DOI: 10.20103/j.stxb.202405141097

黄浩博,毕华兴,赵丹阳,郭艳杰,林丹丹,韩金丹.黄土高原不同密度刺槐林地土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征.生态学报,2025,45(3): 1351-1361.

Huang H B, Bi H X, Zhao D Y, Guo Y J, Lin D D, Han J D. Ecological stoichiometry of soil, microbial biomass, and extracellular enzyme in *Robinia* pseudoacacia with different stand densities in the Loess Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(3):1351-1361.

黄土高原不同密度刺槐林地土壤-微生物-胞外酶生态 化学计量特征

黄浩博1,毕华兴1,2,3,4,*,赵丹阳1,郭艳杰1,林丹丹1,韩金丹1

1北京林业大学水土保持学院,北京 100083

2 林木资源高效生产全国重点实验室,北京 100083

3 山西吉县森林生态系统国家野外科学观测研究站,北京 100083

4 水土保持国家林业和草原局重点实验室、北京市水土保持工程技术研究中心、林业生态工程教育部工程研究中心,北京 100083

摘要:明确不同密度人工林地生态系统土壤-微生物的养分循环过程,对林业建设过程中阐明生态系统养分循环规律及人工林 经营有重要意义。以黄土高原6种林分密度(1000、1500、1800、2400、3000、3500 株/hm²)的刺槐林(*Robinia pseudoacacia*)为研究 对象,测定林地土壤和微生物 C、N、P 含量及胞外酶活性,明晰其生态化学计量特征。结果表明:随着刺槐密度增大,(1)林地土 壤 C、N 含量及 C:P、N:P 先增大后减小,中等密度(1800—2400 株/hm²)显著高于其他密度,而 C:N 呈相反趋势,P 含量无显著 差异;(2)土壤微生物 C、N、P 含量呈现波动变化,C:N 显著下降,C:P、N:P 先增大后减小;(3)土壤4种胞外酶活性及其表征的 C:N 均先增大后减小,C:P、N:P 呈增大趋势;(4)元素比率阈值(TER)显示除在1800 株/hm²外,其他密度刺槐林地土壤微生物 均受到 N 限制。刺槐林地土壤胞外酶及微生物对土壤养分变化具有自我调节作用,且呈现较好的内稳性,且中等密度刺槐林 地更能促进养分积累,尤其是1800 株/hm²的刺槐林地更利于微生物的生长繁殖。研究结果可为该区刺槐人工林的合理经营提 供科学依据。

关键词:林分密度;微生物;生态化学计量;内稳性;元素比率阈值;刺槐;黄土高原

Ecological stoichiometry of soil, microbial biomass, and extracellular enzyme in *Robinia pseudoacacia* with different stand densities in the Loess Plateau, China

HUANG Haobo¹, BI Huaxing^{1,2,3,4,*}, ZHAO Danyang¹, GUO Yanjie¹, LIN Dandan¹, HAN Jindan¹

1 Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China

3 Ji County Station, Chinese National Ecosystem Research Network (CNERN). Beijing 100083, China

4 Key laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Engineering Research Center of Soil and Water Conservation, Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering. Ministry of Education (Beijing Forestry University), Beijing 100083, China

Abstract: Clarifying the nutrient cycling processes in forest ecosystems of different densities is of great significance for forestry construction, as it provides insights into ecosystem nutrient cycling and aids in managing artificial forests. The study focused on *Robinia pseudoacacia* plantation forests in the Loess Plateau in China, selecting six stand densities for analysis(i. e., 1000, 1500, 1800, 2400, 3000, 3500 plants/hm²). The study analyzed the characteristics of soil and microbial C, N, P content, extracellular enzyme activity, and ecological stoichiometric ratios (soil, microbial biomass, extracellular

收稿日期:2024-05-14; 网络出版日期:2024-10-21

基金项目:国家重点研发课题(2022YFF1300401)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: bhx@ bjfu.edu.cn

enzyme). The results showed that: with the increase of stand density, (1) soil C, N contents and C:P&N:P ratios increased initially then decreased, being significantly higher at medium stand densities compared to others; the C:N ratio showed an opposite trend, and P content did not significantly differ. (2) The soil microbial C, N, and P content showed fluctuating changes, C:N ratio showed a significant decreasing trend, C:P and N:P ratios increased first and then decreased. (3) Four kinds of soil extracellular enzyme activities and their C:N ratio increased first and then decreased, C:P and N:P ratios showed a trend of increasing. (4) The element ratio threshold (TER) showed that except for the 1800 plants/hm² density, the soil microbial in other densities was restricted by N. The soil extracellular enzyme activity and microbial biomass can self-regulate and exhibit good internal stability in response to changes in soil nutrients. Mediumdensity *Robinia pseudoacacia* forests, particularly those with 1800 trees/hm², were more conducive to nutrient cycling and favorable for the growth and reproduction of microorganisms. This study could provide scientific support for the rational management of artificial forests in the study area.

Key Words: stand density; microbial biomass; ecological chemometrics; internal homeostasis; threshold elemental ratio; Robinia pseudoacacia; Loess Plateau

生态化学计量学是研究生物系统多元素之间平衡及交互作用影响的理论科学,很好地将生态学中多层次(分子、细胞、个体、种群、群落及生态系统)的研究联系起来^[1]。目前,生态化学计量学广泛应用于生态系统 养分循环过程及供需平衡、生物体的内稳性及养分限制等研究^[2]。从生态化学计量学的角度研究林地土壤-微生物-胞外酶养分循环过程、内稳性及其养分限制情况,对于了解生态系统养分循环和系统稳定具有重要 意义。

近 50 年来,我国人工林面积显著增加^[3],然而大量研究表明,森林经营不当(如林分结构单一、造林密度 不合理等)可能会改变土壤养分状况^[4-5],进而导致人工林生态系统养分失衡^[6]。林分密度不同,人工林对 光、水和养分等资源的竞争强度相应地发生变化,其根系分泌物和林下植被群落也会产生巨大差异^[7]。不同 植物群落会通过根系等器官向土壤输入不同 C:N:P 的有机质来源^[8],影响土壤养分有效性。而微生物群落 为适应土壤环境改变了自身的营养需求^[9],微生物群落结构随之改变,进而影响了微生物量及其代谢过程能 量(C)及养分(N、P)^[10]。不同土壤条件可能会导致微生物受到不同程度和类型的能量和养分限制^[11],此时 微生物会分泌更多的胞外酶加速土壤有机质的分解以满足微生物需求。因此,需要结合表征 C/N/P 循环的 胞外酶及其化学计量比来进一步阐明微生物的养分限制情况^[12]。此外,在不同的生态系统中,微生物、胞外 酶的化学计量比可能不总是处于动态平衡状态^[13-14],故而研究微生物和胞外酶的化学计量内稳性也十分 必要。

黄土高原作为我国生境脆弱、水土流失最为严重的地区之一^[15],依托小流域综合治理和退耕还林等重大 工程营造了大面积的水土保持林^[16]。刺槐作为兼具生态及经济效益的水土保持人工林树种,发挥着巨大的 水土保持、土壤固碳等生态效益。对现有人工林的管理是森林植被高质量发展和可持续经营的关键,林分密 度调控成为最主要的手段和措施^[17]。国内外学者主要围绕林分密度对土壤水热状况、土壤有机碳及养分特 征,土壤酶活性变化及微生物群落结构变化进行研究,而对于土壤-微生物-胞外酶化学计量比及其对林分密 度的响应关系认识不足,导致土壤-微生物-胞外酶养分循环关系及其稳定机制尚不明确。本研究选取 6 种密 度的刺槐林为研究对象,分析土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征及微生物养分限制对林分密度的响应和 土壤养分变化对土壤微生物、胞外酶内稳性影响,深入探索生态系统土壤养分循环规律及其稳定性。从利于 土壤养分积累和减少微生物养分限制的角度综合考量,筛选出适宜的林分密度,以期为研究区植被恢复、可持 续经营管理及生态系统功能提升提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于山西省临汾市吉县蔡家川流域(E 110°39′45″—110°47′45″,N 36°14′27″—36°18′23″),流域东 高西低,面积 39.33 km²,长约 14 km,海拔 900—1513 m。属于典型的黄土残塬沟壑区,暖温带大陆性季风气 候,该区多年平均降水量 575.9 mm,降水季节分配不均,6—9 月降水量最大,约占全年降水量的 70%,研究区 的土壤类型主要为褐土,黄土母质。吉县的植物资源比较丰富,蔡家川流域内森林覆盖率为 84%,主要以山 杨(Populus davidiana)、辽东栎(Quercus liaotungensis)等为主的天然次生林;刺槐(Robinia pseudoacacia)、油 松(Pinus tabulaeformis)、侧柏(Platycladus orientalis)等树种组成的纯林及混交林为主的水土保持人工林;林 下植物以黄刺玫(Rasa xanthina)、杠柳(Periploca sepium)、覆盆子(Rubus idaeus)、细裂叶莲蒿(Artemisia gmelinii)、二柱薹草(Carex lithphila)、早熟禾(Poa annua)等为主;经济林主要由苹果(Malus pumila)、杏 (Armeniaca vulgaris)、梨(Pyrus)等树种组成。

1.2 试验设计与采样

研究区刺槐林分密度是由于初始栽植密度不同和恢复过程中自然稀疏导致。选取立地条件相似、林龄相近的6种不同密度(1000、1500、1800、2400、3000、3500株/hm²)人工刺槐林地为研究对象,分别编号为C1000、C1500、C1800、C2400、C3000、C3500,样地间的水平距离大于200m,基本信息如表1。每个密度刺槐林选择3块样地,每个样地内设置大小为20m×20m的标准样方。在每个样地点中心挖掘深度为1m的土壤剖面,每20cm为一层进行土壤采样,共5层。每份土按指标用量分成两部分,一部分放入4℃冰箱冷藏,用于土壤酶活性和微生物量的测定;一部分自然风干研磨过筛后,用于土壤理化性质的测定。本文结果与分析部分各指标用0—1m5个土层测定结果的均值表示。

| Table 1 Basic mormation of the sample | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------------------|----------------------------|-----------------|--------------|-------------------------|----------------------------|----------------------|--|---------------------------|--------------|----------------|
| 样地 Sample | 海拔 Altitude /m | 经纬度 Location | 坡度 Slope/(°) | 坡向 Aspect | 坡位 Slope position | 郁闭度 Canopy density/% | 林龄 Stand age/a | 容重 Bulk density/ (g/cm ³) | 含水量 Soil moisture/% | 胸径 DBH/cm | 树高 Height/m |
| C1000 | 1168 | 36°16′34″N, 110°44′31″E | 25 | 阳坡 | 坡上 | 30 | 32 | 1.18±0.08 | 11.05±2.57 | 18.00±2.53 | 8.18±0.88 |
| C1500 | 1175.1 | 36°15′45″N, 110°44′55″E | 23 | 阳坡 | 坡上 | 45 | 28 | 1.47±0.47 | 8.27±0.44 | 18.47±4.25 | 9.21±1.31 |
| C1800 | 1115.6 | 36°27′30″N, 110°76′20″E | 30 | 阳坡 | 坡上 | 55 | 28 | 1.15±0.53 | 8.00±1.75 | 15.30±1.44 | 11.50±1.84 |
| C2400 | 1187.1 | 36°27′8″N, 110°75′3″E | 31 | 阳坡 | 坡上 | 65 | 28 | 1.18±0.07 | 9.23±1.48 | 11.48±1.96 | 8.68±0.97 |
| C3000 | 1195.2 | 36°19′24″N, 110°43′43″E | 25 | 阳坡 | 坡上 | 78 | 30 | 1.17±0.13 | 9.18±2.44 | 9.45±2.06 | 6.30±0.46 |
| C3500 | 1188.9 | 36°15′43″N, 110°52′32″E | 24 | 阳坡 | 坡上 | 90 | 30 | 1.18±0.13 | 8.98±0.25 | 5.88±0.45 | 4.77±0.55 |

表1 样地基本信息

C: 刺槐 Robinia pseudoacacia;数字表示林分密度 Figindicates the stand density

1.3 样品测试与分析

土壤容重采用环刀法,含水量用烘干法,土壤 C 含量(以土壤有机碳含量来表示)测定采用重铬酸钾氧化 外加热法;土壤 N 含量(以土壤全氮来表示)测定采用浓硫酸-高氯酸混合消煮-铜锅抗比色法。β-1,4-葡萄糖苷酶(βG)、β-1,4-N-乙 (以土壤全磷来表示)测定采用浓硫酸-高氯酸混合消煮-钼锑抗比色法。β-1,4-葡萄糖苷酶(βG)、β-1,4-N-乙 酰葡糖氨糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、碱性磷酸酶(AP)采用荧光酶标法测定^[14]。土壤微生物量 碳、氮采用氯仿熏蒸浸提法测定;微生物量磷采用氯仿熏蒸浸提,钼锑抗比色法测定^[18]。 1.4 数据处理和统计分析

(1)土壤酶活性生态化学计量计算公式^[19]:

①酶活性生态化学计量 C:N 采用 ln[βC:(NAG+LAP)]表征。

②酶活性生态化学计量 C:P 采用 $\ln(\beta G: ALP)$ 表征。

③酶活性生态化学计量 N:P 采用 ln[(NAG+LAP):ALP]表征。

(2)内稳态指数(Homeostasis index,*H*)计算公式:

$$\lg(y) = \lg(c) + \frac{\lg(x)}{H}$$
(1)

式(2)中,H为内稳态指数,因变量 y为酶活性、微生物化学计量比,自变量 x为对应的土壤养分计量比,c为积分常数。按照 Persson等的分类,当方程拟合显著时,将|H|>4、2<|H|<4、1.33<|H|<2、|H|<1.33分别划为稳态、弱稳态、弱敏感态和敏感态;但当方程拟合不显著时(P>0.05)认为是绝对稳态^[20]。

(3)元素比率阈值(TER):可用来确定微生物的代谢能量(C)或养分(N或P)限制的阈值。计算 公式^[19]:

$$\text{TER}_{\text{CN}} = \left[\beta G / (\text{NAG+LAP})\right] B_{\text{CN}} / n_0 \tag{2}$$

$$\text{TER}_{\rm CP} = (\beta G/\text{ALP}) B_{\rm CP} / p_0 \tag{3}$$

式(2)和式(3)中 TER_{cN}、TER_{cP}是元素比率阈值; $\beta G/(NAG+LAP)$ 是 β -1,4-葡萄糖苷酶与 β -1,4-N-乙酰葡糖 氨糖苷酶与亮氨酸氨基肽酶酶活性之和的比; $\beta G/ALP$ 是 β -1,4-葡萄糖苷酶与碱性磷酸酶的酶活性比; B_{cN} 和 B_{cP} 是微生物量的 C:N 和 C:P 值; n_0 和 p_0 是常数,分是 $\ln\beta G$ 与 $\ln(NAG+LAP)$ 和 $\ln\beta G$ 与 \lnALP 的 II 型标准主 轴(SMA)回归的截距。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验各指标不同处理间的差异,用 Duncan 法进行多重比较,显著性水平为 P<0.05。采用 Pearson 相关性分析土壤养分指标与胞外酶活性、微生物量 C、N、P 生态化学计量学指标间的相关性。数据整理和计算采用 Microsoft Excel 2010,使用 SPSS 27 进行统计分析,使用 Origin 2022 作图;将酶活性数据进行 loge 转换,然后通过 II 型标准主轴(SMA)分析酶活性之间的关系, II 型标准主轴分析用 R 4.2.1 中 Smatr 安装包完成。

2 结果与分析

2.1 不同密度刺槐林地土壤 C、N、P 含量

不同密度刺槐林地土壤 C、N、P 含量如图 1 所示。土壤 C、N、P 含量在各密度含量为 4.66—6.49、0.28— 0.52、0.50—0.55 g/kg。土壤 P 含量随刺槐密度无显著变化(P>0.05)。土壤 C、N 含量总体表现为随刺槐密 度的增大而先增加后减少,且均在 C2400 时达到最高(P<0.05),其中 C、N 含量分别比 C1000 高 37.79%、 48.57%;但随后从 C2400 到 C3500,土壤 C、N 含量分别下降了 28.20%、46.15%(P<0.05)。

2.2 不同密度刺槐林地土壤微生物 C、N、P 含量特征

土壤微生物 C、N、P 在各密度含量为 166.30—198.01、58.96—80.97、25.72—30.64 mg/kg(图 1)。土壤微 生物 C、N、P 在不同密度之间有显著差异(P<0.05),从 C1000 到 C2000,土壤微生物 C、N、P 均呈现出先增加 后减少的趋势。从 C1000 到 C1500 土壤微生物 C、N、P 分别增加了 4.43%、13.08%、18.94%;从 C1500 到 C2000,微生物 C、N、P 分别减少了 10.42%、9.87%、16.06%。而后从 C2000 到 C3500,土壤微生物 C、N、P 再次 呈现出先增加后减少的趋势。从 C2000 到 C3000,土壤微生物 C、N、P 分别增加了 14.79%、34.75%、13.41%; 从 C3000 到 C3500,土壤微生物 C、N、P 分别减少了 16.01%、3.31%、3.12%。

2.3 不同密度刺槐林地土壤胞外酶活性

土壤 β-葡萄糖苷酶、N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶和碱性磷酸酶在各密度活性分别为 5.05— 25.26、1.83—2.94、3.68—12.52、2.75—7.36 μmol g⁻¹ d⁻¹(图 1)。土壤 β-葡萄糖苷酶酶、N-乙酰-β-D-葡萄糖苷



图 1 不同密度刺槐林地土壤和微生物 C、N、P 含量及胞外酶活性

不同的小写字母表示土壤指标在不同密度间差异显著(P<0.05);SOC:有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;βG:β-1,4-葡萄糖苷酶β-D-Glucosidase;NAG:β-1,4-N-乙酰葡糖氨糖苷酶,β-1,4-N-acetylglucosamine glucosidase;LAP:亮氨酸氨 基肽酶 Leucine aminopeptidase;ALP:碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase;MBC:微生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物量氮 Microbial biomass nitrogen;MBP:微生物量磷 Microbial biomass phosphorus

酶、亮氨酸氨基肽酶和碱性磷酸酶活性均随密度增加呈现先增加后减小的趋势(P<0.05)。土壤β-葡萄糖苷 酶酶、N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶和碱性磷酸酶活性在C1800时达到最高,比C1000高400.20%、60.66%、 77.35%;但从C1800到C3500,各酶活性分别下降了78.78%、24.15%、62.64%;土壤亮氨酸氨基肽酶活性在 C2400时达到最高,比C1000高211.44%,随后从C2400到C3500,酶活性下降了70.61%。

2.4 不同密度刺槐林地土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征及其相关性

2.4.1 不同密度刺槐林地土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征

不同密度土壤 C:N、C:P、N:P 分别为 12.58—16.65、8.84—11.79、0.54-0.94(图 2)。土壤 C:N 呈现先减 小后增大的趋势,在 C2400 最小,比 C1000 减少了 6.12%;在 C3500 达到最大,比 C1000 增加了 24.25%。土壤 C:P、N:P 呈现先增加后减少的趋势,均在 C2400 达到最大,从 C1000 到 C2400,分别增加了 29.99%、38.24%; 从 C2400 到 C3500,分别减少了 25.02%、38.24%。不同密度土壤生态化学计量变异系数表现为N:P(19.73%) >C:N(13.41%)>C:P(12.78%)。

Fig.1 Soil and microbial biomass C, N, P, extracellular enzyme activity of Robinia pseudoacacia land with different density

不同密度土壤微生物量 C:N、C:P、N:P 分别为 2.12—3.13、5.89—7.1、2.18—2.93(图 2)。土壤微生物C:N 随密度增加而逐渐减少的趋势,从 C1000 到 C3500 减少了 32.27%(*P*<0.05)。土壤 C:P、N:P 随密度增大呈现 先增加后减少的趋势,从 C1500 到 C2400 分别显著增加了 14.31%、34.40%(*P*<0.05),但随后出现下降。土壤 微生物生态化学计量变异系数表现为变异系数为 C:N(13.29%)>N:P(11.74%)>C:P(7.11%)。

不同密度土壤胞外酶 C:N、C:P、N:P 分别为 0.93—1.25、1.14—1.68、1.14—1.77, 胞外酶 C:N:P 均偏离 1:1:1(图 2)。土壤胞外酶 C:N 呈现先增加后减少的趋势,在 C1800 显著高于其他密度(*P*<0.05)。土壤胞外酶 C:P、N:P 呈现出随密度增加而增加的趋势,均在 C3500 达到最大。土壤胞外酶生态化学计量变异系数表 现为 N:P(20.10%)>C:N(13.48%)>C:P(18.72%)。







2.4.2 土壤-微生物-胞外酶含量及其生态化学计量的相关性

如图 3 所示, 土壤-微生物-胞外酶含量及其生态化学计量的相关性分析表明土壤养分与胞外酶活性之间 除 TP 与 TN、NAG+LAP 和 ALP 外均显著正相关(*P*<0.05), 而土壤养分、胞外酶活性与微生物量之间的相关 性不显著, 仅有 βG 与微生物量 P、ALP 与微生物量 N 呈显著负相关(*P*<0.05)。土壤 SOC、土壤各胞外酶活性 均与土壤 C:P、N:P 呈极显著正相关(*P*<0.01)。TN 与土壤 C:N 呈极显著负相关(*P*<0.01), 与土壤 C:P、N:P 和微生物量 C:P 呈显著正相关(*P*<0.05)。而 TP 除与 βG 显著正相关外均未有显著相关性。βG、ALP 还与胞 外酶 C:N 呈极显著正相关(*P*<0.01)。ALP 与胞外酶 N:P 和微生物 N:P 呈显著负相关, 与微生物 C:N 呈显著 正相关(*P*<0.05)。微生物 C:P 与微生物量 C 呈显著正相关, 而与微生物量 P 呈显著负相关(*P*<0.05)。微生 物量 N 与胞外酶 C:P、N:P 和微生物 N:P 呈显著正相关, 与微生物 C:N 呈极显著负相关(*P*<0.01)。土壤 C:N 与土壤 N:P、微生物 C:P 呈极显著负相关(P<0.01)。土壤 N:P 与土壤 C:P、微生物 C:P 呈极显著正相关(P<0.01)。胞外酶 C:P 与胞外酶 N:P 呈极显著正相关(P<0.01)。微生物 C:N 与胞外酶 C:P、胞外酶 N:P、微生物 N:P 呈极显著负相关(P<0.01)。微生物 N:P 与胞外酶 C:P、胞外酶 N:P 呈极显著正相关(P<0.01)。



图 3 土壤-微生物-胞外酶含量及生态化学计量相关性分析



2.5 土壤微生物元素比率阈值及养分限制

如图 4 所示,不同密度刺槐在 1800 株/hm²时的 TER_{cN}显著高于其他密度(P<0.05)。在 1800 株/hm²、2400 株/hm²时的 TER_{cP}显著高于其他密度(P<0.05)。通过土壤有效养分比减去相应的 TER 值计算微生物 群落的养分限制状况,正值则表示微生物群落受养分限制^[21]。结果表明,除 1800 株/hm²外,各密度土壤微生 物均受到 N 限制,但 N 限制差异不显著(P>0.05)。而六个密度的土壤微生物均不受 P 限制,且在 1800 株/ hm²时不受 P 限制的程度最大。

2.6 土壤微生物量及胞外酶活性随土壤养分变化的内稳性特征

土壤微生物量、土壤胞外酶活性生态化学计量内稳性特征如图 5 所示,土壤微生物与胞外酶的生态化学 计量利用内稳性模型模拟结果均不显著(P>0.05),属于绝对稳态型,具有较强的内部稳定性。

3 讨论

3.1 林分密度对刺槐林地土壤 C 、N 、P 含量及其化学计量比的影响

土壤养分是植被、微生物生长的养分利用来源。林分密度不仅决定林木获取养分等资源的能力,而且可

45 卷





以通过调控冠层水分和光照条件改变林内温度、林内透光通风能力、酶活性和根系发育,影响枯落物积累和分解速率^[22],并形成不同的林下植物组成^[7]向土壤输入不同 C:N:P 的有机质来源^[8],使土壤养分存在差异。

本研究中,随刺槐林分密度增大,土壤 C、N 含量先增加后减少,在中等密度达到最大。原因可能是刺槐 对土壤养分有一定的改善能力,能够促进土壤 C、N 积累,但当林分密度过大时,林内植被对养分的需求逐渐 大于刺槐对土壤养分的改善能力,导致林下植被养分竞争激烈;同时,高密度可能导致土壤干化,植被生长受 限,枯落物减少,土壤养分输入量下降^[23]。黄土高原地区的土壤 P 含量匮乏主要源于岩体母质长时间风化产 生而不易形成^[24]。结果显示,不同密度间土壤 P 含量无显著差异,可能是外界向土壤输入的 P 元素被植物和 微生物吸收所抵消^[25]。土壤 C:P、N:P 先增加后减少,主要是由于土壤 P 含量变化不显著而 C、N 含量积累随 林分密度显著变化有关,中等密度的刺槐林地增加了凋落物、根系等有机质输入^[23],使 C、N 含量高于其他密 度。C:N 先减少后增加,可能因为刺槐作为固氮树种,在高密度的刺槐林地内仍有较强的固氮能力,而固碳能 力下降较快导致。土壤 C:N、C:P 分别表示土壤 N、P 矿化的能力^[26-27],不同密度刺槐林土壤 C:N 大于全国 平均水平⁽¹²⁾,说明土壤 N 矿化能力较弱,微生物可能受 N 限制作用较大;相反,土壤 C:P 均远小于全国水 平⁽⁶¹⁾,说明土壤 P 矿化能力强^[28]。

3.2 土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征的关系及微生物养分限制

分析土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征的相关性,有助于厘清土壤与微生物间生态化学计量比的关系,探讨微生物是否通过调整自身生物量和胞外酶化学计量比以适应土壤变化。许多研究表明,生态化学计量学可以反映出土壤-微生物-胞外酶有密切关系,例如土壤 C:N 表示微生物 N 矿化的能力^[26],土壤微生物量

 $6.9862x^{-1/2.7174}$

 $R^2 = 0.1266$

1.4

1.3

1.2







C:P 反映土壤微生物对土壤 P 有效性的调节潜力^[12].土壤胞外酶活性及其化学计量比可以作为反映微生物 代谢过程能量(C)和养分(N、P)利用能力的指标^[15]。

林分密度改变了土壤条件,进而导致微生物群落对于土壤有效养分的利用发生变化。图2和图3显示, 随林分密度增加,微生物和土壤在 C:P、N:P 出现相似的变化规律,均先增加后减少;微生物 C:P 与土壤 C:N 呈极显著负相关,与土壤 N:P 呈极显著正相关。说明微生物量与土壤有效养分对林分密度的响应有一定的 协同性。图1显示,随林分密度增大,微生物C、N、P含量呈现波动变化,4种胞外酶活性均先增加后减少,说 明微生物通过调整自身生物量和相关养分摄取酶的分泌以适应环境变化^[29]。胞外酶 C:N:P 在全球水平上 为1:1:1^[19],而本研究结果中各密度胞外酶C:N:P 偏离1:1:1;微生物C:N 与胞外酶C:P、N:P 间呈极显著负 相关;微生物 N:P 与胞外酶 C:P、N:P 间呈极显著正相关。说明微生物群落通过调控自身真菌、细菌数量比例 关系^[30]和优势菌群^[13],调整微生物量及其计量比、胞外酶化学计量比来维持动态平衡关系,以应对土壤养分 化学计量特征的变化^[13,29]。图 4 中的元素比率阈值(TER)显示,除 C1800 外,各密度土壤微生物均受到 N 限 制,原因可能是微生物量C、N、P 计量比与底物间存在不平衡性,微生物需要通过将其化学计量维持在一定范

3.4 3.2

3.0

围内以保持动态平衡稳定关系。底物 N 含量相对较低无法满足微生物需求,造成微生物 N 限制 $^{[31]}$ 。

3.3 土壤微生物量和胞外酶活性的内稳性

微生物的内稳性反映其生化生理反应对环境变化的影响程度,以体现其生存策略和适应性^[32-33],且微生物会通过调节自身生物量及胞外酶化学计量比来维持其内部化学元素的稳定性。本研究发现土壤微生物与胞外酶的生态化学计量利用内稳性模型模拟结果均不显著(P>0.05)。林分密度会影响底物变化,当底物发生变化时,微生物会通过调整自身代谢过程及微生物群落结构来调节微生物量、胞外酶活性及其二者计量比,以维持元素间的动态平衡关系。值得注意的是,土壤微生物群落的发展主要依靠酶的补偿行为来调节^[34],以适应多样的环境。相关研究表明,酶的分泌可以使微生物获取足够养分,但在黄土高原养分贫瘠的条件下,大量促进酶的分泌和提高酶活性让微生物获取足够的养分,如若这一策略使得生产酶所需要的养分消耗超过其产生的效益,可能不利于土壤养分积累^[29]。

4 结论

(1)中等(1800-2400 株/hm²)林分密度可以促进刺槐人工林的土壤养分积累;

(2)除密度1800 株/hm²外,其他密度刺槐林地土壤微生物均受到 N 限制,1800 株/hm²的刺槐林地更适 合土壤微生物生长繁殖;且此时微生物、胞外酶具有较好的内稳性;

(3) 胞外酶活性及其化学计量比与土壤和微生物 C、N、P 含量及其化学计量比具有一定的相关性,是土壤微生物适应土壤环境的重要环节。

综合土壤养分积累及微生物养分限制情况,本研究中1800 株/hm²的刺槐林地为最佳造林密度。以此为 视角,建议通过人工抚育间伐等措施调整林分密度,并向中等密度的刺槐林进行改造,以促进土壤养分积累和 土壤微生物养分利用。

参考文献(References):

- [1] 曹芹, 邱新彩, 刘欣, 彭道黎, 程顺. 不同间伐强度对华北落叶松人工林土壤养分-微生物生物量-胞外酶化学计量的影响. 中南林业科技 大学学报, 2022, 42(4): 83-92.
- [2] Chen G L, Yuan J H, Wang S Q, Liang Y T, Wang D J, Zhu Y Y, Wang Y. Soil and microbial C:N:P stoichiometries play vital roles in regulating P transformation in agricultural ecosystems: a review. Pedosphere, 2024, 34(1): 44-51.
- [3] Chen C, Park T, Wang X H, Piao S L, Xu B D, Chaturvedi R K, Fuchs R, Brovkin V, Ciais P, Fensholt R, Tømmervik H, Bala G, Zhu Z C, Nemani R R, Myneni R B. China and India lead in greening of the world through land-use management. Nature Sustainability, 2019, 2: 122-129.
- [4] García-Salgado G, Rebollo S, Pérez-Camacho L, Martínez-Hesterkamp S, De la Montaña E, Domingo-Muñoz R, Madrigal-González J, Fernández-Pereira J M. Breeding habitat preferences and reproductive success of Northern Goshawk (Accipiter gentilis) in exotic Eucalyptus plantations in southwestern Europe. Forest Ecology and Management, 2018, 409: 817-825.
- [5] Wang J P, Wu Y H, Li J J, He Q Q, Bing H J. Soil enzyme stoichiometry is tightly linked to microbial community composition in successional ecosystems after glacier retreat. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 162: 108429.
- [6] Zhang J Y, Ai Z M, Liang C T, Wang G L, Liu G B, Xue S. How microbes cope with short-term N addition in a Pinus tabuliformis forestecological stoichiometry. Geoderma, 2019, 337: 630-640.
- [7] Bremer L L, Farley K A. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. Biodiversity and Conservation, 2010, 19(14): 3893-3915.
- [8] 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.
- [9] Qiang W, Gunina A, Kuzyakov Y, Liu Q H, Pang X Y. Decoupled response of microbial taxa and functions to nutrients: The role of stoichiometry in plantations. Journal of Environmental Management, 2024, 356: 120574.
- [10] Cleveland C C, Liptzin D. C: N: P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252.
- [11] Zhang W, Xu Y D, Gao D X, Wang X, Liu W C, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Ecoenzymatic stoichiometry and nutrient dynamics along a revegetation chronosequence in the soils of abandoned land and Robinia pseudoacacia plantation on the Loess Plateau, China. Soil

3期

Biology and Biochemistry, 2019, 134: 1-14.

- [12] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. Biogeochemistry, 2014, 117(1): 101-113.
- [13] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of Northern China. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 98: 74-84.
- [14] Yan B S, Duan M C, Wang R C, Li J J, Wei F R, Chen J R, Wang J, Wu Y, Wang G L. Planted forests intensified soil microbial metabolic nitrogen and phosphorus limitation on the Loess Plateau, China. CATENA, 2022, 211: 105982.
- [15] Dou Y X, Yang Y, An S S, Zhu Z L. Effects of different vegetation restoration measures on soil aggregate stability and erodibility on the Loess Plateau, China. CATENA, 2020, 185: 104294.
- [16] Feng X M, Sun G, Fu B J, Su C H, Liu Y, Lamparski H. Regional effects of vegetation restoration on water yield across the Loess Plateau, China. Hydrology and Earth System Sciences, 2012, 16(8): 2617-2628.
- [17] 徐华丽,林虎,刘小宇,汪洋,蔡京勇,周忠诚,杨旭.林分密度对柏木人工林土壤养分及酶活性的影响.湖南生态科学学报,2023,10 (1):68-74.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [19] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. Nature, 2009, 462(7274): 795-798.
- [20] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. Oikos, 2010, 119(5): 741-751.
- [21] Jiang Y L, Lei Y B, Qin W, Korpelainen H, Li C Y. Revealing microbial processes and nutrient limitation in soil through ecoenzymatic stoichiometry and glomalin-related soil proteins in a retreating glacier forefield. Geoderma, 2019, 338: 313-324.
- [22] 吕金林, 闫美杰, 宋变兰, 关晋宏, 时伟宇, 杜盛. 黄土丘陵区刺槐、辽东栎林地土壤碳、氮、磷生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37 (10): 3385-3393.
- [23] 朱燕, 翟博超, 孙美美, 罗伶书, 王瑛, 杜盛. 黄土丘陵区不同密度刺槐和油松人工林土壤理化性质与化学计量特征. 水土保持研究, 2023, 30(6): 160-167.
- [24] Chen J, Seven J, Zilla T, Dippold M A, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Microbial C: N: P stoichiometry and turnover depend on nutrients availability in soil: a 14C, 15N and 33P triple labelling study. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 131: 206-216.
- [25] 邓健, 张丹, 张伟, 任成杰, 郝雯晖, 刘冲, 韩新辉, 杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. 生态学报, 2019, 39(15): 5527-5535.
- [26] Iost S, Landgraf D, Makeschin F. Chemical soil properties of reclaimed marsh soil from Zhejiang Province P.R. China. Geoderma, 2007, 142(3/4): 245-250.
- [27] 王绍强,于贵瑞.生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征.生态学报,2008,28(8):3937-3947.
- [28] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1): 139-151.
- [29] Schimel J. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(4): 549-563.
- [30] 李品,木勒德尔·吐尔汗拜,田地,冯兆忠.全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态.植物生态学报,2019,43(6): 532-542.
- [31] 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.
- [32] Augusto L, Achat D L, Jonard M, Vidal D, Ringeval B. Soil parent material-a major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. Global Change Biology, 2017, 23(9): 3808-3824.
- [33] Jeyasingh P D, Weider L J, Sterner R W. Genetically-based trade-offs in response to stoichiometric food quality influence competition in a keystone aquatic herbivore. Ecology Letters, 2009, 12(11): 1229-1237.
- [34] 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.