

模拟降水量变化对荒漠草原土壤酶活性的影响 及其相关因素分析

许艺馨^{1,2,3,4}, 余海龙⁴, 李春环⁴, 韩 翠⁵, 王晓悦^{1,2,3}, 黄菊莹^{1,2,3*}

(1 宁夏大学 生态环境学院, 银川 750021; 2 西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021; 3 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021; 4 宁夏大学 地理科学与规划学院, 银川 750021; 5 宁夏大学 农学院, 银川 750021)

摘 要:为明确荒漠草原土壤酶活性对降水格局改变的响应机制, 该研究基于宁夏荒漠草原降水量不同梯度变化(减少 50%、减少 30%、自然降水、增加 30% 和增加 50%)的野外试验(2014 年开始试验), 于 2016 年 5–7 月采样, 测定分析不同降水梯度 2 年后对土壤酶活性的影响, 并分析酶活性与植物生物量、微生物生物量 C:N:P 生态化学计量特征以及土壤理化性质的关系。结果表明: (1)与自然降水量相比, 减少 30% 降水量对 3 种土壤酶活性均无显著影响, 减少 50% 降水量显著降低了土壤蔗糖酶活性($P < 0.05$); 增加降水量显著提高了土壤蔗糖酶和磷酸酶活性($P < 0.05$), 但对脲酶活性无显著影响。(2)减少降水量对植物生物量影响较小(尤其减少 30% 降水量), 但不同程度地降低了微生物生物量 C、N、P, 提高了微生物生物量 C:N 和 C:P; 增加降水量则不同程度提高了植物生物量及微生物生物量 C、N、P。(3)土壤蔗糖酶和磷酸酶活性随植物及微生物生物量增加而增加; 对土壤酶活性影响显著的土壤因子包括: 含水量、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、C:P、有机 C、全 N、C:N 和 pH ($P < 0.05$)。研究认为, 减少降水量(尤其是减少 30% 降水量)对土壤酶活性影响较小, 增加降水量促进了植物的生长、刺激微生物活性, 进而提高了土壤酶活性, 但随着植物生物量增加, 土壤有机 C 输入增多, 磷酸酶活性相应增强并促进了有机 P 的矿化, 导致土壤微生物 P 限制增加。

关键词:降水格局改变; 荒漠草原; 酶活性; 植物生物量; 微生物生态化学计量特征

中图分类号: Q948.112⁺.3; Q948.12⁺2.3 **文献标志码:** A

Effects of Simulated Precipitation on Soil Enzyme Activities in a Desert Steppe of Northwest China and Their Related Influencing Factors

XU Yixin^{1,2,3,4}, YU Hailong⁴, LI Chunhuan⁴, HAN Cui⁵,
WANG Xiaoyue^{1,2,3}, HUANG Juying^{1,2,3*}

(1 College of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2 Breeding Base for State Key Lab. of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwestern China, Yinchuan 750021, China; 3 Key Lab. for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwestern China of Ministry of Education, Yinchuan 750021, China; 4 College of Geography Science and Planning, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 5 College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: In order to clarify the responses of soil enzyme activities to changing precipitation regimes in desert steppe, we carried out this study based on field experiments (started in 2014) of different gradient changes of precipitation (50% reduction, 30% reduction, control, 30% increase and 50% increase) in a

收稿日期: 2021-06-10; 修改稿收到日期: 2021-10-27

基金项目: 国家自然科学基金(31760144); 中国科学院“西部青年学者”(XAB2019AW03); 宁夏自然科学基金(2020AAC03050)

作者简介: 许艺馨(1996—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事降水量变化下荒漠草原土壤固碳研究。E-mail: 1090853173@qq.com

* 通信作者: 黄菊莹, 研究员, 硕士生导师, 主要从事全球变化生态学和生态系统生态学的研究。E-mail: juyinghuang@163.com

desert steppe in Ningxia. The sampling time was from May to July in 2016. The activities of soil enzymes were studied after two years of treatments, their relationships with plant biomass, microbial biomass C : N : P ecological stoichiometry, and soil physicochemical properties were analyzed too. The results showed that: (1) compared with natural precipitation, the 30% reduction in precipitation did not significantly affect the three soil enzyme activities ($P > 0.05$), while the 50% reduction in precipitation significantly decreased the invertase activity ($P < 0.05$). Increased precipitation significantly increased the activities of invertase and phosphatase ($P < 0.05$), whereas no significant effect on urease activity ($P > 0.05$). (2) Decreased precipitation had little effect on plant biomass (especially 30% reduction), whereas it reduced microbial biomass C, N, P and increased microbial biomass C : N and C : P to varying degrees. Increased precipitation increased plant biomass and microbial biomass C, N, P to certain degrees. (3) Mostly, the activities of soil invertase and phosphatase increased with the increasing plant and microbial biomass. The soil factors that had significant influences on soil enzyme activities included water content, NO_3^- -N, NH_4^+ -N, C : P, organic C, total N, C : N, and pH ($P < 0.05$). The results of this study suggest that short-term reduction in precipitation (especially 30% reduction) would have little influences on soil enzyme activities in the studied desert steppe; increasing precipitation could promote plant growth and microbial activity, and then improve the activity of invertase. However, with the increase of plant biomass accumulation, more organic C is sequestered in soils, the activity of phosphatase in soils increased correspondingly and promoted the mineralization of organic P, resulted in the aggravation of P limitation of microbes.

Key words: changing precipitation regimes; desert steppe; enzyme activities; plant biomass; microbial biomass ecological stoichiometry

在全球变暖背景下,水资源的时空分布受到很大影响,各区域的降水格局也发生了明显变化,主要表现为降水总量增加、季节分配不均以及极端事件频发(如单次降水量大小、降水事件间隔和极端降水事件发生频率)等特点^[1]。有大气循环模型预测,随着全球气温上升,水循环也将加快,未来极端降水事件发生的强度和频率将显著增加,导致旱季更早、雨季更湿^[2]。自20世纪80年代中期以来,中国降水的区域分布格局也发生了改变^[3]。就中国西北地区而言,区域降水格局表现出西部生态区降水增多、东部生态区降水减少以及夏秋两季降水增多的时空分异特征^[4-5]。作为西北干旱半干旱区生态系统的核心环境因子,降水通过调节植物—微生物—土壤之间的关系,驱动生态系统的演变,对维持生态系统稳定性的意义重大^[6]。而气候变化中极端降水事件的发生可对生态系统关键过程产生影响,且其影响程度在干旱半干旱区尤为明显^[7]。因此,在干旱半干旱区开展降水量变化的相关研究有助于深入了解脆弱生态系统如何应对降水格局改变。

土壤酶作为土壤有机体的代谢动力和生态系统的生物催化剂^[8],其活性的大小表征了土壤中物质代谢的旺盛程度^[9],是土壤有机物转化的执行者和植物营养元素的活性库^[10],也是生态系统变化的预警和敏感指标^[11]。其中,蔗糖酶是植物和微生物的直接营养源,其活性的强弱与植物的生长状况

密切相关,能够反映土壤有机C的转化^[12];脲酶主要参与土壤中N素的循环,能促进土壤中含N有机物如尿素分子酰胺肽键的水解,生成可被植物根系吸收利用的铵^[13];磷酸酶能将土壤有机P转化为可被植物直接吸收利用的无机P,从而缓解土壤P限制^[14]。研究表明,土壤酶活性受到植被特征、土壤微生物活力和土壤理化性质等生物和非生物因素的综合影响。一方面,土壤酶主要来源于植物根系和微生物的分泌物及其残体的分解物。降水量变化下植物生长发育和微生物活性的改变将直接作用于土壤酶活性^[15-16]。另一方面,降水量通过改变土壤水分和养分等理化性质调控土壤中养分的吸收与淋失以及矿化与分解之间的平衡^[17],进而对土壤酶活性产生重要影响^[18]。因此,了解降水量变化下土壤酶活性及其与植物生物量、微生物生物量以及土壤性质的关系,可为深入探讨降水格局改变下土壤酶活性的响应机理提供科学依据。

荒漠草原大多位于生态脆弱带,是草原向荒漠过渡的旱生化草地类型,其结构和功能易受到气候变化的干扰,特别是极端降水事件的影响^[19]。降水作为荒漠草原植物生长发育和微生物活动的主要限制因子,对生态系统稳定性的维持起着关键作用^[20]。那么,降水格局改变如何影响荒漠草原土壤酶活性,植物生长和微生物活性能否解释土壤酶活性的改变等问题值得深入探讨。目前,国内在降

水量变化下草地土壤酶活性的研究方面已积累了丰富的成果^[16,21-23]，但这些研究主要集中在草甸草原和典型草原，尚缺乏针对荒漠草原的相关研究，尤其是极端干旱和湿润条件下。因此，本研究以宁夏荒漠草原为研究对象，探讨降水量变化下(极端和适宜)土壤酶活性的响应规律，分析其与植物生物量(群落和种群水平)、微生物生态化学计量特征(可表征其活性)以及土壤理化因子的关系，为科学预测全球气候变化下干旱半干旱区草原生态系统的反应与适应性提供数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本试验于宁夏回族自治区吴忠市盐池县柳杨堡乡杨寨子村围栏草地内开展(37. 80°N, 107. 45°E, 海拔为 1 367 m)。该地属鄂尔多斯台地，北与毛乌素沙地相连，南靠黄土高原，属典型的过渡带。区域气候干燥，风沙活动频繁，属于中温带大陆性气候：年平均气温 7.7℃，1 月平均气温－8.9℃，7 月平均气温 22.5℃；降水年变率较大。年平均降水量 289.7 mm，大部分集中在 5—9 月(表 1)，且多大雨；年平均蒸发量 2 136 mm，约为降水量的 6~8 倍。土壤类型以灰钙土为主。土壤质地以砂壤、粉砂壤和砂土为主。试验地植被类型为荒漠草原，群落结构简单，物种组成以一年生和多年生草本为主，优势种为牛枝子(*Lespedeza potaninii*)和草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)，常见物种包括猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、针茅(*Stipa capillata*)、白草(*Pennisetum centrasiaticum*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等^[24-25]。

1.2 试验设计

依据野外实地考察，于 2014 年在围栏草地内选择地势平坦、植被均匀有代表性的区域作为试验

样地，采用遮雨棚和喷灌装置相结合的方法，模拟降水量变化处理^[24]。降水量处理以近 50 年来中国西北地区西部降水量增加而东部减少的趋势为主要依据^[26]。降水处理时间以研究区降水的季节分布特征(超过 70%的降水集中在 5—9 月，表 1)和植物的生长规律(4 月下旬进入返青期，7 月下旬进入旺盛期)为主要依据。降水频度参考国内同类研究^[27]，同时兼顾了野外试验的可操作性。采用随机区组设计，设置了 5 个降水量处理：减少 50% (减雨 145 mm, W1)、减少 30% (减雨 87 mm, W2)、自然降水(对照, W3)、增加 30% (增雨 87 mm, W4)和增加 50% (增雨 145 mm, W5)。每个处理 5 次重复，共 25 个小区。每个小区面积为 8 m×8 m，小区间留有 2 m 宽的缓冲带，小区四周垂直上栽 20 cm 宽的彩钢板、下埋 1 m 宽的塑料布，以防止降水时雨滴溅入、减少地表径流和地下渗漏干扰。

降水量处理时间为每年的 5—8 月。降水量减少处理使用自制的遮雨棚(高约 1.5 m)进行遮雨。遮雨棚上覆透光率大于 95%的聚氯乙烯薄膜，晴天敞开通风以降低棚内温度，雨天依据遮雨频率敞开或覆盖。试验处理前，对研究区 2008—2013 年 5—8 月降水情况进行了统计，依据分析结果将 W1 处理的遮雨频率初步确定为每 3 次降雨中遮雨 2 次、W2 处理的遮雨频率初步确定为平均每 5 次降雨中遮雨 2 次。实地操作中，密切关注每日天气情况，采用降水降尘收集器(ISC-8)收集、记录每日降水量并统计 5—9 月的总降水量(表 1)，依据每次的降雨情况和已遮掉的降雨量，对后期遮雨频率进行了微调。2014 年 W1 处理实际遮雨 149.4 mm，W2 处理实际遮雨 90.4 mm。2015 年 W1 处理实际遮雨 153.6 mm，W2 处理实际遮雨 92.6 mm。2016 年 W1 处理实际遮雨 148.3 mm，W2 处理实际遮雨 89.4 mm。降水量增加处理(W4 和 W5)以试验区

表 1 研究区 2014—2016 年 5—9 月降水量							
Table 1 Precipitation from May to September in 2014—2016 in the studied area/mm							
年份 Year	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	全年 Whole year	PP/%
2014	13.2	35.5	61.8	58.4	85.8	346.2	73.6
2015	36.7	11.8	46.8	81.6	84.2	365.6	71.4
2016	27.3	20.3	61.0	111.3	41.0	347.7	75.0

注:PP 代表 5—9 月降水量占全年降水量的百分比
Note:PP represents the percentage of precipitation from May to September in the annual precipitation

多年平均降水量 289.7 mm 计算,将需要补给的降水量换算成浇水量,采用自制的装有水表的喷灌装置实现。于 2014 年 4 月,在增加降水量的每个小区内均匀铺设 3 条孔径为 1.2 mm 的微喷带(每隔 2 m 铺设 1 条),以保证增加的水量能均匀喷洒在小区内。喷水时,微喷带的末端用铁丝固定以防移位。喷水结束后,收起微喷带。喷水频率为每 2 周喷水 1 次。其中, W4 处理每次喷水 0.696 m^3 (相当于 10.9 mm 降水量), W5 处理每次喷水 1.160 m^3 (相当于 18.1 mm 降水量)。

1.3 样品收集与测定

于 2016 年 5—7 月份每月下旬采用直径为 5 cm 的土钻收集 0~20 cm 土壤样品。3 个月共计 75 个土壤样品。采集时,在每个小区内随机取 3 钻,充分混匀合并为 1 个样品,从中取 10 g 左右鲜土放入铝盒中用于土壤含水量的测定,剩余部分再分为两部分。一部分低温冰箱中 4°C 下保存,2 周内完成酶活性、pH、 NO_3^- -N 浓度、 NH_4^+ -N 浓度、速效 P 浓度和微生物生物量的测定。另一部分自然风干后过筛,用于有机 C、全 N 以及全 P 含量的测定。其中,蔗糖酶活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法,脲酶活性采用苯酚一次氯酸钠比色法,磷酸酶活性采用磷酸苯二钠比色法^[28];含水量和 pH 分别采用烘干法和酸度计法;有机 C、全 N 和全 P 分别采用重铬酸钾容量法-外加热法、凯氏定氮法和 HClO_4 - H_2SO_4 法。 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 采用连续流动分析仪 (Auto Analyzer 3, SEAL Analytical GmbH, Hanau, Germany)。速效 P 浓度采用 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaHCO}_3$ 法;微生物生物量 C、N、P 分别采用氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提-碳分析仪器法、氯仿熏蒸- K_2SO_4 提取-流动注射氮分析仪器法以及氯仿熏蒸- K_2SO_4 提取-磷酸(Pi)测定-外加 Pi 矫正法测定。

同期,在每个小区内选取 1 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的样方,采用剪刀齐平地剪下样方内所有植物地上部分。研究区植被覆盖度低、物种稀少,各小区物种组成单一,尤其降水量减少处理中。为使所选植物种在每个小区中均有分布,本研究将样方内剪下的植物样品按牛枝子(优势种)、草木樨状黄芪(优势种)和其他物种归为 3 类,每类共计 75 个样品。收集好的样品分装入牛皮纸袋带回实验室,烘箱中 65°C 下烘 48 h 后,称重记录生物量。植物群落生物量为所有物种生物量之和。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2016 软件对数据进行初步整理。运用 SPSS 19.0 对数据进行统计分析:采用两因素方差分析(Two-way ANOVA)研究降水量、月份以及二者的交互作用对土壤酶活性、植物生物量以及微生物生物量 C:N:P 生态化学计量特征的影响,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)中最小显著性差异法(LSD)进行指标间的多重比较。采用 SigmaPlot 12.5 进行图的绘制,并采用线性回归方程进行土壤酶活性与植物生物量以及微生物生物量 C:N:P 生态化学计量特征关系的拟合。采用 Canoco 5.0 进行土壤酶活性与土壤理化因子对应关系的冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。分析前,先对数据进行 Log 转换,以减少数据间差异。以全部土壤因子作为解释变量,以土壤酶活性作为响应变量,依据解释变量前向选择,并通过蒙特卡洛置换检验(Monte Carlo Test)得出每个土壤因子的条件效应。

2 结果与分析

2.1 降水量对土壤酶活性的影响

图 1 显示,减少降水量对 3 种酶活性的影响较小,增加降水量的影响较大。与自然降水量处理相比,仅减少 50% 降水量处理对蔗糖酶活性产生显著降低($P < 0.05$);增加 30% 和 50% 降水量可显著提高蔗糖酶和磷酸酶活性($P < 0.05$),但对脲酶活性没有显著影响($P > 0.05$)。

表 2 表明,降水量对蔗糖酶和磷酸酶活性产生极显著影响($P < 0.01$),不同月份脲酶和磷酸酶活性差异极显著($P < 0.01$),二者仅对磷酸酶活性有极显著的交互作用($P < 0.01$)。

2.2 降水量对植物生物量和微生物生物量生态化学计量特征的影响

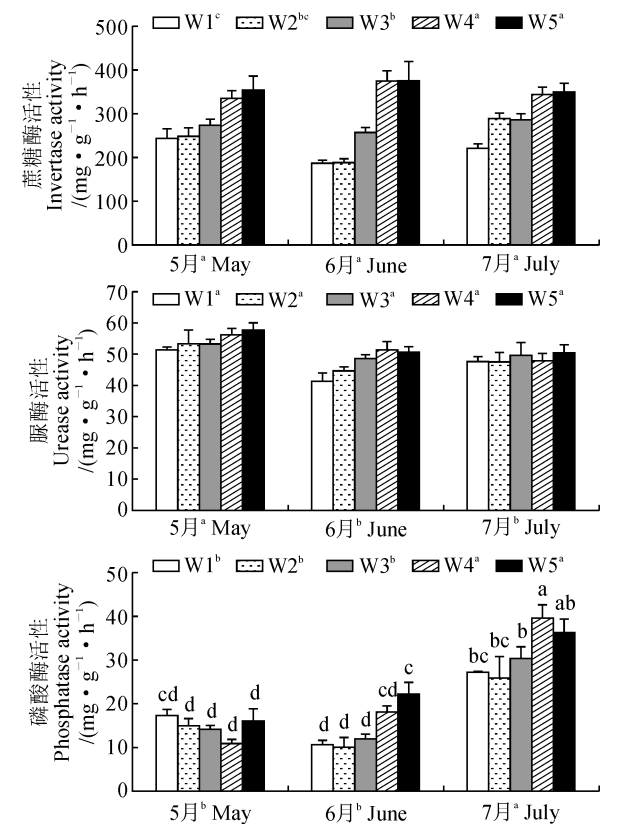
图 2 显示,与自然降水量相比,减少降水量处理对植物生物量没有显著影响($P > 0.05$);增加 30% 和 50% 降水量处理不同程度地提高了植物生物量,尤其牛枝子生物量。

两因素方差分析表明(表 3),降水量和月份均对群落、牛枝子、草木樨状黄芪及其他物种生物量有极显著影响($P < 0.01$),二者交互作用对群落、牛枝子和草木樨状黄芪生物量有显著影响($P < 0.05$)。

由图 3 可以看出,与自然降水量相比,减少降水量处理不同程度地降低了微生物生物量 C、N 和 P、提高了生物量 C:N 和 C:P,对生物量 N:P 没有

显著影响($P > 0.05$); 增加降水量处理不同程度地提高了微生物生物量 C、N 和 P, 对其他 3 个指标没有显著影响($P > 0.05$)。

表 4 显示, 降水量对微生物生物量 C、N、P、C : N 和 C : P 有显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)



W1. 减少 50% 降水; W2. 减少 30% 降水; W3. 自然降水(对照); W4. 增加 30% 降水; W5. 增加 50% 降水; 不同小写字母表示降水量处理或月份间存在显著性差异($P < 0.05$); 下同

图 1 降水量对 5—7 月土壤酶活性的影响
W1. 50% reduction; W2. 30% reduction; W3. Control(CK); W4. 30% increase; W5. 50% increase; Different normal letters indicate significant differences among precipitation treatments or months ($P < 0.05$) The same as below
Fig. 1 Effects of precipitation on soil enzyme activities in May, June and July

影响, 月份对各指标均有极显著影响($P < 0.01$), 二者的交互作用对生物量 C、N、P、C : N 和 C : P 有显著($P < 0.05$)或极显著影响($P < 0.01$)。

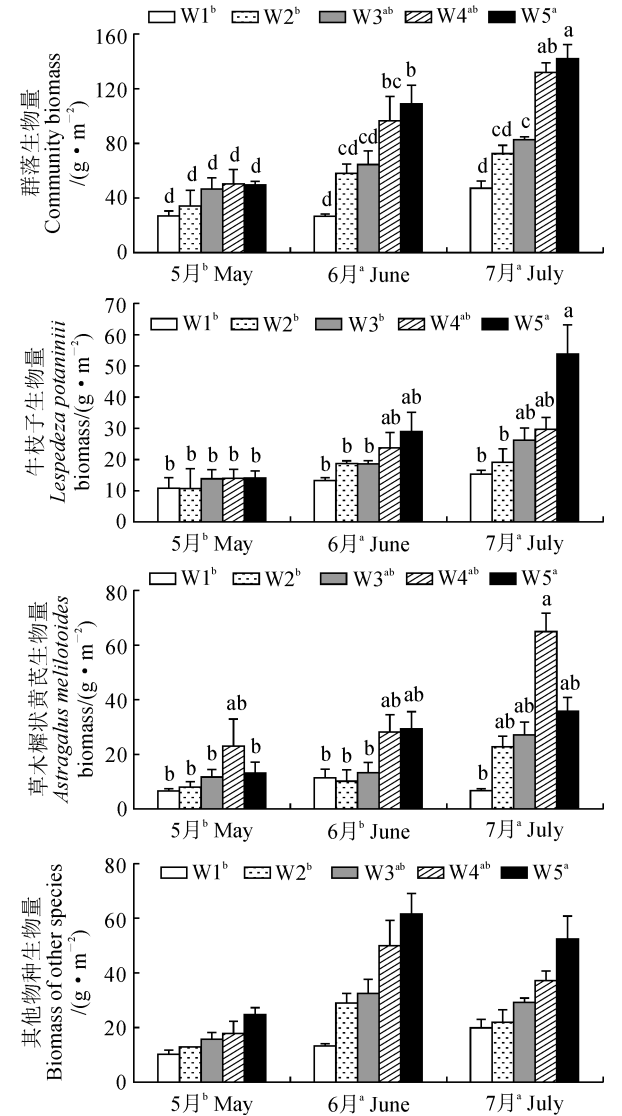


图 2 降水量对 5—7 月植物生物量的影响
Fig. 2 Effects of precipitation on plant biomass in May, June and July

表 2 土壤酶活性两因素方差分析				
Table 2 Two-way ANOVA of soil enzyme activities				
变异来源 Sources of variation	自由度 Degrees of freedom	蔗糖酶活性 Invertase activity /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	脲酶活性 Urease activity /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	磷酸酶活性 Phosphatase activity /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)
降水量 Precipitation (α)	4	22.865 **	2.678	6.082 **
月份 Month (β)	2	1.102	10.806 **	85.559 **
降水量×月份 Interaction of α and β	8	1.567	0.584	3.249 **

注: 表中数据为 F 值; * 和 ** 分别代表显著性水平小于 0.05 和 0.01; 下同
Note: The data in the table are F values; * and ** represent that significance levels are less than 0.05 and 0.01, respectively; The same as below

表 3 植物生物量的两因素方差分析
Table 3 Two-way ANOVA of plant biomass

变异来源 Sources of variation	自由度 Degrees of freedom	群落 Community	牛枝子 <i>Lespedeza potaninii</i>	草本樺状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	其他物种 Other species
降水量 Precipitation (α)	4	21.497 **	7.645 **	9.933 **	11.727 **
月份 Month (β)	2	35.168 **	14.624 **	10.233 **	15.160 **
降水量×月份 Interaction of α and β	8	2.795 *	2.559 *	2.476 *	1.664

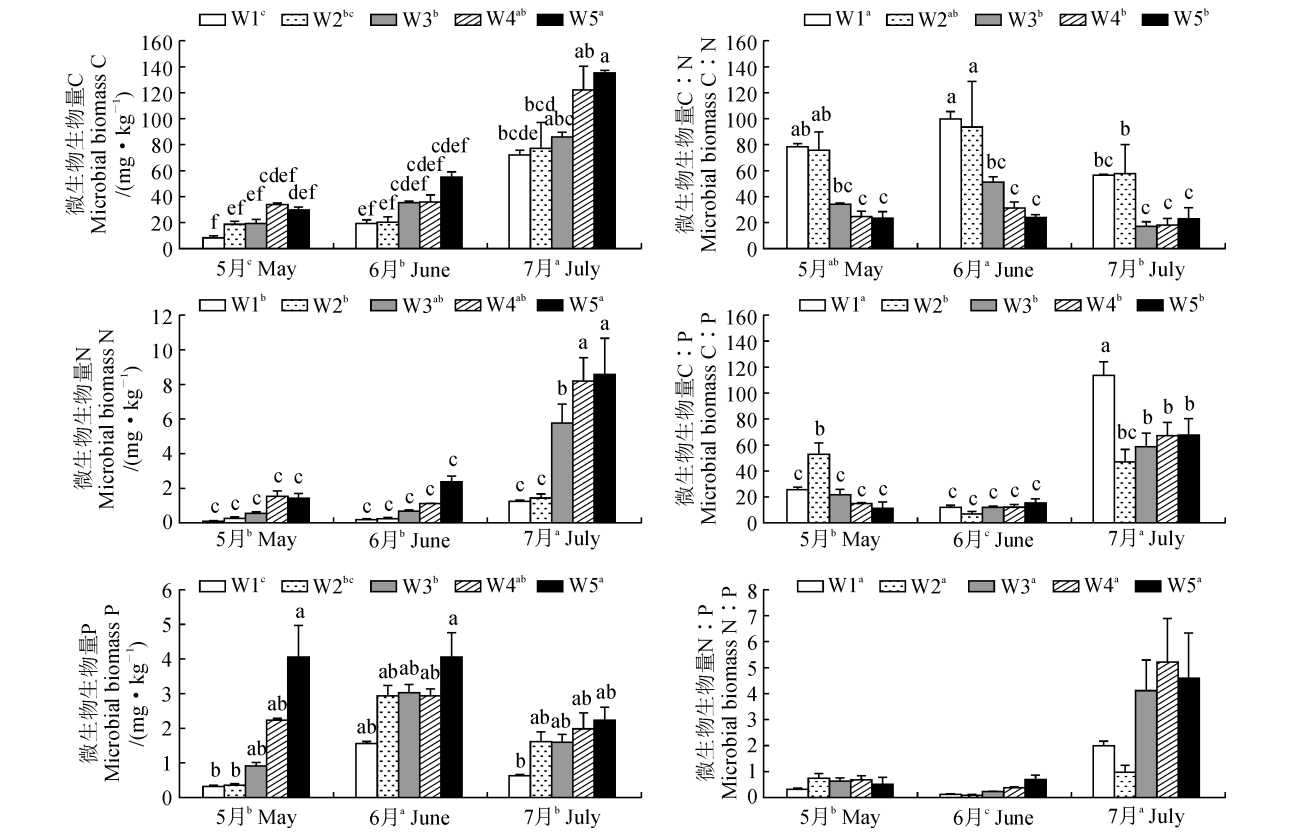


图 3 降水量对 5—7 月微生物生物量 C : N : P 生态化学计量特征的影响

Fig. 3 Effects of precipitation on microbial biomass C : N : P ecological stoichiometry in May, June and July

表 4 微生物量 C : N : P 生态化学计量特征的两因素方差分析
Table 4 Two-way ANOVA of soil microbial biomass C : N : P ecological stoichiometry

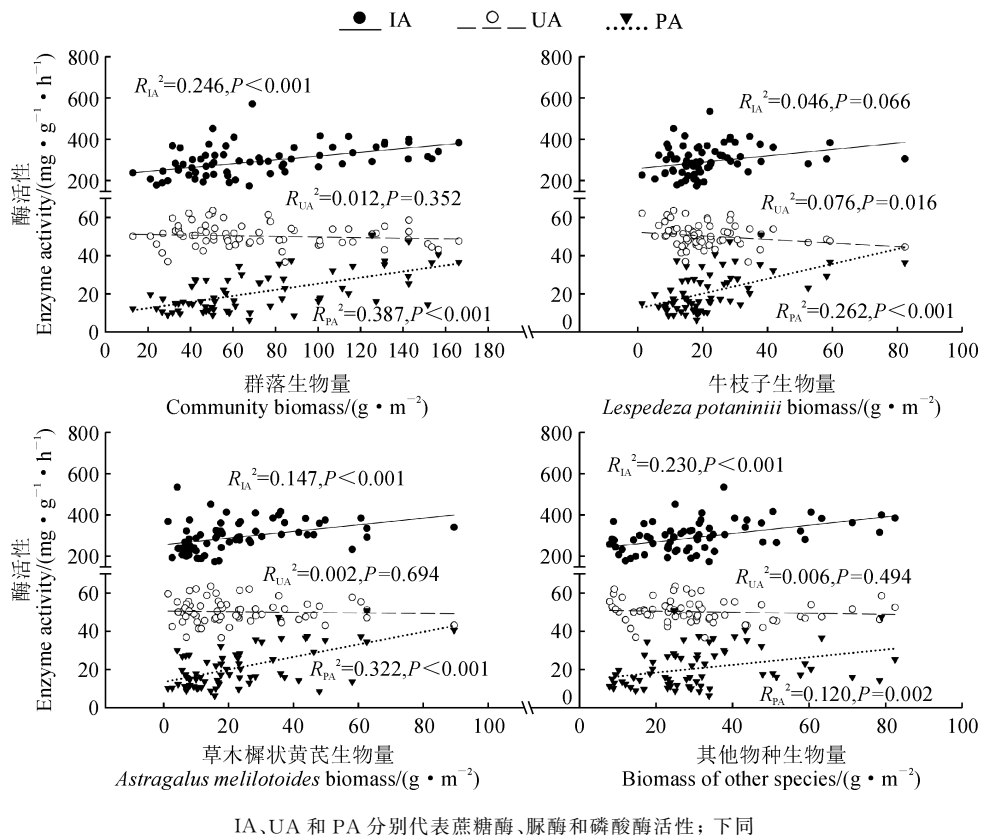
变异来源 Sources of variation	自由度 Degrees of freedom	MBC	MBN	MBP	C : N _m	C : P _m	N : P _m
降水量 Precipitation (α)	4	15.853 **	9.850 **	14.727 **	25.497 **	3.396 *	1.635
月份 Month (β)	2	154.925 **	36.554 **	14.634 **	10.048 **	92.288 **	18.861 **
降水量×月份 Interaction of α and β	8	2.588 *	3.230 **	2.435 *	1.024 *	5.506 **	1.190

注: MBC、MBN、MBP、C : N_m、C : P_m 和 N : P_m 分别代表微生物生物量 C、N、P、C : N、C : P 和 N : P
Note: MBC, MBN, MBP, C : N_m, C : P_m, and N : P_m represent microbial biomass C, N, P, C : N, C : P and N : P, respectively

2.3 土壤酶活性与植物生物量及微生物生态化学计量特征的关系

图 4 表明,土壤蔗糖酶活性随着群落、草本樺状黄芪及其他物种生物量的增加而显著提高($P <$

0.05);土壤脲酶活性随着牛枝子生物量的增加而显著降低($P <$ 0.05);土壤磷酸酶活性随着群落、牛枝子、草本樺状黄芪以及其他物种生物量的增加而显著增加($P <$ 0.05)。



IA、UA 和 PA 分别代表蔗糖酶、脲酶和磷酸酶活性；下同

图 4 土壤酶活性与植物生物量的关系

IA, UA, and PA represent invertase, urease and phosphatase activities, respectively; The same as below

Fig. 4 The relationships between soil enzyme activities and plant biomass

表 5 冗余分析中各土壤理化因子的条件效应

Table 5 Conditional effects of each soil physicochemical factors in redundancy analysis

土壤因子 Soil factors	SWC	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	C : P	SOC	TN	C : N	pH	N : P	AP	TP
贡献率 Contribution/%	45.6	35.0	16.4	16.0	15.9	13.9	12.9	12.9	8.4	7.9	3.2
F	14.1	10.3	4.4	4.3	4.3	3.7	3.4	3.4	2.2	2.0	3.2
P	0.002	0.002	0.008	0.018	0.024	0.028	0.032	0.046	0.128	0.128	0.418

注：SWC、NO₃⁻、NH₄⁺、C : P、SOC、TN、C : N、pH、N : P、AP 和 TP 分别代表土壤含水量、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N、C : P、有机 C、全 N、C : N、pH、N : P、速效 P 和全 P；下同

Note: SWC, NO₃⁻, NH₄⁺, C : P, SOC, TN, C : N, pH, N : P, AP and TP represent soil water content, NO₃⁻-N, NH₄⁺-N, C : P, organic C, total N, C : N, pH, N : P, available P and total P, respectively; The same as below

图 5 表明，土壤蔗糖酶活性随着微生物生物量 C、N、P 的增加而提高，随着生物量 C : N 的增加而显著降低($P < 0.05$)；脲酶活性随着微生物生物量 C : N 的增加而显著降低($P < 0.05$)；磷酸酶活性随着微生物生物量 C、N、C : P 和 N : P 的增加而增加，随着生物量 C : N 的增加而显著降低($P < 0.05$)。

2.4 土壤酶活性与土壤理化性质的关系

表 5 表明，对土壤酶活性影响显著的土壤因子包括含水量、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N、C : P、有机 C、全 N、C : N 和 pH。其中，土壤蔗糖酶活性与土壤含

水量、N : P、全 N 呈较强的正相关关系；土壤脲酶活性与土壤速效 P 呈较强的正相关，与含水量、有机 C 和 C : P 呈较强的负相关；土壤磷酸酶活性与土壤有机 C、C : P 和 C : N 呈较强的正相关，与速效 P、全 P 及 NO₃⁻-N 呈较强的负相关(图 6)。

3 讨论

3.1 土壤酶活性对降水量变化的响应

本研究中，增加降水量在一定程度上提高了蔗糖酶和磷酸酶活性，与已有研究结果一致^[29]；相比

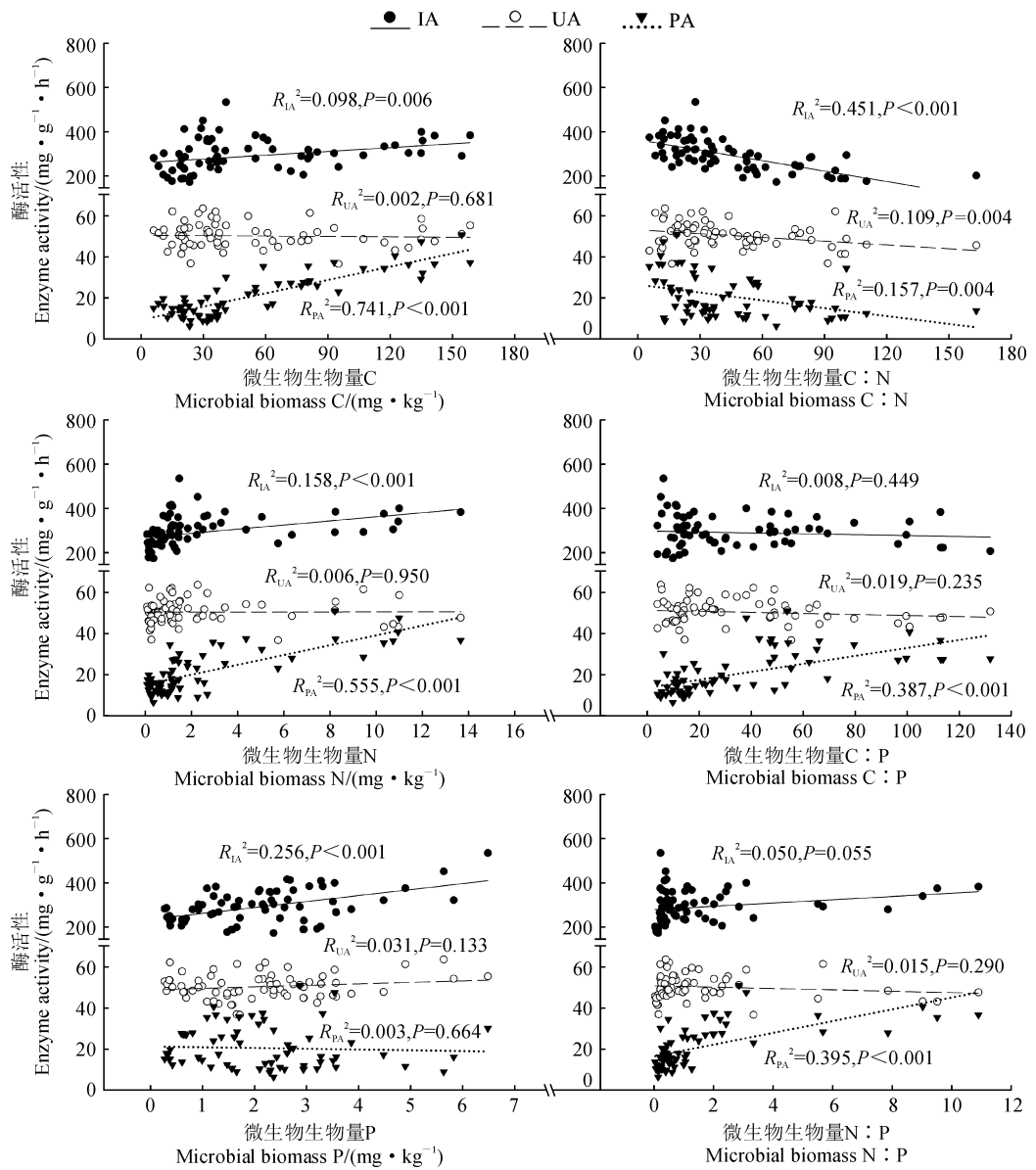


图 5 土壤酶活性与微生物生物量 C : N : P 生态化学计量特征的关系

Fig. 5 The relationships between soil enzyme activities and microbial biomass C : N : P ecological stoichiometry

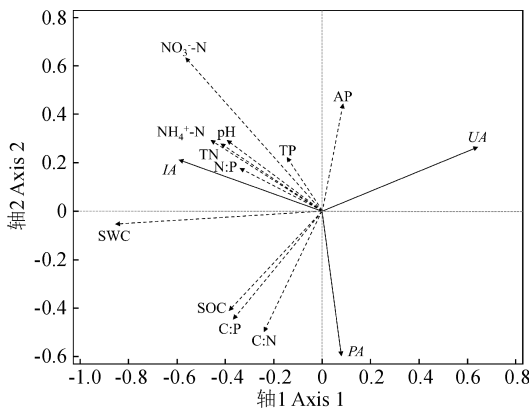


图 6 土壤酶活性与土壤理化因子的 RDA

Fig. 6 RDA of soil enzyme activities and soil physicochemical factors

之下,减少降水量对 3 种酶活性影响较小,仅减少 50% 降水量对蔗糖酶活性有显著影响(图 1)。这可能是因为增加降水量可以提高土壤水分含量、增强土壤养分有效性,进而促进植物地下部分生长和微生物活性,从而刺激了酶的分泌^[30]。同时,随着微生物可作用的底物增多,酶活性相应增强^[31]。而在降水量减少条件下,一方面荒漠草原植被生长和微生物代谢产酶能力会受到水分的限制,导致土壤有机质含量低下,蔗糖酶活性也随之降低^[32];另一方面,荒漠草原植物和微生物长期适应了干旱环境,对短期降水量减少反应不敏感^[21]。因而,相比增加降水量,短期减少降水量对土壤酶活性影响较小^[33]。此外,与蔗糖酶和磷酸酶相比,降水量对脲

酶活性影响较小,与闫钟清等^[34]的研究结果不同。这可能是因为不同生态系统所处地理位置在气候条件(气温和降水)、植物群落结构、土壤状况(养分和质地)等方面存在差异,导致降水量变化下各异的土壤酶活性响应格局^[35]。

3.2 土壤酶活性与植物生物量及微生物生态化学计量特征的关系

降水量可通过调控土壤含水量,影响植物地上部分的生长以及地下根系的生命活动,从而对酶活性产生重要影响^[36]。本研究中,降水量变化下蔗糖酶和磷酸酶活性与植物群落和部分物种生物量存在正的线性关系(图 4)。这可能是因为增加降水量可以提高荒漠草原土壤水分和养分有效性,从而促进植物地下部分养分摄取和地上部分光合作用,有利于植被生物量积累^[37]。而植物生物量的积累可为土壤酶的合成提供丰富的底物,促进蔗糖酶和磷酸酶的产生^[38]。此外,降水量增加 50% 处理提高了牛枝子生物量,而脲酶活性与牛枝子生物量呈负的线性关系。可能原因在于两方面。其一,作为豆科植物,牛枝子可与菌根真菌形成共生关系以促进其根系对 N 素的吸收,而这种菌根真菌对脲酶的主要生产者存在一定程度的抑制作用^[39]。其二,增加降水量刺激了牛枝子生长、提高了牛枝子优势种地位。此时,牛枝子对其他植物的竞争抑制程度增强,使得其生物量升高时其他物种生物量下降或增加幅度降低(图 2),而酶活性与群落生物量直接正相关(图 4)。

降水量变化下地上植被、土壤含水量和 pH 等因素的变化,会对微生物与植被、土壤之间的养分转化产生重要影响,从而改变微生物代谢过程、群落结构以及 C : N : P 生态化学计量特征^[40],直接或间接地影响到土壤酶的分泌及活性。大量研究证实微生物生物量与酶活性有着密切联系^[16,34-36]。本研究结果显示,与自然降水量相比,减少降水量降低了微生物生物量 C 和 N,增加降水量则表现出相反的效应(图 3);随着微生物生物量 C 和 N 的增加,蔗糖酶和磷酸酶活性呈线性增加(图 5)。这说明,减少降水量限制了微生物生长,从而抑制了蔗糖酶和磷酸酶的分泌;增加降水量可以缓解土壤水分和 N 限制,从而提高了微生物活性、加速了微生物繁衍周期、增加了微生物生物量 C 和 N 的积累,进而促进了蔗糖酶和磷酸酶的分泌^[41]。但也有研究表明,过高的降水量会导致土壤养分淋溶损失,抑制微生物生长和生物量积累,从而对酶活性产生

负影响^[42-43]。

3.3 土壤酶活性与土壤理化性质的关系

在所有土壤理化因子中,含水量是影响酶活性最主要的因子,其值过高或过低都会影响酶的活性^[44]。本研究中,土壤含水量、 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 与蔗糖酶活性正相关,与脲酶活性负相关。一方面,降水量的增加提高了水分和 N 的有效性,导致 C 相对受限,从而刺激微生物分泌较多的 C 获取酶以促进有机 C 矿化^[45]。另一方面,一定程度的水分胁迫会刺激酶活性^[46],因而脲酶活性随降水量降低而增加(图 6)。尽管研究表明,随着土壤 N 有效性增加,植物和微生物 P 受限性增强,植物根系和微生物会分泌较多的磷酸酶以促进有机 P 的矿化^[47-48],但本研究中磷酸酶活性与有机 C 和 C : P 正相关,而与全 N、全 P 和速效 P 负相关。这一结果与以往研究类似^[49],表明降水量变化下研究区磷酸酶活性主要受土壤 C 有效性的正调控。此外,脲酶活性与全 N 以及 N : P 负相关,与速效 P 正相关,与已有研究结论一致^[50]。这进一步意味着,高的 N 有效性抑制了脲酶活性;而当 P 有效性升高、N 相对 P 受限时,脲酶活性相应增加,反映了植物和微生物在土壤养分限制类型发生转变时通过积极分泌相应的酶来保证稳定的土壤生物学过程的应对机制^[36]。

4 结 论

综合以上分析,减少降水量对 3 种酶活性的影响较小,增加降水量的影响较大。其中,与自然降水量处理相比,仅减少 50% 降水量处理对蔗糖酶活性有显著影响(降低),增加 30% 和 50% 降水量不同程度地提高了蔗糖酶和磷酸酶活性;大多情况下,蔗糖酶和磷酸酶活性随植物(群落和种群)及微生物生物量(C、N、P)的增加而增加,脲酶活性与二者关系较弱;对酶活性影响显著的土壤理化因子包括含水量、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、C : P、有机 C、全 N、C : N 和 pH。

本研究结果意味着,减少降水量对研究区土壤酶活性影响较小,尤其在减少 30% 降水量条件下;增加降水量提高了土壤水分和 N 有效性,刺激了植物生长和微生物繁殖,从而提高了蔗糖酶活性。随着植物生物量增加,土壤有机 C 输入增多、微生物 P 受限性增强,磷酸酶活性相应增强以促进有机 P 的矿化。本研究中,野外模拟试验处理在真实反映降水量变化上存在一定的局限性(如降水强度和持

续时间等)。考虑到酶种类的多样性和专一性,且其活性易受到众多外部环境因子(植物群落组成和土壤性质等)综合作用的影响,今后还需在改进降

水量控制试验装置的基础上,结合多种酶活性的变化规律,并通过较长时间尺度的原位试验,深入探讨降水量变化下对酶活性的影响机制。

参考文献:

[1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for policy-makers / climate change 2013: the physical science basis [R]// Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 20-107.

[2] SPINONI J, VOGT J V, NAUMANN G, *et al.* Will drought events become more frequent and severe in Europe? [J]. *International Journal of Climatology*, 2018, **38**(4): 1 718-1 736.

[3] 赵东升,高璇,吴绍洪,等.基于自然分区的1960—2018年中国气候变化特征[J].地球科学进展,2020,**35**(7): 750-760. ZHAO D S, GAO X, WU S H, *et al.* Climate change characteristics in China from 1960 to 2018 based on natural zoning [J]. *Advances in Earth Science*, 2020, **35**(7): 750-760.

[4] CHEN H P, SUN J Q. Changes in climate extreme events in China associated with warming [J]. *International Journal of Climatology*, 2015, **35**(10): 2 735-2 751.

[5] 李新乐,陆占东,丁波,等.近30年乌兰布和沙漠东北边缘气候变化趋势及周期特征[J].气候变化研究快报,2018,**7**(2): 83-92. LI X L, LU Z D, DING B, *et al.* The tendency and periodicity of climate change in the northeast margin of Ulanbuh Desert since recent 30 years [J]. *Climate Change Research Letters*, 2018, **7**(2): 83-92.

[6] 邹慧,高光耀,傅伯杰.干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展[J].生态学报,2016,**36**(11): 3 127-3 136. ZOU H, GAO G Y, FU B J. Research progress on the relationship between arid and semi-arid grassland ecosystem and soil moisture [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(11): 3 127-3 136.

[7] STERNBERG M, YAKIR D. Coordinated approaches for studying long-term ecosystem responses to global change [J]. *Oecologia*, 2015, **177**: 921-924.

[8] 王理德,王方琳,郭春秀,等.土壤酶学研究进展[J].土壤,2016,**48**(1): 12-21. WANG L D, WANG F L, GUO C X, *et al.* Progress in soil enzymatic studies [J]. *Soils*, 2016, **48**(1): 12-21.

[9] 胡雷,王长庭,王根绪,等.三江源区不同退化演替阶段高寒草甸土壤酶活性和微生物群落结构的变化[J].草业学报,2014,**23**(3): 8-19. HU L, WANG C T, WANG G X, *et al.* Changes in the activities of soil enzymes and microbial community structure at different degradation successional stages of alpine meadows in the headwater region of Three Rivers, China [J]. *Acta Pratacul-turae Sinica*, 2014, **23**(3): 8-19.

[10] 郭永盛,李鲁华,危常州,等.施氮肥对新疆荒漠草原生物量和土壤酶活性的影响[J].农业工程学报,2011,**27**(S1): 249-256. GUO Y S, LI L H, WEI C Z, *et al.* Effect of nitrogen fertilizer on biomass amount and soil enzymes activity of desert grassland in Xinjiang [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2011, **27**(S1): 249-256.

[11] XIAO W, CHEN X, JING X, *et al.* A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **123**: 21-32.

[12] 刘学东,陈林,杨新国,等.荒漠草原典型植物群落土壤活性有机碳组分特征及其与酶活性的关系[J].西北植物学报,2016,**36**(9): 1 882-1 890. LIU X D, CHEN L, YANG X G, *et al.* Characteristics of soil labile organic carbon fractions and their relationship with soil enzyme activities in four typical communities in desert steppe [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(9): 1 882-1 890.

[13] 邵文山,李国旗,陈科元,等.荒漠草原4种常见植物群落土壤酶活性比较[J].西北植物学报,2016,**36**(3): 579-587. SHAO W S, LI G Q, CHEN K Y, *et al.* Comparative studies on soil enzymic activities of four kinds of common plant communities in desert steppe [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(3): 579-587.

[14] DRISS T, RICHARD W M, LEO M C. Role of organic anions and phosphatase enzymes in phosphorus acquisition in the rhizospheres of legumes and grasses grown in a low phosphorus pasture soil [J]. *Plants*, 2020, **9**(9): 1 185-1 185.

[15] 向泽宇,王长庭,宋文彪,等.草地生态系统土壤酶活性研究进展[J].草业科学,2011,**28**(10): 1 801-1 806. XIANG Z Y, WANG C T, SONG W B, *et al.* Advances on soil enzymatic activities in grassland ecosystem [J]. *Pratacul-tural Science*, 2011, **28**(10): 1 801-1 806.

[16] 康静,韩国栋,任海燕,等.不同降水条件下荒漠草原植物的养分含量及回收对增温和氮素添加的响应[J].西北植物学报,2019,**39**(9): 1 651-1 660. KANG J, HAN G D, REN H Y, *et al.* Responses of plant nutrient contents and resorption to warming and nitrogen addition under different precipitation conditions in a desert grassland [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(9): 1 651-1 660.

[17] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes [J]. *Nature Climate Change*, 2015, **5**(5): 465-469.

[18] ANSLEY R J, BOUTTON T W, JACOBY P W. Root bio-

mass and distribution patterns in a semi-arid mesquite savanna: responses to long-term rainfall manipulation [J]. *Range-land Ecology and Management*, 2014, **67**(2): 206-218.

[19] 刘菊红, 张 军, 吕世杰, 等. 荒漠草原主要植物种间关系对降水年型变化的响应[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(7): 1 289-1 297.

LIU J H, ZHANG J, LÜ S J, *et al.* Response of interspecific relationships among main plant species to the change of precipitation years in desert steppe [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(7): 1 289-1 297.

[20] YAO T D, THOMPSON L G, MOSBRUGGER V, *et al.* Third pole environment (TPE) [J]. *Environmental Development*, 2012, **3**: 52-64.

[21] 钞 然, 张 东, 陈雅丽, 等. 模拟增温增雨对典型草原土壤酶活性的影响[J]. 干旱区研究, 2018, **35**(5): 1 068-1 074.

CHAO R, ZHANG D, CHEN Y L, *et al.* Effects of simulated temperature and precipitation increase on soil enzyme [J]. *Arid Zone Research*, 2018, **35**(5): 1 068-1 074.

[22] 许 华, 何明珠, 孙 岩. 干旱荒漠区土壤酶活性对降水调控的响应[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2018, **54**(6): 790-797.

XU H, HE M Z, SUN Y, *et al.* Response of soil enzyme activity to precipitation regulation in arid desert regions [J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2018, **54**(6): 790-797.

[23] 柴锦隆, 徐长林, 张德罡, 等. 模拟践踏和降水对高寒草甸土壤养分和酶活性的影响[J]. 生态学报, 2019, **39**(1): 333-344.

CHAI J L, XU C L, ZHANG D G, *et al.* Effects of simulated trampling and precipitation on soil nutrient and enzyme activity in alpine meadow [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(1): 333-344.

[24] 黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 等. 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[J]. 生态学报, 2018, **38**(15): 5 362-5 373.

HUANG J Y, YU H L, LIU J L, *et al.* Effects of precipitation levels on the C : N : P stoichiometry in plants, microbes, and soils in a desert steppe in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(15): 5 362-5 373.

[25] 朱湾湾, 许艺馨, 王 攀, 等. 降水量及 N 添加对荒漠草原植物和土壤微生物 C : N : P 生态化学计量特征的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(4): 676-687.

ZHU W W, XU Y X, WANG P, *et al.* Effects of precipitation and N addition on plant and microbial C : N : P ecological stoichiometry in a desert steppe of northwestern China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(4): 676-687.

[26] 高继卿, 杨晓光, 董朝阳, 等. 气候变化背景下中国北方干湿区降水资源变化特征分析[J]. 农业工程学报, 2015, **31**(12): 99-110.

GAO J Q, YANG X G, DONG C Y, *et al.* Precipitation resource changed characteristics in arid and humid regions in Northern China with climate changes [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2015, **31**(12): 99-110.

[27] XU Z W, LI M H, ZIMMERMAN N E, *et al.* Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity [J]. *Journal of Ecology*, 2018, **108**(5): 1 941-1 951.

[28] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1986.

[29] 刘 迪, 邓 强, 时新荣, 等. 黄土高原刺槐人工林根际和非根际土壤磷酸酶活性对模拟降水变化的响应[J]. 水土保持研究, 2020, **27**(1): 95-103.

LIU D, DENG Q, SHI X R, *et al.* Response of soil phosphatase activity in rhizosphere and non-rhizosphere of *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Plateau to simulated precipitation change [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2020, **27**(1): 95-103.

[30] LI H, XU Z W, YANG S, *et al.* Responses of soil bacterial communities to nitrogen deposition and precipitation increment are closely linked with aboveground community variation [J]. *Microbial Ecology*, 2016, **71**(4): 974-989.

[31] 马 朋, 任庆水, 李昌晓, 等. 模拟水淹-干旱胁迫对 2 年生水杉(*Metasequoia glyptostroboides*) 幼树盆栽土壤酶活性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2015, **37**(2): 24-31.

MA P, REN Q S, LI C X, *et al.* Effects of simulated submergence-drought treatments on enzyme activity in soils grown with 2-year-old *Metasequoia glyptostroboides* seedlings [J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2015, **37**(2): 24-31.

[32] 孙 岩, 何明珠, 王 立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响[J]. 生态学报, 2018, **38**(7): 2 425-2 433.

SUN Y, HE M Z, WANG L. Effects of precipitation control on plant diversity and biomass in a desert region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2 425-2 433.

[33] SEO J, JANG I, JUNG J Y, *et al.* Warming and increased precipitation enhance phenol oxidase activity in soil while warming induces drought stress in vegetation of an Arctic ecosystem [J]. *Geoderma*, 2015, **259-260**: 347-353.

[34] 同钟清, 齐玉春, 彭 琴, 等. 降水和氮沉降增加对草地土壤酶活性的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(9): 3 019-3 027.

YAN Z Q, QI Y C, PENG Q, *et al.* Effects of increased precipitation and nitrogen deposition on soil enzyme activities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(9): 3 019-3 027.

[35] 周贵尧, 周灵燕, 邵钧炯, 等. 极端干旱对陆地生态系统的影响: 进展与展望[J]. 植物生态学报, 2020, **44**(5): 515-525.

ZHOU G Y, ZHOU L Y, SHAO J J, *et al.* Effects of extreme drought on terrestrial ecosystems: review and prospects [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(5): 515-525.

[36] 同钟清, 齐玉春, 李素俭, 等. 降水和氮沉降增加对草地土壤微生物与酶活性的影响研究进展[J]. 微生物学通报, 2017, **44**(6): 1 481-1 490.

YAN Z Q, QI Y C, LI S J, *et al.* Soil microorganisms and enzyme activity of grassland ecosystem affected by changes in

- precipitation pattern and increase in nitrogen deposition-a review [J]. *Microbiology China*, 2017,**44**(6): 1 481-1 490.
- [37] 李香云, 岳平, 郭新新, 等. 荒漠草原植物群落光合速率对水氮添加的响应[J]. 中国沙漠, 2020,**40**(1): 116-124.
LI X Y, YUE P, GUO X X, *et al.* Response of photosynthetic rate of plant community to water and nitrogen addition in desert steppe of Inner Mongolia [J]. *Journal of Desert Research*, 2020,**40**(1): 116-124.
- [38] 乔文静, 戴银月, 张伟, 等. 黄土丘陵区撂荒恢复过程中植物群落组成与土壤养分及酶活性变化的关系[J]. 环境科学, 2018,**39**(12): 5 687-5 698.
QIAO W J, DAI Y Y, ZHANG W, *et al.* Relationship between the vegetation community and soil nutrient and enzyme activity during the restoration of abandoned land in the loess hilly region [J]. *Environmental Science*, 2018, **39** (12): 5 687-5 698.
- [39] 何树斌, 郭理想, 李菁, 等. 丛枝菌根真菌与豆科植物共生体研究进展[J]. 草业学报, 2017,**26**(1): 187-194.
HE S B, GUO L X, LI J, *et al.* Advances in arbuscular mycorrhizal fungi and legumes symbiosis research [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017,**26**(1): 187-194.
- [40] 许森平, 任成杰, 张伟, 等. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制[J]. 应用生态学报, 2018,**29**(7): 2 445-2 454.
XU M P, REN C J, ZHANG W, *et al.* Responses mechanism of C : N : P stoichiometry of soil microbial biomass and soil enzymes to climate change[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018,**29**(7): 2 445-2 454.
- [41] 刘雄, 罗超, 向元彬, 等. 模拟降水量变化对华西雨屏区天然常绿阔叶林土壤酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020,**26**(3): 635-642.
LIU X, LUO C, XIANG Y B, *et al.* Effects of simulated precipitation changes on soil enzyme activities in a natural, evergreen, broad-leaf forest in the Rainy Area of Western China [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2020,**26**(3): 635-642
- [42] 文都日乐, 李刚, 张静妮, 等. 呼伦贝尔不同草地类型土壤微生物量及土壤酶活性研究[J]. 草业学报, 2010,**19**(5): 94-102.
WEN D R L, LI G, ZHANG J N, *et al.* The study of soil microbial biomass and soil enzyme activity on different grassland in Hulunbeier, Inner Mongolia [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010,**19**(5): 94-102.
- [43] 杨山, 李小彬, 王汝振, 等. 氮水添加对中国北方草原土壤细菌多样性和群落结构的影响[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(3): 739-746.
YANG S, LI X B, WANG R Z, *et al.* Effects of nitrogen and water addition on soil bacterial diversity and community structure in temperate grasslands in northern China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015,**26**(3): 739-746.
- [44] KIVLIN S N, TRESEDER K K. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition [J]. *Biogeochemistry*, 2014, **117** (1): 23-37.
- [45] RAPPE-GEORGE M O, CHOMA M, CAPEK P, *et al.* Indications that long-term nitrogen loading limits carbon resources for soil microbes [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017,**115**: 310-321.
- [46] 周芙蓉, 王进鑫, 杨楠, 等. 水分和铅胁迫对土壤酶活性的影响[J]. 草地学报, 2013,**21**(3): 479-484.
ZHOU F R, WANG J X, YANG N, *et al.* Effects of water and lead stress on soil enzyme activities [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013,**21**(3): 479-484.
- [47] DONG C C, WANG W, LIU H Y, *et al.* Temperate grassland shifted from nitrogen to phosphorus limitation induced by degradation and nitrogen deposition: Evidence from soil extracellular enzyme stoichiometry [J]. *Ecological Indicators*, 2019,**101**: 453-464.
- [48] FORSTNER S F, WECHSELBERGER V, STECHER S, *et al.* Resistant soil microbial communities show signs of increasing phosphorus limitation in two temperate forests after long-term nitrogen addition [J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2019, **2**: 73.
- [49] ALLISON S D, WEINTRAUB M N, GARTNER T B, *et al.* Evolutionary-economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function [J]. *Soil Enzymology*, 2011,**22**: 229-243.
- [50] 尹伟, 胡玉昆, 柳妍妍, 等. 巴音布鲁克不同建植期人工草地土壤生物学特性研究[J]. 草业学报, 2010,**19**(5): 218-226.
YIN W, HU Y K, LIU Y Y, *et al.* A study on soil biological properties of artificial grassland over different cultivation times in Bayanbulak [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, **19**(5): 218-226.

(编辑:潘新社)