

DOI: 10.5846/stxb201310142473

万晓华, 黄志群, 何宗明, 余再鹏, 王民煌, 刘瑞强, 郑璐嘉. 改变碳输入对亚热带人工林土壤微生物生物量和群落组成的影响. 生态学报, 2016, 36(12): - .

Wan X H, Huang Z Q, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Liu R Q, Zheng L J. Changes of above- and belowground carbon input affected soil microbial biomass and community composition in two tree species plantations in subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(12): - .

改变碳输入对亚热带人工林土壤微生物生物量和群落组成的影响

万晓华^{1,2}, 黄志群^{1,2,*}, 何宗明³, 余再鹏^{1,2}, 王民煌^{1,2}, 刘瑞强^{1,2}, 郑璐嘉^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建农林大学林学院, 福州 350002

摘要:本研究通过在亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和米老排(*Mytilaria laosensis*)人工林中设置互换凋落物、去除凋落物、去除凋落物+去除根系和对照处理来分析改变地上、地下碳输入对人工林土壤微生物生物量和群落组成的影响。结果显示,改变地上、地下碳输入对土壤微生物生物量碳、氮的影响因树种而异。在米老排林中,土壤微生物生物量不受碳源的限制。而在杉木林中,加入米老排凋落物、去除凋落物和去除凋落物+去除根系三种处理中土壤微生物生物量碳、氮具有明显增加的趋势。磷脂脂肪酸分析结果显示,杉木林中,添加高质量的米老排凋落物后,革兰氏阳性细菌、阴性细菌、丛枝菌根真菌、放线菌和真菌群落生物量分别显著增加了 24%、24%、53%、25%、28%,革兰氏阴性细菌和丛枝菌根真菌的相对丰度均有显著增加。与对照相比,杉木林中去除凋落物后革兰氏阳性细菌、阴性细菌、丛枝菌根真菌、放线菌和真菌群落生物量分别显著增加了 22%、29%、44%、25%、52%,真菌与细菌比值显著增加了 21%。但是,去除凋落物+去除根系处理对两个树种人工林土壤微生物群落组成均无显著影响。米老排和杉木林土壤微生物生物量碳、氮的季节变化格局不同,土壤养分有效性可能是驱动土壤微生物生物量季节变化的主要因子。未来研究需要关注凋落物和根系在不同树种人工林中对土壤微生物群落的相对贡献。

关键词: 去除凋落物; 去除根系; 土壤微生物生物量; 微生物群落组成; 树种; 亚热带人工林

Changes of above- and belowground carbon input affected soil microbial biomass and community composition in two tree species plantations in subtropical China

WAN Xiaohua^{1,2}, HUANG Zhiqun^{1,2,*}, HE Zongming³, YU Zaipeng^{1,2}, WANG Minhuang^{1,2}, LIU Ruiqiang^{1,2}, ZHENG Lujia^{1,2}

1 College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: We employed Detritus Input and Removal Experiment (DIRT) to examine the effects of carbon (C) input on soil microbial biomass and community composition in 19-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) and *Mytilaria laosensis* forests in subtropical China. The treatments included: (1) reciprocal litter transplant; (2) litter removal; (3) no inputs (litter removal+ root trenching); and (4) control. Each treatment had four 2×2 m² plots. From January to December 2012, we collected the top 5 cm soil layer samples monthly from *C. lanceolata* and *M. laosensis* plots. Chloroform fumigation-extraction was used to determine the soil microbial biomass C and nitrogen (N) contents.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41371269); 教育部新世纪优秀人才支持计划(DB-168); 福建省杰出青年科学基金项目(2060203)

收稿日期: 2013-10-14; **网络出版日期:** 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhiqunhuang@hotmail.com

Phospholipid fatty acid (PLFA) analysis was used to characterize the microbial community composition in soil samples collected in June 2012. Results suggested that the C input manipulations induced differences in soil microbial biomass and community composition were dependent on tree species. C input manipulations had no significant effects on soil microbial biomass C and N under *M. laosensis*. However, the concentrations of microbial biomass C and N seemed to increase under *C. lanceolata*. PLFA analysis showed that *M. laosensis* litter significantly increased the contents of bacterial PLFAs, fungal PLFAs and actinomycetes, and significantly enhanced the percent abundance of gram-negative bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi under *C. lanceolata*. Litter removal significantly increased the contents of gram-positive bacteria, gram-negative bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, actinomycetes and fungi by 22%, 29%, 44%, 25% and 52%, respectively, and also increased the fungi to bacteria ratio by 21% compared with the control in *C. lanceolata* soil. However, litter removal and root trenching did not change soil microbial community composition in *C. lanceolata* and *M. laosensis* soils. Seasonal patterns of microbial biomass C and N were different between *C. lanceolata* and *M. laosensis* plantations. Nutrient availability rather than soil temperature, moisture or fresh litter input, may determine seasonal fluctuation of soil microbial biomass in this study. Our results suggested that further studies are required to confirm the relative contribution of above- and belowground C inputs in different tree species plantations in subtropical China.

Key Words: litter removal; root trenching; soil microbial biomass; microbial community composition; tree species; subtropical plantation

土壤微生物作为分解者,在陆地生态系统养分循环中扮演着重要的角色。微生物生物量及其群落组成是影响土壤物理、化学和生物过程的重要因子^[1]。许多研究表明,树种影响土壤微生物群落组成,不同树种下会形成独特的微生物群落^[2],尤其是针叶树种和阔叶树种之间土壤微生物群落差别较大^[3-4]。树种主要通过郁闭度、根系深度、地上地下凋落物数量和质量以及改变土壤温度和 pH 值等^[5-6]影响土壤微生物群落。凋落物作为土壤有机质地上部分的主要来源,其输入的数量和质量变化也可能改变土壤碳的积累或流失状况^[7]。例如,Leff 等^[8]在一个热带雨林中通过设置不同凋落物输入方式研究发现,添加双倍凋落物后土壤表层的有机碳含量增加了 31%,而去除凋落物使得土壤有机碳降低了 26%;不同凋落物输入方式引起的土壤有机碳量的变化与可溶性有机质、细根生物量和土壤微生物过程等有关。Garcia-Oliva 等^[9]研究发现,新鲜凋落物的淋滤物质及其分解产物中含有大量的易变性有机碳,能够为土壤微生物活动提供大量碳源。Feng 等^[10]在我国亚热带季雨林中的实验研究发现,去除地上部分凋落物 2 年后降低了 19.0% 的土壤微生物生物量碳。根系分泌物和根系周转也会影响土壤中微生物的生物量和活性。Kramer 等^[11]通过¹⁴C 同位素示踪法研究发现,在温带森林中来源于根系输入的碳是微生物主要的碳源(占 60% 以上)。Li 等^[12]在热带松树人工林中的研究发现,去除根系处理 7 年后土壤微生物生物量下降了 45.4%。也有研究发现,去除根系处理只是减少了森林有机层中的真菌生物量和细菌群落结构,而对矿质层中的微生物却无显著影响^[13-14]。然而,目前关于树种是如何通过凋落物、根系特性来影响土壤微生物生物量和群落组成的研究仍较少。

植物残体的添加和去除实验(Detritus Input and Removal Treatment, DIRT)是通过改变地上、地下碳输入来研究植物和土壤微生物群落之间反馈作用的有效方法^[15]。例如,Wang 等^[16]通过 DIRT 实验研究了我国亚热带地区针叶树种人工林(主要树种为杉木和马尾松)改变地上、地下碳输入对土壤呼吸和微生物群落组成的影响。本研究以杉木林采伐迹地上营造的 19 年生米老排(*Mytilaria laosensis*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林为研究对象,通过设置互换凋落物、去除凋落物和去除凋落物+去除根系处理来分析碳输入方式的改变对不同树种人工林土壤微生物生物量和群落组成的影响,旨在为森林管理中如何提高人工林土壤肥力提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况及设计

试验地位于福建省南平市峡阳林场(26°48' N, 117°59' E), 地处武夷山脉东南侧、闽江上游, 海拔高度为 229—246 m。该区属中亚热带季风气候, 年均温 20.0 ℃, 年均降水量 1644 mm, 年均蒸发量 1370 mm, 年均相对湿度 75.2%。土壤为石英黑云母片岩发育的山地红壤。本试验地包括 19 年生米老排和杉木两个树种人工林, 均为 1993 年春在杉木人工林采伐迹地上营造^[17], 初植密度均为 2500 株/hm²。其中米老排为金缕梅科米老排属的常绿大乔木, 是分布在亚热带地区的主要乡土珍贵阔叶树种之一^[18]。2011 年 7 月样地本底调查时, 米老排平均树高 15.4 m, 平均胸径 14.7 cm; 杉木平均树高 13.8 m, 平均胸径 15.9 cm。两个树种人工林凋落物和土壤基本理化性质见表 1。其中, 年凋落物量根据凋落物框收集法估算得出, 将收集的凋落物样品在 60 ℃ 下烘干至恒量, 粉碎后过 0.15 mm 筛, 用元素分析仪 (Elemental Analyzer Vario EL III, 德国) 测定其碳、氮含量; 土壤样品采集深度为 0—5 cm^[17], 全碳、全氮含量用元素分析仪 (Elemental EL MAX CNS analyzer, 德国) 测定; 土壤 pH 值采用土水比为 1:2.5 测定。

表 1 米老排和杉木林的基本概况

Table 1 Site features under <i>M. laosensis</i> and <i>C. lanceolata</i> plantations			
性质 Characteristics		林型 Forest type	
		米老排 <i>M. laosensis</i>	杉木 <i>C. lanceolata</i>
凋落物 Litter	年生物量 Annual biomass/ (t/hm ²)	9.5 (1.7) a	4.3 (1.4) b
	碳含量 Litter C/ (mg/g)	469.3 (11.0) a	513.6 (7.8) b
	氮含量 Litter N/ (mg/g)	19.3 (1.5) a	8.9 (0.6) b
	碳氮比 Litter C/N ratio	24.4 (1.2) a	57.7 (2.3) b
0—5 cm 土壤	pH 值 pH	4.4 (0.1) a	4.6 (0.2) a
0—5 cm soil	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	1.01 (0.05) a	1.05 (0.12) a
	总有机碳 Soil total C/ (g/kg)	39.5 (4.1) a	30.2 (5.9) b
	全氮 Soil total N/ (g/kg)	2.2 (0.3) a	1.9 (0.3) a
	碳氮比 soil C/N ratio	16.9 (0.4) a	15.7 (1.9) a

括号中数据为标准差 (n=4), 同一行不同小写字母表示两个树种之间差异显著 (P<0.05)

2012 年 1 月, 在米老排和杉木人工林采用完全随机区组设计方法分别设置 16 个 2 m×2 m 的小区, 在小区内做如下 4 种处理: (1) 去除地上凋落物 (litter removal), 在小区上方 1 m 处放置孔径为 1 mm 的尼龙网, 防止凋落物进入, 同时把地表的凋落物全部去除; (2) 凋落物互换 (reciprocal litter transplant), 即将米老排和杉木林去除凋落物处理小区内尼龙网上截留的凋落物进行互换, 原凋落物去除, 每月定期交换一次; (3) 去除凋落物+去除根系 (no input), 去除凋落物并且挖壕沟排除小区内根系, 壕沟深度为 1 m; (4) 对照, 保留原来状态 (control)。

1.2 土壤样品采集与测定

从 2012 年 1 月开始至 12 月, 每月定期在各小区内沿对角线等距离钻取 3 个点, 采集 0—5 cm 土壤层样品, 去除砂石、可见根系后, 在室内过 2 mm 筛储存于 4 ℃ 冰箱中, 用氯仿-熏蒸浸提法测定土壤微生物生物量碳 (MBC) 和氮 (MBN)^[19]。采集土壤样品的同时, 用数字式瞬时温度计 (AM-11T, Avalon 公司, 美国) 测定地下 5 cm 处的土壤温度 (℃), 采用时域反射仪 (TDR) (Model TDR300, Spectrum 公司, 美国) 测定地下 5 cm 处的土壤含水量 (%)。

土壤微生物群落组成采用磷脂脂肪酸 (PLFA) 分析法, 仅对 2012 年 6 月采集的土壤样品进行了测定。磷脂脂肪酸的提取参考 White 等^[20]方法, 简单操作步骤: 称取相当于 8 g 干土重的鲜土, 依次加入 5 mL 磷酸缓冲液、6 mL 三氯甲烷、12 mL 甲醇, 振荡 2h 后离心 (1000 转/min, 10 min), 转移上层清液到分液漏斗中, 向剩余土壤中再加入 12 mL 三氯甲烷和 12 mL 磷酸缓冲液, 振荡离心, 转移上层清液, 合并两次上清液, 黑暗环境下静置一夜; 收集下层氯仿相, 在氮气下吹干, 通过硅胶柱分离出磷脂, 加甲醇: 甲苯 (1:1, v/v) 和 0.2 mol/L

氢氧化钾溶液进行皂化和甲基化形成脂肪酸甲酯。每一个脂肪酸甲酯通过气象色谱仪 (Agilent 6890 N, 美国), 根据它们的停留时间结合 MIDI 微生物识别系统 (MIDI Inc., Newark, DE) 来进行鉴定。顺式异构 (iso) 和反式异构 (anteiso) 支链脂肪酸表征革兰氏阳性细菌^[21-22]; 单一不饱和 (monounsaturated) 和环丙烷 (cy) 脂肪酸表征革兰氏阴性细菌^[23-24]; 18:1 ω 9c 和 18:2 ω 6, 9c 脂肪酸表征真菌, 16:1 ω 5c 表征丛枝菌根真菌^[24]; 10Me16:0、10Me17:0、10Me18:0 表征放线菌 (表 2)。

表 2 检验土壤微生物种群的脂肪酸标志物

Table 2 PLFAs used in the analysis of microbial communities

微生物类型 Microbial group	磷脂脂肪酸标记 Phospholipid fatty acid signature
革兰氏阳性细菌 Gram-positive bacteria (GP)	i15:0, a15:0, i16:0, i17:0, a17:0
革兰氏阴性细菌 Gram-negative bacteria (GN)	cy17:0, 18:1 ω 7c, 18:1 ω 5c, cy19:0
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	16:1 ω 5c
放线菌 Actinomycetes	10Me16:0, 10Me17:0, 10Me18:0
真菌 Fungi	18:1 ω 9c, 18:2 ω 6, 9c
革兰氏阳性细菌与阴性细菌生物量比值 GP:GN	(i15:0+a15:0+i16:0+i17:0+a17:0)/(cy17:0+18:1 ω 7c+18:1 ω 5c+cy19:0)
真菌与细菌生物量比值 Fungi:Bacteria	(18:1 ω 9c+18:2 ω 6, 9c)/(i15:0+a15:0+i16:0+i17:0+a17:0+cy17:0+18:1 ω 7c+18:1 ω 5c+cy19:0)

1.3 数据处理

所有数据处理和统计分析均基于 Excel 2003 和 SPSS 17.0 软件进行。采用单因素方差分析 (ANOVA) 来确定处理对土壤微生物生物量和群落结构的影响, 显著水平设为 $\alpha = 0.05$ 。采用重复测量的方差分析方法来确定树种、取样时间和处理对土壤微生物生物量月动态的影响。通过相关分析来确定土壤温度、湿度与微生物生物量的相关性。

2 结果与分析

2.1 土壤微生物生物量碳氮及季节动态变化

通过方差分析发现, 树种和取样时间对土壤 MBC、MBN 和 MBC/MBN 具有显著影响, 而处理对微生物生物量的影响未达到显著水平 (表 3)。从年平均值来看, 米老排林中, 与对照相比, 各处理小区土壤 MBC、MBN 无明显变化。在杉木林中, 虽然加入米老排凋落物、去除凋落物和去除凋落物+去除根系处理土壤 MBC、MBN 与对照之间的差异均未达到统计上的显著水平 ($P > 0.05$), 但 3 种处理中土壤 MBC (17%、21% 和 20%)、MBN (17%、10% 和 17%) 均有明显增加的趋势。

表 3 树种、处理和取样时间及其交互作用对土壤微生物生物量碳、氮及其比值影响的方差分析表

Table 3 Statistical summary of tree species, treatments, sampling month and their interaction effects on soil microbial biomass C (MBC) and N (MBN) and C/N ratios (MBC/MBN)

因子 Factors	自由度 df Degree of freedom	土壤微生物生物量碳 Soil microbial biomass C (MBC)		土壤微生物生物量氮 Soil microbial biomass N (MBN)		土壤微生物生物量碳氮比 MBC/MBN	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
树种 Tree species	1	26.869	<0.001	60.469	<0.001	4.055	0.055
处理 Treatment	3	0.702	NS	0.989	NS	1.178	NS
月份 Month	11	20.992	<0.001	39.610	<0.001	44.494	<0.001
树种×处理 Tree species×Treatment	3	0.886	NS	1.215	NS	0.072	NS
树种×月份 Tree species×Month	11	2.414	<0.001	4.341	<0.001	10.330	<0.001
处理×月份 Treatment×Month	33	1.292	NS	0.737	NS	1.054	NS
树种×处理×月份 Tree species×Treatment×Month	33	1.350	NS	0.727	NS	0.919	NS

NS, not significant

从月动态来看,米老排林小区内土壤 MBC 变化范围为 394—990 mg/kg,一年之内无明显峰值,最低值出现在 10 月(图 1a);土壤 MBN 从 1—4 月呈缓慢增加的趋势,5—9 月出现下降-上升-下降的趋势,在 11 月出现一个峰值 116 mg/kg(图 1c)。杉木林小区内,土壤 MBC、MBN 月动态变化基本一致,均呈现“M”型格局:从 1 月开始,土壤微生物生物量呈增加的趋势,在 4—9 月出现下降-上升-下降的趋势;9 月之后,土壤微生物生物量又出现上升的趋势,在 11 月达到一个峰值(图 1b 和 d)。通过方差分析发现,树种对土壤温度和湿度具有显著影响($P=0.00$),而各处理之间土壤温度和湿度无显著差异($P>0.05$)。相关分析显示,米老排林各处理小区的土壤温度、湿度与 MBC、MBN 之间均无显著相关性;杉木林小区内,仅对照和去除凋落物+去除根系处理小区土壤温度与 MBN 之间呈显著负相关($P<0.05$)。

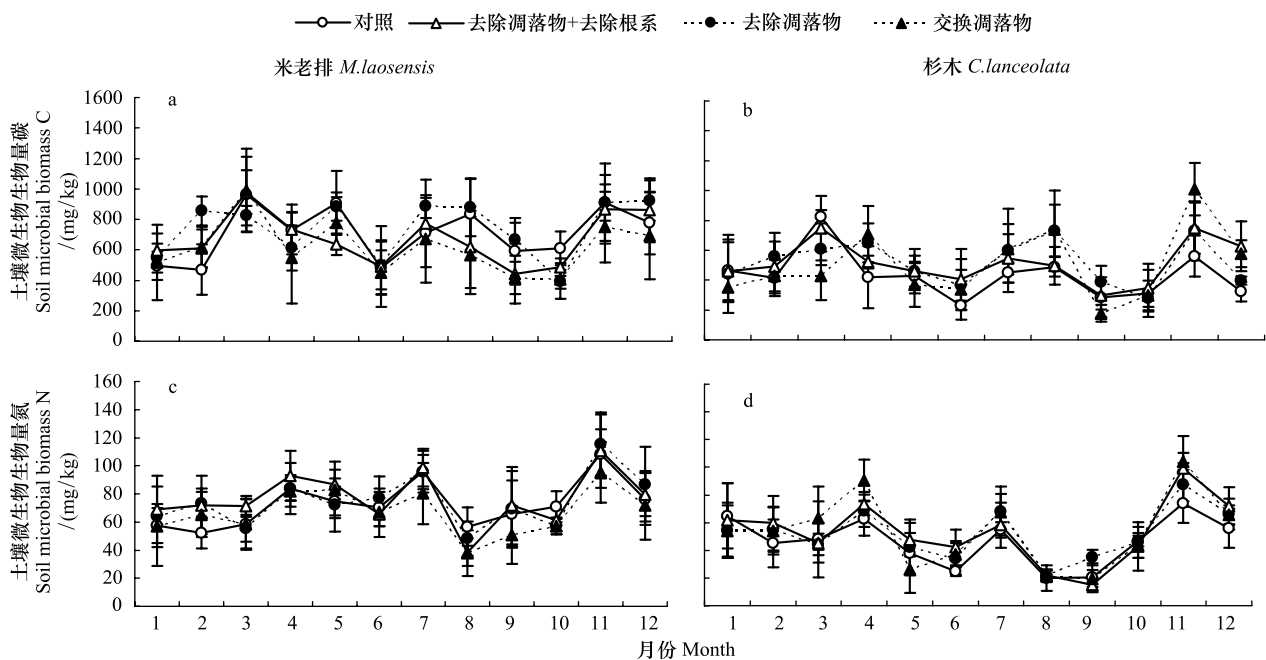


图 1 米老排和杉木林小区内 2012 年 1 月至 12 月 0—5 cm 土壤层微生物生物量碳、氮含量变化

Fig.1 Monthly patterns of soil microbial biomass C (a,b) and N (c,d) in the 0—5 cm soil layer between January and December 2012 under *M.laosensis* and *C. lanceolata* plantations (mean±SD, $n=4$)

2.2 土壤微生物群落组成

从微生物群落的生物量来看,米老排林中,与对照相比,各处理中细菌、真菌和放线菌生物量均无显著变化(表 4)。而杉木林中,与对照相比,加入米老排凋落物处理中革兰氏阳性细菌、阴性细菌、丛枝菌根真菌、放线菌和真菌生物量分别显著增加了 24%、24%、53%、25%、28%,而革兰氏阳性细菌与阴性细菌比值、真菌与细菌比值均无显著变化;去除凋落物处理中革兰氏阳性细菌、阴性细菌、丛枝菌根真菌、放线菌和真菌生物量分别显著增加了 22%、29%、44%、25%、52%,革兰氏阳性细菌与阴性细菌比值无显著变化,而真菌与细菌比值显著增加了 21%;去除凋落物+去除根系处理中土壤各微生物种群生物量无显著变化。

从微生物群落结构来看,米老排林中,与对照相比,加入杉木凋落物、去除凋落物、去除凋落物+去除根系处理对土壤微生物群落组成均无显著影响。而在杉木林中,与对照相比,加入米老排凋落物处理中表征革兰氏阴性细菌的 cy17:0、18:1ω7c、18:1ω5c 脂肪酸以及表征丛枝菌根真菌的 16:1ω5c 的相对丰度均有显著增加($P<0.05$),而去除凋落物、去除凋落物+去除根系处理对土壤微生物群落组成无显著影响。

3 讨论

3.1 不同树种的凋落物和根系对土壤微生物生物量的影响

本研究结果显示,杉木林中,加入高质量(低 C/N)的米老排凋落物后土壤微生物生物量碳、氮均有明显

表 4 米老排和杉木林中改变碳输入方式对 0—5 cm 土壤层微生物群落生物量的影响

Table 4 PLFA contents (nmol/g soil) as affected by C input manipulations under *M. laosensis* and *C. lanceolata* in the 0—5 cm soil layer

树种 Tree species	微生物类型 Microbial group	对照 Control	交换凋落物 Litter transplant	变化/% Change	去除凋落物 Litter removal	变化/% Change	去除根系+ 去除凋落物 No input	变化/% Change
米老排	革兰氏阳性细菌(GP)	4.32 (1.07) a	3.95 (0.64) a	-9	4.62 (1.04) a	+7	3.81 (1.11) a	-12
<i>M. laosensis</i>	革兰氏阴性细菌(GN)	4.74 (1.11) a	4.52 (0.82) a	-5	5.39 (1.20) a	+14	4.63 (1.67) a	-2
	丛枝菌根真菌	0.76 (0.19) a	0.71 (0.15) a	-7	0.87 (0.20) a	+14	0.70 (0.29) a	-8
	放线菌	1.56 (0.42) a	1.53 (0.27) a	-2	1.76 (0.37) a	+13	1.46 (0.38) a	-9
	真菌	3.19 (1.56) a	2.25 (0.66) a	-29	3.71 (1.16) a	+16	2.68 (0.98) a	-16
	GP;GN	0.91 (0.03) a	0.87 (0.05) a	-4	0.86 (0.09) a	-5	0.84 (0.07) a	-8
	真细菌比	0.35 (0.03) a	0.33 (0.09) a	-6	0.37 (0.06) a	+6	0.32 (0.03) a	-9
杉木林	革兰氏阳性细菌(GP)	3.27 (0.53) a	4.05 (0.33) b	+24	3.99 (0.72) b	+22	3.15 (0.45) a	-4
<i>C. lanceolata</i>	革兰氏阴性细菌(GN)	3.64 (0.79) a	4.51 (0.25) b	+24	4.71 (0.99) b	+29	3.57 (0.56) a	-2
	丛枝菌根真菌	0.36 (0.06) a	0.55 (0.05) b	+53	0.52(0.09) b	+44	0.38(0.08) a	+6
	放线菌	1.25 (0.19) a	1.56 (0.10) b	+25	1.56 (0.24) b	+25	1.26 (0.17) a	+1
	真菌	1.34 (0.47) a	1.71 (0.03) b	+28	2.04 (0.56) b	+52	1.34 (0.13) a	0
	GP;GN	0.90 (0.06) a	0.90 (0.07) a	0	0.85 (0.03) a	-6	0.89 (0.11) a	-1
	真细菌比	0.19 (0.03) a	0.20 (0.01) a	+5	0.23 (0.02) b	+21	0.20 (0.02) a	+5

括号中数据为标准差($n=4$), 对于一个给定的 PLFA, 同一行小写字母不同表示处理与对照之间具有显著差异。

增加的趋势, 土壤中真菌、细菌和放线菌的生物量也显著高于对样地。这与胡亚林等^[25]、陈法霖等^[26-27] 研究结果一致。一般来说, 针叶树种的凋落物中含有较多难以分解、疏水性芳香族化合物, 而阔叶树种的凋落物中含有较多易变、亲水性低分子量化合物^[28-29]。因此, 与针叶凋落物相比, 阔叶凋落物的淋滤物质中含有较多的易变性有机碳(如可溶性有机碳等)组分, 这些物质是土壤微生物的重要碳源^[30-31]。因此, 在杉木林中, 加入高质量的米老排凋落物后, 为土壤微生物提供了更为有效的底物碳源。凋落物质量影响土壤微生物生物量和活性, 而土壤微生物群落反过来也会影响凋落物分解速率。高质量的凋落物含有较多易被微生物降解的化学物质, 而低质量的凋落物往往含有高抗性或有毒成分, 不易被微生物所降解^[32]。例如, Cleveland 等^[33] 将生长在相同气候条件下不同树种的凋落物, 在室内进行凋落物互换分解实验研究发现, 不同质量凋落物下细菌群落的差异影响凋落物分解。本研究结果表明, 杉木林中添加高质量的米老排凋落物后, 不仅增加了土壤微生物生物量, 而且土壤微生物群落组成的改变, 一定程度上也促进了凋落物的分解。

本研究还发现, 杉木林中, 去除凋落物和去除凋落物+去除根系小区内的土壤微生物生物量与对照相比均有明显增加的趋势, 这可能与杉木的针叶凋落物和根系性质有关。许多研究表明, 杉木连栽导致土壤中化感物质(如酚醛物质等)增加, 从而产生自毒作用^[34-35]。例如, 陈龙池等^[36] 研究发现, 杉木根系和凋落物分泌的香草醛等酚类化合物能够抑制杉木生长、降低生产力。黄志群等^[37] 报道了, 杉木根桩分解过程中释放的酚类物质影响下一代杉木的生长。植物化感物质除了影响植物生长之外, 还会影响土壤微生物生物量、群落结构和活性^[38]。例如, Souto 等^[39] 在欧洲云杉林(*Picea abies* (L.) Karst.) 中研究发现, 植物产生的酚类物质抑制土壤微生物的活性。王延平等^[40] 报道了杨树(*Populus euramericana*) 人工林中, 酚酸浓度的增加, 土壤中有有效态氮的提取量显著下降, 脲酶和碱性磷酸酶活性显著降低。因此, 在杉木林小区内去除凋落物和根系后, 土壤微生物生物量增加, 可能与减少了杉木针叶分解过程中抑制微生物生长的毒性物质有关。而米老排林中, 与对照相比, 去除凋落物和去除凋落物+去除根系小区内土壤微生物生物量无明显变化, 这可能与矿质土壤中原有有机质含量有关。有研究表明, 来源于地上部分的碳源减少后, 土壤微生物会转而利用土壤有机质中的易变性有机碳来维持自身生长^[41]。在本实验地的先前研究中发现, 米老排林地土壤可溶性有机碳含量显著高于杉木林(未发表数据)。因此, 在一定时期内, 米老排人工林中土壤微生物生物量不受地上、地下碳源的限制。本研究结果表明, 不同树种之间凋落物质量的差异, 是影响土壤微生物生物量的主要因素。

3.2 凋落物和根系对土壤微生物群落组成的影响

微生物可利用的碳源主要来自于地上凋落物及其淋滤物质、根系分泌物和土壤有机质^[11, 42]。改变地上和地下碳输入会影响土壤微生物群落组成^[10, 16, 42]。例如, Brant 等^[43]通过长期的野外凋落物的添加和去除转移实验发现, 温带森林中根系的碳输入对土壤微生物群落的影响要远大于地上部分凋落物的碳输入。Wang 等^[16]在我国亚热带地区的研究也发现, 杉木人工林中去除凋落物仅降低了细菌与真菌的生物量比值, 去除根系则同时降低了革兰氏阴性细菌与阳性细菌比值以及细菌与真菌比值。张伟东等^[44]通过模拟实验发现, 与地上凋落物相比, 杉木根系在土壤生态学过程中发挥着重要作用。与以上研究结果不同, 本研究结果却发现, 来源于地上凋落物的碳输入对土壤微生物群落的影响要显著于地下根系。在本研究的杉木林小区内, 添加高质量的米老排凋落物后, 激发了土壤中革兰氏阴性细菌和丛枝菌根真菌的生长。这个结果与 Bastian 等^[45]和 Potthast 等^[46]在实验室的培养结果一致, 即在农业土壤中添加高质量(低 C/N)的凋落物会激发土壤中富含养分微生物群落的生长, 例如革兰氏阴性细菌。这是因为不同微生物群落种群对碳源的利用具有选择性。在农业土壤中, 革兰氏阴性细菌会优先利用新鲜输入的植物残体作为碳源, 而革兰氏阳性细菌则主要利用土壤有机质中的碳源^[47]。也有许多人提出假设, 森林生态系统中地上部分凋落物的化学质量决定了土壤微生物的群落组成^[48], 因此, 本研究结果在一定程度上验证了这个假设。但是到底是哪些凋落物质量指标对土壤微生物群落有显著影响; 随着处理时间的增加, 来源于凋落物和根系的碳输入对土壤微生物群落组成的影响是否会发生变化, 这些问题还需要进一步通过长期的野外实验数据来证明。

3.3 不同树种人工林土壤微生物生物量季节变化的调控因子

本研究中, 米老排和杉木人工林不同处理样地土壤微生物生物量碳、氮均具有明显的季节变化模式, 即在植物生长期间, 土壤微生物生物量出现先上升后下降的趋势, 而在冬季, 土壤微生物生物量仍回归到一个较高的水平。这个结果与温带森林^[49]、北亚热带湿润森林^[50]地区的研究结果一致。影响土壤微生物生物量季节变化的因子, 主要有土壤温度和湿度, 有机质输入的数量和质量以及土壤碳、氮动态等^[10, 51-52]。例如, Feng 等^[10]在亚热带季雨林中的研究发现, 在有机层中, 土壤微生物生物量碳的季节变化受土壤温度或土壤湿度影响不显著; 而在矿质层中, 则主要受土壤温度和湿度的驱动。他们得出结论, 来源于植物冠层的碳在土壤中的再分配以及原有的土壤有机质是决定矿质土壤中微生物生物量的季节变化的主要因子。本研究中, 米老排和杉木林各处理小区内土壤微生物生物量碳、氮与土壤温度和湿度之间无显著相关性, 各处理对土壤微生物生物量碳、氮无显著影响。因此, 土壤温度和湿度以及新鲜输入有机质的数量和质量不是调控人工林土壤微生物生物量季节变化的主要因子。土壤微生物生物量在很大程度上取决于土壤有机质的养分有效性。土壤微生物生物量减少, 会引起土壤中养分的矿化; 反之, 则导致养分的固定^[53]。例如, Chu 等^[54]在北极苔原景观中研究发现, 不同植被类型土壤的全碳、全氮, 微生物生物量碳, 可溶性有机碳、氮, 矿质氮以及氮矿化潜力不同, 氮矿化潜力与土壤中的有效态碳、氮呈正相关, 与土壤 C/N 比值呈负相关。在本实验地的先前研究中, 也发现米老排和杉木林土壤的氮矿化速率和矿质氮含量与易变性有机碳、土壤 C/N 比值和微生物群落组成有关^[19]。因此, 我们推测本研究中不同树种人工林之间土壤原有有机质的养分有效性是驱动土壤微生物生物量季节动态主要因子。

4 结论

(1) 凋落物和根系处理对土壤微生物生物量碳、氮的影响因树种而异。杉木林中添加高质量的米老排凋落物、去除凋落物、去除凋落物+去除根系后土壤微生物生物量碳、氮具有明显增加的趋势, 而米老排林土壤微生物生物量不受碳源的限制。

(2) 杉木林中添加高质量的米老排凋落物后, 土壤中细菌、真菌和放线菌生物量有显著增加, 且革兰氏阴性细菌和丛枝菌根真菌的种群丰度也有显著提高; 地上部分凋落物输入的碳对土壤微生物群落组成的影响较为显著。

(3)米老排和杉木林土壤微生物生物量呈现明显的季节变化格局,土壤中原有有机质的养分有效性可能是驱动土壤微生物生物量季节变化的主要因子。

致谢:感谢福建省南平市峡阳国有林场对野外试验样地的维护以及对野外实验开展的大力支持!

参考文献 (References):

- [1] Fraterrigo J M, Balser T C, Turner M G. Microbial community variation and its relationship with nitrogen mineralization in historically altered forests. *Ecology*, 2006, 87(3): 570-579.
- [2] Lejon D P, Chaussod R, Ranger J, Ranjard L. Microbial community structure and density under different tree species in an acid forest soil (Morvan, France). *Microbial Ecology*, 2005, 50(4): 614-625.
- [3] Ushio M, Wagai R, Balser T C, Kitayama K. Variations in the soil microbial community composition of a tropical montane forest ecosystem; does tree species matter? *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(10): 2699-2702.
- [4] Weand M P, Arthur M A, Lovett G M, McCulley R L, Weathers K C. Effects of tree species and N additions on forest floor microbial communities and extracellular enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2161-2173.
- [5] Iovieno P, Alfani A, Bååth E. Soil microbial community structure and biomass as affected by *Pinus pinea* plantation in two Mediterranean areas. *Applied Soil Ecology*, 2010, 45(1): 56-63.
- [6] Lynch H B, Epps K Y, Fukami T, Vitousek P M. Introduced canopy tree species effect on the soil microbial community in a montane tropical forest. *Pacific Science*, 2012, 66(2): 141-150.
- [7] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, Kaye J P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, 396(6711): 570-572.
- [8] Leff J W, Wieder W R, Taylor P G, Townsend A R, Nemergut D R, Grandy A S, Cleveland C C. Experimental litterfall manipulation drives large and rapid changes in soil carbon cycling in a wet tropical forest. *Global Change Biology*, 2012, 18(9): 2969-2979.
- [9] Garcia-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 2003, 19(2): 179-188.
- [10] Feng W T, Zou X M, Schaefer D. Above- and belowground carbon inputs affect seasonal variations of soil microbial biomass in a subtropical monsoon forest of southwest China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 978-983.
- [11] Kramer C, Trumbore S, Fröberg M, Cisneros Dozal L M, Zhang D, Xu X, Santos G M, Hanson P J. Recent (< 4 year old) leaf litter is not a major source of microbial carbon in a temperate forest mineral soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(7): 1028-1037.
- [12] Li Y Q, Xu M, Sun O J, Cui W C. Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(12): 2111-2114.
- [13] Subke J A, Hahn V, Battipaglia G, Linder S, Buchmann N, Cotrufo M F. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity. *Oecologia*, 2004, 139(4): 551-559.
- [14] Siira-Pietikäinen A, Haimi J, Fritze H. Organisms, decomposition, and growth of pine seedlings in boreal forest soil affected by sod cutting and trenching. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37(3): 163-174.
- [15] Crow S E, Lajtha K, Filley T R, Swanston C W, Bowden R D, Caldwell B A. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil; implications for global change. *Global Change Biology*, 2009, 15(8): 2003-2019.
- [16] Wang Q K, He T X, Wang S L, Liu L. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 178-179: 152-160.
- [17] 万晓华, 黄志群, 何宗明, 胡振宏, 杨靖宇, 余再鹏, 王民煌. 阔叶和杉木人工林对土壤碳氮库的影响比较. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 345-350.
- [18] 明安刚, 贾宏炎, 陶怡, 卢立华, 苏建苗, 史作民. 桂西南 28 年生米老排人工林生物量及其分配特征. *生态学杂志*, 2011, 31(5): 1050-1056.
- [19] Huang Z Q, Wan X H, He Z M, Yu Z P, Wang M W, Hu Z H, Yang Y S. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 68-75.
- [20] White D, Davis W, Nickels J, King J, Bobbie R. Determination of the sedimentary microbial biomass by extractable lipid phosphate. *Oecologia*, 1979, 40(1): 51-62.
- [21] Deneff K, Roobroeck D, Manimel Wadu M C, Lootens P, Boeckx P. Microbial community composition and rhizodeposit-carbon assimilation in differently managed temperate grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(1): 144-153.
- [22] Landesman W J, Dighton J. Response of soil microbial communities and the production of plant-available nitrogen to a two-year rainfall manipulation in the New Jersey Pinelands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1751-1758.
- [23] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [24] Swallow M, Quideau S, MacKenzie M, Kishchuk B. Microbial community structure and function: the effect of silvicultural burning and topographic

- variability in northern Alberta. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(4): 770-777.
- [25] 胡亚林, 汪思龙, 黄宇, 于小军. 凋落物化学组成对土壤微生物学性状及土壤酶活性的影响. *生态学报*, 2005, 25(10): 2662-2668.
- [26] 陈法霖, 郑华, 阳柏苏, 欧阳志云, 张凯, 肖燧, 屠乃美. 中亚热带几种针、阔叶树种凋落物混合分解对土壤微生物群落碳代谢多样性的影响. *生态学报*, 2011, 31(11): 3027-3035.
- [27] 陈法霖, 郑华, 欧阳志云, 张凯, 屠乃美. 土壤微生物群落结构对凋落物组成变化的响应. *土壤学报*, 2011, 48(3): 603-611.
- [28] Kalbitz K, Schwesig D, Schmerwitz J, Kaiser K, Haumaier L, Glaser B, Ellerbrock R, Leinweber P. Changes in properties of soil-derived dissolved organic matter induced by biodegradation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(8): 1129-1142.
- [29] Kaiser K, Guggenberger G, Haumaier L, Zech W. The composition of dissolved organic matter in forest soil solutions: changes induced by seasons and passage through the mineral soil. *Organic Geochemistry*, 2002, 33(3): 307-318.
- [30] Smolander A, Kitunen V. Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(5): 651-660.
- [31] Neff J C, Asner G P. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems*, 2001, 4(1): 29-48.
- [32] 查同刚, 张志强, 孙阁, 王高敏, 负小琴, 王伊琨, 刘艳. 凋落物分解主场效应及其土壤生物驱动. *生态学报*, 2013, 32(24): 7991-8000.
- [33] Cleveland C C, Reed S C, Keller A B, Nemergut D R, O'Neill S P, Ostertag R, Vitousek P M. Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: A quantitative analysis. *Oecologia*, 2014, 174(1): 283-294.
- [34] Huang Z Q, Liao L P, Wang S L, Cao G Q. Allelopathy of phenolics from decomposing stump-roots in replant Chinese fir woodland. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9): 2211-2219.
- [35] 马祥庆, 刘爱琴, 黄宝龙. 杉木人工林自毒作用研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2000, 24(1): 12-16., 2000.
- [36] 陈龙池, 汪思龙. 杉木根系分泌物化感作用研究. *生态学报*, 2003, 23(2): 393-398.
- [37] 黄志群, 廖利平, 汪思龙, 刘应迪. 杉木根桩和周围土壤酚含量的变化及其化感效应. *应用生态学报*, 2000, 11(2): 190-192.
- [38] 李秋玲, 肖辉林. 土壤性质及生物化学因素与植物化感作用的相互影响. *生态环境学报*, 2012, 21(12): 2031-2036.
- [39] Souto X C, Chiapusio G, Pellissier F. Relationships between phenolics and soil microorganisms in spruce forests: significance for natural regeneration. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9): 2025-2034.
- [40] 王延平, 王华田, 许坛, 倪桂萍, 姜岳忠. 酚酸对杨树人工林土壤养分有效性及酶活性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 667-674.
- [41] Feng W T, Schaefer D A, Zou X M, Zhang M. Shifting sources of soil labile organic carbon after termination of plant carbon inputs in a subtropical moist forest of southwest China. *Ecological Research*, 2011, 26(2): 437-444.
- [42] Brant J B, Myrold D D, Sulzman E W. Root controls on soil microbial community structure in forest soils. *Oecologia*, 2006, 148(4): 650-659.
- [43] Brant J B, Sulzman E W, Myrold D D. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2219-2232.
- [44] 张伟东, 汪思龙, 颜绍镛, 杨会侠, 徐广标. 杉木根系和凋落物对土壤微生物学性质的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(10): 2345-2350.
- [45] Bastian F, Bouziri L, Nicolardot B, Ranjard L. Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(2): 262-275.
- [46] Potthast K, Hamer U, Makeschin F. Impact of litter quality on mineralization processes in managed and abandoned pasture soils in Southern Ecuador. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(1): 56-64.
- [47] Kramer C, Gleixner G. Variable use of plant- and soil-derived carbon by microorganisms in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(11): 3267-3278.
- [48] Leckie S E. Methods of microbial community profiling and their application to forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2005, 220(1/3): 88-106.
- [49] Yang K, Zhu J J, Zhang M, Yan Q L, Sun O J. Soil microbial biomass carbon and nitrogen in forest ecosystems of Northeast China: a comparison between natural secondary forest and larch plantation. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(3): 175-182.
- [50] 王国兵, 阮宏华, 唐燕飞, 栾以玲, 陈月琴, 陶忠芳. 北亚热带次生栎林与火炬松人工林土壤微生物生物量碳的季节动态. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 37-42.
- [51] Xu Z H, Ward S, Chen C R, Blumfield T, Prasolova N, Liu J X. Soil carbon and nutrient pools, microbial properties and gross nitrogen transformations in adjacent natural forest and hoop pine plantations of subtropical Australia. *Journal of Soils and Sediments*, 2008, 8(2): 99-105.
- [52] Chen T H, Chiu C Y, Tian G. Seasonal dynamics of soil microbial biomass in coastal sand dune forest. *Pedobiologia*, 2005, 49(6): 645-653.
- [53] McGill W, Cannon K, Robertson J, Cook F. Dynamics of soil microbial biomass and water-soluble organic C in Breton L after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science*, 1986, 66(1): 1-19.
- [54] Chu H Y, Grogan P. Soil microbial biomass, nutrient availability and nitrogen mineralization potential among vegetation-types in a low arctic tundra landscape. *Plant and Soil*, 2010, 329(1/2): 411-420.