

固氮树种引种对喀斯特区土壤-微生物生态化学计量特征的影响

梁钰莹¹, 何钦霞¹, 李济银¹, 马海伦¹, 黄海梅¹, 郑佳敏¹, 明安刚^{2,3}, 王庆灵^{2,3},
黄雪蔓^{1,3}, 尤业明^{1,3*}

(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, 南宁 530004; 2. 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西 凭祥 532600;
3. 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
广西野外科学观测站, 广西 凭祥 532600)

摘 要: 生态化学计量学主要研究生态系统中生物体及其环境间化学元素的比例关系, 是揭示生命活动与生态系统功能的基础。研究喀斯特地区不同类型树种的土壤-微生物生物量及其生态化学计量特征, 对科学评估不同类型树种改善土壤养分状况的效能以及优化树种配置策略等方面具有关键作用。该研究以广西壮族自治区凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心大青山石山树木园中 5 种固氮树种 (nitrogen-fixing tree species, N-fixer) 和 7 种非固氮树种 (non-nitrogen-fixing tree species, non-N-fixer) 为研究对象, 研究喀斯特地区土壤-微生物生物量碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 对固氮和非固氮树种的响应特征, 并分析其生态化学计量比、微生物熵 ($qMBC$ 、 $qMBN$ 、 $qMBP$) 以及土壤-微生物化学计量不平衡性 (C_{imb} : N_{imb} 、 C_{imb} : P_{imb} 、 N_{imb} : P_{imb}) 之间的关系。结果表明: (1) 固氮树种土壤的全氮 (N_{soil}) 含量和全磷 (P_{soil}) 含量显著高于非固氮树种, C_{soil} : N_{soil} 显著低于非固氮树种。(2) 土壤微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN) 和微生物生物量磷 (MBP) 含量均表现为固氮树种显著高于非固氮树种; MBC : MBP 和 MBN : MBP 表现为固氮树种显著低于非固氮树种; C_{imb} : N_{imb} 、 C_{imb} : P_{imb} 和 N_{imb} : P_{imb} 在固氮树种与非固氮树种间无显著差异, 具有一定的内稳性特征。(3) $qMBC$ 表现为固氮树种显著大于非固氮树种, 而 $qMBN$ 和 $qMBP$ 在这两种类型树种间无显著差异。通过 RDA 结果可知, C_{soil} : P_{soil} 、 MBN : MBP 和 C_{soil} : N_{soil} 是影响土壤微生物熵的关键因素。该研究表明, 相较于非固氮树种, 固氮树种在改善喀斯特地区土壤养分状况和缓解土壤 P 限制方面具有显著优势, 这将为生态修复过程中树种的选择提供重要的科学依据。

关键词: 喀斯特, 固氮树种, 生态化学计量比, 微生物熵, 化学计量不平衡性

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号:

Effects of introducing nitrogen-fixing tree species on soil-microbial ecological stoichiometric characteristics in karst areas

LIANG Yuying¹, HE Qinxia¹, LI Jiyin¹, MA Hailun¹, HUANG Haimei¹, ZHENG
Jiamin¹, MING Angang^{2,3}, WANG Qingling^{2,3}, HUANG Xueman^{1,3}, YOU Yeming^{1,3*}

(1. Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32171755, 31960240); 广西自然科学基金项目 (2019GXNSFAA185023); 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 2203513003)。

第一作者: 梁钰莹 (1999—), 硕士研究生, 主要从事人工林土壤养分循环研究, (E-mail) liangyuying0317@163.com。

***通信作者:** 尤业明, 博士, 副教授。研究方向为森林土壤养分循环的调控机制, (E-mail) youyeming@163.com。

Subtropical Forest Plantation, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Experimental Centre of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang, Guangxi 532600, China; 3. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Observation and Research Station, Youyiguan Forest Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: Ecological stoichiometry primarily investigates the proportional relationships of chemical elements between organisms and their environment within ecosystems. It serves as a fundamental framework for understanding life processes and ecosystem functions. The study of soil-microbial biomass and their ecological stoichiometric characteristics of different types of tree species in karst areas is crucial for scientifically assessing the effectiveness of various tree types in improving soil nutrient conditions and optimizing tree species configuration strategies. This study was conducted in the Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry. It focused on five nitrogen-fixing tree species (N-fixer) and seven non-nitrogen-fixing tree species (non-N-fixer). The research investigated the response patterns of soil and microbial carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents to nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species in karst ecosystems. It also analyzed ecological stoichiometric ratios, microbial quotient ($qMBC$, $qMBN$ and $qMBP$), and stoichiometric imbalance ($C_{imb}: N_{imb}$, $C_{imb}: P_{imb}$ and $N_{imb}: P_{imb}$). The results were as follows: (1) The total nitrogen (N_{soil}) content and total phosphorus (P_{soil}) content of the soil in nitrogen-fixing species were significantly higher than those in non-nitrogen-fixing species, but $C_{soil}: N_{soil}$ was significantly lower than those in non-nitrogen-fixing species. (2) The contents of microbial biomass carbon (MBC), microbial biomass nitrogen (MBN) and microbial biomass phosphorus (MBP) were significantly higher in nitrogen-fixing tree species than in non-nitrogen-fixing tree species. In contrast, the ratios of MBC: MBP and MBN: MBP were significantly lower in nitrogen-fixing tree species than in non-nitrogen-fixing tree species. No significant differences were observed between nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species for $C_{imb}: N_{imb}$, $C_{imb}: P_{imb}$ and $N_{imb}: P_{imb}$, indicating that they were characterized by a certain degree of internal stability. (3) $qMBC$ showed that nitrogen-fixing species were significantly larger than non-nitrogen-fixing species, while $qMBN$ and $qMBP$ showed no significant difference between these two types of species. The RDA results showed that $C_{soil}: P_{soil}$ 、MBN: MBP and $C_{soil}: N_{soil}$ were the key factors influencing soil microbial quotient. This study shows that compared with non-nitrogen-fixing tree species, nitrogen-fixing tree species have significant advantages in improving soil nutrient status and alleviating soil P limitation in karst areas, which will provide an important scientific basis for the selection of tree species in the process of ecological restoration.

Keywords: karst, nitrogen-fixing tree species, stoichiometric ratios, microbial quotient, stoichiometric imbalance

喀斯特石漠化是指土壤严重水土流失、基岩大面积裸露、土壤生产力急剧下降的土地退化现象，它是由于脆弱的岩溶地质生态环境中不合理的、集约化的土地利用造成的（Chen et al., 2019）。中国西南喀斯特地区是世界三大岩溶集中分布区中岩溶作用最为强烈的地区，近年来该地区的石漠化现象持续扩展，生态系统功能明显退化，不仅削弱了生态系统的抗干扰能力，也制约了社会经济的发展（王克林等，2019）。与非喀斯特地区相比，喀斯特地区具有岩石裸露率高、土层浅薄不连续、土壤富钙偏碱、养分总量不足且易流失等特征，给生态修复带来很大难度（Huang et al., 2021）。在喀斯特地区引入适宜的优质树种，不仅能够改善土壤环境，提升有机质含量和肥力，还可有效涵养水源、减少水土流失，为其他植物的定植和生长创造有利条件，从而促进喀斯特地区的生态修复（罗攀等，2017；Yu et al., 2025）。

土壤中碳(carbon, C)、氮(nitrogen, N)和磷(phosphorus, P)是植物和微生物生长的基本养分元素(庞圣江等, 2015)。此外, 养分的生态化学计量比也是评估土壤养分供给能力的关键指标, 为揭示喀斯特地区土壤元素的循环与平衡机制提供了重要依据(Luo et al., 2024)。土壤微生物是土壤生态系统最活跃的组分, 在土壤养分供给和转化过程中同样起着至关重要的作用, 其生物量的变化不仅表征了土壤有机质周转率和土壤活力大小(Malý et al., 2014), 更通过“源-汇”转化平衡深刻影响土壤养分库的稳定性(Hu et al., 2024)。土壤微生物通过动态调节机制(包括元素矿化、周转速率优化及胞外酶分泌)维持其化学计量内稳态。这种稳态特性使微生物生物量化学计量比成为评估土壤肥力的关键生物标志物, 其比值变化可诊断 N、P 的限制阈值(周正虎和王传宽, 2016; 赵盼盼等, 2019)。微生物熵值(microbial quotient, qMB)则表征微生物在生长代谢过程中对土壤养分的利用效率, 其数值变化可预测土壤养分库的细微波动, 熵值越大说明养分积累越多, 反之损失越多(Somova & Pechurkin, 2001)。研究表明, 植被类型以及土地利用方式等因素均会对喀斯特地区土壤-微生物生物量及其化学计量比和熵值产生显著影响(Song et al., 2019; 俞月凤等, 2022)。然而, 土壤-微生物化学计量不平衡性通过整合土壤与微生物 C、N、P 化学计量比的变异特征, 更精确地量化了植物土壤资源化学组成上的差异(Mooshammer et al., 2014; Müller et al., 2017)。因此, 解析土壤-微生物化学计量特征与微生物熵的时空动态, 是揭示养分限制阈值及系统级联效应的关键路径。然而, 目前有关不同功能群树种在物种水平上对土壤-微生物生态化学计量变化的调控机制仍缺乏深入了解, 这将严重制约喀斯特地区生态修复过程中对多养分平衡协同的调控。

固氮树种能与固氮菌共生从而具备固氮功能。Li 等(2022)和李茂萍等(2022)的研究发现, 固氮树种能在不同程度上改变喀斯特地区的土壤理化性质和微生物群落结构, 从而提高土壤 N 和 P 的有效性。此外, 固氮树种还能通过影响酶化学计量比在一定程度上缓解土壤 C、N 和 P 限制(Su et al., 2022; 莫雪青等, 2022)。目前, 尽管已有许多国内外学者采用多种方法, 探讨了不同植被类型和土地利用方式等对喀斯特地区土壤和土壤微生物生物量 C、N、P 含量的影响(裴广廷等, 2024; 肖霜霜等, 2024; Jiang et al., 2024), 但有关喀斯特地区固氮与非固氮树种的土壤-微生物化学计量特征, 土壤微生物熵和土壤-微生物化学计量不平衡性的差异及各特征之间的相互关系仍不明确。本研究以广西凭祥市热林中心大青山石山树木园中 12 种优势树种(包括 5 种固氮树种和 7 种非固氮树种)为研究对象, 测定每个树种根际土壤的有机碳(Soil organic carbon, C_{soil})、全氮(total nitrogen, N_{soil})、全磷(total phosphorus, P_{soil})以及微生物生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)、氮(microbial biomass nitrogen, MBN)、磷(microbial biomass phosphorus, MBP)等指标, 分析并比较其生态化学计量比以及 qMB 的差异, 拟探讨以下问题: (1) 固氮树种和非固氮树种对土壤-微生物 C、N、P 含量以及其生态化学计量比的影响; (2) qMB 对固氮和非固氮树种的响应以及与土壤-微生物化学计量特征之间的耦合关系。本研究为改善喀斯特地区土壤质量, 缓解养分限制, 以及为生态修复过程中的树种选择提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区设置在广西壮族自治区凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心大青山石山树木园内(21°57'47"—22°19'27"N, 106°39'50"—106°59'30"E)。该树木园所处地区属于亚热带季风气候区。年均气温 21.5 °C, 年降雨量 1 400 mm, 雨热同期, 干湿季节明显。

该树木园由我国著名林学家吴中伦院士主持设计, 始建于 1980 年, 总面积达 36.8 hm², 地处典型的石灰岩发育区域, 属于连续突起的岩溶峰丛地貌类型。建园初期, 区域内生态系统严重退化, 经过四十余年的持续营建与生态修复, 该植物园已经逐步演替为物种丰富的喀斯特山地森林群落。目前, 园区共引种和保存植物 118 科 393 属 680 种, 涵盖了多个功能类

型的物种。各树种均采用随机块状分布模式种植，每个单一种群面积从 100~900 m² 不等。经过长期的中试观测及推广实验，已筛选出一批在喀斯特环境中表现优良的树种，包括任豆（*Zenia insignis*）、降香黄檀（*Dalbergia odorifera*）、顶果木（*Acrocarpus fraxinifolius*）、海南椴（*Hainania trichosperma*）、云南石梓（*Gmelina arborea*）和东京桐（*Deutzianthus tonkinensis*）等 50 多种，为喀斯特区生态恢复与人工林建设提供了重要的树种资源与模式基础。

1.2 样品采集和处理

2023 年 8 月，在石山树木园中挑选同一时期造林，长势和环境条件基本一致的树种作为研究对象，共筛选了 5 种固氮树种和 7 种非固氮树种（表 1），每个树种随机选择 4 个采样点，每个采样点选取 3~4 棵健康植株，用 Riley 抖落法（Riley & Barber, 1970）采集其根际土，主要过程包括：先除去表面凋落物，从植物基部开始逐段、逐层挖去上层覆土，追踪根系的伸展方向，沿着侧根找到须根部分，去除可见植物残体和土壤入侵物后，先轻轻抖动植物，抖落不含根系的大块土壤，然后采集粘附在细根上的土壤作为根际土，并尽可能去除混杂于根际土中的根系。将收集到的土样充分混匀后装入自封袋，并放入有冰袋的保温箱中及时运回实验室，过 2 mm 筛后存放在 -20 ℃ 冰箱中，用于后续土壤微生物和理化等指标的测定。

表 1 选用树种信息表

Table 1 Information table of selected tree species

序号 No.	树种类型 Species type	树种名称 Species	拉丁学名 Latin name	科 Family	属 Genus	平均胸径 DBH (cm)	平均树高 Mean height (m)
1	固氮树种 N-fixer	任豆	<i>Zenia insignis</i>	豆科 Leguminosae	任豆属 <i>Zenia</i>	41.03	37.54
2		降香黄檀	<i>Dalbergia odorifera</i>	豆科 Leguminosae	黄檀属 <i>Dalbergia</i>	13.88	25.49
3		顶果木	<i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	豆科 Leguminosae	顶果树属 <i>Acrocarpus</i>	40.58	35.60
4		皂荚	<i>Gleditsia sinensis</i>	豆科 Leguminosae	皂荚属 <i>Gleditsia</i>	19.55	26.85
5		海红豆	<i>Adenanthera microsperma</i>	豆科 Leguminosae	海红豆属 <i>Adenanthera</i>	22.48	22.86
6	非固氮树种 non-N-fixer	海南椴	<i>Hainania trichosperma</i>	锦葵科 Malvaceae	海南椴属 <i>Hainania</i>	18.38	19.74
7		云南石梓	<i>Gmelina arborea</i>	唇形科 Lamiaceae	石梓属 <i>Gmelina</i>	21.60	31.21
8		东京桐	<i>Deutzianthus tonkinensis</i>	大戟科 Euphorbiaceae	东京桐属 <i>Deutzianthus</i>	16.30	11.65
9		黄牛木	<i>Cratoxylum cochinchinense</i>	金丝桃科 Hypericaceae	黄牛木属 <i>Cratoxylum</i>	14.33	20.30
10		光皮楝木	<i>Cornus wilsoniana</i>	山茱萸科 Cornaceae	山茱萸属 <i>Cornus</i>	14.78	21.57
11		阴香	<i>Cinnamomum burmanni</i>	樟科 Lauraceae	桂属 <i>Cinnamomum</i>	14.90	22.28
12		山牡荆	<i>Vitex quinata</i>	唇形科 Lamiaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	19.64	11.66

1.3 测定方法

土壤基本理化性质的测定方法主要参照《土壤农化分析》（鲍士旦，2000）。其中，土壤 C_{soil} 的测定采用重铬酸钾-外加热法进行测定；土壤 N_{soil} 和 P_{soil} 加入 H_2SO_4 消解提取，消煮液使用全自动间断化学分析仪（Auto Discrete Analyzers）测定。

土壤微生物生物量采用氯仿-熏蒸提取法提取（Murphy & Riley, 1962; Vance et al., 1987）。其中 MBC 和 MBN 使用 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} K_2SO_4$ 溶液浸提，并在 TOC/TN 同步分析仪（德国耶拿 Multi N/C 3100CN）上测定浸提液中 MBC 和 MBN 的含量。计算公式如下：

$$MBC = EC / K_{EC} \quad (1)$$

式中： EC 为熏蒸和未熏蒸土壤 C 的差值； K_{EC} 为转化系数，取值为 0.45。

$$MBN = EN / K_{EN} \quad (2)$$

式中： EN 为熏蒸和未熏蒸土壤 N 的差值； K_{EN} 为转化系数，取值为 0.54。

MBP 使用 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} NaHCO_3$ 溶液浸提，浸提液中 MBP 含量使用钼蓝比色法测定。计算公式如下：

$$MBP = E_{Pt} / (K_P \cdot R_{Pt}) \quad (3)$$

式中： E_{Pt} 为熏蒸和未熏蒸土壤 P 的差值； R_{Pt} 为加入无机磷得的回收率； K_P 为转换系数，取值为 0.40。

1.4 数据分析

根据 Mooshammer 等（2014）以及周正虎和王传宽（2016）的方法，土壤 C 、 N 、 P 及微生物生物量化学计量特征采用质量比表示，即分别为 $C_{soil} : N_{soil}$ 、 $C_{soil} : P_{soil}$ 、 $N_{soil} : P_{soil}$ 和 $MBC : MBN$ 、 $MBC : MBP$ 、 $MBN : MBP$ ；土壤微生物熵 $qMBC$ 、 $qMBN$ 和 $qMBP$ 分别用 $(MBC / C_{soil}) \times 100\%$ 、 $(MBN / N_{soil}) \times 100\%$ 和 $(MBP / P_{soil}) \times 100\%$ 表示；土壤微生物化学计量不平衡性的计算公式如下：

$$C_{imb} : N_{imb} = (C_{soil} \div N_{soil}) / (MBC \div MBN) \quad (4)$$

$$C_{imb} : P_{imb} = (C_{soil} \div P_{soil}) / (MBC \div MBP) \quad (5)$$

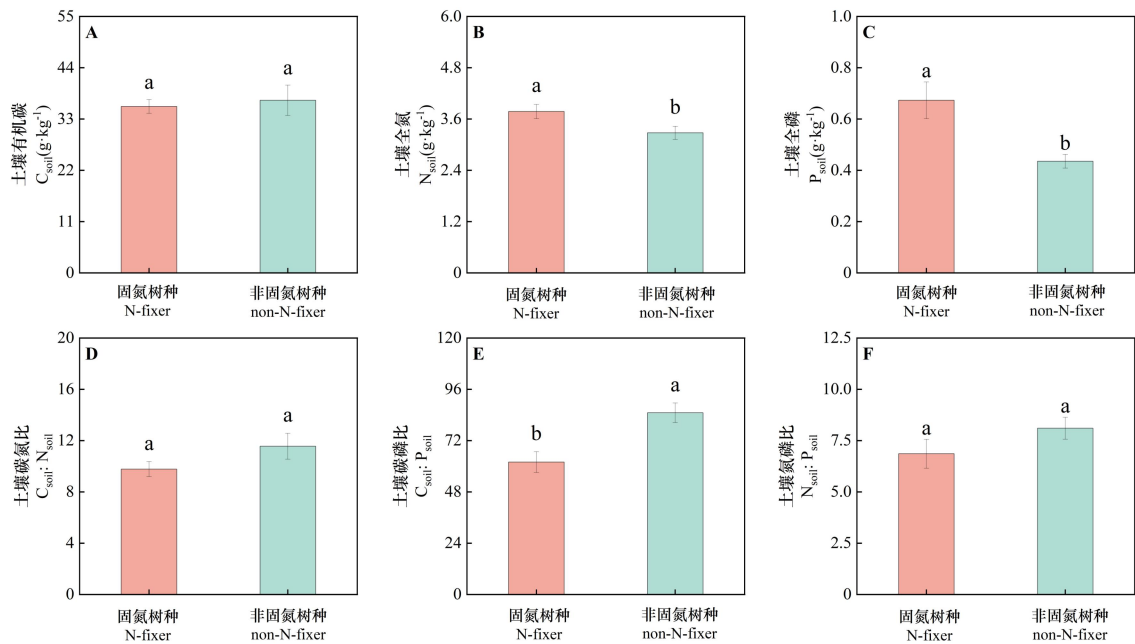
$$N_{imb} : P_{imb} = (N_{soil} \div P_{soil}) / (MBN \div MBP) \quad (6)$$

利用 SPSS 26.0 软件完成数据分析，采用独立样本 t 检验来比较固氮和非固氮树种之间的土壤-微生物生物量各指标的显著性差异，用 Pearson 法进行相关性分析，并用 Origin 2024 软件完成绘图。利用冗余分析（RDA）明确土壤微生物熵与土壤-微生物 $C : N : P$ 化学计量之间的关系，并确定驱动土壤微生物熵变化的最主要因子，该程序在多元统计分析软件 Canoco 5.0 上分析完成。

2 结果与分析

2.1 土壤碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征

由图 1 可知，固氮树种根际土的 N_{soil} 和 P_{soil} 含量分别显著（ $P < 0.05$ ）高于非固氮树种 15.19% 和 54.58%（ $P < 0.05$ ），而 C_{soil} 含量在两种不同类型树种间无显著差异。固氮树种根际土的 $C_{soil} : P_{soil}$ 显著（ $P < 0.05$ ）低于非固氮树种 27.13%；此外， $C_{soil} : N_{soil}$ 与 $N_{soil} : P_{soil}$ 均呈非固氮树种高于固氮树种的趋势，但差异并不显著。



C_{soil} . 土壤有机碳; N_{soil} . 土壤全氮; P_{soil} . 土壤全磷; $C_{soil}:N_{soil}$. 土壤碳氮比; $C_{soil}:P_{soil}$. 土壤碳磷比; $N_{soil}:P_{soil}$. 土壤氮磷比。不同小写字母表示固氮和非固氮树种之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
 C_{soil} . Soil organic carbon; N_{soil} . Total nitrogen; P_{soil} . Total phosphorus; $C_{soil}:N_{soil}$. Soil C: N ratio; $C_{soil}:P_{soil}$. Soil C: P ratio; $N_{soil}:P_{soil}$. Soil N: P ratio. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing species. The same below.

图 1 土壤碳、氮、磷及其生态化学计量特征

Fig.1 Soil C_{soil} , N_{soil} , P_{soil} and their stoichiometric characteristics

2.2 土壤微生物量、微生物熵及其生态化学计量特征

表 2 可以看出, 相比于非固氮树种, 固氮树种根际土的 MBC、MBN 和 MBP 含量分别显著 ($P < 0.05$) 高了 22.44%、18.37%和 33.55%, 而 MBC: MBP 和 MBN: MBP 分别显著 ($P < 0.05$) 低了 14.02%和 15.15%, MBC: MBN 在两种不同类型树种之间无显著差异。

表 2 土壤微生物生物量 C、N、P 及其生态化学计量特征

Table 2 Soil microbial biomass C, N, P and their stoichiometric characteristics

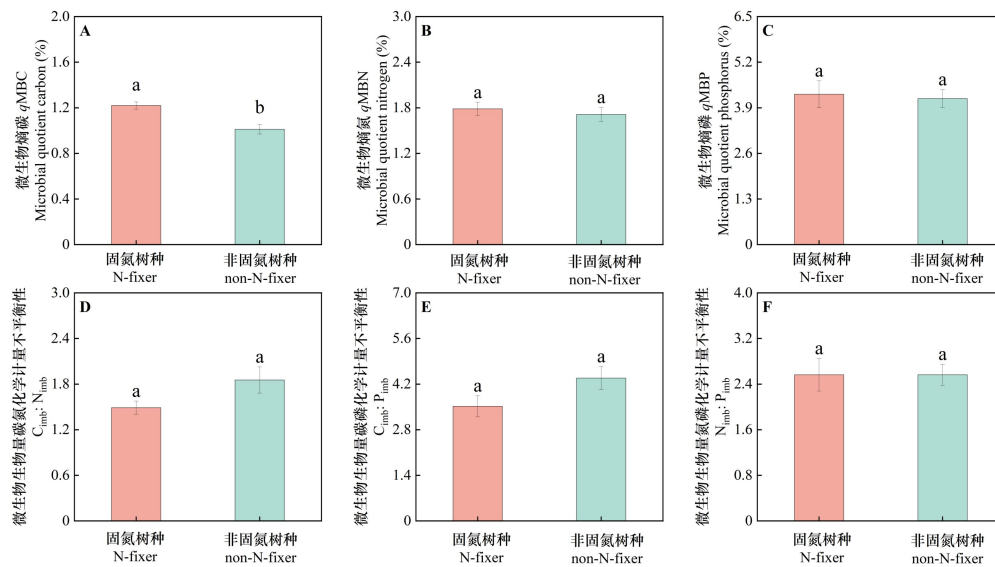
类型 Type	微生物生物量碳 MBC (mg·kg ⁻¹)	微生物生物量氮 MBN (mg·kg ⁻¹)	微生物生物量磷 MBP (mg·kg ⁻¹)	MBC: MBN	MBC: MBP	MBN: MBP
固氮 N-fixer	430.89±15.23a	65.32±1.74a	24.13±1.22a	6.59±0.13a	18.22±0.58b	2.78±0.09b
非固氮 Non-N-fixer	351.91±21.00b	55.19±3.30b	18.07±1.57b	6.51±0.22a	21.19±1.07a	3.27±0.14a

MBC. 微生物生物量碳; **MBN.** 微生物生物量氮; **MBP.** 微生物生物量磷; **MBC: MBN.** 微生物生物量碳氮比; **MBC: MBP.** 微生物生物量碳磷比; **MBN: MBP.** 微生物生物量氮磷比。微生物生物量氮磷比。表中数据均为平均值±标准误; 同列不同字母表示固氮和非固氮树种之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

MBC. Microbial biomass carbon; **MBN.** Microbial biomass nitrogen; **MBP.** Microbial biomass phosphorus; **MBC: MBN.** C-to-N ratio of microbial biomass; **MBC: MBP.** C-to-P ratio of microbial biomass; **MBN: MBP.** N-to-P ratio of microbial biomass. Data in the table are means ± standard error. Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$) between nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species. The same below.

由图 2 可看出, 与非固氮树种相比, 固氮树种的 $qMBC$ 显著 ($P < 0.05$) 高了 20.57%,

然而固氮树种与非固氮树种的 $qMBN$ 和 $qMBP$ 差异不显著 ($P > 0.05$) ; $C_{imb}: N_{imb}$ 、 $C_{imb}: P_{imb}$ 和 $N_{imb}: P_{imb}$ 在固氮树种与非固氮树种中也均无显著差异。



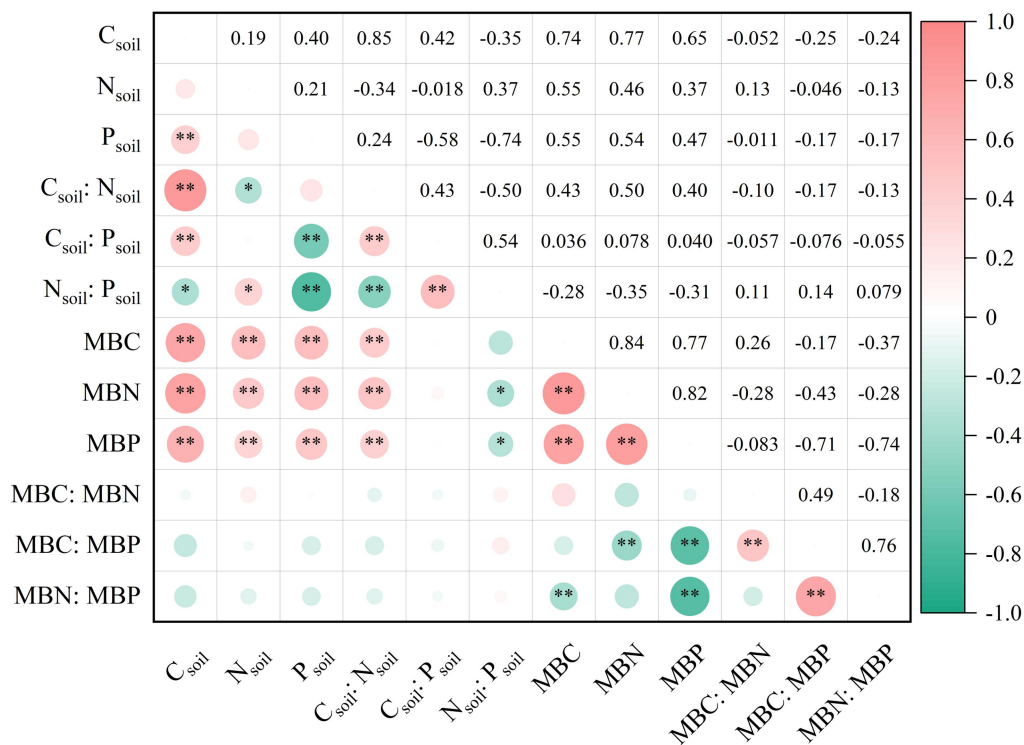
$qMBC$. 微生物熵碳; $qMBN$. 微生物熵氮; $qMBP$. 微生物熵磷; $C_{imb}: N_{imb}$. 微生物生物量碳氮化学计量不平衡性; $C_{imb}: P_{imb}$. 微生物生物量碳磷化学计量不平衡性; $N_{imb}: P_{imb}$. 微生物生物量氮磷化学计量不平衡性。
 $qMBC$. Microbial quotient carbon; $qMBN$. Microbial quotient nitrogen; $qMBP$. Microbial quotient phosphorus; $C_{imb}: N_{imb}$. Microbial biomass C: N stoichiometric imbalance; $C_{imb}: P_{imb}$. Microbial biomass C: P stoichiometric imbalance; $N_{imb}: P_{imb}$. Microbial biomass N: P stoichiometric imbalance.

图 2 土壤微生物熵和土壤微生物化学计量不平衡性的变化特征

Fig.2 Change characteristics of soil microbial quotient and soil microbial stoichiometry imbalance ratios

2.3 土壤-微生物生物量碳氮磷含量及其生态化学计量特征间的相关性

由图 3 可知, 土壤 C_{soil} 与 P_{soil} 、 $C_{soil}: N_{soil}$ 、 $C_{soil}: P_{soil}$ 、 MBC 、 MBN 、 MBP 极显著正相关 ($P < 0.01$) , 与 $N_{soil}: P_{soil}$ 显著负相关 ($P < 0.05$) 。土壤 N_{soil} 与 $N_{soil}: P_{soil}$ 、 MBC 、 MBN 、 MBP 显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与 $C_{soil}: N_{soil}$ 显著负相关 ($P < 0.05$) 。土壤 P_{soil} 与 MBC 、 MBN 、 MBP 极显著正相关 ($P < 0.01$) , 与 $C_{soil}: P_{soil}$ 和 $N_{soil}: P_{soil}$ 极显著负相关 ($P < 0.01$) 。 MBC 、 MBN 、 MBP 均与 $MBC: MBP$ 和 $MBN: MBP$ 极显著负相关 ($P < 0.01$) , 而与 $C_{soil}: N_{soil}$ 极显著正相关 ($P < 0.01$) 。 MBC 、 MBN 、 MBP 三者之间均极显著正相关 ($P < 0.01$) , 此外, MBN 和 MBP 均与 $N_{soil}: P_{soil}$ 呈显著负相关 ($P < 0.05$) 。



* 和 ** 分别表示显著相关 ($P < 0.05$) 和极显著相关 ($P < 0.01$)。下同。

* and ** indicate significant correlations ($P < 0.05$) and extremely significant correlations ($P < 0.01$), respectively. The same below.

图 3 土壤-微生物生物量 C、N、P 及其生态化学计量间的相关性

Fig.3 Correlation between soil-microbial biomass C、N、P and their stoichiometry

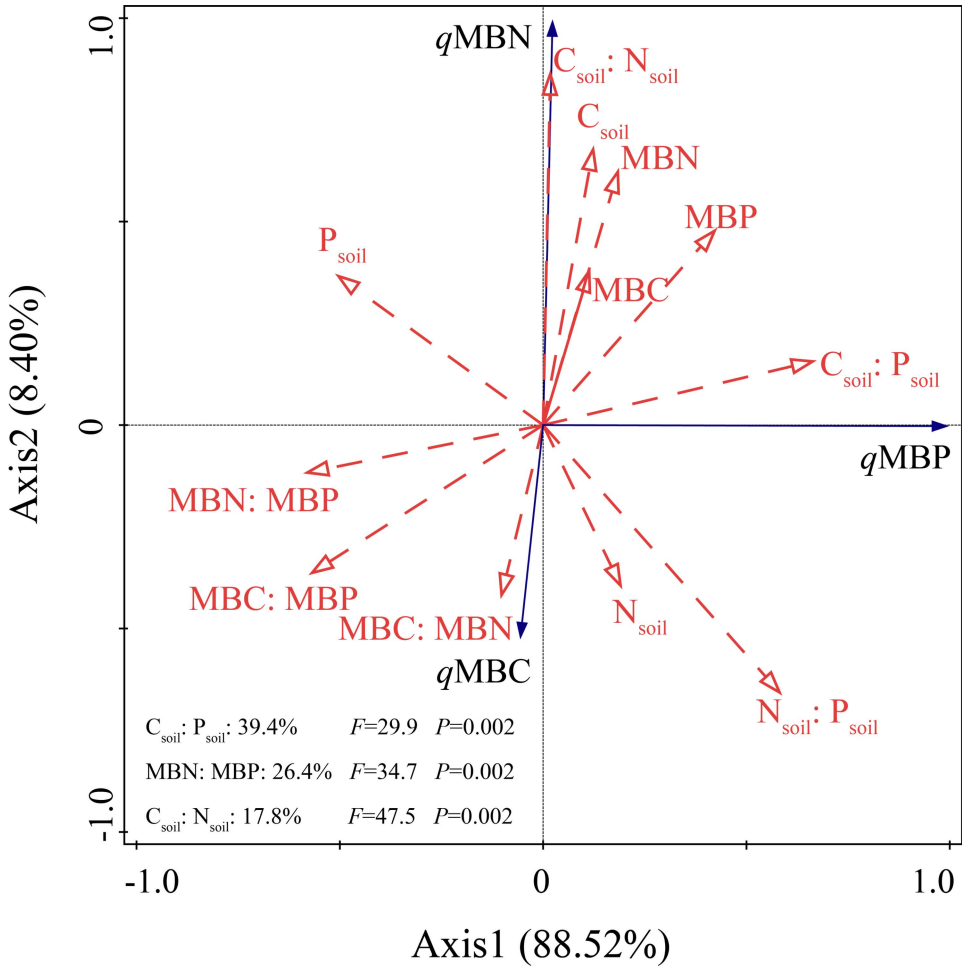
由表 3 可知, $C_{imb}:N_{imb}$ 与 $C_{imb}:P_{imb}$ 、 C_{soil} 、 $C_{soil}:N_{soil}$ 、 $C_{soil}:P_{soil}$ 、MBN、MBP、 $qMBN$ 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与 N_{soil} 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 、MBC:MBN、MBC:MBP、 $qMBC$ 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关; $C_{imb}:P_{imb}$ 与 $N_{imb}:P_{imb}$ 、 C_{soil} 、 $C_{soil}:N_{soil}$ 、 $C_{soil}:P_{soil}$ 、MBN、MBP、 $qMBN$ 、 $qMBP$ 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与 P_{soil} 、MBC:MBN、MBC:MBP、MBN:MBP、 $qMBC$ 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关; $N_{imb}:P_{imb}$ 分别与 N_{soil} 、 $C_{soil}:P_{soil}$ 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 、 $qMBP$ 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 而与 P_{soil} 、 $C_{soil}:N_{soil}$ 、MBC:MBP、MBN:MBP、 $qMBN$ 显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关。

表 3 土壤微生物化学计量不平衡性与土壤-微生物生物量化学计量比的相关性
Table 3 Pearson's correlation coefficient of soil microbial stoichiometric imbalance and microbial biomass stoichiometric ratios

	C _{imb} : N _{imb}	C _{imb} : P _{imb}	N _{imb} : P _{imb}		C _{imb} : N _{imb}	C _{imb} : P _{imb}	N _{imb} : P _{imb}
C _{imb} : N _{imb}	1			MBC	0.264	0.071	-0.096
C _{imb} : P _{imb}	0.519**	1		MBN	0.538**	0.292*	-0.194
N _{imb} : P _{imb}	-0.411**	0.510**	1	MBP	0.376**	0.419**	0.055
C _{soil}	0.765**	0.435**	-0.222	MBC: MBN	-0.450**	-0.342*	0.171
N _{soil}	-0.353*	-0.012	0.380**	MBC: MBP	-0.325*	-0.590**	-0.231
P _{soil}	0.196	-0.386**	-0.612**	MBN: MBP	-0.049	-0.440**	-0.384**
C _{soil} : N _{soil}	0.919**	0.402**	-0.402**	qMBC	-0.774**	-0.545**	0.201
C _{soil} : P _{soil}	0.411**	0.802**	0.518**	qMBN	0.871**	0.298*	-0.519**
N _{soil} : P _{soil}	-0.481**	0.328*	0.875**	qMBP	0.064	0.831**	0.813**

2.4 土壤微生物熵和土壤-微生物生物量 C、N、P 含量及其生态化学计量比的冗余分析

冗余分析结果表明，*q*MBC 与 *C*_{soil}、*C*_{soil}: *N*_{soil} 和 *C*_{soil}: *P*_{soil} 负相关，与 *N*_{soil}、MBC: MBN 和 MBC: MBP 正相关；*q*MBN 与 *C*_{soil}、*P*_{soil}、*C*_{soil}: *N*_{soil}、MBC、MBN 和 MBP 正相关，与 *N*_{soil}、*N*_{soil}: *P*_{soil}、MBC: MBN 和 MBC: MBP 负相关；*q*MBP 与 *C*_{soil}: *P*_{soil}、*N*_{soil}: *P*_{soil} 和 MBP 正相关，与 *P*_{soil}、MBC: MBP 和 MBN: MBP 负相关。第一轴和第二轴分别解释了微生物熵变异的 88.52%和 8.40%。*C*_{soil}: *P*_{soil}、MBN: MBP 和 *C*_{soil}: *N*_{soil} 是影响 *q*MB 的主要因素，分别解释了 *q*MB 变异的 39.4%、26.4%和 17.80%（图 4）。



蓝色实线表示响应变量；红色虚线表示解释变量；箭头长短为影响程度；箭头间夹角为相关程度。

The solid blue line indicates the response variable; the dashed red line indicates the explanatory variable; the length of the arrow is the degree of influence; the angle between the arrows is the degree of correlation.

图 4 土壤微生物熵和土壤-微生物生物量 C、N、P 含量及其生态化学计量比的冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis of soil microbial quotient and soil-microbial biomass C, N, and P contents and their ecological stoichiometric ratios

3 讨论

3.1 固氮和非固氮树种对土壤碳、氮、磷及其计量比的影响

在喀斯特地区，土壤 N 和 P 的有效性是决定地上生产力的关键因素，同时也是限制其植物生长发育的最主要因素之一（杨慧等，2010）。对亚热带地区的研究表明，植被类型的改变，可以使土壤肥力和化学特性在数年内发生改变（Binkley et al., 2000）。本研究中固氮树种土壤 N_{soil} 和 P_{soil} 均显著大于非固氮树种，与 Nasto 等（2014）的结果一致。其原因可能是固氮树种能与固氮细菌共生，源源不断地为土壤固定大量的 N，并增强了土壤 N 有效性，同时也为土壤微生物大量繁殖提供必需的物质基础（丁国昌等，2017）。在提高土壤 N 可用性的同时，固氮树种也促进了土壤磷酸酶的分泌，进而提高了 P 的可用性。此外，凋落物也是树种调控土壤养分的重要因素（岳祥飞等，2023），已有研究表明固氮树种通常会生产拥有更高浓度 N 和低 C: N 比的凋落物，从而提高土壤中的 N 含量（Hoogmoed et al., 2014; Zhu et al., 2015）。

土壤 $C_{soil}: N_{soil}$ 能够反映土壤中有机物质能被微生物有效利用的程度。 $C_{soil}: N_{soil}$ 比值越低，土壤有机质矿化分解越快，土壤有效 N 含量越高，土壤质量越好（王绍强和于贵瑞，2008）。本研究中，喀斯特适生固氮和非固氮树种的 $C_{soil}: N_{soil}$ 平均值（9.77 和 11.56）均低于中国土壤平均水平（12.01）（Maynard & Johnson, 2018），表明两种类型树种均在一定程度上提高了土壤 N 含量，正如之前所报道的，固氮树种可以通过生物固氮提高生态系统的生产力，并能将固定的 N 转移给群落中的其他植物，从而提高土壤质量（Roscher et al., 2008; Zhao et al., 2014）。

土壤 $C_{soil}: P_{soil}$ 通常用作评估土壤 P 矿化和固持能力，它可以反映土壤中 C 和 P 的相对比例，从而揭示土壤在植物生长过程中的养分供给状况及其潜在的养分限制（Tian et al., 2010; Wei et al., 2024）。较高的土壤 P_{soil} 以及较低的 $C_{soil}: P_{soil}$ 比值往往意味着土壤中有更多的磷可用，这有利于微生物对土壤有机质的分解和矿化，进而增加土壤有效 P 含量（Wang et al., 2014）。本研究中固氮与非固氮树种的 $C_{soil}: P_{soil}$ 平均值（61.93 和 84.99）都远高于中国土壤 $C_{soil}: P_{soil}$ 平均值（25.77）（刘帅楠等，2021），表明研究区土壤 P 元素矿化较慢，存在明显的 P 限制，微生物分解有机质更易受到 P 的限制，这是由于喀斯特地区普遍存在 P 限制造成的（曾渭贤，2020）。更值得注意的是，本研究中固氮树种 $C_{soil}: P_{soil}$ 显著低于非固氮树种，其原因可能是：一方面固氮树种能刺激土壤微生物分泌 P 水解酶，从而增加土壤中 P 的可用性（You et al., 2020）；另一方面，固氮树种的凋落物中含有更丰富的 C 和 N，很容易被细菌和真菌分解，释放出更多养分，可以在一定程度上缓解土壤 P 限制（Liu et al., 2025）。土壤 $N_{soil}: P_{soil}$ 同样是衡量土壤养分状况的重要指标（Tessier & Raynal, 2003），较高的土壤 $N_{soil}: P_{soil}$ 通常意味着土壤中 N 的过剩，进而影响植物对磷的吸收。研究区固氮与非固氮树种的 $N_{soil}: P_{soil}$ （6.86 和 8.1）均远高于中国土壤平均水平（2.1）（董雪等，2019），表明研究区土壤 P 元素活性较低，存在 P 限制。

3.2 固氮和非固氮树种对土壤微生物生物量、微生物熵及其生态化学计量特征的影响

土壤微生物生物量及其生态化学计量特征在一定程度上可以表征微生物吸收和分解土壤养分的能力（Fujita et al., 2019），与土壤养分生态化学计量特征相比，其被认为是土壤肥

力和养分限制更为有效和敏感的指标(胡宗达等, 2021)。研究表明, 树种类型以及凋落物、根系的数量和质量的差异, 均会对土壤微生物的群落结构产生影响(Otaki & Tsuyuzaki, 2019; Liu et al., 2019), 致使微生物生物量产生不同的变化趋势, 从而进一步影响土壤微生物的生态化学计量特征。本研究中固氮树种的 MBC、MBN 和 MBP 含量均显著大于非固氮树种, 这主要是由于固氮树种具有更高的凋落物分解速率和根系分泌物含量, 从而促进了有机质含量的增加, 这对微生物的生长繁殖非常有利(Fujita et al., 2019; Zhu et al., 2025)。其次, 降低微生物的竞争可以提高对土壤养分的利用效率(Fujita et al., 2019), 本研究中固氮树种土壤 N_{soil} 、 P_{soil} 含量高于非固氮树种, 且土壤 N_{soil} 和 P_{soil} 与 MBN 和 MBP 均呈极显著正相关, 这说明固氮树种比非固氮树种提供了更多的养分, 从而缓解了微生物与植物对土壤养分的竞争, 提高了 MBC、MBN 和 MBP 含量。研究表明, MBC: MBP 比值越小, 表明微生物在养分矿化过程中释放 P 的能力越强, 反之, MBC: MBP 比例越高, 表明土壤微生物可能同化了土壤中越多的有效 P, 进而加剧了微生物与植物之间对 P 元素的竞争, 显示出较强的固 P 能力(潘玉梅和张乃莉, 2021; Deng et al., 2024)。本研究中, 固氮树种的 MBC: MBP 和 MBN: MBP 均显著小于非固氮树种, 说明固氮树种土壤微生物中含 P 量更高, 在周转过程中能够释放的 P 也更多(Jiang et al., 2024), 而非固氮树种土壤微生物与植物竞争土壤有效 P, 表现出更强烈的固 P 现象。MBC: MBN 在两种不同类型树种间无显著差异, 其原因可能是微生物体内各元素间具有较稳定的生态化学计量关系, 土壤 MBC 增加的同时, 也需充足的 MBN 来维持其自身所需的元素生态化学计量。

土壤微生物熵是微生物的 MBC、MBN 和 MBP 所占土壤 C、N 和 P 的比例, 能反映单位资源所能支持的微生物生物量, 主要受土壤养分状况的影响。土壤微生物熵值越大, 表明土壤养分积累越多, 土壤有机质活性越强, 越容易被土壤微生物利用(Sparling, 1992)。本研究中, 固氮树种的 $qMBC$ 显著高于非固氮树种, 这可能是因为固氮树种土壤微生物活性更强, 土壤中有机碳向微生物生物量的转化速率也更快, 从而提高了土壤微生物生物量, 进而增加了土壤微生物熵值(Lyu et al., 2024)。也有研究认为, 较低的 $qMBC$ 是由于在较高的土壤 $C_{soil}: P_{soil}$ 条件下, 微生物生长会受到 P 的限制(周正虎和王传宽, 2016), 本研究中 $C_{soil}: P_{soil}$ 与 $qMBC$ 呈显著负相关也验证了这一点, 因此非固氮树种微生物熵低于固氮树种可能与非固氮树种受到更大的 P 素限制有关。此外, 一般认为土壤微生物生态化学计量不平衡性越小, 微生物的生长利用效率越高(Mooshammer et al., 2014), 而本研究中 $C_{imb}: P_{imb}$ 、 $C_{imb}: N_{imb}$ 和 $N_{imb}: P_{imb}$ 在两类型树种间均无显著差异, 与胡斯乐等(2024)的研究结果相同, 表明本研究区土壤微生物具备一定的内稳态特征。

与 Zhou 等(2015)的研究结果一致, 本研究中 qMB 与土壤-微生物 C、N、P 生态化学计量特征之间存在显著的相关性, 这表明土壤微生物的生长和代谢过程依赖土壤养分的综合协调供应。从冗余分析结果看, $C_{soil}: P_{soil}$ 、MBN: MBP 和 $C_{soil}: N_{soil}$ 是驱动土壤微生物熵变化的最关键因子, 在反映土壤养分及其利用效率的变化过程中起着关键作用。

4 结论

总体而言, 固氮树种土壤 N_{soil} 和 P_{soil} 含量显著大于非固氮树种, 固氮树种土壤微生物 MBC、MBN、MBP 和 $qMBC$ 均显著大于非固氮树种, 固氮树种的 $C_{soil}: P_{soil}$ 、MBC: MBP 和 MBN: MBP 均显著低于非固氮树种, $C_{soil}: P_{soil}$ 、MBN: MBP 和 $C_{soil}: N_{soil}$ 是驱动 qMB 发生动态变化的最主要因素。本研究区主要受到 P 素供给缺乏的限制, 而相比于非固氮树种, 固氮树种在调节土壤-微生物养分含量及其生态化学计量特征方面具有显著优势, 能有效缓解 P 限制, 改善土壤质量状况, 为喀斯特地区生态修复过程中的树种选择提供重要科学依据。

参考文献:

- BAO SD, 2000. Soil agrochemical analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 1-120.
[鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社: 1-120.]
- BINKLEY D, GIARDINA C, BASHKIN MA, 2000. Soil phosphorus pools and supply under the influence of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Albizia facaltaria* [J]. Forest Ecology and Management, 128(3): 241-247.
- CHEN H, LI DJ, MAO QG, et al., 2019. Resource limitation of soil microbes in karst ecosystems [J]. Science of The Total Environment, 650: 241-248.
- DENG PY, ZHOU YC, CHEN WS, et al., 2024. Microbial mechanisms for improved soil phosphorus mobilization in monoculture conifer plantations by mixing with broadleaved trees [J]. Journal of Environmental Management, 359: 120955.
- DING GC, WANG XH, YANG QF, et al., 2017. Effects of tree species transition on soil microbial community composition and functions in subtropical China [J]. Chinese journal of applied ecology, 28(11): 3751-3758.[丁国昌, 万晓华, 杨起帆, 等, 2017. 亚热带树种转换对林地土壤微生物群落结构和功能的影响 [J]. 应用生态学报, 28(11): 3751-3758.]
- DONG X, XIN ZM, HUANG YR, et al., 2019. Soil stoichiometry in typical shrub communities in the Ulan Buh Desert [J]. Acta Ecologica Sinica, 39(17): 6247-6256. [董雪, 辛智鸣, 黄雅茹, 等, 2019. 乌兰布和沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征 [J]. 生态学报, 39(17): 6247-6256.]
- FUJITA K, MIYABARA Y, KUNITO T, 2019. Microbial biomass and ecoenzymatic stoichiometries vary in response to nutrient availability in an arable soil [J]. European Journal of Soil Biology, 91: 1-8.
- HOOGMOED M, CUNNINGHAM SC, BAKER P, et al., 2014. N-fixing trees in restoration plantings: Effects on nitrogen supply and soil microbial communities [J]. Soil Biology and Biochemistry, 77: 203-212.
- HU G, HUANG XX, CHEN S Y, et al., 2024. Biotic and abiotic factors affecting soil C, N, P and their stoichiometries under different land-use types in a karst agricultural watershed, China [J]. Agriculture; Basel, 14(7).
- HU SL, DONG LG, BAI XX, et al., 2024. Soil Microbial Biomass and Ecological Stoichiometric Characteristics of Typical Land Use Types in Loess Hilly Region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 38(3): 298-305. [胡斯乐, 董立国, 白晓雄, 等, 2024. 黄土丘陵区典型土地利用类型土壤-微生物量及其生态化学计量特征 [J]. 水土保持学报, 38(3): 298-305.]
- HU ZD, LIU SR, LIU XL, et al., 2021. Soil and soil microbial biomass contents and C: N: P stoichiometry at different succession stages of natural secondary forest in sub-alpine area of western Sichuan, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 41(12): 4900-4912. [胡宗达, 刘世荣, 刘兴良, 等, 2021. 川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤-微生物生物量及其化学计量特征 [J]. 生态学报, 41(12): 4900-4912.]
- HUANG FZ, LI JX, LI DX, et al., 2021. Physiological and ecological adaptation of karst woody plants to drought [J]. Guihaia, 41(10): 1644-1653.
- LIU SN, LI G, YANG CJ, et al., 2021. Seasonal variation of soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry under different vegetation types in Loess Hilly region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 35(6): 343-349+360. [刘帅楠, 李广, 杨传杰, 等, 2021. 植被类型

- 对黄土丘陵区土壤碳氮磷化学计量特征的季节变异 [J]. 水土保持学报, 35(6): 343-349+360.]
- JIANG HL, YUAN CX, WU QQ, et al., 2024. Effects of transforming multiple ecosystem types to tree plantations on soil microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus and their ratios in China [J]. *Applied Soil Ecology*, 193: 105145.
- LI M, YOU YM, TAN XM, et al., 2022. Mixture of N₂-fixing tree species promotes organic phosphorus accumulation and transformation in topsoil aggregates in a degraded karst region of subtropical China [J]. *Geoderma*, 413: 115752.
- LI MP, MIAO N, LIU SR, 2022. Effects of nitrogen-fixing tree species *Alnus nepalensis* on the degraded soils and understory restoration in the upper reaches of the Jinsha River, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 42(6): 2321-2330. [李茂萍, 缪宁, 刘世荣, 2022. 固氮树种旱冬瓜对退化林地土壤修复和林下植被重建的生态驱动效应. 生态学报, 42(6): 2321-2330.]
- LIU X, LIN T-C, VADEBONCOEUR MA, et al., 2019. Root litter inputs exert greater influence over soil C than does aboveground litter in a subtropical natural forest [J]. *Plant and Soil*, 444(1): 489-499.
- LIU YC, LI QL, TIAN HM, et al., 2025. Nitrogen-fixing tree species enhance the positive effects of tree species richness on soil organic carbon sequestration by increasing fine root phosphorus loss [J]. *CATENA*, 254: 108927.
- LUO P, CHEN H, XIAO KC, et al., 2017. Effects of topography, tree species and soil properties on soil enzyme activity in karst regions [J]. *Environmental Science*, 38(6): 2577-2585. [罗攀, 陈浩, 肖孔操, 等, 2017. 地形、树种和土壤属性对喀斯特山区土壤胞外酶活性的影响 [J]. 环境科学, 38(6): 2577-2585.]
- LUO WM, WU XL, CHEN S, et al., 2024. Soil-microbial cnp content and ecological stoichiometry characteristics of typical broad-leaved tree communities in Fanjing Mountain in Spring [J]. *Diversity*, 16(4): 249.
- LYU FZ, YANG YL, BAO XL, et al., 2024. Effects of different amounts of stover mulching with no-tillage on soil enzyme activities and soil organic carbon content [J]. *Soils and Crops*, 13(2): 140-153. [吕付泽, 杨雅丽, 鲍雪莲, 等, 2024. 免耕不同秸秆覆盖量对土壤酶活性及土壤有机碳含量的影响 [J]. 土壤与作物, 13(2): 140-153.]
- MALÝ S, FIALA P, REININGER D, et al., 2014. The relationships among microbial parameters and the rate of organic matter mineralization in forest soils, as influenced by forest type [J]. *Pedobiologia*, 57(4): 235-244.
- MAYNARD JJ, JOHNSON MG, 2018. Applying fingerprint FTIR spectroscopy and chemometrics to assess soil ecosystem disturbance and recovery [J]. *J Soil Water Conserv*, 73(4): 443-451.
- MO XQ, XIAON, TAN XM, et al., 2022. Effects of nitrogen-fixing tree species on soil aggregate-associated enzyme activities and coenzymatic stoichiometric ratios in Eucalyptus plantations [J]. *Guihaia*, 42(4): 569-579. [莫雪青, 肖纳, 谭许脉, 等, 2022. 固氮树种对桉树人工林土壤团聚体酶活性及其化学计量比的影响 [J]. 广西植物, 42(4): 569-579.]
- MOOSHAMMER M, WANEK W, ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S, et al., 2014. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources [J]. *Frontiers in microbiology*, 5: 22.
- MÜLLER M, OELMANN Y, SCHICKHOFF U, et al., 2017. Himalayan treeline soil and foliar C:

- N: P stoichiometry indicate nutrient shortage with elevation [J]. *Geoderma*, 291: 21-32.
- MURPHY J, RILEY JP, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters [J]. *Analytica Chimica Acta*, 27: 31-36.
- NASTO MK, ALVAREZ-CLARE S, LEKBERG Y, et al., 2014. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests [J]. *Ecology Letters*, 17(10): 1282-1289.
- OTAKI M, TSUYUZAKI S, 2019. Succession of litter-decomposing microbial organisms in deciduous birch and oak forests, northern Japan [J]. *Acta Oecologica*, 101: 103485.
- PAN YM, ZHANG NL, 2021. Effects of tree diversity on enzyme activity in litter of a subtropical forest ecosystem [J]. *Biodiversity Science*, 29(11): 1447-1460. [潘玉梅, 张乃莉, 2021. 亚热带森林树种多样性对凋落叶分解胞外酶活性的影响 [J]. *生物多样性*, 29(11): 1447-1460.]
- PANG SJ, ZHANG P, JIA HY, et al., 2015. Research on soil ecological stoichiometry under different forest types in Northwest Guangxi [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(1): 17-23. [庞圣江, 张培, 贾宏炎, 等, 2015. 桂西北不同森林类型土壤生态化学计量特征 [J]. *中国农学通报*, 31(1): 17-23.]
- PEI GT, LI X, HE TX, et al., 2024. Characteristics of soil microbial diversity and community structure under different revegetation types in karst rocky desertification areas and analysis of driving factors [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 44(9): 1630-1642. [裴广廷, 李夏, 贺同鑫, 等, 2024. 广西喀斯特石漠化区不同植被恢复模式下土壤微生物多样性与群落结构特征及驱动因素分析 [J]. *地理科学*, 44(9): 1630-1642.]
- RILEY D, BARBER SA, 1970. Salt accumulation at the soybean (*Glycine Max. (L.) Merr.*) root-soil interface [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 34(1): 154-155.
- ROSCHER C, THEIN S, SCHMID B, et al., 2008. Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years [J]. *Journal of Ecology*, 96(3): 477-488.
- SOMOVA LA, PECHURKIN NS, 2001. Functional, regulatory and indicator features of microorganisms in man-made ecosystems [J]. *Advances in Space Research*, 27(9): 1563-1570.
- SONG M, PENG W, DU H, et al., 2019. Responses of soil and microbial C: N: P stoichiometry to vegetation succession in a karst region of Southwest China [J]. *Forests*, 10(9): 755.
- SPARLING GP, 1992. Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter [J]. *Australian journal of soil research*, 30(2): 195-207.
- SU XY, GAO GN, HUANG XM, et al., 2022. Vegetation restoration with mixed n_2 -fixer tree species alleviates microbial C and N limitation in surface soil aggregates in south subtropical karst area, China [J]. *Forests*, 13(10): 1701.
- TESSIER JT, RAYNAL DJ, 2003. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 40(3): 523-534.
- TIAN HQ, CHEN GS, ZHANG C, et al., 2010. Pattern and variation of C: N :P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 98(1): 139-151.
- VANCE ED, BROOKES PC, Jenkinson D S, 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(6): 703-707.

- VIKETOFT M, BENGTSSON J, SOHLENIUS B, et al., 2009. Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands [J]. *Ecology*, 90(1): 90-99.
- WANG KL, YUE YM, CHEN HS, et al., 2019. The comprehensive treatment of karst rocky desertification and its regional restoration effects [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 39(20): 7432-7440. [王克林, 岳跃民, 陈洪松, 等, 2019. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应 [J]. *生态学报*, 39(20): 7432-7440.]
- WANG SQ, YU GR, 2008. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecologica Sinica* (8):3937-3947. [王绍强, 于贵瑞, 2008. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. *生态学报*, (8): 3937-3947.]
- WANG W, SARDANS J, ZENG C, et al., 2014. Responses of soil nutrient concentrations and stoichiometry to different human land uses in a subtropical tidal wetland [J]. *Geoderma*, 232-234: 459-470.
- WEI SZ, DING S, LIN HH, et al., 2024. Microbial and enzymatic C: N: P stoichiometry are affected by soil C: N in the forest ecosystems in southwestern China [J]. *Geoderma*, 443: 116819.
- XIAO SS, CHEN WR, FU W, et al., 2024. Effects of land use patterns on the limitation of soil microbial resources in the karst areas of Southwest China [J]. *Carsologica Sinica*, 43(5): 1065-1075. [肖霜霜, 陈武荣, 傅伟, 等, 2024. 土地利用方式对喀斯特土壤微生物资源限制的影响 [J]. *中国岩溶*, 43(5): 1065-1075.]
- YANG H, CAO JH, SUN L, et al., 2010. Fractions and distribution of inorganic phosphorus in different land use types of karst area [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 24(2): 135-140. [杨慧, 曹建华, 孙蕾, 等, 2010. 岩溶区不同土地利用类型土壤无机磷形态分布特征 [J]. *水土保持学报*, 24(2): 135-140.]
- YOU YM, XU HC, WU XP, et al., 2020. Native broadleaf tree species stimulate topsoil nutrient transformation by changing microbial community composition and physiological function, but not biomass in subtropical plantations with low P status [J]. *Forest Ecology and Management*, 477: 118491.
- YU SZ, GUO CH, YAO XY, 2025. Impact of karst rocky desertification on N-fixing tree species root system and bacteria [J]. *Forests*, 16(3): 425.
- YU YF, HE TG, ZENG CC, et al., 2022. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in plants, litter, soil, and microbes in degraded vegetation communities in a karst area of southwest China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 42(3): 935-946. [俞月凤, 何铁光, 曾成城, 等, 2022. 喀斯特区不同退化程度植被群落植物-凋落物-土壤-微生物生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 42(3): 935-946.]
- YUE XF, LI YQ, LIU P, 2023. Stoichiometric characteristics of C, N and P in soil and litter of shrublands in karst areas of Guangxi [J]. *Carsologica Sinica*, 42(5): 1106-1116. [岳祥飞, 李衍青, 刘鹏, 2023. 广西岩溶区灌木林地凋落物——土壤碳、氮、磷化学计量特征 [J]. *中国岩溶*, 42(5): 1106-1116.]
- ZENG WX, 2020. Effects of biodiversity on fine root production in subtropical forests[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology: 97-98. [曾渭贤, 2020. 树种多样性对亚热带森林细根产量的影响机制研究 [D]. 长沙: 中南林业科技大学: 97-98.]
- ZHAO J, WANG XL, WANG XL, et al., 2014. Legume-soil interactions: legume addition

- enhances the complexity of the soil food web [J]. *Plant and Soil*, 385(1): 273-286.
- ZHAO PP, ZHOU JC, LIN KM, et al., 2019. Effect of different altitudes on soil microbial biomass and community structure of *Pinus taiwanensis* forest in mid-subtropical zone [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 39(6): 2215-2225. [赵盼盼, 周嘉聪, 林开淼, 等, 2019. 海拔梯度变化对中亚热带黄山松土壤微生物生物量和群落结构的影响 [J]. *生态学报*, 39(6): 2215-2225.]
- ZHOU ZH, WANG CK, 2015. Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems [J]. *Biogeosciences Discussions*, 12. DOI:10.5194/bgd-12-11191-2015.
- ZHOU ZH, WANG CK, 2016. Changes of the relationships between soil and microbes in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during ecosystem succession [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40(12): 1257-1266. [周正虎, 王传宽, 2016. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化 [J]. *植物生态学报*, 40(12): 1257-1266.]
- ZHU L, HENZE DK, BASH JO, et al., 2015. Global evaluation of ammonia bidirectional exchange and livestock diurnal variation schemes [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15: 12823-12843.
- ZHU Y, GAO ZZ, LIU LJ, et al., 2025. Nitrogen-fixing plants enhance soil phosphorus availability by promoting transformations among phosphorus fractions in a subtropical karst forest [J]. *Forests*, 16(2): 360.