

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2024.06.030

王曼,姜永孟,张世良,等.树种混交对侵蚀退化地马尾松林土壤酶活性和碳利用效率的影响[J].水土保持学报,2024,38(6):264-272.

WANG Man, JIANG Yongmeng, ZHANG Shiliang, et al. Effects of mixing tree species on soil enzyme activity and carbon-use efficiency in eroded Masson pine forest[J].Journal of Soil and Water Conservation,2024,38(6):264-272.

树种混交对侵蚀退化地马尾松林土壤酶活性和碳利用效率的影响

王曼,姜永孟,张世良,张锦秀,郑琳敏,曾志伟,吕茂奎,谢锦升

(福建师范大学地理科学学院,福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室,福州 350007)

摘要: [目的] 土壤微生物代谢效率深刻地影响侵蚀退化地恢复过程土壤养分循环和土壤碳固存,然而目前尚不清楚树种混交如何影响侵蚀红壤区马尾松林土壤胞外酶化学计量特征和微生物碳利用效率。[方法] 以侵蚀退化地不同恢复年限的马尾松纯林和马尾松—木荷混交林作为研究对象,测定不同林分的土壤理化性质、胞外酶活性及磷脂脂肪酸标志物,计算土壤酶化学计量比及微生物碳利用效率(CUE)。[结果] (1)随恢复年限的增加,混交林土壤酸性磷酸酶(AP)和 β -葡萄糖苷酶(β G)活性显著降低,同时混交林C:N_{EEA}(β G:NAG)、向量长度(VL)和向量角度(VA)低于纯林,而C:P_{EEA}(β G:AP)和N:P_{EEA}(NAG:AP)则相反,表明长期混交有利于缓解微生物的碳限制和磷限制。(2)混交有利于提高CUE并随着林龄增加而显著增加。具体而言,与Y39-CF和Y19-MF相比,Y39-MF分别显著增加200.00%和136.84%。(3)分析土壤酶活性特征及CUE与环境因子的关系发现,土壤碳氮磷有效性是重要影响因素,主要影响AP活性、C:P_{EEA}、N:P_{EEA}、VL、VA和CUE,而土壤养分化学计量比则主要影响 β G活性和C:N_{EEA}。(4)冗余分析(RDA)结果表明,真菌与细菌的比值主要影响混交林中的土壤酶活性特征及CUE,而纯林中的主要影响因素则是放线菌和革兰氏阴性菌。[结论] 混交显著提高森林土壤养分,影响土壤胞外酶的释放,并提高CUE,有利于土壤碳固存。因此,在未来马尾松林的治理与研究中要考虑纯林和次生林的差异。

关键词: 树种混交; 恢复年限; 微生物胞外酶; 酶化学计量

中图分类号:S714.3 文献标识码:A 文章编号:1009-2242-(2024)06-0264-09

Effects of Mixing Tree Species on Soil Enzyme Activity and Carbon-Use Efficiency in Eroded Masson Pine Forest

WANG Man, JIANG Yongmeng, ZHANG Shiliang, ZHANG Jinxiu,

ZHENG Linmin, ZENG Zhiwei, LYU Maokui, XIE Jinsheng

(College of Geographical Science, Fujian Normal University, Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-Geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

Abstract: [Objective] Soil microbial metabolic efficiency profoundly affects soil nutrient cycling and soil carbon sequestration in the recovery process of eroded and degraded areas. However, it is unclear how tree species mixture affects soil extracellular enzyme stoichiometry and microbial carbon-utilization efficiency in single *Pinus massoniana* plantation in the eroded red soil area. [Methods] In this study, we used single *P. massoniana* plantation, and *P. massoniana* and *Schima superba* mixed plantation with different restoration years, determined the soil physicochemical properties, extracellular enzyme activity and phospholipid fatty acid markers of different forests, and calculated the soil enzyme stoichiometric ratio and microbial carbon-utilization efficiency (CUE). [Results] (1) With the increase of restoration years, soil acid phosphatase (AP) and β -glucosidase (β G) activities were significantly reduced, while C:N_{EEA} (β G:NAG),

收稿日期:2024-06-20 修回日期:2024-09-02 录用日期:2024-09-06 网络首发日期(www.cnki.net):2024-12-09

资助项目:国家自然科学基金项目(32030073);福建省林业科技计划项目(2021FKJ16)

第一作者:王曼(1998—),女,硕士研究生,主要从事侵蚀退化地植被恢复研究。E-mail:1933351216@qq.com

通信作者:吕茂奎(1986—),男,副研究员,博士,主要从事生态恢复与森林地下碳过程对全球变化响应研究。E-mail:228lmk@163.com

http://stbxb.alljournal.com.cn

vector length (VL) and vector angle (VA) of the mixed forest were lower than that of pure forest, while $C:P_{EEA}$ ($\beta G:AP$) and $N:P_{EEA}$ ($NAG:AP$) showed the opposite trend, indicating that long-term mixing is beneficial to alleviate the carbon limitation and phosphorus limitation of microorganisms. (2) Mixing was beneficial to improve CUE and significantly increased with the increase of forest age. Specifically, compared with that of Y39-CF and Y19-MF, CUE of Y39-MF significantly increased by 200.00% and 136.84%, respectively. (3) By analyzing the characteristics of soil enzyme activity and the relationship between CUE and environmental factors, it was found that soil carbon, nitrogen and phosphorus availability was an important influencing factor, mainly affecting AP activity, $C:P_{EEA}$, $N:P_{EEA}$, VL, VA and CUE, while the stoichiometric ratio of soil nutrients mainly affected βG activity and $C:N_{EEA}$. (4) The results of redundancy analysis (RDA) showed that the ratio of fungi and bacteria mainly affected the characteristics of soil enzyme activity and CUE in the mixed forest, while the main influencing factors in pure forest were actinomyces and Gram-negative bacteria. [Conclusion] Mixing tree species significantly improves forest soil nutrients, affects the release of soil extracellular enzymes, and improves CUE, and it is conducive to soil carbon sequestration. Therefore, the differences between pure forest and secondary forest should be considered in future management and research of *P. massoniana* forest.

Keywords: mixed tree species; restoration time; microbiological extracellular enzymes; the enzyme stoichiometry

Received: 2024-06-20

Revised: 2024-09-02

Accepted: 2024-09-06

Online(www.cnki.net): 2024-12-09

土壤微生物是土壤物质循环与养分转化过程的核心,也是维系陆地生态系统功能的关键^[1]。同时,微生物群落恢复也是退化土壤生态功能恢复的重要过程。已有研究^[2]表明,真菌通过菌丝形成并稳定大团聚体,森林中存在的不同菌根真菌的密集网络通过保持大团聚体的稳定性来减少土壤侵蚀,有利于退化森林土壤碳库的稳定性,同时,菌根真菌的存在还影响森林土壤碳氮磷循环,如外生菌根真菌可以通过菌丝分泌物周转缓解腐生微生物碳限制,加速土壤有机质分解和碳输出^[3],而从枝菌根真菌则主要通过增加氮磷的转化,进而促进退化森林恢复。土壤胞外酶是土壤微生物功能发挥的重要介质,不同微生物养分需求和同一微生物不同阶段的养分需求的差异介导不同碳氮磷获取酶释放速率,从而造成酶化学计量比的差异,如在草地生态系统长期恢复过程中,由于氮限制加剧,导致微生物代谢分泌的氮获取酶多于磷获取酶,从而导致 $N:P_{EEA}$ ($NAG:AP$) 随恢复时间的增加而增加^[4]。而在施氮情况下,森林土壤磷限制加剧,适应氮沉降的微生物通过真菌与细菌比值(F/B)的调整使微生物群落向更寡养和耐胁迫转变,同时改变微生物生物量化学计量^[5]。微生物群落结构的变化对胞外酶活性产生影响,已有研究^[6]发现,真菌比细菌产生更广泛的碳磷获取酶,群落中 F/B 较少时,碳磷获取酶活性也较低。因此,研究微生物和土壤酶活性特征的关系可以更好地理解退化森林恢复过程中土壤养分的变化情况。

微生物碳利用效率(CUE)是评估微生物参与土壤碳周转的关键参数,深刻影响森林恢复过程中微生物介导的土壤碳循环过程。森林恢复过程中土壤环境、植物凋落物、微生物群落等均发生显著变化,进而引起 CUE 的巨大差异。相关研究^[7]表明,长期植树造林增加生物量周转时间,抑制微生物呼吸作用,从而显著增加 CUE。DUAN 等^[8]研究进一步指出,CUE 随植物物种多样性的增加显著提升;DENG 等^[9]研究表明,森林恢复过程中林下植被去除后蕨类植物的“生态筛”效应减弱,低质量的松树凋落物量增加,加剧微生物养分需求,导致 CUE 下降。不同生境的微生物群落结构差异也可能导致 CUE 的差别,对黄土高原不同林龄刺槐土壤微生物介导的碳动力学机制研究^[9]发现,在高质量森林底物生境中,CUE 明显高于低质量农作物底物,而在混交过程中土壤环境、凋落物类型及微生物群落产生的巨大变化,无疑对 CUE 产生重大影响,如 HE 等^[10]研究证明,桉树混合种植后 CUE 得到增强,而较高的 CUE 意味着土壤中微生物生物量的输出更大,进而增加微生物介导的有机质形成过程,有效改善纯林土壤有机碳的积累和稳定。也有研究^[9]表明,CUE 通过影响微生物呼吸和根呼吸而对土壤呼吸及土壤碳储量产生深刻的影响。

马尾松因其优异的生长特性和广泛的环境适应能力在我国南方红壤侵蚀区水土流失治理与保持方面发挥重要作用,但近年来,马尾松人工纯林病虫害

现象日益突出、次生演替普遍发生^[11],严重制约马尾松林生态服务功能的发挥和土壤固碳潜力的实现,如覃振凯^[12]研究了广西 4 个林龄的马尾松纯林 0—20 cm 土层土壤有机碳含量,结果发现,土壤有机碳并未随着林龄持续增加,而是在 33 年林龄达到最大值,之后下降。相关研究^[13]表明,人工纯林物种丰富度低,抵御外界干扰的能力弱是制约马尾松人工林可持续发展的关键,而通过引入阔叶树种对马尾松纯林进行混交改造是目前亚热带地区常见的营林和改造模式,成为提升退化马尾松林土壤有机质含量并实现可持续发展的重要方式。然而,微生物作为土壤物质循环与养分转化过程的核心,马尾松林针阔混交改造过程中土壤微生物过程如何调控土壤碳固存和生态系统功能的发挥仍缺乏了解。因此,本研究选择不同恢复年限的马尾松纯林和马尾松-木荷混交林作为研究对象,研究马尾松林土壤酶活性特征及碳利用效率在恢复过程中对树种混交响应,以进一步解释混交措施如何调控土壤微生物过程和功能发挥,以期为区域马尾松林林分质量提升提供一定的科学依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省长汀县河田镇(25°18'40"—26°02'05"N,116°00'45"—116°39'20"E),属中亚热带季风气候,年平均气温 18.3 °C,年平均降水量 1 700 mm。该地区地带性土壤为燕山运动早期形成的中粗粒花岗岩发育的红壤。由于历史因素,山地植被遭大面积破坏,水土流失严重。从 20 世纪 80 年代开始,当地开展大规模的生态修复工作,形成大面积的马尾松单优群落。采用成对试验设计,选取母岩条件相同、地形条件相似的晨光村和八十里河的马尾松纯林及相对应的马尾松木荷混交林作为研究对象,分别为恢复 19 年马尾松纯林(Y19-CF)、恢复 19 年马尾松-木荷混交林(Y19-MF)、恢复 39 年马尾松纯林(Y39-CF)和恢复 39 年马尾松-木荷混交林(Y39-

MF)。样地基本概况为:Y19-CF 和 Y39-CF 均为马尾松纯林,平均树高分别为 9.40,6.63 m,平均胸径分别为 9.60,10.84 cm,Y19-MF 和 Y39-MF 均为马尾松和木荷混交林,其中马尾松平均树高分别为 9.80,10.88 m,平均胸径分别为 10.91,14.10 cm,木荷平均树高分别为 6.16,8.90 m,平均胸径分别为 6.74,14.10 cm,4 个样地林下植被均以芒萁为主,治理前所有样地的背景值基本接近。

1.2 样地布 设与样品采 集

2020 年 8 月分别在恢复 19 年纯林(Y19-CF)、恢复 19 年混交林(Y19-MF)、恢复 39 年纯林(Y39-CF)和恢复 39 年混交林(Y39-MF)4 个不同林分类型样地中各设置 4 个 20 m×20 m 的标准样地,共 16 个 20×20 m 标准样地。每个标准样地内按照“S”形随机钻取多个地点的 0—10 cm 土层土壤并充分混合成 1 个土壤,一部分用于测定土壤酶活性和微生物群落结构,另一部分放于保温箱内,迅速带回实验室,去除石砾和根系并过 2 mm 筛,再次分为 2 部分,其中一部分保存于 4 °C 的土用于土壤微生物量的测定,另一部分自然风干,测定基本理化。

1.3 测 定 方 法

1.3.1 土壤基本理化性质的测定 土壤 pH 采用 FiveEasy Plus™-FE28 型 pH 计测定,其中土水比例为 1 : 2.5;土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)采用土壤碳氮元素分析仪测定;土壤全磷(TP)采用 HClO₄-H₂SO₄通过消煮法提取后,取上清液后使用连续流动分析仪测定^[14];土壤可溶性有机碳(DOC)和土壤可溶性有机氮(DON)利用去离子水浸提后,分别使用总有机碳分析仪和连续流动分析仪测定^[15]。

1.3.2 土壤微生物指标测定 土壤微生物生物量碳(MBC)、微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸(K₂SO₄)法提取,MBC 采用总有机碳分析仪测定。PLFAs 测定参照文献^[16-17]的方法进行提取,本文选择的生物分子标志物见表 1。

表 1 检验土壤微生物种群的脂肪酸标志物

Table 1 Examination of the fatty acid markers in the soil microbial populations

微生物类型	磷脂脂肪酸标记
革兰氏阳性细菌 (GP)	i14 : 0, i15 : 0, a15 : 0, i16 : 0, i17 : 0, a17 : 0
革兰氏阴性细菌 (GN)	16 : 1ω9c, 16 : 1ω7c, cy17 : 0, 18 : 1ω7c, 18 : 1ω5c, cy19 : 0ω8c
丛枝菌根真菌 (VAM)	16 : 1ω5c
放线菌 (ACT)	10Me16 : 0, 10Me17 : 0, 10Me18 : 0
真菌	18 : 1ω9c, 18 : 2ω6, 9c

1.3.3 土壤胞外酶活性测量及酶化学计量计算 土壤水解酶活性测定方法参照文献^[18]。本研究测定 4 种酶活性,酶活性以 1 g 干物质 1 h 产生底物的摩尔数

[μmol/(g·h)]表示,分别为土壤酸性磷酸酶(AP,底物为 4-MUB-phosphate)、β-葡萄糖苷酶(βG,底物为 4-MUB-β-D-glucoside)、纤维素水解酶(CBH,底物为 4-

MUB- β -D-cellobioside)、 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG, 底物为 4-MUB-N-acetyl- β -D-glucosaminide)。

(1)参考 TURNER 等^[19]的研究方法,酶化学计量比计算公式为:

$$C:N_{EEA} = \beta G:NAG \quad (1)$$

$$C:P_{EEA} = \beta G:AP \quad (2)$$

$$N:P_{EEA} = NAG:AP \quad (3)$$

式中: $C:N_{EEA}$ 为 C 获取酶与 N 获取酶的比值; $C:P_{EEA}$ 为 C 获取酶与 P 获取酶的比值; $N:P_{EEA}$ 为 N 获取酶与 P 获取酶的比值; βG 为 β -葡萄糖苷酶;NAG 为 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶;AP 为酸性磷酸酶。

(2)参考 MOORHEAD 等^[20]研究方法,酶向量长度(vector length, VL)和向量角度(vector angle, VA)的计算公式为:

$$VL = [(\ln \beta G / \ln NAG)^2 + (\ln \beta G / \ln AP)^2]^{\frac{1}{2}} \quad (4)$$

$$VA = \text{Degrees}[\text{ATAN} 2(\ln \beta G / \ln AP, \ln \beta G / \ln NAG)] \quad (5)$$

式中:VL 为微生物 C 限制;VA 为微生物 N 或 P 限制,微生物 C 限制随着 VL 的增加而增加,微生物 P 限制随着 VA 的增加而增加,VA < 45°或 > 45°分别表示 N 或 P 限制的相对程度^[20]。

(3)参考 SINSABAUGH 等^[21]研究方法,微生物碳利用效率(CUE)的计算公式为:

$$S_{C:N} = \frac{B_{C:N}}{L_{C:N}} \times \frac{1}{C:N_{EEA}} \quad (6)$$

$$CUE_{C:N} = CUE_{\max} \times \frac{S_{C:N}}{S_{C:N} + K_X} \quad (7)$$

式中: $B_{C:N}$ 为微生物生物量 C 与 N 的比值; $L_{C:N}$ 为不稳定的 C 和 N 的比值; $C:N_{EEA}$ 为 $\beta G:NAG$, CUE_{\max} 为 0.6; K_X 为 0.5。

1.4 数据处理

采用 Excel 2019 软件进行数据初步处理,数据统计分析在 SPSS 26.0 软件中进行,双因素方差分析和配对样本 T 检验用于检验恢复年限和树种混交对土壤理化性质、酶活性特征及 CUE 的影响;皮尔逊相关系数矩阵检验土壤酶活性特征及 CUE 与土壤理化因子的关系,冗余分析(RDA)检验 2 种林分类型中影响土壤酶活性特征及 CUE 的主要微生物群落结构,分别使用 Origin 2024 b 和 Canoco 5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 树种混交和恢复年限对土壤理化性质的影响

由表 2 可知,不同林分之间土壤理化性质差异显著($p < 0.05$)。与 Y39-CF 相比, Y39-MF 的 SOC、TN 和 MN 显著增加,但 Y19-CF 和 Y19-MF 之间土壤理化因子无显著差异。同时,随着林龄增加, Y39-MF 土壤的 pH、TN、TP 和 MN 均显著高于 Y19-MF。

表 2 土壤理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties

指标	Y19		Y39	
	MF	CF	MF	CF
pH	4.00±0.05Ba	4.38±0.13Aa	4.20±0.02Aa	4.24±0.06Aa
SOC/(g·kg ⁻¹)	15.47±2.08Ba	16.37±2.65Aa	22.90±0.12Aa	11.83±1.44Ab
TN/(g·kg ⁻¹)	0.94±0.12Ba	1.03±0.02Aa	1.34±0.06Aa	0.67±0.07Bb
TP/(g·kg ⁻¹)	0.11±0.01Ba	0.13±0.02Aa	0.21±0.02Aa	0.12±0.02Ab
DOC/(mg·kg ⁻¹)	70.96±8.05Aa	59.53±3.55Aa	74.05±7.01Aa	70.78±8.42Aa
MBC/(mg·kg ⁻¹)	177.45±4.78Aa	140.01±11.82Aa	221.28±14.97Aa	151.06±17.97Aa
MBN/(mg·kg ⁻¹)	18.82±4.19Aa	21.09±0.60Aa	35.80±3.51Aa	19.36±2.91Aa
MN/(mg·kg ⁻¹)	6.14±1.06Ba	2.45±0.37Aa	23.26±2.31Aa	2.17±0.18Ab
C:N	14.32±4.42Aa	12.28±3.68Aa	17.08±0.35Aa	17.54±0.62Aa
C:P	141.11±9.76Aa	135.21±17.28Aa	107.84±5.81Ba	103.97±9.77Aa
N:P	8.34±0.40Aa	7.19±0.69Aa	6.32±0.37Aa	5.96±0.62Aa
MBC: SOC	6.34±3.00Aa	2.81±1.96Aa	0.97±0.09Aa	1.36±0.27Aa
MBC: MBN	10.90±2.32Aa	6.62±0.46Aa	6.27±0.38Aa	8.33±1.58Aa
MN(IN): DOC	0.09±0.26Ba	0.04±0.01Aa	0.31±0.14Aa	0.03±0.00Ab

注:表中数据为平均值±标准差;SOC 为土壤有机碳;TN 为全氮;TP 为全磷;DOC 为可溶性有机碳;MBC 为微生物生物量碳;MBN 为微生物生物量氮;MN 为矿质氮;MF 为混交林,CF 为纯林;同列不同大写字母表示不同恢复年限间差异显著,不同小写字母表示树种混交间的差异显著($p < 0.05$)。下同。

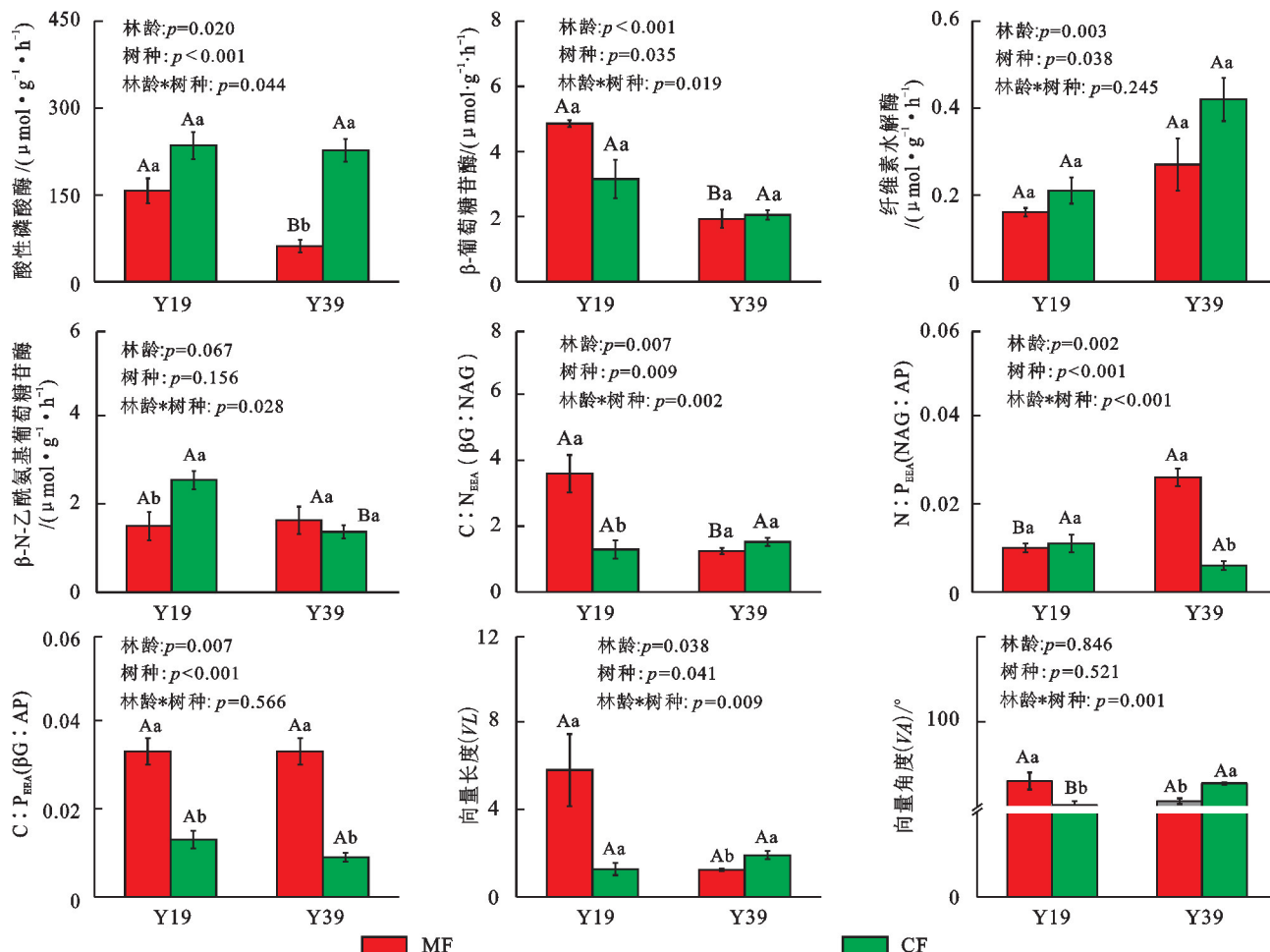
2.2 树种混交和恢复年限对土壤酶活性及化学计量特征的影响

由图 1 可知,不同林分之间土壤酶活性及化学计

量特征差异显著($p < 0.05$)。与 Y39-CF 相比, Y39-MF 的 $N:P_{EEA}$ 和 $C:P_{EEA}$ 显著增加,而 AP、VL 和 VA 则显著降低,与 Y19-CF 相比, Y19-MF 的 C:

N_{EEA} 、 $C:P_{EEA}$ 和 VA 显著增加, NAG 则显著降低。同时, 随着林龄增加, $Y39-MF$ 的 AP 、 βG 和 $C:N_{EEA}$ 显著低于 $Y19-MF$, 而纯林无显著差异。

双因素方差分析结果显示, 恢复年限和树种混交对 AP 、 βG 、 CBH 、 $C:N_{EEA}$ 、 $N:P_{EEA}$ 和 VL 均有显著影响。



注: 图中误差线为标准差。下同。

图 1 不同林分土壤酶活性及化学计量比

Fig.1 Soil enzyme activities and stoichiometric ratios in different forests

2.3 树种混交和恢复年限对微生物碳利用效率的影响

由图 2 可知, 不同林分之间微生物碳利用效率差异显著 ($p<0.05$)。与 $Y39-CF$ 相比, $Y39-MF$ 显著增加 200.00%。同时, 随着林龄增加, 混交林中, $Y39-MF$ 显著增加 136.84%, 而纯林中没有显著差异。且双因素方差分析结果显示, 恢复年限、树种混交及其交互作用对碳利用效率均有显著影响。

2.4 土壤酶活性及其化学计量比与土壤理化性质的相关性分析

由图 3 可知, AP 主要与土壤碳氮磷有效性显著负相关 ($p<0.05$), βG 与土壤 $C:P$ 和 $N:P$ 呈显著正相关 ($p<0.001$); $C:N_{EEA}$ 和 $C:P_{EEA}$ 均与土壤 $C:N$ 、 $C:P$ 呈正相关, 与 pH 呈显著负相关, $C:P_{EEA}$ 还与土壤碳氮有效性呈正相关, $N:P_{EEA}$ 和 CUE 与土壤理化性质的相关性一致, 均与土壤碳氮磷有效性呈极显著正相关 ($p<0.01$), 而 VL 和 VA 则与土壤碳氮磷

有效性呈负相关。

2.5 土壤酶活性与微生物群落结构的相关性分析

以土壤酶活性特征和 CUE 为响应变量, 微生物群落结构为解释变量进行冗余分析 (图 4), 结果表明, 混交林中微生物群落结构解释土壤酶活性特征和 CUE 的 99.97%, 其中 F/B 与第 1 轴呈显著负相关, 与 βG 和 VL 呈高度正相关, 而与 CBH 、 $N:P_{EEA}$ 和 CUE 呈高度负相关, F/B 解释土壤酶活性特征和 CUE 的 69.80%。而纯林中微生物群落结构解释土壤酶活性特征和 CUE 的 99.95%, 其中 ACT 和 GN 与第 1 轴呈显著正相关, ACT 和 GN 分别解释土壤酶活性特征和 CUE 的 45.40% 和 22.40%, ACT 和 GN 均与 βG 高度正相关。

3 讨论

3.1 混交过程中土壤酶活性特征和 CUE 的变化

土壤细胞外酶是微生物功能发挥的媒介和养分需求的体现, 生态酶化学计量的变化反映微生物在群

落水平上对多种资源的适应,并反映土壤的营养状况。本研究中森林混交过程不仅影响土壤酶活性特征,也显著提高 CUE(图 1,图 2)。

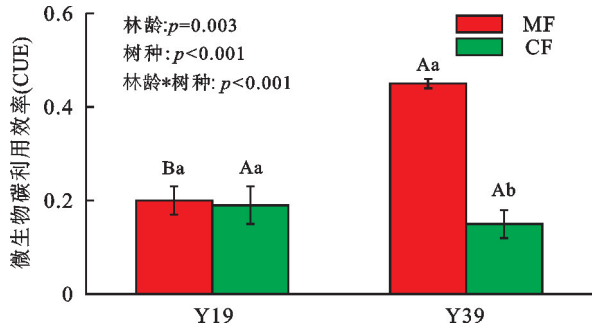
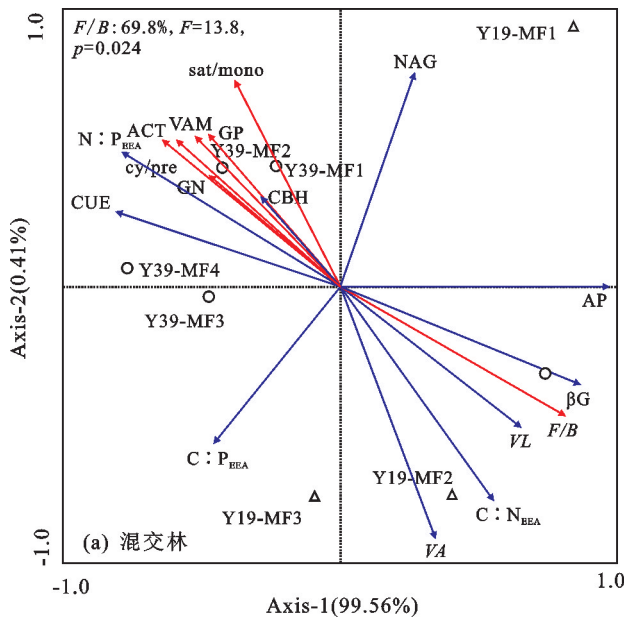


图 2 不同林分土壤微生物碳利用效率

Fig.2 Soil microbial carbon-utilization efficiency in different forests

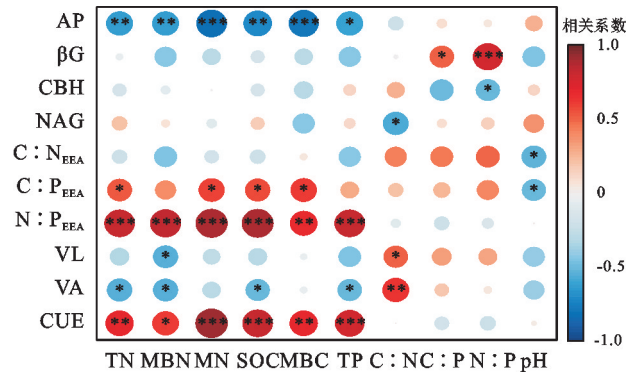


注:红色线条为微生物群落;蓝色线条为土壤酶活性特征及 CUE。

图 4 土壤酶活性特征和 CUE 与微生物群落的冗余分析

Fig.4 Characteristics of soil enzyme activities and redundancy analysis of CUE with the microbial communities

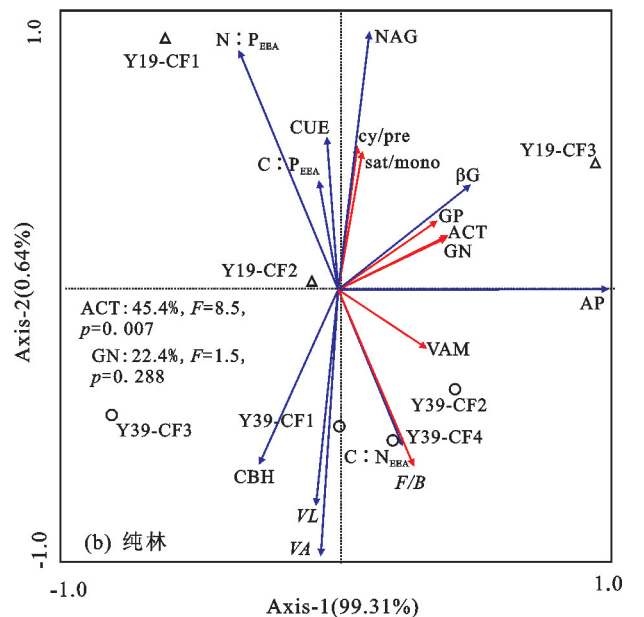
其中, Y19-MF 的 AP、CBH 和 NAG 活性和 Y39-MF 的 AP、βG 和 CBH 活性均下降,可能是因为土壤养分有效性的提高(表 2),微生物养分限制得到缓解,微生物分泌的胞外酶活性降低。在此基础上计算土壤酶化学计量比, Y19-MF 的 C : N_{EEA}、C : P_{EEA} 和 VL 均提高,表明混交初期加剧微生物碳限制。可能是因为森林混交为工程措施,加剧对土壤的扰动,破坏团聚体稳定性,不利于土壤有机碳的固存,导致土壤微生物没有足够的碳和可用养分来满足其资源需求,从而造成碳限制^[22]。混交初期土壤氮含量增加,缓解微生物氮限制,促进微生物对易分解有机碳的利用,使原有土壤有机碳含量减少,造成土壤微生物碳限制加剧^[23]。同时 4 个样地中 C : P_{EEA} 均<1.5,且 VA>45°,表明该区域存在磷限制,与同区域研究^[24]结论一致,可能是因为磷的来源和特性



注: * 表示 p<0.05; ** 表示 p<0.01; *** 表示 p<0.001。

图 3 土壤酶活性特征及 CUE 与土壤理化性质相关性分析

Fig.3 Characteristics of soil enzyme activities and correlations between CUE and soil physicochemical properties



的影响。磷是一种岩石衍生的营养物质,一方面,随着土壤发育的进行和原生矿物的消耗,风化作用释放的磷含量下降,而且亚热带地区高降水量带来强烈的淋溶作用,导致土壤元素浸出,随后养分有效性下降^[25];另一方面,土壤中大部分磷被铁铝氧化物吸附固定,形成铁铝结合态磷,使微生物难以利用,从而造成微生物磷限制^[26]。

CUE 在混交初期的不同林分中没有显著差异,但在 Y39-MF 中显著提高(图 2),表明长期混交有利于 CUE 的提高,而短期混交效果不显著。可能是因为混交初期土壤 C : N 较高,已有研究^[10]表明,微生物需要通过溢出呼吸维持其稳态 C : N,增加碳消耗,因而本研究中混交初期 CUE 相比纯林没有提高。混交后期土壤 C : N 显著下降,此时微生物获取营养的能量消耗低,转化为生物量的比率高,因而

CUE 显著提高。混交早期由于工程措施对土壤环境的影响,微生物生存面临较大的环境胁迫,因此在早期土壤环境难以提升,并且在相关研究^[27]中也发现,植被类型的变化对土壤微生物过程的影响需要一个较为长期的过程。

3.2 混交过程中土壤酶化学计量特征和 CUE 与微生物养分限制

基于微生物资源分配理论,微生物因自身代谢资源的需求状况调控胞外酶的释放,进而改变土壤酶化学计量比和 CUE,因此,土壤酶化学计量比常被用来表征土壤微生物的相对资源限制。本研究中,C : N_{EEA}、N : P_{EEA} 及 C : P_{EEA} 均与土壤碳氮磷含量及其化学计量比有显著相关性(图 3),与汪金龙等^[28]的研究一致,说明土壤酶化学计量比受土壤养分含量影响较大。与此同时,土壤酶的催化作用对土壤养分子质的迁移和循环也起重要作用,土壤酶将有机质分解为不同产物,进而影响土壤养分含量。VA 与 TN 和 TP 显著负相关,本研究中,VA 表示微生物磷限制,与相关分析结果一致,VA 在混交前期显著增加,后期显著下降,可能是因为土壤中磷含量的变化,已有研究^[21]表明,缺磷土壤的磷获取酶活性较高,而恢复前期土壤磷含量较少,微生物磷限制增大,恢复后期土壤养分状况得到改善,一定程度上满足微生物的资源需求,磷限制得到缓解。CUE 与 TN、MBN、MN、SOC、MBC 及 TP 呈显著正相关,与张尧等^[29]的研究结果一致,是因为土壤理化性质和养分状况会通过影响微生物群落代谢活性,进而影响微生物对碳的分配,导致 CUE 的变化。已有研究^[30]表明,土壤碳氮磷含量及其化学计量比通过改变微生物生物量和微生物代谢限制,从而显著影响微生物 CUE。

本研究发现,微生物群落结构对土壤酶活性特征和 CUE 也有重要影响,真菌和 F/B 主要影响 AP 活性的变化,且与 AP 活性呈显著正相关,可能是因为随着植被的恢复,真菌在微生物群落中的比例有所减少。也有研究^[8]表明,真菌比细菌产生更广泛的碳磷获取酶,而本研究中混交后期由于营养供应充足,根源资源的高氮含量更有利于细菌群落的生长,细菌群落在混交林中数量增加更快,而真菌含量则显著减少,由此导致 F/B 在混交林中的下降趋势,因此碳磷获取酶活性也较低,与 WAN 等^[6]的研究结果一致。本研究发现,CUE 受微生物磷限制的影响,在混交初期,微生物受到磷限制,因而 CUE 较低,而混交后期磷限制得到缓解,CUE 显著高于其他样地,即微生物受到磷限制时,增加对磷的吸收,从而降低 CUE,是因为微生物在受养分限制的环境中,以呼吸或分泌胞外

酶的形式释放碳,以获取受限的养分,从而降低微生物 CUE^[21]。本研究中,CUE 与 F/B 呈显著负相关,与 SOARES 等^[31]的研究结论一致,可能是因为真菌中很大比例的碳被用于酶的生成,而这种资源的流失导致 F/B 高的土壤中 CUE 低,因此,随着 F/B 的下降,混交后期 CUE 显著提高。

4 结论

(1)SOC、TN、TP、MBC、MCN 以及 MN 是影响土壤酶活性特征及 CUE 的重要因子。

(2)土壤酶活性特征和 CUE 与微生物群落结构之间关系密切,其中混交林中的主要影响因素是 F/B,而纯林中则主要受 ACT 和 GN 的影响。

(3)长期树种混交可以改善微生物碳磷限制,提高微生物碳利用效率。

参考文献:

- [1] LIN X R, YANG D, ZHU Y, et al. Changes in root metabolites and soil microbial community structures in rhizospheres of sugarcane under different propagation methods[J]. *Microbial Biotechnology*, 2024, 17 (1): e14372.
- [2] BURRI K, GROMKE C, GRAF F. Mycorrhizal fungi protect the soil from wind erosion: A wind tunnel study [J]. *Land Degradation and Development*, 2013, 24 (4): 385-392.
- [3] 段嘉靖.丛枝菌根真菌和外生菌根真菌对凋落物分解及腐生微生物的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2023. DUAN J J. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and ectomycorrhizal fungi on litter decomposition and saprophytic microorganisms [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.
- [4] WANG J, WANG X T, LIU G B, et al. Fencing as an effective approach for restoration of alpine meadows: Evidence from nutrient limitation of soil microbes[J]. *Geoderma*, 2020, 363: e114148.
- [5] WANG X H, LI S, WU D M, et al. Soil microbes deal with the nitrogen deposition enhanced phosphorus limitation by shifting community structure in an old-growth subtropical forest[J]. *The Science of the Total Environment*, 2024, 928: e172530.
- [6] WAN X H, YU Z P, WANG M J, et al. Litter and root traits control soil microbial composition and enzyme activities in 28 common subtropical tree species[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 110(12): 3012-3022.
- [7] ZHONG Z K, LI W J, LU X Q, et al. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: e108048.

- [8] DUAN P P, FU R T, NOTTINGHAM A T, et al. Tree species diversity increases soil microbial carbon use efficiency in a subtropical forest[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(24): 7131-7144.
- [9] DENG C, LYU M K, XIONG X L, et al. Understory ferns removal downregulates microbial carbon use efficiency and carbon accrual in previously degraded lands[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 340(3): e109631.
- [10] HE Y, JIANG C, FAN R, et al. Mixed *Eucalyptus* plantations enhance soil organic carbon accumulation and chemical stability through soil microbial community and multifunctionality[J]. *Catena*, 2024, 245: e108315.
- [11] 任泽文, 陈昕, 陈玥, 等. 亚热带森林演替中优势种茎干-土壤碳氮磷生态化学计量的变化特征[J]. *江西农业大学学报*, 2024, 46(2): 401-410.
- REN Z W, CHEN X, CHEN Y, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in soil and dominant trees' stem at different stages of subtropical secondary forest succession [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2024, 46(2): 401-410.
- [12] 覃振凯. 马尾松纯林及其与红锥混交林土壤有机碳来源与稳定性研究[D]. 南宁: 广西大学, 2023.
- QIN Z K. Study on organic carbon source and stability of pure forest and mixed forest with red conus [D]. Nanning: Guangxi University, 2023.
- [13] 温远光, 李海燕, 周晓果, 等. 马尾松×红锥异龄混交林对土壤微生物群落结构和功能的影响[J]. *广西科学*, 2019, 26(2): 188-198.
- WEN Y G, LI H Y, ZHOU X G, et al. Effects of uneven-aged *Pinus massoniana* × *Castanopsis hystrix* mixed plantations on structural and functions of soil microbial community[J]. *Guangxi Sciences*, 2019, 26(2): 188-198.
- [14] KOVAR J, PIERZYNSKI G M. Methods of phosphorus analysis for soils, sediments, residuals, and Waters[J]. 2nd edition, Southern Cooperative Series Bulletin 408: Southern Extension and Research Activity (SERA), 2009.
- [15] JONES D, WILLET V. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 991-999.
- [16] FROSTEGÅRD Å, TUNLID A, BÅÅTH E. Use and misuse of PLFA measurements in soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [17] LANDESMAN W J, DIGHTON J. Response of soil microbial communities and the production of plant-available nitrogen to a two-year rainfall manipulation in the New Jersey Pinelands [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1751-1758.
- [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 and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [19] TURNER B L, JOSEPH WRIGHT S. The response of microbial biomass and hydrolytic enzymes to a decade of nitrogen, phosphorus, and potassium addition in a lowland tropical rain forest[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 115-130.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] WANG C L, HENRY H A L, MIAO X Z, et al. Seasonal variation modifies the spatial patterns of soil microbial community structure and enzyme activity in a meadow steppe [J]. *Applied Soil Ecology*, 2023, 182: e104686.
- [23] NING Q S, HÄTTENSCHWILER S, LÜ X T, et al. Carbon limitation overrides acidification in mediating soil microbial activity to nitrogen enrichment in a temperate grassland [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(22): 5976-5988.
- [24] 张秋芳, 陈奶寿, 陈坦, 等. 不同恢复年限侵蚀红壤生态化学计量特征[J]. *中国水土保持科学*, 2016, 14(2): 59-66.
- ZHANG Q F, CHEN N S, CHEN T, et al. Ecological stoichiometry characteristics of eroded red soil in different restoration years[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2016, 14(2): 59-66.
- [25] XU Z W, YU G R, ZHANG X Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in Eastern China (NSTEC) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152-163.
- [26] MORI T, LU X K, AOYAGI R, et al. Reconsidering the phosphorus limitation of soil microbial activity in tropical forests [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(5): 1145-1154.
- [27] QIANG W, HE L L, ZHANG Y, et al. Aboveground vegetation and soil physicochemical properties jointly drive the shift of soil microbial community during subalpine secondary succession in southwest China [J]. *Catena*, 2021, 202: e105251.
- [28] 汪金龙, 胡海波, 周梅佳, 等. 北亚热带不同人工林林分土壤酶化学计量特征[J]. *森林与环境学报*, 2023, 43(1): 68-75.
- WANG J L, HU H B, ZHOU M J, et al. Soil stoichiometric characteristics of different stand plantations in the North Subtropical Region [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2023, 43(1): 68-75.
- [29] 张尧, 陈岚, 王洁莹, 等. 太白山不同海拔森林根际土壤

- 微生物碳利用效率差异性及其影响因素[J].植物生态学报,2023,47(2):275-288.
- ZHANG Y, CHEN L, WANG J Y, et al. Differences and influencing factors of microbial carbon use efficiency in forest rhizosphere soils at different altitudes in Taibai Mountain, China[J].Chinese Journal of Plant Ecology, 2023,47(2):275-288.
- [30] 王强,耿增超,许晨阳,等.施用生物炭对壤土土壤微生物代谢养分限制和碳利用效率的影响[J].环境科学, 2020,41(5):2425-2433.
- WANG Q, GENG Z C, XU C Y, et al. Effects of bio-char application on soil microbial nutrient limitations and carbon use efficiency in Lou soil[J].Environmental Science,2020,41(5):2425-2433.
- [31] SOARES M, ROUSK J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil; Links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry[J].Soil Biology and Biochemistry,2019,131:195-205.
- (上接第 263 页)
- [18] DU H Y, ZHOU F Q, LI C L, et al. Analysis of the impact of land use on spatiotemporal patterns of surface urban heat island in rapid urbanization, a case study of Shanghai, China[J].Sustainability,2020,12(3):e1171.
- [19] 徐宏超,李春林,王昊,等.土地利用变化对京津冀热环境时空演变的影响[J].中国环境科学,2023,43(3):1340-1348.
- XU H C, LI C L, WANG H, et al. Impact of land use change on the spatiotemporal evolution of the regional thermal environment in the Beijing-Tianjin-Hebei urban agglomeration[J].China Environmental Science,2023,43(3):1340-1348.
- [20] SUN R H, CHEN L D. Effects of green space dynamics on urban heat islands:Mitigation and diversification[J].Ecosystem Services,2017,23:38-46.
- [21] CHEN J O, QIU Y B, YANG R, et al. The characteristics of spatial-temporal distribution and cluster of tuberculosis in Yunnan Province, China, 2005—2018 [J].BMC Public Health,2019,19(1):e1715.
- [22] 李喆,陈圣宾,陈芝阳.地表温度与土地利用类型间的空间尺度依赖性:以成都为例[J].生态环境学报,2022,31(5):999-1007.
- LI Z, CHEN S B, CHEN Z Y. Spatial scale dependence between land surface temperature and land use types: A case study of Chengdu City[J].Ecology and Environmental Sciences,2022,31(5):999-1007.
- [23] FANG Q P, LIU C, REN Z B, et al. Spatiotemporal analysis of surface urban heat island dynamics in central Yunnan City cluster[J].Sustainability,2024,16(11):e4819.
- [24] CASELLES V, VALOR E, COLL C, et al. Thermal band selection for the PRISM instrument; 1. Analysis of emissivity-temperature separation algorithms[J].Journal of Geophysical Research:Atmospheres,1997,102(D10):11145-11164.
- [25] PERES L F, DACAMARA C C. Emissivity maps to retrieve land-surface temperature from MSG/SEVIRI [J]. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing,2005,43(8):1834-1844.
- [26] PANWAR M, AGARWAL A, DEVADAS V. Analyzing land surface temperature trends using non-parametric approach: A case of Delhi, India[J].Urban Climate, 2018,24:19-25.
- [27] MOHAMMAD P, GOSWAMI A, CHAUHAN S, et al. Machine learning algorithm based prediction of land use land cover and land surface temperature changes to characterize the surface urban heat island phenomena over Ahmedabad city,India[J].Urban Climate,2022,42:e101116.
- [28] SARIF M O, RIMAL B, STORK N E. Assessment of changes in land use/land cover and land surface temperatures and their impact on surface urban heat island phenomena in the Kathmandu Valley (1988—2018) [J]. ISPRS International Journal of Geo-Information,2020,9(12):e726.
- [29] XIANG Y F, ZHENG B H, BEDRA K B, et al. Spatial and seasonal differences between near surface air temperature and land surface temperature for urban heat island effect assessment[J].Urban Climate,2023,52:e101745.
- [30] BAPPA S A, MALAKER T, MIA M R, et al. Spatiotemporal variation of land use and land cover changes and their impact on land surface temperature; A case of Kutupalong Refugee Camp, Bangladesh [J]. Heliyon, 2022,8(9):e10449.