荒漠草地沙漠化对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响

吴秀芝¹ 阎欣¹ 王波² 刘任涛¹ 安慧^{1*}

¹宁夏大学西北土地退化与生态恢复省部共建国家重点实验室培育基地/西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021; ²盐池县草原实验站, 宁夏盐池 751506

摘要 为探讨荒漠草地沙漠化对“土壤-微生物-胞外酶”系统生态化学计量的影响机理, 该研究采用空间序列代替时间演替的方法, 研究了宁夏盐池荒漠草地沙漠化过程中土壤、土壤微生物及土壤胞外酶碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量的变异特征。结果表明: (1)随着荒漠草地沙漠化的不断加剧, 土壤C、N、P含量和土壤C:P、N:P均呈降低趋势, 而土壤C:N逐渐增加。(2)荒漠草地沙漠化过程中, 土壤微生物生物量C (MBC):微生物生物量P (MBP)、微生物生物量N (MBN):MBP和土壤β-葡萄糖苷酶(BG):N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)逐渐降低, 而土壤BG:磷酸酶(AP)和NAG:AP基本表现为增加趋势。(3)随着荒漠草地沙漠化程度的加剧, 土壤微生物C利用效率 $CUE_{C:N}$ 和 $CUE_{C:P}$ 与土壤微生物N利用效率 $NUE_{N:C}$ 和土壤微生物P利用效率 $PUE_{P:C}$ 的变化趋势相反。(4)荒漠草地土壤、土壤微生物生物量和土壤胞外酶C:N化学计量(C:N, MBC:MBN, BG:NAG)与土壤、土壤微生物生物量和土壤胞外酶N:P化学计量(N:P, MBN:MBP, NAG:AP)显著负相关, 而土壤和胞外酶C:N化学计量(C:N, BG:NAG)与土壤和胞外酶C:P化学计量(C:P, BG:AP)显著正相关。土壤N:P与土壤MBN:MBP显著正相关, 而与土壤NAG:AP显著负相关。分析表明, 荒漠草地沙漠化过程中土壤微生物生物量及胞外酶活性随着土壤养分的变化而发生变化; 微生物-胞外酶C:N:P生态化学计量与土壤养分存在协变关系, 为理解荒漠草地土壤-微生物系统C、N、P循环机制提供理论依据。

关键词 荒漠草地; 沙漠化; 生态酶化学计量; 土壤微生物; 养分利用效率

吴秀芝, 阎欣, 王波, 刘任涛, 安慧 (2018). 荒漠草地沙漠化对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响. 植物生态学报, 42, 1022–1032. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0121

Effects of desertification on the C:N:P stoichiometry of soil, microbes, and extracellular enzymes in a desert grassland

WU Xiu-Zhi¹, YAN Xin¹, WANG Bo², LIU Ren-Tao¹, and AN Hui^{1*}

¹Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China / Ministry of Education Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; and ²Grassland Experiment Station of Yanchi, Yanchi, Ningxia 751506, China

Abstract

Aims In order to discuss the underlying mechanism of desertification effect on the ecological stoichiometry of soil, microbes and extracellular enzymes, we studied the changes of soil, soil microbial and extracellular enzyme C:N:P stoichiometry during the desertification process in the desert grassland in Yanchi County, China.

Methods The “space-for-time” method was used.

Important findings The results demonstrated that: (1) Soil C, N, P contents and soil C:P, N:P significantly decreased, but soil C:N gradually increased with increasing desertification. (2) Soil microbial biomass C (MBC):soil microbial biomass P (MBP), soil microbial biomass N (MBN):MBP and soil β-1,4-glucosidase (BG):β-1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG) gradually decreased, soil BG:alkaline phosphatase (AP) and NAG:AP basically showed an increasing trend with increasing desertification. (3) Desertification increased the soil microbial carbon use efficiency ($CUE_{C:N}$ and $CUE_{C:P}$) gradually, while soil microbial nitrogen use efficiency ($NUE_{N:C}$) and soil microbial phosphorus use efficiency ($PUE_{P:C}$) basically decreased. (4) Soil, soil microbial and soil extracellular

收稿日期Received: 2018-05-23 接受日期Accepted: 2018-09-13

基金项目: 宁夏回族自治区自然科学基金(NZ17004)、国家自然科学基金(31660168)和宁夏回族自治区西部一流学科项目(NXYLXK2017B06)。Supported by the Natural Science Foundation of Ningxia Hui Autonomous Region (NZ17004), the National Natural Science Foundation of China (31660168), and the Project of First-Class Disciplines of Western China of Ningxia Hui Autonomous Region (NXYLXK2017B06).

* 通信作者Corresponding author (anhui08@163.com)

enzyme C:N stoichiometry (C:N, MBC:MBN, BG:NAG) were significantly negatively correlated with the soil, soil microbial and extracellular enzyme N:P stoichiometry (N:P, MBN:MBP, NAG:AP), the soil and extracellular enzymes C:P (C:P, BG:AP). Soil N:P was significantly positively correlated with the soil MBN:MBP, but was significantly negatively correlated with the soil NAG:AP. The analysis demonstrated that soil microbial biomass and extracellular enzyme activity changed with soil nutrient during the desertification process in the desert grassland. The covariation relationship between soil nutrient and C:N:P stoichiometry of microbial-extracellular enzyme provides a theoretical basis for understanding the underlying mechanism of C, N, P cycling in the soil-microbial system in desert grasslands.

Key words desert grassland; desertification; ecoenzymatic stoichiometry; soil microbes; nutrient use efficiency

Wu XZ, Yan X, Wang B, Liu RT, An H (2018). Effects of desertification on the C:N:P stoichiometry of soil, microbes, and extracellular enzymes in a desert grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1022–1032. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0121

生态化学计量学以环境中相互作用的生物体以及生物体与环境之间的物质平衡来认识生态动力学, 以元素组成来揭示生物化学和生态学之间的联系, 从而分析和预测生态系统的结构和动力学(Sterner & Elser, 2002; Michaels, 2003)。C:N:P化学计量学研究已深入到生态学的各个层次(细胞、个体、种群、群落、生态系统)及区域等不同尺度, 生态化学计量成为联系分子水平化学过程与生态系统水平过程的有效工具(Anderson *et al.*, 2004; 王绍强和于贵瑞, 2008; 贺金生和韩兴国, 2010)。近年来, 由于认识到化学计量学研究可以把生态实体的各个层次在元素水平上统一起来, 因此生态化学计量学已成为研究生态系统的新兴工具。

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分, 参与土壤有机质分解、腐殖质形成、土壤养分转化和循环等过程。土壤胞外酶是微生物分泌到土壤中并从土壤中获取能量和养分的特殊酶, 对土壤微生物分解有机质以及对微生物吸收利用土壤C、N、P等养分元素发挥调节作用(Burns & Dick, 2002)。 β -1,4-葡萄糖苷酶(β -1,4-glucosidase, BG)主要用于获取C; β -1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶(β -1,4-N-acetylglucosaminidase, NAG)和亮氨酸氨基肽酶(leucine aminopeptidase, LAP)主要用于获取N; 酸性(或碱性)磷酸酶(acid or alkaline phosphatase, AP)主要用于获取P。Sinsabaugh等(2009)提出“生态酶化学计量”概念, 即胞外酶的比例关系(BG:(NAG + LAP):AP)或BG:NAG:AP, 可以反映土壤微生物C、N、P养分资源需求状况(Moorhead *et al.*, 2016; Peng & Wang, 2016)。土壤微生物和胞外酶生态化学计量受土壤C、N、P资源有效性的调控, 可以为探讨土壤养分限制提供有价值的信息(Sinsabaugh *et al.*, 2008; Sinsa-

baugh & Follstad Shah, 2012)。因此, 研究土壤微生物和胞外酶化学计量有助于深入了解土壤微生物在草地生态系统结构和功能、演替及恢复过程中的作用。

土壤C:N:P化学计量可以反映土壤C、N、P循环, 有助于确定生态过程对全球变化的响应, 因而成为土壤C、N、P平衡特征的重要参数(程滨等, 2010)。土壤C:N:P化学计量特征影响微生物生长、群落结构、微生物生物量C:N:P化学计量及微生物代谢活动(周正虎和王传宽, 2016)。由于土壤微生物数量、群落组成以及代谢活动的复杂性, 土壤微生物生物量C:N:P与土壤C:N:P之间的关系仍不明确。中国森林土壤微生物生物量碳氮格局整合分析表明, 土壤微生物生物量C:N随着土壤C:N的增加呈减小趋势(Zhou & Wang, 2015), 然而亚热带和喀斯特地区土壤微生物生物量C:N随着土壤C:N的增加而显著增加(Li *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2016); 也有研究认为土壤微生物生物量C:N变异性很小(Makino *et al.*, 2003)。亚热带地区土壤微生物生物量C:P随着土壤C:P的增加而显著增加, 而土壤微生物生物量N:P随着土壤N:P的增加呈减小趋势(Li *et al.*, 2012)。因此, 土壤微生物生物量C:N:P与土壤C:N:P是否存在协变关系, 土壤微生物化学计量与土壤化学计量关联性和强度还需要进一步验证。

土壤生态酶的相对活性与资源的有效性相耦合。土壤磷酸酶活性通常与土壤有效P含量成反比(Allison *et al.*, 2007)。当土壤中微生物的生长受到P限制时, 土壤微生物将增加对磷酸酶的投资, 从而降低BG:AP和NAG:AP; 受N限制时, 土壤微生物通常不会消耗自身N素而产生更多的与N获取相关的胞外酶(Sinsabaugh & Follstad Shah, 2012); 当受到

严重N限制时,土壤微生物很可能在N限制解除之前处于休眠状态(Sinsabaugh & Follstad Shah, 2012; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013)。尽管目前关于土壤胞外酶对土壤养分变异的适应机制的认识已经取得很大进展,然而,由于土壤养分状况、气候条件、土壤质地等众多因素的影响,不同区域和不同生态系统类型之间土壤胞外酶对土壤养分变异的适应机制仍然存在很大争议(Waring *et al.*, 2014; Peng & Wang, 2016)。

近年来,由于人类对草地资源的过度利用和全球气候变化,造成草地生态系统不同程度的退化与沙漠化。草地沙漠化是草地退化的极端表现形式,草地沙漠化过程中土壤C和养分衰减(李玉强等, 2005; Zuo *et al.*, 2009)。关于土壤C、N、P的变化是否会影响与其关系密切的土壤微生物生物量C、N、P及微生物生物量C:N:P化学计量的变化没有一致结论。目前研究主要集中在草地沙漠化对土壤C、N、P含量的影响,而对草地沙漠化对土壤C:N:P化学计量特征、土壤微生物生物量C、N、P含量、微生物生物量C:N:P化学计量、土壤胞外酶活性和胞外酶化学计量影响的研究较少。因此,本研究以不同沙漠化阶段荒漠草地为研究对象,分析荒漠草地沙漠化过程中土壤、土壤微生物和土壤胞外酶生态化学计量的变化特征及其内在关联性,探讨荒漠草地沙漠化对土壤、土壤微生物C:N:P生态化学计量的影响,揭示土壤微生物对土壤生态化学计量变异的响应机制,为恢复半干旱地区退化荒漠草原,遏制草地退化进程提供理论依据和实践指导。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏中北部盐池县(107.45° E, 37.82° N, 海拔1 295–1 951 m)。与陕西、甘肃、内蒙古毗邻,属于鄂尔多斯台地和毛乌素沙地的过渡地带。气候属于中温带干旱气候,年平均气温8.1 °C, 1月份最冷(平均气温-8.6 °C), 7月份最热(平均气温22.4 °C), 年降水量280 mm, 降雨集中在7–9月, 年际降水变化率大, 年蒸发量为2 710 mm, 无霜期约165天, 年平均风速2.8 m·s⁻¹ (刘任涛等, 2012)。

地带性土壤主要有灰钙土, 非地带性土壤主要有风沙土、盐碱土和草甸土, 风沙土分布广泛, 土壤

结构松散, 肥力极差。草地植被类型以温带草原和荒漠草原为主, 群落中常见植物种类以旱生和中旱生类型为主。主要优势植物有白草(*Pennisetum centrasiticum*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)等。

1.2 样地选择

不同沙漠化过程伴随着植物群落类型和特征的演变过程, 沙地活化过程总体上表现为固定沙丘(地)—半固定沙丘(地)—半流动沙丘(地)—流动沙丘(地)的动态演化序列(丁国栋, 2004)。本研究采用空间序列代替时间演替的方法, 根据研究区植被的指示性及盖度分级标准在研究区域选择处于荒漠草原不同沙漠化阶段的荒漠草地、固定沙地、半固定沙地和流动沙地作为试验样地, 以荒漠草地为对照(唐庄生等, 2015)。不同程度的沙漠化草地植被特征表现为: 荒漠草地主要植被有猪毛菜(*Salsola collina*)、牛枝子、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等, 植被覆盖度70%–80%; 固定沙地主要分布的植被有草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、针茅(*Stipa capillata*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等, 植被覆盖度60%–70%; 半固定沙地主要植被有苦豆子、白草等, 植被覆盖度40%–50%; 流动沙地主要植被有苦豆子、老瓜头(*Cynanchum komarovii*), 植被覆盖度小于10%。

1.3 土壤样品采集

2017年7月下旬进行土壤样品采集, 在荒漠草地每个沙漠化阶段选择3个50 m × 50 m的重复取样区, 每个取样区间地形与环境条件基本一致。每个取样区内随机设置5个1 m × 1 m的小样方, 每个小样方内按“Z”形选取5点, 用直径9 cm的土钻采集0–10 cm混合土壤样品, 4种生境共取60个土样, 采集的土壤样品立即置于便携式冷藏箱。土壤样品过2 mm筛后分成2份, 1份放入4 °C保存2天, 用于测定土壤微生物生物量C、N、P含量和土壤胞外酶活性; 另1份土壤样品风干研磨后用于测定土壤C、N、P含量。

1.4 土壤样品测定

土壤C、N、P含量测定: 土壤有机碳含量采用重铬酸钾氧化法测定; 土壤N含量用凯氏定氮法测定; 土壤P含量采用钼锑抗比色法测定。

土壤微生物生物量C、N、P含量测定: 采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法测定土壤微生物生物量C、N、P含量。新鲜土壤经氯仿熏蒸处理, 熏蒸后用K₂SO₄浸提, 采用全自动有机碳分析仪(Vario TOC, Elementar, Langensfeld, Germany)测定微生物生物量C (MBC)含量, 采用全自动凯氏定氮仪(K9840, 海能仪器股份有限公司, 济南)测定微生物生物量N (MBN)含量, 采用钼锑抗比色法测定微生物生物量P (MBP)含量。

土壤胞外酶活性测定: BG、NAG和AP活性采用96微孔酶标板荧光分析法(Bell *et al.*, 2013)测定。具体如下: 称取2.75 g新鲜土壤样品于三角瓶中, 加入91 mL缓冲液(pH值根据所测土壤样品调节), 200–220 r·min⁻¹摇床振荡30 min。接种250 μL浓度为200 μmol·L⁻¹的荧光标记的C、N、P基质液到深孔板中作为底物板。接种250 μL不同浓度的4-甲基伞形酮(MUB)于深孔板作为标线板。吸取800 μL土壤悬液到96孔板中, 所有样品加完以后用不干胶封口膜将深孔板密封, 将深孔板反复倒置摇晃混匀。所有深孔板放置在25 °C培养箱中避光培养4 h。培养结束后将深孔板于4 °C、4 800 r·min⁻¹离心3 min后吸取200 μL上清液。在365 nm波长处激发, 450 nm波长处检测荧光。

1.5 数据计算与处理

(1)土壤微生物生物量碳、氮、磷含量的计算公式:

$$MBC = (F - uF) / K_c \quad (1)$$

$$MBN = (F - uF) / K_c \quad (2)$$

式中, F 为熏蒸土壤K₂SO₄浸提液中有有机碳和氮含量, uF 为未熏蒸土壤K₂SO₄浸提液中有有机碳和氮含量, K_c 为转换系数。MBC、MBN的转换系数均为0.45。

$$MBP = E_c / 0.4 \times R \quad (3)$$

式中, E_c 为熏蒸土壤NaHCO₃提取液中无机P含量与未熏蒸土壤NaHCO₃提取液中无机P含量差值, 0.4为浸提液微生物生物量磷占总微生物生物量磷的比例, R 为加入无机磷的回收率。

(2) 土壤胞外酶活性计算公式(Bell *et al.*, 2013):

$$EA \text{ (nmol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}) = \frac{SEC \times 91 \times 0.8 \times 1000}{T \text{ (h)} \times \text{Soil (g)}} \quad (4)$$

$$SEC = \frac{SFR - \text{Intercept from MUB standard curve}}{\text{slop from MUB standard curve}} \quad (5)$$

式中 EA 为酶活性; SEC 为土壤样品酶浓度; SFR 为土壤样品荧光原始值; T 为培养时间; $Soil$ 为土壤干质量; 0.8表示土壤悬液0.8 mL; 91表示缓冲液91 mL。

(3) 土壤胞外酶生态化学计量计算公式(Sinsabaugh *et al.*, 2009):

$$EEA_{C:N} = BG / NAG \quad (6)$$

$$EEA_{C:P} = BG / AP \quad (7)$$

$$EEA_{N:P} = NAG / AP \quad (8)$$

式中 EEA 为土壤胞外酶活性; BG 为β-葡萄糖苷酶活性; NAG 为N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性; AP 为磷酸酶活性。

土壤胞外酶(LAP+NAG)或NAG均可反映土壤微生物N养分资源的需求状况, 且 $BG:(NAG + LAP):AP$ 或 $BG:NAG:AP$ 均可表示土壤胞外酶生态化学计量关系(Sinsabaugh *et al.*, 2009; Robert *et al.*, 2012; Waring *et al.*, 2014), 因此本研究只测定NAG活性, 土壤胞外酶生态化学计量采用 $BG:NAG:AP$ 表示。

(4)土壤微生物养分利用效率的计算公式(Sinsabaugh *et al.*, 2016):

$$CUE_{C:X} = CUE_{\max} (S_{C:X} / (S_{C:X} + K_X)) \quad (9)$$

其中 $S_{C:X} = (1/EEA_{C:X})(B_{C:X}/L_{C:X})$

$$XUE_{X:C} = XUE_{\max} (S_{X:C} / (S_{X:C} + K_C)) \quad (10)$$

其中 $S_{X:C} = (1 - EEA_{X:C})(B_{X:C}/L_{X:C})$

式中 X 为N或P, K_X 、 K_C 为半饱和常数, $K_X = 0.5$, $K_C = 0.5$; $CUE_{\max}$ 是C供给微生物生长能量的上限, $CUE_{\max} = 0.6$; $XUE_{\max}$ 是N、P供给微生物生长能量的上限, $XUE_{\max} = 1.0$; $S_{C:X}$ 为微生物生物量C:N或者C:P、胞外酶活性和土壤C:N或者土壤C:P的比值; $B_{C:X}$ 为微生物生物量C:N或微生物生物量C:P; $L_{C:X}$ 为土壤C:N或者土壤C:P。

(5)数据处理方法

采用SPSS 17.0统计分析软件对实验数据进行分析。土壤C、N、P含量、土壤C:N:P生态化学计量、土壤微生物生物量C:N:P生态化学计量和土壤胞外酶生态化学计量采用单因素方差分析法进行分析, 所有数据均采用最小显著差异(LSD)法进行多重比较; 用Pearson相关系数对土壤-微生物生物量-胞外酶C:N:P生态化学计量进行相关分析; 用Sigmaplot 12.5软件作图。

2 结果和分析

2.1 不同沙漠化阶段土壤C、N、P含量及其生态学计量特征

荒漠草地沙漠化显著影响土壤C、N、P含量(图1)。随着荒漠草地沙漠化程度的不断加剧, 土壤C、N、P含量均呈降低趋势。荒漠草地土壤C含量与半固定沙地和流动沙地差异显著($p < 0.05$), 固定沙地、半固定沙地和流动沙地土壤C含量分别比荒漠草地降低了15.2%、47.0%和52.1%。荒漠草地土壤N含量显著高于其他沙漠化阶段($p < 0.05$), 流动沙地较半固定沙地土壤N含量降低了20.0%。荒漠草地和固定沙地土壤P含量显著高于半固定沙地和流动沙地。荒漠草地土壤P含量分别是固定沙地、半固定

沙地和流动沙地的1.04、1.33和1.41倍。

荒漠草地沙漠化显著影响土壤N:P, 但对土壤C:N和C:P没有显著影响(图1)。荒漠草地不同沙漠化阶段土壤C:N、C:P差异不显著; 土壤N:P差异显著($p < 0.05$)。荒漠草地沙漠化过程中土壤N:P呈不断降低趋势, 固定沙地、半固定沙地和流动沙地土壤N:P分别比荒漠草地降低了22.4%、50.1%和49.0%。

2.2 不同沙漠化阶段土壤微生物生物量C:N:P及土壤胞外酶生态学计量特征

随着荒漠草地沙漠化程度的不断加剧, 不同沙漠化阶段土壤MBN:MBP差异显著($p < 0.05$), 且沙漠化对土壤MBC:MBN和土壤MBC:MBP影响不显著(图2)。荒漠草地沙漠化过程中土壤MBN:MBP呈逐渐降低的趋势。荒漠草地发展至固定沙地, 土

图1 土壤C、N、P含量及其生态学计量特征(平均值±标准偏差)。FD, 固定沙地; G, 荒漠草地; MD, 流动沙地; SFD, 半固定沙地。不同小写字母表示阶段的差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Characteristics of soil C, N, P content and C:N:P ecological stoichiometry (mean $\pm$ SD) at different stages of desertification. FD, fixed dunes; G, grasslands; MD, mobile dunes; SFD, semi-fixed dunes. Different lowercase letters indicate significance differences among stages ($p < 0.05$).

图2 土壤微生物量及土壤胞外酶C:N:P生态化学计量特征(平均值±标准偏差)。FD, 固定沙地; G, 荒漠草地; MD, 流动沙地; SFD, 半固定沙地。AP, 磷酸酶; BG, β-葡萄糖苷酶; NAG, N-乙酰氨基葡萄糖苷酶。不同小写字母表示阶段的差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 2 C:N:P ecological stoichiometry of soil microbial biomass and soil extracellular enzymes (mean ± SD) at different stages of desertification. FD, fixed dunes; G, grasslands; MD, mobile dunes SFD, semi-fixed dunes. AP, alkaline phosphatase; BG, β-1,4-glucosidase; NAG, β-1,4-N-acetylglucosaminidase. Different lowercase letters indicate significance differences among stages ($p < 0.05$).

壤MBN:MBP降低了37.6%、荒漠草地退化至半固定沙地土壤MBN:MBP降低了46.6%, 荒漠草地退化至流动沙地土壤MBN:MBP降低了82.6%, 降低幅度随沙漠化程度的加剧逐渐增加。

荒漠草地沙漠化对土壤BG:NAG和NAG:AP影响显著($p < 0.05$), 而对土壤BG:AP的影响不显著(图2)。随着荒漠草地沙漠化程度的加剧, 土壤BG:NAG呈降低趋势, 而土壤NAG:AP呈增加趋势。与荒漠草地相比, 固定沙地、半固定沙地和流动沙地土壤BG:NAG分别降低14.7%、34.7%和60.6%。荒漠草地到固定沙地、半固定沙地和流动沙地土壤

NAG:AP分别增加了30.0%、71.6%和70.0%。土壤BG:AP在荒漠草地各沙漠化阶段整体表现为上升趋势。

2.3 荒漠草地土壤微生物养分利用效率

不同沙漠化阶段土壤微生物C利用效率 $CUE_{C:N}$ 差异显著($p < 0.05$, 表1)。荒漠草地沙漠化过程中土壤微生物C利用效率 $CUE_{C:N}$ 表现为递增趋势。与荒漠草地相比, 固定沙地、半固定沙地和流动沙地 $CUE_{C:N}$ 分别增加了4.0%、44.0%和108.0%。荒漠草地沙漠化对土壤微生物N利用效率($NUE_{N:C}$)和土壤微生物P利用效率($PUE_{P:C}$)影响显著。随着荒漠草地

沙漠化的不断加剧, $NUE_{N:C}$ 呈先增后减的趋势, 而 $PUE_{P:C}$ 基本呈降低趋势。

2.4 土壤-土壤微生物生物量-胞外酶C:N:P生态化学计量的相关性分析

土壤C:N:P生态化学计量、土壤微生物生物量C:N:P生态化学计量和土壤胞外酶生态化学计量的相关分析表明, 土壤C:N与土壤C:P呈极显著正相关关系, 而与土壤N:P呈极显著负相关关系($p < 0.01$, 表2)。土壤N:P与土壤MBC:MBP、MBN:MBP、BG:NAG呈显著正相关, 而与土壤NAG:AP呈显著负相关关系($p < 0.01$)。土壤MBN:MBP与土壤MBC:MBN和土壤NAG:AP呈极显著负相关关系, 而与土壤MBC:MBP和土壤BG:NAG呈极显著正相关关系。土壤BG:NAG与土壤BG:AP表现为极显著正相关, 与土壤NAG:AP表现为极显著负相关。荒漠草地土壤C:N, MBC:MBN分别与土壤N:P、MBN:MBP显著负相关, 土壤C:N、BG:NAG分别与土壤C:P、BG:AP显著正相关。土壤微生物生物量MBC:MBP、MBN:MBP随着土壤N:P增加呈增加趋势, 而土壤NAG:AP呈降低趋势。

3 讨论

3.1 荒漠草地沙漠化对土壤C、N、P含量及其生态化学计量的影响

土壤是植物生长发育的重要基质, 其养分含量对于评价土壤质量状况至关重要(徐阳春等, 2002)。土壤C、N、P含量随着荒漠草地沙漠化程度加剧的变化趋势, 与高寒草甸退化过程中土壤C、N、P含量逐渐降低的趋势一致(罗亚勇等, 2012), 表明荒漠草地沙漠化对土壤养分含量的积累有负效应, 原因可能是随着荒漠草地沙漠化的加剧, 中亚白草、赖草、牛枝子等优势植物逐渐减少, 草地生物多样性降低, 植被盖度、生物量、枯落物以及微生物活动均趋于减少(Zhang & McBear, 2016), 影响了土壤有机质的积累。土壤N主要来自土壤有机质; 土壤有机C主要来源于植物凋落物和根系有机碳等(余健等, 2014)。土壤P与土壤C、N不同, 土壤P主要来自岩石风化, 其含量高低更多取决于土壤的质地特征(Chen & Li, 2003), 且随着荒漠草地沙漠化的不断加剧, 土壤选择性风蚀富含养分的土壤细颗粒, 导

表1 不同沙化阶段土壤微生物养分利用效率特征(平均值±标准偏差)

Table 1 Characteristics of soil microbial nutrient utilization efficiency at different desertification stages (mean ± SD)

沙化阶段 Desertification stage	$CUE_{C:N}$	$CUE_{C:P}$	$NUE_{N:C}$	$PUE_{P:C}$
荒漠草地 Grasslands	0.25 ± 0.06^a	0.84 ± 0.02^a	0.37 ± 0.06^a	0.13 ± 0.03^a
固定沙地 Fixed dunes	0.26 ± 0.05^a	0.85 ± 0.03^a	0.40 ± 0.04^{ab}	0.08 ± 0.03^a
半固定沙地 Semi-fixed dunes	0.36 ± 0.04^{ab}	0.85 ± 0.02^a	0.29 ± 0.05^{ab}	0.10 ± 0.02^{ab}
流动沙地 Mobile dunes	0.52 ± 0.04^b	0.90 ± 0.01^a	0.23 ± 0.02^b	0.01 ± 0.01^b

$CUE_{C:N}$ 、 $CUE_{C:P}$, 微生物碳利用效率; $NUE_{N:C}$, 微生物氮利用效率; $PUE_{P:C}$, 微生物磷利用效率。不同小写字母表示阶段间差异显著($p < 0.05$)。

$CUE_{C:N}$, $CUE_{C:P}$, microbial carbon use efficiency; $NUE_{N:C}$, microbial nitrogen use efficiency; $PUE_{P:C}$, microbial phosphorus use efficiency. Different lowercase letters indicate significance differences among stages ($p < 0.05$).

表2 土壤-微生物-胞外酶生态化学计量的相关性分析

Table 2 Correlation analysis among soil, microbial and extracellular enzyme ecological stoichiometry

	Soil C:N	Soil C:P	Soil N:P	MBC:MBN	MBC:MBP	MBN:MBP	BG:NAG	BG:AP	NAG:AP
Soil C:N	1	0.760**	-0.396*	0.149	-0.118	-0.143	-0.249	-0.194	0.131
Soil C:P		1	0.159	0.100	0.096	0.260	0.230	0.071	-0.207
Soil N:P			1	-0.157	0.435*	0.573**	0.543**	0.217	-0.427**
MBC:MBN				1	-0.038	-0.604**	-0.150	-0.185	0.039
MBC:MBP					1	0.570**	0.198	0.149	-0.224
MBN:MBP						1	0.427*	0.203	-0.366*
BG:NAG							1	0.542**	-0.706**
BG:AP								1	0.102
NAG:AP									1

Soil C:N, 土壤碳氮比; Soil C:P, 土壤碳磷比; Soil N:P, 土壤氮磷比; MBC:MBN, 土壤微生物生物量碳氮比; MBC:MBP, 土壤微生物生物量碳磷比; MBN:MBP, 土壤微生物生物量氮磷比; BG:NAG, 土壤胞外酶碳氮比; BG:AP, 土壤胞外酶碳磷比; NAG:AP, 土壤胞外酶氮磷比。

MBC:MBN, soil microbial biomass C:N; MBC:MBP, soil microbial biomass C:P; MBN:MBP, soil microbial biomass N:P; BG:NAG, extracellular enzyme C:N; BG:AP, extracellular enzyme C:P; NAG:AP, extracellular enzyme N:P.

致了土壤的粗化和沙质化(赵丽莉等, 2013), 使得土壤P含量下降, 此外还可能由于牲畜的采食将P元素移出草地生态系统。土壤C、N、P含量的下降表明荒漠草地沙漠化过程中土壤内的养分积累和能量循环受到限制。

土壤C:N:P可以反映土壤内C、N、P养分循环, 也可以衡量土壤有机质和土壤养分平衡状况(Tian *et al.*, 2010)。随着荒漠草地沙漠化的不断加剧, 土壤C:N呈逐渐增加的趋势, 土壤C:P和N:P呈降低趋势。其中土壤C:N与高寒草甸随着沙漠化程度的加剧逐渐降低的趋势相反, 表明不同草地生态系统土壤C:N存在较大的异质性(罗亚勇等, 2012)。Chapin等(2011)研究表明, 土壤C:N与土壤有机质分解速率成反比关系, 土壤C:N较高时, N素相对充足, 用来满足微生物的生长代谢, 土壤C:N较低时, 满足微生物生长之余的N素就会释放到土壤中。本研究区荒漠草地阶段土壤C:N最低, 说明荒漠草地阶段土壤有机质分解速率最高, 土壤N素相对充足。土壤C:P和土壤N:P随草地沙漠化不断加剧呈降低的趋势, 荒漠草地沙漠化过程中, 土壤C和N的变化比P的变化更加敏感。另外本研究中土壤C:P的平均值低于全国水平(25.77)(Tian *et al.*, 2010), 参考第二次全国土壤普查分级标准发现, 本研究区土壤C的平均含量(0.225%)处于土壤碳含量极缺乏阶段(程欢等, 2018), 土壤P平均含量(0.021%)也明显低于全国水平(0.056%)(Han *et al.*, 2005), 而土壤C含量相对土壤P含量降低更严重, 进而导致土壤C:P值偏低。荒漠草地土壤N:P高于其他沙漠化阶段, 表明固定沙地、半固定沙地和流动沙地土壤N元素供应相对较弱, 并有可能成为此阶段植被生长的限制元素。

3.2 荒漠草地沙漠化对土壤微生物及胞外酶生态化学计量的影响

土壤微生物作为草地土壤中最活跃的营养库, 其生态化学计量对于探究草地生态系统限制性养分具有重要意义。本研究中土壤MBC:MBN平均值高于中国土壤MBC:MBN平均值7.6, 而土壤MBN:MBP平均值低于中国土壤MBN:MBP的平均值5.6(Xu *et al.*, 2013), 其主要原因可能是荒漠草地土壤微生物N含量较低; 土壤MBC:MBP与全球土壤MBC:MBP的平均值42.4接近(Xu *et al.*, 2013)。随着荒漠草地沙漠化程度的不断加剧, 土壤MBC:

MBP和MBN:MBP均表现出逐渐降低趋势, 这可能与荒漠草地沙漠化过程中生物多样性的降低以及植被变化有关, 而土壤MBN:MBP值的降低也有可能是由于微生物的生长需要更多富含磷的核糖体RNA的投资导致(Elser *et al.*, 2003)。王宝荣等(2018)研究黄土丘陵区关于土壤微生物生物量生态化学计量的影响因素发现, 植被类型的变化会显著影响土壤MBC:MBN和MBC:MBP, 本研究区随着荒漠草地的不断沙化, 优势草本植物相继退化, 沙米、白刺等沙生植物出现, 使得土壤微生物生物量发生变化。此外Cleveland和Liptzin (2007)也认为不同植物种可能导致凋落物质量和数量以及微生物群落组成的改变, 进而会影响土壤微生物生态化学计量。土壤MBC:MBP可作为土壤中微生物吸收固持P潜力的指标, 土壤MBC:MBP一般在7–30之间, 土壤MBC:MBP值低表明微生物在矿化土壤有机质中释放P的潜力较大, 土壤MBC:MBP值高则表明土壤微生物对土壤有效P有同化趋势, 且微生物与植物竞争吸收土壤有效P, 固P能力较强(彭佩钦等, 2006)。本研究中荒漠草地MBC:MBP值在35.25–50.39之间, 表明微生物和荒漠草地植被竞争土壤有效P, 导致荒漠草地植被对土壤P的利用率低。

土壤胞外酶活性可以反映微生物生长和代谢过程的能量限制, 并与土壤C、N、P分解密切相关(王冰冰等, 2015)。而不同土壤胞外酶活性的比值又与养分浓度或者土壤C:N:P值密切相关, 可以用来评价土壤微生物C、N、P养分资源的需求状况(Schimel & Weintraub, 2003)。有研究发现土壤P的有效性土壤磷酸酶活性呈负相关关系, 而土壤N对微生物产生磷酸酶有促进作用(Allison *et al.*, 2007; Olander & Vitousek, 2000)。本研究中, 从荒漠草地退化至固定沙地, 土壤BG:NAG逐渐降低, 而土壤BG:AP、NAG:AP基本表现为上升趋势, 土壤微生物降低了对磷酸酶的投资, 表明本研究区土壤微生物的生长受C、N限制较为突出。另外土壤BG:NAG不断下降也可能与荒漠草地沙漠化过程中土壤养分含量的降低以及植被变化等有关。荒漠草地高的土壤BG:NAG、BG:AP反映出荒漠草地土壤微生物N、P功能的发挥相对较差; 而半固定沙地较高的土壤NAG:AP, 表明半固定沙地土壤微生物N资源功能发挥较好。

3.3 荒漠草地沙漠化对土壤微生物的元素利用效率的影响

消费者驱动的养分循环理论表明土壤C:N:P和土壤微生物C:N:P以及微生物的元素利用效率间的平衡对生态系统C、N、P的循环有直接影响,微生物消费者驱动的养分循环理论指出微生物会通过保留自身的组成元素来维持代谢需求的限制性元素,并且能够主动排出多余元素(Sterner & Elser, 2002)。荒漠草地沙漠化过程中,随着土壤C:N逐渐增加, $CUE_{C:N}$ 表现出增加趋势,而 $NUE_{N:C}$ 和 $PUE_{P:C}$ 均有逐渐降低趋势,这与Mooshammer等(2012)的结论一致,表明荒漠草地土壤微生物生长主要受C源的限制。而土壤C积累又主要来自土壤有机质的输入(贾国梅等, 2016),随着荒漠草地沙漠化的不断加剧,土壤养分含量降低,使得荒漠草地植被减少,进一步影响枯落物的覆盖度,导致土壤有机质的输入受到阻碍,从而影响到土壤C的积累。流动沙地土壤微生物养分利用效率 $NUE_{N:C}$ 和 $PUE_{P:C}$ 达到最低,表明流动沙地土壤微生物生长受C的限制较为严重。

3.4 土壤-微生物-胞外酶C:N:P生态化学计量的相关性分析

不同生态系统土壤N:P与土壤MBN:MBP的相关性存在明显差异,以往研究显示黄土丘陵地区土壤和微生物N:P显著正相关(吴建平等, 2016);稻田、高地和林地等生态系统中土壤N:P与土壤MBN:MBP呈负相关关系(Li *et al.*, 2012),也有研究发现土壤和土壤微生物N:P并无相关关系(Cleveland & Liptzin, 2007; 王宝荣等, 2018)。本研究区土壤N:P与土壤MBN:MBP的正相关关系与黄土丘陵地区结果一致,反映出荒漠草地土壤微生物生物量N:P不符合“Redfield”比率,荒漠草地土壤微生物生物量不具有内稳性,表明“土壤-微生物”系统内物质转换主要受C、N、P养分循环的调控。N、P元素也被认为是陆地生态系统生物生长的主要限制元素,其比值关系也常用来预测生态系统养分限制状况,且土壤MBN:MBP比土壤N:P反映养分限制更加敏感。有研究报道全国土壤N:P的平均值为5.2和土壤MBN:MBP的平均值为5.6 (Tian *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2013),本研究区土壤N:P和MBN:MBP平均值(0.70和1.91)低于全国尺度土壤N:P和MBN:MBP。其主要原因可能是本研究区土壤N素相对贫瘠,使得土壤微生物所能固持的微生物生物量N含量偏低,

同时表明本研究区生物生长受N素限制较为严重。另外土壤N:P与NAG:AP有极显著的负相关关系,这与岷江干旱河谷优势灌丛群落土壤生态酶化学计量与土壤生态化学计量的关系基本一致(王冰冰等, 2015),土壤MBN:MBP与NAG:AP有显著负相关关系,土壤胞外酶对土壤微生物养分资源的利用可以反映土壤微生物生物量的元素组成,体现了N、P元素在土壤内的养分循环途径。

土壤C:P与土壤MBC:MBP无显著相关关系,与三峡库区不同植被土壤C:P与土壤MBC:MBP的结果一致(贾国梅等, 2016);土壤C:N、C:P与土壤MBN:MBP无显著相关性与Cleveland和Liptzin (2007)的研究结果相似,导致这种现象可能是由于土壤微生物生物量C:N:P受区域气候,土壤质地等因素的干扰(Zhou & Wang, 2015)。而Mooshammer等(2014)也证实了土壤微生物生物量C:N:P的变异本质更多由微生物群落结构变异来解释。土壤C:N、MBC:MBN、MBC:MBP分别与土壤BG:NAG、BG:AP无相关关系,表明土壤胞外酶活性和土壤微生物生物量对荒漠草地沙漠化过程中土壤养分变化的响应机理不同。综上所述,面对土壤C:N:P生态化学计量的变异,土壤微生物和胞外酶会调整自身生物量C:N:P生态化学计量进行适应。N、P元素在“土壤-微生物-胞外酶”系统的循环机制和土壤微生物C:N:P及胞外酶BG:NAG:AP随土壤养分及其生态化学计量的协变关系能够为理解荒漠草地C、N、P的物质循环机制以及C、N、P在草地生态系统物质循环过程中的耦合关系提供思路。

参考文献

- Allison VJ, Condron LM, Peltzer DA, Richardson J, Turner BL (2007). Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1770–1781.
- Anderson TR, Boersma M, Raubenheimer D (2004). Stoichiometry: Linking elements to biochemical. *Ecology*, 85, 1193–1202.
- Bell CW, Fricks BE, Rocca JD (2013). High-throughput fluorometric measurement of potential soil extracellular enzyme activities. *Journal of Visualized Experiments Jove*, 81, e50961. DOI: 10.3791/50961.
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y (2013). Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology & Biochemistry*, 67, 192–211.
- Burns RG, Dick RP (2002). *Enzymes in the Environment:*

- Activity, Ecology and Applications. Marcel Dekker, New York.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Cheng B, Zhao YJ, Zhang WG, An SQ (2010). The research advances and prospect of ecological stoichiometry. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1628–1637. [程滨, 赵永军, 张文广, 安树青 (2010). 生态化学计量学研究进展. 生态学报, 30, 1628–1637.]
- Cheng H, Gong YB, Wu Q, Li Y, Liu Y, Zhu DW (2018). Content and ecological stoichiometry characteristics of organic carbon, nitrogen and phosphorus of typical soils in sub-alpine/alpine mountain of Western Sichuan. *Journal of Natural Resources*, 33(1), 161–172. [程欢, 宫渊波, 吴强, 李瑶, 刘颖, 朱德雯 (2018). 川西亚高山/高山典型土壤类型有机碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征. 自然资源学报, 33(1), 161–172.]
- Chen XW, Li BL (2003). Change in soil carbon and nutrient storage after human disturbance of a primary Korean pine forest in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 186, 197–206.
- Cleveland C, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass. *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Ding GD (2004). Study on indicative feature and cover classification of vegetation in regional desertification assessment—Taking Mu Us sandland as an example. *Journal of Soil and Water Conservation*, 18, 158–160, 188. [丁国栋 (2004). 区域荒漠化评价中植被的指示性及盖度分级标准研究——以毛乌素沙区为例. 水土保持学报, 18, 158–160, 188.]
- 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.
- Han W, Fang J, Guo D, Yan Z (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168(2), 377–385.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- Hu N, Li H, Tang Z (2016). Community size, activity and C:N stoichiometry of soil microorganisms following reforestation in a karst region. *European Journal of Soil Biology*, 73, 77–83.
- Jia GM, He L, Cheng H, Wang ST, Xiang HY, Zhang XF, Xi Y (2016). Ecological stoichiometry characteristics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus under different vegetation covers in Three Gorges Reservoir area. *Research of Soil and water conservation*, 23(4), 23–27. [贾国梅, 何立, 程虎, 王世彤, 向翰宇, 张雪飞, 席颖 (2016). 三峡库区不同植被土壤微生物生物量碳氮磷生态化学计量特征. 水土保持研究, 23(4), 23–27.]
- Li YQ, Zhao HL, Zhao XY, Zhang TH, Yi XY, Zuo XA (2005). Characteristics of soil carbon and nitrogen during desertification process in Horqin Sandy Land. *Journal of Soil and Water Conservation*, (5), 75–78, 184. [李玉强, 赵哈林, 赵学勇, 张铜会, 移小勇, 左小安 (2005). 科尔沁沙地沙漠化过程中土壤碳氮特征. 水土保持学报, (5), 75–78, 184.]
- Li Y, Wu JS, Liu SL (2012). Is the C:N:P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? *Global Biogeochemical Cycles*, 26, GB4002. DOI:10.1029/2012GB004399.
- Liu RT, Chai YQ, Xu K (2012). Variations of ground vegetation and soil properties during the growth process of artificial sand-fixing Caragana intermedia plantations in desert steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 2955–2960. [刘任涛, 柴永青, 徐坤 (2012). 荒漠草原区柠条人工固沙林生长过程中地表植被-土壤的变化. 应用生态学报, 23, 2955–2960.]
- Luo YY, Zhang Y, Zhang JH, Ka ZJ, Shang LY, Wang SY (2012). Soil stoichiometry characteristics of alpine meadow at its different degradation stages. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 254–260. [罗亚勇, 张宇, 张静辉, 卡召加, 尚伦宇, 王少影 (2012). 不同退化阶段高寒草甸土壤化学计量特征. 生态学杂志, 31, 254–260.]
- Makino W, Cotner JB, Sterner RW (2003). Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 17, 121–130.
- Michaels AF (2003). The ratios of life. *Science*, 300, 906–907.
- Moorhead DL, Sinsabaugh RL, Hill BH (2016). Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. *Soil Biology & Biochemistry*, 93, 1–7.
- Mooshammer M, Wanek W, Schneckner J, Wild B, Leitner S, Hofhansl F, Blöchl A, Hämmerle I, Frank AH, Keiblinger KM, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2012). Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology*, 93, 770–782.
- Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5, 22. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00022.
- Olander LP, Vitousek PM (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49, 175–191.
- Peng PQ, Wu JS, Huang DY, Wang HL, Tang GY, Huang WS, Zhu QH (2006). Microbial biomass C, N, P of farmland soils in different land uses and cropping systems in Dongting Lake region. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 2261–2267. [彭佩钦, 吴金水, 黄道友, 汪汉林, 唐国勇, 黄伟生,

- 朱奇宏 (2006). 洞庭湖区不同利用方式对土壤微生物生物量碳氮磷的影响. *生态学报*, 26, 2261–2267.]
- Peng XQ, Wang W (2016). Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of northern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 98, 74–84.
- Schimel JP, Weintraub MN (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 549–563.
- Sinsabaugh RL, Follstad Shah JJ (2012). Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 313–343.
- Sinsabaugh RL, Hill BH, Follstad Shah JJ (2009). Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 462, 795–798.
- Sinsabaugh RL, Lauber CL, Weintraub MN, Ahmed B, Allison SD, Crenshaw C, Contosta AR, Cusack D, Frey S, Gallo ME (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 11, 1252–1264.
- Sinsabaugh RL, Turner BL, Talbot JM (2016). Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 86, 172–189.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Tang ZS, An H, Shangguan ZP (2015). Effects of desertification on soil nutrients and root-shoot ratio in desert steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 23, 463–468. [唐庄生, 安慧, 上官周平 (2015). 荒漠草原沙漠化对土壤养分与植被根冠比的影响. *草地学报*, 23, 463–468.]
- Tian H, Chen G, Zhang C (2010). Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Wang BB, Qu LY, Ma KM, Zhang XY, Song CJ (2015). Patterns of ecoenzymatic stoichiometry in the dominant shrubs in the semi-arid upper Minjiang River valley. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6078–6088. [王冰冰, 曲来叶, 马克明, 张心昱, 宋成军 (2015). 岷江上游干旱河谷优势灌丛群落土壤生态酶化学计量特征. *生态学报*, 35, 6078–6088.]
- Wang BR, Yang JJ, An SS, Zhang HX, Bai XJ (2018). Effects of vegetation and topography features on ecological stoichiometry of soil microbial biomass in the hilly-gully region of the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 247–259. [王宝荣, 杨佳佳, 安韶山, 张海鑫, 白雪娟 (2018). 黄土丘陵区植被与地形特征对土壤和土壤微生物生物量生态化学计量特征的影响. *应用生态学报*, 29, 247–259.]
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometric characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 28, 3937–3947.]
- Waring BG, Weintraub SR, Sinsabaugh RL (2014). Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. *Biogeochemistry*, 117, 101–113.
- Wu JP, Han XH, Xu YD, Ren CJ, Yang GH, Ren GX (2016). Ecological stoichiometric of soil and microbial C, N, P under Grain-to-Green in loess hilly region. *Acta Agrestia Sinica*, 24, 783–792. [吴建平, 韩新辉, 许亚东, 任成杰, 杨改河, 任广鑫 (2016). 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. *草地学报*, 24, 783–792.]
- Xu XF, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology & Biogeography*, 22, 737–749.
- Xu YC, Shen QR, Ran W (2002). Effects of zero-tillage and application of manure on soil microbial biomass C, N and P. *Acta Pedologica Sinica*, 39, 83–90. [徐阳春, 沈其荣, 冉炜 (2002). 长期免耕与施用有机肥对土壤微生物生物量碳、氮、磷的影响. *土壤学报*, 39, 83–90.]
- Yu J, Fang L, Bian ZF, Wang Q, Yu YC (2014). A review of the composition of soil carbon pool. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4829–4838. [余健, 房莉, 卞正富, 汪青, 俞元春 (2014). 土壤C库构成研究进展. *生态学报*, 34, 4829–4838.]
- Zhang C, McBean EA (2016). Estimation of desertification risk from soil erosion: A case study for Gansu Province, China. *Stochastic Environmental Research & Risk Assessment*, 30, 1–15.
- Zhao LL, Li X, Xu DM (2013). Changes of soil microbes during sandy desertification for grassland in Yanchi County. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 22(7), 187–192. [赵丽莉, 李侠, 许冬梅 (2013). 盐池县草地沙漠化过程中土壤微生物的变化. *西北农业学报*, 22(7), 187–192.]
- Zhou ZH, Wang CK (2015). Reviews and syntheses: Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. *Biogeosciences*, 12, 11191–11216.
- Zhou ZH, Wang CK (2016). Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1257–1266. [周正虎, 王传宽 (2016). 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. *植物生态学报*, 40, 1257–1266.]
- Zuo XA, Zhao HL, Zhao XY, Guo YR, Yun JY, Wang SK, Miyasaka T (2009). Vegetation pattern variation, soil degradation and their relationship along a grassland desertification gradient in Horqin Sandy Land, northern China. *Environmental Geology*, 58, 1227–1237.

扫码加入读者圈
听语音, 看问答

责任编辑: 韩文轩 责任编辑: 李 敏