

添加农业废弃物配方基质的特性及其对牡丹生长的影响

尤 丽^{1a,1b}, 朱向涛^{2,①}, 张前前^{1a,1b}, 李永春^{1a,1b}, 陈 霞², 薛浩天^{1a,1b}, 朱盼盼², 张可玥²

(1. 浙江农林大学: a. 环境与资源学院, b. 亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学暨阳学院, 浙江 诸暨 311800)

摘要: 利用农业废弃物稻壳和混合秸秆部分替代配方基质中泥炭, 探究添加农业废弃物配方基质在牡丹 (*Paeonia suffruticosa* Andr.) 不同生长期的理化性质、水解酶活性以及碳(C)、氮(N)、磷(P)和水解酶活性的化学计量比的变化特征, 分析基质的理化性质和 C、N、P 化学计量比以及牡丹外部形态指标与基质水解酶活性相关指标的相关性, 并对牡丹外部形态特征进行综合评价。结果表明: 从牡丹开花期至花芽分化期, 与 CK [V(泥炭): V(珍珠岩): V(蛭石) = 6: 2: 2] 配方基质相比较, T1 [V(泥炭): V(珍珠岩): V(蛭石): V(稻壳) = 5: 2: 2: 1] 和 T2 [V(泥炭): V(珍珠岩): V(蛭石): V(混合秸秆) = 5: 2: 2: 1] 配方基质的全磷含量、铵态氮含量和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性显著 ($P < 0.05$) 升高, C/P 比和 N/P 比总体显著下降, 氮磷酶活性比 (ENP) 总体升高。从牡丹开花期至花芽分化期, 3 种配方基质中微生物受到的 P 限制转变为 N 限制, C 限制逐渐加剧。其中, 在开花期, T1 和 T2 配方基质缓解了微生物受到的 P 限制; 在开花期和叶片生长期, T1 配方基质缓解了微生物受到的 C 限制; 在花芽分化期, T1 配方基质加剧了微生物受到的 C 限制。T1 和 T2 配方基质中牡丹的最小叶宽和最小叶长总体较 CK 配方基质显著增加。总体上看, 从牡丹开花期至花芽分化期, 3 种配方基质的 pH 值、含水量、 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性、碳磷酶活性比 (ECP) 和 ENP 呈升高趋势, 有机碳含量、全氮含量、铵态氮含量、C/N 比、C/P 比和 N/P 比呈先降低后升高的变化趋势, 硝态氮含量呈降低趋势, 碳氮酶活性比 (ECN) 呈先升高后降低的变化趋势。冗余分析结果显示牡丹外部形态指标受基质 C/N 比、ECN 和 ENP 的显著影响。T1 配方基质中牡丹外部形态指标的综合评价指数最高 (0.82)。综上所述, 稻壳部分替代泥炭用于牡丹的栽培基质增加了基质的全磷含量、铵态氮含量和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性, 明显缓解了 P 限制, 提高了牡丹植株的综合性状, 适宜部分替代泥炭作为牡丹的生长基质。

关键词: 牡丹; 农业废弃物; 基质; 水解酶; 化学计量学; 养分限制

中图分类号: S685.11; S723.1⁺33; X712 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)03-0036-14
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.03.04

Characteristics of formula substrates added agricultural wastes and their effects on the growth of *Paeonia suffruticosa* YOU Li^{1a,1b}, ZHU Xiangtao^{2,①}, ZHANG Qianqian^{1a,1b}, LI Yongchun^{1a,1b}, CHEN Xia², XUE Haotian^{1a,1b}, ZHU Panpan², ZHANG Keyue² (1. Zhejiang A&F University: a. College of Environmental and Resource Sciences, b. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Hangzhou 311300, China; 2. Jiyang College, Zhejiang A&F University, Zhuji 311800, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(3): 36-49

Abstract: By utilizing agricultural wastes rice husks and mixed straw to partially replace peat in the formula substrate, the variation characteristics of the physicochemical properties, hydrolase activities, as

收稿日期: 2023-09-08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32372742; 32301643); 浙江省公益基金项目 (LGN22C160006); 浙江农林大学暨阳学院人才项目 (RQ2020B04)

作者简介: 尤 丽 (1996—), 女, 甘肃定西人, 硕士研究生, 主要从事根际生态和植物健康方面的研究。

①通信作者 E-mail: zhuxi@zafu.edu.cn

引用格式: 尤 丽, 朱向涛, 张前前, 等. 添加农业废弃物配方基质的特性及其对牡丹生长的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(3): 36-49.

well as stoichiometric ratios of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), and hydrolase activities in the formula substrate added agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr. were explored, the correlations of the physicochemical properties and C, N, P stoichiometric ratios of substrates and the external morphological indexes of *P. suffruticosa* with the related indexes of hydrolase activities of substrates were analyzed, and a comprehensive evaluation on the external morphological characteristics of *P. suffruticosa* was conducted. The results show that from the flowering stage to the flower bud differentiation stage of *P. suffruticosa*, compared with the CK [V(peat) : V(perlite) : V(vermiculite) = 6 : 2 : 2] formula substrate, the total phosphorus content, ammonium nitrogen content, and β -1,4-N-acetylglucosaminidase activity of T1 [V(peat) : V(perlite) : V(vermiculite) : V(rice husk) = 5 : 2 : 2 : 1] and T2 [V(peat) : V(perlite) : V(vermiculite) : V(mixed straw) = 5 : 2 : 2 : 1] formula substrates significantly ($P < 0.05$) increase, the C/P ratio and N/P ratio significantly decrease in general, and the nitrogenase/phosphatase activity ratio (ENP) increases in general. From the flowering stage to the flower bud differentiation stage of *P. suffruticosa*, the P limitation of microorganisms in the three formula substrates changed into N limitation, and C limitation gradually intensifies. In which, at the flowering stage, the T1 and T2 formula substrates alleviate the P limitation of microorganisms; at the flowering and leaf growth stages, the T1 formula substrate alleviates the C limitation of microorganisms; at the flower bud differentiation stage, the T1 formula substrate exacerbates the C limitation of microorganisms. The minimum leaf width and minimum leaf length of *P. suffruticosa* in the T1 and T2 formula substrates significantly increase compared with those in the CK formula substrate. Overall, from the flowering stage to the flower bud differentiation stage of *P. suffruticosa*, the pH value, water content, β -1,4-glucosidase activity, leucine aminopeptidase activity, β -1,4-N-acetylglucosaminidase activity, carbonase/phosphatase activity ratio (ECP), and ENP of three formula substrates show a tendency to increase, the organic carbon content, total nitrogen content, ammonium nitrogen content, C/N ratio, C/P ratio, and N/P ratio show a variation tendency to first decrease and then increase, the nitrate nitrogen content shows a tendency to decrease, and the carbonase/nitrogenase activity ratio (ECN) shows a variation tendency to first increase and then decrease. The redundancy analysis result shows that the external morphological indexes of *P. suffruticosa* are significantly affected by the C/N ratio, ECN, and ENP of the substrate. The comprehensive evaluation index of external morphological indexes of *P. suffruticosa* in the T1 formula substrate is the highest (0.82). In conclusion, the partial substitution of peat with rice husks in the cultivation substrate of *P. suffruticosa* increases the total phosphorus content, ammonium nitrogen content, and β -1,4-N-acetylglucosaminidase activity of the substrate, evidently alleviates P limitation, improves the comprehensive traits of *P. suffruticosa* plants, and rice husks are suitable for partially replacing peat as a growth substrate for *P. suffruticosa*.

Key words: *Paeonia suffruticosa* Andr.; agricultural waste; substrate; hydrolase; stoichiometry; nutrient limitation

无土基质栽培具有节肥、节水、高产、高效、防止连作障碍等优点,被广泛应用于瓜果蔬菜和盆栽花卉的工厂化生产。泥炭因其良好的物理化学性质被认为是温室和苗圃行业最重要的基质^[1]。但泥炭作为不可再生资源,其过度利用不仅会对环境造成破坏,还会增加基质栽培的经济成本,因此,使用农林废弃物替代或部分替代泥炭具有重要的现实意义。稻壳、秸秆、椰壳、蔗渣、菇渣和锯末屑等作为基质中泥炭的替代品具有较好的效果^[2-3]。如园林废弃物替代泥炭,可显著增加金盏菊(*Calendula officinalis* Linn.)的株高和花朵数^[4],提高波斯菊(*Cosmos bipinnatus* Cav.)的观赏价值^[5]。

牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.)为芍药科

(Paeoniaceae)芍药属(*Paeonia* Linn.)落叶灌木,具有“花中之王”的美称。近年来,牡丹作为年宵花卉的主要种类之一,需求量较大,因此,研究牡丹盆栽基质具有重要价值。已有研究表明:牡丹在体积比3 : 1 : 1的泥炭、蛭石和珍珠岩混合基质中综合性状表现较好^[6];牡丹品种‘朱砂垒’(‘Zhu Sa Lei’)在体积比4 : 3 : 1的草炭、蛭石和珍珠岩混合基质中长势最好^[7]。稻壳和混合秸秆是农业生产中常见的农业废弃物,含有大量的营养元素和微生物,能够改善土壤理化性质,提高土壤肥力以满足植物生长所需。利用稻壳和混合秸秆部分替代泥炭可以在减少生态环境破坏的情况下,促进无土栽培花卉的可持续发展。研究表明:秸秆和粪肥添加可以提高土壤酶活

性、促进有机质分解^[8-9]；添加有机物对土壤微生物群落代谢及酶的分泌、分配有较大影响,对养分循环过程中微生物调控具有重要意义。然而,关于农林废弃物替代泥炭的研究主要集中在评估基质理化性质对牡丹生长的影响方面,从生态酶化学计量学角度探讨农林废弃物部分替代泥炭对基质养分和牡丹养分供给的影响尚未见相关报道。

微生物可以通过产生水解酶来调节土壤有机质的分解,进而推动土壤养分循环^[10-11]。 β -1,4-葡萄糖苷酶、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶和酸性磷酸酶是土壤微生物获取碳(C)、氮(N)、磷(P)元素的关键酶^[12-13],可以将高分子化合物降解成可同化的分子^[14-15]。土壤胞外酶化学计量特征可以反映土壤中最有限的营养物质,通过C、N、P获取酶的矢量特性可以确定土壤微生物群落生长的限制元素,并用矢量角度和矢量长度量化微生物生长过程中所受到的C、N、P养分限制的相对程度^[16]。曾泉鑫等^[17]认为,N添加加剧了土壤微生物C、P的限制。因此在无土栽培领域,可以通过基质胞外酶化学计量学来评估微生物营养限制,进一步实现对基质栽培进行高效养分管理的目标。

本研究通过分析稻壳和混合秸秆部分替代泥炭后基质的理化性质、水解酶活性以及C、N、P和水解酶活性的化学计量比的变化,评估稻壳和混合秸秆部分替代泥炭对基质养分供应、微生物养分限制状况及牡丹品种‘银红巧对’(‘Yin Hong Qiao Dui’)生长的影响,以期揭示农业废弃物输入对基质水解酶活性及其化学计量特征的影响机制,为农业废弃物替代泥炭应用于牡丹无土栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

实验在浙江农林大学暨阳学院牡丹试验基地(东经120°15′00″、北纬29°44′24″,海拔96 m)进行。选用大田栽培的长势相似的株龄4 a牡丹品种‘银红巧对’植株作为实验材料。泥炭购自丹麦Pindstrup公司,珍珠岩和蛭石均购自市场。稻壳的有机碳含量385.51 g·kg⁻¹、全氮含量10.23 g·kg⁻¹,粉碎的混合秸秆(包括玉米、小麦和水稻秸秆)的有机碳含量398.38 g·kg⁻¹、全氮含量12.27 g·kg⁻¹。

1.2 方法

1.2.1 基质配制及栽培和取样方法 设置CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)]=6:2:2、T1[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)]=5:2:2:1和T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)]=5:2:2:1]3种配方基质。实验于2021年11月15日开始,采用随机试验设计。栽培容器为美植袋(高30 cm、直径40 cm),每袋1株,每种配方基质9袋,3次重复。分别在牡丹开花期(种植后130 d)、叶片生长期(种植后160 d)和花芽分化期(种植后220 d)3个时期采集不同配方基质样品。

使用取土器在距牡丹植株半径5~10 cm、深度10~20 cm处取样。采用四分法取样,每袋取样约1 kg,样品在冰盒中保存带回实验室过筛(孔径2 mm)。将筛过的基质样品分为2份。一份在4℃下密封保存,测定基质的含水量、铵态氮(NH₄⁺-N)含量、硝态氮(NO₃⁻-N)含量和水解酶活性(在采样1个月内测定);另一份风干,测定基质的pH值、有机碳(OC)含量、全氮(TN)含量、全磷(TP)含量和速效磷(AVP)含量。

1.2.2 基质理化指标测定 使用Seven Compact台式pH计(梅特勒-托利多仪器有限公司)测定基质pH值;采用烘干法^[18]测定含水量;采用重铬酸钾-硫酸亚铁滴定法^{[19]107-108}测定有机碳含量;采用凯氏定氮法^{[19]147-149},使用KJELTEC8400全自动凯氏定氮仪(丹麦Foss公司)测定全氮含量;采用酸溶-锑钼抗比色法^{[19]168-169}测定全磷含量,采用盐酸-氟化铵提取法^{[19]181-182}测定速效磷含量;采用氯化钾浸提-靛酚蓝比色法^{[19]159-160}测定铵态氮含量,采用紫外分光光度计-比色法^{[19]160-161}测定硝态氮含量。实验中均使用UV-2600紫外分光光度计(日本岛津公司)进行比色。各指标重复测定3次。C/N比、C/P比和N/P比分别为有机碳含量与全氮含量的比值、有机碳含量与全磷含量的比值和全氮含量与全磷含量的比值。

1.2.3 基质水解酶活性测定及相关指标计算 采用荧光标记底物法^[19]测定酸性磷酸酶(AP)、 β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)的活性。使用电子天平(精度0.01 g)称量1.5 g新鲜基质,加入125 mL 50 mol·L⁻¹乙酸钠缓冲液制备悬浮液,然后在96微孔板中加入200 μ L悬浮液和50 μ L 200 μ mol·L⁻¹相应酶的底物溶液,再将微孔板置于20℃、黑暗条件

下培养3 h,然后每孔加入10 μL $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaOH 溶液,静置1 min后,使用SpectraMax M2多功能酶标仪(美国BioTek公司)在波长365 nm下激发、在波长450 nm下检测荧光值。每个样品8个重复。根据Sinsabaugh等^[20]的方法计算C-、N-和P-获取酶的比率,包括碳氮酶活性比(ECN)、碳磷酶活性比(ECP)和氮磷酶活性比(ENP)。

对基质水解酶活性进行矢量分析,用矢量角度(vector angle, VA)和矢量长度(vector length, VL)评价微生物养分限制。参考Moorhead等^[21]的方法计算矢量角度和矢量长度。矢量角度大于 45° 表示微生物受到的P限制大于N限制,矢量角度小于 45° 表示微生物受到的N限制大于P限制^[22]。矢量长度越长,表示微生物受到的C限制越严重。

1.2.4 牡丹外部形态指标统计和测量 于牡丹开花期统计单株花蕾数,于开花期使用游标卡尺(精度1 mm)测量花径、芽跳起高度、最大叶宽、最大叶长、最小叶宽、最小叶长。其中花径为植株同一老枝自上而下的一级新枝上盛开花朵的直径,每株测量3朵,结果取平均值;芽跳起高度为同一老枝上新芽基部到顶部之间的距离,每株测量3个,结果取平均值;最大叶宽、最大叶长、最小叶宽、最小叶长为每株牡丹植株从大到小的前6枚和后6枚叶片的宽度和长度,结果取平均值。各指标均重复测量3次。

1.3 数据处理与统计分析

利用SPSS 22.0.0统计分析软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA)、多重比较(最小显著差异法, LSD)和Pearson相关性分析,利用Graphpad软件绘制酶活性散点图和矢量图。

在冗余分析之前,对数据进行预处理排除冗余数据。利用Canoco5软件,以牡丹外部形态指标为响应变量,以基质理化指标、C/N比和水解酶活性化学计量比为解释变量进行冗余分析(RDA)。

采用植株形态指标综合评价法^[23]评估牡丹植株的生长发育状况,进而评定不同栽培基质性能的优劣。采用隶属函数法计算植株形态综合评价指数,该值越大说明植株生长越好,栽培基质性能越优良。

2 结果和分析

2.1 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的理化性质分析

添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长

期的理化性质见表1。由表1可见:在牡丹开花期和叶片生长期,T1[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)=5:2:2:1]和T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)=5:2:2:1]配方基质的pH值均显著($P<0.05$)高于CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)=6:2:2]配方基质,其中,T1配方基质的pH值分别升高了6.2%和8.5%,T2配方基质的pH值分别升高了12.3%和8.7%;在花芽分化期,T1和T2配方基质的pH值均显著($P<0.05$)低于CK配方基质,分别降低了1.7%和2.3%。在牡丹开花期,T1配方基质的含水量显著低于CK和T2配方基质,分别降低了18.0%和15.7%;在叶片生长期,3种配方基质的含水量无显著差异;在花芽分化期,T1和T2配方基质的含水量显著高于CK配方基质,分别升高了19.5%和27.9%。

在牡丹开花期、叶片生长期和花芽分化期,T1配方基质的有机碳和全氮含量总体显著低于CK和T2配方基质,其中,有机碳含量较CK配方基质分别降低了18.4%、75.0%和32.7%,全氮含量较CK配方基质分别降低了12.5%、11.2%和24.7%;T1和T2配方基质的全磷和铵态氮含量总体显著高于CK配方基质,其中,T1配方基质的全磷含量分别升高了33.1%、110.2%和34.7%,铵态氮含量分别升高了93.8%、61.1%和64.9%,T2配方基质的全磷含量分别升高了7.0%、109.0%和31.0%,铵态氮含量分别升高了155.9%、62.6%和198.5%。在牡丹开花期,T1和T2配方基质的速效磷含量低于CK配方基质,分别降低了15.6%和24.9%;在叶片生长期,T1和T2配方基质的速效磷含量分别显著低于和高于CK配方基质,分别降低和升高了11.6%和31.2%;在花芽分化期,3种配方基质的速效磷含量无显著差异。在牡丹开花期,T1和T2配方基质的硝态氮含量显著高于CK配方基质,分别升高了26.3%和33.3%;在叶片生长期,T1和T2配方基质的硝态氮含量显著低于CK配方基质,分别降低了55.8%和36.1%;在花芽分化期,T1和T2配方基质的硝态氮含量分别显著低于和高于CK配方基质,分别降低和升高了20.6%和10.2%。

从牡丹开花期至花芽分化期,3种配方基质的pH值均呈升高趋势;T1和T2配方基质的含水量呈升高趋势,而CK配方基质的含水量呈先升高后降低的变化趋势;3种配方基质的有机碳、全氮和铵态氮含量均呈先降低后升高的变化趋势;T1和T2配方基

表1 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的理化性质¹⁾Table 1 Physicochemical properties of formula substrates added different agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr.¹⁾

配方基质 Formula substrate	pH 值 pH value			含水量/% Water content		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	5.85±0.08Cc	6.10±0.08Bb	6.86±0.03Aa	2.56±0.07Ab	2.85±0.00Aa	2.62±0.01Cb
T1	6.21±0.05Bc	6.62±0.02Ab	6.74±0.02Ba	2.10±0.02Bc	2.58±0.21Ab	3.13±0.01Ba
T2	6.57±0.01Ac	6.63±0.01Ab	6.70±0.02Ba	2.49±0.22Ab	2.50±0.24Ab	3.35±0.03Aa
配方基质 Formula substrate	有机碳含量/(g·kg ⁻¹) Organic carbon content			全氮含量/(g·kg ⁻¹) Total nitrogen content		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	453.90±17.63Ab	175.77±25.33Ac	747.42±31.31Aa	8.57±0.37Ab	8.38±0.23Ab	10.16±0.11Aa
T1	370.45±6.40Bb	43.94±13.53Cc	502.81±9.34Ba	7.50±0.07Ba	7.44±0.25Ba	7.65±0.14Ca
T2	462.86±4.46Ab	118.09±13.90Bc	729.29±19.95Aa	8.96±0.04Ab	7.81±0.09Bc	9.68±0.02Ba
配方基质 Formula substrate	全磷含量/(g·kg ⁻¹) Total phosphorus content			速效磷含量/(mg·kg ⁻¹) Available phosphorus content		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	1.42±0.04Bb	2.55±0.07Ba	2.68±0.02Ba	252.27±24.25Aa	93.15±0.13Bb	126.97±12.94Ab
T1	1.89±0.02Ac	5.36±0.02Aa	3.61±0.19Ab	212.96±7.06ABa	82.34±1.09Cc	130.98±4.24Ab
T2	1.52±0.06Bc	5.33±0.02Aa	3.51±0.17Ab	189.38±10.64Ba	122.24±3.16Ab	121.09±8.29Ab
配方基质 Formula substrate	铵态氮含量/(mg·kg ⁻¹) Ammonium nitrogen content			硝态氮含量/(mg·kg ⁻¹) Nitrate nitrogen content		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	22.73±4.54Ca	19.04±2.72Ba	23.36±1.22Cb	34.83±1.72Bb	44.86±0.07Aa	9.52±0.06Bc
T1	44.05±1.53Ba	30.68±1.92Ab	38.53±2.56Ba	44.00±2.20Aa	19.83±0.66Cb	7.56±0.10Cc
T2	58.17±1.88Ab	30.96±2.14Ac	69.74±5.13Aa	46.43±3.06Aa	28.67±0.79Bb	10.49±0.38Ac

¹⁾ CK; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) = 6 : 2 : 2; T1; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(RH) = 5 : 2 : 2 : 1; T2; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(MS) = 5 : 2 : 2 : 1. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw. FS: 开花期 Flowering stage; LGS: 叶片生长期 Leaf growth stage; FBDS: 花芽分化期 Flower bud differentiation stage. 同一指标同列中不同大写字母表示同一生长期不同配方基质间差异显著 ($P < 0.05$), 同行中不同小写字母表示同一配方基质不同生长期间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different formula substrates at the same growth stage, and different lowercases in the same raw indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different growth stages of the same formula substrate.

质的全磷含量呈先升高后降低的变化趋势,而 CK 配方基质的全磷含量呈升高趋势;CK 和 T1 配方基质的速效磷含量呈先降低后升高的变化趋势,T2 配方基质的速效磷含量呈降低趋势;T1 和 T2 配方基质的硝态氮含量呈降低趋势,而 CK 配方基质的硝态氮含量呈先升高后降低的变化趋势。

2.2 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的水解酶活性及其化学计量比分析

添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的水解酶活性见表 2。由表 2 可见:在牡丹开花期,T1[V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(稻壳)] = 5 : 2 : 2 : 1 配方基质的酸性磷酸酶活性显著 ($P < 0.05$) 低于 CK[V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石)] = 6 : 2 : 2 和 T2[V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(混合秸秆)] = 5 : 2 : 2 : 1 配方基质,分别降低了 16.6% 和 6.1%;在叶片生长期,T1 和 T2 配方基质的酸性磷酸酶活性分别显著高于和低于 CK 配方

基质,分别升高和降低了 288.1% 和 28.4%;在花芽分化期,3 种配方基质的酸性磷酸酶活性差异不显著。在牡丹开花期和叶片生长期,T2 配方基质的 β -1,4-葡萄糖苷酶活性显著高于 CK 和 T1 配方基质,其中,在开花期分别升高了 214.8% 和 250.4%,在叶片生长期分别升高了 164.0% 和 190.2%;在花芽分化期,T1 和 T2 配方基质的 β -1,4-葡萄糖苷酶活性显著高于 CK 配方基质,分别升高了 275.8% 和 200.8%。在牡丹开花期,T2 配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性显著高于 CK 和 T1 配方基质,分别升高了 414.3% 和 462.0%;在叶片生长期,T1 配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性显著高于 CK 和 T2 配方基质,分别升高了 144.3% 和 97.0%;在花芽分化期,T1 和 T2 配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性显著高于 CK 配方基质,分别升高了 228.7% 和 60.5%。在牡丹开花期、叶片生长期和花芽分化期,T1 和 T2 配方基质的 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性均显著高于 CK 配方基质,其

中, T1 配方基质的 β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性分别升高了 268.3%、317.1% 和 271.5%, T2 配方基质的 β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性分别升高了 636.1%、576.4% 和 199.3%。

从牡丹开花期至花芽分化期, 3 种配方基质的酸

性磷酸酶活性呈降低趋势, β -1, 4-葡萄糖苷酶活性和 β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性均呈升高趋势, T2 和 CK 配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性呈先降低后升高的变化趋势, T1 配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性呈升高趋势。

表 2 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的水解酶活性¹⁾
Table 2 Hydrolase activities of formula substrates added different agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr.¹⁾

配方基质 Formula substrate	酸性磷酸酶活性/(nmol · g ⁻¹ · h ⁻¹) Acid phosphatase activity			β -1, 4-葡萄糖苷酶活性/(nmol · g ⁻¹ · h ⁻¹) β -1, 4-glucosidase activity		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	603.05±25.71Aa	50.00±4.55Bb	14.04±1.89Ab	46.57±5.23Bc	112.10±8.81Bb	525.23±32.60Ca
T1	502.66±8.99Ba	194.07±5.91Ab	11.84±1.73Ac	41.84±3.55Bc	101.98±2.94Bb	1 973.65±13.43Aa
T2	566.09±12.34Aa	35.82±2.47Cb	14.79±0.82Ab	146.62±16.82Ac	295.93±28.66Ab	1 579.64±14.71Ba

配方基质 Formula substrate	亮氨酸氨基肽酶活性/(nmol · g ⁻¹ · h ⁻¹) Leucine aminopeptidase activity			β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性/(nmol · g ⁻¹ · h ⁻¹) β -1, 4-N-acetylglucosaminidase activity		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	38.92±4.77Bb	16.46±1.23Bc	500.64±8.21Ca	12.67±1.29Cb	25.08±0.82Cb	389.83±63.77Ba
T1	35.62±2.83Bb	40.22±2.28Ab	1 645.40±41.08Aa	46.66±9.54Bb	104.60±2.25Bb	1 448.40±176.90Aa
T2	200.18±10.13Ab	20.42±3.74Bc	803.43±68.64Ba	93.27±1.11Ab	169.65±12.93Ab	1 166.62±133.35Aa

¹⁾ CK; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) = 6 : 2 : 2; T1; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(RH) = 5 : 2 : 2 : 1; T2; V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(MS) = 5 : 2 : 2 : 1. Pe; 泥炭 Peat; Pl; 珍珠岩 Perlite; Ve; 蛭石 Vermiculite; RH; 稻壳 Rice husk; MS; 混合秸秆 Mixed straw. FS: 开花期 Flowering stage; LGS: 叶片生长期 Leaf growth stage; FBDS: 花芽分化期 Flower bud differentiation stage. 同一指标同列中不同大写字母表示同一生长期不同配方基质间差异显著 ($P < 0.05$), 同行中不同小写字母表示同一配方基质不同生长期间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different formula substrates at the same growth stage, and different lowercases in the same raw indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different growth stages of the same formula substrate.

添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的 C、N、P 和水解酶活性的化学计量比见表 3。由表 3 可见: 在牡丹开花期, 3 种配方基质的 C/N 比无显著差异; 在叶片生长期和花芽分化期, T1 配方基质的 C/N 比显著低于 CK 和 T2 配方基质, 其中, 在叶片生长期分别降低了 76.9% 和 70.0%, 在花芽分化期分别降低了 10.4% 和 15.3%。在开花期、叶片生长期和花芽分化期, T1 和 T2 配方基质的 C/P 比和 N/P 比总体显著低于 CK 配方基质。在开花期和叶片生长期, T1 和 T2 配方基质的碳氮酶活性比 (ECN) 显著低于 CK 配方基质, 其中, T1 配方基质分别降低了 12.4% 和 26.8%, T2 配方基质分别降低了 9.3% 和 15.0%; 在花芽分化期, T1 和 T2 配方基质的 ECN 高于 CK 配方基质, 且 T2 配方基质与 CK 配方基质间差异显著。在开花期, T2 配方基质的碳磷酶活性比 (ECP) 显著高于 T1 和 CK 配方基质; 在叶片生长期, T2 配方基质的 ECP 最高, CK 配方基质次之, T1 配方基质最低, 且三者间差异显著; 在花芽分化期, T1 和 T2 配方基质的 ECP 高于 CK 配方基质, 分别增加了

29.3% 和 14.6%, 且 T1 配方基质与 CK 配方基质间差异显著。在开花期, T2 配方基质的氮磷酶活性比 (ENP) 最高, T1 配方基质次之, CK 配方基质最低, 且三者间差异显著, T2 和 T1 配方基质的 ENP 分别较 CK 配方基质增加了 45.2% 和 14.5%; 在叶片生长期, T2 配方基质的 ENP 显著高于 T1 和 CK 配方基质, 分别增加了 56.4% 和 54.7%; 在花芽分化期, T1 配方基质的 ENP 显著高于 T2 和 CK 配方基质, 分别增加了 16.3% 和 26.6%。

从牡丹开花期至花芽分化期, 3 种配方基质的 C/N 比、C/P 比和 N/P 比均呈先降低后升高的变化趋势, ECP 和 ENP 呈升高趋势; CK 和 T2 配方基质的 ECN 呈先升高后降低的变化趋势, T1 配方基质的 ECN 呈升高趋势。

2.3 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的微生物养分限制特征

基质酶促化学计量散点图 (图 1) 显示: 在牡丹开花期, 3 种配方基质的数据点均在 P 限制组; 在叶片生长期, CK [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石)] = 6 :

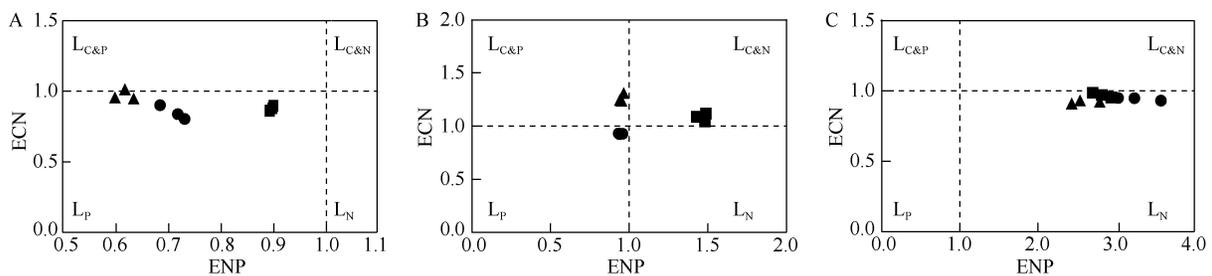
表3 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的C、N、P和水解酶活性化学计量比¹⁾Table 3 Stoichiometric ratios of C, N, P, and hydrolase activities of formula substrates added different agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr.¹⁾

配方基质 Formula substrate	C/N 比 C/N ratio			C/P 比 C/P ratio		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	50.64±5.24Ab	21.22±4.41Ac	72.06±2.77Aa	313.40±25.39Aa	70.31±13.76Ab	269.47±17.14Aa
T1	48.70±1.31Ab	4.90±1.99Bc	64.55±2.08Ba	192.57±6.10Ba	6.66±3.10Bc	143.37±8.04Cb
T2	51.82±0.78Ab	16.33±2.28Ac	76.19±2.57Aa	305.76±18.6Aa	23.80±3.21Bc	216.86±19.17Bb

配方基质 Formula substrate	N/P 比 N/P ratio			碳氮酶活性比 Carbonase/nitrogenase activity ratio		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	6.18±0.28Aa	3.32±0.08Ac	3.74±0.09Ab	0.97±0.03Ab	1.27±0.03Aa	0.92±0.01Bb
T1	3.95±0.03Ba	1.36±0.06Bc	2.22±0.18Cb	0.85±0.04Bb	0.93±0.00Ca	0.94±0.01ABa
T2	5.90±0.27Aa	1.46±0.02Bc	2.84±0.16Bb	0.88±0.01Bc	1.08±0.03Ba	0.97±0.01Ab

配方基质 Formula substrate	碳磷酶活性比 Carbonase/phosphatase activity ratio			氮磷酶活性比 Nitrogenase/phosphatase activity ratio		
	FS	LGS	FBDS	FS	LGS	FBDS
CK	0.60±0.02Bc	1.21±0.04Bb	2.39±0.15Ba	0.62±0.01Cc	0.95±0.01Bb	2.59±0.15Ba
T1	0.60±0.01Bb	0.88±0.01Cb	3.09±0.19Aa	0.71±0.02Bb	0.94±0.01Bb	3.28±0.23Aa
T2	0.79±0.02Ac	1.59±0.05Ab	2.74±0.05ABa	0.90±0.00Ac	1.47±0.03Ab	2.82±0.10Ba

¹⁾ CK: $V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) = 6 : 2 : 2$; T1: $V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) : V(\text{RH}) = 5 : 2 : 2 : 1$; T2: $V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) : V(\text{MS}) = 5 : 2 : 2 : 1$. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw. FS: 开花期 Flowering stage; LGS: 叶片生长期 Leaf growth stage; FBDS: 花芽分化期 Flower bud differentiation stage. 同一指标同列中不同大写字母表示同一生长期不同配方基质间差异显著 ($P < 0.05$), 同行中不同小写字母表示同一配方基质不同生长期间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different formula substrates at the same growth stage, and different lowercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different growth stages of the same formula substrate.



▲: CK [$V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) = 6 : 2 : 2$]; ●: T1 [$V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) : V(\text{RH}) = 5 : 2 : 2 : 1$]; ■: T2 [$V(\text{Pe}) : V(\text{Pl}) : V(\text{Ve}) : V(\text{MS}) = 5 : 2 : 2 : 1$]. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw.

$L_{C\&P}$: C 和 P 限制组 C and P limited group; L_P : P 限制组 P limited group; $L_{C\&N}$: C 和 N 限制组 C and N limited group; L_N : N 限制组 N limited group. ECN: 碳氮酶活性比 Carbonase/nitrogenase activity ratio; ENP: 氮磷酶活性比 Nitrogenase/phosphatase activity ratio.

A: 开花期 Flowering stage; B: 叶片生长期 Leaf growth stage; C: 花芽分化期 Flower bud differentiation stage.

图1 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的酶促化学计量散点图

Fig. 1 Enzymatic stoichiometric scatter diagram of formula substrates added different agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr.

2 : 2] 配方基质的数据点在 C 和 P 限制组, T1 [$V(\text{泥炭}) : V(\text{珍珠岩}) : V(\text{蛭石}) : V(\text{稻壳}) = 5 : 2 : 2 : 1$] 配方基质的数据点在 P 限制组内, T2 [$V(\text{泥炭}) : V(\text{珍珠岩}) : V(\text{蛭石}) : V(\text{混合秸秆}) = 5 : 2 : 2 : 1$] 配方基质的数据点在 C 和 N 限制组; 在花芽分化期, 3 种配方基质均在 N 限制组。

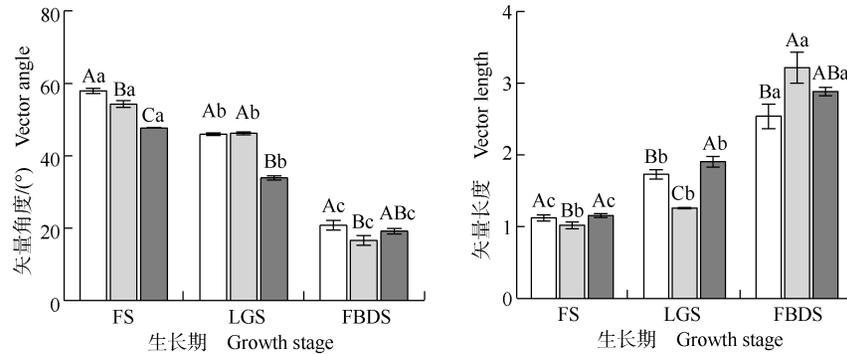
基质酶活性矢量分析结果(图2)表明: 从牡丹开

花期至花芽分化期, 3 种配方基质的矢量角度呈下降趋势, 矢量长度呈上升趋势。在开花期, 3 种配方基质的矢量角度均大于 45° , 相较于 CK 配方基质, T1 和 T2 配方基质的矢量角度分别减小了 7.9% 和 17.1%; 在叶片生长期, T2 配方基质的矢量角度小于 45° , 显著小于 T1 和 CK 配方基质; 在花芽分化期, 3 种配方基质的矢量角度均小于 45° , T1 配方基质的

矢量角度小于 T2 和 CK 配方基质。在牡丹开花期和叶片生长期, T1 配方基质的矢量长度较 T2 和 CK 配方基质显著减小; 而在花芽分化期, T1 配方基质的矢量长度较 T2 和 CK 配方基质增加。

总体上看, 从牡丹开花期至花芽分化期, 3 种配方基质中微主物受到的养分限制从 P 限制转变为 N

限制, C 限制逐渐加剧。在开花期, T1 和 T2 配方基质均缓解了微生物受到的 P 限制; 在花芽分化期, T1 配方基质加剧了微生物受到的 N 限制; 在牡丹开花期和叶片生长期, T1 配方基质缓解了微生物受到的 C 限制; 在花芽分化期, T1 配方基质加剧了微生物受到的 C 限制。



□: CK [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) = 6 : 2 : 2]; □: T1 [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(RH) = 5 : 2 : 2 : 1]; ■: T2 [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(MS) = 5 : 2 : 2 : 1]. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw. FS: 开花期 Flowering stage; LGS: 叶片生长期 Leaf growth stage; FBDS: 花芽分化期 Flower bud differentiation stage.

同一图中柱子不同大写字母表示同一生长期不同配方基质间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一配方基质不同生长期间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases above the columns in the same graph indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different formula substrates at the same growth stage, and different lowercases indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different growth stages of the same formula substrate.

图 2 添加不同农业废弃物配方基质在牡丹不同生长期的水解酶活性矢量图

Fig. 2 Vector map of hydrolase activities of formula substrates added different agricultural wastes at different growth stages of *Paeonia suffruticosa* Andr.

2.4 添加不同农业废弃物配方基质中牡丹外部形态特征分析

添加不同农业废弃物配方基质中牡丹的外部形态指标见表 4。结果显示: 与 CK [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) = 6 : 2 : 2] 配方基质相比较, T1 [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(稻壳) = 5 : 2 : 2 : 1] 和 T2 [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(混合秸秆) = 5 : 2 : 2 : 1] 配方基质中牡丹的最小

叶宽和最小叶长总体显著 ($P < 0.05$) 增加, T1 和 CK 配方基质的芽跳起高度显著高于 T2 配方基质, 其他外部形态在不同基质间均无显著差异。

2.5 相关性分析

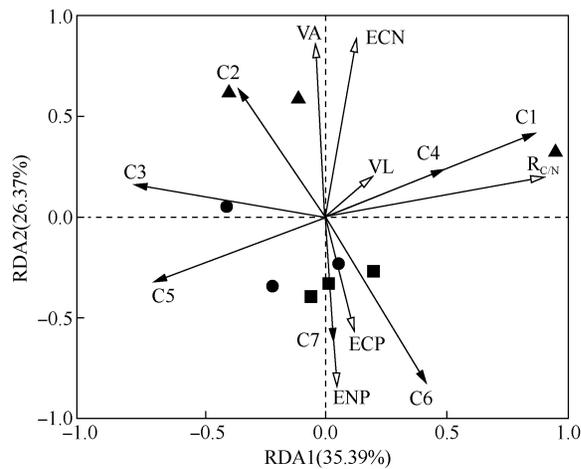
基质的 C/N 比和水解酶活性相关指标与牡丹外部形态指标的冗余分析 (RDA) 结果见图 3。结果显示: RDA1 轴和 RDA2 轴的变异解释量分别为 35.39% 和 26.37%, 共解释了样本 61.76% 的变异。

表 4 添加不同农业废弃物配方基质中牡丹的外部形态指标¹⁾

Table 4 External morphological indexes of *Paeonia suffruticosa* Andr. in formula substrates added different agricultural wastes¹⁾

配方基质 Formula substrate	花径/cm Flower diameter	花蕾数 Flower bud number	芽跳起高度/cm Bud jump height	最大叶宽/cm Maximum leaf width	最大叶长/cm Maximum leaf length	最小叶宽/cm Minimum leaf width	最小叶长/cm Minimum leaf length
CK	12.95±1.77A	6.0±2.5A	23.20±2.74A	4.05±1.06A	7.70±0.53A	0.45±0.15B	0.75±0.21B
T1	10.45±0.10A	4.5±1.0A	24.45±5.64A	5.35±0.60A	7.60±2.05A	1.00±0.10A	1.40±0.46A
T2	11.45±0.89A	2.5±0.6A	11.45±0.89B	3.30±0.50A	7.30±0.70A	1.10±0.12A	1.25±0.10AB

¹⁾ CK: V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) = 6 : 2 : 2; T1: V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(RH) = 5 : 2 : 2 : 1; T2: V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(MS) = 5 : 2 : 2 : 1. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw. 同列中不同大写字母表示不同配方基质间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different formula substrates.



▲: CK [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) = 6 : 2 : 2]; ●: T1 [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(RH) = 5 : 2 : 2 : 1]; ■: T2 [V(Pe) : V(Pl) : V(Ve) : V(MS) = 5 : 2 : 2 : 1]. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw.

$R_{C/N}$: C/N 比 C/N ratio; VA: 矢量角度 Vector angle; VL: 矢量长度 Vector length; ECN: 碳氮酶活性比 Carbonase/nitrogenase activity ratio; ECP: 碳磷酶活性比 Carbonase/phosphatase activity ratio; ENP: 氮磷酶活性比 Nitrogenase/phosphatase activity ratio. C1: 花径 Flower diameter; C2: 花蕾数 Flower bud number; C3: 芽跳起高度 Bud jump height; C4: 最大叶宽 Maximum leaf width; C5: 最大叶长 Maximum leaf length; C6: 最小叶宽 Minimum leaf width; C7: 最小叶长 Minimum leaf length. 括号内百分数为 RDA 轴的变异解释量 The percentages in the brackets are the explanation of variation of the RDA axes.

图3 基质的 C/N 比和水解酶活性相关指标与牡丹外部形态指标的冗余分析 (RDA)

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) on C/N ratio and hydrolase activity related indexes of substrate and external morphological indexes of *Paeonia suffruticosa* Andr.

C/N 比 ($F = 3.1, P = 0.018$)、碳氮酶活性比 (ECN) ($F = 3.5, P = 0.006$) 和氮磷酶活性比 (ENP) ($F = 3.1, P = 0.020$) 是引起牡丹外部形态指标差异的主要原因

子。其中,CK [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) = 6 : 2 : 2] 配方基质中牡丹生长受 C/N 比和 ECN 的影响较大;T1 [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(稻壳) = 5 : 2 : 2 : 1] 和 T2 [V(泥炭) : V(珍珠岩) : V(蛭石) : V(混合秸秆) = 5 : 2 : 2 : 1] 配方基质的牡丹生长受 ENP 的影响较大。C/N 比与花径、最大叶宽、最小叶宽呈显著 ($P < 0.05$) 正相关,ECN 与花径、最大叶宽、花蕾数呈显著正相关,ENP 与最小叶长、最小叶宽、最大叶长呈显著正相关。

基质的理化性质和 C、N、P 化学计量比以及牡丹外部形态指标与基质水解酶活性相关指标的相关系数见表 5。结果显示:基质的 pH 值与 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、碳磷酶活性比 (ECP)、ENP 呈极显著 ($P < 0.01$) 正相关,与矢量角度呈极显著负相关;速效磷含量与 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、ECP、ENP 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著负相关,与矢量角度呈极显著正相关;含水量、有机碳含量、全氮含量、C/P 比和 N/P 比与酸性磷酸酶活性、矢量长度呈显著或极显著正相关,全磷含量与酸性磷酸酶活性、ECN、矢量长度呈显著或极显著负相关;铵态氮含量与亮氨酸氨基肽酶活性、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性、ENP 呈显著或极显著正相关,与矢量角度呈显著负相关;硝态氮含量与 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、ECP、ENP 呈显著或极显著正相关,与 ECN、矢量角度呈显著或极显著负相关;C/P 比与 ECN 呈显著正相关。

牡丹的花径与基质的 ECN、矢量长度呈显著正

表5 基质的理化性质和 C、N、P 化学计量比以及牡丹外部形态指标与基质水解酶活性相关指标的相关系数

Table 5 Correlation coefficient of physicochemical properties and C, N, P stoichiometric ratios of substrate and external morphological indexes of *Paeonia suffruticosa* Andr. with hydrolase activity related indexes of substrate

因子 Factor	相关系数 ¹⁾				Correlation coefficient ¹⁾				
	A_{AP}	A_{BG}	A_{LAP}	A_{NAG}	ECN	ECP	ENP	VA	VL
基质 Substrate									
pH 值 pH value	-0.38	0.82 **	0.84 **	0.52	-0.60	0.85 **	0.96 **	-0.97 **	0.23
含水量 Water content	0.81 **	0.45	0.36	-0.41	0.59	0.37	0.08	-0.05	0.74 *
有机碳含量 Organic carbon content	0.76 *	0.60	0.55	-0.13	0.55	0.58	0.28	-0.25	0.88 **
全氮含量 Total nitrogen content	0.76 *	0.66	0.64	-0.18	0.41	0.63	0.38	-0.35	0.84 **
全磷含量 Total phosphorus content	-0.87 **	-0.38	-0.31	0.37	-0.72 *	-0.34	-0.01	-0.02	-0.82 **
速效磷含量 Available phosphorus content	0.48	-0.69 *	-0.70 *	-0.50	0.59	-0.72 *	-0.84 **	0.85 **	-0.11
铵态氮含量 Ammonium nitrogen content	-0.45	0.59	0.80 **	0.72 *	-0.66	0.61	0.77 *	-0.78 *	-0.01
硝态氮含量 Nitrate nitrogen content	-0.41	0.72 *	0.63	0.60	-0.76 *	0.75 *	0.94 **	-0.94 **	0.03
C/N 比 C/N ratio	0.35	0.14	0.09	0.02	0.43	0.15	-0.05	0.05	0.42
C/P 比 C/P ratio	0.82 **	0.46	0.39	-0.30	0.68 *	0.42	0.10	-0.07	0.86 **
N/P 比 N/P ratio	0.87 **	0.50	0.43	-0.35	0.66	0.45	0.13	-0.10	0.88 **

续表5 Table 5 (Continued)

因子 Factor	相关系数 ¹⁾ Correlation coefficient ¹⁾								
	A _{AP}	A _{BC}	A _{LAP}	A _{NAG}	ECN	ECP	ENP	VA	VL
牡丹 <i>Paeonia suffruticosa</i>									
花径 Flower diameter	0.45	0.19	0.03	-0.51	0.74 *	0.17	-0.14	0.16	0.69 *
花蕾数 Bud number	-0.02	-0.59	-0.62	-0.34	0.20	-0.62	-0.61	0.60	-0.33
芽跳起高度 Bud jump height	-0.10	-0.83 **	-0.87 **	-0.52	0.28	-0.84 **	-0.82 **	0.82 **	-0.48
最大叶宽 Maximum leaf width	-0.74 *	-0.63	-0.65	-0.08	-0.16	-0.56	-0.41	0.38	-0.60
最大叶长 Maximum leaf length	-0.49	-0.40	-0.36	0.54	-0.34	-0.36	-0.17	0.15	-0.55
最小叶宽 Minimum leaf width	-0.61	0.46	0.56	0.75 *	-0.91 **	0.50	0.78 *	-0.80 *	-0.30
最小叶长 Minimum leaf length	-0.71 *	-0.12	-0.04	0.72 *	-0.74 *	-0.09	0.21	-0.24	-0.64

¹⁾ A_{AP}: 酸性磷酸酶活性 Acid phosphatase activity; A_{BC}: β -1,4-葡萄糖苷酶活性 β -1,4-glucosidase activity; A_{LAP}: 亮氨酸氨基肽酶活性 Leucine aminopeptidase activity; A_{NAG}: β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性 β -1,4-N-acetylglucosaminidase activity; ECN: 碳氮酶活性比 Carbonase/nitrogenase activity ratio; ECP: 碳磷酶活性比 Carbonase/phosphatase activity ratio; ENP: 氮磷酶活性比 Nitrogenase/phosphatase activity ratio; VA: 矢量角度 Vector angle; VL: 矢量长度 Vector length. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

相关;芽跳起高度与 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、ECP、ENP 呈极显著负相关,与矢量角度呈极显著正相关;最大叶宽与酸性磷酸酶活性呈显著负相关;最小叶宽与 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性、ENP 呈显著正相关,与 ECN、矢量角度呈显著或极显著负相关;最小叶长与酸性磷酸酶活性、ECN 呈显著负相关,与 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性呈显著正相关。

2.6 添加不同农业废弃物配方基质中牡丹外部形态指标的综合评价

添加不同农业废弃物配方基质中牡丹外部形态指标的综合评价结果见表 6。结果显示:T1 [V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)=5:2:2:1]和 T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)=5:2:2:1]配方基质中牡丹外部形态指标的综合评价指数分别为 0.82 和 0.29,分别高于和低

表 6 添加不同农业废弃物配方基质中牡丹外部形态指标的综合评价

Table 6 Comprehensive evaluation on external morphological indexes of *Paeonia suffruticosa* Andr. in formula substrates added different agricultural wastes

配方基质 ¹⁾ Formula substrate ¹⁾	隶属函数值 Subordinate function value							综合评价指数 Comprehensive evaluation index
	花径 Flower diameter	花蕾数 Bud number	芽跳起高度 Bud jump height	最大叶宽 Maximum leaf width	最大叶长 Maximum leaf length	最小叶宽 Minimum leaf width	最小叶长 Minimum leaf length	
CK	1.00	1.00	0.86	0.40	0.23	0.00	0.00	0.50
T1	0.00	0.84	1.00	1.00	1.00	0.88	1.00	0.82
T2	0.59	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.42	0.29

¹⁾ CK: V(Pe):V(Pl):V(Ve)=6:2:2; T1: V(Pe):V(Pl):V(Ve):V(RH)=5:2:2:1; T2: V(Pe):V(Pl):V(Ve):V(MS)=5:2:2:1. Pe: 泥炭 Peat; Pl: 珍珠岩 Perlite; Ve: 蛭石 Vermiculite; RH: 稻壳 Rice husk; MS: 混合秸秆 Mixed straw.

于 CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)=6:2:2]配方基质(0.50),说明 T1 配方基质更适合用于牡丹栽培。

3 讨 论

3.1 农业废弃物部分替代泥炭对牡丹栽培基质中碳矿化和氮供应的影响

土壤水解酶作为评价土壤微生物活性及土壤肥力的重要指标,其活性高低直接影响养分循环的效

率。本研究中,从牡丹开花期至花芽分化期,T1 [V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)=5:2:2:1]和 T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)=5:2:2:1]配方基质总体上对 β -1,4-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性有明显的促进作用。已有研究表明:与添加有机物的基质相比,不添加有机物的基质通过限制微生物碳源和酶促反应底物的供应以控制微生物生长和抑制微生物活性,最终使基质酶的活性降低^[24]。刘仁等^[9]研究了添加和移除凋落物

对杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 人工林土壤水解酶活性的影响,结果显示添加有机物对土壤水解酶活性有显著正效应。有机物输入增加了基质碳源,促进了微生物生长和代谢,提高了基质中有机质分解相关酶(如 β -1,4-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶)的活性。 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶主要参与降解几丁质、肽聚糖以及其他肽底物^[25]。从牡丹开花期至花芽分化期,T1和T2配方基质的铵态氮含量均显著高于CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)=6:2:2]配方基质,一方面可能是因为稻壳或混合秸秆中有有机质的输入提供了更多养分,影响了微生物对基质中有机质的分解^[26],进而影响了氮矿化^[27];另一方面本研究中基质的铵态氮含量与 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性呈显著正相关,推测 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶主要促进基质的氨化过程。王兰鸽等^[28]的研究结果表明亮氨酸氨基肽酶和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性显著影响了净氨化速率,且与净氨化速率呈正相关,与本研究结果相似。在牡丹开花期和叶片生长期,T1和T2配方基质的pH值显著高于CK配方基质,可能是因为氨化过程产生OH⁻离子,使基质的pH值升高,这间接证明农业废弃物稻壳和混合秸秆部分替代泥炭促进了基质的氨化作用。在牡丹花芽分化期,T1和T2配方基质的pH值显著低于CK配方基质,可能是因为不稳定性氮被矿化后,对基质pH值的刺激效应消失,农业废弃物对牡丹基质氮矿化的促进作用停止^[29]。总之,基质有效养分含量可通过影响植物和微生物的生长而间接作用于酶,使基质的酶活性与养分之间产生关联^[30]。本研究中,从牡丹开花期至花芽分化期,T1和T2配方基质的有机碳含量较CK配方基质总体降低。魏翠翠等^[31]的研究结果表明凋落物添加显著降低米楮 [*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata] 次生林土壤的总碳含量。这可能是由于正激发效应,有机物的输入加快了已有的有机碳分解,从而减少有机碳储量^[32]。从牡丹开花期至花芽分化期,气温逐渐升高,除CK和T2配方基质的亮氨酸氨基肽酶活性在叶片生长期表现异常,3种配方基质中 β -1,4-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性总体呈升高趋势,可能是因为这3种水解酶活性会随着气温的升高而增加,而3种配方基质中的酸性磷酸酶活性呈降低趋势,表明酸性磷酸酶适应较

低的气温。万冬梅等^[33]的研究结果表明:在一定的温度范围内,土壤酶活性随着温度的升高而增加,达到最适温度之后,土壤酶活性逐渐下降。从牡丹开花期至花芽分化期,3种配方基质的有机碳和全氮含量先降低后升高的原因可能是需要大量的养分物质来保证牡丹植株的开花和长叶^[34],因此导致基质中有机碳和全氮极大亏损,花芽分化期随着养分需求减少,有机碳和全氮含量回升;T1和T2配方基质的硝态氮含量呈降低趋势可能是因为pH升高抑制了硝化作用。陆建忠等^[35]认为加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis* Linn.) 增加了土壤的无机氮供给,而这部分额外的无机氮又被其生长所利用,说明土壤的无机氮含量受土壤供应和植物生长2方面调控。

3.2 农业废弃物部分替代泥炭对牡丹栽培基质中微生物养分限制的影响

养分限制不是由单一营养物质决定,而是由多种营养物质的相对可用性决定^[36],故单一酶活性的变化并不能提供微生物资源限制的全部信息。在牡丹花芽分化期,与CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)=6:2:2]配方基质相比较,T1[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)=5:2:2:1]和T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)=5:2:2:1]配方基质中 β -1,4-葡萄糖苷酶活性的升高可能并不意味着微生物受到的C限制加剧,因为 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性也升高。因此,需要进一步的酶活性化学计量分析来探究微生物资源限制的模式以及微生物资源限制对农业废弃物部分替代泥炭的响应。

在牡丹开花期,CK、T1和T2配方基质中微生物均受到P限制;在叶片生长期,CK配方基质中微生物受到C和P限制,T1配方基质中微生物受到P限制,T2配方基质中微生物受到C和N限制;在花芽分化期,3种配方基质中微生物均受到N限制。在开花期,3种配方基质的矢量角度均大于45°,而在花芽分化期均小于45°,说明3种配方基质中微生物受到的P限制大于N限制,推测微生物通过维持高磷源酶活性应对养分限制,使得该阶段基质的碳磷酶活性比(ECP)和氮磷酶活性比(ENP)总体显著低于叶片生长期和花芽分化期,故3种配方基质微生物代谢均受到P限制^[37]。但是,在开花期,T1和T2配方基质的矢量角度显著小于CK配方基质,说明农业废弃物稻壳和混合秸秆部分替代泥炭的基质在一定程度上缓

解了微生物受到的 P 限制。土壤 C/P 比常被用于衡量土壤微生物矿化有机质进而释放或固持磷的潜力,可反映磷的有效性^[38],相对较低的 C/P 比表明 P 有效性较高^[39]。本研究中 T1 和 T2 配方基质的 C/P 比均低于 CK 配方基质,说明稻壳或混合秸秆部分替代泥炭配方基质的 P 有效性高,一定程度上缓解了微生物受到的 P 限制。T1 和 T2 配方基质的全磷含量从牡丹开花期至花芽分化期均显著高于 CK 配方基质,进一步证明了稻壳和混合秸秆部分替代泥炭可以缓解牡丹基质中微生物受到的 P 限制。在牡丹花芽分化期,3 种配方基质中微生物受到的 N 限制大于 P 限制,导致微生物代谢分泌更多的 N-获取酶而不是 P-获取酶^[40]。随着有机物分解、根膨大以及须根增加,微生物获得更多外源资源^[41],这反映在从牡丹叶片生长期至花芽分化期基质有机碳含量和全氮含量的升高上,且有机碳含量的增幅大于全氮含量的增幅,导致 C/N 比亦增加。这可能降低了基质 N 的有效性^[42],从而加剧了微生物受到的 N 限制。从开花期至花芽分化期,3 种配方基质的矢量长度总体显著增加,说明 C 限制显著增加,一方面可能是因为随着有机质的分解,较易分解的有机碳逐渐减少,导致 C 限制加剧;另一方面可能是因为随着酶活性的升高,消耗了基质中更多的碳。而在开花期和叶片生长期,T1 配方基质的矢量长度较 CK 配方基质显著减小,可能是因为 T1 配方基质的 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性显著高于 CK 配方基质,而 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性也参与了碳矿化,因此也缓解了 C 限制^[43]。

3.3 农业废弃物部分替代泥炭对牡丹生长的影响

氮对植物生长最重要的影响是调节器官的数量和大小,同时对营养生长的影响大于对生殖生长的影响。磷能调节植物的花期和种子形成,为生殖生长阶段的重要营养物质^[44]。与 CK[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石)=6:2:2]配方基质相比,T1[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(稻壳)=5:2:2:1]和 T2[V(泥炭):V(珍珠岩):V(蛭石):V(混合秸秆)=5:2:2:1]配方基质增加了牡丹的最小叶长和最小叶宽。冗余分析结果表明:基质的氮磷酶活性比(ENP)与牡丹的最小叶宽呈显著正相关。从开花期至花芽分化期,T1 和 T2 配方基质的 ENP 总体高于 CK 配方基质,说明稻壳或混合秸秆部分替代泥炭的配方基质刺激产生更多的氮矿化相关酶活性,使

得氮矿化产物氨态氮含量显著升高,这对光照可利用性和叶片营养水平有正向效应。Ye 等^[45]研究了氮和磷添加对不同物种叶片性状变异的影响,结果表明在氮添加情况下,植物的光合速率最大,且叶片氮含量也有所增加。植物生长发育过程中各形态指标对评价植物生长状态都有独特的意义,但是任何单一指标都不能决定植物的综合性状^[46]。因此,本研究基于花径、花蕾数和芽跳起高度等植物形态的综合评价指标评估不同基质中牡丹的生长发育状况,结果表明农业废弃物稻壳部分替代泥炭的配方基质中生长的牡丹的综合评价指数最高,说明稻壳作为有机物部分替代泥炭较混合秸秆的效果更好。

4 结 论

农业废弃物稻壳和混合秸秆部分替代泥炭显著增加了基质的全磷含量、铵态氮含量和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性,且从牡丹开花期至花芽分化期矢量角度逐渐减小,矢量长度逐渐增加。同时稻壳和混合秸秆部分替代泥炭的配方基质在牡丹开花期缓解了微生物受到的 P 限制;在牡丹开花期和叶片生长期,与混合秸秆相比,稻壳部分替代泥炭的配方基质更有效地缓解了微生物受到的 C 限制;稻壳部分替代泥炭的配方基质显著增加了牡丹的最小叶长和最小叶宽。稻壳部分替代泥炭的配方基质中牡丹植株的生长发育状况最佳,因此稻壳更适宜部分替代泥炭作为牡丹的生长基质。

参考文献:

- [1] YAMANI A, ACHMAD B. Peat soil as an alternative soil substrate and its effect on balangeran (*Shorea belangeran*) seedling growth [J]. International Journal of Biosciences, 2019, 14(4): 188-196.
- [2] 季艳红,潘平平,窦全琴,等.不同泥炭替代基质对薄壳山核桃幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2022,46(1):145-155.
- [3] MEEROW A W. Growth of two subtropical ornamentals using coir (coconut mesocarp pith) as a peat substitute [J]. HortScience, 1994, 29(12): 1484-1486.
- [4] 郝丹,张璐,孙向阳,等.金盏菊栽培中园林废弃物堆肥与牛粪替代泥炭的效果分析[J].植物营养与肥料学报,2020,26(8):1556-1564.
- [5] 殷泽欣,张璐,白一帆.园林绿化废弃物堆肥替代泥炭用于波斯菊的栽培[J].浙江农林大学学报,2022,39(5):1045-1051.
- [6] 邢广萍,张志国,荆延德,等.牡丹栽培基质的研究[J].山东师范大学学报(自然科学版),2004,19(4):78-81.

- [7] 荆延德, 张志国, 赵石萍. 牡丹品种“朱砂垒”配方基质选择的研究[J]. 曲阜师范大学学报, 2005, 31(4): 93-96.
- [8] ZHENG L, CHEN H, WANG Y, et al. Responses of soil microbial resource limitation to multiple fertilization strategies [J]. *Soil and Tillage Research*, 2020, 196: 104474.
- [9] 刘仁, 陈伏生, 方向民, 等. 凋落物添加和移除对杉木人工林土壤水解酶活性及其化学计量比的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(16): 5739-5750.
- [10] LIU Q, XU X, WANG H, et al. Dominant extracellular enzymes in priming of SOM decomposition depend on temperature [J]. *Geoderma*, 2019, 343: 187-195.
- [11] ROSINGER C, ROUSK J, SANDÉN H. Can enzymatic stoichiometry be used to determine growth-limiting nutrients for microorganisms?: a critical assessment in two subtropical soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 115-126.
- [12] ZHAO F Z, REN C J, HAN X H, et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 427: 289-295.
- [13] TIAN P, RAZAVI B S, ZHANG X, et al. Microbial growth and enzyme kinetics in rhizosphere hotspots are modulated by soil organics and nutrient availability [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107662.
- [14] SINSABAUGH R L, MANZONI S, MOORHEAD D L, et al. Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 930-939.
- [15] LALANNE J-B, TAGGART J C, GUO M S, et al. Evolutionary convergence of pathway-specific enzyme expression stoichiometry [J]. *Cell*, 2018, 173(3): 749-761.
- [16] CHEN H, LI D, ZHAO J, et al. Nitrogen addition aggravates microbial carbon limitation: evidence from ecoenzymatic stoichiometry[J]. *Geoderma*, 2018, 329: 61-64.
- [17] 曾泉鑫, 张秋芳, 林开森, 等. 酶化学计量揭示5年氮添加加剧毛竹林土壤微生物碳磷限制[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 521-528.
- [18] 中国林业科学研究院林业研究所森林土壤研究室. LY/T 1213—1999 森林土壤含水量的测定[S]. 北京: 中国标准出版社, 1999: 14.
- [19] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [20] SINSABAUGH R L, LAUBER C L, WEINTRAUB M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- [21] MOORHEAD D L, SINSABAUGH R L, HILL B H, et al. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 1-7.
- [22] SINSABAUGH R L, HILL B H, FOLLSTAD SHAH J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [23] 张骅, 孙向阳, 于鑫, 等. 园林绿化废弃物花木基质对矮牵牛生长效果的影响[J]. *中国农学通报*, 2010, 26(19): 312-315.
- [24] FEKETE I, VARGA C, KOTROCZÓ Z, et al. The relation between various detritus inputs and soil enzyme activities in a Central European deciduous forest [J]. *Geoderma*, 2011, 167/168: 15-21.
- [25] SINSABAUGH R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42: 391-404.
- [26] SHAHBAZ M, KUMAR A, KUZYAKOV Y, et al. Priming effects induced by glucose and decaying plant residues on SOM decomposition: a three-source $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ partitioning study[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 121: 138-146.
- [27] 刘君政, 王鹏, 肖汉玉, 等. 中国陆地生态系统土壤氮矿化速率和硝化速率及影响因素: 基于文献数据的统计分析[J]. *生态学报*, 2020, 40(12): 4207-4218.
- [28] 王兰鸽, 张前前, 赵明水, 等. 毛竹和阔叶林凋落物浸提液对土壤微生物及氮矿化的影响[J]. *农业生物技术学报*, 2023, 31(5): 1053-1063.
- [29] 王永栋, 武均, 郭万里, 等. 秸秆和生物质炭添加对陇中黄土高原旱作农田土壤氮素矿化的影响[J]. *水土保持学报*, 2021, 35(4): 186-192, 199.
- [30] DONG C C, WANG W, LIU H Y, et al. Temperate grassland shifted from nitrogen to phosphorus limitation induced by degradation and nitrogen deposition: evidence from soil extracellular enzyme stoichiometry [J]. *Ecological Indicators*, 2019, 101: 453-464.
- [31] 魏翠翠, 刘小飞, 林成芳, 等. 凋落物输入改变对亚热带两种米楮次生林土壤酶活性的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, 429(6): 692-702.
- [32] SAYER E J, HEARD M S, GRANT H K, et al. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall[J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1: 304-307.
- [33] 万冬梅, 王云, 杜旭龙, 等. 根系隔离对土壤酶活性及其温度敏感性的影响[J]. *森林与环境学报*, 2024, 44(1): 28-34.
- [34] 方慧, 颜秋晓, 柳小兰, 等. 油菜全生长期中土壤理化性质的变化及重金属污染评价[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(23): 344-348.
- [35] 陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 等. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响[J]. *生物多样性*, 2005, 13(4): 347-356.
- [36] CHEN H, LI D, ZHAO J, et al. Nitrogen addition aggravates microbial carbon limitation: evidence from ecoenzymatic stoichiometry[J]. *Geoderma*, 2018, 329: 61-64.
- [37] WARING B G, WEINTRAUB S R, SINSABAUGH R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117: 101-113.
- [38] 史丽娟, 王辉民, 付晓莉, 等. 中亚热带典型人工林土壤酶活性及其化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(6): 1980-1988.
- [39] CLEVELAND C C, LIPTZIN D. C : N : P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85: 235-252.
- [40] WANG J, WANG X, LIU G, et al. Fencing as an effective approach for restoration of alpine meadows: evidence from nutrient

- limitation of soil microbes[J]. *Geoderma*, 2020, 363: 114148.
- [41] CUI Y, FANG L, GUO X, et al. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 11-21.
- [42] ZHAO F Z, REN C J, HAN X H, et al. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 427: 289-295.
- [43] STONE M M, WEISS M S, GOODALE C L, et al. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1173-1184.
- [44] 张 茜, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒退化草地不同海拔狼毒种群花大小与叶大小、叶数量的关系[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(1): 40-46.
- [45] YE X, BU W, HU X, et al. Species divergence in seedling leaf traits and tree growth response to nitrogen and phosphorus additions in an evergreen broadleaved forest of subtropical China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(1): 137-150.
- [46] 张 璐, 孙向阳, 田 赞. 园林废弃物堆肥用于青苹果竹芋栽培研究[J]. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 109-114.
- (责任编辑: 张明霞)

(上接第35页 Continued from page 35)

- [37] TAYLOR J H, PETERSON C A. Ectomycorrhizal impacts on nutrient uptake pathways in woody roots[J]. *New Forests*, 2005, 30: 203-214.
- [38] 薛小平, 张 深, 李海涛, 等. 磷对外生菌根真菌松乳菇和双色蜡蘑草酸、氢离子和磷酸酶分泌的影响[J]. *菌物学报*, 2008, 27(2): 193-200.
- [39] 杨红军, 李 勇, 黄建国. 磷与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌草酸的调控作用[J]. *微生物学报*, 2015, 55(6): 788-794.
- [40] ZHOU J, GUBE M, HOLZ M, et al. Ectomycorrhizal and non-mycorrhizal rhizosphere fungi increase root-derived C input to soil and modify enzyme activities: a ¹⁴C pulse labelling of *Picea abies* seedlings[J]. *Plant Cell and Environment*, 2022, 45: 3122-3133.
- [41] CHEN X, FENG J, DING Z, et al. Changes in soil total, microbial and enzymatic C-N-P contents and stoichiometry with depth and latitude in forest ecosystems [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 816: 151583.
- [42] 闵凯凯, 何向阳, 吴倩怡, 等. 参与碳氮磷转化的水解酶对不同施肥响应的差异[J]. *土壤*, 2020, 52(4): 718-727.
- [43] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, REICH P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [44] 徐大平, BERNIE D, 弓明倾, 等. 施P肥和外生菌根菌接种对蓝桉林产量和养分积累的影响[J]. *林业科学研究*, 2004, 17(1): 26-35.
- [45] 李 敏, 赵熙州, 王好运, 等. 干旱胁迫及外生菌根菌对马尾松幼苗根系形态及分泌物的影响[J]. *林业科学*, 2022, 58(7): 63-72.
- [46] 罗晓蔓, 丁贵杰, 翟帅帅, 等. 褐环乳牛肝菌对马尾松幼苗根际土壤微环境的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2016, 36(10): 60-64.
- (责任编辑: 郭严冬)