

DOI: 10.20103/j.stxb.202403180556

陈雅轩, 张彧璠, 王佳乐, 陈艳梅, 刘倩愿. 不同林龄华北落叶松土壤酶活性和碳氮磷化学计量变化. 生态学报, 2025, 45(1): 25-41.

Chen Y X, Zhang Y F, Wang J L, Chen Y M, Liu Q Y. Changes of soil enzyme activity and the stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in *Larix principis-rupprechtii* plantations at different ages. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 25-41.

不同林龄华北落叶松土壤酶活性和碳氮磷化学计量变化

陈雅轩, 张彧璠, 王佳乐, 陈艳梅, 刘倩愿*

河北师范大学地理科学学院, 河北省环境演变与生态建设重点实验室, 石家庄 050024

摘要: 为人工林的合理经营提供理论依据, 以塞罕坝机械林场五个林龄(15 年、25 年、35 年、45 年和 55 年)的华北落叶松人工林土壤为研究对象, 分析不同深度土壤(0—15 和 15—30 cm)的理化性质、酶活性以及计量比特征, 并揭示其相互关系。结果表明: (1) 土壤有机碳、全氮含量随林龄增长而升高, 而含水率、全磷和全钾含量呈现先升后降的趋势。表层土壤(0—15 cm)的含水率、有机碳、全氮和全磷含量显著高于深层土壤(15—30 cm), 土壤全钾含量呈现相反规律。(2) 土壤的 β -1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -1,4-木糖酶、亮氨酸氨肽酶、 β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶的活性随林龄的增加呈增大趋势, 随土壤深度的加深呈减小趋势。(3) 六种土壤酶活性与土壤含水率、有机碳和全氮含量呈显著正相关($P < 0.05$), 与土壤 pH 值、全钾含量呈负相关。由冗余分析和逐步回归得出, 土壤 pH、含水率、氮磷比和土壤养分是影响土壤酶活性的主要因素, 土壤养分是影响土壤酶化学计量的主要因素。(4) 研究区土壤磷的含量极度贫瘠(均小于 0.2 g/kg), 由氮磷比可得 15—35 年华北落叶松的生长受到氮和磷的共同限制, 45 和 55 年华北落叶松的生长主要受磷限制。在所有林龄中, 氮限制程度随土壤深度的加深而降低, 而磷限制程度则随土壤深度加深而增强。(5) 土壤酶化学计量氮磷比(0.77—0.84)和酶化学计量碳磷比(0.84—0.92)均高于全球的平均值(0.44 和 0.62)。酶活矢量角度均小于 45°, 且随土壤加深而减小。说明土壤微生物受到较为强烈的氮、磷限制, 其中氮限制程度随土壤深度加深而加强。因此, 在华北落叶松人工林经营管理中应考虑外源氮和磷的投入, 缓解华北落叶松人工林生态系统的养分限制。

关键词: 林龄; 土壤深度; 酶活性; 化学计量; 华北落叶松

Changes of soil enzyme activity and the stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in *Larix principis-rupprechtii* plantations at different ages

CHEN Yaxuan, ZHANG Yufan, WANG Jiale, CHEN Yanmei, LIU Qianyan*

Hebei Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, School of Geographical Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China

Abstract: In order to provide theoretical basis for rational management of *Larix principis-rupprechtii* plantations, physical and chemical properties enzyme activities, and ecological enzyme stoichiometry of soils at different forest ages (15, 25, 35, 45 and 55 years) and two depths (0—15 and 15—30 cm) were determined and their relationships were analyzed. Results showed that: (1) The contents of soil organic carbon and total nitrogen increased with the increase of forest age, while the soil water content, total phosphorus, and total potassium increased at first and then decreased. The soil water content, organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus in surface soil (0—15 cm) were significantly higher than those in the deep soil (15—30 cm), while the content of total potassium in soils showed the opposite changes. (2) The activities of β -1,4-glucosidase, β -D-cellobiohydrolase, β -1,4-xylosidase, leucine amino peptidase, β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase, and acid phosphatase increased with the increase of forest age and decreased with the deepening of soil depth. (3) The activities

基金项目: 国家自然科学基金(32301569); 大学生创新创业训练计划项目(S202410094024)

收稿日期: 2024-03-18; **网络出版日期:** 2024-09-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqianyan333@126.com

of six soil enzymes were positively correlated with soil water content, the content of organic carbon, and total nitrogen ($P < 0.05$), while negatively correlated with soil pH and the content of total potassium. Based on the results of redundancy analysis and stepwise regression, the primary factors influencing soil enzyme activity were soil pH, soil water content, the ratio of soil nitrogen to phosphorus, and soil nutrient and the primary factors influencing soil enzyme stoichiometry was soil nutrient. (4) The content of soil phosphorus in the study area was extremely poor (all less than 0.2 g/kg). According to the ratio of soil nitrogen to phosphorus, the growth of the 15—35 years *L. principis-rupprechtii* was limited by nitrogen and phosphorus, and 45 and 55 years *L. principis-rupprechtii* were mainly limited by the content of soil phosphorus. The degree of nitrogen limitation decreased, while the degree of phosphorus limitation increased with the deepening of soil depth. (5) Soil enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio (0.77—0.84) and enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio (0.84—0.92) were higher than the global average (0.44 and 0.62). The vector angle of enzyme activity was less than 45° and decreased with the deepening of soil depth. The results showed that soil microorganisms were strongly restricted by nitrogen and phosphorus, and the degree of nitrogen limitation increased with the deepening of soil depth. Therefore, the input of exogenous nitrogen and phosphorus should be considered in the management of plantations to alleviate the nutrient limitation of *L. principis-rupprechtii* plantations.

Key Words: forest age; soil depth; enzyme activity; stoichiometry; *Larix principis-rupprechtii*

土壤养分、胞外酶作为森林生态系统的组成部分,对植物的生长发育具有重要影响。土壤胞外酶来源于土壤中微生物、动植物残体等,是土壤有机质分解过程的参与者,对土壤养分循环、能量流动具有重要的调控作用^[1]。生态化学计量学是研究生态系统内各种化学元素含量和平衡关系的一门学科^[2],其中生态化学计量比是衡量森林内部循环的重要指标^[3],酶化学计量比可以揭示生物生长和代谢过程的养分需求状况^[4]。然而,仅靠酶化学计量比难以真实和准确地判断土壤微生物养分限制特征。结合酶向量分析评价生态系统中微生物代谢的养分限制情况,已成为当下土壤生态学的研究热点。

森林土壤养分含量会随林龄和土壤深度的变化而变化,目前其研究结论不统一。大量研究发现土壤养分含量随着林龄的增长而升高,例如中国长白山落叶松(*Larix olgensis*)林土壤有机碳和全氮含量^[5]、浙江省榿树(*Torreya grandis*)土壤磷含量^[6]、德国山毛榉(*Fagus sylvatica*)林土壤有机碳含量^[7]皆随着林龄的增加而增加。然而也存在相反的研究结果,例如巴基斯坦的樟子松(*Pinus sylvestris*)林土壤有机碳含量^[8]、中国湖南的油茶(*Camellia oleifera*)土壤有机碳和全氮含量^[9]均随着林龄的增加而减少。同时,越来越多的研究表明土壤养分随林龄的变化是非线性的,如江苏省麻栎(*Quercus acutissima*)人工林土壤全磷含量^[10]随林龄增加呈现先增加后减少的趋势;江西大岗山杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林土壤有机碳和全氮含量^[11]、广东省杉木土壤全磷和全钾含量^[12]随着林龄的增大呈现先下降后上升规律;广西马尾松(*Pinus massoniana*)林土壤有机碳随林龄的增长没有显著变化^[13]。随土壤深度的增加,土壤养分含量的变化呈现出增加^[7]、下降^[5,8,13—15]或无显著变化^[16]等情况。土壤养分含量随林龄和土壤深度的变化呈现出多样的研究结论可能与人工林的经营方式、林木的生长状况、物种的差异性、气候环境以及微生物群落和酶活性等因素有关^[17]。在森林演替过程中,植物的生长发育和土壤养分的相互关系与林龄和土壤深度密切相关^[18],因此在特定地区和植被条件下开展土壤养分含量随林龄和土壤深度的变化规律十分重要。

土壤中酶的组成和活性会影响土壤碳、氮、磷的循环与周转,相反土壤碳、氮、磷周转的改变也会对土壤酶的组成和活性产生影响^[19]。在森林演替过程中,土壤酶活性和养分循环的相互作用也会因林龄的变化而更为复杂。一般认为,土壤酶活性应随林龄的增加而增大。例如油茶林土壤的碳、氮、磷转化酶活性^[20]、西藏林芝云杉(*Picea likiangensis*)人工林^[21]和黄河三角洲怪柳(*Tamarix chinensis*)人工林^[22]土壤酶活性均随林龄增大而增大,并与土壤养分(碳、氮等)含量呈显著正相关。然而有研究表明,土壤酶活性随林龄的增大而减小,或呈现非线性的变化趋势。例如油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林^[23]土壤酶活性随林龄的增长表现出先增加

后降低的趋势,并且土壤有机碳和全氮含量的变化与酶活性具有显著的相关性。广西马尾松人工林土壤酶活性在中林龄最高,在成熟林最低,土壤酶活性主要受到土壤全磷和全氮含量的影响^[13]。华北落叶松人工林的土壤酶活性随林龄的增加呈现出先增高后降低再增高的现象,这可能是由于人工林在中幼龄阶段氮磷养分缺乏,近熟林阶段土壤肥力恢复导致土壤酶活性发生相应变化^[24]。同时,众多研究表明土壤酶活性随土壤深度的加深而降低^[13,22,24—25]。酶化学计量比可以反映土壤中养分的可利用情况以及养分限制情况^[26],已有研究发现酶化学计量受到植被类型、土壤理化性质等因素的影响。例如岷江干旱河谷优势灌丛的土壤酶化学计量比的决定性影响因子是为土壤含水率^[27],土壤酶活性及其化学计量比值也会受土壤全磷和全氮含量的影响^[13]。可见在林龄梯度下,不同生态系统的土壤理化因子对酶活性的影响不同。因此,研究特定生态系统中的土壤酶活性、酶化学计量比的变化及其影响因素,有利于理解人工林在生长发育和演替过程中的土壤变化规律。

华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)是华北针叶林带的优势树种,具有生长迅速、寿命长、耐寒抗旱等特点^[28]。不同林龄华北落叶林的生长发育与土壤养分、酶活性密切相关,研究土壤酶活随林龄和土壤深度的变化,对提升森林质量具有重要意义。本研究以塞罕坝机械林场 5 个林龄的华北落叶松人工林为研究对象,通过测定土壤养分含量及其化学计量比,土壤酶活性及酶化学计量比,分析其随林龄与土壤深度的变化规律,揭示土壤理化因子与胞外酶活性、酶化学计量比的关系,分析评价华北落叶松人工林和土壤微生物的养分限制,有助于了解森林土壤养分动态变化规律,为促进人工林的科学管理和可持续发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地在河北省承德市围场蒙古族自治县塞罕坝机械林场(116°53′—117°39′E,41°92′—42°36′N),海拔为 1010—1939.9 m,土壤类型为山地棕壤、灰色森林土和风沙土为主。该区域属于寒温带大陆性季风气候,年均降水量和年均气温分别为 460.3 mm 和 -1.30℃,年均积雪约 7 个月,年均大风日数约 53 d,无霜期约 64 d,蒸发量约 1230 mm。塞罕坝机械林场主要乔木树种及林下草本有华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、云杉(*Picea asperata*)、樟子松(*Pinus sylvestris*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、龙牙草(*Agrimonia pilosa*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、毛茛(*Ranunculus japonicus*)、兔儿尾苗(*Veronica longifolia*)和沙参(*Adenophora stricta*)等。

1.2 样品采集

2021 年 7 月(生长季)下旬,选择立地相似的 5 个林龄(约 15 年、25 年、35 年、45 年和 55 年)华北落叶松人工林,每个林龄样地随机取四棵树采用生长锥获取树芯后数年轮确认林龄。每个林龄内设置 5 块 20 m×20 m 的样方,即 5 个重复。采取对角线五点混合法采样,除去土壤上层的凋落物及杂质,使用内径 4 cm 土钻按 0—15 cm、15—30 cm 分层取土。样点分布如图 1 所示,样地概况见表 1。

表 1 不同林龄华北落叶松人工林基本概况

Table 1 Information of *Larix principis-rupprechtii* plantations at different forest ages

林龄 Age/a	简称 Abbreviation	经纬度 Longitude and latitude	林分密度 Forest density/ (株/hm ²)	海拔 Altitude/m	胸径 Diameter/cm	树高 Height/m
10—20	15a	117°14′10″ E, 42°23′09″ N	3300	1488.8	12	10
20—30	25a	117°13′24″ E, 42°27′54″ N	3300	1496.6	14	14
30—40	35a	117°16′24″ E, 42°23′23″ N	2400	1555.1	22	16
40—50	45a	117°14′28″ E, 42°24′01″ N	1350	1491.4	24	17
50—60	55a	117°19′06″ E, 42°24′39″ N	1350	1597.4	31	24

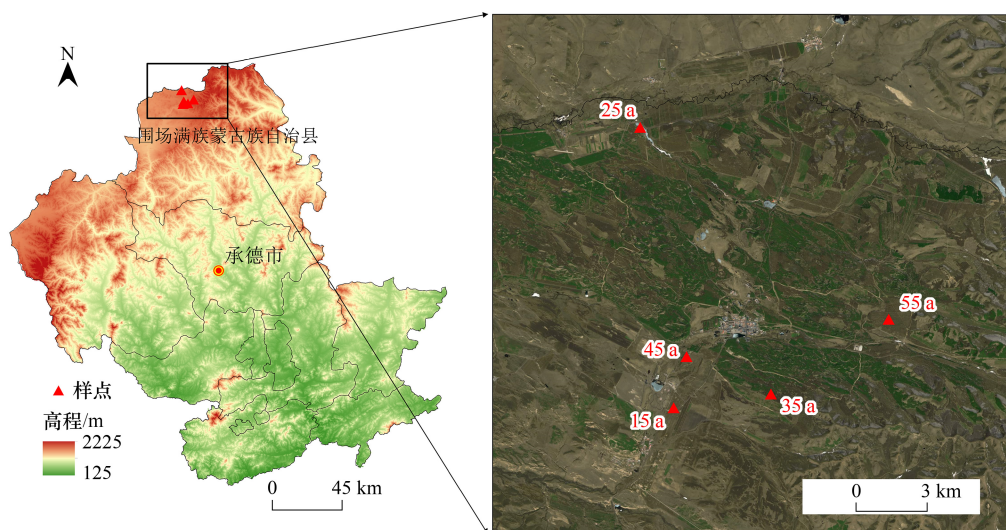


图1 研究区样点分布图

Fig.1 The distribution map of sample points of study area

1.3 土壤性质和酶活性测定

土壤含水率采用烘干称量法(105 °C, 24 h)测定。土壤 pH 采用电极电位法测定,水土比为 1:2.5。土壤过 2 mm 筛,烘干后研磨成粉末并过 0.2 mm 筛,用盐酸溶液进行无机碳去除处理后,采用元素分析仪(EA3000, Eurovector, Pavia, Italy)测定总有机碳(TOC)和全氮(TN)含量。土壤全磷(TP)含量采用氢氧化钠碱熔—钼锑抗比色法测定。土壤全钾(TK)含量采用原子吸收分光光度法测定。

在生态学研究上,β-1,4-葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)和β-1,4-木糖酶(BX)与土壤碳循环有关,亮氨酸氨肽酶(LAP)和β-1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶(NAG)与土壤氮循环有关,酸性磷酸酶(ACP)与土壤磷循环有关^[29]。本研究中,土壤胞外酶活性采用微孔板荧光法多功能酶标仪(SpectraMax M2, Molecular Devices, USA)测定。BG 酶底物为 4-甲基伞形酮-β-D-葡萄糖苷(4-Methylumbelliferyl-β-D-glucopyranoside)、CBH 酶底物为 4-甲基伞形酮基 β-D-纤维二糖苷(4-Methylumbelliferyl-β-D-cellobioside)、BX 酶底物为 4-甲基伞形酮-β-D-木糖苷(4-Methylumbelliferyl-β-D-xylopyranoside)、LAP 酶底物为 L-亮氨酸-7-氨基-4-甲基香豆素盐酸盐(L-Leucine-7-amido-4-methylcoumarin hydrochloride)、NAG 酶底物为 4-甲基香豆素-2-乙酰氨基-2-脱氧-β-D-吡喃葡萄糖苷(4-Methylumbelliferyl-2-acetamido-2-deoxy-β-D-glucopyranoside)和 ACP 酶底物为 4-甲基伞形酮磷酸酯(4-Methylumbelliferyl phosphate)。具体方法:称取 1 g 新鲜土样于 250 mL 震荡瓶中,加入 125 mL 醋酸钠缓冲液(50 mmol/L)震荡 1 h 制备土壤悬浮液。在 96 孔的微孔板中加入 200 μL 的土壤悬浮液和 50 μL 的底物溶液(200 μmol/L),置于 20 °C 黑暗条件下培养 4 h,之后再加入 10 μL 的 NaOH 溶液(1 mol/L),静置 1 min 后,用多功能酶标仪在激发波长为 365 nm,发射波长为 450 nm 的条件下检测荧光值。

1.4 计算和统计分析

酶化学计量碳氮比($E_{C:N}$)、碳磷比($E_{C:P}$)和氮磷比($E_{N:P}$)的计算公式如下:

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

$$E_{C:P} = \frac{\ln(BG + CBH + BX)}{\ln(ACP)} \quad (2)$$

$$E_{N:P} = \frac{\ln(NAG + LAP)}{\ln(ACP)} \quad (3)$$

酶向量的计算参照 Moorhead 等人的研究^[30-33], 向量角度 (vector angle, VA) 和向量长度 (vector length, VL) 的计算公式如下:

$$VA = \text{Degrees} \left(\text{ATAN2} \left(\frac{\ln(BG+CBH+BX)}{\ln(NAG+LAP)}, \frac{\ln(BG+CBH+BX)}{\ln(ACP)} \right) \right) \quad (4)$$

$$VL = \sqrt{\left[\frac{\ln(BG+CBH+BX)}{\ln(NAG+LAP)} \right]^2 + \left[\frac{\ln(BG+CBH+BX)}{\ln(ACP)} \right]^2} \quad (5)$$

相对较长的矢量长度表示对养分碳限制较大, 矢量角 $>45^\circ$ 表示磷养分限制, 矢量角 $<45^\circ$ 表示氮养分限制^[34]。

使用 Excel 2003 进行数据处理, SPSS 27.0 进行方差分析、相关性分析和逐步回归分析, 土壤理化性质各指标之间的相关性使用斯皮尔曼相关分析法, Canoco 5 进行冗余分析, Origin 2019 绘图。

2 结果

2.1 土壤理化性质随林龄和土壤深度的变化规律

华北落叶松人工林土壤理化性质的变异规律如图 2 和表 2 所示, 土壤 pH 值变异最小 (变异系数为 0.06), 土壤全磷变异最大 (0.56)。土壤深度和林龄对土壤 pH 值和含水率的影响显著 ($P < 0.001$, 表 3)。土壤 pH 值随林龄的增大而减小, 15 和 25 年的深层土壤 (15—30 cm) 的 pH 值显著高于表层土壤 (0—15 cm)。林龄与土壤深度的交互作用对土壤含水率具有显著影响 ($P < 0.001$, 表 3), 表层土壤含水率均显著高于深层土壤, 15 年土壤含水率显著低于其他林龄土壤含水率 ($P < 0.05$, 图 2)。

表 2 土壤性质的变异描述

Table 2 Variation description of soil characteristics

土壤 Soil	数量 Numbers	最小值 Min	最大值 Max	均值 Mean	标准偏差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
含水率 Water content/%	50	9.94	34.09	19.42	5.67	0.29
pH	50	5.01	6.79	6.15	0.35	0.06
总有机碳 Total organic carbon/(g/kg)	50	15.25	41.95	25.70	7.38	0.29
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	50	0.52	4.23	2.38	0.89	0.37
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	50	0.03	0.52	0.1248	0.07	0.56
全钾 Total potassium/(g/kg)	50	11.29	25.99	18.05	3.76	0.21
碳氮比 The ratio of carbon to nitrogen	50	7.76	36.71	11.71	4.24	0.36
碳磷比 The ratio of carbon to phosphorus	50	39.01	731.30	256.07	147.10	0.57
氮磷比 The ratio of nitrogen to phosphorus	50	2.36	81.07	24.29	15.95	0.66
β -1,4-葡萄糖苷酶 β -1,4-Glucosidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	34.24	600.17	190.23	116.72	0.61
纤维二糖水解酶 β -D-Cellobiohydrolase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	4.70	93.98	37.51	21.15	0.56
β -1,4-木糖酶 β -1,4-Xylosidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	3.31	36.49	16.69	7.94	0.48
亮氨酸氨肽酶 Leucine amino peptidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	5.68	128.78	38.60	23.76	0.62
β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β -1,4-N-Acetyl-glucosaminidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	22.44	350.39	110.75	82.97	0.75
酸性磷酸酶 Acid phosphatase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	50	137.54	1382.51	477.57	271.46	0.57
酶化学计量碳氮比 Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio	50	0.91	1.34	1.11	0.09	0.08
酶化学计量碳磷比 Enzyme stoichiometric carbon to phosphorus ratio	50	0.75	1.05	0.88	0.06	0.07
酶化学计量氮磷比 Enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio	50	0.67	0.98	0.80	0.07	0.09
酶矢量角度 Enzyme vector angle/(°)	50	34.02	44.29	38.49	2.54	0.07
酶矢量长度 Enzyme vector length	50	1.21	1.63	1.42	0.09	0.06

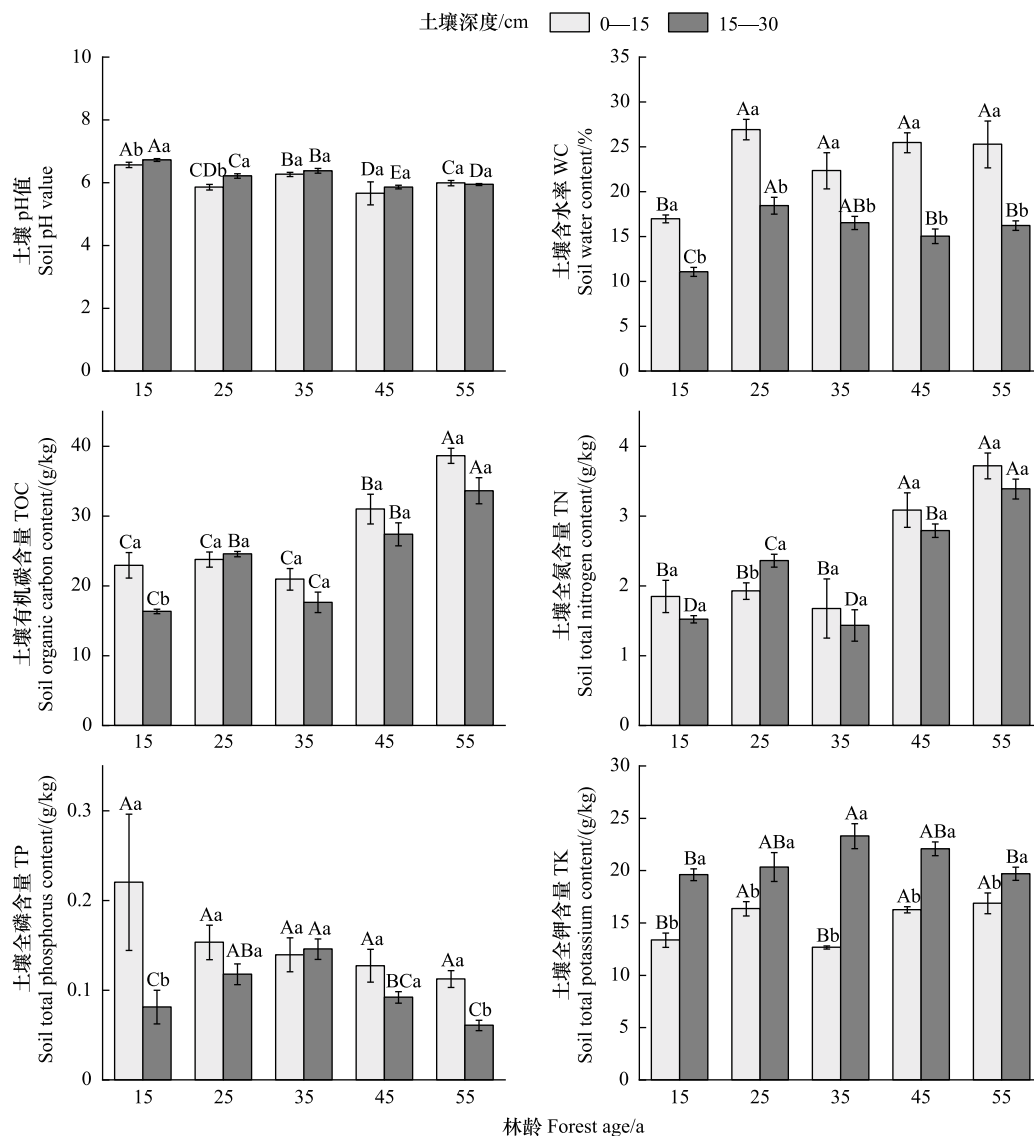


图2 不同林龄和土壤深度下土壤理化性质(平均值±标准误差)

Fig.2 Soil physicochemical properties at different forest ages and depths (mean±standard error)

不同大写字母代表同一土壤深度不同林龄之间存在显著差异($P < 0.05$),不同小写字母代表同一林龄不同土壤深度存在显著差异($P < 0.05$)

林龄和土壤深度对土壤有机碳含量具有显著影响($P < 0.001$),但其交互作用影响不显著(表3)。除35年人工林以外,土壤有机碳和全氮含量随林龄的增长呈增大趋势,其中55年土壤有机碳和全氮含量比15年土壤分别高83.84%和110.85%。除25年生土壤以外,其他林龄的土壤有机碳和全氮含量随土壤深度的加深呈下降趋势。15年深层土壤有机碳含量比表层土壤低40.36%,25年深层土壤全氮含量比表层土壤高22.46%(图2)。

土壤深度对土壤全磷含量具有显著影响($P < 0.05$,表2),土壤全磷含量随土壤深度的加深整体呈现减少趋势(图2)。林龄、土壤深度和其相互作用对土壤全钾含量具有显著影响($P < 0.05$,表3)。表层土壤全钾含量随林龄增长整体呈升高趋势,深层土壤全钾含量随林龄增长呈先升后降趋势。土壤全钾含量随土壤深度的增加而增大,深层土壤全钾含量比表层土壤高约41%(图2)。

2.2 土壤酶活性随林龄和土壤深度的变化规律

华北落叶松人工林土壤胞外酶活性的变异规律如表2和图3所示,六种酶活性的变异系数较高(表2),

林龄和土壤深度对碳获取酶(β -1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -1,4-木糖酶)、氮获取酶(亮氨酸氨肽酶、 β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶)和磷获取酶(酸性磷酸酶)活性均具有影响(表3和图3)。

表3 土壤性质、酶活性以及化学计量受林龄和土壤深度影响的双因素方差分析

指标 Indexes	林龄 Forest age		土壤深度 Soil depth		林龄×土壤深度 Forest age×Soil depth	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
含水率 Water content/%	13.038	<0.001	97.180	<0.001	1.267	0.299
pH	65.858	<0.001	16.836	<0.001	2.928	0.033
总有机碳 Total organic carbon/(g/kg)	47.301	<0.001	14.793	<0.001	1.786	0.151
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	33.460	<0.001	1.334	0.255	1.245	0.307
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	1.833	0.141	8.492	0.006	1.880	0.133
全钾 Total potassium/(g/kg)	2.952	0.032	133.576	<0.001	6.823	<0.001
土壤碳氮比 The ratio of carbon to nitrogen	2.311	0.074	2.078	0.157	0.254	0.906
土壤碳磷比 The ratio of carbon to phosphorus	23.355	<0.001	10.654	0.002	3.292	0.020
土壤氮磷比 The ratio of nitrogen to phosphorus	25.682	<0.001	13.305	<0.001	3.694	0.012
β -1,4-葡萄糖苷酶 β -1,4-Glucosidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	34.627	<0.001	25.994	<0.001	3.236	0.022
纤维二糖水解酶 β -D-Cellobiohydrolase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	6.313	<0.001	33.071	<0.001	4.183	0.006
β -1,4-木糖酶 β -1,4-Xylosidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	15.385	<0.001	2.754	0.105	5.354	0.002
亮氨酸氨肽酶 Leucine amino peptidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	5.060	0.002	1.765	0.192	2.173	0.090
β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹) β -1,4-N-Acetyl-glucosaminidase	41.268	<0.001	34.078	<0.001	1.072	0.383
酸性磷酸酶/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹) Acid phosphatase	60.623	<0.001	10.454	0.002	6.340	<0.001
酶化学计量碳氮比 Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio	3.127	0.025	1.822	0.185	1.025	0.406
酶化学计量碳磷比 Enzyme stoichiometric carbon to phosphorus ratio	8.734	<0.001	34.854	<0.001	13.457	<0.001
酶化学计量氮磷比 Enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio	3.975	0.008	22.535	<0.001	4.560	0.004

林龄对土壤酶活性影响显著($P<0.05$,表3)。表层土壤(0—15 cm)的 β -1,4-葡萄糖苷酶、 β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶活性随林龄增加先升高后降低再升高,均为55年最高。45年表层土壤(0—15 cm) β -1,4-葡萄糖苷酶活性最低((112.95±11.52) nmol g⁻¹ h⁻¹),55年的土壤酶活最高((433.27±46.27) nmol g⁻¹ h⁻¹)。华北落叶松人工林深层土壤(15—30 cm)的五种酶活性(除亮氨酸氨基肽酶)均随林龄的增加而升高(图3)。

土壤深度对酶活性具有显著影响($P<0.05$,表3)。15、25、35和55年土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶活性随土壤深度的加深显著降低(图3)。15、35和55年人工林土壤 β -1,4-木糖酶和亮氨酸氨肽酶活性随着土壤深度加深呈现减小趋势,25年和45年则呈现相反规律。

2.3 土壤化学计量与酶矢量分析参数的变化规律

林龄、土壤深度和交互作用对土壤碳磷比和氮磷比具有显著影响($P<0.05$),而对土壤碳氮比不具有显著影响($P>0.05$,表3)。土壤碳氮比随林龄的增加呈现先上升后下降趋势,35年土壤碳氮比最大,均值为14.97(图4)。土壤碳氮比随土壤深度的加深而减小,25年深层土壤相比表层土壤碳氮比下降了15.39%(图4)。华北落叶松土壤碳磷比随林龄的增加呈现先下降后上升的趋势,35年深层土壤碳磷比最小为123.65,55年深层土壤碳磷比显著高于表层土壤。华北落叶松土壤氮磷比随林龄和土层的变化规律与土壤碳磷比的变化规律一致(图4)。

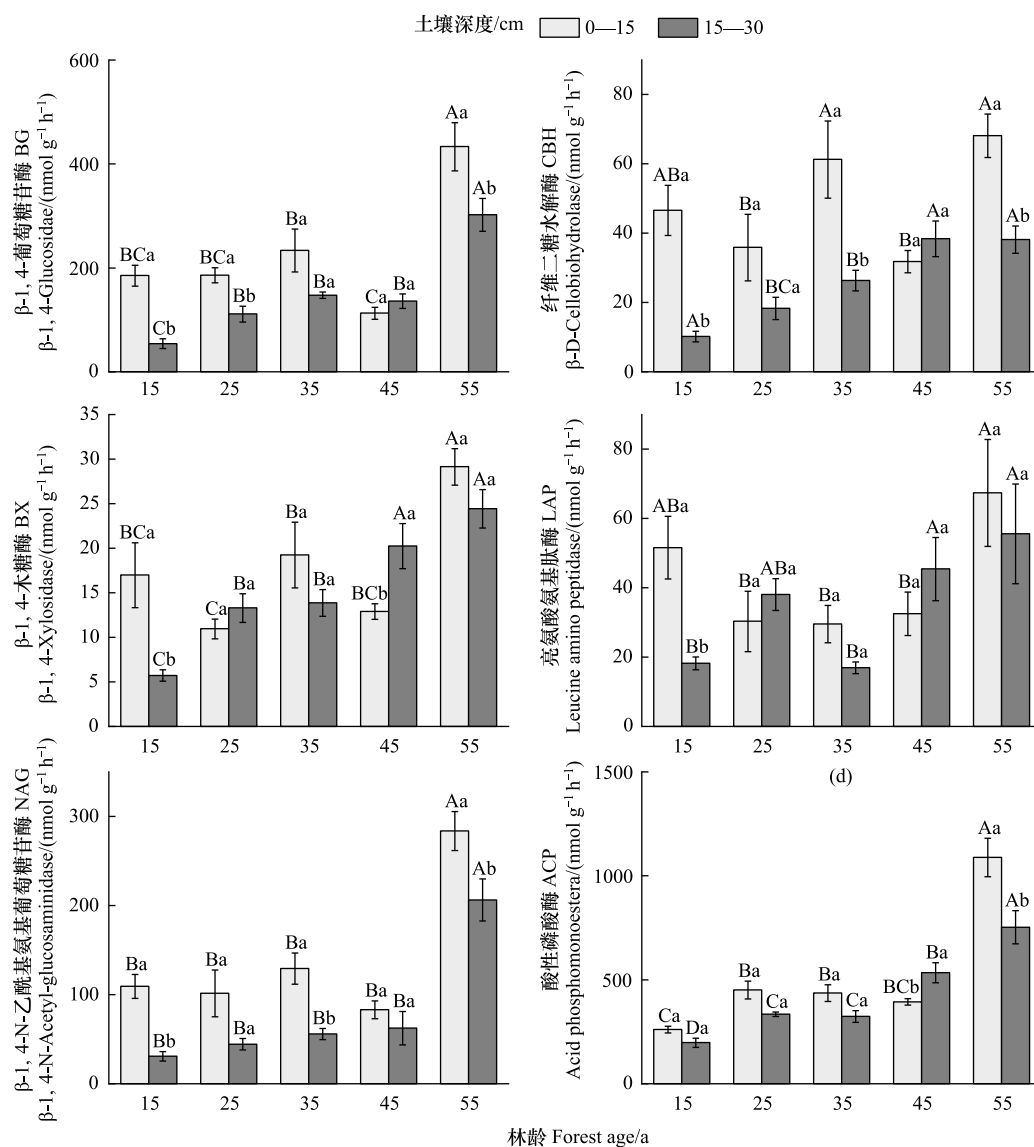


图3 不同林龄和土壤深度下土壤胞外酶活性

Fig.3 Extracellular enzyme activities of soils at different forest ages and soil depths

林龄、土壤深度和交互作用对土壤酶化学计量碳磷比($E_{C:P}$)和酶化学计量氮磷比($E_{N:P}$)具有显著影响($P < 0.05$),林龄对土壤酶化学计量碳氮比($E_{C:N}$)具有显著影响($P < 0.05$,表3)。土壤 $E_{C:N}$ 在土壤深度间差异不显著,随林龄增加呈现先增大后减小的趋势。在林龄间,浅层土壤 $E_{C:P}$ 的差异显著,而在土壤深度间,仅15年表层土壤和深层土壤的 $E_{C:P}$ 具有显著差异(图4)。土壤 $E_{N:P}$ 的变化规律与 $E_{C:P}$ 相似,在林龄梯度上差异不显著,而在土层间15年、35年的表层土壤与深层土壤 $E_{N:P}$ 差异显著($P < 0.05$)。

五个林龄的华北落叶松人工林土壤酶活矢量角度(平均值)为 37.40° — 39.99° ,均小于 45° (图5)。林龄梯度下,表层土壤(25—55年)和深层土壤酶活矢量角度均随林龄增大而增大,15年表层土壤酶活矢量角最大,为 42.39° 。在土壤深度间,表层土壤酶活矢量角均大于深层土壤。华北落叶松人工林土壤酶活矢量长度(平均值)为1.39—1.50,其中在林龄梯度下,表层土壤和深层土壤酶活矢量长度均随林龄增加先增大后降低。在土壤深度间,15、25、55年表层土壤酶活矢量长度大于深层土壤,35年和45年相反(图5)。

2.4 土壤酶活性和酶化学计量与土壤环境因子的关系

相关性分析如表4所示,六种土壤酶活性与林龄、土壤含水率、有机碳和全氮呈显著正相关,与土壤深

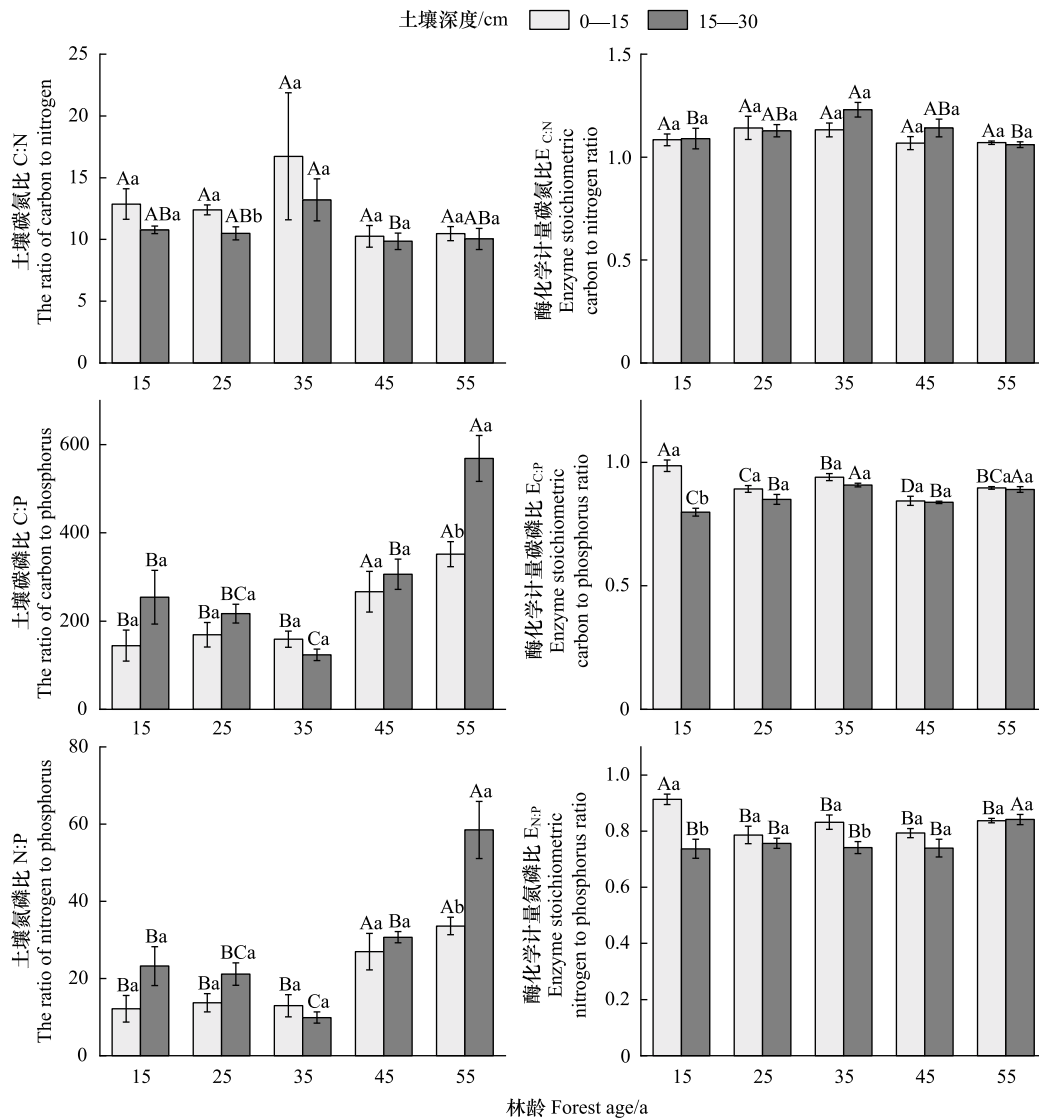


图 4 不同林龄、土壤深度下土壤碳氮磷与胞外酶生态化学计量特征

Fig.4 Ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen, phosphorus and extracellular enzymes at different forest ages and soil depths

度、pH 呈负相关。土壤全钾与 β -1,4-葡萄糖苷酶 ($P < 0.05$)、纤维二糖水解酶 ($P < 0.01$) 和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性 ($P < 0.01$) 呈显著负相关。土壤 β -1,4-木糖酶 ($P < 0.01$)、亮氨酸氨肽酶 ($P < 0.05$)、酸性磷酸酶 ($P < 0.01$) 活性与土壤碳磷比、土壤氮磷比呈显著正相关。土壤酶化学计量碳氮比与土壤有机碳、全氮、土壤碳磷比和氮磷比呈显著负相关 ($P < 0.05$)。土壤酶化学计量碳磷比与土壤深度、全钾、土壤碳磷比和氮磷比呈显著负相关,与土壤含水率呈显著正相关 ($P < 0.05$)。土壤酶化学计量氮磷比与土壤深度和全钾呈显著负相关 ($P < 0.01$)。

以九个土壤理化性质指标为解释变量,以六个土壤酶活性和酶化学计量比为响应变量进行冗余分析 (图 6)。土壤理化性质指标分别解释了土壤酶活性变异的 48.03% 和酶化学计量比变异的 37.29% (图 6)。由环境轴的长度及其与几种酶的夹角可知,土壤酶与土壤含水率、有机碳、全氮呈显著正相关,与相关分析的结果基本一致。其中,土壤有机碳与土壤含水率是土壤酶活性的显著影响因子,分别解释了土壤酶活性变异的 31.40% 和 6.00%,土壤全钾和土壤氮磷比是酶化学计量比的显著影响因子,分别解释了酶化学计量比的 18.10% 和 5.70% (表 5)。

表 4 土壤酶活性、理化性质及其计量比之间的相关性分析

因子 Factors	Table 4 Spearman correlations between soil enzyme activity, physicochemical properties, and stoichiometry									
	β-1,4-葡萄糖苷酶 β-1,4-Glucosidase	纤维二糖 水解酶 β-D- Cellobiohydrolase	β-1,4-木糖酶 β-1,4-Xylosidase	亮氨酸氨肽酶 Leucine amino peptidase	β-1,4-N-乙酰基 氨基葡萄糖苷酶 β-1,4-N-Acetyl- glucosaminidase	酸性磷酸酶 Acid phosphatase	酶化学计量 碳氮比 Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio	酶化学计量 碳磷比 Enzyme stoichiometric carbon to phosphorus ratio	酶化学计量 氮磷比 Enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio	
土壤深度 Soil depth	-0.385 **	-0.525 **	-0.130	-0.215	-0.489 **	-0.154	0.200	-0.447 **	-0.481 **	
林龄 Age	0.501 **	0.467 **	0.650 **	0.304 *	0.534 **	0.841 **	-0.155	-0.049	0.100	
含水率 Water content	0.435 **	0.426 **	0.212	0.277	0.430 **	0.408 **	-0.052	0.299 *	0.231	
pH 值 pH value	-0.245	-0.272	-0.324 *	-0.244	-0.251	-0.686 **	0.046	0.186	0.097	
总有机碳 Total organic carbon	0.430 **	0.393 **	0.536 **	0.492 **	0.522 **	0.641 **	-0.311 *	-0.031	0.273	
全氮 Total nitrogen	0.369 **	0.330 *	0.507 **	0.478 **	0.468 **	0.618 **	-0.327 *	-0.085	0.257	
全磷 Total phosphorus	0.060	0.196	-0.176	-0.152	-0.003	-0.228	0.238	0.471 **	0.065	
全钾 Total potassium	-0.288 *	-0.416 **	-0.062	-0.159	-0.386 **	0.043	0.202	-0.492 **	-0.510 **	
土壤碳氮比 The ratio of soil carbon to nitrogen	0.039	-0.039	-0.201	-0.184	0.018	-0.143	0.077	0.173	0.013	
土壤碳磷比 The ratio of carbon to phosphorus	0.171	0.044	0.364 **	0.349 *	0.264	0.464 **	-0.345 *	-0.355 *	0.088	
土壤氮磷比 The ratio of nitrogen to phosphorus	0.132	0.042	0.361 **	0.328 *	0.232	0.457 **	-0.321 *	-0.373 **	0.060	

* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$, *** 表示 $P<0.001$

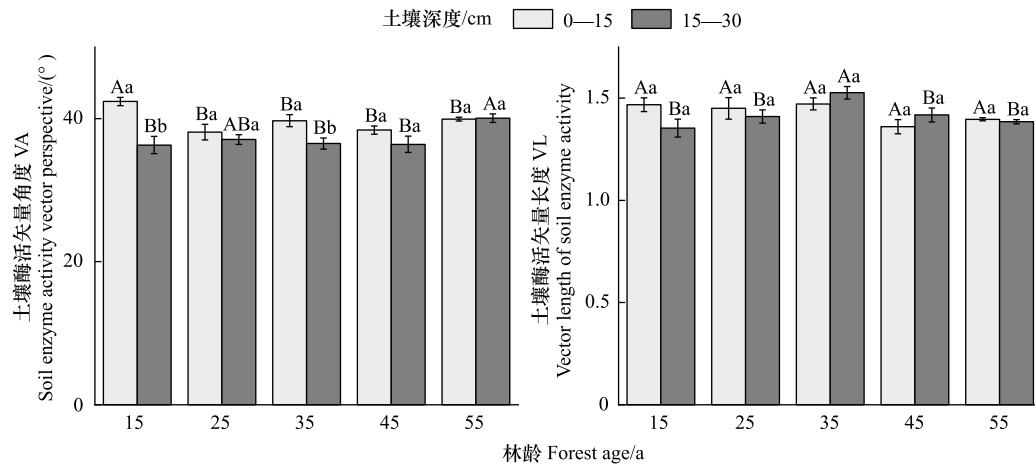


图5 不同林龄、土壤深度下土壤酶矢量分析参数特征

Fig.5 Characteristics of soil enzyme vector analysis parameters under different forest ages and soil depths

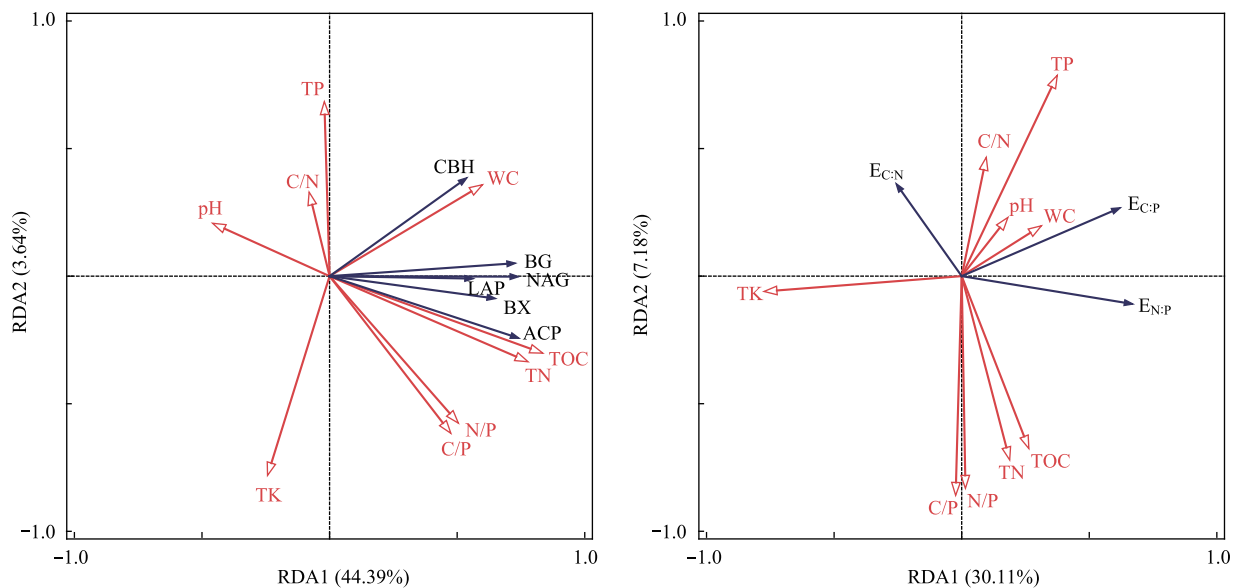


图6 土壤性质与酶活性、酶化学计量比的冗余分析

Fig.6 Redundant analysis of soil properties and enzyme activity, and enzyme stoichiometric ratio

左图为土壤酶活性与土壤理化性质的冗余分析,右图为酶生态化学计量与土壤理化性质的冗余分析;BG:β-1,4-葡萄糖苷酶;CBH:纤维二糖水解酶;BX:β-1,4-木糖酶;LAP:亮氨酸氨肽酶;NAG:β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶;ACP:酸性磷酸酶; $E_{C:N}$:酶化学计量碳氮比; $E_{C:P}$:酶化学计量碳磷比; $E_{N:P}$:酶化学计量氮磷比;WC:土壤含水量;TOC:土壤有机碳含量;TN:土壤全氮含量;TP:土壤全磷含量;TK:土壤全钾含量;C/N:土壤碳氮比;C/P:土壤碳磷比;N/P:土壤氮磷比

为了进一步确定影响土壤水解酶活性及其酶化学计量比的影响因子,在相关性分析和冗余分析的基础上进行逐步回归分析(表6)。六种酶与土壤理化因子的相关系数介于0.10—0.60。影响土壤酶活性的主要因子为土壤含水率、pH值、有机碳、全氮、全钾含量和土壤氮磷比(表6)。影响 $E_{C:N}$ 的主要因子为土壤有机碳含量,影响 $E_{N:P}$ 的主要因子为土壤全钾($P<0.001$)。影响 $E_{C:P}$ 的主要因子为土壤全磷($P<0.001$)和全钾($P<0.001$)。

表 5 冗余分析中各变量的贡献率
Table 5 Contributions of each variation in redundancy analysis

变量 Variation	土壤酶活性 Soil enzyme activity			变量 Variation	土壤酶化学计量比 Soil enzyme stoichiometric ratio		
	解释率/% Explanation	贡献率/% Contribution	P		解释率/% Explanation	贡献率/% Contribution	P
总有机碳 Total organic carbon/(g/kg)	31.4	61.9	0.002	全钾 Total potassium/(g/kg)	18.1	48.5	0.002
含水率 Water content/%	6	11.9	0.012	土壤氮磷比 The ratio of soil nitrogen to phosphorus	5.7	15.4	0.034
氮磷比 The ratio of nitrogen to phosphorus	3.2	6.3	0.056	全磷 Total phosphorus/(g/kg)	4.6	12.4	0.074
pH	3	5.9	0.096	总有机碳 Total organic carbon/(g/kg)	2	5.4	0.288
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	2.6	5.1	0.120	pH	1.9	5.1	0.300
全钾 Total potassium/(g/kg)	1.7	3.3	0.246	碳磷比 The ratio of carbon to phosphorus	1.8	4.9	0.298
碳氮比 The ratio of carbon to nitrogen	1.5	2.9	0.258	全氮 Total nitrogen/(g/kg)	1.8	4.7	0.318
碳磷比 The ratio of carbon to phosphorus	0.8	1.6	0.550	含水率 Water content/(%)	0.9	2.4	0.548
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	0.6	1.3	0.596	碳氮比 The ratio of carbon to nitrogen	0.4	1.2	0.774

表 6 土壤理化性质与酶活性、酶化学计量比之间相关性的逐步回归分析

Table 6 Stepwise regression analysis of the correlation between soil physicochemical properties and enzyme activity and stoichiometry

名称 Name	逐步回归方程 Stepwise regression	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	相关系数 Correlation coefficient	P
β-1,4-葡萄糖苷酶(BG) β-1,4-Glucosidase	$Y=2.331X_{N:P}+136.267X_{pH}+13.205X_{WC}+5.872X_{TOC}-1111.171$	$B_{N:P}=0.319, B_{pH}=0.407, B_{WC}=0.641, B_{TOC}=0.371$	0.505	<0.001
纤维二糖水解酶(CBH) β-D-Cellobi ohydrolase	$Y=1.839X_{WC}+1.797$	$B_{WC}=0.493$	0.243	<0.001
β-1,4-木糖酶(BX) β-1,4-Xylosidase	$Y=0.615X_{TOC}+0.882$	$B_{TOC}=0.572$	0.327	<0.001
亮氨酸氨肽酶(LAP) Leucine amino peptidase	$Y=12.854X_{TN}+8.025$	$B_{TN}=0.484$	0.234	<0.001
β-1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶(NAG) β-1,4-N-Acetyl-glucosaminidase	$Y=7.114X_{TOC}-72.081$	$B_{TOC}=0.633$	0.400	<0.001
酸性磷酸酶(ACP) Acid phosphatase	$Y=15.889X_{TK}+14.694X_{WC}+23.263X_{TOC}-692.528$	$B_{TK}=0.220, B_{WC}=0.307, B_{TOC}=0.632$	0.594	<0.001
酶化学计量碳氮比($E_{C:N}$) Enzyme stoichiometric carbon to nitrogen ratio	$Y=1.211-0.004X_{TOC}$	$B_{TOC}=-0.316$	0.100	0.025
酶化学计量碳磷比($E_{C:P}$) Enzyme stoichiometric carbon to phosphorus ratio	$Y=0.290X_{TP}-0.007X_{TK}+0.967$	$B_{TP}=0.339; B_{TK}=-0.413$	0.356	<0.001
酶化学计量氮磷比($E_{N:P}$) Enzyme stoichiometric nitrogen to phosphorus ratio	$Y=0.981-0.010X_{TK}$	$B_{TK}=-0.522$	0.273	<0.001

3 讨论

3.1 林龄梯度下不同土层土壤理化性质的变化规律

华北落叶松人工林土壤含水率随林龄增长先增加后趋于稳定,25—55 年华北落叶松人工林土壤含水率高于 15 年。较低林龄华北落叶松生长发育快,枝叶蒸腾拉力加大,需水量大,土壤蒸发能力增强,因此较低林龄土壤贮水量小与其他林龄。另外,有研究表明森林凋落物生物量变化遵循一般认识上的积累规律,凋落物的积累量随林龄增大而增大,在一定程度上具有减少水分蒸发量,保持土壤水分的作用,从而使高林龄土壤含水率升高^[35]。随着林龄的增长,有机质在土壤中得到一定的积累^[36],因此土壤有机碳和全氮含量随林龄的增加整体呈上升趋势。值得注意的是,本研究中 35 年华北落叶松林土壤有机碳和全氮含量突然降低可能是由于人工林到达快速发育阶段后,需要吸收大量的养分,新形成有机质来不及弥补前期养分亏缺,从而导致土壤中的碳、氮含量下降。土壤全磷含量随林龄的增加呈逐渐下降的趋势,推测其原因可能为土壤有机质含量的提高降低了土壤矿物胶体对磷的物理化学吸附潜能,从而使土壤磷含量降低^[37]。土壤全钾含量随林龄的增加呈现先增加后减少再增加再减少的趋势,这与练金生等人^[38]的研究结论不同,与王海伦等人^[39]研究结论一致,人工林在消耗全钾营养元素的同时能够及时有效的进行钾元素的补充,使其含量有所提高。低林龄华北落叶松土壤碳氮比大于高林龄,这与原雅楠^[6]的研究结果类似,而与冀盼盼^[28]的研究结果相反。推测其原因可能为森林土壤中碳、氮元素主要来自于凋落物的分解,不同树种的土壤微生物群落和数量的差异会导致土壤碳氮比的变化,使其随林龄变化具有复杂性。

华北落叶松人工林低林龄土壤 pH 随林龄的增加而降低,先前的研究表明针叶林土壤有酸化的情况^[40],这可能是由于土壤微生物和土壤动物分解堆积的枯落物产生酸性物质,并随雨水淋溶作用下渗,致使土壤呈酸性。低林龄中土壤 pH 随着土壤加深而升高,这与高孝威等人^[41]的研究结果一致,原因可能为表层土壤受到空气和雨水的浸润,pH 较小,随着土壤深度的增加,土壤水分接近深层次呈碱性,则 pH 变大。华北落叶松土壤含水率随土壤深度的增加而降低,这与刘杰等^[42]研究结果一致。降水主要集中在夏季,其中 7 月降水量最大(为 151.00 mm),占生长季总降水量的 43.34%^[43],深层土壤的孔隙度小,更加紧实,水分不易下渗,并且枯落物主要集中在表层土壤,对降水有一定拦蓄作用,因此表层土壤的含水率大于深层土壤。土壤有机碳和全氮含量随土壤深度的加深呈而降低,这与刘冠兵^[5]、曹娟^[44]、白小芳^[45]和董威^[46]的研究结果类似。同一林龄表层土壤有机碳和全氮含量高于深层土壤,土壤养分表现出自上而下逐渐减小的特征,地表凋落物、林下灌草的残体经过微生物的分解产生土壤有机质^[10],这些元素的不断堆积在土壤表层,使人工林中地表腐殖质逐渐加厚,增加了表层土壤的肥力^[47]。然而 25 年华北落叶松人工林的土壤有机碳和全氮含量随着土壤深度的加深而上升,这一现象可能归因于多种因素的复杂交互作用,随着林龄的变化,土壤中养分的分配规律发生改变,又因微生物数量随土壤深度的增加而异,故分解效率具有不稳定性,因此不同林龄人工林对土壤养分在垂直分布上利用和分配策略存在差异^[48]。本研究中,土壤全磷含量随着土壤深度的加深而降低。与土壤有机碳和全氮含量不同,土壤全磷含量在土壤剖面上的分布模式主要受土壤母质风化的影响^[44]。有研究表明,土壤全钾含量随土壤深度的加深而升高^[49],本研究也发现了类似的结果:华北落叶松人工林土壤全钾含量与土壤深度呈极显著正相关。

3.2 林龄梯度下不同土层土壤胞外酶活性及化学计量变化规律及影响因素

林龄与土壤酶活性呈显著正相关,原因可能为随着林龄的增大,枯落物增多,土壤微生物数量与种类增多^[50],分解作用致使土壤养分含量增大,进而土壤酶活性增加。土壤碳、氮和磷含量可以侧面反映土壤碳、氮和磷转化酶活性,本研究中 35 年华北落叶松林土壤全氮含量低于其他林龄,同时也伴随着氮转化相关的土壤酶活性(即土壤亮氨酸氨肽酶)降低。成熟林生长趋于缓慢,林冠密集造成林下植物光照不足和枯落物堆积等问题,土壤微生物分泌胞外酶减少以及活性降低,这可能是 45 年华北落叶松人工林土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶和 β -1,4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶活性降低的原因,这一结果与李臻等^[13]对广西不同林龄马尾松人工林的

研究结论相似,土壤酶活性在成熟林阶段降低。另外,酶活性可能受到多种因素的影响,根系是林木最活跃的吸收器官,同时也会分泌有机物作为酶的底物或抑制酶活性的物质^[51],所以有待进一步从微生物种类和数量、林木根系分泌物的成分和性质去解释说明土壤酶活性的变异规律。本研究中六种土壤酶在垂直分布上具有较为明显的变化特征,即酶活性随土壤深度的加深而降低,这可能是由于随着土层深度的增加,土壤水分含量降低,微生物数量和种类减少,呼吸作用减弱致使土壤酶活性降低^[52]。同时,与深层土壤相比,表层土壤的动植物残体、枯枝落叶较为丰富,根系分布更为密集,这可能是表层土壤酶活性较高的原因之一。

土壤 pH 是影响土壤肥力的重要因素之一,每种酶都有其适宜的 pH 范围,超过或低于此范围都可能导致酶活性的下降。本研究中土壤 pH 值与土壤酶活性呈负相关,这与段春燕^[25]、孟和其其格等^[53]的研究结果类似。有研究表明,土壤 pH 对土壤酶活性有一定的抑制作用^[25],在本研究中,45 年华北落叶松土壤 pH 显著低于其他林龄,可能是造成土壤酶活性整体偏低的原因。土壤含水率同样影响土壤酶活性,本研究中土壤含水率与土壤酶活性呈显著正相关。先前的研究发现,在土壤通气性良好的情况下,高水分含量使得养分在土壤中迁移速率越快,促进了养分的可利用性,这一定程度增强了土壤酶活性^[50],与本研究结论一致。25 年和 45 年表层土壤的含水率高于其他林龄,可能会出现土壤通气情况差的情况^[24],影响微生物的数量和种类,进而使土壤纤维二糖水解酶和 β -1,4-木糖酶活性低于其他林龄。

土壤养分变化直接影响着微生物胞外酶的种类和活性,本研究中土壤有机碳和全氮均和土壤六种酶活性呈显著正相关,与前人对其他林地的研究结论一致,例如宋思宇^[21]对西藏林芝云杉人工林土壤的研究发现土壤酶活性与全氮和全碳含量呈显著正相关。成熟林林木生长速度趋于缓慢,茂密的林冠使得郁闭度增大、林下植被盖度下降,土壤微生物活性降低使地表枯落物分解变慢,土壤接收的有机质含量减少,磷含量降低,酶活性随之降低^[54],但本研究中成熟林土壤全磷含量下降并没有造成土壤酸性磷酸酶活性下降,而是呈现负相关关系,这与乔航^[20]对油茶人工林的研究结果一致。推测其原因可能为当土壤中磷含量较少时,微生物将增加对磷酸酶的分泌,进而磷酸酶活性较大。

3.3 植物与微生物的养分限制状况

土壤碳、氮和磷是植物生长必须的营养元素,其含量特征是植物与土壤长期相互作用的结果。植物氮和磷含量特征反映其对环境条件的长期响应与适应^[55],而土壤的氮和磷特征则能反映环境对植物生长的养分限制情况。本研究中五个林龄华北落叶松人工林土壤的氮含量分别为 1.69、2.14、1.56、2.94、3.56 g/kg。根据全国第二次土壤普查养分分级标准,15a、35a 为二级(1.5—2 g/kg),25a、45—55a 为一级(> 2 g/kg),表明研究区华北落叶松人工林土壤氮含量随林龄增长较为丰富,氮不是植物的主要限制元素。与氮含量不同的是,五个林龄华北落叶松人工林土壤全磷含量为 0.09—0.15 g/kg,根据土壤养分分级标准属六级水平(小于 0.2 g/kg),由此可见研究区土壤磷含量稀缺,植物受磷元素限制较为严重,且随林龄增加其限制程度加深。

土壤氮磷比常作为评价植物养分限制情况的重要指标^[56],土壤氮磷比小于 10 时,植被生长受氮限制;当土壤氮磷比大于 20 时,植被生长受磷限制^[57];而当土壤氮磷比介于 10 和 20 之间时,植被生长受氮和磷的共同限制。本研究中,15—35 年土壤氮磷比(11.42—17.70)介于 10 和 20 之间,表示植物受氮和磷共同限制。45 年和 55 年土壤氮磷比(37.40—39.99)大于 20,表明植物受磷限制,且土壤氮磷比随土壤深度的加深而增大。这说明随着林龄的增加,华北落叶松的生长的由氮磷限制转变为主要受磷的养分限制,这与上述对土壤养分含量的分析结论一致。而在土层间,随着土壤深度的加深,华北落叶松林植物生长的氮限制情况得到缓解,磷限制程度加深,这与吕琪等人^[58]对油茶生态系统的研究结果一致,即随土层深度增加,氮磷比增加,植物生长逐渐受磷限制。由于微生物对凋落物的分解作用,表层土壤磷含量高于深层土壤^[59],因此,随着土壤深度的增加,可供植物吸收的磷含量可能会减少,导致植物受到磷限制。

根据 Sinsabaugh 等^[4]研究,酶化学计量碳氮比、碳磷比和氮磷比的全球平均值分别为 1.41、0.62 和 0.44。本研究中,所有林龄的酶化学计量碳氮比均小于全球平均值 1.41,酶化学计量碳磷比均大于平均值 0.62,酶化学计量氮磷比均大于平均值 0.44,这说明研究区土壤微生物代谢受到氮和磷的限制。土壤酶活矢量长度和土

壤酶化学计量碳氮比和酶化学计量碳磷比都随林龄增加先增大后减小,表层土壤酶活矢量长度低于深层土壤,表明随林龄增加土壤微生物相对受碳限制程度先增加后减小,随土壤加深而增大。土壤酶活矢量角大于 45° 表示磷养分限制,矢量角小于 45° 表示受氮养分限制。本研究土壤酶活矢量角度随林龄变化不大,随土壤深度的加深而减小,并且五个林龄土壤酶活矢量角平均值均小于 45° ,这表明研究区土壤微生物受氮限制,且随土壤深度增加其受氮限制程度加深。酶活矢量角度、长度和酶生态化学计量的结果相互支撑,这与袁佳宝等人^[60]对松嫩平原芦苇湿地的研究结论一致。随着土壤深度的增加,微生物受氮限制程度增加可能是由于土壤深层的有机质含量减少、植物根系分布少、微生物群落结构差异和通气状况较差等因素的综合作用^[61],这些因素共同影响了土壤中氮的有效性和微生物对氮的利用能力,从而改变了微生物受氮的限制程度。

4 结论

土壤有机碳、全氮含量和酶活性随林龄的增加而增大,随土壤深度的加深而减小。土壤 pH、含水率、氮磷比和土壤有机碳、全氮、全磷和全钾含量是影响土壤酶活性的显著因子,土壤养分含量是影响酶化学计量比的主要因素。其中,土壤酶活性与土壤含水率、土壤有机碳和全氮含量呈显著正相关,与土壤 pH 值、全钾含量呈负相关。华北落叶松人工林土壤氮含量(1.56—3.56 g/kg)相对丰富,磷含量较为贫瘠(小于 0.2 g/kg)。15—35 年土壤氮磷比(11.42—17.70)介于 10 和 20 之间;45 年和 55 年土壤氮磷比(37.40、39.99)均大于 20。土壤养分含量与化学计量表明,研究区域华北落叶松生长主要受磷限制,且受限程度随林龄增长逐渐加深。由于本研究缺乏对植物氮、磷含量的研究,评价植物养分限制情况尚不全面。土壤酶化学计量氮磷比(0.77—0.84)和酶化学计量碳磷比(0.84—0.92)高于全球平均值(0.44 和 0.62),酶活矢量角度均小于 45° ,在林龄间无显著差异且随土壤加深而减小,说明华北落叶松人工林土壤微生物受到较为强烈的氮、磷限制,且氮限制程度随土壤深度加深而加强。因此,在华北落叶松人工林的可持续经营管理上需考虑施加磷肥,缓解养分限制以及维护土壤养分的稳定性与均衡性。

参考文献(References):

- [1] Sinsabaugh R L, Crabbe M J C, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009, 462: 795-798.
- [2] 邓成华, 吴龙龙, 张雨婷, 乔航, 刘兴元, 胡亚军, 陈香碧, 苏以荣, 何寻阳. 不同林龄油茶人工林土壤-叶片碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2019, 39(24): 9152-9161.
- [3] Li H L, Xu F L, Wang W L, Ma L H, Niu R L, Gao X, Li X X, Zhang P, Ma X, Chen H K. Seasonal variations in carbon, nitrogen and phosphorus concentrations and C: N: P stoichiometry in different organs of a *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantation in the Qinling Mountains, China. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0185163.
- [4] 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.
- [5] 刘冠兵, 刘盛, 崔玉森, 王忠良, 田佳歆, 王婉茹, 赵士博. 不同林龄长白落叶松人工林分土壤碳氮磷化学计量特征. *北华大学学报: 自然科学版*, 2020, 21(3): 306-310.
- [6] 原雅楠, 李正才, 王斌, 张雨洁, 黄盛怡. 不同林龄榿树林地土壤碳氮磷化学计量特征. *浙江农林大学学报*, 2021, 38(5): 1050-1057.
- [7] Nitsch P, Kaupenjohann M, Wulf M. Forest continuity, soil depth and tree species are important parameters for SOC stocks in an old forest (Templiner Buchheide, northeast Germany). *Geoderma*, 2018, 310: 65-76.
- [8] Amir M, Saeed S, Liu X D, Mannan A, Khan A, Li Z Z, Muneer M A. Soil organic content of stands of different ages in a subtropical chir pine (*Pinus roxburghii*) forest of Pakistan. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2019, 17(5): 11475-11487.
- [9] 彭映赫, 许彦明, 王瑞, 陈隆升, 彭邵锋, 王湘南, 陈永忠. 不同林龄油茶林土壤有机碳和氮储量特征. *湖南林业科技*, 2018, 45(1): 65-70, 77.
- [10] 方培, 胡海波, 王霞, 陈建宇, 阮存鑫, 贾西川. 不同林龄麻栎人工林土壤生态化学计量特征研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2022, 42(2): 39-47.
- [11] 李智超, 张勇强, 宋立国, 厚凌宇, 孙启武. 江西大岗山不同林龄杉木人工林土壤碳氮储量. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(10):

116-122.

- [12] 洗伟光, 周丽, 唐洪辉, 陈伟光, 苏木荣, 盘李军, 张卫强. 不同林龄针阔混交林土壤生态化学计量特征. 广东林业科技, 2015, 31(1): 1-6.
- [13] 李臻, 梁月明, 潘复静, 靳振江, 马姜明, 杨章旗, 零天旺, 李明金. 不同林龄马尾松人工林土壤酶活性及其生态化学计量特征. 桂林理工大学学报, 2021, 41(1): 210-217.
- [14] 达清珍, 崔东, 张雨露, 赵阳, 尼加提·卡斯木, 刘淑琪. 新疆伊犁不同林龄野苹果林土壤碳、氮、磷生态化学计量特性. 生态科学, 2022, 41(5): 98-104.
- [15] 杨霞, 陈丽华, 郑学良. 不同林龄油松人工林土壤碳、氮和磷生态化学计量特征. 中国水土保持科学:中英文, 2021, 19(2): 108-116.
- [16] Ahmed O H, Hasbullah N A, Majid N M A. Accumulation of soil carbon and phosphorus contents of a rehabilitated forest. The Scientific World Journal, 2010, 10: 1988-1995.
- [17] 程滨, 赵永军, 张文广, 安树青. 生态化学计量学研究进展. 生态学报, 2010, 30(6): 1628-1637.
- [18] Allison S D, Gartner T B, Mack M C, McGuire K, Treseder K. Nitrogen alters carbon dynamics during early succession in boreal forest. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(7): 1157-1164.
- [19] 张晓曦, 胡嘉伟, 刘凯旋, 王丽洁, 胡伟, 田爽, 王羿人, 陈灵素, 董雨欣. 黄土丘陵区刺槐人工林林龄增加土壤微环境变化对凋落物分解的影响. 生态学报, 2024, 44(7): 2931-2945.
- [20] 乔航, 莫小勤, 罗艳华, 刘兴元, 胡亚军, 陈香碧, 苏以荣. 不同林龄油茶人工林土壤酶化学计量及其影响因素. 生态学报, 2019, 39(6): 1887-1896.
- [21] 宋思宇, 陈亚梅, 汪涛, 廖咏梅, 张胜, 胥晓. 不同林龄的西藏林芝云杉人工林土壤酶活性及化学计量比特征. 应用与环境生物学报, 2023, 29(1): 178-185.
- [22] 李永涛, 王振猛, 李宗泰, 陈苗苗, 刘德玺. 黄河三角洲不同林龄柽柳人工林土壤养分及生物学特性研究. 干旱区资源与环境, 2018, 32(4): 89-94.
- [23] 范媛媛, 李懿, 李启迪. 不同林龄油松土壤微生物、酶活性和养分特征. 水土保持研究, 2019, 26(6): 58-64.
- [24] 赵海燕, 徐福利, 王渭玲, 王伟东, 陈钦程, 赵亚芳, 马亚娟. 秦岭地区华北落叶松人工林地土壤养分和酶活性变化. 生态学报, 2015, 35(4): 1086-1094.
- [25] 段春燕, 何成新, 徐广平, 黄玉清, 罗亚进, 滕秋梅, 张德楠, 周龙武. 桂北不同林龄桉树人工林土壤养分及生物学特性. 热带作物学报, 2019, 40(6): 1213-1222.
- [26] 许森平, 任成杰, 张伟, 陈正兴, 付淑月, 刘伟超, 杨改河, 韩新辉. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2445-2454.
- [27] 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.
- [28] 冀盼盼, 张健飞, 张玉珍, 黄选瑞, 张志东. 不同林龄华北落叶松人工林生态化学计量特征. 南京林业大学学报:自然科学版, 2020, 44(3): 126-132.
- [29] 钟泽坤, 杨改河, 任成杰, 韩新辉. 黄土丘陵区撂荒农田土壤酶活性及酶化学计量变化特征. 环境科学, 2021, 42(1): 411-421.
- [30] Moorhead D, Sinsabaugh R, Hill B, Weintraub M. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 93: 1-7.
- [31] Moorhead D L, Rinkes Z L, Sinsabaugh R L, Weintraub M N. Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme-based decomposition models. Frontiers in Microbiology, 2013, 4: 223-235.
- [32] 艾灵, 吴福忠, 樊雪波, 杨静, 吴秋霞, 朱晶晶, 倪祥银. 米槎和杉木人工林土壤酶活性和酶化学计量特征对凋落物输入的短期响应. 应用生态学报, 2024, 35(3): 631-638.
- [33] 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.
- [34] 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. The Science of the Total Environment, 2019, 658: 1440-1451.
- [35] Xiong Y M, Xia H P, Li Z A, Cai X A, Fu S L. Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical Acacia mangium plantation in China. Plant and Soil, 2008, 304(1): 179-188.
- [36] 王靓丽, 陈栋凯, 陈咄圳. 陕西苹果园不同树龄土壤养分特征分析. 环境生态学, 2021, 3(8): 44-50.
- [37] 杨小燕, 杨森焱, 王恩姮, 夏祥友, 陈祥伟. 黑土区不同林龄落叶松人工林土壤磷的吸附与解吸特性. 北京林业大学学报, 2014, 36(5): 39-43.

- [38] 练金生, 高艳芳, 谢威, 丁佩, 郑晓钟, 殷祚云. 广东不同林龄桉树人工林土壤肥力比较研究. 桉树科技, 2021, 38(1): 23-30.
- [39] 王海伦. 湖南会同杉木人工林不同林龄养分含量动态研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [40] Jönsson U, Rosengren U, Thelin G, Nihlgård B. Acidification-induced chemical changes in coniferous forest soils in southern Sweden 1988-1999. *Environmental Pollution*, 2003, 123(1): 75-83.
- [41] 高孝威, 苏和, 白艳, 杨海峰, 李卓凡, 李梓豪, 张雷, 洪光宇, 王晓江. 不同林龄华北落叶松人工林林下植被与土壤理化特性变化特征. 内蒙古林业科技, 2021, 47(2): 10-14.
- [42] 刘杰, 马履一, 贾奎奎, 王西洋, 汪加魏, 宋春华. 不同林龄华北落叶松林下土壤理化性质及微生物学指标评价. 水土保持通报, 2013, 33(6): 88-93.
- [43] 李良. 塞罕坝地区华北落叶松人工林水分特征的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [44] 曹娟, 闫文德, 项文化, 湛小勇, 雷丕锋. 湖南会同 3 个林龄杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征. 林业科学, 2015, 51(7): 1-8.
- [45] 白小芳, 徐福利, 王渭玲, 赵亚芳, 王玲玲, 孙鹏跃. 华北落叶松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征. 中国水土保持科学, 2015, 13(6): 68-75.
- [46] 董威, 刘泰瑞, 覃志杰, 郭晋平, 张芸香. 不同林分密度油松天然林土壤理化性质及微生物量碳氮特征研究. 生态环境学报, 2019, 28(1): 65-72.
- [47] 马静, 柏松. 不同种植年限人工林土壤养分变化特征. 土壤科学, 2023, 11(2), 88-94.
- [48] 董佳琦, 张勇, 傅伟军, 刘海英, 王增, 吕联江, 谢秉楼, 蒋仲龙. 香榧主产区林地土壤养分空间异质性及其肥力评价. 生态学报, 2021, 41(6): 2292-2304.
- [49] 王纪杰, 王炳南, 李宝福, 俞元春. 不同林龄巨尾桉人工林土壤养分变化. 森林与环境学报, 2016, 36(1): 8-14.
- [50] 罗明霞, 胡宗达, 刘兴良, 李亚非, 胡璟, 欧定华, 吴德勇. 川西亚高山不同林龄粗枝云杉人工林土壤微生物生物量及酶活性. 生态学报, 2021, 41(14): 5632-5642.
- [51] 李娇, 蒋先敏, 尹华军, 尹春英, 魏宇航, 刘庆. 不同林龄云杉人工林的根系分泌物与土壤微生物. 应用生态学报, 2014, 25(2): 325-332.
- [52] 杨涛, 徐慧, 李慧, 方德华, 朱教君. 樟子松人工林土壤养分、微生物及酶活性的研究. 水土保持学报, 2005, 19(3): 50-53.
- [53] 孟和其格, 刘雷, 姚庆智, 铁英, 李敏, 魏杰. 大青山不同树种土壤微生物数量及酶活性的研究. 中国农学通报, 2018, 34(17): 89-94.
- [54] 牛小云, 孙晓梅, 陈东升, 张守攻. 辽东山区不同林龄日本落叶松人工林土壤微生物、养分及酶活性. 应用生态学报, 2015, 26(9): 2663-2672.
- [55] 侯学煜. 三十年来中国的植物生态学和地植物学. 植物杂志, 1983(5): 1-4.
- [56] Zhao F Z, Sun J, Ren C J, Kang D, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Land use change influences soil C, N, and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10195.
- [57] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *The New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [58] 吕琪, 陈昱宇, 吴方圆, 余振东, 谢伟东, 韦祥悦. 不同油茶品系叶片-土壤 C、N 和 P 含量及其化学计量特征. 广西林业科学, 2023, 52(6): 682-686.
- [59] 夏征, 崔诚, 许昌超, 梁春梅, 张俊涛. 广州市典型森林土壤碳氮磷含量及化学计量特征分析. 南方林业科学, 2023, 51(4): 49-53.
- [60] 袁佳宝, 宋艳宇, 刘桢迪, 朱梦圆, 程小峰, 马秀艳, 陈宁, 李晓宇. 松嫩平原芦苇湿地土壤酶活性剖面分布特征及其微生物养分限制指示作用. 生态环境学报, 2023, 32(12): 2141-2153.
- [61] 徐明哲. 黄土高原土壤微生物代谢限制和群落组成对降水梯度的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2022.