

鼎湖山森林演替和海拔梯度上的土壤微生物生物量碳氮变化

柳 杨^{1,2,3} 何先进^{1,2,3} 侯恩庆^{1,3*}

(¹中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

摘 要 在广东鼎湖山选取演替(马尾松林、针阔混交林和季风阔叶林)和海拔(沟谷阔叶林、季风阔叶林和山地阔叶林)梯度上的两组森林,采集凋落物层(未分解 L 层和半分解/腐殖化 F/H 层)和矿质土层(0~15 cm)的森林土壤样品,测定微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)及其潜在影响因子(包括含水量、总碳、总氮、总磷、可溶性有机碳和可溶性有机氮),探讨演替和海拔对凋落物层和矿质土层微生物生物量的影响及其机理。结果表明, MBC、MBN、MBC/MBN 比值以及碳氮磷总量整体上均随有机质分解程度的增加(L 层→F/H 层→矿质土层)而降低。随演替进行(马尾松林→混交林→季风林), F/H 层和矿质土层的 MBC 和 MBN 显著增加,而 L 层的 MBC 和 MBN 在混交林显著低于在马尾松林和季风林。随海拔上升(沟谷林→季风林→山地林), L 层的 MBC 和 MBN 显著减少,而 F/H 层和矿质土层的 MBC 和 MBN 无显著变化。相关分析表明,在 L 层中 MBC 和 MBN 与含水量呈显著正相关;在 F/H 层中 MBC 和 MBN 与总磷和可溶性有机氮含量呈显著正相关;在矿质土层中 MBC 和 MBN 与土壤含水量、碳氮磷总量以及可溶性有机氮含量呈显著正相关。本研究表明,演替和海拔梯度上的土壤微生物生物量变化因土层而异,与不同土层的有机质分解程度、空间位置和养分有效性差异有关。

关键词 土壤微生物; 森林凋落物; 矿质土壤; 亚热带森林

Changes in microbial biomass carbon and nitrogen in forest floor litters and mineral soils along forest succession and altitude gradient in subtropical China. LIU Yang^{1,2,3}, HE Xian-jin^{1,2,3}, HOU En-qing^{1,3*} (¹Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China).

Abstract: Soil microbes play an important role in terrestrial carbon (C) and nitrogen (N) cycles via participating in litter decomposition and the turnover of soil organic matter. In this study, five subtropical forests along successional and altitudinal gradients were selected in Dinghushan Biosphere Reserve, China, including: (1) a pine forest (PF), a pine and broadleaved mixed forest (PBM) and a monsoon evergreen broadleaved forest (MEB) along a successional gradient; (2) a ravine evergreen broadleaved forest (REB), MEB (the same as along the successional gradient), and a mountainous evergreen broadleaved forest (MTEB) along an altitudinal gradient. In each forest, forest floor litters (separating into undecomposed litter (L horizon) and a mixture of fragmented or humified litter (F/H horizon)) and underlying mineral soils at 0–15 cm depth were selected in October, 2010. For each litter or mineral soil sample, microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN) and the key associated edaphic properties (e.g. moisture content

国家自然科学基金项目(41401326)资助。

收稿日期: 2016-06-24 接受日期: 2016-12-07

* 通讯作者 E-mail: houeq@scbg.ac.cn

and the concentrations of total C, total N and total phosphorus (P) were determined. Results showed that MBC, MBN, MBC/MBN ratio, total C, total N and total P all significantly decreased with the increasing extent of decomposition (L horizon → F/H horizon → mineral soil horizon). Both MBC and MBN in the F/H and mineral soil horizons significantly increased along the forest succession gradient (PF → PBM → MEB). MBC and MBN in the L horizon decreased in the order of PF > MEB > PBM. MBC and MBN of the L horizon but not of the F/H or mineral soil horizon significantly decreased with increasing altitude (RF → MEB → MTEB). Pearson correlation analysis showed that MBC was positively correlated with MBN in all horizons. Both MBC and MBN were positively correlated with moisture content in the L horizon, total P and dissolved organic N in the F/H horizon, and soil moisture content, total C, total N, and total P in the mineral soil horizon. Our results suggest that the relationships between soil microbial properties and edaphic properties depend on soil horizons, and are related to the different extents of organic matter decomposition, spatial location and nutrient availability of different soil horizons.

Key words: soil microbes; forest floor litter; mineral soil; subtropical forest.

土壤微生物生物量是土壤有机质的活性部分,也是土壤有效养分的源与库,对土壤环境因子的变化极为敏感(Zhao *et al.* 2009; 刘纯等 2014)。土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)是土壤微生物生物量的主要组成部分,其细微的变化都会影响土壤有机质和养分的周转(Yang *et al.* 2010)。尽管MBC和MBN分别只占土壤总有机碳(1%~5%)(Jenkinson *et al.* 1981)和总氮(1%~6%)(Wardle, 1992)含量的很小一部分,但却参与了生态系统养分循环、凋落物分解、有机质的转化等多种生态过程,在陆地生态系统碳氮循环过程中发挥着至关重要的作用(Taylor *et al.* 1999; Schimel *et al.* 2000)。

研究表明,土壤微生物生物量受多种生态因素的影响,如植被林型、土壤及气候等(Wardle, 1992)。即使在相同的土壤和气候条件下,不同植被林型的土壤微生物生物量也存在较大差异(Wardle, 1992; 刘爽等 2010)。森林演替是一个森林群落被另一个森林群落所取代的自然演变过程(李博, 2000),与土壤微生物关系密切(Chabrierie *et al.* 2003; Tschirko *et al.* 2005)。处于不同演替阶段的森林能够通过输入到地表凋落物数量和质量的差异来影响土壤微生物生物量及其活性(Mo *et al.* 2003; Zeng *et al.* 2015)。海拔是山地生态系统生态特征的主要决定因子,不同海拔梯度上土壤温度和湿度的变化也会影响土壤微生物生物量和活性(Nottingham *et al.* 2015; He *et al.* 2016)。研究森林演替和海拔梯度上的土壤微生物生物量变化有助于深入了解森林生态系统碳氮循环过程的时空调控机制,对于山地森林生态系统的保护和管理具有重要指导意义。

森林土壤可分为凋落物层和矿质土壤层,凋落

物层又可分为未分解层(L层,主要为新鲜的凋落物)、半分解层(F层,部分分解的凋落物)和腐殖质层(H层)(何敏 2013)。综合分析不同土层的微生物生物量有助于全面认识土壤微生物在有机质分解和养分循环过程中的重要作用。森林生态系统中,土壤凋落物层和矿质土层在物质循环过程中密切相关,矿质土层的碳和氮主要来源于微生物对凋落物层的降解过程(Thoms *et al.* 2010; Zhou *et al.* 2014)。由于土壤凋落物层和矿质土层的性质相对空间位置和分解程度有所不同,其微生物生物量对同一生态因子(例如,海拔)的响应可能也会有所不同。然而,目前对于凋落物层和矿质土层土壤微生物生物量碳氮随环境梯度(如森林演替和海拔)变化的研究还少见报导。

本研究在鼎湖山国家级自然保护区选取演替(马尾松林、针阔混交林和季风阔叶林)和海拔(沟谷阔叶林、季风阔叶林和山地阔叶林)梯度上的两组亚热带森林,采集凋落物层(未分解L层和半分解/腐殖化F/H层)和矿质土层(0~15cm)的森林土壤样品,探讨演替和海拔对凋落物层和矿质土层微生物生物量的影响及其机理,为深入了解亚热带森林土壤碳氮循环过程的微生物调控机理提供理论依据。本研究提出以下2个假设:(1)随着演替的进行,凋落物层和矿质层的MBC和MBN都增加;(2)随海拔的升高,凋落物层的MBC和MBN减少,矿质层的MBC和MBN增加。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

鼎湖山自然保护区位于中国广东省中部

表 1 鼎湖山 5 种森林样地的基本特征

Table 1 Basic site characteristics of five study forests in Dinghushan, China

因子	演替序列			海拔梯度		
	PF	PBM	MEB	REB	MEB	MTEB
林龄(a)	>70	>70	400	300	400	100
坡向	SE	SE	NE	E	NE	NE
坡度(°)	25	30	30	25	30	30
海拔(m)	50~200	50~200	250~300	100~150	250~300	550~600
主要树种	马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)、木荷(<i>Schima superba</i>)、三叉苦(<i>Euodia lepta</i>)	马尾松、木荷、锥栗(<i>Castanea henryi</i>)	木荷、锥栗、黄果厚壳桂(<i>Cryptocarya concinna</i>)	云南银柴(<i>Aporosa yunnanensis</i>)、黄果厚壳桂、肥荚红豆	木荷、锥栗、黄果厚壳桂	黄杞(<i>Engelhardia roxburghiana</i>)、弯蒴杜鹃(<i>Rhododendron henryi</i>)、短序润楠(<i>Machilus breviflora</i>)

PF: 马尾松林; PBM: 针阔混交林; MEB: 季风常绿阔叶林; REB: 沟谷常绿阔叶林; MTEB: 山地常绿阔叶林。下同。

(112°31′ E—112°34′ E, 23°09′ N—23°12′ N) 地处热带和亚热带的过渡区, 占地面积 1155 hm²。属南亚热带湿润季风型气候, 雨热同期, 干湿季节明显, 年平均气温 21 °C, 年降水量为 1927.3 mm, 年均相对湿度达 80%。土壤类型主要为赤红壤、黄壤和山地灌丛草甸土。主要植被类型包括马尾松林、针阔混交林(混交林)、季风常绿阔叶林(季风林)、沟谷常绿阔叶林(沟谷林)、山地常绿阔叶林(山地林)及河岸林等。季风林是本区的地带性植被类型, 马尾松林-混交林-季风林构成了季风常绿阔叶林的植被恢复演替序列(欧阳学军等, 2007)。在海拔梯度上, 从山脚到山顶依次分布着沟谷林、季风林和山地林。本研究选取演替和海拔梯度上的 5 种森林, 各样地基本信息见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 样品的采集与处理 各森林凋落物层和矿质土层样品采集于 2010 年 10 月。在每个森林随机设置 4 个 20 m×20 m 的样地(各样地间距不小于 10 m), 每个样地中随机设置 3 个 20 cm×20 cm 的样方(各样方间距不小于 5 m)。自上而下采集样方中的凋落物层样品, 分为未分解层(L 层, 主要为表层的新鲜凋落物)和半分解或腐殖化层(F/H 层), 将 3 个样方同一层的样品混匀作为一个混合样。采集完凋落物层样品后, 在其下方用土钻钻取 0~15 cm 矿质土层样品, 每个样方取 3 钻土, 将同一样地中 3 个样方的土混匀作为一个混合土样。凋落物层和矿质土层样品的采集示意图如图 1 所示, 共采集 60 个样品(3 层×4 样地×5 个森林)。所有样品带回实验室贮存于 4 °C 的冰箱。

凋落物层样品分为两份, 一份烘干测定含水量, 然后用烘干样测定理化参数; 另一份存放于 4 °C 冰箱, 用于测定微生物生物量。矿质土层样品先过 2

mm 筛, 除去直径 >2 mm 的石砾。过筛后的土样分为 3 份, 一份用烘干法测定土壤含水量; 另一份存放于 4 °C 冰箱用于测定微生物生物量; 剩下的土样自然风干, 测定土壤理化参数。

1.2.2 测定方法 微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)的测定采用氯仿熏蒸浸提法, 熏蒸组用去乙醇氯仿熏蒸 24 h, 0.5 mol·L⁻¹ K₂SO₄ 溶液浸提(水土比 5:1)。对照组不熏蒸, 提取过程同熏蒸组。浸提液中的总有机碳(TOC)和总氮(TN)采用 multi N/C 3000 分析仪测定。MBC 的转换系数采用 0.45 (Vance *et al.*, 1987), MBN 的转换系数采用 0.54 (Brookes *et al.*, 1985)。对照组 0.5 mol·L⁻¹ K₂SO₄ 提取的 TOC、TN 含量分别作为可溶性有机碳和可溶性有机氮含量。总碳和总氮的测定采用 Isoprime-Euro EA3000 同位素质谱仪进行元素分析; 总磷采用硝酸/高氯酸消煮, 钼蓝比色法测定。含水量的测定采用烘干法: 凋落物层样品于 65 °C 下烘干, 矿质

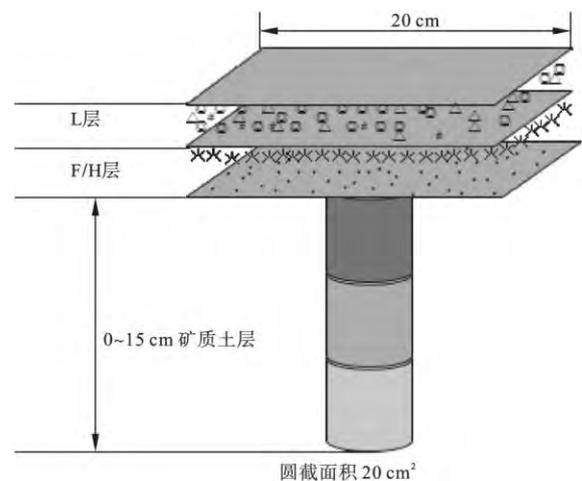


图 1 凋落物层和矿质土层样品采集示意图

Fig.1 Schematic diagram of collected litter layer and mineral soil layer samples

层土壤样品于 105 °C 下烘干。

1.2.3 数据处理与分析 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 比较同一土层不同演替和海拔梯度林型的 MBC、MBN、MBC/MBN 及理化性质的差异, 显著性水平设定为 $P < 0.05$, Tukey HSD 检验进行多重比较。采用 Pearson 相关系数分析 MBC、MBN 及 MBC/MBN 与土壤理化性质的相关关系。以上统计分析均使用 SPSS 17.0。

2 结果与分析

2.1 微生物生物量碳氮及其比值随森林演替和海拔梯度的变化

2.1.1 微生物生物量碳氮及其比值随森林演替的变化 由图 2 可知, MBC、MBN 及 MBC/MBN 随森林演替 (马尾松林→混交林→季风林) 在各土层中表现出不同的趋势。L 层的 MBC 和 MBN 表现为马尾松林 > 季风林 > 混交林; F/H 层和矿质土层的 MBC 和 MBN 随演替逐渐增加, 且矿质土层中季风林 MBC 和 MBN 显著高于马尾松林 ($P < 0.05$)。L 层和矿质土层中的 MBC/MBN 随演替变化的差异不显

著, 而在 F/H 层随演替逐渐增加, 且季风林显著大于马尾松林 ($P < 0.05$)。整体而言, 不同演替序列森林的 MBC、MBN 及 MBC/MBN 均随有机质分解程度的增加 (L 层→F/H 层→矿质土层) 而显著降低。

2.1.2 微生物生物量碳氮及其比值随海拔的变化

由图 3 可见, MBC、MBN 及 MBC/MBN 随海拔的升高 (沟谷林→季风林→山地林) 在各土层中也表现出不同的趋势。凋落物层 (L 层和 F/H 层) 的 MBC 和 MBN 表现为随海拔升高而减少, 且在 L 层减少得更为明显, 该层沟谷林 MBC 和 MBN 显著高于山地林 ($P < 0.05$), 而 F/H 层中 3 个林型的 MBC 和 MBN 无显著性差异。矿质土层的 MBC 和 MBN 随海拔升高变化不大, 在 3 个林型中的差异不显著。MBC/MBN 在 L 层中随海拔的升高表现为先增加后减少, 且季风林显著高于山地林 ($P < 0.05$); 在 F/H 层和矿质土层中表现为随海拔的升高而增加, 但无显著性差异。同样, 从整体上看, 不同海拔梯度森林的 MBC、MBN 及 MBC/MBN 均随有机质分解程度的增加 (L 层→F/H 层→矿质土层) 而显著降低。

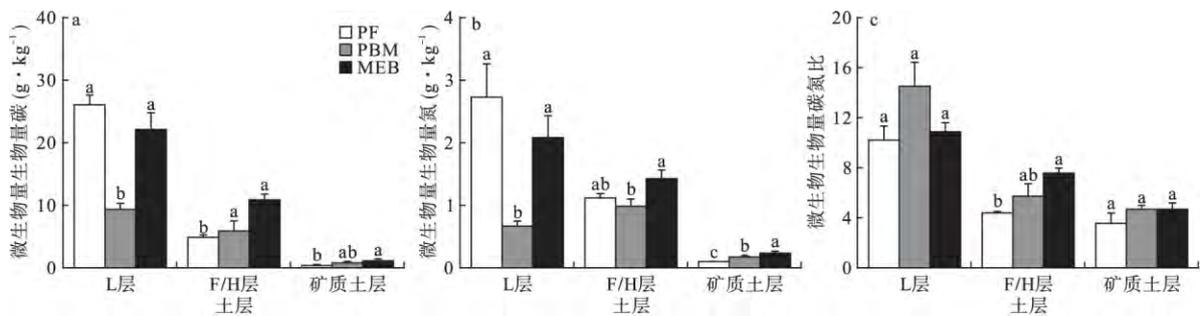


图 2 鼎湖山 3 个演替序列森林不同土层的微生物生物量碳、氮及微生物量碳氮比

Fig.2 Microbial biomass carbon, nitrogen and their ratio in the L, F/H, and mineral soil layers (0–15 cm) at three different successional series forests in Dinghushan

不同小写字母表示同一土层不同林型间差异显著 ($P < 0.05$), 图中数据为平均值±标准误 ($n = 4$), 下同。

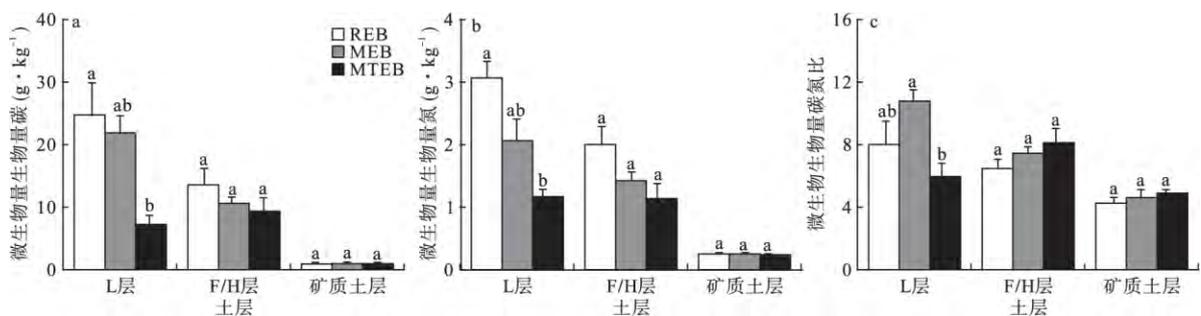


图 3 鼎湖山 3 个海拔梯度森林不同土层的微生物生物量碳、氮及微生物量碳氮比

Fig.3 Microbial biomass carbon, microbial biomass nitrogen and their ratio in the L, F/H, and mineral soil layers (0–15 cm) along three altitudinal gradient forests in Dinghushan

2.2 土壤理化性质随森林演替和海拔梯度的变化

土壤理化性质随森林演替和海拔上升在不同土层也表现出不同的趋势(表2)。随着森林演替的进行,矿质土层的所有理化参数都呈逐渐增加的趋势,且都表现为季风林显著高于马尾松林($P < 0.05$)。凋落物层(L层和F/H层)马尾松林的含水量显著高于其他2个林($P < 0.05$)。海拔梯度上,L层中沟谷林的含水量显著高于季风林($P < 0.05$),而矿质土层则相反。F/H层中含水量随海拔升高逐渐减少,但无显著性差异。整体显示,不同演替序列和海拔梯度森林的各理化性质均随有机质分解程度的增加

(L层→F/H层→矿质土层)而显著降低。

2.3 土壤微生物生物量碳氮及其比值与理化性质的相关分析

Pearson 相关分析表明(表3),MBC与MBN在各土层中都呈极显著的正相关($P < 0.01$)。二者与各理化性质的关系在不同土层中也具有差异。在L层中,MBC和MBN与含水量呈极显著的正相关($P < 0.01$)。在F/H层中,MBC和MBN与TP和DON呈极显著的正相关($P < 0.01$)。而在矿质土层中,MBC和MBN与含水量、TC、TN、TP及DON都呈极显著的正相关($P < 0.01$)。

表2 不同演替和海拔梯度森林的各土层土壤理化性质

Table 2 Soil properties in different soil layers along successional and altitudinal gradient forests

土层	理化参数	演替序列			海拔梯度		
		PF	PBM	MEB	RF	MEB	MTEB
L层	含水量	0.41(0.10) a	0.18(0.02) b	0.29(0.02) b	0.58(0.19) a	0.29(0.02) b	0.32(0.06) ab
	TC	495.1(7.7) a	499(5.4) a	466.1(21.1) b	426.7(11.9) b	466.1(21.1) a	480.0(22.9) a
	TN	12.7(0.6) a	13.7(1.8) a	17(4.2) a	20.7(3.2) a	17(4.2) a	17.3(2.2) a
	TP	0.3(0.03) ab	0.24(0.04) b	0.43(0.14) a	0.77(0.11) a	0.43(0.14) b	0.39(0.05) b
	DOC	1.81(0.39) a	1.32(0.40) a	1.27(0.33) a	2.42(0.43) a	1.27(0.33) b	2.53(0.44) a
	DON	0.17(0.02) a	0.13(0.03) b	0.15(0.02) ab	0.35(0.13) a	0.15(0.02) b	0.18(0.03) b
F/H层	含水量	1.63(0.29) a	0.77(0.21) b	0.83(0.24) b	0.95(0.08) a	0.83(0.24) a	0.74(0.11) a
	TC	397.8(29.4) a	310.5(73.7) a	334.1(31.2) a	234.9(32) b	334.1(31.2) ab	360.5(94.0) a
	TN	14.9(1.0) a	11.4(1.8) b	12.9(2.1) ab	12.6(2.4) a	12.9(2.1) a	13.2(3.2) a
	TP	0.36(0.04) b	0.35(0.03) b	0.45(0.04) a	0.65(0.06) a	0.45(0.04) b	0.35(0.05) b
	DOC	1.05(0.20) a	1.06(0.20) a	0.94(0.12) a	1.17(0.57) a	0.94(0.12) a	1.11(0.15) a
	DON	0.14(0.02) a	0.14(0.01) a	0.12(0.02) a	0.37(0.09) a	0.12(0.02) b	0.15(0.03) b
矿质土层	含水量	0.18(0.03) c	0.31(0.01) b	0.41(0.05) a	0.32(0.01) b	0.41(0.05) a	0.35(0.04) ab
	TC	9.6(2.8) b	28.6(3.9) a	32.5(8.3) a	21.7(4.0) a	32.5(8.3) a	33.6(5.7) a
	TN	0.6(0.2) c	1.4(0.2) b	2.2(0.5) a	1.7(0.3) a	2.2(0.5) a	1.9(0.4) a
	TP	0.12(0.01) c	0.17(0.01) b	0.27(0.02) a	0.31(0.04) a	0.27(0.02) ab	0.22(0.03) b
	DOC	0.29(0.04) b	0.32(0.10) ab	0.46(0.06) a	0.36(0.03) b	0.46(0.06) a	0.35(0.03) b
	DON	0.02(0.003) b	0.02(0.006) b	0.04(0.004) a	0.04(0.006) a	0.04(0.004) ab	0.03(0.002) b

TC: 总碳; TN: 总氮; TP: 总磷; DOC: 可溶性有机碳; DON: 可溶性有机氮。单位: $g \cdot kg^{-1}$ 。同一行的不同小写字母表示不同演替和不同海拔林型间差异显著($P < 0.05$)。表中数据为平均值(标准差)。

表3 不同土层的微生物生物量碳、氮和微生物量碳氮比与理化性质的相关分析

Table 3 Correlations between MBC, MBN, MBC/MBN and soil properties at different soil layers

		MBN	MBC/MBN	含水量	TC	TN	TP	DOC	DON
L层	MBC	0.84**	0.02	0.67**	-0.44	0.02	0.37	0.02	0.14
	MBN		-0.42	0.65**	-0.55*	0.26	0.59**	0.32	0.45
	MBC/MBN			-0.28	0.40	-0.49*	-0.48*	-0.56*	-0.48*
F/H层	MBC	0.91**	0.67**	-0.30	-0.22	0.24	0.68**	0.51*	0.68**
	MBN		0.32	0.00	-0.30	0.32	0.83**	0.53*	0.83**
	MBC/MBN			-0.63**	-0.04	-0.06	0.17	0.13	0.11
矿质土层	MBC	0.93**	0.80**	0.83**	0.82**	0.92**	0.78**	0.32	0.61**
	MBN		0.58**	0.85**	0.73**	0.90**	0.90**	0.47*	0.78**
	MBC/MBN			0.55*	0.67**	0.63**	0.37	0.01	0.14

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。TC: 总碳; TN: 总氮; TP: 总磷; DOC: 可溶性有机碳; DON: 可溶性有机氮。

3 讨论

土壤微生物生物量对土壤水热条件、有机质和养分状况等较为敏感 (Wardle, 1992; 谭波等, 2014)。另外, 由于土层间的相对空间位置和有机质分解程度不同, 不同土层微生物生物量的调控作用可能有所不同。本研究中, MBC 和 MBN 在森林演替和海拔梯度上变化的土层差异就是由于不同土层微生物生物量的调控因子不同导致的。

3.1 森林演替序列上的土壤微生物生物量碳氮变化

在 L 层, 马尾松林的 MBC 和 MBN 高于混交林和季风林, 可能与马尾松林的凋落物层较厚有关。据我们野外采样时的观察, 马尾松林的地表凋落物层厚度一般为 10~15 cm, 而其他 4 个森林的凋落物层厚度一般在 5 cm 以下。较厚的凋落物保持有较高的水分含量, 这对微生物的生长有利, 因而微生物生物量较高 (赵彤等, 2013)。本研究中 L 层 MBC 和 MBN 与含水量的显著正相关关系支持这一假说 (表 3), 表明在演替序列中水分可能是影响 L 层微生物生物量的重要环境因子。

与 L 层不同, 马尾松林和混交林的 F/H 层 MBC 和 MBN 低于季风林。相关分析结果表明, F/H 层中 MBC 和 MBN 与 TP 含量呈显著正相关, 说明这种林地间的差异可能由林地间凋落物磷含量差异导致的。这一结果与以往研究的结论一致, 即在该研究区 P 是限制凋落物分解和微生物生长的重要因子 (Hou *et al.* 2012; Huang *et al.* 2013)。此外, 马尾松林和混交林 F/H 层中较低的 MBC 和 MBN 可能还与凋落物质量有关。凋落物质量可以通过影响微生物的分解底物及其分解难易程度, 进而影响微生物生长和繁殖 (Wardle, 1992; 刘爽等, 2010)。与阔叶凋落物相比, 针叶中较难分解的木质素、萜类物质和酚类物质含量较高, 微生物底物有效性较低, 所能支持的微生物类群及数量相对较少 (周晓庆等, 2011), 因而 MBC 和 MBN 相对较低。

矿质土层中的 MBC 和 MBN 都随演替逐渐增加, 表现为阔叶林显著高于针叶林, 与前人在本地区的研究结果一致 (易志刚等, 2005)。Thoms 等 (2010) 研究表明, 不同林型地表凋落物的质量和数量存在差异, 使得输入到土壤中的有机养分不同, 进而会影响土壤微生物的活动。季风林凋落物的量大且养分含量较高, 因而输入到土壤中的养分相对较

多。而针叶凋落物中存在较多难分解的物质 (如木质素、纤维素、单宁等) (郭培培等, 2009), 分解速率低, 相应地向土壤中转移养分的速率也下降, 使土壤微生物活性减弱 (Leckie *et al.*, 2004; 刘纯等, 2014)。相关分析结果表明, 矿质土层 MBC 和 MBN 与土壤碳氮含量呈显著正相关, 说明土壤碳氮含量是决定矿质土层土壤微生物生物量碳氮的重要因素。此外, 矿质土层土壤的 MBC 和 MBN 还与土壤磷含量和含水量具有显著的正相关关系, 说明矿质土壤的 MBC 和 MBN 还受土壤水分和养分的影响。

3.2 海拔梯度上的土壤微生物生物量碳氮变化

海拔梯度上, 凋落物层 (L 层和 F/H 层) 的 MBC 和 MBN 随海拔升高逐渐降低。沟谷林的 L 层 MBC 和 MBN 显著高于山地林, 可能与沟谷林表层含水量较高有关。沟谷林处于山地下坡, 降雨易产生地表径流, 使其表层土壤水分含量较高, 利于微生物生长。另外, 低海拔较高的温度也有利于微生物生长。说明 L 层的微生物生物量主要受水热条件的影响。虽然 F/H 层的 MBC 和 MBN 有随海拔升高而降低的趋势, 但是统计上不显著, 矿质土层的 MBC 和 MBN 随海拔升高也无显著的变化, 可能因为 F/H 层和矿质土层不同林地间水热条件差异较小造成的。

Nottingham 等 (2015) 和 He 等 (2016) 研究表明, 土壤微生物生物量碳氮随海拔的升高显著增加, 与本研究有所差异。这种差异可能与海拔跨度的大小有关。He 等 (2016) 的研究选取的海拔梯度为 50~950 m, Nottingham 等 (2015) 选取的海拔梯度为 194~3400 m, 二者所选的海拔跨度都较大。而本研究所涉及的海拔梯度范围为 100~600 m, 这个小的海拔跨度可能对凋落物层和矿质层土壤的微生物生物量影响较小, 不足以产生显著性的差异。

不同森林演替和海拔梯度的林型中, MBC 和 MBN 整体上均随着有机质分解程度的增加 (L 层→F/H 层→矿质土层) 而显著降低, 与 Ravindran 等 (2015) 的研究结果一致, 说明不同土层微生物生物量的差异与有机质分解程度有关。另外, 凋落物层的植物凋落物多, 有机质含量高, 给微生物提供了足够的碳源、氮源和能量来源, 有利于土壤微生物的生长繁殖 (Jia *et al.*, 2005), 因而凋落物层的 MBC 和 MBN 显著高于矿质土层。但不管是森林演替还是海拔, 对 L 层的微生物生物量影响比较明显, 这可能是因为 L 层的水热条件更易受地上植被、气温和

降雨等因素影响,因此这层的微生物生物量表现出对水热条件敏感。而 F/H 层和矿质土层不直接与空气接触,水热条件较为保守,但微生物生物量更易受养分条件(而不是水热条件)影响。

3.3 森林演替和海拔梯度上的微生物生物量碳氮比的变化

与微生物生物量碳氮含量的层间差异相比,微生物生物量碳氮比的层间差异较小。微生物生物量碳氮比在 L 层和矿质土层随森林演替的进行在各林型中的差异不显著,在 F/H 层和矿质土层有随海拔升高而增加的趋势,但统计上也不显著,与 Nottingham 等(2015)和 He 等(2016)的研究结果一致,可能源于微生物的生态内稳性作用。Cleveland 等(2007)对全球尺度的微生物生物量研究表明,微生物体内的元素间具有较稳定的化学计量关系,在微生物量生物量碳增加的同时也需充足的氮或磷来维持其自身所需的元素化学计量。这也是本研究中微生物生物量碳和氮在演替和海拔梯度上变化趋势一致的原因。

4 结 论

南亚热带森林土壤凋落物层和矿质土层的微生物生物量碳、氮受森林演替和海拔的影响,表现为随森林植被演替而逐渐增加(L 层除外),随海拔的升高而逐渐降低。土壤微生物生物量碳、氮在不同土层表现出不尽相同的变化趋势,与不同土层的有机质分解程度、空间位置和养分有效性差异等因素有关。L 层更多是受到水分的影响,F/H 层主要受凋落物磷含量的影响,而矿质土层主要受土壤水分和养分条件的综合影响。但不管是森林演替还是海拔,对森林凋落物层 L 层微生物生物量的影响比较明显,这可能是因为 L 层的水热条件更易受地上植被、气温和降雨等因素影响。而凋落物层 F/H 层和矿质土层不直接与空气接触,水热条件较为保守,微生物生物量更易受养分条件的影响。

参考文献

郭培培,江洪,余树全,等. 2009. 亚热带 6 种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较. 应用与环境生物学报, **15**(5): 655-659.

何敏. 2013. 高山森林林隙对土壤有机层微生物生物量动态的影响(硕士学位论文). 成都: 四川农业大学.

李博. 2000. 生态学. 北京: 科学出版社.

刘纯,刘延坤,金光泽. 2014. 小兴安岭 6 种森林类型土

壤微生物量的季节变化特征. 生态学报, **34**(2): 451-459.

刘爽,王传宽. 2010. 5 种温带森林土壤微生物生物量碳氮的时空格局. 生态学报, **30**(12): 3135-3143.

欧阳学军,周国逸,魏识广,等. 2007. 南亚热带森林植被恢复演替序列的土壤有机碳氮矿化. 应用生态学报, **18**(8): 1688-1694.

谭波,吴福忠,秦嘉励,等. 2014. 川西亚高山,高山森林土壤微生物生物量和酶活性动态特征. 生态环境学报, **23**(8): 1265-1271.

易志刚,蚁伟民,周丽霞,等. 2005. 鼎湖山主要植被类型土壤微生物生物量研究. 生态环境, **14**(5): 727-729.

赵彤,闫浩,蒋跃利,等. 2013. 黄土丘陵区植被类型对土壤微生物量碳氮磷的影响. 生态学报, **33**(18): 5615-5622.

周晓庆,吴福忠,杨万勤,等. 2011. 高山森林凋落物分解过程中的微生物生物量动态. 生态学报, **31**(14): 4144-4152.

Brookes PC, Landman A, Pruden G, et al. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **17**: 837-842.

Chabrierie O, Laval K, Puget P, et al. 2003. Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France. *Applied Soil Ecology*, **24**: 43-56.

Cleveland CC, Liptzin D. 2007. C : N : P stoichiometry in soil: Is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Bio-geochemistry*, **85**: 235-252.

He X, Hou E, Liu Y, et al. 2016. Altitudinal patterns and controls of plant and soil nutrient concentrations and stoichiometry in subtropical China. *Scientific Reports*, **6**: 24261.

Hou EQ, Chen CR, McGroddy ME, et al. 2012. Nutrient limitation on ecosystem productivity and processes of mature and old-growth subtropical forests in China. *PLoS ONE*, **7**: e52071.

Huang W, Liu J, Wang Y, et al. 2013. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China. *Plant and Soil*, **364**: 181-191.

Jenkinson DS, Ladd JN. 1981. Microbial biomass in soil: Measurement and Turnover// Paul EA, Ladd JN, eds. *Soil Biochemistry*, Vol. 5, New York: Marcel Dekker, New York: 415-472.

Jia G, Cao J, Wang C, et al. 2005. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwulin, northwest China. *Forest Ecology and Management*, **217**: 117-125.

Leckie SE, Prescott CE, Grayston SJ. 2004. Forest floor microbial community response to tree species and fertilization of regenerating coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**: 1426-1435.

Mo JM, Brown S, Peng SL, et al. 2003. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, **175**: 573-583.

- Nottingham AT, Turner BL, Whitaker J, et al. 2015. Soil microbial nutrient constraints along a tropical forest elevation gradient: A belowground test of a biogeochemical paradigm. *Biogeosciences Discussions*, **12**: 6489–6523.
- Ravindran A, Yang SS. 2015. Effects of vegetation type on microbial biomass carbon and nitrogen in subalpine mountain forest soils. *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*, **48**: 362–369.
- Schimel D, Melillo J, Tian H, et al. 2000. Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, **287**: 2004–2006.
- Taylor LA, Arthur MA, Yanai RD. 1999. Forest floor microbial biomass across a northern hardwood successional sequence. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**: 431–439.
- Thoms C, Gattinger A, Jacob M, et al. 2010. Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**: 1558–1565.
- Tscherko D, Hammesfahr U, Zeltner G, et al. 2005. Plant succession and rhizosphere microbial communities in a recently deglaciated alpine terrain. *Basic and Applied Ecology*, **6**: 367–383.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, **19**: 703–707.
- Wardle DA. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews*, **67**: 321–358.
- Yang K, Zhu JJ, Zhang M, et al. 2010. Soil microbial biomass carbon and nitrogen in forest ecosystems of Northeast China: A comparison between natural secondary forest and larch plantation. *Journal of Plant Ecology*, **3**: 175–182.
- Zeng Z, Wang S, Zhang C, et al. 2015. Soil microbial activity and nutrients of evergreen broad-leaf forests in mid-subtropical region of China. *Journal of Forestry Research*, **26**: 673–678.
- Zhao X, Wang Q, Kakubari Y. 2009. Stand-scale spatial patterns of soil microbial biomass in natural cold-temperate beech forests along an elevation gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**: 1466–1474.
- Zhou Y, Clark M, Su J, et al. 2014. Litter decomposition and soil microbial community composition in three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant and Soil*, **386**: 171–183.

作者简介 柳 杨,女,1990年生,硕士研究生,研究方向为土壤生态学。E-mail: liuyang903@126.com
责任编辑 魏中青
