

DOI: 10.20103/j.stxb.202503250679

常学仁,王全超,沈成阳,孙凌云,朱鑫浩,张智琦,邓万刚,吴治澎.热带雨林不同植被恢复年限土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素.生态学报,2025,45(24): - .

Chang X R, Wang Q C, Shen C Y, Sun L Y, Zhu X H, Zhang Z Q, Deng W G, Wu Z P. Characteristics and influencing factors of soil microbial necromass carbon accumulation in tropical rain forest with different vegetation restoration years. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(24): - .

热带雨林不同植被恢复年限土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素

常学仁¹,王全超¹,沈成阳¹,孙凌云¹,朱鑫浩¹,张智琦¹,邓万刚¹,吴治澎^{1,2,*}

¹ 海南大学热带农林学院,海口 570228

² 海南大学南繁学院(三亚南繁研究院),三亚 572025

摘要:为探究热带雨林植被恢复过程中不同年限土壤微生物残体碳(Microbial Necromass Carbon, MNC)和土壤微生物对土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)的积累贡献以及影响因素,在研究区海南霸王岭国家森林公园选取植被恢复年限为 30 年(ZH30)、45 年(ZH45)、75 年(ZH75)天然次生林和原始雨林(YS),采集林下 0—20cm, 20—40cm, 40—100cm 土壤样品,分析土壤理化性质、土壤有机碳、微生物群落组成、真菌残体碳(Fungal Necromass Carbon, FNC)、细菌残体碳(Bacterial Necromass Carbon, BNC)以及 MNC 对 SOC 的积累贡献以及影响因素。结果表明:(1)随植被恢复年限的增加,三个土层的 SOC 含量均为先增加后下降,且均在 ZH75 时最高(6.68—19.12g/kg),在 YS 时最低(4.23—11.04g/kg),并沿土壤深度的增加而降低。(2)不同植被恢复年限的 FNC、BNC、MNC 含量范围分别为 1.51—4.55g/kg、0.12—0.72g/kg、1.63—5.91g/kg;随着植被恢复年限的增加,BNC、FNC、MNC 含量在 0—40cm 土层中显著降低,在 40—100cm 土层中下降不显著;在 0—100cm 土层中,FNC、BNC、MNC 含量总体上逐渐降低,ZH30 和 ZH45 下降显著。0—100cm 土层中不同植被恢复年限 FNC/SOC、BNC/SOC 和 MNC/SOC 分别为 18.9%—58%、1.1%—11.1%和 20.9%—67.8%。随土壤深度的增加,ZH30 和 YS 表层土壤 FNC/SOC、BNC/SOC 和 MNC/SOC 显著低于表下层土壤,ZH45 和 ZH75 总体上也表现出表层土壤贡献低于下层土壤的趋势;随植被恢复年限的增加,BNC/SOC 在 0—40cm 土层中显著降低,在 40—100cm 土层中下降不显著;FNC/SOC 和 MNC/SOC 在 0—100cm 土层中均表现为 ZH30>ZH45>YS>ZH75。(3)相关性分析和 RDA 分析结果显示,凋落物质量和有效磷(Available phosphorus, AP)是影响 MNC 积累的主要因素;AP、土壤速效钾(Available potassium, AK)、总氮(Total nitrogen, TN)与 MNC 显著正相关,影响了 MNC 在土壤中的动态分布;与 BNC 相比,FNC 主导了 MNC 对 SOC 的贡献。土壤微生物中担子菌门和变形菌门和 MNC 显著正相关,疣微菌门和 FNC/SOC、MNC/SOC 显著负相关。

关键词:热带雨林;土壤有机碳;植被恢复;微生物残体碳;土壤微生物

Characteristics and influencing factors of soil microbial necromass carbon accumulation in tropical rain forest with different vegetation restoration years

CHANG Xueren¹, WANG Quanchao¹, SHEN Chengyang¹, SUN Lingyun¹, ZHU Xinhao¹, ZHANG Zhiqi¹, DENG Wangang¹, WU Zhipeng^{1,2,*}

¹ School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China

² School of Breeding and Multiplication (Sanya Institute of Breeding and Multiplication), Hainan University, Sanya 572025, China

Abstract: To investigate the contributions of microbial necromass carbon (MNC) and soil microorganisms to soil organic carbon (SOC) accumulation and their influencing factors during tropical rainforest restoration, soil samples from the layers

基金项目:国家重点研发项目(2021YFD2200403-04);海南省自然科学基金高层次人才项目(425RC689)

收稿日期:2025-03-28; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: peter@hainanu.edu.cn

of 0—20cm, 20—40cm, and 40—100cm were collected from secondary forests with varying restoration periods (30 years: ZH30, 45 years: ZH45, 75 years: ZH75) and a primary rainforest (YS) in Hainan Bawangling National Forest Park. The soil physicochemical properties, SOC, microbial community composition, fungal necromass carbon (FNC), bacterial necromass carbon (BNC), and the contributions of MNC to SOC were analyzed. The results showed: (1) SOC content in all soil layers initially increased and then decreased with restoration time, peaking in ZH75 (6.68—19.12g/kg) and reaching the lowest in YS (4.23—11.04g/kg), while declining with soil depth. (2) The contents of FNC, BNC, and MNC across restoration periods ranged from 1.51 to 4.55g/kg, 0.12 to 0.72g/kg, and 1.63 to 5.91g/kg, respectively. With increasing restoration time, BNC, FNC, and MNC significantly decreased in the 0—40 cm layers but showed no significant decline in the 40—100cm soil. Across the 0—100cm depth, FNC, BNC, and MNC generally decreased, with significant reductions observed in ZH30 and ZH45. The FNC/SOC, BNC/SOC, and MNC/SOC ratios in the 0—100cm layers were 18.9% to 58%, 1.1% to 11.1%, and 20.9% to 67.8%, respectively. In ZH30 and YS, the surface layers exhibited lower FNC/SOC, BNC/SOC, and MNC/SOC ratios than the subsoil, while ZH45 and ZH75 also showed similar trends. The BNC/SOC ratio significantly decreased in the 0—40 cm soil with restoration time but remained stable in the 40—100 cm soil. The FNC/SOC and MNC/SOC ratios followed the trend ZH30>ZH45>YS>ZH75 across all depths. (3) Correlation and redundancy analysis (RDA) revealed that litter quality and available phosphorus (AP) were key drivers of MNC accumulation. AP, available potassium (AK), and total nitrogen (TN) positively correlated with MNC, influencing its spatial dynamics. FNC dominated MNC contributions to SOC compared to BNC. Basidiomycota and Proteobacteria abundance positively correlated with MNC, while Verrucomicrobia negatively correlated with FNC/SOC and MNC/SOC. These findings suggested the critical role of long term vegetation restoration and microbial community composition in enhancing SOC sequestration in tropical rainforest ecosystems.

Key Words: tropical rainforest; soil organic carbon; vegetation restoration; microbial necromass carbon; soil microorganism

陆地生态系统在 1 m 深度储存了大约 1550 Pg 的土壤有机碳 (Soil Organic Carbon, SOC), 其中一半储存在森林中, 在全球碳循环过程中发挥着重要作用^[1-2]。20 世纪以来, 热带森林受到人为砍伐与气候变化的影响, 生物多样性和生态系统功能受到严重威胁^[3]。在过去的几十年里, 中国在生态退化的山区进行大规模退耕还林工程, 促进了森林生态系统中的植被恢复, 同时这也增加了森林土壤碳固存^[4-5]。热带雨林自然植被恢复有利于提升生物多样性、改善土壤环境、提升土壤有机碳汇及其生态系统的多功能性^[6]。近年来, 微生物碳泵理论的提出, 强调了土壤微生物的代谢调控 SOC 的转化^[7]。微生物残体碳 (Microbial Necromass Carbon, MNC) 作为 SOC 的关键成分, 在其形成和稳定中起着至关重要的作用^[8]。植被恢复改变植物群落组成和生产力、土壤物理化学特性以及土壤微生物群落, 进而影响 MNC^[9]。因此, 深入研究 MNC 的含量与对 SOC 的积累贡献可以提高对 SOC 动态变化的理解, 这对预测森林生态系统中土壤碳库的稳定性和持久性至关重要。

在森林生态系统中, 植物通过凋落物输入直接影响土壤碳, 也可以被微生物分解和同化间接影响土壤碳^[10]。微生物通过细胞吸收-合成-生长-死亡途径调控残体碳的动态^[11]。研究表明, 土壤微生物的群落结构显著影响 MNC 的积累, MNC 的积累和周转的差异是地上生物量和土壤微生物共同作用的结果^[12]。在 0—20cm 森林土壤中, MNC 对 SOC 的贡献约为 35%, 随着土壤深度的增加, 其对 SOC 的贡献增加到 44% 左右^[8]。通常, MNC 表示为真菌残体碳 (Fungal Necromass Carbon, FNC) 和细菌残体碳 (Bacterial Necromass Carbon, BNC) 之和。FNC 和 BNC 的积累及其在 MNC 中的比例取决于环境条件和生态系统类型, 在森林生态系统中 FNC 的占 MNC 的 60%—80%^[13]。MNC 的积累和分解受生物和非生物因素的调节, 包括植被覆盖、凋落物输入、土壤物理化学性质等^[14]。这些因素可以通过直接影响土壤微生物群落的结构和代谢功能来影响 MNC 的

周转率和含量^[15],也可以通过改变土壤有机质的来源,间接影响土壤微生物活性和 MNC 对 SOC 积累贡献^[16]。MNC 在土壤中的周转时间相对较长,这对土壤碳的形成及稳定影响较大。然而,MNC 的积累与对 SOC 的贡献在植被恢复过程中的动态变化以及影响因素尚不清晰。

在森林植被恢复过程中,土壤类型、植被恢复年限及气候条件等因素共同决定了土壤碳含量和组成的动态变化^[17, 18]。越来越多证据表明,植被恢复不仅提高了 SOC 含量,同时增加了 MNC、BNC、FNC 对 SOC 的贡献。Bárcena 等^[19]通过 Meta 分析发现北欧森林 SOC 在近几年植被恢复后显著增加,同时也增加了 MNC 的含量^[20]。另外,也有研究发现黄土高原植被恢复增加了 MNC 的含量及 MNC 对 SOC 的贡献^[21]。然而,不同土壤深度中 SOC 的积累速率存在显著差异。深层土壤有机碳的积累速度较慢,需要的时间远远大于表层土壤,而深层土壤中却固存了超过一半的 SOC,并且具有更强的持久性。Pan 等^[22]研究表明,东北黑土区植被恢复后 MNC 对 SOC 的贡献显著增加,且微生物中真菌群落显著变化并显著影响着 MNC,但也有研究发现真菌会抑制微生物残体碳的积累^[23]。目前,MNC 对 SOC 贡献的研究主要集中在温带及亚热带等地区,对热带地区研究甚少,且大多数并未考虑微生物群落结构对 MNC 的影响。因此,深入研究热带雨林植被恢复过程中 SOC 及 MNC 的组成和变化规律,对森林土壤碳库的管理和预测具有重要意义。

海南热带雨林国家公园作为世界热带森林的重要组成部分,自上世纪 50 年代刀耕火种后,通过自然植被恢复措施,形成了以红锥为主的天然次生林和以粗毛野桐为优势树种的原始林。本研究以海南霸王岭热带雨林国家公园为研究区域,选取植被恢复不同年限的天然次生雨林和原始雨林 0—100cm 土壤为研究对象,旨在揭示植被恢复过程中 SOC 及 MNC 含量与组成的变化机制。通过探讨不同土层 SOC 与 MNC 含量及组成的关系,以期为进一步理解热带雨林植被恢复过程中土壤碳库的动态变化提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究区域位于海南省西南部霸王岭热带雨林国家公园(109°03′—109°17′E,18°57′—19°11′N),总面积 8444.3hm²。该区域地处热带北缘,是海南岛生物多样性最为丰富的地区之一,也是中国热带雨林生态系统的重要代表。研究区属于典型的热带季风气候,年平均气温为 21.3℃,气候温暖湿润,年平均降雨量达 1657mm,其中降水主要集中在 7 月至 10 月,占全年降水量的 70%以上。年平均湿度达 84.2%,为热带雨林的发育提供了优越的水热条件。研究区土壤类型以花岗岩为母质发育而成的砖红壤为主,砖红壤具有较高的酸性和较强的风化程度,土壤肥力较高,适合热带雨林植被的生长。山地红壤则因海拔较高,气温较低,土壤有机质积累更为显著。

霸王岭热带雨林国家公园的森林景观以天然林为主,占区域总面积的 70%以上,其余为经济林及少量的农田与荒地。天然林中,大部分为历史上因刀耕火种等人为干扰破坏后经自然更新形成的次生林,少部分为保存较为完好的原始山地雨林。次生林植被以红锥(*Castanopsis hystrix*)、黄杞(*Engelhardia roxburghiana*)和胡椒子叶柯(*Lithocarpus elaeagnifolius*)为主要建群种,这些树种具有较强的适应性和恢复能力,是次生林演替过程中的优势物种。原始山地雨林则以粗毛野桐(*Hancea hooleriana*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)和药用狗牙花(*Tabernaemontana bovina*)为代表。

1.2 样品采集与处理

在 2023 年 4 月—2023 年 5 月从海南霸王岭国家森林公园采集样品。自上世纪 50 年代以来,采样区域在没有人为干扰的森林中发生了次级演替,形成了一系列次级恢复阶段。基于空间代替时间的方法,构建了热带森林恢复时间序列,本研究选取植被恢复 30 年(ZH30)、45 年(ZH45)、75 年(ZH75)天然次生雨林以及超过 100 年的低地原始雨林(YS)为研究样地。每个样地布置 3 块面积 20m×20m 子样地,子样地间距大于 20 米且具有相似的坡度,海拔均在 400—500m 之间。土壤样品采集采用“S”型随机采样法,在每个子样地选取 3 个采样点,采集样点上方 1m×1m 凋落物装入密封袋。采集土壤深度 0—20cm(1)、20—40cm(2)、40—100cm

(3)范围内的土壤样品。在去除石砾、根系等杂物后,过 2mm 筛,用自封袋密封。一部分鲜土用于土壤微生物测定,另一部分土壤样品风干后进行其他理化性质等的测定。

1.3 样品处理及分析

1.3.1 土壤理化性质测定

土壤 SOC 采用重铬酸钾外加热法测定;土壤 pH 值用 pH 计测量(土壤与水的比例为 1:2.5);土壤含水量(SWC)以烘干称量法测定;地上凋落物含量(凋落物)以烘干称重法测量;土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定;土壤速效钾(AK)采用乙酸铵浸提并使用火焰光度计测定;土壤有效磷(AP)采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-HClO}_4$ 消解和 $\text{NH}_4\text{F-HCl}$ 萃取,并使用紫外分光光度计钼锑比色法测定^[24]。

1.3.2 微生物残体碳的测定

氨基糖通常用作生物标志物,可用于计算土壤 MNC。采用气相色谱仪(Agilent 7820,美国)测定氨基糖中氨基葡萄糖(GluN)、氨基半乳糖(GalN)、氨基甘露糖(ManN)和胞壁酸(MurA)的含量。由于 GluN 存在于真菌和细菌细胞壁中,MurN 仅存在于细菌细胞壁中,因此,GluN 和 MurA 可用于评估真菌和细菌衍生的 MNC 含量。真菌残体碳(FNC)、细菌残体碳(BNC)和微生物残体碳(MNC)利用以下公式计算^[25]:

$$\text{FNC} = (\text{GluN}/179.17 - 2 \times \text{MurA}/251.23) \times 179.17 \times 9$$

$$\text{BNC} = \text{MurA} \times 45$$

$$\text{MNC} = \text{FNC} + \text{BNC}$$

式中,179.17 为 GluN 的分子量;251.23 为和 MurA 的分子量;2 为胞壁酸和氨基葡萄糖在细胞中的摩尔比;9 为 GluN 到真菌残体碳的转换值;45 为 MurA 到细菌残体碳的转换值。总氨基糖含量为三个土壤深度氨基糖含量总和。

1.3.3 微生物群落组成分析

使用由广东美格生物技术有限公司(中国广州)提供的试剂盒(Omega Bio-Tek,GA,USA),按照制造商的说明从土壤样品中提取 DNA。用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的完整性和纯度,检测合格的样品中加入引物并采用超声破碎仪进行随机打断,将打断后的片段 DNA 使用 Illumina HiSeq 2500 平台进行宏基因组测序分析。这些数据经过质控、序列组装、ORF 及非编码基因预测、聚类以及物种注释等得到微生物群落的数据进行处理。

本研究关联的主要细菌有酸杆菌门(Acidobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、蓝细菌门(Cyanobacteria)等,主要真菌有担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)、毛霉菌门(Mucoromycota)等。

1.4 数据处理与分析方法

本试验利用 Excel 2010 软件整理数据,用 SPSS 27.0 软件对数据进行统计分析。对各试验指标采用单因素方差分析,用 Duncan 法进行不同土层和不同样地间的差异比($P=0.05$)。采用 Origin 2024 软件绘图,图表中数据为平均值 $\pm$ 标准差。采用 Canoco 5.0 软件作冗余分析(Redundancy analysis,RDA),描述土壤碳库组成与环境因子的关系。

2 结果与分析

2.1 不同植被恢复阶段土壤理化性质与有机碳的分布特征

由表 1 可知,TN 含量随着植被恢复先增加后减小,在 ZH45 时最大($(1.77 \pm 0.15) \text{ g/kg}$),并表现出随土壤深度增加而递减的垂直分布特征。AK 含量沿恢复年限增加,在 ZH75 达到最大($(103.13 \pm 2.79) \text{ g/kg}$),显著高于其他恢复阶段,也呈现出随土壤深度增加而递减的趋势。表层土壤 AP 含量在 ZH30 时最大($(1.71 \pm 0.16) \text{ g/kg}$),且随着植被恢复进行含量逐渐降低。ZH30 和 ZH45 中表层 SWC 低于深层土壤,而 ZH75 表层 SWC 为 25.46%显著高于深层($17.04\% \pm 0.93\%$)。所有样地土壤 pH 值均稳定在酸性范围(4.54—5.23),且随

植被恢复变化不显著。

表 1 不同植被恢复年限各土壤深度理化性质

Table 1 Physicochemical properties of soil depth in different vegetation restoration years

样地类型 Land type	土壤深度 Soil depth	土壤含水量 SWC/%	pH	速效钾 AK/(mg/kg)	有效磷 AP/(mg/kg)	总氮 TN/(g/kg)	凋落物 LT/(g/m ²)
ZH30	0—20cm	19.23±1.91Bb	4.57±0.18Ab	70.77±1.54Ca	1.71±0.16Aa	1.7±0.19Ba	17.48±0.47B
	20—40cm	22.39±1.15Aa	4.96±0.09Aa	54.85±0.57Bb	1.47±0.04Ab	0.64±0.08Ab	
	40—100cm	23.09±0.29Aa	4.89±0.09Aa	55.57±6.52Cb	1.45±0.01Ab	0.45±0.03Ab	
ZH45	0—20cm	19.77±1.41Bb	4.78±0.31Aa	91.17±3.14Ba	1.53±0.03Ba	1.77±0.15Ab	17.09±1.26C
	20—40cm	21.20±1.74Aab	5.23±0.61Aa	57.92±1.48Bb	1.31±0.17Aab	0.78±0.15Ab	
	40—100cm	22.66±0.89Aa	4.96±0.36Aa	42.70±4.71Bc	1.17±0.10Bb	0.58±0.16Aa	
ZH75	0—20cm	25.46±0.97Aa	4.82±0.06Aa	103.13±2.79Aa	1.52±0.07Ba	1.46±0.45ABa	17.17±0.94C
	20—40cm	20.77±1.71Ab	4.89±0.17Aa	79.22±4.30Ab	1.31±0.04Ab	0.69±0.14Ab	
	40—100cm	17.04±0.93Bc	5.05±0.24Aa	63.63±1.18Ac	1.25±0.02Bb	0.47±0.12Ab	
YS	0—20cm	14.97±0.93Ca	4.54±0.04Aa	48.25±0.34Da	1.24±0.05Ca	1.22±0.07Ba	10.49±0.82A
	20—40cm	15.41±0.5Bb	4.62±0.29Aa	36.39±0.83Cb	1.25±0.13Aa	0.63±0.1Ab	
	40—100cm	22.39±1.01Ab	4.57±0.12Aa	47.30±0.57Ca	1.18±0.05Ba	0.50±0.01Ab	

表中数据为平均值±标准差($n=3$),大写字母为同一土层不同年限之间差异,小写字母为同一年限不同土层之间差异($P<0.05$); ZH30:植被恢复 30 年 vegetation restoration 30 years; ZH45:植被恢复 45 年 vegetation restoration 45 years; ZH75:植被恢复 75 年 vegetation restoration 75 years; YS:原始雨林 primeval rainforest; SWC:土壤含水量 Soil Water Content; AK:速效钾 Available potassium; AP:有效磷 Available phosphorus; TN:总氮 Total nitrogen

由图 1 可知,在植被恢复的 4 个阶段中,SOC 含量随土壤深度增加显著降低 ($P<0.05$)。0—20cm 土壤 SOC 含量比 40—100cm 深层土壤高 1.6—4.0 倍,这一垂直分布特征在 ZH30 表现最显著。在 0—100 cm 土壤中,SOC 含量随植被恢复年限增加呈现先上升后下降的趋势,并在 ZH75 时达到最大(6.68—19.12g/kg)。SOC 在 0—20cm,20—40cm,40—100cm 土壤中最小值分别为 YS(11.04±0.24g/kg)、YS(5.32±0.22g/kg)和 ZH30(18.07±0.08g/kg)。

2.2 不同植被恢复年限土壤微生物残体碳的分布及其对土壤有机碳的贡献

由图 2 可知,土壤中 FNC、BNC、MNC 含量范围分别为 1.51—4.55g/kg、0.12—0.72g/kg、1.63—5.91g/kg。随着土壤深度增加,土壤中 FNC、BNC、MNC 含量总体上逐渐降低,其中 ZH30 和 ZH45 下降显著,ZH75 和 YS 下降不显著。随着植被恢复年限的增加,BNC、FNC、MNC 在 0—40cm 土层中含量显著降低,但在 40—100cm 土壤中下降不显著。总微生物残体碳含量随着植被恢复逐渐降低,ZH30 含量最高(12.00±1.18g/kg),YS 中含量最低(5.96±1.12g/kg)。

由图 3 可知,0—100cm 土层中不同植被恢复年限下壤真菌残体碳对土壤有机碳的贡献 FNC/SOC、土壤细菌残体碳对土壤有机碳的贡献 BNC/SOC 和微生物残体碳对土壤有机碳的贡献 MNC/SOC 分别为 18.9%—58%、1.1%—11.1%和 20.9%—67.8%。随土壤深度的增加,ZH30 和 YS 表层土壤 FNC/SOC、BNC/SOC 和

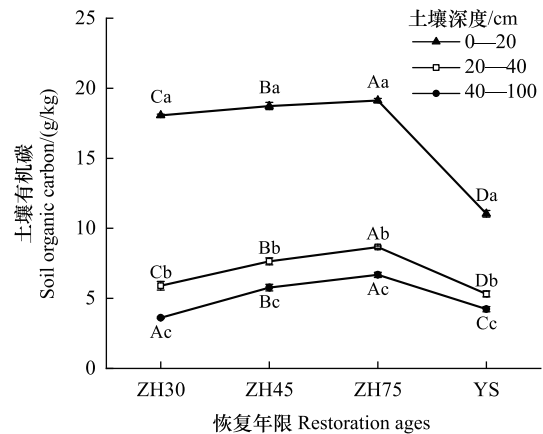


图 1 不同植被恢复年限下土壤有机碳含量的变化

Fig.1 Contents of soil organic carbon in different vegetation restoration years

图中数据为平均值±标准差($n=3$),大写字母为同一土层不同年限之间差异,小写字母为同一年限不同土层之间差异;ZH30:植被恢复 30 年 vegetation restoration 30 years; ZH45:植被恢复 45 年 vegetation restoration 45 years; ZH75:植被恢复 75 年 vegetation restoration 75 years; YS:原始雨林 primeval rainforest

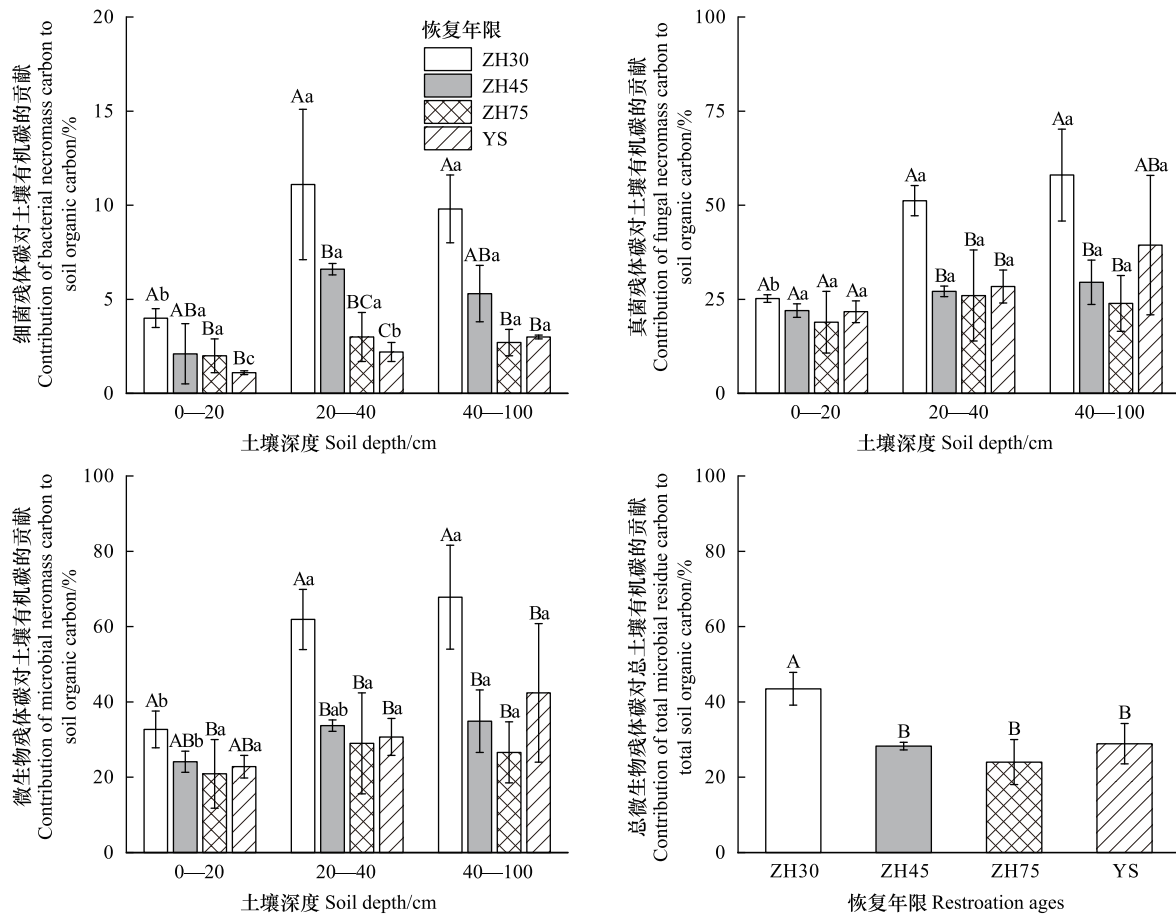


图3 不同植被恢复年限下微生物残体碳对土壤有机碳贡献的变化

Fig.3 Variations of contribution microbial necromass carbon to soil organic carbon in different vegetation restoration years

图中数据为平均值±标准差 ($n=3$), 大写字母为同一土层不同年限之间差异, 小写字母为同一年限不同土层之间差异

时达到最大丰度 11.1%。

2.4 土壤有机碳及微生物残体碳与环境因子的关系

相关性分析表明(图5), SOC 和绿弯菌门为显著负相关关系 ($P<0.001$), 和 AK、AP、TN 为显著正相关关系 ($P<0.01$), 和毛霉菌门、变形菌门、疣微菌门为显著正相关关系 ($P<0.05$)。MNC、FNC 和变形菌门为显著正相关关系, MNC 和担子菌门为显著正相关关系。BNC 和 AP 为显著正相关关系, MNC、FNC 和 AP、AK、TN、SOC 为显著正相关关系 ($P<0.05$), MNC/SOC、FNC/SOC 和 SOC、疣微菌门为显著负相关关系 ($P<0.05$)。由图6可知, TN 与 MNC ($R^2=0.46, P<0.001$)、AP 与 MNC ($R^2=0.58, P<0.001$)、AK 与 MNC ($R^2=0.31, P<0.05$) 显著正相关。SOC 与 MNC ($R^2=0.54, P<0.001$) 显著正相关。

利用土壤理化性质, 凋落物质量, 土壤微生物群落等作为环境变化因子, 对土壤碳组分进行 RDA 分析(图7), 结果表明, 环境变量解释了热带雨林植被恢复过程中土壤碳库组成的 98.76%, 主成分一解释了土壤有机碳库及微生物残体碳变化的 85.46%, 主成分二解释了土壤有机碳库及微生物残体碳变化的 13.29%。

3 讨论

3.1 植被恢复过程中土壤有机碳及微生物残体碳的变化特征

我们的结果表明, 植被恢复增加了 SOC 的含量, 这与许多研究结果一致^[26]。SOC 的增加主要源于植被恢复后凋落物质量的增加等因素^[27]。此外, 不同恢复阶段 SOC 呈现垂直分布差异, SOC 含量随土层加深逐

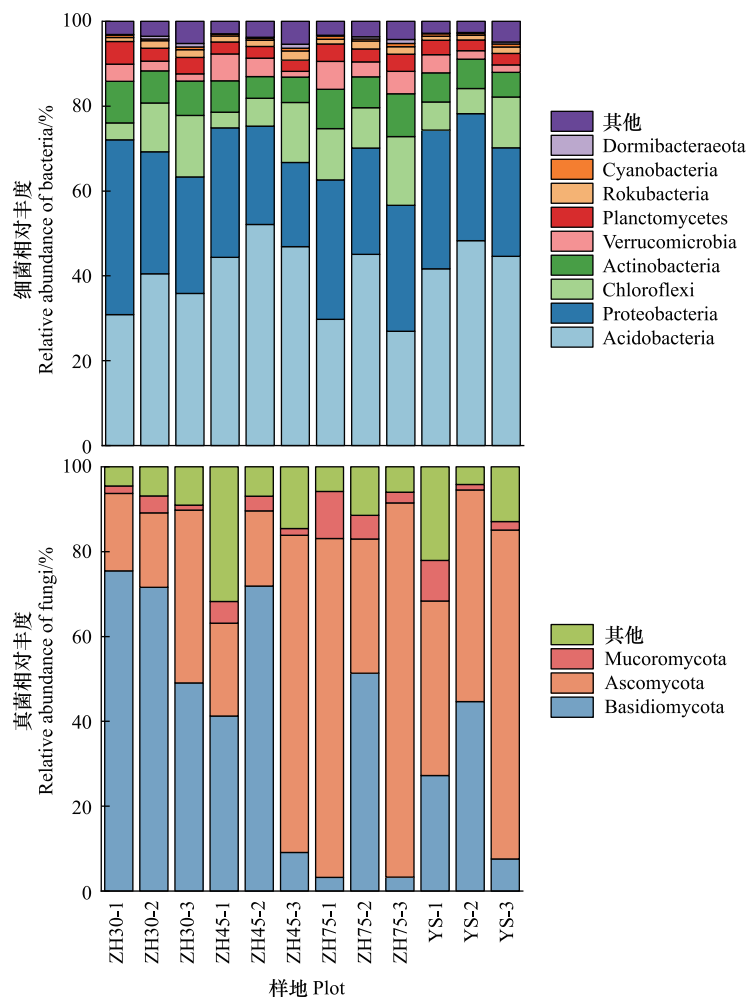


图 4 不同植被恢复年限下土壤微生物相对丰度

Fig.4 Relative abundance of soil microorganisms in different years of vegetation restoration

Acidobacteria; 酸杆菌门; Actinobacteria; 放线菌门; Proteobacteria; 变形菌门; Verrucomicrobia; 疣微菌门; Planctomycetes; 浮霉菌门; Chloroflexi; 绿弯菌门; Dormibacteraeota; 多米杆菌门; Cyanobacteria; 蓝细菌门; Basidiomycota; 担子菌门; Ascomycota; 子囊菌门; Mucoromycota; 毛霉菌门; Others; 其他菌门

渐降低,主要源于表层凋落物的优先分解转化进入土壤碳库^[28]。SOC 与土壤养分之间存在紧密的耦合关系, AK、AP、TN 的稳定增加促进 SOC 的积累,这与其他气候区的研究结果一致^[29]。此外,pH 降低改变微生物群落及养分循环进而调控土壤碳的周转^[30]。

在本研究中,我们发现随着恢复年限和土壤深度增加,MNC、BNC、FNC 含量总体上显著降低。而在以往的研究中,植被恢复 0—30 年左右 MNC 含量逐渐升高,在恢复几十年以后 MNC 的积累呈现下降趋势^[20—31]。这是由于随植被恢复年限增加,地上凋落物归还量降低,并且随土壤深度增加,植物来源的碳输入逐渐减少^[32]。本研究发现土壤 FNC、BNC、MNC 与 TN 和 AP 与显著相关,TN 和 AP 含量随着植被恢复显著下降($P < 0.05$)。充足得到养分会加速 MNC 在土壤中积累,而氮磷元素的匮乏会限制 MNC 的保留^[33]。由于随着恢复年限增加,土壤养分含量总体上下降,在养分水平较高的土壤中,由于微生物生物量的快速周转,更多的 MNC 被矿物吸附固定^[34]。同时,更高的养分条件也促进了微生物生长代谢过程,降低了微生物碳利用效率,这促进了 MNC 在土壤中的累积^[35]。在微生物残体碳组成中,FNC 占 MNC 主要部分,这与许多研究的结果一致^[36—37]。FNC 主要与来自新鲜植物凋落物中的纤维素、半纤维素等难分解大分子,并且 FNC 的分解比 BNC

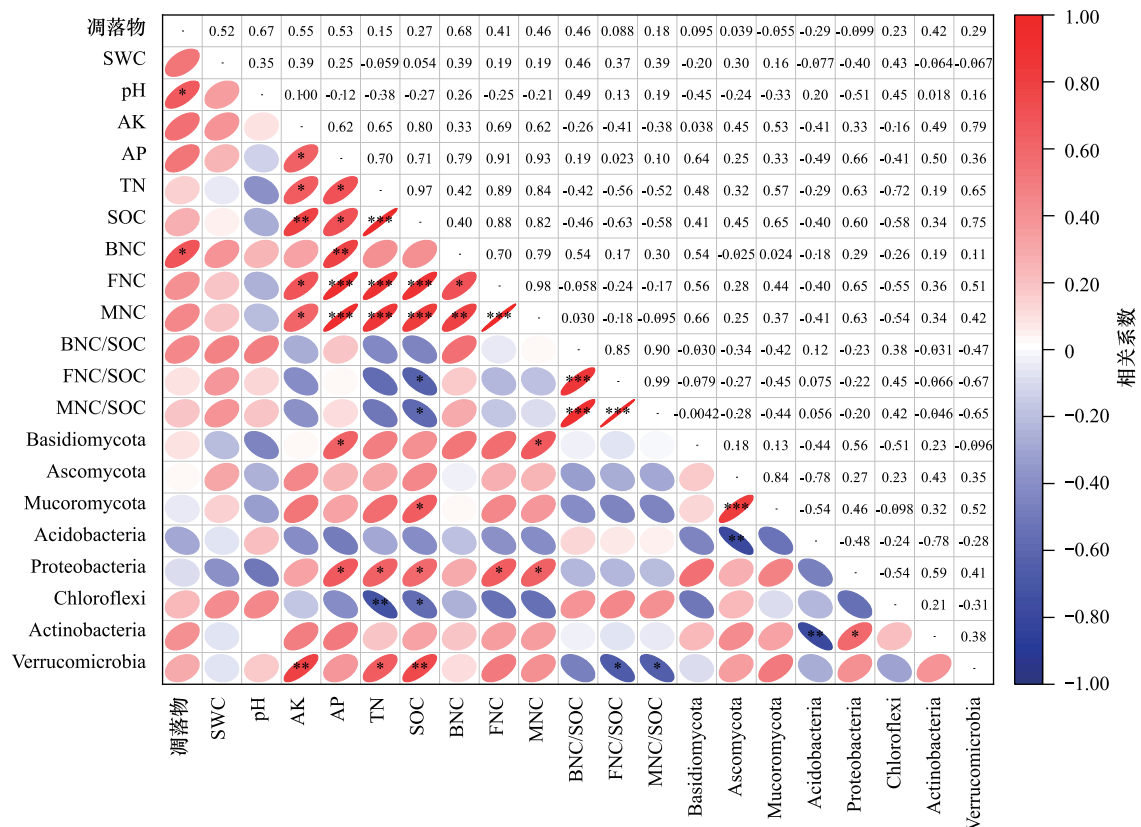


图5 土壤有机碳、微生物残体碳与环境因子的相关性分析

Fig.5 Correlation analysis of microbial necromass carbon, soil organic matter and environmental factors

* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$; SWC: 土壤含水量 Soil Water Content; AK: 速效钾 Available potassium; AP: 有效磷 Available phosphorus; TN: 总氮 Total nitrogen; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; BNC: 细菌残体碳 Bacterial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 Fungal necromass carbon; MNC: 微生物残体碳 Microbial necromass carbon; Acidobacteria: 酸杆菌门; Actinobacteria: 放线菌门; Proteobacteria: 变形菌门; Verrucomicrobia: 疣微菌门; Chloroflexi: 绿弯菌门; Basidiomycota: 担子菌门; Ascomycota: 子囊菌门; Mucoromycota: 毛霉菌门

的分解速率慢^[38—39]。在前人的研究中,与细菌相比,真菌更适应酸性土壤,土壤 pH 的降低更有利于 FNC 的积累^[40],这与我们的研究结果一致。尽管真菌的残体相对稳定,但在一定条件下也可被其他真菌和细菌分解。相对于细菌,真菌周转速率较低,但碳利用率更高,这也是影响土壤微生物残体碳分布的重要因素^[9]。在 0—100cm 土层中,ZH30 的土壤 MNC、FNC、BNC 均高于其他恢复年限。随着植被恢复年限的增加,真菌分解木质素残体逐渐成为土壤微生物活动的主要部分^[31]。在本研究中,虽然 FNC 是 MNC 的主要组成部分,但凋落物的质量减少,真菌残体碳的含量降低速率并不显著。这可能是由于 FNC 在土壤中相对稳定,且真菌的碳利用效率范围更高,导致 FNC 的产量更高^[41]。

3.2 植被恢复过程中土壤微生物残体碳对土壤有机碳贡献的影响因素

植被恢复后,MNC 对 SOC 的贡献沿着森林恢复时间序列下降。MNC 含量随土壤深度增加稳步下降,这是由于表层土壤中较高的养分水平、较高的微生物合成代谢和快速的微生物量周转^[42]。但 MNC 对 SOC 的积累随着土壤深度的增加而增加,这一结果表明 MNC 的持久性和稳定性相对较高,暗示了微生物衍生的 SOC 在深层土壤中的重要性。在植被恢复的初始阶段,增加的植物丰富度促进更有效的微生物生长并加速植物凋落物的分解与同化,在长期恢复以后,植物凋落物输入增加,SOC 中来源于缓慢分解的植物残留物的比例大于微生物衍生碳的比例^[43]。在本研究中,ZH30 中 MNC 对 SOC 的贡献显著高于 ZH45 和 ZH75,在这一演替过程中,由于恢复年限越久,凋落物和有机质的化学性质比较稳定,这使得微生物更难将其分解和利用,减慢了

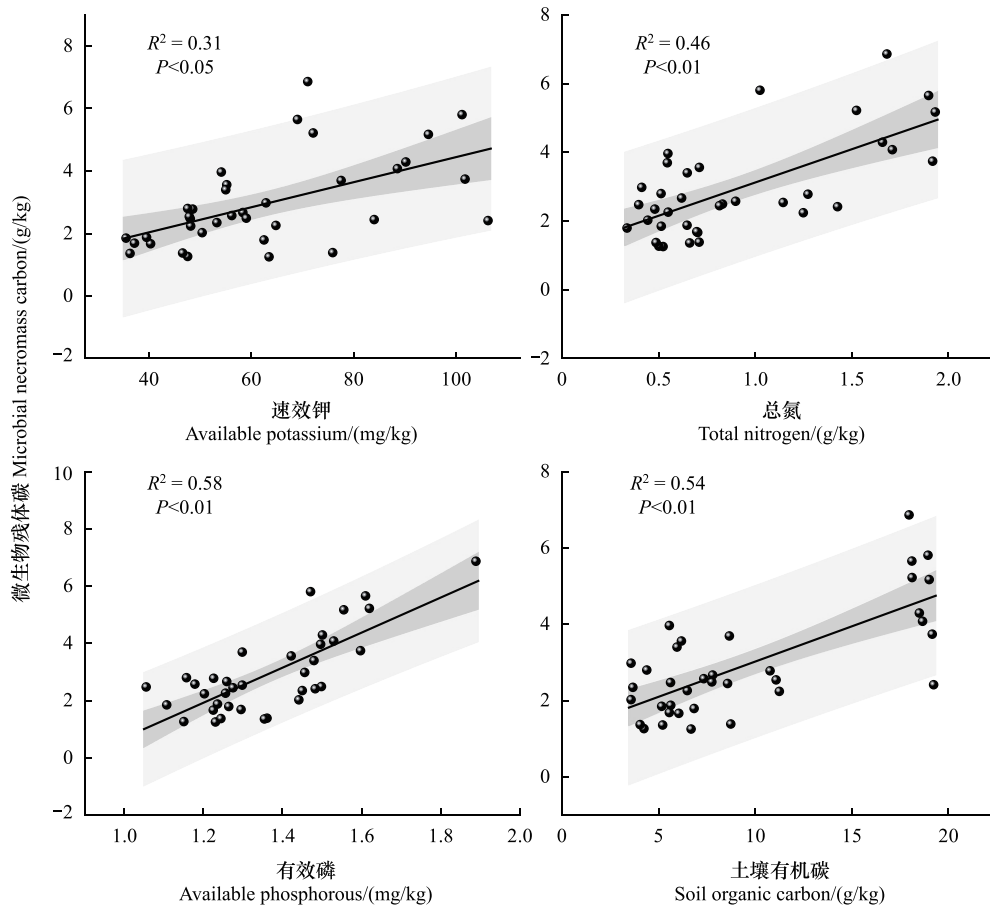


图6 土壤有机碳及理化性质与微生物残体碳的关系

Fig.6 Relationship between soil organic carbon, physicochemical properties and microbial necromass carbon

图中深色阴影区域表示 95% 的置信区间, 浅色阴影区域表示 95% 的预测区间

微生物活性和微生物量的产生^[44–45]。ZH30 和 ZH45 中 MNC 对 SOC 的贡献高于 YS, 这表明 MNC 在恢复中期比 SOC 产生的更快, 而 SOC 降解的速度相对更慢^[46]。此外, MNC 对恢复时间越久的 SOC 的贡献较低可能是由于植物凋落物的 C 与 N 比率较高^[47]。当土壤中可利用的营养元素不足的情况下, 土壤微生物也会重新利用 MNC 来获取所需养分^[48]。MNC 对 SOC 的贡献和 MNC 的积累随着土壤 pH 值的增加而减少, 主要是由于高土壤酸度刺激真菌的生长从而促进 FNC 的积累, 并且与 BNC 相比, FNC 分解速率缓慢^[49]。凋落物来源的碳与土壤微生物群落以及植被类型对土壤和微生物群落的影响密切相关^[50]。真菌是碳循环和碳封存中参与度最高的生物, 土壤真菌中子囊菌门和担子菌门的平衡有利于 SOC 积累^[51]。在本研究中担子菌门与 MNC 存在显著的正相关关系, 而子囊菌门与 MNC 不显著。担子菌门的相对丰度随恢复进行减少, 担子菌门与其胞外酶共同影响着土壤微生物从生长缓慢的寡营养类群向快速生长的共生营养类群的转变, 最终导致 MNC 的含量下降^[52]。而子囊菌门的相对丰度差异很大, 其相对丰度随植被恢复年限增加而增加, 意味着更多的植物凋落物被降解, 这和土壤有机碳的含量趋势一致。随着植被恢复的进行, 森林生态系统微生境和土壤性质发生变化, 进一步影响土壤微生物的代谢^[48]。在植被恢复的后期, 竞争性更强的微生物可能占据主导地位, 使得其他微生物群落减少, 进而导致微生物残体碳的减少。

4 结论

本研究对热带雨林不同植被恢复年限的 MNC 含量分布及其对 SOC 的贡献发现, SOC 的积累随植被恢复

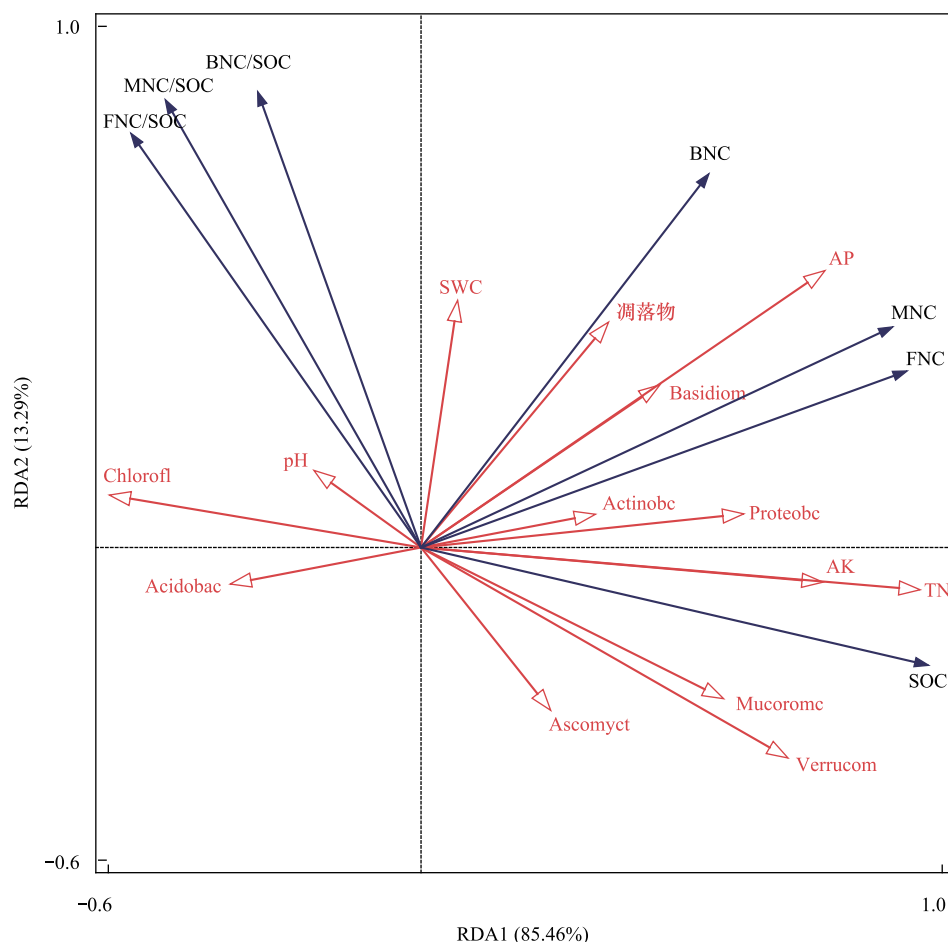


图 7 凋落物质量、土壤性质以及土壤微生物作为土壤碳库预测因子的冗余分析

Fig.7 Redundant analysis of litter mass, soil properties and soil microorganisms as predictors of soil carbon pool

进行先增加后降低,然而,随植被恢复年限增加,MNC 含量及其对 SOC 的贡献并未增加。在 0—40cm 土壤中,SOC 及 MNC 含量随着土壤深度增加而降低。FNC 在 MNC 的积累过程中占主要地位,MNC 对 SOC 的贡献沿着剖面变化并不显著,主要因为 MNC 含量与 SOC 含量在土壤剖面上变化趋势一致。土壤 AK、AP、TN 和 SOC 促进了 MNC 的积累,微生物群落中担子菌门、变形菌门直接影响了 MNC 的积累,疣微菌门通过促进土壤 AK 和 SOC 的积累抑制了 MNC 对 SOC 的贡献。本研究结果有助于深入了解海南热带雨林植被恢复中土壤有机碳的演化机制。

参考文献 (References):

- [1] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 2014, 65(1): 10-21.
- [2] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423-436.
- [3] Liang J J, Crowther T W, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze E D, McGuire A D, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett C B, Glick H B, Hengeveld G M, Nabuurs G J, Pfautsch S, Viana H, Vibrans A C, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson J V, Chen H Y H, Lei X D, Schelhaas M J, Lu H C, Gianelle D, Parfenova E I, Salas C, Lee E, Lee B, Kim H S, Bruehlheide H, Coomes D A, Piotto D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavaní R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle E B, Neldner V J, Ngugi M R, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski A M, Peri P L, Gonnadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin E H, Marshall A R, Rovero F, Bitariho R, Niklaus P A, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang N L, Ferreira L V, Odeke D E, Vasquez R M, Lewis S L, Reich P B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global

- forests. *Science*, 2016, 354(6309): aaf8957.
- [4] Huang L, Liu J Y, Shao Q Q, Xu X L. Carbon sequestration by forestation across China: past, present, and future. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2012, 16(2): 1291-1299.
- [5] Ning K, Chen J, Li Z W, Liu C, Nie X D, Liu Y J, Wang L X, Hu X Q. Land use change induced by the implementation of ecological restoration Programs increases future terrestrial ecosystem carbon sequestration in red soil hilly region of China. *Ecological Indicators*, 2021, 133: 108409.
- [6] Zhang Q Y, Jia X X, Wei X R, Shao M G, Li T C, Yu Q. Total soil organic carbon increases but becomes more labile after afforestation in China's Loess Plateau. *Forest Ecology and Management*, 2020, 461: 117911.
- [7] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [8] Wang B R, An S S, Liang C, Liu Y, Kuzyakov Y. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108422.
- [9] Shi J W, Deng L, Wu J Z, Bai E, Chen J, Shangguan Z P, Kuzyakov Y. Soil organic carbon increases with decreasing microbial carbon use efficiency during vegetation restoration. *Global Change Biology*, 2024, 30(12): e17616.
- [10] Cheng X R, Zhang Y L, Xu H D. Conversion of monoculture plantation to two-aged mixed plantation enhances soil organic carbon via increased microbial residue carbon accrual. *Catena*, 2024, 247: 108555.
- [11] Liang C. Microbial necromass on the rise: the growing focus on its role in soil organic matter development. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 108000.
- [12] Ma S H, Zhu B, Chen G P, Ni X F, Zhou L H, Su H J, Cai Q, Chen X, Zhu J L, Ji C J, Li Y D, Fang J Y. Loss of soil microbial residue carbon by converting a tropical forest to tea plantation. *Science of The Total Environment*, 2022, 818: 151742.
- [13] Yuan X J, Qi Y C, Guo Y, Dong Y S, Peng Q, Yan Z Q, Li Z L, Dong R Y, Zheng Y L. Effect of 9-year water and nitrogen additions on microbial necromass carbon content at different soil depths and its main influencing factors. *Science of The Total Environment*, 2024, 954: 176825.
- [14] Zhang M L, Che R X, Cheng Z B, Zhao H K, Wu C W, Hu J M, Zhang S, Liu D, Cui X Y, Wu Y B. Decades of reforestation significantly change microbial necromass, glomalin, and their contributions to soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 346: 108362.
- [15] Zhou X Q, Guo Z Y, Chen C R, Jia Z J. Soil microbial community structure and diversity are largely influenced by soil pH and nutrient quality in 78-year-old tree plantations. *Biogeosciences*, 2017, 14(8): 2101-2111.
- [16] Yang Y, Wang B R, Dou Y X, Xue Z J, Sun H, Wang Y Q, Liang C, An S S. Advances in the research of transformation and stabilization of soil organic carbon from plant and microbe. *The Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 111-123.
- [17] Li D J, Niu S L, Luo Y Q. Global patterns of the dynamics of soil carbon and nitrogen stocks following afforestation: a meta-analysis. *New Phytologist*, 2012, 195(1): 172-181.
- [18] Laganière J, Angers D A, Paré D. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 439-453.
- [19] Bárcena T G, Kier L P, Vesterdal L, Stefúnsdóttir H M, Gundersen P, Sigurdsson B D. Soil carbon stock change following afforestation in Northern Europe: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2393-2405.
- [20] Su Z X, Zhong Y, Zhu X Y, Wu Y, Shen Z F, Shangguan Z P. Vegetation restoration altered the soil organic carbon composition and favoured its stability in a Robinia pseudoacacia plantation. *Science of The Total Environment*, 2023, 899: 165665.
- [21] Balesdent J, Basile-Doelsch I, Chadoeuf J, Cornu S, Derrien D, Fekiacova Z, Hatté C. Atmosphere-soil carbon transfer as a function of soil depth. *Nature*, 2018, 559(7715): 599-602.
- [22] Pan L, Wang X W. Reforestation in northeastern China increased the soil microbial necromass carbon accumulation by influencing glomalin and enzyme activities. *Organic Geochemistry*, 2025, 204: 104983.
- [23] 肖胜生, 房焕英, 徐佳文, 常梦琦, 秦晓蕾, 彭文杰, 刘洪光, 沈发兴. 侵蚀区植被恢复过程中土壤有机碳稳定性的研究进展. *水土保持学报*, 2022, 36(5): 1-8.
- [24] Khan K S, Mack R, Castillo X, Kaiser M, Joergensen R G. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios. *Geoderma*, 2016, 271: 115-123.
- [25] 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.
- [26] Cao Z W, Fang X, Xiang W H, Lei P F, Peng C H. The vertical differences in the change rates and controlling factors of soil organic carbon and total nitrogen along vegetation restoration in a subtropical area of China. *Sustainability*, 2020, 12(16): 6443.
- [27] Zhao F Z, Sun J, Ren C J, Kang D, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Land use change influences soil C, N and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10195.
- [28] 井艳丽, 李旭华, 张袁, 张馨月, 刘美, 冯秋红. 间伐对川西亚高山云杉人工林土壤微生物残体碳积累的影响. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 169-176.
- [29] 常博然, 陈茹岚, 王彪, 蓝天, 邓琳, 薛会英. 藏东南折拉山不同林分类型土壤有机碳及其组分分布特征. *生态环境学报*, 2024, 33(10): 1495-1505.

- [30] Rath K M, Rousk J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 108-123.
- [31] 张羽涵, 李瑶, 周玥, 刘春晖, 安韶山. 宁南山区不同恢复年限柠条林地土壤微生物残体碳沿剖面分布特征. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 161-168.
- [32] Hao H X, Di H Y, Jiao X, Wang J G, Guo Z L, Shi Z H. Fine roots benefit soil physical properties key to mitigate soil detachment capacity following the restoration of eroded land. *Plant and Soil*, 2020, 446(1): 487-501.
- [33] Shao P S, Lynch L, Xie H T, Bao X L, Liang C. Tradeoffs among microbial life history strategies influence the fate of microbial residues in subtropical forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108112.
- [34] Müller K, Marhan S, Kandeler E, Poll C. Carbon flow from litter through soil microorganisms: From incorporation rates to mean residence times in bacteria and fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 187-196.
- [35] 马进鹏, 吴梦瑶, 张雅琪, 庞丹波, 陈林, 李学斌, 陈应龙. 宁夏不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素. *生态学报*, 2024, 44(20): 9300-9313.
- [36] 秦冬锐, 黄懿梅, 黄倩, 徐凤璟, 申继凯. 黄土高原典型林草地不同土层微生物残体碳对土壤有机碳组分的贡献及其影响因素. *环境科学*, 2024, DOI:10.13227/j.hjxx.202408038
- [37] 窦艳星, 王宝荣, 廖娇娇, 薛志婧, 侯琳, 安韶山, 张硕新. 黄土高原不同人工林型微生物残体碳对土壤有机碳组分的积累贡献及影响因素. *生态学报*, 2024, 44(13): 5494-5507.
- [38] 周玥, 李娅芸, 李娜, 李会军, 张羽涵, 安韶山, 王宝荣. 黄土丘陵区降水变化下草地土壤微生物残体碳对土壤有机碳组分的贡献及其影响因素. *应用生态学报*, 2024, 35(9): 2592-2598.
- [39] Xu S, Song X Y, Zeng H, Wang J J. Soil microbial necromass carbon in forests: a global synthesis of patterns and controlling factors. *Soil Ecology Letters*, 2024, 6(4): 240237.
- [40] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils-Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [41] Luo R Y, Kuzyakov Y, Zhu B, Qiang W, Zhang Y, Pang X Y. Phosphorus addition decreases plant lignin but increases microbial necromass contribution to soil organic carbon in a subalpine forest. *Global Change Biology*, 2022, 28(13): 4194-4210.
- [42] 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.
- [43] 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.
- [44] Malik A A, Puissant J, Buckeridge K M, Goodall T, Jehmlich N, Chowdhury S, Gweon H S, Peyton J M, Mason K E, van Agtmaal M, Bland A, Clark I M, Whitaker J, Pywell R F, Ostle N, Gleixner G, Griffiths R I. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes. *Nature Communications*, 2018, 9: 3591.
- [45] Wang B R, Liang C, Yao H J, Yang E N, An S S. The accumulation of microbial necromass carbon from litter to mineral soil and its contribution to soil organic carbon sequestration. *Catena*, 2021, 207: 105622.
- [46] 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.
- [47] Chen G P, Ma S H, Tian D, Xiao W, Jiang L, Xing A J, Zou A L, Zhou L H, Shen H H, Zheng C Y, Ji C J, He H B, Zhu B, Liu L L, Fang J Y. Patterns and determinants of soil microbial residues from tropical to boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108059.
- [48] Cui J, Zhu Z K, Xu X L, Liu S L, Jones D L, Kuzyakov Y, Shibistova O, Wu J S, Ge T D. Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C: N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107720.
- [49] Grosso F, Bååth E, De Nicola F. Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: Effects of C/N ratio and soil pH. *Applied Soil Ecology*, 2016, 108: 1-7.
- [50] Liu Y L, Zhu G Y, Hai X Y, Li J W, Shanguan Z P, Peng C H, Deng L. Long-term forest succession improves plant diversity and soil quality but not significantly increase soil microbial diversity: Evidence from the Loess Plateau. *Ecological Engineering*, 2020, 142: 105631.
- [51] Manici L M, Caputo F, Fornasier F, Paletto A, Ceotto E, De Meo I. Ascomycota and Basidiomycota fungal Phyla as indicators of land use efficiency for soil organic carbon accrual with woody plantations. *Ecological Indicators*, 2024, 160: 111796.
- [52] Yang Y, Li T, Wang Y Q, Dou Y X, Cheng H, Liu L X, An S S. Linkage between soil ectoenzyme stoichiometry ratios and microbial diversity following the conversion of cropland into grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 314: 107418.