

DOI: 10.11766/trxb202412120486

CSTR: 32215.14.trxb202412120486

华明秀, 胡灿, 陈浩, 陈光蕾, 王磊, 王慎强, 汪玉. 有机替代对作物-土壤-微生物化学计量特征及土壤磷形态的影响[J]. 土壤学报, 2026, 63 (4): 1312-1324.

HUA Mingxiu, HU Can, CHEN Hao, CHEN Guanglei, WANG Lei, WANG Shenqiang, WANG Yu. Effect of Organic Substitution on Crop-Soil-Microbial Stoichiometric Characteristics and Soil Phosphorus Fractions[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026, 63 (4): 1312-1324.

有机替代对作物-土壤-微生物化学计量特征及土壤磷形态的影响*

华明秀^{1, 2}, 胡 灿^{3, 4}, 陈 浩¹, 陈光蕾⁵, 王 磊⁴, 王慎强^{1, 2},
汪 玉^{1, 2†}

(1. 江苏常熟农田生态系统国家野外科学观测研究站, 中国科学院南京土壤研究所, 南京 211135; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 河海大学农业科学与工程学院, 南京 210024; 4. 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042; 5. 江苏师范大学生命科学学院, 江苏徐州 221116)

摘 要: 针对稻麦轮作系统不同比例有机肥替代化肥下作物-土壤-微生物养分化学计量比规律认识不清的问题, 基于中国科学院常熟农业生态实验站宜兴基地有机肥等养分替代 5 年定位试验, 选取不施磷肥 (CK)、常量施化学磷肥 (CF)、有机肥替代 30% 化学磷肥 (TM)、有机肥替代 50% 化学磷肥 (FM) 以及有机肥替代 100% 化学磷肥 (HM) 5 个处理, 探究等氮磷钾养分投入下有机肥替代比例对作物-土壤-微生物化学计量比及磷有效性的影响。五年十季结果表明: 水稻和小麦的籽粒、秸秆产量以及全碳、全氮、全磷养分化学计量比在各处理间无显著差异。TM、FM、HM 处理下土壤有效态化学计量比, 包括可溶性有机碳:有效氮、可溶性有机碳:有效磷、有效氮:有效磷范围分别为 7.08~7.39、23.1~26.8、3.59~4.06。与 CF 处理相比, TM、FM 和 HM 处理的土壤全量养分化学计量比无显著差异, 显著提高土壤有机磷组分(增幅为 49.7%~58.2%, 以中等活性有机磷 NaOH-P_o 为主); 同时土壤微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN) 和微生物生物量磷 (MBP) 分别增加 14.3%~61.1%、4.37%~36.2% 和 46.4%~50.8%。各处理下土壤 MBC:MBN 为 11.6~14.5, MBC:MBP 为 68.3~106, MBN:MBP 为 5.32~7.32。TM 和 FM 处理显著降低了土壤酶活性化学计量比 $E_{EA} (C:N)$, 但对土壤-微生物化学计量平衡无显著影响。以上结果表明, 有机肥等养分替代 30% 化肥在维持作物产量的同时, 能够有效提高土壤有效磷含量。研究表明, 科学调控有机肥替代比例对于优化土壤养管理、提升土壤肥力及促进农业可持续发展具有重要意义。

关键词: 有机无机配施; 稻麦轮作; 化学计量比; 土壤磷组分

中图分类号: S147 文献标志码: A

Effect of Organic Substitution on Crop-Soil-Microbial Stoichiometric Characteristics and Soil Phosphorus Fractions

HUA Mingxiu^{1, 2}, HU Can^{3, 4}, CHEN Hao¹, CHEN Guanglei⁵, WANG Lei⁴, WANG Shenqiang^{1, 2}, WANG Yu^{1, 2†}

* 国家重点研发计划项目 (2023YFD1901104)、国家自然科学基金项目 (42277026, 42407470) 和江苏省自然科学基金项目 (BK20230049) 资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2023YFD1901104), the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42277026, 42407470), and the Natural Science Foundation of Jiangsu Province (No. BK20230049)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangyu@issas.ac.cn

作者简介: 华明秀 (1999—), 女, 山东枣庄人, 硕士研究生, 主要从事农田土壤磷循环研究。E-mail: huamingxiu@issas.ac.cn

收稿日期: 2024-12-12; 收到修改稿日期: 2025-03-19; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025-05-12

(1. Changshu National Agro-Ecosystem Observation and Research Station, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, China; 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Agricultural Science and Engineering, Hohai University, Nanjing 210024, China; 4. Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China; 5. School of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou, Jiangsu 221116, China)

Abstract: 【Objective】 The substitution of organic fertilizer for chemical fertilizer is becoming a popular practice for improved crop productivity. However, there is limited understanding of the nutrient stoichiometric relationships among crops, soil, and microorganisms under different proportions of organic fertilizer substitution for chemical fertilizers in a rice-wheat rotation system. 【Method】 This study utilized a five-year field experiment at the Yixing experimental site of the Changshu Agro-Ecological Experimental Station, Chinese Academy of Sciences, to investigate the effects of organic fertilizer substitution on crop-soil-microorganism stoichiometric ratios and phosphorus availability under equivalent nitrogen, phosphorus, and potassium inputs. Five treatments were established: no phosphorus fertilizer (CK), conventional chemical phosphorus fertilizer (CF), 30% substitution of chemical phosphorus fertilizer with organic fertilizer (TM), 50% substitution (FM), and 100% substitution (HM). 【Result】 Results from ten consecutive cropping seasons over five years revealed no significant differences in the grain and straw yields of rice and wheat or the total carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric ratios among treatments. The stoichiometric ratios of available nutrients in the soil, including dissolved organic carbon: available nitrogen, dissolved organic carbon: available phosphorus, and available nitrogen: available phosphorus, ranged from 7.08-7.39, 23.1-26.8, and 3.59-4.06, respectively, under the TM, FM, and HM treatments. Compared with CF, these treatments did not significantly alter the total nutrient stoichiometric ratios in the soil but significantly increased the soil organic phosphorus fractions by 49.7%-58.2%, dominated by moderately labile organic phosphorus (NaOH-P_o). Additionally, soil microbial biomass carbon (MBC), nitrogen (MBN), and phosphorus (MBP) in soil increased by 14.3%-61.1%, 4.37%-36.2%, and 46.4%-50.8%, respectively. The microbial stoichiometric ratios under all treatments were as follows: MBC: MBN (11.6-14.5), MBC: MBP (68.3-106), and MBN: MBP (5.32-7.32). The TM and FM treatments significantly reduced the stoichiometric ratio of enzyme activity (EEA_(C:N)) but did not affect the overall soil-microorganism stoichiometric balance. 【Conclusion】 These findings demonstrate that substituting 30% of chemical fertilizers with organic fertilizers can maintain crop yields while effectively enhancing soil available phosphorus content. This study underscores the critical importance of scientifically regulating the substitution ratio of organic fertilizers to optimize soil nutrient management, improve soil fertility, and promote sustainable agricultural development.

Key words: Organic-inorganic fertilizer combination; Rice-wheat rotation; Stoichiometric ratio; Soil phosphorus fractions

磷是农业生态系统中作物生长不可或缺的元素^[1], 在稻麦轮作系统中, 因其高强度的养分需求和轮作导致的土壤养分不平衡^[2], 磷肥的合理施用对于保障作物产量和维持土壤养分平衡具有关键作用^[3]。然而过量施磷不仅会导致磷矿资源枯竭, 还会导致磷肥利用率低、土壤有效磷积累与损失等问题^[4]。水稻、小麦作为中国主要的粮食作物, 种植面积分别达到 2.89×10^7 、 2.36×10^7 hm²^[5]。稻麦轮作系统中, 由于水旱轮作导致的土壤物理化学性质变化, 磷素的有效性与循环过程更加复杂。为应对这些挑战, 目前农业生产中多采取有机肥替代化肥的施肥措施用于减少土壤对磷素的固定, 提高土壤肥力^[6]。不同有机无机配施方式对土壤肥力、土壤生态及作物产量具有显著影响。于云飞等^[3]研究发现有机肥替

代部分磷肥可以维持作物高产, 提升土壤肥力、降低土壤养分的环境损失; Yu 等^[7]研究发现粪肥替代磷肥可以改善土壤的化学计量平衡, 增加土壤碳磷比 (C:P), 提高土壤微生物群落的多样性。然而, 现有研究多集中在有机肥等氮替代化肥对作物产量、氮磷转化及有效性的影响^[8-9], 对稻麦轮作系统下等氮磷钾 (NPK) 替代的研究较为有限, 尤其是不同有机替代比例对作物-土壤-微生物三者之间化学计量平衡的影响仍不明确。

生态化学计量学是表征土壤关键元素在生态系统过程中耦合关系的一种综合方法, 反映了土壤资源供需平衡, 有利于从多维度上探究地上地下组分间的互作关系^[10]。目前对于生态化学计量比的研究多集中在自然生态系统^[11-12], 对农田生态系统, 尤

其是稻麦轮作系统中土壤-作物-微生物界面养分动态及化学计量特征的研究仍较为薄弱。前期研究结果表明,粪肥添加对作物化学计量比影响差异不显著^[7],但可通过改善微生物化学计量特征,促进微生物对磷的吸收,并促进水稻土中等活性磷向微生物生物量磷的转化^[13-14]。土壤低碳氮比(C:N)和C:P加速了土壤微生物对有机质的矿化,使得微生物能够获得碳源进行代谢,并利于土壤磷的矿化^[15]。然而稻麦轮作系统中有机替代下作物-土壤-微生物化学计量整体特征变化尚需进一步研究。

因此,本研究选取太湖流域的典型稻麦轮作区,系统探究不同比例有机肥等氮磷钾替代条件下作物-土壤-微生物化学计量比变化特征,旨在通过深入分析多界面养分动态揭示稻麦轮作系统中生态化学计量特征的响应机制,进而为优化磷肥管理、提升作物产量、实现农业可持续发展提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究区位于江苏省无锡市中国科学院常熟农业生态实验站宜兴基地(31°16'N, 119°54'E)。该区域为亚热带季风气候,年均气温 17 °C,年均降水量 1 200 mm;典型稻麦轮作区,土壤类型为湖积物母质发育水稻土。试验前 0~20 cm 耕层土壤基本理化性质为:pH 5.24,有机碳 9.10 g kg⁻¹,全氮 0.94 g kg⁻¹,全磷 0.46 g kg⁻¹,有效磷 15.5 mg kg⁻¹。水稻品种为南粳 48 号,小麦品种为扬麦 16 号。

1.2 试验设计

试验于 2018 年开始,共设置 5 个处理:不施磷肥(CK)、常量施化学磷肥(CF)、有机肥替代 30% 化学磷肥(TM)、有机肥替代 50% 化学磷肥(FM)、有机肥替代 100% 化学磷肥(HM)。3 次重复,小区面积 60 m²,采用随机区组排列。供试有机肥购买自江苏省无锡市宜兴市牧场,主要由牛粪和蘑菇残渣堆制而成,其养分含量为:全碳 146 g kg⁻¹,全氮 21.3 g kg⁻¹,全磷 12.8 g kg⁻¹。各施肥处理 N、P、K 总施用量相同,不同替代比例带入的 N、K 含量从相应化学氮、钾肥去除,试验处理施肥量见表 1。化学 N、P 和 K 肥分别以尿素(46% N)、过磷酸钙(12% P₂O₅)、氯化钾(60% K₂O)施用。其中氮肥按基肥:分蘖肥:拔节肥=3:4:3 施用,磷肥和钾

肥作基肥一次性施用。田间管理均按当地农业实践生产进行。

表 1 稻麦轮作系统每季作物化学肥料和有机肥养分施用量

Table 1 Nutrient application of chemical and organic fertilizers per crop season in rice-wheat rotation system

处理 Treatment	施肥量 Fertilizer rate(N-P ₂ O ₅ -K ₂ O)/(kg hm ⁻²)		
	化肥 Chemical fertilizer	有机肥 Organic fertilizer	合计 Total
CK	240-0-60	0	240-0-60
CF	240-60-60	0	240-60-60
TM	227-42-51	13-18-9	240-60-60
FM	218-30-45	22-30-15	240-60-60
HM	197-0-30	43-60-30	240-60-60

注:CK:不施磷肥;CF:化学磷肥;TM:有机肥替代 30% 化学磷肥;FM:有机肥替代 50% 化学磷肥;HM:有机肥替代 100% 化学磷肥,下同。Note:CK: no phosphorus fertilizer applied; CF: chemical phosphorus fertilizer; TM: organic fertilizer replacing 30% of chemical phosphorus fertilizer; FM: organic fertilizer replacing 50% of chemical phosphorus fertilizer; HM: organic fertilizer replacing 100% of chemical phosphorus fertilizer. The same below.

1.3 样品采集与分析

轮作周年(2018—2023 年)水稻、小麦收获期,按小区单打单收计产。水稻和小麦样品分为籽粒和秸秆两部分,60 °C 干燥,测定全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)含量。每年水稻、小麦收获后,采用“S”型采样法使用土钻采集每个小区 0~20 cm 耕层土样,混合后分成两部分,一部分风干后用于土壤基础理化指标、土壤磷组分测定,一部分鲜样用于土壤微生物生物量碳(MBC)、微生物生物量氮(MBN)、微生物生物量磷(MBP)和土壤碳氮磷转化相关酶活性测定。

土壤理化性质测定方法主要参照文献[16]。土壤样品和植株样品 TC 和 TN 使用碳氮分析仪(vario MACRO CN, Elementar Analysensysteme GmbH, 德国)通过干烧法进行测定;TP 采用浓 H₂SO₄-H₂O₂ 热消化,紫外分光光度计钼蓝比色法测定(UVmini-1240);土壤可溶性有机碳(DOC)采用去离子水浸提-TOC 分析仪(Elementar, vario TOC select, 德国)测定;土壤有效氮(AN)为土壤铵态氮(NH₄⁺-N)

和硝态氮 (NO_3^- -N) 含量之和, 其使用氯化钾溶液浸提 ($2 \text{ mol L}^{-1} \text{ KCl}$), 采用流动分析仪 (Skala, 荷兰) 测定; 土壤有效磷 (AP) 使用碳酸氢钠 ($0.5 \text{ mol L}^{-1} \text{ NaHCO}_3$, $\text{pH} = 8.5$) 萃取 0.5 h 后钼蓝法比色测定。

土壤磷分级采用 Tiessen 等^[17]对 Hedley 磷素分级的改进方法进行测定。取 0.5 g 土壤依次提取树脂提取态磷 (Resin-P)、 NaHCO_3 提取态磷 ($\text{NaHCO}_3\text{-P}_i + \text{NaHCO}_3\text{-P}_o$)、 NaOH 提取态磷 ($\text{NaOH-P}_i + \text{NaOH-P}_o$)、 HCl 提取态磷 (HCl-P) 和残留态磷 (Residual-P)。Resin-P、 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 和 NaOH-P_i 可作为无机磷 (P_i) 组分; $\text{NaHCO}_3\text{-P}_o$ 、 NaOH-P_o 和 MBP 可作为有机磷 (P_o) 组分。土壤 MBC、MBN、MBP 通过氯仿熏蒸提取法^[16]测定。土壤碳氮磷转化相关酶活性通过外源添加底物, 并采用微孔酶标仪板荧光分析法^[18]进行测定。 β -1, 4-葡萄糖苷酶 (BG) 能够催化对-硝基苯- β -D 吡喃葡萄糖苷生成对-硝基苯酚, 产物略显黄色, 在 400 nm 有特征光吸收; β -D-纤维二糖水解酶 (CBH) 采用 3,5-二硝基水杨酸法测定 CBH 催化纤维素降解产生的还原糖的含量; β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 分解 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷生成对-硝基苯酚, 后者在 400 nm 有最大吸收峰, 通过测定吸光值升高速率来计算 NAG 活性; 亮氨酸氨基多肽酶 (LAP) 分解 L-亮氨酸对硝基苯胺生成对硝基苯胺, 后者在 405 nm 有最大吸收峰, 通过测定吸光值升高速率来计算 LAP 活性; 碱性环境中, 碱性磷酸酶 (ALP) 催化磷酸苯二钠水解生成苯酚和磷酸氢二钠, 通过测定酚的生成量即可计算出 ALP 活性。

1.4 数据处理

化学计量不平衡性是指土壤可利用养分计量比和微生物生物量养分计量比的比值, 用于评估土壤资源与微生物生长需求之间的不匹配程度。碳氮化学计量不平衡性 ($\text{C} : \text{N}_{\text{imb}}$)、碳磷化学计量不平衡性 ($\text{C} : \text{P}_{\text{imb}}$) 和氮磷化学计量不平衡性 ($\text{N} : \text{P}_{\text{imb}}$) 计算方法如下^[19]:

$$\text{C} : \text{N}_{\text{imb}} = \frac{\text{DOC} : \text{AN}}{\text{MBC} : \text{MBN}}$$

$$\text{C} : \text{P}_{\text{imb}} = \frac{\text{DOC} : \text{AP}}{\text{MBC} : \text{MBP}}$$

$$\text{N} : \text{P}_{\text{imb}} = \frac{\text{AN} : \text{AP}}{\text{MBN} : \text{MBP}}$$

土壤酶活性计量比计算公式如下:

$$\text{EEA}_{(\text{C}:\text{N})} = \ln(\text{BG} + \text{CBH}) : \ln(\text{NAG} + \text{LAP})$$

$$\text{EEA}_{(\text{C}:\text{P})} = \ln(\text{BG} + \text{CBH}) : \ln(\text{ALP})$$

式中, $\text{EEA}_{(\text{C}:\text{N})}$ 为 C-获取酶/N-获取酶比, $\text{EEA}_{(\text{C}:\text{P})}$ 为 C-获取酶/P-获取酶比^[20]。

数据利用 Microsoft Excel 2020 和 Origin 2023 进行数据整理和作图, 用 SPSS 26.0 对数据进行方差分析和显著性检验, 处理间差异采用邓肯 (Duncan) 多重比较方法, 显著性水平为 0.05。本文的化学计量比均是摩尔质量比。

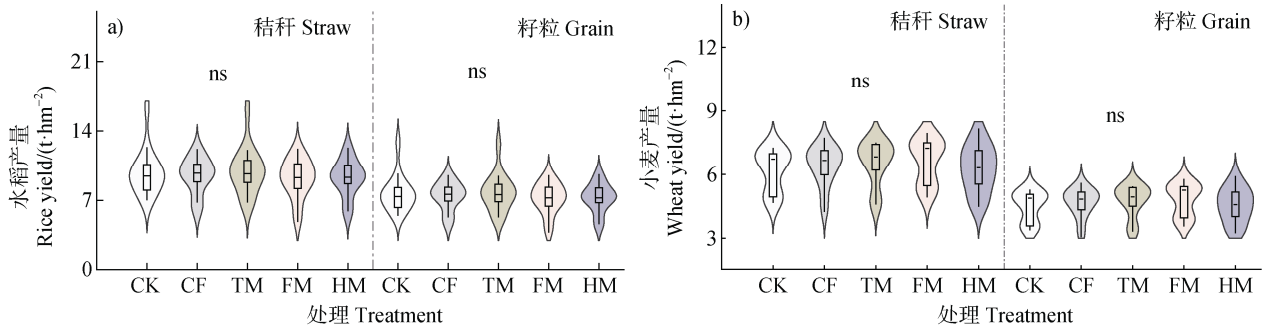
2 结果

2.1 不同比例有机肥替代化肥对作物产量的影响

与不施磷肥处理相比, 化学磷肥处理 (CF) 对于水稻、小麦籽粒和秸秆产量没有显著影响。不同有机肥替代比例处理 (TM、FM 和 HM) 五年水稻秸秆产量平均值分别为 9.97 、 9.21 、 9.27 t hm^{-2} , 籽粒产量分别为 7.79 、 7.20 、 7.24 t hm^{-2} , 与 CF 相比均不存在显著差异 (图 1a)。CF、TM、FM 和 HM 处理小麦秸秆产量分别为 6.43 、 6.56 、 6.63 、 6.26 t hm^{-2} , 籽粒产量分别为 4.66 、 4.75 、 4.80 、 4.54 t hm^{-2} , 处理间无显著差异 (图 1b)。

2.2 不同比例有机肥替代化肥对作物养分及其化学计量比的影响

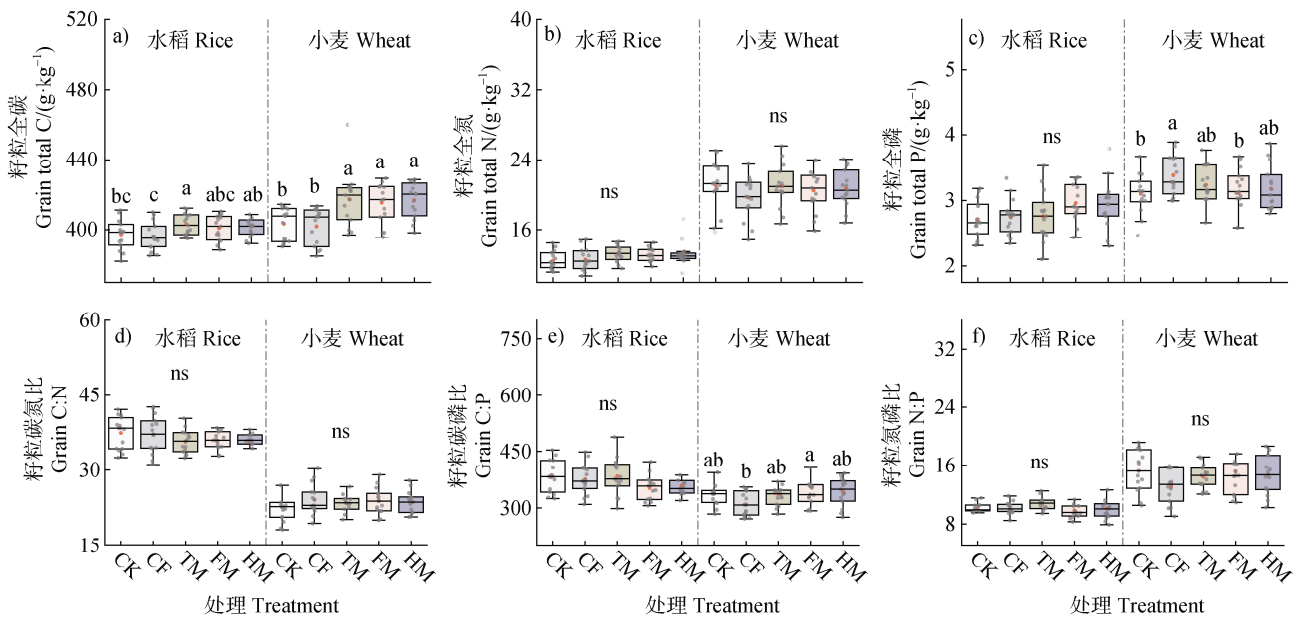
2018—2023 年作物籽粒养分及其化学计量比如图 2 所示。与不施磷肥处理 (CK) 相比, 化学磷肥处理 (CF) 对水稻籽粒 TC、TN、TP 及小麦 TC、TN 含量无显著影响, 小麦籽粒 TP 含量显著提高 9.20%。不同有机肥替代比例处理 (TM、FM 和 HM) 较化学磷肥处理作物籽粒 TC、TP 含量略有差异, 籽粒 TN 含量没有显著差异。有机肥替代较化学磷肥提高了水稻、小麦籽粒 TC 含量, 降低了小麦籽粒 TP 含量。其中, TM、FM 和 HM 处理较 CF 处理水稻籽粒 TC 含量分别增加 1.23%~1.78%, 小麦籽粒 TC 含量增加 3.35%~3.86%, 小麦籽粒 TP 含量减少 4.43%~7.99%。TM、FM、HM 处理显著提高了小麦秸秆 TC 含量, 与 CF 处理相比分别提高了 3.00%、2.15%、2.86%。在五年稻麦轮作周年中,



注: ns 表示处理间差异无统计学意义。下同。水稻、小麦产量均为五个稻麦轮作周年的样品。Note: ns indicates no statistically significant difference between treatments. The rice and wheat yields were samples from five rice-wheat rotations.

图 1 不同施肥处理 2018—2023 年作物产量

Fig. 1 Crop yield under different fertilization treatments from 2018 to 2023



注: 无相同小写字母表示处理间存在显著差异 ($P < 0.05$), ns 表示处理间差异无统计学意义。下同。水稻、小麦籽粒养分含量均为五个稻麦轮作周年的样品。Note: Different letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$), and ns indicates no statistically significant difference between treatments. The same below. The nutrient content of rice and wheat grains is based on samples from five rice-wheat rotations.

图 2 不同施肥处理 2018—2023 年作物籽粒养分及其化学计量比

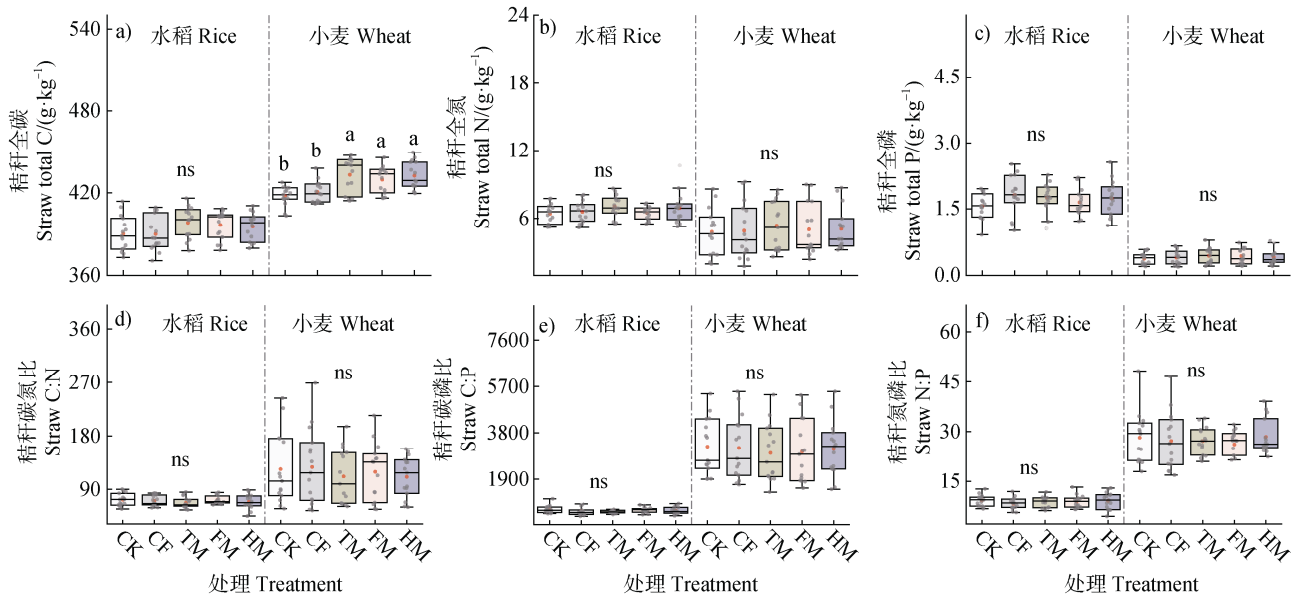
Fig. 2 Crop grains nutrient content and their stoichiometric ratios under different fertilization treatments from 2018 to 2023

各处理作物养分化学计量比均无显著性差异(图 3)。

2.3 不同比例有机肥替代化肥对土壤养分含量及其化学计量比的影响

与 CF 处理相比,不同有机替代比例(TM、FM、HM)均不同程度提高了土壤 TC、TN、TP 含量。且随着有机替代比例的增加,土壤 TC、TN 含量呈现增加趋势。TM、FM 和 HM 处理土壤 TC 含量较 CF 处理增加 3.98%~10.2%,其中 HM 处理显著增

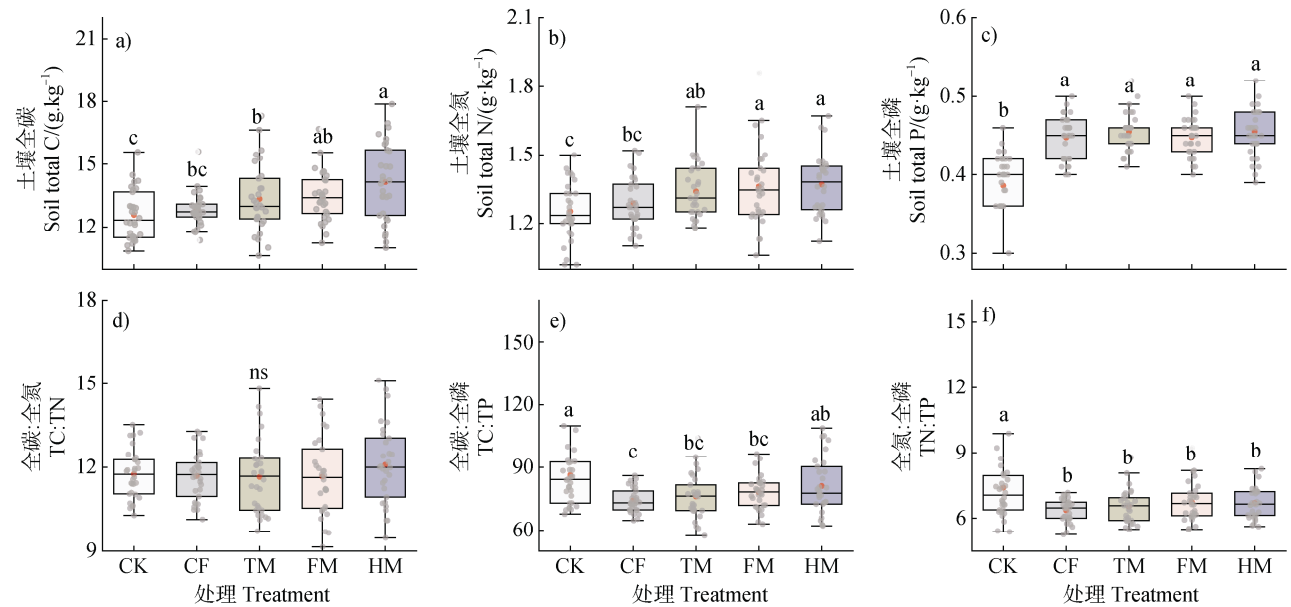
加土壤 TC 含量,增加了 1.31 g kg^{-1} (图 4a); FM 和 HM 处理显著增加土壤 TN 含量,增幅为 4.12%~6.37%(图 4b)。与 CF 处理相比, TM、FM 和 HM 处理对土壤 TP 含量没有显著影响(图 4c)。所有处理土壤 TC:TN 范围为 11.7~12.1,各处理间不存在显著差异(图 4d)。TM、FM 和 HM 处理较 CF 处理土壤 TC:TP 值提高 1.86~6.89,其中 HM 处理具有显著影响,增幅为 9.28%(图 4e)。



注：水稻、小麦秸秆养分含量均为五个稻麦轮作周年的样品。Note: The nutrient content of rice and wheat straw is based on samples from five rice-wheat rotations.

图 3 不同施肥处理 2018—2023 年作物秸秆养分及其化学计量比

Fig. 3 Crop straw nutrient content and their stoichiometric ratios under different fertilization treatments from 2018 to 2023



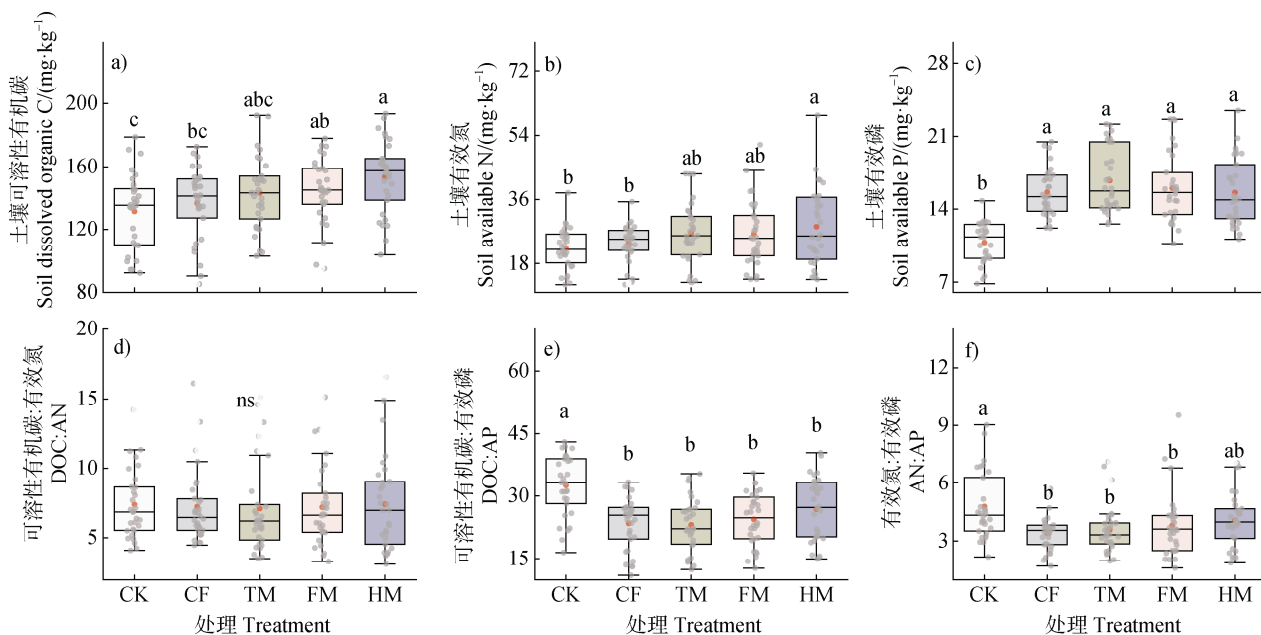
注：土壤全量养分含量均为五个稻麦轮作周年的样品。Note: The total nutrient content of the soil is based on samples from five rice-wheat rotations.

图 4 不同施肥处理 2018—2023 年土壤全量养分含量及化学计量比

Fig. 4 Soil total nutrient content and their stoichiometric ratios under different fertilization treatments from 2018 to 2023

与 CF 处理相比，CK 处理降低了土壤 DOC、AN、AP 含量。TM、FM 和 HM 处理较 CF 处理土壤 DOC、AN 含量显著提高 4.76%~12.3%，土壤

AN 显著提高 11.6%~20.1%。CF 处理与 TM、FM 和 HM 处理土壤 AP 含量没有显著差异 (图 5c)。所有处理下土壤 DOC:AN 范围为 7.08~7.39，且处



注：土壤有效养分含量均为五个稻麦轮作周年的样品。Note: The available nutrient content of the soil is based on samples from five rice-wheat rotations.

图 5 不同施肥处理 2018—2023 年土壤有效态养分含量及化学计量比

Fig. 5 Soil available nutrient content and their stoichiometric ratios under different fertilization treatments from 2018 to 2023

理间不存在显著差异 (图 5d)。CK 处理较 CF 处理显著提高土壤 DOC:AP、AN:AP ($P < 0.05$)。CF 处理土壤 DOC:AP、AN:AP 分别为 23.4、4.77, TM、FM 和 HM 处理土壤 DOC:AP、AN:AP 范围分别为 23.1~26.8、3.59~4.06, 四个处理间不存在显著差异。

2.4 不同比例有机肥替代化肥对土壤磷形态的影响

2022 年稻季土壤磷组分如图 6 所示。与不施肥

肥处理 (CK) 相比, 化学磷肥处理 (CF) 显著增加了土壤 TP 含量及土壤无机磷组分 ($P < 0.05$), 而对土壤有机磷组分没有显著影响。CF 处理土壤活性磷 (Resin-P 和 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$)、中等活性磷 (NaOH-P_i)、有机磷 ($\text{NaHCO}_3\text{-P}_o$ 和 NaOH-P_o) 占比分别为 7.96%、21.4%、7.47%, TM、FM、HM 处理分别为 7.45%~8.23%、19.6%~21.0%、10.7%~11.5%。与 CF 处理相比, TM、FM 和 HM 处理对土壤无机磷组分

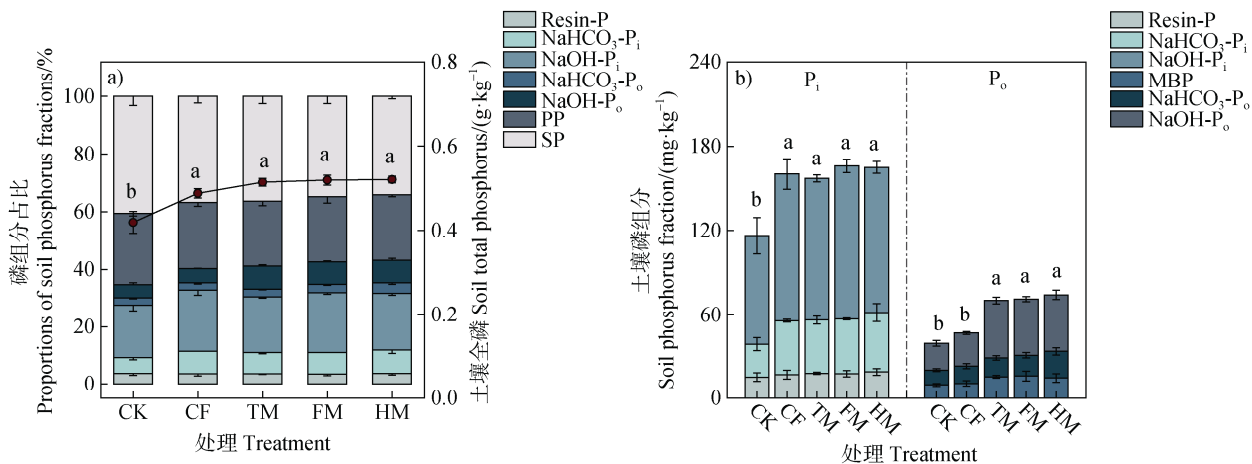


图 6 不同施肥处理下 2022 年稻季土壤磷组分

Fig. 6 Soil P fractions under different fertilization treatments in the 2022 rice season

(Resin-P、 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 和 NaOH-P_i) 没有显著影响, 显著提高土壤有机磷组分 ($\text{NaHCO}_3\text{-P}_o$ 、 NaOH-P_o 和 MBP) ($P<0.05$), 增幅为 49.7%~58.2%, 其中以 NaOH-P_o 为主要增加组分。

2.5 不同比例有机肥替代化肥对土壤微生物生物量及土壤酶活性计量比的影响

2022年稻季土壤微生物生物量及其化学计量比如图7所示。TM、FM和HM处理较CF处理显著提高土壤MBC、MBN和MBP含量。随着有机替代比例的增加, 土壤MBC含量呈现增加的趋势, TM、FM和HM处理较CF处理分别增加14.3%、33.2%、61.1% (图7a)。与CF处理相比, FM和HM处理显著提高土壤MBN含量, 分别提高了36.1%、31.2% ($P<0.05$)。CF、TM、FM和HM处理土壤MBP不存在显著差异。化学磷肥处理土壤MBC:MBN和MBC:MBP分别为11.9、90.0, 有机肥替代处理土

壤MBC:MBN、MBC:MBP范围分别为11.6~14.5、68.3~106, 各处理间土壤MBC:MBN、MBC:MBP没有显著影响。CK处理土壤C:N_{imb}值最高, 为0.63, HM处理土壤C:N_{imb}值最低, 为0.28, 两者存在显著差异 ($P<0.05$)。化学磷肥处理EEA(C:N)、EEA(C:P)值分别为1.06、1.84, 不同有机肥替代比例处理EEA(C:N)、EEA(C:P)值范围分别为1.05~1.09、1.81~1.88 (图8)。其中, 与CF处理相比, TM及FM处理显著降低土壤EEA(C:N)值 ($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 有机肥替代化肥对作物化学计量比的影响

通过研究五年稻麦轮作作物产量发现, 化学磷肥和不同有机肥替代比例处理下水稻、小麦籽粒和

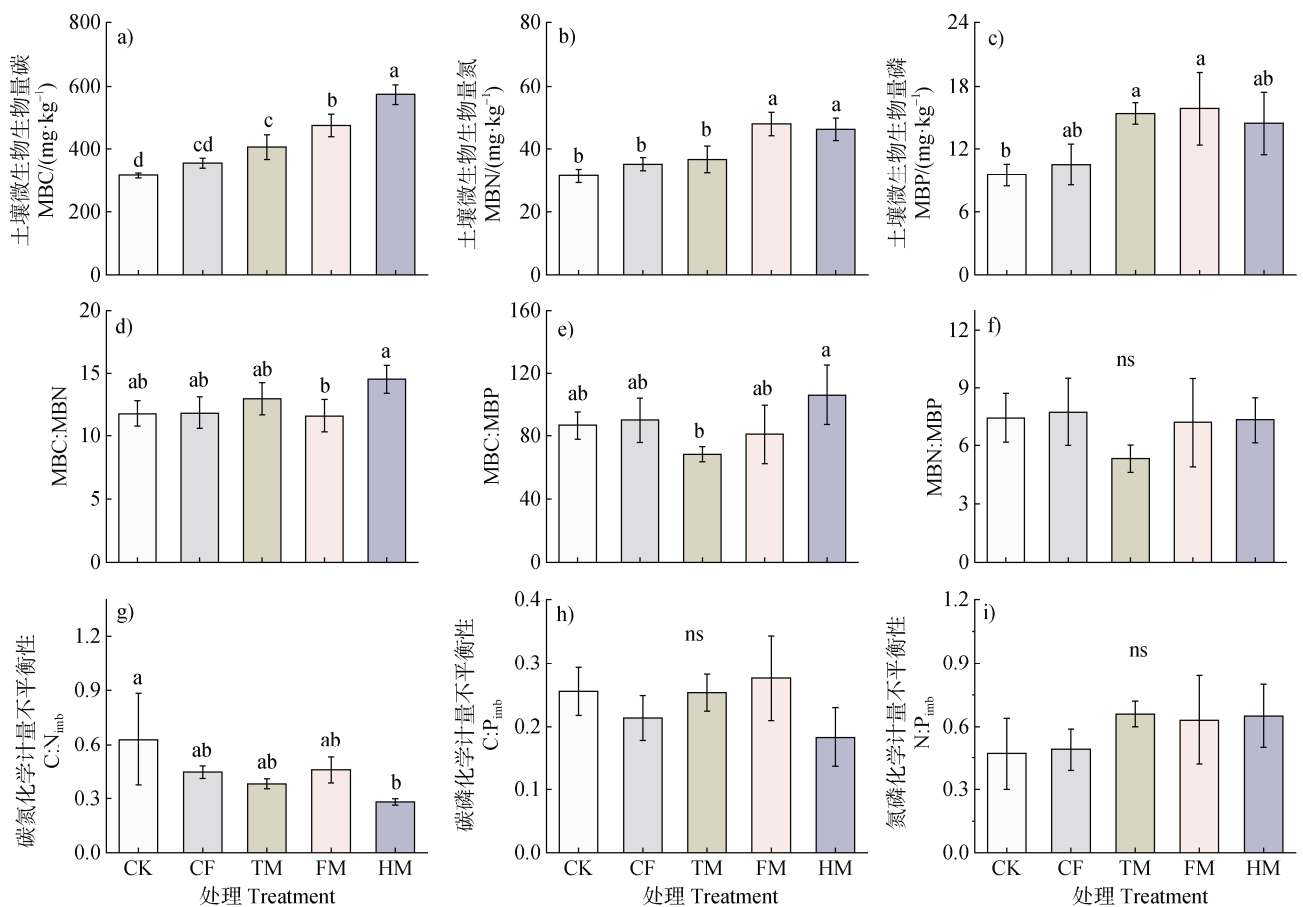


图7 不同施肥处理2022年稻季土壤微生物生物量及其化学计量比、化学计量不平衡性

Fig. 7 Soil microbial biomass and stoichiometric ratio, microbial biomass stoichiometry imbalance under different fertilization treatments in 2022 rice season

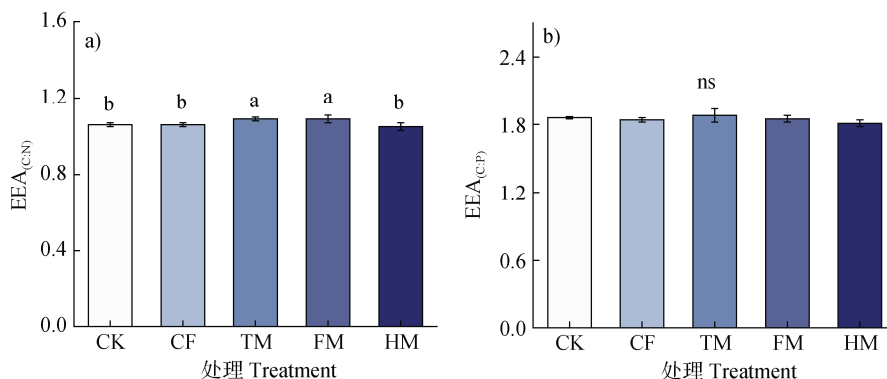


图 8 不同施肥处理下 2022 年稻季土壤碳氮磷转化相关胞外酶活性计量比

Fig. 8 Soil extracellular enzyme activity stoichiometry related to C, N, and P transformation under different fertilization treatments during the 2022 rice season

秸秆产量无显著性差异 (图 1); 不同有机肥替代比例较化学磷肥, 提高了水稻籽粒含碳量和小麦籽粒、秸秆含碳量, 其中以有机肥 30% 替代最高 (图 2)。这一结果表明, 有机肥提供的养分能够较好地满足作物的生长需求, 实现养分输入与作物吸收输出的平衡。我们前期研究表明, 稻季减施磷肥在四年内不影响作物产量, 而有机肥等养分替代化肥则可以维持稻麦周年磷平衡^[3, 21]。杨海燕^[22]研究也表明在太湖流域减施 20% 磷肥并使用有机肥替代化学磷肥可以有效提高土壤中微生物多样性。因此为保证作物产量和提高土壤生态功能, 建议以有机肥替代 30% 化学磷肥为最优施肥量, 以保证作物产量与土壤生态功能的持续提升^[23]。

然而, 五年十季结果表明, 各处理间作物化学计量比没有显著差异, 这可能是由于本研究为有机肥等氮磷钾养分替代化肥的施肥措施, 五年的养分投入满足了作物对养分的需求, 使所有处理的作物 C:N:P 保持稳定。这种结果可能反映了土壤-作物系统的稳态机制, 即通过合理的养分输入, 尤其是有机肥替代化肥, 维持了作物养分需求与土壤供应之间的平衡^[24]。化学磷肥较其他处理降低了籽粒 C:P, 这是因为化肥中的磷通常以更易被植物直接吸收的形态存在, 能够快速提高土壤中有效磷含量, 使作物迅速吸收利用, 导致小麦籽粒含磷量较高^[25]。

3.2 有机肥替代化肥对土壤化学计量比的影响

土壤理化性质是衡量土壤质量的关键因素, 施用有机肥对土壤理化性质有显著的影响。整体而言, 与化学磷肥相比, 有机替代处理全量养分 C:N:P 无显著差异, 这可能是由于有机肥等氮磷钾养分替

代化肥的施肥方式使土壤养分在输入与输出之间实现了动态平衡, 尽管养分总含量有所增加, 但其比例保持稳定^[26]。此外, 有机肥的施用改善了土壤养分的供应能力, 使得土壤能够更好地满足作物对养分的需求, 从而保障了作物产量的稳定。具体分析发现, 与化学磷肥处理相比, 有机替代处理提高了土壤全碳含量, 且随着有机肥替代比例的增加呈增加的趋势 (图 4), 这主要是因为有机肥中含有丰富的碳源可直接增加土壤有机质含量^[23]。与本研究结果相似, Huang 等^[27]发现, 相比于化肥, 为期 22 年的猪粪施用增加 0~15 cm 土层有机碳储量达 C 3.8 Mg hm⁻²。土壤有效磷含量随有机肥替代比例呈先增加后减少的趋势, 以有机肥替代 30% 处理值最高, 这可能是由于一方面有机肥本身含有部分可溶性磷, 且有机肥中小分子有机酸等活性物质, 可促进无机磷的溶解释放^[28], 致使有效磷的增加, 而当有机肥替代比例过高, 短时间内有机态养分不易分解矿化, 进而导致在高有机替代下有效磷含量呈降低趋势。

与传统的单一施用化肥相比, 有机肥替代化肥提供了一种可持续且更为环保的农业生产方式^[26]。但是, 有机无机肥总投入量过高会导致土壤磷大量盈余, 极大增加磷损失的环境风险^[3]。因此, 有机肥等氮磷钾养分替代化肥是可行的有机无机肥配施策略。尽管关于土壤碳、氮、磷的周转过程已有相对较为丰富的研究^[19-20], 但在稻麦轮作系统中针对有效态养分化学计量比的研究仍具有重要意义。有效态养分直接影响植物可利用性、微生物活性及养分循环效率, 是调控土壤-植物-微生物系统平衡的

关键环节。研究其化学计量比有助于揭示土壤养分供给与限制的关系，为优化稻麦轮作系统的施肥管理、提高资源利用效率和推动农业可持续发展提供科学依据。本研究发现，有机肥不同比例替代化肥可提高土壤有效态养分含量。与化学磷肥相比，有机肥替代化肥提高土壤可溶性有机碳、有效氮含量，土壤 DOC：AP、AN：AP 值无显著差异（图 5），表明相较于化学磷肥，有机物料在提升土壤能量和养分方面更具优势，能够更好地匹配土壤养分供应与作物需求，从而维持土壤养分的动态平衡，促进稻麦轮作系统的可持续发展。

3.3 有机肥替代化肥对土壤微生物化学计量比的影响

土壤微生物量是驱动土壤养分循环转化的关键因素^[29]。本研究中有有机替代较化学磷肥均提高了 MBC、MBN、MBP 含量，这主要归因于有机肥通过投入碳源改变了土壤中微生物群落和微生物生物量^[14]。土壤微生物碳磷比可以表征土壤中的微生物群落结构^[14]。本研究结果显示，各处理 MBC：MBP 在 68.3~106 之间，有机替代较化学磷肥 MBC：MBP 没有显著差异（图 7），尽管不同比例有机肥替代化肥微生物生物量碳磷含量均有所提高，但化学磷肥处理下微生物生物量碳磷也呈现增加趋势，因此其比值差异未出现显著变化。这表明，有机肥与化肥的配施优化了土壤养分的输入结构，更好地满足了作物对养分的需求，减少了养分流失，从而维持了土壤养分的动态平衡，避免了微生物对特定养分的过度消耗或积累^[30]。此外，赵军等^[24]研究发现有机肥替代部分化肥处理在提高土壤微生物生物量碳、氮含量的同时，增加了土壤细菌丰富度和多样性，促进了养分的有效转化和循环，进一步维持了土壤-作物系统的稳态。土壤有效态 C：N、C：P、N：P 比与 MBC：MBN、MBC：MBP、MBN：MBP 比可用来表示土壤微生物与资源之间的化学计量不平衡性^[19]。本研究中，有机肥替代 30% 化学磷肥土壤 C：N_{imb} 较单施化肥降低，表明适量的外源碳投入使土壤中微生物可利用的资源增加，从而导致微生物生长利用效率提高，增强了土壤质量。

有机肥与化肥的配施效果具有差异性。程琪等^[31]指出，长期施用化肥配施有机物料（如紫云英、牛粪、水稻秸秆）可提高土壤有机质与养分含量，

从而影响微生物生物量 C：N：P 比值。土壤酶活性是指示土壤活性功能最重要的指标之一^[29]。本研究表明，有机肥替代 30%、50% 化肥显著提高了土壤 EEA_(C:N) 值。有研究表明相较于单施有机肥（即有机肥 100% 替代化肥），有机无机配施可提高土壤酶活性^[32]。这可能反映了土壤微生物对碳和氮养分需求的动态变化：有机肥施用增加了土壤有机碳含量，促进了微生物对碳源的利用，从而提高了与碳循环相关的酶活性；而部分有机肥替代化肥可能导致土壤无机氮供应相对减少，进而降低了与氮循环相关的酶活性^[33]。

综上，土壤中有效态 C：N、C：P 比与微生物酶活性之间的关系进一步表明，有机肥替代化肥能显著改善土壤养分的化学计量特征，增强土壤磷有效性和养分循环效率。化学磷肥处理的 C：N、C：P 比值均处于有机肥替代化肥的范围内（图 5），表明有机处理提供了充足的能量和养分。根据土壤养分化学计量学，土壤微生物可以通过调节胞外酶活性来获取生长所需要的养分。有研究表明，秸秆覆盖与有机肥配施可以缓解土壤胞外酶活性化学计量不平衡，显著增加土壤酶活性，促进土壤养分循环^[34]。因此，有机无机肥配施通过改善土壤养分状况，调控微生物群落的化学计量特征，进而影响微生物驱动的营养循环过程。

本研究进一步表明，有机肥替代化肥均增加了土壤有机磷组分（图 6）和胞外酶活性，表明有机肥的添加在促进养分循环方面的优势。有机物料的添加可提高土壤微生物活性，增加磷酸酶的分泌，进而提高土壤磷有效性^[13]。溶磷微生物（PSMs）通过分泌磷酸酶和植酸酶等，能将有机磷化合物转化为植物可吸收的无机磷，从而提高土壤的磷有效性。此外，有机肥施用还能够调节土壤 pH，改善微生物的生存环境，进一步促进溶磷微生物的活性。微生物通过矿化与转化作用，将复杂的有机养分转化为植物可吸收的无机养分，从而提高土壤养分的有效性并促进作物的养分吸收^[35]。土壤中有效态养分的 C：N：P 比直接影响微生物的代谢活动和作物的养分吸收。不平衡的养分比可能导致微生物群落结构和功能的变化，进而影响养分循环和作物生长。高 C：N 比的土壤可能导致氮的矿化速率降低，限制植物对氮的吸收；而低 C：N 比则可能造成氮的过度矿化与流失^[36]。微生物代谢过程通过影响土壤养分

的转化和植物的养分吸收, 调控作物生长和土壤养分有效性。合理的有机肥与化肥配施策略通过优化土壤养分状况和微生物群落的化学计量特征, 有助于提高土壤微生物代谢效率, 维持土壤生态系统的稳定, 推动农业的可持续发展。

4 结 论

通过连续五年稻麦轮作田间试验, 发现有机肥等氮磷钾替代化肥在保持作物产量的同时, 可提高土壤中的有效养分含量, 维持土壤-微生物化学计量平衡; 其中, 有机肥 30%替代化肥对提升作物籽粒含碳量及土壤有效磷含量效果最佳。未来研究应进一步深入探讨有机肥替代对土壤有效养分化学计量比的影响, 尤其是在时空尺度及其作用机制方面的研究, 这对于优化土壤养分管理、促进土壤健康具有重要意义。

参考文献 (References)

- [1] Kochian L V. Rooting for more phosphorus[J]. *Nature*, 2012, 488 (7412): 466—467.
- [2] Hou Q, Ni Y M, Huang S, et al. Effects of substituting chemical fertilizers with manure on rice yield and soil labile nitrogen in paddy fields of China : A meta-analysis[J]. *Pedosphere*, 2023, 33 (1): 172—184.
- [3] Yu Y F, Wang Y, Li S, et al. Phosphorus surplus under organic fertilizer substitution in a rice-wheat rotation system[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2023, 42 (7): 1554—1562. [于云飞, 汪玉, 李爽, 等. 稻麦轮作农田有机无机肥配施下磷平衡研究[J]. *农业环境科学学报*, 2023, 42 (7): 1554—1562.]
- [4] Elser J, Bennett E. Phosphorus cycle : A broken biogeochemical cycle[J]. *Nature*, 2011, 478 (7367): 29—31.
- [5] National Bureau of Statistics of China. China statistical yearbook[M]. Beijing: China Statistics Press, 2024. [中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社, 2024.]
- [6] Li Y X, Zeng X B, Wen J, et al. Differences of soil organic carbon components and its influence on bacterial community under organic fertilizer substitution[J/OL]. *Chinese Journal of Ecology*, <https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20240820.1431.018>. [李雨欣, 曾希柏, 文炯, 等. 有机替代下土壤有机碳组分差异及其对细菌群落的影响[J/OL]. *生态学杂志*, <https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20240820.1431.018> 1—14.]
- [7] Yu Y F, Chen H, Chen G L, et al. Deciphering the crop-soil-enzyme C : N : P stoichiometry nexus : A 5-year study on manure-induced changes in soil phosphorus transformation and release risk[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 934 : 173226.
- [8] Qin J W. Effects of organic nitrogen substitution on plant nitrogen transport and yield formation of winter wheat in southern Shanxi[D]. Taigu, Shanxi: Shanxi Agricultural University, 2021. [秦基伟. 有机氮替代对晋南冬小麦植株氮素运转及产量形成的影响[D]. 山西太谷: 山西农业大学, 2021.]
- [9] Xiao D K, Ding Z J, Hu R, et al. A suitable replacement ratio of organic nitrogen for high rice yield and quality under different soil fertility levels and nitrogen application rates[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28 (10): 1804—1815. [肖大康, 丁紫娟, 胡仁, 等. 不同地力水平和施氮量下水稻优质高产的氮肥有机替代比例[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28 (10): 1804—1815.]
- [10] Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (8): 3937—3947. [王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2008, 28 (8): 3937—3947.]
- [11] Gao J L, Liang T G, Zhang D M, et al. Hyperspectral remote sensing of forage stoichiometric ratios in the senescent stage of alpine grasslands[J]. *Field Crops Research*, 2024, 313 : 109427.
- [12] Hernández-Romero Á H, Perroni Y, Sánchez Velásquez L R, et al. Soil C : N : P stoichiometric signatures of grasslands differ between tropical and warm temperate climatic zones[J]. *Biogeochemistry*, 2024, 167 (7): 909—926.
- [13] Chen G L, Yuan J H, Chen H, et al. Manure application influences microbial stoichiometry and alters microbial life strategies to regulate phosphorus bioavailability in low-P paddy soil[J]. *Soil & Tillage Research*, 2024, 244 : 106241.
- [14] Chen G L, Yuan J H, Chen H, et al. Animal manures promoted soil phosphorus transformation *via* affecting soil microbial community in paddy soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 831 : 154917.
- [15] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, et al. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations[J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85 (2): 133—155.
- [16] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science

- and Technology Press, 2000. [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.]
- [17] Tiessen H, Stewart J W B, Cole C V. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing pedogenesis[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1984, 48 (4): 853—858.
- [18] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34 (9): 1309—1315.
- [19] Yuan X B, Niu D C, Gherardi L A, et al. Linkages of stoichiometric imbalances to soil microbial respiration with increasing nitrogen addition: Evidence from a long-term grassland experiment[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 138: 107580.
- [20] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Hill B H, et al. Vector analysis of coenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 93: 1—7.
- [21] Wang Y, Zhao X, Wang L, et al. Phosphorus fertilization to the wheat-growing season only in a rice-wheat rotation in the Taihu Lake region of China[J]. *Field Crops Research*, 2016, 198: 32—39.
- [22] Yang H Y. Characteristics of soil phosphorus pool and microflora under rice-wheat rotation[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021. [杨海燕. 稻麦轮作土壤磷库特征及微生物区系研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.]
- [23] Li Q S, Zhao H, Wang Z P, et al. Effects of organic fertilizer replacing partial chemical fertilizer on nutrient utilization and soil enzyme activity in a rice-wheat cropping system[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2020, 51 (4): 912—919. [李其胜, 赵贺, 汪志鹏, 等. 有机肥替代部分化肥对稻麦轮作土壤养分利用和酶活性的影响[J]. *土壤通报*, 2020, 51 (4): 912—919.]
- [24] Zhao J, Li Y, Ran W, et al. Effects of organic manure partial substitution for chemical fertilizer on crop yield and soil microbiome in a rice-wheat cropping system[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2016, 39 (4): 594—602. [赵军, 李勇, 冉炜, 等. 有机肥替代部分化肥对稻麦轮作系统产量及土壤微生物区系的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2016, 39 (4): 594—602.]
- [25] Huang W J, Jiang N, Chen X D, et al. Effects of long-term application of chemical fertilizers on soil phosphorus forms, phosphatase activity and bacterial *phoD* gene abundance and diversity in red soil[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43 (2): 487—493. [黄文晶, 姜楠, 陈晓冬, 等. 长期施用化肥对红壤磷形态、磷酸酶活性及 *phoD* 基因丰度和多样性的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43 (2): 487—493.]
- [26] Zhang Y J, Yuan S, Gao W, et al. Long-term manure and/or straw substitution mediates phosphorus species and the phosphorus-solubilizing microorganism community in soil aggregation[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2025, 378: 109323.
- [27] Huang S, Peng X X, Huang Q R, et al. Soil aggregation and organic carbon fractions affected by long-term fertilization in a red soil of subtropical China[J]. *Geoderma*, 2010, 154 (3/4): 364—369.
- [28] Sharpley A N, McDowell R W, Kleinman P J A. Amounts, forms, and solubility of phosphorus in soils receiving manure[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68 (6): 2048—2057.
- [29] Chen G L, Yuan J H, Wang S Q, et al. Soil and microbial C: N: P stoichiometries play vital roles in regulating P transformation in agricultural ecosystems: A review[J]. *Pedosphere*, 2024, 34 (1): 44—51.
- [30] Guan G. Effects of fertilizer application modes on yield and nutrient uptake of rice and wheat and soil biological properties[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012. [管冠. 施肥模式对稻麦产量、养分吸收及土壤生物学性状的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.]
- [31] Cheng Q, Mao X L, Sun T, et al. Effects of long-term combined application of chemical fertilizers with different organic materials on soil microbial ecological stoichiometry and community structure[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2024, 30 (2): 209—220. [程琪, 毛霞丽, 孙涛, 等. 长期化肥与不同有机物料配施对土壤微生物生态化学计量特征和群落结构的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2024, 30 (2): 209—220.]
- [32] Liu H S, Cui J H, Liu M, et al. Effects of replacing part of chemical fertilizer with organic fertilizer on Foxtail Millet yield, soil nutrients and enzyme activities[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2022 (7): 71—81. [刘寒双, 崔纪菡, 刘猛, 等. 有机肥替代部分化肥对谷子产量、土壤养分及酶活性的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2022 (7): 71—81.]
- [33] Tian S Y, Zhu B J, Yin R, et al. Organic fertilization promotes crop productivity through changes in soil aggregation[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 165: 108533.
- [34] Wang P H, Zhang Q W, Shi Y L, et al. Effects of straw mulching and organic fertilizer on the stoichiometry of soil extracellular enzymes in eroded slope farmland[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29 (3): 459—471. [王珮环, 张晴雯, 石玉龙, 等. 秸秆覆盖和配施有机肥对侵蚀坡耕地土壤胞外酶化学计量特征的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29 (3): 459—471.]

- 459—471.]
- [35] Lin X G, Feng Y Z, Chen R R. Research progresses of soil microorganisms driven nutrient coupling cycles in fluvo-aquic soils of China[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23 (6): 1575—1589. [林先贵, 冯有智, 陈瑞蕊. 农田潮土养分耦合循环的微生物学机理研究进展[J]. *植物营养与肥科学报*, 2017, 23 (6): 1575—1589.]
- [36] Wang C J, Wang Q Q, Xu H, et al. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry characteristics of bulk soil, organic matter, and soil microbial biomass under long-term fertilization in cropland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38 (11): 3848—3858. [王传杰, 王齐齐, 徐虎, 等. 长期施肥下农田土壤-有机质-微生物的碳氮磷化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2018, 38 (11): 3848-3858.]

(责任编辑: 卢 萍)