、真菌、放线菌呈极显著正相关; 蔗糖酶与 SOC、TN、N/P、细菌、真菌、放线菌、脲酶呈极显著正相关; 过氧化氢酶与 SOC、TN、C/P、N/P、细菌、真菌、放线菌、脲酶、蔗糖酶呈极显著负相关; $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 TP 呈极显著负相关, AP 与 SOC、C/P、N/P、细菌、真菌、放线菌、脲酶、蔗糖酶呈极显著负相关; 表明自由放牧地土壤微生物、酶活性及养分化学计量比主要受 C、N、P 的制约(图5)。

围封1年草地 SOC 与 TN 呈极显著正相关; SOC、TN 与 C/N 呈极显著负相关, 与放线菌、脲酶及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著正相关。TP 与 C/P、蔗糖酶、过氧化氢酶呈极显著负相关。C/N 与细菌、放线菌、脲酶及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著负相关。C/P 与 AP、真菌、脲酶呈显著负相关, 与蔗糖酶、过氧化氢酶呈极显著正相关。N/P 与细菌呈显著正相关, 与真菌呈极显著负相关。细菌与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈显著正相关, 真菌与蔗糖酶、过氧化氢酶呈显著负相关, 放线菌与脲酶呈显著正相关。脲酶与蔗糖酶、过氧化氢酶呈显著负相关, 蔗糖酶与过氧化氢酶呈极显著正相关。表明围封1年草地土壤化学计量比受 N、P 的影响较为明显, 微生物受 C、N 的影响较为明显, 酶活性受 C、P 的影响较为明显。

围封3年草地 SOC 与 TN、C/P、N/P、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、真菌、放线菌、酶活性呈极显著正相关, 与 AP 呈显著正相关; TN 与 C/N 呈极显著负相关, 与放线菌、蔗糖酶呈极显著正相关; TP 与 C/P、AP、过氧化氢酶活性呈极显

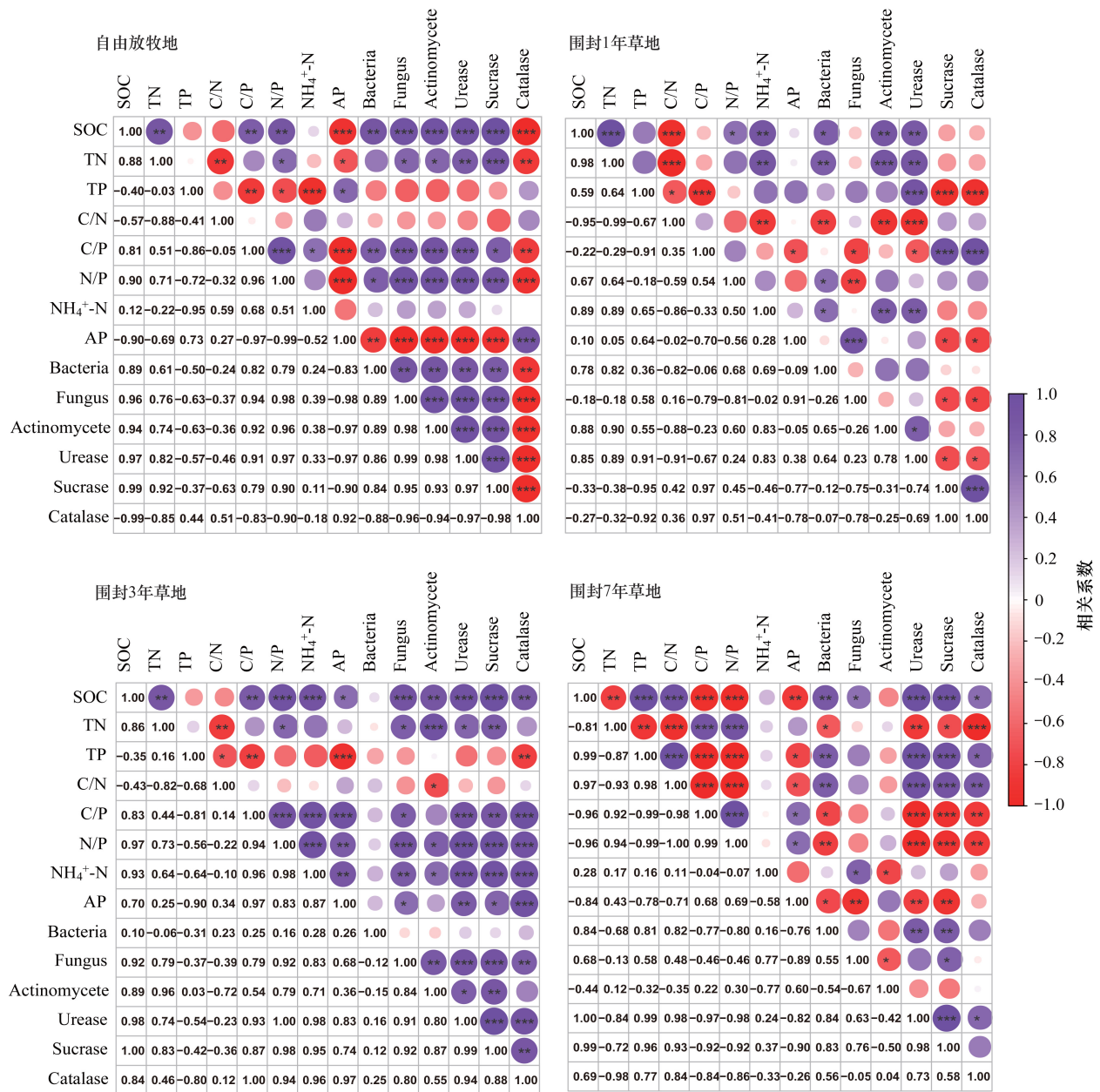


图5 微生物数量、酶活性与土壤理化性质相关性分析

Fig.5 Pearson correlation analysis of microbial quantity, enzyme activity and soil physical and chemical properties

* 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$; SOC: 土壤有机碳, TN: 土壤全氮, TP: 土壤总磷, $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮, AP: 有效磷, Bacteria: 细菌, Fungus: 真菌, Actinomycete: 放线菌, Urease: 脲酶, Sucrase: 蔗糖酶, Catalase: 过氧化氢酶

显著负相关; C/P 与 N/P、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、AP、酶活性呈极显著正相关; N/P 与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、AP、真菌及酶活性呈正相关关系; $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 AP 呈极显著正相关; 真菌与放线菌、酶活性、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著正相关; 放线菌与蔗糖酶呈极显著正相关; 三种酶活性之间均呈极显著正相关。表明围封 3 年草地土壤化学计量比与微生物受 C、N 的影响较为明显, 酶活性受 C、P 的影响较为明显。

围封 7 年草地 SOC 与 TP、C/N、细菌、脲酶、蔗糖酶呈极显著正相关, 与 TN、AP、C/P 及 N/P 呈极显著负相关; TN 与 C/P、N/P 呈极显著正相关, 与 TP、C/N、脲酶、过氧化氢酶呈极显著负相关; TP、C/N 与细菌、脲酶、蔗糖酶活性呈极显著正相关, 与 C/P、N/P 呈极显著负相关; C/P 与 N/P 呈极显著正相关, 与三种酶活性呈极显著负相关; N/P 与细菌及酶活性呈极显著负相关; 细菌与脲酶、蔗糖酶呈极显著正相关; 真菌与 AP 呈

极显著负相关;脲酶与蔗糖酶呈极显著正相关,与 AP 呈极显著负相关。表明围封 7 年草地土壤化学计量比、微生物及酶活性主要受 C、N、P 的影响(图 5)。

3 讨论

3.1 短期围封对土壤化学计量特征的影响

土壤 SOC、TN 及 TP 及化学计量比是衡量土壤有机质组成的重要指标,其不仅可反映土壤养分循环,还可作为 SOC、TN 及 TP 矿化和固持作用的评价指标^[35]。已有研究表明,围封可有效提高草地土壤养分含量,围封草地土壤有机质含量、全量及速效养分含量均高于放牧地^[30–36],与本研究的结果较为一致。本研究中,围封草地土壤 SOC、TN 及 TP 含量均高于自由放牧地,且随着围封年限的增加土壤养分含量呈升高趋势(图 2),表明围封草地通过增加生物量、凋落物、植物根系等物质输入,使土壤 SOC 和 TN 含量增加^[37]。此外,本研究中围封草地土壤 TP 高于放牧草地,究其原因:一方面植物可通过个体矮小化来抵御家畜的连续采食和践踏,而植株的矮小化促使植被生产力下降^[38–39],这将导致其向土壤归还的磷元素减少^[40];另一方面,在放牧导致草地土壤退化时,风蚀也是一个不容忽视的因素,因为风速通常是磷流失的关键因素^[41]。因此,与放牧草地相比,围封草地可通过植被恢复与土壤保护,使土壤 TP 含量增加。

本研究中 0–5cm 及 20–40cm 层有效磷含量在围封 3 年草地明显高于其它样地,10–20cm 层土壤有效磷含量在围封 7 年草地高于它样地,这是由于自由放牧地的家畜食草增多,促进了植物对表层土壤养分的获取,有利于土壤中有效养分输送到植物体内,导致土壤速效磷含量降低^[42]。本研究中自由放牧地 0–5cm 及 10–40cm 层土壤铵态氮含量均显著高于围封草地,这与侯林秀^[43]的结果较为一致,与放牧导致草地生物量减少及土壤硬化有关,从而使表层土壤氮素不易被地上植被所利用,而围封处理受影响程度相对较低,因此,铵态氮含量相对较高。

土壤 C、N、P 化学计量比不仅可反映土壤质量及土壤养分之间的耦合关系,还可揭示养分的可获得性,在一定范围内作为土壤肥力的指标,影响着植物体的养分积累和分配^[44–45]。已有研究认为围封后土壤 N 含量降低,土壤 C/N 提高^[29]。本研究中放牧样地(24.36)和围封 1 年草地(21.16) C/N 较高,而围封 3 年(19.38)和 7 年(22.67)草地较低(图 2),均高于我国土壤 C/N(10–12)范围^[28];土壤 N/P 分别为 0.98 和 0.90–1.62(图 2),均低于我国草地土壤平均值(5.2)^[46],这一方面说明研究区草地土壤有机质分解良好,另一方面说明该草地土壤 N 素较为缺乏。土壤 C/P 是判断土壤磷矿化能力以及环境中吸收磷潜力的指标^[47]。自由放牧地土壤 C/P 为 23.79,围封样地土壤 C/P 为 21.77–31.23(图 2),均低于我国平均值^[48–49],表明该地区在有机质分解过程中提高了土壤 P 的有效性^[41]。随着围封年限的增加,土壤 C/N、C/P 先升高后降低再升高,而 N/P 呈升高趋势(图 2),与张婷等^[50]的研究结果相似,主要是由于围封排除了牛羊等家畜的践踏与采食,减少了土壤的扰动等物理性质的改变,从而使土壤微生物的生存环境发生改变,减弱了 N、P 的矿化作用。此外,围封草地生物量和凋落物增加,归还到土壤中的有机质含量增加,有利于 C 的积累,这也进一步解释了表层土壤有机碳含量较高,并随着围封年限的增加呈升高趋势的原因。

3.2 氮沉降对短期围封草地土壤微生物组成的影响

氮沉降可通过影响土壤养分及其化学计量比等对土壤微生物数量产生影响^[51]。本研究发现 N5、N10 处理显著增加了各围封年限草地土壤细菌数量,N5、N10 处理提高了自由放牧地、围封 1 年草地及围封 3 年草地 5–20cm 层土壤放线菌数量,是因为中、低浓度的氮沉降会使土壤氮限制缓解,促进微生物生长^[52]。而 N20 处理显著提高了自由放牧地、围封 1 年及围封 3 年草地 0–5cm 层放线菌数量,这与该草地表层 N 素较为缺乏有关,氮沉降加强了土壤微生物对无机氮的吸收,增加了土壤营养物质含量,从而改善了微生物营养状况,因此施氮处理促进了细菌与放线菌的生长^[53]。N20 处理总体上降低了各围封年限草地土壤细菌数量,施氮降低了围封 7 年草地土壤放线菌数量,这与土壤 pH 及含水量等随着围封年限的增加发生变化有关^[54],高浓度的氮素超出了细菌与放线菌生长的营养需求,进而对土壤细菌与放线菌生长产生抑制作用。真菌是土壤微

生物的重要组分,土壤中的真菌主要分布于具有根系的土壤中^[53]。本研究中仅在围封 1 年草地中氮素处理下提高了 0—5cm 层真菌数量,但差异并不显著,其它各围封年限草地氮素处理均降低了各土层真菌数量,表明氮沉降对真菌生长具有抑制作用,与前人的研究结果较为相似^[54]。究其原因与氮素添加导致土壤酸化,进而对土壤真菌产生负面影响有关,导致真菌数量降低。

本研究发现细菌与真菌数量在自由放牧草地最高,这与自由放牧地践踏作用使地表凋落物与土层充分接触提高了土壤有机质含量有关^[55],从而为细菌与真菌生长提供了良好的环境。与自由放牧地相比,细菌与真菌数量在围封 3 年草地最高,放线菌数量在围封 7 年草地最高,主要是由于围封降低了人为干扰使草地植被得到了一定程度的恢复,从而使土壤结构得以改善,放线菌数量增加,与杨彦东^[56]研究结果较为相似,说明围封在一定程度上可促进了微生物的生长。

3.3 氮沉降对短期围封草地酶活性的影响

土壤酶在生态系统物质循环和能量流动过程中扮演着重要角色,对土壤生化反应敏感^[57]。氮沉降可通过改变土壤有效氮含量缓解土壤微生物受氮素限制的状况,进而改变酶活性^[58]。本研究发现,施氮对该草地土壤脲酶活性具有促进作用,这与 Jian 等研究结果相似^[59];其中 N5、N10 处理显著增加了 0—10cm 层土壤脲酶活性,N10 处理显著促进了围封 1 年与围封 3 年草地 10—20cm 层土壤脲酶活性。脲酶主要来自植物根系的分泌物^[60],氮沉降能够促进植株根系的生长。此外,脲酶活性与铵态氮的浓度呈正相关(图 5),表明施氮可增加土壤氮含量,一定程度上能够解除土壤微生物的氮素限制,可有效缓解微生物与植物之间的氮竞争关系,从而增强脲酶活性^[60]。本研究中施氮对土壤蔗糖酶活性有促进作用,且该促进作用和土层深度、围封年限及 pH 等因素有关,0—5cm 土层自由放牧地蔗糖酶活性在 N5 处理时达到最高,围封 1 年草地在 N10 处理时达到最高,围封 3 年草地在 N20 处理时达到最高,说明围封年限越长、氮素浓度越高对表层土壤蔗糖酶活性的促进作用越明显。5—20cm 土层各样地蔗糖酶活性在 N5、N10 处理下促进作用更为明显,表明低、中氮对土壤蔗糖酶促进作用更明显。pH 是影响土壤蔗糖酶活性重要因素之一^[61],本研究中,各样地土壤呈弱碱性,施加氮素导致土壤酸化,从而增强了蔗糖酶活性;此外,N5 处理显著提高了自由放牧地 0—5cm 层和围封 3 年 5—10cm 层土壤过氧化氢酶活性以及各样地 10—20cm 层土壤过氧化氢酶活性;N10 处理显著提高了围封 1 年草地 0—10cm 层土壤过氧化氢酶活性。这与施氮后土壤有机质和腐殖质等增加有关,过氧化氢酶活性变化反映了土壤腐殖化和有机质的积累程度,其活性的提高有利于腐殖质的合成^[20],因此,土壤过氧化氢酶呈增加趋势^[62]。本研究中,脲酶活性在自由放牧地表层最高,其次为围封 3 年草地,蔗糖酶与过氧化氢酶活性在围封 3 年草地达到最高(图 4),与单贵莲等^[63]的研究结果较为相似,表明短期围封措施可提高土壤酶活性。

4 结论

本研究选取哈熊沟不同围封年限的天然草地,通过模拟氮沉降实验,对比分析了自由放牧地与围封 1、3、7 年草地土壤养分、土壤微生物数量及土壤酶活性,主要结论如下:

(1) 土壤 SOC、TP 含量在围封 3 年草地最高,TN 含量在围封 7 年草地最高,0—10cm 层土壤 NH_4^+-N 含量在围封 3 年草地最高,土壤 C/N 随着围封年限的增加总体呈降低趋势,土壤 C/P、N/P 在围封 7 年草地明显高于其它各样地,表明围封有利于提高该草地土壤养分含量。与中国草地平均值相比,研究区草地土壤 C/N 相对较高,C/P、N/P 相对较低,表明该草地土壤有机质分解良好,并有利于土壤 C、P 的释放,而土壤 N 素较为缺乏。

(2) 在不同围封年限草地中,长期的围封禁牧并不是草地恢复的最佳方式,本研究中围封 3 年显著提高了土壤酶活性及 5—20cm 层土壤真菌数量,表明短期围封可提高该地区草地土壤质量,有助于该区域草地的保护恢复及科学管理。

(3) 模拟氮沉降对该草地土壤真菌具有抑制作用,N5、N10 处理有利于促进细菌与放线菌的生长;氮沉降

对该草地土壤脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性具有促进作用,N5、N10 处理促进作用最明显,表明适宜的氮沉降可提高该草地土壤的恢复。

综合分析表明,氮沉降和围封均可直接或间接的影响土壤微生物和酶活性,合理的围封与适宜的氮沉降可改善该草地土壤理化性质、调节土壤养分含量,对该草地的修复具有积极作用。

参考文献 (References):

- [1] 付伟, 武慧, 赵爱花, 郝志鹏, 陈保冬. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望. 植物生态学报, 2020, 44(5): 475-493.
- [2] 陆皎云, 张鹤山, 田宏, 熊军波, 刘洋. 氮沉降影响草地生态系统土壤氮循环过程的研究进展. 草业学报, 2022, 31(6): 221-234.
- [3] 张建华, 张晓璐, 霍巧丽, 刘兴华, 赵旭文. 模拟氮沉降对华北地区绣线菊灌丛凋落物养分输入量的影响. 安徽农学通报, 2021, 27(15): 63-68.
- [4] 徐润宏, 谭梅, 朱锦福, 刘泽华. 高寒湿地土壤微生物多样性对氮沉降浓度差异的响应. 生物学杂志, 2021, 38(6): 75-81.
- [5] 刘红梅, 周广帆, 李洁, 王丽丽, 王慧, 杨殿林. 氮沉降对贝加尔针茅草原土壤酶活性的影响. 生态环境学报, 2018, 27(8): 1387-1394.
- [6] 宋凯悦, 尹云锋, 马亚培, 石思雨, 周杨, 马红亮, 高人. 氮沉降背景下生物炭施用对土壤有机碳组分的影响. 水土保持学报, 2022, 36(2): 247-254.
- [7] 周晓兵, 张元明, 陶冶, 张丙昌. 古尔班通古特沙漠土壤酶活性和微生物量氮对模拟氮沉降的响应. 生态学报, 2011, 31(12): 3340-3349.
- [8] Mannerje L. Grasslands of the world. Grass and Forage Science, 2006, 61(2): 200-201.
- [9] 梁晓谦, 李建平, 张翼, 尉剑飞, 黄绪梅. 荒漠草原植被及土壤生态化学计量对降水的响应. 草业科学, 2022, 39(5): 864-875.
- [10] Ren J Z, Hu Z Z, Zhao J, Zhang D G, Hou F J, Lin H L, Mu X D. A grassland classification system and its application in China. The Rangeland Journal, 2008, 30(2): 199.
- [11] 许雪贇, 曹建军, 杨淋, 杨书荣, 龚毅帆, 李梦天. 放牧与围封对青藏高原草地土壤和植物叶片化学计量学特征的影响. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1349-1355.
- [12] 肖金玉, 蒲小鹏, 徐长林. 禁牧对退化草地恢复的作用. 草业科学, 2015, 32(1): 138-145.
- [13] 杨静, 孙宗玖, 柴艳. 封育对沙质荒漠草地植被特征及稳定性影响. 中国草地学报, 2017, 39(3): 65-71, 108.
- [14] 杨军, 詹伟, 王向涛. 10 年围栏封育对藏北退化高寒草甸植物群落特征的影响. 中国草地学报, 2020, 42(6): 44-49, 140.
- [15] 张建鹏, 李玉强, 赵学勇, 张铜会, 余倩楠, 刘敏, 魏水莲. 围封对沙漠化草地土壤理化性质和固碳潜力恢复的影响. 中国沙漠, 2017, 37(3): 491-499.
- [16] 勒佳佳, 苏原, 彭庆文, 耿凤展, 韩文轩, 李文利, 李凯辉, 刘学军. 氮添加对天山高寒草原土壤酶活性和酶化学计量特征的影响. 干旱区研究, 2020, 37(2): 382-389.
- [17] 宋达成, 吴昊, 王理德, 何芳兰, 赵赫然, 韩生慧, 胥宝一. 民勤退耕区次生草地土壤微生物及土壤酶活性变化特征. 中国草地学报, 2021, 43(6): 85-93.
- [18] 胡洋, 丛孟菲, 陈未, 买迪努尔·阿不来孜, 愚广灵, 申志博, 杨再磊, 朱新萍, 贾宏涛. 氮添加对巴音布鲁克高寒湿地土壤微生物量和酶活性的影响. 生态学报, 2022, 42(13): 5328-5339.
- [19] 周嘉聪, 刘小飞, 郑永, 纪宇甃, 李先锋, 徐鹏程, 陈岳民, 杨玉盛. 氮沉降对中亚热带米槠天然林微生物生物量及酶活性的影响. 生态学报, 2017, 37(1): 127-135.
- [20] 杨越. 氮添加对草地生态系统土壤微生物群落的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019.
- [21] 郭永盛, 李鲁华, 危常州, 褚贵新, 董鹏, 李俊华. 施氮肥对新疆荒漠草原生物量和土壤酶活性的影响. 农业工程学报, 2011, 27(S1): 249-256.
- [22] 李吉玫, 张毓涛. 模拟氮沉降对天山云杉林土壤酶活性的季节性影响. 西南林业大学学报: 自然科学, 2019, 39(4): 1-8.
- [23] 魏枫, 王慧娟, 邱秀文, 周桂香, 杨丽丽, 郭晓敏. 模拟氮沉降对樟树人工林土壤酶活性的影响. 江苏农业科学, 2019, 47(19): 129-133.
- [24] 图纳热, 红梅, 闫瑾, 叶贺, 梁志伟, 王占海. 降水变化和氮沉降对荒漠草原土壤细菌群落结构及酶活性的影响. 农业环境科学学报, 2023, 42(2): 403-413.
- [25] 朱瑞芬, 刘杰淋, 王建丽, 韩微波, 申忠宝, 辛晓平. 基于分子生态学网络分析松嫩退化草地土壤微生物群落对施氮的响应. 中国农业科学, 2020, 53(13): 2637-2646.
- [26] Wang W J, Wang H M, Zu Y G. Temporal changes in SOM, N, P, K, and their stoichiometric ratios during reforestation in China and interactions with soil depths: importance of deep-layer soil and management implications. Forest Ecology and Management, 2014, 325: 8-17.
- [27] Dong Z W, Li C J, Li S Y, Lei J Q, Zhao Y, Umut H. Stoichiometric features of C, N, and P in soil and litter of Tamarix cones and their relationship with environmental factors in the Taklimakan Desert, China. Journal of Soils and Sediments, 2020, 20(2): 690-704.
- [28] 范燕敏, 武红旗, 孙宗玖, 谢昀, 何晶, 柴大攀. 围封对天山北坡荒漠草地土壤有机碳的影响. 草地学报, 2014, 22(1): 65-69.
- [29] 勒佳佳, 苏原, 罗艳, 耿凤展, 朱玉梅, 李凯辉, 刘学军. 围封对天山高寒草原 4 种植物叶片和土壤化学计量学特征的影响. 生态学报, 2020, 40(5): 1621-1628.
- [30] 赫凤彩, 张婧斌, 邢鹏飞, 赵祥, 任国华. 围封对晋北赖草草地土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响及其与植被多样性的关系. 草地学报, 2019, 27(3): 644-650.
- [31] 刘铁军, 杨劼, 郭建英, 李锦荣, 王丽霞, 董智. 围封对荒漠草原植物群落与土壤养分变化的影响. 中国草地学报, 2019, 41(5): 86-93.

- [32] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [33] 许光辉, 郑洪元. 土壤微生物分析方法手册. 北京: 农业出版社, 1986: 102-109.
- [34] 雷志栋, 杨诗秀, 谢森传. 土壤动力学. 北京: 清华大学出版社, 1998.
- [35] 郭晨睿, 杨敬坡, 李少伟, 牛犇, 马娇林, 武建双. 围封对藏北高寒草原土壤矿质元素和群落特征的影响. 草业科学, 2022, 39(4): 645-659.
- [36] 李军保, 曹庆喜, 吐尔逊娜依·热依木江, 朱进忠. 围封对伊犁河谷春秋草场土壤理化性质及酶活性的影响. 中国草地学报, 2014, 36(1): 84-89.
- [37] 宋珊珊, 张建胜, 郑天立, 张帆, 朱剑霄. 围栏封育对青海海北高寒草甸植被碳储量的影响. 草业科学, 2020, 37(12): 2414-2421.
- [38] Evans C R W, Krzic M, Broersma K, Thompson D J. Long-term grazing effects on grassland soil properties in southern British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science*, 2012, 92(4): 685-693.
- [39] 胡艳宇, 乌云娜, 霍光伟, 宋彦涛, 王晓光, 张凤杰. 不同放牧强度下羊草草原群落斑块植被-土壤特征. 生态学杂志, 2018, 37(1): 9-16.
- [40] Chen J J, Yi S H, Qin Y. The contribution of plateau pika disturbance and erosion on patchy alpine grassland soil on the Qinghai-Tibetan Plateau: implications for grassland restoration. *Geoderma*, 2017, 297: 1-9.
- [41] Rumpel C, Crème A, Ngo P T, Velásquez G, Mora M L, Chabbi A. The impact of grassland management on biogeochemical cycles involving carbon, nitrogen and phosphorus. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2015.
- [42] 杨阳, 贾丽欣, 乔芙蓉, 李梦然, 张峰, 陈大岭, 张昊, 赵萌莉. 重度放牧对荒漠草原土壤养分及微生物多样性的影响. 中国草地学报, 2019, 41(4): 72-79.
- [43] 侯林秀. 不同放牧强度对温带典型草原土壤微食物网的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022.
- [44] Bui E N, Henderson B L. C: N: P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. *Plant and Soil*, 2013, 373(1): 553-568.
- [45] 安钰, 安慧, 李生兵. 放牧对荒漠草原土壤和优势植物生态化学计量特征的影响. 草业学报, 2018, 27(12): 94-102.
- [46] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1): 139-151.
- [47] 陶冶, 张元明, 周晓兵. 伊犁野果林浅层土壤养分生态化学计量特征及其影响因素. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2239-2248.
- [48] Sun J, Liu M, Fu B J, Kemp D, Zhao W W, Liu G H, Han G D, Wilkes A, Lu X Y, Chen Y C, Cheng G W, Zhou T C, Hou G, Zhan T Y, Peng F, Shang H, Xu M, Shi P L, He Y T, Li M, Liu S L. Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 2020, 65(16): 1405-1414.
- [49] 陈越, 孙世贤, 王敏, 卫智军. 放牧制度对荒漠草原优势植物种和土壤生态化学计量学特征的影响. 内蒙古草业, 2013, 25(1): 38-42.
- [50] 张婷, 翁月, 姚凤娇, 史印涛, 崔国文, 胡国富. 放牧强度对草甸植物小叶章及土壤化学计量比的影响. 草业学报, 2014, 23(2): 20-28.
- [51] 黄世平. 模拟氮沉降对凋落叶分解过程中微生物数量和酶活性的影响——以华西雨屏区天然常绿阔叶林为例[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [52] Zeng J, Liu X J, Song L, Lin X G, Zhang H Y, Shen C C, Chu H Y. Nitrogen fertilization directly affects soil bacterial diversity and indirectly affects bacterial community composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 92: 41-49.
- [53] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 李德军. 土壤微生物数量对模拟氮沉降增加的早期响应. 广西植物, 2007, 27(2): 174-179, 202.
- [54] 郭超, 王霖娇. 氮沉降对森林生态系统土壤微生物、酶活性以及细根生产与周转的影响研究进展. 生态学杂志, 2021, 40(11): 3730-3741.
- [55] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, Simpson R T. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 159-171.
- [56] 杨彦东. 不同封育年限对退化草原土壤理化性质和微生物的影响. 草原与草业, 2021, 33(1): 41-46.
- [57] 黄瑞灵, 王西文, 马国虎, 朱锦福, 周华坤. 模拟氮沉降对高寒湿地土壤理化性质和酶活性的影响. 草地学报, 2022, 30(6): 1343-1349.
- [58] 春蕾, 周梅, 赵鹏武, 邵图雅, 峥嵘. 模拟氮沉降对兴安落叶松林腐殖质层微生物数量及酶活性的影响. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2015, 36(2): 64-68.
- [59] Jian S Y, Li J W, Chen J, Wang G S, Mayes M A, Dzanter K E, Hui D F, Luo Y Q. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 32-43.
- [60] Polacco J C. Is nickel a universal component of plant ureases? *Plant Science Letters*, 1977, 10(3): 249-255.
- [61] 刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 杨智杰, 李一清, 林成芳, 杨玉盛. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展. 生态学报, 2017, 37(1): 110-117.
- [62] Zhang X Y, Tang Y Q, Shi Y, He N P, Wen X F, Yu Q, Zheng C Y, Sun X M, Qiu W W. Responses of soil hydrolytic enzymes, ammonia-oxidizing bacteria and Archaea to nitrogen applications in a temperate grassland in Inner Mongolia. *Scientific Reports*, 2016, 6: 32791.
- [63] 单贵莲, 陈功, 宁发, 马玉宝, 初晓辉. 典型草原恢复演替过程中土壤微生物及酶活性动态变化研究. 草地学报, 2012, 20(2): 292-297.