

DOI: 10.5846/stxb202101210217

何中声,陈佳嘉,朱静,王紫薇,谷新光,江蓝,陈博,徐道炜,吴则焰,刘金福.戴云山南坡不同海拔森林土壤微生物功能多样性特征及影响因素.生态学报,2022,42(9):3504-3515.

He Z S, Chen J J, Zhu J, Wang Z W, Gu X G, Jiang L, Chen B, Xu D W, Wu Z Y, Liu J F. Characteristics of microbial functional diversity and its influencing factors of forest soils at different elevations on the southern slope of Daiyun Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3504-3515.

戴云山南坡不同海拔森林土壤微生物功能多样性特征及影响因素

何中声^{1,2,3}, 陈佳嘉^{1,2,3}, 朱 静^{1,2,3}, 王紫薇^{1,2,3}, 谷新光^{1,2,3}, 江 蓝^{1,2,3}, 陈博^{1,2,3},
徐道炜^{1,2,3,*}, 吴则焰^{3,4}, 刘金福^{1,2,3}

1 福建农林大学林学院,福州 350002

2 福建农林大学海峡自然保护区研究中心,福州 350002

3 生态与资源统计福建省高校重点实验室,福州 350002

4 福建农林大学生命科学学院,福州 350002

摘要:土壤微生物作为森林生态系统的主要分解者,参与土壤养分循环,在维持土壤生态系统功能和服务中发挥着重要作用。探讨不同海拔土壤微生物群落结构和功能多样性的季节变化,对维持土壤生态系统稳定具有重要研究价值。以戴云山南坡不同海拔土壤为研究对象(900—1500 m),采用 Biolog-ECO 微平板法,研究不同海拔土壤微生物群落结构和功能多样性的季节变化(夏季与冬季),揭示驱动戴云山不同海拔土壤微生物季节变化的主要因素。结果表明:(1)夏季海拔 1400 m 区域土壤微生物的碳源利用最强,微生物活性最高。冬季表现为海拔 900 m 处土壤微生物对碳源利用最强,活性最高。(2)土壤微生物群落对碳源利用特征的研究表明,夏季与冬季中氨基酸类和羧酸类碳源是 7 个海拔土壤微生物利用的主要碳源,且夏季碳源利用程度高于冬季。(3)冗余分析表明夏季和冬季戴云山南坡 7 个海拔土壤微生物群落功能多样性均受土壤环境因子驱动,解释量分别为 72.63%和 44.12%,均高于地形因子的解释量。(4)土壤温度和全钾含量等因子是驱动夏季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因素;土壤全钾、全磷、有效磷含量和坡向是驱动冬季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因素。海拔和季节变化通过调节土壤理化性质和土壤酶活性,进而影响森林土壤微生物群落结构和功能多样性。

关键词:土壤微生物功能多样性;Biolog-ECO 平板法;季节变化;海拔;戴云山

Characteristics of microbial functional diversity and its influencing factors of forest soils at different elevations on the southern slope of Daiyun Mountain

HE Zhongsheng^{1,2,3}, CHEN Jiajia^{1,2,3}, ZHU Jing^{1,2,3}, WANG Ziwei^{1,2,3}, GU Xinguang^{1,2,3}, JIANG Lan^{1,2,3},
CHEN Bo^{1,2,3}, XU Daowei^{1,2,3,*}, WU Zeyan^{3,4}, LIU Jinfu^{1,2,3}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Cross-Strait Nature Reserve Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

3 Key Laboratory of Fujian Universities for Ecology and Resource Statistic, Fuzhou 350002, China

4 College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Soil microorganisms, as the main decomposers of forest ecosystem, participate in soil nutrient cycling and play an important role in maintaining the functions and services of soil ecosystem. It is of great significance to study the seasonal variations of soil microbial community structure and functional diversity at different elevations, which help to maintain the soil ecosystem stability. Soil microbial functional diversity is an important index for reflect the structure, function of soil microbial community, thus influencing the overall dynamic changes of forest community to a certain extent. Therefore, we

基金项目:国家自然科学基金项目(31700550,31770678);福建省科技厅资助项目(2015Y0042);福建省自然科学基金资助项目(2019J01367)

收稿日期:2021-01-21; 网络出版日期:2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xudaowei2004446@126.com

took the forest soil on the south slope of the Daiyun Mountain (elevation 900—1500 m) as the research object, measured the soil enzyme activity and soil physical and chemical properties at each elevation, and used Biolog-ECO microplate method to explore the seasonal variations of soil microbial community structure and functional diversity (summer and winter seasons) at different elevations. The results showed that: (1) The difference of elevations and forest vegetation types will affect the carbon source utilization of soil microorganisms. In summer, soil microbes at 1400 m elevation had the highest utilization rate of carbon source and microbial activity. In winter, the utilization rate of carbon source and microbial activity at 900 m elevation reached the maximum. (2) The results of carbon source utilization characteristics of soil microbial community showed that amino acids and carboxylic acids were the main carbon sources of soil microbial utilization in summer and winter, and the utilization degree of carbon source in summer was higher than that of winter. (3) Redundancy analysis showed that the functional diversity of soil microbial community was mainly affected by soil environmental factors in summer and winter, and the interpretation was 72.63% and 44.12%, respectively. Moreover, the interpretation was higher than that of topographic factors. (4) The analysis of soil microbial functional diversity index showed that the Shannon Wiener index, Pielou index and Brillouin index of soil microorganisms reached the maximum in the area with an elevation of 1400 m in summer, and the Shannon Wiener index, Pielou index and Brillouin index of soil microorganisms in the area with an elevation of 1300 m in winter were higher than those at other elevations. Soil temperature and total potassium content were the main factors driving the variations of soil microbial community functional diversity in summer, while the main factors were the total potassium content, total phosphorus content, available phosphorus content and aspect in winter. Thus, elevation and seasonal variations affected the forest soil microbial community structure and functional diversity by regulating soil physical and chemical properties and soil enzyme activities.

Key Words: soil microbial functional diversity; Biolog-ECO analysis; seasonal variation; elevation; Daiyun Mountain

土壤微生物是构成土壤生态系统的重要组成部分^[1],是土壤有机质和养分循环的主要驱动力^[2],在维持土壤生态系统能量流动和物质循环等方面发挥关键作用^[3]。土壤微生物群落结构是土壤生态系统最敏感部分^[4],土壤微生物功能多样性是反映土壤微生物群落结构功能与状态的重要指标^[5],两者作为土壤微生物的重要组成部分,是连接地上植物群落和土壤养分循环的纽带^[6],对森林微环境、林地植被覆盖状况等较为敏感,在一定程度上可反映森林群落总体动态变化^[7]。此外,土壤微生物群落功能多样性和群落结构变化影响土壤有机质分解和能量转换,从而影响植物群落构建、森林物种多样性,间接调节地上和地下生态系统。因此,研究不同环境下土壤微生物群落功能多样性和群落结构变化,对揭示森林生态系统功能和服务发挥着重要作用。

海拔梯度通过改变土壤温湿度、土壤理化和酶活性等,调节土壤呼吸、养分循环过程和土壤微生物代谢功能,从而影响不同海拔土壤微生物群落结构和功能多样性^[8]。海拔梯度也会影响植被覆盖状况和林下凋落物,森林植被覆盖差异性会导致根系分泌物种类和数量的不同,在一定程度上决定土壤微生物种类和数量,影响着土壤微生物群落结构和碳源利用能力^[9]。凋落物和根系是森林生态系统有机物输入的主要途径,凋落物输入改变土壤有机质含量、土壤碳汇能力和生产力,进而影响不同海拔土壤微生物碳源供给和土壤微生物群落功能多样性^[10-11]。Bryant 等研究表明落基山脉土壤微生物多样性随海拔升高呈下降趋势^[12],而 Singh 等表明富士山土壤微生物功能多样性随海拔升高呈单峰模型变化趋势^[13]。然而,关于不同海拔梯度下众多因素对土壤微生物功能多样性的影响尚无统一定论。因此,了解不同海拔梯度下土壤微生物群落结构和功能多样性的变化趋势,可为保护和合理利用森林生态资源提供理论依据。

在森林生态系统中,季节更替通过调节林内空气温湿度和光照等微环境因子,改变了土壤微生物结构,影响植物对土壤养分的吸收和利用效率,导致不同季节植物叶片碳氮磷含量差异性,从而影响植物光合作用过程^[14-15]。季节变化导致气候条件、土壤肥力和植物物候发生变化,影响森林内土壤物质循环,驱动土壤微生物群落的动态变化^[16],进而影响土壤微生物碳源利用能力和土壤微生物生物量^[17-19]。综上所述,土壤微生物群落结构和功能多样性受生长环境因素的综合作用和主导地位影响,对季节更替产生不同的响应^[20-21]。然而,关于季节变化对土壤微生物群落结构和功能多样性作用机制尚不明确,限制了对土壤微生物群落结构

在不同海拔梯度下响应过程的理解。

戴云山国家级自然保护区属南亚热带和中亚热带过渡区域,植被覆盖率达 93.4%,是闽中生物多样性中心,也是福建省重点种质基因库^[22]。作为东南沿海典型的山地森林生态系统,戴云山植被具有明显海拔梯度特征,植物群落物种多样性丰富^[22-23],为土壤微生物多样性研究提供天然实验平台。植物物种多样性影响土壤微生物群落结构和功能多样性,且植物-微生物反馈机制受季节变化影响,调节地下土壤生态系统养分循环,从而影响土壤微生物群落结构^[24]。然而,关于不同海拔森林土壤微生物群落功能多样性季节变化的研究尚未见报道,限制了对森林土壤微生物群落结构特征的理解。为此,以戴云山南坡不同海拔土壤为研究对象,探究不同季节土壤微生物群落的垂直分布格局及影响因素,旨在解决:(1)不同海拔梯度下土壤微生物碳源利用特征和功能多样性的变化趋势;(2)不同季节(夏季和冬季)土壤微生物群落结构和功能多样性的变化特征;(3)不同海拔梯度下驱动夏季和冬季土壤微生物功能多样性变化的主要因素?研究结果为全球气候变化背景下深入了解亚热带与中亚热带过渡区域森林土壤微生物群落的分布规律提供理论基础,也为戴云山自然保护区土壤生态功能合理评价提供科学依据。

1 研究区概况

戴云山国家级自然保护区(25°38′—25°43′N, 118°05′—118°20′E)隶属于福建德化县境内,总面积达 $1.34 \times 10^4 \text{ km}^2$,属南亚热带与中亚热带过渡区域(图 1)。保护区年均温 15.6—19.5 °C,年降水量 1700—2000 mm。戴云山最低海拔 650 m,最高海拔 1856 m。土壤主要类型有腐殖质强酸土、铁质强酸土和锥形暗色土等。植物区系兼具中、南亚热带性质,主要保护对象是东南沿海典型的山地森林生态系统^[22]。

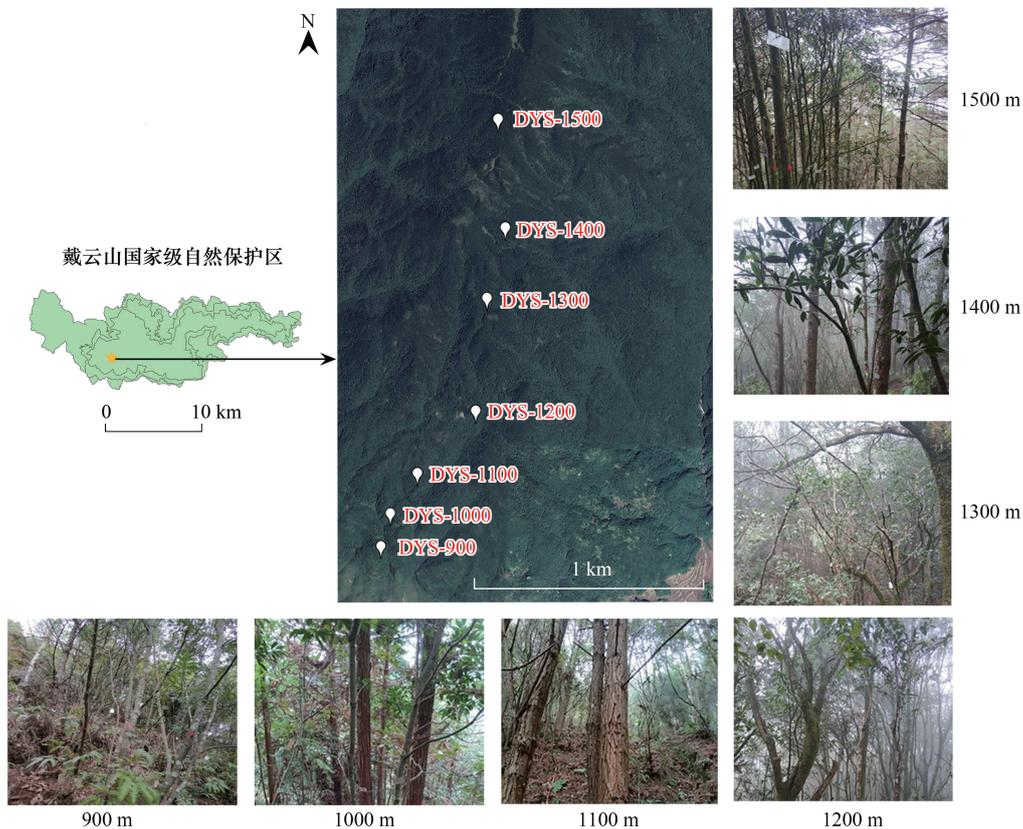


图 1 研究区与采样点位置图

Fig.1 Location of the study area and sampling plots

DYS-900:海拔 900 m;DYS-1000:海拔 1000 m;DYS-1100:海拔 1100 m;DYS-1200:海拔 1200 m;DYS-1300:海拔 1300 m;DYS-1400:海拔 1400 m;DYS-1500:海拔 1500 m

2 研究方法

2.1 样地设置

于 2018 年 7 月在戴云山自然保护区南坡 900—1500 m 范围内,选取坡度、坡位相对一致,无人活动或自然干扰较小的区域,海拔高度每间隔 100 m 设置一个 20 m×30 m 的固定样地(图 1),每个样地划分 3 个 10 m×20 m 的小样方,共 21 个小样方。利用 GPS 定位系统记录每个样地经纬度、海拔、坡度、坡向等地形因子,根据 CTFS(Center For Tropical Forest Science)标准调查每个海拔样方内胸径 1 cm 以上所有树种(表 1)。

2.2 土壤样品采集

分别于 2018 年 7 月中旬(夏季)和 2019 年 1 月中旬(冬季)采集戴云山南坡 7 个海拔样地土壤样品。采样时避开树干和样地边缘,去除表层凋落物,在每个小样方内采用五点取样法采集土壤(深度 0—20 cm)进行混合,共计 21 份土壤样品。将采集土样放入提前标记好的无菌密封袋密封,置于冰盒立即带回实验室,去除可见根系和动植物残体,过 2 mm 土筛后,一部分保存在-20℃冰箱用于微生物待测,另一部分用于土壤理化性质和酶活性测定。

表 1 戴云山样地基本概况

Table 1 General information of sample plots in Daiyun Mountain

样地 Sample plots	经度/E Longitude	纬度/N Latitude	森林类型 Vegetation type	主要树种 Main tree species	海拔/m Elevations	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect	平均树高 Average tree height/m	平均胸径 Mean diameter at breast height/cm	林分密度 Stand density/ (株/hm ²)
DYS-900	118°10'36"	25°38'46"	针阔混交林	青冈+杉木	915	28	西南	3.54	3.59	619
DYS-1000	118°10'38"	25°38'51"	针阔混交林	杉木+青冈	1001	35	西南	3.92	3.99	476
DYS-1100	118°10'43"	25°38'57"	针阔混交林	杉木+青冈	1091	40	南	4.76	6.30	402
DYS-1200	118°10'53"	25°39'6"	针阔混交林	杉木+红楠	1201	35	南	4.90	5.62	292
DYS-1300	118°10'55"	25°39'22"	针阔混交林	黄山松+ 窄基红褐桧	1321	35	南	3.36	2.87	703
DYS-1400	118°10'58"	25°39'32"	温性针叶林	黄山松+ 窄基红褐桧	1411	30	南	3.52	3.89	932
DYS-1500	118°10'57"	25°39'47"	温性针叶林	黄山松+ 映山红	1501	23	西	3.53	3.62	809

DYS-900:海拔 900 m;DYS-1000:海拔 1000 m;DYS-1100:海拔 1100 m;DYS-1200:海拔 1200 m;DYS-1300:海拔 1300 m;DYS-1400:海拔 1400 m;DYS-1500:海拔 1500 m

2.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定包括:土壤 pH 采用电位法测定(水土比 2.5:1);土壤质量含水量采用烘干法测定;水解氮测定采用碱解扩散法;有效磷含量采用钼锑抗比色法;全磷和全钾含量采用硫酸—高氯酸消煮法,利用电感耦合等离子发射光谱仪(ICP-OES, PE OPTIMA 8000, PerkinElmer Inc., America)测定;土壤全碳和全氮含量采用碳氮分析仪(Vario MAX, Elementar, Germany)测定,详见《森林土壤分析方法》^[25]。其中每个小样方土样设置 3 个重复。土壤温度采用纽扣式温度记录器(DS1923-F50 iButton, Maxim Intergrated, iButton, San Jose, USA),每 4 h 记录一次。土壤温度为连续数据,在进行分析时,将不同海拔夏季和冬季当月土壤温度平均值作为各海拔有效土壤温度数据。

2.4 土壤酶活性测定

土壤酶活性测定包括:过氧化氢酶活性用高锰酸钾滴定法测定,多酚氧化酶活性用邻苯三酚比色法测定,酸性磷酸酶用磷酸苯二钠比色法测定,脲酶活性用靛酚蓝比色法测定,蔗糖酶活性用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定^[26]。每个小样方土壤样品设置 3 个重复,且每个处理均设置空白管作为对照。

2.5 土壤微生物群落代谢功能测定

应用 Biolog-ECO 微平板法分析不同碳源孔土壤微生物群落代谢功能^[11]。具体方法:称取 5 g 鲜土于高压灭菌的三角瓶中,加入 100 mL 含 0.85% 的 NaCl 无菌水,封口膜密封,置于 120 r/min 震荡 30 min 后取出,冰浴静置 2 min,吸取上清液 5 mL 于含 45 mL 无菌水的三角瓶中,重复稀释 3 次得 1:1000 提取液,混合摇匀,立即用于 ELSIA 反应。将 150 μ L 提取液加入事先预热至 25 $^{\circ}$ C 的 Biolog-ECO 板的每个孔中,密封,置于 28 $^{\circ}$ C 恒温箱培养 168 h,每 24 h 用酶标仪(Infinite M200 PRO, Tecan Trading AG, Switzerland)读取 590 nm 处吸光值。

2.6 数据处理与统计分析

Biolog 微平板的颜色平均变化率 AWCD 值(Average Well Color Development)是用来检验土壤微生物生理活动强度的重要指标^[11],代表土壤微生物群落整体碳源利用能力,计算公式为:

$$AWCD = [\sum (C_i - R)] / N$$

式中, C_i 为 31 个碳源孔吸光值, R 为对照孔吸光值, N 为碳源孔数目($N=31$)。

将培养 144 h 趋于稳定的数据进行 Simpson 优势度指数(D)、Shannon-Wiener(H)、Pielou 均匀度(P)、Brillouin(B)和 McIntosh(M)多样性指数分析,评估土壤微生物群落常见种优势度、物种丰富度和均匀度。

利用方差分析评估海拔与季节对土壤微生物碳源利用能力和土壤微生物功能多样性指数的影响,探讨不同海拔和季节土壤微生物群落结构和功能多样性指数之间差异性(Duncan 检验)。为探讨不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性与地形因子和土壤环境变量之间的关系,将海拔、坡向和坡度作为地形因子解释变量,将土壤温度、土壤 pH 值、土壤含水量、水解氮、全钾、全磷、有效磷、全氮、全碳含量、碳氮比、多酚氧化酶、蔗糖酶、脲酶、酸性磷酸酶和过氧化氢酶活性作为土壤环境因子解释变量,采用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)揭示土壤微生物群落功能多样性与解释变量之间关系。采用广义线性模型(Generalized Linear Model, GLM)中基于数据正态的 Gaussian 模型和非正态的 Gamma 模型揭示影响土壤微生物群落功能多样性的主要环境因子。依据赤池信息量准则(Akaike's Information Criterion, AIC)利用逐步回归法优化模型,同时采用方差膨胀因子(VIF)对回归模型的共线性进行诊断,直至所有变量 VIF 小于 10^[27]。数据分析采用 R 4.0.3 软件, RDA 分析使用 vegan 包实现^[28], GLM 分析使用 broom、glm2 包实现^[27]。

3 研究结果

3.1 不同海拔夏季与冬季土壤微生物利用碳源变化率分析

不同海拔夏季与冬季土壤微生物碳源利用的 AWCD 值随时间增加呈上升趋势,且同一培养时间,不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落碳源利用的 AWCD 值具有显著差异(图 2)。在初始 24 h 内,夏季和冬季 7 个海拔土壤微生物群落的 AWCD 值较低,土壤微生物对碳源利用能力较低,活性较弱。随时间增加,夏季海拔 1400 m 处 AWCD 值显著高于其它海拔,表明土壤微生物逐渐适应于 ECO 板环境,代谢活性旺盛,碳源利用率高。海拔 1100 m 处土壤微生物群落的 AWCD 值最低,表明土壤微生物活性最弱,碳源利用率低。在培养 144 h 后,海拔 900 m 处土壤微生物群落碳源利用率降低,而其它海拔碳源利用率呈缓慢上升趋势。

冬季土壤微生物培养 144 h 后,海拔 900 m、海拔 1400 m 和海拔 1500 m 处的 AWCD 值几乎一致,海拔 1100 m 处土壤微生物群落碳源利用的 AWCD 值最低,表明海拔 900 m 处的土壤微生物碳源利用能力最强,微生物活性旺盛。不同季节下,7 个海拔的土壤微生物碳源利用能力均在海拔 1100 m 处最弱,微生物活性最低。

3.2 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落对不同碳源利用特征分析

将 Biolog 微平板上的 31 种碳源按照化学基团性质分为 6 类:羧酸类、多聚物类、糖类、酚酸类、氨基酸类和胺类(图 3)。不同海拔夏季和冬季土壤微生物对同一类型碳源利用能力的影响表现为夏季海拔 1400 m 处的 6 类土壤微生物碳源利用特征显著高于其它海拔;羧酸类、多聚物类、糖类、酚酸类和氨基酸类碳源利用特征在海拔 1100 m 处最低,胺类碳源利用特征在海拔 1500 m 处最低。冬季海拔 1400 m 处土壤微生物对羧酸

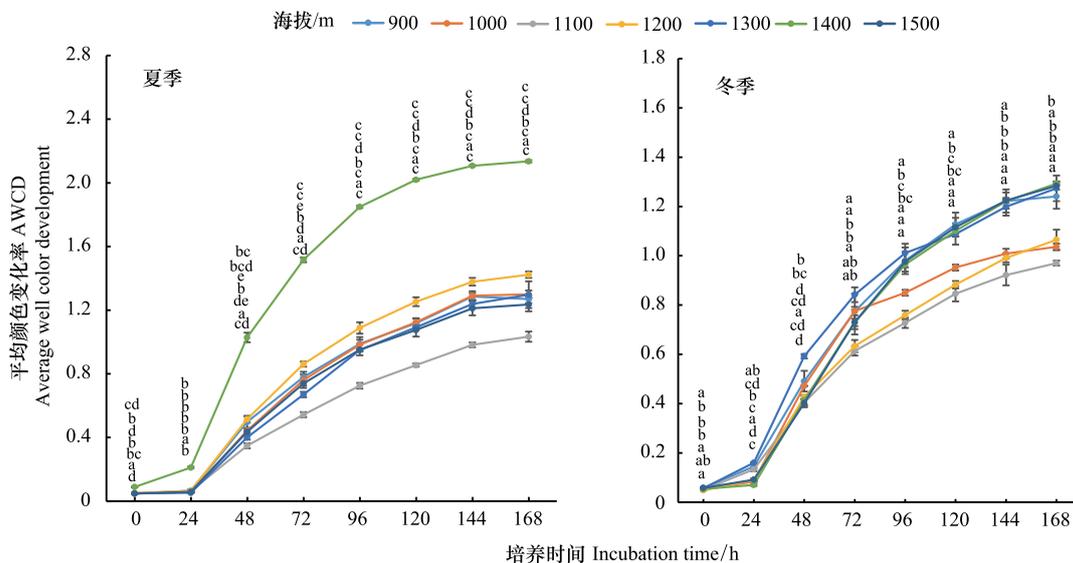


图2 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落的 AWCD 值随时间变化趋势

Fig.2 The tendency of AWCD values for soil microbial communities with time variations in summer and winter seasons at different elevations

由上至下同一列数据不同字母表示海拔 900—1500 m 差异显著 ($P < 0.05$)

类和氨基酸类碳源利用程度显著高于其它海拔,多聚物类碳源利用程度在海拔 1200 m 处最大,糖类和胺类碳源利用程度在海拔 900 m 处最大。综上所述,氨基酸类和羧酸类碳源是不同海拔夏季和冬季土壤微生物群落利用的主要优势碳源类型,土壤微生物群落对酚酸类和胺类碳源利用程度较低。

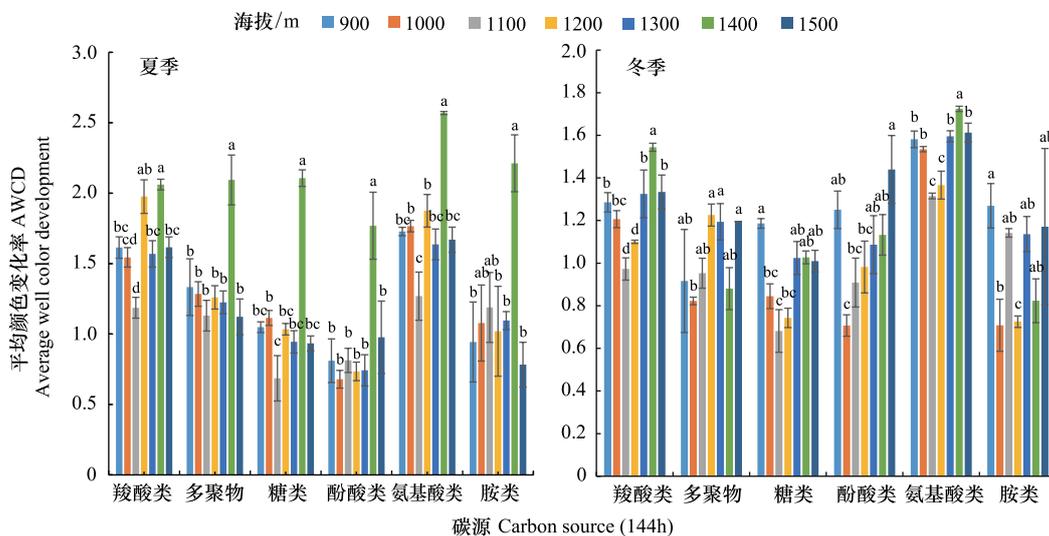


图3 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落对不同类碳源利用的 AWCD 值

Fig.3 AWCD values of soil microbial communities for different types of carbon sources in the summer and winter seasons at different elevations

同一类碳源不同小写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$)

3.3 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性指数分析

土壤微生物群落功能多样性双因素方差分析结果表明(表 2),季节对土壤微生物 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数的影响存在极显著差异 ($P < 0.001$),对 Simpson 指数和 McIntosh 指数无显著影响

($P>0.05$);海拔、海拔和季节之间交互作用对 Simpson 指数、Pielou 指数、Shannon-Wiener 指数和 McIntosh 指数具有显著影响($P<0.05$),且对 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数的影响具有极显著差异($P<0.001$)。

夏季与冬季不同海拔土壤微生物群落功能多样性指数具有显著差异(表 3)。夏季海拔 1100 m 和 1300 m 处土壤微生物 Simpson 指数和 McIntosh 指数显著高于其它海拔,在海拔 1300 m 处最大。Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数在海拔 1400 m 处最大,表明海拔 1400 m 处土壤微生物群落种类繁多且分布均匀。冬季海拔 1100 m 处土壤微生物群落 Simpson 指数和 McIntosh 指数显著高于其它海拔;而 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数在海拔 1300 m 处最大。综上所述,不同海拔夏季土壤微生物 Shannon-Wiener 指数和 Brillouin 指数均高于冬季,土壤微生物 Simpson 指数、Pielou 指数和 McIntosh 指数与冬季无明显差异。

表 2 不同季节与海拔土壤微生物功能多样性指数的双因素方差分析

Table 2 Two-way variance analysis of soil microbial functional diversity index in different seasons and elevations

多样性指数 Diversity index	因子 Factors	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	多样性指数 Diversity index	因子 Factors	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Simpson 指数 Simpson index	季节	1	1.68	0.205	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	季节	1	289.27	<0.001
	海拔	6	3.39	0.012		海拔	6	22.06	<0.001
	季节 × 海拔	6	4.17	0.004		季节 × 海拔	6	33.61	<0.001
Pielou 指数 Pielou index	季节	1	289.4	<0.001	Brillouin 指数 Brillouin index	季节	1	174.83	<0.001
	海拔	6	22.07	<0.001		海拔	6	17.989	<0.001
	季节 × 海拔	6	33.62	<0.001		季节 × 海拔	6	25.62	<0.001
McIntosh 指数 McIntosh index	季节	1	3.656	0.066					
	海拔	6	4.567	0.002					
	季节 × 海拔	6	6.032	<0.001					

表 3 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性指数

Table 3 Functional diversity indices of soil microbial communities in summer and winter seasons at different elevations

季节 Seasons	海拔 Elevations/m	Simpson 指数 Simpson index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Pielou 指数 Pielou index	Brillouin 指数 Brillouin index	McIntosh 指数 McIntosh index
夏季 Summer	900	0.984±0.001bc	4.763±0.002bc	0.961±0.000bc	3.815±0.014b	0.948±0.002b
	1000	0.982±0.001cde	4.759±0.051bc	0.947±0.003c	3.726±0.013d	0.942±0.003bc
	1100	0.987±0.001a	4.692±0.005c	0.94±0.008c	3.594±0.023c	0.96±0.004a
	1200	0.98±0.001e	4.659±0.023c	0.94±0.005c	3.723±0.023c	0.934±0.002cd
	1300	0.989±0.00a	4.858±0.015ab	0.981±0.003ab	3.802±0.018bc	0.963±0.000a
	1400	0.98±0.000cd	4.896±0.015a	0.988±0.003a	4.148±0.007a	0.928±0.001d
	1500	0.983±0.001bcd	4.752±0.024bc	0.944±0.008c	3.769±0.018bc	0.947±0.002b
冬季 Winter	900	0.986±0.000c	4.759±0.025a	0.961±0.005a	3.746±0.057a	0.954±0.001d
	1000	0.989±0.000b	4.686±0.009c	0.946±0.002c	3.528±0.035c	0.965±0.001b
	1100	0.991±0.001a	4.682±0.021c	0.945±0.004c	3.563±0.047c	0.972±0.003a
	1200	0.987±0.001b	4.653±0.012c	0.939±0.003c	3.594±0.041bc	0.962±0.002bc
	1300	0.987±0.000b	4.786±0.024a	0.966±0.005a	3.794±0.043a	0.959±0.001c
	1400	0.984±0.000d	4.694±0.007bc	0.947±0.001bc	3.719±0.056b	0.948±0.000e
	1500	0.985±0.001c	4.748±0.027ab	0.958±0.005ab	3.758±0.026a	0.952±0.002de

同一列数据后不同小写字母表示不同海拔间差异显著($P<0.05$)

3.4 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性与地形因子和土壤环境因子的关系

RDA 结果表明(图 4),夏季不同海拔地形因子与土壤环境因子对土壤微生物群落功能多样性解释量分别占 14.86%和 72.63%,地形因子和土壤环境因子共同解释部分为 5.12%,未解释部分为 7.39%,土壤环境因

子是驱动夏季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因子。冬季不同海拔土壤环境因子对土壤微生物群落功能多样性解释量达 44.12%, 高于地形因子解释量; 地形因子与土壤环境因子对土壤微生物群落功能多样性共同解释量为 39.33%, 土壤环境因子是影响冬季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因子(图 4)。

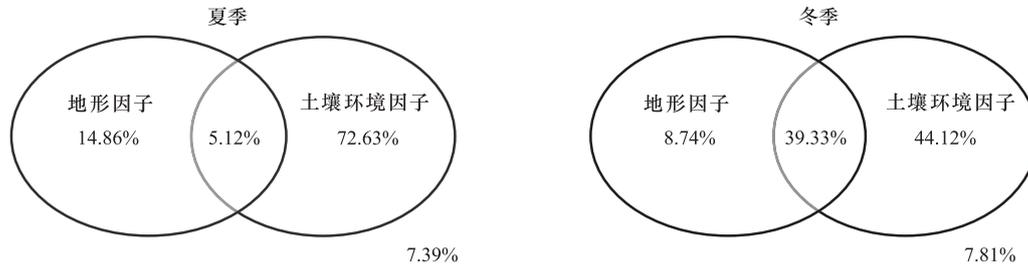


图 4 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性与影响因子的关系

Fig.4 The relationship between soil microbial communities functional diversity and impact factors in summer and winter seasons at different elevations

为揭示影响夏季和冬季土壤微生物群落功能多样性的主要驱动因子(图 5), 广义线性模型结果表明夏季土壤微生物群落 Simpson 指数与全钾含量(TK)、土壤温度(ST)、pH 值和坡向(SPO)具有显著相关性, 且与土壤温度具有显著正相关; 冬季土壤脲酶(SUE)活性对土壤微生物群落 Simpson 指数具有显著正效应, 全氮含量(TN)对 Simpson 指数具有显著负效应。不同海拔梯度下夏季土壤微生物 Shannon-Wiener 指数与土壤温度和土壤全磷含量(TP)具有显著负效应, 与土壤全钾含量、水解氮含量(HN)和蔗糖酶(SSC)活性具有显著正效应。冬季土壤微生物群落 Shannon-Wiener 指数与全钾含量、全磷含量、坡向、全碳含量(TC)和有效磷(AP)含量具有显著相关性, 且全磷含量和坡向与 Shannon-Wiener 指数具有正效应。夏季土壤全磷含量、土壤温度、蔗糖酶和有效磷含量与土壤微生物 Pielou 指数具有显著相关性; 冬季土壤全钾含量、坡向、过氧化氢酶(SCAT)活性、全碳含量和有效磷含量与土壤微生物群落 Pielou 指数具有显著相关性。夏季土壤微生物群落 Brillouin 指数与全钾含量和坡向具有显著正效应, 与土壤温度和 pH 值具有显著负效应; 冬季土壤微生物群落 Brillouin 指数与全氮、全钾、有效磷含量、多酚氧化酶(SPPO)活性、坡度(SLOP)、坡向和海拔(ELE)具有显著相关性。夏季土壤微生物群落 McIntosh 指数与全磷、全钾含量、土壤温度和坡向具有显著相关性; 冬季土壤微生物群落 McIntosh 指数与全磷、全钾、有效磷含量和脲酶活性具有相关性, 全磷和全钾含量对夏季和冬季 McIntosh 指数具有显著负效应。综上, 季节变化通过影响地形因子和土壤环境因子, 间接驱动土壤微生物群落功能多样性变化, 其中全钾含量和土壤温度是驱动夏季土壤微生物群落功能多样性变化的主要环境因子; 坡向、全钾、全磷和有效磷含量是驱动冬季土壤微生物群落功能多样性变化的主要环境因子。

4 讨论

4.1 不同海拔土壤微生物碳源利用特征及功能多样性的影响因素

土壤微生物群落对不同碳源利用能力反映土壤微生物群落功能多样性变化^[29]。戴云山针阔混交林(海拔 900—1300 m)夏季与冬季土壤微生物碳源利用的 AWCD 值随培养时间增加呈上升趋势, 夏季海拔 1200 m 处土壤微生物碳源利用率显著高于其它海拔, 产生差异性原因可能与不同海拔森林群落物种多样性有关, 与宋贤冲等^[30]结果一致。周桔等^[31]研究表明植物物种多样性与土壤微生物多样性呈正相关关系。戴云山海拔 1200 m 处树种丰富度、优势度及多样性指数显著高于其它海拔^[32], 且土壤微生物碳源利用率在海拔 1200 m 处达最大值, 进一步证实了土壤微生物活性与地上植被丰富度和物种多样性有关。夏季 7 个海拔中, 海拔 1400 m 处土壤微生物碳源利用程度显著高于其它海拔, 可能与不同海拔梯度植被类型差异有关^[11]。戴云山南坡海拔 1400 m 以上地区植被类型以温性针叶林为主, 低于海拔 1400 m 地区为针阔混交林。郑世群等^[22]

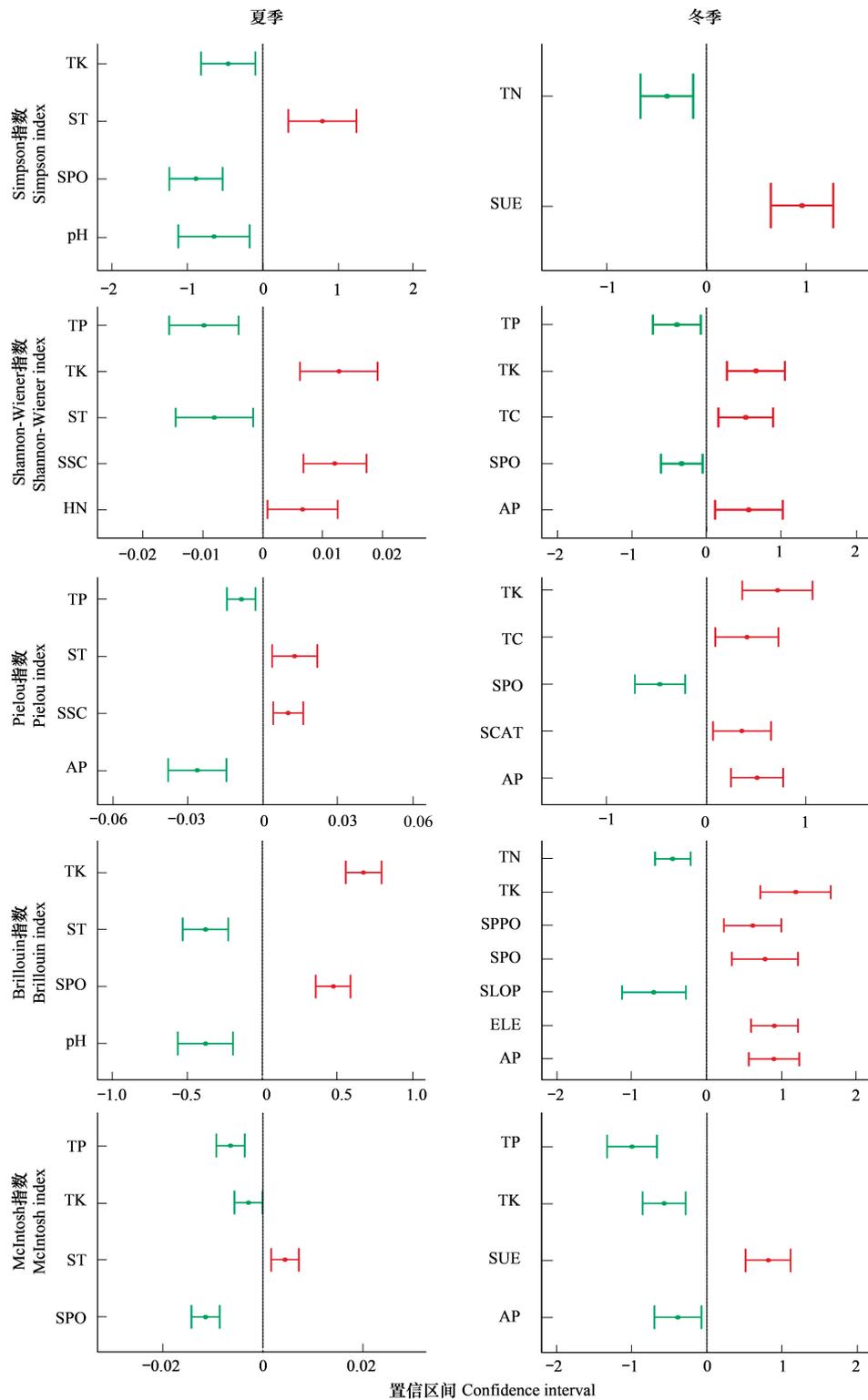


图5 不同海拔夏季与冬季土壤微生物群落功能多样性与影响因子的 GLM 模型

Fig.5 Generalized linear model of soil microbial community functional diversity and impact factors in summer and winter seasons at different elevations

ELE:海拔 Elevation;SPO:坡向 Aspect;SLOP:坡度 Slope;ST:土壤温度 Soil temperature;TP:全磷含量 Total phosphorus content;HN:水解氮含量 Hydrolyzed nitrogen content;TC:全碳含量 Total carbon content;TN:全氮含量 Total nitrogen content;TK:全钾含量 Total potassium content;AP:有效磷含量 Available phosphorus content;SUE:土壤脲酶 Soil urease;SCAT:土壤过氧化氢酶 Soil catalase;SPPO:土壤多酚氧化酶 Soil polyphenol oxidase;SSC:土壤蔗糖酶 soil invertase;线条表示 95%的置信区间,蓝线表示负效应,红线表示正效应

研究表明戴云山温性针叶林树种丰富度和多样性高于针阔混交林,灌木与草本资源丰富,林分凋落物层组成多样。森林凋落物分解将养分归还给土壤,增加了土壤碳库储量,促进了森林土壤碳循环^[10],从而提高了土壤微生物群落碳源利用能力。戴云山海拔 900 m 地区受不同程度人为干扰,而高海拔地区受人为干扰较小^[33],维持土壤微生物活性旺盛,一定程度上提高了土壤微生物碳源利用率。冬季针阔混交林土壤微生物碳源利用的 AWCD 值在海拔 900 m 处最大,可能是土壤温度随海拔升高逐渐降低,冬季低温抑制了土壤酶活性,降低了土壤微生物代谢活性,从而影响土壤微生物群落碳源利用能力^[20]。土壤微生物群落对 6 类碳源利用特征表明,夏季和冬季不同海拔土壤微生物群落主要利用碳源为氨基酸类和羧酸类,且在海拔 1400 m 区域达最大值。氨基酸类碳源可合成植物生长所需有机氮,有效促进森林植物快速生长^[34];羧酸类碳源受植物根系分泌物以及底物偏好性影响^[35],为土壤微生物生长与繁殖提供养分。海拔 1400 m 处高氨基酸类和羧酸类碳源利用特征表明土壤微生物与地上植物种类和生长发育显著相关,也证实了林分树种类型可显著影响林内土壤微生物群落功能多样性和代谢能力^[11]。

海拔梯度引起植被类型、土壤理化性质和酶活性等环境因子变化^[11],从而影响土壤微生物群落功能多样性。戴云山夏季土壤微生物 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数在海拔 1400 m 处最大,冬季海拔 1300 m 处土壤微生物 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 Brillouin 指数高于其它海拔,造成差异原因可能是夏季土壤高温抑制森林土壤微生物活性,降低土壤微生物群落多样性,在一定程度上降低森林土壤微生物群落的均匀度和优势度,与奚晶阳等^[36]结果一致。土壤温度过高导致土壤水分蒸发速率快,间接降低土壤酶活性,制约了土壤微生物生长和繁殖,导致土壤微生物群落功能多样性下降。土壤微生物群落功能多样性变化与不同海拔森林土壤碳、氮和磷含量输入有关。Zhalnina 等研究表明碳输入促进土壤呼吸和土壤碳循环,提高了森林土壤微生物代谢能力^[35]。全碳含量对微生物多样性指数和均匀度指数具有显著正效应,也证实了碳输入增加直接改善了土壤理化性质,间接促进了土壤微生物群落均匀分布和物种多样性。全氮含量增加通过改变植物根系动态^[37],影响植物地下对土壤养分离资源的获取,从而改变了土壤微生物功能多样性。Jiang 等研究表明戴云山南坡高海拔(1300—1500 m)地区土壤碳氮含量高于低海拔^[38],也证实了土壤全碳含量和全氮含量对土壤微生物功能多样性的影响。综上,土壤理化性质是驱动不同海拔土壤微生物群落功能多样性变化的主要因子。

4.2 不同季节对海拔梯度下土壤微生物碳源利用能力和群落功能多样性的影响

戴云山夏季土壤微生物碳源利用率高于冬季,这可能与植被覆盖和森林微环境条件有关。夏季植物生长旺盛,加快根系向土壤中释放或分泌有利物质,促进土壤微生物生长与繁殖;冬季植物生长速度变缓或枯萎,根系分泌有机物质速率降低,导致供给微生物代谢的土壤养分不足,具有分解和利用腐殖质能力的微生物含量减少^[29],影响土壤微生物群落结构功能多样性。季节更替会改变森林光照条件,夏季光照条件的改善加快植物新陈代谢速率,为土壤微生物生长与繁殖提供充足营养物质和养分来源^[20—21],调节土壤微生物代谢和养分有效性,影响土壤生态系统碳循环,从而改变土壤微生物群落结构^[30]。研究表明全磷含量对夏季和冬季土壤微生物群落功能多样性具有显著负效应,冬季有效磷含量对土壤微生物群落多样性指数具有显著正效应,这可能是全磷含量增加抑制土壤微生物生长与繁殖,降低土壤微生物群落功能多样性;而土壤有效磷含量增加,在一定程度上提高了土壤微生物群落功能多样性。土壤全磷含量进一步释放并转变为植物可吸收的有效磷^[39],影响植物光合作用、呼吸作用和同化产物分配等过程^[40],从而影响土壤生态系统碳循环过程,增加了土壤微生物代谢活性与功能多样性。全钾含量对植物生长发育和养分吸收及转运具有显著作用,全钾含量增加会促进植物根系吸收和代谢过程,影响土壤微生物功能多样性变化^[41]。研究表明夏季全钾含量对土壤微生物多样性有促进作用,与韩小美等结果一致,即全钾含量与土壤微生物代谢活性和功能多样性具有正相关关系^[9]。季节变化引起土壤酶活性差异也会影响土壤微生物功能多样性^[20]。戴云山夏季土壤微生物功能多样性高于冬季,可能是土壤酶活性的高低影响着土壤有机物质的分解与转化过程,对土壤腐殖质形成有着重要作用^[42]。土壤蔗糖酶可水解蔗糖为土壤微生物吸收利用,提高土壤易溶物质含量,促进有机质积累和转

化,从而影响土壤微生物活性与功能多样性^[43]。夏季土壤蔗糖酶对土壤微生物群落功能多样性的促进作用,也证实了这一观点。刘旻霞等^[42]研究表明土壤脲酶活性与土壤微生物群落功能多样性具有显著相关性,脲酶能催化土壤中尿素分解成氨和二氧化碳,促进土壤微生物碳循环过程^[44]。冬季土壤脲酶活性对土壤微生物群落功能多样性的正效应也证实了土壤脲酶活性增加促进了土壤微生物功能多样性。综上,土壤理化性质和土壤酶活性是驱动土壤微生物代谢与功能多样性季节变化的主要因子。

5 结论

戴云山南坡不同海拔与季节变化通过改变土壤理化性质与酶活性等,影响土壤微生物物质循环,间接影响土壤微生物群落结构和功能多样性。地形因子与土壤环境因子共同驱动土壤微生物群落功能多样性,且土壤环境因子是主要影响因子。土壤温度和全钾含量是影响夏季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因子,而全磷、有效磷含量和坡向是影响冬季土壤微生物群落功能多样性变化的主要因子。因此,探讨海拔梯度下土壤微生物群落结构和功能多样性的季节变化及其驱动因子,对全球气候变暖背景下维持戴云山土壤生态平衡和土壤生态系统保护具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Li F L, Liu M, Li Z P, Jiang C Y, Han F X, Che Y P. Changes in soil microbial biomass and functional diversity with a nitrogen gradient in soil columns. *Applied Soil Ecology*, 2013, 64: 1-6.
- [2] Djukic I, Zehetner F, Mentler A, Gerzabek M H. Microbial community composition and activity in different alpine vegetation zones. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 155-161.
- [3] 范瑞英, 杨小燕, 王恩娟, 邹莉, 陈祥伟. 黑土区不同林龄落叶松人工林土壤微生物群落功能多样性的对比研究. *北京林业大学学报*, 2013, 35(2): 63-68.
- [4] 于树, 汪景宽, 李双昇. 应用 PLFA 方法分析长期不同施肥处理对玉米地土壤微生物群落结构的影响. *生态学报*, 2008, 28(9): 4221-4227.
- [5] 罗希茜, 郝晓晖, 陈涛, 邓婵娟, 吴金水, 胡荣桂. 长期不同施肥对稻田土壤微生物群落功能多样性的影响. *生态学报*, 2009, 29(2): 740-748.
- [6] 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.
- [7] 鲁顺保, 张艳杰, 陈成榕, 徐志红, 郭晓敏. 基于 BIOLOG 指纹解析三种不同森林类型土壤细菌群落功能差异. *土壤学报*, 2013, 50(3): 618-623.
- [8] 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.
- [9] 韩小美, 黄则月, 程飞, 杨梅. 望天树人工林根际土壤理化性质及微生物群落特征. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3365-3375.
- [10] 李秋梅, 黎胜杰, 王欣丽, 刘波, 张广娜, 张弛, 高远, 梅鹤平, 王芸. 改变碳输入对沂蒙山区典型次生林土壤微生物碳源代谢功能的影响. *生态学报*, 2021, 41(10): 4110-4119.
- [11] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长句, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 陈婷. 中亚热带森林土壤微生物群落多样性随海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 2013, 37(5): 397-406.
- [12] Bryant J A, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff A J, Enquist B J, Green J L. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(S1): 11505-11511.
- [13] Singh D, Takahashi K, Kim M, Chun J, Adams J M. A hump-backed trend in bacterial diversity with elevation on mount Fuji, Japan. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 429-437.
- [14] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯娟娟, 曾辉, 王志恒. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. *植物生态学报*, 2020, 44(11): 1138-1153.
- [15] 许飞, 王传宽. 4 种温带针叶树种树干 CO₂ 释放通量的季节动态及其驱动因子. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 396-408.
- [16] Nemergut D R, Costello E K, Meyer A F, Peseador M Y, Weintraub M N, Schmidt S K. Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities. *Research in Microbiology*, 2005, 156(7): 775-784.
- [17] 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.

- [18] 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.
- [19] Wen L, Lei P F, Xiang W H, Yan W D, Liu S G. Soil microbial biomass carbon and nitrogen in pure and mixed stands of *Pinus massoniana* and *Cinnamomum camphora* differing in stand age. *Forest Ecology and Management*, 2014, 328: 150-158.
- [20] 李南洁, 曾清苹, 何丙辉, 周飞. 缙云山柑橘林土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)及酶活性的季节变化特征. *环境科学*, 2017, 38(1): 309-317.
- [21] 郑裕雄, 曹际玲, 杨智杰, 林成芳, 黄梦青, 杨玉盛. 米楮天然林和桔园土壤微生物群落结构的季节性变化. *生态环境学报*, 2019, 28(10): 1991-1998.
- [22] 郑世群, 刘金福, 冯雪萍, 何中声, 李文周, 李霖, 陈文伟, 刘梦昕. 戴云山不同类型植物群落的物种多样性与稳定性研究. *西北林学院学报*, 2016, 31(6): 50-57, 64-64.
- [23] 赵盼盼, 周嘉聪, 林开森, 林伟盛, 袁萍, 曾晓敏, 苏莹, 徐建国, 陈岳民, 杨玉盛. 不同海拔对福建戴云山黄山松林土壤微生物生物量和土壤酶活性的影响. *生态学报*, 2019, 39(8): 2676-2686.
- [24] 苏松锦, 刘金福, 陈文伟, 旷开金, 唐蓉, 洪伟. 戴云山黄山松林土壤水分物理性质空间变异特征与格局. *资源科学*, 2014, 36(11): 2423-2430.
- [25] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准 LY/T, 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999, 1210: 1275-1999.
- [26] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [27] 李波, 张曼, 赵璐玲, 冉江洪, Moermond T, 尚涛. 汶川地震滑坡体自然植被恢复及影响因子——以龙溪-虹口自然保护区为例. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(3): 468-473.
- [28] 梁楚涛, 张娇阳, 艾泽民, 肖列, 薛蕙. 黄土丘陵区不同施肥处理对土壤微生物特性的影响. *生态学报*, 2018, 38(10): 3592-3602.
- [29] 曹成有, 陈家模, 邵建飞, 崔振波. 科尔沁沙地四种固沙植物群落土壤微生物生物量及酶活性的季节动态. *生态学杂志*, 2011, 30(2): 227-233.
- [30] 宋贤冲, 陈晓鸣, 郭丽梅, 邓小军, 赵连生, 曹继钊. 猫儿山不同海拔典型植被带土壤酶活性变化特征. *基因组学与应用生物学*, 2016, 35(12): 3545-3551.
- [31] 周桔, 雷霆. 土壤微生物多样性影响因素及研究方法的现状与展望. *生物多样性*, 2007, 15(3): 306-311.
- [32] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 陈博, 刘金福. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子. *生态学报*, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [33] 田自强, 陈玥, 赵常明, 谢宗强, 陈伟烈. 中国神农架地区的植被制图及植物群落物种多样性. *生态学报*, 2004, 24(8): 1611-1621.
- [34] 曹小闯, 吴良欢, 马庆旭, 金千瑜. 高等植物对氨基酸态氮的吸收与利用研究进展. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 919-929.
- [35] Zhalnina K, Louie K B, Hao Z, Mansoori N, da Rocha U N, Shi S J, Cho H, Karaoz U, Loqué D, Bowen B P, Firestone M K, Northen T R, Brodie E L. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470-480.
- [36] 奚晶阳, 白炜, 尹鹏松, 刘永万. 模拟增温对长江源区高寒沼泽草甸土壤有机碳组分与植物生物量的影响研究. *生态科学*, 2019, 38(1): 92-101.
- [37] 龙健, 赵畅, 张明江, 吴劲楠, 吴求生, 黄博聪, 张菊梅. 不同坡向凋落物分解对土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2019, 39(8): 2696-2704.
- [38] Jiang L, He Z S, Liu J F, Xing C, Gu X G, Wei C S, Zhu J, Wang X L. Elevation gradient altered soil C, N, and P stoichiometry of *Pinus taiwanensis* Forest on Daiyun Mountain. *Forests*, 2019, 10(12): 1089.
- [39] 黄玫, 王娜, 王昭生, 巩贺. 磷影响陆地生态系统碳循环过程及模型表达方法. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 471-481.
- [40] 薛欣欣, 吴小平, 王文斌, 罗雪华, 王大鹏, 张永发, 邹碧霞. 植物-土壤系统中钾镁营养及其交互作用研究进展. *土壤*, 2019, 51(1): 1-10.
- [41] 田沐雨, 于春甲, 汪景宽, 丁凡, 陈振华, 姜楠, 蒋晖, 陈利军. 氮添加对草地生态系统土壤 pH、磷含量和磷酸酶活性的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 2985-2992.
- [42] 刘旻霞, 李博文, 孙瑞弟, 张娅娅, 宋佳颖, 张国娟, 徐璐, 穆若兰. 高寒草甸黄帚橐吾种群根际/非根际土壤可培养微生物群落特征. *生态学报*, 2021, 41(12): 4853-4863.
- [43] 周际海, 郝茹茹, 魏倩, 袁颖红, 濮海燕. 旱地红壤不同土地利用方式对土壤酶活性及微生物多样性的影响差异. *水土保持学报*, 2020, 34(1): 327-332.
- [44] 许云翔, 何莉莉, 刘玉学, 吕豪豪, 汪玉瑛, 陈金媛, 杨生茂. 施用生物炭 6 年后对稻田土壤酶活性及肥力的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(4): 1110-1118.