

# 黄土高原草地灌丛化对土壤有机碳、 氮磷养分及酶活性的影响

碳  
效  
应  
研  
究

丁颖<sup>1</sup>, 刘小伟<sup>1</sup>, 郭梁<sup>2,3,5</sup>, 景煜都<sup>2,3,4</sup>, 封俊豪<sup>1</sup>, 梁可<sup>1</sup>, 裴梦婷<sup>1</sup>, 熊千里<sup>5</sup>

(1.西北农林科技大学 草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100;

2.中国科学院 教育部 水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100;

3.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 4.中国科学院大学,  
北京 100049; 5.西北农林科技大学 水土保持科学与工程学院, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:** [目的] 探究黄土高原封育草地土壤养分及微生物养分需求变化对草地灌丛化的响应特征, 为黄土高原封育草地资源管理提供科学参考。[方法] 选取云雾山国家级自然保护区未灌丛化草地、半灌木白莲蒿 (*Artemisia sacrorum*) 扩张草地和灌木矮脚锦鸡儿 (*Caragana brachypoda*) 扩张草地为研究对象, 测定不同样地土壤理化性质及参与土壤碳、氮、磷循环的 5 种酶活性, 分析草地灌丛化对土壤养分、酶活性及化学计量比的影响。[结果] 草地灌丛化提高了土壤水分、养分含量及碳、氮、磷循环酶活性, 但是不同土层土壤微生物养分需求并不一致。在 0—15 cm 土层中灌丛化草地土壤微生物对磷元素需求更高, 而在 15—30 cm 土层中灌丛化草地土壤微生物对碳元素需求更高。冗余分析结果表明, 土壤中养分有效性是影响土壤酶活性及化学计量比变化的关键因子。[结论] 鉴于黄土高原封育草地灌丛化对土壤养分含量及酶活性的正效应, 且灌丛下土壤微生物会通过改变碳、氮、磷循环酶相对投入以满足其养分需求, 因此, 未来该地区半灌木和灌木扩张趋势会进一步加强, 亟待探索相应的调控措施以维持黄土高原草地生态系统稳定性。

**关键词:** 黄土高原; 封育草地; 灌丛化; 养分; 酶化学计量

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2024)05-0243-08

中图分类号: S812.2, S154.1

**文献参数:** 丁颖, 刘小伟, 郭梁, 等. 黄土高原草地灌丛化对土壤有机碳、氮磷养分及酶活性的影响[J]. 水土保持通报, 2024, 44(5): 243-250. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2024.05.026; Ding Ying, Liu Xiaowei, Guo Liang, et al. Effects of shrub encroachment on soil organic carbon, nitrogen and phosphorus nutrients, and enzyme activity in Loess Plateau [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(5): 243-250.

## Effects of Shrub Encroachment on Soil Organic Carbon, Nitrogen and Phosphorus Nutrients, and Enzyme Activity in Loess Plateau

Ding Ying<sup>1</sup>, Liu Xiaowei<sup>1</sup>, Guo Liang<sup>2,3,5</sup>, Jing Yudu<sup>2,3,4</sup>,

Feng Junhao<sup>1</sup>, Liang Ke<sup>1</sup>, Pei Mengting<sup>1</sup>, Xiong Qianli<sup>5</sup>

(1.College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi

712100, China; 2.The Research Center for Soil and Water Conservation and Ecological Environment,

Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3.Institute of

Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and ministry of Water Resources, Yangling,

Shaanxi 712100, China; 4.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5.College of

Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** [Objective] The response characteristics and demand changes of soil and microbial nutrients to shrub encroachment in Loess Plateau were investigated to provide reference for grassland resource

收稿日期: 2024-04-22

修回日期: 2024-05-15

资助项目: 国家自然科学基金项目“灌丛化和降水变化对半干旱草原土壤磷组分转化的影响及调控机制”(42377471); 2023年中央财政林业草原生态保护恢复资金项目“云雾山国家级自然保护区补助采购项目二标段”(D6400000141010004-2)

第一作者: 丁颖(1998—), 女(汉族), 山西省临汾市人, 硕士研究生, 研究方向为气候变化与草地生态响应。Email: dingy@nwsuaf.edu.cn.

通信作者: 郭梁(1984—), 男(汉族), 山东省泰安市人, 博士, 研究员, 主要从事气候变化与草地生态响应方面的研究。Email: guoliang2014@nwsuaf.edu.cn.

management in the Loess Plateau. [Methods] The no-shrub encroachment grassland, subshrub (*Artemisia sacrorum*) encroachment grassland, and shrub (*Caragana brachypoda*) encroachment grassland in the Yunwu Mountain National Nature Reserve and measured the physicochemical properties of soil and activities of five enzymes involved in soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycles. Afterward, we analyzed the effects of subshrub and shrub encroachment on soil nutrient content, enzyme activities, and stoichiometric ratios. [Results] Subshrub and shrub encroachment increased the content of soil water and nutrients and the activities of carbon, nitrogen, and phosphorus cycling enzymes. Soil microbial nutrient demands were not consistent across soil layers: in the 0—15 cm soil layer, soil microorganisms in the subshrub and shrub encroachment grassland had a higher demand for phosphorus element, whereas in the 15—30 cm soil layer, soil microorganisms had a higher demand for carbon element. Redundancy analysis showed that soil available nutrients were the key factors affecting soil enzyme activity and stoichiometric ratio. [Conclusion] Subshrub and shrub encroachment had positive effects on soil nutrient content and enzyme activity of enclosed grassland in Loess Plateau, and soil microorganisms under the subshrub and shrub encroachment grassland met their nutrient demands by changing the relative input of carbon, nitrogen, and phosphorus cycling enzymes; therefore, the trend of subshrub and shrub expansion in the region need to be further strengthened in the future. To maintain the stability of grassland ecosystem in Loess Plateau, corresponding regulatory measures need to be explored urgently.

**Keywords:** Loess Plateau; enclosed grassland; shrub encroachment; nutrients; enzymatic stoichiometry

草地约占全球陆地总面积的 40%，承担着重要的生产与生态功能，如牧草生产、固碳增汇、防风固沙以及生物多样性维持等<sup>[1]</sup>。然而，由于气候变化、人为活动等因素影响，草地灌丛化，即草地群落中的灌木密度、盖度和生物量逐渐增加的现象在全球干旱半干旱区普遍发生，已成为全球性生态环境问题<sup>[2]</sup>。草地灌丛化不仅改变了原有的植物群落结构，而且对土壤有机碳、氮和磷等养分循环、土壤微生物及生态系统功能和稳定性产生了深远影响<sup>[3]</sup>。因此，明确草地灌丛化如何影响土壤养分和微生物养分需求变化及其调控因素，对于揭示草地灌丛化过程中土壤养分动态变化规律及指导草地资源管理具有重要科学意义。

草地灌丛化对土壤有机碳、氮和磷养分的影响具有复杂多样性，不同研究之间结果差异较大。有研究认为，灌丛化使植物群落生物量和根系分泌物增加，这有利于土壤中有有机碳的积累，如内蒙古草原灌木入侵导致土壤有机碳显著积累<sup>[4]</sup>。但也有研究指出，草地灌丛化会降低土壤有机碳含量，如鄂尔多斯高原半灌木入侵降低了土壤有机碳含量<sup>[5]</sup>。此外，灌丛化对土壤氮和磷养分的影响亦存在研究间显著的差异性，如刘小龙等<sup>[6]</sup>对比了若尔盖高原 3 种不同灌丛斑块与其邻近草地斑块的土壤养分含量，发现灌丛内土壤全氮、全磷含量显著高于草地，研究进一步指出，灌丛内土壤微生物活性较高，加快了土壤养分循环，从而提高了灌丛内土壤养分的有效性<sup>[7]</sup>。然而，亦有报道<sup>[8]</sup>发现，草地灌丛化加剧了灌木和草本植物之间的竞争，可能导致土壤养分耗竭及植被退化，进而影响

草地生态系统的稳定性。

相较于土壤养分，土壤胞外酶活性变化能更灵敏地反映土壤环境的改变。微生物分泌的参与土壤碳循环的酶包括  $\beta$ -葡萄糖苷酶 ( $\beta$ -glucosidase, BG) 和纤维二糖水解酶 (Cellobiohydrolase, CBH)，参与土壤氮循环的酶包括  $\beta$ -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 ( $\beta$ -acetylglucosaminidase, NAG) 和亮氨酸氨基肽酶 (Leucine aminopeptidase, LAP)，参与土壤磷循环的酶主要为碱性磷酸酶 (Alkaline phosphatase, AKP)。近年来，基于胞外酶活性的生态酶化学计量特征分析已经成为一个新兴研究领域，可以反映微生物养分需求和土壤养分动态变化<sup>[9]</sup>。相对于较多的灌丛化过程中土壤有机碳和养分变化研究，土壤碳氮磷循环酶活性在灌木和草本植物群落间差异性的研究罕见报道<sup>[10]</sup>，亟待加强。

草地灌丛化在中国多个地区均有所发生，尤其在北方干旱半干旱地区和西部荒漠化地区较为严重，其中内蒙古鄂尔多斯<sup>[11]</sup>、锡林郭勒草原<sup>[12]</sup>、宁夏东部荒漠<sup>[13]</sup>等为国内灌丛化主要研究区，但是作为典型生态环境脆弱区的黄土高原草原灌丛化研究相对较少。此外，黄土高原灌丛对土壤环境影响的研究多以人工种植的柠条为研究对象<sup>[14]</sup>，而对草地长期自然演替进程中出现的灌丛化及其生态效应却罕见报道，限制了对黄土高原草地灌丛化如何影响土壤养分动态的深入理解。因此，本研究选取黄土高原典型草地长期封育过程中自然演替形成的未灌丛化草地、半灌木扩张草地和灌木扩张草地为研究对象，通过分析土

壤养分、胞外酶活性及生态化学计量随草地灌丛化的变化,探究草地灌丛化过程中土壤养分和微生物养分需求变化情况及其驱动因素,旨在为黄土高原植被恢复和草地资源可持续管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区固原市东北部的云雾山国家级自然保护区(36°10′—36°17′N,106°21′—106°27′E),海拔高度1 800~2 150 m。研究区年平均气温5℃,年均降雨量425.4 mm,雨季集中在7—9月,为温带半干旱大陆性季风气候。土壤类型以黑垆土和黄绵土为主。优势种包括甘青针茅(*Stipa przewalskyi*)、大针茅(*Stipa grandis*)、白莲蒿(*Artemisia sacrorum*)、矮脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*)、百里香(*Thymus mongolicus*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等。自1982年实施全面围封以来,草地植物群落中灌木生物量和密度逐渐增加<sup>[15]</sup>,逐渐形成了以白莲蒿和矮脚锦鸡儿为主要优势种的半灌木和灌木扩张草地,为本研究的开展提供了良好的试验样地。

### 1.2 样地选择与样品采集

2023年8月选取坡度相近、坡向一致的未灌丛化草地(no shrub encroachment grassland, NSE)、半灌木扩张草地(subshrub encroachment grassland, SSE)和灌木扩张草地(Shrub encroachment grassland, SE),每块样地大小为100 m×100 m,不同样地之间距离不低于1 000 m,各样地具体信息详见表1。在未灌丛化草地样地中随机设置5个间距不小于20 m的1 m×1 m的样方作为重复,在半灌木和灌木扩张草地样地中分别随机设置5个间距不小于20 m的5 m×5 m的样方作为重复。在每个样方内随机选取3个采样点,用内径5 cm的土钻分别采集0—15 cm和15—30 cm土层的土壤,将同一土层的样品混合成一个土壤样品。在剔除土样中的石块和植物残体根后,过2 mm筛。随后,土壤样品分为2份:第一份自然风干、常温保存,用于部分土壤理化性质测定;第二份存于4℃冰箱,用于土壤酶活性和可溶性有机碳含量等理化性质的测定。

### 1.3 测定指标及方法

土壤水分含量(soil water content, SWC)用烘干称量法测定。土壤pH值用pH计测定。采用重铬酸盐氧化法测定样品中土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)含量,凯氏定氮仪测定总氮(total nitrogen, TN)含量,HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>钼锑抗比色法测

定总磷(total phosphorus, TP)含量。土壤速效氮(available nitrogen, AN)含量用碱解扩散法测定,土壤速效磷(available phosphorus, AP)含量用NaHCO<sub>3</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>浸提—钼锑抗比色法测定。上述土壤养分指标具体测定步骤参考《土壤农化分析》<sup>[16]</sup>。

表1 样地概况

Table 1 Sample plots' general situation

样地类型	坡向	坡度/(°)	盖度/%	优势种
未灌丛化草地(NSE)	阳坡	18	89	甘青针茅
半灌木扩张草地(SSE)	阳坡	15	93	白莲蒿
灌木扩张草地(SE)	阳坡	16	94	矮脚锦鸡儿

4℃保存的新鲜土样用于可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)、酶活性的测定。称取1 g新鲜土壤加入30 ml蒸馏水振荡离心30 min后,将上层液过0.45 μm醋酸纤维滤膜,得到DOC浸提液,通过总有机碳分析仪测定可溶性有机碳(DOC)含量<sup>[17]</sup>。利用微孔板荧光法测定土壤碳氮磷循环过程中重要的5种酶<sup>[18]</sup>,其中β-葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)为碳循环水解酶;β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)为氮循环水解酶,碱性磷酸酶(AKP)为磷循环水解酶。

### 1.4 数据处理与分析

采用R 4.1.0软件对试验数据进行统计分析。运用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析不同灌丛化草地土壤理化性质、胞外酶活性及其化学计量比的差异,并采用Tukey test法多重比较同一土层下各变量在不同灌丛化样地间的差异。运用独立样本T检验(T-test)分析同一草地类型下不同土层各土壤性质的差异显著性。对酶活性、酶化学计量比与土壤理化性质进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),并基于共线性检验和置换检验筛选及确定影响土壤酶活性及化学计量比的关键土壤因子。所利用的程序包主要包括ggplot2,vegan,ggpubr等。

## 2 结果与分析

### 2.1 草地灌丛化对土壤理化性质和碳氮磷及其化学计量比的影响

草地灌丛化对不同土层土壤水分、pH值及养分等指标均有显著影响(表2,  $p < 0.05$ )。在0—15 cm土层,半灌木和灌木扩张草地土壤水分含量(SWC)、有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、可溶性有机碳(DOC)、速效磷(AP)、土壤碳磷比(C:P)和土壤氮磷比(N:P)均显著高于未灌丛化草地,其中TP和AP在半灌木扩张草地(SSE)和灌木扩张草地(SE)间亦存

在显著差异,表现为灌木扩张样地显著高于半灌木扩张样地。此外,半灌木扩张和灌木扩张均显著降低了土壤 pH 值和土壤碳氮比(C:N),但并未显著改变土壤速效氮(AN)含量。在 15—30 cm 土层,各土壤理化

性质及养分化学计量比与上层土壤呈现相似变化趋势(表 2)。不论未灌丛化草地,还是半灌木扩张草地和灌木扩张草地,土壤养分含量均出现表聚现象,即 0—15 cm 土层土壤理化指标高于 15—30 cm 土层土壤。

表 2 半灌木和灌木扩张对不同土层土壤理化性质的影响

Table 2 Effects of subshrub and shrub encroachment on soil physicochemical properties in different soil layers

分析指标	土层深度/cm	未灌丛化草地(NSE)	半灌木扩张草地(SSE)	灌木扩张草地(SE)
水分含量 SWC/%	0—15	15.15±0.86 <sup>Ab</sup>	20.10±0.69 <sup>Aa</sup>	21.05±0.94 <sup>Aa</sup>
	15—30	15.28±0.73 <sup>Ab</sup>	19.08±0.64 <sup>Aa</sup>	20.59±0.94 <sup>Aa</sup>
pH 值	0—15	8.19±0.02 <sup>Ba</sup>	8.05±0.01 <sup>Bb</sup>	8.07±0.02 <sup>Ab</sup>
	15—30	8.26±0.02 <sup>Aa</sup>	8.11±0.02 <sup>Ab</sup>	8.08±0.01 <sup>Ab</sup>
有机碳 SOC/(g·kg <sup>-1</sup> )	0—15	16.84±0.69 <sup>Ab</sup>	26.51±0.83 <sup>Aa</sup>	28.24±0.71 <sup>Aa</sup>
	15—30	12.32±0.48 <sup>Bc</sup>	22.91±1.11 <sup>Bb</sup>	25.67±0.64 <sup>Ba</sup>
全氮 TN/(g·kg <sup>-1</sup> )	0—15	1.63±0.04 <sup>Ab</sup>	2.97±0.14 <sup>Aa</sup>	3.12±0.14 <sup>Aa</sup>
	15—30	1.33±0.07 <sup>Bb</sup>	2.70±0.06 <sup>Aa</sup>	2.86±0.08 <sup>Aa</sup>
全磷 TP/(g·kg <sup>-1</sup> )	0—15	0.59±0.01 <sup>Ac</sup>	0.66±0.01 <sup>Ab</sup>	0.76±0.02 <sup>Aa</sup>
	15—30	0.55±0.01 <sup>Ac</sup>	0.64±0.01 <sup>Ab</sup>	0.72±0.01 <sup>Aa</sup>
可溶性有机碳 DOC/(mg·kg <sup>-1</sup> )	0—15	52.31±1.63 <sup>Ab</sup>	72.44±3.24 <sup>Aa</sup>	74.08±2.24 <sup>Aa</sup>
	15—30	37.93±1.06 <sup>Bc</sup>	58.68±2.52 <sup>Bb</sup>	67.26±1.05 <sup>Ba</sup>
速效氮 AN/(mg·kg <sup>-1</sup> )	0—15	8.72±0.51 <sup>Aa</sup>	9.81±0.70 <sup>Aa</sup>	9.91±0.73 <sup>Aa</sup>
	15—30	6.85±0.10 <sup>Bb</sup>	8.62±0.46 <sup>Aa</sup>	9.09±0.41 <sup>Aa</sup>
速效磷 AP/(mg·kg <sup>-1</sup> )	0—15	2.52±0.12 <sup>Ac</sup>	3.14±0.12 <sup>Ab</sup>	3.62±0.19 <sup>Aa</sup>
	15—30	2.38±0.06 <sup>Ab</sup>	3.34±0.25 <sup>Aa</sup>	3.74±0.20 <sup>Aa</sup>
碳氮比 C:N	0—15	10.33±0.32 <sup>Aa</sup>	8.97±0.22 <sup>Ab</sup>	9.08±0.31 <sup>Ab</sup>
	15—30	9.27±0.26 <sup>Ba</sup>	8.48±0.31 <sup>Ab</sup>	8.98±0.08 <sup>Ab</sup>
碳磷比 C:P	0—15	28.73±0.94 <sup>Ab</sup>	39.94±1.38 <sup>Aa</sup>	37.01±0.57 <sup>Aa</sup>
	15—30	2.43±0.77 <sup>Bb</sup>	35.68±1.90 <sup>Aa</sup>	35.51±1.19 <sup>Aa</sup>
氮磷比 N:P	0—15	2.78±0.04 <sup>Ab</sup>	4.47±0.20 <sup>Aa</sup>	4.09±0.10 <sup>Aa</sup>
	15—30	22.43±0.12 <sup>Bb</sup>	4.20±0.11 <sup>Aa</sup>	3.96±0.14 <sup>Aa</sup>

注:平均值±标准误( $n=5$ )。表中不同小写字母表示该变量在同一土层不同草地类型之间存在显著差异,不同大写字母表示同一变量在相同草地类型不同土层之间的差异显著( $p<0.05$ )。下同。

## 2.2 草地灌丛化对土壤酶活性的影响

草地灌丛化显著提高了 0—15 cm 土层中土壤  $\beta$ -葡萄糖苷酶(BG)、 $\beta$ -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)活性( $p<0.05$ ),但并未显著改变纤维二糖水解酶(CBH)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)活性,其中灌木扩张样地的 BG, LAP 活性显著高于半灌木扩张样地。在 15—30 cm 土层中,草地灌丛化显著提高了土壤 CBH 和 LAP 活性,而对 NAG 活性无显著影响,此外,灌木扩张显著提高了 BG 活性(表 3)。总体而言,灌丛化显著增加了两个土层土壤 C 循环酶(BG+CBH)、N 循环酶(LAP+NAG)和 P 循环酶(AKP)的活性(图 1, $p<0.05$ )。此外,土壤酶活性亦呈现表聚现象,即 0—15 cm 土层土壤酶活性整体高于 15—30 cm 土层。

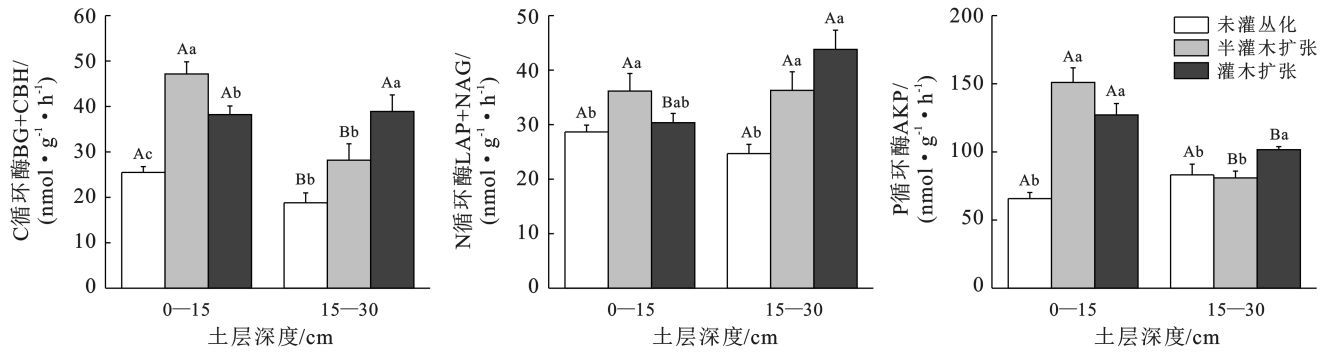
## 2.3 草地灌丛化对土壤酶化学计量比的影响

草地灌丛化对土壤酶化学计量比具有显著影响(图 2, $p<0.05$ )。在 0—15 cm 土层,半灌木扩张和灌木扩张显著增加了土壤碳氮酶活性比(C:N<sub>EEA</sub>),降低了土壤碳磷酶活性比(C:P<sub>EEA</sub>)和氮磷酶活性比(N:P<sub>EEA</sub>)。在 15—30 cm 土层,草地灌丛化对土壤 C:N<sub>EEA</sub> 没有显著影响,但却显著提高了 C:P<sub>EEA</sub> 和 N:P<sub>EEA</sub>。土层深度对不同草地酶化学计量比的影响各异(图 2)。未灌丛化草地土壤酶化学计量比均表现为 0—15 cm 土层显著高于 15—30 cm 土层,半灌木扩张草地和灌木扩张草地土壤 C:P<sub>EEA</sub> 随土层变化没有显著差异,但是 C:N<sub>EEA</sub> 和 N:P<sub>EEA</sub> 随土层深度的增加分别呈降低和增加。

表 3 半灌木和灌木扩张对不同土层土壤酶活性的影响

Table 3 Effects of subshrub and shrub encroachment on soil enzyme activities in different soil layers

土壤酶活性/(nmol · g <sup>-1</sup> · h <sup>-1</sup> )	土层深度/cm	未灌丛化草地(NSE)	半灌木扩张草地(SSE)	灌木扩张草地(SE)
β-葡萄糖苷酶(BG)	0—15	15.73±0.87 <sup>Ac</sup>	38.02±3.10 <sup>Aa</sup>	28.06±1.69 <sup>Ab</sup>
	15—30	14.20±2.15 <sup>Ab</sup>	21.49±3.23 <sup>Bb</sup>	31.78±3.13 <sup>Aa</sup>
纤维二糖水解酶(CBH)	0—15	9.76±0.47 <sup>Aa</sup>	9.12±1.22 <sup>Aa</sup>	10.15±0.26 <sup>Aa</sup>
	15—30	4.60±0.29 <sup>Bb</sup>	6.68±0.71 <sup>Aa</sup>	7.12±0.82 <sup>Ba</sup>
乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)	0—15	4.71±0.47 <sup>Ab</sup>	7.34±1.04 <sup>Aa</sup>	8.53±0.52 <sup>Aa</sup>
	15—30	3.00±0.24 <sup>Ba</sup>	2.88±0.28 <sup>Aa</sup>	3.33±0.26 <sup>Ba</sup>
亮氨酸氨基肽酶(LAP)	0—15	23.95±1.13 <sup>Ab</sup>	28.82±2.31 <sup>Aa</sup>	21.82±1.38 <sup>Bb</sup>
	15—30	21.68±1.54 <sup>Ab</sup>	33.40±3.23 <sup>Aa</sup>	40.47±3.30 <sup>Aa</sup>
碱性磷酸酶(AKP)	0—15	65.72±4.48 <sup>Ab</sup>	150.98±10.68 <sup>Aa</sup>	127.14±8.32 <sup>Aa</sup>
	15—30	83.19±7.79 <sup>Ab</sup>	80.94±4.99 <sup>Bb</sup>	101.66±2.24 <sup>Ba</sup>



注:图中不同小写字母表示该变量在同一土层不同草地类型之间存在显著差异,不同大写字母表示同一变量在相同草地类型不同土层之间的差异显著( $p < 0.05$ )。下同。

图 1 半灌木和灌木扩张对不同土层土壤 C,N,P 循环酶活性的影响

Fig.1 Effects of subshrub and shrub encroachment on activities of soil carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) cycling enzymes in different soil layers

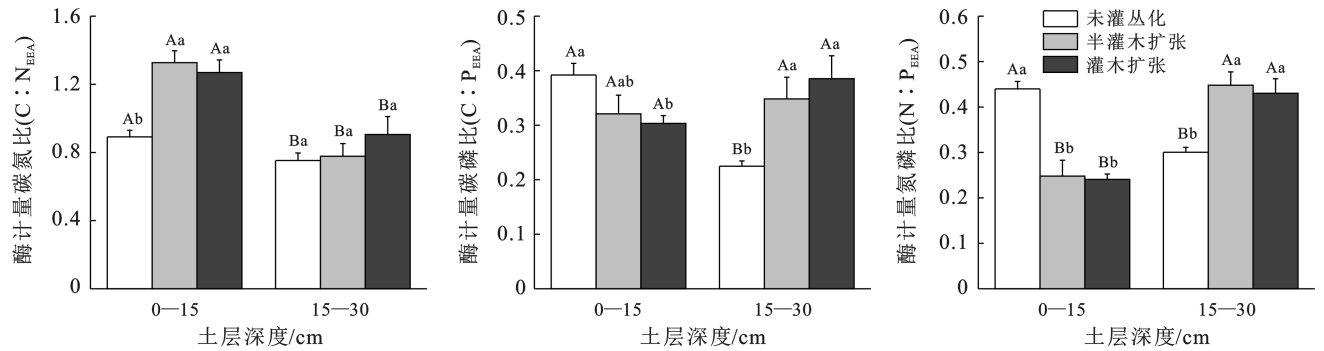


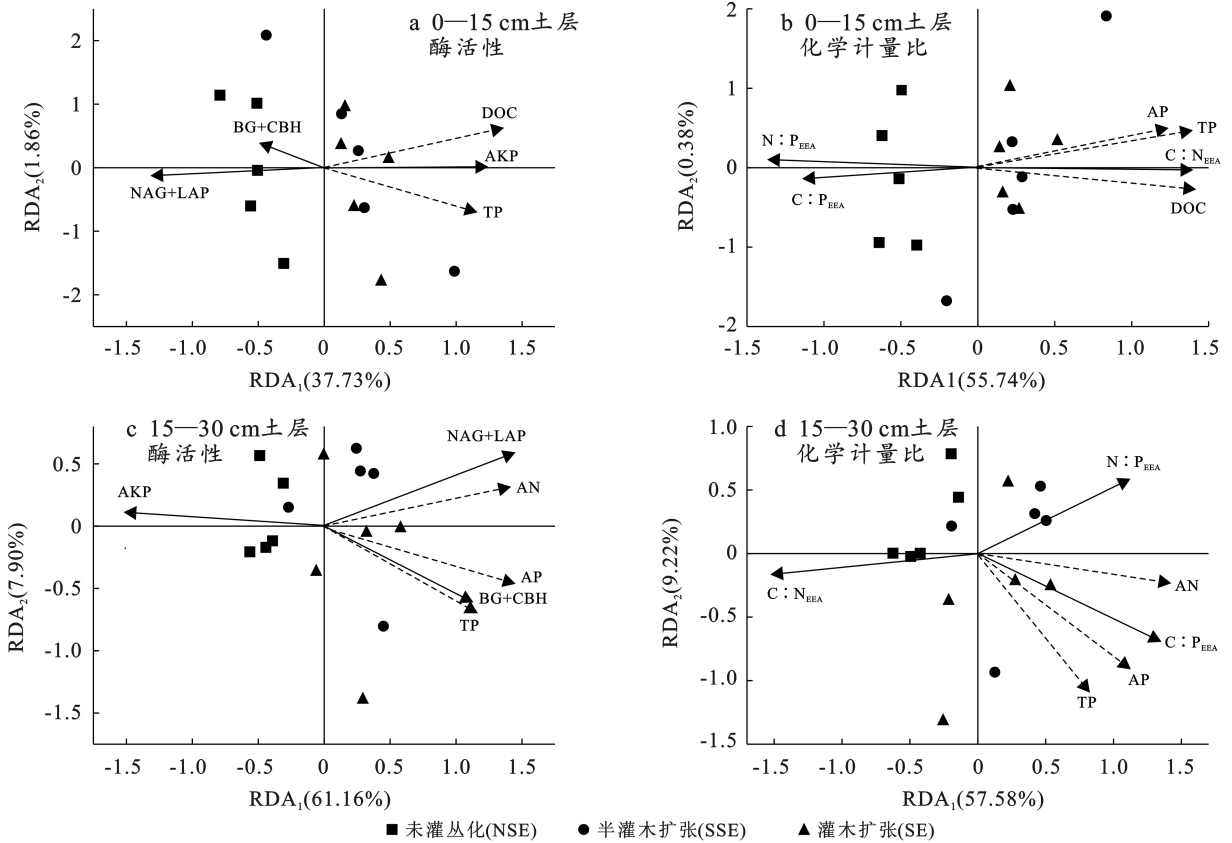
图 2 半灌木和灌木扩张对不同土层土壤酶化学计量比的影响

Fig.2 Effects of subshrub and shrub encroachment on soil enzyme stoichiometric ratios in different soil layers

### 2.4 草地灌丛化过程中土壤理化性质对土壤酶活性及化学计量的影响

分别以碳(C)、氮(N)、磷(P)循环酶活性以及酶化学计量比为响应变量,以土壤理化性质为解释变量进行冗余分析(RDA),得到草地灌丛化过程中影响不同土层土壤酶活性及其化学计量变化的关键因子,结果如图 3 所示。在 0—15 cm 土层中,影响土壤 C,N,P 获取酶活性的理化因子是 DOC 和 TP,其第 1,2 主

轴解释率分别为 37.73%和 1.86%;影响酶化学计量比的主要土壤理化因子为 DOC,TP 和 AP,其第 1,2 主轴解释率分别为 55.74%和 0.38%。15—30 cm 土层影响土壤 C,N,P 获取酶活性的主要理化因子是 TP 和 AN,其第 1,2 主轴解释率分别为 61.16%和 7.9%;影响酶化学计量比的主要土壤理化因子亦为 TP,AN 和 AP,其第 1,2 主轴解释率分别为 57.58%和 9.22%。



注:图中字母组合含义详见 1.3 测定指标及表 3。

图 3 草地灌丛化过程中不同土层土壤理化性质分别与酶活性、化学计量比的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of soil physico-chemical properties in different soil layers and active enzymes and stoichiometric ratios during process of grassland shrub encroachment

## 3 讨论

### 3.1 草地灌丛化对土壤理化性质及养分含量的影响

前期研究发现草地灌丛化会形成“沃岛效应”,使土壤 SWC, SOC, TN, TP, AN, AP 含量增加,这与本研究结果一致<sup>[19]</sup>。本研究中,半灌木和灌木扩张显著提高了土壤水分及碳氮磷含量。其原因主要包括以下几个方面:①灌丛化草地地上植被盖度较大,降低了土壤水分蒸发,有效保持了土壤水分;②灌木根系较深且发达,在土壤内部向不同方向生长时可以吸收更多的水分,从而提高灌丛下土壤水分含量<sup>[20]</sup>。半灌木和灌木扩张会使地上凋落物增加,同时灌木发达的根系会分泌大量根系分泌物及根部组织脱落物,由于灌木比草本植物根系木质化程度更高,分解相对较慢,因此,草地灌丛化提高了土壤 SOC 含量<sup>[21]</sup>。地上凋落物含量的增加也会提高土壤全氮含量,灌木冠层的氮沉积作用亦促进了土壤氮元素的积累<sup>[22]</sup>。草地灌丛化使土壤 TP 含量增加的原因可能是灌丛化减少了淋滤和径流丧失的磷含量以及增强了土壤保持磷元素的能力<sup>[23]</sup>。本研究中灌丛化显著降低了

土壤 pH 值, Eldridge 等<sup>[19]</sup>对全球 43 个生态系统 244 个案例进行 meta 分析也发现灌丛化导致土壤 pH 值下降,这与本研究结果一致,这可能是由于灌木分泌的有机酸使土壤 pH 值降低<sup>[24]</sup>。

草地灌丛化显著影响土壤养分化学计量比。本研究草地灌丛化显著提高了土壤 C:P 和 N:P,这与之前的研究结果一致<sup>[25]</sup>,这说明灌丛化草地土壤微生物对磷元素的需求更高。除此以外,本研究发现草地灌丛化降低了土壤 C:N,土壤 C:N 可以衡量土壤矿化能力,较低的土壤 C:N 利于土壤氮素的矿化与养分释放<sup>[26]</sup>,因此,灌丛化草地较高的氮矿化速率也就意味着半灌木和灌木群落可向邻近草地扩张,进而加剧草地灌丛化进程。

### 3.2 草地灌丛化对土壤酶活性及化学计量变化的影响与关键驱动因子

灌丛化显著提高了土壤 C, N, P 循环酶活性,说明灌丛化草地与未灌丛化草地相比具有更高的 C, N, P 代谢速率,这与 Maestre 等<sup>[27]</sup>在半干旱草地的研究结果一致。这可能是由于灌丛化草地含有更多刺激酶活性的底物,从而使酶活性升高;此外,灌木扩张草地(SE)主要优势种为矮脚锦鸡儿,其根系中存在的

菌根也会分泌胞外酶,进一步提高土壤酶活性<sup>[10]</sup>。本研究中灌丛化对不同土层土壤酶化学计量关系的影响不一致。在0—15 cm土层中,草地灌丛化显著提高了土壤C:N<sub>EEA</sub>,降低了C:P<sub>EEA</sub>和N:P<sub>EEA</sub>,这说明灌丛化草地中微生物代谢对P循环酶的投入高于C,N循环酶。本研究通过养分化学计量比也说明灌丛化草地对P元素的需求更高,此时微生物分泌更多P循环酶提高酶活性,从而满足植物、微生物的磷素需求。在15—30 cm土层中,草地灌丛化提高了土壤C:N<sub>EEA</sub>,C:P<sub>EEA</sub>和N:P<sub>EEA</sub>,这说明灌丛化草地土壤微生物对N,P循环酶的投入相对较少,这可能是由于灌木可以通过深根从较深土层中获取所需的N,P养分<sup>[28]</sup>,此时微生物可利用的N,P含量相比于C较富足,微生物减少对于N,P循环酶的投入,更倾向于分泌C循环酶提高其活性以获取所需养分。

土壤理化性质通常会影响微生物代谢,进而调控土壤酶活性及化学计量关系。本研究中DOC,TP是影响0—15 cm土层土壤酶活性的主要土壤因子,土壤C,N,P循环酶活性随土壤DOC,TP含量的增加而增加。TP含量与AKP活性呈正相关,这与Jing Yulin等<sup>[29]</sup>研究结果一致。由于灌丛化草地上层土壤腐殖质含量较高,生化反应剧烈,使DOC含量提高,而DOC的积累可以产生足够的底物,从而刺激微生物产生更多的酶,因此土壤中C,N,P循环酶活性随DOC含量的增加而增加<sup>[30]</sup>。DOC,TP和AP为影响0—15 cm土层土壤酶化学计量关系的主要土壤因子,其中C:N<sub>EEA</sub>与土壤DOC,TP和AP均呈正相关,而C:N<sub>EEA</sub>,N:P<sub>EEA</sub>与土壤DOC,TP和AP含量呈负相关,说明尽管灌丛化使土壤养分含量增加,但是微生物对P循环酶的相对投入更高,这表明灌丛化草地土壤微生物对于磷元素的需求更高。影响15—30 cm土层土壤酶活性和化学计量关系的主要土壤理化性质均为TP,AP,AN,该土层酶活性及化学计量比均随土壤TP,AP,AN含量的增加而增加,其中AP和AN与土壤酶活性及化学计量比的相关性更高,这是由于速效养分直接参与土壤酶的分泌,从而影响酶活性及化学计量比,这符合资源获取假说,即土壤微生物根据环境养分的可利用性调节土壤酶的分泌<sup>[31]</sup>。综上所述,在草地灌丛化过程中,土壤养分有效性是调控土壤酶活性及其化学计量比的主要土壤因子。

本研究中黄土高原封育草地灌丛化对土壤水分和养分含量积累有积极作用。相比未灌丛化草地,灌

丛化草地土壤碳、氮、磷循环酶活性高,微生物代谢较快,微生物通过改变碳、氮、磷循环酶的相对投入以满足自身养分需求,在未来可能会进一步扩张。

## 4 结论

黄土高原封育草地灌丛化会促进“沃岛效应”的产生,显著提高土壤水分、碳、氮、磷养分含量及土壤C,N,P循环酶活性,但是不同土层微生物养分需求并不一致。0—15 cm土层中微生物对P元素需求更高,而15—30 cm土层中微生物对C元素需求更高。土壤中养分有效性调控土壤酶活性及化学计量比变化。黄土高原草地灌丛化对土壤养分、酶活性有积极影响,且土壤微生物会通过改变碳、氮、磷循环酶的相对投入以满足其养分需求,因此该地区半灌木和灌木在未来可能会进一步扩张。

## 参考文献(References)

- [1] Bai Yongfei, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions [J]. *Science*, 2022,377(6606):603-608.
- [2] 高琼,刘婷.干旱半干旱区草原灌丛化的原因及影响:争议与进展[J].*干旱区地理*,2015,38(6):1202-1212.  
Gao Qiong, Liu Ting. Causes and consequences of shrub encroachment in arid and semiarid region: A disputable issue [J]. *Arid Land Geography*, 2015, 38(6): 1202-1212.
- [3] 魏楠,赵凌平,谭世图,等.草地灌丛化研究进展[J].*生态科学*,2019,38(6):208-216.  
Wei Nan, Zhao Lingping, Tan Shitu, et al. Research progress on shrub encroachment in grasslands [J]. *Ecological Science*, 2019,38(6):208-216.
- [4] Li He, Shen Haihua, Zhou Luhong, et al. Shrub encroachment increases soil carbon and nitrogen stocks in temperate grasslands in China [J]. *Land Degradation & Development*, 2019,30(7):756-767.
- [5] 张瑞红,蔡文涛,来利明,等.鄂尔多斯高原灌草群落土壤理化性质变化[J].*草业科学*,2018,35(6):1352-1360.  
Zhang Ruihong, Cai Wentao, Lai Liming, et al. Dynamics of soil physicochemical properties in shrub and grass communities in Ordos Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2018,35(6):1352-1360.
- [6] 刘小龙,胡健,周青平,等.若尔盖高原典型草地灌丛化对植被特征和土壤养分的影响[J].*草地学报*,2022,30(4):901-908.  
Liu Xiaolong, Hu Jian, Zhou Qingping, et al. Effects of typical shrub-encroached grassland on vegetation characteristics and soil nutrients in the Zoige plateau [J]. *Acta*

- Agrestia Sinica, 2022, 30(4):901-908.
- [7] Zhang Ting, Ma Wenming, Tian Yu, et al. The mitigation of microbial carbon and nitrogen limitations by shrub encroachment: Extracellular enzyme stoichiometry of the alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Biogeochemistry, 2023, 165(2):205-225.
- [8] Gao Xiaoli, Li Xiaogang, Zhao Ling, et al. Shrubs magnify soil phosphorus depletion in Tibetan meadows: Conclusions from C : N : P stoichiometry and deep soil profiles [J]. Science of the Total Environment, 2021, 785:147320.
- [9] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. Nature, 2009, 462(7274):795-798.
- [10] Akinyemi D S, Zhu Yankun, Zhao Mengying, et al. Response of soil extracellular enzyme activity to experimental precipitation in a shrub-encroached grassland in Inner Mongolia [J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 23:e01175.
- [11] 赵芳, 张明伟, 王春雯, 等. 锦鸡儿属灌丛化对草原化荒漠区土壤线虫群落组成和代谢足迹的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(10):4124-4136.
- Zhao Fang, Zhang Mingwei, Wang Chunwen, et al. Effects of *Caragana* shrub encroachment on soil nematode community composition and metabolic footprints in steppe desert region [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(10):4124-4136.
- [12] 张敬敏, 珠娜, 蔡育蓉, 等. 小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla*) 灌丛对草本群落特征的影响[J]. 生态学报, 2023, 43(21):8830-8839.
- Zhang Jingmin, Zhu Na, Cai Yurong, et al. Effects of *Caragana microphylla* on herbaceous community characteristics [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21):8830-8839.
- [13] 顾继雄, 郭天斗, 王红梅, 等. 宁夏东部荒漠草原向灌丛地转变过程土壤微生物响应[J]. 草业学报, 2021, 30(4):46-57.
- Gu Jixiong, Gu Tiandou, Wang Hongmei, et al. Responses of soil microbes across an anthropogenic transition from desert steppe grassland to shrubland in eastern Ningxia [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(4):46-57.
- [14] 闫丽娟, 王海燕, 李广, 等. 黄土丘陵区 4 种典型植被对土壤养分及酶活性的影响[J]. 水土保持学报, 2019, 33(5):190-196.
- Yan Lijuan, Wang Haiyan, Li Guang, et al. Effects of four typical vegetations on soil nutrient and enzymes activities in Loess Hilly Region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2019, 33(5):190-196.
- [15] 乔文英, 安琪琪, 常小峰, 等. 黄土高原草地灌丛化对潜在植被截留和土壤蓄水能力的影响[J]. 水土保持通报, 2022, 42(1):69-76.
- Qiao Wenyong, An Qiqi, Chang Xiaofeng, et al. Effects of shrub encroachment on potential vegetation interception and soil water-holding capacity of grasslands on Loess Plateau [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2022, 42(1):69-76.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Bao Shidan. Soil Agrochemical Analysis [M]. 3rd. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [17] 张之钰, 武海涛, 刘吉平, 等. 微塑料对稻田土壤温室气体排放和微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2024, 44(10):4308-4318.
- Zhang Zhiyu, Wu Haitao, Liu Jiping, et al. Effect of microplastics on greenhouse gas emissions and microbial communities in paddy soils [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10):4308-4318.
- [18] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(9):1309-1315.
- [19] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, et al. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis [J]. Ecology Letters, 2011, 14(7):709-722.
- [20] 张振杰, 于露, 王红梅. 荒漠草原向灌丛转变过程两种优势植物定植土壤水分阈值特征[J]. 生态学报, 2022, 42(19):8061-8072.
- Zhang Zhenjie, Yu Lu, Wang Hongmei. Characteristics of soil moisture threshold for the seedling establishment of two dominant plants in desert grassland-shrubland transition [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19):8061-8072.
- [21] Cui Yongxing, Fang Lincuan, Guo Xiaobin, et al. Natural grassland as the optimal pattern of vegetation restoration in arid and semi-arid regions: Evidence from nutrient limitation of soil microbes [J]. Science of the Total Environment, 2019, 648:388-397.
- [22] Guo Qian, Wen Zhongming, Ghanizadeh H, et al. Shift in microbial communities mediated by vegetation-soil characteristics following subshrub encroachment in a semi-arid grassland [J]. Ecological Indicators, 2022, 137:108768.



- 库的影响[D].陕西 杨凌:西北农林科技大学,2016.
- Ji Qiang. Soil structure and organic carbon response to tillage practices and exogenous carbon application [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest Agriculture & Forestry University, 2016.
- [28] 巨晓棠,谷保静.我国农田氮肥施用现状、问题及趋势[J].植物营养与肥料学报,2014,20(4):783-795.
- Ju Xiaotang, Gu Baojing. Status-quo, problem and trend of nitrogen fertilization in China [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014,20(4):783-795.
- [29] 张乐.不同C源对外源N土壤微生物固持的影响[D].新疆 乌鲁木齐:新疆农业大学,2008.
- Zhang Le. The effect of different C source on microbe immobilization by supplemental N [D]. Urumqi, Xinjiang: Xinjiang Agricultural University, 2008.
- [30] 徐国伟,段骅,王志琴,等.麦秸还田对土壤理化性质及酶活性的影响[J].中国农业科学,2009,42(3):934-942.
- Xu Guowei, Duan Hua, Wang Zhiqin, et al. Effect of wheat-residue application on physical and chemical characters and enzymatic activities in soil [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009,42(3):934-942.
- [31] 冯慧琳,徐辰生,何欢辉,等.生物炭对土壤酶活和细菌群落的影响及其作用机制[J].环境科学,2021,42(1):422-432.
- Feng Huilin, Xu Chensheng, He Huanhui, et al. Effect of biochar on soil enzyme activity & the bacterial community and its mechanism [J]. Environmental Science, 2021,42(1):422-432.
- [32] Cooper A, DeMarco J. Composted biosolids amendments for enhanced soil organic carbon and water storage in perennial pastures in Colorado [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023,347:108401.
- [33] 魏圆云,崔丽娟,张曼胤,等.土壤有机碳矿化激发效应的微生物机制研究进展[J].生态学杂志,2019,38(4):1202-1211.
- Wei Yuanyun, Cui Lijuan, Zhang Manyin, et al. Research advances in microbial mechanisms underlying priming effect of soil organic carbon mineralization [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019,38(4):1202-1211.
- [34] Ayuke F O, Brussaard L, Vanlauwe B, et al. Soil fertility management: Impacts on soil macrofauna, soil aggregation and soil organic matter allocation [J]. Applied Soil Ecology, 2011,48(1):53-62.
- [35] 安丽芸.微生物多样性及外加碳源对土壤碳矿化的影响[D].山西 太原:山西大学,2018.
- An Liyun. The effect of microbial diversity and carbon sources on soil mineralization [D]. Taiyuan, Shanxi: Shanxi University, 2018.
- [36] Jain M S, Kalamdhad A S. Soil revitalization via waste utilization: Compost effects on soil organic properties, nutritional, sorption and physical properties [J]. Environmental Technology & Innovation, 2020,18:100668.

(上接第250页)

- [23] Ding Leilei, Wang Puchang, Zhang Wen, et al. Shrub encroachment shapes soil nutrient concentration, stoichiometry and carbon storage in an abandoned subalpine grassland [J]. Sustainability, 2019,11(6):1732.
- [24] Pellegrini E, Boscutti F, Alberti G, et al. Stand age, degree of encroachment and soil characteristics modulate changes of C and N cycles in dry grassland soils invaded by the N<sub>2</sub>-fixing shrub *Amorpha fruticosa* [J]. Science of the Total Environment, 2021,792:148295.
- [25] Xu Xiaofeng, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems [J]. Global Ecology and Biogeography, 2013,22(6):737-749.
- [26] Feng D, Bao W. Shrub encroachment alters topsoil C : N : P stoichiometric ratios in a high-altitude forest cutover [J]. IForest-Biogeosciences and Forestry, 2018,11(5):594-599.
- [27] Maestre F T, Puche M D, Guerrero C, et al. Shrub encroachment does not reduce the activity of some soil enzymes in Mediterranean semiarid grasslands [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011,43(8):1746-1749.
- [28] Ding Leilei, Shang Yishun, Zhang Wen, et al. Disentangling the effects of driving forces on soil bacterial and fungal communities under shrub encroachment on the Guizhou Plateau of China [J]. Science of the Total Environment, 2020,709:136207.
- [29] Jing Yulin, Zhang Yuhu, Han I, et al. Effects of different straw biochars on soil organic carbon, nitrogen, available phosphorus, and enzyme activity in paddy soil [J]. Scientific Reports, 2020,10(1):8837.
- [30] Ren Chengjie, Kang Di, Wu Jian ping, et al. Temporal variation in soil enzyme activities after afforestation in the Loess Plateau, China [J]. Geoderma, 2016,282:103-111.
- [31] Sinsabaugh R L, Moorhead D L. Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1994,26(10):1305-1311.