

DOI: 10.20103/j.stxb.202301150103

张勇,王增,黄玉洁,葛晓改,周本智,徐耀文.马尾松根际碳氮利用效率对土壤微生物群落结构的影响.生态学报,2024,44(19):8498-8507.

Zhang Y, Wang Z, Huang Y J, Ge X G, Zhou B Z, Xu Y W. Effect of carbon and nitrogen utilization efficiencies in rhizosphere on soil microbial community on *Pinus massoniana* Lamb. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8498-8507.

马尾松根际碳氮利用效率对土壤微生物群落结构的影响

张 勇^{1,2}, 王 增², 黄玉洁³, 葛晓改^{4,5,*}, 周本智^{4,5}, 徐耀文^{4,5}

1 浙江农林大学,浙江省土壤污染生物修复重点实验室,杭州 311300

2 浙江省公益林和国有林场管理总站,杭州 310020

3 浙江省林业技术推广总站,杭州 310020

4 中国林业科学研究院亚热带林业研究所,富阳 311400

5 国家林业和草原局钱江源森林生态系统定位观测研究站,杭州 311400

摘要:微生物元素利用效率在调节土壤碳(C)和氮(N)矿化过程中有重要作用,然而土壤微生物转化的有机碳(SOC)、N比例研究尚不充分。以千岛湖5年生、9年生、19年生、29年生、35年生马尾松林为研究对象,测定根际SOC、土壤总氮(TN)、土壤微生物量碳氮(MBC、MBN)、土壤C/N获得酶活性和土壤微生物群落结构,阐明土壤微生物C、N利用效率(CUE、NUE)和元素阈值比(TER)与微生物群落结构关系。结果表明:5年生马尾松根际SOC、TN均明显高于其它林分($P < 0.05$),其土壤微生物量C/N比则显著(除9年生)低于其它林分($P < 0.05$),证实了微生物CUE对底物养分状态敏感性较低。35年生马尾松根际微生物NUE均显著高于其它林龄(除19年生),说明土壤中大部分N转化为MBN,与35年生马尾松土壤微生物生物量显著高于其它林分一致。马尾松根际NUE和TER与土壤微生物总生物量及其组分生物量均呈显著正相关关系($P < 0.05$),说明土壤微生物生长繁殖受NUE影响。所有林龄马尾松TER均大于土壤C/N比,表示研究区域生态系统处于C或者能源限制,而非N限制;证实了土壤C/N比减少到TER以下时,土壤有机物获得C的成本高于获得N的成本。5年生马尾松微生物CUE和TER均最低,二者没有明显的相关关系,可能低龄马尾松林CUE和NUE有补偿性关系。研究强调了土壤根际微生物元素利用效率和微生物群落对土壤C和N循环过程的重要性,为亚热带森林生态系统土壤经营管理提供了依据。

关键词:林龄;化学计量;碳氮利用效率;碳氮获得酶;土壤微生物群落结构

Effect of carbon and nitrogen utilization efficiencies in rhizosphere on soil microbial community on *Pinus massoniana* Lamb.

ZHANG Yong^{1,2}, WANG Zeng², HUANG Yujie³, GE Xiaogai^{4,5,*}, ZHOU Benzhi^{4,5}, XU Yaowen^{4,5}

1 Key laboratory of Soil Contamination Bioremediation of Zhejiang Province, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

2 Zhejiang Public Welfare Forest and State Forest Farm Management Station, Hangzhou 310020, China

3 Zhejiang Forestry Technology Extended Station, Hangzhou 311200, China

4 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, China

5 Qianjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, National Forestry and Grassland Administration of China, Hangzhou 311400, China

Abstract: The use efficiencies of microbial elements play an important role in regulating mineralization processes of soil carbon (C) and nitrogen (N), however, the transformation proportion of soil microbial to soil organic C (SOC) and N has

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2021QD002-2);浙江省土壤污染生物修复重点实验室开放基金(FSLAB2021006);浙江省公益项目(LGN21C030002)

收稿日期:2023-01-15; **网络出版日期:**2024-07-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gexiaogai2006@163.com

not been adequately studied. In this study, we measured SOC, soil total nitrogen (TN), soil microbial biomass carbon and nitrogen (MBC, MBN), soil C and N acquisition enzyme activity and soil microbial community structure in rhizosphere soil in 5-year-old, 9-year-old, 19-year-old, 29-year-old, and 35-year-old *Pinus massoniana* Lamb. stands in Thousand-island Lake forest farm., and elucidated the relationships between the microbial community structure and the soil microbial carbon utilization efficiency (CUE) and nitrogen utilization efficiency (NUE), as well as the threshold elemental ratio (TER). The results showed that SOC and TN in rhizosphere soil of 5-year-old *P. massoniana* stands were significantly higher than other stands ($P < 0.05$), and its soil microbial C/N ratio was significantly lower than that of other stands (except for 9-year-old) ($P < 0.05$), confirming that the microbial CUE was less sensitive to the substrate nutrient status. Microbial NUE in rhizosphere soil of 35-year-old *P. massoniana* stands was significantly higher than that of other stands (except for 19-year-old), indicating that most of the TN was transferred to MBN. This was consistent with the result that there was a significantly higher soil microbial biomass in 35-year-old *P. massoniana* than in other stands. The microbial NUE and TER in soil rhizosphere were significantly positively correlated with total soil microbial biomass and its component biomass ($P < 0.05$), indicating that soil microbial reproduction is influenced by microbial NUE. In this study, the TER were greater than the soil C/N ratio in all *P. massoniana* stands, indicating that the ecosystem in the study area was C or energy-limited instead of N-limited. This result confirmed the fact that if the soil C/N ratio is lower TER, the cost of C acquisition in soil organic matter would be higher than that for N acquisition. The microbial CUE and TER in 5-year-old *P. massoniana* stand soils in this study were the lowest, and there was no relation with each other; implying that a compensatory relationship probably exists between CUE and NUE in young *P. massoniana* stands. This study highlights the importance of microbial element use efficiency and microbial communities in soil C and N cycling processes in rhizosphere, which provides reference for soil management in subtropical forest ecosystems.

Key Words: stand age; stoichiometry; carbon and nitrogen use efficiency; carbon- and nitrogen-acquiring enzyme activities; soil microbial community structure

碳(C)、氮(N)是植物所必需的营养元素,与植物的生长发育密切相关^[1]。C元素是植物生长发育过程的能量来源^[2],N是植物体内蛋白质和核酸合成的必需元素,植物只能从土壤中吸收铵态N和硝态N等无机N(约10%)来维持生长发育,因此,土壤有效N素成为限制植物生长的重要因素^[3]。土壤微生物对促进森林生态系统关键过程至关重要,土壤微生物碳利用效率(CUE)和氮利用效率(NUE)表征生长所需的C或N的数量与消耗的C或N的数量之比^[4]。CUE表示土壤微生物为生长和能量储存所消耗C分配情况;CUE高的微生物群落通常C损失较低,更多的C转化成生物量储存在C库中^[5]。NUE对土壤有机质和养分循环比较关键,表征有机N分配给生长的比例,但目前研究还不充分^[6]。研究土壤C、N循环与土壤微生物群落结构及其土壤C、N转化之间的相互关系,有利于精准预测土壤C、N固持、积累和转化的影响,为定向调控森林土壤C、N循环过程提供重要的科学依据^[1]。

土壤微生物群落结构通过调整CUE和NUE适应营养物质的变化^[7]。Buckeridge等^[8]研究表明土壤微生物群落结构通过CUE、NUE的变化调整细菌和真菌生物量来适应土壤中降低的C、N含量。Kallenbach等^[9]研究表明真菌生物量通过CUE影响土壤有机质形成。NUE是了解和预测生态系统N固持的重要参数,为CUE纳入生物地球化学模型框架奠定基础^[10]。微生物养分限制状况通过元素阈值比(TER)表征,当TER高于土壤有效C/N比时,表示C限制,反之亦然。Sun等^[11]研究表明干旱状态下TER高于土壤C/N比时,土壤更容易受C限制而非N限制。微生物通过调节CUE、NUE以适应土壤有效养分的变化,土壤受C限制时,微生物增加CUE,降低NUE。凋落物C/N比高会导致土壤中N的缺乏,从而抑制土壤微生物活性^[3]。Mehnaz等^[12]研究表明CUE与微生物群落结构密切相关,随非生物因子如土壤温度、底物质量和有效养分变化。土壤微生物群落结构与CUE、NUE关系研究为土壤有机质稳定部分的起源提供了新的视角,有助于促进土壤有

机质和养分积累^[9]。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是我国亚热带地区主要的针叶树种,主要分布在南方 15 个省区,因其适应性强、耐干旱与瘠薄,广泛的用于荒山绿化,是亚热带地区主要的造林树种^[13]。同时,马尾松人工林在我国南方因林分结构简单、物种多样性相对低下、松材线虫等原因导致马尾松纯林生态系统相对脆弱^[1]。目前,马尾松人工林的研究主要集中在凋落物^[13]、酶活性^[14]、微生物群落结构及功能演变^[15]、化学计量^[16]等方面的研究,但有关不同林龄马尾松根际 CUE、NUE 与土壤微生物群落结构及养分利用方面的研究不足;而土壤养分是影响森林生态系统生产力、结构、功能和土壤微生物活性的重要因素^[16]。赵辉等^[15]研究表明不同林龄土壤微生物对 C 源的利用存在差异,25 年生马尾松在各 C 源中利用率最高。本研究以不同林龄马尾松人工林为研究对象,探讨马尾松根际 CUE、NUE 对土壤微生物群落结构的影响,从微生物养分利用效率的角度来解析土壤微生物对土壤养分的调控作用及其对土壤有机碳(SOC)稳定性的影响,为森林生态系统微生物资源获取和微生物元素利用权衡提供深入理解,为人工林可持续经营提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于浙江省杭州市千岛湖镇姥山林场(29°33'N, 119°03'N)。研究区域气候属于亚热带季风气候,四季分明,年均气温是 17.58℃,年均降雨量是 1350 mm,主要集中在 4 月到 11 月,海拔 152 m。研究区域土壤类型主要是酸性红壤土,土壤厚度通常在 30—120 cm。

研究区域的马尾松于 1970 年代种植,之后由于木材需要,马尾松天然林于 1985 年、1991 年、2001 年、2011 和 2015 年陆续大面积被砍伐并进行现场焚烧,然后重新栽植马尾松。马尾松栽植时间均在冬季 12 月至次年 2 月份,采用 1.5 m×1.5 m 株行距,种植密度为 4000—5500 株/hm²;整地方式为带垦,中穴(40 cm×40 cm×25 cm)。在种植后的前 3 年,进行除草、松土、培土、补植及病虫害防治等工作,每年人工砍伐林下灌木丛以促进幼苗生长;栽植 6 年左右林场根据抚育间伐原则,即“去小留大、去劣留优,去密留稀、去病留强、林间距保留均匀”等原则进行抚育,随后不进行任何管理活动。土壤以红壤和岩性土为主,土层薄,营养状况差,马尾松人工林下灌木由多花蔷薇(*Rosa multiflora*)、蔷薇(*Smilax china*)等组成。

1.2 试验设计

在研究区域于 2021 年 8 月选定立地条件、坡度一致的 5 个年龄的马尾松样地,并开展样地调查。马尾松分别于 1986 年(35 年)、1992 年(29 年)、2002 年(19 年)、2012(9 年)年和 2016 年(5 年)种植。每林龄分别设置 3 个林分,每林分各设置一个 20 m×30 m 的样方。

根际土壤样品采集:分别在上述选定的马尾松林分中设置样方,按“S”型五点随机取样法确定采样点,小心挖出根系,去除根系表面浮土,挖出根系后,轻轻抖下根系周围 2 mm 内的土壤,即根际土。同一样方收集的根际土壤充分混合后作为一个土样,约 0.5 kg。采集的土壤样品去掉石砾、动植物残体、根系后混匀,过 2 mm 筛,然后将每个土样分成 3 份:一份装入保鲜袋 4℃ 保存待测土壤酶活性、土壤微生物量碳(MBC)、土壤微生物量氮(MBN);一份装入保鲜袋-20℃ 保存待测土壤微生物群落结构;一份样品风干、粉碎后,过 1.0 mm 和 0.25 mm 筛,装入保鲜袋待测 SOC、土壤总氮(TN)。

1.3 样品测定

土壤养分含量测定:SOC 和 TN 采用《中华人民共和国林业行业标准方法》^[17]进行测定。采用重铬酸钾外加热法测定 SOC;重铬酸钾-硫酸消化法测定 TN。MBC 和 MBN 采用氯仿熏蒸浸提法测定^[18]。土壤熏蒸处理为 25℃ 真空条件下用 0.5 mol/L K₂SO₄浸提后培养 48 h,然后采用总有机碳自动分析仪(TOC-VCPH 总有机碳自动分析仪)测定上述浸提法得到 SOC 和 TN。MBC(mg/kg)和 MBN(mg/kg)分别由 $MBC = E_c \times 2.22$; $MBN = E_n \times 2.22$; E_c 、 E_n 分别为熏蒸与未熏蒸土样浸提液中的 SOC、TN 的差值,2.22 为校正系数。

土壤酶活性测定:β-葡萄糖苷酶(BG)、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)3 种土壤酶活

性的测定荧光微孔板检测技术^[19]。称取相当于 1 g 干土的鲜土与 125 mL 的醋酸钠缓冲溶液(50 mM, pH = 5.0)混匀,然后在涡旋振荡器上震荡 1 min。取上述土壤悬液 200 μ L 和 50 μ L 的相应底物加入样品孔中, BG 和 NAG 的标准底物均是 4-甲基伞形酮(4-methylcoumarin, MUB), LAP 酶活性以 7-氨基-4-甲基伞形酮为底物(7-amino-4-methylcoumarin, AMC)。利用多功能酶标仪(Synergy H4, Bio Tek)在 365 nm 处进行荧光激发, 450 nm 处荧光检测。具体如下:称取 2 g 鲜土于 100 mL 离心管中,用 50 mmol/L 醋酸钠缓冲液(pH = 5.0)浸提,每个土壤样品取 200 μ L 土壤悬液于 96 孔板中且 8 次重复,放置在 25 $^{\circ}$ C 培养箱中避光培养 3 h,加入 5 μ L 0.5 mol/L 的 NaOH 终止反应,离心(5000 r/min, 3 min)后用多功能酶标仪(SynergyTM H1, Biotek)在激发波长 365 nm, 辐射波长 450 nm 下进行测定。酶活性计算为底物转化率 nmol/g 干土/h。

土壤微生物群落结构测定:土壤微生物群落结构组成采用磷脂脂肪酸法(PLFAs)^[20]。具体步骤如下:根据测定的土壤水分含量,称取相当于 8 g 干土重的鲜土(土壤提前过 2 mm 筛,手动挑出可见的根、凋落物碎屑和小石块等),在 35 mL 的 Teflon 瓶中加入甲醇-氯仿-磷酸缓冲液(配比为 2:1:0.8),震荡 2 h 后离心 10 min (25 $^{\circ}$ C, 2500 r/min),以提取总脂。随后经硅胶柱层析分离得到磷脂脂肪酸。甲脂化后,用加有内标(C19:0)的正己烷溶解后,用安捷伦 6890 气象色谱仪(Hewlett-Packard 6890, 美国)进行测定。PLFA 总量和单个 PLFA 的量根据内标 C19:0 进行计算,用 nmol/g 干土表示。总细菌(TB)包括:i14:0、i15:0、a15:0、i16:0、a16:0、i17:0、16:1 ω 7c、16:1 ω 9c、18:1 ω 7c、18:1 ω 5c、cy17:0、cy19:0、14:00、15:00、16:00、17:00、16:1 2OH,革兰氏阳性细菌(G^+)包括:i14:0、i15:0、a15:0、i16:0、a16:0、i17:0,革兰氏阴性细菌(G^-)包括:16:1 ω 7c、16:1 ω 9c、18:1 ω 7c、18:1 ω 5c、cy17:0、cy19:0,真菌(F)包括:18:2 ω 6c、18:1 ω 9c,丛枝菌根真菌(AMF)包括:16:1 ω 5c,放线菌(ACT)包括:10Me16:0、10Me17:0、10Me18:0。

1.3 数据处理

基于生态化学计量计算土壤微生物 CUE 和 NUE^[7]。具体方法如下:

$$CUE = CUE_{\max} \times \frac{S_{C:N}}{(K + S_{C:N})}$$

$$S_{C:N} = \frac{1}{EEA_{C:N}} \times \frac{B_{C:N}}{L_{C:N}}$$

$$NUE = NUE_{\max} \times \frac{S_{N:C}}{(K + S_{N:C})}$$

$$S_{N:C} = (1 - EEA_{N:C}) \times \frac{B_{N:C}}{L_{N:C}}$$

式中, CUE_{\max} (0.6) 和 NUE_{\max} (1.0) 指为土壤微生物生长可提供 C 源和 N 源上限;饱和常数 K 分别设置为 0.5。 $S_{C:N}$ 和 $S_{N:C}$ 分别表示酶活性分配可抵消现有可用资源元素组成(此处使用 SOC/TN 比和 TN/SOC 比)与微生物生物量组成(MBC/MBN 比和 MBN/MBC 比)间的差异程度^[21];用 BG/(NAG+LAP) 计算 C/N 酶(即 $EEA_{C:N}$)活性的比值; $B_{C:N}$ 和 $L_{C:N}$ 分别指土壤微生物量 C/N 比和土壤 SOC/TN 比。用 (NAG+LAP)/BG 计算 N/C 酶(即 $EEA_{N:C}$)活性的比值; $B_{N:C}$ 和 $L_{N:C}$ 分别指土壤微生物量 N/C 比和土壤 TN/SOC 比。

为了理解土壤 C 和 N 转化限制情况,根据 Mooshammer 等^[10]的方法计算 TER:

$$TER_{C:N} = \frac{NUE}{CUE} \times B_{C:N}$$

式中, $B_{C:N}$ 是指微生物生物量碳氮比(MBC/MBN 比), CUE、NUE 分别指土壤微生物碳和氮利用效率。

采用 SigmaPlot 11.0 和 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)对不同林龄马尾松根际土壤养分、土壤酶活性、CUE、NUE、TER、土壤微生物群落结构等方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$),用线性回归对微生物 CUE、NUE、TER 与土壤群落结构组分生物量进行拟合。利用 SigmaPlot 11.0 软件作图。图表中数据为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 不同林龄马尾松土壤化学计量比和根际土壤酶活性特征

不同林龄马尾松土壤化学计量比差异显著(图 1)。5 年生马尾松根际 SOC、TN 均明显高于其它林分($P < 0.05$), 分别高出 9 年生 23.1% 和 27.5%、19 年生 18.4% 和 20.0%、29 年生 19.0% 和 30.4%、35 年生 5.6% 和 14.8%; 5 年生马尾松根际 MBC 和 MBN 均高于 9 年生和 35 年生林分($P < 0.05$), 较 9 年生林分高 15.4% 和 23.1%, 较 35 年生林分高 10.8% 和 27.2%。土壤 C/N 比则是 29 年生林分均显著高于其它林分($P < 0.05$), 分别高 14.0%、8.8%、12.3%、14.7%; 土壤微生物量 C/N 比则是 5 年生林分显著(除 9 年生)低于其它林分($P < 0.05$), 分别低 10.1%、21.7%、18.7%、22.8%。

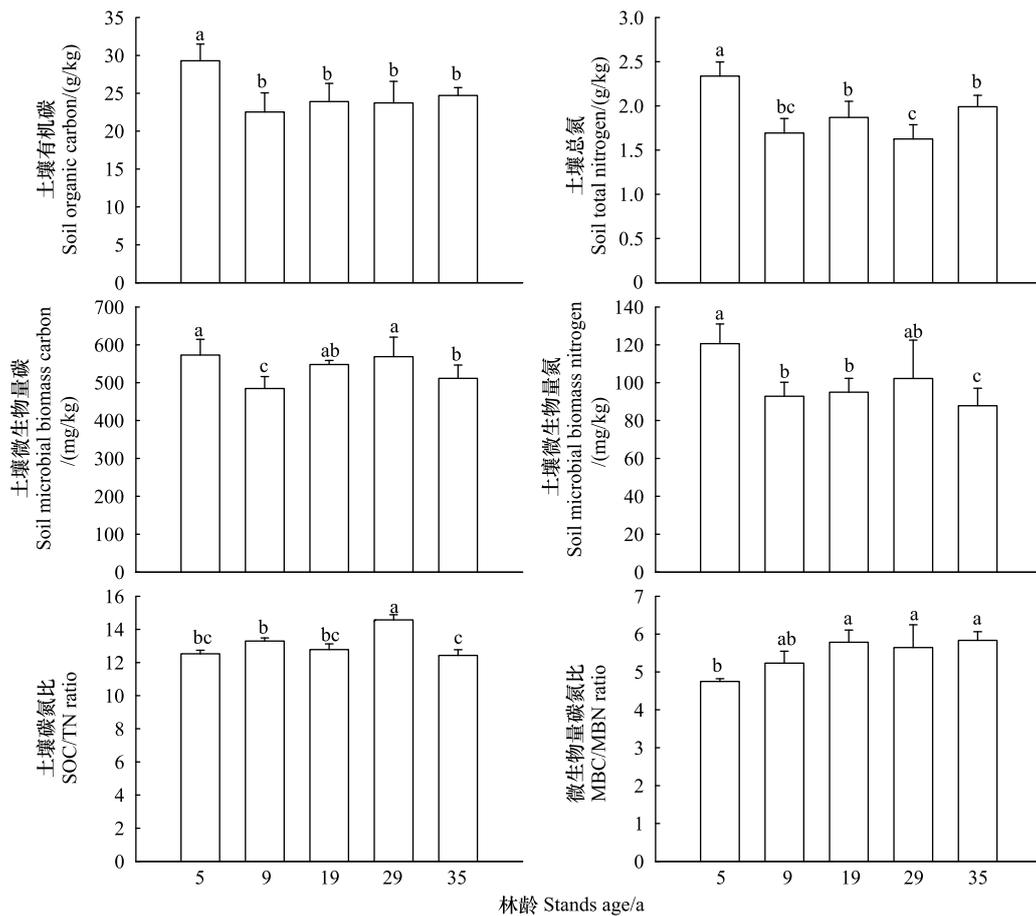


图 1 不同林龄马尾松根际土壤化学计量特征

Fig.1 Soil stoichiometry characteristics of root rhizosphere on different-aged *P. massoniana*

不同字母表示不同年龄马尾松土壤指标 $P < 0.05$ 水平上差异显著性

不同林龄马尾松根际土壤 C、N 获得酶差异显著(图 2)。9 年和 19 年生林分根际 BG 显著低于其它林分, 分别低于 5 年生 47.1% 和 34.1%、29 年生 46.1% 和 33.2%、35 年生 37.6% 和 25.4%。19 年生林分根际 NAG 和 LAP 显著高于其它林分, 分别高于 5 年生 36.9% 和 28.9%、9 年生 32.3% 和 18.7%、29 年生 16.7% 和 14.1%、35 年生 17.0% 和 26.5%。NAG+LAP 中 5 年生显著低于其它处理, 分别低 12.2%、34.2%、34.1% 和 13.8%。

2.2 马尾松根际 CUE、NUE 特征

不同林龄马尾松 CUE、NUE 差异显著(图 3)。除了 29 年生马尾松根际 CUE 均高于 5 年生马尾松。35 年生马尾松根际 NUE(除了 19 年生)均显著高于其它林龄。19 年生、29 年生、35 年生马尾松根际 TER 均

高于 5 年生和 9 年生马尾松。

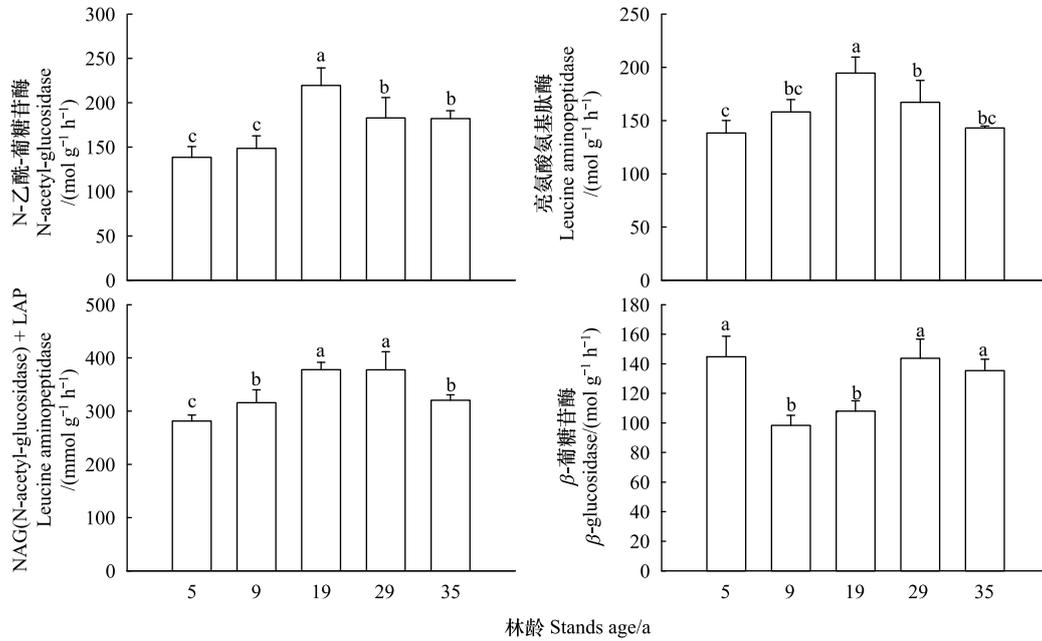


图 2 不同林龄马尾松根际土壤碳氮获得酶特征

Fig.2 Soil carbon and nitrogen acquisition characteristics of root rhizosphere on different-aged *P. massoniana*

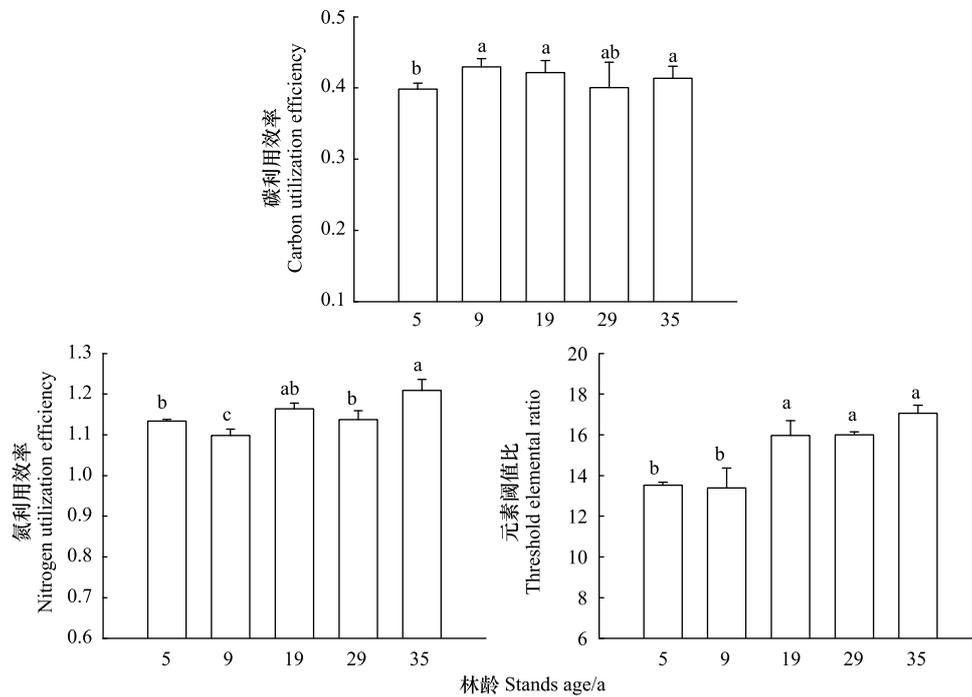


图 3 不同林龄马尾松根际碳氮利用效率和元素阈值比特征

Fig.3 Soil carbon and nitrogen utilization efficiency and threshold element ratio characteristics of root rhizosphere on different-aged *P. massoniana*

2.3 马尾松根际土壤微生物群落结构

不同林龄马尾松根际土壤微生物量差异显著(表 1)。19 年生、29 年生、35 年生马尾松土壤微生物总生物量显著高于 5 年和 9 年生马尾松,分别高于 5 年生林分 26.2%、19.5%和 45.2%,分别高出 9 年生马尾松

72.6%、63.4%和 98.5%。林龄对根际土壤微生物群落组分占比影响不显著,但土壤微生物群落结构组分均差异显著,均是 TB 含量最高, G^+ 、F、ACT、 G^- 次之,AMF 最低。

表 1 不同林龄马尾松根际土壤微生物群落结构特征

Table 1 Soil microbial community structure of root rhizosphere on different-aged *P. massoniana*

林龄 Stands age/a	土壤微生物组分占比 The percentage of soil microbial community structure and components/%						土壤微生物 总生物量 Soil total microbial biomass/(nmol/g)
	革兰氏 阳性细菌(G^+) Gram-positive bacteria	革兰氏 阴性细菌(G^-) Gram-negative bacteria	总细菌(TB) Total bacteria	真菌(F) Fungi	丛植菌根 真菌(AMF) Arbuscular mycorrhizae fungic	放线菌(ACT) Actinomycetes	
5	34.30±1.00a	10.23±0.40a	71.15±0.50a	14.12±0.86a	3.13±0.06a	11.60±1.29a	15.26±1.93c
9	34.47±2.24a	9.66±0.88a	68.75±0.77a	15.56±1.11a	2.85±0.16a	12.83±0.89a	11.16±2.00d
19	33.95±0.56a	11.83±0.92a	69.96±0.50a	14.10±0.63a	2.84±0.29a	13.10±0.61a	19.26±1.71ab
29	34.80±1.86a	11.04±1.02a	69.70±0.24a	14.76±0.54a	2.85±0.32a	12.69±0.31a	18.23±2.00b
35	34.21±0.53a	11.13±0.83a	69.42±0.40a	14.90±0.52a	2.87±0.28a	12.81±1.29a	22.15±1.78a

2.4 马尾松根际 CUE、NUE 对土壤微生物群落结构的影响

马尾松根际 CUE、NUE 对土壤微生物群落结构影响明显(图 4)。马尾松根际 CUE 对土壤微生物总生物量及其组分生物量关系不显著($P>0.05$),但马尾松根际 NUE 和 TER 与土壤微生物总生物量及其组分生物量均呈显著正相关关系($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 马尾松根际 CUE 对土壤微生物群落结构的影响

林龄对马尾松根际微生物 CUE 影响不显著(除 5 年生)。Delucia 等^[22]研究表明不同森林类型土壤微生物 CUE 为 0.23—0.83,热带森林土壤微生物 CUE 大多在 0.3—0.40 之间,温带森林土壤微生物 CUE 为 0.50 左右。高的微生物 CUE 促进植物生长和土壤 C 稳定性,而低的 CUE 有益于呼吸^[23]。本研究中微生物 CUE 为 0.37—0.44,仅有 5 年生马尾松微生物 CUE 显著低于其它林龄(图 3),可能因为幼龄马尾松林分郁闭度低导致土壤水分含量相对较低,而土壤水分含量通过底物养分获取和微生物呼吸影响 CUE^[24]。相反,DeLucia 等^[22]和朱万泽等^[25]研究表明森林微生物 CUE 与林龄相关,随着林龄的增加而降低。Oliver 等^[24]在美国加利福尼亚州门多西诺县的长期生态系统研究表明 CUE 与土壤年龄呈非线性关系。不同的研究结果表明微生物 CUE 对底物养分状态有较低的敏感性,甚至微生物 CUE 随着底物养分/C 比的增加而降低,如细菌 CUE 随着养分的增加而增加^[23]。本研究中,土壤 SOC 和 TN 均是 5 年生林分最高,微生物 CUE 相对较低,证实了 CUE 对底物养分状态敏感性较低。Jones 等^[26]亦研究表明 pH 和交换铝与微生物 CUE 显著相关,SOC、TN、可溶性有机碳则没有显著相关关系。另外,微生物 CUE 与土壤 C 来源也有关系,微生物使用更多的根系来源的 C 时,CUE 和周转率增加,CUE 和周转率对根系沉积 SOC 有长期潜在影响^[12];亦有研究表明微生物 CUE 与土壤有效养分呈正相关,如 CUE 与土壤有效 N 有关,土壤有效 N 含量高,土壤微生物更容易获取 N^[27]。总之,在生态系统尺度上,较高的微生物 CUE 呈现较高的底物转化效率,减少单位吸收量的 C 呼吸,更多的 C 以微生物量及代谢物的形式存在土壤中,增加了土壤 C 吸存^[23]。

有研究表明在林分尺度上,CUE 与土壤微生物生物量及组分没有相关关系,表明 CUE 与微生物群落关系没有正反馈;分配模式在土壤 C 组分和有效养分可能有重要作用^[7]。本研究中,CUE 与土壤微生物总量及群落结构组分亦没有相关关系(图 4),说明 CUE 与微生物群落组成和多样性的关系受多种因素调控,如 CUE 与细菌多样性仅在高水分状况下呈正相关^[28]。Manzoni 等^[23]研究表明真菌为主的土壤微生物群落 CUE 较细菌为主的土壤微生物群落高。Domeignoz-Horta^[28]和 Kallenbach 等^[9]研究表明真菌群落结构与 CUE 没有显著相关关系,因为真菌为细菌提供有机 N 源。微生物群落结构组成对 CUE 的影响存在更复杂的机制,因为不同的微生物组分分解和同化 C 底物的效率不同,主要取决于微生物的生理和环境状况^[28]。相反,Soares 和

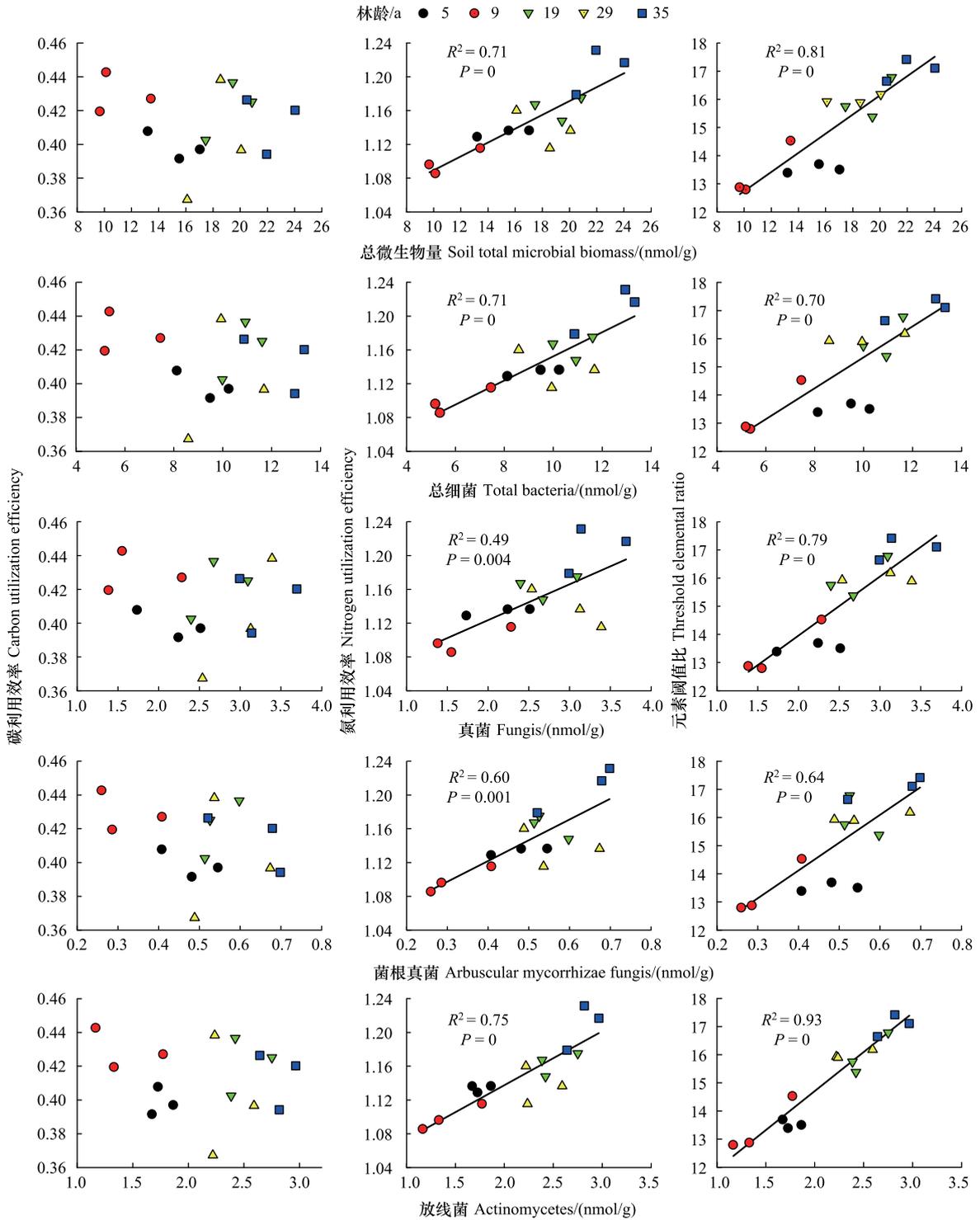


图 4 马尾松碳氮利用效率、元素阈值比与土壤根际微生物群落结构及组分关系

Fig.4 Relationships between carbon, nitrogen utilization efficiency, threshold elemental ratio and soil microbial community structure components of root rhizosphere on different-aged *P. massoniana*

Rousk^[29] 研究表明 CUE 与细菌和真菌呈显著负相关;表明较高的微生物 CUE 更易发生在以细菌为主的土壤中。Liu 等^[30] 研究表明土壤真菌调节 CUE,真菌生物量降低表征土壤微生物对葡萄糖利用率发生变化;较低的真菌:细菌比导致利用苯酚的 CUE 降低。总之,CUE 时空变化较为复杂且难以估计^[31],但微生物 CUE 会

随着有效养分的增加和分解过程中 C 质量的提高而增加^[7]。

3.2 马尾松根际 NUE 对土壤微生物群落结构的影响

NUE 反映有机 N 在 N 吸收和微生物生长之间的分配,高 NUE 说明高效的 N 固持,即大部分 N 转化为微生物生物量,仅有小部分以无机 N 的形式释放到环境中;相反,低 NUE 说明低效的 N 固持,即小部分 N 转化为微生物生物量,有较大比重的 N 以铵态 N 的形式释放到土壤中^[10]。本研究中,35 年生马尾松根际微生物 NUE 最高(图 3),说明土壤中大部分 N 转化为 MBN,与 35 年生马尾松土壤微生物生物量显著高于其它林分一致(表 1),证实土壤 N 含量低时 NUE 将增加^[10]。本研究中 9 年生马尾松林微生物 NUE 显著低于其它林分,说明 9 年生马尾松林土壤中 TN 含量虽高,但可利用 N 含量相对较低,说明微生物 NUE 在有效养分不均衡土壤中较低^[32]。支持焦鹏宇等^[33]研究结果,即 9 年生马尾松林土壤微生物受 N 限制最为严重,马尾松林生态系统中 C 素和 N 素的输入量增加,且随着林龄的增加马尾松林对养分元素的利用率呈上升趋势。总之,输入土壤 N 源可为土壤微生物提供丰富的养分和能量,通过调节土壤酶活性和土壤微生物影响 NUE^[33];当土壤受 N 限制时,NUE 随有效 N 供应增加而增加,当土壤不受 N 限制时,NUE 随有效 N 供应的增加而降低^[10, 32]。

本研究中 NUE 与土壤微生物总生物量及群落结构组分均呈显著正相关关系(图 4),说明 NUE 与微生物生长及代谢相互作用较强,微生物繁殖生长通过调节土壤 N 矿化促进 NUE^[34]。NUE 的调节是微生物群落应对环境变化(如元素失衡)的一个重要策略,从而维持微生物的元素稳态^[10]。Thompson 等^[35]研究表明土壤总微生物量(生长)与 NUE 呈正相关,说明资源获取或细胞平衡对 NUE 的影响取决于新陈代谢投入的化学计量。Li 等^[6]研究表明 NUE 与细菌群落呈显著正相关($P < 0.05$),说明土壤中微生物群落组成和生长以细菌为主;Yang 等^[36]研究表明 NUE 与土壤氨氧化细菌丰度呈正相关,均与本研究结果中细菌占比一致。Guo 等^[37]研究表明 NUE 和微生物活动随着细菌群落显著变化,真菌群落与 NUE 明显不相关,这与本研究结果不一致,可能因为细菌需更长的周转时间且对有效底物较真菌有更高的敏感性^[37]。相反,Tang 等^[38]研究表明菌根真菌明显促进土壤 N 吸收和 NUE,因为菌根真菌繁殖改变 C 和 N 平衡。本研究证实土壤微生物群落通过微生物活动改变化学环境并间接改变 NUE,因为 NUE 对 SOC 和微生物量间的不平衡比较敏感^[6]。

4 结论

35 年生马尾松林根际 CUE、NUE、TER、土壤微生物群落总生物量均显著高于 5 年生马尾松,说明低龄马尾松养分利用效率对底物养分状态敏感性较低,高龄马尾松土壤微生物对根际土壤 C、N 转化效率更高。本研究中,所有林龄马尾松 TER 均大于土壤 C/N 比,表示研究区域生态系统处于 C 或者能源限制,而非 N 限制;间接证实了土壤 C/N 比减少到 TER 以下时,表明土壤有机物获得 C 的成本高于获得 N 的成本。研究发现马尾松根际 NUE、TER 与土壤微生物总生物量及其组分生物量均呈显著正相关关系,说明马尾松根际 NUE 与微生物生长及代谢相互作用较 CUE 强。研究进一步明确了土壤微生物群落结构(如组分)对土壤 C 和 N 循环功能及微生物-底物互作敏感性不同的理解和认识。

参考文献(References):

- [1] 肖纳. 马尾松人工林近自然化改造对土壤团聚体碳氮组分及其转化的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2022.
- [2] 马百兵, 孙建, 朱军涛, 罗广祥. 藏北高寒草地植物群落 C、N 化学计量特征及其影响因素. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1026-1036.
- [3] 赵辉. 马尾松人工林土壤微生物对氮转化驱动机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [4] Crowther T W, van den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 2019, 365: eaav0550.
- [5] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [6] Li J, Sang C P, Yang J Y, Qu L R, Xia Z W, Sun H, Jiang P, Wang X G, He H B, Wang C. Stoichiometric imbalance and microbial community regulate microbial elements use efficiencies under nitrogen addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108207.
- [7] Sinsabaugh R L, Manzoni S, Moorhead D L, Richter A. Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 930-939.
- [8] Buckeridge K M, Banerjee S, Siciliano S D, Grogan P. The seasonal pattern of soil microbial community structure in mesic low arctic tundra. *Soil*

- Biology and Biochemistry, 2013, 65: 338-347.
- [9] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 2016, 7: 13630.
- [10] Mooshammer M, Wanek W, Hämmerle I, Fuchslueger L, Hofhansl F, Knoltsch A, Schneckner J, Takriti M, Watzka M, Wild B, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nature Communications*, 2014, 5: 3694.
- [11] Sun Y, Wang C T, Ruan H H. Increased microbial carbon and nitrogen use efficiencies under drought stress in a poplar plantation. *Forest Ecology and Management*, 2022, 519: 120341.
- [12] Mehnaz K R, Corneo P E, Keitel C, Dijkstra F A. Carbon and phosphorus addition effects on microbial carbon use efficiency, soil organic matter priming, gross nitrogen mineralization and nitrous oxide emission from soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 175-186.
- [13] 葛晓改. 三峡库区马尾松林凋落物分解及对土壤碳库动态的影响研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [14] 闵惠琳, 陈琳, 刘世荣, 曾冀, 李华, 郑路. 南亚热带马尾松人工林土壤氮矿化对减雨响应. *生态学报*, 2021, 41(13): 5289-5299.
- [15] 赵辉, 周运超, 任启飞. 不同林龄马尾松人工林土壤微生物群落结构和功能多样性演变. *土壤学报*, 2020, 57(1): 227-238.
- [16] 李臻, 梁月明, 潘复静, 靳振江, 马姜明, 杨章旗, 零天旺, 李明金. 不同林龄马尾松人工林土壤酶活性及其生态化学计量特征. *桂林理工大学学报*, 2021, 41(1): 210-217.
- [17] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准-森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 2000.
- [18] 林启美, 吴玉光, 刘焕龙. 熏蒸法测定土壤微生物量碳的改进. *生态学杂志*, 1999, 18(2): 63-66.
- [19] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [20] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7): 955-963.
- [21] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, Waring B G, Powers J S, Kuske C R, Moorhead D L, Shah J J F. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172-189.
- [22] DeLucia E H, Drake J E, Thomas R B, Gonzalez-Meler M. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, 2007, 13(6): 1157-1167.
- [23] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [24] Oliver E E, Houlton B Z, Lipson D A. Controls on soil microbial carbon use efficiency over long-term ecosystem development. *Biogeochemistry*, 2021, 152(2): 309-325.
- [25] 朱万泽. 森林碳利用效率研究进展. *植物生态学报*, 2013, 37(11): 1043-1058.
- [26] Jones D L, Cooledge E C, Hoyle F C, Griffiths R I, Murphy D V. pH and exchangeable aluminum are major regulators of microbial energy flow and carbon use efficiency in soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: 107584.
- [27] 张燕, 强薇, 罗如熠, 王敏, 庞学勇. 氮磷添加对土壤微生物生长、周转及碳利用效率的影响研究进展. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(2): 526-534.
- [28] Domeignoz-Horta L A, Pold G, Liu X J A, Frey S D, Melillo J M, DeAngelis K M. Microbial diversity drives carbon use efficiency in a model soil. *Nature Communications*, 2020, 11: 3684.
- [29] Soares M, Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 195-205.
- [30] Liu W X, Qiao C L, Yang S, Bai W M, Liu L L. Microbial carbon use efficiency and priming effect regulate soil carbon storage under nitrogen deposition by slowing soil organic matter decomposition. *Geoderma*, 2018, 332: 37-44.
- [31] Geyer K M, Dijkstra P, Sinsabaugh R, Frey S D. Clarifying the interpretation of carbon use efficiency in soil through methods comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 79-88.
- [32] Tian Y, Schindlbacher A, Malo C U, Shi C, Heinze J, Kengdo S K, Inselsbacher E, Borken W, Wanek W. Long-term warming of a forest soil reduces microbial biomass and its carbon and nitrogen use efficiencies. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109109.
- [33] 焦鹏宇, 郭文, 陈泽龙, 刘先, 胡亚林, 王玉哲. 中亚热带不同林龄马尾松磷土壤酶学计量特征. *环境科学学报*, 2022, 43(2): 1059-1068.
- [34] Zhang S S, Zheng Q, Noll L, Hu Y T, Wanek W. Environmental effects on soil microbial nitrogen use efficiency are controlled by allocation of organic nitrogen to microbial growth and regulate gross N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 304-315.
- [35] Thompson B. Microbial communities regulate nitrogen use efficiency by balancing tradeoff between resource acquisition and growth rate [D]. Durham: University of New Hampshire, 2019.
- [36] Yang X Y, Duan P P, Wang K L, Li D J. Topography modulates effects of nitrogen deposition on soil nitrogen transformations by impacting soil properties in a subtropical forest. *Geoderma*, 2023, 432: 116381.
- [37] Guo J J, Liu W B, Zhu C, Luo G W, Kong Y L, Ling N, Wang M, Dai J Y, Shen Q R, Guo S W. Bacterial rather than fungal community composition is associated with microbial activities and nutrient-use efficiencies in a paddy soil with short-term organic amendments. *Plant Soil*, 2018, 424(1): 335-349.
- [38] Tang H Y, Hassan M U, Feng L, Nawaz M, Shah A N, Qari S H, Liu Y, Miao J Q. The critical role of arbuscular mycorrhizal fungi to improve drought tolerance and nitrogen use efficiency in crops. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 919166.