

DOI: 10.5846/stxb202205171400

张昆凤,王邵军,张路路,樊宇翔,解玲玲,肖 博,王郑钧,郭志鹏.土壤细菌呼吸对西双版纳热带森林恢复的响应.生态学报,2023,43(10):4142-4153.
Zhang K F, Wang S J, Zhang L L, Fan Y X, Xie L L, Xiao B, Wang Z J, Guo Z P. Response of soil bacterial respiration to tropical forest restoration in Xishuangbanna, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4142-4153.

土壤细菌呼吸对西双版纳热带森林恢复的响应

张昆凤,王邵军*,张路路,樊宇翔,解玲玲,肖 博,王郑钧,郭志鹏

西南林业大学生态与环境学院,昆明 650224

摘要:揭示不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸季节变化及其主控因素,对于探明土壤细菌呼吸对热带森林恢复的响应机制具有重要的科学意义。以西双版纳不同恢复阶段热带森林(白背桐群落、崖豆藤群落和高檐蒲桃群落)为研究对象,运用真菌呼吸抑制法及高通量宏基因组测序技术分别测定土壤细菌呼吸速率和细菌多样性,并采用回归分析及结构方程模型揭示热带森林恢复过程中土壤细菌多样性、pH、土壤碳氮组分变化对土壤细菌呼吸速率的影响特征。结果表明:1)不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率表现为:高檐蒲桃群落($(1.51 \pm 0.62) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)显著高于崖豆藤群落($(1.16 \pm 0.56) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)和白背桐群落($(0.82 \pm 0.60) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) ($P < 0.05$)。2)不同恢复阶段土壤细菌呼吸速率呈显著的单峰型季节变化($P < 0.05$),最大值均出现在9月:高檐蒲桃群落($(2.41 \pm 0.29) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)>崖豆藤群落($(1.75 \pm 0.33) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)>白背桐群落($(1.60 \pm 0.66) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。3)土壤微生物量碳含量随热带森林恢复亦呈增加的变化趋势,即高檐蒲桃群落($(3.06 \pm 1.45) \text{ g/kg}$)>崖豆藤群落($(2.22 \pm 1.40) \text{ g/kg}$)>白背桐群落($(1.75 \pm 1.14) \text{ g/kg}$);微生物量碳的季节变化可解释21%—35%的土壤细菌呼吸变化。4)不同恢复阶段土壤细菌多样性随热带森林恢复呈显著的增加趋势,其对土壤细菌呼吸的解释量大小顺序为:高檐蒲桃群落(72.60%)>崖豆藤群落(67.90%)>白背桐群落(64.80%)。5)相较于恢复初期,恢复后期碳库(总有机碳、微生物量碳、易氧化有机碳)和氮库(全氮、水解氮、铵氮、硝氮)提升了4.27%—58.77%;土壤细菌呼吸与总有机碳、铵态氮达到极显著正相关($P < 0.01$),与土壤全氮和pH显著正相关($P < 0.05$)。6)结构方程表明,细菌香依指数、微生物量碳、全氮、铵态氮及pH能直接调控细菌呼吸,其中香依指数及微生物量碳是细菌呼吸的主要贡献者;土壤有机碳、全氮及铵态氮会通过升高香依指数及微生物量碳含量间接促进细菌呼吸。因此,西双版纳热带森林恢复显著促进了土壤细菌呼吸,土壤细菌呼吸变化主要由土壤细菌香依多样性和微生物量碳直接调控,而土壤总有机碳、全氮和铵氮对细菌呼吸具有间接影响。

关键词:热带森林;次生恢复;土壤细菌呼吸;土壤细菌多样性;土壤微生物量碳

Response of soil bacterial respiration to tropical forest restoration in Xishuangbanna, China

ZHANG Kunfeng, WANG Shaojun*, ZHANG Lulu, FAN Yuxiang, XIE Lingling, XIAO Bo, WANG Zhengjun, GUO Zhipeng

College of Ecology and environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: This study aimed to explore the seasonal variations and their main controlling factors for soil bacterial respiration rates along secondary tropical forest succession, thus identifying the response mechanism of soil bacterial respiration to tropical forest restoration. In this study, the substrate-induced respiration technique and high-throughput sequencing technology were utilized to determine the soil bacterial respiration rate and bacterial diversity, respectively, at three secondary restoration stages (i.e., *Mallotus paniculatus*, *Mellettia leptobotrya*, and *Syzygium oblatum* communities) of Xishuangbanna. We also analyzed the effects of the shifts in soil bacterial diversity, pH, carbon pool and nitrogen pool on

基金项目:国家自然科学基金项目(32271722,32060281);云南省教育厅科学研究基金项目(2022Y596)

收稿日期:2022-05-17; 采用日期:2023-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shaojunwang2009@163.com

soil bacterial respiration rate, using regression and structural equation model analyses. The results showed that: 1) the soil bacterial respiration rates were significantly higher in *S. oblatum* ($(1.51 \pm 0.62) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) than in those in *M. leptobotrya* ($(1.16 \pm 0.56) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and *M. paniculatus* ($(0.82 \pm 0.60) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$). 2) Soil bacterial respiration rates showed an obvious single-peak seasonal trend with the maximum value occurred in September. In September, soil bacterial respiration rates were ranked as *S. oblatum* community ($(2.41 \pm 0.29) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > *M. leptobotrya* community ($(1.75 \pm 0.33) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > *M. paniculatus* community ($(1.60 \pm 0.66) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$). 3) Soil microbial carbon also showed an increasing trend along the tropical forest restoration; the order of soil microbial carbon was *S. oblatum* community ($(3.06 \pm 1.45) \text{ g/kg}$) > *M. leptobotrya* community ($(2.22 \pm 1.40) \text{ g/kg}$) > *M. paniculatus* community ($(1.75 \pm 1.14) \text{ g/kg}$). Microbial carbon showed a significantly seasonal variation, which could explain 21% to 35% of the variations in soil bacterial respiration rates. 4) Soil bacterial diversity increased along the tropical forest restoration; the contribution of bacterial diversity to soil bacterial respiration dynamics was ranked as *S. oblatum* (72.60%) > *M. leptobotrya* (67.90%) > *M. paniculatus* (64.80%). 5) The concentrations of carbon and nitrogen pools in later restoration stage increased by 4.27%—58.77%, compared with the early restoration stage. Soil bacterial respiration rates were significantly positively correlated with soil organic carbon and ammonium nitrogen ($P < 0.01$), as well as total nitrogen and soil pH ($P < 0.05$). 6) The structural equation modeling showed that bacterial Shannon index, microbial biomass carbon, total nitrogen, ammonium nitrogen, and soil pH could directly regulate bacterial respiration; bacterial Shannon index and microbial biomass carbon primarily contributed to soil bacterial respiration dynamics. In contrast, soil organic carbon, total nitrogen, and ammonium nitrogen indirectly promoted bacterial respiration by increasing Shannon index and microbial biomass carbon. Therefore, the secondary tropical forest succession in Xishuangbanna significantly promoted the soil bacterial respiration. The temporal variations in soil bacterial respiration rates were primarily directly determined by microbial carbon and bacterial Shannon diversity, while they were indirectly regulated by total organic carbon, ammonium nitrogen, and total nitrogen.

Key Words: tropical forest; secondary restoration; soil bacterial respiration; soil bacterial diversity; soil microbial biomass carbon

近几十年来,全球化石燃料消耗与森林过度采伐导致的大气 CO_2 等温室气体排放剧增,已成为科学界及国际社会广泛关注的前沿热点问题^[1-2]。土壤作为陆地生态系统中最大的碳库,但能通过土壤呼吸而成为一个重要排放源,其微小的波动可能引起大气 CO_2 浓度的显著波动^[3]。土壤呼吸作为大气与陆地生态系统之间碳交换的第二大通量,其每年排放的 CO_2 总量达 79.3—81.8 Pg C,约是全球化石燃料燃烧所排放的 10 倍^[4]。因此,阐明土壤呼吸过程及调控机制对于全球气候变化研究具有重要的科学意义。

土壤呼吸作为森林生态系统碳循环的重要环节及碳输出的主要途径,其动态变化将直接或间接影响全球碳平衡^[5]。森林土壤呼吸主要是一个由根系-微生物-动物交互作用驱动的生物生态学过程^[6]。目前,土壤呼吸主要集中于自养与异养呼吸组分贡献的区分研究^[7-8],但少见区分细菌和真菌等呼吸组分的研究报道。微生物呼吸组分作为土壤异养呼吸的主要来源,直接或间接参与生物地球化学循环过程^[9-10]。土壤细菌和真菌在微生物数量中所占比重高达 80%,不仅直接支配着 40%—70% 的土壤呼吸^[11],而且通过影响根系与土壤动物而间接调控土壤呼吸^[12]。土壤细菌作为土壤微生物的最主要类群,其数量约占土壤微生物总量的 70%—90%,是土壤异养呼吸的主要贡献者^[13-15]。少量研究区分了菌根真菌呼吸组分,而关于土壤细菌呼吸的相关研究,却相当缺乏^[16-17],严重制约人们对森林土壤微生物呼吸各组分对全球碳循环贡献的理解^[18]。因此,揭示森林土壤细菌呼吸速率的时空变化及其影响机制,有助于量化异养呼吸组分对森林土壤 CO_2 排放的贡献。

热带森林是全球变化研究的一个重要组成部分,然而,目前关于土壤微生物呼吸的研究主要集中于温

带^[19]和亚热带森林^[20]、草地^[21]、湿地^[22]和农田^[23],而关于热带森林土壤呼吸的相关研究,却相对缺乏。西双版纳是中国大陆热带雨林集中分布的重要区域,但由于传统农业方式及人口增加等因素的影响,热带雨林遭到严重破坏,自中国实施退耕还林工程及天然林保护计划以来,形成了大面积处于不同恢复阶段的次生森林类型。热带森林恢复能够通过引起地上与地下凋落物输入及土壤理化环境改变,可能显著影响到土壤微生物生物量及细菌呼吸变化。本研究以西双版纳不同恢复阶段热带森林群落为研究对象,运用真菌抑制剂测定土壤细菌呼吸随月份的时间动态,剖析不同热带森林恢复阶段土壤微生物量碳、细菌群落多样性及土壤理化环境变化对土壤细菌呼吸时间动态的影响,从而阐明西双版纳热带森林恢复对土壤细菌呼吸时空动态的影响机制,对于区分土壤细菌呼吸组分对大气 CO₂的贡献具有十分重要的科学意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于中国科学院西双版纳勐仑热带植物园(21°55'N, 101°16'E),属东南亚北热带季风气候区,自然植被类型为热带雨林和季雨林。该地区全年平均气温 21.5℃,干湿季节分明,年均降水量 1557mm。全年降雨量的 87%集中在 5—10 月的雨季;而 13%则集中于 11 月—次年 4 月的干季。研究区土壤类型为白垩纪砂岩发育而成的砖红壤。

根据该园建园以来的相关森林维护记录,在植物园区内选取起源于热带雨林刀耕火种后自然恢复形成的次生热带森林(白背桐群落、崖豆藤群落及高檐蒲桃群落)为研究对象,3 个群落处于连续演替的不同恢复阶段且起源(植被与土壤类型)和立地条件(包括坡度、坡向与坡位等)基本类似^[24]。样地间相距 300—800m。样地详情见表 1。

表 1 样地概况

Table 1 Sample plot overview

恢复阶段 Restoration stage	恢复年限 Restoration year/a	海拔 Altitude/m	盖度 Coverage/%	树高 Average height/m	胸径 DBH Diameter at breast height/cm	主要树种 Dominant tree species
白背桐群落 (<i>Mallotus paniculatus</i> community, 简称 MP)	12	590	60	8.84±1.42c	7.12±0.57c	白背桐(MP)、高檐蒲桃(<i>Syzygium oblatum</i>); 粉被金合欢(<i>Acacia pruinescens</i>); 野生风轮草(<i>Clinopodium chinensis</i>); 丰花草(<i>Borreria stricta</i>)
崖豆藤群落 (<i>Mellettia leptobotrya</i> community, 简称 ML)	42	573	90	10.84±2.41b	9.94±1.44b	思茅崖豆(ML)、椴叶山麻秆(<i>Alchornea tiliifolia</i>); 锈毛鱼藤(<i>Derris ferruginea</i>); 钝叶金合欢(<i>Acacia megaladena</i>); 刚莠竹(<i>Microstegium ciliatum</i>); 银叶砂仁(<i>Amomum sericeum</i>)
高檐蒲桃群落 (<i>Syzygium oblatum</i> community, 简称 SO)	53	617	95	19.26±4.75a	23.48±6.85a	高檐蒲桃(SO)、思茅崖豆(<i>Mellettia leptobotrya</i>); 印度栲(<i>Castanopsis indica</i>); 黑风藤(<i>Fissistigma polyanthum</i>); 南山花(<i>Prismatomeris connata</i>); 多型叉蕨(<i>Tectaria polymorpha</i>)

表中树高与胸径数值为 5 个调查样方中的平均值±标准误差;不同小写字母表示不同恢复阶段之存在显著性差异($P<0.05$)

1.2 土壤取样

于 2018 年 6、9、12 月和 2019 年 3 月,定期在西双版纳热带植物园白背桐群落、崖豆藤群落、高檐蒲桃群落中,分别随机设置 3 个重复的样地,各样地面积 50m×50m。按照五点采样法,在样地中心和中心到 4 个角的等距中心确定 5 个采样点,采集 0—10cm 土层土壤样品(采样前除表层枯枝落叶),混合均匀后装入无菌自封袋,分 3 份带回实验室,分别用于土壤理化指标、微生物量碳及细菌呼吸速率测定。

1.3 土壤细菌呼吸测定

采用基质诱导抑制真菌呼吸法测定细菌呼吸速率。据报道,放线菌酮(C)对真菌呼吸有较好的抑制作用^[25—27],故选取放线菌酮作为真菌抑制剂。研究前设置预实验以确定最优的抑制剂浓度及处理时间^[28]。共设计 8 组实验(25℃ 恒温培养),每组 2 个实验处理(上述 3 个样地湿土干重各 2g,葡萄糖 20mg,用去离子水将含水率调至一致)^[28],分别为只添加葡萄糖(G)、添加葡萄糖和放线菌酮(G+C),每处理 3 重复。不同实验组抑制剂的加入量及培养时间见表 2,用碱液吸收法测定各实验组产生的 CO₂量^[29]。

CO₂产生速率的计算公式为: $F = [(v_0 - v) \times c \times 22] \div m \div h$

式中, F 表示气体产生速率(CO₂ mg g⁻¹ h⁻¹); v_0 为对照组滴定消耗标准盐酸体积(mL); v 为实验组滴定消耗标准盐酸体积(mL); c 为标准盐酸浓度(mol/L); m 为土样质量(g); h 为培养时间(h);22 为质量转换系数。

相关指标计算公式: 真菌抑制效率: $(A - B) \div A \times 100$

式中, A 和 B 分别为 G 和 G+C 处理中土壤 CO₂产生速率。

表 2 不同抑制剂浓度土壤细菌产 CO₂ 预实验

Table 2 Pretreatment of CO₂ production by soil bacteria with different inhibitor concentrations

实验处理 Experimental treatment	实验组 1 Experience group 1	实验组 2 Experience group 2	实验组 3 Experience group 3	实验组 4 Experience group 4	实验组 5 Experience group 5	实验组 6 Experience group 6	实验组 7 Experience group 7	实验组 8 Experience group 8
葡萄糖 Glucose	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20mg	葡萄糖 20 g
葡萄糖和放线菌酮 Glucose+Cycloheximide	葡萄糖 20g+ 放线菌酮 6g	葡萄糖 20mg +放线菌酮 8mg	葡萄糖 20mg +放线菌酮 10mg	葡萄糖 20mg +放线菌酮 12mg	葡萄糖 20mg +放线菌酮 6mg	葡萄糖 20mg +放线菌酮 8mg	葡萄糖 20mg +放线菌酮 10mg	葡萄糖 20mg+ 放线菌酮 12mg
培养时间 Cultivation time/h	2	2	2	2	4	4	4	4
真菌抑制效果 Fungal inhibitor effect/%	19.19±1.50	-28.70±8.17	88.50±7.38	43.91±0.11	49.82±19.64	50.15±22.79	12.50±1.33	34.05±11.51

预实验结果表明(表 2),采自 3 个样地的土样,实验组 3 的抑制效率(平均 88.50%)均最高(且无显著差异)。由此确定本研究采用添加真菌抑制剂(10mg 放线菌酮 C、处理时间 2h)来测量细菌呼吸。

分别采集上述 3 个样地湿土样品(干重 2g),设计实验组(土壤+葡萄糖+放线菌酮 G+C)和对照组(土壤+葡萄糖 G)2 种处理,每个处理 3 个重复(25℃ 恒温培养,用去离子水将土壤含水率调至一致)。其中,葡萄糖(20mg)为诱导试剂(由于对照组及实验组中都添加了外源葡萄糖,因此即使外源碳有激发效应,葡萄糖的加入对后续试验结果无影响),放线菌酮 10mg,用上述方法测定并计算细菌呼吸速率。

1.4 土壤细菌多样性测定

取样品(约 200g)置于-70℃ 下冷冻保存,利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA,采用 ABI GeneAmp 9700 型 PCR 仪,将同一样本的 PCR 产物混合后用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测,使用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒切胶回收 PCR 产物,运用 Illumina PE250 进行土壤 DNA 提取和高通量测序。

将相似性大于 97% 的序列归为同一种可操作分类单元(OTU),基于 OTU 数计算门水平上土壤细菌群落的丰富度及 Alpha 多样性。其中,赵氏指数(Chao1)反映了细菌群落的丰富度^[30],香依(Shannon)和辛普森(Simpson)指数从概率论和信息论的角度描述其多样性^[31]。

1.5 土壤理化指标测定

将带回的样品进行室内自然风干、磨细过筛,用于土壤的基本性质测定。土壤含水率采用称重法测定^[32];土壤微生物量碳采用液态氯仿熏蒸浸提-水浴法测定^[33];土壤有机碳采用油浴加热-重铬酸钾氧化法测定^[34];易氧化有机碳用高锰酸钾氧化法测定^[35];全氮采用半微量凯氏定氮法测定^[36];水解性氮采用碱解扩散法测定^[37];铵态氮用纳氏试剂比色法测定^[38];硝态氮用紫外分光光度法测定^[39];pH 值用电位法

测定^[40]。

1.6 数据统计分析

将采集所得的数据(土壤细菌呼吸速率、土壤微生物量碳、土壤细菌多样性指数、pH 值、有机碳、全氮、硝态氮、铵态氮等理化性质)进行整理,用 Excel 2019 和 SPSS 20.0 软件进行分析作图。采用单因素方差分析(ANOVA)比较不同数据之间的差异。采用指数回归模型($Y = ae^{bx}$)分别对土壤细菌呼吸速率与微生物量碳和细菌多样性的关系进行分析, Y 为土壤细菌呼吸速率, a 、 b 为回归系数。采用 Pearson 相关分析对不同恢复阶段土壤细菌呼吸与细菌多样性指数或土壤理化性质之间的相关性。基于相关分析筛选出相对重要的因子,采用 Amos 28.0 软件构建结构方程模型,分析土壤细菌多样性、微生物量碳及理化性质与土壤细菌呼吸之间的关系,并用 Adobe Illustrator CC 2018 软件画图。所有统计的显著性水平设为 0.05,在分析所有数据之前,对数据进行齐性方差检验。

2 结果与分析

2.1 不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸及其时间动态特征

结果表明,不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率(4 个月份均值)具有显著差异(图 1; $P < 0.05$)。不同恢复阶段土壤细菌呼吸速率大小顺序为:高檐蒲桃群落($(1.51 \pm 0.62) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 崖豆藤群落($(1.16 \pm 0.56) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 白背桐群落($(0.82 \pm 0.60) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。其中,恢复后期高檐蒲桃群落土壤细菌呼吸速率是恢复前期白背桐群落的 1.81 倍。因此,随着热带次生森林的恢复,土壤细菌呼吸速率呈现显著增加的变化趋势。

不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率呈单峰型季节变化(图 1)。3 个群落土壤细菌呼吸速率最大值出现在 9 月,其大小顺序依次为:高檐蒲桃群落($(2.41 \pm 0.29) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 崖豆藤群落($(1.75 \pm 0.33) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) > 白背桐群落($(1.60 \pm 0.66) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。高檐蒲桃与崖豆藤群落土壤细菌呼吸速率均在 3 月为最小值($(0.85 \pm 0.11) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 与 $(0.72 \pm 0.23) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$),而白背桐群落在 12 月达到最低值($(0.40 \pm 0.08) \text{ CO}_2 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。

2.2 土壤微生物量碳含量变化与细菌呼吸之间的关系

土壤微生物量碳含量沿热带森林恢复发生显著(4 个月份均值)的变化,其大小顺序为:高檐蒲桃群落($(3.06 \pm 1.45) \text{ g/kg}$) > 崖豆藤群落($(2.22 \pm 1.40) \text{ g/kg}$) > 白背桐群落($(1.75 \pm 1.14) \text{ g/kg}$) (图 2; $P < 0.05$)。相对于白背桐群落,高檐蒲桃和崖豆藤群落土壤微生物量碳分别增加了 1.37 和 1.74 倍。因此,与土壤细菌呼吸相类似,土壤微生物量碳含量随热带森林恢复呈现增加的变化趋势。

热带森林土壤微生物量碳具有显著的时间变化

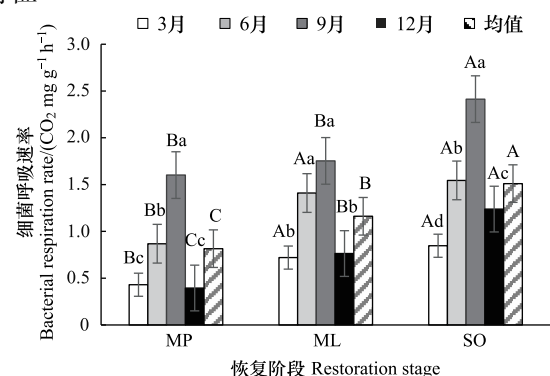


图 1 不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率的时间变化

Fig. 1 Temporal variations in soil bacterial respiration rates across the three restoration stages of tropical forests

不同大写或小写字母表示不同恢复阶段、不同月份之间存在显著差异 ($P < 0.05$); MP: 白背桐群落; ML: 崖豆藤群落; SO: 高檐蒲桃群落

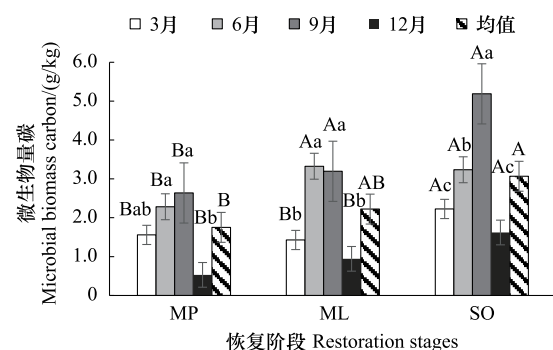


图 2 不同恢复阶段热带森林土壤微生物量碳的时间变化

Fig. 2 Temporal variations in soil MBC concentrations across the three restoration stages of tropical forests

不同大写或小写字母表示不同恢复阶段、不同月份之间存在显著差异 ($P < 0.05$)

(图 2; $P < 0.05$)。高檐蒲桃与白背桐群落中,土壤微生物量碳含量的时间变化趋势为:9 月 (5.18 ± 0.75)、(2.63 ± 0.58) g/kg) $>$ 6 月 (3.23 ± 0.05)、(2.28 ± 0.50) g/kg) $>$ 3 月 (2.22 ± 0.32)、(1.56 ± 0.42) g/kg) $>$ 12 月 (1.62 ± 0.40)、(0.53 ± 0.45) g/kg)。而崖豆藤群落中,土壤微生物量碳含量的表现为:6 月 (3.32 ± 0.05) g/kg) $>$ 9 月 (3.19 ± 1.94) g/kg) $>$ 3 月 (1.42 ± 0.44) g/kg) $>$ 12 月 (0.94 ± 0.25) g/kg)。热带森林不同恢复阶段的土壤微生物量碳含量时间变化趋势基本一致。

采用指数回归模型对不同恢复阶段土壤微生物量碳含量与细菌呼吸速率回归分析(图 3),结果表明高檐蒲桃群落土壤细菌呼吸速率随微生物量碳含量增加呈极显著的增加趋势($P < 0.01$),而白背桐和崖豆藤土壤呼吸速率与微生物量碳含量则呈显著的二次增加趋势($P < 0.05$)。不同恢复阶段土壤微生物量碳对细菌呼吸速率的解释率大小顺序为:高檐蒲桃群落(35.30%) $>$ 崖豆藤群落(20.80%) $>$ 白背桐群落(20.70%)。说明恢复后期土壤细菌呼吸速率受微生物量碳的影响大于中期及前期。

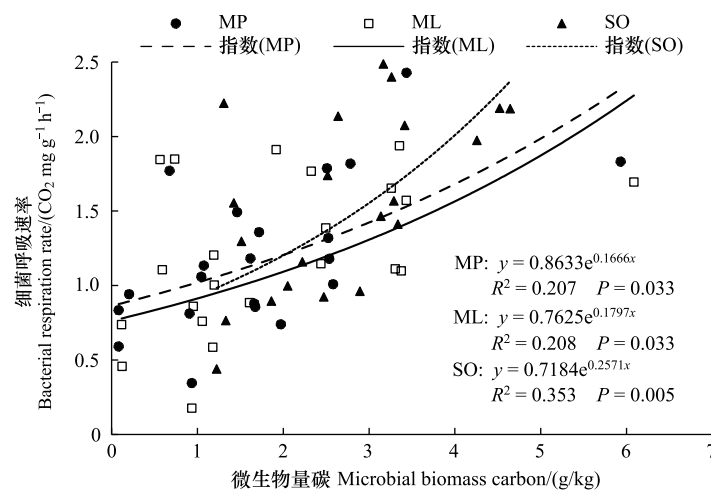


图 3 不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率与土壤微生物量碳的关系

Fig.3 Relationships between soil bacterial respiration rate and soil MBC concentration in the three restoration stages of tropical forests

2.3 土壤细菌多样性与细菌呼吸之间的关系

随着热带森林的恢复,土壤细菌 OTU 数目、赵氏指数和香依指数呈显著增加的变化趋势(图 4; $P < 0.05$),其大小顺序为:高檐蒲桃群落 (1752.25 ± 194.27)、(2020.99 ± 280.42)、(6.22 ± 0.17) $>$ 崖豆藤群落 (1592 ± 124.24)、(1782.33 ± 126.19)、(6.15 ± 0.17) $>$ 白背桐群落 (1307.5 ± 272.72)、(1462.68 ± 307.41)、(5.82 ± 0.29)。高檐蒲桃群落的 OTU 数、赵氏指数和香依指数分别是白背桐群落的 1.34、1.38 倍和 1.07 倍。但不同恢复阶段土壤细菌辛普森多样性指数差异不显著($P > 0.05$)。说明热带森林群落恢复提高了土壤细菌丰度及多样性。

不同恢复阶段土壤细菌呼吸与丰富度、多样性指数之间相关分析结果表明,白背桐群落土壤细菌呼吸与 OTU 数目、香依指数显著正相关(表 3; $P < 0.05$),与赵氏指数达到极显著正相关水平($P < 0.01$),与辛普森指数相关性不显著($P > 0.05$);崖豆藤群落中,土壤细菌呼吸与香依指数显著正相关($P < 0.05$),与辛普森指数显著负相关($P < 0.05$),与赵氏指数和 OTU 数目未达到显著水平($P > 0.05$);高檐蒲桃群落中,土壤细菌呼吸与香依指数和赵氏指数显著正相关,与 OTU 数目和辛普森指数相关性不显著($P > 0.05$)。说明不同恢复阶段细菌多样性变化对土壤细菌呼吸产生了重要影响。

进一步对 3 个恢复阶段土壤细菌呼吸与香依多样性指数进行回归分析,结果显示 3 个群落细菌呼吸速率均随香依指数的升高而增加(图 5; $P < 0.05$ 或 0.01),香依指数对细菌呼吸速率的贡献率大小顺序为:高檐蒲桃群落(72.60%) $>$ 崖豆藤群落(67.90%) $>$ 白背桐群落(64.80%)。说明随着热带森林群落的恢复,细菌多样性对细菌呼吸的影响逐渐增大。

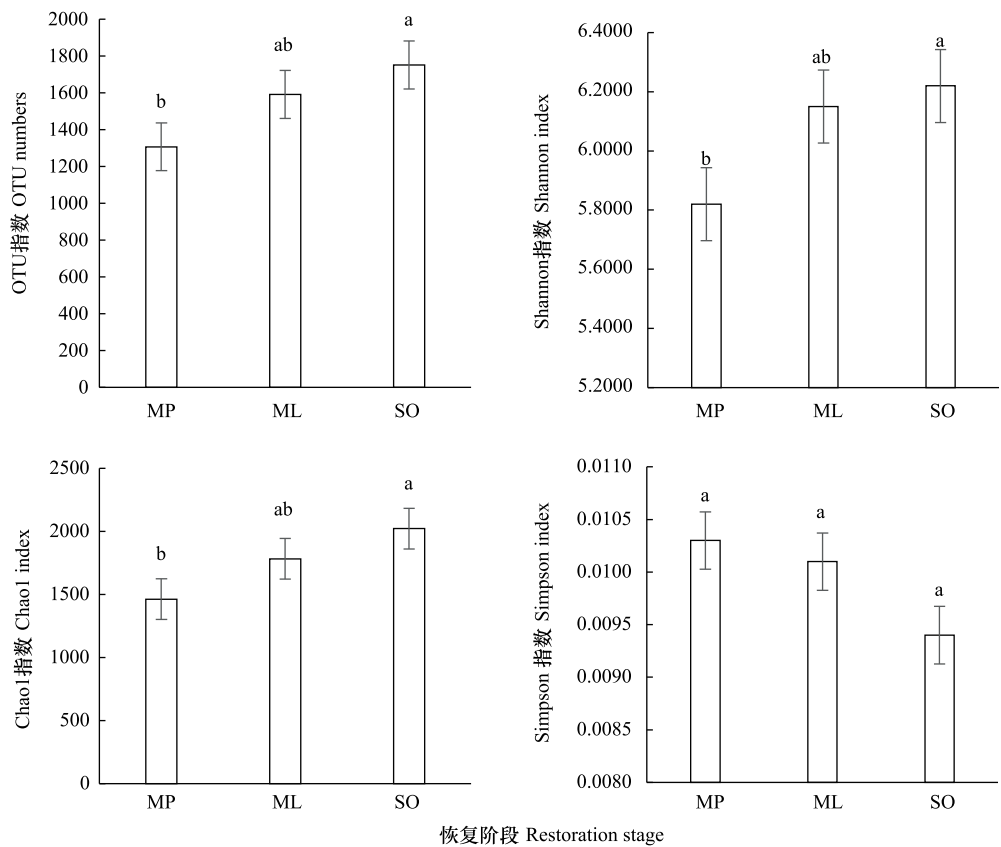


图 4 土壤细菌多样性指数沿热带森林恢复的变化

Fig.4 Variations in soil bacterial diversity across the three restoration stages of tropical forests

OTU:Operational Taxonomic Unit 操作分类单元,不同小写字母表示不同恢复阶段之间存在显著差异 ($P<0.05$)

表 3 不同恢复阶段土壤细菌呼吸与细菌多样性指数的相关关系

Table 3 Relationship between soil bacterial respiration and bacterial diversity

恢复阶段 Restoration stage	OTU 数目 OTU numbers	香依指数 Shannon index	赵氏指数 Chao1 index	辛普森指数 Simpson index
白背桐群落 MP	0.896 *	0.753 *	0.944 **	-0.650
崖豆藤群落 ML	0.802	0.846 *	0.746	-0.817 *
高檐蒲桃群落 SO	0.231	0.826 *	0.842 *	-0.699

OTU:操作分类单元 Operational taxonomic unit; ** 表示 $P<0.01$; * 表示 $P<0.05$

2.4 土壤细菌呼吸速率与土壤化学性质的关系

土壤化学性质沿热带森林恢复呈现增加的变化趋势,但存在样地差异性(表 4)。其中,土壤有机碳、全氮、水解氮、铵态氮及硝态氮含量和 pH 值恢复后期显著高于恢复初期,相较于恢复初期增加了 4.27%—58.77%;而土壤易氧化有机碳含量在恢复中期达到最大。

土壤细菌呼吸和土壤化学性质的相关性分析可知(表 5),不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸与土壤铵态氮、全氮和有机碳达到极显著正相关($P<0.01$),与土壤 pH 显著正相关($P<0.05$),与土壤硝态氮、水解氮和易氧化有机碳未达到显著性水平($P>0.05$)。说明土壤全氮、铵态氮、有机碳和 pH 对不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸具有重要影响。

2.5 土壤细菌呼吸与土壤微生物、化学性质变化之间的关系

采用结构方程模型对不同恢复阶段热带森林土壤微生物、化学性质及土壤细菌呼吸之间相互关系分析,

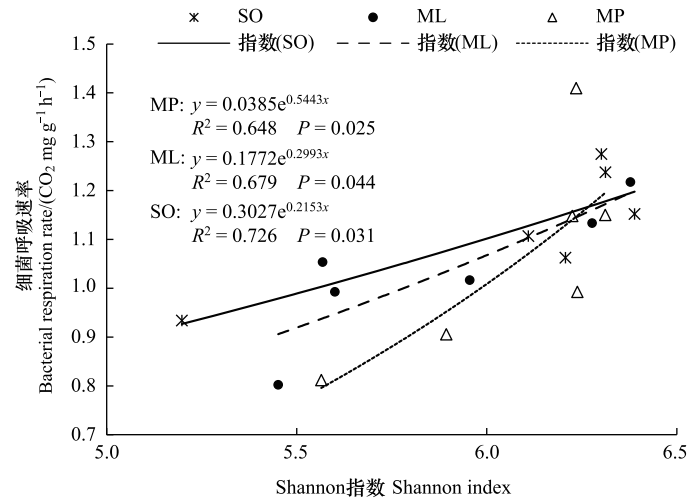


图 5 不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率与香依指数的关系

Fig.5 Relationship between soil bacterial respiration rate and shannon index in the three restoration stages of tropical forests

表 4 热带森林土壤化学性质沿恢复阶段的变化

Table 4 Changes in soil chemical properties along the tropical forest restoration

指标 Index	恢复阶段 Restoration stages		
	白背桐群落 MP	崖豆藤群落 ML	高檐蒲桃群落 SO
pH	3.74±0.12b	3.77±0.17b	3.90±0.17a
有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	20.48±3.58b	21.77±3.10ab	23.10±3.89a
易氧化有机碳 Readily oxidizable organic carbon/(g/kg)	6.65±3.92b	10.09±5.24a	8.57±4.95ab
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	1.39±0.80b	1.57±0.93ab	1.98±0.91a
水解氮 Hydrolyzable nitrogen/(mg/kg)	71.47±47.51b	92.85±35.83ab	104.40±50.66a
铵态氮 Ammonium nitrogen/(mg/kg)	16.47±6.11b	22.51±8.83ab	26.15±2.45a
硝态氮 Nitrate nitrogen/(mg/kg)	3.73±3.73b	3.02±2.60b	4.26±4.45a

不同小写字母表示不同恢复阶段之间存在显著差异 ($P<0.05$)

表 5 不同恢复阶段土热带森林土壤细菌呼吸与化学性质的相关关系

Table 5 Relationships between bacterial respiration and chemical properties in soils of three tropical forest restoration states

指标 Index	细菌呼吸速率 Bacterial respiration rate	全氮 Total nitrogen	硝态氮 Nitrate nitrogen	铵态氮 Ammonium nitrogen	水解氮 Hydrolyzable nitrogen	有机碳 Soil organic carbon	易氧化 有机碳 Readily oxidizable organic carbon	pH
细菌呼吸速率 Bacterial respiration rate	1							
全氮 Total nitrogen	0.761 **	1						
硝态氮 Nitrate nitrogen	-0.337	-0.180	1					
铵态氮 Ammonium nitrogen	0.677 **	0.694 **	-0.243	1				
水解氮 Hydrolyzable nitrogen	-0.284	-0.251	0.164	-0.136	1			
有机碳 Soil organic carbon	0.731 **	0.621 **	-0.247	0.705 **	-0.0191	1		
易氧化有机碳 Readily oxidizable organic carbon	0.142	0.148	-0.142	0.082	-0.562	0.133	1	
pH	0.549 *	0.296	-0.367	0.193	-0.320	0.493 *	0.231	1

** 表示 $P<0.01$; * 表示 $P<0.05$

结果表明模型最终解释了 78.5% 的细菌呼吸变化、47.1% 的香依指数变化及 55.2% 的土壤微生物量碳变

化(图6)。土壤香依指数、微生物量碳、全氮、铵态氮和 pH 的升高会直接引起细菌呼吸速率增加($P<0.001$ 、0.01 或 0.05)。其中,香依指数和微生物量碳(路径系数分别为 0.441 和 0.424)是土壤细菌呼吸变化的主要贡献者。土壤总有机碳通过影响香依指数和微生物量碳间接作用于细菌呼吸($P<0.001$ 或 0.05);土壤铵态氮通过引起香依指数的升高而对细菌呼吸进行调控($P<0.05$);土壤全氮含量的增加会提高微生物量碳,从而促进细菌呼吸($P<0.001$)。因此,热带森林土壤细菌呼吸速率变化,主要由细菌多样性、微生物量碳及 pH 的直接调控以及土壤总有机碳、全氮和铵氮含量的间接影响。

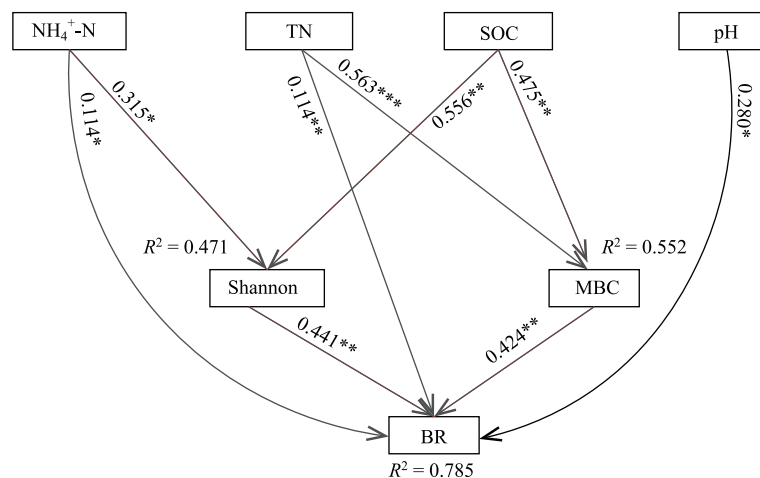


图6 不同恢复阶段热带森林土壤微生物、化学性质变化及土壤细菌呼吸间的结构方程模型

Fig.6 Structural equation model of soil microbial and chemical properties changes and soil bacterial respiration in tropical forests at different restoration stages

图中箭头上的数字表示显著的标准化路径系数图,***表示 $P<0.001$;**表示 $P<0.01$; *表示 $P<0.05$;BR:土壤细菌呼吸速率;TN:全氮;
 $\text{NH}_4^+\text{-N}$:铵态氮;SOC:土壤有机碳;pH:酸碱度;MBC:微生物量碳;Shannon:香依指数

3 讨论

3.1 西双版纳不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸及其季节变化特征

本研究表明西双版纳热带森林恢复进程显著影响土壤细菌呼吸动态,土壤细菌呼吸速率表现为恢复后期(高檐蒲桃群落)显著高于恢复前期(白背桐群落)和中期(崖豆藤群落)。这种规律与土壤微生物量碳及细菌基因多样性随热带森林恢复的变化相一致。这可能是由于随着热带森林的恢复,样地植被覆盖率增加、植物群落结构及理化环境趋于稳定与复杂^[41-42],地上与地下凋落物输入也随之增加,并刺激了土壤微生物量碳积累^[43]和土壤细菌多样性的增加^[44],进而促进了土壤细菌的呼吸活动。柳春林等^[45]研究亦表明,森林恢复过程中植被类型及养分归还的改变会引起土壤细菌多样性变化,并且发现恢复后期细菌多样性显著高于前期,从而形成了土壤细菌呼吸速率随着恢复进程而增加的变化模式。因此,土壤微生物数量及多样性可能是驱动土壤细菌呼吸随热带森林恢复变化的重要生物因素。

不同恢复阶段热带森林土壤细菌呼吸速率均具有显著的季节变化,且与土壤微生物量碳的时间变化规律相一致。这可能是由于西双版纳位于亚热带北缘,高温高湿的微气候为土壤微生物提供适宜的栖息环境,刺激了微生物数量增长及细菌呼吸作用^[46-47]。土壤微生物量碳含量在6、9月份较高,这与前人研究结果相类似^[48-49]。这是因为夏季适宜的水热条件会维持较快的土壤碳周转速率,为土壤微生物提供碳源,刺激土壤微生物量碳的积累^[24],进而提高了土壤微生物呼吸强度^[50-51]。因此,微生物量碳时间动态是影响热带森林土壤细菌呼吸季节变化的重要调控因素。

3.2 土壤细菌呼吸对热带森林恢复过程中微生物量碳及细菌群落变化的响应

相关分析、回归分析和结构方程模型结果表明,土壤微生物量碳含量和细菌多样性沿热带森林恢复的增

加显著促进土壤细菌呼吸,成为了细菌呼吸变化的主控因子。其中,土壤微生物量碳含量对细菌呼吸变化的解释量表现为高檐蒲桃群落显著大于崖豆藤和白背桐群落,说明恢复后期微生物量碳含量变化对土壤细菌呼吸变化具有重要调控作用。这可能是因为相较于恢复中期及早期,恢复后期地上植物生长对土壤养分的需求加大^[52-53],加剧了土壤微生物与地上植物对土壤有机碳的竞争,此时细菌的繁衍受到了微生物量碳的限制^[54]。因此,热带森林恢复引起土壤微生物量碳含量的变化,能够对土壤细菌呼吸产生显著影响。

沿热带森林恢复土壤细菌丰度及群落多样性的变化对土壤细菌呼吸产生了重要影响。土壤细菌丰富度和多样性对细菌呼吸的贡献率均表现为高檐蒲桃群落显著大于白背桐和崖豆藤群落。这表明恢复后期土壤细菌类群数、丰度及多样性的增加对细菌呼吸产生了重要促进作用。可能是由于土壤细菌群落变化容易受到环境因子的影响^[55],处于恢复初期的群落,其郁闭度和表面凋落物较少^[56],地面受到的太阳直射部分较多,土壤温湿度不稳定^[57],导致细菌类群数、丰富及多样性的降低^[58];随着森林恢复的进行,输入土壤的凋落物较多,土壤渗透性、自动调节能力、保水保温土壤物理性状得到改善^[59-60],细菌丰富度和多样性也得到了提高^[61-62]。特别是结构方程模型结果表明,微生物 Shannon 多样性是直接调控土壤微生物呼吸变化的主要因素,表明细菌多样性随热带森林恢复的逐渐增加时,可能通过刺激不同功能细菌类群的呼吸活动,进而提高了土壤细菌总的呼吸水平^[63]。

3.3 土壤细菌呼吸对热带森林恢复过程中土壤酸性及碳氮库变化的响应

土壤 pH 变化能够显著影响热带森林土壤细菌呼吸速率,土壤 pH 值随恢复进程而增加刺激土壤细菌群落发展及其呼吸作用。这可能是由于土壤酸度增强时会抑制大多数细菌的生长和繁殖并可能导致死亡^[64],改变土壤细菌丰度、群落结构及多样性,进而抑制土壤细菌呼吸;而当土壤酸度降低(pH 升高)时,会加快细菌生长繁殖,使得细菌多样性增加^[65-68],细菌呼吸速率也随之增强。因此,热带森林恢复导致土壤 pH 升高是调控土壤细菌呼吸速率的一个重要因子。

森林恢复过程中土壤中碳氮组分的变化是影响细菌呼吸的重要因素。结构方程模型表明,热带森林恢复导致的土壤有机碳、全氮和铵态氮是土壤细菌呼吸变化的间接调控因子。土壤有机碳含量的升高会增加细菌多样性及微生物量碳含量进而促进细菌呼吸。这是因为土壤有机碳含量对土壤微生物代谢及群落发展具有重要的影响^[69],很大程度上决定着土壤细菌群落动态变化^[70],并刺激细菌的生长和繁殖,显著提高细菌代谢活性及微生物量碳含量^[33,70-71],进而提高细菌呼吸速率。土壤氮素的增加,不仅能够抑制土壤中有毒物质的产生,为微生物提供良好的生长环境,从而提高微生物量碳含量^[33]及碳矿化速率^[72],进而促进细菌呼吸。还会刺激细菌数量增长^[73]、改变土壤细菌群落结构^[74]、提高细菌多样性^[75],从而影响土壤细菌的呼吸活动^[76-77]。因此,热带森林恢复能够通过促进土壤有机碳、全氮及铵态氮含量的积累影响细菌群落的发展,进而对热带森林土壤细菌呼吸速率产生间接的调控作用。

综上,西双版纳热带森林次生恢复,刺激土壤细菌多样性、微生物量碳、pH 值的升高而直接调控土壤细菌呼吸,而土壤有机碳、全氮和铵态氮含量的增加,则通过促进土壤细菌多样性和微生物量碳而对热带森林土壤细菌呼吸具有间接调控作用。研究结果有助于理解热带森林恢复过程中土壤细菌呼吸组分动态特征及其调控机制,能为正确评估热带森林恢复对温室气体排放及全球碳平衡的贡献提供基础数据。

参考文献 (References):

- [1] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [2] Konisky D M, Hughes L, Kaylor C H. Extreme weather events and climate change concern. *Climatic Change*, 2016, 134(4): 533-547.
- [3] 黎鹏, 张勇, 李夏浩祺, 孙彩丽, 段奥华, 刘国彬. 黄土丘陵区不同退耕还林措施的土壤碳汇效应. *水土保持研究*, 2021, 28(4): 29-33.
- [4] 张萌, 卢杰, 任毅华. 土壤呼吸的时空变化特征研究进展. *四川林业科技*, 2021, 42(4): 132-138.
- [5] 杨玉盛, 董彬, 谢锦升, 陈光水, 高人, 李灵, 王小国, 郭剑芬. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应. *生态学报*, 2004, 24(3): 583-591.
- [6] 栾军伟, 向成华, 骆宗诗, 宫渊波. 森林土壤呼吸研究进展. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2451-2456.
- [7] 孙龙, 孙奥博, 胡同欣. 火干扰对森林生态系统土壤呼吸组分的影响研究进展. *生态学报*, 2021, 41(17): 7073-7083.
- [8] 涂志华, 庞卓, 赵阳, 郑力文, 余新晓, 陈丽华. 北京西山侧柏人工林土壤呼吸组分及其影响因素. *环境科学学报*, 2015, 35(9):

- 2948-2956.
- [9] Artursson V, Finlay R D, Jansson J K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(1): 1-10.
- [10] Finn D, Kopittke P M, Dennis P G, Dalal R C. Microbial energy and matter transformation in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 111: 176-192.
- [11] Jia B R, Zhou G S, Wang F Y, Wang Y H, Yuan W P, Zhou L. Partitioning root and microbial contributions to soil respiration in *Leymus chinensis* populations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(4): 653-660.
- [12] 郭明英, 朝克图, 尤金成, 徐丽君, 王丽娟, 贾淑杰, 辛晓平. 不同利用方式下草地土壤微生物及土壤呼吸特性. *草地学报*, 2012, 20(1): 42-48.
- [13] 彭雯, 郝中明. 森林土壤细菌群落生态研究进展. *绿色科技*, 2018(12): 33-35.
- [14] Fierer N, Leff J W, Adams B J, Nielsen U N, Bates S T, Lauber C L, Owens S, Gilbert J A, Wall D H, Caporaso J G. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(52): 21390-21395.
- [15] Smith T P, Thomas T J H, Garca-Carreras B, Sal S, Yvon-Durocher G, Bell T, Pawar S. Community-level respiration of prokaryotic microbes may rise with global warming. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 5124.
- [16] 李伟晶, 陈世苹, 张兵伟, 谭星儒, 王珊珊, 游翠海. 半干旱草原土壤呼吸组分区分与菌根呼吸的贡献. *植物生态学报*, 2018, 42(8): 850-862.
- [17] Anderson J E, Domsch K H. Quantification of bacterial and fungal contributions to soil respiration. *Archiv Für Mikrobiologie*, 1973, 93(2): 113-127.
- [18] Jansson J K, Prosser J I. Microbiology: The life beneath our feet. *Nature*, 2013, 494(7435): 40-41.
- [19] 孙龙, 李远, 赵彬清, 李飞, 胡同欣. 中度火干扰对帽儿山次生林土壤呼吸组分及土壤微生物生物量的影响. *东北林业大学学报*, 2019, 47(7): 90-98.
- [20] 彭艳, 李心清, 程建中, 邢英, 闫慧. 贵阳喀斯特地区植被类型与季节变化对土壤微生物生物量和微生物呼吸的影响. *地球化学*, 2010, 39(3): 266-273.
- [21] 史晶晶, 耿元波. 内蒙古羊草草原根呼吸和土壤微生物呼吸区分的研究. *环境科学*, 2014, 35(1): 341-347.
- [22] 贾建伟, 王磊, 唐玉妹, 李艳丽, 张文俊, 王红丽, 付小花, 乐毅全. 九段沙不同演替阶段湿地土壤微生物呼吸的差异性及其影响因素. *生态学报*, 2010, 30(17): 4529-4538.
- [23] 张彦军, 郭胜利. 环境因子对土壤微生物呼吸及其温度敏感性变化特征的影响. *环境科学*, 2019, 40(3): 1446-1456.
- [24] 曹乾斌, 王邵军, 陈闽昆, 曹润, 王平, 左倩倩, 赵爽, 杨波. 不同恢复阶段热带森林土壤 nirS 型反硝化微生物群落结构及多样性特征. *生态学报*, 2021, 41(2): 626-636.
- [25] 章伟, 高人, 陈仕东, 马红亮, 高艳, 朱祥妹, 尹云锋, 杨玉盛, 官惠玲. 米楮天然林土壤真菌对 N₂O 产生的贡献. *亚热带资源与环境学报*, 2013, 8(2): 28-34.
- [26] 陆建芳. 中亚热带杉木人工林土壤 N₂O 产生过程真菌/细菌相对贡献及土壤水分和有机碳的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2014.
- [27] Anderson J P E, Domsch K H. Measurement of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils. *Canadian Journal of Microbiology*, 1975, 21(3): 314-322.
- [28] Lin Q, Brookes P C. An evaluation of the substrate-induced respiration method. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(14): 1969-1983.
- [29] 闫美杰, 时伟宇, 杜盛. 土壤呼吸测定方法述评与展望. *水土保持研究*, 2010, 17(6): 148-152, 157.
- [30] 孙雪, 隋心, 韩冬雪, 刘岩, 冯富娟. 原始红松林退化演替后土壤微生物功能多样性的变化. *环境科学研究*, 2017, 30(6): 911-919.
- [31] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman F D, Costello E K, Fierer N, Peña A G, Goodrich J K, Gordon J I, Huttley G A, Kelley S T, Knights D, Koenig J E, Ley R E, Lozupone C A, McDonald D, Muegge B D, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky J R, Turnbaugh P J, Walters W A, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [32] 窦金熙, 郭玉明, 王盛, 刘蒋龙. 土壤含水率测定方法研究. *山西农业科学*, 2017, 45(3): 482-485.
- [33] 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.
- [34] 张旭, 牛艳萍. 油浴加热法测定土壤样品中有机碳. *黑龙江科技信息*, 2014(10): 77, 189.
- [35] 周伟, 吴红慧, 张运龙, 徐明岗, Muhammad Aslam, 文石林. 土壤活性有机碳测定方法的改良. *土壤通报*, 2019, 50(1): 70-75.
- [36] 汪欣, 向兆, 李策, 朱婧, 吴晶, 张明杰, 汪岸, 肖伟. 全自动凯氏定氮仪测定土壤全氮含量方法的优化探索. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2020, 51(3): 438-440, 446.
- [37] 李金彦. 土壤水解性氮的测定(碱解扩散法). *农业科技与信息*, 2010(10): 15.
- [38] 苏伟波, 杨长青. 2 种纳氏比色法检测土壤铵态氮的对比. *中国农学通报*, 2015, 31(15): 211-214.
- [39] 苗杰, 李斐, 张加康, 魏邦泰, 贾禹泽, 杨海波. 紫外分光光度法测定土壤硝态氮校正因数的优化. *华北农学报*, 2019, 34(S1): 204-212.
- [40] 王瑞琨. 用电位法测定土壤 pH 值. *山西化工*, 2018, 38(3): 64-65, 76.
- [41] 张哲, 王邵军, 陈闽昆, 曹润, 李少辉. 西双版纳不同演替阶段热带森林土壤 N₂O 排放的时间特征. *生态环境学报*, 2019, 28(4): 702-708.
- [42] 赵爽, 王邵军, 杨波, 左倩倩, 曹乾斌, 王平, 张路路, 张昆凤, 樊宇翔. 西双版纳热带森林碳循环中土壤呼吸对次生演替的响应. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2022, 46(2): 12-18.
- [43] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 赵林峰, 宋光桃, 林仲桂. 衡阳紫色土丘陵坡地植被不同恢复阶段土壤微生物量碳的变化及其与土壤理化因子

- 的关系. 生态环境学报, 2013, 22(1): 25-30.
- [44] 卢华正, 沙丽清, 王君, 胡文艳, 吴兵霞. 西双版纳热带季节雨林与橡胶林土壤呼吸的季节变化. 应用生态学报, 2009, 20(10): 2315-2322.
- [45] 柳春林, 左伟英, 赵增阳, 邱礼鸿. 鼎湖山不同演替阶段森林土壤细菌多样性. 微生物学报, 2012, 52(12): 1489-1496.
- [46] 杨林, 陈亚梅, 和润莲, 邓长春, 刘军伟, 刘洋. 高山森林土壤微生物群落结构和功能对模拟增温的响应. 应用生态学报, 2016, 27(9): 2855-2863.
- [47] Yao M J, Rui J P, Niu H S, Heděnc P, Li J B, He Z L, Wang J M, Cao W D, Li X Z. The differentiation of soil bacterial communities along a precipitation and temperature gradient in the eastern Inner Mongolia steppe. CATENA, 2017, 152: 47-56.
- [48] 张剑, 汪思龙, 王清奎, 刘燕新. 不同森林植被下土壤活性有机碳含量及其季节变化. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 41-47.
- [49] 吴艺雪, 杨效东, 余广彬. 两种热带雨林土壤微生物生物量碳季节动态及其影响因素. 生态环境学报, 2009, 18(2): 658-663.
- [50] 周焱, 徐宪根, 王丰, 阮宏华, 汪家社, 方燕鸿, 吴焰玉, 徐自坤. 武夷山不同海拔梯度土壤微生物生物量、微生物呼吸及其商值(qMB, qCO₂). 生态学杂志, 2009, 28(2): 265-269.
- [51] 范阿南, 刘峰. 辽东山区次生林土壤微生物生物量对微生物呼吸影响. 东北林业大学学报, 2014, 42(3): 99-102.
- [52] 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.
- [53] 杨刚, 何寻阳, 王克林, 黄继山, 陈志辉, 李有志, 艾美荣. 不同植被类型对土壤微生物量碳氮及土壤呼吸的影响. 土壤通报, 2008, 39(1): 189-191.
- [54] 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.
- [55] 狄晓慧. 黄土高原次生演替过程中植被恢复对微生物群落的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [56] 陈金磊, 张仕吉, 李雷达, 辜翔, 刘兆丹, 王留芳, 方晰. 亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分特征. 生态学报, 2020, 40(12): 4073-4086.
- [57] 朱文见, 张慧, 王懿祥. 采伐对森林土壤呼吸影响的研究进展. 浙江农林大学学报, 2021, 38(5): 1000-1011.
- [58] 徐飞, 蔡体久, 杨雪, 琚存勇, 唐庆明. 三江平原沼泽湿地垦殖及自然恢复对土壤细菌群落多样性的影响. 生态学报, 2016, 36(22): 7412-7421.
- [59] 袁在翔, 关庆伟, 李俊杰, 韩梦豪, 金雪梅, 陈霞. 不同植被恢复模式对紫金山森林土壤理化性质的影响. 东北林业大学学报, 2022, 50(1): 52-57.
- [60] 谭学进, 穆兴民, 高鹏, 孙文义, 赵广举, 顾朝军. 黄土区植被恢复对土壤物理性质的影响. 中国环境科学, 2019, 39(2): 713-722.
- [61] 岳琳艳, 郑俊强, 韩士杰, 杨建华, 耿世聪, 陈志杰, 张雪, 谷越. 长白山温带森林不同演替阶段土壤化学性质及微生物群落结构的变化. 生态学杂志, 2015, 34(9): 2590-2597.
- [62] 娄鑫, 崔晓阳. 温带森林次生演替过程中土壤微生物多样性研究. 土壤通报, 2011, 42(3): 557-561.
- [63] 唐玉姝, 王磊, 贾建伟, 李艳丽, 张文俊, 王红丽, 付小花, 乐毅全. 促淤等人为扰动对长江口滩涂湿地土壤微生物呼吸的影响. 生态学报, 2010, 30(18): 5022-5032.
- [64] Liang G H, Hui D F, Wu X Y, Wu J P, Liu J X, Zhou G Y, Zhang D Q. Effects of simulated acid rain on soil respiration and its components in a subtropical mixed conifer and broadleaf forest in Southern China. Environmental Science Processes & Impacts, 2016, 18(2): 246-255.
- [65] 梁国华, 吴建平, 熊鑫, 吴小映, 褚国伟, 周国逸, 曾任森, 张德强. 鼎湖山不同演替阶段森林土壤 pH 值和土壤微生物量碳氮对模拟酸雨的响应. 生态环境学报, 2015, 24(6): 911-918.
- [66] 景宇鹏, 李跃进, 年佳乐, 宋瑶. 土默川平原不同盐渍化程度土壤微生物生态特征研究. 生态环境学报, 2013, 22(7): 1153-1159.
- [67] 李虹, 李汀贤, 赵凤亮, 武春媛, 黄文. 香蕉枯萎病发生区域土壤改良: 间作对热带土壤微生物区系和 pH 相关关系的影响. 园艺与种苗, 2017, 37(9): 21-27.
- [68] 侯建伟, 邢存芳, 邓晓梅, 陈芬. pH 对花椒根区土壤细菌群落结构的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2020, 48(5): 115-122.
- [69] Laird D A, Fleming P, Davis D D, Horton R, Wang B Q, Karlen D L. Impact of biochar amendments on the quality of a typical Midwestern agricultural soil. Geoderma, 2010, 158(3/4): 443-449.
- [70] 万惠霞. 土壤有机碳(SOC)及其组分对土壤细菌及土壤微生态特征的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2015.
- [71] 李秀清, 李晓红. 鄱阳湖湿地不同植物群落土壤养分及微生物多样性研究. 生态环境学报, 2019, 28(2): 385-394.
- [72] 曲成闯, 陈效民, 韩召强, 张俊, 黄春燕, 刘云梅. 生物有机肥对潮土物理性状及微生物量碳、氮的影响. 水土保持通报, 2018, 38(5): 70-76.
- [73] 王保莉, 岑剑, 武传东, 曲东. 过量施肥下氮素形态对旱地土壤细菌多样性的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30(7): 1351-1356.
- [74] 张海芳, 刘红梅, 赵建宁, 李刚, 赖欣, 李洁, 王慧, 杨殿林. 模拟氮沉降和降雨变化对贝加尔针茅草原土壤细菌群落结构的影响. 生态学报, 2018, 38(1): 244-253.
- [75] Galicia L, Garcia-Oliva F. The effects of C, N and P additions on soil microbial activity under two remnant tree species in a tropical seasonal pasture. Applied Soil Ecology, 2004, 26(1): 31-39.
- [76] 林力涛, 孙学凯, 于占源, 王克林, 曾德慧. 氮添加对沙质草地微生物呼吸与根系呼吸的影响. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2189-2196.
- [77] 胡汗, 马寰菲, 白红英, 郭垚鑫, 任成杰, 赵发珠. 秦岭太白山不同林带土壤微生物呼吸速率及其影响因素. 生态学报, 2021, 41(1): 135-148.