

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2025.03.015

引用格式:安海涛,孙彩彩,董全民,等.根际和非根际土壤微生物活性对放牧方式的响应[J].草地学报,2025,33(3):813—822

AN Hai-tao, SUN Cai-cai, DONG Quan-min, et al. Responses of Rhizosphere Soil and Bulk Soils Microbial Activity to Livestock Assembly[J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(3):813—822

根际和非根际土壤微生物活性对放牧方式的响应

安海涛¹, 孙彩彩², 董全民², 杨晓霞², 刘文亭², 王鑫鑫², 王晓丽^{1,2}, 赵新全^{1*}

(1. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016;

2. 青海大学畜牧兽医科学院青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海 西宁 810016)

摘要:为探讨不同放牧方式对青藏高原高寒草地土壤微生物活性的影响,本研究以青藏高原高寒草地植物群落根际和非根际土壤为研究对象,设置不同放牧方式和不同混牧比例,试图揭示不同放牧方式下土壤微生物活性差异及其与土壤理化性质的关系。结果表明:放牧方式和位置(根际、非根际)均会对微生物活性和土壤性质产生显著影响。相比于无放牧对照,根际土壤基础呼吸、微生物生物量和微生物熵在牦牛和藏羊1:2混牧处理中最低,非根际土壤微生物活性在牦牛和藏羊混牧时显著降低。根际和非根际土壤微生物活性与土壤性质具有显著相关关系,且土壤有机碳含量是影响根际($P=0.002$, $R^2=57.8\%$)和非根际($P=0.018$, $R^2=15.8\%$)土壤微生物活性的主要驱动因子。综上所述,放牧方式(家畜种类及配比差异)能够不同程度的影响土壤根际和非根际微生物活性,进而影响青藏高原土壤的生态功能。

关键词:微生物生物量;基础呼吸;代谢熵;微生物熵

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2025)03-0813-10

Responses of Rhizosphere Soil and Bulk Soils Microbial Activity to Livestock Assembly

AN Hai-tao¹, SUN Cai-cai², DONG Quan-min², YANG Xiao-xia², LIU Wen-ting², WANG Xin-xin²,
WANG Xiao-li^{1,2}, ZHAO Xin-quan^{1*}

(1. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture in the Three River Head Waters Region, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. Animal Science and Veterinary Medicine of Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: This study aimed to evaluate the effects of various grazing methods on soil microbial activity in alpine grasslands in the Qinghai-Tibet Plateau, focusing on the rhizosphere and non-rhizosphere soils of plant communities. Different grazing methods and mixed grazing ratios were analyzed to identify variations in soil microbial activity and their associations with soil physicochemical properties. The findings indicated that both grazing methods and soil locations (rhizosphere and bulk soils) significantly influenced microbial activity and soil properties. Compared to NG, basal respiration, microbial biomass, and microbial entropy in rhizosphere soils were the lowest under MG1:2, whereas microbial activity in non-rhizosphere soils significantly declined under mixed grazing of yaks and Tibetan sheep. Microbial activity was significantly correlated with soil properties in both rhizosphere and bulk soils, and soil organic carbon content was identified as the primary driving factor ($P=0.002$, $R^2=57.8\%$ in rhizosphere soil; $P=0.018$, $R^2=15.8\%$ in bulk soils). In summary, grazing methods, including variations in livestock species and ratios, influenced microbial activity in rhizosphere and non-rhizosphere

收稿日期:2024-09-06;修回日期:2024-11-27

基金项目:青海省“帅才科学家负责制”项目(2024-SF-102);国家自然科学基金联合基金项目(U20A2007)资助

作者简介:安海涛(1995-),男,裕固族,甘肃肃南人,博士研究生,主要从事草地生态研究,E-mail: 528900242@qq.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: xqzhao@nwpb.cas.cn

soils, consequently affecting soil ecological functions on the Qinghai-Tibet Plateau.

Key words: Microbial biomass; Basal respiration; Metabolic entropy; Microbial entropy

青藏高原因其独特的地形而被称为“地球的第三极”,支撑着世界上海拔最高的草原生态系统^[1]。青藏高原总面积约250万km²,近60%面积被高寒草地所覆盖,具有重要的生态与生产功能,也是我国重要的生态安全屏障区和全球生物多样性保护的热点区域^[2-3]。放牧作为草地生态系统中常见的人为干扰方式,不仅对土壤理化特征和植物群落结构产生直接影响,还对土壤微生物活性和微生物生物量等产生间接影响^[4]。而根际土壤作为植物根系与土壤直接接触的区域,是养分、水分等物质进入根系参与物质循环的重要门户和通道^[5-6]。其微生物生物量及活性对于植物的养分吸收、生长发育乃至整个生态系统的健康状态都具有深刻影响。因此,研究根际与非根际土壤微生物活性和微生物生物量对放牧的响应,有利于深入理解草地生态系统的功能机制,对维护草地生态系统的可持续发展具有重要意义。

土壤微生物在草地生态系统中扮演着重要角色,在获取资源维持自身生物量的同时调节土壤、植物和大气系统中碳、氮的循环,进而对整个生态系统的结构和功能产生影响^[7-9]。而微生物生物量是指土壤中细菌、真菌和原生动物等体积小于 $5 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ 的生物总量,是表征土壤微生物活性和物质代谢强度的重要指标^[10-11]。虽然已有大量研究报道了放牧对土壤微生物的影响,但所得到的结论并不一致。如吴佳芯等研究发现,微生物生物量(碳、氮、磷)随放牧强度的增大而减小,且采食和践踏作用会通过降低凋落物返还和有机质矿化削弱养分循环,导致酶含量降低^[12]。Zhang等人基于长期放牧试验,结果表明土壤微生物生物量在适度放牧处理下达到峰值,印证了土壤微生物活性符合放牧优化假说^[13]。而高昌宇等研究发现,放牧强度对于微生物生物量碳含量没有显著影响,且生长季微生物生物量氮含量在中度放牧强度下显著低于重度放牧强度^[14]。

土壤基础呼吸是指微生物矿化原生土壤有机质所排放的二氧化碳含量,也是土壤微生物活性的重要指示指标^[15]。土壤理化性质可以预测不同尺度土壤基础呼吸的空间变异性,生态化学计量理论可以解释其驱动机制,即土壤基质提供的养分和能量达到最佳状态时,微生物的活性和代谢率最

高^[16-17]。研究表明,放牧导致草地覆盖度降低,表层土壤温度增加,土壤基础呼吸作用增强^[18]。放牧也可以通过改变植物地上生物量、土壤养分含量分布和“碳供应”潜力来影响土壤基础呼吸。例如,在荒漠草原,围封增强了土壤基础呼吸作用^[19-20]。目前的研究主要探讨单一放牧家畜对草地生态系统的影响,关于不同放牧家畜混合放牧对高寒草地影响的研究较少^[21-22]。而青藏高原地区畜群结构复杂多变,不同畜种混合放牧对草地生态系统影响的理论较为欠缺。因此,本研究设置藏羊单独放牧、牦牛单独放牧和藏羊牦牛不同比例混牧处理,研究高寒草地放牧方式对根际和非根际土壤微生物活性的影响,可为高寒草地生态系统对放牧方式的响应机制提供科学的参考,有利于青藏高原地区的可持续发展。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省海晏县西海镇(36°44' N, 100°23' E),平均海拔3100 m以上。气候为高原大陆性气候,无明显的四季之分,只有冷暖季之分,冷季漫长而寒冷干燥,暖季短暂而凉爽湿润,年内无绝对无霜期,年日照时数为2580~2750 h,年均降水量为400 mm,年均温1.6℃,草地类型为高寒草原化草甸,土壤类型为粘壤土。样地优势植物物种有矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、干生薹草(*Carex aridula*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)和星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等^[23]。

1.2 试验设计

于2014年6月选取基况一致的冬春季放牧高寒草甸建立放牧样地,分别设置了牦牛单独放牧(Yak grazing, YG)、藏羊单独放牧(Tibetan sheep grazing, SG)、牦牛和藏羊1:2混牧(Yak-Tibetan sheep 1:2 mixed grazing, MG1:2)、牦牛和藏羊1:4混牧(Yak-Tibetan sheep 1:4 mixed grazing, MG1:4)、牦牛和藏羊1:6混牧(Yak-Tibetan sheep 1:6 mixed grazing, MG1:6)以及无放牧对照(No grazing, NG),小区面积、重复数及放牧家畜比例详见表1。自样地设立起,于每年6至10月进行放牧活动,放牧

小区载畜率均控制在中等放牧强度(12羊·hm⁻²),牧草利用率为50%~55%,期间不进行补饲,饮用水每隔2天添加一次。待草地利用率达到50%左右时,将家畜转移至临近草地进行放牧^[23]。

表 1 放牧试验设计

Table 1 Grazing experiment design

处理 Treatment	牦牛数量 Number of yaks	藏羊数量 Number of sheep	小区面积 Area of plot/hm ²	小区数 Number of plots
MG1:2	1	2	0.43	3
MG1:4	1	4	0.60	3
MG1:6	1	6	0.76	3
YG	1	0	0.26	3
SG	0	2	0.17	3
NG	0	0	0.05	3

注:YG表示牦牛单牧,SG表示藏羊单牧,MG1:2表示牦牛、藏羊1:2混牧,MG1:4表示牦牛、藏羊1:4混牧,MG1:6表示牦牛、藏羊1:6混牧,NG表示无放牧

Note: YG represents yak grazing, SG represents Tibetan sheep grazing, MG1:2 represents yak-Tibetan sheep 1:2 mixed grazing, MG1:4 represents yak-Tibetan sheep 1:4 mixed grazing, MG1:6 represents yak-Tibetan sheep 1:6 mixed grazing, NG represents no grazing

1.3 土壤样品采集

土壤采样工作于2023年8月开展,在每个处理的小区内随机设置5个50 cm×50 cm的样方,每个样方间最少相距5 m。将所有植物齐地面刈割后装袋带回,利用根钻($r=4$ cm)采集0~10 cm土层土壤计算地下生物量。采用环刀(容积100 cm³)采集0~10 cm土壤,带回实验室烘干并称重。每个小区内随机选取5种优势植物(重复2次),去除草地表面凋落物层后分别挖取0.15 m×0.15 m×0.20 m(土壤深度)的土块做好标记,放入干冰箱中尽快带回实验室。参照Chaudhary等^[24]所提出的抖落法将土块分为根际土壤和非根际土壤,将每个小区的5份根际土壤和非根际土壤样品混合分装。将每个土壤样品分为两部分。第一部分风干后过2 mm筛,用于土壤理化性质测定,第二部分在4℃冰箱中保存用于土壤基础呼吸和土壤微生物生物量的测定。

1.4 指标测定方法

将植物样品杀青后烘干称取植物群落地上生物量和地下生物量。土壤pH值通过pH计进行测定,有机碳含量和全氮含量采用元素分析仪(FLASHAMART)测定,全磷含量采用钼锑抗比色法测定,土壤铵态氮和硝态氮含量通过间断分析仪

进行测定,速效磷含量采用NaHCO₃-钼锑抗比色法测量浓度。采用密闭碱液吸收滴定法测定土壤基础呼吸。采用氯仿熏蒸培养法测定土壤微生物生物量碳和微生物生物量氮含量,代谢熵值为土壤基础呼吸和微生物生物量碳含量的比值,微生物碳熵为微生物生物量碳含量和有机碳含量的比值,微生物氮熵为微生物生物量氮含量和土壤全氮含量的比值^[25-26]。

1.5 数据分析

本研究数据分析前先进行了正态性检验,采用单因素方差分析(ANOVA)和Duncan多重检验分析不同放牧方式下土壤理化特征、微生物生物量和微生物活性的差异。采用双因素方差分析确定放牧方式、位置(根际和非根际)及其相互作用对土壤理化特征、微生物生物量和微生物活性的影响。采用相关性分析评价土壤微生物活性和土壤环境因子间的关系,采用冗余分析(RDA)对根际和非根际土壤微生物活性变化的环境驱动因子进行分析,图形绘制均在Origin 2024中完成。

2 结果与分析

2.1 根际和非根际土壤理化特征对放牧方式的响应

不同放牧方式对根际和非根际土壤理化特征具有显著影响(表2)。根际土壤中,pH值、有机碳、全氮和全磷含量均为NG最高,MG1:2最低($P<0.05$)。含水量和铵态氮含量为SG最高,MG1:2最低,土壤容重为NG最低,NG硝态氮含量显著高于放牧处理($P<0.05$),但在放牧处理间硝态氮含量无显著差异。此外,铵态氮含量为SG和YG显著高于MG1:2。非根际土壤中,pH值、全氮、全磷和硝态氮含量均为NG最高,MG1:2最低($P<0.05$)。含水量为YG和SG显著高于MG1:6和MG1:2,铵态氮含量为YG显著高于MG1:2,且根际和非根际土壤中速效磷含量均无显著差异。

双因素方差分析发现(表3),位置(根际和非根际)、放牧方式及其交互作用对土壤有机碳含量影响显著,交互作用对土壤pH值影响显著($P<0.05$)。除速效磷含量外,放牧方式对其他土壤指标影响显著,位置(根际和非根际)对土壤容重、pH值和硝态氮含量影响不显著,对其他指标影响显著。

表 2 根际和非根际土壤理化特征变化特征

Table 2 Characterization of physical and chemical characteristics in rhizosphere and bulk soils

指标 Index		MG1:2	MG1:4	MG1:6	YG	SG	NG
M/%	RS	13.54±0.86 ^d	15.57±1.56 ^c	16.85±3.56 ^b	17.88±2.51 ^b	19.76±0.56 ^a	17.56±1.05 ^b
	BS	14.62±0.35 ^b	16.57±0.54 ^a	14.85±0.89 ^b	16.98±1.01 ^a	16.85±0.77 ^a	15.32±0.98 ^{ab}
BD/(g·cm ⁻³)	RS	1.02±0.02 ^a	1.08±0.04 ^a	0.98±0.04 ^b	0.94±0.01 ^b	1.05±0.01 ^a	0.89±0.02 ^c
	BS	0.98±0.03 ^b	0.85±0.04 ^c	1.05±0.01 ^a	0.92±0.02 ^b	0.99±0.01 ^b	0.86±0.03 ^c
pH	RS	7.12±0.05 ^e	7.79±0.07 ^c	7.53±0.17 ^d	7.99±0.02 ^b	7.64±0.03 ^d	8.18±0.06 ^a
	BS	7.25±0.02 ^c	7.62±0.05 ^b	7.79±0.03 ^b	7.62±0.13 ^b	7.68±0.05 ^b	8.27±0.04 ^a
SOC/(g·kg ⁻¹)	RS	33.11±1.26 ^d	35.18±0.71 ^c	37.54±0.91 ^c	41.69±0.96 ^b	42.05±1.49 ^b	48.42±1.57 ^a
	BS	32.48±0.97 ^a	34.24±1.06 ^a	33.96±0.44 ^{ab}	36.50±0.94 ^a	28.98±4.17 ^b	29.06±0.99 ^b
TN/(g·kg ⁻¹)	RS	6.69±0.34 ^c	7.18±0.22 ^{bc}	7.86±0.31 ^{ab}	7.73±0.37 ^{ab}	7.48±0.12 ^{abc}	8.13±0.08 ^a
	BS	6.07±0.14 ^c	6.50±0.16 ^{bc}	6.55±0.12 ^{bc}	6.96±0.15 ^{ab}	6.98±0.22 ^{ab}	7.23±0.24 ^a
TP/(g·kg ⁻¹)	RS	0.53±0.07 ^d	0.72±0.03 ^{bc}	0.65±0.03 ^{cd}	0.80±0.05 ^b	1.10±0.05 ^a	1.08±0.03 ^a
	BS	0.38±0.07 ^c	0.55±0.05 ^b	0.65±0.04 ^b	0.68±0.05 ^b	1.04±0.03 ^a	0.93±0.04 ^a
NH ₄ ⁺ -N/(mg·kg ⁻¹)	RS	2.25±0.36 ^b	3.58±1.12 ^{ab}	4.88±0.45 ^{ab}	6.51±1.65 ^a	7.00±1.58 ^a	5.44±1.07 ^{ab}
	BS	2.02±0.25 ^c	3.19±0.90 ^{abc}	4.29±0.41 ^{ab}	5.12±0.75 ^a	4.87±0.77 ^{ab}	3.040±0.18 ^{bc}
NO ₃ ⁻ -N/(mg·kg ⁻¹)	RS	59.45±0.12 ^b	65.2±0.15 ^b	66.7±0.28 ^b	65.50±0.32 ^b	71.90±0.92 ^{ab}	79.70±1.21 ^a
	BS	56.70±0.10 ^b	62.8±0.10 ^{ab}	69.5±0.29 ^{ab}	58.80±0.54 ^b	64.80±0.40 ^{ab}	70.50±0.84 ^a
AP/(mg·kg ⁻¹)	RS	8.16±2.82 ^a	9.05±2.84 ^a	10.17±4.19 ^a	9.96±3.29 ^a	14.33±6.82 ^a	13.20±4.89 ^a
	BS	4.56±0.75 ^a	7.99±2.85 ^a	7.07±2.82 ^a	5.40±2.20 ^a	6.60±3.07 ^a	5.33±2.36 ^a

注:M表示土壤含水量,BD表示土壤容重,SOC表示土壤有机碳,TN表示土壤全氮,TP表示土壤全磷,NH₄⁺-N表示土壤铵态氮,NO₃⁻-N表示土壤硝态氮,AP表示土壤速效磷。RS表示根际土壤,BS表示非根际土壤,处理间小写字母不同代表差异显著,下同

Note: M represents moisture, BD represents bulk density, SOC represents soil organic carbon, TN represents total nitrogen, TP represents total phosphorus, NH₄⁺-N represents ammonia nitrogen, NO₃⁻-N represents nitrate nitrogen, AP represents available phosphorus. RS represents rhizosphere soil, BS represents bulk soils, and different lowercase letters between treatments represent significant differences, the same as below

表 3 位置(根际和非根际)、放牧方式及其交互作用对土壤理化特征的影响

Table 3 Effects of location (rhizosphere and bulk soils), grazing methods and their interactions on soil physical and chemical characteristics

指标 Index	位置 Location		放牧方式 Grazing methods		位置×方式 Location×Methods	
	F	P	F	P	F	P
M	49.49	<0.05	3.96	<0.05	1.11	0.36
BD	1.63	0.21	4.94	<0.05	0.79	0.56
pH	0.05	0.82	78.10	<0.05	9.36	<0.05
SOC	37.89	<0.05	3.83	<0.05	17.42	<0.05
TN	37.07	<0.05	7.94	<0.05	0.79	0.56
TP	15.54	<0.05	48.98	<0.05	0.92	0.47
NH ₄ ⁺ -N	5.00	<0.05	4.95	<0.05	0.51	0.77
NO ₃ ⁻ -N	3.92	0.52	4.10	<0.05	0.62	0.69
AP	5.32	<0.05	0.28	0.92	0.28	0.92

2.2 根际和非根际土壤微生物活性对放牧方式的响应

根际和非根际土壤中,土壤微生物生物量和基础呼吸在不同放牧方式下具有显著差异(图1)。根际土壤中,土壤基础呼吸、土壤微生物生物量碳和微生物生物量氮含量均为NG最高,MG1:2最低。土壤基础呼吸除MG1:2外,其他处理间差异不显著;微生物生物量碳含量表现为MG1:4,MG1:6, YG和SG显著高于MG1:2,显著低于NG($P<$

0.05);微生物生物量氮含量表现为NG>YG>MG1:6,SG>MG1:4>MG1:2。非根际土壤中,土壤基础呼吸、微生物生物量碳和微生物生物量氮含量均为NG最高,但最低点均不相同。土壤基础呼吸YG最低,且NG和SG显著高于其他处理($P<$ 0.05);微生物生物量碳含量为MG1:6显著低于其他处理;微生物生物量氮含量为MG1:2最低,具体表现为NG>MG1:6>MG1:4>MG1:2,且YG和SG与NG差异不显著。

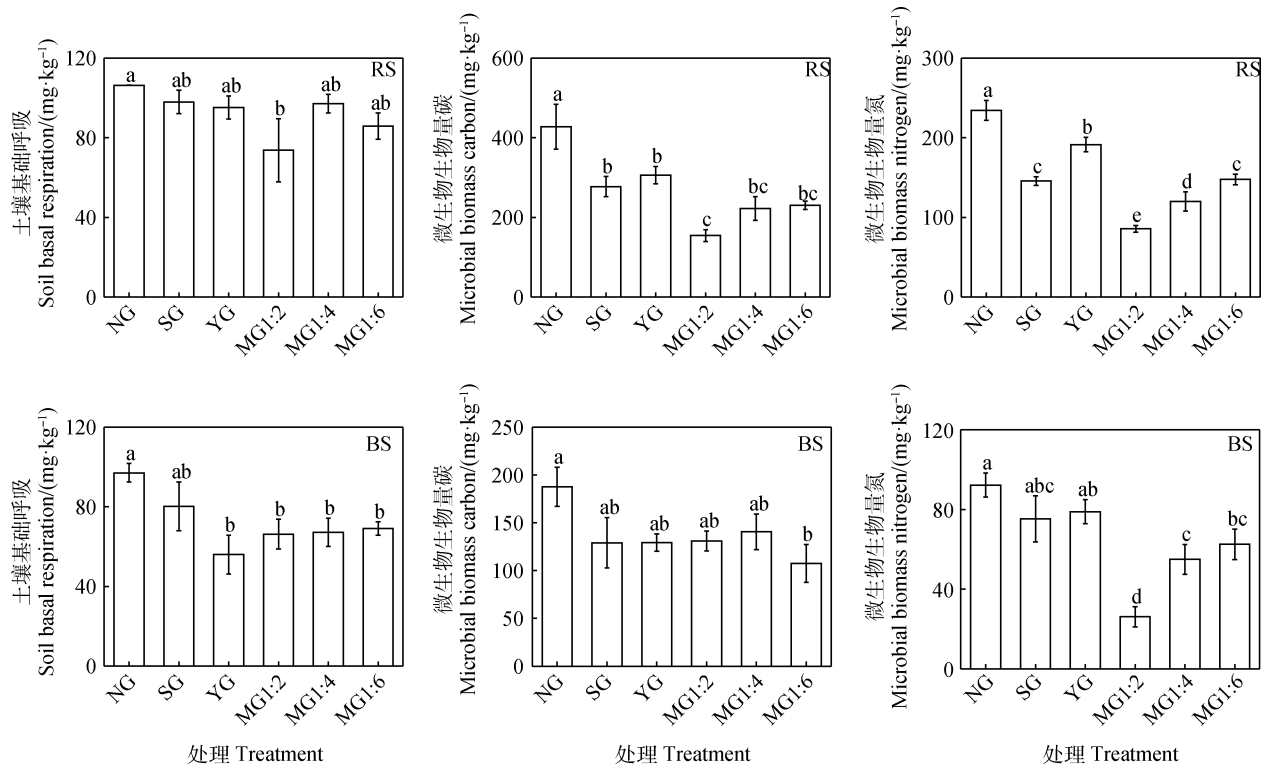


图1 根际和非根际土壤土壤呼吸和微生物生物量的变化特征

Fig. 1 Characteristics of soil respiration and microbial biomass in rhizosphere and bulk soils

由图2可知,代谢熵与微生物熵在根际和非根际环境中变化趋势均不一致。根际土壤中,代谢熵为NG显著低于MG1:2,微生物碳熵和微生物氮熵均为NG最高,MG1:2最低($P<0.05$);微生物碳熵具体表现为NG显著高于MG1:2,MG1:4,

MG1:6,而微生物氮熵为NG,YG>SG,MG1:6>MG1:2。非根际土壤中,代谢熵在处理间无显著差异,微生物碳熵表现为NG>SG,MG1:6,MG1:4,MG1:2,微生物氮熵表现为NG>MG1:4>MG1:2。

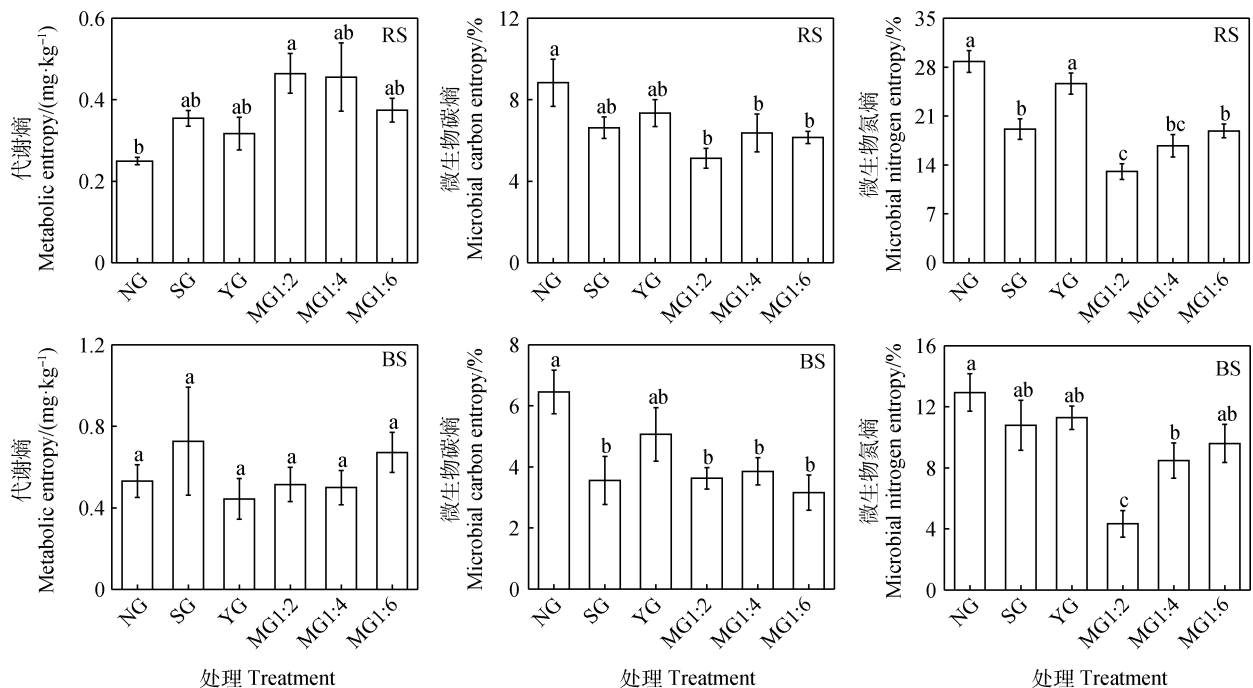


图2 根际和非根际土壤微生物熵值和代谢熵值的变化特征

Fig. 2 Changing characteristics of microbial entropy and metabolic entropy values in rhizosphere and bulk soils

双因素方差分析发现(表 4),位置(根际和非根际)、放牧方式及其交互作用对土壤微生物生物量碳、微生物生物量氮和微生物氮熵具有显著影响($P<0.05$)。除代谢熵外,放牧方式对其他指标均具有显著影响,位置(根际和非根际)对微生物生物量和基础呼吸均具有显著影响。但交互作用对土壤基础呼吸、微生物碳熵和代谢熵影响不显著。

表 4 位置、放牧方式及其交互作用对微生物活性的影响

Table 4 Effects of location, grazing methods and their interactions on microbial activity

指标 Index	位置 Location		方式 Methods		位置×方式 Location×Methods	
	F	P	F	P	F	P
BR	18.91	<0.05	4.03	<0.05	1.18	0.35
MBC	83.05	<0.05	10.40	<0.05	4.49	<0.05
MBN	350.51	<0.05	40.75	<0.05	7.60	<0.05
qMBC	37.54	<0.05	6.11	<0.05	0.33	0.89
qMBN	209.81	<0.05	22.19	<0.05	3.46	<0.05
qCO ₂	11.19	<0.05	0.88	0.51	0.96	0.46

注:BR表示基础呼吸,MBC表示微生物生物量碳,MBN表示微生物生物量氮,qMBC表示微生物碳熵,qMBN表示微生物氮熵,qCO₂表示代谢熵

Note: BR represents basal respiration, MBC represents microbial biomass carbon, MBN represents microbial biomass nitrogen, qMBC represents microbial carbon entropy, qMBN represents microbial nitrogen entropy, qCO₂ represents metabolic entropy

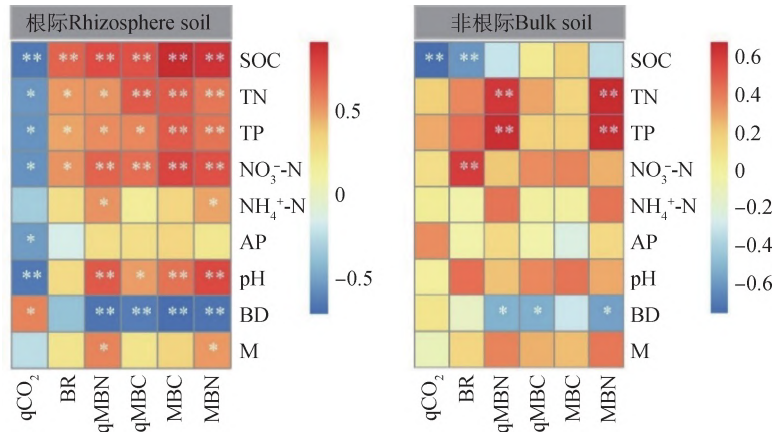


图 3 根际和非根际土壤微生物活性与土壤理化特征间的关系

Fig. 3 Relationship between rhizosphere and bulk soils microbial activity and soil physical and chemical characteristics

注:*代表 $P<0.05$,**代表 $P<0.01$

Note:* represents $P<0.05$, ** represents $P<0.01$

土壤微生物活性及土壤理化特征的冗余分析如图 4 所示。根际土壤中,土壤理化特征能够解释 72.69% 微生物活性的变异,其中第一轴解释了 62.47%,第二轴解释了 10.22%;土壤有机碳含量($P=0.002$)与微生物活性显著相关,解释了 57.8% 土壤微生物活性的变异,是影响根际土壤微生物活性的主要因子。非根

2.3 土壤微生物活性和土壤理化特征间的关系

土壤微生物活性和土壤理化特征间的相关性如图 3 所示。根际土壤中,代谢熵与有机碳、pH 值极显著负相关($P<0.01$),与全氮、全磷、硝态氮、速效磷含量显著负相关,但与土壤容重显著正相关($P<0.05$);基础呼吸与有机碳含量极显著正相关($P<0.01$),与全氮、全磷和硝态氮含量显著正相关($P<0.05$);微生物氮熵与有机碳、硝态氮、pH 值极显著正相关,与全氮、全磷、铵态氮、含水量显著正相关($P<0.05$),与土壤容重极显著负相关($P<0.01$);微生物碳熵与有机碳、全氮、硝态氮极显著正相关,与全磷和 pH 值显著正相关($P<0.05$),与土壤容重极显著负相关($P<0.01$);微生物生物量碳和微生物生物量氮含量与有机碳、全氮、全磷、硝态氮、pH 值极显著正相关,与土壤容重极显著负相关($P<0.01$),且微生物生物量氮与铵态氮、含水量显著正相关($P<0.05$)。非根际土壤中,代谢熵与有机碳极显著负相关($P<0.01$);基础呼吸与有机碳极显著负相关,但与硝态氮极显著正相关($P<0.01$);微生物生物量氮和微生物氮熵与全氮、全磷极显著正相关($P<0.01$),与土壤容重显著负相关;微生物碳熵与土壤容重显著负相关($P<0.05$)。

际土壤中,土壤理化特征能够解释 50.44% 微生物活性的变异,其中第一轴解释了 26.43%,第二轴解释了 24.01%;土壤全磷含量($P=0.016$)和土壤有机碳含量($P=0.018$)与微生物活性显著相关,分别解释了 20.3% 和 15.8% 土壤微生物活性的变异,是影响非根际土壤微生物活性的主要因子。

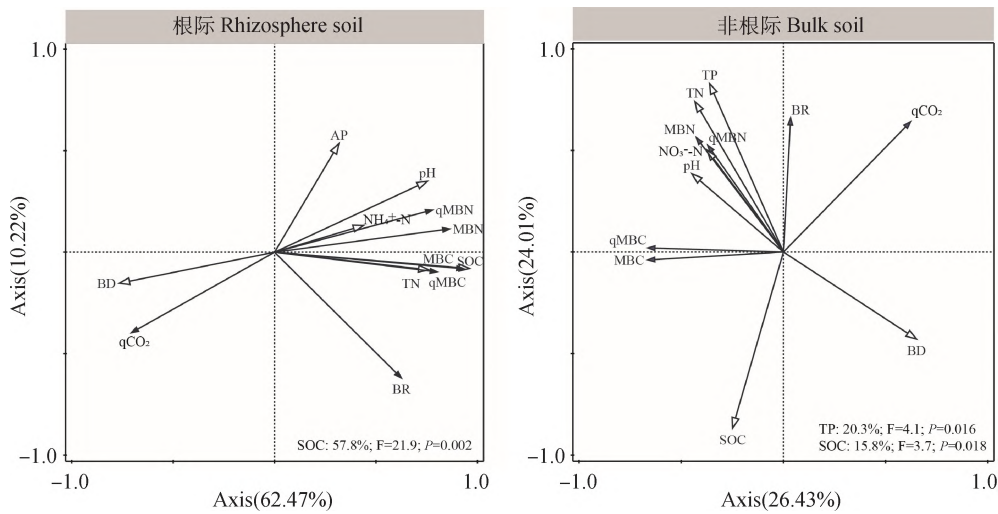


图4 微生物活性及土壤理化特征的冗余分析(RDA)

Fig. 4 Redundancy analysis of microbial activity and soil physical and chemical characteristics(RDA)

注:实心三角表示微生物活性,空心三角表示土壤理化特征

Note: Solid triangles indicate microbial activity and hollow triangles indicate soil physical and chemical characteristics

3 讨论

3.1 根际和非根际土壤理化特征对放牧方式的响应

根际是植物与环境间养分循环的重要场所,且根际植物与土壤系统中的生态地球化学反应多于非根际土壤中,表明根际对环境变化的反应更敏感^[27-28]。本研究发现,除土壤容重、pH值和硝态氮含量外,其他指标在根际和非根际土壤中均具有显著差异(表2),且有机碳、全氮、全磷、铵态氮和速效磷含量均为根际高于非根际(表3),这与大部分研究结果一致^[29-30]。这是由于牧草可以通过光合作用将30%~50%的碳同化转移到植物的地下部分,然后通过根系分泌物释放到土壤中^[31]。非根际土壤中没有根系存在,缺少与植物间的养分循环过程,所以养分含量显著低于根际土壤^[32]。此外,放牧可以限制根系生物量的增长,降低根系分泌速率和微生物活性,从而来影响根际土壤的养分含量的转化速率^[33-34]。本研究发现,根际土壤中,pH值、有机碳、全氮和全磷含量均为MG1:2最低,土壤容重为NG最低;且除速效磷外,放牧方式对其他指标均具有显著影响。根际分泌物有机酸的分泌会使离子和根尖细胞伸长,从而改变根际的pH值,放牧干扰下根系分泌有机酸的强度会增加,导致pH值发生改变^[35]。放牧会降低土壤养分在根际土壤中的截存效应,表明根际土壤养分更易受到外界环境变化的影响,且放牧相比于不放牧处理更容易造成土壤

养分流失。原因可能是家畜将植被地上部分采食,导致凋落物数量减少,土壤养分的氮源、碳源减少;牦牛藏羊1:2混牧时,藏羊的活动频率大幅度增加,对植被和土壤的踩踏作用增强,植被遭到破坏,土壤质地粗粒化^[36]。

3.2 根际和非根际土壤微生物活性对放牧方式的响应

草地具有极其重要的生态和生产功能^[37],在受自然灾害和人为干扰的影响下,微生物生物量和基础呼吸被认为是评估土壤质量的敏感指标^[38]。本研究中土壤基础呼吸和微生物生物量在位置和方式两个变化因子中均具有显著差异的结果也证实了这一观点。研究发现,根际和非根际土壤基础呼吸、土壤微生物生物量碳和微生物生物量氮含量均为NG最高(图1),这与Bai等^[39]的研究结果一致,但与Chen等^[40]的研究结果不一致,这可能是由于没有家畜干扰的存在,微生物生物量较高,微生物生物量和酶活性保持在相对稳定的状态,微生物持续分解矿化土壤有机碳。另一方面,可能与放牧时间和环境因素有关,不同草原利用模式下的土壤微生物会表现出不同的微生物活性和物质代谢能力,从而表现出不同的MBC和MBN含量,最终影响植物和土壤环境的发展趋势^[41]。研究还发现,土壤基础呼吸和微生物生物量在根际土壤中为MG1:2最低,但在非根际土壤中,最低点均不相同,这可能是由于植物群落的差异首先会改变土壤中根际养分

的含量和分布,然后将根际养分与微生物的互作效应反馈到非根际土壤中,进而改变非根际土壤养分的分布^[42]。此外,本研究发现,不同位置对土壤基础呼吸、微生物生物量、微生物熵和代谢熵具有显著影响(表4)。这可能是由于根际效应理论,即植物根系的细胞组织脱落物和根系分泌物为根际微生物提供了丰富的营养和能量,导致出现植物根际土壤微生物数量和活性显著高于非根际土壤的现象^[43]。

土壤微生物熵是土壤微生物生物量C,N,P与SOC,TN,TP含量的比值,主要用来反映单位资源可支持的微生物生物量,它通过反映土壤养分及其利用效率的变化来反映土壤生态系统的动态变化,是表征土壤质量变化的敏感指标^[44]。一般情况下,土壤微生物熵越大,土壤养分积累越大,土壤养分流失也越大^[45]。本研究发现,微生物碳熵和微生物氮熵均为NG最高,MG1:2最低,但NG和SG,YG差异不显著,这表明单一家畜在适度放牧过程中能够稳定C,N库存量(图2)。根际土壤代谢熵在MG1:2中最高。这可能是由于家畜组合放牧会降低土壤微生物活性,从而限制了土壤养分循环速率,而代谢熵能够有效的将微生物中的可矿化碳和微生物生物量碳结合起来,当土壤处于胁迫期间时,需要微生物提供更多的能量来抵御胁迫^[46]。此外,土壤呼吸是一个动态过程,具有较高的变异性,这主要来源于时间变异性 and 空间变异性。为了提高评估的准确性,后续试验应当增加采样次数、采用多种方法并考虑影响因素的作用^[28]。

3.3 土壤微生物活性的关键影响因素

微生物活性是指微生物在某一时段内所有生命活动的总和,或是微生物介导的所有过程的总和,是微生物生命活动的一种表现,它反映了微生物在特定环境条件下的代谢能力和生存状态^[47]。本研究表明,根际土壤微生物生物量和微生物熵与有机碳、全氮、全磷和硝态氮含量具有显著的正相关关系,但与土壤容重具有显著的负相关关系(图3)。这与邹锋等^[48]的研究结果一致,牦牛藏羊混牧可能会增加土壤容重,限制土壤微生物吸收养分和代谢作用,抑制微生物生长繁殖,进而降低土壤微生物活性。此外,冗余分析发现,有机碳含量是影响根际和非根际土壤微生物活性的主要驱动因子(图4)。土壤中的有机碳是微生物的主要碳源,有

机碳含量越高,能够向微生物提供的碳源就越多,这也有助于微生物的生长和繁殖,从而增加微生物的数量和活性^[49]。放牧能够促使根际土壤有机碳向微生物生物量碳转化,增加微生物群落中真菌和细菌的相对丰度,进一步提高土壤呼吸速率,促进土壤保持较高的微生物利用效率^[50]。总体而言,土壤基础呼吸、土壤微生物生物量和微生物熵的变化特征可以直接或间接地反映不同放牧方式下草地的土壤状态,可以为青藏高原高寒草地生态系统草地的可持续管理提供科学参考。

4 结论

本研究发现,放牧方式、位置(根际和非根际)及其相互作用对土壤理化特征和微生物活性均可产生显著影响,根际效应明显。家畜单独放牧时,根际土壤基础呼吸、微生物生物量和微生物氮熵均高于混合放牧,表明在微生物活性角度下,家畜单独放牧能够维持较高水平的微生物活性。RDA分析发现,土壤有机碳是驱动根际和非根际土壤微生物活性的主要因子,牦牛、藏羊混牧可能通过提高土壤容重,降低有机碳转化速率,从而影响微生物活性。

参考文献

- [1] 赵新全,徐世晓,赵亮,等.三江源国家公园生物多样性保护创新及实践[J].中国科学院院刊,2023,38(12):1833-1844
- [2] ZHAO X Q, XU T W, ELLIS J, et al. Rewilding the wildlife in Sangjiangyuan National Park, Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Ecosystem Health and Sustainability, 2020, 6(1): 1776643
- [3] 张春辉,赵亮,赵新全.草地多功能目标管理的理论基础、技术原理及实现途径[J].草业学报,2023,32(3):212-223
- [4] 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
- [5] SEMCHENKO M, SAAR S, LEPIK A. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes[J]. New Phytologist, 2014, 204(3): 631-637
- [6] MANOJ S R, KARTHIK C, KADIRVELU K, et al. Understanding the molecular mechanisms for the enhanced phytoremediation of heavy metals through plant growth promoting rhizobacteria: a review[J]. Journal of Environmental Management, 2020, 254: 109779
- [7] WANG H B, LI X, XIAO J F, et al. Carbon fluxes across alpine, oasis, and desert ecosystems in Northwestern China: the importance of water availability[J]. Science of the Total Environment, 2019, 697: 133978

- [8] ADINGO S, YU J R, LIU X L, et al. Variation of soil microbial carbon use efficiency (CUE) and its influence mechanism in the context of global environmental change: a review [J]. PeerJ, 2021, 9: e12131
- [9] 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
- [10] CHEN L L, XU H B, WU S Y, et al. Plant and soil properties mediate the response of soil microbial communities to moderate grazing in a semiarid grassland of Northern China [J]. Journal of Environmental Management, 2021, 284: 112005
- [11] VICENA J, ARDESTANI M M, BALDRIAN P, et al. The effect of microbial diversity and biomass on microbial respiration in two soils along the soil chronosequence [J]. Microorganisms, 2022, 10(10): 1920
- [12] 吴佳芯, 李邵宇, 韩国栋. 内蒙古短花针茅荒漠草原土壤碳氮磷获取酶活性及微生物熵[J]. 草业科学, 2024, 41(10): 2240-2249
- [13] ZHANG Y Z, TRIVEDI P, XU J, et al. The *Citrus* microbiome: from structure and function to microbiome engineering and beyond [J]. Phytobiomes Journal, 2021, 5(3): 249-262
- [14] 高昌宇, 齐志远, 郑慧, 等. 土壤有效养分和微生物特征对短期不同放牧强度的响应[J]. 草地学报, 2022, 30(7): 1641-1650
- [15] 韩建, 张玉铭, 何红波, 等. 长期不同施氮量下微生物残体氮对土壤氮库稳定性和玉米氮素吸收的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2024, 32(5): 766-779
- [16] 胡婵娟, 郭雷, 刘国华. 黄土丘陵沟壑区不同植被恢复格局下土壤微生物群落结构[J]. 生态学报, 2014, 34(11): 2986-2995
- [17] DONG Y Q, SUN Z J, AN S Z, et al. Community characteristics and carbon and nitrogen storage in arid and semiarid sagebrush deserts in Xinjiang, China: effects of grazing exclusion [J]. Arid Land Research and Management, 2020, 34(4): 419-434
- [18] 宋伟江, 苏纪帅, 张梦迪, 等. 中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度: 基于放牧实验的整合分析[J]. 科学通报, 2023, 68(11): 1330-1342
- [19] SONG M, PENG W X, DU H, et al. Responses of soil and microbial C: N: P stoichiometry to vegetation succession in a Karst region of Southwest China [J]. Forests, 2019, 10(9): 755
- [20] GUO C Y, ZHAO D S, ZHENG D, et al. Effects of grazing on the grassland vegetation community characteristics in Inner Mongolia [J]. Journal of Resources and Ecology, 2021, 12(3): 319-331
- [21] 王金兰, 王小军, 刘文辉, 等. 不同放牧方式对高寒草甸植物群落关键种的影响[J]. 生态学报, 2024, 44(15): 6758-6768
- [22] 朴正刚, 李湘怡, 徐浩, 等. 影响青藏高原植被生产力的极端气候阈值[J]. 中国科学: 地球科学, 2024, 54(6): 1996-2007
- [23] 孙彩彩, 董全民, 杨晓霞, 等. 牦牛和藏羊放牧对青藏高原高寒草甸土壤节肢动物群落的影响[J]. 应用生态学报, 2023, 34(11): 3127-3134
- [24] CHAUDHARY D R, GAUTAM R K, YOUSUF B, et al. Nutrients, microbial community structure and functional gene abundance of rhizosphere and bulk soils of halophytes [J]. Applied Soil Ecology, 2015, 91: 16-26
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2001: 30-85
- [26] CHEN Y, FENG J G, YUAN X, et al. Effects of warming on carbon and nitrogen cycling in alpine grassland ecosystems on the Tibetan Plateau: A meta-analysis [J]. Geoderma, 2020, 370: 114363
- [27] 王旭琴, 唐文睿, 倪义平, 等. 根系分泌物对根际激发效应影响的生物机制研究进展[J]. 南方农业学报, 2024, 55(10): 3096-3105
- [28] 周元, 陈远学, 蒋帆, 等. 玉米地土壤微生物量碳、氮及微生物熵对不同物料还田的响应[J]. 水土保持学报, 2020, 34(2): 173-180
- [29] 石田, 曹娟, 闫瑞瑞, 等. 刈割对草甸草原土壤微生物化学计量特征的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2023(3): 127-134
- [30] DENG Q, CHENG X L, BOWATTE S, et al. Rhizospheric carbon-nitrogen interactions in a mixed-species pasture after 13 years of elevated CO₂ [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2016, 235: 134-141
- [31] 郭子俊, 段晓清, 李文卿, 等. 混交对亚热带针叶树根际土壤氮矿化和微生物特性的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(20): 8414-8424
- [32] 张英, 张常洪, 汪其同, 等. 氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异[J]. 植物生态学报, 2022, 46(4): 473-483
- [33] YANG Z N, ZHU Q A, ZHAN W, et al. The linkage between vegetation and soil nutrients and their variation under different grazing intensities in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Ecological Engineering, 2018, 110: 128-136
- [34] KEILUWEIT M, BOUGOURE J J, NICO P S, et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates [J]. Nature Climate Change, 2015, 5: 588-595
- [35] JIANG L L, WANG S P, PANG Z, et al. Grazing modifies inorganic and organic nitrogen uptake by coexisting plant species in alpine grassland [J]. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(2): 211-221
- [36] WILSON C H, STRICKLAND M S, HUTCHINGS J A, et al. Grazing enhances belowground carbon allocation, microbial biomass, and soil carbon in a subtropical grassland [J]. Global Change Biology, 2018, 24(7): 2997-3009
- [37] ZHANG M, LI X B, WANG H, et al. Comprehensive analysis of grazing intensity impacts soil organic carbon: A case study in typical steppe of Inner Mongolia, China [J]. Applied Soil Ecology, 2018, 129: 1-12
- [38] CHANG Q, XU T T, DING S W, et al. Herbivore assemblage as an important factor modulating grazing effects on ecosystem carbon fluxes in a meadow steppe in Northeast China [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2020, 125(9): e2020JG005652
- [39] BAI Y F, COTRUFO M F. Grassland soil carbon sequestra-

- tion: current understanding, challenges, and solutions[J]. *Science*, 2022, 377(6606): 603-608
- [40] CHEN H J, PENG W X, DU H, et al. Effect of different grain for green approaches on soil bacterial community in a Karst Region[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 577242
- [41] 潘森, 卜嘉玮, 甘安琪, 等. 放牧强度对高寒草地土壤微生物胞外酶化学计量的影响[J]. *草地学报*, 2023, 31(6): 1780-1787
- [42] 胡静, 侯向阳, 王珍, 等. 割草和放牧对大针茅根际与非根际土壤养分和微生物数量的影响[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(11): 3482-3488
- [43] WANG C Z, GUO H D, ZHANG L, et al. Improved alpine grassland mapping in the Tibetan Plateau with MODIS time series: A phenology perspective[J]. *International Journal of Digital Earth*, 2015, 8(2): 133-152
- [44] MA Z L, CHEN H Y H, BORK E W, et al. Carbon accumulation in agroforestry systems is affected by tree species diversity, age and regional climate: a global meta-analysis[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(10): 1817-1828
- [45] 孙彩彩, 安海涛, 董全民, 等. 青藏高原高寒草地土壤微生物活性对放牧强度的响应[EB/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20240905.0912.002>, 2024-09-05/2024-11-27
- [46] 温华晨, 沈艳, 聂明鹤, 等. 荒漠草原典型群落植物叶片-土壤-微生物碳、氮特征及相互关系[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(11): 9-17
- [47] 常晶晶, 徐丽, 薛晶月, 等. 放牧强度对若尔盖高寒草甸土壤有机质和微生物的影响[J]. *草业学报*, 2018, 27(1): 22-31
- [48] 邹锋, 武鑫鹏, 张万港, 等. 鄱阳湖典型湿地土壤微生物活性对季节性水位变化的响应[J]. *生态学报*, 2018, 38(11): 3838-3847
- [49] 樊丹丹, 孔维栋. 围栏对青藏高原不同类型草地土壤原核微生物多样性的影响[J]. *生态学报*, 2024, 44(2): 651-661
- [50] WU H H, XU X K, FU P Q, et al. Responses of soil WEOM quantity and quality to freeze-thaw and litter manipulation with contrasting soil water content: a laboratory experiment[J]. *Catena*, 2021, 198: 105058

(责任编辑 闵芝智)