

DOI: 10.11766/trxb202310300444

CSTR: 32215.14.trxb202310300444

薛晖, 杨榕, 秦文昊, 董倩倩, 计占权, 贾阳阳. 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对荒漠土壤胞外酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62 (1): 285–296.

XUE Hui, YANG Rong, QIN Wenhao, DONG Qianqian, JI Zhanquan, JIA Yangyang. Effects of AM Fungi on Soil Extracellular Enzyme Activities Under the Background of Winter Snow Changes in a Desert Ecosystem[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62 (1): 285–296.

冬季积雪变化背景下 AM 真菌对荒漠土壤胞外酶活性的影响*

薛 晖^{1, 2}, 杨 榕^{1, 2}, 秦文昊^{1, 2}, 董倩倩^{1, 2}, 计占权^{1, 2}, 贾阳阳^{1, 2†}

(1. 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830046; 2. 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 土壤胞外酶作为土壤生物化学反应的催化剂, 直接驱动了土壤物质循环和能量流动过程, 土壤胞外酶活性对冬季积雪变化响应敏感, 对于缺水且养分贫瘠的荒漠生态系统养分循环过程影响显著。为研究暖湿趋势下古尔班通古特沙漠冬季积雪变化和丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌对土壤酶活性的影响, 设置冬季积雪变化和原位抑制 AM 真菌活性的双因素长期定位试验, 采用裂区随机区组试验设计, 主区为对照 (增水 40 mm, W) 和 AM 抑制处理 (增水 40 mm 同时添加苯菌灵, BW), 副区为积雪增加 100% (+S)、自然降雪 (CK) 和积雪减少 100% (-S)。分土层采集土壤样品, 测定不同处理下土壤理化性质及土壤碳、氮和磷循环相关酶活性, 分析冬季积雪变化背景下 AM 真菌对荒漠土壤酶活性和微生物代谢限制的影响。结果表明: (1) AM 真菌提高了植物地上部净初级生产力; 降低土壤中速效磷和铵态氮含量, 增加有机碳含量; 在积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌降低了土壤中与碳、氮和磷循环相关的酶活性; 积雪减少基础上, AM 真菌增加了碳和氮循环相关酶活性。(2) 通过矢量分析得出, 荒漠土壤微生物活性受土壤碳和磷的限制, 在积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌降低了土壤中微生物碳限制, 在积雪减少基础上, AM 真菌对土壤微生物碳和磷限制影响无一致性规律。综上所述, 冬季积雪变化背景下, AM 真菌对促进荒漠土壤速效磷和铵态氮吸收, 提高土壤碳和氮循环相关酶活性, 缓解土壤微生物碳限制等方面均起到重要作用。

关键词: 冬季积雪变化; 丛枝菌根真菌; 土壤胞外酶; 酶化学计量学

中图分类号: S158 **文献标志码:** A

Effects of AM Fungi on Soil Extracellular Enzyme Activities Under the Background of Winter Snow Changes in a Desert Ecosystem

XUE Hui^{1, 2}, YANG Rong^{1, 2}, QIN Wenhao^{1, 2}, DONG Qianqian^{1, 2}, JI Zhanquan^{1, 2}, JIA Yangyang^{1, 2†}

(1. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046; 2. Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Urumqi 830046)

* 国家自然科学基金项目 (32101304, 32160281) 和绿洲生态重点实验室开放课题项目 (2021D04006) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos.32101304, 32160281) and the Open Project of Oasis Ecology Key Laboratory (No.2021D04006)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yyjiabest@xju.edu.cn

作者简介: 薛 晖 (1997—), 男, 甘肃武山人, 硕士研究生, 主要从事荒漠土壤 AM 真菌研究。E-mail: 1785995133@qq.com

收稿日期: 2023–10–30; 收到修改稿日期: 2024–07–02; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2024–08–19

Abstract: 【Objective】 Soil extracellular enzymes, as the catalysts of soil biochemical reactions, directly drive soil element cycling and energy flow processes and play indispensable roles in the biogeochemical cycling of carbon, nitrogen, and phosphorus in desert ecosystems. Winter snow is a key climatic factor regulating soil element cycling. Soil extracellular enzyme activities respond sensitively to the changes in winter snow cover and the relatively stable hydrothermal conditions highly alter soil extracellular enzyme activities under the winter snow cover. Thus, changes in the winter snow cover will trigger fluctuations in soil extracellular enzyme activities, significantly influencing the nutrient cycling processes in desert ecosystems which are water-scarce and nutrient-poor. 【Method】 In order to investigate the effects of winter snow cover changes and arbuscular mycorrhiza (AM) fungi on soil enzyme activities in the Gurbantunggut Desert under the background of a “warm and humid” trend, we conducted a long-term field experiment simulating winter snow cover changes and *in situ* inhibition of AM fungal activities with a split-area randomized block experimental design. The following treatments were adopted; for the primary zone, the control (40 mm water increase, W) and an AM-inhibition treatment (40 mm water increase with the addition of benomyl, BW); for the subplot zone, including three levels, 100% snow cover increase (+S), natural snowfall (CK), and 100% snow cover decrease (-S). Soil samples were collected from 0-10 and 10-20 cm soil layers, soil physicochemical properties, and soil enzyme activities which are related to soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycling were determined to uncover the effects of AM fungi on soil enzyme activities and microbial metabolism limitation under the background of winter snow cover changes in the desert ecosystem. 【Result】 (1) AM fungi significantly increased the aboveground net primary productivity of plant community, decreased the content of soil available phosphorus and ammonium nitrogen, but increased the content of soil organic carbon. The activities of soil enzymes related to soil carbon, nitrogen, and phosphorus cyclings were decreased under the natural snow cover and increased snow cover in the AM fungi treatments. In contrast, AM fungi treatments increased the activities of soil enzymes which are related to the soil carbon and nitrogen cyclings under decreased snow cover. (2) Based on the vector analyses, our results indicated that soil microbial activities were co-limited by soil carbon and phosphorus in desert ecosystems. Furthermore, we found that AM fungi decreased soil microbial carbon limitation under the natural snow cover and increased snow cover treatments, but there was no consistent pattern in the effects of AM fungi on soil microbial carbon and phosphorus limitation under the decreased snow cover treatment. 【Conclusion】 AM fungi play an important role in promoting plant available phosphorus and ammonium nitrogen uptake, enhance soil enzyme activities which are related to soil carbon and nitrogen cyclings, and alleviate soil microbial carbon limitation in desert soils under the background of winter snow cover changes. Importantly, our results revealed the effects of winter snow cover changes and AM fungi on soil extracellular enzyme activities and soil microbial metabolism limitation. This contribution will provide a reference in the understanding of belowground ecological processes and feedbacks, and a scientific basis for the protection and ecological restoration constructions for desert ecosystems in the future.

Key words: Winter snow cover changes; Arbuscular mycorrhiza fungi; Soil extracellular enzymes; Enzyme stoichiometry

全球变暖已是不争的事实，也是目前全世界面临的巨大挑战，随着全球气候变暖加剧，降水格局发生了巨大变化^[1]。新疆温带荒漠生态系统，植被稀疏、多样性低，是典型的生态脆弱区，对气候变化响应敏感^[1-2]。全球变暖背景下，新疆温带荒漠生态系统降水格局发生显著变化，冬季降雪和早春降水增加显著^[3]，总体呈现“暖湿”的变化趋势^[4]。水是荒漠植物生长和土壤微生物活性的首要限制因子。冬季降雪和早春降水直接影响土壤温度和水分含量，直接改变荒漠土壤微生物群落的活性和功能，影响植物生长、养分循环和土壤碳固持等生态系统

服务功能。

土壤酶作为土壤有机体的生物催化剂，其催化效率关系到土壤氮、磷有效性和植物对氮、磷的吸收积累^[5]。研究表明，冬季积雪变化和早春消融过程，直接影响土壤水分空间分布特征和土壤温度^[6]，使土壤环境发生变化，间接影响土壤胞外酶活性；尤其是冬季积雪增加不仅增加土壤水分含量，而且起到隔热保温作用^[7]，使土壤温度升高，改变其土壤中的酶活性。其次，土壤酶活性对水分波动响应剧烈，随着积雪融水增加而呈现增高的趋势^[8]，其主要原因是，一方面，积雪融水通过改变土壤水分

和养分等理化性质调控土壤中养分的吸收以及矿化与分解之间的平衡, 进而对土壤酶活性产生重要影响^[9]; 另一方面, 积雪融水变化影响植物生长发育过程, 植物生长状况的好坏直接影响根际土壤微生物的活性, 进而改变土壤酶活性^[10]。丛枝菌根 (arbuscular mycorrhizal, AM) 真菌, 作为土壤微生物群落中的一类关键功能群微生物, 能够与 90% 以上的荒漠植物形成共生体, 其庞大的菌丝网络, 能够扩大植物对土壤养分的吸收面积, 促进植物对氮和磷等养分的吸收^[11]。此外, AM 真菌促进植物生长, 提高陆地生态系统的碳储量^[12]。研究表明, AM 真菌会显著提高土壤酶活性^[13], 主要原因是 AM 真菌影响其他土壤微生物活性, 加快土壤酶对有机物的催化作用, 提高土壤养分有效性, 促进植物对养分吸收。在荒漠生态系统中, 水分极端匮乏, 冬季积雪变化背景下, AM 真菌提高土壤养分有效性的机制仍不清楚, 是否能够通过改变土壤酶活性, 进而影响土壤养分有效性仍需进一步研究。

本研究以典型温带荒漠生态系统-古尔班通古特沙漠为研究对象, 模拟气候暖湿趋势下冬季积雪变化和原位抑制土著 AM 真菌活性, 探究冬季积雪变化背景下 AM 真菌对土壤养分和土壤酶活性的影响, 通过矢量分析解释微生物代谢限制的机理。研究结果将有助于评估冬季积雪变化背景下, 荒漠土壤养分和酶活性的变化规律, 揭示荒漠区土壤微生物代谢限制机制, 为促进荒漠草本植物生长发育和合理开发利用荒漠生态系统提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地点位于准噶尔盆地南缘的古尔班通古特沙漠 (34°09'—49°08'N, 73°25'—96°24'E)。气候类型为大陆性干旱温带气候, 年平均气温为 7.19 °C, 年平均降水量约为 70~150 mm, 在冬季, 沙漠通常被 20 cm 左右的积雪覆盖^[14], 早春积雪融水和降雨, 为短命植物种子的萌发提供充足的水分, 植被主要以梭梭和短命植物为主, 且物种丰富度相对较高。

1.2 试验设计

于 2022 年设置冬季积雪变化和原位抑制 AM 真菌活性的双因素长期定位试验。采用裂区随机区组

试验设计, 主区为对照 (增水 40 mm, W) 和 AM 抑制处理 (增水 40 mm 同时添加苯菌灵, BW), 副区为冬季增雪 100% (+S)、冬季自然降雪 (CK) 和冬季减雪 100% (-S), 共 6 个处理, 重复 5 次, 主区面积为 4 m × 7 m = 28 m², 副区面积为 1 m × 1 m = 1 m², 相邻主区间隔 1 m。根据模拟增加降水预实验, 增加 10 mm 降水, 最大影响土层深度仅为 10 cm; 并且荒漠短命植物根系主要集中在 0~20 cm 深度, 所以在主区和副区之间嵌入高 25 cm 的镀锌铁皮, 以消除土壤水分相互扩散带来的影响。对照 (W) 是在积雪融化后每两周增水 10 mm, 生长季共加四次水, 总共 40 mm。AM 抑制处理 (BW) 是通过使用苯菌灵 (Benomyl) 作为杀菌剂抑制 AM 真菌的活性, 其化学成分为 1-正丁氨基甲酰-2-苯并咪唑氨基甲酸甲酯^[15], 作为一种广泛应用的 AM 真菌杀菌剂, 对其他非目标真菌和其他土壤微生物的作用可忽略^[15-16], 苯菌灵随增水过程一起加入, 即每两周增加 10 mm 苯菌灵溶液 (1 mm 水中含有 0.6 克苯菌灵活性成分), 生长季共加 4 次苯菌灵溶液, 总共 40 mm, 以此抑制 AM 真菌活性。增雪处理是将覆盖在减雪处理遮雪板上的积雪均匀地添加到增雪处理中, 自然降雪保持原有不变, 11 月开始, 每月一次, 直至降雪停止为止。

1.3 土壤样品采集

本研究在短命植物生物量最大时 (2023 年 5 月 20 日, 距最后一次增水 15d), 进行土壤样品采集, 每个处理样方按照三点法采集 0~10 cm 和 10~20 cm 土样。共采集 3 份, 一份置于遮光处自然风干, 测定土壤速效磷、有机碳、pH、EC; 一份置于 -20 °C 冰箱, 测定铵态氮、硝态氮; 另一份置于 4 °C 冰箱, 测定与土壤碳、氮、磷的循环相关的几种代表性的酶活性, 分别为代表有机质降解的 α -1, 4-葡萄糖苷酶 (AG)、 β -1, 4-葡萄糖苷酶 (BG); 代表含氮有机物水解的脲酶 (Urea)、 β -1, 4-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG); 代表有机磷转化为无机磷的碱性磷酸酶 (ALP)^[17]。

1.4 测定方法

pH 采用电位法测定; 速效磷采用酸溶-钼锑抗比色法测定; 铵态氮采用 NaCl 浸提-靛酚蓝吸光度法测定; 硝态氮采用 NaCl 浸提-紫外分光光度法测定; 有机碳采用重铬酸钾-浓硫酸氧化外加加热法测

定^[18]。土壤酶活性采用 96 微孔板荧光法测定^[19], 标准底物为伞形酮 (MUB), 称取 1 g 土样置于 100 mL 50 mmol·L 的醋酸钠缓冲液 (pH=5) 中, 涡旋震荡 5 min 后用移液枪分别吸取 200 μ L 土壤匀浆样品和 50 μ L 底物至 96 微孔板, 置于 25 $^{\circ}$ C 恒温培养箱黑暗条件下培养 4 h, 运用多功能酶标仪 (SpectraMax M5, 美国) 测定其荧光度。为了表达土壤胞外酶化学计量, 根据酶活性计算了 C、N 和 P 获取酶的比率。

$$C: N \text{ EEA ratio} = \ln (AG + BG) / \ln (Urea + NAG) \quad (1)$$

$$C: P \text{ EEA ratio} = \ln (AG + BG) / \ln (ALP) \quad (2)$$

$$N: P \text{ EEA ratio} = \ln (Urea + NAG) / \ln (ALP) \quad (3)$$

土壤微生物代谢限制通过土壤胞外酶比例进行矢量分析来量化, 计算公式如下:

$$\text{Vector length} = (x^2 + y^2)^{0.5} \quad (4)$$

$$\text{Vector angle} = \arctan 2 (x, y) \quad (5)$$

式中, $x = (AG + BG) / (AG + BG + AP)$, $y = (AG + BG) / (AG + BG + Urea + NAG)$, $\arctan 2$ 表示双参数 \arctan 函数。矢量越长, C 限制越大, 矢量角度 (分别) 小于或大于 45° , 则表示 N 或 P 限制, P 限制随着角度的增大而增大, 而 N 限制随着角度的增大而减小。

1.5 数据处理

数据整理采用 Excel 2019 统计数据; 使用 SPSS 22 对 AM 真菌 (AMF) 与积雪 (S) 处理及两者交互效应做双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 检验, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 邓肯 (Duncan) 多重比较法比较不同处理间的显著性 (显著性水平设置为 $P < 0.05$); 使用 Origin 2023 b 作图。

2 结果

2.1 冬季积雪变化后抑制 AM 真菌对不同土层孢子密度和菌丝密度的影响

如图 1 所示, 0~10 cm 土层, 与对照相比, AM

抑制处理在积雪增加、自然降雪和积雪减少基础上, 显著降低了土壤孢子密度和菌丝密度 ($P < 0.05$), 其中在积雪增加基础上, 降幅最高, 分别为 -51.49%、-45.36% (图 1a, 图 1b); 10~20 cm 土层, 与对照相比, AM 抑制处理在积雪增加、自然降雪和积雪减少基础上仅仅显著降低了土壤孢子密度, 对菌丝密度无显著影响 (图 1c, 图 1d)。说明 AM 抑制处理显著抑制了原位土著 AM 真菌的活性。

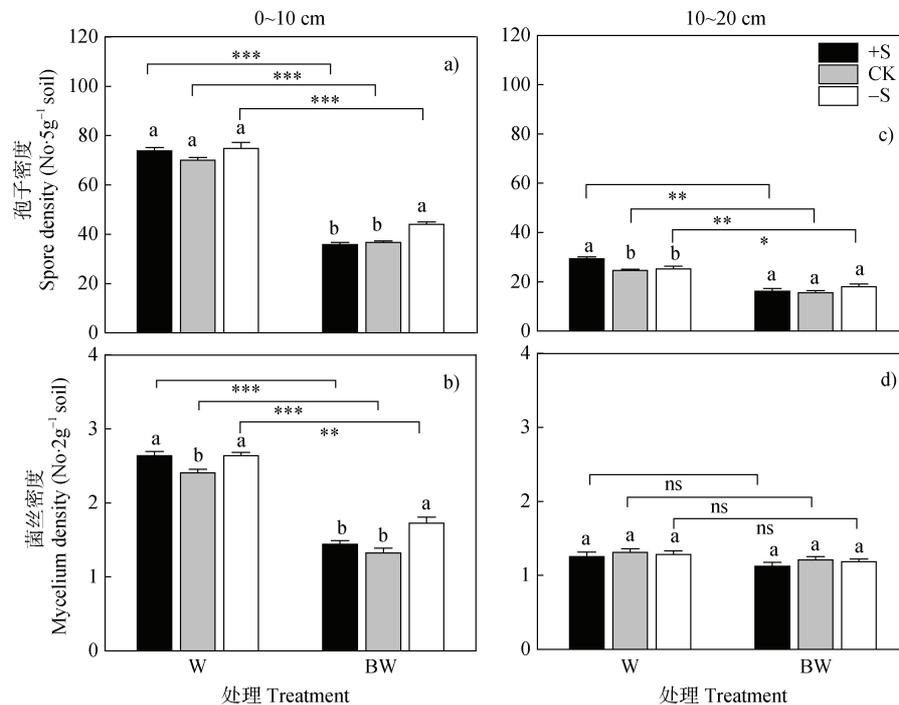
2.2 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对植物净初级生产力的影响

如图 2 所示, 双因素方差分析表明, 积雪和 AM 真菌均显著影响地上部净初级生产力 (Net Primary Production), 但两者交互无显著影响。与对照相比, 抑制 AM 处理在积雪增加、自然降雪和积雪减少基础上, 显著降低了植物地上部净初级生产力 ($P < 0.05$), 降幅分别为 -37.71%、-40.96%、-64.37%。说明 AM 真菌的存在明显促进了植物地上部的生长。

2.3 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对不同土层土壤理化性质的影响

如表 1 所示, 双因素方差分析表明, 0~10 cm 土层, 积雪变化对土壤理化性质无显著影响, AM 真菌显著影响土壤铵态氮、有机碳含量, 积雪变化和 AM 真菌交互作用显著影响土壤 EC、铵态氮含量。10~20 cm 土层, 积雪变化显著影响速效磷含量, AM 真菌显著影响铵态氮、EC, 积雪变化和 AM 真菌交互作用显著影响铵态氮含量。

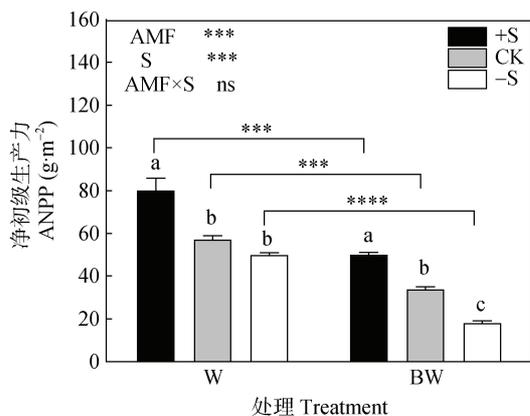
如表 2 所示, 0~10 cm 土层, 与对照相比, AM 抑制处理在积雪增加基础上, 显著降低了土壤有机碳含量 ($P < 0.05$), 显著提高了土壤速效磷和铵态氮含量 ($P < 0.05$), EC 无一致性变化规律, pH 和硝态氮无显著影响。10~20 cm 土层, 与对照相比, AM 抑制处理在积雪增加基础上, 显著提高了有机碳含量 ($P < 0.05$), 自然降雪和积雪减少基础上, 降低了有机碳含量, 但未达到显著水平 ($P > 0.05$); 自然降雪基础上, 显著降低了速效磷、铵态氮含量 ($P < 0.05$), 积雪增加和积雪减少基础上, 提高了速效磷、铵态氮含量, 但未达到显著水平 ($P > 0.05$), 对 pH、EC、硝态氮含量均无显著影响。表明 AM 真菌使不同土层中土壤速效磷和铵态氮含量均明显降低, 有机碳含量增加。



注：W：对照；BW：AM 抑制处理；+S：积雪增加；CK：自然降雪；-S：积雪减少；***表示 $P < 0.001$ ；**表示 $P < 0.01$ ；*表示 $P < 0.05$ ，*代表 W 和 BW 之间显著性差异，小写字母代表 +S、CK、-S 之间显著性差异，下同。Note: W: Control; BW: AM inhibition treatment; +S: Increase in snowpack; CK: Natural snowfall; -S: Decrease in snowpack; *** denotes $P < 0.001$; ** denotes $P < 0.01$; * denotes $P < 0.05$, * stands for significant difference between W and BW, and the lowercase letters stand for significant difference between +S, CK, and -S. The same as below.

图 1 不同土层中不同处理对土壤孢子密度和菌丝密度的影响

Fig. 1 Effect of different treatments on soil spore density and mycelium density in different soil layers



注：AMF：AM 真菌因子的显著性影响；S：积雪因子的显著性影响；AMF×S：AM 真菌和积雪的交互影响。下同。Note: AMF: Significant effect of AM fungi factor; S: Significant effect of snowpack factor; AMF×S: Interaction effect of AM fungi and snowpack. The same as below.

图 2 不同处理对植物群落净初级生产力的影响

Fig. 2 Effect of different treatments on net primary productivity of plant communities

2.4 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对土壤胞外酶活性的影响

如图 3 所示，双因素方差分析表明，0~10 cm 土层，AM 真菌仅显著影响土壤氮、磷循环相关酶活性，积雪以及积雪和 AM 真菌交互作用对土壤碳、氮、磷循环相关酶活性均有显著影响。与对照相比，AM 抑制处理在自然降雪基础上，显著提高了土壤碳、氮和磷循环相关酶活性 ($P < 0.05$)，增幅分别为 31.58%、35.95%、20.38%，积雪减少基础上，仅仅只显著提高了土壤磷循环相关酶活性 ($P < 0.05$)，降低了土壤碳、氮循环相关酶活性，但未达到显著水平 ($P > 0.05$)，积雪增加基础上无一致性变化规律(图 3a, 图 3b, 图 3c)。双因素方差分析表明，10~20 cm 土层，AM 真菌、积雪以及 AM 真菌和积雪交互作用显著影响土壤磷循环相关酶活性。与对照相比，AM 抑制处理在积雪增加基础上，显著提高了土壤碳、氮和磷循环相关酶活性 ($P < 0.05$)，增幅分别为

表 1 不同处理下土壤理化性质主效应分析

Table 1 Main effect analysis of soil physicochemical properties under different treatments

土层 Soil layer	处理 Treatment	pH	电导率 EC/ ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	速效磷 AP/ ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	硝态氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	土壤有机碳 SOC/ ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)
0~10 cm	AMF	0.87	0.13	0.65	$P<0.001$	0.27	$P<0.001$
	S	0.69	0.31	0.11	0.70	0.06	0.17
	AMF × S	0.72	$P<0.05$	0.54	$P<0.05$	0.32	$P<0.05$
10~20 cm	AMF	0.51	$P<0.05$	0.66	$P<0.05$	0.27	0.70
	S	0.80	0.11	$P<0.001$	0.23	0.60	0.39
	AMF × S	0.78	0.29	0.08	$P<0.05$	0.83	0.07

注: EC: 电导率; AP: 速效磷; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 硝态氮; SOC: 土壤有机碳; AMF: AM 真菌因子的显著性影响; S: 积雪因子的显著性影响; AMF × S: AM 真菌和积雪的交互影响。下同。Note: EC: Conductivity; AP: Quick-acting phosphorus; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: Nitrate nitrogen; SOC: Soil organic carbon; AMF: Significance effect of AM fungi factor; S: Significance effect of snow factor; AMF × S: Interaction effect of AM fungi and snow. The same as below

表 2 不同处理对不同土层土壤理化性质的影响

Table 2 Effect of different treatments on soil physicochemical properties in different soil horizons

土层 Soil layer	处理 Treatment	pH	电导率 EC/ ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	速效磷 AP/ ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	硝态氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	土壤有机碳 SOC/ ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)
0~10 cm	W +S	8.0±0.04Aa	202±11.17Aa	7.6±0.37Ba	1.4±0.05Bb	50.7±1.2Aa	2.5±0.11Aa
	CK	8.0±0.04Aa	174±2.95Bb	7.6±0.43Aa	1.7±0.09Aa	50.5±2.41Aa	1.8±0.15Ab
	-S	8.0±0.04Aa	199±5.89Aab	8.6±0.09Aa	1.6±0.09Bab	54.3±1.09Aa	2.0±0.22Aab
	BW +S	7.9±0.1Aa	186±8.86Aa	8.2±0.22Aa	2.5±0.14Aa	50.6±1.41Ab	1.7±0.2Ba
	CK	8.0±0.07Aa	189±4.71Aa	7.7±0.1Aa	2.0±0.23Aa	54.6±0.32Aa	1.8±0.05Aa
	-S	8.0±0.06Aa	168±7.99Ba	8.3±0.55Aa	2.0±0.14Aa	54.5±0.75Aa	1.7±0.02Aa
10~20 cm	W +S	8.0±0.02Aa	159±4.98Ab	7.5±0.43Aa	1.7±0.09Aab	62.7±0.3Aa	1.1±0.12Bb
	CK	7.9±0.06Aa	166±5.62Aab	8.5±0.39Aa	2.0±0.08Aa	62.7±0.26Aa	1.4±0.1Aa
	-S	7.9±0.04Aa	180±5.17Aa	5.8±0.57Ab	1.5±0.09Ab	63.1±0.2Aa	1.1±0.2Aa
	BW +S	8.0±0.08Aa	173±4.6Aa	7.7±0.18Aa	1.5±0.1Aa	62.6±0.24Aa	1.4±0.03Aa
	CK	8.0±0.07Aa	194±10.9Aa	7.2±0.3Bab	1.5±0.09Ba	62.5±0.34Aa	1.2±0.05Ab
	-S	7.9±0.03Aa	183±8.23Aa	6.4±0.36Ab	1.6±0.11Aa	62.6±0.21Aa	1.2±0.05Ab

注: W: 对照; BW: AM 抑制处理; +S: 积雪增加; CK: 自然降雪; -S: 积雪减少; 大写字母代表 W 与 BW 之间的显著性差异 ($P<0.05$), 小写字母代表 +S、CK、-S 之间的显著性差异 ($P<0.05$)。表中数值为平均值±标准偏差。Note: W: Control; BW: AM inhibition treatment; +S: Increase in snowpack; CK: Natural snowfall; -S: Decrease in snowpack; Capital letters represent significant differences between W and BW ($P<0.05$), and lower case letters represent significant differences between +S, CK, and -S ($P<0.05$). Values in the table are means ± standard deviation.

49%、34%、67%，自然降雪与积雪增加基础上呈现相同规律，但未达到显著水平 ($P>0.05$)，积雪减少基础上，降低了土壤氮和磷循环相关酶活性，也未达到显著水平 ($P>0.05$) (图 3d, 图 3e,

图 3f)。说明在积雪增加和自然降雪基础上，AM 真菌抑制了土壤中碳、氮和磷循环相关酶活性，积雪减少基础上，提高了土壤碳和氮循环相关酶的活性。

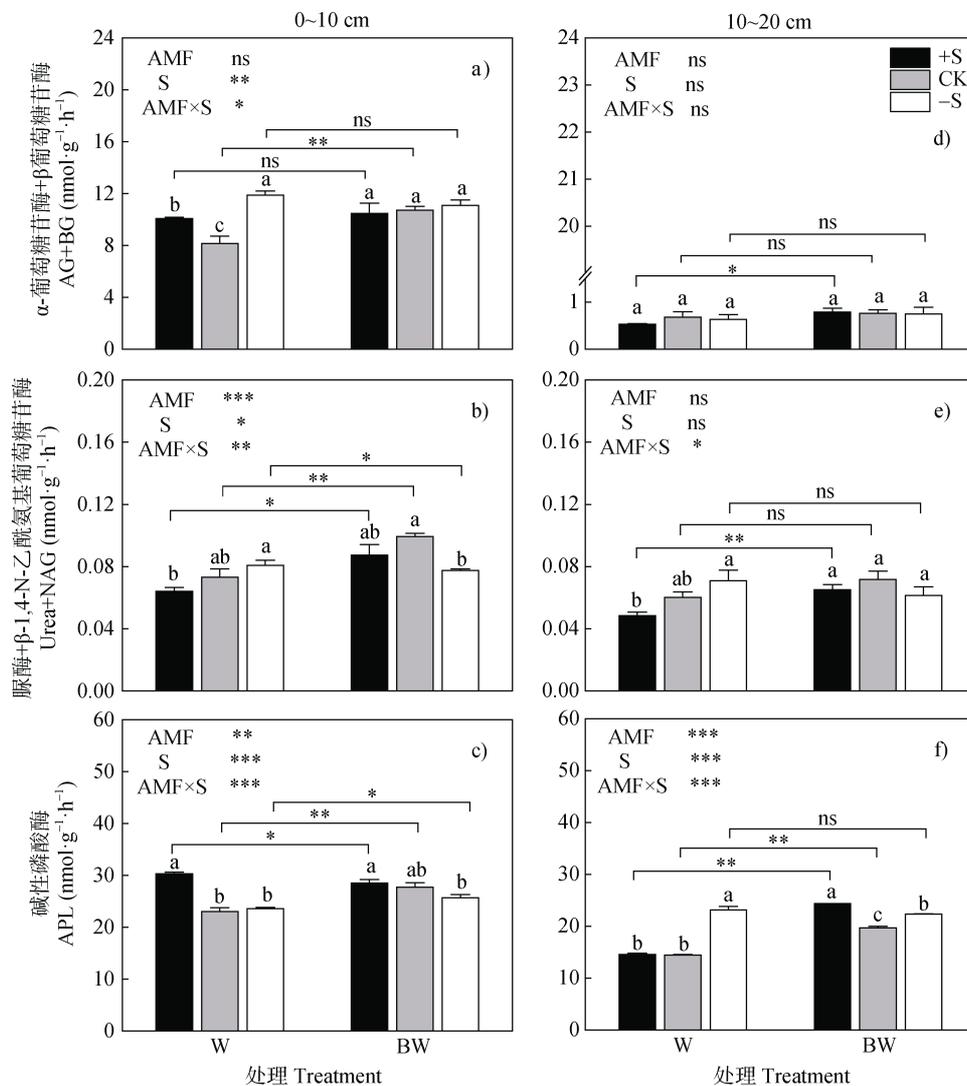


图3 不同处理对土壤碳氮磷循环相关酶活性的影响

Fig. 3 Effects of different treatments on enzyme activities related to soil carbon, nitrogen and phosphorus cycles

2.5 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对土壤微生物代谢限制的影响

如图 4 所示, 双因素方差分析表明, 0~10 cm 土层, 积雪显著影响土壤微生物碳限制和磷限制, 积雪和 AM 真菌交互作用仅显著影响土壤微生物磷限制。与对照相比, AM 抑制处理在积雪增加和自然降雪基础上, 增加了土壤微生物碳限制, 减少了土壤微生物磷限制, 积雪减少基础上, 减少了土壤微生物碳限制, 增加了土壤微生物磷限制, 但均未达到显著水平 ($P>0.05$) (图 4a, 图 4b)。双因素方差分析表明, 10~20 cm 土层, AM 真菌仅显著影响土壤微生物碳限制, AM 真菌和积雪交互作用对土壤微生物碳限制和磷限制均有显著影响。与对照相

比, AM 抑制处理在积雪增加和自然降雪基础上, 减少了土壤微生物碳限制和磷限制, 但未达到显著水平 ($P>0.05$), 积雪减少基础上, 增加了土壤微生物碳限制, 减少了土壤微生物磷限制, 均达到显著水平 ($P<0.05$) (图 4c, 图 4d)。说明在积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌降低了土壤微生物碳限制, 增加了 0~10 cm 土层土壤微生物磷限制, 减少了 10~20 cm 土层土壤微生物磷限制, 但在积雪减少基础上, 土壤微生物碳限制和磷限制均无一致性变化规律。

图 4 表明, 所有的处理中均存在土壤微生物碳限制和土壤微生物磷限制, 而且在 0~10 cm 土层土壤微生物碳限制要高于 10~20 cm 土层, 10~20 cm

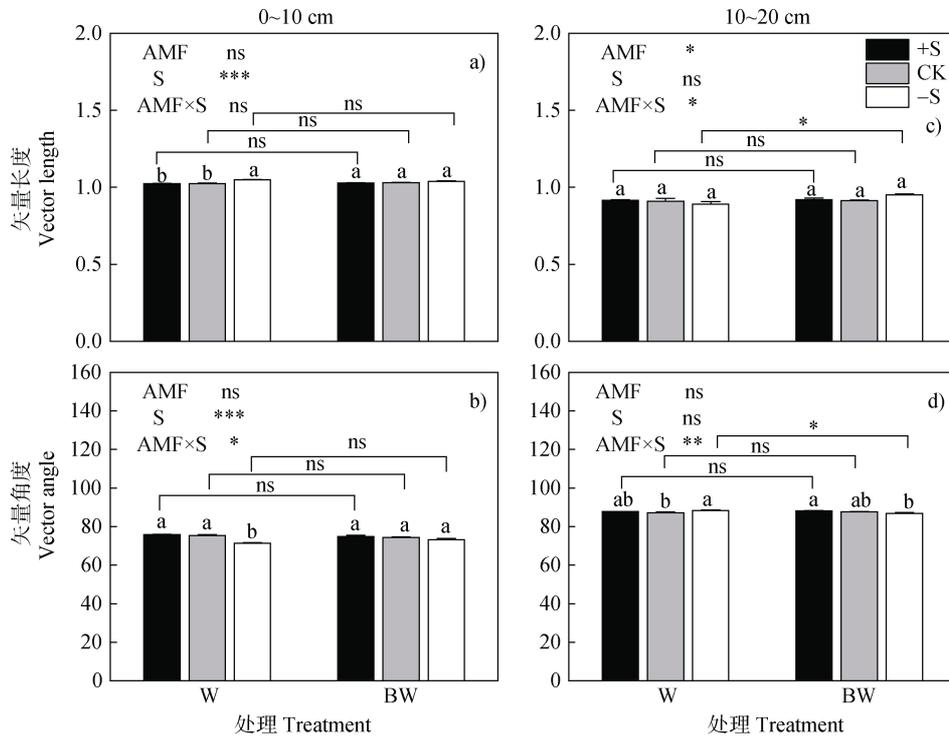


图 4 不同土层中不同处理对土壤微生物代谢限制的差异分析

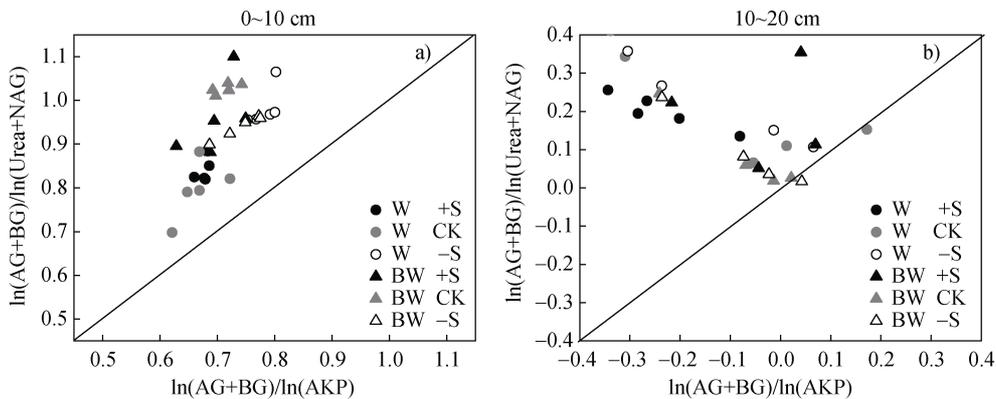
Fig. 4 Analysis of differences in the limitation of soil microbial metabolism by different treatments in different soil horizons

的土层土壤微生物磷限制强度大于 0~10 cm 的土层。同样，几乎所有冬季积雪变化、对照、AM 抑制处理均出现在碳-氮酶活性比与碳-磷酶活性比的图表左上方（图 5），即角度大多大于 45°，这和（图 4b，图 4d）得出的结论是一致的，即在中国西部干旱沙漠中，土壤微生物活性主要受限于磷而不是氮。

3 讨论

3.1 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对植物净初级生产力和土壤理化性质的影响

AM 真菌作为土壤中广泛存在的一种微生物，与植物形成共生关系，对植物的生长发育起着至关



注：AG: α -1, 4-葡萄糖苷酶；BG: β -1, 4-葡萄糖苷酶；Urea: 脲酶；NAG: β -1, 4-N-乙酰葡萄糖苷酶；APL: 碱性磷酸酶。

Note: AG: α -1, 4-glucosidase; BG: β -1, 4-glucosidase; Urea: urease; NAG: β -1, 4-N-acetylglucosidase; APL: alkaline phosphatase.

图 5 不同处理下土壤酶的化学计量比散点图

Fig. 5 Scatterplot of stoichiometric ratio of soil enzymes under different treatments

重要的作用。研究表明, AM 真菌显著提高了植物地上部净初级生产力, 这与大部分学者的研究是一致的^[20-21]。其主要原因是 AM 真菌通过促进植物吸收矿质营养、水分、调节植物激素等机制影响植物生长^[22], 尤其是在缺乏养分资源的荒漠生态系统中^[23]。其次, 本研究结果还发现, AM 真菌的存在使土壤速效磷、铵态氮含量降低, 说明 AM 真菌存在促进了植物对土壤中速效磷、铵态氮的吸收, 这与张翠萍等^[24]的研究结果基本相似, 即苯菌灵抑制了 AM 真菌活性, AM 真菌协助植物吸收土壤有效养分的效果减弱, 导致土壤铵态氮、硝态氮含量明显升高; 石晶晶等^[25]也发现在低肥力土壤中, AM 真菌侵染宿主植物后会促进宿主植物对矿质元素的吸收, 尤其是菌根网络可以增强宿主植物对难溶性磷的吸收, 促进宿主植物的生长。以上研究说明, 在干旱的荒漠生态系统中, AM 真菌庞大的菌丝网络可以与地上植物群落建立共生关系, 促进养分吸收和利用, 缓解荒漠植物缺乏养分的问题, 对于改善荒漠生态系统土壤养分贫瘠、恢复植物物种多样性以及提高土壤肥力无疑具有重要意义。

3.2 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对土壤胞外酶活性的影响

土壤胞外酶在土壤微生物和外部物质传递能量中起着关键作用^[26]。土壤水分含量对土壤酶活性有重要影响, 水分不仅直接参与土壤养分的生化反应, 还能通过影响微生物和植物根系的生命活动影响土壤酶活性^[27]。本研究结果表明, 积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌的存在抑制了土壤碳循环、氮循环、磷循环相关的几种酶活性。张斌等^[13]研究发现, 种植燕麦的土壤在干旱胁迫和一定施磷范围内, 接种 AM 真菌能够提高土壤蔗糖酶、脲酶和碱性磷酸酶活性; Qin 等^[28]研究发现通过对当前数据集的荟萃分析探索了 AM 真菌对土壤酶活性的影响, 除多酚氧化酶外, AM 真菌接种提高了大多数土壤酶活性。在所有观察结果中, AM 真菌在较低有效磷含量土壤和中性土壤 pH 条件下均能最佳地增强土壤酶活性, 这与本研究结果不一致, 首先, 主要原因可能与沙漠土壤的碱性强度过高有关 ($\text{pH}>8$), 使 AM 真菌无法消除环境因素对土壤酶活性产生的负面影响; 其次, 有研究表明, 酶活性的变化主要是由土壤养分有效性的变化驱动的^[29], 在本研究中,

由于 AM 真菌作用促使土壤中有效养分减少, 土壤碳循环、氮循环、磷循环相关酶活性也随之下降; 最后, 还有研究称, 水分过高或过低均会抑制土壤酶活性^[30], 在本研究中, 积雪融水增加也可能使酶活性发生动态性变化, 呈现先增加后降低或者是先降低后增加的趋势, 使土壤碳循环、氮循环、磷循环相关酶活性降低, 这也可能是影响因素之一。本研究还发现, 积雪减少基础上, AM 真菌的存在提高了土壤碳循环、氮循环相关酶活性。有研究表明, 积雪的减少会降低土壤中酶的活性^[31-32], 可能正是由于 AM 真菌的存在, 导致 AM 真菌消除了积雪减少对土壤酶活性产生的负面影响, 使土壤酶活性呈升高趋势。

3.3 冬季积雪变化背景下 AM 真菌对荒漠土壤微生物代谢限制的影响

本研究通过矢量分析来量化土壤微生物的代谢限制, 矢量长度来说明碳限制, 矢量角度来评估氮或磷限制。研究发现, 矢量长度均接近 1, 根据前面描述的土壤微生物代谢限制的定义, 表明不同处理下土壤微生物均受到不同程度的碳限制, 而且, 在积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌降低了土壤微生物碳限制, 积雪减少基础上, 增加了 0~10 cm 土层土壤微生物碳限制, 降低了 10~20 cm 土层土壤微生物碳限制。说明 AM 真菌可以缓解土壤微生物碳限制对土壤微生物带来的影响, 其主要原因是 AM 真菌可以从植物体内获取必要的碳水化合物及其他营养物质^[12], 使土壤微生物碳源得到补充, 降低了荒漠生态系统土壤微生物碳限制; 其次, AM 真菌的存在提高了植物地上部净初级生产力, 大量凋落物的分解也为土壤微生物活动提供了更多的有机碳支持。积雪减少基础上, 增加 0~10 cm 土层土壤微生物碳限制, 可能是由于积雪减少引起的频繁冻融交替和低温导致部分嗜冷微生物死亡, 土壤微生物分解有机质速率降低, 土壤微生物碳限制增强。此外, 本研究还发现, 所有处理的矢量角度均大于 45° , 这表明荒漠土壤微生物代谢受磷的限制是普遍的, 而且, 在积雪增加和自然降雪基础上, AM 真菌的存在增加了 0~10 cm 土层土壤微生物磷限制, 减少了 10~20 cm 土层土壤微生物磷限制, 这是由于 AM 真菌地下部庞大的菌丝网络, 促进了植物对 0~10 cm 土层土壤中磷养分的吸收^[33], 土壤

中磷养分资源减少抑制了土壤微生物的生长和繁殖,土壤磷循环也随之变慢^[34],而 0~10 cm 与 10~20 cm 土层变化不一致的原因,可能是由于深层土壤中微生物的活性相对较低^[35],所以未表现出一致性规律。

土壤胞外酶的化学计量比强调了 C、N 和 P 失衡策略对植物生长和微生物代谢的影响^[36-37]。Peng 和 Wang 等^[38]研究发现,温带草原中酶 N:P 活性比为 (0.40),说明温带草原的微生物代谢中对 P 获取酶投资高于 N 获取酶的。本研究中发现 0~10 cm 土层酶 C:P 比率 (0.6)、酶 N:P 比率 (0.69) 和 10~20 cm 土层酶 C:P 比率 (0.15)、酶 N:P 比率 (0.83) 均小于 1,说明荒漠土壤微生物代谢对 P 获取酶的投资要高于 C 获取酶和 N 获取酶的投资,主要原因还是 AM 真菌侵染宿主植物后会促进宿主植物对磷元素的吸收,特别是在低肥力的荒漠土壤中,菌根的形成可以增强宿主植物对难溶性磷的吸收^[25],导致磷养分含量降低,激发了土壤中磷酸酶的活性;其次,相对森林生态系统、草原生态系统、农田生态系统,荒漠生态系统中的土壤磷比较低^[39],这也是荒漠土壤容易受到磷限制的主要原因之一。

4 结 论

通过对冬季积雪变化后 AM 真菌对土壤胞外酶活性影响以及土壤微生物代谢的研究,结果表明:

(1) 首先,冬季积雪变化的情况下,AM 真菌促进了植物生长,使植物地上部净初级生产力明显升高,同时,在 AM 真菌作用下,土壤中速效磷、铵态氮含量显著降低,但有机碳含量呈现增加趋势;其次,积雪增加和自然降雪基础上,AM 真菌抑制了土壤中碳、氮、磷循环相关酶的活性,积雪减少基础上,提高了土壤碳、氮循环相关酶活性。(2) 矢量分析表明,所有处理中均存在微生物碳限制和微生物磷限制;且在积雪增加和自然降雪基础上,AM 真菌的存在降低了土壤中微生物碳限制,但是在积雪减少基础上,AM 真菌对土壤微生物碳限制和土壤微生物磷限制影响无一致性规律。

参考文献 (References)

[1] Burrell A L, Evans J P, De Kauwe M G. Anthropogenic climate change has driven over 5 million km² of drylands

towards desertification[J]. *Nature Communications*, 2020, 11 (1): 3853.

- [2] Zhang D H, Li X R, Zhang F, et al. Effects of rainfall intensity and intermittency on woody vegetation cover and deep soil moisture in dryland ecosystems[J]. *Journal of Hydrology*, 2016, 543: 270—282.
- [3] Hou Z K, Xu M, Kang S C, et al. Separation and variation of precipitation forms in Northwest China[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2023, 39 (8): 120—132. [侯志康, 许民, 康世昌, 等. 中国西北地区降水相态分离及其变化分析[J]. *农业工程学报*, 2023, 39 (8): 120—132.]
- [4] Xiao Y X, Wang M M, Zhuang W W. Effects of increased water on biomass and absorption of different nitrogen forms of four ephemeral plants in Gurbantunggut Desert[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42 (8): 1373—1383. [肖钰鑫, 王明明, 庄伟伟. 增加水分对古尔班通古特沙漠 4 种短命植物生物量及氮素形态吸收的影响[J]. *西北植物学报*, 2022, 42 (8): 1373—1383.]
- [5] Bell C W, Acosta-Martinez V, McIntyre N E, et al. Linking microbial community structure and function to seasonal differences in soil moisture and temperature in a Chihuahuan Desert grassland[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 58 (4): 827—842.
- [6] Singh S K, Jain G, Siddiqui A, et al. Characterization and retrieval of snow and urban land cover parameters using hyperspectral imaging[J]. *Current Science*, 2019, 116 (7): 1182.
- [7] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, et al. Winter in northeastern North America: A critical period for ecological processes[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3 (6): 314—322.
- [8] Yang Y H, Li M J, Wu J C, et al. Impact of combining long-term subsoiling and organic fertilizer on soil microbial biomass carbon and nitrogen, soil enzyme activity, and water use of winter wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 788651.
- [9] 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: 465—469.
- [10] 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): 1651—1660. [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): 1651—1660.]
- [11] Luginbuehl L H, Menard G N, Kurup S, et al. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant[J]. *Science*, 2017, 356 (6343): 1175—1178.

- [12] Wang G X, Wang P, Liu Y L, et al. Meta-analysis of distribution characteristics and influencing factors of globularin in soil aggregates[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61 (4): 147—1155. [王国禧, 王萍, 刘亚龙, 等. 球囊霉素在土壤团聚体中的分布特征及影响因素的 Meta 分析[J]. *土壤学报*, 2024, 61 (4): 147—1155.]
- [13] Zhang B, Lü Y F, Li L, et al. Effects of AMF and phosphorus application on microbial biomass and enzyme activities in oat soil under drought stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43 (3): 644—655. [张斌, 吕玉峰, 李利, 等. 丛枝菌根真菌接种与磷添加对干旱胁迫燕麦土壤微生物生物量及酶活性的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43 (3): 644—655.]
- [14] Zhang Y L, Zhang D H, Ning T, et al. Relationship between soil moisture and topography-vegetation factors on fixed dunes in the southern margin of the Gurbantunggut Desert[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2023, 37 (4): 258—266, 277. [张艳灵, 张定海, 宁婷, 等. 古尔班通古特沙漠南缘固定沙丘上土壤水分与地形-植被因子的关系[J]. *水土保持学报*, 2023, 37 (4): 258—266, 277.]
- [15] Larsen J, Thingstrup I, Jakobsen I, et al. Benomyl inhibits phosphorus transport but not fungal alkaline phosphatase activity in a *Glomus-cucumber* symbiosis[J]. *New Phytologist*, 1996, 132 (1): 127—133.
- [16] O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland[J]. *New Phytologist*, 2002, 154 (1): 209—218.
- [17] Touhami D, McDowell R W, Condon L M. 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): 1185.
- [18] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [19] 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.
- [20] Chen Z C, Shi Z Y, Tian C Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on growth and nutrient uptake of two ephemeral plants[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32 (3): 648—653. [陈志超, 石兆勇, 田长彦, 等. 接种 AM 真菌对短命植物生长发育及矿质养分吸收的影响[J]. *植物生态学报*, 2008, 32 (3): 648—653.]
- [21] Ge P L, Kong Z Y, Xia J W, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and soil aggregates of three soil and water conservation herbs[J]. *Grassland and Turf*, 2024, 44 (1): 58—68. [葛佩琳, 孔召玉, 夏金文, 等. 丛枝菌根真菌对 3 种水土保持草本植物生长和土壤团聚体的影响[J]. *草原与草坪*, 2024, 44 (1): 58—68.]
- [22] Hashem A, Alqarawi A A, Radhakrishnan R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2018, 25 (6): 1102—1114.
- [23] Treseder K K, Allen E B, Egerton-Warburton L M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as mediators of ecosystem responses to nitrogen deposition: A trait-based predictive framework[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106 (2): 480—489.
- [24] Zhang C P. Effects of AM fungi, moisture and soil inorganic phosphorus on the adaptation of short-lived plants to desert extremes [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2013. [张翠萍. AM 真菌、水分和土壤无机磷对短命植物适应荒漠极端环境的影响 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.]
- [25] Shi J J, Zhang L, Jiang F Y, et al. AM fungal mycelial intermediate bacteria with dual function of nitrogen fixation and phosphorus solubilisation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58 (5): 1289—1298. [石晶晶, 张林, 江飞焰, 等. AM 真菌菌丝际细菌具有固氮解磷双重功能[J]. *土壤学报*, 2021, 58 (5): 1289—1298.]
- [26] Coonan E C, Kirkby C A, Kirkegaard J A, et al. Microorganisms and nutrient stoichiometry as mediators of soil organic matter dynamics [J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2020, 117 (3): 273—298.
- [27] Huang S S, Cheng Y H, Zhong Y J, et al. Effects of soil and water conservation measures on soil labile organic carbon and soil enzyme activity in gentle slope land of red soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53 (2): 468—476. [黄尚书, 成艳红, 钟义军, 等. 水土保持措施对红壤缓坡地土壤活性有机碳及酶活性的影响[J]. *土壤学报*, 2016, 53 (2): 468—476.]
- [28] Qin M S, Zhang Q, Pan J B, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on soil enzyme activity is coupled with increased plant biomass[J]. *European Journal of Soil Science*, 2020, 71 (1): 84—92.
- [29] Liu L, Xie R F, Ma D L, et al. Effects of snow removal on seasonal dynamics of soil bacterial community and enzyme activity[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2023, 119: 103564.
- [30] Yang C Y, Zhang R, Lin B J, et al. Effects of water stress on rhizosphere organic nitrogen fractions and enzyme activities in the rhizosphere of delayed cultivation grape[J]. *Arid Zone Research*, 2021, 38 (5): 1376—1384. [杨昌钰, 张芮, 蔺宝军, 等. 水分胁迫对设施延迟栽培葡萄根际土壤有机氮及土壤酶活性的影响[J]. *干旱区研究*, 2021, 38 (5): 1376—1384.]
- [31] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, et al.

- Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320 (5878): 889—892.
- [32] Zhang Y L, Yin B F, Tao Y, et al. Effects of freezing and thawing cycle on seed germination of desert ephemeral plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40 (2): 301—312. [张玉林, 尹本丰, 陶冶, 等. 冻融过程对荒漠短命植物种子萌发的影响[J]. *生态学杂志*, 2021, 40 (2): 301—312.]
- [33] Liu R L, Ge J P. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and sulfur oxidizing bacteria on soil physicochemical properties and plant growth: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40 (10): 3355—3363. [刘荣林, 葛菁萍. 丛枝菌根真菌和硫氧化细菌对土壤理化性质和植物生长影响的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2021, 40 (10): 3355—3363.]
- [34] Cleveland C C, Townsend A R, Schmidt S K. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: Evidence from short-term laboratory incubations and field studies[J]. *Ecosystems*, 2002, 5(7): 680—691.
- [35] Xu M P, Li W J, Wang J Y, et al. Soil ecoenzymatic stoichiometry reveals microbial phosphorus limitation after vegetation restoration on the Loess Plateau, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 815: 152918.
- [36] 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.
- [37] Zhang W, Xu Y D, Gao D X, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and nutrient dynamics along a revegetation chronosequence in the soils of abandoned land and *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Plateau, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 1—14.
- [38] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of Northern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 74—84.
- [39] Zhang X, Zhang C P, Yang X X, et al. Effects of biological soil crusts on soil nutrient and enzyme activities in grassland and desert ecosystems[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31 (3): 632—640. [张雪, 张春平, 杨晓霞, 等. 草地和荒漠生态系统生物土壤结皮对土壤养分及酶活性的影响[J]. *草地学报*, 2023, 31 (3): 632—640.]

(责任编辑: 檀满枝)