青藏高原高寒草甸退化对土壤氮素转化微生物基因的影响

王向涛[1,2,3]，张 超[4]，廖李荣[3,4]，王 杰[4]，喻岚辉[3,4]，张宪洲[2,3,5]

（1. 西藏农牧学院 动物科学学院，西藏 林芝 860000；2. 中国科学院 地理科学与资源研究所，生态系统网络观测与模拟重点实验室，拉萨高原生态试验站，北京 100101；3. 中国科学院大学，北京 100049；4. 西北农林科技大学 水土保持研究所，陕西 杨凌 712100；5. 中国科学院大学 资源与环境学院，北京 100190）

摘 要：[目的] 深入分析高寒草甸退化过程中土壤氮素转化特征，明确草甸退化对土壤氮素转化微生物基因丰度的影响，为认识高寒草甸的退化机理以及科学治理高寒退化草甸提供重要依据。[方法] 以青藏高原不同退化程度高寒草甸（未退化、轻度退化、中度退化、重度退化）为研究对象，利用实时定量 PCR 法分析退化过程中土壤理化性质及与氮素转化相关基因（nif*H*，amo*A*-AOA，amo*A*-AOB，nar*G*，nir*K*，nir*S* 和 nos*Z*）丰度的变化，明确影响高寒草甸氮素转化基因的关键因子。[结果] ①随退化程度的加剧，高寒草甸土壤有机碳、全氮、硝态氮及铵态氮含量逐渐降低；②高寒草甸退化降低了与氮素转化相关的固氮 nif*H* 基因、氨氧化 amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因丰度，但增加了反硝化 nar*G*，nir*S* 和 nir*K* 基因丰度，且在重度退化草甸丰度最高；③nif*H*，amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因与土壤有机碳、硝态氮、铵态氮及水分呈显著正相关，nar*G*，nir*S* 和 nir*K* 基因与土壤有机碳、硝态氮及铵态氮含量呈显著负相关，与 pH 值呈显著正相关。[结论] 高寒草甸退化对氮素转化微生物具有重要影响，土壤有机碳、pH 值及水分是影响土壤氮素转化微生物基因的主要因素。

关键词：高寒草甸；功能基因；土壤性质；氮素

文献标识码：A **文章编号**：1000-288X(2020)03-0008-06 **中图分类号**：S812.2

文献参数：王向涛，张超，廖李荣，等. 青藏高原高寒草甸退化对土壤氮素转化微生物基因的影响[J]. 水土保持通报，2020，40(3)：8-13. DOI：10.13961/j.cnki.stbctb.2020.03.002；Wang Xiangtao，Zhang Chao，Liao Lirong，et al. Effects of degradation of alpine meadow on soil microbial genes in nitrogen transformation in Qinghai-Tibet Plateau [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation，2020，40(3)：8-13.

Effects of Degradation of Alpine Meadow on Soil Microbial Genes in Nitrogen Transformation in Qinghai-Tibet Plateau

Wang Xiangtao[1,2,3]，Zhang Chao[4]，Liao Lirong[3,4]，Wang Jie[4]，Yu Lanhui[3,4]，Zhang Xianzhou[2,3,5]

（1. *College of Animal Science，Tibet Agriculture and Animal Husbandry College，Linzhi，Tibet* 860000，*China*；2. *Lhasa National Ecological Research Station，Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling，Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research，Chinese Academy of Sciences，Beijing* 100101，*China*；3. *University of Chinese Academy of Sciences，Beijing* 100049，*China*；4. *Institute of Soil and Water Conservation，Northwest A&F University，Yangling，Shaanxi* 712100，*China*；5. *College of Resources and Environment，University of Chinese Academy of Sciences，Beijing* 100190，*China*）

Abstract：[Objective] The characteristics of nitrogen (N) transformation in degraded alpine meadows and identify the effects of meadow degradation on the gene abundance of soil nitrogen-transforming microorganisms were studied thoroughly，in order to provide a basis for understanding the degradation mechanism and scientific

收稿日期：2020-02-07 **修回日期**：2020-03-28

资助项目：国家自然科学基金项目“藏北高寒草地土壤种子库与植物多样性的关联及对草地恢复的作用机制”(41761008)；国家重点研发计划“西藏退化高寒生态系统恢复与重建技术及示范”(2016YFC0502001)

第一作者：王向涛(1983—)，男(汉族)，河南省开封市人，博士研究生，研究方向为高寒草地生态系统与全球变化。Email：wangxt.16b@igsnrr.ac.cn。

通讯作者：张宪洲(1964—)，男(汉族)，吉林省扶余市人，研究员，博士生导师，研究方向为青藏高原生态系统与全球变化。Email：zhangxz@igsnrr.ac.cn。

management of alpine meadows. [Methods] A soil survey along a degraded gradient, including undegraded, lightly degraded, moderately degraded, and severely degraded meadows, in the Qinghai-Tibetan alpine region was conducted. The changes in soil physicochemical properties and genes in N transformation (including nif*H*, amo*A*-AOA, amo*A*-AOB, nar*G*, nir*K*, nir*S*, and nos*Z*) were investigated by using real-time quantitative PCR method, and the drivers of these functional genes were clarified. [Results] ① The contents of soil organic carbon (SOC), total N, nitrate N, and ammonium N decreased along the degradation gradient. ② Degradation led to a significant reduction in the abundance of nif*H*, amo*A*-AOA, and amo*A*-AOB genes, whereas it caused an increase in the abundance of nar*G*, nir*S*, and nir*K* genes, which was the maximum in the severely degraded meadow soils. ③ The abundance of the nif*H*, amo*A*-AOA, and amo*A*-AOB genes was significantly positively correlated with the contents of SOC, nitrate N, ammonium N, and soil moisture. The abundance of the nar*G*, nir*S*, and nir*K* genes was significantly negatively correlated with the contents of SOC, nitrate N, and ammonium N, whereas it was positively correlated with the pH value. [Conclusion] The degradation of the alpine meadows had an important influence on the microorganisms involved in N transformation. The SOC, pH value, and moisture were the significant drivers of the functional genes in soil nitrogen-transforming microorganisms in alpine meadow soils.

Keywords: alpine meadow; functional gene; soil property; nitrogen

高寒草甸是在寒冷的环境条件下,发育在高原和高山的一种草地类型,主要分布在中国青藏高原地区[1]。近些年来,由于受全球气候变化的影响,尤其是人类活动的持续干扰,青藏高原地区高寒草甸严重退化[2]。土壤作为植物生长的基质和微生境,为植物生长提供营养和水分,土壤肥力在一定程度上决定了植物群落结构与功能,草甸退化原因之一主要是土壤肥力的下降[3]。土壤氮素含量是评价土壤肥力的重要指标之一,植物生长所必需的氮素主要来源于土壤,土壤的供氮能力决定了植物的长势[4]。然而,土壤中的氮素并不是都能够被植物利用,通常情况下硝态氮和铵态氮是土壤中的有效氮形态,能被根系直接吸收,因此土壤有效氮(硝态氮和铵态氮)的含量决定了土壤的供氮能力。土壤氮素形态的转化是由含有特定功能基因的微生物种群执行[5],例如含有 nif*H* 基因的固氮微生物能够将空气中 N_2 转化成 NH_3,含有 amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因的微生物将 NH_4^+ 氧化成 NO_3^-,含有 nir*K* 和 nir*S* 基因的微生物将 NO_2 还原成 NO,这些微生物相互影响和作用,共同维持着土壤中氮素的平衡[6]。因此,研究不同退化程度高寒草甸的土壤氮转化基因对揭示该地区草地生态系统退化的机理具有重要意义。

目前,对于青藏高原高寒草甸生态系统已开展了大量研究,如植物群落的演替[7]、土壤养分[8]以及微生物量[9]、酶活性[10]的变化,而对于土壤参与氮素转化的微生物研究相对较少,而这是深刻认识草地退化的关键科学问题。鉴于此,本研究以青藏高原不同退化程度的高寒草甸为对象,分析退化过程中土壤氮素转化微生物基因丰度的变化,明确其影响因素,为退化高寒草甸的科学治理和人工恢复提供参考依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于西藏自治区拉萨市当雄县草原站(91°05′E,30°51′N),海拔高度 4 330 m,年均温为 1.3 ℃,最高月(7 月)平均温度为 10.7 ℃,最低月(1 月)平均温度为 10.4 ℃。年平均降水量为 476 mm,集中在 6—8 月之间。草地类型为高寒草甸,优势种为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*),常见伴生种有窄叶苔草(*Carex montis-everestii*)、丝颖针茅(*Stipa capillacea*)、二裂叶委陵菜(*Potentilla bifurca*)和钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)等。土壤类型为典型的高山草甸土。

1.2　样品采集

根据草地植物种类及盖度的差异,参照 Xue 等[11]对天然草地退化等级划分标准,设定为未退化(non-degraded, ND),轻度退化(light degraded, LD),中度退化(moderate degraded, MD)以及重度退化(severe degraded, SD)4 种退化草地处理。每个小区面积为 40 m×60 m,每个处理 5 个重复。于 2018 年 8 月采集样品,采用蛇形取样法,每个小区沿 150 m 的样条建立了 5 个等间距的采样点(0.5 m×0.5 m),以内径为 3.5 cm 的土钻,采集 0—20 cm 土样,每样地取样 5～8 个,混为 1 个土样。土壤样本去除枯落物及植物根系后,分为两个部分,一部分过筛风干进行理化性质的测定分析,另一部分保存在−80 ℃用于进行 DNA 的提取。

1.3 土壤理化性质测定

土壤有机碳(SOC)采用重铬酸盐法测定,全氮(TN)采用凯氏定氮法测定,全磷(TP)采用氢氧化钠熔融—钼锑抗比色法测定。铵态氮(NH_4^+-N)和硝态氮(NO_3^--N)含量采用 2 mol/L KCl 以 1∶5 的比例提取新鲜土样,浸提液使用连续流动自动分析仪测定;土壤速效磷(AP)采用 $NaHCO_3$ 浸提—钼锑抗比色法测定,速效钾(AK)采用醋酸铵浸提剂原子吸收法进行测定。土壤 pH 值采用 pH 电极在 2.5∶1 的土水比下测定,土壤水分(SM)通过烘干法进行测定。具体方法详见《土壤与农业化学分析》[12]。

1.4 土壤微生物功能基因丰度测定

微生物功能基因丰度采用定量 PCR 测定。本研究中主要测定了参与土壤氮素转化的 7 个基因,包括 nif*H*,amo*A*-AOA,amo*A*-AOB,nar*G*,nir*K*,nir*S* 以及 nos*Z*,其功能见表 1,测定方法参考廖李容等[13],即取 0.25 g 冻干样品,按照 UltraClean soil DNA Extraction Kit 试剂盒的说明书,提取土壤总 DNA,目的基因引物序列见表 1,扩增程序为 98 ℃,持续 60 s;30 个循环,98 ℃,10 s;50 ℃,30 s;72 ℃,30 s;在 72 ℃下保持 5 min,每个样品重复 3 次,使用 ABI 7500 实时 PCR 系统测定浓度。

1.5 数据处理

采用单因素方差分析对不同退化程度草地的土壤理化性质及功能基因进行差异分析,并使用最小显著性差异法对不同退化草地之间的差异进行多重比较,显著水平为 0.05。采用 Pearson 法和冗余分析(RDA),分析氮转化基因与土壤性质之间的关系。所有统计分析采用 R 的 vegan 包,利用 SigmaPlot 12.0 作图。图中数据为平均值±标准差。

表 1 氮转化微生物功能基因 PCR 扩增引物及对应功能[13]

基因	引物序列	功能
nif*H*	AAAGGYGGWATCGGYAARTCCACCAC TTGTTSGCSGCRTACATSGCCATCAT	$N_2 \rightarrow NH_3$
amo*A*-AOA	CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC GCCATCCATCTGTATGTCCA	$NH_3 \rightarrow NH_2OH$
amo*A*-AOB	GGGGTTTCTACTGGTGGT CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC	$NH_3 \rightarrow NH_2OH$
nar*G*	TAYGTSGGGCAGGARAAACTG CGTAGAAGAAGCTGGTGCTGTT	$NO_3^- \rightarrow NO_2^-$
nir*K*	ATYGGCGGVCAYGGCGA GCCTCGATCAGRTTRTGGTT	$NO_2^- \rightarrow NO$
nir*S*	GTSAACGYSAAGGARACSGG GASTTCGGRTGSGTCTTSAYGAA	$NO_2^- \rightarrow NO$
nos*Z*	AGAACGACCAGCTGATCGACA TCCATGGTGACGCCGTGGTTG	$N_2O \rightarrow N_2$

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

高寒草甸退化显著影响土壤理化性质(见表 2)。与未退化草甸相比,退化草甸的土壤有机碳、全氮、硝态氮和铵态氮含量均显著降低($p<0.05$),降幅分别达 41.9%～67.5%,26.8%～56.2%,44.7%～76.6%和 36.0%～58.9%。轻度退化草甸的速效磷及速效钾含量与未退化草甸相比无显著差异($p>0.05$),显著高于中度和重度退化草甸($p<0.05$)。土壤 pH 值变化为 6.43～6.90,且随退化程度的增高而逐渐增加。退化降低了土壤水分,其含量随退化程度的增高而逐渐下降,与未退化草甸相比,重度退化草甸的水分含量降低了 33.6%。

表 2 不同退化草地土壤理化性质

项 目	未退化	轻度退化	中度退化	重度退化
pH 值	6.43±0.09^c	6.65±0.06^b	6.78±0.05^{ab}	6.9±0.15^a
土壤水分 SM/%	23.35±2.67^a	22.88±1.24^a	18.37±1.27^b	15.5±0.73^c
有机碳 SOC/(g·kg^{-1})	33.51±7.81^a	19.46±1.37^b	13.57±0.91^{bc}	10.94±1.98^c
全氮 TN/(g·kg^{-1})	2.42±0.43^a	1.77±0.12^b	1.3±0.04^c	1.06±0.21^c
硝态氮 NH_4^+-N/(mg·kg^{-1})	13.29±2.07^a	7.34±1.65^b	4.43±0.63^c	3.14±0.69^c
铵态氮 NO_3^--N/(mg·kg^{-1})	6.97±1.63^a	4.47±0.34^b	3.17±0.54^c	2.86±0.35^c
速效磷 AP/(mg·kg^{-1})	1.96±0.09^a	2.18±0.39^a	1.67±0.28^b	1.67±0.74^b
速效钾 AK/(mg·kg^{-1})	116.96±25.02^a	106.23±10.01^a	95.52±23.21^b	95.98±14.63^b

注:不同字母表示处理间差异显著($p<0.05$)。下同。

2.2 土壤氮素转化相关基因

由表 3 可以看出,不同退化程度草甸的土壤氮素转化微生物基因丰度差异显著。其中,nif*H* 基因的丰度变幅最大(每 g 干土 6.88×10^3～2.76×10^9 个拷贝数),且随退化程度的加剧而逐渐下降,与未退化草甸相比,重度退化草甸的 nifH 基因丰度降低了

78.1%。amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因丰度分别为 $5.24\times10^3\sim3.06\times10^9$ 和 $7.02\times10^3\sim2.96\times10^9$ 个拷贝数,两者变化趋势相同,均随退化程度显著降低($p<0.05$),中度退化和重度退化草甸的土壤 amo*A*-AOA 基因丰度无明显差异($p>0.05$),但均显著低于未退化和轻度退化草甸。nir*K* 和 nir*S* 基因变化趋势与 nif*H* 相反,随退化程度的加剧而增加,重度退化草甸的 nir*K* 和 nir*S* 丰度最高,显著高于未退化草甸($p<0.05$)。轻度退化和中度退化草甸土壤中 nar*G* 基因丰度与未退化草甸无显著差异,但显著低于重度退化草甸($p<0.05$)。不同退化草甸之间 nos*Z* 基因丰度无显著差异($p>0.05$)。

表 3　不同退化草地土壤氮转化微生物功能基因丰度

基因	草地退化程度			
	未退化	轻度退化	中度退化	重度退化
nif*H*	10.65 ± 0.27^{a}	8.12 ± 0.32^{b}	5.65 ± 0.21^{c}	2.88 ± 0.14^{d}
amo*A*-AOA	7.45 ± 0.11^{a}	6.31 ± 0.08^{b}	4.3 ± 0.31^{c}	2.12 ± 0.13^{d}
amo*A*-AOB	7.19 ± 0.32^{a}	6.84 ± 0.25^{ab}	5.58 ± 0.14^{b}	2.36 ± 0.19^{c}
nar*G*	4.13 ± 0.11^{c}	4.45 ± 0.21^{bc}	5.67 ± 0.16^{ab}	6.17 ± 0.34^{a}
nir*K*	5.21 ± 0.32^{d}	6.81 ± 0.44^{bc}	8.51 ± 0.39^{b}	9.68 ± 0.37^{a}
nir*S*	4.19 ± 0.27^{d}	5.61 ± 0.3^{c}	7.58 ± 0.24^{b}	9.05 ± 0.44^{a}
nos*Z*	4.08 ± 0.26^{a}	4.59 ± 0.35^{a}	4.65 ± 0.24^{a}	4.6 ± 0.21^{a}

2.3　氮素转化微生物基因与土壤理化性质的相关性

相关性分析表明(见表 4),nif*H* 基因与土壤 pH 值呈极显著负相关($p<0.01$),与水分、有机碳、硝态氮、铵态氮及速效钾呈显著正相关($p<0.05$)。

由表 4 可知,amo *A*-AOA和 amo*A*-AOB 基因丰度与土壤含水量的相关性最大,相关系数分别为 0.76 和 0.81。nir*K* 和 nir*S* 基因与 pH 值呈显著正相关($p<0.05$),而与土壤含水量、有机碳、硝态氮、铵态氮和全磷呈显著负相关。nar*G* 则与铵态氮呈显著正相关。

表 4　土壤理化性质与氮素转化微生物基因丰度的相关性

基因	有机碳	全氮	硝态氮	铵态氮	速效磷	速效钾	pH 值	含水量
nif*H*	0.83**	0.69**	0.48*	0.47*	0.13	0.46*	−0.77**	0.54**
amo*A*-AOA	0.46*	0.53*	0.55**	0.48*	−0.27	0.18	−0.49*	0.76**
amo*A*-AOB	0.63**	0.32	0.69**	0.61**	−0.21	0.09	−0.47*	0.81**
nar*G*	−0.38	−0.31	−0.09	−0.40	−0.45*	−0.32	0.17	−0.19
nir*K*	−0.81**	−0.53*	−0.64**	−0.70**	−0.12	0.28	0.68**	−0.62**
nir*S*	−0.77**	−0.58**	−0.71**	−0.75**	−0.07	0.11	0.49*	−0.53*
nos*Z*	−0.11	−0.24	−0.27	−0.33	0.10	−0.21	−0.24	−0.09

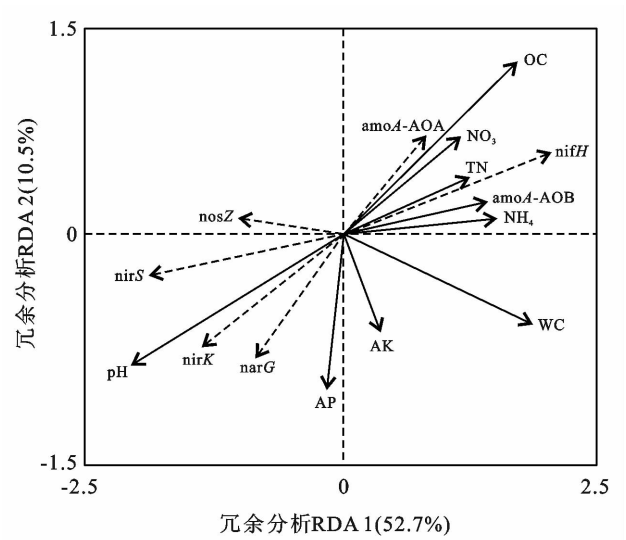
注:* 为差异性显著,$p<0.05$;** 为差异性极显著,$p<0.01$。

RDA 分析表明(见图 1),土壤理化特性解释了 53.2%氮转化功能基因丰度变异,其中第 1 轴解释率为 52.7%,第 2 轴解释率为 10.5%。土壤有机碳,pH 值和含水量是影响高寒草甸土壤氮素微生物基因的主要因素。其中,有机碳和 pH 对 nif*H* 基因变化的影响较大,含水量对 amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因影响较大,pH 值对 nir*K* 和 nir*S* 基因影响较大。

3　讨 论

在土壤—植被体系中,土壤制约植被,尤其是土壤养分会引起植物群落结构及物种多样性的改变[14]。近年来,由于超载放牧等人为干扰及气候变化异常等多重因素的影响,草地沙化、黑土滩化、植被稀疏化等植被和土壤退化过程不断加剧,高寒草地生态功能严重受损。本研究表明,随着退化程度的加剧,土壤有机碳、全氮、铵态氮和硝态氮含量均显著降低,这与王玉琴等[15]、郭小伟等[16]等研究结果一致,其原因与地上生物量的减少密切相关。高寒草甸退化导致生物量减少,枯落物也相应减少,导致输入到土壤中的有机质下降,土壤中的碳氮主要来源于有机质,因此土壤中的碳氮含量显著降低。前人研究表明,植被覆盖度与土壤含水量呈显著负相关关系[17-18]。植物盖度降低必然导致土壤裸露面积增大,引起地表蒸发量增大,进而导致含水量降低以及土壤 pH 值增加,因此在本研究中,土壤含水量随退化程度加剧显著降低,而 pH 值则显著增加,这与高海宁等[19]研究结果一

致。王玉琴等[15]发现,高寒草甸在退化过程中,土壤铵态氮和硝态氮的含量逐渐增加,推测其原因是啮齿动物排泄物的增加,导致速效氮含量增加。然而,我们发现土壤铵态氮和硝态氮随草甸退化程度的加剧而显著降低,与王玉琴等[15]结果相反。由于氮素的转化易受环境条件的影响,因此这种结果差异可能与不同草地类型以及人为或动物的干扰程度有关。磷、钾是植物生长所必需的营养元素,在植物生命活动中发挥着重要作用[20]。本研究中,随着退化程度的加剧,土壤速效磷、速效钾均呈降低趋势。造成这一现象的原因是退化草地中土壤微生物减少,使得植物残体的分解速率降低,导致土壤中速效磷和速效钾含量降低。



注:OC 为有机碳; TN 为全氮; NH_4^+-N 为铵态氮; NO_3^--N 为硝态氮; AP 为速效磷; AK 为速效钾; WC 为含水量; 虚线箭头线为微生物基因丰度; 实线箭头线为土壤理化特征。

图 1 土壤氮素转化微生物基因丰度与理化特性的冗余分析

土壤氮素含量能够在一定程度上指示土壤肥力,而氮素形态决定了土壤的实际供氮能力。土壤微生物矿化及固氮作用能够维持土壤的肥力,在氮素转化中发挥着重要作用[21]。本研究发现,草甸退化后,土壤 nif*H*,amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因丰度显著降低,表明草甸退化降低了微生物的固氮潜能和硝化作用,这与前人研究结果一致[22],其原因可能与土壤中可利用碳和氮含量减少,进而抑制了固氮微生物和参与硝化作用的微生物活性有关。土壤反硝化主要由含有 nar*G*,nir*K*,nir*S* 基因的微生物完成[23]。本研究中,与未退化草甸相比,退化草甸土壤的 nar*G*,nir*K*,nir*S* 基因丰度均显著降低,表明退化可能会增强微生物的反硝化作用,加快 NO_3^- 向 NO_2^- 和 N_2 的转化,进而导致植物可吸收利用的有效氮素降低。但也有研究表明[24],放牧导致草地退化,反而降低了反硝化作用的速率,抑制了 N_2O 的产生,这与本研究结果不一致,原因可能是不同草地生态系统的立地条件以及干扰强度不同,其微生物群落结构和活性也有所差异。因此,草地的恢复应综合考虑立地条件、退化情况等因素。参与反硝化过程的 nos*Z* 基因在不同退化草甸中无显著变化,表明草甸退化对土壤中含有 nos*Z* 基因的微生物无显著影响。由于本研究没有测定 NO_2^- 及 N_2 的含量,而参与 N_2O 向 N_2 的转化并不是只由 nos*Z* 基因控制,因此还不能判断退化对 N_2 的产生没有影响,还需进一步研究。研究表明,土壤养分、水分及酸碱度是影响微生物群落组成和活性的重要因素[25],本研究发现了类似的现象,土壤有机碳、pH 值和含水量是影响高寒草甸氮转化基因的主要因素。土壤碳氮的含量决定了微生物的数量和活性,pH 值和含水量的变化会引起微生物群落组成的改变。由于不同微生物对环境条件的反应有所不同,其主导因素也存在差异,例如,本研究中有机碳和 pH 值对 nif*H* 基因变化的影响较大,而含水量对 amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因的影响较大。

4 结 论

青藏高原高寒草甸退化导致土壤有机碳、全氮、硝态氮、铵态氮及水分含量降低及 pH 值升高。高寒草甸的退化降低了固氮 nif*H* 基因、氨氧化 amo*A*-AOA 和 amo*A*-AOB 基因丰度,但增加了反硝化 nar*G*,nir*S* 和 nir*K* 基因丰度。土壤有机碳,pH 值及水分是影响高寒草甸土壤氮素转化微生物基因的主要因素。

[参 考 文 献]

[1] 字洪标,胡雷,阿的鲁骥,等. 不同退化演替阶段高寒草甸群落根土比和土壤理化特征分布格局[J]. 草地学报,2015,23(6):1151-1160.

[2] 樊博,林丽,曹广民,等. 不同退化阶段高寒草甸土壤物理性质与植物根系的相互关系[J]. 生态学报,2020,40(7):1-10.

[3] 马源,李林芝,张德罡,等. 高寒草甸根际土壤化学计量特征对草地退化的响应[J]. 应用生态学报,2019,30(9):3039-3048.

[4] Nannipieri P, Eldor P. The chemical and functional characterization of soil N and its biotic components [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009,41(12):2357-2369.

[5] Zhang Chao, Song Zilin, Zhuang Daohua, et al. Urea fertilization decreases soil bacterial diversity, but improves microbial biomass, respiration, and N-cycling potential in a semiarid grassland [J]. Biology and Fertility of Soils,2019,55(3):229-242.

[6] Nelson M B, Berlemont R, Martiny A C, et al. Nitro-

gen cycling potential of a grassland litter microbial community [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015,81(20):7012-7022.

[7] 郝爱华,薛娴,彭飞,等. 青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究[J]. 生态学报,2020,40(3):464-975.

[8] 蔡晓布,张永青,邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征[J]. 生态学报,2008,28(3):1034-1044.

[9] 胡雷,王长庭,王根绪,等. 三江源区不同退化演替阶段高寒草甸土壤酶活性和微生物群落结构的变化[J]. 草业学报,2014,23(3):8-19.

[10] 蒋永梅,师尚礼,田永亮,等. 高寒草地不同退化程度下土壤微生物及土壤酶活性变化特征[J]. 水土保持学报,2017,31(3):244-249.

[11] Xue Xian, You Quangang, Peng Fei, et al. Experimental warming aggravates degradation-induced topsoil drought in alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Land Degradation & Development, 2017,28(8):2343-2353.

[12] 鲁如坤. 土壤与农业化学分析[M]. 北京:中国农业出版社, 1999.

[13] 廖李容,王杰,张超,等. 禁牧对半干旱草地土壤氮循环功能基因丰度和氮储量的影响[J]. 应用生态学报,2019,30(10):3473-3481.

[14] Zhang Chao, Xue Sha, Liu Guobin, et al. A comparison of soil qualities of different revegetation types in the Loess Plateau, China [J]. Plant and Soil, 2011, 347(1):163-178.

[15] 王玉琴,尹亚丽,李世雄. 不同退化程度高寒草甸土壤理化性质及酶活性分析[J]. 生态环境学报,2019,28(6):1108-1116.

[16] 郭小伟,杜岩功,林丽,等. 青藏高原北缘 3 种高寒草地的 CH_4、CO_2 和 N_2O 通量特征的初步研究[J]. 草业科学,2016,33(1):27-37.

[17] 肖翔,格日才旦,侯扶江. 青藏高原放牧和地形对高寒草甸群落 α 多样性和土壤物理性质的影响[J]. 草业科学,2019,36(12):3041-3051.

[18] 林璐,乌云娜,田村宪司,等. 呼伦贝尔典型退化草原土壤理化与微生物性状[J]. 应用生态学报,2013,24(12):3407-3414.

[19] 高海宁,张勇,秦嘉海,等. 祁连山黑河上游不同退化草地有机碳和酶活性分布特征[J]. 草地学报,2014,22(2):283-290.

[20] 陈银萍,罗永清,李玉强,等. 兰州地区农田土壤速效磷与速效钾含量的变化特征[J]. 水土保持通报,2014,34(4):46-52.

[21] Jung J, Yeom J, Kim J, et al. Change in gene abundance in the nitrogen biogeochemical cycle with temperature and nitrogen addition in Antarctic soils [J]. Research in Microbiology, 2011,162(10):1018-1026.

[22] Pan Hong, Ying Shanshan, Liu Haiyang, et al. Microbial pathways for nitrous oxide emissions from sheep urine and dung in a typical steppe grassland [J]. Biology and Fertility of Soils, 2018,54(6):717-730.

[23] Barta J, Melichova T, Vanek D, et al. Effect of pH and dissolved organic matter on the abundance of nir*K* and nirS denitrifiers in spruce forest soil [J]. Biogeochemistry, 2010,101(1),123-132.

[24] Xu Yuqing, Wan Shiqiang, Cheng Weixin, et al. Impacts of grazing intensity on denitrification and N_2O production in a semi-arid grassland ecosystem [J]. Biogeochemistry, 2008,88(2):103-115.

[25] Mergel A, Kloos K, Bothe H. Seasonal fluctuations in the population of denitrifying and N_2-fixing bacteria in an acid soil of a Norway spruce forest [J]. Plant and Soil, 2001,230(1):145-160.

(上接第 7 页)

[29] 徐建华. 现代地理学中的数学方法[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社,2017:73-83.

[30] 吴喜芳,李改欣,潘学鹏,等. 黄河源区植被覆盖度对气温和降水的响应研究[J]. 资源科学,2015,37(3):512-521.

[31] 王涛,李贝贝,裴春营. 植被 NDVI 对城市扩展及气候变化的响应:以西安及其附近区域为例[J]. 干旱区地理,2017,40(2):388-396.

[32] 赵跃中,穆兴民,严宝文,等. 延河流域植被恢复对径流泥沙的影响[J]. 泥沙研究,2014(4):67-73.

[33] 高照良,付艳玲,张建军,等. 近 50 年黄河中游流域水沙过程及对退耕的响应[J]. 农业工程学报,2013,29(6):99-105.

[34] 高海东,刘晗,贾莲莲,等. 2000—2017 年河龙区间输沙量锐减归因分析[J]. 地理学报,2019,74(9):1745-1757.

[35] Shi Peng, Zhang Yan, Ren Zongping, et al. Land-use changes and check dams reducing runoff and sediment yield on the Loess Plateau of China [J]. Science of The Total Environment,2019,664:984-994.

[36] Wang Hong, Sun Fubao, Xia Jun, et al. Impact of LUCC on streamflow based on the SWAT model over the Wei River basin on the Loess Plateau in China [J]. Hydrology and Earth System Sciences, 2016, 21(4):1929-1945.