

DOI: 10.5846/stxb201402150260

叶莹莹, 刘淑娟, 张伟, 舒世燕, 杨珊, 王克林. 喀斯特峰丛洼地植被演替对土壤微生物生物量碳、氮及酶活性的影响. 生态学报, 2015, 35(21):

Ye Y Y, Liu S J, Zhang W, Shu S Y, Yang S, Wang K L. Dynamics of soil microbial biomass and soil enzyme activity along a vegetation restoration gradient in a karst peak-cluster depression area. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21):

喀斯特峰丛洼地植被演替对土壤微生物生物量碳、氮及酶活性的影响

叶莹莹^{1,2,3}, 刘淑娟^{1,2,3}, 张伟^{1,2}, 舒世燕^{1,2,3}, 杨珊^{1,2,3}, 王克林^{1,2,*}

1 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 本文采用经典统计分析 with 通径分析, 研究了桂西北喀斯特峰丛洼地 4 种植被演替阶段 (草丛、灌木林、次生林、原生林) 表层 (0—15 cm) 土壤微生物生物量和土壤酶活性的变化特征, 探讨了其与土壤理化性质之间的关系。结果表明: 土壤微生物生物量和土壤酶活性随植被正向演替的变化规律并不完全一致。土壤微生物生物量碳、微生物生物量氮和碱性磷酸酶活性整体表现为随植被正向演替而增加。而土壤蔗糖酶活性表现为: 次生林 > 草丛 ≈ 灌木林 > 原生林, 脲酶活性表现为: 草丛 ≈ 次生林 ≈ 灌木林 > 原生林。通径分析结果表明, 土壤微生物生物量的直接影响因素和主要影响因素为土壤有机碳; 蔗糖酶活性的直接影响因素为土壤有机碳和土壤微生物生物量碳, 而从总效应来看, 各因素对蔗糖酶活性的影响均较小; 脲酶和碱性磷酸酶活性的直接影响因素和主要影响因素均为全氮, 但全氮对脲酶活性表现为强烈的负效应, 而对碱性磷酸酶活性表现为强烈的正效应。此外, 土壤微生物生物量碳、氮及蔗糖酶、脲酶和碱性磷酸酶活性的剩余通径系数均较大, 说明存在其它未被考虑因素对其具有影响。

关键词: 喀斯特; 土壤微生物生物量; 土壤酶活性; 植被演替; 通径分析

Dynamics of soil microbial biomass and soil enzyme activity along a vegetation restoration gradient in a karst peak-cluster depression area

YE Yingying^{1,2,3}, LIU Shujuan^{1,2,3}, ZHANG Wei^{1,2}, SHU Shiyan^{1,2,3}, YANG Shan^{1,2,3}, WANG Kelin^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Subtropical Agriculture Ecology, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station for Karst Ecosystems, Chinese Academy of Science, Huanjiang 547100, China

3 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

Abstract: Soil microbial biomass and enzyme activity are sensitive to environmental changes and disturbances; consequently, both parameters have been widely used as indicators of ecosystem responses to vegetation succession. However, there remains no consensus about how these variables change during vegetation succession. This knowledge gap may exist because previous studies usually adopt classical statistical analyses, which are not able to reflect the direct influence of one variable on another. However, with path analysis, direct path coefficients and indirect coefficients may be realized, which allows direct and indirect relationship between multiple independent variables and dependent variable to also be obtained. In the present study, the dynamics and influencing factors of soil microbial biomass and enzyme activity during vegetation restoration were investigated. Soil samples were collected from the upper soil layer (0—15 cm) at four

基金项目: 973 计划项目课题 (2015CB452703); 国家自然科学基金项目 (31270555, 41471445); 中国科学院“西部之光”人才培养计划

收稿日期: 2014-02-15; **网络出版日期:** 2015-04-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kelin@isa.ac.cn

vegetation succession stages (i.e., herb, shrub, secondary forest, and primary forest) in a typical karst peak-cluster depression area in northwest Guangxi, China. The characteristics of soil microbial biomass and soil enzyme activity were analyzed with classical statistics, while the one-to-one relationships of soil microbial biomass, soil enzyme activity, soil physical properties, and soil nutrients were obtained by path analysis. Overall, soil microbial biomass carbon (SMBC), soil microbial biomass nitrogen (SMBN), and alkaline phosphatase (ALP) activity increased with vegetation succession. Sucrase (SAC) activity was ordered: secondary forest > herb \approx shrub > primary forest. Urease (URE) activity was ordered: herb \approx secondary forest \approx shrub > primary forest. Path analysis revealed that the direct and main influencing factor for soil microbial biomass was soil organic carbon (SOC). The main influencing factors for SAC were SOC and SMBC, while the total path coefficients of all the factors were small. The main influencing factor for both URE and ALP activity was total nitrogen (TN). TN had a major negative effect on URE activity, whereas it had a major positive effect on ALP activity. Furthermore, the residual path coefficients of SMBC and SMBN, in addition to SAC, URE, and ALP activity, were large, implying that other factors had been neglected in the analysis that have a strong influence on the dynamics of soil microbial biomass and enzyme activity.

Key Words: Karst; Soil microbial biomass; Soil enzyme activity; Vegetation succession; Path analysis

西南喀斯特地区成土速率缓慢、土层浅薄、土地承载能力低,巨大人口压力下不合理的土地利用导致生态系统退化、生境破碎化,出现石漠化等环境问题,制约该地区的可持续发展^[1]。植被恢复与重建是改善该区域生态环境问题的迫切要求。土壤微生物和土壤酶是指示植被恢复过程中生态系统健康水平的重要指标^[2]。一方面,两者均作用于土壤物质转换、能量平衡和生物地球化学循环,对土壤养分、结构、稳定性和植被生态恢复产生重要影响^[3];另一方面,微生物量周转快,对环境变化敏感^[4-6],土壤酶活性对干扰响应敏感,均能反映土壤质量在时间序列或不同环境条件下的变化^[7]。

近几年,已有学者对喀斯特地区土壤微生物生物量和酶活性展开研究,但是,对于该类指标随植被演替的变化趋势没有一致认识。部分研究结果^[8-9]表明喀斯特地区土壤微生物生物量随植被的恢复而增加,然而也有研究显示土壤微生物生物量碳(Soil Microbial Biomass Carbon, SMBC)和土壤微生物生物量氮(Soil Microbial Biomass Nitrogen, SMBN)随植被正向演替呈先增加后降低的趋势^[10]。对于土壤酶活性在植被演替过程中的变化特征,有研究发现,由草丛向乔灌阶段演替时土壤蔗糖酶(Sucrase, SAC)活性显著增大^[11-13],但由乔灌向原生林演替时,SAC活性略有下降^[11]或平稳增加^[12-13],但差异均不显著。土壤脲酶(Urease, URE)活性随植被演替的变化规律更为复杂,崔晓晓等^[11]研究发现 URE 活性随草地、灌丛、乔木演替显著增加;而兰雪等^[13]研究显示,URE 活性大小依次为灌草>灌木>乔木>乔灌>草坡>顶级;邹军等^[14]研究则表明 URE 活性随植被恢复的增加较为平缓。对土壤碱性磷酸酶(Alkaline Phosphatase, ALP)活性的研究表明,在草丛向灌丛演替阶段该酶活性显著增加,而在灌丛向乔木演替阶段则变化不大^[11-12]。综上所述,已有研究对喀斯特地区土壤微生物生物量和土壤酶活性随植被演替的变化趋势有了初步了解,但是由于喀斯特景观类型多样,不同研究的结果并不一致,应有更多针对典型地域的深入研究对其提供理论支持,此外,应结合土壤物理、化学性质来深入探讨土壤微生物生物量和酶活性与土壤环境因子的相互关系,明确土壤微生物学特性随植被演替而变化的驱动因素。

据此,本研究以 SMBC、SMBN、SAC、URE 和 ALP 活性作为研究对象,探讨喀斯特峰丛洼地植被恢复过程中土壤微生物生物量和土壤酶活性的变化特征,并采用通径分析方法探讨土壤理化性质与微生物生物量和酶活性之间的关系,以为喀斯特植被恢复过程中土壤生态服务功能的提升提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西区环江毛南族自治县下南乡的古周村和木论国家级自然保护区(以下简称木论保护

区),两个研究区均为典型喀斯特峰丛洼地景观(图 1)。

古周村位于环江县西南部(24°50' N, 107°55' E), 海拔 376—816 m,属于中亚热带季风气候,多年平均气温 18.5 °C,多年平均降雨量为 1380 mm,雨季平均持续 130—140 d,主要集中在 4—9 月,土壤为石灰岩风化形成的石灰土。灌木林和次生林土层较浅薄,大部分为 15—30 cm,异质性较大;草地土层相对较厚,平均约为 40 cm。古周村是喀斯特生态移民迁出区,虽已实施“退耕还林还草”工程多年,但仍有村民居住。由于人类干扰强度和封育年限不同,不同演替阶段的植被均有分布。其中,退耕草地的恢复年限为 8—15 年,优势种以五节芒 (*Miscanthus floridulus*)、类芦 (*Neyraudia reynaudiana*) 等为主;灌木林封育年限为 20—30 年,至今偶有砍伐,优势种主要为红背山麻杆 (*Alchornea trewioides*)、广西密花树 (*Rapanea kwangsiensis*) 等;次生林封育年限为 50—60 年,少有砍伐,优势种为聚果羊蹄甲 (*Bauhinia brachycarpa* var. *cavaleriei*)、灰毛浆果楝 (*Cipadessa cinerascens*) 等;次生林乔木层下伴生有扁担藤 (*Tetrastigma planicaule*)、藤黄檀 (*Dalbergia hancei*) 等藤本,以及麒麟尾 (*Epipremnum pinnatum*)、肾蕨 (*Nephrolepis cordifolia*) 等林下物种。

木论国家级自然保护区(25°06'09"—25°12'25" N, 107°53'29"—108°05'45" E)位于环江县西北部,北与贵州省茂兰国家级自然保护区相接,海拔在 400—1000 m 之间。亦属中亚热带季风气候区,年均气温 16.8 °C,多年均降雨量 1600 mm,雨季为 4—8 月,年无霜期 310 d。本试验所选峰丛洼地面积 0.98 km²,土壤为石灰土,土层浅薄,平均土深约为 30 cm。木论保护区封育时间 300 年以上,生长着中亚热带隐域性的石灰岩森林植被顶极群落^[9],优势种主要为青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、野独活 (*Milium chunii*) 等。

1.2 样地布设

本研究采用“空间代替时间”的方法,于 2008 年 12 月—2009 年 1 月,结合研究区植被现状,在古周移民迁出区(干扰区)选取草丛、灌木林、次生林(常绿落叶阔叶林群落)3 种不同演替阶段的典型群落,并在木论保护区核心区选取原生林群落作为对照。样地选取前进行样地环境基础(包括地质基础、地形、微地貌等)和土地利用历史调查,综合考量样地的代表性和典型性。每种植被类型选取 3 条不同坡向的标准样线,其中 1 条每隔 30 m 设 1 个标准样方(20 m×30 m),另外 2 条分别在上、中、下坡位各设置一个标准样方,原生林在洼地增设一个标准样方。共设样方 51 个,其中草丛 12 个,灌木林 12 个,次生林因标准样线较其它类型短,仅设 11 个样方,原生林因样线较长且在洼地增设样方,共设样方 16 个。

1.3 土壤取样与分析方法

1.3.1 土壤样品采集

每个样方分成大小相同的 4 个亚样方,每个亚样方设置采样点 5—8 个,用内径 2.5 cm 的土钻按 S 形在有土被分布的小生境(土面、石槽、石洞、石沟、石缝等)取表层 0—15 cm 土壤样品(如土深不足 15 cm 则取到基岩为止),混合之后作为该亚样方的土壤样品。土壤样品采集后,及时带回实验室,去除样品中的石砾、根系和土壤动物等,一部分过 2 mm 筛后于 4 °C 冰箱保存,用于测定土壤微生物生物量碳、氮;一部分风干后制样,用于分析理化性质和酶活性。此外,每个小区选取 2—3 个土被相对较深的小生境,用环刀取样以测定土壤容重。共采集并分析土壤样品 202 个,其中草丛样品 48 个,灌木林样品 46 个,次生林样品 44 个,原生林样品 64 个。

1.3.2 测定方法

土壤微生物生物量碳(SMBC)和土壤微生物生物量氮(SMBN)采用氯仿熏蒸—K₂SO₄提取—自动分析法,

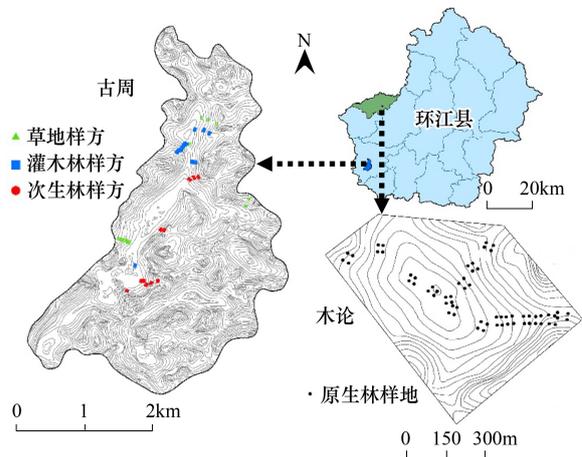


图 1 研究区不同演替阶段样方分布图

Fig. 1 Soil sampling locations in catchment

参照吴金水等^[15]的步骤,提取液中 C 采用总有机碳自动分析仪(TOC 2500)测定,N 采用流动注射仪(FIAstar 5000)测定。土壤酶活性测定:土壤蔗糖酶(SAC)活性采用 3,5—二硝基水杨酸比色法^[16];土壤脲酶(URE)活性采用苯酚-次氯酸钠比色法^[16];土壤碱性磷酸酶(ALP)活性采用对硝基苯磷酸二钠比色法^[17]。土壤理化性质测定参照刘淑娟等^[18-19]的方法。

1.3.3 数据处理

用 Excel 2003 和 SPSS 16.0 软件进行数据处理,并结合 DPS 7.05 进行通径分析^[20]。以往的研究多采用简单相关分析探讨各变量之间的关系,而数学理论认为,在多变量简单相关分析过程中,任意两变量的线性相关系数,都会受到其它变量的影响,并不能反映一个变量(原因)对另一个变量(结果)的直接作用,往往不能正确地说明这两个变量之间的真正关系,甚至常常会得出错误的结论。因此,本文采用通径分析,计算直接和间接通径系数,分析各变量对目标变量的直接影响和间接影响的大小,从而深入探讨各环境因子与目标变量间的相互关系。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段土壤理化性质

不同植被演替阶段的土壤理化性质见表 1,除砂粒含量外,其它指标均存在极显著差异。其中,各演替阶段土壤粘粒含量随植被正向演替呈先降低后增加再降低的特征;土壤粉粒含量与土壤粘粒含量的变化趋势相反,随植被正向演替呈先增加后降低再增加的特征;各演替阶段土壤砂粒含量无显著差异;土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)、全氮(Total Nitrogen, TN)、全磷(Total Phosphorus, TP)、速效氮(Available Nitrogen, AN)、速效磷(Available Phosphorus, AP)、速效钾(Available Potassium, AK)含量均随植被正向演替而增加。

表 1 四个植被演替阶段表层(0—15 cm)土壤理化性质^[18-19]

Table 1 Topsoil (0–15 cm) physical properties and nutrients under four vegetation types (mean ± SE)

演替阶段 Vegetation	草丛 Herb	灌木林 Shrub	次生林 Secondary forest	原生林 Primary forest	F 值 F value
粘粒含量 Clay content/%	39.62±1.62a	32.17±2.11b	39.55±2.28a	20.57±1.86c	22.88 **
粉粒含量 Silt content/%	52.18±1.36c	57.49±1.47b	51.53±1.62c	64.78±1.10a	22.28 **
砂粒含量 Sand content/%	8.19±0.94a	10.35±1.13a	8.92±1.12a	14.65±0.95a	2.91
容重 BD/g cm ⁻³	1.12±0.02a	0.83±0.03b	0.80±0.06b	0.79±0.04b	16.82 **
有机碳 SOC/g kg ⁻¹	29.10±0.75c	64.05±2.25b	57.57±3.42b	73.92±3.55a	45.86 **
全氮 TN/g kg ⁻¹	2.48±0.07c	6.86±0.26b	6.83±0.49b	8.10±0.39a	51.98 **
全磷 TP/g kg ⁻¹	0.72±0.05c	1.19±0.08b	1.51±0.09a	1.60±0.07a	29.09 **
全钾 TK/g kg ⁻¹	7.27±0.42b	9.61±0.87a	8.84±0.68a	5.31±0.24c	12.91 **
速效氮 AN/mg kg ⁻¹	88.02±2.36c	175.77±4.86b	168.90±8.65b	246.62±7.34a	113.663 **
速效磷 AP/mg kg ⁻¹	3.55±0.29c	7.28±0.43b	6.25±0.44b	11.41±0.79a	32.20 **
速效钾 AK/mg kg ⁻¹	64.05±2.66c	73.11±2.12b	76.24±2.52b	105.75±2.99a	51.42 **
pH 值	6.85±0.05b	6.78±0.06b	7.21±0.07a	7.12±0.07a	10.69 **

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$); **, $P < 0.01$; 草丛、灌木林、次生林和原生林的样本数分别为:48、46、44 和 64; BD:容重 Bulk density; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total Phosphorus; TK:全钾 total Potassium; AN:速效氮 Available Nitrogen; AP:速效磷 Available Phosphorus; AK:速效钾 Available Potassium

2.2 不同演替阶段土壤微生物生物量

不同演替阶段 SMBC 表现为:灌木林(1365.98 mg/kg) ≈ 原生林(1322.25 mg/kg) > 次生林(699.23 mg/kg) > 草丛(551.67 mg/kg) (图 2); SMBN 表现为:灌木林(144.85 mg/kg) > 原生林(119.95 mg/kg) > 次生林(95.86 mg/kg) > 草丛(56.84 mg/kg) (图 2)。

2.3 不同演替阶段土壤酶活性

不同植被演替阶段土壤酶活性如图 3。SAC 活性呈现出演替中间阶段高而演替初期和演替后期较低的

规律,具体表现为:次生林($26.97 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$) > 草丛($16.88 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) \approx 灌木林($14.15 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) > 原生林($10.03 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$)。URE 活性总体表现为随植被正向演替进行而降低,具体表现为:草丛($0.46 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) \approx 次生林($0.41 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) \approx 灌木林($0.37 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) > 原生林($0.19 \text{ mg} \text{ g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$)。ALP 活性随植被演替呈增加趋势,但是次生林和灌木林之间差异不显著,具体表现为:原生林($924.10 \mu\text{g} \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 灌木林($546.62 \mu\text{g} \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) \approx 次生林($490.53 \mu\text{g} \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 草丛($177.34 \mu\text{g} \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。

2.4 土壤微生物生物量、土壤酶活性及土壤理化性质的相互关系

利用通径分析探讨了土壤理化性质对土壤微生物生物量和土壤酶活性的影响,结果见表 2。土壤理化性质中对 SMBC 的直接通径系数较大的前五个指标依次为:SOC(1.019) > TN(-0.373) > 粉粒(0.300) > AN(0.197) > TK(0.173)。各因素通过 SOC 对 SMBC 的间接通径系数均较大。可见,SMBC 的主要影响因素为 SOC。

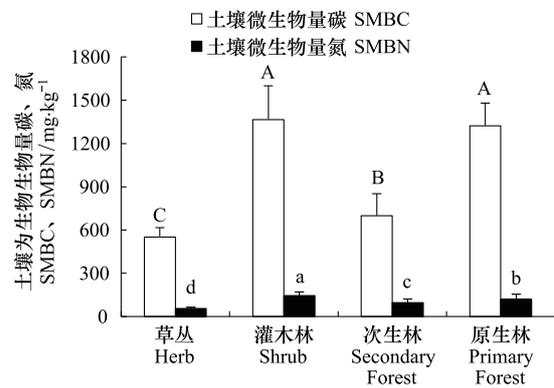


图 2 不同植被演替阶段土壤微生物生物量碳、氮含量

Fig. 2 SMBC and SMBN of different vegetation types

不同大、小写字母分别表示差异达到极显著($P < 0.01$)和显著水平($P < 0.05$); 草丛、灌木林、次生林和原生林的样本数分别为: 48、46、44 和 64; SMBC: 土壤微生物生物量碳 Soil microbial biomass carbon; SMBN: 土壤微生物生物量氮 Soil microbial biomass nitrogen

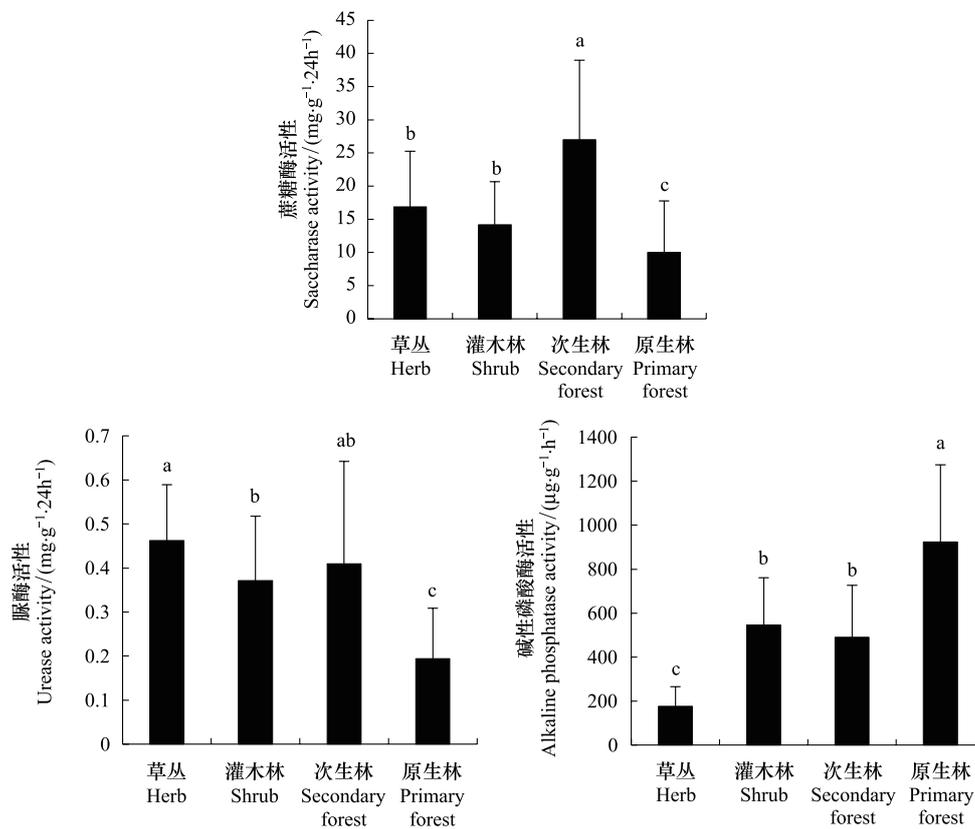


图 3 不同草地类型下土壤蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶的活性

Fig. 3 Soil saccharase urease and alkaline phosphatase activities of different grassland types

不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$); 草丛、灌木林、次生林和原生林的样本数分别为: 48、46、44 和 64

表 2 土壤理化性质对土壤微生物量、土壤酶活性的相关系数和通径系数
Table 2 Path coefficients and correlation coefficients between soil physical and chemical properties affecting activities and soil microbial biomass and enzyme activities

因变量 Dependent variable	有机碳 SOC	总氮 TN	总磷 TP	总钾 TK	速效氮 AN	速效磷 AP	速效钾 AK	粘粒含量 Clay	粉粒含量 Silt	砂粒含量 Sand	容重 BD	pH 值	微生物 生物量碳 SMBC	微生物 生物量氮 SMBN
微生物量碳 SMBC	0.78**	0.73**	0.31**	-0.19**	0.71**	0.35**	0.16*	-0.56**	0.50**	0.38**	-0.49**	0.13		
相关系数 Correlations														
直接通径系数 Direct path coefficients	1.02	-0.37	-0.08	0.17	0.20	-0.07	-0.06	0.09	0.30	0.07	-0.01	-0.06		
间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.24	1.10	0.39	-0.37	0.51	0.42	0.22	-0.65	0.20	0.31	-0.48	0.20		
相关系数 Correlations	0.72**	0.71**	0.39**	-0.13	0.61**	0.32**	0.16*	-0.37**	0.23**	0.35**	-0.54**	0.08		
直接通径系数 Direct path coefficients	0.57	-0.01	0.03	0.08	0.20	-0.00	-0.05	0.02	-0.06	0.04	-0.10	-0.13		
间接通径系数 Indirect path coefficients	0.15	0.72	0.36	-0.21	0.41	0.33	0.21	-0.39	0.28	0.31	-0.44	0.21		
相关系数 Correlations	0.07	0.07	-0.12	-0.01	-0.01	0.00	0.06	0.27**	-0.32**	-0.07	-0.10	0.22	-0.26**	0.04**
直接通径系数 Direct path coefficients	0.81	-0.17	-0.29	0.11	0.13	0.05	-0.02	0.28	-0.04	-0.03	-0.07	0.21	-0.74	0.16
间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.74	0.24	0.17	-0.12	-0.14	-0.05	0.08	-0.01	-0.28	-0.04	-0.04	0.01	0.48	-0.13
相关系数 Correlations	-0.59**	-0.58**	-0.29**	0.40**	-0.54**	-0.29*	-0.10	0.61**	-0.51**	-0.42**	0.37**	-0.02	-0.49**	-0.34**
直接通径系数 Direct path coefficients	0.19	-0.76	-0.13	0.25	0.14	0.06	0.06	0.32	-0.15	-0.06	-0.04	0.15	0.01	0.16
间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.78	0.17	-0.16	0.15	-0.68	-0.35	-0.15	0.30	-0.37	-0.36	0.41	-0.17	-0.49	-0.50
相关系数 Correlations	0.77**	0.77**	0.37**	-0.30**	0.76**	0.47**	0.29**	-0.55**	0.52**	0.33**	-0.50**	0.41**	0.67**	0.50**
直接通径系数 Direct path coefficients	0.10	0.47	0.03	-0.09	-0.04	0.07	0.00	-0.01	0.21	-0.10	-0.01	0.26	0.16	-0.07
间接通径系数 Indirect path coefficients	0.67	0.30	0.35	-0.21	0.80	0.41	0.28	-0.54	0.30	0.43	-0.50	0.16	0.51	0.57

**表示极显著相关 ($P < 0.01$), *表示显著相关 ($P < 0.05$); $n = 202$; SMBC: 土壤微生物量碳; SMBN: 土壤微生物量氮; Soil microbial biomass carbon; Soil microbial biomass nitrogen; SAC: 蔗糖酶
 Saccharase; URE: 脲酶; ALP: 碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase

对 SMBN 的直接通径系数较大的前五个土壤理化性质依次为: SOC(0.569) > AN(0.200) > pH 值(-0.129) > 容重(-0.095) > TK(0.082)。各因素通过 SOC 对 SMBN 的间接通径系数均较大。因此, SMBN 的主要影响因素也是 SOC。

对 SAC 活性的直接通径系数较大的前五个指标依次为: SOC(0.8081) > SMBC(-0.7397) > TP(-0.2851) > 粘粒(0.2775) > pH 值(0.2066)。各因素通过 SOC 和 SMBC 对 SAC 活性的间接通径系数也较大。SOC 对 SAC 活性的影响为正效应, 而 SMBC 对其影响为负效应, 两者的效应相互抵消, 其他因素通过两者对 SAC 活性的间接影响亦是如此。因而各因素同 SAC 的相关系数均较小。综上所述, SAC 活性的直接影响因素是 SOC 和 SMBC; 但是从总效应来看, 各因素对 SAC 活性的影响均较小。

不同土壤性质对 URE 活性的直接通径系数较大的前五个指标依次为: TN(-0.7549) > 粘粒(0.3146) > TK(0.2494) > SOC(0.1892) > SMBN(0.1618)。各因素通过 TN 对 URE 活性的间接通径系数也较大。因此, URE 的主要影响因素为 TN。

对 ALP 活性的直接通径系数较大的前五个指标依次为: TN(0.4705) > pH(0.2551) > 粉粒(0.2121) > SMBC(0.1598) > 砂粒(-0.1038)。各因素通过 TN 对 ALP 活性的间接通径系数均较大。因而, ALP 的直接影响因素为 TN, 而各因素对 ALP 呈现出的极显著相关性主要是其直接效应和间接效应综合作用的结果。

SMBC、SMBN 以及 SAC、URE 和 ALP 活性的剩余项的通径系数均较大, 分别为: 0.550、0.672、0.768、0.642、0.510。这表明, 除以上各项土壤性质外, 存在其他未被考虑因素对这五个指标具有较大影响。

3 讨论

喀斯特地区已有研究对土壤微生物生物量随植被演替的变化趋势的研究结果不完全一致。高喜等^[9]研究发现显示, 喀斯特地区 SMBC 表现为: 林地 > 灌木丛 > 草丛。梁月明等^[8]研究表明, 土壤微生物生物量在不同植被恢复阶段间差异显著, 并随着植被的恢复而增大, 表现为乔木(次生林、原生林) > 灌丛 > 草丛。刘玉杰等^[10]研究则表明, SMBC、SMBN 在草地到灌木林演替阶段增加, 而在灌木林到次生林演替阶段降低。本研究结果与刘玉杰等^[10]相似: 四个演替阶段中灌木林的土壤微生物生物量最大, 具体表现为灌木林 ≈ 原生林 > 次生林 > 草丛, 即土壤微生物生物量随演替进行呈现先增加后降低再增加的波动趋势。草丛到灌木林阶段土壤微生物生物量增大, 表明土壤养分恢复后微生物总量可以较快恢复^[2]。而灌木林到次生林阶段土壤微生物生物量降低, 主要与该阶段林木快速生长造成植物与土壤微生物竞争养分, 微生物活性降低有关^[10, 21]。土壤理化性质中, 土壤微生物生物量的主要影响因素为 SOC。SMBC 和 SMBN 通径分析的剩余系数较大。

各植被恢复阶段 SAC 活性依次为: 次生林 > 草丛 ≈ 灌木林 > 原生林。在草丛和灌木林向次生林演替阶段 SAC 活性显著增大, 与以往的研究^[11-14]结果相似。在次生林向原生林演替阶段 SAC 活性降低, 与崔晓晓等^[11]研究结果相似, 该研究中 SAC 活性在该阶段虽略有下降, 但差异不显著; 而邹军等^[12]和兰雪等^[13]研究则表明灌木林和乔木林之间 SAC 活性差异不大, 与本研究结果不同。本研究中, SOC 和 SMBC 对 SAC 活性的直接通径系数远大于其他因素, 且其他因子通过这两种变量的间接通径系数也较大, 是 SAC 活性的主要直接影响因素, 但是由于两者对该指标的作用效果相反, 相互抵消, 使得各因子同该指标的相关系数较小。另外, SAC 活性随植被恢复的变化特征也与植被群落结构有关。据区智等^[22]研究, 在桂西北喀斯特地区, 物种多样性随正向演替而增高, 最大值出现在亚顶级, 而非演替最高阶段。次生林演替阶段物种的多样性最高, 优势种中既有豆科植物也有禾本科植物, 还有藤本和蕨类, 能分泌较多的 SAC, 且豆科植物分泌出的富含氮素的物质能为微生物活动提供丰富的氮源, 进而提高微生物 SAC 的分泌量。

URE 活性大致随植被演替而降低, 在灌木林向次生林演替阶段略有升高, 但是与灌木林和草丛阶段差异不显著。土壤性质中, TN 是影响 URE 活性的主要因素, 对其具有较强的负效应。我国大部分地区土壤 URE 活性与土壤理化性质的相关性研究^[23-25]结果表明, 土壤脲酶活性与 SOC、TN、AN 等指标均呈显著正相关, 与本研究结果相反。但是也有研究与本研究结果一致: 兰雪等^[13]在喀斯特地区的研究结果显示, 脲酶活性与

TN、AN 呈负相关;姜海燕^[26]等在大兴安岭的研究结果也表明,脲酶活性与 SOC、TN、AN 呈负相关关系。该结果可能与研究区较高的养分含量有关。刘淑娟等^[19]较为系统地研究了土壤养分与土壤脲酶之间的关系,指出土壤全氮对脲酶的影响存在一个阈值(TN 为 3.5 g/kg, AN 为 110 mg/kg),低于此阈值时脲酶活性与 TN 呈正相关,高于此阈值则呈负相关。本研究大多数样地的全氮含量都高于该阈值,因而 TN 与 URE 表现为显著负相关。另外,土壤粘粒含量也是影响酶活性的一个重要因素^[27],土壤酶主要分布于土壤中吸附性较强的部位,URE 主要吸附在粘粒上,粘粒部分 URE 活性较高^[28]。

ALP 活性总体上随植被正向演替而增加,灌木林到次生林演替阶段差异不显著。这与崔晓晓等^[11]和邹军等^[12,14]研究结果相似。ALP 活性的影响因素主要为 TN, TN 对其具有较强的正效应,其他因素则因各自的直接效应和间接效应的综合作用也与 ALP 活性呈现极显著相关性。SMBC 对 ALP 的直接影响较小,说明本研究区 ALP 的主要来源并非土壤微生物,可能是植物根系分泌。

SMBC、SMBN 以及 SAC、URE 和 ALP 活性的剩余项的通径系数均较大,表明存在其他未被考虑因素对这五个指标影响较大,该类因素可能与植被群落结构和凋落物有关。因此,今后对于微生物生物量和酶活性的研究应考虑植被根系分泌和凋落物归还的影响。

4 结论

1.各演替阶段土壤微生物生物量大小依次为,灌木林>(或≈)原生林>次生林>草丛。SAC 活性依次为:次生林>草丛≈灌木林>原生林。URE 活性大致随植被演替而降低,在灌木林向次生林阶段演替时略有升高,但是与灌木林和草丛阶段差异不显著。ALP 活性总体上随植被正向演替而增加,灌木林与次生林演替阶段差异不显著。

2.土壤性质各指标中,SMBC 和 SMBN 的直接影响因素和主要影响因素均为 SOC;SAC 活性的直接影响因素主要是 SOC 和 SMBC,但从总效应来看,各因素对 SAC 活性的影响均较小;URE 和 ALP 活性的直接影响因素和主要影响因素均为 TN,但是 TN 对 URE 活性表现为强烈的负效应,而对 ALP 表现为较强的正效应。

3.SMBC、SMBN 及 SAC、URE 和 ALP 活性的剩余通径系数均较大,表明存在其他未被考虑因素对其影响较大,该类因素可能与植被群落结构和凋落物有关。在今后的研究中,应充分考虑植被根系分泌和凋落物归还对土壤微生物和酶活性的影响。

致谢:中国科学院亚热带农业生态研究所李德军研究员帮助修改英文摘要,在此表示感谢。

参考文献(References):

- [1] 曹建华,潘根兴,袁道先,姜光辉.岩溶地区土壤溶解有机碳的季节动态及环境效应.生态环境,2005,14(2):224-229.
- [2] 任京辰,张平究,潘根兴,宋林华.岩溶土壤的生态地球化学特征及其指示意义—以贵州贞丰—关岭岩溶石山地区为例.地球科学进展,2006,21(5):504-512.
- [3] 李林海,邱莉萍,梦梦.黄土高原沟壑区土壤酶活性对植被恢复的响应.应用生态学报,2012,23(12):3355-3360.
- [4] 何振立.土壤微生物量及其在养分循环和环境质量评价中的意义.土壤,1997,29(2):61-69.
- [5] 陈国潮,何振立,黄昌勇.红壤微生物生物量 C 周转及其研究.土壤学报,2002,39(2):152-160.
- [6] 张成霞,南志标.土壤微生物生物量的研究进展.草业科学,2010,27(6):50-57.
- [7] 曹慧,孙辉,杨浩,孙波,赵其国.土壤酶活性及其对土壤质量的指示研究进展.应用与环境生物学报,2003,9(1):105-109.
- [8] 梁月明,何寻阳,苏以荣,王克林,梁士楚.喀斯特峰丛洼地植被恢复过程中土壤微生物特性.生态学杂志,2010,29(5):917-922.
- [9] 高喜,万珊,曹建华,郝玉昭,黄芬.岩溶区与非岩溶区土壤微生物活性的对比研究.地球与环境,2012,40(4):499-504.
- [10] 刘玉杰,王世杰,刘秀明,刘方.茂兰喀斯特植被演替中土壤微生物量碳氮研究.地球与环境,2011,39(2):188-195.
- [11] 崔晓晓,王纪杰,罗惠宁,俞元春,梁关锋,周垂帆,王圳,张金池.喀斯特峡谷区植被恢复过程中土壤酶活性的变化.南京林业大学学报:自然科学版,2011,35(2):103-107.
- [12] 邹军,李媛媛,张玉武,喻理飞.退化喀斯特植被恢复中土壤蔗糖酶、磷酸酶及过氧化氢酶活性特征研究.广东农业科学,2013,40(14):

88-91.

- [13] 兰雪,戴全厚,喻理飞,杨智.喀斯特退化森林不同恢复阶段土壤酶活性研究.农业现代化研究,2009,30(5):620-624.
- [14] 邹军,喻理飞,李媛媛.退化喀斯特植被恢复过程中土壤酶活性特征研究.生态环境学报,2010,19(4):894-898.
- [15] 吴金水,林启美,黄巧云,肖和艾.土壤微生物生物量测定方法及其应用.北京:气象出版社,2006.
- [16] 关松荫.土壤酶及其研究法.北京:农业出版社,1986.
- [17] Tabatabai M A, Bremner J M. Assay of urease activity in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1972, 4(4): 479-487.
- [18] 刘淑娟,张伟,王克林,陈洪松,舒世燕,谭卫宁.桂西北喀斯特峰丛洼地表层土壤养分时空分异特征.生态学报,2011,31(11):3036-3043.
- [19] 刘淑娟,张伟,王克林,舒世燕,何寻阳,杨珊,潘复静.桂西北喀斯特峰丛洼地不同植被演替阶段的土壤脲酶活性.生态学报,2011,31(19):5789-5796.
- [20] 王丹,王兵,戴伟,李萍.杉木生长及土壤特性对土壤呼吸速率的影响.生态学报,2011,31(3):680-688.
- [21] 杨刚,何寻阳,王克林,黄继山,陈志辉,李有志,艾美荣.不同植被类型对土壤微生物量碳氮及土壤呼吸的影响.土壤通报,2008,39(1):189-191.
- [22] 区智,李先琨,吕仕洪,向悟生,苏宗明,陆树华.桂西南岩溶植被演替过程中的植物多样性.广西科学,2003,10(1):63-67.
- [23] 白翠霞,耿玉清,梁伟.八达岭地区主要森林类型土壤脲酶活性研究.四川农业大学学报,2005,23(4):424-427,481-481.
- [24] 杜天庆,苗果园.豆科牧草根际土壤脲酶活性的研究.中国生态农业学报,2007,15(1):25-27.
- [25] 陈彩虹,叶道碧.4种人工林土壤酶活性与养分的相关性研究.中南林业科技大学学报,2010,30(6):64-68.
- [26] 姜海燕,闫伟,袁秀英.大兴安岭兴安落叶松林土壤酶活性研究.内蒙古农业大学学报:自然科学版,2013,34(1):48-51.
- [27] Dalal R C. Effect of toluene on the energy barriers in urease activity of soils. *Soil Science*, 1975, 120(4): 256-260.
- [28] Hoffmann G. Distribution and origin of some enzymes in soil. *Zeitschrift für Pflanzenernahrung und Bodenkunde*, 1959, 85: 97-104.