

DOI: 10.11766/trxb202401290049

CSTR: 32215.14.trxb2024202401290049

陈丹阳, 王长庭, 丁路明, 廖小琴, 乔福生, 索南江才. 川西北高寒草甸土壤微生物生物量空间分布格局及影响因素[J]. 土壤学报, 2025, 62 (3): 905–916.

CHEN Danyang, WANG Changting, DING Luming, LIAO Xiaoqin, QIAO Fusheng, SUONAN Jiangcai. Spatial Distribution Pattern of Soil Microbiota Stoichiometry and the Influencing Factors in the Northwest Sichuan Alpine Meadow[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62 (3): 905–916.

川西北高寒草甸土壤微生物生物量空间分布格局及影响因素^{*}

陈丹阳¹, 王长庭^{1†}, 丁路明¹, 廖小琴¹, 乔福生¹, 索南江才²

(1. 青藏高原高寒草地生态保护与利用四川林业草原重点实验室, 西南民族大学草地资源学院, 青藏高原研究院, 成都 610041; 2. 澜沧江源园区国家公园管理委员会, 西宁 810003)

摘要: 土壤微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN)、微生物生物量磷 (MBP) 在土壤的能量循环和物质转化中起关键作用, 综合反映了土壤肥力特征和生物活性。但目前尚不清楚川西北高寒草甸土壤微生物生物量空间分布特征及其潜在驱动因素。依托第二次青藏高原综合科学考察项目, 以川西北高寒草甸为研究对象, 采用氯仿熏蒸法, 测定并比较川西北高寒草甸土壤微生物生物量空间异质性及其影响因素。结果表明: (1) 川西北高寒草甸 MBC 和 MBN 均呈现由南向北递减的趋势, 而 MBP 则呈现由南向北递增的趋势, MBC: MBN 由东北向西南减少, MBC: MBP 较为复杂, 但总体由南向北下降, MBN: MBP 由西向东呈增加趋势。(2) 随机森林模型表明, 年均温 (MAT)、年降水 (MAP)、土壤 pH (pH) 以及土壤含水量 (SMC) 是正向影响微生物生物量及其化学计量比的重要因素; 结构方程模型 (SEM) 进一步说明, pH、土壤容重 (BD) 对土壤微生物生物量及其化学计量比的变化有直接负向影响, 土壤全碳 (TC) 对土壤微生物生物量及其化学计量比的变化有直接正向影响, MAT 和 MAP 间接对土壤微生物生物量和化学计量比产生负面影响, MAT 和 MAP 主要通过降低 pH 来增加 MBC 和 MBP, MAT 还通过直接降低 TC, 增加 MBN 及降低 MBP。(3) 川西北高寒草甸整体表现出碳限制、氮限制、磷限制依次降低的养分限制情况。综上, 川西北高寒草甸土壤 pH、BD 以及 TC 对微生物生物量及其化学计量比的改变有直接效应, 而 MAT 和 MAP 是间接影响微生物生物量及其化学计量比的重要因素; 此外, 经纬度的共同作用影响并改变了川西北高寒草甸养分限制在空间上的分布格局。

关键词: 高寒草甸; 微生物生物量; 生态化学计量比; 空间分布格局

中图分类号: S812.2 **文献标志码:** A

Spatial Distribution Pattern of Soil Microbiota Stoichiometry and the Influencing Factors in the Northwest Sichuan Alpine Meadow

* 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0302-02)、国家自然科学基金重点项目 (U20A2008)、西南民族大学青藏高原研究科技创新团队项目 (2024CXTD01) 资助 Supported by the Research Project on the Second Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Tibet Plateau (No.2019QZKK0302-02), the Key Projects of the National Natural Science Foundation of China (No.U20A2008) and the Scientific and Technological Innovation Team for Qinghai-Tibet Plateau Research in Southwest Minzu University (No. 2024CXTD01)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangct@swun.edu.cn

作者简介: 陈丹阳 (1999—), 女, 内蒙古呼和浩特人, 硕士研究生。E-mail: 634426307@qq.com

收稿日期: 2024-01-29; 收到修改稿日期: 2024-06-21; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2024-09-12

CHEN Danyang¹, WANG Changting^{1†}, DING Luming¹, LIAO Xiaoqin¹, QIAO Fusheng¹, SUONAN Jiangcai²

(1. Sichuan Provincial Forest and Grassland Key Laboratory of Alpine Grassland Conservation and Utilization of Qinghai-Tibet Plateau, Institute of Qinghai-Tibet Plateau Research, College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 2. Administrative Committee of Lancang River Source National Park, Xining 810003, China)

Abstract: 【 Objective 】 As indicators reflecting soil fertility and biological activity, the soil microbial community plays key roles in global biogeochemical cycles by participating in litter decomposition and nutrient mineralization. The soil microbial biomass carbon (MBC), microbial biomass nitrogen (MBN), and microbial biomass phosphorus (MBP) are labile and available nutrients for plants, and important for maintaining ecosystem functions. However, there is still a lack of information on the spatial distribution of the soil microbial biomass and the potential key drivers affecting it in the alpine meadows of Northwest Sichuan Province. Therefore, the current study aims to investigate the spatial heterogeneity of soil microbial biomass in the alpine meadows of Northwest Sichuan and its influencing factors based on the Second Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Tibet Plateau project. 【 Method 】 The typical alpine meadows in Northwestern Sichuan were investigated in this study to determine soil MBC, MBN and MBP by chloroform fumigation method. Soil pH, water content, total carbon, total nitrogen and total phosphorous were also measured. 【 Result 】 The results showed that (1) The content of MBC and MBN showed a decreasing trend from South to North alpine meadow in the Northwest Sichuan Province. Conversely, the MBP content showed an increasing trend from South to North while the MBC: MBN ratio showed a decreasing trend from Northeast to Southwest. Nevertheless, the MBC: MBP ratio was more complex and showed an overall decreasing trend from South to North while the MBN: MBP ratio showed an increasing trend from West to East. (2) Random forest modeling results showed that mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP), soil pH, and soil moisture (SMC) were important factors that positively affected soil microbial biomass and its stoichiometric ratio. The structural equation modeling (SEM) results further showed that soil pH and soil bulk density (BD) had direct negative effects on the changes of soil microbial carbon, nitrogen and phosphorous biomass whereas the stoichiometric ratio and soil total carbon (TC) had direct positive effects on them. MAT and MAP indirectly and negatively affected soil MBC, MBN, MBP, and the stoichiometric ratio, which was mainly attributed to the effects of MAT and MAP on soil physicochemical properties. Specifically, MAT and MAP increased both MBC and MBP mainly by lowering soil pH, and MAT also directly decreased TC, which increases MBN as well as decreased MBP. (3) Generally, the soil nutrients are limited in the alpine meadows of Northwest Sichuan Province, and showed the following trend: carbon > nitrogen > phosphorus. 【 Conclusion 】 Soil pH, BD, and TC had direct effects on the alteration of soil microbial biomass and its stoichiometric ratios in the alpine meadows of Northwest Sichuan Province, while MAT and MAP indirectly affected the soil microbial biomass and its stoichiometric ratios. In addition, the latitude and longitude showed effects on the spatial distribution pattern of nutrient limitation in the study area.

Key words: Alpine grassland; Microbial biomass; Eco-stoichiometric ratios; Spatial distribution

土壤微生物生物量是指不包括所有活体植物组织的体积小于约 $5 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ 的土壤生物总量, 包括土壤微生物生物量碳 (Microbial biomass carbon, MBC)、土壤微生物生物量氮 (Microbial biomass nitrogen, MBN)、土壤微生物生物量磷 (Microbial biomass phosphorus, MBP), 因此可认为是土壤有机质的活性部分, 它们被分解为可被植物再次利用的无机成分^[1]。土壤微生物生物量在生态系统可持续性中发挥着关键作用, 其通过参与土壤碳循环和养分周转维持土壤健康的基本功能, 在生态系统遭

到破坏后, 具有更高微生物生物量的生态系统也可能有更强的能力通过微生物缓冲来维持生态过程^[2]。土壤微生物生物量的化学计量比可反映土壤营养限制, 表征草地对养分的需求^[3]。MBC 是土壤活性碳的一部分, 是土壤有机物分解和氮矿化的动力^[3]。MBN 对土壤氮素平衡起着重要调节作用, 是土壤活性氮库, 反应了土壤提供氮的能力^[4]。MBP 是土壤有效磷的重要来源, 能反映土壤的供磷水平^[5]。MBC : MBN 可反映土壤微生物主要种群类型的转变^[6], MBC : MBP 反映了土壤磷的供应能力^[7],

MBN: MBP 则表示植物对氮和磷的需求^[8]。因此, 研究川西北高寒草甸土壤微生物生物量及其化学计量比特征和分布对了解其养分限制状况具有重要意义。

植物-土壤-微生物之间整体耦合是高寒草甸养分循环的重要途径, 植物因素、土壤因素(如土壤物理性质和养分等)以及气候因素(如温度和降水等)均为影响土壤微生物生物量及其化学计量比的重要因素。温度和降水通过调节植物生长和土壤湿度来改变土壤微生物生物量的空间格局, 有研究表明, 土壤微生物生物量与温度及降水量呈正相关关系^[9]。同时也有研究呈现土壤微生物生物量随着温度的增加而降低的结果^[10]。pH 是影响微生物生物量的重要因素, 对不同类型土壤的研究表明, 随着土壤 pH 的降低, 微生物生物量呈下降趋势^[11], 但也有研究表明微生物生物量与 pH 呈负相关关系^[12]。土壤碳、氮、磷与土壤微生物生物量呈正相关关系^[13]。经纬度及海拔通过在区域尺度上改变温度、降水以及土壤理化性质进而使土壤微生物生物量及其化学计量比产生不同的空间分布格局^[4]。土壤微生物生物量沿纬度梯度显著增加^[14], 也有研究显示微生物生物量无明显的纬度趋势^[15]。当下对土壤微生物生物量空间分布的研究已引起了相当多的关注, 由于空间分布格局与环境密切相关, 不同区域之间的环境因子差异较大, 因此微生物生物量及其化学计量比变化模式不尽相同。特别是在区域尺度(如青藏高原)上, 土壤微生物生物量及其化学计量比的变化模式鲜有报道, 影响其分布模式及养分限制的潜在驱动因素仍有待进一步研究。

青藏高原是世界“第三极”, 具有海拔高、辐射强, 水热分布变化差异显著的特点, 由于其独特而脆弱的生态系统, 青藏高原对全球气候变化较其他地区表现出更大的脆弱性和敏感性^[16]。对土壤微生物群落的生物地理格局研究可能有助于揭示微生物群落对气候变化的响应。Zhang 等^[17]在高寒草甸 MBC 及 MBN 对增温响应的研究表明, 变暖使土壤微生物生物量增加, 且 MBC 对温度变化的响应敏感程度高于 MBN。Wu^[18]对青藏高原高寒草甸土壤微生物生物量时间动态的研究表明, MBC 和 MBN 含量与土壤含水量、气温、容重和土壤 pH 呈显著正相关。以前在青藏高原地区对微生物生物量的研究多集中于控制实验(如增温、施肥)以及土地退

化对土壤微生物生物量的影响, 而在区域尺度上的空间格局研究较少。本研究在区域尺度上对川西北高寒草甸微生物生物量及其生态化学计量比特征、环境因子以及土壤理化性质进行研究, 旨在探讨:(1) 川西北高寒草甸 MBC、MBN、MBP 含量及其生态化学计量比的变化特征; (2) 川西北高寒草甸微生物生物量及其生态化学计量比的空间分布格局; (3) 川西北高寒草甸微生物生物量及其生态化学计量比的影响因素。研究结果将有助于了解川西北地区微生物生物量与其化学计量比的分布规律及其潜在影响机制, 为高寒草甸生态系统地下功能的维持和养分限制的预测提供理论依据。

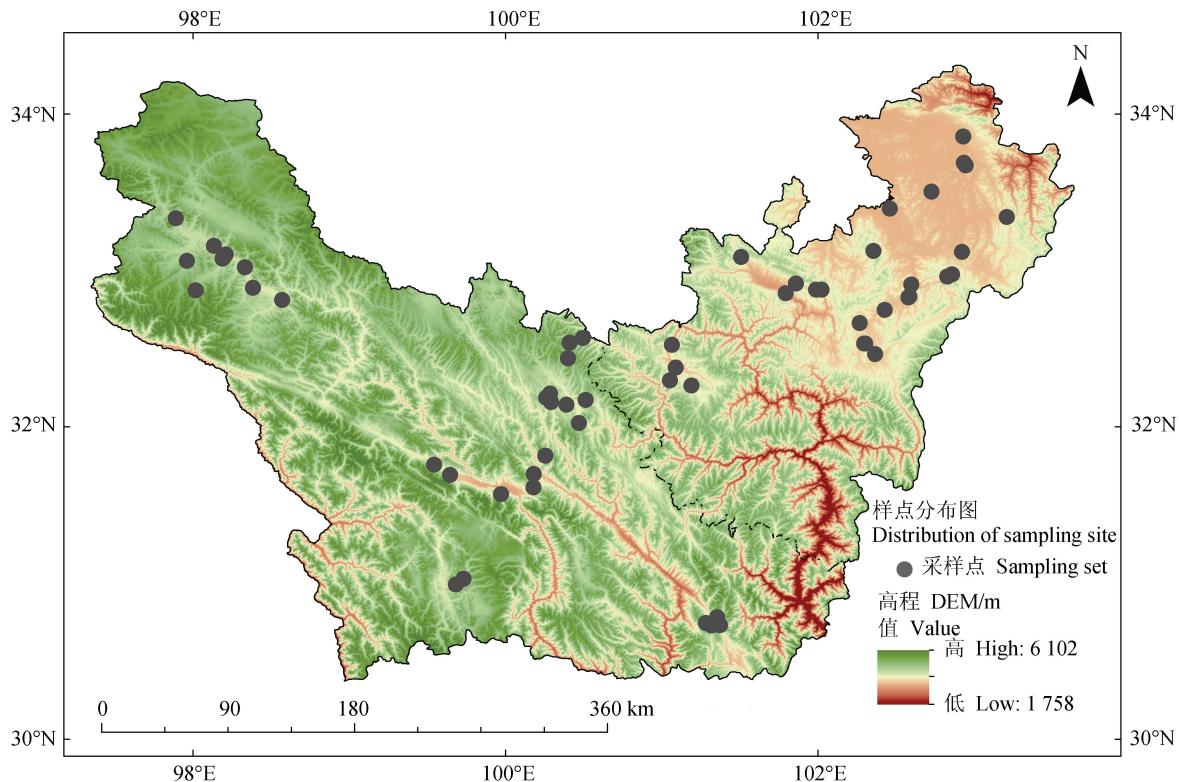
1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东南缘($30^{\circ}43'24.90''N$ — $33^{\circ}90'26.89''N$, $97^{\circ}53'15.11''E$ — $103^{\circ}12'24.40''E$), 包括四川省阿坝藏族羌族自治州、甘孜藏族自治州的 9 个县区, 累计调查 60 个样点(图 1), 海拔范围为 3 309~4 334 m。研究区属高原亚热带半湿润大陆季风气候, 年均温为 $-0.9\sim8.1$ °C, 年降水量为 564.7~753.4 mm, 土壤类型主要为亚高山草甸土和高山草甸土。研究区植物群落为高寒草甸类型, 植被生长期主要集中在 5—9 月, 植物生长高峰期为 7—8 月, 研究区主要优势种有垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、矮生嵩草(*Carex alatauensis*)、线叶嵩草(*Carex capillifolia*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)和草玉梅(*Anemone rivularis*)等。

1.2 样地设置与样品采集

本研究依托于第二次青藏高原综合科学考察项目, 分别于 2019 年 7—8 月及 2020 年 7—8 月对样地进行调查。选取具有广泛代表性、地带性的草原类型设置样地, 在每个样地选择 $100\text{ m}\times100\text{ m}$ 区域进行取样调查, 在其中间位置上设置一条 100 m 样线, 在样线上设置 5 个大小为 $1\text{ m}\times1\text{ m}$ 的样方, 每个样方至少相隔 20 m。在群落调查结束后, 土壤样品采用固定深度法(0~10 cm、10~20 cm 和 20~30 cm)获取, 使用内径为 5 cm 的土钻采用五点取样法采集土壤样品, 将取出的土壤剔除动植物残体



注：该图基于国家测绘地理信息局标准地图服务网站下载的审图号为川 S【2021】00059 号的标准地图制作，底图无修改，下同。Note: This map is based on the standard map No. Chuan S【2021】00059, which was downloaded from the standard map service website of the National Bureau of Surveying, Mapping and Geographic Information. The same below.

图 1 采样点分布图
Fig. 1 Distribution of sampling points

后过 2 mm 筛，新鲜土样保存于 4 ℃冰箱用于土壤微生物生物量的测定，风干土样密封保存于阴凉干燥处，用于测定土壤 pH 以及土壤养分。

1.3 样品测定与气象数据来源

土壤 pH 采用电极法测定，水土质量比为 2.5 : 1。土壤容重 (Bulk density, BD) 和土壤含水率 (Soil moisture, SMC) 采用环刀法测定。土壤全碳 (Total carbon, TC)、土壤全氮 (Total nitrogen, TN) 使用元素分析仪 (Vario macro cube, 德国) 采用杜马斯燃烧法测定，土壤全磷 (Total phosphorus, TP) 采用钼锑抗比色法使用流动分析仪 (Proxima, AMS Alliance, Paris, 法国) 测定。MBC、MBN、MBP 采用氯仿熏蒸法测定，转换系数分别为 0.45、0.54、0.40。年均温 (Mean annual temperature, MAT) 和年降水 (Mean annual precipitation, MAP) 数据来源为当地气象站。

1.4 数据统计分析

使用 Excel 2010 对数据进行整理和预处理。利用 Arcgis 10.8 地图统计分析工具中 Spatial Analyst 模块提供的反距离权重插值法直接进行插值计算，绘制 0~10 cm、10~20 cm 和 20~30 cm 土层 MBC、MBN、MBP 及其化学计量比的空间分布趋势图。在 R 4.2.2 中进行数据处理，以不同土层平均微生物生物量及其化学计量比为因变量，环境因子为自变量，使用“randomForest”包构建随机森林回归模型，通过均方误差增量 (IncMSE) 来评价自变量对因变量的影响程度，并使用“rfPermute”包、“A3”包分别检验自变量和整个模型的显著性。使用“vegan”包对环境因子进行筛选，并且使用“stats”包对微生物生物量化学计量比 (Soil microbial biomass ratio, SMB RATIO: 包括 MBC : MBN、MBC : MBP 和 MBN : MBP) 进行降维，降维提取率为 91.72%，利用筛选后的环境因子、微生物生物量和 SMB RATIO 在

Amos 28 中构建结构方程模型 (Structural equation model, SEM), 分析环境因子和不同土层平均微生物生物量及其化学计量比之间如何相互影响的假设路径。在 Graphpad Prism 8 和 PowerPoint 中制图。

2 结 果

2.1 土壤微生物生物量及空间分布特征

基于反距离权重差值法对土壤 MBC、MBN、MBP 含量及其化学计量比进行插值, 生成水平分布图, 反映了川西北高寒草甸微生物生物量及其化学计量比的空间分布格局。不同土层的 MBC ($17.48 \sim 1462.41 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和 MBN ($10.82 \sim 374.35 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 均呈现由南向北递减的变化趋势; MBP ($3.07 \sim 296.06 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 在东北侧偏高, 而在西北侧偏低(图 2)。

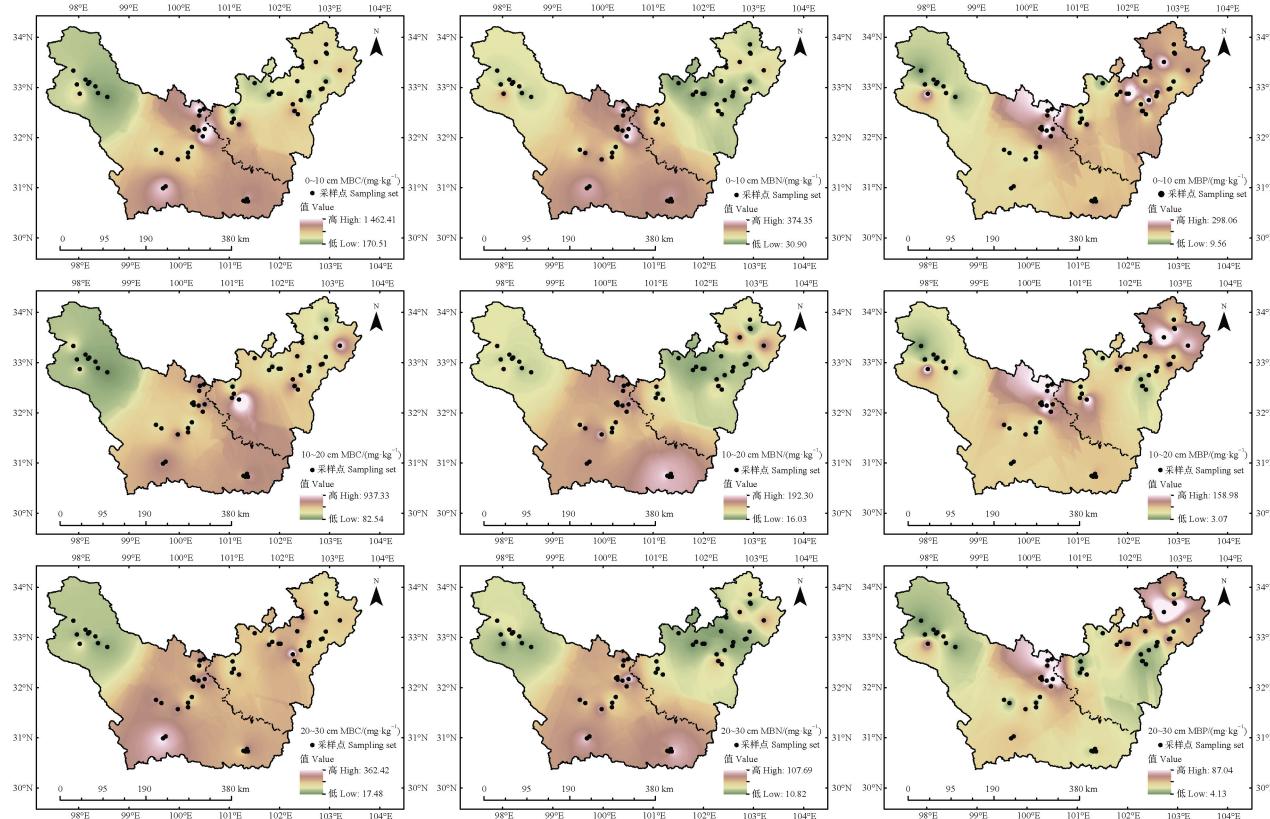
2.2 土壤微生物生物量化学计量比及空间分布特征

MBC: MBN 整体在 $0.43 \sim 26.15$ 的区间变化,

其空间分布整体呈现从东北向西南递减的分布趋势; $0 \sim 10 \text{ cm}$ 土层的 MBC : MBP 则从东北向西南递增 ($1.53 \sim 38.14$), $10 \sim 20 \text{ cm}$ ($1.50 \sim 82.03$) 和 $20 \sim 30 \text{ cm}$ ($1.43 \sim 95.41$) 的 MBC : MBP 则从中部向两侧递增, 最高值分别出现在红原县、石渠县及甘孜县; MBN : MBP 整体呈自西向东递减, 其最高值出现在石渠县以及甘孜县, 范围在 $0.13 \sim 22.30$ 之间(图 3)。

2.3 影响土壤微生物生物量及其化学计量比的因素

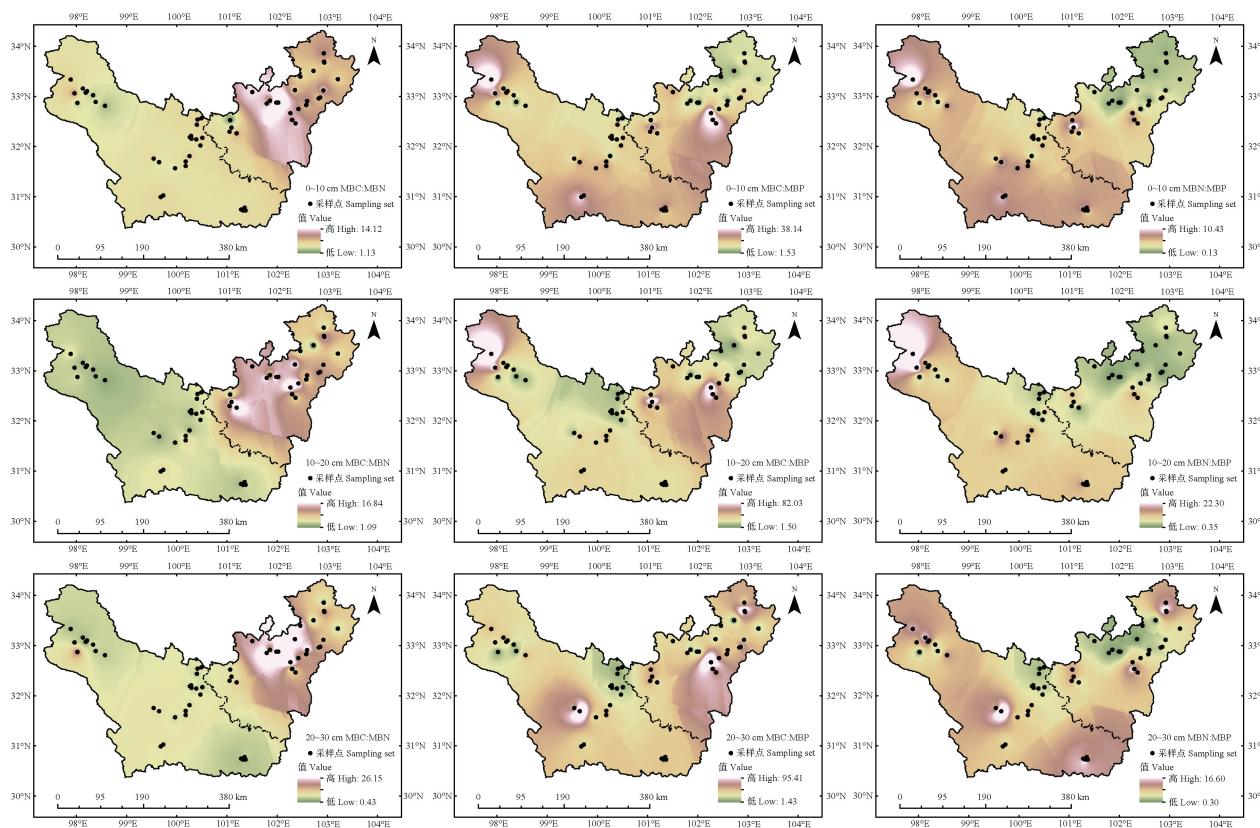
微生物生物量与 pH、BD 均呈极显著负相关关系, 与 SMC 呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$, 表 1)。MBC、MBP 及 MBC : MBN 与 TC、TN、TP 均呈显著正相关, MBN : MBP 与 TC、TN、TP 呈显著负相关 ($P < 0.05$), MBN 与 TC、TN、TP 无显著相关性 ($P > 0.05$)。MBC 和 MBN 与 MAT 呈极显著正相关, MBN 与 MAP 呈极显著负相关 ($r = -0.17$, $P < 0.01$)。MBC : MBN 与 pH 呈极显著负相关



注: MBC: 微生物生物量碳; MBN: 微生物生物量氮; MBP: 微生物生物量磷, 下同。Note: MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen; MBP: Microbial biomass phosphorus. The same below.

图 2 不同土层土壤微生物生物量空间分布格局

Fig. 2 Spatial distribution pattern of soil microbial biomass in different soil layers



注: MBC : MBN: 微生物生物量碳氮比; MBC : MBP: 微生物生物量碳磷比; MBN : MBP: 微生物生物量氮磷比, 下同。Note: MBC : MBN: Microbial biomass carbon/nitrogen ratio; MBC : MBP: Microbial biomass carbon/phosphorus ratio; MBN : MBP: Microbial biomass nitrogen/phosphorus ratio. The same below.

图 3 不同土层土壤微生物量化学计量比空间分布格局

Fig. 3 Spatial distribution pattern of soil microbial biomass stoichiometric ratio in different soil layers

表 1 微生物生物量碳氮磷及其化学计量特征与环境因素的皮尔森相关系数

Table 1 Pearson's correlation of microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus and their stoichiometric characteristics with environmental factor

	pH	SMC	BD	TC	TN	TP	MAP	MAT
MBC	-0.41**	0.38**	-0.52**	0.18**	0.13**	0.16**	0.07	0.19**
MBN	-0.33**	0.29**	-0.42**	0.06	0.03	0.08	-0.17**	0.20**
MBP	-0.18**	0.25**	-0.33**	0.22**	0.09*	0.16**	0.04	-0.08
MBC : MBN	-0.14**	-0.00	-0.04	0.15**	0.16**	0.19**	0.45**	0.05
MBC : MBP	0.05	-0.07	0.09*	-0.08	-0.06	-0.06	0.11*	0.06
MBN : MBP	0.13**	-0.14**	0.19**	-0.18**	-0.11*	-0.19**	-0.22**	0.08

注: ** 在 0.01 水平相关显著。* 在 0.05 水平相关显著。pH: 土壤 pH; SMC: 土壤含水量; BD: 土壤容重; TC: 土壤全碳; TN: 土壤全氮; TP: 土壤全磷; MAP: 年降水; MAT: 年均温。下同。Note: ** Significant at the 0.01 level of correlation. * Significant at the 0.05 level. pH: Soil pH; SMC: Soil moisture content; BD: Soil bulk density; TC: Soil total carbon; TN: Soil total nitrogen; TP: Soil total phosphorus; MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature. The same below.

($r=-0.14$, $P<0.01$), MBC : MBP 与 BD 呈显著正相关 ($r=0.09$, $P<0.05$), MBN : MBP 与 pH、SMC、BD 均呈极显著相关 ($P<0.01$)。而微生物生物量化学计量比与 MAP 有显著相关性 ($P<0.05$)。

为了解川西北高寒草甸土壤微生物生物量及其生态化学计量比的潜在主要驱动因素, 利用环境因子以及微生物生物量因子建立随机森林模型, 通过随机森林分析确定了土壤环境因素和微生物生物量

变化的预测因子(图 4)。MBC、MBN 和 MBP 的随机森林模型的解释率分别为 55.75%、56.20% 和 30.64% ($P<0.001$), MBC: MBN、MBC : MBP、MBN : MBP 的随机森林模型的解释率分别为 41.51%、15.81% 和 25.24% ($P<0.001$)。随机森林模型分析结果表明 MAT、MAP、pH 以及 SMC 是对土壤微生物生物量及其化学计量比产生显著影响的重要环境因子。

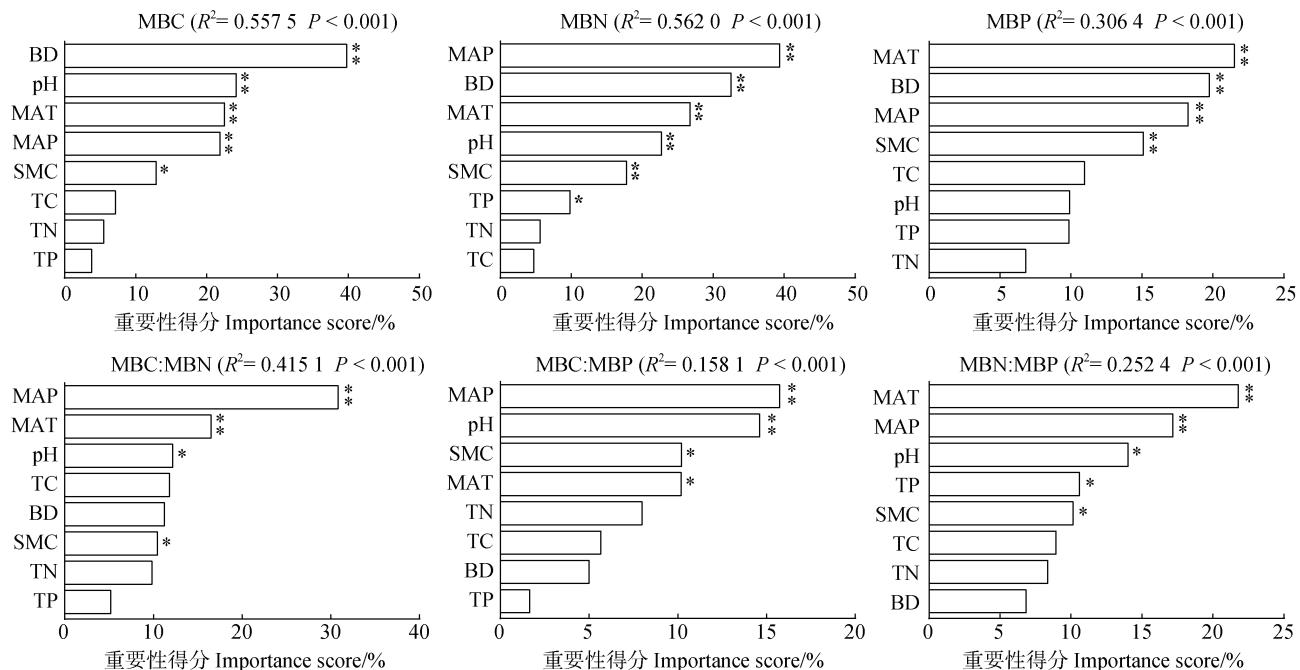


图 4 土壤微生物生物量及其化学计量比与环境因子的随机森林回归模型变量重要性排序

Fig. 4 Order of importance of variables in the random forest regression model of soil microbial biomass and its stoichiometric ratios with environmental factors

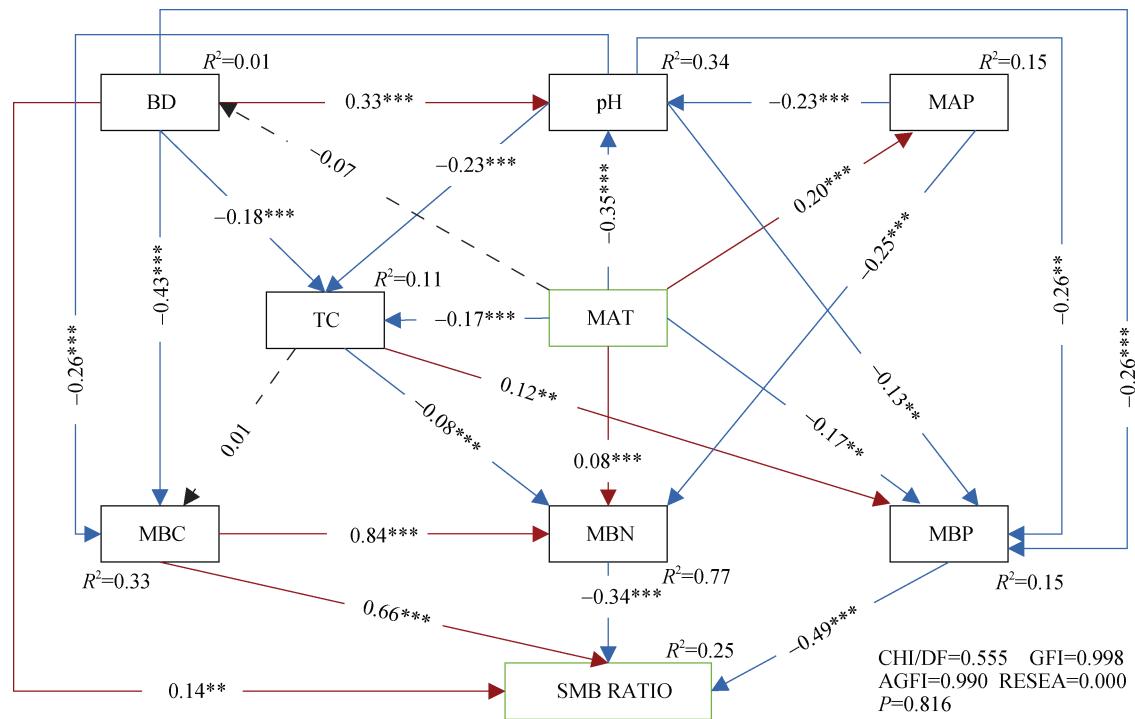
通过构建结构方程模型进一步分析环境因子对土壤微生物生物量及其化学计量比的影响。结构方程模型分别解释了 MBC 33%、MBN 77%、MBP 15%、SMB RATIO 25% 的变异率(图 5)。所有环境因子中, BD 和 pH 对 MBC 的总效应为负, 而 MAT 和 MAP 对 MBC 的总效应为正。BD (-0.43) 和 pH (-0.26) 对 MBC 具有显著的直接负效应, 而 MAT 和 MAP 增加主要通过降低土壤 pH 来提高 MBC。除 MAP 外, MAT (-0.17)、pH (-0.13) 和 BD (-0.26) 均对 MBP 有显著直接负效应, MAP 增加通过降低 pH 使 MBP 提高。仅 BD (0.14) 对 SMB RATIO 有显著直接正效应, MAT 升高通过直接改变 MBN 和 MBP, 间接使 SMB RATIO 发生改变, 也可间接降低 pH, 使 MBP 升高, 进一步使 SMB RATIO 降低。

MAT 的增加会直接使 TC 降低, 进而使 MBN 增加以及 MBP 减少; 而 pH 和 BD 对 TC 有直接负效应, 进而导致 MBN 和 MBP 的改变(图 5, 表 2)。

3 讨 论

3.1 土壤微生物生物量分布格局及其影响因素

整体上, MBC 和 MBN 含量均随纬度呈降低、随经度呈先增加后降低的变化趋势, 而 MBP 随经度变化趋势不明显(图 2)。土壤微生物作为土壤有机质转化的主要动力, 调控生态系统物质循环和能量流动, 研究证实 MBC 与 MBN 是微生物生物量的主要元素成分, 彼此密切相关^[19-20]。本研究中, MBC 与 MBN 表现出相似的变化趋势(图 2), 进一步表



注: CHI: 卡方值; DF: 自由度; GFI: 适配度指数; AGFI: 调整后适配度指数; RMSEA: 近似误差均方根; SMB RATIO: 微生物生物量化学计量比, 下同。图中红色箭头表示具有正效应, 蓝色箭头表示具有负效应; 实线表示效应显著, 虚线表示效应不显著。Note: CHI: Chi-Square; DF: Degrees of freedom; GFI: Goodness-of-fit; AGFI: Adjusted goodness-of-fit index; RMSEA: Root mean square error of approximation; SMB RATIO: Soil microbial biomass ratio. Red arrows in the figure indicate a positive effect and blue arrows indicate a negative effect; solid lines indicate a significant effect and dashed lines indicate a non-significant effect.

图 5 微生物生物量及其化学计量比与环境因子结构方程模型

Fig. 5 Structural equation modeling of microbial biomass and its stoichiometric ratio with environmental factors

明土壤碳氮转化是碳氮耦合循环非常重要的过程。Gao 等^[21]对微生物生物量及其化学计量比的全球格局的分析结果显示, 微生物生物量沿纬度梯度增加, 本文的研究结果与之相反。这可能是由于: (1) 与全球范围相比, 本研究区域的纬度范围较小, 具有区域特殊性; (2) 本研究区域地形复杂, 较低纬度地区的海拔相对较高, 较低温度地区的土壤微生物通过维持较大的微生物生物量, 补偿较低的代谢活性水平, 符合“温度/纬度补偿假说”^[22]; (3) 全球范围的研究中包含大量的森林以及农田的数据, 与草地的微生物生物量差异较大, 因此可能造成与本文不同的结果^[4]。对青藏高原地区纬度尺度上微生物生物量变化的相关研究尚较少, 后续可进一步深入研究相关内容。经度的变化时常伴随着降水的变化, Chen 等^[23]对内蒙古温带草原不同经度梯度上的微生物生物量的研究表明, 水分是影响微生物生物

量的重要环境因子, 随着经度的增加, 微生物生物量显著增加。本研究中微生物生物量随经度的变化呈先增加后减少的趋势, 可能由于本研究区的海拔变化范围更大。因此, 经纬度和海拔的变化综合影响川西北土壤微生物生物量。

经度的变化通常伴随着水分、温度等环境因子的变化, 我国降水也存在明显的自东向西降低的变化规律; 由低纬度到高纬度也伴随着温度下降, 这些水热变化也会改变土壤性质, 进一步对土壤微生物生物量的变化产生影响^[24]。本研究发现温度是对土壤微生物生物量及其化学计量比产生影响最大的环境因子(图 5), 这与前人的研究一致, 表明温度是高寒草甸土壤微生物生物量的主要驱动因素^[25]。Zhang 等^[17]的研究表明, MBC 和 MBN 对土壤温度的变化较为敏感, 有显著的正效应, 本文研究结果(表 1)与之一致。本研究显示微生物生物量与 pH

表 2 环境因子对微生物生物量及其化学计量比的总效应、直接效应和间接效应

Table 2 Total, direct and indirect effects of environmental factors on microbial biomass and its stoichiometric ratio

环境因子 Environmental factor	效应值 Effect	MBC	MBN	MBP	SMB RATIO
MAT	总效应 Total effect	0.14	0.16	-0.10	0.08
	直接效应 Direct effect	0.00	0.08	-0.17	0.00
	间接效应 Indirect effect	0.14	0.07	0.07	0.08
MAP	总效应 Total effect	0.06	-0.20	0.04	0.09
	直接效应 Direct effect	0.00	-0.25	0.00	0.00
	间接效应 Indirect effect	0.06	0.05	0.04	0.09
pH	总效应 Total effect	-0.27	-0.21	-0.16	-0.03
	直接效应 Direct effect	-0.26	0.00	-0.13	0.00
	间接效应 Indirect effect	0.00	-0.21	-0.03	-0.03
BD	总效应 Total effect	-0.52	-0.41	-0.33	0.10
	直接效应 Direct effect	-0.43	0.00	-0.26	0.14
	间接效应 Indirect effect	-0.09	-0.41	-0.07	-0.04
TC	总效应 Total effect	0.01	-0.07	0.12	-0.03
	直接效应 Direct effect	0.01	-0.08	0.12	0.00
	间接效应 Indirect effect	0.00	0.01	0.00	-0.03

呈显著负相关(表1),与Pan等^[26]的研究结果基本一致。因为:(1)土壤pH可能通过改变土壤养分的有效性以及微生物的代谢状况而影响微生物生物量^[27];(2)土壤pH的改变会导致土壤微生物群落组成的改变,进一步使MBC和MBN发生变化^[28];(3)微生物可产酸,降低了pH并从岩石中释放磷,进而导致MBP增加^[29]。降水量的改变会导致土壤中水的可用性发生变化,同时会影响微生物的湿度敏感性,并最终影响陆地生态系统中微生物的生长和群落结构^[30]。本研究中,SMC与微生物生物量呈显著正相关(表1),SMC可能通过改变土壤含氧量^[30]、植物生物量的分配^[31]和土壤养分的可用性^[32]从而影响土壤微生物生物量,水分也是决定微生物生物量分布格局的主要因素^[26]。土壤微生物生物量与土壤容重呈负相关^[33],本文的研究结果(表1)与之相同,说明土壤通气状况会改变微生物的生活环境,进而改变土壤微生物生物量。土壤养分的改变可导致微生物生物量的变化,TC是影响微生物生物量变化的重要因素之一(图5),其可以为微生物的生长

发育提供基质,促进微生物的活动^[32, 34]。此外,本文发现土壤养分与MBC、MBP呈正相关(表1),且与土壤养分的分布格局一致,这与前人研究结果^[35-36]一致。

3.2 土壤微生物生物量化学计量比分布格局及其影响因素

MBC:MBN整体呈现由东北向西南递减的分布趋势;MBC:MBP则由东北向西南递增;MBN:MBP整体呈自南向北递减(图3)。由于本研究区域海拔整体呈现由东向西递增的趋势,因此相同纬度研究区域西侧的温度更低(图1)。Chen等^[37]在高寒草甸的研究表明,MBC:MBN与纬度呈正相关,而MBC:MBP和MBC:MBP与纬度呈负相关,本文研究结果(图3)与之基本一致。这可能是因为温度的降低会抑制土壤有机质的分解,从而增加MBC的累积,即具有更高的碳累积量^[38]。有研究同样表明MBN:MBP随着纬度的增加而降低^[27],与植物叶片的氮磷比率变化趋势相同,符合“温度-生物地球化学假说”^[39]。pH增加导致MBC:MBN

减少, MBN: MBP 增加, 与陈婕妮等^[40]的研究一致。此外, 土壤养分为微生物的活动提供了基质和能量, 本研究中, 养分的增加 (TC、TN、TP) 改变了微生物活性 (微生物生物量) 及生态化学计量特征, 如, MBC: MBN 增加以及 MBN: MBP 减少 (表 1)。

3.3 土壤微生物生物量及其生态化学计量比养分限制状况

Cleveland 和 Liptzin^[34]的研究总结了全球土壤微生物生物量化学计量比的 Redfield 比值 (Redfield ratio), 分别是 MBC: MBN=8.1, MBC: MBP=52.5, MBN: MBP=6.2。Pan 等^[26]对中国陆地生态系统中土壤微生物生物量及其化学计量比的数据综合分析结果显示, MBC: MBN、MBC: MBP、MBN: MBP 比值分别为 13.7、85.2、9.2, 高于全球的平均水平。本研究中, 微生物生物量化学计量比分别为: MBC: MBN=0.25~28.29 (平均值为 5.1); MBC: MBP=0.23~129.51 (平均值为 13.5); MBN: MBP=0.06~33.33 (平均值为 3.5), 平均值低于全球及中国的化学计量比, 整体表现出碳限制、氮限制、磷限制依次降低的养分限制情况。本研究区域化学计量比差距较大, 随着经纬度的增加微生物养分限制由碳限制和磷限制转变为更加受到氮的限制 (图 3)。MBC: MBN 是表征微生物群落结构和状态以及生态系统恢复能力的指标^[3]。通常, 当 MBC: MBN 为 5 左右时, 细菌含量较高; 而当真菌在微生物种群中占主导地位时, 比值在 10 左右^[6]。本研究的土壤 MBC: MBN 随经纬度的增加, 微生物群落结构的主导地位由细菌转变为真菌, 而随海拔的增加由真菌转变为细菌。MBC: MBN 的比值越低, 微生物种群及其活动形成所需的时间越短^[41], 微生物种群及其活动形成所需的时间随着经纬度的增加而增加, 说明微生物种群生态恢复能力越强 (图 3)。MBC: MBP 和 MBN: MBP 可表征土壤磷素的供给能力, 比值越小, 说明土壤中有效磷含量越高^[13], 在本研究中, MBC: MBP 和 MBN: MBP 均随经纬度的增加而减少 (图 5), 说明川西北地区磷限制随着经纬度的增加而减少。“基质年龄假说”认为高纬度地区的年轻土壤, 能够从土壤母质中释放更多的磷^[42]。青藏高原地区由于其特殊的气候条件, 在土壤反复的冻融过程中释放磷, 因此本研究区域磷限制较低, 与其曼古丽·帕拉提等^[36]的研究结果一致。

综上所述, 川西北地区养分限制随空间变化呈现出不同的分布情况。

4 结 论

本研究探讨了川西北高寒草甸土壤微生物生物量的分布格局与影响因素以及养分限制的分布特点, 得出以下结论: (1) 川西北高寒草甸 MBC 和 MBN 均呈现由南向北递减的趋势, 而 MBP 则呈现由北向南递减的趋势, 化学计量比则大致呈由西北向东南增加的趋势; (2) pH、土壤容重与微生物生物量呈显著负相关, 土壤含水量与微生物生物量呈显著正相关, 全碳、全氮、全磷以及年均温 (MAT) 与 MBC 和 MBP 均呈显著正相关; (3) MAT、年降水量、pH 以及土壤含水量是影响微生物生物量及其化学计量比分布的重要环境因子, 尤其是 MAT 是影响微生物生物量及其化学计量比的主要因子, MAT 通过改变土壤物理性质进而影响微生物生物量分布。

参考文献 (References)

- [1] Brookes P. The soil microbial biomass: Concept, measurement and applications in soil ecosystem research[J]. Microbes and Environments, 2001, 16 (3): 131—140.
- [2] Li Y L, Liu Z Y, Yan J, et al. Spatial distribution of microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus pools in typical farmland soils in North China Plain-A case study of Quzhou County[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58 (1): 235—245. [李炎龙, 刘梓雅, 严景, 等. 华北平原典型农田土壤微生物生物量碳氮磷库的县域分布特征——以河北省曲周县为例[J]. 土壤学报, 2021, 58 (1): 235—245.]
- [3] Qu C C, Chen X M, Han Z Q, et al. Effects of bioorganic fertilizer application on soil physical properties and microbial biomass carbon and nitrogen in fluvoaqueous soil[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38 (5): 70—76. [曲成闯, 陈效民, 韩召强, 等. 生物有机肥对潮土物理性状及微生物量碳、氮的影响[J]. 水土保持通报, 2018, 38 (5): 70—76.]
- [4] Xu X F, 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.
- [5] Li Y, Liu Y L, Bai Y J, et al. Responses of soil microbial biomass C and P to different long-term fertilization treatments in the yellow paddy soil[J]. Chinese Journal of

- Applied Ecology, 2019, 30 (4): 1327—1334. [李渝, 刘彦伶, 白怡婧, 等. 黄壤稻田土壤微生物生物量碳磷对长期不同施肥的响应[J]. 应用生态学报, 2019, 30 (4): 1327—1334.]
- [6] Fauci M F, Dick R P. Soil microbial dynamics: Short- and long-term effects of inorganic and organic nitrogen[J]. Soil Science Society of America Journal, 1994, 58 (3): 801—806.
- [7] He Z L, Wu J, O'Donnell A G, et al. Seasonal responses in microbial biomass carbon, phosphorus and sulphur in soils under pasture[J]. Biology and Fertility of Soils, 1997, 24 (4): 421—428.
- [8] Li P, Tuerhanbai M, Tian D, et al. Seasonal dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across global forest ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43 (6): 532—542. [李品, 木勒德尔·吐尔汗拜, 田地, 等. 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态[J]. 植物生态学报, 2019, 43 (6): 532—542.]
- [9] Si G C, Lei T Z, Xia Y Q, et al. Microbial nonlinear response to a precipitation gradient in the northeastern Tibetan Plateau[J]. Geomicrobiology Journal, 2016, 33 (2): 85—97.
- [10] Wan X H, Chen X L, Huang Z Q, et al. Global soil microbial biomass decreases with aridity and land-use intensification[J]. Global Ecology and Biogeography, 2021, 30 (5): 1056—1069.
- [11] Jiang Y S, Sun Y T, Zhang G, et al. Pattern and influencing factors of forest soil microbial communities in different climate types in China[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32 (8): 1355—1364. [姜懿珊, 孙迎韬, 张干, 等. 中国不同气候类型森林土壤微生物群落结构及其影响因素[J]. 生态环境学报, 2023, 32 (8): 1355—1364.]
- [12] Xiao Y, Jishi A W, Zhao W X, et al. Soil nutrients, enzyme activities and microbial biomass characteristics of different artificial grasslands in the eastern margin of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Chinese Journal of Grassland, 2022, 44 (9): 90—99. [肖颖, 吉使阿微, 赵文学, 等. 青藏高原东缘不同人工草地土壤养分、酶活性及微生物生物量特征[J]. 中国草地学报, 2022, 44 (9): 90—99.]
- [13] Ao D, He W T, Feng C L, et al. Distribution characteristics of soil microbial biomass and extracellular enzyme activity in a typical glacial sub-basin on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44 (4): 1700—1716. [敖登, 贺琬婷, 冯程龙, 等. 青藏高原典型冰川小流域土壤微生物生物量及胞外酶活性分布特征[J]. 生态学报, 2024, 44 (4): 1700—1716.]
- [14] Chen X, Feng J G, Ding Z J, et al. Changes in soil total, microbial and enzymatic C-N-P contents and stoichiometry with depth and latitude in forest ecosystems[J]. Science of the Total Environment, 2022, 816: 151583.
- [15] Wu Y P, Ma B, Zhou L, et al. Changes in the soil microbial community structure with latitude in eastern China, based on phospholipid fatty acid analysis[J]. Applied Soil Ecology, 2009, 43 (2/3): 234—240.
- [16] Chen Y M, Song X D, Liu F, et al. Spatial distribution characteristics and influencing factors of magnetic susceptibility of topsoil on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61 (2): 361—371. [陈雅敏, 宋效东, 刘峰, 等. 青藏高原表土磁化率空间分布特征及影响因素[J]. 土壤学报, 2024, 61 (2): 361—371.]
- [17] Zhang X Z, Shen Z X, Fu G. A meta-analysis of the effects of experimental warming on soil carbon and nitrogen dynamics on the Tibetan Plateau[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 87: 32—38.
- [18] Wu J G. Change in soil microbial biomass and regulating factors in an alpine meadow site on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2020, 66 (1): 177—194.
- [19] Zhao H, Sun J, Xu X L, et al. Stoichiometry of soil microbial biomass carbon and microbial biomass nitrogen in China's temperate and alpine grasslands[J]. European Journal of Soil Biology, 2017, 83: 1—8.
- [20] Gao Y J, Zeng F J. Patterns of carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of three life-form desert plants and responses to soil and microbial biomass factors in a hyper-arid desert ecosystem[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30 (15): 43962—43974.
- [21] Gao D C, Bai E, Wang S Y, et al. Three-dimensional mapping of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil microbial biomass and their stoichiometry at the global scale[J]. Global Change Biology, 2022, 28 (22): 6728—6740.
- [22] 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): 2445—2454. [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): 2445—2454.]
- [23] Chen D M, Mi J, Chu P F, et al. Patterns and drivers of soil microbial communities along a precipitation gradient on the Mongolian Plateau[J]. Landscape Ecology, 2015, 30 (9): 1669—1682.
- [24] Wang F, Jiang Y J, Li C M, et al. Changes of soil microbial communities in Chao soil under different climate conditions[J]. Soils, 2014, 46 (2): 290—296. [汪峰, 蒋瑀霁, 李昌明, 等. 不同气候条件下潮土微生物群落的变化[J]. 土壤, 2014, 46 (2): 290—296.]
- [25] Budge K, Leifeld J, Egli M, et al. Soil microbial

- communities in (sub) alpine grasslands indicate a moderate shift towards new environmental conditions 11 years after soil translocation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43 (6): 1148—1154.
- [26] Pan Y L, Fang F, Tang H P. Patterns and internal stability of carbon, nitrogen, and phosphorus in soils and soil microbial biomass in terrestrial ecosystems in China: A data synthesis[J]. *Forests*, 2021, 12 (11): 1544.
- [27] Li P, Yang Y H, Han W X, et al. Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23 (9): 979—987.
- [28] Fierer N, Strickland M S, Liptzin D, et al. Global patterns in belowground communities[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12 (11): 1238—1249.
- [29] Sun H Y, Wu Y H, Yu D, et al. Altitudinal gradient of microbial biomass phosphorus and its relationship with microbial biomass carbon, nitrogen, and rhizosphere soil phosphorus on the eastern slope of Gongga Mountain, SW China[J]. *PLoS One*, 2013, 8 (9): e72952.
- [30] Ren C J, Zhao F Z, Shi Z, et al. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 1—10.
- [31] Mao J, Palati Q, Qiao F S, et al. Spatial patterns and driving factors of plants' ecological stoichiometric characteristics in the alpine meadow of western Sichuan Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44 (9): 3660—3675. [毛军, 其曼古丽·帕拉提, 乔福生, 等. 川西高原高寒草甸植物生态化学计量特征的空间格局及其影响因素[J]. 生态学报, 2024, 44 (9): 3660—3675.]
- [32] He L B, Sun X Y, Li S Y, et al. The vertical distribution and control factor of microbial biomass and bacterial community at macroecological scales[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 869: 161754.
- [33] Hu J, Liu X L, Hu Z D, et al. Changes in soil microbial C : N : P stoichiometry in different shrub types in subalpine regions of western Sichuan Province, China[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2024, 30 (2): 220—228. [胡璟, 刘兴良, 胡宗达, 等. 川西亚高山典型灌丛土壤微生物量及其碳氮磷化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30 (2): 220—228.]
- [34] Cleveland C C, Liptzin D. C : N : P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass?[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85 (3): 235—252.
- [35] Chen D D, Li Q, Huo L L, et al. Soil nutrients directly drive soil microbial biomass and carbon metabolism in the Sanjiangyuan alpine grassland[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23 (3): 3548—3560.
- [36] Palati Q, Liu D, Mao J, et al. Soil carbon, nitrogen, phosphorus and their eco-stoichiometric characteristics of alpine grasslands under different degradation degrees[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43 (6): 1612—1620. [其曼古丽·帕拉提, 刘丹, 毛军, 等. 不同退化程度高寒草地土壤碳氮磷含量及其生态化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2024, 43 (6): 1612—1620.]
- [37] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, et al. Linking microbial C : N : P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25 (12): 1416—1427.
- [38] Chen X Y, Zhang H J, Yao X D, et al. Latitudinal and depth patterns of soil microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus in grasslands of an agro-pastoral ecotone[J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32 (14): 3833—3846.
- [39] Vallicrosa H, Sardans J, Maspons J, et al. Global distribution and drivers of forest biome foliar nitrogen to phosphorus ratios (N : P) [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31 (5): 861—871.
- [40] Chen J N, Shi S Y, Zhong X F, et al. Soil microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus contents and their ecological stoichiometric characteristics along an elevation gradient in the Wuyi Mountains[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43 (10): 2999—3004. [陈婕妮, 石思雨, 钟羨芳, 等. 武夷山不同海拔土壤微生物生物量碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2024, 43 (10): 2999—3004.]
- [41] Arunachalam A, Pandey H N. Ecosystem restoration of jhum fallows in northeast India: Microbial C and N along altitudinal and successional gradients[J]. *Restoration Ecology*, 2003, 11 (2): 168—173.
- [42] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20 (1): 5—15.

(责任编辑: 陈荣府)