

黄土高原刺槐林根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节差异

段露露^{1,2}, 乔芷瑛^{1,2}, 袁艳红^{1,2}, 汪莉^{1,2}, 吴铎^{1,2}, 赵发珠^{1,2,5,*}, 任成杰³, 郭垚鑫⁴,
王俊^{1,2,5}

(1 陕西省地表系统与环境承载力重点实验室, 西安 710127; 2 西北大学城市与环境学院, 西安 710127; 3 西北农林科技大学, 杨凌 712100; 4 西北大学生命科学学院, 西安 710127; 5 陕西省碳中和技术重点实验室, 西安 710127)

摘要: 为探究人工林根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节动态及影响因素, 在黄土高原安塞区五里湾流域选取 3 个季节 (春季、夏季、秋季) 刺槐人工林的根际和非根际土壤为研究对象, 测定其理化性质、微生物量和胞外酶活性等指标, 计算化学计量失衡、矢量特征及元素利用效率, 分析根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节变化特征及影响因素。结果表明 (1) 根际和非根际 C:N 失衡在季节上均表现为夏季 > 春季 > 秋季, 在夏季达到最大值 (0.91 和 3.22), 而 C:P 和 N:P 失衡呈现先降低后增加的趋势, 表明微生物在季节上受到底物不平衡的影响。(2) 矢量长度和矢量角度的变化表明根际与非根际土壤微生物均在夏季受到较强的碳、氮限制, 而在春、秋季受到较强的磷限制。(3) 根际和非根际土壤微生物碳利用效率在夏季最低 (0.18 和 0.10), 氮、磷利用效率在夏季最高 (分别为 0.83 和 0.93、0.93 和 0.96)。(4) 偏最小二乘路径模型结果表明, 根际和非根际土壤微生物均通过化学计量失衡特征和胞外酶活性间接地影响元素利用效率, 而非根际土壤微生物化学计量失衡对元素利用效率有直接影响。研究结果有助于深入理解人工林根际和非根际土壤微生物的养分利用机制, 为生态脆弱地区的人工林管理提供理论依据。

关键词: 根际和非根际; 化学计量失衡; 胞外酶; 资源限制; 元素利用效率

Seasonal differences of soil microbial element utilization efficiency in rhizosphere and bulk soil *Robinia pseudoacacia* forest on the Loess Plateau

Abstract: To investigate the seasonal dynamics and influencing factors of microbial elements use efficiency in the rhizosphere and bulk soils, the rhizosphere and bulk soils of *Robinia pseudoacacia* plantations in three seasons (Spring, Summer, and Autumn) were selected as the study objects in Ansai area of the Loess Plateau. Soil physicochemical properties, microbial biomass were measured, and stoichiometric imbalance, vector characteristics, and element use efficiency were calculated. The results showed that: (1) In rhizosphere and bulk soil, the variation of C: N imbalance showed summer > spring > autumn and reached a maximum value in summer (0.91 and 3.22), while C:P and N:P imbalance showed a trend of first decreasing and then increasing, suggesting that microorganisms were seasonally affected by substrate imbalance. (2) Changes in vector angle and vector length indicated that both rhizosphere and bulk soil microorganisms were affected by stronger carbon and nitrogen limitation in summer, and stronger phosphorus limitation in spring and autumn (3) The soil microbial carbon use efficiency were the lowest in summer (0.18 and 0.10), and the nitrogen and phosphorus use efficiency were the highest in summer (0.83 and 0.93, 0.93 and 0.96) in rhizosphere and bulk soil. (4) Partial least squares path modeling results showed that microorganisms in rhizosphere and bulk soil indirectly influenced elemental use efficiency through stoichiometric imbalance characteristics and extracellular enzyme activities, while stoichiometric imbalance in bulk soil had a direct effect on microbial elemental use efficiency. The results of the study contribute to an in-depth understanding of the nutrient utilization mechanisms of rhizosphere and bulk soil microorganisms in plantation forests, and provide a theoretical basis for the management of plantation forests in ecologically fragile areas.

Key words: rhizosphere and bulk; stoichiometric imbalance; extracellular enzymes; resource limitation; element use efficiency

1 引言 (Introduction)

元素利用效率表征了土壤微生物对于碳氮磷的利用和分配,是评价微生物对土壤养分固定贡献的重要指标。其中,碳利用效率(Carbon use efficiency, CUE)被定义为微生物生长所需的碳与吸收碳之间的比值,微生物 CUE 的高低是决定土壤碳库储存的关键因子(Manzoni et al.,2012)。较高的 CUE 表示微生物群落会将更多的碳转化为生物量,用于自身生长发育,从而降低碳损失(Kallenbach et al.,2016),因此通过提高土壤中微生物的碳利用效率,可以促进全球土壤碳储存,减缓气候变化(Tao et al.,2023)。土壤微生物 CUE 会受到温度、湿度和底物等因子的影响(Allison et al.,2010; Manzoni et al.,2012),例如, CUE 对温度升高的响应表现出多样性,包括增加(Li et al.,2018)、降低(Schimel et al.,2022) 和无明显反应(Steinweg et al.,2008)。温度的影响同时体现在季节变化中,例如,大多数研究认为微生物在温暖季节 CUE 较低,而在寒冷季节 CUE 较高(Tang et al.,2016; Ullah et al.,2021),然而也有研究表明 CUE 没有显著的季节变化特征(Xiong et al.,2022)。微生物氮、磷利用效率(Nitrogen use efficiency, NUE; Phosphorus use efficiency, PUE)也受到温度和水分的影响(Nottingham et al.,2019),其中 Zhang 等(2019) 研究认为微生物 NUE 对温度升高有积极响应,且对水分变化的响应不大,而在极端气候中对 NUE 和 PUE 的研究结果则相反(Mooshammer et al.,2017)。另外,温度会通过养分计量比、酶活性计量比等特征来调控元素利用效率。Mooshammer 等(2014) 研究表明微生物 CUE 随着 C:N 的增加而降低, NUE 随着 C:N 不平衡的增加而非线性增加。He 等(2023) 认为土壤胞外酶计量比对草地和森林生态系统的土壤 CUE 具有显著影响。同时, Cui 等(2020)发现微生物受到碳限制的程度增强会降低 CUE。由于温度和相关因素对元素利用效率的影响不一致,这限制了对微生物元素利用效率的理解,因此需要进一步分析元素利用效率的不同季节动态以及影响因素。

根际是微生物活动参与植物和微生物之间资源交换的桥梁(Kang et al.,2022),根际土壤具有较高的养分可用性,植物根系和根际微生物会构成竞争关系,从而刺激微生物活性和其对营养物质的需求,分解和利用有机质(Finzi et al.,2015)。与非根际土壤相比,根际土壤具有更丰富的微生物群落和更高的 CUE (Macia-Vicente et al.,2020)。大多数研究认为在森林土壤中根际微生物 CUE 大于非根际(Lv et al.,2023),而 Lucas 等(2020) 在落叶阔叶林的研究中则相反。因此,森林根际和非根际土壤中养分条件、微生物活性的差异均会影响碳利用效率,造成根际和非根际土壤微生物对养分利用的差异。

黄土高原是中国主要的生态系统脆弱区之一,植树造林是恢复受干扰生态系统的有效措施(Liu et al., 2018),其中刺槐是黄土高原的主要人工林树种(Jiao et al.,2012),为开展人工林土壤微生物 CUE 的研究提供了有利条件。因此,为了探究根际和非根际在季节动态上元素利用效率的差异及其影响因素,本研究选取了黄土高原人工林恢复区季节动态上(春、夏、秋季)根际和非根际土壤为研究对象,测定和计算微生物元素利用效率,分析根际和非根际土壤资源限制和元素利用效率在不同季节间的变化差异,探索资源限制和元素利用效率受到化学计量失衡和胞外酶活性影响的机制。研究可为人工林土壤养分管理提供理论支持。

2 材料与方法 (Samples and methods)

2.1 研究区概况与样品采集

研究地位于黄土高原腹地的安塞区五里湾流域(109°35'—109°37' E, 36°87'—36°88' N),该地区的气候属于温带大陆性季风气候,年均温度为 8.8℃,年均降雨量为 505.3 mm,降雨主要集中在夏季。土壤类型属于易受侵蚀的黄绵土,其土质疏松,有机质含量低;该区植被类型是以刺槐(*Robinia pseudoacacia*)为主的人工植被,主要种植了山杏(*Armeniaca sibirica*)和山桃(*Amygdalus davidiana*),槐木以柠条(*Caragana korshinskii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)为主,草本植物主要有猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等。本研究选取了 4 个海拔、坡度基本一致、树龄在 16~46 年的刺槐人工林样地,采集春、夏、秋季的根际和非根际土壤。

本研究于 2020 年 10 月(秋季)、2021 年 3 月(春季)、2021 年 6 月(夏季)在黄土高原进行土壤样

品采集,因2020年12月土壤结冰未进行采样。在每个样地设置3个20 m × 20 m的采样样方,在每块样方内,按“S”型选取10个固定采样点(用于后续采样),采样前先清除地表凋落物,用内径5 cm的土壤取样钻采集0-10 cm土壤(带根),去除不含根系的土壤,然后用无菌软毛刷刷下紧贴根部的土壤作为根际土;非附着的土壤作为非根际土;将同一样方采样点的10份土壤样品进行充分混合,作为一个土壤样品。所有混合后的土样通过2 mm网筛去除根系及其他杂物,每次采样均得到12份土壤样品,将样品装入标记好的塑封袋后使用装有冰袋的保温箱运回实验室。将每份土样均分为两部分:一份样品室内自然风干后,用于测量基础理化指标;另一份鲜土储存在4℃下用于测量微生物量和胞外酶活性。

2.2 土壤样品测定

在105℃下将铝制培养皿中的新鲜土壤干燥24 h后,称重至土壤重量不再发生变化,用重量法测定土壤含水量。土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)通过元素分析仪(EA3000)测定。土壤总磷(TP)采用硫酸-高氯酸消解,钼锑抗比色法进行测定。土壤可溶性有机碳(DOC)、氮(DON)采用0.5 mol·L⁻¹ K₂SO₄溶液浸提,并用连续流动分析仪进行测定(Jones & Willett,2006),土壤速效磷采用NaHCO₃浸提,钼锑抗比色法进行测定。本研究采用熏蒸提取技术测量鲜土的微生物量碳(MBC)、氮(MBN)、磷(MBP)(Brookes et al.,1982; Brookes et al.,1985; Vance et al.,1987)。胞外酶活性的测量采用96孔微孔板荧光法(Saiya-Cork et al.,2002),测定包括β-葡萄糖苷酶(β-1, 4-glucosidase, BG)、亮氨酸氨肽酶(Leucine aminopeptidase, LAP)、N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶(β-N- acetylglucosaminidase, NAG)、碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase, AKP)。

2.3 数据处理

通过计算DOC:DON、DOC:DOP、DON:DOP与MBC:MBN、MBC:MBP、MBN:MBP的比值,可以确定微生物群落与土壤可利用资源之间的化学计量失衡。具体计算公式如下:

$$C:N_{imbalance} = \frac{DOC:DON}{MBC:MBN} \quad (1)$$

$$C:P_{imbalance} = \frac{DOC:DOP}{MBC:MBP} \quad (2)$$

$$N:P_{imbalance} = \frac{DON:DOP}{MBN:MBP} \quad (3)$$

为了确定季节动态上的资源限制情况,计算了胞外酶的矢量特征(Moorhead et al.,2016)。

矢量特征的计算公式如下:

$$VL = SQRT \left[\left(\frac{BG}{BG + AKP} \right)^2 + \left(\frac{BG}{BG + LAP + NAG} \right)^2 \right] \quad (4)$$

$$VA = DEGREES \left[ATAN2 \left(\frac{BG}{BG + AKP}, \frac{BG}{BG + LAP + NAG} \right) \right] \quad (5)$$

式中VL代表胞外酶活性矢量长度,表示微生物代谢受碳限制的程度,VL值越大,微生物受碳限制程度越强;VA(°)代表胞外酶活性矢量角度,表示微生物代谢受氮或磷限制的程度;VA大于45°表示微生物受磷限制,VA小于45°表示微生物受氮限制。

碳利用效率计算公式如下(SInSabaugh et al.,2016):

$$CUE = CUE_{max} \times \left[\frac{S_{C:N} \times S_{C:P}}{(S_{C:N} + K_x) \times (S_{C:P} + K_x)} \right]^{0.5} \quad (6)$$

$$S_{C:X} = \frac{1}{EEA_{C:X}} \times \frac{B_{C:X}}{L_{C:X}} \quad (7)$$

CUE_{max}表示受到热力学约束的微生物生长效率上限,取值0.6。K_x为半饱和系数,取值0.5。SC:X是一个标量,表示生物酶活性的分配在多大程度上抵消了可用资源元素组成与微生物生物量组成之间的差异。EEAC:X表示BG:(LAP+NAG)或BG:AKP,BC:X表示MBC:MBN或MBC:MBP,LC:X表示SO

C:TN 或 SOC:TP。

氮、磷利用效率计算公式如下:

$$XUE = XUE_{max} \left[\frac{S_{X:C}}{S_{X:C} + K_C} \right] \quad (8)$$

$$S_{X:C} = \frac{1}{EEA_{X:C}} \times \frac{B_{X:C}}{L_{X:C}} \quad (9)$$

式中 XUE 表示 NUE 或 PUE。XUE_{max}=1.0 表示受到热力学约束的微生物氮、磷利用效率上限, K_C=0.5 为半饱和系数。EEA_{X:C} 表示(LAP+NAG):BG 或 AKP:BG, B_{X:C} 表示 MBN:MBC 或 MBP:MBC, L_{X:C} 表示 TN:SOC 或 TP:SOC。

2.4 数据分析

单因素方差分析 (ANOVA) 用于分析土壤理化性质、酶活性、矢量特征及元素利用效率在不同季节间差异的显著性, 秩和检验 (Wilcoxon Signed Rank Test) 用于分析根际和非根际差异的显著性。采用偏最小二乘路径模型 (Partial least squares Structural equation modeling, PLS-PM) 从化学计量失衡角度进一步明确季节动态对元素利用效率的影响。以上分析和绘图均使用 R studio (R studio for Windows, version 4.2.1)。

结果 (Results)

3.1 根际和非根际土壤微生物理化性质及微生物量的季节动态

在春、夏、秋三个季节, 根际土壤 SOC、DOP 表现为显著的先升高后降低的趋势, 而 TP、MBP 先降低后升高, DOC、MBC 和 MBN 含量显著降低 ($p < 0.05$); 非根际土壤 SOC、DOC 等养分含量先升高后降低, 而 MBC、TN、DON 先降低后升高, TP 逐渐上升而 MBP 则显著下降 ($p < 0.05$)。根际与非根际土壤养分计量比在不同季节表现出相同的变化趋势, 其中 SOC:TN 等养分计量比先升高后下降, MB C:MBN 等养分计量比先降低后升高, TN:TP 逐渐下降。季节变化对土壤理化性质和微生物量具有显著影响, 且在根际和非根际中的变化趋势有所差异 ($p < 0.05$, 表 1)。

表 1 土壤理化性质及微生物量

Table.1 Soil physiochemical properties and microbial biomass

参数	取样位置	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
土壤有机碳	r	9.66 ± 0.71Bb	16.05 ± 0.63Aa	3.13 ± 0.16Ac
SOC (g kg ⁻¹)	b	5.31 ± 0.59Ab	17.25 ± 0.89Ba	3.27 ± 0.18Ac
土壤全氮	r	1.12 ± 0.08Ba	0.74 ± 0.07Bb	0.44 ± 0.01Ac
TN.(g kg ⁻¹)	b	0.73 ± 0.08Aa	0.7 ± 0.08Aa	0.45 ± 0.02Ab
土壤全磷	r	0.85 ± 0.07Ba	0.6 ± 0.01Ab	0.68 ± 0.05Ab
TP (g kg ⁻¹)	b	0.34 ± 0.03Ab	0.6 ± 0.01Aab	0.86 ± 0.18Aa
土壤碳氮比	r	8.77 ± 0.6Bb	23.37 ± 1.75Aa	7.05 ± 0.14Ab
SOC:TN	b	7.22 ± 0.24Ab	27.06 ± 1.87Ba	7.22 ± 0.16Bb
土壤碳磷比	r	11.64 ± 0.81Ab	26.64 ± 1.11Aa	4.92 ± 0.44Ac
SON:TP	b	16.4 ± 1.9Bb	28.86 ± 1.52Ba	6.79 ± 1.89Ac
土壤氮磷比	r	1.39 ± 0.14Aa	1.23 ± 0.13Aa	0.7 ± 0.06Ab
TN:TP	b	2.28 ± 0.28Ba	1.17 ± 0.14Ab	0.92 ± 0.24Ab
可溶性有机碳	r	450.97 ± 38.79	390.64 ± 16.05	300.89 ± 13.47
DOC (mg kg ⁻¹)	b	336.8 ± 29.41A	397.34 ± 4.58B	296.98 ± 16.85

可溶性有机氮	r	37.64 ± 3.62Ba	27.14 ± 1.55Bb	20.75 ± 0.4Bb
DON (mg kg ⁻¹)	b	20.29 ± 1.33Aa	14.58 ± 0.26Ab	19.23 ± 0.67Aa
可溶性有机磷	r	1.53 ± 0.1Bb	4.2 ± 0.26Ba	1.26 ± 0.1Bb
DOP (mg kg ⁻¹)	b	0.59 ± 0.04Ab	3.39 ± 0.26Aa	0.85 ± 0.07Ab
可溶性碳氮比	r	12.46 ± 0.72Ab	15.01 ± 1.12Aa	14.55 ± 0.68Aa
DOC:DON	b	16.43 ± 0.5Bb	27.36 ± 0.58Ba	15.75 ± 1.11Bb
可溶性碳磷比	r	303.89 ± 28.65	96.78 ± 6.75Ab	260.13 ± 25.39
DOC:DOP	b	560.54 ± 18.27	123.4 ± 7.39Bc	359.77 ± 17.12
可溶性氮磷比	r	24.63 ± 1.84Aa	6.49 ± 0.15Bc	17.77 ± 1.58Ab
DON:DOP	b	34.18 ± 0.77Ba	4.55 ± 0.32Ac	24.23 ± 2.24Bb
微生物量碳	r	288.86 ± 39.66	163.05 ± 11.88	136.27 ± 8.91B
MBC (mg kg ⁻¹)	b	171.53 ± 28.81	89.96 ± 8.32Ab	111.69 ± 4.46A
微生物量氮	r	13.71 ± 0.48Ba	9.66 ± 0.35Ab	6.67 ± 0.66Bc
MBN (mg kg ⁻¹)	b	8.64 ± 0.87Aa	9.57 ± 0.35Aa	5.12 ± 0.7Ab
微生物量磷	r	11.92 ± 0.74Ba	5.2 ± 0.34Ab	5.35 ± 0.51Bb
MBP (mg kg ⁻¹)	b	8.04 ± 0.68Aa	5.87 ± 0.18Bb	4.4 ± 0.4Ac
微生物量碳氮	r	21.46 ± 3.04Aa	16.89 ± 1.12Ba	24.47 ± 4.34Aa
MBC:MBN	b	18.85 ± 1.22Ab	9.78 ± 1.22Ac	28.46 ± 4.85Aa
微生物量碳磷	r	24.75 ± 3.2Ba	32.85 ± 3.06Ba	31.31 ± 5.8Aa
MBC:MBP	b	20.13 ± 1.57Ab	15.37 ± 1.39Ab	27.99 ± 2.89Aa
微生物氮磷比	r	1.23 ± 0.12Bb	1.95 ± 0.15Ba	1.26 ± 0.06Bb
MBN:MBP	b	1.06 ± 0.02Ab	1.64 ± 0.06Aa	1.11 ± 0.07Ab

说明: r 代表根际, b 代表非根际。不同大写字母表示不同生境(根际或非根际)在相同季节间的差异显著 ($p < 0.05$), 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($p < 0.05$), 下同。

3.2 根际和非根际土壤胞外酶活性及化学计量特征的季节动态

在春、夏、秋三个季节, BG、LAP+NAG 活性均在根际和非根际中表现为先升高后降低的变化趋势, 而 AKP 活性先下降后上升。根际土壤胞外酶活性总体均显著高于非根际土壤 ($p < 0.05$)。BG: (LAP+NAG)在根际和非根际土壤中均在夏季最低, 而 BG: AKP 和(LAP+NAG): AKP 在夏季显著高于春、秋季。土壤胞外酶及其计量比在不同季节的变化趋势有所不同 ($p < 0.05$, 表 2)。

表 2 土壤胞外酶活性及计量比

Table.2 soil extracellular enzyme activity and metabolic quotient

参数	取样位置	春季	夏季	秋季
		Spring	Summer	Autumn
β-葡萄糖苷酶	r	936.8 ± 66.43Ba	1000.43 ± 61.61B	454.87 ± 50.73A
(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) BG	b	750.91 ± 94.92Aa	939.37 ± 80.53Aa	537.98 ± 60.33B
亮氨酸氨肽酶	r	28.9 ± 8.59Ba	40.61 ± 2.24Aa	41.93 ± 4.72Ba
(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) LAP	b	26.93 ± 2.43Ac	48.37 ± 2.56Ba	33.57 ± 1.51Ab
N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶	r	313.57 ± 14.91Bb	525.03 ± 65.07Ba	128.25 ± 7.56Ac
(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) NAG	b	180.72 ± 8.89Ab	317.24 ± 8.99Aa	156.3 ± 15.49Bb
	r	342.47 ± 21.3Bb	565.64 ± 64.52Ba	170.18 ± 8.73Ac

LAP+NAG	b	207.65 ± 8.26Ab	365.61 ± 9.73Aa	189.87 ± 15.22B
碱性磷酸酶	r	871.29 ± 52.54Ba	127.13 ± 25.07Ac	601.54 ± 42.56B
(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) AKP	b	475.68 ± 43.4Aa	128.04 ± 12.99Bb	429.63 ± 22.53A
BG/(LAP+NAG)	r	2.85 ± 0.27Aa	1.99 ± 0.24Ab	2.75 ± 0.31Aab
BG/AKP	b	3.59 ± 0.4Ba	2.58 ± 0.22Bb	2.83 ± 0.18Aab
	r	1.16 ± 0.13Ab	13.43 ± 3.36Ba	0.77 ± 0.09Ab
	b	1.67 ± 0.27Bb	7.5 ± 0.29Aa	1.24 ± 0.1Bb
(LAP+NAG)/AKP	r	0.41 ± 0.04Ab	6.64 ± 1.21Ba	0.29 ± 0.01Ab
	b	0.48 ± 0.05Bb	3.16 ± 0.3Aa	0.46 ± 0.05Bb
Ln(BG):Ln(NAG+LAP):	r	1.01:0.86:1	1.49:1.36:1	0.97:0.80:1
Ln (AKP)	b	1.07:0.87:1	1.42:1.23:1	1.03:0.86:1

说明: r 代表根际, b 代表非根际。不同大写字母表示不同生境在相同季节间的差异显著 ($p < 0.05$), 不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($p < 0.05$)。

3.3 根际和非根际土壤化学计量失衡的季节动态

本研究发现, 在根际与非根际土壤中, C:N 失衡在季节上的变化趋势均表现为夏季 > 春季 > 秋季, 在夏季达到最大值 (0.91 和 3.22), 而 C:P 和 N:P 失衡呈现先降低后增加的趋势。根际土壤 C:N 失衡在春、夏季显著低于非根际土壤; C:P 失衡在三个季节均显著低于非根际土壤; N:P 失衡在春、秋季显著低于非根际土壤 ($p < 0.05$, 图 1)。

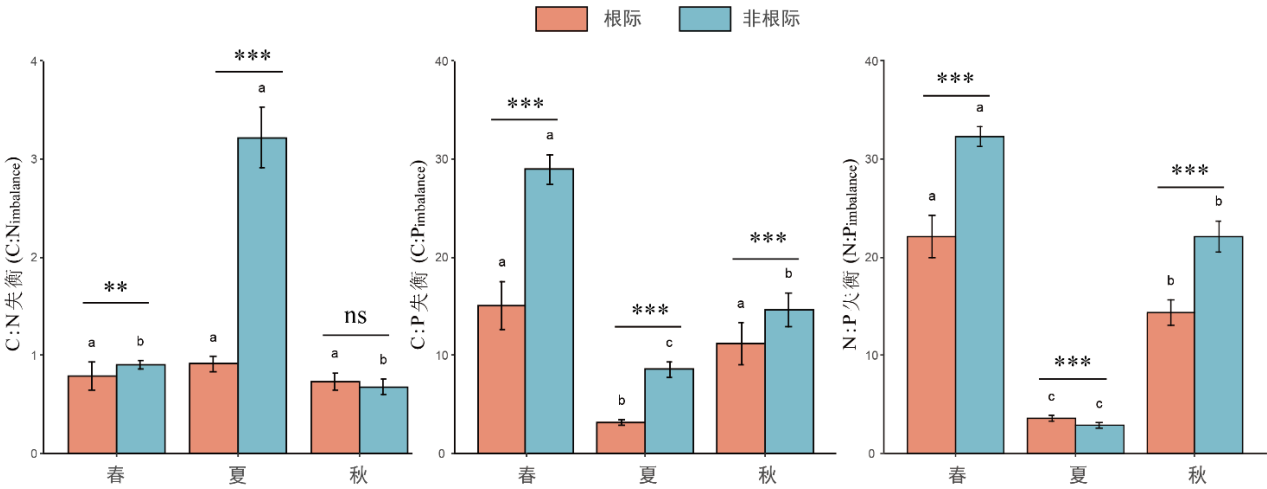


图 1 根际和非根际土壤化学计量失衡的季节动态

Fig.1 Seasonal dynamics of stoichiometric imbalance in rhizosphere and bulk soil

说明: *表示不同生境在相同季节间的差异, 其中*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, ***表示 $p < 0.001$; ns 表示不显著, $p > 0.05$ 。不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($p < 0.05$)。

3.4 根际和非根际土壤胞外酶活性矢量特征及元素利用效率的季节动态

根际与非根际矢量长度 (VL) 在不同季节表现为夏季 > 春季 > 秋季, 表明土壤微生物在夏季碳限制最强。矢量角度 (VA) 在夏季低于 45° , 而在春、秋季大于 45° , 表明土壤微生物在夏季受氮限制, 春、秋季受磷限制。土壤胞外酶活性矢量特征均受到季节和生境的显著影响 ($p < 0.05$, 图 2)。

如图 3 所示, 根际与非根际土壤微生物 CUE 在夏季最低, 而 NUE 和 PUE 在夏季达到最大值后逐渐减少, 土壤微生物碳、氮、磷利用效率均受到季节的显著影响 ($p < 0.05$)。根际土壤中 CUE 高于非根际土壤, 而 NUE 和 PUE 低于非根际土壤。这表明根际微生物在春秋季节对碳固定的贡献较强, 非根际微生物在夏季对氮、磷固定的贡献较强。

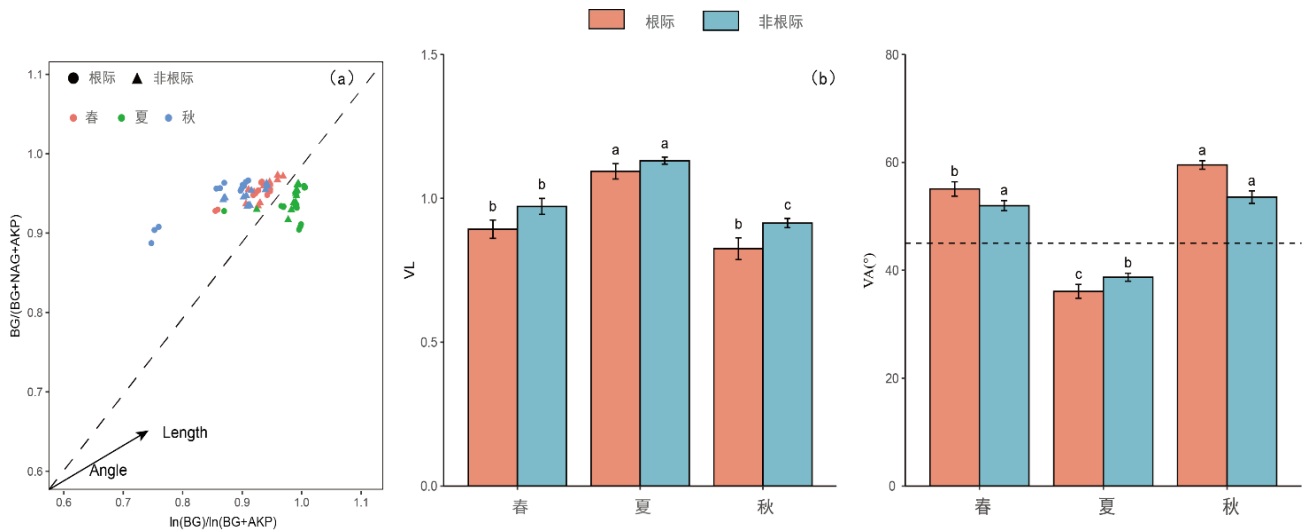


图2 根际和非根际土壤微生物养分限制的季节动态

Fig.2 The seasonal dynamics of soil microbial nutrient limitation in rhizosphere and bulk soil

说明: *表示不同生境在相同季节间的差异, 其中*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, ***表示 $p < 0.001$; ns 表示不显著, $p > 0.05$ 。不同字母表示不同季节间的差异。不同小写字母表示相同生境内不同季节之间差异显著 ($p < 0.05$)。

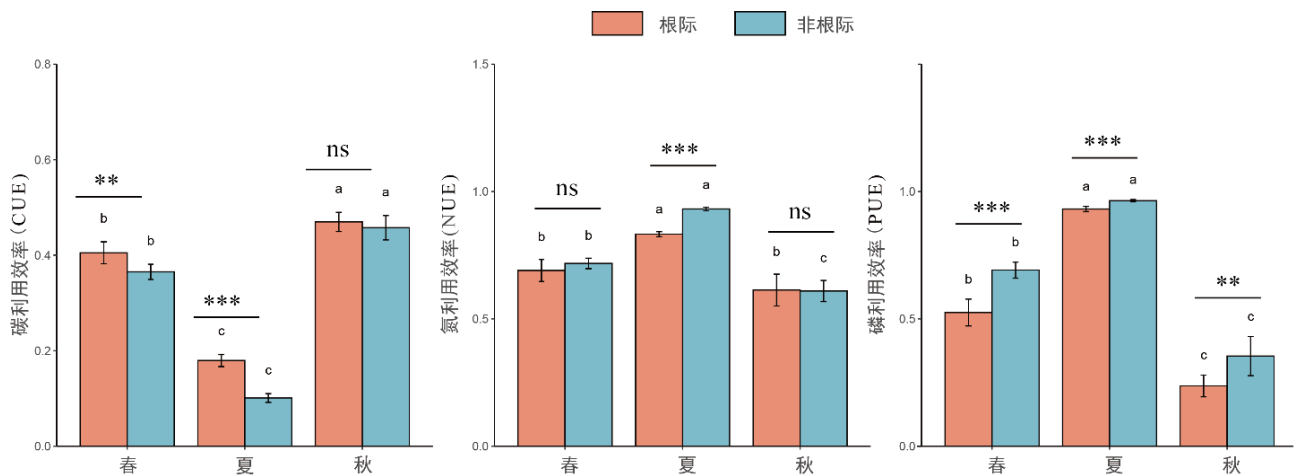


图3 根际和非根际土壤微生物元素利用效率的季节动态

Fig.3 The seasonal dynamics of soil microbial element utilization efficiency in rhizosphere and bulk soil

说明: *表示不同生境在相同季节间的差异, 其中*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, ***表示 $p < 0.001$; ns 表示不显著, $p > 0.05$ 。不同字母表示在同一生境上不同季节间差异显著, $P < 0.05$ 。

3.5 根际和非根际土壤资源限制对微生物元素利用效率的影响

PLS-PM 结果显示, 季节动态对微生物群落与土壤资源之间的化学计量失衡有显著正相关 ($p < 0.001$, 图4)。根际与非根际在季节动态上对元素利用效率的影响路径不同。在根际土壤中, 化学计量失衡与胞外酶计量比和微生物量计量比呈显著正相关 ($p < 0.001$), 而与元素利用效率和矢量特征不相关。在非根际土壤中, 化学计量失衡与胞外酶计量比和元素利用效率呈显著正相关 ($p < 0.001$), 而与微生物量计量比和矢量特征不相关 ($p > 0.05$)。此外, 根际土壤元素利用效率季节动态受到资源限制的影响, 而非根际土壤元素利用效率季节动态受到土壤化学计量失衡和微生物群落资源限制的影响。

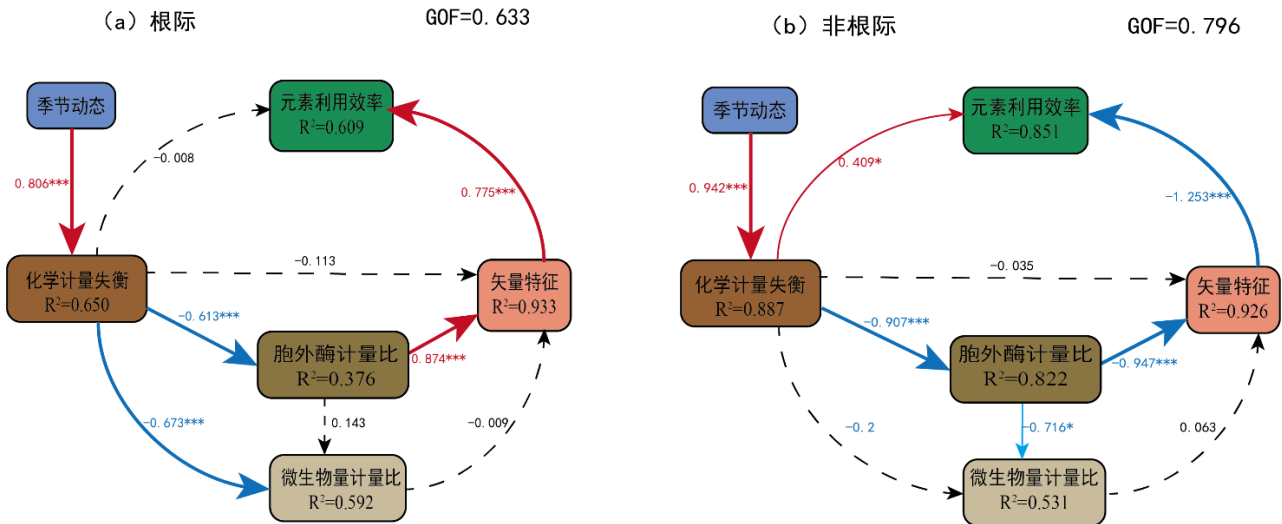


图4 根际和非根际季节动态对元素利用效率影响的偏最小二乘路径建模分析

Fig.4 Partial least-squares path modelling analysis of seasonal dynamics in rhizosphere and bulk environments on element utilization efficiency

说明：方框内 R² 为模型解释方差，箭头上的数字表示路径系数。红色和蓝色箭头分别代表显著正相关和显著负相关 ($p < 0.05$)，黑色虚线箭头表示无显著相关关系 ($p > 0.05$)，箭头的宽度表示关系的强弱，其中*表示 $p < 0.05$ ，**表示 $p < 0.01$ ，***表示 $p < 0.001$ 。

4 讨论 (Discussion)

4.1 黄土高原根际和非根际土壤资源限制的季节差异及其影响因子

本研究发现，根际和非根际土壤微生物在夏季受到碳、氮限制最强，春秋季受到磷限制最强（图2）。Wang 等(2023) 的研究认为增温增加了土壤微生物碳限制，减轻了磷限制，这与我们的结果一致。造成夏季碳限制的原因可能是植物生长季节大量有机质输入，新鲜 C 的输入可能会激活处于休眠或不活跃状态的微生物群落，这些微生物会合成各种酶并加速土壤 C 的分解(Blagodatskaya & Kuzyakov,2008; Fontaine et al.,2004; Zhang et al.,2022)，最终导致 C 限制增强(Sun et al.,2023)。此外，夏季的光合作用可能会激活根系生长，从而增加微生物的活性和生长所需的碳(Zuccarini et al.,2020)。本研究发现夏季受到氮限制，这与 Sistla 等人在对北极土壤的研究结果一致(Sistla et al.,2012)。一方面夏季较大的 C:N 不平衡表明 N 相对于 C 可用性较低，且夏季维持光合作用和呼吸所需的 C 资源受到限制，所以微生物群落采取了一种资源保护策略，导致微生物表现出氮限制(Ordóñez et al.,2009; Phillips et al.,2012; Wright et al.,2005)；另一方面渐进式氮限制假说指出，大气 CO₂ 升高时土壤的碳氮比增加会导致更高的氮利用效率，增加土壤在短期内固碳的能力(Luo et al.,2004)。我们的研究结果表明，与夏季土壤相比，春、秋季土壤的高 C:P 和 N:P 比率，加剧了底物化学计量失衡，使微生物在春、秋季受到 P 限制。造成这种结果原因可能是黄土高原普遍缺乏磷(Liu et al.,2013; Wang et al.,2009)，且夏季变暖缓解了微生物磷限制(Wang et al.,2023; Zheng et al.,2023)，夏季降雨增多有效缓解微生物磷限制状况(Deng et al.,2019)。资源分配理论表明，土壤微生物为了抵消 P 限制，通常分配更多资源用于更多的 P 获取酶的分泌，导致较低的 BG:AKP 和(NAG+LAP):AKP(Yokoyama et al.,2017)。本研究还发现与非根际土壤相比，根际土壤微生物受到较强的磷限制，较弱的碳、氮限制（图2），一方面在黄土高原土壤磷素显示出低生物可利用性(Wang et al.,2009)，且人工林根际土壤微生物和植被群落之间存在竞争关系(Cui et al.,2019; Deng et al.,2019)；另一方面植物根系释放碳到土壤中，为根际微生物的生长和分解活动提供能源资源，减轻根际土壤的碳限制(Shan et al.,2018)；此外，刺槐作为豆科植物，根瘤菌系统的生物固氮增加了根际可利用氮(Lira & Smith,2000)。张英等(2022) 的研究认为氮沉降加剧了土壤微生物的磷限制，且根际磷限制程度更强，这可能是由于土壤氮、磷元素的巨大失衡导致氮输入较多，刺激植物根系吸收更多的氮，但限制了磷的吸收(Deng

et al.,2017)。然而,也有 Kang 等(2022) 认为根际土壤微生物与非根际土壤相比,受到较弱的磷限制,造成这种结果的原因可能是根际土壤高含水量调节微生物代谢和养分获取,使根际土壤磷含量低于非根际土壤。Bi 等(2022) 在樟子松人工林的研究认为根际土壤微生物受到较强的碳、氮限制,这是因为根际微生物对土壤养分的利用受到植物根系竞争的影响,从而降低土壤养分的可用性(Ai et al.,2012)。

PLS 研究结果表明,资源限制的变化受到化学计量不平衡对酶活性的显著影响(图 4)。基于全球数据的研究表明,C、N 和 P 获取酶的对数转化活性收敛于 1:1:1(Sinsabaugh et al.,2008)。微生物群落在不同季节对特定酶的投资比例不同,这可能取决于不同季节的资源限制(Allison & Vitousek,2005; Sinsabaugh et al.,2009)。本研究根际土壤在不同季节上的 Ln (BG):Ln (NAG+LAP):Ln (AKP)分别为 1.01:0.86:1、1.49:1.36:1 和 0.97:0.80:1,非根际土壤在不同季节上的比值分别为 1.07:0.87:1、1.42:1.23:1、1.03:0.86:1,表明夏季较高的 C、N 获取酶缓解了 C、N 限制,而春、秋季 C、P 受到限制时,对 N 获取酶的投资将减少。这意味着在夏季,土壤中碳和氮资源更为丰富,微生物通过增加相关酶的投资来提高对养分的获取能力,从而缓解碳、氮限制(Wang & Jiao,2022)。因此,土壤微生物通过调整不同养分获取酶的投资,这些酶针对受限制的养分,以减轻由于化学计量失衡而导致的资源限制(Zhong et al.,2020)。

4.2 黄土高原根际与非根际土壤微生物元素利用效率的季节差异及影响因子

本研究发现,黄土高原刺槐林根际与非根际土壤微生物碳利用效率在夏季最低,秋季最高,其均值约为 0.33 (图 3),处于全球森林土壤 CUE (0.41) 的线下范围(Qiao et al.,2019)。该结果与 Tang 等(2016) 在人工林的研究结果一致;温度、湿度都影响着微生物群落组成,从而影响土壤 CUE(Baldrian et al.,2013; Preece et al.,2019)。有研究认为 CUE 往往随着温度升高而降低(Allison et al.,2010; Qiao et al.,2019);而 Dijkstra 等(2011)和 Hagerty 等(2014) 则认为随着温度的升高 CUE 未发生明显变化;也有研究认为土壤 CUE 随着土壤湿度的增加而降低(Tiemann & Billings,2011; Tucker et al.,2013);这表明不同生态系统中土壤 CUE 的调控因子可能不同。此外,CUE 的季节动态特征可能与养分有关(Manzoni et al.,2012; Tang et al.,2016)。不同季节地上植被群落的生长状况不同,夏季温度升高和降雨增加会导致微生物活性的增强;这种情况下,微生物在土壤中分解有机物质的速度会加快,从而增加了土壤中的养分释放(Manzoni et al.,2012);然而,夏季光合作用和地上生物量的增加都限制了微生物的碳获取,从而导致微生物 CUE 降低(Cui et al.,2018)。随着秋季凋落物增加,提供微生物所需生长的养分增加了,这进而使微生物 CUE 增加。根据 Zhang 等(2019) 进行的全球模拟研究显示,养分减少会导致 CUE 呈现下降趋势;然而也有 Xiong 等(2022) 认为在低海拔地区夏季土壤 CUE 大于冬季,而在高海拔地区则相反,夏季较高的土壤温度和湿度为微生物的繁殖提供了良好的代谢环境,而冬季植被生长缓慢,根系分泌物输入 DOC 含量较低;微生物在高海拔地区可能比在低海拔地区利用更多的 C 作为其能量需求来应对低温,且 DOC 是冬季影响微生物群落的主要因子。本研究结果发现根际土壤微生物 CUE 大于非根际土壤,与根际土相比,非根际土壤具有更高的碳氮比(表 1),这与 Lv 等(2023) 的研究结果相同,根系分泌物和根碎屑来源的植物碳输入增加了土壤中养分含量。贾淑霞(2009) 在人工林的研究中表明根际呼吸大于非根际呼吸,造成差异的原因是根际土壤有机质含量高,N 限制更为明显,微生物更多地利用有机质来进行代谢和呼吸,导致每单位生物量呼吸更多的碳,从而减少微生物 CUE(Spohn & Chodak,2015)。

本研究 PLS-PM 分析结果表明,非根际土壤 CUE 季节动态受到土壤化学计量不平衡和微生物群落养分限制的影响,而根际土壤 CUE 季节动态主要受到资源限制的影响(图 4)。Wu 等(2023) 在亚热带森林的研究表明 C:N 不平衡与微生物 CUE 呈显著负相关,微生物会通过调节元素分配方式维持化学计量平衡,从而保持正常的生理活动(Mooshammer et al.,2014a)。在较高的 C:N 失衡的环境中,氮限制程度增加,土壤微生物可以降低氮矿化和 CUE 来应对元素失衡(Mooshammer et al.,2014b)。夏季微生物受到碳限制时,土壤微生物需要更多的能量来分解有机物,导致碳获取酶增加,且夏季植被用于代谢和维持生命活动的碳增加,而较少的碳用于生长,因此 CUE 会降低(Ma et al.,2023);He 等(2023) 在全球森林土壤的分析中发现 CUE 与 BG: (LAP+NAG)呈显著负相关,这显著降低了土壤微生物 CUE。在夏季 N 限制

的条件下,微生物无法充分利用碳来进行生长和代谢活动,导致更少的碳转化为微生物生物量,更多的以CO₂的形式释放多余的碳,从而降低微生物CUE(Chen et al.,2018; Zhong et al.,2020)。认为在CO₂升高的条件下,根系通过刺激根系土壤有机质的微生物分解,改变生长限制影响元素的可利用性(Phillips et al.,2012),微生物夏季对C的需求增加同时导致CUE降低,并且会根据C周转速率的快慢增加碳限制(Zhong et al.,2020)。森林生态系统中普遍存在土壤磷限制,导致夏季土壤碳磷比升高,反过来会通过磷获取酶的产生来降低微生物CUE(Cui et al.,2022; Yao et al.,2018)。

5 结论 (Conclusion)

化学计量失衡和矢量特征的差异表明微生物在不同季节上受到不同的资源限制,夏季新鲜碳输入激活了微生物群落,加速碳分解导致碳限制增强,春秋季较高C:P和N:P加剧底物化学计量失衡使得磷限制加剧。微生物元素利用效率在不同季节间差异显著,由于夏季碳限制加强,导致碳取酶的增加,从而降低了土壤微生物CUE。根际微生物在春秋季对碳固定的贡献较强,非根际微生物在夏季对氮、磷固定的贡献较强。非根际土壤元素利用效率季节动态受到土壤化学计量失衡和微生物群落资源限制的影响,而根际土壤元素利用效率季节动态主要受到资源限制的影响。

参 考 文 献

- Ai, C. , Liang, G. , Sun, J. , Wang, X. , & Zhou, W. Responses of extracellular enzyme activities and microbial community in both the rhizosphere and bulk soil to long-term fertilization practices in a fluvo-aquic soil. *GEODERMA*, 2012, 173: 330-338.
- Allison, S. D. , Wallenstein, M. D. , & Bradford, M. A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *NATURE GEOSCIENCE*, 2010, 3(5): 336-340.
- Allison, S. D. , & Vitousek, P. M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2005, 37(5): 937-944.
- Baldrian, P. , Snajdr, J. , Merhautova, V. , Dobiasova, P. , Cajthaml, T. , & Valaskova, V. Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2013, 56: 60-68.
- Bi, B. , Wang, Y. , Wang, K. , Zhang, H. , Fei, H. , Pan, R. , & Han, F. Changes in microbial metabolic C - and N - limitations in the rhizosphere and bulk soils along afforestation chronosequence in desertified ecosystems. *JOURNAL OF ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 2022, 303.
- Blagodatskaya, E. , & Kuzyakov, Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure : critical review. *BIOLOGY AND FERTILITY OF SOILS*, 2008, 45(2): 115-131.
- Brookes, P.C , D.S. Powlson , D.S. Jenkinson. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1982, 4(14): 319-329.
- Brookes, P. C. , Landman, A. , Pruden, G. , & Jenkinson, D. S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- Chen, L. , Liu, L. , Mao, C. , Qin, S. , Wang, J. , Liu, F. , Blagodatsky, S. , Yang, G. , Zhang, Q. , Zhang, D. , Yu, J. , & Yang, Y. Nitrogen availability regulates topsoil carbon dynamics after permafrost thaw by altering microbial metabolic efficiency. *NATURE COMMUNICATIONS*, 2018, 9.
- Cui, Y. , Bing, H. , Moorhead, D. L. , Delgado-Baquerizo, M. , Ye, L. , Yu, J. , Zhang, S. , Wang, X. , Peng, S. , Guo, X. , Zhu, B. , Chen, J. , Tan, W. , Wang, Y. , Zhang, X. , & Fang, L. Ecosystem stoichiometry reveals widespread soil phosphorus limitation to microbial metabolism across Chinese forests. *COMMUNICATIONS EARTH & ENVIRONMENT*, 2022, 3(1).
- Cui, Y. , Fang, L. , Guo, X. , Han, F. , Ju, W. , Ye, L. , Wang, X. , Tan, W. , & Zhang, X. Natural grassland as the optimal pattern of vegetation restoration in arid and semi - arid regions : Evidence from nutrient limitation of soil microbes. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 2019, 648: 388-397.
- Cui, Y. , Fang, L. , Guo, X. , Wang, X. , Zhang, Y. , Li, P. , & Zhang, X. Ecosystem stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau , China. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2018, 116: 11-21.
- Cui, Y. , Wang, X. , Zhang, X. , Ju, W. , Duan, C. , Guo, X. , Wang, Y. , & Fang, L. Soil moisture mediates microbial carbon and

phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2020, 147.

Deng, L. , Peng, C. , Huang, C. , Wang, K. , Liu, Q. , Liu, Y. , Hai, X. , & Shangguan, Z. Drivers of soil microbial metabolic limitation changes along a vegetation restoration gradient on the Loess Plateau , China. *GEODERMA*, 2019, 353: 188-200.

Deng, Q. , Hui, D. , Dennis, S. , & Reddy, K. C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition : A meta-analysis. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 2017, 26(6): 713-728.

Dijkstra, P. , Thomas, S. C. , Heinrich, P. L. , Koch, G. W. , Schwartz, E. , & Hungate, B. A. Effect of temperature on metabolic activity of intact microbial communities: Evidence for altered metabolic pathway activity but not for increased maintenance respiration and reduced carbon use efficiency. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2023-2031.

Finzi, A. C. , Abramoff, R. Z. , Spiller, K. S. , Brzostek, E. R. , Darby, B. A. , Kramer, M. A. , & Phillips, R. P. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 2015, 21(5): 2082-2094.

Fontaine, S. , Bardoux, G. , Abbadie, L. , & Mariotti, A. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *ECOLOGY LETTERS*, 2004, 7(4): 314-320.

Hagerty, S. B. , van Groenigen, K. J. , Allison, S. D. , Hungate, B. A. , Schwartz, E. , Koch, G. W. , Kolka, R. K. , & Dijkstra, P. Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil. *NATURE CLIMATE CHANGE*, 2014, 4(10): 903-906.

He, P. , Zhang, Y. , Shen, Q. , Ling, N. , & Nan, Z. Microbial carbon use efficiency in different ecosystems : A meta-analysis based on a biogeochemical equilibrium model. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 2023.

Jiao, J. , Zhang, Z. , Bai, W. , Jia, Y. , & Wang, N. Assessing the Ecological Success of Restoration by Afforestation on the Chinese Loess Plateau. *RESTORATION ECOLOGY*, 2012, 20(2): 240-249.

Jones, D. L. , & Willett, V. B. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2006, 38(5): 991-999.

Kallenbach, C. M. , Frey, S. D. , & Grandy, A. S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *NATURE COMMUNICATIONS*, 2016, 7.

Kang, H. , Xue, Y. , Yan, C. , Lu, S. , Yang, H. , Zhu, J. , Fu, Z. , & Wang, D. Contrasting patterns of microbial nutrient limitations between rhizosphere and bulk soil during stump sprout restoration in a clear-cut oak forest. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 2022, 515.

Li, J. , Jian, S. , de Koff, J. P. , Lane, C. S. , Wang, G. , Mayes, M. A. , & Hui, D. Differential effects of warming and nitrogen fertilization on soil respiration and microbial dynamics in switchgrass croplands. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY BIOENERGY*, 2018, 10(8): 565-576.

Lira, M. D. , & Smith, D. L. Use of a standard TWAIN scanner and software for nodule number determination on different legume species. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2000, 32(10): 1463-1467.

Liu, J. L. , Yang, Z. L. , Dang, P. , Zhu, H. L. , Gao, Y. , Ha, V. N. , & Zhao, Z. Response of soil microbial community dynamics to Robinia pseudoacacia L . afforestation in the loess plateau : a chronosequence approach. *PLANT AND SOIL*, 2018, 423(1-2): 327-338.

Liu, Z. , Shao, M. , & Wang, Y. Spatial patterns of soil total nitrogen and soil total phosphorus across the entire Loess Plateau region of China. *GEODERMA*, 2013, 197: 67-78.

Lucas, J. M. , McBride, S. G. , & Strickland, M. S. Trophic level mediates soil microbial community composition and function. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2020, 143.

Luo, Y. , Su, B. , Currie, W. S. , Dukes, J. S. , Finzi, A. C. , Hartwig, U. , Hungate, B. , McMurtrie, R. E. , Oren, R. , Parton, W. J. , DE Pataki, Shaw, M. R. , Zak, D. R. , & Field, C. B. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BIOSCIENCE*, 2004, 54(8): 731-739.

Lv, C. , Wang, C. , Cai, A. , & Zhou, Z. Global magnitude of rhizosphere effects on soil microbial communities and carbon cycling in natural terrestrial ecosystems. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 2023, 856.

Ma, Z. , Chen, Y. , Xu, W. , & Liu, M. Effects of warming on the stoichiometry of soil microbial biomass and extracellular enzymes in an alpine shrubland. *GEODERMA*, 2023, 430.

Macia-Vicente, J. G. , Nam, B. , & Thines, M. Root filtering , rather than host identity or age , determines the composition of root-associated fungi and oomycetes in three naturally co-occurring Brassicaceae. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2020, 146.

Manzoni, S. , Taylor, P. , Richter, A. , Porporato, A. , & Agren, G. I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *NEW PHYTOLOGIST*, 2012, 196(1): 79-91.

Moorhead, D. L. , Sinsabaugh, R. L. , Hill, B. H. , & Weintraub, M. N. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C , N and P dynamics. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2016, 93: 1-7.

- Mooshammer, M. , Hofhansl, F. , Frank, A. H. , Wanek, W. , Haemmerle, I. , Leitner, S. , Schnecker, J. , Wild, B. , Watzka, M. , Keiblinger, K. M. , Zechmeister-Boltenstern, S. , & Richter, A. Decoupling of microbial carbon , nitrogen , and phosphorus cycling in response to extreme temperature events. *SCIENCE ADVANCES*, 2017, 3(5).
- Mooshammer, M. , Wanek, W. , Haemmerle, I. , Fuchslueger, L. , Hofhansl, F. , Knoltsch, A. , Schnecker, J. , Takriti, M. , Watzka, M. , Wild, B. , Keiblinger, K. M. , Zechmeister-Boltenstern, S. , & Richter, A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *NATURE COMMUNICATIONS*, 2014, 5.
- Mooshammer, M. , Wanek, W. , Haemmerle, I. , Fuchslueger, L. , Hofhansl, F. , Knoltsch, A. , Schnecker, J. , Takriti, M. , Watzka, M. , Wild, B. , Keiblinger, K. M. , Zechmeister-Boltenstern, S. , & Richter, A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon : nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *NATURE COMMUNICATIONS*, 2014, 5.
- Mooshammer, M. , Wanek, W. , Zechmeister-Boltenstern, S. , & Richter, A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources : mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *FRONTIERS IN MICROBIOLOGY*, 2014, 5.
- Nottingham, A. T. , Whitaker, J. , Ostle, N. J. , Bardgett, R. D. , McNamara, N. P. , Fierer, N. , Salinas, N. , Ccahuana, A. J. Q. , Turner, B. L. , & Meir, P. Microbial responses to warming enhance soil carbon loss following translocation across a tropical forest elevation gradient. *ECOLOGY LETTERS*, 2019, 22(11): 1889-1899.
- Ordonez, J. C. , van Bodegom, P. M. , Witte, J. M. , Wright, I. J. , Reich, P. B. , & Aerts, R. A global study of relationships between leaf traits , climate and soil measures of nutrient fertility. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 2009, 18(2): 137-149.
- Phillips, R. P. , Meier, I. C. , Bernhardt, E. S. , Grandy, A. S. , Wickings, K. , & Finzi, A. C. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *ECOLOGY LETTERS*, 2012, 15(9): 1042-1049.
- Preece, C. , Verbruggen, E. , Liu, L. , Weedon, J. T. , & Penuelas, J. Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2019, 131: 28-39.
- Qiao, Y. , Wang, J. , Liang, G. , Du, Z. , Zhou, J. , Zhu, C. , Huang, K. , Zhou, X. , Luo, Y. , Yan, L. , & Xia, J. Global variation of soil microbial carbon-use efficiency in relation to growth temperature and substrate supply. *SCIENTIFIC REPORTS*, 2019, 9.
- 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. *Soil biology & biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- Schimel, J. , Weintraub, M. N. , & Moorhead, D. Estimating microbial carbon use efficiency in soil : Isotope-based and enzyme-based methods measure fundamentally different aspects of microbial resource use. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2022, 169.
- Shan, S. , Fisk, M. C. , & Fahey, T. J. Contrasting effects of N and P on rhizosphere processes in two northern hardwood species. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2018, 126: 219-227.
- Sinsabaugh, R. L. , Hill, B. H. , & Shah, J. J. F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *NATURE*, 2009, 462(7274): 117-795.
- Sinsabaugh, R. L. , Lauber, C. L. , Weintraub, M. N. , Ahmed, B. , Allison, S. D. , Crenshaw, C. , Contosta, A. R. , Cusack, D. , Frey, S. , Gallo, M. E. , Gartner, T. B. , Hobbie, S. E. , Holland, K. , Keeler, B. L. , Powers, J. S. , Stursova, M. , Takacs-Vesbach, C. , Waldrop, M. P. , Wallenstein, M. D. , Zak, D. R. , & Zeglin, L. H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *ECOLOGY LETTERS*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- Sinsabaugh, R. L. , Turner, B. L. , Talbot, J. M. , Ward, B. G. , Powers, J. S. , Kuske, C. R. , Moorhead, D. L. , & Shah, J. J. F. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172-189.
- Sistla, S. A. , Asao, S. , & Schimel, J. P. Detecting microbial N-limitation in tussock tundra soil : Implications for Arctic soil organic carbon cycling. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2012, 55: 78-84.
- Spohn, M. , & Chodak, M. Microbial respiration per unit biomass increases with carbon-to-nutrient ratios in forest soils. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2015, 81: 128-133.
- Steinweg, J. M. , Plante, A. F. , Conant, R. T. , Paul, E. A. , & Tanaka, D. L. Patterns of substrate utilization during long-term incubations at different temperatures. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2008, 40(11): 2722-2728.
- Sun, T. , Wang, Y. , Guo, Y. , Jing, X. , & Feng, W. Contrasting elevational patterns of microbial carbon and nutrient limitation in soil from alpine meadow to desert. *CATENA*, 2023, 223.
- Tang, Y. , Chen, Y. , Wen, X. , Sun, X. , Wu, X. , & Wang, H. Variation of carbon use efficiency over ten years in a subtropical coniferous plantation in southeast China. *ECOLOGICAL ENGINEERING*, 2016, 97: 196-206.
- Tao, F. , Huang, Y. , Hungate, B. A. , Manzoni, S. , Frey, S. D. , Schmidt, M. W. I. , Reichstein, M. , Carvahalais, N. , Ciais, P. , Jiang, L. , Lehmann, J. , Wang, Y. , Houlton, B. Z. , Ahrens, B. , Mishra, U. , Hugelius, G. , Hocking, T. D. , Lu, X. , Shi, Z. , Viatkin, K. , Vargas, R. , Yigini, Y. , Omuto, C. , Malik, A. A. , Peralta, G. , Cuevas-Corona, R. , Di Paolo, L. E. , Luotto, I. , Liao, C. , Liang, Y. , Saynes, V. S. , Huang, X. , & Luo, Y. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage. *NATURE*, 2023, 618(7967): 981.

- Tieman, L. K. , & Billings, S. A. Changes in variability of soil moisture alter microbial community C and N resource use. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2011, 43(9): 1837-1847.
- Tucker, C. L. , Bell, J. , Pendall, E. , & Ogle, K. Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming ? *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 2013, 19(1): 252-263.
- Ullah, M. R. , Carrillo, Y. , & Dijkstra, F. A. Drought-induced and seasonal variation in carbon use efficiency is associated with fungi:bacteria ratio and enzyme production in a grassland ecosystem. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2021, 155.
- Vance, E. D. , Brookes, P. C. , & Jenkinson, D. S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 6(19): 703-707.
- Wang, C. , & Jiao, R. Adaptive Pathways of Microorganisms to Cope With the Shift From P - to N-Limitation in Subtropical Plantations. *FRONTIERS IN MICROBIOLOGY*, 2022, 13.
- Wang, J. , Zhou, M. , Hu, H. , Kuai, J. , Wang, X. , & Chu, L. Effects of Soil Warming on Soil Microbial Metabolism Limitation in a *Quercus acutissima* Forest in North Subtropical China. *FORESTS*, 2023, 14(1).
- Wang, Y. , Zhang, X. , & Huang, C. Spatial variability of soil total nitrogen and soil total phosphorus under different land uses in a small watershed on the Loess Plateau , China. *GEODERMA*, 2009, 150(1-2): 141-149.
- Wright, I. J. , Reich, P. B. , Cornelissen, J. , Falster, D. S. , Garnier, E. , Hikosaka, K. , Lamont, B. B. , Lee, W. , Oleksyn, J. , Osada, N. , Poorter, H. , Villar, R. , DI Warton , & Westoby, M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *NEW PHYTOLOGIST*, 2005, 166(2): 485-496.
- Wu, G. , Su, Y. , Wang, J. , Lin, S. , Huang, Z. , & Huang, G. Elevational patterns of microbial carbon use efficiency in a subtropical mountain forest. *BIOLOGY AND FERTILITY OF SOILS*, 2023.
- Xiong, X. , Lyu, M. , Deng, C. , Li, X. , Lu, Y. , Lin, W. , Jiang, Y. , & Xie, J. Carbon and Nitrogen Availability Drives Seasonal Variation in Soil Microbial Communities along an Elevation Gradient. *FORESTS*, 2022, 13(10).
- Yao, Q. , Li, Z. , Song, Y. , Wright, S. J. , Guo, X. , Tringe, S. G. , Tfaily, M. M. , Pasa-Tolic, L. , Hazen, T. C. , Turner, B. L. , Mayes, M. A. , & Pan, C. Community proteogenomics reveals the systemic impact of phosphorus availability on microbial functions in tropical soil. *NATURE ECOLOGY & EVOLUTION*, 2018, 2(3): 499-509.
- Yokoyama, D. , Imai, N. , & Kitayama, K. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the activities of four different classes of fine-root and soil phosphatases in Bornean tropical rain forests. *PLANT AND SOIL*, 2017, 416(1-2): 463-476.
- Zhang, S. , Pan, Y. , Zhou, Z. , Deng, J. , Zhao, F. , Guo, Y. , Han, X. , Yang, G. , Feng, Y. , Ren, G. , & Ren, C. Resource limitation and modeled microbial metabolism along an elevation gradient. *CATENA*, 2022, 209.
- Zhang, S. , Zheng, Q. , Noll, L. , Hu, Y. , & Wanek, W. Environmental effects on soil microbial nitrogen use efficiency are controlled by allocation of organic nitrogen to microbial growth and regulate gross N mineralization. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2019, 135: 304-315.
- Zhang, Y. , Huang, K. , Zhang, T. , Zhu, J. , & Di, Y. Soil nutrient availability regulated global carbon use efficiency. *GLOBAL AND PLANETARY CHANGE*, 2019, 173: 47-52.
- Zheng, W. , Lin, W. , Fan, Y. , Li, Y. , Zhou, J. , Zheng, Y. , Chen, S. , Liu, X. , Xiong, D. , Xu, C. , Yang, Z. , & Yang, Y. Divergent effects of short-term warming on microbial resource limitation between topsoil and subsoil in a young subtropical Chinese fir forest. *BIOGEOCHEMISTRY*, 2023, 163(2): 185-199.
- Zhong, Z. , Li, W. , Lu, X. , Gu, Y. , Wu, S. , Shen, Z. , Han, X. , Yang, G. , & Ren, C. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau , China. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 2020, 151.
- Zuccarini, P. , Asensio, D. , Ogaya, R. , Sardans, J. , & Penuelas, J. Effects of seasonal and decadal warming on soil enzymatic activity in a P-deficient Mediterranean shrubland. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 2020, 26(6): 3698-3714.
- 贾淑霞. 落叶松和水曲柳人工林土壤、根系和土壤微生物呼吸研究, 2009.
- 张英, 张常洪, 汪其同, 朱晓敏, 尹华军. 氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异. *植物生态学报*, 2022, 46(04): 473-483.