

DOI: 10.5846/stxb201707131275

雷蕾,肖文发,曾立雄,黄志霖,高尚坤,张维诚,王松.马尾松林土壤微生物群落结构对不同营林处理的响应.生态学报,2018,38(16): - .
Lei L, Xiao W F, Zeng L X, Huang Z L, Gao S K, Zhang W C, Wang S. Soil microbial community structure of *Pinus massoniana* forest under various forest management practices. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): - .

马尾松林土壤微生物群落结构对不同营林处理的响应

雷 蕾^{1,2}, 肖文发^{1,2}, 曾立雄^{1,2,*}, 黄志霖^{1,2}, 高尚坤^{1,3}, 张维诚^{1,2}, 王 松⁴

1 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 国家林业局森林生态环境重点实验室,北京 100091

2 南京林业大学南方现代林业协同创新中心,南京 210037

3 华南农业大学林业风景园林学院,广州 510642

4 湖北省秭归县国有九岭头林场,宜昌 443604

摘要:以不同营林处理措施(对照、除灌、采伐1(15%)、采伐2(70%))后不同时期(处理后2个月,2013年12月;处理后15个月,2014年12月)三峡库区马尾松飞播林为研究对象,采用磷脂脂肪酸分析法对其土壤微生物生物量、微生物群落结构进行测定,同时比较了不同处理土壤理化性质特征,结果表明:1)处理后1年,除丛枝菌根真菌外,除灌、采伐1和采伐2微生物群落各类群生物量以及总生物量与对照相比均呈现减少的趋势,而在处理后初期并无规律性变化;2)主成分分析表明(PCA)不同处理措施在实施后初期并未对微生物群落结构产生显著影响,而在处理后1年,除灌和采伐1、采伐2的微生物群落结构显著区别于对照,且与土壤微生物群落多样性相关的2个主成分分别解释变量变化的50.40%和26.70%;3)2013年真菌生物标记(20:1w9c)与主成分1极显著相关,而在2014年与主成分1极显著相关的生物标记物变为革兰氏阴性细菌(16:1w7c);4)冗余度分析表明,土壤湿度、土壤温湿度比值、土壤微生物熵(微生物量碳(MBC)/土壤有机碳(SOC))是影响不同时期微生物群落结构的显著环境因子($P < 0.05$)。

关键词:马尾松;营林措施;微生物生物量;微生物群落结构;环境因子

Soil microbial community structure of *Pinus massoniana* forest under various forest management practices

LEI Lei^{1,2}, XIAO Wenfa^{1,2}, ZENG Lixiong^{1,2,*}, HUANG Zhilin^{1,2}, GAO Shangkun^{1,3}, ZHANG Weicheng^{1,2}, WANG Song⁴

1 Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, State Forestry Administration Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, Beijing 100091, China

2 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 South China Agricultural University, College of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou 510642, China

4 Jiulingtou National forestry of Zigui County in Hubei Province, Yichang 443604, China

Abstract: Soil microorganisms can make up more than 95% of the total soil biomass, and plays important role in decomposition of carbon sources and organic matter. Forest management practices (e.g., harvesting, burning, and thinning) influence the composition of the soil microbial community by affecting habitat and substrate for soil microorganisms directly and indirectly, and hence affect soil carbon process. Quantifying the responses of the soil microbial community to forest management is vital to accurately evaluate forest carbon balance and to reveal the underlying mechanisms of soil carbon process change. Thus, an aerially seeded *Pinus massoniana* forest was chosen in the Three Gorges

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2016SY015, CAFYBB2016SY013)

收稿日期:2017-07-13; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zlxcaf@163.com

reservoir area to evaluate the effects on soil microbial community owing to different forest management practices (i.e., control; shrub-removal: harvesting all shrubs and removing all harvest residues. Harvest strategy 1: 15% harvest intensity and removing main harvest residues without leaves and small branches; Harvest strategy 2: 70% harvest intensity and the same harvest residue management as that in harvest 1). All experimental treatments were located in similar habitats and consisted of three 20 m × 20 m plots. The treatments were conducted in October 2013, and soil samples were collected in December 2013 (2 months post treatments) and December 2014 (12 months post treatments) to analyze soil microbial community by using phospholipid fatty acid (PLFA) methods, and analyze soil chemical properties. The results showed that the total microbial biomass and biomass of all microbial species (except arbuscular mycorrhizal fungi) in shrub-removal, harvest strategy 1 and harvest strategy 2 were lower than those of the control in December 2014. However, there was no consistent rule observed in December 2013. Principal component analysis indicated that all treatments showed no significant change in soil microbial community structure in December 2013; the 2 principal component factors related to microbial community diversity explained 60.90% and 17.40% of the variation respectively. Shrub-removal, harvest strategy 1 and harvest strategy 2 did significantly affect soil microbial community structure in December 2014, and the 2 principal component factors related to microbial community diversity explained 50.40% and 26.70% of the variation respectively. In 2013, 5 PLFAs (Mel 16:0, 16:1w5c, 16:1w7c, al17:0 and 20:1w9c) played a major role in the first principal component, and 7 PLFAs (Mel16:0, 16:1w5c, 14:0, 16:0, cy17:0, 16:1w7c, i14:0) played a major role in the first principal component in 2014. The fungi (20:1w9c) PLFAs played the most significant role in the first principal component in 2013 and was replaced by gram negative bacteria (16:1w7c) PLFAs in 2014. Soil moisture, ratio of soil temperature and soil moisture, and soil microbial quotient (ratio of soil microbial biomass carbon and soil organic carbon) were significant factors regulating soil microbial community structure at different treatment times ($P < 0.05$), as revealed by redundancy analysis (RDA).

Key Words: *Pinus massoniana* forest; forest managements; microbial biomass; microbial community structure; environmental factors

多样的森林类型和不同营林措施的干扰造成了森林土壤碳库维持机制、碳固定过程研究较大的不确定性^[1]。土壤微生物是土壤中物质转化的动力,对土壤有机质的分解起着重要作用^[2-4],且对环境变化十分敏感^[5]。森林采伐等对森林生态系统产生干扰的经营措施极可能会通过改变地上植被组成、凋落物和根系分泌物等有机质碳输入的数量和化学成分,影响微生物的底物获取和微生物过程^[6-7],从而作用于土壤有机碳的分解与转化,引起土壤碳排放的变异^[2, 8-9]。近些年来许多学者针对森林经营特别是采伐措施对土壤碳排放的影响进行了大量研究^[10-12],但对于采伐干扰后微生物的响应研究有限^[13],深入分析森林采伐后微生物过程的变化是探讨森林采伐对于土壤碳库的影响机制的关键部分,是评估采伐干扰对森林土壤碳库过程的影响机制的重点与难点^[12]。

马尾松(*Pinus massoniana*)是中国南方主要造林树种,是三峡库区分布面积最大的森林类型^[14-16],但由于本区域马尾松林经营粗放且人为干扰强烈,低产林大面积存在,这可能是本区域森林生态系统碳密度偏低的主要原因。因此,在三峡库区开展马尾松林的经营试验,并对经营后马尾松林的土壤碳库动态、碳固定过程的微生物因子进行长期连续的监测和调查十分必要。本研究以三峡库区人为管理后马尾松飞播林为研究对象,对营林处理后(对照(未采伐),除灌(清除灌丛),采伐1(强度15%)和采伐2(强度70%))不同时期(处理后初期(2013年12月)和处理后15个月(2014年12月))的土壤微生物生物量、微生物群落结构组成以及土壤温湿度等环境因子进行了测定。我们假设认为地上植被组成的改变造成了土壤微生物群落结构的差异性,通过分析不同营林处理的马尾松林土壤微生物因子的变化情况及其主要影响因子,以期深入认识营林干扰措施对土壤碳排放过程的微生物影响机制提供科学依据。

1 研究区概况

研究地点位于湖北省秭归县三峡库区九岭头林场, 地理位置 30°59'N, 110°47'E, 海拔 156—2030.6 m, 年均气温 16.9℃, 年降水量 1000—1250 mm, 多集中于 4—9 月, 属于亚热带大陆性季风气候。土壤类型以黄壤、黄棕壤为主^[16]。调查样地内马尾松林为 70 年代飞播造林, 样地内林木分布均匀, 马尾松为主要优势种, 盖度为 80%, 伴生有少量光皮桦 (*Betula luminifera*)、漆树 (*Toxicodendron vernicifluum*)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)。灌木主要有火棘 (*Pyracantha fortuneana*)、胡枝子 (*Lespedeza bicolor*)、木姜子 (*Litsea pungens*) 等, 草本主要有狗脊 (*Woodwardia japonica*)、苔草 (*Carex tristachya*)、三脉紫菀 (*Aster ageratoides*)、中日金星蕨 (*Parathelypteris nipponica*) 等。

三峡库区马尾松林主要受到大树的采伐和林下灌丛清除 2 种措施的干扰, 但在采伐灌丛过程中, 当地居民也会采伐林内新更新的光皮桦、杉木等, 因此在 2013 年 9 月根据上述常见的营林干扰措施, 在三峡库区九岭头林场设置了 3 种营林干扰类型, 分别为除灌 (SM) 措施清除样地内所有灌木, 并对灌木清理中产生的剩余物 (灌丛枝叶等) 进行仔细清除; 采伐 1 (H1) 措施清除样地内径阶在 4 cm 以上的非马尾松 (主要为光皮桦、漆树、杉木, 包括部分高大灌木, 如木姜子、火棘等), 强度为 15% (按胸高断面面积计算); 采伐 2 (H2) 措施清除样地内平均胸径 (17.9 cm) 以上的马尾松, 强度为 70%。本实验样地设置于经营后的马尾松飞播林内, 样地内采用典型采样法, 在除灌、采伐 1、采伐 2 分别设立 3 块 20 m×20 m 固定样地, 同时在固定样地相邻处, 土壤条件基本相同的林地, 设置对照固定样地 3 块 (20 m×20 m)。伐木作业采用人力油锯伐木, 仅对采伐的树干进行了移除, 不对采伐产生的剩余物如枝叶等进行清除。各种经营措施并未对活地被层草本以及地表枯落物进行任何处理, 上述营林措施于 2013 年 10 月中旬完成 (样地具体特征详见前期研究表 1^[15]), 且观测期内每隔半年定期对除灌样地内灌丛进行清除。

表 1 表征微生物类群的 PLFA

Table 1 PLFA markers for taxonomic microbial groups

微生物类型 Taxonomic group	PLFA 标记 Specific PLFA markers
细菌 Bacteria	14:0, 15:0, 16:0, 17:0, 16:12OH, i14:0, i15:0, a15:0, i16:0, i17:0, a17:0, 16:1w7c, cy17:0, 18:1w7t, cy19:0, 16:1w9c, 17:1w8c ^[4, 17-18]
放线菌 Actinomycetes	Me16:0, Me17:0, Me18:0 ^[6]
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	16:1w5c
革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria	i14:0, i15:0, i16:0, i17:0, a15:0, a17:0
革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria	16:1w7c, cy17:0, 18:1w7t, cy19:0 ^[3]
真菌 Fungi	18:1 w9c; 20:1 w9c; 18:2 w6, 9c

2 研究方法

2.1 土壤样品采集与相关指标分析

在固定样地内随机设置 3 个观测小区 (1 m×1 m), 于处理后初期 (2013 年 12 月), 处理后 15 个月 (2014 年 12 月), 使用土钻对观测小区 0—10 cm 土壤取 3 个土样, 同一固定样地同层混合。将采集的部分新鲜土样过 2 mm 筛, 一部分 -80℃ 保存, 采用磷脂脂肪酸方法 (phospholipid fatty acid, PLFA) 对微生物群落结构 (soil microbial community, SMC) 进行测定和分析^[17], 根据不同 PLFA 确定微生物类群, 每种类群的 PLFA 生物量采用 nmol/g 干土进行表述, 表征不同类群的 PLFA 标记如表 1 所示, 主要分为细菌 (B)、放线菌 (ACT)、丛枝菌根真菌 (AMF)、革兰氏阳性菌 (GP)、革兰氏阴性菌 (GN) 以及真菌 (F)。一部分过筛的新鲜土样置于 4℃ 冰箱保存并于一周内采用氯仿熏蒸浸提法测定土壤微生物量碳 (MBC)、微生物量氮 (MBN)^[17]。一部分过筛的新鲜土样通过 KCL 溶液浸提后采用流动分析仪测定铵态氮、硝态氮。剩余样品风干通过重铬酸钾外加热法

测定土壤有机碳(SOC),凯氏定氮法测定全氮(TN),pH采用玻璃电极法测定^[19]。用土壤温湿度测定仪器(Watchdog 2000 series weather stations)测定0—10 cm土壤温度湿度。

2.2 数据统计分析

利用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同采伐处理方式下土壤微生物生物量和土壤理化性质的差异($P < 0.05$),利用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验采伐处理方式和处理时间对于土壤理化指标、微生物生物量和各类微生物 PLFA 含量的影响。同时采用主成分分析(PCA)和冗余度分析(RDA)检验不同处理样地 SMC 结构的差异及其与土壤理化性质的关系。主成分和冗余度分析均在软件 Canoco 4.5 中进行,其余分析处理在 SPSS 19.0 中进行,用 SigmaPlot 12.5 软件作图。

3 结果与分析

3.1 土壤微生物生物量对不同采伐处理的响应

在干扰后初期(2013年12月),各处理间土壤微生物总 PLFAs 和各类微生物 PLFAs 差异并不显著(图1)。但在2014年12月,与CK相比,SM、H1与H2的放线菌呈现出降低的趋势,且H1与H2均达到显著水平($P < 0.05$,图1G)。在2014年,除AMF外,SM、H1、H2土壤微生物总生物量以及各类群生物量均呈现降低的趋势。综合2年数据可知,处理方式对土壤微生物量无显著影响,而处理时间显著影响了土壤微生物总 PLFAs、放线菌 PLFAs 和真菌 PLFAs。处理方式与处理时间对总 PLFAs 与各类菌群 PLFAs 均无显著的交互作用(表2)。

表2 处理方式、处理时间及其交互作用对土壤微生物量的影响

Table 2 Effects of treatment, treatment year and their interactions on soil microbial biomass

变量 Variables	处理方式 Treatment		处理时间 Treatment year		交互作用 Interactions	
	F	P	F	P	F	P
总 PLFAs Total PLFAs	0.388	0.763	45.234	<0.001	0.948	0.441
放线菌 PLFAs Actinomycetes PLFAs	2.703	0.080	11.547	0.004	2.032	0.150
丛枝菌根真菌 PLFAs Arbuscular mycorrhizal fungi PLFAs	0.300	0.825	3.249	0.090	0.063	0.979
革兰氏阳性细菌 PLFAs Gram-positive bacteria PLFAs	1.838	0.181	3.904	0.066	1.425	0.272
革兰氏阴性细菌 PLFAs Gram-negative bacteria PLFAs	0.667	0.585	3.906	0.066	1.410	0.276
细菌 PLFAs Bacteria PLFAs	0.932	0.448	3.531	0.079	1.478	0.258
真菌 PLFAs Fungi PLFAs	0.121	0.947	5.634	0.030	0.306	0.821

3.2 土壤微生物群落结构对不同采伐处理的响应

土壤微生物群落的磷脂脂肪酸相对丰度是评价微生物群落结构变化的重要指标。对不同处理和不同处理时间下土壤中所提取的20种磷脂脂肪酸进行主成分分析,结果显示,在处理初期(2013年12月),各处理微生物群落结构并无显著差异,第1、2主成分的贡献率分别为60.9%、17.4%。而在2014年,CK与其他处理的微生物群落结构存在显著差异,不同乔木层采伐处理(H1和H2)之间微生物群落差异不显著(图2)。

通过对主成分的因子载荷分析可知(表3),2013年与PC1显著相关的微生物 PLFA 生物标记类型的有5种,2014年PC1显著相关的微生物 PLFA 生物标记类型增至7种。处理后1年,真菌(20:1w9c)对PC1的贡献作用降低,细菌(14:0,16:0,cy17:0,i14:0)对PC1的贡献作用增大。2013年真菌生物标记(20:1w9c)与PC1极显著相关,而在2014年与PC1极显著相关的生物标记物变为革兰氏阴性细菌(16:1w7c)。不同处理时间,对PC2起显著作用的微生物 PLFA 生物标记物类型均有4种,细菌对PC2起极显著作用,只是标记物类型因处理时间而有所改变(表3)。处理方式对放线菌和革兰氏阳性细菌影响显著,处理时间对革兰氏阴性细菌和总细菌相对丰度影响显著,处理时间和处理方式对放线菌相对丰度存在显著的交互作用(表4)。

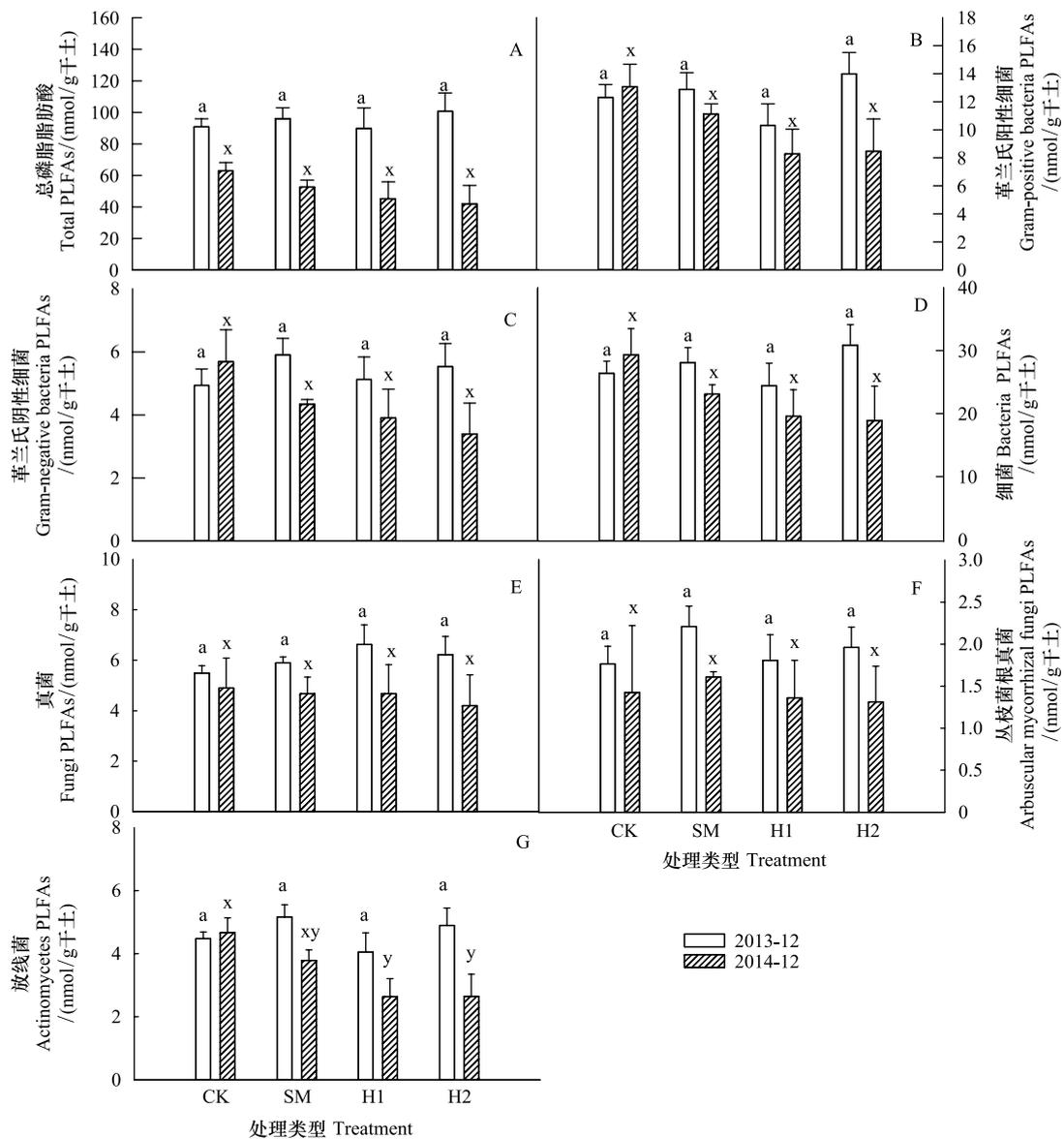


图 1 土壤微生物 PLFAs 对不同采伐方式的响应

Fig.1 Response for soil microbial PLFAs of top soil to different treatments

不同字母代表 PLFAs 在该调查时间不同处理间的差异显著,误差线为标准误($n=3$),下同。

3.3 不同处理方式对土壤性质的影响

各处理的土壤 pH、TN、SOC 以及土壤微生物熵 (MBC/SOC) 指标在不同处理时间并未呈现出显著差异 (图 3A, 3D, 3F, 3J)。处理方式显著影响了土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^+\text{-N}$ 、C/N、W 以及 T/W (表 5)。与 CK 相比, 营林处理后 $\text{NO}_3^+\text{-N}$ 呈现减少的趋势 (图 3B)。H2 的土壤 T 以及 T/W 显著区别于 CK (图 3G, 3I)。土壤其他理化性质并未出现统一的规律性变化。不同处理时间的土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、C/N、T、W、T/W 以及 MBC/SOC 差异显著。处理方式和处理时间仅对土壤 C/N、T 以及土壤 T/W 存在交互作用 (表 5)。

3.4 土壤微生物群落结构与土壤理化性质

对 4 种处理 2 个观测时间的土壤微生物群落结构与土壤理化性质的冗余度分析 (RDA) 表明, 10 个土壤理化性质变量在 2013 年和 2014 年分别共同解释了土壤微生物群落结构变化的 77.9% 和 76.5% (图 4)。蒙卡洛检验结果显示, 土壤温湿度比值、土壤湿度是显著影响 2013 年微生物群落结构的主要因子; 土壤湿度、土壤微生物熵是显著影响 2014 年微生物群落结构的主要因子。结合微生物群落结构主成分载荷因子分析可知

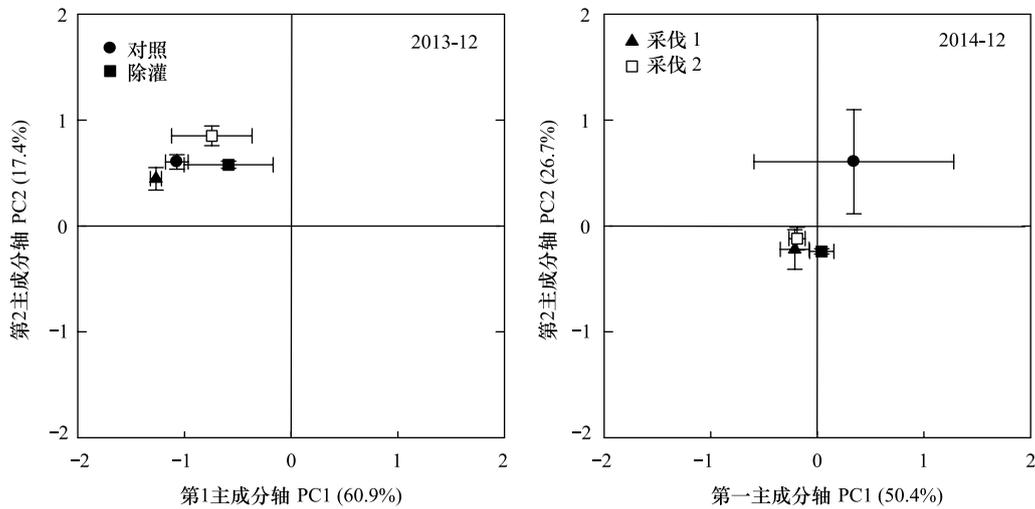


图2 不同处理土壤微生物磷脂脂肪酸相对丰度主成分分析

Fig.2 Principal Component Analysis (PCA) of soil microbial PLFAs relative abundance under different treatments

(表3),不同处理时间,土壤湿度均与主成分分析中 PC1 显著相关的微生物 PLFA 生物标记类型呈现显著负相关关系,而土壤温湿度比、MBC/SOC 与其呈现显著正相关关系(图4)。

表3 主成分载荷因子

Table 3 Loading factors of principal components

微生物类型 Taxonomic group	PLFA 标记 Specific PLFA markers	2013		2014	
		主成分 1 PC1 (60.9%)	主成分 2 PC2 (17.4%)	主成分 1 PC1 (50.4%)	主成分 2 PC2 (26.7%)
放线菌 Actinomycetes	Mel17:0	-0.21	0.64 *	0.09	0.36
	Mel16:0	0.54 *	-0.03	0.49 *	0.36
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	16:1w5c	0.60 *	-0.33	0.63 *	-0.70
细菌 Bacteria	14:0	-0.12	0.63 *	0.64 *	0.26
	16:0	-0.48	0.16	0.67 *	0.14
	17:0	-0.19	-0.14	0.46	0.48 *
	16:1 20H	0.47	0.46	-0.57	0.76 **
	16:1 w9c	-0.36	0.84 **	-0.61	0.13
	17:1 w8c	-0.38	0.15	0.46	0.62 *
革兰氏阴性细菌 Gram-negative bacteria	cy17:0	0.40	-0.37	0.63 *	0.57 *
	16:1 w7c	0.51 *	-0.15	0.76 **	0.27
革兰氏阳性细菌 Gram-positive bacteria	i14:0	0.37	0.19	0.55 *	0.24
	i15:0	0.26	0.69 *	0.41	0.25
	al15:0	0.48	0.35	0.44	0.30
	i16:0	0.03	0.68 *	-0.01	0.26
	i17:0	0.41	0.05	0.39	0.14
	al17:0	0.62 *	-0.26	0.40	0.23
真菌 Fungi	18:1 w9c	-0.98	0.00	-0.90	-0.42
	20:1 w9c	0.93 **	0.18	-0.09	-0.16
	18:2 w6,9c	-0.97	0.03	0.31	0.46

*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平下显著相关

表 4 处理方式、处理时间及其交互作用对土壤微生物群落结构的影响

Table 4 Effects of treatment, treatment year and their interactions on soil microbial community structure

变量 Variables	处理方式 Treatment		处理时间 Treatment year		交互作用 Interactions	
	F	P	F	P	F	P
	放线菌相对丰度 The proportion of actinomycetes PLFAs	18.672	<0.001	2.724	0.118	3.464
丛枝菌根真菌相对丰度 The proportion of arbuscular mycorrhizal fungi PLFAs	0.662	0.587	0.057	0.815	0.180	0.908
革兰氏阳性细菌相对丰度 The proportion of gram-positive bacteria PLFAs	6.761	0.004	6.065	0.026	0.799	0.512
革兰氏阴性细菌相对丰度 The proportion of gram-negative bacteria PLFAs	0.881	0.472	1.674	0.214	1.356	0.292
细菌相对丰度 The proportion of total bacteria PLFAs	2.638	0.085	10.242	0.006	1.322	0.302
真菌相对丰度 The proportion of fungi PLFAs	2.286	0.118	0.030	0.865	0.408	0.750

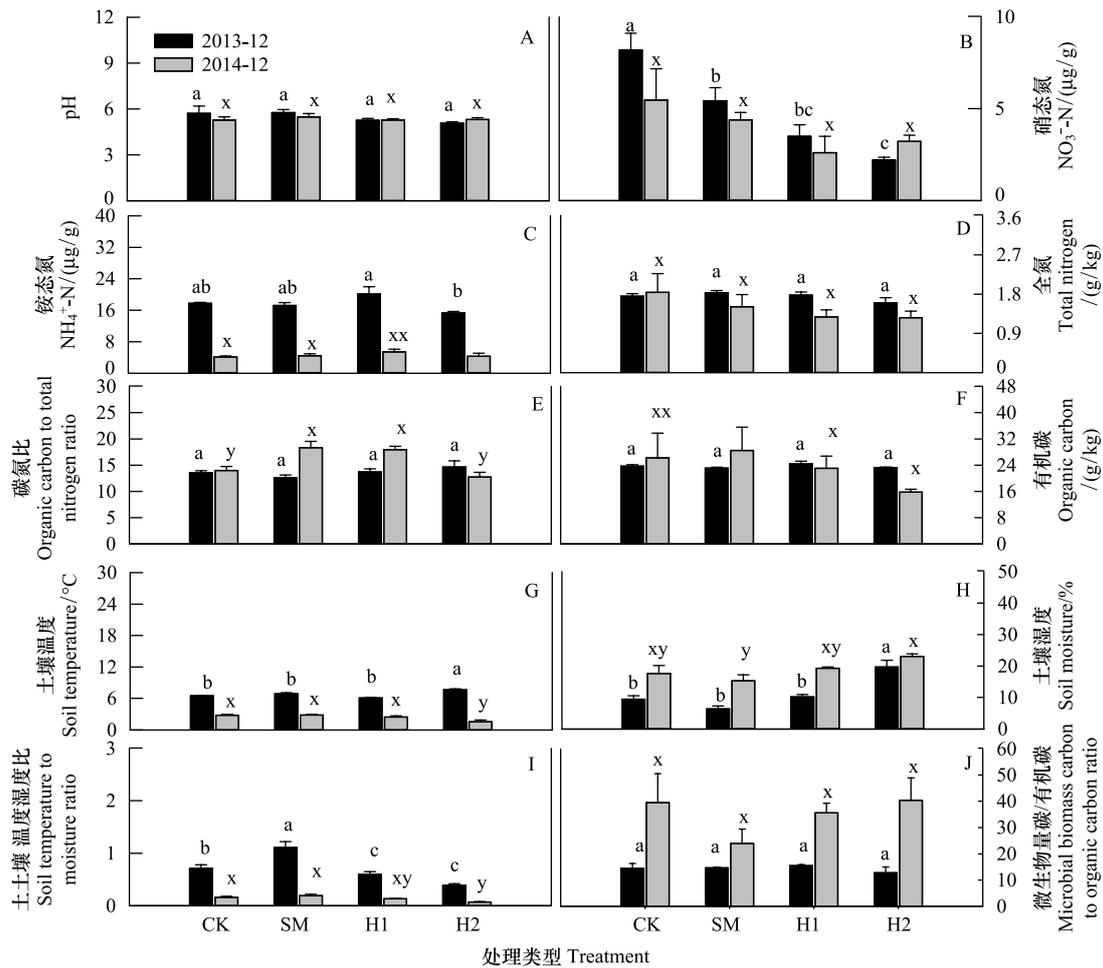


图 3 土壤理化性质对不同处理的响应

Fig.3 Response of soil physicochemical properties to different treatments

4 讨论

营林干扰通常通过改变地上底物和地下底物的数量和质量来影响微生物群落,采伐通常会造成针叶林土壤微生物生物量的降低^[20-22]。在本研究中,干扰初期处于不稳定状态,各处理微生物群落生物量并未呈现出

表 5 处理方式、处理时间及其交互作用对土壤理化性质的影响

Table 5 Effects of treatment, treatment year and their interactions on soil physicochemical properties

土壤理化性质 Soil physicochemical properties	处理方式 Treatment		处理时间 Treatment year		交互作用 Interactions	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	pH	1.51	0.250	0.55	0.468	0.89
铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ / (mg/kg)	4.33	0.020	486.09	<0.001	1.76	0.196
硝态氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ / (mg/kg)	10.08	0.001	2.34	0.146	1.63	0.222
氮含量 Total nitrogen / (g/kg)	1.23	0.330	3.42	0.083	0.75	0.540
有机碳 Organic carbon / (g/kg)	1.03	0.406	0.00	0.946	1.00	0.418
碳氮比 Organic carbon to nitrogen ratio	3.68	0.034	13.07	0.002	8.84	0.001
温度 Temperature / (°C)	3.00	0.062	962.63	<0.001	16.78	<0.001
湿度 Moisture / (%)	17.60	<0.001	47.80	<0.001	1.58	0.232
温湿度比 Temperature to moisture ratio	21.53	<0.001	222.30	<0.001	10.92	<0.001
微生物量碳/有机碳 Microbial biomass carbon to organic carbon ratio	0.83	0.498	27.13	<0.001	1.070	0.389

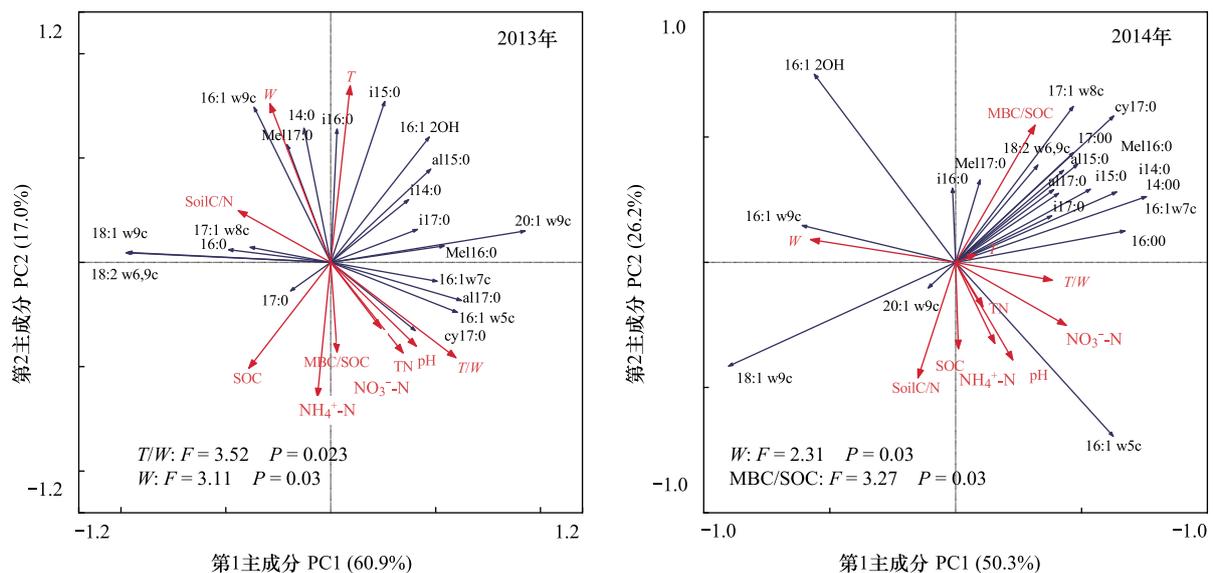


图 4 不同处理时间土壤微生物磷脂脂肪酸与土壤理化性质冗余度分析

Fig.4 Redundancy analysis of soil microbial PLFAs and soil physicochemical properties at different treatment time

T: 土壤温度, soil temperature; W: 土壤湿度, soil moisture; Soil C/N: 土壤碳氮比, soil organic carbon to total nitrogen ratio; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮, ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 硝态氮, nitrate nitrogen; MBC/SOC: 土壤微生物量碳/土壤有机碳, soil microbial biomass carbon to organic carbon ratio; pH: pH 值, potential of hydrogen

规律性的变化(图 1);但在 2014 年 12 月,林内环境逐渐恢复稳定后,除了 AMF 群落外,SM、H1、H2 的其他类群生物量的均呈现出降低的趋势,从而造成了微生物群落总生物量下降的趋势。其中,真菌是有机质分解和形成的主要驱动因子^[6, 23],一般呈块状分布,具有较高的空间异质性^[13],而较高的空间异质性使其更易受到采伐等干扰的影响^[24],这可能是 SM、H1 和 H2 的真菌生物量在处理 1 年多呈现出降低趋势的原因(图 1E)。但采伐干扰后初期,死根的分解以及采伐残余物的输入可能会引起激发效应,刺激真菌类群,大量以寄生、腐生为营养方式的真菌增加,引起真菌类群的增加^[6],采伐后初期 SM、H1 和 H2 的真菌生物量的高于 CK 可能源于上述原因。干扰后真菌类群生物量的变化反映了底物供应对真菌类群的影响过程。多数细菌以真菌的分解产物为主要底物^[6],真菌类群的变化也会引起细菌的变化。本研究中,不同处理时间,PC1 的极显

著载荷因子由真菌 PLFA 生物标记物 (20:1w9c) 转变为革兰氏阴性细菌 PLFA 生物标记物 (16:1w7c) (表 3), 因此, 真菌群落结构的变化可能是造成本研究中不同处理时间微生物群落结构变化的主要类群 (图 2)。而真菌类群中的 AMF 与土壤湿度密切相关, 高的土壤湿度会抑制 AMF 的生长^[25], 这与本研究结果一致, AMF 与湿度显著负相关 (图 4), 但各处理 AMF 生物量并未随着土壤湿度的变化而出现显著差异 (图 1F), 可能是采伐后其他原因造成的, 仍需进一步分析。

相较于真菌, 细菌对于环境因子的变化 (如土壤温度、湿度、通气度等) 适应范围更大^[26-27], 同时对于土壤温湿度变化更为敏感^[28]。其中, 放线菌能够通过生产相容物如脯氨酸、甘油等, 保持细胞膨胀, 抵抗在水分压力下的质壁分离, 同时其丝状特征能够有效利用土壤中的水分和空气^[29], 因此在土壤温湿度比值较高的情况下, ACT 生物量占优势, 初期 SM 的 ACT 生物量高于其他处理 (图 1G), 可能是由于较高的温湿度比值造成的 (图 3I)。1 年后, H1 和 H2 的 ACT 显著低于 CK (图 1G), 其温湿度比低于 CK 和 SM 可能是造成 ACT 变化的主要原因 (图 3I)。

地上部分和地下部分的群落结构具有强烈的交互作用, 植被类型以及组成是影响微生物群落结构主要因子之一^[30-31], SM、H1 和 H2 均改变了地上植被组成以及凋落物的属性, 从而影响微生物群落结构的底物供应, 因此处理后 1 年, 这三种措施的微生物群落结构显著区别于 CK (图 2)。而上层植被干扰 (H1 和 H2) 和下层植被 (SM) 属于两种不同的干扰方式, 尽管灌丛生物量相较于上层植被要小很多, 但却是微生物的重要底物来源^[30], 因此灌丛的移除极可能通过影响底物组成来改变微生物群落结构的组成 (图 2)。相关研究认为由于针叶树种和阔叶树种的提供的养分不同, 影响共生真菌类群而显著影响土壤微生物群落组成^[32], 但那是在改变优势树种属性的前提下^[33], 本研究中的两种采伐处理虽然影响了针叶树种和阔叶树种的组成, 但优势树种仍是马尾松, 因此微生物群落结构以及丛枝菌根真菌在两个观测期并无显著差异 (图 1F, 图 2)。不同的微生物种类对土壤有机碳的降解能力不一样, 导致土壤有机碳周转速率的不同^[34], 这与本研究的前期研究结果一致。由前期研究可知, 与 CK 相比, H1 和 H2 显著增加了矿质土壤呼吸, 而 SM 显著降低了矿质土壤呼吸, 微生物群落结构的变化可能是造成土壤呼吸主要组分矿质土壤呼吸变化的重要因素^[15]。

干扰后环境因子的改变间接或直接影响微生物群落结构^[35]。由前述部分讨论可知土壤温湿度比值可能是影响微生物群落结构的主要因子, 冗余度 (RDA) 分析也说明了这一点 (图 4)。营林干扰减少了地上植被的覆盖, 土壤温度随着太阳辐射的增加而上升^[36]。在本研究中, 仅 H2 造成了土壤温度的显著增加 (图 3G), 同时, 其乔木层的减少, 土壤水分利用下降^[15], 土壤湿度也显著高于其他处理 (图 3H)。但在干扰 1 年后, 大量草本和灌丛的生长, 增加了地表层植被覆盖度, H2 的土壤温度显著低于其他处理 (图 3G)。H2 土壤温湿度的显著变化可能是该处理微生物群落结构变化的主要环境因素。除土壤温湿度外, 土壤微生物熵是影响 1 年后土壤微生物变化的另一显著因子 (图 4), 该比值越高, 说明有机碳的活性程度越高^[37], 反映了微生物底物性质的变化, 但各处理的微生物熵并无显著差异, 仅仅 SM 的微生物熵在处理 1 年后低于其他处理 (图 3J), 微生物熵对微生物群落的影响仍需进一步研究。虽然冗余度分析结果显示, C/N、NH₄⁺-N 对微生物结构影响并不显著, 但处理方式显著影响了土壤 C/N、NH₄⁺-N (表 5)。有研究表明, 高质量的土壤具有低的碳氮比, 更有利于细菌群落的生长, 而不利于土壤真菌群落的生长^[38], 虽然本研究中并未发现类似结果, 但 C/N 比的变化可能也影响着处理后微生物群落结构的改变。微生物生长需要从土壤中吸收无机氮, 细菌优先利用铵态氮^[39], 真菌可能更倾向于利用硝态氮^[40], 本研究中丰度高的真菌 (18:1w9c) 均与硝态氮负相关, 而细菌群落与铵态氮并未表现出相似的关系 (图 4), 可能是营林干扰造成后改变了铵态氮对细菌群落的作用。总之, 营林干扰造成的地上植被的变化以及一系列环境因子的改变从不同程度影响着对土壤微生物过程。

5 结论

土壤微生物群落对于森林采伐等干扰措施的响应直接调控着森林土壤碳固定与转化, 本研究通过对采伐处理后不同时期马尾松林的土壤微生物生物量、群落结构以及相关环境因子进行了分析, 结果表明, 处理后初

期各处理土壤微生物群落生物量以及微生物群落结构并无显著差异,而在处理后 1 年多,除灌、采伐 1 和采伐 2 微生物生物量均呈现降低的趋势,且 PCA 分析结果显示,处理后 1 年多,林下植被剔除以及上层采伐均显著改变了土壤微生物群落结构。微生物群落结构的变化可能是不同处理土壤异氧呼吸变异的主要原因,但具体机制仍需进一步分析进行确定。同时本研究对不同采伐处理后的相关环境因子进行了探讨,土壤温湿度、土壤微生物熵是造成微生物群落结构变化的关键因子,但本研究不同时期结果的差异性表明营林措施的效应会随时间而改变,因此下一步的研究要注重营林干扰的持续性的作用。

参考文献 (References):

- [1] Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F, Johnson D W, Minkinen K, Byrne K A. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 2007, 137(3/4): 253-268.
- [2] Marshall V G. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 43-60.
- [3] Sun Y X, Wu J P, Shao Y H, Zhou L X, Mai B X, Lin Y B, Fu S L. Responses of soil microbial communities to prescribed burning in two paired vegetation sites in southern China. *Ecological Research*, 2011, 26(3): 669-677.
- [4] Stevenson B A, Hunter D W F, Rhodes P L. Temporal and seasonal change in microbial community structure of an undisturbed, disturbed, and carbon-amended pasture soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 175-185.
- [5] vanLeeuwen J P, Djukic I, Bloem J, Lehtinen T, Hemerik L, de Ruiter P C, Lair G J. Effects of land use on soil microbial biomass, activity and community structure at different soil depths in the Danube floodplain. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 79: 14-20.
- [6] Moore-Kucera J, Dick R P. PLFA profiling of microbial community structure and seasonal shifts in soils of a Douglas-fir chronosequence. *Microbial Ecology*, 2008, 55(3): 500-511.
- [7] Axelrood P E, Chow M L, Radomski C C, McDermott J M, Davies J. Molecular characterization of bacterial diversity from British Columbia forest soils subjected to disturbance. *Canadian Journal of Microbiology*, 2002, 48(7): 655-674.
- [8] Grayston S J, Rennenberg H. Assessing effects of forest management on microbial community structure in a central European beech forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(10): 2595-2604.
- [9] Singh B K, Bardgett R D, Smith P, Reay D S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(11): 779-790.
- [10] Tang J W, Qi Y, Xu M, Misson L, Goldstein A H. Forest thinning and soil respiration in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada. *Tree Physiology*, 2005, 25(1): 57-66.
- [11] Saunders M, Tobin B, Black K, Gioria M, Nieuwenhuis M, Osborne B A. Thinning effects on the net ecosystem carbon exchange of a Sitka spruce forest are temperature-dependent. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 157: 1-10.
- [12] Ryu S R, Concilio A, Chen J Q, North M, Ma S Y. Prescribed burning and mechanical thinning effects on belowground conditions and soil respiration in a mixed-conifer forest, California. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(4): 1324-1332.
- [13] Hartmann M, Howes C G, VanInsberghe D, Yu H, Bachar D, Christen R, Nilsson R H, Hallam S J, Mohn W W. Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *The ISME Journal*, 2012, 6(12): 2199-2218.
- [14] 肖文发, 雷静品. 三峡库区森林植被恢复与可持续经营研究. *长江流域资源与环境*, 2004, 13(2): 138-144.
- [15] 雷蕾, 肖文发, 曾立雄, 黄志霖, 谭本旺. 马尾松林土壤呼吸组分对不同营林措施的响应. *生态学报*, 2016, 36(17): 5360-5370.
- [16] 葛晓改, 肖文发, 曾立雄, 黄志霖, 黄玲玲, 谭本旺. 三峡库区不同林龄马尾松土壤养分与酶活性的关系. *应用生态学报*, 2012, 23(2): 445-451.
- [17] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [18] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3/4): 265-278.
- [19] 国家林业局. LY/T 1210~1275-1999 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 2000.
- [20] Busse M D, Beattie S E, Powers R F, Sanchez F G, Tiarks A E. Microbial community responses in forest mineral soil to compaction, organic matter removal, and vegetation control. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(3): 577-588.
- [21] Chatterjee A, Vance G F, Pendall E, Stahl P D. Timber harvesting alters soil carbon mineralization and microbial community structure in coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(7): 1901-1907.

- [22] Hynes H M, Germida J J. Impact of clear cutting on soil microbial communities and bioavailable nutrients in the LFH and Ae horizons of Boreal Plain forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2013, 306: 88-95.
- [23] Cairney J W G, Meharg A A. Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs; implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in the rhizosphere. *Canadian Journal of Botany*, 2002, 80(8): 803-809.
- [24] Sun S, Li S, Avera B N, Strahm B D, Badgley B D. Soil bacterial and fungal communities show distinct recovery patterns during forest ecosystem restoration. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(14): e00966-17.
- [25] Mentzer J L, Goodman R M, Balsler T C. Microbial response over time to hydrologic and fertilization treatments in a simulated wet prairie. *Plant and Soil*, 2006, 284(1/2): 85-100.
- [26] Ballard T M. Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 37-42.
- [27] Powers R F, Scott D A, Sanchez F G, Voldseth R A, Page-Dumroese D, Elioff J D, Stone D M. The North American long-term soil productivity experiment: findings from the first decade of research. *Forest Ecology and Management*, 2005, 220(1/3): 31-50.
- [28] Alster C J, German D P, Lu Y, Allison S D. Microbial enzymatic responses to drought and to nitrogen addition in a southern California grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 64: 68-79.
- [29] Killham K. *Soil Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- [30] Zhao J, Wan S Z, Fu S L, Wang X L, Wang M, Liang C F, Chen Y Q, Zhu X L. Effects of understory removal and nitrogen fertilization on soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 80-86.
- [31] Huang X M, Liu S R, Wang H, Hu Z D, Li Z G, You Y M. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 73: 42-48.
- [32] Prescott C E, Grayston S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 2013, 309: 19-27.
- [33] Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 84: 53-64.
- [34] Mikkelsen K M, Lozupone C A, Sharp J O. Altered edaphic parameters couple to shifts in terrestrial bacterial community structure associated with insect-induced tree mortality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 95: 19-29.
- [35] Lewandowski T E, Forrester J A, Mladenoff D J, D'Amato A W, Palik B J. Response of the soil microbial community and soil nutrient bioavailability to biomass harvesting and reserve tree retention in northern Minnesota aspen-dominated forests. *Applied Soil Ecology*, 2016, 99: 110-117.
- [36] Cheng X Q, Kang F F, Han H R, Liu H W, Zhang Y L. Effect of thinning on partitioned soil respiration in a young *Pinus tabulaeformis* plantation during growing season. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 214-215: 473-482.
- [37] Sparling G P. Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter. *Australian Journal of Soil Research*, 1992, 30(2): 195-207.
- [38] Williamson W M, Wardle D A, Yeates G W. Changes in soil microbial and nematode communities during ecosystem decline across a long-term chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(7): 1289-1301.
- [39] Myrold D D, Posavatz N R. Potential importance of bacteria and fungi in nitrate assimilation in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(7): 1737-1743.
- [40] Marzluf G A. Genetic regulation of nitrogen metabolism in the fungi. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1997, 61(1): 17-32.