

DOI: 10.5846/stxb202008202170

胡宗达, 刘世荣, 刘兴良, 胡璟, 罗明霞, 李亚非, 石松林, 吴德勇, 肖玖金. 川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤-微生物生物量及其化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(12): 4900-4912.

Hu Z D, Liu S R, Liu X L, Hu J, Luo M X, Li Y F, Shi S L, Wu D Y, Xiao J J. Soil and soil microbial biomass contents and C:N:P stoichiometry at different succession stages of natural secondary forest in sub-alpine area of western Sichuan, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 4900-4912.

川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤-微生物生物量及其化学计量特征

胡宗达¹, 刘世荣², 刘兴良³, 胡璟⁴, 罗明霞¹, 李亚非¹, 石松林⁵, 吴德勇¹, 肖玖金^{6,*}

1 四川农业大学资源学院, 成都 611130

2 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

3 四川省林业科学研究院, 成都 610081

4 湖南农业大学资源环境学院, 长沙 410128

5 成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610059

6 四川农业大学林学院, 成都 611130

摘要:开展不同恢复演替阶段天然次生林土壤-微生物生物量及其化学计量特征关系的研究, 可为有效和持续管理川西亚高山次生林提供科学依据。以川西亚高山米亚罗林区 20 世纪 60、70、80 年代 3 种采伐迹地经自然恢复演替形成的次生林(SF60、SF70 和 SF80)和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)原始林(PF)为研究对象, 探讨了表层(0—20 cm)土壤有机碳(C_{soil})、全氮(N_{soil})、全磷(P_{soil})含量及微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})、磷(P_{mic})含量随自然恢复演替的变化特征, 分析了它们的化学计量比与微生物熵(q_{MB})之间的相互关系。结果表明: (1)随着恢复演替年限的增加, C_{soil} 和 N_{mic} 含量显著降低, N_{soil} 和 P_{soil} 及 C_{mic} 和 P_{mic} 含量呈现先升后降的显著变化趋势, 且 3 种次生林的表层土壤碳、氮、磷及其微生物生物量的含量均低于 PF。 (2)次生林恢复年限对土壤微生物熵 $C(q_{\text{MBC}})$ 和 $P(q_{\text{MBP}})$ 没有显著影响, 但对土壤微生物熵 $N(q_{\text{MBN}})$ 存在显著影响。 (3)土壤-微生物化学计量不平衡性 $C_{\text{imb}}:N_{\text{imb}}$ 随自然恢复演替进程呈先降后升的显著变化趋势, $C_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 呈不显著的降低趋势, $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 呈现显著降低趋势。冗余分析显示, $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 和 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 是影响 q_{MB} 变化的主导因子, 其中 $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 解释了 q_{MB} 变化的 62.6%, 说明土壤氮磷及其活性组分(N_{mic} 和 P_{mic}) 含量变化可能会影响到 q_{MB} 变化。综上可知, 次生林近 60 年的自然恢复演替引起了土壤碳氮磷含量的显著变化; 天然次生林土壤-微生物生物量碳氮磷化学计量比主要受到氮磷的协同影响, 且 SF60 土壤质量状况较差, 为此, 对 SF60 林分可适当增加氮素供给以促进其林木生长, 进而提升土壤质量。

关键词:天然次生林; 土壤微生物生物量; 化学计量比; 微生物熵; 化学计量不平衡性; 自然恢复演替

Soil and soil microbial biomass contents and C:N:P stoichiometry at different succession stages of natural secondary forest in sub-alpine area of western Sichuan, China

HU Zongda¹, LIU Shirong², LIU Xingliang³, HU Jing⁴, LUO Mingxia, LI Yafei¹, SHI Songlin⁵, WU Deyong¹, XIAO Jiu Jin^{6,*}

1 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

基金项目:国家重点研发计划(2017YFC0505004); 四川省环境治理与生态保护重大科技专项(2018SZDZX0031); 森林和湿地生态恢复与保育四川重点实验室开放课题(2019KFKT03)

收稿日期: 2020-08-20; 网络出版日期: 2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: j.xiao@sicau.edu.cn

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

4 College of Resources and environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

5 College of tourism and urban-rural planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

6 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: The change characteristics of soil and soil microbial biomass contents of the natural secondary forests could significantly affect the soil organic carbon (C_{soil}), total nitrogen (N_{soil}), total phosphorus (P_{soil}), soil microbial biomass carbon (C_{mic}), microbial biomass nitrogen (N_{mic}), microbial biomass phosphorus (P_{mic}) contents, and their stoichiometry. To gain insights into the change characteristics of soil and soil microbial biomass contents and their stoichiometry along different successional stages of natural secondary forest, four forest types were selected in Miyaluo forest area of western Sichuan, China, which compose of three natural secondary forests (SF60, SF70 and SF80 from clear-logging area during the 1960s, 1970s and 1980s, respectively) and one *Abies faxoniana* primary forest (PF, 160 years old). C_{soil} , N_{soil} and P_{soil} , C_{mic} , N_{mic} and P_{mic} in 0—20 cm soil were measured. The results showed that contents of C_{soil} and N_{mic} marginally significantly decreased, whereas the contents of N_{soil} and P_{soil} , C_{mic} and P_{mic} increased initially but decreased over time late in the course of restorative succession of natural secondary forests. The contents of C_{soil} , N_{soil} , P_{soil} , C_{mic} , N_{mic} , and P_{mic} in the three natural secondary forests were lower than those in the PF, while the contents of C_{soil} , N_{soil} and soil microbial biomass had no significant changes between SF80 and SF70. The content of P_{soil} was significantly higher in SF70 than that in SF80. The soil C:N:P stoichiometry ratio was dominated by the synergy effect interaction of N_{soil} and P_{soil} contents. There was no obvious difference among forests of different successional stages for soil microbial nitrogen carbon quotient ($q\text{MBC}$) and phosphorus quotient ($q\text{MBP}$), but did exist for soil microbial nitrogen quotient ($q\text{MBN}$). $q\text{MBN}$ was significantly greater in SF60 than that in the other two successional stages and PF. $C_{\text{imb}}:N_{\text{imb}}$ ratio of the stoichiometric imbalances showed first decreased and then increased; $C_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ and $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ ratio of the stoichiometric imbalances showed a slightly and significantly gradual reduction, respectively. Redundancy analysis showed that soil microbial quotient ($q\text{MB}$) was significantly correlated with $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ and $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ ratio. $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ ratio revealed 62.6% of the variations in $q\text{MB}$, which implied that changes of $q\text{MB}$ values were effected by the contents of N_{soil} , P_{soil} and their active components (N_{mic} and P_{mic}). Furthermore, our results revealed that nitrogen and phosphorus contribution could be an optimal strategy to meet the microbial stoichiometric demands and enhance nutrient availability for natural secondary forest at the early-successional stages (<60 a) in high-altitude sub-alpine forest ecosystems.

Key Words: natural secondary forest; soil microbial biomass; stoichiometric ratio; microbial quotient; stoichiometry imbalance; natural restorative succession

土壤微生物在土壤养分供给和转换过程中扮演十分重要的角色,其生物量被认为是土壤养分循环过程中的源或汇^[1-2];微生物生物量(Soil microbial biomass, SMB)含量高低可反映土壤有机质周转率、土壤活力大小以及生态系统生产力水平^[3-5],在维持土壤营养物质循环过程中具有十分重要的作用。土壤微生物的分解和矿化效率则主要取决于土壤 SMB 化学计量比^[2]。森林植被恢复演替引起土壤微生物理化性质、物种组成结构、根际分泌物、枯落物数量和质量等生物或非生物因素变化,使其土壤微生物群落结构及功能发生改变^[6-7],导致土壤 SMB 随森林演替年限或林龄增加出现逐渐增加^[8-9]、先升后降^[10-11]或变化不显著^[12]等趋势,其化学计量比亦出现类似变化趋势,但二者协同变化趋势不尽相同^[2,13],例如:Song 等^[14]研究发现,土壤微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})和磷(P_{mic})含量随植被演替呈逐渐增加及先升后降的变化趋势,而 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 、 $C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 和 $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 则分别呈降低、先升后降和逐渐增加趋势;周正虎和王传宽^[15]整合了分析 13 个森林和

6个草地生态系统土壤-微生物生态化学计量的时间动态发现, C_{mic} 、 N_{mic} 和 P_{mic} 含量随演替显著增加,而 $C_{mic}:N_{mic}:P_{mic}$ 则未表现出普适性的时间变化格局。可见,植被演替对SMB及其化学计量特征的影响源于主导因子不同而表现出相异的时空变化格局。

SMB化学计量比($C_{mic}:N_{mic}:P_{mic}$)常被用作土壤肥力评价的关键指标^[4,16],以反映土壤养分及微生物生长的限制状况^[15,17];土壤微生物在土壤生境中具有维持自身 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 组成比处于相对稳定的能力^[18],然 $C_{mic}:N_{mic}:P_{mic}$ 变化的实质性原因主要来自微生物群落结构的变化^[19],亦受到土壤养分影响,进而改变了 $C_{mic}:N_{mic}:P_{mic}$ 与土壤 $C_{soil}:N_{soil}:P_{soil}$ 的协同变化关系。此外,土壤 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 的利用效率可用土壤微生物熵(qMB)表征; qMB 受土壤有机质数量和质量以及微生物可利用底物有效性的影响较大^[20-21],常被用于预测土壤养分库的细微变化、土壤退化程度监测及其恢复效果评价^[5,22]。虽有众多研究探讨了植被恢复演替不同阶段的 qMB 变化的时空格局^[10,21,23],但尚未得出一致性结论。因此,进一步探索森林演替进程中SMB及其化学计量比与 qMB 的变化特征,分析土壤及土壤微生物C:N:P与 qMB 的耦合作用,有益于更好地理解森林演替进程中SMB和 qMB 的动态变化特征,这对维持或改善森林土壤质量尤为必要。

川西亚高山米亚罗林区属于岷江上游的生态屏障,20世纪50—80年代曾大规模采伐,后经人工恢复及实施封山育林后,现已形成多种不同演替阶段的人工和天然次生林镶嵌的森林景观格局。该林区SMB研究主要集中在不同林型^[24]、林窗^[25]、林线交错带^[26]、冻融^[27]等方面,其研究结果显示,SMB和土壤微生物活性对人为和自然因素影响的响应具有十分重要的表征功能。然因该区域植被类型及形成时间不同,SMB及其活性差异较大,为了更好地理解天然次生林(简称次生林)演替进程中SMB的影响因素,以及土壤-微生物化学计量比与 qMB 的关系,仍需要对次生林不同恢复演替阶段SMB及其化学计量比的关系进行深入探究。本研究采集米亚罗林区3种天然更新恢复演替阶段的次生林和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)原始林表层(0—20 cm)土样,测定土壤有机碳(C_{soil})、全氮(N_{soil})、全磷(P_{soil})以及微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})、磷(P_{mic})含量,计算它们的C:N:P和 qMB ,分析比较其差异,旨在探究:(1)不同恢复阶段SMB以及其化学计量比的变化特征;(2)次生林恢复演替对SMB含量影响、 qMB 与C:N:P化学计量的耦合关系及其 qMB 对次生林演替的响应。研究结果可为有效经营和管理次生林提供科学依据,亦有助于加深对该区域土壤碳氮磷地球化学循环特征的认识。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

理县米亚罗林区位于青藏高原东部,受高山-亚高山高原地形的影响,具冬寒夏凉高山气候特点,为半湿润地区。年平均温度6—12℃,1月平均气温-8℃,7月平均气温12.6℃,年无霜期约200天,年均降雨量700—1400 mm,年蒸发量1000—1900 mm,冬季雪被期长达6—7个月;成土母岩主要为板岩、片岩、白云岩等为主,土壤类型为山地棕壤。该区域顶极群落以高山-亚高山暗针叶林为主,乔木层优势物种有岷江冷杉、紫果云杉(*Picea purpurea*)、粗枝云杉(*P. asperata*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、白桦(*B. platyphylla*)、槭树(*Acer* spp.)、皂荚(*Gleditsia sinensis*)、椴树(*Tilia tuan*)等;灌木层优势种分布有川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)、陕甘花楸(*Sorbus koehneana*)、野樱桃(*Prunus tatsienensis*)、紫花卫矛(*Euonymus porphyreus*)、高山柳(*Salix cupularis*)、康定柳(*S. paraplesia*)、红刺悬钩子(*Rubus rubrisetulosus*)、多种忍冬(*Lonicera* spp.)、荚蒾(*Viburnum* spp.)、华西箭竹(*Fargesia nitida*)等;草本优势种主要有珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、东方草莓(*Fragaria orientalis*)、糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens*)、光柄野青茅(*Deyeuxia levipes*)、掌叶橐吾(*Ligularia przewalskii*)、嵩草(*Kobresia* spp.)等植物。

1.2 土壤样品采集和处理

2019年7月下旬,在米亚罗林区大郎坝、尽头寨、十沟和十八拐沟上寨,按照立地条件相似原则,选择20世纪60、70和80年代3种采伐迹地经自然恢复演替形成的天然次生林(简化为SF60、SF70和SF80)和岷江

冷杉原始林(简化为 PF,林龄为 160 年)为一个演替系列。每种次生林和原始林用测绘仪(博飞,DZS3-1,中国)随机布设 3 个 20 m×20 m 间隔大于 20 m 的标准样地作为试验的 3 个重复和一个对照,并进行植被生态学常规调查(表 1)。土壤采样时,在已布设的标准样地中,将其按照“田”字形再次分为 4 个 10 m×10 m 的样方,在每个样方中以“梅花 5 点”法用不锈钢土钻(Eijkelpkamp, 型号 07.53.SC)采集 0—20 cm 的表层土样,将 20 个取样点的土壤充分混匀后,按照“四分”法取一个土样装入无菌塑料密封袋,置于有冰袋的冷藏箱运回实验室,去除石砾、残留根系及枯落物后过 2 mm 筛。将过筛样品分为 2 份:一份新鲜样品,用于测定土壤微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})、磷(P_{mic})含量;一份经自然风干,用来测定土壤有机碳(C_{soil})、全氮(N_{soil})和全磷(P_{soil})含量等。

表 1 不同更新阶段天然次生林和岷江冷杉原始林样地基本特征

Table 1 Basal status of experimental plots of natural secondary forests with different restorative stages and *Abies faxoniana* primary forest in Miyaluo forest areas

微生物生物量 Soil microbial biomass	不同演替阶段的天然次生林 Stages of restorative successions of secondary forest			岷江冷杉原始林 <i>A.faxoniana</i> primary forest(PF)
	SF80	SF70	SF60	
林龄 Age/a	40	50	60	160
海拔 Altitude/m	3387	3312	3080	3189
经纬度 Longitude and latitude	102°40'59.99"E	102°43'4.93"E	102°44'25.80"E	102°43'50.88"E
	31°49'17.44"N	31°46'21.45"N	31°43'24.96"N	31°41'26.88"N
坡度 Mean slope/(°)	22	27	24	25
坡位 Slope position	中坡	中坡	中坡	中上坡
土壤 Soil	MGB	MGB	MGB	MGB
0—20cm 土层 pH 值 Soil pH value at 0—20 cm depth	5.08	5.24	5.42	5.54
主要物种 Main plant species	BA、SK、GS、PA	BA、SK、PA	AF、BA、SK、FN	AF、TT、FN
	AF、FN	AD、FN		
平均胸径 Mean DBH/cm	10.83	11.12	14.17	26.70
平均树高 Mean tree height/m	6.35	7.25	6.83	10.56
密度 Density (株/hm ²)	2375	1833	1583	1633
郁闭度 Canopy density	0.60	0.62	0.68	0.76
草本层盖度 Coverage of herb/%	65.2	79.3	40.5	43.3

SF80: 20 世纪 80 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1980s; SF70: 20 世纪 70 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1970s; SF60: 20 世纪 60 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1960s; MGB: 山地灰棕壤 Mountain grey brown soil; DBH: 胸径 Diameter at breast height; BA: 红桦 *Betula albo-sinensis*; SK: 陕甘花楸 *Sorbus koehneana*; GS: 皂荚 *Gleditsia sinensis*; PA: 紫果云杉 *Picea purpurea*; AF: 岷江冷杉 *Abies faxoniana*; FN: 华西箭竹 *Fargesia nitida*; AD: 青榨槭 *Acer davidii*; TT: 椴树 *Tilia tuan*

1.3 测定方法

土壤 pH 用土水质量比 1:2.5 混合搅拌后用 pH 计测定;土壤有机碳(C_{soil})含量测定采用重铬酸钾外加热法;全氮(N_{soil})含量测定用硫酸-催化剂消解-AA3 连续流动分析仪法(Auto Analyzer 3, SEAL, 德国);全磷(P_{soil})含量测定用钼锑抗比色法(岛津 UV-2450 紫外分光光度计,日本岛津)。

土壤微生物生物量碳(C_{mic})、氮(N_{mic})和磷(P_{mic})含量测定采用氯仿熏蒸浸提法^[28]:各取过 2 mm 筛新鲜土样 2 份(C_{mic} 和 N_{mic} 样品均为 7.5 g、 P_{mic} 为 2.5 g),分别放置于有氯仿和无氯仿的真空干燥器,在暗箱内熏蒸 24 h 后取出,其中测定 C_{mic} 、 N_{mic} 样品加入土液体积比为 1:4 的 0.5 mol/L K_2SO_4 水溶液,震荡 30 min 后过滤,分别采用 TOC-VCPH 有机碳分析仪和 AA3 连续流动分析仪进行测定;测定 P_{mic} 则加入土液体积比为 1:20 的 0.5 mol/L 碳酸氢钠溶液,震荡 30 min,吸取 20 mL 液体,加 5 mL 硫酸-钼锑-抗混合显色剂,定容至 34 mL,用

岛津 UV-2450 紫外分光光度计比色测定。 C_{mic} 含量 = (熏蒸土壤有机碳 - 未熏蒸土壤有机碳) / 0.45, N_{mic} 含量 = (熏蒸土壤有机氮 - 未熏蒸土壤有机氮) / 0.25, P_{mic} 含量 = (熏蒸土壤磷 - 未熏蒸磷) / 0.40, 式中 0.45、0.25 和 0.40 为转换系数。

1.4 数据分析

根据 Mooshammer 等^[29]以及周正虎和王传宽^[15]的方法,土壤碳、氮、磷及其微生物生物量化学计量特征采用质量比表示,即分别为 $C_{soil}:N_{soil}$ 、 $C_{soil}:P_{soil}$ 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 和 $C_{mic}:N_{mic}$ 、 $C_{mic}:P_{mic}$ 、 $N_{mic}:P_{mic}$; 土壤微生物熵 $qMBC$ 、 $qMBN$ 和 $qMBP$ 分别用 $(C_{mic}/C_{soil}) \times 100\%$ 、 $(N_{mic}/N_{soil}) \times 100\%$ 和 $(P_{mic}/P_{soil}) \times 100\%$ 表示; 土壤微生物化学计量不平衡性用 $C_{imb}:N_{imb}$ 、 $C_{imb}:P_{imb}$ 和 $N_{imb}:P_{imb}$ 表示,其比值越大说明资源质量越低,土壤微生物生长效率也越低^[15],计算公式如下:

$$C_{imb}:N_{imb} = [(C_{soil} \div N_{soil}) / (C_{mic} \div N_{mic})] \quad (1)$$

$$C_{imb}:P_{imb} = [(C_{soil} \div P_{soil}) / (C_{mic} \div P_{mic})] \quad (2)$$

$$N_{imb}:P_{imb} = [(N_{soil} \div P_{soil}) / (N_{mic} \div P_{mic})] \quad (3)$$

采用单因素方差分析和最小显著差异法 (LSD) 检验 3 种次生林以及次生林与岷江冷杉原始林之间的土壤-微生物生物量各指标的显著性差异 (水平为 $P < 0.05$)。用 Pearson 相关法分析评价 SMB 含量及其化学计量比的影响因子。以上统计分析均由 SPSS 26.0 软件完成 (显著性水平均为 0.05)。此外,利用 Canoco 5.0 软件对微生物熵 (qMB) 与土壤-微生物生物量 C:N:P 化学计量之间的关系进行冗余分析 (RDA); 绘图用 Sigmaplot 14.0 软件完成; 图、表中数据均为平均值 $\pm$ 标准偏差。

2 结果与分析

2.1 土壤碳、氮、磷含量及其化学计量特征

3 种次生林土壤 C_{soil} 、 N_{soil} 平均含量显著低于 PF ($P < 0.05$), 而 P_{soil} 的平均含量略低于 PF (图 1)。 C_{soil} 和 N_{soil} 含量随次生林更新年限呈显著下降趋势, SF80、SF70 和 SF60 较 PF 分别低 21.15% 和 29.74%、26.61% 和

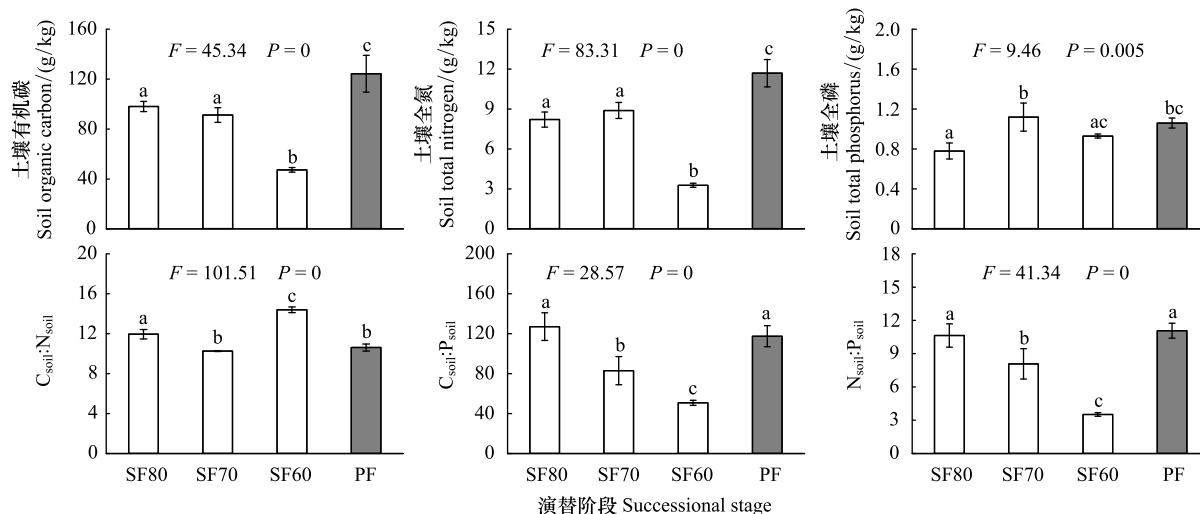


图 1 天然次生林不同演替阶段及岷江冷杉原始林土壤 C、N、P 含量及化学计量变化特征 ($n=3$)

Fig.1 Change characteristics of C_{soil} 、 N_{soil} and P_{soil} content and its stoichiometric ratios of topsoil from sub-alpine natural secondary forests with different stages of restoration and *Abies faxoniana* primary forest ($n=3$)

SF80: 20 世纪 80 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1980s; SF70: 20 世纪 70 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1970s; SF60: 20 世纪 60 年代砍伐迹地的天然次生林 Natural secondary forest from clear-logging area during the 1960s; PF: 岷江冷杉原始林 *Abies faxoniana* primary forest; $C_{soil}:N_{soil}$: 土壤碳氮比 Soil C:N ratio; $C_{soil}:P_{soil}$: 土壤碳磷比 Soil C:P ratio; $N_{soil}:P_{soil}$: 土壤氮磷比 Soil N:P ratio

23.93%、61.98%和 71.97%; P_{soil} 含量则随恢复演替进程呈先增后降的显著变化趋势,其中 SF70 最高,比 PF 高 5.66% ($P>0.05$),SF80 和 SF60 之间的 P_{soil} 含量差异不显著 ($P>0.05$)。

土壤 $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}$ 随次生林演替呈先降后升的显著变化趋势(图 1),在 SF60 中达到最大(14.40),其中 SF70 与 PF 差异不显著 ($P>0.05$); $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 与 $N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 高低均表现为 SF80>SF70>SF60 ($P<0.05$),与 PF 相比,SF80 分别高了 8.19%和低了 3.88%;SF70、SF60 分别低了 29.47 和 27.01%、56.83 和 68.20%。从图 1 可知,SF80、SF70、SF60 和 PF 中的土壤 $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 分别为 126:11:1、82:8:1、51:4:1 和 118:11:1。

2.2 土壤微生物生物量及其化学计量特征

3 种次生林土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 含量均低于 PF(表 2),其中 C_{mic} 和 P_{mic} 含量随次生林演替呈先增后降的变化趋势,其中 SF60 表层土壤 C_{mic} 含量比 SF80 和 SF70 分别下降了 47.73%和 52.51% ($P<0.05$), P_{mic} 含量分别降低了 15.48% ($P>0.05$) 和 38.29% ($P<0.05$); N_{mic} 含量随次生林演替年限呈显著递减趋势,SF60 较 SF80 和 SF70 分别下降了 40.81%和 28.31%。

3 种次生林的 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 高于 PF(表 2)。方差分析显示, $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 在 SF80 和 SF70 及 SF70 和 SF60 之间差异显著 ($P<0.05$),而在 SF80 和 SF60 间差异不显著 ($P>0.05$); $C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 在 SF80 和 SF70 及 SF70 和 SF60 之间差异不显著 ($P>0.05$); $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 在不同次生演替阶段无显著性差异 ($P>0.05$)。此外,从表 2 统计分析发现,SF80、SF70、SF60 和 PF 中,土壤微生物生物量 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 分别为 23:7:1、19:4:1、14:5:1 和 18:7:1。

表 2 天然次生林不同更新阶段和岷江冷杉原始林土壤微生物生物量碳、氮和磷含量及其化学特征 ($n=3$)

Table 2 The soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus content and its stoichiometry of topsoil natural secondary forests with different stages of restoration and *A.faxoniana* primary forest in the Miyaluo forest area ($n=3$)

微生物生物量 Soil microbial biomass	不同演替阶段的天然次生林 Stages of restorative successions of secondary forest			岷江冷杉原始林 <i>A.faxoniana</i> primary forest (PF)
	SF80	SF70	SF60	
微生物生物量碳 (C_{mic}) Microbial biomass carbon/(mg/kg)	1001.29±173.07a	1102.14±72.81a	523.38±114.30b	1224.89±342.25a
微生物生物量氮 (N_{mic}) Microbial biomass nitrogen/(mg/kg)	294.64±90.33a	243.28±14.12ab	174.40±16.18b	465.60±80.20c
微生物生物量磷 (P_{mic}) Microbial biomass phosphorus/(mg/kg)	43.27±17.83ab	59.26±3.53ac	36.57±3.08b	68.60±12.97c
微生物生物量碳氮比 C-to-N ratio of microbial biomass ($C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$)	3.52±0.61a	4.53±0.21b	3.00±0.55ac	2.60±0.34c
微生物生物量碳磷比 C-to-P ratio of microbial biomass ($C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$)	24.73±6.19a	18.60±0.44ab	14.23±2.07b	18.83±8.18ab
微生物生物量氮磷比 N-to-P ratio of microbial biomass ($N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$)	7.16±2.30a	4.11±0.25a	4.77±0.23a	7.10±2.55a
微生物生物量碳氮磷比 C:N:P ratio of microbial biomass ($C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$)	23:7:1	19:4:1	14:5:1	18:7:1

不同小写表示不同林型之间差异显著性 ($P<0.05$)

2.3 土壤微生物熵和微生物化学计量不平衡性特征

图 2 可看出,次生林近 60 年的恢复演替对 $q\text{MBC}$ 和 $q\text{MBP}$ 未产生显著影响 ($P>0.05$),但对 $q\text{MBN}$ 影响极显著 ($P=0.003$)。土壤微生物熵 ($q\text{MB}$) 随次生林恢复演替年限增加呈现不同的变化趋势: $q\text{MBC}$ 表现为先增后降的变化趋势 ($P>0.05$),到 PF 阶段达到最低(0.97); $q\text{MBN}$ 表现为先降后升的极显著变化趋势 ($P<0.01$),其中 SF60 显著高于 SF80、SF70 和 PF,分别高出 49.5%、94.1%和 34.29%; $q\text{MBP}$ 随次生林演替呈逐渐降低趋势 ($P>0.05$)。

次生林恢复演替进程中,土壤 $C_{\text{imb}}:N_{\text{imb}}$ 、 $C_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 、 $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 变化趋势差异较大(图 2)。 $C_{\text{imb}}:N_{\text{imb}}$ 随次生林演替进程呈极显著的先降后升变化趋势 ($P=0.002$),在 SF60 达到最高,但与 PF 差异不显著 ($P>0.05$); $C_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 和 $N_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 表现出轻微的 ($P=0.175$) 或显著的逐渐降低趋势 ($P=0.039$),其中 SF60 的 $C_{\text{imb}}:P_{\text{imb}}$ 显著低于

PF; SF80 和 SF70 的 $C_{imb}:P_{imb}$ 和 $N_{imb}:P_{imb}$ 与 PF 相比,差异性不显著 ($P>0.05$)。

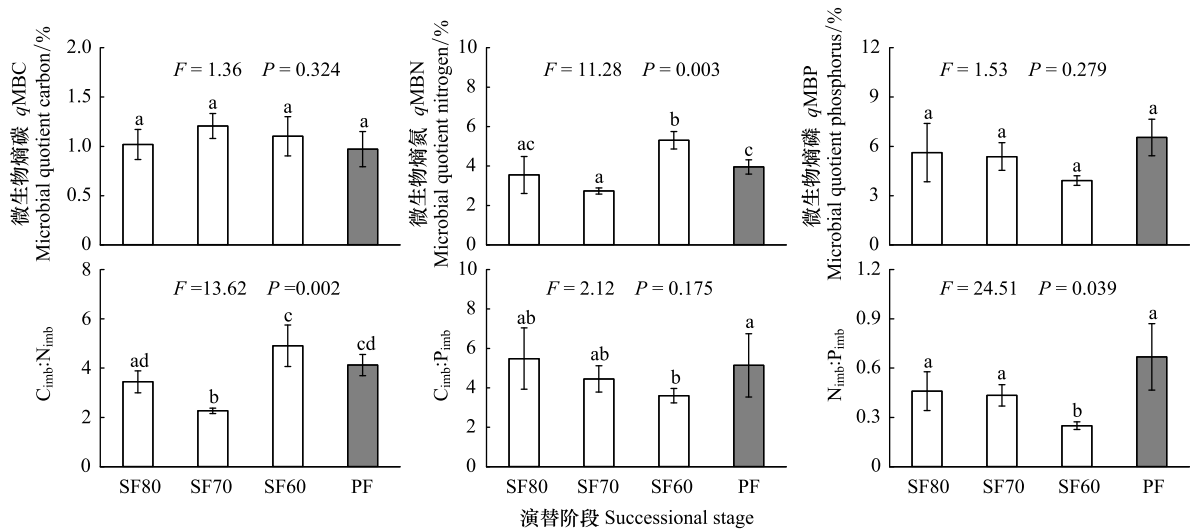


图2 天然次生林不同演替阶段和岷江冷杉原始林土壤微生物生物量和土壤微生物化学计量不平衡性的变化特征 ($n=3$)

Fig.2 Change characteristics of soil microbial biomass and soil microbial stoichiometry imbalance ratios of topsoil from sub-alpine natural secondary forests with different stages of restoration and *A.faxoniana* primary forest ($n=3$)

PF: 岷江冷杉原始林 *Abies faxoniana* primary forest; $C_{imb}:N_{imb}$: 微生物生物量碳氮化学计量不平衡性 Microbial biomass C:N stoichiometric imbalance; $C_{imb}:P_{imb}$: 微生物生物量碳磷化学计量不平衡性 Microbial biomass C:P stoichiometric imbalance; $N_{imb}:P_{imb}$: 微生物生物量氮磷化学计量不平衡性 Microbial biomass N:P stoichiometric imbalance

2.4 土壤碳氮磷和土壤-微生物生物量化学计量之间的相互关系

Pearson 相关分析(表3)显示, C_{soil} 与 N_{soil} 含量极显著正相关 ($P<0.01$), C_{soil} 含量和 N_{soil} 与 P_{soil} 含量正相关 ($P>0.05$); C_{soil} 和 N_{soil} 含量与 C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 含量极显著 ($P<0.01$) 或显著 ($P<0.05$) 正相关; C_{mic} 、 N_{mic} 、 P_{mic} 含量两两之间呈极显著或显著正相关。 $C_{soil}:N_{soil}$ 与 C_{mic} 和 P_{mic} 极显著负相关; $C_{soil}:P_{soil}$ 和 $N_{soil}:P_{soil}$ 与 C_{soil} 、 N_{soil} 和 C_{mic} 和 N_{mic} 极显著或显著正相关; $N_{soil}:P_{soil}$ 与 $C_{soil}:N_{soil}$ 和 $C_{soil}:P_{soil}$ 分别呈极显著负相关和正相关; $N_{mic}:P_{mic}$ 与 N_{mic} 和 $C_{mic}:P_{mic}$ 分别呈显著和极显著正相关。

表3 土壤-微生物生物量碳氮磷及其化学计量比之间的相关系数 ($n=12$)

	N_{soil}	P_{soil}	C_{mic}	N_{mic}	P_{mic}	$C_{soil}:N_{soil}$	$C_{soil}:P_{soil}$	$N_{soil}:P_{soil}$	$C_{mic}:N_{mic}$	$C_{mic}:P_{mic}$	$N_{mic}:P_{mic}$
C_{soil}	0.983 **	0.194	0.902 **	0.878 **	0.627 *	-0.799 **	0.852 **	0.934 **	-0.049	0.478	0.523
N_{soil}	1	0.329	0.907 **	0.848 **	0.718 **	-0.885 **	0.769 **	0.892 **	0.009	0.385	0.412
P_{soil}		1	0.323	0.233	0.447	-0.486	-0.332	-0.121	0.139	-0.195	-0.155
C_{mic}			1	0.805 **	0.587 *	-0.798 **	0.697 *	0.802 **	0.179	0.528	0.458
N_{mic}				1	0.589 *	-0.575	0.670 *	0.745 **	-0.430	0.340	0.660 *
P_{mic}					1	-0.759 **	0.369	0.548	-0.070	-0.322	-0.194
$C_{soil}:N_{soil}$						1	-0.547	-0.728 **	-0.292	-0.230	-0.092
$C_{soil}:P_{soil}$							1	0.969 **	-0.034	0.569	0.531
$N_{soil}:P_{soil}$								1	0.007	0.499	0.465
$C_{mic}:N_{mic}$									1	0.251	-0.401
$C_{mic}:P_{mic}$										1	0.774 **

* 和 ** 分别表示显著相关 ($P<0.05$) 和极显著相关 ($P<0.01$); C_{soil} : 有机碳 Soil organic carbon; N_{soil} : 全氮 Total nitrogen; P_{soil} : 全磷 Total phosphorus; C_{mic} : 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; N_{mic} : 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; P_{mic} : 微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus; $C_{soil}:N_{soil}$: 土壤碳氮比 Soil C:N ratio; $C_{soil}:P_{soil}$: 土壤碳磷比 Soil C:P ratio; $N_{soil}:P_{soil}$: 土壤氮磷比 Soil N:P ratio; $C_{mic}:N_{mic}$: 微生物生物量碳氮比 C-to-N ratio of microbial biomass; $C_{mic}:P_{mic}$: 微生物生物量碳磷比 C-to-P ratio of microbial biomass; $N_{mic}:P_{mic}$: 微生物生物量氮磷比 N-to-P ratio of microbial biomass

SMB 化学计量不平衡性与土壤-微生物生物量及其化学计量比的相关性分析(表 4)显示, $C_{imb}:N_{imb}$ 与 $C_{imb}:P_{imb}$ 相关性不显著 ($P=0.822$); $N_{imb}:P_{imb}$ 分别与 N_{soil} 和 $C_{imb}:P_{imb}$ 呈显著正相关 ($P=0.026$), 而与 $C_{imb}:N_{imb}$ 显著负相关 ($P=0.013$); $C_{imb}:N_{imb}$ 分别与 $C_{soil}:N_{soil}$ 和 $C_{mic}:N_{mic}$ 显著正相关 ($P=0.020$) 和极显著负相关 ($P=0.000$); $C_{imb}:P_{imb}$ 与 P_{mic} 和 $N_{soil}:P_{soil}$ 极显著 ($P=0.005$) 和显著正相关 ($P=0.035$); $N_{imb}:P_{imb}$ 分别与 N_{soil} 和 $N_{soil}:P_{soil}$ 显著正相关 ($P=0.025$ 和 0.016), 而与 P_{mic} 和 $C_{soil}:N_{soil}$ 极显著正相关和负相关 ($P=0.004$ 和 0.003)。

表 4 土壤微生物生物量化学计量不平衡性与土壤微生物生物量化学计量比的相关性 ($n=12$)

	$C_{imb}:P_{imb}$	$N_{imb}:P_{imb}$	C_{soil}	N_{soil}	P_{soil}	C_{mic}	N_{mic}
$C_{imb}:N_{imb}$	0.073	-0.638 *	-0.377	-0.437	-0.243	-0.560	0.008
$C_{imb}:P_{imb}$	1	0.690 *	0.514	0.528	-0.121	0.240	0.457
$N_{imb}:P_{imb}$		1	0.574	0.640 *	0.077	0.517	0.249
	P_{mic}	$C_{soil}:N_{soil}$	$C_{soil}:P_{soil}$	$N_{soil}:P_{soil}$	$C_{mic}:N_{mic}$	$C_{mic}:P_{mic}$	$N_{mic}:P_{mic}$
$C_{imb}:N_{imb}$	-0.265	0.659 *	-0.314	-0.404	-0.891 **	-0.397	0.173
$C_{imb}:P_{imb}$	0.753 **	-0.458	0.554	0.610 *	-0.361	-0.328	-0.098
$N_{imb}:P_{imb}$	0.756 **	-0.778 **	0.564	0.677 *	0.394	-0.070	-0.313

2.5 土壤微生物熵与土壤-微生物化学计量不平衡性的 RDA 分析

以 qMB 为响应变量,土壤-微生物化学计量比值为解释变量进行冗余分析(图 3),结果显示: $N_{imb}:P_{imb}$ 分别与 $C_{imb}:N_{imb}$ 和 $C_{imb}:P_{imb}$ 负相关和正相关。 $qMBN$ 与 $C_{soil}:N_{soil}$ 、 $C_{imb}:N_{imb}$ 正相关,而与 $C_{mic}:N_{mic}$ 、 $N_{imb}:P_{imb}$ 负相关; $qMBP$ 与 $C_{soil}:P_{soil}$ 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 、 $C_{imb}:P_{imb}$ 、 $N_{imb}:P_{imb}$ 正相关。图 3 可看出,第一轴和第二轴分别解释了 qMB 变化的 72.78% 和 24.51%,说明土壤-微生物化学计量比能很好地反映 qMB 变化。 $N_{imb}:P_{imb}$ 对 qMB 的影响最大,解释了 qMB 变化的 62.6%,其次为 $C_{mic}:N_{mic}$,解释了 qMB 变化的 21.7%。

3 讨论

3.1 次生林恢复演替对土壤微生物生物量及其化学计量比的影响

3.1.1 对土壤微生物生物量碳氮磷的影响

植被演替通过改变林分结构而影响到土壤底物有效性、微生物群落结构、土壤酶活性等^[30-32],进而使其 SMB 具有不同的时空变化特征。本研究结果显示,以阔叶树种为主的 SF80 和 SF70 土壤 SMB 含量高于针叶树种为主的 SF60,与已有研究结果一致^[33]。土壤 C_{mic} 和 P_{mic} 含量排序为 SF60<SF80<SF70<PF; N_{mic} 为 SF60<SF70<SF80<PF,其中 SF80 和 SF70 土壤 C_{mic} 和 N_{mic} 均未呈现出显著性差异;SF80 的 P_{mic} 含量与 SF60 差异不显著,这种变化趋势与一些研究结果有所差异^[34-35],但亦与已有研究得出的部分结果一致^[11,36]:一方面可能与 SF80 和 SF70 两种林分优势物种构成(红桦、陕甘花楸等)和 SF60(岷江冷杉等)有关,主要缘于阔叶树种林下地表枯落物分解速率较快^[37],而针叶树种分解速率慢^[38],其枯落物分解释放的养分便于微生物分解利用,从而导致以阔叶树种为主的林分类型拥有较高的 SMB;另一方面原始岷江冷杉林皆伐后,早期地上植被对土壤养分的需求降低,减缓了土壤微生物与地上植被对养分的竞争^[39],加之残留在土壤中的根系死亡分解及阔叶树种枯落物分解速率较快^[40],满足了土壤微生物生长对养分的需求,进而维持了微生物生长和繁殖。此外,次生林演替的 3 个阶段之间, C_{mic} 含量存在极显著差异 ($P=0.003$), N_{mic} 和 P_{mic} 含量无显著差异 ($P=0.086$ 、 0.094),表明天然次生植被早期演替对土壤 N_{mic} 和 P_{mic} 含量的影响不如 C_{mic} 含量的影响明显。随着次生林的进一步演替,地上植被生长对养分的需求能力大于土壤微生物的转化能力^[41];其次,次生林演替使得林冠郁闭度增加导致林下地表微气候发生变化^[42],影响到土壤微生物种群结构^[43],致使 SF60 的 SMB 含量处于较低水平(表 2),说明氮素急剧减少而降低了碳矿化及土壤酶活性,对土壤氮素利用率减少而导致其土壤微生物生物量的含量降低。因此,提高土壤氮素水平将有利于 SMB 的积累,但由于森林植被演替进程中,土壤微生物

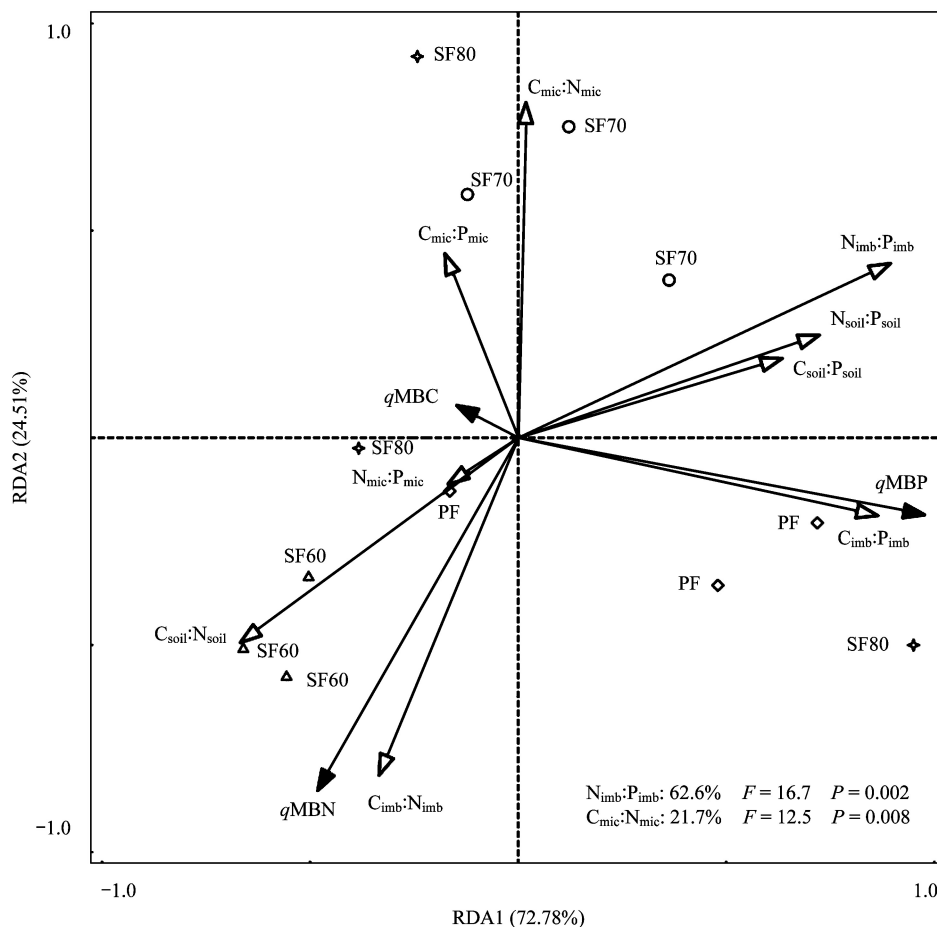


图3 土壤微生物熵和土壤-微生物 C:N:P 化学计量的 RDA 排序图

Fig.3 Redundancy analysis of soil microbial entropy and soil-microbial C:N:P stoichiometry

$qMBC$: 微生物熵碳 Microbial entropy carbon; $qMBN$: 微生物熵氮 Microbial entropy nitrogen; $qMBP$: 微生物熵磷 Microbial entropy phosphorus; $C_{mic}:N_{mic}$: 微生物生物量碳氮比 C-to-N ratio of microbial biomass; $C_{mic}:P_{mic}$: 微生物生物量碳磷比 C-to-P ratio of microbial biomass; $N_{mic}:P_{mic}$: 微生物生物量氮磷比 N-to-P ratio of microbial biomass

物与植物生长争夺营养元素具有复杂的互利-竞争关系^[33],其具体影响机理仍然需要进一步探究。

本研究中,SMB 含量在 PF 的达到最大值,说明在岷江冷杉原始林群落中,林木不断生长、生物量逐渐积累、地表枯落物分解量以及根系分泌物增加,为土壤微生物提供了更多的食物来源,有利于土壤微生物的生长,土壤底物利用率高,如需明晰上述因素驱动 SMB 含量变化的机制,需进一步深入研究。相关分析表明, C_{mic} 和 N_{mic} 含量与 C_{soil} 和 N_{soil} 含量相互之间呈极显著或显著正相关,与已有研究结果一致^[17,44],说明 C_{soil} 和 N_{soil} 含量增加可提升土壤碳矿化水平及土壤酶活性^[45],从而提高 C_{mic} 和 N_{mic} 含量,反之亦然; P_{mic} 与 P_{soil} 关系不显著,表明次生林短期恢复演替对 P_{mic} 的改善不如 C_{mic} 和 N_{mic} 明显,究其原因:(1)次生林早期恢复演替阶段进程中,SMB 含量变化主要受受控于 C_{soil} 和 N_{soil} 含量的变化^[46];(2)土壤中 P_{soil} 含量高低与成土母质关系较大,且 P_{soil} 在土壤中转移和代谢速率较慢^[47],该区域中磷代谢速率、途径和来源需要进一步探究。综上,恢复提升采伐迹地天然次生林(尤其是 1960s 次生林)的土壤有效养分含量,需要采取合理营林措施及长期有效的管护监控。

3.1.2 对土壤碳氮磷化学计量比的影响

森林植被恢复演替显著影响到土壤 C_{soil} 、 N_{soil} 和 P_{soil} 含量变化,进而导致土壤养分化学计量比的变化^[15,48]。 $C_{soil}:N_{soil}$ 可反映森林土壤底物被土壤微生物利用的有效性状况,即 $C_{soil}:N_{soil}$ 比值越高,土壤有机质矿

化分解越慢,土壤质量越差,反之亦然^[49]。本研究中, C_{soil} 随次生林演替呈显著降低趋势, N_{soil} 表现为先增后减的变化趋势,但 $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}$ 则呈现出先减后增的显著变化趋势(图 1);3 种不同演替阶段的次生林中, $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}$ 变幅为 10.25—14.40(均值 12.2),略高于中国亚热带地区平均水平(12.1)^[48],其原因可能与次生林 C_{soil} 含量随演替进程的降幅不及 N_{soil} 含量的降幅有关(表 2),说明次生演替导致林分结构及其物种组成的改变使其地表枯落物和地下根系中碳氮含量的时间耦合不同^[50-51],进而影响到微生物群落组成发生变化,导致土壤有机质分解矿化及其利用程度不尽相同^[52]。与 PF 相比,SF60 中土壤碳氮矿化作用较慢,氮释放少而使 $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}$ 显著升高。

$C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 常被用作土壤磷矿化和固持能力的重要指标,以指示植物生长过程中土壤营养成分的供给状况以及养分限制的阈值^[48]。有研究指出, $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 比值越低,越有利于微生物对土壤有机质分解,促进土壤有效磷的增加,反之存在 P_{soil} 受限^[53];也有研究认为, $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 比值高说明土壤微生物对土壤有效磷分解利用表现出同化趋势,容易出现土壤微生物与地上植被竞争性吸收利用有效磷的情况,存在较强的 P_{soil} 固持潜力^[49]。本研究中, $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 和 $N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 在 SF60 达到最低值(图 1),而 $C_{\text{soil}}:N_{\text{soil}}$ 在 SF60 含量最高,且 $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 和 $N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 与土壤 C_{soil} 和 N_{soil} 极显著正相关,与 P_{soil} 相关性不显著(表 3),究其原因:一方面,该研究区域的林下棕壤土壤磷素限制状况低于其它土壤类型,有机磷净矿化率较高,微生物分解受磷素影响较小^[54];另一方面,随着次生林的恢复演替, C_{soil} 和 N_{soil} 有效补给不足,地上植被生长对 C_{soil} 和 N_{soil} 需求渐增使其 C_{soil} 和 N_{soil} 含量处于较低水平(图 1)。另外,SF70、SF80 和 PF 的 $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 和 $N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 高于中国亚热带的平均水平(78 和 6.4),而 SF60 则低于其平均水平^[48],与已有研究结果相似^[55]。综合分析可知, C_{soil} 和 N_{soil} 是影响研究区土壤 $C_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 和 $N_{\text{soil}}:P_{\text{soil}}$ 的关键因素。

3.1.3 对土壤微生物生物量碳氮磷化学计量比的影响

$C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 是判定微生物群落结构变化的重要指标^[18,29,56]。已有研究显示,森林主要树种组成及物种数量以及生物量、枯落物、根系等的数量和质量不同,其土壤微生物种类结构亦不同^[57,58],致使 SMB 含量高低变化趋势各异^[29],进而影响到土壤微生物生物量的化学计量比。本研究结果显示,次生林恢复演替对 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 和 $C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 产生显著影响,对 $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 影响未达到显著性水平,与已有研究结论相同^[59]。随着次生林的恢复演替, $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 表现出先增后减的显著变化趋势; $C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 和 $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 则表现为随演替进程呈逐渐降低趋势,原因在于随着次生林恢复演替,林分的主要树种组成从阔叶树种占优势演变到针叶树种占优势(表 1),使其地表枯落物、根系分泌物等的数量和质量不同,导致土壤微生物活性产生差异而使土壤 SMB 含量变化不同所致(表 2)。有研究认为,土壤 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 在 3—6 之间,表明土壤细菌占优势,反之以真菌为主导^[10]。研究区不同演替阶段次生林土壤 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}$ 在 3.00—4.53(均值 3.68)和 PF(2.60),低于全球和中国森林土壤的平均水平(8.2 和 8.25)^[18,60],说明研究区土壤微生物以细菌为主; $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 远低于全球(6.9)平均水平^[18],说明研究区域森林土壤微生物在一定程度上受到了磷素的限制(表 2),此外,相关分析发现, $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 与 N_{mic} 和 $C_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 极显著或显著正相关,不同于我国亚热带的研究结论^[56],一方面表明 SMB 的化学计量特征随生境变化而变化;另一方面可能是源于 N_{mic} 释放受到 N_{soil} 限制,进而修正了 $N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 。虽然本研究结果分析了次生林演替对土壤 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 的变化特征,但要明晰上述因素对土壤微生物生物量生态化学计量比的影响机理,仍需进一步针对 $C_{\text{mic}}:N_{\text{mic}}:P_{\text{mic}}$ 与土壤微生物群落物种组成耦合关系作深入研究。

3.2 次生林恢复演替对土壤微生物熵的影响

土壤微生物熵($q\text{MB}$)是衡量土壤有机碳累积或损失的重要指标^[15],比值越高表示土壤碳积累多^[23]。有研究显示,随着植被演替时间尺度的延伸, $q\text{MB}$ 出现增加或降低趋势^[15,61],主要源于土壤底物有效性高低以及异养微生物群落的组成结构。研究发现,随着森林的恢复演替, $q\text{MBC}$ 变化趋势不显著,说明研究区域森林土壤 C_{soil} 向 C_{mic} 转化的效率相对稳定,其土壤碳库稳定性较为良好;不同演替阶段 $q\text{MBC}$ 变幅为 0.97%—1.21%(均值为 1.08%),与其它区域的亚高山云杉(*Picea morrisonicola*)森林(0.4%—1.2%)^[62]和亚热带湿润

森林(0.7%—1.7%)^[63]相近,但低于中国森林的平均水平(1.92%)^[60];qMBN在SF60中显著高于其他演替阶段的林分类型,其变幅为2.74%—5.31%,高于亚高山云杉林(1.4%—2.3%)^[62],而在SF60中(5.31%)明显高于国森林平均水平(3.43%)^[60],说明SF60土壤氮素活性较大,土壤氮库稳定性较差,其养分含量较低;qMBP随次生林恢复演替进程的降低趋势不显著,其变幅为3.92%—6.54%,具有相对较高的稳定性(图2)。总之,不同演替阶段qMB变化趋势不同,主要在于次生林不同演替阶段土壤微生物对C、N和P的积累和消耗取决于土壤微生物对有机质的分解^[64]。根据土壤微生物化学计量比限制理论,微生物会首选吸收利用最适宜元素组分来维持自身化学计量比的平衡关系。从研究结果看,qMB比 $C_{soil}:N_{soil}:P_{soil}$ 和 $C_{mic}:N_{mic}:P_{mic}$ 表现出更平稳的变化趋势,能否用qMB作为衡量该研究区次生林土壤有机碳变化指标,值得商酌。

3.3 土壤-微生物C:N:P化学计量比对土壤微生物熵的影响

有研究显示,qMB与 $C_{soil}:N_{soil}:P_{soil}$ 及其不平衡性指标之间存在显著的正负相关关系^[15,60],原因在于土壤微生物的生长代谢需要 C_{soil} 、 N_{soil} 、 P_{soil} 等养分的综合协调供给。本研究结果显示,土壤-微生物生物量化学计量不平衡性指标中, $N_{imb}:P_{imb}$ 分别与 $C_{imb}:P_{imb}$ 和 $C_{imb}:N_{imb}$ 显著正相关和负相关,与Zhou等^[60]的结果相似。从冗余分析结果看, $N_{imb}:P_{imb}$ 和 $C_{mic}:N_{mic}$ 是影响qMB变化的关键因素,其中 $N_{imb}:P_{imb}$ (解释量为62.6%)起着主导作用,进一步证实了次生林演替进程中土壤微生物生长繁殖主要受到氮素和磷素的综合协调影响,同时也表明土壤-微生物化学计量不平衡性在一定程度上能够体现土壤微生物对土壤养分变化的适应性及其协同调节着森林生态系统养分动态的平衡关系^[29]。依据生长速率理论,土壤微生物的高生长速率需要大量的蛋白质酶及核糖体RNA的投资,意味着土壤N:P值的减小^[65]。本研究中,土壤微生物 $C_{mic}:N_{mic}$ 以及 $N_{imb}:P_{imb}$ 与qMBN呈负相关关系; $C_{soil}:P_{soil}$ 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 其化学计量不平衡性与qMBP正相关,说明 $C_{mic}:N_{mic}$ 和 $N_{imb}:P_{imb}$ 比值高意味着微生物生长受到N和P资源供给限制^[15],导致土壤微生物对N和P元素分解效率降低而使 $C_{soil}:P_{soil}$ 、 $N_{soil}:P_{soil}$ 及其化学不平衡性比值降低。综上可知,森林植被演替仅对qMBN产生显著影响,据此说明该研究区主要受到N资源的供给限制。此外,随着全球气候变暖、N沉降的加剧可能会影响次生林的生态功能,其地上植被和地下元素的平衡状况及生态化学计量比如何响应,需要对植物-枯落物-土壤元素含量及其化学计量特征的耦合机理展开深入研究。为此,下一步研究重点应集中探究该生态系统元素间的耦合关系及其化学计量的季节动态变化对升温、N沉降等全球变化的响应机理。

总体而言,随着天然次生林恢复演替年限的逐渐增加,土壤有机碳、氮含量总体上呈显著降低趋势,土壤全磷含量呈增加趋势;土壤微生物生物量生长更新到60年阶段其含量最低;土壤及微生物生物量氮、磷的化学计量比值随着恢复演替时间尺度延长而降低,土壤碳氮比呈先降后升的显著变化趋势;微生物生物量碳氮比与土壤碳氮比呈相反的变化趋势;土壤-微生物生物量化学计量的不平衡性变化特征基本上能直接或间接地反映次生林演替进程中的土壤质量状况。此外,该研究区主要受到氮素供给缺乏的限制,添加氮素或氮磷复合元素的供给可能会促进其次生林林木生长。

参考文献 (References):

- [1] Kwabiah A B, Palm C A, Stoskopf N C, Voroney R P. Response of soil microbial biomass dynamics to quality of plant materials with emphasis on P availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(2): 207-216.
- [2] Zhou X, Sun H, Pumpanen J, Sietö O M, Heinonsalo J, Köster K, Berninger F. The impact of wildfire on microbial C:N:P stoichiometry and the fungal-to-bacterial ratio in permafrost soil. *Biogeochemistry*, 2019, 142(1): 1-17.
- [3] Malý S, Fiala P, Reininger D, Obdržálková E. The relationships among microbial parameters and the rate of organic matter mineralization in forest soils, as influenced by forest type. *Pedobiologia*, 2014, 57(4/6): 235-244.
- [4] Kaschuk G, Alberton O, Hungria M. Three decades of soil microbial biomass studies in Brazilian ecosystems: Lessons learned about soil quality and indications for improving sustainability. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(1): 1-13.
- [5] 王清奎, 汪思龙, 冯宗炜, 黄宇. 土壤活性有机质及其与土壤质量的关系. *生态学报*, 2005, 25(3): 513-519.
- [6] Zhong Z K, Zhang X Y, Wang X, Fu S Y, Wu S J, Lu X Q, Ren C J, Han X H, Yang G H. Soil bacteria and fungi respond differently to plant diversity and plant family composition during the secondary succession of abandoned farmland on the Loess Plateau, China. *Plant and Soil*, 2020, 448(1): 183-200.

- [7] Shao P S, Liang C, Rubert-Nason K, Li X Z, Xie H T, Bao X L. Secondary successional forests undergo tightly-coupled changes in soil microbial community structure and soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 56-65.
- [8] Zhang W, Qiao W J, Gao D X, Dai Y Y, Deng J, Yang G H, Han X H, Ren G X. Relationship between soil nutrient properties and biological activities along a restoration chronosequence of *Pinus tabulaeformis* plantation forests in the Ziwuling Mountains, China. *CATENA*, 2018, 161: 85-95.
- [9] 彭艳, 李心清, 程建中, 周志红, 王兵, 黄代宽, 程红光. 贵阳次生林不同演替阶段土壤微生物生物量与反硝化酶活性的研究. *地球化学*, 2009, 38(6): 600-606.
- [10] Jia G M, Cao J, Wang C Y, Wang G. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwulin, Northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2005, 217(1): 117-125.
- [11] 曹润, 王邵军, 陈闽昆, 左倩倩, 王平, 曹乾斌. 西双版纳热带森林不同恢复阶段土壤微生物生物量碳的变化. *生态环境学报*, 2019, 28(10): 1982-1990.
- [12] Taylor A R, Wang J R, Chen H Y H. Carbon storage in a chronosequence of red spruce (*Picea rubens*) forests in central Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, 37(11): 2260-2269.
- [13] 王薪琪, 韩轶, 王传宽. 帽儿山不同林龄落叶阔叶林土壤微生物生物量及其季节动态. *植物生态学报*, 2017, 41(6): 597-609.
- [14] Song M, Peng W X, Du H, Xu Q G. Responses of soil and microbial C:N:P stoichiometry to vegetation succession in a Karst Region of Southwest China. *Forests*, 2019, 10(9): 775.
- [15] 周正虎, 王传宽. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1257-1266.
- [16] 赵盼盼, 周嘉聪, 林开森, 张秋芳, 袁萍, 曾晓敏, 苏莹, 徐建国, 陈岳民, 杨玉盛. 海拔梯度变化对中亚热带黄山松土壤微生物生物量和群落结构的影响. *生态学报*, 2019, 39(6): 2215-2225.
- [17] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 737-749.
- [18] 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.
- [19] Bui E N, Henderson B L. C:N:P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2): 553-568.
- [20] Graham M H, Haynes R J. Organic matter status and the size, activity and metabolic diversity of the soil microflora as indicators of the success of rehabilitation of mined sand dunes. *Biology and Fertility of Soils*, 2004, 39(6): 429-437.
- [21] Banning N C, Grant C D, Jones D L, Murphy D V. Recovery of soil organic matter, organic matter turnover and nitrogen cycling in a post-mining forest rehabilitation chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(8): 2021-2031.
- [22] Anderson T H. Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, 98(1/3): 285-293.
- [23] 范跃新, 杨玉盛, 杨智杰, 谢锦升, 陈光水, 钟小剑, 郭剑芬. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤活性有机碳含量及季节动态. *生态学报*, 2013, 33(18): 5751-5759.
- [24] 张于光, 张小全, 肖焯. 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.
- [25] 周义贵, 郝凯婕, 李贤伟, 范川, 陈栎霖, 刘运科, 王谢. 林窗对米亚罗林区云杉低效林土壤有机碳和微生物生物量碳季节动态的影响. *应用生态学报*, 2014, 25(9): 2469-2476.
- [26] 刘洋, 张健, 闫帮国, 黄旭, 徐振锋, 吴福忠. 青藏高原东缘高山森林-苔原交错带土壤微生物生物量碳、氮和可培养微生物数量的季节动态. *植物生态学报*, 2012, 36(5): 382-392.
- [27] 冉华, 刘泉波. 季节性冻融对岷江冷杉和白桦凋落物微生物数量及生物量的影响. *四川农业大学学报*, 2009, 27(4): 450-454.
- [28] 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.
- [29] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 22.
- [30] Bauhus J, Paré D, Côté L. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(8/9): 1077-1089.
- [31] Berg G, Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 68(1): 1-13.
- [32] Xu Y X, Du A P, Wang Z C, Zhu W K, Li C, Wu L C. Effects of different rotation periods of *Eucalyptus* plantations on soil physiochemical properties, enzyme activities, microbial biomass and microbial community structure and diversity. *Forest Ecology and Management*, 2020, 456: 117683.
- [33] 李品, 木勒德·吐尔汗拜, 田地, 冯兆忠. 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 532-542.
- [34] Rondina A B L, Tonon B C, Lescano L E A M, Hungria M, Nogueira M A, Zangaro W. Plants of distinct successional stages have different strategies for nutrient acquisition in an atlantic rain forest ecosystem. *International Journal of Plant Sciences*, 2019, 180(3): 186-199.
- [35] Liu W C, Fu S Y, Yan S J, Ren C J, Wu S J, Deng J, Li B Y, Han X H, Yang G H. Responses of plant community to the linkages in plant-soil C:N:P stoichiometry during secondary succession of abandoned farmlands, China. *Journal of Arid Land*, 2020, 12(2): 215-226.
- [36] 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.

- [37] 周晓庆, 吴福忠, 杨万勤, 朱剑霄. 高山森林凋落物分解过程中的微生物生物量动态. 生态学报, 2011, 31(14): 4144-4152.
- [38] 于方明, 刘华, 刘可慧, 马姜明, 周振明, 邓华, 张杏辉, 李明顺. 川西亚高山暗针叶林恢复初期土壤酶活性研究. 生态环境学报, 2012, 21(1): 64-68.
- [39] Kaiser C, Fuchslueger L, Koranda M, Gorfer M, Stange C F, Kitzler B, Rasche F, Strauss J, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation. *Ecology*, 2011, 92(5): 1036-1051.
- [40] 湛贤, 刘洋, 邓静, 师嘉淇. 川西亚高山森林凋落物不同分解阶段碳氮磷化学计量特征及种间差异. 植物研究, 2017, 37(2): 216-226.
- [41] 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.
- [42] Brown N. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1993, 9(2): 153-168.
- [43] Zhou Z H, Wang C K, Jiang L F, Luo Y Q. Trends in soil microbial communities during secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 92-99.
- [44] 胡宗达, 刘世荣, 史作民, 刘兴良, 何飞. 川滇高山栎林土壤氮素和微生物量碳氮随海拔变化的特征. 林业科学研究, 2012, 25(3): 261-268.
- [45] Cui J, Zhu Z K, Xu X L, Liu S L, Jones D L, Kuzyakov Y, Shibistova O, Wu J S, Ge T D. Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107720.
- [46] 刘宝, 吴文峰, 林思祖, 林开敏. 中亚热带 4 种林分类型土壤微生物生物量碳氮特征及季节变化. 应用生态学报, 2019, 30(6): 1901-1910.
- [47] Ren C J, Zhao F Z, Kang D, Yang G H, Han X H, Tong X G, Feng Y Z, Ren G X. Linkages of C:N:P stoichiometry and bacterial community in soil following afforestation of former farmland. *Forest Ecology and Management*, 2016, 376: 59-66.
- [48] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1): 139-151.
- [49] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [50] Ma R T, Hu F N, Liu J F, Wang C L, Wang Z L, Liu G, Zhao S W. Shifts in soil nutrient concentrations and C:N:P stoichiometry during long-term natural vegetation restoration. *PeerJ*, 2020, 8: e8382.
- [51] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 354-361.
- [52] Chen L, Xiang W H, Wu H L, Ouyang S, Zhou B, Zeng Y L, Chen Y L, Kuzyakov Y. Tree species identity surpasses richness in affecting soil microbial richness and community composition in subtropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 130: 113-121.
- [53] Wang W, Sardans J, Zeng C, Zhong C, Li Y, Peñuelas J. Responses of soil nutrient concentrations and stoichiometry to different human land uses in a subtropical tidal wetland. *Geoderma*, 2014, 232-234: 459-470.
- [54] 罗达, 刘顺, 史作民, 冯秋红, 刘千里, 张利, 黄泉, 何建社. 川西亚高山不同林龄云杉人工林土壤微生物群落结构. 应用生态学报, 2017, 28(2): 519-527.
- [55] Liang X Y, Liu S R, Wang H, Wang J X. Variation of carbon and nitrogen stoichiometry along a chronosequence of natural temperate forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2018, 11(3): 339-350.
- [56] Li J W, Liu Y L, Hai X Y, Shanguan Z P, Deng L. Dynamics of soil microbial C:N:P stoichiometry and its driving mechanisms following natural vegetation restoration after farmland abandonment. *Science of the Total Environment*, 2019, 693: 133613.
- [57] Otaki M, Tsuyuzaki S. Succession of litter-decomposing microbial organisms in deciduous birch and oak forests, northern Japan. *Acta Oecologica*, 2019, 101: 103485.
- [58] Liu X F, Lin T C, Vadeboncoeur M A, Yang Z J, Chen S D, Xiong D C, Xu C, Li Y Q, Yang Y S. Root litter inputs exert greater influence over soil C than does aboveground litter in a subtropical natural forest. *Plant and Soil*, 2019, 444(1): 489-499.
- [59] 王宝荣, 杨佳佳, 安韶山, 张海鑫, 白雪娟. 黄土丘陵区植被与地形特征对土壤和土壤微生物生物量生态化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2018, 29(1): 247-259.
- [60] Zhou Z H, Wang C K. Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. *Biogeosciences Discussions*, 2015, 12(14): 11191-11216.
- [61] Schipper L A, Degens B P, Sparling G P, Duncan L C. Changes in microbial heterotrophic diversity along five plant successional sequences. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(15): 2093-2103.
- [62] Ravindran A, Yang S S. Effects of vegetation type on microbial biomass carbon and nitrogen in subalpine mountain forest soils. *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*, 2015, 48(4): 362-369.
- [63] Maithani K, Tripathi R S, Arunachalam A, Pandey H N. Seasonal dynamics of microbial biomass C, N and P during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in North-East India. *Applied Soil Ecology*, 1996, 4(1): 31-37.
- [64] 张于光, 张小全, 刘学端, 肖烨, Wu L Y. 不同林型土壤微生物有机碳降解基因的多样性. 生态学报, 2007, 27(4): 1412-1419.
- [65] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.