

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202012030

邵文哲, 周晓果, 温远光, 等. 桉树与红锥混交对土壤水解酶活性及其化学计量特征的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(4): 543–555.

SHAO WZ, ZHOU XG, WEN YG, et al. Effects of mixing *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* on soil hydrolytic enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometry [J]. Guihaia, 2022, 42(4): 543–555.

桉树与红锥混交对土壤水解酶活性及其化学计量特征的影响

邵文哲¹, 周晓果^{1,2}, 温远光^{1,2,3*}, 王 磊¹, 朱宏光^{1,3}, 陈秋海¹, 张或娜¹, 尤业明^{1,3}

(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. 广西科学院 生态产业研究院, 南宁 530007; 3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘 要: 为从土壤酶活性及其化学计量特征的角度, 揭示桉树与珍贵乡土树种混交后土壤养分的响应机制, 该文以广西凭祥热林中心青山实验场的桉树纯林、红锥纯林和桉树×红锥混交林为研究对象, 采用随机区组试验设计, 通过测定土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)水解酶[β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、 β -1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和酸性磷酸酶(ACP)]的活性及土壤理化性质, 分析桉树与红锥混交对土壤养分状况的影响。结果表明:(1)桉树与红锥混交在0~10 cm和10~20 cm土层均显著提高pH值、有效氮(AN)和有效磷(AP)的含量以及LAP酶活性, 显著降低BG和ACP酶活性, 但对NAG酶活性影响不显著。(2)SOC和TN与除酶C:N外的其他土壤水解酶活性及其化学计量比呈现不同程度的显著正相关。(3)在0~10 cm和10~20 cm土层, 三种林分间土壤水解酶活性均具有显著差异, SOC和AN含量是土壤水解酶活性产生差异的驱动因子。(4)桉树纯林、桉树×红锥混交林和红锥纯林在0~20 cm土层土壤酶C:N:P分别为1:1.08:1.37、1:1.16:1.34和1:1.07:1.31, 均与全球生态系统酶C:N:P(1:1:1)相偏离, 表明三种林分的土壤微生物相对于C、N更容易受到P限制。桉树×红锥混交林的酶C:P和酶N:P均高于桉树纯林, 而酶C:N低于桉树纯林, 表明桉树与红锥混交在一定程度上缓解了土壤受到P限制的情况, 但并未改善土壤N限制。该研究结果为桉树×红锥混交林土壤养分管理以及桉树人工林养分循环的改善提供了科学的理论依据。

关键词: 水解酶活性, 土壤酶, 化学计量特征, 桉树×红锥混交林, 土壤养分**中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)04-0543-13

Effects of mixing *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* on soil hydrolytic enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometry

收稿日期: 2021-03-02

基金项目: 国家自然科学基金(31860171, 31560201); 广西重点研发计划项目(2018AB40007); 中国博士后科学基金(2019M663409); 广西自然科学基金(2017GXNSFAA198114); 广西高等学校重大科研项目(201201ZD001); 广西森林生态与保育重点实验室开放课题(QZKFKT2019-01); 广西林业厅科研项目(桂林科学[2009]第八号) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31860171, 31560201); Key Science and Technology Program of Guangxi (2018AB40007); China Postdoctoral Science Foundation (2019M663409); Natural Science Foundation of Guangxi (2017GXNSFAA198114); Major Scientific Research Program of Guangxi Colleges and Universities (201201ZD001); Open Foundation of Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation(QZKFKT2019-01); Scientific Research Program of Guangxi Forestry Department ([2009]No.8)]。

第一作者: 邵文哲(1996-), 硕士研究生, 研究方向为森林生态, (E-mail) 347529545@qq.com。**通信作者:** 温远光, 博士, 教授, 研究方向为森林生态, (E-mail) wenyg@263.net。

SHAO Wenzhe¹, ZHOU Xiaoguo^{1,2}, WEN Yuanguang^{1,2,3*}, WANG Lei¹,
ZHU Hongguang^{1,3}, CHEN Qihai¹, ZHANG Yuna¹, YOU Yeming^{1,3}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Institute of Ecological Industry, Guangxi Academy of Sciences, Nanning 530004, China;
3. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: In order to study the effects of mixed *Eucalypts* with precious native plant species on soil nutrient status from the perspectives of soil enzyme activities and stoichiometric characteristics, we measured the activities of soil C, N, and P hydrolase, including β -1, 4-glucosidase (BG), β -1, 4-*N*-acetylglucosaminidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP) and acid phosphatase (ACP), and physicochemical properties in pure *Eucalyptus* plantations, pure *Castanopsis hystrix* plantations and mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations using a randomized block method in the Qingshan Experimental Field of Tropical Forestry Experiment Centre of Chinese Academy of Forestry, Pingxiang, Guangxi. The results were as follows: (1) Soil pH, AN, AP and the activities of LAP were significantly increased in the mixed plantations at both 0–10 cm and 10–20 cm soil layers, and the activities of BG and ACP were significantly reduced on the above layers, but had nosignificant effects on the activity of NAG. (2) SOC and TN had significant positive correlation with the soil hydrolase activities and their stoichiometric ratios except enzyme C : N. (3) There were significant differences in soil hydrolase activities among the three plantations at both 0–10 cm and 10–20 cm soil layers, as well as SOC and AN were the dominant factors affecting soil enzymatic activity. (4) The soil ecoenzymatic C : N : P stoichiometry of the pure *Eucalyptus* plantations, mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations and pure *Castanopsis hystrix* plantations were 1 : 1.08 : 1.37, 1 : 1.16 : 1.34 and 1 : 1.07 : 1.31 at 0–20 cm soil layer respectively, which were inconsistent with the 1 : 1 : 1 global pattern of C : N : P stoichiometry, which suggests that the soil microbe of the three stands were more easily restricted by phosphorus than carbon and nitrogen. Additionally, the values of enzyme C : P and enzyme N : P of the mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations were both higher than that of the pure *Eucalyptus* plantations, while its enzyme C : N was lower than that of the pure *Eucalyptus* plantations, which indicated that the limitation of P was alleviated in the mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations to some extent, but did not improve the limitation of N. This study can provide scientific basis for soil nutrient management and the improvement of the nutrient cycle of the mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations.

Key words: hydrolytic enzyme activity, soil enzymatic, stoichiometric characteristics, mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations, soil nutrients

土壤水解酶是植物和土壤微生物分泌的胞外酶,可以催化降解土壤有机质,其活性与土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)养分的有效性密切相关(Sinsabaugh et al., 2009)。土壤水解酶常被用作衡量土壤质量的指标,国内外学者将其应用于不同类型的生态系统中(Burns et al., 2013)。土壤中水解酶种类繁多,功能各异。近年来,关于土壤水解酶的研究主要集中在土壤生态酶化学计量比(Sinsabaugh et al., 2009; Cui et al., 2018),即参与碳元素循环的 β -1, 4-葡萄糖苷酶(β -1, 4-glucosidase, BG)、参与氮元素循环的 β -1, 4-*N*-乙酰葡萄糖氨糖苷酶(β -1, 4-*N*-acetylglucosaminidase, NAG)和亮氨酸氨基肽酶(leucine aminopeptidase, LAP)以及参与磷元素循环的酸性磷酸酶(acid

phosphatase, ACP)的相对活性(史丽娟等, 2020),反映了微生物养分需求和生长代谢之间的动态平衡。土壤微生物与外界生物环境之间存在C、N、P等养分的传输,其通过水解酶将资源中的有机物质转化为无机态,显著改变了生态系统中C、N、P比例(Ward & Jensen, 2014)。目前,主要将土壤水解酶化学计量比用于揭示土壤微生物的能量和养分限制状况(Sinsabaugh et al., 2009),较高的BG/(LAP+NAG)和BG/ACP分别表示微生物受到较低的N限制和P限制(Sinsabaugh et al., 2009; Waring et al., 2014)。Sinsabaugh等(2008)研究发现,在全球尺度上,参与C、N、P元素循环的土壤酶化学计量比,即 $\ln(\text{BG})/\ln(\text{LAP+NAG})/\ln(\text{ACP})$ (酶C : N : P)近似为1 : 1 : 1,意味着在

全球尺度上土壤酶 C : N : P 相对稳定。当酶 C : N : P 偏离 1 : 1 : 1 时, 一般认为, 微生物活动受到碳、氮或磷的限制(Sinsabaugh et al., 2009; 袁萍等, 2018; Guo et al., 2019; 乔航等, 2019)。也有研究将土壤酶 C : N : P 与土壤 C : N : P 相联系, 用于评估微生物群落的新陈代谢以及微生物的养分需求与利用, 并在一定程度上指示土壤养分有效性(Hill et al., 2012)。

在森林生态系统中, 林分类型是土壤养分的重要影响因素(薛立等, 2003)。土壤养分的主要输入源是凋落物和植物根系分泌物, 不同林分类型向土壤输入的凋落物和分泌物数量及质量不同, 从而导致土壤养分含量具有差异, 这必然影响土壤酶活性和酶化学计量比(Hill et al., 2014; 杨洋等, 2016; 张星星等, 2018)。史丽娟等(2020)对中亚热带典型的马尾松林、湿地松林和马尾松木荷混交林的土壤酶活性及其化学计量比的研究发现, 林分类型显著影响了土壤 BG 和 LAP 活性。Hill 等(2014)对湿地土壤酶化学计量的研究表明, 随土壤碳质量指数增大, 凋落物质量降低, 导致 BG 活性降低, 氮、磷获取酶活性增强。目前, 关于不同林分对土壤水解酶活性及其化学计量比的影响研究相对较少, 对深入理解微生物参与的生物地球化学过程有一定的限制。为进一步理解土壤微生物的养分需求和变化特征, 有必要探究林分类型对土壤酶生态化学计量特征的影响。

桉树人工林近年来的快速发展, 不仅提高了国家木材资源总量, 增加了森林覆盖率, 而且增强了应对气候变化的能力(中国林学会, 2016)。但是, 由于桉树人工林造林树种单一, 长期实行短周期连栽经营制度以及“高强度干扰、高投入、高污染和低产量、低价值、低效率”的营林发展方式(温远光等, 2014), 因此导致桉树人工林生态系统服务功能减弱, 物种多样性降低, 土壤质量退化等生态问题的出现。有研究表明, 单一树种造林存在诸多隐患, 而进行多树种混交造林既能有效改善人工林群落结构, 又能促进人工林生态系统的良性发展(Forrester et al., 2006; Hu et al., 2006; Huang et al., 2017)。近年来, 关于人工林土壤生态化学计量特征的研究, 主要针对于单一树种或不同林龄(胡启武等, 2014; 姜沛沛等, 2016; 牛瑞龙等, 2016; 张珂等, 2016; 雷丽群等, 2017; 任璐璐等, 2017; 张继辉等, 2020)。然而, 就珍贵乡土树

种与桉树混交对土壤水解酶化学计量特征影响的研究非常有限, 导致人们缺乏对珍贵乡土树种与桉树混交林土壤养分状况的全面认识。因此, 本研究以桉树纯林(pure *Eucalyptus* plantation, PE)、红锥纯林(pure *Castanopsis hystrix* plantation, PCH)和桉树×红锥混交林(mixed *Eucalyptus* × *Castanopsis hystrix* plantations, MEC)三种不同林分为研究对象[本文研究对象中桉树均为尾巨桉(*Eucalyptus grandis* × *urophylla*)], 通过研究纯林和混交林土壤理化性质和水解酶活性及其化学计量比的变化分析桉树与红锥混交对土壤养分状况的影响, 进而揭示纯林和混交林对土壤酶化学计量特征的影响机制。已有研究表明, 与纯林相比, 混交林改变凋落物的数量和质量, 提高凋落物的分解速率, 增加养分的归还量, 从而改善土壤质量(Forrester et al., 2005; Huang et al., 2014; Huang et al., 2017), 土壤酶化学计量比可以揭示土壤养分与微生物养分之间的需求和供应关系(Bell et al., 2014)。因此, 我们提出以下科学假设: (1) 桉树与红锥混交林能提高土壤养分的有效性, 从而降低土壤酶活性; (2) 土壤酶化学计量比与土壤养分化学计量比之间存在正相关关系。本研究旨在从土壤酶化学计量比的角度来揭示桉树与红锥混交后土壤养分的响应机制, 为改善该区域桉树人工林能量和养分资源限制状况提供科学的理论依据。

1 材料与方法

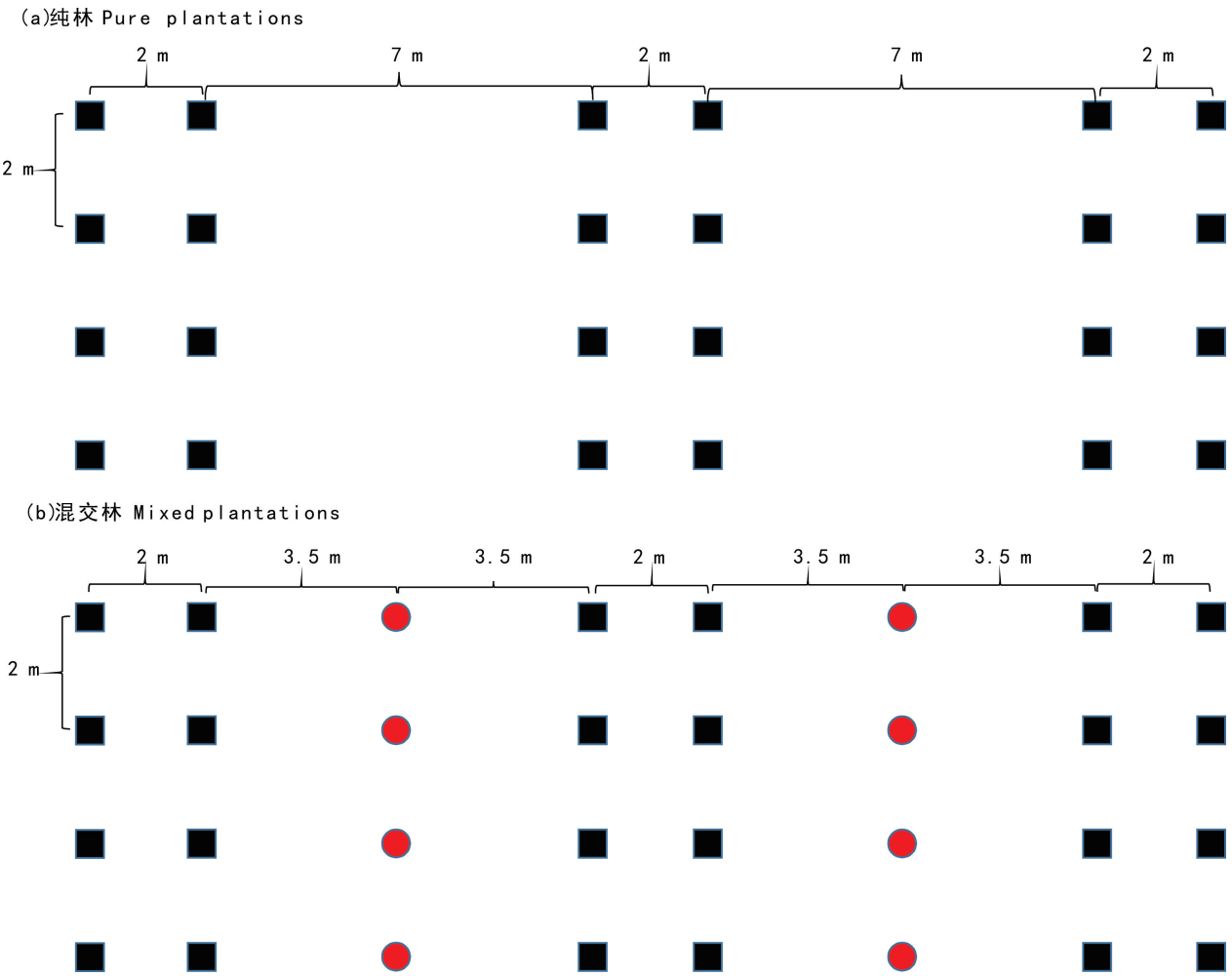
1.1 研究区域概况

本研究区位于广西壮族自治区崇左市凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心青山实验场林区(106°39'50"—106°59'30" E, 21°57'47"—22°19'27" N), 属南亚热带季风气候区, 年平均温度 22 ℃, ≥10 ℃积温为 6 000~7 600 ℃, 年均降水量 1 550 mm, 年均蒸发量 1 325 mm, 干湿两季分明, 降雨主要集中在 4—9 月, 约占年降水总量的 75%(张继辉等, 2020)。土壤类型主要包括红壤和赤红壤(雷丽群等, 2017)。

选择该区域 2012 年营建的桉树纯林(PE)、红锥纯林(PCH)和桉树×红锥混交林(MEC)为研究对象, 造林地为马尾松采伐迹地, 立地条件基本一致。2011 年冬季对采伐迹地进行人工清理, 采用

随机区组设计,在同一坡面设置 5 个实验区组,每区组分别设置 3 个 2 hm²的实验小区,分别设置桉树纯林、红锥纯林、桉树×红锥混交林。纯林的造林密度均为 1 333 株·hm⁻²,设置宽窄行,窄行行距为 2 m,宽行行距为 7 m,行间株距为 2 m(图 1)。混交林中,桉树按纯林规格造林,红锥种植于

宽行之间,行间株距为 2 m,每公顷株数为 334 株,即混交比例为 8 : 2。各实验小区均采用人工带状整地,带宽为 1 m,深 20 cm;人工挖穴,规格为 50 cm × 50 cm × 30 cm,种植前 7 d,每穴施 250 g 复合肥为基肥。于 2012 年和 2013 年秋季进行人工除草抚育。实验林分基本情况见表 1。



(a)中的小方框代表纯林树种桉树或红锥;(b)中的小方框表示桉树,小圆圈代表红锥。
The small boxes in (a) represent *Eucalyptus* or *Castanopsis hystris* in pure plantations; The small boxes in (b) represent *Eucalyptus* and the small circles represent *Castanopsis hystris*.

图 1 纯林与混交林树种种植示意图
Fig. 1 Diagram of tree species in pure plantations and mixed plantations

1.2 样地设置与样品采集

2019 年 5 月分别在各实验小区的相同坡位随机建立 5 个重复的 20 m × 20 m 调查样方,共计 15 个样方。在每个样方中,随机选择 9 个采样点,用内径为 8.5 cm 的不锈钢土钻采集 0~10 cm 及 10~

20 cm 土层的土样,分别去除植物根系及石砾,制成混合土样后过 2 mm 孔径筛,将样品分为 2 份,1 份风干用于测定土壤理化性质,另 1 份保存于 4℃ 冰箱用于土壤酶活性、微生物生物量碳氮及铵态氮、硝态氮的测定。

表 1 不同林分类型样地的概况

Table 1 Characteristics of the experiment plots in different stand types

林分类型 Stand type	海拔 Altitude (m)	郁闭度 Canopy density (%)	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	土壤类型 Soil type
PE	241	0.49±0.01a	13.60±0.41b	19.37±1.18b	赤红壤 Lateritic red soil
MEC	245	0.68±0.02b	13.00±0.41b	18.36±0.99b	赤红壤 Lateritic red soil
桉树 <i>Eucalyptus</i>	—	—	14.28±0.30	20.79±0.77	—
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	—	—	9.49±1.12	11.68±2.26	—
PCH	281	0.75±0.02c	7.37±0.95a	9.54±0.68a	赤红壤 Lateritic red soil

注：PE. 桉树纯林；MEC. 桉树×红锥混交林；PCH. 红锥纯林。数据=平均值 ± 标准误；同列不同小写字母表示不同林分类型间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: PE. Pure *Eucalyptus* plantation; MEC. Mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantation; PCH. Pure *Castanopsis hystrix* plantation. Value= $\bar{x} \pm s_x$; Different lowercuse letters in the same column indicate significant differences among different stand types ($P<0.05$). The same below.

1.3 样品测定

1.3.1 土壤理化性质 土壤 pH 值采用 pH 计 (Starter2100, Ohaus, USA) 测定 (土 : 水 = 1 : 2.5, w/v); 土壤容重 (soil bulk density, SBD) 采用环刀法测定; 土壤质量含水量 (soil moisture content, SMC) 用重量法测定 (将 20 g 新鲜土样在 105 ℃ 烘箱中烘至恒重); 有机碳 (soil organic carbon, SOC) 采用 $K_2Cr_2O_7-H_2SO_4$ 外加加热法测定; 全氮 (total nitrogen, TN) 和有效氮 (available nitrogen, AN) (铵态氮和硝态氮) 采用连续流动分析仪 (AA3, Bran Luebbe 公司) 测定; 全磷 (total phosphorus, TP) 采用 $H_2SO_4-HClO_4$ - 钼锑抗比色法测定; 有效磷 (available phosphorus, AP) 采用双酸 ($HCl-H_2SO_4$) 浸提-钼锑抗比色法测定 (鲍士旦, 2005)。

1.3.2 土壤酶活性 土壤酶活性采用微孔板荧光法 (Saiya-Cork et al., 2002) 测定, 其中 BG 酶底物为 4-甲基伞形酮酰- β -D-吡喃葡萄糖苷 (4-MUB- β -D-glucopyranoside), NAG 酶底物为 4-甲基伞形酮酰- β -D-吡喃葡萄糖酸苷 (4-MUB-*N*-acetyl- β -D-glucosaminide), LAP 酶底物为 L-亮氨酸-7-氨基-4-甲基香豆素盐酸盐 (L-leucine-7-amino-4-methylcoumarin), AP 酶底物为 4-甲基伞形酮磷酸酯 (4-MUB-phosphate)。

1.4 数据分析

本研究应用 Excel 2013 软件和 SPSS 19.0 软件

进行数据统计和分析。采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 中的最小显著性差异 (LSD) 法和独立样本 T 检验法比较不同林分与同一林分不同土层间土壤理化性质、土壤水解酶活性和酶化学计量比的差异显著性, 显著性水平为 $P<0.05$ 。采用 Pearson 相关性分析土壤酶化学计量比与土壤理化性质之间的相关性。在 R 3.5.1 中采用 vegan 包以土壤酶活性为响应变量, 土壤基本理化性质及土壤 C、N、P 元素化学计量比为解释变量进行冗余分析 RDA ($P<0.05$)。分别以 $\ln(BG)/\ln(LAP+NAG)$ 、 $\ln(BG)/\ln(ACP)$ 和 $\ln(LAP+NAG)/\ln(ACP)$ 表示土壤酶化学计量 C : N、C : P 和 N : P。采用 Sigmaplot 10.0 辅助绘图, 所有结果均以平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

林分类型显著影响土壤 pH、SBD、AN、AP、SOC 和 TN 含量, 而土层显著影响除 pH 和 TP 含量以外的其他理化性质, 林分类型与土层的交互作用显著影响 SBD 和 AP 含量 (表 2)。桉树与红锥混交在 0~10 cm 和 10~20 cm 土层均显著提高 pH 和 AN 及 AP 含量 (表 3), 同一林分中, SMC、SOC、TN、TP、AN 和 AP 含量均随土层深度的增加而降低, 而 SBD 随土壤深度的增加而增加。在同一土

表 2 不同林分和土层对不同理化性质、酶活性及其化学计量比影响的双因素方差分析 (*F* 值)

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of different stand types and soil layers on different physicochemical properties, enzyme activities and stoichiometric ratios (*F* value)

变异来源 Source of variation	林分类型 Stand type	土层 Soil layer	林分类型×土层 Stand type× Soil layer
pH	83.04 ***	2.29	0.94
SMC	3.22	8.47 **	1.70
SBD	5.47 *	22.74 ***	3.69 *
SOC	94.52 ***	58.13 ***	0.14
TN	4.32 *	54.32 ***	0.13
TP	1.12	3.06	0.01
AN	19.46 ***	58.43 ***	2.76
AP	143.08 ***	217.84 ***	8.21 **
C : N	33.43 ***	3.88	0.89
C : P	29.73 ***	2.75	0.09
N : P	4.36 *	6.10 *	0.05
BG	154.89 ***	305.44 ***	15.72 ***
LAP	70.99 ***	373.69 ***	2.04
NAG	71.07 ***	490.84 ***	25.71 ***
ACP	137.36 ***	149.41 ***	2.67
酶 C : N Enzyme C : N	76.07 ***	0.76	2.00
酶 C : P Enzyme C : P	23.52 ***	55.51 ***	2.73
酶 N : P Enzyme N : P	242.95 ***	136.35 ***	12.83 ***

注: pH. 土壤酸碱度; SMC. 土壤含水量; SBD. 土壤容重; SOC. 有机碳; TN. 全氮; TP. 全磷; AN. 有效氮; AP. 有效磷; C : N. 有机碳与全氮的比值; C : P. 有机碳与全磷的比值; N : P. 全氮与全磷的比值; BG. β -1,4-葡萄糖苷酶; LAP. 亮氨酸氨基肽酶; NAG. β -1,4-*N*-乙酰葡萄糖氨苷酶; ACP. 酸性磷酸酶; 酶 C : N. $\ln(\text{BG})/\ln(\text{LAP}+\text{NAG})$; 酶 C : P. $\ln(\text{BG})/\ln(\text{ACP})$; 酶 N : P. $\ln(\text{LAP}+\text{NAG})/\ln(\text{ACP})$; * 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。下同。

Note: pH. Soil pH; SMC. Soil moisture content; SBD. Soil bulk density; SOC. Soil organic carbon; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus; AN. Available nitrogen; AP. Available phosphorus; 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; BG. β -1, 4-glucosidase; LAP. Leucine aminopeptidase; NAG. β -1, 4-*N*-acetylglucosaminidase; ACP. Acid phosphatase; Enzyme C : N. $\ln(\text{BG})/\ln(\text{LAP}+\text{NAG})$; Enzyme C : P. $\ln(\text{BG})/\ln(\text{ACP})$; Enzyme N : P. $\ln(\text{LAP}+\text{NAG})/\ln(\text{ACP})$; * indicates significant differences at 0.05 level; ** indicates significant differences at 0.01 level; *** indicates significant differences at 0.001 level. The same below.

层,SMC、SOC 和 TN 均表现为 PCH 最高,MEC 次之,PE 最低,其中同一土层不同林分间 SOC 含量差异显著($P<0.05$),而 TN 及 TP 含量在三林分间差异均不显著($P>0.05$)。

2.2 土壤酶活性

林分类型和土层深度均显著影响 BG、LAP、NAG 和 ACP 的活性,二者的交互作用显著影响 BG 和 NAG 活性(表 2)。在三种林分中,BG、LAP、NAG 和 ACP 活性均表现为随着土层深度的增加而极显著降低($P<0.001$),且同一林分同一酶活性在 0~10 cm 和 10~20 cm 土层的变化趋势一致(图 2)。在两个土层中,BG 活性均表现为 $\text{PCH}>\text{PE}>\text{MEC}$,在 0~10 cm 土层中三林分间差异显著($P<0.05$),10~20 cm 土层中则表现为 PCH 显著高于 PE 和 MEC。在两个土层中,LAP 活性均表现为 $\text{MEC}>\text{PCH}>\text{PE}$,三林分间差异显著($P<0.05$);ACP 活性均表现为 $\text{PCH}>\text{PE}>\text{MEC}$,三林分间差异显著($P<0.05$);NAG 酶活性均表现为 $\text{PCH}>\text{MEC}>\text{PE}$,在 0~10 cm 土层中 PCH 显著高于 PE 和 MEC($P<0.05$),10~20 cm 土层中表现为 PCH 显著高于 PE,MEC 与其余两林分差异不显著($P>0.05$)。

2.3 土壤养分和酶活性化学计量比

林分类型对土壤养分和水解酶化学计量比均具有显著影响,土层深度显著影响酶化学计量比,而两者的交互作用极显著影响酶 N : P(表 2)。在三种林分中,除 C : N 外,其他土壤养分和酶化学计量比整体上均随土层深度的增加而降低,其中酶 C : P 和酶 N : P 在 0~10 cm 显著高于 10~20 cm 土层($P<0.05$)(表 4)。在 0~10 cm 和 10~20 cm 土层中,三种林分的 C : N、C : P 和 N : P 均表现出一致的变化趋势,具体表现为 PCH 最高,MEC 次之,PE 最低,三林分间差异显著($P<0.05$)。土壤 N : P 在三种林分中的变化并不显著($P>0.05$),而酶 N : P 在三林分间差异显著,具体表现为在两个土层中,MEC 均显著高于 PCH,PCH 显著高于 PE($P<0.05$)。在 0~10 和 10~20 cm 土层,MEC 均显著降低了酶 C : N($P<0.05$)。就酶 C : P 而言,0~10 cm 土层,PCH 显著高于其他两个林分;10~20 cm 土层,PCH 与 MEC 虽无显著差异,但显著高于 PE($P<0.05$)。

2.4 土壤理化性质与土壤水解酶活性及其化学计量比的相关分析

从表 5 可以看出,土壤 pH 分别与 BG、ACP 和

表 3 林分类型对不同土层土壤理化性质的影响

Table 3 Effects of stand types on soil physicochemical properties in different soil layers

因子 Factor	土层 Soil layer (cm)	林分类型 Stand type		
		PE	MEC	PCH
pH	0~10	4.37±0.07a	4.94±0.13c	4.55±0.12b
	10~20	4.45±0.09a	5.05±0.12b	4.54±0.09a
SMC (%)	0~10	35.27±1.69a **	36.67±2.85a **	38.34±6.23a
	10~20	28.70±1.44a	30.32±2.68a	36.61±3.14b
SBD (g·cm ⁻³)	0~10	1.21±0.03a ***	1.22±0.05a	1.19±0.09a
	10~20	1.46±0.12b	1.34±0.06a	1.24±0.09a
SOC (g·kg ⁻¹)	0~10	24.28±1.41a ***	29.88±2.36b ***	37.26±3.06c ***
	10~20	17.74±1.38a	23.59±2.76b	31.72±1.62c
TN (g·kg ⁻¹)	0~10	2.33±0.09a ***	2.44±0.36a ***	2.60±0.18a ***
	10~20	1.70±0.10a	1.76±0.34a	2.02±0.17a
TP (g·kg ⁻¹)	0~10	0.32±0.04a	0.30±0.07a	0.29±0.05a
	10~20	0.29±0.06a	0.27±0.04a	0.26±0.03a
AN (mg·kg ⁻¹)	0~10	20.48±0.68a ***	24.03±1.87b ***	19.19±1.12a *
	10~20	15.09±1.60a	19.09±1.93b	16.77±1.55a
AP (mg·kg ⁻¹)	0~10	5.52±0.23a ***	9.82±0.55c ***	6.37±0.70b ***
	10~20	3.45±0.28a	6.18±0.33c	4.22±0.63b

注: 不同小写字母表示同一土层不同林分间差异显著 ($P<0.05$); *、** 和 *** 表示同一林分不同土层间差异显著; * 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。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different stand types in the same soil layer at 0.05 level; *, ** and *** indicate significant differences among different soil layers in the same stand type; * indicates significant differences at 0.05 level; ** indicates significant differences at 0.01 level; *** indicates significant differences at 0.001 level. The same below.

酶 C : N 具有不同程度的显著负相关关系,与酶 N : P 呈极显著正相关;SMC 分别与 BG、NAG 和 ACP 呈极显著正相关,与酶 C : P 具有显著正相关关系;SBD 分别与 BG、LAP、NAG 和酶 C : P 呈极显著负相关,与 ACP 具有显著负相关关系;SOC 和 TN 均与酶 C : N 无显著相关性,此外,二者均与其他水解酶活性及其化学计量比具有不同程度的显著正相关关系;TP 与所有水解酶活性及其化学计量比并无统计学上的相关性;AN 和 AP 分别与 LAP、NAG 和酶 N : P 具有不同程度的显著正相关关系,与酶 C : N 呈极显著负相关;C : N 只与酶 C : P 呈显著正相关;C : P 和 N : P 分别与 BG、NAG 和酶 C : P 呈极显著正相关,另外 N : P 还与 LAP 呈显著正相关。

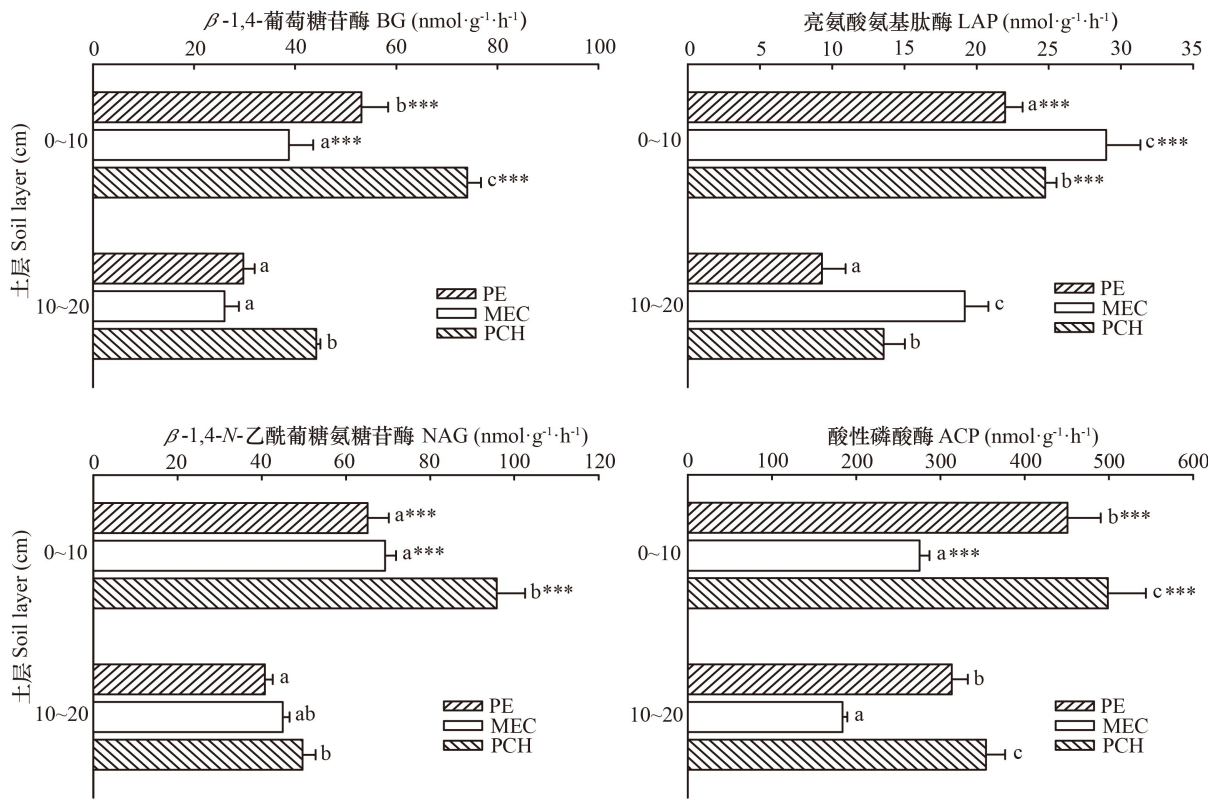
土壤水解酶活性与土壤理化因子 RDA 结果显示,无论是 0~10 cm 还是 10~20 cm 土层,PE、MEC 和 PCH 的土壤水解酶活性均具有显著差异。在 0~10 cm 土层中,第一轴 (RDA1) 和第二轴 (RDA2) 分别解释水解酶活性变异的 92.55% 和

1.56%,其中 SOC、AN 和 AP 是三种林分土壤水解酶活性产生差异的驱动因子。在 10~20 cm 土层中,RDA1 和 RDA2 分别解释水解酶活性变异的 97.76%和 0.80%,其中 pH、SMC、SBD、SOC 和 AN 是三种林分土壤水解酶活性产生差异的驱动因子。就 MEC 而言,SMC、SOC 和 TN 在 0~10 cm 土层显著影响其 BG 和 NAG 的酶活性,而在 10~20 cm 土层显著影响 BG 和 ACP 的酶活性 (图 3)。

3 讨论与结论

3.1 林分类型对不同土层土壤酶活性的影响

在不同林分类型中,土壤性质和养分的可利用性因凋落物输入的差异而明显不同 (张星星等, 2018;Guo et al., 2019),从而影响土壤水解酶活性。本研究发现,与 PE 相比,桉树与红锥混交显著影响了土壤水解酶 BG、LAP、NAG 和 ACP 的活性。与我们的科学假设 (1) 相一致的是 MEC 显著降低了土壤 BG 和 ACP 的酶活性,而与假设 (1) 不



显著性差异说明见表 3。
Significant differences are shown in the table 3.

图 2 不同林分类型对不同土层的土壤水解酶活性的影响

Fig. 2 Effects of different stand types on soil hydrolytic enzymes activities in different soil layers

同的是 MEC 显著提高了 LAP 酶活性, NAG 酶活性增加不显著。陈永康等(2021)以二代巨尾桉与降香黄檀混交林和二代巨尾桉纯林为研究对象, 结果发现与二代巨尾桉纯林相比, 二代巨尾桉与降香黄檀混交林显著提高了 BG 和 NAG 的酶活性, 对 ACP 酶活性并无显著影响。温远光等(2019)以马尾松与红锥异龄混交林和马尾松纯林为研究对象, 结果发现与马尾松纯林相比, 马尾松与红锥异龄混交林的 BG 酶活性下降, ACP 酶活性增加, 二者的变化并不明显, 而 NAG 酶活性显著降低。本研究结果与前人的研究结果明显不一致, 一方面可能是因为林分的组成(特别是不同混交树种组成)和结构的变化会影响凋落物的组成、质量和数量, 凋落物作为土壤有机质的重要来源和土壤微生物的反应底物, 能够影响有机质的形成以及改变土壤养分的组成(Crow et al., 2009; 高强等, 2015), 从而使土壤微生物群落结构和功能发生变化, 最终改变土壤酶活性; 另一方面可能是不同植

物根系分泌物的成分和分泌速率不同(Yin et al., 2014), 导致土壤理化性质和微生物群落特征产生差异, 从而影响土壤酶活性。

另外, 本研究中土壤水解酶活性均呈现随土层深度的增加而显著下降的变化趋势, 这与史丽娟等(2020)和王博等(2020)研究结果一致, 这可能是因为表层土壤温度、湿度和通气状况较好, 枯落物、土壤微生物和土壤动物残体主要分布在 0~10 cm 土层, 凋落物分解后养分元素在土壤表层富集(郭剑芬等, 2006), 后经林内降雨引发淋溶作用而向下迁移至深层土壤, 导致土壤养分由上而下逐渐减少(雷丽群等, 2017), 养分供应的减少使土壤微生物生长受到限制, 所以土壤酶活性逐渐降低。

3.2 土壤酶化学计量特征与土壤理化性质的关系

非生物因素可以通过改变土壤微生物生存环境, 调节微生物代谢作用, 间接影响土壤酶活性(Kivlin & Treseder, 2014)。有研究表明, 土壤 C、N、P 等可利用性底物浓度与土壤酶活性显著相关

表 4 林分类型对不同土层土壤养分和酶化学计量比的影响

Table 4 Effects of stand types on the stoichiometric ratios of soil nutrients and enzymes in different soil layers

因子 Factor	土层 Soil layer (cm)	林分类型 Stand type		
		PE	MEC	PCH
C : N	0~10	10.45±0.60a	12.38±1.23b	14.36±0.97c
	10~20	10.49±1.29a	13.65±1.74b	15.76±1.40c
C : P	0~10	76.14±5.99a	101.80±19.77b	132.09±19.78c
	10~20	63.05±12.46a	90.40±21.88b	125.36±17.84c
N : P	0~10	7.33±0.98a	8.20±1.18a	9.24±1.61a
	10~20	6.14±1.78a	6.66±1.48a	8.03±1.57a
酶 C : N Enzyme C : N	0~10	0.89±0.02b	0.80±0.03a	0.90±0.01b
	10~20	0.87±0.02b	0.78±0.03a	0.91±0.01c
酶 C : P Enzyme C : P	0~10	0.65±0.02a ***	0.65±0.02a *	0.69±0.01b ***
	10~20	0.59±0.02a	0.62±0.02b	0.65±0.01b
酶 N : P Enzyme N : P	0~10	0.73±0.01a ***	0.82±0.01c **	0.77±0.01b ***
	10~20	0.68±0.01a	0.80±0.01c	0.71±0.02b

表 5 土壤理化性质与土壤水解酶活性及化学计量比的相关性

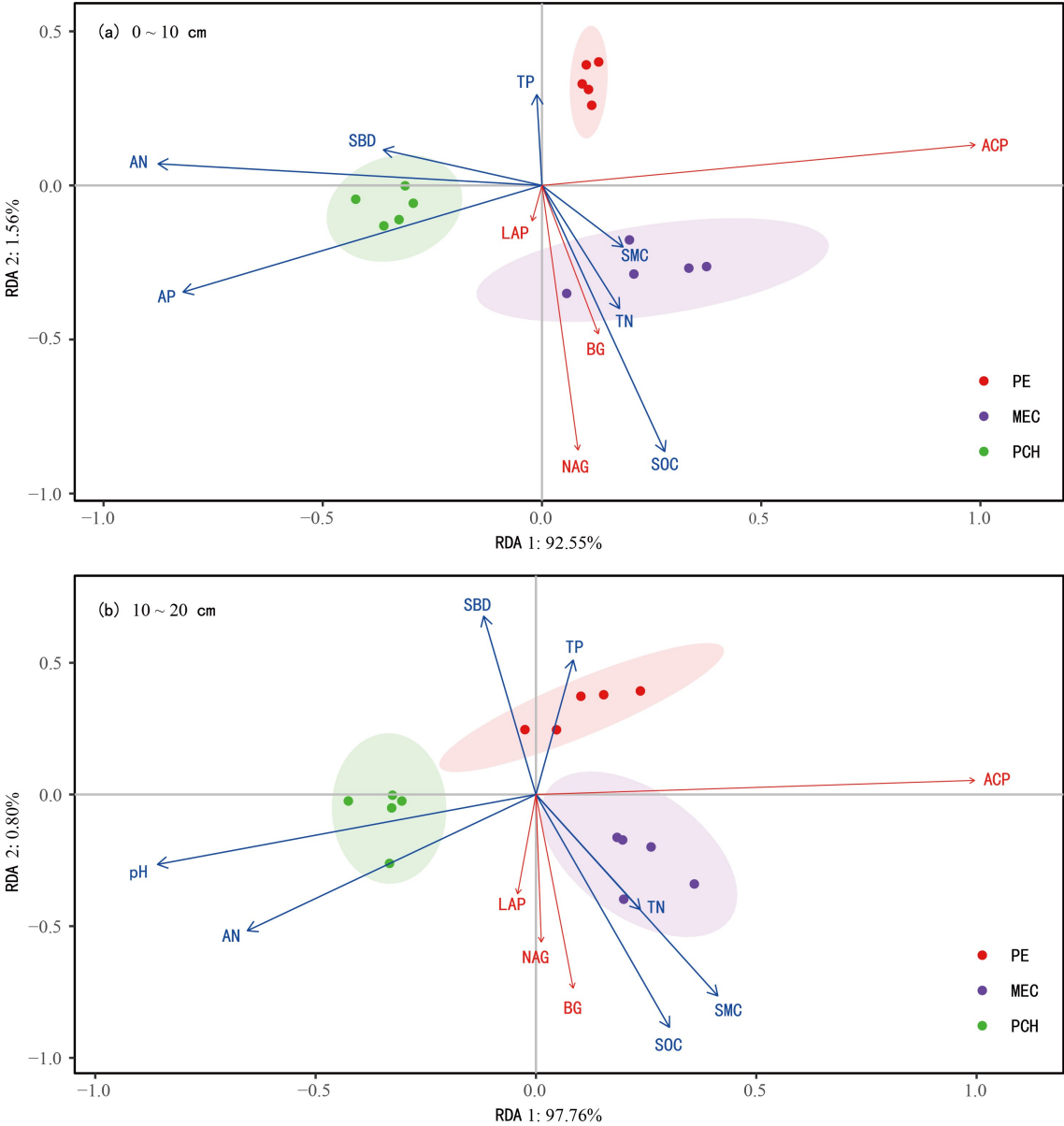
Table 5 Correlation between soil physicochemical properties and soil enzyme activity and stoichiometric ratios

因子 Factor	BG	LAP	NAG	ACP	酶 C : N Enzyme C : N	酶 C : P Enzyme C : P	酶 N : P Enzyme N : P
pH	-0.419 *	0.359	-0.104	-0.683 **	-0.761 **	-0.041	0.724 **
SMC	0.492 **	0.324	0.479 **	0.502 **	0.311	0.388 *	0.009
SBD	-0.587 **	-0.566 **	-0.619 **	-0.460 *	-0.209	-0.652 **	-0.328
SOC	0.692 **	0.526 **	0.746 **	0.462 *	0.247	0.761 **	0.376 *
TN	0.655 **	0.691 **	0.795 **	0.550 **	0.095	0.600 **	0.393 *
TP	0.003	0.215	0.189	0.209	-0.220	-0.212	0.046
AN	0.127	0.848 **	0.446 *	-0.068	-0.479 **	0.361	0.770 **
AP	0.105	0.870 **	0.476 **	-0.136	-0.532 **	0.387 *	0.841 **
C : N	0.220	0.033	0.155	0.003	0.193	0.418 *	0.155
C : P	0.550 **	0.296	0.478 **	0.252	0.329	0.725 **	0.265
N : P	0.555 **	0.387 *	0.513 **	0.304	0.276	0.668 **	0.269

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 ($P<0.01$)。

(Kivlin & Treseder, 2014)。本研究发现,SOC 和 AN 是影响土壤酶活性的主要驱动因子。与 PE 相比,MEC 提高了 SOC 含量,但却显著降低了 BG 酶活性,而 Pearson 相关性分析表明,SOC 与 BG 呈极显著正相关,这说明土壤 SOC 含量升高,并不意味着参与土壤碳转化的 BG 酶活性会增加。而有研究表明,土壤可溶性有机碳是影响土壤 BG 酶活性的关键因子(闵凯凯等,2020),今后应深入研究桉树与红锥混交对土壤可溶性有机碳的影响。此外,本研究中 MEC 的 AN 含量显著高于 PE,并且

SOC 和 AN 分别与 LAP 和 NAG 呈不同程度的显著正相关,说明 MEC 能够通过提高土壤中 SOC 和 AN 含量,从而提高 LAP 和 NAG 水解酶活性,这与 Zhou 等(2013)的研究结果一致。另外,Allison & Vitousek(2005)研究表明,土壤 ACP 酶活性与环境中 P 元素的有效性具有负相关关系,但本研究中 ACP 酶活性与 AP 含量并无显著相关性,而与 SMC、SOC 和 TN 含量呈显著正相关,与 pH 和 SBD 呈显著负相关。综上所述,土壤养分状况可能不足以指示土壤酶活性,这可能是土壤微生物分泌



PE. 桉树纯林; **MEC.** 桉树×红锥混交林; **PCH.** 红锥纯林; **pH.** 土壤酸碱度; **SMC.** 土壤含水量; **SBD.** 土壤容重; **SOC.** 有机碳; **TN.** 全氮; **TP.** 全磷; **AN.** 有效氮; **BG.** β-1, 4-葡萄糖苷酶; **LAP.** 亮氨酸氨基肽酶; **NAG.** β-1,4-*N*-乙酰葡萄糖氨糖苷酶; **ACP.** 酸性磷酸酶。

PE. Pure *Eucalyptus* plantation; **MEC.** Mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantation; **PCH.** Pure *C. hystrix* plantation; **pH.** Soil pH; **SMC.** Soil moisture content; **SBD.** Soil bulk density; **SOC.** Soil organic carbon; **TN.** Total nitrogen; **TP.** Total phosphorus; **AN.** Available nitrogen; **BG.** β-1,4-glucosidase; **LAP.** Leucine aminopeptidase; **NAG.** β-1,4-*N*-acetylglucosaminidase; **ACP.** Acid phosphatase.

图 3 不同林分土壤酶活性与土壤理化因子的冗余分析 (RDA)

Fig. 3 Redundancy analysis of soil enzyme activities and physicochemical parameters in different stand types

的水解酶相对活性不仅仅受土壤养分和微生物生存环境的共同调控,微生物自身的元素组成也会影响土壤水解酶活性,而后者可能占主导地位(王冰冰等,2015)。有研究表明,土壤酶化学计量特征能够有效地指示土壤微生物对 C、N、P 养分的需

求变化(Cui et al., 2018)。本研究发现,SOC、TN 和 AP 含量均与酶 C : P 和酶 N : P 之间具有不同程度的显著正相关关系,说明提高 SOC、TN 和 AP 含量会促进土壤微生物合成更多的与土壤 C、N、P 元素相关的水解酶。Waring 等(2014)研究发现,

土壤有效性养分通过影响微生物养分的利用效率,从而改变土壤酶活性,本研究结果与其一致。

张星星等(2018)研究表明,土壤酶化学计量比受土壤养分化学计量比的影响。在本研究中,土壤酶化学计量比与土壤元素计量比之间的关系仅表现为酶 C:P 分别与 C:P 和 N:P 呈极显著正相关,与 C:N 呈显著正相关,而酶 C:N 和酶 N:P 均与土壤元素化学计量比无显著相关性。整体而言,这与本研究的科学假设(2)不一致,表明土壤酶化学计量与土壤元素化学计量间并不存在相关关系。乔航等(2019)研究表明,酶 C:N 仅与土壤 N:P 显著正相关,酶 N:P 和酶 C:P 均与土壤 C:N 呈极显著正相关,认为土壤酶化学计量与元素化学计量之间不存在相关性。这与本研究结果是一致的,说明土壤酶化学计量并不受土壤元素化学计量的影响,其原因可能是土壤酶化学计量受其他因素如微生物或环境因子(水分、温度等)的影响更为强烈,从而掩盖了土壤酶化学计量与元素化学计量之间的联系(王冰冰等,2015)。

3.3 土壤养分限制因子

土壤酶化学计量比可以反映土壤养分限制状况(Sinsabaugh et al., 2009)。本研究发现,PE、MEC 和 PCH 在 0~20 cm 土层土壤酶 C:N:P 分别为 1:1.08:1.37、1:1.16:1.34 和 1:1.07:1.31,均与全球生态系统酶 C:N:P(1:1:1)相偏离,表明三种林分的土壤微生物相对于 C、N 更容易受到 P 限制。此外,本研究中,PE、MEC 和 PCH 的酶 C:N 分别为 0.88、0.79 和 0.91,均明显低于全球 40 个主要陆地生态系统的平均值 1.41(Sinsabaugh et al., 2009);酶 C:P 分别为 0.62、0.64 和 0.67,等同或略高于全球水平 0.62(Sinsabaugh et al., 2009);酶 N:P 分别为 0.71、0.81 和 0.74,显著高于全球水平 0.44(Sinsabaugh et al., 2009),说明三种林分土壤具有相对较高的氮获取酶活性,反映出土壤 N 元素的相对缺乏,意味着三种林分容易受到 N 限制。土壤微生物为满足自身生长代谢的需要,会相对提高对氮获取酶的投资。陈建会等(2006)研究表明,P 元素是亚热带地区生态系统生产力的关键限制因子,这与我们的研究结果不完全一致,这可能是因研究区域、植被类型和林分年龄以及立地条件的不同而造成的。本研究中,MEC 的酶 C:P 和酶 N:P 均高于 PE 和全球相应酶化学计量比水平,而酶 C:

N 小于 PE,表明桉树与红锥混交在一定程度上虽然缓解了土壤微生物受到 P 限制的情况,但并未改善土壤 N 限制。另外,本研究发现,土壤 AN 和 AP 的含量与酶 C:N 呈极显著负相关,而与酶 N:P 呈极显著正相关,说明当 AN 和 AP 含量提高时,会加剧土壤微生物受到的 N 限制,从而导致土壤微生物加大对氮获取酶 LAP 和 NAG 的投资,最终使得土壤水解氮酶的活性升高。这一研究结果并不符合资源分配理论,即某元素的有效性越高,土壤微生物则会减少对该元素获取酶的资源投入,从而降低该元素利用性(Sinsabaugh & Moorhead, 1994)。其原因可能是土壤酶与土壤微生物息息相关,酶的相对活性及化学计量比可能受到土壤微生物生物量的元素组成影响更大,而非土壤有机质的元素组成状况(王冰冰等,2015)。本研究尚未涉及到有关土壤微生物生物量化学计量特征的研究,今后在桉树与红锥混交林土壤化学计量特征的研究中应加强这方面的研究,以更好地理解土壤酶与土壤微生物的相互关系。

综上所述,桉树与红锥混交虽然显著提高了 LAP 酶活性,但显著降低了 BG 和 ACP 的酶活性。参与 C、N、P 循环的土壤水解酶活性均随土层深度的增加而降低。PE、MEC 和 PCH 均容易受到 N 和 P 元素的限制,桉树与红锥混交在一定程度上虽缓解了土壤 P 限制,但并未改善土壤 N 限制。土壤 N 限制主要受到 SOC、AN 和 AP 的含量调控。SOC 和 AN 的含量是三种林分土壤酶活性及其化学计量比产生差异的主要驱动因子。土壤元素化学计量比与土壤酶化学计量比之间并不存在相关性,表明土壤酶化学计量不受土壤元素化学计量的影响。因此,未来对该区域人工林的土壤养分管理应考虑到土壤微生物对 N 和 P 元素的需求。

参考文献:

- ALLISON SD, VITOUSEK PM, 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs [J]. *Soil Biol Biochem*, 37(5): 937-944.
- BAO SD, 2000. *Soil agrochemical analysis* [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 5-300. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社: 5-300.]
- BELL C, CARRILLO Y, BOOT CM, et al., 2014. Rhizosphere stoichiometry: are C:N:P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species-level? [J]. *New*

- Phytol, 201(2): 505–517.
- BURNS RG, DEFOREST JL, MARXSEN J, et al., 2013. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions [J]. *Soil Biol Biochem*, 58: 216–234.
- CHEN JH, ZOU XM, YANG XD, et al., 2006. Retention of plant available P in acid soils of tropical and subtropical evergreen broad-leaved forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(7): 2294–2300. [陈建会, 邹晓明, 杨效东, 2006. 热带亚热带常绿阔叶林维持酸性土壤有效磷水平的磷转化过程 [J]. *生态学报*, 26(7): 2294–2300.]
- CHEN YK, TAN XM, LI M, et al., 2021. The effects of the mixture of the valuable nitrogen-fixing tree species *Dalbergia odorifer* and second-generation *Eucalyptus urophylla* on the structure and function of soil microbial community in subtropical China [J]. *Guihaia*, 41(9): 1476–1485. [陈永康, 谭许脉, 李萌, 等, 2021. 珍贵固氮树种降香黄檀与二代巨尾桉混交种植对土壤微生物群落结构和功能的影响 [J]. *广西植物*, 41(9): 1476–1485.]
- CHINESE SOCIETY OF FORESTRY, 2016. The report on the scientific development of *Eucalyptus* [M]. Beijing: China Forestry Press: 25–282. [中国林学会, 2016. 桉树科学发展问题调研报告 [M]. 北京: 中国林业出版社: 25–282.]
- CROW SE, LAJTHA K, FILLEY TR, et al., 2009. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: implications for global change [J]. *Glob Change Biol*, 15(8): 2003–2019.
- CUI YX, FANG LC, GUO XB, et al., 2018. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China [J]. *Soil Biol Biochem*, 116: 11–21.
- FORRESTER DI, BAUHUS J, COWIE AL, 2005. On the success and failure of mixed-species tree plantations: lessons learned from a model system of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* [J]. *For Ecol Manage*, 209(1): 147–155.
- FORRESTER DI, BAUHUS J, COWIE AL, et al., 2006. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review [J]. *For Ecol Manage*, 233(2): 211–230.
- GAO Q, MA MR, HAN H, et al., 2015. Short-term effects of aboveground litter exclusion and addition on soil respiration in a *Schima superba* forest in Zhejiang Province, Eastern China [J]. *Chin J Ecol*, 34(5): 1189–1197. [高强, 马明睿, 韩华, 等, 2015. 去除和添加凋落物对木荷林土壤呼吸的短期影响 [J]. *生态学杂志*, 34(5): 1189–1197.]
- GUO JF, YANG YS, CHEN GS, et al., 2006. A review on litter decomposition in forest ecosystem [J]. *Sci Silv Sin*, 42(4): 93–100. [郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 等, 2006. 森林凋落物分解研究进展 [J]. *林业科学*, 42(4): 93–100.]
- GUO ZM, ZHANG XY, GREEN SM, et al., 2019. Soil enzyme activity and stoichiometry along a gradient of vegetation restoration at the Karst Critical Zone Observatory in Southwest China [J]. *Land Degrad Dev*, 30(16): 1916–1927.
- HILL BH, ELONEN CM, SEIFERT LR, et al., 2012. Microbial enzyme stoichiometry and nutrient limitation in US streams and rivers [J]. *Ecol Indic*, 18: 540–551.
- 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(1/2/3): 203–224.
- HU QW, NIE LQ, ZHENG YM, et al., 2014. Effects of desertification intensity and stand age on leaf and soil carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry in *Pinus elliottii* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(9): 2246–2255. [胡启武, 聂兰琴, 郑艳明, 等, 2014. 沙化程度和林龄对湿地松叶片及林下土壤C、N、P化学计量特征影响 [J]. *生态学报*, 34(9): 2246–2255.]
- HU YL, WANG SL, ZENG DH, 2006. Effects of single Chinese fir and mixed leaf litters on soil chemical, microbial properties and soil enzyme activities [J]. *Plant Soil*, 282(1): 379–386.
- HUANG XM, LIU SR, WANG H, et al., 2014. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China [J]. *Soil Biol Biochem*, 73: 42–48.
- HUANG XM, LIU SR, YOU YM, et al., 2017. Microbial community and associated enzymes activity influence soil carbon chemical composition in *Eucalyptus urophylla* plantation with mixing N₂-fixing species in subtropical China [J]. *Plant Soil*, 414(1/2): 199–212.
- JIANG PP, CAO Y, CHEN YM, et al., 2016. Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(19): 6188–6197. [姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等, 2016. 不同林龄油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林植物、凋落物与土壤C、N、P化学计量特征 [J]. *生态学报*, 36(19): 6188–6197.]
- KIVLIN SN, TRESEDER KK, 2014. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition [J]. *Biogeochemistry*, 117(1): 23–37.
- LEI LQ, LU LH, NONG Y, et al., 2017. Stoichiometry characterization of soil C, N, and P of *Pinus massoniana* plantations at different age stages [J]. *For Res*, 30(6): 954–960. [雷丽群, 卢立华, 农友, 等, 2017. 不同林龄马尾松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征 [J]. *林业科学研究*, 30(6): 954–960.]
- MIN KK, HE XY, WU QY, et al., 2020. Different responses of soil hydrolases involved in transformation of carbon, nitrogen, and phosphorus to different fertilizers [J]. *Soils*, 52(4): 718–727. [闵凯凯, 何向阳, 吴倩怡, 等, 2020. 参与碳氮磷转化的水解酶对不同施肥响应的差异 [J]. *土壤*, 52(4): 718–727.]
- NIU RL, GAO X, XU FL, et al., 2016. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of soil and leaves from young and middle aged *Larix principis-rupprechtii* growing in a Qinling Mountain plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(22): 7384–7392. [牛瑞龙, 高星, 徐福利, 等, 2016. 秦岭中幼林龄华北落叶松针叶与土壤的碳氮磷生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 36(22): 7384–7392.]

- 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.]
- REN LL, ZHANG BX, HAN FP, et al., 2017. Ecological stoichiometric characteristics of soils in *Robinia pseudoacacia* forests of different ages on the Loess Plateau [J]. *J Soil Water Conserv*, 31(2): 339–344. [任璐璐, 张炳学, 韩凤朋, 等, 2017. 黄土高原不同年限刺槐土壤化学计量特征分析 [J]. *水土保持学报*, 31(2): 339–344.]
- 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 Biol Biochem*, 34(9): 1309–1315.
- SHI LJ, WANG HM, FU XL, et al., 2020. Soil enzyme activities and their stoichiometry of typical plantations in mid-subtropical China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 31(6): 1980–1988. [史丽娟, 王辉民, 付晓莉, 等, 2020. 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*, 31(6): 1980–1988.]
- SINSABAUGH RL, HILL BH, SHAH JJF, 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. *Nature*, 462(7274): 795–798.
- SINSABAUGH RL, LAUBER CL, WEINTRAUB MN, et al., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. *Ecol Lett*, 11(11): 1252–1264.
- SINSABAUGH RL, MOORHEAD DL, 1994. Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition [J]. *Soil Biol Biochem*, 26(10): 1305–1311.
- WANG B, ZHOU ZY, ZHANG H, et al., 2020. Effect of *Larix gmelinii* proportion on soil chemical properties and enzymatic stoichiometry in mixed coniferous and broad-leaved forest [J]. *J Zhejiang Agric For*, 37(4): 611–622. [王博, 周志勇, 张欢, 等, 2020. 针阔混交林中兴安落叶松比例对土壤化学性质和酶化学计量比的影响 [J]. *浙江农林大学学报*, 37(4): 611–622.]
- WANG BB, QU LY, MA KM, et al., 2015. Patterns of ecoenzymatic stoichiometry in the dominant shrubs in the semi-arid Upper Minjiang River Valley [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(18): 6078–6088. [王冰冰, 曲来叶, 马克明, 等, 2015. 岷江上游干旱河谷优势灌丛群落土壤生态酶化学计量特征 [J]. *生态学报*, 35(18): 6078–6088.]
- WARD BB, JENSEN MM, 2014. The microbial nitrogen cycle [J]. *Front Microbiol*, 5: 553.
- WARING BG, WEINTRAUB SR, SINSABAUGH RL, 2014. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils [J]. *Biogeochemistry*, 117(1): 101–113.
- WEN YG, ZUO H, ZHU HG, et al., 2014. Effect of successive rotations on vegetation cover, species diversity and functional groups in *Eucalypt* plantations of South China [J]. *Guangxi Sci*, 21(5): 463–468. [温远光, 左花, 朱宏光, 等, 2014. 连栽对桉树人工林植被盖度、物种多样性及功能群的影响 [J]. *广西科学*, 21(5): 463–468.]
- WEN YG, LI HY, ZHOU XG, et al., 2019. Effects of uneven-aged *Pinus massoniana* × *Castanopsis hystrix* mixed plantations on structural and functions of soil microbial community [J]. *Guangxi Sci*, 26(2): 188–198. [温远光, 李海燕, 周晓果, 等, 2019. 马尾松×红锥异龄混交林对土壤微生物群落结构和功能的影响 [J]. *广西科学*, 26(2): 188–198.]
- XUE L, KUANG LG, CHEN HY, et al., 2003. Soil nutrients, microorganisms and enzyme activities of different stands [J]. *Acta Pedol Sin*, 40(2): 280–285. [薛立, 邝立刚, 陈红跃, 等, 2003. 不同林分土壤养分、微生物与酶活性的研究 [J]. *土壤学报*, 40(2): 280–285.]
- YANG Y, WANG JF, ZHANG XY, et al., 2016. Mechanism of litter and understory vegetation effects on soil carbon and nitrogen hydrolase activities in Chinese fir forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(24): 8102–8110. [杨洋, 王继富, 张心昱, 等, 2016. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性的影响机制 [J]. *生态学报*, 36(24): 8102–8110.]
- YIN HJ, WHEELER E, PHILLIPS RP, 2014. Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates [J]. *Soil Biol Biochem*, 78: 213–221.
- YUAN P, ZHOU JC, ZHANG QF, et al., 2018. Patterns of eco-enzymatic stoichiometry in mid-subtropical 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.]
- ZHANG JH, CAI DX, LU LH, et al., 2020. Soil ecological stoichiometry of different aged teak (*Tectona grandis*) plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(16): 5718–5728. [张继辉, 蔡道雄, 卢立华, 等, 2020. 不同林龄柚木人工林土壤生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 40(16): 5718–5728.]
- ZHANG K, SU YZ, WANG T, et al., 2016. Soil stoichiometry characteristics of *Haloxylon ammodendron* with different plantation age in the desert-oasis ecotone, north China [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(11): 3235–3243. [张珂, 苏永中, 王婷, 等, 2016. 荒漠绿洲区不同种植年限人工梭梭林土壤化学计量特征 [J]. *生态学报*, 36(11): 3235–3243.]
- 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.]
- ZHOU XQ, CHEN CR, WANG YF, et al., 2013. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland [J]. *Sci Total Environ*, 444: 552–558.