DOI: 10.20103/j.stxb.202308131746

吕宁宁,刘子晗,杨培蓉,钟淑芳,郑雪燕,唐银,叶义全,曹光球,许珊珊.不同遮荫处理对杉木幼苗生长及土壤碳氮代谢酶活性的影响.生态学报,2024,44(9):3600-3611.

Lü N N,Liu Z H,Yang P R,Zhong S F,Zheng X Y,Tang Y,Ye Y Q,Cao G Q, Xu S S.Effects of shading on the growth and soil carbon, nitrogen metabolism enzyme activities of *Cunninghamia lanceolata* seedlings.Acta Ecologica Sinica,2024,44(9):3600-3611.

不同遮荫处理对杉木幼苗生长及土壤碳氮代谢酶活性的影响

吕宁宁[1,2,3],刘子晗[1,2,3],杨培蓉[1,2,3],钟淑芳[1,2,3],郑雪燕[4],唐 银[1,2,3],叶义全[1,2,3],曹光球[1,2,3],许珊珊[1,2,3,*]

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

3 林木逆境生理生态及分子生物学福建省高校重点实验室, 福州 350002

4 福建省洋口国有林场, 南平 353200

摘要:遮荫是苗木培育的关键措施,它可以通过影响根系向土壤释放分泌物的量改变土壤碳氮酶活性,进而影响土壤碳氮循环过程。然而,有关遮荫对土壤碳氮酶活性的影响及其与苗木生长之间的关系如何,研究较为缺乏。以杉木 1 年生幼苗“洋 061”为研究对象,设置五个不同遮荫处理:不遮荫(CK)光强 1157.82 μmol m^{-2} s^{-1}、30%遮荫(T1)光强 856.31 μmol m^{-2} s^{-1}、55%遮荫(T2)光强 542.68 μmol m^{-2} s^{-1}、70%遮荫(T3)光强 382.08 μmol m^{-2} s^{-1}、85%遮荫(T4)光强 219.56 μmol m^{-2} s^{-1},比较不同遮荫处理对杉木幼苗生长、土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)含量和土壤碳氮代谢酶活性的影响。结果表明:(1)杉木苗高、不同器官生物量、根冠比和苗木质量指数均随光强减弱呈先升后降的趋势,除苗高和根冠比分别在 T3 和 T1 时最大,其余指标均在 T2 时最大,而地径则随光强的减弱逐渐变小;(2)土壤 SOC 含量对遮荫响应存在差异,T3 处理下 SOC 含量显著低于 CK,而在 T4 时显著高于 CK,遮荫不同程度降低土壤 TN 含量,但不同处理间不存在显著差异;(3)土壤碳氮代谢酶对不同遮荫处理的响应存在一定的差异。与 CK 相比,不同遮荫处理显著改变土壤酶活性,其中土壤纤维素酶(S-CL)、土壤蔗糖酶(S-SC)、土壤酸性转化酶(S-AI)、土壤木质素过氧化物酶(S-LiP)活性在 T4 处理时最高;土壤过氧化氢酶(S-CAT)、土壤 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(S-NAG)、土壤几丁质酶(S-C)则在 T3 达到最大值;土壤多酚氧化酶(S-PPO)活性在 T1 处理下最大;T2 遮荫强度时,土壤淀粉酶(S-AL)、土壤亚硝酸转化酶(S-NiR)活性最高;但遮荫还不同程度的降低了土壤脲酶(S-UE)、土壤硝酸转化酶(S-NR)活性。冗余分析发现,土壤酶活性对 SOC、TN 的解释度高达 76.61%,表明 S-LiP、S-AL、S-AI、S-PPO、S-CL 与 SOC 具有较强的正相关关系,S-UE、S-NR 对 TN 影响较大。综上所述,30%—55%遮荫即光照强度为 542.68—856.31 μmol m^{-2} s^{-1}是较适宜杉木幼苗生长的光照条件,这与该处理下提高土壤碳氮酶活性进而改善碳氮养分循环密切相关。

关键词:杉木;遮荫;土壤碳氮代谢酶;冗余分析

Effects of shading on the growth and soil carbon, nitrogen metabolism enzyme activities of *Cunninghamia lanceolata* seedlings

LÜ Ningning[1,2,3], LIU Zihan[1,2,3], YANG Peirong[1,2,3], ZHONG Shufang[1,2,3], ZHENG Xueyan[4], TANG Yin[1,2,3], YE Yiquan[1,2,3], CAO Guangqiu[1,2,3], XU Shanshan[1,2,3,*]

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

2 *Chinese Fir Engineering Research Center of State Forestry Bureau, Fuzhou* 350002, *China*

3 *Key Laboratory of Forest Stress Physiology, Ecology and Molecular Biology, Fuzhou* 350002, *China*

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD2201302,2016YFD0600301);福建省林业科技项目(闽林科便函[2020]29 号);福建农林大学科技创新专项基金项目(CXZX2020035A)

收稿日期:2023-08-13; **网络出版日期**:2024-02-01

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shi_xu_1987@163.com

4 *Fujian Yangkou State-owned Forest Farm*, *Nanping* 353200, *China*

Abstract: Shading is a key measure in seedling cultivation, which can change the soil carbon and nitrogen enzyme activity by affecting the release of root exudates to soil, and in turn affect the key processes of soil carbon, nitrogen cycle. However, the effect of shading on soil carbon and nitrogen enzyme activity and its relationship with seedling growth remains unclear. A pot experiments with five different light intensities (No shading (CK: 1157.82 μmol m^{-2} s^{-1})、30% Shading (T1: 856.31 μmol m^{-2} s^{-1})、55% shading (T2: 542.68 μmol m^{-2} s^{-1})、70% shading (T3: 382.08 μmol m^{-2} s^{-1})、85% shading (T4: 219.56 μmol m^{-2} s^{-1}) were conducted by using one-year-old superior clone of *Cunninghamia lanceolata* 'Yang061' seedlings to investigate the effects of shading treatments on the growth of *C. lanceolata* seedlings, soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN) content and soil carbon, nitrogen metabolism enzyme activity. The results showed that: (1) The seedling height, different organ biomass, root-shoot ratio and seedling quality index of *C. lanceolata* displayed first increased then decreased tendency with the decrease of light intensities. Moreover, we also found that most indexes mentioned above achieved their maximum at T2 treatment except for seedling height and root-shoot ratio which reached their maximum at T3 and T1, respectively. Additionally, a gradually decreased of ground diameter was observed with the decrease of light intensities. (2) Different responses of soil SOC content to shading were observed, the soil SOC content in T3 treatment was significantly lower than CK, while the opposite was observed in T4 treatment as compared with CK. Shading dcreased the content of TN in soil to varying degrees, but no significant difference among treatments were found. (3) The different responses of soil carbon and nitrogen metabolism enzymes to shading treatments were noticed. The soil enzyme activities were changed significantly under shading treatments as compared with CK, among which the soil cellulase (S-CL), soil sucrase (S-SC),soil acid invertase (S-AI) and soil lignin peroxidase (S-LiP) activities were highest at T4 treatment, soilcatalase(S-CAT), soilβ-N-acetylglucosaminidase(S-NAG) and soilchitinase(S-C) reached their maximum at T3 treatment, the soil polyphenol oxidase (S-PPO) activity was the highest at T1 treatment, and the soil amylase (S-AL), soil nitrite reductase (S-NiR) activity was the highest under T2. However, shading decreased the activities of soil urease (S-UE) and soil nitrate reductase (S-NR) to varying degrees. Redundancy analysis showed that soil enzyme activity explained 76.61% of SOC and TN, indicating S-LiP、S-AL、S-AI、S-PPO and S-CL had a strong positive correlation with SOC, while S-UE and S-NR had a great impact on TN. In summary, 30%—55% shading, namely light intensity between 542.68—856.31 μmol m^{-2} s^{-1} was suitable light condition for the growth of *C. lanceolata* seedlings, which is closely related with the improvement of soil carbon and nitrogen enzyme activity and ultimately the cycling of carbon and nitrogen nutrient under this circumstance.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; shading; soil carbon and nitrogen metabolism enzymes; redundancy analysis

光是影响植物生长的重要环境因子,它可以作为一种信号分子,参与植物的形态建成响应,因此在调控苗木生长中起着十分重要的调控作用。遮荫作为苗木培育中一项重要农艺措施,不遮荫或不合理遮荫都会使植物光合作用受抑,抑制光合碳同化产物合成,初级生产力降低,最终影响苗木生长[1]。例如,当过度遮荫时,会由于光强过低无法为植物正常生长提供充足的物质和能量,从而使苗木生长受抑制[2];而不遮荫,特别是在炎热的夏天则可能由于强光胁迫使叶片产生光抑制,同时诱导活性氧大量积累引起 PSII 光反应中心结构的破坏,甚至造成叶片灼伤,降低叶片碳同化能力,最终抑制苗木生长[3]。因此,适度遮荫对苗木的生长至关重要,它是提高苗木质量的关键手段,通过增强苗木对光能的利用效率,从而最大限度发挥苗木的生长潜能,实现苗木的优质高效培育[4]。

土壤酶是土壤中最活跃的有机组成部分,主要由植物根系分泌物、土壤微生物和土壤动物等相互作用形成的活性物质,在调节土壤碳(C)、氮(N)等养分循环以及促进植物生长等方面扮演着关键角色[5—7],其活性高低与土壤养分转化能力密切相关。研究表明,作为影响土壤酶活性大小的重要因素,根系分泌物进入土壤后它可通过改变土壤理化性质、养分状况、底物的数量和质量,从而对微生物种类、数量、分布、土壤酶活性产生影响[8]。而作为苗木培育的关键措施,遮荫处理必然导致植物叶片光合固碳能力的改变,影响植物向根系分配碳同化产物的量,进而对由根系向土壤中释放分泌物的数量和质量产生深刻的影响,从而改变土壤酶活

性,最终对土壤 C、N 等养分循环乃至植物生长产生调控作用。但遮荫处理引起的土壤酶活性的改变与苗木生长关系如何?目前相关方面的研究相对较为欠缺。杉木(*Cunninghamia lancelata*)是中国重要的用材树种之一,具有速生、适应性强、材质优良和用途广泛等优点,在南方 17 个省区广泛种植[9]。近年来,随着杉木人工林造林面积的增大,市场对优质杉木苗木的需求不断增加[10]。优质苗木不但能显著提升造林成活率,同时在增强苗木抗逆性和促进幼林早期生长等方面具有重要作用[11]。尽管目前已有许多关于杉木苗木培育的研究,但这些主要集中在组培[12—15]、扦插[16—18]和施肥[19—24]等方面,虽然也有少量关于杉木遮荫的研究报道,但这些研究主要从光合生理角度揭示杉木对遮荫的生长响应规律[4,25]。而有关遮荫对杉木根系土壤酶活性,特别是土壤 C、N 代谢相关酶活性影响的研究鲜见报道,该问题的揭示为从 C、N 循环角度深入理解遮荫对土壤 C、N 养分循环的影响及其与苗木生长之间的关系具有重要意义。

基于此,本研究以杉木优良无性系“洋 061” 1 年生幼苗为试验材料,设置 5 种遮荫强度:不遮荫处理(CK),光照强度 1157.82 μmol m^{-2} s^{-1}、30%遮荫处理(T1),光照强度 856.31 μmol m^{-2} s^{-1}、55%遮荫处理(T2),光照强度 542.68 μmol m^{-2} s^{-1}、70%遮荫处理(T3),光照强度 382.08 μmol m^{-2} s^{-1}、85%遮荫处理(T4),光照强度 219.56 μmol m^{-2} s^{-1},比较不同遮荫处理对杉木幼苗的生长、苗木质量和土壤 C、N 代谢关键酶活性的影响,探讨杉木幼苗在不同遮荫环境下生长的差异及其与土壤 C、N 代谢酶变化的关系,以期为杉木优质苗木的高效培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于福建省南平市顺昌县洋口林场苗圃(117°53′E,26°48′N)。该区属南亚热带季风湿润性气候区,海拔多在 200—300 m。气候温和,夏季高温多雨,冬季温暖湿润,年平均气温 18.6℃,极端最高气温 41.4℃,极端最低气温-5.8℃,年均日照时数约 1668—1972 h,年均降水量约 1880.2 mm。

1.2 试验材料

供试材料为福建省洋口国有林场选育的杉木优良无性系‘洋 061’。2021 年 3 月将生长健壮,无病虫害,长势一致的杉木幼苗(平均苗高 40.29 cm,平均地径 6.81 mm)移栽至塑料花盆中(上口径 30 cm、下口径 23 cm、高 23 cm),每盆 1 株。基质为当地黄心土,每盆黄心土质量为 9 kg(pH 4.41,有机质含量约为 0.71%,全 N:0.47 g/kg,全 P:0.2 g/kg,全 K:14.69 g/kg),移栽后将苗集中放于同一试验大棚内缓苗 30 天。缓苗结束后将苗分别置于不同遮荫程度的大棚下进行处理。

1.3 试验设计

本试验采用单因素随机区组设计设置 5 个光强处理,每个处理 3 个重复,每个重复 6 株苗。5 个光强处理分别为:不遮荫全光照处理,光照强度 1157.82 μmol m^{-2} s^{-1}(CK)、30%遮荫处理,光照强度 856.31 μmol m^{-2} s^{-1}(T1)、55%遮荫处理,光照强度 542.68 μmol m^{-2} s^{-1}(T2)、70%遮荫处理,光照强度 382.08 μmol m^{-2} s^{-1}(T3)、85%遮荫处理,光照强度 219.56 μmol m^{-2} s^{-1}(T4)。除对照组外,其余 4 个处理通过控制遮阳网层数获得不同遮荫强度,光照强度利用 Hipoint 便携手持式光谱测量仪(HP350)测定。试验期间进行相同的施肥管理,施肥肥料为氮磷钾复合肥(N:P:K=16:16:16,48%,俄罗斯),每盆施氮量为 4 g/株,采用穴施法,在距离盆沿 5 cm 处挖环状穴,将肥料均匀撒入,肥料于 2021 年 4 月 25 日和 6 月 25 日分两次施入,每次施 1/2 的用量。为避免不同遮荫处理因土壤水分差异从而对养分有效性产生影响,最终对实验结果造成影响,实验处理期间遵循“少量多次”的原则,视天气情况每周用烧杯进行 2—3 次的浇水,每次浇水量以盆底刚好渗出水为准,保证不同处理水分供给充足[26]。同时定期进行除草除虫,遮荫处理 6 个月后进行取样测定。

1.4 指标测定及方法

1.4.1 幼苗生长指标

试验开始前和结束时,利用游标卡尺测量每个幼苗的地径(距离盆栽基质表面 1 cm 处测量),卷尺测定

幼苗的株高(由盆栽基质表面到幼苗生长点的垂直高度)。

1.4.2　幼苗生物量积累及分配

完成生长指标测定后,在每处理中各选 3 株标准株幼苗,在花盆浇透水的情况下连根挖出,用流动的水冲洗干净后收获。将收获的幼苗分根、茎(包括主干和枝条)和叶 3 个部分,置于烘箱 105℃ 下杀青 30 min 后,80℃烘干至恒定质量后称取干质量。计算幼苗各器官(根、茎、叶)生物量、总生物量、根冠比等参数。并按朱晗[16]的方法计算苗木质量指数(苗木质量指数=苗木总干质量/(苗高/地径+地上干质量/地下干质量))。

1.4.3　土壤采集与处理

每个处理选出 3 株标准株后,采集其 0—20 cm 土壤样品,5 个处理共采集 15 份土样。去除土壤中的石块和根等杂物后,过 2 mm 筛。过筛后的土取 500g 置于 4 ℃冰箱冷藏保存,用于土壤酶活性测定。其余土样经风干、磨细、过 0.149 mm 筛后,用于测定土壤有机碳和全氮。

1.4.4　土壤样品分析

土壤有机碳采用重铬酸钾外加热法测定,土壤全氮采用凯氏定氮法测定[27]。碳循环关键代谢酶参考彭木[28]的方法进行测定,其中土壤过氧化氢酶(S-CAT)采用高锰酸钾滴定法;土壤多酚氧化酶(S-PPO)采用邻苯三酚比色法;土壤淀粉酶(S-AL)、土壤蔗糖酶(S-SC)、土壤酸性转化酶(S-AI)、土壤纤维素酶(S-CL)采用 3,5-二硝基水杨酸比色法;土壤木质素过氧化物酶(S-LiP)采用藜芦醇氧化速率法[29]。氮循环代谢酶参考关松荫[29]的方法测定,土壤脲酶(S-URE)采用靛酚蓝比色法;土壤硝酸还原酶(S-NR)采用嫌气培养—酚二磺酸比色法;土壤亚硝酸还原酶(S-NiR)采用格里试剂显色法;土壤 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(S-NAG)、土壤几丁质酶(S-C)采用可见分光光度法。

1.5　数据处理

利用 SPSS20.0 软件对所有试验数据进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA),在 $P=0.05$ 水平进行显著性检验。同时采用最小显著差(LSD)法进行多重比较。利用 Canoco5.0 对酶活性和有机碳、全氮进行冗余分析,利用 Origin 2017 软件作图。

2　结果分析

2.1　遮荫对杉木幼苗生长的影响

2.1.1　遮荫对杉木苗高和地径的影响

不同遮荫处理(CK:光强 1157.82 μmol m^{-2} s^{-1}、T1:光强 856.31 μmol m^{-2} s^{-1}、T2:光强 542.68 μmol m^{-2} s^{-1}、T3:光强 382.08 μmol m^{-2} s^{-1}、T4:光强 219.56 μmol m^{-2} s^{-1})对杉木幼苗苗高、地径均具有显著影响($P<0.05$)(图 1)。不同处理下杉木苗高随光照强度的减弱呈先升后降的趋势,并在 T3 时达到最大,与 CK 相比,遮荫处理苗高增幅介于 7.80%—14.65%之间。与苗高不同,随着光照强度的减弱杉木地径整体呈下降趋势,T4 处理时达到最小值,与 CK 相比,遮荫处理地径降幅介于 17.07%—41.61%之间。可见,适当遮荫能促进苗高生长,而抑制地径生长。

2.1.2　遮荫对杉木幼苗生物量的影响

整体上,遮荫对杉木不同器官生物量均具有显著影响($P<0.05$)(图 2)。杉木幼苗根、茎、叶、总生物量在不同遮荫程度下变化趋势相同,均表现出随光照强度的减弱先降后升再降,并在 T2 处理达到峰值,分别较 CK 增加 13.69%、16.55%、30.88%、21.12%,但除叶生物量外二者之间均不存在显著差异($P>0.05$)。随着光照强度的减弱根冠比呈先升后降的趋势,并在 T1 时达到最大,较 CK 提高 10.01%,但二者差异不显著($P>0.05$)。可见,适度遮荫有利于生物量的积累,而过度遮荫则抑制生物量的积累。

2.1.3　遮荫对杉木幼苗苗木质量指数的影响

由图 3 可知,随着光照强度的减弱,杉木苗木质量指数呈先降后升再降的趋势,并在 T2 时最大,显著高于 T3 和 T4($P<0.05$)。此外,与 CK 相比,除 T2 外,其余处理苗木质量指数均小于 CK,降幅介于 4.03%—68.51%之间。

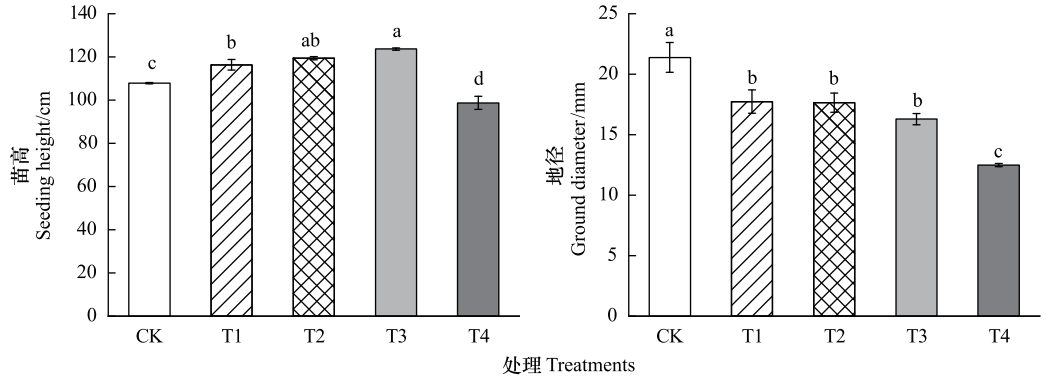


图 1 遮荫对杉木苗高和地径生长的影响

Fig.1 Effects of shading on the growth of seedling height and ground diameter of *Cunninghamia lanceolata*

不同字母表示不同遮荫处理之间差异显著(P<0.05)

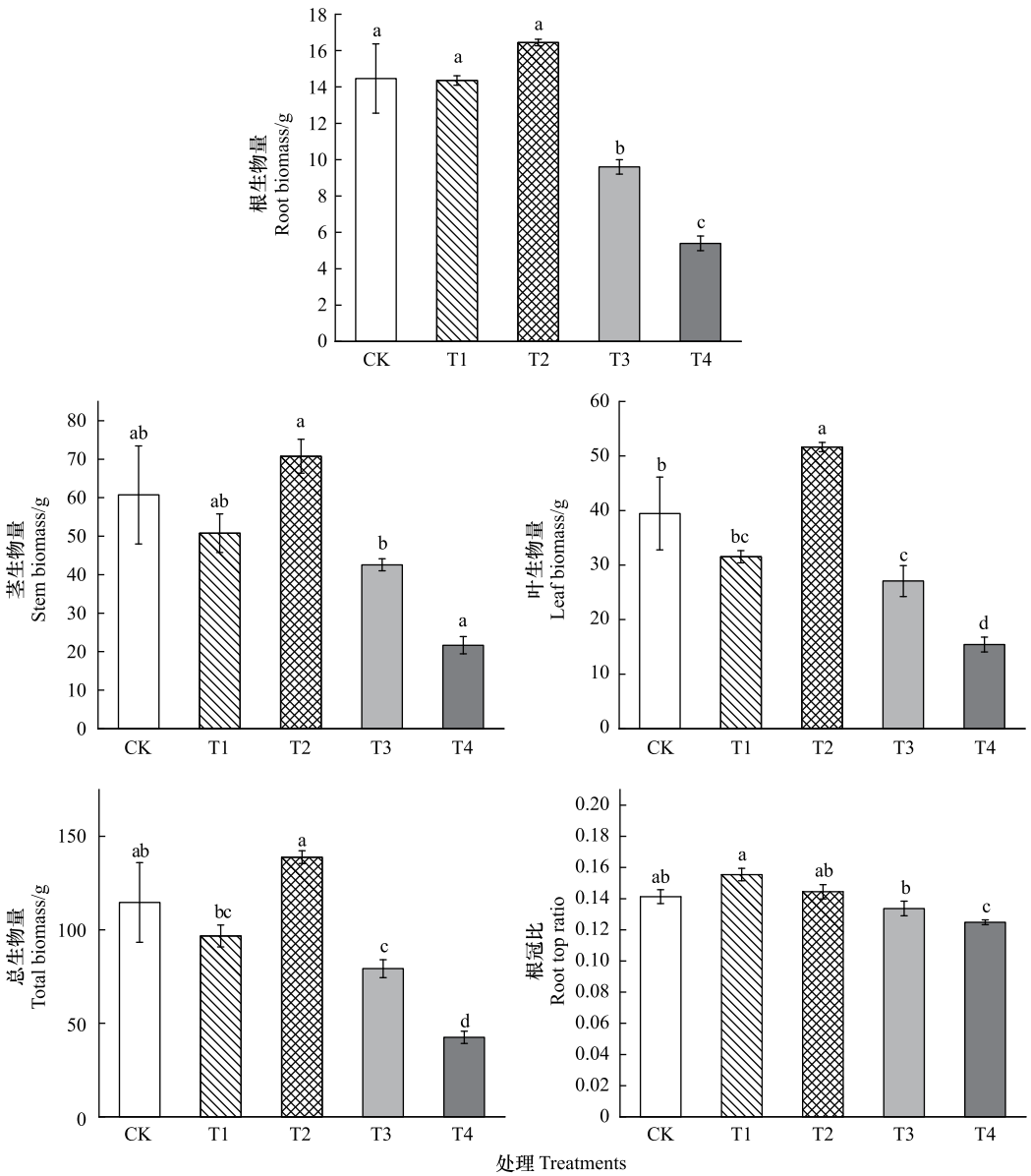


图 2 遮荫对杉木幼苗各器官生物量的影响

Fig.2 Effects of shading on the biomass in different organs of *C. lanceolata* seedlings

2.2　遮荫对土壤有机碳、全氮的影响

由图 4 可以看出,随着光照强度的减弱,土壤有机碳含量呈先升后降再升的趋势,在 T4 遮荫处理达到最大值,显著高于其他处理($P<0.05$),并较 CK 提高 31.03%。与 CK 相比,尽管遮荫处理不同程度降低土壤全氮含量,但不同处理间土壤全氮含量不存在显著差异($P>0.05$)。

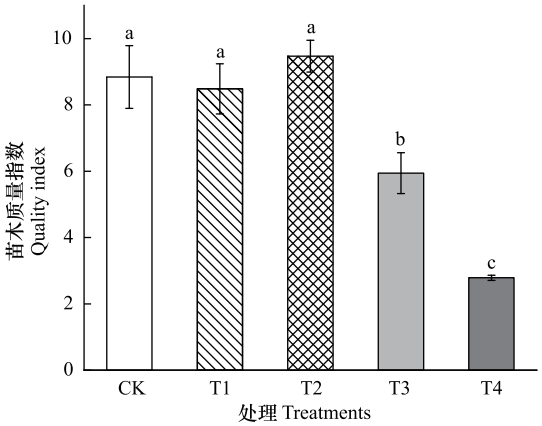


图 3　遮荫对杉木幼苗苗木质量指数的影响

Fig. 3　Effect of shading on the seedlings quality index of *C. lanceolata*

2.3　遮荫对土壤碳代谢酶活性的影响

通过分析碳代谢酶对不同遮荫处理的响应(图 5),发现不同处理下土壤纤维素酶(S-CL)和过氧化氢酶(S-CAT)活性整体均随光照强度的减弱呈先降后升的趋势,并分别在 T4、T3 处理达到最大值,较 CK 增加 5.51%、0.54%,而其余遮荫处理下 S-CL 和 S-CAT 活性均小于 CK。与 CK 相比,遮荫不同程度提高土壤蔗糖酶(S-SC)、酸性转化酶(S-AI)和木质素过氧化物酶(S-LiP)的活性,且均在 T4 时达到最大,分别较 CK 显著增加 72.50%、150.49%和 185.06%($P<0.05$)。随着光照强度的减弱,土壤多酚氧化酶(S-PPO)活性呈先升后降再升的变化趋势,除 T3 外,其余遮荫处理的 S-PPO 活性均显著高于 CK($P<0.05$),增幅介于 32.46%—46.66%之间。土壤淀粉酶(S-AL)活性随遮荫程度的增加呈先降后升再降的趋势,在 T2 遮荫时达到最大值,较 CK 增加了 4.54%,但二者之间差异不显著($P>0.05$)。

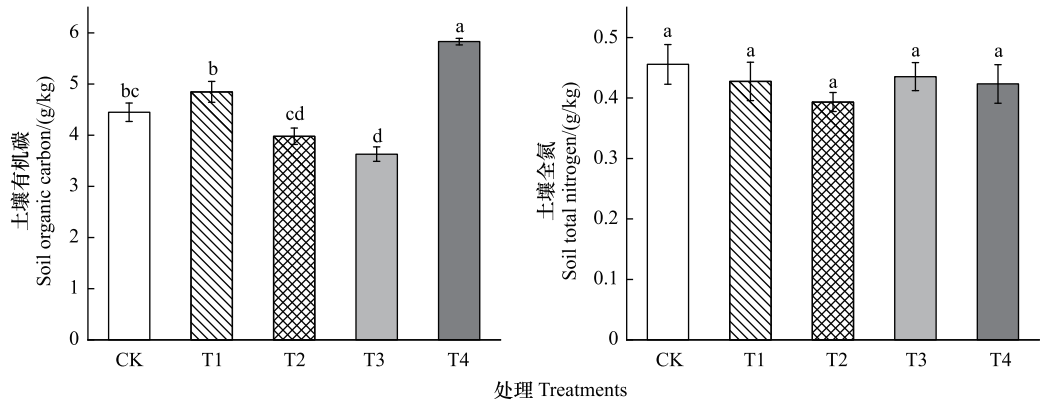


图 4　遮荫对土壤有机碳、全氮的影响

Fig.4　Effects of shading on the contents of soil organic carbon and total nitrogen

2.4　遮荫对土壤氮代谢酶活性的影响

不同遮荫处理下 5 种氮代谢酶活性变化存在一定差异(图 6)。与 CK 相比,遮荫不同程度降低了土壤脲酶(S-UE)活性,降幅介于 4.84%—15.09%之间,且在 T3 处理达到最小值,显著低于 CK($P<0.05$)。除 T1 外,不同遮荫处理下土壤硝酸还原酶(S-NR)活性,均显著低于 CK($P<0.05$),且在 T2 达到最低,较 CK 下降 61.40%。相反,T2 时土壤亚硝酸还原酶(S-NiR)活性显著高于其他处理,较 CK 显著增加 42.93%($P<0.05$),而其余处理之间均不存在显著差异($P>0.05$)。此外,与 CK 相比,土壤 N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶(S-NAG)活性除 T1 和 T3 处理显著高于 CK 外,其余遮荫处理与 CK 之间均不存在显著差异。土壤几丁质酶(S-C)活性随光照强度减弱呈先降后升再降趋势,在 T2 时最小,较 CK 显著下降 19.47%($P<0.05$),T3 处理时达到最大值,较 CK 显著增加 22.96%($P<0.05$)。

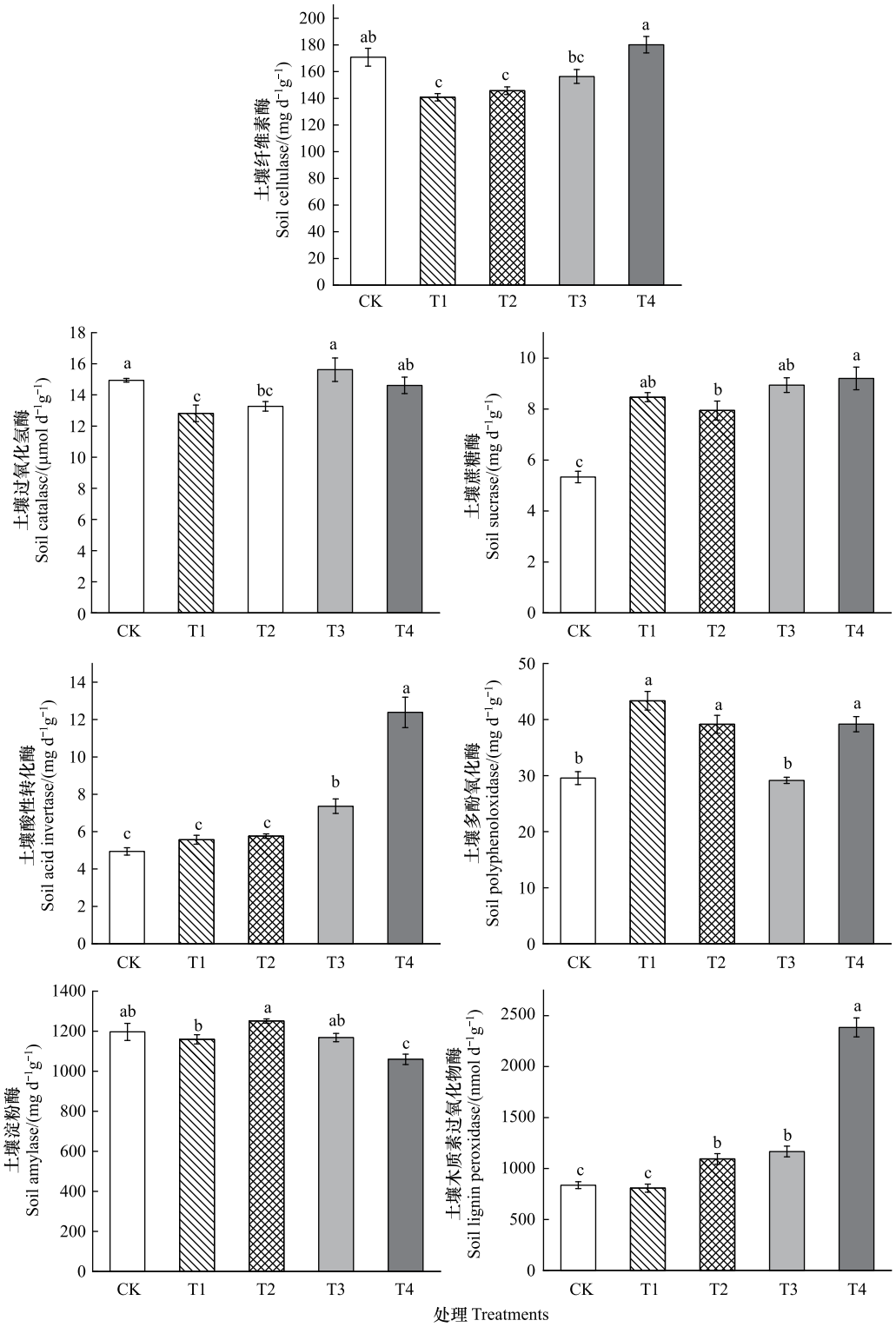


图 5 遮荫对土壤碳代谢酶活性的影响

Fig.5 Effects of shading on soil carbon metabolism enzyme activities

2.5 土壤碳氮代谢酶与有机碳、全氮的冗余分析

RDA 分析结果显示,RDA1 约束轴的解释率为 76.61%,RDA2 约束轴的解释率为 21.63%,土壤酶中解释度较高的酶为 S-AL、S-UE、S-PPO、S-AI、S-CL,分别为 34.40%、20.60%、18.20%、9.10%、4.20%。S-LiP、S-AI、S-

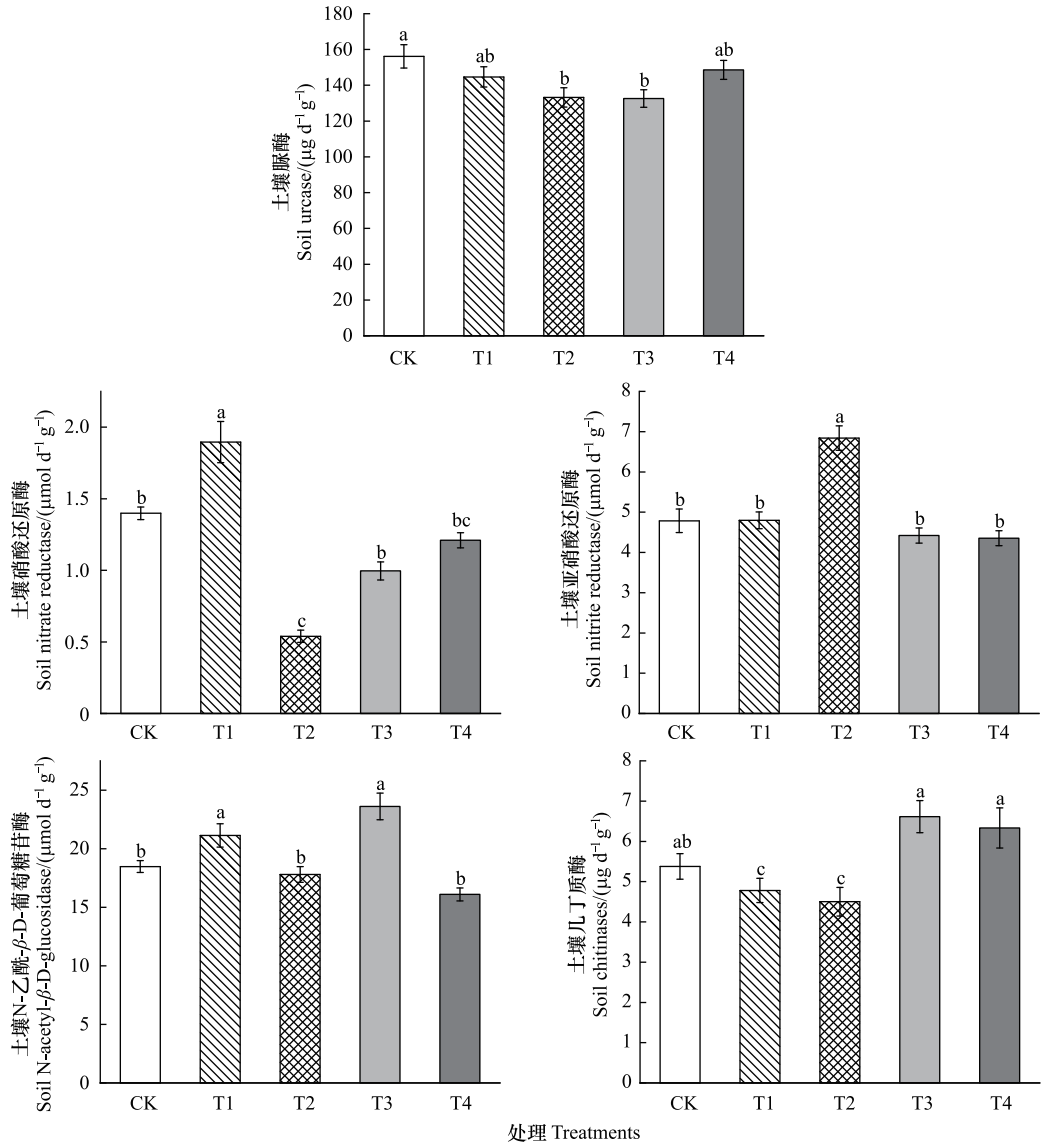


图 6　遮荫对土壤氮代谢酶活性的影响

Fig.6　Effect of shading on soil nitrogen metabolism enzyme activities

PPO、S-CL 与 SOC 之间,S-UE、S-NR 与 TN 之间夹角较小,方向相同,可认为具有较强的正相关关系(图 7)。S-LiP、S-AI、S-PPO 在 SOC 轴上方向相同且投影较长,因此对 SOC 影响较大,TN 轴 S-UE、S-NR 投影较长,贡献较大。

3　讨论

3.1　遮荫对杉木幼苗生长的影响

光是影响植物生长发育的关键环境因子,不仅可为植物正常生长提供能量,而且还能作为信号分子对植物生长发育产生调控[30]。研究表明,在不同光环境下植物主要通过对其体内光合碳同化产物合成、运输、及其在地上和地下部之间的分配等一系列过程的调控,来适应光环境的变化,增强其对不同光环境的适应能力[4,31]。而苗高、地径和生物量等与苗木质量密切相关的生长指标则能在一定程度上反映苗木对不同光环境的适应策略,与苗木对资源的获取、利用关系密切。本研究发现,随着光照强度的减弱,杉木根、茎、叶生物量、苗木质量指数和根冠比均呈先升后降的趋势,除根冠比在 T1 (光强 856.31 μmol m^{-2} s^{-1})时最大外,其余各指

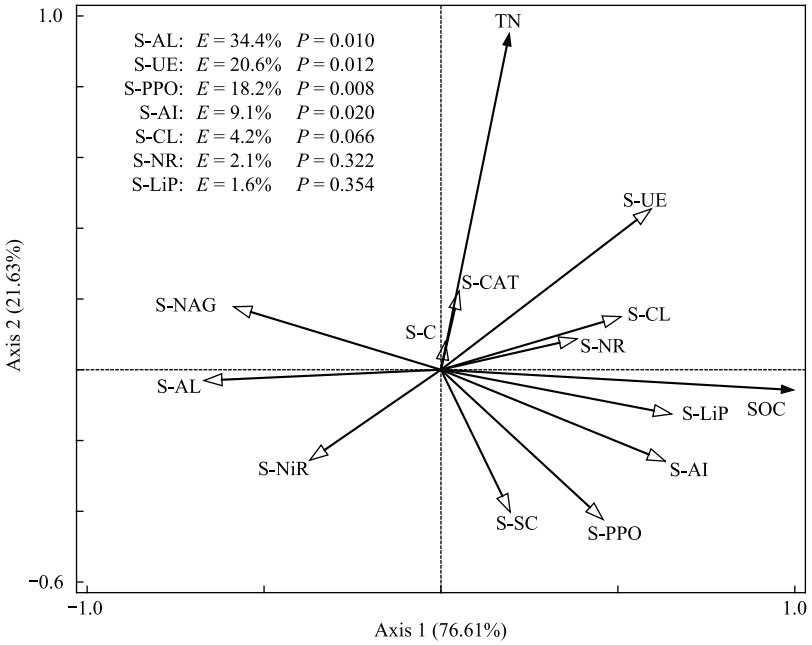


图 7 土壤有机碳、全氮与土壤碳氮代谢酶的 RDA 排序

Fig.7 The RDA sorting order of soil organic carbon, total nitrogen, soil carbon and nitrogen metabolic enzymes

标均在 T2 (光强 542.68 μmol m^{-2} s^{-1})时达到最大值,而当光照强度进一步下降时,植株生物量、根冠比等相关生长指标则开始出现不同程度下降,这主要由于过度遮荫导致光强过低,苗木在弱光环境下因获取光能严重不足,导致碳同化产物合成能力受阻,从而使苗木生长受抑[32],这与刘青青的研究结果[33]类似,说明在适宜光照环境中,植物能通过提高光合速率,促进碳同化产物合成,增加地上部分和根的生物量,促进苗木生长,而过度遮荫则会抑制其生长[4]。类似研究结果在青桐幼苗(*Firmiana platanifolia*)[34]、粗肋草(*Aglaonema*)[1]和刺槐(*Robinia pseudoacacia L.*)[35]中也有发现。此外,在不遮荫条件下杉木生长相关指标同样低于 T2 处理,这可能由于过强的光照(特别是夏日的午后),叶片蒸腾速率过快,加剧热能耗散,引起气孔关闭,降低胞间 CO_2浓度,导致光合速率降低,甚至造成光系统反应中心暂时或永久失活,从而光合碳同化产物积累减少,影响苗木生长[4]。众所周知,当环境中光强变弱时,植物为适应变化的光环境,会在形态学上做出一定的改变,比如,通过促进其茎的快速伸长使其与周围植物竞争中取得优势,以获取更多的光照资源,这种现象被称为“避荫反应”[4]。本研究中,我们也发现随着遮荫程度的增大,杉木幼苗苗高逐渐增加,地径逐渐下降,表现出典型的“避荫反应”,且在 T3(光强 382.08 μmol m^{-2} s^{-1})时其苗高最大,而当将遮荫程度进一步提高到 T4(光强 219.56 μmol m^{-2} s^{-1})时,其苗高地径和其他生长指标均发生显著下降,无法表现出典型的“避荫反应”。Wang 等[36]在马尾松幼苗对不同光照强度响应的生理研究中也发现,适度遮荫条件下马尾松幼苗也表现出典型的“避荫反应”,而当之遮荫率提高到 50%时其苗高和地径均发生显著下降。由此可见,尽管不同植物种类的最佳“避荫反应”所需的光强存在差异,但过度遮荫均会导致苗木由于无法获得充足的光能进行光合作用,使其正常生长受到严重影响[36]。

3.2 遮荫对土壤碳氮代谢酶活性的影响

遮荫除了上述提及的对植物本身光合生理过程及其光合碳同化产物分配产生影响从而对植物生长产生调控外,还可以通过影响植物向土壤中释放根系分泌物,影响土壤中 C、N 代谢酶的活性,从而对土壤中 C、N 元素循环乃至植物的生长产生影响[37]。土壤酶是表征土壤健康的重要指标,在催化土壤养分循环中扮演着关键角色[38]。大量研究发现,土壤酶中的纤维素酶(S-CL)、土壤蔗糖酶(S-SC)、土壤酸性转化酶(S-AI)、土壤淀粉酶(S-AL)、土壤木质素过氧化物酶(S-LiP)主要参与有机质的分解,从而为微生物的生长提供碳源,在

土壤碳循环中发挥重要作用[39]。本研究中,我们发现在 T4 处理下,S-CL、S-SC、S-AI、S-LiP 活性最大。尽管前人研究表明,温度和水分对土壤酶活性具有重要影响,但本研究结果显示可能与遮荫引起的土壤含水量和温度变化关系不大。主要证据如下:首先,一般而言随着含水率的增加会导致土壤酶活性的下降[40],而本研究中过度遮荫理论上会增加土壤含水率,但该处理中上述土壤酶活性却最高。而本研究为保持不同处理水分状况一致,在处理期间每周定期浇水 2—3 次,因此,基本上排除了水分的影响。其次,增温处理对土壤酶活性通常都表现出促进作用[41],而本研究中过度遮荫处理理论上温度是最低的,但它的土壤酶活却最高,因此,遮荫引起的温度变化也不大可能是导致上述酶活升高的主要原因。此外,研究表明土壤特性特别是土壤中底物/养分有效性也是影响土壤酶活性的重要因素[42]。多数研究认为当土壤基质中养分含量较低时,微生物为满足自身生长需要,会产生更多的酶以促进其对土壤养分的利用[43—44],但是需要注意的是当土壤肥力整体过低或土壤中某种元素,如氮或磷过低时,也会限制微生物生长进而影响酶活性[45]。而在本研究中,由于所用的培养基质为养分含量低特别是磷含量极度缺乏的富铁铝化酸性土壤,因此,这可能是导致不同处理酶活出现这种变化规律的原因。与过度遮荫相比,尽管其他光强处理理论上可将更多光合作用固定的碳以根系分泌物的形式运输到地下,从而引起根际土壤正向激发效应,促进微生物的生长,提高微生物代谢活性,进而间接提高酶活性,然而这与本研究结果不一致,这主要可能是由于土壤养分的缺乏限制了根系分泌物介导的土壤激发效应,而如果在整体肥力比较高的土壤上遮荫程度低的土壤酶活应该会高于过度遮荫处理。此外,还有研究认为遮荫引起土壤酶活性变化还与苗木所处的生长期有关,水稻在抽穗期和扬花期土壤具有较高的过氧化氢酶、转化酶和脲酶活性,而在灌浆期土壤整体酶活性均处于较低水平[46]。由此可见,引起土壤酶活性变化的因素非常多,可能由多个因素共同决定,过度遮荫引起的土壤 C 循环酶活性升高的确切机制如何,有待进一步研究。此外,除土壤淀粉酶(S-AL),其他土壤酶活,如过氧化氢酶(S-CAT)和多酚氧化酶(S-PPO)也并不是在 T2 时最大,但植株生长是在 T2 处理下最好,这一方面可能由于在 T2 遮荫时,土壤酶具有更高的催化效率,使单位微生物产生的酶量降低[41],或者在 T2 时土壤酶活就已经能够维持土壤中养分的正常周转,从而有效促进苗木生长。上述研究结果共同说明不同处理下土壤酶活性表现出相对复杂的变化规律,当然这与土壤酶活性受多种因素的协同调控,导致酶活性与生长之间缺乏明确的关系有关。

作为陆地生态系统氮循环的关键环节,土壤氮循环酶介导的氮素转化是决定土壤中氮积累和氮素养分水平的重要因素,而这一过程受到诸多因素的影响和调节,如土壤含水量、温度、土壤性质以及微生物活性等[47]。本研究中,在生长最好的 T2 遮荫条件下,土壤全氮(TN)含量最低,而且除土壤亚硝酸还原酶(S-NiR)外,其他土壤氮代谢酶也均维持在相对较低水平。如前所述,在本研究条件下水分可能不是导致不同处理氮循环酶发生变化的因素;而温度也不是导致 T2 处理下氮循环酶维持较低水平的主要原因。因为增温一般有利于土壤酶活性的提高,而该处理下土壤温度介于 CK 和过度遮荫处理之间。研究认为土壤氮素转化酶活性变化与土壤中有机质/碳含量关系密切,随着土壤中有机质/碳含量的增加,土壤中可矿化有机氮和可被微生物利用的活性碳比例增加,从而增加土壤氮转化酶活性[48—49],这也与 T2 处理下土壤具有较低土壤 SOC 含量的结果相吻合。此外,土壤微生物还参与土壤氮素养分元素循环的各个关键环节,因此土壤微生物的量和活性决定了不同条件下土壤酶活性的高低,而土壤微生物量和活性又与土壤肥力密切相关[50]。在本研究较低的土壤肥力基质中,土壤微生物量和活性均较低,限制了土壤酶活性的提高,特别是 T2 遮荫处理中较低的氮素含量一定程度上造成土壤酶对遮荫的响应差异。此外,遮荫处理时间也在很大程度上决定着土壤酶对遮荫的响应,本研究仅分析了遮荫 6 个月后不同处理土壤酶活变化规律,因此酶活变化规律对生长规律的解释度不高,后期应加强对遮荫不同时期土壤碳氮酶活性变化规律的研究,以期更深入全面了解遮荫引起土壤酶变化与苗木生长的关系及其调控机制。鉴于遮荫引起土壤酶活性变化由多个因素共同决定,未来研究中可结合多个影响因素,通过建立模型等方法进行综合分析,找出遮荫影响土壤酶活性变化的关键因子。

4　结论

综上所述,30%—55%遮荫即光强介于 542.68—856.31 μmol m^{-2} s^{-1}之间有利于杉木幼苗的生长,而过度

遮荫或不遮荫一定程度上抑制苗木生长。适度遮荫可能通过提高 S-CAT、S-AL、S-PPO、S-UE、S-NR、S-NiR、S-NAG 等酶的活性来影响土壤中碳、氮养分的转化吸收,促进幼苗生长,但土壤酶活性对光强的响应确切调控机制还有待深入研究。

参考文献(References):

[1] 许珊珊, 唐银, 钟明慧, 李玲燕, 伍丽华, 林开敏, 曹光球, 叶义全. 遮阴对粗肋草生长、光合特性和养分含量的影响. 草业科学, 2022, 39(10): 2083-2094.

[2] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 汪滢, 卢钰茜, 郑群瑞. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应. 生态学报, 2012, 32(12): 3841-3848.

[3] 牛建峰, 冯泽中, 孙振杰, 王伟伟, 张晓雯, 梁广津, 王立军, 李晓捷, 王广策. 不同强度光强胁迫对海带(Saccharina japonica)幼苗光合生理的影响. 海洋与湖沼, 2023, 54(1): 160-172.

[4] 唐银, 杨培蓉, 吕宁宁, 刘子晗, 钟淑芳, 黄金华, 沈子宇, 郑雪燕, 许珊珊, 曹光球, 叶义全. 遮阴对杉木幼苗生长及光合特性的影响. 应用与环境生物学报, 2023, 29(5): 1084-1092.

[5] 梅嘉仪, 甘东波, 朱恩永, 程玉娜. 桉树人工林土壤酶活性研究进展. 南方林业科学, 2021, 49(4): 42-46.

[6] Burns R G, DeForest J L, Marxsen J, Sinsabaugh R L, Stromberger M E, Wallenstein M D, Weintraub M N, Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58: 216-234.

[7] 关松荫. 土壤酶活性影响因子的研究——Ⅰ.有机肥料对土壤中酶活性及氮磷转化的影响. 土壤学报, 1989, 26(1): 72-78.

[8] 王一, 栾军伟, 刘世荣. 根系去除改变了毛竹林土壤酶活性对氮磷添加的响应. 生态学报, 2023(16): 1-13.

[9] 钟明慧, 杨培蓉, 吕宁宁, 洪凯, 许珊珊, 叶义全. 杉木组培苗生根配方的筛选及对内源激素的影响. 亚热带农业研究, 2022, 18(3): 169-175.

[10] 李茂, 林开敏, 郑鸣鸣, 任正标, 许珊珊, 曹光球, 叶义全. 指数施肥对杉木苗期基质中微生物功能多样性的影响. 应用与环境生物学报, 2021, 27(1): 54-61.

[11] 李茂, 任正标, 郑鸣鸣, 洪凯, 许珊珊, 叶义全, 林开敏. 指数施肥对杉木优良无性系生长和光合特性的影响. 应用与环境生物学报, 2020, 26(2): 400-409.

[12] 唐银, 李玲燕, 许珊珊, 钟明慧, 郑雪燕, 叶义全. 不同光质对杉木组培苗生根的影响及其机理初探. 西北植物学报, 2022, 42(4): 609-618.

[13] 黄娟, 吴鹏飞, 程浩, 马祥庆. 杉木愈伤组织的继代增殖与植株再生. 森林与环境学报, 2018, 38(1): 20-26.

[14] 郭琪, 伍越, 郑会全, 胡德活, 胡瑞阳, 韩娟, 李云, 孙宇涵. 不同培养条件及其组合对杉木无性系 T-c22 组培苗不定根诱导的影响. 北京林业大学学报, 2023, 45(1): 59-69.

[15] 吴夏雷, 韩超, 孙宇涵, 曹森, 胡瑞阳, 徐金良, 郑会全, 李云. 杉木体细胞胚胎发生胚性愈伤组织诱导条件的优化. 北京林业大学学报, 2020, 42(2): 79-86.

[16] 朱晗, 罗红艳, 李勇, 曹光球, 许冠军, 舒创, 林开敏, 叶义全. 扦插密度对杉木优良无性系扦插苗生长的影响. 亚热带农业研究, 2018, 14(4): 236-241.

[17] 周新华, 姚甲宝, 肖智勇, 曾平生, 周默, 李家彧. 穗条尺寸和植物生长调节剂对杉木扦插生根的影响. 西南林业大学学报(自然科学), 2018, 38(5): 52-57.

[18] 孟庆银. 穗条长度和基质配比对杉木扦插容器苗生长的影响. 湖南林业科技, 2023, 50(4): 51-55.

[19] 李玲燕, 唐银, 钟明慧, 郑雪燕, 许珊珊, 曹光球, 叶义全. 缓释肥对杉木容器苗生长、光合生理和养分积累的影响. 广西植物, 2023, 43(6): 1059-1069.

[20] 周丽丽, 刘爱琴, 唐莉娜, 牛宁, 刘鑫鼎. 不同养分配施对'云烟 87'叶绿素与 SPAD 的影响. 中国农学通报, 2012, 28(13): 147-154.

[21] 赖慧捷, 李惠通, 宋政凯, 苏铁, 侯政杰, 刘爱琴. 配方施肥对杉木幼苗生长及抗氧化特性的影响. 江西农业大学学报, 2021, 43(3): 598-609.

[22] 刘欢, 王超琦, 吴家森, 郭联华. 氮素指数施肥对杉木无性系苗生长及养分含量的影响. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3123-3128.

[23] 李惠通, 牛宁, 贾代东, 魏志超, 吴鹏飞, 刘爱琴. 基于二次通用旋转设计的杉木苗期施肥营养诊断研究. 中国土壤与肥料, 2017(1): 73-79.

[24] Chen J Q, Zhao G Y, Wei Y H, Dong Y H, Hou L Y, Jiao R Z. Isolation and screening of multifunctional phosphate solubilizing bacteria and its growth-promoting effect on Chinese fir seedlings. Scientific Reports, 2021, 11: 9081.

[25] 刘青青, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 王正宁, 马祥庆, 刘博. 杉木和木荷种子萌发及幼苗生长对光梯度的响应. 应用生态学报, 2019, 30(9): 2955-2963.

[26] 尹子旭, 卢玉生, 张美曼, 姜小雨, 严欣荣, 黄兰鹰, 官凤英. 光、氮及其互作对设施绿竹叶片碳氮代谢的影响. 生态学杂志, 2020, 39

(12): 3979-3988.

[27] 鲍士旦.土壤农化分析.3 版.北京:中国农业出版社,2000.

[28] 彭木, 向智文, 周防震, 黄秀芳, 闫少鹏. 碱蓬属植物对根际土壤理化性质和酶活性的影响. 东北林业大学学报, 2023, 51(2): 104-110.

[29] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 中国农业出版社, 1986.

[30] Menezes K M S, Silva D K A, Gouveia G V, Da Costa M M, Queiroz M A A, Yano-Melo A M. Shading and intercropping with buffelgrass pasture affect soil biological properties in the Brazilian semi-arid region. Catena, 2019, 175: 236-250.

[31] 梁永富, 易家宁, 王康才, 薛启, 隋利. 遮阴对多花黄精生长及光合特性的影响. 中国中药杂志, 2019, 44(1): 59-67.

[32] 顾雪丹, 吕东, 赵祐, 陈刚, 张涛, 王立, 褚敏. 遮阴对红砂幼苗生长及光合特性的影响. 干旱区资源与环境, 2023, 37(8): 145-152.

[33] 刘青青, 马祥庆, 李艳娟, 庄正, 杜子龙, 邢先双, 刘博. 杉木种子萌发及幼苗生长对光强的响应. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3845-3852.

[34] 智西民, 王梦颖, 牛畔青, 杨瑶, 蒋梦琳, 胡云一, 陈良华, 高顺. 遮荫对青桐幼苗生长性状与化学计量特征的影响. 生态学杂志, 2021, 40(3): 664-671.

[35] 徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, 2010, 30(12): 3098-3107.

[36] Wang H Y, Wu F, Li M, Zhu X K, Shi C S, Ding G J. Morphological and physiological responses of Pinus massoniana seedlings to different light gradients. Forests, 2021, 12(5): 523.

[37] Paez A, Michael Gebre G, Gonzalez M E, Tschaplinski T J. Growth, soluble carbohydrates, and aloin concentration of Aloe vera plants exposed to three irradiance levels. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(2): 133-139.

[38] 李增强, 张贤, 王建红, 曹凯, 徐昌旭, 曹卫东. 化肥减施对紫云英还田土壤活性有机碳和碳转化酶活性的影响. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(4): 525-534.

[39] 边雪廉, 赵文磊, 岳中辉, 王慧一, 焦浩, 隋海霞. 土壤酶在农业生态系统碳、氮循环中的作用研究进展. 中国农学通报, 2016, 32(4): 171-178.

[40] Xiao H, Yang H L, Zhao M L, Monaco T A, Rong Y P, Huang D, Song Q, Zhao K, Wang D P. Soil extracellular enzyme activities and the abundance of nitrogen-cycling functional genes responded more to N addition than P addition in an Inner Mongolian meadow steppe. Science of the Total Environment, 2021, 759: 143541.

[41] 王一, 刘彦春, 刘世荣. 暖温带森林土壤酶活性对增温的响应及其环境解析. 林业科学研究, 2017, 30(1): 117-124.

[42] Koch O, Tscherko D, Kandeler E. Temperature sensitivity of microbial respiration, nitrogen mineralization, and potential soil enzyme activities in organic alpine soils. Global Biogeochemical Cycles, 2007, 21(4):B4017-1-B4017-11.

[43] Ma W J, Li J, Gao Y, Xing F, Sun S N, Zhang T, Zhu X Z, Chen C, Li Z. Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi-arid grassland ecosystem. Science of the Total Environment, 2020, 703: 134691.

[44] 刘仁, 陈伏生, 方向民, 万松泽, 卜文圣, 王辉民, 李建军. 凋落物添加和移除对杉木人工林土壤水解酶活性及其化学计量比的影响. 生态学报, 2020, 40(16): 5739-5750.

[45] Mou Z J, Kuang L H, Zhang J, Li Y, Wu W J, Liang C, Hui D F, Lambers H, Sardans J, Peñuelas J, Liu J X, Ren H, Liu Z F. Nutrient availability and stoichiometry mediate microbial effects on soil carbon sequestration in tropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 186: 109186.

[46] 郑有飞, 李萍, 吴芳芳. 地表太阳辐射减弱下麦田土壤酶活性及有效养分的动态变化. 大气科学学报, 2012, 35(4): 487-494.

[47] 翁伯琦, 郑祥洲, 丁洪, 王煌平. 植被恢复对土壤碳氮循环的影响研究进展. 应用生态学报, 2013, 24(12): 3610-3616.

[48] 贾俊仙, 李忠佩, 车玉萍. 添加葡萄糖对不同肥力红壤性水稻土氮素转化的影响. 中国农业科学, 2010, 43(8): 1617-1624.

[49] Vallejo A, Skiba U M, García-Torres L, Arce A, López-Fernández S, Sánchez-Martín L. Nitrogen oxides emission from soils bearing a potato crop as influenced by fertilization with treated pig slurries and composts. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(9): 2782-2793.

[50] 杨莉琳, 姚琦馥, 梁琍, 鲁小明. 土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展. 中国生态农业学报: 中英文, 2020, 28(10): 1543-1550.