

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2026.02.015 CSTR:32310.14.stbxb.2026.02.015

梁小玲,张龙,王克勤,等.滇中华山松林不同季节土壤微生物碳利用效率对氮沉降的响应[J].水土保持学报,2026,40(2):242-252.

LIANG Xiaoling, ZHANG Long, WANG Keqin, et al. Soil microbial carbon use efficiency in *Pinus armandii* forests in central Yunnan responds to nitrogen deposition in different seasons[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(2): 242-252.

滇中华山松林不同季节土壤微生物碳 利用效率对氮沉降的响应

梁小玲¹, 张龙², 王克勤¹, 宋娅丽¹, 舒海苑¹, 周玉玺¹, 张茜²

(1.西南林业大学水土保持学院,昆明 650224; 2.西南林业大学生态与环境学院,昆明 650224)

摘要: [目的] 为揭示氮沉降下滇中华山松林土壤养分、微生物生物量、酶活性、土壤微生物碳利用效率及其季节变化特征,并探究影响土壤微生物碳利用效率(CUE)的关键影响因子。[方法] 选取滇中华山松林土壤为研究对象,设置对照CK[0 g/(m²·a)]、N5[5 g/(m²·a)]、N10[10 g/(m²·a)]、N15[15 g/(m²·a)]、N20[20 g/(m²·a)]和N25[25 g/(m²·a)]6个氮沉降处理,测定分析土壤养分、微生物生物量、酶活性及其生态学计量特征对微生物碳利用效率的影响。结合偏最小二乘路径模型(PLS-PM)分析,厘清CUE对氮沉降的响应机制。[结果] 在不同季节,土壤硝态氮(NO₃-N)、有机碳(SOC)、微生物生物量碳、氮、磷(MBC、MBN、MBP)、β-葡萄糖苷酶(BG)、β-N-乙酰氨基酸葡萄糖苷酶(NAG)、纤维素水解酶(CL)、EEA_{C,P}((BG+CL)/ACP)、EEA_{C,N}((BG+CL)/NAG)及CUE均随氮沉降浓度的增加表现为先升后降趋势,其中在N10处理下NO₃-N、MBC、MBP及CUE显著高于CK,分别升高204.77%、35.00%、22.85%、68.68%。土壤养分、微生物生物量、化学计量特征比及CUE总体表现为雨季高于旱季。通过Mantel分析发现,在旱季和雨季CUE与MBC、MBN、CL、NAG和EEA_{N,P}(NAG/ACP)呈显著正相关。经随机森林分析发现,MBP、NAG、CL、NH₄⁺-N和EEA_{N,P}对CUE贡献率较大;PLS-PM路径模型确定氮沉降是影响CUE的关键因素,氮沉降通过改变养分有效性及微生物量间接促进CUE。[结论] 研究结果可为探究区域不同季节CUE对氮沉降的响应机制提供理论依据。

关键词: 土壤微生物碳利用效率; 微生物生物量; 土壤酶活性; 化学计量特征; 华山松林

中图分类号: S714.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2026)02-0242-11

Soil Microbial Carbon Use Efficiency in *Pinus armandii* Forests in Central Yunnan Responds to Nitrogen Deposition in Different Seasons

LIANG Xiaoling¹, ZHANG Long², WANG Keqin¹, SONG Yali¹, SHU Haiyuan¹, ZHOU Yuxi¹, ZHANG Xi²

(1.College of Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2.College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: [Objective] This study aims to reveal the characteristics of soil nutrients, microbial biomass, enzyme activities, soil microbial carbon use efficiency (CUE), and their seasonal variations in *Pinus armandii* forests in central Yunnan under nitrogen deposition, as well as to explore the key influencing factors of CUE. [Methods] Taking the soil of *Pinus armandii* forests in central Yunnan as the research object, six nitrogen deposition treatments were set up: control CK [0 g/(m²·a)], N5 [5 g/(m²·a)], N10 [10 g/(m²·a)], N15 [15 g/(m²·a)], N20 [20 g/(m²·a)], and N25 [25 g/(m²·a)]. The effects of soil nutrients, microbial biomass, enzyme activities, and their ecological stoichiometric characteristics on microbial CUE were determined and analyzed. Combined with partial least squares path modeling (PLS-PM) analysis, the response mechanism of soil microbial CUE to nitrogen deposition was clarified.

收稿日期:2025-08-26 修回日期:2025-09-22 录用日期:2025-09-28 网络首发日期(www.cnki.net):2025-12-02

资助项目:云南省科技厅面上项目(202401AT070262);云南省农业基础研究联合专项(202301BD070001-059)

第一作者:梁小玲(1998—),女,硕士,主要从事森林生态研究。E-mail: lx12104204770@163.com

通信作者:宋娅丽(1985—),女,博士,副教授,主要从事生态系统功能研究。E-mail: songyali19851205@sina.com

http://stbxb.alljournal.com.cn

[Results] Under different seasons, soil nitrate nitrogen (NO_3^- -N), soil organic carbon (SOC), microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus (MBC, MBN, MBP), β -glucosidase (BG), β -N-acetylglucosaminidase (NAG), cellulase (CL), $\text{EEA}_{\text{C:P}}$ ($(\text{BG}+\text{CL})/\text{ACP}$), $\text{EEA}_{\text{C:N}}$ ($(\text{BG}+\text{CL})/\text{NAG}$), and soil microbial carbon use efficiency (CUE) all showed a trend of first increasing and then decreasing with the increase of nitrogen deposition concentration. Among them, under the N10 treatment, NO_3^- -N, MBC, MBP, and CUE were significantly higher than those in CK, increasing by 204.77%, 35.00%, 22.85%, and 68.68%, respectively. Soil nutrients, microbial biomass, stoichiometric ratios, and CUE were generally higher in the rainy season than in the dry season. Mantel analysis showed that CUE was significantly positively correlated with MBC, MBN, CL, NAG, and $\text{EEA}_{\text{N:P}}$ (NAG/ACP) in both dry and rainy seasons. Random forest analysis revealed that MBP, NAG, CL, ammonium nitrogen (NH_4^+ -N), and $\text{EEA}_{\text{N:P}}$ contributed more to CUE. PLS-PM path model identifies nitrogen deposition as a key factor affecting CUE. Nitrogen deposition indirectly promotes CUE by altering nutrient availability and microbial biomass. **[Conclusion]** The research findings can provide a theoretical basis for exploring the response mechanisms of CUE to nitrogen deposition across different seasons in the region.

Keywords: soil microbial carbon use efficiency; microbial biomass; soil enzyme activity; stoichiometric characteristics; *Pinus armandii* forest

Received: 2025-08-26

Revised: 2025-09-22

Accepted: 2025-09-28

Online(www.cnki.net): 2025-12-02

近几十年,随着工业化高速发展、农业化的快速推进、城市化进程加速发展及化石能源的加工等因素,导致人为活性氮排放显著上升^[1]。2005年全球大气总氮排放量已达187 Tg/a^[2],而中国由于人类活动产生的活性氮也将于2050年达63 Tg^[3],这种持续的氮输入已对全球生态系统形成显著压力^[4]。已有研究^[5]表明,氮沉降不仅影响凋落物分解过程,还对有机氮释放无机氮、硝化及氮固定等过程产生影响,对氮相关转化酶(β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和亮氨酸氨基肽酶)的活性产生重要影响,并通过改变土壤微生物功能与植物代谢路径,系统地重塑森林生态系统的碳氮循环过程。土壤微生物碳利用效率(CUE)是指微生物将吸收的底物碳同化为自身生物量的部分,该部分碳占其吸收底物碳总量的比例^[6],同时也是量化微生物参与土壤碳周转过程的关键参数,深刻影响森林土壤微生物介导的土壤碳循环过程。当CUE较高时意味着土壤微生物将更多的碳元素用于自身生长发育,从而提高土壤固碳潜力;而CUE较低则意味着微生物呼吸排放损失的碳较多^[7]。

CUE作为土壤碳氮循环的核心环节,其变化直接关乎土壤碳周转与固存效率,而有关CUE影响因素的研究已有大量研究。刘新宇^[8]研究发现,氮素添加浓度和时间会导致土壤胞外酶活性、土壤肥力和CUE等发生改变,从而造成土壤微生物生物量存在差异;而ZHANG等^[9]研究表明,氮素添加不显著改

变土壤微生物生物量氮(MBN),但土壤微生物生物量碳(MBC)质量分数降低,从而导致土壤微生物生物量碳氮比值(MBC/MBN)下降。当土壤中MBC/MBN低于阈值时,微生物对氮素吸收受到抑制,从而提高CUE^[10]。CENINI等^[11]研究表明,氮沉降可导致土壤中氮素持续增加,抑制氮元素相关分解酶的分泌,但可促进碳和磷分解酶活性,导致土壤中C和N获取酶计量比上升,N获取酶与P获取酶计量比下降,从而提高CUE。此外,区域、气候类型、季节等因素也显著影响土壤CUE。WANG等^[12]研究发现,由于温带、亚热带温度显著低于热带,植物生长速率较慢,其植被展现出更高效固碳能力,使温带、亚热带森林CUE均显著高于热带森林土壤^[13]。而季节性动态使CUE的显著差异^[14],则是由于光照、温度、湿度等变化使微生物碳同化、自养呼吸和异养呼吸等不同造成的^[15]。ULLAH等^[16]研究发现,干旱导致整个季节的CUE小幅增加。气候是影响CUE的主要因素,通过直接和间接途径改变土壤属性、碳组分、微生物结构和功能^[17]。然而,目前关于不同季节下CUE对氮沉降的响应研究较少。现有研究多聚焦氮沉降对CUE的年均尺度或单一时期,缺乏对季节变化下CUE对氮沉降响应特征的细致探究,限制了对森林土壤碳循环季节性变化及氮沉降响应机制的全面理解,尤其针对滇中低纬度高海拔地区的典型华山松林,氮沉降加剧背景下的CUE季节动态研究更为匮乏。

因此,本研究依托滇中新平县磨盘山低纬度高海拔地区的典型区域。该区域植被以亚热带常绿阔叶林、针叶林、针阔混交林等林分类型为主,其中华山松林作为该区域的典型优势树种,生物量可达 $(526.00 \pm 18.02) \text{ t/hm}^2$,碳储量已达 503.5 t/hm^2 ^[18],因其生长环境优越,生态功能突出且在区域碳循环中占据重要地位,对其生态系统碳、氮循环开展研究具有重要科学价值。以该区域华山松林(*Pinus armandii* forest)土壤为研究对象,通过不同浓度 $[0、5、10、15、20、25 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})]$ 氮沉降试验,分析土壤养分、酶活性及微生物生物量变化特征,探究CUE季节变化下对氮沉降的响应规律,旨在明确不同季节下,华山松林土壤微生物碳利用效率(CUE)对氮沉降的响应特征,为阐明氮沉降加剧背景下森林土壤生态系统养分循环变化趋势提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省玉溪市磨盘山森林生态系统国家定位观测站($23^{\circ}46'18'' \sim 23^{\circ}54'34''\text{N}$, $101^{\circ}16'06'' \sim 101^{\circ}16'12''\text{E}$),海拔1 260~2 614.4 m,落差显著,气候随森林垂直带变化明显,属于亚热带内陆高原型季风气候;年平均气温 15°C ,年降水量1 050 mm,旱雨季鲜明。雨季主要集中在5—10月,降雨量占全年降水量的86%;旱季为11月至翌年4月。该区域土壤主要为第三纪古红土发育而成的山地红壤和玄武岩红壤,土层厚度以中厚层为主,部分区域为薄土层。随着海拔升高,磨盘山森林植被垂直带特征显著;区域植被分布丰富,主要森林植被类型以亚热带常绿阔叶林、亚热带中山针阔混交林、针叶林和高山矮林为主,包括华山松(*Pinus armandii*)、云南松(*Pinus yunnanensis*)、滇油杉(*Keteleeria evelyniana*)等优势树种,以及楠木(*Phoebe zhennan*)、梭罗树(*Reevesia pubescens*)、野山茶(*Camellia oleifera*)等98科137属324种。

1.2 试验设计

滇中华山松林研究区域,样地海拔2 119~2 156 m,坡度 $18^{\circ} \sim 20^{\circ}$,坡向均为东北(NE),林龄31~32 a;华山松林平均胸径11.0~12.3 cm,平均树高10.0~11.0 m,密度3 390~3 582株/hm²,郁闭度0.60~0.73;雨季土壤平均温度 $17.0 \sim 17.4^{\circ}\text{C}$,水分27.5%~39.9%,旱季土壤平均温度 $9.5 \sim 10.8^{\circ}\text{C}$,水分13.3%~18.6%;坡位均为中坡山地。本试验氮沉降水平在参考同气候类型、西南地区氮沉降相关研究及该研究区域氮沉降水平 $[3.84 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})]$ 基础上^[19],对氮沉降试验水平进行更精细化设置。设置6

个氮沉降水平分别为0、5、10、15、20、25 g/(m²·a)。在华山松林设置18块大小为10 m×10 m的样方,按照随机设置区组设置不同氮沉降水平,每个氮沉降水平设置3个重复,且各样方间隔>10 m作为缓冲带。样地基础条件相近。自2019年1月开始,每月将各水平所需CO(NH₂)₂溶解至750 mL水中,用背式喷雾器在该水平样方中来回均匀喷洒,对照组喷洒等量清水。试验开始前样地土壤基本理化性质无显著差异。

1.3 样品采集与测定

1.3.1 样品采集 施氮5 a后,分别于2024年1月(旱季)与2024年8月(雨季)采集土壤样品。在同一施氮处理的各样方内采用五点采样法采集0~20 cm土层土样。采集时先将土壤表面枯枝落叶、石砾和根系等杂物剔除,用四分法将样品混合均匀置于密封袋中,将采集好的土样带回实验室。土壤样品过2 mm筛后,一部分鲜土置于 4°C 冰箱中保存,用于测定土壤硝态氮(NO₃⁻-N)、铵态氮(NH₄⁺-N)、酶活性、微生物生物量等指标;另一部分经自然风干后,研磨过筛用于测定土壤化学性质(TP、TN、SOC)及pH等指标。

1.3.2 样品测定 土壤pH采用电极电位法以2.5:1的水土比分析(pHS-3C,上海仪电科学仪器股份有限公司);硝态氮(NO₃⁻-N)、铵态氮(NH₄⁺-N)采用分光光度法测定(紫外可见分光光度计,T6新世纪,北京普析通用仪器有限责任公司);有机碳(SOC)采用重铬酸钾容量法(外加热法)测定;全氮(TN)消解后使用全自动定氮仪(Kjeltec 8400,丹麦富斯公司)测定;全磷(TP)、全钾(TK)采用ICP-OES测定(等离子体发射光谱仪,710 ICP-OES,美国安捷伦科技);微生物量碳(MBC)、氮(MBN)、磷(MBP)采用氯仿熏蒸法进行测定; β -葡萄糖苷酶(BG)、纤维素水解酶(CL)、 β -N-乙酰氨基酸葡萄糖苷酶(NAG)、酸性磷酸单酯酶(ACP)采用试剂盒-酶标仪测定(酶标仪, SpectraMax Plus 384,美国),试剂盒均由北京盒子生物科技有限公司提供。

1.4 数据处理与分析

土壤微生物碳利用效率(CUE)根据SINSABAUGH等^[20]生物地球化学循环平衡模型进行计算,计算公式为:

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

式中: $S_{C:N}$ 为土壤胞外酶活性(BG+CL):NAG、微生物生物量MBC:MBN和土壤可利用资源SOC:TN之间的对消强度; $B_{C:N}$ 为微生物量碳(MBC)比微生

物量氮(MBN); $L_{C:N}$ 为土壤 SOC:TN 物质的量比; $E_{EA_{C:N}}$ 为(BG+CL)/NAG。

$$S_{C:P} = \frac{B_{C:P}}{L_{C:P}} \times \frac{1}{E_{EA_{C:P}}} \quad (2)$$

式中: $S_{C:P}$ 为土壤胞外酶活性(BG+CL):ACP、微生物生物量 MBC:MBP 和土壤可利用资源 SOC:TP 之间的对消强度; $B_{C:P}$ 为微生物碳(MBC)比微生物量磷(MBP); $L_{C:P}$ 为土壤 SOC:TP 物质的量比; $E_{EA_{C:P}}$ 为(BG+CL)/ACP。

$$CUE = CUE_{\max} \times \left\{ \left(S_{C:N} \times S_{C:P} \right) \div \left[\left(K_{C:N} + S_{C:N} \right) \times \left(K_{C:P} + S_{C:P} \right) \right] \right\}^{\frac{1}{2}} \quad (3)$$

式中: CUE_{\max} 以 SINSABAUGH 等^[21]研究为参考,基于热力学约束 $K_{C:N}$ 和 $K_{C:P}$ 值均为 0.5; CUE_{\max} 为 0.6。

采用 Excel 2016 软件对土壤养分、微生物生物量、酶活性及土壤微生物碳利用效率等进行统计和计算;SPSS 22 软件对上述指标进行分析,经 Shapiro-Wilk 检验, W 统计量均为 0.8~1.0,且 $p > 0.05$,确认符合正态分布后,对不同氮沉降处理下旱季和雨季土壤养分、微生物生物量、酶活性、化学计量特征及 CUE 变化进行双因素方差分析主效应及交互作用,显著性水平设为 $p < 0.05$;采用单因素方差分析、最小显著性差异(LSD)法和 Duncan 事后检验,比较不同氮沉降处理下土壤化学性质、微生物生物量、酶活性、化学计量特征及 CUE 的显著差异。使用 <https://www.chipplot.online> (2025 年 9 月 25 日访问)进行 Mantel 相关性图绘制,分析土壤化学性质、微生物生物量、酶活性及化学计量特征与 CUE 之间的相关性;R 4.3.3 软件中 tidyverse、ggplot2、gghalves、openxlsx 包中对土壤理化、微生物量、酶活性、化学计量特征及 CUE 进行绘制云雨图;通过 rFPermute 和 randomForest 包来表明来自土壤化学性质、微生物生物量、酶活性以及化学计量特征对 CUE 的贡献率;SmartPLS 4 软件绘制偏最小二乘路径模型(PLS-PM),分析不同氮沉降处理下土壤理化性质、微生物量、酶活性和 CUE 之间的路径关系,当 $GOF > 0.6$ 时,模型拟合被视为良好。

2 结果与分析

2.1 氮沉降对土壤养分及其化学计量特征的影响

本研究发现,氮沉降和季节及其交互作用显著影响土壤养分及化学计量特征(图 1)。土壤 pH 随氮沉降浓度的增加而降低,且表现出雨季显著高于

旱季($p < 0.05$); NO_3^- -N 随氮沉降浓度的增加呈先增后降趋势,在 N10 处理下显著高于 CK,升高 204.77%,且整体表现出雨季显著高于旱季($p < 0.05$); NH_4^+ -N 在旱季时 N20、N25 处理下显著高于 CK,分别升高 25.96%、19.18%,且表现出雨季显著低于旱季($p < 0.05$);SOC、TN、TP 随氮沉降浓度的增加总体呈先增后降趋势,且在 N10 处理下与 CK 相较分别升高 16.79%、94.11%、9.49%,整体表现为雨季大于旱季($p < 0.05$),而在旱季不同氮沉降水平均无显著差异。化学计量比方面,在旱季 $L_{C:N}$ 、 $L_{C:P}$ 、 $L_{N:P}$ 各处理与 CK 相较无显著差异;在雨季 $L_{C:N}$ 、 $L_{C:P}$ 较 CK 整体下降,N15 显著降低, $L_{N:P}$ 较 CK 整体上升,N10 显著升高。

2.2 氮沉降对土壤微生物生物量及其化学计量特征的影响

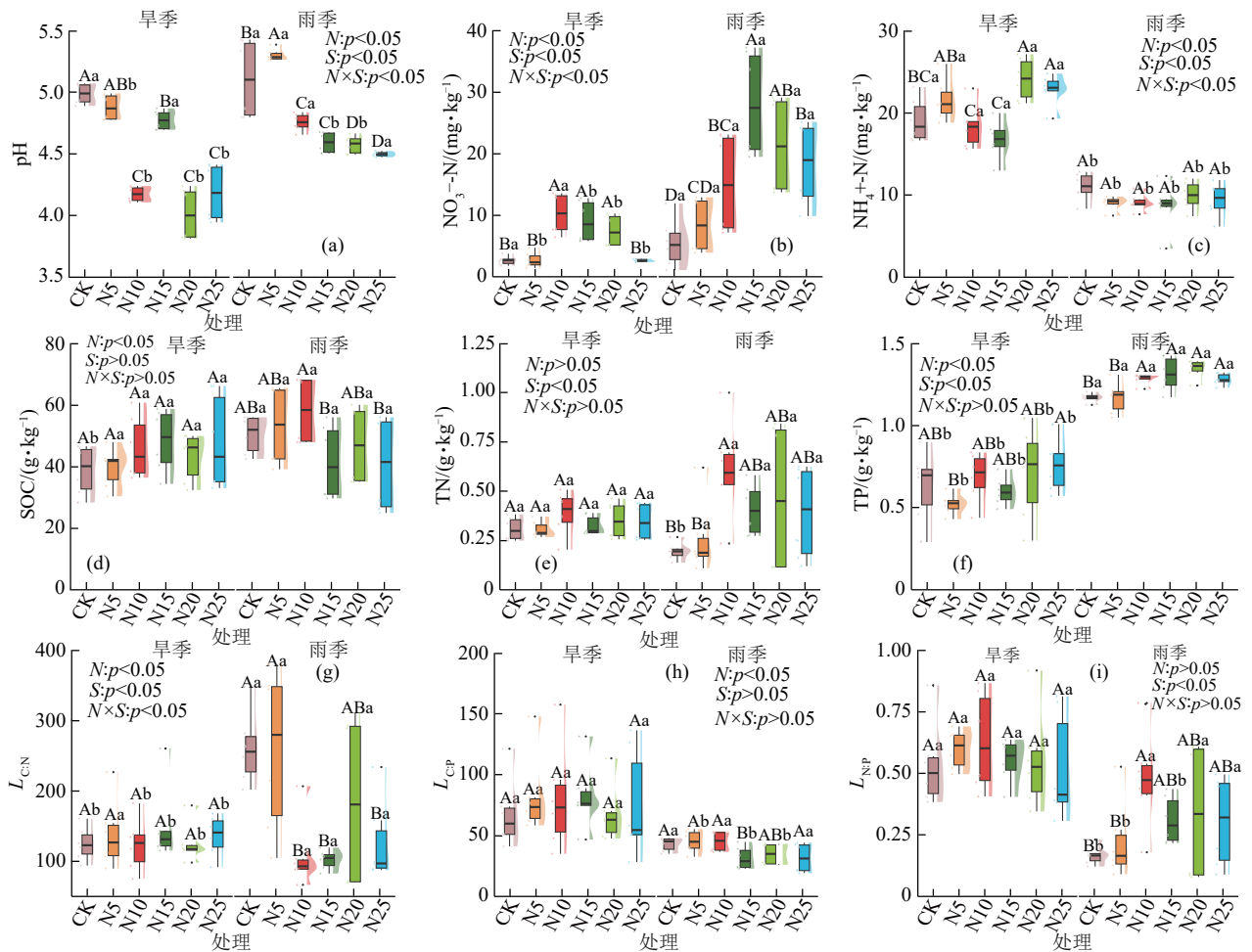
氮沉降和季节及其交互作用显著影响土壤微生物生物量及微生物量化学计量比($p < 0.05$)(图 2)。MBC、MBN、MBP 随氮沉降的增加均表现为先增后降趋势,在 N10 处理下与 CK 相较分别升高 35.00%、24.44%、22.85%,MBC 表现出雨季显著高于旱季($p < 0.05$),MBN 表现为雨季显著低于旱季($p < 0.05$),而 MBP 在季节间整体无显著差异。 $B_{C:N}$ 随氮沉降的增加呈下降趋势,且整体表现为雨季低于旱季; $B_{C:P}$ 和 $B_{N:P}$ 均表现为雨季显著高于旱季($p < 0.05$),且在 N20 处理下与 CK 相较分别显著升高 11.37%、30.78%。

2.3 氮沉降对土壤酶活性及其化学计量特征的影响

土壤酶活性对环境响应高度敏感,氮沉降和季节及其交互作用显著影响酶活性及其酶化学计量比($p < 0.05$)(图 3)。BG、CL、NAG 随氮沉降浓度的增加呈先增后降趋势,且在 N10 处理下显著高于 CK,分别升高 89.00%、6.50%、120.80%,BG 和 CL 整体表现为旱季显著高于雨季($p < 0.05$),但 NAG 和 ACP 表现为雨季高于旱季。氮沉降显著影响土壤酶化学计量比, $E_{EA_{C:P}}$ 和 $E_{EA_{N:P}}$ 随氮沉降浓度的增加呈先增后降趋势, $E_{EA_{C:N}}$ 呈先降后升趋势;同时, $E_{EA_{C:P}}$ 和 $E_{EA_{C:N}}$ 表现为旱季显著大于雨季($p < 0.05$),而 $E_{EA_{N:P}}$ 在季节无显著影响。

2.4 氮沉降对土壤微生物碳利用效率影响

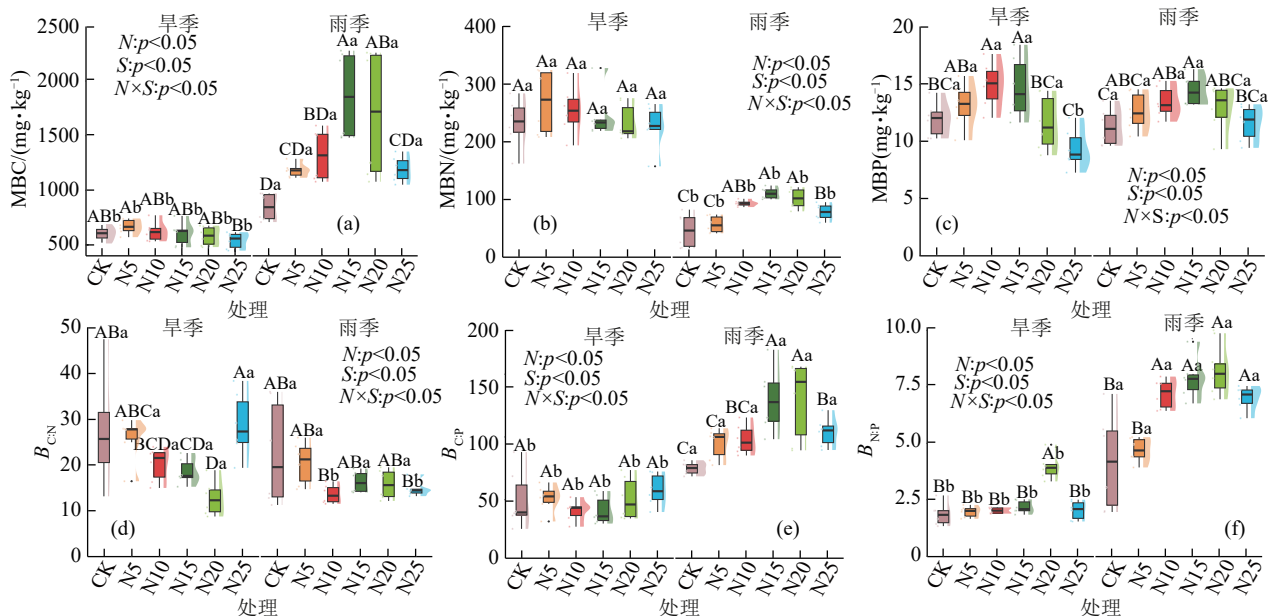
氮沉降和季节及其交互作用共同影响 CUE (图 4)。CUE 随氮沉降的增加呈先增后降趋势,且 2 个季节均在 N10 处理达到峰值,显著高于 CK,分别提高 42.0%、97.5%,且整体表现为雨季大于旱季。



注: 图柱上方不同大写字母表示相同季节不同氮处理间差异显著 ($p < 0.05$); 不同小写字母表示相同处理不同季节间差异显著 ($p < 0.05$); 箱线图中黑色线表示数据集的中位数, 箱体上下缘表示 25% 和 75% 分位数, 上下须线表示 10% 和 90% 误差线; $n=6$ 。下同。

图 1 不同氮沉降处理下土壤理化性质及化学计量季节变化特征

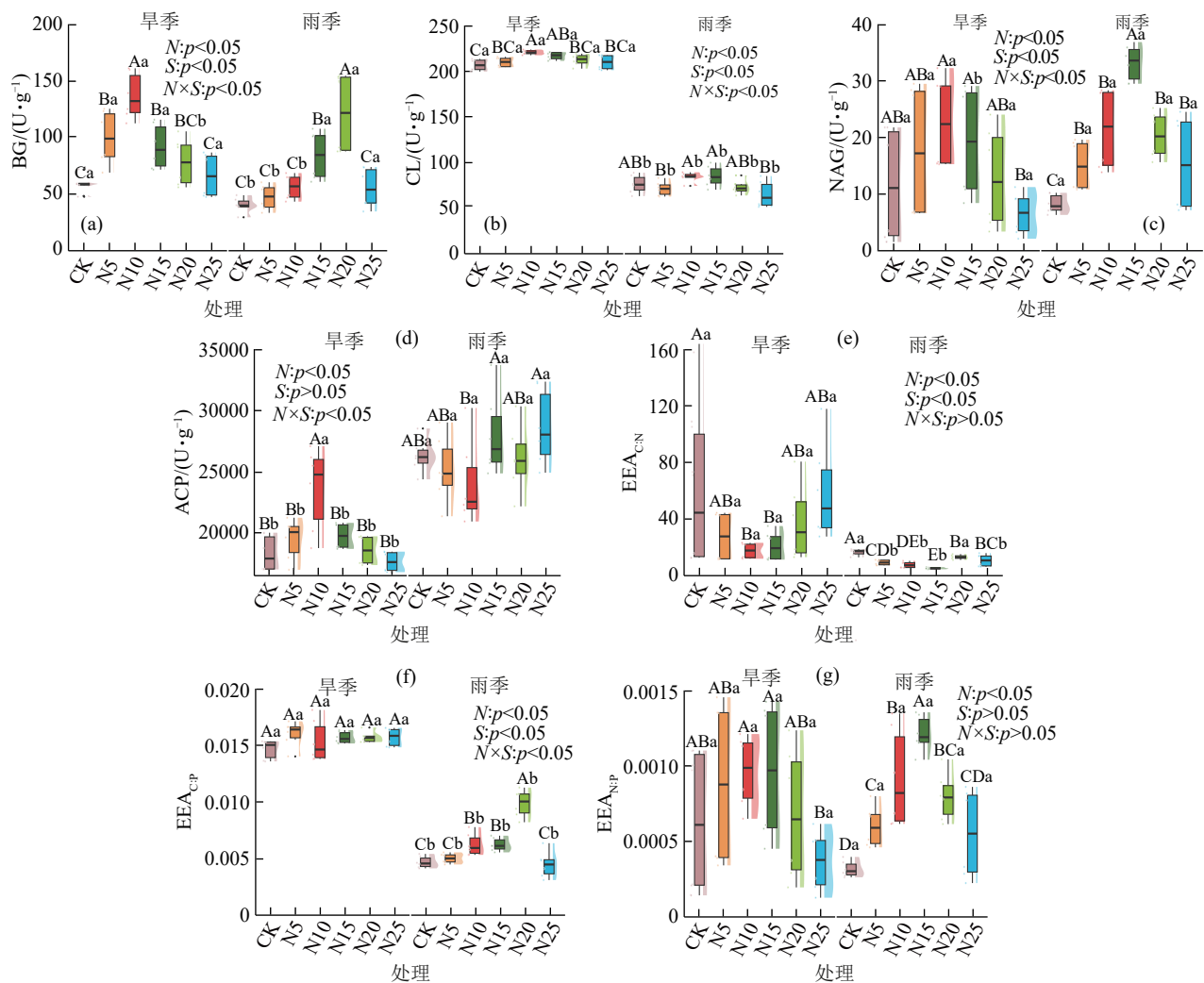
Fig. 1 Seasonal variation characteristics of soil physicochemical properties and stoichiometry under different nitrogen deposition treatments



注: MBC 为微生物生物量碳; MBN 为微生物生物量氮; MBP 为微生物生物量磷; $B_{C:N}$ 为微生物生物量碳氮比; $B_{C:P}$ 为微生物生物量碳磷比; $B_{N:P}$ 为微生物生物量氮磷比。

图 2 不同氮沉降处理下微生物生物量及化学计量季节变化特征

Fig. 2 Seasonal variation characteristics of microbial biomass and stoichiometry under different nitrogen deposition treatments



注: BG 为 β -葡萄糖苷酶; CL 为纤维素水解酶; NAG 为 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; ACP 为酸性磷酸酶; $EEA_{C:N}$ 为酶化学计量碳氮比; $EEA_{C:P}$ 为酶化学计量碳磷比; $EEA_{N:P}$ 为酶化学计量氮磷比。

图 3 不同氮沉降处理下酶活性及化学计量季节变化特征

Fig. 3 Seasonal variation characteristics of enzyme activities and stoichiometry under different nitrogen deposition treatments

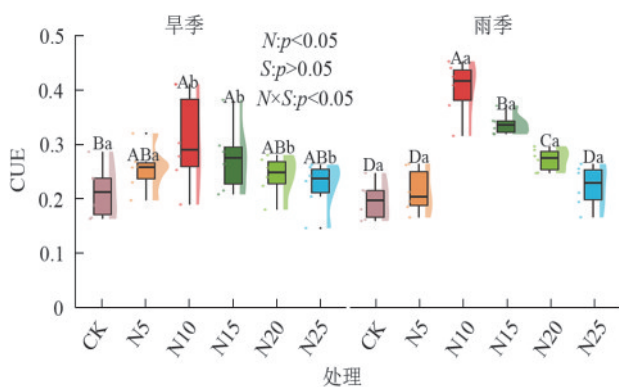


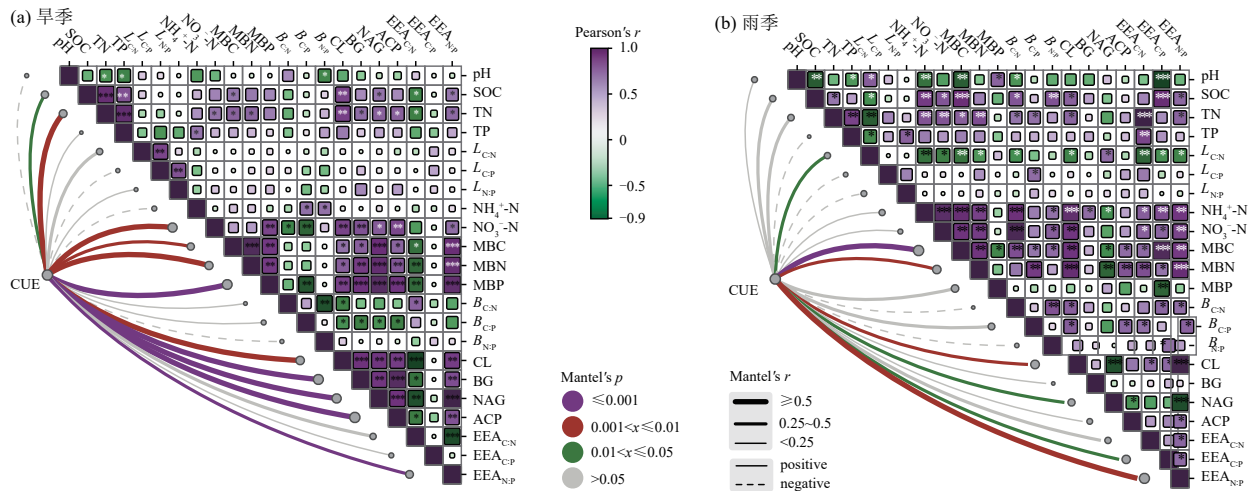
图 4 不同氮沉降处理下 CUE 季节变化特征

Fig. 4 Seasonal variation characteristics of CUE under different nitrogen deposition treatments

2.5 氮沉降下土壤养分-微生物生物量-酶活性-碳利用效率的相关性分析

为进一步探究不同季节中影响 CUE 变化特征的环境因素,本研究采用 Mantel 检验方法,对不同季节

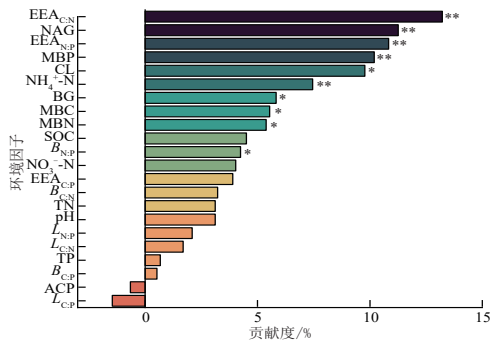
下 CUE 的变化特征及相应的环境因子进行影响因子分析(图 5)。在旱季, CUE 与 SOC、TN、 NO_3^- -N、MBC、MBN、MBP、CL、BG、ACP、NAG、 $EEA_{N:P}$ 呈显著正相关($p < 0.05$);在雨季, CUE 与 $L_{C:N}$ 、MBC、MBN、CL、NAG、 $EEA_{N:P}$ 、 $EEA_{C:P}$ 呈显著正相关($p < 0.05$)。同时,为探究不同氮沉降下,不同环境因子与 CUE 的关系进行随机森林分析(图 6),不同氮沉降下各环境因子对 CUE 的贡献率较高($p < 0.05$),其中土壤 $EEA_{C:N}$ 、NAG、 $EEA_{C:P}$ 、MBP、CL、 NH_4^+ -N、BG、MBC、MBN、 $B_{N:P}$ 贡献率较大,酶活性尤为显著。通过随机森林结果选取影响 CUE 的各环境因子,构建不同氮沉降对 CUE 影响的结构方程模型。氮添加通过土壤养分及微生物生物量间接调控效应为显著促进作用,但直接的氮沉降和间接的酶促效应调控则为显著抑制作用,拟合模型解释土壤微生物碳利用效率总变异的 55.5%(图 7)。



注:线宽表示部分 Mantel's r 统计量,线条颜色表示统计显著性;*表示 $p < 0.05$; **表示 $p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$ 。

图 5 旱季、雨季不同处理下环境因子与 CUE 的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis between environmental factors and CUE under different treatments in dry and rainy seasons



注:*表示 $p < 0.05$; **表示 $p < 0.01$ 。

图 6 环境因子-CUE 随机森林模型

Fig. 6 Random forest model of environmental factors and CUE

3 讨论

本研究中,氮沉降可增加华山松林土壤养分、微生物生物量及酶活性,进而间接提高土壤微生物碳利用效率(CUE)。2个季节下,氮沉降均降低华山松林土壤 pH,其主要原因可能是 NH_4^+ 的硝化作用,增强释放 H^+ 导致土壤酸化^[22],甚至松针带走盐基离子 (Ca^{2+} 、 Mg^{2+}) 及降雨淋溶硝酸盐的流失等交互作用导致 pH 下降,与张雪等^[23]在马尾松林 (*Pinus massoniana* forest) 氮沉降的试验研究结果一致。

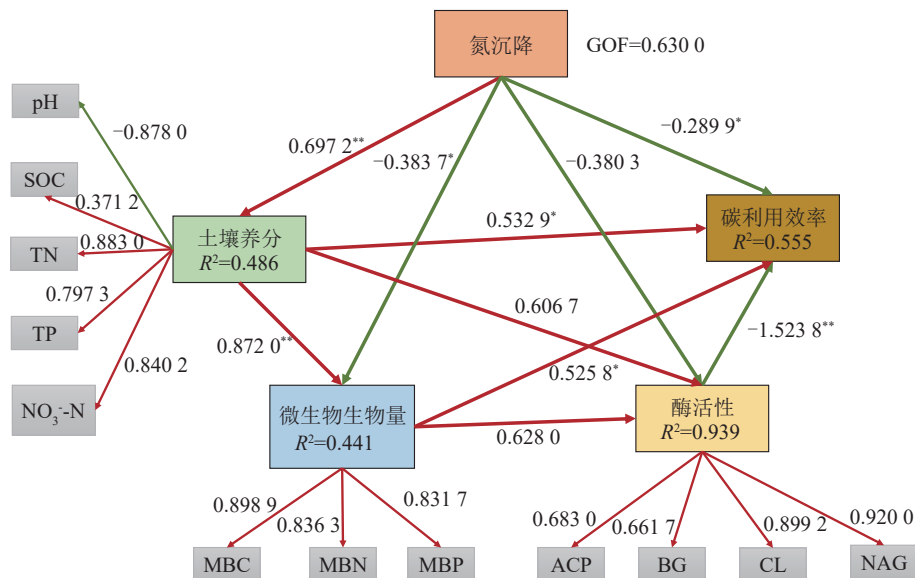


图 7 不同氮沉降处理下对环境因子及微生物碳利用效率的调控

Fig. 7 Regulation of environmental factors and microbial carbon use efficiency under different nitrogen deposition treatments

本研究中土壤硝态氮(NO_3^- -N)在 N10~N15 处理下显著增加,而铵态氮(NH_4^+ -N)在该处理下降,可能是由于此时硝化速率较高, NH_4^+ -N 快速转化为 NO_3^- -N,同时 NH_4^+ -N 因生物吸收消耗而下降;铵态

氮很快被林木吸收利用,且铵态氮的输入导致土壤中硝化细菌数量增加,硝化作用增强,将铵态氮转化成硝态氮^[24]。在 N10 处理下土壤 SOC 随着氮沉降浓度的增加而升高(图 1),可能是由于前期外源氮的输

入使土壤中可直接利用的氮素增加,促进植物的光合作用和根系生长,导致SOC增加,为微生物提供更多碳底物。因此,微生物对底物获取将更容易,同化速率升高,降低其能耗及自身无效呼吸和CO₂的排放,提升碳素转化速率^[25],从而提升CUE。充足的碳底物为微生物创造更适宜的生长环境,本研究发现在N10处理下MBC、MBN、MBP质量分数均显著高于CK,分别升高35.00%、24.44%、22.85%。说明施氮能够促进微生物生物量,一方面施氮打破该地区土壤N素限制,促进植物生长发育,提高微生物对有机物的分解效率,能将更多碳和氮转化为自身生物量^[26];另一方面,氮素可利用性减少微生物在氮获取过程中的能量消耗(如NAG酶),使更多能量和物质分配至生物量合成过程或优先分配给碳分解酶(BG),从而提升CUE^[5,27]。本研究发现在不同氮沉降处理下BG酶含量大于NAG酶含量。土壤酶作为土壤养分分解、合成、吸收及利用的催化物质,维持着土壤营养物质循环和平衡^[28]。氮添加通过改变土壤底物和养分有效性来间接影响酶活性的变化^[29]。资源分配理论中,当土壤中微生物易被利用的养分充足时,相应的酶活性受到抑制,因此土壤酶活性与资源有效性往往呈负相关。本研究中,在N10处理下NAG酶活性显著升高,在N25处理下则显著降低,说明土壤生态系统存在氮素临界值,且氮沉降浓度过高(N25)抑制酶活性(NAG),降低氮利用效率,打破C:N平衡,从而减弱对CUE的促进作用,与余汉基等^[30]研究结果一致。本研究通过Mantel分析发现,微生物生物量与CUE呈显著正相关($p < 0.05$),并且通过PLS模型发现,氮添加通过土壤养分和微生物量对CUE的调控为间接显著促进作用。说明较高微生物生物量时,其将地表凋落物或腐殖质分解及有机碳矿化速率更高,单位底物可以产生更多生物量,从而提高土壤碳固存潜力^[8]。而氮沉降对CUE的调控作用有显著抑制作用,可能是由土壤酸化导致。

养分化学计量特征不仅可表征养分限制性,而且是影响微生物CUE的重要因素^[31]。本研究发现,滇中华山松林土壤养分C:N:P为152.72:1.00:3.23,微生物生物量C:N:P为76.96:4.40:1.00;而全球陆地生态系统土壤C:N:P约为183:13:1,微生物量C:N:P平均值约为60:7:1^[32]。微生物量C:N:P与全球水平无显著差异,而土壤C:N:P存在较大差异。说明该研究区内土壤有机质分解速率较慢,N流失风险程度较高,但其土壤有机质分解过程中磷的释放增加且有机磷净矿化速率提升。可能是由于磷含量主要受岩石母质风化和淋溶的影响^[32],并且研究区土壤

腐殖层厚,未充分转化的有机氮易随水分迁移流失,细根周转和凋落物分解持续释放少量易降解碳(如糖类、氨基酸等),为微生物提供高效碳源^[33],从而提升CUE;另一方面,微生物需通过分泌胞外酶(如蛋白酶、磷酸酶)分解有机质获取养分,导致代谢成本增加,为应对养分限制,减少碳呼吸损失,将有限的碳资源优先用于合成生物量^[30],从而提高CUE。

总体来看,研究区内华山松林土壤C和P固存量潜力较大^[34]。根据化学计量比限制理论,土壤微生物优先吸收、利用最适宜其生长所需元素物质,以维持其化学计量比平衡^[6];而研究区内土壤C素充足,微生物受到营养元素限制;此时,土壤微生物可能有2种反应:一是抑制对底物C和养分吸收,此反应将不影响微生物CUE(CK);二是将土壤中存储的大量C素进行矿化分解并吸收利用,然而由于此反应增加酶、微生物及小动物等生物因子的呼吸代谢和分泌物释放,最终削弱对CUE的促进作用(N15~N25)^[6]。同时,酶的化学计量特征 $E_{EA_{C:N}}$ 、 $E_{EA_{C:P}}$ 、 $E_{EA_{N:P}}$ 也对土壤微生物CUE造成影响。通过Mantel分析结果显示, $E_{EA_{C:N}}$ 在旱雨季均对CUE呈显著促进作用($p < 0.01$);一方面是因为氮沉降补充微生物对氮的代谢需求,减少因氮缺乏导致的能量损耗,进而提升CUE^[29];另一方面,可能是由于华山松(针叶树种),地表枯枝落叶结构单一,一些单糖等简单碳底物含量更高,而木质素、纤维素等复杂碳底物含量更低,因此矿化分解效率高^[35],分解过程耗能少,使得在N5~N10时对CUE促进效果较好。通过随机森林分析结果(图6)表明, $E_{EA_{C:P}}$ 对CUE无显著影响,但 $E_{EA_{C:N}}$ 、 $E_{EA_{N:P}}$ 对CUE影响显著。是由于氮添加初期可能打破土壤碳氮磷化学计量平衡(C/N↓、C/P↑),微生物在氮充足但磷相对受限的条件下,优先将代谢资源分配给碳分解酶(BG)和磷分解酶(ACP),减少氮分解酶(NAG)合成(有效氮源可直接吸收)^[5]。这一过程可能导致土壤中碳分解酶因底物丰富而活跃,但磷限制引发的代谢失衡增加能量消耗,短期内使微生物生物量积累减少,从而导致在N15~N25呈CUE降低趋势^[27]。因此,CUE在氮沉降处理中呈先增后降趋势,CUE最高均出现在N10中,说明氮沉降对CUE的影响存在阈值,具体的阈值特征值还需在今后的试验中进行更精细化氮沉降处理试验去探究。

季节差异引起土壤水热条件、呼吸速率及养分特征等因素差异,从而间接影响土壤微生物碳利用效率(CUE)。雨季时,研究区内降雨量显著高于旱季,占全年降雨量的86.00%,此时土壤湿度较大

(82.77%~95.88%);而土壤湿度可能通过影响养分获取及干旱胁迫的反应间接影响微生物CUE^[36]。本研究中,华山松林土壤SOC、MBC质量分数在雨季中均显著高于旱季,尤其在N10处理下与CK相较雨季显著高于旱季,分别升高16.79%、35.04%,且与旱季相比,土壤水分体积分数提高14.20%~21.30%。是由于降水量增加促进土壤生态系统碳循环过程,使得土壤中碳的有效性提高,从而降低土壤微生物呼吸作用^[37],CUE提升,固碳能力增强;而旱季时,降雨量较低使土壤含水率低,土壤中微生物受到干旱胁迫压力,为维持其正常生理活动及细胞稳态,从而消耗更多能量以缓解干旱胁迫压力^[36],导致CUE降低,与本研究雨季CUE高于旱季结果一致。土壤微生物活性也具有明显季节差异。在低温干旱季节,植物光合作用较低,较低的温度(较雨季平均低6.5~7.5℃)显著降低微生物体内酶促反应速率,如NAG和ACP酶活性较雨季分别下降25.22%、33.73%,抑制微生物代谢过程,使其对地表枯枝落叶及腐殖质矿化分解速率进一步减慢,获取C素更少,从而CUE降低。而REN等^[17]进行森林微生物群落CUE的热敏感性研究发现,冷森林的CUE随温度的升高而降低,与研究结果存在差异,是由于研究区背景不同,REN等^[17]研究的“冷森林”长期处于低温稳定环境,微生物已形成低代谢适应策略,升温反而打破其代谢平衡;而本研究区旱季是“低温+干旱”双重胁迫,温度升高至雨季适宜区间(17.0~17.4℃)时,既缓解低温对酶活性的抑制,又减轻干旱导致的细胞损伤,微生物代谢从“胁迫应对”转向“高效生长”,因此CUE随温度升高而提升,与“碳源质量影响CUE”的机制一致^[16],即旱季低温使植物根系分泌物以低质量碳(如难分解多糖)为主,微生物分解耗能高;而雨季适宜温度下,植物分泌更多高质量碳,微生物无需大量耗能即可同化,进一步推动CUE升高。温度通过改变植物和根系分泌物的质量,影响土壤碳中的可利用性,低质量碳需要微生物投入更多能量用于酶的分泌和分解,从而降低CUE;而在高温多雨的雨季,适宜温度(17.0~17.4℃)微生物酶活性与代谢速率升高,使微生物对碳源的同化效率显著提高,土壤中所获得的C素输入多,CUE提升,固碳能力增强。

4 结论

1)随着氮沉降浓度增加,土壤SOC、NO₃⁻-N、MBC、MBN、MBP、BG、NAG、CL、EEA_{C:P}、EEA_{C:N}及CUE均呈先增后降趋势,其中CUE在N10处理时最优;通过分析发现,土壤NH₄⁺-N、MBC、EEA_{C:N}、BG、NAG是CUE的关键影响因子。

2)从季节差异来看,SOC、TN、TP、NO₃⁻-N、MBC、MBN、MBP、NAG、ACP、B_{C:P}、B_{N:P}及CUE雨季质量分数高于旱季,NH₄⁺-N雨季质量分数低于旱季;季节动态通过改变水热条件和微生物活性间接影响CUE;雨季湿度大,促进碳循环、提升固碳能力,旱季干旱胁迫增加微生物能耗致CUE降低。

3)适宜氮添加(如N10)可优化资源分配,改变土壤养分有效性和微生物生物量,促进微生物底物同化,降低能耗,间接提升CUE;但氮浓度过高(如N25)可打破碳氮磷化学计量平衡,引发代谢失衡,削弱对CUE的促进作用。

参考文献:

- [1] LIN Q H, ZHU J X, WANG Q F, et al. Patterns and drivers of atmospheric nitrogen deposition retention in global forests[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(7): e17410.
- [2] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [3] CUI S H, SHI Y L, GROFFMAN P M, et al. Centennial-scale analysis of the creation and fate of reactive nitrogen in China (1910—2010)[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(6): 2052-2057.
- [4] LIU S J, BEHM J E, WAN S Q, et al. Effects of canopy nitrogen addition on soil fauna and litter decomposition rate in a temperate forest and a subtropical forest[J]. *Geoderma*, 2021, 382: e114703.
- [5] 贾蕴欢,胡雯颖,邓健,等. 氮添加对黄土陵区草地土壤微生物养分限制特征的影响[J]. *草业学报*, 2025, 34(2): 221-232.
- [6] JIA Y H, HU W Y, DENG J, et al. Effects of nitrogen addition on soil microbial nutrient limitation characteristics in grassland in the loess hilly region[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(2): 221-232.
- [7] 张雪冰,张泽和,鲁显楷. 森林生态系统土壤微生物碳利用效率对氮沉降增加的响应及其机制[J]. *地球科学进展*, 2023, 38(10): 999-1014.
- [8] ZHANG X B, ZHANG Z H, LU X K. Responses of soil microbial carbon use efficiency to elevated nitrogen deposition in forest ecosystems[J]. *Advances in Earth Science*, 2023, 38(10): 999-1014.
- [9] MANZONI S, TAYLOR P, RICHTER A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [10] 刘新宇. 长期氮添加对兴安落叶松林土壤微生物碳利用效率的影响[D]. 山东 济宁: 曲阜师范大学, 2025.

- LIU X Y. Long-term nitrogen addition affects soil microbial carbon use efficiency in *Larix gmelinii* forests [D]. Jining, Shandong: Qufu Normal University, 2025.
- [9] ZHANG T A, CHEN H Y H, RUAN H H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes-Free[J].The ISME Journal,2018,12(7):1817-1825.
- [10] MOOSHAMMER M, WANEK W, HÄMMERLE I, et al. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: Nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling[J].Nature Communications,2014,5:e3694.
- [11] CENINI V L, FORNARA D A, MCMULLAN G, et al. Linkages between extracellular enzyme activities and the carbon and nitrogen content of grassland soils[J].Soil Biology and Biochemistry,2016,96:198-206.
- [12] WANG S M, CHEN X Y, LI D B, et al. Effects of soil organism interactions and temperature on carbon use efficiency in three different forest soils[J].Soil Ecology Letters,2021,3(2):156-166.
- [13] GANJURJAV H, HU G Z, ZHANG Y, et al. Warming tends to decrease ecosystem carbon and water use efficiency in dissimilar ways in an alpine meadow and a cultivated grassland in the Tibetan Plateau [J]. Agricultural and Forest Meteorology,2022,323:e109079.
- [14] GANG C, ZHOU W, WANG Z, et al. Comparative assessment of grassland NPP dynamics in response to climate change in China, north America, Europe and Australia from 1981 to 2010 [J]. Journal of Agronomy and Crop Science,2015,201(1):57-68.
- [15] QUAN Q, MA F F, WANG J S, et al. Contextualized response of carbon-use efficiency to warming at the plant and ecosystem levels[J].Science of The Total Environment,2023,885:e163777.
- [16] ULLAH M R, CARRILLO Y, DIJKSTRA F A. Drought-induced and seasonal variation in carbon use efficiency is associated with fungi: Bacteria ratio and enzyme production in a grassland ecosystem [J].Soil Biology and Biochemistry,2021,155:e108159.
- [17] REN C J, ZHOU Z H, DELGADO-BAQUERIZO M, et al. Thermal sensitivity of soil microbial carbon use efficiency across forest biomes[J].Nature Communications,2024,15:e6269.
- [18] 侯芳,王克勤,宋娅丽,等.滇中亚高山5种典型森林乔木层生物量及碳储量分配格局[J].水土保持研究,2018,25(6):29-35.
- HOU F, WANG K Q, SONG Y L, et al. Biomass of tree layer and distribution of carbon storage in five typical forest types in subalpine of middle of Yunnan Province[J].Research of Soil and Water Conservation,2018,25(6):29-35.
- [19] 宋成功,王克勤,宋娅丽,等.滇中高原云南松林土壤微生物群落结构及其多样性对氮沉降的响应[J].水土保持学报,2024,38(6):273-283.
- SONG C G, WANG K Q, SONG Y L, et al. Response of microbial community structure and diversity to nitrogen deposition in soils of pinus yunnanensis forest of the central Yunnan Plateau [J]. Journal of Soil and Water Conservation,2024,38(6):273-283.
- [20] SINSABAUGH R L, TURNER B L, TALBOT J M, et al. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils[J].Ecological Monographs,2016,86(2):172-189.
- [21] 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.
- [22] 詹瑾,丛安琪,李玉霖,等.长期氮沉降和地上凋落物处理对半干旱区沙质草地表层土壤碳氮组分的影响[J].水土保持学报,2023,37(4):227-234.
- ZHAN J, CONG A Q, LI Y L, et al. Effects of long-term nitrogen deposition and aboveground litter treatment on top soil carbon and nitrogen fractions in the semi-arid sandy grassland [J].Journal of Soil and Water Conservation,2023,37(4):227-234.
- [23] 张雪,梅莉,宋利豪,等.模拟氮沉降对马尾松土壤微生物群落结构及温室气体释放的影响[J].生态学报,2019,39(6):1917-1925.
- ZHANG X, MEI L, SONG L H, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on microbial community and greenhouse gases emission of *Pinus massoniana* soil [J]. Acta Ecologica Sinica,2019,39(6):1917-1925.
- [24] 舒锐,李西悦,刘选茹,等.杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征对短期氮添加的响应[J].云南大学学报(自然科学版),2022,44(4):840-851.
- SHU K, LI X Y, LIU X R, et al. Responses of stoichiometrical characteristics of C, N, and P in soils under short-term nitrogen addition in two *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition),2022,44(4):840-851.
- [25] EMILIA HANNULA S, MORRIËN E. Will fungi solve the carbon dilemma?[J].Geoderma,2022,413:e115767.
- [26] 邱岭军.氮添加对亚热带常绿阔叶林土壤氮循环过程的影响及其微生物调控机制[D].四川雅安:四川农业大学,2024.
- QIU L J. Effects of nitrogen addition on the nitrogen cycling process in subtropical broad-leaved evergreen forest soils and its microbial regulatory mechanism [D]. Yaan, Sichuan: Sichuan Agricultural University,2024.
- [27] 韩冰,耿依仪,邓艳芳,等.氮添加对青藏高原高寒草甸土壤磷组分的影响[J].草地学报,2022,30(10):2721-2728.
- HAN B, GENG Y Y, DENG Y F, et al. Effects of nitrogen addition on soil phosphorus fractions in an alpine meadow of Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Agrestia Sinica,2022,30(10):2721-2728.
- [28] NANNIPIERI P, TRASAR-CEPEDA C, DICK R P.

- Soil enzyme activity: A brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations and meta-analysis [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 11-19.
- [29] 戴辉, 曾泉鑫, 周嘉聪, 等. 罗浮栲林土壤微生物碳利用效率对短期氮添加的响应[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(10): 2611-2618.
- DAI H, ZENG Q X, ZHOU J C, et al. Responses of soil microbial carbon use efficiency to short-term nitrogen addition in *Castanopsis fabri* forest [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(10): 2611-2618.
- [30] 余汉基, 薛立. 森林土壤酶活性对氮沉降的响应[J]. *世界林业研究*, 2018, 31(1): 7-12.
- SHE H J, XUE L. Responses of forest soil enzymes to nitrogen deposition [J]. *World Forestry Research*, 2018, 31(1): 7-12.
- [31] ZHOU Z H, WANG C K. Responses and regulation mechanisms of microbial decomposers to substrate carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(6): 620-630.
- [32] CLEVELAND C C, LIPTZIN D. C:N:P stoichiometry in soil: Is there a "redfield ratio" for the microbial biomass? [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [33] 李晶晶. 氮添加对人工油松林土壤碳氮矿化过程及其微生物调控机制的影响[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- LI J J. Effects of nitrogen addition on soil carbon and nitrogen mineralization and microbial regulation mechanism in a *Pinus tabulaeformis* forest [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2020.
- [34] 卞福花, 吴秋堂, 吴梦迪, 等. 不同水盐生境下芦苇湿地植被及土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(2): 385-396.
- BIAN F H, WU Q T, WU M D, et al. C:N:P stoichiometry in plants and soils of *Phragmites australis* wetland under different water-salt habitats [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(2): 385-396.
- [35] 张浩, 吕茂奎, 江军, 等. 侵蚀红壤区植被恢复对表层与深层土壤有机碳矿化的影响[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(1): 244-249.
- ZHANG H, LÜ M K, JIANG J, et al. Effect of vegetation restoration on topsoil and subsoil organic carbon mineralization in red soil erosion area [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(1): 244-249.
- [36] OLIVER E E, HOULTON B Z, LIPSON D A. Controls on soil microbial carbon use efficiency over long-term ecosystem development [J]. *Biogeochemistry*, 2021, 152(2): 309-325.
- [37] LIU W X, QIAO C L, YANG S, et al. Microbial carbon use efficiency and priming effect regulate soil carbon storage under nitrogen deposition by slowing soil organic matter decomposition [J]. *Geoderma*, 2018, 332: 37-44.
- (上接第241页)
- [25] 曾卓. 人工培育苔藓对石漠化坡地侵蚀水动力过程的机理研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2025.
- ZENG Z. Mechanism study of artificially cultivated moss on hydrodynamic processes of erosion in stony desertified slopes [D]. Guiyang: Guizhou University, 2025.
- [26] 冷廷娇. 喀斯特区典型石生苔藓对岩面生境的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2022.
- LENG T J. Impact of typical lithophytic mosses on rock surface habitats in karst areas [D]. Guiyang: Guizhou University, 2022.
- [27] 秦宁强, 赵允格. 生物土壤结皮对雨滴动能的响应及削减作用[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(9): 2259-2264.
- QIN N Q, ZHAO Y G. Responses of biological soil crust to and its relief effect on raindrop kinetic energy [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(9): 2259-2264.
- [28] JIANG J, LIU D D, FEI Y H, et al. Combined effects of moss colonization and rock fragment coverage on sediment losses, flow hydraulics and surface microtopography of carbonate-derived laterite from karst mountainous lands [J]. *Catena*, 2023, 229: e107202.
- [29] 敬俊. 石漠化驱动喀斯特坡面水土流/漏失过程与水动力特征的模拟研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2024.
- JING J. Simulation study of soil and water loss/leakage processes and hydrodynamic characteristics on karst slopes driven by rocky desertification [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2024.
- [30] 肖林绿. 喀斯特坡地裸露岩石与苔藓斑块的分布格局对水土流/漏失与水动力特征的影响: 来自模拟试验的视角[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2025.
- XIAO L L. Influence of distribution pattern of exposed rock and moss patches on soil and water loss/leakage and hydrodynamic characteristics on karst slopes: Perspectives from a simulation experiment [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2025.