

DOI: 10.5846/stxb202009152407

张贾宇, 余婷, 鄂晓伟, 唐罗忠, 田野. 杨树人工林幼林阶段林下植被管理对土壤微生物生物量碳、氮酶活性的影响. 生态学报, 2021, 41(24): 9898-9909.

Zhang J Y, She T, E X W, Tang L Z, Tian Y. Effects of understory vegetation management on soil microbial biomass carbon and nitrogen and extracellular enzyme activities in the early stages of poplar plantation. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9898-9909.

杨树人工林幼林阶段林下植被管理对土壤微生物生物量碳、氮酶活性的影响

张贾宇, 余 婷, 鄂晓伟, 唐罗忠, 田 野*

南京林业大学林学院 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要:为了探讨林下植物物种多样性对杨树(*Populus* spp.)人工幼林阶段土壤微生物区系的影响,在林下设计了林下植被物种数量递增的3种处理,即清除林下植被(无林下植物)、保留单一林下植物(一种林下植物)和保留物种多样的自然林下植被(多种林下植物),于处理1年后采样分析土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)含量、基于Biolog-ECO微平板的土壤微生物群落代谢特征以及土壤碳、氮转化相关的胞外酶活性的差异,以期从土壤养分转化和供应的角度为科学管理人工林林下植被提供依据。结果表明,林下植被处理对8月份0—5 cm土层的土壤MBC、MBN含量以及酶活性有较大影响。与清除林下植被处理相比,保留单一林下植物处理8月份0—5 cm土层的土壤MBC、MBN含量以及 β -葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和芳基酰胺酶活性显著增加,增幅分别为27.91%、54.48%、14.74%、32.53%和6.20%,而保留物种丰富度高的自然林下植被处理林地土壤的上述指标进一步分别增加了4.88%、14.93%、9.22%、13.63%和12.86%。此外,林下植被处理还改变了土壤微生物群落代谢特征,8月份0—5 cm土层的土壤微生物Shannon指数随着林下植被物种数量的增加而显著增大。清除林下植被处理的土壤微生物主要利用的碳源包括部分糖类、氨基酸类和酯类,与清除林下植被处理相比,保留单一林下植物处理的土壤微生物提高了对上述几种碳源的利用能力,同时对糖类、氨基酸类、酯类和有机酸类碳源的利用种类范围明显扩大,而保留物种多样的自然林下植被的土壤微生物对31种碳源基本上可以全面有效利用。因此,保留林下植被,特别是提高林下植被的物种丰富度,有利于增加土壤微生物生物量,提高土壤微生物的代谢功能和分解活性,可以在一定程度上加快土壤的物质转化和养分循环功能。

关键词:杨树人工林;林下植被管理;物种多样性;土壤微生物区系;胞外酶活性

Effects of understory vegetation management on soil microbial biomass carbon and nitrogen and extracellular enzyme activities in the early stages of poplar plantation

ZHANG Jiayu, SHE Ting, E Xiaowei, TANG Luozhong, TIAN Ye*

College of Forestry, Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Understory vegetation plays crucial roles on nutrient turnover and cycling in plantation soil by regulating soil microbial biomass and extracellular enzyme activity. Under normal condition, the understory vegetation generally contains diverse plant species in plantations. Whether increasing the species abundance of understory vegetation can change the effect of understory vegetation is still inconclusive. In this study, a diversity gradient of understory vegetation species was setup to study its effects on soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN), soil microbial communities' metabolic profiles, and enzyme activities that related to soil C and N turnover in a poplar plantation. Three understory treatments

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFD0600402);国家自然科学基金项目(31370618)

收稿日期:2020-09-15; 网络出版日期:2021-08-04

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: tianyes@hotmail.com

were designed including the understory vegetation removal, the retention of single main understory vegetation species, and the retention of natural diverse understory vegetation. The soils were sampled in June, August and October after one year treatment for the analysis of corresponding soil microbial properties. The results showed that the understory vegetation treatments had strong effects on 0—5 cm soil layer in August. Compared with understory vegetation removal, the retention of single main understory species resulted in significant increases in soil MBC and MBN contents and the activities of soil β -glucosidase, polyphenol oxidase and arylamidase by 27.91%, 54.48%, 14.74%, 32.53%, and 6.20%, respectively, in the 0—5 cm soil layer in August; moreover, the retention of natural understory vegetation showed further increases by 4.88%, 14.93%, 9.22%, 13.63%, and 12.86%, respectively, when compared with the retention of single main understory species. Understory vegetation treatments also changed soil microbial communities' metabolic profiles, soil microbial Shannon index of the 0—5 cm soil layer in August increased significantly with the increase in understory vegetation species. The main carbon sources utilized by soil microorganism with understory removal treatment were a few kinds of carbohydrates, amino acids and esters. By contrast, soil microorganisms under the retention of single main understory species treatment improved the utilization capacity of the above-mentioned carbon sources, and expanded the available carbon sources to some organic acids. At the same time, the retention of natural diverse understory vegetation enabled soil microorganisms to effectively utilize all of the 31 carbon source types. Therefore, the retention of understory vegetation, especially with high diversity, was beneficial to increase soil microbial biomass, improve soil microbial metabolism and activities, and to a certain extent accelerate the decomposition of soil organic matter and nutrient cycling.

Key Words: poplar plantation; understory vegetation management; species diversity; soil microflora; extracellular enzyme activity

我国速生型杨树(*Populus* spp.)人工林普遍存在土壤养分供应不足的问题^[1-2],采用大面积施肥的方式必然增加营林成本,在生产中较少使用,而通过加快系统内的养分循环来维持杨树人工林生产力是一种有效且经济可行的方法。微生物和胞外酶在土壤物质分解和养分转化中起到重要作用,可以在很大程度上影响土壤的养分供应能力^[3-6]。因此,提高林地土壤的微生物生物量和胞外酶活性可在一定程度上改善杨树人工林养分的供应。

林下植被是人工林的重要组成部分^[7]。以往的多数观点认为,林下植被存在与上层乔木竞争水分^[8]、养分^[9]和生长空间^[10]等问题,因此,在传统的人工林经营管理过程中一般会清除林下植被^[11-12]。然而,近年的研究发现,林下植被可通过改变林地微环境(如温度、湿度和紧实度等)^[13-15]、产生凋落物和根系分泌物等方式^[16-19]改善土壤微生物的繁殖和生存条件,提高土壤微生物生物量和胞外酶活性,从而改善林地土壤的养分循环和供应。因此,科学地管理林下植被有可能成为提高林地生产力的重要手段。

自然的人工林下一般存在物种丰富的林下植被。与单一物种的林下植物相比,林下植被物种丰富度的增加对系统内的养分循环和土壤养分转化过程产生何种影响,目前仍未有定论。一些研究认为,物种丰富度较高的林下植被可以为土壤微生物提供更加复杂多样的生存空间和环境^[20-22],同时,多样化的林下植被凋落物和根系分泌物还可为微生物提供异质性的资源,使土壤微生物生物量和微生物群落代谢发生改变^[23-24],并产生种类、数量和活性不同的胞外酶^[25],从而影响林分凋落物的分解以及养分的释放速率,进而影响到林地土壤养分的供应水平和生产力。

基于上述研究背景,本论文重点关注两个问题:(1)与清除林下植被相比,保留林下植物能否改变微生物群落的代谢功能,提高土壤微生物生物量和土壤胞外酶活性?(2)与单一林下植物相比,增加林下植被的物种丰富度是否进一步提高林地土壤微生物生物量和微生物活性?针对上述问题,本研究通过野外大田试验探究杨树人工林林下植被管理对林地土壤微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)、微生物生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)、微生物群落代谢特征和胞外酶活性的影响,以期对杨树人工林林下植被

管理提供理论依据,也为研究人工林土壤养分转化机制提供思路。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于江苏省宿迁市泗洪县泗洪林场(33°32'N,118°36'E)。所在区域为中纬度暖温带半湿润气候区,年均气温 14.6 °C,年均降水量 893.9 mm,年均无霜期 213 d,年均日照时数 2326.7 h。

试验林林地 0—10 cm 土层土壤的 pH(H₂O) 为 7.03,容重为 1.33 g/cm³,有机碳含量为 20.23 g/kg,全氮含量为 2.03 g/kg。

1.2 试验设计

试验林分为 2016 年造林的杨树人工林,造林无性系为南林 3804 杨(*P. deltoides* 'Nanlin—3804'),采用 1 年生苗木造林,株行距 6 m × 6 m。试验林分杨树的存活率在 95% 以上。基于造林后第一年的调查,试验林的林下植被盖度约 90%,主要种类为稗草(*Echinochloa crusgalli*),生物量占林下植被总生物量的 60% 左右,其它林下植被种类主要包括鸭跖草(*Setcreasea purpurea*)、莎草(*Rhizoma cyperi*)和长叶水苋菜(*Ammannia coccinea*)等,生物量分别约占林下植被总生物量的 20%、10% 和 10%。

按照林下植物物种数量递增的顺序设计 3 种林下植被处理,即清除林下植被、保留单一林下植物(稗草)和保留物种多样的自然林下植被。本研究采用随机区组设计,在试验林分内设置 3 个区组,每个区组内布设 3 个面积为 42 m × 12 m 的试验小区,根据试验设计随机安排 3 种林下植被处理。

于 2017 年 8 月开始按照试验设计对林下植被进行管理,清除林下植被处理将林下植被完全移除后,采用透气透水性良好的黑色地布覆盖。保留单一林下植物处理移除稗草以外的所有林下植被,并适当结合人工播种的方式保证稗草的盖度。保留自然状态的林下植被处理在整个研究过程中不加以管理,保持林下植物的多样性。

1.3 取样和分析测定方法

于 2018 年的 6 月、8 月和 10 月进行土壤取样。在每个试验小区内随机选取 3 点采集 0—5 cm 和 5—10 cm 土层的土壤样品,放入冰盒内带回实验室。清除土壤中的杂质之后并过 2 mm 筛,置于 4 °C 冰箱中储存,用于 MBC、MBN、土壤胞外酶活性和土壤微生物功能多样性的测定。所有分析测定于取样后 1 周内完成。

土壤 MBC 和 MBN 用氯仿熏蒸,0.5 mol/L K₂SO₄ 溶液提取后,采用重铬酸钾容量分析法测定土壤 MBC 含量^[26],采用茚三酮比色法测定 MBN 含量^[26]。

本研究测定了土壤中参与碳转化的 2 种胞外酶活性,包括 β-葡萄糖苷酶(EC3.2.1.21)和多酚氧化酶(EC1.10.3.2),并测定了土壤中参与氮转化的芳基酰胺酶(EC3.1.1.2)活性。

土壤 β-葡萄糖苷酶活性测定参照 Adetunji 等^[27]的方法,对硝基苯基-β-d-吡喃葡萄糖苷作为底物,于 37 °C 培养 1 h 后使用 0.5 mol/L CaCl₂ 和 0.5 mol/L NaOH 终止反应,使用分光光度计测定生成的对硝基酚含量代表酶活性的高低,酶活性的单位为 mg kg⁻¹ h⁻¹。

土壤多酚氧化酶活性测定参照 Perucci 等^[28]的方法,邻苯二酚作为底物,于 37 °C 培养 2 h 后直接使用乙醚萃取水解产物,并通过分光光度计测定生成的没食子酸含量代表酶活性的高低,酶活性的单位为 mg kg⁻¹ h⁻¹。

土壤芳基酰胺酶活性测定参照 Acosta-Martínez 等^[29]的方法,L-亮氨酸-β-萘胺盐酸盐作为底物,于 37 °C 培养 1 h 后使用 95% 的乙醇终止反应,使用分光光度计测定生成的 β-萘胺含量代表酶活性的高低,酶活性的单位为 mg kg⁻¹ h⁻¹。

采用 Biolog-ECO 微平板法分析土壤微生物区系的碳源利用能力。选择 BIOLOG 微平板中的 ECO 板进行微生物的培养,接种方法参照徐万里^[30]的方法,称取相当于 5 g 烘干土重的鲜土于三角瓶中,加入 45 mL 无菌水,震荡 30 min 后稀释 20 倍并接种,接种量为 150 μL。接种后置于 25 °C 恒温培养箱中避光培养,于培养后

每隔 24 h 使用酶标仪测定 590 nm 处的光密度值,培养时长为 168 h。

1.4 数据处理

土壤微生物群落对碳源的利用能力大小用平均颜色变化率(Average well color development, AWCD)表示。在培养 120 h 以后,ECO 板的光密度值基本趋于稳定,因此选择培养 120 h 的数据计算 AWCD、微生物物种多样性指数(Shannon 指数)、均匀度指数(McIntosh 指数)和丰富度指数(Richness 指数)。具体计算公式如下:

$$AWCD = \sum_{i=1}^{31} (C_i - R) / 31$$

式中, C_i 为第 i 孔的光密度值, R 为对照孔的光密度值, $C_i - R < 0$ 时计为 0。

$$\text{Shannon 多样性指数} = - \sum_{i=1}^{31} P_i \times \ln P_i$$

式中, P_i 为第 i 孔相对光密度值与整板平均相对光密度值总和的比,即:

$$P_i = (C_i - R) / \sum_{i=1}^{31} (C_i - R)$$

$$\text{McIntosh 指数} = \sqrt{\sum_{i=1}^{31} n_i^2}$$

式中, n_i 为第 i 孔的相对吸光度,即 $n_i = C_i - R$ 。

Richness 指数:被利用的碳源总数目($C_i - R > 0.25$ 的孔数)

采用主成分分析(Principal components analysis, PCA)法对不同处理下 8 月份的土壤微生物群落代谢功能进行分析。

采用 Microsoft Excel 2013 对试验数据进行计算;采用 SPSS 21.0 对试验数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和多重比较(Least-Significant Difference, LSD);采用 SigmaPlot 12.5 进行图形绘制。

2 结果与分析

2.1 林下植被处理对土壤微生物生物量碳、氮的影响

与清除林下植被处理相比,保留一种林下植物处理提高了 0—5 cm 和 5—10 cm 土层的土壤 MBC 与 MBN 含量,此效应在 8 月份表现得最为明显;此外,与保留一种林下植物处理相比,林下植物物种数量的增加进一步提高了土壤微生物生物量(图 1)。保留物种多样的自然植被处理 8 月份 0—5 cm 土层的土壤 MBC 与 MBN 含量比保留单一植物处理分别显著增加了 4.88% 和 14.93% ($P < 0.05$),另外 6 月份 5—10 cm 土层的土壤 MBN 含量同比也显著增加了 9.75% ($P < 0.05$) (图 1)。林地土壤 MBC/MBN 比随林下植物丰富度增加的变化趋势与 MBC 和 MBN 含量有所不同,与清除林下植被处理相比,保留单一植物处理 8 月份 0—5 cm 土层土壤的 MBC/MBN 比显著降低了 17.30%,而保留物种丰富的自然植被处理进一步显著降低,降低幅度达 24.42% ($P < 0.05$) (图 1)。

2.2 林下植被处理对土壤微生物群落功能的影响

土壤微生物的 AWCD 值、McIntosh 指数和 Richness 指数均以 0—5 cm 土层大于 5—10 cm 土层(表 1)。与清除林下植被处理相比,保留单一植物处理在 0—5 cm 和 5—10 cm 土层各个调查时间的 AWCD 值、Shannon 指数和 Richness 指数均有所上升,0—5 cm 土层土壤的 McIntosh 指数在 8 月份也明显上升(表 1)。与保留单一植物相比,林下植物物种数量的增加对 6 月和 10 月份 0—5 cm 土层和 5—10 cm 土层的土壤微生物 AWCD 值无显著影响($P > 0.05$),但显著提高了 8 月份 0—5 cm 土层的土壤微生物 AWCD 值、Shannon 指数和 McIntosh 指数($P < 0.05$),以及 5—10 cm 土层的 McIntosh 指数和 Richness 指数(表 1)。

由于各处理土壤微生物对碳源的利用方式在 8 月份的差异最明显,因此本研究选择 8 月份的结果进行土壤微生物对碳源利用的主成分分析。基于 PCA 的相关性矩阵,第一主成分(Principal component 1, PC1)和第

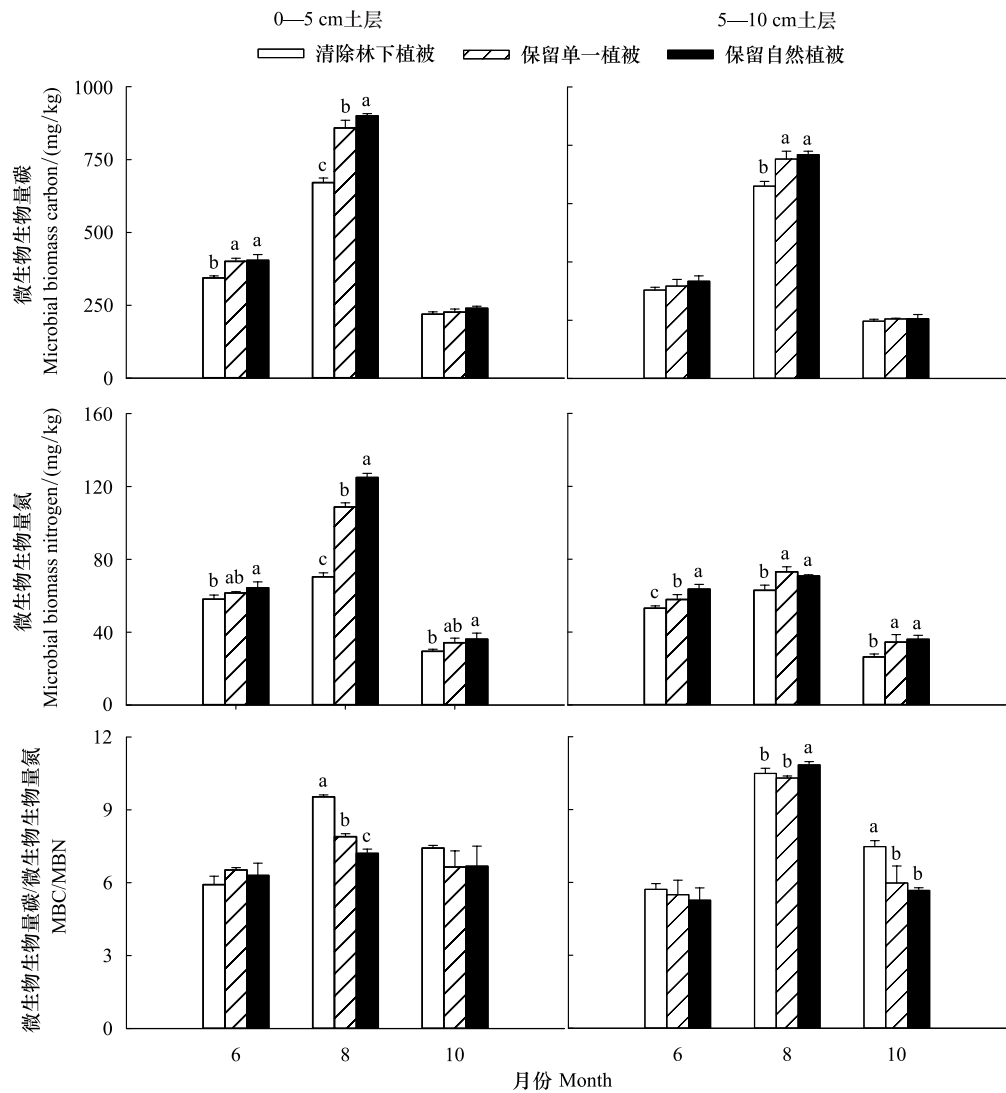


图 1 不同林下植被处理的林地土壤微生物生物量碳、氮含量及碳/氮比

Fig.1 Soil MBC and MBN contents and MBC/MBN ratios under different understory vegetation treatments

图中数据为平均值±标准误 (n=9); 不同字母代表同一土层同一月份在处理间差异显著 (P<0.05)

二主成分(Principal component 2, PC2)的累积方差贡献率达到 71.87%,对主成分 PC1 和 PC2 贡献较大(因子负荷量的绝对值大于 0.7)的碳源类型见表 2,其中对 PC1 贡献最大的碳源是氨基酸类和有机酸类,其次是醇类、糖类和酯类,对 PC2 贡献较大的碳源是有机酸类、糖类和胺类。

表 1 不同林下植被处理的土壤微生物群落 AWCD 值及多样性指数

Table 1 AWCD values and diversity indexes of soil microbial community under different understory vegetation treatments

土层 Soil layer/cm	月份 Month	林下植被处理 Understory vegetation treatment	AWCD 值 AWCD value	Shannon 指数 Shannon index	McIntosh 指数 McIntosh index	Richness 指数 Richness index
0—5	6	清除林下植被	1.27±0.02b	3.18±0.02b	7.75±0.11b	25.00±1.58b
		保留单一植物	1.32±0.01a	3.28±0.01a	7.59±0.18b	29.33±2.08a
		保留自然植被	1.33±0.02a	3.30±0.01a	7.92±0.03a	28.67±1.53a
	8	清除林下植被	0.95±0.03c	3.17±0.01c	5.23±0.10c	21.00±1.00b
		保留单一植物	1.42±0.05b	3.34±0.02b	8.07±0.11b	30.33±1.16a
		保留自然植被				

续表

土层 Soil layer/cm	月份 Month	林下植被处理 Understory vegetation treatment	AWCD 值 AWCD value	Shannon 指数 Shannon index	McIntosh 指数 McIntosh index	Richness 指数 Richness index
5—10	10	保留自然植被	1.75±0.06a	3.39±0.02a	9.33±0.21a	30.00±1.00a
		清除林下植被	1.20±0.05b	3.25±0.05b	9.83±0.06a	27.33±1.53a
		保留单一植物	1.33±0.02a	3.34±0.03a	8.35±0.05b	29.33±1.53a
	6	保留自然植被	1.34±0.07a	3.31±0.01a	8.20±0.03c	28.00±3.61a
		清除林下植被	0.93±0.05b	3.27±0.13a	5.38±0.16b	22.00±1.58b
		保留单一植物	1.23±0.06a	3.31±0.03a	7.69±0.12a	26.67±2.89a
	8	保留自然植被	1.33±0.06a	3.30±0.02a	7.63±0.05a	27.67±0.58a
		清除林下植被	0.98±0.04a	3.14±0.04a	6.62±0.22a	20.00±1.08b
		保留单一植物	1.02±0.02a	3.21±0.03a	5.90±0.09b	21.33±1.03b
	10	保留自然植被	1.05±0.06a	3.22±0.04a	6.80±0.02a	24.67±1.73a
		清除林下植被	1.12±0.04b	3.24±0.07a	6.85±0.11c	24.33±3.06a
		保留单一植物	1.21±0.03ab	3.26±0.08a	7.67±0.20a	27.00±1.73a
		保留自然植被	1.27±0.07a	3.25±0.22a	7.27±0.04b	26.67±3.22a

AWCD:平均颜色变化率(Average well color development);表中数据为平均值±标准误($n=9$);不同字母代表同一土层同一月份在处理间差异显著($P<0.05$)

基于前两个主成分 PC1 和 PC2 进行微生物群落代谢特征分析,分析结果见图 2。在 0—5 cm 土层,清除林下植被处理在 PC1 和 PC2 上均与保留林下植物的 2 种处理出现了明显的分异,说明清除林下植被处理主要影响了土壤微生物对氨基酸类和有机酸类碳源的利用,同时在一定程度上影响了土壤微生物对一部分糖类和胺类碳源的利用。保留单一植物处理与保留自然植被处理在 PC2 上出现明显的分异,说明林下植被物种数量主要影响土壤微生物对有机酸类、糖类和胺类碳源的利用。在 5—10 cm 土层,处理间的分异程度明显小于 0—5 cm 土层,清除林下植被处理在 PC2 上与保留林下植物的 2 种处理出现一定的分异,而保留单一植物处理与保留自然植被处理在 PC1 上出现一定的分异。

不同处理 8 月份 0—5 cm 土层的土壤微生物对 31 种碳源利用情况的进一步分析结果(图 3)表明,清除林下植被处理的土壤微生物主要利用的碳源包括 α -D-乳糖、 β -甲基-D-葡萄糖苷、D-纤维二糖等部分糖类以及 L-天冬酰胺酸、D-甘露醇、丙酮酸甲酯、 γ -羟基丁酸、N-乙酰基-D-葡萄糖胺等。与清除林下植被处理相比,保留单一植物处理不仅显著提高了土壤微生物对上述碳源的利用,还显著提高了土壤微生物对几乎所有糖类以及多种氨基酸类和酯类、有机酸类碳源的利用($P<0.05$)。保留自然植被处理的土壤微生物进一步扩大了对碳源种类的利用范围,土壤微生物几乎可以有效利用所有的 31 种碳源,其利用水平整体上显著高于保留单一林下植物处理($P<0.05$)。

2.3 林下植被处理对土壤酶活性的影响

土壤 β -葡萄糖苷酶和芳基酰胺酶活性从 6 月份至 10 月份呈先上升后下降的趋势,而土壤多酚氧化酶活

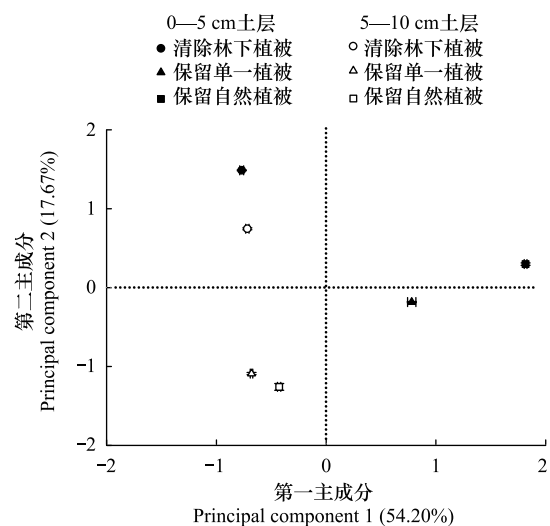


图 2 不同林下植被处理 8 月份的土壤微生物群落碳源代谢主成分分析

Fig.2 Principal Component Analysis (PCA) of soil microbial community carbon sources metabolism in August under different understory vegetation treatments

性则持续上升(图4)。与清除林下植被处理相比,保留单一植物处理显著提升了6月份和8月份0—5 cm土层的3种土壤胞外酶活性($P<0.05$),也显著提高了10月份与土壤碳转化相关的 β -葡萄糖苷酶和多酚氧化酶活性($P<0.05$)。与清除林下植被处理相比,保留单一植物处理显著提高了6月份5—10 cm土层的 β -葡萄糖苷酶活性和8月份5—10 cm土层的多酚氧化酶和芳基酰胺酶活性($P<0.05$)。此外,与保留单一植物处理相比,保留自然植被处理0—5 cm土层的 β -葡萄糖苷酶和芳基酰胺酶活性在6月份和8月份分别显著增加17.04%、10.58%和9.22%、12.86% ($P<0.05$),土壤多酚氧化酶活性在8月份显著增加13.63% ($P<0.05$)。提高林下植物物种数量在各个月份均未明显影响5—10 cm土层的 β -葡萄糖苷酶和多酚氧化酶活性,但保留自然植被处理8月份的土壤芳基酰胺酶活性比保留单一林下植物处理显著增加10.05% ($P<0.05$)。

表2 主成分对应的碳源载荷因子分析(|因子负荷量|>0.70)

Table 2 Loading factors of carbon sources corresponding to the principle components (|factor loading|>0.70)

主成分 Principal component	碳源 Carbon source		载荷因子 Factor loading
第一主成分 Principal component 1	氨基酸	L-精氨酸	0.869
		L-天冬酰胺酸	0.719
		L-苯基丙氨酸	0.836
		L-丝氨酸	0.814
		L-苏氨酸	0.902
		甘氨酸-L-谷氨酸	0.992
	有机酸	D-半乳糖内酯	0.887
		2-羟苯甲酸	0.899
		γ -羟基丁酸	0.766
		衣康酸	0.950
		α -丁酮酸	0.800
		D-苹果酸	0.761
	醇	L-赤藻糖醇	0.948
		D-甘露醇	0.825
		D,L- α -甘油	0.864
	糖	肝糖	0.745
		β -甲基-葡萄糖苷	0.786
		α -环式糊精	0.854
	酯	吐温 80	0.884
第二主成分 Principal component 2	有机酸	4-羟基苯甲酸	0.770
	糖	D-纤维二糖	0.809
	胺	D-葡萄糖胺	0.770

3 讨论

土壤微生物和土壤胞外酶均是土壤物质循环和能量转化过程中重要的参与者。本研究表明,与清除林下植被相比,保留单一林下植物提高了土壤MBC、MBN含量(图1)和土壤胞外酶活性(图4),改变了微生物群落的生理代谢特征(表1,图2和图3),这与前人的多数研究结果一致^[31-32]。大量研究表明,林下植被具有提高土壤含水率^[33-34]、降低土壤容重^[35]和改善土壤微环境的作用,因此,与清除林下植被相比,保留林下植被可为微生物提供更适宜的生存和繁殖条件,从而导致林地土壤中微生物生物量的积累和胞外酶活性的提高。此外,吴亚丛等^[36]发现,与保留林下植被相比,清除林下植被会降低土壤有机碳的含量,这主要是因为清除林下植被减少了林下植被的凋落物和根系分泌物向土壤的碳输入。金艳强等^[37]发现柏木(*Cupressus funebris*)人工林林下植被生物量可占到群落总生物量的23.6%,杨超等^[38]也发现3年生杉木(*Cunninghamialanceolata*)

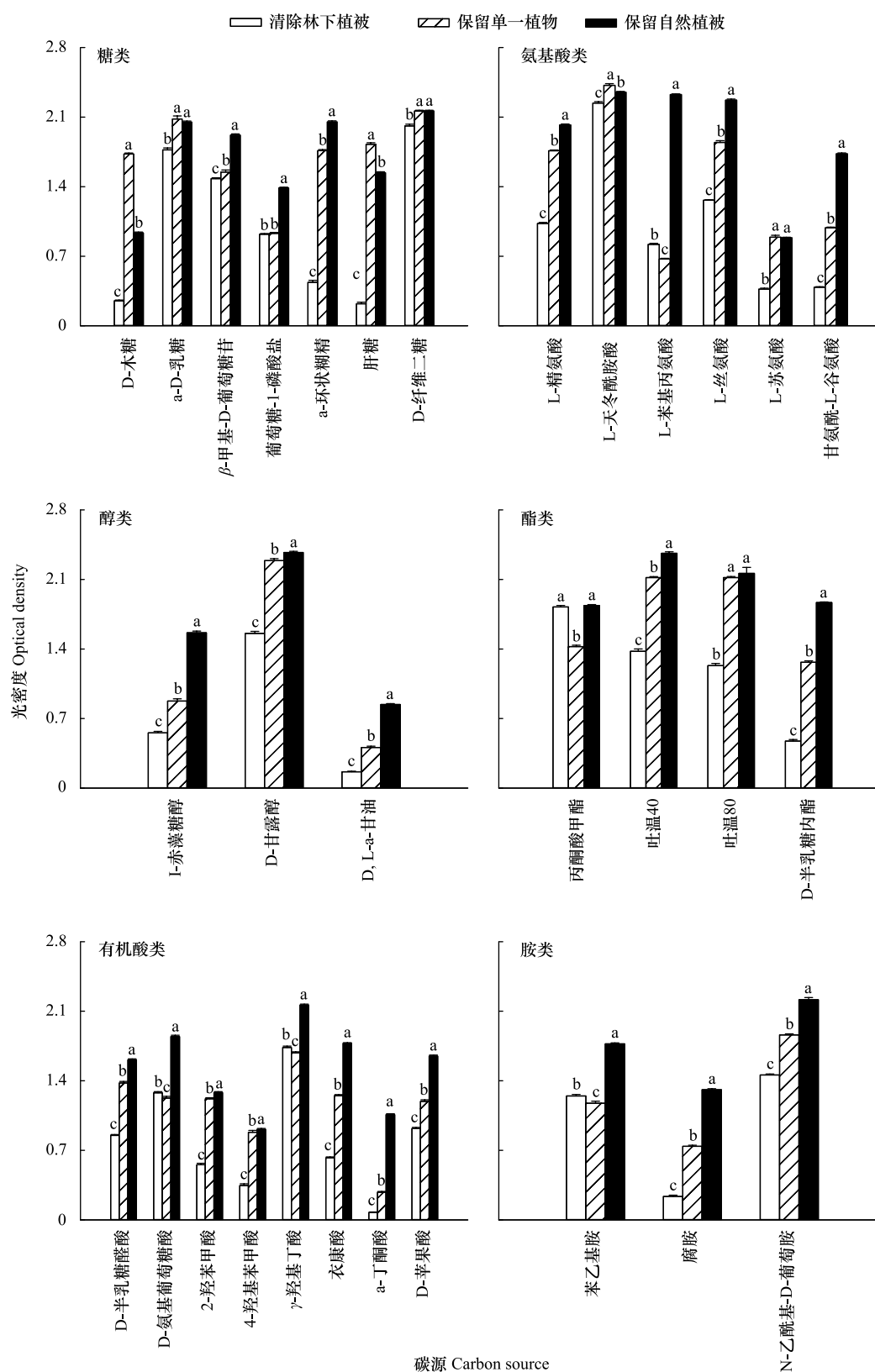


图3 不同林下植被处理8月份0—5 cm 土层的土壤微生物碳代谢指纹图谱

Fig.3 Metabolic fingerprint of carbon physiological profiles of soil microbial community in the 0—5 cm soil layer in August under different understory vegetation treatments

图中数据为平均值 \pm 标准误($n=9$);不同字母代表同一种碳源在处理间差异显著($P<0.05$)

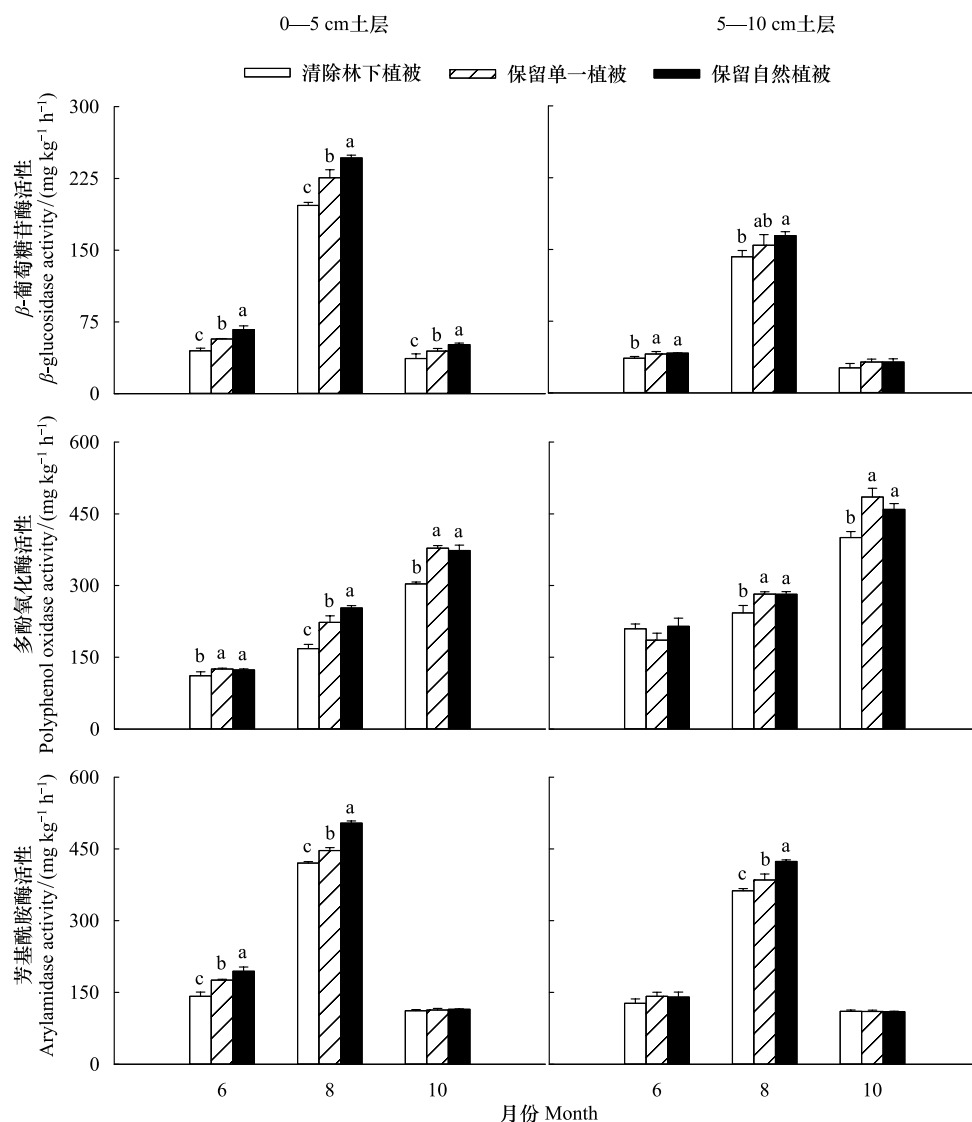


图4 不同林下植被处理的土壤 β -葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和芳基酰胺酶活性

Fig.4 Soil β -glucosidase, polyphenol oxidase and arylamidase activities under different understory vegetation treatments

图中数据为平均值 \pm 标准误 ($n=9$); 不同字母代表同一土层同一月份处理间差异显著 ($P<0.05$)

人工林林下植被生物量可达到 2.95 kg/m^2 ; 而 Yakov 等^[39] 则发现植物以根系分泌物的形式释放入土壤中的含碳物质最高可占到其光合作用固定碳量的 42% 左右。这些数量可观的凋落物或根系分泌物能够为土壤微生物提供大量的有效碳源, 加快土壤微生物的繁殖, 提高微生物的活性, 并且向土壤胞外酶提供大量底物, 从而提高土壤酶活性^[40-41]。与此同时, 林下植被凋落物中含有丰富的纤维素、果胶等糖类物质^[42], 而根系分泌物中则含有大量的氨基酸类和有机酸类物质^[43], 与清除林下植被相比, 保留林下植物可以使土壤微生物获得更多种类的碳源, 从而导致微生物群落代谢特征发生改变^[44-45]。因此, 在人工林中保留林下植物可以有效提高土壤微生物生物量, 并且提升其群落代谢能力和土壤胞外酶活性, 有助于加快土壤有机物的分解转化和养分释放。

本研究发现, 与保留单一林下植物相比, 林下植物物种数量的增加能进一步提高土壤微生物生物量和土壤胞外酶活性, 并增加了土壤微生物对氨基酸类、有机酸类和胺类等多种碳源的利用 (图 1、图 3 和图 4)。前人的研究表明, 物种数量较多的林下植被可为土壤微生物提供更加复杂的生存环境^[46-47], 如李东海等^[48] 研

究不同类型的林下植被对桉树(*Eucalyptus* sp.)人工林土壤物理性质的影响时发现,林下植被物种丰富度高的林地具有更高的土壤持水能力,土壤更为疏松多孔;同时,多样性的凋落物也可为微生物提供更加复杂的生存场所和分解底物来源^[49],可能因此导致土壤微生物区系更加复杂,微生物的活性更高。此外,聂兰琴等^[50]和王春阳等^[51]通过研究发现,同一区域不同植物凋落物的碳氮比明显不同,Dai 等^[52]和高雨秋等^[53]还发现不同的林下植被根际土壤中的碳、氮、磷含量均不同。不同的林下植物可以产生不同的凋落物和根系分泌物,这些异质性的资源使土壤微生物可以获取更多种类的有机物,从而促进了土壤微生物的繁殖和胞外酶的分泌,进而提高了土壤微生物生物量和胞外酶的活性。此外,除糖类、酯类等植物体内含有的常规物质以外,多样化的林下植物还可以在分解过程中为土壤微生物提供更加丰富和多样化的氨基酸、有机酸和腐胺等物质^[54],从而改变微生物的群落代谢特征。因此,物种数量多的林下植被总体上具有比单一林下植物更为复杂的功能性,对土壤微生物生物量、微生物群落代谢特征和胞外酶活性的提升也更为有效。

本研究中不同林下植被处理对 8 月份 0—5 cm 土层的土壤 MBC、MBN 含量、微生物群落代谢和胞外酶活性产生的影响最为显著,这一方面是由于林下植被对土壤微环境的改变以及林下植被凋落物的归还主要作用于表层土壤^[55],此外,对土壤微生物而言,8 月份相对来说具有更加适宜的土壤温度和湿度条件,因此,此时的表层土壤的微生物群落更容易受到林下植被的影响^[56]。土壤胞外酶活性由于受分解底物的量以及相应的微生物活性的影响,通常在夏季活性较高,本研究中的 β -葡萄糖苷酶和芳基酰胺酶均表现出这一趋势。但是多酚氧化酶活性则从 6 月至 10 月逐渐提高,这一现象可能与多酚氧化酶分解的底物特征有关。多酚氧化酶主要分解土壤中较难被分解的木质素类含碳有机物^[57],在以凋落物为主体的土壤有机物的分解进程中,易被分解的组分随着分解进程逐渐减少,而难分解的木质素类物质则逐渐积累,因此,土壤多酚氧化酶活性也相应地逐渐升高^[58-59]。

4 结论

与清除杨树人工林林下植被相比,保留林下植被可以显著提升林地土壤的微生物生物量以及与碳、氮转化相关酶的活性,这种效应随林下植被物种多样性的提高进一步增强。保留物种丰富的自然林下植被可以使土壤微生物区系更加复杂,从而提高土壤微生物多样性,并且增强土壤微生物对碳源利用的多样化和代谢活性。因此,在杨树人工林的经营过程中,建议尽量保留多样化的自然林下植被,从增加土壤微生物生物量、丰富微生物群落结构、提高土壤胞外酶活性等方面,促进杨树人工林林地土壤的养分循环,进而实现高效生态型的杨树人工林可持续经营。

参考文献(References):

- [1] Sui J, Ji C, Wang X, Liu Z, Sa R, Hu Y, Wang C, Li Q, Liu X. A plant growth-promoting bacterium alters the microbial community of continuous cropping poplar trees' rhizosphere. *Journal of Applied Microbiology*, 2019, 126(4): 1209-1220.
- [2] Ventura M, Panzacchi P, Muzzi E, Magnani F, Toton G. Carbon balance and soil carbon input in a poplar short rotation coppice plantation as affected by nitrogen and wood ash application. *New Forests*, 2019, 50(6): 969-990.
- [3] Ma C, Chen X, Zhang J Z, Zhu Y P, Kalkhajah Y K, Chai R S, Ye X X, Gao H J, Chu W Y, Mao J D, Thompson M L. Linking chemical structure of dissolved organic carbon and microbial community composition with submergence-induced soil organic carbon mineralization. *Science of the Total Environment*, 2019, 692: 930-939.
- [4] Moore J A M, Jiang J, Patterson C M, Mayes M A, Wang G S, Classen A T. Interactions among roots, mycorrhizas and free-living microbial communities differentially impact soil carbon processes. *Journal of Ecology*, 2015, 103(6): 1442-1453.
- [5] 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.
- [6] 赵军, 耿增超, 尚杰, 耿荣, 王月玲, 王森, 赵宏飞. 生物炭及炭基硝酸铵对土壤微生物量碳、氮及酶活性的影响. *生态学报*, 2016, 36(8): 2355-2362.
- [7] Pablo C P, Piotr T, Nicholas C C, Ángel R L. Characterizing understory vegetation in Mediterranean forests using full-waveform airborne laser

- scanning data. *Remote Sensing of Environment*, 2018, 217: 400-413.
- [8] Giuggiola A, Zweifel R, Feichtinger L M, Vollenweider P, Bugmann H, Haeni M, Rigling A. Competition for water in a xeric forest ecosystem- Effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant Scots pine trees. *Forest Ecology and Management*, 2018, 409: 241-249.
- [9] Liao Y C, Fan H B, Wei X H, Wu J P, Duan H L, Fu X L, Liu W F, Wang H M, Zhan X W, Tang P, Li F. Competition increased fine root biomass in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in Subtropical China. *Forest Ecology and Management*, 2019, 435: 151-157.
- [10] Messier C, Coll L, Poitras-Larivière A, Bélanger N, Brisson J. Resource and non-resource root competition effects of grasses on early-versus late-successional trees. *Journal of Ecology*, 2009, 97(3): 548-554.
- [11] He W, Xu X, Zhang C C, Ma Z Y, Xu J Y, Ten M J, Yan Z G, Wang B, Wang P C. Understory vegetation removal reduces the incidence of non-additive mass loss during leaf litter decomposition in a subtropical *Pinus massoniana* plantation. *Plant and Soil*, 2020, 446(1/2): 529-541.
- [12] Liu Z F, Wu J P, Zhou L X, Lin Y B, Fu S L. Effect of understory fern (*Dicranopteris dichotoma*) removal on substrate utilization patterns of culturable soil bacterial communities in subtropical *Eucalyptus* plantations. *Pedobiologia*, 2012, 55(1): 7-13.
- [13] 费裕狮, 吴庆锥, 张筱, 路锦, 季春杉, 林开敏, 曹世江, 林思祖, 曹光球. 不同林下植被管理措施对杉木大径材培育林土壤特性与出材量的影响. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 626-634.
- [14] Jiang M H, Lin T C, Shaner P J L, Lyu M K, Xu C, Xie J S, Lin C F, Yang Z J, Yang Y S. Understory interception contributed to the convergence of surface runoff between a Chinese fir plantation and a secondary broadleaf forest. *Journal of Hydrology*, 2019, 574: 862-871.
- [15] Zhang J J, Li Y F, Chang S X, Qin H, Fu S L, Jiang P K. Understory management and fertilization affected soil greenhouse gas emissions and labile organic carbon pools in a Chinese chestnut plantation. *Forest Ecology and Management*, 2015, 337: 126-134.
- [16] Loeppmann S, Blagodatskaya E, Pausch J, Kuzyakov Y. Substrate quality affects kinetics and catalytic efficiency of exo-enzymes in rhizosphere and detritusphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 92: 111-118.
- [17] Wan S Z, Liu Z F, Chen Y Q, Zhao J, Ying Q, Liu J. Effects of lime application and understory removal on soil microbial communities in Subtropical *Eucalyptus* L'Hér. Plantations. *Forests*, 2019, 10(4): 338.
- [18] 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.
- [19] 郑琳琳, 赵琼, 曾德慧. 林下植被去除对樟子松人工林土壤酶活性的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3056-3063.
- [20] 吴求生, 龙健, 李娟, 廖洪凯, 刘灵飞, 吴劲楠, 肖雄. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响. *生态学报*, 2019, 39(3): 1009-1018.
- [21] Santschi F, Gounand I, Harvey E, Altermatt F. Leaf litter diversity and structure of microbial decomposer communities modulate litter decomposition in aquatic systems. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 522-532.
- [22] Wardle D A, Nilsson M C, Zackrisson O, Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(6): 827-835.
- [23] 王小平, 杨雪, 杨楠, 辛晓静, 曲耀冰, 赵念席, 高玉葆. 凋落物多样性及组成对凋落物分解和土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2019, 39(17): 6264-6272.
- [24] 张杰, 余潮, 王自海, 董昌强, 刘倩纯, 吴兰. 不同植被群落表层土壤中细菌群落多样性. *环境科学研究*, 2013, 26(8): 866-872.
- [25] Chomel M, Guittonny-Larchevêque M, DesRochers A, Baldy V. Effect of mixing herbaceous litter with tree litters on decomposition and N release in boreal plantations. *Plant and Soil*, 2016, 398(1/2): 229-241.
- [26] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [27] Adetunji A T, Lewu F B, Mulidzi R, Ncube B. The biological activities of β -glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2017, 17(3): 794-807.
- [28] Perucci P, Casucci C, Dumontet S. An improved method to evaluate the o-diphenol oxidase activity of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(13): 1927-1933.
- [29] Acosta-Martínez V, Tabatabai M A. Arylamidase activity in soils: effect of trace elements and relationships to soil properties and activities of amidohydrolases. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(1): 17-23.
- [30] 徐万里, 唐光木, 葛春辉, 王西和, 刘骅. 长期施肥对新疆灰漠土土壤微生物群落结构与功能多样性的影响. *生态学报*, 2015, 35(2): 468-477.
- [31] Winsome T, Silva L C R, Scow K M, Doane T A, Powers R F, Horwath W R. Plant-microbe interactions regulate carbon and nitrogen accumulation in forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 415-423.
- [32] Yang Y, Zhang X Y, Zhang C, Wang H M, Fu X L, Chen F S, Wan S Z, Sun X M, Wen X F, Wang J F. Understory vegetation plays the key

- role in sustaining soil microbial biomass and extracellular enzyme activities. *Biogeosciences*, 2018, 15(14): 4481-4494.
- [33] 李钢, 梁音, 曹龙熹. 次生马尾松林下植被恢复措施的水土保持效益. *中国水土保持科学*, 2012, 10(6): 25-31.
- [34] Xiong Y M, Xia H P, Li Z A, Cai X A, Fu S L. Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China. *Plant and Soil*, 2008, 304(1/2): 179-188.
- [35] 郭琦, 王新杰. 不同混交模式杉木人工林林下植被生物量与土壤物理性质研究. *中南林业科技大学学报*, 2014, 34(5): 70-74.
- [36] 吴亚丛, 李正才, 程彩芳, 刘荣杰, 王斌, 格日乐图. 林下植被抚育对樟人工林生态系统碳储量的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 142-149.
- [37] 金艳强, 包维楷. 四川柏木人工林林下植被生物量与林分结构的关系. *生态学报*, 2014, 34(20): 5849-5859.
- [38] 杨超, 田大伦, 胡曰利, 闫文德, 方晰, 梁小翠. 连栽杉木林林下植被生物量动态格局. *生态学报*, 2011, 31(10): 2737-2747.
- [39] Kuzyakov Y, Domanski G. Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2000, 163(4): 421-431.
- [40] Shen Y F, Cheng R M, Xiao W F, Yang S, Guo Y, Wang N, Zeng L X, Lei L, Wang X R. Labile organic carbon pools and enzyme activities of *Pinus massoniana* plantation soil as affected by understory vegetation removal and thinning. *Scientific Reports*, 2018, 8: 573.
- [41] Yang Y, Zhang X Y, Wang H M, Fu X L, Wen X F, Zhang C, Chen F S, Wan S Z. How understory vegetation affects the catalytic properties of soil extracellular hydrolases in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) forest. *European Journal of Soil Biology*, 2019, 90: 15-21.
- [42] 赵培平, 姜培坤, 孟赐福, 何珊琼. 中国亚热带 4 种林分类型凋落叶分解过程中¹³C NMR 波谱特征. *林业科学*, 2017, 53(6): 127-134.
- [43] 李杨, 仲波, 陈冬明, 张楠楠, 孙庚. 不同浓度和多样性的根系分泌物对土壤团聚体稳定性的影响. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(5): 1061-1067.
- [44] Yarwood S A, Myrold D D, Högborg M N. Termination of belowground C allocation by trees alters soil fungal and bacterial communities in a boreal forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 70(1): 151-162.
- [45] Loeppmann S, Blagodatskaya E, Pausch J, Kuzyakov Y. Enzyme properties down the soil profile-A matter of substrate quality in rhizosphere and detritusphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 274-283.
- [46] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. *生态学报*, 2016, 36(16): 4977-4987.
- [47] 余婷, 田野. 森林生态系统凋落物多样性对分解过程和土壤微生物特性影响研究进展. *生态科学*, 2020, 39(1): 213-223.
- [48] 李东海, 杨小波, 邓运武, 李跃烈. 桉树人工林林下植被、地面覆盖物与土壤物理性质的关系. *生态学杂志*, 2006, 25(6): 607-611.
- [49] 陈法霖, 郑华, 欧阳志云, 张凯, 屠乃美. 土壤微生物群落结构对凋落物组成变化的响应. *土壤学报*, 2011, 48(3): 603-611.
- [50] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [51] 王春阳, 周建斌, 董燕婕, 陈兴丽, 李婧. 黄土区六种植物凋落物与不同形态氮素对土壤微生物量碳氮含量的影响. *生态学报*, 2010, 30(24): 7092-7100.
- [52] Dai X Q, Fu, X L, Kou L, Wang H M, Shock C C. C: N: P stoichiometry of rhizosphere soils differed significantly among overstory trees and understory shrubs in plantations in subtropical China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2018, 48(11): 1398-1405.
- [53] 高雨秋, 戴晓琴, 王建雷, 付晓莉, 寇亮, 王辉民. 亚热带人工林下植被根际土壤酶化学计量特征. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 258-272.
- [54] 刘艳, 赵卫红, 苗辉. 不同营养盐条件下赤潮高发区围隔生态系内多胺的变化. *生态学报*, 2015, 35(8): 2659-2666.
- [55] 王一佩, 孙美美, 程然然, 关晋宏, 李国庆, 杜盛. 黄土高原中西部人工针叶林浅层土壤有机碳积累及影响因素. *水土保持研究*, 2020, 27(3): 30-36.
- [56] 刘远, 王光利, 李恋卿, 潘根兴. 土壤硝化和反硝化微生物群落及活性对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应. *环境科学*, 2017, 38(3): 1245-1252.
- [57] Veres Z, Kotroczó Z, Fekete I, Tóth J A, Lajtha K, Townsend K, Tóthmérész B. Soil extracellular enzyme activities are sensitive indicators of detrital inputs and carbon availability. *Applied Soil Ecology*, 2015, 92: 18-23.
- [58] 马瑞萍, 安韶山, 党廷辉, 戴相林. 黄土高原不同植物群落土壤团聚体中有机碳和酶活性研究. *土壤学报*, 2014, 51(1): 104-113.
- [59] Guan Z J, Luo Q, Chen X, Feng X W, Tang Z X, Wei W, Zheng Y R. Saline soil enzyme activities of four plant communities in Sangong River basin of Xinjiang, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 164-173.