

DOI: 10.5846/stxb201803130498

袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 曾晓敏, 鲍勇, 高颖, 高金涛, 司友涛, 陈岳民, 杨玉盛. 中亚热带不同森林更新方式生态酶化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(18): - .

Yuan P, Zhou J C, Zhang Q F, Zeng X M, Bao Y, Gao Y, Gao J T, Si Y T, Chen Y M, Yang Y S. Patterns of eco-enzymatic stoichiometry in mid-subtropical forest regeneration. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): - .

## 中亚热带不同森林更新方式生态酶化学计量特征

袁萍<sup>1,2</sup>, 周嘉聪<sup>1,2</sup>, 张秋芳<sup>1,2</sup>, 曾晓敏<sup>1,2</sup>, 鲍勇<sup>1,2</sup>, 高颖<sup>1,2</sup>, 高金涛<sup>1,2</sup>,  
司友涛<sup>1,2</sup>, 陈岳民<sup>1,2,\*</sup>, 杨玉盛<sup>1,2</sup>

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

**摘要:** 了解土壤生态化学计量特征对预测不同生态系统养分变化、功能以及植物生产力具有重要意义。森林更新是维持中亚热带森林生态系统可持续发展的重要手段。选取福建省三明市陈大林业采育场 3 种不同森林更新方式进行研究, 包括米楮次生林(SF)、米楮人工促进天然更新林(AR)和杉木人工林(CF), 测定其土壤理化性质及土壤 3 种酶, 计算酶化学计量。结果显示: 1) AR 的土壤总氮、全磷、铵态氮含量以及含水量最高( $P < 0.05$ ), 土壤有效磷的含量则是 CF 最高( $P < 0.05$ ); 2) 生态酶化学计量结果表明 AR 的土壤微生物处于氮限制状态, CF 的土壤微生物处于磷限制状态; 3) 冗余分析表明, 土壤含水量和铵态氮是驱动不同森林更新方式土壤生态酶化学计量变异的重要环境因子。研究表明, 人促更新方式更有利于土壤有效氮的积累, 而人工林则有利于土壤有效磷积累, 这可能与造林树种有关。土壤酶化学计量更易受到土壤含水量以及有效性养分的驱动, 而与土壤化学计量未呈现良好的耦合性。

**关键词:** 森林更新方式; 有效性养分; 生态酶化学计量; 土壤化学计量

## Patterns of eco-enzymatic stoichiometry in mid-subtropical forest regeneration

YUAN Ping<sup>1,2</sup>, ZHOU Jiacong<sup>1,2</sup>, ZHANG Qiufang<sup>1,2</sup>, ZENG Xiaomin<sup>1,2</sup>, BAO Yong<sup>1,2</sup>, GAO Ying<sup>1,2</sup>, GAO Jintao<sup>1,2</sup>, SI Youtao<sup>1,2</sup>, CHEN Yuehmin<sup>1,2,\*</sup>, YANG Yusheng<sup>1,2</sup>

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** Understanding the characteristics of soil ecological stoichiometry is important for predicting nutrient changes, plant productivity, and ecosystem functions in different ecosystems. Forest regeneration is an important approach to accomplish sustainable development of mid-subtropical forest ecosystems. Therefore, in this thesis, three contrasting ways of forest regeneration were selected for study in the Chenda state-owned forestry farm in Fujian; namely, *Castanopsis carlesii* forest (SF), human-assisted naturally regenerated *Castanopsis carlesii* forest (AR), and *Cunninghamia lanceolata* plantation (CF). Additionally, different physical and chemical soil properties were examined, along with three types of soil enzymes, and eco-enzymatic stoichiometry was calculated. Our results revealed the following: 1) the soil contents of total nitrogen, total phosphorus, ammonium nitrogen, and moisture were the most significant in the human-assisted naturally regenerated *Castanopsis carlesii* forest ( $P < 0.05$ ), while soil content of available phosphorus was the highest in the *Cunninghamia lanceolata* plantation ( $P < 0.05$ ); 2) according to the eco-enzymatic stoichiometry calculation, the state of soil microorganisms were restricted by nitrogen availability in the human-assisted naturally regenerated *Castanopsis carlesii*

基金项目: 国家自然科学基金(41401346); 国家自然科学基金(31670620); 海峡联合基金项目(U1505233)

收稿日期: 2018-03-13; 修订日期: 2018-07-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@fjnu.edu.cn

forest, and by phosphorus availability in the *Cunninghamia lanceolata* plantation; 3) as redundancy analysis showed, the content of soil moisture and ammonium nitrogen are important environmental factors that influence the eco-enzymatic stoichiometry of different forest regeneration methods. Generally, human-assisted natural regeneration is more beneficial to soil mineral nitrogen accumulation, while artificial forest regeneration is conducive to accumulation of available phosphorus in the soil, which may be related to the tree species selected for afforestation. Soil eco-enzymatic stoichiometry is more likely to be driven by soil moisture content and nutrient availability than by soil stoichiometry.

**Key Words:** forest regeneration; nutrient availability; eco-enzymatic stoichiometry; soil stoichiometry

土壤微生物是调节土壤有机质分解和养分循环的主要参与者<sup>[1]</sup>。由于微生物自身的生物多样性以及复杂性导致微生物的生态学研究面临巨大挑战<sup>[2]</sup>。土壤酶活性是微生物养分需求的指标<sup>[3]</sup>,同时也是微生物分解土壤有机质的主要动力,驱动土壤碳(C)、氮(N)和磷(P)养分流通<sup>[4-5]</sup>。有研究表明运用生态化学计量理论有利于提升对微生物生态过程和机理的认知<sup>[6]</sup>。生态化学计量学是将生物学、化学、物理学等基本原理结合用以研究生态系统能量平衡和多种化学元素平衡的科学<sup>[7]</sup>,可以探究不同生态系统维持养分元素平衡的调控机制<sup>[8]</sup>,因而被广泛应用于微生物驱动的生态过程研究中。Sinsabaugh 等<sup>[9-10]</sup>通过对全球尺度的土壤酶活性进行 Meta 分析,结果发现土壤酶活性之间也存在化学计量关系,即与 C、N、P 循环相关的酶活性的相对比值称为生态酶化学计量学,该比值能够反映微生物群落的新陈代谢及养分需求与环境中的养分有效性之间的生物地球化学平衡模式<sup>[9-12]</sup>。此外,生态酶化学计量与土壤化学计量可能存在动态平衡关系<sup>[13-14]</sup>。然而通过土壤-酶化学计量结合的方法进行研究鲜有报道。

森林更新是实现森林生态系统可持续发展的重要手段。近年来,我国南方常绿阔叶林的营林活动频繁,通过不同森林更新方式转换成次生林、人工促进天然更新林(人促更新林)和人工林等不同森林类型。其中,人工促进天然更新林是在天然林经过强度择伐后,适当增添人为措施辅助天然更新的人工林,该方式中采伐剩余物的保留有利于改善林地水热条件,促进腐殖质形成,从而维持土壤肥力<sup>[15]</sup>。有研究表明人工促进天然更新方式下,常绿阔叶次生林的土壤肥力以及生产力均显著高于同期人工林<sup>[16]</sup>。根据第八次全国森林资源调查结果表明,人工林增长迅速,对我国森林资源数量增加贡献明显<sup>[17]</sup>,人工造林已成为我国森林更新的重要方式之一。但人工造林活动导致的树种单一化及林地干扰,均易造成森林土壤有机质和肥力下降等问题<sup>[18]</sup>。杨玉盛等<sup>[19]</sup>研究也表明,由于亚热带山地生态系统的潜在脆弱性,经皆伐、炼山后挖穴造林和幼林抚育而形成的人工林,无论其造林类型的差异或是生产力的高低,土壤肥力下降是不可避免的。不同森林更新方式可能会引起土壤温度、水分、养分有效性等差异,前期研究发现土壤 P 素的积累会随着造林的人为干扰强度的增加而降低<sup>[20]</sup>。但是较少以土壤-酶化学计量的角度研究不同森林更新方式下土壤养分的特征,这可能会对森林养分维持及调控具有重要的指示意义。

因此,本研究选取不同更新方式的米楮次生林、米楮人促林和杉木人工林,测定土壤 C、N、P 含量及酶活性,计算化学计量比,探究土壤-酶化学计量特征及其内在联系,以期揭示中亚热带不同森林更新方式下土壤养分特征,以及土壤微生物对养分循环的响应以及调控机制,为不同森林更新方式下土壤养分的评估提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于福建省三明市金丝湾森林公园陈大林业采育场(26°19'N, 117°36'E), 现有面积约 17.1 hm<sup>2</sup>。该地区位于戴云山脉西北面、武夷山脉东南面, 平均海拔 330 m, 平均坡度 30—40°, 年均气温 18.5℃, 年均降雨量 1749 mm(主要集中在 3—8 月份), 年均蒸发量 1585 mm, 相对湿度 81%, 属中亚热带季风气候, 土壤为黑

云母花岗岩发育的红壤, 土壤厚度超过 1 m<sup>[16]</sup>。

研究样地主要包括米楮天然林通过不同更新方式形成的 3 种林分: 米楮次生林 (SF)、米楮人工促进天然更新林 (简称米楮人促林, AR)、杉木人工林 (CF)。3 种林分的立地条件相同, 且林龄相近。米楮次生林 (SF): 经过择伐, 封山育林后, 自然次生演替形成的米楮次生林, 主要树种为米楮 (*Castanopsis Lanceolata*), 其林分密度为 3788 株/hm<sup>2</sup>, 平均树高达 10.8 m, 平均胸径 12.2 cm。米楮人促林 (AR): 采伐时保留林下主要林下幼树, 采伐后迹地保留剩余物, 将残留的枝桠、树梢等沿水平带平铺堆积以促其腐烂而形成的米楮人促林, 其主要树种是米楮, 其林分密度为 2158 株/hm<sup>2</sup>, 平均树高达 13.7 m, 平均胸径 16.8 cm。杉木人工林 (CF): 由皆伐后火烧, 幼林抚育营造的人工纯林, 其林分密度为 3788 株/hm<sup>2</sup>, 平均树高达 10.8 m, 平均胸径 12.2 cm, 林下植被主要为狗骨柴 (*Tricalysia dubia*)、毛冬青 (*Ilex pubescens*)、新木姜子 (*Neolitsea aurata*) 等。每种林分各设置 3 个重复区域共计 9 个样方, 平均每个面积约 20 m×20 m<sup>[20]</sup>。

## 1.2 样品采集

2016 年 11 月, 在米楮次生林、米楮人促林和杉木人工林分别进行随机布点采样, 每个采样点设置 3 个重复, 去除表面凋落物, 取表层 0—10 cm 土壤。将采集的土壤冷藏后迅速带回实验室, 去除可见根系等动植物残体, 一部分样品置于 4 °C 冰箱保存, 用于土壤酶活性测定; 另一部分鲜土过 2 mm 筛用于土壤的基本理化性质的测定。取部分过 2 mm 筛鲜土自然风干, 其中一部分干燥处保存, 用于测定 pH 和土壤有效磷 (AVP), 另一部分过 0.149 mm 筛, 用于测定土壤有机碳 (SOC)、总氮 (TN) 和全磷 (TP)。

## 1.3 室内测定

### 1.3.1 土壤基本理化性质

土壤 pH 通过玻璃电极 pH 计 (SATARTER 300, OHAUS, 美国) 测定, 水土比为 2.5:1; 土壤含水率 (SWC) 采用烘干法测定; SOC 和 TN 采用碳氮元素分析仪测定 (Elementar Vario EL III, Elementar, 德国); TP 采用浓硫酸-高氯酸消煮法提取待测溶液, 再用连续流动分析仪 (Skalar san++, Skalar, 荷兰) 测定。土壤矿质氮测定, 称取 5 g 鲜土加入 20 mL 2 mol/L KCl 进行浸提, 振荡离心后, 上清液经定量滤纸过滤, 用连续流动分析仪测定滤液中的铵态氮 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)、硝态氮 (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)<sup>[21]</sup>。AVP 采用 Carter 等<sup>[22]</sup>的 M3 浸提法, 称取 3 g 过 2 mm 筛的风干土样, 再加入 30 mL 的 M3 浸提液用连续流动分析仪测定。

### 1.3.2 土壤酶活性测定

参照 Saiya-Cork 方法提取和培养土壤中 3 种与碳、氮、磷循环相关的水解酶<sup>[2]</sup>。用多功能酶标仪 (SpectraMax M5, 美国) 测定荧光度。3 种土壤酶的名称、简写、参与养分循环类型及所用标定底物详见表 1, 本文用 βG: NAG、βG: AP、NAG: AP 来评估微生物 C、N、P 养分资源需求状况<sup>[23]</sup>。

表 1 土壤酶活性的种类、缩写、类型和所用底物  
Table 1 The abbreviations, type and substrates of soil enzyme

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	类型 Type	底物 Substrate
β-葡萄糖苷酶 β-1,4-glucosidase	βG	C-targeting hydrolytic	4-MUB-β-D-glucoside
β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β-1,4-N-acetylglucosaminidase	NAG	N-targeting hydrolytic	4-MUB-N-acetyl-β-D-glucosaminide
酸性磷酸酶 acid phosphatase	AP	P-targeting hydrolytic	4-MUB-phosphate

## 1.4 数据处理

数据经过 Microsoft Excel 2013 和 SPSS 19.0 软件处理, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验不同森林更新方式的土壤理化性质、土壤化学计量比、生态酶化学计量的差异显著性。采用 Canoco Software 5.0 软件对生态酶化学计量与环境因子的关系进行冗余分析; 绘图由 Origin 9.0 软件完成。

## 2 结果

### 2.1 不同森林更新下土壤养分及计量比特征

如表 2 所示, 不同森林更新方式对 SOC 和 pH 无显著影响。AR 的 TN、TP 含量显著高于 SF 和 CF, 而 SF

和 CF 之间无显著差异。不同更新方式对土壤速效性养分的影响并不一致,CF 土壤有效磷的含量最高,而在 SF 中则最低。AR 的铵态氮含量和土壤含水量显著高于其他两种更新方式。不同森林更新方式下的硝态氮含量无显著差异。如图 1 所示,不同森林更新方式的土壤 C:N 与 N:P 差异显著( $P<0.01$ )。其中,C:N 变化趋势:CF>SF>AR,而 N:P 比则呈现不一致的趋势:SF 最高,而 CF 最低。但是不同更新方式未对土壤 C:P 产生显著差异。

表 2 不同更新方式的土壤基本理化性质

Table 2 Soil properties of different regeneration forest

林分 Forest Type	有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	总氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (mg/kg)	酸碱度 pH	含水量 Soil water content/%	有效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/ (mg/kg)
SF	41.69(1.46) a	2.43(0.11) b	145.99(10.66) b	4.72(0.18) a	27.24(1.42) c	1.50(0.30) c	40.78(2.16) b	3.90(0.97) a
AR	45.82(5.64) a	2.89(0.16) a	194.10(14.15) a	4.79(0.10) a	35.02(0.56) a	2.06(0.29) b	49.90(1.94) a	3.34(0.82) a
CF	39.88(2.26) a	2.18(0.10) b	151.01(6.38) b	4.66(0.06) a	31.21(0.25) b	3.46(0.25) a	26.73(4.99) c	2.61(0.74) a
对比检验 Contrast test	0.199	0.001	0.003	0.447	0.008	<0.001	<0.001	0.253

表中数值为平均值±标准偏差( $n=3$ ),SF:米楮次生林 *Castanopsis carlesii* forest; AR:米楮人促林 Human-assisted naturally regenerated forests of *Castanopsis carlesii*; CF:杉木人工林 *Cunninghamia lanceolata* plantation; 用不同小写字母表示不同更新方式差异显著( $P<0.05$ )

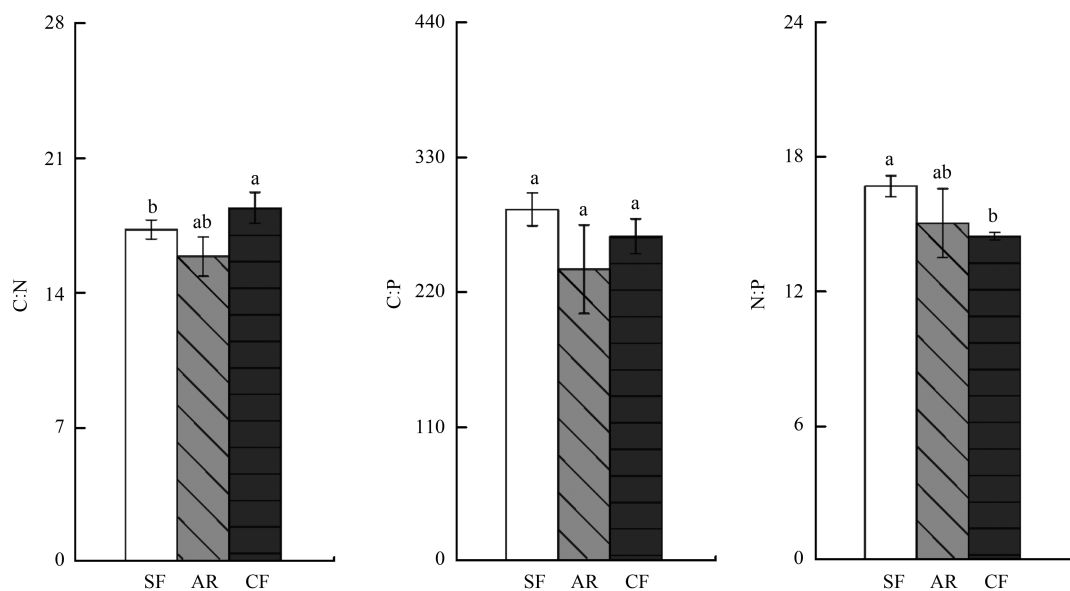


图 1 土壤化学计量比在不同更新方式下的变化

Fig.1 Changes in soil stoichiometric ratio of forest regeneration

SF:米楮次生林 *Castanopsis carlesii* forest; AR:米楮人促林 Human-assisted naturally regenerated forests of *Castanopsis carlesii*; CF:杉木人工林 *Cunninghamia lanceolata* plantation。不同小写字母表示不同更新方式差异显著( $P<0.05$ )。图中数据为平均值±标准偏差( $n=3$ )

## 2.2 不同森林更新下生态酶化学计量比的变化

如图 2, SF 的 BG:NAG 显著高于其他两种更新方式,而 AR 和 CF 并无显著差异。CF 的  $\beta$ G:AP 最低,相比于 SF 和 AR 分别下降了 17.3% 和 14.6%。AR 的 NAG:AP 最高,与 SF 和 CF 相比分别提高了 14.1% 和 11.6%。

## 2.3 影响生态酶化学计量比变异的主要因子

以土壤生态酶化学计量作为响应变量,以土壤的理化性质及土壤化学计量为解释变量,进行冗余分析



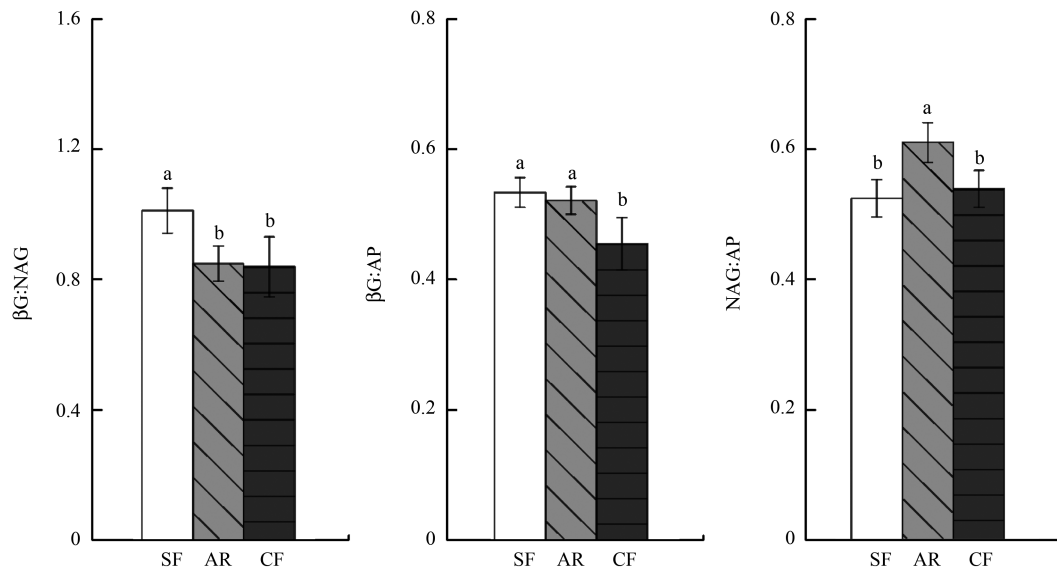


图2 不同森林更新方式对土壤生态酶化学计量比的影响

Fig.2 Effects of forest regeneration on soil eco-enzymatic stoichiometric ratio

不同小写字母表示不同更新方式差异显著 ( $P < 0.05$ )。图中数据为平均值  $\pm$  标准偏差 ( $n = 3$ )

(RDA), 探究土壤理化性质及土壤化学计量和土壤生态酶化学计量之间的相关关系。如图3所示, SF、AR、CF均具有较好的聚类, 说明森林更新方式显著影响土壤酶计量比的变化。其中, 第一轴解释了变量的57.64%, 第二轴解释了8.48%。土壤含水量和铵态氮分别解释土壤生态酶计量比变异的42.7%和23.4%。土壤含水量、铵态氮分别与NAG:AP成正相关关系, 而土壤含水量与 $\beta G:NAG$ 呈负相关关系。

### 3 讨论

#### 3.1 不同森林更新下土壤养分及化学计量特征

本研究结果表明, 不同森林更新方式下, AR土壤中全氮和全磷含量均显著高于SF和CF(表2)。ÁlvarezYépez等<sup>[24]</sup>认为, 土壤温度、水分、植被类型等条件的改变均会引起土壤结构和微生物特性的变化, 从而对土壤N和P循环产生影响。有研究表明, 杉木等针叶树种的叶片多为厚革质, 角质层丰富, 难分解物质如木质素、单宁、纤维素等较多, 微生物难以利用分解, 也不利于淋溶作用和土壤动物的机械破坏, 而阔叶树种凋落物的木质素、纤维素含量相对较低, 且叶片面积相对较大, 更有利于微生物进行分解<sup>[25-27]</sup>。本研究中SF和AR属于阔叶林, 而CF为针叶林, 因此可能是由于凋落物质量的差异进而对土壤养分状况产生影响<sup>[28-29]</sup>。但是CF的有效磷含量高于其他林分, 这可能由于杉木树种具有P富集作用, 有利于提高土壤P的有效性<sup>[30]</sup>。

不同森林更新方式下, 土壤含水量也存在显著差异, 其中AR土壤含水量最高(表2), 这是因为人促更新方式与其他两种方式相比, 保留了采伐剩余物, 不仅减少土壤水分蒸发, 也有利于腐殖质的形成, 从而对土壤的保水保肥具有重要意义<sup>[31]</sup>。有研究表明, 土壤水分控制着氮素的转化过程, 随着土壤含水量的提高, 对有效氮的转换限制作用则越强<sup>[32-33]</sup>。即在一定范围内, 土壤水分含量与土壤净矿化速率呈显著正相关, 即湿度越大, 矿化作用则越强<sup>[34]</sup>。因此, 本研究中人促更新方式可能会因为较高的土壤含水量, 促进土壤矿化, 最终提高土壤中铵态氮含量。

土壤C:N:P化学计量比是衡量土壤有机质和养分状况的指示器<sup>[35-36]</sup>, 会随养分输入和植物类型的变化而改变<sup>[37-38]</sup>。土壤C:N与土壤有机质的矿化速率成反比<sup>[8]</sup>。本研究中, AR的C:N最低(图1), 进一步表明人促更新林的微生物矿化作用增强, 促进有机氮向矿质氮的转化, 这与本研究中AR的有效氮含量最高具有

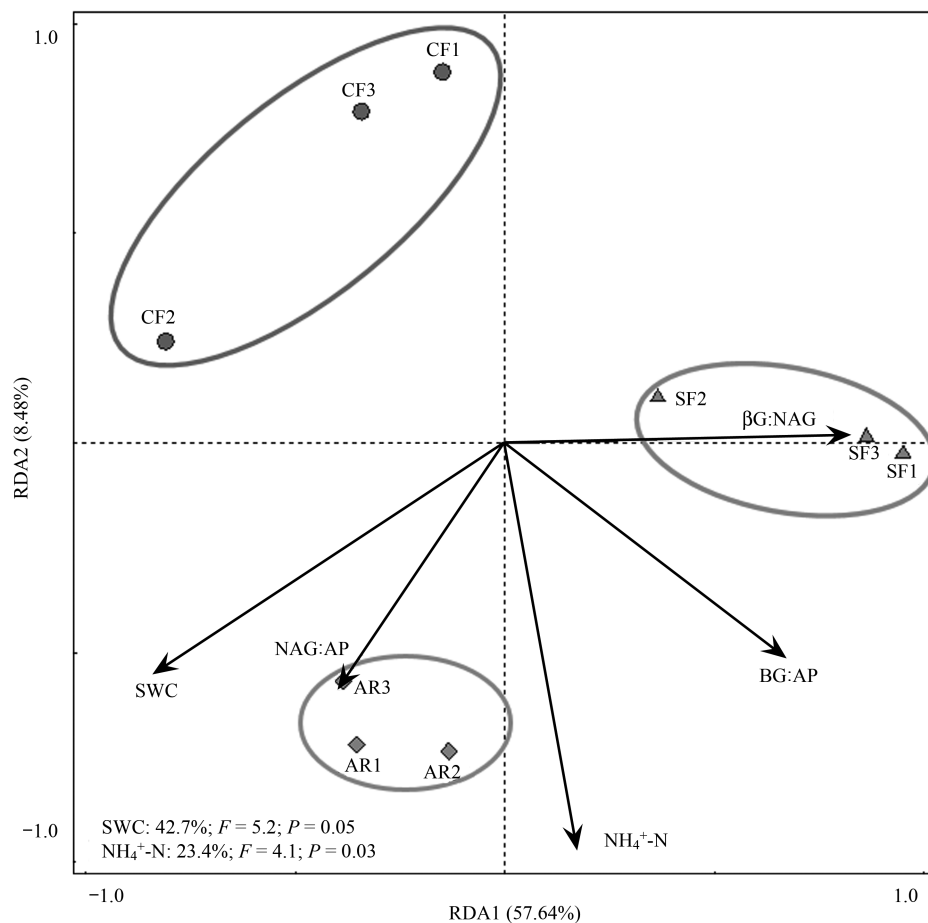


图3 不同森林更新对土壤生态酶化学计量影响的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of soil eco-enzymatic stoichiometry along forest regeneration

SF1,2,3:米楮次生林 *Castanopsis carlesii* forest; AR1,2,3:米楮人促林 Human-assisted naturally regenerated forests of *Castanopsis carlesii*; CF1,2,3:杉木人工林 *Cunninghamia lanceolata* plantation。RDA 图左下角表示环境因子对土壤生态酶化学计量变化的相应解释比例

一致性。N:P 可作为预测土壤养分限制的指标之一<sup>[39]</sup>。三片林分的 N:P 比均高于中国土壤 N:P(9.3)<sup>[40]</sup>, 表明本地区森林土壤仍受到 P 素的限制<sup>[23,41]</sup>。但是 CF 的 N:P 低于其他两种更新方式,说明杉木人工林在一定程度上能缓解土壤 P 限制,这可能与树种特征有关。

### 3.2 不同森林更新下土壤生态酶化学计量特征

土壤酶是微生物新陈代谢的决定因素<sup>[42]</sup>,同时也是土壤养分的重要调控者。土壤生态酶化学计量能够有效地衡量微生物对 C、N、P 的营养需求<sup>[43-45]</sup>,并且反映微生物生物量和土壤有机质之间的平衡以及微生物营养吸收和生长效率<sup>[10]</sup>,Waring 等<sup>[23]</sup>研究发现 BG:AP 和 NAG:AP 比值偏低表明热带森林生态系统养分循环受 P 限制。三种不同更新方式中,AR 的 BG:NAG 较低,但是其 NAG:AP 显著最高(图2),表明人促林微生物可能受到 N 限制。而 CF 的 BG:AP 和 NAG:AP 均较低(图2),表明人工林微生物受到 P 限制。这与本研究中土壤化学计量及土壤养分特征结果并不一致。王冰冰等<sup>[46]</sup>研究结果表明:由于土壤酶主要来自于土壤微生物,酶的相对活性可能受到微生物生物量的元素组成影响更大,而非土壤有机质元素,因此土壤酶活性不能很好地反映土壤有机质的元素组成状况。

### 3.3 土壤生态酶化学计量变异的关键驱动因子

RDA 结果表明,土壤含水量和铵态氮是影响土壤生态酶化学计量变异的主要环境因子,其解释度分别为 42.7%和 23.3%(图3)。土壤水分作为土壤系统中养分循环和流动的载体<sup>[47]</sup>,会影响土壤底物和酶的扩散效

率进而改变养分有效性<sup>[48-49]</sup>。本研究中,土壤含水量与 NAG:AP 正相关,而与  $\beta$ G:NAG 存在负相关关系,表明土壤含水量的提高会加剧土壤微生物 N 限制现象,因此导致土壤 NAG 酶活性提高。Toberman 等<sup>[49]</sup>认为土壤含水量的增加会提高底物扩散效率和土壤酶活性,从而影响生态酶化学计量。铵态氮是微生物在土壤中易于吸收和利用的无机氮,NAG 酶活性随着无机氮的含量增加而提高<sup>[50]</sup>,有效性养分会影响微生物养分利用效率而改变微生物酶活性<sup>[23]</sup>,从而调控生态酶化学计量。在本研究中发现,生态酶化学计量并不受土壤化学计量的影响,这符合本研究中生态酶化学计量和土壤化学计量比结果不一致的结论。有研究表明微生物或其他环境因子(如:温度、水分)对生态酶化学计量的影响更为强烈,从而掩盖了生态酶化学计量比和土壤化学计量比之间的联系<sup>[46]</sup>。土壤化学计量仅反映土壤养分现状而非微生物可利用的资源现状,因此土壤-酶化学计量并未呈现良好的耦合性。

#### 4 结论

不同森林更新方式下土壤养分特征及土壤-酶化学计量存在显著差异。本研究区域整体处于 P 限制状态。人促更新方式有利于土壤中矿质 N 的积累,而人工造林方式则促进土壤中有效 P 的积累,这可能与人工造林树种有关。酶化学计量受到土壤含水量和有效性养分的影响较大,但与土壤化学计量无关,表明生态酶化学计量可作为反映土壤当前有效性养分状况的重要指标,本研究结果可为土壤养分现状以及循环过程提供科学的理论参考依据。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Deng Q, Cheng X L, Hui D F, Zhang Q, Li M, Zhang Q F. Soil microbial community and its interaction with soil carbon and nitrogen dynamics following afforestation in Central China. *Science of the Total Environment*, 2016, 541: 230-237.
- [ 2 ] Jansson J K, Prosser J I. Microbiology: the life beneath our feet. *Nature*, 2013, 494(7435): 40-41.
- [ 3 ] Burns R G, Dick R P. *Enzymes in the Environment: Activity, Ecology, and Applications*. New York: Marcel Dekker, 2002: 1-342.
- [ 4 ] Klose S, Tabatabai M. Response of glycosidases in soils to chloroform fumigation. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35(4): 262-269.
- [ 5 ] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 74-84.
- [ 6 ] 周正虎, 王传宽. 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应和调节机制. *植物生态学报*, 2016, 40(6): 620-630.
- [ 7 ] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [ 8 ] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [ 9 ] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey S, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland E, Keeler B L, Powers J S, Stursova M, Takacs-Vesbach C, Waldrop M P, Wallenstein M D, Zak D R, Zeglin L H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- [ 10 ] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [ 11 ] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 313-343.
- [ 12 ] Hill B H, Elonen C M, Seifert L R, May A A, Tarquinio E. Microbial enzyme stoichiometry and nutrient limitation in US streams and rivers. *Ecological Indicators*, 2012, 18: 540-551.
- [ 13 ] Hu N, Li H, Tang Z, Li Z F, Li G H, Jiang Y, Hu X M, Lou Y L. Community size, activity and C:N stoichiometry of soil microorganisms following reforestation in a Karst region. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 73: 77-83.
- [ 14 ] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, He N P, Wang Q F, Wang S Z, Wang R L, Zhao N, Jia Y L, Wang C Y. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC). *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152-163.
- [ 15 ] 元晓春, 林伟盛, 蒲晓婷, 杨智榕, 郑蔚, 陈岳民, 杨玉盛. 更新方式对亚热带森林土壤溶液可溶性有机质数量及化学结构的影响. *应用生态学报*, 2016, 27(6): 1845-1852.
- [ 16 ] 康根丽, 杨玉盛, 司友涛, 尹云锋, 刘翥, 陈光水, 杨智杰. 米楮人促更新林与杉木人工林叶片及凋落物溶解性有机物的数量和光谱学特征. *生态学报*, 2014, 34(8): 1946-1955.
- [ 17 ] 国家林业局. 第八次全国森林资源清查结果. *林业资源管理*, 2014, (1): 1-2.
- [ 18 ] 林开森. 亚热带米楮人促林碳、氮、磷积累特征及土壤磷素有效性分级研究. 福州: 福建师范大学, 2015.
- [ 19 ] 杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 谢锦升, 陈光水. 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库. *生态学报*, 2004, 24(2): 359-367.

- [20] 彭建勤, 林成芳, 洪慧滨, 林伟盛, 熊德成, 杨智榕, 杨玉盛. 中亚热带森林更新方式对土壤磷素的影响. 生态学报, 2016, 36(24): 8015-8024.
- [21] Huang Z Q, Wan X H, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Hu Z H, Yang Y S. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 68-75.
- [22] Carter M R. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Boca Raton: Lewis Publishers, 1993.
- [23] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 101-113.
- [24] Álvarez-Yépiz J C, Martínez-Yrizar A, Búrquez A, Lindquist C. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(3): 355-366.
- [25] Lin C F, Yang Y S, Guo J F, Chen G S, Xie J S. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical China: dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions. *Plant and Soil*, 2011, 338(1/2): 311-327.
- [26] 唐仕姗, 杨万勤, 殷睿, 熊莉, 王海鹏, 王滨, 张艳, 彭艳君, 陈青松, 徐振锋. 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子. 植物生态学报, 2014, 38(6): 529-539.
- [27] Anderson J M. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 6(3): 216-227.
- [28] 吴鹏, 王襄平, 张新平, 朱彪, 周海城, 方精云. 东北地区森林凋落叶分解速率与气候、林型、林分光照的关系. 生态学报, 2016, 36(8): 2223-2232.
- [29] Liu C J, Westman C J, Berg B, Kutsch W, Wang G Z, Man R Z, Ilvesniemi H. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13(2): 105-114.
- [30] 蒋秋怡, 叶仲节, 钱新标, 徐金良. 杉木根际土壤特性的研究: (I) 杉木根际与非根际土壤化学性质. 浙江林学院学报, 1990, 7(2): 122-126.
- [31] 任卫岭, 郭剑芬, 吴波波, 万菁娟, 纪淑蓉, 刘小飞. 米楮天然更新次生林皆伐地采伐剩余物叶分解及其化学组成变化. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1077-1082.
- [32] Powers R F. Nitrogen mineralization along an altitudinal gradient: interactions of soil temperature, moisture, and substrate quality. *Forest Ecology and Management*, 1990, 30(1/4): 19-29.
- [33] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [34] 赵长盛, 胡承孝, 孙学成, 黄魏. 温度和水分对华中地区菜地土壤氮素矿化的影响. 中国生态农业学报, 2012, 20(7): 861-866.
- [35] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 22.
- [36] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155.
- [37] Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, 2013, 16(6): 764-772.
- [38] Shen C C, Xiong J B, Zhang H Y, Feng Y Z, Lin X G, Li X Y, Liang W J, Chu H Y. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 204-211.
- [39] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [40] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [41] 赵晓蕊, 郭晓敏, 张金远, 牛德奎, 单连友, 张文元, 魏晓华. 武功山山地草甸生态系统土壤无机磷垂直地带性分布特征. 草业科学, 2014, 31(9): 1610-1617.
- [42] Jones D L, Kielland K, Sinclair F L, Dahlgren R A, Newsham K K, Farrar J F, Murphy D V. Soil organic nitrogen mineralization across a global latitudinal gradient. *Global Biogeochemical Cycles*, 2009, 23(1): GB1016.
- [43] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, Wang X, Zhang Y J, Li P F, Zhang X C. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 11-21.
- [44] Hessen D O. Stoichiometry in food webs: lotka revisited. *Oikos*, 1997, 79(1): 195-200.
- [45] Schade J D, Espeleta J F, Klausmeier C A, McGroddy M E, Thomas S A, Zhang L X. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: balancing resource supply and demand. *Oikos*, 2005, 109(1): 40-51.
- [46] 王冰冰, 曲来叶, 马克明, 张心昱, 宋成军. 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. 生态学报, 2015, 35(18): 6078-6088.
- [47] 何其华, 何永华, 包维楷. 干旱半干旱区山地土壤水分动态变化. 山地学报, 2003, 21(2): 149-156.
- [48] Zak D R, Holmes W E, MacDonald N W, Pregitzer K S. Soil temperature, matric potential, and the kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(3): 575-584.
- [49] Toberman H, Evans C D, Freeman C, Fenner N, White M, Emmett B A, Artz R R E. Summer drought effects upon soil and litter extracellular phenol oxidase activity and soluble carbon release in an upland *Calluna* heathland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(6): 1519-1532.
- [50] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Han H Y, Li L H, Wan S Q. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. *Science of the Total Environment*, 2013, 444: 552-558.