

水位波动下火烧干扰对南荻土壤碳组分、 微生物固碳能力的影响

江玉梅¹ 卢鹏伟¹ 张志斌¹ 简敏菲¹ 朱笃^{1,2†}

(1. 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室,

江西师范大学生命科学学院, 江西 南昌 330022;

2. 江西省生物加工过程重点实验室, 江西科技师范大学

生命科学学院, 江西 南昌 330038)

【摘要】: 火烧对湿地生态系统的影响是国内外火生态学和湿地生态系统研究中的一个热点, 而水位波动下, 火烧对鄱阳湖湿地南荻土壤碳组分及微生物固碳潜力的影响仍不是很清楚。因此, 选择火烧后的南荻土壤为研究对象, 分别从火烧后的第三天 2015 年 1 月 18 日(枯水期)、2015 年 4 月 12 日(涨水期)和 2015 年 11 月 10 日(退水期)3 个水位时期, 各采集 0~10cm 表层土壤, 对比分析火烧和未火烧南荻土壤碳组分(微生物生物量碳、可溶性有机碳和易氧化活性有机碳)、微生物固碳潜力(土壤 RubisCO 酶活和固碳功能基因 *cbbL* 丰度)的差异, 以期阐明水位波动下火烧干扰对土壤碳库及微生物固碳能力的影响。结果表明, 枯水期火烧干扰土壤中易氧化活性有机碳含量 ($4.12 \pm 0.30 \text{mg/g}$) 显著低于未火烧的土壤 ($16.14 \pm 0.17 \text{mg/g}$) ($p < 0.05$), 土壤微生物生物量碳含量 ($2359 \pm 535 \text{mg/kg}$) 和 *cbbL* 基因拷贝数 ($1.68 \pm 0.17 \times 10^5 \text{copies/g}$) 显著高于未火烧的土壤 ($1095 \pm 110 \text{mg/kg}$ 和 $4.61 \pm 3.12 \times 10^4 \text{copies/g}$) ($p < 0.05$), 而土壤中的可溶性有机碳和土壤 RubisCO 酶活没有显著差异 ($p > 0.05$)。在随后的涨水期和退水期, 火烧和未火烧对土壤碳组分、*cbbL* 基因拷贝数、RubisCO 酶活影响无显著差异。另外, 从 3 个水位时期来分析, 火烧后水位时期对土壤微生物生物量碳和可溶性有机碳含量影响显著 ($p < 0.05$), 且表现为枯水期 > 涨水期 > 平水期。相关性分析结果表明, 土壤温度和土壤碳组分显著负相关, *cbbL* 基因丰度和碳组分含量为负相关关系, 土壤碳组分(易氧化活性有机碳、可溶性有机碳)和土壤呼吸和羧化酶活性的关系表现为正相关。说明土壤温度升高, 不利于土壤有机碳的积累; 另外, 土壤羧化酶活性的提高, 有助于微生物同化 CO_2 , 从而提高土壤有机碳组含量。

【关键词】: 鄱阳湖 火烧 土壤碳组分 RubisCO 酶活性 固碳功能基因

作者简介: 江玉梅(1976~), 女, 教授, 主要研究方向为湿地生态学和土壤微生物. E-mail: leaf91626@163.com; 朱笃 E-mail: zhudu12@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760161); 江西省自然科学基金项目(20202BABL203048)

火烧是人为管理或是自然干扰生态系统的一种方式,对生态环境具有强大的调节作用。在生态系统中,火烧通常是植物群落更替的重要手段,适当的火烧干扰对维持植物群落的稳定性,改善土壤的元素循环都具有积极作用^[1,2]。另外,火烧减少植被生产力,加快土壤有机质的分解速率,使得土壤中的有机碳以CO₂的形式排入大气,或者通过继发性的侵蚀作用改变碳的输出过程,进一步影响生态系统的碳循环^[3,4]和土壤碳库储量^[5]。

湿地生态系统是地球上碳储量最丰富、碳密度最高的生态系统,其土壤碳稳定性取决于土壤有机碳不同组分的构成,包括稳定有机碳和不稳定有机碳(又称活性有机碳)^[6,7]。其中土壤活性有机碳(如微生物生物量碳、可溶性有机碳和易矿化有机碳等)能够灵敏、快速、有效地反映土壤有机碳的存在状况以及土壤碳库的短期波动。研究表明,土壤活性有机碳库易被土壤微生物分解矿化,不利于土壤碳的固定和积累^[8]。土壤微生物量的变化比土壤碳总贮量更能反映出人为影响下土壤有机碳的早期变化^[9]。土壤微生物作为碳循环最重要的驱动者,参与碳固定、甲烷代谢、碳降解等多个重要的碳循环过程^[9]。土壤微生物核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(RubisCO 酶)是光能自养微生物固定CO₂途径中的关键酶,其催化卡尔文循环中的第一步—CO₂固定反应^[10]。RubisCO 酶主要有 I 型 RubisCO 和 II 型 RubisCO 两种存在形式,对应的功能基因分别为 cbbL(或者 rbcL)和 cbbM^[11],这些功能基因可直接(RNA 水平上)或间接(DNA 水平上)反映土壤自养微生物固定CO₂的能力^[12]。有研究表明,在农田土壤中,RubisCO 酶活性较高意味着自养微生物同化二氧化碳的潜力较高^[12]。RubisCO 酶活性受土壤全碳和有机碳含量影响,微生物固碳功能基因 cbbL 丰度与土壤微生物生物量碳和可溶性有机碳含量密切相关^[13,14]。火烧对土壤碳库有重要影响^[8],其对土壤微生物固碳能力的影响研究还很少。

湿地水文过程可以直接改变土壤环境,影响湿地生物地球化学循环。当前由于全球大范围的气候变化导致异常的降水模式和水资源的重新分配,对湿地生态系统稳定性有重要影响。鄱阳湖是我国面积最大的淡水湖湿地,其剧烈的水位波动深刻影响着区域内的湿地环境。在火烧和水位变化的双重胁迫下,湿地土壤活性有机碳组分和微生物固碳能力如何变化我们并不清楚。本文选择枯水期火烧后三天南荻群落土壤为研究对象,分析枯水期、涨水期和退水期火烧土壤中活性有机碳组分、微生物固碳能力的差异,旨在为深入研究和评价火烧干扰对土壤有机碳动态影响及其机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 采样地设置及样品采集

实验样地位于常湖池(29° 8' 4.3" N~29° 8' 6.79" N,115° 58' 56.09" E~115° 59' 1.38" E),属江西鄱阳湖国家级自然保护区大湖池保护站管辖,位于鄱阳湖西南部,其面积约为7km²,湖面呈浅碟形。退水后洲滩裸露,洲滩上生长的植物以南荻和灰化藁草为主。伴生植物主要有稻搓菜、辣蓼、芦蒿。2015年1月15日,常湖池洲滩植物南荻部分被人为火烧,火烧带呈狭长型,面积大约0.01km²。火烧后,留下的主要为南荻植物的根茬,如图1。和附近未火烧的南荻群落进行对比,研究火烧干扰对南荻土壤碳组分、酶活性及微生物的影响。

在火烧和未火烧南荻群落样地分别设置1条采样带,采样带之间相隔20m。分别在枯水期(2015年1月18日)、涨水期(2015年4月12日)和退水期(2015年11月10日),在每条采样带选择3个采样点,利用直径为5cm的土钻,在每个采样点采集5个0~10cm深度的土壤样品,混合获得一个土壤样品。将采集到的土样用冰盒带回实验室,剔除可见的动、植物残体。取一部分新鲜土样,在4℃条件下保存,用于测定土壤酶活性和理化性质,其余土壤放入-80℃冰箱保存,用于DNA提取。

1.2 土壤样品的测定

采用烘干法,测定土壤含水率^[15];采用电位法,测定土壤pH^[15];采用电子地温计测定土壤温度;采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法,

测定土壤微生物量碳含量^[15];氯化钾浸提后,采用重铬酸钾法,测定土壤可溶性有机碳含量^[16];采用KMnO₄氧化法,测定土壤易氧化活性有机碳含量^[4]。将土壤烘干后,利用元素分析仪(德国Elementar Vario),测定土壤全碳和全氮含量。

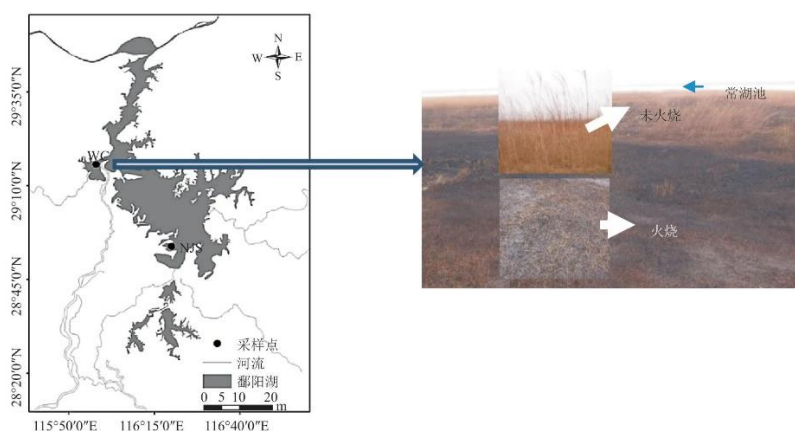


图1 样地概况示意图

采用密闭碱液吸收法,测定土壤基础呼吸^[17];采用KMnO₄滴定法,测定过氧化氢酶活性,结果用1g土壤消耗的0.02mol/LKMnO₄的毫升数表示;采用3,5-二硝基水杨酸显色法,测定蔗糖酶活性,结果以24h后1g土壤消耗葡萄糖的毫克数表示;采用靛酚蓝比色法,测定脲酶活性,结果用24h后1g土壤中NH₄⁺-N的毫克数来表示^[18]。

采用超声波破碎的方法,提取土壤中的蛋白质,测定土壤Rubsico酶活性^[14,19]。将新鲜土样进行预处理,去除杂质和各种离子无机物后,进行冷冻干燥,得到冻干土。在冰浴下,用超声波破碎仪,将冻干土充分破碎,之后离心收集上清液,在上清液中,加入硫酸铵固体达到80%饱和,使蛋白质沉淀,收集蛋白质沉淀,加入10uL100mMTris-HCl(pH7.8)和2mMDTT使沉淀溶解。在30℃条件下,利用紫外分光光度计(UV-1800PC,上海美谱达仪器有限公司),测定Rubsico酶活性(λ =340nm),反应需要设置不加1,5-二磷酸核酮糖(Rubp)和热变形蛋白质的阴性对照。

1.3 土壤微生物固碳功能基因(cbbL)丰度测定

利用Omega土壤试剂盒,提取土壤DNA,用琼脂糖凝胶电泳及凝胶成像系统,测定DNA的纯度和质量,并使用总DNA纯化回收试剂盒(天根,中国),对DNA进行纯化。采用实时荧光定量PCR方法,利用引物对(K2f:5'-ACCAYCAAGCCSAAGCTSGG-3',V2f:5'-GCCTTCSAGCTTGCCSACCRC-3')扩增固碳微生物cbbL基因,基因片段长度为492-496bp^[19];利用通用引物(16S-F:5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3',16S-R:5'-GCTGCCTCCGCTAGGAGT-3'),扩增细菌16SrDNA区域^[10]。反应体系和程序见参考文献[10]。

1.4 数据统计

利用Microsoft Excel 2016软件,整理数据。采用t检验分析火烧和未火烧处理对土壤碳组分及酶活性的影响,采用Tukey多重比较法分析不同水位时期土壤碳组分及酶活性的差异,利用SPSS20.0软件分析土壤理化因子、土壤碳组分、土壤酶活性等之间的相关关系。利用Origin8.5软件作图。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

在同一个水位时期，火烧和未火烧的土壤理化指标差异不显著 ($p > 0.05$) (表 1)。

表 1 土壤理化指标

采样日期	处理	水位 (m)	含水量 (%)	pH	土壤温度 (°C)	全碳含量 (%)	全氮含量 (%)	土壤呼吸 (ml/kg. 24h)
2015年1月18日 (枯水期)	火烧	19.73	(32.93 ± 5.97) ^{aa}	(4.95 ± 0.03) ^{aa}	(11.67 ± 0.88) ^{ab}	(15.60 ± 1.32) ^{aa}	(1.83 ± 0.09) ^{aa}	(80.33 ± 19.43) ^{aa}
	未火烧		(33.77 ± 0.83) ^{aa}	(5.01 ± 0.02) ^{ab}	(11.67 ± 0.33) ^{ac}	(18.88 ± 2.22) ^{aa}	(2.15 ± 0.14) ^{aa}	(113.33 ± 3.71) ^{aa}
2015年4月12日 (涨水期)	火烧	20.48	(33.89 ± 4.29) ^{aa}	(5.45 ± 0.18) ^{aa}	(17.00 ± 0.58) ^{abB}	(8.28 ± 2.20) ^{aa}	(1.04 ± 0.22) ^{abB}	(55.00 ± 10.97) ^{aa}
	未火烧		(30.29 ± 3.01) ^{aa}	(5.50 ± 0.11) ^{abB}	(16.67 ± 0.33) ^{ab}	(7.35 ± 0.75) ^{ab}	(1.03 ± 0.08) ^{ab}	(40.67 ± 8.82) ^{ab}
2015年11月10日 (退水期)	火烧	21.10	(26.43 ± 1.69) ^{aa}	(5.75 ± 0.29) ^{aa}	(18.00 ± 0.58) ^{aa}	(9.08 ± 2.22) ^{aa}	(0.96 ± 0.19) ^{ab}	(52.00 ± 32.02) ^{aa}
	未火烧		(38.42 ± 4.82) ^{aa}	(5.63 ± 0.22) ^{aa}	(18.33 ± 0.33) ^{aa}	(10.77 ± 1.82) ^{ab}	(1.21 ± 0.20) ^{ab}	(55.67 ± 2.67) ^{ab}

注：表中数据右上角小写字母不同表示同一采样时期不同处理在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。表中数据右上角大写字母不同表示相同处理不同采样时期在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。

不同水位时期，火烧土壤中的温度表现为退水期 > 涨水期 > 枯水期 ($p < 0.05$)，全氮含量表现为枯水期 > 涨水期 > 退水期 ($p < 0.05$)，其他指标差异不显著；未火烧土壤中，pH、温度、全氮和全碳含量、土壤呼吸在 3 个水期时期差异显著 ($p < 0.05$)。在枯水期，土壤全碳和全氮含量均最高 ($p < 0.05$)，到涨水期，土壤经雨水等冲刷，碳氮含量减少，经过几个月的湖水浸淹后，到退水期，土壤全碳、全氮含量显著减少。

2.2 土壤碳组分含量

土壤活性有机碳(土壤微生物生物量碳、土壤易氧化活性有机碳、土壤可溶性有机碳)能够灵敏、快速、有效地反映土壤有机碳的存在状况以及土壤碳库的变化。由图2可知,不同活性有机碳对火烧干扰和不同水位时期影响的反馈规律不同。火烧土壤中微生物生物量在枯水期大于未火烧,涨水期小于未火烧($p<0.05$);而土壤易氧化活性有机碳仅在枯水期显著降低($p<0.05$)。同一水位时期,火烧干扰对可溶性有机碳含量不显著($p>0.05$)。此外,土壤微生物生物量碳从枯水期火烧干扰后的 $2359\pm 535\text{mg/kg}$,经过4月涨水期和11月的退水期,其含量显著降为 $292\pm 138\text{mg/kg}$ ($p<0.05$);未火烧情况下,土壤微生物生物量的变化不明显。土壤易氧化活性有机碳经过火烧后,枯水期其含量相对于未火烧显著下降,经过涨水期和退水期后,其含量稍有增加;在未火烧条件下,从枯水期、涨水期到退水期,土壤易氧化活性有机碳先显著降低,后显著升高。火烧和未火烧土壤可溶性有机碳含量均表现为:枯水期>涨水期>退水期($p<0.05$) (图2)。

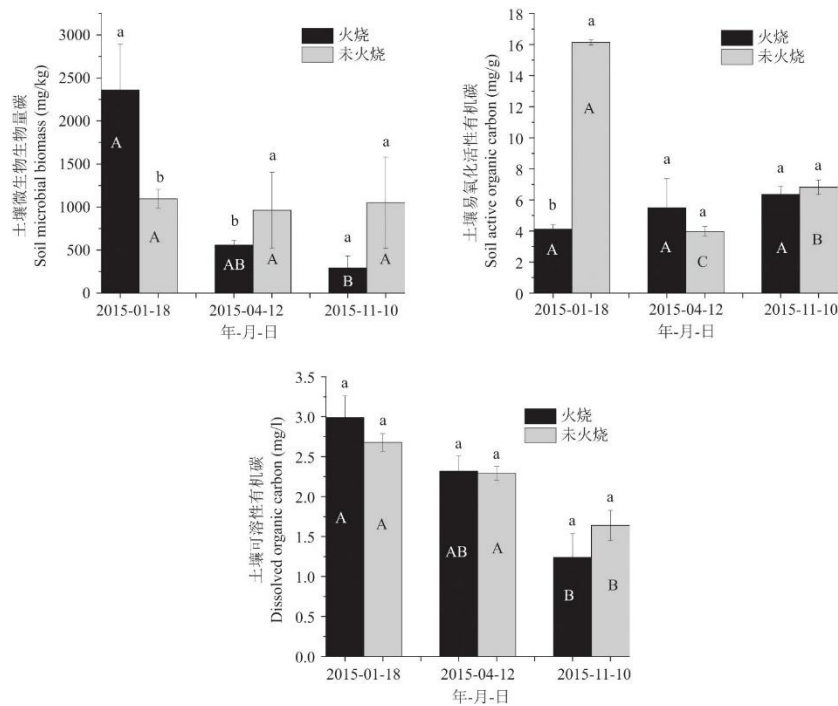


图2 不同水位时期火烧和未火烧土壤中碳组分含量

注: 图中小写字母不同表示同一采样时期不同处理在 $p<0.05$ 水平下差异显著, 大写字母不同表示相同处理不同采样时期在 $p<0.05$ 水平下差异显著。

2.3 土壤酶活性和微生物丰度

脲酶是反应土壤氮代谢水平的一种酶, 利用尿素产生氨和 CO_2 。如表2所示, 在同一水位时期, 火烧干扰对脲酶活性影响不显著。火烧干扰下, 3个不同水位时期土壤脲酶活性没有显著差异, 虽然退水期相比枯水期, 土壤脲酶活性增加了112.04%;未火烧条件下, 退水期相比枯水期, 土壤脲酶活性增加了159.97% ($n=3, p<0.05$)。

过氧化氢酶与土壤氮素循环和有机质转化等过程有着密切的关系, 并直接反应土壤能量代谢过程的强弱^[11]。与未火烧相比, 在枯水期, 火烧干扰显著提高了过氧化氢酶活性 ($0.265\pm 0.063\text{mg/gKMnO}_4$) ($n=3, p<0.05$)。但在3个水位时期, 火烧干扰后的土壤过氧化氢酶活性没有差异。在未火烧土壤中, 枯水期的过氧化氢酶活性最低, 退水期的过氧化氢酶活性最高。说明火烧干扰影

响了土壤过氧化氢酶活性，进一步影响其能量代谢过程(表 2)。

蔗糖酶是反应碳代谢水平的一种酶。从表 2 可以看出，火烧干扰和不同水位时期对土壤蔗糖酶活性无明显影响。但火烧后的土壤蔗糖酶含量比未火烧土壤要高。枯水期的蔗糖酶含量高于其他两个水位时期，但没达到显著水平 ($p>0.05$) (表 2)。

土壤 RubisCO 酶活性可用来反应土壤自养微生物同化 CO_2 的潜力，较高的 RubisCO 酶活性意味着自养微生物同化二氧化碳的潜力较高。在表 2 中，同一水位时期，火烧和未火烧干扰间土壤 RubisCO 酶活性没有显著差异 ($n=3, p>0.05$)。但 3 个水位时期对未火烧土壤 RubisCO 酶活性有影响，退水期土壤 RubisCO 酶活最低 ($n=3, p<0.05$) (表 2)。

土壤微生物的丰度是反应土壤活性和土壤健康的重要指标。如图 3 所示，枯水期和涨水期土壤细菌丰度火烧干扰和未火烧干扰没表现出显著差异 ($n=3, p>0.05$)，而在退水期，土壤细菌拷贝数在火烧干扰情况下显著低于未火烧干扰 ($n=3, p<0.05$)，说明火烧干扰对微生物的影响具有明显的长期性。土壤固碳功能微生物基因 *cbbL* 是反应土壤固碳酶的活性。在枯水期，火烧后的土壤固碳微生物功能基因拷贝数为 $1.68 \pm 0.17 \times 10^5$ copies/g，显著高于未火烧的土壤 $4.61 \pm 3.12 \times 10^4$ copies/g ($n=3, p<0.05$)，涨水期和退水期火烧与未火烧的土壤固碳功能微生物基因拷贝数无明显差异，说明火烧对土壤固碳功能微生物活性的增强为短期效应(图 3)。

表 2 不同时期土壤酶活性

采样日期	处理	脲酶活性 (mg/(g·24h)NH ₃ -N)	过氧化氢酶活性 (mg/(g·min)KMnO ₄)	蔗糖酶活性 [mg/(g·24h)]	RubisCO 酶活性 (nmolCO ₂ /(kg·min))
2015 年 1 月 18 日(枯水期)	火烧	(6.78±0.74) ^{aa}	(0.27±0.06) ^{aa}	(0.89±0.34) ^{aa}	(157.00±21.73) ^{aa}
	未火烧	(5.52±0.23) ^{ab}	(0.12±0.02) ^{bb}	(0.71±0.04) ^{aa}	(186.33±41.83) ^{aa}
2015 年 4 月 12 日(涨水期)	火烧	(8.52±2.33) ^{aa}	(0.31±0.07) ^{aa}	(0.53±0.02) ^{aa}	(159.33±66.17) ^{aa}
	未火烧	(9.56±2.01) ^{ab}	(0.26±0.02) ^{ab}	(0.38±0.10) ^{aa}	(92.33±20.73) ^{ab}
2015 年 11 月 10 日(退水期)	火烧	(14.39±2.67) ^{aa}	(0.29±0.06) ^{aa}	(0.61±0.15) ^{aa}	(45.00±11.27) ^{aa}
	未火烧	(14.35±2.22) ^{aa}	(0.28±0.03) ^{aa}	(0.46±0.28) ^{aa}	(27.33±11.14) ^{ab}

注：表中数据右上角字母不同表示同一采样时期不同处理在 $p<0.05$ 水平下差异显著。表中数据右上角大写字母不同表示相同处理不同采样时期在 $p<0.05$ 水平下差异显著。

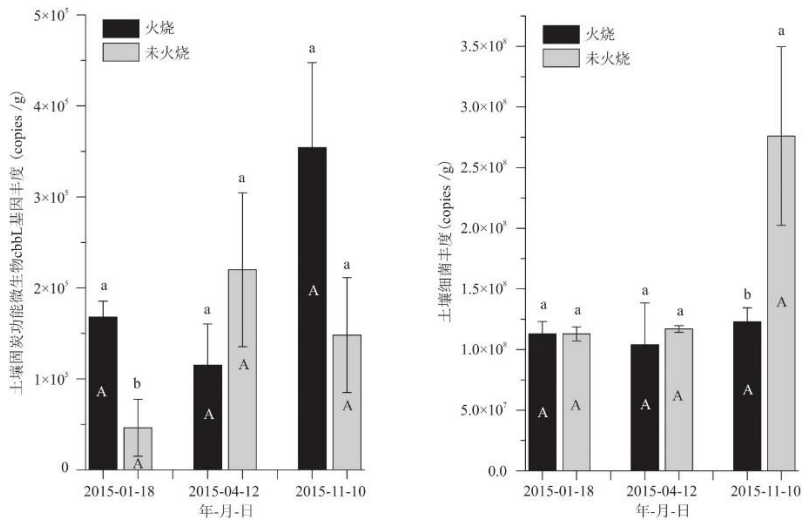


图3 土壤细菌及固碳功能微生物丰度

注：图中小写字母不同表示同一采样时期不同处理在 $p < 0.05$ 水平下差异显著，大写字母不同表示相同处理不同采样时期在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。

2.4 环境因子与土壤碳组分、土壤酶活性及微生物的关系

对常湖池湿地南荻火烧和未火烧土壤碳组分、土壤酶活性和微生物固碳能力进行相关性分析，结果如表3所示。

环境因子和土壤碳组分、土壤酶活性和细菌丰度相关性表明，在火烧干扰情况下，土壤含水量和可溶性有机碳含量显著正相关 ($n=9, p < 0.05$)，土壤温度和微生物生物量、可溶性有机碳含量显著或极显著负相关 ($n=9, p < 0.05$)；未火烧干扰情况下，土壤 pH 和易氧化活性有机碳和可溶性有机碳含量显著负相关，土壤温度和易氧化活性有机碳和可溶性有机碳显著负相关 ($n=9, p < 0.01$)。

土壤碳组分和土壤酶活性、细菌丰度的相关性表明，在火烧情况下，土壤总碳氮含量和土壤不同碳组分(微生物生物量，可溶性有机碳)含量显著正相关，而在未火烧情况下，土壤总碳氮含量和易氧化活性有机碳含量极显著正相关 ($n=9, p < 0.001$)。火烧干扰情况下，土壤碳组分(易氧化活性有机碳、可溶性有机碳)和土壤呼吸和羧化酶活性的关系表现为正相关，在未火烧干扰情况下，这种正相关关系为显著水平 ($n=9, p < 0.05$)，说明土壤碳组分(易氧化活性有机碳和可溶性有机碳)含量越高，一方面会促进土壤微生物呼吸，另一方面又提高了自养微生物的羧化酶活性，即微生物在维持土壤有机碳库稳定性方面起着重要的作用。土壤碳组分(易氧化活性有机碳和可溶性有机碳)和土壤细菌丰度及固碳微生物基因丰度的相关性为负：在火烧干扰土壤中，可溶性有机碳和固碳微生物基因丰度显著负相关 ($n=9, p < 0.05$)。

表3 土壤理化指标与不同碳组分含量、酶活和微生物丰度的相关系数

		易氧化活性有机碳含量	可溶性有机碳含量	微生物生物量碳含量	土壤呼吸	RubisCO 酶活性	16SrRNA 丰度	cbbL 丰度
火烧	含水量	0.36	0.69*	0.52	0.33	0.07	-0.64	-0.66
	pH	0.22	-0.53	-0.59	-0.00	-0.25	0.41	0.18

	温度	0.31	-0.79*	-0.93***	-0.43	-0.22	0.20	0.36
	全氮含量	0.01	0.81**	0.82**	0.61	0.18	-0.31	-0.57
	全碳含量	0.14	0.75*	0.81**	0.72*	0.01	-0.33	-0.49
	过氧化氢酶活性	0.37	-0.09	-0.03	-0.54	-0.50	-0.63	0.07
	脲酶活性	0.73*	-0.50	-0.49	0.17	-0.77*	-0.07	0.13
	蔗糖酶活性	-0.15	0.36	0.69*	-0.10	-0.14	-0.19	0.08
	易氧化活性有机碳含量	1.00	-0.20	-0.36	0.22	-0.62	-0.66	-0.12
	可溶性有机碳含量	-0.20	1.00	0.84**	0.57	0.52	-0.32	-0.77*
	微生物量碳含量	-0.36	0.84**	1.00	0.41	0.30	-0.15	-0.35
	土壤呼吸	0.22	0.57	0.41	1.00	0.08	-0.11	-0.57
	RubisCO 酶活性	-0.62	0.52	0.30	0.08	1.00	0.25	-0.39
	16SrRNA	-0.66	-0.32	-0.15	-0.11	0.25	1.00	0.33
	cbbL 丰度	-0.12	-0.77*	-0.35	-0.57	-0.39	0.33	1.00
未火烧	含水量	0.12	-0.13	0.36	0.03	-0.31	0.66	-0.03
	pH	-0.75*	-0.84**	-0.17	-0.73*	-0.68*	0.15	0.49
	温度	-0.88**	-0.80**	-0.09	-0.88**	-0.80**	0.61	0.50
	全氮含量	0.94***	0.65	0.35	0.93***	0.72*	-0.39	-0.38
	全碳含量	0.92***	0.55	0.30	0.93***	0.70*	-0.28	-0.42
	过氧化氢酶活性	-0.85**	-0.64	0.15	-0.81	-0.8*	0.43	0.40
	脲酶活性	-0.57	-0.63	-0.20	-0.53	-0.61	0.79*	-0.10
	蔗糖酶活性	0.45	0.05	-0.29	0.51	0.38	-0.21	-0.33
	易氧化活性有机碳含量	1.00	0.60	0.15	0.98***	0.69*	-0.25	-0.59
	可溶性有机碳含量	0.60	1.00	0.16	0.62	0.84**	-0.58	-0.27
	微生物量碳含量	0.15	0.16	1.00	0.15	-0.15	-0.29	0.43
	土壤呼吸	0.98***	0.62	0.15	1.00	0.75*	-0.29	-0.62

	RubisCO 酶活性	0.69*	0.84**	-0.15	0.75*	1.00	-0.49	-0.45
	16SrRNA	-0.25	-0.58	-0.29	-0.29	-0.49	1.00	-0.20
	cbbL 丰度	-0.59	-0.27	0.43	-0.62	-0.45	-0.20	1.00

注：*表示在 0.05 上显著相关；**表示在 0.01 上显著相关；***表示在 0.001 上显著相关。

3 讨论

3.1 火烧干扰对土壤碳组分的影响

火烧会改变土壤含水量、温度、结构，影响土壤 pH^[20]。在本研究中，从枯水期、涨水期到退水期，火烧后的表层土壤 pH 显著升高，这是因为火烧后土壤表层阳离子交换总量增加，导致土壤碱度增大，这与以往的研究结果^[21]一致。火烧后土壤全氮含量的变化取决于火烧强度和火烧时间等因素^[22]。研究认为，短期内，火烧可以增加土壤中氮的含量^[23]；但从长期角度看，火烧将降低土壤中氮的含量、氮矿化率和土壤水分等。这也支持本研究中的结果：火烧后的表层土壤中的全氮含量低于未火烧的土壤，这是因为火烧后的地上植物生物量减少，凋落物的输入和根的周转速率下降^[24,25]。另外，经过燃烧后，土壤中的氮直接转化为氮氧化物排放进入大气中，也会导致土壤中的全氮含量减小^[26]。再者也和本研究样地处于鄱阳湖有关，经过丰水期湖水的冲刷，也会导致土壤氮的损失^[2]。

火烧减少了植被生产力的和土壤有机质输入量，并加快了土壤有机质分解速率，影响土壤活性有机碳含量，从而影响到生态系统的碳循环^[3,4]。在本研究中，火烧后的表层土壤中全碳含量减小，这是因为土壤温度急剧升高，土壤碳经过燃烧氧化，直接转化为二氧化碳排放进入大气中^[26]，另外，继发性的侵蚀作用可能会改变碳的输入和输出等过程，从而改变土壤碳库^[5]。过氧化氢酶活性的升高，使得土壤难分解的碳含量增大，也会导致土壤全碳含量减小^[4]。土壤微生物量碳是土壤有机碳的活性组分，对外界环境变化响应敏感，土壤溶解性有机碳可以作为评价土壤微生物分解利用土壤速效养分的重要指标^[27]。一般认为，火烧会影响土壤微生物的数量和活性，其影响程度与火烧强度和土壤深度有关^[27]。在本研究中，火烧后极短时期内土壤微生物量碳含量明显升高，随着时间的延长，土壤微生物量碳含量显著降低(图 2)。有研究发现，火烧 1a 后土壤微生物量碳含量减小^[4]，还有研究表明火烧后土壤微生物量碳含量减少 40.5%^[6]，也与本研究退水期火烧干扰后土壤微生物生物量的含量低于未火烧土壤的结果是一致的。火烧后土壤微生物量碳含量需要较长的时间才能恢复到火烧前的水平^[28]。土壤易氧化活性有机碳是土壤中较易氧化分解的有机碳，是反映土壤有机碳变化的重要指标^[6]。在本研究中，火烧后土壤易氧化活性有机碳含量显著减小，这是因为土壤易氧化活性有机碳在火烧条件下发生氧化分解而损失。但火烧后土壤易氧化碳含量随着自然恢复时间的延长，其含量慢慢升高(图 2)。

3.2 火烧干扰对土壤微生物固碳潜力的影响

土壤酶反应土壤生化反应的强度和方向，是土壤生态系统的重要组成部分。本研究发现，火烧干扰会影响土壤酶活性，表现为火烧干扰后脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶和土壤羧化酶活都有所增加，而过氧化氢酶在枯水期显著升高 ($p < 0.05$)。蔗糖酶的作用主要是增加土壤中可溶性营养物质的含量，与土壤碳代谢相关，也是表征土壤肥力的指标；脲酶的作用是促进氮素的循环和转化，表征土壤的氮素水平。过氧化氢酶是土壤中与能量代谢相关的酶，与土壤氧含量关系密切。土壤 RubisCO 酶活性较高意味着土壤具有较高的自养微生物碳同化潜力^[12]。本研究发现，这些酶活性的变化会影响土壤碳组分含量，但对火烧干扰和未火烧干扰反馈的规律不太相同。在火烧干扰条件下，土壤温度发生改变，土壤脲酶，过氧化氢酶活和土壤易氧化活性有机碳的关系为显著正相关，蔗糖酶和土壤微生物生物量碳正显著相关，而在未火烧干扰条件下，过氧化氢酶活和土壤易氧化活性有机碳的关系为显著负相关，蔗糖酶和土壤微生物生物量碳为负相关(表 3)。未火烧干扰土壤 RubisCO 酶活性分别和易氧化活性有机碳、可溶性有机碳

显著正相关, 火烧干扰后土壤 RubisCO 酶活性和土壤碳组分(易氧化活性有机碳、可溶性有机碳)的相关性变弱。以上研究结果表明火烧干扰对土壤酶活性有一定的影响。

火烧在短时间内改变了土壤温度, 使土壤微生物的生存条件发生改变, 从而影响微生物丰度^[29,30]。土壤微生物对土壤养分的利用情况也发生相应的变化。本研究结果发现, 火烧对土壤细菌的丰度有一定的影响, 比如, 火烧后一段时间(从枯水期到退水期)土壤细菌丰度的增加幅度低于未火烧土壤。在退水期, 火烧土壤微生物功能基因 *cbbL* 拷贝数高于未火烧的, 这说明火烧后恢复一段时间, 土壤固碳功能微生物 *cbbL* 基因拷贝数在增加, 土壤的固碳能力在恢复。研究认为, 火烧会一定程度降低长期封育草地的碳贮量, 但并不会彻底改变其显著的碳固持效应^[23]。

4 结论

在枯水期, 火烧干扰情况下, 土壤易氧化活性有机碳显著降低; 土壤微生物生物量碳含量显著增加。在涨水期和退水期土壤微生物生物量碳含量却逐渐下降。

从枯水期到退水期, 火烧干扰对土壤碳、氮代谢相关的酶活(蔗糖酶、脲酶和羧化酶)没有显著影响, 在枯水期, 火烧干扰下土壤过氧化氢酶活性显著高于未火烧干扰土壤。

火烧干扰对土壤细菌和固碳功能微生物活性影响规律不同。在枯水期, 火烧干扰显著提高了土壤固碳功能微生物基因 *cbbL* 丰度, 而在退水期, 火烧干扰显著降低了土壤细菌丰度。说明土壤细菌和固碳功能微生物对火烧干扰反应的时效性不同。

参考文献:

- [1]WAN S Q, HUI D F, LUO Y Q. Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: A meta-analysis [J]. *Ecological Applications*, 2001, 11:1349-1365.
- [2]吴建平, 吴永凤, 刘文飞, 等. 火烧干扰对南矶山湿地土壤养分的短期影响[J]. *江西水利科技*, 2015, 41(5):332-336.
- [3]张茂增, 辛颖, 赵雨森. 火烧对大兴安岭樟子松天然林土壤有机碳组分的影响[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(5):322-326.
- [4]刘俊第, 林威, 王玉哲, 等. 火烧对马尾松林土壤酶活性和有机碳组分的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(15):5374-5382.
- [5]郑蔚, 李超, 元晓春, 等. 皆伐火烧对亚热带森林不同深度土壤 CO₂ 通量的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(4):1221-1231.
- [6]余健, 房莉, 卞正富, 等. 土壤碳库构成研究进展[J]. *生态学报*, 2014, 34(17):4829-4838.
- [7]沈宏, 曹志洪, 胡正义. 土壤活性有机碳的表征及其生态效应[J]. *生态学杂志*, 1999, 18(3):32-38.
- [8]郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 等. 火烧对森林土壤有机碳的影响研究进展[J]. *生态学报*, 2015, 35(9):2800-2809.
- [9]李雪萍, 李建宏, 漆永红, 等. 青稞根腐病对根际土壤微生物及酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(17):5640-5649.
- [10]BERN I A. Ecological aspects of the distribution of different autotrophic CO₂ fixation path ways[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(6):1925-1936.

-
- [11]刘洋荧,王尚,厉舒祯,等.基于功能基因的微生物碳循环分子生态学研究进展[J].微生物学通报,2017,44(7):1676-1689.
- [12]陈晓娟,吴小红,简燕,等.农田土壤自养微生物碳同化潜力及其功能基因数量、关键酶活性分析[J].环境科学,2014,35(3):1144-1150.
- [13]YUAN H C,GE T D,WU X H,et al.Long-term field fertilization alters the diversity of autotrophic bacteria based on the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) large-subunit genes in paddy soil[J].Applied Microbiology and Biotechnology,2012,95(4):1061-1071.
- [14]曹煦彬,林娣,蔡璐,等.鄱阳湖南矶山湿地不同植被类型对土壤碳组分、羧化酶及 cbb1 基因的影响[J].土壤学报,2017,54(5):1269-1279.
- [15]中国土壤学会农业化学专业委员会.土壤农业化学常规分析方法[M].北京:科学出版社,1983.
- [16]罗小三,仓龙,郝秀珍,等.原位土壤溶液采样及可溶性有机碳(DOC)的紫外吸收光谱直接测定探讨[J].土壤,2007,39(6):943-947.
- [17]姚槐应,黄昌勇.土壤微生物生态学及其实验技术[M].北京:科学出版社,2006.
- [18]关松荫.土壤酶及其研究方法[M].北京:农业出版社,1986.
- [19]WU X H,GE T D,YUAN H C,et al.Evaluation of an optimal extraction method for measuring d-ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) in agricultural soils and its association with soil microbial CO₂ assimilation[J].Pedobiologia,2014,57(4-6):277-284.
- [20]邵伟庚,韩勤,刘新宇,等.扎龙湿地芦苇对火烧的生态响应[J].防护林科技,2012,(3):58-60.
- [21]BINKLEY D,FISHER R F.Ecology and management of forest soils[M].4th ed.Hoboken:John Wiley & Sons,2012:73-74.
- [22]QUINTERO-GRADILLA S D,GARCÍA-OLIVA F,CUEVAS-GUZMÁN R,et al.Soil Carbon and Nutrient Recovery after High-Severity Wildfire in Mexico[J].Fire Ecology,2015,11(3):45-61.
- [23]何念鹏,韩兴国,于贵瑞,等.火烧对长期封育草地土壤碳固持效应的影响[J].生态学报,2012,32(14):4388-4395.
- [24]孙毓鑫,吴建平,周丽霞,等.广东鹤山火烧迹地植被恢复后土壤养分含量变化[J].应用生态学报,2009,20(3):513-517.
- [25]李伟克,刘晓东,牛树奎,等.火烧对河北平泉油松林土壤微生物量的影响[J].北京林业大学学报,2017,(10):70-77.
- [26]MUQADDAS B,ZHOU X Q,LEWIS T,et al.Long-term frequent prescribed fire decreases surface soil carbon and nitrogen pools in a wet sclerophyll forest of Southeast Queensland,Australia[J].Science of the Total Environment,2015,(536):39-47.

[27]KNELMAN J E, GRAHAM E B, TRAHAN N A, et al. Fire severity shapes plant colonization effects on bacterial community structure, microbial biomass, and soil enzyme activity in secondary succession of a burned forest[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, (90):161-168.

[28]WANG Q K, ZHONG M C, WANG S L. A meta-analysis on the response of microbial biomass, dissolved organic matter, respiration, and N mineralization in mineral soil to fire in forest ecosystems[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 271:91-97.

[29]TURNER M G, ROMME W H, SMITHWICH E A H, et al. Variation in aboveground cover influences soil nitrogen availability at fine spatial scales following severe fire in subalpine conifer forests[J]. *Ecosystems*, 2011, 14(7):1081-1095.

[30]LI W K, NIU S K, LIU X D, et al. Short-term response of the soil bacterial community to differing wildfire severity in *Pinus tabulaeformis* stands[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1):1148-1157.