

DOI: 10.5846/stxb201809081925

张雅茜,方晰,冼应男,王振鹏,项文化.亚热带区 4 种林地土壤微生物生物量碳氮磷及酶活性特征.生态学报,2019,39(14): - .

Zhang Y Q, Fang X, Xian Y N, Wang Z P, Xiang W H. Characteristics of soil microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus and enzyme activity in four subtropical forests, China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(14): - .

亚热带区 4 种林地土壤微生物生物量碳氮磷及酶活性特征

张雅茜¹, 方晰^{1,2,*}, 冼应男¹, 王振鹏¹, 项文化^{1,2}

1 中南林业科技大学, 生命科学与技术学院, 长沙 410004

2 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站, 会同 438107

摘要:在位于亚热带丘陵区的长沙县大山冲林场选取地域毗邻、环境条件(立地、土壤、气候)基本一致的杉木人工林(CL)和 3 种次生林:马尾松-柯(又名石栎)针阔混交林(PM-LG)、南酸枣落叶阔叶林(CA)、柯-青冈常绿阔叶林(LG-CG), 每种林地随机设置 5 个 20 m×20 m 的样地, 分别采集表层(0—15 cm)和亚表层(15—30 cm)土壤样品, 测定土壤微生物生物量碳(B_c)、氮(B_N)、磷(B_P)和蔗糖酶(INV)、脲酶(URE)、酸性磷酸酶(ACP)、过氧化氢酶(CAT)活性, 分析 4 种林地土壤微生物生物量和酶活性及其与土壤化学性质的关系。结果表明:表层和亚表层土壤 B_c 、 B_N 、 B_P 和 ACP 活性依次为:CA > LG-CG > PM-LG > CL, INV 和 URE 活性依次为:LG-CG > CA > PM-LG > CL, CAT 活性依次为:CA > PM-LG > LG-CG > CL, 说明森林植被恢复对土壤微生物生物量和酶活性有明显的促进作用。通径分析表明, 土壤 B_c 、 B_N 、 B_P 的直接影响因素和主要影响因素分别为 SOC 和 TN/TP, TN 和 TN/TP, TP 和 SOC/TP, 而 TN/TP 与 B_c 之间, TN 与 B_N 之间具有较强的负相关; INV、ACP 活性的直接影响因素主要是 TN、TN/TP, 其中 TN/TP 与 INV、ACP 活性具有较强的负相关; URE、CAT 活性分别为 B_P /TP 和 B_P 、 B_c /SOC 和 SOC, 其中 B_P 与 URE 活性具有较强的负相关, B_c /SOC、SOC 两者与 CAT 活性具有较强的正相关。此外, 土壤 B_c 、 B_N 、 B_P 以及 INV、URE、ACP、CAT 活性的剩余余项通径系数较低, 说明土壤化学性质对土壤微生物生物量, 以及土壤化学性质和微生物生物量对土壤酶活性具有较大的影响。土壤 B_c 、 B_N 、 B_P 之间及其与土壤酶活性呈显著正相关。

关键词:湘中丘陵区; 土壤微生物生物量; 酶活性; 杉木人工林; 次生林; 森林植被恢复; 通径分析

Characteristics of soil microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus and enzyme activity in four subtropical forests, China

ZHANG Ya-qian¹, FANG Xi^{1,2,*}, XIAN Yingnan¹, WANG Zhenpeng¹, XIANG Wenhua^{1,2}

1 College of Life science and technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong, 438107, China

Abstract: We selected four forest types, comprising of *Cunninghamia lanceolata* plantation (CL), *Pinus massoniana-Lithocarpus glaber* coniferous-broad leaved mixed forest (PM-LG), *Choerospondias axillaris* deciduous broad leaved forest (CA) and *Lithocarpus glaber-Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest (LG-CG) in Changsha County, Hunan Province, in a mid-subtropical hilly region of China. Five permanent plots (20 m×20 m) were randomly established in each forest type. Soil samples (0—30 cm) were collected and divided into two layers (0—15 and 15—30 cm). Soil microbial biomass carbon (B_c), nitrogen (B_N), phosphorus (B_P) and activity of Invertase (INV), urease (URE), acid phosphatase (ACP), catalase (CAT) were measured, and variations of soil microbial biomass and enzyme activity and the relationship between soil microbial biomass, enzyme activity and chemical properties were studied. The results showed: (1)

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(201504411);国家自然科学基金项目(30771720,31170426)

收稿日期:2018-09-08; 网络出版日期:2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fangxizhang@sina.com

soil B_c , B_N and B_p , ACP activities were in the order as follows: $CA > LG-CG > PM-LG > CL$, both INV and URE activities were in the order as follows: $LG-CG > PM-LG > CA > CL$, and CAT activity ranked in the order of $CA > PM-LG > LG-CG > CL$, indicating that forest vegetation restoration had a significant promoting impact on the soil microbial biomass and enzyme activity. Path analysis showed that the direct and main influencing factors for B_c were SOC and TN/TP, for B_N were TN and TN/TP, and for B_p were TP and SOC/TP. However, TN/TP had a strong negative effect on B_c , and TN had a strong negative effect on B_N . The direct influencing factors for both INV and ACP activities were TN and TN/TP, of which TN/TP showed a strong negative effect on both INV and ACP activities. The direct influencing factors for URE were B_p/TP and B_p , of which B_p showed a strong negative effect on URE activities, and those for CAT were B_c/SOC and SOC, and also both had major positive effect on CAT. Furthermore, the residual path coefficients of soil B_c , B_N , B_p , in addition to INV, URE, ACP, CAT activity were small, implying soil chemical properties had a great influence on soil microbial biomass, and soil chemical properties and microbial biomass had a great influence on soil enzyme activity. Significant positive correlations were found between B_c , B_N and B_p , and between soil microbial biomass and soil enzyme activity.

Key Words: Hilly area in central Hunan Province; soil microbial biomass; enzyme activity; *Cunninghamia lanceolata* plantation; secondary forest; forest vegetation restoration; path analysis

为保护生物多样性和提升森林生态系统生态功能,20 世纪 90 年以来,中国政府实施了“天然林保护”、“退耕还林”、“长江中上游防护林体系建设”等系列林业生态工程,亚热带地区森林植被恢复迅速,但由于受到不同强度的人为干扰,形成了多种次生植物群落。在特定的土壤类型和气候条件下,根据干扰强度和恢复程度及其物种组成的差异,沿着亚热带森林恢复演替梯度,这些次生植物群落可以划分为灌草丛、灌木林、针阔混交林、落叶常绿阔叶混交林和常绿阔叶林等不同恢复演替阶段^[1]。植被恢复过程中,生物多样性和生态系统健康的变化已受到多个学科专家、学者的普遍关注^[2]。土壤微生物和酶是指示生态系统健康状况的重要指标^[3],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、稳定性和植被恢复有重要的影响^[4]。此外,微生物生物量周转快,与土壤酶活性一样对环境变化响应敏感^[5],能反映土壤质量在时间序列或不同环境条件下的变化^[6];土壤酶活性可代表土壤中物质代谢的旺盛程度,反映微生物对养分的吸收利用状况,不仅能反映土壤微生物活性,而且能表征土壤养分转化能力。

随着人们对地下生态过程认识不断深入,越来越多的学者关注植被恢复对土壤微生物和酶活性及其对各种生态学过程的影响^[7]。研究表明,土壤微生物群落多样性和酶活性受许多环境因子的影响,其中由于植物组成不同所致的土壤理化性质(碳源、pH 值、养分、水分)变异,导致土壤微生物群落结构及功能、酶活性的改变已有很多研究报道^[8-10]。但是土壤养分含量与酶活性之间的关系至今仍没有一致的结论^[10]。尽管有关亚热带地区随着次生林植被恢复演替,群落组成结构趋于复杂,生物量提高,凋落物、根系的数量和质量改变,土壤理化性质、微生物生物量和酶活性的变化趋势有了一定的认识^[11]。然而,土壤微生物生物量与酶活性具体呈现怎样的相关关系,以及结合土壤化学性质深入探讨土壤微生物生物量、酶活性与土壤环境因子的相互关系仍缺乏研究报道^[10,12];而且现有研究多采用简单相关分析探讨土壤微生物生物量、酶活性与土壤养分之间的关系,而数学统计理论认为,在多变量简单相关分析过程中,任意两个变量的线性相关系数都会受到其它变量的影响,不能真实反映一个变量(原因)对另一个变量(结果)的直接作用,往往不能准确地反映两个变量之间的真正关系,甚至常常会得出错误的结论。通径分析在群落植被格局、土壤微生物生物量、酶活性与营养元素之间关系研究等方面已有成功应用^[13-14]。本研究采用空间代替时间的方法,在湘中丘陵区选取地域毗邻、环境条件(立地、土壤、气候)基本一致,由处于不同演替阶段树种组成的 4 种林地作为一个恢复序列,研究土壤微生物生物量、酶活性的变化趋势,结合通径分析方法分析 4 种林地土壤微生物生物量、酶活性与土壤化学性质的关系,以验证以下假设:(1)土壤微生物生物量、酶活性随着森林植被恢复而提高;(2)土壤化学性质的变化对土壤微生物生物量影响显著;(3)土壤微生物生物量、化学性质的变化对土壤酶活性影响显著。在理论上明确植被恢复对土壤微生物学特性的影响机制,在实践上为亚热带森林植被恢复和保护以及森林开发利

用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究样地概况

研究样地设置在湖南长沙县大山冲林场(28°24′—28°25′N, 113°18′—113°19′E), 为典型低山丘陵区, 地形起伏较大, 海拔为 55—350 m, 属于幕阜山余脉的西缘, 地势大体从东南向西北倾斜, 坡度多在 20°—30°; 属于亚热带东南季风湿润气候区, 1954—2010 年平均气温 17.3 °C, 7—8 月份极端高温为 39.8 °C, 1—2 月份极端低温 -10.3 °C, 无霜期 216—269 d, 雨量充沛, 年降水量约为 936.4—1954.2 mm, 年平均降水量为 1416.4 mm, 主要集中于 4—7 月份, 相对湿度较大, 平均年日照时间约 1440 h。地带性植被为常绿阔叶林, 土壤以板岩和页岩等变质岩发育而成的酸性粘土质红壤为主。该林场经过 60—70 年的封山育林, 现保存有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)等人工林群落以及处于不同恢复演替阶段的次生林群落, 林场内次生林群落人为干扰少, 为开展亚热带次生林植被恢复演替研究提供了良好的场所。

根据人为干扰程度和森林恢复过程, 在林场内选取地域毗邻、环境条件(立地、土壤、气候)基本一致, 处于不同演替阶段树种组成的 4 种林地:(1)由杉木单一针叶树种组成的人工林(为对照林地);(2)由 60% 马尾松、25% 柯(又名石栎, *Lithocarpus glaber*)和 15% 其他树种组成的针阔混交次生林;(3)由 65% 南酸枣(*Choerospondias axillaries*)、6% 欏木(*Loropetalum chinensis*)、6% 四川山矾(*Symplocos setchuensis*)和 23% 其他树种组成落叶阔叶次生林;(4)由 37% 柯、16% 青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、16% 马尾松和 31% 其他树种组成的常绿阔叶次生林组成一个恢复序列, 分别设置 1 块面积为 1 hm²的长期观测固定样地(分别简称为 CL、PM-LG、CA 和 LG-CG, 下同)。对样地内胸径 ≥ 1 cm 的所有木本植物挂牌编号, 记录植物种类, 测定胸径、树高和冠幅, 并计算 Shannon-Wiener 多样性指数。4 种林地样地的基本特征及其树种组成详见 Liu 等(2014)^[15]的文献。

1.2 土壤样品采集、处理

2016 年 5 月中旬, 在 4 种林地代表性地段分别随机设置 5 个 20 m × 20 m 的样地(每种林地构成 5 个重复), 每个样地沿着对角线均匀设置 3 个采样点, 用土壤钻(内径约 6 cm)按 0—15、15—30 cm 分层采集土壤样品。在室内, 清除土壤样品中的动植物残体、石砾, 将同一个样地 3 个采样点同一土层样品混合均匀, 过 2 mm 土壤筛, 分成 2 份。其中 1 份放入冰箱 0—4 °C 下保存, 用于测定土壤微生物生物量碳(B_C)、氮(B_N)、磷(B_P); 另 1 份自然风干后, 磨碎过 1、0.25 mm 土壤筛。过 1 mm 土壤筛的样品用于测定土壤 pH 值、水解性氮(AN)、有效磷(AP)含量和 4 种酶活性; 过 0.25 mm 土壤筛的样品用于测定有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)含量。

1.3 土壤微生物生物量、酶活性和化学性质的测定

土壤 B_C、B_N采用氯仿熏蒸, 0.5 mol/L K₂SO₄溶液浸提(水土比为 4 : 1), 用 TOC-1020A 分析仪测定浸提液中 SOC 和 TN 含量, 土壤 B_C = E_C/k_{EC}(E_C为熏蒸与未熏蒸土壤 SOC 含量差值; k_{EC}为转换系数, 取值 0.45^[16])。土壤 B_N = E_N/k_{EN}(E_N为熏蒸与未熏蒸土壤 TN 含量差值; k_{EN}为转换系数, 取值 0.45^[16])。土壤 B_P采用氯仿熏蒸, 0.5 mol/L NaHCO₃溶液提取(水土比为 4:1), 用钼蓝比色法测定浸提液中 TP 含量, 土壤 B_P = E_P/k_{EP}(E_P为熏蒸与未熏蒸土壤 TP 含量差值, k_{EP}为转换系数, 取值 0.40^[16])。

土壤蔗糖酶(Invertase, INV)活性用 3,5—二硝基水杨酸比色法, 脲酶(Urease, URE)活性用苯酚钠比色法, 酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)活性用磷酸苯二钠比色法, 过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性用高锰酸钾滴定法测定^[17]。

土壤 pH 值用土水比 1:2.5pH 计法, TN 用 KN580 全自动凯氏半微量定氮仪法, TP 用钼锑抗比色法, AN 用碱解扩散法, AP 用盐酸—氟化铵浸提法测定。4 种林地土壤化学性质如表 1 所示。

1.4 数据处理

土壤 B_C 、 B_N 、 B_P 分别占土壤 SOC、TN、TP 含量的百分比比例,用(1)式计算:

$$B_C(\text{或 } B_N B_P)(\%) = \frac{\text{土壤 } B_C(\text{或 } B_N B_P)}{\text{土壤 SOC(或 TN TP) 含量}} \times 100 \quad (1)$$

用 Excel 2010 统计不同林地各土层各指标的平均值和标准偏差。用 SPSS (Statistical Package for Social Science) 13.0 软件包中的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 的最小显著差数法 (LSD) 检验 4 种林地之间、土层之间各项指标的差异显著性 ($P < 0.05$); 用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 分析林地与土层之间是否存在交互作用; 用 Pearson 相关系数分析土壤微生物生物量与土壤酶活性之间的相关性。结合 DPS7.05 进行通径分析^[13], 计算土壤微生物生物量、酶活性与土壤化学性质之间直接和间接通径系数。用 SigmaPlot 12.5 绘图; 图、表中数据均为平均值 $\pm$ 标准偏差。

表 1 不同林地土壤的化学性质
Table 1 Chemical properties of soils in the four forest-lands

林分类型 Forest type	土层 Soil layer/ cm	pH 值 pH value	SOC/ (g/kg)	TN/ (g/kg)	TP/ (g/kg)	AN/ (mg/kg)	AP/ (mg/kg)	SOC/TN	SOC/TP	TN/TP
CL	0—15	4.55 $\pm$ 0.10Aa	23.00 $\pm$ 4.22Aa	1.22 $\pm$ 0.05Aa	0.23 $\pm$ 0.06Aa	50.52 $\pm$ 12.07Aa	1.47 $\pm$ 0.38Aa	22.37 $\pm$ 7.24Aa	109.62 $\pm$ 49.38Aa	5.51 $\pm$ 3.31Aa
	15—30	4.90 $\pm$ 0.95Aa	18.98 $\pm$ 2.19Aa	0.95 $\pm$ 0.14Aa	0.25 $\pm$ 0.07Aa	40.80 $\pm$ 5.45Aa	0.99 $\pm$ 0.11Aa	23.46 $\pm$ 12.82Aa	78.19 $\pm$ 15.66Aa	3.92 $\pm$ 1.53Aa
PM-LG	0—15	4.48 $\pm$ 0.16Ba	27.20 $\pm$ 7.74Ba	1.48 $\pm$ 0.46Ba	0.28 $\pm$ 0.03Ba	55.63 $\pm$ 14.29Aa	2.29 $\pm$ 0.64Ba	19.26 $\pm$ 6.72ABa	99.15 $\pm$ 37.2Aa	5.38 $\pm$ 2.16Aa
	15—30	4.57 $\pm$ 0.14Ba	17.80 $\pm$ 7.76Aa	1.05 $\pm$ 0.36Aa	0.26 $\pm$ 0.02Aa	36.12 $\pm$ 7.93Aa	1.83 $\pm$ 0.64Ba	16.95 $\pm$ 3.73ABa	67.54 $\pm$ 26.24Aa	4.00 $\pm$ 1.19Aa
CA	0—15	4.68 $\pm$ 0.16Aa	29.70 $\pm$ 5.92Ba	2.33 $\pm$ 0.18Ca	0.32 $\pm$ 0.02Ca	82.47 $\pm$ 15.43Ba	3.52 $\pm$ 0.18Cb	14.10 $\pm$ 2.08Ba	92.52 $\pm$ 16.01Aa	6.70 $\pm$ 1.56Aa
	15—30	4.82 $\pm$ 0.41Aa	22.37 $\pm$ 1.36Ba	1.57 $\pm$ 0.21Ba	0.31 $\pm$ 0.02Ba	70.89 $\pm$ 24.26Bb	2.91 $\pm$ 0.91Ca	13.08 $\pm$ 2.81Ba	73.03 $\pm$ 5.98Ab	5.80 $\pm$ 1.39ABa
LG-CG	0—15	4.68 $\pm$ 0.09Aa	27.98 $\pm$ 7.91Bb	1.84 $\pm$ 0.26 BCa	0.20 $\pm$ 0.03Aa	67.18 $\pm$ 11.65ABa	2.52 $\pm$ 0.84Ba	17.62 $\pm$ 4.42ABa	141.92 $\pm$ 48.85Aa	7.91 $\pm$ 1.71Aa
	15—30	4.65 $\pm$ 0.1Aa	22.24 $\pm$ 7.05Ba	1.30 $\pm$ 0.10Ba	0.21 $\pm$ 0.03Aa	50.32 $\pm$ 17.04Ca	2.54 $\pm$ 0.83Ca	16.77 $\pm$ 1.71ABa	111.36 $\pm$ 46.47Ba	6.74 $\pm$ 2.84Ba

不同大写字母代表同一土层不同林分之间的差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母代表同一林分不同土层之间的差异显著 ($P < 0.05$); CL: 杉木人工林, *Cunninghamia lanceolata* plantation; PM-LG: 马尾松-柯针阔混交林, *Pinus massoniana*-*Lithocarpus glaber* mixed forest; CA: 南酸枣落叶阔叶林, *Choerospondias axillaris* deciduous broad leaved forest; LG-CG: 柯-青冈常绿阔叶林, *Lithocarpus glaber*-*Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest; SOC: 土壤有机碳, Soil organic carbon; TN: 全氮, Total nitrogen; TP: 全磷, Total phosphorus; AN: 水解性氮, Available nitrogen; AP: 有效磷, Available phosphorus

2 结果与分析

2.1 4 种林地土壤微生物生物碳氮磷的变化

从图 1 和表 2 可以看出, 林地、土层均显著影响土壤 B_C 、 B_N 、 B_P , 但林地与土层对土壤 B_C 、 B_N 、 B_P 不存在显著的交互作用 (表 2)。

表 2 林地、土层及其交互作用对土壤 B_C 、 B_N 和 B_P 影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA table of effect of forestland, soil layer and their interaction on soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus

因子 Factor	B_C			B_N			B_P		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
A	3	8.388	0.000	3	9.624	0.000	3	49.848	0.000
B	1	24.688	0.000	1	14.641	0.000	1	15.256	0.000
A×B	3	0.717	0.549	3	0.501	0.684	3	0.495	0.689

A、B 分别代表林分类型、土层深度, A×B 则表示两者之间的交互作用; The A, B represent forest type and soil depth, the A×B represent interactions of forest type and soil depth; B_C : 土壤微生物生物量碳, Soil microbial biomass carbon; B_N : 土壤微生物生物量氮, Soil microbial biomass nitrogen; B_P : 土壤微生物生物量磷, Soil microbial biomass phosphorus

如图 1 所示, 4 种林地 0—15 cm 土层 B_C 、 B_N 和 B_P 分别为 480.50—868.40, 43.80—157.50 和 4.94—24.19

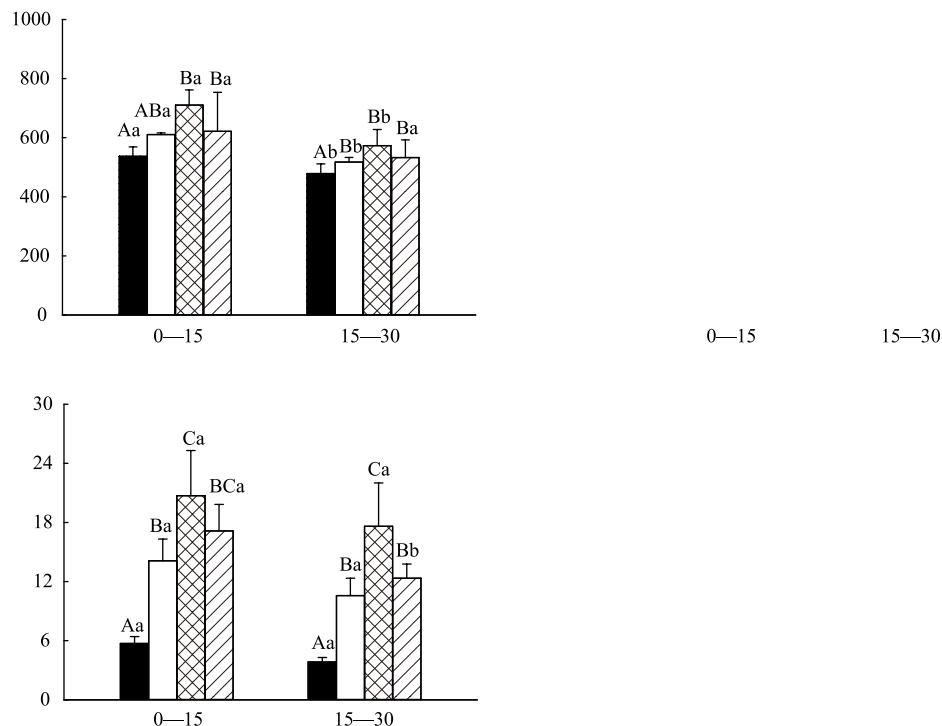


图 1 4 种林地土壤微生物生物量碳氮磷

Fig.1 Soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in different forests

不同大写字母代表同一土层不同林地之间的差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母代表同一林地不同土层之间的差异显著 ($P < 0.05$); CL: 杉木人工林, *Cunninghamia lanceolata* plantation; PM-LG: 马尾松-柯针阔混交林, *Pinus massoniana*-*Lithocarpus glaber* mixed forest; CA: 南酸枣落叶阔叶林, *Choerospondias axillaris* deciduous broad leaved forest; LG-CG: 柯-青冈常绿阔叶林, *Lithocarpus glaber*-*Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest

mg/kg, 变化趋势基本一致, 均表现为: CA > LG-CG > PM-LG > CL, 且 CA、LG-CG 与 PM-LG、CL 差异显著 ($P < 0.05$), 但 PM-LG 与 CL (除 B_p 外) 之间, CA 与 LG-CG 之间差异不显著 ($P > 0.05$), PM-LG、CA、LG-CG 的 B_c 分别比 CL 高 14.33%、29.52%、24.39%, B_n 分别高 11.52%、60.32% 和 45.31%, B_p 分别高 152.14%、237.93% 和 205.30%。15—30 cm 土层 B_c 、 B_n 、 B_p 分别在 349.70—740.00、30.30—109.80 和 3.34—22.95 mg/kg 之间, 变化趋势与 0—15 cm 土层一致, 且 CL 与 PM-LG (除 B_n 外)、CA、LG-CG 差异显著 ($P < 0.05$), PM-LG 与 CA (除 B_c 外) 差异显著 ($P < 0.05$), 与 LG-CG (除 B_n 外) 差异不显著 ($P > 0.05$), CA 与 LG-CG (除 B_p 外) 差异不显著 ($P > 0.05$), PM-LG、CA、LG-CG 的 B_c 分别比 CL 高 17.21%、31.50%、31.79%, B_n 分别高 18.89%、67.34% 和 49.15%, B_p 分别高 178.08%、372.09% 和 227.01%。不同林地之间, B_c 差异最大, 其次是 B_n , B_p 最小。

从图 1 可以看出, 4 种林地 0—15 cm 土层 B_c 、 B_n 、 B_p 均高于 15—30 cm 土层, 且 CL、PM-LG、CA 土层间 B_c 差异显著 ($P < 0.01$), CL、PM-LG 土层间 B_n 差异显著 ($P < 0.05$), LG-CG 土层间 B_p 差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 4 种林地土壤 B_c/B_n 、 B_c/SOC 、 B_n/TN 、 B_p/TP 比值

从表 3 可以看出, 不同林地同一土层 B_c/B_n 不同, 0—15、15—30 cm 土层 CL、PM-LG 显著高于 CA、LG-CG ($P < 0.05$), 但 CL 与 PM-LG 之间, CA 与 LG-CG 差异不显著 ($P > 0.05$)。4 种林地 0—15 cm 土层 B_c/B_n 均低于 15—30 cm 土层, 但差异均不显著 ($P > 0.05$)。

4 种林地同一土层 B_c/SOC 、 B_n/TN 、 B_p/TP 的变化趋势不同。0—15、15—30 cm 土层 B_c/SOC 随着森林植被恢复, 先增高再下降, B_n/TN 随着植被恢复, 先下降再增高, 而 B_p/TP 随着植被恢复, 逐渐增高。4 种林地 15—30 cm 土层的 B_c/SOC 、 B_n/TN (除 CL 外) 高于 0—15 cm 土层, 而 B_p/TP 恰好相反, 但 4 种林地两个土层间的 B_c/SOC 、 B_n/TN 、 B_p/TP 差异均不显著 ($P > 0.05$) (表 3)。

表 3 4 种林地土壤 B_C/B_N、B_C/SOC、B_N/TN、B_P/TP 的比率

Table 3 The ratios of soil B _C /B _N , B _C /SOC, B _N /TN, B _P /TP in four forest lands					
林分类型 Forest type	土层 Soil layer/cm	B _C /B _N	B _C /SOC/%	B _N /TN/%	B _P /TP/%
CL	0—15	8.30±1.56Aa	2.39±0.35Aa	5.40±0.65Aa	2.67±1.06Aa
	15—30	9.71±1.67Aa	2.55±0.35Aa	5.32±0.47Aa	1.61±0.48Aa
PM-LG	0—15	8.46±1.39Aa	2.42±0.77Aa	5.37±1.87Aa	5.08±1.16Ba
	15—30	8.96±0.93Aa	3.28±1.08Aa	6.08±2.22Aa	4.07±0.82Ba
CA	0—15	6.56±1.18Ba	2.47±0.54Aa	4.81±1.21Aa	6.44±1.21Ca
	15—30	7.39±1.84Ba	2.57±0.27Aa	5.23±1.46Aa	5.82±1.84Ca
LG-CG	0—15	6.16±1.44Ba	2.39±0.86Aa	5.69±1.78Aa	8.57±1.81Ca
	15—30	7.15±0.81Ba	2.62±0.94Aa	5.82±0.86Aa	6.06±1.01Ca

2.3 4 种林地土壤酶活性的变化

从图 2 和表 4 可以看出,林地、土层均显著影响土壤 INV、URE、ACP 和 CAT 活性,但林地与土层不存在显著的交互作用(除 ACP 活性外)。

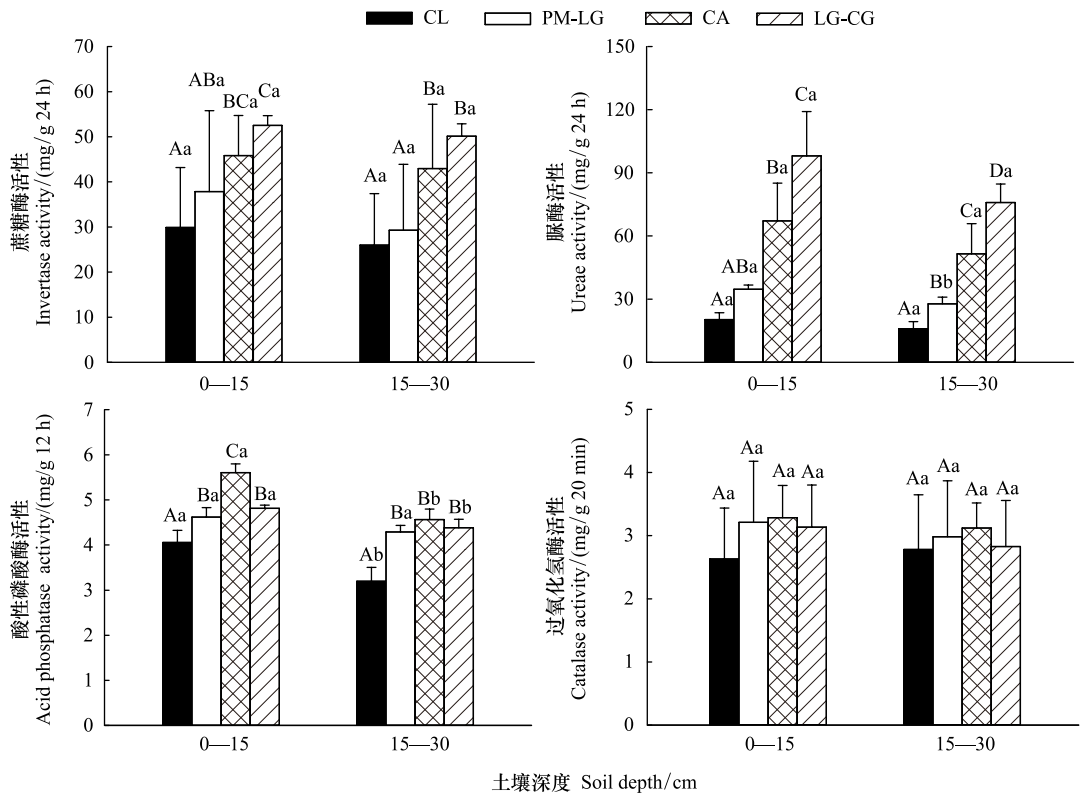


图 2 不同林分土壤酶活性

Fig.2 Soil enzyme activity in different forests

表 4 林地、土层及其交互作用对土壤酶活性影响的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA table of effect of forestand, soil layer and their interaction on soil enzyme activity												
因子 Factor	INV			UER			ACP			CAT		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
A	3	7.818	0.000	3	69.181	0.000	3	81.179	0.000	3	0.810	0.498
B	1	1.387	0.248	3	11.168	0.002	3	97.735	0.000	3	0.338	0.565
A×B	3	0.140	0.935	9	1.237	0.312	9	6.369	0.002	9	0.179	0.910

INV:蔗糖酶, Invertase; URE:脲酶, Urease; ACP:酸性磷酸酶, Acid phosphatase; CAT:过氧化氢酶, Catalase

如图 2 所示,4 种林地 0—15、15—30 cm 土层 INV 活性分别为 17.30—67.49、14.90—25.14 mg/g · 24h,均表现为:LG-CG > CA > PM-LG > CL;0—15 cm 土层,LG-CG、CA 与 CL 差异显著($P < 0.05$);LG-CG 与 PM-LG 差异显著($P < 0.05$),与 CA 差异不显著($P > 0.05$),CA 与 PM-LG 之间,PM-LG 与 CL 之间差异不显著($P > 0.05$);15—30 cm 土层,LG-CG、CA 与 PM-LG、CL 差异显著,而 LG-CG 与 CA 之间,PM-LG 与 CL 之间差异不显著($P > 0.05$);LG-CG、CA、PM-LG 分别比 CL 提高了 75.8%—93.0%、53.4%—65.4%、12.7%—26.6%。4 种林地 0—15、15—30 cm 土层 URE 活性分别为 0.13—1.22、0.13—0.88 mg/g · 24h,也表现为:LG-CG > CA > PM-LG > CL;0—15 cm 土层,LG-CG、CA 与 PM-LG、CL 之间,LG-CG 与 CA 差异显著($P < 0.05$),但 PM-LG 与 CL 差异不显著($P > 0.05$);15—30 cm 土层,CL、PM-LG、CA、LG-CG 两两之间差异显著($P < 0.05$);LG-CG、CA、PM-LG 分别比 CL 增加了 374.4%—381.9%、222.0%—230.0%、70.9%—74.0%。4 种林地 0—15、15—30 cm 土层 ACP 活性分别为 3.59—5.80、2.84—4.98 mg/g · 12h,均表现为 CA > LG-CG > PM-LG > CL;0—15 cm 土层,PM-LG、CA、LG-CG 与 CL 之间,CA 与 PM-LG、LG-CG 之间差异显著($P < 0.05$),但 PM-LG 与 LG-CG 之间差异不显著($P > 0.05$);15—30 cm 土层,PM-LG、CA、LG-CG 与 CL 之间差异显著($P < 0.05$),而 PM-LG、CA、LG-CG 两两之间差异不显著($P > 0.05$),PM-LG、CA、LG-CG 分别比 LC 高 14.0%—34.2%、38.2%—42.7%、18.7%—37.1%。4 种林地 0—15、15—30 cm 土层 CAT 活性分别为 1.64—4.51、2.04—4.43 mg/g · 20min,均表现为 CA > PM-LG > LG-CG > CL,同一土层不同林地两两间差异均不显著($P > 0.05$)。表明 INV、URE 活性随着植被恢复演替呈递增趋势,而 ACP、CAT 活性在恢复演替中期阶段较高,在晚期阶段有所下降。

从图 2 可以看出,0—15 cm 土层 INV、URE、ACP、CAT 活性(除 CL 外)均高于 15—30 cm 土层。但各林地两土层的 INV、URE(除 PM-LG 外)、ACP(除 LC、CA、LG-CG 外)、CAT 活性差异均不显著($P > 0.05$)。

2.4 土壤微生物生物量、土壤酶活性以及其之间的关系

如表 5 所示,土壤 B_C 、 B_N 、 B_P 两两之间呈极显著正相关关系($P < 0.01$),分别与土壤 INV(除 B_N 外)、URE、ACP、CAT(除 B_P 外)活性之间呈显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)的正相关。土壤 INV、URE、ACP 活性两两之间呈极显著正相关关系($P < 0.01$),但三者与 CAT 活性不存在显著的相关关系($P > 0.05$)。表明土壤中多糖的转化循环,有机磷有脱磷与转化,不同 N 素的转化利用之间关系密切并且相互影响,3 种水解酶在促进土壤有机质的转化及参与土壤物质转化和能量交换中,不仅显示其专有特性,同时还存在着共性关系,共同影响着土壤肥力的改善。

表 5 土壤微生物生物量、土壤酶活性以及其之间的相关系数

Table 5 Correlation coefficients between soil microbial biomass, soil enzyme activity and between soil microbial biomass and soil enzyme activity

项目 Item	B_N	B_P	INV	URE	ACP	CAT
B_C	0.752 **	0.603 **	0.336 *	0.487 **	0.719 **	0.423 **
B_N	1	0.632 **	0.306	0.764 **	0.602 **	0.373 *
B_P		1	0.482 **	0.614 **	0.804 **	0.147
INV			1	0.531 **	0.535 **	0.234
URE				1	0.573 **	0.201
ACP					1	0.204

** 表示极显著相关($P < 0.01$), * 表示显著相关($P < 0.05$)

2.5 土壤微生物生物量、土壤酶活性与土壤化学性质的相互关系

利用通径分析探讨了土壤化学性质对微生物生物量,以及土壤化学性质、微生物生物量对酶活性的影响,结果如表 6 所示。

表 6 土壤理化性质对土壤微生物量、土壤酶活性的相关关系和通径系数
Table 6 Path coefficients and correlation coefficients between soil microbial biomass and enzyme activities

因变量 Dependent variable	pH	SOC	TN	TP	AN	AP	SOC/TN	SOC/TP	TN/TP	B _C	B _N	B _P	B _C /B _N	B _C /SOC	B _N /TN	B _P /TP
B _C	相关系数 Correlations	0.016	0.531**	0.567**	0.335*	0.614**	0.563**	-0.311	0.170	0.330*						
	直接通径系数 Direct path coefficients	-0.078	0.832	0.038	-0.138	0.303	0.009	-0.543	-0.079	-0.604						
	间接通径系数 Indirect path coefficients	0.094	-0.301	0.529	0.473	0.311	0.554	0.232	0.249	0.934						
B _N	相关系数 Correlations	0.031	0.394*	0.471**	0.301	0.703**	0.607**	-0.283	0.082	0.263						
	直接通径系数 Direct path coefficients	-0.080	1.121	-1.504	0.092	0.633	0.082	-0.317	-1.204	1.237						
	间接通径系数 Indirect path coefficients	0.111	-0.727	1.975	0.209	0.070	0.525	0.034	1.286	-0.974						
B _P	相关系数 Correlations	-0.118	0.436**	0.567**	0.290	0.566**	0.647**	-0.395*	0.148	0.361*						
	直接通径系数 Direct path coefficients	-0.284	0.024	-0.337	0.621	0.059	0.366	-0.367	0.484	0.158						
	间接通径系数 Indirect path coefficients	0.166	0.412	0.904	-0.331	0.507	0.281	-0.028	-0.336	0.203						
INV	相关系数 Correlations	-0.110	0.465**	0.499**	-0.263	0.397*	0.536**	-0.281	0.503	0.596**	0.306	0.482**	-0.044	-0.296	-0.241	0.620**
	直接通径系数 Direct path coefficients	0.262	-0.774	2.868	-0.843	-0.461	0.368	-0.915	1.843	-2.646	-0.375	0.318	0.480	-0.572	1.287	-0.081
	间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.372	1.239	-2.369	0.580	0.858	0.168	0.634	-1.340	3.242	0.681	0.164	-0.524	0.276	-1.528	0.701
URE	相关系数 Correlations	0.009	0.298	0.326*	-0.106	0.510**	0.595**	-0.242	0.292	0.378*	0.487**	0.764**	-0.535**	-0.025	0.230	0.715**
	直接通径系数 Direct path coefficients	0.034	-0.724	0.252	0.149	-0.160	0.312	0.032	-0.025	-0.198	0.116	0.938	-1.179	-0.488	0.061	1.504
	间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.025	1.022	0.074	-0.255	0.670	0.283	-0.274	0.317	0.576	-0.174	1.793	-0.714	0.463	0.169	-0.789
ACP	相关系数 Correlations	-0.202	0.461**	0.643**	0.230	0.564**	0.705**	-0.465**	0.201	0.446**	0.602**	0.804**	-0.345*	-0.085	-0.215	0.676**
	直接通径系数 Direct path coefficients	-0.210	-0.849	1.571	0.224	-0.247	0.287	-0.211	1.299	-1.414	0.403	-0.129	-0.156	-0.040	0.231	0.483
	间接通径系数 Indirect path coefficients	0.008	1.310	-0.928	0.006	0.811	0.418	-0.254	-1.098	1.860	0.731	0.960	-0.373	-0.045	-0.446	0.193
CAT	相关系数 Correlations	0.374*	0.306	0.292	0.260	0.511**	0.448**	-0.117	0.070	0.127	0.423**	0.373*	-0.188	-0.058	-0.034	0.039
	直接通径系数 Direct path coefficients	0.518	1.244	0.346	-0.108	0.223	0.377	0.645	0.465	-0.265	-0.641	0.504	0.149	1.791	-0.605	-0.525
	间接通径系数 Indirect path coefficients	-0.144	-0.938	-0.054	0.368	0.288	0.071	-0.762	-0.395	0.392	1.064	-0.131	-0.337	-1.849	0.571	0.564

从表 6 可以看出,土壤化学性质中对 B_c 的直接通径系数较大的前 5 个因素依次为: $SOC(0.832) > TN/TP(-0.604) > SOC/TN(-0.543) > AN(0.303) > TP(-0.138)$,各因素通过 SOC 、 TN/TP 对 B_c 的间接通径系数较大(分别为 -0.301 和 0.934)。 SOC 对 B_c 的影响为正相关,而 TN/TP 为负相关,两者的相关性相互抵消,其他因素通过两者对 B_c 的间接影响亦是如此,因而各因素与 B_c 的相关系数均较小。综上所述, B_c 的直接影响因素是 SOC 和 TN/TP 。

对 B_N 的直接通径系数较大的前 5 个因素依次为: $TN(-1.504) > TN/TP(1.237) > SOC/TP(-1.204) > SOC(1.121) > AN(0.633)$ 。各因素通过 TN 、 TN/TP 的间接通径系数较大(分别为 1.975 和 -0.974)。表明 B_N 的直接影响因素是 TN 、 TN/TP 。

对 B_p 的直接通径系数较大的前 5 个因素依次为: $TP(0.621) > SOC/TP(0.484) > SOC/TN(-0.367) > AP(0.366) > TN(-0.337)$ 。各因素通过 TP 、 SOC/TP 的间接通径系数较大(分别为 0.331 和 -0.336)。表明 B_p 的直接影响因素是 TP 和 SOC/TP 。

对 INV 活性的直接通径系数较大的因素为: $TN(2.868) > TN/TP(-2.646) > SOC/TP(1.843) > B_N/TN(1.287) > SOC/TN(-0.915)$,各因素通过 TN 、 TN/TP 的间接通径系数较大(分别为 -2.369 和 3.242) ,表明影响 INV 活性的主要因子是 TN 、 TN/TP 。

对 URE 活性的直接通径系数较大的前 5 个因素依次为: $B_p/TP(1.504)$ 、 $B_p(-1.179)$ 、 $BN(0.938)$ 、 $SOC(-0.774)$ 、 $B_c/SOC(-0.488)$,各因素通过 B_p/TP 、 B_p 的间接通径系数较大(分别为 -0.789 和 1.793) ,表明 URE 活性的直接影响因子是 B_p/TP 、 B_p 。

对 ACP 活性的直接通径系数较大的前 5 个因素依次为: $TN(1.571) > TN/TP(-1.414) > SOC/TP(1.299) > SOC(-0.849) > B_p/TP(0.483)$,各因素通过 TN 、 TN/TP 的间接通径系数较大(分别为 -0.928 和 1.860) ,表明影响 ACP 活性的主要因子是 TN 、 TN/TP ,而一些因子与 ACP 活性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。

对 CAT 活性的直接通径系数较大的因素依次为: $B_c/SOC(1.791) > SOC(1.244) > SOC/TN(0.745) > B_c(-0.641) > B_N/TN(-0.605)$,各因素通过 B_c/SOC 、 SOC 的间接通径系数较大(分别为 -1.849 和 0.938) ,表明影响 CAT 酶活性的直接因子是 B_c/SOC 、 SOC 。

B_c 、 B_N 、 B_p 以及 INV 、 URE 、 ACP 、 CAT 活性的剩余余项通径系数较低,分别为 0.219 、 0.215 、 0.212 、 0.117 、 0.040 、 0.069 和 0.174 。表明土壤化学性质对微生物生物量,以及土壤化学性质和微生物生物量对酶活性具有较大的影响。

3 讨论

3.1 森林植被恢复对土壤微生物生物量的影响

研究表明,不同生态系统土壤微生物生物量差异较大,是生态系统特性与环境因子综合作用的结果,其中林分类型是重要的影响因子之一^[18]。不同林分因组成树种及其数量、生物量、凋落物数量和质量差异,土壤 SOC 及养分含量不同^[19],进而影响土壤微生物生长与繁殖,导致不同林地土壤微生物生物量也不相同^[18-19]。植被恢复对土壤微生物的积极影响主要来自于生物量(凋落物、根系及其分泌物等)增加导致的能源输入增加^[9]。本研究中,随着森林植被恢复,林分组成树种和阔叶树比例增大,细根生物量^[15]、年凋落物量^[20]以及地表凋落物现存量^[21]增加,土壤 SOC 、 TN 、 TP 、 AN 、 AP 含量增加(表 1),土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 整体上呈增加趋势,以 CA 最高,其次是 $LG-CG$,表明森林植被恢复后,土壤微生物生物量较快提高,土壤养分转化速率较高。此外,由于阔叶林(CA 、 $LG-CG$)凋落物养分含量较高,易分解,土壤微生物生物量较高,而针叶林(CL 、 $PM-LG$)凋落物养分含量较低,难分解,土壤微生物效应较差,特别是杉木人工林不仅树种单一,且人为的长期经营活动,导致 SOC 输入量明显减少,因此阔叶林(CA 、 $LG-CG$)各土层 B_c 、 B_N 、 B_p 高于针叶林($PM-LG$ 、 CL),且 3 种次生林($PM-LG$ 、 CA 、 $LG-CG$)各土层 B_c 、 B_N 、 B_p 也高于 CL ,进一步证实了阔叶树种比例增加会提高土壤

养分状况和微生物活性^[22]。此外,本研究中,4种林地土壤 B_p 差异最小,表明植被恢复对土壤 B_p 的改善不如 B_c 、 B_N 明显。同时,土壤 P 含量受成土母质影响较大,有关微生物体 P 的代谢速率、途径和来源仍有待于进一步研究。通径分析结果(表4)表明,土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 与土壤 SOC、TN、TP、AN、AP 含量呈显著或极显著的相关关系($P < 0.01$),但 B_c 、 B_N 、 B_p 的直接影响因素分别为 SOC 和 TN/TP, TN 和 TN/TP, TP 和 SOC/TP,而且剩余余项的通径系数较低,表明土壤微生物生物量的主要影响因素是土壤化学性质,特别是 SOC、TN、TP 含量和 TN/TP、SOC/TP 比值。

土壤 B_c/B_N 比值是衡量土壤微生物群落结构的重要指标^[23]。本研究中,4种林分土壤 B_c/B_N 比值在 6—10 之间波动,略高于李香珍等^[23] 的研究结果(5—9),且同一土层针叶林(CL、PM-LG)高于阔叶林(CA、LG-CG)。可能是由于不同林分组成树种不同,凋落物和根系数量和质量不同及其分解物形成不同的微生物区系所致,这有待于进一步探究。研究表明,土壤 B_c/B_N 比值与土壤有机质质量有关,土壤中有效氮越丰富,则土壤 B_c/B_N 比值越低^[24],与本研究的结果基本一致。

微生物生物量与土壤养分的比值反映了输入土壤有机质向微生物生物量的转化效率、土壤中养分元素的损失和土壤矿物对有机质的固定,更能准确地反映土壤 C、N、P 的动态特征^[25]。该比值越高,土壤 C、N、P 的积累强度越大^[26]。不同林分因组成树种及其数量、生物量以及凋落物数量和质量差异,土壤微生物营养源不同,导致土壤微生物的种类和组成不同,土壤微生物生物量及其与土壤养分的比值也不同^[19]。 B_c/SOC 受土地利用方式改变的影响比 B_c 小,表现更稳定^[27]。本研究中,随着森林植被恢复, B_c/SOC 先增高再下降,在 2.39%—3.28% 之间,表现相对稳定,与现有的研究结果^[12,28-29] 基本一致; B_N/TN 先下降再增高,在 4.81%—6.08% 之间,处于 2.0%—7.8% 之间^[29];而 B_p/TP 逐渐增高,且不同林地之间差异显著,在 1.61%—8.57% 之间,基于处于 2.6%—5.9% 之间^[29]。表明不同林地土壤微生物固 C、N、P 能力不同。可能与不同林地输入有机物质的数量和质量不同有关,造成微生物种类和数量的差异,导致森林恢复过程中土壤微生物学质量的差异。同时,土壤中氮磷的积累和消耗程度取决于土壤有机质的积累和分解^[30]。与 CL、PM-LG 相比,CA、LG-CG 输入土壤有机物质的数量和质量及周转期要优于 CL、PM-LG,土壤微生物活性及微生物生物量高,促进土壤有机质的分解和转化^[31]。因此 B_N/TN 、 B_p/TP 相对较高。15—30 cm 土层 B_c/SOC 、 B_N/TN 高于 0—15 cm 土层,而 B_p/TP 恰好相反,表明深土层微生物固 C、N 能力较强,而固 P 能力较弱。土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 两两之间呈极显著正相关关系,与现有的研究结果一致^[9],是由于土壤微生物对 N、P 的固持作用主要取决于土壤微生物本身的生物量大小^[29]。

3.2 森林植被恢复对土壤酶活性的影响

与土壤微生物生物量一样,土壤酶活性也是表征土壤质量的重要生物学指标,能快速指示土壤质量的变化趋势^[32]。研究表明,土壤酶作为催化土壤众多生化反应的主要载体,受到诸多因素的影响,如土壤水热条件、微生物种类与数量、养分丰缺、植被组成以及地形地貌等^[29,33]。其中植被组成导致凋落物、根系数量与质量的改变,会引起土壤养分的变化,因此林分类型对土壤酶活性有着重要的影响。随着植被恢复,表土层 SOC、N 和 P 含量显著增加,土壤生产力在演替开始后逐渐增大,在演替后期则逐渐降低,再加上林分植物多样性的影响,通过影响土壤微生物生物量而间接影响土壤酶活性^[33-34]。

土壤 INV 可以分解蔗糖为植物和微生物提供可以直接吸收和利用的葡萄糖和果糖,为土壤生物体提供能量,其活性反映了 SOC 积累和分解转化的规律,比其它酶类更能明显地反映土壤肥力水平和微生物活性强度^[35]。本研究中,土壤 INV 活性随着森林植被恢复而递增, TN、TN/TP 对 INV 活性直接通径系数远大于其他因素,且其他因素通过这两个变量的间接通径系数也较大,是 INV 活性的主要直接影响因素,但由于 TN、TN/TP 对 INV 活性的影响效应相反,相互抵消,使得各因子与 INV 活性的相关系数较小。表明土壤 N 源丰富,能提高土壤微生物 INV 的分泌量,促进蔗糖分解,满足微生物同化吸收更多的碳,使微生物 C/N 保持相对稳定^[10],但由于土壤 P 供应不足,土壤微生物受到 P 的限制,不利于微生物 INV 的分泌。

土壤 URE 主要参与土壤有机质中蛋白质和氨基酸水解,为植物生长提供 N,其活性强即土壤 N 转化特别

有效化过程强烈^[36]。本研究中,土壤 URE 活性随着森林植被恢复呈递增趋势, B_p/TP 、 B_p 对土壤 URE 活性直接通径系数高于其他因素,且其他因素通过这两个变量的间接通径系数也较大,是 URE 活性的主要直接影响因子。同时,土壤 URE 活性与 TN、AN 等指标呈显著正相关关系,与中国大部分地区土壤 URE 活性与土壤 N 素的相关性研究结果^[37]基本一致。土壤 TN 对 URE 活性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,URE 活性与 TN 呈正相关,高于此阈值则呈负相关^[37]。本研究中,土壤 TN、AN 含量均低于此阈值,因而 TN 与 URE 表现为显著正相关。

ACP 能够催化磷酸酯或磷酸酐的水解反应,其活性直接影响土壤养分的供给^[17]。本研究中,随着森林植被恢复演替,ACP 活性先增加后降低,CA 最高,LG-CG 有所下降,表明 CA 土壤养分循环速率较高,对土壤养分供给更快。ACP 活性的影响因子主要是 TN、TN/TP,但由于 TN、TN/TP 对 ACP 活性的作用相反,相互抵消,使得各因子与 ACP 活性的相关系数较小。表明土壤 N 源丰富,能提高土壤微生物 ACP 的分泌量,但由于土壤 P 供应不足,土壤微生物受到 P 的限制,不利于微生物 ACP 的分泌。

CAT 不仅能氧化过氧化氢,也能将酚类、胺类等物质氧化为醌,加速土壤有机物的分解和腐殖质的合成^[17]。本研究中,随着森林植被恢复演替,土壤 CAT 活性也先增加后降低,PM-LG、CA 较高,LG-CG 有所下降,CL 最低,表明 CL 土壤的解毒能力较差,土壤有机物的分解和腐殖质的合成较低。 B_c/SOC 、SOC 是 CAT 活性的主要影响因子,且两者对 CAT 活性具有较强的正作用,而其他因素则通过 B_c/SOC 、SOC 对 CAT 活性具有较强的负作用,使得 B_c/SOC 、SOC 与 CAT 相关性不显著。

土壤微生物与酶的关系是森林土壤酶研究的重点之一,土壤微生物的种类和数量在一定程度上决定土壤酶的来源及其活性^[38]。本研究中,土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 与酶活性呈显著或极显著正相关关系,与已有的研究结果基本一致^[12,39-40],表明土壤微生物生物量与酶活性有着紧密的联系,不可分割。一方面,由于表土层水热、通气状况较佳,为土壤微生物呼吸和生长提供了良好的环境;另一方面,土壤酶主要来源于微生物、动植物残体及植物根系,表土层更易接受凋落物、根系的补给,有机质、全氮、水分含量较高,有利于土壤微生物的生长和繁殖。因而 4 种林地 0—15 cm 土层 B_c 、 B_N 、 B_p ,4 种酶活性均高于 15—30 cm 土层,与现有的研究结果一致^[41]。

土壤微生物生物量和酶活性受到诸多种因素的影响,尽管本研究土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 以及 INV、URE、ACP、CAT 活性的剩余余项的通径系数较低,但仍存在其他未考虑因素,如与植被群落组成结构有关的凋落物数量和质量、植被根系分泌等。因此,今后对土壤微生物生物量和酶活性的研究应综合考虑植被因子和土壤因子的共同影响。此外,不同林分树种组成、季节差异和微生物群落变化也会影响土壤化学性质和酶活性,因此,本研究样地的季节动态和微生物群落还需进一步研究,才能更好地探究土壤化学性质、微生物群落和酶活性之间的联系,从而为揭示森林植被恢复演替对土壤养分恢复和维持的影响机制提供科学依据。

本研究中,土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 和 ACP、CAT 活性随着植被恢复先增加后略有所下降,与理论上的一直增加不一致,这可能正是采用空间代替时间方法研究植被演替的局限性。由于植被在空间序列上是非线性演替:环境和种源的差异可使群落多途径多方向发展。而在时间上具有较高的线性演替:群落沿着一个特定的方向发展^[42]。森林群落演替研究的最好手段是建立固定样地进行长期动态研究^[43],但这样花费时间长,投入经费多,因此从某种意义上,尽管空间代替时间有一定的局限性但也是必需的,现有的森林群落演替研究多采用“空间差异代替时间变化”的方法^[44-45],如何消除和缩小演替在空间与时间序列上的差异是今后研究中应综合考虑的问题。

4 结论

土壤微生物生物量、酶活性总体上随着森林植被恢复呈增加趋势,表明森林植被恢复加快土壤 C、N、P 的周转速率,有利于土壤养分的恢复和维持。

土壤 SOC、TN、TP 含量和 TN/TP、SOC/TP 比值是土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 的直接影响因素和主要影响因素;土壤

INV、URE、ACP、CAT 活性的直接影响因素和主要影响因素不同,其中,INV、ACP 的直接影响因素和主要影响因素为 TN 和 TN/TP,URE 为 B_p/TP 和 B_p ,CAT 为 B_c/SOC 和 SOC,且土壤 B_c 、 B_N 、 B_p 之间及其与土壤酶活性呈显著或极显著正相关关系,表明土壤养分含量、微生物生物量、酶活性有着紧密的联系,不可分割。因此通过适当的经营管理措施,促进森林植被恢复,改善林分树种组成,特别是增加阔叶树比例,提高土壤微生物学活性,是恢复和维持土壤生产力重要途径。

参考文献 (References):

- [1] Xiang W H, Zhou J, Ouyang S, Zhang S L, Lei P F, Li J X, Deng X W, Fang X, Forrester D I. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern china. *European Journal of Forest Research*, 2016, 135: 1-17.
- [2] 李晋川, 王翔, 岳建英, 王宇宏, 郭春燕, 卢宁, 杨生权. 安太堡露天矿植被恢复过程中土壤生态肥力评价. *水土保持研究*, 2015, 22(1): 66-79.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 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.
- [7] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 林仲桂, 宋光桃, 陈志阳, 赵林峰. 衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复阶段土壤特性的演变. *生态学报*, 2014, 34(10): 2693-2701.
- [8] 漆良华, 张旭东, 彭镇华, 周金星. 湘西北退化侵蚀地植被恢复区土壤养分、微生物与酶活性的典范相关分析. *林业科学*, 2008, 44(9): 1-6.
- [9] 赵彤, 闫浩, 蒋跃利, 黄懿梅, 安韶山. 黄土丘陵区植被类型对土壤微生物量碳氮磷的影响. *生态学报*, 2013, 33(18): 5615-5622.
- [10] 鲍勇, 高颖, 曾晓敏, 袁萍, 司友涛, 陈岳民, 陈滢伊. 中亚热带 3 种典型森林土壤碳氮含量和酶活性的关系. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 508-516.
- [11] 项文化, 方晰. 亚热带次生林群落结构与土壤特征. 北京: 科学出版社, 2018.
- [12] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 366-372.
- [13] 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.
- [14] 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): 6974-6982.
- [15] Liu C, Xiang W H, Lei P F, Deng X W, Tian D L, Fang X, Peng C H. Standing fine root mass and production in four Chinese subtropical forests along a succession and species diversity gradient. *Plant and Soil*, 2014, 376(1-2): 445-459.
- [16] 吴金水, 林启美, 黄巧云, 肖和艾编著. 土壤微生物生物量测定方法及其应用. 北京: 气象出版社, 2006.
- [17] 关松荫. 土壤酶及研究方法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [18] Quideau S A, Chadwick O A, Trumbore S E, Johnson-Maynard J L, Graham R C, Anderson M A. Vegetation control on soil organic matter dynamics. *Organic Geochemistry*, 2001, 32(2): 247-252.
- [19] Wardle D A. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews*, 1992, 67(3): 321-358.
- [20] 郭婧, 喻林华, 方晰, 项文化, 邓湘雯, 路翔. 中亚热带 4 种森林凋落物量、组成、动态及其周转期. *生态学报*, 2015, 35(14): 4668-4677.
- [21] 路翔, 项文化, 任辉, 彭长辉. 中亚热带四种森林凋落物及碳氮贮量比较. *生态学杂志*, 2012, 31(9): 2234-2240.
- [22] 胡亚林, 汪思龙, 颜绍旭, 高洪. 杉木人工林取代天然次生阔叶林对土壤生物活性的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(8): 1411-1416.
- [23] 李香真, 曲秋皓. 蒙古高原草原土壤微生物量碳氮特征. *土壤学报*, 2002, 39(1): 97-104.
- [24] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [25] Ullah R, Lone M I, Ullah K S, Mehdi S M, Qazi M A. Effect of cropping systems and seasonal variations on soil microbial biomass and enzymatic activities in arid soils. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 2013, 23(2): 493-499.
- [26] 易志刚, 蚁伟民, 丁明懋, 周丽霞, 张德强, 王新明. 鼎湖山自然保护区土壤有机碳、微生物生物量碳和土壤 CO_2 浓度垂直分布. *生态环境*, 2006, 15(3): 611-615.
- [27] 张于光, 张小全, 肖烨. 米亚罗林区土地利用变化对土壤有机碳和微生物量碳的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2029-2033.

- [28] 郭曼,郑粉莉,安韶山,刘雨,安娟.植被自然恢复过程中土壤有机碳密度与微生物量碳动态变化.水土保持学报,2010,24(1):229-239.
- [29] Devi N B, Yadava P S. Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, Northeast India. Applied Soil Ecology, 2006, 31(3): 220-227.
- [30] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Phosphorus in the soil microbial biomass. Soil Biology and Biochemistry, 1984, 16(2): 169-175.
- [31] 孙伟军,方晰,项文化,张仕吉,李胜蓝.湘中丘陵区不同演替阶段森林土壤活性有机碳库特征.生态学报,2013,33(24):7765-7773.
- [32] Zeng D H, Hu Y L, Chang S X, Fan Z P. Land cover change effects on soil chemical and biological properties after planting Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) in sandy lands in Keerqin, northeastern China. Plant and Soil, 2009, 317(1-2): 121-133.
- [33] Jia G M, Liu X. Soil microbial biomass and metabolic quotient across a gradient of the duration of annually cyclic drainage of hillslope riparian zone in the three gorges reservoir area. Ecological Engineering, 2017, 99(3): 366-373.
- [34] Liu L, Gundersen P, Zhang T, Mo J M. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 31-38.
- [35] 龚伟,胡庭兴,王景燕,宫渊波,冉华.川南天然常绿阔叶林人工更新后土壤碳库与肥力的变化.生态学报,2008,28(6):2536-2545.
- [36] 庞学勇,刘庆,刘世全,吴彦,林波,何海.川西亚高山针叶林植物群落演替对生物学特性的影响.水土保持学报,2004,18(3):45-48.
- [37] 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.
- [38] 杨万勤,王开运.森林土壤酶的研究进展.林业科学,2004,40(2):152-159.
- [39] Groffman P M, McDowell W H, Myers J C, Merriam J L. Soil microbial biomass and activity in tropical riparian forests. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(10): 1339-1348.
- [40] Taylor J P, Wilson B, Mills M S, Burns R G. Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface and subsoils using various techniques. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(3): 387-401.
- [41] Guo M J, Cao J, Wang C, Wang G. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwoiling, northwest China. Forest Ecology and Management, 2005, 217(1): 117-125.
- [42] 郭全邦,刘玉成,李旭光.缙云山森林次生演替序列群落的物种多样性动态.应用生态学报,1999,10(5):521-524.
- [43] 马克平.大型固定样地:森林生物多样性定位研究的平台.植物生态学报,2008,32(2):237.
- [44] 彭少麟.植物群落演替研究 II: 动态研究方法.生态科学,1994,(2):117-119.
- [45] Li X, Wilson S D, Song Y. Secondary succession in two sub-tropical forests. Plant Ecology, 1999, 143: 13-21.