DOI: 10.5846/stxb202202030289

王杉杉,徐秋芳,范博,郑旭理,王中乾,梁辰飞,陈俊辉,秦华,王懿祥,李甄,王利芝,邵帅.毛竹扩张对杉木林土壤微生物残体碳积累的影响.生态 学报,2023,43(5):1902-1912.

Wang S S, Xu Q F, Fan B, Zheng X L, Wang Z Q, Liang C F, Chen J H, Qin H, Wang Y X, Li Z, Wang L Z, Shao S.Effects of Moso bamboo expansion on accumulation of soil microbial residual carbon in Chinese fir forest. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5):1902-1912.

毛竹扩张对杉木林土壤微生物残体碳积累的影响

王杉杉^{1,2,3},徐秋芳^{1,2,3},范 博^{1,2,3},郑旭理⁴,王中乾^{1,2,3},梁辰飞^{1,2,3},陈俊辉^{1,2,3},秦 华^{1,2,3},王懿祥^{1,2,3},李 甄⁵,王利芝⁵,邵 帅^{1,2,3,*}

1浙江农林大学环境与资源学院,临安 311300

2 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室,临安 311300

3 浙江农林大学亚热带森林培育国家重点实验室,临安 311300

4 浙江省湖州市安吉县龙王山自然保护区,安吉 313300

5 辽宁省第十地质大队有限责任公司,抚顺 113000

摘要:亚热带毛竹扩张对杉木林土壤微生物残体碳积累的影响及机制尚不清楚。以毛竹向杉木林扩张带(包括杉木林、杉木-毛 竹混交林和毛竹林)的凋落物(O层)和不同发生层土壤(A层、B层和BC层)为研究对象,通过分析凋落物和土壤样品中的氨 基糖含量来表征微生物残体碳累积效应,并进一步评价微生物在土壤有机碳(SOC)形成过程中的作用。结果表明:毛竹扩张使 杉木林凋落物数量和碳含量显著降低,但是凋落物中真菌残体碳(MRC-f)、细菌残体碳(MRC-b)和微生物残体碳(MRC)含量 均显著增加;毛竹扩张显著提高了杉木林 SOC、MRC-f、MRC-b和 MRC含量,而且在毛竹扩张初期(杉木林演替为杉木-毛竹混 交林)MRC-f、MRC-b和 MRC在 SOC中的比例也显著增加,说明毛竹扩张增强杉木林土壤 MRC 累积效应的同时,也提高了微生 物对有机碳的贡献。而毛竹扩张后期 MRC-f、MRC-b和 MRC占 SOC比例并没有显著变化,意味着毛竹扩张后期 MRC 和植物 源残体碳对 SOC含量的提升均有贡献,且两者贡献的相对比例保持不变。土壤 MRC含量随着剖面深度的加深逐渐下降,而 MRC占 SOC比值却随着土壤深度的增加而逐渐升高,说明深层土壤中微生物对有机碳贡献高于表层土壤。研究结果对于理解 微生物在亚热带森林 SOC形成过程中的作用,科学评估毛竹扩张对亚热带森林生态系统及气候变化的影响,并采取合理的营 林措施提升亚热带森林土壤碳汇功能具有重要理论意义。

关键词:土壤有机碳;杉木林;微生物残体碳;氨基糖;毛竹扩张

Effects of Moso bamboo expansion on accumulation of soil microbial residual carbon in Chinese fir forest

WANG Shanshan^{1,2,3}, XU Qiufang^{1,2,3}, FAN Bo^{1,2,3}, ZHENG Xuli⁴, WANG Zhongqian^{1,2,3}, LIANG Chenfei^{1,2,3}, CHEN Junhui^{1,2,3}, QIN Hua^{1,2,3}, WANG Yixiang^{1,2,3}, LI Zhen⁵, WANG Lizhi⁵, SHAO Shuai^{1,2,3,*}

1 College of Environment and Resources, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China

2 Zhejiang Key Laboratory of Carbon Cycling and Carbon Sequestration in Forest Ecosystems, Lin'an 311300, China

3 State Key Laboratory of Subtropical Forest Cultivation, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China

4 Longwangshan Nature Reserve, Anji County, Huzhou City, Anji 313300, China

5 Liaoning No.10 Geological Brigade Co., LTD., Fushun 113000, China

Abstract: The effects of subtropical Moso bamboo expansion on carbon accumulation in soil microbial residues in Chinese

基金项目:浙江省"尖兵""领雁"研发攻关计划项目(2022C02036);浙江省教育厅基金项目(Y202045039);浙江省自然科学基金项目(LZ22C160001);浙江农林大学科研发展基金-人才启动项目(2019FR067)

收稿日期:2022-02-03; 网络出版日期:2022-10-21

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shuaishao2019@ zafu.edu.cn

http://www.ecologica.cn

fir forests and its mechanisms were not clear. In this study, the litter (O layer) and soils of different pedogenic horizons (A horizon, B horizon, BC horizon) in the expansion zone of Moso bamboo to Chinese fir forest (including Chinese fir forest, Chinese fir and Moso bamboo mixed forest, and Moso bamboo forest) were studied. We analyzed the amino sugar content in litter and soil samples to characterize accumulation of the microbial residual carbon and further evaluated the role of microorganisms in soil organic carbon (SOC) formation. The results showed that Moso bamboo expansion significantly reduced the amount and carbon content of litter in Chinese fir forests, but significantly increased the content of fungal residual carbon (MRC-f), bacterial residual carbon (MRC-b), and total microbial residual carbon (MRC). Moso bamboo expansion significantly increased SOC, MRC-f and MRC-b and MRC in Chinese fir forests, and the proportion of MRC-f and MRC-b and MRC in SOC increased significantly at the beginning of Moso bamboo expansion (when Chinese fir forests evolved into Chinese fir and Moso bamboo mixed forest). These results indicate that Moso bamboo expansion enhanced the cumulative effect of soil MRC in Chinese fir forests and also increased the microbial contribution to SOC. However, in the late stage of Moso bamboo expansion, the proportion of MRC-f, MRC-b, and MRC to SOC did not change significantly, implying that the contribution of MRC and plant-derived carbon to the SOC content increased at the later stage of Moso bamboo expansion, and the relative proportion of their contribution remained unchanged. The content of MRC gradually decreased with soil depth, while the proportion of MRC to SOC gradually increased with the depth of the soil, implying that the microbial contribution to SOC was higher in deep soils than in surface soils. The results of the study have important theoretical implications for understanding the role of microorganisms in SOC formation in subtropical forests, scientifically assessing the impact of Moso bamboo expansion on the subtropical forest ecosystems and climate change, and adopting reasonable forestry measures to enhance the soil carbon sink function in subtropical forests.

Key Words: soil organic carbon; Chinese fir forest; microbial residual carbon; amino sugar; Moso bamboo expansion

亚热带森林土壤碳库的形成与稳定对于维持生态系统可持续性、缓解气候变化具有重要意义,而基于 "微生物碳泵"理论的续埋效应观点,微生物对于土壤有机碳(SOC)转化具有重要的驱动作用^[1]。土壤微生 物除了能够将 SOC 分解成二氧化碳外^[2],还能够在增殖-死亡过程中产生大量的微生物残体直接贡献土壤有 机碳,而且,由于不同微生物残体结构的差异,使得不同微生物残体积累的同时还会影响 SOC 的稳定性^[3-4]。 不过,由于微生物残体结构复杂组分多样,目前没有准确的方法来量化微生物残体的数量,只能通过量化微生 物残体生物标识物——氨基糖来表征^[3,5]。目前土壤中能够被准确测定的氨基糖主要包括:主要来源于真菌 细胞壁的氨基葡萄糖(GluN)和唯一来源于细菌细胞壁的胞壁酸(MurA)以及来源不明确的氨基半乳糖^[6],而 且,利用氨基葡萄糖和胞壁酸可以分别估算真菌残体碳(MRC-f)和细菌残体碳(MRC-b)^[7],进而探讨真菌与 细菌在土壤有机碳形成过程中的作用^[8]。例如,在亚热带马尾松林向常绿阔叶林演替过程中,土壤微生物残 体碳(MRC)与 SOC 均显著增加,且 MRC 对 SOC 的贡献也逐渐提升,表明森林演替过程中,阔叶林凋落物输 入促进 MRC 积累的同时也显著提升了 SOC 含量,而且高质量阔叶林凋落物也显著改变了土壤真菌与细菌对 SOC 的相对贡献,使得演替前期 SOC 截获主要源于 MRC-f 的优先积累,演替中后期 SOC 增加则主要是 MRCb 的贡献^[9]。

我国亚热带地区广泛分布着杉木林、毛竹林和常绿阔叶林等,其中杉木(Cunninghamia lanceolata)是亚热带主要造林树种之一,分布面积约占我国人工林总面积的 29%^[10],具有长速快、成林周期短的特点。而毛竹(phyllostachys heterocycla)是我国面积最大、分布最广的竹种,分布面积达 468 万 hm^{2[11]}。而且,毛竹竹鞭具有强大伸展和穿透能力,能够扩张到附近杉木林并迅速生长,逐渐改变林分结构和生态功能,甚至完全替代原有杉木林,对杉木林土壤碳氮循环与微生物过程造成严重影响^[12]。森林演替过程中,不同数量与质量的凋落物输入,对土壤有机碳库、养分及微生物数量与群落类型等具有重要影响^[13-14],进而显著影响土壤 MRC 积累,而不同发生层土壤由于凋落物输入、有机碳和微生物群落等方面差异,使得 MRC 积累也有明显差异。已有研

究表明,毛竹向杉木林扩张会降低生境凋落物输入量和凋落物碳含量^[15],但是提高了凋落物质量,凋落物降 解速率得到显著提升^[16],说明毛竹扩张虽降低了微生物可利用底物数量,但提高了底物质量,进而影响杉木 林土壤微生物数量和多样性^[17],尤其是细菌数量显著增加^[18]。那么,毛竹扩张如何影响杉木林土壤微生物 增殖-死亡过程及残体碳累积效应,以及 MRC 与 SOC 积累的关系尚不清楚。此外,毛竹向杉木林扩张不仅通 过改变凋落物输入影响表层土壤微生物和有机碳动态,还通过改变根系生物量来影响深层土壤微生物和有机 碳动态。因此,探明毛竹扩张对杉木林不同发生层土壤中 MRC 累积动态及其与有机碳积累的关系,才能揭示 毛竹扩张对杉木林 SOC 形成和稳定的微生物调控机制。因此,本研究选择典型毛竹向杉木林扩张带(包括杉 木林、杉木-毛竹混交林和毛竹林),通过研究凋落物和不同发生层土壤中氨基糖的动态变化,阐明毛竹扩张过 程中生境凋落物输入改变如何影响土壤 MRC 累积效应,揭示微生物调控 SOC 形成和稳定的过程与机制,以 期提升对于亚热带森林土壤碳库的微生物调控机理的认知,为亚热带森林科学经营与管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于浙江省杭州市临安区於潜镇南山村毛竹向杉木扩张带(30°19′N,119°39′E),该地区气候为亚 热带季风气候,年均气温为 16.4℃,年均无霜期 237 d,年均降水日 158 d,年均降雨量 1613.9 mm。研究区物 种多样性和丰富度较高。乔木层主要包括杉木和毛竹,其中杉木林主要以人工栽培为主,但是由于杉木纯林 化和多代连栽后,杉木木材质量逐渐下降,因此在 2010 年对杉木进行择伐后便采取了粗放管理的模式,留下 了杉木林幼树自由生长。而此时附近的毛竹林便逐渐向杉木林方向扩张,优先扩张区域由于杉木林幼树较 小,很快被毛竹林替代而形成毛竹纯林,而随着杉木幼树逐渐长大后,毛竹逐渐扩张到该区域则形成了杉木-毛竹混交林,而还未被毛竹扩张的区域则是杉木林,因此该区域实际林龄均为 10—20 a。种植密度通过样方 法(10 m×10 m)来计算样方内树木数量。树木的胸径根据记录 3 m 以上的木本植物种名和胸径来计算每种 林分平均胸径。灌木层主要有接骨草(Sambucus javanica)、紫珠(Callicarpa bodinieri)、日本野桐(Mallotus nepalensis)、盾叶莓(Rubus peltatus)和茅莓(Rubus parvifolius)等,草本层有狗脊蕨(Woodwardia japonica)、姬蕨 (Hypolepis punctata)、渐尖毛蕨(Cyclosorus acuminatus)、三脉紫菀(Aster ageratoides)等。地貌以中低山丘陵为 主,海拔 120—200 m,母岩主要为粉砂岩,土壤类型主要为红壤。

1.2 样品采集与处理

2021年5月,采用空间序列代替时间序列的方法,依据坡向、坡度和海拔相近,母岩相同的原则,选取连续分布的典型毛竹向杉木林扩张带,该序列包括:杉木林(CFF)、杉木-毛竹混交林(MF)和毛竹林(MBF)。样地基本信息见表1。每块样地分别选取3个10m×10m的小区,各小区间隔大于10m,每个小区内按照S形选取3个取样点,各取样点之间距离超过2m。在每个采样点设置50cm×50cm的样方,将样方内全部凋落物(0层)收集称重。将同一小区内3个取样点各有机层样品进行混合,按照四分法取样装袋,按取样点位置准确编号带回实验室。在常温阴凉处风干后分为两部分,第一部分样品利用称重法计算凋落物含水量;第二部分测定凋落物全碳、全氮和氨基糖含量。在采集完凋落物样品的位置,挖掘土壤剖面,并对土壤剖面形态特征进行系统描述(表2)。杉木林土壤质地均为黏壤,杉木-毛竹混交林和毛竹林A层土壤质地为壤土,而B和BC层为黏壤。杉木林、杉木-毛竹混交林和毛竹林A层土壤为粒状或团粒结构,B层和BC层均为块状结构。 杉木林土壤剖面中根系较杉木-毛竹混交林和毛竹林土壤少。杉木林和杉木-毛竹混交林土壤结持性均为稍紧实。

利用挖掘好的土壤剖面,分别由下而上采集不同发生层土壤样品。采完土样后剔除碎石和树木枝干,并 分别将3个取样点的土壤样品混合为1个样品,置于冰盒中保存,连同容重样品带回实验室,并测定土壤容重 样品的含水量。将土壤样品过2mm筛后分成两部分,第一部分土壤样品置于4℃冰箱中保存,鲜土用于测定 微生物量碳、微生物量氮、铵态氮和硝态氮;第二部分土壤在阴凉处进行风干处理,用于土壤碳氮含量、氨基糖

及其他基础理化性质的测定。

		Table 1	Basic inform	ation of Moso) bamboo expa	nsion to Chi	nese fir forest		
样地类型 Forest type	地理位置 Location	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect	母质 Parent material	郁闭度 Canopy density	林龄 Forest age/a	林分密度 Forest type density/ (株/hm ²)	胸径 Diameter at breast height/cm
CFF	30°9′44″N, 119°20′57″E	178	20	东南	粉砂岩	0.8	10—20	1723	11
MF	30°9′43″N, 119°20′55″E	180	22	西南	粉砂岩	0.7	10—20	杉木 1082 毛竹 868	杉木 8 毛竹 7
MBF	30°9′42″N, 119°20′57″E	180	23	西南	粉砂岩	0.8	10—20	2057	9

表 1 毛竹向杉木林扩张样地基本信息

CFF:杉木林 Chinese fir forest;MF:杉木-毛竹混交林 Chinese fir and Moso bamboo mixed forest;MBF:毛竹林 Moso bamboo forest

寺征
ŝ

Table 2	Morphological	characteristics	of pedogenic	horizons	in each	forest type	of Moso	bamboo	expansion	succession	sequence
---------	---------------	-----------------	--------------	----------	---------	-------------	---------	--------	-----------	------------	----------

样地类型 Forest type	土壤发生层 Pedogenic horizon	土层深度 Soil depth/cm	土壤质地 Soil texture	土壤结构 Soil structure	根系 Roots	土壤结持性 Soil resistance
CFF	A 层	0—10	黏壤	粒状	中量细根	稍紧实
	B 层	10—40	黏壤	块状	少量细根,很少量粗根	稍紧实
	BC 层	45—70	黏壤	块状	少量细根	稍紧实
MF	A 层	0—9	壤土	团粒	中量细根,很少量粗根	稍紧实
	B 层	9—40	黏壤	块状	少量粗根	稍紧实
	BC 层	40—65	黏壤	块状	少量细根	稍紧实
MBF	A 层	0—15	壤土	团粒	多量细根,少量粗根	松散
	B 层	15—75	黏壤	块状	多量细根	稍紧实
	BC 层	75—95	黏壤	小块状	很少量粗根	稍紧实

A层、B层、BC层:土壤发生层 Pedogenic horizon

1.3 氨基糖和基本理化性质分析

凋落物和土壤氨基糖含量采用气相色谱法测定^[9]。操作步骤简述如下:称取一定凋落物样或土样后加入6 mol/L HCl 在 105℃水解 8 h 过滤,将滤液干燥后调 pH 为 6.6—6.8 后离心,去除沉淀物后再加入无水甲醇,把溶解后的上清液转移到衍生瓶内,用高纯氮气吹干后进行冷冻干燥。样品干燥后加入衍生试剂进行衍生,随后用二氯甲烷溶解,再加入 HCl 涡旋,去除上层无机相后,剩余的有机相进行高纯氮气吹干,残留物用乙酸乙酯:正己烷(1:1)混合溶剂液溶解并进行气相色谱分析,利用内标法定量并计算各氨基单糖含量。

凋落物和土壤碳氮含量采用干烧法,利用元素分析仪测定;含水量采用 105℃烘干恒重法测定;土壤 pH 采用 1:2.5 土水比,玻璃电极法测定;土壤碱解氮采用碱解扩散法测定;土壤速效钾采用乙酸铵浸提、火焰光 度计测定;土壤水溶性有机碳采用 TOC 分析仪测定;采用 2 mol/L 氯化钾溶液提取土壤无机氮,铵态氮采用靛 酚蓝比色法测定,硝态氮采用紫外分光光度法测定^[19];土壤微生物量碳采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提-TOC 分析 仪法测定。

1.4 数据处理

1.4.1 微生物残体碳计算公式:

$$MRC-b = A_{MurA} \times 45$$

MRC- $f = [A_{GluN}/179.17 - 2 \times A_{MurA}/251.23] \times 179.17 \times 9$

$$\operatorname{IRC} = (\operatorname{MRC} - b) + (\operatorname{MRC} - f)$$

式中:A_{Mur}为胞壁酸的含量(mg/kg),A_{GuN}为氨基葡萄糖含量(mg/kg),MRC-f为真菌残体碳,MRC-b为细菌

nsion

残体碳,MRC 为总微生物残体碳^[13, 20],9 是真菌来源氨基葡萄糖转换为真菌残体碳的转换系数,45 是胞壁酸转换为细菌残体碳的转换系数。

1.4.2 数据统计分析

采用单因素方差分析和双因素方差分析,比较毛竹扩张过程中三种林分凋落物和不同发生层 MRC-f、 MRC-b和 MRC含量的差异(P<0.05为差异显著),通过冗余分析来揭示土壤微生物残体碳和环境因子的相 关性。数据处理和绘图主要采用 SPSS 20.0、Origin 2021和 Canoco 5。数据为平均值±标准差(n=3)。

2 结果与分析

2.1 毛竹扩张对杉木林凋落物碳氮含量和微生物残体碳含量的影响

由表3知,毛竹扩张使得凋落物数量和全碳含量显著下降(P<0.05),而凋落物全氮含量显著增加(P<0.05),因此,毛竹扩张使得凋落物碳/氮(C/N)显著降低(P<0.05)。毛竹扩张使得凋落物 MRC-f、MRC-b和MRC含量均显著增加(P<0.05),其中,毛竹林凋落物 MRC-b含量显著高于杉木林和杉木-毛竹混交林(P<0.05),而毛竹林和杉木-毛竹混交林凋落物 MRC-f和MRC 也显著高于杉木林(P<0.05)。

	表 3	毛竹扩张演替序列各林分凋落物数量	量、碳氮及微生物残体碳含量	
Table 3	Litter quantity, carbon and nit	rogen content and microbial residual	l carbon content in each forest type of	Moso bamboo expa
successio	n sequence			

	-1						
林分类型 Forest type	凋落物数量 Litter quantity/ (thm ⁻² a ⁻¹)	全碳 TC/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	碳氮比 C/N	真菌残体碳 MRC-f/ (g/kg)	细菌残体碳 MRC-b/ (g/kg)	微生物残体碳 MRC/ (g/kg)
CFF	7.25±0.31a	466.8±16.3a	$9.6{\pm}1.7{\rm b}$	49.76±4.62a	$20.41{\pm}9.17\mathrm{b}$	$1.79 \pm 1.02 \mathrm{c}$	22.2±10.13a
MF	7.13±0.37a	$386.9{\pm}16.3{\rm b}$	12.2±0.6ab	$31.73{\pm}1.38\mathrm{b}$	42.42±8.16a	$4.47 \pm 0.53 \mathrm{b}$	$46.89{\pm}8.62{\rm b}$
MBF	$6.49{\pm}0.20\mathrm{b}$	$301.6{\pm}14.8{\rm c}$	14.5±1.6a	$20.74{\pm}1.07\mathrm{c}$	51.93±6.36a	8.22±1.83a	$60.15{\pm}7.13\mathrm{b}$

MRC-f:真菌残体碳 Fungal residual carbon;MRC-b:细菌残体碳 Bacterial residual carbon;MRC:总微生物残体碳 Microbial residual carbon;不同 小写字母表示不同林分间差异显著(P<0.05)

2.2 毛竹扩张对杉木林土壤化学性质的影响

由图 1 可知,毛竹扩张对土壤理化性质产生显著影响。A 层土壤中毛竹林(SOC)、微生物量碳(MBC)和 土壤水溶性有机碳(DOC)显著高于杉木林,而硝态氮、速效钾显著低于杉木林。杉木-毛竹混交林土壤 pH 和 微生物量碳氮显著高于杉木林。B 层土壤中毛竹林和杉木-毛竹混交林的 SOC、pH 和 MBC 显著高于杉木林, 毛竹林土壤硝态氮和微生物量氮(MBN)显著低于杉木林和杉木-毛竹混交林。杉木林速效钾显著高于杉木-毛竹混交林和毛竹林,毛竹林土壤 DOC 显著高于杉木林。BC 层土壤中杉木林土壤 pH 显著低于杉木-毛竹混 交林和毛竹林,杉木林速效钾显著高于毛竹林,毛竹林土壤硝态氮和 MBN 显著低于杉木-毛竹混交 林,毛竹林土壤 DOC 显著高于杉木林和杉木-毛竹混交林。杉木-毛竹混交林土壤 MBC 显著高于杉木林和毛 竹林(P<0.05)。

比较同一林分不同发生层土壤理化性质发现,三种林分 A 层土壤碳氮含量及碳氮比均为最高,B 层和 BC 层相对较低。杉木林 A 层 pH 显著高于 B 和 BC 层(P<0.05),而杉木-毛竹混交林与毛竹林各发生层 pH 间却 无显著差异。杉木林各发生层的微生物量碳氮无显著差异,而杉木-毛竹混交林和毛竹林的 A 层微生物量碳 氮显著高于 B 和 BC 层(P<0.05)。三种林分 A 层土壤碱解氮、速效钾和硝态氮含量显著高于 B 和 BC 层(P< 0.05),杉木-毛竹混交林 A 层的铵态氮含量显著高于 BC 层。双因素方差分析结果表明,发生层对 SOC、全氮、 碳氮比、pH、铵态氮、硝态氮、速效钾、碱解氮、微生物量碳氮、土壤水溶性有机碳有显著影响;林分则是对 pH、 硝态氮、速效钾、微生物量碳氮、土壤 DOC 有显著影响;发生层与林分仅对微生物量碳氮有显著交互效应。

2.3 毛竹扩张对土壤微生物残体碳含量以及对土壤真菌残体碳与细菌残体碳比值的影响

如图 2 所示,毛竹扩张使得杉木林 A 层和 B 层土壤 MRC-f、MRC-b 和 MRC 含量均显著增加(P<0.05),杉

1907



图1 毛竹扩张演替序列各林分土壤发生层基本理化性质

Fig.1 Basic physical and chemical properties of different horizons in each forest type of Moso bamboo expansion succession sequence A 层、B 层、BC 层:土壤发生层 Pedogenic horizon; CFF:杉木林 Chinese fir forest; MF:杉木-毛竹混交林 Chinese fir and Moso bamboo mixed forest; MBF:毛竹林 Moso bamboo forest; F_{ph}:土壤发生层 Pedogenic horizon, F_{ft}:林分 Forest type, * *P*<0.05; * * *P*<0.01; * * * *P*<0.001;NS: 差异不显著,同行不同小写字母表示不同林分同一发生层之间差异显著(*P*<0.05),同列不同大写字母表示同一林分不同发生层之间差异显著(*P*<0.05)

木-毛竹混交林 BC 层土壤 MRC-f 和 MRC 含量显著高于杉木林(P<0.05),而毛竹林 BC 层土壤 MRC-f 和 MRC 含量与杉木林相比无显著差异。三种林分土壤 MRC-f、MRC-b 和 MRC 含量均呈现随着深度增加而逐渐降低的趋势,A 层土壤中 MRC-f、MRC-b 及 MRC 含量均显著高于 B 层和 BC 层土壤(P<0.05)。双因素方差分析结果表明,土壤发生层和林分均显著影响 MRC-f、MRC-b 和 MRC,土壤发生层与林分对 MRC-f、MRC-b 和 MRC 存在着显著交互作用。

由图 2 可知,毛竹扩张使得三层土壤 MRC-f 与 MRC-b 比值均呈现下降趋势,且杉木林显著高于杉木-毛 竹混交林和毛竹林(P<0.05)。杉木林 A 层土壤 MRC-f 与 MRC-b 比值与杉木-毛竹混交林和毛竹林相比分别 显著下降 29.4%和 36.3%(P<0.05),B 层土壤分别显著下降 13.7%和 19.9%(P<0.05),BC 层土壤分别显著下 降 18%和 28.8%(P<0.05)。而三种林分 A 层土壤中 MRC-f 与 MRC-b 比值均显著高于 B 层和 BC 层土壤(P< 0.05)。双因素方差分析结果表明,土壤发生层和林分显著影响 MRC-f/MRC-b,且土壤发生层与林分 MRC-f/ MRC-b 存在着显著交互作用。

2.4 毛竹扩张对微生物残体碳占土壤有机碳比值的影响

如图 3 所示, 杉木-毛竹混交林和毛竹林三层土壤 MRC-f、MRC-b 及 MRC 占 SOC 的比值均显著高于杉木 林(P<0.05), 说明在毛竹林向杉木林扩张过程中, MRC 对 SOC 的贡献逐渐增加。此外, 三种林分的不同层次 土壤 MRC-f 占 SOC 的比值无显著变化, 杉木林和毛竹林 A 层土壤 MRC-b 和 MRC 占 SOC 比值显著高于 B 和





BC 层土壤(P<0.05),杉木-毛竹混交林 A 层土壤 MRC-b 和 MRC 占 SOC 比值与 B 层土壤差异不显著,但是显 著高于 BC 层土壤(P<0.05)。双因素方差分析结果表明,土壤发生层对 MRC-b/SOC 和 MRC/SOC 有极显著 影响,林分对 MRC-f/SOC、MRC-b/SOC 和 MRC/SOC 有极显著影响,而土壤发生层与林分则无显著交互作用。 2.5 毛竹扩张过程中土壤微生物残体碳与环境因子的相关性

以土壤 MRC 含量为物种数据,以凋落物碳氮含量、凋落物 MRC 和土壤理化性质为环境因子,采用冗余分 析解释 A、B 和 BC 层土壤 MRC 与环境因子的关系(图4)。第一排序轴(RDA1)解释了样本中99.68%、99.8% 和 99.56%的变异,第二排序轴(RDA2)解释了样本中 0.32%、0.2%和 0.44%的变异。其中,A 层土壤中 MRCf、MRC-b 和 MRC 和凋落物全氮、凋落物 MRC-f、凋落物 MRC-b 和凋落物 MRC 呈显著正相关关系。B 层土壤 中碱解氮、凋落物氮含量、pH、凋落物 MRC-f、凋落物 MRC-b 和凋落物 MRC 与土壤中 MRC-f、MRC-b 和 MRC 呈显著正相关关系。BC 层土壤中碱解氮和 pH 与土壤中 MRC-f、MRC-b 和 MRC 呈显著正相关关系。

3 讨论

3.1 毛竹扩张对土壤微生物残体碳积累的影响

本研究发现,毛竹扩张提升了生境凋落物和 A 层土壤 MRC 含量(表 3、图 2),说明毛竹向杉木林扩张促进了表层土壤 MRC 积累^[21]。通过冗余分析发现,A 层土壤 MRC 与凋落物 MRC 和氮含量等因素呈正相关关系,而与凋落物碳含量和凋落物碳氮比等因素呈负相关(图 4),说明毛竹扩张过程中凋落物输入改变是影响土壤 MRC 的主要因素。由于毛竹林凋落物质量较高(碳氮比低),微生物快速降解毛竹林凋落物过程中产生大量 MRC,直接贡献于土壤 MRC 积累,而且毛竹林凋落物降解过程中会产生大量可溶性有机碳,有利于土壤 微生物周转过程中 MRC 积累。因此,毛竹扩张过程中毛竹凋落物输入是 A 层土壤 MRC 逐渐积累的主要原因。

毛竹扩张过程中 B 层土壤 MRC 含量显著增加(图 2),而且 B 层土壤 MRC 与凋落物氮含量、凋落物 MRC





和土壤 pH 等因素呈正相关(图 4),说明毛竹林凋落物降解过程中可能产生了更多的可溶性组分会淋溶到 B 层土壤,有利于 B 层土壤 MRC 含量的提升。而且已有研究表明,毛竹根系生物量显著高于杉木根系生物 量,因此,毛竹林根系作为底物输入到深层土壤中的数量可能多于杉木林^[22],使得毛竹林 B 层土壤活性有机 碳较多,促进土壤 MRC 的积累。毛竹扩张过程中 BC 层的 MRC-b 显著增加,且 BC 层土壤 MRC 与 pH 和碱解 氮等因素相关,说明 BC 层土壤 MRC 积累主要是由于毛竹扩张通过改变土壤性质来调控微生物群落和数量, 进而促进了 MRC 逐渐积累。

毛竹扩张带各样地土壤 MRC 含量随着剖面深度的加深而逐渐下降,由于凋落物输入带来了大量的微生物可利用碳源和养分,可以被土壤微生物迅速同化,使得 A 层土壤是微生物活动的热点区域^[23],地表凋落物的降解又为微生物提供足够的碳源,促进 A 层土壤微生物增殖与周转过程,有利于 MRC 积累;而 B 层和 BC 层土壤虽然也有根系和根际沉积碳的输入^[22],且凋落物和 A 层土壤中可溶性组分也能够淋溶到 B 层和 BC 层土壤,但是底物数量相对较低,且缺少氧气^[24],限制了微生物增殖及合成代谢作用,导致 MRC 积累量较少。 3.2 毛竹扩张对土壤真菌残体碳与细菌残体碳比值的影响

毛竹扩张使得 A 层和 B 层土壤 MRC-f 与 MRC-b 含量均显著增加,且 MRC-f 与 MRC-b 比值均显著下降 (P<0.05),意味着 MRC-b 对 SOC 贡献的增幅较 MRC-f 贡献的增幅更加显著,这可能是由于毛竹扩张引起生 境凋落物质量变化所致。毛竹凋落物质量相对高于杉木林^[7],而且毛竹扩张能够提高土壤 pH,有利于土壤中



图 4 土壤微生物残体碳与环境因子的冗余分析(RDA)



L: 凋落物 Litter; L-C: 凋落物碳含量 Carbon content of litter; L-TN: 凋落物全氮含量 Total nitrogen content of litter; L-C/N: 凋落物碳氮比 Carbon and nitrogen ratio of litter; L-MRC-f: 凋落物真菌残体碳 Fungal residual carbon of litter; L-MRC-b: 凋落物细菌残体碳 Bacterial residual carbon of litter; L-MRC: 凋落物总微生物残体碳 Microbial residual carbon of litter; AN: 碱解氮 Available nitrogen; AK: 速效钾 Available potassium; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total Nitrogen; C/N: 土壤碳氮比 Soil carbon and nitrogen ratio; DOC: 土壤水溶性有机碳 Soil watersoluble organic carbon; A-N: 铵态氮 Ammonium nitrogen; N-N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; MBC: 微生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物 量氮 Microbial biomass nitrogen

细菌的增殖与周转,使得 MRC-b 对 SOC 的相对贡献逐渐提高。而杉木林土壤 pH 较低,且杉木凋落物更易于 被真菌利用,MRC-f 对 SOC 的相对贡献较多。因此,毛竹向杉木林扩张过程中 SOC 形成的微生物过程有所变 化,虽然土壤微生物来源有机碳仍然以真菌贡献为主,但细菌贡献的有较大幅度提升,且微生物来源有机碳的 组成成分可能会发生变化。毛竹扩张带各样地 A 层土壤 MRC-f 与 MRC-b 比值均显著高于 B 层和 BC 层土壤 (图 2),这是由于表层土壤微生物群落以真菌为主,而深层土壤微生物群落以细菌为主^[25]。因此,表层土壤 MRC-f 积累相对更多,而深层土壤 MRC-b 相对更易于积累^[26-27]。

3.3 毛竹扩张对微生物残体碳占土壤有机碳比例的影响

土壤有机碳主要包括微生物来源有机碳和植物来源有机碳,而杉木林土壤中 MRC 占 SOC 的比值较低(图 3),说明杉木林土壤中微生物对有机碳形成的贡献较少。这可能由于杉木林凋落物组分中含有较多难分解组分,包括木质素、单宁和蜡质等,这些组分不利于微生物同化作用^[28],易于残留在土壤中形成植物来源有机碳^[9,29]。同时,杉木林土壤微生物数量和活性均显著低于毛竹林^[15,17],使得杉木林 SOC 中微生物来源贡献较低。而随着毛竹扩张形成毛杉混交林后(毛竹扩张初期),MRC-f、MRC-b和 MRC 占 SOC 比例逐渐增加,说明毛竹扩张初期 SOC 积累的同时微生物对土壤有机碳的贡献也逐渐提高^[30]。而随着毛竹在杉木-毛竹混交林进一步扩张形成毛竹林(毛竹扩张后期),MRC-f、MRC-b和 MRC 占 SOC 比例并没有显著变化,意味着毛竹扩张后期 MRC 和植物残体对 SOC 含量升高均有贡献,且两者贡献的相对比例保持不变。毛竹林凋落物能够为微生物周转提供更多的碳源和养分,同时也有利于植物难分解组分的存留^[31]。因此,毛竹扩张后期 SOC 积累的过程和机制有所差异。毛竹扩张带各样地 A 层土壤 MRC-b和 MRC 占 SOC 比值显著低于 B 层和 BC 层土壤,说明 MRC 对 SOC 贡献是随着土壤深度的增加而逐渐升高^[32],主要由于 A 层 SOC 受凋落物输入影响较大,植物残体直接贡献的植物源有机碳相对较多,而 B 层和 BC 层 SOC 受植物残体影响较小,微生物对有机碳的贡献逐渐提高。

4 结论

本研究发现,毛竹扩张过程中凋落物和土壤 MRC-f、MRC-b 和 MRC 数量逐渐增加,且 MRC 对 SOC 的贡 献也逐渐增加,体现了毛竹扩张过程中 SOC 提升的微生物驱动作用。由于 MRC 能够吸附在土壤矿物基质表 面,以矿物结合态相对稳定的存在于土壤中,因此,毛竹扩张不仅促进杉木林 SOC 形成,同时也提升了 SOC 的 稳定性,有利于维持亚热带森林土壤有机碳库。鉴于此,未来在研究森林生态系统碳汇功能时,将 MRC 的稳 定机制与 SOC 形成和稳定性结合起来,为揭示 SOC 积累的微生物驱动机制提供参考。

参考文献(References):

- Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. Nature Microbiology, 2017, 2: 17105.
- [2] Li J, Li Z A, Wang F M, Zou B, Chen Y, Zhao J, Mo Q F, Li Y W, Li X B, Xia H P. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China. Biology and Fertility of Soils, 2015, 51(2): 207-215.
- [3] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. Nature Communications, 2016, 7: 13630.
- [4] 梁超,朱雪峰.土壤微生物碳泵储碳机制概论.中国科学:地球科学,2021,51(5):680-695.
- [5] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28(9): 1201-1206.
- [6] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(5): 559-568.
- [7] Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kästner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. Global Change Biology, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [8] van Groenigen K J, Bloem J, Bååth E, Boeckx P, Rousk J, Bodé S, Forristal D, Jones M B. Abundance, production and stabilization of microbial biomass under conventional and reduced tillage. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(1): 48-55.
- [9] Shao S, Zhao Y, Zhang W, Hu G Q, Xie H T, Yan J H, Han S J, He H B, Zhang X D. Linkage of microbial residue dynamics with soil organic carbon accumulation during subtropical forest succession. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 114: 114-120.
- [10] Zhou L L, Shalom A D D, Wu P F, Li S B, Jia Y Y, Ma X Q. Litterfall production and nutrient return in different-aged Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in South China. Journal of Forestry Research, 2015, 26(1): 79-89.
- [11] 李玉敏, 冯鹏飞. 基于第九次全国森林资源清查的中国竹资源分析. 世界竹藤通讯, 2019, 17(6): 45-48.
- [12] 袁佳丽,温国胜,张明如,张汝民,蔡先锋,曾莹莹,李洪吉,温星,朱弘.毛竹快速生长期的水势变化特征.浙江农林大学学报,2015,

32(5): 722-728.

- [13] Engelking B, Flessa H, Joergensen R G. Shifts in amino sugar and ergosterol contents after addition of sucrose and cellulose to soil. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(8): 2111-2118.
- [14] Liang C, Zhang X D, Rubert K F, Balser T C. Effect of plant materials on microbial transformation of amino sugars in three soil microcosms. Biology and Fertility of Soils, 2007, 43(6): 631-639.
- [15] Liu X S, Siemann E, Cui C, Liu Y Q, Guo X M, Zhang L. Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasion effects on litter, soil and microbial PLFA characteristics depend on sites and invaded forests. Plant and Soil, 2019, 438(1/2): 85-99.
- [16] Wang X, Sasaki A, Toda M, Nakatsubo T. Changes in soil microbial community and activity in warm temperate forests invaded by moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*). Journal of Forest Research, 2016, 21(5): 235-243.
- [17] 严淑娴,刘茗,刘彩霞,赵梦丽,邱巍,顾佳悦,冯歌林,高竞,蔡铃潇,徐秋芳.毛竹纯林土壤微生物多样性高于杉木纯林. 土壤学报:1-16. DOI: http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20220129.1232.002.html.
- [18] Chang E H, Chiu C Y. Changes in soil microbial community structure and activity in a cedar plantation invaded by moso bamboo. Applied Soil Ecology, 2015, 91: 1-7.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] Joergensen R G, Wichern F. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40 (12): 2977-2991.
- [21] Liu L, Gundersen P, Zhang T, Mo J M. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 31-38.
- [22] 范少辉,肖复明,汪思龙,苏文会,于小军,申正其.毛竹林细根生物量及其周转.林业科学,2009,45(7):1-6.
- [23] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, Campbell E E, Haddix M L, Wall D H, Parton W J. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. Nature Geoscience, 2015, 8(10): 776-779.
- [24] Spohn M, Klaus K, Wanek W, Richter A. Microbial carbon use efficiency and biomass turnover times depending on soil depth-Implications for carbon cycling. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 96: 74-81.
- [25] Moritz L K, Liang C, Wagai R, Kitayama K, Balser T C. Vertical distribution and pools of microbial residues in tropical forest soils formed from distinct parent materials. Biogeochemistry, 2009, 92(1/2): 83-94.
- [26] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 2014, 515(7528): 505-511.
- [27] Chen J H, Li S H, Liang C F, Xu Q F, Li Y C, Qin H, Fuhrmann J J. Response of microbial community structure and function to short-term biochar amendment in an intensively managed bamboo (*Phyllostachys praecox*) plantation soil: effect of particle size and addition rate. Science of the Total Environment, 2017, 574: 24-33.
- [28] Kögel-Knabner I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(2): 139-162.
- [29] Shao P S, Liang C, Lynch L, Xie H T, Bao X L. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: evidence from microbial biomarkers. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 131: 182-190.
- [30] Zhao Y Z, Liang C F, Shao S, Chen J H, Qin H, Xu Q F. Linkages of litter and soil C: N: P stoichiometry with soil microbial resource limitation and community structure in a subtropical broadleaf forest invaded by Moso bamboo. Plant and Soil, 2021, 465(1/2): 473-490.
- [31] Li J, Zhang X C, Luo J F, Lindsey S, Zhou F, Xie H T, Li Y, Zhu P, Wang L C, Shi Y L, He H B, Zhang X D. Differential accumulation of microbial necromass and plant lignin in synthetic versus organic fertilizer-amended soil. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 149: 107967.
- [32] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, Peng Y, Wang D Y, Yue K, Wu F Z, Yang Y S. The vertical distribution and control of microbial necromass carbon in forest soils. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(10): 1829-1839.