

DOI: 10.20103/j.stxb.202212313717

付志高, 肖以华, 许涵, 史欣, 余海波, 贲春丽, 杨紫浓, 李明. 南亚热带常绿阔叶林土壤微生物生物量碳氮年际动态特征及其影响因子. 生态学报, 2024, 44(3): 1092-1103.

Fu Z G, Xiao Y H, Xu H, Shi X, Yu H B, Ben C L, Yang Z N, Li M. Inter-annual dynamics of soil microbial biomass carbon and nitrogen in subtropical evergreen broad-leaved forest and its environmental impact factors. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1092-1103.

南亚热带常绿阔叶林土壤微生物生物量碳氮年际动态特征及其影响因子

付志高¹, 肖以华^{1,*}, 许涵¹, 史欣¹, 余海波², 贲春丽¹, 杨紫浓¹, 李明¹

1 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520

2 广东新丰云髻山省级自然保护区管理处, 新丰 511100

摘要: 土壤微生物是土壤有机质和养分循环的主要驱动者, 研究土壤微生物生物量碳氮变化、稳态特征及其对环境因子内在的长期响应机理具有重要意义。以南亚热带常绿阔叶林土壤为对象, 对土壤微生物生物量碳和氮 (MBC 和 MBN)、土壤有机碳 (SOC)、总氮 (TN)、总磷 (TP)、可溶性碳 (ROC)、速效氮 (AN)、pH、土壤温度 (ST) 和土壤含水量 (SWC) 进行连续 10 年监测; 应用方差分析、相关性和回归分析及稳态分析等探究 MBC 和 MBN 的年际变化和稳态特征及主要影响因素。研究结果表明: (1) 旱季 MBC 和 MBN 含量分别在 171.32—358.45 和 25.90—54.08 mg/kg 区间波动, 雨季分别在 394.01—507.97 和 68.40—88.05 mg/kg 区间波动; 旱、雨季的 MBC 含量年际间变化显著 ($P < 0.05$), 但 MBN 含量仅在旱季变化显著 ($P < 0.05$)。雨季 MBC 和 MBN 含量均显著高于旱季 ($P < 0.01$), 且雨季的 MBC 和 MBN 含量是旱季的 2 倍以上。(2) 旱、雨季的 MBC 与 MBN 之间均呈显著正相关 ($P < 0.05$)。在旱季, MBC 和 MBN 均与 ROC 和 AN 含量显著正相关 ($P < 0.05$), 此外, MBN 含量也与 TP ($P < 0.05$) 和 SOC ($P < 0.01$) 显著正相关。在雨季, 仅 SOC 与 MBN 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。(3) 在旱季, MBC 含量变化主要受 ROC ($P < 0.05$) 和 AN ($P < 0.001$) 影响, MBN 则受 AN 控制 ($P < 0.05$)。在雨季, AN ($P < 0.05$) 主导了 MBC 的变化, TP ($P < 0.05$) 和 SOC ($P < 0.05$) 是 MBN 变异的主导因子。AN ($P < 0.001$) 和 SOC ($P < 0.001$) 是旱、雨季土壤 MBC 和 MBN 变化的主导因子。(4) 土壤 MBC 和 MBN 稳态指数在年际间均为绝对稳态型 ($P > 0.05$); 雨季的 MBN ($P = 0.685$) 为绝对稳态型, 但旱季为非稳态 ($P < 0.01$, $H > 1$)。雨季微生物熵显著高于旱季 ($P < 0.01$), 表明土壤有机质质量及养分利用效率更高。综上, MBC 和 MBN 含量受季节更替显著影响, 且主要受土壤 SOC 和 AN 的影响; 受旱季水分限制, MBN 的稳态更差。

关键词: 常绿阔叶林; 土壤微生物生物量碳氮; 年际动态特征; 环境因子

Inter-annual dynamics of soil microbial biomass carbon and nitrogen in subtropical evergreen broad-leaved forest and its environmental impact factors

FU Zhigao¹, XIAO Yihua^{1,*}, XU Han¹, SHI Xin¹, YU Haibo², BEN Chunli¹, YANG Zinong¹, LI Ming¹

1 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

2 Administration Bureau of Yunji Mountain Nature Reserve of Guangdong Province, Xinfeng 511100, China

Abstract: Soil microbes are the primary drivers of soil organic matter and nutrient cycling. It is critical to study carbon and nitrogen variations in soil microbial biomass, as well as their steady-state properties and inherent long-term response mechanisms to environmental variables. Soil microbial biomass carbon and nitrogen (MBC and MBN), organic carbon, total nitrogen, total phosphorus, readily oxidizable carbon (ROC), available nitrogen, pH, temperature, and water content have

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2022YFF1303003-06); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFYBB2021SY004); 广东省科技厅林业生态监测网络平台建设 (2022CG646); 广东珠江三角洲森林生态系统国家定位观测研究站 (0144135)

收稿日期: 2022-12-31; 网络出版日期: 2023-09-18

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

been continuously monitored in a subtropical evergreen broad-leaved forest soil for 10 years in this study. The ANOVA, correlation and regression analysis, and steady-state analysis were employed to investigate the interannual variations and steady-state characteristics of MBC and MBN and the main factors influencing them. The results demonstrated that (1) the MBC and MBN contents varied between 171.32 to 358.45 mg/kg and 25.90 to 54.08 mg/kg in the dry season and from 394.01 to 507.97 mg/kg and 68.40 to 88.05 mg/kg in the rainy season, respectively. Significant inter-annual variation of MBC content in both dry and rainy seasons was detected ($P < 0.05$). Whereas, the content of MBN only changed significantly between years in the dry season ($P < 0.05$). The MBC and MBN contents in the rainy season were significantly higher than those in the dry season ($P < 0.01$) and it's twice as high in the dry season than in the rainy season. (2) There was a significantly positive correlation between MBC and MBN in both dry and rainy seasons ($P < 0.05$). Both MBC and MBN were positively correlated with ROC and AN in the dry season. Meanwhile, MBN was significantly positively correlated with TP ($P < 0.05$) and SOC ($P < 0.01$). In the rainy season, only MBN was significantly positively correlated with SOC ($P < 0.05$). (3) In the dry season, the variety of the MBC content was mainly influenced by ROC ($P < 0.05$) and AN ($P < 0.001$), whereas MBN variation was primarily influenced by AN ($P < 0.05$). AN ($P < 0.05$) dominated the variation of MBC in the rainy season, while TP ($P < 0.05$) and SOC ($P < 0.05$) were the dominant factors of MBN variation. Taken together, these results suggested that AN ($P < 0.001$) and SOC ($P < 0.001$) were the soil factors with the highest contribution to the variation of MBC and MBN contents. (4) The homeostasis index of MBC and MBC/MBN were absolutely steady-state on an annual scale ($P > 0.05$), and MBN ($P = 0.685$) was an absolutely steady-state in the rainy season. In contrast, the MBN homeostasis index of soil was found to be in an unstable state ($P < 0.01$, $H > 1$) in the dry season. Soil microbial quotient was significantly higher in the rainy season than that in the dry season ($P < 0.01$), implying the quality of soil organic matter and efficiency of nutrient utilization were higher in the rainy season. In summary, the MBC and MBN were significantly influenced by seasonal turnover, and the dominant soil factors on MBC and MBN variation were SOC and AN. Soil MBN was in an unstable state due to water limitations in the dry season.

Key Words: broad-leaved evergreen forest; soil microbial biomass carbon and nitrogen; interannual dynamic characteristics; environmental factors

土壤微生物作为生态系统的重要成分,其不仅在土壤的形成、有机质累积、矿化分解和植物养分转化等生化过程具有重要影响,也在土壤物质循环和能量流动中发挥着不可替代的作用^[1-2]。土壤微生物生物量对于土壤环境变化异常敏感,可迅速反映土壤微生物活性及土壤环境质量的微小变化^[3]。土壤微生物生物量碳(Microbial Biomass Carbon, MBC)和微生物生物量氮(Microbial Biomass Nitrogen, MBN)作为土壤微生物量的重要组成部分,是有机和无机态碳氮转换的重要枢纽^[4]。此外,土壤微生物生物量碳氮还可作为土壤质量和营养状况的评价指标,也可一定程度反应植物生产力等^[5]。其作为土壤中植物所需有效养分的重要储存库,关系着植物根部营养环境状况,从养分供应与释放(矿化分解和固定作用)等方面影响着植物生长发育^[6]。研究森林中土壤微生物生物量碳氮的稳定性及其季节年际动态变化对于土壤环境的响应机制,有益于更好认知土壤微生物和研究森林生态系统维持机理。

土壤微生物生物量受气候环境条件、生物因子和土壤理化性质等诸多因素影响^[7],且无论是土壤微生物生物量碳或是生物量氮含量均对季节变化均具有较强敏感性^[8]。目前,关于气候和生物因子如何影响土壤微生物生物量已开展相关研究,月均降水量对土壤微生物生物量碳氮含量有促进效应^[9],植物功能群在一定程度上影响土壤微生物生物量^[10]。土壤环境因子(土壤水分和温度)和养分状况(土壤碳、氮和磷等)随季节干湿交替而变化,影响着土壤微生物生物量季节变化格局^[11]。目前,关于植被类型中土壤微生物生物量碳氮的研究,衡涛等^[12]通过控制试验分析了高寒草甸微生物生物量碳氮对温度和降水量变化响应,结果表明,土壤微生物生物量碳氮变化主要受温度和降水量交互作用等影响,短期水热变化对土壤微生物生物量影响不

大。王怀海等^[13]的研究结果表明,降水减少 40% 沙质草地土壤微生物量碳和氮含量最高。氮沉降对于白桦山杨天然次生林微生物生物量碳和氮的影响随季节变化而不同^[14]。土壤冻融过程中,红松阔叶林和次生白桦林微生物生物量碳氮呈现明显垂直空间异质性^[15]。曾全超等^[16]研究指出油松、侧柏、辽东栎和刺槐林 4 种林分的微生物生物量碳氮间均显著正相关性。关于亚热带常绿阔叶研究中,赵建琪等^[17]指出增温对土壤微生物生物量碳和氮的影响不显著;倪壮等^[18]的研究结果表明,氮添加显著增加土壤微生物生物量,且具有明显季节差异;符方艳等^[19]为期 1a 的研究结果表明,近郊区与城区的林下土壤微生物生物量表现为湿季显著高于干季。总而言之,已有的研究文献多以控制性试验或者短期观测时间为主^[20],难以全面反映森林自然生态过程中原位土壤微生物生物量碳氮的年际间中长期波动规律。

亚热带常绿阔叶林于其分布区的区域气候调节、水源涵养、水土保持和生物多样性保护等方面具有不可替代的地位。研究土壤微生物生物量碳氮对土壤因子的响应对于了解森林土壤质量和提高生态服务功能具有重要意义。本研究连续 10 年监测了亚热带常绿阔叶林的土壤有机碳、可溶性碳、微生物生物量碳和氮、全氮、全磷、速效氮、pH、土壤含水量和温度。并以微生物生物量碳氮作为目标变量,通过方差分析和回归分析等方法探究土壤因子对微生物生物量碳氮的影响机理,分析土壤微生物生物量碳氮的年际变化特征及其稳态特征,解析影响土壤微生物生物量碳氮的驱动因子,揭示其对环境要素的响应规律,为亚热带常绿阔叶林生态系统可持续管理提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 研究区域和林分概况

研究地位于广东珠江三角洲森林生态系统国家定位观测研究站的主站点——广东省广州市帽峰山森林公园(东经 112°57′—114°03′, 22°26′—23°56′),气候类型属亚热带季风气候,年平均气温和降水量分别为 20.8℃ 和 1860 mm,年均相对湿度 76%。其中降雨主要集中在雨季(4 月到 9 月),降水相对较少的月份从 10 月至来年的 3 月(旱季)^[21]。

以亚热带常绿阔叶林(近熟林)为研究对象,该林分近 30 年未受人为干扰,林分乔木树种的平均胸径和树高分别为 31.3 cm 和 18.6 m,林地的郁闭度 0.83。土壤类型为黄红壤,成土母岩主要为花岗岩。林分上层优势树种主要为润楠(*Machilus pingii*)、中华椎(*Castanopsis chinensis*)、木荷(*Schima superba*)、黄樟(*Cinnamomum porrectum*)、山乌桕(*Sapium discolor*)和藜蒺(*Castanopsis fissa*);灌木层有银柴(*Aporosa dioica*)、九节(*Psychotria rubra*)、潺槁木姜子(*Litsea glutinosa*)和猪肚木(*Canthium horridum*)等;地被层有草本、藤本和蕨类。地表覆盖有一层凋落物。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤样地设置和样品采集

应用随机区组设计的方法建立了 5 个样地,每个样地包括 4 个小区(10 m×10 m)。为减少土壤空间差异带来的误差,土壤样品的采集,于每个土壤样品使用直径为 8.5 cm 的不锈钢取样器,随机采集 8 个样品(0—20 cm),充分混合后形成一个样品。然后将土样低温保存,4 h 内送至实验室,除去石块、碎屑、细根等杂质,用 2 mm 的土壤筛过筛。然后分成三部分,第一部分风干,用于土壤化学性质分析;第二部分在 4℃ 下保存,用于土壤生物特性分析;第三部分留为备用。每年分别于雨季的 8 月份和旱季 12 月份进行土壤样品采集。

1.2.2 样品测定方法

土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)含量采用油浴锅重铬酸钾法测定^[22]。应用凯氏定氮法测定土壤全氮(Total Nitrogen, TN)含量,全磷(Total Phosphorus, TP)含量测定采用钼锑抗比色法。应用碱解扩散法测定速效氮(Available Nitrogen, AN)含量^[22]。用电位计法(PHS—3C 型)测定土壤 pH,重复 3 次(依据《NY/T 1377—2007》标准)。采用熏蒸法来测定土壤微生物碳氮(Microbial Biomass Carbon, MBC; Microbial Biomass Nitrogen, MBN)含量。可溶性碳(Readily Oxidizable organic Carbon, ROC)含量通过化学氧化法分析。

土壤温度和土壤含水量由样地 100 m 处的地面自动气象站(美国, Campbell Scientific)连续观测获得, 采集频率 10 min。

1.2.3 土壤内稳态指数和微生物熵计算

土壤内稳态指数的计算^[23](homeostasis index, H)

$$H = \frac{\ln y - \ln c}{\ln x}$$

式中, x 为土壤养分含量或化学计量比(C、N 或 C:N); y 为微生物生物量碳和氮或化学计量比; c 为常数。当方程拟合不显著时认为是绝对稳态($P > 0.05$)。当方程拟合显著时, H 可分为稳态($0 < H < 0.25$)、弱稳态($0.25 < H < 0.5$)、弱塑性($0.5 < H < 0.75$)、塑性($0.75 < H < 1$)和非稳态($H > 1$)。

微生物熵的计算公式^[24]:

$$SMQ(\%) = \frac{MBC}{SOC} \times 100$$

式中, SMQ(Soil Microbial Quotient)为土壤微生物熵, MBC 土壤微生物碳生物量含量, SOC 为有机碳含量。

1.3 数据处理与分析

数据的处理, 采用 Excel 2010 和 SPSS 25.0 进行数据整理和分析, 方差分析中采用 Duncan's 法进行多重比较。相关性分析采用 Pearson 相关系数法。基于标准化回归系数, 应用 R (4.0.1) 进行多元线性回归, 定量分析土壤含水量、土壤温度、土壤有机碳、全氮、可溶性碳、全磷和速效氮含量及 pH 值等在不同季节对微生物生物量碳氮影响的相对重要性。运用 Origin 2021 进行绘图。

2 结果

2.1 大气温湿度和降雨变化

研究期间的月平均大气温湿度和降雨变化情况如图 1 所示, 2008—2017 年期间大气月平均温度、湿度和降雨量分别为 22.5℃、76.4% 和 172 mm, 其中大气温度呈现双峰型变化, 大气湿度和降雨变化则于雨季时到达

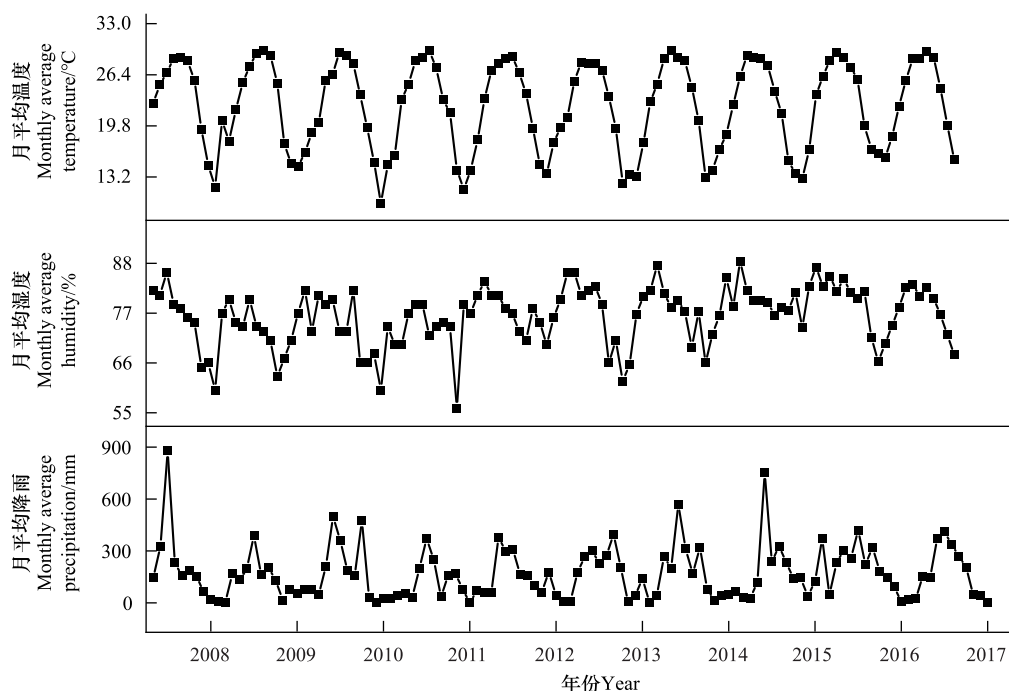


图 1 研究期间大气月平均温湿度和降雨变化

Fig.1 Change of atmospheric monthly average temperature, humidity and precipitation during the research period

最大值,最低值则出现在旱季。

2.2 土壤 MBC 和 MBN 季节年际变化特征

在旱季,年际间 MBC 为 171.32—358.45 mg/kg,且呈现极显著动态变化($P<0.01$),2015 年和 2008 年分别达最大和最小值。在雨季,年际间 MBC 含量于 394.01—507.97 mg/kg 区间内显著变化($P<0.05$),且总体而言,雨季 MBC(442.41 mg/kg)极显著高于旱季(232.80 mg/kg; $P<0.01$)。旱季和雨季年际间 MBN 分别达 25.90—54.08 mg/kg 和 68.40—88.05 mg/kg,其中,旱季 MBN 的年际效应与 MBC 类似,即年际间 MBN 含量存在极显著差异($P<0.01$),但雨季 MBN 的年际效应却与 MBC 不同,年际间 MBN 含量无显著差异($P>0.05$)。雨季 MBN(79.40 mg/kg)极显著高于旱季(36.12 mg/kg; $P<0.01$;图 2)。综上所述,雨季至旱季的季节性变化会显著降低 MBC 和 MBN 含量,雨季 MBC 和 MBN 是旱季 2 倍以上,但此 2 种生物量的年际变化在旱季强于雨季。

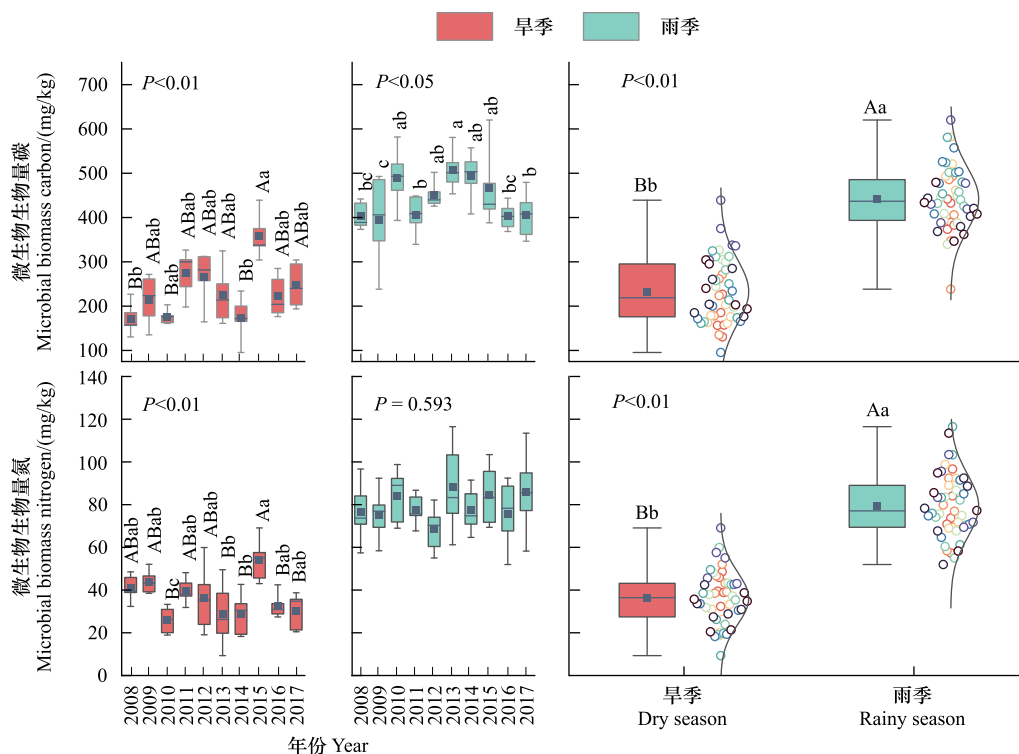


图 2 土壤微生物生物量碳和氮年际变化特征

Fig.2 Interannual variation characteristics of soil microbial biomass carbon and nitrogen

大写字母为 $P<0.01$ 水平的差异显著,小写字母为 $P<0.05$ 水平的差异显著

2.3 土壤环境因子季节年际效应

在旱季,年际间土壤 SOC、TN、ROC、TP 和 AN 含量及 pH 值均呈现极显著差异($P<0.01$)。在雨季,上述指标年际间差异性与旱季不完全相同,年际间 SOC 和 TN 含量无显著差异($P>0.05$),ROC、TP 和 AN 含量及 pH 值则与旱季相同,年际间呈现极显著差异($P<0.01$)。ST 和 SWC 无论是旱季或雨季,年际间值均无显著差异($P>0.05$)。综合来看,雨季土壤 SOC、TN、ROC、TP、AN 含量、SWC 和 ST 均极显著高于旱季($P<0.01$)。2 个季节间 pH 值则无显著变化($P>0.05$),且旱季高于雨季(图 3)。

2.4 土壤 MBC 和 MBN 与土壤因子相关性

在旱季,土壤 MBC 和 MBN 均与土壤 ROC 和 AN 含量显著正相关($P<0.05$),MBN 与 TP、TN、及 SOC 含量显著正相关($P<0.05$)。此外 MBC 与 MBN 含量显著正相关($P<0.05$)。土壤 SOC 含量与 TP 和 ROC 含量极显著正相关($P<0.01$),TP 与 AN 含量显著正相关($P<0.05$),ST 与 TN 含量显著正相关($P<0.05$),MAH 与

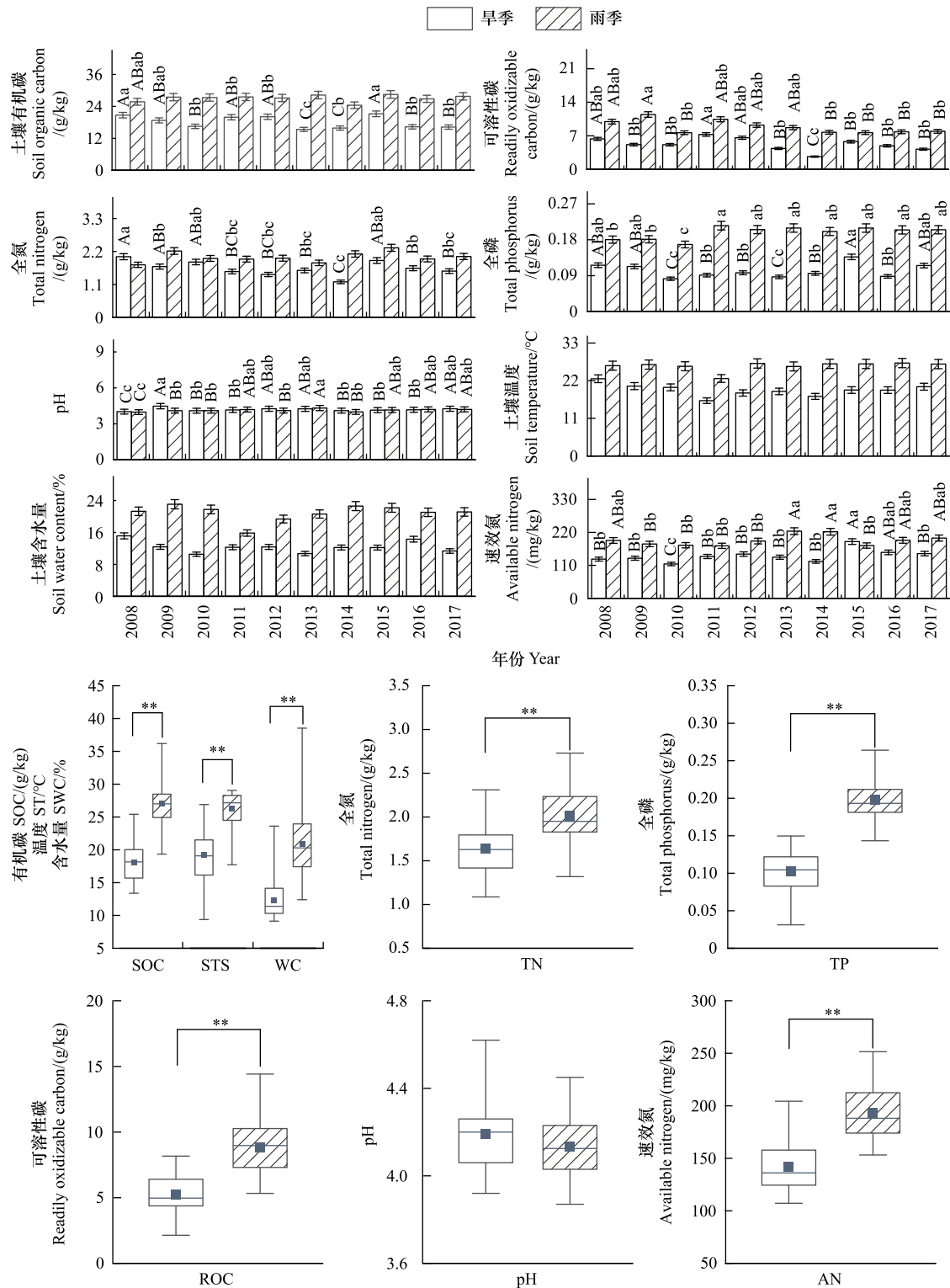


图3 土壤环境因子季节年际特征

Fig.3 Seasonal and interannual characteristics of soil environmental factors

大写字母为 $P < 0.01$ 水平的差异显著, 小写字母为 $P < 0.05$ 水平的差异显著; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; ROC: 土可溶性碳 Readily oxidizable carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; AN: 速效氮 Available nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; ST: 土壤温度 Soil temperature; SWC: 土壤含水量 Soil water content; * 为 $P < 0.05$ 水平的差异显著, ** 为 $P < 0.01$ 水平的差异显著

TP、AN、MBC 和 ST 呈现显著相关关系,其中与前 3 个指标显著正相关($P<0.05$),与 ST 极显著负相关($P<0.01$)。在雨季,与旱季不同,土壤因子虽不同程度影响 MBC 和 MBN,但仅土壤 SOC 与 MBN 呈现显著正相关($P<0.05$),其余相关关系均未达到显著水平($P>0.05$)。与旱季时相同,土壤 MBC 和 MBN 呈正向协同关系($P<0.05$),SOC 和 ROC 含量之间极显著正相关($P<0.01$),MAH 与 ROC 含量极显著负相关($P<0.01$),MAT 与 ST 极显著正相关($P<0.01$;图 4)。

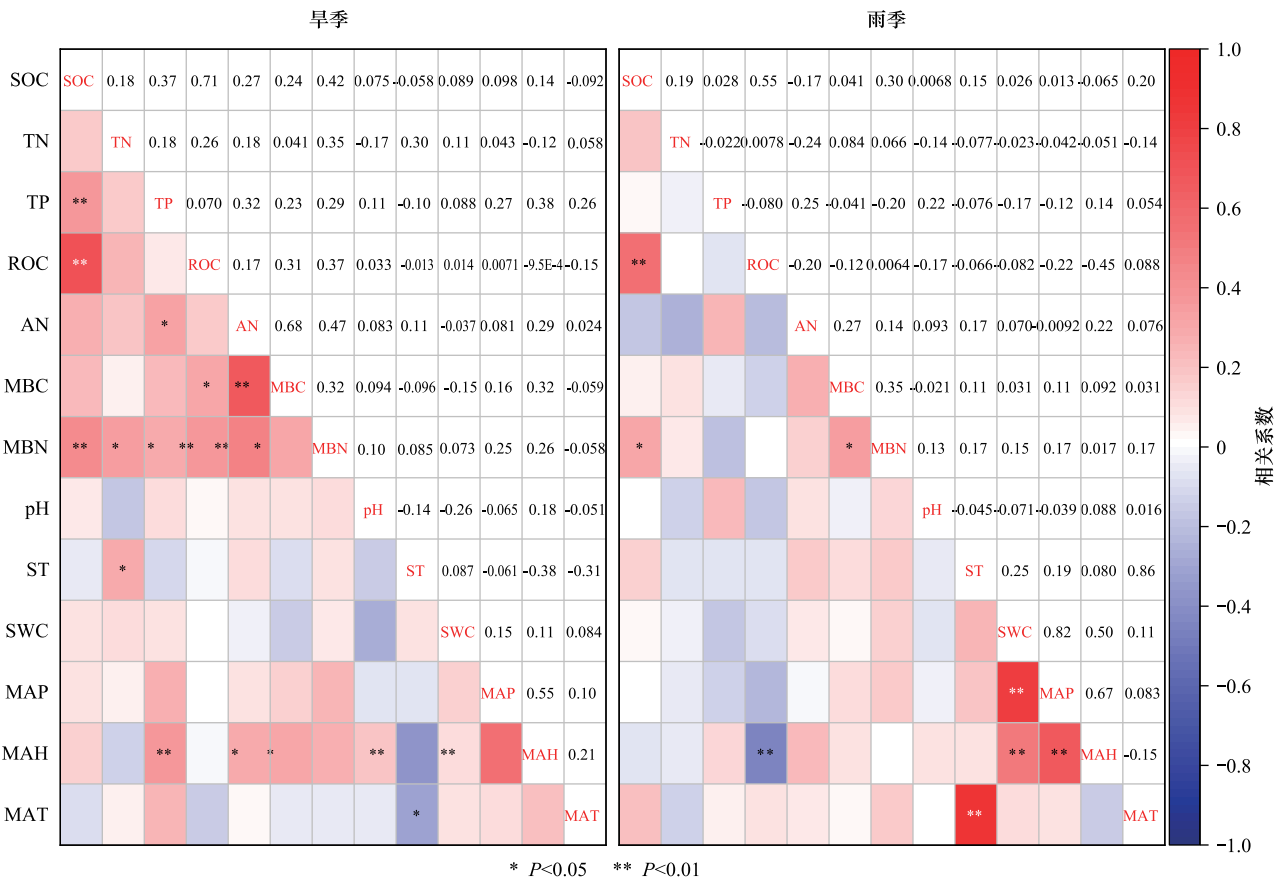


图 4 土壤微生物生物量和土壤环境因子的相关性

Fig.4 Correlation between soil microbial biomass and soil environmental factors

MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MAP:月均降雨量 Monthly average precipitation; MAT:月均温度 Monthly average temperature; MAH:月均湿度 Monthly average humidity

2.5 影响 MBC 和 MBN 的主要土壤因子及其内部稳态分析

基于标准化回归系数,应用 MBC 和 MBN 作为目标变量,土壤环境因子为响应变量进行回归分析。结果表明在旱季,土壤环境因子分别可解释 57%的 MBC($P<0.01$)和 39%的 MBN($P<0.01$)变化,其中 MBC 含量主要受土壤 ROC($P<0.05$)和 AN($P<0.001$)影响。土壤 MBN 则主要受 AN 影响($P<0.05$)。在雨季,土壤因子对 MBC 和 MBN 变化的解释率分别为 14%($P=0.14$)和 27%($P=0.09$),均较旱季有所下降。AN($P<0.05$)是 MBC 含量变化的主导因子。MBN 含量受 TP($P<0.05$)和 SOC($P<0.05$)显著影响。综合雨季和旱季总体来看,土壤因子分别可解释土壤 72%的 MBC($P<0.01$)和 77%的 MBN($P<0.01$)的变化。土壤 MBC 含量主要受土壤 AN 影响($P<0.001$)。SWC($P<0.05$)、SOC($P<0.001$)和 AN($P<0.001$)主导了 MBN 变化(图 5)。

土壤 MBC 和 MBN 及其化学计量比稳态特征分析结果表明,在旱季 MBC ($P=0.122$) MBC/MBN ($P=0.508$)均属于绝对稳态类型(方程回归拟合不显著)。MBN 和 MBC 不同,为非稳定状态($P<0.01$, $H>1$)。在雨季 MBC ($P=0.876$)、MBN ($P=0.685$)和 MBC/MBN ($P=0.299$)均为绝对稳态。综合旱季和雨季总体而言,

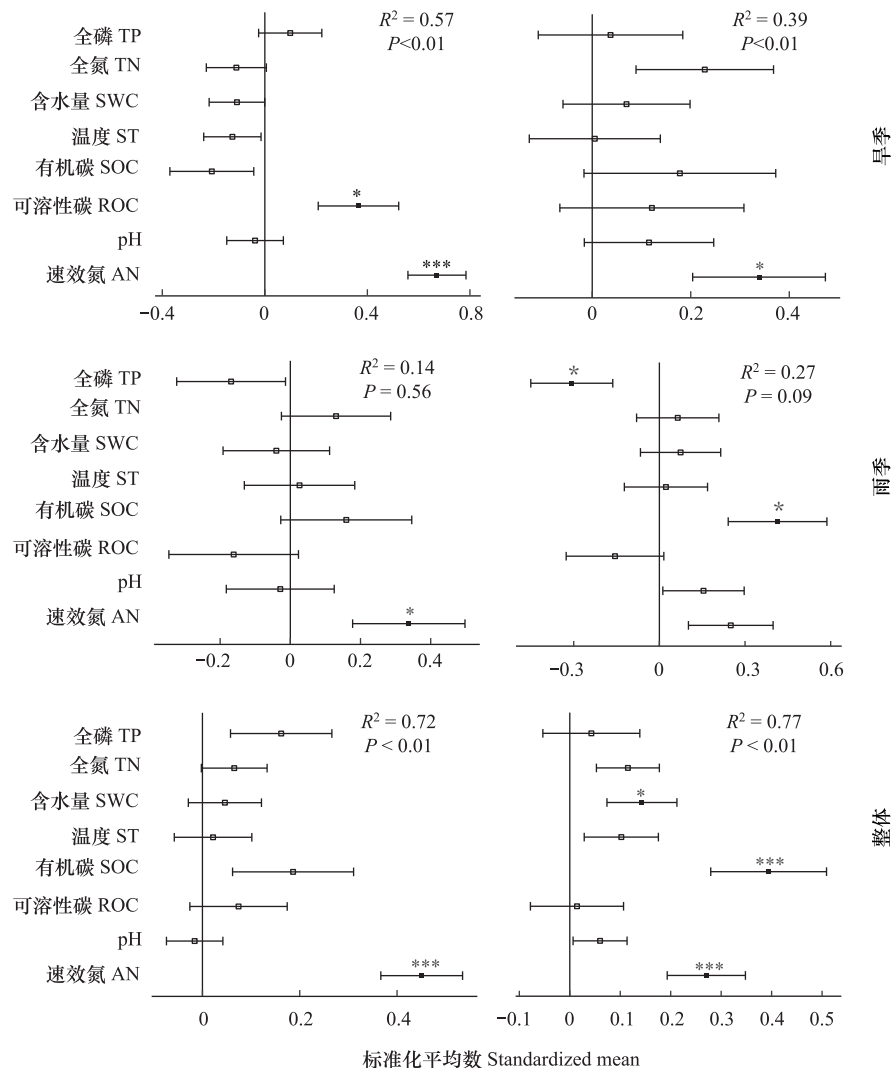


图5 土壤微生物生物量碳和氮的主要影响因子

Fig.5 Dominant soil factors affecting microbial biomass carbon and microbial biomass nitrogen

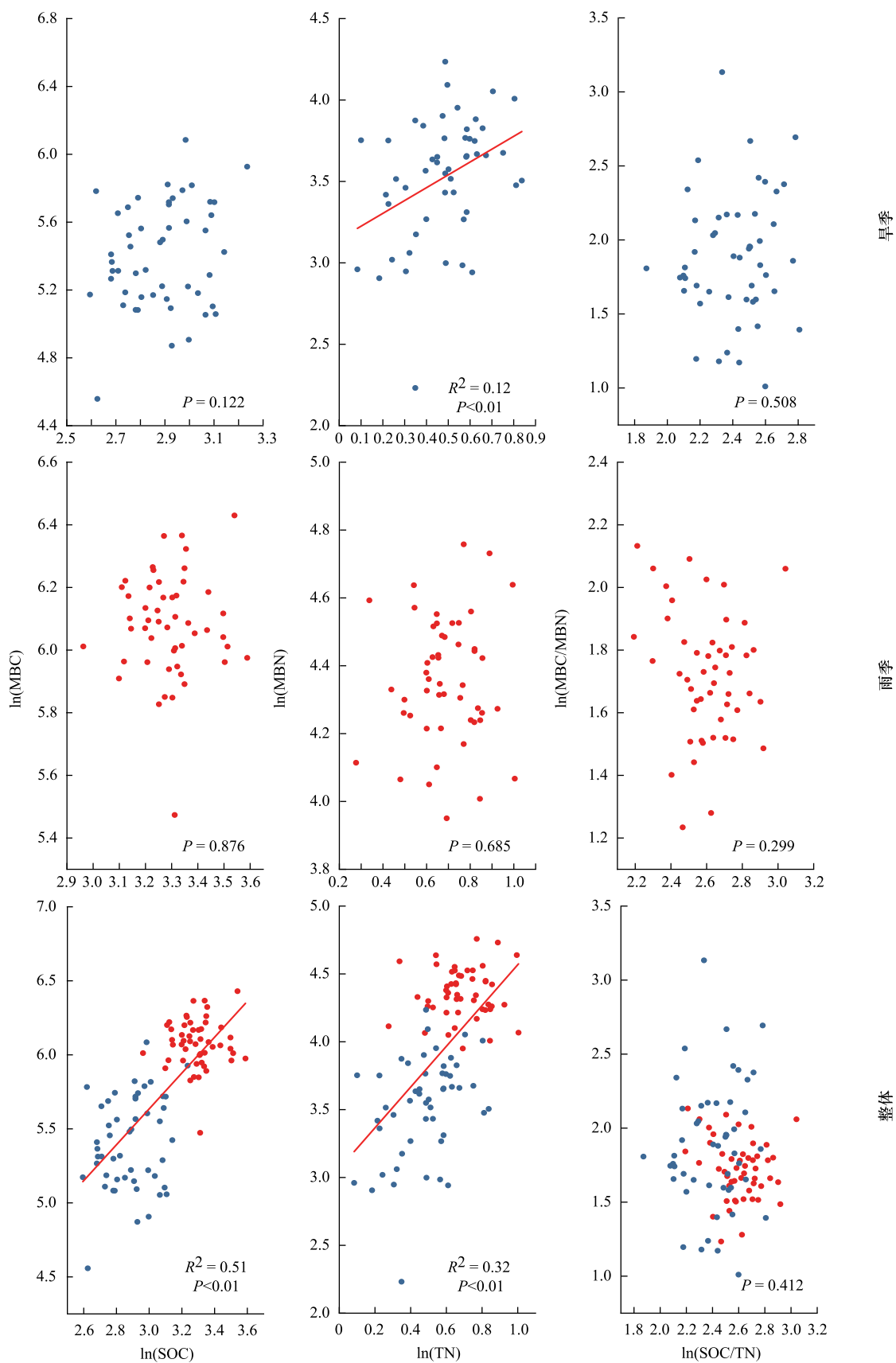
回归分析之前,每个自变量被标准化到均值0标准差1,通过比较标准化回归系数确定自变量影响强度差异;图中点表示标准化回归系数均值,误差棒表示标准误差,实心点表示对于微生物碳和微生物氮生物量具有显著($P < 0.05$)或者极显著($P < 0.01$)影响的变量;*, **, *** 分别代表在 $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ 水平下显著

MBC 稳定状态属于塑性类型($P < 0.01$, $H = 0.83$), MBN 则是弱塑性($P < 0.01$, $H = 0.67$), MBC/MBN 则是绝对稳态($P = 0.412$)。土壤微生物熵在雨季极显著高于旱季($P < 0.01$;图6)。

3 讨论

3.1 土壤微生物生物量碳氮季节年际变化特征

土壤微生物生物量碳氮作为评价土壤碳氮循环的生物指标,直接关系着土壤养分情况的优良及对于植物生长过程中有效养分供应能力大小^[25]。本研究中,雨季微生物生物量碳氮均极显著高于旱季($P < 0.01$),这与已有研究结果微生物生物量碳氮具有明显季节变化特点相似^[26];也与刘平等^[27]研究结果土壤微生物生物量碳氮存在明显季节变化类似。雨季降水丰富,降水量输入增加有效缓解土壤水分限制,促进土壤中碳和氮矿化速率^[28]。此外,降水变化会直接影响土壤含水量,进一步改变地表植物和地下土壤微生物群落组成和结



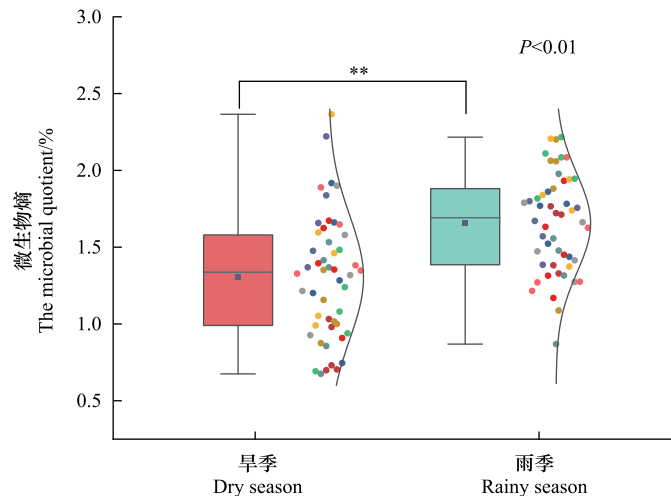


图 6 土壤微生物生物量碳和氮稳态特征和微生物熵

Fig.6 Stoichiometric characteristics of soil microbial biomass carbon and microbial biomass nitrogen and the microbial quotient

** 为 $P < 0.01$ 水平的差异显著

构功能等影响土壤微生物生物量^[29]。研究发现:土壤微生物生物量碳氮与降水量正相关,旱季降水减少会限制了土壤有效水分,降低物质迁移,减少分解者底物供应^[30],从而导致土壤微生物生物量碳和氮低于雨季。土壤微生物熵值从微生物角度阐述了土壤养分变化,能反映活性有机碳所占比例^[24],本研究中雨季微生物熵值极显著高于旱季($P < 0.01$),表征雨季较旱季而言土壤有机质质量及养分利用效率更高,这也可能是导致微生物生物量碳和氮季节性差异的原因。但也有研究指出,雨季水分充足,土壤中大量养分优先用于供给植物生长,导致微生物养分供应相对降低,制约了微生物生长繁殖^[31]。一方面,土壤水分充足和植物的生长期重合加剧了植物和微生物对于营养底物竞争,减少了土壤微生物可利用养分供给;另一方面,土壤局部含水量过高也会抑制微生物活动从而影响土壤微生物生物量。反而在旱季,植物凋落物和死亡根系分解为土壤微生物活动提供丰富养料,从而提高了土壤微生物生物量^[32]。这与本研究的结果相反,其原因是该试验区属于湿地或黄土高原;可见,不同生态系统类型或者在不同的气候区域,土壤微生物对降雨格局变化的响应存在显著的差异。总而言之,土壤微生物生物量季节动态变化是一个复杂过程,受气候因子、植被特征(树种组成和树龄)、土壤理化性质、土壤养分含量(土壤碳含量和养分资源限制)和凋落物等影响^[33]。

3.2 土壤微生物生物量碳和氮的影响因子

土壤微生物生物量变化受土壤环境(水分和温度)和养分等共同影响,且这些土壤因子随季节变化而变化^[34]。本研究中雨季土壤有机碳、全氮、可溶性碳、全磷、速效氮含量、土壤含水量和土壤温度均极显著高于旱季($P < 0.01$),pH 值则旱、雨季间无显著变化($P > 0.05$)。通过多远回归分析表明:有机碳($P < 0.001$)和速效氮($P < 0.001$)是影响土壤微生物生物量碳和氮的主导因子。这与胡嵩^[3]等对温带森林的研究结果:土壤微生物生物量与土壤有机碳($R = 0.934$)和土壤氮($R = 0.963$)之间呈极显著正相关($P < 0.01$)类似;王风芹等^[35]对暖温带刺槐林和自然恢复林土壤微生物生物量碳氮与土壤有机碳和土壤氮含量极显著正相关相似;丛静等^[36]在亚热带神农架自然保护区不同海拔梯度森林类型、柳杨等^[37]在南亚热带鼎湖山保护区及 Chen 等^[38]在热带季雨林中的研究也显示土壤微生物生物量碳氮随着有机碳和土壤氮含量的增加而提高,土壤有机碳是微生物群落所需的营养物质和能量来源及影响土壤微生物生物量的关键因子。同时,Zak 等^[39]在陆地生态系统中植物和土壤微生物活动相互关联概念模型图中指出:土壤氮的可利用性对于微生物量具有重要作用,当土壤氮的可利用性(同化作用)影响微生物生物量和有机碳供给(微生物与植物养分竞争),微生物生物量(矿化作用)则会反向影响土壤的可利用性氮(植物生长养分供应),两者呈现互利共生关系;但当养分供应(氮)缺

乏时则会转变为竞争关系。土壤中的有机碳和有效氮相比较而言,前者更充足,在这种情况下,微生物会降低对碳的利用效率,提高对养分氮的利用效率^[40]。

3.3 土壤微生物生物量碳和氮稳态特征

生态化学内稳性是指外界环境(化学组成和有效性等)变化时,有机体保持自身化学组成稳定性的程度^[6]。本研究中,在旱、雨季交替过程中,微生物生物量碳和氮比(MBC/MBN)始终呈绝对稳态类型($P > 0.05$),即微生物生物量碳氮处于稳定状态(存在严格约束比例,来抵抗外界环境条件剧烈变化)。但在旱季,则主要通过改变 MBN($P < 0.01, H > 1$)来维持这种稳定状态。其原因可能是凋落物和根系分解为微生物生长提供了充足的碳源,保障微生物碳供给^[41],这也佐证了本研究中微生物生物量碳在旱季($P = 0.122$)和雨季($P = 0.876$)都是处于绝对稳态。改变 MBN 来维持 MBC/MBN 这种稳定状态是土壤微生物对于旱、雨季变化的一种生态适应策略。由于半透膜结构是土壤微生物的主要特征,正常情况下,微生物水势处于一个相对平衡状态,即水相细胞质、水膜内(细菌)和水膜相接(真菌)之间水势处于平衡^[42]。当外界环境水分发生变化,土壤微生物会通过累积高浓度溶质(氨基酸、碳水化合物、多元醇和无机溶质)进行脱水降低渗透势(渗透调节)或者通过衰减新陈代谢聚合高浓度溶质或增强主动运输来平衡水势^[43]。因此,MBN 在旱季的不稳定可能与高浓度溶质调节过程有关。但在热带干旱区的一项得出相反结论:干旱缺水限制植物生长会减缓其与土壤微生物养分竞争,土壤养分被土壤微生物固持;雨季来临,植物迅速生长,更多土壤养分被植物摄取,加剧植物和土壤微生物养分竞争,使得土壤 MBN 含量降低^[44]。本研究区位于南亚热带季风气候区,雨季高温、多雨不利于植物光合作用,干旱前期温度适宜、光照充足反而有助于植物快速生长。因此,干湿交替过程中植物和微生物养分竞争无疑也会对微生物生物量有一定影响^[45],这也可能是 MBN 旱季处于非稳定状态的原因。

4 结论

季节交替(雨季至旱季)显著影响土壤微生物生物量碳和氮,且年际间变化在旱季时较雨季更强烈。季节交替不会显著改变土壤 pH 值,其余土壤因子均随着季节变化而显著改变。在旱季,土壤微生物生物量碳氮与可溶性碳和速效氮含量显著正相关,微生物生物量氮也与全磷和有机碳含量显著正相关。在雨季,土壤有机碳含量与微生物生物量氮含量显著正相关。总体而言,速效氮和有机碳是影响微生物生物量碳氮变化的主导因子。季节交替过程中微生物生物量碳和氮的比值均为绝对稳态,当旱季来临,应对季节性干旱胁迫微生物生物量氮为非稳定状态。雨季和旱季相比较而言,前者具有更高土壤有机质质量和养分利用效率。

参考文献(References):

- [1] Glassman S I, Weihe C, Li J H, Albright M B N, Looay C I, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D, Martiny J B H. Decomposition responses to climate depend on microbial community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(47): 11994-11999.
- [2] Bhatnagar J M, Peay K G, Treseder K K. Litter chemistry influences decomposition through activity of specific microbial functional guilds. *Ecological Monographs*, 2018, 88(3): 429-444.
- [3] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 366-372.
- [4] 李洋, 王毅, 韩国栋, 孙建, 汪亚峰. 青藏高原高寒草地土壤微生物量碳氮含量特征及其控制要素. *草业学报*, 2022, 31(6): 50-60.
- [5] Zhang Y L, Yang H, Zhang G, Cui J C, Zhan J H. The fabrication of oriented ZnO porous nanoplates on the silver foil with tunable hydrophobicity. *CrystEngComm*, 2014, 16(9): 1831-1836.
- [6] 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.
- [7] Griffiths R I, Thomson B C, James P, Bell T, Bailey M, Whiteley A S. The bacterial biogeography of British soils. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(6): 1642-1654.
- [8] 许华, 何明珠, 唐亮, 孙岩. 荒漠土壤微生物量碳、氮变化对降水的响应. *生态学报*, 2020, 40(4): 1295-1304.
- [9] 刘秉儒. 贺兰山东坡典型植物群落土壤微生物量碳、氮沿海拔梯度的变化特征. *生态环境学报*, 2010, 19(4): 883-888.
- [10] Pang Z, Wang D, Zhang J, Zhou S T, Cui X Y, Xue K, Wang F, Tang L, Hu R H, Che R X, Wang Y F, Hao Y B, Jiang L L, Ran Q W, Zhang B A. Soil microbial communities in alpine grasslands on the Tibet Plateau and their influencing factors. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(27): 2915-2927.
- [11] Garcia-Pichel F, Loza V, Marusenko Y, Mateo P, Potrafka R M. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil

- communities. *Science*, 2013, 340(6140): 1574-1577.
- [12] 衡涛, 吴建国, 谢世友, 武美香. 高寒草甸土壤碳和氮及微生物生物量碳和氮对温度与降水量变化的响应. *中国农学通报*, 2011, 27(3): 425-430.
- [13] 王怀海, 黄文达, 何远政, 牛亚毅, 朱远忠. 短期增温和降水减少对沙质草地土壤微生物量碳氮和酶活性的影响. *中国沙漠*, 2022, 42(3): 274-281.
- [14] 单文俊, 付琦, 邢亚娟, 闫国永, 韩士杰, 张军辉, 王庆贵. 氮沉降对长白山白桦山杨天然次生林土壤微生物量碳氮和可溶性有机碳氮的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(8): 1522-1530.
- [15] 朱国君, 尹航, 吴明根, 傅民杰. 春季解冻过程对2种温带森林土壤微生物量碳氮和可溶性有机碳氮的影响. *水土保持学报*, 2018, 32(1): 204-209.
- [16] 曾全超, 李鑫, 董扬红, 李娅芸, 安韶山. 黄土高原不同乔木林土壤微生物量碳氮和溶解性碳氮的特征. *生态学报*, 2015, 35(11): 3598-3605.
- [17] 赵建琪, 吴建平, 张慧玲, 熊鑫, 赵梦頔, 褚国伟, 孟泽, 周国逸, 张德强. 增温对亚热带季风常绿阔叶林土壤微生物群落的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(5): 881-889.
- [18] 倪壮, 聂彦霞, 欧阳胜男, 申卫军. 氮添加对亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落结构的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(11): 3202-3209.
- [19] 符方艳, 陆宏芳. 城市化对亚热带常绿阔叶林土壤生物群落结构的影响. *生态环境学报*, 2015, 24(6): 938-946.
- [20] 郝江勃, 乔枫, 蔡子良. 亚热带常绿阔叶林土壤活性有机碳组分季节动态特征. *生态环境学报*, 2019, 28(2): 245-251.
- [21] 肖以华, 付志高, 许涵, 史欣, 唐海明, 陈步峰. 城市化对珠江三角洲不同功能群植物叶片功能性状的影响. *生态环境学报*, 2022, 31(9): 1783-1793.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [23] 邓健, 张丹, 张伟, 任成杰, 郝雯晖, 刘冲, 韩新辉, 杨改河. 黄土丘陵区刺槐叶片-土壤-微生物碳氮磷化学计量学及其稳态性特征. *生态学报*, 2019, 39(15): 5527-5535.
- [24] Fang Z W, Zhou S, Zhang S H, Xing W C, Feng X L, Yang Q L, Zhao F Z, Liu K, Wang J. Spatial distribution and influencing factors of urban soil organic carbon stocks in Xi'an City, China. *Urban Ecosystems*, 2022: 1-12.
- [25] 张洋, 倪九派, 周川, 樊芳玲, 谢德体. 三峡库区紫色土旱坡地桑树配置模式对土壤微生物生物量碳氮的影响. *中国生态农业学报*, 2014, 22(7): 766-773.
- [26] Yang X, Meng J, Lan Y, Chen W F, Yang T X, Yuan J, Liu S N, Han J. Effects of maize stover and its biochar on soil CO₂ emissions and labile organic carbon fractions in Northeast China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, 240: 24-31.
- [27] 刘平, 邱月, 王玉涛, 魏忠平, 范俊岗, 曹宝慧. 渤海泥质海岸典型防护林土壤微生物量季节动态变化. *生态学报*, 2019, 39(1): 363-370.
- [28] Xu Z Z, Hou Y H, Zhang L H, Liu T, Zhou G S. Ecosystem responses to warming and watering in typical and desert steppes. *Scientific Reports*, 2016, 6: 34801.
- [29] Zhang L H, Xie Z K, Zhao R F, Zhang Y B. Plant, microbial community and soil property responses to an experimental precipitation gradient in a desert grassland. *Applied Soil Ecology*, 2018, 127: 87-95.
- [30] Ren C J, Chen J, Lu X J, Doughty R, Zhao F Z, Zhong Z K, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Responses of soil total microbial biomass and community compositions to rainfall reductions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 4-10.
- [31] 李国辉, 陈庆芳, 黄懿梅, 安韶山, 郑粉莉, 陈利顶. 黄土高原典型植物根际对土壤微生物生物量碳、氮、磷和基础呼吸的影响. *生态学报*, 2010, 30(4): 976-983.
- [32] Barhuiya A R, Arunachalam A, Pandey H N, Arunachalam K, Khan M L, Nath P C. Dynamics of soil microbial biomass C, N and P in disturbed and undisturbed stands of a tropical wet-evergreen forest. *European Journal of Soil Biology*, 2004, 40(3/4): 113-121.
- [33] Singh S B, Saha S, Dutta S K, Singh A R, Boopathi T. Impact of secondary forest fallow period on soil microbial biomass carbon and enzyme activity dynamics under shifting cultivation in North Eastern Hill region, India. *CATENA*, 2017, 156: 10-17.
- [34] 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.
- [35] 王凤芹, 田丽青, 宋安东, 桑玉强, 张劲松, 高峻. 华北刺槐林与自然恢复植被土壤微生物量碳、氮含量四季动态. *林业科学*, 2015, 51(3): 16-24.
- [36] 丛静, 刘晓, 卢慧, 薛亚东, 刘学端, 尹华群, 李迪强, 张于光. 神农架自然保护区土壤微生物生物量碳、氮沿海拔梯度的变化及其影响因素. *生态学杂志*, 2014, 33(12): 3381-3387.
- [37] 柳杨, 何先进, 侯恩庆. 鼎湖山森林演替和海拔梯度上的土壤微生物生物量碳氮变化. *生态学杂志*, 2017, 36(2): 287-294.
- [38] Chen J, Seven J, Zilla T, Dippold M A, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Microbial C: N: P stoichiometry and turnover depend on nutrients availability in soil: a ¹⁴C, ¹⁵N and ³³P triple labelling study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 206-216.
- [39] Zak D R, Pregitzer K S, King J S, Holmes W E. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 201-222.
- [40] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, Ding J Z, Li F, Yang G B, Kou D, Liu L, Fang K, Zhang B B, Wang J, Yang Y H. Linking microbial C: N: P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(12): 1416-1427.
- [41] 陶晓, 樊伟, 杨春, 王泽夫, 徐小牛. 城市不同森林土壤溶解性有机碳和微生物生物量碳特征. *生态学杂志*, 2016, 35(12): 3191-3196.
- [42] 谢志煌, 高志颖, 郭丽丽, 张锦源, 于镇华. 土壤微生物活性和生物量对干湿交替的响应. *土壤与作物*, 2020, 9(4): 348-354.
- [43] Halverson L J, Jones T M, Firestone M K. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64(5): 1630-1637.
- [44] 范跃新, 谢麟, 陈仕东, 郭剑芬, 杨智杰, 钟小剑, 钟羨芳, 徐玲琳. 温度和湿度对武夷山不同海拔土壤微生物氮的影响. *亚热带资源与环境学报*, 2015, 10(2): 9-15.
- [45] 王国兵, 王丰, 金裕华, 汪家社, 阮宏华. 武夷山不同海拔植被土壤微生物量N时空变异. *生态学杂志*, 2011, 30(4): 784-789.