

陶晓君, 张静淳, 叶佳欣, 陈佳琳, 邱新彩. 不同恢复年限热带次生林土壤酶活性特征[J]. 应用与环境生物学报, 2025, 31 (3): 452-462
Tao XJ, Zhang JC, Ye JX, Chen JL, Qiu XC. Characteristics of soil enzyme activities in tropical secondary forests in different restoration years [J].
Chin J Appl Environ Biol, 2025, 31 (3): 452-462

不同恢复年限热带次生林土壤酶活性特征

陶晓君^{1,2}, 张静淳^{1,2}, 叶佳欣^{1,2}, 陈佳琳^{1,2}, 邱新彩^{1,2}✉

¹海南大学热带农林学院, 海口 570228;

²海南大学海口市智慧林业重点实验室, 海口 570228

摘要 随着热带原始林减少, 次生林在保护生物多样性、缓解气候变化和提供生态系统服务方面发挥着越来越重要的作用。研究热带次生林土壤酶活性在不同恢复年限下的变化特征及其影响因素, 可以为热带次生林的经营管理及恢复成效评价提供科学依据。选取海南热带雨林国家公园霸王岭分局恢复年限20年、30年、60年、70年的次生林, 测定与碳氮磷循环相关的5种土壤酶活性, 分析植被、凋落物特征及理化性质和微生物性质, 研究土壤酶活性在不同恢复年限下的变化特征及其影响因素。结果表明: (1) 随着恢复年限增加, 土壤蔗糖酶 (INV)、 β -D-1,4-葡萄糖苷酶 (BG) 和酸性磷酸酶 (ACP) 活性呈现出上升趋势, 均在恢复期70年达到最高, 分别为66.64 mg g⁻¹ h⁻¹、497.00 nmol g⁻¹ h⁻¹、2 099.16 nmol g⁻¹ h⁻¹; 脲酶 (NRE) 和N-乙酰- β -D-葡萄糖苷酶 (NAG) 活性呈现出先上升后下降趋势, 在恢复期60年达到最高 (分别为0.18 mg g⁻¹ h⁻¹和99.06 nmol g⁻¹ h⁻¹)。5种土壤酶活性均随土层加深表现出下降趋势。(2) 随着恢复年限增加, 恢复期20年、30年的草灌盖度显著高于恢复期60年、70年, 地上生物量显著低于恢复期60年、70年 ($P < 0.05$), 草灌多样性和凋落物生物量随恢复年限变化差异不显著 ($P > 0.05$), 土壤容重降低, 质量含水量和细菌丰富度指数先降低后升高, pH、有机碳、全氮和真菌丰富度指数先增加后减小, 全磷和总孔隙度随着恢复年限变化差异不显著 ($P > 0.05$)。 (3) 相关分析结果表明土壤酶活性的变化与草灌盖度呈显著负相关 ($P < 0.05$), 与地上生物量呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与土壤容重、pH呈显著负相关 ($P < 0.05$), 5种酶与质量含水量、总孔隙度、有机碳、全氮、全磷、细菌丰富度指数和真菌丰富度指数均呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。综上, 土壤酶活性与植被特征、土壤理化特征和微生物性质存在密切的联系, 随着植被恢复年限增加, 地上生物量增加, 根系分泌物增加, 使得土壤养分含量升高, 细菌和真菌丰富度指数相应提高, 最终促进酶活性提高。(图2 表4 参58)

关键词 热带次生林; 恢复年限; 土壤酶; 影响因素

Characteristics of soil enzyme activities in tropical secondary forests in different restoration years

TAO Xiaojun^{1,2}, ZHANG Jingchun^{1,2}, YE Jiaxin^{1,2}, CHEN Jialin^{1,2} & QIU Xincal^{1,2}✉

¹ School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China;

² Intelligent Forestry Key Laboratory of Haikou City, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract As tropical primary forests decrease, secondary forests are playing an increasingly important role in protecting biodiversity, mitigating climate change, and providing ecosystem services. Here, the characteristics and influencing factors of soil enzyme activities were examined in secondary forests during different restoration years, providing a scientific basis for the management and evaluation of the effectiveness of tropical secondary forest restoration. Secondary forests in the Bawangling Nature Reserve, Hainan Tropical Rainforest National Park were selected during different restoration periods (20, 30, 60, and 70 years). In this study, five soil enzymes related to the carbon, nitrogen, and phosphorus cycles were measured; the characteristics of understory vegetation and litter were investigated; and physical, chemical, and microbial properties were determined. The results showed that, with the increases of forest restoration years, the activities of soil invertase (INV, 66.64 mg g⁻¹ h⁻¹), β -D-1,4-glucosidase (BG, 497.00 nmol g⁻¹ h⁻¹), and acid phosphatase (ACP, 2099.16 nmol g⁻¹ h⁻¹) were highest in 70-years forest, showing an increasing trend; the activities of urease (NRE) and N-acetyl- β -D-glucosidase (NAG) increased first and then decreased, and reached the highest in 60-years forest (0.18 mg g⁻¹ h⁻¹ and 99.06 nmol g⁻¹ h⁻¹, respectively). The activities of the five soil enzymes showed a downward trend with increasing soil depths. With the increase of restoration years, herb and shrub coverage at recovery stage

收稿日期 Received: 2024-09-30 接受日期 Accepted: 2025-03-05

海南省自然科学基金项目 (322QN235) 和国家自然科学基金项目 (32201554) 资助 Supported by the Natural Science Foundation of Hainan Province, China (322QN235) and National Natural Science Foundation of China (32201554)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: qjuxc9109@hainanu.edu.cn)

20-years and 30-years was significantly higher than that at recovery stage 60-years and 70-years; aboveground biomass was significantly lower than that at recovery stage 60-years and 70-years ($P < 0.05$); herb and shrub diversity and litter biomass had no significant changes with the increase of restoration years ($P > 0.05$); soil bulk density decreased; the water content and bacterial richness index decreased first and then increased; pH, organic carbon, total nitrogen, and fungal richness index increased first and then decreased; and total phosphorus and total porosity had no significant difference with the recovery years ($P > 0.05$). Correlation analysis results showed that soil enzyme activities were significantly negatively correlated with herb and shrub coverage ($P < 0.05$); positively correlated with aboveground biomass ($P < 0.05$); negatively correlated with soil bulk density and pH ($P < 0.05$); and the five enzymes were significantly positively correlated with moisture content, total porosity, SOC, TN, TP, bacterial richness index (Chao1), and fungal richness index ($P < 0.01$). In conclusion, vegetation restoration effectively improved the soil enzyme activity in tropical secondary forests. Soil enzyme activity is closely related to vegetation, soil physicochemical, and microbial properties. With an increase in vegetation restoration years, aboveground biomass improved, resulting in an increase in root exudates, thereby enriching soil nutrient content and bacterial and fungal richness indices, ultimately promoting the improvement of enzyme activities.

Keywords tropical secondary forest; restoration year; soil enzyme; influencing factor

在土壤环境中,酶的作用至关重要,它们是催化多种生物化学过程的关键物质.这些酶通常来源于微生物、植物根系的排泄物以及动植物残留物的分解,对复杂有机物的转化和无机物的反应起着重要的促进作用.土壤酶活性与土壤理化特征以及微生物特性之间存在着密切的联系,不仅能够有效反映土壤有机物的降解过程和元素的循环,也能展示微生物在土壤营养利用方面的效率变化,因而是评估土壤质量的关键因素^[1].此外,土壤酶是土壤生态系统中一种非常活跃的有机成分,广泛参与多种生物化学反应,反映了土壤生物化学活动的强度和趋势变化^[2].土壤中的酶活性与其理化特征息息相关,二者共同构成生态系统健康评估的重要因素.土壤酶的作用在于活化多种元素,从而增强土壤中养分的有效性并改善其质量.此外,土壤的理化特性为酶的反应提供了所需的底物及合适的环境,从而直接对酶活性产生影响^[3].在森林生态系统中,土壤的理化性质,包括土壤碳(C)、氮(N)、微生物性质和酶活性对环境变化和人为干扰的响应迅速^[4].生态系统的恢复通常伴随着土壤C和N的增加以及生物种群和多样性的增加^[5],从而影响酶活性的变化.因此,研究次生林恢复过程土壤酶活性特征的变化,能够揭示热带地区次生林土壤质量现状及次生林林分的发展趋势,这在推进植被恢复、次生林更新和生态环境建设等方面都有重要的实际意义.

在森林生态系统中,恢复年限通过改变植被凋落物生物量与分解速率、土壤养分分配格局以及微生物群落组成^[6],进而影响土壤酶活性.大量研究发现土壤酶活性随着恢复年限的增加变化显著,例如福建白砂国有林场天然次生林恢复过程中,土壤理化、微生物性质以及酶活性在不同恢复年限间差异显著,且土壤酶活性受到土壤养分的限制^[7].榆林毛乌素沙区固沙

林随着植被恢复年限的增加,土壤酶活性呈现显著升高趋势,土壤C、N代谢能力增强,恢复过程中土壤酶活性主要受到N养分的限制^[8].李以康等在三江源区高寒草甸退化过程中发现土壤有机质和全氮(TN)、全磷(TP)含量的降低可导致土壤脲酶(NRE)和蔗糖酶(INV)活性的显著变化^[9].随着植被恢复,福建长汀红壤侵蚀区马尾松人工林土壤酶活性呈现升高趋势,土壤pH、其余理化指标以及微生物群落丰度之间存在显著的相关性^[10].土层深度同样是影响土壤酶活性的重要因素,研究发现随着土层深度的增加土壤C的有效性和养分的浓度显著下降^[11],而铁、铝(氢)氧化物和黏土矿物的含量随土层深度的增加而增加^[12],进而影响土壤酶活性的变化.Feng等发现,在亚热带次生林演替过程中,土壤酶活性随恢复时间而增加,且在表层土壤中表现最为显著^[13].可见,在生态恢复过程中,土壤酶活性因地理位置、土层深度和植物种类等不同表现出较大的差异性^[14-15].因此,在特定的区域开展土壤酶活性的研究尤为重要.

热带雨林是地球上物种最丰富、生态系统结构最复杂的陆地生物群落,在维护生物多样性、调节全球气候以及维持全球养分循环等方面发挥极为重要的作用^[16].然而,由于资源的过度开发和森林砍伐活动,热带地区的森林覆盖面积及其C储存能力正在持续减少^[17],大量热带原始森林受到人为活动的干扰逐渐被次生林所取代,当前热带次生林正逐渐发展成为热带森林的主要组成部分^[18].随着热带原生林的减少,次生林在维护生物多样性、减缓气候变化以及提供生态系统服务等方面的作用越来越关键^[19].然而,热带次生林普遍存在林分生产量不足、生态功能较弱和恢复进程缓慢等问题^[20].土壤酶活性是生态系统元素循环的核心环节^[21],深刻影响群落的植物多样性和生产

力^[22]. 在可持续发展背景下, 维持土壤质量, 防止土壤退化, 显得尤为重要^[23]. 但目前对热带次生林植被恢复过程中土壤酶活性特征及其影响因子的研究较少^[7, 10], 这极大制约了热带次生林更新恢复的评估和发展, 因此, 我们以不同恢复年限热带次生林为研究对象, 通过测定土壤中与C、N、P循环相关的酶活性, 从时间尺度探讨热带次生林恢复对土壤酶活性的影响, 揭示植被恢复过程中土壤酶活性的影响因子, 对于理解热带次生林生物地球化学循环具有重要意义, 为热带次生林经营管理与土壤恢复提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

海南热带雨林国家公园霸王岭分局位于海南岛西南部山区, 地跨昌江黎族自治县和白沙黎族自治县(109°03'-109°17'E, 18°57'-19°11'N). 林区地形复杂, 海拔在100-1 654 m之间, 以山地为主. 土壤类型主要由花岗岩和砂岩母质发育而成的砖红壤, 土壤类型随着海拔的升高逐步过渡为山地红壤. 该区域气候属于热带季风气候, 年均温度21.3 °C, 年降雨量1 657 mm, 主要集中在7月至10月, 四季不明显, 干湿季分明^[24].

1.2 样地设置

通过对霸王岭热带次生林进行全面了解和实地考察, 选择能够代表次生林片区平均海拔、坡向和土壤状况的研究区域, 区域面积约为13 hm². 在研究区域内, 于地势相对平缓的地段选择4种立地条件较一致的不同恢复年限的次生林, 分别从21世纪初和20世纪90年代、60年代和50年代开始进行恢复, 恢复年限分别为20年、30年、60年和70年. 设置20 m × 20 m的固定样地, 每种年限设置3块重复样地, 共12块样地, 各样地间距大于10 m、小于11 km. 为消除边缘效应, 每样地四周设5 m宽缓冲带. 测量和记录每个样地的立地条件等基本特征, 在样地内进行每木检尺, 记录乔木的高度、胸径、冠幅、郁闭度等. 样地概况见

表1. 本研究中不同恢复年限次生林林种基本一致, 主要树种有黄杞(*Engelhardia roxburghiana* Wall.)、烟斗柯(*Lithocarpus corneus* (Lour.) Rehder)、细齿叶柃(*Eurya nitida* Korth.)、胡颓子叶柯(*Lithocarpus elaeagnifolius* (Seemen) Chun)、枫香树(*Liquidambar formosana* Hance)、母生(*Homalium hainanense* Gagnep.)等. 林下灌木层主要植物有九节(*Psychotria rubra* (Lour.) Poir.)、粗叶木(*Lasianthus chinensis* (Champ. ex Benth.) Benth.)、罗伞树(*Ardisia quinquegona* Blume)、乌柿(*Diospyros cathayensis* Steward)等. 研究区域土壤类型为砖红壤.

1.3 样品采集

2023年11月, 将每个样地四角和中心划分5个5 m × 5 m的区域, 确定为灌木样方, 并在每个灌木样方里设立1个能代表样方植被状况的1 m × 1 m的草本样方, 随后记录灌木和草本的基本信息, 包括种名、株数或丛数、盖度等. 收集调查样方内所有灌木和草本, 烘干, 称重, 计算草灌地上生物量, 根据调查数据和参考乔木异速生物量方程计算各样地内每株活立木个体生物量, 相加得到样地乔木生物量的总和^[25], 与草灌木生物量合并为地上生物量. 在每个样地内, 随机选择5个20 cm × 20 cm的采样点, 收集全部凋落物, 烘干, 称重, 计算凋落物生物量. 次生林植被与凋落物特征见表2.

土壤样品采集于2023年11月, 在每个标准样地内, 按照“S”形布点法选择并挖取5个土壤剖面, 除去表面凋落物后, 记录剖面特征, 用土钻采集0-20、20-40和40-60 cm土层新鲜土样, 将同一样方内的5个样品混合均匀后去除其中的石块和根状物并装入自封袋中, 随后立即带回实验室. 依照四分法取出大约1 kg新鲜土壤样品, 将过2 mm孔筛的新鲜土样分成三等份, 一份保存于4 °C冰箱中, 用于测定土壤酶活性和微生物区系; 一份保存于-20 °C冰箱中, 用于高通量测序分析; 另一份样品自然阴干, 用于其余养分指标的测定. 用100 cm³容积环刀取土壤原状土, 重复3次, 带

表1 热带次生林样地基本特征

Table 1 Basic characteristics of the plots in tropical secondary forests

恢复年限 Restoration years (t/a)	海拔 Elevation (h/m)	坡向 Aspect	坡度 Slope (a/°)	株数密度 Density (n/hm ²)	平均胸径 Average DHM (D/cm)	平均树高 Average height (H/m)
20	602 ± 2	西北, 北 NW, N	8 ± 1	2108 ± 335	11.05 ± 0.64	8.83 ± 0.45
30	362 ± 6	西北 NW	13 ± 1	3400 ± 188	8.89 ± 0.43	7.35 ± 0.33
60	766 ± 5	东北, 西北 NE, NW	7 ± 1	1608 ± 361	16.47 ± 1.22	10.91 ± 0.30
70	435 ± 6	西北, 东北 NW, NE	10 ± 1	1558 ± 188	17.37 ± 0.43	8.84 ± 0.33

数据以平均值±标准偏差显示.

Data are presented as the mean ± standard error.

回实验室用于测定土壤物理指标.

1.4 测定方法

土壤容重、含水率和总孔隙度采用环刀法测定；pH采用电位法用pH计测定；土壤有机碳（SOC）和TN采用动态闪烧法，利用元素分析仪（ThermoFisher FLASH 2000, USA）测定；土壤TP含量经浓硫酸–高氯酸消煮后，采用钼锑抗比色法测定^[26]. 土壤样本由广州美格基因生物公司进行高通量测序，对获得的原始序列进行优化，在97%序列相似性基础上将有效序列进行OTU聚类，在OTU水平上计算土壤样本的丰富度指数（Chao1）. 采用3,5-二硝基水杨酸比色法测定INV活性，采用苯酚–次氯酸钠比色法测定NRE活性^[27]. 土壤β-D-1,4-葡萄糖苷酶（BG）、N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶（NAG）和酸性磷酸酶（ACP）采用Solarbio活性检测试剂盒进行提取，用多功能酶标仪测定酶活性.

1.5 数据分析

使用Excel 2019对数据进行记录与初步处理. 使用R 4.3.1进行单因素方差分析（one-way ANOVA）和Tukey's多重比较，在 $P = 0.05$ 水平下分析土壤酶活性、土壤理化性质和微生物性质在不同恢复年限之间的差异. 采用皮尔逊相关分析（Pearson correlation analysis）研究林下植被和凋落物特征与土壤酶活性的关系以及土壤理化和微生物性质与土壤酶活性之间的关系. 采用Origin 2024软件进行相关图片制作.

2 结果与分析

2.1 不同恢复年限土壤理化与微生物特征

表3为土壤理化与微生物特征在3个土层的平均

值. 土壤容重随植被恢复年限的增长而呈逐渐降低的趋势，在4种不同的恢复年限下，恢复期20年和30年与恢复期60年和70年差异显著（ $P < 0.05$ ），20年恢复年限下土壤容重最大，为 1.51 g/cm^3 ，70年恢复年限下土壤容重最小，为 1.27 g/m^3 ；随恢复年限增长，质量含水率先减小后增加，由高到低依次为70年、60年、20年、30年，恢复年限30年、60年和70年之间的质量含水率差异显著（ $P < 0.05$ ）；随恢复年限增加，总孔隙度呈现先轻微下降后持续增加的趋势，但总孔隙度随恢复年限的变化未达到显著水平（ $P > 0.05$ ）.

随着恢复年限的增大，土壤pH变化趋势表现为先增大后减小，在恢复期60年达到最高（4.97），pH在恢复期60年显著高于恢复期20年（ $P < 0.05$ ）；土壤SOC、TN含量均随恢复年限增加表现出先升后降的趋势，由高到低依次为60年、70年、30年、20年，恢复年限60年的含量（ 15.87 g/kg 、 1.46 g/kg ）显著（ $P < 0.05$ ）高于恢复年限20年和30年；土壤TP含量随恢复年限的增加呈上升趋势，4个恢复年限TP含量在 $0.21\text{--}0.27\text{ g/kg}$ 之间，土壤TP含量随恢复年限的变化未达到显著水平（ $P > 0.05$ ）.

如表3所示，不同恢复年限土壤细菌Chao1指数呈现先下降后升高的趋势，由高到低依次为70年、60年、20年、30年，细菌Chao1指数介于1 860.51–2 452.43之间，恢复年限70年比恢复年限20年和30年显著（ $P < 0.05$ ）高25.09%和31.82%；不同恢复年限土壤真菌Chao1指数变化呈现先升高后降低的趋势，60年次生林土壤的真菌Chao1指数最高（683.26），分别比20年、30年和70年林分高出50.73%、19.93%和15.41%.

2.2 不同恢复年限土壤酶活性特征

在各个土层中，随着恢复年限增加，土壤INV活性

表3 不同恢复年限热带次生林土壤理化性质与微生物性质
Table 3 Soil physicochemical properties and microbial properties of the tropical secondary forests in different restoration years

指标 Index	恢复年限 Restoration years (t/a)			
	20	30	60	70
土壤容重 Bulk density ($\rho/\text{g cm}^{-3}$)	$1.53 \pm 0.02\text{a}$	$1.50 \pm 0.01\text{a}$	$1.45 \pm 0.02\text{b}$	$1.42 \pm 0.01\text{b}$
质量含水量 Moisture content ($w/\%$)	$21.01 \pm 1.51\text{bc}$	$20.54 \pm 0.55\text{c}$	$23.79 \pm 0.62\text{b}$	$27.12 \pm 1.4\text{a}$
总孔隙度 Total porosity ($\phi/\%$)	$46.87 \pm 2.36\text{a}$	$46.51 \pm 1.8\text{a}$	$47.57 \pm 0.49\text{a}$	$50.14 \pm 1.57\text{a}$
pH	$4.83 \pm 0.02\text{b}$	$4.87 \pm 0.04\text{ab}$	$4.97 \pm 0.06\text{a}$	$4.87 \pm 0.04\text{ab}$
有机碳 SOC Soil organic carbon ($w/\text{g kg}^{-1}$)	$12.11 \pm 0.88\text{c}$	$12.87 \pm 0.93\text{bc}$	$15.87 \pm 1\text{a}$	$14.74 \pm 0.81\text{ab}$
全氮 Total nitrogen ($w/\text{g kg}^{-1}$)	$1.06 \pm 0.08\text{c}$	$1.17 \pm 0.1\text{bc}$	$1.46 \pm 0.07\text{a}$	$1.29 \pm 0.08\text{ab}$
全磷 Total phosphorus ($w/\text{g kg}^{-1}$)	$0.21 \pm 0.02\text{a}$	$0.21 \pm 0.04\text{a}$	$0.26 \pm 0.01\text{a}$	$0.27 \pm 0.01\text{a}$
细菌Chao1 Bacteria Chao1	$1960.59 \pm 136.87\text{bc}$	$1860.51 \pm 120.68\text{c}$	$2358.49 \pm 171.6\text{ab}$	$2452.43 \pm 191.86\text{a}$
真菌Chao1 Fungal Chao1	$453.3 \pm 24.87\text{b}$	$569.71 \pm 59.49\text{ab}$	$683.26 \pm 14.95\text{a}$	$592.01 \pm 63.75\text{a}$

数据以平均值±标准偏差显示. 不同字母表示不同恢复年限间差异显著（ $P < 0.05$ ）.
Data are presented as the mean ± standard error. Different letters indicate significant differences between different restoration years ($P < 0.05$).

呈现出上升趋势,在0-20 cm土层中,恢复期70年的INV活性最高,分别是20年、30年和60年的1.94、1.38和1.05倍;20-40 cm土层中恢复年限20年和30年与60年和70年INV活性差异显著($P < 0.05$,图1a)。随着恢复年限增加,土壤NRE活性呈现出先上升后下降趋势,由高到低依次为60年、70年、30年、20年,0-20 cm土层中60年恢复期土壤NRE活性达到最大(0.26

$\text{mg g}^{-1} \text{h}^{-1}$);20-40和40-60 cm土层中,恢复年限60年和70年的土壤NRE活性显著($P < 0.05$)高于20年和30年(图1b)。随着恢复年限增加,土壤BG活性均呈现出上升趋势,与20年相比,30年、60年和70年林分的BG活性分别提高了19.11%~33.11%、45.26%~61.83%和46.52%~57.67%(图1c)。随恢复年限增大,NAG活性呈现出先上升后下降趋势,由高到低依次为60年、

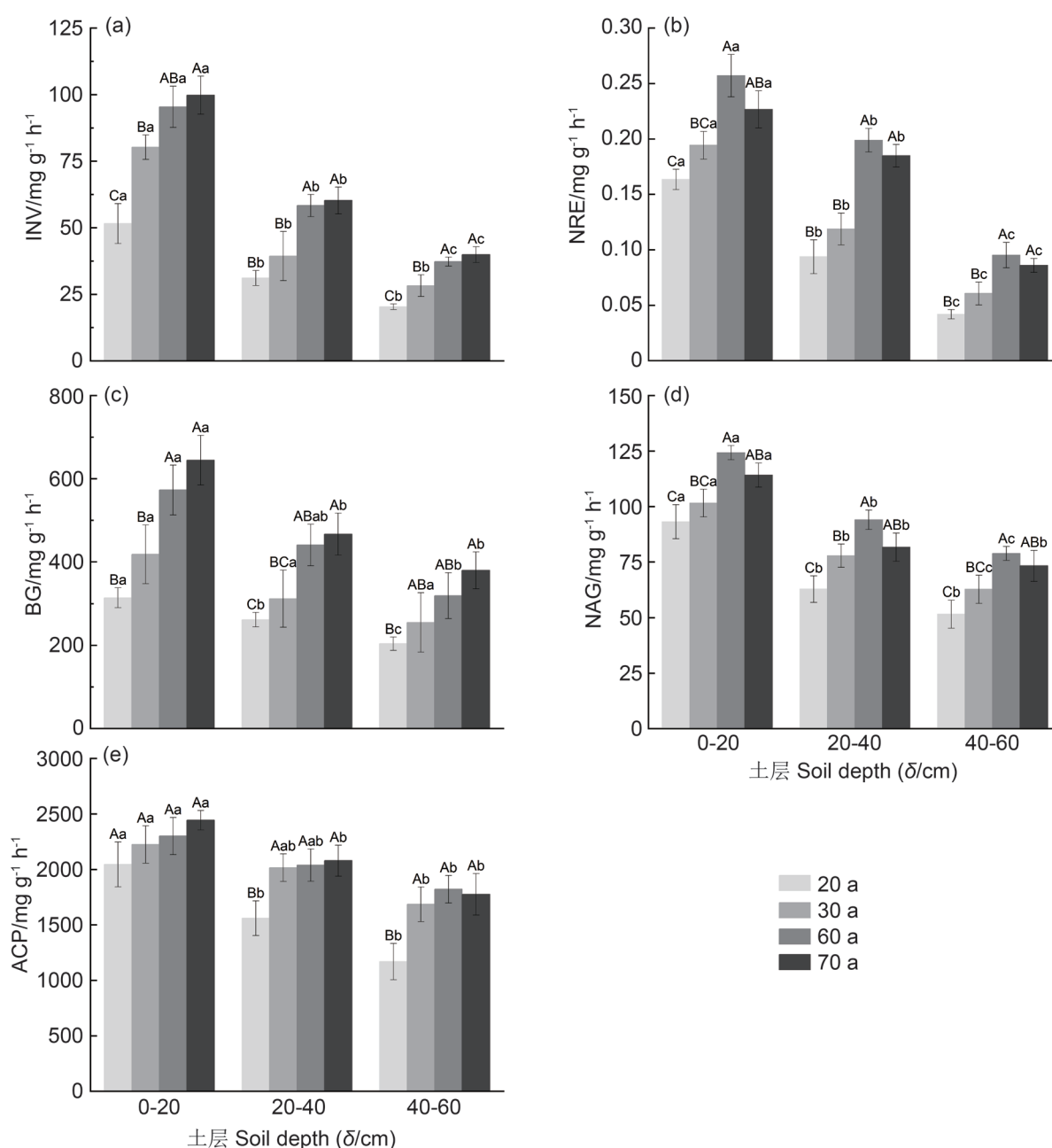


图1 不同恢复年限热带次生林土壤酶活性。INV: 蔗糖酶; NRE: 脲酶; BG: β -D-1,4-葡萄糖苷酶; NAG: N-乙酰- β -D-葡萄糖苷酶; ACP: 酸性磷酸酶。不同大写字母表示同一土壤深度中不同恢复年限间酶活性存在显著差异($P < 0.05$);不同小写字母表示同一恢复年限中不同土壤深度间酶活性存在显著差异($P < 0.05$);误差棒为标准偏差。

Fig. 1 Soil enzyme activities in the tropical secondary forests in different restoration years. INV: Invertase; NRE: Urease; BG: β -D-1,4-Glucosidase; NAG: N-Acetyl- β -D-glucosidase; ACP: Acid phosphatase. Different uppercase letters denote statistically significant differences among different restoration years for the same layers of soil ($P < 0.05$) and different lowercase letters denote statistically significant differences among different soil depths within the same restoration years ($P < 0.05$). The error bar represents the standard error.

70年、30年、20年，NAG活性均在60年处出现最大值（78.86-124.3 nmol g⁻¹ h⁻¹），60年的NAG活性分别是20年、30年和70年的1.33-1.53、1.21-1.26和1.08-1.15倍（图1d）。随着恢复年限增加，土壤ACP活性呈现出上升趋势，与20年相比，30年、60年和70年的ACP活性分别增大了8.77%-44.16%、11.49%-38.71%和17.31%-33.29%，在20-40和40-60 cm土层中，恢复期30年、60年和70年林分的ACP活性显著（ $P < 0.05$ ）高于恢复期20年，0-20土层中恢复年限之间差异不显著（ $P < 0.05$ ，图1e）。

垂直剖面上，5种土壤酶活性在所有恢复年限中均随土层加深表现出下降趋势。0-20 cm土层土壤INV活性显著（ $P < 0.05$ ）高于20-40和40-60 cm土层中的INV活性，分别是20-40和40-60 cm土层的1.64-2.04和2.50-2.84倍（图1a）。各恢复年限土壤NRE活性均在3个土层之间差异显著（ $P < 0.05$ ），0-20 cm土层NRE活性分别是20-40和40-60 cm土层的1.23-1.74和2.64-3.90倍（图1b）。在20年次生林中，3个土层BG活性存在显著差异（ $P < 0.05$ ），0-20 cm土层土壤BG活性分别是20-40和40-60 cm土层的1.20-1.38和1.54-1.79倍；在30年次生林中，3个土层的BG活性均无显著差异（ $P < 0.05$ ）；在60年次生林中，土壤BG活性在0-20 cm土层与40-60 cm土层之间差异显著（ $P < 0.05$ ）；在70年次生林中，0-20 cm土层与20-40和40-60 cm土层之间BG活性差异显著（ $P < 0.05$ ，图1c）。0-20 cm土层土壤NAG活性分别是20-40和40-60 cm土层的1.30-1.48和1.56-1.80倍，在30年和60年的次生林中，3个土层间NAG活性均存在显著差异（ $P < 0.05$ ，图1d）。0-20 cm土层土壤ACP活性分别是20-40和40-60 cm土层的1.10-1.31和1.26-1.75倍（图1e）。

2.3 酶活性与植被、凋落物特征及土壤性质的相关性

如表4所示，INV、NRE和BG与草灌盖度呈极显著负相关（ $P < 0.01$ ），NAG和ACP与草灌盖度相关性

不显著（ $P > 0.05$ ），5种酶与草灌Shannon-Wiener指数相关性不显著（ $P > 0.05$ ），INV、NRE、BG和NAG与地上生物量呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ），ACP与地上生物量呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），5种酶与凋落物生物量之间均未呈现显著相关性（ $P > 0.05$ ）。

对3个土层的酶活性、土壤理化和微生物性质进行相关性分析，结果见图2，5种酶与土壤容重呈极显著负相关（ $P < 0.01$ ），5种酶与质量含水量、总孔隙度、SOC、TN和TP呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ），INV、NRE、NAG和ACP与pH呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），5种酶与细菌Chao1指数和真菌Chao1指数均呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ）。

3 讨论

3.1 恢复年限对土壤理化及微生物性质的影响

土壤理化及微生物性质的高低能够直接或间接反映出土壤肥力，热带次生林在植被恢复过程中有效改善了土壤理化及微生物性质。土壤SOC、TN、TP含量在植被恢复后有所升高，植被恢复能够促进热带次生林生态环境恢复，这与之前的研究结果相似，区晓琳等发现SOC、N、P等养分含量在亚热带侵蚀红壤区随植被恢复年限增加而升高^[28]；Ma^[1]等发现不同恢复阶段的子午岭次生林SOC和TN浓度随着恢复年限的增加而显著增加^[29]。本研究表明，随着恢复年限增长，土壤容重总体上持续减小（表3），这与朱万泽等的研究结果^[30]一致。质量含水率随恢复年限增长先减后增（表3）。针对土壤含水率总体增大的现象，结合曾思齐等^[31]和张富荣等^[32]的研究分析，随着恢复年限增加，植被由低矮灌木过渡为高大乔木，林分郁闭度增大，一定程度上遮挡了阳光对土壤的直射，降低了地表温度，减少了土壤水分蒸发，从而使得土壤含水率升高；此外，成熟林的林下会形成具有保土保水能力的枯枝落叶层，起到防止土壤板结或水土流失的作用，增加土壤含水率。植被生长恢复过程中根系发育会对

表4 酶活性与植被、凋落物特征的相关性

Table 4 Relationships between enzyme activities and vegetation as well as litter characteristics

指标 Index	草灌盖度 Coverage	草灌Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener Index	地上生物量 Aboveground biomass	凋落物生物量 Litter biomass
INV	-0.693*	-0.190	0.857**	-0.099
NRE	-0.729**	-0.143	0.945**	-0.304
BG	-0.765**	-0.221	0.833**	0.125
NAG	-0.568	-0.036	0.864**	-0.429
ACP	-0.370	-0.028	0.613*	-0.028

INV: 蔗糖酶; NRE: 脲酶; BG: β -D-1,4-葡萄糖苷酶; NAG: N-乙酰- β -D-葡萄糖苷酶; ACP: 酸性磷酸酶. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.
INV: Invertase; NRE: Urease; BG: β -D-1,4-Glucosidase; NAG: N-Acetyl- β -D-glucosidase; ACP: Acid phosphatase. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

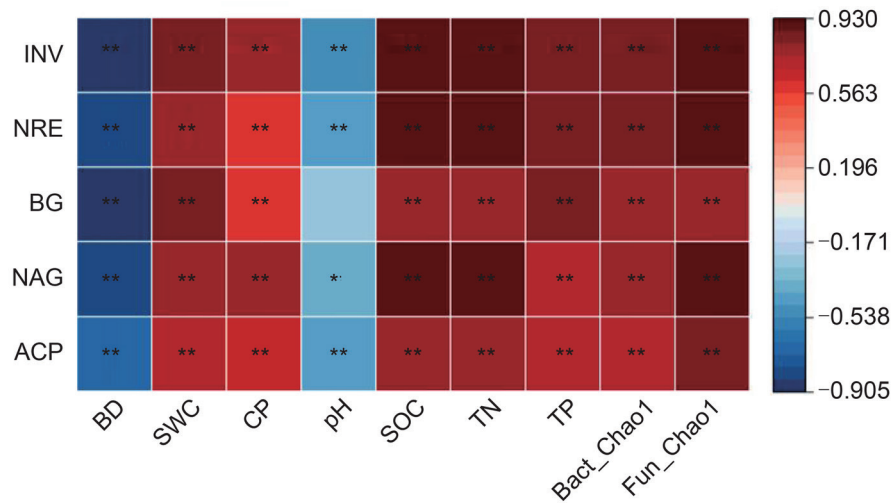


图2 酶活性与土壤理化及微生物性质的相关性。 INV: 蔗糖酶; NRE: 脲酶; BG: β -D-1,4-葡萄糖苷酶; NAG: N-乙酰- β -D-葡萄糖苷酶; ACP: 酸性磷酸酶; SWC: 质量含水量; BD: 容重; CP: 总孔隙度; pH: 酸碱度; SOC: 有机碳; TN: 全氮; TP: 全磷; Bact_Chao1: 细菌丰富度指数; Fun_Chao1: 真菌丰富度指数。红色指示变量间存在正向关联, 而蓝色则显示变量间存在反向关联。色彩的饱和度越高, 表示关联强度越强; 色彩的饱和度越低, 表示关联强度越弱。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

Fig. 2 Relationships between enzyme activities and soil physicochemical as well as microbial properties. INV: Invertase; NRE: Urease; BG: β -D-1,4-Glucosidase; NAG: N-Acetyl- β -D-glucosidase; ACP: Acid phosphatase; SWC: Soil water content; BD: Bulk density; CP: Total porosity; SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; Bact_Chao1: Bacterial abundance index; Fun_Chao1: Fungal abundance index. A red hue signifies a direct relationship among variables, whereas a blue hue denotes an inverse relationship. Intensity of shading corresponds to the magnitude of the correlation coefficient, with darker shades reflecting stronger correlations and lighter shades indicating weaker ones. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

土壤产生扰动, 这些扰动可能会改变土壤的结构和层次, 同时随着郁闭度的增大, 遮阴集雨效果受到影响, 也在影响着土壤理化特性的含量和分布^[33], 随着恢复的进行, 植被生长进入稳态, 生物量的提高和凋落物的分解使得土壤理化值增加^[34]。植被恢复提高了热带次生林土壤细菌和真菌丰富度, 土壤细菌丰富度的提高可归因于植被恢复过程中土壤性质的变化和根系分泌物、养分等资源利用率的增加^[29], 这与前人的一些研究结果^[35]类似。真菌丰富度在恢复期70年有所下降, 土壤真菌与细菌多样性在植被恢复过程中的变化不一致, 说明细菌和真菌占据着不同的生态位, 真菌主要通过对地上凋落物的分解获得养分, 细菌主要受植物根系分泌物和地下土壤养分的影响^[36]。

3.2 恢复年限对土壤酶活性的影响

在将蔗糖转化成果糖和葡萄糖的过程中发挥重要作用的是INV, 又称转化酶, 它在植物体内的多种生理过程中扮演着关键角色, 包括糖分的运输与储存、碳水化合物代谢、渗透压调节、逆境适应、生长与繁殖, 以及信号传递等^[37]。NRE则是一种能够将有机氮化合物转化为无机氮化合物的酶类, 在活化N素的过程中发挥重要作用^[37]。BG在纤维素的末端水解反应过程中具有催化作用, 并表明对C的需求情况; NAG则在几丁质的末端降解反应中具有催化作用, 显示出

对N的需求; ACP在磷酸酯的水解过程中发挥催化作用, 从而显示出磷需求。这3种胞外生态酶在土壤生态研究中占据核心地位, 在土壤C、N和P元素的循环中起着关键作用, 并且与土壤中微生物的营养需求和营养元素的可用性紧密相连^[38]。本研究中, 随着热带次生林恢复年限增加, 5种土壤酶活性呈现出类似的变化趋势(图1), 其活性在恢复后期均显著提高, 这与川西北高寒退化草地恢复过程中的研究结果^[39]一致。土壤酶主要来源于林下枯落物的分解和表层根系的分泌物, 恢复期20年、30年的林分处于生长旺盛期, 有机物质合成及生理代谢快, 植物从土壤中吸收的养分大于土壤积累, 而随着恢复年限的增加, 林木生长越来越旺盛, 林下枯落物不断积累, 林木的根系也逐渐扩大, 这一时期大部分养分以枯落物等形式归还土壤。NRE和NAG活性随着热带次生林恢复年限的增加表现出先上升后下降的变化趋势, 均在恢复期60年达到最高(图1), 与福建省白砂国有林场天然次生林中的研究结果^[7]类似, 这种现象源自次生林在恢复初期对土壤结构的改良作用, 这不仅提升了土壤的健康状态, 还加强了土壤中养分的循环过程, 但随着恢复年限的增加, 林分郁闭度增大, 林分的光照和水热条件发生改变, 使得林下植被显著减少, 林下枯落物的累积以及林木对土壤养分的需求发生了变化, 土壤中的养分也

逐渐下降,间接导致土壤NRE和NAG活性在恢复期70年轻微下降^[40]。

研究表明,与C、N相关的指标能够解释大部分土壤酶活性的变化^[41],本研究中,5种土壤酶活性与土壤SOC、TN、TP相关性显著(图2, $P < 0.05$),这些养分含量均在恢复后期60年或70年达到最高(表3),这表明在热带次生林生态系统中,土壤中的C、N、P含量水平是影响土壤酶活性的关键因素。C、N、P为微生物提供了分泌土壤酶所需的底物,因此,这些元素间接影响了微生物的代谢活动和酶的产生^[42]。本研究表明土壤细菌和真菌丰富度指数与土壤INV、NRE、BG、NAG和ACP呈极显著正相关(图2, $P < 0.01$),热带次生林的细菌和真菌丰富度指数分别在70年和60年恢复期最高,说明70年和60年恢复期的细菌和真菌更为丰富且容易分解难降解的有机物质^[43],从而使得细菌和真菌分泌的酶增加。土壤pH是影响土壤酶活性的重要因素之一,每种酶都有其适宜的pH范围,超过或低于此范围都可能导致酶活性的下降^[44]。本研究中土壤pH值与土壤酶活性呈负相关(图2, $P < 0.05$),这与段春燕等的研究结果^[45]类似。恢复期60年土壤pH显著高于其他恢复年限,可能是造成土壤酶活性整体偏高的原因。土壤含水量对氧化还原反应、化合物反应速率等过程以及土壤微生物活动和酶的作用机制都有直接影响^[46]。本研究中SWC与酶活性呈显著的正相关(图2, $P < 0.05$),与已有的研究结果^[47]一致,这说明SWC在提升土壤酶活性方面发挥着至关重要的作用,它不仅增加了底物的可利用性,还为酶反应提供了适宜的环境,并激发了微生物的活性。

本研究中,土壤INV、NRE、BG、NAG和ACP活性与植被和凋落物特征存在一定相关性(表4)。相关性分析结果表明INV、NRE和NAG与地上生物量呈极显著正相关($P < 0.01$),BG与地上生物量呈显著正相关($P < 0.05$),这与已有的研究结果一致,说明较高的地上生物量会增加土壤酶活性,因为它们会影响土壤湿度、温度、pH、通风、养分利用率和微生物养分需求^[48-49]。热带次生林恢复初期,由于林分密度小,林木之间空间资源竞争弱,使得乔木能充分吸收生长所需要的养分和水分,随着恢复年限增加,由于林木之间空间资源竞争逐渐激烈,林分逐渐郁闭,出现自然稀疏现象,导致林分密度下降,而林分平均胸径增加,使得林分生物量却在持续增长,所以60年次生林乔木生物量显著高于30年、20年的次生林乔木生物量;而地上生物量通常与植物根系的生物量和活性密切相关,植物的地上部分提供了光合作用所需的能量,而根系的生长与地上部分的生长之间存在一定的平衡关系^[50],根系通过释放有机物质为土壤中的微生物提供食物来源,增强微生物的活性^[51]。随着植物地上部分生长的

增加,根系分泌物也增多,从而导致土壤中微生物数量的增加,进而提高土壤酶的活性^[52]。本研究中,凋落物生物量在不同恢复年限间无显著差异($P > 0.05$,表2),酶活性与凋落物生物量之间相关性不显著($P > 0.05$,表4)。高玉春等^[53]研究福建南平次生林发现,凋落物总量在不同恢复年间差异并不显著,与本研究结果类似。Liu等在温带森林中发现,尽管凋落物生物量和土壤酶活性有所变化,但两者的相关性较弱或不显著^[54];而山西太岳山的油松-辽东栎针阔混交林的凋落物与土壤BG和NAG活性正相关^[55],酶活性和凋落物生物量的关系出现差异可能是受植物种类和凋落物自然特性的影响。

在垂直剖面上,土壤INV、NRE、BG、NAG和ACP活性均随着土层深度的增加显著降低,这与前人的研究结果^[56]相似,这种现象主要是因为表层土壤是微生物高度集中的区域,含有较多的适宜酶作用的底物。随着土壤深度的增加,土壤中的养分含量和水分状况会发生相应的变化^[57],这可能会造成土壤中有机物和氧气供应的短缺,进而限制土壤微生物的代谢活动,从而影响土壤酶的活性。研究发现,恢复年限的增长和土壤深度的变化都会导致林分内部温度、湿度以及养分含量的不一致,这些因素共同影响着土壤酶活性的变化^[58]。这些结果进一步表明了森林生态系统的复杂性和动态性。

4 结论

本研究表明恢复年限对热带次生林土壤酶活性影响显著($P < 0.05$)。随着恢复年限增加,土壤蔗糖酶(INV)、酸性磷酸酶(ACP)和 β -葡萄糖苷酶(BG)活性均呈现出上升趋势,在恢复年限70年达到最大;脲酶(NRE)和N-乙酰- β -葡萄糖苷酶(NAG)呈现出先上升后下降趋势,在恢复年限60年达到最大。5种土壤酶活性均随土层加深表现出下降趋势。相关分析结果表明土壤酶活性的变化与草灌盖度呈显著负相关($P < 0.05$),与地上生物量呈显著正相关($P < 0.05$),与土壤容重、pH呈显著负相关($P < 0.05$),5种酶与质量含水量、总孔隙度、SOC、TN、TP、细菌丰富度指数和真菌丰富度指数均呈极显著正相关($P < 0.01$)。土壤酶活性作为土壤质量的重要指标,其变化特征对于理解和评估热带次生林恢复过程中土壤环境的变化具有重要意义。本研究结果为热带次生林的生态恢复和可持续经营提供了理论支持,建议在未来的生态恢复实践中考虑土壤酶活性作为评估土壤健康和恢复效果的重要指标。

参考文献 [References]

- Jin K, Sleutel S, Buchan D, Deneve S, Cai DX, Gabriels D, Jin JY. Changes of soil enzyme activities under different tillage practices in the Chinese Loess Plateau [J]. *Soil Till Res*, 2009, **104** (1): 115-120
- Xu ZW, Yu GR, Zhang XY, He NP, Wang QF, Wang SZ, Wang RL, Zhao N, Jia YL, Wang CY. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC) [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, **104**: 152-163
- Tong J, Cao MW, Jing JH, Liu JX, Chai BF. Endophytic fungi and soil microbial community characteristics over different years of phytoremediation in a copper tailings dam of Shanxi, China [J]. *Sci Tot Environ*, 2017, **574**: 881-888
- Paz-Ferreiro J, Fu S. Biological indices for soil quality evaluation: perspectives and limitations [J]. *Land Degrad Dev*, 2016, **27** (1): 14-25
- Feng C, Ma Y, Fu SL, Chen HYH. Soil carbon and nutrient dynamics following cessation of anthropogenic disturbances in degraded subtropical forests [J]. *Land Degrad Dev*, 2017, **28** (8): 2457-2467
- Zhang KR, Cheng XL, Shu X, Liu Y, Zhang QF. Linking soil bacterial and fungal communities to vegetation succession following agricultural abandonment [J]. *Plant Soil*, 2018, **431**: 19-36
- 李佳玉, 施秀珍, 李帅军, 王振宇, 王建青, 邹秉章, 王思荣, 黄志群. 杉木人工林和天然次生林林龄对土壤酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2024, **35** (2): 339-346 [Li JY, Shi XZ, Li SJ, Wang ZY, Wang JQ, Zou BZ, Wang SR, Huang ZQ. Effects of stand ages on soil enzyme activities in Chinese fir plantations and natural secondary forests [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2024, **35** (2): 339-346]
- 张延文, 周雅洁, 张不染, 拓卫卫, 杨京, 佟小刚. 固沙林恢复土壤酶化学计量特征与养分限制效应[J]. 水土保持研究, 2023, **30** (6): 102-111 [Zhang YW, Zhou YJ, Zhang BR, Tuo WW, Yang J, Tong XG. Soli enzymatic stoichiometry and nutrient limitation during revegetation in sand-fixing forest [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2023, **30** (6): 102-111]
- 李以康, 韩发, 冉飞, 包苏科, 周华坤. 三江源区高寒草甸退化对土壤养分和土壤酶活性影响的研究[J]. 中国草地学报, 2008, **30** (4): 51-58 [Li YK, Han F, Ran F, Bao SK, Zhou HK. Effect of typical alpine meadow degradation on soil enzyme and soil nutrient in source region of Three Rivers [J]. *Chin J Grassland*, 2008, **30** (4): 51-58]
- 胡华英, 张燕林, 褚昭沛, 黄彩凤, 王淑真, 周垂帆. 红壤侵蚀区不同植被恢复阶段土壤酶活性和微生物多样性变化[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27** (3): 734-741 [Hu HY, Zhang YL, Zhu ZP, Huang CF, Wang SZ, Zhou CF. Changes in soil enzyme activity and microbial diversity at different vegetation restoration stages in eroded red soil [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, **27** (3): 734-741]
- 黄正谊, 苏延桂, 黄刚, 吕坤, 吴国朋, 林思诺, 王晶晶. 尖峰岭热带天然林不同土层细菌群落多样性和组成的海拔变异规律[J]. 生态学报, 2023, **43** (7): 2891-2902 [Huang ZY, Su YG, Huang G, Lü K, Wu GP, Lin SN, Wang JJ. The altitudinal patterns of bacterial community diversity and composition at different soil depths in Jianfengling mountain tropical forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2023, **43** (7): 2891-2902]
- 李仁义. 粘土矿物和铁氧化物对两种地带性土壤微生物多样性的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011 [Li RY. Impact of clay minerals and fe oxides on microbial diversity in two Chinese soils [D]. Wuhan: Huazhong Agriculture University, 2011]
- Feng C, Ma YH, Jin X, Wang Z, Ma Y, Fu SL, Chen HYH. Soil enzyme activities increase following restoration of degraded subtropical forests [J]. *Geoderma*, 2019, **351**: 180-187
- 林雅超, 高广磊, 丁国栋, 王学林, 魏晓帅, 王陇. 沙地樟子松人工林土壤理化性质与微生物生物量的动态变化[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (5): 1445-1454 [Lin YC, Gao GL, Ding GD, Wang XL, Wei XS, Wang L. Dynamics of soil physicochemical properties and microbial biomass in a *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (5): 1445-1454]
- 宋思意, 吕思扬, 邱岭军, 王馨逸, 涂利华. 华西雨屏区常绿阔叶林不同深度土壤氮矿化及酶活性对模拟氮沉降的响应[J]. 生态学报, 2022, **42** (22): 9045-9056 [Song SY, Lü SY, Qiu LJ, Wang XY, Tu LH. Responses of soil nitrogen mineralization and enzyme activities at different depths to nitrogen additions in an evergreen broad-leaved forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (22): 9045-9056]
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). Global forest resources assessment 2020: main report [R]. Rome: FAO, 2020
- Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D. Increasing human dominance of tropical forests [J]. *Science*, 2015, **349** (6250): 827-832
- 丁易, 黄继红, 许玥, 臧润国. 抚育间伐对海南热带次生林地上生物量恢复的影响[J]. 生态学报, 2021, **41** (13): 5118-5127 [Ding Y, Huang JH, Xu Y, Zang RG. Effect of thinning on the aboveground biomass recovery of a secondary tropical lowland rain forest in Hainan [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, **41** (13): 5118-5127]
- Chazdon RL, Guariguata MR. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges [J]. *Biotropica*, 2016, **48** (6): 716-730
- 路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响[J]. 生物多样性, 2015, **23** (1): 79-88 [Lu XH, Zang RG, Ding Y, Huang JH, Yang XS, Zhou YD. Effects of tending on the functional traits and functional diversity

- of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest [J]. *Biodiver Sci*, 2015, **23** (1): 79-88]
- 21 焦如珍, 杨承栋, 孙启武, 张家诚. 杉木人工林不同发育阶段土壤微生物数量及其生物量的变化[J]. 林业科学, 2005 (6): 166-168 [Jiao RZ, Yang CD, Sun QW, Zhang JC. Changes in soil microbial amount and biomass during the development of Chinese fir plantation [J]. *Sci Silv Sin*, 2005 (6): 166-168]
- 22 Singh JS, Gupta VK. Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning [J]. *Sci Tot Environ*, 2018, **634**: 497-500
- 23 Bone J, Barracough D, Eggleton P, Head M, Jones DT, Voulvoulis N. Prioritising soil quality assessment through the screening of sites: the use of publicly collected data [J]. *Land Degrad Dev*, 2014, **25** (3): 251-266
- 24 陈琛. 海南霸王岭国家森林公园植被生态策略演替动态及其驱动因素[D]. 聊城: 聊城大学, 2023 [Chen C. Succession dynamics and driving forces of vegetation ecological strategy in Bawangling National Forest Park, Hainan Island [D]. Liaocheng: Liaocheng University, 2023]
- 25 何怀江, 叶尔江·拜克吐尔汗, 张春雨, 左强, 邳田辉, 高海涛. 吉林蛟河针阔混交林12个树种生物量分配规律[J]. 北京林业大学学报, 2016, **38** (4): 53-62 [He HJ, Baiketuerhan YEJ, Zhang CY, Zuo Q, Pi TH, Gao HT. Biomass allocation of twelve tree species in coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, Northeast China [J]. *J Beijing For Univ*, 2016, **38** (4): 53-62]
- 26 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000 [Bao SD. Soil Agrochemical Analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Publishing House, 2000]
- 27 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986 [Guan SY. Soil Enzymes and Their Research Methods [M]. Beijing: Agricultural Press, 1986]
- 28 区晓琳, 陈志彪, 陈志强, 陈海滨, 任天婧. 亚热带侵蚀红壤区植被恢复过程中土壤团聚体化学计量特征[J]. 土壤学报, 2018, **55** (5): 119-130 [Qu XL, Chen ZB, Chen ZQ, Chen HB, Ren TJ. Stoichiometric characteristics of soil aggregates in subtropical eroded red soil under vegetation restoration [J]. *Acta Pedol Sin*, 2018, **55** (5): 119-130]
- 29 Ma RT, Hu FN, Liu JF, Wang CL, Wang ZL, Liu G, Zhao SW. Shifts in soil nutrient concentrations and C: N: P stoichiometry during long-term natural vegetation restoration [J]. *PeerJ*, 2020, **8**: e8382
- 30 朱万泽, 盛哲良, 舒树森. 川西亚高山次生林恢复过程中土壤物理性质及水源涵养效应[J]. 水土保持学报, 2019, **33** (6): 205-212 [Zhu WZ, Sheng ZL, Shu SM. Soil physical properties and water holding capacity of natural secondary forests in a sub-alpine region of western Sichuan, China [J]. *J Soil Water Conserv*, 2019, **33** (6): 205-212]
- 31 曾思齐, 甘静静, 肖化顺, 刘发林, 肖柏松, 彭其龙, 吴疆. 木荷次生林林木更新与土壤特征的相关性[J]. 生态学报, 2014, **34** (15): 4242-4250 [Zeng SQ, Gan JJ, Xiao HH, Liu FL, Xiao BS, Peng QL, Wu J. Changes in soil properties in regenerating *Schima superba* secondary forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (15): 4242-4250]
- 32 张富荣, 柳洋, 史常明, 赵云飞, 肖锦锦, 汪霞. 不同恢复年限刺槐林土壤碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征[J]. 生态环境学报, 2021, **30** (3): 485-491 [Zhang FR, Liu Y, Shi CM, Zhao YF, Xiao JJ, Wang X. Soil carbon, nitrogen, phosphorus content and their ecological stoichiometric characteristics in different plantation ages [J]. *Ecol Environ Sci*, 2021, **30** (3): 485-491]
- 33 李娜, 赵传燕, 郝虎, 臧飞, 常亚鹏, 汪红, 杨建红. 海拔和郁闭度对祁连山青海云杉林凋落物分解的影响[J]. 生态学报, 2021, **41** (11): 4493-4502 [Li N, Zhao CY, Hao H, Zang F, Chang YP, Wang H, Yang JH. Decomposition and its nutrients dynamic of Qinghai spruce leaf litter with elevation gradient in Qilian Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, **41** (11): 4493-4502]
- 34 代松家, 周晨霓, 段斐, 方江平, 龙春林. 组分和生境差异对藏东南原始冷杉林凋落物分解和养分释放特征的影响[J]. 中国水土保持科学(中英文), 2020, **18** (6): 72-80 [Dai SJ, Zhou CN, Duan F, Fang JP, Long CL. Effects of composition and habitat differences on litter decomposition and nutrient release characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* in southeastern Tibet [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2020, **18** (6): 72-80]
- 35 张露琪, 张志明, 张丽梅, 王军涛. 典型农田退耕后土壤真菌与细菌群落的演替[J]. 生态学报, 2019, **39** (8): 2715-2722 [Zhang LQ, Zhang ZM, Zhang LM, Wang JT. Succession of soil fungal and bacterial communities in a typical chronosequence of abandoned agricultural lands [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (8): 2715-2722]
- 36 Liu GY, Chen LL, Shi XR, Yuan ZY, Yuan LY, Lock TR, Kallenbach RL. Changes in rhizosphere bacterial and fungal community composition with vegetation restoration in planted forests [J]. *Land Degrad Dev*, 2019, **30** (10): 1147-1157
- 37 江元明, 庞学勇, 包维楷. 岷江上游油松与云杉人工林土壤微生物生物量及其影响因素[J]. 生态学报, 2011, **31** (3): 801-811 [Jiang YM, Pang XY, Bao WK. Soil microbial biomass and the influencing factors under *Pinus tabulaeformis* and *Picea asperata* plantations in the upper Minjiang River [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (3): 801-811]
- 38 Schimel JP, Weintraub MN. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, **35** (4): 549-563
- 39 邓竹辛, 类延宝, 孙庚, 刘琳. 川西北高寒退化草地恢复过程中土壤酶活性及其化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2025, **31** (3): 463-475 [Deng ZX, Lei YB, Sun G, Liu L. Soil enzyme activities and their stoichiometric characteristic in the ecological restoration process of a desertified alpine meadow in northwestern Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2025, **31** (3): 463-475]

- 40 丁波, 丁贵杰, 赵熙州, 杨永彰. 间伐对杉木人工林土壤酶活性及微生物的影响[J]. 林业科学研究, 2017, **30** (6): 1059-1065 [Ding B, Ding GJ, Zhao XZ, Yang YZ. Impacts of thinning on soil enzymes activity and microorganisms in *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *For Res*, 2017, **30** (6): 1059-1065]
- 41 Banerjee S, Bora S, Thrall PH, Richardson AE. Soil C and N as causal factors of spatial variation in extracellular enzyme activity across grassland-woodland ecotones [J]. *Appl Soil Ecol*, 2016, **105**: 1-8
- 42 王海燕, 雷相东, 张会儒, 赵雪梅, 杨平. 近天然落叶松云冷杉林土壤养分特征[J]. 东北林业大学学报, 2009, **37** (11): 68-73 [Wang HY, Lei XD, Zhang HR, Zhao XM, Yang P. Soil nutrient characteristics of semi-natural mixed larch-spruce-fir stands in Northeast China [J]. *J NE For Univ*, 2009, **37** (11): 68-73]
- 43 Jia GM, Cao J, Wang CY, Wang G. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziulin, Northwest China [J]. *For Ecol Manag*, 2005, **217** (1): 117-125
- 44 Zaretckii M, Buslaev P, Kozlovskii I, Morozov A, Popov P. Approaching optimal pH enzyme prediction with large language models [J]. *ACS Synth Biol*, 2024, **13** (9): 3013-3021
- 45 段春燕, 何成新, 徐广平, 黄玉清, 罗亚进, 滕秋梅, 张德楠, 周龙武. 桂北不同林龄桉树人工林土壤养分及生物学特性[J]. 热带作物学报, 2019, **40** (6): 1213-1222 [Duan CY, He CX, Xu GP, Huang YQ, Luo YJ, Teng QM, Zhang DN, Zhou LW. Soil nutrients and biological characteristics in eucalyptus plantations of different planting ages at North Guangxi [J]. *Chin J Tropical Crops*, 2019, **40** (6): 1213-1222]
- 46 Zak DR, Holmes WE, MacDonald NW, Pregitzer KS. Soil temperature, matric potential, and the kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 1999, **63** (3): 575-584
- 47 张庆, 尹本丰, 李继文, 陆永兴, 荣晓莹, 周晓兵, 张丙昌, 张元明. 荒漠藓类植物死亡对表层土壤酶活性的影响[J]. 植物生态学报, 2022, **46** (3): 350-361 [Zhang Q, Yin BF, Li JW, Lu YX, Rong XY, Zhou XB, Zhang BC, Zhang YM. Effects of moss mortality on soil enzyme activities in a temperate desert [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2022, **46** (3): 350-361]
- 48 Zhang W, Xu YD, Gao DX, Wang X, Liu WC, Deng J, Han XH, Yang GH, Feng YZ, Ren GX. Ecoenzymatic stoichiometry and nutrient dynamics along a revegetation chronosequence in the soils of abandoned land and *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Plateau, China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2019, **134**: 1-14
- 49 张金钰, 邱新彩, 刘欣, 彭道黎, 程顺. 间伐对塞罕坝华北落叶松人工林土壤酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2022, **28** (2): 300-307 [Zhang JY, Qiu XC, Liu X, Peng DL, Cheng S. Effects of thinning on soil enzyme activities in *Larix principis-rupprechtii* plantations in Saihanba Mechanical Forest Farm [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, **28** (2): 300-307]
- 50 Ma HZ, Mo LD, Crowther TW, Maynard DS, van den Hoogen J, Stocker BD, Terrer C, Zohner CM. The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass [J]. *Nat Ecol Evol*, 2021, **5** (8): 1110-1122
- 51 丁娜, 林华, 张学洪, 贺瑶, 俞果. 植物根系分泌物与根际微生物交互作用机制研究进展[J]. 土壤通报, 2022, **53** (5): 1212-1219 [Ding N, Lin H, Zhang XH, He Y, Yu G. Interaction mechanism between root secretion and rhizosphere microorganisms: a review [J]. *Chin J Soil Sci*, 2022, **53** (5): 1212-1219]
- 52 吴建波, 王小丹. 藏北高寒草原土壤酶活性对氮添加的响应及其影响因素[J]. 草地学报, 2021, **29** (3): 555-562 [Wu JB, Wang XD. Responses of soil enzyme activities to nitrogen addition and its impact factors at the alpine steppe of northern Tibet [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2021, **29** (3): 555-562]
- 53 高玉春, 高人, 杨智杰, 盛浩, 张彪, 马书国. 杉木中龄林和老龄林凋落物数量、组成及动态比较[J]. 亚热带资源与环境学报, 2010, **5** (2): 39-45 [Gao YC, Gao R, Yang ZJ, Sheng H, Zhang B, Ma SG. Litterfall in two forests of middle-aged and old-growth Chinese fir: amount, composition and seasonal dynamics [J]. *J Subtrop Resour Environ*, 2010, **5** (2): 39-45]
- 54 Liu Y, Tan XP, Wang YY, Guo ZM, He D, Fu SL, Wan SQ, Ye Q, Zhang W, Liu W, Shen WJ. Responses of litter, organic and mineral soil enzyme kinetics to 6 years of canopy and understory nitrogen additions in a temperate forest [J]. *Sci Total Environ*, 2020, **712**: 136383
- 55 赵静. 氮添加与凋落物对土壤微生物和酶活性的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2016 [Zhao J. Effects of nitrogen addition and litter on soil microorganism and enzyme activities [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016]
- 56 Feng C, Ma YH, Jin X, Wang Z, Ma Y, Fu SL, Chen HYH. Soil enzyme activities increase following restoration of degraded subtropical forests [J]. *Geoderma*, 2019, **351**: 180-187
- 57 聂浩亮, 薄慧娟, 张润哲, 王江, 聂立水, 王丹. 北京海坨山典型林分土壤有机碳含量及有机碳密度垂直分布特征[J]. 林业科学研究, 2020, **33** (6): 155-162 [Nie HL, Bo HJ, Zhang RZ, Wang J, Nie LS, Wang D. Vertical distribution characteristics of soil organic carbon content and organic carbon density of typical forest stands at Haituo Mountain, Beijing [J]. *For Res*, 2020, **33** (6): 155-162]
- 58 葛晓改, 肖文发, 曾立雄, 黄志霖, 黄玲玲, 谭本旺. 三峡库区不同林龄马尾松土壤养分与酶活性的关系[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (2): 445-451 [Ge XG, Xiao WF, Zeng LX, Huang ZL, Huang LL, Tan BW. Relationships between soil nutrient contents and soil enzyme activities in *Pinus massoniana* stands with different ages in Three Gorges Reservoir Area [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (2): 445-451]