

DOI: 10.20103/j.stxb.202404300978

曾江涛, 韩诗慧, 何彧, 彭铮, 徐江兵, 刘蕾, 马闻聪, 邓琦. 复水后历史干旱对南亚热带常绿阔叶林土壤微生物及其胞外酶活性的遗留效应. 生态学报, 2025, 45(17): - .

Zeng J T, Han S H, He Y, Peng Z, Xu J B, Liu L, Ma W C, Deng Q. Legacy effects of historical drought on soil microbial communities and extracellular enzyme activities in a South Asian subtropical evergreen broad-leaved forest after post-rewetting. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(17): - .

复水后历史干旱对南亚热带常绿阔叶林土壤微生物及其胞外酶活性的遗留效应

曾江涛¹, 韩诗慧^{1,2}, 何 彧¹, 彭 铮¹, 徐江兵¹, 刘 蕾^{1,*}, 马闻聪¹, 邓 琦³

¹ 南京信息工程大学, 南京 210044

² 新沂市气象局, 徐州 221000

³ 中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要: 长期干旱和随后的复水过程是许多陆地表层土壤普遍存在的自然现象, 在复水过程中, 土壤微生物所主导的变化, 很可能才是干旱对土壤产生深远影响的真正根源。在极端天气逐渐加剧的当下, 这一过程对森林土壤的影响至关重要。本实验采集经过 8 年干旱处理和未经干旱处理(对照)的中国南亚热带常绿阔叶林 0—10 cm 和 10—20 cm 两个土层土壤样品, 开展室内不同水平复水(田间持水量的 40%、60% 和 80%) 培养实验, 并对培养前后的土壤进行微生物群落及其胞外酶活性的测定。研究表明, 长期干旱处理显著降低了 0—10 cm 土壤真菌丰度以及 10—20 cm 土壤有机碳和总磷含量, 以及 β -半乳糖苷酶(GAL) 和 β -葡萄糖苷酶(BG) 的活性。不同复水处理下, 对照土壤微生物群落组分和丰度变化不大, 但在复水 60% 处理下土壤微生物胞外酶活性普遍高于其他两个处理, 表明 60% 复水处理可能最适合微生物生长和代谢活动。复水后历史干旱土壤细菌、真菌及放线菌的丰度在不同程度上仍低于对照处理, 其中土壤有机碳和总氮含量是引起土壤微生物群落结构变异的关键环境因子。复水后历史干旱土壤微生物胞外酶活性均能快速回复至对照水平, 但在复水 40% 处理下历史干旱 10—20 cm 土层土壤微生物胞外酶活性显著高于对照水平, 导致该土层土壤有机碳在历史干旱和对照之间差异显著。此外, 历史干旱也降低了复水 60% 处理下(由 25.56 g/kg 到 20.53 g/kg, $P=0.053$) 和复水 80% 处理下的土壤有机碳(由 24.92 g/kg 到 17.58 g/kg, $P<0.01$)。这些发现表明历史干旱对中国南亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落及其胞外酶活性的影响在短期复水时具有明显的遗留效应, 即延缓土壤微生物群落恢复但可能会在低水平复水后更大程度上刺激土壤微生物胞外酶活性。这些结果表明在未来极端气候下, 无论是长期干旱还是短期复水后均可能会导致我国南亚热带森林土壤有机碳库损失。

关键词: 森林土壤; 长期干旱; 复水; 遗留效应; 微生物; 酶活性

Legacy effects of historical drought on soil microbial communities and extracellular enzyme activities in a South Asian subtropical evergreen broad-leaved forest after post-rewetting

ZENG Jiangtao¹, HAN Shihui^{1,2}, HE Yu¹, PENG Zheng¹, XU Jiangbing¹, LIU Lei^{1,*}, MA Wencong¹, DENG Qi³

¹ Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

² Xinyi Meteorological Bureau, Xuzhou, 221000, China

³ South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences Guangzhou, Guangzhou 510650, China

Abstract: Drought and subsequent rewetting were common natural phenomena in terrestrial surface soils. During rewetting events, microbial-driven processes fundamentally mediated drought-induced impacts on soil ecosystems. With the increasing

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(42130506); 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金(BK20231515)

收稿日期: 2024-04-30; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liulei@nuist.edu.cn

frequency of extreme weather events, understanding these dynamics became critically important for forest soil resilience. In this study, we collected soil samples (0—10 cm and 10—20 cm depth) from a South Asian subtropical evergreen broadleaf forest in China, including plots subjected to 7-year drought treatment and control plots. Through laboratory incubation experiments at three rewetting levels (40%, 60%, and 80% of field capacity), we analyzed changes in microbial community composition and extracellular enzyme activities pre- and post-incubation. The results demonstrated that long-term drought significantly reduced fungal abundance in the 0—10 cm soil layer, decreased soil organic carbon and total phosphorus content in the 10—20 cm layer, and inhibited β -galactosidase (GAL) and β -glucosidase (BG) activities. Under rewetting treatments, control soils exhibited minimal variation in microbial composition and abundance, while extracellular enzyme activities were significantly enhanced under the 60% field capacity rewetting compared to both 40% and 80% treatments, suggesting this moisture level was optimal for microbial metabolic activity. After rewetting, the abundances of bacteria, fungi, and actinobacteria in soils historically affected by drought remained lower than those in the control treatment to varying extents. Among the environmental factors, soil organic carbon and total nitrogen content were identified as key drivers of microbial community structure variation. The activities of microbial extracellular enzymes in soils historically affected by drought rapidly recovered to control levels following rewetting. However, under the 40% rewetting treatment, extracellular enzyme activity in the 10—20 cm soils layer was significantly higher than in the control, leading to a notable difference in SOC between the drought-affected and control treatments. Moreover, historical drought significantly decreased soil organic carbon content under both rewetting treatments: a reduction from 25.56 g/kg to 20.53 g/kg ($P = 0.053$) at 60% rewetting intensity, and a more pronounced decline from 24.92 g/kg to 17.58 g/kg ($P < 0.01$) at 80% rewetting intensity. These findings demonstrated that historical drought exerted significant legacy effects on soil microbial communities and their extracellular enzyme activities in subtropical evergreen broad-leaved forests of South China during short-term rewetting. Specifically, the drought conditions delayed the recovery of soil microbial communities, while potentially enhancing extracellular enzyme activities to a greater extent under low-level rewetting treatments. The results suggest that projected extreme climate conditions, including both prolonged drought and episodic rewetting, would likely exacerbate soil organic carbon loss in subtropical forest ecosystems.

Key Words: forest soil; long-term drought; rewetting; historical drought legacy effect; microorganism; enzyme activity

政府间气候变化专门委员会(IPCC)的报告指出人类活动造成的全球气候变暖将会持续下去,这加剧了极端气候事件(包括热浪、强降水、干旱等)的发生,使区域降水格局发生改变^[1-2]。研究表明全球气候变化的背景下,水文循环的加剧将导致较长的干旱期和更强烈的降雨事件^[3],亚热带大陆区域降水量呈现每10年减少0.3%的趋势^[4]。周国逸等人的研究也指出,气候变化导致中国南亚热带无雨日和强降雨日数显著增加,这使得土壤湿度显著降低,从而引发更多如干旱和洪水等极端气候事件^[5]。干旱对陆地生态系统的结构和功能影响巨大,会引起树木的枯萎、死亡,导致植物的地上生产力急剧下降^[6-8]。对于土壤而言,干旱通常会导致土壤水分、有机碳及氮含量的降低,使得土壤肥力降低从而限制生物生长^[9],干旱会改变土壤中的微生物群落结构,并导致微生物群落的活动减弱,同时伴随着微生物生物量的逐渐降低^[10]。

对于干旱期间生态系统响应的研究已经十分深入,干旱可以在一定程度上改变土壤养分和微生物群落等环境因子和生物因子^[11]。但是关于干旱后生态系统如何应对,以及干旱事件结束后干旱历史影响是否持续(即是否有遗留效应)的认知仍然十分有限^[12]。同时我们注意到水分匮乏引起的长时间干旱和随后复水的连续事件是许多陆地表层土壤的共同特征^[13]。对于干旱及复水事件,有学者认为干旱对土壤过程的影响有可能是干旱后的复水过程引起的^[14],这是一个重要且高度动态变化的时期,与土壤过程的变化息息相关^[14-15]。干旱及复水事件不仅深刻影响了植物群落,也调控着土壤微生物群落^[16]。土壤微生物是土壤过程中的有机物分解、养分矿化和土壤结构的关键参与者^[17],是生物地球化学循环的关键驱动因素^[16],且对土壤

环境的变化十分敏感^[11]。土壤微生物产生的胞外酶是生态系统有机质分解和养分循环的生物催化剂,土壤微生物胞外酶活性通常用来表征土壤微生物活动的强度与养分需求^[18-19]。因此,探索干旱及复水对微生物群落及其胞外酶活性的影响,对于理解降水模式改变对森林土壤碳动态的影响至关重要。

与温带森林相比,亚热带森林的平均净生态系统生产力较高,占全球森林的 8%^[20]。并且受西太平洋副热带高压系统的影响,亚热带地区经常遭受季节性干旱^[21]。然而,当前全球气候变化的控制性实验主要开展于北方地区和温带森林^[22-23],亚热带森林受到的关注相对较少。因此,本研究通过探讨复水后历史干旱对南亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落及其胞外酶活性的遗留效应,以期增加对全球气候变化下历史干旱在复水过程对亚热带森林生态系统影响的理解。

1 研究区概况

鼎湖山国家级自然保护区(112°30′39″—112°33′41″E, 23°09′21″—23°11′30″N)位于我国广东省肇庆市东北部,是国家级自然保护区,总面积 11.33 km²。该区域属于典型的南亚热带季风气候,年平均气温 20.9 ℃,最热月(7 月)平均气温 28.0 ℃,最冷月(1 月)平均气温 12.6 ℃,年平均相对湿度为 80%,年平均降水量 1927 mm,年均蒸发量 1115 mm,4 月至 9 月为雨季,10 月至次年 3 月为旱季,雨季雨量占全年降雨量的 75%。地带性植被为南亚热带季风常绿阔叶林,平均林龄约为 400 年,群落结构复杂,郁闭度约为 95%,荷木(*Schima superba*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)等为优势树种,样地所处的土壤类型为赤红壤^[24]。

2 材料与方法

2.1 实验设计

2013 年 6 月,在鼎湖山季风林内,选取坡度、坡向、海拔和群落结构基本一致的地段建立野外降水实验控制平台^[11]。实验包括 2 种处理:①干旱处理:年降水量减少 50%(D);②对照:自然降水(CK)。每个处理 3 个重复,共建立 6 个 5 m×5 m 的样方。其中,D 处理的样方设置如下:用硬塑板将每个样方围起,硬塑板插入地表 0.3 m,以阻止地表径流和浅层地下径流的流入,但不影响深层土壤的水分运动,地上部分高出地表 1 m。样方上方 1 m 处搭建面积为样方面积一半的凹槽状无色透明遮雨棚。在 D 处理的样方内,每次自然降水时,遮雨棚将拦截 50%的降雨量,雨水经遮雨棚直接排出样方外,从而达到减少 50%降水量的效果。每次降水结束后,收集遮雨棚上的凋落物并回归至相对应的样方地表之上,以避免由凋落物的输入减少所致的误差。

2.2 样品采集

本研究的土壤样品的采集时间为 2021 年 12 月 14 日,为鼎湖山的低温干燥季节^[25]。在每个样方内分别随机选取 5 个点,去除表层土壤之上的凋落物,用内径 2.5 cm 的土钻分别钻取表层 0—10 cm 及 10—20 cm 的土壤样品,每个样品由 5 钻同一土层的土壤混合而成,按层次装入对应编号的样品袋中,共 12 个样品。土壤样品去除其中可见的石头、根系和动植物残体,并过 2 mm 筛,均匀混合后,一份置于-20 ℃冰箱中保存用于测定土壤微生物生物量及群落结构,另一份新鲜土壤测定土壤含水量、硝态氮、氨态氮含量及土壤微生物胞外酶活性,剩余土壤样品风干后保存用于测定有机碳、总氮、总磷及后续培养实验。

2.3 培养试验设计方案

室内培养试验于 2022 年 12 月 15 日开始,历时 30 d。具体实验过程如下:分别称取干旱处理组(D)和对照组(CK)的风干土壤样品 38 g,根据测得的土壤田间持水量和风干土含水量,分别按照田间持水量的 40%、60%和 80%水分梯度对土壤进行处理,使得最终培养土壤含水量为田间持水量的 40%、60%和 80%,代表土壤状态分别为干燥、较湿润和湿润。将土壤放入 50 mL 离心管中,置于温度为 25 ℃、湿度为 80%的培养箱中,进行三天预培养后,再开始为期一个月的正式培养。培养试验设置了三个水分梯度、两个土层、三个重复,共计 36 个样品。培养结束后,将土壤取出进行与培养前土壤相同的指标测定。

2.4 测定方法

2.4.1 土壤理化性质测定

本研究采用电位法测定森林土壤 pH 值,用重铬酸钾-外加热法测定土壤有机碳(SOC)含量;用半微量凯氏法测定土壤总氮(TN)含量;用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法测定土壤总磷(TP)含量;用流动分析仪(Skalar San⁺⁺)测定氨态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)含量^[26]。

2.4.2 土壤微生物生物量的测定

土壤微生物生物量及群落结构采用磷脂脂肪酸(PLFA)法进行测定,确定微生物的类群,每种脂肪酸的浓度基于碳内标 19:0 的浓度来计算^[26]。根据已有的研究结果按照标准命名法分类所测的 PLFA^[9,27-28], 14:0iso、15:0iso、15:0anteiso、16:0iso、17:0anteiso、17:0iso 和 18:0iso 用来指示革兰氏阳性菌;16:1ω7c、17:0cycloω7c、18:1ω7 和 19:0cycloω7c 用来指示革兰氏阴性菌;18:2ω6c、18:1ω9c 用来指示真菌;16:0 10-methyl、17:0 10-methyl、18:0 10-methyl 用来指示放线菌;16:1ω5c 用来指示丛枝菌根真菌;革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌的 PLFA 之和为总细菌 PLFA;其他种类如 14:0anteiso、14:0、15:0、16:0anteiso、16:0、17:0ω8c、17:0 和 18:0 仍然用来计算微生物生物量和群落组成。此外,真菌细菌比(F:B)和革兰氏阳性阴性细菌比(G⁺:G⁻)的比值,分别为真菌磷脂脂肪酸含量与细菌磷脂脂肪酸含量的比值及革兰氏阳性细菌磷脂脂肪酸含量与革兰氏阴性细菌磷脂脂肪酸含量的比值。

2.4.3 土壤微生物胞外酶活性的测定

分析采用微孔板荧光法,利用底物与酶水解释放 4-甲基伞形酮酰(4-MUB)进行荧光检测^[26,29]。本研究主要测定纤维素水解酶(CBH)、β-木糖苷酶(BX)、酸性磷酸酶(AP)、β-半乳糖苷酶(GAL)、β-N 乙酰胺基葡萄糖苷酶(NAG)和 β-葡萄糖苷酶(BG)6 种酶活性,其中 CBH、BG 和 BX 是参与土壤纤维素降解的重要酶,再加上 GAL,这 4 种酶表示土壤微生物碳获取酶活性;NAG 参与氮循环中几丁质和肽聚糖的降解,表示土壤微生物氮获取酶活性;AP 可水解土壤磷循环中的重要底物磷酸多糖和磷酸酯,表示土壤微生物磷获取酶活性。酶碳氮比(Enz-C:N)、碳磷比(Enz-C:P)和氮磷比(Enz-N:P)的比值分别为碳获取酶与氮获取酶、碳获取酶与磷获取酶和氮获取酶与磷获取酶的比值^[30-31]。

2.5 数据分析

使用 Excel 初步整理数据,然后使用 R 4.2.1 对数据进行分析及作图。显著性水平值均设定为 0.05。

3 结果

3.1 干旱处理对土壤本底理化性质和微生物群落的影响

从附录 1 可以看出野外干旱处理(D)对 SOC、TN、NH₄⁺-N 的含量,碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)、氮磷比(N:P)及各类微生物磷脂脂肪酸含量,以及 Enz-C:N、Enz-C:P、Enz-N:P 有显著的影响,且土层深度(S)和水分处理对绝大多数土壤性质有极显著的影响。干旱处理和土壤深度对真菌、丛枝菌根真菌磷脂脂肪酸含量、F:B、GAL 和 AP 活性及 Enz-C:N 和 Enz-C:P 有显著的交互作用。干旱处理和水分处理只对 NO₃⁻-N 含量、Enz-C:P 显著的交互作用。土壤深度和水分处理对土壤中各类微生物生物量的含量、CBH 和 BX 活性及三类获取酶活性比值有显著的交互作用。干旱处理、土壤深度和水分处理三者只对 BG 和 GAL 活性及三类获取酶活性比值有显著的交互作用。

从表 1 可以看出,土层深度会影响土壤基本理化性质和微生物活性,除 NAG 活性在 0—10 cm 土层低于 10—20 cm 土层外,其它土壤理化和微生物活性普遍在 0—10 cm 土层高于 10—20 cm 土层。在 0—10 cm 土层中,干旱处理(D)显著降低了土壤真菌生物量,虽然也降低了土壤总微生物生物量和细菌生物量,但是差异并不显著。干旱处理没有影响土壤基本理化性质和土壤微生物胞外酶的活性,虽然结果表明干旱处理也降低了 SOC、TN、NO₃⁻-N 的含量及 CBH、BX、GAL、NAG 的活性,但是差异并不显著;此外,干旱处理增加了 NH₄⁺-N 含量和 AP 活性,但差异也不显著。在 10—20 cm 土层中,干旱处理显著降低了 SOC 和 TP 含量,并抑制了

GAL 和 BG 的活性,虽然结果表明干旱处理降低了 TN 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和三种磷脂脂肪酸含量,CBH 和 NAG 的活性,但是差异并不显著;另外,干旱处理增加了 BX 活性,但差异不显著。

表 1 培养前不同土层干旱处理对土壤理化性质和微生物活性的影响

Table 1 Effects of drought treatment on soil physicochemical properties and microbial activity in different soil layers before culture

指标 Indicator	单位 Unit	0—10 cm 土层 0—10 cm Soil layer			10—20 cm 土层 10—20 cm Soil layer		
		对照 Control	干旱 Drought	<i>P</i>	对照 Control	干旱 Drought	<i>P</i>
土壤有机碳 Soil organic carbon	g/kg	45.79±1.38	38.41±4.87	0.22	28.63±1.43	22.25±0.81	0.02
土壤总氮 Total soil nitrogen	g/kg	3.15±0.09	2.81±0.35	0.40	2.07±0.17	1.61±0.08	0.07
土壤总磷 Total soil phosphorus	g/kg	0.32±0.01	0.33±0.02	0.63	0.3±0.00	0.28±0.01	0.03
土壤氨态氮 Soil ammonium nitrogen	mg/kg	6.28±0.71	7.69±0.22	0.13	4.93±0.32	4.64±0.71	0.73
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen	mg/kg	6.53±0.50	4.00±1.14	0.11	4.19±0.69	3.52±0.54	0.49
总磷脂脂肪酸 Total PLFA	ng/g	2401.72±250.13	1485.11±406.45	0.13	1889.85±315.80	1280.11±83.02	0.14
细菌磷脂脂肪酸 Bacteria PLFA	ng/g	1191.61±146.33	768.72±221.84	0.19	1007.05±160.20	660.76±36.62	0.10
真菌磷脂脂肪酸 Fungal PLFA	ng/g	186.93±17.79	106.39±16.41	0.03	149.05±31.19	113.95±12.91	0.36
纤维二糖水解酶 Cellobiose hydrolase	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	27.72±1.20	26.09±7.26	0.84	18.18±1.98	14.03A±2.25	0.24
β-木糖苷酶 β-Xylosidase	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	19.57±2.72	15.13±2.28	0.28	12.66±1.32	14.15±1.49	0.50
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	111.70±8.13	126.57±12.07	0.36	93.49±9.60	94.91±4.72	0.90
β-半乳糖苷酶 β-Galactosidase	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	7.26±1.95	6.50±2.51	0.82	8.09±1.52	3.03±0.73	0.04
N-乙酰-氨基葡萄糖 苷酶 NAG	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	26.11±4.86	14.94±3.27	0.13	32.30±6.09	21.76±6.79	0.31
β-葡萄糖苷酶 β-Glucosidase	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	89.19±7.74	96.49±26.33	0.80	82.36±10.76	30.88±8.45	0.02

PLFA: 磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acids; NAG: N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 N-Acetyl-glucosaminase

3.2 历史干旱下不同水分处理对土壤理化性质的影响

在 0—10 cm 土层中,水分处理对土壤基本理化性质并没有显著影响。历史干旱处理(D)在 60%和 80%水分处理下显著降低了 C:P,在三个水分梯度下都显著降低了 N:P,虽然结果表明历史干旱处理也降低了 SOC、TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的含量,但是差异并不显著($P>0.05$);此外,历史干旱处理增加了 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量,但差异也不显著($P>0.05$)(表 2)。

在 10—20 cm 土层中,对照样地(CK) $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量有随水分增加而增加的趋势,且 80%水分处理下 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量显著高于 40%水分处理,历史干旱样地 C:N 也有随水分增加而增加然后降低的趋势,且 60%水分处理显著高于 80%水分处理。历史干旱处理土壤在 40%和 80%水分处理下 SOC 含量、C:N 和 C:P 显著降低,在 40%水分处理下 N:P 显著降低,同时结果也表明历史干旱处理也降低了 TN 含量和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量,但是差异并不显著($P>0.05$)(表 2)。

3.3 历史干旱下不同水分处理对土壤微生物群落及其胞外酶的影响

在 0—10 cm 土层中,60%和 80%水分处理显著降低了历史干旱样地(D) $G^+ : G^-$,80%水分处理显著降低了对照样地(CK) $G^+ : G^-$ 。此外水分处理对总磷脂脂肪酸(Tot PLFA)、细菌磷脂脂肪酸(Bac PLFA)、真菌磷

脂脂肪酸 (Fun PLFA)、放线菌磷脂脂肪酸 (Acti PLFA) 含量的影响基本一致,四个指标在历史干旱样地表现为 $40\% = 60\% < 80\%$, 在对照样地表现为 $60\% < 40\% < 80\%$, 但两样地中四个指标在三个水分处理间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 1)。

表 2 历史干旱处理后不同土层中水分处理对土壤基础理化性质的影响

土层 Layer	指标 Indicator	单位 Unit	40%水分 40% Moisture		60%水分 60% Moisture		80%水分 80% Moisture	
			对照 Control	历史干旱 Historical drought	对照 Control	历史干旱 Historical drought	对照 Control	历史干旱 Historical drought
0—10 cm	土壤有机碳	g/kg	38.15Aa	34.43Aa	43.51Aa	33.68Aa	42.63Aa	33.00Aa
	土壤总氮	g/kg	2.73Aa	2.30Aa	2.77Aa	2.19Aa	2.77Aa	2.25Aa
	土壤总磷	g/kg	0.29Aa	0.29Aa	0.30Aa	0.29Aa	0.30Aa	0.29Aa
	土壤氨态氮	mg/kg	64.15Aa	59.16Aa	87.82Aa	71.08Aa	87.82Aa	76.36Aa
	土壤硝态氮	mg/kg	2.05Aa	4.13Aa	2.65Aa	3.91Aa	3.10Aa	4.09Aa
	碳氮比	/	13.98Aa	14.93Aa	15.68Aa	15.31Aa	15.44Aa	14.57Aa
	碳磷比	/	131.97Aa	116.05Aa	144.06Aa	116.77Ab	141.01Aa	113.63Ab
	氮磷比	/	9.44Aa	7.76Ab	9.18Aa	7.62Ab	9.16Aa	7.79Ab
10—20 cm	土壤有机碳	g/kg	26.58Aa	19.01Ab	25.56Aa	20.53Aa	24.92Aa	17.58Ab
	土壤总氮	g/kg	1.78Aa	1.45Aa	1.71Aa	1.42Aa	1.71Aa	1.42Aa
	土壤总磷	g/kg	0.26Aa	0.26Aa	0.26Aa	0.24Aa	0.26Aa	0.25Aa
	土壤氨态氮	mg/kg	58.30Ba	54.02Aa	70.73ABa	63.64Aa	76.85Aa	65.00Aa
	土壤硝态氮	mg/kg	2.79Aa	2.87Aa	2.46Aa	2.84Aa	2.50Aa	1.16Aa
	碳氮比	/	15.00Aa	13.13ABb	15.00Aa	14.43Aa	14.58Aa	12.3Bb
	碳磷比	/	103.08Aa	73.47Ab	97.36Aa	85.10Aa	94.29Aa	70.10Ab
	氮磷比	/	6.88Aa	5.60Ab	6.50Aa	5.88Aa	6.48Aa	5.68Aa

不同大写字母表示同一干旱处理不同水分处理间存在显著差异,不同小写字母表示相同水分处理不同干旱处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

历史干旱处理在土壤 60%水分处理下显著降低了 Tot PLFA、Bac PLFA、Acti PLFA 的含量,在 80%水分处理下显著降低了 Fun PLFA 含量,虽然历史干旱处理在其它水分处理下也降低了以上四种磷脂脂肪酸含量,在 60%和 80%水分处理下降低了 F:B,但是差异并不显著 ($P > 0.05$) (图 1)。

在 10—20 cm 土层中,历史干旱样地 (D) Fun PLFA 含量在 60%水分处理下显著低于 40%水分处理,60%和 80%水分处理显著降低了对照样地 (CK) $G^+ : G^-$, 对照样地 Tot PLFA、Bac PLFA、Acti PLFA 的含量在 60%水分处理下最高,而历史干旱样地 Tot PLFA、Bac PLFA、Acti PLFA 及 F:B 在 60%水分处理下最低,在 40%水分处理下最高,然而它们在各水分间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 2)。

历史干旱处理土壤在 60%水分处理下显著降低了 Bac PLFA 和 Fun PLFA 含量。虽然历史干旱处理降低了 Tot PLFA 和 Acti PLFA 含量,但是差异并不显著;另外,历史干旱处理增加了 F:B 和 $G^+ : G^-$, 但差异也不显著 ($P > 0.05$) (图 2)。

从图 3 可以看出各处理下微生物类群相对丰度最高的是革兰氏阳性细菌 (G^+),其次是革兰氏阴性细菌 (G^-) 或放线菌 (Acti), 以及真菌 (Fun) 和丛枝菌根真菌 (AMF)。两个土层中 G^+ 、Fun、Acti、AMF 相对丰度在各水分处理下基本一致。两个土层中,历史干旱处理对 G^+ 影响表现为各水分处理下历史干旱样地 (D) 土壤 G^+ 相对丰度普遍高于对照样地 (CK) 但无显著差异 ($P > 0.05$); 对 G^- 、Fun、Acti、AMF 相对丰度无影响。

两个土层中水分处理对土壤微生物胞外酶活性影响呈现出随水分上升而先上升后下降或一直上升两种趋势。两个土层特别是 10—20 cm 土层以前一种趋势为主。在 0—10 cm 土层中,对照样地 (CK) 中 CBH、BX、NAG 活性在 60%水分处理下显著高于 40%水分处理,AP 活性在 40%水分处理下显著低于其他水分处理,Enz-C:P 在 40%水分处理下显著高于 80%水分处理;历史干旱样地 (D) 中 CBH 活性和 Enz-N:P 在 80%水

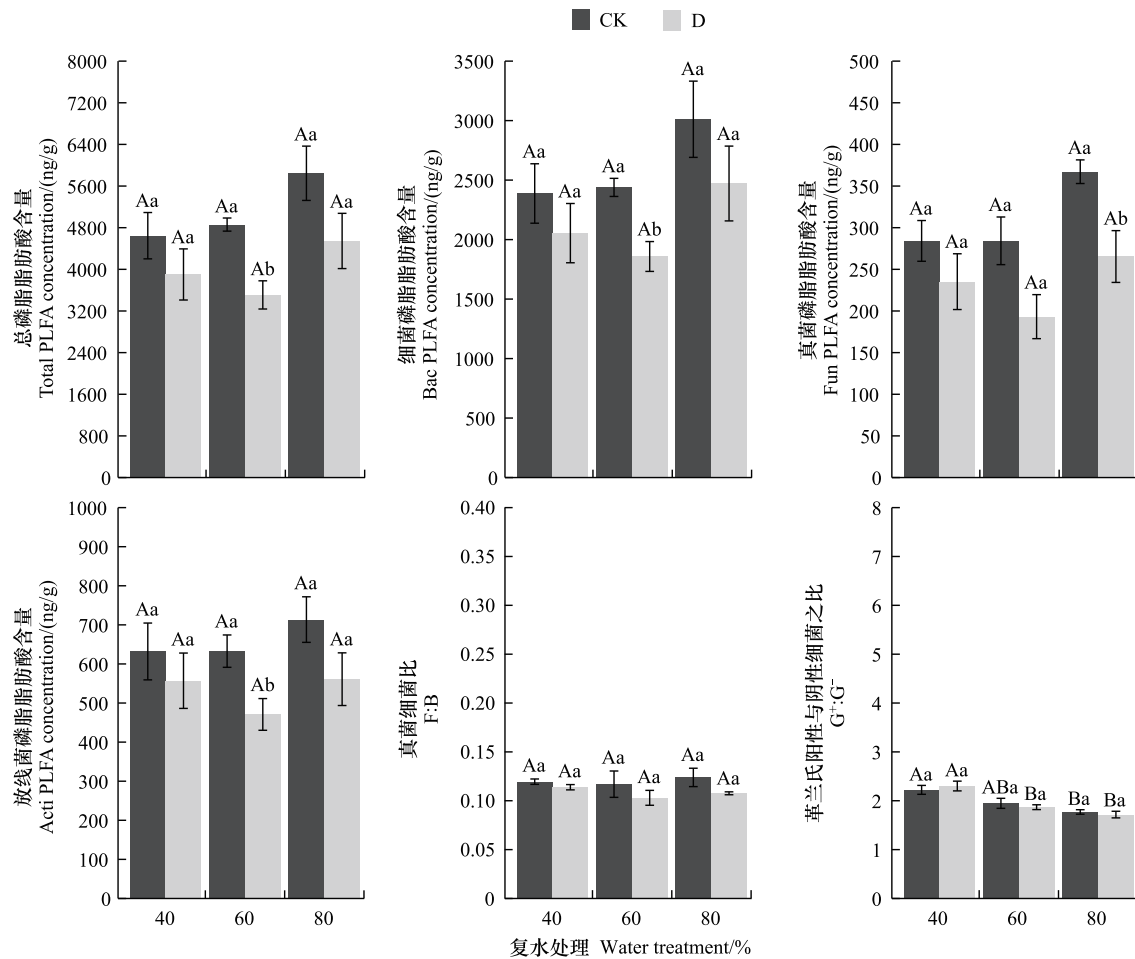


图1 历史干旱处理后0—10 cm 土层中不同水分培养下各类土壤 PLFA 含量

Fig.1 PLFA contents in different soil cultures at 0—10 cm soil layers after historical drought treatment

不同大写字母表示同一干旱处理不同水分处理间存在显著差异,不同小写字母表示相同水分处理不同干旱处理间存在显著差异($P < 0.05$);D:历史干旱处理 Historical drought treatment;CK:对照处理 Control treatment;PLFA:磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acids;Bac:细菌 Bacteria;Fun:真菌 Fungal;Acti:放线菌 Actinomycetes;F:B:真菌细菌比 Fungi to bacteria ratio; G^+ : G^- :革兰氏阳性与革兰氏阴性细菌之比 Gram-positive to gram-negative bacteria ratio

分处理下显著高于40%水分处理。历史干旱处理土壤在40%水分处理下显著抑制了Enz-N:P(表3)。

在10—20 cm 土层中历史干旱样地CBH活性和BX活性在60%水分处理下显著高于80%水分处理。对照样地土壤CBH活性在60%水分处理下显著高于40%水分处理,BX活性在三个水分处理之间都有显著性差异,GAL活性在40%水分处理下显著低于60%和80%水分处理,Enz-N:P在80%水分处理下显著高于40%水分处理。历史干旱处理土壤在40%水分处理下显著提高了CBH和BX活性,在40%水分处理和60%水分处理下均显著提高了AP和BG活性,历史干旱处理也提高了40%水分处理下其它酶活性及三种酶比值,但是差异不显著($P > 0.05$)(表3)。

从图4可以看出培养前干旱样地(D)和对照样地(CK)土壤微生物组成不在一个区域,培养后两土层微生物组成同样不在一个区域。0—10 cm 历史干旱样地土壤微生物组成和对照样地土壤微生物组成能够清晰的分为两个区域,10—20 cm 历史干旱样地土壤微生物组成和对照样地土壤微生物组成能划为两个区域但两区域重叠较多,并且培养前干旱样地和对照样地土壤微生物组成分别在10—20 cm 历史干旱样地土壤微生物组成和对照样地土壤微生物组成的两个区域内,0—10 cm 对照土壤离培养前土壤距离比0—10 cm 干旱土壤离培养前土壤距离远。

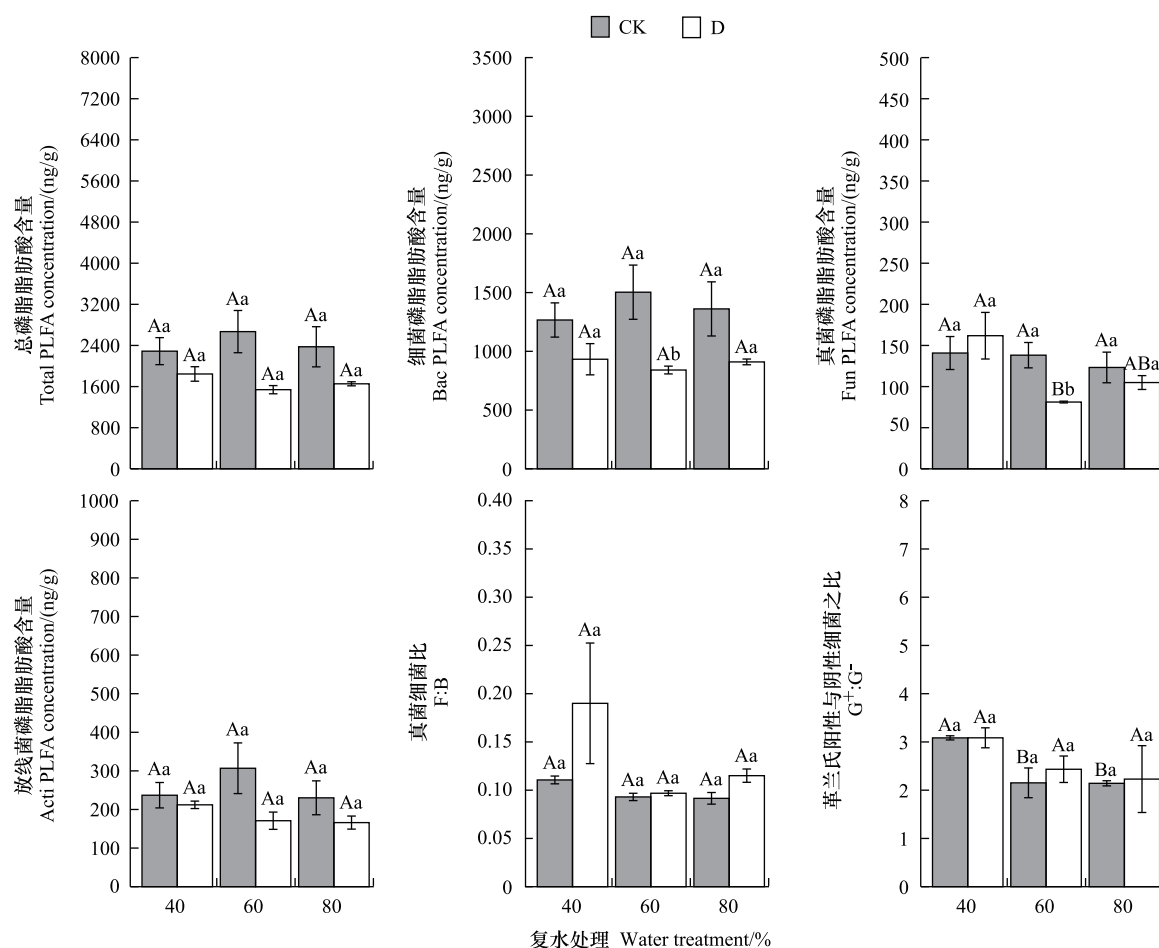


图2 历史干旱处理后 10—20 cm 土层中不同水分培养下各类土壤 PLFA 含量

Fig.2 PLFA contents in different soil cultures at 10—20 cm soil layers after historical drought treatment

不同大写字母表示同一干旱处理不同水分处理间存在显著差异,不同小写字母表示相同水分处理不同干旱处理间存在显著差异 ($P < 0.05$); D: 历史干旱处理 Historical drought treatment; CK: 对照处理 Control treatment; PLFA: 磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acids; Bac: 细菌 Bacteria; Fun: 真菌 Fungal; Acti: 放线菌 Actinomycetes; F:B: 真菌细菌比 Fungi to bacteria ratio; G⁺:G⁻: 革兰氏阳性与革兰氏阴性细菌之比 Gram-positive to gram-negative bacteria ratio

从图 4 可以看出 0—10 cm 四个处理间土壤微生物组成可以完全分开为四个区域,其中 40% 水分处理和 80% 水分处理与培养前土壤的距离及 40% 水分处理和 80% 水分处理间的距离类似于等边三角形,60% 水分处理位于此三角形内且与 40% 水分处理距离最远,与其它两个处理的距离相近。10—20 cm 中 40% 水分处理可以和其他处理完全分开,80% 水分处理和培养前土壤可以清晰的分开,而 60% 水分处理和 80% 水分处理及培养前在一个区域内。培养前 0—10 cm 土壤微生物分布区域囊括了培养前 10—20 cm 土壤微生物的分布区域,但重叠区域较小。

由图 5 的 RDA 分析可以看出培养前土壤和培养后土壤完全区分开。其中,培养前土壤在 RDA 分析中可以清晰的分为历史干旱样地 (D) 土壤和对照样地 (CK) 土壤;培养后土壤在 RDA 分析中可以清晰的分为 0—10 cm 土壤和 10—20 cm 土壤。0—10 cm 土壤可以较好的分为历史干旱样地土壤和对照样地土壤,10—20 cm 土壤能分为历史干旱样地土壤和对照样地土壤但有大量重叠区域。对环境因子和微生物进行分析,发现 NO_3^- -N 和 CBH、Enz-C:N 决定了培养前对照样地土壤的微生物结构,CBH 和 Enz-C:N 决定了培养前干旱样地土壤的微生物结构。BX 和 C:N 决定了 0—10 cm 土层培养后对照样地水分培养土壤的微生物结构,而 0—10 cm 土层培养后历史干旱样地水分培养土壤的微生物结构受到所有理化性质及酶活性的影响。

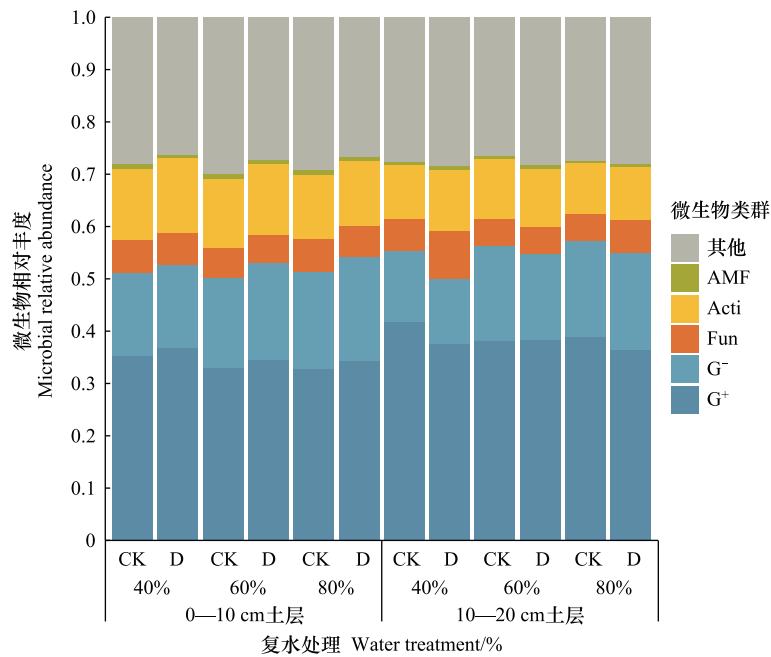


图3 历史干旱处理后0—10 cm和10—20 cm土层中各水分处理下各类磷脂脂肪酸相对丰度

Fig.3 Relative abundance of various phospholipid fatty acids in 0—10 cm and 10—20 cm soil under different water treatments after historical drought treatment

D:历史干旱处理 Historical drought treatment;CK:对照处理 Control treatment;G+:革兰氏阳性细菌 Gram-positive bacteria;G-:革兰氏阴性细菌 Gram-negative bacteria;Fun:真菌 Fungi;Acti:放线菌 Actinomycetes;AMF:丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi

表3 历史干旱处理后不同土层中各水分处理土壤微生物胞外酶活性指标

Table 3 Indicators of soil microbial extracellular enzyme activity in different soil layers under various water treatments after historical drought treatment

土层 Layer	指标 Indicator	单位 Unit	40%水分 40% Moisture		60%水分 60% Moisture		80%水分 80% Moisture	
			对照 Control	历史干旱 Historical drought	对照 Control	历史干旱 Historical drought	对照 Control	历史干旱 Historical drought
0—10 cm	纤维二糖水解酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	2.76Ba	2.53Ba	7.20Aa	5.06ABa	5.48ABa	6.39Aa
	β-木糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	27.34Ba	26.71Aa	39.61Aa	37.02Aa	32.51ABa	30.34Aa
	酸性磷酸酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	212.82Ba	218.44Aa	281.86Aa	302.30Aa	320.71Aa	285.68Aa
	β-半乳糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	141.16Aa	140.78Aa	166.11Aa	216.77Aa	145.39Aa	198.39Aa
	N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	253.15Ba	183.21Aa	381.13Aa	311.10Aa	329.96ABa	326.66Aa
	β-葡萄糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	336.95Aa	282.80Aa	357.71Aa	390.90Aa	370.57Aa	396.45Aa
	碳与氮获取酶活性之比	/	2.02Aa	2.54Aa	1.52Aa	2.14Aa	1.68Aa	1.96Aa
	碳与磷获取酶活性之比	/	2.39Aa	2.10Aa	2.03ABa	2.15Aa	1.75Ba	2.26Aa
10—20 cm	氮与磷获取酶活性之比	/	1.19Aa	0.83Bb	1.37Aa	1.03ABa	1.04Aa	1.15Aa
	纤维二糖水解酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	0.39Bb	2.54ABa	2.95Aa	2.87Aa	2.02ABa	2.23Ba
	β-木糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	11.55Cb	18.53ABa	21.13Aa	20.91Aa	17.40Ba	14.11Ba
	酸性磷酸酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	202.99Ab	289.63Aa	284.84Ab	342.09Aa	273.36Aa	322.81Aa
	β-半乳糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	98.38Ba	128.51Aa	172.50Aa	168.50Aa	169.01Aa	132.93Aa
	N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	130.30Aa	195.64Aa	272.78Aa	278.77Aa	276.22Aa	261.55Aa
	β-葡萄糖苷酶	nmol g ⁻¹ h ⁻¹	190.64Ab	326.30Aa	285.03Ab	371.80Aa	313.19Aa	347.36Aa
	碳与氮获取酶活性之比	/	2.39Aa	2.50Aa	1.80Aa	2.10Aa	1.86Aa	1.90Aa
	碳与磷获取酶活性之比	/	1.51Aa	1.63Aa	1.69Aa	1.65Aa	1.82Aa	1.54Aa
	氮与磷获取酶活性之比	/	0.64Ba	0.67Aa	0.95ABa	0.81Aa	0.99Aa	0.81Aa

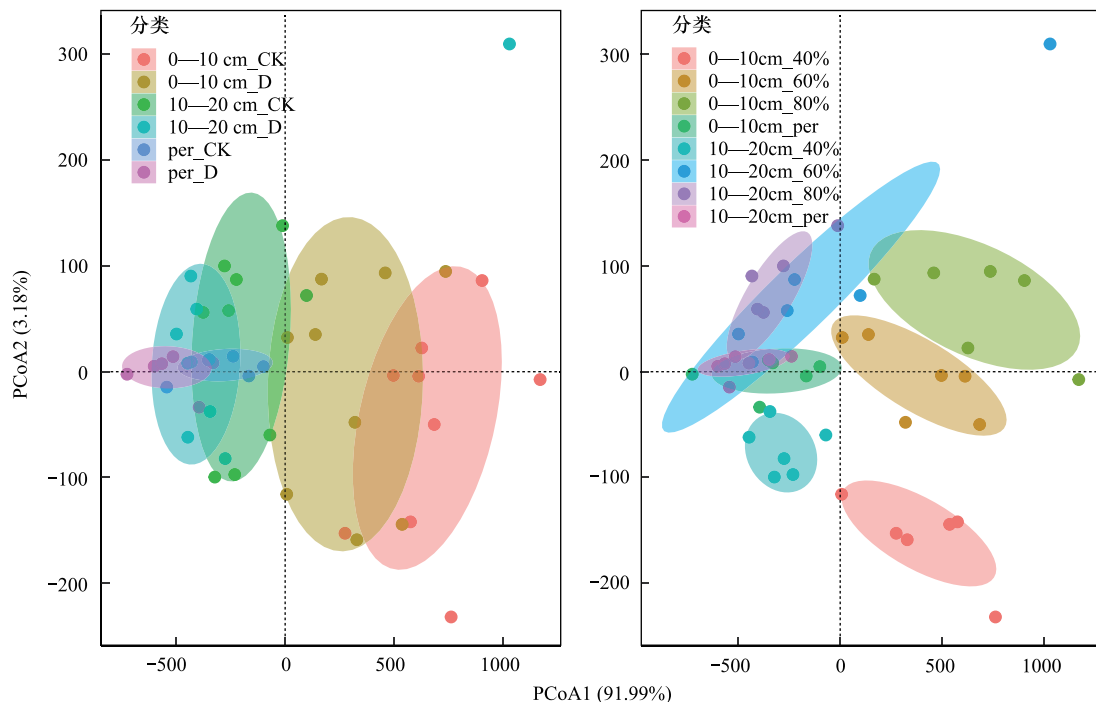


图4 对历史干旱处理后两个土层中不同水分培养下土壤微生物磷脂脂肪酸组成的 PCoA 分析

Fig.4 PCoA analysis of phospholipid fatty acid composition of soil microorganisms under different water cultures at two soil layers after historical drought treatment

D: 历史干旱处理 Historical drought treatment; CK: 对照处理 Control treatment; Per: 培养前 Pre-culture plots; PCoA 分析: 主坐标分析 Principal coordinates analysis

4 讨论

我们的结果表明长期干旱处理降低了 SOC 和 TN, 且显著降低了 10—20 cm 土壤的 SOC 和 TP (表 1), 这可能是因为长时间的干旱降低了植物产量^[32] 以及各类营养物质的下渗减少所导致^[33]。对照样地总 PLFA 含量及细菌和真菌 PLFA 含量比历史干旱样地高 25%—45% (表 1), 同时 10—20 cm 土层中对照样地与碳循环相关的酶 (BG、GAL) 显著高于历史干旱样地, 此外, 历史干旱导致 0—10 cm 土壤的 G^+ : G^- 从 1.28 升高到 1.78 ($P < 0.05$), 这和以往干旱对土壤微生物影响的研究结果相近^[11,19,34]。上述历史干旱样地土壤微生物生物量及其胞外酶活性的降低和 G^+ : G^- 的显著升高表明相较于对照样地 (CK), 历史干旱样地 (D) 已处于较严重的干旱的状态; 结合附录 1、图 4 和图 5, 说明 8 年的干旱处理对森林土壤产生了巨大影响, 即使在低温干燥季节其微生物群落和理化性质也会和对照样地有本质上的不同。

复水处理后 10—20 cm 土壤中 40% 和 80% 水分处理下历史干旱土壤 SOC 含量依然显著低于对照 (表 1、2), 而各水分处理间无显著差异。一些研究表明, 历史干旱会导致 SOC 的稳定性降低以及复水后土壤 CO_2 排放的增加, 本研究发现, 即使在复水后, 历史干旱对 SOC 含量依然具有降低作用, 显示出历史遗留效应^[10,24]。水分处理培养实验经常观察到土壤 NH_4^+-N 的增加^[35], 本研究中培养后土壤 NH_4^+-N 含量 10 倍于培养前土壤, 对照土壤 NH_4^+-N 含量随复水量的增加而增加且有显著变化, 但是历史干旱土壤却没有这种趋势 (表 2), 这是因为对照土壤的微生物生物量及其胞外酶活性在复水后很快恢复, 而历史干旱抑制或改变了土壤微生物群落及其胞外酶活性 (表 1、图 2、表 3)^[36]。以往研究表明, 低 C:N 土壤中的 SOC 更易被微生物分解, C:N 愈低意味着土壤中 SOC 分解速率愈高^[37]。0—10 cm 土壤各水分处理间及干旱处理间 C:N 无差异, 10—20 cm 历史干旱土壤在各水分处理间 C:N 有显著差异 (表 2), 说明历史干旱和之后的复水可能对 0—10 cm 土壤有机质

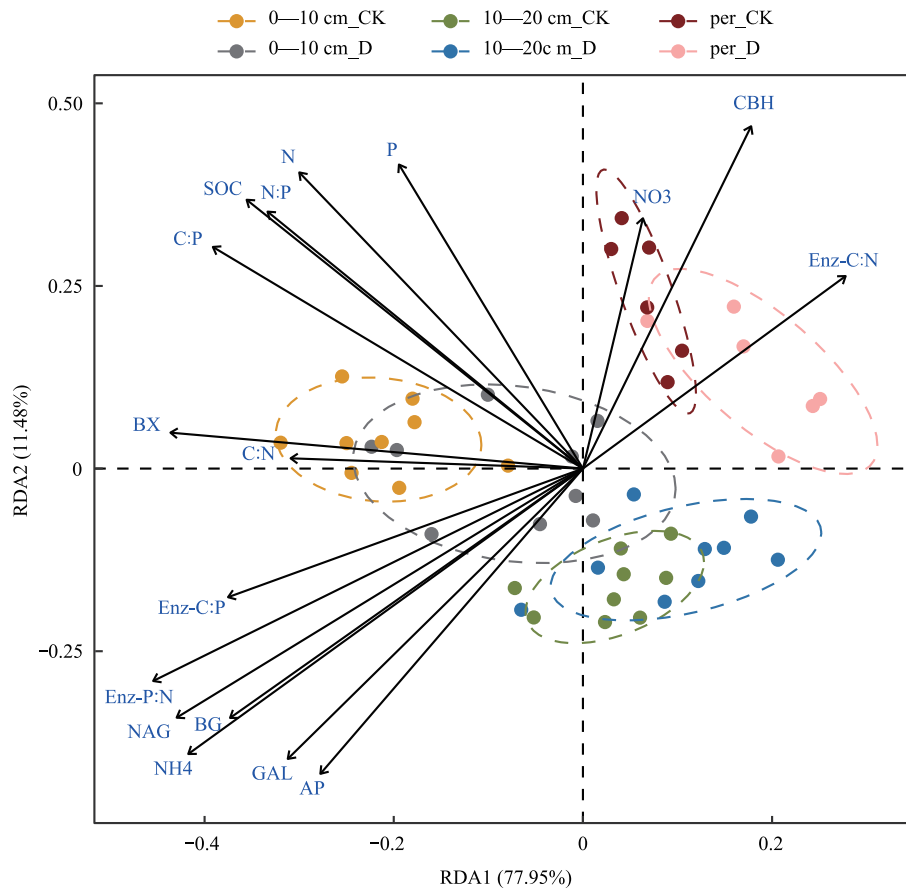


图5 对历史干旱处理后两个土层中不同水分培养下理化性质和土壤微生物磷脂脂肪酸相关性的 RDA 分析

Fig.5 RDA analysis of the correlation between physical and chemical properties and phospholipid fatty acids of soil microorganisms under different water cultures at two soil layers after historical drought treatment

D:历史干旱处理 Historical drought treatment; CK:对照处理 Control treatment; Per:培养前 Pre-culture plots; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; N:土壤总氮 Soil total nitrogen; P:土壤总磷 Soil total phosphorus; NO₃:土壤硝态氮含量 Soil nitrate nitrogen content; NH₄:土壤氨态氮含量 Soil ammonia nitrogen content; C:N:土壤有机碳含量与总氮含量之比 Ratio of soil organic carbon content to total nitrogen content; C:P:土壤有机碳含量与总磷含量之比 Ratio of soil organic carbon content to total phosphorus content; N:P:土壤总氮含量与总磷含量之比 Ratio of soil total nitrogen content to total phosphorus content; CBH:纤维二糖水解酶 Cellobiose hydrolase; BX:β-木糖苷酶 β-Xylosidase; AP:酸性磷酸酶 Acid phosphatase; GAL:β-半乳糖苷酶 β-Galactosidase; NAG:N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 N-Acetyl-glucosaminase; BG:β-葡萄糖苷酶 β-Glucosidase; Enz-C:N:碳获取酶活性与氮获取酶活性之比 Ratio of carbon harvesting enzyme activity to nitrogen harvesting enzyme activity; Enz-C:P:碳获取酶活性与磷获取酶活性之比 Ratio of carbon harvesting enzyme activity to phosphorus harvesting enzyme activity; Enz-N:P:氮获取酶活性与磷获取酶活性之比 Ratio of nitrogen harvesting enzyme activity to phosphorus harvesting enzyme activity; RDA 分析:冗余分析 Redundancy analysis

分解速率无显著影响。但是在 10—20 cm 土层中,历史干旱土壤 C:N 在 40% 和 80% 水分处理下显著降低,表明其土壤有机质分解速率增加,从而导致其 SOC 含量下降。历史干旱增加了 40% 水分处理下 SOC 分解速率可能是因为历史干旱增加了 40% 水分处理下微生物活性及其胞外酶活性(表 3),而 80% 水分处理下 SOC 分解速率的升高则可能是因为土壤团聚体被破坏,其 SOC 稳定性降低^[10,16]。此外,本实验区位于中国亚热带森林,通常被认为是受磷限制的生态系统^[37—38],历史干旱处理降低了各水分处理下的 C:P,但是各处理间 TP 含量基本无变化,因此是有机碳含量的降低导致了 C:P 的降低,而 C:P 越低表示磷有效性越高^[39]。该结果表明历史干旱可能会通过降低 SOC 含量减轻土壤的磷限制,并且这一影响会在之后的降水或干旱后产生持续的影响。土壤 N:P 是 N 饱和的诊断指标,同时也是土壤养分限制类型的敏感性指数^[38]。本实验中土壤样品 N:P 为 5.6—9.44,略高于全国土壤 N:P 的平均水平(5.2)^[39]。对 0—10 cm 土壤而言,历史干旱会显著降

低 N:P,同时考虑 TP 含量变化情况,可以得出历史干旱会导致 TN 的大量流失;对 10—20 cm 土壤而言持续的干旱可能引发 N 的限制(表 2)。

本研究发现 0—10 cm 表层土壤在复水处理 30 天后各类磷脂脂肪酸含量大幅度增加(表 2),这与以往研究相符^[36],表明复水后微生物活性增加。同时,10—20 cm 土壤在复水处理 30 天后各类磷脂脂肪酸含量没有明显增加(表 2)可能是由于其养分含量的限制。但是有两点值得关注。第一是历史干旱处理或对照处理在各复水处理间无显著差异,其次在 60%或 80%水分处理下历史干旱处理降低了几种微生物的磷脂脂肪酸含量。以往研究表明,水以资源、溶剂和运输介质三种基本方式影响微生物动力学^[40]。然而随着对土壤干旱及复水的不断研究,越来越多的证据表明水作为一种资源的作用实际上可能是它调节土壤过程的三个作用中最不重要的一个,水作为溶剂和运输介质是至关重要的^[14]。因为土壤中的大多数有机基质是水溶性的,它们的代谢受溶液中化学物质从源到微生物的运动调节^[41]。因此,可能是最低水分含量处理(40%)在溶剂和运输介质的功能方面可以满足微生物基本的生长需求,才导致各类磷脂脂肪酸含量在各复水处理间无显著差异。此外,本研究是室内培养实验,没有考虑植物及温度的影响,主要目的是为了研究历史干旱及复水后对土壤的影响。相关野外原位研究表明,轻度的降水减少会增加土壤微生物生物量,但是会降低植物产量;土壤水分太高则抑制微生物生长和代谢,但可能有利于植物生长;多数植物通过根际沉积作用产生植物物种特异的作用来影响土壤微生物^[42—43]。因此在自然条件下各水分处理及历史干旱与对照间微生物的差异可能会被进一步扩大^[44]。许多研究发现历史干旱会对其结束后的事件产生持续影响,并且将这种影响称之为“遗留效应”^[12]。这种“遗留效应”往往会降低微生物生物量^[45],这可能是因为历史干旱改变了土壤中的微生物群落使其对湿润后环境的不适应,导致了历史干旱土壤中微生物在复水后死亡率高于对照或者生长速率低于对照^[14,46]。革兰氏阳性菌由于有更坚固的细胞壁而比革兰氏阴性菌系更能抵抗干旱,因而 $G^+ : G^-$ 的增加可能表明干旱的发生^[47—48]。本研究中相同的复水处理下 10—20 cm 土壤 $G^+ : G^-$ 高于 0—10 cm 土壤,两土层土壤在 40%水分处理下 $G^+ : G^-$ 高于其它水分处理,且在 40%水分处理下各个酶活性最低;此外,10—20 cm 土壤中对照样地 $G^+ : G^-$ 在 40%水分处理下显著高于其它水分处理,而历史干旱样地 $G^+ : G^-$ 在各水分处理间却无显著差异(附录 1、图 1、图 2、表 3)。这些结果表明,相较 0—10 cm 土壤而言,10—20 cm 土壤可能更易受到干旱胁迫,40%水分处理下的土壤处于干旱状态,历史干旱的遗留效应导致 10—20 cm 土壤细菌对水分的敏感性降低。同时, $G^+ : G^-$ 的这些变化也表明水分胁迫可能是细菌群落的关键控制因素^[49]。然而,我们的结果中并没有发现遗留效应对微生物群落的显著影响(附录 1,图 1,图 2,图 3)。该结果表明也许 PLFA 测定方法不够灵敏未能捕捉更细致的群落结构变化,后期研究可以尝试采用 DNA 测序等分子生物学的最新技术来检测群落组成中的遗留效应^[10]。

土壤水分增加可提高土壤微生物胞外酶的活性,但是当土壤水分持续增加直至土壤变为厌氧环境时,底物扩散和氧气含量的限制会抑制酶的活性^[50],这与本研究的结果相一致。本研究中大部分酶的活性表现为 40%<80%≤60%水分处理(表 3),酶活性的这种表现也表明微生物在 60%水分处理下的代谢活动可能高于其它水分处理^[19]。此外,对酶活性在不同水分处理下的研究可以发现它和 $G^+ : G^-$ 在不同水分处理下的表现十分的相似,因此本研究中土壤水分可能通过影响细菌群落的变化调节土壤微生物胞外酶活性^[51],并且这种机制在历史干旱土壤中依然存在。从表 3 中还可以发现 10—20 cm 土壤中历史干旱的遗留效应导致 40%或 60%水分处理下一些酶的活性显著高于对照,这可能是因为干旱样地土壤微生物胞外酶活性的降低(表 2)致使土壤微生物在再湿润阶段可以利用的底物净积累增多导致其分泌的酶增加^[52]。在 80%水分处理下酶活性并没有表现明显的遗留效应,这可能是高水分条件对微生物呼吸的限制导致两种样地土壤微生物胞外酶活性差异的减少^[53]。同时本研究的数据没有发现 0—10 cm 土壤微生物胞外酶活性有明显的遗留效应,这可能是 0—10 cm 土壤中养分含量较高掩盖了历史干旱的遗留效应。研究表明微生物群落对某一类营养元素需求越高,土壤中这类获取酶活性越高,而微生物酶活性比率则可以表示微生物对获取 C、N 及 P 的微生物的需求及营养限制^[54],因此表 3 中 0—10 cm 对照样地 Enz-C:P 和 AP 酶活性随水分的增加而降低和增加,表明增加降

水使得 0—10 cm 对照样地土壤微生物对 P 的需求相对于 C 的需求有所增加,而 0—10 cm 历史干旱样地与 10—20 cm 对照样地中 Enz-N:P 随水分的增加而增加则表明增加水分使得土壤微生物对 N 的需求相对于 P 的需求有所增加,这与图 1、2 及表 2 中土壤微生物生物量及 NH_4^+ -N 含量随水分的增加而增加相契合^[55]。

我们的结果表明水分处理和历史干旱及其遗留效应造成了不同处理土壤中土壤微生物群落的变化^[55]。RDA 分析表明 CBH 和 Enz-C:N、 NO_3^- -N 与培养前对照样地土壤微生物群落有显著正相关关系,CBH 和 Enz-C:N 与培养前历史干旱样地土壤微生物群落有显著正相关关系(图 5);而 BX 和 C:N 与 0—10 cm 历史干旱及对照样地土壤微生物群落有显著正相关关系,这些关系表明碳和氮是引起长期干旱及其复水后土壤微生物群落结构变异的关键环境因子^[56—57]。CBH 和 Enz-C:N 与历史干旱及对照土壤有显著相关性可能是因为采集土壤样品时是树叶枯落的时期(12 月),因此凋落物的输入使得土壤微生物群落结构的改变同时导致了纤维素水解酶活性的响应以及微生物对 C 和 N 相对需求的改变^[58]。土壤 NO_3^- -N 含量与对照样地的关系表明微生物的生长受氮有效性的限制,环境中氮有效性越高,微生物的活性越强,繁殖也越快。而土壤在复水后导致微生物的大量繁殖,使得土壤中简单有机质快速消耗,导致微生物为分解难分解有机质的投资增加以及土壤 C:N 的增加,因为土壤 C:N 越高土壤有机质越难分解。

5 结论

长期干旱处理会导致南亚热带常绿阔叶林土壤 C、P 元素含量减少,同时深刻影响土壤微生物群落,降低其生物量并改变其组成与活性。复水处理部分缓解了 0—10 cm 土层土壤的干旱胁迫,然而只有在 60% 水分处理下的 10—20 cm 土层土壤的干旱胁迫才有所缓解。总的来说,复水处理显著提高了土壤中微生物的数量和胞外酶的活性,使部分微生物和酶活性得以恢复。在此过程中,通过调控复水水平,可以有效影响细菌群落结构的变化,进而调节土壤微生物胞外酶活性及土壤速效营养成分的含量。值得注意的是 40% 复水处理下历史干旱的遗留效应,具体表现为土壤微生物胞外酶活性的增强。这一发现暗示,历史干旱的遗留效应可能会在复水水平较低的情况下,进一步刺激土壤微生物胞外酶的活性,从而可能加速土壤有机碳库的分解。这些结果也表明在未来极端气候下,干旱及其复水后的遗留效应会导致我国南亚热带森林土壤特别是深层 SOC 的损失。本研究为理解全球气候变化背景下,历史干旱在复水过程中对南亚热带森林土壤生态系统的影响提供了重要的理论依据,对土壤碳库的积累和国家“双碳”目标的实现具有一定的参考价值。未来研究应进一步探索野外条件或者增温情况下,历史干旱及其“遗留效应”对南亚热带森林土壤生态系统的影响。

参考文献(References):

- [1] ICPP. climate change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2021.
- [2] IPCC. The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Computational Geometry, 2013.
- [3] Huntington T G. Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology*, 2006, 319(1/2/3/4): 83-95.
- [4] Climate Change 2001: Impacts, Adaptation & Vulnerability. 2001.
- [5] Zhou G Y, Wei X H, Wu Y P, Liu S G, Huang Y H, Yan J H, Zhang D Q, Zhang Q M, Liu J X, Meng Z, Wang C L, Chu G W, Liu S Z, Tang X L, Liu X D. Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China. *Global Change Biology*, 2011, 17(12): 3736-3746.
- [6] Coats S, Cook B I, Smerdon J E, Seager R. North American pancontinental droughts in model simulations of the last millennium. *Journal of Climate*, 2015, 28(5): 2025-2043.
- [7] Su J J, Gou X H, HilleRisLambers J, Deng Y, Fan H W, Zheng W J, Zhang R B, Manzanedo R D. Increasing climate sensitivity of subtropical conifers along an aridity gradient. *Forest Ecology and Management*, 2021, 482: 118841.
- [8] Bouskill N J, Lim H C, Borglin S, Salve R, Wood T E, Silver W L, Brodie E L. Pre-exposure to drought increases the resistance of tropical forest soil bacterial communities to extended drought. *The ISME Journal*, 2013, 7(2): 384-394.
- [9] 向君,樊利华,张楠楠,吴淑兰,郭敏,周星梅,王彦杰. 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及微生物群落的影响. *生态学报*, 2021,

- 41(23): 9422-9431.
- [10] Liu L, Estiarte M, Bengtson P, Li J, Asensio D, Wallander H, Peñuelas J. Drought legacies on soil respiration and microbial community in a Mediterranean forest soil under different soil moisture and carbon inputs. *Geoderma*, 2022, 405: 115425.
- [11] 吴华清, 陈小梅, 林媚珍, 张静, 褚国伟, 邓琦. 降水处理对亚热带季风林土壤微生物群落结构的影响. *生态环境学报*, 2016, 25(4): 583-590.
- [12] Vilonen L, Ross M, Smith M D. What happens after drought ends: synthesizing terms and definitions. *New Phytologist*, 2022, 235(2): 420-431.
- [13] Ali Abid A, Gu C, Zhang Q C, Wang J W, Di H J. Nitrous oxide fluxes and nitrifier and denitrifier communities as affected by dry-wet cycles in long term fertilized paddy soils. *Applied Soil Ecology*, 2018, 125: 81-87.
- [14] Schimel J P. Life in dry soils: effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2018, 49: 409-432.
- [15] Manzoni S, Schimel J P, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, 2012, 93(4): 930-938.
- [16] 陈俊芳, 吴宪, 杨佳绒, 刘啸林, 刘宇. 全球气候变化下干旱及复水对地上植物和地下微生物的影响: 进展与展望. *生态学杂志*, 2023, 42(12): 3038-3049.
- [17] Morales V L, Parlange J Y, Steenhuis T S. Are preferential flow paths perpetuated by microbial activity in the soil matrix A review. *Journal of Hydrology*, 2010, 393(1/2): 29-36.
- [18] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [19] Qu Q, Wang Z, Gan Q, Liu R T, Xu H W. Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1221288.
- [20] Yuan W P, Cai W W, Chen Y, Liu S G, Dong W J, Zhang H C, Yu G R, Chen Z Q, He H L, Guo W D, Liu D, Liu S M, Xiang W H, Xie Z H, Zhao Z H, Zhou G M. Severe summer heatwave and drought strongly reduced carbon uptake in Southern China. *Scientific Reports*, 2016, 6: 18813.
- [21] Zhang Y J, Cristiano P M, Zhang Y F, Campanello P I, Tan Z H, Zhang Y P, Cao K F, Goldstein G. *Tropical tree physiology*, Cham: Springer International Publishing: Imprint: Springer, 2016: 337-355.
- [22] Chen L, Huang J G, Alam S A, Zhai L H, Dawson A, Stadt K J, Comeau P G. Drought causes reduced growth of trembling aspen in western Canada. *Global Change Biology*, 2017, 23(7): 2887-2902.
- [23] Martin-Benito D, Pederson N, Köse N, Doğan M, Bugmann H, Mosulishvili M, Bigler C. Pervasive effects of drought on tree growth across a wide climatic gradient in the temperate forests of the Caucasus. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(11): 1314-1325.
- [24] 许展颖, 陈小梅, 张雪莹, 刘慕瑛, 高玉娟. 短期降水控制对鼎湖山亚热带季风林土壤有机碳及官能团碳组分的影响. *生态科学*, 2023, 42(5): 223-230.
- [25] Zhang W, Mo J M, Zhou G Y, Gundersen P, Fang Y T, Lu X K, Zhang T, Dong S F. Methane uptake responses to nitrogen deposition in three tropical forests in Southern China. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2008, 113(D11): 2007JD009195.
- [26] 韩诗慧. 气候变化下森林土壤甲烷吸收的驱动因素研究[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2023.
- [27] 徐嘉. 亚热带两种人工林土壤碳过程对减少降雨的响应[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [28] 刘波, 胡桂萍, 郑雪芳, 张建福, 谢华安. 利用磷脂脂肪酸(PLFAs)生物标记法分析水稻根际土壤微生物多样性. *中国水稻科学*, 2010, 24(3): 278-288.
- [29] 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.
- [30] Fang Y Y, Nazaries L, Singh B K, Singh B P. Microbial mechanisms of carbon priming effects revealed during the interaction of crop residue and nutrient inputs in contrasting soils. *Global Change Biology*, 2018, 24(7): 2775-2790.
- [31] Wang X H, Li S, Zhu B, Homyak P M, Chen G S, Yao X D, Wu D M, Yang Z J, Lyu M K, Yang Y S. Long-term nitrogen deposition inhibits soil priming effects by enhancing phosphorus limitation in a subtropical forest. *Global Change Biology*, 2023, 29(14): 4081-4093.
- [32] Nielsen U N, Ball B A. Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. *Global Change Biology*, 2015, 21(4): 1407-1421.
- [33] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta D A, Schaeffer S M. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221-235.
- [34] Zhou G Y, Zhou X H, Liu R Q, Du Z G, Zhou L Y, Li S S, Liu H Y, Shao J J, Wang J W, Nie Y Y, Gao J, Wang M H, Zhang M Y, Wang X H, Bai S H. Soil fungi and fine root biomass mediate drought-induced reductions in soil respiration. *Functional Ecology*, 2020, 34(12): 2634-2643.

- [35] Kaiser M, Kleber M, Berhe A A. How air-drying and rewetting modify soil organic matter characteristics: an assessment to improve data interpretation and inference. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 324-340.
- [36] Evans S, Dieckmann U, Franklin O, Kaiser C. Synergistic effects of diffusion and microbial physiology reproduce the Birch effect in a micro-scale model. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 28-37.
- [37] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [38] Aponte C, Marañón T, García L V. Microbial C, N and P in soils of Mediterranean oak forests: influence of season, canopy cover and soil depth. *Biogeochemistry*, 2010, 101(1): 77-92.
- [39] 赵航, 贾彦龙, 王秋凤. 中国地带性森林和农田生态系统 C-N-P 化学计量统计特征. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 803-814.
- [40] Tecon R, Or D. Biophysical processes supporting the diversity of microbial life in soil. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, 41(5): 599-623.
- [41] Schimel J P, Schaeffer S M. Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 348.
- [42] 郑勇, 贺纪正. 森林土壤微生物对干旱和氮沉降的响应. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2464-2472.
- [43] Dou W Q, Xiao B, Yao X M, Kidron G J. Asymmetric responses of biocrust respiration to precipitation manipulation under a changing semiarid climate. *Geoderma*, 2023, 430: 116318.
- [44] Darenova E, Holub P, Bednařík A, Klem K. Responses of soil CO₂ efflux and microbial activity to water deficit under conventional and adaptation technology. *Soil and Tillage Research*, 2023, 234: 105856.
- [45] Rahman M M, Hicks L C, Verheyen K, Rousk J, Carnol M. Effects of drought legacy and tree species admixing on bacterial growth and respiration in a young forest soil upon drying and rewetting. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 148-155.
- [46] Hawkes C V, Waring B G, Rocca J D, Kivlin S N. Historical climate controls soil respiration responses to current soil moisture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(24): 6322-6327.
- [47] Schimel J, Balser T C, Wallenstein M. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, 2007, 88(6): 1386-1394.
- [48] Curiel Yuste J, Fernandez-Gonzalez A J, Fernandez-Lopez M, Ogaya R, Penuelas J, Lloret F. Functional diversification within bacterial lineages promotes wide functional overlapping between taxonomic groups in a Mediterranean forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 90(1): 54-67.
- [49] Preece C, Verbruggen E, Liu L, Weedon J T, Peñuelas J. Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 28-39.
- [50] Moyano F E, Manzoni S, Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 59: 72-85.
- [51] Li X F, Hou L J, Liu M, Lin X B, Li Y, Li S W. Primary effects of extracellular enzyme activity and microbial community on carbon and nitrogen mineralization in estuarine and tidal wetlands. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(6): 2895-2909.
- [52] Fraser F C, Corstanje R, Deeks L K, Harris J A, Pawlett M, Todman L C, Whitmore A P, Ritz K. On the origin of carbon dioxide released from rewetted soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 1-5.
- [53] Borowik A, Wyszowska J. Soil moisture as a factor affecting the microbiological and biochemical activity of soil. *Plant, Soil and Environment*, 2016, 62(6): 250-255.
- [54] Araujo A S F, Bonifacio A, de Araujo Pereira A P, Medeiros E V, Araujo F F, Mendes L W. Enzymatic stoichiometry in soils from physiognomies of Brazilian cerrado. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2022, 22(2): 2735-2742.
- [55] 朱义族, 李雅颖, 韩继刚, 姚槐应. 水分条件变化对土壤微生物的影响及其响应机制研究进展. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4323-4332.
- [56] Gao D C, Bai E, Li M H, Zhao C H, Yu K L, Hagedorn F. Responses of soil nitrogen and phosphorus cycling to drying and rewetting cycles: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107896.
- [57] Marañón-Jiménez S, Asensio D, Sardans J, Zuccarini P, Ogaya R, Mattana S, Peñuelas J. Seasonal drought in Mediterranean soils mainly changes microbial C and N contents whereas chronic drought mainly impairs the capacity of microbes to retain P. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108515.
- [58] 梅孔灿. 凋落叶和磷添加对马尾松林土壤激发效应的影响及机制[D]. 福州: 福建师范大学, 2021.