

DOI: 10.20103/j.stxb.202210192978

庞丹波, 吴梦瑶, 吴旭东, 倪细炉, 董立国, 陈林, 李学斌, 胡杨. 贺兰山东坡不同海拔梯度土壤酶化学计量特征. 生态学报, 2023, 43(19): 7950-7962.

Pang D B, Wu M Y, Wu X D, Ni X L, Dong L G, Chen L, Li X B, Hu Y. Responses of soil enzyme activities and their stoichiometric characteristics to different altitude on the eastern slope of Helan Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 7950-7962.

贺兰山东坡不同海拔梯度土壤酶化学计量特征

庞丹波^{1,2,3,4,*}, 吴梦瑶^{2,3,5}, 吴旭东¹, 倪细炉^{2,3,4}, 董立国¹, 陈林^{2,3,4}, 李学斌^{2,3,4}, 胡杨^{2,3,4}

1 宁夏农林科学院林业与草地生态研究所(宁夏防沙治沙与水土保持重点实验室), 银川 750002

2 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021

3 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

4 宁夏大学生态环境院, 银川 750021

5 宁夏大学农学院, 银川 750021

摘要:土壤胞外酶是生物地球化学循环的主要参与者,与微生物的代谢需求和养分供应密切相关。然而,对于干旱区山地生态系统沿海拔梯度土壤微生物养分限制状况及其驱动因素尚不清楚。基于此,以贺兰山海拔 1300—2700m 范围内 7 个海拔梯度的土壤为研究对象,揭示贺兰山土壤理化性质、胞外酶活性及微生物养分限制的海拔分布格局,分析影响微生物养分限制的驱动因素。结果表明:随着海拔梯度的升高,土壤含水率(SWC)和有机碳(SOC)含量逐渐增加,容重(BD)和 pH 整体呈现逐渐降低的趋势。海拔显著影响土壤胞外酶活性,五种参与土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)循环的酶活性随着海拔的升高整体呈现逐渐上升的变化趋势,总体表现出中低海拔酶活性较低,高海拔酶活性较高。胞外酶矢量分析显示,矢量长度在中低海拔处较高,而矢量角度则在高海拔处较高,表明贺兰山土壤微生物在中低海拔和高海拔分别具有相对较强的 C 和 P 限制。土壤含水率、容重、C、N、P 含量与土壤胞外酶活性及其化学计量比显著相关,是调控土壤胞外酶活性随海拔变化的主要因子,说明胞外酶在旱区山地生态系统土壤物质循环过程中具有重要的作用。该研究结果对揭示土壤微生物和胞外酶之间养分元素循环的耦合机理,为深入探讨贺兰山森林生态系统物质循环和不同海拔梯度植被有效管理提供科学依据。

关键词:土壤胞外酶;化学计量;养分限制;海拔梯度;贺兰山

Responses of soil enzyme activities and their stoichiometric characteristics to different altitude on the eastern slope of Helan Mountain

PANG Danbo^{1,2,3,4,*}, WU Mengyao^{2,3,5}, WU Xudong¹, NI Xilu^{2,3,4}, DONG Ligu¹, CHEN Lin^{2,3,4}, LI Xuebin^{2,3,4}, HU Yang^{2,3,4}

1 Institute of Forestry and Grassland Ecology, Ningxia Agriculture and Forestry Science Academy (Key Laboratory of Desertification Control and Soil & Water Conservation of Ningxia), Yinchuan 750002, China

2 Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

4 School of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

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

基金项目:宁夏农林科学院开放基金项目(KF202203);国家自然科学基金项目(32201631);宁夏重点研发计划项目(2022BSB03069, 2021BEG02005)

收稿日期:2022-10-19; **网络出版日期:**2023-05-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pang89028@163.com

Abstract: Soil extracellular enzymes are closely related to the metabolic requirements and nutrient supply of microorganisms and are major players in biogeochemical cycles. However, the status of soil microbial nutrient limitation and its drivers in mountain ecosystems along the elevation gradient are not well understood in the arid regions. Taking the soils of seven elevation gradients from 1300 m to 2700 m in Helan Mountain as the research object, this paper revealed the elevation distribution patterns of soil physical and chemical properties, extracellular enzyme activities and microbial nutrient limitation, and analyzed the driving factors affecting microbial nutrient limitation. The results showed that with the increase of altitude gradient, the soil water content (SWC) and soil organic carbon (SOC) gradually increased, the bulk density (BD) and pH gradually decreased. Altitude had significant effect on soil extracellular enzyme activities, and the activities of five enzymes involved in soil carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) cycles gradually increased with the increase of altitude. Vector analysis of extracellular enzymes showed that the vector length was higher at mid and low altitudes, while the vector angle was higher at high altitudes, indicating that soil microorganisms in Helan Mountain had relatively strong C limitation at mid and low altitudes, and P limitation at high altitude. Soil moisture content, bulk density, C, N and P contents were significantly correlated with soil extracellular enzyme activities and their stoichiometric ratios, which were main factors regulating soil extracellular enzyme activities with altitude, indicating that the extracellular enzymes played an important role in soil material cycling in arid mountainous ecosystem. The study results provide a scientific basis for revealing the coupling mechanism of nutrient element cycling between soil microorganisms and extracellular enzymes, and for further exploring the material cycling of the forest ecosystem and the effective management of vegetation at different altitude gradients in Helan Mountain.

Key Words: soil extracellular enzyme; stoichiometry; nutrient limitation; elevational gradient; Helan Mountain

土壤胞外酶具有催化和分解养分元素的能力,常用来表征土壤有机质的分解速率,是生态系统关键养分元素循环过程中重要的“调节阀”^[1]。在资源有限的情况下,微生物通过分泌胞外酶从土壤中获得碳和养分元素,胞外酶通过分解大分子物质,促进物质循环和能量流动^[2]。土壤酶化学计量是指参与关键元素循环土壤酶活性的比值,它从“土壤酶系统”视角探究胞外酶的整体功能,该比值是了解、预测微生物群落和生态系统物质循环、限制和平衡的有效手段,该理论有效结合了生态化学计量和生态代谢理论,可以提高对微生物代谢机制的理解^[3-5]。Moorhead 等^[6]提出,通过酶化学计量的矢量分析(矢量长度和角度)有助于理解生物地球化学循环过程。将参与土壤 C、N 和 P 循环的酶活性比值转化为向量长度和角度,可以同时辨别微生物对养分的相对需求而不受总酶活性的影响;并提供了相对 C、N 和 P 限制的预测^[6-7]。胞外酶活性及其化学计量已广泛应用于各种生态系统,以阐明微生物资源限制。当土壤胞外酶化学计量平衡时,微生物的生长和代谢取得最大化,当化学计量失衡时,微生物活动将受到特定养分的限制^[8],这时会最有效地从土壤养分中获取限制元素^[9],或调节胞外酶的生产以及化学计量比^[10],从而提高限制元素的吸收。然而,旱区山地生态系统土壤微生物代谢限制特征及其关键驱动因素仍没有得到充分认识。

山地生态系统是陆地生态系统重要的组成之一,山地生态系统通常在垂直梯度上涵盖了纬度地带的特征,提供了大尺度气候条件下沿海拔梯度的植被分布格局,为研究不同海拔梯度植被—土壤变化特征提供了理想的实验平台。近年来,有关山地生态系统海拔梯度土壤胞外酶及其化学计量的研究逐渐增多,但是由于各种生物和非生物因素的影响,导致其研究结果相差甚远。林惠瑛等^[11]对武夷山不同海拔黄山松林的研究结果显示,土壤胞外酶活性和酶化学计量在不同海拔变化各异,微生物在低海拔 P 限制程度较高,而在高海拔 C 限制程度较高,可溶性有机碳和微生物生物量磷是土壤胞外酶活性的关键调控因素。及利等^[12]对大兴安岭北部不同海拔天然林的研究结果表明,海拔、季节及其交互作用对土壤胞外酶活性产生显著影响,海拔和土壤资源是影响微生物养分限制的关键要素。冯秀秀^[13]对秦岭北坡根际土壤微生物的研究表明,随海拔升高,根际土壤胞外酶活性呈先增后降的变化趋势,根际土壤在低海拔和高海拔分别具有相对较强的 C 和 P 限制。万红云等^[14]基于贺兰山东坡 5 个海拔梯度 15 个样方对土壤酶活性进行研究,通过分析发现其揭示的微生物养分限制是通过对比全球数据,而非基于酶矢量分析。Cui 等^[9]通过酶化学计量的矢量分析发现,青

藏高原贡嘎山冷杉林高海拔地区土壤微生物 C 和 P 限制高于低海拔地区,并且受土壤水热条件和土壤养分有效性的共同影响。Zhang 等^[15]研究发现,秦岭不同海拔梯度土壤微生物氮限制随着海拔升高而显著增加,温度和土壤养分化学计量较好的解释了微生物氮限制和微生物过程机制。这些结果表明研究区气候类型、山脉走向、植被类型、海拔变化范围和季节等都会影响土壤胞外酶活性,因此仍需加强对不同环境梯度下胞外酶活性及其计量比分布格局及其驱动因素的研究。

贺兰山作为我国干旱与半干旱地区的分界线,高大的山体造就了完整的垂直带谱,使得山地植被、气候、土壤等在较小范围内发生显著变化,成为理想的科研实验平台。长期以来有关贺兰山动植物资源多样性受到重视,而地下相关生态学过程研究相对不足。虽然近年来也有关于贺兰山土壤和枯落物微生物的报道,但仍然缺乏对土壤微生物养分限制沿海拔垂直分异规律及其影响机制的系统研究^[16-17]。为此,本研究以贺兰山东坡土壤为研究对象,通过测定土壤理化指标和参与土壤 C、N 和 P 循环胞外酶,并计算土壤酶化学计量比、矢量长度和夹角,拟解决以下科学问题:1) 旱区山地生态系统土壤胞外酶活性及微生物代谢限制的分布规律沿海拔梯度如何变化;2) 形成该分布规律的主要驱动因素是什么? 本研究旨在探究贺兰山土壤胞外酶及其微生物代谢限制在不同海拔梯度的适应策略和调控机制,为旱区山地生态系统土壤微生物养分限制规律提供理论依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况和样品采集

研究区位于宁夏贺兰山响水沟小流域(北纬 38°27'—39°30',东经 105°41'—106°41'),流域面积约 10hm²。地处典型大陆性气候区域范围内,年平均温度和降雨量分别为-0.8℃和 420mm(60%—80%的降雨量发生在 6 月和 8 月)^[18]。根据常年气象资料分析,随着海拔的上升,贺兰山降水量明显升高,相应的植被发生明显的梯度变化。

表 1 研究区样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots

样地 Sample site	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/°	经纬度 Longitude, latitude	土壤类型 Soil types	优势物种 Predominant species
HM	1349	—	38°27'N, 106°10'E	粗骨土	刺旋花(<i>Convolvulus tragacanthoides</i>)、 针茅(<i>Stipa capillata</i>)、 荒漠锦鸡儿(<i>Caragana roborouskyi</i>)
GM	1722	15	38°44'N, 105°56'E	粗骨土	蒙古扁桃(<i>Amygdalus mongolica</i>)、 金露梅(<i>Potentilla fruticosa</i>)、 荒漠锦鸡儿(<i>Caragana roborouskyi</i>)
HY	1968	13	38°46'N, 105°55'E	灰褐土	灰榆(<i>Ulmus glaucescens</i>)、 置疑小檗(<i>Berberis dubia</i> Schneid.)、 绣线菊(<i>Spiraea salicifolia</i> L.)
YS	2034	32	38°43'N, 105°54'E	灰褐土	油松(<i>Pinus tabuliformis</i>)、 绣线菊(<i>Spiraea salicifolia</i> L.)、 置疑小檗(<i>Berberis dubia</i> Schneid.)
HJ	2238	19	38°44'N, 105°54'E	灰褐土	青海云杉(<i>Picea crassifolia</i>)、 山杨(<i>Populus davidiana</i>)、 置疑小檗(<i>Berberis dubia</i> Schneid.)
QY	2396	27	38°46'N, 105°54'E	灰褐土	青海云杉(<i>Picea crassifolia</i>)、 置疑小檗(<i>Berberis dubia</i> Schneid.)、 苔草(<i>Carex</i> spp)
CD	2590	10	38°46'N, 105°53'E	高山草甸土	蒿草(<i>Artemisiacapillaries</i>)、 金露梅(<i>Potentilla fruticosa</i>)

HM: 荒漠草原 Desert steppe; GM: 蒙古扁桃 *Amygdalus mongolica*; HY: 灰榆 *Ulmus glaucescens*; YS: 油松 *Pinus tabuliformis*; HJ: 混交林 Mixed forest; QY: 青海云杉 *Picea crassifolia*; CD: 亚高山草甸 Subalpine meadow

2021年8月,在宁夏贺兰山东坡1300—2700m范围内,沿着海拔分别选取具有代表性的荒漠草原(HM)、蒙古扁桃(GM)、灰榆纯林(HY)、油松纯林(YS)、云杉山杨混交林(HJ)、青海云杉纯林(QY)和亚高山草甸(CD)7种典型植被类型,在每个植被带内按等高线设置6个标准样方进行植被调查。乔木、灌木和草本样方大小分别为20m×20m、10m×10m、1m×1m,共42个样方。在每个样地随机选取5个点,去除地表枯落物和腐殖质层后用直径4cm的土钻采集表层0—20cm的土壤样品。每个样方土壤样品混合后迅速装入自封袋带回实验室去除植物根系和石砾,过2mm筛后分成两份,一份立即进行土壤酶活性测定,另一份自然阴干后进行土壤理化指标测定。样地详细信息概况见表1。

1.2 土壤理化性质测定

pH采用pH计测定(水土比2.5:1);含水量用铝盒取样烘干称重法测定;容重采用环刀取样烘干称重法测定;有机碳采用重铬酸钾外加热法测定;全磷采用HClO₄-H₂SO₄外加热消煮法、紫外分光光度法测定;全氮采用凯氏定氮法测定;速效磷采用浸提法、连续流动分析仪测定^[14,16]。

1.3 土壤酶活性测定

土壤C、N、P获取酶(BG、CBH、NAG、LAP和AKP,表2)按照Saiya—Cork等^[19]的方法采用微孔板荧光法测定:称取1g新鲜土样加入125mL mmol/L的醋酸盐缓冲液中(pH=5)在25℃恒温摇床上震荡2小时制备土壤悬浊液,吸取1mL悬浊液于离心管中,加入0.25mL荧光底物,摇匀后即为测定样品管。随后在25℃恒温培养箱中黑暗条件下培养4小时,培养结束加入浓度为1mol/L的NaOH终止反应。最后用移液器吸取250μL样品加入到96孔酶标板中上机测定,分别在365nm和450nm波长下测定荧光值。

表2 土壤酶活性种类、缩写、底物和功能

Table 2 Type, abbreviation, substrate, and function of different soil enzymes

土壤酶 Soil enzyme	缩写 Abbreviation	底物 Substrate	类型 Types	功能 Function
β-葡萄糖苷酶 β-glucosaminidase	BG	4-MUB-β-D-glucoside	C-targeting hydrolytic	碳获取酶
纤维素水解酶 Cellobiosidase	CBH	4-MUB-β-D-cellobioside	C-targeting hydrolytic	碳获取酶
N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶 β-1,4,-N-acetylglucosaminidase	NAG	4-MUB-N-acetyl-β-D-glucosaminide	N-targeting hydrolytic	氮获取酶
亮氨酸氨基肽酶 L-leucine aminopeptidase	LAP	L-Leucine-7-amido-4-methylcoumarin hydrochloride	N-targeting hydrolytic	氮获取酶
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	AKP	4-MUB-phosphate	P-targeting hydrolytic	磷获取酶

1.4 数据处理

本研究中土壤酶化学计量比($E_{C/N}$ 、 $E_{C/P}$ 、 $E_{N/P}$)是C、N、P获取酶(BG、CBH、NAG、LAP和AKP)的比值^[20],计算公式为:

$$E_{C/N} = \ln(BG+CBH)/\ln(NAG+LAP) \quad (1)$$

$$E_{C/P} = \ln(BG+CBH)/\ln(AKP) \quad (2)$$

$$E_{N/P} = \ln(NAG+LAP)/\ln(AKP) \quad (3)$$

本研究中采用酶化学计量的矢量长度(VL)和矢量夹角(VA)分别计算土壤微生物的能量和营养相对限制状况^[21],计算公式为:

$$VectorL = \sqrt{(\ln(BG+CBH)/\ln[NAG+LAP])^2 + (\ln(BG+CBH)/\ln AKP)^2} \quad (4)$$

$$VectorA = \text{Degrees}(\text{ATAN2}((\ln(BG+CBH)/\ln AKP), (\ln(BG+CBH)/\ln[NAG+LAP]))) \quad (5)$$

式中,VL越长代表微生物相对C限制程度越大;VA<45°或>45°则分别代表微生物相对N或P限制程度越大。

本研究中首先对所有观测变量进行正态分布检验来检验数据的正态分布和方差齐性,然后对不同海拔梯

度的土壤理化性质、土壤胞外酶活性数据进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)并采用 LSD 进行多重比较($P < 0.05$)。采用相关分析和冗余分析探明不同海拔土壤理化性质和土壤胞外酶活性及其化学计量比之间的关系。采用 Excel 2016 对数据进行初步整理,SPSS 25.0 进行统计分析,Origin 2021 和 Canoco 5.0 进行绘图和数据处理。

表 3 不同海拔梯度土壤理化性质

Table 3 Soil physicochemical properties at different altitudes

样地 Sample site	海拔 Elevation/m	含水量 SWC/%	容重 BD/(g/cm ³)	pH	全氮 TN/(g/kg)	全磷 TP/(g/kg)	有机碳 SOC/(g/kg)	速效磷 AP/(g/kg)
HM	1349	0.53±0.10c	1.33±0.15a	7.76±0.06a	0.50±0.13bc	0.58±0.08ab	11.40±0.43c	13.46±2.12c
GM	1722	1.33±0.19c	1.13±0.07ab	7.89±0.08a	0.93±0.19bc	0.66±0.11ab	16.48±1.62c	15.09±0.97b
HY	1968	2.96±0.59c	1.20±0.05ab	7.57±0.05b	2.06±0.52b	0.59±0.16ab	21.35±1.82b	14.25±1.05c
YS	2034	8.33±0.95b	0.92±0.09c	7.16±0.03c	0.73±0.23bc	0.40±0.14b	24.51±3.11b	19.02±1.55a
HJ	2238	8.67±0.91b	0.85±0.07c	6.93±0.04d	1.72±0.44b	0.76±0.13a	37.27±3.62ab	17.27±1.66ab
QY	2396	14.79±3.21a	0.82±0.16c	7.18±0.08c	2.96±0.65a	0.83±0.08a	43.79±1.76a	20.35±1.83a
CD	2590	7.39±1.51b	0.91±0.04c	7.53±0.09b	0.09±0.02d	0.05±0.01c	51.89±4.60a	14.94±1.67b

表中数据均为平均值±标准差,不同小写字母表示不同海拔间差异性显著($P < 0.05$);SWC: 土壤含水率 Soil water content;BD: 容重 Bulk density;TN: 总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus;SOC: 有机碳 Soil organic carbon;AP: 有效磷 Available phosphorus

2 结果与分析

2.1 不同海拔梯度土壤理化性质

不同海拔梯度土壤理化性质如表所示。从表 3 中可以看出,随着海拔梯度的上升,SWC 和 SOC 含量逐渐增加,分别在海拔 2396m 和 2590m 处最高。SWC 在海拔 1349,1772m 和 1968m 之间差异不明显($P > 0.05$)。随着海拔梯度的上升,BD 和 pH 整体呈现逐渐降低的趋势,且 BD 在中高海拔梯度之间差异不明显($P > 0.05$)。SWC、TN 和 AP 在 2396m 处最高,且显著高于其它海拔($P < 0.05$)。随着海拔梯度的上升,TN、TP 和 AP 在各海拔之间存在差异但变化规律不明显。

2.2 不同海拔梯度土壤酶活性及酶化学计量特征

由图 1 可知,不同海拔梯度土壤酶活性存在显著差异。研究中所测定的五种参与土壤 C、N、P 循环的酶活性随着海拔的升高整体均呈现逐渐上升的变化趋势,在高海拔(2238、2396m 和 2590m)显著大于中低海拔(1349、1722、1968m 和 2034m)。

由图 2 可知,随着海拔梯度的上升,土壤 $E_{C/N}$ 呈现先升高后降低的变化趋势,土壤 $E_{C/P}$ 和 $E_{N/P}$ 呈现出逐渐降低的变化趋势。土壤 $E_{C/N}$ 和 $E_{C/P}$ 比在海拔 1722m 处显著高于其他海拔;土壤 $E_{N/P}$ 在海拔 1349m 处最高。

标准主轴回归结果表明(图 3),各土壤酶化学计量比之间存在显著的线性关联,土壤 $E_{C/N}$ 、 $E_{C/P}$ 和 $E_{N/P}$ 的斜率分别为 2.25、2.01 和 2.06,均显著大于 1。土壤(BG+CBH):(NAG+LAP)和 AKP 比值均 >1 ,土壤(NAG+LAP):AKP 比值 <1 ,由此表明相比土壤(NAG+LAP)和 AKP 酶,土壤微生物倾向投资更高的(BG+CBH)酶,相比土壤(NAG+LAP)酶,土壤微生物倾向投资更高的 AKP 酶。

通过矢量分析发现(图 4),各海拔 VA 除了 1349m 外均 $>45^\circ$,表明存在一定程度的磷限制。VA 随海拔升高而增加,且 VA 在高海拔(2238、2396m 和 2590m)显著大于低海拔(1349m 和 1722m),表明高海拔微生物存在较大程度的磷限制。此外,各海拔 VL 除了 1349m 外均随着海拔梯度升高而递减,在中低海拔显著高于高海拔,表明中低海拔土壤微生物受到 C 限制程度更大。

2.3 土壤理化因子对土壤酶活性及其化学计量的影响

相关分析(图 5)结果表明 SWC 与五种胞外酶活性显著正相关,BD 和 pH 与五种胞外酶活性显著负相关,TN 和 TP 与五种胞外酶活性及其化学计量比相关性不强,AP 与 BG 和 NAG 显著正相关,SOC 与 BG、NAG、

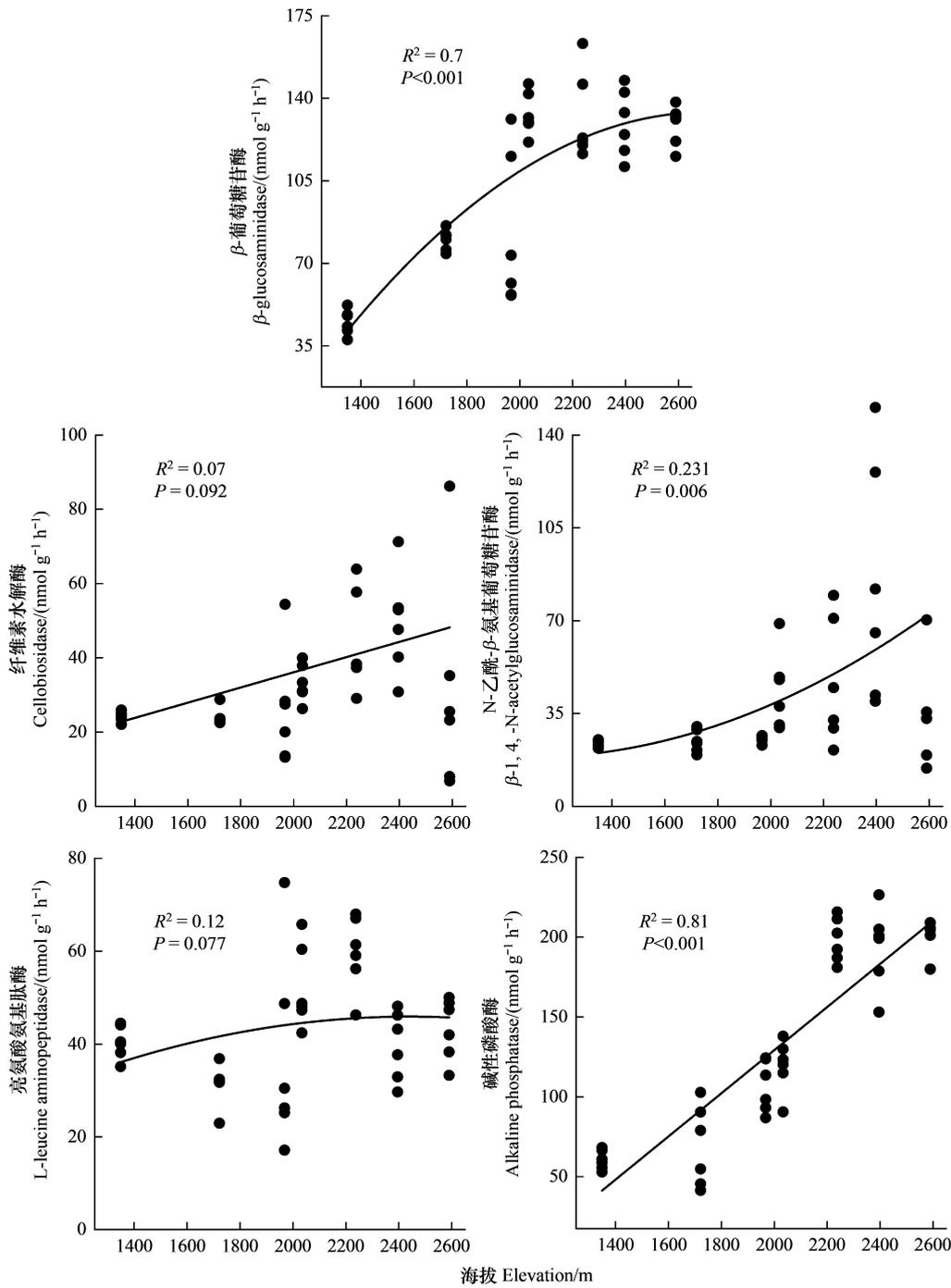


图 1 不同海拔梯度土壤酶活性

Fig.1 Soil enzyme activities at different altitude gradient

AKP 和 VA 呈显著正相关, 与 $E_{C/P}$ 和 $E_{N/P}$ 呈显著负相关。表明海拔梯度水热环境的变化引起土壤理化指标的改变对土壤物质循环具有显著的影响。

冗余分析(表 4 和图 6)显示不同海拔采样点按照一定的规律进行聚类, 其中低海拔(1349、1722、1968m 和 2034m)和高海拔(2238、2396m 和 2590m)分别位于第 I 轴的正负两侧, 说明理化指标显著影响土壤酶活性及其化学计量的变化。土壤理化指标对土壤酶活性及其化学计量比在第 I 轴、第 II 轴的相关系数分别为 0.889 和 0.581; 在第 I 轴、第 II 轴的解释量分别为 54.36% 和 6.6%。

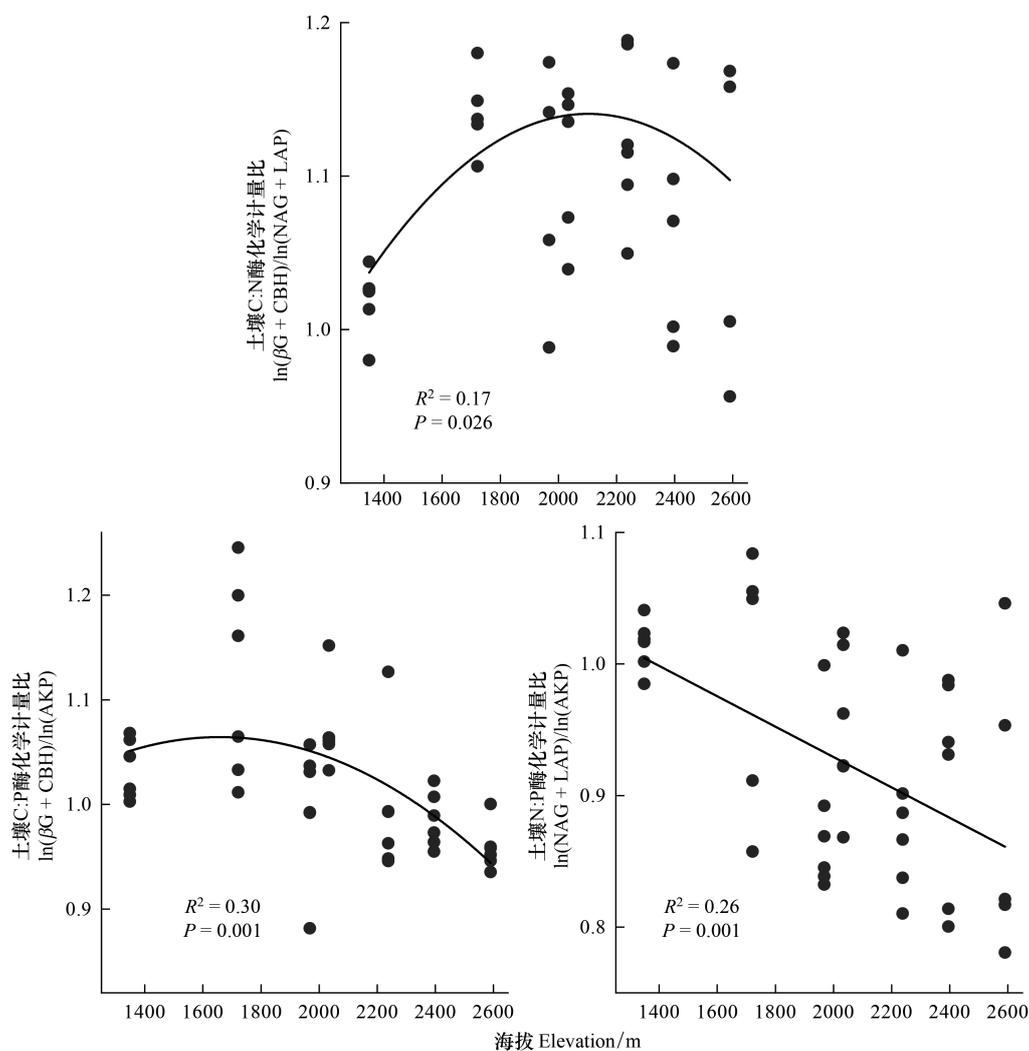


图2 不同海拔梯度土壤酶化学计量比特征

Fig.2 Ecoenzymatic stoichiometry at different altitude gradient

BG: B-葡萄糖苷酶 b-1,4-glucosidase; CBH:纤维素水解酶 b-D-cellobiosidase; NAG: B-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 b-1,4-N-acetylglucosaminidase; LAP:亮氨酸氨基肽酶 L-leucine aminopeptidase; AKP 碱性磷酸酶 alkaline phosphatase

表4 土壤酶活性及其化学计量比与土壤理化因子 RDA 排序的特征值及累计解释量

Table 4 Eigenvalues and cumulative variances of RDA ordination of soil enzyme activities and its stoichiometry and soil physicochemical factors

排序轴 Axes	I	II	III	IV
土壤酶活性特征解释量 Eigenvalues of soil enzyme activities	0.544	0.066	0.024	0.005
土壤酶活性与土壤理化因子之间的相关性 Soil enzyme activities and soil properties correlations	0.889	0.581	0.640	0.357
土壤酶活性特征方差累积解释量/% Cumulative percentage variance of soil enzyme activities	54.36	60.94	63.32	63.82
土壤酶活性与土壤理化因子关系累积解释量/% Cumulative percentage variance of soil enzyme activities and soil properties	84.73	94.98	98.68	99.46
典范特征值 Sum of all canonical eigenvalues			0.638	
总特征值 Sum of all eigenvalues			1.000	

RDA:冗余分析 Redundancy analysis

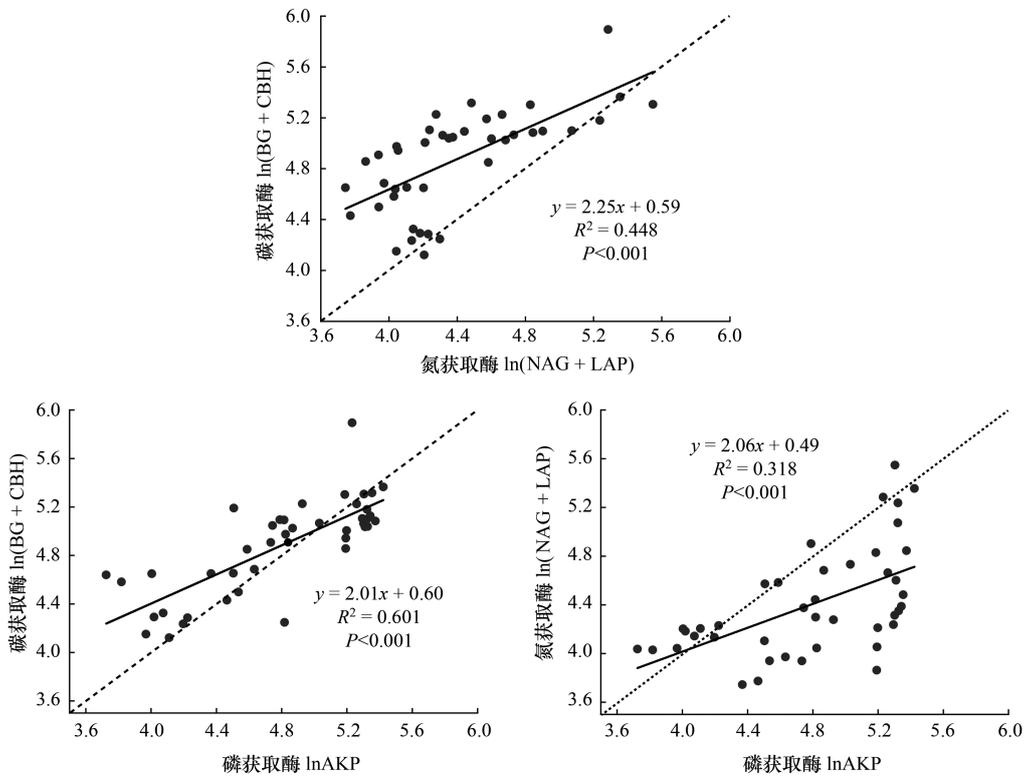


图 3 土壤 C、N、P 酶活性标准主轴回归分析

Fig.3 Standard major axis regression analysis of C, N and P enzyme activities

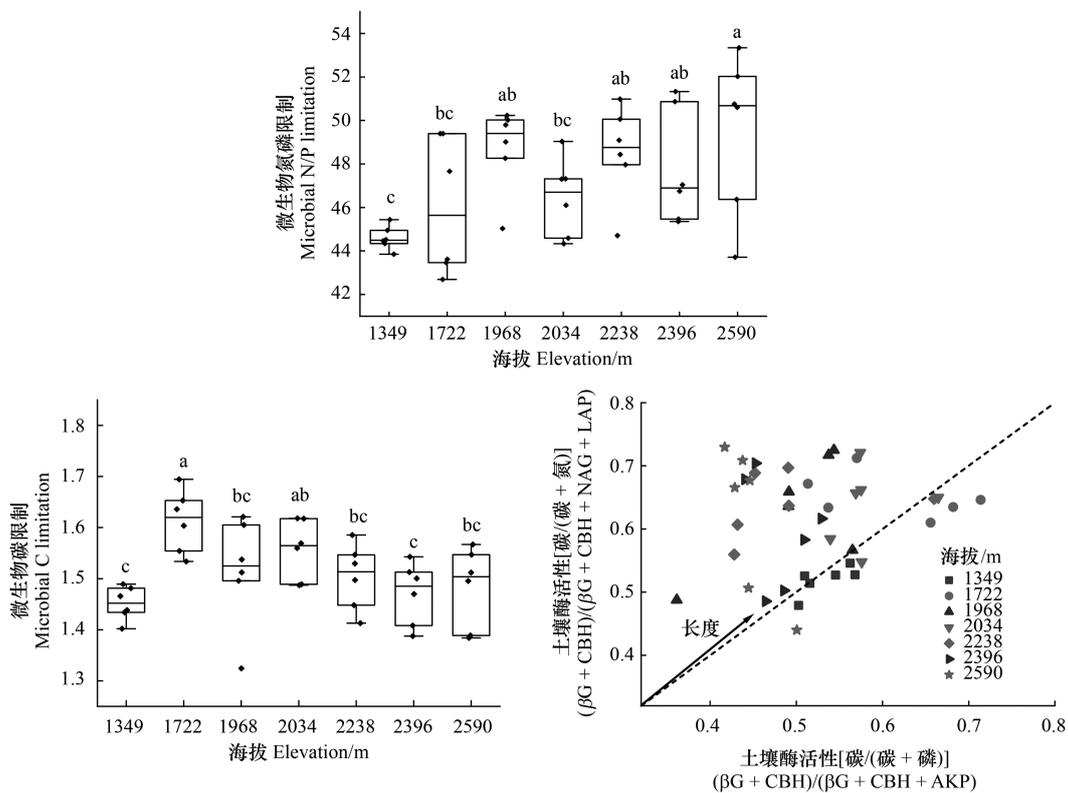


图 4 不同海拔梯度土壤微生物碳氮磷限制

Fig.4 The limitation of soil microbial carbon, nitrogen and phosphorus at different altitudes

不同小写字母表示不同海拔间的差异显著 ($P < 0.05$)

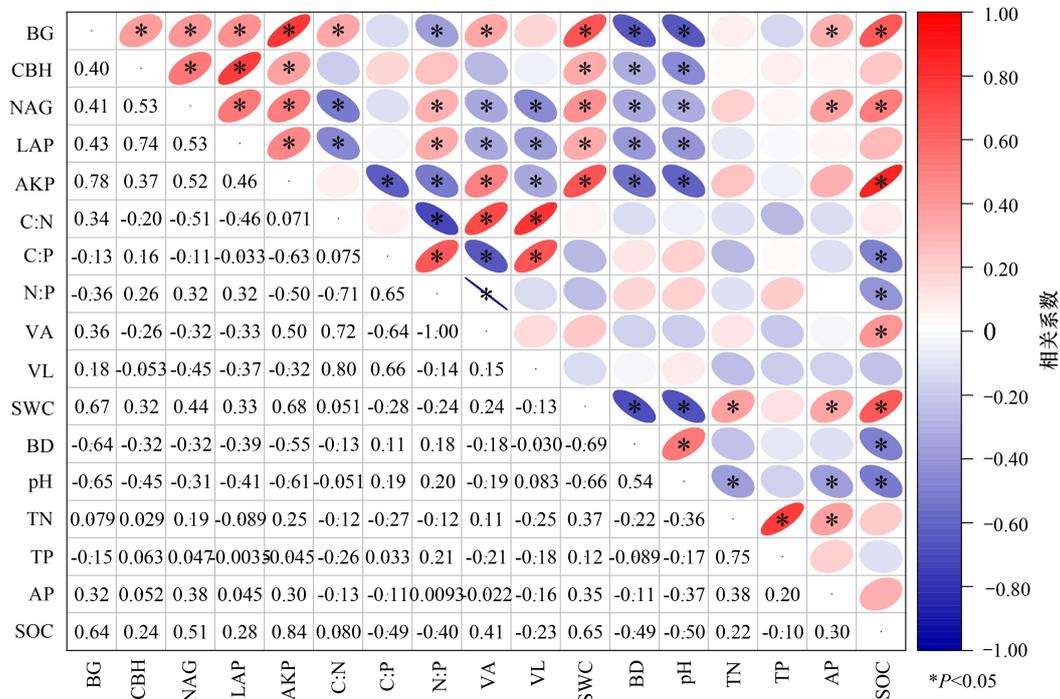


图5 土壤酶活性及其化学计量比与土壤理化因子的相关性分析

Fig.5 Correlation analysis between soil enzyme activities and its stoichiometry and soil physicochemical factors

BG:β-葡萄糖苷酶 β-glucosaminidase; CBH:纤维素水解酶 Cellobiosidase; NAG: N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶 β-1,4,-N-acetylglucosaminidase; LAP:亮氨酸氨基肽酶 L-leucine aminopeptidase; AKP:碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase; C:N:酶碳氮比 Ratio of enzymatic C: N; C:P:酶碳磷比 Ratio of enzymatic C: P; N:P:酶氮磷比 Ratio of enzymatic N: P; VL:矢量长度 Vector length; VA:矢量夹角 Vector angle; SWC: 土壤含水率 Soil water content; BD:容重 Bulk density; TN:总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus; SOC: 有机碳 Soil organic carbon; AP: 有效磷 Available phosphorus.

二维排序图(图6)表明各理化指标能够较好的解释土壤酶活性及其化学计量比。其中SOC、SWC、pH、BD和AP与土壤酶活性及其化学计量比显著正相关。TN和TP与其夹角较大,表明TN和TP对土壤酶活性及其化学计量比的作用相对较弱。各理化指标对土壤酶活性及其化学计量比的贡献率由大到小为SOC>SWC>pH>BD>AP>TN>TP,除TN和TP外,其他指标均对土壤酶活性及其化学计量比的影响达到显著水平

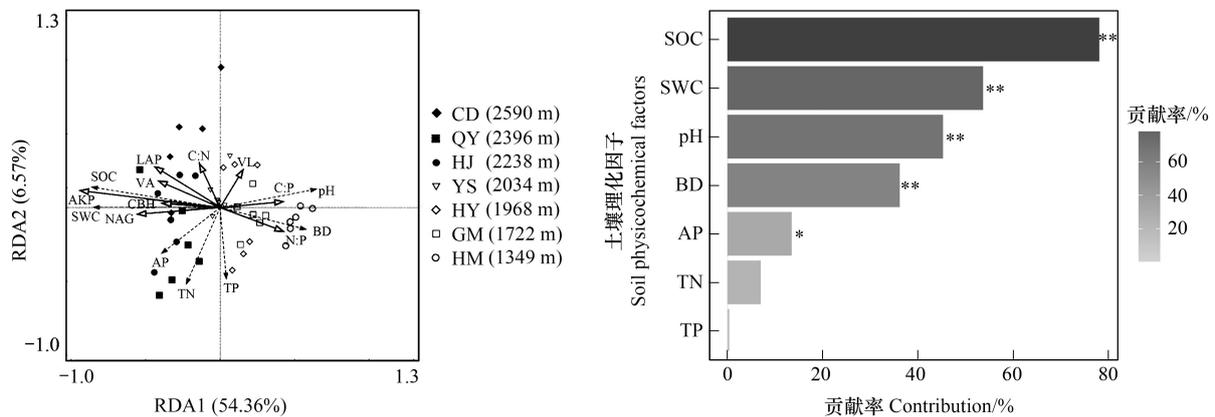


图6 土壤酶活性及其化学计量比与土壤理化因子冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis between soil enzyme activity and its stoichiometry and soil physicochemical factors

($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 土壤酶活性及其化学计量比对海拔的响应

本研究中所测定的五种参与土壤 C、N、P 循环的酶活性随着海拔的升高整体均呈现逐渐上升的变化趋势,这与许多研究结果相似^[22-24],表明土壤不同胞外酶之间具有很强的协作共生模式^[25-26]。究其原因可能是由于高海拔土壤温度低,养分循环速率慢,有效养分含量低,导致土壤微生物代谢加快,释放更多的胞外酶到土壤中来弥补较少的底物有效性,加快土壤碳氮磷等元素循环^[27]。土壤胞外酶主要来源于植物根系、土壤微生物和土壤动物的分泌物及其残体分解物等,水解酶主要分解土壤中的活性有机质^[28-29]。因此,本研究中土壤胞外酶活性随海拔梯度增加与土壤中易分解有机碳减少有关^[18]。然而,有研究发现土壤胞外酶活性随着海拔的增加而减少或无显著变化趋势^[11,30-31]。出现众多不一致的结果,一方面可能是因为不同植被类型的凋落物与根系分泌物差异较大^[32],多因素导致土壤产酶效率不同;另一方面可能是因为在微海拔尺度上,土壤理化性质对土壤胞外酶活性产生的影响程度大于水热因素^[30]。本研究结果表明旱区山地生态系统不同海拔梯度土壤微生物能量代谢和养分需求与植被和土壤养分有效性之间关系紧密,研究结果对旱区脆弱山地森林生态系统植被管理和科学经营具有指导作用。

土壤微生物通过优先分配能量和分泌胞外酶以获取最受限制的资源,当资源不受限制时减少酶的生产,反之增加酶的生产^[33]。本研究中,海拔 1349m 较高的 $E_{N/P}$ 和相对较低的 $E_{C/N}$,表明该海拔微生物分泌大量的 N 相关酶,指示该海拔土壤微生物生长受到一定程度 N 限制,这一结果与万红云等^[14]通过对比全球数据得到贺兰山土壤微生物氮限制的结果一致。究其原因可能是由于荒漠草原地上植被和枯落物归还量少导致土壤中 N 缺乏,不能为与 N 相关的酶提供充足的反应底物,故土壤酶活性降低,引起微生物受到 N 限制^[34]。本研究土壤 $E_{C/P}$ (1.02) 和 $E_{N/P}$ (0.92) 均高于全球土壤 $E_{C/P}$ (0.62) 和 $E_{N/P}$ (0.44),而土壤 $E_{C/N}$ (1.11) 低于全球土壤 $E_{C/N}$ (1.41) 平均水平^[35],表明贺兰山土壤 AKP 活性处于较低的水平,微生物可能对 P 获取酶的投入较高,从侧面也反映了该区域土壤 P 元素相对缺乏。土壤(BG+CBH):(NAG+LAP)和(BG+CBH):AKP 比值均 >1 ,土壤(NAG+LAP):AKP 比值 <1 ,表明土壤微生物倾向生产更高的(BG+CBH)和 AKP 酶以提高其养分可利用性。这一结果同时验证了资源分配理论,即较高的碳氮磷获取酶分别对应较高的能量限制(C)和养分限制(N和P)^[35]。本研究中,微生物分配更多资源用于碳和磷循环相关酶生产,表明贺兰山土壤微生物生长受 C 和 P 限制,同时揭示微生物对碳和磷资源获取的功能发挥较好。这符合微生物生长的 Y-A-S-P 策略^[36],即在相对胁迫(干旱)的土壤中,微生物通过较强的抗胁迫能力快速响应水分和养分可用性。

Moorhead 等^[6]基于胞外酶活性提出矢量长度和矢量角度的概念,提供了微生物相对 C 限制(矢量长度)和 N/P 限制(矢量角度)的视角。本研究中 VL 在低海拔(1722、1968m 和 2034m)处较高,而 VA 则在高海拔处(2238、2396m 和 2590m)较高,表明贺兰山土壤微生物在低海拔和高海拔分别存在一定程度的 C 和 P 限制,这与冯秀秀^[13]在太白山的研究结果一致,但与万红云等^[14]、林惠瑛等^[11]和 Zhang 等^[15]的研究结果相反。本研究低海拔微生物受 C 限制更高的原因可能是:1)水分是低海拔地区的限制因素,干旱区低海拔土壤含水量较低,土壤酶活性与 SWC 一般成显著正相关^[13,37],较低的含水量限制了胞外水解酶的生产;2)干旱区低海拔植被稀疏、物种单一、植被覆盖度偏低,改变了有机物的输入,限制了微生物的碳可用性,进而促使更多的微生物投资碳降解酶从土壤中获得更多的碳源供自身生长代谢^[38-39]。本研究高海拔微生物受 P 限制的程度更高,其原因可能是:1)土壤 P 主要来源于岩石风化^[40],高海拔地区常年低温,岩石风化相对较慢,土壤 P 由于持续损耗难以得到补充而成为主要的限制元素^[41];2)P 是植物生长和代谢必需的养分元素,高海拔地区植物密度大且生长状况较好(混交林、青海云杉和亚高山草甸),加剧了地上一地下生态过程对土壤 P 元素的竞争,因此微生物通过提高 AKP 活性缓解 P 限制。综上,植物-土壤理化性质介导旱区山地生态系统土壤酶活性及其化学计量比在微尺度海拔梯度表现出明显的变化规律。

3.2 土壤酶活性及其化学计量比的驱动因素

本研究采用相关和冗余分析,探讨土壤理化因子与土壤酶活性之间的关系,结果表明土壤酶活性及其化学计量比主要受土壤养分和水分条件(贡献率大于 50%)的调控,这与黄海莉等^[42]在青藏高原高寒草甸和解梦怡等^[43]在秦岭锐齿栎林的研究结果一致,表明在微海拔尺度上,土壤理化性质相比于海拔或气候因素会对土壤酶活性产生更强烈的影响^[30]。土壤水分可为微生物酶促反应提供条件并影响土壤酶的扩散,土壤酶活性与 SWC 显著正相关^[13,37],本研究中,SWC 显著促进五种胞外酶活性的变化,影响着水解酶的海拔分布。同时,SWC 也会对生态酶计量比造成影响,本研究发现土壤 $E_{C/N}$ 、 $E_{C/P}$ 、 $E_{N/P}$ 与 SWC 显著负相关,表明 SWC 降低可能会导致土壤胞外酶化学计量比有升高趋势,这一结果与马寰菲等^[44]在太白山的研究结果一致。随着海拔升高,土壤水分增加缓解了水分对植物的限制作用,促进了植物根系的生长,同时高海拔的低温限制了有机碳的分解,碳含量的增加介导酶作用的底物浓度,从而促进土壤胞外酶活性的升高^[45]。本研究结果表明 SOC 随海拔升高而升高,且五种土壤酶活性及其化学计量比与 SOC 显著正相关($P < 0.05$),该分析结果与前人的研究一致^[43,46-47],同时指示 SOC 是土壤酶活性及其化学计量比的主控因子。土壤 BD 增加,导致土壤孔隙度和土壤含水量减小,进而降低土壤微生物的代谢产酶能力,本研究中 BD 与五种胞外酶活性均呈显著负相关,表明 BD 也是胞外酶活性随海拔变化的重要调控因素,与荒漠草原不同放牧强度的研究结果一致^[34]。

不同的土壤酶活性具有不同的土壤 pH 最适值^[48],土壤 pH 通过改变土壤养分的生物可利用性调控土壤酶活性^[29]。本研究中 pH 与五种土壤酶活性呈显著的负相关关系,这与 Sinsabaugh 等^[49]和及利等^[12]的研究结果一致。但 Xu 等^[32]在中国南北样带的研究中发现,土壤 pH 与 BG 活性和 $E_{C/N}$ 呈显著正相关。本研究中,TP 与土壤胞外酶及其化学计量比无显著相关性,这一结果与前人研究恰好相反^[24]。其原因可能是:1) 较高的 TP 含量促进微生物量和参与分解的胞外酶活性提高^[50];2) TP 能够直接影响微生物的新陈代谢活动介导土壤酶的分泌过程^[51]。由于研究区土壤 TP 含量较低,在一定程度上限制土壤酶活性。土壤 N 含量为胞外酶反应提供基质加速酶活性生产。本研究中,土壤胞外酶活性与土壤 N 的关系不明显,其原因可能是:1) 研究区土壤 N 含量相对较低,贫瘠的养分含量可能对酶促反应有抑制作用;2) C 和 N 是微生物组成的主要元素,它们之间一定的比例有利于微生物生长,SOC 强烈的主导作用可能弱化了 N 对土壤酶活性及其化学计量比的调控作用^[52]。

比较贺兰山不同海拔梯度气候、土壤和植被对土壤胞外酶活性的影响,发现低海拔(高温干燥环境)土壤微生物活性受到抑制,地表土壤养分含量及酶活性降低;高海拔(低温高湿环境)能够激发微生物活性,显著增加土壤养分元素和酶活性。本研究基于生态酶化学计量元素比值和矢量分析模型一致表明贺兰山土壤微生物 C 限制在低海拔地区较高,而 P 限制在高海拔地区较高,沿海拔梯度土壤微生物能量和养分限制主要受 SOC 和 SWC 的共同调控(图 6)。今后的研究应当适当拓展生物和非生物因素以更准确地了解旱区山地生态系统土壤微生物养分循环的驱动因素。同时,土壤氧化酶在降解木质素和碳矿化过程中同样具有重要作用,未来有必要进一步探明土壤氧化酶活性随海拔梯度的变化规律及其驱动机制。

4 结论

随着海拔上升,贺兰山五种土壤胞外水解酶活性随着海拔的上升整体均呈现逐渐上升的趋势,在高海拔(2238、2396m 和 2590m)显著大于中低海拔(1349、1722、1968m 和 2034m)。通过土壤酶矢量分析发现,VA 和 VL 随海拔升高呈现相反的变化趋势,表明高海拔微生物存在较大的 P 限制,而中低海拔土壤微生物 C 限制程度更大。标准主轴回归显示,酶化学计量比之间存在显著的线性关系,土壤微生物倾向投资更高的(BG+CBH)和 AKP 酶以缓解微生物能量和养分限制。SOC、SWC 和 pH 是不同海拔土壤酶活性及其养分相对限制状况的关键调控因素。未来研究应充分考虑生物和非生物因素对该区域土壤酶活性及其养分相对限制状况的影响,以更准确地了解该区域土壤生物地球化学循环和养分限制对海拔梯度变化的响应。

参考文献 (References):

- [1] Nannipieri P, Trasar-Cepeda C, Dick R P. Soil enzyme activity: a brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations and meta-analysis. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 11-19.
- [2] Stark S, Männistö M K, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 2014, 383: 373-385.
- [3] Sinsabaugh R L, Follstad Shah J J, Hill B H, Elonen C M. Ecoenzymatic stoichiometry of stream sediments with comparison to terrestrial soils. *Biogeochemistry*, 2012, 111: 455-467.
- [4] 张星星, 杨柳明, 陈忠, 李一清, 林燕语, 郑宪志, 楚海燕, 杨玉盛. 中亚热带不同母质和森林类型土壤生态酶化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(16): 5828-5836.
- [5] Chen H, Li D J, Zhao J, Zhang W, Xiao K C, Wang K L. Nitrogen addition aggravates microbial carbon limitation: Evidence from ecoenzymatic stoichiometry. *Geoderma*, 2018, 329: 61-64.
- [6] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Hill B H, Weintraub M N. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 1-7.
- [7] Cui Y X, Fang L C, Deng L, Guo X B, Han F, Ju W L, Wang X, Chen H S, Tan W F, Zhang X C. Patterns of soil microbial nutrient limitations and their roles in the variation of soil organic carbon across a precipitation gradient in an arid and semi-arid region. *Science of The Total Environment*, 2019, 658: 1440-1451.
- [8] Sterner R W and Elser J J. *Ecological Stoichiometry: Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 2002.
- [9] 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: 7-20.
- [10] Tapia-Torres Y, Elser J J, Souza V, García-Oliva F. Ecoenzymatic stoichiometry at the extremes: how microbes cope in an ultra-oligotrophic desert soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 87: 34-42.
- [11] 林惠瑛, 周嘉璐, 曾泉鑫, 孙俊, 谢欢, 刘苑苑, 梅孔灿, 吴玥, 元晓春, 吴君梅, 苏先楚, 程栋梁, 陈岳民. 土壤酶计量揭示了武夷山黄山松林土壤微生物沿海拔梯度的碳磷限制变化. *应用生态学报*, 2022, 33(1): 33-41.
- [12] 及利, 马立新, 程政磊, 祝清超, 张岩, 杨雨春, 杨立学. 大兴安岭北部不同海拔天然林土壤胞外酶化学计量特征及其季节动态. *应用生态学报*, 2020, 31(8): 2491-2499.
- [13] 冯秀秀. 秦岭太白山阔叶林不同海拔根际土壤胞外酶活性和微生物群落差异性研究[D]. 西安: 西北大学, 2020.
- [14] 万红云, 陈林, 庞丹波, 马进鹏, 陈高路, 李学斌. 贺兰山不同海拔土壤酶活性及其化学计量特征. *应用生态学报*, 2021, 32(9): 3045-3052.
- [15] Zhang S H, Pan Y, Zhou Z H, Deng J, Zhao F Z, Guo Y X, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X, Ren C J. Resource limitation and modeled microbial metabolism along an elevation gradient. *Catena*, 2022, 209: 105807.
- [16] 马进鹏, 庞丹波, 陈林, 万红云, 陈高路, 李学斌. 贺兰山不同海拔植被下土壤微生物群落结构特征. *生态学报*, 2022, 42(2): 667-676.
- [17] 刘秉儒, 张文明, 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.
- [18] Wu M Y, Pang D B, Chen L, Li X B, Liu L Z, Liu B, Li J Y, Wang J F, Ma L L. Chemical composition of soil organic carbon and aggregate stability along an elevation gradient in Helan Mountains, northwest China. *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108228.
- [19] 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.
- [20] Yu J L, Bing H J, Chang R Y, Cui Y X, Shen G T, Wang X X, Zhang S P, Fang L C. Microbial metabolic limitation response to experimental warming along an altitudinal gradient in alpine grasslands, eastern Tibetan Plateau. *Catena*, 2022, 214: 106243.
- [21] Bi B Y, Wang Y, Wang K, Zhang H, Fei H Y, Pan R P, Han F P. Changes in microbial metabolic C- and N- limitations in the rhizosphere and bulk soils along afforestation chronosequence in desertified ecosystems. *Journal of Environmental Management*, 2022, 303: 114215.
- [22] Chang E H, Chen T H, Tian G L, Chiu C Y. The effect of altitudinal gradient on soil microbial community activity and structure in moso bamboo plantations. *Applied Soil Ecology*, 2016, 98: 213-220.
- [23] Zuo Y P, Li J P, Zeng H, Wang W. Vertical pattern and its driving factors in soil extracellular enzyme activity and stoichiometry along mountain grassland belts. *Biogeochemistry*, 2018, 141(1): 23-39.
- [24] 自海云, 姜雷雷, 程小毛, 王鸿东, 黄晓霞. 千家寨不同海拔野生古茶树根际土壤微生物胞外酶活性特征. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(5): 1087-1095.
- [25] 杨梅焕, 曹明明, 朱志梅. 毛乌素沙地东南缘沙漠化过程中土壤酶活性的演变研究. *生态环境学报*, 2012, 21(1): 69-73.
- [26] 唐玉姝, 慈恩, 颜廷梅, 魏朝富, 杨林章, 沈明星. 太湖地区长期定位试验稻麦两季土壤酶活性与土壤肥力关系. *土壤学报*, 2008, (05): 1000-1006.
- [27] Siles J A, Cajthaml T, Minerbi S, Margesin R. Effect of altitude and season on microbial activity, abundance and community structure in Alpine forest soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(3): fiv008.

- [28] Guo Z M, Zhang X Y, Green S M, Dungait J A J, Wen X F, Quine T A. Soil enzyme activity and stoichiometry along a gradient of vegetation restoration at the Karst Critical Zone Observatory in Southwest China. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(16): 1916-1927.
- [29] 孙彩丽, 王艺伟, 王从军, 黎庆菊, 吴志红, 袁东昇, 张建利. 喀斯特山区土地利用方式转变对土壤酶活性及其化学计量特征的影响. *生态学报*, 2021, 41(10): 4140-4149.
- [30] 斯贵才, 袁艳丽, 王建, 夏燕青, 雷天柱, 张更新. 藏东南森林土壤微生物群落结构与土壤酶活性随海拔梯度的变化. *微生物学通报*, 2014, 41(10): 2001-2011.
- [31] 殷爽, 王传宽, 金鹰, 周正虎. 东北地区大秃顶子山土壤-微生物-胞外酶 C: N: P 化学计量特征沿海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 2019, 43(11): 999-1009.
- [32] 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.
- [33] Čapek P, Starke R, Hofmockel K S, Bond-Lamberty B, Hess N. Apparent temperature sensitivity of soil respiration can result from temperature driven changes in microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 286-293.
- [34] 李雅男, 李邵宇, 史世斌, 王占海, 张彬, 陈恒, 赵萌莉. 荒漠草原不同放牧强度下土壤酶化学计量特征的研究. *草地学报*, 2022, (09): 2239-2248.
- [35] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. *Biogeochemistry*, 2014, 117: 101-113.
- [36] Li C N, Liao H J, Xu L, Wang C T, He N P, Wang J M, Li X Z. The adjustment of life history strategies drives the ecological adaptations of soil microbiota to aridity. *Molecular Ecology*, 2022, 31(10): 2920-2934.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] Zhong Z K, Li W J, Lu X Q, Gu Y Q, Wu S J, Shen Z Y, Han X H, Yang G H, Ren C J. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108048.
- [40] Helfenstein J, Tamburini F, Sperber C V, Massey M S, Pistocchi C, Chadwick O A, Vitousek P M, Kretzschmar R, Frossard E. Combining spectroscopic and isotopic techniques gives a dynamic view of phosphorus cycling in soil. *Nature Communications*, 2018, 9: 3226.
- [41] Hou E Q, Luo Y Q, Kuang Y W, Chen C R, Lu X K, Jiang L F, Luo X Z, Wen D Z. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2020, 11: 637.
- [42] 黄海莉, 宗宁, 何念鹏, 田静. 青藏高原高寒草甸不同海拔土壤酶化学计量特征. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3689-3696.
- [43] 解梦怡, 冯秀秀, 马寰菲, 胡汗, 王洁莹, 郭堉鑫, 任成杰, 王俊, 赵发珠. 秦岭锐齿栎林土壤酶活性与化学计量比变化特征及其影响因素. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 885-894.
- [44] 马寰菲. 秦岭太白山土壤胞外酶活性和碳水化合物酶基因对海拔梯度的响应[D]. 西安: 西北大学, 2021.
- [45] Weintraub S R, Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest. *Biogeochemistry*, 2013, 114(1): 313-326.
- [46] 赛牙热木·哈力甫, 阿克拜尔·伊拉洪, 宋瑞清, 阿不都赛买提·乃合买提, 米日尼沙·买买提明, 迪里努尔·艾力. 察布查尔草原土壤酶活性垂直分布及土壤理化性质相关性研究. *草业学报*, 2018, 27(3): 116-125.
- [47] 彭子洋, 刘卫星, 田瑞, 杨森, 王静, 黄俊胜, 杨雅舒, 刘玲莉. 海拔和坡向对唐古拉山土壤胞外酶活性的影响. *生态学报*, 2021, 41(19): 7659-7668.
- [48] Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165(4): 382-396.
- [49] 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 K, 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.
- [50] 洪慧滨, 林成芳, 彭建勤, 陈岳民, 魏翠翠, 杨玉盛. 磷添加对中亚热带米槠和杉木细根分解及其酶活性的影响. *生态学报*, 2017, 37(1): 136-146.
- [51] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989-996.
- [52] 李啸灵, 林伟盛, 贾淑娴, 吴传敬, 郭剑芬. 不同处理采伐剩余物对营造杉木幼林土壤胞外酶活性的影响. *水土保持学报*, 2021, 35(01): 348-355.