

DOI: 10.20103/j.stxb.202310072146

刘冲, 朱运, 邓健, 徐莉萍, 张丹, 王晨枫, 欧阳洪梁, 李江文. 黄土高原次生林演替过程土壤氮矿化特征及其影响因素. 生态学报, 2024, 44(14): 6346-6356.

Liu C, Zhu Y, Deng J, Xu L P, Zhang D, Wang C F, Ouyang H L, Li J W. The soil nitrogen mineralization and its influencing factors during secondary forest succession in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6346-6356.

# 黄土高原次生林演替过程土壤氮矿化特征及其影响因素

刘冲<sup>1,2</sup>, 朱运<sup>1</sup>, 邓健<sup>1,3,\*</sup>, 徐莉萍<sup>1</sup>, 张丹<sup>1</sup>, 王晨枫<sup>1</sup>, 欧阳洪梁<sup>1</sup>, 李江文<sup>1,2</sup>

1 延安大学生命科学学院, 延安 716000

2 陕西省红枣重点实验室(延安大学), 延安 716000

3 黄土高原应用生态陕西省高等学校重点实验室, 延安 716000

**摘要:** 土壤氮矿化速率限制着森林土壤有效氮素供给能力, 但目前关于黄土高原次生林演替过程土壤氮矿化特征的认识还不清楚。选择黄土高原黄龙山次生林区草本阶段、灌木阶段、先锋乔木群落阶段、混交森林群落阶段和顶级森林群落阶段等 5 个演替阶段的 9 种群落类型, 测定了其林下土壤氮矿化速率, 并分析了土壤理化性质、凋落物养分特征和土壤酶活性及其对氮矿化的影响。结果表明: 随着演替进展, 土壤有机碳和氮不断积累, 土壤硝态氮和铵态氮含量逐渐增加, 凋落物养分和土壤酶活性也发生了显著变化。土壤硝化速率从草本群落阶段到顶级森林群落阶段显著增加了 71.73%; 土壤氨化速率一直为负值且持续负向增加; 土壤净矿化速率从草本群落阶段的  $(0.16 \pm 0.06) \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$  逐渐增加到混交森林阶段的  $(0.31 \pm 0.08) \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , 但从混交林群落到顶级森林群落阶段有所下降。土壤理化性质(路径系数 -0.530) 和酶活性(路径系数 -0.268) 对氮矿化速率有显著的直接作用; 凋落物养分对氮矿化速率的影响来自于其直接作用(路径系数 -0.283) 和通过调控土壤理化性质、酶活性产生的间接影响(路径系数 -0.315)。结果有助于认识黄土高原植被演替过程中土壤氮循环过程, 对森林可持续经营也有一定的意义。

**关键词:** 氮矿化; 次生林; 演替; 酶活性; 黄土高原

## The soil nitrogen mineralization and its influencing factors during secondary forest succession in the Loess Plateau

LIU Chong<sup>1,2</sup>, ZHU Yun<sup>1</sup>, DENG Jian<sup>1,3,\*</sup>, XU Liping<sup>1</sup>, ZHANG Dan<sup>1</sup>, WANG Chenfeng<sup>1</sup>, OUYANG Hongliang<sup>1</sup>, LI Jiangwen<sup>1,2</sup>

1 College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China

2 Shaanxi Key Laboratory of Chinese Jujube (Yan'an University), Yan'an 716000, China

3 Key Laboratory for Applied Ecology of Loess Plateau, Shaanxi Province, Yan'an 716000, China

**Abstract:** The rate of soil nitrogen mineralization can determine the supply capacity of available nitrogen in forest soil, but it is not yet fully understood in the succession process of secondary forests on the Loess Plateau. This study selected nine plant communities from five succession stages (herbaceous community stage, shrub community stage, pioneer forests community stage, mixed forest stage and climax forest community stage) in the secondary succession forest area of Huanglong Mountain area on the Loess Plateau as sample lands. The soil nitrogen mineralization rate was measured, and the

**基金项目:** 陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2024JC-YBMS-224); 榆林市科技计划项目(2023-CXY-212); 国家级大学生创新创业训练计划项目(202310719001)

收稿日期: 2023-10-07; 采用日期: 2024-06-19

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: deng070502@126.com

soil physicochemical properties, litter nutrient characteristics, soil enzyme activities and their impact on nitrogen mineralization were analyzed. The results revealed a continuous accumulation of soil organic carbon and nitrogen with the progression of succession, and the soil nitrate and ammonium nitrogen contents also gradually increased. Litter nutrients and soil enzyme activities changed significantly along with succession. The soil nitrification rate increased by 71.73% from the herbaceous community stage to climax forest community stage, while the ammonification rate remained negative and continued to increase negatively with succession. The soil net mineralization rate increased from  $(0.16 \pm 0.06) \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$  in the herbaceous community stage to  $(0.31 \pm 0.08) \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$  in the mixed forest stage, but decreased from the mixed forest to the climax forest community stage. Soil physicochemical properties (path coefficient  $-0.530$ ) and enzyme activities (path coefficient  $-0.268$ ) influenced the rate of nitrogen mineralization directly. The effect of litter nutrients on the nitrogen mineralization rate stemmed from both direct influence (path coefficient  $-0.283$ ) and indirect effect through the regulation of soil physicochemical properties and enzyme activities (path coefficient  $-0.315$ ). These results can contribute to our understanding of the soil nitrogen cycle during vegetation succession on the Loess Plateau, and help with the sustainable forest management.

**Key Words:** nitrogen mineralization; secondary forest; succession; enzyme activity; the Loess Plateau

氮(N)是森林植物生长必须的大量元素,也是土壤肥力中最活跃的营养元素之一<sup>[1]</sup>。植物凋落物和微生物死亡进入土壤中的大部分氮素以有机氮的形式存在,而有机氮只有经矿化作用才能转化为可以被植物吸收利用的矿质氮(主要包括铵态氮  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和硝态氮  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  等),故土壤氮素矿化是森林生态系统氮循环的关键过程<sup>[2]</sup>,氮矿化速率表征着土壤氮素供应能力<sup>[3]</sup>。在森林演替过程中,森林群落构成、凋落物、土壤理化性质等环境因子的变化会引起氮矿化速率改变,而氮矿化过程引起的矿质氮积累也会决定森林群落结构和演替方向<sup>[4]</sup>。因此,深刻理解森林演替过程中的土壤氮矿化演变特征,有助于加深对森林生态系统养分循环规律的认识。

土壤氮矿化是由土壤微生物介导的养分循环过程,因此其对外部环境的变化十分敏感<sup>[5]</sup>。森林群落演替会引起植物群落和土壤理化性质的强烈改变,并因此调控土壤氮矿化速率<sup>[6-7]</sup>。例如植被从草本群落演替到乔木林的过程,植物凋落物数量总体增加,向土壤输入较多的有机碳、氮作为矿化底物,这可能引起氮矿化速率的增加<sup>[5,8]</sup>。但演替过程中随着土壤养分尤其是矿质氮的积累,氮转化微生物不仅自身群落特征发生变化,也可能通过减少氮转化相关酶活性等途径降低对氮矿化的投入,引起矿化速率的下降<sup>[9]</sup>。而演替过程中土壤 pH、养分计量比、凋落物养分含量等因子的变化也会改变土壤氮矿化速率<sup>[10-11]</sup>。同时,土壤氮矿化的不同过程对森林演替的响应也有差异,例如南亚热带森林强酸性土壤氮矿化过程以硝化作用为主,且随演替进展不断增强,而氨化作用变化有限<sup>[12]</sup>;而中亚热带森林演替的初级阶段土壤铵态氮和氨化速率分别为矿质氮和矿化速率的主体,而高级期阶段硝态氮和硝化速率分别占绝对优势<sup>[8]</sup>。因此,森林演替过程中土壤氮矿化速率受到多种因子的调控,且在不同地区森林生态系统中的调控特征有所差异。

黄土高原是我国典型的生境脆弱区和植被恢复区,黄龙山林区是黄土高原保存较好的天然次生植被区,历史上该区原生植被遭受了严重破坏,但经过持续保护,形成了大面积的从草地群落到顶级乔木林群落的长序列次生演替群落类型<sup>[13]</sup>,为研究黄土高原次生演替群落养分循环过程提供了较好的平台。目前该区土壤氮矿化相关研究主要集中在氮沉降<sup>[14]</sup>、降水<sup>[15]</sup>和凋落物处理<sup>[16]</sup>等对草地氮矿化的影响和不同年限人工林<sup>[7]</sup>氮矿化特征上,关于次生森林群落演替过程中的土壤氮矿化特征还缺乏直接试验证据<sup>[17-18]</sup>。因此,本研究通过野外采样和室内培养结合,旨在明确黄龙山典型次生林群落演替过程土壤氮矿化特征及其影响因素,结果可为深入理解黄土高原次生植被恢复中的氮循环过程提供帮助。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于黄土高原南部的陕西省延安市黄龙山林区(109°38′—110°12′E, 35°28′—36°02′N), 海拔1000—1300 m。属暖温带半湿润与半干旱气候的过渡地带, 年均气温 10.6℃, 年均降水量 611.8 mm, 降水主要集中在7—9月, 土壤为灰褐土。该地区为黄土高原保存较好的一块天然次生植被区, 地带性植被为暖温带落叶阔叶林, 油松(*Pinus tabulaeformis*)林和辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林是当地最典型顶级森林群落类型, 主要由白桦(*Betula platyphylla*)林、山杨(*Populus davidiana*)林为主的先锋乔木群落演替而来; 灌木群落主要有黄刺玫(*Rosa xanthina* Lindl)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等。

### 1.2 试验设计和采样

根据研究区植被演替规律和现存植物群落调查, 选择来源一致的草本群落(HC)、灌木群落(SC, 黄刺玫灌丛)、先锋乔木群落(PC, 包括白桦林和山杨林)、混交森林群落(MC, 包括白桦-辽东栎混交林、山杨-辽东栎混交林、山杨-油松混交林)和顶级森林群落(CC, 包括油松林和辽东栎林)共5个演替阶段的9种群落类型进行研究, 样地基本特征见表1。每个群落类型选择立地条件相近、距离在3 km内(以保证气候条件一致)的标准样地3块, 每个样地内设置3个20 m×20 m的标准样方用于采样和调查。

草地年限为土地撂荒后自然恢复的年限, 灌木和乔木林的年限为林龄。混交林胸径、高度、密度分别用短线连接, 表示两种乔木树种的对应指标。

实验野外样品采集工作在2021年8月中旬开展, 于将于结束2周(以减少降雨对土壤的影响)后在每个样方内采用五点取样法, 用土钻采集0—10 cm的土壤样品, 混合后过2 mm筛后放入4℃冰盒内带回实验室; 同时在样方内随机选择5个25 cm×25 cm的样方, 采集其中未分解的凋落物, 带回实验室在65℃烘干后测定养分。

### 1.3 氮矿化速率测定

每份土壤样品取20 g(以干土计), 放入300 ml培养瓶内加去离子水至最大田间持水量的50%, 用封口膜封口(保证透气透水), 置于25℃的恒温培养箱中预培养3 d。采用称重法再次调节土壤含水量为最大田间持水量的40%, 然后进行为期28 d的正式培养, 培养期间每隔2 d打开封口膜通气30 min, 并调节土壤含水量。在正式培养的0 d和28 d在培养瓶中取10 g土壤样品放入离心管, 用2 mol/L的KCl溶液浸提1 h, 离心后用定量滤纸过滤, 测定土壤无机氮(硝态氮和铵态氮)含量。利用培养前后土壤铵态氮和硝态氮的含量差值及培养天数, 计算土壤净氨化速率、硝化速率和净氮矿化速率。计算公式如下:

$$\text{NitR} = ([\text{NO}_3^- - \text{N}]_{i+1} - [\text{NO}_3^- - \text{N}]_i) / \Delta t \quad (1)$$

$$\text{AmmR} = ([\text{NH}_4^+ - \text{N}]_{i+1} - [\text{NH}_4^+ - \text{N}]_i) / \Delta t \quad (2)$$

$$\text{MinR} = (N_{i+1} - N_i) / \Delta t \quad (3)$$

式中, NitR、AmmR和MinR分别表示土壤净硝化速率、净氨化速率和净氮矿化速率( $\text{mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ );  $[\text{NO}_3^- - \text{N}]_{i+1}$ 和 $[\text{NO}_3^- - \text{N}]_i$ 分别表示培养后和培养前硝态氮含量( $\text{mg/kg}$ );  $[\text{NH}_4^+ - \text{N}]_{i+1}$ 和 $[\text{NH}_4^+ - \text{N}]_i$ 分别表示培养后和培养前铵态氮含量( $\text{mg/kg}$ );  $N_{i+1}$ 和 $N_i$ 分别表示培养后和培养前土壤无机氮含量(即硝态氮和铵态氮含量之和,  $\text{mg/kg}$ );  $\Delta t$ 为培养天数(d)。

### 1.4 其它指标测定

土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)和凋落物有机碳(Litters organic carbon, LOC)采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定; 土壤、凋落物全氮(Total nitrogen, TN)经浓硫酸—高氯酸或过氧化氢消煮后采用全自动凯氏定氮仪(BUCHI, K375, 瑞士)测定; 土壤、凋落物全磷(Total phosphorus, TP)经浓硫酸-高氯酸或过氧化氢消煮后采用钼锑抗比色法测定; 土壤速效磷(Available phosphorus, AP)经碳酸氢钠浸提后采用钼锑抗比色法测定; 硝态氮(Nitrate nitrogen,  $\text{NO}_3^- - \text{N}$ )和铵态氮(Ammonium nitrogen,  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ )经氯化钾浸提后分别采用分光

表 1 研究样地基本特征  
Table 1 Basic Characteristics of the Study Sample Land

群落名称 Communities	演替阶段 Succession stage	年限 Age/a	坡度 Slope/(°)	海拔 Elevation/m	胸径 DBH/cm	高度 Height/m	乔木密度 Tree/shrub density/ (个/hm <sup>2</sup> )	郁闭度/盖度 Coverage/%	草本层优势植物 Dominant plants in the herbaceous layer
披碱草群落 <i>Elymus dahuricus</i> grassland	草本群落	4	21	1595	—	—	—	75.67±7.93	披碱草 <i>Elymus dahuricus</i> 、艾 <i>Artemisia argyi</i> 、大刺儿菜 <i>Cirsium</i> <i>arvense</i>
黄刺玫灌丛 <i>Rosa xanthina</i> Shrub	灌木群落	10	20	1456	3.6	2.2	741	44.67±4.50	狗尾草 <i>Setaria viridis</i> 、大刺儿菜 <i>Cirsium arvense</i> 、艾 <i>Artemisia argyi</i>
白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forests	先锋乔木群落	32	35	1402	16.3	13.9	1050	69.67±6.24	披针藁草 <i>Carex lancifolia</i> 、蛇莓 <i>Duchesnea indica</i> 、异叶败酱 <i>Patrinia heterophylla</i>
山杨林 <i>Populus davidiana</i> forests	先锋乔木群落	27	31	1430	14.2	12.1	1545	76.00±5.89	披针藁草 <i>Carex lancifolia</i> 、大火草 <i>Anemone tomentosa</i> 、黄腺香青 <i>Anaphalis aureopunctata</i>
白桦-辽东栎林 <i>Betula platyphylla</i> - <i>Quercus</i> <i>liaotungensis</i> forests	混交森林群落	57	35	1501	18.2—23.5	13.9	645—618	81.67±4.78	插田蕪 <i>Rubus coreanus</i> 、乌头叶蛇 葡萄 <i>Ampelopsis acuminifolia</i> 、披针 藁草 <i>Carex lancifolia</i>
山杨-辽东栎林 <i>Populus davidiana</i> - <i>Quercus liaotungensis</i> forests	混交森林群落	51	35	1531	18.1—20.2	13.0	846—741	84.00±0.82	臭草 <i>Melica scabrosa</i> 、三脉紫菀 <i>Aster ageratoides</i> 、披针藁草 <i>Carex lancifolia</i>
山杨-油松林 <i>Populus davidiana</i> - <i>Pinus tabulaeformis</i> forests	混交森林群落	61	38	1432	14.3—20.5	14.7	752—803	81.00±4.55	臭草 <i>Melica scabrosa</i> 、大火草 <i>Anemone tomentosa</i> 、匍匐委陵菜 <i>Potentilla reptans</i>
油松林 <i>Pinus tabulaeformis</i> forests	顶级森林群落	98	32	1450	18.9	17.3	1606	87.33±2.87	披针藁草 <i>Carex lancifolia</i> 、菝葜 <i>Smilax china</i> 、茜草 <i>Rubia</i> <i>cordifolia</i>
辽东栎林 <i>Quercus liaotungensis</i> forests	顶级森林群落	104	35	1530	16.7	13.0	1421	86.67±1.70	山罗花 <i>Melampyrum roseum</i> 、披针 藁草 <i>Carex lancifolia</i> 、冷水花 <i>Pilea notata</i>

光度法和靛酚蓝比色法测定;土壤 pH 采用 pH 计(水土比 2.5:1)测定,土壤电导率(Electrical conductance, EC)采用电导率仪测定。

土壤酶活性采用 96 微孔板荧光光度法进行测定,详细流程参考钟泽坤等<sup>[19]</sup>的方法,土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、 $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和碱性磷酸酶(ALP)测定分别以 4-甲基伞形酮酰- $\beta$ -D-吡喃葡萄糖苷(4-MUB- $\beta$ -D-glucopyranoside)、4-甲基伞形酮酰- $\beta$ -D-吡喃葡萄糖酸苷(4-MUB-Nacetyl- $\beta$ -D-glucosaminide)和 4-甲基伞形酮磷酸酯(4-MUB-phosphate)为底物,酶活性单位为  $\text{nmol g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 。

## 1.5 数据分析

碳、氮和磷获取酶计量比可以表征土壤微生物受养分限制的情况<sup>[20]</sup>。酶活性计量比(EEA)采用对数转化后的计量比值,计算公式如下:

$$\text{EEA}_{\text{CN}} = \ln \text{BG} / \ln \text{NAG} \quad (4)$$

$$\text{EEA}_{\text{CP}} = \ln \text{BG} / \ln \text{ALP} \quad (5)$$

$$\text{EEA}_{\text{NP}} = \ln \text{NAG} / \text{ALP} \quad (6)$$

酶化学计量的向量长度(Vector length, VL)和向量角度(Vector angle, VA)计算公式<sup>[23]</sup>如下:

$$\text{VL} = [(\ln \text{BG} / \ln \text{NAG})^2 + (\ln \text{BG} / \ln \text{ALP})^2]^{1/2} \quad (7)$$

$$\text{VA} = \text{Degrees}[\text{ATAN2}(\ln \text{BG} / \ln \text{ALP}, \ln \text{BG} / \ln \text{LAP})] \quad (8)$$

式中:Degrees 为角度转换函数,ATAN2 为反正切函数。VL 越大,表示 C 限制越大;VA < 45° 和 VA > 45° 分别表示 N 限制或 P 限制的相对程度,偏离程度越大,限制越强。

养分计量比采用摩尔比。对数据进行正态性检验后,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析指标在不同演替群落间的差异,在  $P=0.05$  水平下采用 LSD 法进行多重比较。采用 Mantel test 分析和偏最小二乘回归模型(Partial Least Squares Regression Model)研究土壤氮矿化速率和土壤理化性质、凋落物养分、酶活性之间的关系。采用 R 软件(V4.3.1)进行数据分析,采用 Origin 2019 软件绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同演替阶段土壤基础理化性质和凋落叶养分特征

不同演替阶段土壤理化性质和凋落物养分及其计量学特征均发生了显著变化( $P < 0.05$ , 表 2)。其中随演替年限的增加,土壤有机碳、硝态氮和铵态氮含量均呈先升高后降低再升高的趋势,均表现为顶级群落 > 先锋群落 > 混交群落 > 灌木群落 > 草本群落( $P < 0.05$ );土壤 N:P、C:N 和 C:P 分别随着演替年限的增加呈先降低后升高、先升高后降低和波动上身的趋势( $P < 0.05$ , 表 2)。

凋落物全氮、全磷含量均随演替年限的增加先增加后降低,先锋群落均显著高于其它演替群落( $P < 0.05$ ),与草本群落相比,先锋群落凋落物叶片全氮、全磷含量分别上升了 163.80%、254.54%。凋落物 C:N、C:P 均随演替年限增加先降低后增加( $P < 0.05$ )。凋落物有机碳含量和 N:P 变化不显著(表 2)。

### 2.2 不同演替阶段土壤酶活性特征

植被演替过程中土壤酶活性及其计量学特征发生了显著变化,从草本阶段到顶级群落阶段,土壤 NAG、ALP 酶活性分别显著增加了 130.57%、308.76%( $P < 0.05$ );土壤 BG 酶活性从草本阶段到混交林阶段逐渐增加,随后到顶级群落阶段有显著下降( $P < 0.05$ , 图 1)。随演替进展,土壤  $\text{EEA}_{\text{CN}}$  呈先上升后下降趋势,而  $\text{EEA}_{\text{CP}}$ 、 $\text{EEA}_{\text{NP}}$  均呈下降趋势,顶级群落土壤  $\text{EEA}_{\text{CP}}$ 、 $\text{EEA}_{\text{NP}}$  均显著低于草本阶段( $P < 0.05$ , 图 1)。除演替初期草本阶段外,顶级群落的 VL 显著低于其它演替群落,而所有演替群落的 VA 均大于 45° 且随演替年限的增加而逐渐增加( $P < 0.05$ , 图 1)。

### 2.3 不同演替阶段土壤氮素转化特征

不同演替阶段土壤硝化速率、氨化速率和总矿化速率有显著变化(图 2)。随演替进展,土壤硝化速率逐渐增加;从草本群落阶段到顶级森林群落阶段,显著增加了 71.73%( $P < 0.05$ , 图 2)。各阶段土壤氨化速率均

为负值,从草本群落阶段的 $-0.32 \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$ 降低到顶级森林群落阶段的 $-0.55 \text{ mg kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$  ( $P<0.05$ ,图 2)。土壤净氮矿化速率从草本群落阶段到混交林群落阶段显著增加了 73.96%,但到顶级森林群落阶段有所降低 ( $P<0.05$ ,图 2)。

表 2 不同植被演替阶段土壤理化性质和凋落物养分含量变化特征及方差分析

Table 2 Changes in soil physicochemical properties and nutrient content of litter during different vegetation succession stages

	草本群落 Herbaceous community	灌木群落 Shrub community	先锋乔木群落 Pioneer forests community	混交森林群落 Mixed forests community	顶级森林群落 Climax forests community	F	P
pH	8.41±0.04a	8.22±0.08b	8.21±0.18b	8.22±0.09b	8.20±0.09b	1.759	0.173
EC/(S/m)	9.03±0.26b	10.88±0.56ab	11.49±0.55a	10.31±0.66ab	11.72±2.43a	2.543	0.068
SOC/(g/kg)	11.23±0.03c	18.08±0.57b	21.84±0.6a	16.93±1.60b	21.65±1.22a	48.195	<0.001
TP <sub>soil</sub> /(g/kg)	0.53±0.02ab	0.55±0.00a	0.51±0.02ab	0.52±0.07ab	0.48±0.04b	1.422	0.260
TN <sub>soil</sub> /(g/kg)	1.91±0.11ab	1.60±0.25b	1.95±0.74ab	2.21±1.45ab	3.39±0.33a	2.357	0.085
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/(mg/kg)	1.33±0.80c	2.13±0.16b	2.50±0.39b	2.07±0.10b	3.39±0.47a	8.612	<0.001
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/(mg/kg)	11.48±2.12c	13.55±0.34bc	16.17±0.68ab	15.63±2.09ab	18.87±1.31a	5.430	0.003
AP/(mg/kg)	6.77±0.89ab	4.90±0.82b	5.66±1.37b	6.29±0.96ab	8.13±1.45a	4.274	0.010
C:N <sub>soil</sub>	6.88±0.41b	13.49±2.10ab	14.82±4.90a	12.38±5.48ab	7.51±0.82b	3.113	0.036
C:P <sub>soil</sub>	55.02±2.62c	84.57±3.23b	109.79±5.19a	85.90±12.75b	118.20±12.47a	21.949	<0.001
N:P <sub>soil</sub>	8.03±0.64b	6.41±0.95c	8.33±2.85b	9.30±5.39b	15.87±2.06a	4.496	0.008
LOC/(g/kg)	415.07±16.14a	409.64±14.68a	420.46±23.16a	411.27±22.92a	412.03±25.49a	0.166	0.954
TP <sub>litters</sub> /(g/kg)	0.22±0.02b	0.74±0.06a	0.78±0.05a	0.73±0.23a	0.62±0.17a	5.992	0.002
TN <sub>litters</sub> /(g/kg)	3.84±0.84b	9.65±0.18a	10.13±1.93a	10.11±2.29a	8.65±1.95a	5.853	0.002
C:N <sub>litters</sub>	134.77±40.34a	49.53±1.83b	50.35±10.39b	51.12±16.23b	59.30±17.00b	10.423	<0.001
C:P <sub>litters</sub>	4899.21±732.78a	1438.45±167.32b	1406.05±157.24b	1662.56±657.13b	1893.04±655.57b	19.443	<0.001
N:P <sub>litters</sub>	37.85±5.23a	28.96±2.27b	28.97±5.52b	31.89±4.13ab	31.47±2.27ab	2.132	0.111

EC:土壤电导率 Soil electrical conductance;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;LOC:凋落物有机碳 Litter organic carbon;NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N:土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen;NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N:土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen;AP:土壤速效磷 Soil available phosphorus;TP:全磷 Total phosphorus;TN:全氮 Total nitrogen;右下标为 soil 表示土壤指标, litters 表示凋落物指标;同一行数值后不同字母表示不同演替阶段之间差异显著 ( $P<0.05$ ),相同字母表示差异不显著;表中数据为平均值±标准误

## 2.4 土壤氮素矿化速率与土壤、凋落物和酶活性的关系

基于 Mantel test 分析的结果表明,植被演替过程中土壤硝化速率与大多数指标均显著相关;土壤氮化速率主要受到土壤硝态氮、铵态氮、有机碳、全氮和酶活性等指标的影响 ( $P<0.05$ ),而与凋落物养分指标关系均不显著;土壤净矿化速率受到土壤有机碳、硝态氮、铵态氮含量、NAG、ALP 酶活性和凋落物养分及其计量比的影响 ( $P<0.05$ ,图 3)。

基于偏最小二乘回归模型的分析结果表明,土壤理化性质、凋落物养分和酶活性对土壤氮矿化特征均有显著影响,总效应分别为 $-0.605$ 、 $-0.589$ 和 $-0.268$  ( $P<0.05$ ,图 4)。其中土壤理化性质和酶活性对氮矿化特征主要产生直接影响(路径系数分别为 $-0.530$ 和 $-0.268$ , $P<0.05$ ),而凋落物养分在直接影响氮矿化特征(路径系数 $-0.283$ , $P<0.05$ )的同时,还通过改变土壤理化性质和酶活性(间接路径系数为 $-0.315$ , $P<0.05$ )对氮矿化产生间接影响(图 4)。

## 3 讨论

### 3.1 不同演替阶段凋落物养分和土壤养分、酶活性及其计量学特征

植物群落演替过程随着群落物种构成改变其凋落物数量和养分含量也会变化<sup>[21-22]</sup>。本研究中随着演替进展,林地凋落物有机碳含量变化不显著,但氮、磷含量先增加后降低,导致凋落叶 C:N 和 C:P 先降低后增加(表 1)。结合此前研究,群落演替后期辽东栎和油松林凋落物中较低的氮、磷含量很可能是其对凋落叶片氮、

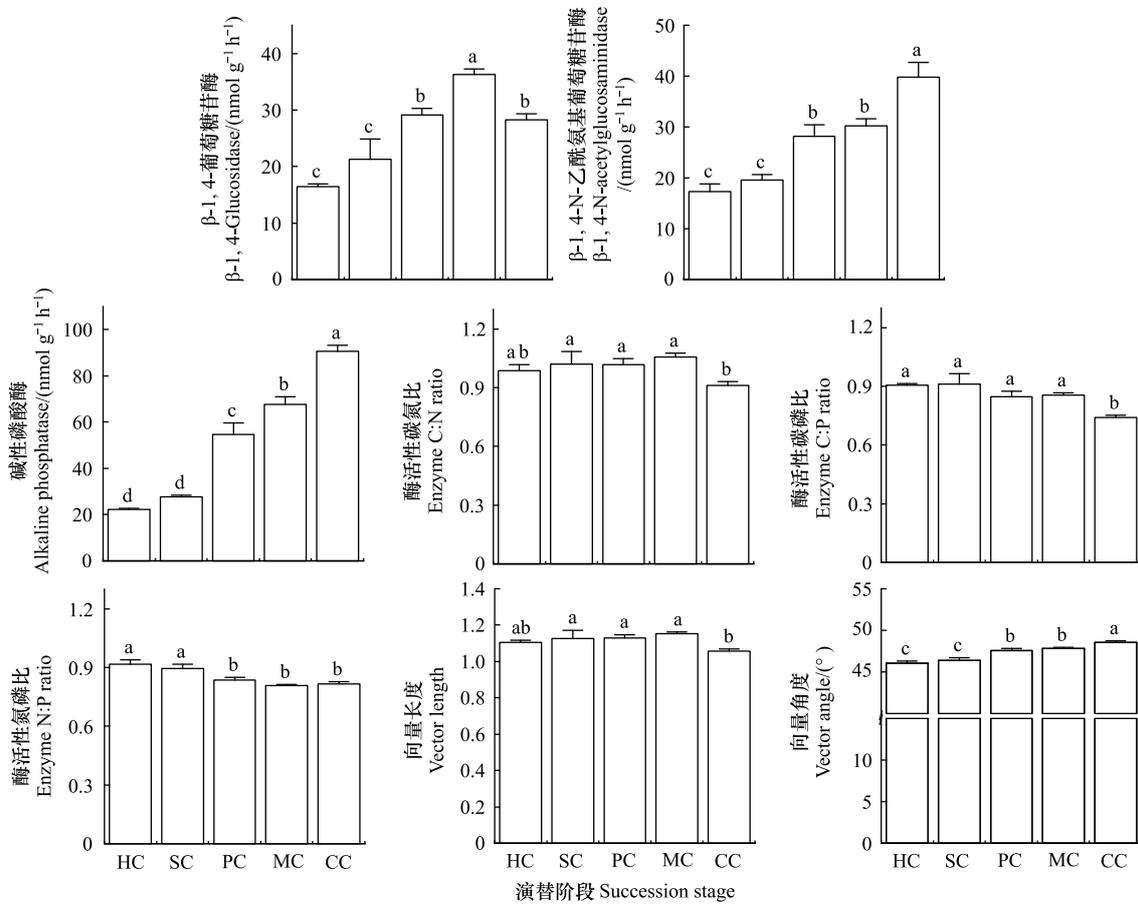


图1 不同演替阶段土壤酶活性和计量比特征

Fig.1 Changes of soil enzyme activities and their stoichiometric ratios in different succession stages

HC: 草本群落 Herbaceous community stage; SC: 灌木群落 Shrub community stage; PC: 先锋林群落 Pioneer forests community stage; MC: 混交林群落 Mixed forests community stage; CC: 顶级群落阶段 Climax forests community stage; 柱子上方不同字母表示不同演替阶段之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 相同字母表示差异不显著; 图中数据为平均值  $\pm$  标准误

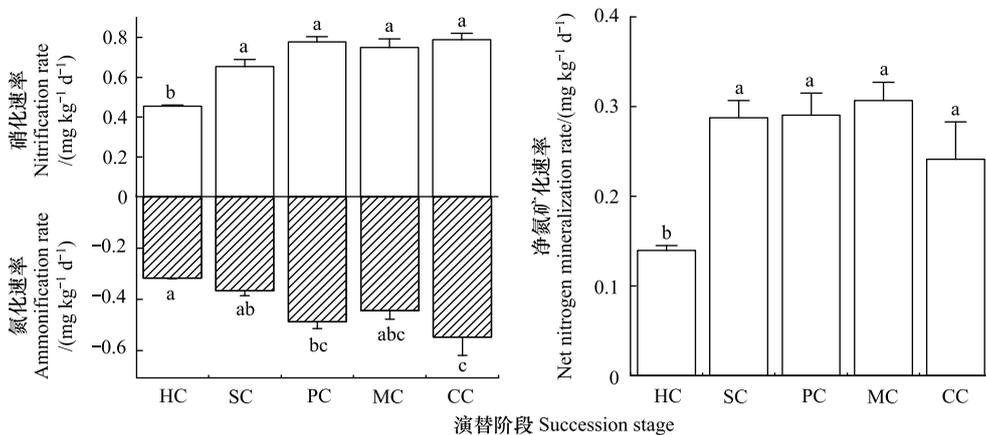


图2 不同演替阶段土壤硝化速率、氨化速率和净氮矿化速率变化

Fig.2 Changes in soil nitrification rate, ammonification rate, and net nitrogen mineralization rate during different succession stages

磷的再吸收率较高造成<sup>[21]</sup>。凋落物是森林土壤外源有机物的最主要输入途径,凋落物养分的变化对土壤养分和氮循环过程有显著影响<sup>[23]</sup>,本研究也证实了这一观点,不同演替阶段凋落物性质对土壤养分的影响路径

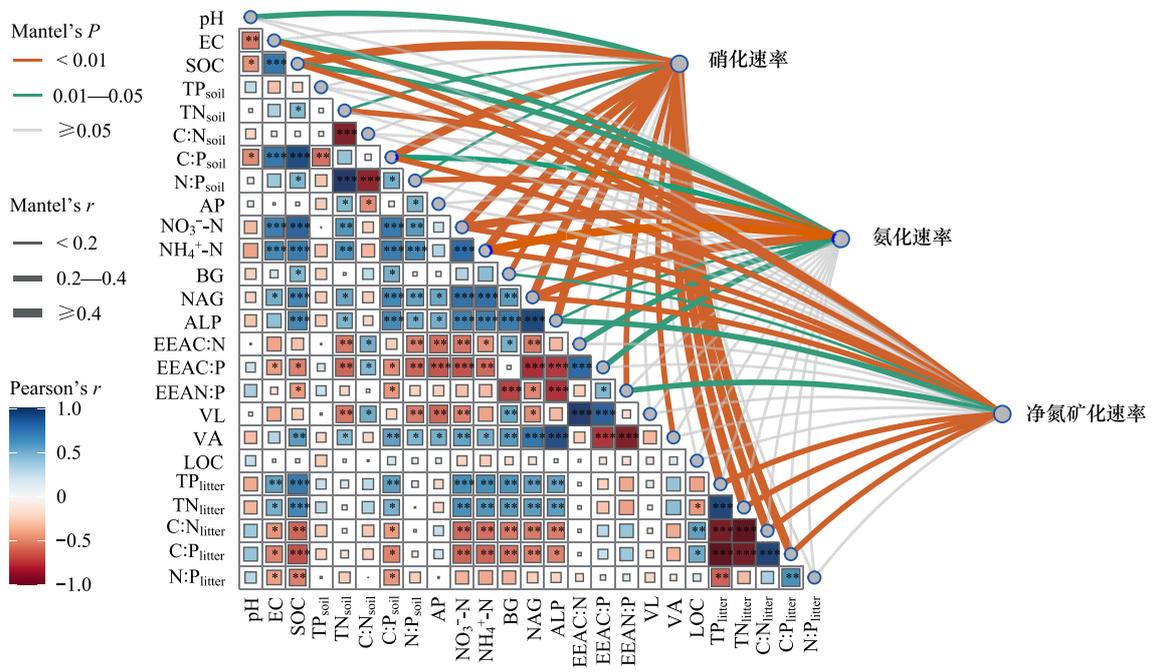


图3 环境因子与氮矿化速率之间的关系(基于 Mantel test 分析)

Fig.3 Relationship between environmental factors and nitrogen mineralization rate (based on Mantel test Analysis)

Mantel's *P*: 氮矿化速率与土壤指标之间关系的显著性水平; Mantel's *r*: 氮矿化速率与土壤指标之间的相关性系数; Pearson's *r*: 土壤指标之间的相关性系数。相关性矩阵中蓝色表示正相关, 红色表示负相关, 颜色越深或方框越大表示相关性越强; \*, \*\* 和 \*\*\* 分别表示相关性在 0.05, 0.01 和 0.001 水平上显著; EC: 土壤电导率 Soil electrical conductance; AP: 土壤速效磷 Soil available phosphorus; BG:  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶  $\beta$ -1,4-glucosidase; NAG:  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶  $\beta$ -1,4-acetyl-glucosaminidase; ALP: 碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase; VL: 酶向量长度 Vector length; VA: 酶向量角度 Vector angle; LOC: 凋落物有机碳 Litter organic carbon; EEA 表示酶活性计量比

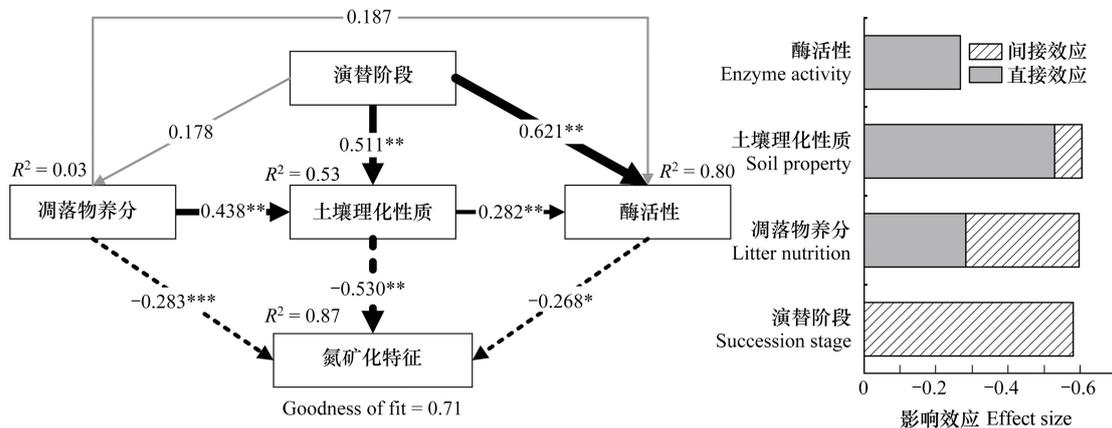


图4 基于偏最小二乘回归的氮矿化特征的调控路径和因子效应

Fig.4 Effect path and factor effects to nitrogen mineralization characteristics based on partial least squares regression

模型图中路径线条粗细表示路径系数大小, 灰色表示在 0.05 水平上不显著, 黑色表示显著; 实线表示路径系数为正值, 虚线表示路径系数为负值

系数达到 0.438 (图 4,  $P < 0.05$ )。群落演替后期植物凋落物通常具有更高的 C:N、较高的多酚和木质素含量<sup>[5]</sup>, 这不仅使得其更难分解进而增加了土壤有机质的积累, 而且酚类物质会抑制土壤中的蛋白酶和氮矿化活性<sup>[24]</sup>。本研究中木本植物阶段随着演替进展, 土壤 SOC、TN、硝态氮和铵态氮等均表现为不断累积的趋势,

但其中氮的累积速率总体快于有机碳,造成了土壤 C:N 逐渐下降。土壤全磷主要受到土壤磷酸盐溶解过程的影响,因此演替过程中变化并不显著,这也导致随演替进展 N:P 上升,反映出随着演替的进行,土壤氮磷等养分供应能力的差异和不平衡性。此外,演替后期群落土壤铵态氮、硝态氮和速效磷含量均显著高于演替初期,这与此前研究结果一致<sup>[25]</sup>,主要是演替初期植物初级生产力更高,对土壤矿质养分吸收更多而转化有限,导致土壤可用性养分较少;而在演替后期植物对矿质养分的需求和土壤养分释放逐渐达到平衡,尤其是演替后期土壤微生物分泌更多的 BG、NAG、ALP 等养分转化酶加快养分循环过程(图 1),导致矿质养分不断积累。从土壤酶活性向量特征变化来看,顶级群落土壤酶活性 VL 显著低于演替早期群落而 VA 显著高于早期群落且大于 45°,说明随着演替进展土壤有机质积累,微生物受到的 C 限制有所缓解,但受到 P 限制的程度有所增强。此前基于叶片养分特征的研究表明本地区油松、辽东栎等次生林植物生长主要受到 N 限制<sup>[21-22]</sup>,这与本研究中土壤微生物代谢受到 P 限制并不一致,说明黄土高原地区次生林演替过程中土壤微生物和地上植物对养分的需求和受 N、P 限制情况可能有所差异,其机理有待进一步研究。

### 3.2 不同演替阶段土壤氮矿化特征及其调控因素

森林土壤氮矿化速率在不同演替阶段有所差异<sup>[5,26]</sup>。本研究中土壤硝化速率和净氮矿化速率总体随着演替进展逐渐增加,但氨化速率在不同演替阶段均为负值,且随着演替进展逐渐降低(图 2,  $P < 0.05$ )。土壤硝化速率逐渐增加,有利于土壤硝态氮的积累。氨化速率在各个阶段均为负值,且随着演替进展负向增加,表明该地区森林土壤为铵态氮的消耗状态,但土壤铵态氮含量却随着演替进展持续增加,与此前的部分研究结果相似<sup>[27]</sup>。可能是因为土壤铵态氮含量取决于氨化作用产生、外源输入和被植物、微生物吸收固定、硝化作用反应消耗等过程的平衡,此外凋落物层氨化作用产生的铵态氮也会通过淋溶进入土壤,随着演替进展,凋落物生物量的增加使得其矿化过程加剧,并释放更多的铵态氮进入土壤,直接增加土壤铵态氮含量<sup>[28-29]</sup>。

黄土高原次生林演替过程中的土壤氮矿化速率受到土壤理化性质、凋落物养分和酶活性的显著影响( $P < 0.05$ ),其中土壤理化性质和酶活性的影响主要是直接作用,而凋落物的影响既有直接作用也有间接作用(图 4)。土壤养分为土壤微生物生存提供了基本营养元素和生化反应代谢底物,例如土壤铵态氮既是氨化作用的产物,也是硝化作用的代谢底物,因而其含量对矿化过程存在较强的促进或抑制作用<sup>[30]</sup>;而土壤有机碳为微生物代谢提供了碳源,其含量高低决定着氮转化的微生物活性和群落结构,并由此调控氮矿化速率<sup>[31]</sup>。土壤胞外酶是微生物调控土壤氮、磷等养分循环的关键途径,其活性与氮矿化过程密切相关(图 3 和图 4)。土壤酶活性计量特征反映了微生物养分需求及其受到养分限制情况<sup>[32]</sup>,本研究中土壤酶计量学特征和酶向量角度与土壤氨化速率、硝化速率均有显著的关系( $P < 0.05$ ,图 3),说明土壤氮矿化速率受到土壤微生物养分需求和微生物氮磷养分限制特征的影响。

凋落物是土壤外部氮输入的主要来源,凋落物养分特征会对土壤氮矿化产生直接影响,例如较低的凋落物 C:N 使氮矿化更有效(分解每单位的碳可以获得更多的氮),因而有利于微生物更有利于氮矿化<sup>[33]</sup>。同时,凋落物向土壤输入大量的有机质,决定着土壤氮矿化底物数量(如有机氮含量)和微生物代谢底物质量(如 C:N 等),从而间接影响土壤硝化或氨化速率<sup>[34]</sup>。此前研究也表明植被凋落物产量、养分和结构特征的差异导致输入土壤的养分元素及其计量特征变化(如碳、氮积累)<sup>[35]</sup>,并会引起土壤中矿化过程微生物代谢底物(可溶性有机氮、矿质养分等)的差异,进而影响矿化速率<sup>[27,36]</sup>。本研究中模型分析结果表明凋落物养分通过调控土壤理化性质对氮矿化有较强的间接影响证实了上述观点(图 4)。尽管模型中凋落物养分对土壤胞外酶活性的直接影响有限,但是其对土壤理化性质(尤其是养分可利用性)的改变会显著引起微生物养分代谢过程的变化,而最终影响土壤 BG、NAG 和 ALP 等胞外酶活性,并进而对氮矿化速率产生显著影响(图 3 和图 4)。有研究通过凋落物添加和去除实验也证实了增加凋落物输入量能为微生物提供更充足的养分,促进 NAG 等酶活性从而提高氮素周转效率<sup>[27]</sup>。

Mantel test 分析结果显示凋落物养分与土壤氨化速率并没有显著的相关性,这与此前关于凋落物对氨化速率影响的研究结果并不一致<sup>[32,37]</sup>,但张锦新等的研究中也表明凋落物对土壤氨化速率的影响并不显

著<sup>[27]</sup>。可能是因为不同演替阶段植物和土壤微生物对矿质氮的吸收有差别,导致表现出来的氮化速率特征与凋落物并没有直接关系;也可能是因为凋落物对氮化速率的影响主要来自于其分解过程释放的可溶性有机氮等直接影响微生物氮矿化的组分,而非整体养分特征,但具体机理还有待通过控制实验进一步揭示。

#### 4 结论

黄龙山次生林随演替进展土壤硝化速率逐渐增加,氨化速率降低,净氮矿化速率逐渐增加,土壤总体表现为有机碳和矿质氮(硝态氮、铵态氮)的不断累计;凋落物养分和土壤酶活性及其计量比也随演替进展发生了显著变化。土壤理化性质(铵态氮、硝态氮、有机碳含量等)和酶活性特征(NAG、ALP等)直接调控土壤氮矿化速率特征,凋落物养分通过直接影响或间接调控土壤理化性质、酶活性特征对氮矿化速率产生影响。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Mason R E, Craine J M, Lany N K, Jonard M, Ollinger S V, Groffman P M, Fulweiler R W, Angerer J, Read Q D, Reich P B, Templer P H, Elmore A J. Evidence, causes, and consequences of declining nitrogen availability in terrestrial ecosystems. *Science*, 2022, 376 (6590): eabh3767.
- [ 2 ] 伍玉鹏, 邓婵娟, 姜炎彬, 胡荣桂. 长期施肥对水稻土有机氮组分及氮素矿化特性的影响. *农业环境科学学报*, 2015, 34 (10): 1958-1964.
- [ 3 ] Kolberg R L, Rouppey B, Westfall D G, Peterson G A. Evaluation of an *in situ* net soil nitrogen mineralization method in dryland agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61(2): 504-508.
- [ 4 ] Liu J, Fang K, Kou Y P, Xia R X, He H L, Zhao W Q, Liu Q. Variations in the soil micro-food web structure and its relationship with soil C and N mineralization during secondary succession of subalpine forests. *Science of the Total Environment*, 2023, 879: 163257.
- [ 5 ] Gao L, Smith A R, Jones D L, Guo Y F, Liu B D, Guo Z L, Fan C N, Zheng J P, Cui X Y, Hill P W. How do tree species with different successional stages affect soil organic nitrogen transformations? *Geoderma*, 2023, 430: 116319.
- [ 6 ] 刘欣, 黄运湘, 袁红, 潘复静, 何寻阳, 张伟, 王克林. 植被类型与坡位对喀斯特土壤氮转化速率的影响. *生态学报*, 2016, 36(9): 2578-2587.
- [ 7 ] Zhao Y P, Zhao Y Q, Zhang S H, Xu Y L, Han X H, Yang G H, Ren C J. N-cycle gene abundance determination of N mineralization rate following re-afforestation in the Loess Plateau of China. *Soil Ecology Letters*, 2024, 6(1): 230188.
- [ 8 ] 陈伏生, 余焜, 甘露, 刘义, 胡小飞, 葛刚. 温度、水分和森林演替对中亚热带丘陵红壤氮素矿化影响的模拟实验. *应用生态学报*, 2009, 20(7): 1529-1535.
- [ 9 ] Zhang X M, Zhang H Y, Huang T S, Yu C F, Feng Y, Tian Y L. Dynamics of soil net nitrogen mineralization and controlled effect of microbial functional genes in the restoration of cold temperate forests. *Applied Soil Ecology*, 2023, 189: 104898.
- [ 10 ] 宋语涵, 张鹏, 金光泽. 阔叶红松林不同演替阶段灌木叶片碳氮磷化学计量特征及其影响因素. *植物生态学报*, 2021, 45(9): 952-960.
- [ 11 ] 李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 唐建维. 森林生态系统土壤氮矿化影响因素研究进展. *生态学报*, 2001, 21(7): 1187-1195.
- [ 12 ] 欧阳学军, 周国逸, 魏识广, 黄忠良, 李炯, 张德强. 南亚热带森林植被恢复演替序列的土壤有机碳氮矿化. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1688-1694.
- [ 13 ] 刘涵宇, 刘颖异, 张琦, 封伦, 高起乾, 任成杰, 韩新辉. 黄土高原次生林演替过程土壤有机碳库及其化学组成响应特征. *环境科学*, 2023, 44(4): 2275-2282.
- [ 14 ] 邹亚丽, 牛得草, 杨益, 文海燕, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原土壤氮矿化的影响. *草地学报*, 2014, 22(3): 461-468.
- [ 15 ] 王岩, 刁华杰, 董宽虎, 王常慧, 赵威. 降水变化与氮添加对晋北盐碱化草地土壤净氮矿化的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2389-2396.
- [ 16 ] 侯灵操. 凋落物对恢复草地氮动态和植被生产力的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- [ 17 ] 李紫燕, 李世清, 李生秀. 黄土高原典型土壤有机氮矿化过程. *生态学报*, 2008, 28(10): 4940-4950.
- [ 18 ] 邢肖毅, 黄懿梅, 黄海波, 安韶山, 刘栋. 黄土丘陵区子午岭不同植物群落下土壤氮素及相关酶活性的特征. *生态学报*, 2012, 32(5): 1403-1411.
- [ 19 ] 钟泽坤, 杨改河, 任成杰, 韩新辉. 黄土丘陵区撂荒农田土壤酶活性及酶化学计量变化特征. *环境科学*, 2021, 42(1): 411-421.
- [ 20 ] Deng L, Peng C H, Huang C B, Wang K B, Liu Q Y, Liu Y L, Hai X Y, Shangguan Z P. Drivers of soil microbial metabolic limitation changes along a vegetation restoration gradient on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 353: 188-200.
- [ 21 ] 邓健, 种玉洁, 贾小敏, 焦子怡, 任成杰, 韩新辉, 杨改河. 黄土高原子午岭林区典型树种叶片 N、P 再吸收特征. *生态学报*, 2020, 40

- (11): 3698-3705.
- [22] 王宝荣, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 白雪娟. 黄土高原子午岭林区两种天然次生林植物叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(16): 5461-5473.
- [23] Liu Y L, Wang K B, Dong L B, Li J W, Wang X Z, Shangguan Z P, Qu B D, Deng L. Dynamics of litter decomposition rate and soil organic carbon sequestration following vegetation succession on the Loess Plateau, China. *Catena*, 2023, 229: 107225.
- [24] Ahmed I U, Smith A R, Jones D L, Godbold D L. Tree species identity influences the vertical distribution of labile and recalcitrant carbon in a temperate deciduous forest soil. *Forest Ecology and Management*, 2016, 359: 352-360.
- [25] 王梦娟, 张冰冰, 邹秉章, 王思荣, 万晓华. 不同林龄序列杉木人工林土壤氮有效性及氮矿化特征分析. 福建农业科技, 2022, 53(1): 66-71.
- [26] 陈伏生, 余焜, 甘露, 刘义, 胡小飞, 葛刚. 温度、水分和森林演替对中亚热带丘陵红壤氮素矿化影响的模拟实验. 应用生态学报, 2009, 20(7): 1529-1535.
- [27] 张锦新, 涂凤兰, 许恩兰, 张磊, 郭剑芬. 凋落物输入量对米楮天然林土壤氮矿化的影响. 生态学杂志, 2022, 41(10): 1916-1922.
- [28] Zhang P, Liu X T, Jin G Z, Liu Z L, Li M H. Leaf nitrogen resorption is more important than litter nitrogen mineralization in mediating the diversity-productivity relationship along a nitrogen-limited temperate forest succession chronosequence. *Forest Ecosystems*, 2023, 10: 100102.
- [29] 左倩倩, 王邵军. 生物与非生物因素对森林土壤氮矿化的调控机制. 浙江农林大学学报, 2021, 38(3): 613-623.
- [30] Zhang K R, Li X S, Cheng X L, Zhang Z H, Zhang Q F. Changes in soil properties rather than functional gene abundance control carbon and nitrogen mineralization rates during long-term natural revegetation. *Plant and Soil*, 2019, 443(1): 293-306.
- [31] Song M, He T G, Chen H, Wang K L, Li D J. Dynamics of soil gross nitrogen transformations during post-agricultural succession in a subtropical Karst region. *Geoderma*, 2019, 341: 1-9.
- [32] 卢小妮, 陈雨露, 李永春, 方韬, 胡晓嫣, 李永夫, 俞叶飞. 毛竹林和阔叶林凋落物互置对土壤氮矿化的影响及微生物贡献. 生态学报, 2022, 42(12): 4988-4997.
- [33] Sparrius L B, Kooijman A M. Nitrogen deposition and soil carbon content affect nitrogen mineralization during primary succession in acid inland drift sand vegetation. *Plant and Soil*, 2013, 364(1): 219-228.
- [34] 王兰鸽, 张前前, 赵明水, 苗丹妮, 李永夫, 滕秋梅, 李永春. 毛竹和阔叶林凋落物浸提液对土壤微生物及氮矿化的影响. 农业生物技术学报, 2023, 31(5): 1053-1063.
- [35] 孙浩哲, 王襄平, 张树斌, 吴鹏, 杨蕾. 阔叶红松林不同演替阶段凋落物产量及其稳定性的影响因素. 植物生态学报, 2021, 45(6): 594-605.
- [36] 潘思涵, 程宇琪, 杜浩, 杨宇娜, 王雨晴, 张成福. 大兴安岭森林演替过程中凋落物分解与 DOC 释放研究. 西南林业大学学报: 自然科学, 2019, 39(5): 75-83.
- [37] 冯焯, 张焕朝, 杨瑞珍, 胡立煌. 杨-桉混交林及其凋落物对土壤氮矿化的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2020, 44(2): 191-196.