

DOI: 10.5846/stxb201909161922

周晓果, 左晓庆, 温远光, 王磊, 朱宏光, 梁宏温, 邵文哲, 陈秋海, 张彧娜. 除草剂对桉树人工林下植物及土壤微生物群落的影响. 生态学报, 2021, 41(17): 6749-6763.

Zhou X G, Zuo X Q, Wen Y G, Wang L, Zhu H G, Liang H W, Shao W Z, Chen Q H, Zhang Y N. Effects of herbicide on understory plant and soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(17): 6749-6763.

除草剂对桉树人工林下植物及土壤微生物群落的影响

周晓果^{1,2}, 左晓庆¹, 温远光^{1,2,3,*}, 王磊¹, 朱宏光^{1,3}, 梁宏温¹, 邵文哲¹, 陈秋海¹, 张彧娜¹

1 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004

2 广西科学院生态产业研究院, 南宁 530007

3 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 凭祥 532600

摘要: 除草剂在桉树人工林中的应用越来越普遍, 但关于除草剂对桉树人工林林下植物和土壤微生物群落的影响知之甚少。通过桉树人工林低剂量高频率(LHF)、中剂量中频率(MMF)、高剂量低频率(HLF)除草剂喷施试验, 并与人工除草(MT)为对照, 比较分析不同剂量、不同频率除草剂施用对林下植物和土壤微生物群落的影响。结果表明, 施用除草剂导致桉树人工林林下植物种类和功能群组成发生显著变化, 但并未显著降低林下植物群落物种丰富度和多样性, 随除草剂施用频率的降低及恢复时间的增加, 物种丰富度及多样性指数呈恢复趋势。除草剂施用也导致土壤养分含量降低。除草剂通过对林下植物群落和土壤养分的负面影响间接影响土壤微生物群落。LHF显著降低藤本植物而显著提高蕨类植物功能群的重要值, 从而显著降低了微生物群落、真菌和放线菌的磷脂脂肪酸(PLFA)含量。MMF显著降低木本和藤本植物而显著提高禾草植物功能群的重要值, 导致土壤微生物群落和放线菌的PLFA含量显著降低。HLF未显著影响林下植物及土壤微生物群落, 但土壤全磷含量显著降低, 速效磷含量也大幅下降。施用除草剂显著降低了土壤微生物生物量碳、氮的含量。因此, 生产上应减少除草剂的施用, 以减少对林下植物和土壤微生物群落的负效应。

关键词: 除草剂; 桉树人工林; 植物功能群; 土壤微生物; 土壤酶活性

Effects of herbicide on understory plant and soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations

ZHOU Xiaoguo^{1,2}, ZUO Xiaoqing¹, WEN Yuanguang^{1,2,3,*}, WANG Lei¹, ZHU Hongguang^{1,3}, LIANG Hongwen¹, SHAO Wenzhe¹, CHEN Qiuhai¹, ZHANG Yuna¹

1 Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

2 Institute of Ecological Industry, Guangxi Academy of Sciences, Nanning 530007, China

3 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, China

Abstract: Herbicides have been widely used in *Eucalyptus* plantations, but little is known about the effects of herbicides on understory plant and soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations. This study compared and analyzed the effects of herbicide application at different dosages and frequencies on understory plant and soil microbial communities through application experiments with low-dose high-frequency (LHF), medium-dose medium-frequency (MMF), and high-dose low-frequency (HLF) herbicides and comparison with manual tending (MT) in *Eucalyptus* plantations. The results showed

基金项目: 国家自然科学基金项目(31860171, 31560201); 广西重点研发计划项目(2018AB40007); 中国博士后科学基金项目(2019M663409)

收稿日期: 2019-09-16; **网络出版日期:** 2021-06-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wenyg@263.net

that herbicide application resulted in significant changes in understory plant species and functional group composition in *Eucalyptus* plantations. However, herbicides did not significantly reduce the species richness or diversity of understory plant communities, but decreasing the herbicide application frequency and increasing the recovery time led the species richness and diversity index to show a trend of recovery. Herbicide application also results in a decrease in soil nutrient contents. With the increase of herbicide concentration and the decrease of herbicide frequency, the soil pH and total potassium concentration showed a trend of increasing, the soil water content, available phosphorus and available potassium concentrations showed a trend of decreasing, but the concentrations of soil organic matter, total nitrogen and available nitrogen showed a trend of decreasing first and then increasing. Herbicides indirectly affected soil microbial communities through their negative effects on understory plant communities and soil nutrients. LHF significantly reduced the importance value of the vine functional group while significantly increased that of the fern functional group, thus significantly reduced the phospholipid fatty acid (PLFA) content of the microbial community, fungi, and actinomycetes. MMF significantly decreased the importance value of the woody and vine functional groups but significantly increased the Gramineae plant functional group, leading to a significant decrease in the PLFA content of the microbial community and actinomycetes. HLF did not significantly affect the understory plant or soil microbial communities but significantly reduced both the soil total phosphorus concentration and the soil available phosphorus content. Meanwhile, herbicide significantly reduced the soil microbial biomass carbon and nitrogen content. Therefore, the application of herbicides should be decreased to reduce the negative effects on understory plant and soil microbial communities.

Key Words: herbicide; *Eucalyptus* plantations; plant functional groups; soil microorganism; soil enzyme activity

桉树具有生长快速、适应性强、产量高、效益好等特点;其用途广泛,多数是全球著名的硬木资源,是制浆造纸的主要原料,是旋切单板、胶合板、纤维板、刨花板、家具制造业的主要用材,是优质可再生的生物质能源^[1]。自 18 世纪 90 年代以来,桉树逐渐成为全球热带和亚热带地区重要的造林树种,在木材资源供给和应对气候变化等方面扮演着越来越重要的角色^[1-2]。目前,全球桉树人工林的面积已超过 2500 万 hm^2 ,我国桉树人工林的面积为 450 万 hm^2 ,仅次于巴西,而广西的桉树人工林面积已达 256 万 hm^2 ,居全国首位^[1]。在我国,桉树每年提供 3000 万 m^3 的木材,约占全国木材产量的 30%^[3],发展桉树人工林对保障国家木材安全、生态安全,应对全球气候变化以及实现林业高质量发展均具有重要的意义^[1]。然而,桉树人工林通常采用短周期纯林连栽的经营方式,经营措施包括皆伐、全树利用、炼山、机耕整地、施肥和喷施化学除草剂进行林下植被抚育等,对林地造成高强度的干扰,导致生物多样性降低、土壤质量退化、木材产量下降等负面影响,从而引发一系列的生态问题^[4-5],引起社会各界及各国学者的广泛关注^[6-7]。然而,除草剂施用是导致上述系列生态问题的重要驱动因素之一。

化学除草剂因作用迅速、使用方便、易于大面积使用,而成为人工林林下植被抚育的主要方式^[8-9]。近 10 余年来,除草剂在桉树人工林中的应用越来越普遍^[10]。关于除草剂对生物多样性的影响也逐渐成为学者们关注的焦点^[11]。有研究表明,除草剂可以改变植物群落的组成^[10]、降低植物覆盖和碳输入^[8];降低土壤微生物多样性^[12]、影响根际土壤微生物多样性及群落组成^[13]、降低微生物群落碳源利用能力^[14]及酶活性^[15]。然而,除草剂对植物群落和土壤微生物群落的影响会随施药剂量、频率、施用时间的延长而发生变化^[16],但这些变化对林下植物和土壤微生物群落的影响机制尚缺乏研究。在森林生态系统中,植物、土壤微生物群落关联紧密^[17],植物可以通过凋落物和根系分泌物等向土壤中的微生物提供生长和繁殖所需的营养,不同植物功能群具有不同的凋落物质量和根系分泌物组成,因此,地上植物多样性和功能群组成的差异必将影响地下微生物群落的组成,从而影响生态系统功能^[18]。本研究基于 4 年来在桉树人工林中开展的不同剂量、不同频率除草剂喷施试验,旨在揭示低浓度高频率、中浓度中频率和高浓度低频率施用除草剂条件下,植物和土壤微生物群落的响应机制及作用规律,为除草剂的安全施用和林下植被管理提供科学建议。

1 材料与方

1.1 研究区域概况

研究区域位于广西钦州市钦南区大番坡镇(地处北纬 21°49', 东经 108°38'), 丘陵地貌, 南邻北部湾, 主要受海洋气候影响, 是我国湿热多雨的地区之一。该地区年平均气温 21.7—22.8℃, 极端最低温 -2.0—1.9℃, 极端最高温 34.0—41.0℃, 全年 $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温 7220—7812℃; 历年平均降雨量为 2104.2 mm, 由于季风所致, 降雨分布不均, 干湿季分明; 每年 4—9 月为雨季, 降雨集中, 占全年降雨量的 80%; 10 月至次年 3 月为干季, 降雨量少, 占 20%。空气潮湿, 年均相对湿度达 80%。土壤类型为砖红壤。原生植被几无残存, 20 世纪 90 年代主要是马尾松低产林, 1997 年开始大面积营造桉树人工林。

1.2 试验林的营造与试验设计

2014 年 10 月对试验地进行人工整理, 2015 年 4 月完成试验林营造。桉树造林的株行距为 1.25 m×4 m, 密度为 2000 株/hm²。造林前, 每株桉树施基肥 550 g, 造林后前 2 年, 每年春季追施桉树专用肥 250 g/株。2015 年 5 月采用随机区组实验设计, 在林地中立地条件、林下植被组成相似的典型区域随机设置 4 种林下植被抚育方式, 即连续 3 年人工除草抚育 (Manual tending, MT)、连续 3 年低剂量高频率化学除草抚育 (Low-dose high-frequency, LHF)、连续 2 年中剂量中频率化学除草抚育 (Medium-dose medium-frequency, MMF)、造林当年高剂量低频率化学除草抚育 (High-dose low-frequency, HLF), 每处理 3 次重复, 共设置 12 个 30 m×20 m 研究样方。在不同处理之间保留有 10 m 以上的隔离带。

试验中, 除草剂为 41% 草甘膦 (异丙胺盐水剂), 3 种剂量的除草剂总用量相同, 均为 1200 mL/667m²。其中: 低剂量每次使用的浓度为 200 mL/667m² (即每 667m²采用 200 mL 41% 草甘膦兑纯水 15 kg 进行喷施), 每年喷施 2 次, 连续喷施 3 年 (2015—2017 年); 中剂量为生产中使用的浓度, 每次使用的浓度为 300 mL/667m² (即每 667 m²采用 300 mL 41% 草甘膦兑纯水 15 kg 进行喷施), 每年喷施 2 次, 连续喷施 2 年 (2015—2016 年), 为保证各处理试验样地摄入量一致, 2017 年在进行 LHF 处理的同时, 每 667 m²喷施 15 kg 纯水; 高剂量每次使用的浓度为 600 mL/667m² (即每 667 m²采用 600 mL 41% 草甘膦兑纯水 15 kg 进行喷施), 在试验第 1 年 (2015 年) 喷施 2 次, 为保证各处理试验样地摄入量一致, 2016、2017 年在进行 LHF 处理的同时, 每 667 m²喷施 15 kg 纯水。除草剂均采用 16 型背负式喷雾器及 0.7 mm 喷片进行喷雾, 一年中 2 次喷施的时间为 4—5 月和 8—9 月。人工除草抚育的处理时间也为 2015—2017 年每年 4—5 月和 8—9 月各除草 1 次。图 1 为试验结束一年时 (2018 年 7 月) 的林分结构。

1.3 植物群落调查及功能群划分

于 2018 年 7 月在每个 30 m×20 m 的样方内, 分别位于上、中、下坡各设 1 个 5 m×5 m 的灌木调查样方, 记录样方内所有木本植物的种名、个体数、高度和盖度; 同时, 在灌木样方内设 1 个 2 m×2 m 样方, 记录草本植物的种名、个体数、高度和盖度。共设置灌木和草本调查样方 72 个。参照 Miller 等^[8]的方法, 将林下植物划分为木本植物功能群 (Woody plant functional group, WFG)、藤本植物功能群 (Vine functional group, VFG)、蕨类植物功能群 (Fern functional group, FeFG)、禾草植物功能群 (Gramineae functional group, GFG)、非禾本科草本 (杂草) 植物功能群 (Forb functional group, FoFG) 和入侵植物功能群 (Invasive plant functional group, IFG), 以揭示不同植物功能群对除草剂的响应和适应。

1.4 样品采集与分析

于 2018 年 7 月在每个 30 m×20 m 的样方中心以及距离样方中心 9—10 m 处, 每隔 45°设置一个采样点, 共 9 个采样点, 用内径为 8.5 cm 的不锈钢土钻采集 0—10 cm 土层的土样, 去除植物根系及石砾, 制成混合土样后过 2 mm 孔径筛, 将样品分为 3 份, 一份风干用于测定土壤理化性质, 一份经冷冻干燥用于土壤微生物群落磷脂脂肪酸 (Phospholipids fatty acid, PLFA) 分析, 另一份保存于 4℃ 冰箱用于土壤酶活性、微生物生物量碳氮及铵态氮、硝态氮含量的测定。



图1 试验林分结构(摄于2018年7月)

Fig.1 Stand structure of the experimental plantations (Photos were taken in July 2018)

土壤基本理化性质测定方法参见《土壤农化分析》^[19]。土壤 pH 值采用 pH 计 (pHS-25 型) 测定,取 10 g 风干土样与去离子水(土:水=1:2.5, W/V) 充分混匀,待土壤溶液澄清后,取上清液测定 pH 值;土壤水分含量 (Soil moisture content, SMC) 采用重量法测定;土壤全氮 (Total nitrogen, TN) 含量采用连续流动分析仪 (AA3, Bran and Luebbe, Norderstedt, Germany) 测定;土壤全磷 (Total phosphorus, TP) 采用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定;土壤全钾 (Total potassium, TK) 采用氢氧化钠碱熔-火焰光度计法测定;土壤速效钾 (Available potassium, AK) 用乙酸铵浸提-火焰光度计法测定;土壤速效磷 (Available phosphorus, AP) 用双酸浸提-钼锑抗比色法测定;土壤有机质 (Soil organic matter, SOM) 采用重铬酸钾氧化-外加热法测定;土壤微生物生物量碳 (Microbial biomass carbon, MBC)、氮 (Microbial biomass nitrogen, MBN) 测定采用氯仿熏蒸浸提法;称取 10 g 鲜土,用 2 mol/L KCl 溶液提取后于全自动连续流动分析仪测定土壤铵态氮、硝态氮含量。土壤有效氮 (Available nitrogen, AN) 含量为铵态氮、硝态氮含量之和。

参照 Frostegård 等^[20]的方法测定土壤微生物群落 PLFA 含量。单个脂肪酸种类用 nmol/g 干土表示,每种脂肪酸的浓度基于 19:0 碳内标的浓度来计算。本研究中,用 PLFA i14:0、a15:0、i15:0、i16:0、a17:0、i17:0 指示革兰氏阳性菌 (Gram-positive bacteria, GP), 16:1 ω 7c、cy17:0、18:1 ω 5c、18:1 ω 7c、cy19:0 指示革兰氏阴性菌 (Gram-negative bacteria, GN), 10Me16:0、10Me17:0、10Me18:0 指示放线菌 (Actinomycetes, Act), 18:1 ω 9c、18:2 ω 6c 指示真菌,16:1 ω 5c 指示丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)^[21-23]。细菌的 PLFA 含量为 GP 与 GN 的 PLFA 含量之和。

通过测定土壤氧化还原酶类(过氧化物酶、酚氧化酶)及水解酶类(β -1,4-葡萄糖苷酶和 N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶、脲酶、磷酸酶)的活性来评价土壤微生物功能^[24]。过氧化物酶 (Peroxidase, PER) 和酚氧化酶 (Phenol oxidase, PHE) 活性采用左旋多巴胺 (L-DOPA) 为底物进行测定^[25]。 β -1,4-葡萄糖苷酶 (β -1,4-glucosidase, BG) 和 N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶 (N-acetyl- β -glucosaminidase, NAG) 活性采用对硝基苯乙酰基氨基葡萄糖苷为底物进行测定^[26-27]。脲酶 (Urease, URE) 活性采用次氯酸钠-苯酚钠比色法测定;酸性磷酸酶 (Acid phosphatase, ACP) 活性利用对-硝基酚磷酸钠溶液为底物测定^[28]。

1.5 数据统计分析

林下植物重要值(Importance value, IV)计算公式为:

$$IV = (\text{相对盖度} + \text{相对密度} + \text{相对频度}) / 3$$

其中,相对盖度(%) = 100 × 样方内某个种的盖度 / 所有种的总盖度;

相对密度(%) = 100 × 样方内某个种的株数 / 所有种的总株数;

相对频度(%) = 100 × 样方内某个种出现的次数 / 所有种出现的总次数。

物种丰富度指数: S = 样方内出现的物种数。

Shannon-Wiener 指数(H)^[29]:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

式中, $p_i = n_i / N_i$ 代表第 i 个物种的个体数 n_i 占有所有个体总数 N_i 的比例。

Simpson 指数(D)^[30]:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Pielou 均匀度指数(J)^[31]:

$$J = \frac{H}{\ln S}$$

式中, H 为 Shannon-Wiener 指数, S 为样方内出现的物种数。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同处理林下植物多样性指数、功能群重要值、土壤养分含量、土壤酶活性、土壤微生物功能群 PLFA 含量的差异,用 S-N-K 法进行显著性检验;采用 Pearson 相关分析方法对林下植物功能群重要值与土壤性质、微生物及酶活性进行相关分析;以上分析均用 SPSS19.0 (SPSS, Inc, Chicago, IL) 软件完成,显著性水平设 $P < 0.05$ 。在 R3.5.1 中采用 piecewiseSEM 程序包^[32] 构建除草剂影响土壤养分、林下植物群落、土壤酶活性及土壤微生物群落的结构方程模型,其中土壤养分用包含 SOM、TN、TP、TK、AN、AP、AK 含量主成分分析第一轴(PC1)的数据表征,林下植物群落用包含多样性指数、功能群重要值主成分分析第一轴(PC1)的数据表征,酶活性用本研究所测得 6 种酶活性主成分分析第一轴(PC1)的数据表征,土壤微生物群落用各功能群 PLFA 含量、MBC、MBN 主成分分析第一轴(PC1)的数据表征。主成分分析采用 vegan 程序包进行^[33]。采用 Sigmaplot 11.0 辅助绘图。

2 结果与分析

2.1 植物种类和功能群组成

本实验共监测到维管束植物 55 种,分属 32 科、48 属;其中木本植物 25 种、藤本植物 18 种、蕨类植物 4 种、禾草植物 3 种、杂草 2 种、入侵植物 3 种(表 1)。由表 1 可以看出,施用除草剂导致桉树人工林林下植物种类和功能群组成发生了显著变化。人工除草(MT)时,林下以 WFG、VFG、FeFG、GFG 为共优势,重要值分别为 29.17%、25.99%、22.50%、21.87%(图 2)。低剂量高频率施用除草剂(LHF)显著提高了 FeFG 的重要值($IV = 53.87\%$),显著降低了 VFG 的重要值($IV = 9.79\%$),而林下 WFG、GFG 重要值有所降低,IFG 重要值有所上升。中剂量中频率施用除草剂(MMF)显著提高了 GFG 的重要值,其重要值为 39.13%,VFG、WFG 重要值则显著下降,分别为 13.24% 和 12.77%。高剂量低频率施用除草剂(HLF)时,林下以 WFG 重要值最高,为 32.35%,其次是 FeFG 和 VFG,分别为 24.52% 和 23.37%,GFG 相应为 17.62%。在所有的处理中,杂草植物和入侵植物功能群的比例最低,为 0—4.29% 之间(图 2)。

由图 3 可以看出,与人工除草相比,施用除草剂均不同程度地降低了物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和均匀度指数,其中,除了低剂量高频率施用除草剂显著降低了林下植物的 Simpson 指数($P < 0.05$)外,其余差异不显著($P > 0.05$),但随着除草剂施用浓度的增加和频率降低,物种丰富度和各多样性指数

又呈现逐渐增加的趋势(图3)。

表1 不同处理桉树人工林林下植物物种、功能群组成及重要值

Table 1 Species composition and importance value of understory plants and functional groups in *Eucalyptus* plantations with different treatments

物种 Plant species	功能群 Functional groups	重要值 Important value/%			
		MT	LHF	MMF	HLF
木姜子 <i>Litsea cubeba</i>	WFG	7.03	0.82	0.19	3.49
白背桐 <i>Mallotus paniculatus</i>	WFG	4.66	0.58	2.58	5.66
野牡丹 <i>Melastoma candidum</i>	WFG	3.68	3.87	0.61	5.16
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	WFG	3.39	—	0.73	0.32
鹅掌柴 <i>Schefflera octophylla</i>	WFG	3.19	1.7	3.99	1.43
红灯笼 <i>Abutilon striatum</i>	WFG	3.15	—	0.27	0.23
楸木 <i>Aralia chinensis</i>	WFG	0.97	0.63	0.17	0.16
大沙叶 <i>Pavetta arenosa</i>	WFG	0.67	—	—	—
野漆 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	WFG	0.41	—	0.92	0.29
箬欏花椒 <i>Zanthoxylum avicennae</i>	WFG	0.41	—	0.24	0.2
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	WFG	0.29	0.67	0.19	0.35
展毛野牡丹 <i>Melastoma normale</i>	WFG	0.24	1.43	—	1.22
潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	WFG	0.23	—	—	1.83
假鹰爪 <i>Desmos chinensis</i>	WFG	0.2	—	—	—
黄牛木 <i>Cratoxylon ligustrinum</i>	WFG	0.19	—	—	0.1
黑面神 <i>Breynia fruticosa</i>	WFG	0.15	—	0.08	0.19
总状山矾 <i>Symplocos botryantha</i>	WFG	—	1.34	0.12	—
山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>	WFG	—	0.48	—	7.61
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	WFG	—	—	—	1.32
华南毛柃 <i>Eurya ciliata</i>	WFG	—	1.44	0.46	2.57
粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	WFG	—	—	—	—
梨果榕 <i>Ficus pyriformis</i>	WFG	—	0.15	0.08	—
山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	WFG	—	—	—	0.22
梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	WFG	—	0.5	—	—
石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	WFG	—	0.22	—	—
越南悬钩子 <i>Rubus cochinchinensis</i>	VFG	6.27	0.81	5.7	14.65
海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>	VFG	5.8	1.13	1.09	4.26
广东蛇葡萄 <i>Ampelopsis cantoniensis</i>	VFG	3.87	—	—	—
牛白藤 <i>Hedyotis hedyotideae</i>	VFG	3.55	4.43	5.27	2.39
玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	VFG	2.95	1.41	0.35	1.35
百眼藤 <i>Morinda parvifolia</i>	VFG	1.51	—	—	—
白花酸藤子 <i>Embelia ribes</i>	VFG	0.67	—	—	0.62
悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	VFG	0.5	0.7	—	—
剑叶耳草 <i>Hedyotis caudatifolia</i>	VFG	0.34	8.04	2.15	0.9
菝葜 <i>Smilax china</i>	VFG	0.32	—	—	—
乌菝葜 <i>Cayratia japonica</i>	VFG	0.29	—	—	—
羊角拗 <i>Strophanthus divaricatus</i>	VFG	0.27	—	—	—
断肠草 <i>Gelsemium elegans</i>	VFG	—	—	0.24	—
红叶藤 <i>Rourea minor</i>	VFG	—	—	—	0.1
络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>	VFG	—	0.58	—	—
细圆藤 <i>Pericampylus glaucus</i>	VFG	—	0.48	—	—
土茯苓 <i>Smilax glabra</i>	VFG	—	0.24	0.23	—

续表

物种 Plant species	功能群 Functional groups	重要值 Important value/%			
		MT	LHF	MMF	HLF
千里光 <i>Senecio scandens</i>	VFG	—	—	0.36	—
东方乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	FeFG	10.72	10.25	5.76	22.32
华南鳞盖蕨 <i>Microlepia hancei</i>	FeFG	10.38	34.49	14.78	2.19
铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	FeFG	1.4	5.24	6.38	—
半边旗 <i>Pteris semipinnata</i>	FeFG	—	3.88	5.18	—
山菅兰 <i>Dianella ensifolia</i>	FoFG	—	—	0.3	0.67
高秆珍珠茅 <i>Scleria elata</i>	FoFG	—	—	—	0.41
小花露籽草 <i>Ottochloa nodosa</i> var. <i>micrantha</i>	GFG	12.39	5.23	20.16	7.4
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	GFG	9.48	3.46	18.12	9.98
荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	GFG	—	1.49	0.85	0.23
鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	IFG	0.47	0.75	2.45	—
地桃花 <i>Urena lobata</i>	IFG	—	—	—	0.17
阔叶丰花草 <i>Borreria latifolia</i>	IFG	—	3.53	—	—

MT:人工除草 Manual tending;LHF:低剂量高频率除草剂喷施 Low-dose high-frequency herbicide application;MMF:中剂量中频率除草剂喷施 Medium-dose medium-frequency herbicide application;HLF:高剂量低频率除草剂喷施 High-dose low-frequency herbicide application;WFG:木本植物功能群 Woody plant functional group;VFG:藤本植物功能群 Vine functional group;FeFG:蕨类植物功能群 Fern functional group;GFG:禾草植物功能群 Gramineae functional group;FoFG:非禾本科草本(杂草)植物功能群 Forb functional group;IFG:入侵植物功能群 Invasive plant functional group

2.2 土壤微生物生物量及功能群组成

MT、LHF、MMF 和 HLF 处理的土壤微生物生物量碳含量分别为(375.72±17.97) mg/kg、(290.94±12.88) mg/kg、(127.24±7.00) mg/kg、(279.63±23.52) mg/kg, 土壤微生物生物量氮的含量分别为(49.71±1.86) mg/kg、(25.90±1.41) mg/kg、(22.87±0.55) mg/kg、(23.89±1.27) mg/kg(图4)。土壤微生物生物量碳、氮均以人工除草的最高,MMF 的最低。方差分析结果表明,施用除草剂显著降低了微生物生物量碳、氮的含量,MMF 的微生物生物量碳显著低于 LHF 和 HLF (P<0.05),而三者之间的微生物生物量氮差异不显著(P>0.05)(图4)。

研究结果显示,HLF((9.19±0.12) nmol/g)和 MT ((8.89±0.33) nmol/g)的土壤总 PLFA 差异不显著(P>0.05),但两者均显著高于 MMF((8.19±0.18) nmol/g)和 LHF((7.74±0.13) nmol/g)的土壤总 PLFA (P<0.05),后两者之间的差异也不显著(P>0.05)。与 MT 相比,LHF 显著降低了总 PLFA、真菌和放线菌的 PLFA 含量;MMF 显著降低了放线菌和总 PLFA(P<0.05),而 HLF 的细菌、真菌、丛枝菌根真菌以及总 PLFA 与 MT 均无显著差异(P>0.05),但放线菌的 PLFA 含量显著提高。与 MT 相比,随着除草剂浓度的增加和频率降低,各微生物类群的 PLFA 含量均呈先下降后增加的趋势(图5)。

2.3 土壤养分特征

和 MT 相比,除了 HLF 处理显著降低了土壤全磷(TP)的含量外,不同处理间土壤养分指标均无显著差异

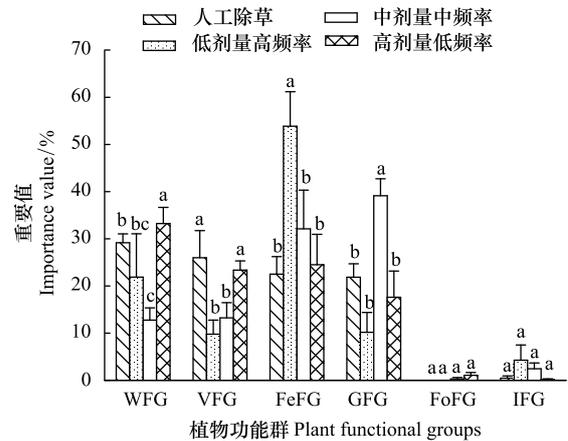


图2 不同处理桉树人工林下植物功能群重要值
Fig.2 Importance value of different plant functional groups in understory of *Eucalyptus* plantations with different treatments
 WFG:木本植物功能群 Woody plant functional group;VFG:藤本植物功能群 Vine functional group;FeFG:蕨类植物功能群 Fern functional group;GFG:禾草植物功能群 Gramineae functional group;FoFG:非禾本科草本(杂草)植物功能群 Forb functional group;IFG:入侵植物功能群 Invasive plant functional group;不同小写字母表示同一功能群不同处理间差异显著(P<0.05)

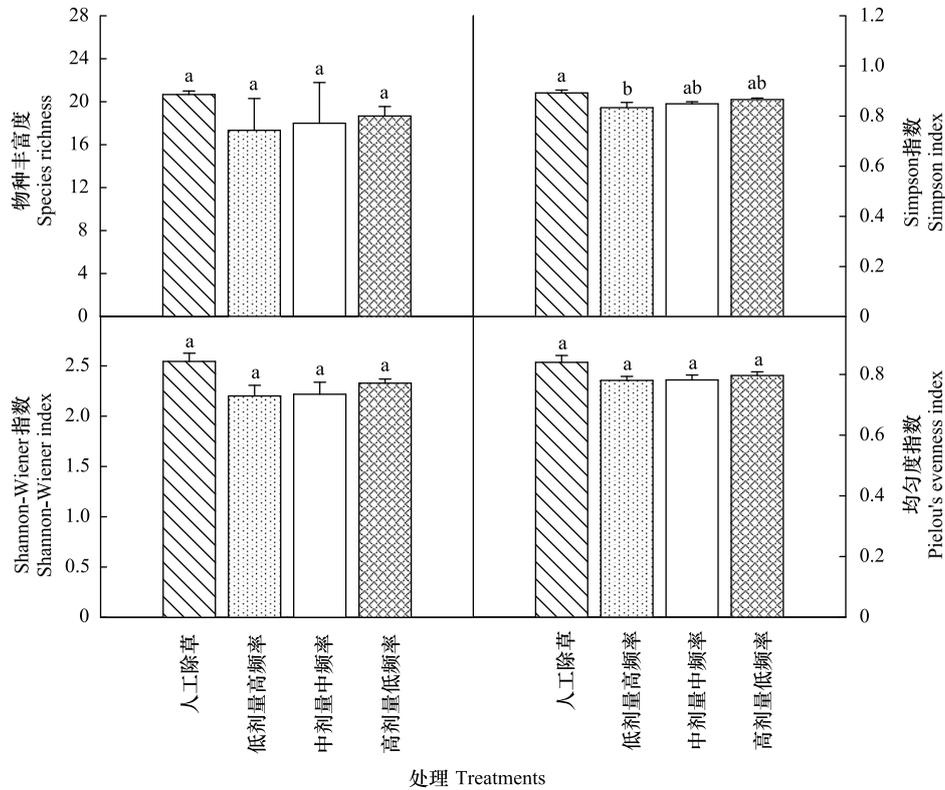


图3 不同处理桉树人工林林下植物多样性

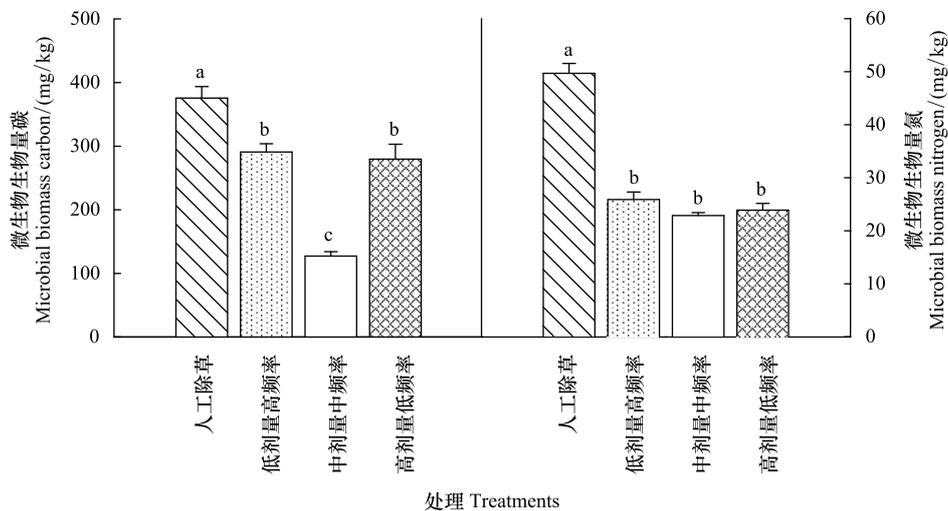
Fig.3 Diversity indices of understory plant species in *Eucalyptus* plantations with different treatments不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

图4 不同处理桉树人工林的土壤微生物生物量碳氮

Fig.4 Microbial biomass carbon and nitrogen in *Eucalyptus* plantations with different treatments不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

(表2),但除草剂处理的土壤养分指标均存在不同程度的下降趋势。从表2还可看出,不同的指标对除草剂的响应不同,随着除草剂浓度的增加和频率的降低,土壤pH、全钾呈上升趋势,土壤含水量、全磷、速效磷和速效钾呈下降趋势,而土壤有机质、全氮、有效氮的含量却呈先下降后增加的趋势。

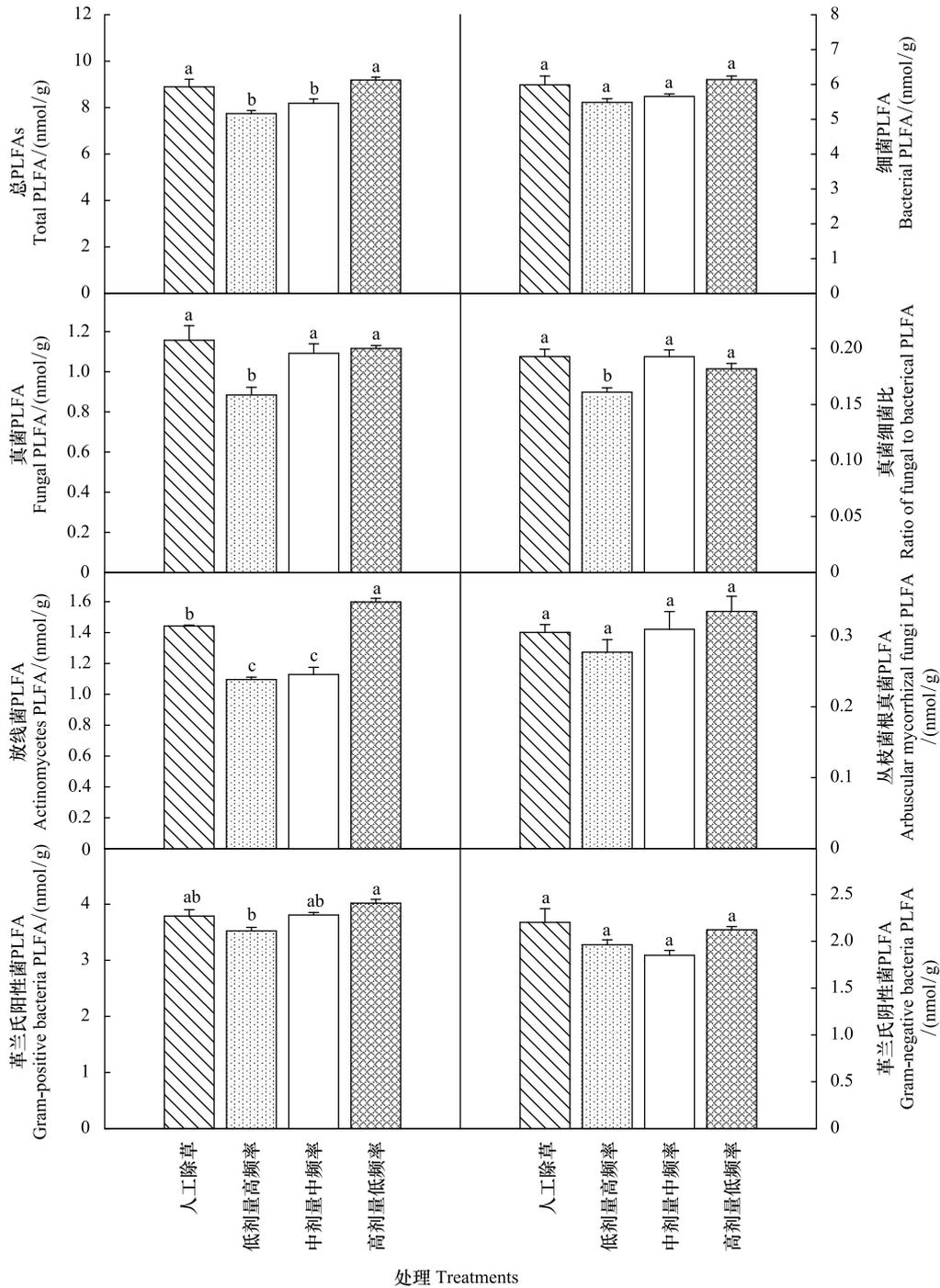


图5 不同处理桉树人工林土壤微生物功能群的 PLFA 含量

Fig.5 PLFA contents of soil microbial functional groups in *Eucalyptus* plantations with different treatments

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 土壤酶活性

由表3可知,与MT相比,施用除草剂显著降低了土壤酸性磷酸酶和过氧化物酶的酶活性,而HLF显著提高了土壤脲酶的活性。虽然施用除草剂对 β -1,4-葡糖苷酶、N-乙酰- β -氨基葡糖苷酶和酚氧化酶的影响不显著,但均不同程度地降低了其酶活性。随着除草剂浓度的增加和频率的降低,酶活性呈先下降后恢复的趋势(表3)。

表 2 不同处理桉树人工林土壤养分特征

Table 2 Soil nutrient properties in *Eucalyptus* plantations with different treatments

变量 Variables	MT	LHF	MMF	HLF
pH	3.87±0.20a	3.57±0.02a	3.88±0.29a	4.02±0.19a
土壤含水量 Soil moisture content/%	31.83±1.71a	32.39±1.99a	30.31±4.05a	29.20±1.91a
土壤有机质含量 Soil organic matter/(g/kg)	32.88±1.99a	31.64±1.66a	30.12±1.83a	30.50±2.26a
土壤全氮含量 Total nitrogen/(g/kg)	1.01±0.17a	0.76±0.07a	0.75±0.06a	0.89±0.04a
土壤全磷含量 Total phosphorus/(g/kg)	0.40±0.02a	0.36±0.01a	0.35±0.00a	0.31±0.01b
土壤全钾含量 Total potassium/(g/kg)	1.87±0.15a	1.53±0.14a	1.73±0.12a	1.79±0.07a
土壤有效氮含量 Available nitrogen/(g/kg)	96.71±4.35a	96.86±1.61a	91.36±1.52a	99.64±4.86a
土壤速效磷含量 Available phosphorus/(mg/kg)	7.66±0.61a	8.02±1.02a	7.54±1.26a	6.90±0.18a
土壤速效钾含量 Available potassium/(mg/kg)	48.64±2.02a	47.98±1.03a	46.60±1.48a	46.26±0.69a

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 不同处理桉树人工林的土壤酶活性

Table 3 Soil enzyme activities in *Eucalyptus* plantations with different treatments

变量 Variables	MT	LHF	MMF	HLF
β -1,4-葡萄糖苷酶 β -1,4-glucosidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	16.71±0.62a	13.51±1.14a	13.42±1.02a	14.79±1.48a
N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶 N-acetyl- β -glucosaminidase/(nmol g ⁻¹ h ⁻¹)	11.44±1.02a	8.10±0.70a	9.63±1.08a	9.37±1.04a
酸性磷酸酶 Acid phosphatase/(μ mol g ⁻¹ h ⁻¹)	878.99±23.85a	623.64±17.40b	546.94±16.86b	600.90±18.25b
酚氧化酶 Phenol oxidase/(μ mol g ⁻¹ h ⁻¹)	1.51±0.18a	1.07±0.07a	1.05±0.13a	1.28±0.07a
过氧化物酶 Peroxidase/(μ mol g ⁻¹ h ⁻¹)	54.80±2.29a	45.68±1.92b	40.20±2.09b	48.29±1.83ab
脲酶 Urease/(μ mol g ⁻¹ h ⁻¹)	51.94±0.96b	50.66±2.02b	51.13±2.37b	59.67±0.71a

2.5 林下植物与土壤性质、微生物和酶活性的关系

相关分析结果表明,林下木本植物功能群与土壤微生物总 PLFA、放线菌 PLFA、革兰氏阴性菌 PLFA 及 PER 活性呈显著正相关关系(表 4)。藤本植物功能群与全氮、全钾、总 PLFA、细菌、真菌、放线菌、革兰氏阳性、革兰氏阴性菌 PLFA、BG、NAG、PHE 及 PER 活性呈显著或极显著的正相关关系。而蕨类植物功能群与全钾、总 PLFA、细菌、真菌、放线菌、革兰氏阳性菌 PLFA、NAG、PHE 活性呈显著或极显著的负相关关系。禾草植物功能群与有效氮、MBC 呈显著负相关关系,而与 GP:GN 呈显著正相关关系。杂草植物功能群分别与全磷、脲酶活性呈显著负、正相关关系。

结构方程模型阐明了土壤微生物群落 68% 的变异可由除草剂对土壤养分、林下植物群落、土壤酶活性的影响来解释(图 6)。模型适配度良好,拟合结果为:Fisher's $C = 1.627$, $P = 0.443$, 自由度 $df = 2$ 。除草剂对土壤微生物群落的直接影响并不显著($\beta = -0.004$, $P = 0.991$),而是主要通过降低林下植物群落多样性($\beta = -0.655$, $P = 0.020$)、土壤养分($\beta = -0.342$, $P = 0.276$)间接影响土壤微生物群落。此外,除草剂对土壤酶活性的影响也不显著($\beta = 0.431$, $P = 0.395$),但土壤酶活性显著影响土壤微生物群落($\beta = 0.573$, $P = 0.041$)。

表 4 林下植物功能群重要值与土壤性质、微生物及酶活性的相关性分析

变量 Variables	WFG	VFG	FeFG	GFG	FoFG	IFG
土壤性质 Soil properties						
pH	0.288	-0.023	-0.426	0.360	-0.007	-0.206
SMC	-0.019	0.267	0.034	-0.297	-0.113	0.357
SOM	-0.255	0.274	0.157	-0.250	0.053	0.313
TN	0.375	0.861 **	-0.463	-0.297	0.069	-0.208
TP	-0.183	0.070	0.023	0.066	-0.692 *	0.215
TK	0.316	0.685 *	-0.719 **	0.142	-0.054	0.086
AN	0.115	0.429	0.180	-0.669 *	0.500	0.028
AP	-0.098	0.033	0.102	-0.183	-0.182	0.510
AK	0.051	0.242	0.050	-0.180	-0.169	-0.374
土壤微生物 Soil microbe						
MBC	0.506	0.399	-0.046	-0.609 *	-0.060	-0.223
MBN	0.253	0.507	-0.339	-0.076	-0.356	-0.210
Total PLFA	0.589 *	0.807 **	-0.779 **	-0.006	0.254	-0.393
Bacterial PLFA	0.576	0.794 **	-0.718 **	-0.075	0.177	-0.327
Fungal PLFA	0.275	0.698 *	-0.768 **	0.311	0.170	-0.287
Actinomycetes PLFA	0.664 *	0.695 *	-0.676 *	-0.122	0.350	-0.426
AMF PLFA	0.215	0.423	-0.505	0.252	0.203	-0.420
GP PLFA	0.391	0.593 *	-0.708 *	0.192	0.335	-0.267
GN PLFA	0.620 *	0.793 **	-0.522	-0.359	-0.055	-0.301
F : B	0.016	0.460	-0.639 *	0.521	0.131	-0.194
GP : GN	-0.464	-0.447	0.074	0.579 *	0.286	0.142
土壤酶活性 Soil enzyme activities						
BG	0.478	0.691 *	-0.520	-0.134	-0.152	-0.405
NAG	0.210	0.749 **	-0.594 *	0.124	-0.126	-0.282
URE	0.564	0.373	-0.317	-0.284	0.690 *	-0.429
ACP	0.423	0.115	-0.265	-0.143	0.452	0.028
PHE	0.502	0.845 **	-0.616 *	-0.212	-0.053	-0.142
PER	0.691 *	0.591 *	-0.448	-0.376	-0.069	-0.287

SMC; Soil moisture content 土壤水分含量; SOM; Soil organic matter 土壤有机质; TN; Total nitrogen 土壤全氮; TP; Total phosphorus 土壤全磷; TK; Total potassium 土壤全钾; AN; Available nitrogen 土壤有效氮; AP; Available phosphorus 土壤速效磷; AK; Available potassium 土壤速效钾; MBC; Microbial biomass carbon 土壤微生物生物量碳; MBN; Microbial biomass nitrogen 土壤微生物生物量氮; Total PLFA; 总 PLFA; Bacterial PLFA; 细菌 PLFA; Fungal PLFA; 真菌 PLFA; Actinomycetes PLFA; 放线菌 PLFA; AMF PLFA; Arbuscular mycorrhizal fungi PLFA 丛枝菌根真菌 PLFA; GP PLFA; Gram-positive bacteria PLFA 革兰氏阳性菌 PLFA; GN PLFA; Gram-negative bacteria PLFA 革兰氏阴性菌 PLFA; F : B; Ratio of fungal to bacterial PLFA 真菌细菌比; GP : GN; Ratio of Gram-positive to Gram-negative bacteria PLFA; BG; β -1, 4-glucosidase β -1, 4-葡萄糖苷酶; NAG; N-acetyl- β -glucosaminidase N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶; URE; Urease 脲酶; ACP; Acid phosphatase 酸性磷酸酶; PHE; Phenol oxidase 酚氧化酶; PER; Peroxidase 过氧化物酶; * 代表 $P < 0.05$; ** 代表 $P < 0.01$

3 讨论

3.1 除草剂对植物物种组成和功能群的影响

多数研究认为除草剂降低了物种多样性^[34-36],但也有研究表明,除草剂并未使物种多样性降低^[37],只是导致物种组成发生改变^[38-41]。长期使用单一除草剂或防除植物种类相近的除草剂可能引起物种组成趋同化^[42],而且容易给植物施加强大的选择压力,使抗单一除草剂甚至抗多种除草剂的植物种类和数量不断增加^[2,43]。Zhou 等^[5]的研究发现高浓度高频率除草剂导致桉树林下植物群落多样性减少和外来入侵植物增

加。本研究发现,除草剂降低物种丰富度和多样性指数,但差异不显著,且随除草剂施用频率的降低及恢复时间的增加,物种丰富度及多样性指数呈恢复趋势,这与上述除草剂只改变植物物种组成,并未使物种多样性降低的结果一致^[39-41]。有研究表明,除草剂能促进草本植物群落的发育^[5,44],降低木本植物的物种丰富度^[5,45]。除草剂的应用频率越高,植物生长型(功能群)的相对多度和相对盖度减少越明显^[46]。我们早期的研究也发现,在炼山和非炼山条件下,桉树林下植物功能群对低浓度低频率除草剂的响应不同,炼山+除草剂增加木本植物盖度,降低蕨类、杂草、禾草和豆科植物盖度,非炼山+除草剂却出现相反的趋势^[10]。本研究发现,不同植物功能群对不同剂量和不同频率除草剂的响应存在显著差异,低剂量高频率除草剂显著提高蕨类植物功能群的重要值,而显著降低藤本植物功能群的重要值;中剂量中频率除草剂显著提高禾草植物功能群的重要值,却显著降低木本和藤本植物功能群的重要值;高剂量低频率除草剂与人工除草(对照)无显著差异。桉树林下植物功能群的去毒试验表明,木本植物功能群具有比其它植物功能群更强的生态系统多功能性的维持能力^[47]。本研究中,中剂量中频率除草剂施用显著降低木本植物功能群的优势,这可能会对生态系统多功能性产生长期的负面影响。此外,除草剂对植物最显著的影响是致死,而未被杀死的植物会自我修复^[48],但不同的物种对除草剂的敏感程度及自我修复能力均存在差异^[49]。本研究中,高剂量低频率除草剂应用对植物多样性的影响反而较小,可能与处理的频率低,而恢复的时间较长有关,也可能与本试验的高剂量并非极值有关。

3.2 除草剂对土壤微生物和酶活性的影响

呼蕾等^[50]的研究表明,草甘膦对土壤微生物生物量碳和生物量氮的影响会因土壤类型的不同而异,指出在碱性土,草甘膦对土壤微生物生物量碳和生物量氮含量有一定的抑制作用,而在酸性土,却表现出一定的激活作用。在本研究中,施用除草剂均显著降低土壤微生物生物量碳和生物量氮的含量,尤其以中剂量中频率除草剂的负作用最明显,这可能与中剂量中频率除草剂施用显著降低木本、藤本植物功能群而显著提高林下禾草植物功能群的优势有关^[47](表4)。有研究认为,施用高浓度的草甘膦会使土壤微生物活性受抑制^[51-52]。本研究还发现,施用除草剂显著降低了酸性磷酸酶和过氧化物酶的活性;酚氧化酶、 β -1,4-葡糖苷酶和N-乙酰- β -氨基葡糖苷酶的活性也有所降低,但影响不显著,并且,随着除草剂浓度的提高和频率下降,恢复期延长,酶活性有所恢复;高剂量低频率除草剂显著提高了脲酶的活性。这表明除草剂对土壤酶活性的影响会随施药剂量、频率的变化而发生变化^[16,53]。

多数研究认为,施用高浓度的草甘膦导致土壤微生物数量普遍降低,随着草甘膦施入时间的延长,对土壤微生物的抑制作用逐渐减弱^[51-52]。邓晓等^[51]研究发现草甘膦对土壤微生物的种群数量及土壤中细菌、放线菌和真菌生长速率均具有一定的抑制作用,并随药剂浓度的升高抑制作用逐渐增强。陶波等^[54]研究发现,随着草甘膦施入时间的延长,真菌、细菌、放线菌的种群数量有所恢复,其中放线菌与真菌同细菌相比对草甘膦敏感,土壤细菌对草甘膦具有较强的耐受或降解能力。也有研究认为,田间施用高浓度的草甘膦对土壤微生物群落结构几乎没有影响^[55],而且草甘膦喷施后只会导致农田内少数的土壤微生物种群发生变化,但这些变

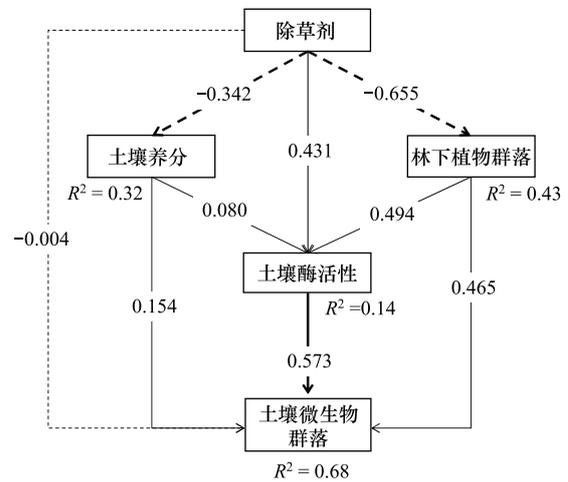


图6 除草剂影响土壤养分、林下植物群落、土壤酶活性及微生物群落的结构方程模型

Fig.6 A structural equation model (SEM) showing the effects of herbicide on soil nutrients, understory plant community, soil enzyme activity and soil microbial community

箭头:指标对指向指标的影响;箭头粗细:所受影响程度(箭头越粗表示影响越大);箭头上系数: β 值,标准通径系数;实线:正相关;虚线:负相关

化都具有时效性,并且影响比较微弱^[56]。本研究结果显示,除草剂对土壤微生物群落的直接影响并不显著,而是通过对林下植物群落和土壤养分的负面影响间接影响土壤微生物群落(图 6)。方差分析结果显示,低剂量高频率除草剂显著降低了微生物群落、真菌和放线菌的 PLFA 含量,这与该处理显著降低林下藤本而显著提高蕨类植物功能群有关(表 4,图 2);中剂量中频率除草剂显著降低了微生物群落和放线菌的 PLFA 含量,这与该处理显著降低木本和藤本植物功能群有关(表 4,图 2);高剂量低频率除草剂的微生物群落、细菌、真菌以及丛枝菌根真菌的 PLFA 含量在经过两年的恢复之后与人工除草相比均无显著差异,但放线菌的含量显著升高,这也与该处理林下植物功能群及多样性的恢复有关(表 4,图 2,图 3)。我们前期的研究表明,林下植被由多功能群组成(多样性高)的群落比单一功能群占优势(多样性低)的群落更有利于凋落物的分解;木本植物功能群能提供更多样化的凋落物及根系分泌物,从而为土壤微生物群落提供更多底物和生境,提高土壤微生物 PLFA 含量、增强土壤养分含量及酶活性^[47]。本研究中,低剂量高频率及中剂量中频率除草剂处理均会导致木本和藤本植物功能群优势的降低,导致凋落物分解缓慢及碳源输入的减少是微生物生物量降低的主要原因。

4 结论

除草剂对林下植物群落多样性、功能群重要值、土壤微生物群落 PLFA 及土壤酶活性的影响随施药剂量、频率的改变而发生变化。不同剂量和频率的除草剂并未显著降低林下植物群落物种丰富度和多样性,随除草剂施用频率的降低及恢复时间的增加,物种丰富度及多样性指数呈恢复趋势。不同剂量和频率的除草剂显著改变不同植物功能群的优势度,并通过对林下植物群落和土壤养分的负面影响间接影响土壤微生物群落。低剂量高频率除草剂显著提高蕨类植物功能群的重要值,而显著降低藤本植物功能群的重要值,从而显著降低了微生物群落、真菌和放线菌的 PLFA 含量。中剂量中频率除草剂显著提高禾草植物功能群的重要值,却显著降低木本和藤本植物功能群的重要值,导致微生物群落和放线菌的 PLFA 含量显著降低。高剂量低频率除草剂处理中,在经过 3 年时间无除草剂喷施的干扰后,林下植物功能群及多样性恢复到与人工除草无差异的水平,其土壤微生物群落、细菌、真菌以及丛枝菌根真菌的 PLFA 含量、土壤酶活性也与人工除草无显著差异,且放线菌 PLFA 及脲酶活性显著提高,但土壤全磷含量显著降低,速效磷含量也明显降低。值得注意的是,施用除草剂显著降低了土壤微生物生物量碳、氮的含量。因此,生产上应减少除草剂的施用,以减少对林下植物和土壤微生物群落的负效应。本文仅研究了不同剂量和频率的除草剂施用 4 年后林下植物和土壤微生物群落的变化,除草剂对森林生态系统造成的影响是长期而复杂的,除草剂施用对桉树人工林林下植物和土壤微生物群落的长期影响及其机制还有待深入研究。

参考文献(References):

- [1] 温远光,周晓果,朱宏光. 桉树生态营林理论、技术与实践. 北京: 科学出版社, 2020.
- [2] Forrester D I. Growth responses to thinning, pruning and fertiliser application in *Eucalyptus* plantations: A review of their production ecology and interactions. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 336-347.
- [3] 中国林学会. 桉树科学发展问题调研报告. 北京: 中国林业出版社, 2016.
- [4] Williams R A. Mitigating biodiversity concerns in *Eucalyptus* plantations located in South China. *Journal of Biosciences and Medicines*, 2015, 3 (6): 1-8.
- [5] Zhou X G, Zhu H G, Wen Y G, Goodale U M, Li X Q, You Y M, Ye D, Liang H W. Effects of understory management on trade-offs and synergies between biomass carbon stock, plant diversity and timber production in eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, 2018, 410: 164-173.
- [6] Cuer C A, Rodrigues R D A R, Balieiro F C, Jesus J, Silva E P, Alves B J R, Rachid C T C C. Short-term effect of *Eucalyptus* plantations on soil microbial communities and soil-atmosphere methane and nitrous oxide exchange. *Scientific Reports*, 2018, 8: 15133.
- [7] Zhou X G, Zhu H G, Wen Y G, Goodale U M, Zhu Y L, Yu S F, Li C T, Li X Q. Intensive management and declines in soil nutrients lead to serious exotic plant invasion in *Eucalyptus* plantations under successive short-rotation regimes. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(3):

- 297-310.
- [8] Miller D A, Chamberlain M J. Plant community response to burning and herbicide site preparation in eastern Louisiana, USA. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(3/4): 774-780.
- [9] Liu H X, Blagodatsky S, Giese M, Liu F, Xu J C, Cadisch G. Impact of herbicide application on soil erosion and induced carbon loss in a rubber plantation of Southwest China. *CATENA*, 2016, 145: 180-192.
- [10] 温远光, 杨柳, 朱宏光, 蔡道雄, 尤业明, 贾宏炎, 周晓果, 严理. 除草剂对桉树×降香黄檀混交林下植物功能群的影响. *广西科学*, 2015, 22(6): 578-585.
- [11] Miller K V, Miller J H. Forestry herbicide influences on biodiversity and wildlife habitat in southern forests. *Wildlife Society Bulletin*, 2004, 32(4): 1049-1060.
- [12] Sánchez-Moreno S, Castro J, Alonso-Prados E, Alonso-Prados J L, García-Baudín J M, Talavera M, Durán-Zuazo V H. Tillage and herbicide decrease soil biodiversity in olive orchards. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(2): 691-700.
- [13] 吴静, 陈岩岩, 叶项宇, 徐碧林, 郑永良. 除草剂草甘膦对板栗根际土壤微生物多样性的影响. *经济林研究*, 2019, 37(3): 161-167, 187-187.
- [14] 李鑫, 张景云, 张萌萌, 鞠成梅, 郑桂英, 张会慧, 蔡敦江, 胡举伟, 孙广玉. 化学除草剂不同施用方法对紫花苜蓿根际土壤微生物群落碳源利用的影响. *草地学报*, 2014, 22(1): 57-64.
- [15] Du Z K, Zhu Y Y, Zhu L S, Zhang J, Li B, Wang J H, Wang J, Zhang C, Cheng C. Effects of the herbicide mesotrione on soil enzyme activity and microbial communities. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 164: 571-578.
- [16] Pertile M, Antunes J E L, Araujo F F, Mendes L W, Van Den Brink P J, Araujo A S F. Responses of soil microbial biomass and enzyme activity to herbicides imazethapyr and flumioxazin. *Scientific Reports*, 2020, 10: 7694.
- [17] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, Van Der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [18] Lange M, Habekost M, Eisenhauer N, Roscher C, Bessler H, Engels C, Oelmann Y, Scheu S, Wilcke W, Schulze E D, Gleixner G. Biotic and abiotic properties mediating plant diversity effects on soil microbial communities in an experimental grassland. *PLoS One*, 2014, 9(5): e96182.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. *Journal of Microbiological Methods*, 1991, 14(3): 151-163.
- [21] Myers R T, Zak D R, White D C, Peacock A. Landscape-level patterns of microbial community composition and substrate use in upland forest ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(2): 359-367.
- [22] Cao D, Shi F C, Ruan W B, Lu Z H, Chai M W. Seasonal changes in and relationship between soil microbial and microfaunal communities in a *Tamarix chinensis* community in the Yellow River Delta. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10(80): 18425-18432.
- [23] Liu L, Zhang T, Gilliam F S, Gundersen P, Zhang W, Chen H, Mo J M. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on soil microbial communities in a tropical forest. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61188.
- [24] 杨洋, 王继富, 张心昱, 李丹丹, 王辉民, 陈伏生, 孙晓敏, 温学发. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性的影响机制. *生态学报*, 2016, 36(24): 8102-8110.
- [25] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E, McClaugherty C A, Rayburn L, Repert D, Weiland T. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology*, 1993, 74(5): 1586-1593.
- [26] Deng S P, Tabatabai M A. Cellulase activity of soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(10): 1347-1354.
- [27] Parham J A, Deng S P. Detection, quantification and characterization of β -glucosaminidase activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(8/9): 1183-1190.
- [28] 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. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [29] Shannon C E, Wiener W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1963.
- [30] Simpson E H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, 163(4148): 688-688.
- [31] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, 13: 131-144.
- [32] Lefcheck J S. PIECEWISESEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(5): 573-579.
- [33] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927-930.
- [34] 吴竞仑, 李永丰, 王一专, 刘丽萍. 不同除草剂对稻田杂草群落演替的影响. *植物保护学报*, 2006, 33(2): 202-206.
- [35] Grundy A C, Mead A, Bond W, Clark G, Burston S. The impact of herbicide management on long-term changes in the diversity and species

- composition of weed populations. *Weed Research*, 2011, 51(2): 187-200.
- [36] 张晶旭, 戴伟民, 强胜. 连续单一除草剂应用情况下的转基因直播稻田杂草群落动态. *生物安全学报*, 2014, 23(4): 284-292.
- [37] Royer-Tardif S, Paquette A, Messier C, Bourmival P, Rivest D. Fast-growing hybrids do not decrease understorey plant diversity compared to naturally regenerated forests and native plantations. *Biodiversity and Conservation*, 2018, 27(3): 607-631.
- [38] Derksen D A, Thomas A G, Lafond G P, Loepky H A, Swanton C J. Impact of post-emergence herbicides on weed community diversity within conservation-tillage systems. *Weed Research*, 1995, 35(4): 311-320.
- [39] Andreasen C, Stryhn H. Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research*, 2008, 48(1): 1-9.
- [40] Young B G, Gibson D J, Gage K L, Matthews J L, Jordan D L, Owen M D K, Shaw D R, Weller S C, Wilson R G. Agricultural weeds in glyphosate-resistant cropping systems in the United States. *Weed Science*, 2013, 61(1): 85-97.
- [41] Bataineh M M, Wagner R G, Olson M G, Olson E K. Midrotation response of ground vegetation to herbicide and precommercial thinning in the Acadian Forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 132-143.
- [42] 高君, 孙灿庭, 佟志明, 李玉昌. 稻田化学除草引起杂草群落的演变与防除对策. *吉林农业科学*, 1992, (1): 41-44, 92-92.
- [43] Gulden R H, Sikkema P H, Hamill A S, Tardif F J, Swanton C J. Glyphosate-resistant cropping systems in Ontario: multivariate and nominal trait-based weed community structure. *Weed Science*, 2010, 58(3): 278-288.
- [44] Freeman J E, Jose S. The role of herbicide in savanna restoration: Effects of shrub reduction treatments on the understory and overstory of a longleaf pine flatwoods. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(3): 978-986.
- [45] Miller J H, Boyd R S, Edwards M B. Floristic diversity, stand structure, and composition 11 years after herbicide site preparation. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29(7): 1073-1083.
- [46] Jones P D, Edwards S L, Demarais S, Ezell A W. Vegetation community responses to different establishment regimes in loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations in southern MS, USA. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(2): 553-560.
- [47] 周晓果. 林下植物功能群丧失对桉树人工林土壤生态系统多功能性的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2016.
- [48] Boutin C, Elmegaard N, Kjaer C. Toxicity testing of fifteen non-crop plant species with six herbicides in a greenhouse experiment: implications for risk assessment. *Ecotoxicology*, 2004, 13(4): 349-369.
- [49] Carpenter D, Boutin C, Allison J E. Effects of chlorimuron ethyl on terrestrial and wetland plants: Levels of, and time to recovery following sublethal exposure. *Environmental Pollution*, 2013, 172: 275-282.
- [50] 呼蕾, 和文祥, 高亚军. 草甘膦对土壤微生物量及呼吸强度的影响. *西北农业学报*, 2010, 19(7): 168-172.
- [51] 邓晓, 李雅琦. 草甘膦对土壤微生物影响的研究. *农药*, 2005, 44(2): 59-62.
- [52] 陈隆升, 陈永忠, 彭映赫, 李志刚, 彭邵锋, 唐炜. 草甘膦对油茶林土壤微生物数量及酶活性的影响. *湖南林业科技*, 2015, 42(4): 32-35.
- [53] 陈妮, 龙友华, 刘阿丽, 黄文源, 李荣玉, 尹显慧, 胡安龙, 李明, 吴小毛. 除草剂精异丙甲草胺对烟田土壤酶活性的影响. *山地农业生物学报*, 2017, 36(6): 9-13, 27-27.
- [54] 陶波, 蒋凌雪, 沈晓峰, 栾凤侠, 邱丽娟. 草甘膦对土壤微生物的影响. *中国油料作物学报*, 2011, 33(2): 162-168, 179-179.
- [55] Ratcliff A W, Busse M D, Shestak C J. Changes in microbial community structure following herbicide (glyphosate) additions to forest soils. *Applied Soil Ecology*, 2006, 34(2/3): 114-124.
- [56] Blümel S, Busse H J, Stolz A, Kämpfer P. *Xenophilus azovorans* gen. nov., sp. nov., a soil bacterium that is able to degrade azo dyes of the Orange II type. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2001, 51(5): 1831-1837.