

DOI: 10.5846/stxb202012313329

卢小妮, 陈露雨, 李永春, 方韬, 胡晓嫣, 李永夫, 俞叶飞. 毛竹林和阔叶林凋落物互置对土壤氮矿化的影响及微生物贡献. 生态学报, 2022, 42(12): 4988-4997.

Lu X N, Chen L Y, Li Y C, Fang T, Hu X Y, Li Y F, Yu Y F. Effects of exchanging litters on soil nitrogen mineralization and microbial contributions in Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) and broad-leaved forests. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(12): 4988-4997.

毛竹林和阔叶林凋落物互置对土壤氮矿化的影响及微生物贡献

卢小妮¹, 陈露雨¹, 李永春^{1,*}, 方 韬¹, 胡晓嫣¹, 李永夫¹, 俞叶飞²

1 浙江农林大学环境与资源学院/浙江省森林生态系统碳循环与固碳重点实验室/亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300

2 浙江省大盘山国家级自然保护区管理局, 磐安 322300

摘要:凋落物输入方式的改变导致凋落物数量和质量发生变化,进而对森林土壤氮矿化产生影响。选择未被入侵的次生阔叶林和毛竹入侵后形成的毛竹纯林为对象,对地表凋落物进行保留、去除与置换处理,采用室内培养法同时添加抗生素(链霉素和放线菌酮)分析真菌和细菌在土壤氮素矿化中的贡献。结果表明:(1)去除凋落物处理使阔叶林土壤净氨化速率增加 27.0%,净硝化速率降低 11.4%;毛竹林土壤净氨化速率增加 23.4%。(2)置换凋落物处理使阔叶林土壤净氨化速率增加 43.8%,净硝化速率降低 33.5%;毛竹林土壤净硝化速率增加 73.1%。(3)添加抗生素后,凋落物置换处理与对照相比,置换凋落物后阔叶林土壤真菌和细菌在净氨化中发挥主要作用;真菌在两种林分土壤净硝化中发挥主要作用,细菌在阔叶林土壤净硝化中发挥主要作用。(4)结合测定的凋落物化学性质可知,置换凋落物后引起真菌和细菌在土壤氮素矿化中贡献发生变化,是由于输入凋落物中木质素和纤维素含量的变化。综上,凋落物去除和置换改变了土壤氮素矿化速率,置换凋落物后改变了真菌和细菌对土壤氮素矿化的贡献。解析凋落物质量在土壤氮素矿化中的作用及微生物群落的相对贡献,有助于阐明毛竹入侵阔叶林的地下生态机制。

关键词:凋落物;去除和置换;土壤氮素矿化;抗生素;细菌和真菌

Effects of exchanging litters on soil nitrogen mineralization and microbial contributions in Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) and broad-leaved forests

LU Xiaoni¹, CHEN Luyu¹, LI Yongchun^{1,*}, FANG Tao¹, HU Xiaoyan¹, LI Yongfu¹, YU Yefei²

1 Zhejiang Agriculture and Forestry University, College of Environment and Resource Sciences/ Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration/ State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Hangzhou 311300, China

2 Dapanshan National Nature Reserve Administration of Zhejiang Province, Panan 322300, China

Abstract: The type of litter input led to change in litter quantity and quality, which ultimately affected the nitrogen (N) mineralization in the forest soil. We chose two types of forest stand, (I) uninvaded secondary broadleaved forest and (II) the bamboo forest formed after Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasion, which was selected to retain, remove and replace the surface litters. The antibiotics (streptomycin and actinone) were added in the incubation experiment to analyze the relative contribution of fungi and bacteria to soil N mineralization. The results showed that after removal of litters, soil net ammonification rate increased by 27.0%, and net nitrification rate decreased by 11.4% under the broadleaved forest; moreover, net ammonification rate increased by 23.4% under Moso bamboo forest. In litter replaced treatments, the net

基金项目:国家自然科学基金项目(32071742,31670618)

收稿日期:2020-01-23; 网络出版日期:2022-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ycli@zafu.edu.cn

ammonification rate increased by 43.8% and the net nitrification rate decreased by 33.5% under broadleaved forest; the net nitrification rate increased by 73.1% under bamboo forest. However, after adding antibiotics, soil fungi and bacteria played a significant role in soil net ammonification in the broadleaved forest compared with the control. Fungi played an influential role in soil nitrification under two forest stands, and bacteria played a major role in soil nitrification in the broadleaved forest. Finally, along with the chemical properties of litters, the alteration of contribution of fungi and bacteria to soil N mineralization was caused by the replacement of litters, which was directly related to lignin and cellulose content in litters. In conclusion, the removal and replacement of litters could change the rate of soil N mineralization, and the replacement of litters altered the contribution of fungi and bacteria to N mineralization in the forest soils. Our study provides a theoretical basis to elaborate underground ecological mechanism of Moso bamboo invasion into the broadleaved forest.

Key Words: litter; removal and replacement; soil N mineralization; antibiotics; bacteria and fungi

氮(N)是植物从土壤中吸收最多的矿质元素^[1],92%—98%的土壤氮以有机氮的形式存在^[2],具有维持氮素营养平衡与森林生态系统稳定的作用。有机氮通过矿化转化为无机氮(硝态氮(NO_3^- -N)和铵态氮(NH_4^+ -N)),供给植物吸收和利用^[3]。有机氮的有效性、微生物的活性以及对有机碳和氮的需求是影响土壤氮矿化的主要因素^[4]。由于枯枝落叶层是土壤有机质积累和维持土壤氮素转化的主要部分,因此凋落物对氮素动态和转化有着重要的影响。在樟树林中去除和添加凋落物处理后,与对照相比 NH_4^+ -N 含量分别升高 15.5% 和降低 35.4%^[5]。林草交错带去除凋落物后氨化速率随着含碳有机物的添加而下降^[6]。不同树种凋落物由于化学性质和分解速率不同,对森林土壤养分循环也会产生不同影响^[7],凋落物的质量和数量间接控制着土壤氮素矿化和硝化过程^[8]。凋落物在其生长栖息地(主场)比在其它生境(客场)分解更快称之为主场效应^[9],根本原因是土壤降解群落不同生境中的分化及其降解能力存在差异^[10],因此凋落物降解生境的改变也会对土壤氮素矿化造成影响。森林生态系统中林分演替或植物入侵能够改变凋落物输入,但输入凋落物化学性质和降解生境的改变如何影响土壤氮素矿化尚不清楚。

微生物是连接植物与土壤的纽带,在土壤生物地球化学循环中起着关键作用^[11];添加凋落物的量决定了土壤微生物群落的结构及底物利用模式^[12]。高质量的凋落物含有较多相对易降解的化学物质,因此易于被大多数土壤微生物群落降解;而低质量的凋落物往往含有较多不易被微生物快速降解的高抗性或有毒成分,所以具有较强的主场效应^[13]。已有研究表明,土壤细菌和真菌群落相对丰度与凋落物初始木质素与氮的比率及碳氮比有关^[14]。土壤微生物作为土壤有机质分解和氮矿化的总工程师,细菌和真菌参与了土壤净氨化和净硝化过程^[15]。使用放线菌酮和链霉素选择性抑制真菌和细菌群落,可以更好地探明真菌和细菌在氮素矿化中的贡献^[16]。添加放线菌酮或链霉素可促进氮素矿化^[17],而添加放线菌酮会使旱雀麦和三齿蒿土壤中总氮矿化降低^[18],表明真菌在土壤总氮矿化中发挥主要作用。采用抗生素解析真菌和细菌群落在氮素矿化中的贡献已有报道,但结合抗生素抑制和凋落物输入质量变化探究真菌和细菌对土壤氮素矿化的贡献尚鲜见报道。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)主要分布在我国亚热带地区,由于其快速生长、强大的繁殖和再生能力^[19],可以快速扩张到邻近的天然林^[20]。由于氮是植物生长重要的限制性养分,入侵植物如何影响土壤氮素水平及有效性是理解入侵机制的重要环节^[21]。毛竹入侵阔叶林使土壤的净氮矿化增加^[22],且毛竹苗在铵态氮为主的氮源时生长更占优势^[23]。此外,毛竹林土壤氮矿化速率与凋落物数量呈正相关,与凋落物碳氮比呈负相关^[20]。与凋落物降解存在主场效应一样,土壤有机质分解的“激发效应”也存在主场效应,表明特定的凋落物降解群落驱动的激发效应^[24],可能通过增强诱导“激发效应”从而影响土壤氮矿化。为此,本研究选取次生常绿阔叶林和毛竹入侵后形成的毛竹纯林,分别代表未被入侵和受到重度入侵的植被类型,对林地凋落物进行保留、去除和置换处理;并采集处理小区内的土壤样品,进行室内氮素矿化培养试验测定土壤净氮矿化速

率,结合添加抗生素解析真菌和细菌群落对土壤氮素矿化的相对贡献。本研究拟回答以下科学问题:(1)在毛竹入侵次生阔叶林过程中,输入凋落物化学性质和降解生境的改变如何影响土壤氮矿化速率?(2)前述凋落物化学性质和降解生境改变后,真菌和细菌群落对土壤氮素矿化的相对贡献是否改变?本研究旨在探明毛竹林和阔叶林地上凋落物对土壤氮素矿化的影响及微生物群落的贡献,以期为阐明毛竹入侵生境不同类型凋落物输入调控土壤氮矿化过程提供理论依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

实验区域位于浙江省杭州市临安区天目山国家级自然保护区(30°18'30"—30°21'37"N, 119°24'11"—119°27'11"E),天目山保护区是中国亚热带生态系统中植物物种最丰富的区域之一。本研究区域气候为亚热带季风气候,年均气温为 8.8—14.8℃,年均降水量为 1390—1870 mm,平均无霜期为 209—235 d。亚热带常绿阔叶林为本区域的地带性植被,区域内阔叶林优势树种主要为青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、木荷(*Schima superba*)和苦槠(*Castanopsis sclerophyll*)等,自 20 世纪 70 年代以来经历了毛竹入侵^[25]。在毛竹入侵典型区域,根据毛竹扩张水平方向和海拔由低到高,依次划分为入侵后形成的纯毛竹林、毛竹-阔叶混交林和尚未被毛竹入侵的次生阔叶林样地,每种林分各设置 4 个标准样地(20 m×20 m),样地之前间隔不小于 20 m。

1.2 试验设计

1.2.1 野外凋落物置换试验

2019 年 3 月在上述次生阔叶林和毛竹纯林的每个标准样地内,随机设置 3 个 2.5 m×2.5 m 的小区,小区与小区之间间隔不少于 10 m;每个样地内的 3 个小区对应 3 种凋落物输入类型,本研究添加的凋落物包含叶凋落物和枯落细枝。小区建立时,清除小区内全部凋落物,保持一致状态下缓冲 3 个月。小区设置时具体处理措施如下:四周埋设 4 根 1 m 高的 PVC 管;靠近地面围设 0.5 m 高的尼龙网,防止周围的凋落物进入小区内;顶部用尼龙网覆盖,以阻止上方凋落物落入小区内,同时在小区边缘设置 0.5 m 的缓冲带。两种林分每个样地的 3 个小区内随机布设对照、去除地上凋落物、置换凋落物 3 种处理(详细说明见表 1),每种林分的 4 个标准样地作为 4 次重复,两种林分共计 24 个小区。2019 年 5 月起将顶部尼龙网上收集到的凋落物混匀后,等量均匀地添加到对照与置换处理的小区内,凋落物处理每个月进行 1 次。

表 1 凋落物处理实验设置

Table 1 The experimental setup for litter treatment

处理 Treatment	设置细节 Setup details
毛竹林对照 <i>P. edulis</i> . control (PC)	每隔一个月将毛竹林小区凋落物收集网上的凋落物收集混匀后均匀撒入小区内
毛竹林去除 <i>P. edulis</i> . removal (-P)	每隔一个月将毛竹林小区凋落物收集网上的凋落物收集后全部移除
毛竹林置换 <i>P. edulis</i> . replacement (P+B)	每隔一个月将毛竹林小区凋落物收集网上的凋落物收集混匀后添加到阔叶林小区内
阔叶林对照 Broadleaf. control (BC)	每隔一个月将阔叶林小区凋落物收集网上的凋落物收集混匀后均匀的撒入小区内
阔叶林去除 Broadleaf. removal (-B)	每隔一个月将阔叶林小区凋落物收集网上的凋落物收集后全部移除
阔叶林置换 Broadleaf. replacement (B+P)	每隔一个月将阔叶林小区凋落物收集网上的凋落物收集混匀后添加到毛竹林小区内

1.2.2 室内氮素矿化培养试验

为了阐述凋落物输入对土壤氮素矿化的影响,对上述实验小区内采集的土壤样品,进行为期 7 天的室内氮素矿化培养试验。同时为了探讨凋落物输入改变后真菌和细菌群落对土壤氮素矿化相对贡献的变化,对野外采集的毛竹林和阔叶林对照和置换土壤样品进行添加链霉素(抑制细菌)和放线菌酮(抑制真菌)抑制剂处理。添加抑制剂处理具体为:(1)对照,土壤中不加任何抗生素;(2)放线菌酮,2 mg/g 的放线菌酮注入装有 10 g 土壤的培养瓶;(3)链霉素,1 mg/g 的链霉素注入装有 10 g 土壤的培养瓶;(4)放线菌酮+链霉素,2.0 mg/g 的放线菌酮和 1 mg/g 的链霉素注入装有 10 g 土壤的培养瓶。

1.3 样品的采集与处理

1.3.1 土壤样品采集

在凋落物处理后 3 个月即 2019 年 8 月 25 日,五点取样法用土钻采集 0—20 cm 的土壤样品,采集土壤样品时尽量保持各采样点的采样量一致。将土壤样品放入冰盒带回实验室,挑出石子和细根后混匀过 2 mm 的筛。过筛后的土壤样品分为两份;一份经含水量和持水量测定后,置于室内自然风干,磨碎过筛后用于测定土壤理化性质;另一份保存在 4℃ 冰箱,用于室内氮素矿化培养试验。

1.3.2 凋落物收集

在第一次进行凋落物置换处理时,根据实验处理将同一林分各小区凋落物收集网上的凋落物收集后混匀并称重,一部分凋落物按每月的凋落物添加量均匀撒入对照和置换处理的小区内,另一部分装入无菌自封袋,带回实验室在 65℃ (48 h) 烘干直至恒重。称重后使用粉碎机将其粉碎,过 0.15 mm 筛用于测定木质素、纤维素、全碳(TC)、全氮(TN)的含量。

1.4 指标测定

1.4.1 土壤理化性质和凋落物化学性质测定

土壤化学性质的测定参照《土壤农业化学分析方法》^[26]。复合电极方法测定土壤 pH 值,水土比为 2.5:1;重铬酸钾法-外加热法测定土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC);凯氏定氮仪-蒸馏法测定土壤全氮;靛酚蓝-比色法测定铵态氮;紫外分光光度计-比色法测定硝态氮。

凋落物化学性质测定,采用酸水解法测定纤维素和木质素含量^[27];重铬酸钾法-外加热法测定凋落物全碳^[26];凯氏定氮仪-蒸馏法测定凋落物全氮^[26]。

1.4.2 土壤净氨化、净硝化速率测定

称取相当于 10 g 干土重的鲜土至 250 mL 广口玻璃瓶中,将土壤含水量调至田间持水量的 60%。按照不同的实验处理,加入相应的抗生素抑制剂,并用封口膜封住瓶口,同时在封口膜表面戳孔,使之处于好氧环境,之后放入培养箱中黑暗条件下 25℃ 培养。培养期间每隔三天打开封口膜透气半小时并补水调节含水量,分别在第 0 天和第 7 天,测定 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 含量。测定方法见 1.4.1,通过测定培养前和培养后 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 含量计算净氨化速率、净硝化速率、净氮矿化速率。

土壤净硝化速率=(培养后的硝态氮含量-培养前的硝态氮含量)/培养天数;

土壤净氨化速率=(培养后的铵态氮含量-培养前的铵态氮含量)/培养天数;

土壤净氮矿化=[(培养后的铵态氮+硝态氮含量)-(培养前的铵态氮+硝态氮含量)]/培养天数

1.5 数据处理

使用 SPSS 18.0 统计软件对数据进行统计分析,使用 ANOVA 单因素方差分析、Duncan 和最小显著性差异法(LSD),对土壤化学性质以及凋落物的化学性质进行显著性分析与多重比较($P < 0.05$)。通过一元线性回归评估土壤氮矿化速率与凋落物化学性质和土壤理化性质之间的相关性。采用 Origin 2017 软件进行作图。

2 结果与分析

2.1 两种林分凋落物化学性质及凋落物处理对土壤理化性质的影响

由表 2 可知,与阔叶林(EBF)相比,毛竹林(PEF)凋落物全氮、木质素含量、木质素/全氮及木质素/纤维素分别高 12.1%、33.4%、19.0%、69.5%,但纤维素含量低 26.6%。

由表 3 可知,两种林分在未进行凋落物处理前,毛竹林土壤 pH 和全氮含量均显著高于阔叶林土壤,而 C/N、铵态氮、硝态氮含量均显著低于阔叶林土壤。两种林分去除凋落物后,与对照相比,毛竹林土壤全氮和硝态氮含量分别增加了 28.6%、77.2%,而有机碳、C/N 分别下降 27.7%、60.2%。两种林分置换凋落物后,与对照相比,阔叶林土壤 C/N 增加 17.9%,全氮、铵态氮含量分别下降 18.2% 和 9.1%;毛竹林土壤 C/N 增加 27.6%,铵态氮下降 19.6%。

表 2 两种林分凋落物化学性质

Table 2 Chemical properties of litters in two forests

处理 Treatment	全碳 Total C/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	木质素 Lignin/ (g/kg)	纤维素 Cellulose/ (g/kg)	碳氮比 C/N	木质素/全氮 Lignin/Total N	木质素/纤维素 Lignin/Cellulose
EBF	504.70±53.45a	9.52±0.33b	254.95±8.18b	428.95±8.18a	53.01±4.79a	26.81±1.10b	0.59±0.01b
PEF	493.24±10.34a	10.67±0.53a	340.00±19.24a	338.88±4.47b	46.32±2.80a	31.89±1.74 a	1.00±0.07a

同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$); EBF; 常绿阔叶林 Evergreen broadleaved forest; PEF; 毛竹林 *Phyllostachys Edulis* forest

表 3 两种林分凋落物处理对土壤理化性质的影响

Table 3 Effects of litter treatment of two forest stands on soil physicochemical properties

处理 Treatment	土壤 pH Soil pH	有机碳 Organic C/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	碳氮比 C/N	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)
BC	4.18±0.07aB	50.51±2.72aA	2.47±0.19aB	20.50±0.93bA	21.85±0.92aA	7.84±0.62aA
-B	4.22±0.13aB	45.11±2.79aA	2.50±0.27aB	18.24±2.86bA	23.52±0.84aA	9.73±0.78aA
B+P	4.22±0.09aB	50.69±4.06aA	2.09±0.15bA	24.18±1.38aA	20.02±0.89bA	7.84±1.52aA
PC	4.81±0.07aA	51.91±1.75aA	3.04±0.15bA	17.11±0.96bB	18.30±2.02aB	4.48±0.58bB
-P	4.86±0.09aA	40.66±2.44bA	3.91±0.72aA	10.68±2.14cB	21.79±2.24aB	7.94±0.61aB
P+B	4.86±0.09aA	49.13±6.78aA	2.26±0.12bA	21.83±3.54aB	15.30±0.65bB	3.47±0.22bB

同列不同小写字母表示同一林分不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); 同列不同大写字母表示不同林分同一处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 两种林分凋落物处理和抑制剂添加对土壤净氮矿化速率的影响

由图 1 可知, 阔叶林凋落物去除和毛竹林凋落物去除处理后, 与各自的对照相比, 土壤净氨化速率分别增加 27.0% 和 23.4%。凋落物置换处理并未对毛竹林土壤的氨化速率造成影响, 但毛竹林凋落物置换到阔叶林后土壤净氨化速率增加 43.8%。为了进一步阐明置换凋落物前后真菌和细菌对土壤净氨化的贡献, 分别选择两种林分各自的对照和置换处理进行抑制剂添加试验。在阔叶林对照土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比, 添加链霉素使土壤净氨化速率下降 117.5%; 添加放线菌酮使土壤净氨化速率显著升高 72.0%; 同时添加放线菌酮和链霉素则无显著差异。在阔叶林凋落物置换土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比, 添加链霉素和放线菌酮后土壤净氨化速率分别下降 70.0%、51.1%, 同时添加放线菌酮和链霉素之后, 土壤净氨化速率无明显差异。在毛竹林对照土壤中添加放线菌酮及同时添加放线菌酮和链霉素后, 与未添加抑制剂相比土壤净氨化速率分别升高 67.2%、43.8%; 但添加链霉素处理对土壤净氨化速率无明显影响。在毛竹林凋落物置换土

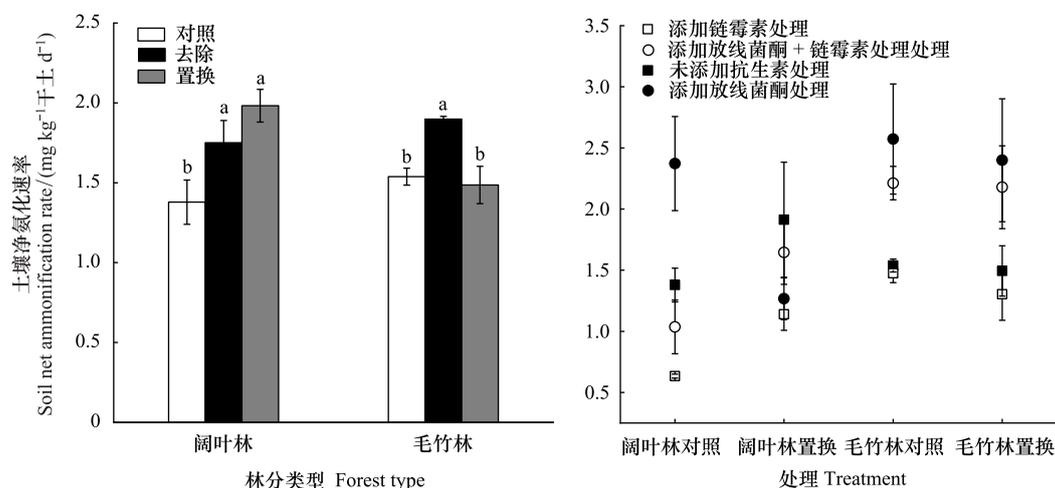


图 1 毛竹林和阔叶林凋落物处理及抗生素添加对土壤净氨化速率的影响

Fig. 1 Effects of litter treatment and antibiotic addition on soil net ammonification rate in Moso bamboo and broadleaved forests

壤中添加放线菌酮及同时添加放线菌酮和链霉素后,与未添加抑制剂相比土壤净氨化速率分别升高 60.6%、45.8%;但添加链霉素对土壤净氨化速率无明显影响(图 1)。

由图 2 可知,凋落物去除使阔叶林土壤净硝化速率下降 11.4%,但对毛竹林土壤净硝化速率无明显影响。毛竹林凋落物置换处理与其对照相比,土壤净硝化速率增加 73.1%;但阔叶林凋落物置换处理与其对照相比,土壤净硝化速率降低 33.5%。在阔叶林对照土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比,添加链霉素和放线菌酮使土壤净硝化速率分别下降 171.5%、139.2%;同时添加链霉素和放线菌酮后土壤净硝化速率则无明显差异。阔叶林置换土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比,添加放线菌酮使土壤净硝化速率下降 104%,但添加链霉素、同时添加放线菌酮和链霉素使土壤净硝化速率分别升高 23.5%、31.1%。毛竹林对照土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比,添加放线菌酮使土壤净硝化速率下降 27%;添加其它抑制剂处理均对土壤净硝化速率无显著影响。毛竹林凋落物置换土壤中添加抑制剂与未添加抑制剂相比,添加放线菌酮、链霉素使土壤净硝化速率分别下降 82.8%、102.1%;但同时添加放线菌酮和链霉素对土壤净硝化速率无显著影响。

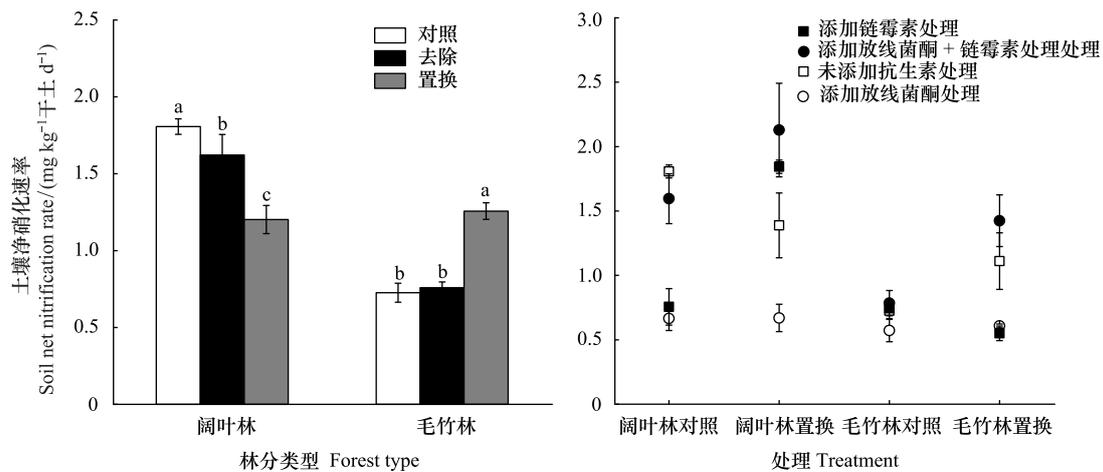


图 2 毛竹林和阔叶林凋落物处理及抗生素添加对土壤净硝化速率的影响

Fig.2 Effects of litter treatment and antibiotic addition on soil net nitrification rate in Moso bamboo and broadleaved forests

总体而言,凋落物去除和置换对阔叶林土壤中净氮矿化速率无明显影响;但毛竹林土壤中与对照相比,凋落物去除、置换后净氮矿化速率分别增加了 17.4%、24.4%(图 3)。

2.3 两种林分土壤氮素矿化速率的影响因素分析

由表 4 可知,阔叶林土壤中净氨化速率与凋落物纤维素含量呈负相关,与凋落物木质素/纤维素呈正相关;土壤净硝化速率与凋落物纤维素含量呈正相关,与凋落物木质素/纤维素呈负相关。在毛竹林土壤中,净硝化速率仅与凋落物木质素/纤维素呈负相关。

由表 5 可知,在阔叶林土壤中,净氨化速率与土壤理化性质无相关性,但净硝化速率与全氮、C/N 呈正相关。在毛竹林土壤中,净氨化速率与全氮呈正相关,与有机碳和 C/N 呈负相关;净硝化速率与 C/N 呈正相关,与全氮呈负相关。

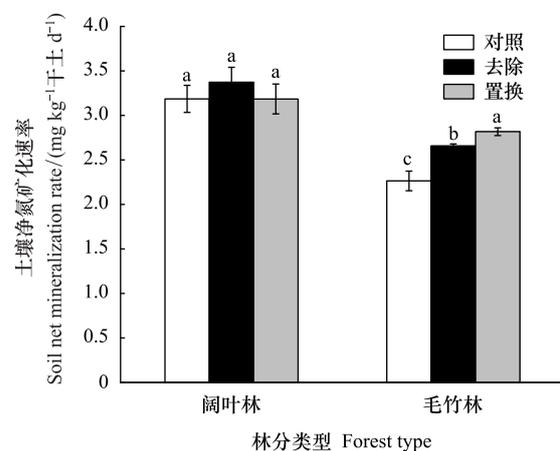


图 3 毛竹林和阔叶林凋落物处理对土壤净氮矿化速率的影响

Fig.3 Effects of litter treatment on soil net mineralization rate in Moso bamboo and broadleaved forests

3 讨论

凋落物是土壤有机质的重要来源^[28],去除凋落物使土壤碳输入方式发生改变,且通过改变土壤理化性质来影响土壤氮素矿化^[29]。在本研究中,凋落物去除和置换对两种林分土壤净氮矿化速率产生的影响截然不同;去除凋落物后发现两种林分土壤净氮化速率显著升高,即铵态氮净生产增加,这与以往研究中去除凋落物使土壤铵态氮含量下降的结果^[30]不一致。其原因可能与凋落物中木质素含量有关,木质素能够降解为酚类化合物,这些化合物与植物蛋白质和氨基酸结合,形成抗腐烂的聚合物,因此木质素含量过高则凋落物降解速率减慢,最终会降低土壤净氮化速率^[31-32]。本研究中毛竹林和阔叶林凋落物木质素占比分别达到 34% 和 25%, 相对较高的木质素含量不利于土壤净氮化过程,因此两种林分土壤在无凋落物输入的情况下促进了净氮化过程。纤维素作为凋落物中主要的聚合物组分,是影响森林凋落物分解程度的关键调节因子^[33],纤维素含量高也会影响土壤净氮化^[34]。本研究中置换凋落物后阔叶林土壤净氮化速率升高,且净氮化速率与纤维素含量呈负相关。可见阔叶林土壤中净氮化速率升高是由于毛竹林凋落物纤维素含量低于阔叶林凋落物,因此毛竹林凋落物置换到阔叶林中促使土壤净氮化速率升高。

表 4 两种林分凋落物化学性质与土壤氮素矿化速率之间的线性回归关系

Table 4 Linear regression relationship between litter chemical properties and soil nitrogen mineralization rate in two forest stands

林分 Forest	线性回归模型 Linear regression model	净氮化速率 Net ammonification rate				净硝化速率 Net nitrification rate			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
EBF	$Y = a \times TN + b$	0.01	1.49	0.01	>0.05	-0.01	1.66	0.01	>0.05
	$Y = a \times \text{Lignin} + b$	0.02	-4.29	0.32	>0.05	-0.01	3.98	0.06	>0.05
	$Y = a \times \text{Cellulose} + b$	-0.01	6.32	0.64	<0.05	0.01	-3.87	0.91	<0.01
	$Y = a \times \text{Lignin/Cellulose} + b$	7.71	-3.20	0.93	<0.01	-7.3	6.14	0.90	<0.01
	$Y = a \times \text{Lignin/TN} + b$	0.12	-1.42	0.01	>0.05	0.02	0.88	0.01	>0.05
PEF	$Y = a \times TC + b$	0.01	-0.13	0.35	>0.05	-0.01	5.36	0.23	>0.05
	$Y = a \times \text{Lignin} + b$	0.01	1.30	0.01	>0.05	-0.01	4.79	0.42	>0.05
	$Y = a \times \text{Cellulose} + b$	0.01	-0.25	0.21	>0.05	0.02	-4.68	0.20	>0.05
	$Y = a \times \text{Lignin/Cellulose} + b$	-0.12	1.36	0.01	>0.05	-3.65	4.53	0.52	<0.05
	$Y = a \times \text{Lignin/TN} + b$	0.02	0.84	0.21	>0.05	-0.11	4.33	0.48	>0.05

表格中的净硝化和净氮化速率均采用两种林分置换和对照处理下,无添加抑制剂处理时测定的速率;TN:全氮 Total nitrogen;TC:全碳 Total carbon

表 5 两种林分土壤化学性质与氮素矿化速率之间的线性回归关系

Table 5 Linear regression relationship between soil chemical properties and nitrogen mineralization rate in two forest stands

林分 Forest	线性回归模型 Linear regression model	净氮化速率 Net ammonification rate				净硝化速率 Net nitrification rate			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
EBF	$Y = a \times TN + b$	-0.59	3.10	0.32	>0.05	0.74	-0.20	0.51	<0.01
	$Y = a \times \text{SOC} + b$	-0.00	1.76	0.00	>0.05	0.01	1.34	0.01	>0.05
	$Y = a \times \text{C/N} + b$	0.04	0.80	0.22	>0.05	0.06	2.74	0.40	<0.05
	$Y = a \times \text{pH} + b$	0.47	-0.28	0.02	>0.05	-0.79	4.85	0.07	>0.05
PEF	$Y = a \times TN + b$	0.19	1.05	0.58	<0.01	-0.23	1.61	0.50	<0.05
	$Y = a \times \text{SOC} + b$	-0.02	2.60	0.40	<0.05	0.01	0.54	0.04	>0.05
	$Y = a \times \text{C/N} + b$	-0.03	2.13	0.59	<0.01	0.03	0.34	0.50	<0.05
	$Y = a \times \text{PH} + b$	-0.13	2.26	0.002	>0.05	0.45	-1.26	0.02	>0.05

TC:全碳 Total carbon;TN:全氮 Total nitrogen;SOC:有机碳 Organic carbon;C/N:碳/氮 Carbon/Nitrogen

凋落物质量是影响土壤净硝化速率的重要因素之一^[35],不同类型凋落物的质量对土壤净硝化速率的影响均存在差异^[20]。本研究中置换凋落物处理使毛竹林土壤净硝化速率显著升高,但在阔叶林土壤中净硝化速率则显著下降。此结果与以往研究中置换凋落物处理对土壤净硝化速率无显著影响的报道^[35]不一致。存

在不一致的原因可能与凋落物化学性质和分解的主客场效应有关,本研究发现毛竹林凋落物的木质素含量、木质素/纤维素较高,土壤中能够分解这些不易被降解的化学组分的微生物相对较少,阔叶林土壤中多样性更高的真菌等降解群落更加有利于难降解组分分解^[22]。本研究中性回归分析也表明,不论阔叶林还是毛竹林土壤中净硝化速率均与凋落物木质素/纤维素呈负相关。可见凋落物置换后毛竹林土壤净硝化速率增加,是由于阔叶林凋落物木质素/纤维素低于毛竹林凋落物,从而增加了毛竹林土壤中净硝化速率,阔叶林土壤则反之。本研究中去掉凋落物使阔叶林土壤净硝化速率显著下降,其原因可能与有机质中难分解和易分解组分的相对数量影响了土壤氮素矿化有关^[36]。Wen 等^[37]研究表明土壤硝化速率与土壤 C/N 呈正相关,即土壤 C/N 越低土壤净硝化速率也越低。线性回归分析表明两种林分土壤 C/N 与净硝化速率呈正相关,暗示去除凋落物处理导致阔叶林土壤净硝化速率降低的主要因素可能是土壤 C/N。

土壤微生物控制着土壤氮的矿化过程,真菌和细菌是土壤中重要的微生物类群,但它们对土壤净氨化速率的贡献并不相同^[38]。使用放线菌酮和链霉素等抗生素是研究细菌和真菌功能差异的成熟方法,在短期实验中能够对目标群体进行选择抑制^[39]。本研究在阔叶林对照土壤中抑制细菌群落发现土壤净氨化速率显著降低,抑制真菌群落后则土壤净氨化速率无显著变化,表明在阔叶林对照土壤中细菌对净氨化速率的相对贡献大于真菌。但凋落物置换后改变了阔叶林中真菌和细菌群落对土壤净氨化速率的相对贡献,除细菌外真菌群落同样对阔叶林土壤净氨化起主导作用。其原因可以从以下两个方面解释:首先,与置换处理改变凋落物质量有关,真菌在分解凋落物木质素和纤维素组分中起重要作用^[40],尤其在分解木质素中占有优势^[41]。本研究中毛竹林凋落物木质素含量和木质素/纤维素均显著高于阔叶林。其次,以往的研究表明,凋落物木质素含量高的土壤中真菌比较丰富,凋落物分解过程中存在较强的主场效应^[10]。而在本研究中,阔叶林凋落物中的木质素含量较低,因此阔叶林中凋落物置换处理后,真菌群落对土壤净氨化速率的相对贡献增加。本研究中添加放线菌酮和同时添加放线菌酮和链霉素促进了毛竹林对照和置换处理中的土壤净氨化速率。其原因可能是因为抗生素添加后使真菌和细菌以外的群体受到抑制,而主要菌群受到抗生素和死亡微生物额外碳和氮的刺激^[16],从而导致添加抑制剂后土壤净氨化速率升高。

放线菌酮和链霉素也能选择性抑制土壤净硝化速率^[16]。本研究在毛竹林对照土壤中添加放线菌酮使土壤净硝化速率显著降低,添加链霉素则无显著变化;但凋落物置换后,抑制真菌和细菌都会使土壤净硝化速率降低,表明置换凋落物后除真菌外细菌群落也在土壤净硝化速率中发挥了作用。其原因可能与凋落物中的纤维素含量有关,有研究表明真菌和细菌都能够分解纤维素,并且细菌的变化主要与纤维素的分解有关^[40, 42]。本研究中阔叶林凋落物纤维素含量高于毛竹林,因此置换凋落物后细菌在土壤净硝化中同样发挥了主要作用。本文的抗生素抑制实验也表明,真菌和细菌群落在阔叶林对照土壤净硝化过程中发挥作用;然而凋落物置换后,只有真菌在土壤净硝化中发挥主要作用。其原因可能是由于真菌群落是分解木质素的主要微生物类群^[41],有研究表明凋落物中的木质素含量与真菌生物量呈显著正相关^[43]。本研究中,与阔叶林凋落物相比,毛竹林凋落物的纤维素含量低但木质素含量高,因此置换凋落物后真菌群落可能在阔叶林土壤净硝化中发挥了主导作用。

4 结论

本研究采用野外控制试验和室内培养相结合的方法探讨毛竹入侵阔叶林生境中,凋落物处理对土壤氮素矿化的影响以及真菌和细菌对氮素矿化的相对贡献。结果表明,去除凋落物改变了两种林分土壤的净氨化和净硝化速率,去除凋落物后两种林分的土壤净氨化速率升高,而阔叶林土壤净硝化速率降低,证实凋落物输入直接调控了两种林分土壤氮素矿化过程。另外,本文从凋落物质量的角度,探讨了两种林分凋落物处理后土壤净氨化和净硝化速率的变化,结果表明置换凋落物后,凋落物纤维素含量与阔叶林土壤净氨化速率呈负相关;两种林分土壤中净硝化速率均与凋落物木质素/纤维素呈负相关。可见毛竹林凋落物输入使铵态氮净生产增加,阔叶林凋落物输入使硝态氮净生产增加。特别是两种林分凋落物木质素和纤维素含量的差异,使得

真菌和细菌对土壤净氨化和净硝化的相对贡献发生改变。本文解析了凋落物质量在毛竹扩张改变土壤氮素矿化中起到的重要作用,未来的研究需要在更长时间尺度上探讨凋落物输入改变土壤氮素矿化的过程,为阐明毛竹入侵阔叶林的地下生态机制提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] 傅民杰, 王传宽, 王颖, 刘实. 四种温带森林土壤氮矿化与硝化时空格局. 生态学报, 2009, 29(7): 3747-3758.
- [2] 陈书信, 王国兵, 阮宏华, 岳臻, 徐长柏, 徐亚明. 苏北沿海不同土地利用方式土壤氮矿化季节变化特征. 生态学杂志, 2014, 33(2): 276-282.
- [3] Hoogmoed M, Cunningham S C, Baker P J, Beringer J, Cavagnaro T R. Is there more soil carbon under nitrogen-fixing trees than under non-nitrogen-fixing trees in mixed-species restoration plantings? Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 188: 80-84.
- [4] Compton J E, Boone R D. Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(7): 933-943.
- [5] 邓华平, 王光军, 耿康. 樟树人工林土壤氮矿化对改变凋落物输入响应. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 47-51.
- [6] 胡霞, 吴宁, 王乾, 吴彦. 青藏高原东缘雪被覆盖和凋落物添加对土壤氮素动态的影响. 生态环境学报, 2012, 21(11): 1789-1794.
- [7] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Huang W Z. Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(9): 1207-1218.
- [8] Uri V, Löhms K, Tullus H. Annual net nitrogen mineralization in a grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench) plantation on abandoned agricultural land. Forest Ecology and Management, 2003, 184(1/3): 167-176.
- [9] Lin D M, Dou P P, Yang G R, Qian S H, Wang H J, Zhao L, Yang Y C, Mi X C, Ma K P, Fanin N. Home-field advantage of litter decomposition differs between leaves and fine roots. New Phytologist, 2020, 227(4): 995-1000.
- [10] 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, 2012, 32(24): 7991-8000.
- [11] Keiluweit M, Nico P, Harmon M E, Mao J D, Pett-Ridge J, Kleber M. Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(38): E5253-E5260.
- [12] Zhang B, Wang H L, Yao S H, Bi L D. Litter quantity confers soil functional resilience through mediating soil biophysical habitat and microbial community structure on an eroded bare land restored with mono *Pinus massoniana*. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 57: 556-567.
- [13] 杨红玲, 李玉霖, 宁志英, 张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片凋落物分解的主场效应. 中国沙漠, 2019, 39(5): 62-70.
- [14] 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.
- [15] Hayatsu M, Tago K, Saito M. Various players in the nitrogen cycle; Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. Soil Science and Plant Nutrition, 2008, 54(1): 33-45.
- [16] Kooijman A M, Bloem J, Van Dalen B R, Kalbitz K. Differences in activity and N demand between bacteria and fungi in a microcosm incubation experiment with selective inhibition. Applied Soil Ecology, 2016, 99: 29-39.
- [17] Ingham E R, Coleman D C. Effects of streptomycin, cycloheximide, fungizone, captan, carbofuran, cygon, and PCNB on soil microorganisms. Microbial Ecology, 1984, 10(4): 345-358.
- [18] Crenshaw C L, Lauber C, Sinsabaugh R L, Staveland L K. Fungal control of nitrous oxide production in semiarid grassland. Biogeochemistry, 2008, 87(1): 17-27.
- [19] Suzuki S, Nakagoshi N. Expansion of bamboo forests caused by reduced bamboo-shoot harvest under different natural and artificial conditions. Ecological Research, 2008, 23(4): 641-647.
- [20] Song Q N, Ouyang M, Yang Q P, Lu H, Yang G Y, Chen F S, Shi J M. Degradation of litter quality and decline of soil nitrogen mineralization after moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) expansion to neighboring broadleaved forest in subtropical China. Plant and Soil, 2016, 404(1/2): 113-124.
- [21] Dreiss L M, Volin J C. Influence of leaf phenology and site nitrogen on invasive species establishment in temperate deciduous forest understories. Forest Ecology and Management, 2013, 296: 1-8.
- [22] Li Y C, Li Y F, Chang S X, Xu Q F, Guo Z Y, Gao Q, Qin Z Y, Yang Y F, Chen J H, Liang X. Bamboo invasion of broadleaf forests altered soil fungal community closely linked to changes in soil organic C chemical composition and mineral N production. Plant and Soil, 2017, 418(1/2): 507-521.
- [23] 王兴萌, 陈志豪, 李永春, 吴家森, 李永夫, 钟斌, 梁辰飞, 徐秋芳. 氮素形态及配比对毛竹和青冈实生苗生长特性的影响. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2655-2661.
- [24] Di Lonardo D P, Manrubia M, De Boer W, Zweers H, Veen G F, Van Der Wal A. Relationship between home-field advantage of litter

- decomposition and priming of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 126: 49-56.
- [25] Xu Q F, Jiang P K, Wu J S, Zhou G M, Shen R F, Fuhrmann J J. Bamboo invasion of native broadleaf forest modified soil microbial communities and diversity. *Biological Invasions*, 2015, 17(1): 433-444.
- [26] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版, 2000.
- [27] Rosi-Marshall E. Methods to study litter decomposition: a practical guide. *Freshwater Biology*, 2006, 51(3): 604-604.
- [28] Brevik E C, Mimms H W. Design and implementation of a simple litter catch-basket system for soil studies. *Soil Horizons*, 2012, 53(2): 38-42.
- [29] 姜博涵. 我国不同气候带森林生态系统中凋落物和林下植被去除对土壤氮矿化的影响[D]. 开封: 河南大学, 2019.
- [30] Holub S M, Lajtha K J, Spears J D H, Tóth J A, Crow S E, Caldwell B A, Papp M, Nagy P T. Organic matter manipulations have little effect on gross and net nitrogen transformations in two temperate forest mineral soils in the USA and central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2005, 214(1/3): 320-330.
- [31] Haynes R J. The decomposition process: mineralization, immobilization, humus formation, and degradation//Haynes R J, ed. *Mineral Nitrogen in the Plant-Soil System*. Amsterdam: Elsevier, 1986: 52-126.
- [32] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 1989, 70(1): 97-104
- [33] Zheng H F, Chen Y M, Liu Y, Zhang J, Yang W Q, Yang L, Li H J, Wang L F, Wu F Z, Guo L. Litter quality drives the differentiation of microbial communities in the litter horizon across an alpine treeline ecotone in the eastern Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 10029.
- [34] 赵彤, 蒋跃利, 闫浩, 黄懿梅. 土壤氮化过程中微生物作用研究进展. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(2): 315-321.
- [35] Ma H L, Gao R, Yin Y F, Yang Y S. Effects of leaf litter tannin on soil ammonium and nitrate content in two different forest soils of mount Wuyi, China. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 2016, 98(3/4): 395-409.
- [36] 张金波, 宋长春. 土壤氮素转化研究进展. *吉林农业科学*, 2004, 29(1): 38-43, 46-46.
- [37] Wen W Y, Li X B, Chen L H, Wei D D, Wang H, Zhang M, Yu J. Research on soil net nitrogen mineralization in *Stipa grandis* grassland with different stages of degradation. *Geosciences Journal*, 2016, 20(4): 485-494.
- [38] 张笑千, 陈卓, 常鹏, 曲英华. 土壤氮素矿化研究进展. *北方园艺*, 2010, (15): 33-36.
- [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] Fontaine S, Henault C, Aamor A, Bdioui N, Bloor J M G, Maire V, Mary B, Revaillot S, Maron P A. Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(1): 86-96.
- [41] Romaní A M, Fischer H, Mille-Lindblom C, Tranvik L J. Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology*, 2006, 87(10): 2559-2569.
- [42] Mora-Gómez J, Elosegi A, Duarte S, Cássio F, Pascoal C, Romaní A M. Differences in the sensitivity of fungi and bacteria to season and invertebrates affect leaf litter decomposition in a Mediterranean stream. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(8): fiw121.
- [43] 王小平, 杨雪, 杨楠, 辛晓静, 曲耀冰, 赵念席, 高玉葆. 凋落物多样性及组成对凋落物分解和土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2019, 39(17): 6264-6272.