

DOI:10.13869/j.cnki.rswc.2023.06.050.

张延文, 周雅洁, 张不染, 等. 固沙林恢复土壤酶化学计量特征与养分限制效应[J]. 水土保持研究, 2023, 30(6): 102-111.

ZHANG Yanwen, ZHOU Yajie, ZHANG Buran, et al. Soli Enzymatic Stoichiometry and Nutrient Limitation During Revegetation in Sand-Fixing Forest[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(6): 102-111.

固沙林恢复土壤酶化学计量特征与养分限制效应

张延文¹, 周雅洁², 张不染², 拓卫卫¹, 杨京¹, 佟小刚²

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2.西北农林科技大学 资源与环境学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: [目的]探究土壤胞外酶及酶化学计量比对沙漠化土地植被恢复过程的响应特征及其养分限制效应, 可深入揭示人工固沙林重建植被过程养分转化能力与机理。[方法]基于时空替代法, 以榆林毛乌素沙区的半固定沙地为(0 a)对照、选择恢复 25~56 a 灌木与乔木固沙林时间序列样地, 测定分析了 0—10 cm 和 10—20 cm 土层的胞外酶活性、酶生态化学计量的演变特征及其限制微生物养分需求效应。[结果]随着植被恢复年限增加, 两种林地土壤 β -葡萄糖苷酶(BG)、 β -1, 4-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨肽酶(LAP)和碱性磷酸酶(AP)活性在不同土层均呈显著升高趋势。但酶活性的不均衡变化也显著改变了土壤酶化学计量特征, 56 a 植被恢复过程中, 土壤酶 C : N, C : P, N : P 呈增加趋势。土壤胞外酶化学计量比也表明植被恢复期间微生物生长受 N 限制显著增加, P 限制并不明显, 仅在乔木林恢复 25 a 时 10—20 cm 土层中出现 P 限制。[结论]固沙林植被恢复显著提升了土壤酶活性, 增强了土壤碳氮代谢的能力, 且在恢复过程中土壤微生物活动主要受到 N 养分的限制。

关键词: 胞外酶活性; 生态酶化学计量特征; 养分限制; 固沙林; 毛乌素沙地

中图分类号: S714

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2023)06-0102-10

Soli Enzymatic Stoichiometry and Nutrient Limitation During Revegetation in Sand-Fixing Forest

Zhang Yanwen¹, Zhou Yajie², Zhang Buran², Tuo Weiwei¹, Yang Jing¹, Tong Xiaogang²

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: [Objective] This study was conducted to explore the response of soil extracellular enzymes and enzyme stoichiometric ratios to the revegetation process of desertified land and their nutrient limitation effects, which can provide insight into the nutrient conversion capacity and mechanism of the revegetation process of artificial sand-fixation forest. [Methods] Based on time-space substitution, the semi-fixed sandy land was sampled as 0 years control site, and the shrub and arbor sand-fixing forests with chronosequences of 25~56 years revegetation in Mu Us Sandy Land of Yulin were chosen. The evolution characteristics of enzyme activity and its stoichiometry, and resource limitation on microbial nutrient requirement in both 0—10 cm and 10—20 cm soil layers were analyzed. [Results] The activity of β -glucosidase (BG), β -1, 4-acetaminoglucosidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP) and alkaline phosphatase (AP) in both soil layers under two forest lands increased continuously with year increase of vegetation restoration. However, unbalanced changes among the enzyme activities resulted in significant increase in soli enzymatic stoichiometry. The ratios of C : N, C : P and N : P calculated based on enzyme activity showed the increasing trend during

收稿日期: 2022-10-28

修回日期: 2022-11-29

资助项目: 陕西省自然科学基金重点项目(2023-JC-ZD-10); 陕西省农业专项资金项目[NYKJ-2022-YL(XN)16]; 国家大学生创新创业训练计划项目(202210712158)

第一作者: 张延文(1997—), 女, 陕西咸阳人, 硕士研究生, 主要研究方向: 人工林恢复碳循环。E-mail: 15991082484@163.com

通信作者: 佟小刚(1979—), 男(锡伯族), 新疆伊犁人, 副教授, 博士, 主要从事人工林恢复生态效应与机制研究。E-mail: xiaogangtong@126.com

<http://stbcyj.paperonce.org>

56 years of revegetation in both forest lands. And, significant increase in soli enzymatic stoichiometry reflected that microbial growth was limited by nitrogen (N) rather than phosphorus (P). Resource limitation by P only was observed in 10—20 cm soil layer in arbor land with 25 years of revegetation. [Conclusion] Revegetation in sand-fixing forest improved the enzyme activities and enhanced transformation of carbon and nitrogen in soil, and soil microbial activity was mainly limited by N nutrient during the vegetation restoration process.

Keywords: extracellular enzyme activity; ecological enzyme stoichiometric; nutrient limitation; sand-fixation forest; Mu Us sandy land

沙漠化是全球生态环境防治的重大问题。过去七十年,我国通过大规模生态林工程的实施,实现了沙漠化的逆转,产生了巨大的生态恢复效益^[1-2]。但限于沙漠化地区的脆弱生态环境,维持固沙林植被与土壤的自我恢复能力,成为沙区生态系统可持续恢复的关键^[3]。大量研究表明林地系统养分转化与累积调控着植被与土壤的协同恢复^[4]。以往人们多关注于固沙林植被恢复的生态功能,如土壤养分含量的增加、微生物活性的提高等^[5-7]。现在越来越多的研究关注到植被和土壤之间的协同交互关系以及相关的生物学养分转化过程,这对认识植被恢复养分循环机理具有重要的科学意义。

土壤胞外酶作为土壤有机质分解的驱动力,可以调节有机质分解转化和微生物吸收利用土壤 C, N, P 等养分元素^[8-9],有效催化生态系统中物质与能量的转化^[10]。因此,探究生态酶活性可以表征微生物对能量与养分的利用效率^[11]。特别是生态酶的化学计量特征与微生物的养分需求密切相关^[12],微生物活动受何种养分资源限制可以由土壤生态酶计量比表达^[13-14]。如通过酶活性计算的矢量长度和矢量角度可反映微生物活动受限养分类型,也可帮助明确植被恢复过程中微生物营养限制的演变特征。Sinsabaugh 等^[15]研究发现酶的生态化学计量比可以更好地反映微生物的代谢和营养需求之间的生化平衡。Zhao 等^[16]将土壤碳、氮、磷的化学计量学与土壤微生物和 β -葡萄糖苷酶、亮氨酸氨肽酶、 β -1,4-乙酰氨基葡萄糖苷酶、碱性磷酸酶的化学计量学结合起来研究,结果表明土壤微生物和酶的化学计量学在很大程度上受土壤养分化学计量学的调控。因此,土壤胞外酶及其生态化学计量通过反映土壤微生物对碳氮磷养分的需求,从而可以显示出微生物的营养限制作用^[17]。但目前生态酶化学计量特征及其养分限制效应对沙漠化土地植被恢复的响应研究还较为薄弱。

毛乌素沙地是我国沙漠化治理的典型区域,通过 60 多年的治理,植被覆盖率已由 50 年代连片沙丘的 1.8%^[18]增加到目前的 80%。鉴于此,本研究选择毛

乌素沙地从半固定沙地到长期恢复的典型灌木和乔木固沙林为研究对象,探究沙漠化土地植被恢复过程中土壤生态酶活性及其化学计量比演变特征以及对微生物养分限制的影响,深入揭示人工固沙林重建植被过程养分转化能力与机理。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

项目研究区位于毛乌素沙地东缘陕西榆林市红石峡试验林场(38°20'N, 109°44'E)(图 1)。区域海拔 1 050~1 500 m,属典型的大陆性季风干旱和半干旱气候,平均温度为 8.1℃^[19],年平均降水量 415 mm,其中 60%~70%的降雨量集中在夏季。由于该地区是典型的农牧交错带,历史上经过过度的开垦、耕作和放牧导致了严重的沙漠化,风成砂质土中含沙量为 92.6%^[20]。在此之后该区域陆续开展了防风治沙的生态工程。先在流沙表面设置草方格机械沙障固定流沙,后有天然先锋植物侵入并将流沙变为半固定沙地^[21]。经过持续人工管理,每隔 5 a 持续种植相同树种、相似密度的固沙灌木和乔木,逐渐形成了灌木草或乔木草的植被体系。目前该区域完整的植被面积扩增至 33.3 km²,植被逐渐恢复,形成以樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)为主要树种的乔木防护林^[22],以沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)、花棒(*Hedysarum scoparium* Fisch. et Basiner)和踏郎(*Hedysarum mongolicum* Turcz.)为主要树种的灌木防护林,林下形成狗尾草(*Setaria viridis* L. Beauv.)、沙竹(*Psammochloa villosa* Trin. Bor)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla* Ledeb.)、油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.)等植被,随后植被系统进入自然演替阶段。

1.2 样地选取

2020 年 9 月采用空间替代时间法,基于林场造林年限与树种情况的调研,选择半固定沙地为 0 a 植被恢复对照样地,以及 1964 年、1974 年、1985 年和

1995 年种植的柠条为主灌木林和以樟子松为主的乔木林,分别对应植被恢复 56 a,46 a,35 a 和 25 a 的林地。每个林地选择立地条件相似的 3 个样地作为研究重复,样地间的距离大于 50 m,在每个样地上设置 20 m×20 m 的标准采样区,采用等距抽样法调查植物群落。所有样地都来自于流沙地,具有同样的原始条件。各样地分布及基本特征见表 1,其中 SF 表示半固定沙地、SH 表示灌木固沙林、AR 表示乔木固沙林,下角标数字代表恢复年限。

1.3 采样方法

采用土钻(直径 5 cm×120 cm 长)在每个标准采样区上按照“S”型布设 16 个点采集土样,混合成该小区代表土样,并同时采用环刀法测量土壤容重。所有土芯均被剖分成两层(0—10 cm 和 10—20 cm),来自同一层的土壤被混合为一个土壤样本。土壤样本通过 2 mm 的筛,已清除植物残体与根系,同时将鲜土样同冰袋保存带回实验室冷藏,及时完成指标的测定。

1.4 指标测定

1.4.1 土壤理化性质的测定 土壤含水量是在 105℃

的烘箱内加热 24 h 后,采用称重的方法测定。土壤容重采用环刀法,土壤 pH 使用带有玻璃电极的 pH 计(PHS-3C,上海仪电,中国)在水土比为 1:2.5(干土质量:去离子水体积)下测得。

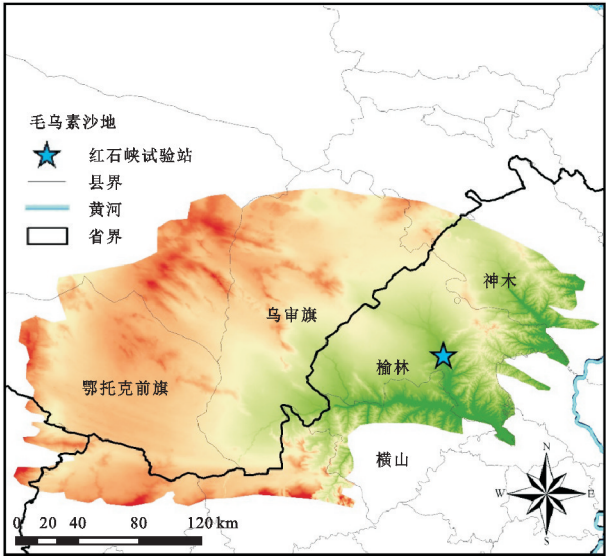


图 1 研究区域在毛乌素沙地中的位置

Fig. 1 Location of the study area in the Mu Us Sandy Land

表 1 样地基本特征及 0—20 cm 土层深度的土壤理化性质

Table 1 Descriptions of the sampling sites and soil physicochemical properties at 0—20 cm layer

样地	植被密度/ (株·hm ⁻²)	郁闭度/%	含水率/%	pH	容重/ (g·cm ⁻³)	主要植被 类型
SF0a	1101	19±3	5.07	8.12	1.67±0.02a	籽蒿、沙竹
SH25a	1135	70±10	5.02	7.96	1.61±0.02ab	柠条、油蒿、沙竹
SH35a	1113	81±12	4.77	8.13	1.54±0.11bc	油蒿、柠条、沙竹、踏郎
SH46a	1093	87±8	6.87	7.8	1.56±0.06abc	柠条、油蒿、花棒、沙竹、踏郎、猫头刺
SH56a	1118	90±12	5.71	7.98	1.53±0.15bc	柠条、油蒿、花棒、沙竹、踏郎、猫头刺
AR25a	1077	67±9	5.14	7.88	1.45±0.05cd	乔木、狗尾草、紫穗槐
AR35a	1113	80±14	5.61	7.77	1.54±0.07bc	乔木、狗尾草
AR46a	1138	85±11	5.55	8.1	1.42±0.02d	乔木、狗尾草
AR56a	1112	93±16	7.36	7.8	1.53±0.04bc	乔木

注:每列中不同小写字母代表不同样地间指标在 0.05 水平下差异显著。

1.4.2 酶活性测定 采用改进的微孔板荧光法^[9]测定酶活性(表 2)。具体为:称取 1 g 鲜土置于 250 ml 三角瓶中,加入 120 ml 纯水和 5 ml pH 为 8.0 的醋酸钠缓冲液,震荡 2 h。再用移液枪分别向酶标版的样品孔加入 150 μl 震荡悬浊液和 50 μl 酶底物;空白微孔加入 150 μl 震荡悬浊液+50 μl 缓冲液;淬灭标准孔加入 150 μl 震荡悬浊液和 50 μl 标准物质;阴性对照孔加入 150 μl 缓冲液和 50 μl 酶底物(合成的富含 C—N—或 P—的底物);参考标准孔加入 150 μl 缓冲液和 50 μl 标准物质(标准物质为 4-甲基伞形酮(4-Methylumbelliferone, MUB))。最后将酶标板放在 25℃

下暗培养 4 h 后加入 1 mol/L 的 NaOH 50 μl 终止反应。使用多功能酶标仪在 365 nm 激发光、450 nm 波长处读取吸光值^[11]。酶活性表达为每克干土单位小时产生的底物物质的量[nmol/(g·h)]。

土壤胞外酶活性计算公式^[9]:

$$A_b = FV / (eV_1tm)$$
 (1)

$$F = (f - f_b) / q - f_s$$
 (2)

$$e = f_r (C_s V_2)$$
 (3)

$$q = (f_q - f_b) / f_r$$
 (4)

式中:A_b为土壤样品的酶活性[nmol/(g·h)];F为校正后的样品荧光值;V为土壤悬浊液的总体积(125

ml); V_1 为微孔板每孔中加入样品悬浊液的体积(0.2 ml); t 为暗培养时间; m 为干土样的质量(1 g 鲜土换算成干土样的质量); f 为酶标仪读取样品微孔的荧光值; f_b 为空白微孔的荧光值; q 为淬灭系数; f_s 为阴性对照微孔的荧光值; e 为荧光释放系数; f_r 为参考标准微孔的荧光值; C_s 为参照标准微孔的浓度(10 $\mu\text{mol/L}$); V_2 为加入参照标准物的体积(0.000 05 L); f_q 为淬灭标准微孔的荧光值。

表 2 土壤胞外酶种类
Table 2 Types of soil extracellular enzymes

酶	缩写	底物	E.C.
β -葡萄糖苷酶	BG	4-甲基伞形酮- β -D-葡萄糖苷	3.2.1.74
β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶	NAG	4-甲基伞形酮-2-乙酰氨基-2-脱氧- β -D-吡喃葡萄糖苷	3.2.1.52
亮氨酸氨肽酶	LAP	1,2-二软脂酰基蛋黄素	3.4.11.1
碱性磷酸酶	AP	4-甲基伞形酮磷酸酯	3.1.3.2

注:E.C.为国际酶委员会编号。

土壤胞外酶生态化学计量计算公式^[9]:

$$C:N_{EEA} = BG / (NAG + LAP) \tag{5}$$

$$C:P_{EEA} = BG / AP \tag{6}$$

$$N:P_{EEA} = (NAG + LAP) / AP \tag{7}$$

式中:EEA为土壤胞外酶活性;BG为 β -葡萄糖苷酶;NAG为N-乙酰氨基葡萄糖苷酶;LAP为亮氨酸氨肽酶;AP为磷酸酶。

土壤胞外酶(LAP+NAG)或NAG的活性变化都可以反映土壤微生物对氮资源的需求状况,且BG:(NAG+LAP):AP或BG:NAG:AP均可表示土壤胞外酶生态化学计量关系^[11],因此本试验测定了LAP和NAG的活性,并用(LAP+NAG)进行计算和分析。土壤微生物养分限制计算公式^[23]:

$$\text{Vector length} = \sqrt{\left[\frac{\ln BG}{\ln (NAG + LAP)} \right]^2 + \left[\frac{\ln BG}{\ln AP} \right]^2} \tag{8}$$

$$\text{Vector angle} = \text{Degrees} \{ \text{ATAN2} (\ln BG / \ln AP, [\ln BG / \ln (NAG + LAP)]) \} \tag{9}$$

式中:Vector length为矢量长度;Vector angle为矢量角度;BG为 β -葡萄糖苷酶;NAG为 β -乙酰氨基葡萄糖苷酶;LAP为亮氨酸氨肽酶;AP为磷酸酶。

矢量长度越长,C限制越大;矢量角度小于45°时,值越小表示N限制越大,而大于45°时,值越大表示P限制越大^[24-25]。另一种表示方法中,评估微生物资源限制基于酶活性的比率,特别是BG/(LAP+NAG)较高为N限制,(NAG+LAP)/AP表示N和P限制^[26]。

1.5 数据统计分析

数据结果用均值±标准差(SD)来表示。采用方差分析(ANOVA)方法,分析年代序列对土壤酶活性差异的影响;比较最小显著差异(LSD)在 $p<0.05$ 时的差异;使用皮尔森相关分析土壤养分特征与酶活性以及化学

计量的相关关系;以上所有统计方法是用SPSS 25.0版本完成,使用Origin 24.0绘制相关图。

2 结果与分析

2.1 土壤酶活性变化特征

植被恢复后,土壤中 β -葡萄糖苷酶、 β -1,4-乙酰氨基葡萄糖苷酶、亮氨酸氨肽酶和碱性磷酸酶活性均随着恢复年限的增长呈显著增加趋势。在0—10 cm土层,BG,NAG和LAP酶活性乔、灌木林随着植被年限的增加快速增加,在恢复56 a后,BG活性分别是对照(0 a)的10.08,14.99倍,NAG活性分别是对照(0 a)的5.71,7.08倍,LAP活性分别是对照(0 a)的8.38,6.97倍;AP活性在乔、灌木林随着植被年限的增加缓慢增加,且在恢复56 a后,AP活性分别是对照(0 a)的3.79,3.85倍。在10—20 cm土层中,56 a的BG活性乔、灌木林平缓增加分别比对照(0 a)增加了3.94,16.58 nmol/(g·h);LAP和AP活性在乔、灌木林随着植被年限的增加缓慢增加,LAP活性分别是对照(0 a)的15.1,13.5倍,AP活性分别是对照(0 a)的19.6,17.6倍;NAG乔木林随着植被年限的增加急剧增加是对照(0 a)的58.13倍(图2)。

BG活性的乔、灌木林地和NAG+LAP活性的乔木林地两土层中有显著性差异;0—10 cm和10—20 cm的AP活性在乔木和灌木林地中存在显著差异(图3)。

2.2 固沙林恢复过程酶活性比值演变特征

植被重建后,灌木林地上,土壤酶C:N,N:P和C:P在不同土层整体上随年限增加而增加;乔木林地上,10—20 cm土层土酶C:N和C:P逐渐减少且小于对照(0 a)。在0—10 cm土层的乔、灌木林中,土壤酶C:N,C:P和N:P逐渐增加均在第56

年达到最大,分别是对照(0 a)的 1.2 倍和 2.2 倍,2.8 倍和 4.0 倍,2.0 倍和 1.8 倍;且在 10—20 cm 土层的灌木林中,土壤酶 C : N, C : P 和 N : P 也逐渐增加,均在第 56 年达到最大 0.08, 0.25, 3.29 分别是对照(0 a)的 1.2, 3.2 倍和 2.7 倍;在 10—20 cm 土层的乔

木林中,土壤酶 C : N 和 C : P 平缓减少,在恢复 56 a 后分别比对照(0 a)减少了 0.03, 0.01 nmol/(g · h)。经过 56 a 的植被恢复,灌木林地土壤酶 C : N 和 C : P 高于对应土层的乔木林地,两种林地土壤酶 N : P 变化相似(图 4)。

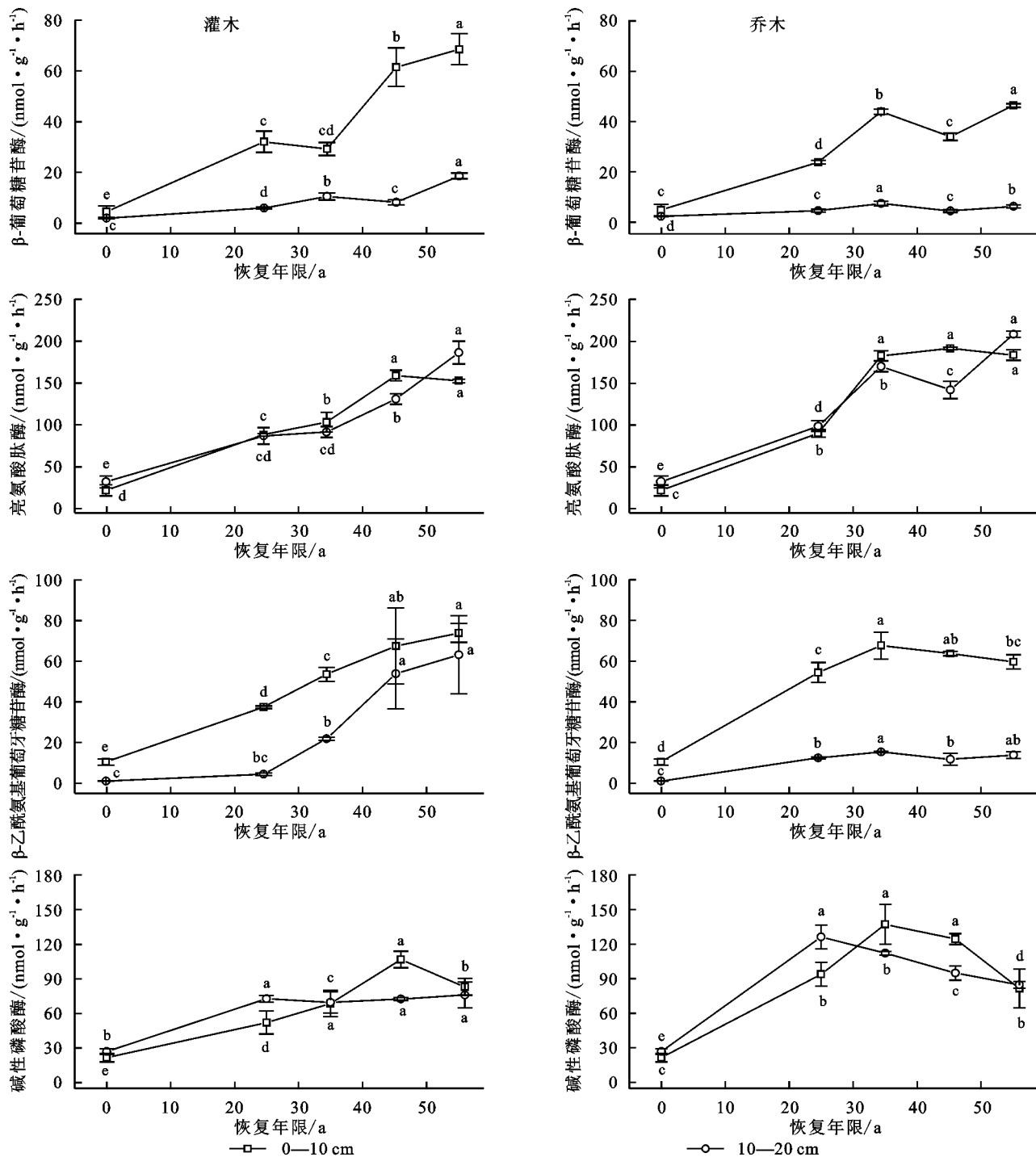


图2 不同恢复年限下乔、灌木林地不同土层的酶活性特征

Fig. 2 Enzyme activity characteristics of trees and shrubs in different soil layers under different recovery years

2.3 酶化学计量指示微生物营养限制的作用

随着植被恢复两类林地矢量长度均逐渐增加,随矢量长度越长,C 限制增大,对比对照组在第 56 年达

到最大值。乔、灌木林在 0—10 cm 土层中矢量长度达到最大时分别是对照(0 a)的 1.8 倍和 2.0 倍。在灌木林 10—20 cm 土层中,矢量长度波动增加,第 56

年时最大为恢复 6 a 的 2.8 倍(图 5 左);10—20 cm 土层乔木林中,矢量长度波动增加,在恢复 36 a 时最大为对照组(0 a)的 1.9 倍(图 5 左)。当矢量角度大于 45°时为 P 限制,且随着其值的增加而增大,当矢量角度小于 45°时为 N 限制,且随着其值的增加而减小。在植被恢复过程中,微生物 N 限制随着植被恢复显著增

加,而 P 限制并不明显。在 0—10 cm 土层灌木林矢量角度均小于 45°且无显著变化,乔木林矢量角度逐渐减小且均小于 45°,在第 56 年达到最小;在 10—20 cm 土层灌木林中,矢量角度先增加后减小,且均小于 45°,即产生 P 限制,乔木林在植被恢复 25 a 时大于 45°,即无 N 限制产生 P 限制,之后在第 56 年时最小(图 5 右)。

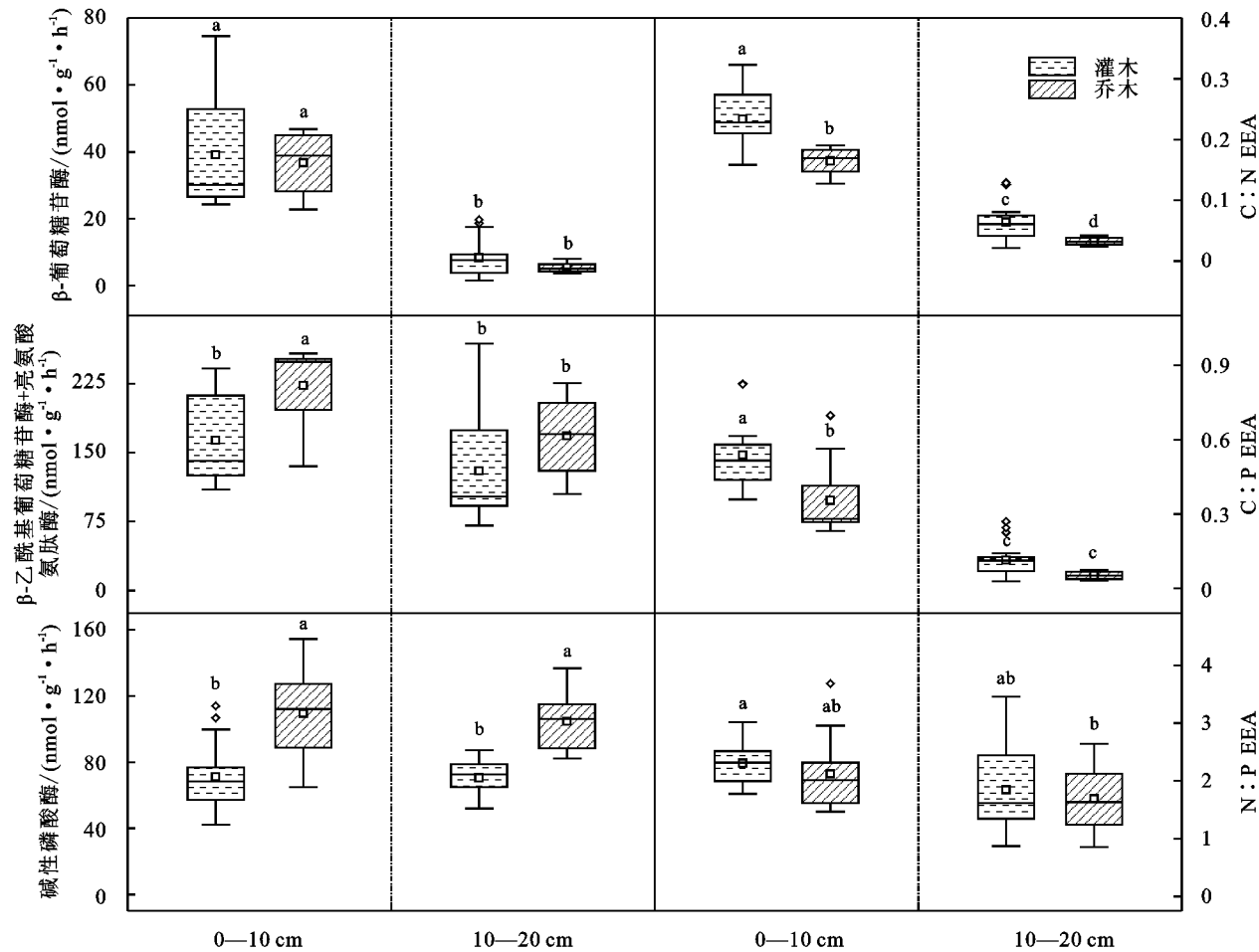


图 3 不同林地与土层酶活性和酶化学计量特征

Fig. 3 Enzyme activity and stoichiometric characteristics of different woodlands and soil layers

当(NAG+LAP)/AP 大于 1 时,产生微生物 N 限制,小于 1 时产生微生物 P 限制,当 BG/(NAG+LAP)大于 1 时产生微生物 C 和 N 限制以及 C 和 P 限制。生态酶化学计量比分析表明,在 10—20 cm 土层中,乔木林仅在第 25 年存在微生物 P 限制,其他年份均为 N 限制,整个植被恢复阶段均无 C 和 N 限制以及 C 和 P 限制(图 6)。

3 讨论

3.1 固沙林恢复过程土壤胞外酶活性及其化学计量演变特征

本研究两种固沙林恢复过程酶活性均呈现显著增加的趋势,其中以氮转化酶(NAG+LAP)活性对

植被恢复变化响应最敏感。随着植被恢复,固沙林土壤有机碳、全氮和全磷含量不断增加,土壤性状、各理化指标显著提高^[27],引起微生物需求更多养分吸收和转化反应,分泌更多的酶,导致酶活性表现出增强趋势。其中碳转化酶(BG)活性和氮转化酶(NAG+LAP)活性为:整体上随年限增加而增加,磷转化酶(AP)活性为先增加后减小。恢复 56 a 后,在不同土壤剖面中 3 类土壤酶活性都为表层(0—10 cm)较高。这与李陆平等^[28]的研究结果相同。由于植被恢复首先改善了表层土壤理化性质,使得表层土壤胞外酶活性也随之提高。同时,土壤表层水热条件和通气状况良好,又有微生物生长所需的营养物质,则微生物生长旺盛,代谢活跃使得表层的土壤酶活性较高^[29]。

植被恢复 44 a 后氮转化酶(NAG+LAP)的活性在 0—10 cm 土层呈现逐渐稳定的趋势,在 10—20 cm 的土层中继续增加,导致产生这种现象的原因可能是由于凋落物主要堆积在表层土壤,从而利于表层土壤肥力增加,深层土壤中酶含量具有滞后效应,当上层土壤中酶的含量达到平衡时,经过上层的淋溶与沉积作用,下层土壤的酶活性仍然继续上升。

化学计量比代表了微生物需求的相对比例,当微生物需求的元素少时就会不断分泌相应的酶,以满足自身的需要,从而使化学计量比发生变化。酶的不同比例的增加也显著改变了酶的化学计量。不同土壤胞外酶活性的比值与土壤 C : N : P 值密切相关,可以用来评价土壤微生物 C, N, P 养分资源的需求状况^[30]。本研究中,随着植被恢复年限增长,土壤 C : N, C : P 和 N : P 逐渐增加,全球尺度上,土壤酶 C : N

比为 1.41,酶 C : P 比为 0.62,酶 N : P 比为 0.44。本研究中,灌、乔木林的酶 C : N 最大值分别为 0.30, 0.19, 远小于 1.41 的全球平均值;酶 N : P 比的最小值分别为 1.02, 0.88, 也显著高于全球均值(0.44),这意味着该区域土壤整体具有相对较高的 N 分解胞外酶活性,从而反映出土壤 N 元素的相对缺乏,使得微生物需要生产更多的 N 分解酶,以满足自身代谢的需要^[9]。这是基于目前公认的个别碳氮转化酶之间的关系得出的生态酶化学计量关系,还不能完整反映对微生物养分需求的指示作用。可能要考虑更多的与碳氮转化相关的酶进行化学计量分析。本研究中的灌木林地树种为豆科固氮树种,樟子松、油松为非固氮树种,然而随着植被恢复年限增加,土壤 C, N 限制仍然呈现增加趋势,建议建立更稳定的乔灌木相结合的植被体系^[31]。

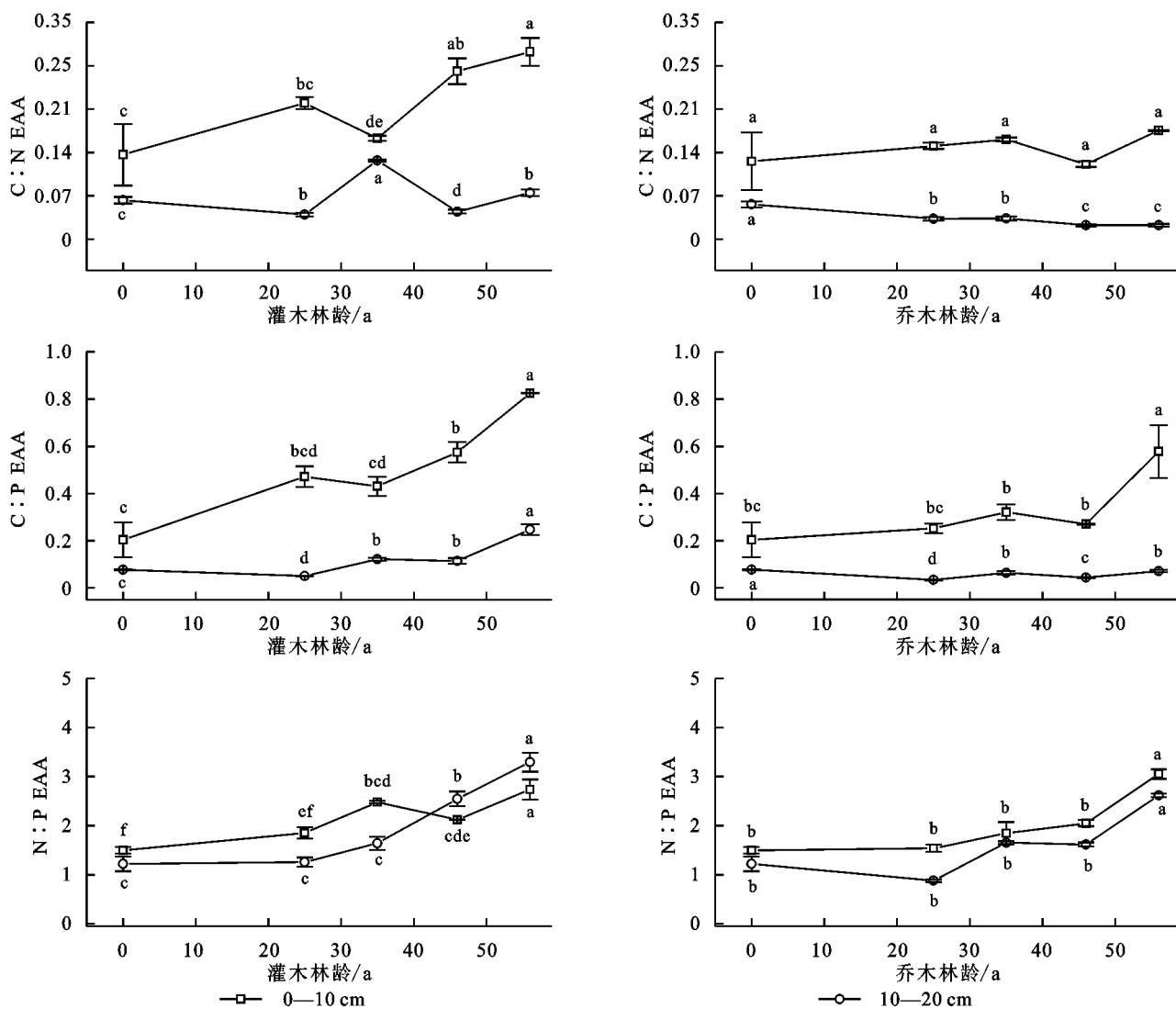


图4 不同恢复年限下乔、灌木林地不同土层的酶生态化学计量特征

Fig. 4 Ecstoichiometric characteristics of enzymes in different soil layers of Trees and shrubs in different restoration years

3.2 固沙林恢复过程土壤酶活性变化的生态效应

随着植被恢复,土壤中凋落物增加,促进微生物分泌更多胞外酶,使得土壤 C,N,P 的增加。榆林固沙林植被恢复过程中,土壤中微生物 C 限制在恢复 56 a 达到最大,N 限制随着植被恢复最终显著增加,而 P 限制并不明显。随着植被恢复,土壤 C 限制逐渐增强的原因可能是土壤 N 的相对过高,由于土壤中有效氮水平很高,导致 C : N 没有达到有利于微生物生长的这两种元素的阈值比率,土壤 C 可能不足以支持微生物生长。土壤氮是

研究生态系统中微生物生长的一个重要限制因素,而榆林毛乌素沙地固沙林土壤微生物基本上处于 N 限制,且微生物 N 限制相对于微生物 P 限制更为明显,灌木林土壤 N 限制普遍高于乔木林,这可能与物质的投入和枯落物的 C/N 密切相关,半固定沙地植被恢复后,以枯落的形式向土壤中输入了大量的 C 和 N,这极大地促进了土壤有机质的积累。但是在不同林地中,有不同的枯落物进入土壤,因此导致土壤中有机质在长期的演变过程中表现出了不同的特征^[32]。

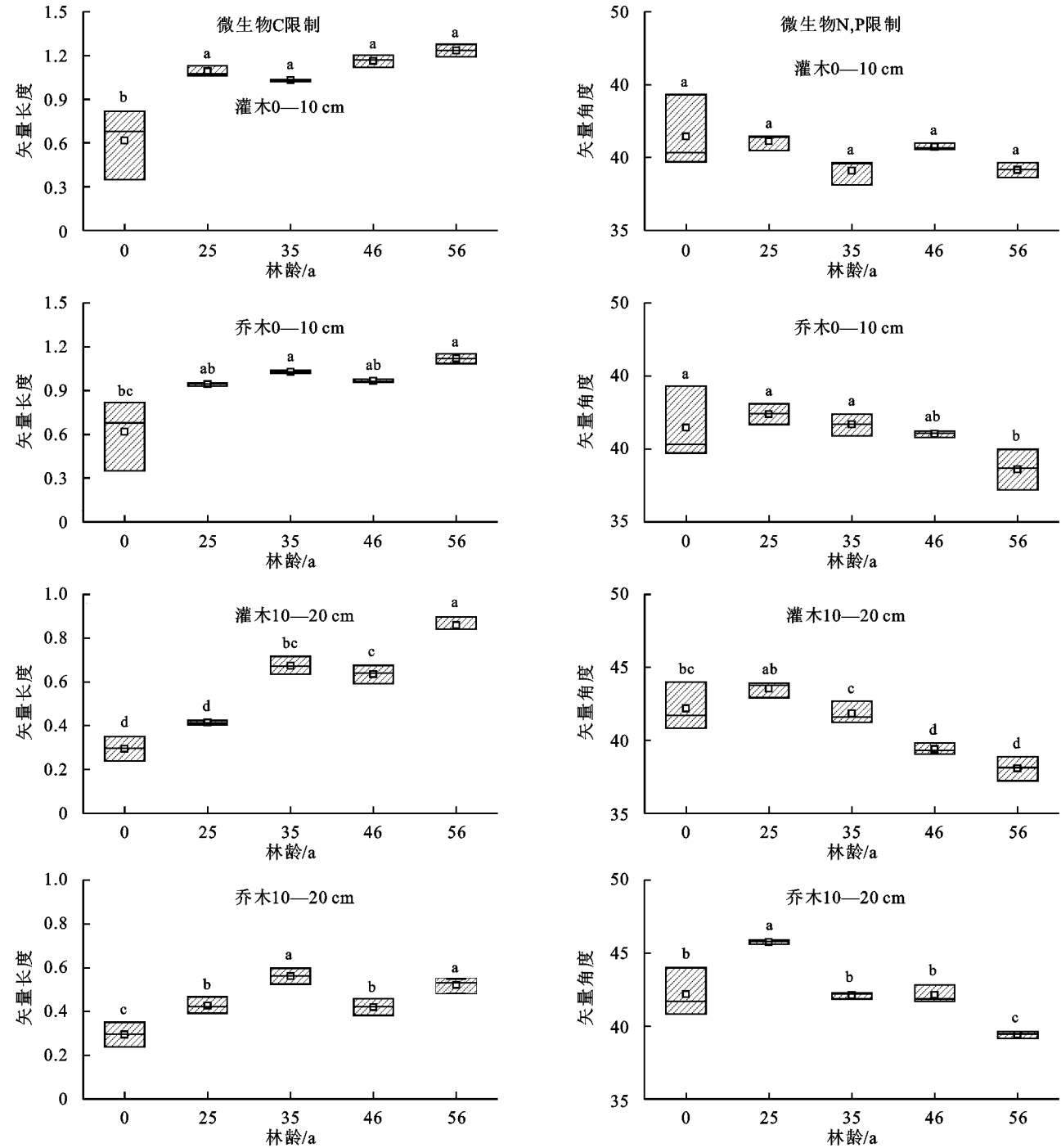
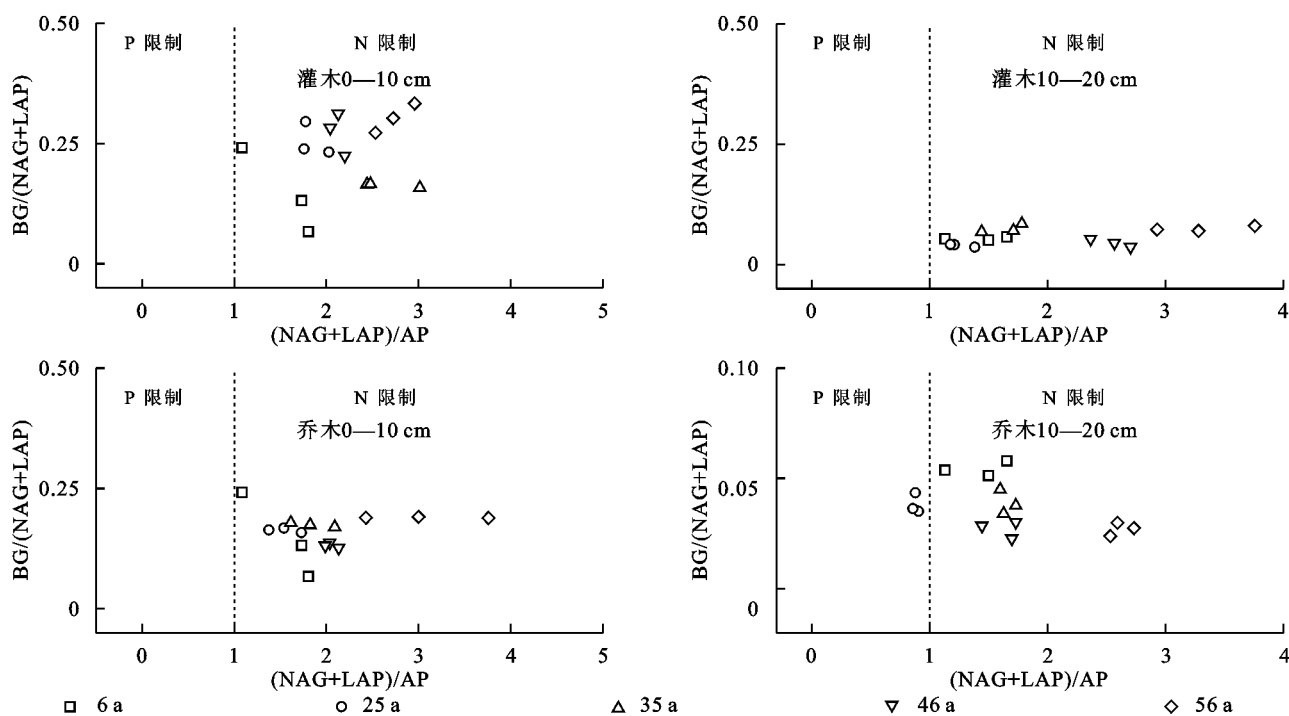


图 5 不同恢复年限下矢量长度(左)与矢量角度(右)
Fig. 5 Responses under vector length (left) and vector angle (right) for different recovery years



注: BG 表示 β -1,4-葡萄糖苷酶; NAG 表示 β -1,4-乙酰氨基葡萄糖苷酶; LAP 表示亮氨酸氨肽酶; AP 表示碱性磷酸酶。

图6 土壤酶化学计量散点图显示微生物资源限制养分

Fig. 6 A scatter plot of soil enzymatic stoichiometry showing the general pattern of microbial resource limitation

4 结论

榆林毛乌素沙地随固沙林植被恢复, 乔木和灌木林地土壤酶活性均随之显著提升, 且土壤中氮转化酶(NAG+LAP)活性对土壤环境的变化反应最敏感, 碳转化酶(BG)活性增加速度显著小于氮转化酶(NAG+LAP)和磷转化酶(AP)活性。微生物通过酶对 C, N, P 转化效应显著增强。同时, 植被恢复也显著提高了土壤生态酶的 C : N, C : P 和 N : P, 但研究区域中, 灌木和乔木林的酶 C : N 均远小于全球平均值, 酶 N : P 比的最小值也显著的高于全球均值, 表明该区域土壤具有相对较高的 N 分解胞外酶活性, 反映出土壤 N 元素的相对缺乏, 使得微生物需要生产更多的 N 分解酶, 以满足自身代谢的需要, 并且这种氮限制效应在灌木林土壤显著高于乔木林。可见, 在毛乌素沙地固沙林恢复过程与固氮型植被混合造林可能是维持固沙林可持续恢复的一条可行途径。

参考文献:

- [1] Bryan B A, Gao L, Ye Y Q, et al. China's response to a national land-system sustainability emergency [J]. Nature, 2018, 559(7713): 193-204.
- [2] Piao S L, Fang J Y, Liu H Y, et al. NDVI-indicated decline in desertification in China in the past two decades [J]. Geophysical Research Letters, 2005, 32(6): 4021-4024.
- [3] Liu L, Zeng K, Wu, N, et al. Variation in physico-chemical and biochemical soil properties among different plant species treatments early in the restoration of a

desertified alpine meadow [J]. Land Degradation & Development, 2019, 30(16): 1889-1903.

- [4] Cerdán M, Sánchez-Sánchez A, Jordá J D, et al. Characterization of water dissolved organic matter under woody vegetation patches in semi-arid Mediterranean soils [J]. Science of the Total Environment, 2016, 553: 340-348.
- [5] Qi R M, Li J, Li Z J, et al. Temperature effects on soil organic carbon, soil labile organic carbon fractions, and soil enzyme activities under long-term fertilization regimes [J]. Applied Soil Ecology, 2016, 102: 36-45.
- [6] 朱媛君, 张璞进, 牛明丽, 等. 毛乌素沙地丘间低地主要植物群落土壤酶活性 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2014-2021.
Zhu Y J, Zhang P J, Niu M H, et al. Soil enzyme activities of the main plant communities in inter-dune lowland of Mu Us Sandy Land [J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(8): 2014-2021.
- [7] 张立欣, 段玉玺, 王博, 等. 库布齐沙漠不同人工固沙灌木林地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 L X, Duan Y X, Wang B, et al. Characteris of soil microorangisma and nutrients in different sand-fixation shrub plantations in Kubuqi Desert, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(12): 3871-3880.
- [8] Burns R G. Preface-International conference. Enzymes in the environment: Activity, ecology and applications [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32(13): 1815.
- [9] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad S J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and

- sediment[J]. *Nature*, 2009,462(7274):795-798.
- [10] Cenini V L, Fornara D A, McMullan G, et al. Linkages between extracellular enzyme activities and the carbon and nitrogen content of grassland soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016,96:198-206.
- [11] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. *Biogeochemistry*, 2014,117:101-113.
- [12] Daniel E S. Review: Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2003,78(4):501.
- [13] Debjani S, Patrick W I, Kanika S I. Warming rate drives microbial nutrient demand and enzyme expression during peat decomposition[J]. *Geoderma*, 2019,336:12-21.
- [14] Yao Q M, Zhou L, Song Y, et al. Community proteogenomics reveals the systemic impact of phosphorus availability on microbial functions in tropical soil[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018,2(3):499-509.
- [15] 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.
- [16] Zhao F Z, Ren C, Han X, et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems [J]. *Forest Ecology and Management*, 2018,427:289-295.
- [17] 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.
- [18] Cheng S L, Ou Y H, Niu H S, et al. Spatial and temporal dynamics of soil organic carbon in reserved desertification area [J]. *Chinese Geographical Science*, 2003,14(3):245-250.
- [19] 杨强,覃志豪,王涛,等.榆林地区 1970—2010 年气候因子变化特征分析[J].*干旱区地理*,2012,35(5):695-707.
- Yang Q, Tan Z H, Wang T, et al. Characteristics of climate factor change in Yulin Region during 1970—2010.[J]. *Arid Land Geography*, 2012,35(05):695-707.
- [20] Xie Y Z, Qiu K Y, Xu D M, et al. Spatial heterogeneity of soil and vegetation characteristics and soil-vegetation relationships along an ecotone in Southern Mu Us Sandy Land, China [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2015,15(7):1584-1601.
- [21] Li J, Tong X G, Maukesh K A et al. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation[J]. *Ecological Engineering*, 2018,111:22-30.
- [22] 党兵,孙祯元,孙耀,等.榆林沙地人工植物群落的形成与演替[J].*内蒙古林业科技*,2003(2):10-14.
- Dang B, Sun Z Y, Sun Y, et al. Formation and Succession of Artificial Plant Community in Yulin Sandy Land[J]. *Journal of Inner Mongolia Forestry Science and Technology*, 2003(2):10-14.
- [23] 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.
- [24] Moorhead D L, Rinkes Z L, Sinsabaugh R L, et al. Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme based decomposition models [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013,4:223.
- [25] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils [J]. *Biogeochemistry*, 2014,117:101-113.
- [26] 于德良,雷泽勇,赵国军,等.土壤酶活性对沙地樟子松人工林衰退的响应[J].*环境化学*,2019,38(1):97-105.
- Yu D L, Lei Z Y, Zhao G J, et al. Response of soil enzyme activity to the decline of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations on sand land[J]. *Environmental Chemistry*, 2019,38(1):97-105.
- [27] 李陆平,廖超英,李晓明,等.毛乌素沙地樟子松人工林对土壤微生物及酶活性的影响[J].*西北林学院学报*, 2012,27(3):12-16.
- Li L P, Liao C Y, Li X M, et al. Effects on soil microorganism and enzyme activities of artificial *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in Mu Us sand land[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012,27(3):12-16.
- [28] 王伟东,王渭玲,徐福利,等.秦岭西部中幼龄华北落叶松林地土壤养分与酶活性特征研究[J].*植物营养与肥料学报*,2015,21(4):1032-1039.
- Wang D W, Wang W L, Xu F L, et al. Characteristics of soil nutrients and enzyme activities in young and middle aged *Larix principis-rupprechtii* plantation in western Qinling Mountains[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015,21(4):1032-1039.
- [29] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003,35(4):549-563.
- [30] 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 X Z, Yan X, Wang B, et al. Effects of desertification on the C : N : P stoichiometry of soil, microbes, and extracellular enzymes in a desert grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018,42(10):1022-1032.
- [31] 万子彦,万建军.榆林固沙林残败老化原因分析及其改造对策[J].*防护林科技*,2012(5):76-78.
- Wang Z Y, Wang J J. Analysis on the causes of decay and aging of Yulin sand fixation forest and its transformation countermeasures[J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2012(5):76-78.
- [32] Zhang D X, Chen X X, Tong X G, et al. Dissimilar evolution of soil dissolved organic matter chemical properties during revegetation with arbor and shrub in desertified land of the Mu Us Desert [J]. *Science of the Total Environment*, 2022,815:152904.