

广西百色典型植物群落土壤酶化学计量特征及其驱动因素^①

史明慧¹, 魏明惠², 张峻峰², 李伟³, 吴贵军⁴, 段昌群⁴, 付登高⁴, 刘嫦娥^{4*}

(1 云桂铁路广西有限责任公司, 南宁 530218; 2 交科院环境科技(北京)有限公司, 北京 100029; 3 交科院科技集团有限公司, 北京 100029; 4 云南大学生态与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室/滇中生态敏感区生态功能修复云南省野外科学观测研究站, 昆明 650091)

摘要: 土壤酶化学计量比是揭示微生物养分限制的重要指标。本研究以广西百色市广泛分布的不同植物群落类型(人工林、次生林、草丛)土壤为研究对象, 通过测定 0~90 cm 3 个土层的 β -葡萄糖苷酶(BG)、 β -乙酰葡萄糖胺糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和酸性磷酸酶(ACP)活性, 结合土壤理化性质分析, 探讨了不同植物群落土壤酶化学计量特征及其驱动因素。结果表明: ①植物群落类型显著影响酶活性及其化学计量比, 蓝桉人工林 0~30 cm 土层的 BG 活性高达 196.98 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$, 是草丛群落的 17.3 倍, 而草丛群落的 LAP 活性最高(12.82 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$); ②酶化学计量比显示, 0~30 cm 土层, 蓝桉人工林 $E_{\text{C:N}}$ 最高(1.23), 草丛 $E_{\text{N:P}}$ 最高(3.19), 反映不同群落微生物养分获取策略的差异; ③土壤酶活性随土层深度增加显著降低, 蓝桉人工林 60~90 cm 土层 BG 活性较表层下降 85.7%, 次生林 60~90 cm 酶矢量长度最大(3.19), 表明深层土壤微生物面临严重的碳限制; ④土壤总有机碳、pH 和有效磷是调控酶化学计量的关键因子; ⑤矢量分析表明, 次生林土壤微生物受碳限制最强, 草丛以氮限制为主, 人工林部分样点受磷限制。本研究揭示了亚热带人工林与次生林土壤酶化学计量的分异规律及其环境驱动机制, 为区域人工林可持续经营和退化生态系统恢复提供了科学依据。

关键词: 土壤胞外酶; 生态化学计量; 养分限制; 垂直分布; 人工林; 亚热带
中图分类号: Q958.15; S154.5 **文献标志码:** A

Soil Ecoenzyme Stoichiometric Characteristics and Their Driving Factors in Typical Vegetation Communities in Baise, Guangxi

SHI Minghui¹, WEI Minghui², ZHANG Junfeng², LI Wei³, WU Guijun⁴, DUAN Changqun⁴, FU Denggao⁴, LIU Change^{4*}

(1 Yungui Railway Guangxi Co., Ltd., Nanning 530218, China; 2 CATS Environmental Technology (Beijing) Co., Ltd., Beijing 100029, China; 3 Jiaotong Science and Technology Institute Group Co., Ltd., Beijing 100029, China; 4 Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments & School of Ecology and Environmental Sciences/Yunnan Field Scientific Station for Restoration of Ecological Function in Central Yunnan of China, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: Soil enzyme stoichiometry is an important indicator for revealing microbial nutrient limitations. This study investigated soil ecoenzymatic stoichiometry and its driving factors across different vegetation communities (plantations, secondary forests, and grasslands) in Baise City, Guangxi. Enzyme activities, including β -glucosidase (BG), β -N-acetylglucosaminidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP), and acid phosphatase (ACP), were measured in soil layers at 0–90 cm depth, combined with analyses of soil physicochemical properties. The results showed that: 1) vegetation community type significantly influenced enzyme activities and stoichiometric ratios. In the 0–30 cm layer, BG activity in the *Eucalyptus* plantation was as high as 196.98 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$, 17.33 times of that of grassland, while LAP activity was highest in grassland (12.82 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$). 2) Ecoenzymatic stoichiometric ratios revealed that *Eucalyptus* plantation had the highest $E_{\text{C:N}}$ (1.23), while grassland showed the highest $E_{\text{N:P}}$ (3.19), reflecting differences in microbial nutrient acquisition strategies among communities. 3) Soil enzyme activities decreased significantly with depth. BG activity in *Eucalyptus* plantations declined by 85.7% in the 60–90 cm layer compared to the surface,

①基金项目: 国家自然科学基金项目(32260315)资助。

* 通信作者(change@ynu.edu.cn)

作者简介: 史明慧(1983—), 男, 甘肃兰州人, 学士, 主要研究方向为土壤污染治理与修复。E-mail: smhaaa@sina.com

while the maximum enzyme vector length (2.86) in secondary forests at 60–90 cm indicated severe microbial carbon limitation in deeper soils. 4) Soil total organic carbon (TOC), pH, and available phosphorus were key factors regulating enzymatic stoichiometry. 5) Vector analysis indicated that soil microorganisms in secondary forests were most strongly limited by carbon, grassland communities were primarily nitrogen-limited, and soil microbes in the *Eucalyptus globulus* plantation were phosphorus-limited. In conclusion, this study elucidated the divergent patterns of soil ecoenzymatic stoichiometry between subtropical plantations and secondary forests and their environmental drivers, providing a scientific basis for sustainable plantation management and ecosystem restoration in the region.

Key words: Soil extracellular enzymes; Ecological stoichiometry; Nutrient limitation; Vertical distribution; Plantations; Subtropical ecosystems

土壤酶作为土壤生物化学过程的催化剂,在陆地生态系统物质循环和能量流动中发挥着关键作用^[1]。近年来,生态化学计量学的发展为理解土壤酶活性与环境因子的关系提供了新的视角^[2]。研究表明,土壤微生物通过分泌胞外酶来获取碳(C)、氮(N)和磷(P)等养分,其酶活性比值(如 β -葡萄糖苷酶(BG)/ β -乙酰葡萄糖胺糖苷酶(NAG)、BG/酸性磷酸酶(ACP)等)可以反映微生物的养分限制状况^[3]。在全球尺度上,土壤酶化学计量比通常遵循 1:1:1 的比例关系^[4],但在特定生态系统中,这一比例往往会因环境条件的差异而发生改变^[5]。亚热带地区是我国重要的生态屏障,其典型的人工林生态系统在区域碳汇和水土保持方面具有重要作用^[6]。然而,关于亚热带不同植物群落(特别是人工林与自然植被)土壤酶化学计量特征的系统研究仍显不足。广西百色市地处典型的亚热带季风气候区,区域内植被类型多样,这为研究不同植物群落对土壤酶化学计量特征的影响提供了理想场所。目前已有研究表明,植物群落类型可通过改变凋落物质量、根系分泌物等途径影响土壤酶活性^[7]。例如,与巨桉纯林相比,3 种混交林均提高了 NAG 和亮氨酸氨基肽酶(LAP)活性,但降低了土壤 BG 和 ACP 活性^[8]。此外,土壤深度也是影响酶化学计量特征的重要因素,随着土壤深度的增加,有机质含量和微生物活性通常会降低,从而导致酶活性的垂直分异^[9]。然而,关于亚热带地区不同植物群落土壤酶化学计量特征的垂直分布规律及其驱动机制仍不清楚。

基于此,本研究以广西百色市 5 种典型植物群落(3 种人工林、1 种次生林和 1 种草丛)为研究对象,通过测定不同深度(0~30、30~60、60~90 cm)土层的酶活性和理化性质,旨在:①揭示不同植物群落土壤酶化学计量特征的差异;②阐明土壤酶化学计量特征的垂直分布规律;③解析影响土壤酶化学计量的关键环境因子。研究结果将为亚热带地区人工林可持续经

营和生态系统管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域与植物群落

广西百色市地处桂西喀斯特山区,属南亚热带季风气候与喀斯特地貌的典型区域,植被主要为常绿阔叶林(次生林)和针叶林(人工林)。常绿阔叶林主要以麻栎(*Quercus acutissima* Carruth.)、枫香(*Liquidambar formosana* Hance.)为优势的次生常绿阔叶林,虽不乏落叶成分,但常绿的种类和数量明显占优势,且生境比较分散,分布面积较小。针叶林以马尾松群系、杉木群系为主,该区域原属常绿阔叶林植被,后经人为破坏,马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)飞播,发育成人工林,少部分在山脊立地条件较差的地带形成偏顶极群落。有些区域原为人工林,砍伐后未再种植,即为草丛。草丛主要为暖性草丛,由芒(*Miscanthus sinensis*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)、牛尾蒿(*Artemisia dubia*)等组成。

本研究选择 3 种典型人工林,并以次生常绿阔叶林和草丛作为参考,样地信息详见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集与处理 按照选取的 5 种典型植物群落,每种群落设置 4 个重复样地,样地间距 ≥ 1 km,人工林和次生林样地面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$,草丛样地面积为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$,采用五点采样法布设采样点。地表植被覆盖度 $>85\%$,人工林和次生林凋落物层厚度为 3~5 cm,草丛为 1~2 cm。研究区属典型喀斯特峰丛洼地,土层厚度在 1 m 以上,采集 0~30、30~60、60~90 cm 3 个完整剖面样品,共 60 个土样。现场采用四分法进行土样缩分,最终取约 1 kg 土壤装入样品袋。将土样带回实验室后分成两份:一份保留新鲜土壤并通过 10 目孔径筛用于测定铵态氮

表 1 研究区域植物群落信息
Table 1 Vegetation community information in the study area

样地	海拔(m)	经纬度	植被群系	拉丁名	缩写
人工林	639	106°31'50"E, 24°22'53"N	蓝桉群系	Form. <i>Eucalyptus globulus</i>	F-EG
	422	106°34'22"E, 24°07'24"N	西桦-八角枫群系	Form. <i>Betula alnoides-Alangium chinense</i>	F-BA
	292	106°34'31"E, 24°02'38"N	杉木群系	Form. <i>Cunninghamia lanceolata</i>	F-CL
次生林	347	106°34'22"E, 24°02'31"N	西南木荷群系	Form. <i>Schima wallichii</i>	F-SW
草丛	679	106°31'43"E, 24°22'56"N	紫茎泽兰-鬼针草群系	Form. <i>Ageratina adenophora-Bidens pilosa</i>	F-AB

(NH₄⁺-N)、硝态氮(NO₃⁻-N)及土壤酶活性；一份自然风干后，剔除砂砾、植物根系等异物，分别过 10 目孔径筛用于测定土壤 pH，过 20 目孔径筛用于测定土壤有效磷和速效钾，过 100 目孔径筛用于测定土壤全量养分含量。

1.2.2 土壤酶活性测定及酶化学计量计算 本研究采用纪宁生物试剂盒测定了 4 种酶活性，分别为β-葡糖苷酶 (BG)、β-乙酰葡萄糖胺糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、酸性磷酸酶(ACP)，具体方法详见试剂盒 (JN24616X、JN24686X、JN24687X、JN24624X)。

酶化学计量通过碳获取酶(BG)、氮获取酶(NAG+LAP)和磷获取酶(ACP)的活性比来反映。土壤胞外酶 C : N、N : P 和 C : P 分别使用以下公式计算^[4]：

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

$$E_{N:P} = \frac{\ln(NAG+LAP)}{\ln(ACP)} \tag{2}$$

$$E_{C:P} = \frac{\ln(BG)}{\ln(ACP)} \tag{3}$$

使用酶活性矢量分析(矢量长度和矢量角度)^[10]研究土壤微生物养分与资源限制：

$$\text{Vector length} = \left(x^2 + y^2\right)^{1/2} \tag{4}$$

$$\text{Vector angle} = \text{Arctan2}(x, y) \times \frac{180}{\pi} \tag{5}$$

式中： $x = \frac{BG}{ACP}$ ， $y = \frac{BG}{NAG + LAP}$ ， Arctan2 表示双参数 Arctan 函数。矢量越长，微生物受 C 限制越大；N 或 P 限制分别由 <45° 或 >45° 的矢量角度表示，P 限制随着角度的增加而增加，而 N 限制随着角度的减小而增加^[3]。

基于生态化学计量法计算土壤微生物 CUE 和 NUE^[11]。

$$CUE_{C:N} = CUE_{\max} \times \frac{S_{C:N}}{(K_{C:N} + S_{C:N})} \tag{6}$$

$$S_{C:N} = \frac{1}{EEA_{C:N}} \times \frac{B_{C:N}}{L_{C:N}} \tag{7}$$

$$NUE = NUE_{\max} \times \frac{S_{N:C}}{(K + S_{N:C})} \tag{8}$$

$$S_{N:C} = (1 - EEA_{N:C}) \times \frac{B_{N:C}}{L_{N:C}} \tag{9}$$

式中： CUE_{max} 和 NUE_{max} 指为土壤微生物生长可提供的 C 源和 N 源上限；半饱和常数 K_{C : N} 设置为 0.5；S_{C : N} 和 S_{N : C} 分别表示酶活性分配可抵消现有资源元素组成(此处使用 TOC/TN 和 TN/TOC)与微生物生物量组成(MBC/MBN 和 MBN/MBC)间的差异程度^[11]。用 BG/(NAG+LAP)和(NAG+LAP)/BG 计算 C/N 酶和 N/C 酶(即 EEA_{C : N} 和 EEA_{N : C})活性比值；B_{C : N} 和 B_{N : C} 分别指土壤微生物生物量 C/N 和 N/C；L_{C : N} 和 L_{N : C} 分别指土壤 TOC/TN 和 TN/TOC。

1.2.3 土壤理化性质测定 土壤理化性质测定参照《土壤农化分析》^[12]。具体为：土壤容重(BD)采用环刀法测定；土壤含水量(SWC)采用重量烘干法测定；铵态氮(NH₄⁺-N)、硝态氮(NO₃⁻-N)采用氯化钾浸提-分光光度法测定；pH 采用电位法测定；全磷(TP)采用酸溶-钼锑抗分光光度法测定；全氮(TN)采用凯氏定氮法测定；全碳(TC)和总有机碳(TOC)采用燃烧氧化-非分散红外法测定；全钾(TK)采用硝酸/高氯酸消解-电感耦合等离子体质谱法测定；有效磷(AP)采用氟化铵-盐酸浸提-钼锑抗分光光度法测定；速效钾(AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定；阳离子交换量(CEC)采用三氯化六氨合钴浸提-分光光度法测定。土壤微生物生物量碳(MBC)、微生物生物量氮 (MBN)、微生物生物量磷(MBP)采用氯仿熏蒸-浸提法^[13]测定。

1.3 数据统计与分析

采用 Excel 2021、SPSS 26.0 和 Origin 2025 进行数据处理、分析和绘图。土壤理化性质、酶活性及其计量比的差异显著性采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行检验，并通过 Duncan 氏新复极差法进行多重比较(P<0.05)；土壤酶活性及化学计量比与土壤理化性质间的相关性分析采用 Pearson 相关分析法。

2 结果与分析

2.1 不同植物群落土壤理化性质

表 2 为广西百色市不同植物群落的土壤理化性质。人工林(F-EG、F-CL)容重较低($0.78\sim 0.85\text{ g/cm}^3$), 次生林(F-SW)较高($0.83\sim 0.85\text{ g/cm}^3$)。不同植物群落间, 表层含水率差异显著, 其中, F-EG 含水率最高, 达 14.94%, F-BA 最低, 为 9.68%; 深层含水率则较稳定。3 种人工林中, F-EG(蓝桉)、F-BA(西桦-八角枫)0~30 cm pH 显著高于 F-CL(杉木); 随土层深度增加, F-EG 和 F-BA 土壤 pH 显著下降, 而 F-CL 则较稳定。总体而言, 次生林(F-SW)pH 最低, 草丛(F-AB)pH 最高。F-BA 0~30 cm NO_3^- -N 含量最高(4.55 mg/kg), 显著高于 F-EG(2.65 mg/kg)、F-CL(1.49 mg/kg)、F-AB(1.49 mg/kg)和 F-SW(0.98 mg/kg); F-SW 各土层 NO_3^- -N 含量均最低。除 3 种人工林(F-EG、F-CL 和 F-BA)表层(0~30 cm) NH_4^+ -N 含量显著低于 F-SW 和 F-AB 外, 各群落间其他土层 NH_4^+ -N 含量均无显著差异。次生林(F-SW)各土层全钾(TK)含量均最高; 草丛(F-AB)各土层速效钾(AK)含量最高; 除 F-AB 60~90 cm 土层有效磷(AP)含量最高外, 3 种人工林各土层 AP 含量均高于次生林和草丛。3 种人工林各土层总有机碳(TOC)含量均高于次生林和草丛。综上所述, 人工林氮素有效性较高, 次生林酸性较强但全钾丰富, 草丛钾素有效性高。

图 1 为广西百色市不同植物群落的土壤养分分布特征。在 0~30 cm 土层, F-BA 的 TC 含量最高(22.02 g/kg), 显著高于 F-CL、F-SW 和 F-AB; TN 含量以 F-SW 最高(0.81 g/kg), 且显著高于其他群落; TP 含量则在人工林 F-BA 含量最高(115.68 mg/kg), 而 F-SW 最低(63.65 mg/kg)。微生物生物量方面, 0~30 cm 土层, MBC、MBN 含量表现为 F-EG 最高(分别为 1.65 g/kg 和 82.62 mg/kg), 而草丛(F-AB)最低(0.25 g/kg 和 38.49 mg/kg); MBP 则以 F-AB 最高(4.52 mg/kg), F-SW 最低(0.52 mg/kg)。随土层加深, TC、TN、TP、MBC、MBN 和 MBP 多呈下降趋势, 但不同群落变化幅度不同。总体而言, 草丛(F-AB)表层碳氮磷含量普遍最低(MBP 除外); F-BA 和 F-CL 的养分含量垂直变化相对较小, 其他群落随土层深度增加显著降低。

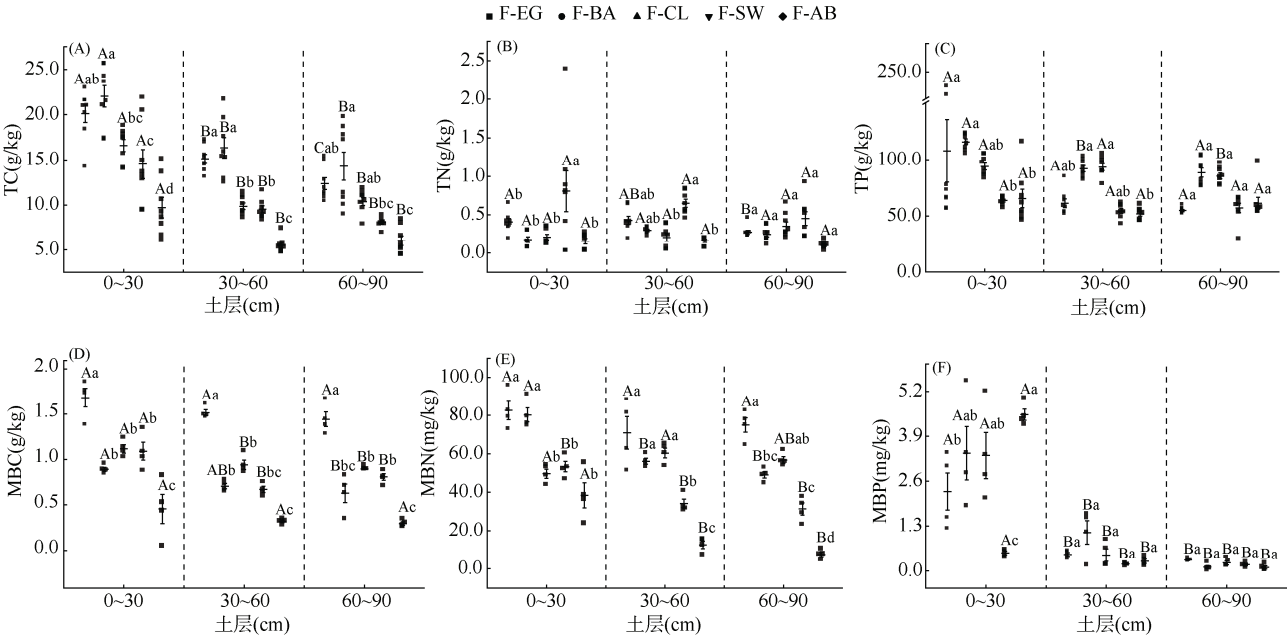
2.2 不同植物群落土壤酶活性特征

图 2 为不同植物群落土壤酶活性。在 0~30 cm 土层, F-EG 的 BG 活性最高($196.98\text{ }\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$), 显著高于其他 4 个群落, 并且是酶活性最低的 F-AB 群落($11.36\text{ }\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$)的 17.3 倍; NAG 活性同样以 F-EG 最高($61.48\text{ }\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$), 且显著高于 F-AB、F-BA 和 F-SW; LAP 活性为草丛 F-AB 最高($12.82\text{ }\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{d})$), 且显著高于 F-EG 和 F-SW; 而 ACP 活性则表现为 F-AB 显著低于其他 4 个群落。随土层加深, 除 F-BA 中 NAG 活性表现为先降后升外, 各植物群落中 4 种

表 2 不同植物群落土壤基本理化性质
Table 2 Soil basic physicochemical properties under different plant communities

样地	土层 (cm)	pH	容重 (g/cm^3)	含水率 (%)	硝态氮 (mg/kg)	铵态氮 (mg/kg)	全钾 (g/kg)	有效磷 (mg/kg)	速效钾 (mg/kg)	总有机碳 (g/kg)
F-EG	0~30	5.20±0.41Aa	0.78	14.94	2.65±1.05Ab	11.24±1.26Ab	3.08±0.49ABab	1.90±0.75Aab	7.06±2.23Ab	22.52±1.06Aa
	30~60	4.55±0.14Bc	0.78	14.47	2.07±0.71Ab	11.15±1.22Aa	2.43±0.13Bb	1.22±0.16Ba	3.79±1.17Bb	16.71±1.5Bab
	60~90	4.41±0.13Bc	0.78	14.89	2.47±1.26Aa	11.78±0.8Aa	3.49±0.33Aab	0.90±0.12Bb	4.49±1.06Bb	14.52±0.51Cb
F-BA	0~30	5.52±0.27Aa	0.84	9.68	4.55±1.01Aa	11.50±0.91Ab	2.89±1.20ABb	2.90±0.78Aa	13.22±3.34Aab	21.33±1.54Aab
	30~60	5.05±0.11Bb	0.86	13.07	3.43±0.84ABa	11.36±0.89Aa	2.50±1.21Bb	1.92±0.60Ba	7.25±0.61Bab	14.79±2.72Bb
	60~90	4.93±0.07Bb	0.85	13.55	2.52±1.07Ba	11.00±1.60Aa	3.75±0.39Aab	2.13±0.69ABa	7.03±0.88Bab	12.81±3.58Bb
F-CL	0~30	4.68±0.09Ab	0.85	11.19	1.49±0.45Abc	11.18±2.94Ab	2.45±1.15Bb	1.97±0.56Aab	11.23±5.86Aab	16.5±6.33Bbc
	30~60	4.60±0.14Ac	0.81	10.23	1.09±0.63ABbc	11.45±2.99Aa	2.90±0.55ABb	1.15±0.62Ba	3.86±1.24Bb	18.65±3.67Aa
	60~90	4.61±0.18Abc	0.81	9.48	0.63±0.49Bb	12.32±2.45Aa	3.44±0.40Aab	0.84±0.18Bb	5.56±1.75Bb	20.91±4.74Aa
F-SW	0~30	4.10±0.08Ac	0.83	12.35	0.98±0.56Ac	15.55±3.65Aa	4.29±0.52Aa	0.93±0.33Ab	11.87±5.21Aab	11.75±4.46Acd
	30~60	4.05±0.13Ac	0.85	14.31	0.28±0.23Bc	13.25±1.27Aa	4.31±0.61Aa	0.85±0.57Aa	6.62±0.86Bb	7.63±0.85Bc
	60~90	4.54±0.09Ac	0.84	12.97	0.23±0.18Bb	12.94±1.69Aa	4.63±0.38Aa	0.63±0.04Ab	5.95±0.91Bb	6.44±0.69Bc
F-AB	0~30	5.30±0.29Aa	0.82	10.64	1.49±1.04Abc	15.55±3.66Aa	2.43±0.20Ab	1.76±1.46Ab	17.55±6.73Aa	9.02±2.57Ad
	30~60	5.69±0.35Aa	0.80	10.04	1.01±0.26ABbc	13.25±1.26Aa	2.23±0.24Ab	1.08±0.39Aa	13.81±9.27Aa	5.43±0.24Bc
	60~90	5.62±0.32Aa	0.82	10.46	0.75±0.16Bb	12.94±1.69Aa	2.49±0.90Ab	2.14±0.81Aa	13.93±4.40Aa	7.14±1.36Bc

注: 同列大写字母不同表示同一植物群落不同土层深度间差异显著($P<0.05$), 小写字母不同表示同一土层深度不同植物群落间差异显著($P<0.05$)。下同。



(图中大写字母不同表示同一植物群落不同土层深度间差异显著($P<0.05$), 小写字母不同表示同一土层深度不同植物群落间差异显著($P<0.05$), 下同)

图 1 不同植物群落土壤全碳、全氮、全磷和微生物生物量碳、氮、磷含量

Fig. 1 Soil total carbon, total nitrogen, total phosphorus, and microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus contents under different plant communities

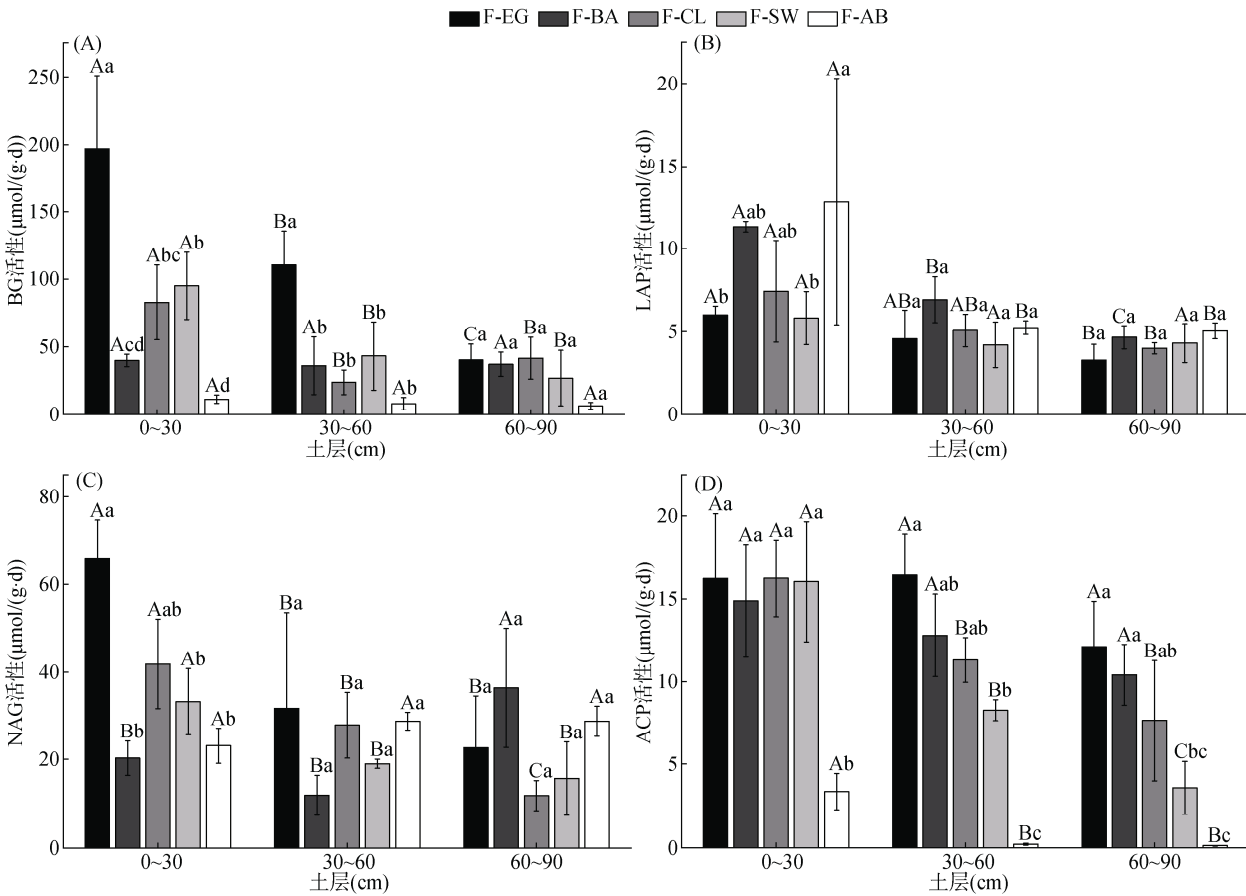


图 2 不同植物群落土壤酶活性

Fig. 2 Soil enzyme activities under different plant communities

酶活性整体均呈降低趋势。总体而言, F-EG 在 BG、NAG 和 ACP 活性上表现突出; 而 F-AB 的 LAP 活性最高, 但其他酶活性多处于最低水平。

酶化学计量比垂直分布特征见图 3A, 在 0~30 cm 土层, $E_{C:N}$ 以 F-EG 最高(1.23), 显著高于 F-AB (0.67), 表明其微生物的碳投资相对更多于碳获取; 随土层深度增加, F-CL 表现为先降后升的波动趋势, 其他群落则没有显著变化。 $E_{N:P}$ 在表层以 F-AB 最高(3.19), 且显著高于其他 4 个群落, 显示出更强的氮相对磷需求趋势; 随土层深度增加, F-AB 和 F-EG 的 $E_{N:P}$ 显著降低, F-SW 和 F-BA 显著升高, F-CL 则保持稳定。 $E_{C:P}$ 在表层以 F-AB 最高(2.16), 但各群落之间差异均不显著; F-AB 的 $E_{C:P}$ 在 30~60 cm 显著降低至-1.31, 而 F-EG 则在 60~90 cm 显著下降。

酶活性比值的相关性如图 3B 所示, BG/(LAP+NAG) 在 0~30 cm 土层呈现强相关性($R^2=0.68$, $P<0.001$), 但在深层相关性减弱($R^2=0.05$)。ACP/(LAP+NAG) 在所有土层均呈弱相关。BG/ACP 在表层相关性较强($R^2=0.57$, $P<0.001$), 深层较弱(30~60 cm: $R^2=0.15$; 60~90 cm: $R^2=0.16$)。从图 3C 可见, 不同群落酶活性关系差异显著。F-EG 的 BG/(LAP+NAG) 相关性最强($R^2=0.44$, $P=0.012$), 而 F-BA 最弱($R^2=0.03$)。F-SW 的 ACP/(LAP+NAG) 相关性最强($R^2=0.50$, $P=0.0059$), F-BA 最弱($R^2=0.002$)。F-SW 的 BG/ACP 相关性显著($R^2=0.32$, $P=0.032$), F-AB 不显著($R^2=0.19$)。总体而言, 人工林(F-EG)在 BG/(LAP+NAG) 呈现强相关, 次生林(F-SW)在所有酶计量比均显示强相关, 而草丛(F-AB)均呈弱相关。

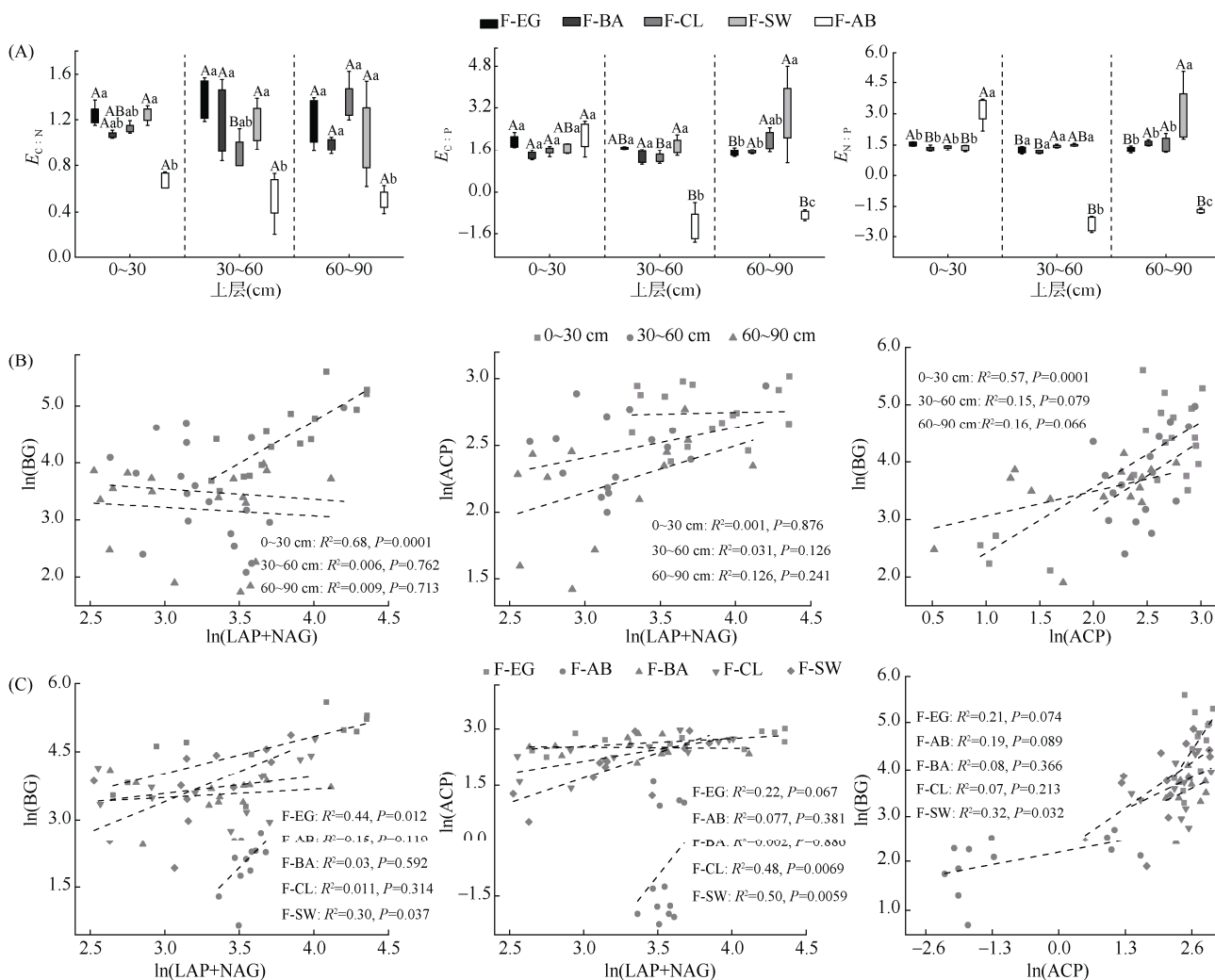


图 3 不同植物群落酶活性化学计量比特征

Fig. 3 Stoichiometric characteristics of enzyme activities under different plant communities

土壤酶化学计量向量分析揭示了群落和土层差异 (图 4)。所有数据点沿 1:1 虚线两侧分布, 表明微生物

群落普遍存在碳、氮、磷多重限制, 但限制类型呈现空间异质性(图 4A)。F-EG 部分样点落入磷限制区, F-BA

和 F-CL 则主要表现出氮限制, 且 F-CL 的矢量长度普遍较短, 表明其微生物所受的碳限制相对较弱。F-AB 则主要受氮限制。酶计量比回归分析(BG/(NAG+LAP)、(NAG+LAP)/ACP)进一步证实微生物生长主要受碳、氮共同限制(图 4B)。向量特征分析显示, F-SW 60~90 cm

土层具有最长的向量长度($P<0.05$), 反映强烈的碳限制; 相反, F-AB 同层向量最短, 碳限制最弱(图 4C、4D)。除 F-AB 的 30~90 cm 土层外, 所有向量角度均小于 45° , 结合回归分析结果, 一致表明研究区微生物群落存在普遍性氮限制(图 4E)。

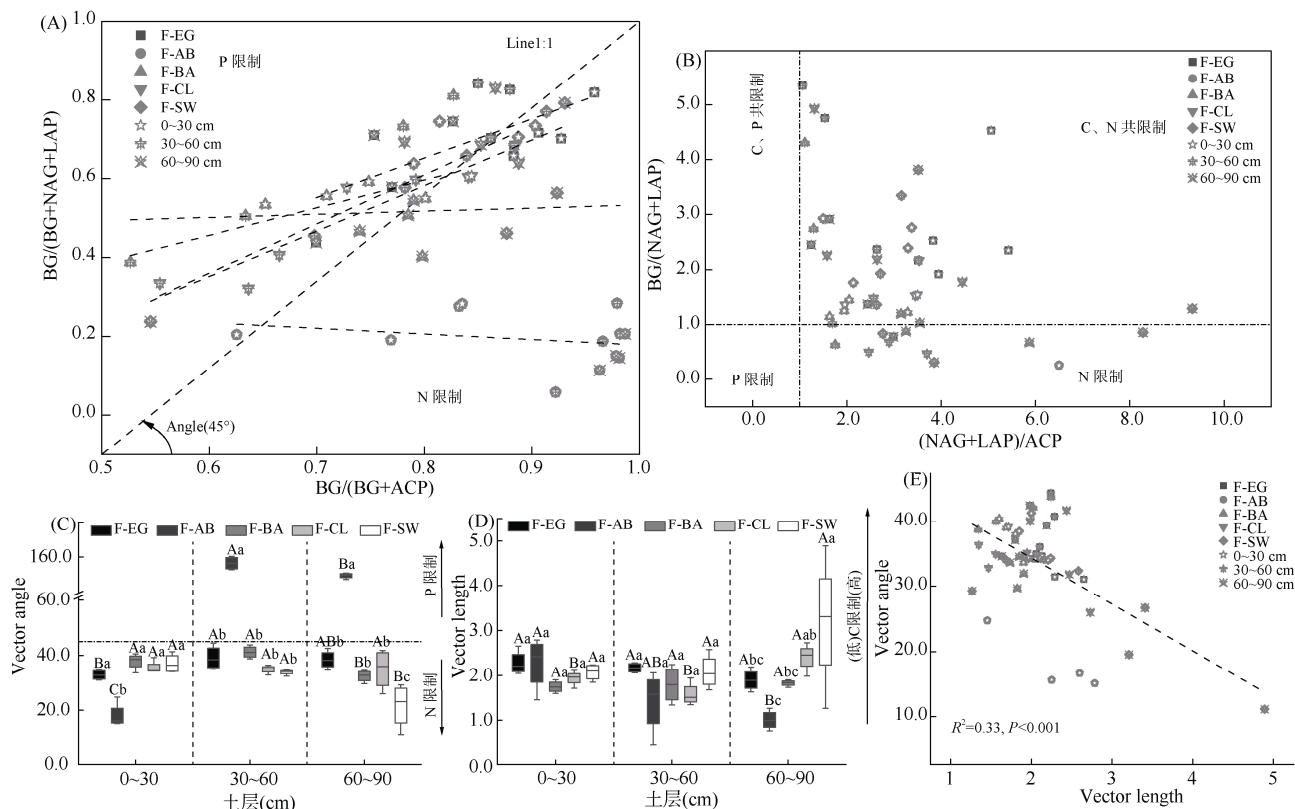


图 4 土壤胞外酶矢量特征(长度和角度)及其关系

Fig. 4 Vector characteristics (length and angle) of soil extracellular enzymes and their relationships

2.3 土壤理化因子对土壤酶活性及土壤酶化学计量比的影响

土壤酶活性与总有机碳(TOC)的关系见图 5。在 0~30 cm 土层, BG($R^2=0.17$, $P=0.07$)和 ACP($R^2=0.43$, $P=0.001$)与 TOC 呈显著正相关; 30~60 cm 土层, ACP 仍保持较强相关性($R^2=0.35$, $P=0.015$), BG 相关性减弱($R^2=0.21$, $P=0.043$); 深层土壤(60~90 cm)酶与 TOC 关系普遍不显著, 仅 BG 呈正相关趋势($R^2=0.29$, $P=0.007$)。LAP 和 NAG 在各土层与 TOC 均无显著相关性($P>0.05$)。结果表明: 碳获取酶(BG)和磷获取酶(ACP)是驱动表层土壤有机碳转化的关键酶; 且与 TOC 关系具有明显的垂直分异特征, 随土层深度增加而减弱; 氮获取酶(LAP、NAG)与 TOC 的关联性较弱, 表明氮循环与碳库的耦合机制不同于磷循环。

向量长度与 TC、MBN 和 CUE 呈显著正相关($P<0.05$); 向量角度与 TC、pH、AK、SWC、MBC、

MBN、MBC: MBN 和 CUE 呈显著正相关($P<0.05$, 图 6)。

图 7 揭示了土壤酶活性及其化学计量比与土壤环境因子的相关性。BG 活性与 TP、TN、TC、 $S_{C:P}$ 呈显著正相关, 表明其活性受氮和磷的驱动。LAP 活性与 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、TC、pH、AP、AK 呈显著正相关, 反映其受养分含量和酸碱度调控。ACP 活性与 NO_3^- -N、TP、TOC 呈显著正相关($r=0.38\sim0.56$), 显示磷有效性是关键限制因子。NAG 活性仅与 TP 呈显著正相关, 表明磷元素是主要影响因素。酶化学计量比中, $E_{C:N}$ 与 TN、TOC、 $S_{C:P}$ 呈显著正相关, 与 CUE 呈显著负相关, 表明其受氮磷化学计量和微生物碳利用效率调控。 $E_{C:P}$ 和 $E_{N:P}$ 均与 TN、 $S_{N:P}$ 呈显著正相关, 与 CUE、NUE 呈显著负相关, 说明二者共同反映土壤养分平衡状态。MBC、MBN 与所有酶计量比呈显著正相关, 凸显微生物群落结构对酶活性的调控作用。

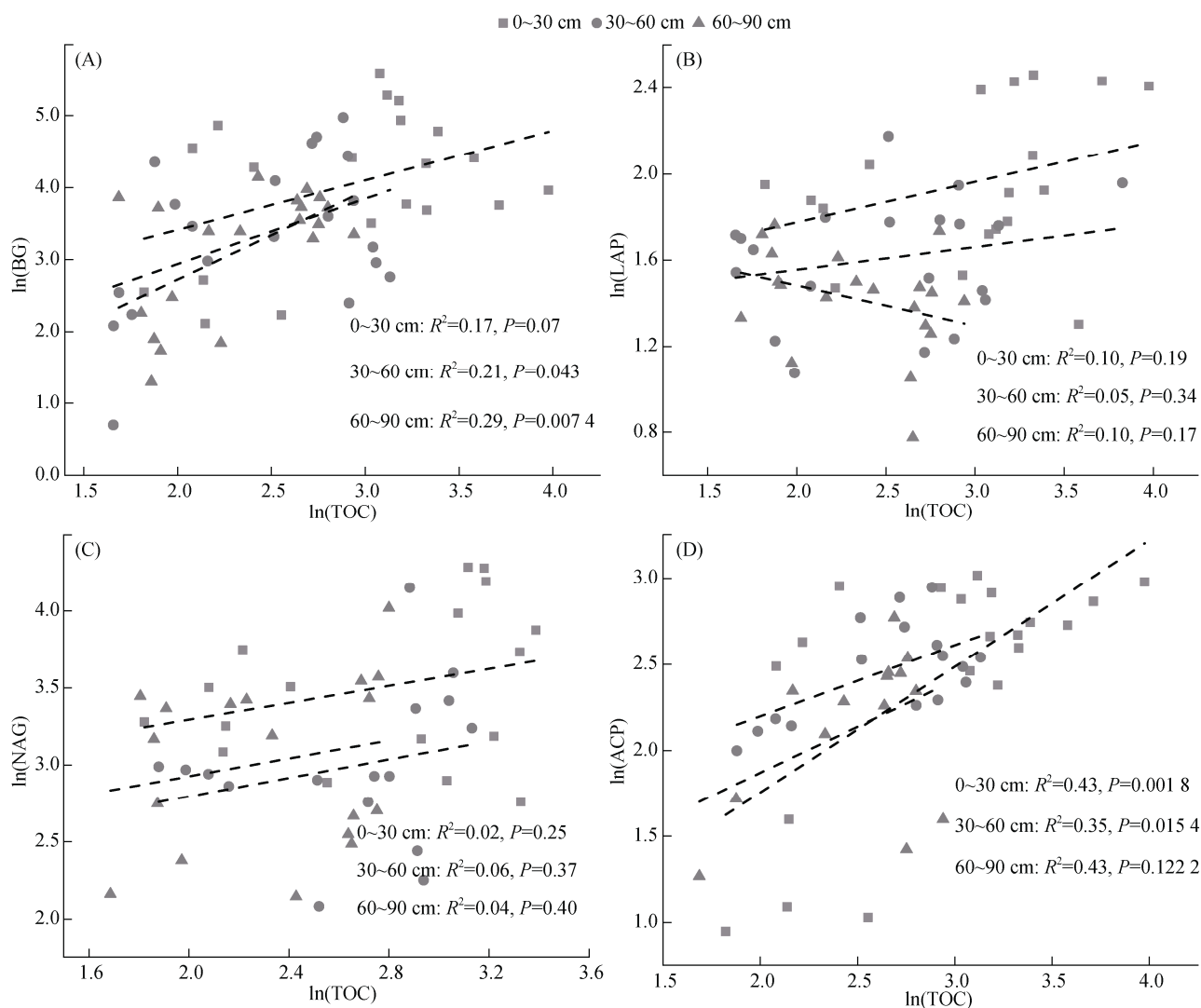


图 5 土壤酶活性与总有机碳的关系

Fig. 5 Relationship between soil enzyme activities and total organic carbon

3 讨论

3.1 不同植物群落土壤酶化学计量特征的差异

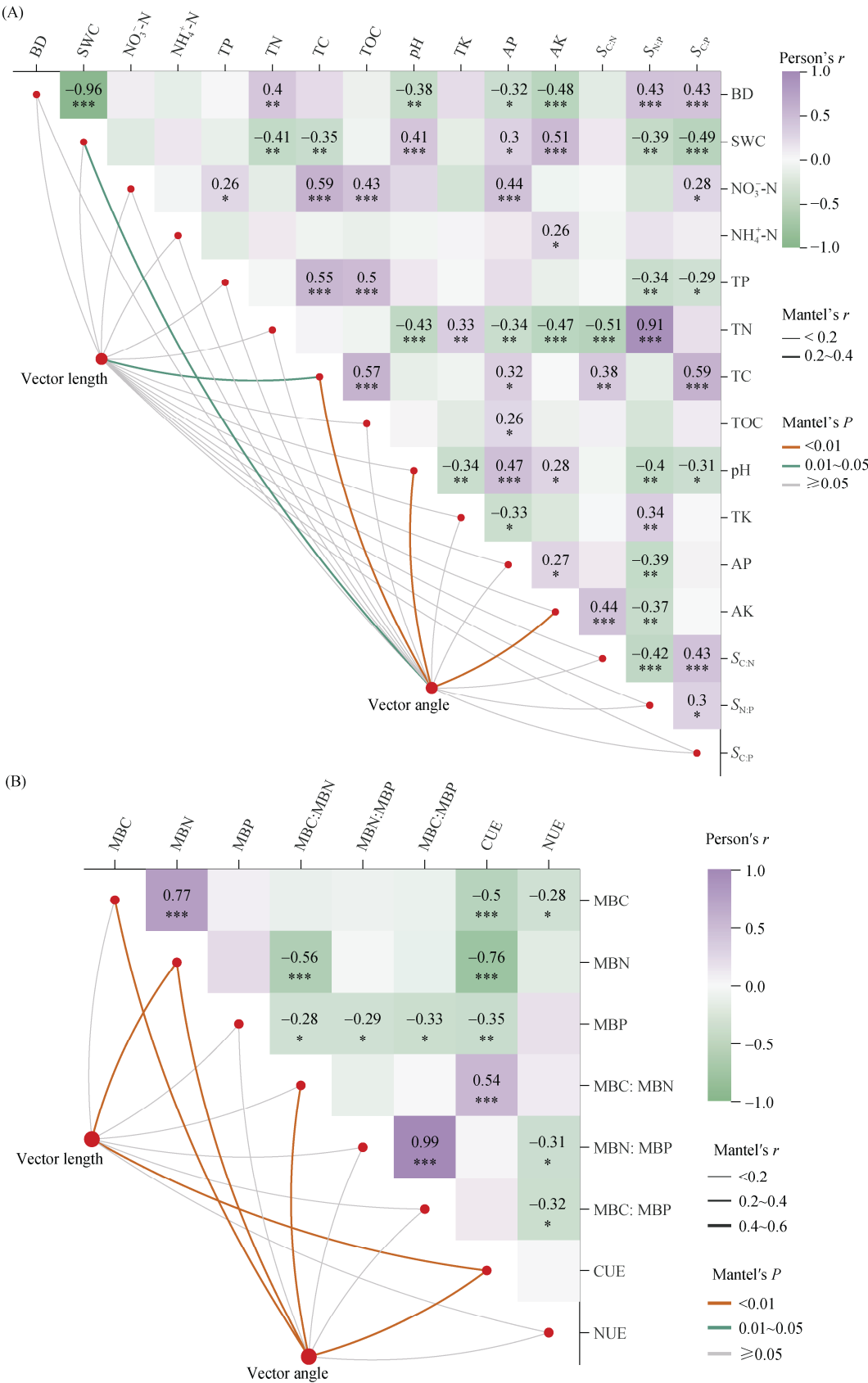
本研究通过对广西百色市黄百铁路沿线不同植物群落(人工林、次生林、草丛)的土壤酶化学计量特征进行分析,发现不同植物群落的土壤酶活性及其化学计量比存在显著差异。这些差异可能与不同植物群落的凋落物质量、根系分泌物以及土壤理化性质有关。

人工林蓝桉群系(F-EG)在 0~30 cm 土层的 BG 活性显著高于其他群落,表明其土壤微生物对碳的获取能力较强。可能是蓝桉具有较高的木质素含量,导致凋落物分解较慢,促使微生物分泌更多碳获取酶(如 BG)以降解复杂碳源^[14],从而刺激了 BG 的分泌;而紫茎泽兰-鬼针草群系(F-AB)的 LAP 活性最高,说明

该群落的微生物可能更倾向于利用氮源。研究证实,草丛凋落物易分解且氮含量较低,其氮限制可能促使微生物分泌更多的 LAP 以获取氮养分,进而缓解氮限制^[4]。次生林(如西南木荷)的酶化学计量比接近 1:1:1,可能与其较稳定的养分循环和较高的微生物多样性有关^[5]。

3.2 土层深度对酶化学计量特征的影响

土层深度对酶活性和化学计量比的影响显著。随着土层深度的增加,大多数群落的 BG、NAG 和 ACP 活性呈下降趋势,这与土壤有机碳和养分含量的垂直分布一致。表层土壤(0~30 cm)由于植物凋落物和根系分泌物的输入,TOC 和养分(如氮、磷)含量较高,而深层土壤(>60 cm)资源匮乏,导致微生物生物量和酶合成能力下降^[15]。本研究,蓝桉群系(F-EG)的 BG 活性在 0~30 cm 比 60~90 cm 高 4.9 倍(图 2),与



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

图 6 向量角度和向量长度与土壤理化性质(A)及微生物生物量(B)之间的关系

Fig. 6 Relationships between vector angle and length with soil physicochemical properties (A) and microbial biomass (B)

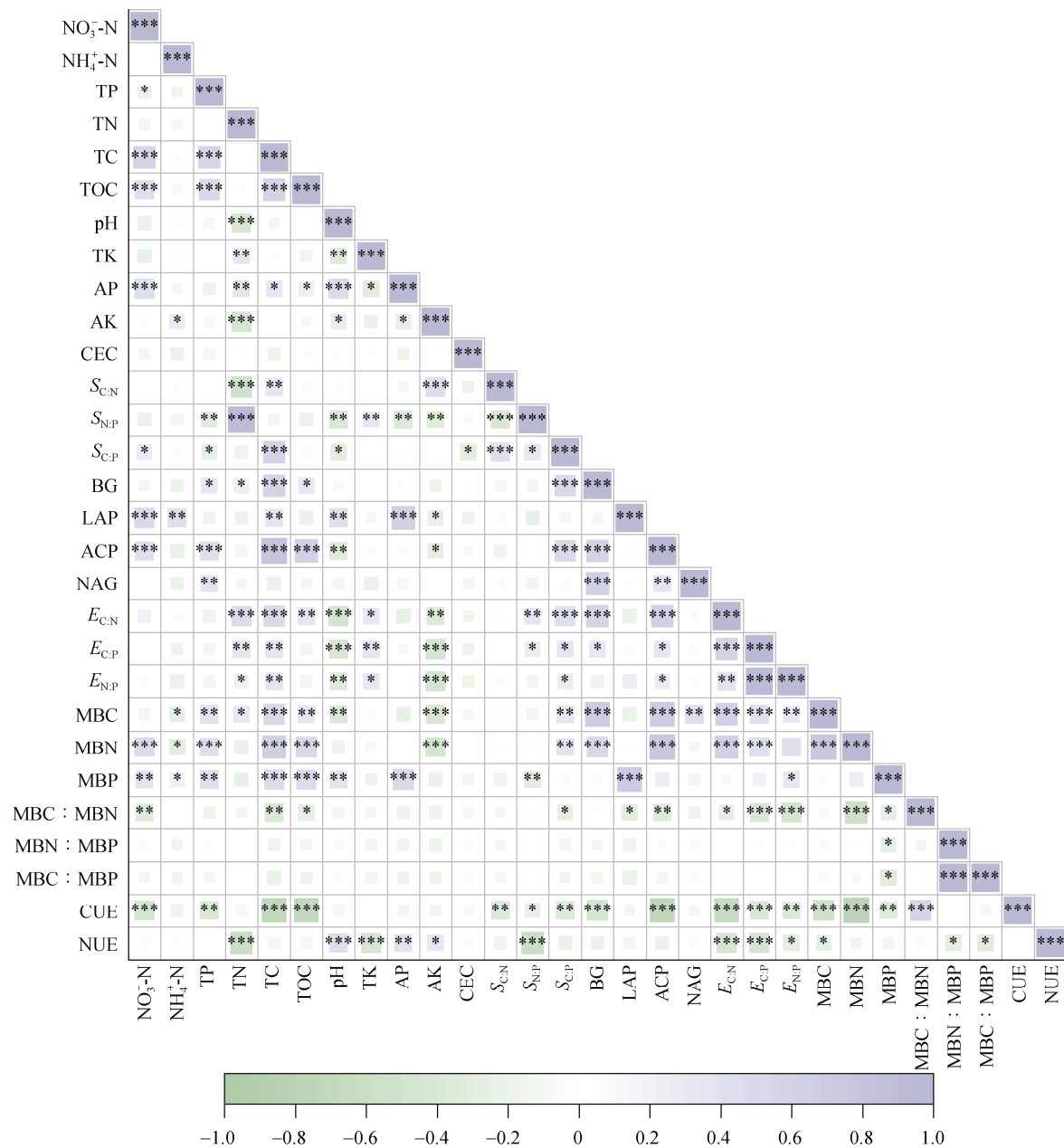


图 7 土壤酶活性和酶化学计量比与土壤因子之间的 Pearson 相关分析

Fig. 7 Pearson correlation analysis between soil enzyme activities, enzymatic stoichiometry and soil factors

TOC 含量的垂直分布显著正相关(图 5)，支持了这一观点。值得注意的是，蓝桉群系的 $E_{C:N}$ 在深层土壤中降低，表明微生物的碳需求随土层深度减弱，这可能与深层土壤中碳源的减少有关。

本研究中，次生林(F-SW)60~90 cm 土层的酶矢量长度最大(图 4D)，表明深层土壤微生物面临更强的碳限制。这与全球尺度分析结果一致^[4]，即深层土壤的 C:N 和 C:P 酶比值($E_{C:N}$ 、 $E_{C:P}$)通常低于表层，反映微生物需优先获取稀缺的碳源。紫茎泽兰—鬼针草群系(F-AB)在 30~90 cm 土层表现出磷限制(矢量角度 $>45^\circ$)，而表层以氮限制为主(图 4C)。已有研

究发现，干旱区土壤深层因磷的淋溶减少，可能从氮限制转为磷限制^[16-17]。蓝桉群系(F-EG)其根系可延伸至深层土壤，通过分泌物刺激局部酶活性(如 60~90 cm 土层仍保持较高 NAG 活性)。研究指出，桉树人工林的细根生物量在 60 cm 以下占比可达 20%，部分缓解了深层土壤的酶活性衰减^[18]。例如，F-AB 的凋落物集中于表层，导致深层土壤酶活性骤降(图 2)。Stone 等^[9]研究结果类似，认为这与微生物群落的垂直迁移能力受限有关。此外，F-EG 的 pH 从表层 5.2 降至深层 4.4(表 2)，而 ACP 活性与 pH 呈显著负相关(图 7)，这与 Sinsabaugh 等^[11]的研究结果

一致,即酸性条件下磷酸酶活性可能升高以应对磷的有效性降低。

3.3 土壤养分特征与酶化学计量的关系

通过酶活性矢量分析发现,不同植物群落的土壤微生物普遍受到碳和氮的限制,尤其是次生林(F-SW)的60~90 cm土层表现出较强的碳限制,可能是由于高碳输入导致微生物需要更多碳获取酶^[19]。而草丛(F-AB)的部分土层则显示出氮限制,这与全球干旱—半干旱区草丛生态系统的研究一致^[20]。蓝桉群系的部分数据点位于磷限制区域,表明其微生物在某些条件下可能受到磷的限制,这可能与人工林土壤磷固定较强有关^[15,21]。本研究结果支持了“酶矢量分析”理论,即微生物会调整酶分泌策略以应对资源限制^[10]。这些结果与土壤理化性质的分析一致,例如,次生林的全钾含量较高,但氮有效性较低;而草丛的钾素活性较高,但氮素相对匮乏。

Pearson 相关分析表明,土壤酶活性及其化学计量比与多种土壤理化性质密切相关。BG 和 ACP 活性与 TOC 呈显著正相关(图 7),说明碳源有效性是调控这些酶活性的关键因素,可驱动微生物的酶投资分配策略^[14]。LAP 活性与 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 含量呈显著正相关,反映了氮素对氮获取酶活性的影响。此外,本研究中次生林(F-SW)pH 最低(4.1),其 ACP 活性较高,这与 Xu 等^[5]的发现一致,即酸性土壤可能促进磷酸酶分泌以缓解磷限制; NO_3^- -N 与 LAP 活性正相关,而有效磷(AP)与 $E_C:P$ 负相关,说明养分供需关系驱动酶化学计量比的变化^[19,22],这也进一步验证了土壤 pH、TOC 和养分有效性是影响酶化学计量的重要因素^[23-24]。土壤 pH、AP 和微生物生物量(MBC、MBN)也与酶化学计量比显著相关,表明土壤酸碱度和养分状况通过影响微生物群落结构和代谢活动,间接调控了酶的表达^[25]。

4 结论

1) 植物群落类型显著影响土壤酶化学计量特征。人工林表现出较高的碳获取酶(BG)活性,草丛则以氮获取酶(LAP、NAG)活性为主,次生林的酶化学计量比接近 1:1:1。

2) 土层深度对酶活性及化学计量比具有显著调控作用,各群落的 BG、LAP、NAG 和 ACP 活性整体均随土层深度增加而降低。酶化学计量比的垂直分异进一步表明,深层土壤微生物的碳限制加剧。

3) 土壤理化性质是驱动酶化学计量的关键因素。土壤有机碳(TOC)与 BG、ACP 活性呈显著正相

关,而 pH 和有效磷(AP)通过影响微生物群落结构与功能间接调控酶化学计量比。微生物生物量碳氮比(MBC:MBN)与酶矢量特征(长度和角度)显著关联,证实了微生物生理需求对酶分泌策略的直接控制。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 795–798.
- [3] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, et al. Eoenzymatic 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.
- [4] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252–1264.
- [5] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in Eastern China (NSTEC)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152–163.
- [6] 刘超华,李凤巧,廖杨文科,等. 人工林对土壤地力的影响过程及其调控研究进展[J]. 土壤学报, 2023, 60(3): 644–656.
- [7] Waldrop M P, Harden J W, Turetsky M R, et al. Bacterial and enchytraeid abundance accelerate soil carbon turnover along a lowland vegetation gradient in interior Alaska[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 188–198.
- [8] 万仁平,唐剑东,何博,等. 巨桉皆伐迹地营造混交林对土壤胞外酶及化学计量的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62(6): 1888–1901.
- [9] Stone M M, DeForest J L, Plante A F. Changes in extracellular enzyme activity and microbial community structure with soil depth at the Luquillo Critical Zone Observatory[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 237–247.
- [10] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Hill B H, et al. Vector analysis of eoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 1–7.
- [11] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, et al. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils[J]. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172–189.
- [12] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [13] Brookes P C, Kragt J F, Powlson D S, et al. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: The effects of fumigation time and temperature[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 831–835.
- [14] Chen J, Luo Y Q, van Groenigen K J, et al. A keystone microbial enzyme for nitrogen control of soil carbon storage[J]. *Science Advances*, 2018, 4(8): eaaq1689.

- [15] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of northern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 74–84.
- [16] 吴叶礼, 闵雪, 赛硕, 等. 北方农牧交错带不同人工植被类型土壤碳氮磷及其化学计量特征——以武川县为例[J]. *土壤*, 2024, 56(4): 873–878.
- [17] Chen L Y, Liu L, Mao C, et al. Nitrogen availability regulates topsoil carbon dynamics after permafrost thaw by altering microbial metabolic efficiency[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3951.
- [18] Stone M M, Weiss M S, Goodale C L, et al. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1173–1184.
- [19] Sinsabaugh R L, Shah J J F, Findlay S G, et al. Scaling microbial biomass, metabolism and resource supply[J]. *Biogeochemistry*, 2015, 122(2): 175–190.
- [20] Jing X, Chen X, Tang M, et al. Nitrogen deposition has minor effect on soil extracellular enzyme activities in six Chinese forests[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 607: 806–815.
- [21] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland[J]. *Plant and Soil*, 2006, 289(1): 227–238.
- [22] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland[J]. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(2): 223–235.
- [23] 刘烨, 秦娟, 毕庆康, 等. 北亚热带大别山区不同马尾松林型土壤酶活性及其化学计量比[J]. *土壤通报*, 2024, 55(5): 1416–1428.
- [24] Kamble P N, Bååth E. Induced N-limitation of bacterial growth in soil: Effect of carbon loading and N status in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 11–20.
- [25] Zhou L H, Liu S S, Shen H H, et al. Soil extracellular enzyme activity and stoichiometry in China's forests[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(7): 1461–1471.

(责任编辑: 毛小芳)