

黄铨, 吴林, 李旭, 傅松玲, 冯春, 王兆成, 刘华. 持续集约化森林经营下土壤微生物多样性对土壤多功能性的影响[J]. 土壤学报, 2026.
HUANG Cheng, WU Lin, LI Xu, FU Songling, FENG Chun, WANG Zhaocheng, LIU Hua. Effects of Soil Microbial Diversity on Soil Multifunctionality Under Sustained Intensive Forest Management [J]. Acta Pedologica Sinica, 2025,

持续集约化森林经营下土壤微生物多样性对土壤多功能性的影响*

黄铨^{1,2}, 吴林¹, 李旭³, 傅松玲², 冯春², 王兆成², 刘华^{2†}

(1. 湖北民族大学生物资源保护与利用湖北省重点实验室, 湖北恩施 445000; 2. 安徽农业大学林学与园林学院, 合肥 230036; 3. 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

摘要: 土壤微生物作为沟通土壤有机和无机环境因子的重要媒介, 在调节多项土壤功能中发挥着重要作用。森林经营是森林土壤最主要的人为干扰活动, 但持续森林经营管理下土壤微生物对森林土壤多功能性的影响机制尚不清楚。以大别山山核桃次生林为研究对象, 分析了不同经营时间 (0 a、3 a、8 a、15 a、20 a) 和经营方式 (CK, 无管理经营; EM, 粗放经营; IM, 集约经营) 下土壤微生物多样性和 4 种土壤功能 (养分供应、养分储存、养分循环和碳储存) 的特征变化, 旨在揭示土壤微生物多样性对土壤多功能性的调控机制。结果表明, 无论是集约经营还是粗放经营, 短期的森林经营活动有利于提高土壤微生物多样性和土壤多功能性, 但随着经营时间的增加, 二者均显著降低; 与经营方式相比, 经营时间对土壤微生物多样性和土壤多功能性的影响更显著; 集约化经营放大了经营时间对土壤多功能性变化的影响。土壤功能指标中, 土壤有机碳、全磷、微生物生物量碳、碱解氮、全钾、微生物生物量氮、蔗糖酶和 β -1,4-葡萄糖苷酶是影响大别山山核桃次生林土壤多功能性的关键指标。土壤微生物多样性通过影响土壤中的养分含量和胞外酶活性, 间接影响了土壤多功能性。上述结果表明, 长期森林经营管理 (尤其是集约经营管理) 导致的土壤微生物多样性丧失是土壤多功能性退化的重要因素。研究结果将为山区经济林经营管理和维持土壤生态系统功能提供理论依据。

关键词: 土壤多功能性; 土壤微生物; 集约经营; 土壤酶活性; 大别山山核桃

中图分类号: S154.1 **文献标志码:** A

Effects of Soil Microbial Diversity on Soil Multifunctionality Under Sustained Intensive Forest Management

HUANG Cheng^{1,2}, WU Lin¹, LI Xu³, FU Songling², FENG Chun², WANG Zhaocheng², LIU Hua^{2†}

(1. Hubei Key Laboratory of Biological Resource Protection and Utilization, Enshi, Hubei 445000, China; 2. School of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 3. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: 【Objective】 Soil microorganisms serve as crucial mediators, bridging organic and inorganic environmental factors. They play a significant role in regulating multiple soil functions. Forest management represents the primary anthropogenic disturbance to forest soils, yet the mechanisms through which soil microorganisms influence soil multifunctionality (SMF) under continuous intensive management remain unclear.

【Method】 This study investigated *Carya cathayensis* var. *dabeishansis* secondary forests in the Dabie Mountains to explore the mechanisms by which soil microbial diversity affects SMF under sustained intensive forest

*国家自然科学基金项目 (32260303)、林木资源培育重点实验室开放基金项目 (LMZYYPY-04) 和湖北民族大学博士科研启动基金项目 (BS25087) 共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32260303), the Key Laboratory of Forest Resources and Silviculture of Anhui Province, China (No. LMZYYPY-04), and the Scientific Research Startup Fund for Doctors of Hubei Minzu University (No. BS25087)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuhuanmg@ahau.edu.cn

作者简介: 黄铨 (1996—), 男, 安徽六安人, 博士研究生, 讲师, 主要研究方向为森林培育学。E-mail: 2024102@hbmzu.edu.cn

收稿日期: 2025-05-24; 收到修改稿日期: 2025-08-12; 网络首发日期 (www.cnki.net):

<http://pedologica.issas.ac.cn>

management. The authors analyzed 45 plots under varying management durations (0, 3, 8, 15, 20 years) and management methods (CK: no management; EM: extensive management; IM: intensive management) in Jinzhai County, Anhui Province. The soil microbial diversity (amplicon sequence variant, ASV) number, Simpson index, Shannon-Wiener index, and Chao1 richness index for bacterial and fungal communities) and 15 indicators related to four soil functions: nutrient supply (alkali-hydrolyzable nitrogen (AN), available phosphorus (AP), available potassium (AK), microbial biomass nitrogen (MBN), microbial biomass phosphorus (MBP)); nutrient storage (total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), total potassium (TK)); nutrient cycling (acid phosphatase (ACP), urease (UE), sucrase (SC), β -1,4-glucosidase (BG), protease (Pro)); and carbon storage (soil organic carbon, SOC), microbial biomass carbon (MBC)) were measured. SMF was calculated using both the single-function approach and the averaging method. Two-way ANOVA was employed to compare management effects, while Pearson correlation, Mantel tests, and random forest models identified key functional indicators. Structural equation modeling (SEM) was constructed to analyze regulatory pathways. 【Result】 The results indicated that short-term management (3 years) significantly enhanced soil microbial diversity and SMF (bacterial Shannon index peaked under IM at year 3; SMF increased by 0.94 compared to CK). However, both declined significantly with prolonged management, with bacterial ASV number and Shannon index decreasing by 19.63% and 3.46% after 20 years of intensive management, respectively. Management duration exerted a significantly greater impact on microbial diversity and SMF than management regime ($P < 0.001$), and IM amplified this temporal effect (e.g., carbon storage, nutrient cycling, and supply functions under IM-15 were significantly lower than CK). Random forest analysis identified SOC, TP, MBC, AN, TK, MBN, SC, and BG as key indicators of SMF ($P < 0.05$). SEM revealed that microbial diversity influenced SMF by indirectly regulating soil nutrients and enzyme activities (explaining 57.4% of the variation): bacterial diversity positively drives nutrient and carbon storage. In contrast, fungal diversity governed nutrient cycling and carbon storage. Nutrient supply and storage functions were the core contributors to SMF, where TP and TK indirectly affected SMF by regulating AN, MBN content, and SC/BG enzyme activities. Moreover, long-term management induced soil acidification, SOC loss, and phosphorus limitation (TP significantly decreased after 15 years), impairing microbial community function. This subsequently reduced enzyme activities (e.g., SC, BG) and nutrient turnover efficiency, ultimately leading to SMF degradation. 【Conclusion】 This study revealed that the loss of soil microbial diversity is a key factor in SMF degradation under long-term intensive forest management. Thus, optimizing management strategies (supplementing carbon/phosphorus fertilizers, reducing nitrogen fertilizer application, decreasing understory vegetation clearance frequency) to maintain soil ecological functions is highly recommended. These findings provide a theoretical basis for the sustainable management of economic forests in mountainous regions.

Key words: Soil multifunctionality; Soil microorganisms; Intensive management; Soil enzyme activity; *Carya cathayensis* var. *dabeishansis*

土壤是森林生态系统的重要组成部分,是调节养分吸收、物质分解和能量流动的重要媒介^[1]。土壤多功能性(Soil multifunctionality, SMF)是反映土壤生态服务功能的关键指标^[2]。近年来,土壤功能对森林可持续经营的重要性已得到广泛认可。尽管学者们对土壤功能的界定存在细微差异,例如将其划分为碳储存、养分供应、有机质分解等^[3],或以碳、氮、磷循环功能来表征 SMF,但在关键功能指标的选择上趋于一致^[4]。

传统观点认为微生物群落存在功能冗余,多样性丧失不会显著影响其生态功能^[5]。然而,近期研究挑战了该观点,指出土壤微生物对 SMF 的影响可能长期被低估,细菌和真菌的生物多样性是维持 SMF 的关键驱动力^[6]。不同微生物功能群在生长速率、环境耐受性、养分需求及食物网联系上存在差异,这导致它们在 SMF 中扮演着不同角色^[7]。丰富的微生物群落通过协同作用,能更有效地将复杂有机聚合物降解为植物可利用的简单单体^[8]。Coban 等^[9]认为微生物在土壤生命中占主导地位,并通过调节养分循环、分解有机物、改善土壤结构、抑制植物病害和支持植物生产力来执行一系列重要的土壤功能。土壤微生物对于分解有机物、循环氮和磷等养分以及储存碳至关重要,其参与了提高生态系统生产力和缓解气候变化的关键过程。在诸多研究中,土壤微生物多样性被认为是森林干扰下土壤多功能性变化的主要驱动因素^[10]。

气候变化和人为干扰是导致森林土壤功能发生结构性变化的两大主要因素^[11]。有研究表明,森林的长期集约化管理最终会导致土壤微生物的物种丰富度和功能多样性降低^[12]。当前,我国集约化森林经营措施主要体现在植被管理和土壤管理 2 个方面,其中林下植被清除和施肥翻耕是经济林和毛竹林中最常见的集约化经营策略^[13]。施肥直接影响了土壤微生物汲取养分的种类和途径。有研究表明,持续施用氮肥会影响土壤硝化速率和硝态氮有效性,最终增加反硝化作用,降低土壤养分供应能力^[3, 14]。例如, Xu 等^[15]研究发现,毛竹(*Phyllostachys edulis*)林在集约经营管理下,土壤微生物活性和微生物群落对碳源利用的多样性减少,植被清除导致植物多样性丧失,间接改变土壤微生物群落结构和组成。此前有研究表明,土壤多功能性与根际土壤中的酶活性呈显著正相关^[16]。土壤养分的活化离不开土壤微生物和植物根系分泌胞外酶的催化,土壤微生物多样性变化能够通过改变胞外酶

的分泌间接调控土壤中关键元素的循环与供应^[17]。Han 等^[18]在退化茶园中发现, 土壤碳氮含量和微生物多样性及功能多样性共同决定了土壤的多功能性, 其中土壤细菌多样性主要通过改变养分供应和资源分配来支持土壤多功能性。在集约化土壤养分管理实验中, 研究者发现, 微生物多样性和功能基因组成是通过非合作的方式影响了多种生态系统功能, 并且微生物多样性对多功能性的贡献大于功能基因组成^[19]。此外, 有研究认为, 在森林土壤中真菌物种多样性在维持土壤多功能性方面发挥的作用较细菌更重要, 尤其是真菌通过植物共生和有机物分解在土壤养分循环功能中发挥关键作用^[20], 如外生菌根真菌增加了植物对磷和氮的吸收, 而丛枝菌根真菌通过形成大量的菌丝网络来改善土壤结构^[21]。但也有研究认为细菌拥有更宽的生态位, 高细菌多样性奠定了土壤多功能性的稳定^[22]。

大别山山核桃 (*Carya cathayensis* var. *dabeishansis*) 是山核桃属的一个变种。20 世纪 70 年代于大别山区发现大面积天然林, 因果实品质优良, 近 20 年来被大规模开发经营。长期集约化经营已导致大别山山核桃林地土壤出现酸化、养分失衡等问题, 土壤健康与生产力可持续性面临威胁^[23]。然而, 关于集约化经营管理如何影响大别山山核桃林地的土壤微生物多样性, 以及土壤微生物多样性是否驱动其土壤功能变化, 目前尚不清楚。

基于以上背景, 本研究聚焦于大别山山核桃次生林, 围绕土壤养分供应、养分储存、养分循环和碳储存这 4 项主要土壤生态功能展开研究, 旨在阐明集约化森林经营下土壤微生物多样性与土壤多功能性之间的响应关系及其内在机制。本研究提出以下 2 个科学问题:

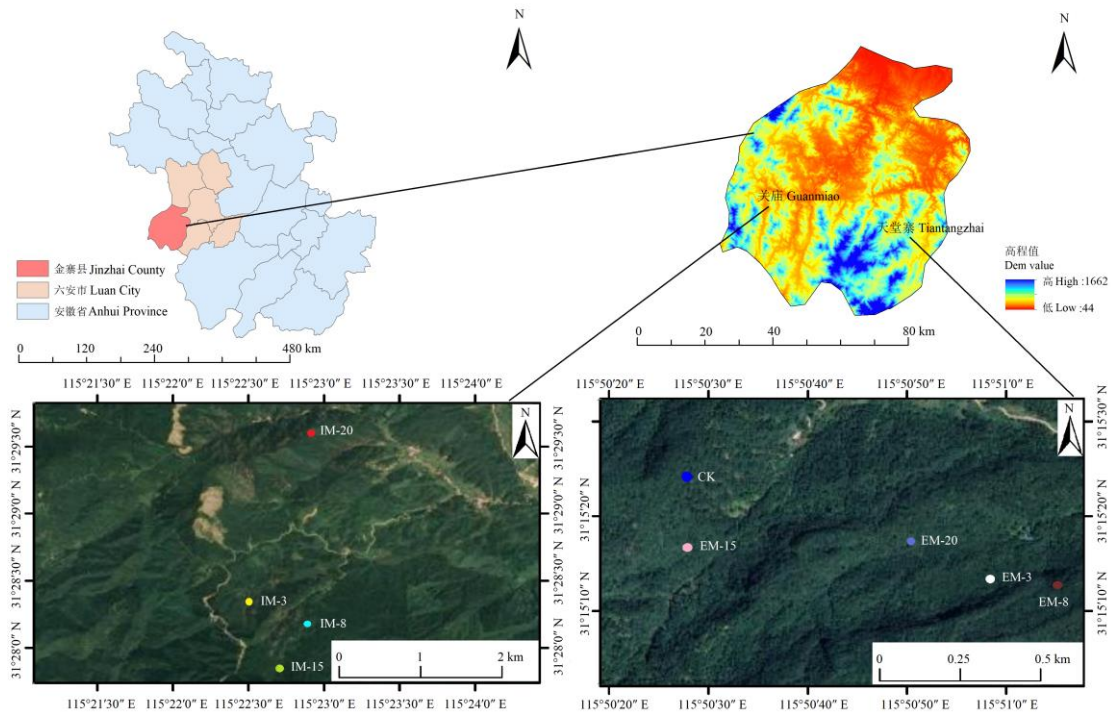
- (1) 持续集约化森林经营如何影响大别山山核桃林地的土壤微生物多样性和土壤多功能性?
- (2) 土壤微生物多样性在大别山山核桃林地土壤多功能性对集约化经营的响应中扮演着何种角色? 为此, 提出以下科学假设: (1) 持续的集约化森林经营对大别山山核桃林地土壤微生物多样性和土壤多功能性均具有显著的负面影响; (2) 持续的集约化森林经营通过降低土壤微生物多样性, 进而导致土壤多功能性下降。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于安徽省金寨县天堂寨镇 (31°15'32" N, 115°50'28" E) 和关庙乡 (31°27'57" N, 115°23'13" E) 的大别山林区 (图 1), 属亚热带季风湿润气候, 夏季平均气温 26 °C, 冬季平均气温 2 °C, 海拔 598~827 m, 年平均降水量 1 300 mm。土壤厚度为 30~100 cm, 主要为黄棕壤, 呈微酸性 (pH4.5~6.5)。林区内 90% 以上乔木为大别山山核桃, 其中含有少量的杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、牛鼻栓 (*Fortunearia sinensis*) 和枫香 (*Liquidambar formosana*), 在集约经营管理下林内几乎无灌木层。优势草本主要为一年蓬 (*Erigeron annuus*)、紫菀 (*Aster tataricus*) 和中国繁缕 (*Stellaria chinensis*)。

本研究中的大别山山核桃林属于天然次生林, 自 2000 年开始开发经营, 根据此前研究中关于经营方式的划分^[24]分为 3 类, 以无人经营的森林为对照 (CK), 对照林中保留了原有的林分组成, 仅在秋季捡拾大别山山核桃果实, 无其他人为干扰; 粗放经营林 (EM) 在经营初期去除林地中除大别山山核桃以外的其他植被, 纯林化经营 (图 1)。此外, 每年在大别山山核桃果实收获前 (8 月下旬) 机械清除一次林下植被, 不施肥。集约经营林 (IM), 在粗放经营林的基础上, 于每年 5 月, 施用复合肥料 375 kg·hm⁻² (N: P₂O₅: K₂O = 13:5:7), 每年清除两次林下植被 (7 月和 8 月下旬), 9 月下旬施用商品有机肥 1 500 kg·hm⁻² (有机质含量 450 g·kg⁻¹)。按照实际初始经营时间, 选择了 0 a (CK)、5 a、8 a、15 a 和 20 a 5 个经营时间作为时间序列。



注: CK, 无经营; IM-3, 集约经营 3 年; IM-8, 集约经营 8 年; IM-15, 集约经营 15 年; IM-20, 集约经营 20 年; EM-3, 粗放经营 3 年; EM-8, 粗放经营 8 年; EM-15, 粗放经营 15 年; EM-20, 粗放经营 20 年, 下同。Note: CK, Control (no management); IM-3, Intensive management (3 years); IM-8, Intensive management (8 years); IM-15, Intensive management (15 years); IM-20, Intensive management (20 years); EM-3, Extensive management (3 years); EM-8, Extensive management (8 years); EM-15, Extensive management (15 years); EM-20, Extensive management (20 years), The same below.

图 1 研究地区位图

Fig. 1 Location map of the research area

1.2 样方设置与样品采集

2022 年 6 月对不同经营年限 (0、3、8、15、20 a) 的林分进行调查。共计调查了 9 片林区 (CK、EM-3、EM-8、EM-15、EM-20、IM-3、IM-8、IM-15、IM-20, 其中 EM 表示粗放经营, IM 表示集约经营, 数字表示经营年限), 每个林区设置 5 块重复样地, 共计 45 块样地。在每块样地中, 随机建立了一个 20 m×20 m 的样方代表该林分, 所有样方距离道路和农田的距离大于 100 m。为了减少空间自相关, 每个林区间的距离大于 200 m。

土壤样本于 2022 年 7 月从试验地采集。清除地块表面的植物及其凋落物后, 在每个样方内按照五点取样法进行环刀取样, 每个样方内采集了 5 份 0~10 cm 处的表层土, 去除细根和石块后将同一土层的土壤样品混合为新的样品, 共计采集 45 份混合土壤样品, 所有土壤样品分为 2 份密封后低温运回实验室, 用于土壤微生物测序和检测土壤酶活性及理化性质, 在土壤酶活性和化学性质检测前所有样品均保存于 4 °C 冰箱, 土壤微生物测序前所有样品于 -80 °C 冰箱保存。

1.3 测试方法

1.3.1 土壤理化性质及酶活性测定 所有样品处理检测工作全部在安徽农业大学实验室完成。参考了鲍士旦^[25]的实验方法对土壤理化指标进行测定。采用环刀法采集样品用于测量土壤容重 (BD) 和土壤含水率 (MC); 采用比重法测定土壤孔隙度 (TPO)。经风干后通过 100 目筛, 用于测定土壤 pH、电导率 (EC)、有机碳 (SOC)、全氮 (TN)、全磷 (TP)、全钾 (TK)、碱解氮 (AN)、有效磷 (AP) 和速效钾 (AK) 含量。其中土壤 pH 使用 pH 计 (Mettler Toledo, FE28-Standard, 瑞士) 测定; EC 用电导率仪 (Mettler Toledo, FE38-Standard, 瑞士) 测定。使用凯氏定氮仪 (DRICK, DRK-K616K, 中国) 测定土壤 TN, 重铬酸钾氧化—外加热法测定 SOC 含量, 氯仿熏蒸萃取法测定微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN) 和微生物生物量磷 (MBP)。TP、AP 采用全自动间断化学分析仪 (DeChem-

Tech, Clever Chem Anna, 德国) 分析测定。AN 采用碱解扩散法测定, TK、AK 采用火焰光度计 (SHERWOOD, M410, UK) 测定。酸性磷酸酶 (ACP)、蛋白酶 (Pro)、蔗糖酶 (SC)、 β -1,4-葡萄糖苷酶 (BG) 和脲酶 (UE) 检测使用试剂盒 (ADS-W-D008、ADS-W-TR007-96、ADS-W-TR008、ADS-W-TR003-96、ADS-W-TR001-96) 检测, 所有试剂盒由江苏 (中国) 艾迪生生物科技有限公司提供。

1.3.2 土壤微生物测序 称取 0.5 g 的混合新鲜土壤, 使用十六烷基三甲基溴化铵 (CTAB) 法提取土壤总 DNA, 并通过琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量, 采用紫外分光光度计对 DNA 进行定量。选择 341F (5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3') 和 805R (5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3') 作为引物扩增细菌 16s rRNA 基因 V3~V4 高变区, 选择 ITS1FI2 (5'-GTGARTCATCGAATCTTTG-3') 和 ITS2 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') 作为引物扩增真菌基因 rRNA 的 ITS2 区。PCR 产物经核酸纯化磁珠 (Beckman Coulter Genomics, Danvers, MA, 美国) 纯化, 荧光定量仪 (Invitrogen, Qubit, 美国) 定量。对纯化后的 PCR 产物使用生物分析仪 (Agilent, Agilent 2100, 美国) 和 Illumina (Kapa Biosciences, Woburn, MA, 美国) 的文库定量试剂盒进行测序。

通过 QIIME DADA2 denoise-paired 进行长度过滤和去噪。将剩余的优质序列用 UPARSE 方法聚类, 在 99% 的相似度下聚类为扩增子序列变体 (amplicon sequence variant, ASV)。根据 ASV (feature) 序列文件采用 SILVA 数据库 (<https://www.arb-silva.de/>) 和 RDP 数据库 (<http://rdp.cme.msu.edu/>) 分别对细菌和真菌分类信息进行分类。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 土壤功能分类 参考前人的研究方法^[26-27], 将土壤养分、胞外酶活性以及土壤微生物量等 15 项指标划分为土壤养分供应、养分储存、养分循环和碳储存 4 项土壤功能以反映大别山山核桃次生林土壤多功能性 (表 1)。

1.4.2 土壤多功能性指数计算 采用单功能法和平均值法计算土壤多功能性指数^[28]。采用 Z 得分法将所有测定的土壤功能指标标准化:

$$Z_{ij} = \frac{(X_{ij} - \mu_j)}{\delta_j} \quad (1)$$

式中, Z_{ij} 为第 i 个样地中第 j 种土壤功能指标的 Z 得分; X_{ij} 为第 i 个样地第 j 种土壤功能指标的测定值; μ_j 为第 j 种土壤功能指标在所有样地内的平均值; δ_j 为第 j 种土壤功能指标在所有样地内的标准差。

单功能指数计算公式为:

$$F_{ij} = \frac{\sum_j^n Z_{ij}}{n} \quad (2)$$

式中, F_{ij} 为样地 i 第 j 种功能的功能指数, n 为该功能所含的功能指标数量。

土壤多功能性指数计算公式为:

$$SMF = \frac{\sum_j^{15} Z_{ij}}{15} \quad (3)$$

式中, SMF 为样地的多功能指数, 15 为本研究中土壤多功能性所含的全部土壤功能指标数量。

表 1 土壤多功能性的评价指标

Table 1 Evaluation indicators of soil multifunctionality

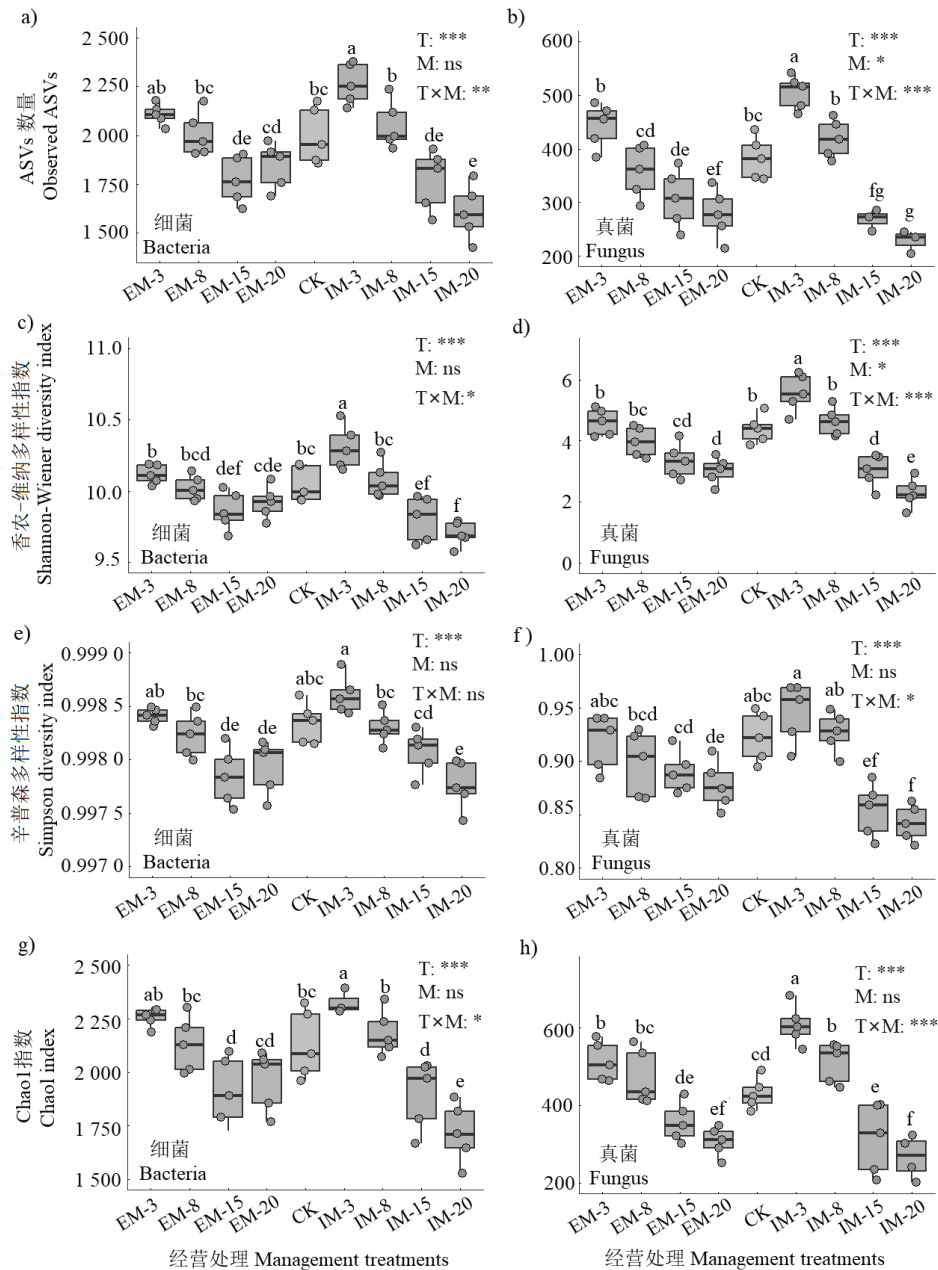
功能 Functions	功能指标 Functional factor
养分供应 Nutrient supply	碱解氮 (AN)、有效磷 (AP)、速效钾 (AK)、微生物生物量氮 (MBN)、微生物生物量磷 (MBP)
养分循环 Nutrient cycling	酸性磷酸酶 (ACP)、脲酶 (UE)、蔗糖酶 (SC)、 β -1,4-葡萄糖苷酶 (BG)、蛋白酶 (Pro)
碳储存 Carbon storage	土壤有机碳 (SOC)、微生物生物量碳 (MBC)
养分储存 Nutrient storage	全氮 (TN)、全磷 (TP)、全钾 (TK)

1.4.3 统计分析 采用 Excel 2019 对实验数据进行整理, 用 SPSS 26.0 统计软件计算所有功能指标的平均值及标准差。通过双因素方差分析 (Two-Way ANOVA) 比较了经营方式和经营时间对土壤微生物多样性和土壤功能的影响, 并使用最小显著差异法 (LSD) 对各林分的土壤功能差异进行检验。在 R 4.1.3 中, 利用“basicTrendline”包对各功能指标与土壤多功能性进行回归分析。采用皮尔逊 (Pearson) 相关分析和曼特尔 (Mantel) 检验, 量化土壤功能指标与土壤微生物多样性之间的相关性, 并采用随机森林按照均方误差的增加值小于 0.01 (Increase MSE < 0.01), 筛选影响土壤多功能性的关键因子。基于筛选出的关键因子, 在 AMOS 24.0 中构建结构方程模型 (SEM), 解释土壤微生物多样性对土壤多功能性影响的假设路径。

2 结果

2.1 土壤微生物物种多样性变化

不同经营时间和经营方式下大别山山核桃次生林细菌和真菌物种多样性均有显著差异 ($P < 0.05$)。双因素方差分析结果表明, 经营时间以及经营时间与经营方式的交互作用对土壤细菌和真菌微生物多样性有显著影响 (除细菌辛普森多样性指数外), 但经营方式对土壤微生物多样性的影响有限 (图 2)。集约经营初期 (IM-3) 土壤细菌和真菌群落物种 ASV 数、辛普森 (Simpson) 多样性指数、香农 - 维纳 (Shannon-Wiener) 多样性指数和 Chao 1 丰富度指数均最高, 显著高于对照和其他林分 ($P < 0.05$)。无论是集约经营还是粗放经营, 土壤细菌和真菌物种多样性指数均随经营时间的增加先增后降, 其中集约经营林中土壤微生物多样性降低速度更快。与对照相比, 集约经营 20 a 后土壤细菌的物种 ASV 数和 Shannon-Wiener 多样性指数分别降低了 19.63% 和 3.46%, 真菌的物种 ASV 数和 Shannon-Wiener 多样性指数分别降低了 48.79% 和 47.86%。



注: T, 经营时间; M, 经营方式; T×M, 经营时间与经营方式的交互作用。不同小写字母表示不同经营方式和经营时间处理在 0.05 水平上的显著性。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$ 。下同。Note: T, management time; M, management method; T×M, interaction between management time and management method. Different lowercase letters indicate the significance of the treatment of different management methods and durations at the 0.05 level. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$. The same below.

图 2 不同经营方式和经营时间土壤细菌和真菌群落物种多样性变化

Fig. 2 Changes in the α diversity of soil bacterial and fungal communities in each soil layer under different management methods and durations

2.2 土壤功能变化

不同经营时间对大别山核桃次生林的 4 项土壤功能指数均有极显著影响 (图 3, $P < 0.001$); 不同经营方式对大别山核桃次生林的养分循环和养分供应功能有显著影响 ($P < 0.05$); 不同经营方式和经营时间的交互效应对土壤功能无显著影响。集约经营林在经营初期 (IM-3) 的各项土壤功能指数均显著高于 CK ($P < 0.05$), 但随着经营时间的增加, 4 项土壤功能指数均持续降低, 集约经营 15 a 后土壤碳储存、养分循环和养分供应功能均显著低于 CK ($P < 0.05$)。粗放经营初期 (EM-3), 土壤碳储存和养分循环功能指数也显著高于 CK ($P < 0.05$), 养分供应和养分储存功能指数与 CK 无显著差异; 粗放经营 20 a 后土

壤多功能性指数显著低于 CK ($P < 0.05$)。与对照相比, 短期森林经营后 EM-3 和 IM-3 的土壤多功能性指数分别较对照增加了 0.43 和 0.94。

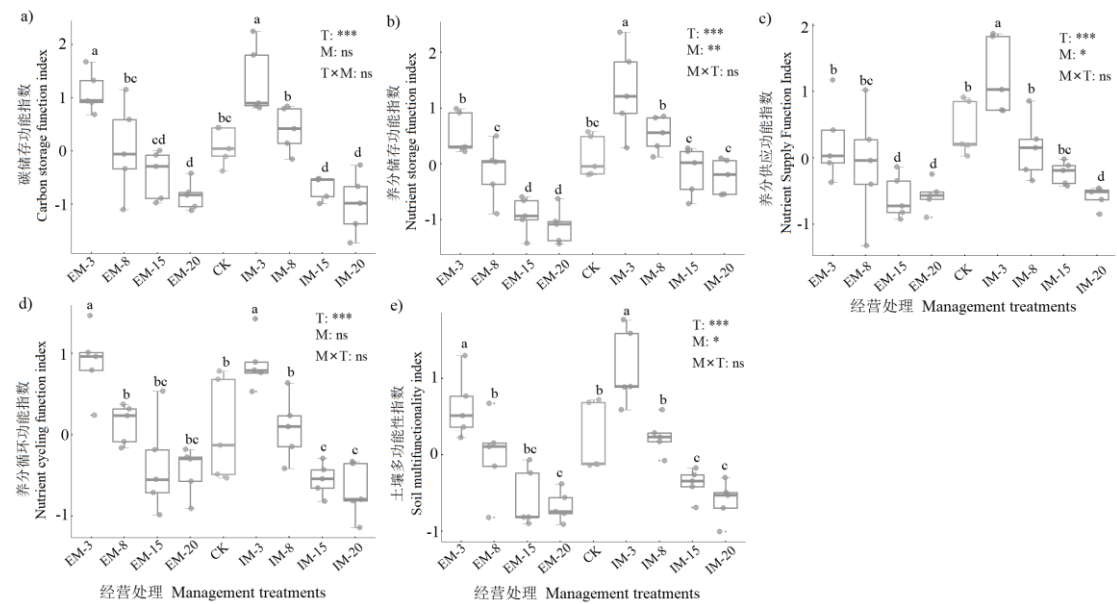
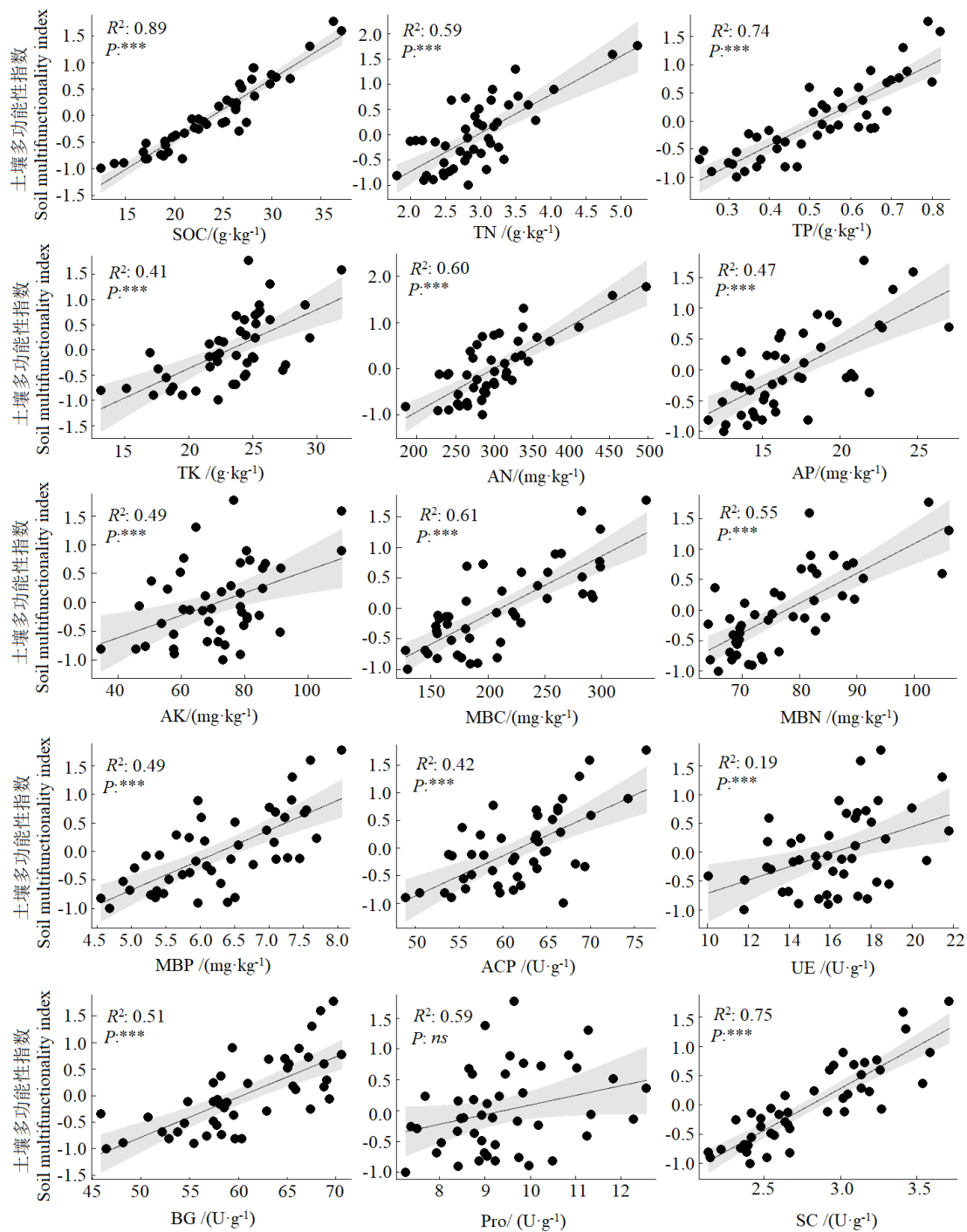


图 3 不同经营方式和时间下土壤功能的变化

Fig. 3 Changes in soil functions under different management methods and durations

土壤功能指标与土壤多功能性指数的线性回归分析结果表明, 除蛋白酶与土壤多功能性指数无显著线性关系外, 其他土壤功能指标均与土壤多功能性指数极显著正相关 ($P < 0.01$, 图 4)。



注: SOC, 土壤有机碳; TN, 全氮; TP, 全磷; TK, 全钾; AN, 碱解氮; AP, 有效磷; AK, 速效钾; MBC, 微生物生物量碳; MBN, 微生物生物量氮; MBP, 微生物生物量磷; ACP, 酸性磷酸酶; UE, 脲酶; BG, β -1,4-葡萄糖苷酶; Pro, 蛋白酶; SC, 蔗糖酶。下同。Note: SOC, soil organic carbon; TN, total nitrogen; TP, total phosphorus; TK, total potassium; AN, alkali-hydrolyzable nitrogen; AP, available phosphorus; AK, available potassium; MBC, microbial biomass carbon; MBN, microbial biomass nitrogen; MBP, microbial biomass phosphorus; ACP, acid phosphatase; UE, urease; BG, β -1,4-glucosidase; Pro, protease; SC, sucrase. The same below.

图4 土壤功能指标与土壤多功能性指数的线性关系

Fig. 4 Linear relationship between soil functional indicators and soil multifunctionality index

2.3 土壤微生物多样性对土壤多功能性的影响

Pearson 相关性分析和 Mantel 检验结果表明, 土壤细菌物种多样性与土壤有机碳、微生物生物量碳、微生物生物量磷、全磷和蔗糖酶极显著相关 ($P<0.01$), 与碱解氮显著相关 ($P<0.05$)。土壤真菌物种多样性与土壤有机碳、微生物生物量碳、全磷、微生物生物量磷、脲酶和 β -1,4-葡萄糖苷酶均极显著相关 ($P<0.01$, 图 5a)。

随机森林分析结果显示, 15 项土壤功能指标中, 土壤有机碳、蔗糖酶、全磷和微生物生物量碳是对土壤多功能性有极显著影响的关键指标 ($P<0.01$)。此外, 碱解氮、全钾、微生物生物量氮和 β -1,4-葡萄糖苷酶对土壤多功能性也有显著影响 ($P<0.05$, 图 5b)。

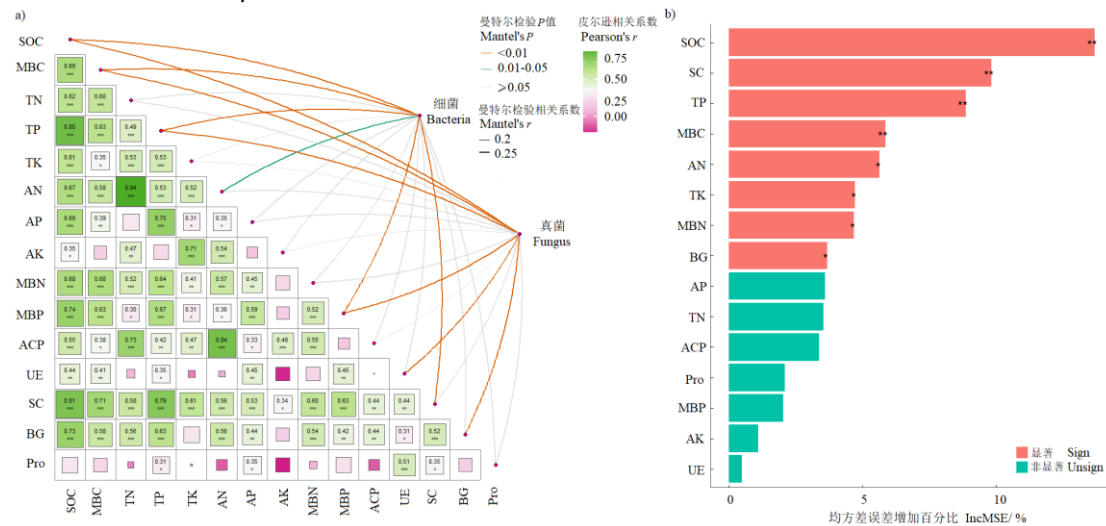
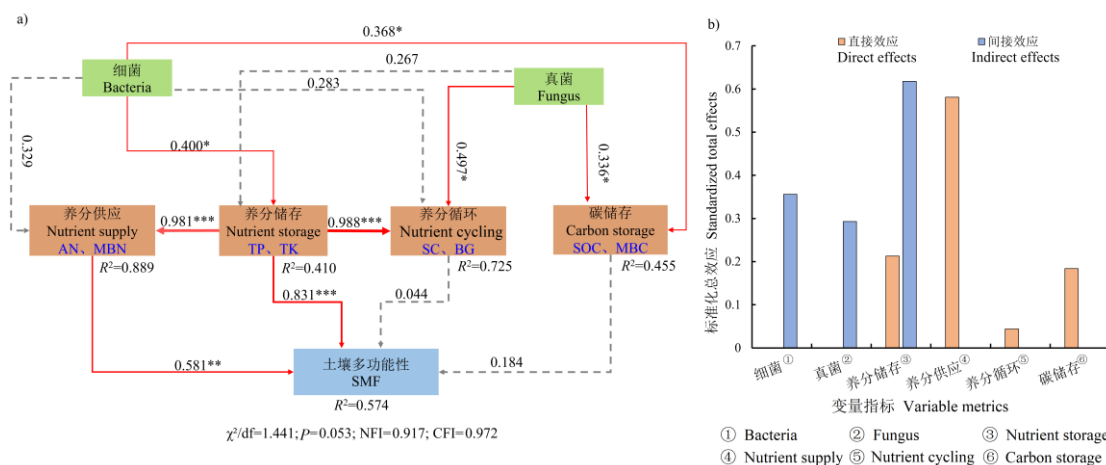


图 5 土壤微生物多样性与土壤指标的曼特检验 (a) 和土壤功能指标对土壤多功能性影响的随机森林分析 (b)

Fig. 5 Mantel test between soil microbial diversity and soil indicators(a) and the random forest analysis of effects of soil functional indicators on soil multifunctionality(b)

结构方程模型解释了持续森林经营管理下土壤微生物多样性驱动大别山山核桃次生林土壤多功能性变异的 57.4% (图 6a)。土壤细菌生物多样性主要对养分储存 ($r=0.400$, $P<0.05$) 和碳储存功能 ($r=0.368$, $P<0.05$) 有显著正效应, 土壤真菌主要对养分循环 ($r=0.497$, $P<0.05$) 和碳储存功能 ($r=0.336$, $P<0.05$) 有显著正效应。土壤微生物多样性对土壤多功能性的总体影响主要依赖于对养分储存和养分供应能力的间接效应, 其中细菌多样性的影响高于真菌 (图 6b)。土壤多功能性的总效应表明, 土壤养分供应功能 ($r=0.581$, $P<0.01$) 和养分储存功能 ($r=0.831$, $P<0.001$) 是塑造大别山山核桃次生林土壤多功能性的关键功能。其中土壤养分储存功能中 TP 和 TK 含量的变化不仅对土壤多功能性有显著直接影响, 还通过影响养分供应功能 ($r=0.981$, $P<0.001$) 中 AN 和 MBN 含量以及养分循环功能 ($r=0.988$, $P<0.001$) 中 SC 和 BG 酶活性对土壤多功能性产生间接影响。



注: 红色实线表示显著正效应, 灰色虚线表示无显著的效应。 χ^2/df , 卡方自由度比; NFI, 规范拟合指数; CFI, 比较拟合指数。Note: The red solid line indicates a significant positive effect, and the gray dashed line indicates no significant effect. χ^2/df , chi-square to degrees of freedom ratio; NFI, normed fit index; CFI, comparative fit index.

图 6 土壤微生物多样性对土壤多功能性的调控路径 (a) 和对土壤多功能性的直接间与接效应 (b)

Fig. 6 The regulatory pathways of soil microbial diversity on soil multifunctionality (a) and its direct and indirect effects (b)

3 讨论

3.1 持续森林经营降低了土壤微生物多样性和土壤多功能性

本研究中不同经营方式和经营时间对大别山山核桃土壤微生物多样性有显著影响, 其中经营时间对土壤微生物多样性的影响尤为显著 (图 2)。与对照相比, 土壤细菌和真菌群落物种 ASV 数量、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Chao 1 丰富度指数均随着经营时间的增加先增后降 (图 2), 这验证了本文所提出假设 1 的部分猜想, 也与此前类似的研究报道^[3]一致。这可能与微生物资源竞争有关, 在本研究中经营初期 (EM-3 和 IM-3) 均进行了植被清除活动, 留下的大量植被剩余物增加了有机质输入, 在一定程度上减少了土壤微生物群体间的食物竞争, 使更多类型的土壤微生物可以共存^[29]。此外, 经营初期土壤透气性和含水率的增加也可能为微生物定殖创造了更多条件^[30]。研究表明, 土壤有机碳的损失和土壤 pH 的变化会影响土壤微生物多样性^[31], 本研究中土壤理化特性的分析结果表明, 随着经营时间的增加, 两种经营方式下土壤有机碳含量均逐渐降低, 土壤酸化加重 (数据未列出), 这可能是导致土壤微生物多样性减少的另一重要因素。Wang 等^[20]发现真菌多样性与土壤磷含量显著相关, 而细菌多样性与土壤磷含量的联系较弱, 这与本研究结果 (图 5) 不同, 在本研究中土壤细菌和真菌的物种多样性均与全磷显著相关。在持续经营 15 a 后大别山山核桃次生林土壤全磷和有效磷含量显著降低^[32], 这或许限制了土壤微生物群落的发展。此前的研究中发现持续集约经营的大别山山核桃林中土壤微生物存在一定程度的磷限制^[23], 也证实了该猜想。

土壤多功能特征方面, 无论是集约经营还是粗放经营, 短期的经营管理均在不同程度上增强了土壤功能, 尤其是集约经营模式下土壤多功能性的早期增益效果显著 (图 3)。但随着经营时间的增加, 土壤多功能性迅速降低, 这验证了本研究假设 1。研究发现, 密集的土地管理下土壤微生物在生态集群中相互作用的增加能够通过增加养分循环、土壤肥力和有机质分解等功能提升土壤多功能性^[2]。尽管在两种森林经营模式下土壤多功能性变化的趋势相同, 但本研究发现随着经营时间的增加, 集约经营林和粗放经营林中主导森林多功能性变化的主要功能有所不同, 其中在持续经营 15 a 后, 集约经营林中碳储存和养分循环功能指数显著低于对照; 而粗放经营林中养分储存和养分供应功能指数显著低于对照 (图 3)。换言之, 两种经营方式下主导土壤多功能性变化的关键功能不同。结果可能归因于两种经营方式下对植被和土壤干扰强度的差异。集约经营林中持续、更密集的林下清灌除草, 减少了植物凋落物和根系残体对土壤有机碳的回馈, 加之持续大量施用化肥会加剧土壤酸化, 导致胞外酶活性降低^[33], 使得碳储存和养分循环功能降低^[34-35]。研究表明, 适当增施肥料能显著增加土壤多功能性, 本研究中粗放经营林在长期的经营管理中未得到合理的养分添加, 导致土壤中大量元素的减少, 这可能是粗放经营林土壤养分储存和养分供应能力降低的主要原因^[23]。

3.2 土壤微生物多样性间接调控了土壤多功能性

区域和全球水平的微生物多样性与土壤多功能性之间普遍存在正相关, 不同的微生物具有独特的代谢能力, 特别是关键微生物类群的存在有利于土壤稳定性、抵抗力和抗逆能力, 是多功能性的关键驱动力^[36]。本研究中土壤多功能性的变化与土壤微生物多样性的变化一致 (图 2, 图 3), 长期的森林经营活动, 尤其是集约经营会对土壤微生物多样性造成严重破坏, 土壤中蔗糖酶和 β -1,4-葡萄糖苷酶活性以及有机碳、全磷、碱解氮和全钾的转化循环可能受到不利影响, 而这些功能指标均与土壤多功能性指数存在显著正相关 (图 4, 图 5)。因此, 本文推测土壤微生物多样性可能驱动了土壤多功能性的变化。有研究表明, 更高的微生物多样性, 能够促进凋落物分解、土壤养分积累和循环, 最终促进土壤多功能性^[37]。土壤微生物作为土壤有机分解主体的重要组成部分, 其分泌的胞外酶是促进有机化

合物向无机化合物转化的重要催化剂,在塑造土壤功能方面发挥重要作用^[38]。本研究中经营初期土壤多功能性指数显著增加(图3),这可能是长期的植被清除和定期的施肥管理可能促进了某些特殊的微生物类群的发展,进而可以分泌更多的胞外酶用于养分活化,从而影响了养分循环和养分供应功能^[39]。Han等^[22]研究发现,亚热带森林生态系统中土壤多功能性的关键驱动力是细菌的多样性和群落组装,而非真菌。这与本研究的SEM结果(图6)一致,本研究中细菌和真菌微生物多样性的增加对土壤养分储存和养分循环功能有显著正效应,并且细菌多样性对土壤多功能性的总体效应高于真菌(图6)。SEM结果还表明土壤微生物多样性变化并非直接作用于土壤多功能性,而是通过影响其所能调控的土壤物理、化学和生物特征间接影响土壤多功能性变化,本研究中土壤细菌和真菌多样性变化主要通过调节土壤养分储存功能(TP和TK)与养分循环功能(SC和BG)的周转过程间接改变土壤多功能性(图6),这验证了本研究假设2的猜想。以往的研究已经证明了土壤微生物的丰富度与区域尺度的生态系统多功能性之间存在显著相关,主要机制源于土壤生物提供的多种功能的功能互补或权衡效应^[30]。本研究中与未经营林相比两种经营方式下随着经营时间的增加,土壤微生物物种多样性和土壤多功能性均先增后降(图2,图3),这可能归因于某些特殊微生物类群的消失所引起的部分微生物功能缺失。此前有学者提出微生物功能多样性的丧失会削弱关键土壤过程,影响土壤多功能性^[40],也有研究表明,关键微生物类群的多样性对于维持土壤功能潜力至关重要^[41],这为本研究继续挖掘土壤微生物功能多样性和特殊微生物类群对大别山山核桃次生林土壤多功能性的影响提供了思路。

4 结论

土壤微生物多样性变化与土壤多功能性变化具有协同性,均随着经营时间的增加先增后降。与经营方式相比,经营时间对土壤微生物多样性和土壤多功能性的影响更显著。土壤微生物多样性的变化并非直接影响土壤多功能性,而是通过影响土壤中的养分含量和胞外酶活性间接影响土壤多功能性;土壤养分循环和养分供应功能是影响土壤多功能性的关键因素。总之,本研究结果表明,土壤微生物多样性的丧失可能对森林生态系统中的土壤功能完整性产生重要影响。因此,为了维持和提升大别山山核桃次生林土壤的多功能性,在森林经营的养分策略上建议补充碳、磷元素,同时减少氮肥施用,以维持养分平衡。此外,降低林下植被清理频率可为更多土壤微生物定殖创造条件。

参考文献(References)

- [1] Chen H L, Zhao Z Z, Wu D, et al. Soil carbon sequestering microbial communities in Jianfengling tropical rainforests of Hainan Island [J]. *Soils*, 2024, 56(1): 64-72. [陈红利, 赵志忠, 吴丹, 等. 海南岛尖峰岭热带雨林土壤固碳微生物群落特征 [J]. *土壤*, 2024, 56(1): 64-72.]
- [2] Wang Y F, Chen P, Wang F H, et al. The ecological clusters of soil organisms drive the ecosystem multifunctionality under long-term fertilization [J]. *Environment International*, 2022, 161: 107133.
- [3] Hu M, Zeng Q C, Zhou Q, et al. Study on the coupling mechanism between soil bacterial community diversity and ecosystem multifunctionality in intensive citrus cultivation systems [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(4): 1197-1209. [胡漫, 曾全超, 周全, 等. 集约化种植柑橘土壤细菌群落多样性与生态系统多功能性的耦合机制研究 [J]. *土壤学报*, 2025, 62(4): 1197-1209.]
- [4] Fan Z Z, Wang J L, Lv D D, et al. Effects of cropland-to-orchard conversion on soil multifunctionality, particularly nitrogen cycling in the eastern Loess Plateau [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1471329.
- [5] Chen H H, Ma K Y, Lu C Y, et al. Functional redundancy in soil microbial community based on metagenomics across the globe [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 878978.
- [6] Xu C C, Zhang H, Li J J, et al. Microbial diversity drives soil multifunctionality along reclamation chronosequence in an opencast coal mine [J]. *Land Degradation & Development*, 2024, 35(6): 1985-1999.
- [7] Pan J X, Li Y, Zhang R Y, et al. Soil microbial gene abundance rather than diversity and network complexity predominantly determines soil multifunctionality in Tibetan alpine grasslands along a precipitation gradient [J]. *Functional Ecology*, 2024, 38(5): 1210-1221.
- [8] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota [J]. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [9] Coban O, De Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands [J]. *Science*, 2022, 375(6584): abe0725.
- [10] Zhang Q, Zhang D D, Wu J J, et al. Soil nitrogen-hydrolyzing enzyme activity and stoichiometry following a subtropical land use change [J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(15): 4277-4287.

- [11] Wang H B, Jin J, Yu P Y, et al. Converting evergreen broad-leaved forests into tea and Moso bamboo plantations affects labile carbon pools and the chemical composition of soil organic carbon[J]. Science of the Total Environment, 2020, 711: 135225.
- [12] Yao Y H, Cao S Z, Gong X L, et al. Intensive management of a bamboo forest significantly enhanced soil nutrient concentrations but decreased soil microbial biomass and enzyme activity: A long-term chronosequence study[J]. Journal of Soils and Sediments, 2022, 22(10): 2640-2653.
- [13] Li Y F, Zhang J J, Chang S X, et al. Converting native shrub forests to Chinese chestnut plantations and subsequent intensive management affected soil C and N pools[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 312: 161-169.
- [14] Zheng Y, Liu X Z, Cai Y J, et al. Combined intensive management of fertilization, tillage, and organic material mulching regulate soil bacterial communities and functional capacities by altering soil potassium and pH in a Moso bamboo forest[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 944874.
- [15] Xu Q F, Jiang P K, Xu Z H. Soil microbial functional diversity under intensively managed bamboo plantations in Southern China[J]. Journal of Soils and Sediments, 2008, 8(3): 177-183.
- [16] Mahmoudi N, Caeiro M F, Mahdhi M, et al. Arbuscular mycorrhizal traits are good indicators of soil multifunctionality in drylands[J]. Geoderma, 2021, 397: 115099.
- [17] Ni H J, Su W H, Fan S H, et al. Effects of intensive management practices on rhizosphere soil properties, root growth, and nutrient uptake in Moso bamboo plantations in subtropical China[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 493: 119083.
- [18] Han Z Q, Xu P S, Li Z T, et al. Microbial diversity and the abundance of keystone species drive the response of soil multifunctionality to organic substitution and biochar amendment in a tea plantation [J]. Global Change Biology Bioenergy, 2022, 14(4): 481-495.
- [19] Han S, Delgado-Baquerizo M, Luo X S, et al. Soil aggregate size-dependent relationships between microbial functional diversity and multifunctionality[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2021, 154: 108143.
- [20] Wang H X, Wei S X, Wang Z H, et al. The role of fungal keystone taxa in soil multifunctionality across subtropical forests[J]. Applied Soil Ecology, 2025, 211: 106108.
- [21] Liu S Y, Shi Y T, Wang H X, et al. Evolutionary characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in *Eucalyptus* soil and driving changes in biologically-based phosphorus across *Eucalyptus* plantations[J]. Land Degradation & Development, 2023, 34(18): 5940-5953.
- [22] Han S, Tan S, Wang A C, et al. Bacterial rather than fungal diversity and community assembly drive soil multifunctionality in a subtropical forest ecosystem[J]. Environmental Microbiology Reports, 2022, 14(1): 85-95.
- [23] Huang C, Fu S L, Ma X M, et al. Long-term intensive management reduced the soil quality of a *Carya dabieshanensis* forest[J]. Scientific Reports, 2023, 13: 5058.
- [24] Wu W F, Lin H P, Fu W J, et al. Soil organic carbon content and microbial functional diversity were lower in monospecific Chinese hickory stands than in natural Chinese hickory–broad-leaved mixed forests[J]. Forests, 2019, 10(4): 357.
- [25] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [26] Ma J, Hua Z Y, You Y N, et al. Microbial diversity of reclaimed soil drives its multifunctional variation in the eastern plain mining area[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62 (2): 528-542. [马静, 华子宜, 尤云楠, 等. 东部平原矿区复垦土壤微生物多样性驱动土壤多功能性变化[J]. 土壤学报, 2025, 62(2): 528-542.]
- [27] Ke W S, Li C X, Zhu F, et al. Effect of potentially toxic elements on soil multifunctionality at a lead smelting site[J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 454: 131525.
- [28] Li G L, Wang Y J, Leng K, et al. Characteristics of soil bacterial communities regulate soil multifunctionality under green manure catch cropping [J]. Soils, 2024, 56(6): 1253-1261. [李桂龙, 王于娟, 冷珂, 等. 绿肥填闲种植下土壤细菌群落特性对土壤多功能性的调控 [J]. 土壤, 2024, 56(6): 1253-1261.]
- [29] Li S T, Jiang Y M, Lyu M K, et al. High-quality litter exerts a greater effect on soil carbon gain in unrestored than restored pine plantations[J]. Science of the Total Environment, 2024, 952: 175975.
- [30] Xue R, Wang C, Zhao L, et al. Agricultural intensification weakens soil multifunctionality by reducing fungal diversity[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 189: 104900.
- [31] Canini F, Zucconi L, Pacelli C, et al. Vegetation, pH and water content as main factors for shaping fungal richness, community composition and functional guilds distribution in soils of western Greenland[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2348.
- [32] Huang C. Effects of forest management on ecosystem multifunctionality and its regulatory mechanism of *Carya cathayensis* var. *dabieshanensis* secondary forest [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2024. [黄铖. 森林经营对大别山山核桃次生林生态系统多功能性的影响及其调控机制[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2024.]
- [33] Zheng H F, Vesterdal L, Schmidt I K, et al. Ecoenzymatic stoichiometry can reflect microbial resource limitation, substrate quality, or both in forest soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 167: 108613.
- [34] Jin S F, Tian X H, Wang H S. Hierarchical responses of soil organic and inorganic carbon dynamics to soil acidification in a dryland agroecosystem, China[J]. Journal of Arid Land, 2018, 10(5): 726-736.
- [35] Alekseeva T, Alekseev A, Xu R-K, et al. Effect of soil acidification induced by a tea plantation on chemical and mineralogical properties of Alfisols in Eastern China[J]. Environmental Geochemistry and Health, 2011, 33(2): 137-148.
- [36] Hu M J, Sardans J, Sun D Y, et al. Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration[J]. Environmental Research, 2024, 251: 118715.
- [37] Delgado-Baquerizo M, Giamida L, Reich P B, et al. Lack of functional redundancy in the relationship between microbial diversity and ecosystem functioning [J]. Journal of Ecology, 2016, 104(4): 936-946.
- [38] Li Y C, Li Y F, Chang S X, et al. Linking soil fungal community structure and function to soil organic carbon chemical composition in intensively managed subtropical bamboo forests[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2017, 107: 19-31.
- [39] Li Y F, Zhang J J, Chang S X, et al. Long-term intensive management effects on soil organic carbon pools and chemical composition in Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forests in subtropical China[J]. Forest Ecology and Management, 2013, 303: 121-130.
- [40] Trivedi C, Delgado-Baquerizo M, Hamonts K, et al. Losses in microbial functional diversity reduce the rate of key soil processes[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2019, 135: 267-274.
- [41] Fan K K, Delgado-Baquerizo M, Guo X S, et al. Biodiversity of key-stone phylotypes determines crop production in a 4-decade fertilization experiment[J]. The ISME Journal, 2021, 15(2): 550-561.

(责任编辑: 陈荣府)