

# 葡萄糖添加对不同演替阶段森林土壤微生物及酶化学计量特征的影响

王润超<sup>1,2</sup>, 陈佳瑞<sup>1,2</sup>, 王国梁<sup>1,2</sup>

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

**摘 要:**糖类作为一种重要的根系分泌物,如何影响土壤微生物及酶化学计量特征目前尚不清楚,制约着人们对上述过程的认识。为探究糖类对森林生态系统中土壤微生态环境和酶活性的影响,以黄土高原子午岭地区森林演替先锋(山杨林)、中期(油松林)和气候顶级群落(辽东栎林)为研究对象,通过野外土壤采样、添加 3 种不同浓度的葡萄糖(0.1, 0.5, 1 g/kg 干土),和室内培养的方法,研究了葡萄糖添加对土壤微生物量和酶活性及化学计量的影响。结果表明:(1) 随着森林演替,土壤中速效磷(SAP)、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)等速效养分显著降低。在葡萄糖影响下,3 种林地土壤全氮(TN)降低,山杨林土壤 C/N 值显著大于油松林和辽东栎林。(2) 随着森林演替,山杨林和辽东栎林微生物碳(MBC)和微生物氮(MBN)的值显著大于油松林,均为先减小后增加。随葡萄糖浓度增加,3 种林地 MBC 和 MBN 均增加,微生物(MBP)呈波动趋势。(3) 山杨林和辽东栎林土壤酶活性均显著大于油松林。随葡萄糖浓度增加,油松林和辽东栎林 4 种酶活性均为先增加后减小。BG/(LAP+NAG)、BG/AP 和 (LAP+NAG)/AP 辽东栎林的值最大,山杨林和辽东栎林的值显著大于油松林。(4) RDA 分析表明,土壤酶、微生物量及其酶活性分别与有机质(SOC), MBC 有着显著性正相关关系,土壤酶活性(除 NAG)与 pH 值均呈显著负相关。本研究说明碳输入增加了 3 种林分土壤的激发效应,土壤微生物量增加,降低了土壤 TN 含量,改变了土壤养分化学计量,进而加剧了油松林地微生物 N 限制和辽东栎林地微生物 P 限制,影响根际土壤有机质分解和养分代谢等过程,从而影响了森林演替过程。

**关键词:**生态化学计量; 演替; 根系分泌物; 土壤酶

中图分类号:S718.5

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2022)02-0154-09

## Effects of Glucose Addition on Stoichiometric Characteristics of Microorganisms and Enzymes in Forest Soils at Different Succession Stages

WANG Runchao<sup>1,2</sup>, CHEN Jiarui<sup>1,2</sup>, WANG Guoliang<sup>1,2</sup>

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

2. Institute of Soil and Water Conservation, CAS & MWR, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** As an important root exudate, how sugars affect the stoichiometric characteristics of soil microorganisms and enzymes is not clear, which restricts understanding of the above process. In order to explore the effects of sugars on soil microecological environment and enzyme activity in forest ecosystem, the pioneer (poplar forest), middle stage (*Pinus tabulaeformis* forest) and climatic top community (Liaodong oak forest) of forest in Ziwuling area of Loess Plateau were selected as the sampling sites. The effects of glucose addition on soil microbial biomass, enzyme activity and stoichiometry were studied by adding three different concentrations of glucose (0, 0.1, 0.5, 1 g/kg dry soil) to soils sampled in the forests and indoor culture methods. The results showed that: (1) with forest succession, soil available nutrients such as available phosphorus (AP) and nitrate nitrogen ( $\text{NO}_3^-$ -N) decreased significantly; under the influence of glucose, the soil TN of three kinds of woodland decreased, and the soil C/N value of poplar forest was significantly higher

收稿日期:2021-01-30

修回日期:2021-03-04

资助项目:国家自然科学基金(42077456);国家重点研发计划课题(2017YFC0504601)

第一作者:王润超(1994—),男,河北保定人,硕士研究生,研究方向为流域生态管理。E-mail: wang1113719724@163.com

通信作者:王国梁(1971—),男,陕西西安人,研究员,博士生导师,主要从事流域生态管理研究。E-mail: glwang@nwsuaf.edu.cn

than that of *Pinus tabulaeformis* forest and Liaodong oak forest; (2) with forest succession, the values of microbial carbon (MBC) and microbial nitrogen (MBN) in *Populus davidiana* forest and Liaodong oak forest were significantly higher than those in *Pinus tabulaeformis* forest, which decreased at first and then increased; with the increase of glucose concentration, MBC and MBN in three kinds of woodland increased, and MBP showed a fluctuating trend; (3) the soil enzyme activities of *Populus davidiana* forest and Liaodong oak forest were significantly higher than those of *Pinus tabulaeformis* forest; with the increase of glucose concentration, the activities of four enzymes in *Pinus tabulaeformis* forest and Liaodong oak forest increased at first and then decreased; the values of  $BG/(LAP+NAG)$ ,  $BG/AP$  and  $(LAP+NAG)/AP$  of Liaodong oak forest were the highest, and these values of *Populus davidiana* forest and Liaodong oak forest were significantly higher than those of *Pinus tabulaeformis* forest; (4) RDA analysis showed that there was a significant positive correlation between soil enzyme, microbial biomass and enzyme activity and SOC, MBC, respectively, and a significant negative correlation between soil enzyme activity (except NAG) and pH. This study showed that carbon input increased the stimulating effect of three kinds of forest soil, increased soil microbial biomass, decreased soil TN content, changed soil nutrient stoichiometry, and then intensified microbial N limitation in *Pinus tabulaeformis* woodland and Liaodong microbial P limitation in oak woodland, affected the decomposition of organic matter and nutrient metabolism in rhizosphere soil, thus affected the process of forest succession.

**Keywords:** ecological stoichiometry; succession; root exudates; soil enzymes

近些年随着现代技术手段的发展与相关学科的发展,对森林根系活动和根际微区域的认识不断深入,根际研究得到了进步和发展。众所周知,根际在化学、物理和生物学上都是复杂的<sup>[1]</sup>,植物可以通过根系主动或被动地向周围土壤释放一系列化合物,即根系分泌物,根系分泌物由低分子量(糖、有机酸和氨基酸)和高分子(蛋白质、黏液等)等有机物质组成<sup>[2]</sup>,它们主动或被动地从根细胞中向周围土壤释放,这些渗出物中低分子化合物对微生物至关重要<sup>[3]</sup>,因为它们不需要合成胞外酶就能被吸收,所以这些化合物是土壤异养生物的有效碳源<sup>[4]</sup>,而且根系分泌物对土壤微生物区系组成和活性影响的研究由于根系分泌物中含有复杂的有机化合物混合物而变得复杂<sup>[5]</sup>。因此森林根系分泌物对所在根际微区域内的根系-土壤-微生物的影响成为了全球生态系统碳氮循环研究过程中一个重要环节<sup>[6]</sup>,亟待我们研究其中的机理<sup>[7]</sup>。

目前,在根系分泌物对森林生态系统的激发效应和碳氮循环方面已有研究,但根系分泌物中单个组分在多大程度上影响驱动土壤物质循环和微生物群落变化的生物和非生物过程目前仍不清楚<sup>[8]</sup>。此外,有关森林根系分泌物研究大都仅关注了根系碳源输入,而忽略了根系分泌物中碳源浓度梯度变化对森林生态系统土壤养分循环的影响,这种忽略将极大地限制对森林根系-土壤-微生物互作机制的深入认识<sup>[9]</sup>。因此开展根系分泌物碳源浓度梯度变化对森林土壤微生物及酶化

学计量特征的影响成为一个十分重要但又极度缺乏的研究课题,尤其在不同的森林生态系统中。

黄土高原地处黄河中游,位于我国由东南湿润、半湿润气候向干旱、半干旱气候过渡的中间地带,该地区面临退化生态系统植被恢复的问题<sup>[10]</sup>。加速黄土高原地区森林生态系统的恢复与重建,对改善西北地区生态环境具有极其重要的意义。因此本研究以黄土高原不同森林生态系统土壤为研究对象,通过人工添加不同浓度的葡萄糖于山杨、油松和辽东栎土壤中,研究不同森林生态系统中酶化学计量对根系分泌物中糖类的响应机制,为更加科学阐明土壤碳输入增加对生态系统的影响提供理论支持。

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究区概况

实验样地位于陕西省宜川县铁龙湾村,属于黄土丘陵陵区。该地属于暖温带半湿润易旱气候区<sup>[11]</sup>,全年气候变化受制于季风环流,夏季炎热多雨,降水量 312.3 mm,7 月最高气温 29.7℃,1 月最低气温 -6.4℃。山杨林和辽东栎林为当地原始自然植被,油松林为人工林,1963 年植造。土壤主要以灰褐色森林土为主。

### 1.2 研究方法

1.2.1 土壤采样 每种林地中设置 5 块立地条件相同的样方,大小为 20 m×10 m,相同植物样地内样方至少相距 20 m。在每个样方内使用土钻“S”型随机

取 10~15 个位点的 0—20 cm 土层土壤,放入自封袋中,做好标记后放入低温(4℃左右)冰箱中,尽快运回实验室进行试验。回到实验室后将新鲜土壤样品过 2 mm 筛,立即进行室内培养试验。每种植物土壤分别称取 80 g 土放入 500 ml 梅森瓶中,每个土样设置 3 个重复,每个培养瓶土壤水分含量保持在最大田间持水量的 60%,培养温度为 25℃。试验共 4 个处理,分别添加葡萄糖为 0.1, 0.5, 1 g/kg 干土,分别表示为  $C_{0.1}$ ,  $C_{0.5}$ ,  $C_1$ , 以及无添加物的对照处理(CK)。每隔 7 d 添加一次葡萄糖,对照组添加等量蒸馏水,培养 35 d 后进行破坏性取样。

**1.2.2 土壤化学和物理特性** 土壤 pH 值用 pH 计测定(水土比为 2.5:1);重铬酸钾氧化外加热并用硫酸亚铁滴定测定总有机质(SOC)浓度;采用半微量凯氏定氮法测定全氮(TN);再用  $H_2SO_4$ -HCl 消化后用紫外分光光度计测定全磷(TP);采用钼锑抗比色法<sup>[12]</sup>测定土壤速效磷(SAP);连续流动分析仪测定铵态氮( $NH_4^+-N$ ),硝态氮( $NO_3^- -N$ )。

**1.2.3 微生物生物量测定** 微生物量碳(MBC)和微生物氮(MBN)用氯仿熏蒸提取法测定。每种浓度下均称取四份土壤样品,每份 2.5 g,其中 2 份用 40 ml 0.5 mol/L 的  $K_2SO_4$  溶液萃取,另外 2 份样品在真空干燥器中用氯仿避光熏蒸 24 h,采用与未熏蒸样品相同的提取过程。用总有机碳分析仪测定浸提液中的总溶解有机碳和总溶解氮。微生物量碳和氮值乘以转换系数( $k_C=0.38$ ,  $k_N=0.45$ )。土壤微生物量磷(MBP)通过氯仿熏蒸提取法测定。称取四份土壤样品,每份土壤样品 2.5 g,其中 2 份直接用 50 ml 的 0.5 mol/L 的  $NaHCO_3$  (pH=8.5,用 NaOH 调节)提取,另外两份熏蒸过程与上述 MBC 和 MBN 一致,并用紫外分光光度计测定浸提液中的总溶解磷( $k_P$  转换系数为 0.4)。MBC, MBN 和 MBP 均为熏蒸样品和未熏蒸样品的差值。

**1.2.4 酶测定** 称取 3 g 鲜土置于 125 ml pH=8.2 Tris-HCl 溶液中,并用磁选搅拌器搅拌 5 min,充分混匀浆水,边搅拌边将 150  $\mu$ l 土壤悬浮液和 50  $\mu$ l 底物溶液加入到 96 微孔培养板中;阴性对照为 150  $\mu$ l Tris-HCl 和 50  $\mu$ l 底物溶液;标准微孔为 50  $\mu$ l 10  $\mu$ mol/L 的 4-甲基伞形酮(MUB)或 7-氨基-4-甲基香豆素(AMC)和 150  $\mu$ l Tris-HCl 缓冲液;淬灭微孔为 50  $\mu$ l 标准物质和 150  $\mu$ l 土壤悬浮液;空白微孔加入 50  $\mu$ l 不同酶底物溶液和 150  $\mu$ l Tris-HCl 的缓冲液。用 German<sup>[13]</sup> 的方法计算酶活性,分别将加完溶液的微孔板放在 25℃ 温度下培养 0.5 h (AP), 2 h (LAP 和 BG) 和 4 h (NAG)。培养结束后,加入 10  $\mu$ l 1 mol/L NaOH 终止反应,使用多功能酶标仪测

定荧光值,激发波长为 365 nm,发射波长为 450 nm。

**1.2.5 数据分析** 利用 SPSS 24.0 和 Excel 软件进行数据处理和统计分析,对同一植被类型不同处理下、同一浓度不同植被类型下各土壤指标进行单因素方差分析(one-way ANOVA)并采用最小显著性差异法(LSD)进行多重比较;使用 Canoco 5.0 进行冗余分析(RDA),揭示各土壤因子对土壤酶及其化学计量的影响。所有图形均使用 Origin 9.0 进行绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 葡萄糖添加对不同演替阶段森林土壤理化性质的影响

不同演替阶段的森林土壤理化性质有显著不同(图 1),随着森林演替,土壤有机碳(SOC)和总氮(TN)含量先升高后下降,辽东栎林最高,总磷(TP)为先增加后减小,在山杨林最低。C/N, C/P 和 N/P 均为先减小后增加, C/N 为山杨林最大, C/P 和 N/P 为辽东栎林最大。随着葡萄糖浓度增加, SOC 和 TN 变化趋势不变,均为先减小后增加, TP 为在不同浓度为波动变化。此外,土壤中速效磷(SAP)、硝态氮( $NO_3^- -N$ )等速效养分显著降低。

不同浓度葡萄糖添加对山杨林、油松林和辽东栎林的土壤理化性质有不同程度的影响,山杨林和油松林土壤 TN 均随葡萄糖浓度增加降低,两者均在  $C_{0.1}$  减少最多,分别为 4.1% 和 3.4%,辽东栎林则为先增加后减小。山杨 pH 值随葡萄糖浓度升高先升高后降低,在  $C_{0.5}$  降低了 16%,油松林和辽东栎林则相反,油松林在  $C_{0.1}$  降低 0.25%,辽东林在  $C_{0.1}$  降低了 1.0%。但高浓度葡萄糖添加,3 种土壤 pH 值均增加。3 种林地土壤  $NO_3^- -N$  均随葡萄糖浓度增加而降低,均在  $C_{0.5}$  降低幅度最大,山杨林土壤降低了 57%,油松林土壤降低了 61%,辽东栎林土壤降低了 41%。土壤化学计量比沿葡萄糖梯度变化也不统一,与 CK 相比,山杨林土壤 C/N 在  $C_{0.1}$  为增加 3.5%,在  $C_{0.5}$  与  $C_1$  均为减少,油松林和辽东栎林土壤在  $C_{0.1}$ ,  $C_1$  均增加,在  $C_{0.5}$  为减少。山杨林 C/P 随葡萄糖浓度均降低,在  $C_{0.5}$  降低最多为 3.0%,油松林和辽东栎林在  $C_{0.1}$  和  $C_1$  为增加,在  $C_{0.5}$  为减少。山杨林土壤 N/P 随葡萄糖浓度梯度降低,油松林却相反,辽东栎林表现为先升高后降低,且显著大于山杨林和油松林的 N/P。

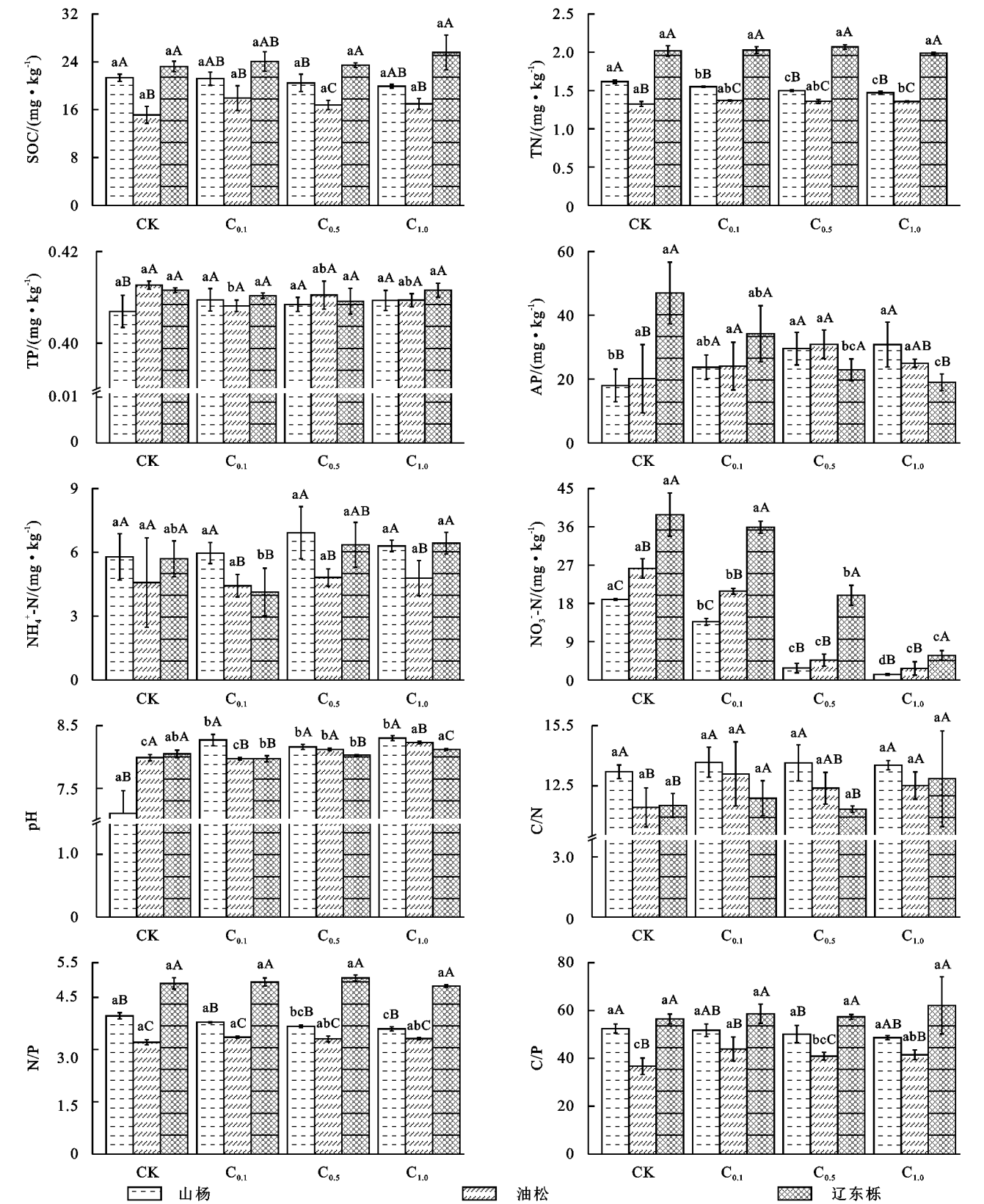
### 2.2 葡萄糖添加对不同演替阶段森林土壤微生物量及化学计量特征的影响

葡萄糖添加显著改变了不同演替阶段森林土壤微生物量 C, N, P 及其化学计量(图 2)。随着森林演替,山杨林和辽东栎林微生物碳(MBC)和微生物氮



(MBN) 的值显著大于油松林, 均为先减小后增加。随着森林演替, 山杨林和辽东栎林微生物碳 (MBC) 和微生物氮 (MBN) 的值显著大于油松林, 均为先减小后增加。MBN, MBP 含量为辽东栎林显著大于山

杨林, 大于油松林。MBC, MBC/MBP 含量为山杨林显著大于辽东栎林, 辽东栎林显著大于油松林。MBC/MBN 含量为山杨林大于油松林和辽东栎林, MBN/MBP 则与此完全相反。



注: 图中数值为平均值±标准误差, 不同小写字母代表不同浓度相同植物间的显著差异, 不同大写字母代表不同植物相同浓度间的显著差异, 下同。

图 1 土壤养分及化学计量随葡萄糖浓度的变化

随着葡萄糖浓度的增加,3种植物 MBC 和 MBN 均呈增加趋势,山杨林 MBC 在  $C_1$  增幅最大为 14.9%,油松林在  $C_{0.5}$  增幅最大为 28%,辽东栎林在  $C_{0.1}$  增幅最大为 30%。3 种森林土壤 MBN 均在 26.2~40.2 之间波动。山杨林的 MBC/MBN 先增加后减小,油松林与之相

反,辽东栎林则一直增加。  
山杨林的 MBC/MBN 与 MNC/MBP 显著大于油松林和辽东栎林。沿葡萄糖浓度梯度山杨林的 MBN/MBP 一直增加,油松林为先减少后增加,辽东栎林则为先增加后减小。

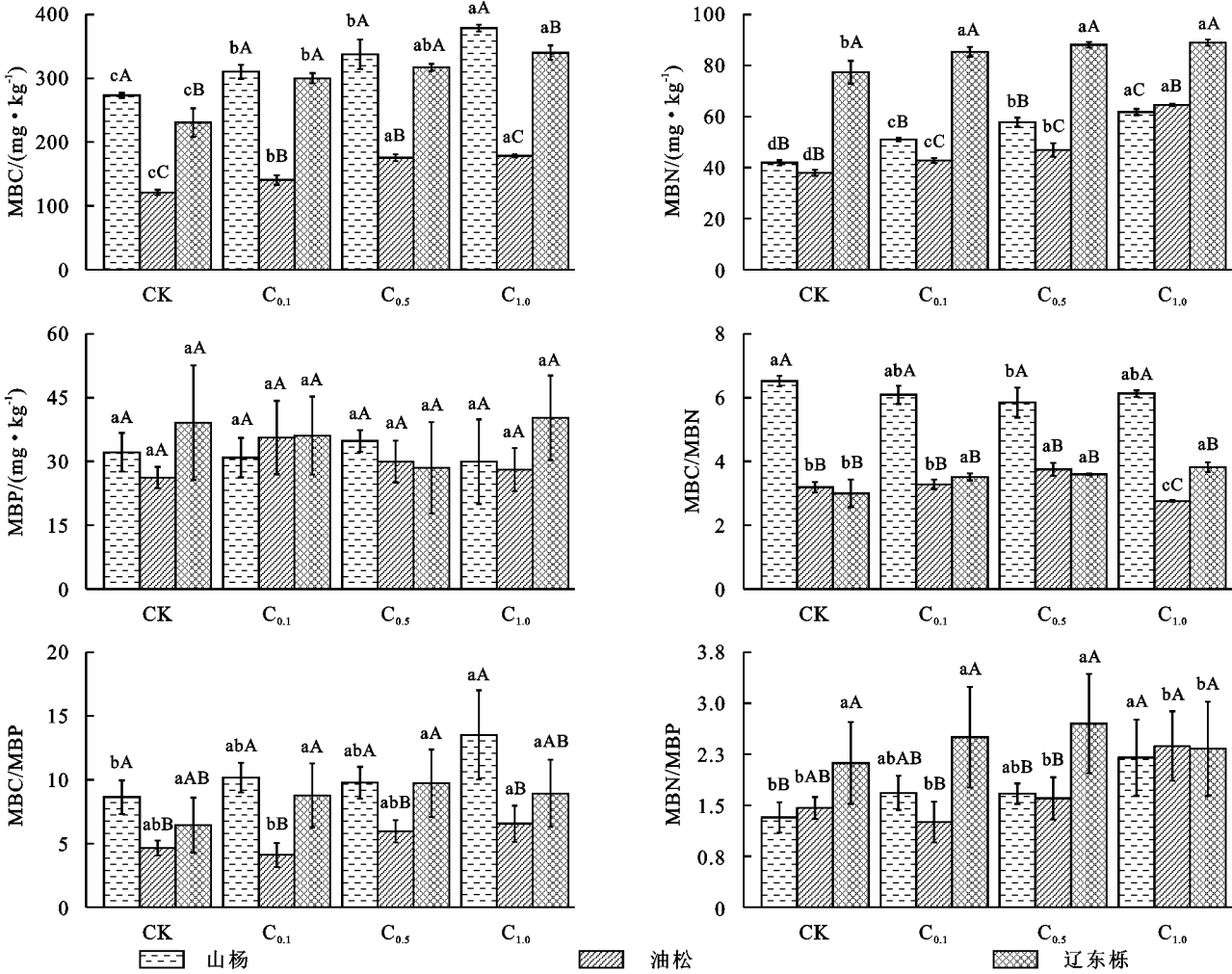


图 2 微生物量及化学计量随葡萄糖浓度增加的变化

2.3 葡萄糖添加对不同演替阶段森林土壤酶活性及其化学计量特征的影响

由图 3 看出,演替不同阶段的林地 BG, LAP, NAG, BG/(LAP+NAG)、BG/AP、(LAP+NAG)/AP 含量均为辽东栎林大于山杨林,大于油松林。而 AP 含量则为山杨林大于辽东栎林,大于油松林。随葡萄糖浓度的增加,山杨林 AP 和 NAG 活性先减小后增加,BG 和 LAP 活性均呈持续下降。油松林 AP 和 NAG 活性先增加后减小,BG 活性呈波动趋势,LAP 活性先减小后增加。辽东栎林 AP, BG, LAP 和 NAG 活性均先增加后减小,且辽东栎林 4 种酶活性均显著高于其他两种植物。BG/(LAP+NAG)中,山杨林持续减少,油松林先增加后减少,辽东栎林为一定范围内波动。BG/AP 中山杨林和辽东栎林均为持续下降,油松林在一定范围内波动。辽东栎林

BG/(LAP+NAG), BG/AP 显著高于其他油松林和山杨林。山杨林和辽东栎林的 (LAP+NAG)/AP 均先增加后减小,油松林则为先减小后增大。在对土壤酶活性数据进行标准化处理后,辽东栎林 lnBG/ln(LAP+NAG), lnBG/lnAP 在各个浓度均显著大于油松林与山杨林。

2.4 土壤微生物量、酶与影响因子之间的关系

由图 4 看出,在对不同采样点土壤酶活性数据进行标准化处理后,lnBG/lnAP, ln(LAP+NAG)/lnAP, lnBG/ln(LAP+NAG) 在不同演替阶段林地土壤中均为辽东栎林大于山杨林,大于油松林。添加不同浓度葡萄糖后,山杨林土壤酶 lnBG/lnAP 逐渐减小,辽东栎林土壤酶 ln(LAP+NAG)/lnAP 在 0.81~0.91 之间波动。此外,辽东栎林土壤酶 lnBG/ln(LAP+NAG), lnBG/lnAP 在各个葡萄糖浓度下均

显著高于其他两种植物,但其他浓度下均不存在显著差异。将土壤酶活性与微生物量作为响应变量,将环境因子作为解释变量进行冗余分析(RDA),山杨林土壤分析的结果表明(图5):变量的总解释率为41.46%,其中第一轴的变量解释率为22.45%,第二轴的变量解释率为19.01%。LAP,MBP和BG与SOC,pH,TN, $\text{NH}_4^+$ -N呈显著正相关,与TP,SAP,pH, $\text{NO}_3^-$ -N呈显著负相关;AP,NAG,MBN与TP,SAP呈显著正相关,与TN, $\text{NH}_4^+$ -N呈显著负相关。油松林土壤分析结果表明:变量的总解释率为58.87%,其中第一轴的变量解释率为40.47%,第二轴的变量

解释率为18.48%。LAP,MBP,MBN与pH,SOC,SAP, $\text{NO}_3^-$ -N,TN呈显著正相关,与TP, $\text{NH}_4^+$ -N呈显著负相关;NAG,BG,AP与MBP,SAP, $\text{NH}_4^+$ -N呈显著正相关,与SOC, $\text{NO}_3^-$ -N呈显著负相关。辽东栎林土壤分析结果表明:变量的总解释率为59.17%,其中第一轴的变量解释率为38.3%,第二轴的变量解释率为20.87%。MBP,MBP,MBN,AP与NN,SOC,SAP,TN呈显著正相关,与pH,TP,SAP, $\text{NH}_4^+$ -N呈负相关;BG,LAP,NAG与TN, $\text{NH}_4^+$ -N呈显著正相关,与SAP,TP,pH, $\text{NO}_3^-$ -N,SOC呈显著负相关。

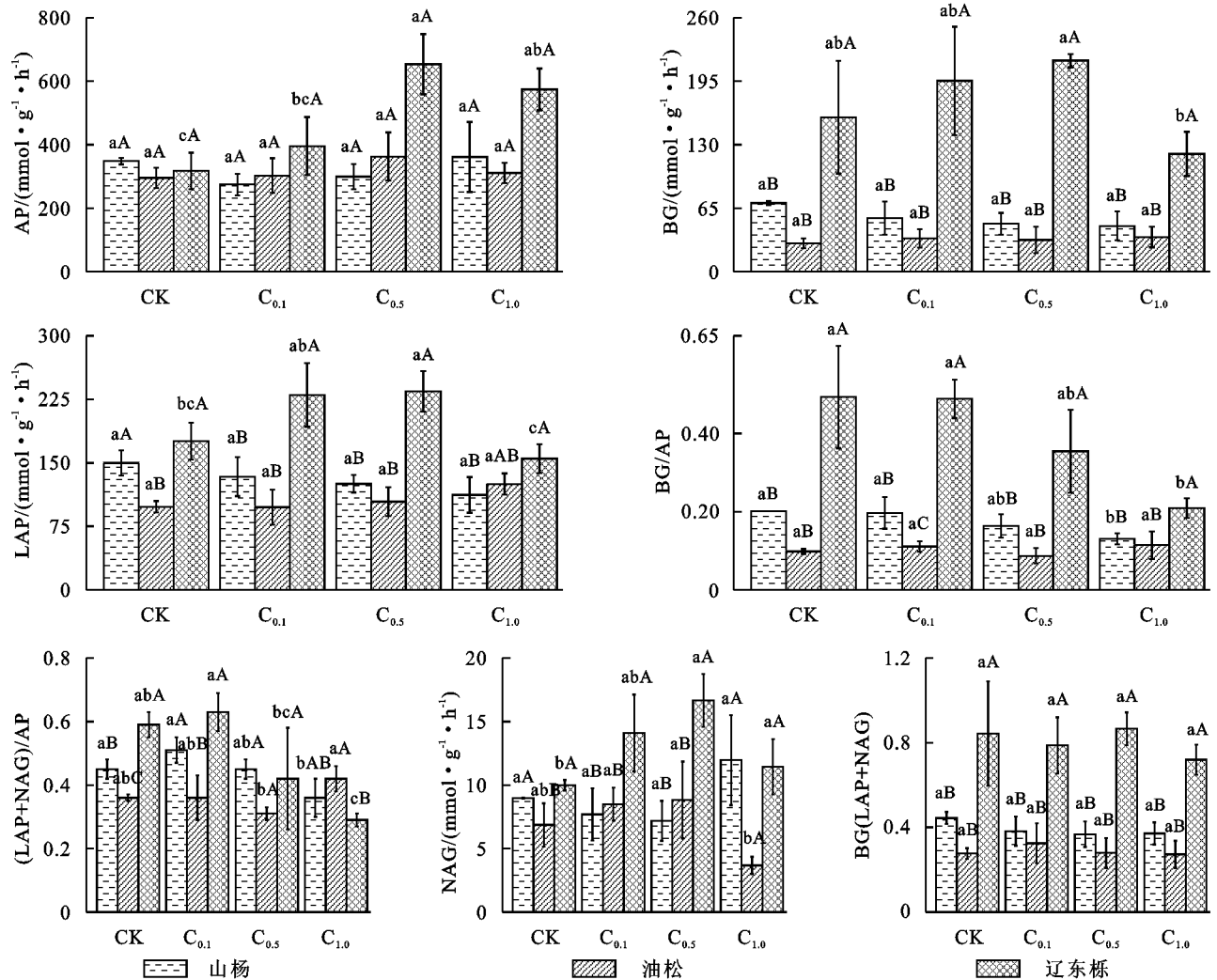


图3 土壤酶活性及化学计量随葡萄糖浓度增加的变化

### 3 讨论

#### 3.1 葡萄糖对土壤理化性质、微生物量及土壤酶活性的影响

土壤全氮、全磷是植物生长所需的大量营养元素,植物可通过根系分泌作用向土壤中持续输入有机碳,这会改变土壤中养分含量变化,影响微生物的分解过程,改变其生境土壤养分状况<sup>[13]</sup>。我们的结果

发现,碳源添加对土壤中TN和TP的含量影响较小,但增加了土壤中 $\text{NO}_3^-$ -N,SAP的含量。这与前人的研究结果一致<sup>[14]</sup>,这是由于土壤中养分含量库容大,而根系分泌物中只含有少量的氮、磷,所以不会对其有显著影响。

土壤微生物生物量的C:N:P化学计量在很大程度上取决于土壤养分的有效性,并反映了微生物的生理代谢<sup>[15]</sup>。在本研究中,4种处理中高浓度葡萄糖



添加均降低了 3 种土壤 TN 和  $\text{NO}_3^-$ -N 含量,土壤 N 限制是黄土高原林地主要特征之一,高浓度根系分泌物外源碳添加进一步加剧了该地区山杨和油松林地土壤微生物的 N 限制,土壤微生物利用输入的碳源,加速了微生物的生命活动,导致土壤有效 N 被快速消耗,有效氮含量降低促使微生物分泌更多的胞外酶用来加速土壤有机质分解,获取更多无机氮来满足微生物生长所需养分<sup>[16]</sup>,因此磷酸酶活性也随葡萄糖浓度增加而增加。上述研究结果极好地印证了前人提出的 N 矿化假说理论<sup>[17]</sup>,即微生物通常利用活性外源碳作为能源提高其生命活动,显著影响土壤中惰性有机质分解和养分转化过程,来满足微生物生长所需的各种养分需求,而低浓度碳添加对 TN 无显著影响可能是外源活性碳添加产生激发效应促使有机质矿化分解短时间内发生剧烈变化,而随培养时间增加激发效应减弱或者消失,导致了该结果。

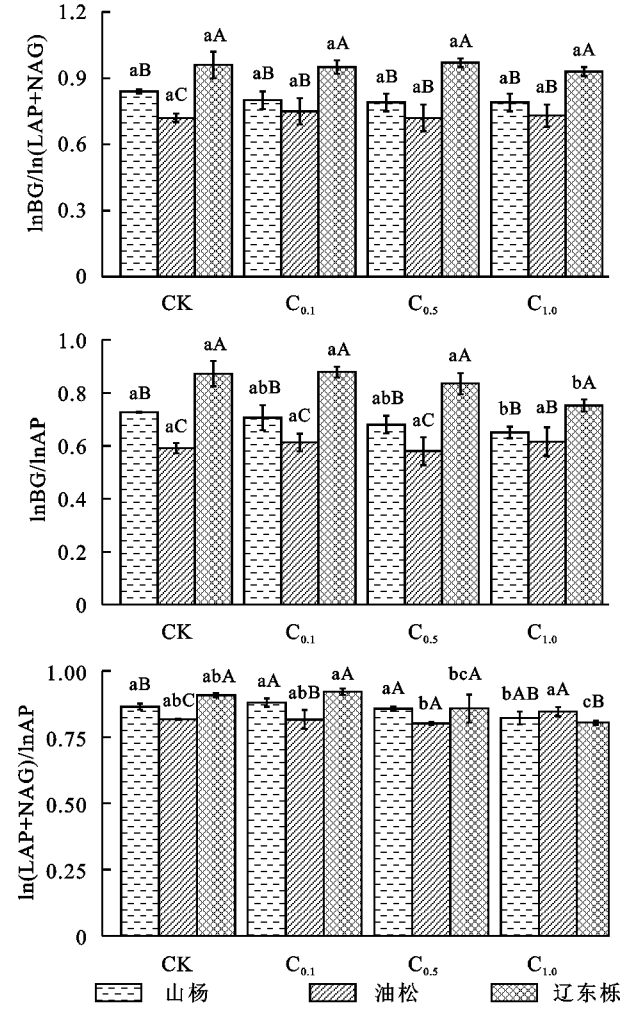


图 4 土壤酶化学计量随葡萄糖浓度增加的变化

细胞外酶化学计量学(酶的相对丰度)反映了微生物对养分的需求和环境对养分的供给<sup>[18]</sup>,在生态系统的生物地球化学平衡过程中起着关键作用。然而,不同土壤养分对酶活性的影响仍有争议,本试验中 3 种林分土

壤酶活性与 CK 相比,均随葡萄糖浓度增加而升高。根系分泌物 C 源输入中小分子化合物为易于土壤微生物直接利用的含碳有机物,C 源添加改变了土壤 C/N 与 N/P,研究结果表明 C 源输入改变土壤养分的有效性,进而调节微生物的生理代谢,并最终反映在生态酶的表达中。土壤养分状况影响生态酶的产生和活性这可以用“资源配置理论”解释<sup>[19]</sup>,即资源的可获得性调节微生物和植物合成和分泌生态酶。

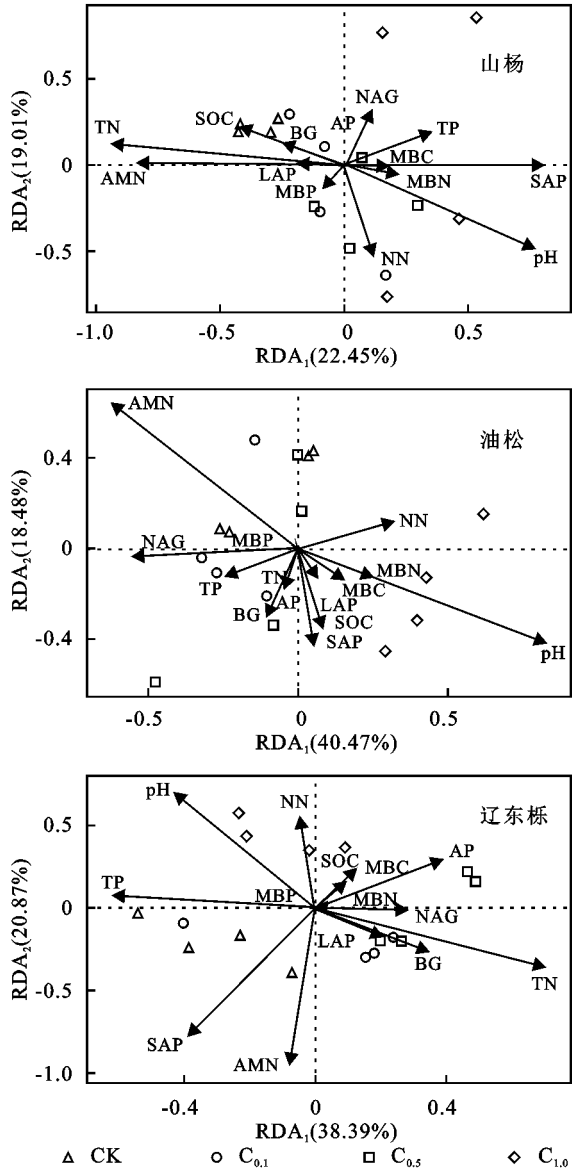


图 5 土壤酶及微生物量与各因子之间的关系

### 3.2 葡萄糖对不同森林生态系统土壤酶化学计量特征及微生物养分限制的影响

在本研究中,RDA 结果表明,土壤酶、微生物量及其化学计量比分别与 AP,TN,AMN 有着显著性正相关关系,此外与土壤 SOC 和 MBC 呈显著正相关,说明不同林地在 P 元素水平一致的情况下,SOC,TN 的变化显著影响土壤酶活性。随着葡萄糖浓度增加,土壤 MBC 含量增加,土壤酶 C/P 比值增加,土壤 N 和 P 的有效性

改变,土壤微生物会增加参与 N 和 P 循环的酶的产生,以满足他们对这些营养元素的需求<sup>[20]</sup>。在各葡萄糖浓度,辽东栎林和山杨林土壤 N/P 及土壤酶 N/P 均显著大于油松林土壤,说明油松林比山杨林和辽东栎林具有更强的 N 显著。此外,3 种林地土壤酶活性中,辽东栎林在  $C_{0.5}$  的 N/P 减小的幅度最大,为 35%,且 AP 活性在  $C_{0.5}$ ,  $C_1$  增加最多,说明高浓度葡萄糖加剧了辽东栎林土壤的 P 限制。此外,随葡萄糖浓度增加,辽东栎林微生物增加量显著大于山杨林与辽东栎林,微生物的增加也加剧了 P 限制。这与 Ren 等<sup>[21]</sup>研究结果一致,P 是一种“岩石衍生”元素,很难从大气中大量获取。碱性土壤中植物的消耗以及钙和镁离子的吸附导致植被演替过程中磷的生物利用度显著下降<sup>[22]</sup>,从而导致 P 限制。

土壤 pH 值也与土壤生态酶活性和化学计量显著相关,因为每种土壤生态酶都有自己的最佳 pH 值<sup>[23]</sup>。在本研究中,土壤 pH 值与 AP 呈负相关,但与土壤 C/P 和 N/P 呈正相关。低 pH 值条件会增强 P 的地球化学吸附并阻止 P 在土壤中的迁移<sup>[24]</sup>,导致土壤 P 的有效性下降。这种现象最终刺激土壤微生物响应磷的需求而合成更多的 AP 酶<sup>[20]</sup>。然而,土壤 pH 值与 BG 和 NAG+LAP 呈负相关,这与 Xu 等获得的结果相反。这些差异可能是由于两项研究之间的土壤 pH 值范围差异引起的。例如,在我们的研究中,高浓度葡萄糖添加均增加了 3 种林分土壤 pH 值,使得 pH 值的范围在 7.42~8.41,在 Xu 等的研究中,pH 值的范围为 5.43~6.93。总而言之,外源性碳添加对生态酶活性和化学计量的影响是通过影响土壤物理性质,间接影响植物和微生物的细胞代谢以及间接调节环境养分利用率来实现的。

本文研究发现,葡萄糖显著影响了 3 种植物土壤酶化学计量 C/N 和 N/P 与土壤 C/P 和 N/P,这与前人的研究一致<sup>[25]</sup>。添加葡萄糖能使微生物数量增加,微生物量数量与葡萄糖浓度呈正比,土壤酶活性化学计量会随土壤和微生物量化学计量的变化而发生变化。这说明土壤胞外酶活性并不是处于动态平衡状态之中,而是依赖于土壤和微生物生物量的化学计量。因此,葡萄糖影响不同演替阶段的植物土壤酶活性化学计量是通过土壤-微生物反馈与土壤养分循环共同影响。

## 4 结论

总之,葡萄糖添加处理促进了 3 种林分土壤激发效应而降低了土壤 TN 含量,且增加了油松林的 N 限制和辽东栎林的 P 限制。因此植物根系分泌物中

碳的输入可能降低了森林土壤养分活性,增加微生物数量的同时,增加土壤 N,P 元素的限制,进而影响根际土壤有机质分解和养分代谢等过程。但需要说明的是,我们的研究中模拟根系分泌物葡萄糖添加处理时间仅持续 35 d,为进一步探究根系分泌物碳输入对森林演替过程的长期影响,需要我们进一步深入开展根系分泌物对森林生态系统根际范围内的长期野外碳原位添加的研究。

## 参考文献:

- [1] Iii F S C, Mcfarland J, Mcguire A D, et al. The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences[J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5):840-850.
- [2] Yuan Y, Zhao W, Zhang Z, et al. Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 121(38):16-23.
- [3] 宁心哲.大青山油松虎榛子根系分泌物及根际土壤酶活性研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2008.
- [4] Grayston S J, Vaughan D, Jones D A. Rhizosphere carbon flow in trees[J]. *Applied Soil Ecology*, 1997, 5(1):29-56.
- [5] Fransson P, Johansson E M. Elevated  $CO_2$  and nitrogen influence exudation of soluble organic compounds by ectomycorrhizal root systems[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2010, 71(2):186-196.
- [6] Phillips R P, Bernhardt E S, Schlesinger W H. Elevated  $CO_2$  increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response.[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(12):1513-1523.
- [7] 吴林坤,林向民,林文雄.根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望[J].*植物生态学报*, 2014, 38(3):298-310.
- [8] Cheng Weixin, Parton W J, Gonzalez-Meler M A, et al. Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(1):31-44.
- [9] Yin H, Wheeler E, Phillips R P. Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 78(78):213-221.
- [10] 温仲明,焦峰,刘宝元,等.黄土高原森林草原区退耕地植被自然恢复与土壤养分变化[J].*应用生态学报*, 2005, 16(11):2025-2029.
- [11] 李裕元,邵明安.黄土高原子午岭森林群落演替与结构特征演化[J].*西北植物学报*, 2003, 23(5):7-13.
- [12] Donovan, P, German, et al. The Michaelis-Menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(4):1468-1479.
- [13] Donovan, P, German, et al. The Michaelis-Menten kinet-



- ics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(4): 1468-1479.
- [14] 杨万勤, 王开运. 土壤酶研究动态与展望[J]. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(5): 564-570.
- [15] Sinsabaugh R L, Carreiro M M, Repert D A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss [J]. *Biogeochemistry*, 2002, 60(1): 1-24.
- [16] Burns R G, Deforest J L, Marxsen J, et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 58(2): 216-234.
- [17] 孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Yakov. 根际激发效应的发生机制及其生态重要性[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(1): 62-75.
- [18] Peng X, 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.
- [19] Sinsabaugh, Robert, L, et al. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009, 462(7320): 795-798.
- [20] Li Q, Liu Y, Gu Y, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitations in rhizosphere soil along the Hailuoguo Glacier forefield chronosequence [J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 704 (48). DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.135413.
- [21] Ren C, Zhao F, Kang D, et al. Linkages of C : N : P stoichiometry and bacterial community in soil following afforestation of former farmland[J]. *Forest Ecology & Management*, 2016, 376(15): 59-66.
- [22] Güsewell S, Gessner M O. N : P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms[J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 211-219.
- [23] Zhang W, Xu Y, Gao D, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and nutrient dynamics along a revegetation chronosequence in the soils of abandoned land and Robinia pseudoacacia plantation on the Loess Plateau, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134(38): 1-14.
- [24] Xu Z, Yu G, Zhang X, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC) [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 104(1): 152-163.
- [25] 张鹏, 王国梁, 黄土高原刺槐林土壤酶化学计量沿着环境梯度变化[J]. *水土保持研究*, 2020, 27(1): 161-167.

~~~~~  
(上接第 153 页)

- [16] 郭帅, 裴艳茜, 胡胜, 等. 黄河流域植被指数对气候变化的响应及其与水沙变化的关系[J]. *水土保持通报*, 2020, 40(3): 1-7, 13.
- [17] 叶培龙, 张强, 王莺, 等. 1980—2018 年黄河上游气候变化及其对生态植被和径流量的影响[J]. *大气科学学报*, 2020, 43(6): 967-979.
- [18] 王劲峰, 徐成东. 地理探测器: 原理与展望[J]. *地理学报*, 2017, 72(1): 116-134.
- [19] 王伟, 阿里木·赛买提, 吉力力·阿不都外力. 基于地理探测器模型的中亚 NDVI 时空变化特征及其驱动因子分析[J]. *国土资源遥感*, 2019, 31(4): 32-40.
- [20] 彭文甫, 张冬梅, 罗艳玫, 等. 自然因子对四川植被 NDVI 变化的地理探测[J]. *地理学报*, 2019, 74(9): 1758-1776.
- [21] 陶帅, 邝婷婷, 彭文甫, 等. 2000—2015 年长江上游 NDVI 时空变化及驱动力: 以宜宾市为例[J]. *生态学报*, 2020, 40(14): 5029-5043.
- [22] 章维鑫, 曹建华, 吴秀芹. 基于 Landsat 影像的石漠化区植被动态监测及治理效益研究[J]. *农业工程学报*, 2019, 35(8): 221-229.
- [23] 侯西勇, 应兰兰, 高猛, 等. 1998—2008 年中国东部沿海植被覆盖变化特征[J]. *地理科学*, 2010, 30(5): 735-741.
- [24] 祝聪, 彭文甫, 张丽芳, 等. 2006—2016 年岷江上游植被覆盖度时空变化及驱动力[J]. *生态学报*, 2019, 39(5): 1583-1594.
- [25] 阎世杰, 王欢, 焦珂伟. 京津冀地区植被时空动态及定量归因[J]. *地球信息科学学报*, 2019, 21(5): 767-780.
- [26] 张思源, 聂莹, 张海燕, 等. 基于地理探测器的内蒙古植被 NDVI 时空变化与驱动力分析[J]. *草地学报*, 2020, 28(5): 1460-1472.
- [27] 朱艺旋, 张扬建, 俎佳星, 等. 基于 MODIS NDVI, SPOT NDVI 数据的 GIMMS NDVI 性能评价[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(2): 536-544.
- [28] 杨嘉, 郭锐, 黄蕾诺, 等. 西北地区 MODIS-NDVI 指数饱和问题分析[J]. *高原气象*, 2008, 27(4): 896-903.
- [29] 裴志林, 杨勤科, 王春梅, 等. 黄河上游植被覆盖度空间分布特征及其影响因素[J]. *干旱区研究*, 2019, 36(3): 546-555.