

DOI: 10.20103/j.stxb.202206281841

杨壹,邱开阳,朱亚超,谢应忠,刘王锁,黄业芸,崔璐瑶,王思瑶.贺兰山中段不同海拔青海云杉林非根和根围土壤生态化学计量特征及影响因素.生态学报,2023,43(19):7974-7986.

Yang Y, Qiu K Y, Zhu Y C, Xie Y Z, Liu W S, Huang Y Y, Cui L Y, Wang S Y. Soil ecological stoichiometric and its influencing factors of bulk soil and ectorhizosphere soil in *Picea crassifolia* forest along an elevation gradient in the middle of Helan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 7974-7986.

贺兰山中段不同海拔青海云杉林非根和根围土壤生态化学计量特征及影响因素

杨 壹^{1,2,3,4}, 邱开阳^{1,2,3,4,*}, 朱亚超⁵, 谢应忠^{1,2,3,4}, 刘王锁^{1,2,3,4}, 黄业芸^{1,2,3,4},
崔璐瑶^{1,2,3,4}, 王思瑶^{1,2,3,4}

1 宁夏大学农学院, 银川 750021

2 宁夏草牧业工程技术研究中心, 银川 750021

3 农业农村部饲草高效生产模式创新重点实验室, 银川 750021

4 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021

5 宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局, 银川 750021

摘要:面对全球变化,准确掌握陆地森林生态系统生物地球化学循环过程及其影响因素,有助于维持生态系统多功能性与稳定性,实现增汇并延长碳汇服务,持续增进并改善人民福祉。为了探究贺兰山山地森林生态系统优势建群种青海云杉(*Picea crassifolia*)林土壤生态化学计量特征对海拔的生态响应及其影响因素,从土壤、林分、地形影响因素的角度出发,采用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)和方差分解分析(Variance partitioning analysis, VPA)阐明影响其非根和根围土壤生态化学计量特征空间变异的关键因素。结果表明:(1)贺兰山青海云杉林非根和根围土壤 C、N 养分含量均维持在较高水平,高海拔区域青海云杉生长受土壤 P 限制高;相较非根土壤,根围土壤虽养分含量较低,但具有较高的养分周转能力,如有机质分解与矿化、固持 P 的潜力等。(2)随海拔变化,非根和根围土壤养分及其生态化学计量比变化趋势不同,非根土除了全氮(TN)含量外其他养分含量及化学计量比在不同海拔间均差异显著($P < 0.05$),根围土全磷(TP)、碳磷比(C/P)具有显著性差异($P > 0.05$)。(3)土壤、林分、地形 3 组影响因子共同累计解释了非根和根围土壤养分计量特征 61.35%、39.64% 的变异;海拔、微生物量碳(MBC)和微生物量磷(MBP)是影响青海云杉林非根土壤养分计量垂直分异的主导因子,而归一化植被指数(NDVI)则显著影响其根围土壤养分计量空间特征;土壤因子对非根和根围土壤生态化学计量特征的单独作用分别是林分因子的 2 倍、3 倍。综上所述,贺兰山青海云杉林非根和根围土壤养分及其生态化学计量特征的空间异质性主要受到土壤因子的驱动,林分因子次之,地形因子的作用主要通过对环境因子的再分配改变植被、土壤性质等特征进而影响土壤生态化学计量的空间格局。本研究有助于科学评估山地生态系统土壤养分盈亏状况及其关键的影响因素,以期从生态化学计量角度为林地土壤养分调控与可持续经营管理提供科学依据和理论支持。

关键词:青海云杉林;土壤养分;生态化学计量;非根和根围土壤;贺兰山

Soil ecological stoichiometric and its influencing factors of bulk soil and ectorhizosphere soil in *Picea crassifolia* forest along an elevation gradient in the middle of Helan Mountains

基金项目:国家自然科学基金(42001095);宁夏重点研发计划重点项目(2020BEG02001);宁夏自然科学基金优秀青年项目(2022AAC05007)

收稿日期:2022-06-28; **网络出版日期:**2023-05-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kaiyangqiu@nxu.edu.cn

YANG Yi^{1,2,3,4}, QIU Kaiyang^{1,2,3,4,*}, ZHU Yachao⁵, XIE Yingzhong^{1,2,3,4}, LIU Wangsuo^{1,2,3,4}, HUANG Yeyun^{1,2,3,4}, CUI Luyao^{1,2,3,4}, WANG Siyao^{1,2,3,4}

1 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Ningxia Grassland and Animal Husbandry Engineering Technology Research Center, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 Key Laboratory for Model Innovation in Forage Production Efficiency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P.R.China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

4 Key Laboratory of Land Degradation and Ecosystem Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

5 Helan Mountains National Nature Reserve of Ningxia, Yinchuan 750021, China

Abstract: In the face of global climate change, an accurate grasp of the biogeochemical cycling process and its key influencing factors in terrestrial forest ecosystems is beneficial for maintaining the multifunctionality and the stability of the ecosystem, achieving increased and extended carbon sink services, and continuously enhancing and improving people's well-being. Redundancy analysis (RDA) and Variance partitioning analysis (VPA) were used to clarify the key factors affecting the spatial variation of the stoichiometric characteristics of bulk soil and ectorhizosphere soil of the *Picea crassifolia* forest from the perspective of soil, forest stand and topography in this study, in order to explore the influencing factors and the ecological response of soil ecostochiometric characteristics to the altitude of the forest of *P. crassifolia*, which is the constructive species in the forest ecosystem of Helan Mountains. The results of experiment showed that: (1) the contents of C and N nutrients in bulk soil and ectorhizosphere soil of *P. crassifolia* forest in Helan Mountains were remained at a high level, while the growth of *P. crassifolia* in the high-altitude areas was affected by the high P limit of soil. Compared with the bulk soil of *P. crassifolia* forest, the ectorhizosphere soil has higher capacity of nutrient turnover, such as the decomposition and mineralization of organic matter, and the potential of P retention, although the nutrient content of ectorhizosphere soil was relatively lower. (2) there were significant differences in bulk soil and ectorhizosphere soil ecostochiometric characteristics of *P. crassifolia* forest between different altitudes ($P < 0.05$). With the increase of altitude, the bulk soil and ectorhizosphere soil nutrients and ecostochiometric ratios changed differently, and all soil nutrient contents and ecostochiometric ratios of bulk soil were significantly different between different altitudes except total nitrogen content (TN) ($P < 0.05$), and total phosphorus (TP) and C/P ratio (C/P) had significant differences of ectorhizosphere soil ($P < 0.05$). (3) three groups of influencing factors, i.e. the soil, forest stand, and topography, together accounted for 61.35% and 39.64% of the variation of the ecostochiometric characteristics of bulk soil and ectorhizosphere soil, respectively. It was found that altitude, microbial biomass carbon (MBC), and microbial biomass phosphorus (MBP) were the dominant factors affecting the vertical variation of the ecostochiometric characteristics of bulk soil, while those of ectorhizosphere soil were significantly affected by the normalized difference vegetation index (NDVI). The single effect of soil factors on the ecostochiometric characteristics of bulk soil and ectorrhizosphere soil was twice and three times as great as that of forest stand factors, respectively. In summary, the spatial heterogeneity of the ecostochiometric characteristics of bulk soil and ectorrhizosphere soil in *P. crassifolia* forest in Helan Mountains was mainly driven by soil factors, secondly by forest stand factors. The effect of topographic factors was to change vegetation characteristic and soil properties mainly through the redistribution of environmental factors, so as to affect the spatial pattern of soil nutrient stoichiometry in *P. crassifolia* forest. This study is helpful to evaluate the soil nutrient deficit status and key influencing factors in mountain ecosystems, and is also beneficial for providing a scientific basis and theoretical support for soil nutrient regulation and sustainable management in the forest land from the perspective of ecological stoichiometry.

Key Words: *Picea crassifolia* forest; soil nutrients; ecological stoichiometry; bulk soil and ectorrhizosphere soil; Helan Mountains

土壤是陆地生物圈最大的有机物储库,生物地球化学循环的核心,其养分循环及耦合过程直接影响地上

植被群落结构、多样性和生产力水平,对生态系统服务功能起着关键的调节作用^[1]。土壤碳、氮、磷及其生态化学计量特征是反映土壤养分供应与循环、有机质分解速率、质量程度和养分限制性的重要指标^[2]。近年来面对全球变化,环境梯度上土壤生态化学计量特征的研究成为热点,山地生态系统正是研究土壤生态化学计量特征空间异质性的理想平台,特别是了解植被—土壤互馈如何响应全球气候变化的重要区域。海拔作为综合性地理环境因子,其梯度效应导致山地生态系统植被类型、凋落物量,土壤温湿度、理化性质,土壤微生物组成、活性等多重因素的改变显著影响了土壤生态化学计量特征^[3],研究显示我国寒温带森林土壤养分计量特征受到海拔和林型交互作用的影响^[4],赵青等^[5]表明海拔是影响武夷山甜槠天然林土壤 SOC 空间分异的主要因素。在同一海拔梯度上,植物根区和非根区土壤养分计量特征显然存在差异,植物根系分泌物等化学信号能显著改变土壤微生物群落结构并影响养分周转,而非根区由于地上部分生长的草本植物,物种组成较根区更为复杂,根系分泌物和植物物种组成、凋落物等的差异致使根区和非根区土壤养分计量特征不同^[6]。因此,深入探讨山地生态系统典型植被植物根区和非根区土壤生态化学计量特征对海拔变化的响应及其影响因素有助于理解生境内土壤养分贮存、循环过程以及生态系统服务功能响应全球气候变化的维持机制。

贺兰山是我国西北地区重要的生态屏障,宁夏地区“一河三山”生态建设的关键单元,在调节气候、涵养水源、保持水土和防止沙漠侵袭等方面发挥着至关重要的作用。青海云杉林是贺兰山最为典型的植被类型之一,属优势建群树种,垂直带谱中分布最为广泛,在海拔 2000 m 以上形成了大片景观林带,占贺兰山森林总面积的 73%,长期以来发挥着巨大的生态效益。此外,青海云杉林是大型草食动物岩羊(*Pseudois nayaur*)和马鹿(*Cervus elaphus*)等国家二级保护野生动物主要的活动区域和庇护场所,具有极为重要的生态价值和研究意义。近年来,学者们针对贺兰山青海云杉林开展了一系列研究,包括青海云杉的固碳释氧能力^[7],青海云杉针叶 C、N、P 含量及其化学计量比随海拔的变化特征^[8],青海云杉根系共生真菌的分离鉴定^[9],青海云杉林土壤碳储量^[10],青海云杉—山杨混交林的土壤肥力^[11]等。但对青海云杉林土壤养分及其生态化学计量垂直分异特征的影响因素鲜有报道,根区和非根区土壤养分沿海拔梯度的盈亏尚不清楚,因此亟需明确青海云杉林根区和非根区土壤养分的生物地球化学过程与海拔效应的偶联关系,掌握影响其土壤养分计量特征空间分异的关键因素。

本文意在从土壤、林分、地形因子的角度出发,结合生态化学计量学的方法和原理,系统研究贺兰山不同海拔青海云杉林非根和根围土壤 C、N、P 生态化学计量特征及其关键影响因素,旨在为今后贺兰山青海云杉林的抚育、经营管理、生物多样性保护以及实施有效的退化修复措施提供理论支撑和科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于阿拉善高原和银川平原之间,宁夏贺兰山东坡中段(105°52′08″—105°54′05″E,38°35′35″—38°46′43″N)。贺兰山主体海拔 2000—3000 m,全长约 220 km,有林段约 80 km,该地区为典型大陆性季风气候。青海云杉林主要分布在海拔 2000—3100 m 的阴坡、半阴坡上,面积约 29700 hm²。通过对贺兰山不同沟道青海云杉林的野外勘察后,于 2021 年 8 月选择具有代表性和典型性的青海云杉林,以 200—300 m 为垂直间隔,沿海拔梯度 2111 m(S1)、2440 m(S2)、2677 m(S3)、2939 m(S4)设立 4 个样地(图 1),样地之间所在沟道的水平距离较近,具有相似的气候水文条件,避免因距离遥远而对结果产生影响。研究区年均温度 5.09 ℃,年均地温 7.14 ℃,年均降水量 481 mm,年均蒸发量 1855 mm,年均日照时数 2814 h,气象数据从中国科学院资源环境科学与数据中心(<http://www.resdc.cn/>)获取。植被群落沿海拔梯度由青海云杉和山杨、油松或杜松混交林过渡为纯林,林下土壤以普通灰褐土和泥炭化灰褐土为主,腐殖质层厚度 25—30 cm,非根和根围土壤质地均以砂壤土为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置与调查取样

在每一样地随机布设 9 套样方作为重复进行野外调查并取样,套样方间距大于 50 m,每套样方包含乔木

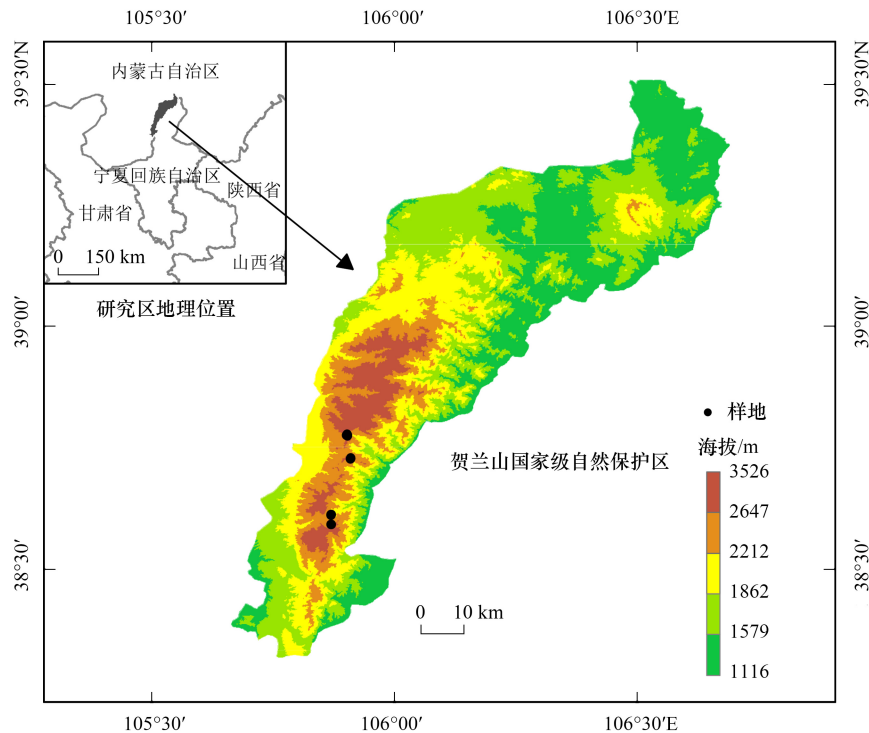


图1 研究区及样地位置概况

Fig.1 Location of sample sites and study area

样方(20 m×20 m)1个,灌木样方(5 m×5 m)1个,草本样方(1 m×1 m)1个,4个样地共计90个样方。调查样方内植物群落特征,包括物种组成、高度、盖度、频度、密度,灌木和乔木植物的冠幅、胸径等,记录样地经纬度、海拔、坡度、坡向等位置信息。

在乔木样方内分别采集非根和根围土壤样品,非根土尽可能从没有植物生长且距离青海云杉树干50 cm以外的地方取样,采用“五点法”用内径40 mm的土钻采集0—10 cm且无动物粪便附着的土壤形成混合样;根围土采集时选取5株长势一致,胸径约为15—20 cm的青海云杉,沿着树干基部挖掘地下0—10 cm根系集中分布的土层,抖落大块附着在根系周围的松散土壤形成混合样,即为根围土^[12]。将土壤样品过2 mm筛去除各类杂质和残根后分成2份装入自封袋带回实验室,一份自然风干研磨测定土壤理化性质,另一份放置于4℃冰箱测定土壤微生物量,土壤样品共计72份。

1.2.2 土壤指标测定

土壤含水量(SM)采用烘干法测定,pH值采用浸提电极法测定(土水比为1:2.5);土壤有机碳(SOC)采用 $K_2Cr_2O_7$ 容量法测定,全氮(TN)采用凯氏定氮法测定,全磷(TP)采用NaOH熔融—钼锑抗比色法测定;土壤微生物量碳(MBC)、微生物量氮(MBN)和微生物量磷(MBP)分别采用氯仿熏蒸— $K_2SO_4/NaHCO_3$ 浸提—自动分析法,参照于伟伟等^[13]的步骤进行测定并计算。

1.2.3 数据处理

采用SPSS 25.0对数据进行统计分析,对获取的全部数据进行正态性和方差齐性检验。利用单因素方差分析(one-way ANOVA)阐明不同海拔土壤、林分因子的差异;运用双因素方差分析(two-way ANOVA)揭示海拔、土壤位置(非根和根围)对土壤养分及其生态化学计量比的单一和交互作用,通过Bonferroni检验分别对不同海拔非根、根围土壤生态化学计量特征,同一海拔非根和根围土壤生态化学计量特征进行多重比较和成对比较;采用主成分分析(Principal component analysis, PCA)对土壤养分及其生态化学计量比多指标进行降维并可视化(欧式距离),通过Adonis多元方差分析进行差异显著性检验,进一步明确不同海拔青海云杉林土

壤养分计量特征差异情况。

研究选定 pH、土壤含水量 (Soil moisture)、土壤微生物量碳 (Microbial biomass carbon)、微生物量氮 (Microbial biomass nitrogen) 和微生物量磷 (Microbial biomass phosphorus) 5 个土壤因子, 物种丰富度 (Species richness)、归一化植被指数 (Normalized difference vegetation index, NDVI)、乔木高度 (Arbor height)、乔木密度 (Arbor density)、乔木胸径 (Arbor diameter breast height) 和草本植物地上生物量 (Herb biomass) 6 个林分因子与海拔 (Altitude)、坡度 (Slope degree) 2 个地形因子共 3 组 13 个因子作为解释变量, 确定影响青海云杉林土壤养分计量特征空间分异的重要因素。NDVI 数据来源于地理空间数据云 (<https://www.gscloud.cn>) Landset 8 OLI 遥感影像, 通过软件 ENVI 5.6 进行计算, 参照范得芳等^[14]对坡度进行标准化。

采用 CANOCO 5.0 分析解释变量分别与非根、根围土壤养分及其生态化学计量比之间的关系并绘图, 通过除趋势对应分析 (De-trend correspondence analysis, DCA) 得到 4 个排序轴最大梯度为 0.3, 即选用冗余分析 (Redundancy analysis, RDA)。采用方差分解分析 (Variation partitioning analysis, VPA) 阐明土壤、林分、地形因子在解释青海云杉林土壤养分计量特征空间分异的相对重要性, 数据分析及绘图全过程于 R 4.1.2 中完成。其余图像于 Origin 2021、ArcGIS 10.8 中绘制。

2 结果和分析

2.1 不同海拔植被群落变化特征

4 个海拔梯度青海云杉林样地共调查到植物 25 科 55 属 66 种, 不同海拔植物物种组成不同, 乔、灌、草层植被群落特征具有差异。随海拔升高, 植物物种丰富度、归一化植被指数呈单调下降变化 (表 1), 位于海拔 2111 m 的青海云杉林具有较高的地表植被覆盖度。青海云杉重要值随海拔升高而逐渐增大, 高度、胸径呈先升后降变化, 密度呈先降后升变化。草本植物生物量随海拔升高逐渐降低, 祁连藁草 (*Carex allivescens*) 为绝对优势种。

表 1 研究区植被群落特征

Table 1 Characteristics of vegetation community in the study areas

样地情况 Conditions of plots	样地 S1 Plot S1	样地 S2 Plot S2	样地 S3 Plot S3	样地 S4 Plot S4
海拔 Altitude/m	2111	2440	2677	2939
坡度 Slope degree/(°)	12—56	62—69	40—65	50—60
坡向 Slope aspect	阴坡	阴坡	阴坡	阴坡
科属种数 Number of family, genus and species	23 科 43 属 52 种	16 科 20 属 20 种	12 科 17 属 18 种	5 科 8 属 8 种
归一化植被指数 Normalized difference vegetation index	0.39±0.01a	0.28±0.00b	0.26±0.01b	0.15±0.02c
青海云杉高度/m Height of <i>P. crassifolia</i>	9.34±1.65b	11.81±0.45ab	14.20±0.75a	11.81±0.44ab
青海云杉胸径/cm Diameter breast height of <i>P. crassifolia</i>	17.48±2.01b	21.22±1.70ab	26.53±2.46a	23.09±0.99ab
青海云杉密度/(株/hm ²) Stand density of <i>P. crassifolia</i>	1991.67±331.14a	1066.67±123.95b	1816.67±116.89ab	2444.44±367.91a
草本层生物量/(kg/hm ²) Herb biomass	264.84±27.51a	264.04±37.33a	170.29±21.57b	86.23±34.57b
林下主要植被 (重要值/%) Dominant species (Importance value)	青海云杉 (45.89)、山杨、虎榛子、毛樱桃、祁连藁草、圆柱披碱草	青海云杉 (72.49)、杜松、置疑小檗、小叶忍冬、祁连藁草、中华鹅观草	青海云杉 (88.02)、山杨、祁连藁草、硬质早熟禾	青海云杉 (100.00)、祁连藁草、蒲公英

数据显示为: 均值±标准误; 不同小写字母表示同一植被群落特征在不同海拔间差异显著 ($P<0.05$); 青海云杉 *P. crassifolia*; 山杨 *Populus davidiana*; 杜松 *Juniperus rigida*; 虎榛子 *Ostryopsis davidiana*; 毛樱桃 *Prunus tomentosa*; 置疑小檗 *Berberis dubia*; 小叶忍冬 *Lonicera microphylla*; 祁连藁草 *C. allivescens*; 圆柱披碱草 *Elymus dahuricus* var. *Cylindricus*; 中华鹅观草 *Elymus sinicus*; 硬质早熟禾 *Poa sphondylodes*; 蒲公英 *Taraxacum mongolicum*

2.2 不同海拔土壤因子变化特征

不同海拔青海云杉林非根和根围土壤 pH 值的变化波动较小但具有显著差异 ($P<0.05$) (表 2), pH 值介于 7.45—7.99 之间,属于中偏碱性土壤。随海拔升高,非根和根围土 SM、MBC 均呈增减交替式变化且具有显著差异 ($P<0.05$);非根土 MBN 呈先升后降单峰变化 ($P<0.05$),根围土 MBN 呈增减交替变化且组间差异不显著 ($P>0.05$);非根和根围土 MBP 均呈先降后升变化,具有显著差异 ($P<0.05$)。海拔在 2440 m 以上的 S2—S4 样地,同一海拔不同位置土壤因子多具有显著性差异 ($P<0.05$)。非根和根围土壤 pH、SM、MBN 的变异系数相近,对海拔梯度变化的响应具有一致性。非根土 MBC 的变异系数远高于根围土壤,而根围土 MBP 相较于非根土具有较高的变异。

表 2 不同海拔青海云杉林土壤因子特征

Table 2 Characteristics of soil factors in *P. crassifolia* forest at different altitudes

土壤位置 Soil location	样地与变异系数 Plot and Coefficient variations	pH	土壤含水量 SM/%	微生物量碳 MBC/ (mg/kg)	微生物量氮 MBN/ (mg/kg)	微生物量磷 MBP/ (mg/kg)
非根土	S1	7.72±0.01b	13.32±0.84c	1550.32±55.84b	100.95±13.55b	41.25±2.75a
Bulk soil	S2	7.99±0.02a	10.72±0.52c	871.75±43.34c	127.55±4.56a	14.86±1.79c
	S3	7.64±0.03b	29.97±1.34a	3688.48±284.84a	102.20±3.611b	23.30±2.62b
	S4	7.74±0.01b	17.18±0.74b	1040.08±197.02bc	71.93±8.73c	34.19±3.70a
	变异系数	1.89%	44.63%	69.87%	31.46%	45.82%
根围土	S1	7.67±0.03b	11.51±1.42b	1545.60±72.55ab	83.08±13.35a	37.50±6.07a
Ectorrhizosphere soil	S2	7.45±0.02d**	11.09±0.73b	674.52±34.28c**	73.37±4.55a**	14.34±2.08b
	S3	7.57±0.02c	21.62±3.19a*	2205.88±209.54a**	103.29±10.23a	36.62±7.01a*
	S4	7.79±0.02a	15.19±0.67b	1360.88±35.15b	97.54±7.64a*	38.64±2.19a
	变异系数	1.85%	45.36%	44.37%	33.35%	54.53%

字母表示非根、根围土壤因子在不同海拔间差异显著 ($P<0.05$); *、** 分别表示同一海拔不同位置土壤因子在 0.05、0.01 水平上差异显著;pH:酸碱度 pH value;SM:土壤含水量 Soil moisture content;MBC:微生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MBP:微生物量磷 Microbial biomass phosphorus

2.3 不同海拔土壤养分生态化学计量特征

不同海拔青海云杉林非根和根围土壤养分及其生态化学计量变化趋势不同(图 2)。非根土壤 SOC、C/N、C/P,根围土壤 SOC、TN、TP 随海拔变化表现出一致性,均呈先降后升变化特征;非根土壤 TN、TP 逐渐降低,N/P 逐渐升高;根围土壤 C/N、C/P 呈增减交替变化,N/P 表现为先升高后降低特征。非根土除了 TN 含量,其他养分和化学计量比均有显著差异 ($P<0.05$),根围土仅有 TP、C/P 具有显著差异 ($P<0.05$),根围土壤养分及其生态化学计量的变异系数均大于 20%,高于非根土壤。青海云杉林土壤 C、N、P 养分状况表现为非根土大于根围土,同样生态化学计量比 C/N、C/P 普遍表现为非根土高于根围土,而 N/P 在较低海拔非根土低于根围土,高海拔则相反。在较低海拔 2111—2440 m 处,青海云杉林非根和根围土之间的部分养分指标有显著差异 ($P<0.05$)。

主成分分析与 Adonis 多元方差分析结果显示不同海拔青海云杉林土壤养分及其生态化学计量特征存在显著的空间异质性(图 3)。非根和根围土壤前 2 个主成分特征值的累积贡献率分别达到了 80.93%、74.90%,能够综合反应贺兰山不同海拔青海云杉林土壤养分状况。此外,双因素方差分析显示土壤 SOC、TP、C/N、C/P 均受到海拔和土壤位置及其交互作用的显著影响 ($P<0.05$) (表 3),TN 仅受海拔影响,而 N/P 不受海拔、土壤位置及其交互作用的影响。效应量偏 η^2 显示相较于土壤位置及其与海拔的交互作用,海拔单独对于青海云杉林土壤养分及其生态化学计量特征的空间差异影响较大。

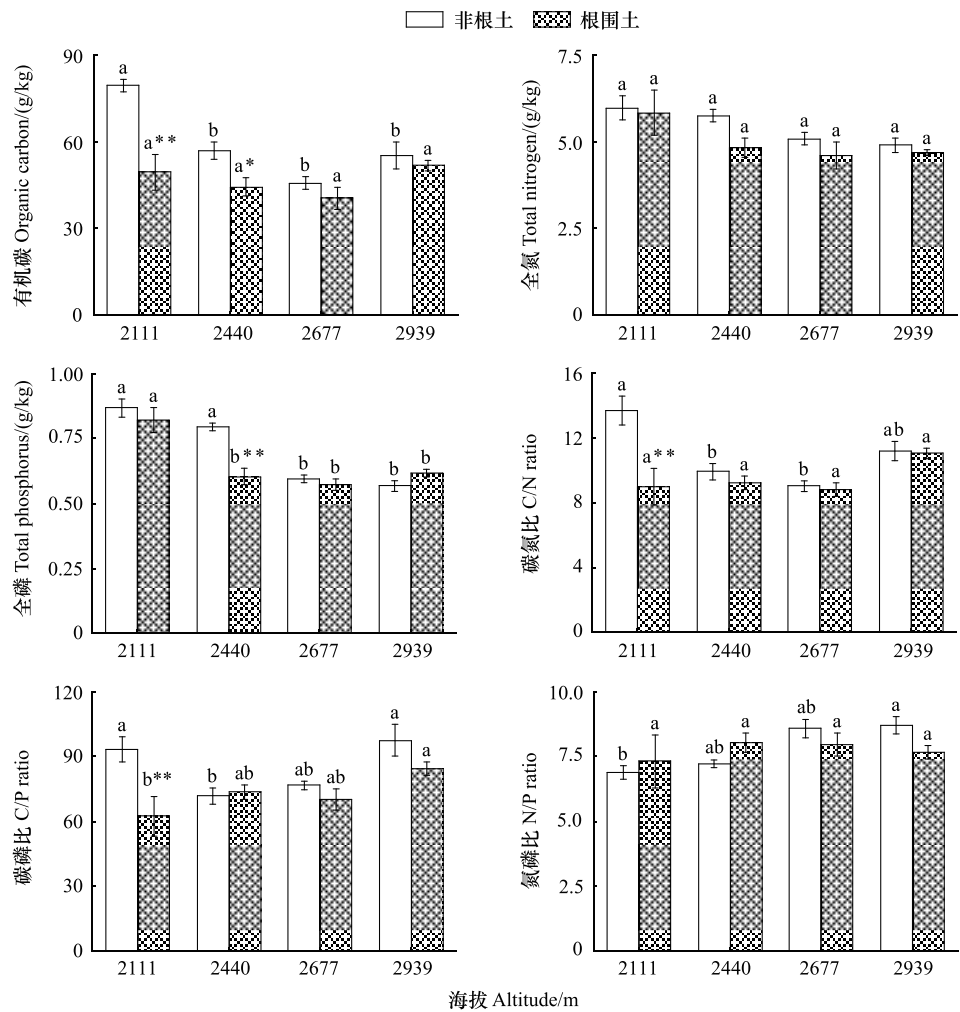


图 2 不同海拔青海云杉林土壤养分及其生态化学计量比

Fig.2 Soil nutrients and its stoichiometry of *P. crassifolia* forest at different altitudes

不同字母表示非根、根围土壤养分及其生态化学计量特征在不同海拔之间差异显著 ($P < 0.05$) ; *、** 分别表示同一海拔不同位置土壤养分及其计量特征在 0.05、0.01 水平上差异显著

表 3 海拔、土壤位置及其交互作用对土壤养分化学计量的影响

Table 3 Effect of altitude, location (bulk soil and ectorrhizosphere soil) and their interactions on soil stoichiometry characteristics

因素 Factors	有机碳 SOC/(g/kg)		全氮 TN/(g/kg)		全磷 TP/(g/kg)		碳氮比 C/N ratio		碳磷比 C/P ratio		氮磷比 N/P ratio	
	<i>F</i>	偏 η^2	<i>F</i>	偏 η^2	<i>F</i>	偏 η^2	<i>F</i>	偏 η^2	<i>F</i>	偏 η^2	<i>F</i>	偏 η^2
ALT	11.84 ***	0.357	4.68 **	0.180	38.52 ***	0.644	6.80 ***	0.242	4.91 **	0.187	2.74ns	0.114
SL	24.69 ***	0.278	3.43ns	0.051	7.18 **	0.101	10.12 **	0.137	10.16 **	0.137	0.09ns	0.001
ALT×SL	5.54 **	0.206	0.55ns	0.025	6.54 ***	0.235	5.91 **	0.217	3.26 *	0.133	1.73ns	0.075

ALT:海拔 Altitude;SL:土壤位置 Soil location;ALT×SL:海拔和土壤位置的交互作用 Interaction of altitude and soil location;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:土壤全氮 Soil total nitrogen;TP:土壤全磷 Soil total phosphorus;*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$

2.4 土壤、林分及地形因子与土壤生态化学计量特征的关系

2.4.1 RDA 冗余分析

对贺兰山青海云杉林土壤、林分、地形因子与土壤养分及其生态化学计量指标进行 RDA 排序(表 4), 3 组 13 个解释变量分别共同累计解释了非根、根围土壤养分指标 69.35%、51.55% 的差异性,排序结果良好,前 2 个排序轴分别累积解释了非根和根围土壤养分计量特征变异 61.35%和 39.64%的信息。蒙特卡洛置换检验

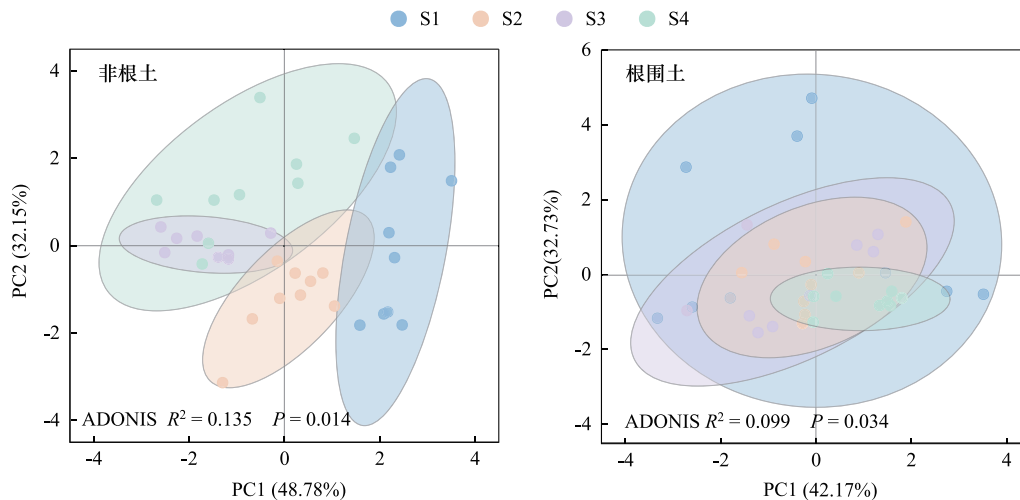


图3 不同海拔青海云杉林土壤养分及其生态化学计量特征主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of soil nutrients and its stoichiometry of *P. crassifolia* forest at different altitudes

S1, ..., S4 表示样地

(Monte-Carlo test) 显示排序结果可信(非根土, $F=3.5$, $P=0.002$; 根围土, $F=1.8$, $P=0.028$), 解释变量与土壤养分计量指标之间关系密切。采用前 2 轴绘制解释变量和土壤养分计量指标的二维空间 RDA 排序图(图 4), 地形因子 ALT, 土壤因子 MBP、MBC 对不同海拔青海云杉林非根土壤养分计量差异有显著影响($P<0.05$), 分别解释了养分计量特征总变异的 34.9%、10.7%、7.0%, 其次为林分因子 R、AH 和土壤因子 SM。对于根围土, 仅有林分因子 NDVI 极显著影响其土壤养分计量特征($P<0.05$), 解释率为 13.7%, 其次为土壤因子 SM 和地形因子 SLD、ALT。根据夹角显示, ALT、MBC 与非根土壤 N/P 呈正相关, MBP 与 SOC、TP、C/P 和 C/N 呈正相关; NDVI 与根围土壤 TN、TP 呈正相关, 与 SOC、C/P、C/N 呈负相关关系。

表 4 土壤、林分和地形因子与土壤养分计量特征的 RDA 分析结果

Table 4 RDA analysis results of soil, forest stand and topographic factors and soil stoichiometry characteristics

解释变量 Explanatory variable	非根土 Bulk soil			根围土 Ectomycorrhizosphere soil		
	解释率/%	F	P	解释率/%	F	P
海拔 ALT	34.9	17.1	0.002 **	4.9	2.3	0.064
坡度 SLD	0.8	0.6	0.608	5.7	2.5	0.062
物种丰富度 R	3.7	2.4	0.082	3.4	1.7	0.192
归一化植被指数 NDVI	0.5	0.4	0.77	13.7	5.4	0.002 **
乔木高度 AH	3.6	2.5	0.074	4.3	2.0	0.128
乔木密度 AD	0.1	<0.1	0.976	1.6	0.8	0.492
乔木胸径 ADBH	0.4	0.3	0.788	2.7	1.3	0.244
草本生物量 HB	0.9	0.6	0.558	0.3	0.1	0.952
酸碱度 pH	2.5	1.8	0.194	2.1	1.0	0.408
土壤含水量 SM	3.1	2.3	0.086	6.0	2.5	0.072
微生物量碳 MBC	7.0	4.4	0.014 *	0.4	0.2	0.902
微生物量氮 MBN	1.2	0.9	0.434	1.5	0.7	0.574
微生物量磷 MBP	10.7	6.1	0.002 **	5.0	2.2	0.104

SLD:坡度 Slope degree; R:物种丰富度 Species richness; NDVI:归一化植被指数 Normalized difference vegetation index; AH:乔木高度 Arbor height; AD:乔木密度 Arbor density; ADBH:乔木胸径 Arbor diameter breast height; HB:草本生物量 Herb biomass

2.4.2 VPA 方差分解分析

VPA 方差分解分析结果显示(图 5), 土壤、林分和地形 3 组因子共同解释了青海云杉林非根土 72.87% 和根围土 24.50% 的养分及其生态化学计量特征变异。对于非根土壤, 土壤和林分因子在调控其养分计量特征空间变异起到重要作用, 分别解释了 56.46%、40.69% 的变异。而对于根围土壤养分计量特征变化, 土壤因子

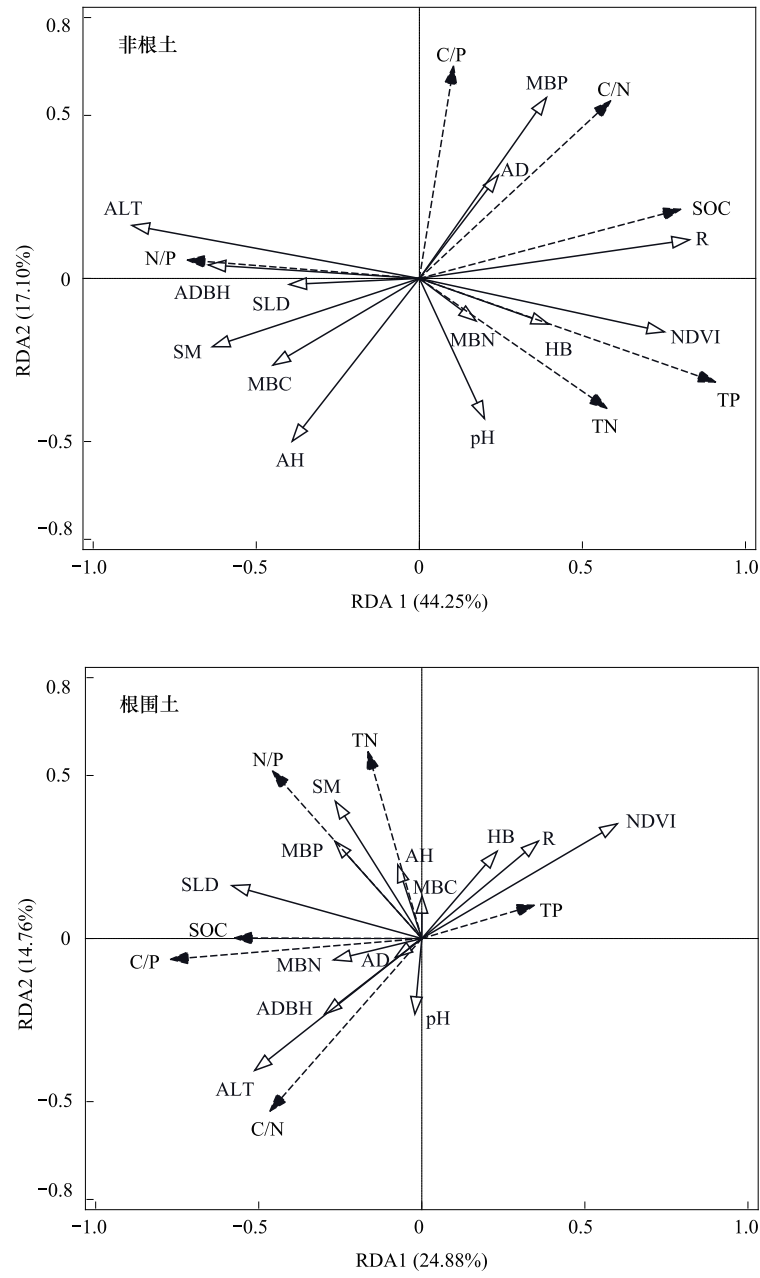


图4 解释变量对不同位置土壤养分计量特征变化 RDA 分析结果

Fig.4 RDA analysis results of explanatory variables on soil stoichiometric characteristics changes in different soil regions

RDA:冗余分析 Redundancy analysis; 实心虚线箭头代表土壤养分及其生态化学计量指标,空心直线箭头代表土壤、林分和地形因子变量;
pH:酸碱度;SM:土壤含水量;MBC:微生物量碳;MBN:微生物量氮;MBP:微生物量磷;ALT:海拔;SLD:坡度;R:物种丰富度;NDVI:归一化
植被指数;AH:乔木高度;AD:乔木密度;ADBH:乔木胸径;HB:草本生物量

发挥着相对重要的作用,独立解释率为 15.54%,是林分因子的 3 倍。由海拔和坡度组成的地形因子,其单独对非根和根围土壤养分计量特征的解释率均较低。

3 讨论

3.1 不同海拔非根和根围土壤养分及其生态化学计量特征差异与关系

土壤养分及其生态化学计量比是评价土壤质量、养分供给能力与多功能性的重要指标。本研究显示,贺

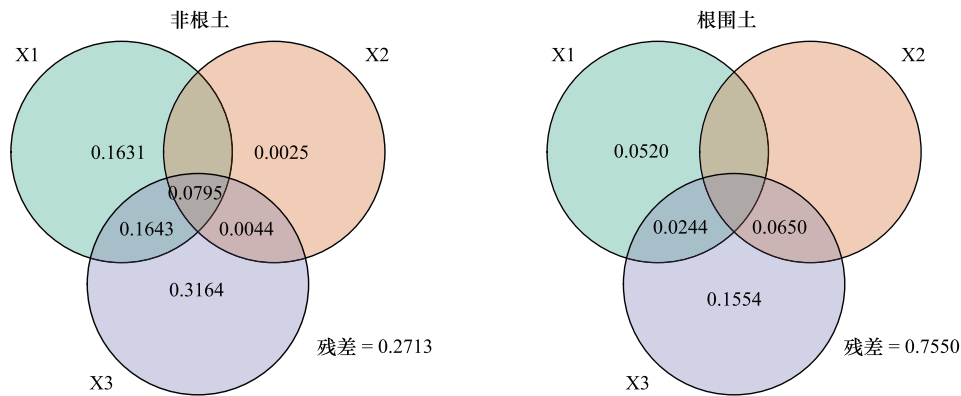


图5 非根和根围土壤养分变化 VPA 解释结果

Fig.5 VPA analysis results of soil nutrient index in bulk soil and ectorhizosphere soil

VPA:方差分解分析 Variance partitioning analysis; X1 代表由物种丰富度、归一化植被指数、乔木高度、乔木密度、乔木胸径、草本生物量 6 个解释变量组成的林分因子组; X2 代表由海拔、坡度 2 个解释变量组成的地形因子组; X3 代表由 pH、土壤含水量、微生物量碳、微生物量氮、微生物量磷 5 个解释变量组成的土壤因子组; 因子组与因子组之间的共同解释部分是由其共线性引起, 因子组本身或交叉部分与响应变量呈负相关时, R 不显示解释比率

兰山不同海拔青海云杉林土壤养分及其化学计量特征差异性显著(图 2、图 3)。总体来看,处于 2111 m 的青海云杉林非根和根围土壤 SOC、TN、TP 含量普遍高于其他海拔,一方面是由于此样地属于青海云杉和山杨混交林,物种丰富度最高,地表积累了大量的凋落物,较高的植物多样性水平能够增加土壤微生物多样性和活性加速凋落物分解并抑制分解过程中的碳损失,进而增加非根土壤的养分储量^[15];另一方面,随着海拔升高,植被类型由青海云杉林与山杨、杜松混交林过渡为青海云杉纯林,青海云杉重要值不断增加(表 1),针叶树种凋落物分解周期长导致返还到土壤的养分较少^[16],这正是青海云杉林土壤养分随海拔升高而降低的原因。相关研究发现养分可利用性、环境胁迫状态、土壤温湿度等非生物因素都可能会使植物分泌物发生变化^[17],进而构建不同的根区微生物群落结构影响土壤养分计量特征。本研究显示,在海拔 2939 m 处,根围土 SOC、TN、TP 含量略有升高,这可能是由于高海拔气温低,土壤 SM 相对较高,抑制了根围微生物和酶活性,土壤养分矿化速率低,累积量大于消耗量,也可能与根围土壤微生物对于海拔变化更加敏感有关。

土壤 C/N 通常反映土壤 C、N 的矿化能力与质量程度,与有机质分解速率、土壤矿化作用呈反比^[18],本研究发现青海云杉林有机质矿化分解能力随海拔升高大体呈先升高后降低特征,是因为海拔变化引起水热条件和植物养分输入的分配格局对土壤 C/N 的相对调控作用发生转变。非根土 C/N 在 2111 m 最高,该区域植被物种丰富,植被盖度、密度较大,土壤养分输入较多,有机质的矿化速率较慢,而根围土的矿化速率较高,这与根部周围特定微生物的定殖和生存策略有关,根际分泌物招募微生物群落聚集,形成微生物活动热区,加之较适宜的水热条件促进了养分周转等生物化学过程的速率。N/P 能够有效预测养分限制状况,本研究发现随海拔升高青海云杉林非根与根围土壤 P 回归能力不足,补给有限,P 限制逐渐变大,但不同海拔青海云杉根围土壤 N、P 含量保持在相对稳定的水平。C/P 是表征 P 元素有效性高低的重要指标,是衡量微生物分解有机质释放 P 及固持 P 潜力的反映,本研究中非根土 C/P 普遍高于根围土壤,高海拔根围土 C/P 相对较低,表明高海拔青海云杉根围土壤具有较高的固持 P 的潜力,尽管高海拔磷限制高,但植物通过多种 P 高效利用策略,如分泌更多有机酸,形成更多细根、长根,招募调节磷循环的微生物(微生物量磷含量显著增加)(表 2),进而介导根围土壤磷循环^[19]。一项基于 123 项研究的 Meta 分析表明非根和根际土壤在养分含量和有效性方面存在差异^[20],而本研究在 2677—2939 m 高海拔区,非根和根围土壤养分指标没有显著差异,可能是由于高海拔土壤温度低,环境相对稳定使得非根和根围土壤微生物代谢活性和酶活性非常相似^[21],因此非根和根围土壤养分及其化学计量特征在高海拔差异减小。

3.2 土壤、林分与地形因子对土壤养分及其生态化学计量特征的影响

大量研究表明,土壤养分生态化学计量特征受到成土作用、水热条件、植被类型、地形地貌和活动干扰等多种因素的综合影响,空间异质性较强^[22]。根据 RDA 分析,影响青海云杉林非根和根围土壤养分计量特征的因素存在差异(表 4),地形因子 ALT 和土壤因子 MBP、MBC 主要对非根土壤养分生态化学计量特征具有显著影响。海拔不仅是地形因子,更是一个综合性的环境因子,海拔变化会引起植被群落组成、水热条件发生改变,黄磊等^[23]在海拔高差仅有 102 m 的冀北山天然次生林,仍发现海拔与土壤各养分指标存在显著的相关关系。土壤微生物被认为是在全球尺度上影响各个生态系统过程的主要驱动力,介导着土壤养分循环、矿化和腐殖化等过程^[24]。一项整合了全球尺度 1626 项关于土壤微生物量的研究发现,MBC、MBN、MBP 与土壤养分特征尤其是 SOC 关系最为密切^[25];Ren 等^[26]在太白山研究发现土壤微生物量能够反映植物—土壤系统中 C、N 含量的空间变异,He 等^[27]整合分析了全球 59 项土壤微生物量沿海拔梯度的研究发现土壤微生物量与土壤 C、N 含量正相关,Li 等^[28]综合分析了在森林、草地和湿地等生态系统的研究发现 MBC 决定了土壤氮素矿化代谢熵。另外,微生物的死亡机制和速率影响元素循环,微生物死亡后残体在土壤中不断积累,形成重要的有机物质储库,进而减少土壤中 C、N 的损失^[29]。青海云杉林是贺兰山优势建群种,林下生态系统较为稳定,腐殖质层较厚,地表覆盖了大量凋落物,刘秉儒等^[30]也表明贺兰山青海云杉林的凋落物微生物多样性最为丰富,故而 MBC、MBP 是显著影响其非根土壤养分计量特征的关键因素。而对于根围土壤,仅有植被因子 NDVI 显著影响其养分计量特征,这是因为植物是地上一地下过程的纽带,植物多样性^[31]和植被群落类型^[32]均被证实与土壤养分计量有直接关系,植物通过根系输入最先影响根部周围的土壤养分计量特征,NDVI 能够有效反映地表植被覆盖情况、植物生理状况和生产力等,且植物总光合产物分配至根系的沉积量与植物生物量呈正相关^[33]。

VPA 分析结果显示,土壤、林分与地形因子对青海云杉林非根土壤养分及其生态化学计量特征空间变异的解释量远高于根围土壤,非根土壤由于接收大量地表凋落物分解后释放的矿质养分,“表聚性”特征明显,而根围土壤养分积累主要通过根际效应,接收凋落物分解的养分及根区周围微生物的富集作用远不及非根土壤。青海云杉林非根和根围土壤养分计量特征的空间变异主要受到土壤因子的影响,林分因子次之。一方面,大量研究表明土壤质地、水分、pH 和温度能够显著影响土壤养分计量特征,直接作用于土壤有机质的矿化和分解^[34];另一方面,土壤中蕴藏着巨大的微生物多样性介导土壤养分循环,在海拔梯度上微生物群落的微弱变化可能导致土壤养分计量特征的显著变化。Wang 等^[35]通过对天然落叶松人工林气候、植物、土壤特性对土壤 N 矿化的分析发现土壤因子对土壤 N 周转的解释量为 13.5%,而植被群落仅解释了 N 周转的 3.2%。地形因子对非根和根围土壤的影响相近均较低,这是因为在山地生态系统,海拔等地形因子能够通过对温度、湿度、光照等环境因子的再分配间接地影响植被群落和土壤养分的垂直分布,进而土壤和林分因子表现出较大的影响水平。

4 结论

贺兰山青海云杉林非根和根围土壤养分及其生态化学计量特征在海拔梯度上差异显著,处于 2111 m 的青海云杉林具有较好的养分归还地力维持效果,高海拔区域土壤 P 限制相对较高。相较于非根土,根围土壤对养分的富集作用较弱,但有机质分解与土壤矿化作用较快,具有较高固持 P 的潜力。地形因子海拔和土壤因子微生物量磷、微生物量碳是影响其非根土壤生态化学计量特征空间变异的主导因子,林分因子植被归一化指数是影响根围土壤养分计量特征空间变异的关键因子。青海云杉林土壤养分及其生态化学计量特征主要受到土壤因子的调控,且与林分因子联系密切。今后,我们将进一步探究贺兰山不同海拔青海云杉林根区和非根区功能微生物驱动土壤养分循环的机理,为进一步揭示青海云杉林系统结构、元素循环规律与生态服务功能的维持机制提供微生物视角的基础资料,为有效开展山地生态系统生物多样性保护和恢复重建提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Ma B, Stirling E, Liu Y H, Zhao K K, Zhou J Z, Singh B K, Tang C X, Dahlgren R A, Xu J M. Soil biogeochemical cycle couplings inferred from a function-taxon network. *Research*; Washington, D C, 2021, 2021: 7102769.
- [2] Wang X Y, Li Y Q, Gong X W, Niu Y Y, Chen Y P, Shi X P, Li W. Storage, pattern and driving factors of soil organic carbon in an ecologically fragile zone of Northern China. *Geoderma*, 2019, 343: 155-165.
- [3] Zhang M Y, O'Connor P J, Zhang J Y, Ye X X. Linking soil nutrient cycling and microbial community with vegetation cover in riparian zone. *Geoderma*, 2021, 384: 114801.
- [4] 王婧雯, 郭亚芬, 崔晓阳. 寒温带森林土壤 C、N、P 生态化学计量学对林型和海拔的响应. *中南林业科技大学学报*, 2022, 42(10): 141-147.
- [5] 赵青, 刘爽, 陈凯, 王世君, 吴承祯, 李键, 林勇明. 武夷山自然保护区不同海拔甜槠天然林土壤有机碳变化特征及影响因素. *生态学报*, 2021, 41(13): 5328-5339.
- [6] 马小芳, 陈凯鹏, 陈丹, 王聪, 李勇, 何斌, 杨梅. 桉树人工幼龄林根区和非根区土壤属性特征分析. *农业现代化研究*, 2022, 43(3): 522-530.
- [7] 陈高路, 陈林, 庞丹波, 马进鹏, 万红云, 王继飞, 李静尧, 李学斌. 贺兰山 10 种典型植物固碳释氧能力研究. *水土保持学报*, 2021, 35(3): 206-213, 220.
- [8] 任运涛, 徐翀, 张晨曦, 张宝林, 傅华, 牛得草. 贺兰山青海云杉针叶 C、N、P 含量及其计量比随环境因子的变化特征. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(6): 185-191.
- [9] 肉斯塔木·艾买提, 秦红亚, 闫兴富, 王继飞, 刘建利, 邓晓娟, 李靖宇. 宁夏贺兰山青海云杉根系共生真菌的分离与鉴定. *微生物学通报*, 2022, 49(2): 449-462.
- [10] 季波, 许浩, 何建龙, 李娜, 张源润. 宁夏贺兰山青海云杉林土壤碳储量研究. *生态科学*, 2014, 33(5): 920-925.
- [11] 姜林, 耿增超, 张雯, 陈心想, 余雕, 张强, 崔乐乐, 王宏翔, 郭永利. 宁夏贺兰山、六盘山典型森林类型土壤主要肥力特征. *生态学报*, 2013, 33(6): 1982-1993.
- [12] 黄章翰, 李维扬, 纪小芳, 冯明, 崔莉娜, 鲁建兵, 姜姜, 刘光正. 不同林龄杉木人工林根际效应及养分特征. *东北林业大学学报*, 2021, 49(11): 61-67, 75.
- [13] 于伟伟, 陈媛媛, 杨宁, 崔博文, 王效科. 硬化地表对油松和白蜡树下非根围及根围土壤微生物量碳氮的影响. *生态学报*, 2020, 40(4): 1376-1382.
- [14] 范得芳, 王得祥, 柴宗政, 胡有宁, 保积存, 王涛. 环境因子对秦岭锐齿栎群落物种分布及多样性的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2016, 44(10): 59-67.
- [15] Chen S P, Wang W T, Xu W T, Wang Y, Wan H W, Chen D M, Tang Z Y, Tang X L, Zhou G Y, Xie Z Q, Zhou D W, Shanguan Z P, Huang J H, He J S, Wang Y F, Sheng J D, Tang L S, Li X R, Dong M, Wu Y, Wang Q F, Wang Z H, Wu J G, 3rd, Bai Y F. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4027-4032.
- [16] 王凯, 齐悦彤, 那恩航, 陶江, 刘建华, 康宏樟. 基于器官-凋落叶-土壤生态化学计量特征的樟子松和赤松人工林养分利用策略. *生态学杂志*, 2023, 42(02): 274-281.
- [17] Sasse J, Martinoia E, Norrhen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 25-41.
- [18] 朱秋莲, 邢肖毅, 张宏, 安韶山. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2013, 33(15): 4674-4682.
- [19] Ding W L, Cong W F, Lambers H. Plant phosphorus-acquisition and-use strategies affect soil carbon cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021, 36(10): 899-906.
- [20] Liu S B, He F K, Kuzyakov Y, Xiao H X, Hoang D T T, Pu S Y, Razavi B S. Nutrients in the rhizosphere: a meta-analysis of content, availability, and influencing factors. *Science of the Total Environment*, 2022, 826: 153908.
- [21] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Jiang M, Shen G T, Yu J L, Wang X, Zhu H, Wu Y H, Zhang X C. Extracellular enzyme stoichiometry reveals the carbon and phosphorus limitations of microbial metabolisms in the rhizosphere and bulk soils in alpine ecosystems. *Plant and Soil*, 2021, 458(1): 7-20.
- [22] 何中声, 陈佳嘉, 朱静, 王紫薇, 谷新光, 江蓝, 陈博, 徐道炜, 吴则焰, 刘金福. 戴云山南坡不同海拔森林土壤微生物功能多样性特征及影响因素. *生态学报*, 2022, 42(9): 3504-3515.
- [23] 黄磊, 张永娥, 邵芳丽, 余新晓. 冀北山地天然次生林土壤生态化学计量特征及影响因素. *生态学报*, 2021, 41(15): 6267-6279.
- [24] Singh J S, Gupta V K. Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning. *Science of the Total Environment*, 2018,

634: 497-500.

- [25] Gao D C, Bai E, Wang S Y, Zong S W, Liu Z P, Fan X L, Zhao C H, Hagedorn F. Three-dimensional mapping of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil microbial biomass and their stoichiometry at the global scale. *Global Change Biology*, 2022, 28(22): 6728-6740.
- [26] Ren C J, Zhang W, Zhong Z K, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. *Science of the Total Environment*, 2018, 610/611: 750-758.
- [27] He X J, Hou E, Veen G F, Ellwood M, Dijkstra P, Sui X, Zhang S, Wen D, Chu C J. Soil microbial biomass increases along elevational gradients in the tropics and subtropics but not elsewhere. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(2): 345-354.
- [28] Li Z L, Zeng Z Q, Tian D S, Wang J S, Fu Z, Wang B X, Tang Z, Chen W N, Chen H Y H, Wang C H, Yi C, Niu S. The stoichiometry of soil microbial biomass determines metabolic quotient of nitrogen mineralization. *Environmental Research Letters*, 2020, 15(3): 034005.
- [29] Sokol N W, Slessarev E, Marschmann G L, Nicolas A, Blazewicz S J, Brodie E L, Firestone M K, Foley M M, Hestrin R, Hungate B A, Koch B J, Stone B W, Sullivan M B, Zablocki O, Soil Microbiome Consortium L L, Pett-Ridge J. Life and death in the soil microbiome: how ecological processes influence biogeochemistry. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(7): 415-430.
- [30] 刘秉儒, 张文文, 李学斌. 贺兰山不同林分凋落物微生物群落特征与影响因素. *生态学报*, 2021, 41(20): 8145-8158.
- [31] Chen X L, Chen H Y H, Searle E B, Chen C, Reich P B. Negative to positive shifts in diversity effects on soil nitrogen over time. *Nature Sustainability*, 2021, 4(3): 225-232.
- [32] 秦海龙, 付旋旋, 卢瑛, 韦翔华, 李博, 贾重建, 姜坤. 广西猫儿山不同海拔土壤碳氮磷生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 711-717.
- [33] Connell R K, Zeglin L H, Blair J M. Plant legacies and soil microbial community dynamics control soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108350.
- [34] Lu J N, Feng S, Wang S K, Zhang B L, Ning Z Y, Wang R X, Chen X P, Yu L L, Zhao H S, Lan D M, Zhao X Y. Patterns and driving mechanism of soil organic carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry across Northern China's Desert-grassland transition zone. *CATENA*, 2023, 220: 106695.
- [35] Wang Q, Li F Y, Rong X M, Fan Z P. Plant-soil properties associated with nitrogen mineralization: effect of conversion of natural secondary forests to larch plantations in a headwater catchment in northeast China. *Forests*, 2018, 9(7): 386.