

长期草篱协同稻草覆盖缓解坡耕地红壤微生物养分限制^①

成艳红¹, 程 坤¹, 李大明¹, 刘 明², 黄尚书¹, 何绍浪^{1,3}, 王斌强¹, 黄欠如¹

(1 江西省红壤及种质资源研究所/耕地改良与质量提升江西省重点实验室/国家红壤改良工程技术研究中心, 南昌 330046; 2 中国科学院南京土壤研究所, 南京 211135; 3 江西农业大学国土资源与环境学院, 南昌 330045)

摘要: 为探究红壤坡耕地长期草篱和稻草覆盖水保措施对土壤酶活性与微生物养分限制的影响, 基于 2009 年开展的长期田间定位试验, 设置 4 个处理, 分别为常规耕作(CK)、香根草篱(GH)、稻草覆盖(RM)和稻草覆盖+香根草篱(HM), 测定和分析了不同水保措施下土壤的理化性质、胞外酶活性及其化学计量比。结果表明: 与 CK 处理相比, GH、RM 和 HM 处理土壤有机碳、全磷、有效磷、碱解氮和速效钾含量分别提高了 16.0%~24.0%、1.7%~26.1%、3.4%~27.0%、3.2%~17.0% 和 2.6%~24.6%, 其中以 HM 处理效果最优; GH、RM 和 HM 处理均显著增加了土壤纤维素酶活性, 而对 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶活性的影响各异。GH 处理显著增加了碳循环酶/氮循环酶活性比值(C/N_{EEA})和碳循环酶/磷循环酶活性比值(C/P_{EEA}), 而 RM 处理显著降低了 C/N_{EEA} , HM 处理显著增加了 C/P_{EEA} 和 氮循环酶/磷循环酶活性比值(N/P_{EEA})。坡耕地红壤微生物总体受磷和碳限制, RM 处理使微生物受碳限制的程度降低, GH 处理相对提高了微生物碳限制, RM 和 HM 处理矢量角度分别显著降低了 5.7% 和 9.9%。冗余分析表明, 土壤可溶性有机碳、氮磷比(N/P)、碱解氮、速效钾、硝态氮和全氮是坡耕地红壤驱动酶活性及其计量比变化的关键因子。随机森林分析结果表明, 土壤 N/P 、可溶性有机碳和硝态氮是坡耕地红壤微生物碳限制的主要解释因子, 而速效钾和全氮是磷限制的主要解释因子。综上, 稻草覆盖和香根草篱两种水保措施能增强坡耕地红壤固碳和养分周转, 其中长期稻草覆盖可以缓解土壤微生物碳限制, 显著增加土壤氮磷循环酶活性, 而长期香根草篱协同稻草覆盖可以缓解土壤微生物磷限制。研究结果可为侵蚀坡耕地红壤碳与氮、磷等养分耦合的生态恢复过程研究提供理论依据。

关键词: 坡耕地红壤; 微生物养分限制; 香根草篱; 稻草覆盖

中图分类号: S156.4 文献标志码: A

Long-term Combined Application of Grass Hedgerow and Straw Mulch Alleviates Microbial Nutrient Limitations in Red Soil Sloping Croplands

CHENG Yanhong¹, CHENG Kun¹, LI Daming¹, LIU Ming², HUANG Shangshu¹, HE Shaolang^{1,3}, WANG Binqiang¹, HUANG Qianru¹

(1 Jiangxi Institute of Red Soil and Germplasm Resources / Key Laboratory of Arable Land Improvement and Quality Improvement of Jiangxi Province / National Engineering and Technology Research Center for Red Soil Improvement, Nanchang 330046, China; 2 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China; 3 College of Land Resources and Environment, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: To study the effects of grass hedgerows and mulching measures on soil enzyme activity and limitation of microbial nutrients in red soil sloping croplands, an experiment was taken which was based on a long-term field soil and water conservation measures experimental plots conducted in 2009 with four treatments: conventional tillage (CK), hedgerows (GH), rice straw mulching (RM) and hedgerows+mulching (HM). The changes in soil physicochemical properties, extracellular enzyme activities and ecological stoichiometry were measured. The results showed that compared with CK, soil organic carbon (SOC), total phosphorus (TP), available phosphorus (AP), alkali-hydrolyzable nitrogen (AN) and available potassium (AK) were increased by 16.0%–24.0%, 1.7%–26.1%, 3.4%–27.0%, 3.2%–17.0% and 2.6%–24.6%, respectively, and with the effect of HM being more significant. Compared with CK, GH, RM and HM significantly increased the activities of β -1,4-glucosidase (BG) and had different effects on the activities of β -1,4-N-acetylglucosamine glucosidase (NAG), cellobiohydrolase (CBH) and acid phosphatase (ACP). GH significantly increased the values of C/N_{EEA} ($\ln(\beta G+CBH)/\ln(NAG)$) and C/P_{EEA} ($\ln(\beta G+CBH)/\ln(ACP)$).

①基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1901201, 2022YFD1900603-4)和国家自然科学基金项目(42267055)资助。

作者简介: 成艳红(1981—), 女, 内蒙古赤峰人, 博士, 研究员, 主要从事退化红壤生态修复与农业废弃物资源利用研究。E-mail: yanhangch007@163.com

while RM significantly decreased the values of C/N_{EEA}, HM significantly increased the values of C/P_{EEA} and N/P_{EEA}(ln(NAG)/lnACP). The red soil sloping upland was generally co-limited by phosphorus (nutrient) and energy (carbon). RM weakened the carbon limitation of microorganisms, while GH increased the carbon limitation. Vector angles significantly decreased by 5.7% and 9.9% in RM and HM, respectively. Redundancy analysis (RDA) showed that DOC, N/P, AN, AK, NO₃⁻-N and TN were all the main factors affecting enzyme activities and their ratios. Random forest analysis illustrated that N/P, DOC and NO₃⁻-N were the main explanatory variants for microbial carbon limitation, while AK and TN contents contributed more to soil microbial phosphorus limitation. These results indicate that straw mulching and hedgerows can enhance carbon sequestration and nutrient cycling in red soil upland, long-term straw mulching can alleviate soil carbon limitation and significantly boost the activity of nitrogen and phosphorus acquisition enzymes, and the long-term use of hedgerows in conjunction with straw mulching can alleviate soil microbial phosphorus limitation. The results provide a theoretical basis for the ecological restoration research on carbon-nutrient (e.g., nitrogen, phosphorus) processes for red soil on eroded sloping farmland.

Key words: Red soil of sloping croplands; Microbial nutrient limitation; Vetiver grass hedgerows; Rice straw mulching

坡耕地是我国南方红壤区重要的土地利用类型之一，是我国重要的粮食生产基地和农业生产载体^[1]。然而，南方红壤区具有雨热同期的气候特征，降雨集中且侵蚀力强，严重的水土流失进一步加剧了红壤肥力水平的衰退，成为制约坡耕地红壤健康及农业绿色可持续发展的关键因素^[2]。草篱、秸秆覆盖等生物措施是红壤坡耕地抗侵蚀的有效方法，不但能阻控坡地水土流失，还可以提高土壤有机质含量，促进坡地土壤养分循环^[3]。分泌胞外酶是土壤微生物的核心功能，通过介导碳、氮和磷的周转，微生物得以驱动土壤养分循环，并满足其自身生长的养分需求^[4]。目前，土壤胞外酶化学计量特征 (Extracellular exoenzymatic stoichiometry, EES) 逐渐成为量化胞外酶活性 (Extracellular enzymatic activities, EEA) 的重要指标，而土壤碳、氮和磷循环相关酶活性的化学计量比在一定程度上反映了土壤微生物的营养代谢特征，是土壤健康状况的敏感性指标^[5]。南方红壤坡耕地降雨引起的水土流失过程是碳、氮和磷等关键要素迁移转化的主要驱动力和载体^[6-7]。土壤侵蚀和农业耕作等自然和人为因素引起的土壤生物、物理化学特征变化，对土壤酶活性及其化学计量比可能产生重要影响^[8]。因此，关注不同水保措施对土壤酶活性的影响，对揭示侵蚀环境下土壤微生物的养分限制状况和表征坡耕地红壤资源供给状态的变化具有重要意义。

与草篱根系直接拦截水土作用相比，稻草覆盖措施下，雨滴对地表溅蚀减弱，雨水在坡面的流速减缓，雨水冲刷强度减弱，影响了富含碳、氮和磷等养分的不同粒径土壤颗粒的迁移和沉积，进而导致不同措施下坡面碳、氮和磷养分含量及其空间分布发生变化^[9-10]。然而，除上述物理作用外，草篱根系分泌物和覆盖稻草等外源有机物的输入可增加土

壤有机碳库，刺激土壤微生物的繁殖和生长^[11]，进而影响土壤碳、氮和磷的迁移转化和耦合过程。但稻草覆盖和草篱二者集流聚肥机制的差异是否驱动胞外酶活性的变化，目前尚不清楚。以往研究表明，稻草覆盖和香根草篱均不同程度影响多酚氧化酶、β-葡(萄)糖苷酶、纤维素酶等土壤酶活性，但研究多侧重于水保措施下土壤养分状况及酶活性的响应特征^[11-13]。近期研究已发现，秸秆覆盖、施用有机肥能诱发土壤微生物养分限制，显著提高氮和磷循环相关酶的活性^[14]。然而，基于土壤酶化学计量学，针对红壤坡耕地不同生物水保措施(香根草篱和稻草覆盖)下土壤酶化学计量特征及微生物养分限制差异的研究，目前仍较为缺乏。

基于以上，本研究利用红壤区长期定位试验，开展了香根草篱、稻草覆盖等水保措施对坡耕地红壤碳、氮和磷养分转化关键酶活性影响的研究，探讨了酶生态化学计量特征与土壤微生物养分限制的关系，分析了不同水保措施对侵蚀导致的土壤胞外酶活性计量比失衡的作用，以期为阐明侵蚀红壤坡耕地退化诱因、筛选优化红壤坡地地力提升的有效管理模式提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

长期定位试验位于江西省南昌市进贤县江西省红壤及种质资源研究所内(116°20' E ~ 116°23' E, 28°15' N ~ 28°17' N)。试验区气候类型为中亚热带季风气候，年平均气温 18.1 °C，干湿季节分明，年平均降水量 1 537 mm，其中 60% 以上集中在 3—6 月。供试土壤类型为第四纪黏土母质发育的旱地红壤，试验前耕层(0~20 cm)土壤理化性质如下：pH 为 5.0，

有机碳含量为 9.39 g/kg, 全氮、全钾、全磷含量分别为 1.93、1.39、0.66 g/kg, 有效磷(Olsen-P)含量为 6.8 mg/kg, 土壤容重为 1.27 g/cm³, 砂粒、粉粒和黏粒质量占比分别为 16.31%、42.35% 和 42.35%。

1.2 试验设计

试验始于 2009 年, 共设置 4 个处理, 分别为: 常规耕作(CK)、香根草篱(GH)、稻草覆盖(RM)、香根草篱+稻草覆盖(HM)。每个处理设置 3 个重复, 共 12 个小区, 采用完全随机区组排列。试验地坡度约为 10°, 每个小区面积为 120 m² (24 m×5 m)。种植制度为花生-红薯轮作, 供试花生品种为粤油 991, 红薯为苏薯 8 号, 种植方式均采用横坡等高种植。香根草(*Vetiveria zizanioides*)篱设置以及各处理作物种植方式和农事操作详见文献[3]。

1.3 土壤样品采集及处理

于 2022 年 9 月花生收获后采集土壤样品。采用“S”形五点取样法在每个小区内采集 0~15 cm 土层土样, 混合均匀后剔除可见的根系和砾石等杂质, 过 2 mm 筛, 并用四分法留取土样。部分鲜样用于土壤酶活性、微生物生物量碳和可溶性有机碳含量测定; 部分鲜样在阴凉干燥处风干后磨碎过 0.15 mm 筛, 用于土壤理化性质分析。

1.4 测定项目与方法

采用 96 孔黑色微孔板荧光法测定土壤胞外酶活性, 包括 β-1,4 葡萄糖苷酶(βG)、纤维二糖水解酶(CBH)、β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和酸性磷酸酶(ACP), 具体操作参照 German 等^[15]的方法。

采用浓硫酸-重铬酸钾外加热法测定土壤有机碳(SOC); 采用元素分析仪测定全氮(TN); 采用硝酸-高氯酸消解-分光光度法测定全磷(TP); 采用 NaOH 熔融-火焰光度法测定全钾(TK); 采用碱解扩散法测定碱解氮(AN); 采用 NaHCO₃ 浸提, 分光光度法测定有效磷(AP); 采用乙酸铵浸提, 电感耦合等离子体原子发射光谱法测定速效钾(AK); 采用 pH 计测定(土水质量比为 1:2.5)土壤 pH。以上测定方法均参照鲍士旦^[16]编著的《土壤农业化学分析》。土壤可溶性有机碳(DOC)以 1:5 的土水质量比提取后, 采用总有机碳分析仪(multi N/C 3100, Analytik Jena, 德国)测定; 微生物生物量碳(MBC)采用氯仿熏蒸, 0.5 mol/L 硫酸钾浸提法测定^[17], 通过熏蒸和未熏蒸样品的含量差值进行计算。土壤铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)采用氯化钾浸提后, 使用连续流动分析仪(AA3, SEAL Analytical, 德国)测定。

1.5 数据处理与分析

本研究分别以酶活性比(βG+CBH)/NAG、(βG+CBH)/ACP 及 NAG/ACP 表示土壤酶活性碳氮比(C/N)、碳磷比(C/P)和氮磷比(N/P), 并采用对数转换后的计量比值表征胞外酶活性(EEA)化学计量比^[18]。计算公式如下:

$$C/N_{EEA} = \ln(\beta G + CBH)/\ln(NAG) \quad (1)$$

$$C/P_{EEA} = \ln(\beta G + CBH)/\ln(ACP) \quad (2)$$

$$N/P_{EEA} = \ln(NAG)/\ln(ACP) \quad (3)$$

式中: βG 为 β-1,4-葡萄糖苷酶活性; CBH 为纤维二糖水解酶活性; NAG 为 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性; ACP 为酸性磷酸酶活性。

矢量长度(vector length, VL)和矢量角度(vector angle, VA)的计算公式^[19]如下:

$$VL = \text{SQRT}(X^2 + Y^2) \quad (4)$$

$$VA = \text{Degrees}[\text{ATAN2}(X, Y)] \quad (5)$$

式中: X 表示 $\ln(\beta G + CBH)/\ln(ACP)$; Y 表示 $\ln(\beta G + CBH)/\ln(NAG)$ 。VL 值的大小表示微生物碳限制程度, 值越大限制越强; VA 小于 45° 表示微生物受氮限制, 大于 45° 表示受磷限制, 偏离角度越大, 相应限制越强。

所有数据统计分析均使用 SPSS 25.0, 并在 OriginPro 2021 和 R 4.1.3(<https://www.r-project.org/>) 中进行可视化。使用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Ducan 检验比较土壤理化性质、酶活性及微生物养分限制在不同生物水保措施下的差异, 文中数据显示为平均值±标准误差。使用“ggcorplot”包分析理化性质和酶化学计量特征之间的 Pearson 相关性。使用“vegan”包进行冗余分析, 使用“randomForest”包进行随机森林分析, 确定影响微生物养分限制的关键因子。利用变量 MSE(均方误差)的增加量来估计预测因子的重要性。分别使用“rfPermute”和“rfUtilities”包测试随机森林模型和预测因子的显著性。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质及活性有机碳特征

与 CK 处理相比(表 1), GH、RM、HM 处理 SOC 含量提高 1.7%~26.1%, 其中 HM 处理具有显著影响; TP 和 AP 含量均有不同程度提高, 其中 TP 含量显著提高 16.0%~24.0%, AP 含量仅 HM 处理显著提高; RM、HM 处理土壤 TN 含量相比 CK 处理分别显著提高 16.5% 和 13.4%。各处理 TK 含量无显著差异, RM 和 HM 处理相比 CK 处理显著提高 AK 和 AN 含量, 同时 HM 处理 AN 含量显著高于 RM 处理。

与 CK 处理相比, GH、RM 和 HM 处理可显著

增加土壤 MBC 含量($P<0.05$)，但 GH、RM 和 HM 处理间无显著差异；GH 和 HM 处理相比 CK 和 RM 处理显著增加 DOC 含量。GH 处理土壤 NO_3^- -N 含量显

著高于 CK 处理，除 GH 和 RM 处理土壤 NH_4^+ -N 含量显著低于 CK 处理外，其他处理间矿质氮含量无显著差异。

表 1 草篱与稻草覆盖措施下坡耕地红壤理化性质变化

Table 1 Soil physicochemical properties under grass hedgerow and straw mulch in sloping croplands

土壤指标	CK	GH	RM	HM
pH	5.58 ± 0.28 a	5.87 ± 0.38 a	5.23 ± 0.12 a	5.56 ± 0.30 a
SOC (g/kg)	9.96 ± 0.61 b	10.13 ± 0.38 b	10.81 ± 0.18 b	12.56 ± 0.64 a
TN (g/kg)	1.27 ± 0.01 b	1.26 ± 0.01 b	1.48 ± 0.09 a	1.44 ± 0.01 a
TP (g/kg)	0.75 ± 0.01 b	0.93 ± 0.01 a	0.87 ± 0.04 a	0.88 ± 0.04 a
TK (g/kg)	10.55 ± 0.14 a	10.59 ± 0.26 a	10.42 ± 0.10 a	10.81 ± 0.05 a
C/N	7.84 ± 0.41 a	8.03 ± 0.38 a	7.36 ± 0.34 a	8.71 ± 0.44 a
C/P	13.27 ± 1.02 ab	10.91 ± 0.26 b	12.41 ± 0.50 ab	14.34 ± 1.27 a
N/P	1.68 ± 0.04 a	1.35 ± 0.26 a	1.69 ± 0.03 a	1.64 ± 0.09 a
MBC (mg/kg)	67.46 ± 7.53 b	157.93 ± 18.86 a	158.07 ± 35.72 a	173.81 ± 18.66 a
DOC (mg/kg)	158.06 ± 20.97 b	286.11 ± 5.63 a	151.56 ± 20.42 b	215.91 ± 44.09 ab
NO_3^- -N (mg/kg)	44.63 ± 5.03 b	61.68 ± 3.32 a	43.47 ± 3.25 b	40.85 ± 4.23 b
NH_4^+ -N (mg/kg)	200.80 ± 5.79 a	134.18 ± 2.93 bc	83.07 ± 14.85 c	183.26 ± 34.84 ab
AP (mg/kg)	47.71 ± 2.39 b	52.53 ± 2.37 ab	49.31 ± 3.21 b	60.61 ± 4.58 a
AK (mg/kg)	190.05 ± 8.95 b	194.92 ± 0.82 b	226.89 ± 6.34 a	236.88 ± 2.61 a
AN (mg/kg)	94.15 ± 2.77 c	97.12 ± 1.90 bc	102.23 ± 2.92 b	110.14 ± 0.43 a

注：表中同行不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P<0.05$)；下同。

2.2 土壤酶活性及其化学计量特征

稻草覆盖和草篱措施均能不同程度影响土壤 β G、CBH、NAG 和 ACP 活性(表 2, 图 1)。与 CK 处理相比，RM 和 HM 处理土壤 β G、CBH 和 NAG 活性均显著增加，同时 GH 处理显著增加 CBH 活性 178.1%，RM 处理显著增加 ACP 活性 19.5%，而 HM 处理显著降低 ACP 活性 34.4%。与 CK 处理相比，GH、RM 和 HM 处理均显著增加土壤碳循环相关酶(β G+CBH)活性，其中 HM 处理最高，显著高于 GH 和 RM 处理，GH 和 RM 处理间无显著差异(图 1A)。

不同措施下土壤酶化学计量比分析(图 1B、1D、1F)结果表明，与 CK 处理相比，单独草篱(GH)处理显著增加了 C/N_{EEA} 和 C/P_{EEA} 值，而单独稻草覆盖(RM)处理显著降低了 C/N_{EEA} 值，草篱协同稻草覆盖(HM)处理显著增加了 C/P_{EEA} 和 N/P_{EEA} 值。

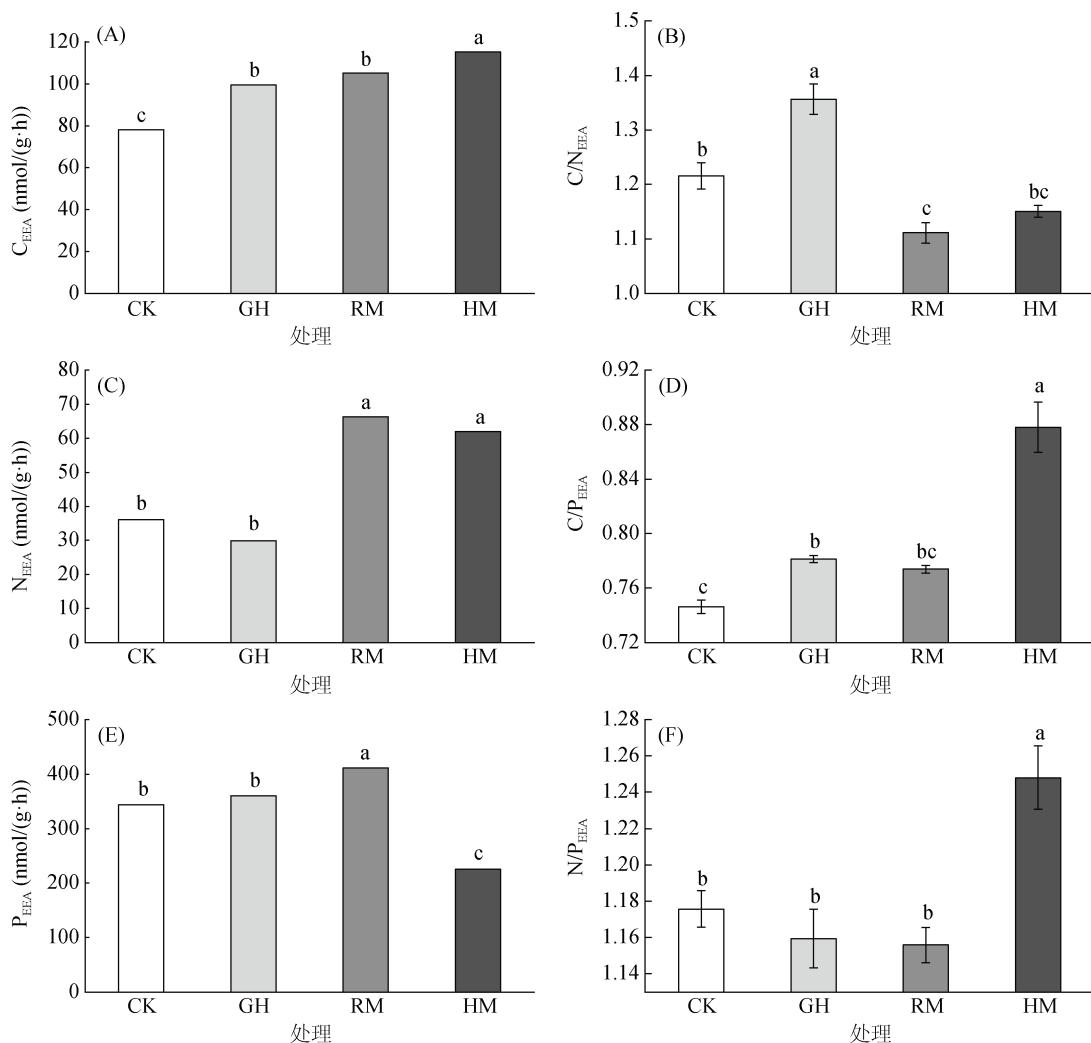
2.3 土壤微生物养分限制特征

土壤胞外酶活性化学计量比计算结果显示，C/N_{EEA} 平均为 1.21，N/P_{EEA} 平均为 0.79。如图 2A 所示，各处理的所有样本均落在土壤微生物碳和磷共同限制区域，其中 RM 和 HM 处理磷限制减弱(图 2A)。土壤酶化学计量的矢量特征如图 2B、2C 所示，所有样本的矢量长度均大于 1，矢量角度均大于 45°，表明长期稻草覆盖、香根草篱措施以及香根草篱联合稻草覆盖下土壤微生物生长代谢同时受到碳和磷的限制。相比 CK 处理，RM 处理矢量长度显著降低 5.1%，而 GH 处理显著增加 9.7%，表明稻草覆盖使得微生物受碳限制的程度降低，香根草篱显著提高了碳限制。相比 CK 处理，RM 和 HM 处理矢量角度分别显著降低 5.7% 和 9.9%，表明两种措施下土壤微生物磷限制均减弱。

表 2 草篱与稻草覆盖下坡耕地红壤酶活性变化

Table 2 Soil enzyme activities under grass hedgerows and straw mulch in sloping croplands

酶活性 (nmol/(g·h))	CK	GH	RM	HM
β G	63.35 ± 3.60 c	58.09 ± 2.10 c	75.42 ± 1.24 b	85.25 ± 2.44 a
CBH	14.89 ± 1.50 c	41.41 ± 3.16 a	29.76 ± 1.84 b	30.05 ± 1.17 b
NAG	36.13 ± 1.35 b	29.95 ± 2.16 b	66.35 ± 4.60 a	61.96 ± 2.13 a
ACP	343.76 ± 8.81 b	360.22 ± 0.83 b	410.96 ± 18.72 a	225.35 ± 19.28 c



(图 A、C、E 中的 C_{EEA}、N_{EEA}、P_{EEA} 分别表示碳循环酶(βG+CBH)活性、氮循环酶(NAG)活性、磷循环酶(ACP)活性; 图中不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$), 下同)

图 1 长期草篱与稻草覆盖下坡耕地红壤胞外酶活性及其化学计量比

Fig. 1 Soil enzyme activities and their stoichiometry under grass hedgerows and straw mulch in sloping croplands

2.4 土壤酶活性与土壤理化性质的相关性

土壤理化性质与土壤酶活性及其化学计量比和酶矢量特征的相关性结果表明(图 3), C_{EEA} 与 SOC、MBC、AK 和 AHN 显著正相关; N_{EEA} 与 SOC、TN、N/P、AK 和 AN 显著正相关, 与 NO₃⁻-N 呈显著负相关; P_{EEA} 与 SOC、C/N、AP 和 AN 呈显著负相关。C/N_{EEA} 与 TN、N/P 和 AK 呈显著负相关, 但与 DOC 和 NO₃⁻-N 含量呈显著正相关; C/P_{EEA} 与 SOC、AP、AK 和 AN 显著正相关; N/P_{EEA} 与 C/P_{EEA} 结果相似, 与 SOC、AK 和 AN 呈显著正相关, 而与 NO₃⁻-N 呈显著负相关。

冗余分析结果表明, 不同水保措施下土壤碳、氮、磷循环相关酶活性存在明显聚类(图 4), 轴 1 和轴 2 的解释变量分别为 62.31% 和 24.81%, 其中 DOC 为酶学特征的最显著影响因子, 其次为 N/P、AN、

AK、NO₃⁻-N 和 TN。随机森林模型预测了土壤理化性质作为矢量长度(A)和矢量角度(B)驱动因素的重要性, 结果表明, N/P、DOC 和 NO₃⁻-N 对 VL 具有显著贡献, AK 和 TN 对 VA 具有显著贡献(图 5)。

3 讨论

3.1 稻草覆盖和香根草篱对土壤酶活性及酶化学计量比的影响

土壤微生物通过分泌胞外酶来获取养分, 然而在养分充足时, 微生物会减少酶的分泌^[18]。因此, 土壤胞外酶活性不仅是反映养分周转的重要指标, 也指示着微生物代谢资源的供需状态, 其化学计量比则进一步表征了微生物的养分资源限制^[20-21]。有机物料的添加以及人为干扰程度的变化可以改变微生物群落和土壤酶活性^[22]。本研究中, 相比常规耕作(CK),

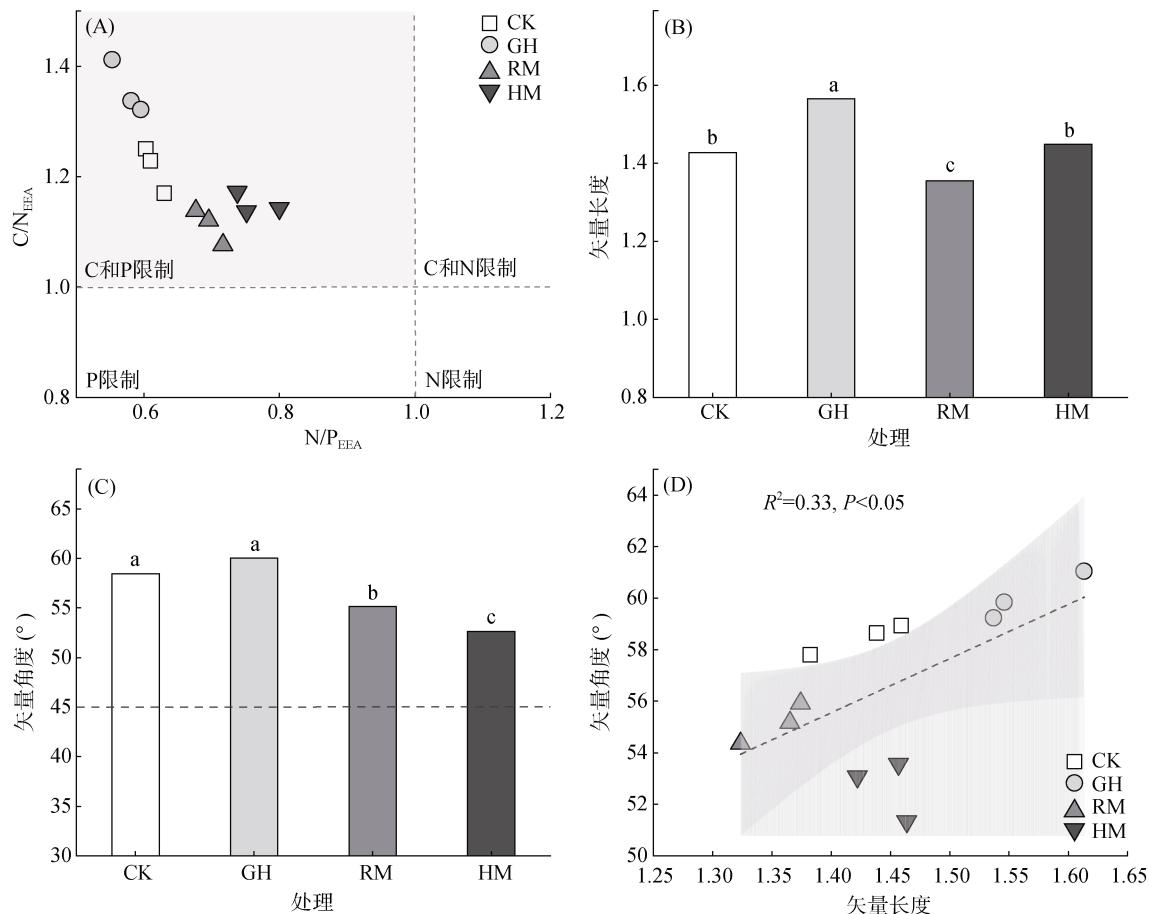
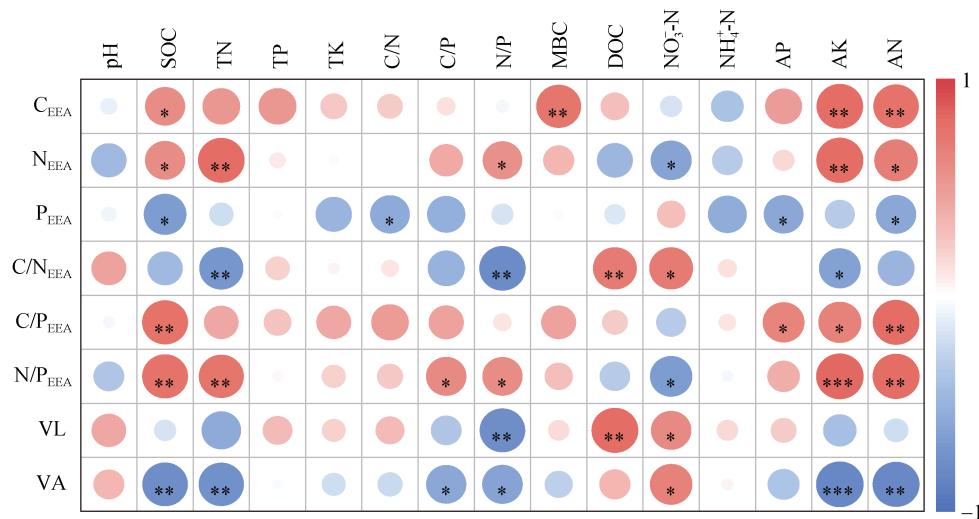


图 2 长期草篱与稻草覆盖下土壤碳、氮、磷胞外酶活性相对计量关系(A)、矢量长度(B)、矢量角度(C)和矢量长度与矢量角度关系(D)

Fig. 2 Relative stoichiometric relationships of C, N and P extracellular enzyme activities (A), vector lengths (B), vector angles (C) and relationship between vector lengths and vector angles (D) under grass hedgerows and straw mulch in sloping croplands



(图中*、**、***分别表示相关性达 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 显著水平)

图 3 土壤酶活性及其化学计量特征与土壤理化性质的相关性

Fig. 3 Correlations of soil physicochemical properties with enzymatic activities and enzymatic stoichiometry

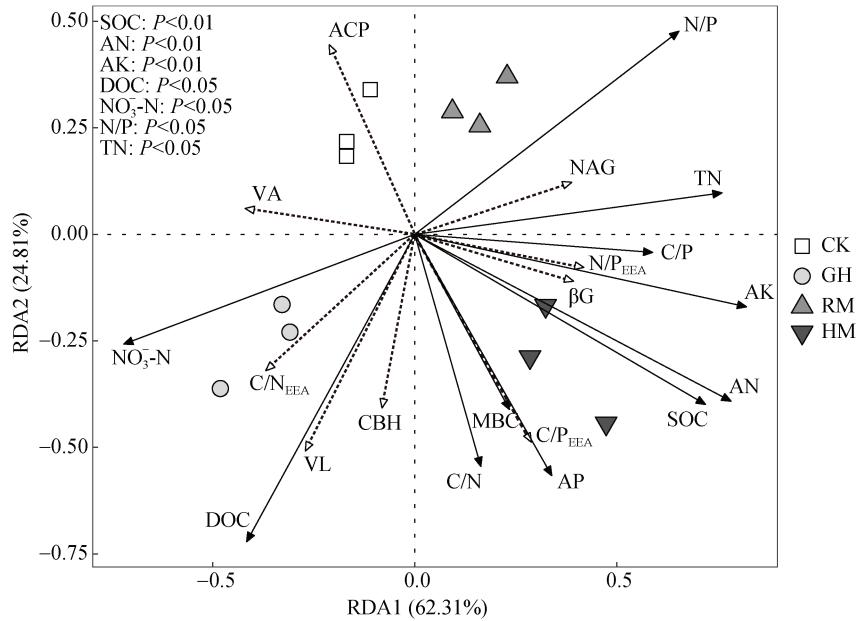
(图中虚线代表酶学特征, 实线代表土壤理化性质, 置换检验 $P<0.05$ 表明是解释度相对较高的环境因子)

图4 酶矢量特征、酶活性及其化学计量比与土壤理化性质的冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis displaying relationships among soil enzymatic activities, enzymatic stoichiometry, and soil physicochemical properties

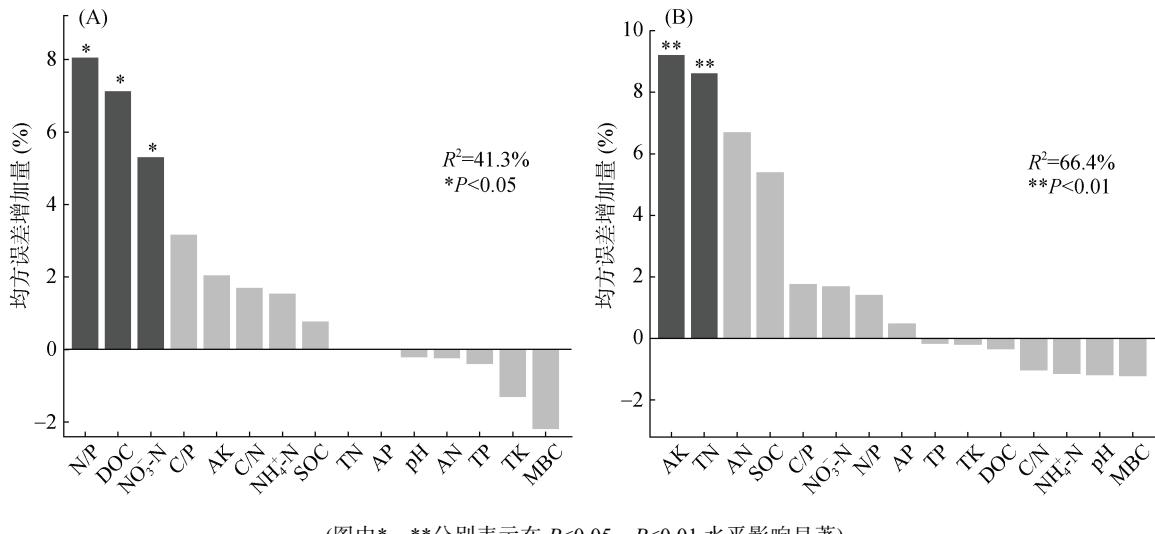
(图中*、**分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 水平影响显著)

图5 随机森林模型分析土壤理化性质作为矢量长度(A)和矢量角度(B)驱动因素的贡献

Fig. 5 Contribution of physicochemical properties to vector lengths (A) and angles (B) obtained by using a random forest model

香根草篱(GH)、稻草覆盖(RM)和香根草篱+稻草覆盖(HM)处理均增加了 β G、CBH的活性, 这与以往研究结果一致^[23]。外源碳的投入增加了土壤SOC的积累(表1), 促进了微生物对碳源的利用, 土壤中碳代谢相关酶活性也随之提高(图1A)。在RM和HM处理中, 土壤NAG和ACP活性均不同程度增加, 是由于用于覆盖的稻草中碳、氮、磷等养分为土壤酶提供了丰富的底物, 激发了土壤微生物的活性, 同时稻草覆盖减少了对土壤的扰动, 保持并改善了对微生物有利的土壤环境条件^[14]。然而, GH处理除显著增加

CBH活性外, 对其他土壤酶活性无显著影响, 其原因可能是香根草篱根系的一些分泌物质能抑制土壤微生物活性^[24]。另外, 微生物会遵循经济原则, 在养分充足时减少酶的分泌^[18], HM处理土壤TP和AP含量较高, 磷不再是限制性因素, 因此微生物降低了ACP的合成。相关性分析中AP与P_{EEA}显著负相关进一步证实了这一推断(图3)。

研究证实, 土壤的碳、氮、磷胞外酶活性计量比呈1:1:1的关系^[21]。本研究中, CK、GH、RM和HM处理土壤胞外酶活性计量比分别为1.22:1:1.63、

1.36 : 1 : 1.74、1.11 : 1 : 1.44 和 1.15 : 1 : 1.31，与全球尺度均值有所偏离，表明研究区土壤碳和磷元素相对缺乏。基于“资源分配理论”(Resources allocation theory)，微生物会优先分配能量来获取最限制其生长的资源^[25]。本研究中，GH 处理的 C/N_{EEA} 显著高于其他处理，是因为 GH 处理土壤 NO₃⁻-N 含量较高，微生物将资源分配到其他更需要的方面，进而降低了 NAG 的分泌。C/P_{EEA} 同样的增加趋势(图 1B、1D)，说明稻草覆盖以及草篱凋落物和根系分泌物增加了土壤中有机碳源和磷源，进而提升了土壤微生物利用底物碳矿化有机磷的能力^[26]，磷的有效性提高，而且尤以 HM 处理提升效果更显著。RM 和 GH 处理对土壤 N/P_{EEA} 无显著影响，可能归因于微生物分泌的与氮和磷循环相关的水解酶对不同生物水保措施形成的具体微环境产生了适应性响应，从而导致 N/P_{EEA} 未发生显著变化^[20]；RM 处理 N/P_{EEA} 未发生显著的变化可能还因为这两种酶活性的变化相对一致(图 1C、1E)。

3.2 长期稻草覆盖和香根草篱措施下坡耕地红壤微生物养分限制及驱动因素

土壤胞外酶化学矢量长度和矢量角度可以用来表征微生物潜在的碳限制程度和养分限制状态^[19,27]。本研究中，酶化学矢量长度与矢量角度结果表明，不同处理坡耕地红壤微生物均受到碳限制与磷限制。Richardson 和 Simpson^[28]研究表明，在土壤有效养分供给发生变化时，微生物会通过不同方式维持自身生长和生理代谢的碳、氮、磷养分平衡，如底物利用效率的改变、参与养分循环的相关胞外酶活性调节、微生物自身群落结构组成的改变等。本研究中，GH 处理微生物碳限制增加，可能是因为香根草篱凋落物及根系分泌物虽然促进了 SOC 的积累，但这仍然不足以维持生态系统的内稳态，而处理中 C/P_{EEA} 表现出升高的趋势，也说明在 GH 处理下土壤微生物对碳的需求大于对磷的需求。而 GH 和 RM 处理间的差异，一方面归因于二者的截流聚肥机制差异，即香根草篱措施通过拦截作用以及稻草覆盖措施通过减少坡面雨滴冲击和水流剪切，进而导致养分在坡面的再分配；同时，两种措施下外源不同数量和质量的碳以及养分输入后，引起了土壤 C : N : P 养分化学计量不平衡，改变了土壤微生物的养分获取策略，调整了相关酶化学计量特征^[5,21]，这与以往研究结果一致。如有研究表明，不同侵蚀条件下微生物对坡耕地紫色土胞外酶的投入存在差异，是由于每种处理底物的养分利用效率不同^[14]。本研究中，红壤磷素有效性相对

较低，促使微生物分泌更多 ACP 以满足其磷素需求，而 RM 和 HM 处理的矢量角度(VA)相对于其他处理显著降低(图 2C)，且更接近 45° 阈值，表现出更小的磷素限制，这说明稻草覆盖能有效减少红壤坡耕地耕层磷素的流失。此外，香根草篱与稻草覆盖联合应用对减缓土壤侵蚀的效果优于单独的稻草覆盖^[13]，该协同效应进一步改善了土壤的磷素限制。

冗余分析结果表明，DOC、NO₃⁻-N 对 VL 有显著影响。随机森林模型分析表明，DOC、NO₃⁻-N 是影响微生物碳限制的关键预测因子。这是因为 DOC 是微生物重要的能量来源，DOC 和 NO₃⁻-N 含量直接关系到土壤中碳和氮的可利用性，从而深刻影响微生物群落的营养需求及其对碳和氮的限制^[29]。另外，有研究指出，微生物为控制酶生产的成本，优先合成短缺资源所需的酶，因此当微生物受到氮磷限制时会将更多的碳用于氮磷养分的获取，从而土壤 N/P 比值及养分有效性也是影响土壤微生物养分获取策略及活性变化的关键因素(图 5A)^[20,25,27]。不同耕作或水保措施下形成了具有不同功能的微生物群落结构^[30]，从而在面对有限的养分供应时，微生物和植物在获取所需养分时很可能存在资源获取的互利抑或是竞争，这也可能是本研究中 AK 和 TN 是驱动矢量角度(VA)变化的重要因素的原因。

综上所述，土壤养分不仅通过直接供给作用影响微生物的营养获取，还通过复杂的养分关系、有机碳转化和环境因子间的相互作用系统性地调控微生物的养分限制状况。本研究结果强调了将碳与氮、磷等养分过程纳入未来侵蚀坡耕地红壤的生态恢复研究体系，以探究能增强元素间协变及耦合关系、促进红壤地力提升与养分平衡供应协同的管理模式。

4 结论

稻草覆盖、香根草篱及两者联合通过秸秆、根系残茬和根系分泌物等外源碳的直接或间接投入，显著增加了土壤有机碳含量，改变了土壤酶化学计量比，促进了土壤氮磷养分循环。土壤酶化学矢量长度和矢量角度计算结果表明，坡耕地红壤微生物总体受碳(能量)限制和磷(养分)限制，稻草覆盖措施减少了耕层磷素的流失，香根草篱联合稻草覆盖处理比单独稻草覆盖对土壤侵蚀减缓作用更优，缓解土壤磷限制。DOC、N/P、AN、AK、NO₃⁻-N 和 TN 为坡耕地红壤驱动酶活性及其计量比变化的关键因子。N/P、DOC 和 NO₃⁻-N 是土壤碳限制的主要解释因子，而 AK 和 TN 是磷限制的调控因子。鉴于 VL 和 VA 呈显著线

性相关, 未来筛选优化侵蚀坡耕地红壤生态恢复措施时应考虑碳与氮、磷等养分多重因子的耦合协同作用。

参考文献:

- [1] 赵其国. 我国红壤的退化问题[J]. 土壤, 1995, 27(6): 281–285.
- [2] 于东升, 史学正. 低丘红壤区旱地土壤渗透性与可蚀性定量关系的研究[J]. 土壤学报, 2000, 37(3): 316–322.
- [3] 李继文, 柳开楼, 余喜初, 等. 稻草覆盖和香根草篱联合调控红壤坡耕地土壤团聚体粒组碳钾分配规律[J]. 土壤, 2022, 54(4): 787–792.
- [4] 邵兴华, 徐金仁, 张建忠, 等. 长期施肥对旱地红壤肥力和酶活性的影响[J]. 生态环境学报, 2011, 20(2): 266–269.
- [5] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. Nature, 2009, 462(7274): 795–798.
- [6] 郑海金, 杨洁, 黄鹏飞, 等. 覆盖和草篱对红壤坡耕地花生生长和土壤特性的影响[J]. 农业机械学报, 2016, 47(4): 119–126.
- [7] Huang D, Han J G, Wu J Y, et al. Grass hedges for the protection of sloping lands from runoff and soil loss: An example from Northern China[J]. Soil and Tillage Research, 2010, 110(2): 251–256.
- [8] 赵婧, 王亚男, 曾希柏, 等. 不同改良措施对第四纪红壤酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 1160–1176.
- [9] 李新平, 王兆骞, 陈欣, 等. 红壤坡耕地人工模拟降雨条件下植物篱笆水土保持效应及机理研究[J]. 水土保持学报, 2002, 16(2): 36–40.
- [10] Lal R. Soil erosion and carbon dynamics[J]. Soil and Tillage Research, 2005, 81(2): 137–142.
- [11] 郭甜, 何丙辉, 蒋先军, 等. 紫色土区植物篱对坡面土壤微生物特性的影响[J]. 水土保持学报, 2011, 25(5): 94–98, 185.
- [12] 肖海兵, 李忠武, 聂小东, 等. 南方红壤丘陵区土壤侵蚀-沉积作用对土壤酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2016, 53(4): 881–890.
- [13] 柳开楼, 李亚贞, 秦江涛, 等. 香根草篱和稻草覆盖对红壤坡耕地土壤肥力的影响[J]. 土壤, 2015, 47(2): 305–309.
- [14] 王珮环, 张晴雯, 石玉龙, 等. 稼秆覆盖和配施有机肥对侵蚀坡耕地土壤胞外酶化学计量特征的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(3): 459–471.
- [15] German D P, Weintraub M N, Grandy A S, et al. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1387–1397.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] 吴金水, 林启美, 黄巧云, 等. 土壤微生物生物量测定方法及其应用[M]. 北京: 气象出版社, 2006.
- [18] 李佳玉, 施秀珍, 李帅军, 等. 杉木人工林和天然次生林林龄对土壤酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2024, 35(2): 339–346.
- [19] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Hill B H, et al. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 93: 1–7.
- [20] 徐文, 郝嘉琪, 姜天宇, 等. 黄土高原长期覆盖措施下农田土壤酶活性与微生物养分限制的响应特征[J]. 环境科学, 2025, 46(2): 1056–1064.
- [21] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 116: 11–21.
- [22] Hoffmann I, Gerling D, Kyiogwom U B, et al. Farmers' management strategies to maintain soil fertility in a remote area in northwest Nigeria[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2001, 86(3): 263–275.
- [23] 黄尚书, 成艳红, 钟义军, 等. 水土保持措施对红壤缓坡地土壤活性有机碳及酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 468–476.
- [24] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 等. 衡阳紫色土丘陵坡地不同植被恢复阶段土壤酶活性特征研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(6): 1516–1524.
- [25] Zhang Q, Feng J, Wu J J, et al. Variations in carbon-decomposition enzyme activities respond differently to land use change in Central China[J]. Land Degradation & Development, 2019, 30(4): 459–469.
- [26] Ru J Y, Zhou Y Q, Hui D F, et al. Shifts of growing-season precipitation peaks decrease soil respiration in a semiarid grassland[J]. Global Change Biology, 2018, 24(3): 1001–1011.
- [27] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, et al. Extracellular enzyme stoichiometry reveals the carbon and phosphorus limitations of microbial metabolisms in the rhizosphere and bulk soils in alpine ecosystems[J]. Plant and Soil, 2021, 458(1): 7–20.
- [28] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus[J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 989–996.
- [29] 王维奇, 曾从盛, 钟春棋, 等. 人类干扰对闽江河口湿地土壤碳、氮、磷生态化学计量学特征的影响[J]. 环境科学, 2010, 31(10): 2411–2416.
- [30] 张英, 张常洪, 汪其同, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2022, 46(4): 473–483.