

DOI: 10.20103/j.stxb.202401240214

段露露, 乔芷瑛, 袁艳红, 汪莉, 吴铎, 赵发珠, 任成杰, 郭垚鑫, 王俊. 黄土高原刺槐林土壤化学计量特征和微生物元素利用效率的季节差异. 生态学报, 2024, 44(15): 6584-6596.

Duan L L, Qiao Z Y, Yuan Y H, Wang L, Wu D, Zhao F Z, Ren C J, Guo Y X, Wang J. Seasonal differences of soil stoichiometric characteristics and microbial element utilization efficiency in *Robinia pseudoacacia* forest on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(15): 6584-6596.

黄土高原刺槐林土壤化学计量特征和微生物元素利用效率的季节差异

段露露^{1,2}, 乔芷瑛^{1,2}, 袁艳红^{1,2}, 汪莉^{1,2}, 吴铎^{1,2}, 赵发珠^{1,2,5,*}, 任成杰³, 郭垚鑫⁴, 王俊^{1,2,5}

1 陕西省地表系统与环境承载力重点实验室, 西安 710127

2 西北大学城市与环境学院, 西安 710127

3 西北农林科技大学, 杨凌 712100

4 西北大学生命科学学院, 西安 710127

5 陕西省碳中和技术重点实验室, 西安 710127

摘要: 为探究刺槐人工林根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节差异及其影响因素, 在黄土高原选取 3 个季节 (春季、夏季、秋季) 人工林根际和非根际土壤为研究对象, 测定土壤理化性质、微生物生物量和酶活性等指标, 计算化学计量失衡、矢量特征及元素利用效率。结果表明, 季节动态显著影响化学计量失衡, 根际和非根际 C:N 失衡在季节上均表现为先增加后降低的趋势, 而 C:P 和 N:P 失衡则相反。矢量长度和矢量角度的变化表明根际与非根际土壤微生物均在夏季受到较强的碳、氮限制, 而在春、秋季受到较强的磷限制。季节动态对微生物元素利用效率有显著影响, 其中碳利用效率在夏季最低, 而氮、磷利用效率在夏季最高。偏最小二乘路径模型结果表明, 根际和非根际土壤微生物均通过矢量特征和胞外酶活性间接地影响元素利用效率, 而非根际土壤微生物化学计量失衡对元素利用效率有直接影响。研究结果有助于深入理解人工林根际和非根际土壤微生物的营养利用机制, 为生态脆弱地区的人工林管理提供理论依据。

关键词: 根际和非根际; 化学计量失衡; 胞外酶; 资源限制; 元素利用效率; 黄土高原

Seasonal differences of soil stoichiometric characteristics and microbial element utilization efficiency in *Robinia pseudoacacia* forest on the Loess Plateau

DUAN Lulu^{1,2}, QIAO Zhiying^{1,2}, YUAN Yanhong^{1,2}, WANG Li^{1,2}, WU Duo^{1,2}, ZHAO Fazhu^{1,2,5,*}, REN Chengjie³, GUO Yaixin⁴, WANG Jun^{1,2,5}

1 Shaanxi Key Laboratory of Earth Surface System and Environmental Carrying Capacity, Northwest University, Xi'an 710127, China

2 College of Urban and Environment Science, Northwest University, Xi'an 710127, China

3 Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

4 College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710127, China

5 Shaanxi Key Laboratory for Carbon Neutral Technology, Xi'an 710127, China

Abstract: To investigate the seasonal dynamics and influencing factors of soil stoichiometric characteristics and microbial elements use efficiency in the rhizosphere and bulk soils, the rhizosphere and bulk soils of *Robinia pseudoacacia* plantations

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (42377345); 西北大学大学生创新创业项目 (202310697075)

收稿日期: 2024-01-24; **采用日期:** 2024-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaofazhu@nwnu.edu.cn

in three seasons (Spring, Summer, and Autumn) were selected as the study objects on the Loess Plateau. Soil physicochemical properties, microbial biomass, and enzyme activity were determined, and stoichiometric imbalance, vector characteristics, and element use efficiency were calculated. Combined with Partial least squares path model analysis of various related environmental factors, this study investigates the seasonal variation mechanism of microbial element utilization efficiency in rhizosphere and bulk soils. The results showed that the seasonal dynamics significantly influenced stoichiometric imbalance, with both rhizosphere and bulk soils C:N imbalance showing an increase trend followed by decrease across seasons, reaching its maximum value in summer (0.91, 3.22). While C:P and N:P imbalances exhibited the opposite pattern. The VL of rhizosphere and bulk soils are highest in summer, while VA are greater than 45° in spring and autumn, and less than 45° in summer. Changes in VL and VA indicated that soil microorganisms in both rhizosphere and bulk soils experienced stronger carbon and nitrogen limitations in summer, and stronger phosphorus limitation in spring and autumn. The seasonal dynamics have a significant impact on the utilization efficiency of microbial elements, with carbon utilization efficiency being the lowest in summer, with an average of about 0.33, and nitrogen and phosphorus utilization efficiency being the highest in summer. This indicates that rhizosphere soils microorganisms have a stronger contribution to carbon fixation in spring and autumn, while bulk soils microorganisms have a stronger contribution to nitrogen and phosphorus fixation in summer. The results of the partial least squares path model indicate that the factors affecting soil element utilization efficiency include stoichiometric imbalance and resource limitations. Both rhizosphere and bulk soils microorganisms indirectly affect element utilization efficiency through vector features and extracellular enzyme activities, while stoichiometric imbalance in bulk soils had direct effect on microbial elemental use efficiency. Soil microorganisms adapt to the environment by adjusting enzyme investments in different restricted nutrients, in order to alleviate resource limitations caused by stoichiometric imbalances and thus affect seasonal differences in element utilization efficiency. The results contribute to an in-depth understanding of the nutrient utilization mechanisms of rhizosphere and bulk soils microorganisms in plantation forests, and provide a theoretical basis for the management of plantation forests in ecologically fragile areas.

Key Words: rhizosphere and bulk; stoichiometric imbalance; extracellular enzymes; resource limitation; element use efficiency; the Loess Plateau

元素利用效率表征了土壤微生物对于碳氮磷的利用和分配,是评价微生物对土壤养分固定贡献的重要指标。其中,碳利用效率(Carbon use efficiency, CUE)被定义为微生物生长所需的碳与吸收碳之间的比值,微生物 CUE 的高低是决定土壤碳库储存的关键因子^[1]。较高的 CUE 表示微生物群落会将更多的碳转化为生物量,用于自身生长发育,从而降低碳损失^[2],因此通过提高土壤中微生物的 CUE,可以促进全球土壤碳储存,减缓气候变化^[3]。土壤微生物 CUE 会受到温度、湿度和底物等因子的影响^[1,4]。例如,土壤微生物 CUE 对温度升高的响应表现出多样性,包括增加^[5]、降低^[6]和无明显反应^[7]。温度的影响还体现在季节变化中,例如,大多数研究认为微生物在温暖季节具有较低的 CUE,而在寒冷季节具有较高的 CUE^[8],然而也有研究表明微生物 CUE 在季节动态上没有显著变化^[9]。微生物氮、磷利用效率(Nitrogen use efficiency, NUE; Phosphorus use efficiency, PUE)也受到温度和水分的影响^[10],其中 Zhang 等^[11]研究认为微生物 NUE 对温度升高有积极响应,且对水分变化的响应不大,而在极端气候中对 NUE 和 PUE 的研究结果则相反^[12]。另外,温度会通过养分计量比、酶活性计量比等特征来调控元素利用效率。Mooshammer 等^[13]研究表明微生物 CUE 随着 C:N 的增加而降低,NUE 随着 C:N 不平衡的增加而非线性增加。He 等^[14]认为土壤获取酶计量比对草地和森林生态系统的土壤 CUE 产生了显著影响。同时,Cui 等^[15]发现微生物受到碳限制的程度增强会降低 CUE。由于温度和相关因素对元素利用效率的影响不一致,这限制了对微生物元素利用效率的理解,因此需要进一步分析元素利用效率的不同季节动态以及影响因素。

根际是微生物活动参与植物和微生物之间资源交换的桥梁^[16],根际土壤具有较高的养分可用性,植物根系和根际微生物会构成竞争关系,从而刺激微生物活性和其对营养物质的需求,分解和利用有机质^[17]。与非根际土壤相比,根际土壤具有更丰富的微生物群落和更高的 CUE^[18]。大多数研究认为在森林土壤中根际微生物 CUE 大于非根际^[19],而 Lucas 等^[20]在落叶阔叶林的研究中则相反。因此,森林土壤中环境因素、养分条件、微生物活性的差异均会影响元素利用效率,造成根际和非根际土壤在不同季节间的差异。

黄土高原是中国主要的生态系统脆弱区之一,植树造林是恢复受干扰生态系统的有效措施^[21],其中刺槐是黄土高原的主要造林树种^[22],为开展人工林土壤微生物元素利用效率的研究提供了有利条件。因此,为了探究根际和非根际在季节动态上元素利用效率的差异及其影响因素,本研究以黄土高原安塞区的人工林土壤为研究对象,采集春、夏、秋季根际和非根际土壤,测定和计算微生物元素利用效率。通过探究季节动态下土壤微生物元素利用效率的变化及其影响因素,阐明季节动态下微生物资源限制和元素利用效率受到化学计量失衡和胞外酶活性影响的机制。研究可为人工林土壤养分管理提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与样品采集

研究地位于黄土高原腹地的安塞区五里湾流域(109°35′—109°37′ E, 36°87′—36°88′ N),该地区的气候属于温带大陆性季风气候,年均温度为 8.8℃,年均降雨量为 505.3 mm,降雨主要集中在夏季。土壤类型属于易受侵蚀的黄绵土,其土质疏松,有机质含量低;该区植被类型是以刺槐(*Robinia pseudoacacia*)为主的人工植被,主要种植了山杏(*Armeniaca sibirica*)和山桃(*Amygdalus davidiana*),槐木以柠条(*Caragana korshinskii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*),草本植物主要有猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等。本研究选取了 4 个海拔、坡度基本一致、树龄在 16—46 年的刺槐人工林样地,采集春、夏、秋季的根际和非根际土壤。

本研究于 2020 年 10 月(秋季)、2021 年 3 月(春季)、2021 年 6 月(夏季)在黄土高原进行土壤样品采集,因 2020 年 12 月土壤结冰未进行采样。在每个样地设置 3 个 20 m × 20 m 的采样样方,在每块样方内,按“S”型选取 10 个固定采样点(用于后续采样)。采样前先清除地表凋落物,用内径 5 cm 的土壤取样钻采集 0—10 cm 土壤(带根),去除不含根系的土壤,然后用无菌软毛刷刷下紧贴根部的土壤作为根际土;非附着的土壤作为非根际土。将同一样方采样点的 10 份土壤样品进行充分混合,作为一个土壤样品。所有混合后的土样通过 2 mm 网筛去除根系及其他杂物,每次采样根际和非根际均有 12 份土壤样品,将样品装入标记好的塑封袋后使用装有冰袋的保温箱运回实验室。将每份土样均分为两部分,一份样品室内自然风干后,用于测量基础理化指标;另一份鲜土储存在 4℃ 下用于测量微生物量和酶活性。

1.2 土壤样品测定

在 105℃ 下将铝制培养皿中的新鲜土壤干燥 24 h 后,称重至土壤重量不再发生变化,用重量法测定土壤含水量。土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)通过元素分析仪(EA3000)测定。土壤总磷(TP)采用硫酸-高氯酸消解,钼锑抗比色法进行测定。土壤可溶性有机碳(DOC)、氮(DON)采用 0.5 mol/L K₂SO₄溶液浸提,并用连续流动分析仪进行测定^[23]。土壤速效磷采用 NaHCO₃浸提,钼锑抗比色法进行测定。本研究采用熏蒸提取技术测量鲜土的微生物生物量碳(MBC)、氮(MBN)、磷(MBP)^[24—26]。胞外酶活性的测量采用 96 孔微孔板荧光法^[27],测定包括 β-葡萄糖苷酶(β-glucosidase, BG)、亮氨酸氨肽酶(Leucine aminopeptidase, LAP)、β-N-乙酰氨基葡萄糖(β-N-Acetyl-glucosaminidase, NAG)、碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase, AKP)。

1.3 数据处理

通过计算 DOC:DON、DOC:DOP、DON:DOP 与 MBC:MBN、MBC:MBP、MBN:MBP 的比值,可以确定微生物群落与土壤可利用资源之间的化学计量失衡。具体计算公式如下:

$$C:N_{\text{imbalance}} = \frac{\text{DOC:DON}}{\text{MBC:MBN}} \quad (1)$$

$$C:P_{\text{imbalance}} = \frac{DOC:DOP}{MBC:MBP} \quad (2)$$

$$N:P_{\text{imbalance}} = \frac{DON:DOP}{MBN:MBP} \quad (3)$$

为了确定季节动态上的资源限制情况,计算了胞外酶的矢量特征^[28]。矢量特征的计算公式如:

$$VL = \text{SQRT} \left[\left(\frac{BG}{BG+AKP} \right)^2 + \left(\frac{BG}{BG+LAP+NAG} \right)^2 \right] \quad (4)$$

$$VA = \text{DEGREES} \left[\text{ATAN2} \left(\frac{BG}{BG+AKP}, \frac{BG}{BG+LAP+NAG} \right) \right] \quad (5)$$

式中, VL 代表胞外酶活性矢量长度,表示微生物代谢受碳限制的程度, VL 值越大,微生物受碳限制程度越强; $VA(^{\circ})$ 代表胞外酶活性矢量角度,表示微生物代谢受氮或磷限制的程度; VA 大于 45° 表示微生物受磷限制, VA 小于 45° 表示微生物受氮限制。

碳利用效率计算公式如下^[29]:

$$CUE = CUE_{\text{max}} \times \left[\frac{S_{CN} \times S_{CP}}{(S_{CN} + K_x) \times (S_{CP} + K_x)} \right]^{0.5} \quad (6)$$

$$S_{CX} = \frac{1}{EEA_{CX}} \times \frac{B_{CX}}{L_{CX}} \quad (7)$$

式中, CUE_{max} 表示受到热力学约束的微生物生长效率上限,取值 0.6。 K_x 为半饱和系数,取值 0.5。 S_{CX} 是一个标量,表示微生物酶活性的分配在多大程度上抵消了可用资源元素组成与微生物生物量组成之间的差异。 EEA_{CX} 表示 $BG:(LAP+NAG)$ 或 $BG:AKP$, B_{CX} 表示 $MBC:MBN$ 或 $MBC:MBP$, L_{CX} 表示 $SOC:TN$ 或 $SOC:TP$ 。

氮、磷利用效率计算公式如下:

$$XUE = XUE_{\text{max}} \left[\frac{S_{XC}}{S_{XC} + K_C} \right] \quad (8)$$

$$S_{XC} = \frac{1}{EEA_{XC}} \times \frac{B_{XC}}{L_{XC}} \quad (9)$$

式中, XUE 表示 NUE 或 PUE 。 $XUE_{\text{max}} = 1.0$ 表示受到热力学约束的微生物氮、磷利用效率上限, $K_C = 0.5$ 为半饱和系数。 EEA_{XC} 表示 $(LAP+NAG):BG$ 或 $AKP:BG$, B_{XC} 表示 $MBN:MBC$ 或 $MBP:MBC$, L_{XC} 表示 $TN:SOC$ 或 $TP:SOC$ 。

1.4 数据分析

单因素方差分析 (ANOVA) 用于分析土壤理化性质、酶活性、矢量特征及元素利用效率在不同季节间差异的显著性,秩和检验 (Wilcoxon Signed Rank Test) 用于分析根际和非根际差异的显著性。采用偏最小二乘路径模型 (Partial least squares Structural equation modeling, PLS-PM) 从化学计量失衡角度进一步明确季节动态对元素利用效率的影响。以上分析和绘图均使用 R studio (R studio for Windows, version 4.2.1)。

2 结果分析

2.1 根际和非根际土壤微生物理化性质及微生物量的季节动态

从春、夏到秋三个季节,根际土壤 SOC 、 DOP 表现为显著的先升高后降低的趋势, TN 、 MBN 含量显著降低 ($P < 0.05$); 非根际土壤 SOC 等养分含量先升高后降低,而 DON 、 MBC 先降低后升高, MBP 则显著下降 ($P < 0.05$)。根际与非根际土壤养分计量比在不同季节表现出相同的变化趋势,其中 $SON:TP$ 先升高后下降, $DON:DOP$ 、 $MBC:MBN$ 先降低后升高。季节变化对土壤理化性质和微生物量具有显著影响,且在根际和非根际中的变化趋势有所差异 ($P < 0.05$, 表 1)。

表 1 土壤理化性质及微生物量

Table 1 Soil physiochemical properties and microbial biomass

参数 Parameter	取样位置 Sampling location	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
土壤有机碳	根际	9.66±0.71Bb	16.05±0.63Aa	3.13±0.16Ac
SOC/(g/kg)	非根际	5.31±0.59Ab	17.25±0.89Ba	3.27±0.18Ac
土壤全氮	根际	1.12±0.08Ba	0.74±0.07Bb	0.44±0.01Ac
TN/(g/kg)	非根际	0.73±0.08Aa	0.7±0.08Aa	0.45±0.02Ab
土壤全磷	根际	0.85±0.07Ba	0.6±0.01Ab	0.68±0.05Ab
TP/(g/kg)	非根际	0.34±0.03Ab	0.6±0.01Aab	0.86±0.18Aa
土壤碳氮比	根际	8.77±0.6Bb	23.37±1.75Aa	7.05±0.14Ab
SOC:TN	非根际	7.22±0.24Ab	27.06±1.87Ba	7.22±0.16Bb
土壤碳磷比	根际	11.64±0.81Ab	26.64±1.11Aa	4.92±0.44Ac
SON:TP	非根际	16.4±1.9Bb	28.86±1.52Ba	6.79±1.89Ac
土壤氮磷比	根际	1.39±0.14Aa	1.23±0.13Aa	0.7±0.06Ab
TN:TP	非根际	2.28±0.28Ba	1.17±0.14Ab	0.92±0.24Ab
可溶性有机碳	根际	450.97±38.79Ba	390.64±16.05Aa	300.89±13.47Ab
DOC/(mg/kg)	非根际	336.8±29.41Ab	397.34±4.58Ba	296.98±16.85Ab
可溶性有机氮	根际	37.64±3.62Ba	27.14±1.55Bb	20.75±0.4Bb
DON/(mg/kg)	非根际	20.29±1.33Aa	14.58±0.26Ab	19.23±0.67Aa
可溶性有机磷	根际	1.53±0.1Bb	4.2±0.26Ba	1.26±0.1Bb
DOP/(mg/kg)	非根际	0.59±0.04Ab	3.39±0.26Aa	0.85±0.07Ab
可溶性碳氮比	根际	12.46±0.72Ab	15.01±1.12Aa	14.55±0.68Aab
DOC:DON	非根际	16.43±0.5Bb	27.36±0.58Ba	15.75±1.11Bb
可溶性碳磷比	根际	303.89±28.65Aa	96.78±6.75Ab	260.13±25.39Aa
DOC:DOP	非根际	560.54±18.27Ba	123.4±7.39Bc	359.77±17.12Bb
可溶性氮磷比	根际	24.63±1.84Aa	6.49±0.15Bc	17.77±1.58Ab
DON:DOP	非根际	34.18±0.77Ba	4.55±0.32Ac	24.23±2.24Bb
微生物量碳(MBC)	根际	288.86±39.66Ba	163.05±11.88Bb	136.27±8.91Bb
/(mg/kg)	非根际	171.53±28.81Aa	89.96±8.32Ab	111.69±4.46Ab
微生物量氮	根际	13.71±0.48Ba	9.66±0.35Ab	6.67±0.66Bc
MBN/(mg/kg)	非根际	8.64±0.87Aa	9.57±0.35Aa	5.12±0.7Ab
微生物量磷	根际	11.92±0.74Ba	5.2±0.34Ab	5.35±0.51Bb
MBP/(mg/kg)	非根际	8.04±0.68Aa	5.87±0.18Bb	4.4±0.4Ac
微生物量碳氮	根际	21.46±3.04Aa	16.89±1.12Ba	24.47±4.34Aa
MBC:MBN	非根际	18.85±1.22Ab	9.78±1.22Ac	28.46±4.85Aa
微生物量碳磷	根际	24.75±3.2Ba	32.85±3.06Ba	31.31±5.8Aa
MBC:MBP	非根际	20.13±1.57Ab	15.37±1.39Ab	27.99±2.89Aa
微生物氮磷比	根际	1.23±0.12Bb	1.95±0.15Ba	1.26±0.06Bb
MBN:MBP	非根际	1.06±0.02Ab	1.64±0.06Aa	1.11±0.07Ab

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 土壤总氮 Total nitrogen; TP: 土壤总磷 Total phosphorus; DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic Carbon; DON: 可溶性有机氮 Dissolved organic Nitrogen; DOP: 可溶性有机磷 Dissolved organic Phosphorus; 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 phosphorous; 不同大写字母表示不同生境(根际或非根际)在相同季节间的差异显著($P<0.05$), 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著($P<0.05$)

2.2 根际和非根际土壤胞外酶活性及化学计量特征的季节动态

从春、夏到秋三个季节, 土壤胞外酶及其计量比在不同季节的变化趋势有所不同($P<0.05$, 表 2)。BG、LAP+NAG 活性均在根际和非根际中表现为先升高后降低的变化趋势, 而 AKP 活性先下降后上升。根际土壤胞外酶活性总体均显著高于非根际土壤($P<0.05$)。BG、(LAP+NAG) 在根际和非根际土壤中均在夏季最低,

而 BG:AKP 和 (LAP+NAG):AKP 在夏季显著高于春、秋季。

表 2 土壤胞外酶活性及计量比

Table 2 Soil extracellular enzyme activity and metabolic quotient

参数 Parameter	取样位置 Sampling location	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
β-葡萄糖苷酶(BG)/ (nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	根际	936.8±66.43Ba	1000.43±61.61Ba	454.87±50.73Ab
	非根际	750.91±94.92Aab	939.37±80.53Aa	537.98±60.33Bb
亮氨酸氨肽酶(LAP)/ (nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	根际	28.9±8.59Ba	40.61±2.24Aa	41.93±4.72Ba
	非根际	26.93±2.43Ac	48.37±2.56Ba	33.57±1.51Ab
β-N-乙酰氨基葡萄糖(NAG)/ (nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	根际	313.57±14.91Bb	525.03±65.07Ba	128.25±7.56Ac
	非根际	180.72±8.89Ab	317.24±8.99Aa	156.3±15.49Bb
LAP+NAG/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	根际	342.47±21.3Bb	565.64±64.52Ba	170.18±8.73Ac
	非根际	207.65±8.26Ab	365.61±9.73Aa	189.87±15.22Bb
碱性磷酸酶(AKP)/ (nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	根际	871.29±52.54Ba	127.13±25.07Ac	601.54±42.56Bb
	非根际	475.68±43.4Aa	128.04±12.99Bb	429.63±22.53Aa
BG/(LAP+NAG)	根际	2.85±0.27Aa	1.99±0.24Ab	2.75±0.31Aab
	非根际	3.59±0.4Ba	2.58±0.22Bb	2.83±0.18Aab
BG/AKP	根际	1.16±0.13Ab	13.43±3.36Ba	0.77±0.09Ab
	非根际	1.67±0.27Bb	7.5±0.29Aa	1.24±0.1Bb
(LAP+NAG)/AKP	根际	0.41±0.04Ab	6.64±1.21Ba	0.29±0.01Ab
	非根际	0.48±0.05Bb	3.16±0.3Aa	0.46±0.05Bb
ln(BG):ln(NAG+LAP):ln(AKP)	根际	1.01:0.86:1	1.49:1.36:1	0.97:0.80:1
	非根际	1.07:0.87:1	1.42:1.23:1	1.03:0.86:1

BG: β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase; LAP: 亮氨酸氨肽酶 Leucine arylamidase; NAG: β-N-乙酰氨基葡萄糖 β-N-Acetyl-glucosaminidase; AKP: 碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase; 不同大写字母表示不同生境在相同季节间的差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($P<0.05$)

2.3 根际和非根际土壤化学计量失衡的季节动态

本研究发现,在根际与非根际土壤中,C:N 失衡在季节上的变化趋势均表现为夏季>春季>秋季,在夏季达到最大值(0.91 和 3.22),而 C:P 和 N:P 失衡呈现先降低后增加的趋势。根际土壤 C:N 失衡在春、夏季显著低于非根际土壤;C:P 失衡在三个季节均显著低于非根际土壤;N:P 失衡在春、秋季显著低于非根际土壤 ($P<0.05$, 图 1)。

2.4 根际和非根际土壤胞外酶活性矢量特征及元素利用效率的季节动态

根际与非根际矢量长度(VL)在不同季节表现为夏季>春季>秋季,表明土壤微生物在夏季碳限制最强。矢量角度(VA)在夏季低于 45°,而在春、秋季大于 45°,表明土壤微生物在夏季受氮限制,春、秋季受磷限制。土壤胞外酶活性矢量特征均受到季节和生境的显著影响 ($P<0.05$, 图 2)。

如图 3 所示,根际与非根际土壤微生物 CUE 在夏季最低,而 NUE 和 PUE 在夏季达到最大值后逐渐减少,土壤微生物碳、氮、磷利用效率均受到季节的显著影响 ($P<0.05$)。根际土壤中 CUE 高于非根际土壤,而 NUE 和 PUE 低于非根际土壤。这表明根际微生物在春秋两季对碳固定的贡献较强,非根际微生物在夏季对氮、磷固定的贡献较强。

2.5 根际和非根际土壤微生物元素利用效率影响因素

PLS-PM 结果显示,根际土壤微生物元素利用效率与矢量特征呈显著正相关 ($P<0.001$, 图 4),非根际土壤元素利用效率与矢量特征呈显著负相关,与化学计量失衡呈显著正相关 ($P<0.05$, 图 4)。其中,根际土壤微生物化学计量失衡与胞外酶计量比和微生物量计量比呈显著正相关 ($P<0.001$),而与元素利用效率和矢量特征不相关。在非根际土壤中,化学计量失衡与胞外酶计量比和元素利用效率呈显著正相关 ($P<0.001$),而与

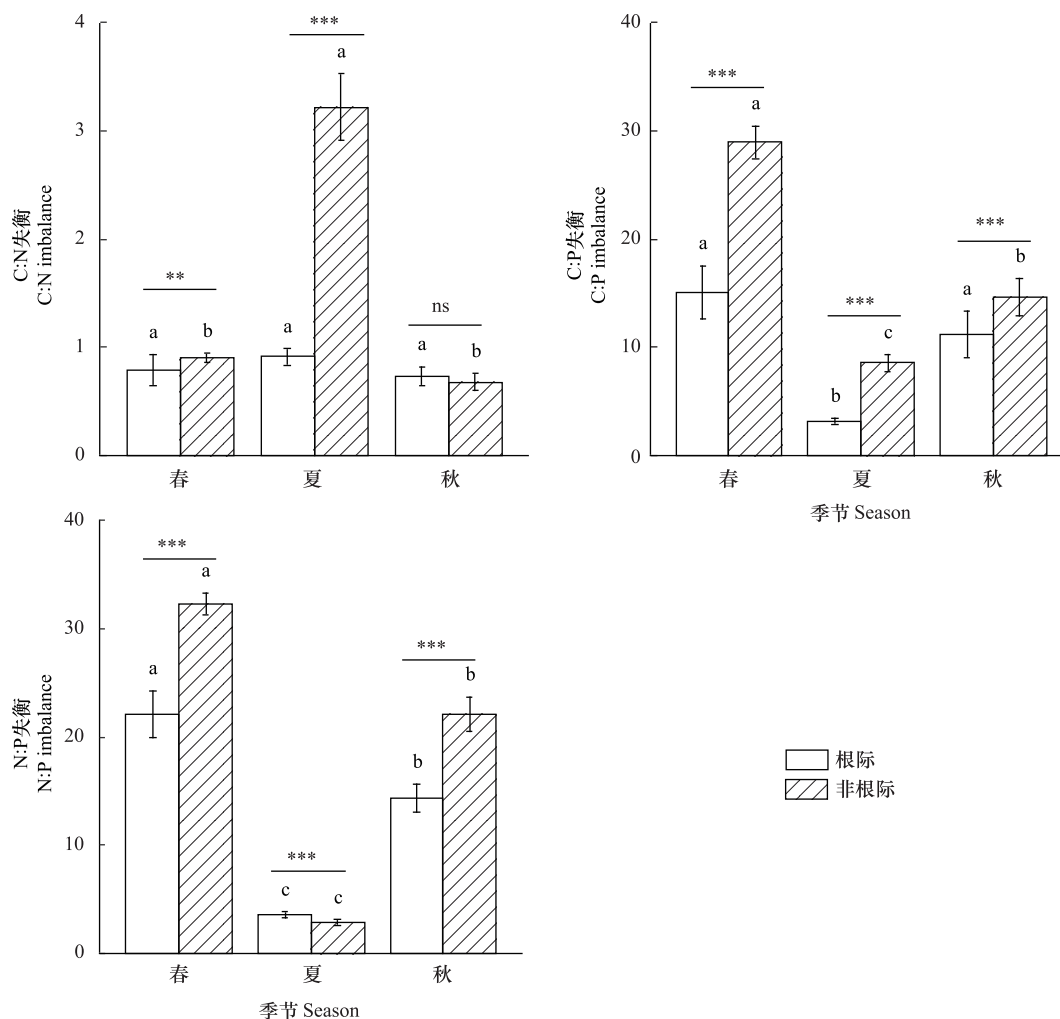


图1 根际和非根际土壤化学计量失衡的季节动态

Fig.1 Seasonal dynamics of stoichiometric imbalance in rhizosphere and bulk soil

C:N 失衡:碳氮化学计量失衡 $C:N_{\text{imbalance}}$; C:P 失衡:碳磷化学计量失衡 $C:P_{\text{imbalance}}$; N:P 失衡:氮磷化学计量失衡 $N:P_{\text{imbalance}}$; * 表示不同生境在相同季节间的差异,其中 * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$; ns 表示不显著, $P > 0.05$; 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($P < 0.05$)

微生物量计量比和矢量特征不相关 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 黄土高原根际和非根际土壤资源限制的季节动态差异及其影响因素

本研究发现,根际和非根际土壤微生物在夏季受到碳、氮限制最强,春秋季受到磷限制最强(图2)。Wang 等^[30]的研究认为增温加剧了土壤微生物碳限制,减轻了磷限制。造成夏季碳限制的原因可能是植物生长季节新鲜 C 的输入可能会激活处于休眠或不活跃状态的微生物群落,这些微生物会合成各种酶并加速土壤 C 的分解,最终导致 C 限制增强^[31]。本研究还发现夏季受到氮限制,这与 Sistla 等^[32]在对北极土壤的研究结果一致。一方面夏季较大的 C:N 失衡表明 N 相对于 C 可用性较低,且夏季维持光合作用和呼吸所需的 C 资源受到限制,所以微生物群落采取了一种资源保护策略,优先利用碳来维持基本的生命活动,导致微生物表现出氮限制^[33–35]。研究结果表明,与夏季土壤相比,春、秋季土壤微生物的高 C:P 和 N:P 比率,加剧了底物化学计量失衡,使微生物在春、秋季受到 P 限制。造成这种结果的原因可能是黄土高原普遍缺乏磷^[36–37],夏

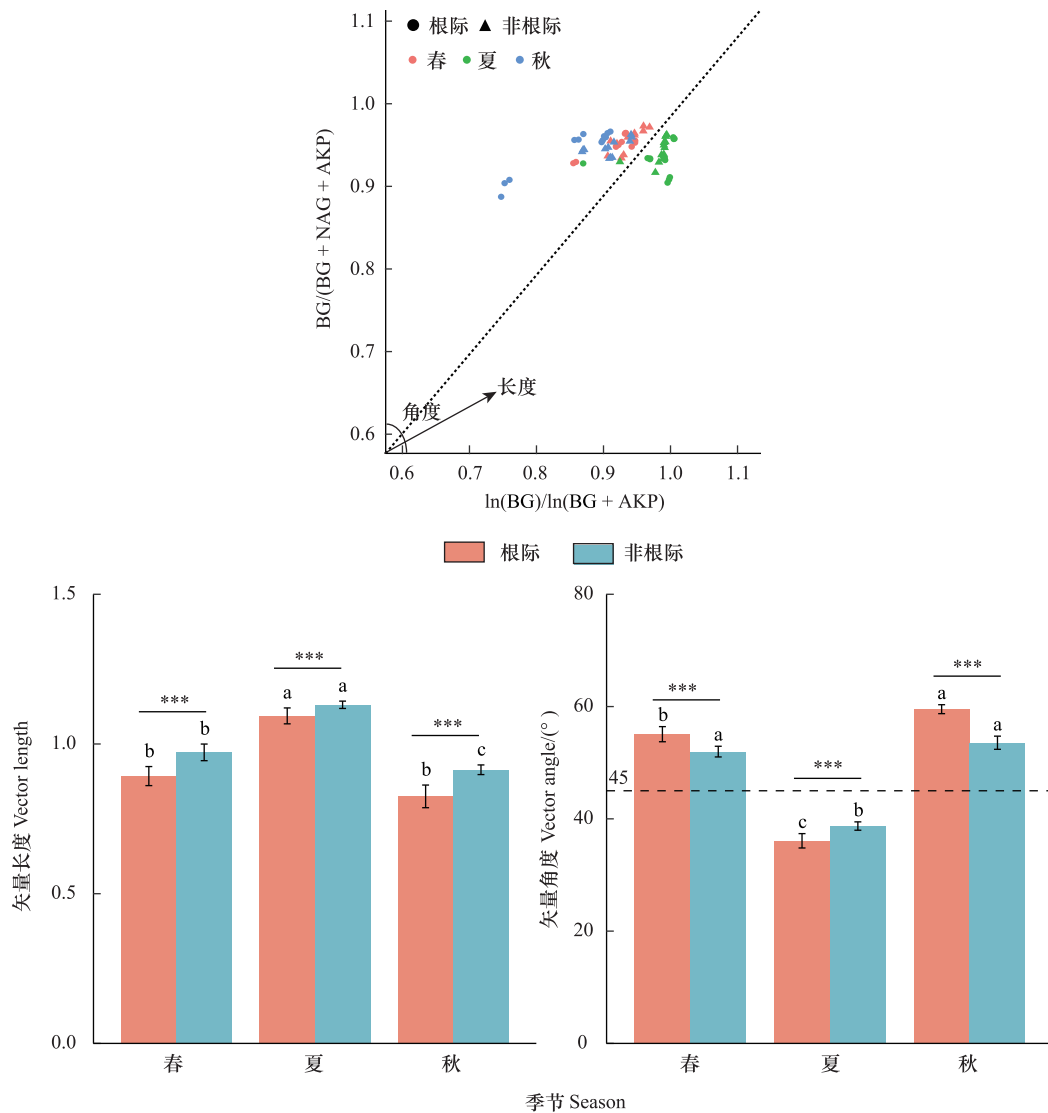


图2 根际和非根际土壤微生物养分限制的季节动态

Fig.2 The seasonal dynamics of soil microbial nutrient limitation in rhizosphere and bulk soil

VL: 矢量长度 Vector length; VA: 矢量角度 Vector angle; * 表示不同生境在相同季节间的差异, 其中 * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$; ns 表示不显著, $P > 0.05$; 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($P < 0.05$)

季变暖和降雨增多缓解了微生物磷限制^[30, 38]。资源分配理论表明, 土壤微生物为了抵消 P 限制, 通常分配更多资源用于 P 获取酶的分泌, 导致较低的 BG:AKP 和 (NAG+LAP):AKP^[39]。本研究还发现与非根际土壤相比, 根际土壤微生物受到较强的磷限制, 较弱的碳、氮限制(图 2)。在黄土高原磷显示出低生物可利用性^[37], 且人工林际微生物对土壤养分的利用受到植物根系竞争的影响, 从而降低土壤养分的可用性^[40]。此外, 刺槐作为豆科植物, 根瘤菌系统的生物固氮增加了根际可利用氮^[41]。张英等^[42]的研究认为氮沉降加剧了土壤微生物的磷限制, 且根际磷限制程度更强, 这可能是由于土壤氮、磷元素的巨大失衡导致氮输入较多, 刺激植物根系吸收更多的氮, 但限制了磷的吸收^[43]。然而, 也有 Kang 等^[16]认为根际土壤微生物与非根际土壤相比, 受到较弱的磷限制, 造成这种结果的原因可能是根际土调节微生物代谢和养分获取, 使根际土壤磷含量低于非根际土壤。

PLS 研究结果表明, 资源限制的变化受到化学计量失衡对酶活性的显著影响(图 4)。基于全球数据的研究表明, C、N 和 P 获取酶的对数转化活性收敛于 1:1:1^[44]。微生物群落在不同季节对特定酶的投资比例不

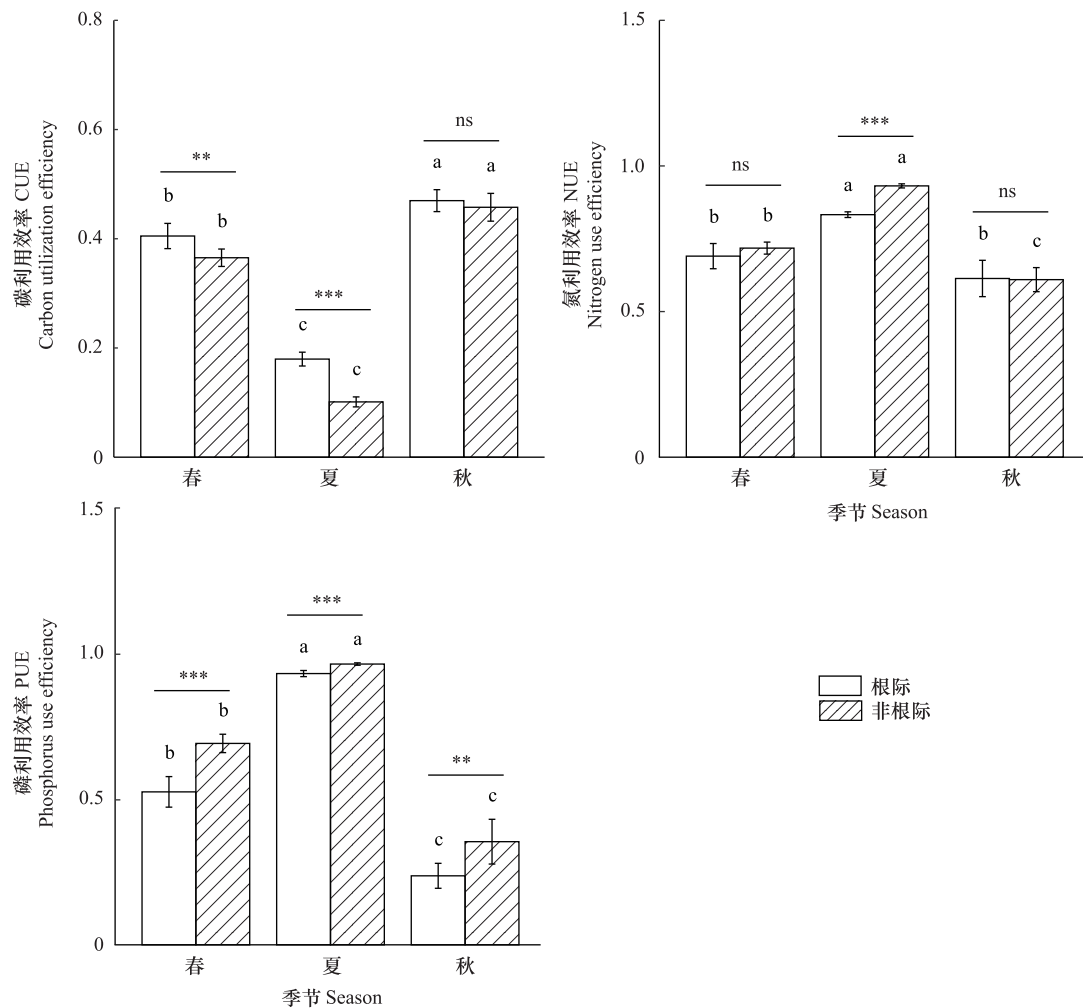


图3 根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节动态

Fig.3 The seasonal dynamics of soil microbial element utilization efficiency in rhizosphere and bulk soil

CUE:碳利用效率 Carbon utilization efficiency; NUE:氮利用效率 Nitrogen use efficiency; PUE:磷利用效率 Phosphorus use efficiency; * 表示不同生境在相同季节间的差异,其中*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$,***表示 $P<0.001$;ns表示不显著, $P>0.05$;不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著($P<0.05$)

同,这可能取决于不同季节的资源限制^[45-46]。本研究根际土壤在不同季节上的 $\ln(BG):\ln(NAG+LAP):\ln(AKP)$ 分别为1.01:0.86:1、1.49:1.36:1和0.97:0.80:1,非根际土壤在不同季节上的比值分别为1.07:0.87:1、1.42:1.23:1、1.03:0.86:1,表明夏季较高的C、N获取酶缓解了C、N限制,而春、秋季C、P受到限制时,对N获取酶的投资将减少。这意味着夏季土壤中碳和氮资源更为丰富,微生物通过增加相关酶的投资来提高对养分的获取能力,从而缓解元素限制^[47]。因此,土壤微生物通过调整对不同受限养分酶的投资来适应环境,以减轻由于化学计量失衡而导致的资源限制^[48]。

3.2 黄土高原根际与非根际土壤微生物元素利用效率的季节动态变化及影响因素

本研究发现,黄土高原刺槐林根际与非根际土壤微生物碳利用效率在夏季最低,秋季最高,其均值约为0.33(图3),处于全球森林土壤CUE(0.41)的线下范围^[49]。该结果与Tang和韩春雪等^[50-51]在人工林的研究结果一致;温度、湿度都影响着微生物群落组成,从而影响土壤CUE。此外,CUE的季节动态特征可能与养分有关^[1, 50]。不同季节地上植被群落的生长状况不同,夏季温度升高和降雨增加会导致微生物活性的增强;这种情况下,微生物在土壤中分解有机物质的速度会加快,从而增加了土壤中的养分释放^[1]。然而,夏季光合

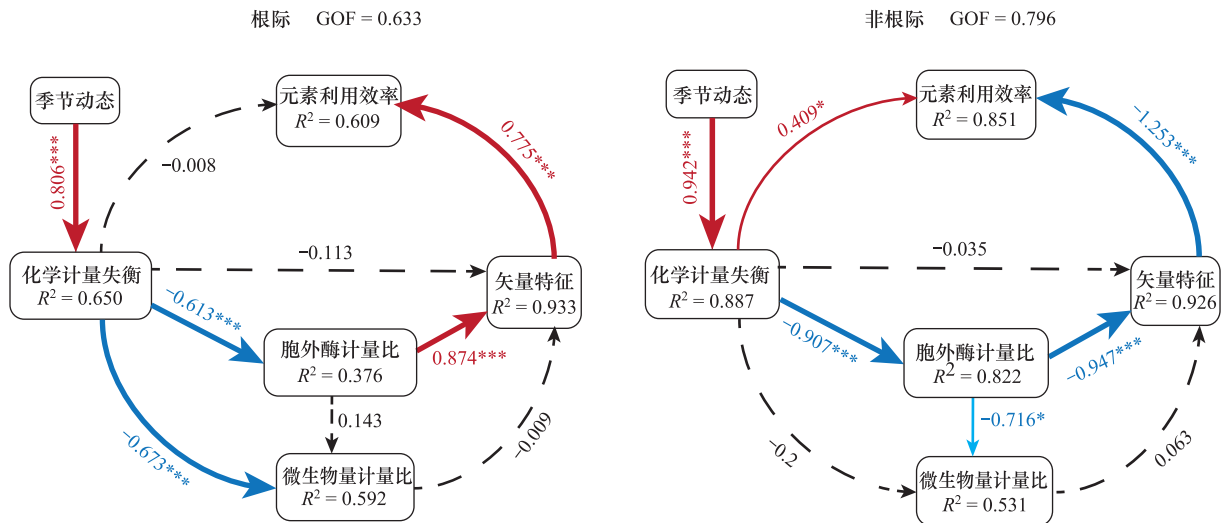


图 4 根际和非根际季节动态对元素利用效率影响的偏最小二乘路径建模分析

Fig.4 Partial least-squares path modelling analysis of seasonal dynamics in rhizosphere and bulk environments on element utilization efficiency

方框内 R^2 为模型解释方差, 箭头上的数字表示路径系数; 红色和蓝色箭头分别代表显著正相关和显著负相关 ($P < 0.05$); 黑色虚线箭头表示无显著相关关系 ($P > 0.05$), 箭头的宽度表示关系的强弱, 其中 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

作用增强, 植物会将更多的碳资源转化为生物质, 从而减少了土壤中可供微生物利用的碳资源。因此, 微生物在有限的碳资源下进行生长和代谢活动, 从而导致微生物 CUE 降低。随着秋季凋落物增加, 提供微生物所需生长的养分增加了, 这进而使微生物 CUE 增加^[52]。根据 Zhang 等^[53]进行的全球模拟研究显示, 养分减少会导致 CUE 呈现下降趋势; 然而也有 Xiong 等^[9]认为在低海拔地区夏季土壤 CUE 大于冬季, 而在高海拔地区则相反, 夏季较高的土壤温度和湿度为微生物的繁殖提供了良好的代谢环境, 而冬季植被生长缓慢, 根系分泌物输入 DOC 含量较低; 微生物在高海拔地区可能比在低海拔地区利用更多的 C 作为其能量需求来应对低温, 且 DOC 是冬季影响微生物群落的主要因子。本研究结果发现根际土壤微生物 CUE 大于非根际土壤, 与根际土相比, 非根际土具有更高的 C:N (表 1), 这与 Lv 等^[19]的研究结果相同, 根系分泌物和根碎屑来源的植物碳输入增加了土壤中养分含量。贾淑霞^[54]在人工林的研究中表明根际呼吸大于非根际呼吸, 造成差异的原因是根际土壤有机质含量高, N 限制更为明显, 微生物更多地利用有机质来进行代谢和呼吸, 导致每单位生物量呼吸更多的碳, 从而减少微生物 CUE^[55]。

本研究 PLS-PM 分析结果表明, 非根际土壤 CUE 季节动态受到土壤化学计量失衡和微生物群落资源限制的影响, 而根际土壤 CUE 季节动态主要受到资源限制的影响 (图 4)。Wu 等^[56]在亚热带森林的研究表明 C:N 不平衡与微生物 CUE 呈显著负相关, 微生物会通过调节元素分配方式维持化学计量平衡, 从而保持正常的生理活动^[57]。在较高的 C:N 失衡的环境中, 氮限制增加, 土壤微生物可以降低氮矿化和 CUE 来应对元素失衡^[13]。夏季微生物受到碳限制时, 土壤微生物需要更多的能量来分解有机物, 导致碳获取酶增加, 且夏季植被用于代谢和维持生命活动的碳增加, 而较少的碳用于生长, 因此 CUE 会降低^[58]; He 等^[14]在全球森林土壤的分析中发现, BG:(LAP+NAG) 对土壤微生物 CUE 产生了较强的负面影响。在夏季 N 限制的条件下, 微生物无法充分利用碳来进行生长和代谢活动, 导致更少的碳转化为微生物生物量, 更多的以 CO_2 的形式释放多余的碳, 从而降低微生物 CUE^[48, 59]。Ramp 假说 (Rhizo-Accelerated Mineralisation and Priming) 认为在 CO_2 升高的条件下, 根系通过刺激土壤有机质分解, 改变生长限制影响元素的可利用性^[33], 微生物夏季对 C 需求增加的同时导致 CUE 降低, 并且会根据 C 周转速率的快慢增加碳限制^[48]。渐进式氮限制假说指出, 大气 CO_2 升高时土壤的碳氮比增加会导致更高的氮利用效率, 增加土壤在短期内固碳的能力^[60]。森林生态系统中普

遍存在土壤磷限制,导致夏季土壤 N:P 升高,反过来会通过磷获取酶的产生来降低微生物 CUE^[61–62]。

4 结论

化学计量失衡和矢量特征的差异表明微生物在不同季节上受到不同的资源限制,夏季新鲜碳输入激活了微生物群落,加速碳分解导致碳限制增强,春秋季节较高 C:P 和 N:P 加剧底物化学计量失衡使得磷限制加剧。微生物元素利用效率在不同季节间差异显著,由于夏季碳限制加强,导致碳获取酶的增加,从而降低了土壤微生物 CUE。根际微生物在春秋季节对碳固定的贡献较强,非根际微生物在夏季对氮、磷固定的贡献较强。非根际土壤元素利用效率季节动态受到土壤化学计量失衡和微生物群落资源限制的影响,而根际土壤元素利用效率季节动态主要受到资源限制的影响。

参考文献 (References):

- [1] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Agren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [2] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 2016, 7: 13630.
- [3] Tao F, Huang Y Y, Hungate B A, Manzoni S, Frey S D, Schmidt M W I, Reichstein M, Carvalhais N, Ciais P, Jiang L F, Lehmann J, Wang Y P, Houlton B Z, Ahrens B, Mishra U, Hugelius G, Hocking T D, Lu X J, Shi Z, Viatkin K, Vargas R, Yigini Y, Omuto C, Malik A A, Peralta G, Cuevas-Corona R, Di Paolo L E, Luotto I, Liao C J, Liang Y S, Saynes V S, Huang X M, Luo Y Q. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage. *Nature*, 2023, 618: 981-985.
- [4] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5): 336-340.
- [5] Li J W, Jian S Y, de Koff J P, Lane C S, Wang G S, Mayes M A, Hui D F. Differential effects of warming and nitrogen fertilization on soil respiration and microbial dynamics in switchgrass croplands. *GCB Bioenergy*, 2018, 10(8): 565-576.
- [6] Schimel J, Weintraub M N, Moorhead D. Estimating microbial carbon use efficiency in soil: Isotope-based and enzyme-based methods measure fundamentally different aspects of microbial resource use. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 169: 108677.
- [7] Steinweg J M, Plante A F, Conant R T, Paul E A, Tanaka D L. Patterns of substrate utilization during long-term incubations at different temperatures. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2722-2728.
- [8] 朱万泽,马胜兰,王文武,李霞,盛哲良.土壤微生物碳利用效率研究进展. *山地学报*, 2023, 41(01): 1-18.
- [9] Xiong X L, Lyu M K, Deng C, Li X J, Lu Y M, Lin W S, Jiang Y M, Xie J S. Carbon and nitrogen availability drives seasonal variation in soil microbial communities along an elevation gradient. *Forests*, 2022, 13(10): 1657.
- [10] Nottingham A T, Whitaker J, Ostle N J, Bardgett R D, McNamara N P, Fierer N, Salinas N, Ccahuana A J Q, Turner B L, Meir P. Microbial responses to warming enhance soil carbon loss following translocation across a tropical forest elevation gradient. *Ecology Letters*, 2019, 22(11): 1889-1899.
- [11] Zhang S S, Zheng Q, Noll L, Hu Y T, Wanek W. Environmental effects on soil microbial nitrogen use efficiency are controlled by allocation of organic nitrogen to microbial growth and regulate gross N mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 135: 304-315.
- [12] Mooshammer M, Hofhansl F, Frank A H, Wanek W, Hämmerle I, Leitner S, Schneckner J, Wild B, Watzka M, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Decoupling of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus cycling in response to extreme temperature events. *Science Advances*, 2017, 3(5): e1602781.
- [13] Mooshammer M, Wanek W, Hämmerle I, Fuchslueger L, Hofhansl F, Knoltsch A, Schneckner J, Takriti M, Watzka M, Wild B, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nature Communications*, 2014, 5: 3694.
- [14] He P, Zhang Y T, Shen Q R, Ling N, Nan Z B. Microbial carbon use efficiency in different ecosystems: a meta-analysis based on a biogeochemical equilibrium model. *Global Change Biology*, 2023, 29(17): 4758-4774.
- [15] Cui Y X, Wang X, Zhang X C, Ju W L, Duan C J, Guo X B, Wang Y Q, Fang L C. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 147: 107814.
- [16] Kang H B, Xue Y, Yan C L, Lu S, Yang H, Zhu J Q, Fu Z J, Wang D X. Contrasting patterns of microbial nutrient limitations between rhizosphere and bulk soil during stump sprout restoration in a clear-cut oak forest. *Forest Ecology and Management*, 2022, 515: 120241.

- [17] Finzi A C, Abramoff R Z, Spiller K S, Brzostek E R, Darby B A, Kramer M A, Phillips R P. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 2082-2094.
- [18] Maciá-Vicente J G, Nam B, Thines M. Root filtering, rather than host identity or age, determines the composition of root-associated fungi and oomycetes in three naturally co-occurring Brassicaceae. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 146: 107806.
- [19] Lv C H, Wang C K, Cai A D, Zhou Z H. Global magnitude of rhizosphere effects on soil microbial communities and carbon cycling in natural terrestrial ecosystems. *The Science of the Total Environment*, 2023, 856(Pt 1): 158961.
- [20] Lucas J M, McBride S G, Strickland M S. Trophic level mediates soil microbial community composition and function. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107756.
- [21] Liu J L, Yang Z L, Dang P, Zhu H L, Gao Y, Ha V N, Zhao Z. Response of soil microbial community dynamics to Robinia pseudoacacia L. afforestation in the Loess Plateau: a chronosequence approach. *Plant and Soil*, 2018, 423(1): 327-338.
- [22] Jiao J Y, Zhang Z G, Bai W J, Jia Y F, Wang N. Assessing the ecological success of restoration by afforestation on the Chinese Loess Plateau. *Restoration Ecology*, 2012, 20(2): 240-249.
- [23] Jones D, Willett V. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 991-999.
- [24] Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- [25] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1982, 14(4): 319-329.
- [26] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, Waring B G, Powers J S, Kuske C R, Moorhead D L, Follstad Shah J J. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172-189.
- [30] Wang, J., Zhou, M., Hu, H., Kuai, J., Wang, X., & Chu, L. Effects of soil warming on soil microbial metabolism limitation in a *Quercus acutissima* Forest in North Subtropical China. *Forests*, 2023, 14(1), 19.
- [31] Sun T T, Wang Y G, Guo Y F, Jing X, Feng W T. Contrasting elevational patterns of microbial carbon and nutrient limitation in soil from alpine meadow to desert. *Catena*, 2023, 223: 106901.
- [32] Sistla S A, Asao S, Schimel J P. Detecting microbial N-limitation in tussock tundra soil: implications for Arctic soil organic carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55: 78-84.
- [33] Phillips R P, Meier I C, Bernhardt E S, Grandy A S, Wickings K, Finzi A C. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *Ecology Letters*, 2012, 15(9): 1042-1049.
- [34] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [35] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [36] Liu Z P, Shao M A, Wang Y Q. Spatial patterns of soil total nitrogen and soil total phosphorus across the entire Loess Plateau region of China. *Geoderma*, 2013, 197/198: 67-78.
- [37] Wang Y Q, Zhang X C, Huang C Q. Spatial variability of soil total nitrogen and soil total phosphorus under different land uses in a small watershed on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2009, 150(1/2): 141-149.
- [38] Deng L, Peng C H, Huang C B, Wang K B, Liu Q Y, Liu Y L, Hai X Y, Shangguan Z P. Drivers of soil microbial metabolic limitation changes along a vegetation restoration gradient on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 353: 188-200.
- [39] Yokoyama D, Imai N, Kitayama K. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the activities of four different classes of fine-root and soil phosphatases in Bornean tropical rain forests. *Plant and Soil*, 2017, 416(1): 463-476.
- [40] Ai C, Liang G Q, Sun J W, Wang X B, Zhou W. Responses of extracellular enzyme activities and microbial community in both the rhizosphere and bulk soil to long-term fertilization practices in a fluvo-aquic soil. *Geoderma*, 2012, 173/174: 330-338.
- [41] de A Lira M Jr, Smith D L. Use of a standard TWAIN scanner and software for nodule number determination on different legume species. *Soil*

- Biology and Biochemistry, 2000, 32(10): 1463-1467.
- [42] 张英,张常洪,汪其同,汪其同,朱晓敏,尹华军.氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异.植物生态学报, 2022, 46(04): 473-483.
- [43] Deng Q, Hui D F, Dennis S, Reddy K C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 713-728.
- [44] 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.
- [45] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [46] Allison S D, Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(5): 937-944.
- [47] Wang C Q, Jiao R Z. Adaptive pathways of microorganisms to cope with the shift from P- to N-limitation in subtropical plantations. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 870667.
- [48] 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.
- [49] Qiao Y, Wang J, Liang G P, Du Z G, Zhou J, Zhu C, Huang K, Zhou X H, Luo Y Q, Yan L M, Xia J Y. Global variation of soil microbial carbon-use efficiency in relation to growth temperature and substrate supply. *Scientific Reports*, 2019, 9: 5621.
- [50] Tang Y K, Chen Y M, Wen X F, Sun X M, Wu X, Wang H M. Variation of carbon use efficiency over ten years in a subtropical coniferous plantation in southeast China. *Ecological Engineering*, 2016, 97: 196-206.
- [51] 韩春雪,刘廷玺,段利民,吕扬,闫雪,李凯旋.科尔沁沙地两种植被类型土壤呼吸动态变化及其影响因子.生态学报, 2017, 37(06): 1994-2004.
- [52] 于宗恺,刘小伟,朵莹,张强,刘励,程杰,程积民,郭梁.黄土高原退耕草地演替过程中土壤及微生物碳氮磷化学计量关系时空变化[J].中国草地学报, 2023, 45(08): 118-128.
- [53] Zhang Y J, Huang K, Zhang T, Zhu J T, Di Y P. Soil nutrient availability regulated global carbon use efficiency. *Global and Planetary Change*, 2019, 173: 47-52.
- [54] 贾淑霞.落叶松和水曲柳人工林土壤、根系和土壤微生物呼吸研究.东北林业大学, 2009.
- [55] Spohn M, Chodak M. Microbial respiration per unit biomass increases with carbon-to-nutrient ratios in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 128-133.
- [56] Wu G P, Su Y G, Wang J J, Lin S N, Huang Z Y, Huang G. Elevational patterns of microbial carbon use efficiency in a subtropical mountain forest. *Biology and Fertility of Soils*, 2024, 60(1): 5-15.
- [57] 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.
- [58] 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(06): 620-630.
- [59] Chen L Y, Liu L, Mao C, Qin S Q, Wang J, Liu F T, Blagodatsky S, Yang G B, Zhang Q W, Zhang D Y, Yu J C, Yang Y H. Nitrogen availability regulates topsoil carbon dynamics after permafrost thaw by altering microbial metabolic efficiency. *Nature Communications*, 2018, 9: 3951.
- [60] Luo Y Q, Su B, Currie W S, Dukes J S, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, Mc MURTRIE R E, Oren R, Parton W J, Pataki D E, Shaw M R, Zak D R, Field C B. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience*, 2004, 54(8): 731.
- [61] Cui Y X, Bing H J, Moorhead D L, Delgado-Baquerizo M, Ye L P, Yu J L, Zhang S P, Wang X, Peng S S, Guo X, Zhu B, Chen J, Tan W F, Wang Y Q, Zhang X C, Fang L C. Eoenzymatic stoichiometry reveals widespread soil phosphorus limitation to microbial metabolism across Chinese forests. *Communications Earth & Environment*, 2022, 3: 184.
- [62] Yao Q M, Li Z, Song Y, Wright S J, Guo X, Tringe S G, Tfaily M M, Paša-Tolić L, Hazen T C, Turner B L, Mayes M A, Pan C L. Community proteogenomics reveals the systemic impact of phosphorus availability on microbial functions in tropical soil. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 499-509.