

DOI: 10.5846/stxb201909231990

查美琴, 徐海东, 成向荣, 虞木奎, 韩有志, 王丽艳, 周晨, 汪成, 夏辉. 不同林龄杉木+闽楠复层林土壤磷形态及微生物功能多样性变化. 生态学报, 2020, 40(19): 6938-6947.

Zha M Q, Xu H D, Cheng X R, Yu M K, Han Y Z, Wang L Y, Zhou C, Wang C, Xia H. Variations of soil phosphorus form and microbial functional diversity in *Cunninghumia lanceolata* + *Phoebe bournei* multi-layered mixed plantations of different ages. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 6938-6947.

不同林龄杉木+闽楠复层林土壤磷形态及微生物功能多样性变化

查美琴^{1,2}, 徐海东¹, 成向荣^{1,*}, 虞木奎¹, 韩有志², 王丽艳³, 周晨³, 汪成⁴, 夏辉⁴

1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400

2 山西农业大学林学院, 太谷 030801

3 江西省林业科学院, 南昌 330032

4 永丰县官山林场, 吉安 331506

摘要:磷是限制亚热带地区林木生长的关键因素之一, 研究土壤微生物群落功能多样性对土壤磷素的影响, 对亚热带地区人工林可持续经营具有重要意义。在江西官山林场选取了 3 种不同林龄杉木+闽楠(4 a、7 a、11 a)复层林为研究对象, 测定了土壤全磷、有效磷及无机磷组分含量, 采用 Biolog-ECO 法研究了复层林表土层(0—20 cm)土壤微生物群落对碳源的利用特征, 并分析了土壤磷素与土壤微生物功能多样性的关系。结果表明:(1)土壤全磷、有效磷及无机磷组分含量随复层林营建时间延长呈增加趋势;(2)不同林分类型土壤微生物群落功能多样性差异显著。土壤微生物碳源代谢活性(AWCD)以及多样性指数也均随复层林营建时间延长呈增加趋势;多聚物类是杉木纯林土壤微生物利用的主要碳源, 7 a 复层林对碳水化合物、羧酸和酚酸的利用强度较大, 11 a 复层林对氨基酸、胺类、多聚物、羧酸和酚酸的利用强度较大, 并且 11 a 复层林土壤微生物群落代谢碳水化合物、氨基酸、羧酸、胺类和酚酸的强度显著高于 4 a 复层林和杉木纯林, 而 4 a 复层林与杉木纯林土壤微生物群落对不同碳源利用率的差异较小(除多聚物外)。(3)土壤微生物多样性指数、氨基酸类、胺类和酚酸类物质与土壤全磷、有效磷、Al-P 和 Fe-P 含量之间显著正相关, 随机森林模型分析表明, 氨基酸、胺类和酚酸是不同林分类型土壤微生物利用的主要碳源。因此, 杉木纯林转化为复层异龄林更有利于森林土壤磷的储存和供应, 土壤微生物群落代谢功能多样性的增大可能是提高复层异龄林土壤磷有效性的关键调控因素。

关键词:复层异龄林; 土壤磷; 土壤微生物; 代谢功能多样性

Variations of soil phosphorus form and microbial functional diversity in *Cunninghumia lanceolata* + *Phoebe bournei* multi-layered mixed plantations of different ages

ZHA Meiqin^{1,2}, XU Haidong¹, CHENG Xiangrong^{1,*}, YU Mukui¹, HAN Youzhi², WANG Liyan³, ZHOU Chen³, WANG Cheng⁴, XIA Hui⁴

1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China

2 Forestry College of Shanxi Agriculture University, Taigu 030801, China

3 Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330032, China

4 Guanshan Forest Farm of Yongfeng County, Ji'an 331506, China

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFC0505500, 2017YFC0505502)

收稿日期:2019-09-23; 网络出版日期:2020-07-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chxr@caf.ac.cn

Abstract: Phosphorus is considered a key factor of limiting the forests growth in subtropical areas. Understanding the effects of soil microbial functional diversity on soil phosphorus is important for sustainable management of plantations in subtropical areas. Three *C. lanceolata* + *P. bournei* (4a, 7a, 11a) multi-layered mixed plantations were selected in Guanshan Forest Farm, Jiangxi Province. The contents of total phosphorus, available phosphorus, and inorganic phosphorus were determined in these stands. Biology-ECO method was used to study the characteristics of carbon utilization by soil microorganisms in the topsoil layer (0—20 cm) of *C. lanceolata* + *P. bournei* multi-layered mixed plantations. The relationship between soil phosphorus fractions and soil microbial functional diversity was analyzed. The results showed that: (1) the contents of soil total phosphorus, available phosphorus, and inorganic phosphorus gradually increased with the increasing age of multi-layered mixed plantations. (2) the functional diversity of microbial communities showed great variations in different stands. Carbon metabolic activity and diversity index also increased with the increasing age of multi-layered mixed plantations. Major carbon sources which were utilized by soil microbes in *C. lanceolata* monoculture plantation were polymers. They were carbohydrates, carboxylic acids and phenolic acids in 7-year-old multi-layered mixed plantations, while more amino acids, amines, polymers, carboxylic acids and phenolic acids in 11-year-old multi-layered mixed plantations. In 11-year-old multi-layered mixed plantations, the utilization intensities of carbohydrates, amino acids, carboxylic acids, amines and phenolic acids were significantly higher than those in 4-year-old multi-layered mixed plantations and *C. lanceolata* monoculture plantation. The characteristics of carbon utilization of soil microbial communities showed little difference between 4-year-old multi-layered mixed plantations and *C. lanceolata* monoculture plantation (except polymers). (3) soil microbial diversity indexes, amino acids, amines and phenolic acids were significantly and positively correlated with soil total phosphorus, available phosphorus, Al-P and Fe-P content. Based on random forest model analysis, amino acids, amines and phenolic acids were the main carbon sources for soil microbial utilization in different stands. In summary, *C. lanceolata* monoculture plantations converted to multi-layered mixed plantations will be beneficial to the storage and supply of soil phosphorus. The metabolic functional diversity of soil microbial community may play a key role in regulating soil phosphorus availability in multi-layered mixed plantations.

Key Words: multi-layered mixed plantation; soil phosphorus; soil microorganism; metabolic functional diversity

磷是植物生长发育不可缺少的营养元素之一,也是构成蛋白质、ATP、DNA、RNA、核酸和磷脂等许多生物大分子的关键元素,以多种途径参与植物体内(氧化还原、信号转导、呼吸和光合作用等)各种生理生化过程^[1],直接影响植物的生长发育、净初级生产力的形成和新陈代谢的进行^[2-4]。土壤中的磷形态分为无机和有机两种,但土壤中绝大部分磷具有难溶解和难移动等惰性特点,能被植物吸收利用的很少,成为限制植物生长的重要因子之一^[5],但难以利用迟效状态存在的磷可以通过物理化学和生物等过程释放到土壤溶液中供植物吸收利用,因此,其他形态磷的补充非常重要^[6]。亚热带森林生态系统以酸性红壤为主,土壤中含有丰富的铁,铝氧化物对磷吸附固定强烈,形成林木难以利用的磷酸铁、铝和钙磷等,导致磷成为该区域林木生长的主要限制性养分之一^[7]。因此,深入研究亚热带森林生态系统中土壤磷素形态变化有助于提高土壤磷的有效性和维持系统的可持续发展。

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分,在维持土壤生态系统中物质转化和养分循环方面发挥着关键作用。土壤微生物功能多样性是反映土壤微生物生态功能的重要指标^[8],是土壤健康和评价指标体系中不可缺少的组成部分,包括有机质分解、腐殖质合成、养分转化和循环等功能,表征土壤微生物生态学特征的指标主要包括微生物生物量碳、微生物群落结构组成和微生物碳源利用率等^[9],尤其是土壤微生物碳源利用率不仅是反映微生物群落结构组成受生态系统干扰后细小变化的重点监测因子,更是衡量不同环境中土壤肥力的指示因子^[10]。其中,以 Biolog-ECO 微平板碳源利用为基础的定量分析可用于描述土壤微生物对各类碳源利用情况的差异性,揭示了土壤中微生物群落功能多样性的变化特征,被广泛用于确定不同土壤类

型^[11]、不同海拔高度^[12]等土壤微生物群落功能多样性研究。因此,通过对土壤微生物群落代谢功能的研究,对探索土壤质量以及土壤生态的维持具有重要意义。

杉木(*Cunninghamia Lanceolata*)是我国特有的亚热带速生丰产用材树种之一,具有生长周期短、材质优良、产量高、易繁殖等特点^[13],据第八次全国森林资源清查结果,杉木栽植面积 $1.069 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[14],在我国林业生产和生态建设中具有举足轻重的地位^[15]。然而,由于杉木长期纯林经营以及多代连栽,导致林分结构简单、养分循环失调、地力衰退和初级生产力下降等问题日益突出,严重影响了杉木人工林的可持续经营^[16]。而营造混交林在改善林地土壤肥力、促进养分循环、增加物种多样性、提高林分结构稳定性和生产力等方面具有明显优势^[17],但以往主要关注同龄混交林,近年来在杉木林下引入耐荫珍贵树种构建复层异龄林,逐渐成为改善杉木纯林单一结构和林分质量的重要措施。目前,已经开展了一些杉阔复层林模式构建以及林分生长等方面的研究,但对于杉木纯林转化为杉木复层林后土壤质量的变化知之甚少。磷素匮乏是制约我国亚热带地区人工林速生丰产乃至是影响维持生态系统平衡和稳定的一个重要因素。许多研究证实,杉木人工林中土壤磷素严重亏缺^[18-19]。少数有关杉阔混交林对土壤磷形态的改良效果也集中于根际土壤磷素特征^[20]、土壤磷循环^[21]和生态化学计量特征^[22]等领域,缺乏针对杉阔复层林土壤微生物群落代谢功能变异驱动土壤磷素转化的研究,而且复层林模式下土壤微生物群落代谢功能变异对土壤磷形态的影响随林龄增长变化特征也尚不明确。为此,本文以不同林龄杉木+闽楠(*Phoebe bournei*)(4 a、7 a、11 a)复层异龄林及杉木纯林为研究对象,目的在于:(1)阐明杉木+闽楠复层异龄林土壤磷素形态的动态变化;(2)探究杉木+闽楠复层异龄林土壤微生物群落的主要碳源利用类型以及代谢特征;(3)分析土壤磷素形态与土壤微生物代谢特征之间的内在联系,明确土壤磷素转化的机理。旨在探究杉木纯林转化为复层林后土壤磷素和土壤微生物群落代谢功能动态变化特征以及驱动土壤磷素变化的主要影响因子。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于江西省永丰县官山林场(东经 $115^{\circ}17'$ — $115^{\circ}56'$,北纬 $26^{\circ}38'$ — $27^{\circ}32'$)。年均气温 18°C ,年均降雨量 1627.3 mm ,无霜期 279 d ,属于典型的中亚热带湿润气候。地貌以丘陵、山地为主,主要土壤类型为红壤。经营林地面积 10553.3 hm^2 , (其中人工林面积 7800 hm^2)^[23],主要种植树种有杉木、毛竹(*phyllostachys edulis*)、红豆杉(*Taxus L.*)、楠木(*Phoebe zhennan*)和湿地松(*Pinus elliottii*)等。自2008年以来,为改善杉木人工纯林单一经营模式,在间伐后的杉木纯林(1988年营造)下套种2年生闽楠营养袋苗(树高约为 $40\text{--}60 \text{ cm}$),构建杉木+闽楠复层异龄林(以下简称复层林),复层林营建前后2年每年抚育2次。本文选取官山林场的九峰分场($115^{\circ}31'07''\text{E}$, $27^{\circ}30'11''\text{N}$)和东毛坑分场($115^{\circ}55'30''\text{E}$, $27^{\circ}17'28''\text{N}$)开展复层林构建对土壤磷形态及微生物功能多样性影响的研究,各样地基本概况见(表1)。

表1 样地基本特征

Table 1 Description of the sampling plots

林分 Stands	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡位 Slope position	坡度 Slope/($^{\circ}$)	树种 Tree species	平均树高 Mean tree height/m	平均胸径(地径) Mean diameter at breast height/cm	林分密度 Stand density (株/ hm^2)
纯林 Monoculture plantation	174	SE	中	27	杉木 <i>C. Lanceolata</i>	16.98	24.8	783
4 a 复层林	165	SE	中	21	闽楠 <i>P. bournei</i>	1.29	1.10*	1150
4 a multi-layered mixed plantation					杉木 <i>C. Lanceolata</i>	18.54	26.9	765
7 a 复层林	170	SW	中	23	闽楠 <i>P. bournei</i>	4.04	2.33	1192
7 a multi-layered mixed plantation					杉木 <i>C. Lanceolata</i>	20.60	23.06	792
11 a 复层林	167	SW	中	26	闽楠 <i>P. bournei</i>	5.15	3.35	1316
11 a multi-layered mixed plantation					杉木 <i>C. Lanceolata</i>	22.80	25.73	688

*表示闽楠为地径

1.2 林分调查和土壤样品采集

2019年4月分别在九峰分场选取杉木纯林和4 a复层林(2015年营造)及东毛坑分场选取7 a复层林(2012年营造)和11 a复层林(2008年营造),样地立地条件、土壤类型一致,研究复层林营建时间对林地土壤磷形态及微生物功能多样性的影响。在杉木纯林、4 a复层林、7 a复层林和11 a复层林内分别建立20 m×20 m的样地3块,共12块样地。对各样地内杉木和闽楠每木检尺,在每块样地内以S形布点法用土钻采集0—20 cm新鲜土壤1 kg左右,去掉杂质混匀后作为1个土壤样品,迅速装入已灭菌的样品袋中并置于放有冰块的保温盒内,土样带回实验室后立即分成两部分,一部分放入4℃恒温冰箱内保存,用于土壤微生物群落功能多样性的测定;另一部分置于室内通风处自然风干后过筛,用于测定土壤磷素含量。样地土壤的化学性质如(表2)所示。

表2 土壤样品化学性质

Table 2 Chemical properties of soil samples

林分 Stand	pH	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)	水解性氮 Available nitrogen/ (mg/kg)
纯林 Monoculture plantation	4.01±0.03	0.90±0.02	24.30±0.75	114.87±19.97
4 a 复层林 4 a multi-layered mixed plantation	4.31±0.04	1.22±0.22	33.97±7.27	111.77±11.76
7 a 复层林 7 a multi-layered mixed plantation	4.25±0.06	1.57±0.05	34.43±2.44	130.33±6.85
11 a 复层林 11 a multi-layered mixed plantation	4.18±0.07	1.69±0.20	40.50±0.33	131.67±13.47

1.3 土壤磷形态分析

土壤全磷、有效磷采用钼锑钒比色法测定;土壤铝结合态磷(Al-P)、高铁结合态磷(Fe-P)以及与钙结合在一起的钙磷(Ca-P)含量参照Chang和Jackson提出的分级方法测定^[24]。

1.4 土壤微生物群落功能多样性测定

采用含有31种碳源的Biolog-ECO法分析土壤微生物群落的代谢特征。称取相当于10 g烘干质量的鲜土样放入250 mL三角瓶中,加入90 mL高压灭菌的0.85% NaCl溶液,封口,在摇床上振荡30 min(转速160 r/min),放置4℃冰箱内静置15 min,在超净工作台上将溶液按10倍稀释法稀释至原来的10³倍,取上清液倒入无菌培养皿,用八通道移液枪移入到生态板的每一个孔中(每孔150 μL),每样1板,每板3次重复。将接种好的微孔板放到铺有一定湿度纱布的塑料盆中,塑料盆用保鲜膜包裹,并用200 μL枪头在保鲜膜上扎若干个小孔,放到25℃暗箱培养,每隔24 h在室温条件下于MicroLog™ Version 4.20.05微孔板读数仪(Biolog Inc, USA)上进行测定,读取波长分别为590 nm和750 nm处的数值,连续培养240 h。

1.5 数据分析

采用WPS软件对数据进行初步处理及相关图表制作,采用SPSS 25.0软件对土壤全磷、有效磷及无机磷组分、Biolog碳源利用类型和多样性指数进行单因素方差分析(one way ANOVA)和Duncan多重比较检验,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$;用Canoco 5.0进行主成分分析(Principal component analysis, PCA)确定土壤全磷、有效磷及无机磷组分和土壤微生物群落功能特征的主要影响因子,基于R软件(R3.6.1)调用“random forest”包分析6种土壤微生物群落碳源利用率与5种土壤磷素之间的相关关系。图表中数据均为平均值±标准差(Mean±SD)。

2 结果与分析

2.1 复层林土壤磷形态变化特征

土壤磷素含量高低在一定程度上反映了土壤中磷素的储量和潜在供应能力。复层林土壤全磷、有效磷及无机磷含量均随复层林营建时间延长呈增加趋势(表3)。4 a、7 a和11 a复层林土壤全磷含量分别比纯林增加了39.55%、21.08%和87.8%。11 a复层林土壤有效磷和Al-P含量均显著高于纯林($P<0.05$),4 a复层林和

7 a 复层林土壤有效磷和 Al-P 含量与纯林之间没有显著差异 ($P>0.05$)。4 a、7 a 和 11 a 复层林土壤 Fe-P 含量分别比纯林增加了 17.31%、41.79% 和 86.0%, 但 4 a 复层林土壤 Fe-P 含量与纯林之间差异不显著 ($P>0.05$)。Ca-P 含量在复层林和纯林之间没有显著差异 ($P>0.05$)。

表 3 不同林分类型的土壤磷形态

Table 3 Soil phosphorus form in different stands

林分 Stands	全磷 Total P (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	AL-P Aluminum bound P/ (mg/kg)	Fe-P Iron bound P/ (mg/kg)	Ca-P Calcium bound P/ (mg/kg)
纯林 Monoculture plantation	191.33±13.96c	1.33±0.12b	7.78±1.75b	50.73±8.69c	17.51±4.08a
4 a 复层林 4 a multi-layered mixed plantation	267.00±12.33b	1.69±0.29b	5.68±1.62b	59.51±6.78bc	24.18±7.06a
7 a 复层林 7 a multi-layered mixed plantation	231.67±26.13bc	2.06±0.33ab	8.77±1.76ab	71.93±1.71b	16.46±2.32a
11 a 复层林 11 a multi-layered mixed plantation	359.33±26.39a	2.53±0.29a	12.72±2.58a	94.36±10.47a	20.74±0.79a

表中数据为平均数±标准差 ($n=3$)；同一列中不同小写字母表示不同林分间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 复层林土壤微生物群落代谢活性的变化

平均颜色变化率 (AWCD) 表征微生物群落碳源利用率, 是土壤微生物群落利用单一碳源能力的一个重要指标, 在一定程度上反映了土壤微生物群落的总体活性和生理代谢功能多样性^[25]。本研究采用 AWCD 曲线整合方法估计土壤微生物群落的代谢强度 (图 1)。Biolog-ECO 微平板在培养第 192 h 时处于“拐点”处, 所以采用第 192 h 的光密度值进行统计分析能更真实地反映实际情况^[26]。如图 1 结果所示, 土壤微生物群落代谢强度在不同林分间的差异表现为: 不同林分类型的土壤微生物群落的代谢活性随林龄的增大呈增加趋势, 且 11 a 复层林土壤微生物群落的代谢活性显著高于 4 a 复层林、7 a 复层林及杉木纯林, 而 4 a 复层林、7 a 复层林与杉木纯林之间没有显著差异, 表明 11 a 复层林土壤微生物群落碳源利用强度最高。

2.3 复层林土壤微生物群落功能多样性分析

不同林分类型的土壤微生物功能多样性存在着显著差异 ($P<0.05$) (表 4)。3 种复层林的各项多样性指数均随林龄的增加呈增加趋势。相对于杉木纯林, 7 a 和 11 a 复层林土壤的丰富度指数、香农指数、辛普森指数和 McIntosh 多样性指数分别提高了 63.33% 和 210%, 28.57% 和 72.27%, 37.25% 和 60.78%, 10.81% 和 51.35%, 11 a 复层林的各项多样性指数显著高于杉木纯林 ($P<0.05$)。而 4 a 复层林的各项多样性指数与杉木纯林之间没有显著差异 ($P>0.05$)。

表 4 不同林分类型的土壤微生物群落多样性指数

Table 4 Diversity indices of soil microbial communities in different stands

林分 Stands	丰富度指数 Richness index	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index	McIntosh 指数 McIntosh index
纯林 Monoculture plantation	3.00±2.59b	1.19±0.59bc	0.51±0.22b	0.74±0.48ab
4 a 复层林 4 a multi-layered mixed plantation	2.80±2.30b	1.04±0.57c	0.53±0.26b	0.43±0.26b
7 a 复层林 7 a multi-layered mixed plantation	4.90±4.25b	1.53±0.23b	0.70±0.06a	0.82±0.75ab
11 a 复层林 11 a multi-layered mixed plantation	9.3±6.00a	2.05±0.35a	0.82±0.11a	1.12±0.68a

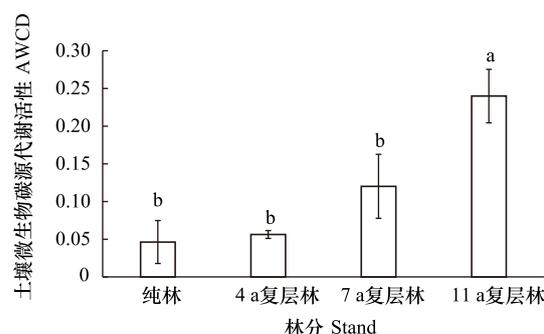


图 1 不同林分类型土壤微生物群落 AWCD 在 192 h 的变化 (平均值±标准差, $n=3$)

Fig.1 AWCD changes of soil microbial community after incubated 192 h in different stands (Mean±SD, $n=3$)

不同小写字母表示不同林分类型间差异显著 ($P<0.05$); AWCD: Average well color development

2.4 复层林土壤微生物群落利用不同碳源的变化特征

根据化学基团性质、微生物的代谢途径以及生态功能 3 个方面将 Biolog-ECO 微平板上的 31 种碳源分为碳水化合物类、氨基酸类、羧酸类、多聚物类、胺类和酚酸类 6 大类^[11](表 5)。由表 5 可知,不同林分类型土壤微生物对 6 类碳源利用存在显著差异($P<0.05$),反映了不同林分类型土壤微生物在群落结构和数量上的不同。7 a 复层林土壤微生物群落对碳水化合物类的利用率显著高于 4 a 复层林、11 a 复层林和纯林($P<0.05$),而 4 a 复层林和杉木纯林土壤微生物群落对碳水化合物类的利用率差异不显著($P>0.05$)。11 a 复层林土壤微生物群落对氨基酸类和胺类的利用强度显著高于 4 a 复层林、7 a 复层林和纯林($P<0.05$),但 4 a 复层林、7 a 复层林和纯林之间差异却不显著($P>0.05$)。杉木纯林和 11 a 复层林土壤微生物群落对多聚物类的利用强度显著高于 4 a 和 7 a 复层林($P<0.05$)。7 a 和 11 a 复层林土壤微生物群落对对羧酸类和酚酸类的利用强度显著高于 4 a 复层林和纯林($P<0.05$)。

表 5 不同林分类型土壤微生物对碳源的利用

Table 5 Carbon source utilization by soil microbes in different stands

林分 Stands	碳水化合物类 Carbohydrates	氨基酸类 Amino acids	多聚物类 Polymers	羧酸类 Carboxylic acids	胺类 Amines	酚酸类 Phenolic acids
纯林 Monoculture plantation	0.0008±0.0012c	0.0096±0.0131b	0.2036±0.1285a	0.0141±0.0246b	0.0093±0.0171b	0.0136±0.0242b
4 a 复层林 4 a multi-layered mixed plantation	0.0002±0.0005c	0.0490±0.0466b	0.0290±0.0321b	0.0096±0.0196b	0.0001±0.000b	0.0413±0.0329b
7 a 复层林 7 a multi-layered mixed plantation	0.0155±0.0117a	0.0120±0.0240b	0.0339±0.0379b	0.0669±0.0434a	0.0007±0.0020b	0.1253±0.1222a
11 a 复层林 11 a multi-layered mixed plantation	0.0079±0.0073b	0.1154±0.0836a	0.1531±0.1355a	0.0746±0.0477a	0.1566±0.0681a	0.1308±0.1080a

2.5 土壤磷形态与土壤微生物群落功能多样性相关性

基于土壤磷形态和土壤微生物群落功能多样性的主成分分析(PCA)表明(图 2),主成分 1(PCA1)和主成分 2(PCA2)的累积贡献率为 77.43%,其中 PC1 可以解释总方差的 65.62%,丰富度指数、香农指数、辛普森指数和 McIntosh 多样性指数贡献较大;PC2 可以解释总方差的 11.8%,土壤有效磷、Al-P 和 Fe-P 等的贡献较大。不同林分类型的土壤全磷、有效磷、Al-P、Fe-P 与胺类和酚酸变化密切相关,丰富度指数、香农指数、辛普森指数和 McIntosh 多样性指数与碳水化合物、氨基酸、多聚物和羧酸变化密切相关,而均与 Ca-P 的变化特征差异较大。

土壤磷素形态与土壤微生物群落功能多样性的相关性分析表明,土壤全磷与丰富度指数、香农指数、辛普森指数和氨基酸呈显著正相关($P<0.05$)(表 6),土壤有效磷与各项多样性指数和酚酸类之间显著正相关,土壤 AL-P 与 McIntosh 多样性指数、胺类和酚酸类呈显著正相关,土壤 Fe-P 与香农指数、辛普森指数、McIntosh 多样性指数呈显著正相关,而 Ca-P 与微生物多样性指数和不同碳源类型之间均无显著相关性。

为进一步分析 6 种碳源率与 5 种土壤磷素形态之间的相关特征,通过随机森林模型对 6 种碳源利用率进行重要性评估(图 3),分析其对 5 种土壤磷素形态的影响程度,其中%IncMSE 值越大,自变量越重要^[27]。由图 3 可知,土壤全磷的主要影响因素为氨基酸,酚酸是影响土壤有效磷、AL-P 和 Fe-P 的主要因子,Ca-P 受胺类的影响最大,而 5 种土壤磷素形态影响因素较小的均为多聚物和羧酸。

3 讨论

3.1 复层林对土壤磷形态的影响

复层林土壤全磷、有效磷及无机磷含量均随复层林营建时间延长呈增加趋势。对湖南会同不同年龄

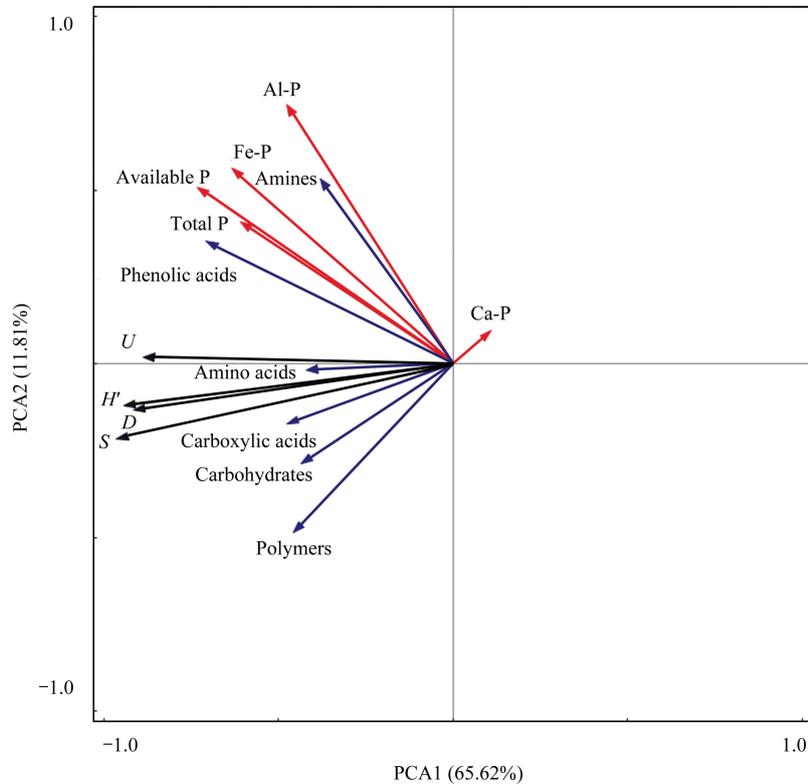


图 2 不同林分类型土壤磷素形态与土壤微生物群落功能多样性的主成分分析

Fig.2 Principal component analysis (PCA) of soil phosphorus form and soil microbial community functional diversity in different stands

Total P:全磷 Total phosphorus, Available P:有效磷 Available phosphorus, Al-P:铝结合态磷 Aluminum bound phosphorus, Fe-P:高铁结合态磷 Iron bound phosphorus, Ca-P: 钙结合态磷 Calcium bound phosphorus; H: 香农多样性指数, Shannon-Wiener diversity index; S: 丰富度指数, Richness index; D: Simpson 优势度指数, Simpson dominance index; U: McIntosh 多样性指数, McIntosh diversity index; Carbohydrates 碳水化合物类, Amino acids 氨基酸类, Polymers 多聚物类, Carboxylic acid 羧酸类, Amines 胺类, Phenolics 酚酸类

表 6 土壤磷素形态与土壤微生物群落功能多样性的相关关系

Table 6 Correlations between soil phosphorus form and soil microbial community functional diversity

	全磷 Total P	有效磷 Available P	Al-P	Fe-P	Ca-P
丰富度指数 Richness index	0.645 *	0.581 *	0.485	0.522	-0.027
香农指数 Shannon index	0.610 *	0.620 *	0.469	0.608 *	0.037
辛普森指数 Simpson index	0.597 *	0.632 *	0.368	0.662 *	0.145
McIntosh 指数 McIntosh index	0.523	0.776 **	0.617 *	0.633 *	-0.358
碳水化合物类 Carbohydrates	-0.031	0.361	-0.009	0.144	-0.208
氨基酸类 Amino acids	0.699 *	0.361	0.143	0.401	0.112
多聚物类 polymers	0.152	0.01	0.031	0.02	-0.306
羧酸类 Carboxylic acids	0.444	0.267	0.236	0.066	-0.09
胺类 Amines	0.317	0.563	0.663 *	0.505	-0.016
酚酸类 phenolic acids	0.344	0.733 **	0.640 *	0.649 *	-0.078

* 表示在 $P < 0.05$ 水平相关性显著; ** 表示在 $P < 0.01$ 水平相关性显著

(7 a、17 a、25 a) 杉木人工纯林研究表明,土壤全磷及无机磷组分含量从幼龄到老龄林逐渐增加,而到近熟林后又降低^[19]。陈立新等研究发现^[28],落叶松人工纯林根际土壤中 Fe-P 和 Ca-P 含量随林龄增加而增大,但全磷和有效磷含量随林龄增加而降低。这些不同的结果一方面与林龄有关,本研究中营造的杉木+闽楠复层

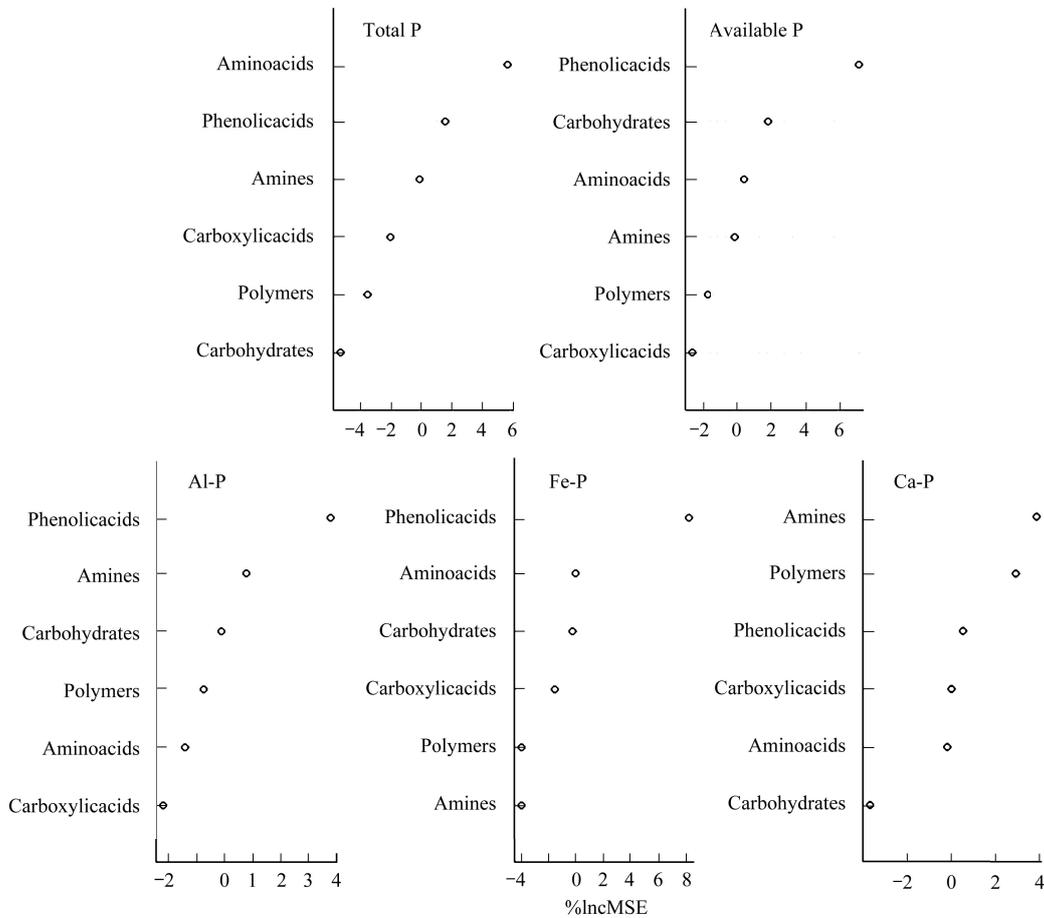


图3 随机森林模型变量重要性排序

Fig.3 The variable importance of random forest mode

林最大林龄仅 11 a,其对土壤磷形态的长期影响还有待进一步研究。此外,林分类型和气候特征差异也是导致不同结果的重要因素。本研究发现,4 a 和 7 a 复层林土壤有效磷、Al-P 和 Fe-P 含量与纯林之间没有显著差异,但 11 a 复层林土壤磷组分显著高于杉木纯林。这与闽楠苗木较小,复层林构建对土壤磷素的影响也较小;随着林龄增长,复层林对土壤磷素影响逐渐增大,杉阔混交增加了地上、地下凋落物,也改变了凋落物组成,这不仅增加了土壤有机物输入,也促进了有机质向磷素的转化速率。研究表明,闽楠凋落叶中木质素和纤维素等难分解物质的含量更低,凋落物的分解速度更快^[29],细根周转和微生物活性等使土壤中较易分解的 Al-P、Fe-P 出现不同程度的增加^[30],全磷含量也随之升高。针阔混交林土壤 P 的吸附量较低而解吸量较高,可能会提高土壤有效磷含量^[31]。因而,11 a 复层林土壤中全磷、有效磷及 Al-P 和 Fe-P 含量显著高于杉木纯林。本研究中 Ca-P 含量在复层林和纯林之间没有显著差异,可能与 Ca-P 特性有关,其属于难溶性磷,且与母质关系密切^[32]。随复层林营建时间的延长,化学固定作用对磷素的影响也逐渐加强,因此 Ca-P 变化不显著。

3.2 复层林对土壤微生物群落功能多样性的影响

土壤微生物数量、种类和代谢功能多样性受环境因子影响较大,如植被类型、植物残体、根系分泌物和土壤养分等因素^[33]。本研究发现,复层林土壤微生物碳源代谢活性(AWCD)以及多样性指数均随复层林营建时间延长呈增加趋势,而 4 a 复层林与杉木纯林之间没有显著差异,复层林土壤微生物群落对不同碳源利用能力也证明了该结果。有研究表明,凋落物和根系分泌物含量和组成是影响土壤生物群落多样性变化的主要驱动因素,因其可有效截获降水,累积 N, P 等营养元素,这丰富了土壤微生物活动所需的营养物质来源并提供了良好的微环境,有利于土壤微生物的代谢活动。因此,具有丰富的土壤微生物群落功能多样性和较强的

碳源利用能力,但不同林分类型土壤微生物群落组成各异^[34]。本研究立地条件基本一致,因此不同林分类型可能是土壤微生物群落结构和功能多样性发生显著变化的主要因素。而盛炜彤等^[35]采用平板培养法发现,杉木幼龄林土壤微生物数量高于中龄林,这可能与不同立地条件有关。在本研究中,4 a 复层林中闽楠个体较小,凋落物较少、根系分布范围有限,对土壤微生物群落的影响也较小。随复层林营建时间的延长,林木生长和生物量的不断积累,复层林的表层土富集了较多的凋落物和根系分泌物,且具有较高的分解量和根系活动,因此,归还土壤的碳含量为微生物提供了丰富的可利用碳源,致使与 Biolog-ECO 微平板中碳源物质高度协调的微生物种类和数量也随之不断增加,进而代谢活性显著提高^[36]。另外,植被类型对土壤微生物群落功能多样性有着极大的影响,不同植被类型土壤微生物群落结构和功能不同^[37]。本研究中,复层林中凋落物的数量、质量以及根系分泌物组成可能与杉木纯林有较大差异,其结果必然会对土壤微生物利用的碳源数量和种类产生影响,进而影响微生物群落结构和组成特征,因此,土壤微生物对不同碳源的利用能力也相应发生了改变。

3.3 土壤微生物群落功能多样性对土壤磷素形态的影响

在森林生态系统中,土壤微生物一方面作为土壤—植物间的关键纽带,推动土壤有机质和土壤养分转化与循环,是评价土壤肥力的重要指标之一^[38];另一方面土壤微生物的分布、群落组成及其功能也受到生物和非生物因子的影响。本研究发现,不同林分类型土壤微生物利用的碳源主要是氨基酸类、胺类和酚酸类,且这3种碳源和微生物多样性对土壤全磷、有效磷、Al-P 和 Fe-P 形态转化起主要作用。说明土壤微生物碳源利用是影响不同林分类型土壤磷形态变化的主要驱动因子,且土壤微生物群落功能多样性可以在一定程度上反映土壤的肥力状况。而范瑞英等研究发现^[26],不同林龄落叶松(*Larix gmelinii*)人工林有效磷与土壤微生物的代谢活性和群落多样性没有显著相关性。这可能是杉木纯林转化为复层林后,导致进入表层(0—20 cm)土壤的新鲜有机物质显著增加,这大大刺激了土壤微生物的生长和繁殖,导致土壤微生物群落功能多样性增加和代谢活性的增强,进而加速了土壤中活性矿物铁铝氧化物的转化^[39],促进了土壤中不同形态磷的积累和循环。但是,不同林分类型的枯枝落叶和植物根系中的有机成分不同,土壤微生物群落碳源的利用策略也存在异质性,所以土壤不同形态磷素转化的主要驱动因子也存在着差异。

4 结论

对3种不同林龄杉木+闽楠复层林土壤磷素形态及微生物代谢多样性的研究发现,复层林土壤全磷、有效磷及 Al-P、Fe-P 和 Ca-P 含量随复层林营建时间的延长呈增加趋势。复层林土壤微生物群落功能多样性也随林龄增加呈增大趋势,仅 11 a 复层林多样性显著高于杉木纯林,且主要以氨基酸、胺类、酚酸和羧酸利用为主。此外,氨基酸类、胺类和酚酸类和微生物多样性是影响不同林分类型土壤全磷、有效磷、Al-P 和 Fe-P 形态转化的主要驱动因子。杉木纯林转化为复层林主要通过改变土壤微生物群落功能多样性来提高森林生态系统土壤磷素的有效性,从而促进了土壤磷的积累和循环。因此,杉木纯林转化为复层林更有利于土壤磷的储存和转化,增加了林木的养分供应,有利于杉木人工林可持续经营。

参考文献 (References):

- [1] 杨秀君. 小麦看家基因鉴定和水培体系磷胁迫响应基因筛选[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.
- [2] 张林, 吴宁, 吴彦, 罗鹏, 刘琳, 陈文年, 胡红宇. 土壤磷素形态及其分级方法研究进展. 应用生态学报, 2009, 20(07): 1775-1782.
- [3] 方晰, 陈金磊, 王留芳, 李胜蓝, 项文化, 雷丕锋. 亚热带森林土壤磷有效性及其影响因素的研究进展. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(12): 1-12.
- [4] Block C E, Knoepp J D, Fraterrigo J M. Interactive effects of disturbance and nitrogen availability on phosphorus dynamics of southern Appalachian forests. Biogeochemistry, 2013, 112(1/3): 329-342.
- [5] 曹娟, 闫文德, 项文化, 谌小勇, 梁小翠, 邓飘云. 不同年龄杉木人工林土壤有机磷的形态特征. 土壤通报, 2016, 47(3): 681-687.
- [6] 曾晓敏, 范跃新, 林开森, 赵盼盼, 袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 程蕾, 徐建国, 陈岳民. 亚热带不同海拔黄山松林土壤磷组分及微生物特征. 生态学报, 2018, 38(18): 6570-6579.
- [7] Zhang X Y, Yang Y, Zhang C, Niu S L, Yang H, Yu G R, Wang H M, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y, Tian D S, Tang Y Q, Liu S, Sun X M.

- Contrasting responses of phosphatase kinetic parameters to nitrogen and phosphorus additions in forest soils. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 106-116.
- [8] 金映虹,吴红萍,谭方正,张颖. 不同红树植物类群土壤微生物功能多样性的研究. *生态环境学报*,2017, 26(8): 1292-1300.
- [9] 范瑞英,杨小燕,王恩娟,邹莉,陈祥伟. 黑土区落叶松人工林表层土壤微生物群落的碳源利用特征. *土壤通报*,2013, 44(5): 1146-1150.
- [10] 孙凤霞,张伟华,徐明岗,张文菊,李兆强,张敬业. 长期施肥对红壤微生物生物量碳氮和微生物碳源利用的影响. *应用生态学报*,2010, 21(11): 2792-2798.
- [11] Choi K H, Dobbs F C. Comparison of two kinds of Biolog microplates (GN and ECO) in their ability to distinguish among aquatic microbial communities. *Journal of Microbiological Methods*, 1999, 36(3): 203-213.
- [12] 孟苗婧,张金池,郭晓平,吴家森,赵有朋,叶立新,刘胜龙. 海拔对黄山松阔叶混交林土壤微生物功能多样性的影响. *南京林业大学学报:自然科学版*,2017, 41(4): 209-214.
- [13] 吴鹏飞. P 高效利用杉木无性系适应环境磷胁迫的机制研究[D]. 福州: 福建农林大学,2009.
- [14] 国家林业局. 第八次全国森林资源清查结果. *林业资源管理*,2014, (1): 1-2.
- [15] 吕中诚,康文星,黄志宏,赵仲辉,邓湘雯. 不同林龄第 2 代杉木林枝叶凋落前的养分转移特征. *生态学报*,2019, 39(5): 1485-1495.
- [16] 张钦. 不同经营模式对杉木林土壤效应的影响. *山东林业科技*,2013, 43(4): 47-51.
- [17] 王凯,雷虹,石亮,张日升,宋立宁. 沙地樟子松带状混交林土壤碳氮磷化学计量特征. *应用生态学报*,2019, 30(9): 2883-2891.
- [18] 赵均嵘. 杉木林生态系统转换对土壤磷形态的影响及其机制[D]. 福州: 福建农林大学,2012.
- [19] 曹娟,闫文德,项文化,谌小勇,雷丕锋,向建林. 湖南会同不同年龄杉木人工林土壤磷素特征. *生态学报*,2014, 34(22): 6519-6527.
- [20] 张鼎华,林开森,李宝福. 杉木、马尾松及其混交林根际土壤磷素特征. *应用生态学报*,2011, 22(11): 2815-2821.
- [21] 杨玉盛,陈光水,谢锦升,何宗明,陈银秀,黄荣珍. 杉木-观光木混交林群落 N、P 养分循环的研究. *植物生态学报*,2002, 26(4): 473-480.
- [22] 周丽,张卫强,唐洪辉,陈伟光,盘李军,洗伟光. 南亚热带中幼龄针阔混交林生态化学计量特征. *生态环境学报*,2014, 23(11): 1732-1738.
- [23] 聂煜,刘冰,陈康. 永丰县官山林场森林资源培育现状及经营对策. *江西林业科技*,2013, (2): 49-52.
- [24] Chang S C, Jackson M L. Fractionation of soil phosphorus. *Soil Science*, 1957, 84(2): 133-144.
- [25] Garland J L, Mills A L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization. *Applied and Environmental Microbiology*, 1991, 57(8): 2351-2359.
- [26] 范瑞英,杨小燕,王恩娟,邹莉,陈祥伟. 黑土区不同林龄落叶松人工林土壤微生物群落功能多样性的对比研究. *北京林业大学学报*,2013, 35(2): 63-68.
- [27] 任丽,杨联安,王辉,杨粉莉,陈卫军,张林森,徐瑾昊. 基于随机森林的苹果区土壤有机质空间预测. *干旱区资源与环境*,2018, 32(8): 141-146.
- [28] 陈立新,杨承栋. 落叶松人工林土壤磷形态、磷酸酶活性演变与林木生成关系的研究. *林业科学*,2004, 40(3): 12-18.
- [29] 吴鹏,王襄平,张新平,朱彪,周海城,方精云. 东北地区森林凋落叶分解速率与气候、林型、林分光照的关系. *生态学报*, 2016, 36(8): 2223-2232.
- [30] Maranguit D, Guillaume T, Kuzyakov Y. Land-use change affects phosphorus fractions in highly weathered tropical soils. *Catena*, 2017, 149: 385-393.
- [31] 陈永亮,韩士杰,周玉梅,邹春静,张军辉. 胡桃楸、落叶松纯林及其混交林根际土壤有效磷特性的研究. *应用生态学报*,2002, 13(7): 790-794.
- [32] 曾晓敏,范跃新,林开森,袁萍,赵盼盼,陈怡然,徐建国,陈岳民. 亚热带不同植被类型土壤磷组分特征及其影响因素. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2156-2162.
- [33] 赵辉,周运超,任启飞. 不同林龄马尾松人工林土壤微生物群落结构和功能多样性演变. *土壤学报*,2020, 57(1): 227-238.
- [34] Bach L H, Grytnes J A, Halvorsen R, Ohlson M. Tree influence on soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(11): 1934-1943.
- [35] 焦如珍,杨承栋,屠星南,盛炜彤. 杉木人工林不同发育阶段林下植被、土壤微生物、酶活性及养分的变化. *林业科学研究*,1997, 10(4): 373-379.
- [36] 杨秉珣,刘泉,董廷旭. 嘉陵江流域不同土地利用类型土壤微生物功能多样性特征. *水土保持研究*,2017, 24(5): 14-20, 26.
- [37] 吴则焰,林文雄,陈志芳,方长句,张志兴,吴林坤,周明明,沈荔花. 武夷山自然保护区不同植被类型土壤微生物群落特征. *应用生态学报*,2013, 24(8): 2301-2309.
- [38] 张志政,马森,张旭龙. 深松对乌拉尔甘草根际土壤养分以及微生物群落功能多样性的影响. *生态学报*,2017, 37(15): 5137-5145.
- [39] Zhalnina K, Dias R, de Quadros P D, Davis-Richardson A, Camargo F A O, Clark I M, McGrath S P, Hirsch P R, Triplett E W. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment. *Microbial Ecology*, 2015, 69(2): 395-406.