北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

杉木人工林阔叶化改造对土壤团聚体酶活性与化学计量比的影响

覃佳佳 侯丹阳 李佳君 黄海梅 黄麒霏 罗舟宇 王庆灵 黄雪蔓 尤业明

Effects of broad-leaved transformation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil aggregate enzyme activities and stoichiometric ratios

Qin Jiajia, Hou Danyang, Li Jiajun, Huang Haimei, Huang Qifei, Luo Zhouyu, Wang Qingling, Huang Xueman, You Yeming

引用本文:
覃佳佳, 侯丹阳, 李佳君, 黄海梅, 黄麒霏, 罗舟宇, 王庆灵, 黄雪蔓, 尤业明. 杉木人工林阔叶化改造对土壤团聚体酶活性与化学计量比的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(5):60–71. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250380
Qin Jiajia, Hou Danyang, Li Jiajun, Huang Haimei, Huang Qifei, Luo Zhouyu, Wang Qingling, Huang Xueman, You Yeming. Effects of broad–leaved transformation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil aggregate enzyme activities and stoichiometric ratios[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5):60–71. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250380

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250380

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同连栽代次桉树人工林土壤团聚体中有机碳组分的积累和转化

Accumulation and transformation of organic carbon components in soil aggregates of *Eucalyptus* spp. plantations across different continuous cropping generations

北京林业大学学报, 2024, 46(10): 42–52. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240144

天然次生林人工管理后土壤团聚体稳定性及碳氮分布变化

Changes of soil aggregate stability and carbon–nitrogen distribution after artificial management of natural secondary forests

北京林业大学学报, 2022, 44(7): 97–106. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210497

马尾松人工林混交改造下根系菌丝微生物互作对土壤磷转化的调控机制

Regulatory mechanism of root–mycelial–microorganism interactions on soil phosphorus transformation of *Pinus massoniana* plantation under mixed renovation

北京林业大学学报, 2025, 47(3): 83–94. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240322

采伐剩余物管理对杉木人工林植被和土壤碳密度的影响

Effects of harvest residue management on vegetation and soil carbon density in a Chinese fir plantation

北京林业大学学报, 2026, 48(1): 112–118. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250434

氮添加对高寒草甸土壤团聚体分布及其碳氮含量的影响

Effects of nitrogen addition on soil aggregate distribution and carbon and nitrogen contents in alpine meadow

北京林业大学学报, 2022, 44(12): 102–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210439

杉木人工林碳汇木材多功能经营的最优轮伐期

Optimal rotation period of carbon sequestration wood multifunctional management in Chinese fir plantation

北京林业大学学报, 2022, 44(10): 120–128. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220399

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250380

杉木人工林阔叶化改造对土壤团聚体酶活性与化学计量比的影响

覃佳佳[1] 侯丹阳[1] 李佳君[1,2] 黄海梅[1] 黄麒霏[1] 罗舟宇[1]
王庆灵[3] 黄雪蔓[1,4] 尤业明[1,4]

（1. 广西大学林学院，广西森林生态与保育重点实验室，广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室，广西 南宁 530004；2. 广西壮族自治区国有三门江林场，广西 柳州 545001；3. 中国林业科学研究院热带林业实验中心，广西 凭祥 532600；4. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站，崇左凭祥友谊关森林生态系统广西野外科学研究观测站，广西 凭祥 532600）

摘要:【目的】揭示杉木人工林阔叶化改造背景下不同粒径土壤团聚体对酶活性及计量比的影响机制，为提升我国亚热带人工林生产力和可持续经营提供科学支撑。**【方法】**以杉木纯林（CL）、米老排纯林（PM）、红锥纯林（PC）和米老排/红锥混交林（MP）为研究对象，分析 0 ~ 10 cm 土层原土及不同粒径土壤团聚体的碳（C）、氮（N）和磷（P）循环相关酶活性、土壤理化性质及微生物生物量，解析杉木人工林转变为乡土阔叶林后的土壤酶活性及计量比变异的主要驱动因子。**【结果】**（1）与 CL 相比，PM、PC 及 MP 土壤有机碳（SOC）分别提高了 42.00%、85.25% 和 136.53%；土壤 C∶P 分别显著增加了 30.80%、49.77% 和 73.13%；微生物生物量氮（MBN）分别显著增加了 25.98%、32.88% 和 54.18%；微生物生物量磷（MBP）分别显著增加了 12.99%、28.31% 和 49.62%；土壤 C、N 和 P 循环相关酶活性在原土和不同粒径团聚体中均显著提高，其中在 MP 的 0.25 ~ 1 mm 和 < 0.25 mm 中最高，且 MP 的 C、N 循环相关的土壤酶活性均显著高于其他林分。（2）土壤酶 C∶N∶P 约为 1∶1.06∶1.15，偏离全球荟萃平均水平（1∶1∶1），表明土壤微生物获取 N、P 的酶活性高于 C 的酶活性，且获取 P 的酶活性高于 N 的酶活性。（3）酶矢量分析显示，CL 受 P 限制（VA > 45°），而 PM、PC 和 MP 均受 N 限制（VA < 45°）；各林分 VL 均大于 1，但改造后呈下降趋势，表明 C 限制随阔叶化改造而缓解。（4）SOC、全磷、土壤 N∶P、土壤 C∶P 及全氮是影响土壤酶活性变化的主要因子，而 SOC、土壤 C∶N 和微生物生物量碳（MBC）是影响酶化学计量比的主要因子。**【结论】**阔叶树种（尤其混交林）可有效提升土壤酶活性、改善土壤养分循环和质量，但改造后的林分仍存在 N 限制，建议适当增施氮肥或引入固氮树种优化养分供给，维持系统高生产力。

关键词：杉木人工林；阔叶林改造；土壤团聚体；土壤酶活性；酶化学计量比；矢量分析；可持续经营

中图分类号：S718.5 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)05−0060−12

引文格式：覃佳佳，侯丹阳，李佳君，等. 杉木人工林阔叶化改造对土壤团聚体酶活性与化学计量比的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(5)：60−71. Qin Jiajia, Hou Danyang, Li Jiajun, et al. Effects of broad-leaved transformation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil aggregate enzyme activities and stoichiometric ratios［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5): 60−71.

Effects of broad-leaved transformation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil aggregate enzyme activities and stoichiometric ratios

Qin Jiajia[1] Hou Danyang[1] Li Jiajun[1,2] Huang Haimei[1] Huang Qifei[1] Luo Zhouyu[1]
Wang Qingling[3] Huang Xueman[1,4] You Yeming[1,4]

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China;

收稿日期：2025−09−30 **修回日期：**2026−04−27

基金项目：国家自然科学基金项目（32560339、32171755），广西自然科学基金项目（2025GXNSFAA069288），崇左凭祥友谊关森林生态系统广西野外科学观测研究站科研能力建设项目（桂科 AD 25069098）。

第一作者：覃佳佳。主要研究方向：森林土壤养分循环。Email：qinjjia2023@163.com 地址：530004 广西南宁市西乡塘区大学东路 100 号广西大学林学院。

责任作者：尤业明，副教授。主要研究方向：森林土壤养分循环及其调控机制。Email：youyeming@163.com 地址：同上。

本刊网址：https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

2. Guangxi Zhuang Autonomous Region State-owned Sanmenjiang Forest Farm, Liuzhou 545001, Guangxi, China;
3. Experiment Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, Guangxi, China;
4. Youyiguan Forest Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: [**Objective**] This study aims to reveal the mechanism underlying the effects of soil aggregate size differentiation on enzyme activities and stoichiometric ratios under the background of broadleaved transformation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations. It provides scientific support for enhancing the productivity and sustainable management of subtropical plantations in China. [**Method**] Four stand types, including pure Chinese fir plantation (CL), pure *Mytilaria laosensis* plantation (PM), pure *Castanopsis hystrix* plantation (PC), and *Mytilaria laosensis* / *Castanopsis hystrix* mixed plantation (MP), were selected as research objects. Soil physicochemical properties, microbial biomass and activities of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) cycling-related enzymes in bulk soil and different aggregate fractions at 0 ~ 10 cm soil layer were determined. The main driving factors for variations in soil enzyme activities and stoichiometric ratios after the conversion from Chinese fir plantations to native broadleaved forests were analyzed. [**Result**] (1) Compared with CL, SOC in PM, PC and MP increased by 42.00%, 85.25% and 136.53%, soil C∶P increased significantly by 30.80%, 49.77% and 73.13%, MBN increased significantly by 25.98%, 32.88% and 54.18%, and MBP increased significantly by 12.99%, 28.31% and 49.62%, respectively. Activities of C-, N-, and P-cycling enzymes were significantly enhanced in bulk soil and all aggregate sizes, with the highest values in 0.25 − 1 mm and < 0.25 mm fractions in MP. In particular, C- and N-cycling enzyme activities in MP were significantly higher than those in other stands. (2) The soil enzyme C∶N∶P was about 1∶1.06∶1.15, deviating from the global meta-analysis average of 1∶1∶1, indicating higher microbial enzyme activities for N and P acquisition than for C acquisition, and higher P-acquiring enzyme activity than N-acquiring enzyme activity. (3) Enzyme vector analysis showed that CL was P-limited (VA > 45°), while PM, PC, and MP were N-limited (VA < 45°). Vector length (VL) was greater than 1 in all stands but decreased after broadleaved transformation, indicating that C limitation was gradually alleviated. (4) SOC, total phosphorus, soil N∶P, soil C∶P and total nitrogen were the dominant factors affecting soil enzyme activities, while SOC, soil C∶N and MBC mainly controlled the variation of enzyme stoichiometric ratios. [**Conclusion**] Broad-leaved tree species (especially mixed forests) can effectively improve soil enzyme activities and promote soil nutrient cycling and quality. Nevertheless, N limitation still exists in the converted stands. Therefore, appropriate nitrogen application or introduction of nitrogen-fixing tree species is recommended to optimize nutrient supply and maintain high ecosystem productivity.

Key words: Chinese fir plantation; broadleaved transformation; soil aggregates; soil enzyme activity; enzyme stoichiometric ratio; vector analysis; sustainable management

土壤胞外酶活性(extracellular enzyme activity, EEA)作为微生物养分需求和代谢过程的重要指标，能够反映微生物对能量和养分需求的变化，以及土壤碳(C)、氮(N)和磷(P)的转化效率与利用潜能[1−2]。而土壤酶化学计量比(extracellular enzyme stoichiometry, EES)则揭示土壤微生物群落在能量与养分获取过程中的资源分配策略，并可与土壤养分循环及其转化进行有效性联系，是表征以 C、N 和 P 为代表的微生物代谢特征的关键指标[3]。土壤酶矢量长度和矢量角度可通过量化 C、N 和 P 的养分限制程度，进而实现对微生物代谢特性的定量化表征[4]。已有研究[5]证实，土壤 EEA 和 EES 与土壤环境条件、微生物生物量的组成及养分有效性存在显著关联。植被类型可通过凋落物、根系及其分泌物的质与量调控着土壤微生物群落及养分有效性[6−7]，进而影响土壤 EEA 和 EES。然而，这些影响因素在不同生态系统中存在显著差异。例如，人工林间伐作为关键的经营措施可以显著促进土壤微生物活动和代谢，进而通过调控 EEA 和 EES 实现土壤养分循环的优化[5]；基于土壤酶矢量特征的全球热带森林养分添加试验综述表明，土壤微生物群落的特性及其驱动过程受 P 限制显著影响，而山地热带森林因低温等因素会进一步增加 N 限制[8]；另有研究发现，温带森林土壤 C、N 循环相关的酶活性高于亚热带和

热带森林，而土壤 P 循环相关的酶活性则相反[9]。这些研究表明在森林生态系统中，植被类型、林木经营方式及环境条件的改变对土壤酶化学计量特征具有决定性影响。因此，阐明不同植被类型下土壤微生物资源限制的主要驱动因素，对于揭示森林生态系统养分循环机制具有重要意义。

土壤团聚体作为土壤结构的基本单位，其稳定性对生态系统物质循环的调控作用至关重要[10]。土壤团聚体的稳定性受植被根系、土壤矿物、土壤微生物、有机质等多种因素影响[11]，不同林分类型结构的变化会通过影响地表凋落物、根系及土壤微生物群落特征来改变团聚体性质[12]。除了环境和生物因素外，林分内部特征（如林龄）可通过调控土壤有机质含量，对土壤团聚体稳定性产生显著影响[13]；而人工纯林经混交改造后土壤有机质含量的增加，同样被证实是提高土壤团聚体稳定性的关键因素[14]，这表明土壤有机质含量在林分特征（林龄、林分类型）调控土壤团聚体稳定性中扮演着重要角色。研究表明团聚体粒径大小可显著影响土壤 C、N 和 P 含量分布及其有效性。例如，马尾松（*Pinus massoniana*）纯林经阔叶树种异龄混交改造后显著增强了大团聚体的 C 代谢酶活性[15]；而在杉木（*Cunninghamia lanceolata*）−火力楠（*Michelia macclurei*）混交林中观察到各粒径团聚体的全 N 和 N 储存量均显著高于杉木纯林，并且全 N 含量与土壤团聚体稳定性呈显著正相关关系[16]。因此不同粒径团聚体的分布格局、稳定性特征与其化学计量特征存在紧密的内在关联。然而，由于受土地利用方式、植被类型及林分年龄等多因素影响，土壤团聚体的稳定性及化学计量特征呈现出显著的异质性[17−19]，但其潜在的驱动机制仍需深入研究。

杉木作为我国主要的乡土针叶用材树种，凭借生长迅速、产量突出及材质优良等特性，被广泛栽培于我国南方地区，在我国人工林中占据重要地位[20]。但研究证实，长期单一化经营的杉木人工林易引发土壤酸化、板结及肥力衰退等一系列严峻的生态问题，导致生态系统稳定性和多功能性下降，严重阻碍了人工林的可持续发展[21]。阔叶树种不仅能够提供高价值木材以满足现代社会的需求，而且相比针叶树种具有更复杂的根系、更多的高质量凋落物和更快的养分循环速率，能够有效改善土壤质量[22]。因此，适度引入乡土阔叶树种成为提升土壤肥力与林地生产力的关键管理措施。然而，目前有关杉木纯林阔叶化改造后不同土壤团聚体粒径对土壤酶活性、酶化学计量比的影响及其驱动机制尚缺乏深入了解。鉴于此，以杉木人工纯林皆伐后重新种植阔叶树种（红锥 *Castanopsis hystrix*，米老排 *Mytilaria laosensis*）形成的阔叶纯林和混交林作为研究对象，并以同期营造的杉木纯林为对照，探究不同林分类型对原土和不同粒径土壤团聚体的养分含量、酶活性及其酶化学计量比特征的影响，旨在揭示杉木人工林阔叶化改造对不同粒径土壤团聚体酶活性及计量比的影响及机制。研究结果将明晰亚热带杉木人工林改造后土壤养分需求差异，以期为该区域人工林生产力的提升和可持续经营提供重要的理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区凭祥市的中国林业科学研究院热带林业实验中心的伏波实验场内（21°57′47″～22°19′27″N，106°39′00″～106°59′30″E）。属亚热带季风型气候，干湿季节分明，年平均气温为 20.5～21.7 ℃，年平均降水量为 1 400 mm 左右。土壤类型以花岗岩风化后形成的赤红壤为主，呈酸性。实验场内人工林类型丰富，以纯林和混交林两种经营模式为主。典型的针叶树种以马尾松和杉木为主，而红锥、格木（*Erythrophleum fordii*）、米老排、桉树（*Eucalyptus robusta*）等为主要阔叶树种。

1.2 试验设计与样品采集

选取的样地于 1991 年进行皆伐，皆伐前为 1959 年栽种的杉木人工纯林，皆伐后于当年又重新造林，并分别在 2000 年和 2007 年进行过两次间伐。在皆伐迹地上选取重新种植的 3 种乡土阔叶林，包括米老排纯林（PM）、红锥纯林（PC）和米老排 + 红锥混交林（MP，混交比例 1∶1）作为研究对象，并以同一时期种植的杉木人工纯林（CL）作为对照进行研究，4 种林分类型的林龄均为 31 年。

采用区组设计控制海拔、坡度等关键立地因子，以降低立地条件异质性对试验结果的干扰。设置 4 个重复，每个区组包含 CL、PM、PC 和 MP 4 种目标林分类型。为保证数据的代表性和统计可靠性，每个区组中每种林分类型均布设 1 个 400 m^2（20 m × 20 m）的样方，试验总样方数量共为 16 个。试验期间，所有林分均采用类似的林分管理制度。采用传统调查法获取 4 种林分类型的基本信息，各林分坡度在 30°～35°之间，关键结构参数如下：CL 的平均树高为 19.44 m，胸径为 19.86 cm，林分密度为 1 112 株/hm^2；PM 的平均树高为 23.69 m，胸径为 27.27 cm，林分密度为 644 株/hm^2；PC 的平均树高为 27.35 m，胸径为 29.04 cm，林分密度为 556 株/hm^2；MP 中的米老排和红锥的平均树高分别为 23.51 和 26.13 m，胸径分别为 27.51 和 26.03 cm，林分密度分别为 306

和 281 株/hm^2。

1.3　样品采集处理

2022 年 9 月，在每个 20 m × 20 m 的研究样方中心，以正北为 0°，按顺时针方向每隔 60°设置一个采样点（分别为 0°、60°、120°、180°、240°和 300°方向，距中心 5 m 处），共设置 6 个采样点[23−24]。清理采样点土壤表面杂质后，采集 0 ~ 10 cm 土层的原状土。为避免样品因受到挤压导致团聚体结构破坏，将所采集的样品放入无菌方形塑料盒，置于低温保温箱带回实验室。按照土壤样品的自然纹理轻轻将其破碎并剔除石头、植物根系等杂质后，参考 Schutter 等[25]经验，通过干筛法（筛孔尺寸：0.25 mm、1 mm 和 2 mm）收集 4 种不同土壤粒径团聚体（团聚体粒径：< 0.25、0.25 ~ 1、1 ~ 2 和 > 2 mm），后续用于土壤理化性质、土壤微生物生物量和土壤酶活性的测定。

1.4　土壤理化学性质测定方法

土壤 pH 值使用 pH 计（PHS-3C，INESA Inc.，中国）进行测定。土壤有机 C（soil organic carbon，SOC）采用重铬酸钾氧化法测定。土壤全氮（total nitrogen，TN）采用 K_2SO_4-$CuSO_4$-H_2SO_4 消煮（K_2SO_4∶$CuSO_4$ = 10∶1）后，凯氏定氮法测定。土壤硝态氮（nitrate nitrogen，NO_3^--N）和铵态氮（ammonium nitrogen，NH_4^+-N）经 0.01 mol/L 的 $CaCl_2$ 浸提后采用流动分析仪（SEAL AutoAnalyzer 3，德国）测定。土壤全磷（total phosphorus，TP）经 H_2SO_4-$HClO_4$ 消煮后，采用钼锑抗比色法测定。土壤有效磷（available phosphorus，AP）采用盐酸−硫酸双酸法浸提，钼锑抗比色法测定[26]。

1.5　微生物生物量及土壤酶活性测定方法

土壤微生物生物量 C（microbial biomass carbon，MBC）、N（microbial biomass nitrogen，MBN）和 P（microbial biomass phosphorus，MBP）均采用氯仿熏蒸−萃取法测定[27]。分别精确称取 5 g 新鲜土壤样品，进行两组平行处理。第一组样品经氯仿熏蒸后，与未进行熏蒸处理的对照组样品一同置于 25 ℃ 黑暗条件下培养 24 h。培养结束后分别加入 50 mL 的 K_2SO_4 溶液（0.5 mol/L），在室温下振荡 30 min 后过滤获得 MBC 和 MBN 待测液，采用 TOC 分析仪（MultiN/C 3 100，德国）测定含量，计算过程中分别采用 0.45 和 0.54 作为 MBC 和 MBN 的吸附系数[28−29]。MBP 的测定方法则是称取 3 份 5 g 土壤样品，分别设置为熏蒸组、未熏蒸组和空白对照组，置于黑暗条件下培养 24 h 后对所有处理组样品加入 50 mL 的 $NaHCO_3$（0.25 mol/L）提取液，室温振荡 30 min 后采用双层无磷滤纸进行过滤，得到 MBP 待测液后用钼锑抗比色法进行测定，采用 0.40 的吸附系数校正计算土壤 MBP 实际含量[30]。

采用 96 孔微滴板荧光法测定土壤 C 获取酶中的 β-葡萄糖苷酶（BG）和纤维二糖水解酶（CB），N 获取酶中的亮氨酸氨基肽酶（LAP）和 N-乙酰−葡萄糖苷酶（NAG），以及 P 获取酶中的酸性磷酸酶（ACP）[31]。称取 1.25 g 土样，加入 125 mL 的乙酸钠缓冲液（0.05 mol/L，pH 调至与土壤 pH 相近），振荡 30 min 制得土壤悬浮液。取 200 μL 悬浮液和 50 μL 对应酶的底物，在 25 ℃ 黑暗条件下培养 3 h，培养结束后立即加入 5 μL NaOH（0.5 mol/L）终止反应，采用酶标仪（波长设置为 365 ~ 450 nm）进行测定。用 ln（BG）∶ln（LAP + NAG）、ln（BG）∶ln（ACP）、ln（LAP + NAG）∶ln（ACP）分别计算酶 C∶N、C∶P、N∶P 值。

为揭示土壤微生物受 C、N 和 P 限制的状况，采用 Jing 等[32]方法计算矢量长度（vector length，VL）和矢量角度（vector angle，VA）。VL 值越大表示微生物受到 C 限制越强；VA > 45°表示微生物受 P 限制，VA < 45°则表示微生物受 N 限制，微生物受到的 P 限制随着角度的增加而增大，而 N 限制随着角度的减小而增大。

1.6　数据分析

原始数据运用 Microsoft Excel 2016 进行初步整理和计算，采用 IBM SPSS 25.0 对本文试验中的所有数据进行统计分析，主要是运用单因素方差分析（one-way ANOVA）比较 4 种林分之间土壤理化性质、微生物生物量、酶活性及酶化学计量比的差异，显著性水平设置为 $P < 0.05$，同时采用双因素方差分析（two-way ANOVA）比较林分类型和土壤团聚体粒径及二者之间交互作用之间的显著性特征（$P < 0.05$）。采用 Pearson 相关性分析土壤理化性质、微生物生物量、酶活性和酶化学计量比之间的相关性。运用 Canoco 5 进行土壤理化性质与酶活性及酶化学计量特征的冗余分析。所有作图均在 Origin 2025b、Microsoft Visio 2010、Canoco 5 等软件上完成。

2　结果与分析

2.1　土壤理化性质及微生物生物量的变化

杉木人工林改造后，土壤理化性质及微生物生物量发生了不同程度的改变（表 1）。与 CL 相比，PM、PC 和 MP 林分中的 SOC 分别显著增加了 42.00%、85.25% 和 136.53%（$P < 0.05$）；土壤 C∶P 分别显著增加了 30.80%、49.77% 和 73.13%（$P < 0.05$）；MBN 分别显著增加了 25.98%、32.88% 和 54.18%（$P < 0.05$）；MBP 分别显著增加 12.99%、28.31% 和

表 1 不同林分类型土壤基本理化性质及微生物生物量特性

Tab. 1 Soil physical-chemical properties and microbial biomass characteristic of different stand types

指标	CL	PM	PC	MP
SOC/(g·kg^{-1})	16.07 ± 0.62d	22.82 ± 1.20c	29.77 ± 0.75b	38.01 ± 0.73a
TN/(g·kg^{-1})	1.66 ± 0.10c	2.93 ± 0.46bc	4.17 ± 0.39ab	5.10 ± 0.74a
TP/(g·kg^{-1})	0.50 ± 0.01c	0.50 ± 0.02c	0.57 ± 0.02b	0.63 ± 0.01a
AP/(mg·kg^{-1})	5.42 ± 0.80b	5.93 ± 0.57b	7.37 ± 0.72b	9.75 ± 0.23a
pH	3.98 ± 0.02b	4.13 ± 0.03a	3.99 ± 0.06b	4.14 ± 0.01a
NH_4^+-N/(mg·kg^{-1})	10.61 ± 0.86c	16.89 ± 2.78bc	21.41 ± 1.49b	30.06 ± 3.41a
NO_3^--N/(mg·kg^{-1})	7.26 ± 0.49c	8.57 ± 0.50c	11.28 ± 0.96b	16.67 ± 0.56a
土壤C∶N	10.64 ± 1.49a	8.41 ± 1.50a	7.29 ± 0.57a	8.03 ± 1.34a
土壤C∶P	34.80 ± 3.01c	45.52 ± 3.05b	52.12 ± 2.41b	60.25 ± 0.91a
土壤N∶P	3.34 ± 0.21b	5.90 ± 1.10ab	7.32 ± 0.80a	8.13 ± 1.27a
MBC/(mg·kg^{-1})	201.75 ± 12.52c	230 ± 13.75bc	265.75 ± 14.33b	311.92 ± 15.97a
MBN/(mg· kg^{-1})	24.95 ± 0.61d	31.43 ± 0.40c	33.15 ± 0.29b	38.46 ± 0.24a
MBP/(mg· kg^{-1})	20.96 ± 0.59d	23.68 ± 0.73c	26.90 ± 0.47b	31.36 ± 0.35a
MBC∶MBN	8.73 ± 1.51a	7.53 ± 0.86a	8.16 ± 0.84a	8.25 ± 0.67a
MBC∶MBP	9.63 ± 0.56a	9.79 ± 0.76a	9.88 ± 0.49a	9.94 ± 0.46a
MBN∶MBP	1.18 ± 0.16a	1.32 ± 0.07a	1.24 ± 0.11a	1.22 ± 0.10a

注：SOC. 土壤有机碳；TN. 土壤全氮；TP. 土壤全磷；AP. 速效磷；pH. 土壤酸碱度；NH_4^+-N. 土壤铵态氮；NO_3^--N. 土壤硝态氮；土壤C∶N. 土壤碳氮比；土壤C∶P. 土壤碳磷比；土壤N∶P. 土壤氮磷比；MBC. 微生物生物量碳；MBN. 微生物生物量氮；MBP. 微生物生物量磷。数值为平均值 ± 标准误，$n = 4$。不同小写字母表示同一指标在不同林分类型间差异显著($P < 0.05$)。下同。

49.62%($P < 0.05$)。此外，PC 和 MP 的 TN、TP、NH_4^+-N、NO_3^--N、土壤 N∶P 和 MBC 均较 CL 显著提高($P < 0.05$)，而 AP 仅在 MP 中显著提高($P < 0.05$)；MBC∶MBN、MBC∶MBP 和 MBN∶MBP 在 4 种林分类型中均无显著差异($P > 0.05$)。

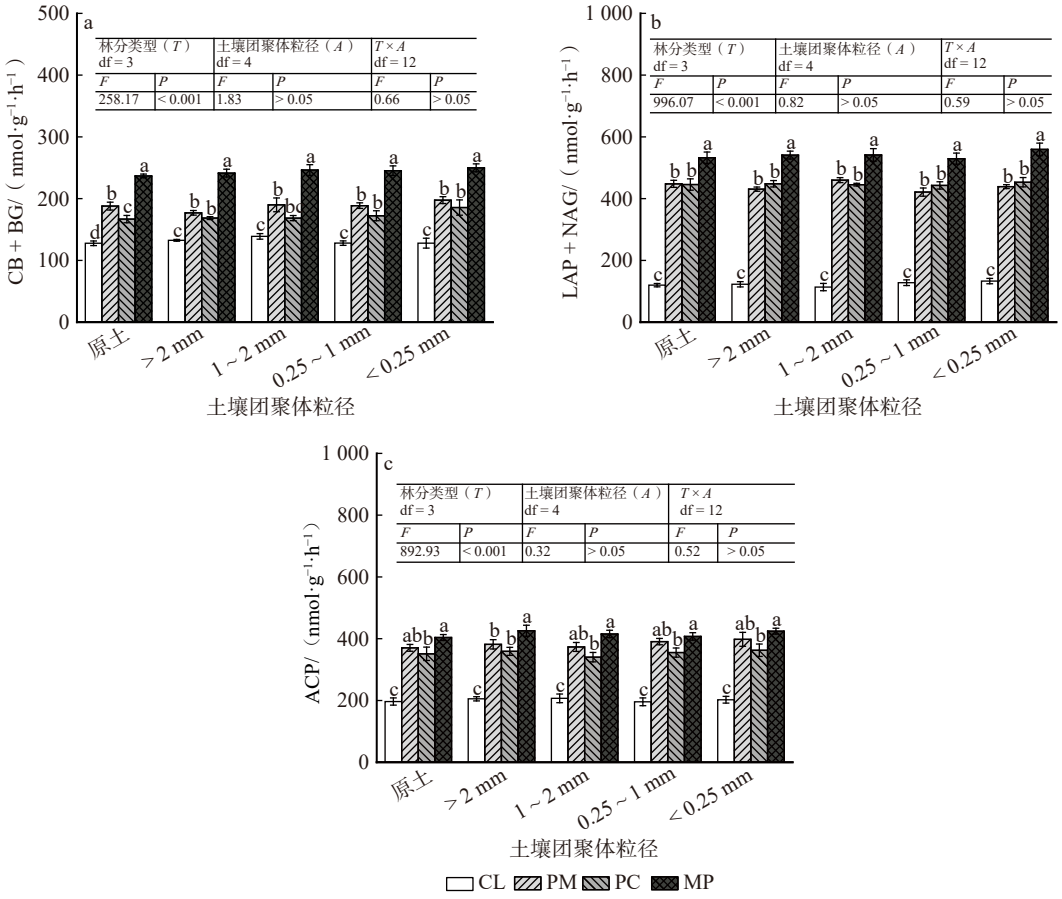
2.2 土壤酶活性的变化

经杉木人工林改造后的 3 种林分均显著影响土壤 C、N 和 P 循环相关酶活性($P < 0.01$)，而土壤团聚体粒径及其与林分类型的交互作用对酶活性无显著影响($P > 0.05$)。与 CL 相比，除 PC 的 1 ~ 2 mm 粒径团聚体外，PM、PC 和 MP 的土壤 C 循环相关酶活性(CB 与 BG)在原土和各粒径土壤团聚体(> 2 mm、1 ~ 2 mm、0.25 ~ 1 mm、< 0.25 mm)中均显著提高；其中 MP 原土和各粒径土壤团聚体较 CL 分别显著增加 85.42%、82.17%、77.37%、91.67% 和 95.35%($P < 0.05$)，且均显著高于 PM 和 PC。双因素方差分析表明，林分类型对土壤 C 循环相关酶活性具有显著主效应($P < 0.01$)，但土壤团聚体粒径及其与林分类型之间的交互作用均对土壤 C 循环相关酶活性无显著影响($P > 0.05$)(图 1a)。各林分类型间的土壤 N 循环相关酶活性(LAP 与 NAG)在原土和各粒径土壤团聚体中的变化规律与 C 循环相关酶活性相似(图 1b)。相较于 CL，PM、PC 和 MP 的 P 循环相关酶活性(ACP)在原土及各粒径土壤团聚体中均显著提高，其中在 MP 中提高尤为显著，其在原土和各粒径土壤团聚体中分别增加了 105.44%、107.34%、100.74%、108.21% 和 109.79%($P < 0.05$)；MP 与 PC 在原土和各粒径土壤团聚体间存在显著差异；但仅在 > 2 mm 的粒径土壤团聚体上与 PM 存在显著差异($P < 0.05$)(图 1c)。

2.3 土壤酶化学计量比的变化

如图 2 所示，4 种林分类型的土壤酶 C∶P、C∶P 和 N∶P 的范围分别为 0.81 ~ 1.14、0.84 ~ 0.97 和 0.85 ~ 1.07，林分类型对土壤酶 C∶N、C∶P 和 N∶P 影响显著($P < 0.001$)，而土壤团聚体粒径及其与林分类型的交互作用对土壤酶化学计量比均无显著影响($P > 0.05$)。PM、PC 和 MP 的土壤酶 C∶N 在原土和各粒径土壤团聚体中均显著低于 CL($P < 0.05$)(图 2a)；土壤酶 C∶P 只在 PM 的 > 2 mm 粒径土壤团聚体以及 PC 的原土、> 2 mm 和 0.25 ~ 1 mm 粒径土壤团聚体中显著低于 CL($P < 0.05$)(图 2b)；然而，相较于 CL，PM、PC 和 MP 的土壤酶 N∶P 在原土和各粒径土壤团聚体中均显著提高($P < 0.05$)(图 2c)。

林分类型对矢量长度(VL)和矢量角度(VA)有极显著影响($P < 0.001$)，而土壤团聚体粒径及其与林分类型的交互作用对土壤 VL 和 VA 均无显著影响($P > 0.05$)(图 3)。与 CL 相比，PM、PC 和 MP 的



BG. β-葡萄糖苷酶；CB. 纤维二糖水解酶；LAP. 亮氨酸氨基肽酶；NAG. N-乙酰−葡萄糖苷酶；ACP. 酸性磷酸酶。

图 1　不同林分类型下原土和各粒径土壤团聚体 C、N、P 相关循环酶活性

Fig. 1　Soil C, N and P cycling-related enzyme activities in the bulk soil and soil aggregates of different forest types

VL 在原土和各粒径团聚体中均显著降低($P < 0.05$)，MP 的 VL 在原土、> 2 mm 和 0.25 ~ 1 mm 粒径土壤团聚体中显著高于 PC($P < 0.05$)，而 PM 和 PC 的 VL 无显著差异($P > 0.05$)(图 3a)。与 CL 相比，PM、PC 和 MP 原土和各粒径团聚体的 VA 均显著减小并低于 45°($P < 0.05$)(图 3b)。

对 4 种林分中参与 C、N 和 P 循环相关酶活性进行相关性分析，结果表明 C 循环水解酶与 N 循环水解酶、C 循环水解酶与 P 循环水解酶、N 循环水解酶与 P 循环水解酶之间均存在极显著的正相关关系($P < 0.001$)，并呈线性相关(图 4a ~ c)，说明土壤中 C、N 和 P 循环水解酶之间存在着极显著的耦合效应。VL 和 VA 之间呈极显著正相关($P < 0.001$)(图 4d)。

2.4　酶活性及酶化学计量比变化的影响因素

Pearson 相关性分析表明，土壤 C∶N、MBC∶MBN、VL 和 VA 均与酶 C∶N 呈显著正相关，而土壤化学计量比(土壤 C∶P 和 N∶P)及 MBN∶MBP 均与酶 C∶N 呈极其显著负相关($P < 0.001$)；土壤化学计量比(土壤 C∶P 和 N∶P)、微生物生物量化学计量比(MBC∶MBP 和 MBN∶MBP)及 VL 与酶 C∶P 呈显著正相关，而土壤 C∶N、MBC∶MBN 及 VA 与酶 C∶P 呈显著负相关；土壤化学计量比(土壤 C∶P 和 N∶P)、微生物生物量化学计量比(MBC∶MBP 和 MBN∶MBP)均与酶 N∶P 呈显著正相关，而土壤 C∶N、MBC∶MBN、VL 和 VA 与酶 N∶P 呈极其显著负相关($P < 0.001$)(图 5)。

方差分解分析表明，土壤理化性质的单独解释率为 34.00%，土壤理化性质与土壤微生物性质的联合解释率为 50.70%(图 6a)。冗余分析(RDA)结果显示，第一主轴和第二主轴的解释率分别为 85.23% 和 1.75%，15 个环境因子与酶活性密切相关，其中 SOC($P < 0.01$)、TP($P < 0.01$)、土壤 N∶P($P < 0.01$)、土壤 C∶P($P < 0.01$)及 TN($P < 0.05$)是影响酶活性的最主要因子(图 6b)。

对酶化学计量比而言，土壤理化性质的单独解释率为 27.10%，与土壤微生物性质的联合解释率为 47.60%(图 7a)。RDA 结果显示，第一主轴和第二主轴的解释率分别为 71.90% 和 0.02%，12 个环境因子与酶化学计量比的改变密切相关，其中 SOC($P < 0.01$)、土壤 C∶N($P < 0.05$)和 MBC($P < 0.05$)是影响酶化学计量比的最主要因子(图 7b)。

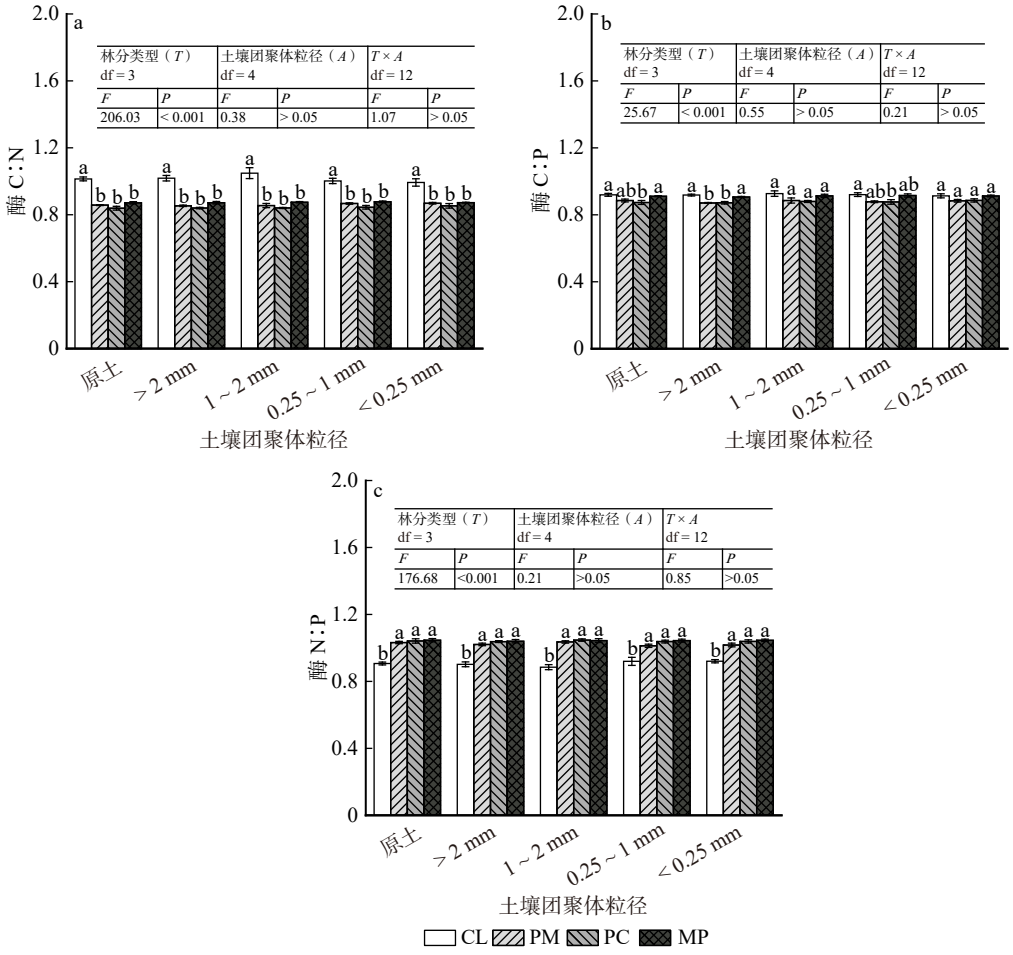


图 2 不同林分类型下原土和各粒径土壤团聚体 C、N、P 的酶化学计量比变化

Fig. 2 Variations in enzyme stoichiometry of C, N and P acquiring in the bulk soil and soil aggregates of different forest types

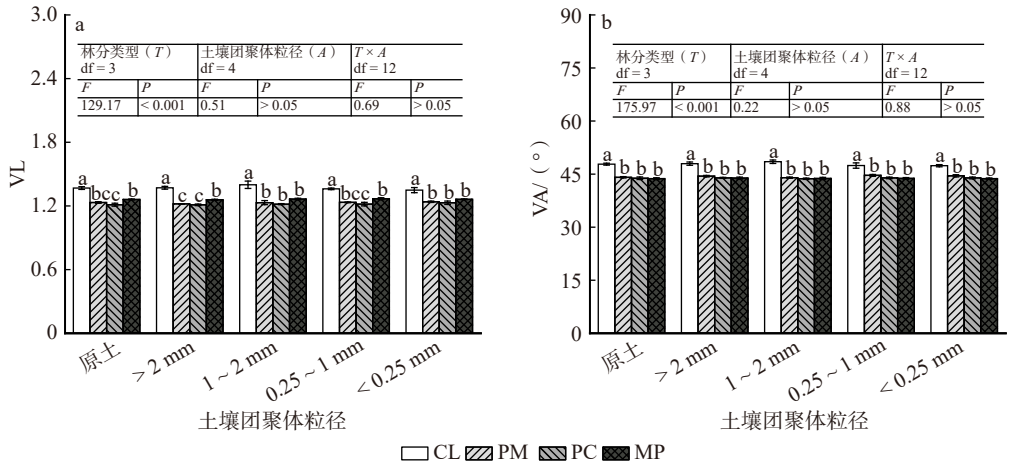


图 3 不同林分类型下原土和各粒径土壤团聚体的矢量长度（VL）和矢量角度（VA）

Fig. 3 Changes in vector length (VL) and vector angle (VA) in the bulk soil and soil aggregates of different forest types

3 讨 论

3.1 杉木人工林改造对土壤团聚体酶活性的影响

土壤 C、N 和 P 是调控植物生长、生态系统物质循环与能量流动的关键要素，且彼此间存在相互作用[33]。将杉木人工林改造为乡土阔叶林后，林分类型和结构的改变导致土壤中植物养分的供给状况发生变化，土壤有机 C、全氮、养分有效性（包括铵态氮、硝态氮和有效性磷）以及微生物生物量 C 和 N 均显著增加。这可能归因于杉木凋落物中含有较多木质素等难降解物质，分解速率较慢且养分含量相对较低[34]；而米老排和红锥作为阔叶树种，其根系分泌物丰富，凋落物产量高且质量更优，对改善土壤肥力更具有积极作用[35]。相较于米老排纯林和红锥纯林，

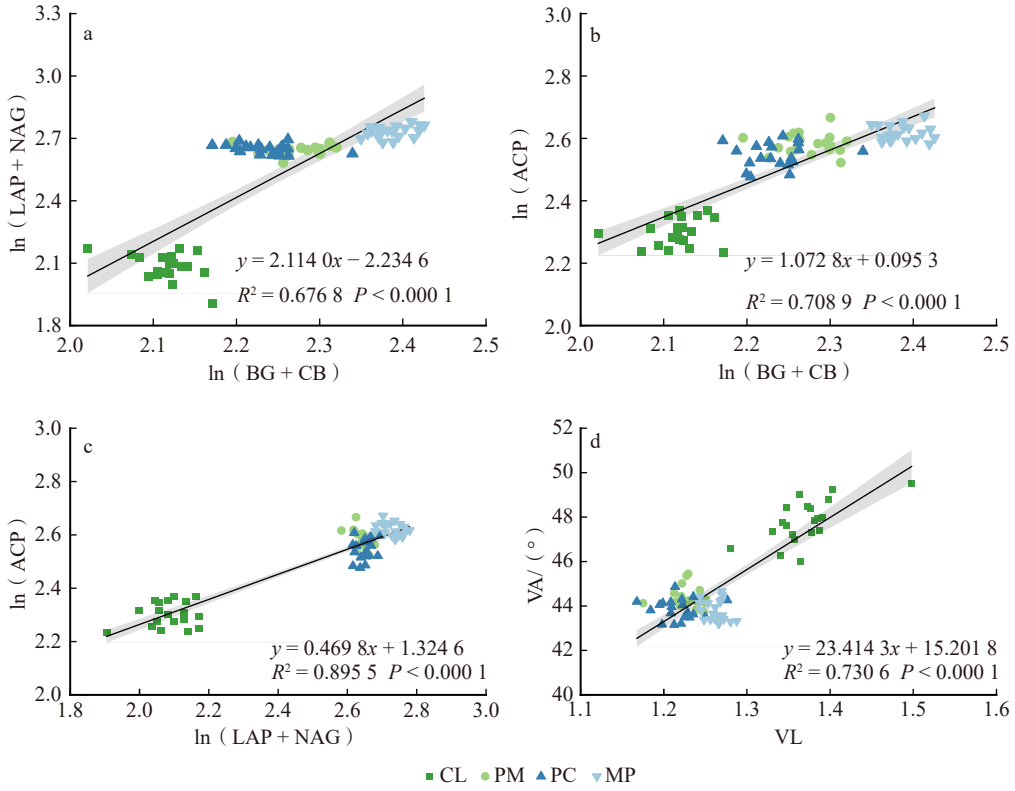


图 4　不同林分类型下原土和各粒径土壤团聚体土壤 C、N、P 转化水解酶之间的关系

Fig. 4　Stoichiometric correlations among C, N, and P acquiring enzymes within bulk soil and aggregates of different forest types

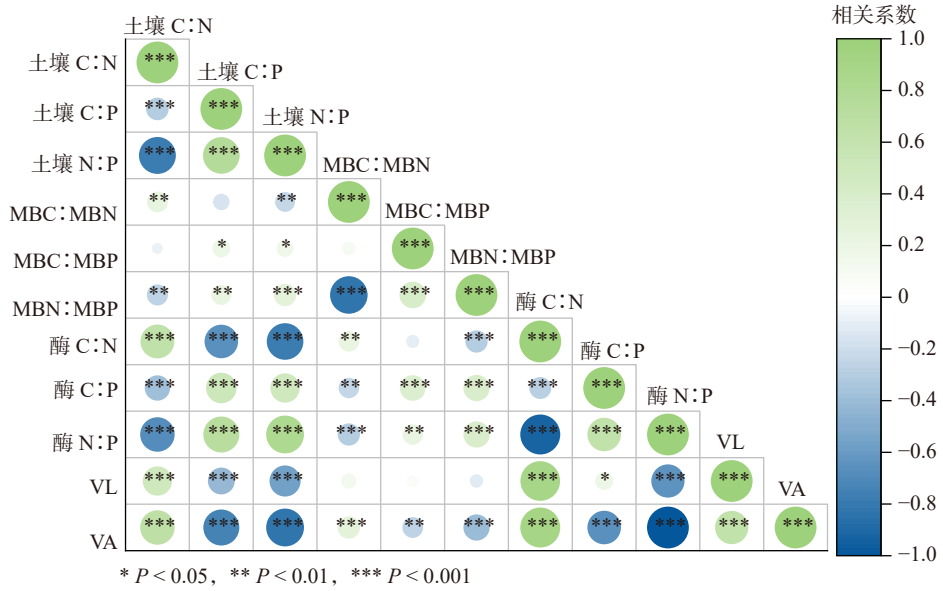


图 5　各因子与土壤酶活性和酶化学计量比之间的相关关系

Fig. 5　Correlations among individual factors and extracellular enzyme activity and extracellular enzyme stoichiometry

这一效应在米老排和红锥的混交林中尤为突出。前人研究表明，相较于纯林，混交林可以增加林地物种多样性，改善林分结构，同时伴随凋落物分解速率的提升，从而提高土壤肥力和林地生产力[36]。此外，米老排为深根树种，对 P 素具有提升作用，而红锥为浅根树种，对 N 素具有提升作用，两者混交可通过养分互补实现协同供给[37]，表明通过混交改造可增强生态系统养分循环与储存潜力，有助于维持森林生态系统的稳定性。

土壤酶活性与微生物群落联系密切，可反映微生物参与土壤 C、N 和 P 循环功能的变化，并对团聚体的稳定性具有一定影响[38]。在杉木人工林改造为阔叶纯林或混交林后，其原土和各粒径土壤团聚体的 C、N 和 P 循环相关酶活性均显著提高，表明阔叶树种更能促进土壤的 C、N 和 P 养分循环，这一结果与 Adamczyk 等[39]关于林分结构的改善可有效提高

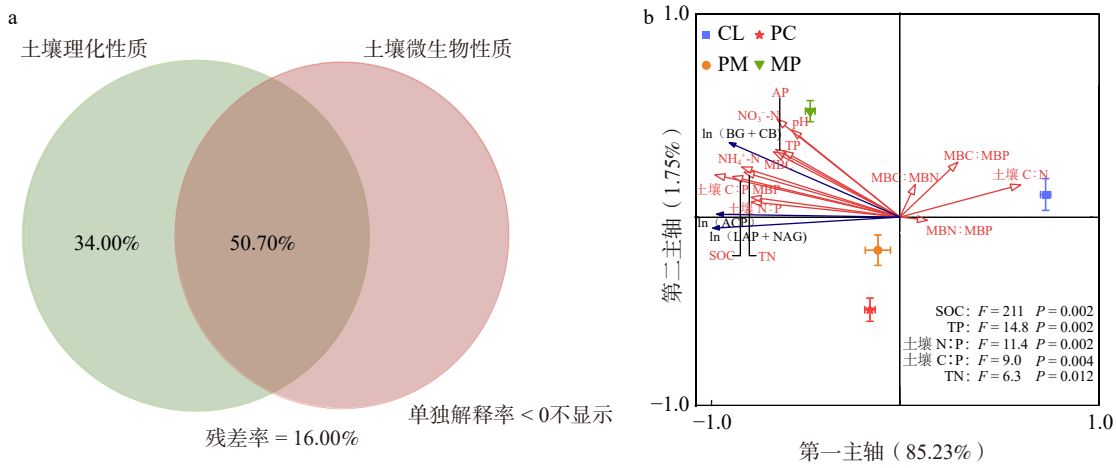


图 6 土壤酶活性的方差分解分析(a)及冗余分析(b)

Fig. 6 Variance partitioning analysis (VPA) (a) and redundancy analysis (RDA) (b) of soil enzyme activity

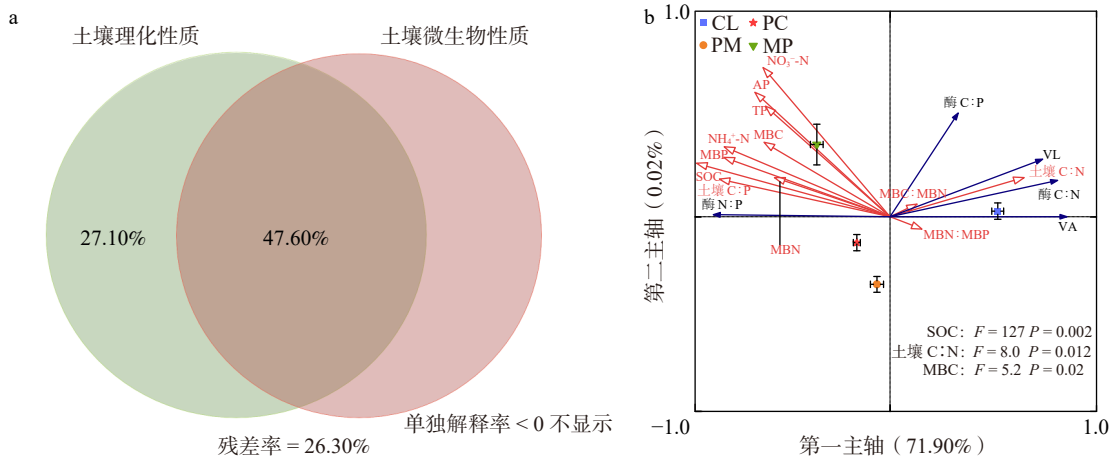


图 7 土壤酶化学计量比的方差分解分析(a)及冗余分析(b)

Fig. 7 VPA (a) and RDA (b) of soil enzyme stoichiometry

土壤酶活性的结论一致。杉木人工林改造为阔叶林后原土和各粒径级土壤团聚体中的 N 水解酶(LAP 和 NAG)活性显著增加，表明乡土阔叶树种对 N 素需求的增加可能刺激了酶的合成与分泌。且由于凋落物量及其分解速率增加，为参与 C 循环相关的水解酶提供更多底物，有利于促进其活性提高[40]。

本研究表明，同一林分不同粒径土壤团聚体的酶活性差异不显著，这与 Wang 等[41]发现不同粒径土壤团聚体的酶活性不同的结论相反。然而，与杉木纯林相比，改造后的阔叶人工林土壤 C、N 和 P 循环相关酶活性在原土及不同粒径级土壤团聚体中均显著提高，且在多种阔叶树种混交林的 0.25 ~ 1 mm 和 < 0.25 mm 土壤团聚体粒径中表现最高。其原因可能为较小的土壤团聚体具有较大表面积，吸附养分的能力也会随之增强，能为酶反应提供更多的营养物质，从而增强酶活性[42]。然而也有研究认为，大粒径土壤团聚体因其含有颗粒有机质，为酶促反应提供了丰富基质，从而使酶活性处于更高水平[43]。因此，不同粒径土壤团聚体中的酶活性可由多种因素影响，仍需综合考虑多方面因素并展开进一步研究。此外还发现土壤有机碳、全磷、土壤 N∶P、土壤 C∶P、全氮与土壤酶活性相关性最强，这与 Yang 等[44]发现土壤酶活性的变化主要是由土壤养分变化引起的研究结论一致，其原因可能归因于改造为阔叶树种后，林下凋落物数量增加、质量提高，使土壤有机碳、全氮等得到积累，并提高土壤微生物的活性，从而促进土壤养分的释放[45]。

3.2 杉木人工林改造对土壤团聚体酶化学计量比的影响

土壤酶化学计量比作为微生物代谢限制的敏感指标，能够有效反映森林生态系统养分循环的平衡状态[33]。本研究结果显示，不同林分的土壤酶 C∶N 范围为 0.81 ~ 1.14，低于全球水平(1.41)，表明该区域内的土壤 C 代谢酶活性较低，微生物群落主要受 C 源限制；而土壤 N 代谢酶活性较高，微生物对 N 源需求量大。土壤酶 C∶P 范围为 0.84 ~ 0.97，高于

全球水平(0.62)，同时酶 N∶P 范围为 0.85 ~ 1.07，高于全球水平(0.44)，这表明该区域的土壤微生物 P 的获取受到了严重限制，这一结果与亚热带人工林普遍存在 P 限制现象一致[46]。此外，本研究也发现 4 种林分中参与 C、N 和 P 循环相关的酶活性之间呈显著的正相关关系，表明杉木纯林改造为阔叶纯林或混交林后，C 矿化能力的提高可能有助于提升土壤 N 和 P 有效性，进而促进微生物代谢效率与生物量的积累，形成正向反馈，有效缓解 N、P 对微生物生长的限制[47]。

同时，土壤酶 C∶N∶P 为 1∶1.06∶1.15，偏离了 Sinsabaugh 等[45]对全球不同生态系统土壤酶荟萃分析提出的 1∶1∶1 理论值，表明该区域土壤微生物对 N、P 的需求最明显，这一偏差暗示该区域的土壤酶化学计量比更可能受土壤资源有效性的直接驱动，而非遵循严格的动态平衡理论，这一结果支持了近期关于区域尺度酶化学计量比变异性的研究结论[48−49]。进一步通过酶矢量分析发现，杉木纯林与改造后的林分(阔叶纯林及混交林)的矢量特征存在显著分异。改造后林分的矢量角度(VA)普遍低于 45°，表明其土壤微生物群落整体受 N 限制，而杉木纯林则表现出更高的 VA 值且大于 45°，表明该林分的土壤微生物群落整体受 P 限制。同时，所有林分的矢量长度(VL)均大于 1，但改造林分 VL 值呈下降趋势，表明微生物的 C 限制随乡土阔叶树种引入逐步缓解。这一变化可能归因于改造后的阔叶林具有更高的凋落物数量和质量，激活了微生物代谢活性，有效提升了土壤有机碳的转化效率[35]。

土壤有机 C、土壤 C∶N 及微生物生物量 C 是影响酶化学计量比变化的主要因子，其中土壤有机 C 解释了 61.9% 的变异，凸显了其对微生物代谢的调控作用。相关性分析进一步揭示了微生物化学计量比与土壤酶化学计量比显著相关，证实微生物生物量及其结构组成是表征土壤养分转化的核心生物指标[50]。此外，酶化学计量比(如酶 C∶P)与土壤 C∶P、N∶P 呈显著正相关，表明研究区杉木林阔叶化改造后通过凋落物输入与根系分泌物重塑了土壤养分化学计量特征，进而调控土壤微生物的酶合成策略[35]。

4　结　　论

通过整合土壤团聚体酶活性与酶化学计量比的协同分析，揭示了杉木人工林向乡土阔叶林转变后土壤微生物资源限制的关键机制。相较杉木纯林，阔叶林(尤其是混交林)能显著提升土壤养分水平和微生物生物量，同时提高与土壤 C、N 和 P 循环相关的酶活性，其中，阔叶混交林中 0.25 ~ 1 mm 和 < 0.25 mm 粒径团聚体土壤酶活性最高。土壤团聚体酶活性变异主要受土壤有机碳、全磷、土壤氮磷比、土壤碳磷比和全氮的影响，而酶化学计量比变化则依赖于土壤有机碳、土壤碳氮比和微生物生物量碳的影响。尽管杉木人工林阔叶化改造后缓解了土壤的 C 限制，但土壤 N 限制仍较为严重，建议通过合理施氮或引入固氮树种优化养分供给。该研究结果为我国亚热带人工林生态系统生产力提升和可持续经营提供了重要的科学依据。

参　考　文　献

[1] Xu H, You C, Tan B, et al. Effects of livestock grazing on the relationships between soil microbial community and soil carbon in grassland ecosystems [J]. Science of the Total Environment, 2023, 881: 163416.

[2] Yang T, Li X, Hu B, et al. Climate and soil properties shape latitudinal patterns of soil extracellular enzyme activity and stoichiometry: evidence from Southwest China [J]. Applied Soil Ecology, 2024, 197: 105319.

[3] Cui Y, Fang L, Guo X, 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.

[4] Moorhead D L, Sinsabaugh R L. A theoretical model of litter decay and microbial interaction [J]. Ecological Monographs, 2006, 76(2): 151−174.

[5] Qiu X, Peng D, Tian H, et al. Soil ecoenzymatic stoichiometry and microbial resource limitation driven by thinning practices and season types in *Larix principis-rupprechtii* plantations in North China [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 482: 118880.

[6] 姬文慧, 牟长城, 崔雅如, 等. 透光抚育强度对长白山“栽针保阔”林分凋落物截留和土壤蓄水动态的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(7): 61−72.
Ji W H, Mu C C, Cui Y R, et al. Effects of release cutting intensity on dynamics of litter interception and soil water storage in “planting conifer and preserving broadleaved tree” stand in Changbai Mountain, northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(7): 61−72.

[7] Staszel-Szlachta K, Lasota J, Szlachta A, et al. The impact of root systems and their exudates in different tree species on soil properties and microorganisms in a temperate forest ecosystem [J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 45.

[8] Camenzind T, Hättenschwiler S, Treseder K K, et al. Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests [J]. Ecological Monographs, 2018, 88(1): 4−21.

[9] 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 and Biochemistry, 2017, 104: 152−163.

[10] Liu S, Lin Z, Duan X, et al. Effects of soil microorganisms on aggregate stability during vegetation recovery in degraded granitic

red soil areas [J]. Applied Soil Ecology, 2024, 204: 105734.

[11] 刘亚龙, 王萍, 汪景宽. 土壤团聚体的形成和稳定机制: 研究进展与展望 [J]. 土壤学报, 2023, 60(3): 627−643.
Liu Y L, Wang P, Wang J K. Formation and stability mechanism of soil aggregates: progress and prospect [J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(3): 627−643.

[12] Wang C, Lin W, Jia S, et al. Effects of litter and root inputs on soil microbial community structure in subtropical natural and plantation forests [J]. Plant and Soil, 2025, 513(1): 1−16.

[13] Xu H, Yuan H, Yu M, et al. Large macroaggregate properties are sensitive to the conversion of pure plantation to uneven-aged mixed plantations [J]. Catena, 2020, 194: 104724.

[14] 王焱, 肖以华, 胡冬南, 等. 不同杉阔混交对退化杉木人工林土壤团聚体分布及其稳定性的影响 [J]. 水土保持研究, 2025, 32(5): 163−173.
Wang Y, Xiao Y H, Hu D N, et al. Effects of different Chinese fir-broadleaf mixed forests on soil aggregate distribution and stability in degraded Chinese fir plantations [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2025, 32(5): 163−173.

[15] 黄海梅, 颜金柳, 李佳君, 等. 马尾松人工林异龄混交改造对土壤团聚体酶活性及酶化学计量比的影响 [J]. 广西科学, 2024, 31(3): 427−438.
Huang H M, Yan J L, Li J J, et al. Effects of introducing other tree species of different ages into *Pinus massoniana* plantation on activities and stoichiometric ratios of enzymes associated with soil aggregates [J]. Guangxi Sciences, 2024, 31(3): 427−438.

[16] He Y, Zhang Q, Jiang C, et al. Mixed planting improves soil aggregate stability and aggregate-associated C-N-P accumulation in subtropical China [J]. Frontiers in Forests and Global Change, 2023, 6: 1141953.

[17] Mao L, Ye S, Wang S. Soil nutrient contents and stoichiometry within aggregate size classes varied with tea plantation age and soil depth in southern Guangxi in China [J]. Soil, 2022, 8(2): 487−505.

[18] 苏芝凤, 黄德周, 朱芷仪, 等. 亚热带森林不同土壤类型团聚体酶活性及化学计量特征的差异 [J]. 环境科学, 2025, 46(3): 1716−1728.
Su Z F, Huang D Z, Zhu Z Y, et al. Activity and stoichiometry of soil enzymes in aggregates of different soil types in subtropical forests [J]. Environmental Science, 2025, 46(3): 1716−1728.

[19] 郭大勇, 刘海燕, 杜鹃, 等. 土地利用方式对豫西丘陵区土壤团聚体稳定性及其化学计量特征的影响 [J]. 河南科技大学学报(自然科学版), 2024, 45(3): 88−95.
Guo D Y, Liu H Y, Du J, et al. Effects of land use type on soil aggregate stability and its stoichiometric characteristics in hilly region of west Henan Province [J]. Journal of Henan University of Science & Technology (Natural Science), 2024, 45(3): 88−95.

[20] 莫永俊, 曹小玉, 赵文菲, 等. 基于结构方程模型的杉木林林分结构多样性评价 [J]. 生态学报, 2024, 44(2): 745−756.
Mo Y J, Cao X Y, Zhao W F, et al. Evaluation of stand structure diversity of *Cunninghamia lanceolata* forest based on structural equation modeling [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 745−756.

[21] 王家妍, 陈亮, 莫冰萍, 等. 杉木人工林套种不同树种对林分生长和植物多样性的影响 [J]. 桉树科技, 2024, 35(2): 57−64.
Wang J Y, Chen L, Mo B P, et al. Effects of different interplanted species on growth and plant diversity in *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. Eucalypt Science & Technology, 2024, 35(2): 57−64.

[22] Kooch Y, Samadzadeh B, Hosseini S M. The effects of broad-leaved tree species on litter quality and soil properties in a plain forest stand [J]. Catena, 2017, 150: 223−229.

[23] He C, Fan F, Qiao X, et al. Sampling origins and directions affect the minimum sampling area in forest plots [J]. Journal of Vegetation Science, 2024, 35: e13232.

[24] Zhao Y F, Wang X, Jiang S L, et al. Climate and geochemistry interactions at different altitudes influence soil organic carbon turnover times in Alpine grasslands[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 320: 107591.

[25] Schutter M E, Dick R P. Microbial community profiles and activities among aggregates of winter fallow and cover-cropped soil [J]. Soil Science Society of America Journal, 2002, 66(1): 142.

[26] Murphy J, Riley J P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters [J]. Analytica Chimica Acta, 1962, 27: 31−36.

[27] Saiya-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 Biology and Biochemistry, 2002, 34(9): 1309−1315.

[28] 刘政, 索沛蘅, 轩寒风, 等. 南方红壤侵蚀区马尾松林植被恢复对土壤氮有效性和微生物量碳、氮季节动态的影响 [J]. 生态学报, 2025, 45(5): 2094−2103.
Liu Z, Suo P H, Xuan H F, et al. Seasonal dynamics of soil nitrogen availability and microbial biomass carbon, nitrogen along restoration ages of *Pinus massoniana* plantations in red soils erosion region at southern China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2094−2103.

[29] 许涛, 李晓英, 蔡慧颖, 等. 林火对大兴安岭多年冻土区灌丛湿地土壤微生物生物量碳/氮的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2025, 53(1): 147−155.
Xu T, Li X Y, Cai H Y, et al. Effects of forest fires on soil microbial biomass carbon and nitrogen in shrub wetlands of the permafrost zone in the Greater Khingan Range [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2025, 53(1): 147−155.

[30] 王思瑶, 王玉娟, 邱开阳, 等. 贺兰山土壤微生物生物量 C、N、P 化学计量特征沿海拔梯度的变化规律及其影响因素 [J]. 草业科学, 2024, 41(7): 1558−1570.
Wang S Y, Wang Y J, Qiu K Y, et al. Variation regularity of stoichiometric characteristics of soil microbial biomass C, N and P along the altitudinal gradient and their influencing factors in Helan Mountains [J]. Pratacultural Science, 2024, 41(7): 1558−1570.

[31] 贺明霞, 黄雪蔓, 尤业明, 等. 马尾松人工林混交改造下根系−菌

丝–微生物互作对土壤磷转化的调控机制 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(3): 83−94.
He M X, Huang X M, You Y M, et al. Regulatory mechanism of root-mycelial-microorganism interactions on soil phosphorus transformation of *Pinus massoniana* plantation under mixed renovation [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(3): 83−94.

[32] Jing X, Chen X, Fang J, et al. Soil microbial carbon and nutrient constraints are driven more by climate and soil physicochemical properties than by nutrient addition in forest ecosystems [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 141: 107657.

[33] 周梦田, 刘莉, 付若仙, 等. 杉木与木荷凋落物分解对杉木人工林土壤碳氮含量和酶活性的影响 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2024, 48(5): 131−138.
Zhou M T, Liu L, Fu R X, et al. Effects of litter decomposition of *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba* on soil carbon contents, nitrogen contents and enzyme activities in *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition), 2024, 48(5): 131−138.

[34] 谭许脉, 张文, 肖纳, 等. 杉木林改造成乡土阔叶林对林下植物物种组成和多样性的影响 [J]. 生态学报, 2022, 42(7): 2931−2942.
Tan X M, Zhang W, Xiao N, et al. Effects of understory plant species composition and diversity under transforming Chinese fir into precious indigenous broadleaf plantations [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2931−2942.

[35] Zhang J, Kang L, Cao Y, et al. Litter decomposition in pure and mixed plantations on the Loess Plateau, China: lack of home-field advantage [J]. Catena, 2024, 244: 108239.

[36] 何钦霞, 黄海梅, 李济银, 等. 马尾松人工林异龄混交改造对林下植物多样性及功能群的影响 [J]. 生态学杂志, 2025, 44(10): 3379−3388.
He Q X, Huang H M, Li J Y, et al. Effects of uneven-aged mixed transformation of *Pinus massoniana* plantation on understory plant diversity and functional groups [J]. Journal of Ecology, 2025, 44(10): 3379−3388.

[37] 梁育兴, 袁在翔, 王凯, 等. 米老排与红锥的不同种植模式对林下凋落物和土壤水源涵养能力的影响 [J]. 水土保持通报, 2024, 44(6): 57−67,128.
Liang Y X, Yuan Z X, Wang K, et al. Effects of different planting models of *Mytilaria laosensis* and *Castanopsis hystrix* on water conservation capacity of litter and soil under forest [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(6): 57−67,128.

[38] Williams G, Miller R, Deng S. Dynamic relationships between microbial community, enzyme activity, and soil properties across global ecosystems [J]. Applied Soil Ecology, 2025, 206: 105843.

[39] Adamczyk B, Kilpeläinen P, Kitunen V, et al. Potential activities of enzymes involved in N, C, P and S cycling in boreal forest soil under different tree species [J]. Pedobiologia, 2014, 57(2): 97−102.

[40] Yan J, Huang X, Su X, et al. Introducing N_2-fixing tree species into *Eucalyptus* plantation in subtropical China alleviated carbon and nitrogen constraints within soil aggregates [J]. Forests, 2022, 13(12): 2102.

[41] Wang B, Brewer P E, Shugart H H, et al. Soil aggregates as biogeochemical reactors and implications for soil-atmosphere exchange of greenhouse gases: a concept [J]. Global Change Biology, 2019, 25(2): 373−385.

[42] Wang Y, Yao Y, Han B, et al. Augmenting the stability of soil aggregate carbon with nutrient management in worldwide croplands[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2024, 370: 109052.

[43] 杨洪炳, 肖以华, 李明, 等. 典型城市森林旱季土壤团聚体稳定性与微生物胞外酶活性耦合关系 [J]. 生态环境学报, 2021, 30(10): 1976−1989.
Yang H B, Xiao Y H, Li M, et al. Coupling relationship between soil aggregate stability and microbial extracellular enzyme activities in typical urban forests during the dry season [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(10): 1976−1989.

[44] Yang Y, Liang C, Wang Y, et al. Soil extracellular enzyme stoichiometry reflects the shift from P-to N-limitation of microorganisms with grassland restoration [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 149: 107928.

[45] 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.

[46] Yao X, Hui D, Xing S, et al. Mixed plantations with N-fixing tree species maintain ecosystem C∶N∶P stoichiometry: implication for sustainable production [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 191: 109356.

[47] Jing Z, Chen R, Wei S, et al. Response and feedback of C mineralization to P availability driven by soil microorganisms [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 105: 111−120.

[48] Li J, Wu J, Yu J, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in response to precipitation changes in terrestrial ecosystems [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 191: 109321.

[49] Quan P, Yang Y, Xu Y, et al. Soil extracellular enzyme stoichiometric ratios reveal microbial metabolism in response to resource limitation along altitudinal gradient [J]. Catena, 2025, 259: 109348.

[50] Wang S, Jin Z, Li X, et al. Characterization of microbial carbon metabolism in karst soils from *Citrus* orchards and analysis of its environmental drivers [J]. Microorganisms, 2025, 13(2): 267.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　孙向阳）