

# 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化<sup>\*</sup>

胡嵩<sup>1,2</sup> 张颖<sup>1\*\*</sup> 史荣久<sup>1</sup> 韩斯琴<sup>1</sup> 李慧<sup>1</sup> 徐慧<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要** 采用空间代替时间的方法,以我国东北地区温带森林长白山原始阔叶红松林成熟林(200年)和过熟林(>200年)及其次生演替不同阶段——白桦幼龄林(20年)、白桦中幼龄林(30年)、白桦中龄林(50年)、白桦成熟林(80年)和白桦过熟林(100年)为研究对象,分析了长白山原始阔叶红松林次生演替过程中土壤有机碳、土壤微生物生物量碳、氮、磷及土壤酶活性变化。结果表明:白桦幼龄林和白桦成熟林的土壤腐殖质层(A层)有机碳含量最高,分别为154.8和154.3 g·kg<sup>-1</sup>,而顶极群落原始阔叶红松林A层有机碳含量相对较低,成熟林和过熟林分别为141.8和133.4 g·kg<sup>-1</sup>。白桦中龄林和白桦成熟林的微生物生物量碳和微生物熵均高于其他林地,纤维素酶、过氧化物酶、酸性磷酸酶和纤维二糖酶的活性到中龄林和成熟林达到最高,而此阶段的多酚氧化酶活性最低,提示白桦中龄林及白桦成熟林土壤有机碳周转速度快,土壤有机碳可能处于较强的积累过程中。统计分析表明,土壤微生物生物量碳与土壤有机碳、全氮和有效磷含量之间呈极显著正相关( $r$ 分别为0.943、0.963和0.953, $P<0.01$ )。

**关键词** 长白山 次生演替 土壤微生物生物量 土壤酶活性

**文章编号** 1001-9332(2013)02-0366-07 **中图分类号** Q938.1 **文献标识码** A

**Temporal variations of soil microbial biomass and enzyme activities during the secondary succession of primary broadleaved-*Pinus koraiensis* forests in Changbai Mountains of Northeast China.** HU Song<sup>1,2</sup>, ZHANG Ying<sup>1</sup>, SHI Rong-jiu<sup>1</sup>, HAN Si-qin<sup>1</sup>, LI Hui<sup>1</sup>, XU Hui<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(2): 366–372.

**Abstract:** By the method of space-for-time substitution, and taking the matured (200 years old) and over-matured (>200 years old) primary broadleaved-*Pinus koraiensis* forests and their secondary forests at different succession stages (20-, 30-, 50-, 80-, and 100 years old *Betula platphylla* forests) in Changbai Mountains of Northeast China as test objects, this paper studied the temporal variations of soil organic carbon, soil microbial biomass, and soil enzyme activities during the secondary succession of primary broadleaved-*Pinus koraiensis* forests in the Mountains. Under the 20- and 80 years old *B. platphylla* forests, the soil organic carbon content in humus layer was the highest (154.8 and 154.3 g·kg<sup>-1</sup>, respectively); while under the matured and over-matured primary broadleaved-*Pinus koraiensis* forests, this organic carbon content was relatively low, being 141.8 and 133.4 g·kg<sup>-1</sup>, respectively. The soil microbial biomass carbon and microbial quotient and the activities of soil cellulase, peroxidase, acid phosphatase, and cellobiase under the 50- and 80 years old *B. platphylla* forests were the highest, but the activity of soil polyphenol oxidase was the lowest, which revealed that under middle-aged and matured *B. platphylla* forests, soil organic carbon had a faster turnover rate, and was probably in a stronger accumulation phase. Statistical analysis showed that the soil microbial biomass carbon had significant positive correlations with the soil organic carbon, total nitrogen, and available phosphorus ( $r$  = 0.943, 0.963, and 0.953, respectively;  $P<0.01$ ).

**Key words:** Changbai Mountains; secondary succession; soil microbial biomass; soil enzyme activity.

\* 国家重点基础研究发展计划项目(2011CB403205)资助。

\*\* 通讯作者. E-mail: yzhang@iae.ac.cn

2012-05-07 收稿, 2012-11-26 接受.

森林生态系统是陆地生态系统的主体,是陆地上最大的碳储库和碳汇<sup>[1]</sup>. 统计显示,我国主要森林生态系统碳贮量为  $281.16 \times 10^8 \text{ t}$ , 其中植被碳库、土壤碳库、凋落物层碳库分别为  $62.00 \times 10^8$ 、 $210.00 \times 10^8$ 、 $8.92 \times 10^8 \text{ t}$ , 森林土壤是森林生态系统最大的有机碳库<sup>[2]</sup>. 我国森林主要以次生的幼龄林、中龄林、以及近熟林为主, 面积占 80% 以上. 赵敏和周广胜<sup>[3]</sup>基于第四次森林资源调查资料发现, 次生林碳贮量和碳密度都有上升的趋势, 并根据生物量模型研究预测, 次生林中的中、幼龄林将发挥越来越大的固碳作用. 处于全球变暖敏感的中高纬度地区的东北温带森林是中国的主要林区, 在我国碳汇管理和生态环境建设中起着举足轻重的作用. 阔叶红松林为中国东北典型的地带性顶极植被类型, 其平均林龄 200 年左右<sup>[4]</sup>, 但 20 世纪初, 大规模工业采伐使原始阔叶红松林遭到严重破坏, 大面积森林逐渐演替为次生林或被人工林所代替<sup>[5]</sup>. 在次生林演替过程中, 地上植被群落及生物量逐渐发生变化, 致使地下根系生物量和土壤的碳、氮贮量也发生相应改变, 而地下根系和土壤是森林生态系统中重要的碳贮库<sup>[6-8]</sup>. 目前大部分相关研究都是针对地上植被生物量开展的碳储量研究, 而对次生演替序列不同阶段土壤有机碳库变化的研究还十分有限, 特别是针对温带地区长白山原始阔叶红松林次生不同演替阶段土壤有机碳含量及相关土壤生物学特性的变化研究几近空白.

为了比较长白山原始阔叶红松林次生演替不同阶段土壤有机碳的变化规律及其与土壤微生物和土壤酶活性的耦合关系, 本文在长白山地区选取不同生长年份的典型次生白桦林, 以空间代替时间的方法, 对长白山原始阔叶红松林次生演替不同阶段土壤微生物生物量及参与有机碳代谢的相关土壤酶活性进行比较研究, 并分析了不同演替阶段土壤有机碳、微生物生物量、土壤酶活性之间的关系, 为进一步了解温带森林次生林土壤碳累积功能和潜力提供基础数据.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

试验地位于吉林省长白山国家自然保护区北坡, 海拔为 700 ~ 800 m. 该区属于受季风影响的温带大陆性山地气候, 冬季漫长寒冷, 夏季短暂温暖多雨, 春季风大干燥, 秋季凉爽多雾. 全区年均气温在

0.9 ~ 3.9 °C, 年降水量 700 ~ 800 mm. 土壤类型为暗棕色森林土<sup>[9]</sup>.

选取保存完好的林龄为 200 年左右的原始阔叶红松林成熟林和林龄大于 200 年的原始阔叶红松林过熟林(42°24'05" N, 128°05'43" E), 并依据海拔、坡向、坡度相近的原则, 分别选择原始阔叶红松林砍伐后更新 20、30、50、80、100 年左右的天然次生白桦林; 20 年左右的白桦幼龄林(42°20'19" N, 127°54'44" E)、30 年左右的白桦中幼龄林(42°21'09" N, 127°56'28" E)、50 年左右的白桦中龄林(42°12'21" N, 127°46'23" E)、80 年左右的白桦成熟林(42°21'29" N, 127°59'00" E)、100 年左右的白桦过熟林(42°24'03" N, 128°05'54" E)共 7 种林分类型, 构建替代时间序列的次生演替序列. 原始阔叶红松林优势树种为红松, 多种阔叶树与其混交, 常见的为椴树(*Tilia amurensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)或枫桦(*Betula davuric*), 此外混有少量的色木(*Acer mono*)、蒙古栎(*Quercus Mongolia*)、春榆(*Ulmus propinqua*)及白桦(*Betula platyphylla*). 天然次生林建群树种主要为山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)等, 林下灌木主要有绢毛绣线菊(*Spirea sericea*)、黄花忍冬(*Lonicera chrysanthra*)等, 主要草本植物有山茄子(*Brachybotrys paridiformis*)、小叶樟(*Deyeuxia agustifolia*)等.

### 1.2 研究方法

**1.2.1 土壤样品采集** 2011 年 10 月, 在上述 7 个林地内, 每个样地选取 3 个大小为 20 m×20 m 的重复样方, 使用内径为 5 cm 的土钻取样, 每个样方按照“S”型随机设置 5 个取样点, 按照土壤发生层进行取样, 拨去土壤表层的凋落物层, 分别取腐殖层(A 层)和淀积层(B 层)的土壤, 将采集的土壤样品混合后过 2 mm 筛, 一部分样品 4 °C 冰箱中保存, 用于微生物生物量、土壤酶活性的测定, 另一部分土壤风干保存, 用于测定土壤有机碳等基本理化指标.

**1.2.2 土壤基本理化性质测定** 土壤有机碳、全氮采用元素分析仪(vario MARCO cube, ELEMENTAR, German)测定. 土壤有效磷采用 0.03 mol·L<sup>-1</sup> 氟化铵+0.025 mol·L<sup>-1</sup> 盐酸溶液(水土比为 4:1)对土壤样品浸提后, 采用钼锑抗分光光度法测定提取液无机磷含量<sup>[10]</sup>.

**1.2.3 土壤微生物生物量碳、氮、磷的测定** 采用熏蒸-浸提法, 基本步骤: 调节新鲜土壤样品含水量至田间饱和持水量(WHC)的 45%, 25 °C 下培养 10 d, 氯仿熏蒸 24 h 后, 抽尽氯仿. 土壤微生物生物量碳、

氮采用  $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{K}_2\text{SO}_4$  溶液提取(水土比为 4:1),用 TOC 仪(Multi N/C 3000TOC/TN)测定提取液中有机碳和全氮含量,土壤微生物生物量碳: $B_{\text{C}} = E_{\text{C}}/k_{\text{EC}}$ . 式中: $E_{\text{C}}$  为熏蒸与未熏蒸土壤的有机碳含量差值;  $k_{\text{EC}}$  为转换系数,取值 0.45. 土壤微生物生物量氮  $B_{\text{N}} = E_{\text{N}}/k_{\text{EN}}$ . 式中: $E_{\text{N}}$  为熏蒸与未熏蒸土壤的全氮含量差值;  $k_{\text{EN}}$  为转换系数,取值 0.45<sup>[11-12]</sup>. 土壤微生物生物量磷用  $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHCO}_3$  溶液提取(水土比为 4:1)<sup>[9,11]</sup>,转换系数  $k_{\text{P}}$  取值 0.4<sup>[13]</sup>.

微生物熵按以下公式计算:

$$q_{\text{SMBC}} = C_{\text{mic}}/C_{\text{org}}$$

式中: $q_{\text{SMBC}}$  为微生物熵; $C_{\text{mic}}$  为微生物生物量碳; $C_{\text{org}}$  为土壤有机碳.

**1.2.4 土壤酶活性测定** 多酚氧化酶活性和过氧化物酶活性采用没食子酸法进行测定<sup>[14]</sup>,酸性磷酸酶活性采用对硝基苯磷酸二钠法进行测定<sup>[15]</sup>,纤维二糖酶活性采用对硝基苯-β-D-葡萄糖苷法进行测定<sup>[14]</sup>,β-1,4-葡萄糖苷酶(纤维素酶)酶活性采用羧甲基纤维素法进行测定<sup>[14]</sup>.

### 1.3 数据处理

数据为 3 次重复的平均数,以烘干( $103^{\circ}\text{C}$ , 24 h)土壤质量计. 采用 SPSS 17.0 软件进行数据处理和 ANOVA 分析. 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD,  $\alpha=0.05$ )比较不同演替阶段下森林土壤酶活性及微生物生物量,对土壤基本理化性质与土壤酶、土壤微生物生物量的相关性进行一元线性回归分析.

## 2 结果与分析

### 2.1 原始阔叶红松林次生演替不同阶段土壤有机碳含量变化

从不同次生演替序列土壤有机碳含量变化看,原始森林砍伐后生长约 20 年左右的白桦幼龄林,因其砍伐时间较短,其土壤有机碳含量较高,随着演替的进行,有机碳含量逐渐降低,到演替 80 年左右的白桦成熟林,土壤 A 层有机碳含量再次恢复到最高( $154.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ),过熟林后降低,在向顶极群落演替的进程中再逐渐增加. 而处于地带性顶极群落的原始阔叶红松林的成熟林(200 年左右)和过熟林(>200 年)样地土壤有机碳含量分别为  $141.8$  和  $133.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ . 原始阔叶红松林以红松为优势树种,而过熟林样地的优势树已达到该立地类型树种的平均预期寿命,林分生物量不再增加,甚至有所下

降<sup>[16]</sup>,导致土壤有机碳含量下降. 次生白桦林的成熟林土壤 A 层有机碳含量最大,但白桦林成熟林土壤碳储量是否最大,还需要对土壤碳库进行估算. 此外,白桦成熟林 A 层土壤全氮和有效磷的含量也最高(分别为  $12.0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  和  $4.62 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,表 1),土壤有机碳和全氮、有效磷之间呈现极显著正相关,相关系数分别为 0.996 和 0.925 ( $P<0.01$ ).

Jarvis 等<sup>[17]</sup>和 Melillo 等<sup>[18]</sup>认为,中幼林和恢复期的森林碳汇潜力明显,而林龄大于 100 年的老龄林通常被认为其碳代谢处于平衡状态,是不重要的碳汇. Guo 等<sup>[19]</sup>对子午岭地区天然辽东栎林次生演替的研究也发现,随着演替的进行,土壤有机碳和全氮呈现先增加后降低的趋势,次生演替中期土壤有机碳和全氮含量最高,并且与土壤微生物生物量碳呈极显著正相关. 周莉等<sup>[20]</sup>对长白山阔叶红松林采伐迹地土壤养分进行研究发现,森林采伐初期 2~5 年,表层土壤有机质显著增加,认为是由于采伐初期光照充足,地表温度高,凋落物和采伐枯枝迅速分解,土壤微生物数量增加,酶活性增加,土壤养分循环速率提高,向林地归还大量养分,导致养分逐渐增加,到次生演替中期达到最高,伴随着演替的进行和林地郁闭度的增加,养分归还变慢,土壤养分开始下降甚至低于原来水平. 而欧阳学军等<sup>[21]</sup>在鼎湖山热带森林群落演替对土壤化学性质的影响研究中发

表 1 不同演替阶段土壤基本理化性质

Table 1 Chemical characteristic of soils at different succession stages (mean±SD)

演替阶段 Succession stage	土层 Soil layer	pH	总有机碳 Total organic carbon ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	全氮 Total N ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	有效磷 Available P ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )
I	A	4.9	154.8±33.2	11.6±2.7	4.3±0.3
	B	5.4	51.6±19.7	4.6±1.6	1.8±0.4
II	A	5.6	143.6±16.9	11.4±1.9	3.3±0.6
	B	5.7	36.3±9.0	3.8±1.2	1.9±0.2
III	A	5.3	140.8±23.5	10.8±2.4	4.3±0.2
	B	5.5	31.3±5.0	2.5±0.7	1.1±0.2
IV	A	5.3	154.3±20.3	12.0±1.4	4.6±0.4
	B	5.6	42.6±11.5	4.0±0.8	2.1±4.0
V	A	5.8	120.8±24.9	9.3±3.6	3.5±0.5
	B	5.6	16.4±4.9	1.5±0.5	2.3±0.9
VI	A	5.5	141.8±23.9	10.6±1.9	2.8±0.8
	B	5.4	38.1±18.6	4.1±1.4	1.2±0.1
VII	A	5.4	133.4±16.5	9.9±1.9	3.9±0.6
	B	5.3	29.1±5.0	2.8±0.6	0.9±0.4

I: 白桦幼龄林 Young aged *Betula platphylla* forest; II: 白桦中幼龄林 Near middle aged *Betula platphylla* forest; III: 白桦中龄林 Middle aged *Betula platphylla* forest; IV: 白桦成熟林 Mature *Betula platphylla* forest; V: 白桦过熟林 Over mature *Betula platphylla* forest; VI: 阔叶红松成熟林 Mature broadleaved-*Pinus koraiensis* forest; VII: 阔叶红松过熟林 Over-mature broadleaved-*Pinus koraiensis* forest. 下同 The same below.

现,随着群落演替的进行,土壤有机质、全氮等养分逐渐增加,演替顶极群落的季风常绿阔叶林土壤养分含量最高。本研究中次生演替序列有机碳含量是幼龄林先增加,中幼龄林和中龄林降低,白桦成熟林土壤有机碳含量最高,阔叶红松成熟林和过熟林土壤有机碳含量相对较低。

长白山次生演替不同阶段土壤 A 层有机碳含量均高于 B 层,说明残枝落叶分解后输入土壤的有机碳都聚集在土壤表层,土壤有机碳的表聚性较明显<sup>[22]</sup>。

## 2.2 不同演替阶段土壤微生物生物量的变化

土壤微生物参与土壤碳、氮等元素的循环,调控着土壤碳截获能力、碳矿化过程以及生态系统生产力<sup>[23]</sup>。土壤微生物生物量反映参与调控土壤中能量和养分循环以及有机物质转化的微生物数量,由于其周转快、灵敏度高,可以反映土壤微小的变化。从表 2 可以看出,次生演替过程中,白桦中龄林和白桦成熟林 A 层土壤微生物生物量碳含量最高,分别达到了 133.7 和 138.3 mg · kg<sup>-1</sup>。A 层土壤中的微生物生物量氮含量为白桦幼龄林>阔叶红松过熟林>白桦中幼龄林>白桦中龄林>白桦成熟林>白桦过熟林,而白桦的幼龄林与阔叶红松过熟林的微生物生物量氮含量之间差异不显著( $P>0.05$ )。A 层土壤中微生物生物量磷含量为白桦成熟林>白桦中幼龄林>白桦中龄林>白桦过熟林>阔叶红松成熟林>阔叶红松过熟林>白桦幼龄林,白桦成熟林土壤微生物

表 2 不同演替阶段土壤微生物生物量碳、氮、磷含量

Table 2 Soil microbial biomass C, N, and P at different succession stages (mg · kg<sup>-1</sup>, mean±SD)

演替阶段 Succession stage	土层 Soil layer	微生物 生物量碳 Microbial biomass C	微生物 生物量氮 Microbial biomass N	微生物 生物量磷 Microbial biomass P
I	A	94.5±9.7	22.2±2.8	3.2±0.9
	B	42.4±6.5	6.4±0.5	0.2±0.1
II	A	116.7±5.9	20.9±2.2	5.8±0.9
	B	63.4±1.2	8.0±1.0	1.4±0.4
III	A	133.7±7.7	20.0±2.1	4.9±0.5
	B	59.0±13.1	5.0±2.5	1.5±0.3
IV	A	138.3±7.4	15.5±2.4	5.9±0.3
	B	60.2±6.3	6.6±0.5	1.2±0.3
V	A	97.1±0.8	13.2±1.5	4.1±0.7
	B	24.0±9.5	4.2±0.5	0.2±0.1
VI	A	108.3±0.8	19.0±0.3	3.7±0.3
	B	59.9±7.0	8.2±0.5	1.1±0.3
VII	A	101.3±0.8	21.3±2.1	3.5±0.1
	B	28.3±5.8	4.3±0.6	1.0±0.1

生物量磷含量最高,为 5.9 mg · kg<sup>-1</sup>。不同演替阶段林地 A 层土壤微生物生物量碳、氮和磷均显著高于 B 层( $P<0.01$ )。

白桦中龄林和白桦成熟林的土壤微生物生物量碳含量最高,而白桦过熟林和阔叶红松林及其过熟林含量相对较低。有研究表明,土壤微生物生物量大小与植被、土壤养分密切相关,而土壤有机碳含量对土壤微生物生物量起到关键作用<sup>[24]</sup>。王金成等<sup>[25]</sup>对黄土高原不同林龄的天然油松林土壤微生物进行研究发现,随着演替的进行,土壤中细菌数量先增加后减少,而土壤中微生物生物量碳含量逐渐增加,70 年油松林最高。Guo 等<sup>[19]</sup>在黄土高原辽东栎林次生演替过程中发现,林龄为 17 年的次生林土壤中微生物生物量碳显著高于其他林龄(1、2、9、17、24、36 年),该林地土壤有机碳同样呈先增加后降低的趋势,有机碳和微生物生物量碳呈现显著正相关( $r=0.944, P<0.01$ )。不同林地植物种类不同,其枯落物的质和量不同,适于土壤微生物的营养源也不同,因而微生物的种类和组成不同,导致不同演替阶段土壤微生物生物量碳的演变规律也不相同。相关分析表明(表 3),土壤微生物生物量碳与土壤总有机碳、全氮、有效磷之间呈极显著正相关( $P<0.01$ ), $r$  值分别为 0.943、0.963、0.953,A 层土壤微生物生物量碳显著高于 B 层。

## 2.3 不同演替阶段土壤微生物熵的变化

土壤微生物生物量碳(C<sub>mic</sub>)与土壤有机质碳(C<sub>org</sub>)的比值——微生物熵(microbial quotient)可以作为土壤中有机碳向微生物生物量碳转化速率快慢的一个指标<sup>[19]</sup>,该值越高,表征土壤有机碳的活性程度越高,土壤中有机碳向微生物生物量转化的速率越快,有机碳的损失就越多,同时微生物熵也是土壤质量的一个指标<sup>[24]</sup>。

图 1 显示,随着演替的进行,腐殖质层(A 层)和淀积层(B 层)土壤微生物熵均先增高再降低,其中,白桦中龄林微生物熵最高,说明白桦中龄林表层土壤中的有机碳分解速率较快,土壤微生物在分解有机碳的同时,逐渐累积微生物生物量碳,致使白桦中龄林土壤微生物生物量碳含量达到较高水平。郭曼等<sup>[26]</sup>对黄土高原植被恢复过程中土壤微生物熵进行研究,发现随着恢复年限的增加,微生物熵先增加后趋于稳定,与本研究结果基本一致。演替初期林下植被主要以草木为主,归还土壤中的碳较少,造成幼龄林土壤微生物熵较低。随着次生林的生长,凋落物和死亡的根系在林地逐渐聚积和分解,有机碳积

表3 次生演替过程中土壤各指标相关系数

Table 3 Correlation coefficients among the soil properties during secondary succession

	TOC	TN	AVP	MBC	MBN	MBP	PHO	PEO	ACP	CAS
TN	0.996 **									
AVP	0.925 **	0.923 **								
MBC	0.943 **	0.956 **	0.905 **							
MBN	0.963 **	0.963 **	0.865 **	0.906 **						
MBP	0.953 **	0.954 **	0.899 **	0.900 **	0.919 **					
PHO	0.497 *	0.772 **	0.735 **	0.746 **	0.717 **	0.720 **				
PEO	0.658 **	0.647 **	0.733 **	0.617 **	0.651 **	0.686 **	0.255			
ACP	0.902 **	0.909 **	0.871 **	0.923 **	0.862 **	0.863 **	0.823 **	0.561 *		
CAS	0.881 **	0.887 **	0.891 **	0.924 **	0.837 **	0.821 **	0.571 *	0.698 **	0.836 **	
BG	0.991 **	0.989 **	0.953 **	0.954 **	0.945 **	0.956 **	0.744 **	0.679 **	0.903 **	0.906 **

TOC: 总有机碳 Total organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; AVP: 有效磷 Available P; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass C; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass N; MBP: 微生物生物量磷 Microbial biomass P; PHO: 多酚氧化酶 Phenol oxidase; PEO: 过氧化物酶 Peroxidase; ACP: 酸性磷酸酶 Acid phosphatase; CAS: 纤维素酶 Cellulose; BG: 纤维二糖酶 Celllobiase.

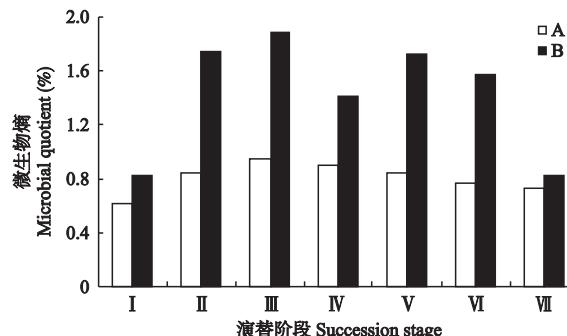


图1 长白山阔叶红松林次生演替不同阶段土壤微生物熵

Fig. 1 Soil microbial quotient in broadleaved-*Pinus koraiensis* forest at different succession stages in Changbai Mountains.

I: 白桦幼龄林 Young aged *Betula platphylla* forest; II: 白桦中幼龄林 Near middle aged *Betula platphylla* forest; III: 白桦中龄林 Middle aged *Betula platphylla* forest; IV: 白桦成熟林 Mature *Betula platphylla* forest; V: 白桦过熟林 Over mature *Betula platphylla* forest; VI: 阔叶红松成熟林 Mature broadleaved-*Pinus koraiensis* forest; VII: 阔叶红松过熟林 Over-mature broadleaved-*Pinus koraiensis* forest. 下同 The same below.

累速率逐渐加快, 中龄林土壤微生物熵达到最大, 演替后期, 伴随着演替的进行, 林地郁闭度逐渐增加, 养分归还变慢, 微生物熵逐渐降低。

## 2.4 不同演替阶段土壤酶活性的变化

土壤中发生的一切生物化学反应都是在土壤酶催化下完成, 土壤酶活性能够表征土壤养分的循环状况, 反映土壤中各种生物化学过程的强度和方向<sup>[27-28]</sup>, 与土壤微生物生物量一样, 都是表征土壤质量的重要生物学指标, 能快速地指示土壤质量的变化趋势<sup>[29]</sup>。

多酚氧化酶作为氧化还原的胞外酶, 通过加速木质素降解、腐殖化、碳矿化、溶解性有机碳的输出来进行碳捕获。原位土壤中如果氧化还原酶活性高, 会限制土壤有机碳的积累, 酶活性低则会促进土壤

有机碳的积累<sup>[30]</sup>。长白山阔叶红松林的不同次生演替阶段中, A 层土壤多酚氧化酶呈现先降低再升高的趋势, 白桦幼龄林和白桦过熟林的多酚氧化酶活性较高, 分别达到了  $1.32$  和  $1.18 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ , 而白桦中龄林和白桦成熟林的多酚氧化酶活性均较低, 表明白桦中龄林和白桦成熟林处于有机碳累积阶段, 土壤中有机碳含量将逐渐增加。本研究土壤有机碳测定结果也显示, 这两个阶段土壤的有机碳含量较高(图2)。

过氧化物酶不仅能氧化过氧化氢, 也能将酚类、胺类等物质氧化为醌, 加速土壤有机物的分解和腐殖质的合成<sup>[14]</sup>。A 层土壤过氧化物酶活性显著高于 B 层( $P < 0.05$ )。随着林龄的增加, A 层土壤过氧化物酶呈现先增加后降低的趋势, 其中白桦中龄林的活性最高, 达到了  $1.29 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ , 而阔叶红松林成熟林和白桦过熟林的过氧化物酶活性最低, 说明其土壤的解毒能力最差, 有毒物质的积累会影响树木生长。

水解酶类中, 纤维素酶和酸性磷酸酶是土壤中广泛存在的水解酶类, 纤维素酶可以水解纤维素为纤维二糖, 酸性磷酸酶能够催化磷酸酯或磷酸酐的水解反应, 二者活性的高低直接影响土壤中养分的供给, 随着演替的进行, 这两种酶的活性同样表现出先增加后降低的趋势, 其中白桦中龄林的两种酶活性均最高, 分别为  $24.00$  和  $27.30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , 并且白桦中龄林与其他林地之间差异达到极显著水平( $P < 0.01$ ), 表明白桦中幼龄林的土壤养分循环速率较高, 对土壤养分供给更快。纤维二糖酶是参与碳素循环的一种重要酶, 在纤维二糖酶的作用下, 多聚糖和  $\beta$ -葡萄糖苷水解为葡萄糖。酶促作用产物是微生物和植物的营养源<sup>[14]</sup>。在7块样地中, 白桦成熟林

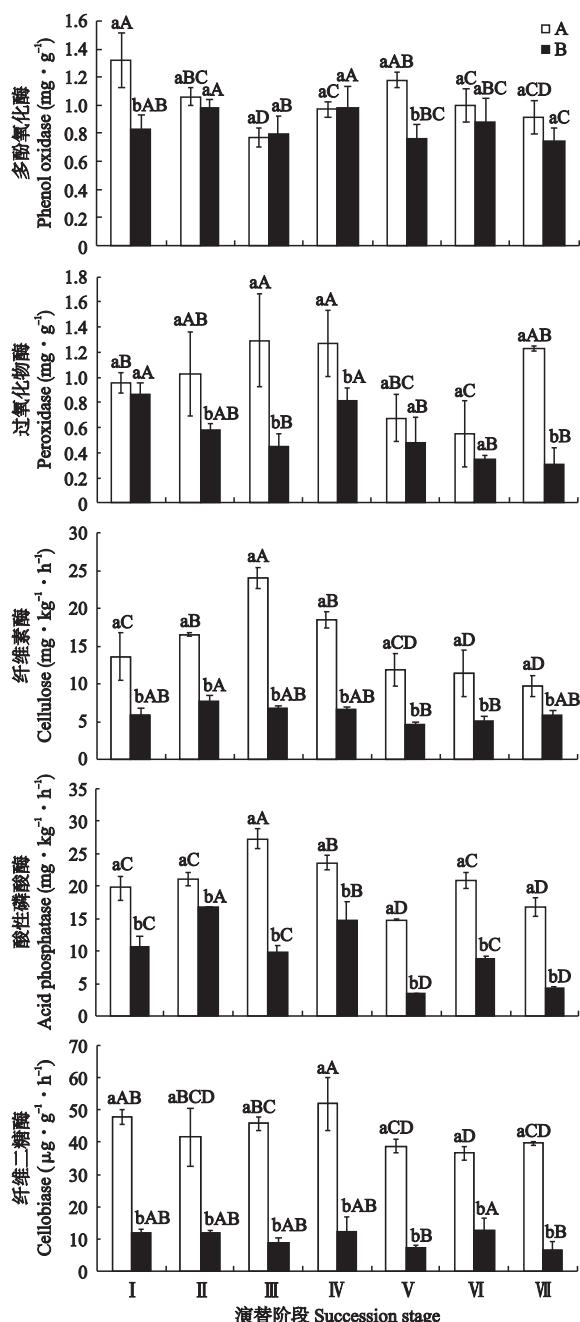


图 2 长白山阔叶红松林次生演替不同阶段土壤酶活性

**Fig. 2** Soil enzyme activities in broadleaved-*Pinus koraiensis* forest at different succession stages in Changbai Mountains (mean±SD).

不同小写字母表示同一样地不同土层之间差异显著( $P<0.05$ )，不同大写字母表示不同样地同一土层之间差异显著( $P<0.05$ )。Different small letters meant significant difference between different soil layers in the same plot at 0.05 level, and different capital letters meant significant difference among different plots in the same soil layer at 0.05 level.

和白桦中龄林的纤维二糖酶活性较高，分别为 $51.83$  和  $45.65 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ，但与其他样地相比差异并不明显。相关分析表明，土壤水解酶活性与土壤有机碳之间均呈极显著正相关( $P<0.01$ )，与酸性磷

酸酶、纤维二糖酶和纤维素酶之间的  $r$  值分别为  $0.902$ 、 $0.991$  和  $0.881$ 。土壤酸性磷酸酶活性与土壤中有效磷含量呈极显著正相关( $r=0.871$ ,  $P<0.01$ )，并且土壤3种水解酶和土壤微生物生物量碳之间呈现极显著正相关， $r$  值分别为  $0.923$ 、 $0.924$  和  $0.954$ ( $P<0.01$ )。

### 3 结 论

长白山原始阔叶红松林及其次生演替序列土壤有机碳含量存在显著差异，原始林的成熟林和过熟林有机碳含量低于白桦次生林的成熟林。相关分析表明，土壤微生物生物量碳与土壤有机碳、全氮和可利用磷含量之间呈极显著正相关( $P<0.01$ ，相关系数  $r$  分别为  $0.943$ 、 $0.963$  和  $0.953$ )，白桦中龄林及白桦成熟林的微生物生物量碳和微生物熵均较高，说明该阶段土壤有机碳处于较强的积累过程；并且该演替阶段土壤水解酶活性较高，说明在阔叶红松林次生演替过程中，白桦中龄林和成熟林的土壤碳、氮、磷等元素周转速率较快。

### 参考文献

- [1] Liu S-R (刘世荣), Wang H (王晖), Luan J-W (栾军伟). A review of research progress and future prospective of forest soil carbon and soil carbon process in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31** (19): 5437–5448 (in Chinese)
- [2] Zhou Y-R (周玉荣), Yu Z-L (于振良), Zhao S-D (赵士洞). Carbon storage and budget of major Chinese forest types. *Acta Phytocological Sinica* (植物生态学报), 2000, **24**(5): 518–522 (in Chinese)
- [3] Zhao M (赵敏), Zhou G-S (周广胜). Forest inventory data (FID) based biomass models and their prospects. *Scientia Geographica Sinica* (地理科学), 2004, **24**(1): 50–54 (in Chinese)
- [4] Yang H-X (阳含熙), Wang B-N (王本楠), Han J-X (韩进轩). Quantity classification of Korean pine and broad-leaved climax forest of Changbai Mountains north slope. *Research of Forest Ecosystem* (森林生态系统研究), 1985(5): 15–30 (in Chinese)
- [5] Chen D-K (陈大柯), Zhou X-F (周晓峰), Zhu N (祝宁). Natural Secondary Forest: Structure, Function, Dynamics, and Management. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994 (in Chinese)
- [6] Dewar RC, Ludlow AR, Dougherty PM. Environmental influences on carbon allocation in pines. *Ecological Bulletins*, 1994, **43**: 92–101
- [7] Dixon RK, Brown S, Houghton RA, et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, **263**: 185–190
- [8] Gill RA, Jackson RB. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystem. *New Phytologist*, 2000, **147**:

13-31

- [9] Wang Z (王 战), Xu Z-B (徐振邦), Li X (李 昕), et al . The main forest types and their features of community structure in northern slope of Changbai Mountains. *Research of Forest Ecosystem* (森林生态系统研究), 1980(1): 25-42 (in Chinese)
- [10] Lu R-K (鲁如坤). Soil and Agro-chemical Analytical Methods. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000 (in Chinese)
- [11] Brookes PC, Powlson DS, Jenkinson DS. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 1982, **14**: 319-329
- [12] Wu J, Jorgensen RG, Birgit PR, et al . Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction an automated procedure. *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, **22**: 1167-1169
- [13] McLaughlin MJ, Alston AM, Martin JK. Measurement of phosphorus in the soil microbial biomass: A modified procedure for field soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1986, **18**: 437-443
- [14] Guan S-Y (关松荫). Soil Enzyme and Research Method. Beijing: China Agriculture Press, 1986 (in Chinese)
- [15] Tabatabai MA. Soil enzymes//Weaver RW, Angle JR, Bottomley PS, eds. Methods of Soil Analysis, Part 2: Microbiological and Biochemical Properties. Madison, WI: Soil Science Society of America, 1994: 775-833
- [16] Tang K-P (唐可平). The original over-mature forest definition and standard. *Forest Resources Management* (林业资源管理), 1991(1): 59-61 (in Chinese)
- [17] Jarvis PG, Morison JL, Chaloner WG, et al . Atmospheric carbon dioxide and forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1989, **324**: 369-392
- [18] Melillo JM, Prentice IC, Farquhar GD, et al . Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate// Houghton J, ed. Climate Change 1995: The Science of Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 444-481
- [19] Guo MJ, Cao J, Wang CY, et al . Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwuling, northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2005, **217**: 117-125
- [20] Zhou L (周 莉), Dai L-M (代力民), Gu H-Y (谷会岩), et al . Dynamics of soil nutrient contents in cutting forestlands of broad-leaved Korean pine forest on Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(10): 1771-1775 (in Chinese)
- [21] Ouyang X-J (欧阳学军), Huang Z-L (黄忠良), Zhou G-Y (周国逸), et al . Accumulative effects of forest community succession on soil chemical properties in Dinghushan of tropical China. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2003, **17**(4): 51-55 (in Chinese)
- [22] Yang X-M (杨晓梅), Cheng J-M (程积民), Meng L (孟 蕾), et al . Features of soil organic carbon storage and vertical distribution in different forests. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2010, **26**(9): 132-135 (in Chinese)
- [23] Han W, Kemmitt SJ, Brookes PC. Soil microbial biomass and activity in Chinese tea gardens of varying stand age and productivity. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, **39**: 1468-1478
- [24] Singh JS, Reghubanshi AS, Singh RS, et al . Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, 1989, **338**: 499-500
- [25] Wang J-C (王金成), Li H-Y (李海燕), Liang J (梁健). Composition study of soil microorganism in natural Chinese pine forest with different growth years in Ziwuling forest region of the Loess Plateau. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 2010, **30**(1): 43-48 (in Chinese)
- [26] Guo M (郭 曼), Zheng F-L (郑粉莉), An S-S (安韶山), et al . Dynamic change of soil organic carbon density and microbial biomass carbon during natural revegetation. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2010, **24**(1): 229-239 (in Chinese)
- [27] Xue L (薛 立), Chen H-Y (陈红跃), Bi H-Y (毕鸿雁). Soil nutrient, microorganism and enzyme activity in pure stands of *Acacia mangium* and *Tectona grandis*. *Journal of South China Agricultural University* (Natural Science) (华南农业大学学报·自然科学版), 2002, **23**(2): 12 (in Chinese)
- [28] Yan D-R (闫德仁), Liu Y-J (刘永军). Dynamic of soil microbiology in larch plantations. *Journal of Heilongjiang Forestry* (林业月报), 1995(7): 13 (in Chinese)
- [29] Zeng DH, Hu YL, Chang SX, et al . Land cover change effects on soil chemical and biological properties after planting Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) in sandy lands in Keerqin, northeastern China. *Plant and Soil*, 2009, **317**: 121-133
- [30] Sinsabaugh RL. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, **42**: 391-404

**作者简介** 胡嵩,男,1985年生,硕士研究生。主要从事微生物生态研究。E-mail: husong\_313@163.com

**责任编辑** 肖红