

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202109046

莫雪青, 肖纳, 谭许脉, 等. 固氮树种对桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量比的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(4): 569–579.

MO XQ, XIAO N, TAN XM, et al. Effects of nitrogen-fixing tree species on soil aggregate-associated enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometric ratios in *Eucalyptus* plantations [J]. *Guihaia*, 2022, 42(4): 569–579.

固氮树种对桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量比的影响

莫雪青¹, 肖纳¹, 谭许脉¹, 高冠女¹, 颜金柳¹, 苏小艳¹, 尤业明^{1,2*}

(1. 广西大学 林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘要: 土壤酶活性及其化学计量比是反映土壤养分有效性和微生物生长代谢养分需求的重要指标,但固氮树种对桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量特征的影响尚不明确。为探究桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量比对引入固氮树种的响应及其主要影响因子,该文通过选择 11 年生巨尾桉纯林(PP)和巨尾桉/降香黄檀(固氮树种)(MP)混交林作为研究对象,采集 0~10 cm 的原状土样,采用改良干筛法将土壤分成 >2 mm、1~2 mm、0.25~1 mm 和 <0.25 mm 4 个径级,测定各径级土壤团聚体的理化性质和与土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)循环相关的水解酶活性 [β -葡萄糖苷酶(BG)、N-乙酰-葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、酸性磷酸酶(ACP)]。结果表明:(1)PP 和 MP 土壤团聚体均以 >2 mm 为主,其含量高于其他粒径团聚体。与 PP 相比,MP 中各粒径土壤团聚体的有机碳(SOC)、总氮(TN)、硝态氮(NO_3^- -N)、有效磷(AP)、pH、BG、NAG 和 ACP 均显著提高($P<0.05$),但 LAP 活性的变化不显著。(2)pH、TN、AP、 NO_3^- -N 和铵态氮(NH_4^+ -N)均与酶化学计量比呈不同程度的显著相关关系,而冗余分析(RDA)发现, NO_3^- -N、SOC 和 AP 的含量是驱动土壤团聚体水解酶活性和酶化学计量比产生差异的最主要环境因子($P<0.05$)。(3)该研究区域土壤 C:N:P 的酶化学计量比分别是 1:0.86:0.74,与全球生态系统 C:N:P 酶化学计量比 1:1:1 相偏离,表明该区域的微生物生长代谢容易受到 C 源限制;MP 中大多径级的土壤团聚体 C:N 和 C:P 酶化学计量比均低于 PP,且在 <0.25 mm 径级中差异显著($P<0.05$)。综上所述,固氮树种的引入,不仅能缓解桉树人工林土壤微生物生长代谢的 C 源限制,而且在一定程度上能缓解其土壤的 N、P 限制,为固氮树种在提高桉树人工林的土壤质量和生产力等方面的应用提供了科学依据。

关键词: 土壤酶活性, 酶化学计量, 桉树人工林, 固氮树种, 土壤团聚体

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)04-0569-11

Effects of nitrogen-fixing tree species on soil aggregate-associated enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometric ratios in *Eucalyptus* plantations

收稿日期: 2021-12-08

基金项目: 国家自然科学基金(31560201, 32171755); 广西自然科学基金(2019GXNSFAA185023, 2017GXNSFAA198207, 2016GXNSFBA380222) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31560201, 32171755); Guangxi Natural Science Foundation (2019GXNSFAA185023, 2017GXNSFAA198207, 2016GXNSFBA380222)]。

第一作者: 莫雪青(1996-), 硕士研究生, 主要从事人工林土壤养分循环研究, (E-mail) 594751816@qq.com。

*通信作者: 尤业明, 博士, 副教授, 主要从事森林土壤养分循环的调控机制研究, (E-mail) youyeming@163.com。

MO Xueqing¹, XIAO Na¹, TAN Xumai¹, GAO Guannü¹,
YAN Jinliu¹, SU Xiaoyan¹, You Yeming^{1,2*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Guangxi Youyiguang Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: Soil enzyme activity and its stoichiometric ratio are important indicators reflecting soil nutrient availability and microbial growth and metabolic nutrient requirements. However, the effects of nitrogen-fixing tree species on soil aggregate-associated enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometric characteristics in *Eucalyptus* plantations are still unclear. In this study, an 11-year-old pure *E. urophylla* plantation (PP) and an 11-year-old mixed *E. urophylla* and *Dalbergia odorifera* plantation (MP) in the Shaoping Experimental Field of the Tropical Forestry Experimental Centre of Chinese Academy of Forestry were selected as the research objects. Soil aggregates which were collected from 0–10 cm soil layer were classified into >2 mm, 1–2 mm, 0.25–1 mm, and <0.25 mm fractions by the improved dry-sieving procedure. And then the soil physicochemical properties and the activities of hydrolase [β -glucosidase (BG), *N*-acetylglucosidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP) and acid phosphatase (ACP)] related to soil carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) cycling in soil aggregates were measured and the effects of mixing nitrogen-fixing tree species with *Eucalyptus* on soil enzyme activities and its stoichiometry were examined. The results were as follows: (1) The dominant soil aggregates were >2 mm fractions which were higher than other aggregates. The contents of SOC, TN, NO₃⁻-N, AP, pH and activities of BG, NAG, ACP were significantly increased on each aggregate fractions except for LAP, respectively, in MP than in PP. (2) pH, TN, AP, NO₃⁻-N, NH₄⁺-N had significant correlation with the ecoenzymatic stoichiometry. The redundancy analysis (RDA) found that the contents of NO₃⁻-N, SOC, and AP were key factors affecting the soil hydrolase enzyme activities and its stoichiometry. (3) The ecoenzymatic stoichiometry of C, N, P in this area was 1 : 0.86 : 0.74 [deviated from the global pattern (1 : 1 : 1)] which indicated that the soil microorganisms in this area were easily limited by C source. The C : N and C : P ratio of enzyme stoichiometric in most of the soil aggregates in MP were lower than those in PP, and significant differences were found in <0.25 mm fractions ($P < 0.05$). Our findings suggest that the introduction of nitrogen-fixing tree species into eucalyptus plantations can not only alleviate the C source limitation of soil microbial growth and metabolism, but also effectively alleviate the N and P limitation of soil in this region. Findings from this study provide a scientific basis for the application of nitrogen-fixing tree species in improving soil quality and productivity of eucalyptus plantations.

Key words: soil enzyme activity, ecoenzymatic stoichiometry, *Eucalyptus* plantations, nitrogen-fixing tree species, soil aggregate

土壤酶主要是由微生物产生的催化剂,是微生物获取养分并参与物质循环和能量流动等生态过程的动力,可以作为反映土壤质量和微生物代谢的重要指标 (Burns & Dick, 2002)。酶化学计量比,即由微生物分泌产生并用于获取碳(C)、氮(N)、磷(P)的主要胞外酶比值,近年来因其可以很好地表征土壤微生物的能量和养分限制状况而逐渐成为研究热点之一 (Hill et al., 2014)。在全球尺度上,土壤C、N和P的酶化学计量比被证明是严格约束的,即经对数转化后的比值 [$\ln(\text{BG}) : \ln(\text{NAG} + \text{LAP}) : \ln(\text{ACP})$] 约为 1 : 1 : 1 (Sinsabaugh et al., 2008)。但是,在不同的生态系统中,土壤微生物会根据所处的环境而改变胞外酶的化学计量比,以满足其自身获取养分的需要

(张星星等, 2018)。例如,钟泽坤等(2021)发现撂荒年限的增加(>10 a)和植被的演变促使微生物从N限制转化成P限制,从而导致P获取酶活性增加,N获取酶活性降低。乔航等(2019)研究表明不同林龄油茶人工林土壤C、N和P的土壤酶化学计量比为1 : 1 : 1.5,说明该研究区域磷素相对缺乏,微生物会分泌更多P转化酶矿化土壤中的有机磷。可见,土壤酶活性及酶化学计量比可以很好地表征土壤微生物的能量和养分限制状况,为生态系统中土壤养分制约情况提供新的视角。

土壤N素的增加,既会影响植物的生长,又会改变土壤的理化性质而影响土壤微生物的结构和功能,进而影响土壤酶活性及其化学计量比。有

研究表明,土壤 N 素的增加(如 N 添加)能改变土壤 SOC 含量和土壤养分的化学计量比(如 C : N、C : P 和 N : P),最终改变了高寒草甸土壤酶活性及其化学计量比(勒佳佳等,2020);曾泉鑫等(2021)通过 5 年的 N 添加试验发现,N 的添加降低了毛竹林土壤微生物对 N 的需求(N 循环相关的 NAG 显著降低),但增加土壤微生物对 P 获取酶合成资源的分配(P 循环相关的 ACP 显著提高);在中亚热带米楮天然林中的 3 年 N 添加试验发现,施 N 处理能明显加快土壤 C 循环(BG 提高)(周嘉聪等,2017)。固氮树种的根系能与固氮菌共生,通过固氮菌的固氮作用持续提高土壤 N 的含量及其有效性,从而提高植物的生产力,但固氮树种对人工林土壤 C、N 和 P 循环的影响还存在很多不确定性,其土壤酶活性及化学计量比对固氮树种的响应及其主要影响因素仍缺乏深入研究。

土壤团聚体是土壤结构的基本构成单元,其数量的多少在一定程度上可以反映土壤的肥力状况的高低(Six et al., 2014; Egan et al., 2018),也是作为微生物活动的重要场所,能直接影响土壤微生物群落的动态平衡进而影响土壤养分的周转(朱孟涛等,2020)。不同粒径土壤团聚体之间的物理和化学性质通常存在较大差异,导致其土壤中的微生物活性及其化学计量可能存在较大差异(Carrillo-Saucedo et al., 2020)。因此,揭示不同粒径土壤团聚体酶活性及其化学计量特征对了解土壤养分的供应及其稳定性具有重要的表征意义。

广西桉树林种植面积约 224.36 万 hm^2 ,桉树自身具有生长迅速、经济价值较高等特点,很好地满足人们对木材的需求(温远光等,2018)。但是,长期的桉树单一树种种植会导致不可估量的外来物种入侵、土壤蓄水能力下降、生物多样性减少、生态系统服务功能减弱等生态环境问题(Liu et al., 1988;陈李花等,2009)。有研究表明,在桉树纯林中套种固 N 树种可以更好地缓解桉树长期种植引起的生态问题,提高土壤 N 的有效性(Sicardi et al., 2004)。黄雪蔓等(2014)的研究表明,在桉树人工纯林中引入固氮树种后,提高了凋落物的输入量和质量,改变土壤微生物群落组成和功能,最终提高了土壤 N 的有效性和 C 的稳定性。固氮树种与桉树长期(>10 a)混交种植,其土壤理化性质和其他环境因子的变化是否会改变参与土壤团聚体 C、N 和 P 循环的酶活性及其化学计量比,其

关键的驱动因子是什么?将如何影响土壤养分循环及其稳定性?这些问题都严重制约着我们对固氮树种影响桉树人工林土壤养分有效性及其稳定性的作用机制的认识。本研究选择广西凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心的二代巨尾桉(*Eucalyptus urophylla*)纯林(PP)和二代巨尾桉/降香黄檀(*Dalbergia odorifera*,豆科植物)混交林(MP)作为研究对象。通过对 2 种林分类型的土壤团聚体酶活性及其化学计量比进行对比分析,结合土壤理化性质和其他环境因素,探讨固氮树种对桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量比的影响及其主要驱动因素,以期生态优先多目标经营条件下桉树人工林构建的树种选择及可持续经营管理提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 研究地概况

选择广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站区域内的中国林业科学研究院热带林业实验中心(106°39'50"—106°59'30" E、21°57'47"—22°19'27" N)哨平实验场作为研究地。该区地处亚热带,属于典型的亚热带季风气候;低山丘陵是该区域的主要的地貌类型,而红壤(呈酸性)为其主要的土壤类型,是由花岗岩经长期高温和干湿交替条件下风化后形成。干、湿两季分明,年平均降雨量约为 1 402 mm,年平均气温为 20.5~21.7 °C。站内人工林类型丰富,种植模式主要以纯林和混交林为主。常见的针叶造林树种有马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*);桉树(*Eucalyptus*)、格木(*Erythrophleum fordii*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、马占相思(*Acacia mangium*)和降香黄檀等是较为常见的阔叶造林树种。

选取 11 年生的第二代巨尾桉纯林(PP)和第二代巨尾桉/降香黄檀混交林(MP)作为研究对象,每种林分类型各设置 5 个 20 m × 20 m 的独立标准样地。PP 和 MP 中的桉树都是在桉树一代纯林皆伐(2008 年)后重新萌芽更新而成,MP 是通过补植降香黄檀达到与 PP 相同密度。研究样地的土壤类型为赤红壤,它们具有类似的海拔高度、坡向(南坡)和坡度。对研究样地进行常规的植被调查(标准群落调查法),在每个样地随机布设 6 个 1 m²(100 cm × 100 cm)的尼龙网收集框用于测

表 1 样地的基本信息

Table 1 Main characteristics in plantations

林分类型 Stand type	海拔 Altitude (m)	坡度 Gradient	林龄 Age (a)	林分密度 SD (tree · hm ⁻²)	胸径 DBH (cm)	树高 TH (m)	凋落物量 LF (kg · hm ⁻² · a ⁻¹)	凋落物 碳氮比 (C : N _{Litter})
纯林 PP	243	23°	11	1 034±63	14.36±2.03	21.74±1.85	5 466.11±183.08	48.64±0.95
混交林 MP	239	24°	11				6 929.50±146.14	34.36±1.20
巨尾桉 <i>Eucalyptus urophylla</i>					981±106	15.19±1.43	21.95±2.31	
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>					913±81	8.61±1.13	9.79±1.86	

注: 数值=平均值±标准误。SD. 林分密度; DBH. 胸径; TH. 树高; LF. 凋落物量; C : N_{Litter}. 凋落物碳氮比。下同。

Note: Value = $\bar{x} \pm s_x$. SD. Stand density; DBH. Diameter at breast height; TH. Tree height; LF. Litterfall mass; C : N_{Litter}. Litter carbon to nitrogen ratio. The same below.

定其凋落物的年产量,凋落物经 65 °C 烘干后测定其 C、N 含量。样地具体情况如表 1 所示。

1.2 样品采集

1.2.1 土壤样品采集 于 2019 年 8 月中旬采集 0~10 cm 土层的土壤样品,以样地中心为起点,角度为 60°辐射状方向线作为取样方向,在距离样地中心 5 m 处设置一个采样点(共 6 个),在每个采样点仔细清除表面杂质后挖取一个 15 cm × 10 cm × 10 cm(代表长 × 宽 × 高)的原状土样。取出后除去因挤压变形的土壤,分别保存在塑料盒中以保护土块的原状结构,并将土壤样品置于低温的保温箱中运回实验室。按照土壤自然纹理轻柔掰开,仔细剔除石砾、根系和动植物残体等,每个样地 6 个采样点的土样充分混合后采用改良干筛法将土壤过 2 mm、1 mm 和 0.25 mm 的套筛,得到 2 mm、1~2 mm、0.25~1 mm 和 <0.25 mm 4 种不同粒径的土壤团聚体,并分析土壤团聚体的组成、理化性质和土壤酶活性等指标。

1.2.2 样品测定 土壤样品的理化指标参照《土壤农化分析》(鲍士旦,2000)的方法和步骤逐一进行测定。土壤 pH 值采用 pH 计测定,其中土和水的比例为 1 : 2.5(w : v);土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾容量—外加热法进行测定;土壤总氮(TN)采用凯氏定氮法,并用流动分析仪进行测定,并在连续流动分析仪上(SEAL Auto Analyzer 3)进行测定(宋书会等,2019);土壤硝态 N(NO₃⁻-N)和铵态 N(NH₄⁺-N)用 0.01 mol · L⁻¹CaCl₂溶液进行浸提,在连续流动分析仪进行分析测定;土壤全磷(TP)采用 HClO₄-H₂SO₄消煮法,有效磷(AP)采用 HCl-H₂SO₄浸提,都采用钼锑抗比色法显色,最后

在酶标仪上测定(波长 882 nm)。

1.2.3 土壤酶活性的测定 土壤水解酶采用微孔板荧光法进行测定(Saiya-Cork et al.,2002)。其中,亮氨酸氨基肽酶(LAP)用 L-亮氨酸-7 氨基-4-甲基香豆素盐酸盐(L-leucine-7-amino-4-methylcoumarin)作为底物; β -葡萄糖苷酶(BG)、N-乙酰-葡萄糖苷酶(NAG)和酸性磷酸酶(ACP)用伞形酮(MUB)作为指示底物;用多功能酶标仪(infinite M200 PRO)在波长为 365~450 nm 处进行荧光测定,每个样品测定 8 个重复。酶活性的大小统一用 nmol · g⁻¹ · h⁻¹表示。

1.3 数据分析

采用 ln(BG) : ln(NAG + LAP)、ln(BG) : ln(ACP)和 ln(NAG+LAP) : ln(ACP)分别表征土壤 C : N、C : P 和 N : P 的酶化学计量比。利用软件 SPSS 25.0(IBM,Chicago,IL,USA),采用独立样本 t 检验(Independent -Sample t tests)检验 PP 和 MP 之间土壤理化性质和土壤酶活性的差异程度,显著性水平设置为 P<0.05;采用 Pearson 相关性分析土壤酶活性及酶化学计量比与土壤理化性质的相关性,显著性水平设置为 P<0.05。采用冗余分析(RDA)对影响酶活性及其化学计量比的环境因子进行排序,并通过模型筛选出最关键的环境驱动因子(P<0.05)。在软件 SigmaPlot 14.0 上完成所有的作图。

2 结果与分析

2.1 巨尾桉纯林和混交林各粒径土壤团聚体的理化性质

从表 2 可以看出,PP 和 MP 土壤团聚体组成以

>2 mm 粒径团聚体为主,其含量显著高于其他粒径的团聚体;其次是 0.25~1 mm 和 1~2 mm 粒径团聚体,<0.25 mm 粒径团聚体含量相对较低。PP 和 MP 之间的各粒径团聚体含量均无显著差异。

MP 中 SOC、TN、NO₃⁻-N、AP 和 pH 值在各粒径团聚体中均显著高于 PP,表明引入固氮树种后,各粒径土壤团聚体中土壤养分含量显著上升(NH₄⁺-N 除外),土壤 pH 值显著升高(表 3)。

表 2 PP 和 MP 的土壤团聚体含量(百分比)分布

Table 2 Proportion distribution of soil aggregate fractions in PP and MP

林分类型 Stand type	土壤团聚体组成 Composition of soil aggregate (%)			
	>2 mm	1~2 mm	0.25~1 mm	<0.25 mm
纯林 PP	53.64± 3.56a	16.37± 0.35a	17.87± 1.51a	12.11± 2.17a
混交林 MP	50.42± 3.87a	15.92± 0.74a	18.81± 2.42a	14.84± 1.16a

注:不同的小写字母表示两种林分类型间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between the two stand types ($P < 0.05$). The same below.

2.2 巨尾桉纯林和混交林各粒径土壤团聚体酶活性和酶化学计量比

在 PP 中引入固氮树种混交种植,显著影响了土壤 BG、NAG 和 ACP 活性。MP 中 BG、NAG 和 ACP(1~2 mm 除外)活性在各粒径团聚体均显著高于 PP;而 PP 和 MP 之间的 LAP 在不同粒径团聚体中均无显著差异(图 1)。

MP 的土壤 C:N 酶化学计量比在 1~2 mm、0.25~1 mm 和 <0.25 mm 粒径团聚体中均极显著低于 PP($P < 0.001$)(图 2:A);MP 土壤 C:P 酶化学计量比只在 <0.25 mm 粒径团聚体显著低于 PP($P < 0.001$)(图 2:B);MP 土壤 N:P 酶化学计量比在 1~2 mm、0.25~1 mm 和 <0.25 mm 粒径团聚体中均极显著高于 PP($P < 0.01$)(图 2:C)。

2.3 影响酶活性及酶化学计量比变化的主要因素

从整体来看,PP 和 MP 的 C、N、P 相关酶之间均呈现显著正相关关系(图 3)。土壤酶化学计量比与土壤理化性质之间的相关性分析(表 4)表明:土壤 pH、AP 与酶化学计量比 $\ln(BG) : \ln(ACP)$ 、 $\ln(NAG+LAP) : \ln(ACP)$ 呈极显著的

正相关关系($P < 0.01$);TN、NH₄⁺-N 与酶化学计量比 $\ln(BG) : \ln(ACP)$ 呈极显著的正相关关系($P < 0.01$);NO₃⁻-N 与酶化学计量比 $\ln(BG) : \ln(NAG+LAP)$ 呈显著正相关关系($P < 0.05$),但其与 $\ln(NAG+LAP) : \ln(ACP)$ 却呈极显著负相关关系($P < 0.01$)。

土壤酶活性及其化学计量比与土壤理化性质及土壤养分计量比的 RDA 排序图结果显示,第一轴和第二轴分别解释变量的 92.2% 和 6.1%。RDA 模型通过对 10 个主要环境因子进行排序后确定 NO₃⁻-N($F = 39.0, P = 0.002$)、SOC($F = 19.0, P = 0.002$) 和 AP($F = 4.8, P = 0.008$) 是影响土壤酶活性和土壤酶化学计量比的最关键驱动因子($P < 0.05$),它们分别解释了土壤酶活性和土壤酶化学计量比变化的 50.7%、16.7% 和 3.8%(图 4)。

3 讨论

3.1 固氮树种对巨尾桉人工林土壤团聚体酶活性的影响

土壤酶是参与土壤有机质分解转化的直接媒介(Deng et al., 1994; Stemme et al., 1998),可解聚大分子化合物,并最终产生能被微生物同化利用的可溶性底物。因此,土壤酶活性的大小与土壤养分循环效率有着密切的关系(Nannipieri et al., 2012; Muscolo et al., 2015)。本研究结果表明,巨尾桉纯林引入固氮树种混交种植后,显著提高了各粒径土壤团聚体 BG 的活性,说明巨尾桉纯林引入固氮树种促进了土壤团聚体中 SOC 的转化。其原因可能是固 N 树种通过其根系与固 N 菌的综合作用,土壤中参与纤维素分解有关的土壤酶(如 BG)由于受到 N 素升高的刺激而提高其活性,因此加速了土壤有机 C 的分解和转化(Innangi et al., 2017)。另外,Cusack 等(2011)通过森林土壤 N 原位添加实验的研究发现,土壤中 N 含量和有效性增加,使得土壤微生物类群能更快更多地分泌产生水解酶。同时,巨尾桉纯林引入固氮树种后各粒径土壤团聚体 NAG 活性虽显著增加,但亮氨酸氨基肽酶(LAP)活性在各粒径土壤团聚体却无显著变化。这与杨海滨等(2020)研究不同施肥措施下茶园土壤 N 转化酶(NAG)活性随土壤 N 添加而提高的结论相似。土壤 ACP 主要由微生物和根系分泌,土壤中有有机 P 化合物在其作用下可

表3 PP和MP的土壤理化性质
Table 3 Soil physico chemical properties of PP and MP

土壤团聚体粒径 Soil aggregate size (mm)	林分 Stand type	SOC (g · kg ⁻¹)	TN (g · kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N (mg · kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N (mg · kg ⁻¹)	TP (g · kg ⁻¹)	AP (mg · kg ⁻¹)	pH	C : N	N : P	C : P
>2	PP	18.18± 1.50b	0.86± 0.06b	57.86± 1.17a	7.27± 0.67b	0.30± 0.02a	4.17± 0.46b	5.17± 0.02b	21.86± 2.62a	3.00± 0.42b	62.65± 7.23b
	MP	30.46± 0.38a	1.80± 0.07a	52.22± 0.75b	9.99± 0.32a	0.32± 0.02a	10.13± 0.17a	5.55± 0.03a	17.10± 0.74a	5.68± 0.39a	96.35± 5.48a
1~2	PP	27.40± 0.46b	0.99± 0.100b	62.75± 2.22a	8.61± 1.00b	0.28± 0.03a	4.82± 0.09b	5.13± 0.03b	30.04± 4.77a	3.35± 0.59a	90.56± 6.28a
	MP	35.26± 1.63a	1.6± 0.09a	54.16± 1.23b	11.92± 0.61a	0.34± 0.01a	9.19± 1.14a	5.49± 0.06a	22.41± 1.84a	4.72± 0.41a	104.16± 7.76a
0.25~1	PP	30.7± 1.04b	1.52± 0.12b	93.55± 1.88a	8.64± 0.88b	0.27± 0.03a	3.25± 0.25b	5.14± 0.06b	20.74± 2.06a	5.05± 0.24a	103.32± 6.54a
	MP	39.33± 0.86a	1.89± 0.07a	74.97± 1.78b	12.76± 0.31a	0.34± 0.02a	8.98± 0.78a	5.54± 0.09a	20.90± 0.78a	5.58± 0.43a	116.22± 8.72a
<0.25	PP	40.05± 1.04b	1.50± 0.01b	78.73± 1.26a	8.27± 0.69b	0.26± 0.01a	3.48± 0.19b	5.18± 0.01b	26.8± 0.73b	4.30± 0.07a	115.3± 3.48b
	MP	53.47± 1.04a	1.69± 0.05a	64.32± 0.89b	10.85± 0.19a	0.35± 0.02a	5.94± 0.57a	5.51± 0.03a	31.76± 1.24a	4.85± 0.24a	153.93± 9.51a

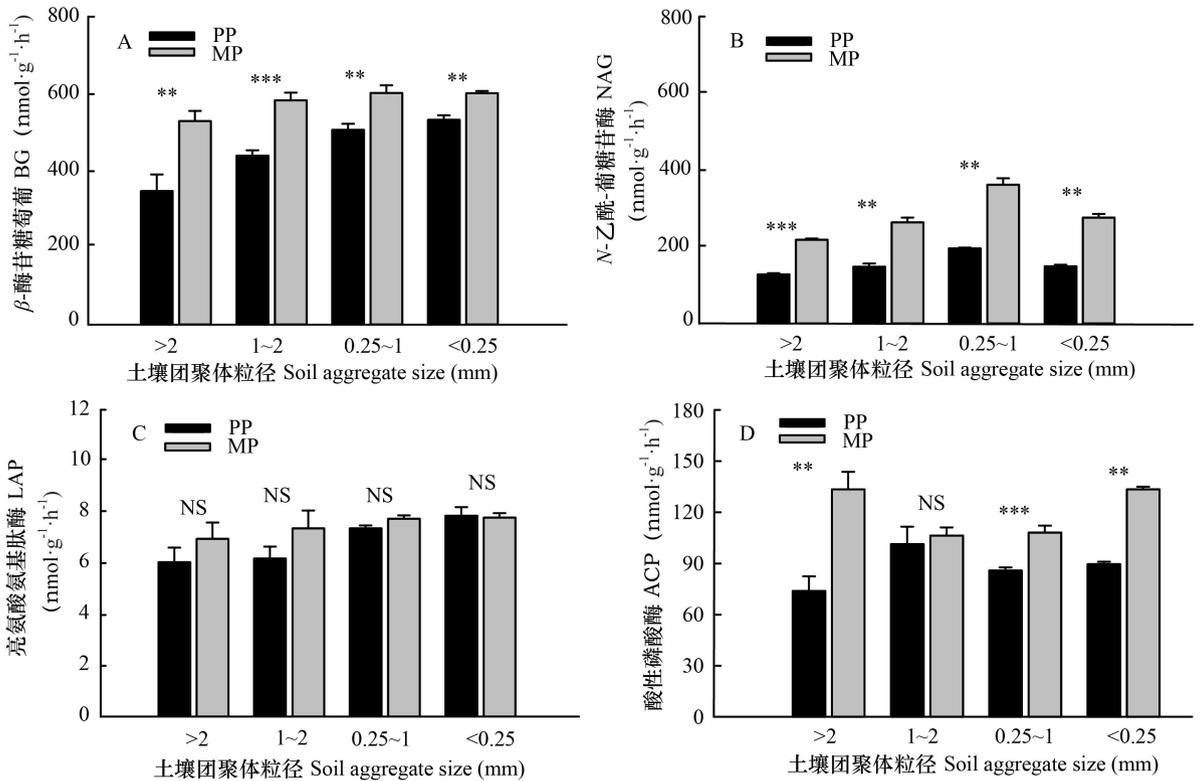
注: SOC. 有机碳; TN. 全氮; NH₄⁺-N. 铵态氮; NO₃⁻-N. 硝态氮; TP. 全磷; AP. 有效磷; pH. 酸碱度; C : N. 有机碳与总氮的比值; C : P. 有机碳与总磷的比值; N : P. 全氮与全磷的比值。

Note: SOC. Soil organic carbon; TN. Total nitrogen; NH₄⁺-N. Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N. Nitrate nitrogen; TP. Total phosphorus; AP. Available phosphorus; pH. pH value; C : N. Ratio of organic carbon to total nitrogen; C : P. Ratio of organic carbon to total phosphorus; N : P. Ratio of total nitrogen to total phosphorus.

分解为植物能直接吸收利用的有效 P (林惠瑛等, 2021)。本研究表明, 巨尾桉纯林引入固氮树种后, 显著提高了大部分粒径 (1~2 mm 除外) 土壤团聚体 ACP 的活性。这与谢欢等 (2020) 的研究结论相似, 认为当土壤 N 的有效性增加后, 植物为了维持体内的养分平衡, 对 P 需求增加, 土壤微生物将分泌更多的酸性磷酸酶来获取土壤中的有效 P。另外, 我们发现参与土壤 C、N 转化的水解酶活性表现为随土壤团聚体粒径的减少酶活性有所增加, 绝大多数的水解酶活性在 0.25~1 mm 和 <0.25 mm 粒径的小团聚体和微团聚体中的活性最高, 可见在 0.25~1 mm 和 <0.25 mm 粒径团聚体中有着比较高 C、N 循环相关酶促进了有机质的分解, 进而有利于土壤养分循环效率。本研究结果与邱莉萍等得到的结论是一致, 认为由于有机质在团聚体粒径分布有所不同, 因此导致土壤酶活性在团聚体的各粒径分布也有所不同 (邱莉萍等, 2006; 马瑞萍等, 2014)。但是, 与钟晓兰等 (2015) 和李鑫等 (2015) 的研究结果相反, 认为土壤粒径越大, 更多的有机物为酶促反应提供更多基质。可见, 固氮树种对不同粒径土壤团聚体酶活性的影响较

为复杂, 存在较多不确定性因素, 仍需开展更多更长期的研究。

非生物因素能直接改变土壤微生物的数量和群落结构, 间接影响土壤酶活性。本研究表明, 巨尾桉纯林引入固氮树种 (降香黄檀) 混交种植 11 年后, 能够显著提高土壤 N 的有效性, 这与乔航等 (2019) 的研究结果一致, 认为土壤有效养分会通过影响微生物养分利用进一步改变微生物酶活性的结果, 说明 SOC 和有效氮含量的增加, 可以使得土壤微生物能更快地合成 C、N 水解酶。TP 的含量在 MP 和 PP 中差异虽不明显, 但 AP 在 MP 中显著高于 PP, 表明土壤微生物 P 获取酶的活性可能更容易受到 AP 的影响。Megan 等 (2014) 研究发现在土壤 P 缺乏的地区, 固氮树种可以促进其土壤磷酸酶的分泌而获取更多的 P。本研究也发现 MP 中 ACP 的活性相对于 PP 在各粒径土壤团聚中均有增加的趋势, 且在 >2 mm、0.25~1 mm、<0.25 mm 粒径土壤团聚体中的差异达到显著水平。这与陈莉莉等的研究结果一致, 认为混交林具有更好的林分结构和林内环境, 加速养分之间的循环, 促进微生物分泌酸性磷酸酶催化分解有



* 表示在 $P < 0.05$ 水平上的显著性差异; ** 表示在 $P < 0.01$ 水平上的显著性差异; *** 表示在 $P < 0.001$ 水平上的显著性差异; NS 表示无显著性差异。下同。

* indicates significant differences at 0.05 level; ** indicates significant differences at 0.01 level; *** indicates significant differences at 0.001 level; NS indicates no significant differences. The same below.

图 1 PP 和 MP 土壤酶活性在土壤团聚体的分布

Fig. 1 Distribution of soil enzyme activities in all aggregates in PP and MP

机 P, 这也可能与混交林高的凋落物数量和质量更有利于土壤有机质的积累有关 (Rothe et al., 2001; David et al., 2004; Kely et al., 2006; 陈莉莉等, 2014)。

3.2 固氮树种对巨尾桉人工林土壤酶化学计量比的影响

土壤酶化学计量比可以作为反映目前土壤微生物受哪种养分限制的重要指标。本研究中, 土壤 C : N : P 的酶化学计量比均值为 1 : 0.86 : 0.74, 这与 Sinsabaugh 等 (2008) 通过全球范围的荟萃分析得到的土壤 C : N : P 的酶化学计量比总体上呈 1 : 1 : 1 有所偏离, 反映该研究区域的土壤微生物对碳源的需求程度较高, 这可能与该区域长期种植桉树有关。因为桉树作为一种速生树种, 其对养分的需求量大, 但其凋落物产量不高且质量较差 (高的碳氮比), 凋落物分解较慢而影响

土壤养分的归还速率, 因此导致土壤有机质含量低、质量相对不高 (胡琛等, 2020)。该区域土壤 C : N 酶化学计量比 (1.17) 低于全球平均水平 (1.41), 土壤 C : P 酶化学计量比 (1.35) 大于全球平均值 (0.62); 而土壤 N : P 酶化学计量比 (1.16) 也大于全球平均值 (0.44) (Sinsabaugh et al., 2009)。这说明该地区土壤 N 的相对缺乏, 其主要原因可能归咎于巨尾桉的速生特征, 其对土壤养分需求量非常大, 会使林地的养分过度消耗, 极易造成土壤养分限制问题 (黄振格等, 2020)。土壤 C : N 酶化学计量比和土壤 C : P 酶化学计量比越高, 表明土壤微生物对于 C 的投资高于 N 和 P, 进一步说明了相对于营养元素 N 和 P, 微生物受能量元素 C 的限制更为严重。本研究发现, MP 的土壤 C : N 酶化学计量比和土壤 C : P 酶化学计量比 (1~2 mm 除外) 在各粒径中均低于 PP, 且都在

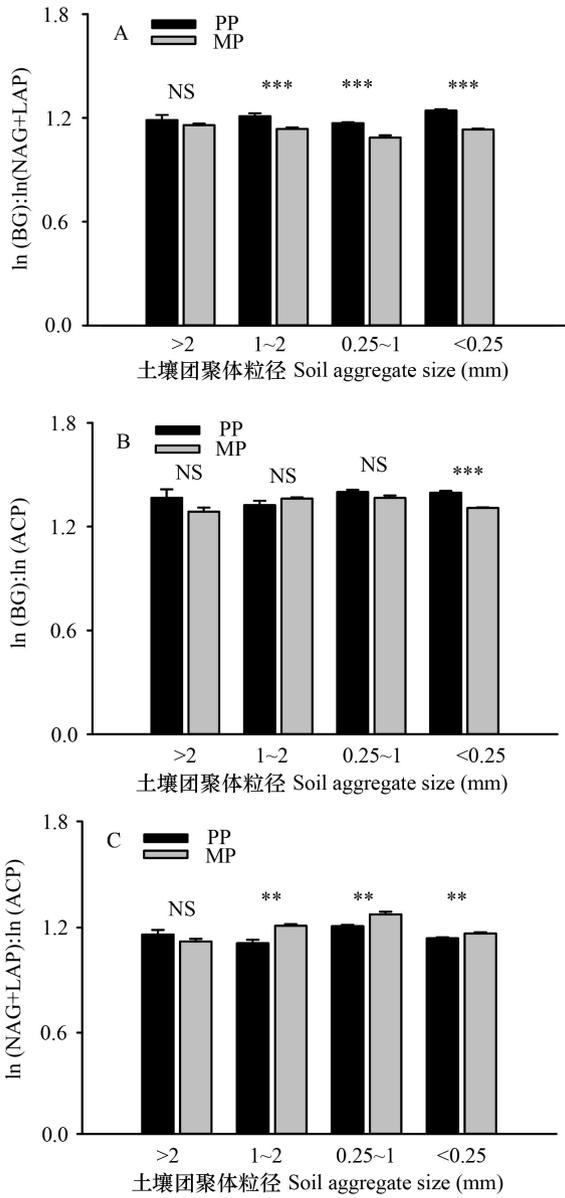


图2 PP和MP土壤酶化学计量特征在土壤团聚体的分布

Fig. 2 Distribution of soil ecoenzymatic stoichiometry in soil aggregates in PP and MP

<0.25 mm 出现极显著性差异。这与黄雪蔓等 (2014) 的研究一致, 认为固氮树种的引入, 对桉树纯林来说, 既可以提高其土壤养分的有效性, 也可以在一定程度上增加 SOC 的来源, 提高 SOC 的储量。因此, 套种固氮树种可以较好地改善桉树人工林土壤营养元素和能量元素的供给问题, 促进桉树生长, 从而使桉树人工林经营过程中造成土壤养分退化问题得到一定程度的缓解。

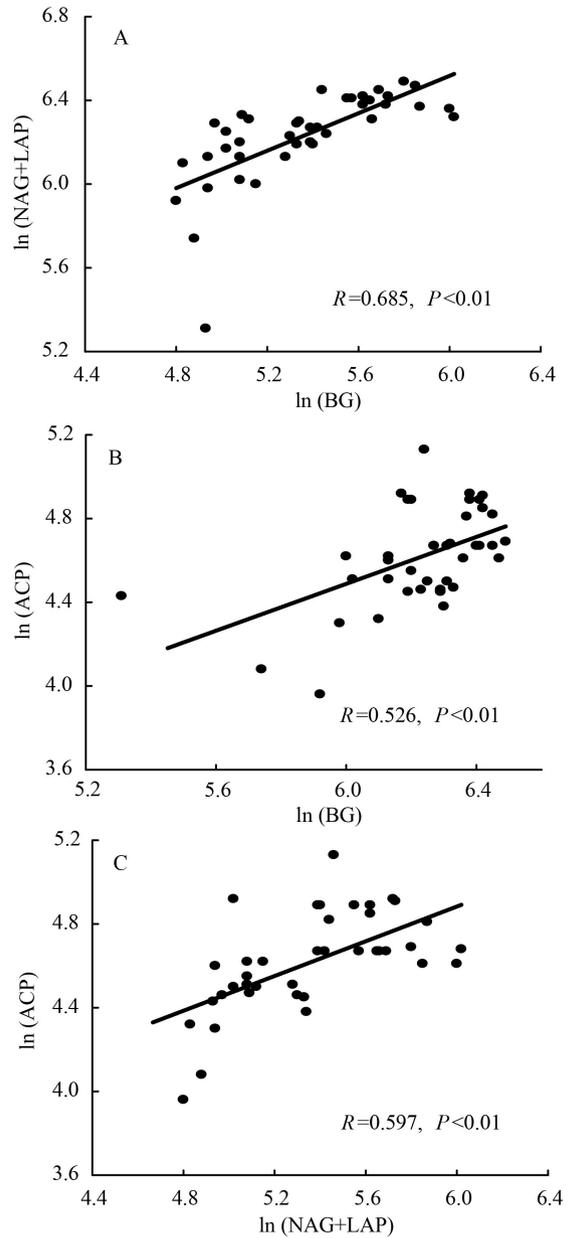


图3 土壤 C、N 和 P 水解酶活性之间的关系
Fig. 3 Relationships between soil C, N and P hydrolytic enzyme activities

RDA 结果显示, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 、SOC 和 AP 是影响土壤酶化学计量的主要环境因子, 这 3 个因子的联合作用能解释超过 70% 的土壤酶活性及其化学计量比变化, 是驱动巨尾桉人工林土壤活性和酶化学计量比发生改变的最关键因素。相关性检验结果表明 AP 与土壤 C:P 和 N:P 酶化学计量比均呈显著正相关关系, 这可能是引入固氮树种后, 林下凋落物归还量增多, 使 SOC、TN 得到积累, 从而提高

表 4 土壤酶化学计量比与土壤理化性质之间的相关系数

Table 4 Correlation coefficient between soil ecoenzymatic stoichiometric ratios and soil physicochemical properties

土壤理化性质 Soil physicochemical property	$\ln(\text{BG}) : \ln(\text{NAG} + \text{LAP})$	$\ln(\text{BG}) : \ln(\text{ACP})$	$\ln(\text{NAG} + \text{LAP}) : \ln(\text{ACP})$
pH	-0.133	0.424 **	0.480 **
SOC	-0.211	0.145	0.309
TN	0.035	0.347 *	0.279
TP	-0.164	0.177	0.304
AP	-0.07	0.315 *	0.338 *
$\text{NH}_4^+ - \text{N}$	0.047	0.324 *	0.255
$\text{NO}_3^- - \text{N}$	0.374 *	-0.168	-0.447 **
C : N	-0.226	-0.262	-0.035
C : P	-0.148	0.075	0.194
N : P	0.112	0.275	0.146

注: * 表示显著相关 ($P < 0.05$); ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$)。

Note: * indicates significant correlations ($P < 0.05$);

** indicates extremely significant correlations ($P < 0.01$).

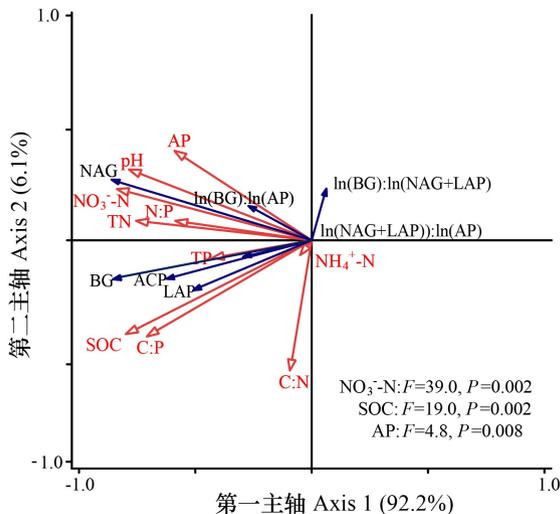


图 4 土壤酶活性和酶化学计量比与土壤理化性质的冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis (RDA) of soil enzyme activities, soil ecoenzymatic stoichiometric ratios and soil physicochemical properties

土壤微生物的活性,有利于促进土壤 P 的释放 (Hou et al., 2014)。因此,巨尾桉人工林引入固氮树种混交种植能有效提高土壤 C、N、P 循环相关酶的活性,并调控土壤酶的化学计量比 (Sinsabaugh et al., 1994; 李瑞瑞等, 2019)。巨尾

桉人工林引入固氮树种后,各粒径土壤团聚体的 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 和 SOC 含量均有所增加,但 MP 中大部分土壤团聚体中的土壤 C : N 酶化学计量比显著低于 PP,说明在混交林中具有较快养分的循环速率,引入固氮树种可以更好地改善了土壤 N 素的缺乏状况。此外,本研究还发现土壤酶化学计量比没有受到土壤养分化学计量比的影响,这与袁萍等 (2018) 的研究结果一致,认为其他一些未测的环境因子 (温度、含水率、容重等) 可能对土壤酶的化学计量比影响更大,从而使土壤养分计量比和土壤酶化学计量比两者之间并无紧密关系 (袁萍等, 2018)。

4 结论

巨尾桉人工林引入固氮树种后,在本研究的观测期限内其土壤团聚体组成虽未发生显著变化,但其土壤团聚体的养分特征、酶活性及酶化学计量比却存在明显差异,且大多数已经达到了显著水平。本研究结果表明巨尾桉人工林引入固氮树种混交种植有利于提高凋落物的产量和质量,加速土壤养分的循环,使土壤有机质、铵态氮和有效磷的含量增加,影响了土壤团聚体的酶活性及其化学计量比,这在一定程度上缓解了该区域巨尾桉人工林土壤 N、P 的限制,为固氮树种在提高桉树人工林的土壤质量和生产力等方面的应用提供了科学依据。

参考文献:

- BAO SD, 2000. Soil agrochemical analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press: 1-120. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社: 1-120.]
- BURNS RG, DICK RP, 2002. Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications [M]. New York: CRC Press.
- CARRILLO-SAUCEDO SM, GAVITO ME, 2020. Resilience of soil aggregation and exocellular enzymatic functions associated with arbuscular mycorrhizal fungal communities along a successional gradient in a tropical dry forest [J]. Mycorrhiza, 30(1): 109-120.
- CHEN LH, ZENG BS, LÜ CQ, et al., 2009. The problems and solutions of eucalyptus plantations's sustainable management in China [J]. Guangdong For Sci Technol, 25(2): 78-83. [陈李花, 曾炳山, 吕成群, 等, 2009. 中国桉树人工林可持续经营的问题与对策 [J]. 广东林业科技, 25(2): 78-83.]

- CHEN LL, WANG DX, YU F, et al., 2014. The relationship among microbial quantities, enzyme activities and nutrients in soil of pine-oak mixed forest [J]. *Chin J Soil Sci*, 45(1): 77-84. [陈莉莉, 王得祥, 于飞, 等, 2014. 松栎混交林土壤微生物数量与土壤酶活性及土壤养分关系的研究 [J]. *土壤通报*, 45(1): 77-84.]
- CUSACK DF, SILVER WL, TORN MS, et al., 2011. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests [J]. *Ecology*, 92(3): 621-632.
- DAVID IF, JÜRGEN B, PARTAP KK, 2004. Growth dynamics in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* [J]. *For Ecol Manag*, 193(1): 81-95.
- DENG SP, TABATABAI MA, 1994. Cellulase activity of soils [J]. *Soil Biol Biochem*, 26(10): 1347-1354.
- EGAN G, CRAWLEY MJ, FORNARA DA, 2018. Effects of long-term grassland management on the carbon and nitrogen pools of different soil aggregate fractions [J]. *Sci Total Environ*, 613: 810-819.
- HILL BH, ELONEN CM, JICHA TM, et al., 2014. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial processing of organic matter in northern bogs and fens reveals a common P-limitation between peatland types [J]. *Biogeochemistry*, 120(1): 203-224.
- HOU EQ, CHEN CR, WEN DZ, et al., 2014. Relationships of phosphorus fractions to organic carbon content in surface soils in mature subtropical forests, Dinghushan, China [J]. *Soil Res*, 52(1): 55-63.
- HU C, HE YL, HUANG JL, et al., 2020. Soil enzyme activity and its ecological stoichiometry in four typical coniferous planted forests in Shennongjia [J]. *For Res*, 33(4): 143-150. [胡琛, 贺云龙, 黄金莲, 等, 2020. 神农架 4 种典型针叶人工林土壤酶活性及其生态化学计量特征 [J]. *林业科学研究*, 33(4): 143-150.]
- HUANG XM, LIU SR, YOU YM, 2014. Effects of N-fixing tree species on soil microbial biomass and community structure of the second rotation *Eucalyptus* plantations [J]. *For Res*, 27(5): 612-620. [黄雪蔓, 刘世荣, 尤业明, 2014. 固氮树种对第二代桉树人工林土壤微生物生物量和结构的影响 [J]. *林业科学研究*, 27(5): 612-620.]
- HUANG ZG, HE B, XIE MY, et al., 2020. Seasonal dynamic characteristic of soil nitrogen in *Eucalyptus* plantations under successive rotation [J]. *J NE For Univ*, 48(9): 88-94. [黄振格, 何斌, 谢敏洋, 等, 2020. 连栽桉树人工林土壤氮素季节动态特征 [J]. *东北林业大学学报*, 48(9): 88-94.]
- INNANGI M, NIRO E, D' ASCOLI R, et al., 2017. Effects of olive pomace amendment on soil enzyme activities [J]. *Appl Soil Ecol*, 119: 242-249.
- KTLTY MJ, 2006. The role of species mixtures in plantation forestry [J]. *For Ecol Manag*, 233(2): 195-204.
- LE JJ, SU Y, PENG QW, et al., 2020. Effects of nitrogen addition on soil enzyme activities and encoenzymatic stoichiometry in alpine grassland of Tianshan Mountains [J]. *Arid Zone Res*, 37(2): 382-389. [勒佳佳, 苏原, 彭庆文, 等, 2020. 氮添加对天山高寒草原土壤酶活性和酶化学计量特征的影响 [J]. *干旱区研究*, 37(2): 382-389.]
- LIU SR, LI XM, NIU LM, 1998. The degradation of soil fertility in pure larch plantations in the northeastern part of China [J]. *Ecol Eng*, 10(1): 75-86.
- LIN HY, YUAN XC, ZHOU JC, et al., 2021. Effects of different elevational gradients on soil phosphorus fractions and availability in *Pinus taiwanensis* forest on Wuyi Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 41(14): 5611-5621. [林惠瑛, 元晓春, 周嘉聪, 等, 2021. 海拔梯度变化对武夷山黄山松林土壤磷组分和有效性的影响 [J]. *生态学报*, 41(14): 5611-5621.]
- LI RR, LU Y, WANG YM, et al., 2019. Effects of N addition on C, N and P stoichiometry and soil enzyme activities in *Cupressus lusitanica* Mill. plantation [J]. *Chin Ecol*, 38(2): 384-393. [李瑞瑞, 卢艺, 王益明, 等, 2019. 氮添加对墨西哥柏人工林土壤碳氮磷化学计量特征及酶活性的影响 [J]. *生态学杂志*, 38(2): 384-393.]
- LI X, MA RP, AN SS, et al., 2015. Characteristics of soil organic carbon and enzyme activities in soil aggregates under different vegetation zones on the Loess Plateau [J]. *Chin J Appl Ecol*, 26(8): 2282-2290. [李鑫, 马瑞萍, 安韶山, 等, 2015. 黄土高原不同植被带土壤团聚体有机碳和酶活性的粒径分布特征 [J]. *应用生态学报*, 26(8): 2282-2290.]
- MA RP, AN SS, DANG TH, et al., 2014. Soil organic carbon and enzymatic activity in aggregates of soils under different plant communities in regions of loess plateau [J]. *Acta Pedol Sin*, 51(1): 104-113. [马瑞萍, 安韶山, 党廷辉, 等, 2014. 黄土高原不同植物群落土壤团聚体中有机碳和酶活性研究 [J]. *土壤学报*, 51(1): 104-113.]
- MEGAN K, NASTO, SILVIA AC, 2014. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests [J]. *Ecol Lett*, 17(10).
- MUSCOLO A, SETTINRI G, ATTIN E, 2015. Early warning indicators of changes in soil ecosystem functioning [J]. *Ecol Indic*, 48: 542-549.
- NANNIPIERI P, GIAGNONI L, RENELLA G, et al., 2012. Soil enzymology: classical and molecular approaches [J]. *Biol Fertil Soils*, 48(7): 743-762.
- QIAO H, MO XQ, LUO YH, et al., 2019. Patterns of soil ecoenzymatic stoichiometry and its influencing factors during stand development in *Camellia oleifera* plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(6): 1887-1896. [乔航, 莫小勤, 罗艳华, 等, 2019. 不同林龄油茶人工林土壤酶化学计量及其影响因素 [J]. *生态学报*, 39(6): 1887-1896.]
- QIU LP, ZHANG XC, ZHANG JA, 2006. Distribution of nutrients and enzymes in Loess Plateau soil aggregates after long-term fertilization [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(2): 364-372. [邱莉萍, 张兴昌, 张晋爱, 2006. 黄土高原长期培

- 肥土壤团聚体中养分和酶的分布 [J]. 生态学报, 26(2): 364-372.]
- ROTHE A, BINKLEY D, 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis [J]. Can J For Res, 31(11): 1855-1870.
- SAIYA-CORK KR, SINSABAUGH RL, ZAK DR, 2002. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil [J]. Soil Boil Biochem, 34(9): 1309-1315.
- SICARDI M, GARCÍA-PRÉCHAC F, FRIONI L, 2004. Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay [J]. Appl Soil Ecol, 27(2): 125-133.
- SINSABAUGH RL, LAUBER CL, WEINTRAUB MN, et al., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. Ecol Lett, 1(11): 1252-1264.
- SINSABAUGH RL, HILL BH, SHAH JJF, 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. Nature, 462(7274): 795-798.
- SIX J, PAUSTIAN K, 2014. Aggregate-associated soil organic matter as an ecosystem property and a measurement tool [J]. Soil Boil Biochem, 68: A4-A9.
- SONG SH, ZHANG JY, WANG H, 2019. Determination total nitrogen in the Kjeldahl digests of soil samples by continuous flow analyzer in comparison with automated distillation-titration instrument [J]. Soil Fert Sci Chin, (5): 207-212. [宋书会, 张金尧, 汪洪, 2019. 连续流动分析仪与自动凯氏定氮仪测定土壤全氮含量比较 [J]. 中国土壤与肥料, (5): 207-212.]
- STEMMER M, GERZABEK MH, KANDELER E, 1998. Invertase and xylanase activity of bulk soil and particle-size fractions during maize straw decomposition [J]. Soil Biol Biochem, 31(1): 9-18.
- WEN YG, ZHOU XG, YU SF, et al., 2018. Theredicament and countermeasures of development of global eucalyptus plantations [J]. Guangxi Sci, 25(2): 107-116. [温远光, 周晓果, 喻素芳, 等, 2018. 全球桉树人工林发展面临的困境与对策 [J]. 广西科学, 25(2): 107-116.]
- XIE H, ZHANG QF, ZENG QX, et al., 2020. Nitrogen application drives the transformation of soil phosphorus fractions in *Cunninghamia lanceolata* plantation by changing microbial biomass phosphorus [J]. Chin Ecol, 39(12): 3934-3942. [谢欢, 张秋芳, 曾泉鑫, 等, 2020. 施氮通过改变微生物生物量磷驱动杉木人工林土壤磷组分转化 [J]. 生态学杂志, 39(12): 3934-3942.]
- YANG HB, LI ZL, DENG M, et al., 2020. Effects of the combined application of different fertilizers and urea on nitrogen transformation enzyme activities in tea-garden soil from Chongqing [J]. Chin J Appl Environ Biol, 26(5): 1107-1114. [杨海滨, 李中林, 邓敏, 等, 2020. 不同施肥措施对重庆茶园土壤氮转化酶活性的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 26(5): 1107-1114.]
- YUAN P, ZHOU JC, ZHANG QF, et al., 2018. Patterns of eco-enzymatic stoichiometry in midsubtropical forest regeneration [J]. Acta Ecol Sin, 38(18): 6741-6748. [袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 等, 2018. 中亚热带不同森林更新方式生态酶化学计量特征 [J]. 生态学报, 38(18): 6741-6748.]
- ZENG QX, ZHANG QF, LIN KM, et al., 2021. Enzyme stoichiometry evidence revealed that five years nitrogen addition exacerbated the carbon and phosphorus limitation of soil microorganisms in a *Phyllostachys pubescens* forest [J]. Chin J Appl Ecol, 32(2): 521-528. [曾泉鑫, 张秋芳, 林开森, 等, 2021. 酶化学计量揭示 5 年氮添加加剧毛竹林土壤微生物碳磷限制 [J]. 应用生态学报, 32(2): 521-528.]
- ZHANG XX, YANG LM, CHEN Z, et al., 2018. Patterns of ecoenzymatic stoichiometry on types of forest soils from different parent materials in subtropical areas [J]. Acta Ecol Sin, 38(16): 5828-5836. [张星星, 杨柳明, 陈忠, 等, 2018. 中亚热带不同母质和森林类型土壤生态酶化学计量特征 [J]. 生态学报, 38(16): 5828-5836.]
- ZHU MT, LIU XX, WANG JM, et al., 2020. Effects of biochar application on soil microbial diversity in soil aggregates from paddy soil [J]. Acta Ecol Sin, 40(5): 1505-1516. [朱孟涛, 刘秀霞, 王佳盟, 等, 2020. 生物质炭对水稻土团聚体微生物多样性的影响 [J]. 生态学报, 40(5): 1505-1516.]
- ZHOU JC, LIU XF, ZHENG Y, et al., 2017. Effects of nitrogen deposition on soil microbial biomass and enzyme activities in *Castanopsis carlesii* natural forests in subtropical regions [J]. Acta Ecol Sin, 37(1): 127-135. [周嘉聪, 刘小飞, 郑永, 等, 2017. 氮沉降对中亚热带米槠天然林微生物生物量及酶活性的影响 [J]. 生态学报, 37(1): 127-135.]
- ZHONG XL, LI JT, LI XJ, et al., 2015. Early effect of soil aggregates on enzyme activities in a forest soil with simulated N deposition elevation [J]. Acta Ecol Sin, 35(5): 1422-1433. [钟晓兰, 李江涛, 李小嘉, 等, 2015. 模拟氮沉降增加条件下土壤团聚体对酶活性的影响 [J]. 生态学报, 35(5): 1422-1433.]
- ZHONG ZK, YANG GH, REN CJ, et al., 2021. Effects of farmland abandonment on soil enzymatic activity and enzymatic stoichiometry in the Loess Hilly Region, China [J]. Environ Sci, 42(1): 411-421. [钟泽坤, 杨改河, 任成杰, 等, 2021. 黄土丘陵区撂荒农田土壤酶活性及酶化学计量变化特征 [J]. 环境科学, 42(1): 411-421.]