

针阔混交林中兴安落叶松比例对土壤化学性质和酶化学计量比的影响

王 博¹, 周志勇¹, 张 欢¹, 朱 雍¹, 曹雨松¹, 赵洪涛²

(1. 北京林业大学 森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083; 2. 北京自然博物馆, 北京 100050)

摘要: 【目的】研究不同比例兴安落叶松 *Larix gmelinii* 的针阔混交林土壤的化学性质和酶化学计量比。【方法】按照群落中兴安落叶松材积所占的不同比例 (70%、75%、80%、85%、90%、95%), 把调查的森林群落分为 6 种类型, 分别监测了各类型群落 0~5 和 5~20 cm 土层的养分和生物化学性状等。【结果】分析的 5 种酶中酸性磷酸酶的活性最高, 0~5 与 5~20 cm 土层均值分别为 $463.74 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 和 $312.91 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。在 0~5 cm 土层中, 群落中兴安落叶松比例的增加对亮氨酸氨肽酶的活性有明显的促进作用, 兴安落叶松比例为 95% 的群落亮氨酸氨肽酶活性比兴安落叶松比例为 75% 和 85% 的群落显著提高了 57.44% 和 59.40%。群落中兴安落叶松的比例也影响了土壤中酶的化学计量特征, 当兴安落叶松比例达 95% 时, 5~20 cm 土层与氮、磷矿化相关的酶计量比显著高于兴安落叶松比例为 80% 和 85% 的群落 ($P_{95\%-80\%}=0.020$, $P_{95\%-85\%}=0.020$)。与碳、氮矿化相关的酶计量比在兴安落叶松为 95% 的群落中最低。土壤的酶活性与土壤养分质量分数间呈现复杂的相关性, 并随着土壤深度的增加而改变。在 0~5 cm 土层, 土壤 pH 与葡萄糖苷酶 (BG)、乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 的活性间存在显著的负相关 ($P_{\text{pH-BG}}=0.010$, $P_{\text{pH-NAG}}=0.030$); 在 5~20 cm 土层, 亮氨酸氨肽酶 (LAP) 和乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 的活性与土壤全氮 (TN) 质量分数存在显著的正相关 ($P_{\text{LAP-TN}}=0.020$, $P_{\text{NAG-TN}}=2 \times 10^{-4}$), 酸性磷酸酶 (AP) 与土壤全磷 (TP) 质量分数间存在显著的负相关 ($P_{\text{AP-TP}}=0.020$)。通过对上述变量进行冗余分析, 发现土壤酶的化学计量比在 0~5 cm 土层主要受到土壤酸碱度的影响, 在 5~20 cm 土层则主要受到土壤全氮和有效氮质量分数的影响。【结论】暖温带针阔混交林中兴安落叶松所占比例是调控土壤养分动态的一个重要生物因子, 其调控作用的发挥则主要依赖于土壤中酶的活性及其化学计量特征。图 4 表 4 参 41

关键词: 森林土壤学; 兴安落叶松比例; 酶化学计量比; 土壤酶活性; 养分限制

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2020)04-0611-12

Effect of *Larix gmelinii* proportion on soil chemical properties and enzymatic stoichiometry in mixed coniferous and broad-leaved forest

WANG Bo¹, ZHOU Zhiyong¹, ZHANG Huan¹, ZHU Yong¹, CAO Yusong¹, ZHAO Hongtao²

(1. Beijing Key Laboratory of Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China)

Abstract: [Objective] The objective of this research is to study the chemical properties and enzyme stoichiometry of soil under different proportions of *Larix gmelinii* forests. [Method] The investigated *L. gmelinii* forests were classified into six groups according to its volume proportion in the community (70%, 75%, 80%, 85%, 90%, 95%), and its soil samples were monitored for the nutrient content and biochemical properties in 0–5 cm soil layers and 5–20 cm soil layers. [Result] Among the five enzymes analyzed, the activity of acid

收稿日期: 2019-09-06; 修回日期: 2020-02-14

基金项目: “十三五”国家重点研发计划项目 (2017YFC0504002); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目 (2015ZCQ-LX-03)

作者简介: 王博, 从事森林生态学研究。E-mail: 429080996@qq.com。通信作者: 周志勇, 副教授, 博士, 从事森林生态学研究。E-mail: zhiyong@bjfu.edu.cn

phosphatase was the highest, and the mean value of 0–5 and 5–20 cm soil layers were 463.74 and 312.91 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. In 0–5 cm soil layer, the activity of leucine aminopeptidase (LAP) was promoted by the increase of *L. gmelinii* proportion, and the leucine aminopeptidase activity of *L. gmelinii* community with 95% proportion significantly increased by 57.44% and 59.40%, compared with that of *L. gmelinii* community with 75% and 85% proportion. The proportion of *L. gmelinii* in the community also affected the chemometric characteristics of soil enzymes. When the proportion of *L. gmelinii* reached 95% in 5–20 cm soil layer, the ratio of nitrogen-acquiring enzyme to phosphorus-acquiring enzyme was much higher than that of *L. gmelinii* communities with the proportion of 80% and 85% ($P_{95\%-80\%}=0.02$, $P_{95\%-85\%}=0.02$). However, the ratio of carbon-acquiring enzyme to nitrogen-acquiring enzyme was lowest in forest community with 95% proportion of *L. gmelinii*. There existed a complex correlation between soil enzyme activity and soil nutrient content, which also changed with the increase of soil depth. In 0–5 cm soil layer, soil pH negatively correlated with the activities of glucosidase (BG), and acetylglucosaminidase (NAG) ($P_{\text{pH-BG}}=0.01$, $P_{\text{pH-NAG}}=0.03$). In the 5–20 cm soil layer, there existed a positive correlation between soil total nitrogen (TN) content and the activities of leucine aminopeptidase (LAP) and NAG ($P_{\text{LAP-TN}}=0.02$, $P_{\text{NAG-TN}}=2 \times 10^{-4}$), and a negative correlation between acid or alkaline phosphatase (AP) and soil total phosphorus (TP) content ($P_{\text{AP-TP}}=0.02$). Through the redundancy analysis of the above variables, it was found that the enzymatic stoichiometry was greatly influenced by soil pH in 0–5 cm layer, while in 5–20 cm layer it was mainly affected by the mass fraction of soil total nitrogen and available nitrogen. [Conclusion] The proportion of *L. gmelinii* in the mixed coniferous and broad-leaved forest in warm temperate zone is an important biological factor for regulating soil nutrient dynamics, and its regulation largely relies on the activity and stoichiometric characteristics of soil enzymes. [Ch, 4 fig. 4 tab. 41 ref.]

Key words: forest soil science; *Larix gmelinii* proportion; enzymatic stoichiometry; soil enzyme activity; nutrient limitation

兴安落叶松 *Larix gmelinii* 是中国东北地区三大针叶树种之一^[1], 20 世纪 70 年代成为该地区主要造林树种, 但由此也带来了林分结构简单、群落物种多样性降低与森林地力衰退等一系列问题^[2]。森林土壤养分含量的增加依赖于地表凋落物^[3]和地下有机物的输入, 以及微生物进行的分解利用^[4], 因此, 森林生态系统的物质生产能力和树种组成则是调控落叶松林土壤质量与养分利用状态的关键生物因子^[5]。研究清楚土壤养分含量及决定其周转的微生物胞外酶的活性随群落中兴安落叶松所占比例的变化动态, 对全面衡量东北地区针阔混交林在气候变化情景下的演替趋势具有重要的生态学意义。土壤酶是生化反应的催化剂^[6], 土壤中生化反应的进行需要酶的参与^[7]。土壤酶不仅是检验土壤质量变化的指标^[8], 也是影响土壤碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 循环的主要限制因子^[9]。土壤酶化学计量比反映土壤微生物对养分需求的差别, 可以在一定程度上反映土壤养分的有效性^[10]。与土壤 C、N、P 循环相关的酶主要有 β -1,4-葡萄糖苷酶 [β -1,4-glucosidase (BG)]、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 [β -1,4-N-acetylglucos-aminidase (NAG)]、亮氨酸氨基肽酶 [leucine aminopeptidase (LAP)]、酸性磷酸酶 [acid or alkaline phosphatase (AP)]、 α -纤维素酶 [α -cellulases (CBH)], 其中 BG、CBH 与纤维素降解有关, NAG 与蛋白质水解有关。有效性氮的升高会导致 NAG 和 LAP 活性的降低, 提高对其他养分元素分解酶的投入^[11], LAP 与几丁质和肽聚糖降解有关。AP 与有机磷矿化有关。在土壤酶活性的基础上, SINSABAUGH 等^[12]采用 $\ln(x_{\text{BG}}+x_{\text{CBH}}):\ln(x_{\text{NAG}}+x_{\text{LAP}}):\ln(x_{\text{AP}})$ (x 为酶活性) 表示土壤酶化学计量比对土壤 C:N:P 化学计量比和土壤 C、N、P 循环的影响。土壤 C:N:P 化学计量比与土壤 C、N、P 循环有关^[13], 土壤化学计量比可以反映土壤元素调节机制^[14], 进而对植物生长和生理机能进行调控。前人研究大多集中在不同林龄、不同林型对土壤理化性质、土壤化学计量比等方面, 例如: 随林龄的增加, 土壤 C:P、N:P 增大, P 成为限制因子^[15]。土壤微生物通过分泌胞外酶从土壤中获取需要的养分^[16], 土壤微生物数量随林龄增大而降低^[17]。华北落叶松 *Larix*

principis-rupprechtii-白桦 *Betula platyphylla* 混交林土壤有机质、全氮、全钾、全磷含量高于华北落叶松纯林^[18], 但对华北落叶松所占不同比例的针阔混交林的土壤酶化学计量比的研究较少。土壤中 C、N、P 等养分的有效性主要取决于与其矿化相关的水解酶的强弱。有研究表明: 微生物胞外酶活性^[8]及其化学计量比^[12]是衡量土壤微生物和森林生态系统功能的重要生化指标。在森林生态系统中, 土壤理化性质^[19]、土壤酶活性^[20]、土壤微生物群落结构及其功能^[21]和土壤养分有效性^[22]又受到树种组成的影响。尽管大兴安岭地区森林群落结构相对简单, 但其优势树种兴安落叶松和白桦在物质生产能力、凋落物性状等方面存在较大的差异, 随着群落中兴安落叶松所占比例的变化, 量化不同群落的土壤养分状况、土壤酶活性及其生态计量比, 并以此为基础探讨兴安落叶松所占比例与土壤生化性状间的内在驱动机理, 为客观了解东北地区寒温带针阔混交林的演替趋势提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于内蒙古自治区根河市根河国家湿地森林公园 (50°25'30"~51°17'00"N, 120°41'30"~122°42'30"E), 属寒温带大陆性气候, 昼夜温差大, 冬长夏短, 年平均气温-5.3℃。土壤为酸性棕色针叶林土, 土层浅, 砾石含量高, 且存在永冻层^[23], 年降水量为 450.0~550.0 mm^[24]。主要乔木为兴安落叶松、白桦。主要灌木为红豆越橘 *Vaccinium vitis-idaea*、山刺玫 *Rosa davurica*、杜香 *Ledum palustre*、兴安杜鹃 *Rhododendron dauricum*、笃斯越橘 *Vaccinium uliginosum* 等。主要草本为鹿蹄草 *Pyrola calliantha*、地榆 *Sanguisorba officinalis*、山芹 *Ostericum sieboldii* 等。

1.2 研究方法

2018 年 7 月, 为研究东北地区退化森林演替规律, 在 50°56.662 5'~51°00.748 3'N 的范围, 从北向南, 按照兴安落叶松的长势, 对该区域林龄相近的兴安落叶松群落进行了调查。每个地点调查 3 个 20 m×20 m 样方, 样方之间间距为 20 m。对布设样地进行了每木检尺, 测量了群落内胸径大于 5 cm 乔木的胸径、树高、冠幅, 以及灌木、草本的盖度、株数、高度等信息。按《中国立木材积表》计算每个森林群落内的树木材积所占比例, 并按兴安落叶松占整个群落的材积比 (70%、75%、80%、85%、90%、95%) 把调查样地分为了 6 个梯度, 每个样方内挖取 3 个剖面, 取 0~5、5~20 cm 土样, 并在实验室过 2 mm 筛。一部分风干测定土壤理化性质, 一部分冷冻保存测定土壤酶活性和微生物量。

采用 96 微孔酶标板荧光分析法测定 β -1,4-葡萄糖苷酶 (BG)、 α -纤维素酶 (CBH)、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG)、亮氨酸氨基肽酶 (LAP)、酸性磷酸酶 (AP) 活性^[25]。称取 1 g 鲜土放在 1 000 mL 烧杯中, 加入 125 mL 50 mmol·L⁻¹ 的醋酸钠缓冲液 (pH=5), 涡旋振荡 1 min, 使用移液器向 96 微孔酶标板中分别对应加入 250 μ L 缓冲液、200 μ L 土壤匀浆样品、50 μ L 标物、50 μ L 底物。在培养箱以 25℃ 黑暗条件下培养 4 h 后, 加入 10 μ L 1 mol·L⁻¹ 的氢氧化钠终止反应。采用多功能酶标仪 (Spectramax 190) 测定其荧光度。

根据《土壤农业化学分析方法》测定土壤理化性质^[26]。土壤 pH 用 pH 计测定 ($m_{\pm}:m_{\text{水}}=1.0:2.5$); 土壤有机碳 (SOC) 采用高温外热重铬酸钾氧化容量法测定, 使用硫酸亚铁溶液滴定; 全氮 (TN)、碱解氮 (AHN) 使用凯氏定氮仪测定; 全磷 (TP) 采用高氯酸-硫酸 (HClO₄-H₂SO₄) 消煮-钼锑抗比色法测定; 易氧化碳 (EOOC) 采用高锰酸钾氧化法测定; 土壤微生物量的测定采用氯仿熏蒸浸提法^[26-27]。

1.3 数据分析

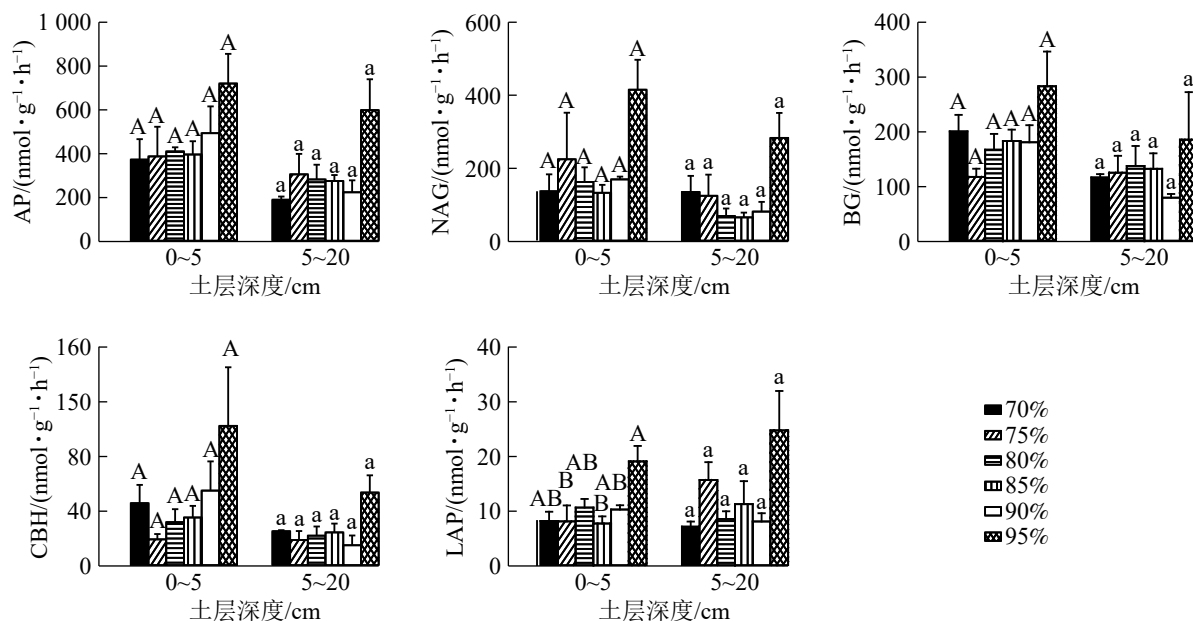
数据统计在 R 3.5.3 中完成, 使用 R 3.5.3 和 SigmaPlot 12.5 软件作图。土壤酶化学计量比采用 $\ln(x_{\text{BG}}+x_{\text{CBH}}):\ln(x_{\text{NAG}}+x_{\text{LAP}}):\ln(x_{\text{AP}})$ (x 为酶活性) 表示。采用 Pearson 相关性分析土壤酶活性、土壤酶化学计量比与土壤理化性质之间的关系。采用 Canoco 5 软件进行冗余分析 (RDA)。

2 结果分析

2.1 生态酶活性及其化学计量比随兴安落叶松不同比例的变化特征

0~5 cm 土层各梯度间 AP、NAG、BG、CBH 活性均无显著差异, 兴安落叶松比例为 95% 的群落 LAP 活性比兴安落叶松比例为 75% 和 85% 的群落显著提高 57.44% 和 59.40%。5~20 cm 土层各梯度间

AP、NAG、BG、CBH、LAP 活性均无显著差异。5 种酶活性中 AP 酶活性最高, 0~5 与 5~20 cm 土层均值分别为 463.74 和 312.91 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (图 1)。

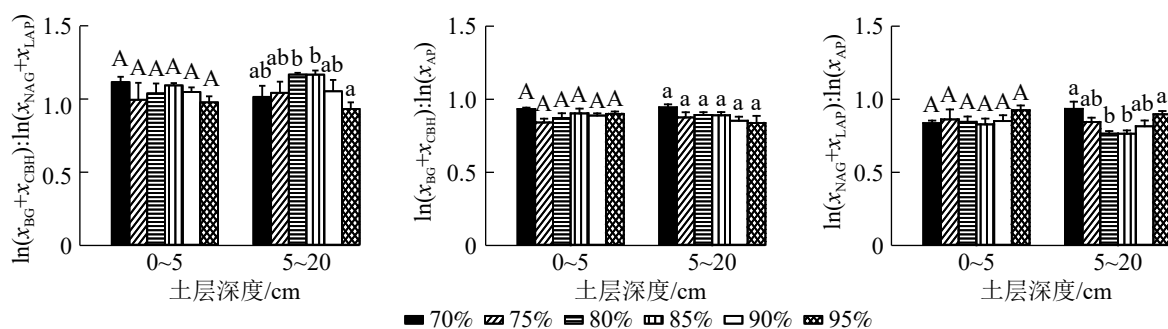


不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。0~5 cm 土层用大写字母表示, 5~20 cm 土层用小写字母表示

图 1 不同比例兴安落叶松林土壤酶活性指标

Figure 1 Soil enzymatic activity in different *L. gmelinii* stands

0~5 cm 土层土壤酶化学计量比 C:N、土壤酶化学计量比 C:P、土壤酶化学计量比 N:P 均无显著变化。5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 C:P 无显著差异, 土壤酶化学计量比 C:N 随兴安落叶松所占比例的增加先增加后降低, 且兴安落叶松比例为 95% 的群落显著低于兴安落叶松比例为 80% 和 85% 的群落 ($P_{95\%-80\%}=0.030$, $P_{95\%-85\%}=0.030$)。土壤酶化学计量比 N:P 随兴安落叶松所占比例的增加先降低后增加, 且兴安落叶松比例为 70% 和 95% 的群落显著高于兴安落叶松比例为 80%、85% 的群落 ($P_{70\%-80\%}=0.020$, $P_{70\%-85\%}=0.020$, $P_{95\%-80\%}=0.020$, $P_{95\%-85\%}=0.020$) (图 2)。



不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。0~5 cm 土层用大写字母表示, 5~20 cm 土层用小写字母表示

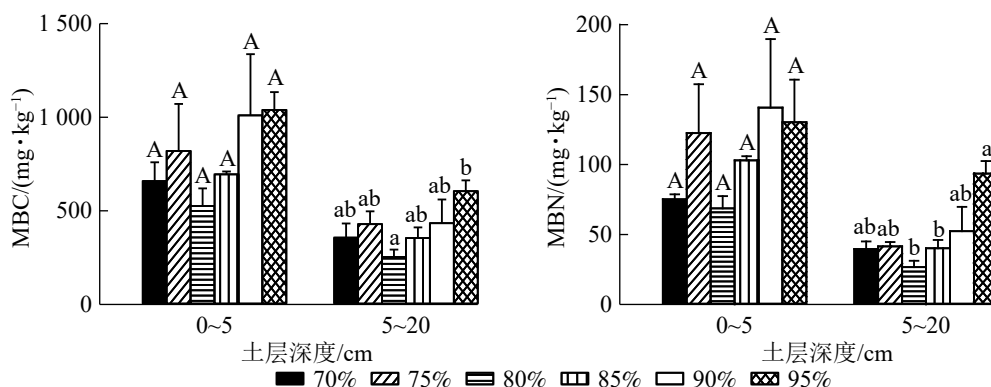
图 2 不同比例兴安落叶松林土壤酶化学计量比

Figure 2 Soil ecoenzymatic activity stoichiometry in different *L. gmelinii* stands

2.2 兴安落叶松所占不同比例的针阔混交林土壤微生物量的变化

0~5 cm 土层各梯度之间土壤微生物量碳 (MBC) 无显著差异, 兴安落叶松比例为 80% 的群落 MBC 质量分数最低, 最低值为 $525.10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; 兴安落叶松比例为 95% 的群落 MBC 质量分数最高, 最大值为 $1035.80 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落 MBC 质量分数显著高于兴安落叶松比例为 80% 的群落 ($P_{95\%-80\%}=0.040$)。0~5 cm 土层各梯度之间微生物量氮 (MBN) 无显著差异, 兴安落叶松比例为 80% 的群落 MBN 质量分数最低, 最低值为 $68.73 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; 兴安落叶松比例为 90% 的群落

MBN 质量分数最高, 最大值为 $140.72 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落 MBN 显著高于兴安落叶松比例为 80% 和 85% 的群落 ($P_{95\%-80\%}=0.002$, $P_{95\%-85\%}=0.040$) (图 3)。总体上看, 土壤微生物量随兴安落叶松所占比例的增加呈现先增加后降低再增加的趋势。



不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。0~5 cm 土层用大写字母表示, 5~20 cm 土层用小写字母表示

图 3 不同比例兴安落叶松林土壤微生物指标

Figure 3 Soil microbial indexes in different *L. gmelinii* stands

2.3 兴安落叶松所占比例不同的针阔混交林土壤的理化性质

表 1 和表 2 显示: 0~5 与 5~20 cm 土层各梯度之间土壤 pH 无显著差异。5~20 cm 土层, 兴安落叶松比例为 95% 的群落土壤有机碳 (SOC) 质量分数显著高于兴安落叶松比例为 85% 的群落 ($P_{95\%-85\%}=0.030$)。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落全氮 (TN) 质量分数显著高于其他兴安落叶松群落 ($P_{95\%-70\%}=0.001$, $P_{95\%-75\%}=0.007$, $P_{95\%-80\%}=9 \times 10^{-4}$, $P_{95\%-85\%}=0.001$, $P_{95\%-90\%}=0.001$)。0~5 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落土壤全磷 (TP) 质量分数显著高于兴安落叶松比例为 70%、80%、85%、90% 的群落 ($P_{95\%-70\%}=0.050$, $P_{95\%-80\%}=0.001$, $P_{95\%-85\%}=0.030$, $P_{95\%-90\%}=0.040$)。兴安落叶松比例为 75% 的群落土壤 TP 质量分数显著高于兴安落叶松比例为 80% 的群落 ($P_{75\%-80\%}=0.050$)。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落 TP 质量分数显著低于兴安落叶松比例为 80% 的群落 ($P_{95\%-80\%}=0.010$)。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落易氧化碳 (EOOC) 质量分数显著高于兴安落叶松比例为 70% 的群落 ($P_{95\%-70\%}=0.010$)。0~5 与 5~20 cm 土层各梯度之间碱解氮 (AHN) 和土壤 C:N 均无显著差异。0~5 cm 土壤 N:P 随兴安落叶松所占比例的变化呈现先降低后增加再降低的趋势, 兴安落叶松比例为 80% 的群落显著高于兴安落叶松比例为 95%、75% 的群落 ($P_{80\%-95\%}=0.010$, $P_{80\%-75\%}=0.030$)。5~20 cm 土层土壤 N:P 与 5~20 cm 土层 TP 变化规律相反, 兴安落叶松比例为 95% 的群落土壤 N:P 显著高于兴安落叶松比例为 70%、80%、85% 的群落 ($P_{95\%-70\%}=0.020$, $P_{95\%-80\%}=0.003$, $P_{95\%-85\%}=0.003$)。5~20 cm 土壤 C:P 呈现先增加后降低再增加的趋势, 兴安落叶松比例为 95% 的群落显著高于兴安落叶松比例为 70%、80%、85% 的群落 ($P_{95\%-70\%}=0.030$, $P_{95\%-80\%}=0.006$, $P_{95\%-85\%}=0.005$)。

2.4 土壤微生物量、酶活性及土壤酶化学计量比影响因子分析

RDA 排序图结果 (图 4) 显示: 0~5 cm 土层第 1 轴和第 2 轴的解释变量分别为 30.03% 和 12.86% (图

表 1 不同比例兴安落叶松林地土壤 (0~5 cm) 化学性质

Table 1 Soil chemical properties in the depth of 0~5 cm in different *L. gmelinii* stands

兴安落叶松比例/%	pH	SOC/(g·kg ⁻¹)	TN/(g·kg ⁻¹)	TP/(g·kg ⁻¹)	EOOC/(g·kg ⁻¹)	AHN/(g·kg ⁻¹)	C:N	N:P	C:P
70	4.69 a	107.96 a	3.66 a	0.65 bcd	49.65 a	0.21 a	29.18 a	5.55 ab	163.20 a
75	4.95 a	109.71 a	3.85 a	0.90 ac	33.27 a	0.26 a	28.68 a	4.23 b	119.92 a
80	5.15 a	85.06 a	3.43 a	0.52 d	33.16 a	0.29 a	24.98 a	6.75 a	174.83 a
85	5.08 a	91.11 a	3.68 a	0.72 bcd	42.26 a	0.66 a	25.43 a	5.10 ab	127.20 a
90	4.80 a	87.56 a	3.53 a	0.69 bcd	32.70 a	0.32 a	23.67 a	5.23 ab	122.32 a
95	4.70 a	126.63 a	4.32 a	1.09 a	42.34 a	0.32 a	29.82 a	3.98 b	115.48 a

说明: 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

表2 不同比例兴安落叶松林地土壤(5~20 cm)化学性质

Table 2 Soil chemical properties in the depth of 0~5 cm of in different *L. gmelinii* stands

兴安落叶松比例/%	pH	SOC/(g·kg ⁻¹)	TN/(g·kg ⁻¹)	TP/(g·kg ⁻¹)	EOOC/(g·kg ⁻¹)	AHN/(g·kg ⁻¹)	C:N	N:P	C:P
70	5.15 a	47.21 ab	1.41 b	0.50 ab	9.16 a	0.14 a	33.45 a	2.80 b	94.38 b
75	5.06 a	45.44 ab	1.70 b	0.26 ab	15.40 ab	0.13 a	26.76 a	15.07 ab	369.03 ab
80	5.45 a	35.33 ab	1.57 b	0.47 b	14.33 ab	0.16 a	22.36 a	3.42 b	76.97 b
85	5.21 a	29.40 b	1.59 b	0.57 ab	14.15 ab	0.21 a	18.86 a	2.82 b	51.29 b
90	4.88 a	38.16 ab	1.58 b	0.14 ab	13.97 ab	0.16 a	24.73 a	26.18 ab	294.67 ab
95	4.93 a	55.37 a	2.74 a	0.08 a	25.23 b	0.21 a	20.18 a	39.06 a	779.56 a

说明: 不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)

4A), 土壤 pH($F=2.7$, $P=0.040$) 是土壤酶活性和酶化学计量比的显著影响因子。5~20 cm 土层第 1 轴和第 2 轴的 解释变量分别为 42.86% 和 17.17%(图 4B), 土壤 TN($F=8.9$, $P=0.002$) 和 AHN($F=10.1$, $P=0.034$) 是土壤酶活性和酶化学计量比的显著影响因子。表 3 和表 4 中土壤微生物量和酶活性与土壤理化性质之间相关性分析表明: 在 0~5 cm 土层, 土壤 BG、CBH 与 AP, 土壤 NAG、LAP 与 AP 呈显著正相关 ($P_{BG-AP}=0.001$, $P_{CBH-AP}=3\times 10^{-4}$, $P_{NAG-AP}=8\times 10^{-4}$, $P_{LAP-AP}=1\times 10^{-5}$) (表 3)。5~20 cm 土层土壤 MBC、MBN 与 SOC、TN、EOOC、CBH、NAG、AP、LAP 显著正相关($P_{MBC-SOC}=0.020$, $P_{MBC-TN}=2\times 10^{-4}$, $P_{MBC-EOOC}=2\times 10^{-4}$, $P_{MBC-CBH}=0.050$, $P_{MBC-NAG}=0.020$, $P_{MBC-AP}=0.050$, $P_{MBC-LAP}=0.010$, $P_{MBN-SOC}=0.010$, $P_{MBN-TN}=4\times 10^{-7}$, $P_{MBN-EOOC}=3\times 10^{-6}$, $P_{MBN-CBH}=0.020$, $P_{MBN-NAG}=3\times 10^{-4}$, $P_{MBN-AP}=0.003$, $P_{MBN-LAP}=0.030$) (表 4)。0~5 cm 土层 BG、NAG 与 pH 呈显著负相关 ($P_{pH-BG}=-0.010$, $P_{pH-NAG}=-0.030$)。5~20 cm 土层 LAP、NAG 与 TN 呈显著正相关 ($P_{LAP-TN}=0.020$, $P_{NAG-TN}=2\times 10^{-4}$)。AP 与 TP 呈显著负相关 ($P_{AP-TP}=-0.020$)。5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 C:N 与土壤 N:P、C:P 呈显著负相关 ($P_{SES(C:N)-N:P}=-2\times 10^{-4}$, $P_{SES(C:N)-C:P}=-4\times 10^{-4}$), 土壤酶化学计量比 N:P 与土壤 N:P、土壤 C:P 呈显著正相关 ($P_{SES(N:P)-N:P}=0.007$, $P_{SES(N:P)-C:P}=0.005$)。

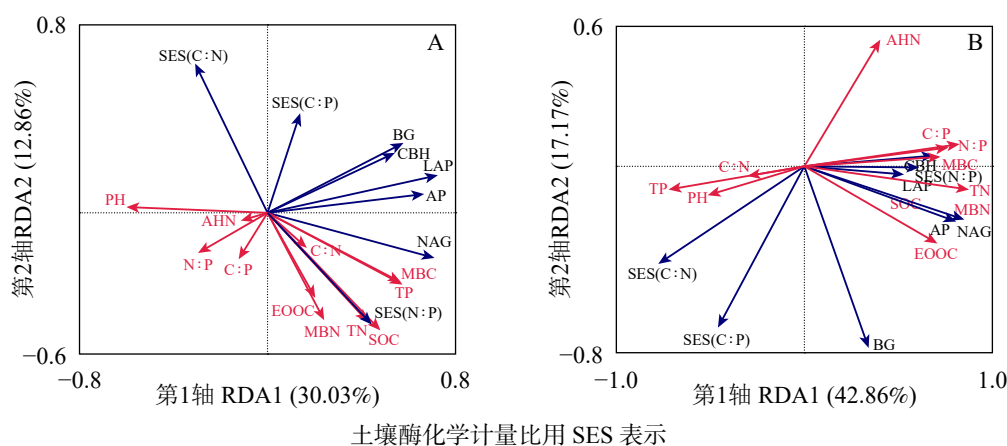


图4 0~5(A)和5~20 cm(B)土壤酶活性和酶化学计量比与土壤理化因子的冗余分析(RDA)

Figure 4 0~5 (A) and 5~20 cm(B) redundancy analysis of soil enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometry

3 讨论

3.1 兴安落叶松所占比例的变化对土壤养分和酶活性的影响

土壤 SOC、TN、微生物量、酶活性均随兴安落叶松所占比例的变化而发生改变, 这是因为兴安落叶松所占比例的变化改变了林分环境, 进而影响了凋落物的输入、土壤微生物量以及土壤理化性质, 从而改变土壤酶的活性^[28]。植物凋落物作为土壤主要的有机碳源, 通过微生物转化为腐殖质^[29]。随着兴安落叶松所占比例的改变, 兴安落叶松比例为 80%、85% 的群落 SOC 质量分数较低而 pH 较高, 这是因为土壤 pH 的变化与有机质分解过程中产生的 H⁺ 多少有关^[30], 改变了微生物酶活性, 进而影响凋落物的分解。有机物中的磷需要在土壤微生物和磷酸酶作用下转化为无机磷才可被植物吸收利用^[31], 但本研究发

表 3 不同比例兴安落叶松林地土壤 (0~5 cm) 酶活性与土壤化学性质间 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson correlation between soil enzymes, coenzyme stoichiometry and physicochemical properties in the depth of 0~5 cm of in different *L. gmelinii* stands

指标	MBC:MBN	C:P	N:P	C:N	SES(N:P)	SES(C:P)	SES(C:N)	AHN	EOOC	LAP
SOC	0.11	0.36	-0.09	0.64**	0.37	-0.25	-0.44*	0.06	0.60**	0.21
pH	-0.53*	-0.23	0.14	-0.43	-0.41	-0.29	0.21	0.09	-0.22	-0.29
MBC	0.11	-0.05	-0.30	0.30	0.33	-0.13	-0.36	-0.02	0.15	0.30
MBN	-0.35	-0.07	-0.36	0.36	0.22	-0.31	-0.36	0.03	0.11	0.05
TN	0.27	0.09	0.10	0.03	0.30	-0.28	-0.41	0.25	0.75***	0.15
TP	0.03	-0.37	-0.68**	0.34	0.29	-0.20	-0.33	0.11	0.41	0.36
BG	0.64**	-0.05	-0.09	0.01	0.24	0.49*	0.04	0.11	0.19	0.67**
CBH	0.21	-0.18	-0.30	0.07	0.03	0.26	0.09	-0.17	-0.07	0.72***
NAG	0.44	-0.07	-0.22	0.18	0.73***	-0.12	-0.69***	-0.04	0.26	0.63**
AP	0.28	-0.10	-0.21	0.09	0.13	-0.15	-0.20	-0.03	0.23	0.81***
LAP	0.49*	-0.12	-0.27	0.13	0.16	0.12	-0.08	-0.28	-0.10	
EOOC	0.08	0.07	0.10	0.04	0.21	-0.19	-0.28	0.45*		
AHN	-0.11	-0.13	0.03	-0.17	0.02	0.05	0.00			
SES(C:N)	-0.04	-0.11	-0.05	-0.13	-0.86***	0.49*				
SES(C:P)	0.46*	-0.10	-0.06	-0.09	0.02					
SES(N:P)	0.32	0.03	-0.02	0.10						
C:N	-0.19	0.51*	-0.23							
N:P	0.15	0.71***								
C:P	0.01									

指标	AP	NAG	CBH	BG	TP	TN	MBN	MBC	pH
SOC	0.35	0.48*	0.04	0.23	0.69***	0.78***	0.49*	0.59**	-0.64**
pH	-0.30	-0.50*	-0.15	-0.54*	-0.40	-0.44	-0.21	-0.50*	
MBC	0.46*	0.46*	0.23	0.27	0.64**	0.51*	0.88***		
MBN	0.27	0.24	0.10	-0.05	0.58**	0.33			
TN	0.38	0.43	-0.02	0.27	0.62**				
TP	0.44	0.51*	0.24	0.23					
BG	0.66**	0.62**	0.49*						
CBH	0.73***	0.33							
NAG	0.69***								

说明：土壤酶化学计量比用SES表示，*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$ ，***表示 $P<0.001$

AP 活性在 5 种酶中最高。由于 AP 酶活性与有效磷呈显著负相关^[32]，说明研究地区土壤可能缺乏有效磷。前人研究表明：当全磷为 $0.8\sim 1.0\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时，土壤可能会出现供磷不足^[33]，且由于研究地区土壤呈酸性，磷会形成难溶的磷酸铁 (FePO_4) 和磷酸铝 (AlPO_4)，从而降低有效磷含量^[28]。虽然研究地区土壤 TP 质量分数普遍低于 $0.8\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，但研究地区是否缺磷还需要结合土壤化学计量比进一步探讨。

土壤微生物量的多少与土壤养分以及有机质密切相关^[34-35]，有机物分解也受到土壤酶活性与土壤微生物量等的影响^[36]。在兴安落叶松所占比例不同的针阔混交林中，0~5 cm 土层 SOC、TN、EOOC 和 AHN 质量分数均无显著变化，0~5 cm 土层由于各梯度之间 EOOC 和 AHN 无显著变化，微生物量随兴安落叶松所占比例的改变无显著变化。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95% 的群落，土壤 SOC、TN、EOOC 和 AHN 质量分数达最大值，此时土壤微生物量也达最大值。前人发现：土壤酶活性与土壤微生物和土壤环境密切相关^[37]，NAG 酶活性随微生物量增加而增大^[38]。本研究发现：在 5~20 cm 土层土壤微生物量与 CBH、NAG、LAP 呈显著正相关，说明在 5~20 cm 土层，随兴安落叶松所占比例的变化，土壤微生物量与土壤碳氮养分以及土壤微生物量与土壤碳氮酶活性变化具有趋同性。

表4 不同比例兴安落叶松林地土壤(5~20 cm)酶活性与土壤化学性质间 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation between soil enzymes, ecoenzyme stoichiometry and physicochemical properties in the depth of 5~20 cm of in different *L. gmelinii* stands

指标	MBC:MBN	C:P	N:P	C:N	SES(N:P)	SES(C:P)	SES(C:N)	AHN	EOOC	LAP
SOC	-0.33	0.53*	0.48*	0.58**	0.54*	0.10	-0.39	-0.02	0.55*	0.44*
pH	0.34	-0.65**	-0.59**	-0.02	-0.53*	0.23	0.58**	0.15	-0.37	-0.46*
MBC	-0.13	0.77***	0.76***	-0.15	0.59**	-0.26	-0.66**	0.26	0.74***	0.55*
MBN	-0.56*	0.83***	0.85***	-0.20	0.58**	-0.20	-0.60**	0.16	0.85***	0.50*
TN	-0.42	0.77***	0.81***	-0.30	0.52*	-0.30	-0.61**	0.41	0.91***	0.53*
TP	0.14	-0.90***	-0.88***	0.15	-0.50*	0.40	0.66**	-0.24	-0.59**	-0.32
BG	-0.15	0.21	0.23	-0.17	0.24	0.46*	0.08	-0.31	0.48*	0.08
CBH	-0.14	0.44	0.50*	-0.28	0.42	-0.23	-0.49*	0.64**	0.59**	0.15
NAG	-0.32	0.70***	0.75***	-0.26	0.71***	-0.17	-0.67**	0.19	0.64**	0.28
AP	-0.25	0.53*	0.60**	-0.40	0.36	-0.29	-0.48*	0.30	0.59**	0.30
LAP	-0.15	0.31	0.31	-0.05	0.33	-0.26	-0.43	0.13	0.45*	
EOOC	-0.37	0.73***	0.74***	-0.28	0.43	-0.05	-0.39	0.18		
AHN	0.10	0.17	0.25	-0.37	0.01	-0.63**	-0.38			
SES(C:N)	0.15	-0.71***	-0.74***	0.13	-0.79***	0.59**				
SES(C:P)	0.07	-0.37	-0.44	0.40	0.02					
SES(N:P)	-0.15	0.60**	0.58**	0.11						
C:N	0.03	-0.14	-0.23							
N:P	-0.37	0.99***								
C:P	-0.33									

指标	AP	NAG	CBH	BG	TP	TN	MBN	MBC	pH
SOC	0.21	0.38	0.30	0.15	-0.42	0.59**	0.56**	0.51*	-0.4
pH	-0.27	-0.35	-0.14	-0.10	0.62**	-0.39	-0.62**	-0.68**	
MBC	0.45*	0.53*	0.45*	0.21	-0.73***	0.74***	0.85***		
MBN	0.63**	0.73***	0.51*	0.42	-0.68***	0.88***			
TN	0.69***	0.75***	0.69***	0.35	-0.64**				
TP	-0.53*	-0.62**	-0.41	-0.19					
BG	0.67**	0.61**	0.36						
CBH	0.75***	0.70***							
NAG	0.86***								

说明：土壤酶化学计量比用SES表示，*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$ ，***表示 $P<0.001$

3.2 兴安落叶松林土壤酶化学计量比与土壤理化性质的关系

土壤酶化学计量可以衡量微生物对养分的需求情况^[14]。本研究结果表明：5~20 cm 土层 TN、AHN 是影响土壤酶活性的显著因子，相关性分析也证明了 5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 N:P 和土壤酶化学计量比 C:P 与 TN 呈显著正相关。研究发现：5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 C:N 与土壤酶化学计量比 N:P 变化规律相反，表明随兴安落叶松所占比例的变化，氮元素成为土壤微生物的限制因素。相关性分析显示：0~5 cm 土层土壤酶化学计量比与土壤化学计量比均无显著相关性，表明 0~5 cm 土层土壤酶化学计量关系比较复杂，与多种因素有关。

本研究区域中，仅有 5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 N:P 与土壤 N:P 呈显著正相关，土壤酶化学计量比 C:N 与土壤 N:P 和土壤 C:P 显著负相关，表明土壤酶化学计量和土壤化学计量比之间存在差异，进一步证实了土壤酶化学计量和土壤化学计量比结果不一致的结论^[14]。这是因为土壤化学计量反映的是土壤养分状况而非微生物可利用养分的状况，而土壤酶化学计量比既受到土壤微生物和土壤养分元素的影响，还受到有效性碳氮磷的调控^[39]。RDA 分析也表明：5~20 cm 土层土壤酶化学计量比受到

TN、AHN 的影响, 进一步证实了上述观点。

3.3 兴安落叶松林土壤养分限制因子

全球尺度上, 土壤 $\ln(x_{CBH}+x_{BG}):\ln(x_{NAG}+x_{LAP}):\ln(x_{AP}) = 1:1:1$ ^[12] (x 为酶活性)。兴安落叶松比例为 95% 的群落上下土层土壤酶化学计量比 C:N 均小于 1, 这表明林地受到氮元素的限制。0~5 和 5~20 cm 土层土壤酶化学计量比 C:P、土壤酶化学计量比 N:P 均小于 1, 这表明研究地区普遍缺乏微生物可利用的有效磷。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 95%、70% 时土壤酶化学计量比 N:P 显著高于 80% 与 85%, 这表明兴安落叶松比例为 80% 与 85% 的群落 AP 酶活性较高, 有效磷元素相对缺乏。因为当土壤养分利用率较低时, 土壤微生物增加了相应酶的活性, 以提高有效氮和有效磷等养分的供应, 这与 BLOOM 等^[40] 认为微生物会将其资源最优地分配给获取最有限的资源观点相一致。

0~5 cm 土层兴安落叶松比例为 70%、80% 群落的土壤 C:P 大于中国土壤 C:P(136), 土壤 N:P 低于中国土壤 N:P(9.3)^[41], 这说明兴安落叶松比例为 70%、80% 的群落缺乏磷元素, 5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 75%、90%、95% 的群落土壤 N:P、C:P 高于中国土壤 N:P(9.3)、土壤 C:P(136)^[41], 表明兴安落叶松比例为 75%、90%、95% 的群落普遍存在磷元素的限制。

4 结论

在兴安落叶松所占比例不同的针阔混交林中 5 种酶中 AP 酶活性最高。兴安落叶松比例不同的群落所受的限制因子存在差异, 0~5 cm 土层兴安落叶松比例为 70%、90% 的群落、5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 75%、90%、95% 的群落受到 TP 限制。5~20 cm 土层兴安落叶松比例为 80%、85% 的群落可能受到土壤有效磷限制。兴安落叶松比例为 95% 的群落上下层均受到土壤有效氮的限制。0~5 和 5~20 cm 土层土壤酶化学计量比与全球土壤酶化学计量比标准值 1:1:1 有所偏离, 0~5 cm 土层土壤酸碱度是影响土壤酶化学计量比的关键因子, 而在 5~20 cm 土层, 则主要受到土壤全氮和有效氮质量分数的影响。由此可见, 暖温带针阔混交林中兴安落叶松所占比例是调控土壤养分动态的一个重要生物因子, 而其调控作用的发挥则主要依赖于土壤中酶的活性及其化学计量特征。

5 致谢

感谢内蒙古农业大学张秋良教授、内蒙古大兴安岭森林生态系统国家级野外研究站张广亮技术员、根河林业局于海俊先生, 以及张欢、朱雍、曹雨松、郭金桀等同志的帮助。

6 参考文献

- [1] 曾凡鹏, 迟光宇, 陈欣, 等. 辽东山区不同林龄落叶松人工林土壤-根系 C:N:P 生态化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2016, **35**(7): 1819–1825.
ZENG Fanpeng, CHI Guangyu, CHEN Xin, *et al.* The stoichiometric characteristics of C, N and P in soil and root of larch (*Larix* spp.) plantation at different stand ages in mountainous region of eastern Liaoning Province, China [J]. *Chin J Ecol*, 2016, **35**(7): 1819–1825.
- [2] 梅莉, 张卓文, 谷加存, 等. 水曲柳和落叶松人工林乔木层碳、氮储量及分配[J]. 应用生态学报, 2009, **20**(8): 1791–1796.
MEI Li, ZHANG Zhuowen, GU Jiacun, *et al.* Carbon and nitrogen storages and allocation in tree layers of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* plantations [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, **20**(8): 1791–1796.
- [3] 纪文婧, 程小琴, 韩海荣, 等. 不同林龄华北落叶松人工林生物量及营养元素分布特征[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(2): 277–284.
JI Wenjing, CHENG Xiaoqin, HAN Hairong, *et al.* The biomass and nutrient distribution in *Larix principis-ruppechtii* Magyr plantations at different forest age [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22**(2): 277–284.
- [4] 唐仕珊, 杨万勤, 殷睿, 等. 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(6): 529–539.
TANG Shishan, YANG Wanqin, YIN Rui, *et al.* Spatial characteristics in decomposition rate of foliar litter and controlling factors in Chinese forest ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38**(6): 529–539.

- [5] 潘建平, 王华章, 杨秀琴. 落叶松人工林地力衰退研究现状与进展[J]. 东北林业大学学报, 1997, **25**(2): 59 – 63.
PAN Jianping, WANG Huazhang, YANG Xiuqin. Research state and advance on soil degradation under *Larch* plantations [J]. *J Northeast For Univ*, 1997, **25**(2): 59 – 63.
- [6] 王理德, 王方琳, 郭春秀, 等. 土壤酶学研究进展[J]. 土壤, 2016, **48**(1): 12 – 21.
WANG Lide, WANG Fanglin, GUO Chunxiu, *et al.* Review: progress of soil enzymology [J]. *Soils*, 2016, **48**(1): 12 – 21.
- [7] 曹慧, 孙辉, 杨浩, 等. 土壤酶活性及其对土壤质量的指示研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2003, **9**(1): 105 – 109.
CAO Hui, SUN Hui, YANG Hao, *et al.* A review soil enzyme activity and its indication for soil quality [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2003, **9**(1): 105 – 109.
- [8] PAZ-FERREIRO J, FU Shenglei, MWNDEZ A, *et al.* Interactive effects of biochar and the earthworm *pontoscolex corethrurus* on plant productivity and soil enzyme activities [J]. *J Soil Sediment*, 2014, **14**(3): 483 – 494.
- [9] 刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 等. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展[J]. 生态学报, 2017, **37**(1): 110 – 117.
LIU Jiebao, CHEN Guangshui, GUO Jianfen, *et al.* Advances in research on the responses of forest soil enzymes to environmental change [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37**(1): 110 – 117.
- [10] HILL B H, ELONEN C M, SEIFERT L R, *et al.* Microbial enzyme stoichiometry and nutrient limitation in US streams and rivers [J]. *Ecol Indic*, 2012, **18**: 540 – 551.
- [11] OLANDER L P, VITOUSEK P M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability [J]. *Biogeochemistry*, 2000, **49**(2): 175 – 191.
- [12] SINSABAUGH R L, HILL B H, SHAH J J F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. *Nature*, 2009, **462**: 795 – 798.
- [13] 吴秀芝, 阎欣, 王波, 等. 荒漠草地沙漠化对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2018, **42**(10): 1022 – 1032.
WU Xiuzhi, YAN Xin, WANG Bo, *et al.* Effects of desertification on the C:N:P stoichiometry of soil, microbes, and extracellular enzymes in a desert grassland [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, **42**(10): 1022 – 1032.
- [14] 袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 等. 中亚热带不同森林更新方式生态酶化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, **38**(18): 6741 – 6748.
YUAN Ping, ZHOU Jiacong, ZHANG Qiufang, *et al.* Patterns of ecoenzymatic stoichiometry in midsubtropical forest regeneration [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(18): 6741 – 6748.
- [15] 牛瑞龙, 高星, 徐福利, 等. 秦岭中幼林龄华北落叶松针叶与土壤的碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2016, **36**(22): 7384 – 7392.
NIU Ruilong, GAO Xing, XU Fuli, *et al.* Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of soil and leaves from young and middle aged *Larix principis-rupprechtii* growing in a Qinling Mountain plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36**(22): 7384 – 7392.
- [16] ALLISON S D, VITOUSEK P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs [J]. *Soil Biol Biochem*, 2004, **37**(5): 937 – 944.
- [17] 牛小云, 孙晓梅, 陈东升, 等. 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[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(9): 2663 – 2672.
NIU Xiaoyun, SUN Xiaomei, CHEN Dongsheng, *et al.* Soil microorganisms, nutrients and enzyme activity of *Larix kaempferi* plantation under different ages in mountainous region of eastern Liaoning Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26**(9): 2663 – 2672.
- [18] 刘欣, 彭道黎, 邱新彩. 华北落叶松不同林型土壤理化性质差异[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24**(4): 735 – 743.
LIU Xin, PENG Daoli, QIU Xincui. Differences in soil physicochemical properties between different forest types of *Larix principis-rupprechtii* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24**(4): 735 – 743.
- [19] CHEN Guangcheng, GAO Min, PANG Bopeng, *et al.* Top-meter soil organic carbon stocks and sources in restored mangrove forests of different ages [J]. *For Ecol Manage*, 2018, **422**: 87 – 94.
- [20] 魏圣钊, 李林, 骆晓, 等. 不同连栽代次的巨桉 (*Eucalyptus grandis*) 人工林土壤酶活性及其与土壤理化性质的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25**(6): 1312 – 1318.
WEI Shengzhao, LI Lin, LUO Xiao, *et al.* Soil enzyme activities and their relationships to soil physicochemical properties in different successive rotation plantations of *Eucalyptus grandis* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25**(6): 1312 – 1318.

- [21] 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 等. 油松和蒙古栎混交对土壤微生物群落功能多样性的影响[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(11): 3028 – 3035.
DENG Jiaojiao, ZHOU Yongbin, YIN You, *et al.* Effects of mixed *Pinus tabulaeformis* and *Quercus mongolica* plantation on the functional diversity of soil microbial community [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36**(11): 3028 – 3035.
- [22] 刘旭军, 田慧霞, 程小琴, 等. 凋落物处理对不同林龄华北落叶松针阔混交林土壤磷组分的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(10): 3024 – 3032.
LIU Xujun, TIAN Huixia, CHENG Xiaoqin, *et al.* Effects of litter manipulation on soil phosphorus fractions in *Larix principis-rupprechtii* conifer and broadleaved forests at different ages [J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38**(10): 3024 – 3032.
- [23] 张雪. 根河林业局森林资源变化及其发展对策[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018.
ZHANG Xue. *Study on Forest Resources Change and Development Countermeasures of Genhe Forest Bureau*[D]. Huhehaote: Inner Mongolia Agricultural University, 2018.
- [24] 孙海滨, 王美莲, 张红星, 等. 大兴安岭森林火灾与气象因子相关性研究[J]. 内蒙古农业大学学报, 2012, **33**(5/6): 87 – 90.
SUN Haibin, WANG Meilian, ZHANG Hongxing, *et al.* Correlation analysis between forest fire and meteorological elements in daxinganling mountain [J]. *J Inn Mong Agric Univ*, 2012, **33**(5/6): 87 – 90.
- [25] SAIYAA-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 [J]. *Soil Biol Biochem*, 2002, **34**(9): 1309 – 1315.
- [26] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [27] VANCE E D, BROOKES P C, JENKINSON D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C [J]. *Soil Biol Biochem*, 1987, **19**(6): 703 – 707.
- [28] 乔航, 莫小勤, 罗艳华, 等. 不同林龄油茶人工林土壤酶化学计量及其影响因素[J]. 生态学报, 2019, **39**(6): 1887 – 1896.
QIAO Hang, MO Xiaoqin, LUO Yanhua, *et al.* Patterns of soil ecoenzymatic stoichiometry and its influencing factors during stand development in *Camellia oleifera* plantations [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39**(6): 1887 – 1896.
- [29] 史军, 刘纪远, 高志强, 等. 造林对土壤碳储量影响的研究[J]. 生态学杂志, 2005, **24**(4): 410 – 416.
SHI Jun, LIU Jiyan, GAO Zhiqiang, *et al.* A review on the influence of afforestation on soil carbon storage [J]. *Chin J Ecol*, 2005, **24**(4): 410 – 416.
- [30] 魏孝荣, 邵明安. 黄土高原小流域土壤 pH、阳离子交换量和有机质分布特征[J]. 应用生态学报, 2009, **20**(11): 2710 – 2715.
WEI Xiaorong, SHAO Ming'an. Distribution characteristics of soil pH, CEC and organic matter in a small watershed of the Loess Plateau [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, **20**(11): 2710 – 2715.
- [31] MOLLA M A Z, CHOWDHURY A A, ISLAM A, *et al.* Microbial mineralization of organic phosphate in soil [J]. *Plant Soil*, 1984, **78**(3): 393 – 399.
- [32] ALLISON V J, CONDRON L M, PELTZER D A, *et al.* Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand [J]. *Soil Biol Biochem*, 2007, **39**(7): 1770 – 1781.
- [33] 陈立新, 段文标, 乔璐. 落叶松人工林根际与非根际土壤养分特征及酸度研究[J]. 水土保持学报, 2011, **25**(3): 131 – 135.
CHEN Lixin, DUAN Wenbiao, QIAO Lu. Study on nutrition characteristics and acidity in rhizosphere and non-rhizosphere soils in *Larch* plantations [J]. *J Soil Water Conserv*, 2011, **25**(3): 131 – 135.
- [34] 张立欣, 段玉玺, 王博, 等. 库布齐沙漠不同人工固沙灌木林土壤微生物量与土壤养分特征[J]. 应用生态学报, 2017, **28**(12): 3871 – 3880.
ZHANG Lixin, DUAN Yuxi, WANG Bo, *et al.* Characteristics of soil microorganisms and soil nutrients in different sand-fixation shrub plantations in Kubuqi Desert [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, **28**(12): 3871 – 3880.
- [35] 赵娜, 孟平, 张劲松, 等. 华北低丘山地不同退耕年限刺槐人工林土壤质量评价[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(2): 351 – 358.
ZHAO Na, MENG Ping, ZHANG Jingsong, *et al.* Soil quality assessment of *Robinia pseudoacacia* plantations with various

- ages in the Grain-for-Green Program in hilly area of North China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25**(2): 351 – 358.
- [36] 段益莉, 李继侠, 江强, 等. 长白山东坡不同海拔落叶松土壤微生物碳代谢及酶活性研究[J]. 生态环境学报, 2019, **28**(4): 652 – 660.
- DUAN Yili, LI Jixia, JIANG Qiang, *et al.* Soil microbial carbon metabolism and enzyme activity of *Larix olgensis* along an altitudinal gradient on the eastern slope of Changbai Mountain, Northeast China [J]. *Ecol Environ Sci*, 2019, **28**(4): 652 – 660.
- [37] ZHANG Xinyu, DONG Wenyu, DAI Xiaoqin, *et al.* Responses of absolute and specific soil enzyme activities to long term additions of organic and mineral fertilizer [J]. *Sci Total Environ*, 2015, **536**: 59 – 67.
- [38] RAIESI F, BEHESHTI A. Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran [J]. *Appl Soil Ecol*, 2014, **75**: 63 – 70.
- [39] 林诚, 王飞, 李清华, 等. 不同施肥制度对黄泥田土壤酶活性及养分的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2009(6): 24 – 27.
- LIN Cheng, WANG Fei, LI Qinghua, *et al.* Effects of different fertilizer application strategies on nutrients and enzymatic activities in yellow clayey soil [J]. *Soil Fert Sci China*, 2009(6): 24 – 27.
- [40] BLOOM A, CHAPIN I F S, MOONEY H. Resource limitation in plants--an economic analogy [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1985, **16**: 363 – 392.
- [41] TIAN Hanqin, CHEN Guangsheng, ZHANG Chi, *et al.* Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 2010, **98**: 139 – 151.