

湘中丘陵区 4 个树种人工纯林土壤-微生物-胞外酶 C : N : P 化学计量特征

卢巧露¹, 方晰^{1,2}, 范世才¹, 孙龙¹, 孙百慧¹, 梁婷婷¹, 李毅¹

(1.中南林业科技大学生命与环境科学学院,长沙 410004;

2.湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站,湖南会同 438107)

摘要: [目的]不同树种人工林因养分吸收利用策略的差异,导致土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)质量分数及其化学计量比的改变显著影响土壤微生物活性,土壤微生物是否通过调整自身生物量和胞外酶化学计量比适应土壤的变化仍不明确。为探究不同树种人工林对土壤微生物生物量和胞外酶活性的影响,研究土壤-微生物-胞外酶 C : N : P 化学计量比之间的协变性。[方法]以湘中丘陵区土壤发育、经营历史一致,不同生活型的 4 个树种[针叶树马尾松(*Pinus massoniana*)、落叶阔叶树枫香(*Liquidar formosana*)、常绿阔叶树木荷(*Schima superba*)和杜英(*Elaeocarpus decipiens*)]人工林作为研究对象,测定 0~40 cm 土层 C、N、P 质量分数,微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})、磷(P_{mic})和微生物获取 C(β -1,4-葡萄糖苷酶+ β -纤维二糖苷酶, BG+CBH)、N(β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶, NAG)、P(酸性磷酸酶, ACP)资源的相关胞外酶活性(EEA)。[结果]1)不同树种人工林显著影响土壤 C、N、P 质量分数,微生物生物量,胞外酶活性及 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 和 $EEA_{C:N:P}$;马尾松林、枫香林 $C_{mic} : P_{mic}$ 显著高于木荷林和杜英林,微生物与植物竞争土壤有效 P,土壤 P 利用率低,特别是枫香林;木荷林 NAG 及 $EEA_{N,P}$ 最高,微生物受 N 限制明显;杜英林 ACP 较高,且 $EEA_{C:N}$ 、 $EEA_{C:P}$ 也高于其他树种人工林,而 $EEA_{N,P}$ 最低,微生物受 C、P 限制最为严重。2)土壤 C : N : P 与微生物生物量、胞外酶 C : N : P 相关性不显著,仅有 $C_{mic} : N_{mic}$ 与 $EEA_{C:N}$ 、 $C_{mic} : P_{mic}$ 与 $EEA_{C,P}$ 呈显著负相关,表明土壤 C : N : P 与微生物生物量 C : N : P 不存在协变性;而土壤 C : N : P 与 $C : P_{imb}$ 呈显著正相关, $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 与 $C : N : P_{imb}$ 呈显著负相关, $C : N_{imb}$ 和 $EEA_{C:N}$ 呈显著正相关,证实土壤与微生物间 C、N、P 的差异对胞外酶化学计量比的影响。3)凋落物层现存量对土壤 C、N、P 质量分数及 P_{mic} 、 $C_{mic} : P_{mic}$ 、 $N_{mic} : P_{mic}$ 、BG+CBH、NAG、 $EEA_{C,P}$ 影响显著。[结论]不同树种人工林通过影响土壤 C、N、P 质量分数,进而影响微生物生物量和胞外酶活性,微生物主要通过调整自身生物量 C : N : P 及产生特定胞外酶适应不同养分的限制,验证资源分配理论。

关键词: 化学计量比; 微生物生物量; 胞外酶活性; 针叶树; 落叶阔叶树; 常绿阔叶树

中图分类号: S714.1

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2025)01-0239-10

Soil-microbe-exoenzyme C : N : P Stoichiometric Characteristics in Artificial Pure Forests of Four Tree Species in the Hilly Region of Central Hunan

LU Qiaolu¹, FANG Xi^{1,2}, FAN Shicai¹, SUN Long¹, SUN Baihui¹, LIANG Tingting¹, LI Yi¹

(1. College of Life and Environmental Sciences, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2. Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong, Hunan 438107, China)

Abstract: [Objective] The contents of soil carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) along with their stoichiometric ratios are varied due to the varying nutrient uptake and utilization strategies among plantations of various tree species, which in turn can affect soil microbial activity. However, whether soil

microorganisms adapt to these changes by adjusting their biomass and extracellular enzyme stoichiometric ratios remains uncertain. This study aims to explore the effects of plantations of various tree species on soil-microbe-exoenzyme C : N : P stoichiometric ratios and to investigate the correlations among soil-microbe-exoenzyme stoichiometry. [Methods] An investigation into the contents of C, N and P, as well as microbial biomass C (C_{mic}), N (N_{mic}), and P (P_{mic}) was conducted, and the activities of C-(β -1, 4-glucosidase + β -D-cellobiosidase, BG + CBH), N-(β -1, 4-N-acetylglucosaminidase, NAG), and P-(acid phosphatase, ACP) acquiring extracellular enzymes for microorganisms at 0—40 cm depth in four native tree species plantations were determined. These plantations included conifers *Pinus massoniana*, deciduous broad-leaved *Liquidambar formosana*, *Devergreen broad-leaved Schima superba* and *Elaeocarpus decipiens* located in the hilly region of central Hunan Province and shared a common soil development and management history. [Results] 1) Plantations of different tree species significantly affected soil C, N, P contents, microbial biomass, extracellular enzyme activity; $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ and $EEA_{C:N:P}$, $C_{mic} : P_{mic}$ ratios in *P. massoniana* plantations and *L. formosana* plantations were significantly higher than those in *S. superba* plantations and *E. decipiens* plantations, indicating that microorganisms competed with plants for soil available P. The utilization rate of soil P was low, especially in *L. formosana* plantations. NAG and $EEA_{N:P}$ in *S. superba* plantations were the highest, suggesting that microorganism were obviously limited by N there. ACP in *E. decipiens* plantations was higher, $EEA_{C:N}$ and $EEA_{C:P}$ were also higher than those in plantations of other tree species, while $EEA_{N:P}$ was the lowest, indicating that microorganisms were most restricted by C and P there. 2) There was no significant correlation between soil C : N : P and microbial biomass, extracellular enzyme C : N : P, while only $C_{mic} : N_{mic}$ and $EEA_{C:N}$, $C_{mic} : P_{mic}$ and $EEA_{C:P}$ showed significant negative correlation, indicating that there was no covariance between soil C : N : P and microbial biomass C : N : P. There was a significantly positive correlation between soil C : N : P and $C : P_{imb}$, a significantly negative correlation between $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ and $C : N : P_{imb}$, and a significantly positive correlation between $C : N_{imb}$ and $EEA_{C:N}$, which confirmed the influence of C, N and P differences between soil and microorganisms on the stoichiometric ratios of extracellular enzymes. 3) Existing biomass of the litter layer had significant effects on soil C, N, P contents, P_{mic} , $C_{mic} : P_{mic}$, $N_{mic} : P_{mic}$, BG+CBH, NAG, and $EEA_{C:P}$. [Conclusion] By influencing the contents of soil C, N and P, plantations composed of different tree species can affect microbial biomass and extracellular enzyme activities. Soil microorganisms can adapt to diverse nutrient limitations by regulating their biomass C : N : P ratios and synthesizing specific extracellular enzymes. The results substantiate the microbial resource allocation theory.

Keywords: stoichiometric ratio; microbial biomass; extracellular enzyme activity; coniferous tree; deciduous broad-leaved tree; evergreen broad-leaved tree

Received: 2024-06-12

Revised: 2024-08-31

Accepted: 2024-09-06

Online(www.cnki.net): 2024-12-25

碳(C)、氮(N)、磷(P)是土壤养分循环的核心要素,土壤 C : N : P 改变影响养分有效性,进而影响微生物生物量、胞外酶活性及其化学计量比。土壤 C : N 下降, N 有效性增高,微生物生物量 C : N 降低,随即减少 N 获取酶的分泌,土壤胞外酶 C : N 显著提高^[1]。亚热带森林土壤微生物生物量 C : P 随土壤 C : P 增高而显著增高,但微生物生物量 N : P 随土壤 N : P 增高而下降^[2]。表明土壤微生物和胞外酶的化学计量受土壤 C、N、P 资源有效性的调控。但也有研究^[3]发现,土壤微生物生物量 C : N 变异性很

小。土壤微生物是生态系统物质循环和能量流动的引擎,微生物生物量 C : N : P 的变化对研究土壤 C、N、P 循环十分必要。已有研究^[4]表明,微生物生物量 C : P 较低时,微生物矿化土壤有机 C 时释放 P 的潜力较大;而微生物生物量 C : P 较高,微生物对土壤有效 P 有固持趋势。微生物参与土壤 C、N、P 转化与循环过程中,当能量或养分受限时分泌一系列胞外酶(EEA)促进土壤有机物质转化为无机物而改变土壤 C : N : P^[5],表明土壤微生物和胞外酶的相互关系调节土壤 C、N、P 的吸收利用。土壤胞外酶化学计

量比可反映土壤微生物代谢和营养需求间的生化平衡,可表征土壤微生物能量和养分限制状况^[6]。热带亚热带森林土壤 $E_{EA_{C:P}}$ 较低,表明热带亚热带森林受 P 限制^[5]。因此,同步关注土壤、微生物、胞外酶化学计量比的变化有助于加深理解土壤 C、N、P 的循环过程,可为探讨土壤养分限制性提供有价值的信息。目前,关于土壤微生物生物量 C : N : P 与土壤 C : N : P 间的关系仍不明确^[3],特别是土壤、微生物、胞外酶间的关系仍存在较大的不确定性和争议^[7],还需要更多具体试验研究给予验证。

近年来,大规模的造林和再造林使中国人工林面积不断增加,目前,中国人工林保有面积为 7.95×10^7 hm^2 ,继续保持世界首位^[8],在涵养水源、养分循环、维护 C 库平衡与稳定等方面发挥重要作用,但普遍存在树种单一、结构简单和生态服务低下及长期经营可能导致地力衰退、初级生产力下降等问题,严重影响人工林的可持续经营与利用。因此,人工林提质增效改造亟须解决^[9]。针对上述问题,许多学者^[10]开展相关研究,如不同树种人工林凋落物量、细根生物量及其分解和周转与养分循环的关系,土壤生产力维持与土壤微生物活性的关系等,取得丰富的基础数据和成果。但由于不同树种的养分吸收利用策略不同,凋落物产量和质量及其分解速率差异显著,即使在一致的立地条件下,不同树种人工林也将改变土壤 C、N、P 质量分数及其化学计量比,进而改变土壤微生物群落结构及其养分可利用性,必然影响土壤胞外酶活性及其化学计量比。研究^[11]发现,随凋落物质量下降,土壤 C 质量分数增大,C 积累增加,C 限制减弱,N 或 P 限制增强,C 获取酶活性下降,N、P 获取酶活性增强。中国东部南北样带森林土壤 $E_{EA_{C:P}}$ 、 $E_{EA_{N:P}}$ 分别与土壤 C : P、N : P 呈显著负相关^[12]。但在同质环境(立地、土壤、气候)下,不同树种人工林土壤 C、N、P 质量分数及其化学计量比是否存在显著差异? 土壤微生物是否通过调整自身生物量和胞外酶化学计量比适应土壤变化? 土壤、微生物、胞外酶化学计量比间是否存在显著相关性等科学问题仍不清楚,限制人们对不同树种人工林养分循环的深入认识,迫切需要开展更多的具体研究工作。

马尾松(*Pinus massoniana*)是早期演替阶段针叶树种,耐干旱、耐瘠薄,适应能力强^[10],是我国南方用材林主要造林树种;枫香(*Liquidar formosana*)是早中期演替阶段落叶阔叶树种,喜光、稍耐荫蔽、耐干旱、耐瘠薄,也是我国南方主要造林树种;木荷(*Schima superba*)是晚期演替阶段常绿阔叶树种,适应性强、喜光、稍耐干旱瘠薄、速生性良好、对林火具

有阻隔作用,是优质木材供给及营造针阔混交林的重要树种;杜英(*Elaeocarpus decipiens*)是晚期演替阶段常绿阔叶树种,常与枫香、木荷等混生,中等喜光,萌芽力与适应力强。4 个树种的生长进程、鲜叶功能性状,落叶 C、N、P 质量分数及其化学计量比和 N、P 再吸收效率差异显著,可能改变地下凋落物的输入和土壤养分状况。但至今在相同立地、林龄及管理措施下,不同树种人工林土壤、微生物、胞外酶化学计量特征的研究仍少见报道。本研究在同质环境(立地、气候和土壤)中采集马尾松、枫香、木荷、杜英人工纯林 0~40 cm 土层土壤样品,测定土壤 C(C_{soil})、N(N_{soil})、P(P_{soil})质量分数,微生物生物量 C(C_{mic})、N(N_{mic})、P(P_{mic})及参与 C[β -1,4-葡萄糖苷酶+ β -纤维二糖苷酶(BG+CBH)]、N[β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)]、P[酸性磷酸酶(ACP)]循环的胞外酶活性,旨在探讨 3 个问题:1)不同树种人工林土壤、微生物生物量、胞外酶活性及其化学计量比的差异是否显著? 2)土壤微生物是否通过调整自身生物量和胞外酶化学计量比适应土壤的变化? 3)土壤、微生物、胞外酶化学计量比间是否存在显著相关性? 为揭示不同树种人工林对土壤 C、N、P 循环过程的影响机制和亚热带人工林提质增效改造的树种组配提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地设置在湖南省中东部长沙县($113^{\circ}17'00'' \sim 113^{\circ}27'00''E, 28^{\circ}23'00'' \sim 28^{\circ}24'00''N$),位于幕连九山脉中支连云山山脉的余脉,地形起伏大,海拔为 55~550 m,坡度多为 $20^{\circ} \sim 30^{\circ}$,是典型低山丘陵地貌,属于亚热带湿润季风气候,多年平均气温 $17.0^{\circ}C$,7—8 月极端高温 $39.8^{\circ}C$,1 月极端低温 $-10.3^{\circ}C$,年降水量为 1 412~1 559 mm,主要集中于 4—7 月,年平均日照时间 1 440 h,无霜期 216~269 d。土壤以板岩和页岩发育而成的酸性红壤为主,土质黏重,富含铁、铝氧化物,养分质量分数低。地带性植被是亚热带常绿阔叶林,树种丰富,以石栎(*Lithocarpus glaber*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、毛豹皮樟(*Litsea coreana*)、南酸枣(*Choerospondi asaxillar*)、枫香、木荷、杜英等为优势树种。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2014 年选取亚热带 4 个乡土树种(马尾松、枫香、木荷、杜英),设计 25 种组配,包括单一树种纯林、2 个树种、3 个树种和 4 个树种的混交,在土壤发育、经营历史一致的退化林地建立的亚热带森林植被恢复技术示范基地,面积约为 20 hm^2 。整个基地划分为 4 个区块,每个区块 25 块样地,每块样

地面积均为 25 m×25 m;每个区块随机设计每种组配 1 块样地,即 4 个重复,栽植密度为 1.5 m×2.0 m。本研究选取 4 个树种人工纯林为研究对象,2022 年 10 月样地林木生长调查结果发现,马尾松林(PM)、枫香林(LF)、杜英林(ED)和木荷林(SS)平均胸径分别为(9.41±1.88)、(3.58±1.41)、(4.61±2.85)、(5.45±2.86) cm,平均树高分别为(6.57±1.17)、(4.78±1.98)、(4.08±2.01)、(5.86±2.40) m。

1.2.2 地表凋落物层、土壤样品采集与处理 2021 年 12 月和 2022 年 7 月采集地表凋落物层及 0~40 cm 土层土壤样品。在样地对角线均匀设置 5 个采样点,每个采样点布置 0.5 m×0.5 m 小样方,采集小样方内全部凋落物。在室内,将同一块样地 5 个小样方的凋落物混合为 1 个样品,置于 75 °C 恒温下烘干至恒重,称取凋落物样品干重,估算 4 个树种人工林凋落物层现存量,SS 最高,为(12.84±1.81) t/hm²,PM、LF、ED 分别为(8.60±1.25)、(6.07±0.65)、(9.68±1.29) t/hm²。

完成凋落物采集后,在小样方内挖掘长、宽、深均为 0.5 m 的土壤剖面,由下而上依次采集 20~40、0~20 cm 土层的土壤样品。在室内,清除样品的动植物残体和石砾,将同一块样地 5 个采样点同一土层样品等量混合为 1 个样品,过 2 mm 土壤筛,每个土壤样品分为 2 份:一份装入无菌自封袋密封存于 4 °C 冰箱,用于测定微生物生物量、胞外酶活性;另一份置于室内自然风干,过 0.25 mm 土壤筛,用于测定 C_{soil}、N_{soil}、P_{soil} 质量分数。

1.2.3 各项指标的测定方法 C_{soil} 用重铬酸钾-浓硫酸水合氧化容量法测定;N_{soil} 用 K9 840 自动凯氏定氮仪测定;P_{soil} 用王水酸熔钼锑抗比色法测定。C_{mic} 用三氯甲烷熏蒸-硫酸钾提取后,提取液用 TOC-VWP 总有机碳分析仪测定;N_{mic} 用三氯甲烷熏蒸-硫酸钾提取,提取液用茚三酮比色法测定;P_{mic} 用三氯甲烷熏蒸-双酸浸提-Pi 测定-外加 Pi 校正法测定;土壤 BG、CBH、NAG 和 ACP 活性均用 96 微孔酶标板荧光分析法^[13] 测定,土壤酶活性以单位土壤干土重量和单位时间下底物分解产量表示。

1.2.4 数据处理与统计分析 C_{mic}、N_{mic}、P_{mic} 计算公式为:

$$C_{mic} = \frac{EC}{K_{EC}} \quad (1)$$

$$N_{mic} = m \times E_N \quad (2)$$

$$P_{mic} = \frac{E_{Pi}}{K_P \times R_{Pi}} \quad (3)$$

$$R_{Pi} = \frac{\Delta P_i}{7.8} \times 100\% \quad (4)$$

式中:C_{mic}、N_{mic}、P_{mic} 分别为土壤微生物生物量 C、N、P,mg/kg;EC 为熏蒸土壤与未熏蒸土壤可溶性有机

氮质量分数的差值;K_{EC} 为转换系数,取 0.45;E_N 为熏蒸土壤与未熏蒸土壤可溶性有机氮质量分数的差值;m 为转换系数,取 5.0;E_{Pi} 为熏蒸土壤与未熏蒸土壤速效磷质量分数的差值;K_P 为转换系数,取 0.4^[14];R_{Pi} 为外加 Pi 校正系数;ΔP_i 为加 Pi 校正土壤与未熏蒸土壤速效磷质量分数的差值。

由于各项指标在土层间差异较大,本研究采用 0~20、20~40 cm 土层各项指标的加权平均值作为 0~40 cm 土层各项指标的实测值,计算公式为:

$$f_i = \frac{X_i}{\sum_{i=1}^n X_i} \times 100\% \quad (5)$$

$$X = \sum_{i=1}^n (X_i \times f_i) \quad (6)$$

式中:n 为土层数,取值 2;f_i 为 i 土层各个指标值占 2 个土层总和的百分比,%;i 为 0~20、20~40 cm 土层;X_i 为 i 土层各指标值,X 为各指标的加权平均值,g/kg。

土壤胞外酶化学计量比用计算公式为:

$$EEA_{C:N} = \frac{BG+CBH}{NAG} \quad (7)$$

$$EEA_{C:P} = \frac{BG+CBH}{ACP} \quad (8)$$

$$EEA_{N:P} = \frac{NAG}{ACP} \quad (9)$$

式中:EEA_{C:N} 为土壤胞外酶碳氮比;EEA_{C:P} 为土壤胞外酶碳磷比;EEA_{N:P} 为土壤胞外酶氮磷比;BG 为 β-1,4-葡萄糖苷酶活性(nmol/h/g);CBH 为 β-纤维二糖苷酶活性(nmol/h/g);NAG 为 β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性(nmol/h/g);ACP 为酸性磷酸酶活性(nmol/h/g)。

C_{soil}:N_{soil}、C_{soil}:P_{soil}、N_{soil}:P_{soil} 分别与 C_{mic}:N_{mic}、C_{mic}:P_{mic}、N_{mic}:P_{mic} 的比值(C:N_{imb}、C:P_{imb}、N:P_{imb}) 得到土壤微生物与土壤 C:N:P 化学计量不平衡性(C:N:P_{imb}=C:N:P_{soil}/C:N:P_{mic})^[15]。

应用 Excel 2010 软件统计各项指标的平均值和标准误差,绘制图、表。图、表中的数据均为平均值±标准偏差。本研究中胞外酶 C:N:P 是(BG+CBH):NAG:ACP,土壤和微生物生物量 C:N:P 为质量比。运用 SPSS 26.0 软件的单因素方差分析(One-way ANOVA)的邓肯法比较不同树种人工林各项指标的差异显著性(p<0.05)。用 Pearson 相关分析法分析土壤、微生物生物量、胞外酶化学计量比间及其与凋落物层现存量间的相关性。

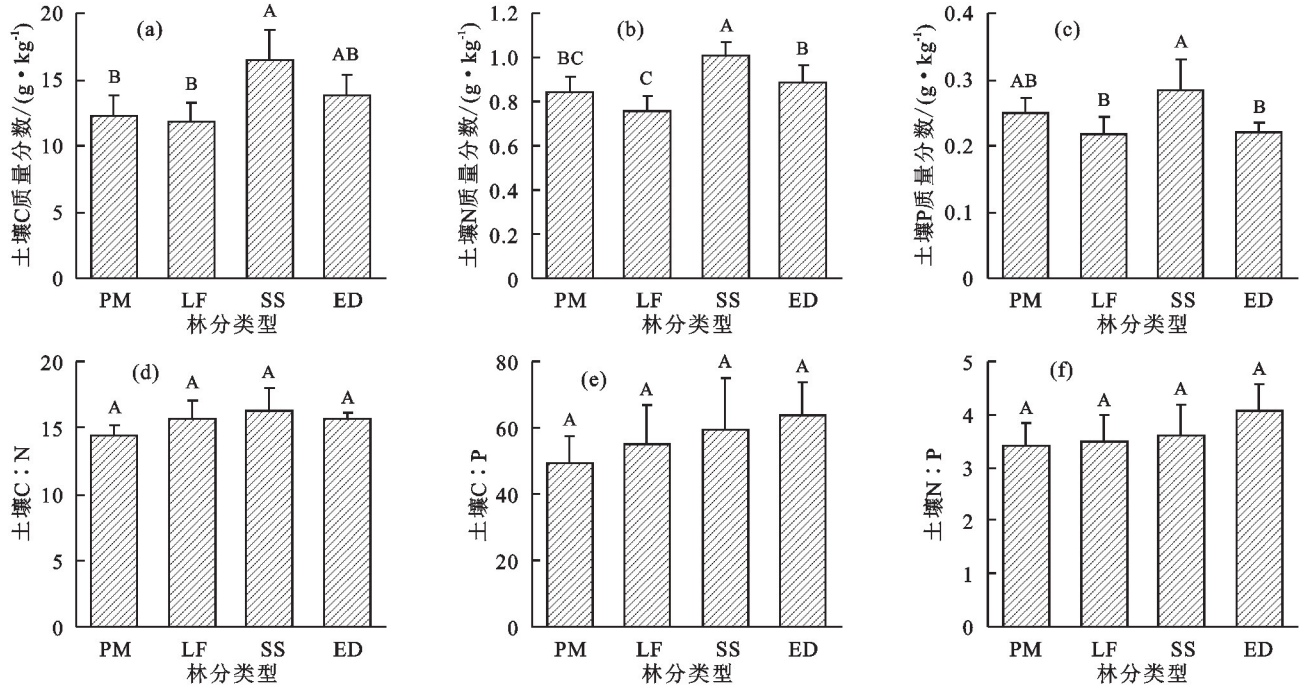
2 结果与分析

2.1 不同树种人工林土壤碳氮磷质量分数及其化学计量比

由图 1 可知,4 个树种人工林间 C_{soil}、N_{soil}、P_{soil} 质量分数差异显著,且 C_{soil}、N_{soil}、P_{soil} 质量分数的变化趋势基

本一致。SS 的 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数最高,且与 PM (除 P_{soil} 外)、LF 和 ED(除 C_{soil} 外)差异显著,PM、LF、ED 的 C_{soil} 、 P_{soil} 质量分数差异不显著。LF 的 N_{soil} 质

量分数最低,且与 ED 差异显著,与 PM 差异不显著。4 个树种人工林 $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 差异均不显著,平均值分别为 15.51、56.82、3.64。



注:PM、LF、SS、ED分别为马尾松、枫香、木荷、杜英人工林;图柱上方不同大写字母表示不同树种人工林间差异显著($p < 0.05$)。下同。

图 1 不同树种人工林土壤碳、氮、磷质量分数及其化学计量比

Fig.1 Carbon, nitrogen and phosphorus contents and their stoichiometric ratios in different forest types

2.2 不同树种人工林土壤微生物生物量及其化学计量比

由图 2 可知,4 个树种人工林土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 平均值分别为 927.68、114.47、21.93 mg/kg。不同树种人工林间土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 差异显著。其中,SS 的 C_{mic} 最高,与 PM、SS 差异显著;ED 的 N_{mic} 最高,与 PM、LF、SS 差异显著,SS 的 P_{mic} 最高,且与 PM、LF、ED 差异显著,PM、ED 的 P_{mic} 也显著高于 LF。ED 的 $C_{mic} : N_{mic}$ 显著低于 PM、LF、SS;LF 的 $C_{mic} : P_{mic}$ 显著高于 PM、SS、ED,PM 也显著高于 SS 和 ED;LF、ED 的 $N_{mic} : P_{mic}$ 显著高于 PM、SS。

2.3 不同树种人工林土壤胞外酶活性及其化学计量比

由图 3 可知,4 个树种人工林间土壤胞外酶活性差异显著,BG+CBH、ACP 的变化趋势相似;LF 土壤 BG+CBH、ACP 活性最低,与 PM、SS、ED 差异显著,SS、ED 土壤 BG+CBH 也显著高于 PM;SS 土壤 NAG 活性显著高于 PM、LF、ED。4 个树种人工林土壤胞外酶化学计量比差异显著;其中,ED 的 $EAA_{C:N}$ 最高,与 PM、LF、SS 差异显著;SS 的 $EAA_{C:P}$ 最高,与 PM、LF 差异显著;SS 的 $EAA_{N:P}$ 最高,与 PM、ED 差异显著。

2.4 土壤-微生物-胞外酶之间碳氮磷化学计量比的相关性

由表 1 可知, $C_{soil} : N_{soil}$ 与 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 、

$C : P_{imb}$ 呈显著正相关, $C_{soil} : P_{soil}$ 与 $N_{soil} : P_{soil}$ 、 $C : P_{imb}$ 呈极显著正相关, $N_{soil} : P_{soil}$ 与 $C : P_{imb}$ 呈极显著正相关; $C_{mic} : N_{mic}$ 与 $EAA_{C:N}$ 、 $C : N_{imb}$ 呈极显著负相关, $C_{mic} : P_{mic}$ 与 $N_{mic} : P_{mic}$ 呈极显著正相关,与 $EAA_{C:P}$ 、 $C : P_{imb}$ 、 $N : P_{imb}$ 呈显著负相关, $N_{mic} : P_{mic}$ 与 $C : P_{imb}$ 、 $N : P_{imb}$ 呈显著负相关; $EAA_{C:N}$ 与 $EAA_{N:P}$ 呈极显著负相关,与 $C : N_{imb}$ 呈极显著正相关。

2.5 土壤碳氮磷质量分数、微生物生物量、胞外酶活性及其化学计量比与凋落物层现存量的相关性

由图 4 可知, C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 、 P_{mic} 、BG+CBH、NAG、 $EAA_{C:P}$ 与凋落物层现存量呈极显著或显著正相关, $C_{mic} : P_{mic}$ 、 $N_{mic} : P_{mic}$ 与凋落物层现存量呈极显著负相关。

3 讨论

3.1 不同树种人工林土壤碳氮磷质量分数及其化学计量比的差异

不同林分类型土壤 C 的输入量不同,导致不同林分类型 C_{soil} 质量分数差异显著。本研究中, C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数与凋落物层现存量呈极显著正相关(图 4),表明 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数的变化与凋落物层现存量密切相关^[3]。由于不同树种具有不同生物学和生态学特性,凋落物产量和质量及其分解速率不同,不同树种人工林凋落物层现存量差异显著,

C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 的归还与积累不同,导致 4 个树种人工林 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数差异显著(图 1)。

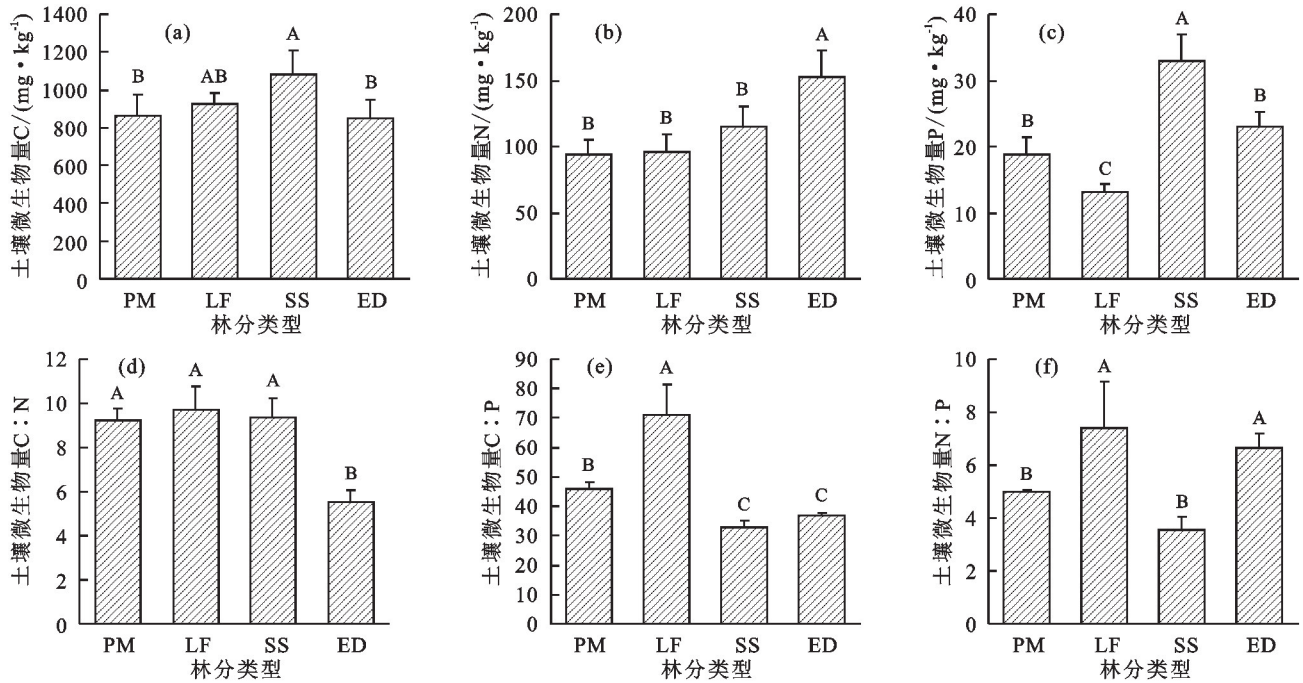
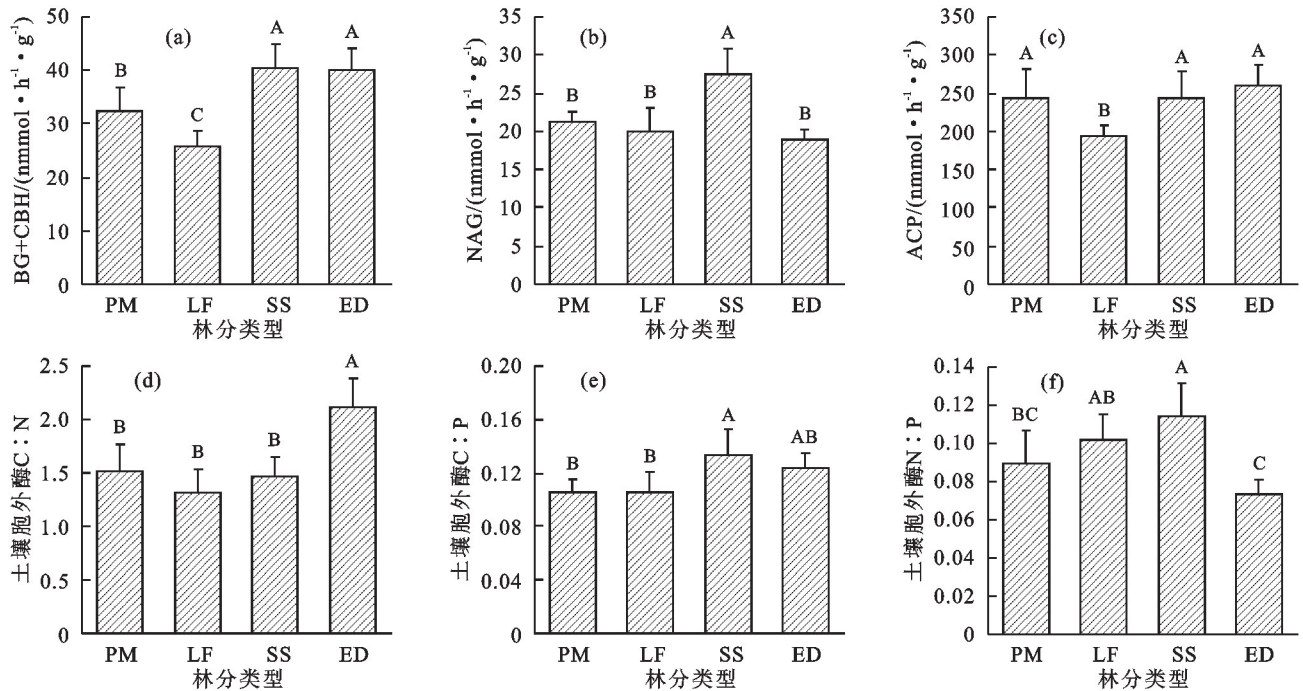


图 2 不同树种人工林土壤微生物量 C、N、P 及其化学计量比

Fig.2 Soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus and their stoichiometric ratios of different forest types



注:BG、CBH、NAG、ACP 分别为 β -1,4-葡萄糖苷酶、 β -纤维二糖苷酶、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶; $EEA_{C:N}$ 、 $EEA_{C:P}$ 、 $EEA_{N:P}$ 分别为胞外酶碳氮比、胞外酶碳磷比、胞外酶氮磷比。下同。

图 3 不同树种人工林土壤胞外酶活性及其化学计量比

Fig.3 Activities and stoichiometric ratios of soil extracellular enzymes of different forest types

其中,由于 SS、ED 为常绿阔叶林,5 株平均标准木细根生物量平均值分别为 (0.009 ± 0.007) 、 (0.019 ± 0.010) kg, 较高于 PM $[(0.003 \pm 0.002)$ kg] 和 LF $[(0.006 \pm 0.005)$ kg], 而且 SS、ED 地表凋落物层现存量分别为 (12.84 ± 1.81) 、 (9.68 ± 1.29) t/hm², 显著高于 PM $[(8.60 \pm 1.25)$ t/hm²] 和 LF $[(6.07 \pm 0.65)$ t/hm²]. 表明 SS、ED 土壤

C 的输入量高于 PM 和 LF, 导致前者 C_{soil} 质量分数高于后者, 特别是 SS 与 PM、LF 的差异达到显著水平。本研究中, SS 的 N_{soil} 质量分数显著高于其他 3 种树种人工林, 是由于 C_{soil} 、 N_{soil} 均来自于土壤有机质的分解。同样, 本研究中, SS 的 P_{soil} 质量分数最高, 也是由于亚热带山地森林土壤 P 组分的变化主要受

有机碳调控所致^[16]。与其他树种相比,SS 的 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数较高,与前人^[17]研究结果相似。此外,由于枫香为落叶阔叶树种,落叶量虽大但叶片薄而容易分解,土壤表层有机质容易因雨水淋溶而流

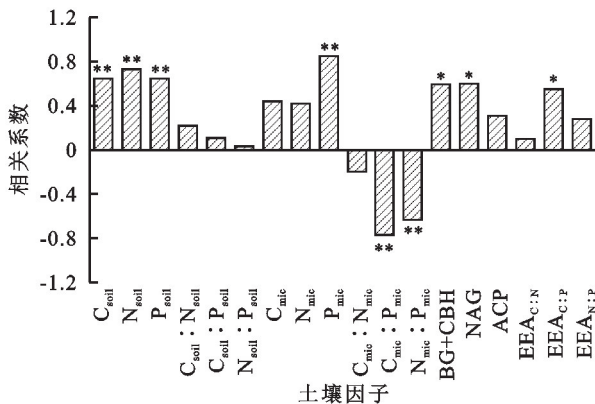
失,导致 LF 的 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数偏低^[18]。本研究中,4 个树种人工林 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数的变化趋势基本一致,可能正是 4 个树种人工林 $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 差异不显著的主要原因。

表 1 土壤-微生物-胞外酶化学计量比之间的 Pearson 相关系数

Table 1 Coefficients of pearson correlations between soil-microbial-extracellular enzyme stoichiometric ratios

项目	$C_{soil} : P_{soil}$	$N_{soil} : P_{soil}$	$C_{mic} : N_{mic}$	$C_{mic} : P_{mic}$	$N_{mic} : P_{mic}$	$EEA_{C:N}$	$EEA_{C:P}$	$EEA_{N:P}$	$C : N_{imb}$	$C : P_{imb}$	$N : P_{imb}$
$C_{soil} : N_{soil}$	0.81**	0.56*	0.10	-0.22	-0.27	-0.12	0.13	0.25	0.22	0.61*	0.49
$C_{soil} : P_{soil}$	1	0.94**	-0.13	-0.29	-0.15	0.15	0.06	-0.12	0.41	0.75**	0.49
$N_{soil} : P_{soil}$		1	-0.26	-0.29	-0.05	0.30	0.02	-0.31	0.47	0.70**	0.40
$C_{mic} : N_{mic}$			1	0.36	-0.38	-0.72**	-0.34	0.45	-0.94**	-0.34	0.34
$C_{mic} : P_{mic}$				1	0.71**	-0.43	-0.50*	0.10	-0.41	-0.80**	-0.64**
$N_{mic} : P_{mic}$					1	0.11	-0.25	-0.27	0.31	-0.52*	-0.86**
$EEA_{C:N}$						1	0.39	-0.74**	0.67**	0.38	-0.06
$EEA_{C:P}$							1	0.31	0.32	0.46	0.31
$EEA_{N:P}$								1	-0.43	-0.07	0.23

注: * 表示 $p < 0.05$; ** 表示 $p < 0.01$ 。 $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 分别为土壤碳氮比、土壤碳磷比、土壤氮磷比; $C_{mic} : N_{mic}$ 、 $C_{mic} : P_{mic}$ 、 $N_{mic} : P_{mic}$ 分别为微生物生物量碳氮比、微生物生物量碳磷比、微生物生物量氮磷比; $C : N_{imb}$ 、 $C : P_{imb}$ 、 $N : P_{imb}$ 分别为碳氮比不平衡性、碳磷比不平衡性、氮磷比不平衡性。下同。



注: *、** 分别表示 $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 。

图 4 土壤碳氮磷质量分数、微生物生物量、胞外酶活性及其化学计量比与凋落物层现存量的 Pearson 相关系数

Fig.4 Coefficients of pearson correlations between soil carbon, nitrogen and phosphorus contents, microbial biomass, activities and stoichiometric ratios of extracellular enzymes and existing biomass of the litter layer

3.2 不同树种人工林土壤微生物生物量 C、N、P 及其化学计量比的差异

本研究中,不同树种人工林土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 差异显著,与现有的研究^[19]结果一致。其原因首先是,不同树种通过影响凋落物产量、质量及其分解速率而影响土壤微生物活性。本研究中,4 个树种人工林凋落物层现存量差异显著, C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 与凋落物层现存量呈正相关,特别是 P_{mic} 达到极显著水平,可推断凋落物层现存量的差异是 4 个树种人工林土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 差异显著的原因之一。其次,植物宿主

对土壤微生物的招募或抑制效应也显著影响土壤微生物生物量,不同树种根系生物量和根系分泌物的差异显著影响微生物指标。本研究中,SS 土壤 C_{mic} 、ED 土壤 N_{mic} 显著高于 PM、LF(图 2),可能是因为 SS、ED 为常绿阔叶树种,为能从土壤获取更多养分保持叶片常绿,根系生长更深,生物量也更高,产生更多的根系分泌物,可连接植物和土壤微生物,兼具调节土壤养分循环和改变团聚体结构的功能,进而影响土壤 C_{mic} 、 N_{mic} ^[20]。SS 土壤 P_{mic} 显著高于 PM、LF,可能是由于 PM 凋落物 N、P 质量分数低,难以分解,不能为微生物提供充足的营养所致。枫香是落叶阔叶树种,树叶较薄,分解速率快,且落叶期较短,导致 LF 凋落物层现存量最低,因雨水淋溶作用造成土壤养分流失,土壤微生物生物量也处于较低水平^[18]。

植被类型变化显著影响土壤 $C_{mic} : N_{mic}$ 和 $C_{mic} : P_{mic}$ 。本研究中,4 个树种人工林土壤微生物生物量化学计量比差异显著(图 2),可能是由于不同树种人工林凋落物产量和质量及其分解速率不同,导致土壤微生物群落组成改变所致。本研究中,PM、LF、SS 土壤 $C_{mic} : N_{mic}$ 高于中国土壤 $C_{mic} : N_{mic}$ 平均值(7.6),SS、PM 土壤 $N_{mic} : P_{mic}$ 低于中国土壤 $N_{mic} : P_{mic}$ 的平均值(5.6)^[14]。可能是 SS、PM 土壤 N_{mic} 较低所致。土壤 $C_{mic} : P_{mic}$ 一般为 7~30,可作为土壤微生物吸收固持 P 潜力指标, $C_{mic} : P_{mic}$ 低意味着微生物在矿化土壤有机质过程释放 P 的潜力较大, $C_{mic} : P_{mic}$ 高表明微生物对土壤有效 P 有同化趋势,且微生物与植物竞争

吸收土壤有效 P, 固 P 能力较强。本研究中, PM、LF 土壤 $C_{mic} : P_{mic}$ 为 45.85~71.03, 表明 PM、LF 土壤微生物和植物竞争土壤有效 P, 对 P_{soil} 利用率较低。本研究中, 凋落物层现存量与 P_{mic} 呈极显著正相关, 与 $C_{mic} : P_{mic}$ 、 $N_{mic} : P_{mic}$ 呈极显著负相关, 可能是因为树种通过凋落物影响土壤理化性质和微生物种类、数量及分布, 从而影响土壤微生物生物量^[21]。

3.3 不同树种人工林土壤胞外酶活性及其化学计量比的差异

树种不仅能改变土壤微环境直接影响土壤酶活性, 也可通过向土壤输入凋落物和产生根系分泌物改变土壤养分状态, 间接影响酶活性。本研究中, LF 土壤 BG+CBH 活性最低(图 3), 但 LF 凋落物层现存量最低, C_{soil} 质量分数最低, 与资源分配理论相悖^[7]。究其原因可能是土壤微生物能量来源不仅局限于可溶性有机碳, 还有其他微生物可利用的碳基质, 需要进一步研究。SS 土壤 NAG 活性最高, 而 SS 的 $EEA_{C:N}$ 较低, $EEA_{C:P}$ 、 $EEA_{N:P}$ 最高(图 3), 表明 SS 土壤微生物可能受 N 的限制程度较大。PM、SS 和 ED 土壤 ACP 较高, 土壤微生物对 P 的需求较大, 表明 PM、SS 和 ED 土壤微生物受 P 限制严重。

$EEA_{C:N}$ 和 $EEA_{C:P}$ 分别反映微生物对 C 与 N、C 与 P 的相对需求。 $EEA_{C:N}$ 和 $EEA_{C:P}$ 越高, 表明土壤微生物对 C 获取酶的投资高于对 N、P 获取酶的投资, 相对于 N、P, 微生物受能量(C)限制更为严重。本研究中, ED 的 $EEA_{C:N}$ 、 $EEA_{C:P}$ 整体上高于其他 3 个树种人工林, 而 $EEA_{N:P}$ 最低(图 4), 表明 ED 土壤微生物受能量和 P 的限制更为严重。可能是因为 ED 早期生长较快, 对养分需求量较大, 土壤 P 质量分数降低, 加剧植物与微生物间的竞争, 导致严重的 P 限制^[3]。

3.4 土壤-微生物-胞外酶化学计量比间的相关性

本研究中, $C_{soil} : P_{soil}$ 与 $C_{mic} : P_{mic}$ 、 $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 与 $N_{mic} : P_{mic}$ 不存在显著相关性, 与现有的研究^[22-23] 结果一致。表明 4 个树种人工林土壤 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 与 $C_{soil} : N_{soil} : P_{soil}$ 不存在协变性, 可能是由于土壤微生物数量、群落组成及其代谢活动的复杂性, 使 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 对 $C_{soil} : N_{soil} : P_{soil}$ 的响应不明确; 也可能由于微生物本身的内稳态使 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 变异性很小。MOOSHAMMER 等^[15] 研究也表明, 土壤 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 的变异更多由微生物群落结构变异来解释。本研究中, $N_{mic} : P_{mic}$ 与 $C_{mic} : P_{mic}$ 呈极显著正相关, 与已有的研究^[24] 结果一致, 但与我国亚热带的研究^[25] 结果不同, 表明 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$

对不同生境的响应不同。本研究中, $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 与 $EEA_{C:N}$ 、 $EEA_{C:P}$ 、 $EEA_{N:P}$ 不存在显著相关性, 可能是由于土壤酶化学计量比受多种因素影响, 使得土壤酶化学计量比与土壤养分化学计量比无严格的对应关系。土壤 $C_{mic} : N_{mic}$ 与 $EEA_{C:N}$ 、 $C_{mic} : P_{mic}$ 与 $EEA_{C:P}$ 呈显著负相关, 意味着 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 的相对比例与微生物 C、N、P 的获取能力相关, 体现 C、N、P 在土壤中的循环途径。由于 4 个树种人工林土壤胞外酶活性和微生物生物量对土壤养分变化的响应机理不同, 导致土壤、微生物、胞外酶化学计量比间相关性不同。

微生物与土壤资源间化学计量不平衡性及两者 C : N : P 的变异性, 能更准确地衡量微生物化学组成与资源化学组成的差异性。化学计量不平衡性越小则资源质量越高, 微生物生长效率越高^[15]。本研究中, $C_{soil} : N_{soil} : P_{soil}$ 与 C : P_{imb} 呈正相关, 高的土壤 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 与 C : P 不平衡性意味着微生物生长受到 P 资源供应缺乏的限制。 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 与 C : N : P_{imb} 呈负相关, 表明土壤 $C_{mic} : N_{mic} : P_{mic}$ 降低导致土壤和微生物化学计量不平衡性加剧, 微生物对土壤资源利用效率降低, 自身生长代谢也随之减慢。因此, 微生物主要通过调节自身生物量适应土壤-微生物-化学计量不平衡性的变异^[3]。本研究中, $EEA_{C:N:P}$ 和 C : N : P_{imb} 间呈正相关, 也证实土壤与微生物间 C、N、P 的差异对胞外酶化学计量比的影响^[15], 表明微生物通过调整自身生物量 C : N : P 及产生特定胞外酶适应不同养分的限制, 验证了资源分配理论。因此, 综合考虑土壤和微生物 C : N : P 的变异性有助于对土壤 C、N、P 循环的理解。

本研究中, BG+CBH 与凋落物层现存量呈显著正相关, 是由于凋落物是土壤微生物能量、营养物质及其酶促反应底物的重要来源, 酶活性随凋落物层现存量增加而提高, 表明凋落物层现存量对 BG+CBH 有促进作用。NAG 与凋落物层现存量、 C_{soil} 、 N_{soil} 呈显著正相关, 与前人^[26] 研究结果相似, 其影响机制可能与 BG+CBH 的影响机制一致。 $EEA_{C:P}$ 与凋落物层现存量呈显著正相关, 与 WEINTRAUB 等^[27] 研究结果一致, 表明凋落物层现存量增加, 为土壤微生物生命活动提供能量愈多, 土壤微生物生物量增加, 意味着需要更多的能量, 微生物分泌更多的 C 获取酶以保证其能量需求, 从而呈现出森林微生物 C 限制加剧。

4 结论

本研究是在土壤发育、经营历史一致的植被恢复

示范基地内进行,减少环境(包括土壤、地形、气候等)异质性的影响,由于 4 个树种人工林养分吸收利用策略、凋落物产量和质量及分解速率不同,导致 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 质量分数的差异而改变酶促反应底物浓度,影响酶促反应速率,改变微生物活性和营养状况,显著影响土壤微生物生物量、胞外酶活性及其化学计量特征。4 个树种人工林土壤微生物生物量、胞外酶活性对土壤养分变化的响应机理不同,土壤 C : N : P 与微生物生物量 C : N : P 不存在协变性,土壤与微生物间 C、N、P 的差异影响着胞外酶活性及其化学计量比,土壤微生物通过调整自身生物量 C : N : P 和产生特定胞外酶活性来适应不同树种人工林土壤养分的变化,验证了资源分配理论。研究结果为理解不同树种人工林 C、N、P 循环机制及其循环过程的耦合关系提供思路。

参考文献:

- [1] YUAN X B, NIU D C, GHERARDI L A, et al. Linkages of stoichiometric imbalances to soil microbial respiration with increasing nitrogen addition: Evidence from a long-term grassland experiment[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: e107580.
- [2] LI Y, WU J S, LIU S L, et al. Is the C : N : P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, 26 (4): eGB4002.
- [3] 吴秀芝, 阎欣, 王波, 等. 荒漠草地沙漠化对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, 42 (10): 1022-1032.
- WU X Z, YAN X, WANG B, et al. Effects of desertification on the C : N : P stoichiometry of soil, microbes, and extracellular enzymes in a desert grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(10): 1022-1032.
- [4] 彭佩钦, 张文菊, 童成立, 等. 洞庭湖湿地土壤碳、氮、磷及其与土壤物理性状的关系[J]. *应用生态学报*, 2005, 16 (10): 1872-1878.
- PENG P Q, ZHANG W J, TONG C L, et al. Soil C, N and P contents and their relationships with soil physical properties in wetlands of Dongting Lake floodplain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(10): 1872-1878.
- [5] WARING B G, WEINTRAUB S R, SINSABAUGH R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117 (1): 101-113.
- [6] JONES D L, KIELLAND K, SINCLAIR F L, et al. Soil organic nitrogen mineralization across a global latitudinal gradient[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2009, 23(1): eGB1016.
- [7] 史丽娟, 王辉民, 付晓莉, 等. 中亚热带典型人工林土壤酶活性及其化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2020, 31 (6): 1980-1988.
- SHI L J, WANG H M, FU X L, et al. Soil enzyme activities and their stoichiometry of typical plantations in mid-subtropical China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(6): 1980-1988.
- [8] FAO. Global forest resources assessment 2020: Main report[M]. Rome: Fao, 2020.
- [9] LAGANIÈRE J, PARÉD, BERGERON Y, et al. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 53: 18-27.
- [10] 李勋, 张艳, 宋思梦, 等. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶混合分解过程中全碳释放的动态变化[J]. *植物研究*, 2022, 42(2): 309-320.
- LI X, ZHANG Y, SONG S M, et al. Dynamic changes of total carbon release during mixed decomposition of leaf litter of pinus massoniana and native broad-leaved tree species[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42 (2): 309-320.
- [11] HILL B H, ELONEN C M, JICHA T M, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial processing of organic matter in northern bogs and fens reveals a common P-limitation between peatland types[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 120(1): 203-224.
- [12] XU Z W, YU G R, ZHANG X Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in Eastern China (NSTEC) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152-163.
- [13] CUI Y X, FANG L C, GUO X B, et al. Responses of soil bacterial communities, enzyme activities, and nutrients to agricultural-to-natural ecosystem conversion in the Loess Plateau, China[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(3): 1427-1440.
- [14] 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.
- [15] MOOSHAMMER M, WANEK W, ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S, et al. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: e22.
- [16] 曾晓敏, 范跃新, 林开森, 等. 亚热带不同海拔黄山松林

- 土壤磷组分及微生物特征[J].生态学报,2018,38(18):6570-6579.
- ZENG X M, FAN Y X, LIN K M, et al. Characteristics of soil phosphorus fractions and microbial communities in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes in a subtropical region of China[J].Acta Ecologica Sinica,2018,38(18):6570-6579.
- [17] 彭素琴,刘郁林,刘苑秋,等.针叶林补阔对土壤有机碳、氮含量的影响[J].赣南师范大学学报,2022,43(3):97-102.
- PENG S Q, LIU Y L, LIU Y Q, et al. Effects of coniferous forest supplementing broad-leaved forest on soil organic carbon and nitrogen content[J].Journal of Gannan Normal University,2022,43(3):97-102.
- [18] 陈婵,王光军,朱凡,等.枫香人工林凋落物量及其 N, P 化学计量季节动态特征[J].湖南师范大学自然科学学报,2016,39(2):16-22.
- CHEN C, WANG G J, ZHU F, et al. Seasonal dynamic of litter production and its N and P ecological stoichiometry in *Liquidamba formosana* plantation in Hunan, China[J].Journal of Natural Science of Hunan Normal University,2016,39(2):16-22.
- [19] 崔晓晓,罗惠宁,俞元春,等.喀斯特峡谷区不同恢复阶段土壤微生物量及呼吸商[J].水土保持学报,2011,25(5):117-120.
- CUI X X, LUO H N, YU Y C, et al. Soil microbial biomass, respiration, and metabolic quotient under different vegetation restoration stages in karsts gorge district [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2011, 25(5):117-120.
- [20] 胡凯,陶建平,何丹妮,等.林下植物根系对森林凋落物分解过程中微生物及酶活性的影响[J].应用生态学报,2019,30(6):1993-2001.
- HU K, TAO J P, HE D N, et al. Effects of root growth on dynamics of microbes and enzyme activities during litter decomposition [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(6):1993-2001.
- [21] 袁春阳,李济宏,韩鑫,等.树种对土壤微生物生物量碳氮的影响:同质园试验[J].植物生态学报,2022,46(8):882-889.
- YUAN C Y, LI J H, HAN X, et al. Effects of tree species on soil microbial biomass carbon and nitrogen: A case study of common garden experiment [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(8):882-889.
- [22] 贾培龙,安韶山,李程程,等.黄土高原森林带土壤养分和微生物量及其生态化学计量变化特征[J].水土保持学报,2020,34(1):315-321.
- JIA P L, AN S S, LI C C, et al. Dynamics of soil nutrients and their ecological stoichiometry characteristics under different longitudes in the east-west forest belt of the Loess Plateau[J].Journal of Soil and Water Conservation,2020,34(1):315-321.
- [23] 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.
- [24] 胡宗达,刘世荣,刘兴良,等.川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤-微生物生物量及其化学计量特征[J].生态学报,2021,41(12):4900-4912.
- HU Z, LIU S, LIU X, et al. Soil and soil microbial biomass contents and C : N : P stoichiometry at different succession stages of natural secondary forest in sub-alpine area of western Sichuan, China[J].Acta Ecologica Sinica,2021,41(12):4900-4912.
- [25] 张冠华,易亮,孙宝洋,等.亚热带苔藓结皮对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响[J].应用生态学报,2022,33(7):1791-1800.
- ZHANG G H, YI L, SUN B Y, et al. Effects of moss biocrusts on soil-microbe-ectoenzyme stoichiometric characteristics in a subtropical area[J].Chinese Journal of Applied Ecology,2022,33(7):1791-1800.
- [26] 刘仁,陈伏生,方向民,等.凋落物添加和移除对杉木人工林土壤水解酶活性及其化学计量比的影响[J].生态学报,2020,40(16):5739-5750.
- LIU R, CHEN F S, FANG X M, et al. Effects of litter addition and removal on soil hydrolytic enzyme activities and coenzymatic stoichiometry in Chinese fir plantation [J].Acta Ecologica Sinica,2020,40(16):5739-5750.
- [27] WEINTRAUB S R, WIEDER W R, CLEVELAND C C, et al. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest[J].Biogeochemistry,2013,114(1):313-326.